

# 线粒体的发生和起源

杨 福 愉

**编者按：**线粒体起源是研究细胞起源的一个重要课题。本文综述了关于线粒体发生和起源的研究现状，介绍了两种不同的假说。正如作者所说：“自然科学中的思维总是在一定的哲学思想指导下进行的，总是受着科学工作者的世界观支配的。对于各种各样的假说，我们应当用辩证唯物主义的观点进行分析，分清是非，批判唯心主义和形而上学的种种表现，才能使科学研究循着正确的道路前进。”这个意见值得大家注意。自然科学工作者应当深入学习马克思主义、列宁主义、毛泽东思想，树立无产阶级世界观，自觉地运用辩证唯物主义指导科学研究，遵照毛主席关于“有比较才能鉴别。有鉴别，有斗争，才能发展”和“百家争鸣”的教导，对种种科学假说进行比较和鉴别，在科学实践的基础上，提出自己的见解，将这一基础理论研究推向前进。

## 一、前言

线粒体是细胞的一个重要细胞器。过去只认为它具有精细的膜结构，是供给细胞活动所需能量的“动力站”。近年来的研究证明，线粒体还具有很多其它功能，例如，生物合成谷氨酸、门冬氨酸、脂肪酸，分解氨基酸、类脂等等。尤其是六十年代以来，肯定了线粒体中DNA的存在，又发现它具有自我繁殖所需的基本组分和性质，这就为线粒体的研究增添了新的内容。

结构复杂，功能多样，又有一定独立自主性的线粒体究竟是如何形成的？近年来这方面的研究十分活跃。一方面对现在细胞内线粒体形成的机理进行了很多探索，这主要包括线粒体膜的组合、装配，它的自主性以及核-质-线粒体之间的相互关系等等。另一方面，从历史追溯的角度来探索线粒体起源的工作也很活跃。由于线粒体具有的遗传物质和自我繁殖体系很类似于原核细胞而有别于真核细胞内核-质体系，于是，早在十九世纪后期就提出的“内共生假说”又重新流行起来了。这种假说认为，线粒体原先是独立自主的有机体，以后，才被一些原始细胞所裹入，并逐渐演化成为今日的细胞器。

这个假说虽然很吸引人，但仍然存在不少难以解释的矛盾。于是，又有人提出线粒体的非共生起源的假说。

列宁指出：“考察每个问题都要看某种现象在历史上怎样产生，在发展中经过了哪些主要阶段，并根据它的这种发展去考察这一事物现在是怎样的。”对于线粒体研究也要这样，它的生物发生和进化起源应该看作是有联系的整体。本文拟就这两方面的研究现状作一扼要介绍，并对线粒体起源的两种假说进行一些分析和讨论。

## 二、线粒体的生物发生

### （一）线粒体生物发生的三种说法

关于现在细胞内线粒体如何形成的问题，一般有三种说法：

#### 1. 由细胞其它膜结构形成

1961年Robertson等人就已提出细胞质膜通过内凹形成线粒体的假说（图1）。后来又有人提出线粒体系从内质网膜、核膜、高尔基体等膜结构形成的观点。这些假说的依据主要是来自电镜观察的结果，缺乏生化的证据。由于对生物膜结构与功能的了解还很有限，因而，在探

讨细胞内各种膜之间的关系时也就很不容易得出肯定性结论。从已有的研究资料来看,现在细胞内线粒体的外膜在生化性质方面与内质网膜具有一定相似性。但鉴于线粒体内外膜在组成和功能(例如,选择透性、能量转换)方面有很大的差异,因此,内质网膜也仅仅可能与线粒体的外膜形成有关。

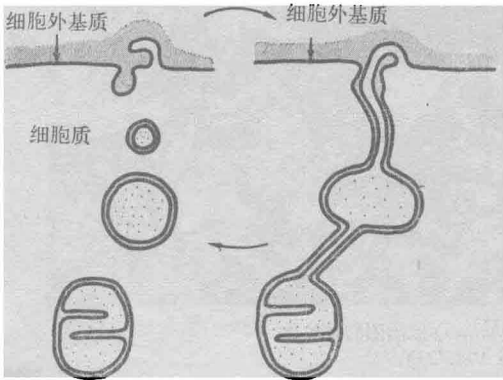


图1 线粒体由细胞质膜形成的假设图  
(取自 The Mitochondrion 一书)

2. 通过原有线粒体的分裂

线粒体通过分裂来形成的证据主要也是来自电镜观察。有很多报导指出,线粒体之间有

时可以观察到有较窄的膜结构相联系的现象,这在代谢比较旺盛的组织内更为普遍,这也许可视为线粒体处于分裂状态的早期阶段。在肝脏或生长很迅速的羊齿植物伤愈组织内有时都可以观察到“哑铃”或“杯”形的线粒体(图2、3)。由于线粒体在细胞内的形态经常发生动态的变化,电镜制片过程中,物理、化学诸因素的影响又很容易造成假象,这些都给观察结果的解释带来不少困难。有时对同一现象既可以看作分裂,也可以解释为融合。迄今为止,线粒体通过分裂来复制的比较有力的生化证据是链孢霉(*Neurospora crassa*)线粒体生物合成的研究结果。有人用放射性标记的胆碱加入需胆碱的突变型链孢霉培养基中。在生长过程中,放射性的胆碱就参入到线粒体膜的磷脂中。然后,将被标记的细胞重新放在含有非标记胆碱的介质中继续培养,并定时应用放射自显术测定子代细胞线粒体中放射性的分布情况。实验结果表明,当含有标记线粒体的链孢霉的细胞量增加一倍时,所有线粒体的放射性颗粒数差不多就降低一半。这一结果对线粒体通过分裂来复制的说法无疑是极为有利的,但是也不应忽略这

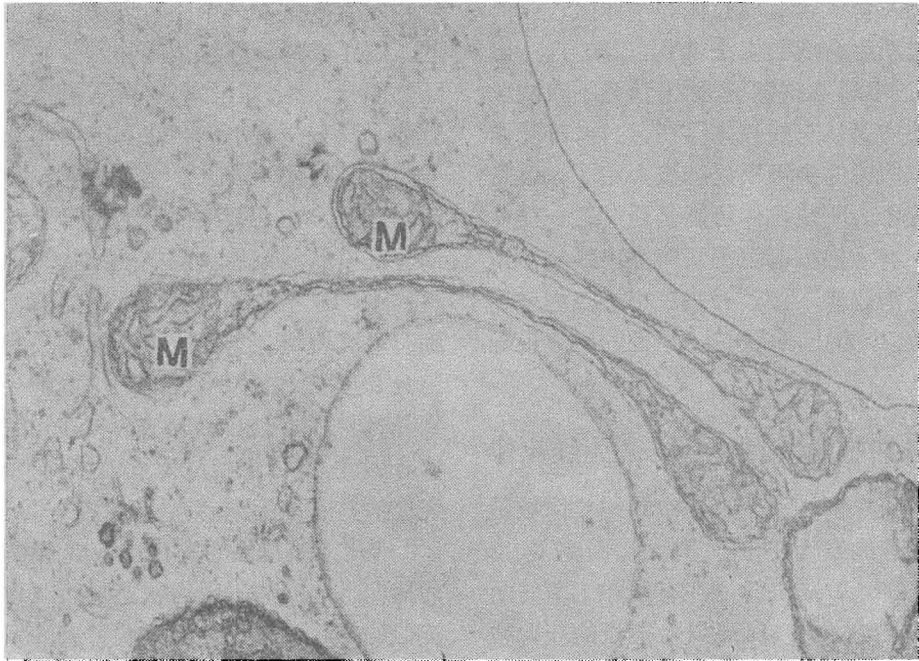


图2 羊齿植物伤愈组织中的线粒体 × 35,000  
(取自 Origin and Continuity of Cell Organelles 一书)



图3 粘菌(*Physarum polycephalum*)原质团的线粒体  
(取自 *Experientia* Vol. 25)

样的可能性:参入的放射性胆碱会重新分解,而后再通过新生合成进入线粒体。

### 3. 新生合成

很早以前,有人曾将海胆卵进行离心,然后将各部分分别培育,结果,在不含线粒体的细胞质部分仍然发育成含有线粒体的个体来,这样,线粒体通过新生合成的说法就提出来了。但是,后来通过电镜观察发现,原来认为不含线粒体的细胞质内仍然有线粒体存在,这样,一度作为新生合成假说的实验根据就被否定了,但是仍有很多迹象表明线粒体可能是通过这一途径来增殖的。有人根据电镜观察曾提出线粒体系由较大的空泡逐步“吞噬”一些较小的空泡来形成的模型。迄今为止,有关这一途径的研究报导还很少。

### (二) 酵母细胞的“前线粒体”变为线粒体

在某些条件下,一个细胞中的线粒体数量可以极为迅速的变化。例如,面包酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)能在有氧和无氧的两种条件下生长。在有氧条件下,能量的获取依靠氧化磷酸化,而在无氧条件下则来自无氧酵解。当酵母细胞从无氧转移到有氧条件时,线

粒体的数量和质量都发生剧烈的变化。另外,当酵母细胞从葡萄糖浓度较高(阻遏状态)转移到较低介质(去阻遏状态)中生长时,线粒体也发生类似的变化。生理状况的改变“诱导”酵母线粒体发生剧烈变化的现象就为研究线粒体的生物发生提供了一个比较理想的实验条件。因此,近年来酵母线粒体生物发生的研究十分活跃。原先认为,在无氧条件下,酵母细胞缺乏线粒体而仅有一些小泡存在。随着生物化学和电子显微镜技术的改进,尤其是电镜冰蚀刻制片法的应用,在无氧条件下的酵母细胞中也能很清楚观察到线粒体。但它的结构与功能很不完整,有人称之为“前线粒体”。当酵母细胞转移到有氧环境时,与线粒体功能有关的某些重要组分(包括蛋白质、酶和磷脂等)就会迅速装配到“前线粒体”上而形成结构和功能完整的线粒体。因此,酵母细胞从无氧转移到有氧条件时,线粒体并非从无到有,而仅仅是一种由“前线粒体”转化成线粒体的变化过程。当酵母细胞从葡萄糖阻遏变为去阻遏状态时,线粒体也发生类似的变化。酵母在上述两种条件下,“前线粒体”能迅速装配成线粒体,那末“前线粒体”又是从何产生的呢?这个问题目前还很不清楚。有

人报导,在葡萄糖阻遏条件下,酵母细胞的线粒体数目少,个体大,嵴的结构不完整。当葡萄糖消耗殆尽,进入去阻遏状态时,线粒体数目显著增加,但个体变小,内膜和嵴的结构完整。这样,在这一转变过程中,似乎就不仅仅是“前线粒体”装配成线粒体的问题,在这里,通过其它途径(包括新生合成)形成线粒体的可能性显然是存在的。

除了上述几种以外,线粒体的生物发生还可能其它途径。最近我们实验室通过酵母细胞的电镜观察,发现核与线粒体、线粒体与细胞质以及线粒体与线粒体之间有时有细长管状结构相沟通的现象。这可能反映线粒体生物发生的多种途径和核-质-线粒体在整个发生过程中的复杂关系。线粒体生物发生的途径在每一种细胞内可能并不完全相同,并且在不同条件下采用的途径也可能有所不同。因此,没有必要一定要将各种途径对立起来或相互排斥。

### (三) 线粒体的自主性问题

从发现线粒体拥有自由生活细胞繁殖所必须具备的基本组分(DNA, DNA聚合酶, RNA聚合酶, 核蛋白体, 转移-RNA, 氨基酸活化酶等)以后,人们就自然会提出这样一个问题:线粒体具备的这一套机构是否能完全满足其合成子代的全部需要? 换言之,它的独立自主程度究竟有多大?

首先从线粒体的DNA来看,它与原核细胞的DNA在大小上就有很悬殊的差别。而且不同生物在线粒体DNA大小上也存在着显著的不同(表1)。动物线粒体DNA一般只有5微米长,分子量约为 $10 \times 10^6$  daltons\*,每个线粒体含2—6个这样大小的DNA分子,每一DNA分子所含的信息约为15,000碱基对。根据分子杂交的实验结果,估计其中30%信息用来合成转移-RNA(tRNA)和核蛋白体-RNA(rRNA),剩余的70%信息仅够合成20—30个蛋白质分子(假定每一个蛋白质分子系由150个氨基酸组成)(表2)。从表1可以看出,酵母线粒体DNA比高等真核细胞线粒体DNA约大五倍,因而

它的信息含量要大得多。这种差异是否反映自主性程度的大小,还是具有其它的意义? 这都有待于进一步研究。

表1 线粒体DNA大小的比较

| 来 源                                          | DNA 大小<br>(微米)  | 分子量(估计值)<br>(daltons)  |
|----------------------------------------------|-----------------|------------------------|
| 高等真核生物<br>(人, 哺乳动物, 鸟类, 两栖类, 昆虫, 棘皮动物)       | 4.5—5.9<br>(环状) | $9.0—11.8 \times 10^6$ |
| 高等植物<br>菜豆 ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )     | 19.5 (线形)       | ?                      |
| 原生动<br>四膜虫 ( <i>Tetrahymena pyriformis</i> ) | 17.6            | $33.5 \times 10^6$     |
| 真菌<br>酵母 ( <i>Saccharomyces cerevisiae</i> ) | 26 (环状?)        | $50—52 \times 10^6$    |
| 链孢霉 ( <i>Neurospora</i> )                    | 25 (线形)         | $50 \times 10^6$       |

表2 线粒体DNA的转录

| 来 源                    | 线 粒 体<br>DNA 大小<br>(碱基对) | 杂 交 量     |             |        |
|------------------------|--------------------------|-----------|-------------|--------|
|                        |                          | 4S<br>RNA | 核蛋白体<br>RNA | 剩余的信息  |
| Hela<br>细 胞            | 15,000                   | 900       | 3,600       | 10,500 |
| 非洲蟾蜍<br><i>Xenopus</i> | 15,000                   | 900       | 3,600       | 10,500 |
| 酵 母                    | 75,000                   | 1,600     | 3,600       | 70,000 |

线粒体中核蛋白体内的蛋白质组分主要也是在细胞质的核蛋白体内合成的,因为它们合成受细胞质内蛋白质合成专一抑制剂(如放线菌酮)的影响,而对线粒体蛋白质合成的专一抑制剂(如氯霉素)则不敏感。由线粒体的核蛋白体所合成的蛋白质为数很有限,从酵母和链孢霉的研究结果来看,它们仅占线粒体全部蛋白质的8—15%,这些蛋白质都是疏水的内膜蛋白。换言之,线粒体的外膜蛋白、大部分内膜蛋白以及基质内可溶性蛋白质等都系在细胞质内的核蛋白体上合成的,因此,线粒体的生物发生乃是核-质系统和线粒体系统协同的结果(图4)。例如,细胞色素c就是一个典型的例子。它是在细胞质内核蛋白体中合成,然后再

\* 质量的单位名,一个氧原子的质量的1/16,近似于 $1.65 \times 10^{-24}$ 克,即1克近似于 $6 \times 10^{23}$  daltons。

运送到线粒体中进行装配的,但是线粒体某些组分的确需要在线粒体蛋白合成体系参与下才能进行全合成。例如,细胞色素氧化酶的几个亚单位,含细胞色素 b 的膜蛋白,腺三磷酸酶复合物的一个部分(即该酶复合物与内膜相联结的部分,图 4)等就很可能由线粒体本身合成的,它们对内膜上电子传递和偶联磷酸化作用来说都是比较关键的组分。有人还认为,线粒体蛋白质合成产物对线粒体 DNA 的复制来说也是必须的,所以,虽然线粒体的自主性非常有限,然而,它对形成功能完整的线粒体来说仍然是不可缺少的。

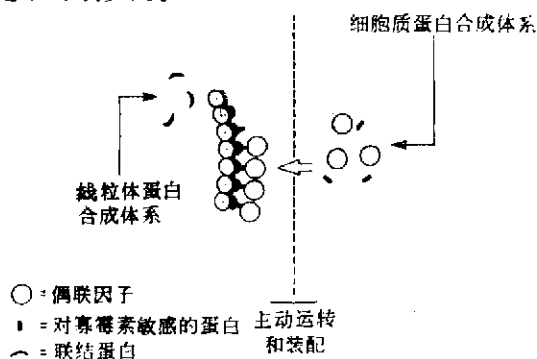


图 4 线粒体内膜腺三磷酸酶的合成和装配  
(取自 Current Topics in Membranes and Transport 一书)

### 三、线粒体的进化起源

#### (一) 内共生假说(捕获假说)

早在 1890 年,当线粒体这个细胞器尚未正式命名之前,德国 Altmann 等人根据显微镜观察结果,就提出细胞中这种结构与细菌很相似,是共生于细胞内,能够独立自主生活的有机体。后来,法国的 Portier 等人亦曾相继提出过线粒体是由共生于细胞的细菌演变而来的想法,并企图在体外培养线粒体,但他们的实验结果很难令人信服,因而,这一假说始终没有被大家所接受。直至 1963 年左右,线粒体中含有 DNA 的事实正式得到证实。以后又发现它还具备自我繁殖所需的基本组分和性质,它们又与原核细胞的相应物非常相似。这样,线粒体起源于共生的假说又得到了复活并广泛流行起来。Margliis 等人在原有假说的基础上,根据现有各

方面的资料,比较系统的阐述了“内共生假说”。其要点如下:

#### 1. 主要论点

现有细胞可分为真核细胞和原核细胞两大类,它们之间迄今还没有发现中间类型存在。对于原核生物和真核生物之间的进化鸿沟,目前还缺乏合理的解释。根据“内共生假说”,真核细胞并非直接由前核细胞进化而来,而是通过具有一定进化分歧的前核细胞之间相互镶嵌(共生)的结果。这种假说认为,原始地球大气是无氧的,地球上出现的原始细胞是一种厌氧、异养的有机体,利用无氧代谢途径来获取能量,后来,在长期进化过程中,有一类原始细胞的体积逐渐增大,细胞的运动、吞噬能力等都不断提高,与此同时,由于光合作用产生了氧,原始地球大气的氧浓度就开始逐步增加,有些原核细胞就被迫适应有氧条件而演化成好氧细菌,于是,就发生较大的原核细胞摄取较小的好氧细菌进行共生的事件,还有一些原核细胞后来又吞噬了蓝藻,这些被吞噬的细菌或蓝藻没有被分解或消化,却分别与寄主细胞确定了内共生的关系,它们通过长期进化,最后才演变成现今真核细胞的线粒体和叶绿体(图 5)。

这种假说还认为,随着进化过程的发展,参加内共生的好氧细菌原有的遗传信息大部分已转移合并到寄主细胞中去。现在线粒体有限的自主性乃是进化的遗迹。

#### 2. 生化证据

从古生物学、地化学、微生物学、遗传学以及生物化学等各方面都有不少认为是支持“内共生假说”的证据。下面主要综述线粒体和细菌在生化方面的相似性。

(1) 大小和形状 从表 3 可以看出,无论在形状、大小和质量等方面,线粒体和细菌都很相似。

(2) 核酸及其合成 1963 年明确肯定鸡胚线粒体含有 DNA,此后在原生动物、藻类、真菌和高等植物的线粒体中都不断发现含有 DNA。这类 DNA 在大小、形状、浮力密度、碱基比例等方面都与细胞核的 DNA 不同,两者也不能

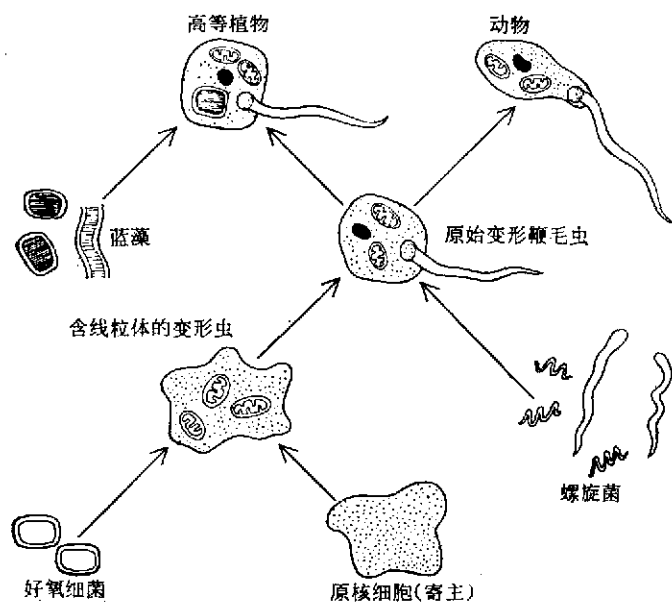


图5 内共生假说(捕获假说)图解  
(取自 Scientific American Vol. 225)

表3 细菌与线粒体的大小和形状的比较

| 种 类               | 质量(克)                 | 形 状 | 宽(微米)   | 长(微米)   |
|-------------------|-----------------------|-----|---------|---------|
| 细 菌<br>(如大肠杆菌)    | $1.1 \times 10^{-12}$ | 杆状  | 0.4—0.7 | 1.0—3.0 |
| 线 粒 体<br>(如鼠肝线粒体) | $1.3 \times 10^{-13}$ | 杆状  | 0.5     | 3.3     |

进行杂交。线粒体 DNA 一般都以环状形式存在(高等植物、原生动物以及很多真菌的线粒体往往以非环状形式存在,但这也也许并不反映真实情况,而是由于实验过程导致的假象),这一点与细菌很相似,但两者在大小方面却有非常悬殊的差别。

无论线粒体还是细菌的 DNA 都不是与组蛋白相结合。

线粒体(酵母、鼠肝) DNA 聚合酶已经部分提纯,它与细胞核的 DNA 聚合酶是有区别的。

线粒体(酵母、鼠肝、链孢霉)的 RNA 聚合酶也与细胞核的有所不同。它们对利福霉素(Rifamicin)敏感,对 Amanitin 不敏感,这与细菌的又很相似,但线粒体的 RNA 聚合酶比细菌的要小一些。

(3) 蛋白质合成体系 参与线粒体蛋白质合成的核蛋白体,一些转移 RNA 以及氨基酸活化酶等组分都与细胞质中的相应组分有所区别。

真核细胞细胞质核蛋白体一般为 80 S,细菌为 70 S,动物线粒体为 50—60 S,但真菌线粒体又接近于细菌,为 70—74 S,线粒体的核蛋白体对一些抗菌素的敏感性方面与细菌很相似而不同于细胞质的核蛋白体。例如,细胞质核蛋白体不被氯霉素、嘌呤霉素、四环素等所抑制,而线粒体和细菌则不同程度地受影响。反之,抑制细胞质核蛋白体作用的放线菌酮对线粒体和细菌却没有影响。

在细菌中,蛋白质合成的起动需要携有甲酰蛋氨酸的甲酰蛋氨酸转移核糖核酸(fmet-tRNA<sup>fmet</sup>)的参与。在线粒体中发现有类似的分子。但是,在真核细胞的细胞质中,蛋白质合成的起动却使用携有蛋氨酸的甲酰蛋氨酸转移核糖核酸(met-tRNA<sup>fmet</sup>)。酵母和链孢霉线粒体蛋白质合成所必须的多肽延长因子也可以与细菌的相应因子相互交换,而与这两种真菌的细胞质的相应因子交换就不行。

根据上列的一些生化资料可以看出,维持线粒体自主性的那些组分常常有别于细胞内的对应物而往往与当今存在的原核细胞的相应部分更为相似,这一情况就为线粒体起源于内共生的假说提供了比较有力的证明。但是,如果我们进一步去审议一下这个假说的主要论点和支持它的一些实验结果,存在的问题和矛盾还是很多的。

### 3. 存在问题

(1) 线粒体有其自己的遗传物质和蛋白质合成装置,两者都不同于也不亲缘于核质系统,这是事实。另一方面,线粒体的蛋白质合成体系与细菌却又非常相似,但是这种相似性往往由于过分渲染而掩盖了它们之间的差异。例如,上面曾提到过,线粒体的核蛋白体在大小上与细菌的很相似,但是它们彼此之间还是存在着不小的差异。从表 4 可以看出,动物和子囊菌(一种真菌,也属真核细胞)线粒体的核蛋白体都不能看作是典型细菌的核蛋白体。子囊菌

线粒体核蛋白体稍稍大于细菌的核蛋白体，而动物线粒体的核蛋白体却比细菌的要小得多，是迄今为止具有蛋白质合成功能的最小结构单位。此外，在细菌和真核细胞的核蛋白体中都存在一个 5S 的 rRNA (含 120 个核苷酸)，而在线粒体的核蛋白体中却没有发现。再者，线粒体核蛋白体的亚单位不能与细菌核蛋白体的亚单位进行交换。抑制细菌蛋白质合成体系的 fusidic 酸对子囊菌线粒体蛋白质合成体系却没有影响。

表 4 线粒体与细菌的蛋白质合成体系的比较

|         | 体 系                |        |       |
|---------|--------------------|--------|-------|
|         | 细 菌                | 子囊菌线粒体 | 动物线粒体 |
|         | 沉 降 系 数 (S)        |        |       |
| 核 蛋 白 体 | 70                 | 70—74  | 50—60 |
| 大亚单位    | 50                 | 50—58  | 33—45 |
| 小亚单位    | 30                 | 35—40  | 25—35 |
|         | 5 S RNA            |        |       |
| 核 蛋 白 体 | 存 在                | 不 存 在  | 不 存 在 |
|         | 与细菌核蛋白体亚单位的交换      |        |       |
|         | 可 以                | 不 可 以  | ?     |
|         | fusidic 酸对蛋白质合成的影响 |        |       |
|         | 抑 制                | 不 抑 制  | ?     |

(2) 线粒体 DNA 与原核细胞 DNA 之间的杂交应该是证明两者具有亲缘关系的一个有力证明，但到目前为止，这类实验并没有获得成功的报导。

(3) 从当代共生体的研究来看，光合的蓝藻今天还与多种多样的有机体(包括高等植物，无脊椎动物，脊椎动物和其他藻类)进行共生的例子是大量的。但是，可能是线粒体前身的好氧细菌参与共生的例子却不多，只有在草履虫属中发现有几种不同的类细菌颗粒。

(4) 现在一般认为，地球的原始大气是无氧的。最原始形成的细胞是一种厌氧的、异养的有机体；依靠从周围环境中摄取有机物来维持生命。后来，由于原始海洋中的有机物消耗殆尽，只靠异养生活，就无法生存和发展。原始细胞于是通过“自然选择”不断地进化，逐步地

成为自养的生命单位，在这个过程中，光合作用的出现是一个关键。原始的光合作用利用分子氢或其他无机或有机物作为氢的供体。后来，又经过很长时间，才利用水作为氢的供体，在光合作用过程中通过水的光解产生了氧气。这是从蓝藻形成以后才开始的。根据化石提供的证据，时间估计在 22—27 亿年以前。待大气中氧浓度积累到一定程度以后，以有氧代谢途径来获取能量的好氧细菌才有可能产生。这估计在 15 亿年以前(甚至更晚一些)。为什么在地球上出现早得多的蓝藻开始进行共生的时间却远远比出现较晚的好氧细菌要迟得多(图 5)，这是很难理解的。

(5) 从现有的研究资料来看，线粒体中只含有少量的 DNA，由它提供信息，并通过自身装置来合成蛋白质的数量是极其有限的。按照“内共生假说”，当内共生开始以后，共生体各自都存在一套遗传信息似乎就成为多余的了。于是在进化过程中，好氧细菌将原有的遗传信息逐渐转移到寄主中去，结果使它的自主性降低到现有线粒体的水平。

马克思主义的哲学认为，对立统一规律是宇宙的根本规律。恩格斯说：“活的物体的相互作用则既包含有意识的和无意识的合作，也包含有意识的和无意识的斗争。”(《自然辩证法》)。因此，内共生显然也充满着既有合作又有斗争的过程，在这个过程中，拥有先进的氧化代谢途径的好氧细菌无疑应该占有优势。但是按照内共生假说，参与共生、进行厌氧代谢的原核细胞却处于支配地位，而好氧细菌倒反而逐步丧失独立自主性，并将其所含的遗传信息成批地转移到寄主细胞中去。这种论点，不符合毛主席教导我们的关于不论在自然界和社会上，一切新生力量，就其性质来说，从来就是不可战胜的的客观规律。

(二) 非共生假说

近年以来，虽然线粒体起源于好氧细菌内共生的假说非常流行，但由于上述种种矛盾，有些人又提出了另外一种非共生起源的假说。



## 1. 主要论点

这种假说认为,真核细胞与原核细胞之间虽然存在着很大的差异,但是不能因此就认为前者不是由后者直接演化的结果。非共生假说认为,真核细胞的前身是一个进化上比较高等的好氧细菌,它比典型的原核细胞要大,这样就需要逐渐增加具有呼吸功能的膜表面。开始,通过细胞膜的内凹扩张和复杂曲折(图 6(1)),然后,逐步形成一些由膜围成的小泡(图 6(2)、(3))。这种内含呼吸颗粒的封闭物,使呼吸组分与细胞其他部分之间具有一个选择性通透的界面。这对有效地调节呼吸代谢可能是必需的,在进化上看来也是有利的。但是,与此同时,也带来了一个新问题:这样比较复杂的结构如何不断更新。具有呼吸功能的膜结构的某些组分的运送可能是比较困难的,因此如果能在原位上进行合成装配就会更经济些,这就需要内部装置一个蛋白质合成系统。根据非共生假说,这是由于参入一个含有遗传信息的胞质体(Plasmid,系指独立存在于染色体外的遗传单位)(图 6(4)、(5)),并通过它与染色体之间的相互作用来逐步完成的。

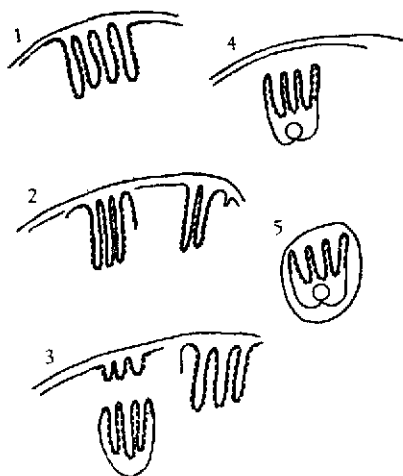


图 6 线粒体非共生起源图解——线粒体起源于原核细胞的呼吸细胞器

- (1) 具有呼吸功能细胞膜内凹,膜上点代表呼吸装置;
- (2) 囊泡状呼吸膜进一步形成;
- (3) 囊泡状呼吸膜形成封闭细胞器;
- (4) 胞质体的纳入;
- (5) 包裹外膜形成线粒体。

(取自 Science Vol. 177, No. 4049)

## 2. 证据

(1) 细菌中体(Mesosome)与线粒体的相似性 中体是细菌的一个复杂细胞器。它们是由细胞膜内凹而成的膜系统。虽然这些膜系统的功能大多还不很肯定,但一般认为,中体含有细菌的呼吸酶系,因而具有类似线粒体的功能。因此,可以设想,真核细胞的线粒体很可能是由原核细胞中功能相当的呼吸细胞器——中体进化而来。

(2) 胞质体 DNA 和线粒体 DNA 的比较 线粒体 DNA 与胞质体 DNA 之间在物理结构、复制和对药物的敏感性等方面,有很多相似之处。现扼要列于表 5。

表 5 线粒体 DNA 与胞质体 DNA 的相似性

|                              | 线粒体 DNA                                                                                          | 胞质体 DNA                             |
|------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| 分子量<br>(daltons)             | $1.0 \times 10^7$ (动物)<br>$5 \times 10^7$ (真菌,高等植物)<br>$0.08 \times 10^6 - 6 \times 10^7$ (原生动物) | $1.5 \times 10^6 - 1.0 \times 10^8$ |
| 大 小                          | 5 微米 (动物)<br>25 微米 (真菌)                                                                          | 大多数为 25 微米                          |
| 构 型                          | 环状,有时呈双体或多体构成链状                                                                                  | 环状双体,高度盘绕                           |
| 复 制                          | 一定程度上不依赖于核 DNA 的复制                                                                               | 具有一定自主性                             |
| 吖啶黄、氮蒽和 Ethidium bromide 的效应 | DNA 合成被抑制                                                                                        | 胞质体 DNA 消失                          |

从表 5 可以看出,在胞质体 DNA 与线粒体 DNA 之间在大小、构型以及对吖啶黄、氮蒽和 Ethidium bromide 的敏感性方面都非常相似。此外,胞质体象染色体一样,在细菌中能进行自我复制,其复制位点也许与中体有关。由于胞质体 DNA 与线粒体 DNA 的相似性,因此非共生假说认为前者很可能是后者基因组的祖先。通过自然选择和染色体与胞质体之间遗传信息的相互流通,胞质体的 DNA 逐步演变成线粒体 DNA。这种遗传信息一开始就存在于细胞内,其数量很有限,仅供其复制及行使功能的需要。这种论点比起内共生假说需要将共生体的大量遗传信息转运到寄主中去的设想要合理得多。

总之,非共生假说认为,线粒体系由细菌中



功能相当的呼吸器——中体进化而来，线粒体中所含的遗传信息则来自细菌的胞质体。

与内共生假说一样，非共生假说迄今也没有找到比较直接的证据，而且间接的生化证据也不多。再则，胞质体 DNA 虽与线粒体 DNA 有很多相似之处，但表现线粒体自主性的其他组分(如 DNA 聚合酶、RNA 聚合酶、核蛋白体等等)究竟又是如何起源的？这都没有得到合理的解释。还有，核-线粒体系统和核-质系统既然同源于一个原核细胞，在进化过程中，这两个系统为什么会出现如此巨大的进化分歧，核-线粒体系统在很多方面又是如此的保守，这都是很难理解的。

#### 四、小 结

线粒体是一个复杂而又重要的细胞器，从现在的细胞来看，在正常情况下，真核细胞都含有线粒体。这说明在真核细胞起源和线粒体起源之间显然具有一定的内在联系。根据化石提供的资料，原核细胞的起源距今约 30 余亿年，真核细胞的出现估计约 10 亿余年之前。两者相距竟达 20 亿年之久。而当地球上一旦出现真核细胞以后，整个生物界就开始一个大发展，

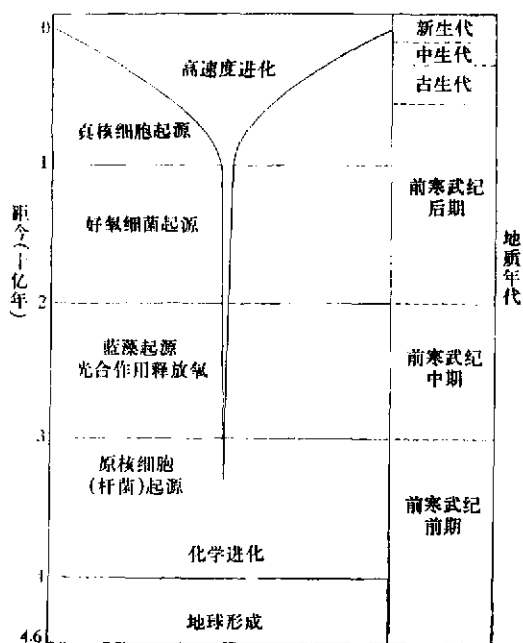


图7 细胞起源略图(根据化石资料)

进化的速度大大加快(图7)。因此真核细胞的出现是一个很大的飞跃。可以设想，在这个飞跃中，线粒体的起源具有很重要的影响。因此，在整个细胞起源过程中，线粒体的起源是一个很重要的环节。

关于线粒体起源目前主要有两种假说：内共生起源和非共生起源。恩格斯指出：“**只要自然科学在思维着，它的发展形式就是假说。**”(《自然辩证法》)。对于线粒体起源的问题，迄今还很不清楚，为了探索这方面的规律，提出这样或那样的假说是很自然的。但是，自然科学中的思维总是在一定的哲学思想指导下进行的，总是受着科学工作者的世界观支配的，对于各种各样的假说，我们应当用辩证唯物主义的观点来进行分析，分清是非，批判唯心主义和形而上学的种种表现，才能使科学研究循着正确的道路前进。虽然线粒体起源于内共生的假说是很吸引人的，近年来非常流行。生化研究的资料说明，维持线粒体自主性的那些组分常常有别于核质系统，而与当今存在的原核细胞(细菌)却非常相似，这也是事实。尽管如此，“内共生假说”的某些论点还是很有问题的(本文第三部分已经初步讨论过，这里不再重复)。支持非共生假说的实验结果和观点在数量上要少得多。但是这个假说从具有呼吸功能的细胞膜逐渐演变成专一的呼吸细胞器——线粒体的基本设想还是比较合理的。难于理解的一点在于线粒体系统和核质系统既然同源于一个原核细胞，在进化过程中两者为什么会出现如此巨大的分歧？它在进化上究竟有什么优越性？

总之，线粒体起源的两种假说都还存在着不少问题。目前积累的事实资料也还不够多，更缺乏直接的有力证据。恩格斯说：“……**辩证法的规律是自然界的实在的发展规律，因而对于理论自然科学也是有效的。**”我们必须深刻理解这一教导，自觉地用辩证唯物主义指导线粒体起源的研究。在正确的思想指导下，可以相信“**进一步的观察材料会使这些假说纯化，取消一些，修正一些，直到最后纯粹地构成定律。**”(《自然辩证法》)。