

分子遗传学概论

遗传与进化中的信息流

[美] Dow O. 伍德沃德 Val W. 伍德沃德 著
葛扣麟 邹高治 倪大洲 李美华 杨金水 杨连福 译

上海科学技术出版社

分子遗传学概论

遗传与进化中的信息流

〔美〕 Dow O. 伍德沃德 著
Val W. 伍德沃德

葛扣麟 邹高治 倪大洲 译
李美华 杨金水 杨连福

上海科学技术出版社

CONCEPTS OF MOLECULAR GENETICS
INFORMATION FLOW IN GENETICS AND EVOLUTION

DOW O. WOODWARD VAL W. WOODWARD

McGRAW-HILL BOOK COMPANY (1977)

分子遗传学概论

遗传与进化中的信息流

葛扣麟等译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书在上海发行所发行 江苏扬中印刷厂印刷

开本 850×1156 1/32 印张 13.875 字数 367,000

1983年6月第1版 1983年6月第1次印刷

印数 1-10,000

统一书号: 13119·1067 定价: (科五) 1.90元

前 言

究竟什么是严肃认真的科学活动，什么是不严肃认真的科学活动，在这个问题上，科学家之间有一个普遍的默契。绝大多数的科学家都同意这一约定俗成的指导法规，尽管目前还不是所有的人都无条件地赞助这一点。比如，人们不会反对，任何一个实验在其达到高度内在一致性之前都必须进行重复实践。人们同样赞成，实验中提出的科学结论不宜超乎实践所得资料的一定范围之外。还有，在必要时候要勇于把成果和荣誉让给他人，及时发表论文，不必过多的切磋琢磨，以致延误时机等等。

然而，在教育领域，教师们对于什么是切实的教授方式，什么是不合宜的教学活动，观点上便不尽一致了。虽然不能说是人各一辞，但究竟什么是构成优异教学法的结构因素，人们迄今还缺少相近的立场。从高等院校的教学角度来看，同样亦存在深刻的歧见。举例来说，关于教学的主要目标，是要求从全体学生中精选少数可望将来成为科学家的拔尖人材呢，还是着眼于提高全体学生对自然科学的理解能力。由于对教学目标的此种相互对立的看法，结果必然会相应在教学方式、价值标准、题材内容诸方面同样带来极其深刻的分歧。

教学体制本身构成了一整套按其广度和复杂性来说决不亚于其他学科的研究领域。可是一般从事于这一领域进行研究和工作的专业人员与那些沉缅于教学第一线的教师往往各唱各调，不通来往。这种情况对于那些专心致志讲授自然科学的学者更是如此。因为后者关心的仅是科学知识传授，他们在自然科学的教学活动中常常抱着某种想当然的观点，不恰当地把讲义内容与课堂效果等量齐观。结果，有些能够死记硬背讲义和教科书的学生反

而会博得这些先生们的青睐和赞誉。

现在科技界中已经制定出一些办法，以防止免受低劣科学的侵蚀(这里说的低劣并非指缺乏创见、平庸无味而言)。如果有人实验中弄虚作假，渎职妄为，最终亦会被人识破，并查明其伪误所在。可是在涉及教学质量时，要是某个教师自比伯乐，把一些死读书而实际资质平平的学生当作宝贝、举荐于世，而另外一些教师则在提高全体学生对科学理解力方面取得成绩，这里面的是非曲直便不大可能象前面所说，用一个试验或通过评论来求得澄清。诚然这类问题不属于自然科学研究的范畴，而是涉及到制度、政策的一类社会问题，它的解决需要有效地建立一套作为判断衡量的特定的社会价值标准。基于这一原因，应该说，一般的教师或学院机构对此无能为力。

Pablo Freire 还进一步举例说明了有关教育标准莫衷一是的困境。作者把教育描述为一种“感知、分析与发现”的过程。据他看来，把学生分列为不同智力等级的教学方法与教学计划根本称不上其为教育。Freire 进而提出，教育的目的就在于学习“对客观现实进行深入理解的过程”。于是我们又再次看到了另一种意见分歧：大多数西方科学家的实践活动可以追溯到十九世纪由逻辑实证论者所开创的传统。逻辑实证论者曾不太准确地告诉人们这一信条：只有借助于客观的科学资料，人们才有可能逐步接近于客观真理；与之相反，Freire 所指的客观现实却包含着相当程度的人为倾向性、社会价值标准、人类本性等有关因素，以及对人类未来设计中的主观意志论等等。显然这是完全不同的两种“现实”观。目前绝大多数科学家比较一致的看法是，科学资料本身应该与倾向性、价值标准、人类本性等两相无涉。但这并不意味着科学不具有目的性，或是科学有它独特的超自然属性，即在发展有关人类本性的理论中，存在有所谓的中性科学。

Freire 提出，教育必须寻找最大限度地使人类天赋的才智得以充分发展的手段和方法。其论点基于这一假设：人人都具有善于学习认识客观现实的能力。但千真万确的是，他所提出论点的

前提也和其他无数的巨大社会性前提一样并未从客观资料取得充分支持。而作为一个杰出的理论，取得客观资料的支持则是理所当然的事情。此点姑且不论，Freire 的论点还为风行某种不切实际的教学模式大开绿灯。如果他的论点能够科学地予以检验，那我们将可以由它来决定教学法的最佳模式。可是因为实际上做不到这点，结果大部分还是只能按传统方式来规定教学法的特点。当然，采取上述两种极端看法中间立场的，亦不乏其人。

从某些方面来说，自然科学可以十足有效，也可以毫无活力。那些对学习目的性高度明确的学生往往可以成为优秀的科学家，其中不少学生都曾得到过他们老师的启蒙和鼓励。而将来一心要成为一个伟大科学家的远大理想，对他们更无疑是巨大的精神动力（我们作为教师恐怕都有这种皮格马利翁式的现实体会*）。对这类学生所进行的自然科学教育便能转变为将来求职的有利因素。可是就在这些具有高度学习目的性的学生顺利走向专业工作的同时，大多数学生却在科学进军的道路上抱恨落伍了。他们不仅学不到专业科学技术，而且也掌握不了一般的基础科学，科学知识对一个生活在现代科技社会的公民可能得以大显身手的一切生活道路，实际上已被全部堵死。

爱因斯坦说过：“除非是出现奇迹，否则现在的教学方法不可能不全部窒息掉人们基于好奇心而舒发的神圣探索精神，因为作为此种崇高“精神”的重要支柱之一的自由探索，其重要性与紧迫性决不亚于任何一种社会刺激。”不少教师曾以谋求“培养学生的此种好奇心和探索精神”为己任。可是面对着社会上实用主义的潮流、习惯势力以及教学上的行政措施等等，这不是一件轻而易举的事情，因为所有这些因素都构成了教学活动所必须所命的舞台，它规定着教学活动应该在什么时候，什么地方，以及以什么方式合宜适度地进行。

上面虽然只列举了教学方面的很少一部分问题（只能算是海

* 皮格马利翁(Pygmalion)，希腊神话中的塞浦路斯国王，热爱自己所雕塑的少女石像。——译注

滩一贝),读者必然会问,本书多少是否会有助于一个或几个问题以某种程度的解决?我们可以干脆利落地回答:“即使有所裨益,亦必微不足道。”由于教学体制的复杂性,解决这一问题已远远超越本书,乃至一所大学力所能及的范围。但话虽如此,书籍、教师 and 高等院校在这方面的作用还是不容忽视的。如果我们把教育事业的一般状况看成仅仅是巨大社会的一个缩影,那末,不言而喻,要想通过书籍和教师的推动而使之可能产生某种变化当然不会很快。事实上,任何一本书的潜在作用整个地都仰仗于教师的力量,本书亦概莫能外。如果教师谋求要在自然科学的教学工作中赋予某种新意,本书或许能助一臂之力,否则,它也只能以传统习惯的方式作为一本普通的教科书使用而已。

据我们看来,本书在下列几方面或许对读者有些帮助。第一,作为科学家,人们将可由之享受到某种科学进展带来的乐趣和激情。我们将力求在书中多多介绍这方面的资料和科学研究的方法,以提供给那些尚未亲自参加过科学实践的青年们作参考。因为不亲身经历科学舞台的具体实践,决不会懂得什么是演员、什么是剧情、什么是舞台道具。要是这方面的知识能综述得令人满意,对那些未曾身历其境的人来说将可借以领略一下科学研究中的无限风光,关于科学研究中至关重要的思维活动的特色也可作一番具体深入的体察。

第二,我们将试图表明关于遗传学、化学和进化论这些学科之间的关联性、连续性和不可分割性。即便上述每门学科涉猎不广,但我们亦谋求将之归入一个总的题目。这个总题目便叫做生物学中的信息流(information flow,信息传递)。从分子遗传学的概念来看,这种提法也是完全可以理解的。在书中将努力:(1)通过提出问题以及引导对这类问题的深入思考,以开创某些“认识事物的新途径”;(2)引入足够多的有关分子遗传学研究的实验,向读者表明,人们在研究一个充满偶然性的客观世界时,在成功解决问题方面,必然性与偶然性之间往往存在着某种微妙的平衡。(3)指出在分子遗传学的题材内容与其他自然科学学科和人类关心的问

题之间也有着密切的关系。为此我们力求使本书的内容能够适应于已具有一定遗传学与化学基础阅读水平和理解水平的学生。

如果能对科学家“思维活动”中的多种思路作一番身临其境的体察，将能形象生动地说明，一个人善于从失败和成功中汲取经验教训对于科学活动的有效进展是多么重要。通常，人们从数据和事实即得以形成概念和理论，进而由理论再上升为假说。反过来，一种假说又需要用实践再检验，通过实验又可获得更多的资料和数据。在如此往复循环，复杂多变的认识过程中，失败与成功的可能性随处可遇。我们在书中拟将各种成功与失败的典型实验都略举数端。读者可以看到，一些概念确立了，发展了，另一些概念又被否定了、抛弃了。但无论如何，即便本书对自然科学的讲授有微小贡献，这也必定仰赖于讲课教师的大力配合与辛勤劳动。

在本书的设计安排上，同样亦力求能提供多方面的途径，帮助学生去接触分子遗传学，特别是书中引述了为数甚多的具体例证。实验引出的结论并不一定均有可靠的证据。我们以图表、数据与模型的方法列出这类材料，便能提供给那些希望评论这类实验事例的学生以必要的第一手资料。学生们在这方面必然会发挥其有益的反馈相长作用。可以断言，他们肯定是会支持如此处理的。其中既包括抱雄心大志诚心想成为科学家的学生，也包含有在学习工作中吹毛求疵，穷于究竟的学生，甚至还有那些目前只是“随大流”的学生在内。

我们在征求对本书的意见中饶有兴味的是下面一些观点分歧。学生们普遍要求能多多列入有关科学、历史、哲学、社会危机等相互关系的知识；而科学家则又一致要求希望削减乃至删除这一类型的资料。我们在处理这一矛盾时，基本上是采取左右并蓄的折衷主义办法。

对于另外一些目标，我们感到即便不是绝无可能，但亦难以如愿以偿。例如我们写进分子遗传学一书的内容能否使其中每一章彼此在分量上恰如其分地合乎如图 1 所示的轻重关系和整体布局还是一个未决的问题。另一方面，作为一本教科书，其写作的平铺直叙方

式，亦即书籍写作上的单向性与自然科学所固有的二维性甚至三维性的立体格局，在表达时很难对偶接笋。这里我们可再一次看到，对于教师来说，“表达”自然科学思维形态(二度空间与三度空间结构)的能力往往是因人而异的。理由十分简单，主要是太抽象难教了。

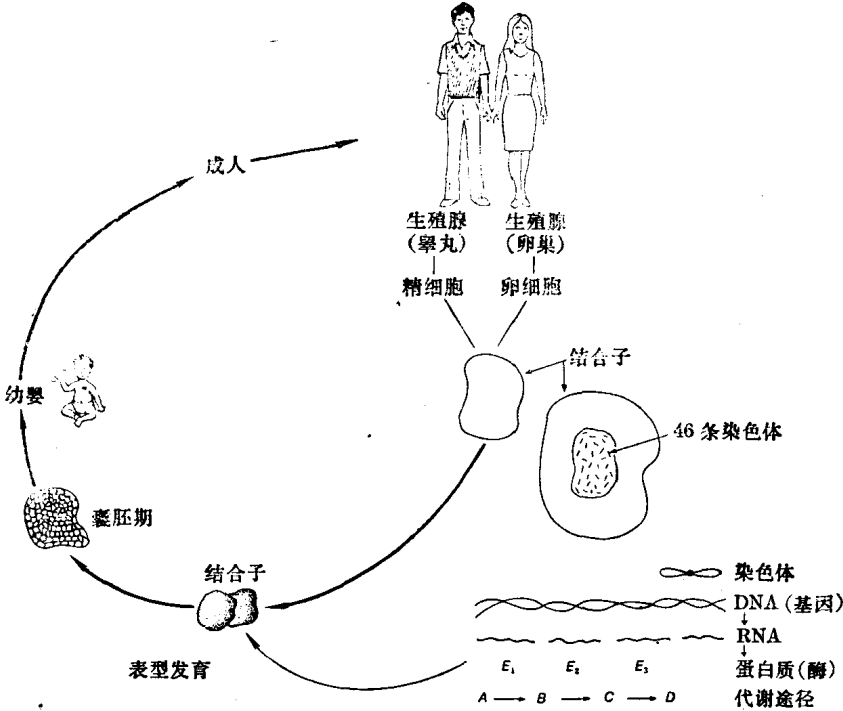


图 1 世代的纽带

即便生生死死的问题家喻户晓，但是人们却未必体会到怀胎和新生儿生长发育以及代谢过程的复杂性，上代与子代的关系问题一般人恐怕也是茫然无知的。上述简图可以进一步展开，如图右下角所示，这里还包含有更多的细节详情。

科学研究的方法在教学实践中常常是不予提及的，这样做的不良后果是留给学生的只是一大堆事实和数据。而对于至为重要的科学思维方法则等于不学(图 2)。

如果人们不考虑自然科学的研究方法，那么有关的快乐与烦

恼、沮丧与创新乃至自然科学的思想体系也就不再存在了。可是实际上无论是基础科学，还是专业科学两方面都离不开自然科学思想体系的指导。不少有丰富经验的科学家，他们都曾亲自努力从事于直观事物的研究，并有善于运用归纳法、演绎法去发现新事物的切身经历，因而有条件与学生共同去分享他们既有的经验，可是却常迫于传统势力的压力，只能跟着“逻辑式”的教学大纲亦步亦趋，从而最终放弃自己本可大施才华的一整套教学本领。这种情况与社会上的一股“反科学”恶浪有关，同时与对讲授自然科学的非难亦大有关系。这些指责往往来自于一些科学观念浅薄的学生，在他们看来，讲授自然科学不过是“求职前不得不由的说教”。

由于科学知识的累积增长愈来愈快，因之为学生挑选适当的课外知识这一点需要继续作为一个问题引起重视。但是究竟该如何掌握进行，解决这一任务的部分答案是在于要求科学家们能充分发挥他们的能动作用。把“科学奥秘”用浅显易懂的语言向人们



图 2 教室中的教学实践与实验中的科学实践

在课堂上听科学讲授的学生不会知道科学历史发展的全过程。一般地说，教师不会讲授科学史中有关“人的思维活动”的那些部分。有时，有关科学实验的那些部分在安排上也是按发展过程中事物本身的逻辑顺序来讲授的。

作普及介绍。另一方面则是为学生尽量撰写有关的综合性论文和评论。《科学美国人》(Scientific American)杂志便是一份能合宜提供版面的优秀读物。不少评论本书的人士指出,在科学家们中间有一种普遍的情绪,他们不乐意去干这一类事情。还有不少专业人员对于发挥他们的特点同样亦持相对保守和消极的态度。一种顾虑是害怕学生会因此而寻找逃避艰苦学习的“捷径”,另一种顾虑,则认为放弃老规矩,而去钻学习自然科学的新门径不合一个学者应有的气派。既然我们并不同意上面的观点,于是便理所当然地受到他们的批评。我们的看法是,作为教师应有义务尽可能地缩短学生们在接触科学知识伊始,到从中体会到身历其境的乐趣,以及到对科学技术产生深刻感受这一段时间的经历和距离。

无论如何,在今天强求教师如此照办,是既脱离实际,而又不公道的。因为大大扩增了的班级规模以及由此而大大加重的教学负担已成为目前关系到教学质量的两个基本要素。而解决这些矛盾已经远远超出本书与教师的职责之外。面对着可能进一步扩大班级规模等等情况,为了遏止此种倾向,或许需要再强调一下我们一如既往的观点:教学要求应高于仅仅是教材“内容的传授”,为了达到这一目标,大体上要求学生-教师的比例应该接近于1。脱离这一水平均属不宜。

我们谨对下列诸位对本书手稿所提出的、收益良多的批评和建议表示感谢: Robert Auerbach, Douglas Braymer, Norman Hecht, John M. Hill, John L. Hubby, Patricia St. Lawrence, L. A. Snyder, Bernard Strauss, Paul B. Weisz, David J. West 和 Curtis A. Williams。Clare K. Woodward 先生对第五、六两章的合理化建设性意见亦使笔者获益非浅。还有许多在校大学生们全部或部分阅读本书后所提出的某些看法,启示笔者在安排全书内容方面亦作了新的考虑,对此一并谨致谢意。

Dow O. 伍德沃德

Val W. 伍德沃德

译 者 的 话

二十世纪下半叶，分子生物学开始作为一门独立的学科分支跃现于世。它的形成和发展是与物理学、化学、进化论与遗传学的进展分不开的。随着对大分子化合物的研究不断取得突破，特别是脱氧核糖核酸分子双螺旋结构模型的建立，人们能够从主要生命物质结构的分子层次上得以合理地解释基因复制的机理、信息传递的途径，阐明生物遗传变异的运动形态，从而使整个遗传学的研究跨入了以形态描述、逻辑推理为主转变为以物质结构与功能相统一为分析着眼点的新的发展阶段。

本书共分七章，翻译出版删去了第七章和索引。作者把生物化学、物理学、遗传学、进化论等各个学科分支在所谓生物信息流（信息传递）的总题目下，从时间（历史发展）与空间（信息流向）的角度比较系统地介绍了各类大分子化合物在生物遗传中所起的作用：它们具有怎样的分子结构，各类大分子化合物（DNA、RNA 和蛋白质）在结构与功能上的相互关系，它们在细胞中的活动方式等等。在本书第一章中，作者提出了教育改革的问题，主张高等学校遗传学的教学应着重于学生的思维训练和实验操作。并通过反对科学研究中的唯心主义哲学思想，阐述了对人类遗传学研究中某些问题的见解，特别指出过去将遗传学滥用于人类社会现象所造成的严重后果。其中即使某些观点有可商榷之处，但总的来说，它基本上反映出了作者的唯物主义认识论及其进步倾向。从第二章到第五章为全书的精髓所在。书中列举大量的具体实验和分析图表，集中表述了分子遗传学所特有的思维方法和试验手段，并以此为杠杆对遗传学的继承和发展，DNA 分子的结构与功能，信息的转录和表达，蛋白质的分子构型和生化特性，酶的作用机理及其调

控方式等，作了全面深入的剖析与评论。所引用的资料与已出版的同类书籍以及与有关的学科专著相比，其深度与广度，尤其是关于交换、干涉、蛋白质的结构、X射线衍射分析等方面的内容可以说是独树一帜的。因之这本《分子遗传学概论》虽名为概论，实质乃是一本较为完备、全面系统的教科书，而其所论述的具体范畴却又具有学术专著的某些特征。第六章专论进化，主要是推论遗传体制、即核酸、蛋白质相互关系的进化起源。虽然在叙述中推理多于实验，但新颖有趣，颇具特色，亦为现已出版的同类书籍中所不多见者。全书文笔流畅，图文并茂，极适合具有一般遗传学及生物化学基础知识的青年学生作教学用书或参考读物。

本书只能反映 1976 年以前分子遗传学发展的概貌。至于人工合成具有生物活性的基因（例如生长激素抑制因子的人工合成）、遗传工程的实施（如人体胰岛素基因在大肠杆菌中的表达）、左旋型 DNA 分子的发现等等，由于历史条件的限制，不能一一备载，只有通过查阅有关的专门文献，去求得补充了。

对于这样一部涉及专业繁多，浩瀚渊博的学科论著，囿于学术知识和翻译水平，我们在翻译过程中势必会遇到很多困难。承蒙多位学者、专家，特别是黄文几、刘祖洞、盛祖嘉、沈仁权、项维、高沛之、周叔彝、黄瑞章等先生在有关章节中给了我们极其有益的指导和帮助，才使我们得以完成这一工作，谨在此一并致谢。至于在译校方面可能发生的谬误和不足，欢迎广大读者批评指正。

一九八二年三月

目 录

译者的话

前言

第一章 生物学、科学与社会中的分子遗传学·····	1
第二章 遗传学简史·····	26
历史性介绍·····	26
基因和基因作用·····	43
DNA 及其在遗传中的作用·····	63
第三章 DNA·····	95
复制·····	95
突变·····	138
重组·····	157
第四章 RNA: 转录与遗传信息的转译·····	180
转录·····	180
转译·····	194
遗传密码·····	216
蛋白质合成器·····	226
第五章 蛋白质: 遗传信息转化为表现型的过程·····	246
氨基酸·····	247
蛋白质结构·····	257
酶的作用机理·····	304
酶活力的调节·····	318
酶合成的调节·····	330
第六章 进化·····	356
前生命进化·····	356

遗传器的进化.....	369
代谢途径的进化.....	384
基因组的扩增.....	386
蛋白质进化.....	398

第一章 生物学、科学与社会中的分子遗传学

生物教师在教学实践中与学生接触时，往往喜欢提出一些发人深省的问题来启发学生，一个司空见惯的题目是：区别生物与非生物的基本特征是什么？这一选题相当不错，只是在学生们思考了有关大象与自行车之间诸如繁殖过程、刺激反应、生长代谢、个体死亡等彼此间截然不同的几个特征之后，讨论往往就会到此为止。

能认真去分析大象与自行车有什么共同点的学生确实为数不多。至于拿出勇气去探索生命一词的含义，并根据生物由无生命物质构成这一事实，进而能深入思考这里面存在内在联系的学生更是寥若晨星。但是一旦能就生物与非生物的差别问题追本求源，立刻便会引伸出第二个问题：无生命物质究竟是如何相互作用才得以产生出细胞，并发展成为生命有机体的呢(图3)?

把客观事物，例如包括从原子微粒直到银河系，进行分类整理对研究自然科学十分重要。生物体可分别归类为植物、动物及原生生物三类。这三大类群还可进一步往下细分，一般来说，植物界、动物界与原生生物界这三大门类内部，分类纲目比较明确。而对于那些三不搭界，地位含糊的对象，分类处理上颇费人猜测。例如，当发现病毒为其自身繁殖而离不开寄主细胞时，就会产生这样的问题：病毒是不是生命有机体，或只不过是复杂有机物的共聚体？人们在将病毒跟家兔、或甚至细菌经过一番比较之后发现，病毒与无生命系统的共同点，要较它与生物体的共同点为多。但是如将病毒与粘土颗粒进行对比，它那高度复杂的结构体制，却又显得更象生物体，而不象是非生物体。

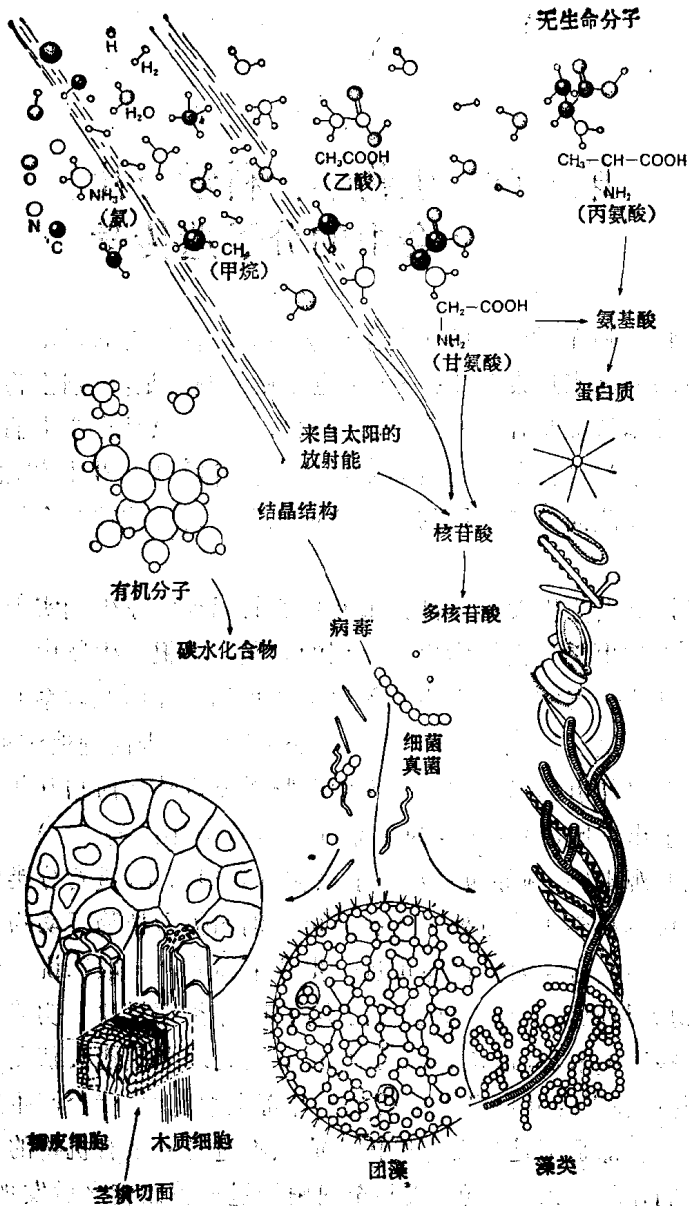


图 3 存在于非生物与生物之间的连续系列

分子不仅支配着生命系统的活动(功能),而且生命系统本身就是全部是由分子组成的。在初始阶段,生命来自无生命分子的集聚和组合,而在现代生命系统中,生命活动也是通过无机分子转化为有机分子以及生命结构来维持的。综观整个过程,一条从最简单的原子,经过小分子化合物、大分子化合物、直到最复杂的生命系统的连续系列便呼之欲出了。