

线粒体、叶绿体与细胞演化

朱钦士 (美国南加州大学医学院)

摘要 真核细胞和原核细胞的根本区别不在于真核细胞有细胞核,而是所有的真核细胞都含有线粒体,或者曾经含有线粒体。线粒体是真核细胞的“动力工厂”,为细胞提供足够的ATP,以从事各种复杂的生命活动。线粒体是由古菌细胞俘获的变形菌变化而来,至今仍保留着原核细胞的特点。所以真核细胞是“细胞套细胞”。叶绿体是由被真核细胞俘获的可以进行光合作用的蓝细菌演变而来,而且真核细胞还可以俘获含有叶绿体的藻类,形成“细胞套细胞”的多重结构。

关键词 原核细胞 真核细胞 细胞核 线粒体 叶绿体

中国图书分类号:Q21 文献标识码:A

地球上的生物都是由细胞组成的。按照细胞结构和功能的复杂程度,可以将细胞分为原核细胞(prokaryotic cells)和真核细胞(eukaryotic cells)。原核细胞是地球上最先出现的细胞,构造比较简单,细胞内没有细胞核,遗传物质DNA为环状分子,只与少量蛋白质结合,所以基本上是“裸露”的。由于没有细胞核,DNA“游离”在细胞质中。原核细胞分为细菌(bacteria)和古菌(archaea)两大类,共同特征是没有细胞核。古菌的名称中虽然有一个“古”字,其实在某些方面比细菌要“新”,例如古菌用于基因转录和蛋白质合成的基因就更像真核细胞。原核细胞都以单细胞生命的形式存在。虽然有些细菌可以聚集在一起形成链状(例如链球菌),但是链中的每个细胞仍然独立生活繁殖,细胞之间没有分工,所以不是真正意义上的多细胞生物。

多细胞生物(细胞之间有分工的生物体)都是由真核细胞组成的。也有一些单细胞生物如酵母菌、变形虫、草履虫等由一个真核细胞组成,但是在尺寸上(几十到几百微米)要比原核细胞(1 μm)大得多。与原核细胞不同,真核细胞内具有由2层膜包裹的细胞核,DNA位于细胞核中,与细胞质分开,并且DNA不再是环状结构,而是分为若干线性片段,每段与一些碱性蛋白质(例如组蛋白)结合,形成染色质(chromatin)。这些染色质在细胞分裂时高度螺旋化,缩短变粗,形成染色体(chromosome)。除细胞核之外,真核细胞还有许多由膜包裹的“细胞器”,例如线粒体(mitochondria)、叶绿体(chloroplasts)、溶酶体(lysosome)、高尔基体(golgi apparatus)等。这些细胞器各自执行不同

的功能,例如线粒体是细胞的“动力工厂”,将葡萄糖和脂肪酸等分子氧化成二氧化碳和水,释放出的能量则用于合成高能化合物ATP。叶绿体可以进行光合作用,利用光能将水分解为氢和氧,氢被用于合成有机物,氧则被释放到大气中,成为空气中氧气的来源。溶酶体是细胞的“垃圾回收站”,负责处理回收废弃的分子,同时消化外来微生物。高尔基体则与细胞内复杂的膜系统——内质网(endoplasmic reticulum)一起,对合成的蛋白质进行修饰和转运。

既然被称为真核生物,自然会想到它与原核生物最重要的区别就是具有细胞核。细胞核为何如此重要?细胞核不过是用2层膜将DNA包裹起来而已,这有什么必要性和优越性吗?而且在澳大利亚的淡水湖中,科学家发现了一种细菌“隐球出芽菌”(Gemmata obscuriglobus),这种细菌呈球形,像酵母菌那样进行出芽生殖。从隐球出芽菌核糖体RNA(5S和16S rRNA)的序列来看,应该属于细菌中的“浮霉菌门”(Planctomycetes)。奇怪的是,这些细菌却有由2层膜包裹的细胞核,说明细胞核并不是真核生物的专利。

原核生物的DNA是环状的,而真核生物的DNA是线状的,是否具有线状DNA的生物就是真核生物?引起莱姆病(Lyme disease)的伯氏疏螺旋体(Borrelia burgdorferi)是原核生物,却含有一个100万个碱基对长的线性DNA。真核生物的其他特征,例如细胞内部的膜系统、基因中的“内含子”(intron)、细胞“骨架”等,也可以在原核生物中找到。真核生物和原核生物的根本区别是什么?是

什么事件使原核生物变成了真核生物?

如果要找一个真核生物都有而原核生物绝对没有的特征,那就是真核生物的细胞中含有线粒体。只有具备了线粒体这个“动力工厂”,复杂的细胞结构和功能才有能量供应的保证。由于真核细胞比线粒体大得多,每个真核细胞可以含有数百到数千个线粒体,相当于细胞中有成百上千个“动力工厂”,给真核细胞的生命活动提供强大的动力,从而使得真核细胞的各种复杂功能成为可能。

对于“真核生物的细胞都有线粒体”的说法,也有人持反对意见。其根据是有些真核生物的细胞没有线粒体。例如寄生在人类小肠内可引起腹泻的“兰氏贾第鞭毛虫”(*Giardia lamblia*, 简称贾第虫)是一种单细胞真核生物,没有线粒体。贾第虫属于古虫界(Excavata),其中有许多寄生的低级真核生物。这些生物一般都没有线粒体,曾经被认为是最原始的真核生物,还没有进化到能够获得线粒体的阶段,被称为“无线粒体原生生物”(amitochondriate)。但随后的研究发现,这些生物含有热休克蛋白70(heat shock protein70,简称Hsp70)基因、伴侣素蛋白60(chaperonin60,简称cpn60)基因和“伴侣素蛋白10(cpn10)基因。这些基因只在线粒体或者变形菌中发现,而在古菌和革兰氏阳性细菌中则没有发现,说明这些“古虫”都曾经获得过线粒体,只后来因营寄生生活或在无氧条件下生活,不再需要线粒体,从而使这些细胞中的线粒体退化了。

线粒体又是从何而来?是否由真核细胞在进化过程中“制造”出来的?对线粒体进行研究发现,线粒体不仅仅是一个细胞器,更像是一个细胞。它由2层膜(外膜和内膜)包裹,外膜通透性较大,可以让分子量几千的分子通过,类似革兰氏阴性细菌的外膜。内膜通透性较小,不能让带电离子通过,类似细菌的内膜(真正的细胞膜)。线粒体有自己的DNA,并且其DNA为环状,类似于细菌的环状DNA,它还有自己合成mRNA和蛋白质的系统。线粒体合成蛋白质的核糖体(70S)不像真核生物的核糖体(80S),而是更像细菌的核糖体(70S)。一些抗菌素能够抑制线粒体和细菌的蛋白合成,但对人体细胞的蛋白合成没有影响;而另一些药物能抑制人体细胞的蛋白合成,而对线粒体和细菌的蛋白合成没有影响,说明2种细胞的性质不同。像细菌那样,线粒体的基因是编码在操纵子

(operon)中的,即功能相关的基因共用一个启动子,而不像真核生物那样,每个基因有自己的启动子。线粒体的大小也与细菌相当。线粒体也像细菌那样,通过分裂繁殖。真核细胞不能“制造”线粒体,所有的线粒体必须从已有的线粒体分裂而来。这也符合“细胞只能来自细胞”的定律。

通过对线粒体中的基因进行分析(例如磷酸丙糖异构酶基因),发现它们和一类细菌,即变形菌门(proteobacteria)中的一种 α 变形菌(alphaproteobacteria)的基因最为相似。变形菌门是一大类格兰氏阴性细菌,外膜主要以脂多糖构成,因其形状多变而被称为变形菌。科学家根据这些证据认为,线粒体是由一些原核生物细胞(可能是一种古菌的细胞)“吞并”了 α 变形菌的细胞,彼此形成共生关系而进化演变的。古菌细胞给 α 变形菌细胞提供稳定的生活环境,而变形菌细胞则向古菌细胞提供能量。因此真核细胞实际上是2种细胞的混合物,是“细胞套细胞”,它们各自的DNA至今还存在。

此过程是如何发生的,目前已无法考证,但肯定不是一种细菌“摄食”另一个细菌造成的。吞食是一个非常复杂的过程,需要有控制细胞形状的“细胞骨架”,还要有类似肌肉收缩的蛋白质使细胞膜包裹另一个细胞,而原核生物并不具备这些功能,所以,所有原核生物都没有吞食功能,而且细菌细胞膜外部还有细胞壁或荚膜等形状较为固定的结构,也不利于吞食,所以细菌之间没有互相吞食的情形。一种可能性是细菌细胞被机械力压开(例如石头滚动),而又没有将细胞彻底压碎,细胞在恢复过程中正好将附近的一个细菌包裹进去。一个细菌包裹进另一个细菌后,不是二者之间形成对抗,前者将后者消灭,而是互相适应,最后形成共生关系。要成功实现此过程,几率非常小,所以原核生物出现数亿年后,才有这种共生的情况发生。而且从所有真核生物的线粒体基因来看,它们都来自同一个祖先,也就是这样的细胞融合只发生过一次。但就是这次“幸运”的细胞融合导致了真核生物的诞生。

经过几十亿年的进化,后来变为线粒体的那个 α 变形菌已经“面目全非”了,它的外面已经没有细胞壁,也没有肽聚糖。在 α 变形菌细胞演变为线粒体的过程中, α 变形菌的一些基因逐渐转移到古菌细胞的DNA中,使线粒体DNA中的基因越来越少,最后只剩下蛋白质合成所需要的转

移 RNA (tRNA)、核糖体 RNA (rRNA), 以及少数为蛋白质编码的基因。这些蛋白质基本上都是高度亲脂的膜蛋白, 如果在细胞质中合成, 转移到线粒体中将会很不方便, 所以它们的基因就留在线粒体中, 以便“就地制造”这些亲脂蛋白质。在不同的真核生物中, 线粒体基因转移到细胞核 DNA 中的程度不同。例如单细胞真核生物异养鞭毛虫 (*Reclinomonas americana*) 的线粒体 DNA 有 69 000 个碱基对, 97 个基因, 其中 62 个基因为蛋白质编码, 算是保留得比较多的。而在人的线粒体中, DNA 只有 16 000 个碱基对, 37 个基因, 其中 13 个基因为蛋白质编码。引起人疟疾的疟原虫 (*Plasmodium falciparum*) 线粒体的 DNA 只有 6 000 个碱基对, 含 5 个基因。尽管不同真核生物的线粒体 DNA 大小差别很大, 基因数量也不一样, 但所有线粒体中的基因都不会超出变形菌门细菌基因的范围, 说明线粒体的确是从变形菌门的细菌变化而来的。

线粒体氧化食物分子和合成 ATP 的强大功能, 使真核细胞成为“超级消费者”。与原核细胞相比, 真核细胞就像工业化国家, 有大量发电厂提供充足的能源, 而原核生物则像比较原始的农业国家。但是线粒体只能增加对有机物的消费, 并不能增加有机物的合成。真核细胞的生长繁殖, 仅靠自己变成“超级消费者”还不行, 还必须要有“超级生产者”, 这样线粒体消耗的物质才有充足的来源。这就是细胞的另一种俘获过程, 将进行光合作用的细菌变成叶绿体。

该俘获过程比起当初古菌包裹变性菌要容易多了, 因为真核细胞不但有“骨骼系统”, 还有“肌肉系统”(能够收缩的分子, 例如肌球蛋白 myosin 和肌动蛋白 actin), 可以主动地使细胞膜变形, 包裹和吞食其他细胞。最适合吞食的对象就是能够进行光合作用的蓝细菌 (cyanobacteria), 而最早获得蓝细菌, 并使其变为叶绿体的真核生物可能是灰胞藻 (glaucophyte), 它的叶绿体比较原始, 叫做蓝小体 (cyanelles)。蓝小体含有由肽聚糖 (peptidoglycans) 组成的细胞壁, 说明蓝细菌细胞壁的残留还没有彻底消失干净。

叶绿体的出现使得真核细胞变成了“生产者”。由于真核细胞可以容纳一个巨大的叶绿体 (如衣藻) 或者大量的小叶绿体 (如绿色植物的细胞), 它们就变成了“超级生产者”, 从异养生物变

成自养生物, 同时为异养生物供给有机物。

由于真核细胞具有吞食能力, 所以在第 1 次获得蓝细菌并将其变成叶绿体之后, 还可以直接捕获具有叶绿体的真核生物 (红藻和绿藻), 将这些叶绿体据为己有。例如绿藻可以再吞食其他绿藻, 成为眼虫藻 (euglenids)。这样捕获后形成的叶绿体就有 3 层膜。内面的 2 层来自叶绿体的双层膜, 而最外侧的膜则来自被吞食绿藻的细胞膜。红藻也可以吞进红藻, 形成隐藻 (cryptomonas)。红藻也可以吞进绿藻, 形成变形虫样的藻类 (chlorarachinophyte)。在这 2 种情况下, 被捕获的叶绿体就有 4 层膜, 其最外层的膜与内质网相连。

在有些情况下, 被吞食的绿藻和红藻的细胞核有些还能够幸存。例如在隐藻和变形虫样藻类中, 这些被吞食的藻类细胞核就位于叶绿体的双层膜外和更外面的膜之间, 形成“共生核” (nucleomorph)。它们周围残留的细胞质中含有 80S 核糖体, 说明它们是真核生物的遗迹, 它们含有很小的染色体 (只有几十万个碱基对), 说明是在退化的过程中。但是在第 3 次获得叶绿体所形成的共生核中, DNA 的长度没有变小, 说明退化过程还没有开始。

有些藻类甚至可以第 3 次获得叶绿体。例如一些红藻在经过 2 次获得叶绿体以后, 形成双鞭毛藻 (dinoflagellates, 又称甲藻)。它们还可以吞食其他红藻, 形成杜氏甲藻 (durinskia) 和鳍藻 (dinophysis)。所以这些能够进行光合作用的藻类的细胞就是“细胞套细胞再套细胞”了。

一些低级动物也能够捕获和利用叶绿体为自己制造养料, 使自己既像动物, 又像植物。例如海蛤蚶 (又叫海蜗牛, 一种软体动物) 以海藻为食, 它们将海藻消化后, 留下叶绿体, 且消化道中的内皮细胞将这些叶绿体吞进去, 让叶绿体在这些内皮细胞中生活, 为自身制造营养。叶绿体在这些内皮细胞中存活的时间不同, 有些只能存活几天, 有的则能够存活 10 个月之久。例如绿叶海蛤蚶 (*Elysa chlorotica*) 只需食用海藻 2 周, 就能终生保有海藻的叶绿体。

正是这种“细胞套细胞”的组成方式, 产生了“动力工厂”线粒体, 使得真核生物的出现成为可能。具有线粒体的真核细胞能够使用足够多的能量从事越来越复杂的生命活动。线粒体强大的氧化“燃料分子”的能力使得真核细胞成为“超级消

问题指向概念的程序性教学设计

——以高中“细胞膜——系统的边界”一课为例

张树虎 (北方交通大学附属中学 北京 100081)

摘要 通过甄别概念、设计指向概念的问题、设计活动解答问题3个环节进行概念教学,突出以问题指向概念的课堂教学设计,不仅能保证课堂的有效性,还能帮助教师理清教学内容之间的逻辑关系,从而更有效地帮助学生构建概念。

关键词 问题 概念教学 教学设计

中国图书分类号:G633.91 文献标识码:A

2011版《义务教育生物学课程标准》中的“课程内容”列出了主题重要概念50个,并以概念内涵或命题的方式具体描述,它们是课程内容中重要知识的提炼,明确了概念理解的程度。在“教学建议”和“评价建议”中指出,教学活动不应仅停留在让学生记住一些生物学事实,而要帮助学生掌握生物学的重要概念,并构建合理的知识框架,为学生能够在新的情境下解决相关问题奠定基础^[1]。即将修订的高中生物学课程标准要延续义务教育生物学课程标准的理念,凸显以重要概念为中心建立起相应的生物学科框架体系^[2]。即修订后的高中课程标准与初中课程标准保持相同的方向,强调重要概念的传递。

课程标准的变化对课堂教学有直接影响,要求教师在概念教学时重点思考如何帮助学生理解概念。为了理解的教学,要求教学策略的实施和教学活动的开展,都是为了达成帮助学生深入理解所学知识的目标^[3]。多年的教学实践表明,概念教学有效范式之一就是“问题驱动”模式,该模式中的问题是指向概念的问题。这就是以问题指向概念

“细胞套细胞”的方式也产生了叶绿体,使一部分真核细胞从“超级消费者”变成“超级生产者”(例如藻类和陆生植物),这又给仍然为“超级消费者”的真核生物(例如动物)提供了源源不断的有机物供其消费,使“超级消费者”能够进一步发展,最后产生了人类。

主要参考文献

- 1 Vellai T., Vida G.. The origin of eukaryotes: the differences between prokaryotic and eukaryotic cells. *Proceedings of the*

念驱动教学的本质所在,其核心是问题的设计。本文以人教版高中生物学“细胞膜——系统的边界”一课(笔者执教的一节市级公开课)为例论述“问题指向概念”的程序性教学设计。

1 步骤1:甄别概念

甄别即是辨别的意思。生物学概念较多,教师在备课时要对每个概念在不同教学范围中的位置有清晰的定位,甄别不同概念之间的地位和联系,使众多的概念在核心概念的统领下成为一个整体。

1.1 核心概念 生物学核心概念是指在生物学课程知识中能起到统领、主导作用的概念,是生物学科知识最为本质和中心的概念。美国2012年发布的《K-12科学教育框架》中明确提出,科学教学要聚焦于有限的学科核心概念和跨领域概念。其中关于学科核心概念共提出10个,与生物学直接相关的有4个:第1,生物体是由细胞组成的;第2,生物需要能量和营养物质,为此它们经常需要依赖其他生物或与其他生物竞争;第3,生物的遗传信息会逐代传递下去;第4,生物的多样性、存活和灭绝都是进化的结果^[4]。依据第1个核心概念,笔者认

Royal Society of London, Series B, 1999,266:1571—1577.

- 2 Gray M. W., Burger G., Lang B. F.. The origin and early evolution of mitochondria. *Genome Biology*, 2001, 2(6):reviews 1018.1—1018.5.
- 3 Keeling P. J.. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 2010, 365:729—748.
- 4 McFadden G. I.. Chloroplast origin and integration. *Plant Physiology*, 2001, 125:50—53.

(E-mail:qinszhu@yahoo.com)