

第二版前言

“生物化学”是我国高等院校生物科学、生物技术、农学、园艺、植物保护、动物科学、动物医学、林学等生物类相关专业的重要必修课程，是揭示生命现象化学本质与规律的核心学科。《生物化学》自第一版出版以来，受到广大师生和同仁的认可与支持。为适应学科发展趋势与高等教育新要求，我们对教材进行了全面修订，现介绍如下。

一、编写思路与整体框架

本教材的编写秉持“理论与技术并行，知识与应用并重”的核心理念，旨在夯实生物化学的理论与技术基础，突出其在现代农林、生命科学领域的应用价值，构建融基础理论、前沿技术、实践应用与科学思维于一体的知识体系。

全书共分十五章。绪论宏观介绍学科全貌；静态生物化学部分（第一至七章）系统阐述生命体的基本物质组成、结构、性质与功能，涵盖核酸、蛋白质、糖、脂质、酶、维生素与辅酶；动态生物化学部分（第八至十五章）聚焦生命体系的物质代谢、能量转化及遗传信息传递与调控过程，涵盖生物氧化与氧化磷酸化、新陈代谢、糖代谢、脂质代谢、核酸代谢、蛋白质代谢、次生代谢及代谢调控。

二、内容特色与编写创新

1. 结构清晰、体系完整。各章遵循“理论阐述—技术方法—领域应用—知识拓展—思考练习”的逻辑框架编排，由浅入深、层层递进。

2. 立足基础、彰显特色。在全面阐述生物化学经典理论与通用技术的基础上，着力强化与农林学科实际研究的结合。书中通过大量应用实例，将生物化学知识与作物遗传改良、森林资源利用、畜牧养殖疫病防控、农产品加工与贮藏等实际问题相结合，有助于学生提升将理论知识转化为解决专业领域复杂问题的能力。

3. 追踪前沿、启迪创新。书中单独设置的“知识拓展”栏目，介绍基因编辑（如 CRISPR/Cas 系统）、蛋白质组学、生物信息学、代谢工程等领域的最新进展，并融入科学探索精神的引导，以期拓宽学生视野、激发对生命科学的探索热情和创新思维。

4. 资源丰富、创新学习。本教材为纸质教材与数字教材融合出版的新形态教材，配备丰富的数字化学习资源：微课视频聚焦课程重难点，助力学生深化理解、巩固知识点；交互习题即时检验学习成效，帮助学生查漏补缺、强化知识掌握；3D 模型与动画生动再现生物大分子的微观结构与重要生命活动的动态过程，使抽象知识形象化、具体化；虚拟仿真实验直观还原实验过程，助力学生提升实操能力，方便进行自主学习与深度理解。配套数字教材获评“2024 年高等教育数字教材创新发展会议典型案例”，搭载 AI 学伴、交互学习、在线课程等功能，显著优化学习体验、提升学习效果。

三、编写团队与具体分工

本教材是集体智慧的结晶，编写过程中联合了国内 21 所院校的 38 位常年耕耘在教学、科

研一线的专业教师共同完成。具体分工如下：第一章，文安燕、左照江、许光治；第二章，林春、赵长江、于高波、杜茜；第三章，易辉玉、杨婉莹、胡小华；第四章，贾玉龙、牟少亮、楼轶、吴志卯、文安燕；第五章，艾育芳、马洪丽、向蓓蓓；第六章，左照江、许光治、牟少亮、赵伊英、齐琦；第七章，牟少亮、左照江、许光治；第八章，赵伊英、左照江、许光治；第九章，文安燕、楼轶、蔡汉阳、王文斐、胡君；第十章，史金铭、贾玉龙、贾博为；第十一章，马洪丽、艾育芳、魏金鹏；第十二章，赵长江、于高波、林春、侯力峰、黄冬梅；第十三章，杨婉莹、张文飞、易辉玉；第十四章，牟少亮、楼轶、吴志卯、文安燕；第十五章，王文斐、蔡汉阳、楼轶。全书由主编张灵玲负责大纲拟定、内容统稿及数字资源的统筹制作；陈美霞、陈疏影、蒋宇航、兰汉红、林鹏、林授锴、邢建宏、张若男参与资料收集、视频拍摄、案例打磨和审稿修改等工作；化学专业教师柳林对全书的化学方程式进行了严谨的审核。在此，向所有编委的辛勤付出致以崇高敬意。

本教材的编写与出版，同样离不开兄弟院校同行的热情帮助，以及科学出版社编辑团队的专业支持与高效协作，谨致谢忱。

四、期待与展望

生物化学是一门日新月异的活力学科，新发现、新技术层出不穷。尽管我们力求完美，但限于编者水平与经验，书中不足之处在所难免。诚挚期待各位读者、专家不吝赐教，将宝贵的批评与建议发送至主编邮箱：lingling00264@163.com，所有反馈将为我们后续的修订完善提供重要指引。

希望本教材能成为广大农林生物类学子探索生命奥秘的可靠向导，为培养具备扎实理论基础、卓越实践能力与创新精神的新时代人才贡献一份力量。

编者
2026年6月

第一版前言

“生物化学”是我国高等院校生物类相关专业的基础必修课程。本教材的编写以“理论与技术并行，知识与应用并重”的思路为出发点和落脚点，力争做到在夯实基本理论和技术的基础上，突出生物化学在农林学科领域的应用，并通过研究前沿和知识拓展培养学生的创新思维 and 实践能力。

全书共分十五章，除绪论外，总体上可划分为静态生物化学和动态生物化学：核酸、蛋白质、糖、脂质、酶、维生素与辅酶六章为静态生物化学部分；生物氧化与氧化磷酸化、新陈代谢、糖代谢、脂质代谢、核酸代谢、蛋白质代谢、次生代谢、代谢调控八章为动态生物化学部分。除绪论外，每章均按理论、技术、应用、知识拓展和思考题的框架编写，尤其注重介绍生物化学基础知识与农林领域实际研究相结合的应用部分，有助于培养学生发现问题和解决问题的能力；章末的知识拓展有助于学生理论联系实践、拓宽视野并激发对科学的探索精神；各章配套的思考题有助于学生进一步巩固学到的知识，融会贯通、加深理解；书中以二维码形式配备大量 3D 动画和 3D 模型，清晰再现了细胞的显微结构和生命周期中部分重要生命活动事件的过程。

本教材联合了国内 8 个农林领域相关院校 19 位有经验的专任教师共同参与编写，其中，18 位教师全部奋斗在“生物化学”教学一线，1 位化学专业教师（柳林）专门负责本教材化学方程式的编写工作。教材内容及教学课件编写分工为：第一章，文安燕；第二章，林春；第三章，易辉玉；第四章，贾玉龙；第五章，艾育芳；第六章，左照江、许光治；第七章，牟少亮；第八章，赵伊英；第九章，文安燕、楼轶、蔡汉阳；第十章，史金铭；第十一章，马洪丽；第十二章，赵长江、于高波；第十三章，杨婉莹；第十四章，牟少亮、楼轶；第十五章，王文斐。主编张灵玲负责大纲制定、全书统稿及数字资源制作。各位编者均在繁重的教学、科研工作外全力以赴，为本教材付出了辛勤的劳动。同时本教材也得到了兄弟院校同行、同事及科学出版社的大力支持和帮助，在此一并表示衷心感谢！

生物化学学科发展迅速，新成果不断涌现，加之编者水平和经验有限，书中难免有不足之处，恳请读者批评指正，真诚欢迎将宝贵意见发至主编邮箱：biochemistry22@126.com，以便再版时完善。

编 者
2022 年 2 月

目 录

第二版前言

第一版前言

第一章 绪论	1
第一节 生物化学的研究内容	1
一、研究生物体的物质组成、结构及性质	1
二、研究生物体的新陈代谢过程及调控	1
三、研究遗传信息的传递与表达	1
第二节 生物化学的形成与发展	2
第三节 近代生物化学在农林领域的发展与应用	2
一、农业	3
二、林业	3
三、畜牧业	3
第二章 核酸	5
第一节 概述	5
第二节 核酸的组成	5
一、戊糖	6
二、碱基	6
三、核苷	6
四、核苷酸	7
第三节 核酸的结构	8
一、一级结构	8
二、二级结构	10
三、三级结构	16
四、其他非编码 RNA 的结构与功能	18
第四节 核酸的性质	23
一、一般理化性质	23
二、紫外吸收性质	24
三、变性与复性	25
第五节 核酸研究的主要技术	26
一、分子杂交	26
二、基因编辑	28
第六节 核酸的研究与应用	29
一、基因组	29

二、基因组学	33
三、生物信息学	36
第三章 蛋白质	39
第一节 氨基酸	39
一、蛋白质氨基酸与非蛋白质氨基酸	39
二、氨基酸的结构	39
三、基本氨基酸的分类	39
四、氨基酸的理化性质	44
第二节 肽	48
一、肽键	48
二、肽与肽链	48
三、肽的理化性质	49
四、天然存在的活性肽	49
第三节 蛋白质的分类与理化性质	50
一、蛋白质的分类	50
二、蛋白质的理化性质	50
第四节 蛋白质的结构	53
一、一级结构	53
二、二级结构	53
三、结构域与三级结构	57
四、四级结构	57
第五节 蛋白质结构与功能的关系	58
一、蛋白质一级结构与功能的关系	58
二、蛋白质空间结构与功能的关系	59
第六节 蛋白质研究的主要技术	60
一、蛋白质的分离纯化	60
二、蛋白质的分子量计算	61
三、蛋白质结构测定	61
四、蛋白质互作	62
五、蛋白质组学	63
第七节 蛋白质的研究与应用	65
一、蛋白质研究简史	65
二、蛋白质的应用	65
第四章 糖	68
第一节 概述	68
一、分布	68
二、意义	68
第二节 糖的组成与结构	69
一、单糖	69

二、寡糖	69
三、多糖	70
四、糖缀合物	72
第三节 糖的性质	73
一、单糖	73
二、寡糖	74
第四节 糖的功能	74
一、生物体能量的主要来源	74
二、体内遗传物质的主要组成	75
三、物质代谢的骨架物质来源	75
四、特殊功能	75
第五节 糖研究的主要技术	75
一、微阵列技术	75
二、组学技术	75
第六节 糖的研究与应用	76
一、植物领域	76
二、微生物领域	76
三、动物领域	76
第五章 脂质	78
第一节 概述	78
一、定义	78
二、发现	78
三、分类	78
第二节 脂质的结构与性质	79
一、单纯脂	79
二、复合脂	82
三、异戊二烯类脂	85
第三节 脂质的功能	86
一、贮存脂	86
二、结构脂	87
三、活性脂	88
第四节 脂质研究的主要技术	90
一、提取	90
二、分离	90
三、分析	90
四、结构的测定	90
第五节 脂质的研究与应用	91
一、食品加工与保健领域	91
二、医药领域	91

三、日用化工领域	91
四、工业生产领域	92
五、农业生产领域	92
第六章 酶	94
第一节 概述	94
一、酶是生物催化剂	94
二、酶的化学本质	95
第二节 酶的组成及分类与命名	95
一、单纯酶和结合酶	95
二、单体酶、寡聚酶与多酶复合体	96
三、核酶与脱氧核酶	97
四、酶的分类、编号与命名	97
第三节 酶的结构特征	99
一、酶的活性中心	99
二、酶的专一性	100
三、酶催化专一性学说	101
第四节 酶的催化机制	101
一、酶高效性的实质是降低反应的活化能	102
二、过渡态稳定与酶催化效率	102
三、酶高效催化的化学机制	103
第五节 酶促反应动力学	106
一、底物浓度对酶促反应速率的影响	106
二、温度对酶促反应速率的影响	109
三、pH 对酶促反应速率的影响	109
四、激活剂对酶促反应速率的影响	109
五、抑制剂对酶促反应速率的影响	110
第六节 酶活力调节	116
一、别构调节	116
二、共价修饰	118
三、酶原激活	119
四、同工酶	120
第七节 酶的研究与应用	120
一、酶活力的测定	120
二、酶的分离纯化	122
三、酶工程简介	123
第七章 维生素与辅酶	126
第一节 概述	126
一、维生素的发现	126

二、维生素的作用	126
三、维生素的性质	126
第二节 水溶性维生素	126
一、维生素 B ₁	127
二、维生素 B ₂	127
三、维生素 B ₃	127
四、维生素 B ₅	127
五、维生素 B ₆	128
六、维生素 B ₇	129
七、维生素 B ₁₁	129
八、维生素 B ₁₂	129
九、维生素 C	129
十、硫辛酸	130
第三节 脂溶性维生素	130
一、维生素 A	130
二、维生素 D	131
三、维生素 E	131
四、维生素 K	131
第八章 生物氧化与氧化磷酸化	133
第一节 概述	133
一、生物氧化的概念	133
二、自由能的概念	134
三、高能化合物	135
第二节 电子传递链	136
一、电子传递链的概念	136
二、电子传递链的组成和分类	136
三、电子传递链各组分顺序的确定	139
第三节 氧化磷酸化	139
一、氧化磷酸化的概念	139
二、氧化磷酸化的机制	140
三、氧化磷酸化的解偶联及其抑制	142
四、线粒体穿梭系统	142
第九章 新陈代谢	146
第一节 概述	146
一、新陈代谢的发现	146
二、新陈代谢的概念和意义	146
三、新陈代谢的基本特征	146
第二节 分解代谢与合成代谢	147
一、分解代谢	147

二、合成代谢·····	149
三、分解代谢与合成代谢的关系·····	150
第三节 代谢研究方法及应用·····	150
一、代谢研究概述·····	150
二、经典研究方法·····	150
三、代谢组学·····	151
四、代谢研究的应用·····	155
第十章 糖代谢 ·····	159
第一节 糖的分解·····	159
一、多糖和寡糖的降解·····	159
二、糖酵解·····	161
三、三羧酸循环·····	166
四、戊糖磷酸途径·····	172
第二节 糖的合成·····	176
一、单糖的合成·····	176
二、寡糖的合成·····	180
三、多糖的合成·····	181
第三节 糖代谢的应用·····	182
一、食品领域·····	182
二、医药领域·····	182
三、农业领域·····	183
第十一章 脂质代谢 ·····	185
第一节 脂质的分解·····	185
一、脂肪的分解代谢·····	185
二、磷脂的分解代谢·····	193
三、胆固醇的分解代谢·····	194
第二节 脂质的合成·····	194
一、脂肪的生物合成·····	194
二、磷脂的生物合成·····	202
三、胆固醇的生物合成·····	204
第三节 脂质代谢的应用·····	206
一、在农业、林业、畜牧业中的应用·····	206
二、在日常膳食中的应用·····	207
三、在体重控制中的应用·····	207
四、胆固醇代谢途径关键酶在药物开发中的应用·····	208
第十二章 核酸代谢 ·····	210
第一节 核酸的分解·····	210
一、核酸的酶促降解·····	210

二、核苷酸的分解	211
三、碱基的分解	211
第二节 核苷酸的合成	213
一、嘌呤核苷酸的生物合成	213
二、嘧啶核苷酸的生物合成	216
三、脱氧核糖核苷酸的生物合成	218
四、其他核苷酸的生物合成	220
第三节 DNA 的生物合成	220
一、DNA 复制	221
二、RNA 逆转录	227
三、DNA 损伤、修复和突变	228
四、DNA 修饰与表观遗传	231
第四节 RNA 的生物合成	231
一、DNA 转录	231
二、RNA 复制	240
第五节 基因工程	241
一、概念	241
二、技术要件	241
三、技术流程	243
第六节 核酸代谢的应用	247
一、植物领域	247
二、医药和动物领域	248
三、微生物领域	248
第十三章 蛋白质代谢	251
第一节 蛋白质的分解	251
一、外源蛋白质的降解	251
二、内源蛋白质的降解	252
第二节 氨基酸的分解与转化	253
一、脱氨基作用	253
二、脱羧基作用	256
三、氨基酸分解产物的去向	258
第三节 氨基酸的合成	261
一、氨的同化	261
二、转氨基作用与氨基酸的合成	263
第四节 蛋白质的合成	267
一、蛋白质翻译体系	267
二、蛋白质的生物合成过程	272
第五节 蛋白质代谢的应用	278
一、农业领域	278

二、食品领域·····	278
三、畜牧领域·····	279
四、医药领域·····	279
第十四章 次生代谢·····	281
第一节 概述·····	281
第二节 次生代谢的主要类型·····	281
一、植物来源的次生代谢物·····	281
二、动物来源的次生代谢物·····	283
三、微生物来源的次生代谢物·····	284
第三节 次生代谢的主要途径·····	288
一、乙酸-丙二酸途径·····	288
二、甲羟戊酸途径·····	288
三、莽草酸途径·····	289
四、氨基酸途径·····	289
五、复合途径·····	290
第四节 次生代谢的应用·····	290
一、植物领域·····	290
二、医药和动物领域·····	290
三、微生物领域·····	290
第十五章 代谢调控·····	292
第一节 概述·····	292
第二节 代谢网络·····	292
一、糖代谢与蛋白质代谢的相互关系·····	292
二、糖代谢与脂质代谢的相互关系·····	293
三、脂质代谢与蛋白质代谢的相互关系·····	293
四、核酸与糖、脂质和蛋白质代谢的关系·····	294
五、代谢网络的基本特征·····	294
第三节 代谢调节·····	295
一、酶水平的调节·····	296
二、细胞水平的调节·····	298
三、激素水平的调节·····	299
四、神经水平的调节·····	300
主要参考文献·····	302

第一章 绪 论

第一节 生物化学的研究内容

生物化学 (biochemistry) 是研究生物体中化学进程的一门学科, 简称为“生化”。虽然生物体存在大量不同的生物分子, 但实际上大多数复合物 (或称聚合物) 分子是由相似的亚基 (又称为单体) 结合在一起形成的。每一类生物聚合物分子都有自己的一套亚基类型, 如蛋白质由 22 种氨基酸组成, 脱氧核糖核酸 (DNA) 由 4 种核苷酸构成。生物化学研究集中于重要生物分子的化学性质, 着重于酶促反应的化学机制。

生物化学的研究对象是有生命的生物体 (包括动物、植物及微生物等), 按研究对象分类, 可以分为动物生物化学、植物生物化学及微生物生物化学。若以生物不同进化阶段的化学特征为研究对象, 则称为进化生物化学或比较生物化学; 若以生理为研究对象, 则称为生理化学。此外, 根据不同的研究对象和应用场景, 生物化学还可分为多个分支, 如农业生物化学、工业生物化学、微生物生物化学、医学生物化学等。

生物化学是生物学与化学的一个分支学科, 主要应用化学的理论和方法研究生物体的化学组成及生命活动过程中的一切化学变化, 即生物体的分子结构与功能、物质代谢与调节及其在生命活动中的作用, 从分子水平上揭示生命的奥秘。因此, 学习生物化学的主要任务有以下 3 个方面。

一、研究生物体的物质组成、结构及性质

生物体的化学组成非常复杂, 从无机物到有机物, 从小分子物质到生物大分子。除了水和无机盐外, 活细胞主要由各种有机物构成, 包括蛋白质、核酸、多糖、脂肪及其他复合物。例如, 22 种编码氨基酸是构成蛋白质的基本结构单位或构件分子, 也参与许多其他结构物质和活性物质的组成。除了蛋白质、核酸、糖、脂质这 4 类生物大分子外, 还有有机酸、维生素、激素、生物碱及无机离子等物质, 它们都是生物体各种生命活动的物质基础。生物分子结构上分为不同层级 (如蛋白质的一至四级结构、核酸的链状/螺旋结构), 靠非共价键维系高级构象, 性质由结构直接决定 (如蛋白质的功能专一性、脂质的疏水两性、核酸的遗传稳定性), 结构的动态变化和层级复杂性, 进一步调控其功能精准度。

二、研究生物体的新陈代谢过程及调控

新陈代谢是生物活动的基本特征, 调控方式主要包含酶水平调控、激素调节、神经调节、细胞信号转导、环境与营养调节等。新陈代谢是“合成与分解”的动态平衡, 能量和物质循环是核心纽带。合成代谢 (同化作用) 是小分子合成大分子, 需消耗能量 (如氨基酸合成蛋白质); 分解代谢 (异化作用) 是大分子分解为小分子, 会释放能量 (如葡萄糖氧化分解)。新陈代谢是酶催化的、相互关联的化学反应网络, 通过基因、激素、反馈调节等机制精准调控, 维持内环境稳态。

三、研究遗传信息的传递与表达

生物性状之所以能延续不断, 是以核酸和蛋白质为物质基础。经过复制, DNA 分子的



微课

某一区段将亲代细胞所含的遗传信息忠实地传给两个子代细胞。在子代细胞的生长发育过程中，遗传信息经转录传递给 RNA，再由 RNA 经过翻译转变成相应的蛋白质多肽链上的氨基酸序列，由蛋白质执行各种生物学功能，使后代表现出与亲代极其相似的遗传特征。

第二节 生物化学的形成与发展

在尿素被人工合成之前，人们认为非生命物质的科学法则不适用于生命体，并认为只有生命体才能产生构成生命体的分子（即有机分子）。直到 1828 年，化学家 Friedrich Wöhler 用无机物氰酸铵成功合成尿素，才证明有机分子也可被人工合成。

生物化学研究始于 1833 年，Anselme Payen 发现了第一个酶——淀粉酶。1896 年，Eduard Buchner 阐释了一个复杂的生物化学进程——酵母细胞提取液中的乙醇发酵过程。1882 年已经有人使用“生物化学”（德语 biochemie，希腊语 biochēmeia）这一名词，但直到 1903 年德国化学家 Carl Neuberg 使用后，“生物化学”这一词才被广泛接受。随后生物化学不断发展，特别是 20 世纪中叶以来，各种新技术（如 DNA 重组、DNA 测序、蛋白质测序、色谱、X 射线晶体学、核磁共振、放射性同位素标记、电子显微学及分子动力学模拟等）的出现，促进了生物化学的极大发展。同时，这些技术使得解析生物分子结构和细胞代谢途径（如糖酵解和三羧酸循环）成为可能。

生物化学史上具有重要意义的历史事件是发现基因及其在细胞中传递遗传信息的作用，在生物化学中，与之相关的部分常被称为分子生物学。20 世纪 50 年代，James Watson、Francis Crick、Rosalind Franklin 和 Maurice Wilkins 共同解析了 DNA 双螺旋结构，并提出 DNA 与遗传信息传递之间的关系。George Wells Beadle 和 Edward Lawrie Tatum 因为提出“一个基因产生一个酶”假说而获得 1958 年的诺贝尔生理学或医学奖。1988 年，Colin Pitchfork 成为第一个以 DNA 指纹分析结果作为证据而被判刑的谋杀犯，DNA 技术使得法医学得到了进一步发展。2006 年，Andrew Fire 和 Craig C. Mello 因为发现 RNA 干扰现象对基因表达的沉默作用而获得诺贝尔生理学或医学奖。

生物化学是化学与生物学交叉融合的产物，关键技术突破和学科交叉推动其逐步成为生命科学核心学科。历经静态描述性、动态机制研究、分子生物化学和现代生物化学 4 个阶段。其中，现代生物化学的主要特征是“系统生物学与精准调控”，借助多种组学技术和多学科交叉融合，从整体层面解析生物分子网络。

第三节 近代生物化学在农林领域的发展与应用

生物化学对其他各门生物学科的深刻影响，首先体现在与其关系比较密切的细胞学、微生物学、遗传学、生理学等领域。对生物高分子结构与功能的深入研究，揭示了生物体物质代谢、能量转换、遗传信息传递、光合作用、神经传导、肌肉收缩、激素调节等许多奥秘，使人们对生命本质的认识跃进到一个崭新的阶段。生物学中一些看似与生物化学关系不大的学科，如分类学和生态学，却在探讨世界食品供应、人口控制、环境保护等社会性问题时都需要从生物化学的角度加以考虑和研究。此外，生物化学作为生物学和物理学之间的桥梁，将生命世界中所提出的重大而复杂的问题展示在物理学面前，产生了生物物理学、量子生物化学等学科，从而丰富了物理学的研究内容，促进了物理学和生物学的发展。在应用领域，农业、林业和畜牧业的生产需求持续为生物化学发展提供了实践动力，反过来生物化学的理论成果和技术突破又赋

能相关产业提质增效。

一、农业

我国属于农业生产大国,农业生产技术的创新是农业发展的必然趋势。生物化学在农业生产中的作物栽培、农作物品种鉴定、作物品种选育、土壤农业化学处理、植物生长调节、次生代谢物生成、作物病虫害防治等多方面都有广泛应用,农业生产也越来越离不开生物化学技术的支撑。生物化学技术增强了农业生产的现代化、有利于提高农业生产的质量,还可以与基因技术相结合,培育新的作物品种等。

农业生产的发展离不开化肥、农药等化学产品的使用,大量使用化肥、农药虽然能够在一定程度上增加农作物产量,但同时也对生态环境造成一定污染。某些化学农药还会通过作物进入食物链,从而影响人们的身体健康。生物化学技术的有效利用,可以对残留在农作物中不容易被降解的有害化学物质进行分解。例如,在化学杀虫剂的使用过程中,有 80% 以上的氯代烃类药物滞留在作物细胞内,氯代烃类药物不会被植物细胞分解,所以会一直存在于生态链中。利用微生物可以对这类物质进行有效分解,通过矿化作用将植物体内的农药残留物质逐步分解为二氧化碳和水,这种利用微生物将农药变为农业生产过程中可代谢的中间产物的方法,一般不会有其他不良作用。在生物农药的开发应用中也离不开生物化学技术,如鱼藤酮的开发应用、转 *Bt* 基因作物的研究与应用等。

二、林业

林业是生态文明建设的主体和基础,也是国民经济发展中的重要内容,对推动国民经济健康发展具有重要促进作用。林业的发展也是建立在生物化学技术创新和进步的基础上,如生物化学在林业育苗栽培技术、病虫害防治、生物多样性保护、气候变化、森林治理等多方面均有广泛运用。自然系统与人类活动的互动愈加密切,林业研究不再只关注森林生态系统,而是探索人与自然的关系,这一重要转向成为林业科学与政策科学相互融合的“催化剂”。

林业害虫经常被形象地比喻为“无烟的森林火灾”,足以反映其对森林资源的危害。TIT 法就是针对防治有害生物设计的,它具有目标准确、持续可控和高效的特点。TIT 法,即诱捕(trap)、接菌(inoculated-pathogen)、传染(transmission),是通过使用引诱剂诱捕有害生物,通过使有害生物身体沾染微生物农药并携带微生物农药进入其群体生活空间,使个体互相感染,最终达到防治目的。此外,还可以更换 TIT 法中的微生物农药,如换为兴奋剂,使害鼠和兔烦躁,造成害鼠和兔的伤亡;或更换为性兴奋剂+不孕剂,令目标害虫疯狂寻找异性交配而不能正常产生后代,从而使目标害虫密度降低到安全水平。

三、畜牧业

我国是畜牧养殖大国,同时也是动物源食品生产和消费大国。畜牧业是农业和农村经济的重要组成部分,关系粮食安全、食品安全、节能减排、劳动力就业、国际贸易等国家经济和政治的各个方面,是引领中国农业实现现代化和可持续发展的基础性和战略性产业。生物化学在繁育技术、疫病防控技术、饲养选种、饲养方式、饲料营养、畜禽养殖污染处理、草地生态系统等方面均有广泛运用。

我国畜牧业发展迅速,规模化、集约化、工厂化程度极大提高,与此同时,养殖场重大疫病防控技术也引起了越来越多人的重视。例如,禽流感是严重危害养禽业和公众健康的重要动物源性传染病之一,禽流感疫情在我国多次发生,不仅对各地家禽养殖业造成经济损失、冲击

禽类产品的出口贸易，更严重威胁我国的公共卫生安全，形成多重风险影响。应用生物化学技术可以分析禽流感病毒的病原学、流行特征及检测方法，再根据其特性研发疫苗，可构建养殖场生物安全体系、做好消毒灭源免疫工作，结合加强疫情监测和完善疫情上报制度等方式综合防控禽流感。再如，饲料中霉菌毒素的污染严重影响了奶牛养殖业的发展及人类健康，已引起人们的高度重视。目前，防止饲料被霉菌污染及降低饲料中霉菌毒素的含量是饲料行业亟待解决的难题。通过生物化学手段可以研究霉菌污染饲料的机制、找出高效的降解方法来降低饲料中霉菌毒素含量，从而更好地保证家畜及人类健康。

目前，生物化学虽然在各个领域都取得了显著成果，但是在技术创新上仍然需要科研人员的潜心研究，通过进一步完善与推广，可以使生物化学为更多的领域提供支持，从而发挥最大价值。

第二章核 酸

第一节概 述

核酸（nucleic acid）的发现已有 100 多年历史。1868 年瑞士外科医生 Miescher 首次从脓细胞的细胞核中分离出一种有机物质，其含磷量高且有很强的酸性，当时称为“核素”。1889 年德国病理学家 Altmann 创造了“核酸”这一名词。1919 年美籍俄罗斯医生和化学家 Phoebus Levene 首先发现了单核苷酸的磷酸盐、戊糖和含氮碱基 3 个主要成分。1928 年，英国细菌学家 Griffith 发现肺炎双球菌的转化现象，证明了遗传物质的存在。1929 年，Phoebus Levene 发现了核苷酸的基本结构。1944 年，美国细菌学家 Avery 等通过肺炎双球菌转化实验证明 DNA 是遗传物质。1953 年 Watson 和 Crick 提出 DNA 的双螺旋结构模型，最终阐明了 DNA 分子的结构特征。DNA 双螺旋结构模型的确立为遗传学研究进入分子水平奠定了基础，成为现代分子生物学的重要里程碑。

核酸在细胞内主要行使储存、传递和表达遗传信息的功能，在生命活动中具有非常重要的作用，是分子生物学研究的重要内容之一。核酸按其结构中所含戊糖的不同分为核糖核酸（ribonucleic acid，RNA）和脱氧核糖核酸（deoxyribonucleic acid，DNA），所有生物中都含有这两类核酸，但病毒中只含有一种核酸，即只含 DNA 或 RNA。其中，DNA 是细胞的主要遗传物质，是生物遗传信息的携带者和传递者；RNA 主要参与遗传信息的传递与表达过程。细胞内还有一些以游离形式存在的核苷酸及其衍生物，它们也具有重要的生物学功能。

在真核细胞中，DNA 主要集中在细胞核内，与蛋白质组合成染色体（chromosome）；线粒体和叶绿体也有各自的 DNA，但含量极少。在原核细胞中，通常含有一个双链环状 DNA 分子，主要分布在拟核区域（nucleoid），没有与之结合的染色质蛋白；核区之外还存在能进行自主复制的遗传单位，称为质粒（plasmid），含有小的环状 DNA 分子。真核细胞内的 RNA 主要存在于细胞质中，少量存在于细胞核中。真核细胞与原核细胞中的 RNA 主要包括信使 RNA（messenger RNA，mRNA）、核糖体 RNA（ribosomal RNA，rRNA）、转移 RNA（transfer RNA，tRNA）及一些起调控作用的非编码小分子 RNA。RNA 病毒中的 RNA 具有与细胞中 DNA 相同的功能，是遗传信息的储存者。此外，真核细胞的叶绿体和线粒体中也有与细胞质不同的 mRNA、tRNA 和 rRNA。大多数天然 RNA 分子是一条单链，但可以有局部的配对区域。



3D
细胞核



3D
叶绿体

第二节 核酸的组成

核酸是由多核苷酸缩合而成的多聚核苷酸，其基本结构单位是核苷酸（nucleotide，nt）。核苷酸是核酸水解产物（表 2-1），可进一步水解为核苷（nucleoside）和磷酸（phosphate），而核苷还可分解为碱基（base）和戊糖（pentose）。因此，核酸在不同水解程度下会获得不同产物。

表 2-1 核酸的组成成分

组成成分	RNA	DNA	组成成分	RNA	DNA
戊糖	D-核糖	D-脱氧核糖	嘌呤	腺嘌呤、鸟嘌呤	腺嘌呤、鸟嘌呤
磷酸	磷酸	磷酸	嘧啶	尿嘧啶、胞嘧啶	胸腺嘧啶、胞嘧啶

一、戊糖

核苷酸中的戊糖主要有两种： β -D-核糖 (β -D-ribose) 和 β -D-2-脱氧核糖 (β -D-2-deoxy-ribose)，多以呋喃型存在。DNA 中的戊糖为 β -D-2-脱氧核糖，RNA 中的戊糖为 β -D-核糖。另外，RNA 中还含有少量的修饰戊糖，如 β -D-2-O-甲基核糖 (图 2-1)。为了与碱基分子中的原子编号相区别，戊糖的 C 编号都要加上 “'”，如 1'、2' 和 5' 等均表示戊糖上的 C。

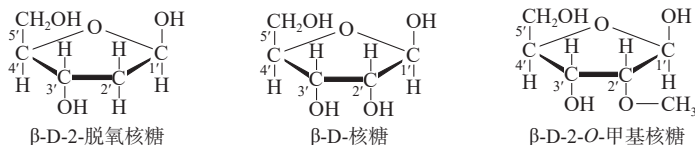


图 2-1 核糖中的戊糖结构

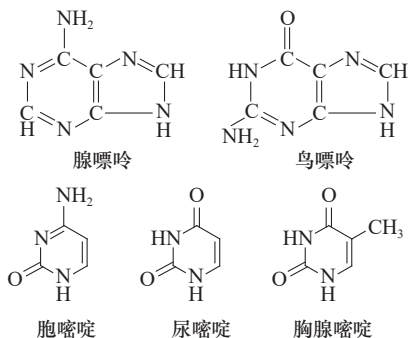


图 2-2 5 种基本碱基的结构式

二、碱基

核苷酸中的碱基为含氮的杂环化合物，分为嘌呤 (purine) 和嘧啶 (pyrimidine)。常见的嘌呤主要有腺嘌呤 (adenine, A) 和鸟嘌呤 (guanine, G) 两种。常见的嘧啶主要有尿嘧啶 (uracil, U)、胞嘧啶 (cytosine, C) 和胸腺嘧啶 (thymine, T) 3 种；参与 RNA 组成的是 C 和 U，参与 DNA 组成的是 C 和 T。5 种基本碱基的结构式如图 2-2 所示。碱基都存在互变异构现象，嘌呤和嘧啶中主要采取烯醇-酮式互变异构形式，在生物体 pH 7 条件下一般以酮式结构存在。

除上述碱基外，核酸中还有一些含量极少的碱基，通常称为稀有碱基。稀有碱基种类很多，大多数是上述 5 种基本碱基 (A、G、U、C、T) 环上的某一位置被一些化学基团 (如甲基、甲硫基等) 修饰后的衍生物，因而将其称为修饰碱基。例如，tRNA 含较多稀有碱基，比例可达 10%。值得一提的是 DNA 中少量甲基化碱基可调节基因的表达。

三、核苷

核苷是由戊糖与含氮碱基经脱水缩合而生成的化合物 (图 2-3)，通常由核糖或脱氧核糖的第 1 位碳原子 C1' 上的 β -羟基与嘧啶第 1 位氮原子 N1 或嘌呤第 9 位氮原子 N9 上的氢脱水缩合而成，形成的化学键为 β -C-N 糖苷键。其中由 D-核糖生成的称为核糖核苷 (ribonucleoside)，由脱氧



图 2-3 主要的核苷结构式

核糖生成的称为脱氧核糖核苷（deoxyribonucleoside）或脱氧核苷。核苷中碱基与糖环平面互相垂直。

四、核苷酸

核苷中的戊糖与磷酸以磷酸酯键连接即形成核苷酸（图 2-4）。生物体内核苷酸大多数是以核糖或脱氧核糖第 5 位碳原子上羟基被磷酸化，形成 5'-核苷酸（5'-nucleotide）。核苷酸的核糖有 3 个自由羟基，可以分别酯化生成 2'- 核糖核苷酸、3'- 核糖核苷酸和5'- 核糖核苷酸，而脱氧核糖上只有两个自由羟基，只能生成 3'-脱氧核糖核苷酸和 5'-脱氧核糖核苷酸。常见的核苷酸如表 2-2 所示。

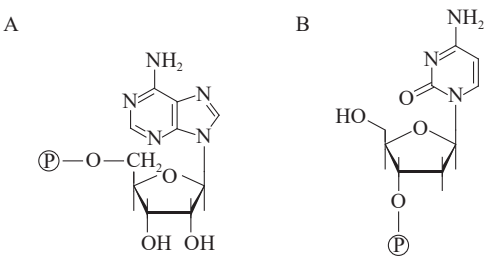


图 2-4 5'- 腺嘌呤核苷酸（A）与 3'- 胞嘧啶脱氧核苷酸（B）的结构

表 2-2 常见的核苷酸

核糖核苷酸（RNA 中）	脱氧核糖核苷酸（DNA 中）
腺嘌呤核苷酸（腺苷酸，AMP）	腺嘌呤脱氧核苷酸（脱氧腺苷酸，dAMP）
鸟嘌呤核苷酸（鸟苷酸，GMP）	鸟嘌呤脱氧核苷酸（脱氧鸟苷酸，dGMP）
胞嘧啶核苷酸（胞苷酸，CMP）	胞嘧啶脱氧核苷酸（脱氧胞苷酸，dCMP）
尿嘧啶核苷酸（尿苷酸，UMP）	胸腺嘧啶脱氧核苷酸（脱氧胸苷酸，dTMP）

核酸中的稀有核苷酸常以其核苷的形式表示，常见的甲基化修饰基团以“m”（methyl）表示：修饰基团在碱基上的写在碱基符号左侧，修饰基团在核糖上的写在碱基符号右侧；修饰基团数写在“m”的右下角（如只有一个可省略），修饰位置写在右上角。例如，m₂⁶A 表示腺苷的 6 位有两个甲基，即 N⁶,N⁶-二甲基腺苷；m₃^{2,7}G 表示鸟苷的 2 位有两个甲基，7 位有 1 个甲基，共 3 个甲基。

细胞内还有一些以游离形式存在的核苷酸及其衍生物，具有与代谢相关的重要生物学功能，但与遗传信息操纵无关。其中，以多磷酸核苷酸、环核苷酸和辅酶类核苷酸最为重要。

（一）多磷酸核苷酸

除核苷一磷酸外，生物体内还有核苷的二磷酸酯和三磷酸酯形式。例如，腺苷酸除腺苷一磷酸（AMP）外，还有腺苷二磷酸（ADP）及腺苷三磷酸（ATP）（图 2-5）。这几种核苷酸多为核苷酸代谢的中间产物或酶活性及代谢的调节物质，如 ATP 是核酸合成的直接原料，也是细胞内能量传递与转换的主要载体。

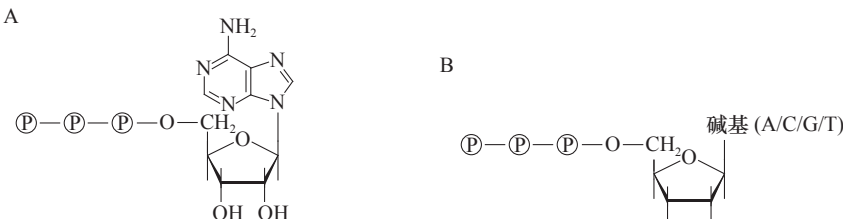


图 2-5 腺苷三磷酸（ATP，A）的结构式和双脱氧核苷三磷酸（ddNTP，B）的结构通式

此外,某些原核生物(如细菌在缺少营养等条件下)还会在细胞内合成鸟苷-3'-二磷酸(ppGpp)和鸟苷-3'-二磷酸-5'-三磷酸(ppGppp)等形式的多磷酸核苷酸,作为生长抑制信号,促使细菌产生芽孢、降低代谢,以抵御不利环境的影响。

(二) 环核苷酸

如果一个核苷酸的磷酸基团与戊糖上的两个羟基氧原子之间以磷酸酯键连接即形成环核苷酸(图2-6)。生物体内常见的环核苷酸有3',5'-环腺苷酸(cAMP)和3',5'-环鸟苷酸(cGMP),它们通常作为信号转导中的第二信使起信号转换与放大的作用。

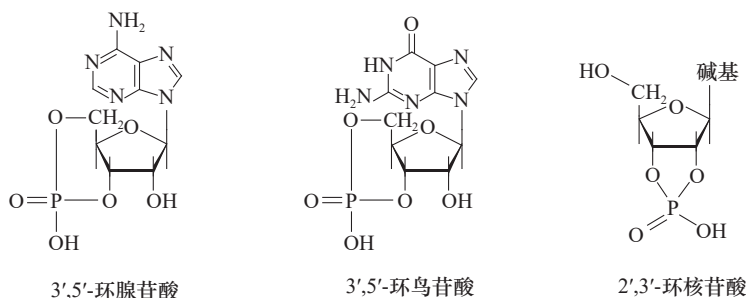


图 2-6 环核苷酸的结构

(三) 辅酶类核苷酸

核苷酸(特别是腺苷酸)是多种辅酶的组成成分。例如,烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD)、烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADP)、黄素单核苷酸(FMN)、黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)、辅酶A(CoA-SH)等常作为辅酶。

第三节 核酸的结构

一、一级结构

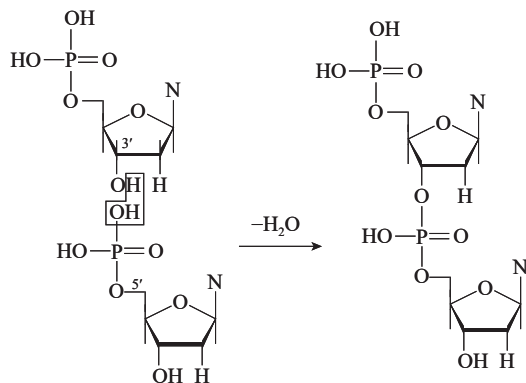


图 2-7 3',5'-磷酸二酯键的形成

DNA和RNA是由脱氧核糖核苷酸/核糖核苷酸聚合而成的链状生物大分子,没有分支结构。核酸中核苷酸是通过3',5'-磷酸二酯键相连接,即前一个核苷酸的3'-羟基与下一个核苷酸的5'-磷酸基团之间脱水形成酯键(图2-7)。多于50个的核苷酸通过3',5'-磷酸二酯键连接聚合而成的长链分子称为多核苷酸(polynucleotide)。核苷酸数目为2~50个的多核苷酸分子或片段也称为寡核苷酸(oligonucleotide)。多核苷酸链有方向性,两个末端不同:5'端指该末端的核苷酸5'位上的磷酸基团不再与另一个核苷酸连接(即游离

磷酸基); 3'端指该末端的核苷酸 3'位上是羟基(游离羟基), 不再连接另一个核苷酸。书写时, 需要标明多核苷酸链方向。各种简化式的读向是从左到右, 表示的碱基序列是从 5'→3'。如双链核酸两条链为反向平行, 则同时描述两条链的结构时必须注明每条链的走向。

(一) DNA 的一级结构

DNA 的一级结构是指 DNA 分子中由 3',5'-磷酸二酯键连接的 4 种脱氧核苷酸的排列顺序(图 2-8A)。由于脱氧核苷酸之间的差异仅是碱基的不同, 故称为碱基排列顺序。生物的遗传信息就蕴藏在 DNA 分子的碱基排列顺序中。组成 DNA 的脱氧核苷酸虽然只有 4 种, 但是各种脱氧核苷酸的数量、比例和排列顺序不同, 且脱氧核苷酸的总数目巨大, 因而可以形成各种特异性的 DNA 片段, 从而形成自然界丰富的物种多样性。

(二) RNA 的一级结构

RNA 的一级结构指 RNA 分子中由 3',5'-磷酸二酯键连接的 4 种核苷酸的排列顺序(图 2-8B)。RNA 与 DNA 的一级结构相似, 区别仅在于核糖和脱氧核糖。

1. tRNA 的一级结构 在蛋白质生物

合成过程中, tRNA 主要起转运氨基酸并识别密码子的作用, 其分子量一般在 $2.5 \times 10^4 \sim 3.0 \times 10^4$, 沉降系数约 4S ($1S = 1 \times 10^{-13}s$), 由 73~93 个核苷酸组成。由稀有碱基组成的核苷为稀有核苷, 如假尿嘧啶核苷(ψ)就是由 D-核糖的 C1' 与尿嘧啶的 C5 相连而生成的核苷。各种甲基化的嘌呤和嘧啶核苷, 二氢尿嘧啶(DHU 或 D)和胸腺嘧啶核苷等, 均属于稀有核苷。对绝大多数原核细胞和真核细胞的一个 tRNA 分子来说, 一般含 10~15 个稀有碱基, 同时含约 15 个保守核苷酸, 而其他绝大多数核苷酸为可变核苷酸。

2. rRNA 的一级结构 rRNA 是细胞内含量最多的一类 RNA, 约占 RNA 总量的 80%, 分子量较大, 但种类较少。rRNA 与蛋白质结合成核糖体(ribosome), 作为细胞内蛋白质合成的场所。在核糖体中, rRNA 不仅参与构象的维持, 还参与蛋白质合成过程中序列的识别及催化反应过程。有些 rRNA 分子中也含有甲基化形式的修饰碱基, 真核细胞 rRNA 中的甲基化修饰碱基远多于原核细胞。

3. mRNA 的一级结构

(1) 原核细胞 mRNA 的一级结构 原核细胞的 mRNA 一般是多顺反子, 即一条 mRNA 链上可以包含多个基因。顺反子(cistron)是通过顺反试验确定下来的遗传功能单位, 相当于一个结构基因。原核细胞中的一个 mRNA 分子一般包含多个功能相关基因的 mRNA, 彼此由一

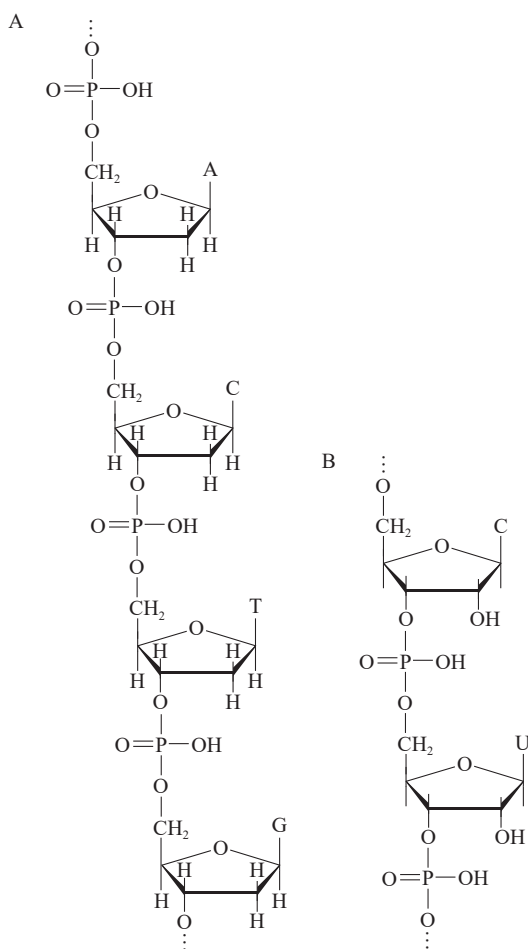


图 2-8 DNA (A) 和 RNA (B) 的一级结构



3D
蛋白质
合成

段短的不编码氨基酸的间隔序列隔开。

原核细胞 mRNA 代谢很快, 半衰期一般只有几分钟, 在细胞内会被迅速降解。因而, 原核细胞转录出的 mRNA 不需要加工就可以直接作为模板进行翻译, 具有边转录边翻译的特点, 转录与翻译是紧密连锁的。

(2) 真核细胞 mRNA 的一级结构 真核生物细胞核内编码蛋白质的 DNA 的原始转录产物为核不均一 RNA (heterogeneous nuclear RNA, hnRNA), 是 mRNA 的前体, 分子量比 mRNA 大得多, 在核内经过一系列的剪接、修饰和加工, 成为成熟的 mRNA 并转移到细胞质中。真核细胞的 mRNA 为单顺反子, 即一个 mRNA 分子上只包含一个编码多肽链的基因, 具有很多调节元件。成熟的 mRNA 具有 5' 帽 (5'-cap)、5' 非翻译区、编码区 (翻译区)、3' 非翻译区和 3' 端多聚腺苷酸 [poly(A)] 尾巴等共同的结构特征, 也含有一些修饰碱基 (图 2-9)。mRNA 的 5' 帽多数为 7-甲基鸟苷三磷酸, 其通式为 $m^7G-5'-ppp-5'-N-P$, 其中 N 代表 mRNA 分子原有的第一个核苷酸, m^7G (N7 甲基化的鸟嘌呤) 通过焦磷酸与之相连, 形成 5',5'-三磷酸酯键, 与一般多核苷酸中的 5',3'-三磷酸酯键不同。帽子结构是在转录后加上去的, 加工过程也常使原 mRNA 分子 5' 端的几个核苷酸甲基化, 形成 $m^7GpppNmpNp$ 或 $m^7GpppNmpNmpNp$ 形式的结构。

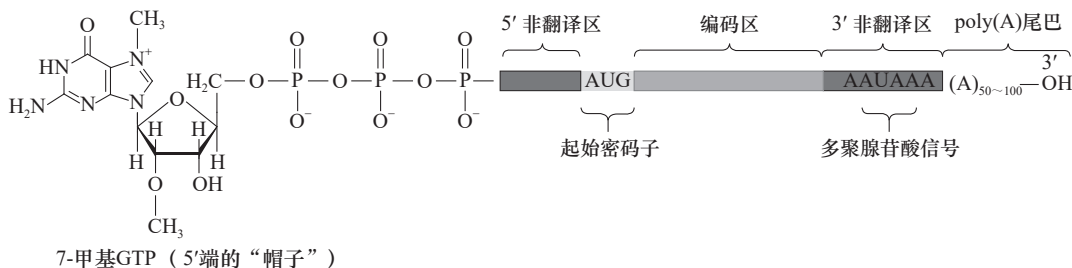


图 2-9 真核生物 mRNA 的结构示意图

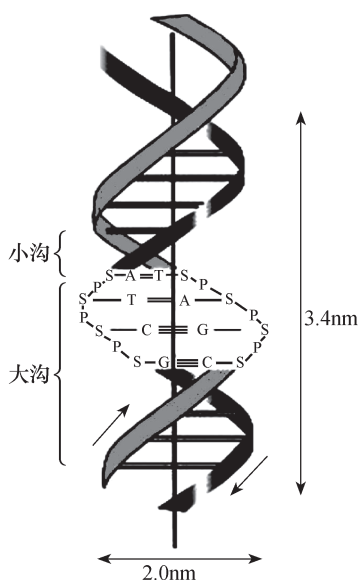


图 2-10 DNA 双螺旋结构

5' 帽至少有两种功能: ①可以与翻译相关的蛋白质结合, 协助翻译的起始; ②增加 mRNA 的稳定性, 保护 mRNA 5' 端免遭 5'→3' 外切核酸酶的攻击。大多数真核生物 mRNA 的 3' 端都有 50~100 个腺苷酸残基, 构成 poly(A) 尾巴。poly(A) 尾巴不由 DNA 编码, 而是转录后当 mRNA 前体未离开细胞核时, 在 RNA 末端腺苷酸转移酶催化下连接上的。一般认为 mRNA 前体 3' 端具有非常保守的 AAUAAA 序列是加尾的信号。mRNA 的 poly(A) 结构有助于 mRNA 从核内移出, 可抵抗核酸外切酶从 3' 端降解 mRNA。

二、二级结构

(一) DNA 的二级结构

1953 年 Watson 和 Crick 提出了著名的 DNA 双螺旋结构模型 (图 2-10), 揭示了遗传信息是如何储存在 DNA 分子中, 以及遗传性状何以在世代间保持。最终阐明了 DNA 分子的结构