



普通高等教育“十一五”国家级规划教材



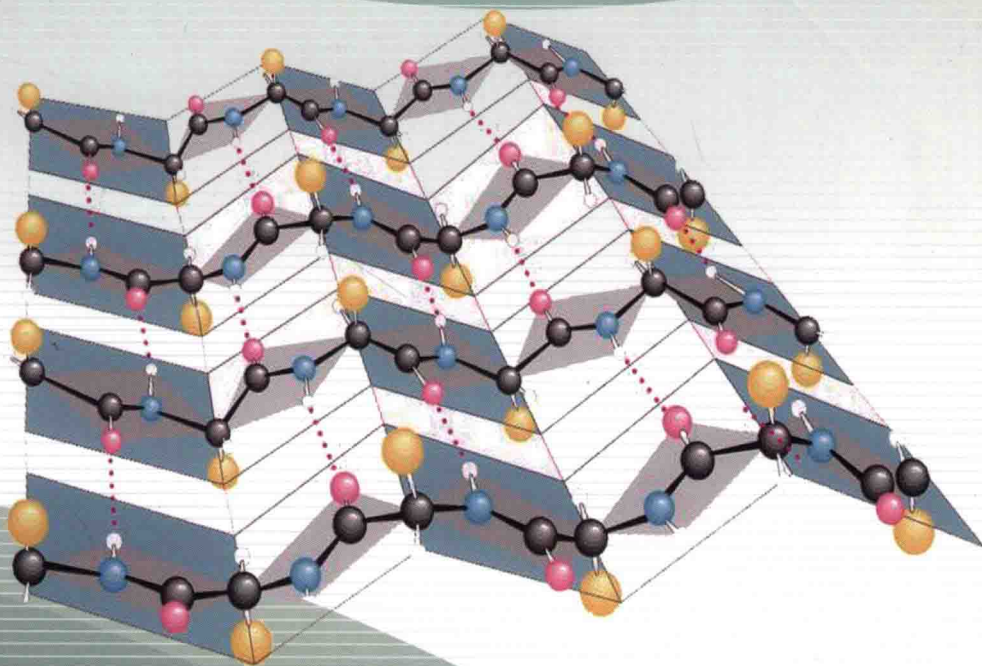
高等农林教育“十三五”规划教材

# 生物化学

BIOCHEMISTRY

(第3版)

刘国琴 杨海莲 主编



中国农业大学出版社

China Agricultural University Press

普通高等教育“十一五”国家级规划教材  
高等农林教育“十三五”规划教材

# 生物化学

第3版

刘国琴 杨海莲 主编

中国农业大学出版社

· 北京 ·

## 内 容 简 介

生物化学是一门在分子水平研究生命体的化学结构与化学变化、用化学术语解释生命本质的动态科学。

本书是面向生物学专业编写的理科教材。内容包括3部分:首先,重点讨论了蛋白质、核酸、酶、糖类和脂质等生物大分子的结构、功能以及结构与功能之间的关系,同时介绍了这些生物大分子的重要生物化学性质及相关分离、分析技术的基本原理和应用特点;其次,对糖类、脂质、氨基酸、核苷酸的分解代谢和合成代谢及其代谢调节进行了系统、概要介绍;最后,主要以原核生物为例讨论了从DNA到RNA再到蛋白质的遗传信息流的分子机制。同时,在各章中插入了知识拓展框和典型习题,体现了内容的新颖性、趣味性和实用性。

本书内容编写精炼、前后呼应、富有逻辑、图文并茂、双色印制,适合作为生物科学专业理科教材,同时也适合医学和大农学类相关专业本科生使用。

### 图书在版编目(CIP)数据

生物化学/刘国琴,杨海莲主编.—3版.—北京:中国农业大学出版社,2019.1  
ISBN 978-7-5655-2167-6

I. ①生… II. ①刘…②杨… III. ①生物化学-高等学校-教材 IV. ①Q5

中国版本图书馆CIP数据核字(2018)第302966号

书 名 生物化学(第3版)

作 者 刘国琴 杨海莲 主编

策划编辑 潘晓丽

责任编辑 田树君

封面设计 郑川

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路2号

邮政编码 100193

电 话 发行部 010-62818525,8625

读者服务部 010-62732336

编辑部 010-62732617,2618

出版部 010-62733440

网 址 <http://www.caupress.cn>

E-mail [cbsszs@cau.edu.cn](mailto:cbsszs@cau.edu.cn)

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2019年5月第3版 2019年5月第1次印刷

规 格 787×1092 16开本 27.75印张 690千字

定 价 78.00元

图书如有质量问题本社发行部负责调换

主 编 刘国琴 杨海莲

副主编 韩海棠 董江丽 马静芳 李 菡

编 者 刘国琴(中国农业大学)  
杨海莲(中国农业大学)  
韩海棠(中国农业大学)  
董江丽(中国农业大学)  
马静芳(甘肃农业大学)  
李 菡(山东农业大学)  
艾晓杰(上海交通大学)  
张少斌(沈阳农业大学)  
赵国芬(内蒙古农业大学)  
朱素娟(扬州大学)  
李今煜(福建农林大学)  
李 燕(上海水产大学)

## 第2版编写人员



主 编 刘国琴 张曼夫

副主编 杨海莲 马静芳 李 菡 艾晓杰

编 者 刘国琴(中国农业大学)  
杨海莲(中国农业大学)  
马静芳(甘肃农业大学)  
李 菡(山东农业大学)  
艾晓杰(上海交通大学)  
张少斌(沈阳农业大学)  
赵国芬(内蒙古农业大学)  
朱素娟(扬州大学)  
李今煜(福建农林大学)  
李 燕(上海水产大学)

主 编 张曼夫

编 者 (按姓氏笔画排序)

龙良启(华中农业大学)

刘国琴(中国农业大学)

张曼夫(中国农业大学)

程国华(沈阳农业大学)

郭蔼光(西北农林科技大学)

生命科学迅猛发展,与生物化学相关的新理论、新知识和新技术不断涌现。生物化学教材内容的及时更新对学生拓宽视野、跟踪学科前沿、激发创新意识具有重要意义。

本书此次再版,我们重点考虑解决如下3个问题:如何在完整保留原有知识体系的基础上,精炼有效地引入一些新理论、新知识和新技术,从而开拓学生的视野和创新意识?如何更多地将生物化学知识与人类生活实际相结合,从而激发学生学习生物化学的兴趣?如何引导学生通过各章的简短练习,更深刻地理解和掌握重点内容,从而提升分析问题和解决问题的能力?

此版教材在对部分章节内容进行修改的基础上,主要做了以下2方面的改动:①增加了27个知识拓展框。选择性地引入了生物化学学科深受关注的新成果,如:扩大遗传字母表的梦想;简要介绍了多种疾病治疗的生物化学基础,如流感、肿瘤、糖尿病酮症酸中毒、砷中毒、急性白血病、糙皮病、半乳糖血症、高尿酸血症以及心脏病、毒瘾戒除等;还介绍了一些生物化学应用技术,包括生物医学新材料,利用基因工程生产血清白蛋白,果蔬农药残留快速检测等。②在每章后分别加入了填空、单选和问答题3类典型习题,并附有答案。希望能够帮助学生提高生物化学学习效率,提升运用生物化学知识分析问题和解决问题的能力。知识拓展框、习题和答案的撰写工作由杨海莲、韩海棠和董江丽3位老师共同完成。此次再版组织工作由杨海莲老师负责。

第3版《生物化学》保持了第2版的基本框架结构,内容充实,语句通顺,编写精炼,富有逻辑,深度适中,重点突出,难点处理合适,图文并茂;本次修改中,杨海莲、韩海棠和董江丽3位老师阅读了大量学术期刊资料,结合自己多年的教学经验,认真选择有关内容,编写成文并附有出处,以知识拓展框的形式呈现出来,明显提升了该教材的新颖性、趣味性和实用性。原第2版教材中视频文件将做成二维码放在相应章节的习题前。该教材适合作为生物科学专业理科教材,同时也适合医学和大农学类相关专业本科生使用。

该书从第1版发展到第3版,得益于教育部、北京市教委、中国农业大学教务处和生物学院的多方支持,得益于近10所大学生物化学老师的参与,还得益于过去8年中许多读者对书中错误的指正,这里一并深表感谢。由于能力有限,相信书中一定还存在错误,竭诚希望广大读者批评指正。

编者

2018年8月于北京

进入 20 世纪,国家建设突飞猛进,生命科学快速发展,大学教材也版本频出。当今大学教材呈现多样性和高更新率的趋势,其原因众所周知。作为一部教材的编者,我们深知,写教材是一项神圣的工作,一项巨大的工程;一本合格的教材应该是:内容充实,语句通顺,形式新颖,编写精练,富有逻辑,深度适中,重点突出,难点处理合适,图文相应且一致。

生物化学是一门现代科学、动态科学和交叉科学,这些特点决定了《生物化学》教材的编写难度。在本书的编写中,我们首先拟定了整本书的章节内容,然后组织 9 所大学 10 名教学第一线老师,参考国内外多部生物化学教材,对张曼夫主编的《生物化学》(中国农业大学出版社,2002)进行了重新编写。全书共 18 章,编写分工如下:第一章(绪论)、第二章(蛋白质构件分子——氨基酸)和第三章(蛋白质结构与功能)由刘国琴编写;第四章(蛋白质的分离与鉴定)由张少斌编写;第五章(酶)由李菡编写;第六章(维生素与辅酶)和第十二章(脂质代谢)由李燕编写;第七章(糖类)和第十一章(糖代谢)由马静芳编写;第八章(核酸化学)由李今煜编写;第九章(脂类和生物膜)和第十章(生物能与生物氧化)由朱素娟编写;第十三章(氨基酸代谢)和第十四章(核苷酸代谢)由赵国芬编写;第十五章(DNA 合成)和第十六章(RNA 转录)由杨海莲和艾晓杰编写;第十七章(蛋白质生物合成)由杨海莲和马静芳编写;第十八章(代谢调节)由杨海莲和赵国芬编写。张曼夫在编写人员的组织过程中起了主导作用。

全书统稿工作由刘国琴完成。主要工作如下:对各章节从内容、文字到用图进行了认真筛选和大幅度修改,努力使内容精练,语言通顺,重点突出,富有逻辑性和系统性;对众多教学难点进行了恰当处理,如氨基酸滴定、蛋白质结构与功能的关系、DNA 拓扑学、酶促反应过渡态、抗体酶、酶的转换数、生物能学理论和跨膜信号转导等;对一些高难度生物化学研究技术原理进行了深入浅出的介绍,如 X 射线衍射技术、MALDI-TOF 和串联质谱等;在恰当的知识背景下引入了一些新概念、新进展,如分子马达、分子旋转、蛋白质组学、基因芯片、小分子 RNA、免疫沉淀、蛋白质“标签”和 DNA 甲基化等。在全书的内容安排和统稿过程中,杨海莲、李菡、马静芳和艾晓杰做了大量工作。

《生物化学》第 2 版适合作为生物学专业理科教材,同时也适合医学和大农学类相关专业本科生使用。该书能顺利出版,得益于北京市“中国农业大学生物化学优秀教学团队”和教育部“中国农业大学生物化学双语教学示范课程”建设经费的大力支持,以及中国农业大学等所有参编单位的大力支持。参加编写的 10 位教师分别来自中国农业大学、上海交通大学、山东农业大学、内蒙古农业大学、沈阳农业大学、甘肃农业大学、扬州大学、福建农林大学和上海水产大学。另外,此书在校稿和书图制作过程中还得到部分研究生或本科生的帮助,如王春艳、陈子激、贾薇、余跃洲和李晓等,这里一并表示感谢。

尽管作者在主观上想编写一本“合格”的教材,在实际编写中也尽了最大努力,仅统稿时间就长达两年,但由于能力有限,经验不足,书中一定存在不足或错误之处,竭诚希望广大读者批评指正。

编 者

2010年12月于北京

20 世纪是信息与生命科学的世纪,人才是科学发展的关键。我国高等学校担当了培养高等人才的历史任务。为了适应新世纪生物学的发展需要,各院校相继成立了细胞、分子生物学和生物技术等相关专业。教育部同时决定在全国高校建立生物学专业理科人才培养基地。中国农业大学生物学院于 1997 年获准建立生物学专业理科人才培养基地后进行了专业调整,重新制定了教学大纲。编者根据新教学大纲的要求和需要,参考近年国外生物化学教材的有关内容,组织编写了这本书。本书专业名词根据科学出版社出版的《英汉、汉英生物化学词汇》和《英汉生物学与生物工程词汇》编写。该书也是高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革项目(04-10)研究的成果。

根据教育部关于加强基础、淡化专业的改革精神,在篇幅可能的条件下,本教材突出水、糖、脂肪、氨基酸等生物分子的基本知识,重点加强了酶、核酸、蛋白质等生物大分子的功能与结构的描述,尽可能吸收近代生物化学发展的知识;内容编辑方式上也做了一些新的尝试,希望能给读者带来新鲜感。这是一本生物学专业理科教材,也可作为相关专业的研究生和生物科学研究工作者的参考书。

编写《生物化学》得到了中华农业科教基金的资助,同时也得到了中国农业大学、华中农业大学、西北农林科技大学、沈阳农业大学各级领导的关怀和支持,这里特别要感谢 Western Michigan University 的 J. Stenesh 教授和美国 New York Plenum 的 Press,我们在参考和引用他们出版的教材图表时,得到了他们的支持和授权。我国著名的生物化学家、中国科学院院士、中国农业大学教授阎隆飞先生生前对本书的编写给予了热情支持,并对编写大纲和内容都做了精心的指导,还亲自为本书写了推荐意见。中国农业大学生物学院生物化学与分子生物学系吴显荣教授也在百忙中审阅了大部分章节。李义平博士、袁克湖博士和乔素兰博士为本书绘制图表、校对等方面做了大量的工作。在此,我们向为这本书做过工作的老师、朋友和同学表示衷心感谢。

编者抱着一颗为教学工作尽心尽力做些工作的心情,组织了这本教材的编写工作,但主观愿望与实际能力总是有差距,教材中一定有不足甚至是错误的地方,希望广大读者不吝指出,以便再版时更正。

编者

2002 年 8 月 1 日



第一章 绪论	1
一、生物化学发展简史	1
二、生物分子的特性	4
三、水——生命的介质	5
第二章 蛋白质构件分子——氨基酸	10
第一节 氨基酸	10
一、蛋白质的基本结构单元是氨基酸	10
二、蛋白质标准氨基酸	10
知识拓展框 必需氨基酸和肿瘤代谢	14
三、非标准氨基酸	14
第二节 氨基酸性质	15
一、氨基酸的酸—碱性性质	16
二、氨基酸的化学反应	19
三、氨基酸的光学活性与构型	21
四、氨基酸的紫外光谱性质	22
第三节 氨基酸的分离分析	22
一、分配柱层析	23
二、纸层析	23
三、薄层层析	23
四、离子交换柱层析	24
第三章 蛋白质结构与功能	27
第一节 蛋白质一级结构	28
一、氨基酸以肽键连接形成蛋白质	28
二、多肽链的方向性及大小	29
三、蛋白质的氨基酸顺序具有特异性	30
四、蛋白质序列测定	31
五、蛋白质数据库与蛋白质序列比对分析	37
第二节 蛋白质二级结构	38
一、X射线衍射技术	38
二、多肽链折叠的空间限制	39

三、蛋白质二级结构·····	40
四、蛋白质超二级结构·····	42
知识拓展框 生物医学新材料——头发·····	44
第三节 蛋白质三级结构·····	45
一、多肽链的折叠与蛋白质变性·····	46
二、肌红蛋白的结构与功能·····	47
第四节 蛋白质四级结构·····	49
一、血红蛋白的四级结构·····	50
二、氧合血红蛋白和脱氧血红蛋白构象不同·····	50
三、血红蛋白亚基间有协同效应·····	51
四、H <sup>+</sup> 、CO <sub>2</sub> 以及 BPG 对血红蛋白结合氧的影响·····	52
五、镰刀形细胞贫血病的分子基础·····	53
第四章 蛋白质的分离与鉴定·····	56
第一节 蛋白质性质·····	56
一、蛋白质酸碱性质·····	56
二、蛋白质溶解度·····	56
三、蛋白质大小和形状·····	57
四、蛋白质胶体性质·····	57
五、蛋白质免疫化学性质·····	57
第二节 蛋白质分离纯化·····	58
一、根据溶解度差异分离蛋白质·····	59
二、根据分子大小差异分离蛋白质·····	60
三、根据电荷不同分离蛋白质·····	61
四、根据蛋白质吸附特性分离蛋白质·····	65
五、根据生物分子特异亲和力分离蛋白质·····	65
知识拓展框 基因工程生产人血清白蛋白之路·····	66
第三节 蛋白质鉴定·····	66
一、蛋白质分子质量鉴定·····	67
二、蛋白质免疫印迹分析·····	68
三、蛋白质定量分析·····	69
四、蛋白质纯度测定·····	70
知识拓展框 冷冻电镜技术和膜蛋白结构解析·····	71
第五章 酶·····	73
第一节 导论·····	73
一、酶催化作用的特点·····	74
二、酶的化学本质·····	75
三、酶的命名和分类·····	76
知识拓展框 嫩肉粉·····	78

第二节 酶活力测定 .....	78
一、酶活力 .....	78
二、酶活力测定的基本原则 .....	79
三、酶活力的表示 .....	79
四、酶活力追踪 .....	80
第三节 酶促反应动力学 .....	80
一、底物浓度对酶促反应速度的影响 .....	81
二、温度对酶促反应速度的影响 .....	85
三、pH 对酶促反应速度的影响 .....	85
四、抑制剂对酶促反应速度的影响 .....	86
知识拓展框 有机磷农药测定 .....	89
五、激活剂对酶促反应速度的影响 .....	90
第四节 酶催化机理 .....	90
一、酶的催化反应发生在活性中心 .....	90
二、酶专一性 .....	92
三、酶高效催化的机制 .....	93
知识拓展框 唾液酸苷酶抑制剂与流感 .....	97
知识拓展框 可卡因与抗体酶 .....	99
四、几种酶的作用机理 .....	100
第五节 酶活性调节 .....	103
一、别构调节 .....	104
二、酶的可逆共价修饰 .....	105
三、酶原激活 .....	107
四、调节蛋白 .....	108
五、同工酶 .....	108
第六章 维生素与辅酶 .....	112
第一节 水溶性维生素 .....	112
一、焦磷酸硫胺素和维生素 B <sub>1</sub> .....	112
二、FMN、FAD 和维生素 B <sub>2</sub> .....	113
三、辅酶 A 和维生素 B <sub>5</sub> .....	114
四、NAD <sup>+</sup> 、NADP <sup>+</sup> 和维生素 B <sub>3</sub> .....	115
知识拓展框 烟酸与糙皮病 .....	116
五、转氨酶的辅酶——磷酸吡哆醛是维生素 B <sub>6</sub> 的衍生物 .....	116
六、生物素 .....	117
七、四氢叶酸是维生素 B <sub>11</sub> 的衍生物 .....	118
八、维生素 B <sub>12</sub> 辅酶 .....	118
知识拓展框 人体维生素 B <sub>12</sub> 吸收和利用 .....	119
九、硫辛酸 .....	121

十、维生素 C .....	121
第二节 脂溶性维生素 .....	122
一、维生素 A .....	122
二、维生素 D .....	123
三、维生素 E .....	124
四、维生素 K .....	125
第七章 糖类 .....	127
第一节 单糖 .....	127
一、葡萄糖 .....	128
二、单糖的种类 .....	129
三、常见单糖 .....	129
四、单糖的重要衍生物 .....	132
第二节 寡糖 .....	134
一、双糖 .....	134
二、三糖 .....	135
三、四糖 .....	136
第三节 多糖 .....	136
一、同多糖 .....	136
二、杂多糖 .....	140
第四节 结合糖 .....	142
一、肽聚糖 .....	142
二、糖蛋白 .....	142
三、蛋白聚糖 .....	144
四、糖脂 .....	144
知识拓展框 糖基转移酶、ABO 血型与输血 .....	145
第八章 核酸化学 .....	148
第一节 核苷酸 .....	148
一、核苷酸的组成与种类 .....	148
二、核苷酸及其衍生物的其他功能 .....	150
第二节 DNA 结构 .....	152
一、DNA 的一级结构 .....	152
二、DNA 双螺旋结构 .....	155
三、DNA 螺旋构象具有多样性 .....	156
四、DNA 超螺旋 .....	159
五、DNA 的包装 .....	160
第三节 RNA 结构 .....	162
一、tRNA .....	163
二、mRNA .....	164

三、rRNA .....	165
第四节 核酸的性质 .....	166
一、核酸的水解 .....	166
二、核酸的酸碱性质 .....	169
三、核酸的紫外吸收 .....	169
四、核酸的变性与复性 .....	170
五、核酸的诱变与甲基化 .....	171
第五节 核酸的分离与鉴定 .....	171
一、核酸分离的一般原则 .....	171
二、核酸密度梯度超离心 .....	172
三、核酸电泳 .....	173
四、核酸分子杂交 .....	174
五、核酸柱层析 .....	175
六、DNA 序列测定 .....	175
第九章 脂类和生物膜 .....	179
第一节 生物体内常见脂类 .....	179
一、简单脂 .....	179
二、磷脂类 .....	184
三、萜类与类固醇 .....	187
四、结合脂类 .....	190
第二节 生物膜结构 .....	193
一、生物膜的化学组成 .....	193
二、生物膜结构 .....	194
第三节 生物膜功能 .....	198
一、生物膜作为渗透屏障使细胞局域化 .....	198
二、膜融合与膜泡运输 .....	198
三、小分子穿膜运输 .....	200
知识拓展框 乌本苷、 $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ ATP 酶与心脏病 .....	202
知识拓展框 SGLT 主动运输葡萄糖 .....	204
四、生物膜参与能量转换 .....	205
五、胞外信号的跨膜转导 .....	205
第十章 生物能学与生物氧化 .....	210
第一节 生物能学原理 .....	211
一、自由能变化是一个反应能否自发反应的根据 .....	211
二、从标准氧化还原电势差计算标准自由能变化 .....	211
三、从反应商和平衡常数计算自由能变化 .....	213
四、在热力学上不能自发进行的反应可以被有利反应所推动 .....	213
五、高能磷酸化合物 .....	214

六、ATP 是生物系统中自由能的“通用货币”	216
第二节 线粒体电子传递链	218
一、线粒体	218
二、电子传递链	218
三、电子传递链顺序的测定	223
知识拓展框 人类复合体 I 和线粒体疾病	225
第三节 氧化磷酸化作用	226
一、氧化磷酸化的储能效率	226
二、氧化磷酸化和电子传递相偶联	227
三、氧化磷酸化的能量偶联机理	227
四、氧化磷酸化的解偶联	228
五、ATP 合成机理	229
六、氧化磷酸化的调节	231
知识拓展框 无线粒体的真核生物	231
七、线粒体穿梭系统	232
第十一章 糖代谢	235
第一节 糖酵解	235
一、糖酵解反应历程	235
知识拓展框 砷酸与亚砷酸中毒	239
二、糖酵解过程中的化学计量与生物学意义	240
三、丙酮酸在无氧条件下的去路	241
知识拓展框 糖酵解与肿瘤	242
四、糖酵解途径的调控	242
五、糖酵解的其他底物	243
知识拓展框 半乳糖血症	244
第二节 柠檬酸循环	244
一、由丙酮酸形成乙酰 CoA	245
二、柠檬酸循环历程	246
三、柠檬酸循环的化学计量和特点	249
四、柠檬酸循环的调控	249
五、柠檬酸循环的生物学意义	250
六、柠檬酸循环的回补反应	250
七、乙醛酸途径	251
第三节 磷酸戊糖途径	252
一、磷酸戊糖途径的生化历程	252
二、磷酸戊糖途径的化学计量	255
三、磷酸戊糖途径的调节物是 $\text{NADP}^+$	256
四、磷酸戊糖途径的生物学意义	256

第四节 双糖和多糖的酶促降解	257
一、双糖的酶促降解	257
二、多糖的酶促降解	258
第五节 糖的生物合成	261
一、葡萄糖异生作用	261
二、蔗糖和多糖的生物合成	264
第十二章 脂质代谢	270
第一节 脂肪降解	270
一、哺乳动物脂肪的吸收、动员与转运	270
二、脂肪酸的分解代谢	271
知识拓展框 脂肪酸碳源	277
第二节 酮体代谢	277
一、酮体在肝脏中合成	278
二、酮体在线粒体中氧化分解	278
知识拓展框 糖尿病酮症酸中毒	279
第三节 脂肪合成	280
一、饱和脂肪酸的生物合成	280
二、脂肪酸的延长与去饱和	283
知识拓展框 能解热镇痛的阿司匹林	284
三、三酰甘油和甘油磷脂的合成	284
第四节 胆固醇代谢	286
一、胆固醇的生物合成	286
二、胆固醇的转化	288
知识拓展框 胆固醇与高血脂	289
第十三章 氨基酸代谢	291
第一节 蛋白质水解	291
一、食物蛋白质的摄取与水解	291
二、细胞内蛋白质的水解	292
第二节 氨基酸的降解与转化	294
一、氨基酸的转氨基反应和氧化脱氨	294
二、尿素循环(urea cycle)	296
三、葡萄糖—丙氨酸循环	298
四、碳骨架的去路	298
知识拓展框 天冬酰胺酶和急性白血病	299
知识拓展框 S-腺苷甲硫氨酸与肌萎缩性脊髓侧索硬化症	304
第三节 氨基酸生物合成	305
一、生物固氮	306
二、植物靠硝酸还原作用将土壤硝态氮转变为氨	306