

# 生命的三界学说与生命第三形式\*

## Three Boundary Theory and the Third Form of Life

沈雪松      刘义\*\*      屈松生\*\*  
Shen Xuesong      Liu Yi      Qu Songsheng

(桂林医学院 桂林市乐群路 59号 541001)  
(Guilin Medical College, 59 Lequnlu, Guilin, Guangxi, 541001, China)

**摘要** 介绍生命的三界学说和生命的第三形式, 以及相关的研究和评价。从 11 个方面比较古细菌、真细菌和真核生物的区别。认为三界学说和生命第三形式的建立和发展是对生命革命认识的深化, 其摒弃了以表型为主的分类体系, 从基因层次揭示生命的进化。但存在的各种观点表明三界学说尚有待进一步从不同层次深入研究和认识。

**关键词** 生命 三界学说 第三形式

中图法分类号 Q 111

**Abstract** Three-boundary theory and the third form of life and the relevant researches and evaluation on it are described. Archaea, Eubacteria and Eucaryotes are compared in eleven aspects. The founding and development of three-boundary theory and the third form of life gives an in-depth knowledge to look into life revolution, since it requests to study life revolution from gene level instead of the morphologically-based classification system. But the different view points on it releases that this theory needs to be improved further.

**Key words** life, three boundary theory, the third form

### 1 生命的三界学说和第三形式

70年代以来, 随着现代分子生物学理论和实验技术的快速发展, C. Woese教授<sup>[1]</sup>在对各大类型生物进行深入的分子生物学研究, 对它们的 16S rRNA 核苷酸顺序的同源性进行测定, 选择高度保守的 SSrRNA (small subunit rRNA 原核 16S 真核 18S) 取代传统的精度不高的细胞色素 C 作为绘制系统发生树的标尺, 分析现有 SSrRNA 的序列的基础上, 提出生命体系划分为三界, 第一界是真核生物, 第二界是原核生物, 第三界是古核生物。在生物进化过程的早期, 存在着一类各生物的共同祖先 (universal ancestor), 由它分三条进化路径, 即形成了生命的三种形式: (1) 真细菌 (Eubacteria), 包括蓝细菌和各种原核生物 (没有细胞核); (2) 真核生物 (Eucaryotes), 包括真菌、动物和植物 (有细胞核); (3) 古细菌 (Archaea), 包括产甲烷菌、极端嗜盐菌和嗜热嗜酸菌。通常, 称古细菌为生命的第三形式<sup>[2,3]</sup>。

1996年 8月 23日出版的《Science》上, 以最快速度发表了美国 TIGR (The Institute for Genomic Research) 研究所 Bult 领导的研究小组的最新学术成果 - 詹氏甲烷球菌 (*Methanococcus jannaschii*) 的全基因组序列<sup>[4]</sup>。他们首次测出了一种 Archae 的完整基因组序列, 证明它既不是典型的细菌也不是典型的真核生物, 而是介于两者之间的生命体, 即生命的第三形式。这是一篇里程碑式的文章。这项成果引起了生物学家的广泛关注, 《Nature》等杂志纷纷发表相应评述文章<sup>[5]</sup>。这是自 Woese 教授提出生命体系划分为三界的三界学说以来, 测定的第一个原核、真核以外的生物体的全基因组序列, 有十分重大的意义。三界学说自诞生以后, 不断有支持三界学说实验结果报道。1990年 Woese 教授<sup>[6]</sup>进一步提出将古细菌 Archaeobacteria, 这个带有 bacteria 后缀, 易混淆的名称更换为 Archaea, 与真核 (Eucarya)、原核 (Eubacteria) 相对应。

### 2 生命第三形式的重要特点

按 Woese 的三界学说, 古核生物可分为两大类: Euryarchaeota (包括产甲烷类及表型相关种属)、Crenarchaeota (表型上更接近原始的 Archaea)。很多工作报道了古核生物的各方面特性。由于它们大都生活在

1999-12-21收稿, 2000-10-12 修回。

\* 国家自然科学基金 (批准号 29973030) 和湖北省自然科学基金 (批准号 98J52) 资助。

\*\* 武汉大学化学与环境科学学院, 武汉, 430072 (Department of Chemistry, Wuhan University, Wuhan, 430072, China).

极端环境中,古核生物有许多独特之处<sup>[7,8]</sup>,与真核、原核生物相比,古细菌有如下重要特点

### 2.1 能量代谢

古细菌与一般细菌通过氧化磷酸化产能不同,产甲烷菌(Methanogen)硫细菌(Sulfolobus)用H<sub>2</sub>还原CO<sub>2</sub>生成CH<sub>4</sub>、H<sub>2</sub>S来获得能量。许多古核生物利用钨(tungsten)代替高温下不稳定的NADH参与电子传递链。

### 2.2 细胞膜的类脂特殊

古细菌具有比细菌更为多样化的质膜结构<sup>[9]</sup>,古细菌所含的类脂是不可皂化的。其中的中性类脂以类异戊二烯类的烃化物为主,极性类脂则以植烷甘油醚为主。膜中富含在高温下能增加质膜弹性的四醚脂(tetraether lipid)。产甲烷球菌的细胞膜中的四醚脂含量能随着环境温度升高(50°C~70°C),发生适应性变化,从20%(50°C)到45%(70°C)。革兰氏染色有呈阳性的种属,也有呈阴性的种属。

### 2.3 细胞壁成分独特而多样

古细菌的细胞壁有的以蛋白质为主,有的含杂多糖,有的类似于肽聚糖(“假肽聚糖”),但不论是何种成分,它们都不含胞壁酸、D型氨基酸和二氨基庚二酸。

### 2.4 核糖体 16SrRNA

古细菌的核苷酸顺序独特,既不同于真细菌,也不同于真核生物。

### 2.5 tRNA成分

其核苷酸顺序也很特殊,且不存在胸腺嘧啶。氨酰-tRNA合成酶的基因序列分析表明,古核生物与真核生物的同源性较高。古核生物染色体结构相关基因一般簇集排列,类似原核,其基因组含有插入序列,但与通常内含子的性质不大相同。

### 2.6 蛋白质合成的起始密码

古细菌的蛋白质合成的起始密码,始于甲硫氨酸,以其作为新生肽链的N端氨基酸,全部使用AUG为起始密码子,与真核生物相同。

### 2.7 对抗生素等的敏感性

古细菌对那些作用于真细菌细胞壁的抗生素如青霉素、头孢素和D-环丝氨酸等不敏感;对真细菌的翻译有抑制作用的氯霉素不敏感;对真核生物的翻译有抑制作用的白喉毒素却十分敏感。

### 2.8 生态条件独特

古细菌大都生活在极端环境中,如高压、高温、高盐、极端pH值等生态条件下。它们有的是严格厌氧菌,如产甲烷菌;有的是极端嗜盐菌;有的则是嗜热嗜酸菌等。

## 2.9 功能蛋白的一级结构

对数种不同类型的古细菌的多种蛋白质的研究表明<sup>[10]</sup>:相对于真细菌,古细菌的蛋白质一级结构上疏水残基的平均数量增多,使蛋白质高温稳定性增强。例如,S. solfataricus S-腺苷半胱氨酸水解酶与真细菌和真核生物的相比,417aa的多肽链中完全没有半胱氨酸,与其高温生活环境相适应。在对Pyrococcus sp. KOD1的研究中发现,KOD1的天冬氨酸-氨酰-tRNA合成酶的N端与真细菌同源,C端与真核同源,古核生物的酶可能是真核和原核生物酶的原型<sup>[3,9]</sup>。

## 2.10 分裂机制

古核生物的分裂机制与原核较为接近,但Bau-mann等<sup>[3]</sup>发现的原核细胞分裂的核心酶Ftsz与P. woesei的同源蛋白比Ftsz与真微管蛋白的亲缘性要近。

## 2.11 DNA超螺旋

许多生活在高温环境的古核生物具有特殊的拓扑异构酶-反向旋酶(reverse gyrase),可以在DNA上引入正的超螺旋,而通常从真核生物和真细菌中得到的DNA都是负的DNA超螺旋。所以,此超螺旋可能是祖细胞为平衡不同环境温度对DNA稳定性的影响而采取的适应方式。

古细菌、真细菌和真核生物的主要特点比较见表1。

## 3 生命第三形式研究的重大进展

生命第三形式的相关研究一直处于发展之中,并逐步积累了各种材料。以往的研究只能是局部的,针对一种或几种蛋白或基因,DNA图谱的工作尚处在物理图谱阶段<sup>[3,10]</sup>。Bult关于archaeon的完整基因组序列,为古核生物的研究提供了充分的序列材料,使在基因组整体水平上研究古核生物成为可能,Nature称这个成果是三界学说发展史上的“里程碑”<sup>[5]</sup>。Bult的研究证明archaeon既不是典型的细菌也不是典型的真核生物,而是介乎两者之间的生命体。最近,TIGR对一种厌氧的产甲烷菌archaeon-M. jannaschii进行了基因组测序。使M. jannaschii基因组显露突出的是,它同时具有细菌样的和真核生物样的基因序列。M. jannaschii基因的物理结构很像典型的细菌,其编码主要代谢途径成分(包括能量产生和固氮所包含的成分)的基因及其某些编码细胞分裂中所含蛋白质的基因与细菌的相似,但有特定信息加工功能(复制,转录和翻译)的基因极大多数相似于真核生物。例如,archaea的转录机构更近似于真核生物。M. jannaschii基因组编码复合组成多亚基的并依

表 1 古细菌、真细菌与真核生物的比较

Table 1 Comparison of archaees, eubacteria and eucaryote

比较项目	tRNA 臂上的 Thymine on the co-arm of tRNA	共同 T 嘧啶 Uracil dihydroxy	二羟尿嘧啶	蛋白质合成开始的氨基酸 The original amino acid in protein synthesis	核糖体的亚基 Ribosomal subunit	延长因子 Elongation factor	氯霉素 Chloromycetin	茴香霉素 Anisomycin	16S 或 18SrRNA 的 3' 位上有无结合酶 AUC ACCUCC Segment of 16S or 18SrRNA	RNA 聚合酶的亚基数 Subunit of RNA polymerase	细胞膜中的酯类 Ester on cell membrane	细胞壁 Cell wall
古细菌 Archaeas	无 Non	除一个种外均无 Non except one species	甲硫氨酸 Methionine	30S, 50S	能与白喉毒素反应 Reacts with diphtheria toxin	不敏感 Insensitive	敏感 Sensitive	有 Yes	9~12	醚键, 有分支的直链 Ether bond, straight chain with branches	种类多样, 无胞壁酸 Diverse, but no muramic acid	
真细菌 Eubacteria	一般存在 Generally exist	一般存在 Generally exist	甲硫氨酸 Methionine	30S, 50S	不能与白喉毒素反应 Not react with diphtheria toxin	敏感 Sensitive	不敏感 Insensitive	有 Yes	4	酯键, 无分支的直链 Ester bond, straight chain without branches	种类多样, 含胞壁酸 Diverse, and containing muramic acid	
真核生物 Eucaryotes	一般存在 Generally exist	一般存在 Generally exist	甲硫氨酸 Methionine	40S, 60S	能与白喉毒素反应 Reacts with diphtheria toxin	不敏感 Insensitive	敏感 Sensitive	无 Non	12~15	酯键, 无分支的直链 Ester bond, straight chain without branches	动物无胞壁酸 Diverse except animals which have no cell wall	

赖 DNA 和 RNA 聚合酶的 12 种成分, 其中 7 种在真核生物中有同系物。Archaeal 基因组也包含有确定为真核生物样转录起始系统所具有的 6 个基因, 与真核生物的关系还涉及核糖体蛋白质和蛋白质合成因子的基因。M. jannaschii 只有一种单一的 DNA 聚合酶, 是真核生物  $\alpha$ ,  $\delta$  和  $\epsilon$  DNA 聚合酶的相关物。它的复制系统使用了真核生物复制起始因子的几种同系物。还有其含有 5 个组蛋白基因, 提示 M. jannaschii 的基因组本身在体内的实际组织方式可能更像典型的真核生物。对于古核生物新基因序列的测定, 为分子生物学家提供了丰富的序列资料, 已有以其为素材的相关研究迅速展开。例如 Bateman 在产甲烷菌的 DNA 编码的蛋白质中发现一个新的域, 有 33 个同源拷贝, 并发现这些有这种拷贝的蛋白质的功能差异很大。从另一个角度看, 这是第一个测定的自养生物的全基因组序列, 基因组的规模很小, 但其所编码的蛋白质能够涵盖自养生活的各个方面。

三界学说和生命第三形式的建立和发展是对生命世界认识的深化, 无论在基础理论或实际应用上都有重大意义。因为它摒弃了以表型为主的分类体系, 深入到了基因组层次, 揭示生命进化的意义。古核生物的生活环境与生命起源初期的地球环境有类似之处, 在进化分支上最接近祖细胞, 所以研究其基因特性有助于生命起源的揭示, 也为研究外星生命是否存在提供间接证据。从系统发生树来说, Crenarchaeota 更接近根部, 其基因组序列具有更多祖细胞的特征。

Margulis 对三界学说有新的看法<sup>[3]</sup>, 认为三个世界并非平行起源, 最早的真核生物是由古核生物与原

核生物的某些种属发生永久性的细胞融合而来。Bauldauf 用延伸因子 EF-Tu EF-G 的基因作为分子系谱学的标尺来划分生命, 其结论颇为新奇: 生命划分为原核生物与古核生物两大类, 真核生物则落入古核生物中的一个亚类。所以, 三界学说还有待于进一步从不同层次深入研究和认识。

### 参考文献

- Woese C R, Kandler O, Wheelis M L. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc Natl Acad Sci USA, 1990, 87: 4576~4579.
- 周德庆著. 微生物学教程. 北京: 高等教育出版社, 1997, 376~377.
- 解涛, 丁达夫. 生命的第三界——三界学说的新进展. 生命科学, 1997, 9 (5): 233~235.
- Bult C J, White O, Olsen G J et al. Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii*. Science, 1996, 273: 1058~1073.
- Gray M W. The third form of life. Nature, 1996, 383: 299~300.
- Adams M W. Biocatalysis at extreme temperatures, Atlanta, Georgia press, 1991.
- 李萧, 汪成尧. 生命的第三种形式. 生命的化学, 1997, 17 (3): 12.
- Vendittis D, Boccini V. Protein-encoding genes in the sulfophilic archaea *Sulfolobus* and *Pyrococcus*. Gene, 1996, 176: 27~33.
- Porcelli M. Cloning and sequencing of the gene coding for S-adenosylhomocystein hydrolase in the thermophilic archaeon *Sulfolobus solfataricus*. Gene, 1996, 177: 17~22.
- Fujiwara S, Okugama S, Imanaka T. The word of archaea genome analysis, evolution and thermostable enzymes. Gene, 1996, 179: 165~170.

(责任编辑: 邓大玉)