

现代遗传学丛书

分子遗传学

Molecular Genetics

张玉静 主编



科学出版社

现代遗传学丛书

分子遗传学

张玉静 主编

科学出版社

2000

内 容 简 介

本书是“现代遗传学丛书”之一，图文并茂，内容翔实，从遗传的细胞学基础、遗传的物质基础、基因的复制、基因的表达、基因表达的调控、基因重组、转座、DNA损伤与修复、基因突变、遗传与进化等现代分子遗传学的理论进行系统深入的论述，对分子遗传学理论的重要进展有较充分的反映。

本书可供综合性大学和医学农学类大专院校分子生物学、生物化学、遗传学、生物工程学方面的教师、研究生、大学生，以及有关科研人员参考。

图书在版编目（CIP）数据

分子遗传学/张玉静主编. - 北京：科学出版社，2000.4

ISBN 7-03-008038-6

I. 分… II. 张… III. 分子遗传学 IV. Q75

中国版本图书馆 CIP 数据核字（1999）第 66027 号

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码：100717

科 地 正 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

2000 年 4 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

2000 年 4 月第一次印刷 印张：31 1/4

印数：1—4 330 字数：720 000

定价：64.00 元

（如有印装质量问题，我社负责调换（新欣））

序

分子遗传学是遗传学的一个分支，着重在分子水平上研究基因的结构和功能以阐明生物遗传和变异的规律。

基因始终是遗传学研究的对象，1909年丹麦遗传学家约翰逊首次提出基因这一术语时，当时基因还只是代表某个遗传性状的一个抽象符号。随着研究工作的深入，不断地赋予基因以新的科学内涵。现已确定基因是一种化学分子，是遗传信息的物质载体，蕴含着支配生命活动的指令和构建生物体的蓝图，同时也是可以人工操作的改变生物体属性的一种元件。总之，所有生物体的所有生命活动无不直接或间接地在基因的控制之下。因此，凡是与生物体某一特定生命现象为研究对象的学科，如研究细胞内生命活动的细胞生物学，研究生物体生长发育的发育生物学，研究生物系统发生和进化的进化生物学，研究生物体内生理、代谢的生理学和生物化学，以及研究生物体不同层次上的神经活动的神经生物学等，在探究这些生命活动的底蕴和机制时，都会涉及基因。基因融入了生命科学的各个学科，分子遗传学已成为生命科学领域中十分重要的一门基础学科。

在分子遗传学基础上发展起来的基因工程技术，在推动整个生命科学的基础研究，促进医学、农学、环境保护工程和制药工业的发展中发挥越来越重要的作用。因此，分子遗传学知识对学生、教师、科学工作者，以及工程技术人员都是必要的。

目前，全国许多高校都开设了分子遗传学课及基因工程课。从总体上看，基因工程技术有关的各种专著较多，但并不全都是有特色，且能全面反映当前国际上分子遗传学的新进展的。本书的出版为高等学校的教学和相关的科学的研究者提供了新的参考资料。本作者结合其自身的教学经验和科研实践，经过多年的努力，查阅了大量国内外新发表的文献资料进行编撰。本书内容翔实，结构合理。第一章为遗传的细胞学基础，它为更好地理解分子遗传学的基本内容打下坚实基础。第二、三两章为遗传的物质基础，详述遗传物质的本质、结构和功能，基因与基因组概念和鉴定方法。第四至八章按遗传信息传递过程进行编排，详细介绍基因复制、表达及表达调控的规律。第九至十二章阐述遗传重组、转座、DNA的重排与扩增及免疫多样性产生的机制，揭示遗传信息的流动性和可变性。第十三章阐述DNA的损伤、修复和基因突变的机制。第十四章阐述遗传与进化的规律。本书系统而全面地在读者面前展示遗传物质的本质、生命的起源、发生、发展和进化的全过程。

全书内容丰富、文笔流畅、布局合理，而且逻辑性强、图文并茂，全面阐述当前分子遗传学的基本理论，并反映出该学科的前沿和发展趋势，确是一本很好的教材。我很高兴地向读者推荐。

赵寿元
复旦大学遗传学研究所
1999.11.18

主 编 张玉静

副主编 欧阳红生

编著者(以姓氏笔画为序)

阮承迈

吴东林

张永亮

张玉静

李慎涛

陈守义

欧阳红生

赵志辉

谭 芳

目 录

序

第一章 遗传的细胞学基础	(1)
第一节 原核生物和真核生物	(1)
一、原核生物和真核生物的概念	(1)
二、原核细胞与真核细胞的区别	(1)
三、原核生物和真核生物的起源	(2)
四、生物进化的二界论与三界论	(2)
第二节 细胞的结构和功能	(4)
一、细胞膜	(4)
二、细胞质	(5)
三、细胞核	(8)
第三节 染色体	(9)
一、染色体的形态特征	(9)
二、染色体的超微结构	(13)
三、染色体的大小和数目	(21)
四、染色体分带	(22)
五、核型与核型分析	(25)
第四节 细胞分裂	(26)
一、无丝分裂	(27)
二、细胞周期	(27)
三、有丝分裂	(27)
四、减数分裂	(31)
第五节 染色体畸变	(38)
一、染色体结构变异	(38)
二、染色体的数目变异	(42)
第二章 遗传的物质基础	(47)
第一节 遗传物质的本质	(47)
一、DNA是遗传物质	(47)
二、RNA也可以作为遗传物质	(49)
三、是否存在核酸之外的其他遗传物质	(49)
第二节 核酸的化学组成	(52)
第三节 DNA的二级结构	(54)
一、DNA双螺旋模型的提出	(54)
二、维持DNA双螺旋的力	(55)

三、双螺旋结构的基本形式	(56)
四、变性和复性	(57)
第四节 二级结构的其他形式	(59)
一、单链核酸形成的二级结构	(59)
二、反向重复与二级结构	(61)
三、DNA 四链结构	(62)
四、三螺旋 DNA	(64)
第五节 DNA 的超螺旋结构	(67)
一、超螺旋结构	(67)
二、超螺旋影响双螺旋的结构	(68)
三、拓扑异构酶	(69)
第三章 基因与基因组	(72)
第一节 基因概念的历史演变	(72)
第二节 DNA 与基因	(74)
第三节 真核生物的割裂基因	(76)
一、割裂基因的发现	(76)
二、割裂基因的分布	(77)
三、割裂基因的性质	(77)
第四节 基因大小	(78)
第五节 重叠基因	(79)
一、原核生物的重叠基因	(79)
二、真核生物的重叠基因	(80)
第六节 真核生物的基因组	(81)
一、真核生物的基因组	(81)
二、基因组大小与 C 值矛盾	(82)
三、基因组的基因数目	(83)
四、必需基因和基因总数	(83)
第七节 真核生物 DNA 序列组织	(84)
一、真核生物 DNA 的复性动力学	(84)
二、真核生物的单一序列	(87)
三、真核生物的重复序列	(87)
第八节 细胞器基因组	(90)
第九节 基因鉴定	(92)
一、与 RNA 或 cDNA 杂交	(92)
二、Zoo-blot 杂交	(92)
三、外显子捕捉	(93)
四、CG 岛鉴定	(93)
五、DNA 序列的计算机分析鉴定	(93)
六、扣除杂交	(93)

第十节 人类基因组计划	(94)
一、人类 DNA 序列测定	(94)
二、测序技术的发展	(95)
三、人类基因组序列变异的研究	(95)
四、功能遗传学的研究方法	(96)
五、比较遗传学研究	(96)
六、伦理、法律和社会问题的研究	(96)
七、生物信息学和计算机生物学	(97)
八、遗传学研究专门人才的教育训练	(97)
第四章 复制	(98)
第一节 复制概况	(98)
一、半保留复制	(98)
二、复制起点、方向和方式	(100)
三、DNA 聚合酶与 DNA 聚合反应	(102)
四、复制的基本过程	(103)
五、DNA 复制的半不连续性	(103)
第二节 复制体系	(105)
一、复制体系的鉴定	(105)
二、DNA 聚合酶	(105)
三、DNA 连接酶	(113)
四、螺旋酶	(113)
五、DNA 拓扑异构酶	(115)
六、单链结合蛋白	(116)
第三节 复制的起始	(117)
一、预引发体的形成	(117)
二、复制复合物的改型	(120)
三、引发体的形成	(120)
四、复制体的组装	(121)
第四节 延伸过程	(124)
一、后随链合成的起始	(124)
二、前导链和后随链的协同合成	(125)
三、全酶的循环	(126)
四、冈崎片段的连接	(128)
第五节 复制终止	(129)
一、大肠杆菌 <i>ter-Tus</i> 复合物	(130)
二、抑制机制	(130)
三、复制终止体系的生物学功能	(131)
四、线性 DNA 的末端复制	(131)
第六节 其他原核生物的复制体系	(134)

一、噬菌体 λ 的复制	(134)
二、噬菌体 T7 复制起始	(135)
三、噬菌体 T4 的复制体系	(136)
第七节 其他形式的复制	(137)
一、线粒体的 D 环复制	(137)
二、滚环复制	(141)
第八节 真核生物的复制过程	(142)
一、概况	(142)
二、DNA 聚合酶	(142)
三、SV40 DNA 复制	(144)
四、酵母复制	(147)
五、真核生物复制时的核小体结构	(150)
六、真核生物染色体末端的复制与端粒酶	(151)
第五章 转 录	(155)
第一节 转录酶和转录因子	(155)
一、原核生物的 RNA 聚合酶	(155)
二、真核生物的 RNA 聚合酶	(159)
第二节 启动子	(160)
一、原核生物的启动子	(160)
二、真核生物的启动子	(164)
第三节 终止子	(168)
一、原核生物的终止子	(168)
二、真核生物的终止子	(169)
第四节 转录的机制	(170)
一、转录的起始	(170)
二、转录的延伸	(174)
三、转录的终止	(175)
第五节 转录产物的后加工	(177)
一、原核生物转录产物的后加工	(177)
二、真核生物的转录后加工	(179)
第六节 RNA 的剪接	(182)
一、核基因 mRNA 的剪接	(184)
二、第一类内含子的剪接	(191)
三、第二类内含子的剪接	(194)
四、酵母 tRNA 的剪接	(195)
第六章 蛋白质生物合成	(199)
第一节 遗传密码	(199)
一、遗传密码	(199)
二、密码子与反密码子的相互作用	(200)

第二节 tRNA 的功能	(202)
一、氨酰 tRNA 合成酶	(202)
二、抑制 tRNA	(204)
三、tRNA 可影响可读框	(206)
第三节 核糖体的结构	(207)
一、核糖体的构成	(207)
二、核糖体的装配	(209)
三、核糖体的活性位点	(210)
四、核糖体在蛋白质合成中的作用	(211)
第四节 原核生物的翻译过程	(213)
一、起始	(213)
二、肽链的延伸	(216)
三、合成的终止	(218)
第五节 真核生物的蛋白质生物合成过程	(218)
一、合成起始	(218)
二、肽链的延伸	(222)
三、合成终止	(223)
第六节 蛋白质生物合成初始产物的后加工	(225)
一、肽链中氨基酸残基的化学修饰	(225)
二、肽链 N 端甲硫氨酸或甲酰甲硫氨酸的除去	(225)
三、信号肽的切除	(225)
四、肽链的折叠	(226)
五、切除前体中功能不必需肽段	(226)
六、二硫键的形成	(227)
七、多肽链 N 端和 C 端的修饰	(227)
第七章 原核生物基因表达调控	(229)
第一节 概述	(229)
第二节 操纵子	(231)
一、乳糖操纵子的结构	(231)
二、小分子诱导物对阻抑蛋白活性的影响	(232)
三、操纵子突变	(234)
四、阻抑蛋白作用机制	(237)
五、蛋白质与 DNA 的特异结合作用	(241)
六、色氨酸操纵子控制模式——多基因座同时阻抑	(243)
七、正调控和负调控	(244)
八、分解代谢产物阻抑作用对启动子的正调控	(246)
第三节 转录后加工的调控	(249)
一、经 mRNA 切割进行的调控	(249)
二、通过切割释放原核和真核 rRNA	(250)

第四节 翻译水平的调控	(252)
一、翻译过程中的自体调控	(252)
二、应急调控	(256)
三、弱化作用	(258)
四、小 RNA 分子调节翻译	(261)
第八章 真核生物基因表达调控	(264)
第一节 概述	(264)
第二节 真核生物基因转录调控	(264)
一、基因转录的顺式调控元件	(264)
二、通用调控中的调控效应元件	(267)
三、DNA 结合结构域	(269)
四、锌指基序——一种 DNA 结合结构域	(271)
五、类固醇受体的几个独立结构域	(272)
六、结合相关靶 DNA 的同源域	(275)
七、螺旋-环-螺旋结构	(276)
八、亮氨酸拉链结构	(278)
九、基因激活占先模型的动力学	(280)
十、基因表达与去甲基化的关系	(281)
十一、甲基化确定印记	(281)
第三节 mRNA 前体的可变剪接	(283)
一、可变剪接的方式	(283)
二、可变剪接的调控机制	(283)
三、反式剪接	(284)
第四节 RNA 编辑	(285)
一、核苷酸的替换	(285)
二、可读框的改变	(286)
三、向导 RNA	(286)
第五节 mRNA 稳定性的调控	(286)
第六节 翻译的调控	(287)
一、翻译因子磷酸化调控	(287)
二、酵母 GCN4 mRNA 翻译的调控	(288)
三、转铁蛋白 mRNA 翻译的调控	(289)
第九章 遗传重组	(290)
第一节 概述	(290)
第二节 同源性重组	(292)
一、同源性重组是重要而复杂的过程	(292)
二、进行同源性重组的基本条件	(292)
三、同源性重组的分子模型	(293)
四、联会复合体	(298)

五、基因转换	(300)
第三节 大肠杆菌重组的分子基础	(302)
一、 <i>Chi</i> 位点和 RecBCD 核酸酶	(303)
二、RecA 蛋白和 Holliday 连接体的形成	(304)
三、Ruv 和 RecG 蛋白和 Holliday 连接体的拆分	(306)
第四节 DNA 的拓扑学	(308)
第五节 位点特异性重组	(310)
一、 λ 噬菌体 DNA 的整合与切除	(311)
二、 λ 噬菌体 DNA 的整合机制	(312)
第六节 异常重组	(314)
一、末端连接	(314)
二、链滑动	(315)
三、二级结构促进异常重组	(318)
第十章 转 座	(322)
第一节 概述	(322)
第二节 转座子的分类	(323)
一、插入序列	(324)
二、复合型转座子	(325)
第三节 转座发生的机制	(327)
一、三种不同类型的转座	(328)
二、转座的共同中间体	(330)
三、复制型转座的基本过程	(332)
四、非复制型转座	(333)
五、TnA 的转座	(334)
六、Tn10 的转座	(335)
第四节 玉米的转座元件	(337)
一、玉米的控制元件	(337)
二、玉米的转座子家族	(339)
三、 <i>Spm</i> 元件影响基因表达	(341)
第五节 果蝇的转座元件	(342)
第六节 反转录病毒和反转座子	(345)
一、概述	(345)
二、反转录病毒和反转座子	(346)
三、反转座子的分类	(353)
第十一章 DNA 的重排和扩增	(362)
第一节 概述	(362)
第二节 酵母接合型的转变	(363)
一、酵母的接合型	(363)
二、酵母接合型的转变	(366)

三、接合型相关基因的抑制与活化	(369)
四、接合型转变的机制	(371)
五、 <i>HO</i> 基因表达的调控	(373)
第三节 锥虫抗原的变异	(374)
一、锥虫的表面抗原	(374)
二、锥虫表面抗原的变异	(375)
第四节 DNA 的扩增	(378)
一、基因组某些序列的扩增	(378)
二、引入外源性 DNA 到活细胞和动物体内	(380)
第十二章 免疫多样性产生的机制	(386)
第一节 概述	(386)
一、免疫球蛋白形成的理论	(386)
二、免疫球蛋白的变异性	(387)
第二节 免疫球蛋白基因的重组和体细胞突变	(390)
一、轻链基因 V 和 J 片段的重组	(390)
二、重链基因 V、D 和 J 片段的重组	(392)
三、V、D 和 J 基因两侧的序列指导基因片段的连接	(392)
四、V、D 和 J 基因片段的连接部位可以有轻度变化	(394)
五、体细胞突变	(396)
第三节 免疫球蛋白重链恒定区基因	(397)
一、免疫球蛋白类型的转换	(398)
二、膜型和分泌型免疫球蛋白的产生	(399)
三、免疫球蛋白产生的调节	(399)
第四节 T 细胞抗原受体基因	(402)
一、T 细胞抗原受体基因	(402)
二、TCR 多样性的程度	(404)
第十三章 DNA 损伤、修复和基因突变	(405)
第一节 DNA 损伤	(405)
一、自发性损伤	(405)
二、物理因素引起的损伤	(406)
三、化学因素引起的 DNA 损伤	(407)
第二节 DNA 修复	(408)
一、切除修复	(409)
二、直接(回复)修复	(412)
三、错配修复	(413)
四、交联修复	(414)
五、双链断裂修复	(414)
六、转录和修复	(414)
七、修饰和限制系统	(415)

八、大肠杆菌的挽回系统	(421)
九、SOS 系统	(423)
十、与修复有关的人类疾病	(425)
第三节 基因突变	(426)
一、突变的命名和表示方法	(426)
二、突变分类	(427)
三、基因突变的后果	(430)
四、基因突变方法在研究中的应用	(434)
第十四章 遗传与进化	(438)
第一节 遗传变异与进化	(438)
一、遗传变异的起源	(439)
二、基因突变与进化	(439)
三、染色体畸变与进化	(440)
第二节 DNA 的进化变异	(442)
一、DNA 的含量与进化机制	(442)
二、DNA 重复序列的进化	(444)
三、卫星 DNA 的等级结构及其起源和进化	(445)
四、“无功能” DNA	(448)
五、DNA 序列插入和基因调控的进化变异	(448)
第三节 基因的分子进化	(450)
一、基因重复对基因进化的影响	(450)
二、外显子重排对基因进化的影响	(452)
三、不均等交换对基因进化的影响	(452)
第四节 基因组的起源和进化	(454)
一、核（类核）基因组的结构与进化	(454)
二、线粒体基因组的结构与进化	(456)
三、展望	(458)
第五节 分子进化	(459)
一、血红蛋白的分子进化	(459)
二、细胞色素 c 的进化	(461)
三、催乳激素的进化	(462)
四、核糖体 rRNA 的分子进化	(462)
第六节 群体遗传与进化	(463)
一、进化理论	(464)
二、进化的机制	(467)
三、物种的形成	(468)
第七节 展望	(469)
一、人类进化	(470)
二、生物进化工程	(471)
三、进化研究的新理论对生物进化工程的影响	(474)
汉英对照索引	(477)

第一章 遗传的细胞学基础

第一节 原核生物和真核生物^[1~24]

一、原核生物和真核生物的概念

根据细胞的结构和遗传物质在细胞内的分布,可将生命有机体划分为原核生物和真核生物两大类。原核生物的细胞没有真正的细胞核,遗传物质存在于整个细胞之中,有时虽然有相对集中的核区,但并无核膜围绕。真核生物的遗传物质集中在有核膜包围的细胞核中,并与特定的蛋白质相结合,经过一定的等级结构形成染色体。原核生物的遗传物质只以裸露的核酸分子方式存在,虽与少量的蛋白质结合,但没有真核生物染色体那样的等级结构。习惯上,原核生物的核酸分子也称为染色体。

某些有机体,如噬菌体和病毒,既不是原核生物,也不是真核生物。它们是一种超分子的亚细胞生命形式,它们的繁殖必须在宿主体内进行,因而其遗传机制与宿主密切相关。

二、原核细胞与真核细胞的区别

原核生物与真核生物在细胞结构、功能及遗传、变异、分化等方面具有明显的差异。原核生物是单细胞的,但单细胞生物并非都是原核生物。例如单细胞酵母菌的蛋白质合成与单细胞大肠杆菌的蛋白质合成方式迥然不同,而与极其复杂的高等动物相似,因而酵母菌是真核生物。单细胞生物(原核或真核)具有自身存活及繁殖所需的全部功能,其功能依靠单个细胞来完成,而多细胞有机体(真核生物)则需通过不同组织和器官、不同细胞的协作来完成各种功能。

原核细胞与真核细胞的差异主要有以下几点:

(1) 细胞结构 原核生物的细胞结构具有肽聚糖细胞壁,真核生物不具有这样的细胞壁;在胞质内,原核细胞与真核细胞内均含有核糖体,但其核糖体的分子结构有很大差异,其余细胞器如线粒体、叶绿体(植物)、高尔基体、内质网等存在于真核细胞中而原核细胞中没有;在细胞核结构方面,真核生物具有完整的细胞核结构,原核生物却不具有核膜和核仁。

(2) 遗传物质的组织 原核生物只有一条染色体,而真核生物一般有一条以上的染色体;从遗传组织方面,真核生物的遗传物质与特定组蛋白结合,并经过严格的等级结构而形成染色体,原核生物的遗传物质是裸露的核酸分子或与少量特殊蛋白质结合,且没有核小体结构;在遗传物质的交换与重组方面,真核生物通过雌雄配子融合形成合子并通过细胞分裂来完成遗传物质的交换和重组,而原核生物只是通过质粒介导来实现单向的遗传物质的交换和重组。

(3) 细胞的其他功能 由于原核细胞无溶酶体,因此不能通过吞噬和胞饮作用来进行异物的消化作用;原核细胞的电子传递部位在细胞膜,而真核细胞的电子传递部位在线粒体膜;另外真核细胞内具有胞质流动而原核细胞则没有。

上述差异只是原核细胞与真核细胞在细胞水平的差别,在分子水平,原核细胞与真核细胞还具有明显的不同,如基因的序列组织、遗传物质的复制以及基因的结构、表达方式、产物修饰、调控等方面均各有特点,具体内容见有关章节。

三、原核生物和真核生物的起源

虽然原核细胞和真核细胞在细胞水平和分子水平上具有明显的差异,但所有有机体,不管是真核生物还是原核生物,以及单细胞生物或多细胞生物,都是从原始细胞(primitive cell, progenote)进化而来。虽然现在人类对生命进化的早期阶段还缺乏了解,但是作为生命起源的原始细胞,至少有两点我们可以肯定:

- 1) 必须具有某种形式的自我复制材料(也许是核酸),来保证细胞完成自我复制的整个过程。这种材料后来进化成具有遗传信息的遗传物质。
- 2) 必须具有包被材料,使含有遗传信息的物质及原始细胞的其他成分保留在一定的范围内,以防止它们扩散到原始液质(primeval soup)中,这种包被后来进化成为细胞膜以及细胞内的其他膜系统(核膜、内质网、高尔基复合体等)。

另外从遗传物质的本质(核酸)及遗传信息表达的基本路线(复制、转录、翻译)来看,原核生物与真核生物是完全相同的。因此当描述两种生物遗传信息的传递如何保证两者细胞的遗传一致性时,我们可以认为,尽管真核生物遗传信息阅读具有许多复杂步骤,但两者在进化过程中遵循了相同的遗传法则。

四、生物进化的二界论与三界论

原核生物和真核生物的二界论分类方法,是比较经典的分类方法。两界论认为所有生命均可划分为原核生物和真核生物,而且认为今天的原核生物更接近于祖先(原始细胞),因而真核生物是从古代真核生物进化而来的。在这一步步的进化过程中,关键的步骤是核膜的出现,细胞壁的消失,细胞体积的增大以及细胞器的获得等。

然而自 20 世纪 70 年代后期开始,两界论受到了极大的挑战,它可能会逐渐被三界论所取代。三界论并不否认原核生物和真核生物的划分,只是由于某些事实并结合分子生物学上的新发现,对生命进化提出了新的见解。

在原核生物各种属中,发现了许多巨大的差异。首先在生活环境上有巨大的差异。如一种嗜热嗜酸菌(*Sulfolobus*)能够生活在 90℃ 的水中和强酸(pH 2)的环境中,有一种嗜盐菌(*Halobacterium*)需生活在饱和盐水中。其次在代谢方面也有很大的差异。如兼性厌氧菌有无氧气均能生存,而绝对厌氧菌在有空气时是不能生存的。在氧化磷酸化过程中,有些细胞通过无氧酵解和有氧的氧化磷酸化来供能,食物中的氢原子被用来还原氧而成为水,而厌氧的甲烷菌则用氢来还原二氧化碳生成甲烷来产生能量,硫细菌则用氢来还原硫成为硫化氢来供能。而且,在分子水平上,各种属的原核生物也存在着很大差

异。

1969年C.Woese研究了各种古细菌的16S rRNA的序列，并根据16S rRNA的序列来确定各种生物间的亲缘关系。由于各种生物都有16S rRNA，而且含量丰富，易于分析，在进化过程高度保守，与其他方法相比较（如细胞色素c，各种生物间有的缺乏，有的差别太大无法分析），有着很多的优势。到1977年，由于数据的积累和系统树的建立，C.Woese提出了三界论，即原核生物应当分为两界：古细菌(archaeabacteria)和真细菌(bacteriota)，这两界彼此不同，就像它们不同于真核生物一样。三者都起源于共同的祖先。三界论开始提出时，遭到许多生物学家的怀疑与反对，然而Woese却不断完善他的16S rRNA系统树，同时积累其他生物学证据，现在，Woese的三界论，越来越受到生物学家的重视。

在逐渐被接受的 Woese 系统树中, Woese 提出真细菌是第一个从古细菌和真核生物总干上分化出来的分支(图 1-1)。尽管古细菌与真细菌在表型、缺核、基因组织及代谢途径方面有明显的相似性,但真核生物与古细菌在分子进化上也有很大的共同性。真核生物与古细菌复杂多样的分子加工机制中的共同因素(如转录过程和泛素指导的蛋白水解作用)也支持了上述进化关系。Grarrett 等于 1994 年报道了古细菌 rRNA 内含子(intron)具有编码持家内切酶的功能。核仁纤维蛋白是一种在真核生物中与小核 RNA 有关并指导 rRNA 加工和甲基化的蛋白质,它在古细菌中的发现,暗示了真核生物与古细菌在 RNA 加工方面也具有共同性,并与真细菌有所差异。另外, Malene 于 1997 年指出在 tRNA 内含子剪接方面,两者的内含子从组织形成及剪接机制方面也是非常相似的。

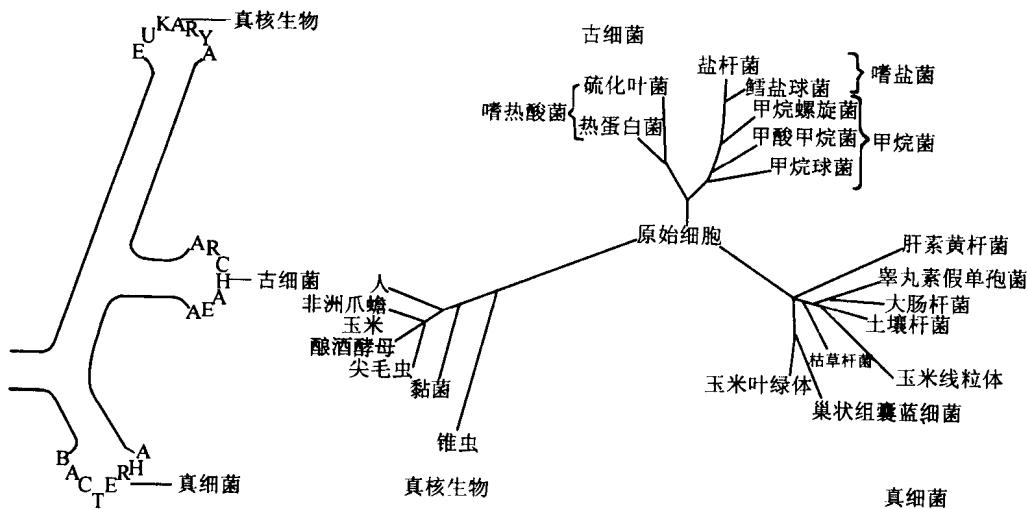


图 1-1 生物进化的途径和基于 16 S rRNA 序列分析的 Woese 系统树

随着分子生物学的发展和新证据的不断发现,生命进化的基本途径将会越来越清楚地展现在人们面前。