

细胞在生命进化历史中的发生

——真核细胞的起源——

李靖炎 著

科学出版社

细胞在生命进化历史中的发生

——真核细胞的起源——

李靖炎 著

科学出版社

1979

内 容 简 介

本书阐述了研究真核细胞的起源的方法和观点,比较了前核生物与真核生物的异同,并根据现代细胞学、微生物学和分子生物学等学科中有关的资料,分别探讨了染色体、核膜与内质网、核仁、线粒体、叶绿体等在历史上发生的具体过程。同时对它们各自进化形成的动力问题进行了分析。可供细胞学、微生物学、进化论、遗传学、分子生物学等学科的研究和教学工作者,以及从事自然辩证法研究的哲学工作者参考。

细胞在生命进化历史中的发生

——真核细胞的起源——

李靖炎 著

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

上海商务印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1979年5月第一版 开本:787×1092 1/16

1979年5月第一次印刷 印张:15 1/4

印数:0001—15,370 字数:351,000

统一书号:13031·935

本社书号:1322·13—10

定价:1.60元

目 录

第一章 细胞的起源问题	1
第一节 问题的提出	1
第二节 问题的困难所在及解决的途径	4
第三节 对已有的一些假说的评论	6
摘要	10
参考文献	11
第二章 真核细胞和它们与前核生物的亲缘关系	13
第一节 细胞的概念, 真核生物与前核生物	13
第二节 真核细胞的一致性与各种前核生物的一致性	14
第三节 真核细胞的根本标志	16
第四节 真核细胞与前核生物的亲缘关系的分子生物学证据	19
第五节 真核细胞来自于前核生物的古微生物学证据	22
摘要	26
参考文献	27
第三章 前核生物的染色质结构	29
第一节 细菌的染色质体	29
第二节 类胸膜肺炎病原体生物的染色质结构	32
第三节 放线菌的染色质结构	33
第四节 蓝藻的中央质	34
摘要	36
参考文献	36
第四章 从前核生物的染色质体向真核生物的染色体的过渡	40
第一节 染色质体与染色体之间的差异	40
第二节 涡鞭毛虫类(甲藻类)的染色体	41
第三节 从涡鞭毛虫类的染色体向一般的染色体的过渡	47
第四节 典型染色体进化形成的途径	53
摘要	55
参考文献	56
第五章 核分裂方式的进化	59
第一节 前核生物的子染色质体的分离机理	59
第二节 几种有启示意义的核分裂过程	60
第三节 有丝分裂的起源	68
第四节 关于中心粒在有丝分裂过程中的作用	70
摘要	73
参考文献	74
第六章 核膜的进化形成	76
第一节 前核生物的内膜结构对我们的启示	76

第二节 细胞中核膜、内质网与细胞膜的联系	78
第三节 核膜在有丝分裂过程和核膜修复过程中的发生	80
第四节 核膜的机能与核膜进化形成的必然性	81
第五节 对于核膜的进化形成过程的总的分析	86
摘要	89
参考文献	90
第七章 核仁的起源问题及核仁的结构与机能	93
第一节 解决核仁起源问题的途径	93
第二节 核仁的结构	95
第三节 核仁的根本机能——核糖体的制造	103
摘要	105
参考文献	106
第八章 核仁组织者的起源	108
第一节 前核生物和真核生物的核糖体与核糖体核糖核酸	108
第二节 真核生物的核糖体核糖核酸的制造	109
第三节 核仁组织者与核糖体核糖核酸的合成样板	112
第四节 前核生物的核糖体核糖核酸的制造及其合成样板	120
第五节 关于核仁组织者的起源的推测	125
摘要	127
参考文献	128
第九章 真核生物的核糖体制造方式的起源	133
第一节 真核细胞中核糖体的制造	133
第二节 细菌的核糖体的制造	135
第三节 真核生物的核糖体制造方式的起源	136
摘要	137
参考文献	138
第十章 核仁粒子与核仁核糖核酸纤维的起源问题	140
第一节 核仁内的蛋白质合成	140
第二节 核仁内蛋白质合成的可能机理	146
第三节 核仁的起源假说	149
摘要	150
参考文献	151
第十一章 从核仁在细胞中的发生看核仁的起源	154
第一节 有丝分裂过程中核仁的发生与前核仁小体	154
第二节 前核仁小体的诸构成成分的发生	157
第三节 胚胎发育过程中的前核仁小体	159
第四节 核仁发生过程的阶段划分问题	162
第五节 从典型有丝分裂过程中核仁的发生看低等真核生物的核仁增殖方式	163
摘要	166
参考文献	167
第十二章 细胞核进化形成的动力	169
第一节 生物结构进化的根本原因——生物结构与它们的机能任务之间的矛盾	169

第二节 从结构与机能的矛盾看细胞核的进化形成·····	174
摘要·····	177
参考文献·····	178
第十三章 叶绿体和线粒体的内共生起源学说 ·····	179
第一节 叶绿体和线粒体在进化上来源于胞内共生的前核生物·····	179
第二节 叶绿体和线粒体的连续性·····	184
第三节 叶绿体和线粒体有自己的基因组·····	186
第四节 叶绿体和线粒体内进行着前核生物型的蛋白质合成·····	192
第五节 叶绿体和线粒体的内膜与外膜的起源·····	205
第六节 胞内共生的蓝藻和介于胞内共生蓝藻与叶绿体之间的生物结构·····	211
第七节 关于线粒体的先祖·····	217
第八节 叶绿体生活在异种生物的细胞质中的能力以及它们的离体培养实验·····	221
第九节 应该如何看待叶绿体和线粒体的内共生起源过程·····	224
摘要·····	226
参考文献·····	229
结束语 ·····	237

第一章 细胞的起源问题

第一节 问题的提出

(一)

自然科学的历史,整个地看,是唯物主义和辩证法逐步战胜唯心主义和形而上学的历史。在这一历史中充满着两种世界观激烈而又复杂的斗争,特别是在一些重大的发现和重大问题的解决上,例如,生命的起源和细胞的起源问题。

上一世纪细胞学说的提出,是自然科学和唯物主义的一个伟大的胜利。伟大导师恩格斯在《自然辩证法导言》中指出:“由于核和膜的形成而产生了第一个细胞,但是随着第一个细胞,也就提供了整个有机界形态构成的基础。”但是细胞病理学的奠基者魏尔啸,早在上一世纪提出细胞国家的理论的同时,就提出了“细胞只能来自于细胞”的说法,即细胞的起源是不可知的。

与他针锋相对,热情奔放的达尔文主义战士、自然科学的唯物主义者海克尔¹⁾,凭借于当时对于细胞和前细胞生物的极其粗浅的认识和对于达尔文的进化观念的确信,断言细胞是从比细胞更简单的前细胞生物合乎规律地进化而来的。他在1868年所提出的细胞起源于原生物(monera)²⁾的假说,得到了恩格斯的很大重视。这一点我们从《反杜林论》、《自然辩证法》等伟大著作中都可以清楚地看出来。

由于一百年前人们对于细胞及其生命活动的认识是极其粗浅的,因此海克尔关于细胞的起源的假说,用今天的眼光看起来不免是粗陋至极的。但是我们应该强调的是它的健康正确的唯物主义的实质。他认为细胞是从比细胞简单的没有细胞核的活体进化而来的,这种进化也并不是什么神秘而不可思议的事件,而只不过是生命进化过程中的一种合乎规律的必然发展而已。他的这种观点跟他坚持自然科学的唯物主义是分不开的。正是因为他勇敢地坚持了唯物主义,他的《宇宙之谜》一书才会“每一页对于整个教授哲学和神学的‘神圣教义’说来,都是一记耳光”,以至如列宁所说的,把“干枯在僵死的经院哲学上的木乃伊”们打得“两眼冒火”,“咆哮如雷”。无论从今天的知识水平上看起来他的假说是如何的粗陋,比起现代科学工作者中间的那些认为细胞的起源问题不可能解决的不可知论者和那些认为这种问题“太不实际”的人们来,他至今仍然是远远地站在前边的。

¹⁾ 海克尔(Ernst Haeckel, 1834~1919, 或译作赫克尔),自然科学的唯物主义的杰出代表,对于唯心主义哲学给过沉重的打击,列宁对此给予了很高的评价。同时列宁也指出他完全不懂历史唯物主义,因此他在涉及到社会问题的时候,就发表了不少荒谬言论。列宁肯定了卓越的马克思主义者梅林对海克尔所作的评价:“海克尔是唯物主义者和一元论者,但他不是历史唯物主义者,而是自然科学唯物主义者。”

²⁾ 原生物(monera),包括细菌、蓝藻和实际上并未找到的没有细胞核的“原始变形虫”。Monera一般译作“无核原生物”。这个词现代生物学也还在使用,例如L. Margulis (1970)和其他一些人就把前核生物列为“Monera界”。马君武将之译为“胶液生物”、刘文典则音译为“摩内拉”。

由于时代的限制,海克尔没有,也不可能,真正地解决细胞起源的问题。其后在二十世纪初,原生动物学家 Minchin 在科学已有进一步发展的基础上,提出了一个新的较为完善一些的假说,但是也同样没有真正地解决问题。

由于问题未能真正地解决,因此在唯心主义者和僧侣主义者们的面前,唯物主义者只能坚持自己的进化论的信念,坚信细胞是生命进化的产物,却无法给“细胞只能来自于细胞”的观点以直接的强有力的驳斥。

在本世纪的三十年代至五十年代初,O. B. 勒柏辛斯卡娅试图用实验的方法,直接了当地证明细胞可以从非细胞的生活物质发展而成^[1]。但是由于所走的道路不对,细胞的起源问题并没有得到解决,反而为信仰主义者钻了空子。他们为了歪曲、污蔑和全面地攻击马克思主义的辩证唯物主义世界观,甚至利用她的失败作为把柄之一^[2]。

围绕着细胞的起源问题,唯物主义和唯心主义至今仍然在进行着针锋相对的斗争。尽管六十年代以来细胞学及其相邻学科的巨大发展已经为细胞起源问题的实际解决创立了必要的前提,尽管细胞中的叶绿体和线粒体的起源问题已经基本上得到解决,但是在资本主义国家仍然还是有人坚持细胞在进化上也只能来自细胞的论调。甚至到了七十年代,还有人企图论证前核生物是由真核生物退化而成的(见第二章第五节)。因此,尽管科学已经取得了巨大的进展,围绕着细胞起源问题的斗争并没有停歇,细胞的起源问题在今天仍然还是一个有待于解决的问题。所不同的只是,在今天这个问题已经有可能得到具体的解决。

(二)

解决细胞的起源问题不仅在发展辩证唯物主义的自然观,在与唯心主义作斗争上有重要意义,而且对于细胞学本身的发展来说也有重大的意义。列宁在《论国家》一文中曾经指出:为了用科学的眼光观察问题,“最可靠、最必需、最重要的就是不要忘记基本的历史联系,要看这一现象在历史上怎样产生,在发展中经过了哪些主要的阶段,并根据它的这种发展去考察它现在是怎样的。”列宁在这里具体所指的虽然是社会科学方面的问题,但是这显然是辩证地认识一切事物的有普遍意义的方法。具体到生物学的研究上,也就是必须有发展进化的观点。正是因此,列宁才会指出,是达尔文“第一次把生物学放在完全科学的基础上”²⁾。按照列宁的教导,为要较深刻地认识细胞及其生命活动,就不可忘记它们的“基本的历史联系”,就要从细胞“在历史上怎样产生”,“在发展中经过了哪些主要阶段”等方面去进行考察,并且从细胞的历史发展的角度上去考察它们“现在是怎样的”。

但是应该指出,虽则进化论的思想早已渗入了生物学的各个领域,但是它在细胞学领域中所起的作用是非常不够的。造成这种状况的原因,首先是认识细胞的历史发展的困难性。实际上,在对细胞的起源有一个基本的了解以前,要对各种具体的细胞学现象作历史的考察,常常是不可能的。其次则是人们头脑中的形形色色的唯心主义和形而上学思

¹⁾ 就在七十年代,在美国的加利福尼亚州,达尔文主义者还不得不跟反动的神学家们进行一次激烈的论战,因为后者们宣称,在科学教科书中写上人是进化来的,就侵犯了他们的公民权利。他们要求在科学教科书中必须用同等的篇幅写上上帝如何在创世的第六天创造了人,此外还要写上进化论不过是“若干种可能性中间的一种”而已^[3]。

²⁾ 列宁:《什么是“人民之友”》,《列宁全集》,第1卷,人民出版社1955年版,第122页。

想,例如认为细胞没有发展历史,没有自身的个体发育,细胞的起源不可知等等。细胞起源研究的困难性加强了不可知论的思想;反过来,这种不可知的思想本身又正是解决细胞起源问题的最主要的主观障碍。

如果我们哪怕是初步地解决了细胞的起源问题,也就会给予不可知的思想以沉重的打击,也就会鼓舞人们更有信心地从细胞及其生命活动的历史发展去考察它们的现状。早在六十年代初就有人提出了建立“进化细胞学”的必要^[4],但是离开了细胞起源问题的研究,所谓进化细胞学,几乎就只是一句空话。

在工作方法上,列宁曾反复地强调:“要善于识别和用全力抓住事变发展的历史链条中的关键性的环节,以便抓住整个链条,并稳稳地过渡到下一个环节。”^[1]在细胞学发展的一定阶段,细胞的起源问题也就将是这样一种关键性的环节。这个问题的解决不仅有赖于细胞学的各个分科以至相邻的学科的发展,而且会反过来向细胞学的各个分科以及相邻的学科提出一系列的问题和要求,从而推动它们的发展。这也就是说,细胞起源的研究决不是一种脱离科学发展大局的狭隘的钻牛角尖的工作。

(三)

恩格斯曾经指出,在已经知道存在有原生物以后,如果还企图让细胞直接从无生命的物质中产生出来,那是不行的。同样地,在今天,当我们已经知道细菌、放线菌、蓝藻等原核生物都已经具有相当复杂的结构以后,我们也就不能再设想细胞可以直接从某种均匀无结构的原生质小体进化而来。因此,关于细胞的起源问题正确的提法只能是:细胞怎样,并由于什么缘故,从已经具有一定的复杂结构的前细胞性的生物进化而来;它们的各种胞器是怎样和由于什么缘故,从它们各自的前身结构进化而来。这就是说,细胞的起源问题其实是跟脊椎动物的起源问题、鸟类的起源问题、被子植物的起源问题、纤毛虫类的起源问题等等是相似的,而跟生命的起源问题有所不同。明确这一点,对于我们寻找解决问题的途径有很大的关系。

细胞起源问题的具体解决,在上一世纪是不可能的,在本世纪的上半纪,条件也不成熟。从本世纪五十年代开始,电子显微镜超薄切片和其他的一系列新技术在细胞学的各个领域广泛地得到了应用,特别是从六十年代开始,细胞学逐步走向了分子水平,于是具体地解决细胞起源问题所必需的客观前提,也就逐步地建立起来了。今天细胞学及其相邻学科(如生物化学)的发展,已经达到了这样一个地步,只要能够有计划地进行探讨,细胞的起源问题就可以得到一种基本上的解决,其可靠的程度将不会亚于我们对于多细胞动物的起源问题、脊椎动物的起源问题等的解决,而且很可能会超过。

然而为了要能够有计划地进行研究,首先就必须对目前已知的有关细胞与前细胞性的生物的大量零散、不系统、不完全、不全面(对于细胞起源问题的研究而言)的事实进行分析。恩格斯指出:“不论在自然科学或历史科学的领域中,都必须从既有的事实出发,……不能虚构一些联系放到事实中去,而是要从事实中发现这些联系,并且在发现了之后,要尽可能地用经验去证明。”^[2]这样分析整理的结果,将有可能提出一个比较完整周

^[1] 列宁:《列宁全集》,第5卷,第473页,人民出版社。

^[2] 恩格斯:《反杜林论旧序》,《马克思恩格斯全集》第20卷,人民出版社1971年版,第387页。

密的假说,提出可供实验检验的具体设想并指出有待去搜寻的具体资料。做到了这一步,也就可以在下一步有计划地进行实验和搜求事实,以便进一步地发展或修正已经提出来的假说。也只有这样,在研究细胞的起源问题时才不致于茫然不知所措。关于假说在自然科学的发展中的重大意义,是恩格斯早就很明确地指出了的:“只要自然科学在思维着,它的发展形式就是假说”¹⁾。

“当着某一件事情(任何事情都是一样)要作,但是还没有方针、方法、计划或政策的时候,确定方针、方法、计划或政策,也就是主要的决定的东西。”在目前,分析综合已知的事实,提出尽可能周密完整的假说,以便有计划地开展实验研究,并通过科学的实践检验,修正和发展这种假说,这在当前细胞起源问题的研究上是有决定性意义的工作。这也就是坚持从既有的事实出发,不去走唯心主义的自然哲学的道路。

第二节 问题的困难所在及解决的途径

毛主席教导我们:“有些同志不愿意多想困难。但是困难是事实,有多少就得承认多少,不能采取‘不承认主义’。我们要承认困难,分析困难,向困难作斗争。”这是对待困难的唯一正确态度。

在具体地研究某一类生物的进化来源问题时,通常可以采用这样一些方法:古生物学的方法、胚胎学的方法、比较解剖学的方法。但是在把这样一些通常行之有效的方法应用来解决细胞的起源问题时,都发现是有很大的困难的。

首先,似乎很难设想古生物学如何能对细胞起源的研究作出贡献。在进化来源问题的研究上,当古生物学的方法无能为力时,胚胎学的研究往往能作出卓越的贡献。但是对于解决细胞的起源问题来说,胚胎学的方法似乎也是行不通的,因为按照流行的观念,细胞本身是没有什么个体发育过程可言的。最低等的单细胞生物也是以分裂的方法来进行增殖。O. B. 勒柏辛斯卡娅(O. B. Лепешинская)曾设想,在多细胞生物体内会出现“非细胞活质”,它们可以发育成为细胞,从而重演细胞在历史上的进化形成过程^[1]。但是科学的实践迄今并未能证明这种设想。

最后还有比较解剖学的方法。这种方法的有效性,在很大程度上依赖于供作比较的材料。在找不到介于前核生物与单细胞的真核生物之间的过渡类型时,拿现存的各种前核生物与单细胞真核生物作纯形态学的比较,是很难期望能够解决细胞的起源问题的。

这样一来,细胞在生命进化历史中的发生,似乎成了一种令人茫然不知所措的问题,不知道应该从何着手。

毛主席教导我们:“人类总得不断地总结经验,有所发现,有所发明,有所创造,有所前进。停止的论点,悲观的论点,无所作为和骄傲自满的论点,都是错误的。”斯大林指出:“世界上没有不可认识之物,而只有现在尚未认识,但将来却会由科学和实践的力量揭示和认识之物。”²⁾在细胞的起源问题上陷入悲观失望,止步不前和无所作为,是根本错误的。大略地分析一下目前科学所已经掌握的事实,就可以发现,细胞起源的问题实际上并不是无从着手去研究的。

¹⁾ 恩格斯:《自然辩证法》,人民出版社1964年版,第251~252页。

²⁾ 斯大林:《辩证唯物主义与历史唯物主义》《苏联共产党(布)历史简明教程》,人民出版社1954年版,第148页。

关于真核细胞与各种前核生物的亚显微结构的研究,已经积累起了相当数量的资料,从而使我们有对它们进行亚显微的比较形态学研究。

有关各种前核生物与低等真核生物的显微与亚显微的细胞化学研究也能为细胞起源问题的解决提供一些资料。例如有关染色质结构中的组蛋白的研究,就为我们认识染色体的进化来源提供了线索。

对于前核生物与真核生物所共有的某些大分子,例如细胞色素 c 、tRNA、5S RNA等,就已经有人从分子的结构上进行了比较研究。这种“分子的比较解剖学”工作,虽然作得还不够多,但是已经为前核生物与真核生物之间的亲缘关系的存在,提供了确凿的证明(见第二章)。今后这方面的研究无疑还会对细胞起源问题的解决,作出更多的贡献。

近年来有关生物的一些最基本的生命活动(例如蛋白质的合成、核糖体的建造等等)的动作原理的分子生物学研究,已经使得我们有可能把前核生物的和细胞的相应的动作原理(活动机理)加以对比。通过这种对比,既可以使我们了解到,在细胞的进化形成过程中,这些最基本的生命活动机理的变化;同时这也就使得我们有可能找到细胞中与这些基本的生命活动相关的诸细胞器进化形成的关键。例如,我们就可以从核糖体的制造方式的变化中认识核仁的进化形成(见第九章)。

五十年代末和六十年代有关涡鞭毛虫类(甲藻类)的细胞学和细胞化学研究表明,它们正就是一些介乎于前核生物与一般的单细胞真核生物之间的“活化石”。关于它们的研究,已经为我们了解细胞核的进化形成提供了一系列重要的事实(见第四章第二节)。

以为古生物学的研究对于细胞起源问题的解决不会有什么帮助,其实只是一种错觉。事实上,古微生物学的研究已经对此作出了重要的贡献(参看第二章第五节)。而且可以期望,今后能够作出更大的贡献来。

在现存的前核生物中间,也已经发现了一些在认识细胞的进化形成上可能有较大意义的种类,例如大卵硫细菌 *Thiovulum majus* (见第六章第一节)。为了能够更多地找到这样的种类,就需要在现存的前核生物中间有意识地进行更为广泛的搜寻。除此而外,对于已知的种类,也需要进行更为深入和全面的研究。

前面已经指出,按照流行的观念,细胞由于是靠分裂来进行增殖的,因此是没有什么个体发育过程可言的。但是应该说,实际上并不是如此。细胞的有丝分裂并不是真的没有细胞个体发育的因素,最明显的是,在此过程中可以看到子核的形成,此外往往还可以看到鞭毛等胞器的发育。典型的有丝分裂实际上也可以看作是两个子细胞在母细胞所留下的基础上发育形成的过程。这主要是从核的发育来看的。母细胞的细胞核,作为具有特定的结构与机能的胞器来说,在有丝分裂的前期末了就已经破坏消失了;有丝分裂的中期和后期是没有严格的形态学和生理学意义的真正的细胞核的。这时细胞事实上是处于一种类似于前核生物的状态中。它们象前核生物一样,染色质结构直接为原生质所包围,而没有真正的具有核膜、核液与核仁的细胞核。因此,严格地说,两个子细胞是在有丝分裂的末期,随着新的子细胞核的发育形成而形成的。在五十年代时,作者曾依据着这种理解,结合着当时对于前核生物的染色质结构的认识,提出了一种有关细胞核的进化形成过程的设想^[5]。

有人反对有丝分裂过程具有细胞的个体发育意义的观点。他们指出,在有丝分裂的中期和后期,线粒体和叶绿体依然都还存在,而这些胞器在前核生物体内是不存在的,因

此细胞在这两个时期并没有回复到前细胞状态^[6]。这曾经是一个很有力的论据。但是在今天,在我们已经基本上弄清楚了这两种胞器的进化来源以后,这个论据已经不能成立了。既然这两种胞器是来源于在细胞内共生的异己的前核生物(见第十三章),那么它们的存在与否,与细胞是否回复到了类似前核生物的状态,是没有关系的。

如果我们承认细胞的有丝分裂过程有细胞的个体发育的意义,那么我们就有可能依据有丝分裂过程中核膜与核仁的发生,来推测它们在生命进化的历史中是怎样发生的(见第六章第三节与第十一章)。当然,在作这种推测时应该非常谨慎,因为细胞的具体有丝分裂方式本身就是生命进化的产物,是经历了一系列的演变方才形成的。至于这种想法是否正确,那是可以通过科学的实践来加以检验的。

通过上面所指出的这些,我们就有可能具体地分析细胞及其胞器的具体的进化形成过程,并进而研究这种过程中的每一步的进化动力问题。我们虽然不能对细胞的发生这种漫长的历史过程进行实验,但是在提出了一个有根据的假说以后,却可以通过有意识的探索或实验,来对这种假说的正确性进行检验。举例来说,叶绿体来自于共生的前核生物的假说,就由于在活体外培养叶绿体的实验得到了证实。

总之,在研究细胞的进化形成问题上,困难并不是不可克服的。重要的是严格地依据事实,从实际出发,努力作到如列宁在评论马克思的《资本论》时所说的:“在每一步分析中,都用事实即用实践来进行检验。”¹⁾由于主客观条件的限制,弄错的可能性是很大的。但是这并不可怕,错误是不难通过实践而被暴露和纠正的。从辩证法的观点来看,只要不是轻率的胡思乱想,即便是弄错了,也有助于人们最后得到真理。没有先前的失败,也就不会有后来的成功,认识的道路总是曲折的。

第三节 对已有的一些假说的评论

关于细胞的进化形成过程,最早的假说是海克尔提出来的。他把细胞的形成归结为原生物的原生质分化成为细胞核与细胞质。他设想,首先是原生物的中央部分致密化,随后化学成分发生了改变,于是就形成了细胞核。这个假说的正确之处是抓住了细胞起源的关键,即细胞核的进化形成。

四十多年以后,原生生物学家 Minchin 提出了一个新的假说(1912、1915)。他否认有原生物存在,认为“原始的活体是极微小的,甚至可能是亚显微的染色质颗粒”。在生命的进化过程中,发生了包在染色质颗粒周围的“周质”(periplasma),后者可以伸出伪足捕捉食物。再往后,若干个染色质颗粒在体内集合在一起,并被包在一个空泡中,于是就形成了没有核膜的“原始核”(protokaryon),后者以后再发展成为染色质分散并具有核膜的“泡状核”(vesicular nucleus)^[7]。他认为,“原始核”以及“原始核”向“泡状核”的转变,在变形虫类中间就可以看到。

Minchin 的假说比海克尔的假说前进了一步,注意到了染色质的重要性。虽则后来的科学实践证明,没有核膜的“原始核”是不存在的,但是从当时的科学发展水平上来看,应该承认他的假说毕竟是一个进步。

勒柏辛斯卡娅在本世纪的三十、四十年代试图证明在生物体内存在有非细胞的“生活

¹⁾ 列宁:《哲学笔记》,人民出版社 1956 年版,第 324 页。

物质”，后者可以发展成为细胞。但是后来的科学实践否定了她的具体的实验工作。她并没有着力研究细胞在生命进化历史上的发生。但是既然她认为细胞的个体发生重演着细胞在历史上的发生，那么她所确定的几个细胞个体发育阶段也就应该反映了细胞在历史上发生的历程。她认为，首先是在染色质弥漫分布的“原生质球”里发生了一个由原生质微粒所构成的“原生质核”；以后这些微粒定向排列，形成“放射线球”；后来在“放射线球”的中央发生了一个小泡，即所谓的“核丝架”；后者逐渐长大，并为染色质颗粒所充满，成为“颗粒核”；后来染色质颗粒又被抛入原生质，造成了细胞质嗜碱性而细胞核中却没有染色质的“细胞球”；最后由“细胞球”发展成为真正的细胞^[1]。

看起来，她是把细胞中星体与中心球的形成和染色体的变化，以及卵裂球中细胞核由于体积特别大而显得似乎不含 DNA 的现象，搅到了一起。应该指出，她所确定的这些发育阶段，在现在生存的前核生物和单细胞真核生物中间是找不到什么迹象的（唯一的例外是，有些原生动物的核也是由于非常巨大，而显得似乎是不含 DNA）。

十多年以前，J. D. Robertson 提出了由前核生物的质膜发生外突而产生细胞质，前核生物本身则变成了细胞核的假说^[9]（见图1-1）。这个假说是构思得很巧妙的，但是没有实际的依据。他所设想的过程不仅在现存的前核生物中间看不到任何的迹象，而且在细胞的各种发展变化过程中，也看不到有任何类似的现象。恩格斯指出，黑格尔的唯心辩证法在发展科学上是完全不适用的，因为“它是从纯粹的思维出发，而这里却必须从最顽强的事实出发。”¹⁾ 然而若是从最顽强的事实出发的话，我们就只能接受与此正相反对的假说，即质膜内褶而产生内质网以至核膜，从而造成细胞核，因为这个假说在前核生物和真核生物中间都可以找到实际的根据（见第六章）。

1962 年苏联动物形态学方面的一个权威人士 A. H. Студитский，在他的《从电子显微镜资料看细胞的进化形态学问题》^[9]一文中，提出了一个细胞复合形成的假说。他认为最原始最基本的生命单位是病毒式的粒子，亦即核糖体；细菌之类的生物则是病毒式生物的复合体，只是在核糖体群之外包上了一层膜而已；而细胞则是许多细菌式生物的复合体就象多细胞生物是许多细胞的复合体一样。按照他的看法，细胞的每一个胞器都相当于

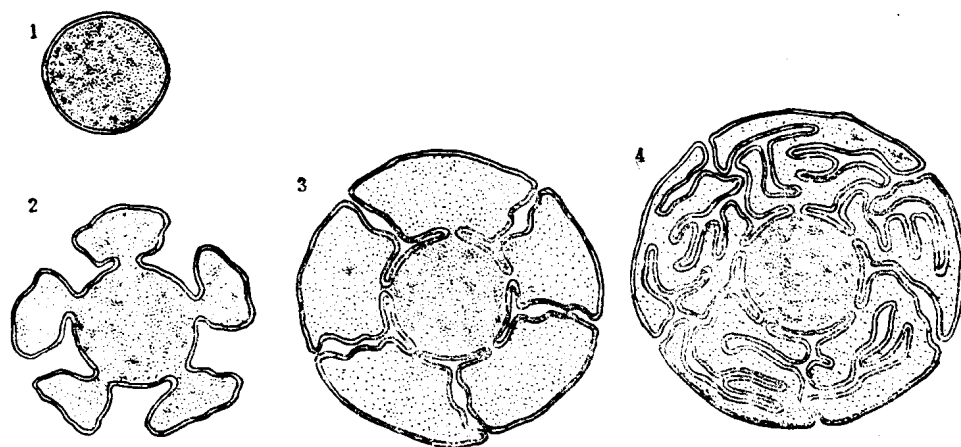


图 1-1 J. D. Robertson 的质膜外突假说。

1) 恩格斯：《马克思恩格斯选集》第二卷，人民出版社 1966 年版，第 231 页。

一个细菌式的生物,只是有的失去了膜,如核仁(他说核仁特别相似于球菌);有的失去了核糖体,如线粒体¹⁾;有的则膜与核糖体都未失去,如内质网池囊(cisternae)。关于核仁在有丝分裂末期的发生,他说可以看作是细菌式生物由病毒式生物复合形成的过程的重演。有丝分裂前期时中期染色体的形成,他说也同样是这种过程的重演;而两个子染色体的分离,则是反映着细菌式生物的分裂。他特别强调说,中期染色体不仅在外形上,而且在亚显微镜结构和化学组成上,都是跟细菌相似的。按照他的说法,中期染色体主要是由无数大小相同的核糖核酸蛋白粒子(而不是脱氧核糖核酸蛋白)组成的,因此也是核糖体的复合物,其作用就在于把核糖体分配给两个子细胞,就象细菌分裂时把核糖体分配给两个子体一样。

这无疑是一种新奇的提法,细胞复合形成的可能性也是值得注意的,而且六十年代科学的发展也已证明了线粒体和叶绿体确实与细胞本体有着不同的来源(见第十三章)。但是整个地看,我们不得不说他的这篇文章和假说太不严谨,例如贸然地宣称病毒粒子在大小、结构和机能上都跟核糖体有着“深刻的共同点”,并以此作为他的整个假说的基础。说核仁特别相似于球菌,考虑到1962年的科学发展水平还能予以谅解,但是到他宣称细胞核内并不存在任何线状的DNA结构,染色体竟然是由无数的RNA蛋白粒子构成时,他的思想跟自然科学在五十年代所已达到的水平就实在相距得太远了!

A. Н. Студитский在他的1966年的论文^[10]中,只字不提他的1932年的文章和假说,但是却提出了所谓的“核糖体器”的概念,说是在前核生物进化为细胞时,核糖体构成了“核糖体器”,后者分化成为“细胞质核糖体器”和“细胞核核糖体器”两类,前一类包括内质网、叶绿体、线粒体等,后一类则包括核膜、核仁、染色质团块、染色体和纺锤体等等。

据A. Н. Студитский(1962)说,促使他提出细胞复合形成假说的原因是,在自然界中找不到介于前核生物与细胞之间的过渡生物^[9]。这也是L. Margulis提出细胞的共生起源假说的基础。对此是不容加以轻视的。但是我们本来就不能期望过渡类型的生物一定能够流传下来,这一点达尔文早在《物种起源》的第六章和第十章中就已经作了分析。此外,至少在涡鞭毛虫类的细胞结构中,我们已经看到了细胞核进化形成的中间过渡形式之一(见第四章)。对此,许多人是还没有认识的。

L. Margulis也不了解涡鞭毛虫类的重要意义,她的重要著作《真核细胞的起源》(1970)^[11]一书的主要缺陷是与此有关的。L. Margulis在此书中论述了单细胞真核生物的共生起源假说,主要是三个部分:线粒体的共生起源、叶绿体的共生起源和鞭毛的共生起源(设想起源于共生的螺旋体)。她利用了许多古微生物学、地质有机化学与生物化学的资料,分析了前核生物与真核生物的不连续性,在此基础上提出了她的共生起源假说。书中引用的某些资料是很有意思的。不足之处是她根本没有分析细胞核的进化起源问题。前核生物与真核生物的染色质结构之间的关系、核膜与核仁的发生等等,她都没有分析。考虑到细胞核是真核细胞的根本标志(见第二章第二节),细胞核的形成是前核生物进化为真核生物的最根本的转变,不能不认为这是她的书的最主要的缺陷。

与这一根本缺陷直接相关的是,她虽试图分析有丝分裂的起源和演变,但是由于不认识涡鞭毛虫类的细胞核及其分裂方式的重要意义,只是从鞭毛与核分裂的关系的角度来分析有丝分裂的进化,其结果也就不免显得论据不足,以至错误。

¹⁾ 实际上正好相反,正好是线粒体有自己特殊的核糖体。见第十三章。

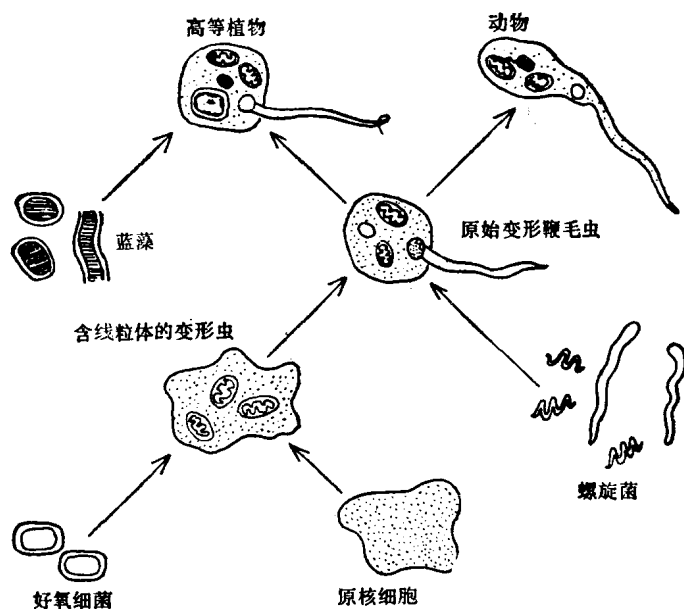


图 1-2 L. Margulis 的细胞起源假说。

关于线粒体和叶绿体的内共生起源，现在已经有了大量而且多方面的强有力的证据（见第十三章），基本上已经越过了科学假说的阶段。但是她的有关鞭毛共生起源的假说，距离证实还很远，虽则在这个问题上能够提出一个假说，就已经是一个进步。（图 1-2）

作者在五十年代曾提出过一个有关细胞核起源的假说，写在《论有丝分裂过程与染色体的本质》一文中^[5]。下面简单地提一下这篇文章的主要论点。这篇文章首先强调“细胞核是一种特定的形态学结构，结构的消失就是它本身的消失”，因此认为在有丝分裂前期的末了，母细胞的核破坏了以后，细胞中是没有细胞核而只有染色质结构——染色体的。作者当时认为“有丝分裂前期中所发生的过程实质上是一种染色体在细胞核内部发生，发展，终而导致母细胞核灭亡的复杂的生物学过程”，而有丝分裂过程的本质即在于染色体在母核中的发展导致细胞核破坏，使得细胞变成了没有细胞核而只具有染色质结构——染色体的非细胞活质，即类似于前核生物的结构；以后染色体分裂，两组子染色体发展成为两个子细胞核，于是非细胞活质发展成了两个子细胞。根据这种看法，中期染色体是子细胞核的胚胎发育阶段，而有丝分裂过程也就是细胞的个体发育过程。这种过程以曲扭的形式在某种程度上重演着细胞由前细胞性的生物（前核生物）进化而来的历史。结合着这种认识和当时有关细菌和蓝藻的染色质结构的资料，提出了一个有关细胞起源的假说：在原始的生物体内 DNA 是弥散分布的；以后 DNA 集合形成了有形的染色质体；再进一步时发生了核膜，核膜包围着染色质体，形成了含有清晰的染色体的“原始核”；原始核再进一步发展成为染色质弥漫分布的典型的细胞核。当时认为，有丝分裂的中期与后期，即重演着体内只具有染色质体而还没有细胞核的前细胞性的生物阶段。（图 1-3）

这个假说中有关“原始核”的推测，后来为六十年代有关涡鞭毛虫类的细胞核的性质的研究所证实。当时作者只是推测，在细胞的进化形成过程中，应该会经历这样一个阶段，而对于涡鞭毛虫类的细胞核的情况是毫无所知的。

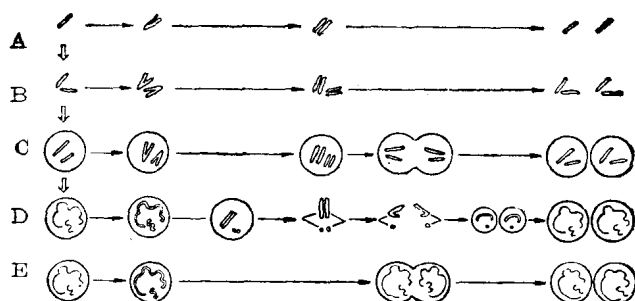


图1-3 细胞核的起源与核分裂方式的演变(仿作者1957年原图的形式,作了修改)

→表示进化方向, →表示分裂进程。

- A. 具有单个染色体的前核生物,示染色体的分裂。
- B. 具有多个聚在一处的染色体的前核生物,示它们的染色体的分裂。
- C. 具有“原始核”的真核生物,核中的多个染色体彼此分化的程度不高,并且还大量保留着染色体的特征,示“原始核”的分裂。
- D. 典型的细胞核及其分裂。诸染色体彼此高度分化,染色体在间期核中变为常染色质,中期染色体重演着前核生物的染色体。
- E. 典型的细胞核进行核内有丝分裂,无重演意义。(核仁都未绘出)

这篇文章和假说有几个大的缺陷和错误。首先是完全没有提及核仁的起源问题。这个问题在当时本来也是不可能解决的。其次是接受了当时的一部分细菌细胞学著作中的看法,设想在原始的前细胞生物体内DNA是弥散分布的。最主要的错误则是迷信于И. В. Макаров关于间期时的细胞核中没有染色体的学说^[12~14],否认染色体的连续性,认为中期染色体是前期时在母细胞核的内部“新生”出来的。作者在文中并为此作了多方面的论证¹⁾。文中的某些不恰当的提法是与此有关的。这也表明,作者当时作为一个二十几岁的青年,虽则有股初生牛犊的勇气,但是毕竟是很不成熟的。

整个地说,这篇文章和上述的假说都是“前电子显微镜时代”的产物(按照当时所引证到的最新的电子显微镜观察^[24],核膜在电子显微镜下竟是单层的!)。近二十年来,细胞学的各个领域和相邻的学科已经取得了当时难以设想的巨大进展。在今天,重新来研究细胞的起源问题,不仅是必要的,而且客观条件也是基本上成熟的。

摘 要

围绕着细胞的起源问题,唯物主义与唯心主义迄今一直进行着尖锐的斗争。

1) 国内至今还有人主张染色体是不连续的。我在从前的这篇文章里曾为这种观点作了力所能及的辩护。但是错误的毕竟还是错误的。实际上,看起来不利于染色体连续理论的论据,没有哪一项真的对染色体连续理论是致命的。反过来说,主张不连续的人却始终无法清楚地说明连续理论所依据的大量事实。应该说,这种问题其实是科学早已解决了的问题,今天再来争论是毫无意义的。但是应该说明,染色体连续理论所主张的连续,其实也只是染色体中的DNA的连续;染色体中的所有其他成分全都是不连续的。在间期核中,只是在涡鞭毛虫类等少数低等真核生物,才看得到中期染色体式的染色体;在其他真核生物的间期核内,染色体都是大大地改变了形态的,而且化学组成也有重大的改变。我们(1963)曾指出,用几种不同原理的细胞化学方法,都不能在中期染色体中显示出有非碱性蛋白存在,虽则在间期核中这类蛋白是大量存在的^[15]。这已在后来为Zirkin(1973)所证实^[16]。他并且指出,中期染色体转变为间期核中的常染色质以后,就结合上了许多非碱性蛋白。染色体中的组蛋白虽则比较稳定,但也不是真正连续的。最明显的就是在动物的精子形成过程中,组蛋白要被碱性更强的蛋白所取代。这是一个普遍的规律,例如在猴^[17]、牛^[18]、鸡^[19]、蝗虫^[20]、几种林蛙(Rana)、蟾蜍、雨蛙、狭口蛙与小狭口蛙、蝶螈^[21]都是如此。甚至在鲤鱼和泥鳅,虽则有人认为它们是没有这种更替的,我们检查下来发现也还是有的^[22]。不久前发现(1975)在人也同样有这种更替,人的精子核中有类似的鱼精蛋白的人精蛋白^[23]。

具体地解决细胞的起源问题,不仅在打击唯心主义,巩固和发展辩证唯物主义的自然观上有意义,而且对于细胞学本身的发展也有重大价值。列宁曾经指出:“为了用科学的眼光观察问题,‘最可靠、最必需、最重要的就是不要忘记基本历史联系,要看这一现象在历史上怎样发生,在发展中经过了哪些主要的阶段,并根据它的这种发展去考察它现在是怎样的’”。列宁的这一指示对于细胞及其生命活动的研究来说,也同样是重要的。这也就是说,必须研究细胞及其生命活动的历史发展,从它们的历史发展来考察它们的现在。

细胞起源问题的正确提法应该是:细胞怎样并由于什么缘故,从已经具备一定的复杂结构的前细胞性的前核生物进化而来;细胞的各种胞器是怎样和由于什么缘故,由它们各自的前身结构进化而来。

为解决细胞的起源问题所必需的客观条件,就其中最主要的来说,今天已经具备。如今所需要的是,有计划地、有明确的目标地进行研究。而为了能够有计划地进行工作,首先必须对各个领域数量极其庞大而又零乱的一切有关的资料进行分析整理,尽可能地提出一个尽可能周密完整的假说,同时提出有待于作实验加以检验的问题和尚待搜集研究的具体资料,以便为今后有计划、有目的的实践提供一个纲要。这也就是本书试图达到的目的。

分析了研究细胞起源问题时的具体困难。提出了寻找细胞起源过程的线索的几个具体的途径:古微生物学的研究,亚显微的比较细胞形态学研究,比较的细胞化学研究,大分子结构的比较研究,不同生物的同种机能所赖以实现的诸具体作用机理的比较研究,涡鞭毛虫类等有特出意义的低等真核生物的研究,有特出意义的前核生物(如大卵硫细菌)的搜寻与研究,有丝分裂过程中子细胞的发育形成过程的研究。认为通过这些研究,应该能够找到细胞进化形成的线索,从而能够提出符合前述要求的假说。

对已有的一些假说进行了评论。

参 考 文 献

- [1] О. В. Лепешинская. 1950. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме. Изд АМН СССР.
- [2] G. A. Wetter. 1958. Dialectical materialism, A Historical and systematic survey of philosophy in the Soviet union. Praeger Inc., New York.
- [3] P. Gwynne. 1973. New Scientist., 57: 317~318.
- [4] Ю. И. Полянский. 1959. Дарвинизм и проблемы цитологии. Цитология, 1: 477~485.
- [5] 李靖炎, 1957. 论有丝分裂过程与染色体的本质, 云南大学学报, 1957 年第一期, 第 71~132 页。
- [6] Л. Н. Жинкин и В. П. Михайлов. 1955. Усп. Совр. Биол., 39, №2.
- [7] E. B. Wilson 1940. The Cell in development and heredity. Mcmihan p. 734.
- [8] J. D. Robertson. в кн. Структура и функция клетки Изд. МИР. 1964, стр. 159~172.
- [9] А. Н. Студитский. 1962. Арх. Анат. Гист. Эмбр., 42: 3~29.
- [10] А. Н. Студитский. 1966. Усп. Совр. Биол., 62: 345~382.
- [11] L. Margulis. 1970. Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press.
- [12] П. В. Макаров. 1945. ДАН СССР, 47: 137.
- [13] П. В. Макаров. 1948. Жур. Общ. Биол., 9: 363 ~384.
- [14] П. В. Макаров. 1950. Вкн. Против реакционного менделизма-морганизма. Изд. АН СССР. стр.182~212.
- [15] 李靖炎, 1963. 细胞核内非碱性蛋白质的显示方法的研究。实验动物学专业学术讨论会(1963)论文摘要汇编, 第 158~159 页。
- [16] D. R. Zirkin. 1973. Exp. Cell Res., 78: 394~398.