

生命起源与进化

细胞的起源与进化

张璋

zhangzhang@mail.sysu.edu.cn



中山大学 | 生命科学学院
SUN YAT-SEN UNIVERSITY | School Of Life Sciences

since 1924

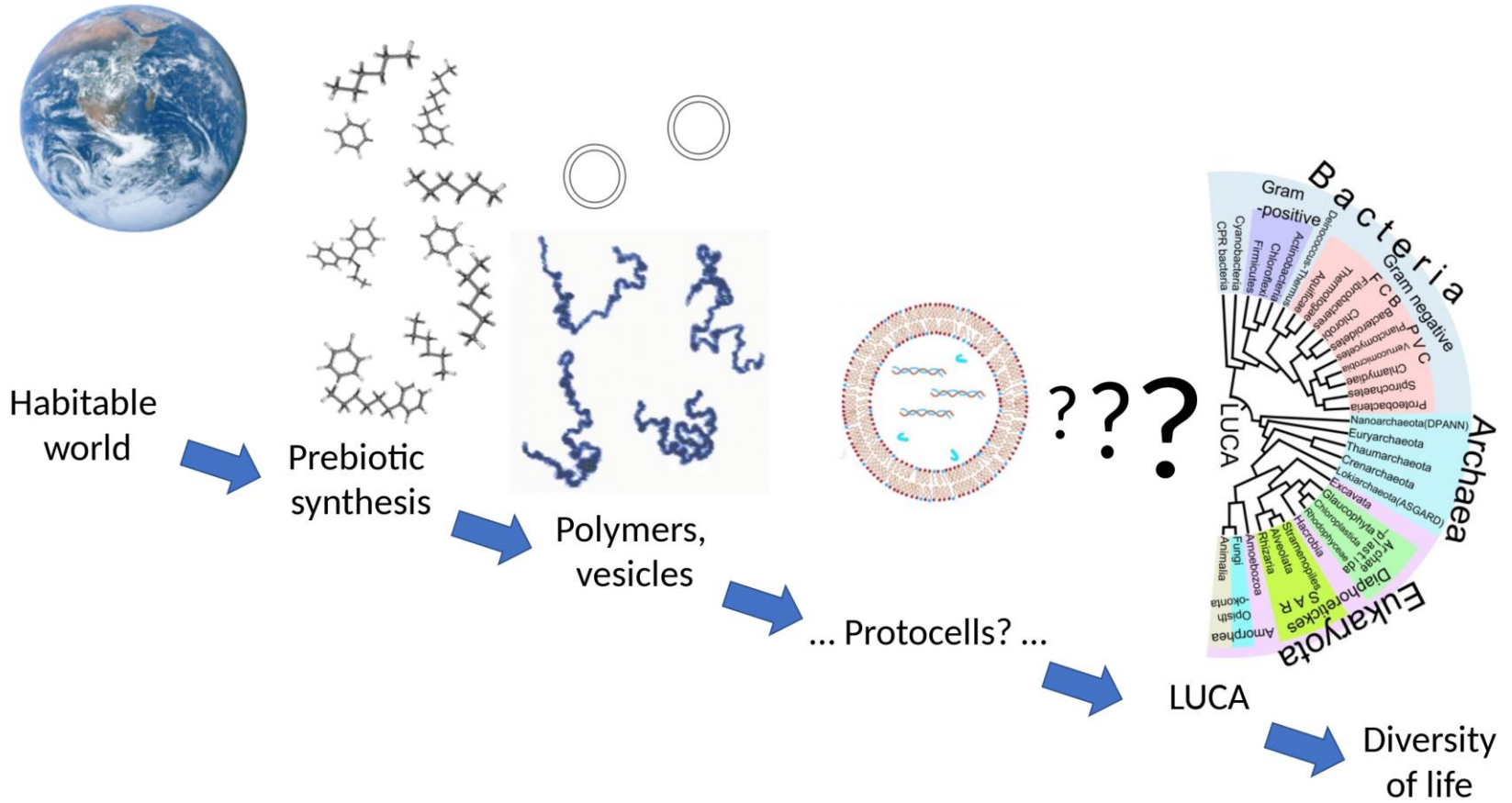
对分易 签到码

生命起源与进化(张璋)



2021级 (AXCRI)

化学演化学说

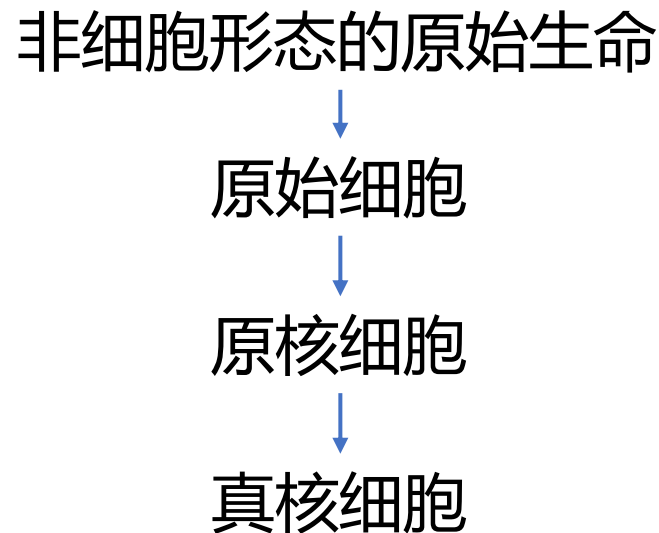


课程内容

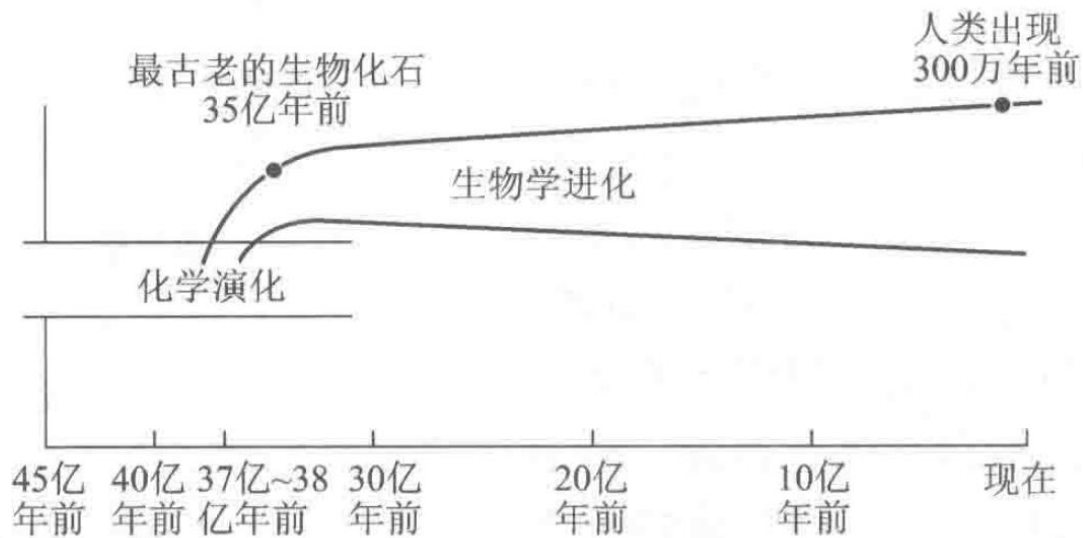
1. 原始细胞起源
2. 原核细胞的出现
3. 古菌与三域系统
4. 真核细胞起源
5. 内共生起源说
6. 病毒的起源
7. 多细胞起源

细胞的起源与进化

- 细胞是一切生命最基本的结构和功能单位，也是生命活动的基本单位，起源于非细胞形态的原始生命。



原始细胞的起源



化学演化阶段

1. 从无机小分子生成有机小分子
2. 从有机小分子聚合成生物大分子
3. 从生物大分子形成多分子体系
4. 从多分子体系演变成原始生命

细胞生命出现之后的进化是生物进化。

原始细胞的起源

- 超循环组织模式
- Eigen (1971)提出超循环组织模式
- 在化学演化与生物进化之间存在着一个分子自我组织阶段，通过生物大分子的自我组织建立起超循环组织，并过渡到原始的有细胞结构的生命。
- 超循环：化学反应循环有不同的复杂性等级或组织水平，各个简单的、低级的、相互关联的反应循环可以组成复杂的、高级的大循环系统。

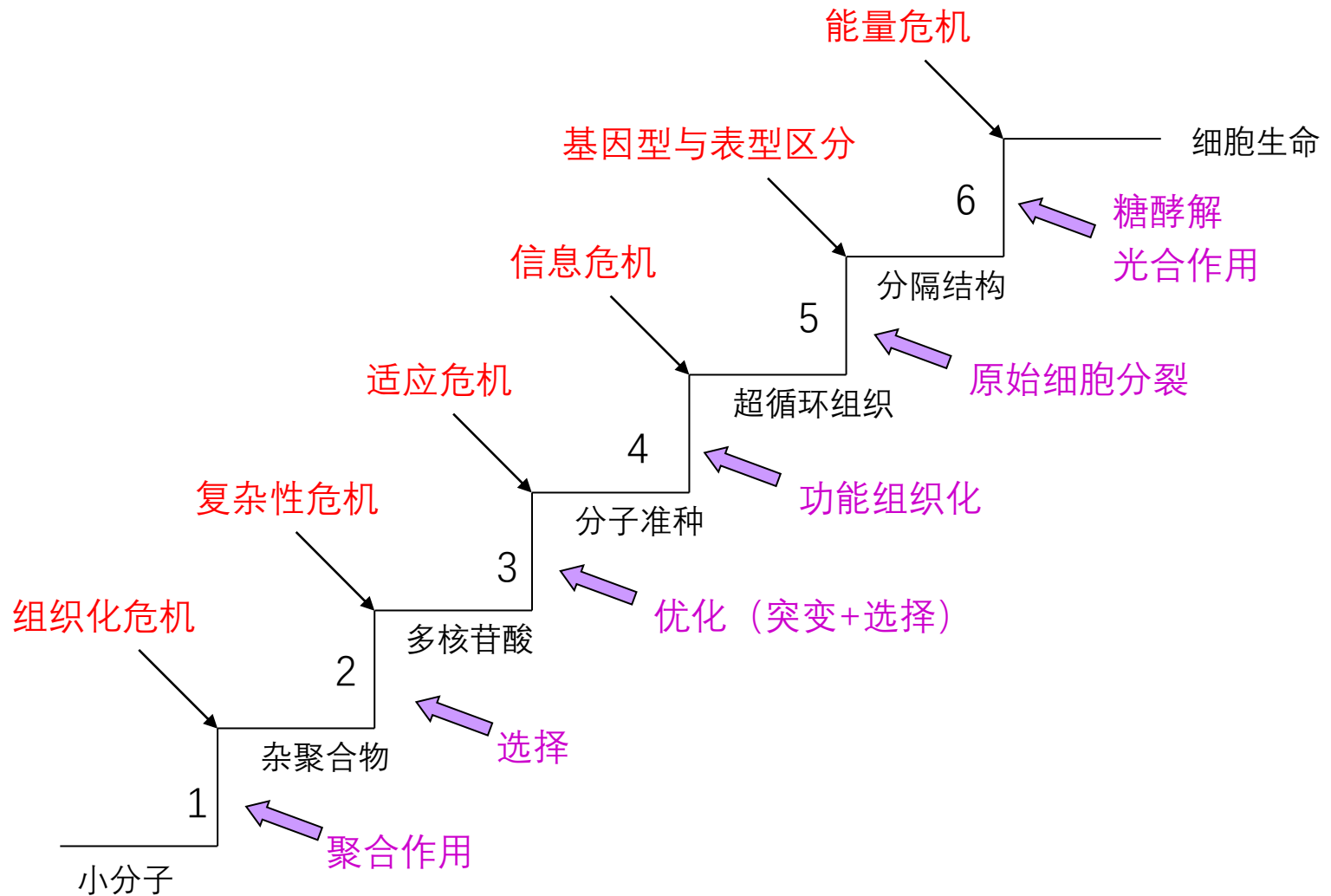
原始细胞的起源

- 超循环组织模式
- 超循环组织是指由自催化或自我复制的单元组织起来的超级循环系统。通过复制保持和积累遗传信息，又在复制中出现错误而产生变异，依靠遗传、变异和选择而实现最优化----分子达尔文系统。

原始细胞的起源

- 阶梯式过渡模式
- 在上述超循环模式的基础上发展出一个综合的、由非细胞到细胞演化的过渡理论。
- Schuster (1984) 提出一个包括6个阶梯式步骤的、由原始的化学结构过渡到原始细胞的理论。
- Kauffman (1993) 进一步阐明了这一思想：原始生命（包括原始细胞）的起源，是一个由多种原始生物大分子协同驱动的、动力学系统有序的自组织过程，该系统的各主要阶段都受内部的动力学稳定和对外环境的适应等因素的选择。

阶梯式过渡模式：进化从小分子开始到有原始细胞结构的微生物为止要通过6道难关（或危机），克服这些障碍要经过一定的“革新”。



原始细胞的起源

- 最原始的细胞应该包含三个最基本的要素：
 1. 有一个生物大分子的自我复制系统；
 2. 形成了简单的遗传密码体系，能将自身蛋白质的合成纳入核酸自我复制体系之中；
 3. 出现了原始膜，形成了分隔，使生命的内部环境和外部环境分隔开来
- 从细胞的结构上来讲，生物膜（含附在膜上的多核苷酸）与原始的核糖体（极有可能是原始的rRNA）是细胞起源的主要条件。

原始细胞的起源

- Dyson(1985)提出非达尔文式的进化模式
- Dyson根据分子进化中性论的观点，认为化学演化到生物学进化的过渡是一个随机过程，即分子的随即变异和随机固定过程，而不是通过选择达到进一步完善的过程。
- 但是Dyson模式没有回答完成生命最基本的生物化学反应所需的一系列酶，通过随机过程进化产生出来的概率有多大的问题

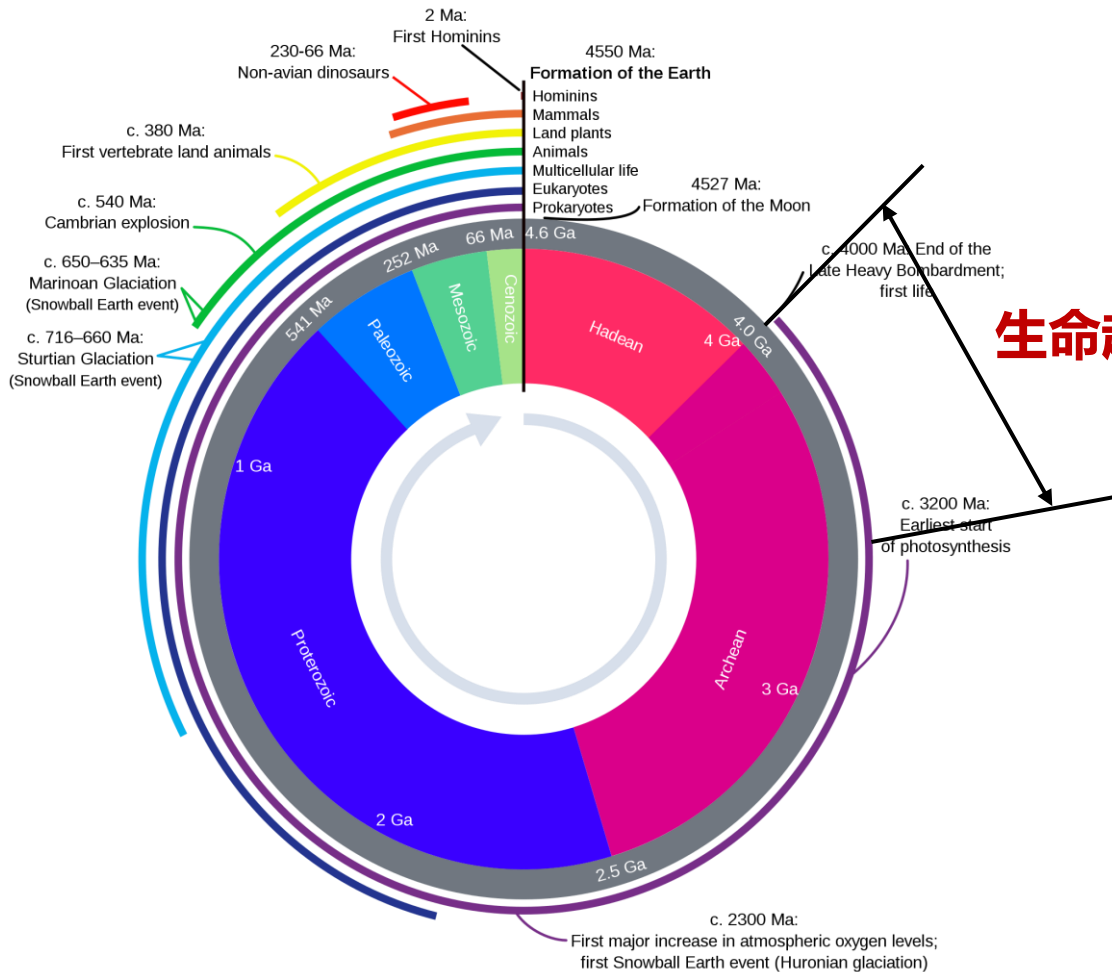
原核细胞的出现

- 原始细胞与原核细胞之间有一段漫长的细胞进化过程，主要标志是细胞质的分化，原始染色质体的形成，是细胞代谢趋于有序化。
- 随着DNA的进化，染色质体逐渐形成，相对集中于细胞的中央区，形成核区。
- “前原核细胞”，代表是前细菌和前蓝藻。
- 一般认为原始的原核细胞是地球上最早的生命实体，可能发生在35亿年前的一段漫长时期里。

原核细胞的出现

- 太古宙早期的原始大气是还原性的，缺乏游离的氧，但最早期的细胞却包含了厌氧性的光合自养、化能自养和异养等类型的生物。
- 进行光合作用的原核生物（厌氧性自养生物）对地球环境的改变产生巨大的作用，对以后生物进化有深远意义。光合作用将光能转变为化学能，并释放氧气，改变了原始大气的成分。
- 在元古宙长达10亿多年的时期里，蓝菌一直是生物圈中的优势类群——“蓝菌时代”；
- 支原体是已知最简单、最小的原核生物--原核生物中最原始的类型。

地球起源46亿年前

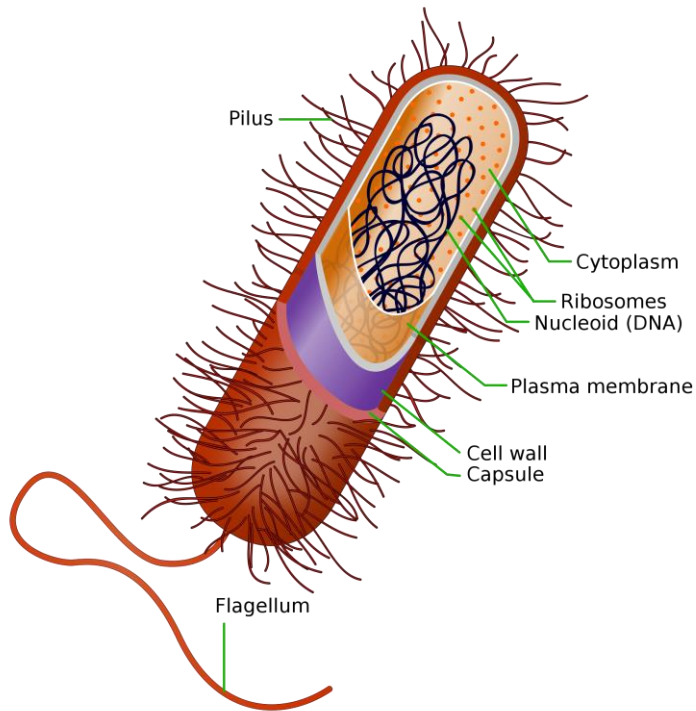


生命起源

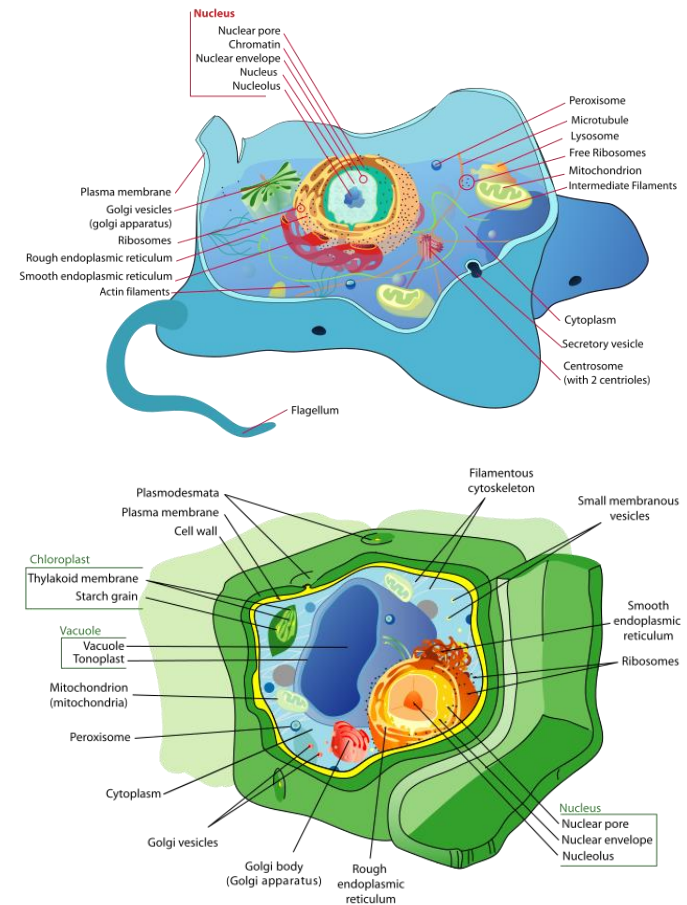
- 冥古宙 (Hadean)
- 太古宙 (Archean)
- 元古宙 (Proterozoic)
- 显生宙 (Phanerozoic) :
 - 新生代 (Cenozoic)
 - 中生代 (Mesozoic)
 - 古生代 (Paleozoic)

原核与真核细胞

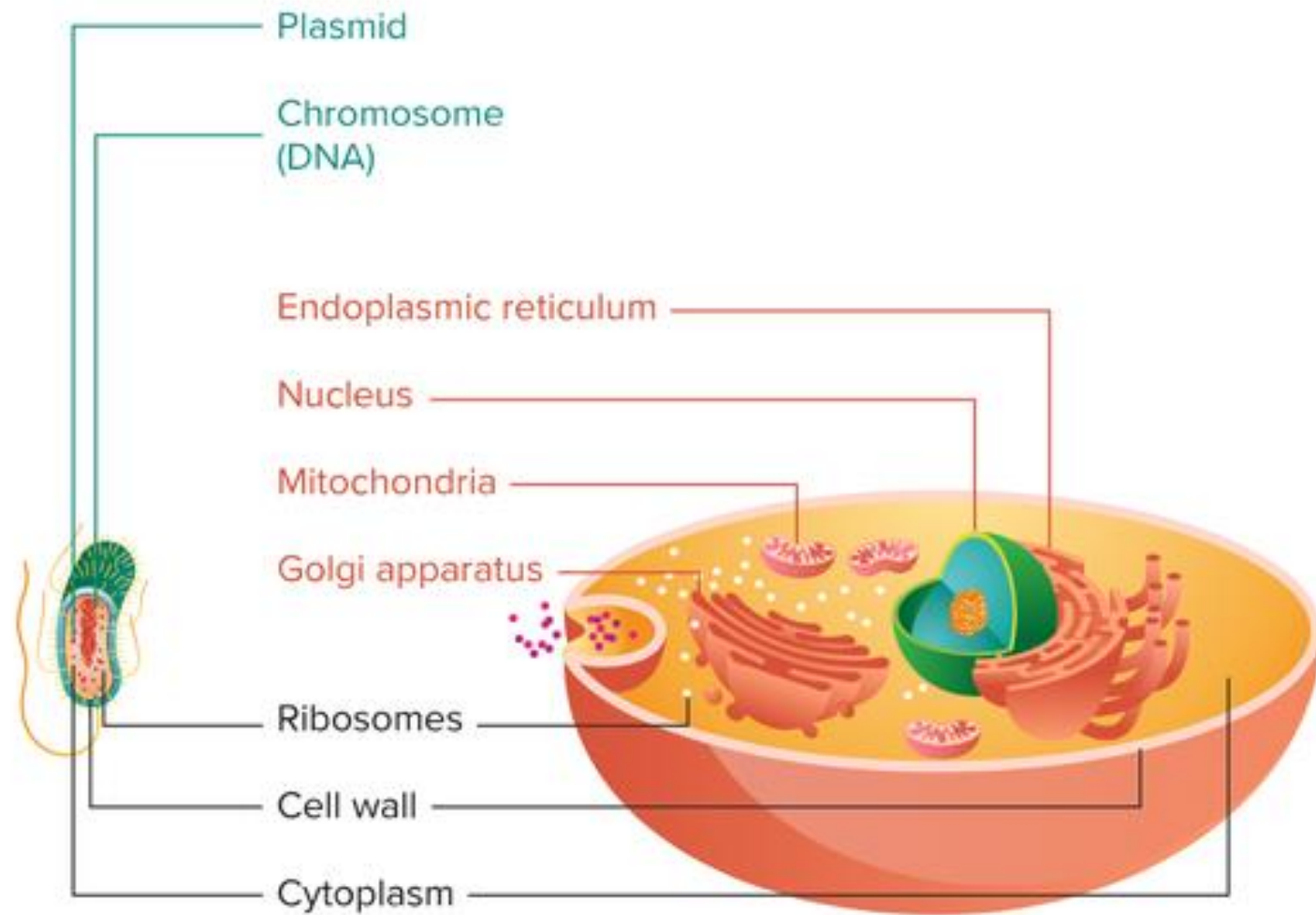
原核细胞 (procaryotic cell)



真核细胞 (eucaryotic cell)



Prokaryotic vs eukaryotic cells



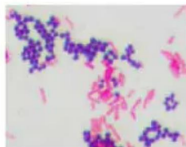
Prokaryote

Eukaryote @黃先生斜杠青年

原核细胞	真核细胞
细胞尺寸小 (0.2-2 μm)	细胞尺寸大 (10-100 μm)
没有细胞核	有细胞核
没有带膜的细胞器	有带膜的细胞器
细胞通过二分法分裂	细胞通过有丝分裂和减数分裂方式分裂
基因组很紧凑，所有的DNA都是功能性的，基因组较小	基因组较大，即使在一个分类阶群中，基因组的大小也会极大地变化（C值悖论）
DNA环状，不与蛋白质结合；基本不含有重复序列	DNA与染色体的蛋白质结合；含有大量重复序列
很少内含子	存在内含子
复制是单起点复制，转录过程与翻译偶联，无翻译后修饰，70S核糖体	一般是多起点复制，转录过程复杂，细胞核内转录，细胞质内翻译，转录过程与翻译不偶联，存在翻译后修饰，80S核糖体

Prokaryote

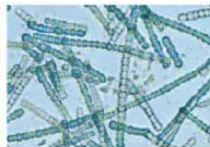
Bacteria



Bacteria
Gram-positive (Violet) cocci
Gram-negative (pink) bacilli



Actinobacteria
(*Actinomyces israelii*)



Cyanobacteria
(*Cylindrospermum sp*)

Archaea



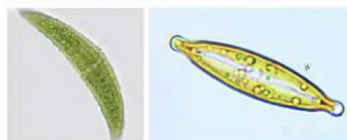
Halobacterium
(*Halobacterium sp*)

Protozoan



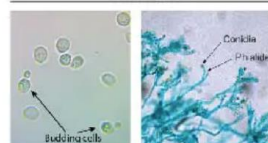
Amoeba **Paramecium** **Euglena**

Algae



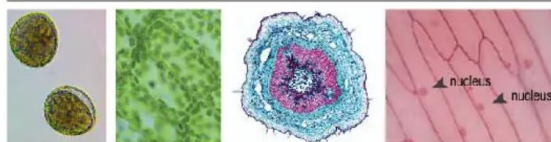
Closterium **Diatom**

Fungi



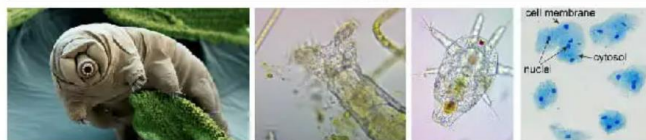
Yeast cells **Mold**

Plant



Tulip pollen grains **Elodea** **Lossen's stem** **Onion skin cells**

Animal



Tardigrade **Rotifer** **Copepod** **Human cheek cells**

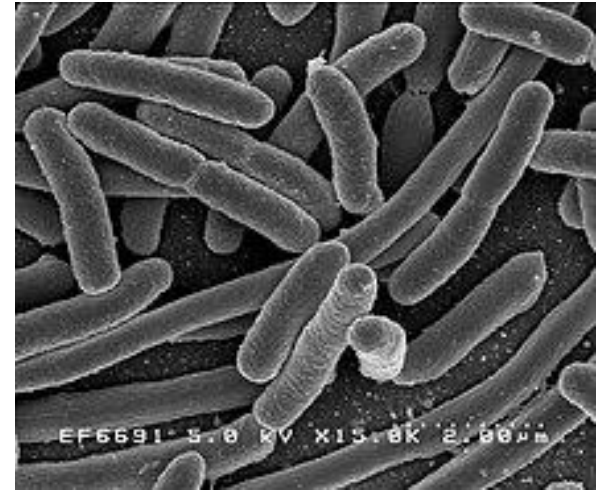
Eukaryote

Unicellular

Multicellular

细菌 (bacteria)

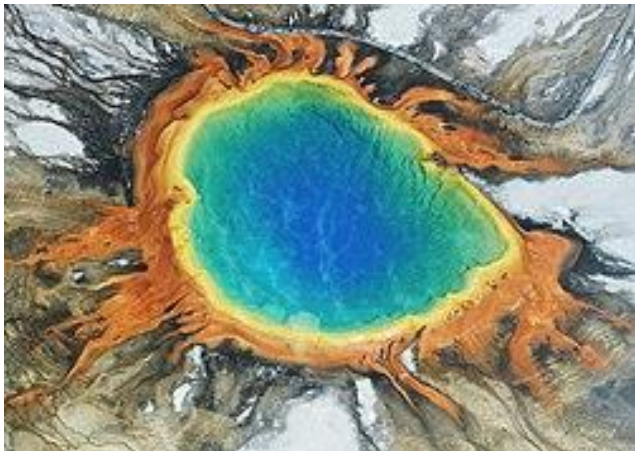
- 真细菌 (Eubacteria)
- 包括几乎所有的细菌、蓝细菌、螺旋体、衣原体等
- 真细菌包括绝大多数原核生物



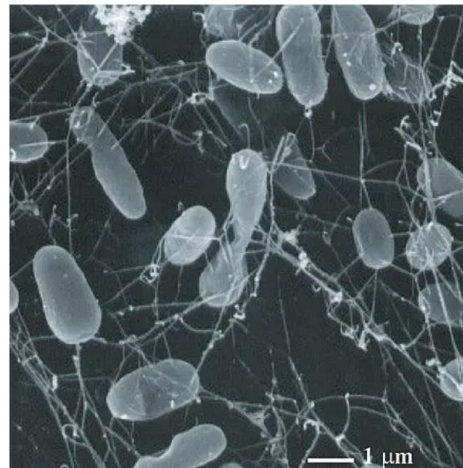
电镜下的大肠杆菌

原核与真核细胞

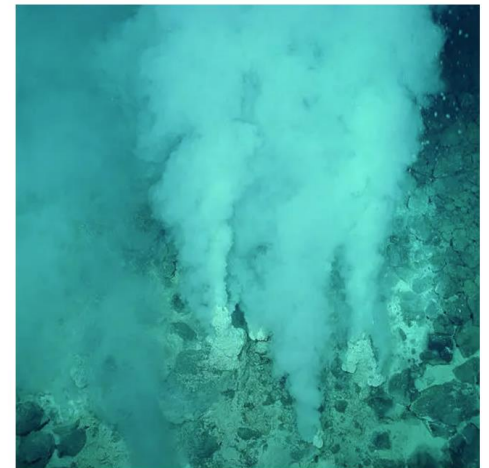
- 真核和原核细胞之间虽然存有很大的差异，但有许多证据表明真核细胞又是由原核细胞进化而来的。
- 真核生物是由原核生物**单支进化**而来？



古菌最早是在一些极端环境，如火山温泉中发现的。图为黄石国家公园的大棱镜温泉。



*Pyrolobus fumarii*于1997年在大西洋中脊的一个热液喷口首次被发现。



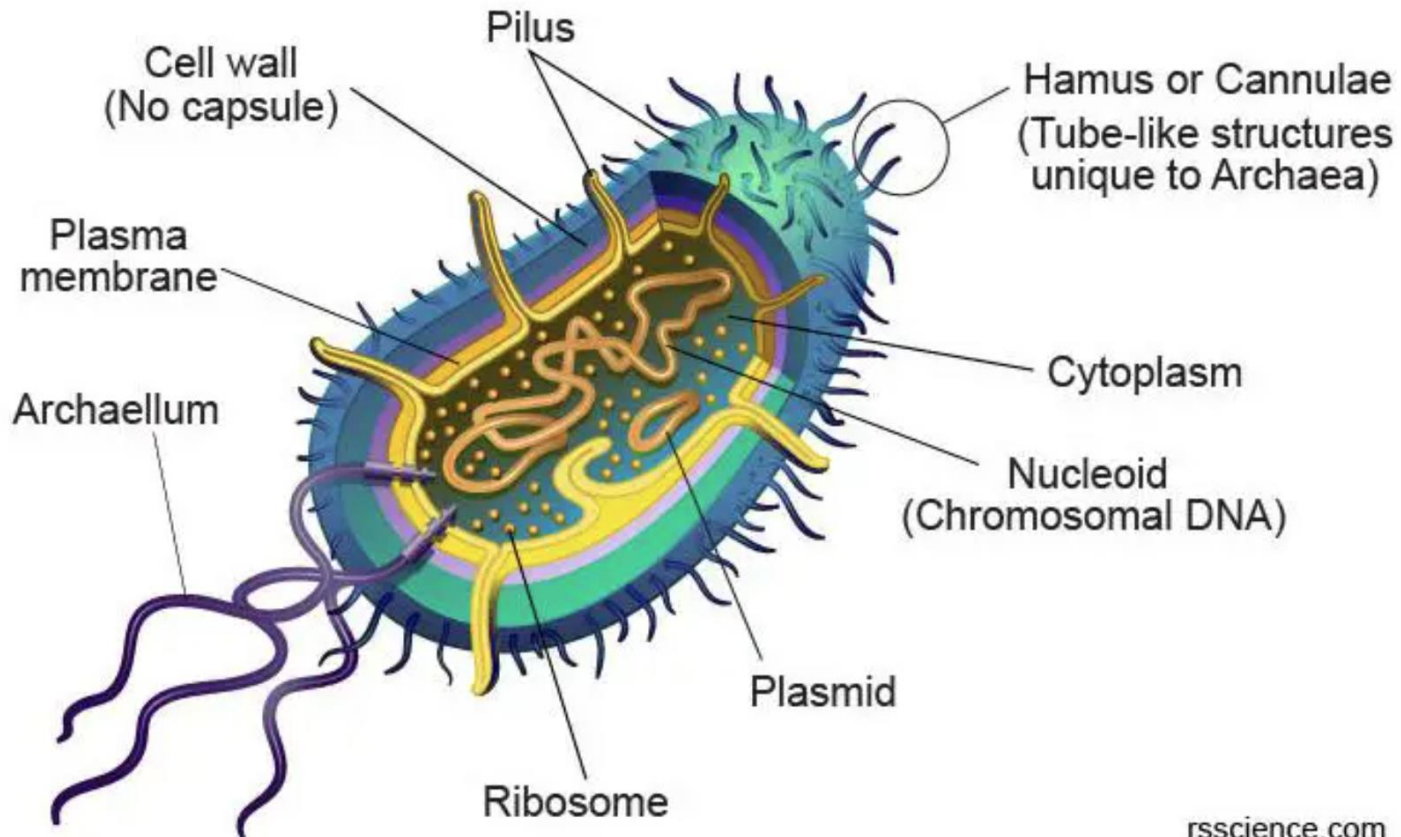
古菌 (Archaea)

- 古细菌、古生菌
- 单细胞微生物，无细胞核和其他膜状细胞器，存在重复序列与核小体。
- 古菌与真核生物的亲缘关系更为密切
- 曾经认为是极端生境分布，但是近年来发现分布广泛。
- 古菌与其它生物之间的关系主要都是互利共生或者偏利共生。

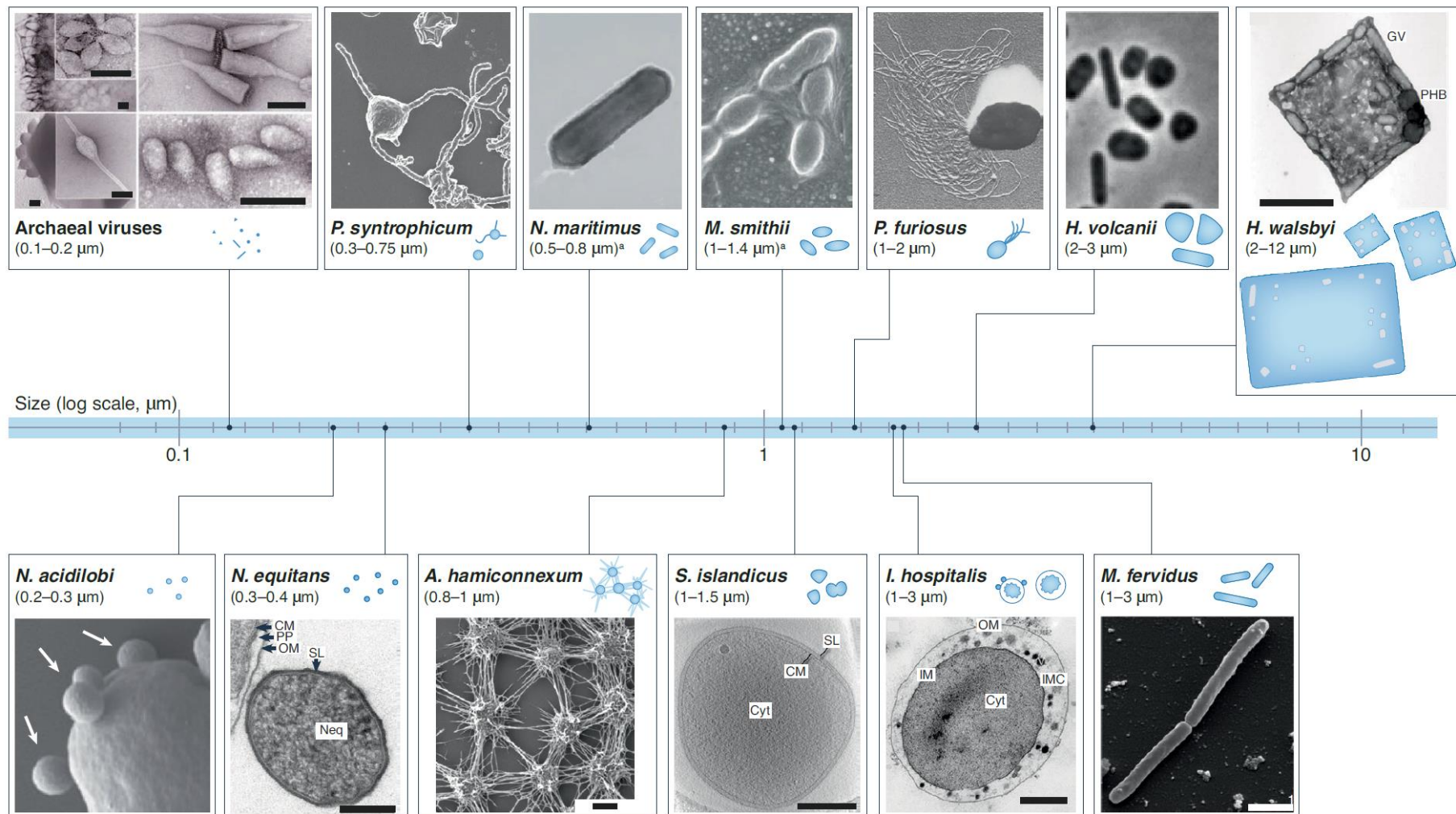


古菌 (Archaea)

Anatomy of an Archaeal Cell



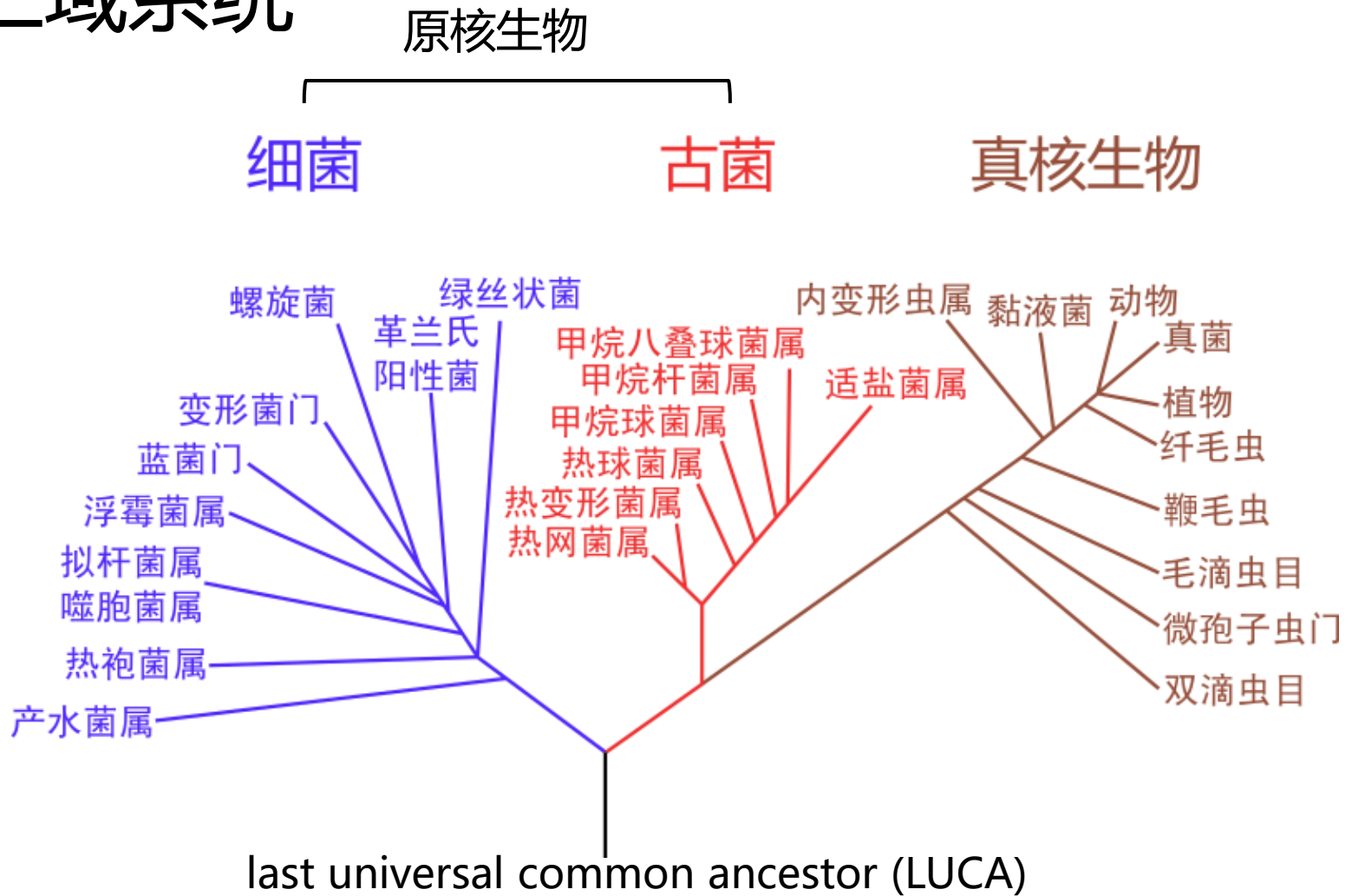
古菌 (Archaea)



古菌细胞的形状和大小各不相同

The cell biology of archaea. 2022

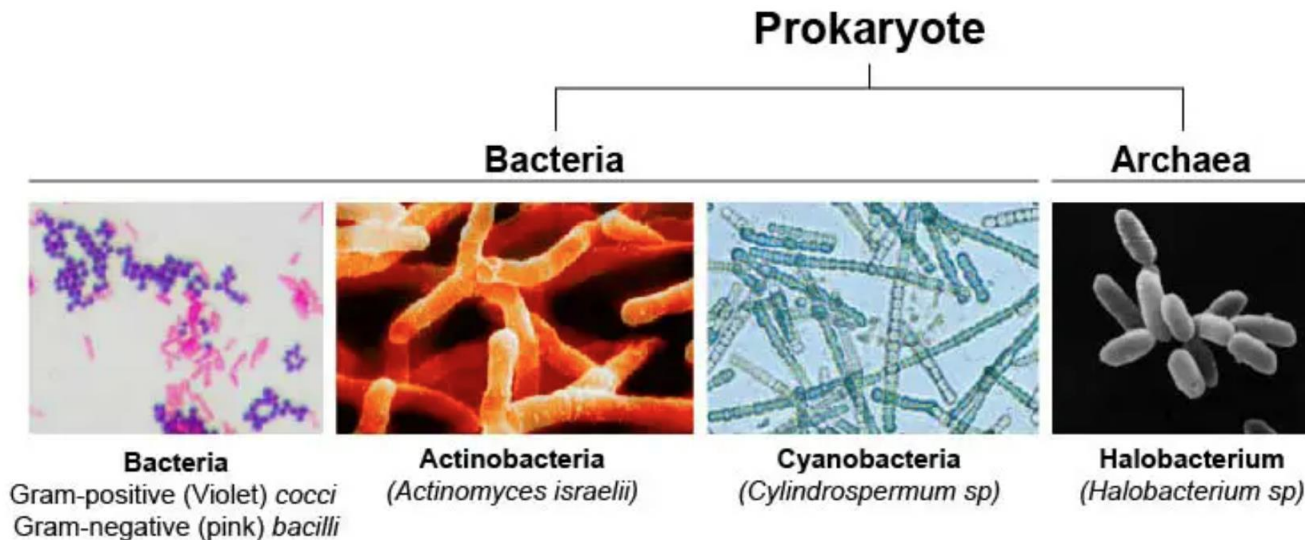
三域系统



基于16S 核糖体RNA序列分析重建出的地球生命演化树

三域系统

- 原核生物在极早的时候就已经分化为两大类：**真细菌 (eubacteria) 与古细菌 (archaea 或称原细菌)**。
- 卡尔·乌斯 (Carl Richard Woese): 整个生物界进化可归为三条主干分支，分别代表**真细菌 (或细菌)、古细菌和真核生物，三域系统 (Three-domain system)**。





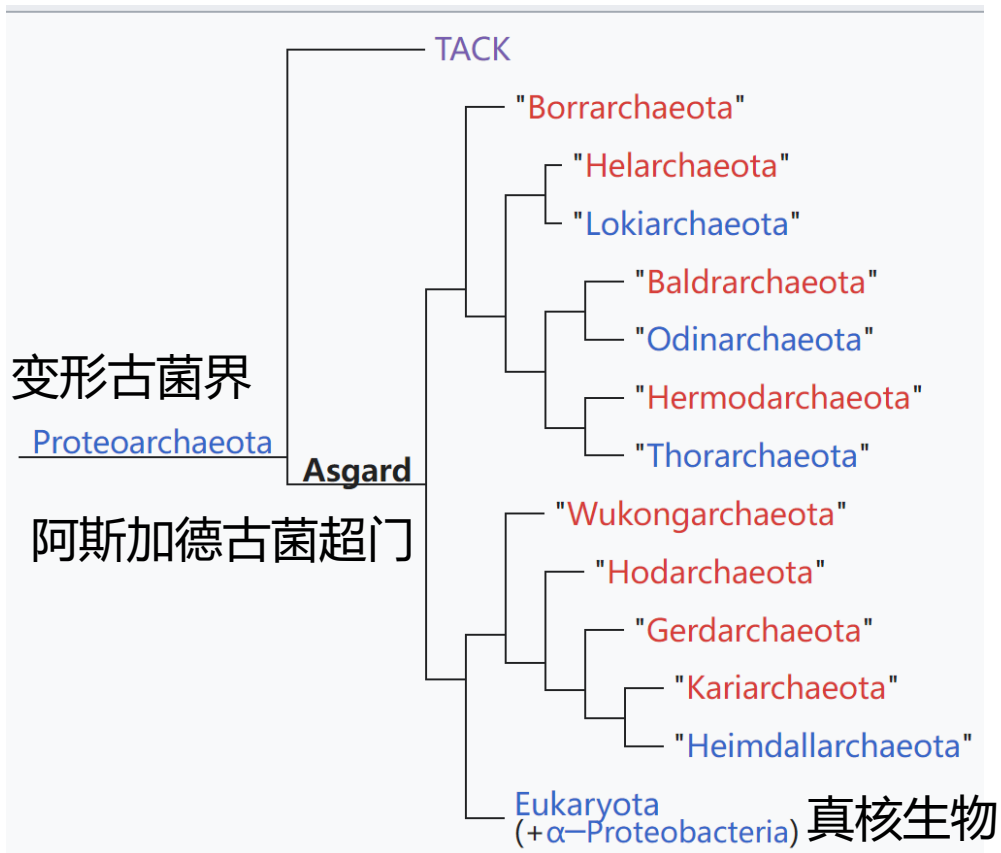
新生物大楼1号楼1层大厅

真核细胞的祖先可能是古菌

表 3-1 古菌、真细菌（细菌）和真核生物特征的比较

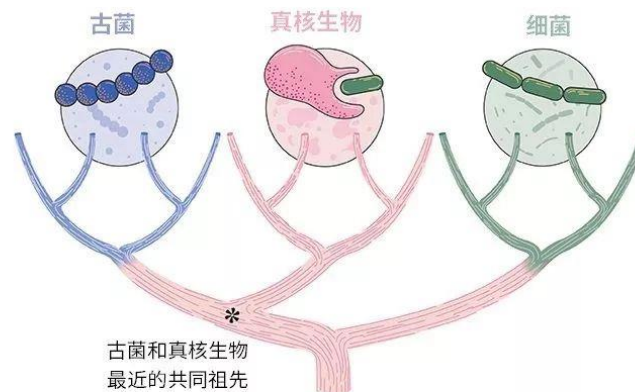
	古菌	真细菌（细菌）	真核生物
核膜	无	无	有
膜围细胞器	无	无	有
鞭毛	无“9+2”结构*	无“9+2”结构	有“9+2”结构
DNA 与基因	环状，不与蛋白质结合；含有重复序列；存在内含子；富含可转移成分	环状，不与蛋白质结合；基本不含重复序列；极少内含子；很少可转移成分	与染色体的蛋白质结合；含有大量的重复序列；存在内含子；含可转移成分
核糖体	核糖体较真细菌大，含有 60 种以上蛋白质	大部分核糖体为 70S，含有 55 种蛋白质	核糖体为 80S，含有 70 ~ 84 种蛋白质
起始 tRNA	甲硫氨酰 tRNA	甲基甲硫氨酰 tRNA	甲硫氨酰 tRNA
5S tRNA 的二级结构	有 5 个螺旋区；一级结构与真核生物较类似	有 4 个螺旋区；一级结构与真核生物相差较远	有 5 个螺旋区
RNA 聚合酶	多亚基组成	较为简单	多亚基组成
细胞壁	主要成分是蛋白质	主要成分是含胞壁酸的肽聚糖	植物细胞壁主要成分是纤维素和果胶
蛋白质合成抑制剂	不受链霉素等抑制	受链霉素等抑制	不受链霉素等抑制
细胞膜脂	类异戊二烯酯脂类	酰酯脂类	酰酯脂类
光合色素	细菌视紫红质	细菌叶绿素 a、b	植物叶绿素 a、b、c

真核细胞的祖先可能是古菌

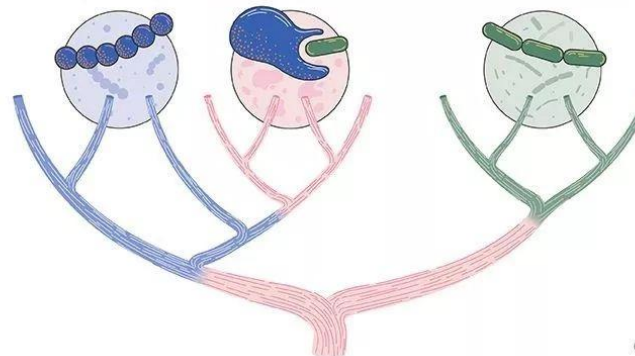


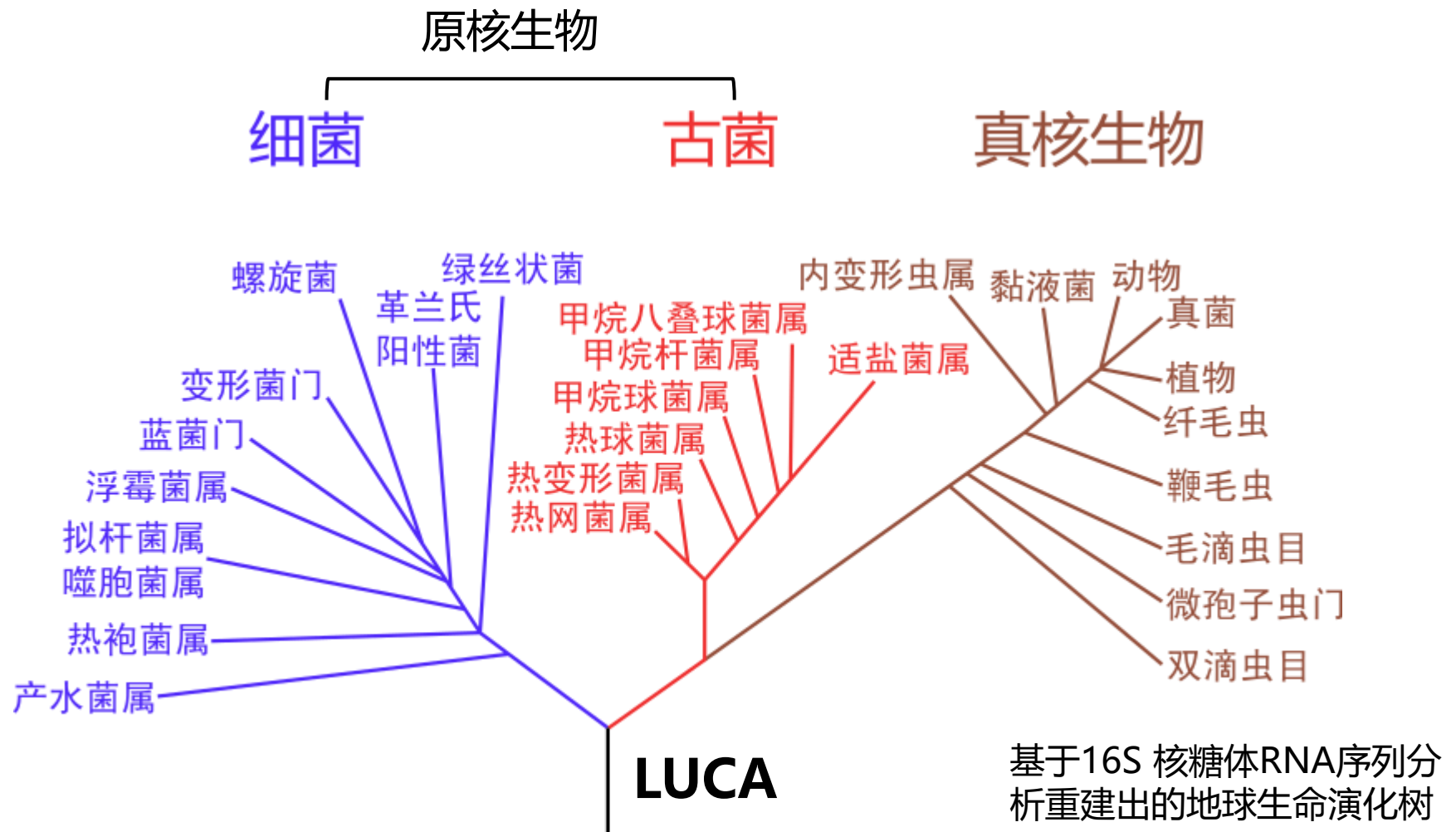
有争议的分域

很久很久以前，一个与古菌有亲缘关系的细胞吞噬了与现代细菌有亲缘关系的细胞，形成了真核生物——细胞中有线粒体等膜结构的复杂生物。但还不清楚作为吞噬者的细胞究竟是什么。三域系统模型认为它们和古菌有共同的祖先。

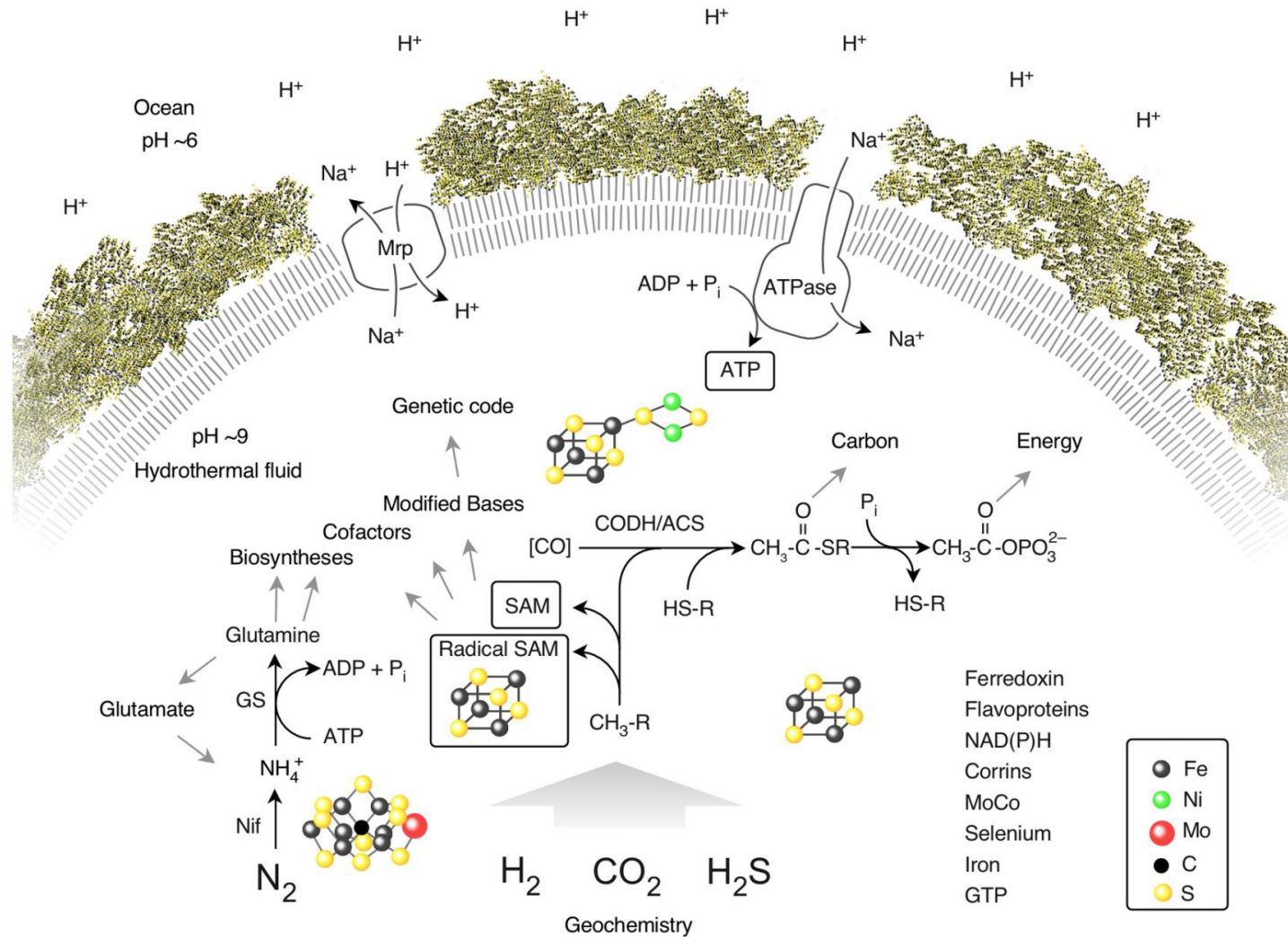


二域系统模型的支持者则认为，吞噬者细胞就是一种古菌，而且所有真核生物——包括人类——都是古菌的后代。





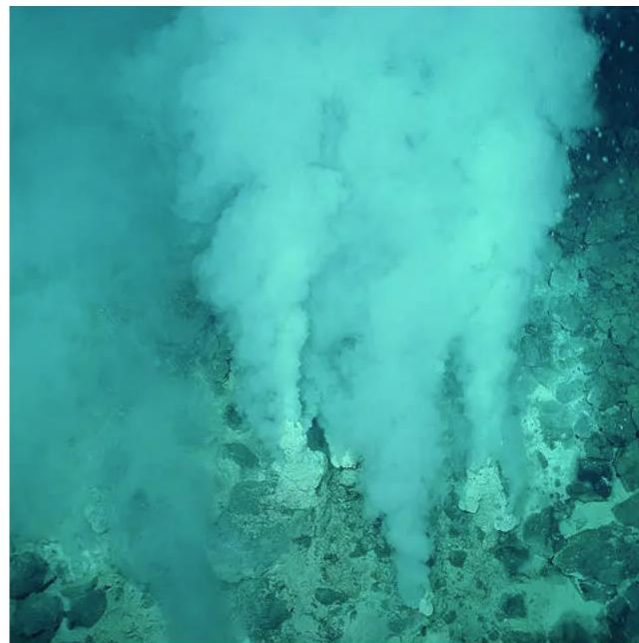
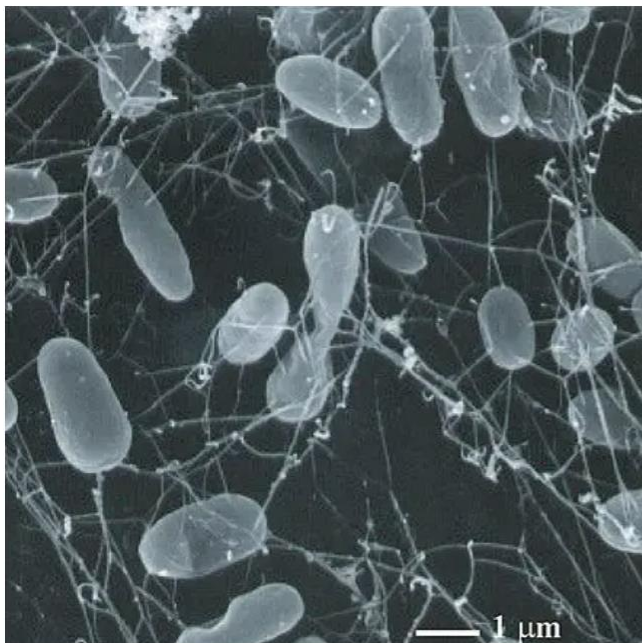
last universal common ancestor (LUCA), 最后共同祖先, 共祖, 指地球生物最原始的共同祖先, 是地球上所有现存生命的共同起源



Summary of the main interactions of LUCA with its environment

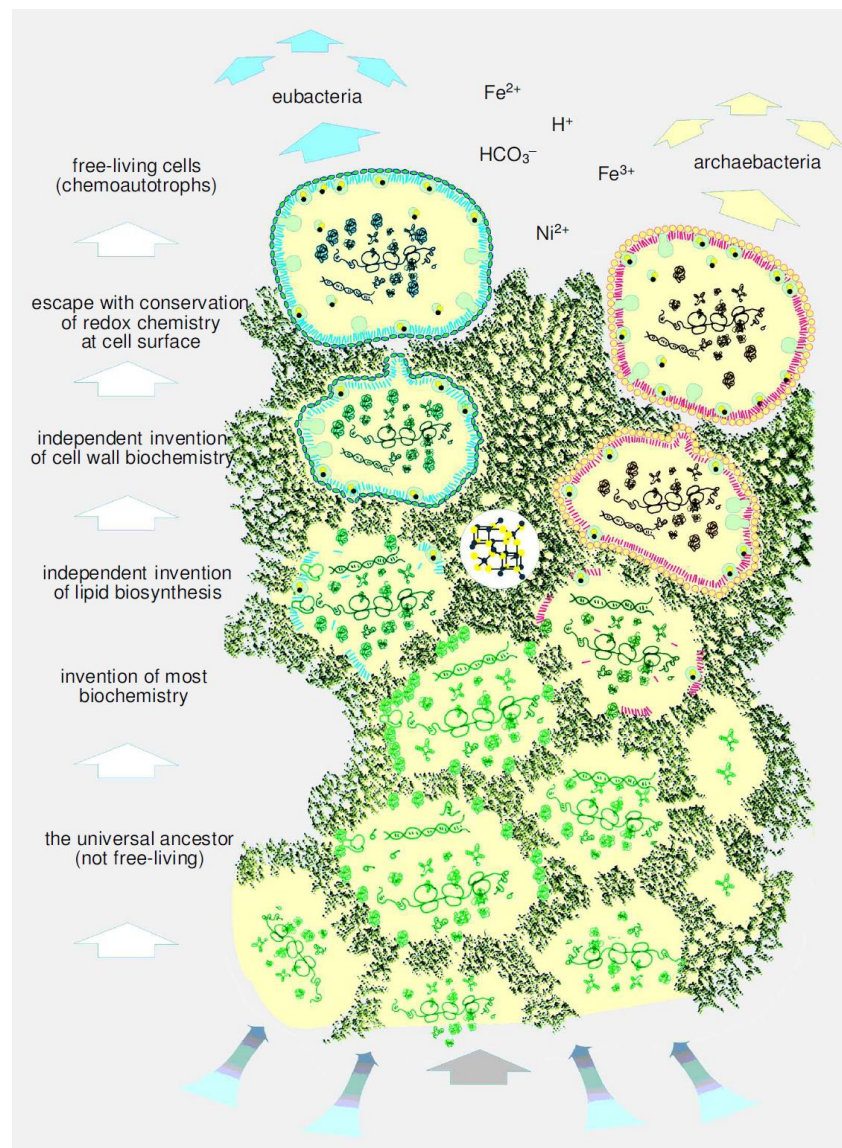
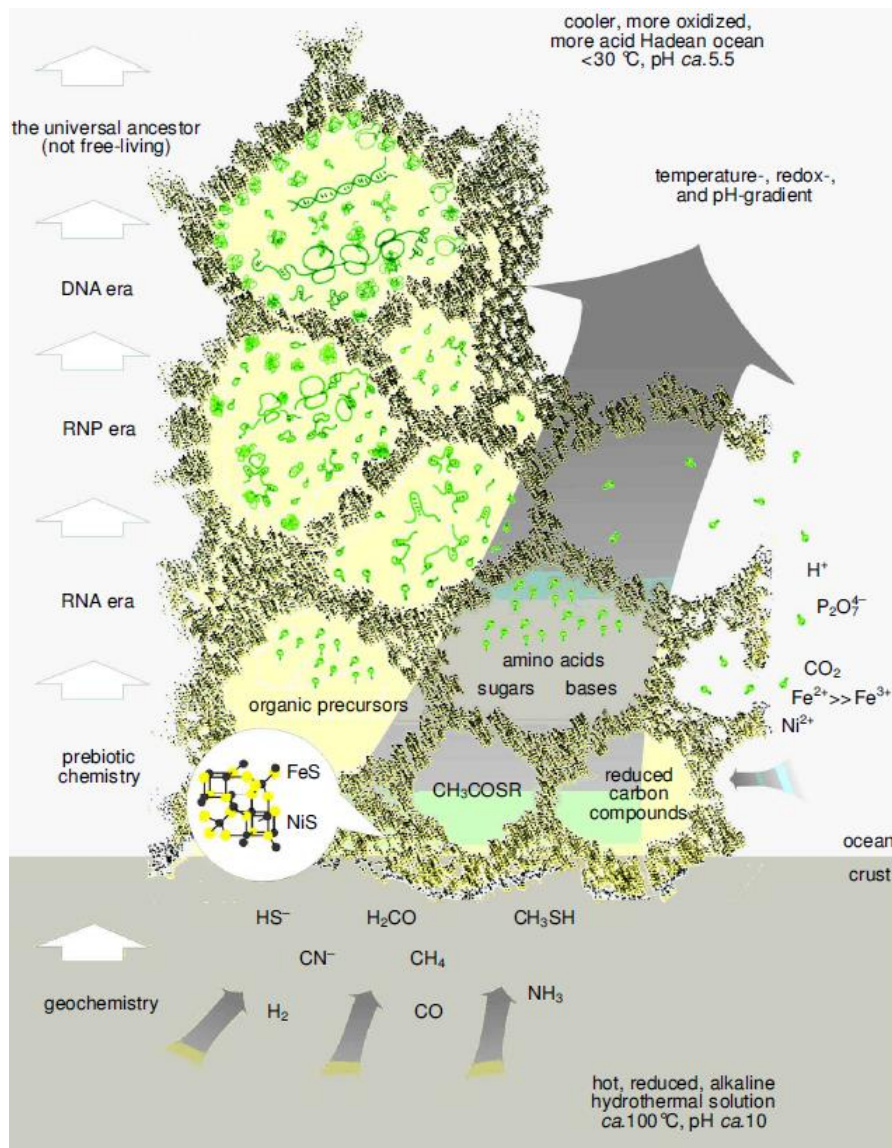
The last universal common ancestor between ancient Earth chemistry and the onset of genetics. 2018

海底热液喷口附近也具有古菌



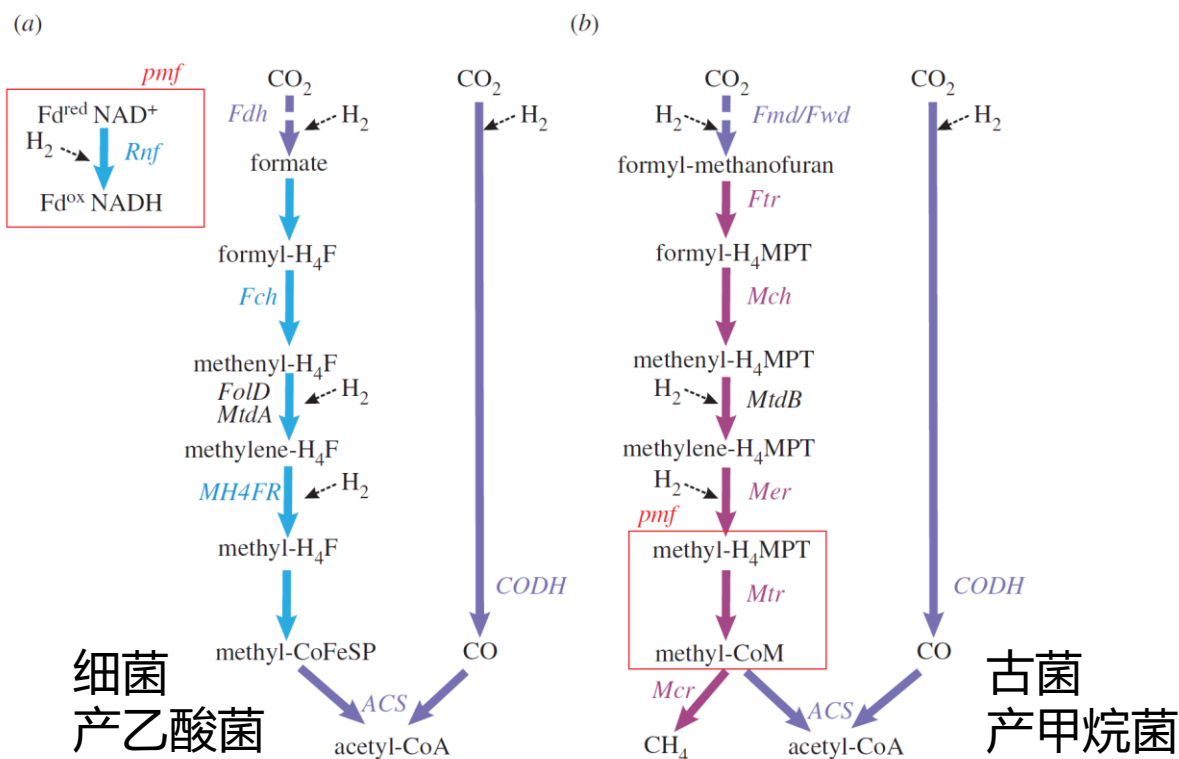
Pyrolobus fumarii 于1997年在大西洋中脊的一个热液喷口首次被发现。

碱性热液喷口细菌古菌分化



Martin and Russell, 2002

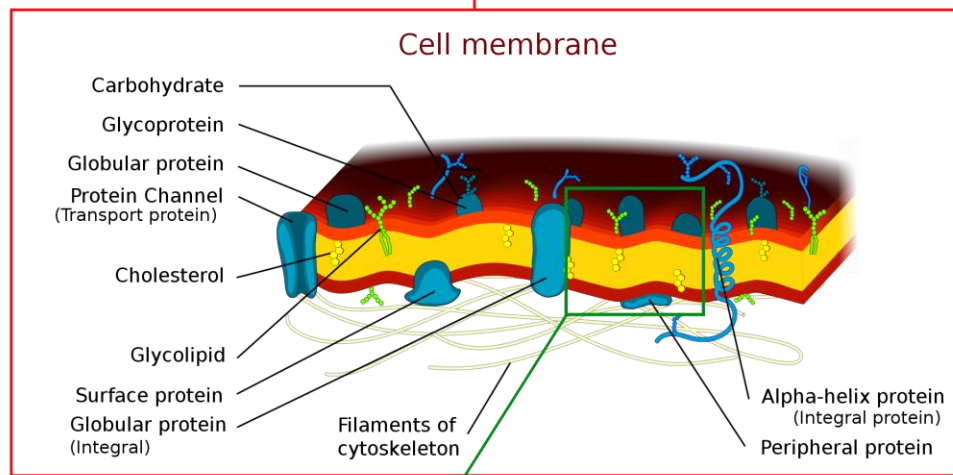
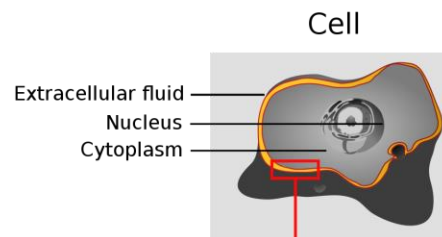
古菌与细菌的乙酰辅酶A途径



乙酰辅酶A途径 (Wood-Ljungdahl pathway)

细胞膜系统

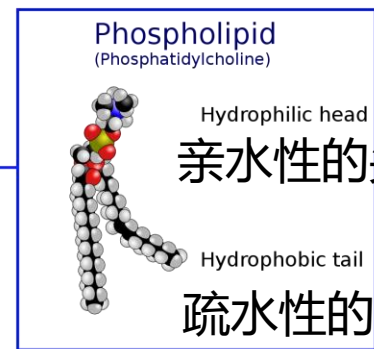
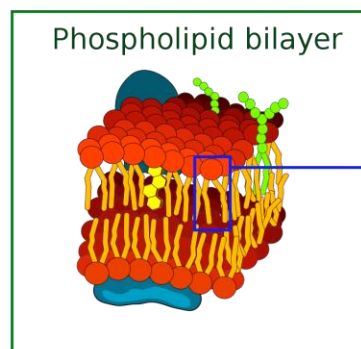
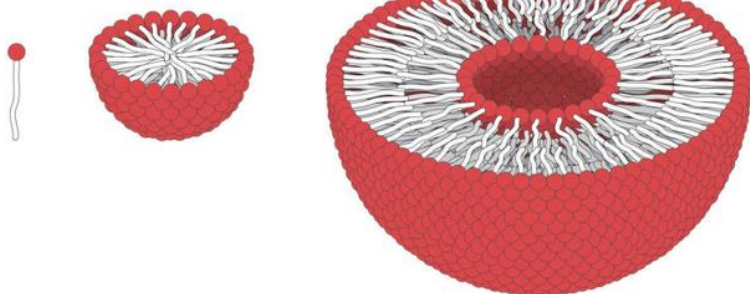
- 磷脂双分子层
- 流动镶嵌模型



两亲分子

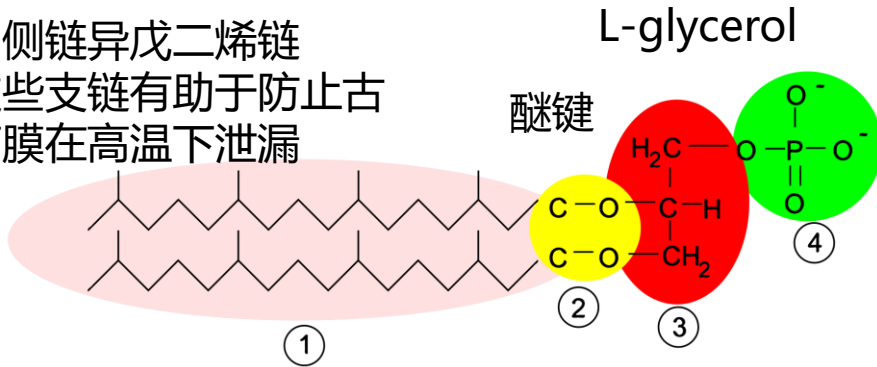
胶束

囊泡

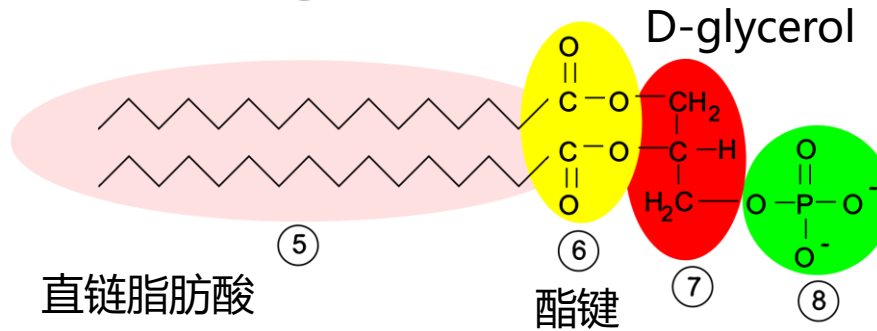


古菌与细菌的细胞膜的差异

多侧链异戊二烯链
这些支链有助于防止古
菌膜在高温下泄漏

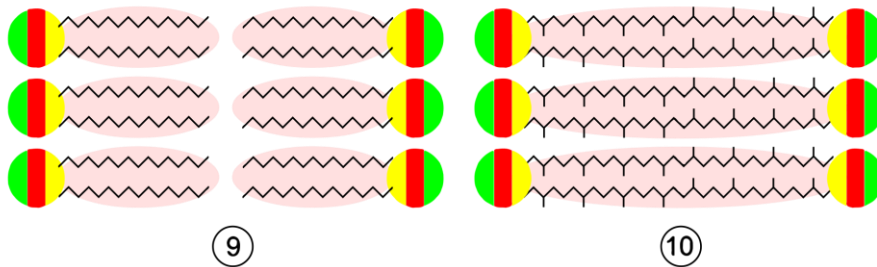


古菌的磷脂由甘油醚脂质组成



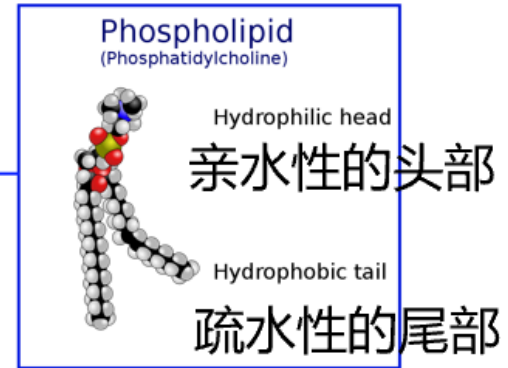
细菌和真核生物的磷脂由甘油
酯脂质组成

直链脂肪酸



细菌和真核生物细胞膜

古菌细胞膜



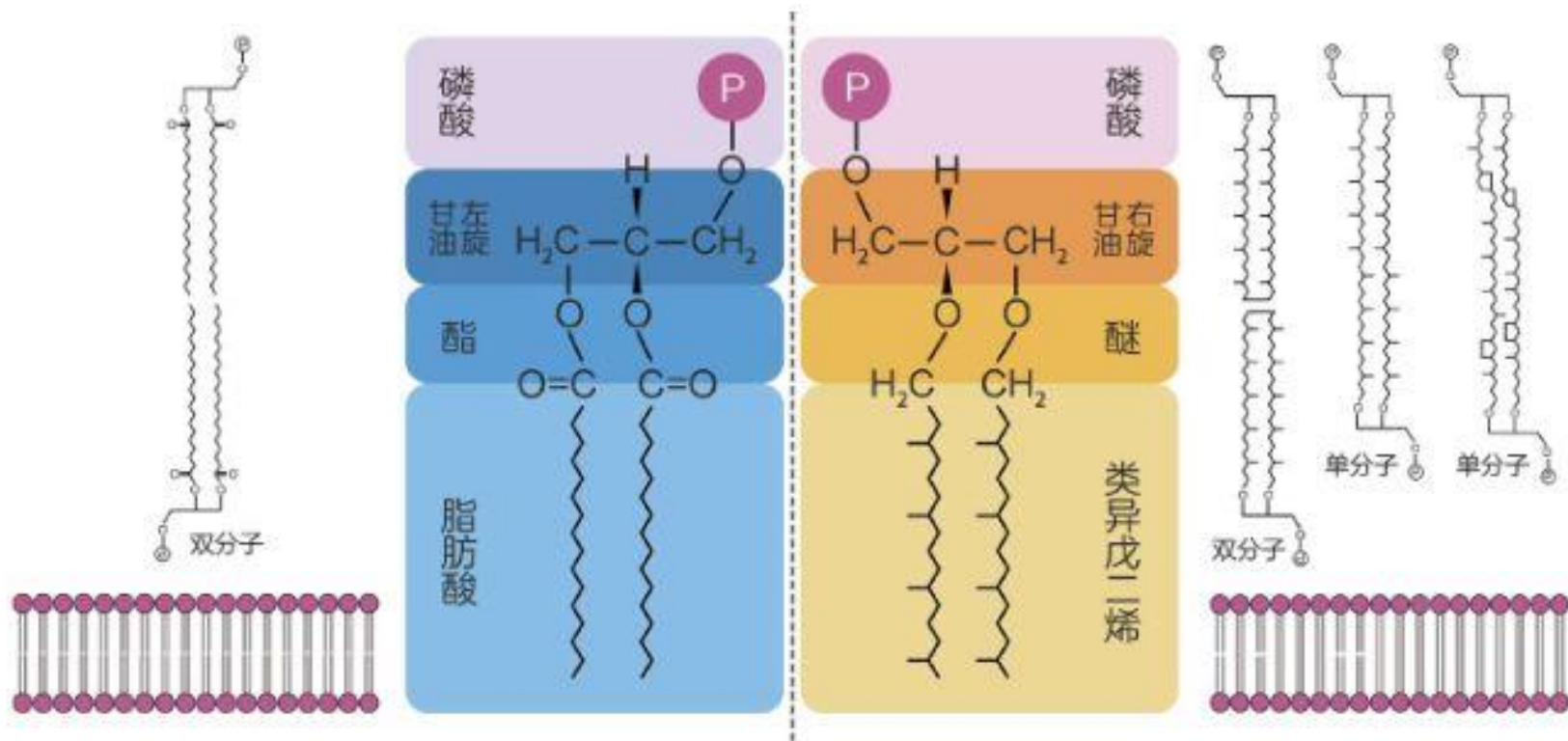
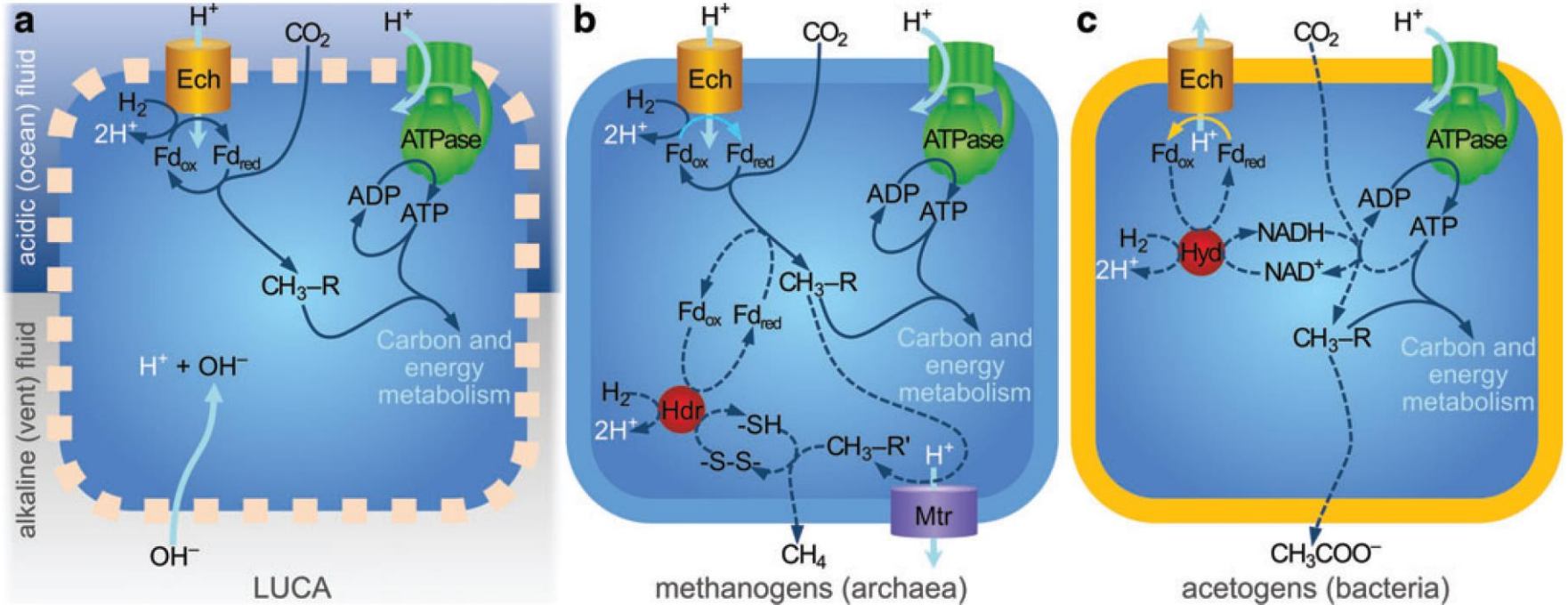


图2—85 左侧是细菌的磷脂膜结构图示，右侧是古菌的磷脂膜结构图示。左下角和右下角像火柴头一样的东西，是图1—3的简化版。我们用一个紫红色圆球表示磷脂分子的亲水端，那就是这两个分子式中的磷酸基。而疏水端的两条尾巴，在细菌和古菌那里就很不不同了。首先，作为中间的连接，细菌的甘油是左旋的，古菌的却是右旋的。其次，甘油连接尾巴的化学键，在细菌是酯键，在古菌是醚键。再次，那两条尾巴本身，细菌的是脂肪酸，古菌的却是类异戊二烯。此外，如两边的火柴头模型和键线式所示，在细菌那里，双层膜两面的磷脂分子互相独立，所以是双分子膜，但是在古菌那里，这两面的分子却常常勾连起来，令它们的细胞膜成为事实上的单分子膜。（作者绘）

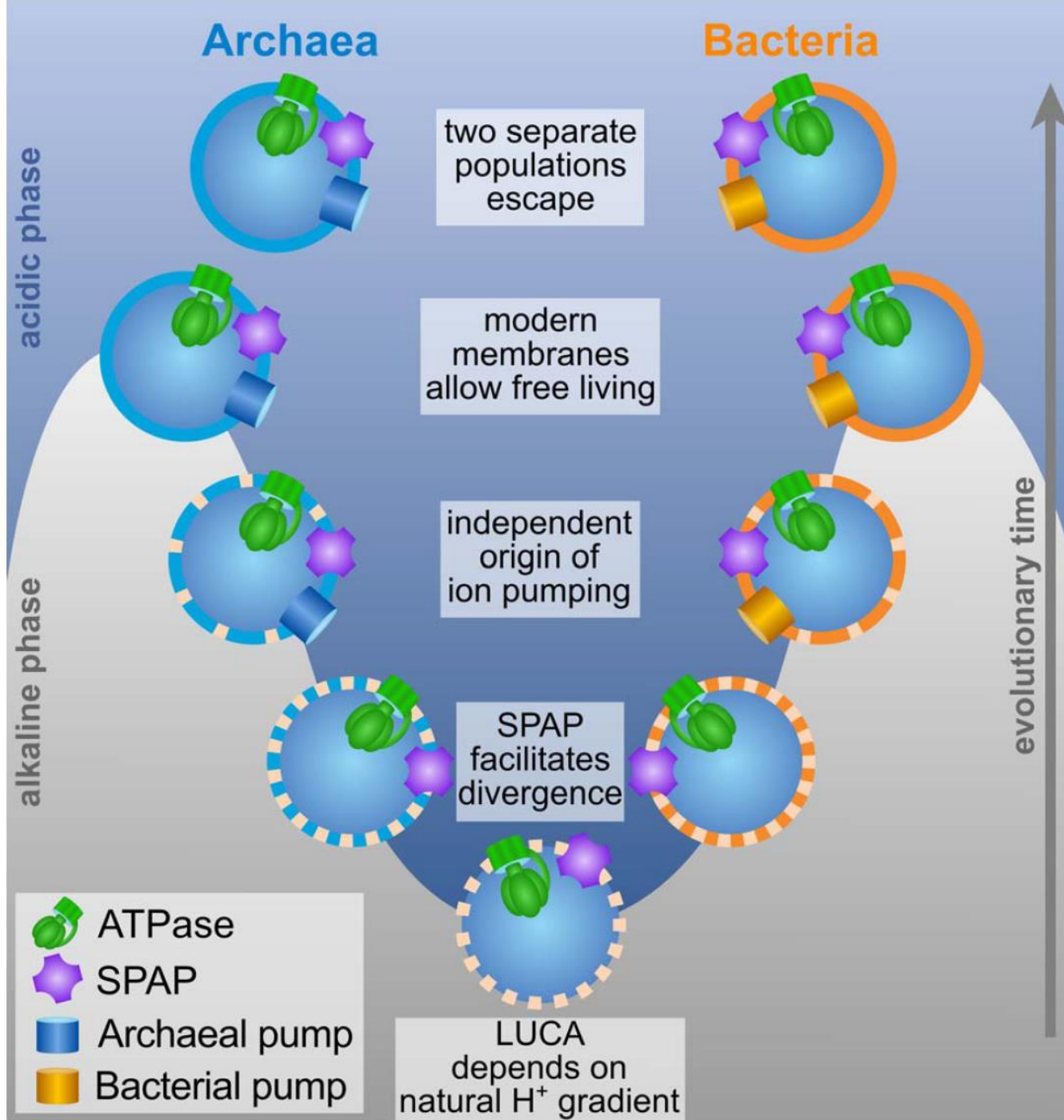
古菌与细菌的能量代谢差异



产甲烷菌
(假定古菌祖先)

产乙酸菌
(假定细菌祖先)

Ech: 能量转换氢化酶



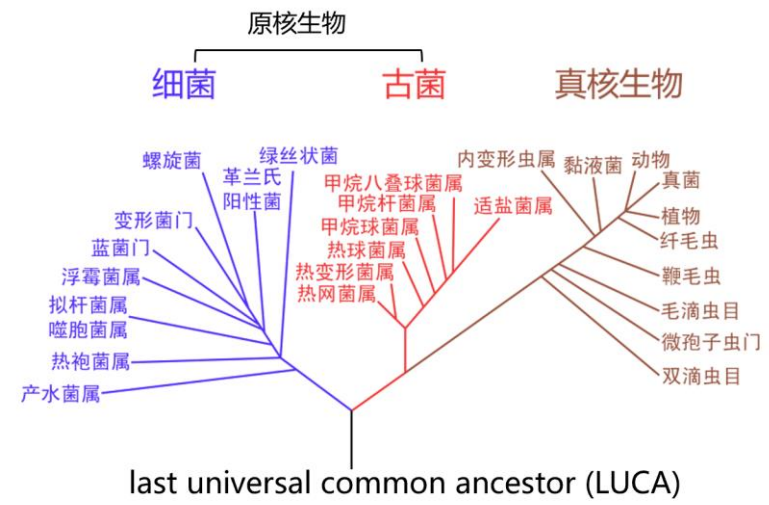
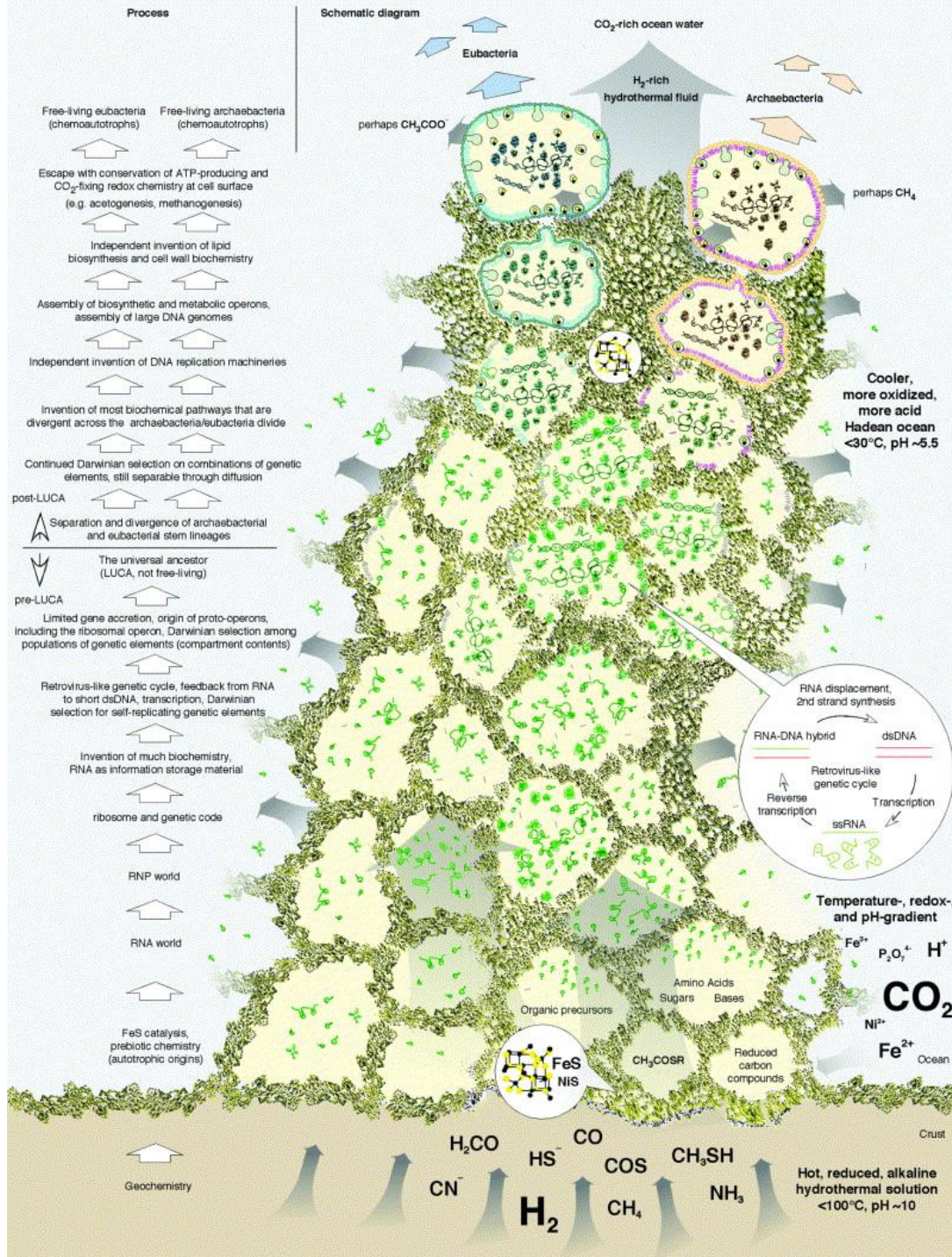
两个不同的种群逃离

不通透的膜
可以自由生存

独立起源离子泵

Na^+/H^+ 反向转运蛋白
促进分化

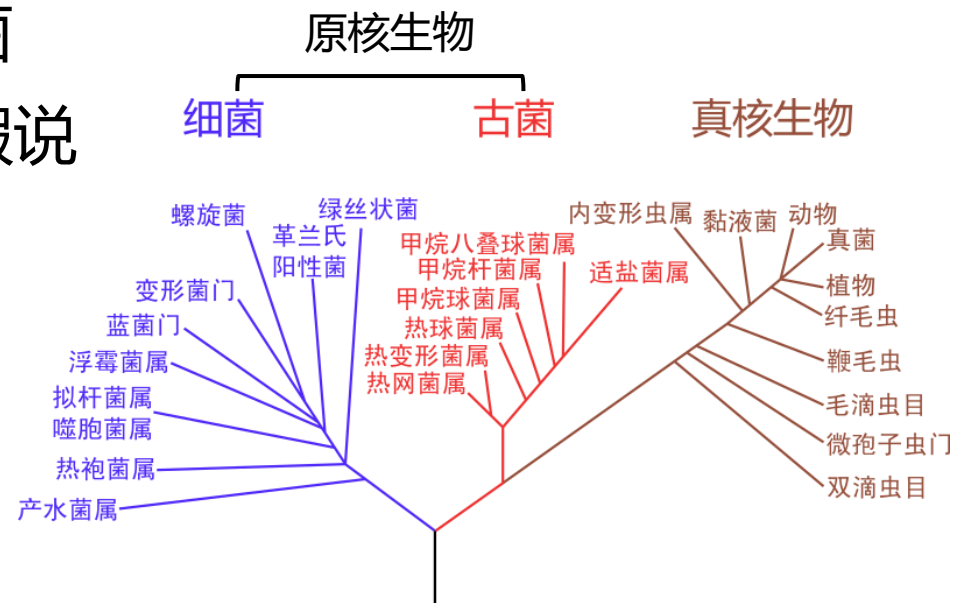
a sodium-proton
antiporter (SPAP),
 Na^+/H^+ 反向转运蛋白



Koonin and Martin, 2005

小结

- 原始细胞->原核细胞->真核细胞
- 原核细胞与真核细胞的差异
- 古菌的发现与三域系统的建立
- 真核细胞的祖先可能是古菌
- 热液喷口细菌古菌分化的假说

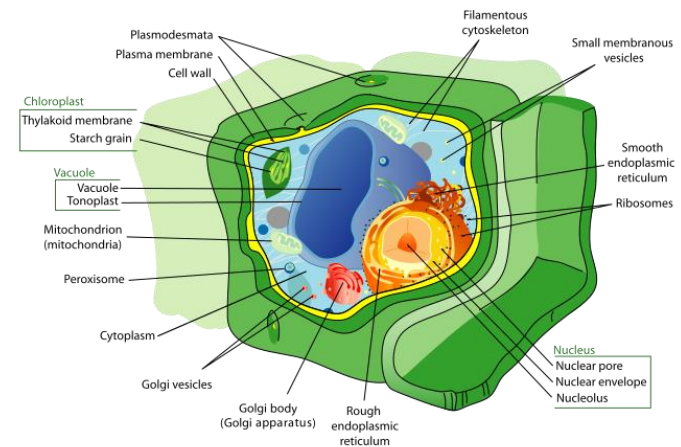
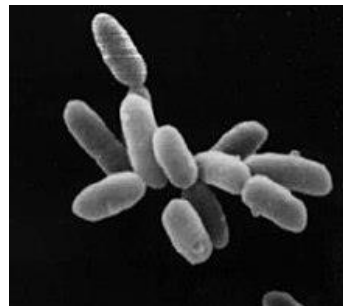
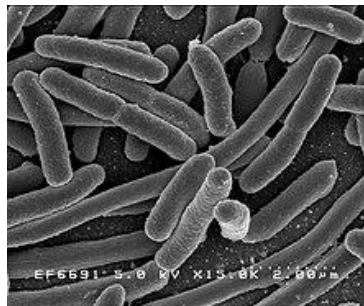
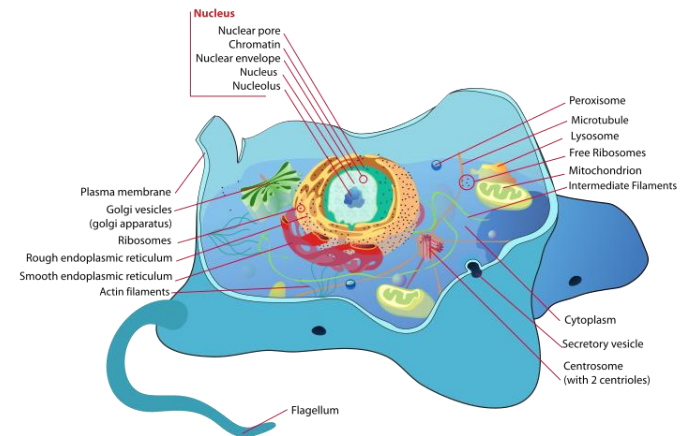
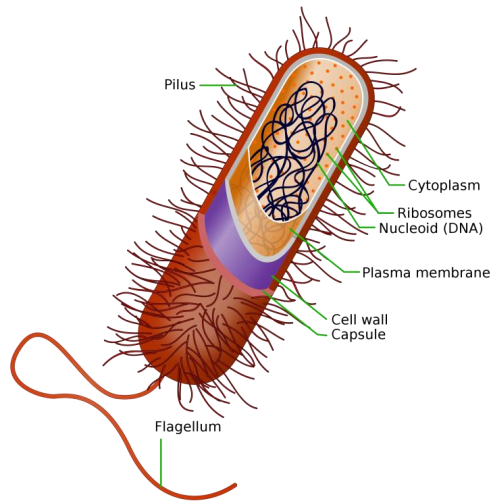


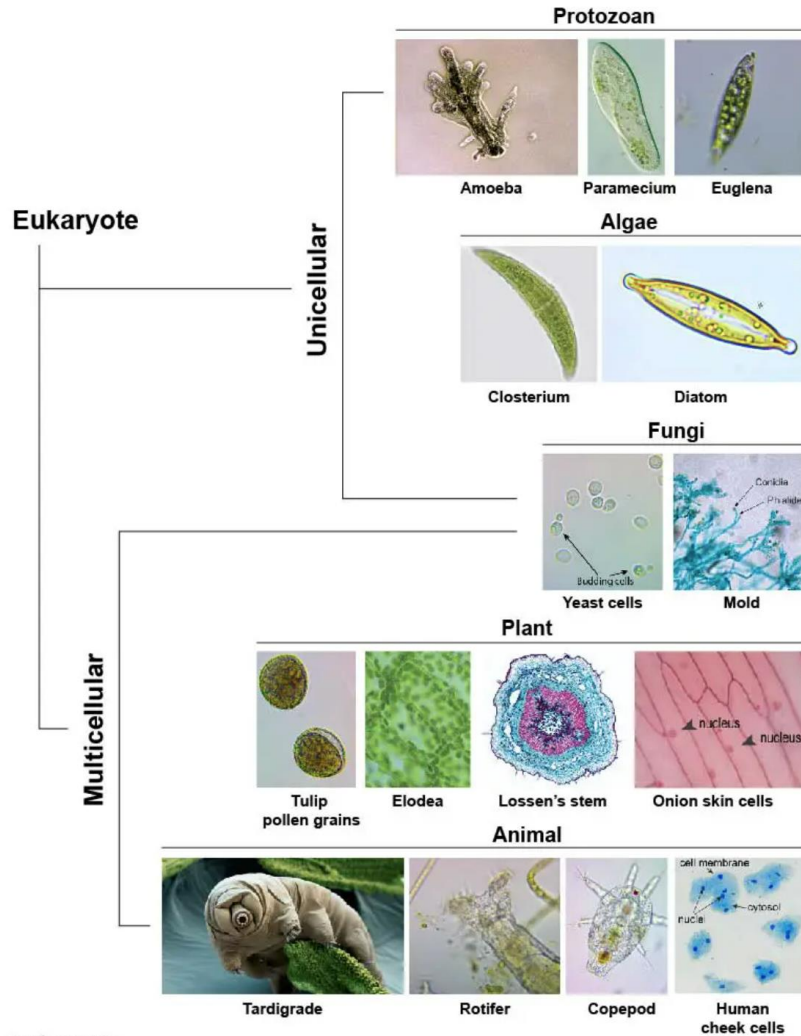
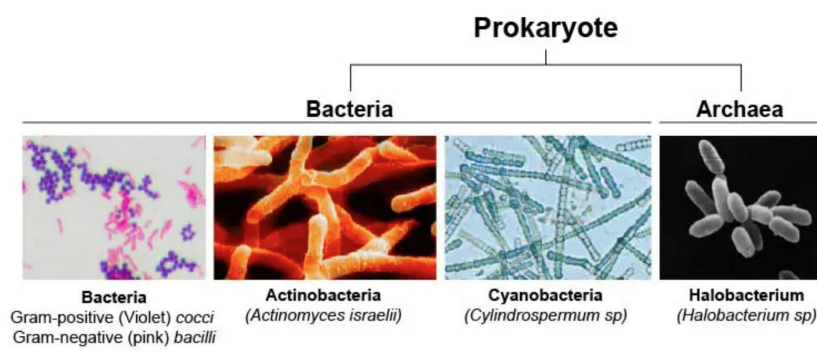
原核与真核细胞

原核细胞 (procaryotic cell)



真核细胞 (eucaryotic cell)

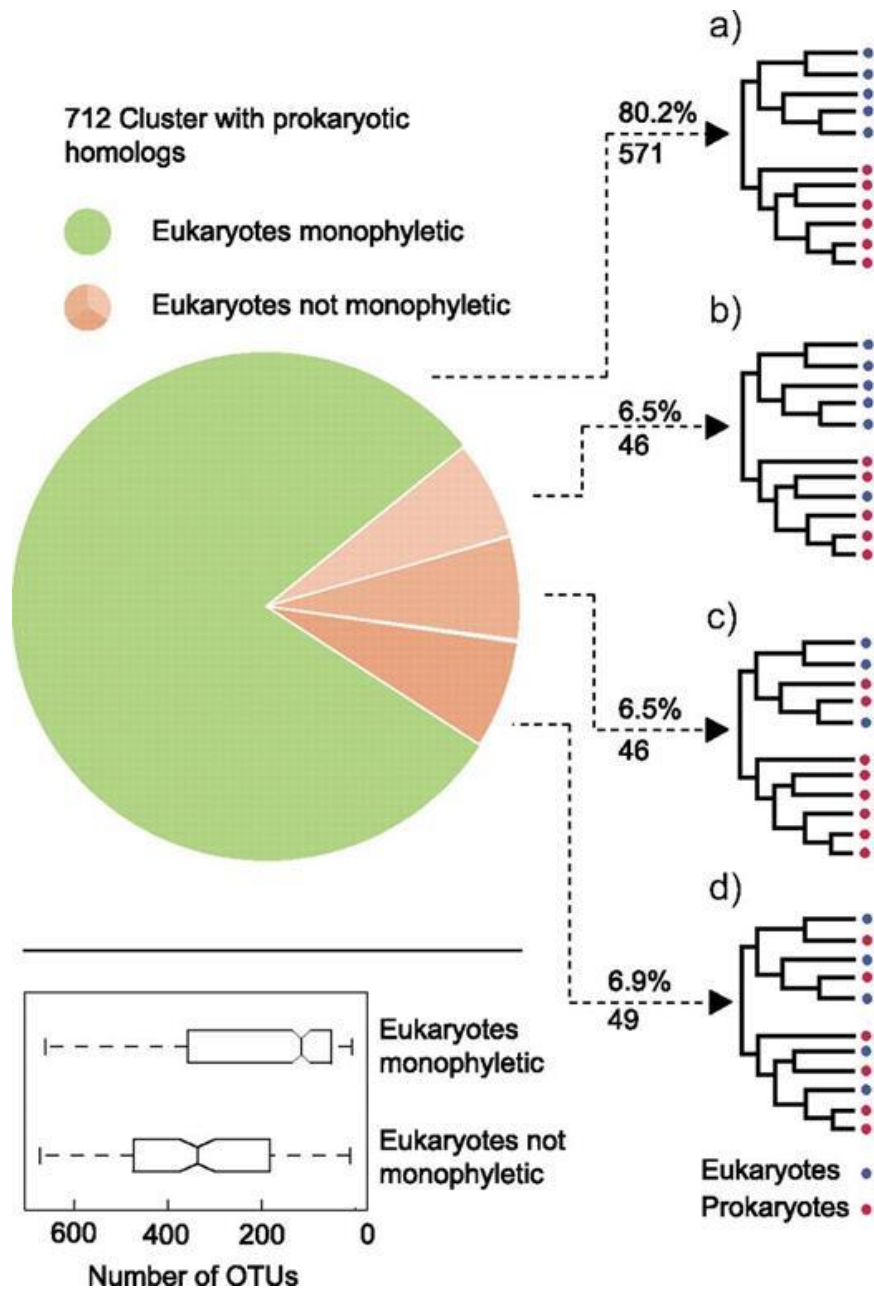




为什么真核生物种类多样，复杂性很高，但是原核生物很简单？

真核细胞起源

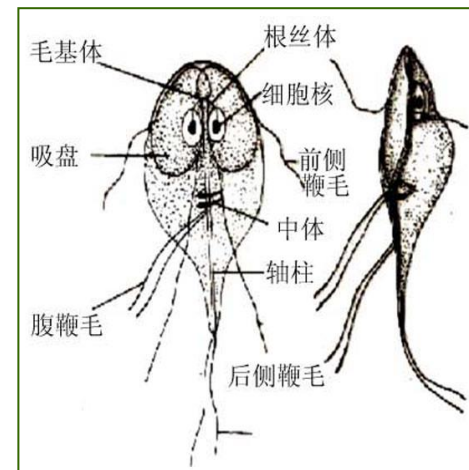
- 可能的最早的真核生物化石在加拿大的遂石层有芽球的或萌发成管状的球形微生物，同位素鉴定距今19亿年
- 确凿的后生动物化石最早出现在7亿年前。
- 真核生物可能出现在7-20亿年前。
- 原核细胞和真核细胞之间差别悬殊，而且缺少连续的中间过渡类型。
- **真核生物是单源性。**



An Evolutionary Network of Genes Present in the Eukaryote Common Ancestor Polls Genomes on Eukaryotic and Mitochondrial Origin. 2011. Thiergart et al.

原核与真核生物有没有过渡类群？

- **源真核生物(archezoa)**
- 托马斯·卡瓦利尔-史密斯 (Thomas Cavalier-Smith, 1942–2021)
- 兰氏贾第虫：已有成形的核，但核膜不完整，有大缺口，且分裂中无纺锤体出现，无内含子，核糖体是70S
- 源真核生物中没有一种是真正意义上的缺失环节，不是演化中间型。它们起源于真核生物，曾经拥有真核生物的特征。



真核细胞起源

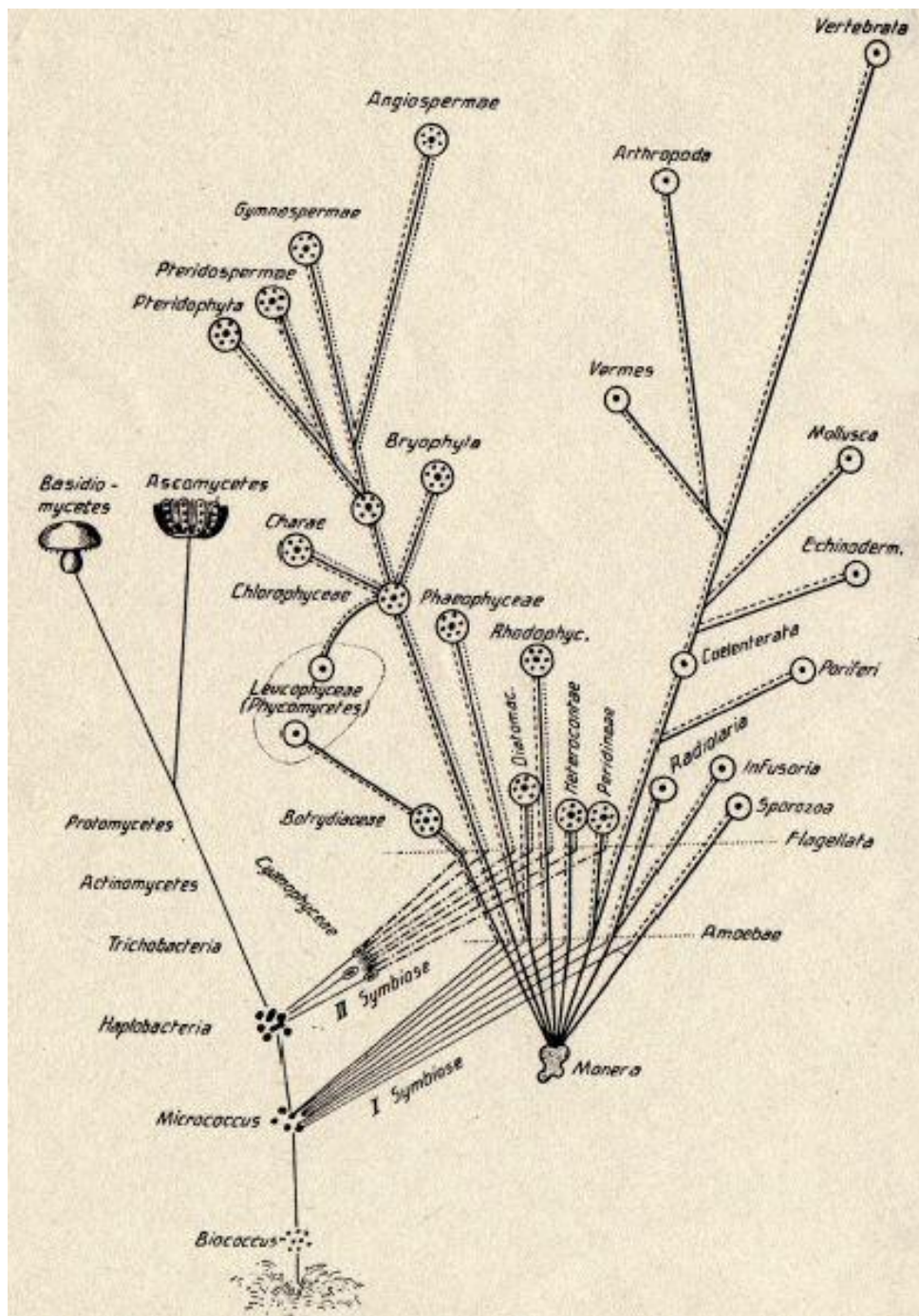
- 有无细胞器是区别原核细胞和真核细胞的重要标志。
- 真核细胞的一系列重要细胞器是如何起源与演化的？
- **细胞内共生起源说 (endosymbiosis)**
- **渐进式进化说 (经典说)**
- **C.R. de Duve (1996) 的综合说**

内共生起源说

- **真核生物的线粒体和叶绿体起源于细胞内共生。**
- 1883年，Schimper发现植物叶绿体可以自主繁殖、分裂，认为植物的叶绿体来源于“寄生”的蓝绿藻（即蓝菌）。

内共生起源说

- 康斯坦丁·梅雷施科夫斯基 (Konstantin Mereschkowski), 1905年的生命树图, 通过两次共生过程, 即共生细菌的结合, 依次形成细胞核和叶绿体, 显示了复杂生命形式的起源。



内共生起源说

电镜技术进一步完善，细胞的超微结构逐渐被了解



内共生起源说

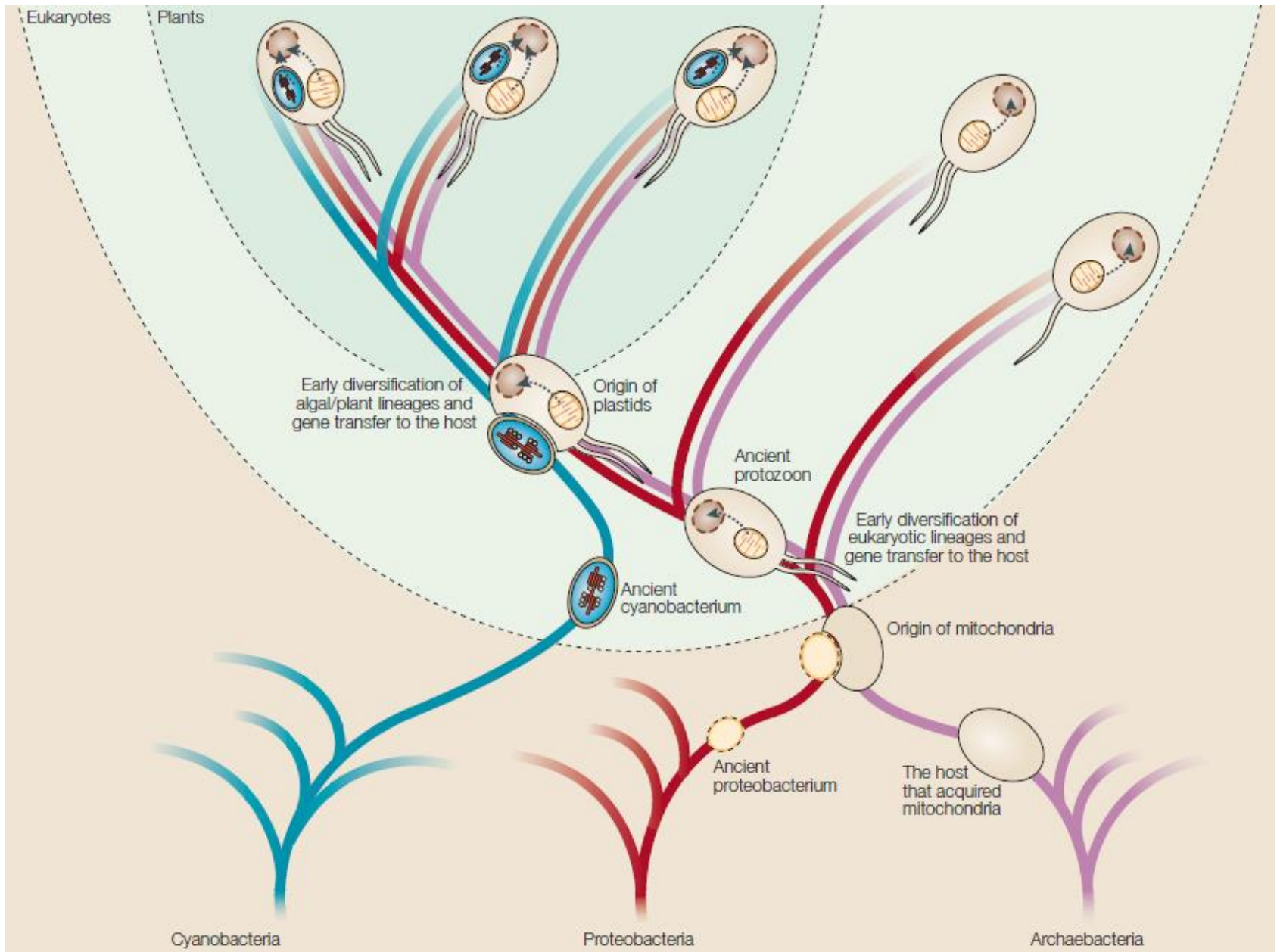
- 1981年, Margulis, 《细胞进化中的共生》, 详细论证了“真核细胞起源于细胞内共生的假说”。
- Margulis认为真核生物起源于细胞内共生的假说, 真核细胞是一个复合体, 原核细胞才是最小的细胞单位。



Lynn Margulis
(1938 - 2011)

内共生起源说

- 真核生物的线粒体和叶绿体来源于共生的真细菌（线粒体可能来源于紫细菌，叶绿体来源于蓝细菌）。
- 运动器（包括鞭毛和胞内微管系统）来自于共生的螺旋体类的真细菌。
- 它们最早被原始的真核细胞吞噬进细胞内，与宿主进行长期的共生，而逐渐演化为重要的细胞器。
- 叶绿体则起源于被吞噬进细胞内的蓝藻，它们与宿主细胞建立起内共生关系，通过类似于线粒体在进化中形成的过程特化为叶绿体。



内共生起源说

特征	原核细胞		真核细胞		
	古菌	细菌	细胞质	线粒体	叶绿体
遗传物质	<ul style="list-style-type: none"> - 裸露DNA，多数呈环状 - 单条染色体 - 存在于质粒 - 一些基因含有内含子 	<ul style="list-style-type: none"> - 裸露DNA，多数呈环状 - 单条染色体 - 存在于质粒 - 无内含子（通常） 	<ul style="list-style-type: none"> - DNA缠绕在组蛋白上 - 多条染色体，存在于细胞核（双层膜包被） - 断裂基因（带有内含子） 	<ul style="list-style-type: none"> - 裸露DNA，多数呈环状 - 单条染色体 - 无内含子（通常） 	<ul style="list-style-type: none"> - 裸露DNA，多数呈环状 - 单条染色体 - 无内含子
繁殖方式	- 二分裂	- 二分裂	- 有丝分裂和减数分裂	- 二分裂	- 二分裂
核糖体 (蛋白质合成工厂)	<ul style="list-style-type: none"> - 游离的“70S”核糖体 - 具有某些真核特性 	- 游离的“70S”核糖体	- “80S”核糖体，游离或者结合于内质网	- 游离的“70S”核糖体	- 游离的“70S”核糖体
大小	~ 1-10 μ m，某些情况下可达100 μ m	~ 1-10 μ m，某些情况下可达100 μ m	~ 10-500 μ m，有时更小	~ 1-10 μ m	~ 1-10 μ m
膜脂类型	<ul style="list-style-type: none"> - 含醚键和甘油-1-磷酸主链的磷脂 - 支链烃 	<ul style="list-style-type: none"> - 含酯键和甘油-3-磷酸主链的磷脂（蓝藻中为糖酯） - 支链烃 	<ul style="list-style-type: none"> - 含酯键和甘油-3-磷酸主链的磷脂 - 直链烃 	<ul style="list-style-type: none"> - 含酯键和甘油-3-磷酸主链的磷脂 - 直链烃 	<ul style="list-style-type: none"> - 含酯键和甘油-3-磷酸主链的磷脂和糖脂 - 支链烃
隔室	- 没有	- 多数没有；有时有（例如蓝藻存在类囊体，革兰氏菌存在周质间隙）	- 有（内质网、核膜、高尔基体等）	- 没有 - 双层膜细胞器	- 有（如类囊体） - 双层膜细胞器
细胞骨架	- 也许存在，但尚不清楚	- 存在，但不移动细胞组分	- 存在，会移动细胞组分	- 不存在	- 不存在
代谢类型	- 各种类型（光养型、石养型和有机养型），具有古细菌特有的产甲烷特性	- 化学合成、光合作用或异养作用（如呼吸作用和/或发酵作用）	- 发酵	- 呼吸作用（有时在某些厌氧菌中是发酵作用）	- 光合作用

内共生起源说

- 依据

1. 在膜形态结构上：线粒体和细菌相似，叶绿体和蓝藻（蓝细菌）相似；在膜化学组成上：线粒体、叶绿体的内膜与外膜的化学成分和物理特性不一致：内膜与原核细胞的质膜相似，如双磷脂酰甘油的含量；外膜与真核细胞的质膜相似，如胆固醇含量。
2. 线粒体、叶绿体像细菌一样可直接分裂，说明他们是曾经独立生活过的；所含的DNA均为裸露的环状分子。

内共生起源说

3. 线粒体叶绿体的核糖体大小，和对蛋白质合成抑制剂的反应性质上与原核生物的相似。

	核糖体	蛋白合成抑制剂	RNA合成抑制剂	DNA
叶绿体	70s	氯霉素、链霉素	利副平	不含5-甲基胞嘧啶
细胞质	80s	环己亚胺、放线菌酮	鹅膏蕈碱	核DNA中25%的胞嘧啶甲基化
线粒体	70s	同叶绿体	利副平	不含5-甲基胞嘧啶
<i>E. coli</i>	70s	同叶绿体	利副平	不含5-甲基胞嘧啶

内共生起源说

4. 真核生物存在有内共生现象
5. 分子进化方面的证据，根据16S rRNA序列比较分析，红藻的叶绿体毫无疑问是从蓝藻来的。对23S rRNA、4.5S rRNA、5S rRNA序列及其同源性的分析都说明叶绿体与蓝藻类或其他真细菌更为接近。对tRNA序列的分析也得到了以上类似的结果。
6. 同工酶和代谢途径的研究也支持内共生起源说。

内共生起源说

- 不足
- 假说较粗糙，只注重形态学方面而忽略细胞生理和生化特征；
- 不能很好地解释核的起源

渐进说（经典说）

- Uzzell, 1974: 细胞内的细胞器和细胞核的形成是由原始的原核细胞，通过一系列DNA复制和质膜的内陷，形成了双层膜的结构；
- Cavalier-Smith, 1975: “内胞形成”，和“细胞内间隔作用”的渐进发展；
- Nakamura 和 Hase, 1991: “膜进化理论”，膜分化导致代谢分隔；
- 原核细胞到真核细胞是渐进的、直接的进化过程，较好地说明了核的起源

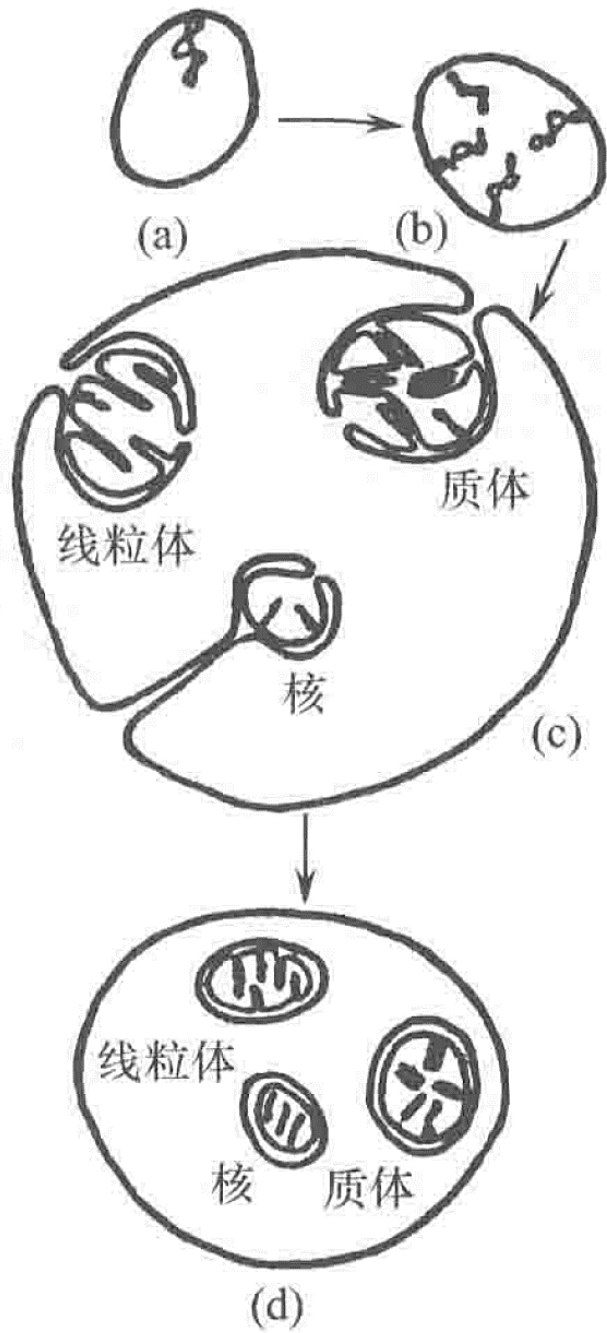


图 3-4 细胞起源经典说示意图 (自 Uzzell)
 a. 原核细胞; b. 原核细胞基因组的复制; c. 膜系统内陷形成具双层膜的核、线粒体和质体; d. 核基因组增大和分化, 细胞器基因组丢失了许多重复基因, 最终进化为真核细胞

渐进说（经典说）

论据：

1. 原核细胞与真核细胞之间存在着一些中间过渡类型。如蓝菌（属原核细胞，但其光合作用与真核的植物相似）、红藻（属真核细胞，在色素上接近蓝菌）；
2. 从代谢生理、生化特征的比较看，真核细胞的需氧呼吸代谢更可能是通过原核生物发酵途径的重复、改造而建立的；
3. 某些行光合作用的原核生物具有复杂的胞内膜结构。

C.R. de Duve (1996) 的综合说

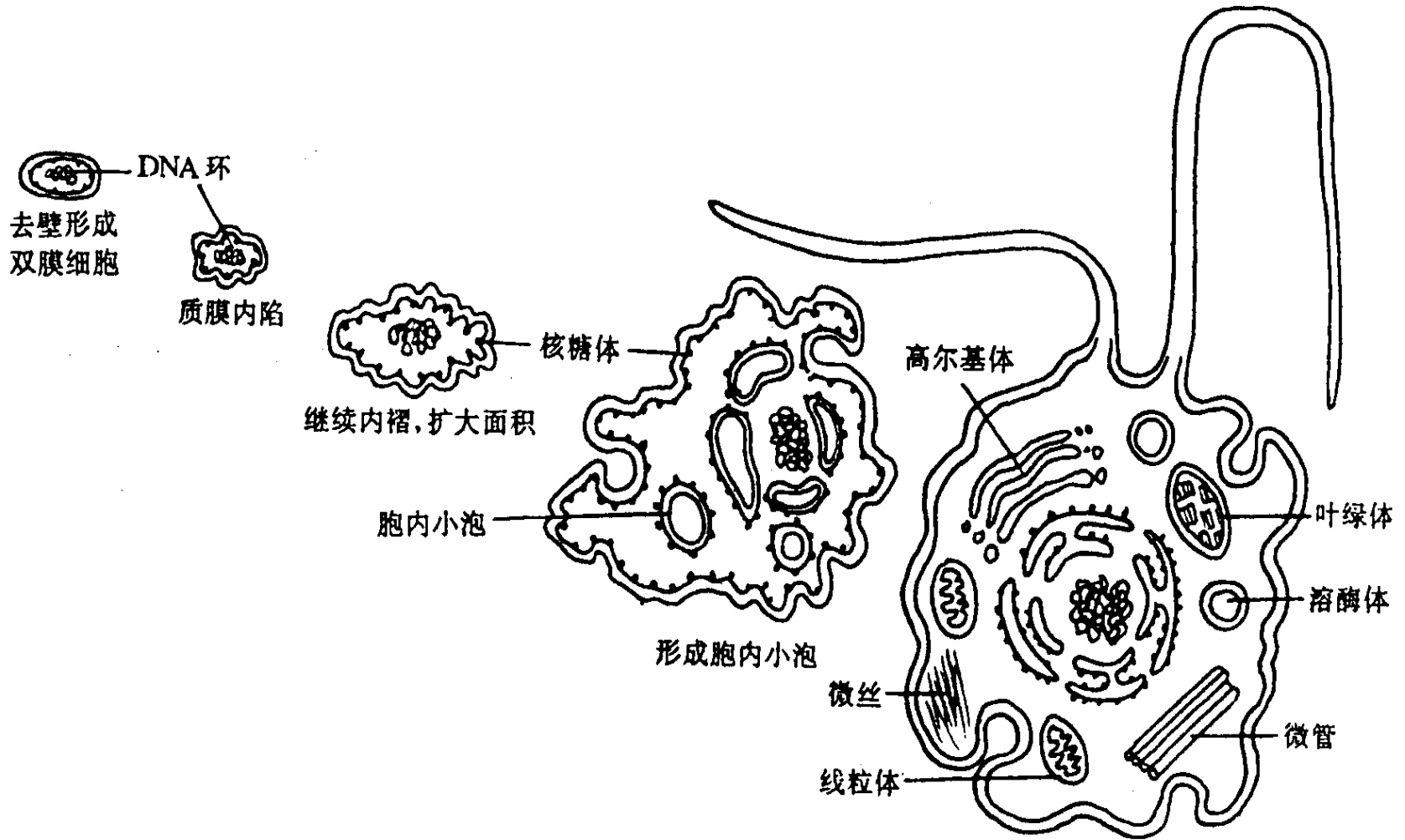
1. 大约在20亿年前，大气中氧气含量显著增加，某些原核生物除去了细胞壁，成为具有双层膜的细胞，其内膜附有核糖体；
2. 质膜不断内陷，扩大了细胞的体积；
3. 质膜进一步内陷，终于与细胞膜脱离，进入细胞质内，形成众多的“胞内小泡”，其外膜附有核糖体；
4. 有些“胞内小泡”围绕着“拟核”（即DNA环）排列，后来发展为带孔的核膜，于是“拟核”就变成了细胞核；

C.R. de Duve (1996) 的综合说

5. 以后通过吞噬（吞噬需氧细菌、蓝藻）和内共生作用，相继形成了过氧化物酶体、溶酶体、线粒体和叶绿体等细胞器；同时“胞内小泡”也进一步发展为高尔基体和内质网。

- 原来厌氧的原核生物，就转变为好氧的真核生物了。
- 约20亿年前形成的这种原始的真核细胞成为后来所有真核生物的祖先。
- 混合理论，以渐进说解释核和内质网的起源，以内共生说解释细胞器的起源。

德迪韦的综合说:



从原核细胞到真核细胞的演变,
(自 C·R·de Duve, 1996)

通过吞噬、内共生形成溶酶体、线粒体、叶绿体等细胞器; 胞内小泡发展为内质网和高尔基体

谢谢!