

高等学校试用教材

# 生物化学

SHENG WU HUA XUE

主编 刘翠然 张平之



河南科学技术出版社

第五版 普通高等教育

# 生物化学

SHENG WU HUAXUE 第五版

主编 王镜岩 副主编 朱圣庚



● ● ● ● ● ● ● ●

Q5  
98

生·化·化

高等院校试用教材

# 生物化学

主 编 刘翠然 张平之

河南科学技术出版社

豫新登字 02 号

高等院校试用教材

生 物 化 学

主 编: 刘翠然

张平之

责任编辑: 孙允萍

河南科学技术出版社出版发行

(郑州市农业路 73 号)

郑州工学院印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 6.125 印张 618 千字

1993 年 12 月第 1 版 1993 年 12 月第 1 次印刷

印数: 1-7000 册

ISBN7-5349-1479-5/O·3

定价: 9.98 元

## 内 容 提 要

本书共 13 章, 即蛋白质的结构和功能、酶学基础、维生素、糖类的化学结构与代谢、生物氧化、脂类的化学结构与代谢、蛋白质的降解与氨基酸代谢、核酸的化学、核酸代谢、核酸的生物合成、蛋白质的生物合成、基因表达与代谢调控、次生代谢。全书突出基本概念, 反映了生物化学领域的新进展、新问题。在结构安排上打破了先静态、后动态的老系统, 将四大物质的化学结构与代谢紧密相联。本书适用于大专院校生物学科不同专业和农林、轻工院校的有关专业作为教材。

主 编: 刘翠然 张平之

副主编: 蔡兴源 黄建华 陈新建 王向阳  
李富广 袁道强

编 委: (以姓氏笔划为序)

|     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|
| 王向阳 | 王玉凤 | 王德亮 | 刘翠然 |
| 吕迎辉 | 李富广 | 任永信 | 陈新建 |
| 庞广昌 | 张平之 | 张 洪 | 张志军 |
| 张宏富 | 单广福 | 袁道强 | 唐广义 |
| 黄建华 | 董发才 | 蔡兴源 |     |



# 绪 论

## 一、生物化学的概念和研究内容

生物化学是生命的化学。它是利用化学的理论和方法研究生物体的化学组成和性质以及这些物质在生命活动过程中的化学变化和能量转换的一门科学。研究表明,除病毒和类病毒之外,一切生物体都是由蛋白质、核酸、糖类、脂类、维生素和矿物质所组成。研究这些物质在生物体内的存在、化学结构和性质称为静态生物化学。研究这些物质的结构与功能的关系,如它们在生命活动过程中的化学变化,也就是它们在生物体内的合成与分解,它们之间的相互转化和制约以及与自然环境的联系,这些化学变化统称为物质代谢。在物质代谢过程中包含了能量的相互转换,称为能量代谢。研究生物体中物质代谢和能量代谢的内容称为动态生物化学。研究静态生物化学和动态生物化学的目的是为了阐明各种生命现象,如生长、繁殖、运动和遗传、变异等的活动规律,从而揭示生命的奥秘,更好地为人类服务。

约 80 年代的生物化学在理论方面,如蛋白质、核酸、酶、代谢及其调控等方面已取得卓越成就。相应发展起来的生物工程或生物高技术亦已进入一个崭新的领域。生物工程(Biotechnology)所包含的遗传工程(基因工程)、蛋白质工程、酶工程、发酵工程、细胞工程以及其他体外技术也下以惊人的速度向前进展,并且也取得了可喜的成就。自然,这些方面都是当今世界生物化学领域研究的中心内容。征服自然、改造自然,生物化学研究工作责无旁贷,任重而道远。

## 二、生物化学发展简史

现代自然科学是从 16 世纪下半时开始的,而现代生物化学是以 18 世纪中叶随着化学、物理学、生物学、尤其是生理学的发而逐渐形成的一门学科。

公元前 21 世纪,我国劳动人民已能造酒、做酱,这些就是微生物体内的酶催化豆类、谷类中的蛋白质、淀粉分解的过程。与些同时,制饴的方法亦已发明。饴即当今之麦芽糖(maltose),是麦芽中淀粉酶(amyase)水解谷物中淀粉的产物。所以,我国劳动人民在上古时期,已在使用生物体中一类重要的生物活性物质——酶。这显然是酶学(enzymology)的萌芽时期。

种人痘以预防天花。明朝隆庆年间(1567—1572 年),宁国府太县(今安徽省太平县)就开始种痘,由此推广全国,以至外国。公元 1688 年俄国医生到北京学种人痘的方法后,又将此法传到土耳其。英国人从土耳其学到后又传到欧洲各国及印度。日本等国种人痘的方法是 18 世纪中叶直接由我国传去的。所谓种人痘,即以痘痂为疫苗而加以接种。这一发明是我国对世界预防医学的一大贡献,也是现代免疫学(immunology)的一个开端。除此之外,我国古代在营养学、预防疾病和治疗疾病方面还有很多发明创造。说明我国古代对生物化学的发展是有一定贡献的。但由于我国历代封建王朝,遵经崇儒,斥科学为异端。所以,现代生物化学的发展,欧洲处于领先地位。

18 世纪中叶, K·Scheele 研究生物体(植物及动物)各种组织的化学成分,为现代生物化学的研究奠定了基础。随后, A·L·Lavoisier 于 1785 年证明,在呼吸过程中,

吸进的氧气被消耗，呼出二氧化碳，同时放出热能。这说明呼吸过程包含有氧化作用，可以看作是生物氧化和能量代谢研究的开端。

进入 19 世纪后，1828 年 F·Wohler 在实验室里，将氰酸铵合成了尿素(urea)。氰酸铵是一种普通的无机化合物，而尿素则是哺乳类动物尿中含氮物质代谢的一种主要产物。人工合成尿素的成功，使认为有机物只能在生物体内合成的错误观点彻底破产。这不但为有机化学扫清了道路，也为生物化学的发展开辟了广阔的前景。

德国化学家 Libeg 是农业化学的奠基人，也是生理化学和碳水化合物化学的创始人之一。他在 1842 年撰写了一本《有机化学在生理学与病理学上的应用》。首先提出新陈代谢(stoffwechsel)这个学术名词。他还对人体的脂肪、胆汁、血液和肌肉提取物进行了大量研究。

1848 年 Helmoholtz 找到肌肉中热能来源。生理学家 Bernard 发现肝脏的生糖功能。德国汉堡人 Bernard 和他的学生 Kuhne 于 1877 年对血红蛋白和胰液对蛋白质的消化进行研究，提出胰酶(Trypsin)的名词。同时又对胃液和肠消化过程中的产物进行化学研究，分离出许多新发现的物质。

Hoppe-Seyler 是德国医生，于 1877 年首次提出 Biochemie 这个名词，英语译为 Biochemistry 或 Biological chemistry，汉译为生物化学，将生理化学改为生物化学，从此使生物化学成为一门独立的学科。他还首创 proteids 一词，英译为 Peotein，汉译为蛋白质。他又首次获得纯卵磷脂和晶体状的血红蛋白，也曾研究过代谢、叶绿素、血液以及病理液体和脓细胞。他创办并编辑了第一种《生理化学杂志》(F·HOPPE-Seyler, Zeitschrift für physiologische chemie)，还出版了《生理化学及病理化学分析手册》。他的学生 Friedrich Miescher (1844-1895 年)从脓细胞的细胞核中分离出 nuclein (核素)，即是脱氧核糖核蛋白体，为核酸的研究奠定了基础。Hoppe-seyler 的另一位学生 Albrecht Kossel (1853-1927 年)因对蛋白质、细胞和细胞化学的研究有突出贡献，而获得 1910 年诺贝尔生理学或医学奖金。Albrecht Kossel 还分离出腺嘌呤、胸腺嘧啶、胸腺嘧啶核苷酸和组氨酸。所以，Hoppe-seyler 是生物化学的创始人之一，是生物化学的权威，为生物化学的创立和发展做出了突出的贡献。与 Hoppe-seyler 同时期的还有 Knoop，研究脂肪的氧化，发现尿中排出马尿酸，而后提出了  $\beta$ -氧化学说。

L.Pasteur 于 1849 年开始进行发酵(fermentation)的研究，1897 年 Buchner 发现磨碎的酵母菌细胞的抽提液仍能使糖发酵。这是用离体的方法研究动态生物化学的开始，这一研究工作为后来的 Embden, Meyerhoff-Kvebs 等人对糖的分解代谢机制的研究以及酶学的研究开辟了道路。

20 世纪后，生物化学有了很大发展。在德国、美国、英国和法国都建立了生物化学的学术中心。20 世纪前半叶，在蛋白质、酶、维生素、激素和物质代谢及生物氧化方面都取得了很大进展。

20 世纪初至 1945 年的主要成就如下：

1899 年 Loeb 开始孤雌生殖试验，把未受精的海胆卵置于可控制的环境中，成功地育出海胆幼体。而后又将孤雌生殖产生的蛙培养到成熟。1910 年后的重要贡献是建立了蛋白质的胶体学说。

20 世纪初，E·Fischer 普鲁士化学家，研究糖和嘌呤类物质获 1902 年诺贝尔化学奖

金。他证明了尿酸、黄嘌呤、咖啡碱、可可碱和另外一些含氮化合物都与嘌呤有关。他确定了左旋糖、葡萄糖及其他许多糖的分子结构，同时对蛋白质和酶的化学也有重要贡献。Embden 发现了糖的无氧酵解作用的机理，在糖代谢、脂肪代谢和肝脏合成氨基酸方面做出了贡献。O·Meyerhof(1884—1951 年)德国生物化学家，因研究肌肉代谢的糖原——乳酸循环而获 1922 年诺贝尔生理学或医学奖金。

我国著名的生物化学家吴宪与美国哈佛医学院的 O·Folin 于 1919—1922 年首次创立了血液的制备及比色定量方法测定血糖，至今还为人们所采用。在蛋白质变性研究中吴宪提出了蛋白质的变性学说。在免疫化学上，首先使用定量分析方法，研究了抗原抗体的机制。在营养方面比较了荤膳与素膳的营养价值。

20 世纪 20—30 年代美国在蛋白质营养与维生素方面的研究较为突出，相继出版了《食物的供应及其与营养的关系》、《维生素专著》、《营养科学》等。

1926 年美国生物化学家 J·Abel 研制成功胰岛素晶体，1932 年他领导内分泌研究室，分离出肾上腺素和甲状腺素，同时还进行胆碱衍生物的研究。J·B·Sumner 于 1926 年分离出脲酶(urease)，并成功地将其制成结晶。接着胃蛋白酶(Pepsin)，胰蛋白酶(Trypsin)的结晶相继制备出来，证实酶的化学本质是蛋白质。德国生物化学家 O·Warburg，因对细胞呼吸的研究而获 1931 年生理学或医学奖金。1932 年分离出第一种黄酶，即参与细胞脱氢反应的黄素蛋白，发现的黄酶是与黄素嘌呤二核苷酸协同作用。1935 年发现另一种脱氢辅酶，即尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸。这些发现大大推动了酶学和蛋白质化学以及生物氧化的研究，同时也推进了体内新陈代谢的研究发展。

1935 年 Schoenheimer 和 Rittenberg 应用示踪元素研究代谢作用的工作，实验结果证实了恩格斯名言：“生物每一瞬间是它自身，同时又是别的东西。”从此以后，示踪元素成为生物化学研究工作中经常应用的一项技术。英籍德裔生物化学家 S·H·Krebs 发现三羧酸循环，对细胞代谢和分子生物学的研究做出了重要贡献。

1945—1955 年这一段时间中，英国物理学家 J·Kendrew 利用 X 射线测定了鲸肌血红蛋白的结构，英国物理学家 M·Pervtz 利用 X 射线分析马血红蛋白的结构，阐明了这两种晶体的空间结构，这是在蛋白质结构研究中的又一重大贡献。美国化学家 L·Pauling，确定了蛋白质分子中的氢键和螺旋结构。他还研究了镰刀形红细胞贫血症，提出了分子病的名称。

英国生物学家，F·Sanger，经 10 年的研究，于 1955 年完成了牛胰岛素蛋白质一级结构的分析，这项工作是一项划时代的贡献。1965 年我国首次用化学合成方法成功地完成了具有生物活性的蛋白质——牛胰岛素结晶。

F·Lipmann 在鸽肝浸出物中发现一种具催化性而又耐热因子，1947 年分离成功，1953 年确定其分子结构，并定名为辅 A。

1944 年加拿大细菌学家 O·Avery 等人发表了著名的肺炎球菌的转化实验，结果证明 DNA 是细胞的基本遗传物质。1946 年英国物理学家 M·Wilkins 完成了对 DNA 的 X 射线衍射研究，这对确定 DNA 的分子结构是至关重要的。1953 年 J·Watson 和 F·Crick 创造性地提出了 DNA 分子的双螺旋结构模型以及遗传的分子生物学基础。

近三四十年不，由于大量的物理学家、化学家、遗传学家等参加到生命的化学研究领域，使生物化学突飞猛进。首先是建立了许多生物化学研究的先进技术和方法，例如，



在分离和鉴定各种化合物时,有各式各样敏感而特异的电泳法 (electrophoresis)及层析法 (chromatography), 还有特别适用于分离生物大分子的超速离心法 (ultracentrifugation); 在测定物质的化学组成时,可使用自动分析仪,如氨基酸自动分析仪、核酸自动分析仪、氨基酸顺序分析仪、核酸合成仪、多肽合成; 在测定物质的化学组成时,可使用自动分析仪,如氨基酸自动分析仪、核酸自动分析仪、氨基酸顺序分析仪、核酸合成仪、多肽合成仪等。还有一些近代物理的方法和仪器 (如红外、紫外、X-射线等各种分析仪器), 可供测定生物大分子结构和性质。近年来生物化学的主要成就如下:

法国生物学家 F·Jacob 和法国生物化学家、遗传学家 J·Monod, 于 1960 年发现操纵子 (operon) 的基因集团能影响 mRNA 的合成, 从而调节其他基因的功能。在微生物界 Operon 普遍存在。1961 年他们提出使核酸 mRNA 的存在,说明其碱基序列与染色体上的 DNA 的碱基序列互补; 并且假定 mRNA 将编码在碱基序列上的遗传信息带到蛋白质的合成场所——核糖体 (ribosomes), 在此翻译成氨基酸序列。

1961 年 Crick 证明每条 DNA 长链中的碱基,每三个构成一组,称三联体密码,标示着蛋白质分子中的氨基酸残基的位置。1961—1966 年 M·Nirenberg 和 Ochoa·Khorana 搞清楚了全部 64 个遗传密码。1965 年 Holleg 完成了酵母 tRNA<sup>Ala</sup> 的一级结构测定,这是第一个核酸酸顺序分析。后来证明所有 tRNA 的结构均相似。1970 年 Temin 和 Baltimore 同时从鸡劳氏肉瘤病毒和小鼠白血病病毒中发现了逆转录酶。这一发现补充和发展了生物中心法则。在核酸的结构与功能的研究中起了重要作用。1970 年 Smith 和 Nathans 发现第二类限制性内切酶。限制性内切酶的发现和应用为 DNA 的结构阐明和基因工程提供了强有力的工具,被誉为了一项具有革命性意义的发现。

1977 年 Sanger 在实验室又完成了由 5375 个核苷酸组成的噬菌体  $\phi$ X174DNA 的一级结构分析,为遗传物质的结构与功能的研究又迈出了重要的一步。

1983 年我国生物化学研究所通过协作,采用有机合成和酶促合成相结合的方法,首次完成了酵母 tRNA<sup>Ala</sup> 的人工合成。此外,近年不我国在酶的作用机理、血红蛋白变异、生物膜结构功能、生物工程等方面都做出了贡献; 这些研究具有国际水平。

近 20 多年来在生物化学的基础上发展起来的分子生物学和分子遗传学是生物科学中进展极快的两门新兴学科,尤其在约 80 年代期间发展起来的生物工程或称生物、技术 (Biotechnology), 将对人类社会产生巨大的经济效益和社会效益。生物工程包括遗传工程或称基因工程、酶工程、蛋白质工程、生化工程、发酶工程、细胞工程等。这些工程应用于人类的食品和健康,应用于动物饲料和疾病的治疗与预防,污水和废物的处理以及生物电子学等。目前世界各国,特别是欧美、澳大利亚和日本等国家特别重视,企业发达,成就显著。现在我国也很重视生物工程的理论研究,已被列为国家重点发展的高技术之一。所以,生物化学和生物工程具有广阔、迅速的发展前景。

### 三、生物化学与其他学科的关系。

生物化学是在 19 世纪末和 20 世纪初才成为一门独立的学科。也就是说,生物化学是在物理学、化学、生物学的基础上发展起来的一门边缘学科。它是利用物理和化学方法研究生命的化学,所以它与物理学,化学及生物各个学科关系非常密切。

生物体有很多种,如人体、动物体、植物体、微生物体等,所以,生物化学有的研

究人体、有的研究动物体，也有研究植物体和微生物的。它们之间有差别，但也有共同之处。因此，生物化学是一门生物基础学科，也是一门医学和农学基础学科。它在医药、卫生、农业、畜牧业及工业等方面都有应用。

生物化学是在有机化学和生理学的基础上发展起来的，一直到现在它仍与有机化学及生理学之间的关系密切。了解生物分子的结构和性质，并将其合成，乃是有机化学和生物化学的共同课题。在分子水平上弄清生理功能，显然是生理学与生物化学的共同目的。

微生物学 (Microbiology) 及免疫学 (immunology)，在研究病原微生物的代谢、病毒 (vi-rus) 的化学本质、以及防治它们的措施等、都要应用生物化学的知识和技术。就免疫学而言，不论是体液免疫 (humoral immunity)，还是细胞免疫 (cellular immunity)，都必须在分子水平上，才能阐明其机理，近年来有一些生物化学工作都常以微生物为材料，尤其以细菌为研究材料，这样，一方面可验证在动物体内得到的结果，另一方面由于细菌繁殖生长极其迅速，为在分子水平上研究遗传提供了有利条件，从而派生出了分子遗传学和遗传工程。由此可以看出，生物化学与微生物学、遗传学的关系是非常密切的。

生物化学与生物物理学，近代药理学都有密切联系。生物化学不仅在医药、卫生、农业方面应用广泛，在工业方面，如食品工业、酿造、制药、生物制剂和制备以及皮革上都有广泛的应用。

#### 四、学习生物化学的主要参考书和文献

〔1〕 Alber L. Lehninger, Biochemistry The Molecular Basis of Cell Structure and Function, Worth Publishers Inc, 2nd ed 1975 年。任邦哲、卢惠霖、周衍椒译，生物化学 (细胞结构和功能的分子基础)，科学出版社，1981 年。

〔2〕 Geoffrey Zubay, Biochemistry, Addison-Wesley Publishing, reprinted with correction, 1984 年，曹凯鸣、李玉民、顾其敏译，生物化学，复旦大学出版社，1989 年第 1 版。

〔3〕 Lubert Stryer, Biochemistry, Second edition, W. H. Freeman and Company. 唐有祺、张惠珠、吴相钰等译，生物化学，北京大学出版社，1990 年。

〔4〕 Wilian K. Stephenson, Concepts in Biochemistry, Second edition, John Wiley and Sons 1978 年。

〔5〕 A. White P. Handler, & E. L. Smith, Principles of Biochemistry, Fifth Edition, 1973 年。南开大学生物化学教研室译，生物化学原理，科学出版社，1978 年。

〔6〕 沈同、王镜岩等编著，生物化学，高等教育出版社，1990 第 2 版。

〔7〕 张昌颖，生物化学，人民卫生出版社，1986 年。

〔8〕 聂剑初、吴国利等，生物化学简明教程，高等教育出版社 1988 年。

〔9〕 大连轻工学院主编，生物化学，轻工业出版社，1985 年。

〔10〕 密怀风，生物化学，南开大学出版社，1990 年。

〔11〕 郑集，普通生物化学，高等教育出版社，1985 年。

〔12〕 沈仁权、顾其敏等，基础生物化学，上海科技出版社，1980 年。

〔13〕 王德宝、祁国荣，核酸，科学出版社。

- (14) 鲁子贤,蛋白质化学, 科学出版社.
- (15) 余微明、祁国荣, 代谢(一), 糖代谢及其调控及核酸代谢.
- (16) 孙册、莫汉庆,代谢(二), 糖蛋白与蛋白聚糖结构.
- (17) J· N· Daridson and W· E· Cohn(eds), progress in nucleic Acid Research and Molecular Biology, Academic press, Inc, New York.
- (18) S· P· Colowick and N· O· Kaplan(eds), Methods in Enzymology Academic Press, Inc, New York.
- (19) ICN—UCLA, symposium on Molecular and cellular Biology, Academic Press, Inc, New York.
- (20) J· M· Luck 等(eds), Annual Review of Biochemistry, Annal Reviews, Inc, Palo Alto California.
- (21) Analytical Biochemistry.
- (22) Biochemical and Biophysical Research Communications.
- (23) Biochemistry.
- (24) Journal of Biochemistry.
- (25) Journal of Molecular Biology.
- (26) 生物化学与生物物理学报.
- (27) 生物化学与生物物理进展.
- (28) 生物化学杂志
- (29) 生命的化学.
- (30) 生物科学动态.
- (31) 科学通报.
- (32) 实验生物学报.
- (33) 细胞生物学杂志.
- (34) 遗传学报.

# 目 录

|                         |         |
|-------------------------|---------|
| 绪论 .....                | ( 1 )   |
| 第一章 蛋白质的结构和功能 .....     | ( 1 )   |
| 第一节 蛋白质的生物功能 .....      | ( 1 )   |
| 第二节 蛋白质的化学组成 .....      | ( 4 )   |
| 第三节 蛋白质的结构 .....        | ( 12 )  |
| 第四节 蛋白质的性质 .....        | ( 27 )  |
| 第五节 蛋白质分子结构与功能的关系 ..... | ( 31 )  |
| 第六节 蛋白质的分类 .....        | ( 35 )  |
| 第七节 蛋白质的分离、纯化和鉴定 .....  | ( 37 )  |
| 第二章 酶学基础 .....          | ( 45 )  |
| 第一节 酶的化学本质 .....        | ( 45 )  |
| 第二节 酶的催化特征 .....        | ( 49 )  |
| 第三节 酶的命名与分类 .....       | ( 50 )  |
| 第四节 酶的催化机理 .....        | ( 53 )  |
| 第五节 酶催化的基本动力学 .....     | ( 58 )  |
| 第六节 影响酶反应的因素 .....      | ( 65 )  |
| 第七节 寡聚酶与调节酶 .....       | ( 70 )  |
| 第八节 固定化酶的原理与应用 .....    | ( 74 )  |
| 第三章 维生素和辅酶 .....        | ( 79 )  |
| 第一节 维生素的产生和发展 .....     | ( 79 )  |
| 第二节 水溶性维生素 .....        | ( 80 )  |
| 第三节 脂溶性维生素 .....        | ( 90 )  |
| 第四章 糖类的分子结构及其代谢 .....   | ( 97 )  |
| 第一节 糖类的化学结构 .....       | ( 97 )  |
| 第二节 代谢总论 .....          | ( 105 ) |
| 第三节 多糖的酶促降解 .....       | ( 106 ) |
| 第四节 糖的分解代谢 .....        | ( 108 ) |
| 第五节 糖的合成代谢 .....        | ( 132 ) |

|     |                       |       |
|-----|-----------------------|-------|
| 第六节 | 糖代谢的调节 .....          | (137) |
| 第五章 | 生物氧化 .....            | (145) |
| 第一节 | 线粒体的结构与功能 .....       | (145) |
| 第二节 | 自由能 .....             | (147) |
| 第三节 | 生物氧化中的二氧化碳 .....      | (149) |
| 第四节 | 生物氧化中水的生成 .....       | (151) |
| 第五节 | 氧化磷酸化作用 .....         | (156) |
| 第六节 | 线粒体外的氧化系统 .....       | (164) |
| 第七节 | 微生物中的氧化系统 .....       | (167) |
| 第六章 | 脂类代谢 .....            | (170) |
| 第一节 | 脂类的化学与生物功能 .....      | (170) |
| 第二节 | 脂类的酶促降解 .....         | (175) |
| 第三节 | 脂类的分解代谢 .....         | (177) |
| 第四节 | 酮体的形成和利用 .....        | (185) |
| 第五节 | 脂肪的合成代谢 .....         | (187) |
| 第六节 | 磷脂的代谢 .....           | (198) |
| 第七节 | 胆固醇的代谢 .....          | (203) |
| 第七章 | 蛋白质降解和氨基酸代谢 .....     | (209) |
| 第一节 | 蛋白质的降解 .....          | (209) |
| 第二节 | 氨基酸的分解代谢 .....        | (212) |
| 第三节 | 氨基酸的合成 .....          | (222) |
| 第四节 | 氨基酸合成代谢的调节 .....      | (231) |
| 第五节 | 氨基酸、糖和脂肪代谢的相互关系 ..... | (237) |
| 第八章 | 核酸的化学 .....           | (240) |
| 第一节 | 核酸的概念及发展简史 .....      | (240) |
| 第二节 | 核酸的化学组成 .....         | (242) |
| 第三节 | 脱氧核糖核酸 .....          | (247) |
| 第四节 | 核糖核酸 .....            | (258) |
| 第五节 | 核酸的水解 .....           | (265) |
| 第六节 | 核酸、核苷酸的主要理化性质 .....   | (270) |
| 第七节 | DNA 的顺序组织 .....       | (277) |
| 第八节 | 核酸一级结构的测定 .....       | (281) |

|      |                          |       |
|------|--------------------------|-------|
| 第九节  | 核酸及核苷酸类的分离提纯 .....       | (284) |
| 第九章  | 核苷酸代谢 .....              | (287) |
| 第一节  | 嘌呤核苷酸的生物合成 .....         | (289) |
| 第二节  | 核苷酸的生物合成 .....           | (290) |
| 第十章  | 核酸的生物合成 .....            | (304) |
| 第一节  | DNA 的生物合成 .....          | (304) |
| 第二节  | DNA 的损伤、修复、重组与基因工程 ..... | (317) |
| 第三节  | RNA 的生物合成 .....          | (322) |
| 第十一章 | 蛋白质的生物合成 .....           | (334) |
| 第一节  | 中心法则 .....               | (334) |
| 第二节  | 遗传密码 .....               | (335) |
| 第三节  | 核糖体 .....                | (341) |
| 第四节  | 蛋白质合成的分子机制 .....         | (346) |
| 第十二章 | 基因表达调控 .....             | (358) |
| 第一节  | 原核生物基因表达调控 .....         | (358) |
| 第二节  | 真核基因的表达调控 .....          | (366) |
| 第三节  | 基因表达调控研究的最新进展 .....      | (374) |
| 第十三章 | 次生代谢 .....               | (380) |
| 第一节  | 次生代谢概述 .....             | (380) |
| 第二节  | 由乙酸产生的次生代谢产物 .....       | (384) |
| 第三节  | 由甲瓦龙酸产生的次生代谢产物 .....     | (391) |
| 第四节  | 氨基酸的次生代谢产物 .....         | (393) |
| 第五节  | 核苷类次生代谢产物 .....          | (400) |



# 第一章 蛋白质的结构与功能

## 第一节 蛋白质的生物功能

19 世纪中叶, 随着化学这门学科的兴起, 蛋白质(Protein)也成了科学工作者的研究对象。并且一开始人们就注意到它在生物体中的重要作用。但是, 开始研究它时, 并没有叫它蛋白质, 而用了很多别的名字。直到 20 世纪初, 才被生物化学家统一命名为蛋白质。

蛋白质是由 20 种天然氨基酸残基以肽键连接的生物高分子。有些蛋白质完全由氨基酸残基构成, 称为简单蛋白质, 如卵清蛋白、核糖核酸酶; 有些蛋白质除了蛋白质部分外, 还含有辅基或其他分子, 称为结合蛋白质, 如血红蛋白、核蛋白。

在人们对蛋白质研究进程中, 取得了许多重大成果:

1820 年, 首次从蛋白质(即明胶)中分离出氨基酸—甘氨酸。

1861 年, 第一次获得蛋白质结晶—血红蛋白。

1902 年, 提出蛋白质多肽链的学说。

1926 年, 第一次获得酶的结晶—脲酶, 并证明它是蛋白质。

20 世纪 30—40 年代, 提出了蛋白质变性理论, 超速离心和电泳应用于蛋白质研究。

1941—1944 年, 发明了分配层析技术, 并用于氨基酸分析。

1949—1950 年, 用于鉴定 N—末端氨基酸残基法, 建立了氨基酸序列分析技术。

1952 年, 提出了蛋白质螺旋结构模型。

1953 年, 首次建立了胰岛素 A、B 链的氨基酸序列。

1958 年, 发明了氨基酸自动分析仪。

1960 年, 阐明了蛋白质第一个三级结构。

1965 年, 我国首先人工合成了具有生物学活性的蛋白质——牛胰岛素。

60 年代以后, 对蛋白质研究全面进行, 蛋白质结构和功能的关系不断被揭示出来。许多研究成果已广泛地应用于工业、农业、医疗等领域。

目前已发现数以万计的蛋白质, 具有多种生物学功能(表 1—1)。随着蛋白质化学研究的不断发展, 有关生物学奥秘将会不断发现, 表 1—1 将会不断地充实。

表 1—1 蛋白质生物学功能分类表

活性蛋白质包括生命活动过程中一切有活性的蛋白质, 以及他们的前体。绝大部分蛋白质属于此类。可以分属下列各种种类。

酶: 具有催化活性的蛋白质, 种类繁多。生物体内几乎所有的化学反应都由酶催化进行, 如蛋白酶、淀粉酶等。

激素蛋白: 具有调节机体各种代谢过程的蛋白质和相应的前体, 如胰岛素等。

运输和贮存蛋白质: 生物体内有专一运输各种小分子、离子或电子的蛋白质, 如血红蛋白、肌红蛋白等。

运动蛋白: 具有使生物体运动的蛋白质, 如肌动蛋白、肌球蛋白等。

续表 1-1

**防御蛋白和病毒外壳蛋白:** 在这一类蛋白质中, 有一类是防御异物侵入体内的功能蛋白质。如各种免疫球蛋白。血纤维蛋白和它的前体是另一类防御功能的蛋白质, 它的功能是防止体液大量损失和异物侵入。此外, 病毒外壳蛋白不能简单地认为是防御, 但有其相似之处, 故归于此类。

**受体蛋白:** 接受和传递调节信息的蛋白质, 如一系列专一地接受各种激素的受体蛋白。蛋白质类激素受体在细胞膜上, 甾体激素类的受体在细胞内。接受外界刺激的蛋白质—感觉蛋白也可归于此类, 如视网膜上的视色素, 味蕾上的味觉蛋白质等, 此外还有许多药物的受体蛋白。

**控制生长和分化的蛋白质:** 参与生长和分化调节的各种蛋白, 如组蛋白、阻遏蛋白等。各种生长因子也归于此类。

**毒蛋白:** 侵入动物体引起各种中毒症状甚至死亡的异物蛋白质, 如细菌毒素和植物毒素等。

**膜蛋白:** 存在于细胞膜上的, 具有生物学活性的蛋白质。这类蛋白质大多数是脂溶性而水不溶的。结构上具有自己的特征。

**非活性蛋白质:** 主要包括一大类担任生物的保护或支持作用的蛋白质, 从现有的了解看, 都是不具有生物活性的蛋白质, 主要分下列几种。

**胶原:** 哺乳类动物皮肤的主要成分, 一般不溶解。从化学结构看, 脯氨酸和羟脯氨酸含量特别高。由非硫—硫键的侧链间的化学键把肽链连接起来。

**角蛋白:** 一类化学性质十分稳定的, 含硫—硫键特别多的蛋白质。一般条件下都不水解, 其功能是保护作用, 或加强机械强度, 如毛、发、羽、角等。

**弹性蛋白:** 存在于血管壁、韧带处, 性质与胶原类似。其主要作用是机体的支持和润滑。

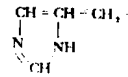
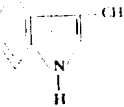
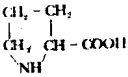
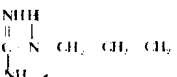
**丝心蛋白:** 一般不溶, 含丝氨酸特别多。蚕丝去丝胶后的纤维状物就是它。

此外还有网硬蛋白等。

表 1-2 不同蛋白质中氮元素百分含量

| 分类    | N%    | 分类    | N%    |
|-------|-------|-------|-------|
| 血清白蛋白 | 15.80 | 小麦全蛋白 | 18.58 |
| 卵蛋白   | 15.76 | 大麦全蛋白 | 17.15 |
| 乳球蛋白  | 16.00 | 大米全蛋白 | 16.81 |
| 麸蛋白   | 17.66 | 玉米全蛋白 | 16.00 |
| 组蛋白   | 17.90 | 花生全蛋白 | 18.32 |
| 鲑精蛋白  | 30.70 | 大豆全蛋白 | 17.51 |
| 明胶    | 18.14 | 乳全蛋白  | 15.87 |

表 1—3 天然氨基酸的分类表

| 类别               | 名称                | 英文名                   | 英文代号          | 中文代号   | 氨基酸 R—基团                                                                              |                                                                                          |
|------------------|-------------------|-----------------------|---------------|--------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| 中性氨基酸            | 脂肪族侧链氨基酸          | 甘氨酸                   | glycine       | Gly(G) | 甘                                                                                     | $\begin{array}{c} \text{H}- \\ \text{CH}_2- \end{array}$                                 |
|                  |                   | 丙氨酸                   | alanine       | Ala(A) | 丙                                                                                     | $\begin{array}{c} \text{CH}_3- \\ \text{CH}- \end{array}$                                |
|                  |                   | 缬氨酸 <sup>(1)</sup>    | valine        | Val(A) | 缬                                                                                     | $\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \end{array} \rangle \text{CH}-$             |
|                  |                   | 亮氨酸 <sup>(1)(2)</sup> | leucine       | Leu(L) | 亮                                                                                     | $\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \end{array} \rangle \text{CH}-\text{CH}_2-$ |
|                  |                   | 异亮氨酸 <sup>(1)</sup>   | isoleucine    | Ile(I) | 异亮                                                                                    | $\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3-\text{CH}_2 \end{array} \rangle \text{CH}-$ |
|                  |                   | 天冬酰胺                  | asparagine    | Asp(N) | 天—NH <sub>2</sub>                                                                     | $\text{N}_2\text{NOC}-\text{CH}_2-$                                                      |
|                  |                   | 谷氨酰胺                  | glutamine     | Gln(G) | 谷—NH <sub>2</sub>                                                                     | $\text{H}_2\text{NOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$                                          |
|                  | 含硫氨基酸             | 半胱氨酸                  | cystein       | Cys(C) | 半胱                                                                                    | $\text{HS}-\text{CH}_2-$                                                                 |
|                  |                   | 蛋氨酸 <sup>③④</sup>     | methionine    | Met(M) | 蛋                                                                                     | $\text{CH}_3-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$                                          |
|                  | 芳香族氨基酸            | 丝氨酸                   | serine        | Ser(S) | 丝                                                                                     | $\text{HO}-\text{CH}_2-$                                                                 |
| 苏氨酸 <sup>①</sup> |                   | threonine             | Thr(T)        | 苏      | $\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{CH}- \\   \\ \text{OH} \end{array}$               |                                                                                          |
| 芳香族氨基酸           |                   | 苯丙氨酸 <sup>①</sup>     | phenylalanine | Phe(F) | 苯丙                                                                                    |       |
|                  |                   | 酪氨酸                   | tyrosine      | Try(Y) | 酪                                                                                     |      |
| 杂环氨基酸及亚氨基酸       | 组氨酸               | histidine             | His(H)        | 组      |  |                                                                                          |
|                  | 色氨酸 <sup>①</sup>  | tryptophane           | Try(W)        | 色      |  |                                                                                          |
|                  | 脯氨酸 <sup>③④</sup> | proline               | Pro(P)        | 脯      |  |                                                                                          |
|                  | 酸性氨基酸             | 天冬氨酸                  | aspartic acid | Asp(D) | 天                                                                                     | $\text{HOOC}-\text{CH}_2-$                                                               |
| 碱性氨基酸            | 谷氨酸               | glutamic acid         | Glu(E)        | 谷      | $\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$                                                |                                                                                          |
| 多氨基氨基酸           | 精氨酸               | arginine              | Arg(R)        | 精      |  |                                                                                          |
|                  | 赖氨酸 <sup>①</sup>  | lysine                | Lys(K)        | 赖      | $\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$                 |                                                                                          |

注:①人必需氨基酸。其中组氨酸和精氨酸人体虽能合成,但不敷机体需要。②亮氨酸亦称白氨酸,蛋氨酸亦称甲硫氨酸。③脯氨酸是亚氨酸。④非 R—基团,是脯氨酸分子结构式。