

关于真核细胞形成的若干假说

概述

内共生学说是关于线粒体起源的一种学说。认为线粒体来源于细菌,即细菌被真核生物吞噬后,在长期的共生过程中,通过演变,形成了线粒体。该学说认为:线粒体祖先原线粒体(一种可进行三羧酸循环和电子传递的革兰氏阴性菌)被原始真核生物吞噬后与宿主间形成共生关系。在共生关系中,对共生体和宿主都有好处:原线粒体可从宿主处获得更多的营养,而宿主可借用原线粒体具有的氧化分解功能获得更多的能量。但内共生学说无法解释细胞核起源。

历史

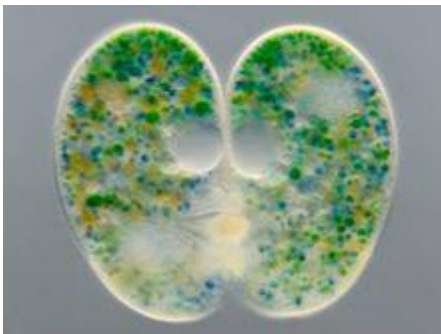
1905 年, Konstantin Mereschkowsky 最先提出叶绿体是由原先的内共生体形成的这一想法^[1], 随后 1920 年代 Ivan Wallin 提出了对线粒体的相同想法。随着人们发现它们含有 DNA, 这些想法被 Henry Ris 重新提出。

内共生假说被 Margulis 所普及。在她 1981 年的《细胞进化中的共生》中, 她认为真核细胞起源于相互作用的个体组成的群落。根据 Margulis 和 Sagan(1996), “生命并不是通过战斗, 而是通过协作占据整个全球的”, 而达尔文关于进化由竞争驱动的想法是不完善的。然而也有人认为内共生更像奴隶制而非互利共生。

介绍

共生

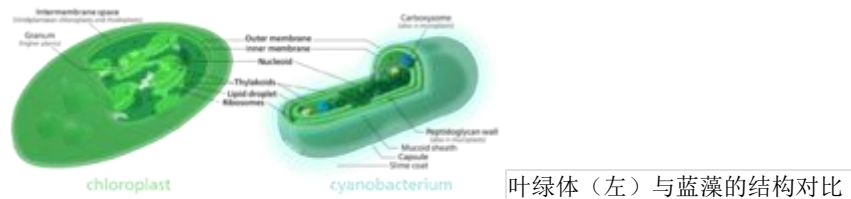
共生是生物界的普遍现象, 例如根瘤菌与豆科植物的共生关系, 蓝藻或绿藻与真菌共生形成地衣等。有一种草履虫 (Paramecium bursaria), 其体内有小的藻类与之共生, 并能进行光合作用; 过去说澳洲白蚁消化道内生活着一种所谓混毛虫 (Mixotricha paradoxa), 实际由两种螺旋体、两种真细菌和一种纤毛虫组成, 它们能分泌有关的酶, 消化纤维素。特别是近年发现的灰孢藻 (Glaucocystis), 它本身并无叶绿素, 但有许多叶蓝小体 (cyanella) 生活在体内, 进行光合作用制造食物。这种共生关系看来建立不很久, 因为叶蓝小体在细胞内还不大固定。灰孢藻的发现是对“内共生假说”的有力支持。



纤毛虫 (Nassula ornata) 与藻类的共生现象

叶绿体

叶绿体和线粒体都有其独特的 DNA，可以自行复制，不完全受核



DNA 的控制。线粒体和叶绿体的 DNA 同细胞核的 DNA 有很大差别，但同细菌和蓝藻的 DNA 却很相似。蓝藻的核糖体 RNA (rRNA) 不仅可以与蓝藻本身的 DNA 杂交，而且还可与眼虫叶绿体的 DNA 杂交，这些都说明它们之间的同源性。

蛋白质合成系统

线粒体和叶绿体都有自己特殊的蛋白质合成系统，不受核的合成系统的控制。我们发现，线粒体和叶绿体的核糖体种类分别与细菌和蓝藻的一致，这说明细菌和线粒体、蓝藻和叶绿体是同源的。也因此，抗生素可以抑制细菌和蓝藻的生长，也可以抑制真核生物中的线粒体和叶绿体的作用，这也说明线粒体与细菌、叶绿体与蓝藻是同源的。

外膜

线粒体、叶绿体的内、外膜 化学成分有显著差异，外膜与宿主的膜比较一致，特别是和内膜网膜很相似；内膜则分别同细菌和蓝藻的膜相似。

然而，其不能较好地解释以下几个问题【2】：

- 在代谢上占明显优势的共生体为何反而将大量遗传信息转移到宿主细胞中？
 - 原核细胞中无内含子，那么线粒体基因组、叶绿体基因组中的内含子又从何而来？
- 在本文中，笔者拟在肯定叶绿体和线粒体来自于蓝藻及古细菌的基础上，推测出真核细胞进化的基本过程，同时解释上述两个问题。

1. 内共生过程中，拥有先进的氧化代谢途径的好氧细菌无疑应该占优势，但按内共生假说，好氧细菌反而逐步丧失了独立自主性并将其遗传信息成批地转移到了宿主细胞中，就像一个小部落居然征服了大帝国，这种观点不符合进化论思想。

2. 好氧细菌据估计发生在 15 亿年以前（甚至更晚一些），但化石提供的证据说明蓝藻大约在 22-27 亿年以前就形成了。那么，为什么蓝藻开始共生的时间却远比好氧细菌进行共生的时间迟得多呢？

4. 在叶绿体基因与线粒体基因中发现内含子是惊人的，因为细菌基因中没有发现内含子。这种内含子的来源及其对生物的效应目前没有得到很好的解释。

6. 内共生假说没有很好解释细胞核的进化。真核生物的 C 值（基因组大小）比原核生物高约 3.5 个数量级，如果两个原核细胞通过吞噬进行共生，为何出现如此巨大的基因组差异吗？

我们的假说

2010 年,《Nature》刊登论文称,复杂性形成于单细胞时而非多细胞时,即细胞核最早出现于单细胞中【3】。而 Martin Wu 在 2014 年 10 月的《PLOS One》中提供了新证据,支持内共生过程中共生细菌首先充当了寄生菌的假说【4】。另外,福克斯(G·F·Fox,1980)等对来源于原核生物各类群与部分真核生物的 16SrRNA 的一级序列进行考察表明,在大约三十亿年前,生物界分为三类生物,他们分别进化为今天存在的原核生物古细菌、原核生物真细菌、真核生物【5】。

综上,笔者推测,在生物界分为原核生物古细菌、原核生物真细菌、真核生物这三类生物后,有若干体型较大的细胞被一些体型较小的细胞寄生,形成含双层膜的原细胞核。然后若干不完全属于同一物种的原核细胞与大细胞膜质相融,相融细胞的 DNA 群转入那个细胞核中汇聚并进行插入、交换、重组等,形成几条全新的 DNA。

也许正是因为这些 DNA 的转入外加原细胞核与大细胞互相选择共同进化,原细胞核才幸免于被降解的命运。原细胞核的存在使基因表达得更加有序,可以控制更大的区域,顺应了细胞变大的趋势,因而被保留了下来。

由于新 DNA 较大,环状 DNA 演化成为线状 DNA 并产生核小体等,再一次 DNA 复制而胞质不分裂后,形成了原二倍体 DNA,在原二倍体 DNA 中,由于之前的混乱插入与无义突变,逐渐出现了原异染色质和内含子。

又因为当时 DNA 间功能的部分重叠,一些基因的失活对细胞生存的阻碍并没多大。相反,这些失活的 DNA 片段有一些至今尚未研究透彻的作用【6】。

这时的真核细胞无叶绿体与线粒体,形成所谓的干族真核细胞。由于转座子的作用及原核微生物 DNA 本身的不稳定性,上述过程发生的概率并不很低。分子进化研究表明,干族真核细胞在 27 亿年前即已出现,即从原真核生物分支(30 亿年前)到干族真核生物只用了三亿年左右【7】,而这符合本假说。

又因为在当今生物世界,支原体与普通细菌大小之比和现代真核生物的细胞核与细胞大小之比都可不严谨地认为是 10【8】,故以原核细胞质膜包围 DNA 形成的原细胞核控制整个真核细胞的推断是有可能成立的。

由于原细胞核中存在整套基因表达系统,在原核细胞中会合成一些多肽链。其中一些多肽链在穿越核膜时形成了囊泡,部分囊泡汇聚成原内质网,原内质网又产生了其他含膜细胞器。Margulis(1970)等认为细胞核出现在内质网出现之后,是为保护遗传物质不被细胞所吞噬的细菌等所破坏而由内质网包围 DNA 形成【9】。然而,它并不能回答问题 a、b。

分子进化研究表明,至晚在 18 亿年前,干族真核细胞与被其胞吞的原线粒体、原叶绿体共生形成冠族真核细胞【10】。基于线粒体、叶绿体、细胞核之间经常发生的各种基因交流【11】,以及在真核生物中、原核生物和真核生物之间也存在实质性的水平基因转移【12】,笔者猜测正如前文推测的细胞核形成内含子的方式那样产生的线粒体、叶绿体 DNA 中的内含子。