

遗传密码

盛祖嘉 編著



上海科学技术出版社

內 容 提 要

狗生狗,猫生猫,这是因为生物有遺傳的特性。按照摩尔根学派的解釋,由上一代傳給下一代的是一种“信息”,而这些“信息”是記載在性細胞核內的染色体上的。这些信息可以看作是一种“密碼”,通过“密碼”,的傳遞和翻譯,子代就获得了亲代的各种特征。

本书通俗地介紹了遺傳和遺傳密碼,并用生动的比喻來說明密碼的傳遞和翻譯,是一本介紹摩尔根学派遺傳学說的书籍,可供农学院、医学院、生物系学生以及中学生物学教师参考。

遺 传 密 碼

盛 祖 嘉 編 著

*

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业許可証出093号

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

上海洪兴印刷厂印刷

*

开本787×1092 1/32 印張1 14/32 字數32,000

1960年3月第1版 1963年9月第5次印刷

印數11,501—13,300

統一書号: 13119 · 343

定 价: (十) 0.17 元

目 录

一、遺傳和遺傳信息·····	1
二、遺傳密碼录音帶·····	2
三、各种生物的遺傳密碼录音帶·····	7
四、遺傳密碼的材料和結構·····	17
五、密碼的傳遞·····	30
六、密碼的翻譯·····	35
七、总结·····	45

一、遺傳和遺傳信息

自古以来，人都是直立的，狗都是四肢着地的，这是遺傳；中国人头发是黑色的，欧洲人头发是黃色的，这是遺傳。中国人的子女象父母，欧洲人的子女也象父母，这也是遺傳，更不用說种瓜得瓜，种豆得豆了。这些都是每个人熟悉的事实，但或許正因为这些事实太不新奇，所以許多人也往往視為当然。其实仔細想一想，上一代傳給下一代的是什么，就可以看到問題并不是那么簡單了。我們每一个人都是由一个受精卵发育而成的，可是卵子和精子里並沒有四肢、眼、耳等等器官。由此可見由上一代傳給下一代的并不是这些器官的本身，傳下去的是一种“信息”，下一代的受精卵里只要包含着双亲的遺傳信息，这卵在发育过程中便会将这些信息里所說明的特性一一表达出来。

那么遺傳信息究竟是怎样傳遞的呢？是通过談話呢，电报呢，还是通过书籍或者是录音带呢？

談話必須面对面才能进行，电报必須依靠电波才能傳遞，书籍、图片和录音带則不受这些限制。

我們的詞汇里有“血統”、“血緣”等名詞，这意味着血液是遺傳信息的傳遞者。果真是这样的话，遺傳信息的傳遞便可以比之于談話了。事实上只有哺乳动物的胎儿才可以通过胎盘和臍帶，經常从母体得到养料，但是遺傳現象却是生物的共同現象，不管这生物是胎生还是卵生。可見遺傳信息的傳遞決不需要下丘腦在发育中經常和母体相接触，用比喻來說，也就是遺傳信息的傳遞并不依靠“談話”的方式。

卵子和母体既无神經相通，卵子脱离母体以后也就失去了任何有形无形的联系，因此也不可能用“电报”方式来傳遞。遺傳信息必定是以書籍或录音带方式傳遞的。亲代把記錄着遺傳信息的書籍或录音带(实际上是一份复本，詳后)，通过两性生殖細胞傳給子代，两性生殖細胞接合以后的受精卵含有双亲的遺傳信息，以后这受精卵只要在能够进行正常发育的任何地方发育起来，这子代个体便表现出双亲的遺傳特性。

再說書籍和录音带有什么不同呢？第一，書籍上的文字可以直接讀出来，可是录音带上的符号却必須“翻譯”为語言文字后，才能使我們了解带上記載着的信息的意义。第二，就形式看来，書籍是裝訂成冊的，而录音带則是带状的。另一方面，它們所用的材料当然也不相同。巧得很，細胞里記錄遺傳信息的東西正是带状的，而且它的信息也正是需要經過細胞里面的一番翻譯工作才在細胞里主导发育，决定遺傳特性的功能。因此我們可以比喻說遺傳信息是記錄在录音带上的，而且上面記錄着的是“密碼”(在遺傳学上称为“基因”)，这些密碼必須要經過翻譯才能表达它的意义。下面我們將較為詳盡地說明关于这些“录音带”的本质以及在它上面記載的密碼及其翻譯工作。

二、遺傳密碼录音带

我們怎样知道傳遞遺傳信息是記載在录音带上，而不是記載在書籍上的呢？換句話說，我們怎样知道遺傳密碼的荷帶者是带状的而不是裝訂成冊的呢？

我們可以設想：有人将不知是从录音带还是从書冊上翻譯下来的文章交給我們，要我們猜一猜他是从什么东西上将

它翻譯下來的。我們將怎樣着手去猜這謎呢？

這看起來似乎不可能解決的問題可以這樣解決：假定同一篇文章每一次翻譯下來時第一頁第一行的第一個字都是一個錯字，那麼我們可以相信這錯誤不在翻譯的人而在原來的密碼上（這種錯誤的密碼在遺傳學上稱為突變基因或突變）。再假定每次翻譯下來的文章的第二頁第一行第一字以及第三頁第一行第一字也都是錯字，那麼你只要讓進行翻譯的人回答一個問題便可以猜得出整個密碼是記錄在錄音帶或是書冊上了。這問題是“這三個密碼的空間位置是等距離的呢，還是沒有這樣嚴格的地位關係，甚至於它們可以是互相重疊的呢？”假如這回答是等距離的，我們便知道密碼是記錄在錄音帶上，否則便在書冊上，或是一張紙上，或是一張圖片上。

這道理並不奧妙。因為既然譯本上的每一頁的第一字是錯字，這也就是說大約翻譯了一定的時間以後出現一個錯字，假如翻譯的速度大約不變的話，那麼只有當原來的密碼是自始至終一直綫排列下來的，才可能是經過一定的時間出現一個錯字。這正象三個距離相等的火車站，火車以等速前進，則每隔一定的時間停靠一個車站，而且從第一站到第三站的時間恰恰等於第一站到第二站的時間加上第二站到第三站的時間。相反的，假如這些密碼不是直綫排列，而是分布在一個平面上，或是一個某種形狀的立體裡面時，那麼錯字的出現時間和密碼彼此間的距離便沒有這樣嚴格的关系。例如，假定密碼是記錄在書冊上的，而且假定密碼和譯本每頁的字數又相等，那麼這三個錯字雖然相隔一定時間才出現，可是它們的空間位置却是相重疊的，或者可以說它們彼此間的距離幾乎等於零。

然而我們怎樣讓一個細胞來回答這樣一個問題呢？可以

的。讓我們舉一個例子來看吧。一般果蠅的身體是灰色的，翅是長的（在遺傳學上稱為野生型），也就是說它們的性細胞里傳遞着灰體長翅的信息。受精卵在發育過程中將這些信息翻

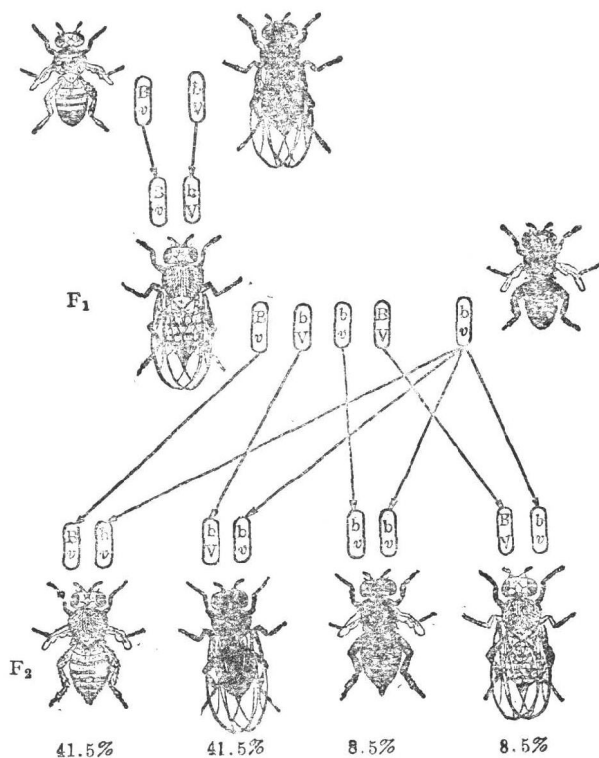


圖 1. 灰體短翅果蠅和黑體長翅果蠅的祖孫三代譜系圖

F_1 表示子代， F_2 表示孫代。 B = “正確的”灰體密碼， b = “錯誤的”黑體密碼。 V = “正確的”長翅密碼， v = “錯誤的”短翅密碼。箭頭表示密碼的傳遞；例如 F_1 灰色長翅果蠅從雙親得到兩份遺傳密碼 Bv 和 bV ，而它將四份不同的密碼傳給下一代。

譯为子代个体的一定的体色和体形。但是在饲养中的无数代果蝇中，偶而可以发现一头黑色身体的果蝇，或是一头双翅残短的果蝇，也就是說，在野生型中偶然可以出現各种突变型。通过一定的杂交，我們可以得到一个黑体品系和一个短翅品系，这两个品系的子子孙孙都是黑色身体和双翅残短的。可見它們的遺傳密碼中各有一个錯誤，而且在每一品系中任何一头果蝇的任何一份密碼都有同一錯誤。将属于这样两个品系的两头果蝇(图 1 上)进行杂交，子代果蝇(图 1 中左， F_1)全部是灰体长翅的。它們虽然都从双亲得到各有一个錯誤的两份密碼，可是受精卵在进行翻譯工作时却似乎兼做了校对工作，所以在子代身体上表現出来的都是正确密碼所傳遞的信息，也就是野生型的长翅和灰体。我們用遺傳学上的術語來說，长翅是“显性”，短翅是“隱性”；灰体是“显性”，黑体是“隱性”。

現在如果再将这样一头子代杂种雌蝇(图 1 中左，遺傳学上称为杂合子)和一头属于黑体短翅双重突变品系的雄蝇(图 1 中右)进行杂交，这时黑体短翅雄蝇傳給子代的每一份密碼中都有两处錯誤；可是灰体长翅雌蝇却不同，它将有一处錯誤的一份密碼傳給一部分子代，而将有另一处錯誤的另一份密碼傳給另一部分子代。对于某一密碼來說，假如受精卵里有一个錯誤的和一個正确的密碼时，細胞便能在发育中进行校对工作，按照正确的密碼进行翻譯。但是假如两份密碼都有同一錯誤的話（在遺傳学上称为这錯誤密碼的同質結合状态），翻譯出来的便不能避免錯誤的意义了。例如图 1 左方两头杂交第二代果蝇（简称 F_2 ），各由灰体长翅亲体得到两份不同的密碼 Bv 和 bV ，又都从黑体短翅亲体得到同一份密碼 bv 。因此，在最靠左边的这一头 F_2 果蝇中，对于体色而讲，它所得到的密碼是一份正确的和一份錯誤的，由于在发育中进行

了校对工作，所以結果体色还是灰色的；对于翅形而讲，它所得到的两份密碼都是錯誤的，因此发育为短翅。这样杂交第二代果蝇大部分都象它們的祖父母（图 1 F_2 左边两头果蝇）。可是假如 F_2 果蝇数目足够多的話，你将发现有少数果蝇却象它們的父母亲而不象祖父母（图 1 F_2 右边两头果蝇）。

我們將怎样解釋这一現象呢？可以設想当母蝇将两份密碼傳給它的許多子女之前，必須照样复制許多份，其中有一部分复制品在复制过程中，密碼的上一段按照了这一份复制，下一段按照了另一份复制。当然具有这种錯誤的复制品也是較少的，因此 F_2 里面还是象祖父母的多，而象父母的少。更值得注意的是它們在数目上有一特定的比值（參看图 1 比数）。

这一定的比值又說明什么呢？我們可以暫時假定两个密碼在录音带上的距离愈近的話，复制时連在一起的机会也便愈大，距离愈远，这机会便愈小。同时再假定密碼本身发生錯誤时，一般它們在录音带上的位置不变，那么我們便可以由 F_2 的比值推測两个密碼之間的距离了。就以长翅（或短翅）和灰体（或黑体）为例，从图上可以看到在 F_2 中象 F_1 的两类果蝇数目相等，象祖父母的两类果蝇的数目也相等。前两类相加得到 17%。这也就是說每复制 100 份密碼时，其中有 17 份上下两段发生了交換（遺傳学上也称为交換）。根据假定，我們可以这样說，B（或 b）和 V（或 v）的距离必定大于每复制 100 份密碼时有 16 份上下两段发生了交換的两个密碼（例如說 BA）之間的距离，必定小于每复制 100 份密碼时有 18 份发生了交換的两个密碼（假如說 BC）之間的距离。而且由以上 BV, BA, BC 的关系我們也可以推測 VA, VC, 和 AC 之間的距离。例如 $BC=18, BV=17$ ，則 $VC=1$ ； $BV=17, BA=16$ ，則 $AV=1$ ； $BC=18, BA=16$ ，則 $AC=2$ 。这些数字上的关系在实验誤差

範圍之內，也是完全可以証實的。簡單地說，實驗證明兩個密碼的交換值和距離成正比，而且兩個以上的密碼的交換值有累加的關係，這也等於說兩個以上的密碼之間的距離有累加的關係。這種關係除了假定這些密碼是以直線排列以外，不可能有其他的解釋。換句話說，實驗證明果蠅的遺傳密碼是一直線地記錄在錄音帶上的（圖 2），而不可能是記錄在一張紙上或是一冊書或一張圖片上的。實驗同時也証實了果蠅的受精卵和身體細胞里有着兩份密碼，但是精細胞和卵細胞里只有一份密碼。

三、各種生物的遺傳密碼錄音帶

是不是只有果蠅才有這種錄音帶呢？一個現象必須是普遍的才有重要意義。

或許大家已經熟悉錄音帶不限于果蠅，對植物如玉蜀黍、番茄等的錄音帶也已經有了一定程度的了解。可是人呢，我們自己怎樣使子女知道他們為什麼會長成現在這個模樣的呢？簡單的生物如細菌，或者更簡單的生物如病毒呢？

研究人類遺傳在方法是受到限制的，但是幾十年來積累起來的資料也已經使我們可以畫出人的一些錄音帶來了（圖 2）。至於細菌和細菌病毒也即噬菌體的錄音帶的描繪則還是近 15 年以來的事。為了更有力地說明遺傳錄音帶的普遍性，下面我們將較為突出地介紹一下細菌的錄音帶是怎樣得以了解的。

在這之前有必要先就人和果蠅的錄音帶作兩點說明。首先是圖上所注的是錯誤的密碼的名稱。為什麼要寫錯誤的而不寫正確的密碼呢？原因是任何器官（如人的眼睛或果蠅的

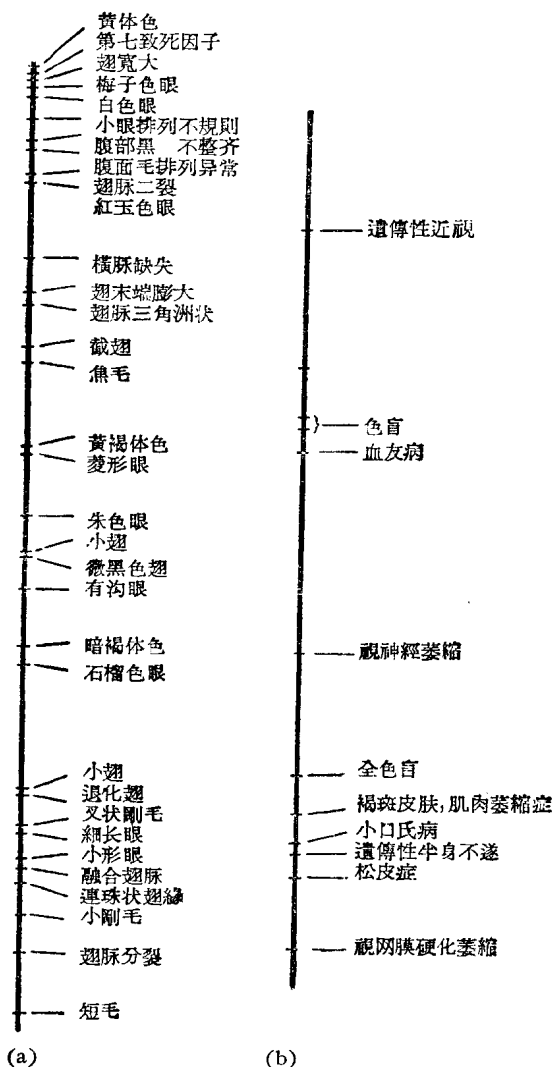


图 2. (a)果蝇的4条录音带中的一条;
(b)人的24条录音带中的一条。

复眼)或性状都不可能由一个密碼充分表达它的特性的。所有正确的密碼合在一起說明一个正常器官的发育过程,我們难道将这些不同的密碼都称为“正常眼”嗎?反过来讲,我們在一个正确密碼的位置上写上一个錯誤密碼的名称,却有两个方便之处,一則可以說明这位置上有一个有关眼的发育的密碼,二則可以說明当这一密碼发生錯誤时会造成什么后果。例如人的色盲密碼,說明在录音带的这一位置上有一个傳遞有关眼睛正常发育的遺傳信息的密碼,假如这一密碼发生了錯誤时,子代便成为色盲。可以想象眼睛的发育是件非常复杂的事,决不是一个密碼所能說明全部发育过程的。因此另外一些有关眼睛发育的密碼发生錯誤时,眼睛又可以发生另外的遺傳性缺陷,例如先天性的近視眼、視神經萎縮等等。果蝇的复眼的发育也不简单,单是在一条录音带上就有許多个有关复眼发育的密碼(图2)。其次要說明的是一条录音带上是不是只有这些密碼的問題。生物有多少遺傳信息須要告訴給下一代呢?小小的一对眼睛已經需要这样許多密碼,那么,就整个身体讲来,数目一定是惊人了。可是这里必須認識到只有当一个密碼发生了錯誤时,我們才能通过杂交分析而知道这密碼的存在,并且决定这一密碼的位置。所以我們已經知道的密碼必定远远少于实际存在的密碼。

有了关于遺傳密碼录音带的一些基本知識以后,現在再讓我們来看看怎样知道小小的細菌也有遺傳信息录音带的。

讓我們先来看看細菌沒有眼沒有翅,究竟遺傳的是什么。就以曾經詳尽研究的大腸杆菌(品系 K12)为例。野生型的 K12 能够发酵乳糖和半乳糖,能够自己合成作为蛋白质中的必要成分的一些氨基酸如苏氨酸、亮氨酸等等,对于噬菌体 T₁、T₂等都是敏感的,对于毒物如三氮化合物也是敏感的。这

些便是它們的遺傳特性。由于个别發生的突變，可以在數以萬計甚至數以億計的細菌中得到不能發酵乳糖或半乳糖的个别細菌，也可以得到不能合成个别氨基酸的个别細菌，或是對於个别噬菌體或三氮化合物不敏感的个别細菌。由每一個細菌繁殖得到的無數細菌都有相同的特性，這些由單個細菌繁殖得到的無數細菌合稱為一個品系。由上面的事實可見每一個品系的遺傳特性是準確地代代相傳的。然而又怎樣知道代代相傳的不是這些特性本身而是一種信息？怎樣知道這信息是以密碼傳遞的？而且又怎樣知道這些密碼是記錄在錄音帶上的呢？為了便於說明問題起見，我們姑且先假定它們所傳遞的是一些信息，而且是以密碼來傳遞的，然後再來看這些密碼是記錄在什麼東西上面的。要了解這一點，除了和果蠅的例子一樣必須要有錯誤的密碼以外，還必須使錯誤的密碼和相應的正確的密碼有機會處在同一个細胞里面，也就是說，各個突變型細菌要能夠進行雜交。因此下面有必要先說明細菌的雜交，然後說明怎樣由雜交結果可以證明細菌的遺傳密碼也是記錄在錄音帶上的。

為了方便起見，我們可以用一些符號來代表密碼，例如：

T^+ 代表能自己合成蘇氨酸的正確密碼。

T^- 代表不能自己合成蘇氨酸的錯誤密碼。

L^+ 代表能自己合成亮氨酸的正確密碼。

L^- 代表不能自己合成亮氨酸的錯誤密碼。

T^- 品系在不供給以蘇氨酸的培養基上不能生長，因為它已經失去了自己合成蘇氨酸的能力；同理 L^- 品系在不供給以亮氨酸的培養基上也不能生長。但是當我們將這兩個品系混合在一起以後再進行測定時，便可以發現大約每十萬或一百萬個細菌中出現一個（事實上近年來由於方法的改進，雜交的

效率已大大地提高，甚至于在显微镜下已经可以看到成对地接合的细菌)自己可以合成这两种氨基酸的细菌。读者一定要问了，细菌这样小，而且又是这样许多个里面才有一个所说的那一种，又怎样能够知道它的存在呢？

这里有必要扼要地说明一些技术问题。首先，我们知道每一个细菌在固体培养基的表面会长成一小团细菌，即一个菌落，反过来说，也即经过培养的培养基表面的每一个菌落，即代表最初存在着的每一个细菌。其次，上面已经讲到过 T^- 细菌不能在不含 T 的培养基（简称为 $[-]$ ）上生长，而只能在

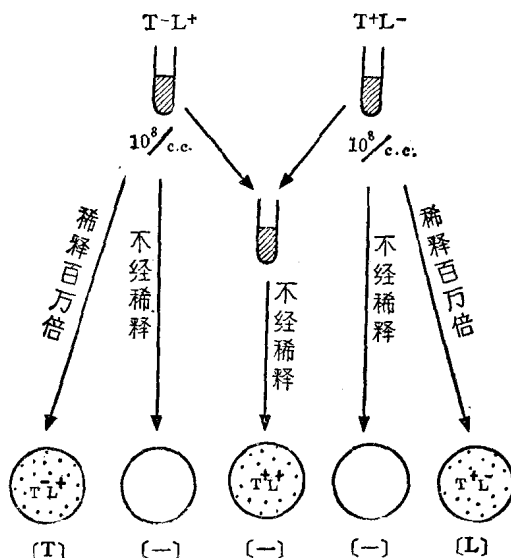


图 3. 大肠杆菌 K12 的杂交

T 表示苏氨酸，L 表示亮氨酸。没有括号的 T 或 L 表示细菌的遗传密码，+ 号表示能自己合成这一氨基酸，- 号表示不能。括号中的 T 或 L 表示培养基中含有这一种或那一种氨基酸。 $[-]$ 表示不含有这两种氨基酸的培养基。

含有 T 的培养基(簡写为 [T])上生长成为菌落(图 3 左)。同理 L^- 也只能在 [L] 上生长菌落(图 3 右)。

由于以上所讲的这两方面的特性, 我們便可以了解怎样可能在一百万个不能自己合成这两种氨基酸的細菌中发现一个能够合成它們的細菌了。方法是只要在既不含苏氨酸, 又不含有亮氨酸的培养基上将 T^- 和 L^- 細菌混合培养, 那末便只有那种既能合成苏氨酸又能合成亮氨酸的細菌(即 T^+L^+)才会生长, 而原有的都不生长(图 3 中間)。

最后还有一点有关符号的問題須加以說明。我們可以用 T^- 代表不能合成 T 的細菌, 用 L^- 代表不能合成 L 的細菌。可是前者能合成 L 而后者能合成 T, 因此前者也可以用 T^-L^+ 表示, 而后者用 T^+L^- 表示。那么經過混合以后再在 [-] 上培养时, 生长出来的細菌必定是 T^+L^+ (图 3 中間)了。

現象是这样, 可是怎样說明这現象呢? 我們可以說这也是遺傳信息的傳遞問題。在果蝇身体顏色和翅形的遺傳現象中, 由于受精卵里面並沒有翅更沒有整个果蝇的雛形, 所以我們必須承认所遺傳的是一种信息或密碼。然而細菌沒有生殖細胞和身体細胞的分別, 也沒有翅和其他复杂的构造, 是否有所不同呢? 是否我們可以想象一个細菌就象包含着細胞质的一只袋子, 当生长时袋里的物质增加了, 当分裂时一袋东西分装两袋。如果讀者认为这便是細菌的遺傳, 那便无所謂遺傳信息了。再具体一点, 我們知道生物体所以能够进行一系列的合成作用是由于細胞里面的酶的作用, 一般說来細胞里面有某一合成作用所必需的酶时, 它便能进行这种合成作用, 假如沒有这酶时它便不能进行这种合成作用。因此 T^-L^+ 和 T^+L^- 混合培养以后出現 T^+L^+ 可能只是通过接触, T^-L^+ 和 T^+L^- 細胞互相交換或供給了彼此所缺乏的一种酶而已。这或許可

以比喻为有人将一袋紅糖和一袋白糖倒在一起又分装两袋。假如果真是象这样的话，那么上一代便是直接把这种合成 T 和 L 的能力或者直接把合成 T 和 L 所需要的酶傳給了下一代，所遺傳的便不再是說明合成 T 或 L 的能力的一种信息了。下一代也因此自始至終具有这些特性，而不是有待于将密碼翻譯出来以后才具有这些特性。

这种推想是相当合理的，可是累积起来的事实却都說明实际上并非如此。这里我們举出其中的一个理由，來說明遺傳的正是一种信息。

将两个各有两三个錯誤密碼的細菌品系的杂交： $B^{-}M^{-}T^{+}L^{+}B_1^{+} \times B^{+}M^{+}T^{-}L^{-}B_1^{-}$ ，其中除了 T 和 L 以外，B 表示生物素，M 表示甲硫氨酸， B_1 表示維生素 B_{12} 。和上面的情形一样，这两个品系分别都不能在不含有这二、三种养料的培养基上生长。可是將它們混合以后便可以发现有少数細菌能在这种培养基上生长(图 4 中)。根据上面的推論，这些細菌是上面两个品系的細菌相互供給了彼此缺乏的两种酶所形成的。可是要知道酶不象上面所讲的密碼那样，在每个細胞里只有一份或两份，而是有无数份的。因此假定上面的推論是正确的話，不可能一部分細胞分到了酶而另一部分沒有分到，即使有这样的情况，更不可能两者有一定的比数（参看图 4 的比数），反之，應該預期子代細菌每一个都是 $B^{+}M^{+}T^{+}L^{+}B_1^{+}$ 。

表面看来确是如此，因为在不含以上五种物质的培养基上生长的細菌必然是 $B^{+}M^{+}T^{+}L^{+}B_1^{+}$ ，可是实际情形却并不如此简单。原因是我們的实验条件使得只有 $B^{+}M^{+}T^{+}L^{+}B_1^{+}$ 可以生长。举一个比喻說，假如我們在上面所讲的短翅和长翅果蝇的杂交試驗中，将果蝇的飼料放在飞起来才能及到的地方，結果我們將发现在 F_2 中只有长翅果蝇，因为短翅的果

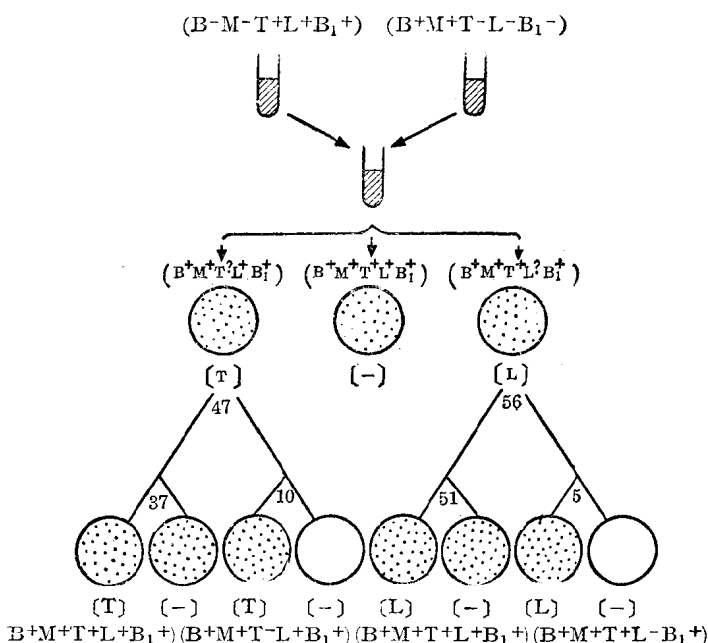


图 4. 細菌多重突变型品系間的杂交

B = 生物素, M = 甲硫氨酸, T = 苏氨酸, L = 亮氨酸, B₁ = 維生素B₁。+ = 能自己合成的, - = 不能, ? = 暂时不能肯定的情形。〔 〕中的字母表示培养基中所含有特殊养料, () 中的符号表示每一品系的遺傳密碼。数字說明实验中实际得到的各种类型的菌落的比数, 这是对于每一对密碼說来是恒定而又特有的比数。例如在(T)培养基上所得到的 47 个菌落中有 37 个是 $(B^+M^+T^+L^+B_1^+)$, 有 10 个是 $(B^+M^+T^-L^+B_1^+)$ 等等。

蝇不能得到食料, 无法生存。現在的情况也正象这样。那么怎样可以使 $B^-M^-T^-L^-B_1^-$ 的細菌也能生长呢? 很简单, 只要供給它生长的必要条件就是了, 正象果蝇那样, 只要将飼料不放在高处, 那么 F₂ 中便会有短翅的出現了。在实际实验中, 例如我們使混合后的細菌在 [T] 上生长, 然后将这上面所生长