



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定



基础生物化学

第二版

● 吴显荣 主编
● 农学类专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

基础^{基础}生物化学

第二版

吴显荣 主编

农学类专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材
基础生物化学
第二版
吴显荣 主编

责任编辑 朱朝伟
出 版 中国农业出版社
(北京市朝阳区农展馆北路2号)
发 行 新华书店北京发行所
印 刷 北京科技印刷厂

* * *
开 本 787mm×1092mm 16开本
印 张 21.5 字数 486千字
版、印次 1979年5月第1版
1998年5月第2版北京第1次印刷
印 数 1~8000册 定价 22.70元

书 号 ISBN 7-109-05227-3/Q·328

ISBN 7-109-05227-3



9 787109 052277 >

第一版前言

近年来生物化学的研究飞速发展，使我们对生命现象的认识逐步深入到分子水平。现在生物化学已经渗入到生物科学及农业科学的各个领域。农业院校的农学类专业普遍开设基础生物化学课程。本教材就是为了适应这种需要而编写的。

书中主要讲述下列三方面问题：（一）生物大分子：核酸、蛋白质、酶以及生物膜的结构和功能；（二）代谢：生物能量（ATP）的产生及生物大分子前体的生物合成；（三）信息：遗传信息的储存、传递和表达。这是当今生物化学的主要研究方向。

在教材的内容上我们一方面尽可能将生物化学的最新进展写进有关的章节之中，特别是上述三方面的重要内容；另一方面我们也尽量结合农业上有关的重要问题，以使读者联系农业科学和农业生产的实际。

本教材由阎隆飞（北京农业大学）、李明启（华南农学院）、吴显荣及韩雅珊（北京农业大学）分工编写。在审稿过程中经西北农学院、南京农学院、沈阳农学院、广西农学院及华南农学院生物化学教研室的同志提出许多宝贵意见，谨致谢意。本教材中的许多图由北京农业大学余立彦同志协助绘制，编者一并致谢。

本教材各方面存在不少缺点和错误，希望读者不吝予以指正。

编者

一九八二年八月

第一版编著者

主编 阎隆飞 (北京农业大学)

李明启 (华南农学院)

编者 吴显荣 (北京农业大学)

韩雅珊 (北京农业大学)

绘图 余立彦 (北京农业大学)

第二版前言

《基础生物化学》一书，从1985年6月第一版到1994年6月，已经重印9次，多年来经过各高等院校试用，受到广大读者的欢迎，因而被评为首届农业部优秀教材，并获优秀教材奖。

鉴于经过十多年的时间，生物化学与分子生物学又有迅速的进展，有些旧的内容已不适用，需要在原有的基础上进行修订及改编。我们根据国家教委及农业部编写教材的有关规定，进行了改编，作为《基础生物化学》第二版。

改编的指导思想和第一版基本相同，在继承原有教材理论和结构体系的基础上，删去了“细胞的生物化学”及“光合作用”两章，以避免与细胞生物学及植物生理学教材重复；充实和修改了生物大分子结构、性质和分离提纯、主要物质代谢、生物膜及遗传信息代谢等新内容。

第二版的作者除第一版的作者吴显荣外，又增加了焦鸿俊、叶茂炳、陈珈，并邀请徐郎莱编写第八章。全书由阎隆飞、李明启主审。

本书的编写和出版十分仓促，限于水平，错漏在所难免，敬请读者批评指正。

编者

1997年4月

第二版 编著者

主编 吴显荣 (中国农业大学)

编者 焦鸿俊 (广西农业大学)

叶茂炳 (南京农业大学)

陈 珈 (中国农业大学)

主审 阎隆飞 (中国农业大学)

李明启 (华南农业大学)

目 录

第二版前言	
第一版前言	
第一章 绪论	1
第一节 生物化学的内容	1
第二节 生物化学的发展	2
第三节 生物化学与其他学科的关系	3
第四节 生物化学的应用与发展	4
第二章 核酸	6
第一节 核酸的种类、分布与功能	6
一、核酸的种类与分布	6
二、核酸的生物学功能	7
第二节 核酸的化学组成	7
一、碱基	8
二、戊糖	9
三、磷酸	9
四、核苷	10
五、核苷酸	10
第三节 核酸的分子结构	13
一、DNA的分子结构	13
二、RNA的分子结构	23
第四节 核酸的理化性质	29
一、一般的物理性质	29
二、两性解离	29
三、紫外吸收	30
四、变性与复性	30
五、酸解和碱解	33
第五节 核蛋白	34
一、核糖体	34
二、病毒	35
三、染色质	35
第三章 蛋白质	38
第一节 氨基酸	38
一、蛋白质的氨基酸组成	38
二、氨基酸的分类	39
三、氨基酸的两性性质和等电点	43

四、氨基酸的光学性质	46
五、氨基酸的化学反应	47
第二节 肽	49
一、肽和肽键	49
二、肽的重要性质	49
三、天然存在的活性肽	51
第三节 蛋白质的分子结构	52
一、蛋白质的一级结构	53
二、蛋白质构象和维持构象的作用力	54
三、蛋白质的二级结构	57
四、超二级结构和结构域	59
五、蛋白质的三级结构	61
六、蛋白质的四级结构	62
第四节 蛋白质分子结构与功能的关系	63
一、蛋白质一级结构与功能的关系	63
二、蛋白质构象与功能的关系	65
第五节 蛋白质的重要性质	66
一、蛋白质的两性性质和等电点	66
二、蛋白质的胶体性质	67
三、蛋白质的沉淀	68
四、蛋白质的变性	69
五、蛋白质的呈色反应	70
第六节 蛋白质的分类	70
一、根据蛋白质化学组成和溶解度分类	71
二、根据蛋白质功能分类	71
第七节 蛋白质的分离纯化和利用	72
一、蛋白质的分离纯化	72
二、蛋白质的利用	75
第四章 酶	77
第一节 酶的催化性质	77
一、酶的化学本质	77
二、酶的催化特点	78
第二节 酶的命名和分类	78
一、酶的命名	78
二、酶的分类与酶的标码	79
第三节 酶催化的专一性	79
一、相对专一性	80
二、绝对专一性	80
三、立体异构专一性	80
第四节 酶的作用机理	81
一、酶的活性中心	81
二、酶的催化机理	82

三、胰凝乳蛋白酶的催化机理	85
第五节 影响酶反应速度的因素	88
一、酶反应速度与酶活力单位	88
二、底物浓度对酶反应速度的影响	89
三、酶浓度对酶反应速度的影响	93
四、温度对酶反应速度的影响	93
五、pH 对酶反应速度的影响	93
六、激活剂对酶反应速度的影响	94
七、抑制剂对酶反应速度的影响	95
第六节 变构酶与同工酶	97
一、变构酶	97
二、同工酶	98
第七节 酶的应用	101
一、酶工程简介	101
二、酶法分析的应用	103
三、酶制剂的应用	104
第八节 辅基和辅酶	105
一、NAD 和 NADP	105
二、FMN 和 FAD	106
三、焦磷酸硫胺素	107
四、磷酸吡哆醛	108
五、辅酶 A	109
六、生物素	110
七、四氢叶酸	111
八、5'-脱氧腺苷钴胺素 (维生素 B ₁₂)	111
九、维生素 C	113
十、硫辛酸	113
第五章 生物膜	115
第一节 生物膜的化学组成	115
一、膜脂	115
二、膜蛋白	117
第二节 生物膜的分子结构与特性	120
一、生物膜的分子结构	120
二、生物膜的理化特性	120
第三节 生物膜的运输功能	122
一、穿膜运输	122
二、膜泡运输	125
三、蛋白质的跨膜运输	126
第六章 糖类与糖类代谢	127
第一节 生物体内的糖类	127
一、单糖	127

二、寡糖 (oligosaccharides)	130
三、多糖	133
第二节 双糖和多糖的酶促降解	139
一、蔗糖的水解	139
二、淀粉的降解	139
三、纤维素的降解	143
第三节 糖酵解 (EMP 途径)	143
一、糖酵解的过程	143
二、糖酵解中所产生的能量	147
三、糖酵解的控制	148
四、丙酮酸的去路	149
第四节 三羧酸循环 (TCA 循环或 Krebs 循环)	150
一、由丙酮酸形成乙酰辅酶 A	150
二、三羧酸循环的过程	151
三、三羧酸循环的化学计量	153
四、三羧酸循环的回补反应	154
五、三羧酸循环的调控	156
第五节 磷酸戊糖途径 (PPP 途径)	157
一、磷酸戊糖途径的酶类	157
二、磷酸戊糖的途径	159
三、磷酸戊糖途径的意义	160
第六节 单糖的生物合成	161
第七节 蔗糖和多糖的生物合成	163
一、糖核苷酸的作用与形成	163
二、蔗糖的生物合成	164
三、淀粉的生物合成	165
四、纤维素的生物合成	168
第七章 生物氧化与氧化磷酸化	169
第一节 生物氧化概述	169
一、生物氧化的特点	169
二、生化反应的自由能变化	170
三、高能化合物	172
第二节 电子传递链 (呼吸链)	175
一、呼吸链的电子传递体	176
二、呼吸链的电子传递顺序	180
三、呼吸链组分在线粒体内膜上的分布	182
四、呼吸链的电子传递抑制剂	182
第三节 氧化磷酸化	183
一、氧化磷酸化的偶联部位与 P/O 比	183
二、氧化磷酸化的机理	185
三、氧化磷酸化的解偶联剂和抑制剂	188
四、线粒体穿梭系统	190

五、能荷.....	193
第四节 其他氧化酶系统	193
一、抗氧氧化酶系统	194
二、多酚氧化酶系统	194
三、抗坏血酸氧化酶系统	195
四、细胞色素 P ₄₅₀ 系统	196
五、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化物酶系统	196
第八章 脂类与脂类代谢	198
第一节 生物体内的脂类	198
一、单纯脂类	198
二、复合脂类	200
三、非皂化脂类	204
第二节 脂肪的分解代谢	206
一、脂肪的酶促水解	206
二、甘油的氧化分解与转化	207
三、脂肪酸的氧化分解	207
四、乙醛酸循环	213
第三节 脂肪的生物合成	216
一、甘油的生物合成	216
二、脂肪酸的生物合成	216
三、三酰甘油的生物合成	223
第四节 类脂的代谢	224
一、甘油磷脂的降解与生物合成	224
二、糖脂的降解与生物合成	227
三、胆固醇的生物合成及其转化	229
第九章 蛋白质的酶促降解和氨基酸代谢	233
第一节 蛋白质的酶促降解	233
一、肽酶	233
二、蛋白酶	234
第二节 氨基酸的降解和转化	235
一、脱氨基作用 (deamination)	235
二、脱羧基作用 (decarboxylation)	237
三、羟化作用 (hydroxylation)	239
四、尿素的形成和尿素循环	239
第三节 氮素同化作用	241
一、自然界的氮素循环	241
二、生物固氮的生物化学	242
三、硝酸还原作用	246
四、氨的同化	249
第四节 氨基酸的生物合成	250
一、转氨作用	251

二、各种氨基酸的生物合成	251
第十章 核酸的酶促降解和核苷酸代谢	259
第一节 核酸的酶促降解	259
一、核酸外切酶	259
二、核酸内切酶	260
第二节 核苷酸的生物降解	261
一、核苷酸的降解	261
二、嘌呤的降解	261
三、嘧啶的降解	263
第三节 核苷酸的生物合成	264
一、嘌呤核苷酸的生物合成	264
二、嘧啶核苷酸的生物合成	266
三、脱氧核糖核苷酸的生物合成	267
第十一章 核酸的生物合成	270
第一节 DNA 的生物合成	270
一、半保留复制	270
二、与 DNA 复制有关的酶和蛋白质	272
三、DNA 的复制过程	275
四、逆转录	278
五、基因突变和 DNA 的损伤修复	279
第二节 RNA 的生物合成	281
一、RNA 聚合酶	281
二、RNA 的转录过程	282
三、转录后加工	284
四、RNA 的复制	286
第三节 基因工程简介	287
一、目的基因的制备	287
二、基因载体	287
三、DNA 的重组	289
四、基因工程的应用与展望	291
第十二章 蛋白质的生物合成	293
第一节 蛋白质合成体系的重要组分	293
一、mRNA 和遗传密码	293
二、tRNA	296
三、rRNA 及核糖体	297
第二节 蛋白质的合成过程	299
一、氨基酸的活化	299
二、大肠杆菌中肽链合成的起始	299
三、肽链的延伸	301
四、肽链合成的终止与释放	302
五、真核细胞蛋白质生物合成	302

六、肽链合成后加工和折叠	304
第三节 蛋白质合成后的运送	305
一、蛋白质的分选信号	305
二、蛋白质的运送类型	306
三、蛋白质的运输方式	306
四、蛋白质的运输过程	306
第十三章 代谢调节	310
第一节 代谢途径的相互联系	310
一、代谢网络	311
二、代谢的单向性和多酶系统	312
三、代谢与能量	313
第二节 酶量的调节	314
一、酶合成的调节	314
二、酶降解的调节	319
第三节 酶分子的活性调节	319
一、酶原激活	320
二、酶的共价修饰和级联系统	320
三、前馈和反馈作用	324
第四节 代谢的区域化	326
一、细胞结构和酶的分布	326
二、膜结构对代谢的调控作用	327

第一章 绪 论

第一节 生物化学的内容

生物化学 (biochemistry) 是研究生命现象化学本质的科学。地球上的生物 (包括动物、植物和微生物) 的种类虽然十分繁多, 但构成这些生物的化学元素却是基本上相同的; 它们均是由 C、H、O、N、P、S 以及其他为数不多的元素组成的。这些元素和组成地球上其他非生活物质的元素并无不同之处, 所以, 生物体也是由化学物质组成的, 生命现象也遵循和符合化学的规律。这样, 我们就可以运用化学的原理和方法, 来探究生命现象的本质, 这就是生物化学。

要研究生物的化学本质, 首先要了解生物有机体的化学组成。在生物体内含有由上述各种元素组成的化合物有一个共性, 即它们均含有碳元素。由碳元素和其他元素组成各种各样的有机化合物。组成生物体的化合物种类是很多的, 其中最主要的是蛋白质、核酸、多糖和脂类, 由于这些有机化合物分子量很大, 所以称为生物大分子 (biological macromolecule)。除这四大类物质外, 在生物中还含有可溶性糖、有机酸、维生素、激素和无机离子等, 本书第二、三章讨论了核酸和蛋白质这两类最重要的生物大分子的结构与功能。其余的有机化合物分别在各章中加以讨论。

生命现象的特点是能够进行新陈代谢 (metabolism)。生物体不断从外界环境中摄取为其生存和生活所必需的营养物, 以供其本身生长、发育、繁殖之需。例如植物叶子从空气中吸收 CO_2 , 根系从土壤中吸收水分和各种营养元素, 高等动物则通过摄食以取得营养物。生物体在从环境中吸收这些营养物进入体内以后, 便在体内进一步把这些物质进行加工, 把它们转化为构成生物体的各种成分, 这便是所谓同化作用 (assimilation)。另一方面, 生物体也经常把体内的物质分解, 并把分解产物排泄到体外去, 这便是所谓异化作用 (dissimilation)。随着生物体的生长发育过程的进展, 生物体内的各种组成成分也在不断发生分解、再合成和互相转化。所有上述的变化便统称为新陈代谢。

新陈代谢的变化均是在生物体内特有的催化剂——酶的催化下进行的化学反应。生物的代谢过程是生物化学的另一重要内容, 本书的第四章讨论了酶的性质和功能。第五章讨论生物膜。第六至十二章讨论了生物体内的主要代谢过程。第十三章则讨论了生物体内的代谢调节。

与生物体内物质转化相联系的新陈代谢另一个重要方面是体内的能量转化过程, 生命活动所需的能量并非直接来自光合色素所吸收的太阳能, 而是通过氧化分解有机物而获得。本书第六、七章通过对生物体内糖类的降解和生物氧化与氧化磷酸化过程, 讨论了生物体内化学能的转化。

除了物质代谢和能量代谢以外, 信息代谢也是近代生物化学研究的核心内容, 生物体

可以在细胞间和世代间保证准确的复制和信息传递。现在已知道，核酸是遗传信息的携带者，核酸的生物合成，包括 DNA 的生物合成和 RNA 的生物合成，以及蛋白质的生物合成，是生物化学的十分重要内容，在本书第十一、十二章讨论这方面的内容。

第二节 生物化学的发展

生物化学是一门年轻的科学，只有一百多年历史，大约在 90 余年前，才由 Neuberg 首次使用“生物化学”一词，但是，在上古时代，劳动人民在从事生产活动过程中，已积累了不少生物化学的知识。在我国，酿酒的起源可能早至公元前 21 世纪。在周代，《周礼》一书中已有造酱的记载。《论语》一书中有“或乞醢焉”的记载，醢即是醋。《礼·内则》有“枣栗饴蜜以甘之”的记载，饴就是麦芽糖。可见在我国古代，劳动人民已掌握了酿酒、造酱、造醋及麦芽糖的技术了。

后魏贾思勰著的《齐民要术》，是我国最早的一部完整的古农书，对酿酒、作酱、作醋及作豉有详细的记载，唐末韩鄂编著的《四时纂要》也有有关造酪、造醋、造豉、作醋等的记载，这些酿造技术，在当时已相当普遍和完备了。此外北宋寇奭的《本草衍文》中有关制豆腐的记载，可见当时已认识分离和凝固蛋白质的方法。

在欧洲，生物化学成为一门自然科学，可追溯到 12~18 世纪，Mayow 在 1674 年发现，动物的呼吸和有机物在空气中的燃烧有相似之处，法国的 Lavoisier 于 1783 年发表了“动物热”理论。Schéele (1742~1786) 分析研究了生物体内的化学组成，发现了多种有机酸。1828 年 Wöhler 成功地在实验室人工合成尿素，否定了当时流行的生物体内物质转化过程不符合非生物界的物理和化学规律的所谓“生机论”。19 世纪以后，随着化学、物理学和生物学的极大进展，生物化学也迅速发展起来。当时德国的 Liebig (1803~1873) 和法国的 Pasteur (1822~1895) 对生物化学的发展作出了很大的贡献，Liebig 在 1840 年出版的《有机化学在农业和生理学中的应用》一书中，描述了自然界存在物质循环，动物依靠植物进行的光合作用以合成其生活所需要的有机物，而动物的排泄物及其死后的残骸经腐烂分解后生成简单的化合物又可被植物利用。

Pasteur 在 1857 年对乳酸发酵和在 1860 年对酒精发酵的研究有重大意义，指出发酵是由微生物引起的，为发酵和呼吸的生化理论研究奠定基础。

在 19 世纪末直至 20 世纪初期，生物化学领域内有三大发现，即酶、维生素和激素。1878 年 Kühne 提出“enzyme”一词以表示酶，意为“在酵母中”，此词沿用至今。此后 Buchner (1897 年) 用酵母无细胞提取液进行发酵，确证酶的作用。故在 20 世纪初期，很多人进行过酶的分离提纯工作。至 1926 年，Sumner 第一个将脲酶制成结晶，以后酶学及生物化学便迅猛发展。

20 世纪初，人们开始认识到脚气病和坏血病是由于缺乏某种微量营养而引起的，Funk 在 1911 年结晶出“抗神经炎维生素”（复合维生素 B），并提出“vitamine”一词，意为“生命的胺”（vital amine），但后来知道这是不对的，所以改为“vitamin”。维生素的发现对生物化学和营养学的发展都有重大的意义。

在 19 世纪末至 20 世纪初，人们对激素也逐渐有所认识。1902 年，Abel 分离出肾上腺

素并制成结晶。1905年, Starling 提出“hormone”一词来表示激素。直至1926年, Went 又从燕麦胚芽鞘分离出植物激素(又名生长素)。由于酶、维生素和激素的研究,大大促进了生物化学的发展。

本世纪30年代以后,由于实验技术与方法不断更新,生物化学有更高速的发展;其中电子显微镜、同位素、X-射线衍射、层析、电泳超离心、核磁共振等技术应用于生物化学研究,使人们可以深入了解生物分子的结构与功能,从整体水平深入到细胞、细胞器,以至分子水平。至1940年前后,糖酵解、三羧酸循环、氧化磷酸化、磷酸戊糖途径、脂肪代谢和光合磷酸化等代谢途径均被阐明,许多著名的生物化学家如 Warburg、Kellin、Emden、Meyethof、Krebs、Hill、Lipmann 等人均为此作出了重要的贡献。

50年代以后,生物化学已成长为生物学科中的前沿领域。许多举世瞩目的研究成果为人类全面解释生命现象的本质提供了新的希望。如 Calvin 和 Arnon 阐明了光合碳循环和光合磷酸化过程;在 Chargaff 对核酸特性和组成的基础上, Watson 和 Crick 首次描绘了 DNA 双螺旋结构模型,使人们第一次获知基因结构的实质,开辟了分子生物学的新纪元; Kendrew 和 Perutz 采用高分辨 X-射线分析,解释了蛋白质的三维空间结构; Sanger 等人于1953年首先用层析法完成了牛胰岛素的测定工作,这是蛋白质化学研究上的一项重大成就。

现代生物化学正在飞速发展之中,在酶的作用机理及其应用;代谢过程的调控;生物固氮机理;光合作用机理;核酸和蛋白质三维空间结构;基因克隆、转化和基因表达的调控;抗逆性的生物化学基础等重大问题方面不断取得新进展,并开辟了许多新兴的边缘学科,如分子生物学、分子遗传学、结构生物学、量子生物学等。生物化学是这些新兴学科的理论基础,而这些学科的发展又为生物化学提供新的理论和研究手段。

在我国,新中国成立前虽然我国生物化学工作者如吴宪等人在蛋白质变性理论、免疫化学和蛋白质及血糖测定方法有过突出的成就;在植物生理生化方面,汤佩松、殷宏章、崔激等在呼吸代谢、酶、种子发芽生理生化、激素等方面做了出色的工作。但总的来说,生物化学的发展仍是比较缓慢的。解放后,生物化学迅速发展,在中国科学院成立了生物化学研究所。不少院校成立了生物化学系或专业,进行了大量基础理论和实际问题的研究工作,如生物化学研究所与有机化学研究所等单位合作,于1965年人工合成具有生物活性的蛋白质——牛胰岛素,并于1973年用0.18nm X-射线分析法测定了猪胰岛素的空间结构。1983年,采用有机合成和酶促合成相结合的方法,完成了酵母丙氨酸 tRNA 的人工全合成。此外,我国在酶作用的机理及应用、植物收缩性蛋白结构与功能、生物膜的结构与功能、生化试剂等方面,都取得很大的成就。

新中国成立后,我国成立了中国生物化学学会,最近改名为中国生物化学与分子生物学会,出版了生物化学的专业刊物如《生物化学和生物物理学报》,《生物化学杂志》等,发表了不少质量很高的论文,并在我国召开过不少生物化学的国际会议,可以预料,我国的生物化学工作者的队伍将日益壮大,并将为我国的改革开放作出越来越大的贡献。

第三节 生物化学与其他学科的关系

生物化学是介乎生物学与化学的一门边缘科学,它与生物科学的许多分支学科均有密