



环境生物技术丛书

现代生物技术 在环境工程中的应用

冯玉杰 主编



化学工业出版社

环境科学与工程出版中心



环境生物技术丛书



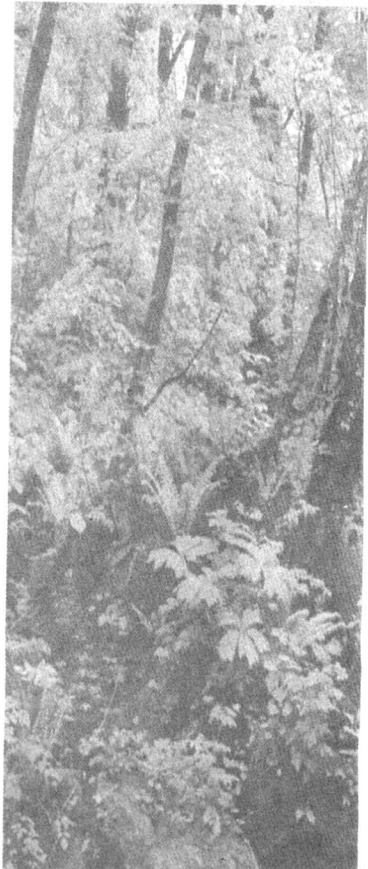
第10卷 (9.0) 环境生物技术

现代生物技术 在环境工程中的应用

冯玉杰 主编

环境科学与工程出版社

冯玉杰 主编



化学工业出版社

环境科学与工程出版中心

· 北京 ·

MAL 20/05

(京)新登字 039 号

图书在版编目 (CIP) 数据

现代生物技术环境工程中的应用/冯玉杰主编.
北京:化学工业出版社,2004.3
(环境生物技术丛书)
ISBN 7-5025-5270-7

I. 现… II. 冯… III. 生物技术-应用-环境工程
IV. X5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 019014 号

环境生物技术丛书
现代生物技术环境工程中的应用

冯玉杰 主编

责任编辑:陈丽 管德存 刘兴春

责任校对:陶燕华

封面设计:蒋艳君

*

化学工业出版社 出版发行
环境科学与工程出版中心
(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

发行电话:(010) 64982530

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销
北京云浩印刷有限责任公司印刷
三河市前程装订厂装订

开本 787 毫米×1092 毫米 1/16 印张 19¼ 字数 481 千字

2004 年 3 月第 1 版 2004 年 3 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-5270-7/X·396

定 价: 46.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者,本社发行部负责退换

《环境生物技术丛书》编辑委员会

主 任 任南琪

副主任 马 放 冯玉杰

委 员 (按姓氏笔画为序)

马 放 王爱杰 冯玉杰 任南琪

杨基先 李建政

序

近 20 年来，由于生物技术与环境科学、环境工程等学科不断交叉并紧密地结合，产生了一门新兴的边缘学科——环境生物技术。目前，环境生物技术已经在水污染控制、大气污染治理、有毒有害物质降解、清洁可再生能源开发、废物处置与资源化、环境监测、环境友好材料合成、生态环境修复和清洁生产等领域发挥着极为重要的作用，已经成为解决复杂环境问题的最有效、最经济的手段之一，而且很多新技术和新方法如雨后春笋般不断涌现。但是，就环境生物技术的指导性和实践性而言，目前还没有一套较为系统的丛书从理论到方法、从技术到应用阐述环境生物技术不同层次的研究成果。

哈尔滨工业大学环境科学与工程系环境生物技术学科部，长期从事环境生物技术研究，在高浓度有机废水生物处理新技术新工艺、发酵法生物制氢技术、复合型微生物制剂开发、秸秆等生物质资源化与能源化技术等研究领域取得了一系列令人瞩目的创新性成果，仅近 5 年，他们就获国家科技进步奖 2 项，省部级科技进步奖 3 项，尤其是有机废水发酵法生物制氢技术，被 485 位两院院士评为“2000 年中国十大科技进展新闻”之一。这套丛书是他们总结提炼多年的研究成果，并结合国内外该领域的最新研究进展编写而成。作为此创新集体的荣誉教授，我十分关注他们的研究发展动态，更为他们取得的喜人成果而骄傲，于是欣然接受为该套丛书写序的邀请。

本套丛书从基础理论、工程设计、应用与发展前景等角度，对目前的环境生物技术进行了总体描述，并着眼于介绍环境生物制剂、环境中的分子生物学技术、环境污染与修复、废物资源化与能源化等生物技术领域的理论和应用成果。《厌氧生物技术原理与应用》总结凝炼了十几年来在废水（物）发酵法生物制氢技术、厌氧生物处理技术等领域具有自主知识产权的创新性研究成果，深入浅出地介绍了相关理论，并突出描述了研究成果的应用情况。《环境中的分子生物学诊断技术》围绕着分子生物学诊断技术的原理和它在环境污染治理及环境监测中的应用实例，着重阐述了环境污染物和致病微生物的快速鉴别和检测；特定环境中微生物的多样性、微生物群落结构和群落动态的监测；环境微生物功能基因定位和原位表达等内容。《环境生物制剂的开发与应用》在多年的研究成果基础上，综合近 10 年的国内外资料，系统地阐述了生物制剂研究开发的方法、应用领域、安全性评价以及如何才能实现商品化，内容包括微生物絮凝剂、生物添加剂、工程菌的构建、微生物肥料、微生物饲料、生物表面活性剂、固定化生物活性炭的研究与设备开发、生物修复中的生物制剂、有效微生物菌群（EM）、生物制剂的安全评价等。《环境污染防治中的生物技术》介绍了生物工程技术及其在环境污染防治中的应用、污水生物处理工程技术、有机固体废弃物的生物处理技术、工业废气的生物治理技术、有毒有害有机污染物的微生物降解、污染环境的生物修复以及环境污染预防生物技术和环境生物监测技术等内容，既有传统的环境工程生物技术，也有现代生物技术与环境工程结合的新型技术，全面反应了国内外在这一领域的研究、开发和应用现状。《废物资源化与生物能源》以废弃物的资源化

与能源化为主线，重点介绍了利用现代生物手段实现废弃物的资源化与能源化技术，既包括以有机废水发酵法生物制氢、利用有机废弃物生产乙醇、利用含油丰富的废物制取生物柴油、生物质甲烷发酵、沼气发酵以及固体废物能源化等多种废弃物的能源化技术，也包括从有机废物制取生物可降解性塑料、从有机废物生产单细胞蛋白、有机废物的高速堆肥和污水深度处理回用等多种废物的资源化技术。《现代生物技术的环境工程中的应用》主要介绍了现代生物技术概论、现代生物技术在环境检测与评价中的应用、生物强化处理技术、现代生物技术与生物能源、应用现代生物技术进行生态制品的设计与制备、新绿色革命与现代农业、几种典型的分子生物学技术与应用、现代生物技术风险分析等内容。

总之，本套丛书汇总了生物技术、环境工程、化学工程、材料工程等学科的大量信息，并注重系统性、科学性、前沿性、创新性、针对性、实践性和指导性，以期为环境保护和污染防治提供有借鉴价值的技术措施和方法。愿此套丛书的出版能为推动我国环境生物技术领域的发展做出积极贡献。

孫铁琳

2004年3月

前 言

现代生物技术是指以 DNA 重组技术为核心的生物技术，包括基因工程、酶工程、蛋白质工程、细胞工程以及现代微生物发酵工程等内容。自 20 世纪 70 年代以来，现代生物技术已经进入了大规模的工程应用阶段，在食品工业、高新技术农业、药品、发酵工业等广泛应用。

环境科学与工程是一门新兴的与众多学科密切相关的综合性学科，随着现代生物技术的发展，现代生物技术也开始向环境科学与工程领域渗透。现代生物技术不仅作为一有效的技术手段将为环境工程提供了有效的污染治理、污染物监测等技术，也为深入、准确地理解环境微生物的特征提供了实验方法和科学依据。

本书在简要介绍现代生物技术基本内容的基础上，重点介绍现代生物技术的环境工程领域的应用、技术体系、发展趋势等，力求全面反映现代生物技术在解决日趋严重的环境问题方面发挥越来越大的作用。

本书由 8 章组成，第 1 章介绍了现代生物技术的基本技术体系和应用背景，第 2 章至第 7 章分别从环境监测、污染物去除、清洁能源、生态制品制备、绿色农业、环境中应用的分子生物学技术等角度阐述了现代生物技术在这些领域的应用及所涉及的一些基本技术，第 8 章就生物技术的安全性问题进行了必要的阐述。全书由哈尔滨工业大学冯玉杰教授完成，刘延坤、李冬梅、张秋桌、张志宇、纽文涛、崔柏艳、武晓威等同志参加了资料收集、整理工作。

本书引用了国内外一些专家学者的研究工作，在此表示感谢。在本书的撰写过程中，得到了香港大学方汉平教授、哈尔滨工业大学任南琪教授、马放教授、李建政教授、王爱杰副教授等的多方协助，在此深表谢意。

本书可以作为从事环境生物技术的工程技术人员的参考书，也可以作为环境工程专业研究生的教学参考资料。

编者
2004 年 1 月

内 容 提 要

现代生物技术在解决日益严重的环境问题方面发挥越来越大的作用，本书就是在此基础上编写而成。全书共分8章，主要介绍了现代生物技术概论、现代生物技术在环境监测与评价中的应用、生物强化处理技术、现代生物技术与生物质能源、应用现代生物技术进行生态制品的设计与制备、新绿色革命与现代农业、几种典型的分子生物学技术及其应用、现代生物技术风险分析等内容，为环境工程提供了有效的污染治理、污染物监测等技术，同时也为深入、准确地理解环境微生物的特征提供了实验方法和科学依据。

本书内容丰富，具有较强的系统性、技术性和实用性，适于环境工程、环境生物技术领域的工程技术人员参考，也供高等院校相关专业师生参阅。

目 录

1 现代生物技术概论	1
1.1 基因工程	1
1.1.1 基因学说的创立	1
1.1.2 基因工程的诞生和研究内容	6
1.1.3 基因工程的酶学基础	8
1.1.4 基因工程载体.....	11
1.1.5 目的基因的获取.....	16
1.1.6 重组 DNA 分子的构建及导入受体细胞	17
1.1.7 重组 DNA 分子的筛选	18
1.2 细胞工程.....	21
1.2.1 概述.....	21
1.2.2 细胞生物学基础.....	22
1.2.3 微生物细胞工程.....	24
1.2.4 植物细胞工程.....	26
1.2.5 动物细胞工程.....	31
1.2.6 细胞融合技术在构建环境工程菌中的应用.....	37
1.3 现代酶工程.....	37
1.3.1 酶工程的研究内容.....	37
1.3.2 酶的生物学特征.....	37
1.3.3 酶作用原理.....	40
1.3.4 酶生产与酶分离纯化.....	46
1.3.5 酶分子修饰技术.....	52
1.3.6 酶分子的固定化技术.....	54
1.3.7 我国酶工程的研究现状.....	56
1.4 蛋白质工程.....	57
1.4.1 蛋白质工程的提出.....	57
1.4.2 蛋白质工程的研究内容和意义.....	58
1.4.3 蛋白质工程的主要技术.....	58
1.4.4 利用蛋白质工程改造酶.....	60
参考文献	62
2 现代生物技术 in 环境监测与评价中的应用	63
2.1 概述.....	63
2.1.1 生物监测特点.....	63

2.1.2	生物监测类型	65
2.1.3	生物监测技术的发展	65
2.1.4	现代生物技术与生物监测	66
2.2	PCR 技术及在环境监测与评价中的应用	66
2.2.1	PCR 技术简介	66
2.2.2	PCR 技术的原理和反应步骤	67
2.2.3	PCR 技术的特点	68
2.2.4	PCR 技术在环境检测中的应用	69
2.2.5	PCR 技术存在的问题及解决方法	71
2.3	基因差异显示法	71
2.3.1	差异显示法概述	71
2.3.2	基因差异显示法主要技术及方法	72
2.3.3	基因差异显示法在环境监测中的应用	74
2.4	生物传感器技术在环境检测与评价中的应用	74
2.4.1	生物传感器简介	74
2.4.2	生物传感器基本原理	74
2.4.3	生物传感器的分类	75
2.4.4	生物传感器的特点	76
2.4.5	生物传感器在环境和卫生检测中的应用	76
2.5	核酸基因分子探针	80
2.5.1	核酸基因分子探针概述	80
2.5.2	核酸探针的原理	80
2.5.3	核酸探针的分类	81
2.5.4	核酸基因分子探针的应用	83
2.6	生物芯片技术	85
2.6.1	概述	85
2.6.2	基因芯片	86
2.6.3	蛋白芯片和芯片实验室	90
2.6.4	生物芯片在环境监测中的应用	93
2.7	酶联免疫测定	94
2.7.1	概述	94
2.7.2	酶联免疫吸附的技术原理	94
2.7.3	酶免疫测定法分类	95
2.7.4	酶联免疫吸附测定法影响因素	97
2.7.5	酶联免疫测定技术的应用	97
	参考文献	100
3	生物强化处理技术	102
3.1	固定化生物技术及其在生物强化处理之中的应用	102
3.1.1	固定化细胞与酶的特点	102
3.1.2	固定化酶与固定化细胞在水处理中的应用	103

3.1.3	固定化酶与固定化细胞在土壤污染物去除中的应用	108
3.2	新型高效生物反应器的开发与应用	109
3.2.1	生物反应器的分类	109
3.2.2	厌氧生物反应器	110
3.2.3	好氧生物反应器	117
3.3	环境工程菌技术在污染治理中的应用	122
3.3.1	简介	122
3.3.2	工程菌的构建途径	123
3.3.3	基因工程菌技术在环境中的应用	124
3.3.4	基因工程菌的固定化	128
3.4	重金属污染的生物处理	131
3.4.1	重金属在环境中的污染及危害	131
3.4.2	利用生物处理重金属污染的原理和机制	132
3.4.3	利用植物处理重金属污染	133
3.4.4	利用微生物进行重金属的去除	133
3.4.5	微生物在土壤重金属污染治理中的应用	136
3.5	有毒有害化合物的生物处理	138
3.5.1	有毒有害化合物的生物处理现状	138
3.5.2	含油废水的生物处理	138
3.5.3	烃类化合物的生物降解	139
3.5.4	合成洗涤剂的生物降解	140
3.5.5	氰(腈)化物的生物降解	141
3.5.6	化学农药的生物降解	141
3.5.7	挥发性有机污染物及恶臭气体的生物处理	141
3.6	生物增强技术与应用	144
3.6.1	生物增强技术的发展	144
3.6.2	生物增强技术的实现	144
3.6.3	生物增强微生物的投加	146
3.6.4	生物增强技术的应用原则	150
3.6.5	生物添加剂应用实例	151
	参考文献	153
4	现代生物技术与生物质能源	157
4.1	生物质能源概述	157
4.2	生物柴油	158
4.2.1	生物柴油的概念及其特点	158
4.2.2	生物柴油国内外研究状况及发展前景	160
4.2.3	生物柴油生产方法	163
4.2.4	生物柴油应用的意义	166
4.3	燃料酒精	168
4.3.1	燃料酒精的发展历程及现状	168

4.3.2	燃料乙醇的发酵工艺	169
4.3.3	燃料乙醇发酵的工程策略和工程酵母的驯化	172
4.3.4	燃料乙醇生产的脱水工艺	177
4.3.5	燃料酒精的效益分析	182
4.4	利用生物质进行清洁能源氢气的生物生产	183
4.4.1	生物制氢技术的研究及发展现状	183
4.4.2	光合微生物生物制氢技术	184
4.4.3	发酵法生物制氢技术	185
4.4.4	发酵产氢微生物的产氢机理探讨	186
4.4.5	有机废水发酵法生物制氢技术研究	189
4.5	微生物发酵生产甲烷	191
4.5.1	甲烷的微生物转化机理	191
4.5.2	甲烷的微生物生产	192
	参考文献	193
5	应用现代生物技术进行生态制品的设计与制备	194
5.1	生态材料绪论	194
5.1.1	生态材料的基本概念	195
5.1.2	生态材料的研究内容	195
5.2	生物合成可降解塑料	197
5.2.1	可降解塑料的种类	198
5.2.2	生物可降解塑料的制备方法	199
5.2.3	可降解塑料的应用现状及存在的问题	205
5.3	现代生物技术在生物农药生产中的应用	206
5.3.1	生物农药的定义、概念及分类	207
5.3.2	生物农药的特点	209
5.3.3	生物化学农药的制备技术	210
5.3.4	生物体生物农药	211
5.3.5	施用生物农药的使用	217
5.4	现代生物技术在微生物肥料生产中的应用	217
5.4.1	微生物肥料的定义及作用	218
5.4.2	微生物肥料的作用机理	219
5.4.3	微生物肥料各论	221
5.4.4	微生物肥料的开发利用现状及发展趋势	224
	参考文献	226
6	新绿色革命与现代农业	228
6.1	新绿色革命与转基因技术	228
6.1.1	新绿色革命	228
6.1.2	转基因技术在绿色农业中的作用	229
6.1.3	转基因技术与现代农业的关系	231
6.1.4	农业转基因技术的安全性问题	232

6.2	抗逆性植物	233
6.2.1	植物抗逆性的遗传背景	233
6.2.2	植物抗逆性的分类及研究	233
6.2.3	植物抗逆性的发展前景	237
6.3	现代生物技术与农业污染控制	238
6.3.1	农药污染及控制对策	238
6.3.2	肥料施用污染及控制对策	240
6.4	现代生物技术与生态农业	244
6.4.1	生态农业的概述	244
6.4.2	现代生态农业的内涵	245
6.4.3	生态农业的模式	246
6.4.4	生态农业的发展前景展望	248
	参考文献	249
7	几种典型的分子生物学技术及其应用	251
7.1	分子标记技术	251
7.1.1	分子标记技术简介	251
7.1.2	几种标记技术简介	252
7.1.3	分子标记技术的应用	253
7.2	凝胶电泳技术	255
7.2.1	凝胶电泳技术简介	255
7.2.2	毛细管凝胶电泳	256
7.2.3	DGGE 技术和 TGGE 技术	259
7.2.4	单细胞凝胶电泳技术	262
7.3	克隆技术	264
7.3.1	克隆的概念	264
7.3.2	克隆技术的发展	265
7.3.3	微生物和分子克隆技术	266
7.3.4	克隆技术的应用及前景	267
7.4	FISH 技术	271
7.4.1	FISH 技术的定义及发展史	271
7.4.2	FISH 技术的原理及分类	272
7.4.3	DNA 纤维-荧光杂交技术 (DNA fiber-FISH)	274
7.4.4	基因组原位杂交 (GISH)	275
7.4.5	FISH 技术的应用	276
7.4.6	FISH 技术存在的问题	279
	参考文献	279
8	现代生物技术风险分析	281
8.1	基因工程优势与不足分析	281
8.1.1	基因工程技术的优势分析	281
8.1.2	基因工程不足之处分析	282

8.2 现代环境生物技术及其风险分析	283
8.3 基因转移安全性分析	284
8.3.1 转基因生物对生态环境的影响	284
8.3.2 转基因生物对人类的影响	285
8.3.3 资源遗传多样性问题	286
8.3.4 基因转移扩散带来的环境问题	286
8.3.5 转基因生物的安全性问题	287
8.4 生态安全性	287
8.4.1 生态安全性问题	287
8.4.2 转基因生物会不会对生态环境产生次生影响	288
8.5 现代生物技术对资源遗传多样性	289
8.5.1 遗传多样性和物种多样性	289
8.5.2 基因工程对生物多样性和物种多样性的影响	289
8.6 现代生物技术对人类健康与安全的影响	291
8.6.1 转基因食品对人体健康产生的潜在影响	291
8.6.2 转基因生物对人体健康的影响	291
8.6.3 转基因产品可能引起的社会问题	292
8.6.4 国家经济安全性问题	293
8.6.5 转基因产品与世界安全与稳定	293
8.6.6 克隆技术存在的问题及争议	293
8.7 生物技术的生态风险评估的科研方法和应对策略	294
8.7.1 生态风险的概念	294
8.7.2 生物技术的生态风险评估的科研方法	294
8.7.3 关于转基因产品安全性的对应策略	295
8.8 生物技术的生态风险的防范措施——生物安全立法	298
8.8.1 国际上有关生物安全的立法	298
8.8.2 我国的生物安全立法	298
8.8.3 生物技术的生态风险评估的未来展望	298
参考文献	299

现代生物技术是相对于以发酵为主的传统生物技术而言的，一般是指以 DNA 重组技术为核心的一系列生物技术的总称。可以将现代生物技术理解为：在基因工程带动下的细胞工程、现代酶工程、现代发酵工程、蛋白质工程的总称。由于 DNA 重组技术的应用及普及，使得生物学和生物技术的技术水平发展到分子水平，所以与传统的种群、群落水平研究相比，现代生物技术有着截然不同的研究方法和特征。本章就现代生物技术的一些基本问题做一阐述。

► 1.1 基因工程

基因工程或称基因操作，是在分子生物学和分子遗传学等学科综合发展的基础上，于 20 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，直接依赖于基因与分子生物学的进步，两者之间有着密切不可分割的内在联系。可以说，基因的研究为基因工程的创立奠定了坚实的理论基础，基因工程的诞生是基因发展的必然结果；而基因工程技术的发展与应用，又深刻并有力地影响着基因的研究，使我们对基因本质的认识提高到了空前的高度。

此外，基因工程的诞生还依赖于一系列现代分子生物学技术的发展，正是由于分子生物学技术的发展才使得基因操作成为可能。也可以说，基因工程实际上是一系列技术的总和。

1.1.1 基因学说的创立

1.1.1.1 基因的提出

多少年以来，关于生命的起源问题，存在着以下一些解释。

(1) 创世说

19 世纪初期之前，从宗教和迷信的角度对人类的起源做了各种回答。例如，基督教认为是亚当和夏娃创造了人类，即上帝创造了世间一切和人类。

(2) 进化论

1859 年，英国生物学家 Charles Darwin 发表了“物种起源”，确立了进化论的观点，极大推动了人类思想的发展。

(3) 细胞学说

最早观测到细胞结构的是 17 世纪的荷兰人 Leeuwenhook，与其同时代的英国人 Hooke 第一次用“细胞”这个词来形容他所观察到的软木的基本单元。19 世纪中叶，“细胞”的概念被科学界接受，成为 19 世纪三大发现之一。按照细胞学说，动植物的基本单

元是细胞，细胞包含有生命的全部特征。组织、器官和个体的生命现象实际上是细胞活动的总和，所以细胞可以而且应该成为生物学研究的首要对象，今天的细胞工程和分子生物学就是在此基础上发展起来的。

(4) 经典的生物化学和遗传学

进化论和细胞学说的发展，产生了实验科学之一——现代生物学，在现代生物学发展的基础上，又产生了研究动植物遗传变异规律的遗传学和生物化学学科。生物化学以分离、纯化、鉴定细胞内含物质和研究这些物质与细胞内生命现象的联系为主要内容，19世纪中叶至20世纪初得到快速发展，是早期生物化学的大发展时期。在此期间，20种氨基酸被发现，“肽键”被认识，细胞的其他成分，如脂类、糖类、核酸也相继在那一阶段被认知，但科学家还无法解释细胞内最重要的生命活动，即细胞是如何世代相传的。

1865年，经典遗传学创始人奥地利人孟德尔（Gregor Mendel）发表了《植物杂交试验》一文，提出了遗传因子的统一律和独立分配率。孟德尔指出：生物的每一种性状都是由遗传因子控制的。这些遗传因子可以从亲代到子代，代代相传。在体细胞内，遗传因子是成对存在的，其中一个来自父本，一个来自母本，在形成配体时，遗传因子彼此分开，单独存在。他还认为：有些遗传因子是以显性（dominant）形式存在，而有些遗传因子是以隐性（recessive）形式存在。当时，孟德尔的工作并未引起很大的重视。

1900年，荷兰科学家 H. De Vries、德国科学家 C. Correns、奥地利科学家 E. Tschermak 在完全不知道孟德尔以往工作的情况下，各自独立做了与孟德尔相似的试验，得到了与孟德尔相似的结论，他们三人将孟德尔的名字列在了第1作者的位置上，以便让世人知晓孟德尔首创性的科学贡献。

1911年，美国科学家 Morgan 和他的助手们第一次将代表某一特定性状的基因同某一特定的染色体联系起来，创立了遗传的染色体理论（chromosomal theory inheritance）。Morgan 特别指出：物质必须由某些独立的要素组成，我们将这些要素称为基因，也称为遗传因子。

1.1.1.2 基因与分子生物学研究基础——DNA

1953年之前，人们对基因的理解仍缺乏准确的物质内容，是抽象的、概念化的。那时的遗传学家不但没有探明基因的结构特征，而且也不能解释位于细胞核内的染色体和基因是怎样控制发生在细胞质中的各种生化过程，不能解释基因是怎样在细胞繁殖过程中准确地复制和遗传的。

(1) DNA 是遗传物质和基因的载体

Avery 是最早验证基因的化学本质的科学家。1944年，美国著名微生物学家 O. T. Avery 和他的合作者 C. M. Macleod、M. McCarty 在纽约进行了著名的细菌转化研究实验——用肺炎链球菌进行了小鼠的转化实验。

Avery 的实验证明了细菌性状发生转化的因子是 DNA 而不是蛋白质或 RNA。但是许多研究都认为蛋白质才是遗传信息的承载者，Avery 的实验无疑打破了这一定律。尽管 Avery 没有给出 DNA 的确切结构，但 DNA 分子的物理化学研究导致的现代生物学翻天覆地的革命，是 Avery 当时没有想到的。

(2) DNA 的结构

1953年，J. Watson 和 F. Crick 创立了 DNA 的双螺旋结构；1958年，M. Meselson 和 F. W. Stahl 揭示了 DNA 是按碱基配对原则进行自我复制的。

DNA 是由两条互补的多核苷酸链相互缠绕而成，核苷酸是由碱基、脱氧核糖、磷酸基三部分组成，核苷酸的结构见图 1-1。构成脱氧核糖核苷酸的碱基共有四种，分别为腺嘌呤 (A)、鸟嘌呤 (G)、胸腺嘧啶 (T)、胞嘧啶 (C)，四种碱基的结构见图 1-2。

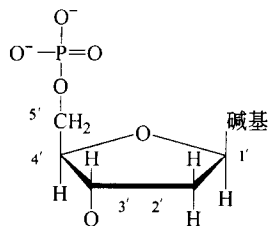


图 1-1 核苷酸的结构

DNA 分子中，真正携带遗传信息的是嘌呤碱基和嘧啶碱基，而脱氧核糖和磷酸基则具有结构作用，构成 DNA 分子的骨架。所以 DNA 分子的骨架是由脱氧核糖核苷酸中的核糖 (五碳糖) 的 3' 羟基，通过一个磷酸二酯键与邻近的核糖中 5' 羟基相连构成的，见图 1-3。

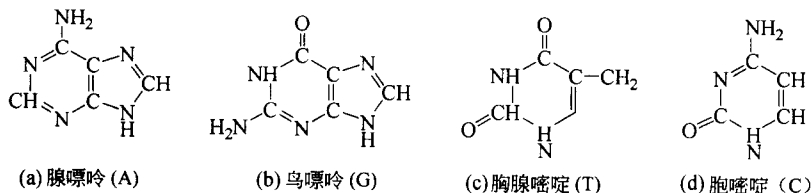


图 1-2 DNA 中四种碱基的结构

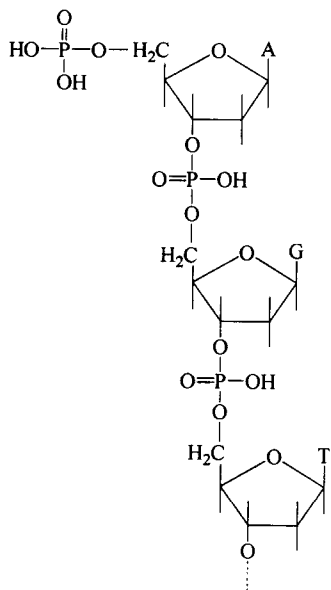


图 1-3 DNA 链中的磷酸二酯键

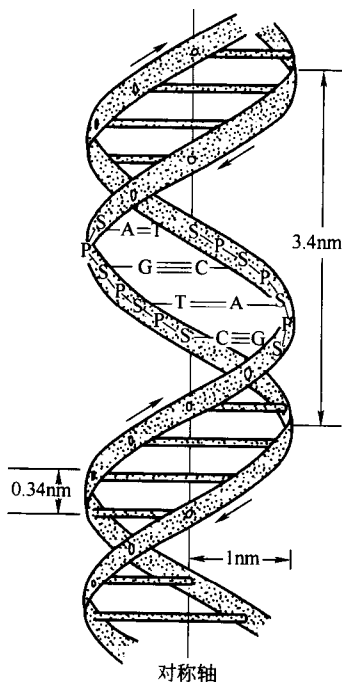


图 1-4 DNA 的双螺旋结构模型

按照 Watson 的模型，在 DNA 分子中，两条核苷酸链上的碱基靠氢键的相互作用结合在一起，且遵循碱基互补配对的原则，即腺嘌呤 (A) 与胸腺嘧啶 (T) 配对，鸟嘌呤 (G) 与胞嘧啶 (C) 配对，即：A=T、G=C。两条链平行反向且右旋上升，螺旋每一周含 10 个碱基对、每周垂直高度 0.34nm、螺旋直径 2nm。磷酸-核糖分布在螺旋的外侧，碱基平面在内侧且与主链垂直。图 1-4 是 DNA 的双螺旋结构示意图。

DNA 在复制过程中，首先打开碱基之间的氢键，形成两条单链，然后以每条单链为