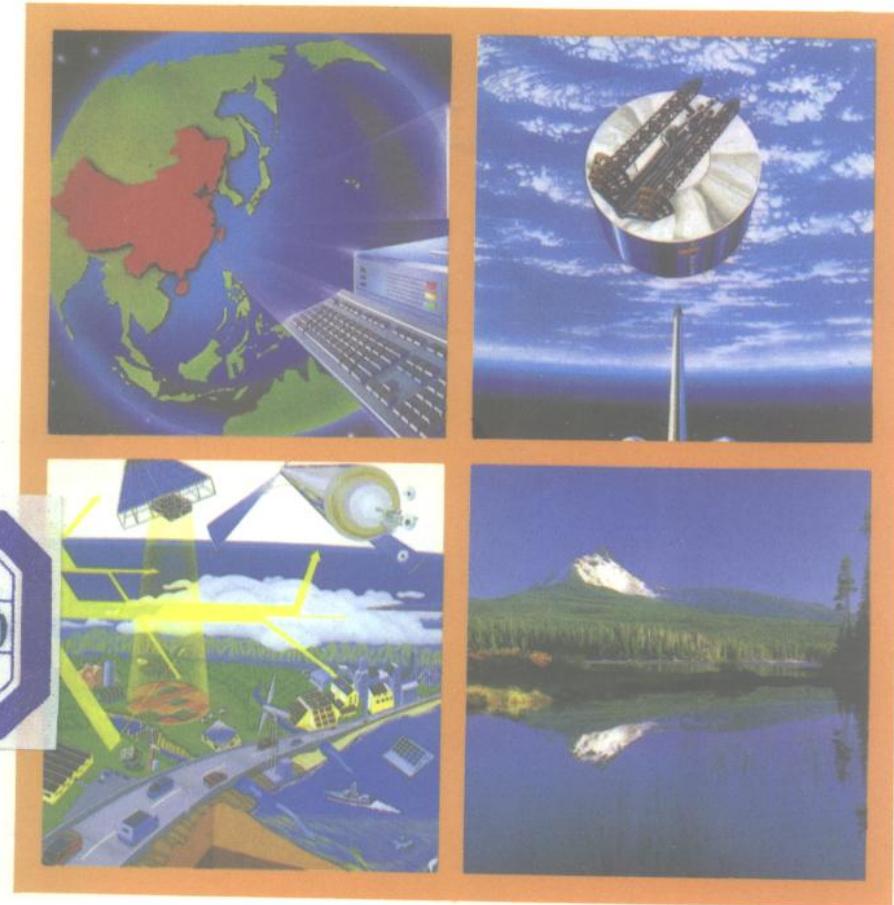


# 基因工程与农业

丁 勇 吴乃虎 编著  
陈春霞 钟珍萍



水利部



图书总号

007091 水利部信息所

分类号

T S 3

《现代科学技术基础知识》参考丛书

# 基因工程与农业

丁 勇 吴乃虎  
陈春霞 钟珍萍

编著

0201530

科学技术文献出版社

(京)新登字 130号

## 内 容 简 介

本书是一部有关基因工程原理及其在农业生产中应用的高级科普读物。本书前半部分着重介绍了基因工程的基础知识，包括有关基因的基本理论、基因工程的技术基础、酶学基础、载体系统及其基本过程和植物基因工程知识；后半部分则详细介绍了近年来基因工程在农业生产各方面的应用，包括提高作物光合效率、增强作物抗虫抗病抗除草剂的能力、提高生物固氮能力、提高种子营养价值，以及其它方面的应用。书中配有图表，以便读者直观形象地了解基因工程技术。

本书可供县级以上的干部、管理人员、科技人员学习和参考。

## 图书在版编目 (CIP) 数据

基因工程与农业/丁勇等编著 - 北京：科学技术文献出版社，1994.7

ISBN 7-5023-2321-X

I. 基… II. 丁… III. 基因-关系-农业 IV. ①S1  
②S33

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (94) 第 03844 号

科学技术文献出版社出版

(北京复兴路 15 号 邮政编码 100038)

北京市印刷三厂印刷 新华书店北京发行所发行

1994 年 7 月第 1 版 1994 年 7 月第 1 次印刷

850×1168 毫米 32 开本 8.5 印张 218 千字

社科新书目：357—652 印数：1—7000 册

定价：7.70 元

# 序

国家科委副主任 惠永正

根据中共中央总书记江泽民同志的倡议，在国务委员兼国家科委主任宋健同志领导下，由国家科委牵头组织数十位各学科的专家学者撰写的供全国县级以上领导干部阅读的《现代科学技术基础知识》教材，已经出版发行。

这本教材，以通俗易懂的文字，深入浅出的表述方式，从叙述和分析科学技术发展的历史事实及其与经济社会发展的相互关系出发，以阐明邓小平同志关于科学技术是第一生产力的科学论断为主线，在介绍现代科学技术的新进展、新知识的同时，从宏观的角度对如何发展科学技术和应用科学技术促进与引导经济社会发展的战略思想和方针政策，进行全面的系统的论述。各级领导干部阅读这本教材，既能增长现代科学技术的最新知识，又能从中得到可以指导实际工作的政策思想。

现代科学技术包括了极其广泛的学科领域。这本教材是为引导各级干部学习现代科学技术而编写的“入门”读物，还由于篇幅的限制而不能对各个学科领域的发展进行充分展开论述。正因为如此，《现代科学技术基础知识》教材编辑委员会决定再编写一套（共10册）与教材的主要内容相匹配的参考书，对这些方面进行较为深入的

论述,以便各级干部阅读教材之后,可以根据自己业务工作的需要和个人的兴趣,选读这些参考书。

我们的各级领导干部所在单位不同,工作性质和内容不同,专业背景也不同,但都是为现代化建设服务的。要搞好现代化建设,关键在于现代科学技术的发展和应用。因此,不管从事哪一方面的领导工作,努力多学一点科学技术知识都是必要的。正如中共中央总书记江泽民同志在为《现代科学技术基础知识》这本教材所作的序中指出的:“现代科学技术的发展日新月异,新发明、新理论层出不穷,知识更新异常迅速。我们只有锲而不舍地努力学习,不断汲取新的知识,充实自己,才能提高决策水平和领导艺术。”

我衷心地期望,这本教材和一套参考书的出版,能够起到引导和推动广大干部学习现代科学技术知识的作用,从而提高认识自然、利用自然、改造自然和保护自然的能力,更好地动员和组织人民,为我国的现代化建设事业做出更加辉煌的成绩。

1994年5月

## 前　　言

本世纪科学史上有两件最为激动人心和最具深远影响的大事，一是 1953 年沃森和克里克发现了 DNA 双螺旋结构，二是 1973 年科恩和伯格建立了重组 DNA 技术。前者诞生了分子遗传学和分子生物学，使生命科学步入分子水平的新时代；后者使生命科学实现了一个非常重要的飞跃，突破了长期以来阻碍人们创造更为理想的新物种的种属间的自然屏障，诞生了生物工程学。伴随这两件事的发生，本世纪近 40 年来在分子生物学、遗传学和生物化学等方面取得了许多伟大的成就，获取了诺贝尔生理医学奖的大半，而且常常名列榜首。

目前生物技术已被推举到举世瞩目的地位。许多有远见的战略家们都纷纷预言：“21 世纪将是生物世纪”。这一立论意味着生物技术的发展必将推动一个崭新的产业——生物高新技术产业的形成和发展，而且将从农业、医药卫生、工业资源开发、环境保护等多方面，给人类生活和生产活动带来深刻的影响，产生出目前还难以预测的巨大社会效益和经济效益。

我国在第六个五年计划期间，就已开始将生物技术纳入国家重点科技攻关计划，随后又在“七五”攻关、“863 计划”、“八五”攻关及“星火”、“火炬”等国家科技计划中被确定为优先发展的技术领域。究其宗旨，无非有二，一是提高和发展生物领域自身的科学技术水平，二是为我国国民经济的发展和综合国力的提高增添新的活力和发展后劲。

生物技术较为全面的内容通常包括基因工程、细胞工程、酶工程和发酵工程，但其核心技术当首推基因工程（即重组 DNA 技术）。在今天，生物技术之所以能在众多技术领域中占据着如此重要的地位，多源于基因工程的技术魅力。通过对基因工程的基本原

理及技术的介绍，并针对我国国民经济中头等重要的农业问题，展望这项技术的巨大应用前景，使更多的同志理解该技术的发展应用潜力，取得人们和社会各界对生物技术的更大支持和关注，是本书所有作者的出发点。本书如能对有关读者今后的工作有点滴启迪，那将是我们最大的奢求和欣慰。

鉴于写作时间紧迫，加之我们的水平有限，本书缺点和谬误之处在所难免，恳望读者发现时，给予指正和海涵。

丁 勇

吴乃虎

# 目 录

序 .....	惠永正
前 言	
<b>第一章 基因与基因工程.....</b>	( 1 )
一、基因研究的发展 .....	( 1 )
二、基因工程的诞生及其主要的研究内容 .....	( 24 )
<b>第二章 基因工程的技术基础.....</b>	( 32 )
一、凝胶电泳技术 .....	( 32 )
二、核酸分子杂交技术 .....	( 35 )
三、细菌转化 .....	( 42 )
四、DNA 核苷酸序列分析技术.....	( 44 )
五、基因的化学合成 .....	( 48 )
六、寡核苷酸诱发的基因定点突变 .....	( 50 )
七、PCR 扩增技术 .....	( 51 )
<b>第三章 基因工程的酶学基础.....</b>	( 53 )
一、限制性核酸内切酶和 DNA 分子的体外切割 .....	( 54 )
二、DNA 连接酶与 DNA 分子的体外连接 .....	( 61 )
三、DNA 聚合酶及其在基因工程中的应用 .....	( 72 )
四、DNA 和 RNA 的修饰酶及其应用 .....	( 79 )
五、核酸外切酶 .....	( 81 )
六、单链核酸内切酶 .....	( 83 )
<b>第四章 基因工程的载体系统.....</b>	( 85 )
一、基因工程的载体系统类型 .....	( 85 )
二、细菌质粒载体 .....	( 85 )
三、噬菌体载体 .....	( 92 )
四、柯斯质粒载体 .....	( 100 )

五、单链 DNA 噬菌体载体 .....	(102)
六、表达型载体 .....	(107)
<b>第五章 基因工程的基本程序</b> .....	(113)
一、DNA 体外重组和扩增.....	(113)
二、重组体 DNA 分子的选择与鉴定 .....	(117)
三、基因工程的技术路线 .....	(121)
四、胰岛素的基因工程实例——胰岛素基因在大肠 杆菌细胞中的表达 .....	(129)
五、基因的改造 .....	(130)
<b>第六章 植物基因工程</b> .....	(133)
一、植物基因工程的主要内容和研究方向 .....	(134)
二、植物基因工程的受体细胞 .....	(136)
三、植物基因工程的载体系统 .....	(137)
四、植物基因工程中常用的选择标记和报告基因 .....	(140)
五、外源 DNA 导入植物细胞 .....	(141)
六、转基因植物中外源基因的命运 .....	(148)
<b>第七章 增强作物抗虫性的基因工程</b> .....	(150)
一、作物抗虫性原理 .....	(152)
二、利用苏云金芽孢杆菌 $\delta$ -内毒素抗虫的基因工程 .....	(155)
三、利用蛋白酶抑制剂基因抗虫的基因工程 .....	(160)
四、其它方面的抗虫基因工程 .....	(161)
五、抗虫转基因植物的应用问题 .....	(162)
<b>第八章 作物抗病基因工程</b> .....	(164)
一、植物抗病毒病的基因工程 .....	(164)
二、植物抗真菌病的基因工程 .....	(172)
三、植物抗细菌病的基因工程 .....	(174)
<b>第九章 生物固氮的基因工程</b> .....	(177)
一、根瘤菌的固氮作用 .....	(178)
二、共生结瘤固氮的分子基础 .....	(183)

三、生物固氮的基因工程	.....	(187)
<b>第十一章 提高作物光合效率的基因工程</b>	.....	(193)
一、光合作用概述	.....	(194)
二、光合作用基因工程的主要目标	.....	(198)
三、光合作用基因工程的现状及前景	.....	(204)
<b>第十一章 种子贮存蛋白的基因工程</b>	.....	(208)
一、种子贮存蛋白的理化特性及分子生物学特性	.....	(209)
二、应用基因工程改造种子蛋白基因的可能性	.....	(215)
三、种子贮存蛋白基因工程研究进展	.....	(220)
<b>第十二章 培育抗除草剂作物的基因工程</b>	.....	(224)
一、除草剂的种类及其主要特点	.....	(224)
二、除草剂的选择性机理及除草机制	.....	(227)
三、培育抗除草剂作物的基因工程	.....	(229)
<b>第十三章 植物基因工程在农业生产中的其它应用</b>	.....	(234)
一、植物基因工程在作物雄性不育性研究中的应用	...	(234)
二、植物基因工程与作物抗逆性的增强	.....	(238)
三、植物基因工程与医疗保健用品的生产	.....	(241)
<b>第十四章 哺乳动物基因工程在畜牧业中的应用</b>	.....	(243)
一、哺乳动物基因工程的几个关键环节	.....	(243)
二、哺乳动物基因工程研究进展	.....	(246)

# 第一章 基因与基因工程

## 一、基因研究的发展

基因工程是在分子生物学和分子遗传学综合发展的基础上于本世纪 70 年代诞生的一门崭新的生物技术科学。它的创立和发展直接地依赖于基因分子生物学的进步，两者之间有着密不可分的内在联系。基因的研究为基因工程的创立奠定了坚实的理论基础，而基因工程的诞生则是基因研究发展的一个必然结果。

为了更好地掌握基因工程技术，我们首先简要地回顾一下基因研究的发展历史。

### 1. 基因学说的创立

基因的本质是什么？从本世纪初人们就在思索这个问题。它的提出是人们在遗传变异现象的研究中自然而然地产生的。早在几千年前我们的祖先就已经知道“种瓜得瓜，种豆得豆”这个普遍的遗传现象。中国还有句古话叫“一娘生九等”，指的则是变异现象。那么究竟是什么物质决定着父子之间的相似性，又是什么物质导致兄弟姊妹之间的差异呢？

奥地利著名的科学家孟德尔从 1857 年到 1864 年以豌豆为材料进行植物有性杂交试验，分析了自然界的遗传变异现象。根据实验结果，孟德尔提出了遗传因子的概念，总结出了著名的孟德尔遗传规律——遗传因子独立分配规律。即生物的每一个性状，如花色、株高等……，都是由遗传因子控制的，这些因子从亲代到子代，代代相传；在体细胞中，遗传因子是成对存在的，其中一

个来自父本，一个来自母本；在形成配子时，成对的遗传因子彼此分开，因此在配子亦即性细胞中则是成单存在的；在杂交子一代体细胞中，成对的遗传因子各自独立，彼此保持纯一的状态；在形成配子时，它们彼此分离，互不混杂，完整地传给后代；由杂种形成的不同类型的配子数目相等；雌雄配子的结合是随机的，有同等的结合机会。后来有三位植物学家在事先完全不了解孟德尔研究工作的情况下，各自独立地做了与孟德尔相似的实验，并得到与孟德尔相似的结论。这说明孟德尔的发现是反映了自然界中遗传现象的一种规律。

“基因”这个名词最初是在 1909 年出现的。当时，在丹麦有一位名叫约翰逊的生物学家，提议用“基因”这个名词代替孟德尔的“遗传因子”。不过，无论是“基因”也罢，还是“遗传因子”也罢，在那个时候都只是遗传性状的符号；还没有涉及物质概念。

本世纪初，美国著名的遗传学家摩尔根对基因学说的建立做出了卓越的贡献。他和他的助手们以果蝇为材料进行遗传学研究，第一次将代表某一特定性状的遗传因子亦即基因同细胞内的物质——染色体联系了起来。摩尔根指出：“种质必须由某种独立的要素组成，正是这些要素我们叫做遗传因子或者更简单地叫做基因”。从而使科学界普遍接受了孟德尔的遗传原理，“基因”这一名词一直沿用至今。

## 2. 基因与 DNA 分子

尽管由于摩尔根及其学派的出色工作，使基因学说得到了普遍的承认，但直到 1953 年美国科学家沃森和英国科学家克里克提出 DNA 双螺旋结构模型以前，人们仍然弄不清楚基因究竟是何种物质，也不知道它具有什么样的结构特征，而且也无法解释位于细胞核中的基因是怎样控制在细胞质中发生的各种生化反应，以及在细胞繁殖过程中基因为何能够准确地产生自己的复制品？

生物化学家的研究结果表明，生物体内存在着若干种特殊的

生物大分子，包括蛋白质、核酸、糖和脂类等。其中，蛋白质的重要性尤其引人注目。它在生物体内担负着各种各样的生理功能；有的管运输物质、有的司催化反应，还有的执行信号反应……，就像工兵营里的士兵一样，行使着自己独特的“职责”，因此我们说一切生命活动都离不开蛋白质，一切遗传特征的表现同样也离不开蛋白质，正如恩格斯曾经指出的那样“生命是蛋白质的存在方式”。

蛋白质的重要性及其分子结构特征人们很早就已经认识到了，以致长期以来许多研究者都误认为只有象蛋白质这样复杂的大分子才能决定细胞的特性和遗传。然而一个人体中蛋白质的种类数以千计，除了上千种的酶（也只是蛋白质中的一类）以外，还有头发和指甲中的角蛋白、红血球中的血红蛋白、肌肉中的肌球蛋白、眼球中的晶体蛋白等等，举不胜举。那么是不是因为在精子和卵子中含有父母双方所有的蛋白质才使得子女象父母呢？不是的。因为实验表明即使使用最灵敏的化学分析技术也难以在受精卵中检测到这种蛋白质。

1944 年到 1952 年间，生物学史上两个著名的实验纠正了人们对蛋白质功能的误解，以确切的事实证明了遗传信息的载体是 DNA，或者也可以说基因是 DNA 分子而不是蛋白质。

一个是美国著名的微生物学家艾弗里和他的合作者麦克劳德及麦卡蒂在纽约进行的细菌转化实验，首次用实验证明了基因就是 DNA 分子，并于 1944 年发表了研究报告。他们选用的实验材料肺炎双球菌，有两个不同的品系：其中一个具有荚膜，形成光滑型的菌落（简称 S 型），能使小鼠患上肺炎并致死；另一品系无荚膜，形成粗糙型的菌落（简称 R 型），是无毒的。他们发现，将 S 型的肺炎双球菌的 DNA 加到 R 型肺炎双球菌的培养物中，能使 R 型转变成 S 型，表现出具有毒性和荚膜的特点。这种实验以无可辩驳的事实证明，导致肺炎双球菌毒性及菌落形态等遗传性状发生变化的因子是 DNA。

另一个是美国冷泉港卡内基遗传学实验室的科学家赫尔希和

他的学生蔡斯做的实验。他们让噬菌体的蛋白质和 DNA 分别带上<sup>35</sup>S 和<sup>32</sup>P 两种放射性同位素标记。因为蛋白质含 S，而 DNA 含 P。放射性同位素<sup>35</sup>S 和<sup>32</sup>P 与非放射性的 S 和 P 一样，能分别掺入到蛋白质和 DNA 中去，而不影响它们的结构。再用这种双标记的噬菌体感染寄主细胞。结果发现只有<sup>32</sup>P 标记的 DNA 注入到被感染的寄主细胞中去，并繁殖出子代噬菌体。这个实验肯定了艾弗里的结论，并进一步表明：遗传物质确实就是 DNA 分子。

细胞生物学家和遗传学家的研究表明：生物体，比如一株植物或一个动物，是由许许多多的细胞组成，由细胞组成各种各样的组织和器官。DNA 分子就是以双螺旋结构的形式同组蛋白构成一种叫做染色体的特殊结构保存在每一个细胞中。

每个细胞都有一个保密性能相当好的“保险柜”来储藏染色体。有的细胞有专门的核膜包裹着染色体，形成光学显微镜下可见的细胞核，这类细胞就叫做真核细胞。由真核细胞组成的生物体就叫真核生物，如动物、植物、真菌等。而另一类细胞没有明显的核膜，染色体被一些特殊的核物质包围着呈弥散状分布在特定的细胞核区内，这类细胞就叫做原核细胞。由原核细胞组成的生物体就叫做原核生物，如细菌、病毒、噬菌体等。为了更好地理解 DNA 与生物体的关系，我们以图 1-1 简单示意 DNA 在真核生物体内的位置。

“基因就是 DNA 分子”，阐明的是基因的物质本性。但基因如何控制遗传和变异现象？这个问题是在 1953 年沃森和克里克提出 DNA 双螺旋结构模型之后才得到解决。

沃森-克里克的双螺旋结构模型的建立是分子生物学研究史上的一件重要的大事。它使分子生物学的研究进入了一个崭新的时代，可以说这也是基因工程的前奏。沃森-克里克的双螺旋结构模型的具体内容是什么？

组成 DNA 的几个重要的化学物质包括：磷酸、一种脱氧五碳糖（也叫做脱氧核糖）和四种特定的化学物质碱基——腺嘌呤（A）、胞嘧啶（C）、鸟嘌呤（G）和胸腺嘧啶（T）。所以 DNA 分

子又叫做脱氧核糖核酸分子，是一种酸性的生物大分子。图 1-2 所示的是四种碱基和脱氧核糖的化学结构式。

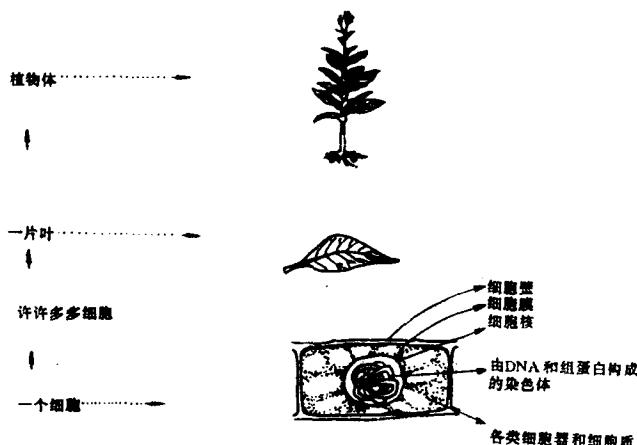


图 1-1 DNA 在真核生物体内的位置

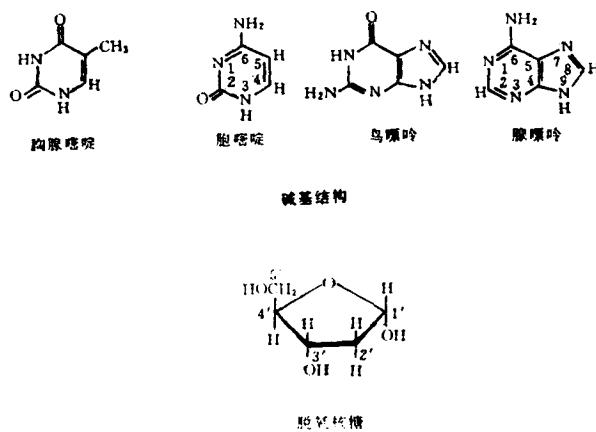


图 1-2 组成 DNA 的碱基和脱氧核糖结构

DNA 分子又可以叫做多核苷酸链。由一个碱基与脱氧核糖结合形成一个核苷，如图 1-3 所示。核苷再与磷酸结合形成核苷酸，如图 1-4 所示。由许多的核苷酸通过彼此之间的磷酸二酯键连接形成一条多核苷酸链，如图 1-5 所示。

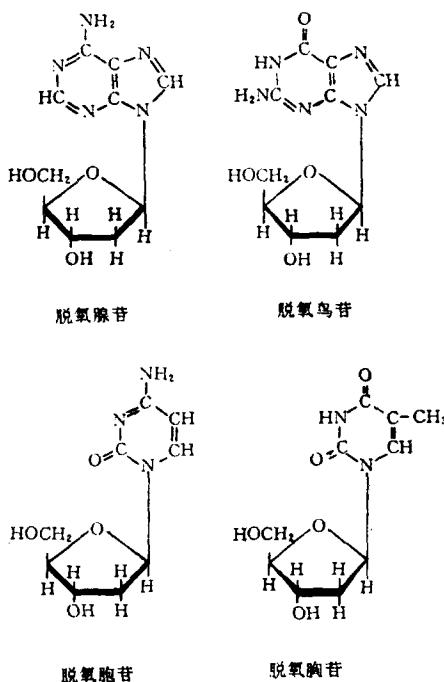


图 1-3 DNA 中核苷的分子结构

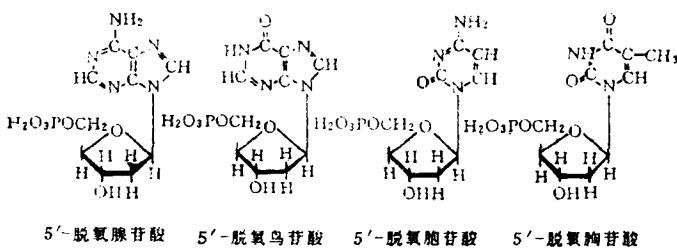


图 1-4 DNA 中核苷酸的分子结构

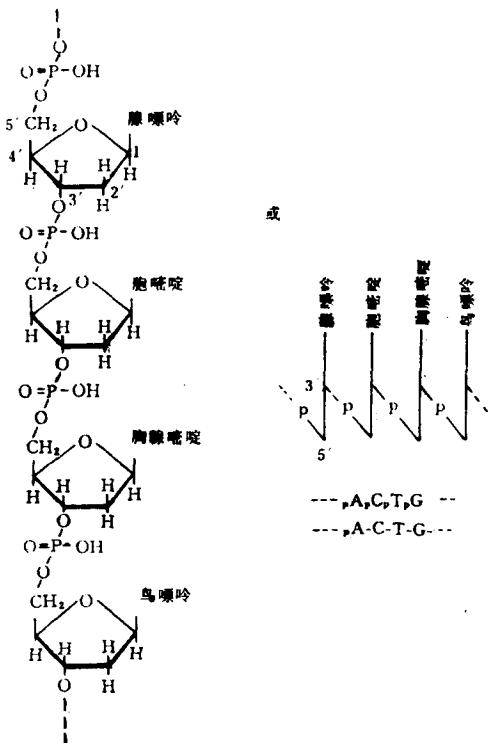


图 1-5 DNA 多核苷酸链的部分结构

DNA 分子就是由两条互补的多核苷酸链相互缠绕形成的具有固定结构的右手双螺旋，恰似“亚麻花”的形状，其直径为 2 纳