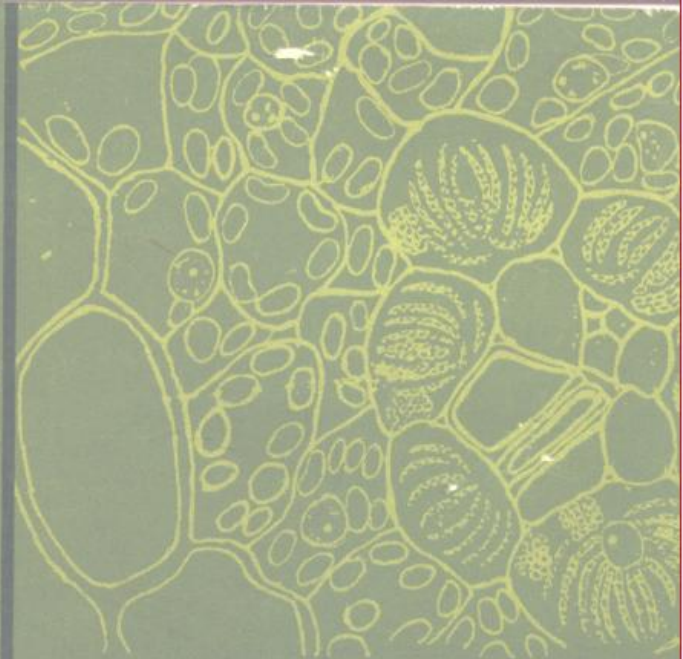
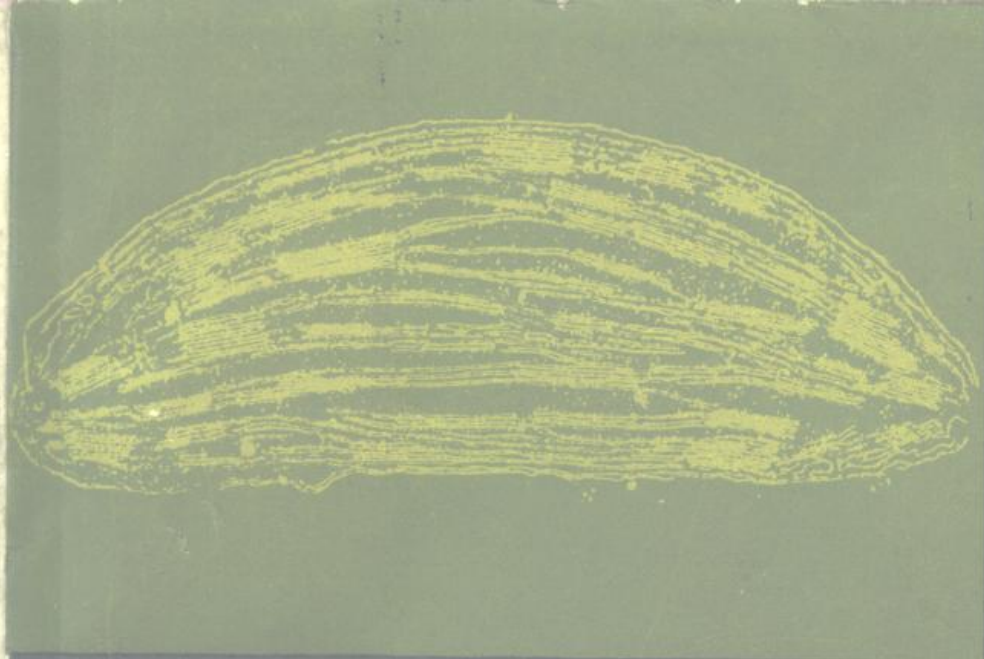
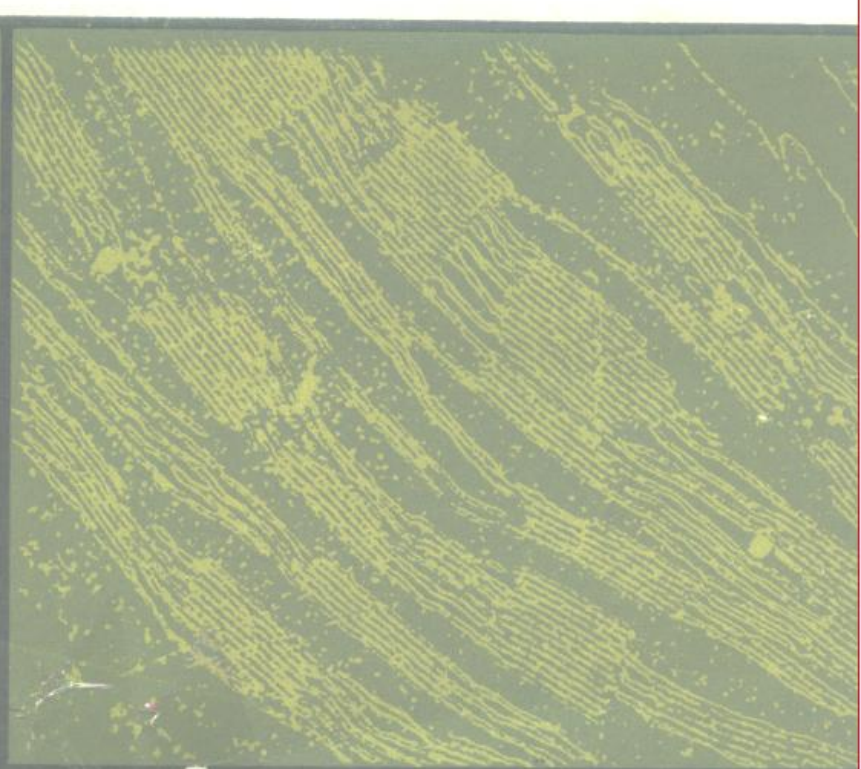
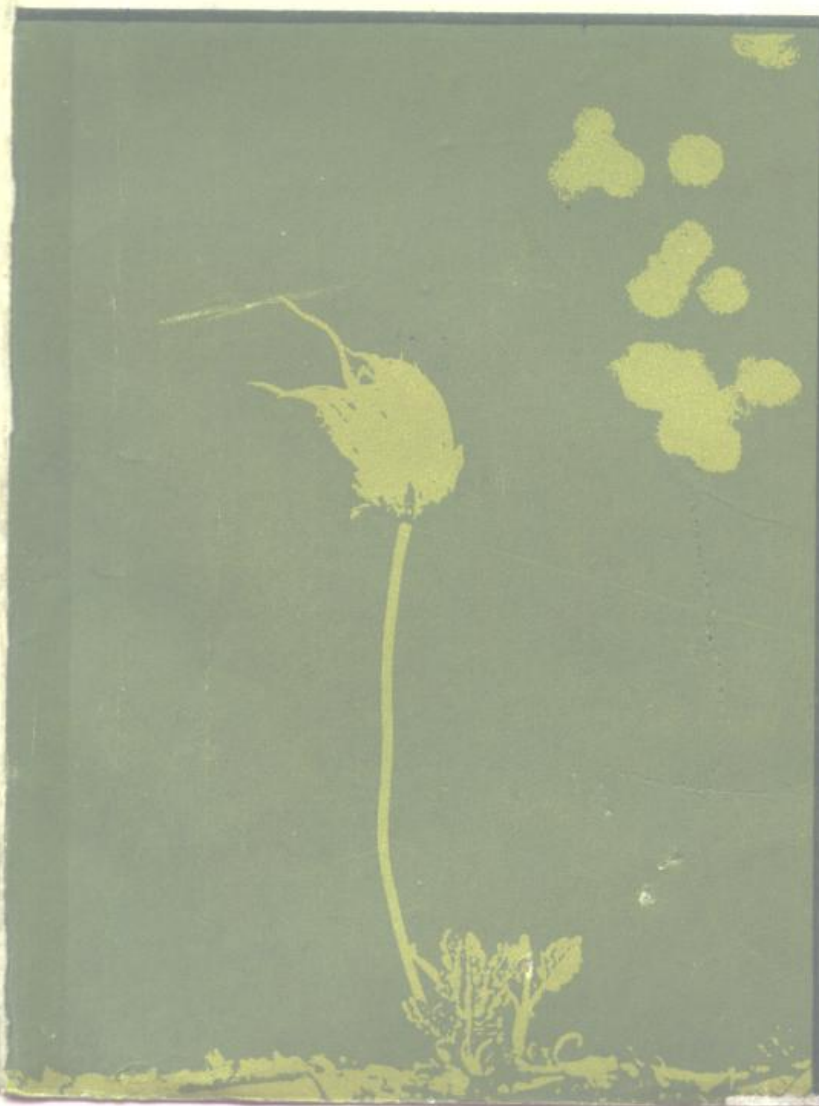




植物结构、功能和适应

[英] M. A. 霍尔 主编



科学出版社

植物结构、功能和适应

〔英〕 M. A. 霍尔 主编

姚璧君 等 译

王伏雄 等 校

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书内容比较广泛,涉及植物细胞学,植物解剖学,生物化学,植物生理学和生态学等方面。全书共分十章,前四章从分子及亚细胞水平论述植物与功能的相互关系,第五章至第八章,分别讨论了水分吸收、矿质营养、物质运输和光合作用等主要生理功能与植物结构的关系,第九章讲被子植物花及其相关结构,最后一章综述了植物生活史与环境之间的相关性等。

本书可供植物学的科研人员及大专院校生物系的师生参考。

Edited by M. A. Hall

PLANT STRUCTURE, FUNCTION AND ADAPTATION

Macmillan, 1976

植物结构、功能和适应

〔英〕M. A. 霍尔 主编

姚璧君 等 译

王伏雄 等 校

责任编辑 赵甘泉

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1987 年 11 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1987 年 11 月第一次印刷 印张: 19 1/4

印数: 0001—2,700 字数: 440,000

统一书号: 18031·3676

本社书号: 4695·13—8

定价: 4.60 元

前言

在过去一、二十年里,植物学各分支学科发展的趋势,都是离开了描述性的研究走向实验研究。在同一时期这曾经成了认识上的剧变,使各级学校的教师都面临一个问题:要么把自己的课程选一些专题来详细讲解;要么试图把整个学科都涉及到;结果必然会忽略许多方面的内容。植物结构的研究就是这种弊病的一个受害者。过去尽管曾把过多的时间化在这方面,但现在钟摆却向相反方向摆到另一个极端,其后果则使一代学生在对植物生命过程的了解中,由于对发生这些过程的植物体结构缺乏足够的知识而受到障碍。要回复到过去的方法中去是不现实的。不过,我们认为取一个折衷的办法似乎还可行,所以本书就遵循这个宗旨按照适合大学一、二年级的程度来准备的。

开头四章是从分子和亚细胞水平来讲结构与功能的相互依存关系,此外还着重讲复杂分子以上的各别结构怎样装配起来的方式,以及这类装配怎样可以控制的问题。其后四章讲与结构相联系的植物的主要功能。同时还讨论到形态与功能上的适应性。第九章讲被子植物的花及其相关结构。我们之所以把这部分也包括在内,不仅因为很明显的理由:我们不能省去讨论生殖器官,以及这些生殖器官怎样适应它们的特殊功能,而且还因为它对于我们追溯植物某一特定器官的进化,并且去揭示这些器官在经历地质时代变迁中如何适应不同环境提供了依据。这与本书其他章节中所谈到的适应性是有区别的,因为在那里我们研究的是对现今环境条件的适应性。最后一章综述了植物生活史与环境之间的相关性,尤其注意植物对环境变化适应的方式(用结构和生理反应来解释),以及怎样了解这些变化的问题。虽然这里要牵涉到补充一些新资料,但仍打算把许多已经过了时的观点放进去,以便根据历史展望未来。

然而本书并不想泛泛地既讲结构又述功能,因为这些详细内容在专论某一问题的教科书上必定找得到。由于包罗万象会造成一部著作对于合要求的读者来说买起来太贵,所以在此作了必要的省略。我们所希望的,也正是我们已经达到了的目的,就是把经常被人们分割开来研究的课题的各个方面连贯起来,以使读者能够把植物看成一个不可分割的整体。

书的每章均由各领域的一位专家执笔。我们选用这个办法,原因在于要任何一位植物学家能把本书所涉及的众多题目权威性地编写成书,已是越来越困难的事了。因此我们的作者来自很多专业,从生物化学家、生理学家,到基因生态学家和生态学家都有。也许这事实本身比其他任何理由都更能说明出版这样一本书的必要!

由于我们感到一般属于这种年级的学生,既无暇阅读许多原始文献,也确实不能判断哪些文献最重要,所以我们没有编制庞大的参考文献目录。然而在本书末尾列有供进一步阅读的短的文献目录,包括综述、讨论会以及一些重要的原始出版物等。

有些基础知识,主要是化学和生物化学是必须掌握的,但因为这些东西是植物学一年级课程里的主要内容,所以我们不愿把专论这些题目的常用教科书中总会讲得更透彻的材料选入太多。

M. A. 霍尔

(姚璧君 译, 王伏雄 校)

目 录

前言	vi
1. 核酸和蛋白质的结构及其在亚细胞装配中的功能	1
DNA 的合成	1
染色体结构	3
DNA 的半保留复制	5
DNA 合成的酶	6
RNA 的合成	7
核糖体 RNA	8
转移 RNA	10
mRNA	10
RNA 聚合酶	13
RNA 的成熟	14
蛋白质合成	15
氨酰基 tRNA	16
tRNA 和 mRNA(遗传密码)的相互作用	17
多核糖体	18
起始、延伸和终止的控制	20
折叠的多肽链	21
亚细胞装配	23
有丝分裂和细胞周期	23
在亚细胞组分的装配中蛋白质和核酸的作用	25
装配过程的调节	27
转换和衰老	31
减数分裂和受精作用	32
2. 细胞壁	35
细胞壁的各种成分	35
多糖	35
木质素	40
细胞壁蛋白质	40
其他细胞壁成分	42
初生细胞壁的组装	42
细胞板形成	43
初生壁的进一步发育	43
初生壁的化学结构和性质	46

结构.....	46
机械性质和扩展的机理.....	47
次生壁.....	53
组装.....	53
分化.....	54
次生壁: 结构和功能	58
3. 与异化作用有关的结构	60
线粒体.....	61
线粒体膜的形态、化学和物理特性	62
线粒体内酶的定位.....	67
呼吸链的结构和运转.....	68
氧化磷酸化.....	70
内膜对阴离子的透性.....	74
线粒体结构在形态上的变化.....	76
溶酶体.....	78
过氧化物酶体和乙醛酸循环体.....	79
4. 高等植物的光合作用器	82
成熟高等植物叶绿体的结构.....	82
叶绿体被膜.....	84
叶绿体基质.....	84
基粒网格系统.....	88
叶绿体的发育.....	92
前质体发育为叶绿体.....	92
黄化体发育成为叶绿体.....	94
叶绿体的功能.....	95
光合作用过程.....	95
5. 水分关系.....	105
某些基础物理学	105
表面的和毛细作用的力	105
水流	106
细胞与水分的关系	107
起作用的力	108
细胞含水量与水势的各种实例	109
组织中水势的测定	111
细胞的可透性	111
水在植物中的移动	112
土壤中的水分	114
根对水分的吸收	115
木质部	120

叶子中水分的移动	123
水分在土壤-植物-大气中的连续运动	123
适应	125
水分损失的控制	125
水分吸收的效能	125
细胞的适应	128
6. 矿质营养	133
营养物质的吸收	137
与营养吸收有关的根系适应性	137
土壤微生物区系及其对营养物质吸收的影响	140
选择性盐吸收	143
矿物质供应和植物生长	148
对植物生长有积极影响的元素	150
野生植物和栽培植物的固氮作用	152
生长在耕地和非耕地里的植物的磷营养	156
钾	160
对植物生长有不利影响的元素	161
7. 韧皮部运输	173
韧皮部的物质分配	173
作为同化物载体的韧皮部	173
韧皮部汁液的分析	174
源与壑的意义	175
同化物进入和输出韧皮部	175
同化物分配的方式	177
对同化物的要求	181
寄生物对同化物分配的作用	182
韧皮部运输和植物营养	186
外来物质的运输	187
同化物运输的量	189
韧皮部运输的机制	191
韧皮部的结构	191
筛管	191
植物生理学的贡献	193
机制的假说	193
结构与功能的统一	197
8. 光合作用: 叶子和整株植物	200
营养叶的结构	200
二氧化碳和水的扩散途径	202
气体扩散途径	202

液体扩散途径	203
气体扩散途径中气孔的作用	204
气孔的运动	205
阻止二氧化碳在液相中运输的决定因子: 在 C_4 植物中的 R'_{11q}	208
叶肉细胞内的分隔: C_3 和 C_4 植物中的二氧化碳补偿和光呼吸	209
与 C_4 光合途径有关的叶子解剖	210
光合作用对环境因子的反应	211
光	211
二氧化碳	212
温度	213
氧	214
与环境因子的结构变化	214
旱生植物的适应性	214
不同光照水平的适应性	216
在整株植物和植物群落中的光合作用	218
植株整体	218
植物群落	219
9. 被子植物花和有关结构	221
早期被子植物	222
白垩纪化石	222
缺乏化石的原因	224
最早被子植物染色体数目	225
被子植物花的起源	225
单源还是多源发生	227
在演化过程中被子植物花及其有关结构的改变	228
萼片	228
花瓣	228
雄蕊	230
花粉	231
心皮	233
胚珠	235
果实	237
种子	238
整个花的变异	239
花色素	240
黄酮类色素	241
一些其他花色素	243
花粉中的色素	244
色素在传粉中的意义	245

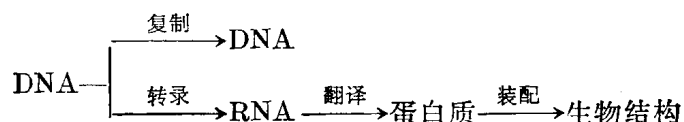
色素在果实传播上的意义	245
花色素的遗传	246
花色素的分布	247
花的气味	247
花结构和繁育系统的关系	247
为什么花的图式如此保守	249
昆虫传粉者	249
一些原始的昆虫	249
比较进化的昆虫	250
鸟的传粉作用	251
其他传粉者	251
传粉的若干例子	251
<i>Ranunculus ficaria</i>	251
<i>Erica tetralix</i>	252
<i>Vaccinium myrtillus</i>	252
短柄野芝麻	253
柳穿鱼(<i>Linaria vulgaris</i>)	253
毛地黄(<i>Digitalis purpurea</i>)	255
<i>Arum maculatum</i>	255
<i>Dactylorhiza maculata</i>	256
禾本科植物的花	258
10. 植物的生活史和环境	259
对季节性变化的适应	259
年生活史的活动期	260
生活史的环境控制	263
光周期现象	263
春化作用	268
影响开花的内部因子	270
休眠期	271
季节变化和年生活史	274
随纬度和海拔的生态型变化	275
抗寒性	279
耐冻性	282
植物对短期环境变化的反应	284
光敏色素和光形态发生	284
光形态发生的生态学方面	288
参考文献	292

1. 核酸和蛋白质的结构及其在 亚细胞装配中的功能

Howard Thomas

这一章是述及在活细胞中发现的脱氧核糖核酸(DNA)、核糖核酸(RNA)和蛋白质三类大分子。每种生物都把它生物学个性归功于它的核酸和蛋白质的性质。蛋白质和核酸的功能是贮存遗传信息、保持遗传信息永久不断和控制遗传信息的表达。这些物质如何适合这种功能的问题涉及许多其他的问题: 储藏于细胞内的遗传信息是什么形式? 遗传信息如何表现? 它如何被传递给子代细胞? 遗传信息的表达和复制是用什么方法控制这些就是这一章要回答的问题。

有关这个题目历史的和物理化学的基础已经有很多的出色报道(如 Davidson, 1972), 这一章就采用了这些基础知识。让我们从 DNA、RNA 和蛋白质之间的关系这一最简单的形式开始, 因为这一章的安排是建筑在这种关系的基础上的。箭头代表细胞中遗传信息的流向。



第一节论述基因复制, 通过基因复制的过程 DNA 指导它自己的副本的合成。下一节就考虑遗传信息由 DNA 到 RNA 的转录。随后是一节关于把包含在 RNA 结构中的遗传信息翻译成蛋白质结构。最后讨论在细胞的结构和生命周期中核酸和蛋白质的作用。

DNA 的 合 成

核酸和蛋白质是聚合物。它们是由很多重复的单位(单体)构成的大分子。蛋白质的单体是氨基酸; 核酸的单体是核苷酸。一级、二级、三级和四级这些术语用于描述蛋白质和核酸的结构。组织结构的每一水平都由维持这一结构所必须的化学键的类型来确定。一级结构的特征是通过共价键将单体单位连成线性序列。二级结构是指, 借助非共价键(主要是极性键和氢键)使之成为另一易卷曲的聚合物链的次序。三级结构是有次序的聚合物链的折叠结果。很多不同的相互作用可以稳定三级结构, 主要是氢键、范德瓦耳斯(vander Waals)相互作用和盐键。四级结构是折叠的聚合物分子的分子之间的相互作用和聚集体的形成, 一级结构之上的所有结构水平都叫做“高级结构次序”。

一个核酸分子有一个由糖残基和磷酸基团交替构成的骨架。每个糖连接到一个嘌呤或嘧啶碱基上。碱基-糖单位是一个核苷; 碱基-糖-磷酸单位是一个核苷酸。DNA 的糖是脱氧核糖, 嘌呤碱基是腺嘌呤和鸟嘌呤, 嘧啶碱基是胞嘧啶和胸腺嘧啶。在 DNA 中发现有少量的甲基化的或其他修饰过的碱基。DNA 的一级结构概括在图 1.1。

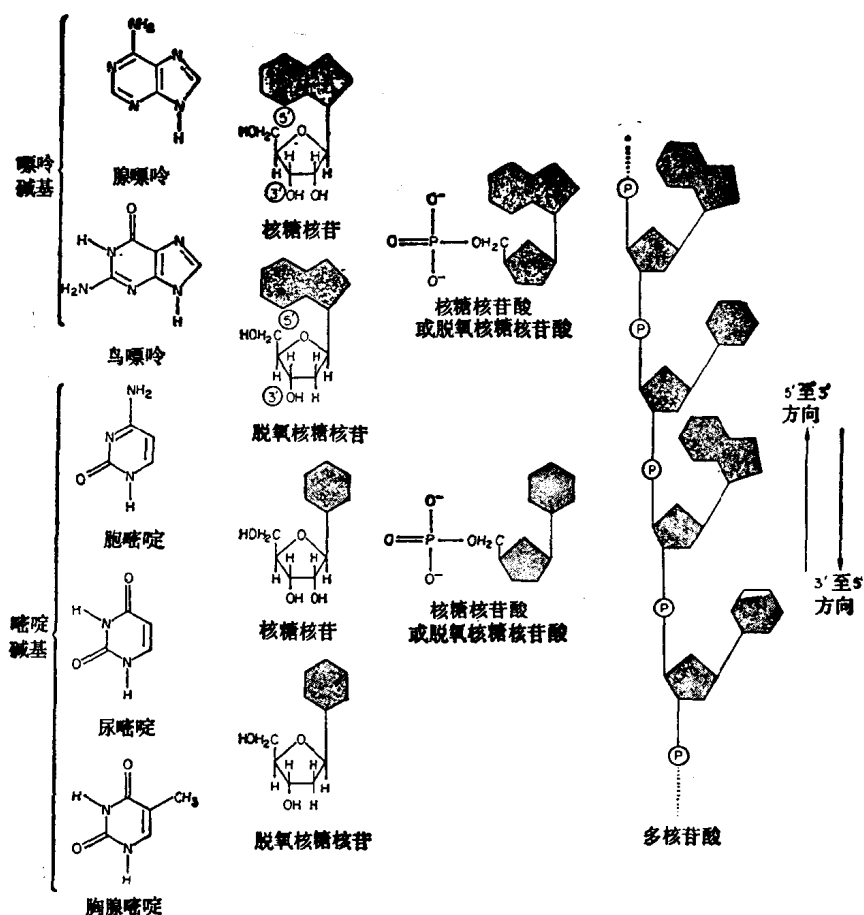


图 1.1 核酸的一级结构。

糖的碳原子数从1'到5'。糖-磷酸骨架的磷酸根把一个糖的5'碳原子和下一个糖的3'碳原子连接起来。因此可以把多核苷酸链的方向说成为5'到3'或3'到5'，而链的末端分别称为3'终端和5'终端。如在图1.1中，链的5'到3'的方向是上向的，3'到5'的方向是下向的。

DNA含遗传信息。可以说，不同基因的DNA必是不同的。从一基因到另一基因，DNA的化学结构基本上是相同的。各种DNA化学结构唯一不同的特征，是嘌呤和嘧啶碱基沿着多核苷酸链出现的次序。用分子术语说，遗传信息与核苷酸碱基序列是同一个意思。每一个细胞总的DNA的核苷酸数目是随生物而变的。例如，大肠杆菌约含2000万个，玉米要含100亿个以上。在一个数百万核苷酸组成的很长的序列中，DNA四种碱基所能有的不同排列方式的数目是巨大的。例如，一条只有一百个核苷酸的短链，不同的排列的数目是 4^{100} ，是一个天文学数字。所以我们可以得出结论，用DNA的化学结构解释生物或生物间的基因-碱基的变化是没有问题的。

核酸结构的独特的特征是碱基残基的配对特性。腺嘌呤能借助氢键(如图1.2a所示)与胸腺嘧啶形成键。同样地，胞嘧啶和鸟嘌呤形成一个氢键对。因此具有碱基序列腺嘌呤-胞嘧啶-胸腺嘧啶-鸟嘌呤(A-C-T-G)的一条多核苷酸链将与一个互补的序列T-G-A-C(图1.2b)相配对。二条链以相反的方向前进。在Watson和Crick 1953年提出的

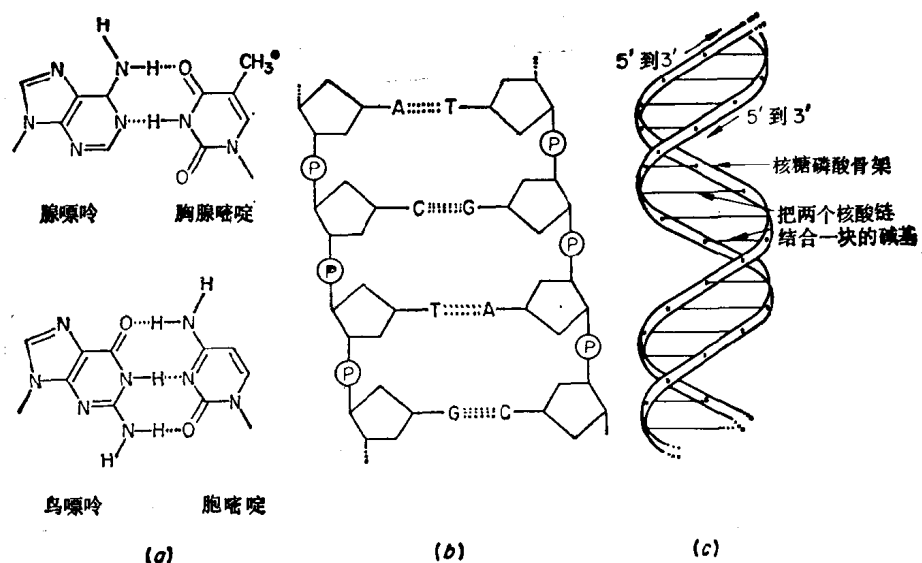


图 1.2 核酸中的碱基配对。(a) 碱基间的氢键, (b) 互补多聚核苷酸链的相互作用。(c) 双螺旋。* 尿嘧啶没有甲基, 它也是和腺嘌呤进行碱基配对。

DNA 结构中, 沿相反方向前进的二个互补的多核苷酸链, 通过氢键碱基配对结合在一起。整个结构螺旋卷曲成一个双螺旋形, 如图 1.2c 所示。由于 DNA 螺旋的二条链是互补的, 那么如果一条链的碱基序列是知道的, 另一条链的碱基序列就可以由碱基配对原则推论出来。就是说, 双螺旋形 DNA 的二条链中的任一条, 拥有全部合成它的互补链所需要的信息。

染色体结构

植物和动物细胞的大部分 DNA 在细胞核内。不同的种之间 DNA 的含量变化很大。如耬斗菜 (*Aquilegia*) 含有 0.6×10^{-12} 克/单倍体基因组, 而对于 *Tradescantia*, 这个值几乎是 60×10^{-12} 克, 原核生物 (如细菌, 没有核膜) 含有更少的 DNA。如大肠杆菌, 每个细胞含有 0.004×10^{-12} 克。原核生物的染色体是一简单的闭合环状的 DNA 分子。含有更多的 DNA 的真核细胞 (形成了核膜) 有几个染色体。真核细胞的染色体在几个基本方面与原核的不同, 首先, 原核生物中遗传物质是容易到达细胞质的, 而真核细胞中遗传物质被限制在一个性质不同的区域——核——借助核膜与细胞质分开来。第二, 真核生物染色体的 DNA 通常不是一个闭合的环。第三, 原核生物染色体没有结构蛋白组分, 而在真核生物染色体中 DNA 被蛋白和一些 RNA 包裹着。如豌豆幼苗的染色体含 36.5% DNA, 47.5% 蛋白质和 9.6% RNA。蛋白质部分大约 80% 是组蛋白, 此蛋白是一种碱性蛋白 (就是一种 pH 大于 7 的蛋白质——在这个 pH 值该蛋白不带电荷)。一般说来, 动物和植物的染色体是核组蛋白线团, 数量不定的 RNA 和非组蛋白蛋白质与它结合着。

基因如何沿着 DNA 分子排列的问题, 一般说来不仅对于我们认识染色体结构, 而且对于我们了解基因活动过程都是非常重要的。近年来, 已累积了一些证据: 高等生物的 DNA 包含一种重复的核苷酸序列形式的次序。确信这些序列是有功能的实体 (就是基因), 而不是基因间的没有活性的“连接物”。换言之, 某些基因在基因组中表现为多拷贝。

已经叙述了重复基因的三种类型, 首先有一种为核糖体的高分子量 RNAs 编码的“核仁组织者”区基因。第二有成串的重复序列聚集在一个单独的部位。这种类型的一个明显的例子, 就是小鼠染色体的着丝粒中的重复 DNA。它约构成总 DNA 的 10%, 代表重复约 10^6 次的 300 个核苷酸的序列。最后, 有彼此相同的序列, 但散布在其他基因之间而不是重复单位的聚集。

基因可以大致分成二类。一方面有为蛋白质和细胞质的稳定 RNAs 编码的基因——就是结构基因或生产者(Producer)基因; 而另一方面有调节结构基因活性的基因。在这一章的后面就讨论二种类型基因之间的关系和在基因调控中重复 DNA 序列的意义。这里我们讨论广泛抱有的观点, 即是: 结构基因和调节基因不仅在功能上不同, 而且在染色体中聚集它们的方式也不同。最近, Crick 根据编码 DNA 和控制 DNA 之间的结构差异的思想, 提出了一个真核生物染色体的简单普通的模型, 并解释了很多结构资料, 包括关于重复的 DNA 序列的资料。在此模型中, 把染色体(或者在复制时染色单体)假设成包含一个从染色体的一端向另一端伸展的单个 DNA 分子。多核苷酸链与非 DNA 连接物可能是不连续的, DNA 分子的一些部分是多折叠的球形状态, 另外的部分伸展开, 并且其纤维具有稍微更高级的有次序的结构。简单的计算指出, 在染色体中 DNA 必须折叠起来。一个伸展长度 $500\mu\text{m}$ 的染色体可以含 0.5×10^{-12} 克 DNA, 当全部展开时 DNA 约有 150 mm 长。纤维状 DNA 是编码 DNA; 球形 DNA 是调控 DNA(图 1.3)。Crick 进一步假设, 二个球形 DNA 的多聚核苷酸链在控制点分开, 以便与专门的调节分子相互作用。未配对的识别序列受球形区的 DNA 的复杂折叠所支持, 并被染色体蛋白质所控制和稳定。某些重复的基因可能是识别序列。在球形控制区内, 其他的重复 DNA 序列通过与远距离的互补序列进行碱基配对, 可以起结构基因的作用。

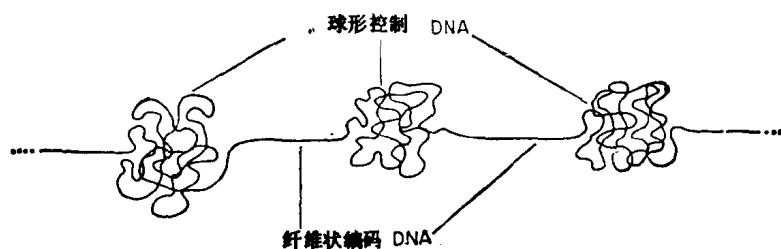


图 1.3 Crick 提出的真核生物染色体中 DNA 构象图解。

基因可以用另外的方式来分类就是活性的和无活性的。在细胞周期内, 染色体区出现的结构和行为的不同, 反映了二种基因类型之间的功能不同。染色体的缩合区以和展开的区域不同的方式与细胞学染料起反应。着色染色体带的出现, 代表着交错的被缩合和被解开的区域。分裂间期染色体展开的物质叫常染色质, 折叠的物质叫异染色质。常染色质表明一个在有丝分裂期缩合, 而在分裂间期解开的有规律的周期。另一方面, 异染色质有不同的周期。在分裂间期它仍然是缩合的, 在有丝分裂前大致不卷曲。常染色质 DNA 和异染色质 DNA 在不同时间复制。确信, 有活性的基因(结构基因和调节基因)定位在常染色质上, 没有活性的基因出现在异染色质上。染色体缩合和展开的过程, 清楚地表现了遗传控制的一种机理。这个过程的主要特征, 是染色体 DNA 和染色体蛋白质和 RNA 的相互作用。当在这一章的后面我们研究基因表达的控制时将转回到这个课题。

真核细胞有些 DNA 是存在于核外。这些 DNA 位于叶绿体和线粒体中。

DNA 的半保留复制

指导自身的复制是基因的一个特殊的功能。用生化术语说,就意味着合成新的 DNA,这种新合成的 DNA 具有和一个亲代 DNA 分子相同的碱基序列。DNA 的 Watson—Crick 模型意指一个复制机制,按照这个机制,双螺旋的二个链分开,并且在每一个分开的链上制造出一个新的互补多核苷酸序列。这种复制模式就叫做半保留——就是说,在复制期间,二个模板 DNA 链不受破坏,而每一个链都变成新合成的子代分子的一部分。这个子分子的一半是新合成的。另一合成模式可能是全保留复制,在全保留复制中,新合成的链配成对,这就得到一个全新的子链,而亲代链再连合制造出第二复制产物。一个另外的可能是无保留复制,在这种复制中,在二个新的子代 DNA 分子合成期间逐渐地破坏了亲代 DNA。

Meselson 和 Stahl 做了一个 DNA 复制模式的直接证明。他们标记了大肠杆菌 DNA,并在随后的 DNA 在没有标记前体的情况下,复制时研究了标记被稀释的情况。在含 ^{15}N (氮的一种重的非放射性同位素)的一种培养基中,把细胞繁殖几代。用这种方法培养的大肠杆菌 DNA,被认为是高密度标记的 DNA,并用氯化铯密度梯度离心能从轻的未标记含 ^{14}N 的 DNA 中分离出来。标记的和未标记的 DNA 混合物加在离心管内的氯化铯溶液上,在 140,000 倍重力下超速离心 20 小时,在这时间内,氯化铯浓度梯度形成, DNA 就变得浓缩在于它密度相等的梯度区域的一个带中。密度大的标记 DNA 带降落到密度大的梯度区域,然后是未标记的 DNA。Meselson 和 Stahl 的实验结果概括在图 1.4。实验开始时,所有密度标记的 DNA 都平衡在梯度的密度区中的一条区带。在没有标记的情况下将细胞培养了一代,来自这些细胞的 DNA 的密度介于全部 ^{15}N DNA 和全部 ^{14}N DNA 的密度之间。当这种中间型密度的 DNA 受热时,它分成一条 ^{14}N 链和一条 ^{15}N 链,正如 DNA 复制的半保留机制所预示的一样。以后的世代表明逐渐转向轻 DNA,精确符

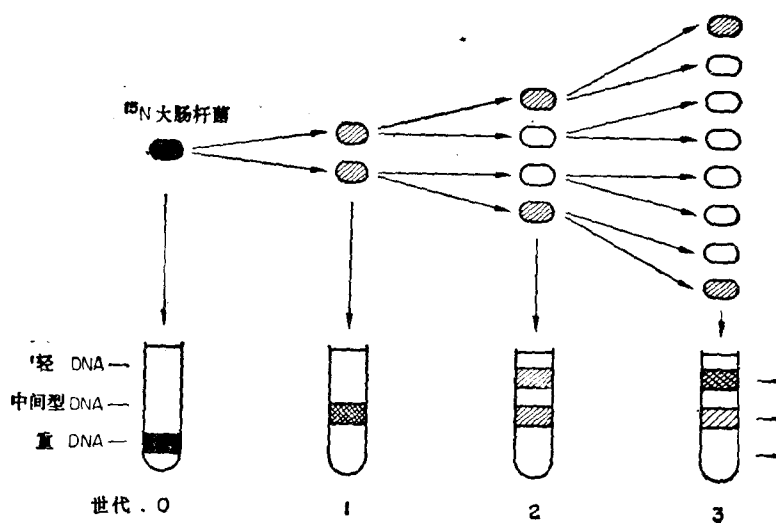


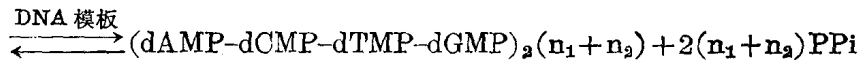
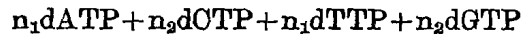
图 1.4 Meselson 和 Stahl 的实验: 在转移到 ^{14}N 培养基后, 从 1、2、3 等代的 ^{15}N 标记的细菌提取 DNA, 并用氯化铯密度梯度离心分部分离。

333100

合半保留复制的原理。可以确信,所有生物的 DNA 都按半保留方式进行复制。

DNA 合成酶

原核生物至少有三种依赖 DNA 的 DNA 聚合酶,而真核生物至少有二种。DNA 聚合酶在一个 DNA 模板上用下面的反应制造 DNA:



此处 dATP、dCTP、dTTP 和 dGTP 是脱氧核糖核苷三磷酸, dAMP、dCMP、dTMP 和 dGMP 是 DNA 产物的核苷酸单体。通过把前体加到 3' 端,酶就使多核苷酸链按从 5' 到 3' 的方向延伸。在反应产物中,二个多核苷酸链反向前进,A:T 和 C:G 的比率都是 1。对酶来说,单链 DNA 是比双链 DNA 更好的模板。为了酶能拷贝双螺旋 DNA 中的一条链,首先二条链必须分得足够开,以便让聚合酶分子与模板链相结合。链的分开可以开始于一个缺口,如图 1.5b 所示。

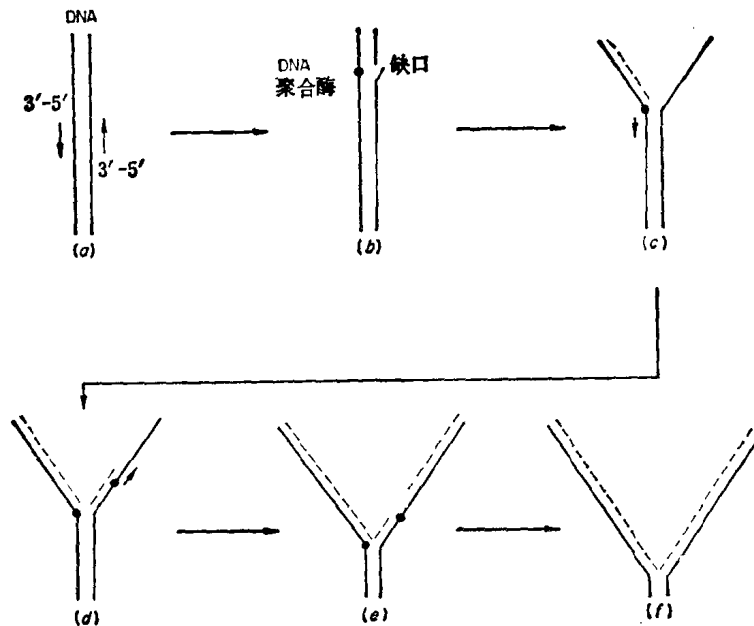


图 1.5 DNA 聚合酶在 DNA 复制中的作用。(b) 双螺旋分开,或许在一条链的一个临时缺口处。(c) DNA 聚合酶在模板链上由 3' 到 5' 行进。(d) 第二条链上 DNA 聚合酶离开复制叉前进。(e) 第二条链被拷贝成许多组成片段。(f) 片段用酶连接起来。

酶的活性位点确定位于一个沟槽中,此沟槽装配于模板上,并使酶沿着链行进,好像在轨道上追踪,一旦酶在多核苷酸的“轨道”上沿 3' 到 5' 的方向移动,正如所做的一样,就合成一条互补链。如果它遇到第二条以氢键连接到模板上的链(当它是正常的双螺旋 DNA 时),酶就能把它推到一边,因而打开了双螺旋(图 1.5e)。

DNA 聚合酶把脱氧核苷酸加到生长的 DNA 链的 3' 端而不是 5' 端这个事实,使得很难设计一个简单的 DNA 复制模型。在图 1.5c 中,表明一个 DNA 聚合酶分子,沿着双螺旋模板的一条链由 3' 向 5' 移动,当它这样移动时,通过把脱氧核苷酸加到新链的 3' 端

也就合成了一条互补的多核苷酸链。然而,为了拷贝第二条模板 DNA 分子的链, DNA 聚合酶必须从复制叉移开(图 1.5d)。结果,第二个拷贝必须作成片段,以便此后通过一种酶如多核苷酸连接酶的作用而连接起来(图 1.5e 和 f)。新合成的 DNA 短片段叫 Okazaki 片段,的确在复制的细菌和噬菌体中发现了这种片段,这似乎是支持了这种观点。机理的细节仍然是一个争论的问题。但是各种各样的 DNA 复制 Okazaki 模型被提了出来,其中一些需要半打之多不同的酶参加。

由于利用了 DNA 放射自显影技术可以使这种复制模型具体化起来。这是 Cairns 起初研究大肠杆菌 DNA 发展起来的一种技术,而后 Huberman 和 Riggs 用于真核生物的 DNA。用放射性标记的胸腺嘧啶喂养一个短一段时间后,从细胞中提取 DNA,提取方法要非常温和,以便把破坏染色体的危险减到最小。使 DNA 附着在固体支持介质上,然后涂盖上照相乳胶。几个月的一段时间后,结合到 DNA 上的胸腺嘧啶的放射性把乳胶中的银 Halide 转化成在显微镜下可见的银颗粒,一旦乳胶曝光完成的话。放射性 DNA 似乎是一条银颗粒的线,复制点似乎像是一个叉子。用这种技术已确立,细菌 DNA 以一个简单的单位或复制子进行复制(图 1.6a)。另一方面,真核生物的 DNA 由很多排列成串的复制子所组成,每一个复制子以亲代 DNA 链的一个局部分枝开始,以二个复制叉子发展,彼此相离进行。当叉子相遇时,相邻的复制子融合(图 1.6b)。

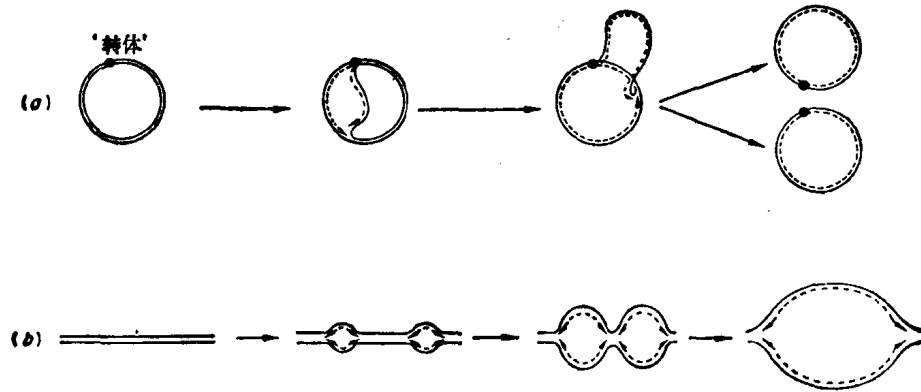


图 1.6 染色体复制模式 (a) 指明单个复制子和假定的转体(Swivel) (一种在没有缠绕时使双螺旋自由转动的机制) 的细菌染色体。(b) 表明很多复制子中的二个发育和融合的真核生物染色体。

有证据指出,复制子在染色体的特殊位点上起始。这些位点可以用 DNA 分子中的修饰碱基,或用特殊的染色体蛋白,或用染色体和细胞膜(原核生物)或核膜(真核生物)之间的相互作用点来标出。

RNA 的合成

RNA 在结构上有很多方面很像 DNA: RNA 分子都是由嘌呤和嘧啶碱基排列在一条糖-磷酸主链上的线性序列。像在 DNA 中一样,磷酸基是连接在相邻糖的 3' 和 5' 碳原子上。RNA 中的糖是核糖,而不像在 DNA 中是脱氧核糖; RNA 的嘧啶碱基是尿嘧啶而不是胸腺嘧啶。尿嘧啶像胸腺嘧啶那样,和腺嘌呤进行碱基配对。图 1.1 是 RNA 和 DNA

的结构简图。

在很多 RNA 中, 有碱基配对区域。但是不像 DNA 的二条链整个长度都是互补的那样, RNA 的双链区域通常延伸出相对地少数目的核苷酸残基, 并和未配对的序列相混。在这章的后面将更详细地讨论 RNA 的构象。

依据遗传信息转译成蛋白质序列中各种 RNA 所起的作用, 而把 RNA 分成三种类型, 即 rRNA、tRNA 和 mRNA。我们将先从叙述这些 RNA 中的每一种在细胞中的分布和性质开始。然后我们继续讨论这些 RNA 如何合成的。

核糖体 RNA

根据碱基的大小而区分出不同类型的 RNA。通常用沉降单位(S)来表示 RNA 的大小。一种 RNA 或其他颗粒的 S 值, 可根据在高速离心期间测定它的沉降速率而确定。图 1.7 表示; 用凝胶电泳技术将豌豆根的 DNA 和不同的 RNAs 分成不同大小的等级。植物细胞质的主要 RNA 分别是 25S 和 18S 的。25SRNA 的分子量大约是 1.3×10^6 , 18SRNA 分子量大约是 0.7×10^6 , 所以它们的分子量的确是非常大的。

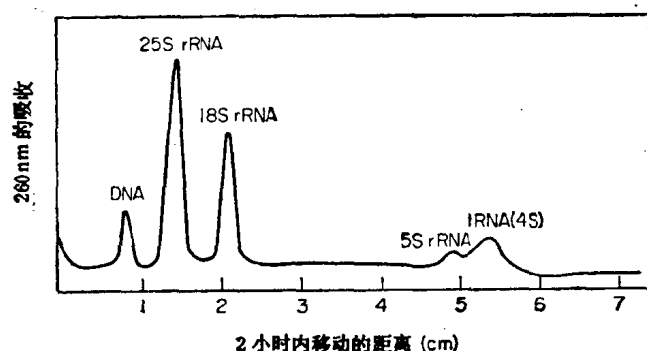


图 1.7 用凝胶电泳分离的豌豆根的核酸。

这些高分子量的 RNA 位于核糖体上。核糖体是由大约等量的 RNA 和碱性蛋白质组成的小颗粒。核糖体作为蛋白质合成的中心是非常重要的。核糖体的 S 值约为 80, 分子量约为 4×10^6 。它是由藉离子相互作用连接起来的 60S 亚基(分子量约 2.5×10^6) 和 40S 亚基(分子量为 1.5×10^6) 所组成的, 为此, 需要有金属离子的

的存在, 特别是镁离子。40S 亚基含有一个 18S 的 RNA 分子, 至少含有 20 种平均分子量约 3×10^4 的不同的蛋白质。60S 亚基含有一个 25SRNA 分子, 至少含 30 种不同的蛋

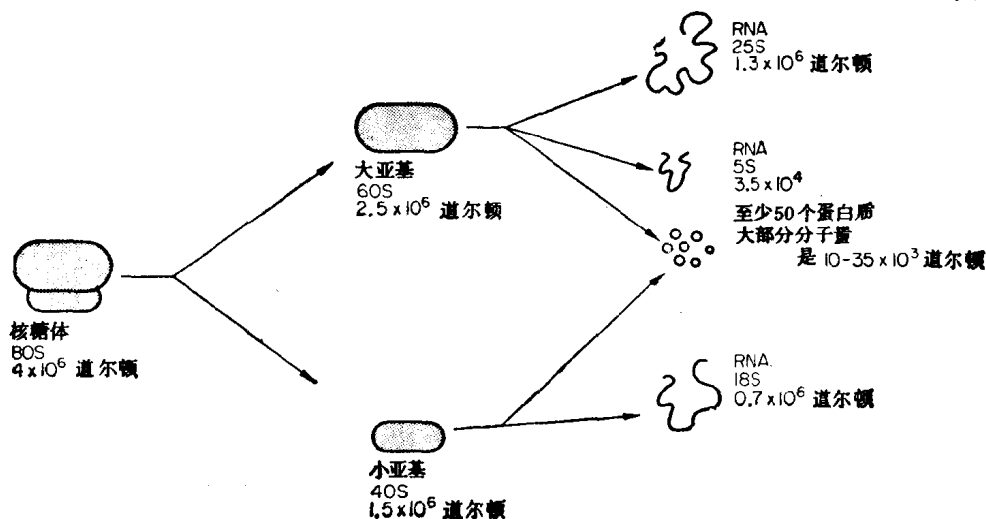


图 1.8 高等植物的细胞质核糖体组分。