

核酸及其生物学作用

O. II. 戚宾諾加 著

科学出版社

核酸及其生物学作用

O. П. 戚宾諾加 著

严 幼 篁 譯

科学出版社

1961

О. П. ЧЕПИНОГА
НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ И
ИХ БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ
Изд. АН УССР
1956

内 容 簡 介

本书彙集了从化学、物理-化学和生物学方面描述核酸的实验和理論資料。其中特別注意到在各种内部的和外界的因素(例如机体的生长和发育、再生作用、恶性生长、光能以及別种能量)影响下机体内核酸的代谢問題。此外还引用了有关核酸本身对各种生物学过程的影响方面的文献資料。

本书可供生物化学科学工作者与有关的大专学校师生参考。

核 酸 及 其 生 物 学 作 用

О. П. ЧЕПИНОГА 著

严 幼 寛 譯

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)

北京市书刊出版业营业登记证字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

1961年12月第一版

书号：2448 字数：164,000

1961年12月第一次印刷

开本：850×1168 1/32

(京) 0001—6,000

印张：6 1/4

定价：0.92 元

目 录

緒論.....	1
核酸的組成、結構和特异性	3
生物对象中核酸的分布和含量.....	20
核酸的特性.....	22
核酸与蛋白质的复合体生成.....	38
使核酸解聚的酶类.....	56
脱氧核糖核酸酶	57
核糖核酸酶	72
核酸的更新.....	84
各种因素和条件对核酸及其代謝的影响.....	101
年龄变化.....	101
再生作用.....	109
恶性生长.....	114
其他因素.....	129
核酸对于各种生物学过程的影响.....	149
核酸与各种代謝作用的联系.....	155
論核酸在代謝中的相互联系.....	171
参考文献.....	176

緒論

目前人們把核酸的生物学作用这一問題列入迫切需要解决的科学問題之中。我們还不够知道这类物质以便为了实践利益而有效地利用它們，但根据自从发现核酸后八十年来所获得的大量科学研究材料，已使人不再怀疑核酸的重大生物学意义。

所有的資料都使人認為：必需将核酸代謝与蛋白質代謝联系起来，因此它們的作用被預先确定对生命是最重要的。目前任务在于查明这种作用的性质并揭露它实现的机制，因为缺乏这些則任何控制它的企图都将陷于經驗主义。

核酸分布在所有的活体中，并对这些或那些外来影响以及机体内进行的过程、特別是与蛋白質合成有关的过程(整个机体及其各部的生长与发育、再生作用、外分泌腺的蛋白質分泌物的形成与分泌、恶性肿瘤的生长与发育、細菌由一种类型轉变为另一种类型以及其他等等)有所反应，而在核酸的含量或代謝的性质和强度上都經常发生变化。

然而仅占有这些資料，我們还不能具体确定核酸的生物学作用。为了使有关这类物质的生物学意义这一問題被認為在現代生物化学水平上充份闡明，則必需充实我們在这一知識領域內的下述主要空白点：(1)获得有关核酸本身的补充知識，(2)闡明与核酸影响机体的机能和状态有关的問題。

應該列入第一类研究的包括有远未解决的有关核酸的組成、結構和特异性(种的、器官的、組織的)問題，合成和分解的途径；两种类型核酸在机体内相互轉变的可能性以及这种轉变的机制；无论在机体内或机体外的某些影响核酸的情况下它們的化学和物理-化学变化；机体内含的各种物质和复杂化合物的生成条件与机制問題，核酸代謝的能量方面，以及最后有关在試管中和在活体内真

實情況下所得資料的符合程度問題。

第二類研究應該包括核酸參與物質代謝過程，其中包括參與酶促過程、參與非細胞物質的發生與發展、參與由非細胞物質形成細胞的問題，此外還應該闡明：核蛋白先就存在於機體細胞中的呢，還是在分離的過程中形成的？以及它們的生理意義又如何。特別重要的是有關核酸參與蛋白質生物學合成的機制問題。文獻中已有許多這類研究的報導，但它們還遠不足以解決所有的問題。

最近就需要研究的問題有核酸在機體內天然存在的形式問題，以及與此相關的——有關核酸聚合狀態的作用問題，有關特異性及其保證的條件，有關核酸具體參與酶類活動的問題和它們可能參與激素機能的問題，以及最後有關核酸在創造蛋白質結構中起作用的機制問題和它們對個別器官的機能的特殊意義。

這還遠遠沒有完全列舉出這一領域的研究者們所面臨的問題。還可能隨著個別任務的解決必需談到的就不是核酸的一種而是一系列的機能，正象目前我們不能將蛋白質的作用歸結為任何生物學的特殊性（частность），它是多種多樣、無所不包和不可替代的。

我們對於核酸的知識特別是在最近20年來被擴充了。在這一時期內所做的工作比整個以前研究核酸的時期（約65年）要多得多。大概這樣說將不是夸大其詞的，即在生物化學的問題中目前在世界各國還沒有一個象關於蛋白質和核酸的問題這樣被如此着重地研究著，並且研究的速度也在逐年愈益增加著。這種情況對於自身發展需有其他科學的成就的科學領域來說則是很自然的。現代化學、物理學、物理化學的成就，研究方法的改善都促進了生物化學的發展，特別是它的涉及核酸研究的部分。自从分光光度計、紫外光顯微鏡、電泳儀、色層分析法、放射線照相法以及伦琴射線分析結構法、放射性元素的使用等等比較容易獲得後，並且在科學研究所和實驗室中獲得了廣泛的使用，我們才對核酸的組成和結構知道了很多，我們才能設法去解決有關核酸的特異性、同源性問題，有關合成的來源和在各種器官中的代謝問題，從而加速

对这类化合物的生物学作用的了解。

但是如不掌握基本的科学方法——辯証唯物主义的方法，则我們的技术可能性就不可能是很大的，也不可能深入問題的本質，我們不仅永远也不能全部解决它，而且甚至不可能大致正确地去解决它。只有作为物质的存在形式的运动与周围的内在和外在环境的联系以及現象的相互制約所制約，才能被用作根据实际資料所得結論的准則。

辯証唯物主义者在自己的研究中應該經常考慮到物质代謝的过程及其不可分割的两个方面——同化作用和异化作用，考慮到能量代謝形式以及巴甫洛夫生理学的基本原理。

本著作的目的是要分析并且尽可能概括文献上已有的关于核酸及其代謝的資料，以便減輕从事于解决核酸的生物学作用問題的研究者們的任务。

核酸的組成、結構和特異性

核酸是具有复杂结构的物质，它广泛分布于自然界，而以某种数量含于动物、植物和微生物的所有細胞中。由于它与許多其他物质（特别是与蛋白質）具有高度結合的能力，因此当由組織中将核酸提取出来时，它經常与蛋白質在一起。这种蛋白質-核素复合体被称为核蛋白（“нуклеус”——核），这是因为特別大量的这种物质乃是由富有細胞核的材料中获得的。

最早开始研究核酸的 Miescher^[71,72] 在 1868 年曾由豚的細胞核中分离出具有非常高含量的磷的物质，并称它为核素(нуклеин)。这一名称被保存了几十年。現在我們知道 Miescher 的核素乃是核蛋白，即核酸与蛋白質的复合体。以后，当能将核素分为蛋白質和含磷的酸性物质时，后者则被称为核酸。这类物质的多样性以及全部組成的复杂性現在是知道了，而那时却不知道，因此曾認為它是一种物质，所以名称也是以单数来表示的。后来則闡明了有两种核酸存在。它们被称为植物的和动物的核酸，或酵母的和胸腺的核酸，或細胞質的和細胞核的核酸。这些名称直到現在还

被保存在文献中，但是它們除說明獲得該類物質的來源外，其餘什麼也沒有說明。後來當成功地確定了兩種核酸在化學組成上的差別、而主要是證明了它們並非在本質上有賴於獲得這類物質的來源時，它們則被稱為核糖核酸和脫氧核糖核酸。

最後的術語乃是現在通用的，雖然它們還遠遠不是完善的，因為在這一領域內很多研究的結果表明：在術語的確定上還可做得更好些。現在我們知道核酸是多核苷酸。每一個核苷酸也都是由含氮碱（嘌呤碱或嘧啶碱）、碳水化合物部分和磷酸根所組成的。早先認為，在一種核酸中的碳水化合物是核糖，而在另一種核酸中——是脫氧核糖，但後來發現，在前一種情況下規定它是戊糖、而在後一種情況下為脫氧戊糖——這樣將會更正確些。此外曾確定了在這兩種主要類羣中每一類羣範圍內多核苷酸的多樣性。

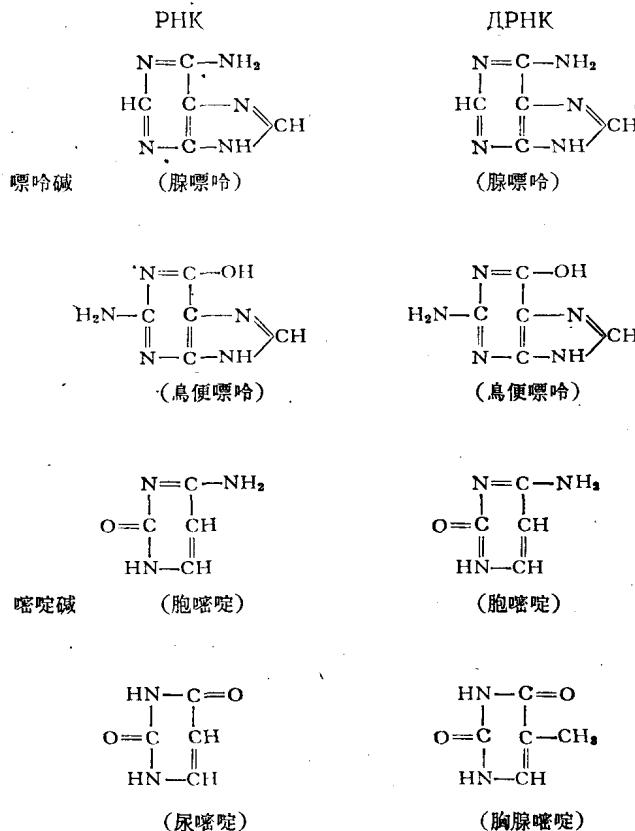
由此可見，根據我們現代的知識水平應該認為“戊糖多核苷酸”和“脫氧戊糖多核苷酸”的術語並指示出獲得它們的來源，乃是最正確地反映了核酸的概念，因為已有資料證明這類物質有種的、器官的和組織的特異性。然而當考慮到所用名稱的累贅性以及從前的術語已牢固地列入專門的文獻中，在以後的敘述中我們將使用“核糖核酸”和“脫氧核糖核酸”的名稱，簡稱為 РНК 和 ДРНК。

Levene 及其學派^[674, 682]的多年研究在闡明核酸的化學組成和結構方面曾起了很大的作用。在 Белозерский^[23]、Tipson^[932]、Grégoire^[520]、Schlenk^[846]、Hevesy^[562]、Davidson^[408, 77]、Chargaff^[371]等的一系列概述性著作中，都可找到以怎樣的歷史順序性以及在怎樣的實驗基礎上來闡明問題曾發展了有關核酸的組成和結構的概念。

雖然 Levene 的圖式在很大程度上已陳舊了，但它現在仍能用作有關核酸結構基礎的概念。按照這一圖式，多核苷酸是由集聚成小的結構單位的核苷酸——四核苷酸所組成。每一個單核苷酸則是由彼此以酯鍵或糖苷鍵結合起來的磷酸、戊糖（或脫氧戊糖）和嘌呤碱（或嘧啶碱）所構成。這兩種類型核酸（РНК 和 ДРНК）

主要是在糖的种类(ДРНК含脱氧戊糖, РНК含戊糖)和嘧啶碱(尿嘧啶参与РНК, 胸腺嘧啶即5-甲基尿嘧啶则参与ДРНК)方面彼此有所不同。

核酸所含的含氮碱:

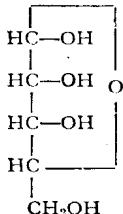


最近在不同来源的核酸中，除发现上述含氮碱外，还发现了其他的含氮碱，例如5-甲基胞嘧啶^[983, 985, 579, 591]，5-羟甲基胞嘧啶^[967, 981, 983]。当将得自不同生物学来源的核酸分解时，还可能发现其

他的嘌呤碱和嘧啶碱衍生物。

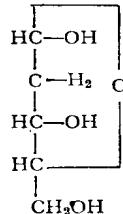
核酸的碳水化合物部分：

РНК



d-呋喃式核糖

ДРНК



2-d-呋喃式脱氧核糖

Feulgen^[49] 首先指出了胸腺核酸中糖的异常的本质，而 Levene^[63] 則确証它是 2-d-脱氧核糖。

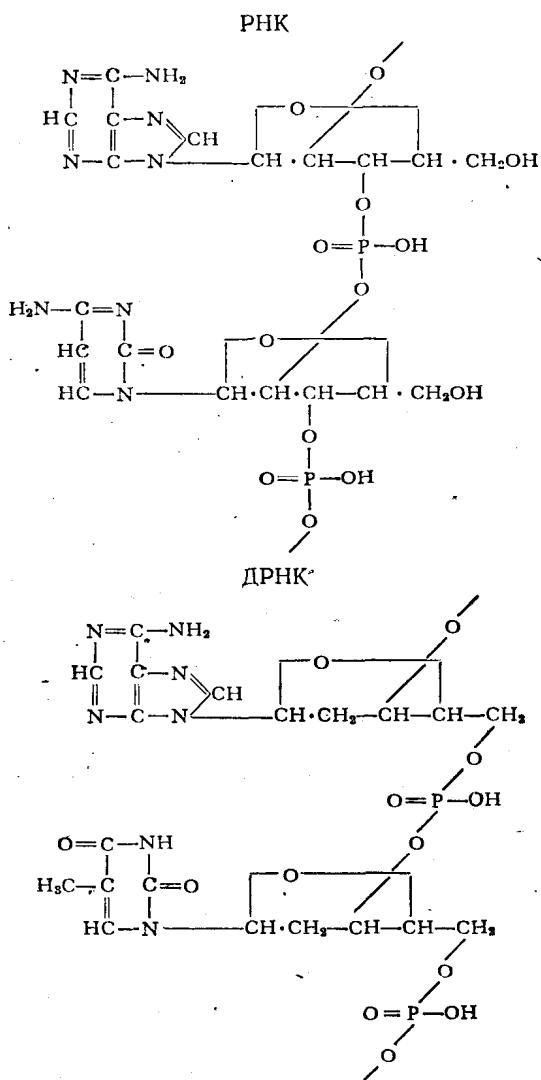
在 РНК 中磷酸基連接到核糖的第三个碳上，而在 ДРНК 中則連接在第五个碳上。然而最近当用特异性蛇毒二醋酶和离子交换层析技术所得的資料表明在 РНК 的分解产物中存在着 5'-核苷酸。看来，必需认真估計到核苷的磷酸酯在化学上的各种各样的可能形式并且考虑到与理論相符的事实。

在两种类型核酸中，碳水化合物連接到含氮碱上是通过戊糖的第一碳原子和嘌呤在第九个位置上的氮或是戊糖的同一碳原子和嘧啶在第四个位置上的氮之間的糖苷鍵而实现的^[53]。

多核苷酸分子中个别核苷酸之間的結合是靠磷酸来实现的，并且伴随有靠糖的羟基和正磷酸的氢所形成的水的放出。在 РНК 分子中核糖的第三和第二（或第五）碳就是以这种方式相联，而在 ДРНК 中则是脱氧核糖的第五和第三碳以这种方式相联。在这两种类型中第一和第四个位置因戊糖的呋喃式结构而被取消了，在 ДРНК 中则除此以外，由于 2-脱氧结构因而第二个位置也不可能用于联結。

单核苷酸之間的模式联系当以线形排列时可以表示如下：

个别核苷酸当它们在多核苷酸分子中结合时彼此可能以怎样的次序相连接呢？当将 PHK 进行缓和的化学水解时曾经证明^[327]，



可以是下列配合中的一种：

I.	II.	III.	IV.
鳥便嘌呤	鳥便嘌呤	鳥便嘌呤	鳥便嘌呤
尿嘧啶	腺嘌呤	腺嘌呤	胞嘧啶
胞嘧啶	尿嘧啶	胞嘧啶	尿嘧啶
腺嘌呤	胞嘧啶	尿嘧啶	腺嘌呤

由于在开始水解时鳥便嘌呤核苷酸被分离出，然后在持續水解的过程中分离出腺嘌呤核苷酸，由此曾經得出結論，即鳥便嘌呤和腺嘌呤應該或者是并排排列，或者是在四核苷酸的相反的两端，假如采用在核酸的高度聚合的分子中有循序排列的四核苷酸鏈，則上述两种排列方式在实质上是一样的。

然而这种結論是太簡化了。大家知道，当将 PHK 在稀酸中煮沸时，嘌呤核苷酸相当容易被水解，可是嘧啶核苷酸則仅在強烈作用(在高压下加酸煮沸)后才分离下来。嘌呤的首先解脱出来与其以一定的空間排列来解释，不如解释为它們与組成分子的其余成分的結合有着很大的不稳定性。

現在当考慮到核酸的多样性和相当广泛的特异性时，还未必可以一般地談它們結構的严格性。核酸是属于高度的聚合物，并且它們的聚合程度在頗大程度內有賴于这些物质由組織分离出来的方法。應該指出，直到我們還沒有使能确信所得制剂是与核酸的天然状态相符的方法时为止，当描述核酸的性质时我們可以把它們仅仅列入这种或那种制剂。例如由小牛胸腺所得 ДРНК 的分子量随制备方法的不同而在 500,000 到 2,000,000 或更多之間变动着。多半所得制剂的分子量是 1,000,000。Anderson^[261] 当研究活細胞中 ДРНК 天然分子的聚合程度时曾得出結論，認為分子量为 1—2 百万的高度聚合的 ДРНК 制剂乃是稳定的能够經受得住分离的长鏈，并且認為天然的核酸分子應該还大 20 倍。出售的酵母 PHK 所具的分子量是 10,000—23,000，由烟草花叶病毒所得的分子量是 50,000—290,000，但以冷碱处理制剂几天則使此数值減低到 15,000^[346]。

正如曾指出过的那样，較早以前就已有这样的假設，即核酸是

复数化合物 (множественные соединения), 并且應該把 РНК 和 ДРНК 的名称看作仅是类羣的名称。不但如此, 在各个类型中也曾发现了非典型的化合物, 例如在含颗粒螺旋菌 (*Spirillum volutans*) 的核中, Белозерский^[27] 发现了并非寻常組成的 ДРНК, 即在每四个核苷酸中含有二个核糖和二个脱氧核糖, 至于其中的碱则是 ДРНК 所特有的。Белозерский^[25] 在同一細菌的类核染質体 (волютин) 中发现了酵母类型的类核染質体核酸, 它在四个核苷酸上不象通常那样含四个含氮碱, 而是含有五个含氮碱。

在罂粟正在发育的胚珠中曾經发现核酸含有 РНК 所含的核糖, 但却具有 ДРНК 所特有的含氮碱^[22]。在肝脏的核蛋白中发现了特殊种类的核酸, 虽然它的存在可以用方法学的影响来解释。由噬菌体曾分离出具有两种不同的嘧啶碱而沒有一种嘌呤碱的复合的核苷酸^[67]。由胰腺所得 РНК 的特点是: 它們具有五种重复的单核苷酸来替代一般情况下的四种, 其中有三种嘌呤碱和二种嘧啶碱。在这种情况下利用扩散法就能說明由胰腺所得核酸的单一性, 而不是几种酸的混合物^[76]。由酵母所得 РНК 的組成中, 除含有 d-核糖外, 还发现了 L-异木糖^[532]。

近年来主要是美国 Chargaff^[366-371, 494, 705, 919, 948, 949, 994, 995] 学派和英国 Markham^[556, 722, 723, 886, 987-990] 学派的代表們发表了最有根据的反对核酸結構有同一型式 (однотипность) 的意見。他們的實驗首先表明, 虽然由小牛胸腺和牛脾所得 ДРНК 制剂的組成是相似的, 但它们与四核苷酸學說不相符合, 因为替换了按照該學說含氮碱的比例应为 1:1:1:1, 却曾发现: 胞嘧啶——1分子, 腺嘌呤——1.6, 鸟便嘌呤——1.3, 胸腺嘧啶——1.5—1.3 分子。借助于紙上层析研究法在由胰腺所得的 РНК 制剂中也曾发现了不同比例的含氮碱: 鸟便嘌呤——2.42 分子, 腺嘌呤——1.0, 胞嘧啶——1.23 和尿嘧啶——0.3 分子。

同一个种的不同器官的 ДРНК 在含氮碱的組成方面极其相似, 在其中腺嘌呤和胸腺嘧啶 (“AT-型”) 占多数, 而含有很少的鸟便嘌呤和胞嘧啶。然而在不同种动物器官的 ДРНК 的組成中

也曾發現了很大的差异^[370, 937, 982, 987]。換句話說，由母牛的肝、腎、脾和其他器官所得的 ДРНК 比起例如由母牛肝和馬肝所得的 ДРНК 彼此在化学上要近似得多。至于談到細胞質的 РНК，則相反地它們對於器官較為專一^[370]。在某些微生物的 ДРНК 中會發現在含氮碱之間有另一種比例（與動物的相比），它們屬於“ГЦ”型（鳥便嘌呤-胞嘧啶）^[368, 993]。在病毒及其生物學同類的 ДРНК 組成之間沒有發現一般的平行現象：一種宿主的二種不同的病毒具有不同的 ДРНК^[983]。

在核酸分子中發現了與分子側枝在組成上有所不同的所謂核，乃是在核酸內部結構的研究上前進了一大步。

當把結晶的脫氧核糖核酸酶作用於由小牛胸腺和酵母所得的 ДРНК 制劑時，形成了可透析而同時又不釋放出氨和無機磷的碎片。看來，甚至在酶的長時間作用後，並非整個分子被分解為可透析的材料，而往往留下不能通過膜的核。含氮碱的分析曾表明了它們在最初制品和可透析部分中的比例是相同的，可是在未能透析的殘余物中卻發現有一定的偏差，即其中腺嘌呤和鳥便嘌呤的克分子比例、而且特別是腺嘌呤和胞嘧啶的克分子比例以及全部嘌呤碱對嘧啶碱的比例增高了。將由胸腺所得 ДРНК 样品進行化學水解並接着透析分解產物後則留下所謂無嘌呤酸（апуриновая кислота）。在透析液中發現有占最初制剂99.4%的腺嘌呤和96.5%的鳥便嘌呤。在未能透析的部分中幾乎沒有嘌呤，而含有5-甲基胞嘧啶，其數量約占全部嘧啶的2.6%^[371, 919]。

無嘌呤酸——這是產物，它原先被稱為胸腺嘧啶核苷酸。它的分子量約為15,000。根據無嘌呤酸的性質曾經提出了ДРНК的結構^[917]，按照這種結構，基本上由嘧啶核苷酸所組成的鏈遇到由嘌呤核苷酸組成的鏈的部分就中止了。無嘌呤酸的吸收最高峯（268毫微米）和ДРНК的吸收最高峯（258.5毫微米）是不同的^[371]。

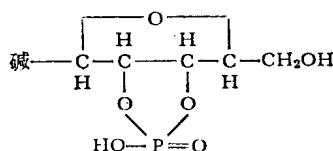
由此可見，以前在整個 ДРНК 分子上所發現的不对称性（дисимметрия）特別表現在未能透析的部分中，這可當作表示 ДРНК 組成的異質性，並表示其分子中有某種數量具有不同嘌呤

和嘧啶組成的核苷酸。根据这些資料曾能提出：在 ДРНК 的分子中有“核”，而核苷酸鏈的束（пучок）則联接到它的上面。后者受特殊酶——解聚酶的作用，而“核”則对解聚酶有抵抗力，这表明分子的两种成分的結構不同。

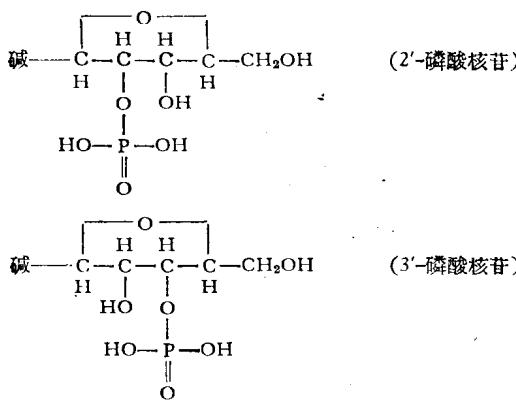
对 PHK 也曾获得类似的資料。例如 Kunitz^[63] 曾觀察到，当結晶的核糖核酸酶作用于酵母 PHK 制剂时，大約有 10—15% 的材料沒有被酶所消化，可見它具有另一种結構。例如将 PHK 的酶促水解产物經常用透析法除去，并且就这样来消除由于分解产物的抑制作用而使反应停止的可能性，则获得了固定数量的对酶有抵抗力的未能透析产物，它所含的鳥便嘌呤当以 1 克分子腺嘌呤为准时比原先的材料要多一倍^[610, 695, 903]。

另一些方法也使研究者們得出核酸的結構具有异質性的概念。例如，将核酸溶液酸化至 pH3.2 或加热到 38°C，則引起在紫外线下吸收最高值区域中消光系数的增加^[925—927]，这可能是由于当核酸变性时它的分子內某种不稳定键的破裂所引起的。这种键可能是例如，O=C—N— 以及它轉变为这种键 O=C=N—，它伴随着吸收最高值的大大增加。也有可能核酸的特异性正是以具有不稳定键的次生分子結構的差异作为基础的，并且也可能核酸的天然形式对其生物学活性是必需的。

Markham^[556, 722] 研究核糖核酸結構的工作不但使他認為核酸分子中有“核”和旁側的分枝，并且使他发现 PHK 的組成中有环状核苷酸。当以核糖核酸酶作用时，正象当仔細地用碱水解时一样，由 PHK 获得了中間的环状核苷酸：核昔的 2'、3' 单氢磷酸酯。



当繼續用核糖核酸酶处理时它能轉变为 2'- 和 3'-磷酸核昔：



有趣的是环状嘧啶核苷酸能被核糖核酸酶所消化，并产生通常的核苷酸，至于类似的嘌呤核苷酸——則不能。以往認為 $3'$ -磷酸核苷是 PHK 的碱水解的产物，但后来曾發現所有四种核糖核苷酸乃是成对的同分异构物“a”和“b”；它們在色层分析上无论 是彼此間或是与 $5'$ -磷酸核苷都有所区别。以后曾闡明了^[334, 688]，这些同分异构物乃是 $2'$ -和 $3'$ -磷酸核苷。可見，当水解或酶促分解 PHK 时可以預期有具有 $2'$ -和 $3'$ -酯的环状混合物，这在事实上也曾被确定了。

至于談到 ДРНК，则在其上并未发现这种环状结构，并且在理論上由于在碳水化合物(*d*-2-脱氧戊糖)的第二个碳原子上缺乏羟基也就不可能发生环状结构。用色层分析法曾經證明，含有腺嘌呤和胞嘧啶的二核苷酸以及由胸腺嘧啶和二个胞嘧啶組成的三核苷酸乃是在解聚酶的影响下 ДРНК 分解的主要产物^[507]。此外还发现了脱氧腺嘌呤核苷酸型的二核苷酸——脱氧胞嘧啶核苷酸和二脱氧胞嘧啶核苷酸^[254, 875, 882, 893]。

当以由摄护腺所得的磷酸单酯酶繼續作用时，由二核苷酸分离出一个磷酸基而生成脱氧磷酸腺嘌呤核苷-脱氧胞嘧啶核苷类型的二核苷酸。

色层分析和电泳的研究表明混合物中存在有 5 种磷酸二核苷 (динуклеозидфосфат)，在每一种磷酸二核苷中碱与磷的克分子

比例大致为 1:1:1。单核苷酸则未曾发现。未能透析的部分是由具有平均链长为五—六核苷酸的多核苷酸的混合物所组成。在由鲑精液所得的 ДРНК 中，除此以外还发现有某种数量的含有脱氧腺嘌呤核苷、脱氧胞嘧啶核苷和胸腺嘧啶核苷的三核苷酸。在二核苷酸中，最后的磷酸基则是连接在脱氧核糖的第五个位置上。

正如已经指出过的，核糖核酸酶由 PHK 只分离出嘧啶核苷酸，至于 PHK 的未被消化的部分，即所谓核，则多半是具有嘌呤的二核苷酸和三核苷酸结构的多核苷酸混合物。这种嘌呤核苷酸残基的链的末端，则是在第二或第三碳原子上具有磷的嘧啶核苷酸^[254, 379, 722, 953]。

进一步的研究表明^[944]，核糖核酸酶能对当用乙酸将 PHK 分步沉淀时所得 PHK 的沉重和中等的聚合物起作用。正如在 ДРНК 中一样，在 PHK 中含氮碱的氨基和烯醇基之间有氢键型的不稳定键。当以核糖核酸酶作用时发生了核苷酸间键的改组，而生成较高能量的键。

有人推测，在 PHK 中有 20—40% 的嘧啶核苷酸和 16% 的嘌呤核苷酸都处于嘧啶核苷酸之间的链中，有 20% 的嘌呤核苷酸处于嘌呤和嘧啶之间的链中，而有 65% 的嘌呤核苷酸则是处于嘌呤核苷酸之间的链中^[953]。

PHK 的一些样品的伦琴射线结构分析表明，它们是在一定条件下能转变为纤维状态的球状分子^[825]。

最近的许多工作不仅证明了没有同样的核酸分子的链状结构，而且证明了在不同种的有机体的各种组织以及甚至在同一组织中核酸的结构具有复杂性和多样性^[272, 333, 365, 986]。肝脏细胞质部分的核酸组成与整体组织中这类化合物的组成几乎没有区别，并且前者的特点是有高含量的鸟嘌呤核苷酸和胞嘧啶核苷酸。核仁的 PHK 则按另一种方式建成，并有高含量的胞嘧啶核苷酸^[392, 446, 447]。在许多被研究过的组织（心脏除外）的细胞质 PHK 上发现有腺嘌呤对鸟嘌呤以及胞嘧啶对腺嘌呤的高比值^[726]。

在酶促消化并接着透析不同动植物来源的 ДРНК 制剂后所