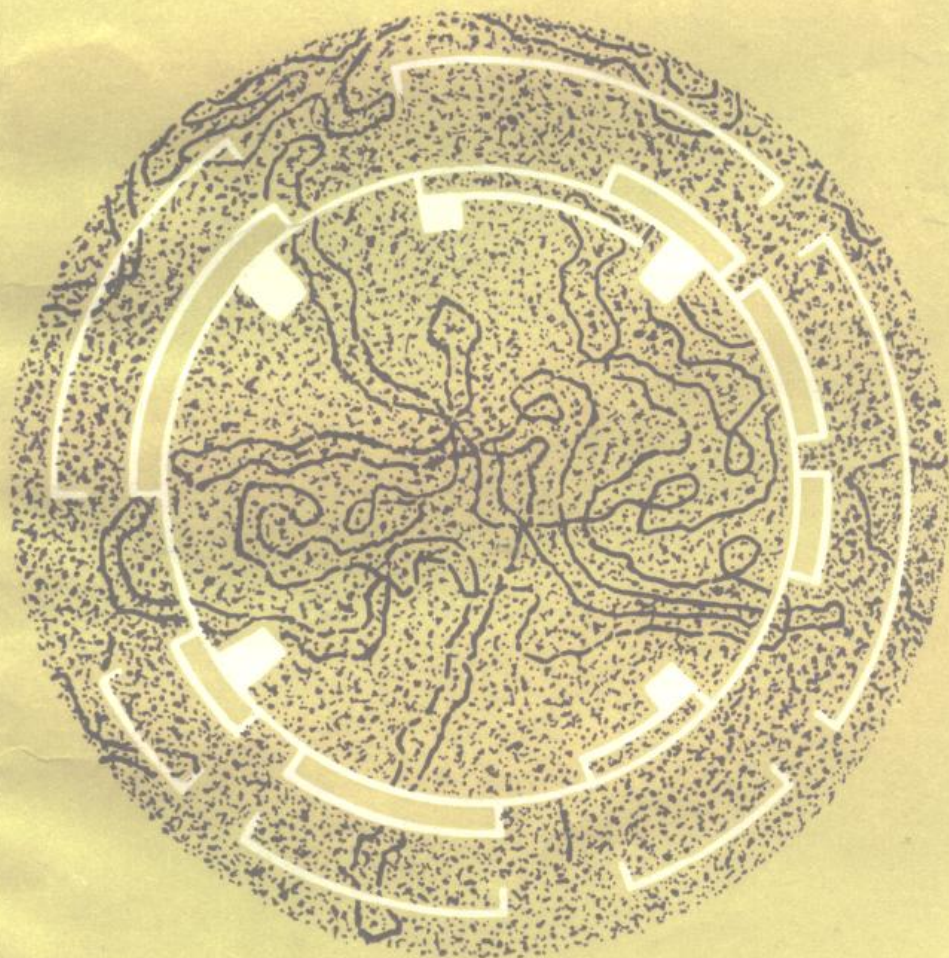


核外遗传学

G. H. 比 尔 J. K. C. 诺尔斯 著





北林图 A00061516

核 外 遗 传 学

G. H. 比尔 J. K. C. 诺尔斯 著

蔡以欣 胡 楷 译
刘清琪 谢 雍

科 学 出 版 社

1 9 8 4

内 容 简 介

本书用详尽的、新颖的资料,简明地叙述了生物中各种重要的核外遗传现象。它不仅涉及到高等生物,而且也涉及到低等生物,全面地反映了近年来各个领域核外遗传的研究进展。书中列举各类核外遗传现象都归因于某些 DNA 颗粒。各章节中对于目前尚有争议的问题,列举了该方面的假设和论据,并指出今后的研究方向。书后附有详尽的重要研究成果的参考文献。

可供生物学、微生物学、病毒学、生物化学、细胞学、遗传学、育种学、农学、医学科研人员以及有关大专院校师生参考,亦可作遗传学教学参考书。

Geoffrey Harte Jonathan Knowles

EXTRANUCLEAR GENETICS

Edward Arnold (Publishers) Limited, 1978

核 外 遗 传 学

G. H. 比尔 J. K. C. 诺尔斯 著

蔡以欣 胡 薇 译

刘清琪 谢 雅 译

责任编辑: 蒋伯宁

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984 年 3 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1984 年 3 月第一次印刷 印张: 5 3/4

印数: 0001—7,500 字数: 127,000

统一书号: 13031·2519

本社书号: 3458·13—10

定价: 0.92 元

序 言

目前人们对叶绿体和线粒体遗传特性的研究，正在作出相当大的努力。直到最近才被最后证实：这些细胞器含有它们自己的遗传系统，而这种遗传系统与细胞核遗传系统的性质有所不同，它是建立在与病毒和细菌 DNA 较为相似，而与高等动植物染色体有所不同的 DNA 链的基础之上的。这就导致了细胞器是通过共生途径从独立生存的微生物进化而来的这种老观念的复活。

我们通过考虑所有核外遗传的例子，不仅涉及到高等生物方面，而且也涉及到细菌方面，来探讨核外遗传学这个课题。我们把材料组织成论述线粒体、叶绿体、内共生生物和质粒等章节。这样组织便留下了大量无法进行分类的残余现象，通常称作“细胞质遗传”，目前对它们的遗传物质基础还不知道。很多剩余部分，最后可以归并入我们已经列举过的一种或其他几种范畴以内。假使这样，虽然像在本书里我们所列举的各种例子中，存在着大量的不一致现象；但是，几乎所有的核外遗传现象，都可归因于某些含有 DNA 的颗粒，这就为本课题提供了前后一贯的理论基础。与核外遗传学理论形成明显的对照，细胞核遗传学或经典遗传学的理论，则在整个生物界中，都是相当一致的。

细胞器遗传学，尤其是细菌质粒遗传学，是进展得非常迅速的研究领域；以至在编写本书时，我们不能期望书中的材料都能完全赶上时代。因此，显然在一本小册子里，我们不能对所有有关文献都作彻底的评述。我们试图引用适当的原始发

表文献,来为我们的论述提供依据;但在这里需要强调一下,我们并没有尝试对各项特殊的研究,都逐一列举其最初发表的文献。我们感到在这类普通书籍中,提供一些最新的资料,并且假如可能的话,提供一些易懂而有用的综述文章,要比提供一些声称首先作了某种特殊发现的科学家的名字,对于读者来说,更加有用得多。我们设想读者已具有遗传学和分子生物学的基础知识,但是,我们力求叙述得通俗易懂,适合于广大的读者。

必须注意,在某些地方,我们也曾毫不含糊地叙述了可能并不是做原始研究工作的那些人的观点。我们希望这样会使叙述变得更加清楚易懂一些,即使我们的某些解释,结果可能并不正确;但是,至少要比由不加评论地重述一大堆非结论性的资料所造成的结果要好得多。有些曾经做过大量研究工作的专题,叙述得比较简单,特别是近年来在 R. Sager 和 N. W. Gillham 的文献中已作过广泛讨论的衣藻研究工作,以及在大量德文的高等植物核外遗传学文献中讨论过的问题尤其如此。

G. 比尔

J. 诺尔斯

爱丁堡 1977 年

目 录

序言

1 绪论	1
2 线粒体	9
3 叶绿体	56
4 质粒	81
5 作为核外遗传因素的内共生生物和病毒	101
6 核外遗传的其他各种例子	131
7 结论：核外遗传学和细胞器的进化	147
参考文献	154
英汉名词对照	171

1 绪 论

遗传学牢固地建立在基因是位于细胞核中染色体上的这一信念之上。这在高等动植物中是正确的，由此发展了遗传学的主要理论。这对细菌来说，也是正确的。细菌虽然缺少高等生物那样复杂的细胞核和染色体，但无论如何，它具有一个 DNA 链，许多基因位于其上。因此，遗传学的理论虽然适用于生命的一切类型，从病毒到哺乳动物都是一致的。

但是，多年来有一些生物学家和其他人，不乐意接受这种由细胞核控制一切的观念，而想揭示出细胞的其他部位也与遗传有关。这种想法，在某种程度上，可能是基于对经典遗传学家所持特别僵硬和机械的概念所产生的一种健康反应。这些经典遗传学家所具有的基因见解是：基因犹如串在线上的小珠子，线断裂了又可重新接起来，也可以一分为二。至于细胞的其他部分，则被认为犹如一个“池塘”，基因的产物被释放于其中。因此，Morgan(1962) 写道：“细胞质在遗传上是可以忽略的”。

从遗传学的最早时代起，当孟德尔定律于 1900 年重新发现之后，就有怀疑者，他们也并不是没有根据的。1909 年就已经知道，在植物中有些变异并不服从孟德尔定律。从那时起，这类例外的数目逐步地增加。当植物的不同物种之间进行杂交时，许多性状似乎都表现为非孟德尔式的遗传；而且这些性状，不易通过雄性生殖细胞却易通过雌性生殖细胞而进行传递。事实上，某些人甚至持有这种极端的观点，即认为孟德尔定律只适用于相对地“琐碎的”性状，诸如种子是圆形的

或是皱缩的等等；而组成进化原材料的重要性状，则是以其它方式遗传的。当然，这一切现在对我们来说，似乎已是可笑的了；因为我们已经熟知，果蝇（*Drosophila melanogaster*）和大肠杆菌（*Escherichia coli*）几乎一切可以辨认的性状，都已列在精致的基因图上了。

但是，非孟德尔式现象的数目，却继续不断地增长着。在这里可以列述几个众所周知的例子，诸如：植物的叶绿体变异，此外还有草履虫的“放毒型”、果蝇对 CO₂ 的敏感性、酵母菌的小菌落以及许多植物的雄性不育等，这些全都是由核外遗传因子所控制的。不过，这种例子的数目，比起由核基因控制的数目来讲则要少得多；而且，某些核外现象似乎具有一种轻微的病理学性质。不过，这种说法并不能包括一切细胞质组成；因为像存在于比细菌更复杂的、几乎一切生命类型中的线粒体，以及实际上对一切绿色植物最为重要的叶绿体，现在已知它们都具有自己独立的遗传系统。

当发现了叶绿体和线粒体也具有 DNA，而且它们与核 DNA 在化学上是不同的以后，核外遗传的观念便获得了应有的尊重。在“放毒型”草履虫的卡巴颗粒中也发现了含有 DNA，因而，对于其他的细胞质结构，如毛基小体或基粒等，想尝试证明它们是否也具有 DNA（但现在认为基粒似乎是不含 DNA 的）。在核外几种器体中 DNA 的发现，便使得这样的看法是可能的：即认为由于在细胞质中存在着核物质的片段，也可能是以共生体或病毒的方式而存在的，因此，细胞质遗传实际上只是一种附属性的“核”遗传。于是，可以高兴地认为：一切遗传学仍然可以认为是基于“核”结构或某种类似核结构的东西之上的。

这种思路，不用再作进一步的阐明了。我们同意，有些重要的遗传现象，系由核内主要 DNA 物质之外的，即核外因素

所控制的；它们的行为，确实不按核内的同一方式进行。核外因素不经过有丝分裂和减数分裂，因此，由这种因素所控制的不同性状，不表现确切的孟德尔式行为。在本书中，我们计划要谈到对核外遗传研究得比较清楚的一些例子。我们尽可能地按照含有特殊 DNA 的核外结构或称细胞器，而把材料分为几个部分。由于知识的不完全，这么做常常是不太可能的；因此，还剩下大量遗传物质基础不知道的例子。最后，这些剩余部分还是归入了这个或那个已经分好的类型之中。对于遗传物质基础已知的核外因子，可以分作如下几类：1) 基于线粒体和叶绿体这些非常广泛存在的细胞器；2) 基于很少出现的一些结构，有些类似于共生生物和病毒等等的；以及 3) 作为独立范畴的细菌质粒。

这些各式各样的例子，来自各式各样的生物：细菌、藻类、原生动物、真菌、被子植物以及高等动物。研究核外因子的方法也是各式各样的，某些基于遗传学的常规杂交技术，另外一些则采用比较现代化的分子生物学方法。最理想的是：可用不同技术来研究同一已知的例子，不过这是很少有的。所以，往往是把用这种技术来研究这个例子所得的事实，与采用另一种技术来研究另一个例子所得的事实结合在一起。这样怎么能够发展出一种可靠的概括性的理论结构来呢？这个问题在后面将作讨论。

现将核外遗传学研究中所用的方法原理概括于下：

正反交

假如有两种不同类型的生物 A 和 B，那末便可把它们进行杂交，或者以 A 作母本和 B 作父本($A♀ \times B♂$)，称为正交；或者反之($B♀ \times A♂$)，则称为反交。如果正反交的子代不同，这就可能是核外遗传效应的证明；因为，雌雄配子两者通

常总是提供相等数量的染色体物质,然而,母本往往比父本提供更多的细胞质。正反交在子代中的差异,可能是由于核外因子的存在,也可能是由于其他原因。这些原因之一,即是所谓“母体效应”。已曾报道有若干这类的例子(见 Whitehouse, 1968)。最熟知的恐怕要算是椎实螺 (*Limnaea*) 贝壳旋转方向的例子了。这种贝壳旋转的方向是由核基因所控制的,但是这种基因的表现时间却推迟了,在子一代中所表现的是母体旋转方向基因的特性。这可能是由于这种基因对于卵细胞质中某些有决定方向性的成分发生了作用之故。真正的核外遗传,是基于细胞质中的基因的。这可以和母体效应区别开来,只要按下列方式作一系列的重复回交即可:

$$\begin{array}{l} A \text{♀} \times B \text{♂} \\ \quad \times B \text{♂} \\ \quad \times B \text{♂} \dots\dots, \end{array}$$

这样,核基因 B 最终便与 A 的细胞质基因(如果是有的话)相结合。如果经过了一系列的回交,比如说十代以后,这样实质上 A 的全部核基因将被 B 所代替,如果由此所得的这种子代仍然与 B 有所不同,那末,这就可以作出结论说: A 中有某些核外基因。我们将在后面叙述若干用此方法进行研究的例子。甚至当两型配子在形态上是等同的,有时也可应用这种方法。例如衣藻 (*Chlamydomonas*) 便是如此,在其中,一种交配型的细胞,能够传递一定的核外(叶绿体)因子给它的合子;而另一种交配型的细胞,则通常不能够传递,虽然合子是由两种配子完全结合而成的。这种方法,也可适用于草履虫。它从每个接合体中,发生雄性和雌性配子核的互相交换,而很少有细胞质的交换(见 110 页)。但另一方面,在某些植物,例如天竺葵属 (*Pelargonium*) 中,花粉管和卵细胞对下一代提供一样多的细胞质因子,那末这一方法便没有

用处。



异核体的形成

在真菌中,形成异核体的技术对于研究核外遗传学是很有用处的;而且,当有性过程无效时,也就可以应用这种技术(Jinks, 1964)。把两个品系放在一起,允许菌丝体进行结合产生异核体,即具有两种不同细胞核的菌丝体;在某些情况下,同时也可产生混合的细胞质。采用不同的技术,例如进行单核孢子培养,可以重建同核体;如果原始品系具有不同表型效应特征的核基因,那么就可以把这种核鉴别出来。现在,如果起源于一个品系的某些性状表现,与另一品系的基因标记发生了重组的话,这就证明了存在有核外遗传因子。这种方法的例子,载于25、128、134、135页上。把这种方法改变一下,也曾应用于变形虫的研究方面;在这里,可以人工地把一个细胞的核注射到另一个细胞中来制造异核体(见144页),随后又可将细胞一切为二,或让它们分裂为单核细胞,从而获得同核体。

微量注射技术

例如可将线粒体等细胞质成份注射到不同的细胞中,从而建立起新的核-质组合。这种技术已经在链孢霉(*Neurospora*)(25页)、草履虫(29页)和变形虫(144页)方面应用成功。

非孟德尔式行为

除了采用上述方法使不同种类的细胞质因子和细胞核因子有计划地进行组合外,要表明核外基因存在的信息,有时也可从非孟德尔行为的观察中获得;因为细胞质基因的分离和重组,不只在减数分裂时发生,也可在有丝分裂时发生。这种

323263

· 5 ·

观察也可应用于像酵母菌那样的生物。在这里，有性融合是整个细胞组成，包括细胞核和细胞质，互相混合或者是互相融合的结果。再者，在有些生物像果蝇或玉米中，它们的全部染色体都已有各种基因很好地标记着了，因此，如已知位于染色体上的基因缺乏连锁关系，便也可以作为核外遗传的一个指标。

感染

在某些事例中，当不存在核通路的环境条件下，一种生物的一个品系通过与另一品系相接触，便可使一状况得到快速的传布。在真菌里，已知有许多这种行为的例子（132 页）；并且，根据某些工作者的观点，认为在植物中通过嫁接交界处获得某种感染性物质的传递是可能的（141 页）。再者，在某事例中，可用人工注射或移植来造成感染，如在果蝇中那样（115、119 页）。当然，如果知道了感染因素的性质，那末便可立刻把它的核外性质确立起来。

核外遗传因子本质的鉴定

如果存在核外因子，相对地是比较易于证明的，但要确定它精确的性质和在细胞中的位置，那就非常困难了。在有些例子中，当细胞内存在着一种明显的共生体时，便表现出一种已知的效应；而当在细胞内不存在时，已知效应也就不表现。这种因素是很容易通过显微镜观察而鉴定出来的，如在草履虫中的卡巴颗粒（104 页），或在有些果蝇物种内的类螺原体颗粒那样（115 页）。在另一些例子中，必须利用电子显微镜进行研究，像果蝇中类病毒的 σ 因子那样（121 页）。但在还有的一些例子中，则需要通过复杂的研究才能确定有关核外因子的确实位置，如酵母菌的线粒体因子那样。关于某些

核外因子的确切位置,已有长时期的争论,特别是在高等植物中影响叶绿体性状的因子,甚至对于衣藻在某种程度上也是一样,这将在后面再行讨论(69、76 页)。

应用上述的方法之一,已经确定各种核外结构是具有遗传因子的;除极少数例外(见 125 页),这些因子都具有它们自己专一的 DNA。所有这些结构,在或多或少的程度上,也都受到核内遗传因子的控制。那么我们要问:这种核外结构性状受核 DNA 所控制的占有多少百分比?受核外 DNA 所控制的又占多少百分比?这两种遗传系统又是如何互作的?为了回答这些问题,曾应用了各种遗传的和分子生物学的技术,这将在以后的各章中详述。虽然可以应用于各种不同核外系统的这种知识,在数量上是很不均匀的,但在所有的事例中,都存在着复杂的互作,这就导致了最后一个问题:即这些核外系统是如何进化来的呢?这个问题,虽然还不能完全回答,但在最后一章也将加以讨论。

在作这些说明时,有许多地方我们有机会对原核和真核这两类生物进行比较和对照。这二个名词曾由 Chatton(1925)和 Dougherty(1957)所用过,又由 Stanier 和 Van Niel(1962)作过更为详细的讨论。在这里对它们的区别略作说明可能是有用的。首先是关于原核类,它包括细菌、蓝绿藻和病毒,其 DNA 缺乏组蛋白(或在某些病毒中, RNA 代替了 DNA);它们的核区,或在事实上任何其它内部的组成上都没有膜包围;它们不进行用纺锤体、着丝点等办法来保证有规则地把核物质分配给子细胞的有丝分裂,而它们用另外的一些方式去完成这种物质分配;最后,它们不经历规则的有性过程,因此也就无需进行减数分裂,虽则已知也有进行遗传重组的,对于各种不同机制,有些将在以后加以叙述(91 页)。另一方面关于真核类,范围可从原生动物、藻类和真菌直到一切更复杂的多细

胞生物,它们具有包围着一层膜的独立的核,同时包含着真正具有精致结构的染色体,而且能够进行有丝分裂和减数分裂。在真核类中,同时也有与核可以区分开来的细胞不同部份(即细胞质),其中具有许多由膜包围着的结构,值得注意的是与呼吸有关的线粒体,以及在植物中与光合作用有关的叶绿体。由于这些细胞质的具膜结构或细胞器,显示出与原核生物有许多相似性,因此我们便可这样来下定义:一个真核细胞是一种细胞,它不仅具有高度发展的核,而且在核外还具有某些被膜所包围着的原核结构。对于区别原核类和真核类的进一步讨论,可以查阅 Charles 和 Knight (1970) 所主编的著作。

因此,对于核外遗传的研究,把我们引入到了具有一般生物学趣味的很多问题之中,例如表征高等生物特性的细胞的进化问题,特别像在第四章中将可看到的那样,核外遗传的研究也揭示出来了:生物学的世界,可以说是到处都铺满了各式各样的颗粒、结构以及 DNA 和 RNA 片段,可它们在生命更加完善化的高级型式的进化方案中,并不适合于一种美妙的模式或者具有一种显耀的地位。

2 线粒体

引 言

线粒体是细胞质的重要组成部分，存在于绝大多数真核细胞中。在线粒体中所发生的导致产生 ATP 能量形式的基本呼吸过程，对于目前所存在的真核生物的生命，是十分必须的。用药物或其他因素将线粒体破坏，除了具有另一种无氧能量代谢途径的某些酵母菌和少数其他生物之外，往往会造成生物的死亡。

然而，在本书中我们主要考虑线粒体的遗传特性，而并不涉及它的代谢、能量产生及其功能。有人指出，线粒体含有少量 DNA，其大小约与细菌病毒相当 (Nass 和 Nass, 1963)。这种线粒体 DNA 性质上不同于核内的 DNA。正如早先所指出的，虽然并没有确凿的证据，但是最近已经证明：线粒体含有自己的基因，这些基因控制着线粒体的少数但却是基本的一部分特性。我们的目的是要叙述线粒体的这种遗传成分。这是目前大量集中研究的对象，由于它的进展如此之速，以至不可能介绍最新的成果。

通过遗传学途径对线粒体的研究，出乎遗传学家的预料，已提供了令人惊奇的新概念。这促使科学工作者把线粒体的结构和代谢过程追究到它的许多成分上，每一种成分各有其作用，但又对整体行使功能；而要了解其作用的方式，单单依靠形态学或生物化学的研究是有困难的，或者是不可能的。遗传学的知识，也使得对于线粒体的进化历史进行虽然并不是

结论性的但却是有意义的讨论成为可能。多少年来，人们曾经推测线粒体的同源物及其起源。早在 1890 年，Altmann 就曾提出线粒体可能来源于细菌。近来，对于这个内共生的理论又得到了赞同 (Margulis, 1970)。可是，也曾有人提出过其他十分不同看法 (Raff 和 Mahler, 1975)。对于这个问题，还无一致的见解。到后面我们对此再作讨论 (第 147—153 页)。

线粒体的遗传成分，与核内的基因相比尽管数量较少，但却有其不寻常的重要性。小小的线粒体基因组，在某些方面确实具有特殊的价值，因为，它使某些研究有可能进行。这适用于下列问题：如在 DNA 能被完整地分离出来的生物中，DNA 复制的机制问题，以及在某些生物中绘制线粒体全部基因序列图的可能性问题。像某些质粒那样，从线粒体也许可能揭示出在其他方面所不易得到的关于遗传系统方面的知识。

线粒体的结构和特性

引言

线粒体的大小、形状和组成，在不同生物、不同组织和生活于不同条件下的细胞中变化很大。图 2.1 表示用相差显微镜检查所看到的草履虫线粒体。在图 2.2—2.5 和 2.12 中，我们展示了少数几种类型线粒体的电子显微镜照片。其余是由 Munn (1974) 作的图解说明。整个线粒体以外膜和内膜为界。膜内为基质，其中包含大量的可溶性酶和代谢中间产物，以及 DNA 和核糖体。与本书主题特别有关的一些详细情况，将在以下几节中加以叙述。

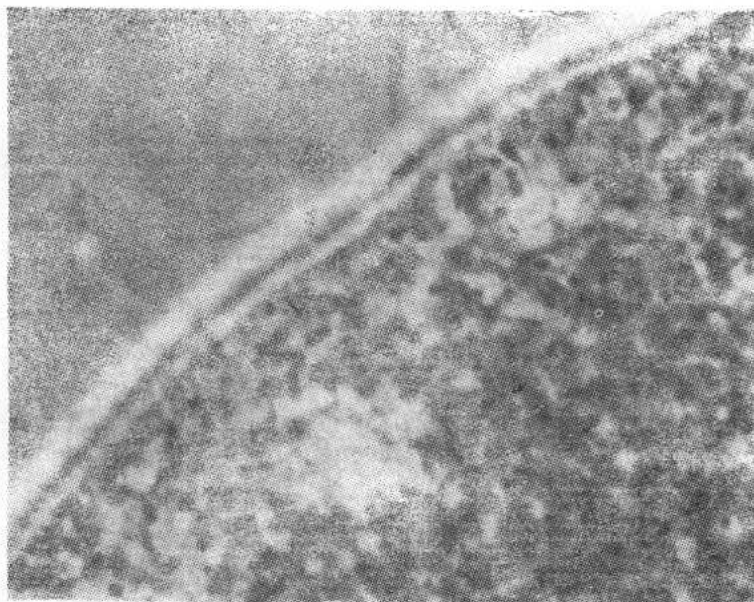


图 2.1 用相差显微镜所观察到的草履虫线粒体
×2,000 倍(引自 R. Perasso 和 J. Beisson)。



图 2.2 鸡胚肝脏线粒体的电镜照片
外膜 (om)、内膜 (im)、嵴 (c) 和线粒体核糖体 (mr) 都看得很清楚。也可看到由核膜 (nm) 所包围着的一部分核(引自 J. André)。