

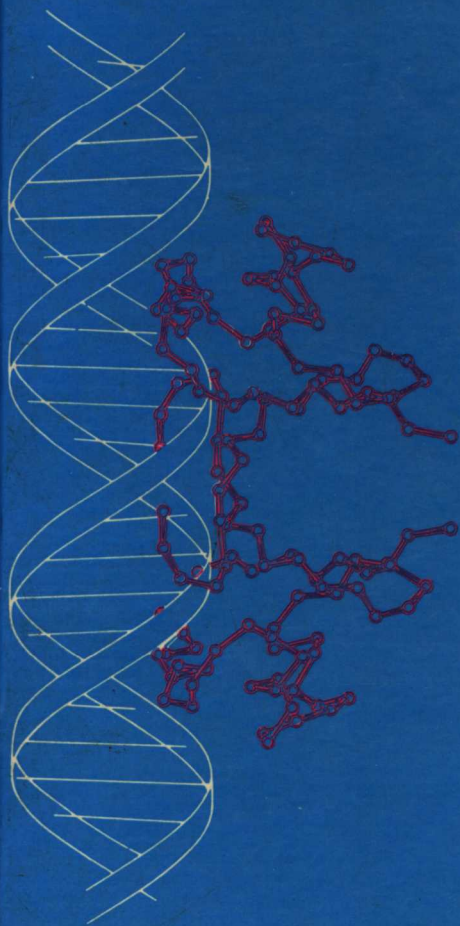
部編大學用書

分子生物學

Molecular Biology

(下冊)

SECOND EDITION



原著者：David Freifelder

編譯者：張 信

國立編譯館主編
藝軒圖書出版社印行

分子生物學

Molecular Biology

(下冊)

SECOND EDITION

90-289

9006860⁴

2-8

4,26.96

90.7.1.

原著者：David Freifelder

編譯者：張 信

國立編譯館主編
藝軒圖書出版社印行

版權所有※翻印必究
著作權執照台內著字第 號



新聞局出版事業登記證
局版台業字第一六八七號

分子生物學

定價新台幣 600 元整

主編者：國 立 編 譯 館

編譯者：張 信

發行人：彭 賽 蓮

發行所：藝 軒 圖 書 出 版 社

台北市羅斯福路四段50號2樓之2

電 話：(02)397-2611

總經銷：藝 軒 圖 書 文 具 有 限 公 司

台北市羅斯福路三段316巷3號

電 話：(02)396-7824

郵政劃撥：0106292-8

排版者：益 嘉 打 字 印 刷 行

中華民國七十七年 四 月 第一版

譯 者 序

分子生物學是以分子的階層來研究生命現象的科學。在公元1945年W. T. Astbury首先創用分子生物學一詞，其意為研究生物大分子的物理化學構造。它的主要基礎是遺傳學與生物化學，但與物理化學、有機化學、細胞學、細菌學、及病毒學等都有極密切的關係。分子生物學是研究近代生物科學的基礎。它的進展迅速，有人認為在1920年代之後，除量子力學之外，沒有任何其他科學可與之比擬。在學術方面，分子生物學對揭發生命現象的奧秘有莫大的貢獻，如J. D. Watson 和F. H. C. Crick之發現雙鏈螺旋DNA（1953發表，1962諾貝爾獎），D. Baltimore 和H. M. Temin 之發現反轉錄作用（1970發表，1975諾貝爾獎），以及B. McClintock 之發現轉位基因（1938發表，1983諾貝爾獎）等。分子生物學更是發展近代生物技術的基礎。它的應用潛力頗受人重視，故也有人認為在1970年代之後，除電腦科技之外，沒有任何其他科技可與之媲美。它對醫學（如杭庭頓Huntington's 遺傳疾病的治療），藥學（如胰島素、干擾素、生長激素、肝炎疫苗及抗生素等的製備），農業（如品種的改良及固氮的增加），工業（如發酵的改進及酒精的增產），及環境衛生（如污水及廢物的處理）等都有實際的貢獻。吾人深信分子生物學不僅為理醫藥農工及環境衛生學者所必須，也為現代國民所必備知識。

本書係根據美國加州大學教授Dr. David M. Freifelder 所著分子生物學一書（1987）翻譯而成。原著者依其多年教學研究及美加多位教授意見，並參考各種書籍、雜誌及文獻，特別用二年半時間編撰著作（第一版，1983），後又用四年時間做增刪修訂（第二版，1987），故內容既廣泛又豐富，且取材非常新穎，是為一本最優良的分子生物學教科書。但因原書的編撰方式採用理解式或啟發式的敘述而不完全是提綱式或教條式的記錄，故對初學者而言並非容易閱讀及吸收。譯者有鑑於此，又承蒙國立編譯館及原著者Dr. Freifelder 之協助，用一年時間中譯之，後因新版增刪修訂，再用一年時間重新編譯之。

本書翻譯以「直譯」為主而以「意譯」為輔。全書中譯力求「信達雅」，但在譯者學識與時間限制之下，仍然先以「信」做為重點，因為對於這本科學譯著而言，信比達雅更為重要，亦即全書以求「真」為主要目標。直譯法的好處是正確、簡易、及迅速，因此本書翻譯時泰半採用此法。可是原文語句經常在50～100字之間，並且形容單字或術語的修飾語很長，因此譯文可能如原文需要仔細研讀，敬請特別注意。本書在遇到較難讀懂之語句時則採用意譯，有時則更加上「譯者註」以為解釋或提示要意。

本書所採用之中譯科學名詞及學名概以國立編譯館所編之生物學名詞辭典（諸亞儂、呂理福，1984，黎明）為主，其他該館所編之細菌學免疫學名詞（1966，正中）及藝軒出版社之生物化學名詞（1983）等書亦為參考標準。若干譯名採用多種譯法以應需要，例如Auxotroph 意譯為「營養缺陷型」，直譯為「營養增加型」或「增養型」，後一譯名「增養型」可與另一相關名詞「原養型」（Prototroph）對照；Clone 意譯為「無性繁殖系」，音譯為「克隆」，前者似嫌冗長，但後者又太外語化，在本書中譯為「純系」（Pure Line），若做為形容詞或動詞使用時則變換為「純系的」或「純系化」，如此可廣泛應用於細胞及分子階層；Mutation 意譯為「突變」似乎太嫌科幻，另一意譯「變異」則比較合乎分子生物學之要求，至於Variation則譯為「變易」，泛指可遺傳或不可遺傳的個體或族群的改變。至於名詞辭典沒有的或較新的術語則按字源或字音直接譯之。例如，Ribozyme 譯為「核糖酶」，係仿Ribosome之譯為「核糖體」而來，意指以核糖核酸做為催化劑，但與一般蛋白酶組構不同。

分子生物學是研究核酸及其相關蛋白質之構造與機能，故基因順序及基因產物是本書主要討論之目標與內容。本書中譯以「子」代表DNA或RNA氮鹼基順序，而以「物」代表基因的蛋白質產物。例如Regulator，若指基因順序時譯為「調節因子或調節子」，但指基因產物時則譯為「調節物」。有時基因順序及基因產物為不同的原文表示，如Repressor 指基因產物「抑阻物」，而其產生及作用所在的基因順序分別位於調節因子之特殊位置；又如Suppressor通常係指「抑制基因」或「校對基因」，若指「抑制物」時則又常指外界物如tRNA分子。特別需要注意的是基因「組」與「子」之中譯分別，如Operon譯為「操作組」，它包括操縱子（Operator），啟動子（Promoter），調節子（Regulator）及構造基因（Structural Genes）等一羣“數個”基因（a set of genes）；其他如Regulon及Replicon等均仿此分別譯作「調節組」及「複製組」。

最後本書之能及時完成須要特別感謝Dr. D. M. Freifelder。他在英文原著第二版出書之前供閱原稿資料並採納若干建議。至於國立編譯館及藝軒圖書出版社之鼎力協助也要致最大謝意。另外也要特別致謝許千堯博士（生物化學）、許楊婉貞博士（生物化學）、陳榮昌博士（病毒學）、陳廖幸蕙博士（分子生物醫學）等對本書內容之建議，以及鄭炳全博士（藥學）對本書編輯之校閱。譯者雖然致力於本書之編撰，但才疏學淺，謬誤之處在所難免，祈望讀者不吝賜正。

Charles S. Chang, Ph.D.

October 20, 1986

Los Angeles

張 信 博士

謹誌於台北

民國75年10月

分子生物學

大綱

上册

- 第一章 分子生物學的體系及方法
- 第二章 分子生物學的遺傳分析
- 第三章 生物大分子
- 第四章 核酸構造
- 第五章 核酸技術
- 第六章 蛋白質分子的物理構造
- 第七章 大分子的交互作用及複雜集合物的構造
- 第八章 遺傳物質
- 第九章 DNA的複製作用
- 第十章 DNA的修復作用
- 第十一章 變異發生，變異作用，和變異種
- 第十二章 轉錄作用

下册

- 第十三章 轉譯作用 I：資訊問題
- 第十四章 轉譯作用 II：蛋白質合成的機構及化學性質
- 第十五章 原核生物的基因及其產物之作用的調節
- 第十六章 真核生物的調節
- 第十七章 噬菌體 I：裂解性噬菌體
- 第十八章 噬菌體 II：溶原性噬菌體的生命循環（生活史）
- 第十九章 質體
- 第二十章 同源DNA順序之間的基因重組
- 第二十一章 轉位基因
- 第二十二章 重組DNA及遺傳（基因）工程
- 第二十三章 真核生物的病毒
- 第二十四章 腫瘤病毒及致癌基因

分子生物學

(下冊)

章節提要

第13章 轉譯作用 I : 資訊問題 335

- 13.1. 轉譯作用的概要 335
- 13.2. 基因密碼 337
 - 1. 密碼的二種類型 338
 - 2. 對三聯體密碼的辯證 339
 - 3. 密碼子氮鹼基組成的闡釋 342
 - 4. 終止密碼子的證實 344
 - 5. 起始密碼子的證實 345
 - 6. 密碼的全適性(萬能性) 346
 - 7. 密碼的重複性(冗餘性) 346
 - 8. 密碼子指派的基因確證 348
- 13.3. 譯碼系統(解碼系統) 348
 - 1. 轉移型 RNA 及胺醯基合成酶 349
 - 2. tRNA 的苜蓿葉狀構造 349
 - 3. tRNA 的三度空間構造 352
 - 4. 胺基酸對 tRNA 分子的附著作用 353
 - 5. 胺醯基合成酶 355
 - 6. 藉關連合成酶的 tRNA 分子的識別作用 355
 - 7. 在胺醯作用中的錯誤校正 356
- 13.4. 密碼子—反密碼子的交互作用 358
 - 1. 在反密碼子迴環中次黃核苷的存在 359
 - 2. 一個反密碼子對多個密碼子的反應為重複性: 搖擺假說 359
- 13.5. 原核生物起始子 tRNA^{fMet} 的特殊性質 364
- 13.6. 轉移型 RNA 的基因 366
- 13.7. 抑制基因(校正基因) 367
 - 1. 無義抑制基因的遺傳偵測 367
 - 2. 無義抑制基因的 tRNA (抑制子 tRNA) 369
 - 3. 無義抑制作用的生化特徵 370
 - 4. 在抑制基因 tRNA 的存在之正常終止作用 372
 - 5. 誤義變異的抑制作用 373
 - 6. 基構遷移(移碼)抑制基因 374
- 13.8. 對起始作用的正確 AUG 密碼子的選擇 374
 - 1. 原核生物 mRNA 的起始作用訊號 375
 - 2. 在多順反子 mRNA 中的重複起始作用 378
 - 3. 在真核生物中的起始子 tRNA

- 及核糖體結合位置 380
- 13.9. 重疊基因 383
- 13.10. 粒線體的遺傳密碼 385

- 13.11. 全適密碼（萬能密碼）的其他例外 389

第14章 轉譯作用Ⅱ：蛋白質合成的機構及化學性質 391

- 14.1. 核糖體 391
1. 原核生物核糖體的化學組成 392
 2. 真核生物核糖體的化學組成 394
 3. 大腸桿菌核糖體的重組 396
 4. 原核生物核糖體的物理構造 398
 5. 真核生物核糖體的物理構造 401
- 14.2. 蛋白質的合成 402
1. 多肽鏈生長及 mRNA 轉譯的方向 402
 2. 蛋白質合成的概觀 403
 3. 原核生物中的起始作用 407
 4. 原核生物中的鏈延伸作用 410
 5. 鏈的終止作用 413
 6. GTP 的任務 413
 7. 蛋白質的轉譯後修飾作用 414
- 14.3. 複雜的轉譯單位 415
1. 多核糖體 416
 2. 在原核生物中偶合的轉錄作用和轉譯作用 417
- 14.4. 蛋白質合成的一些數值參數 418
- 14.5. 蛋白質合成的抑制物和修飾物 419
1. 影響蛋白質合成的抗生素 420
 2. 真核生物中蛋白質合成的抑制物 422
- 14.6. 真核生物的蛋白質合成 424
1. 真核生物及原核生物細胞的蛋白質合成之間的差異 425
 2. 在真核生物細胞中的結合性核糖體：內質網 426
- 14.7. 為何蛋白質合成如此複雜 429

第15章 原核生物的基因及其產物之作用的調節 433

- 15.1. 調節作用的一般概況 433
1. 為何基因活性（作用）被調節 433
 2. 在細菌中代謝調節的一般機理 434
 3. 轉錄作用的調節之類型 435
- 15.2. 乳糖系統及操作組模型 436
1. 降解乳糖所需的二種蛋白質之存在的遺傳及生化證據 437
 2. *lac* 系統受調節的證據：誘導性及構成性的合成及抑制作用 438
 3. O^c 變異作用的顯性：操縱子 440
 4. 操作組模型 441
 5. 基礎構成性合成 443
 6. Lac^+ 細菌培養對乳糖的反應 443

7. *lac* 抑阻物的純化 444
8. 葡萄糖對 *lac* 操作組作用的效應 447
9. 對 cAMP 反應的其他系統 449
10. *lac* 操作組的 DNA 之調節區域 450
11. cAMP - CRP 複合物及抑阻物的作用機理 452
12. 不完全系統的生理性質 454
13. 從單一 *lac* mRNA 分子所轉譯的 β - 半乳糖苷酶、滲透酶，及轉乙醯酶之含量的差異 455
14. *lac* 操作組與其他操作組的融合 455
- 15.3. 半乳糖操作組 456
 1. *gal* 操作組的基因元素 457
 2. 二個 *gal* 啟動子及 cAMP - CRP 對各個作用之效應 458
 3. 在 *gal* 操作組中二個啟動子的可能價值 459
- 15.4. 阿拉伯膠糖操作組 460
 1. AraC 蛋白質的正調節作用 461
- 15.5. 色胺酸操作組——生物合成系統 463
 1. *trp* 操作組的因素 464
 2. *trp* 抑阻物 - 操縱子系統 464
 3. 致弱子和前導多胜肽 466
 4. mRNA 前導子的氮鹼基對 468
 5. 致弱作用的機理 468
 6. 抑阻作用與致弱作用 469
- 15.6. 啟動子和操縱子之間的相對位置 471
- 15.7. 調節組 (調節單元) 471
 1. HTP 調節組 472
 2. Pho 調節組 473
 3. SOS 調節組 473
- 15.8. 轉譯作用的調節 475
- 15.9. 核糖體合成的調節 476
- 15.10. 基因表現中之未調節的變化 482
- 15.11. 迴饋抑制作用 483

第 16 章 真核生物的調節作用 487

- 16.1. 原核生物與真核生物的基因組構之一些重要差異 488
- 16.2. 基因組 489
 1. 簡單多基因組 490
 2. 複雜多基因組 491
 3. 發育控制的複雜多基因組 492
- 16.3. 真核生物 mRNA 分子的豐富種類 496
- 16.4. 真核生物中調節的策略 497
- 16.5. 基因的改變 497
 1. 基因遺失 498
 2. 基因擴大 499
 3. 基因重排：在免疫系統中密碼順序的連接 504
- 16.6. 初級轉錄本的合成之調節作用 511
 1. 影響調節的基因組構之特徵 511
 2. 酵母菌的調節單位 513
 3. 激素控制轉錄作用 515
 4. 藉轉錄因素來調理調節作用

- 518
- 5. 強化因子活動的調節作用 521
- 6. 甲基化作用 522
- 7. 相對轉錄單位 525
- 16.7. 修飾過程的調節 525
- 16.8. 多蛋白質：由一個mRNA而來的多蛋白質 528
- 16.9. 轉譯作用的控制 530
 - 1. mRNA生命時間的延長 531

- 2. 轉譯作用的起始之控制 533
- 3. 自動調節作用 534
- 4. 總蛋白質合成的速率之調節 534
- 16.10. 植物細胞藉光線來調節基因表現 536
- 16.11. 卵黃蛋白原的合成之調節：舉例說明 537
 - 1. 卵黃蛋白質的合成 538
 - 2. 卵白蛋白質的協同合成 541

第17章 噬菌體 I：裂解性噬菌體 543

- 17.1. 噬菌體的一般性質 543
 - 1. 噬菌體的構造 544
 - 2. 典型噬菌體的裂解性生活史階段 545
 - 3. 噬菌體侵染的細菌培養之性質 549
 - 4. 主要與非主要的噬菌體基因 551
 - 5. 噬菌體侵染的特化性 551
- 17.2. 特殊的噬菌體 554
- 17.3. 大腸桿菌的噬菌體 T4 554
 - 1. T4 DNA 的特性 555
 - 2. T4 噬菌體的基因組構 557
 - 3. T4 噬菌體的生長循環概要 558
 - 4. 噬菌體控制細胞 558
 - 5. T4 DNA的複製作用 560
 - 6. T4 噬菌體顆粒的生成作用 563
- 17.4. 大腸桿菌的噬菌體 T7 566
 - 1. T7 噬菌體的基因組構 567
 - 2. T7 噬菌體的生長循環 568
 - 3. T7 DNA的注入寄主細胞

- 569
- 4. T7 DNA的轉錄之調節作用 569
- 5. T7 噬菌體的DNA複製及成熟 573
- 17.5. 大腸桿菌的噬菌體 λ 573
 - 1. 噬菌體 λ DNA及注入之後的轉變 573
 - 2. λ 基因的組構及調節位置 574
 - 3. λ 噬菌體的轉錄順序 575
 - 4. λ DNA的複製及成熟：偶合過程 579
- 17.6. 大腸桿菌的噬菌體 $\phi \times 174$ 581
 - 1. $\phi \times 174$ DNA的複製作用 583
 - 2. $\phi \times 174$ DNA的轉錄作用 585
 - 3. $\phi \times 174$ DNA的組合（包裹）作用 585
- 17.7. 纖維狀的DNA噬菌體 587
- 17.8. 單鏈的RNA噬菌體 589

第18章 噬菌體Ⅱ：溶源性噬菌體的生命循環(生活史) 593

- 18.1. 溶源性的循環 593
 - 1. 溶源性的生命循環概要 594
 - 2. 溶源菌及溶源作用的一般性質 595
- 18.2. 大腸桿菌的噬菌體 λ 596
 - 1. 感染免疫性 597
 - 2. 前噬菌體的整合作用 600
 - 3. 誘導作用及前噬菌體的切割作用 606
 - 4. λ c I 抑阻物合成的二個啓動子 607
 - 5. 操縱子的構造及抑阻物和Cro產物的鍵結 609
- 6. 裂解性和溶源性循環之間的取決 612
- 7. 溶源菌形成的切割及其避免 613
- 18.3. 溶源性的其他表現方式 613
- 18.4. 轉導的噬菌體 614
 - 1. 普通轉導顆粒的性質 614
 - 2. 特化轉導顆粒的性質 616
 - 3. 非溶源菌的特化轉導作用 619

第19章 質體 621

- 19.1. 質體的一般性質及類型 621
- 19.2. 質體DNA的轉移 623
 - 1. 轉移程序的概要及一些定義 623
 - 2. F質體的轉移之細節觀察 628
- 19.3. 質體的複製作用 629
 - 1. 在複製機理中寄主蛋白質的利用之變易 629
- 2. 複製本數目的控制 631
- 3. 不相容性 635
- 19.4. 特殊的細菌質體的性質 637
 - 1. 性質體F及其衍生物 637
 - 2. 抗藥性(R)質體 640
 - 3. 促大腸桿菌素因子或Col質體 640
 - 4. 土壤桿菌的質體Ti 643
- 19.5. 真核生物的質體 644

第20章 同源DNA順序之間的基因重組 647

- 20.1. 重組的類型 647
- 20.2. 斷裂和再連接及異源雙鏈 649
- 20.3. 分支移位 653
- 20.4. 錯誤配對的氮鹼基對及其解決 653
- 20.5. DNA分子的配對 655
- 20.6. 細菌轉形作用中的重組現象 658
- 20.7. 同源雙鏈分子之間的互換 660
- 1. 在減數分裂重組中異源雙鏈區域的證據 660
- 2. 轉變的子囊及錯誤配對修復的任務 666
- 20.8. 同源重組的模型 669
 - 1. Holliday模型 670
 - 2. 不對稱鏈轉移模型 675
 - 3. 8字型分子的分解 680
- 20.9. Rec BC蛋白質 680

第21章 轉位基因 687

- 21.1. 轉位作用的概觀 688
- 21.2. 術語學 690
- 21.3. 嵌入順序 691
- 21.4. 在細菌中轉位作用的偵測 695
- 21.5. 細菌轉位子的類型 696
- 21.6. 轉位作用 698
 - 1. 在嵌入位置中目標順序的複製作用 699
 - 2. 轉位子的構造及轉位子—目標順序接合的性質 700
 - 3. 在轉位作用過程中二個質體之間轉位子的複製作用 702
 - 4. 共整合體（共合體）在Tn3的轉位作用中為中間物 703
 - 5. 在細菌中轉位作用的二種模型 705
- 21.7. 細菌轉位子所調節的遺傳現象 707
 - 1. 轉位子所引起的缺失與倒位 707
 - 2. 在Hfr形成中IS因子的任務 709
- 21.8. 真核生物的轉位因子 710
 - 1. 真核生物的轉位作用 711
 - 2. 特殊的真核生物的轉位因子 712
 - 3. 反轉位子 714
- 21.9. 轉位作用的限制 716

第22章 重組DNA及遺傳（基因）工程 717

- 22.1. DNA分子的連接 717
 - 1. 載體 718
 - 2. 藉加入同源多聚物以連接DNA片段 720
 - 3. 鈍端連接作用 721
 - 4. 藉聯結子的連接 722
 - 5. 藉流體動力的修剪以製造DNA片段 722
 - 6. 在連接時片段的混雜（爭奪） 723
- 22.2. 特殊DNA分子的嵌入載體 724
 - 1. c-DNA及反轉錄酶的利用 724
 - 2. 藉限制切割作用從給予者大分子以取得特殊DNA片段的嵌入作用 725
- 22.3. 重組分子的偵測 726
 - 1. 確定質體載體含有嵌入DNA的方法 727
 - 2. 確定噬菌體載體含有外來DNA的方法 732
 - 3. 證明質體含有外來DNA的物理方法 733
 - 4. 大量篩選含有特殊DNA片段的質體 735
- 22.4. 單鏈DNA的無性繁殖系（純系） 737
- 22.5. 基因庫 739
- 22.6. 以純系基因製造蛋白質 741

1. 純系基因的表現 741
2. 穿梭載體 743
3. 哺乳類的表現載體 745
4. 利用合成基因以合成腦激素(生長激素釋放的抑制因素) 746
- 22.7. 遺傳工程的應用 748

第23章 真核生物的病毒 753

- 23.1. 真核生物的病毒之基本構造 753
- 23.2. 病毒的核酸 757
- 23.3. 烈性病毒的基本生活史 759
- 23.4. 動物病毒的分類 761
- 23.5. 動物RNA病毒 762
 1. 病毒的多聚酶 764
 2. 水泡性口炎病毒(VSV) 765
 3. 脊髓灰質炎病毒 766
 4. 呼吸道 - 腸道 - 孤兒病毒 772
 5. 反轉錄病毒 773
- 23.6. 動物DNA病毒 783
 1. 乳頭狀瘤 - 多形瘤 - 空泡形成病毒: 多形瘤及SV40 784
 2. 大形DNA病毒: 腺病毒 792
- 23.7. 感染性的DNA 801

第24章 腫瘤病毒及致癌基因 803

- 24.1. 轉形細胞 804
- 24.2. 嵌入的病毒DNA之偵測 806
- 24.3. 嵌入的病毒DNA之構造 810
- 24.4. 嵌入作用的可能結果 811
- 24.5. 病毒的致癌基因 812
 1. 蛋白質激酶及反轉錄病毒的轉形作用 812
 2. 癌細胞的致癌基因 814
 3. *src* 的細胞相應物 815
 4. 致癌劑(因素)及致癌基因 816
 5. 動物及病毒致癌基因之間的關係 817
- 24.6. 致癌基因及癌症的多步驟誘導作用 818
- 24.7. 致癌基因的致活作用 820
- 24.8. 致癌基因的蛋白質 823
 1. 蛋白質激酶 823
 2. 生長因素 825
 3. *ras* 蛋白質 825
 4. DNA病毒的轉形蛋白質 826

第13章

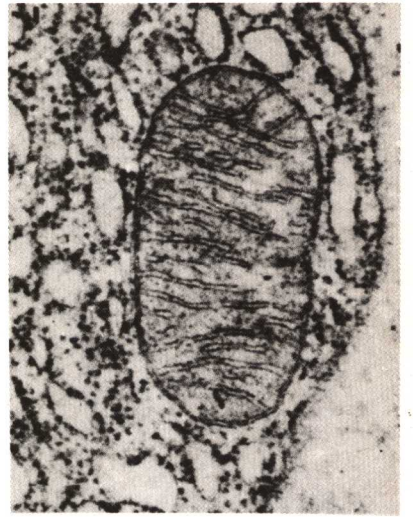
轉譯作用 I：資訊問題

細胞中各種蛋白質分子的合成是由細胞內 DNA 來指引。這可從二方面來理解它如何被完成——一為資訊 (information) 或密碼問題 (coding problem) 及另一為化學問題 (chemical problem)。資訊問題意謂 DNA 分子的氮鹼基順序被轉譯成多胜肽鏈的胺基酸順序之機理。化學問題意指蛋白質合成的實際過程；起始合成的方法；以正確順序連接胺基酸；鏈的終結；由合成機構釋放已被完成的鏈；鏈的折疊；以及新合成鏈的合成後修飾作用。這種全部過程叫做轉譯作用 (translation)。

轉譯作用是需要大約 200 種不同大分子參與的複雜過程。在第十三和十四章中，吾人首先提示作用過程的一般特徵，然後述及各個時期的細節。一個主要成分的構造，即核糖體，現正熱烈地被研究；此一課題在下列段落詳細討論之，但初學者可以省略之。

13.1. 轉譯作用的概要

蛋白質合成作用是在稱為核糖體 (ribosome) 的細胞內顆粒上進行。此等顆粒在原核生物中由三種 RNA 分子

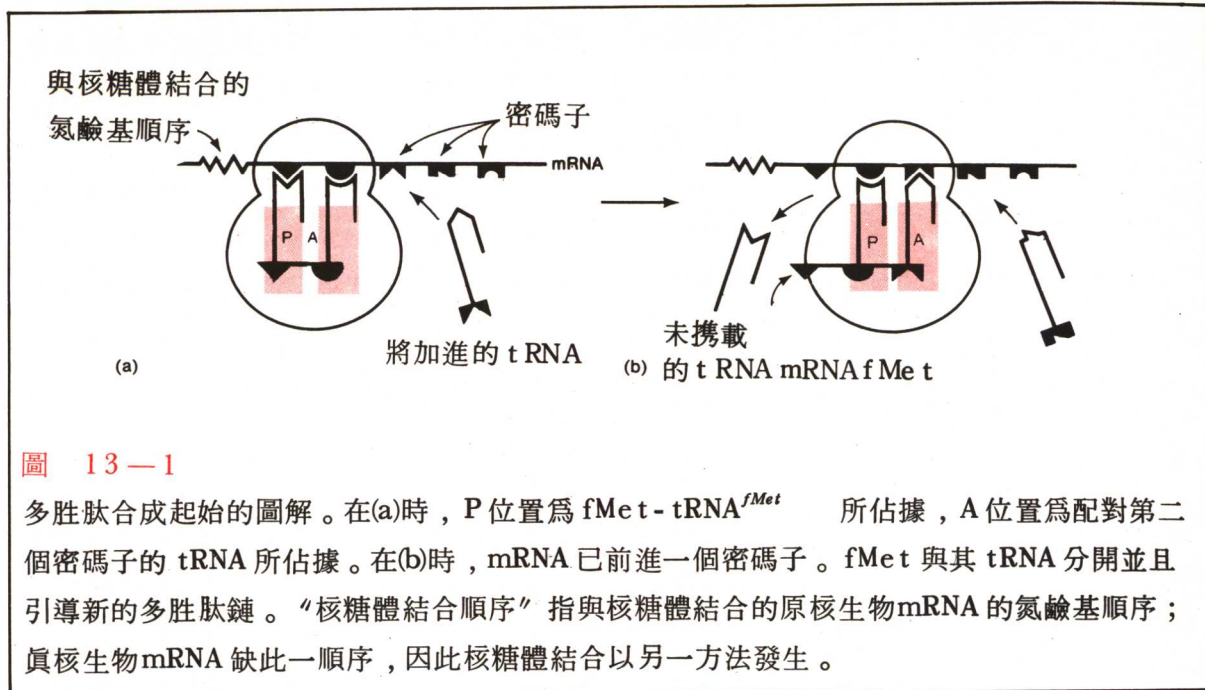


小鼠細胞粒線體的電子顯微鏡圖。粒線體 DNA 的遺傳密碼稍微不同於細胞核 DNA 的“全適”密碼。

及大約 52 種不同蛋白質分子組成；它們含有(1)胺基酸之間形成肽鍵所須的酵素系統，(2)結合 mRNA 的位置，及(3)聚合成完全的多肽鏈的製備中胺基酸嵌入及排列的位置。胺基酸本身不能與核糖體直接交互作用並且也不能識別 mRNA 分子中的氮鹼基。因此要有前章所敘述的攜帶者分子之集聚的存在，即轉移型 tRNA (transfer RNA, 簡稱 tRNA) 之存在。此等分子含一個供給胺基酸接合的位置及一個識別 mRNA 上適當氮鹼基順序(密碼子, codon)之反密碼子(anticodon)的區域。對聚合胺基酸的適當選擇是由 tRNA 分子的位置來決定，此依次由 tRNA 分子的反密碼子和 mRNA 分子的對應密碼子之間的氫鍵來決定。在核糖體上有二個結合 tRNA 分子的位置，即 P 位置和 A 位置。

簡言之，蛋白質的合成含有下列幾個時期(圖 13-1)：

1. 起始複合物形成，在此 P 位置被起始子(initiator) tRNA 分子(攜帶甲硫胺基酸)填充，並且在此 mRNA 被正確地定位，因此起始密碼子(codon)與起始子 tRNA(anti-codon)反密碼子成配對。
2. A 位置被胺基酸-tRNA 複合物(胺醯基-tRNA)佔據；被選擇的特殊胺醯基-tRNA 是由 mRNA 上鄰接起始密碼子(the start codon)的密碼子來決定。
3. 第一個胺基酸(在起始子 tRNA 上)被轉移到並且被共價地結合到第二個胺基酸(在 tRNA 的 A 位置上)，此時二者仍然附著於 tRNA 上。
4. 第一個 tRNA 分子然後從 P 位置排斥。
5. 在 A 位置上的胺醯基-tRNA 分子前進至 P 位置。
6. 對應於第三密碼子的胺醯基-tRNA 複合物佔據 A 位置。
7. 作用過程繼續進行，直至 mRNA 上的終止密碼子佔據核糖體 A 位置為止。然後完成的多肽鏈從核糖體上釋放出來。



顯然地，此等必須要有許多不同的 tRNA 分子，因為每一個被帶至核糖體的胺基酸必須保證它對應於 mRNA 的氮鹼基順序。因此，須有特殊的 tRNA 分子可對應於每一種胺基酸。

胺醯—tRNA 的形成係由一組稱為胺醯—tRNA 合成酶 (aminoacyl—tRNA synthetases) 來催化。每一種酵素可識別每一 tRNA 分子上的特殊位置（一個識別位置和一個胺基酸連接位置）以及 20 種胺基酸之一，如此適當的胺基酸將可被連接到正確的 tRNA 分子上。

在本章，吾人將詳細檢驗資訊問題的各個時期。

13.2. 基因密碼

遺傳密碼 (genetic code) 係指轉譯作用時對應於每一胺基酸及終止信息的氮鹼基順序 (密碼子, codon) 之總稱。

因為有 20 種胺基酸，故必有 20 種以上的密碼子來包括起始和終止特殊蛋白質合成的信息。若吾人假設全部密碼子具有相同數目的氮鹼基，則每個密碼子至少必含有

三個氮鹼基。此結論的辯證如下。單個氮鹼基不可能是密碼子，因為有 20 種胺基酸但僅有四種氮鹼基。兩個氮鹼基也不能做為密碼子，因為四種氮鹼基只會有 $4^2 = 16$ 種可能的組合對。氮鹼基的三聯體是可能的，因為此有 $4^3 = 64$ 種三聯體，這比適足的（20 種）為多。吾人不久將見到密碼事實上就是三聯體密碼，並且全部的 64 種密碼子都攜帶某種類的資訊——此即，密碼是重複冗餘的（redundant）或退化簡併的（degenerate）。

1. 密碼的兩種類型

密碼子從 mRNA 分子被讀出（讀序）的方法有許多種。二種原先被考慮的最重要替換法是重疊與非重疊密碼（overlapping and nonoverlapping codes）（圖 13—2）。在重疊密碼中，每一個氮鹼基可能做為某密碼子的第一個氮鹼基；在非重疊密碼中，每一個氮鹼基僅能被用在一個密碼子內。重疊密碼確實比較經濟，在此 DNA 的特殊區域能攜帶蛋白質合成的資訊“三倍”多於非重疊密碼。重疊密碼有一特別不利，此即單一變異的氮鹼基變化能產生多至三個胺基酸的改變，然而非重疊密碼僅能改變一個胺基酸。因為大部分的變異是有害的，故稀罕的有利變異（為演化的原物）之維持也隨著生物的全部缺陷而通常被消失。兩種類型的密碼可由檢驗特殊病毒基因所製得的野生種和變異種蛋白質的胺基酸順序而試驗地分辨之。在各個觀察的例子中，吾人發現變異種蛋白質僅改變「一個」而不是「三個」胺基酸。因此密碼是為非重疊型的。

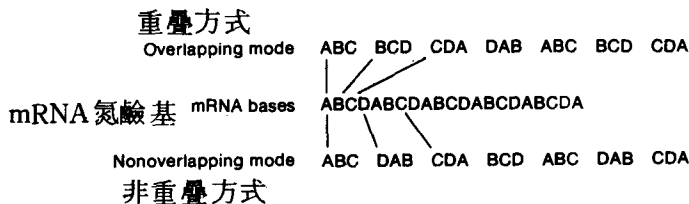


圖 13—2

mRNA 分子氮鹼基的二種讀法。在重疊方式中，七個密碼子的三聯體是從 9 個氮鹼基讀出來；在非重疊方式中，需要 21 個氮鹼基。