

打開細胞核

細胞核是控制細胞活動的中樞，
要完成這些繁重的工作，它的構造可不簡單。

撰文／龐中培

細胞核最早是由荷蘭科學家雷文霍克（Antonie van Leeuwenhoek）發現的，他在1719年描繪了鮭魚紅血球中有「空腔」的圖樣。不過，細胞核的重要性直到1870年代，赫特維格（Oscar Hertwig）研究海膽的受精過程之後才揭露出來：精子只有細胞核會進入卵細胞並與卵細胞核融合。後來科學家在脊椎動物與植物中也發現了相同的現象。1884年，德國科學家魏斯曼（August Weismann，19世紀重要的演化學者）推測，來自母方卵子與父方精子的細胞核中，有等量的遺傳物質。不久之後科學家就在細胞核中觀察到有絲分裂的現象，加上在20世紀初孟德爾遺傳定律重新被發現出來，確認了細胞核在細胞的中樞地位。

細胞核雖然是細胞中非常明顯的構造，但是受到矚目的原因，通常是那些在細胞核中發生的事情：染色體結構的變化、DNA的複製、基因的調控等，這些是讓生命維續的重要功用。然而在生物中，功能通常牽涉到結構，因此細胞核也不只是個由膜組成、裝著染色體、讓基因活動的「袋子」（雖然這樣的描述與事實相去不遠）。要夠執行這些功能，細胞核可不能只是個袋子。

複雜的功能，需要複雜的結構

生物可以依是否具有細胞核，區分成原核生物（包括細菌與太古生物）與真核生物。原核生物幾乎都是單細胞生物，細胞的構造比較簡單，沒有細胞核這種胞器，所有的

遺傳物質都散佈在細胞質中。真核生物細胞的結構複雜，有細胞核，還有許多由「膜」區隔出來的區域，這些區域具有不同的功能，例如內質網能夠修飾蛋白質，而粒線體負責生產能量。

染色體就位於細胞核中，細胞核的主要功用可說是保護基因，並且提供良好的環境，讓基因能夠順利運作（轉錄）。與基因活動有關的酵素，幾乎都位於細胞核中，使得DNA與這些蛋白質接觸的機會大為增加。這一點對於基因眾多的真核生物更為重要。想想看，如果人類的46條染色體沒有集中在細胞核內，而是散在整個細胞中，與重要的調節及轉錄蛋白相遇的機會就少得多了。

在DNA轉錄之後產生的RNA，還要在細胞核中進一步修飾，將多餘的片段去除，剪接成具有完整而正確訊息的RNA。如果核糖體接觸到還沒剪接完成的RNA來製造蛋白質，浪費了能量與材料事小，產生出功能異常的蛋白質，造成不良影響，問題就大了。

負責製造蛋白質的核糖體，也是在細胞核中完成主要的組裝。核糖體是由數十個蛋白質與數條RNA所組成，大小約30奈米，有大小兩個次單元，這兩種次單元都是在細胞核中的核仁中生成的，然後經由核孔運送到細胞質中，再結合在一起，成為能夠轉譯RNA上遺傳訊息、合成蛋白質的完整核糖體。

另外，細胞中各種代謝活動非常旺盛，許多代謝反應的產物都是化學活性很強的分子，可能會傷害DNA，因此把

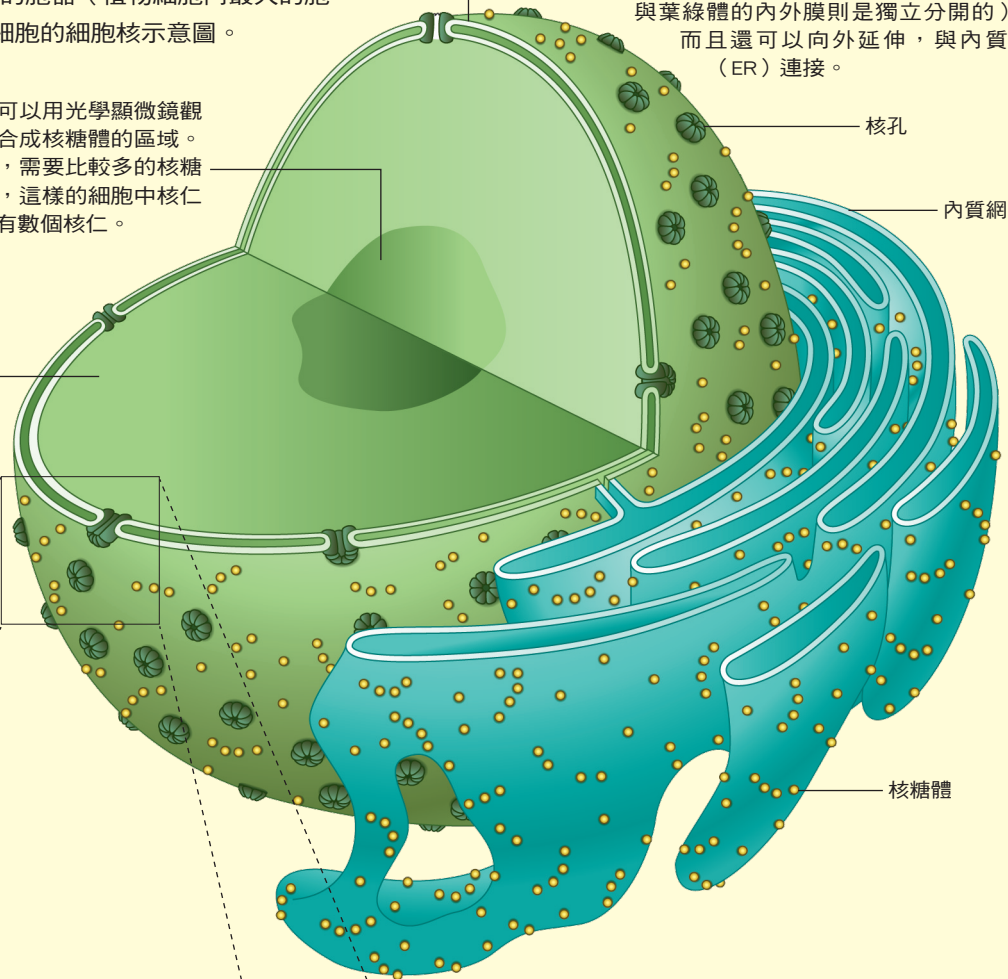
細胞核的結構

細胞核是真核生物（動物、植物、真菌等）獨具的特徵，也是動物細胞內最大的胞器（植物細胞內最大的胞器是液泡）。下面是動物細胞的細胞核示意圖。

核仁：核仁是細胞核中唯一可以用光學顯微鏡觀察到的結構，不具有膜，是合成核糖體的區域。在大量生產蛋白質的細胞內，需要比較多的核糖體，合成核糖體的作用旺盛，這樣的細胞中核仁會比較大而明顯，甚至還會有數個核仁。

染色體：染色體由DNA與蛋白質組成，平常時散佈在細胞核中，稱為染色質（不經由染色是看不到的），各自佔據不同區域，並沒有混雜在一起。在細胞分裂時，染色質則凝聚成染色體。

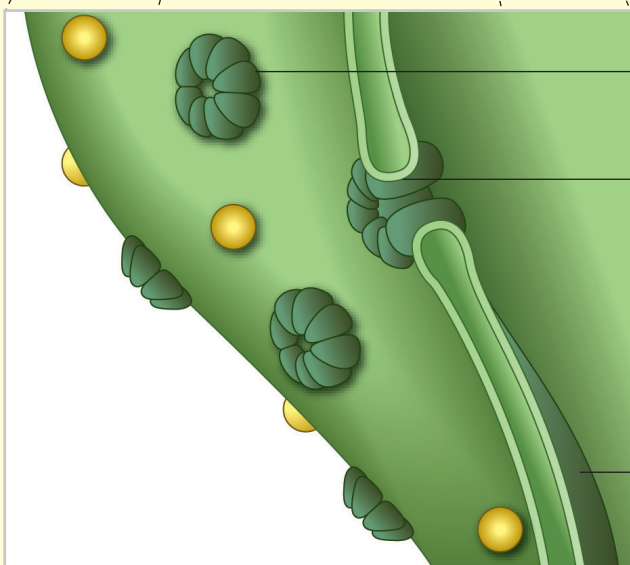
核膜：核膜是雙層膜，能將細胞核內部與外面的細胞質區隔開來，大的分子只能由核孔進入細胞核。核膜是細胞中獨樹一格的膜系統，不但內、外是連續的（內、外膜上的分子可以流動互通；粒線體與葉綠體的內外膜則是獨立分開的），而且還可以向外延伸，與內質網（ER）連接。



核孔：核孔是核膜上巨大的分子通道，由數個蛋白質圍繞而成，大小約10~50奈米，但是口徑只有9奈米，能以主動運輸的方式，讓合成DNA、RNA、核纖層蛋白、核糖體有關的蛋白質進入細胞核中，也能讓RNA、核糖體次單元從細胞核移動到細胞質中。

核膜的內、外層在這裡相連。

核纖層：主要由核纖層蛋白（lamin protein）構成的多層網狀結構，位於核膜內外兩側，外側的結構鬆散，內側的則緊密許多，能夠讓細胞核維持一定的形狀，也能固定住染色質與核孔的位置。



為染色體一一上色

染色體即使在細胞核中散開了，依然各自位於其所偏好的位置，這是近年來細胞生物學上的重要發現，確認這個發現的技術，是讓不同染色體發出不同顏色螢光的染色體著色法（chromosome painting），這項技術是由螢光染色體原位雜交技術（fluorescence *in situ* hybridization, FISH）擴充而來的。

FISH的原理是讓某一段DNA接上螢光染劑，將這段DNA注入到細胞中，由於DNA有互補（雜交）的特性，如果細胞中的某段DNA或RNA能和這段含有染劑的DNA互補，藉由螢光染劑的呈色，我們就可以透過顯微鏡觀察到這段DNA或RNA在細胞中的位置。

如果我們已經得到了某一條染色體上許多基因的DNA序列，然後把這些DNA統統接上一種顏色的螢光染劑，用來進行FISH，那麼幾乎就可以確定該條染色體在細胞核中的分佈狀況。拜分子生物學進展之賜，科學家已經知道人類23對染色體上所有的序列，因此也就能標定每個染色體在細胞核中的位置了。

載有重要遺傳訊息的DNA放到細胞核集中保管，是比較妥當的方法。同時，DNA也是在細胞核中進行複製。綜合來看，細胞核的主要工作就是確保遺傳訊息的完整與正常的運作，內容相當繁瑣，因此必然具有複雜結構。（見77頁〈細胞核的結構〉）。

複雜的結構，演化自共生？

當然，上述這些細胞核的功用，就某個角度而言算是後見之明，因為最原始的細胞並沒有細胞核，其他沒有細胞核的生物（細菌、藍綠菌和太古生物），也都從遠古繁衍至今。就生命而言，細胞「核」並非必要，但是卻是複雜生物的分類基準：從簡單的酵母菌到有著複雜神經系統的人類，都屬於真核生物，也就是具有細胞核的生物。「細胞核怎麼來的」，成為演化上的重要問題。

不過很遺憾，由於細胞核又小又脆弱，化石證據很少，因此科學家只能採用現在生命系統中的一些特徵，例如蛋白質與基因組構造及組成的相似性，來推測細胞核是怎麼產生的。例如有個學說認為細胞核是具有膜的病毒侵入早期的原核生物所產生的，因為細菌的DNA是環狀的，而噬菌體（會感染原核生物的病毒）的DNA是線狀的，這一點和真核生物相同。包裹著病毒DNA的蛋白質外套，後來就演變成DNA所纏繞著的組織蛋白。

有些細菌的細胞膜有兩層，如果內層細胞膜與外層細胞膜逐漸分開、往內縮，最後包裹住遺傳物質，就可能形成原始的細胞核。這個說法的優勢在於核孔構造相當複雜，細胞膜上本來就有著許多蛋白質構成的通道，可能是核孔的前身。

另一個說法則認為，有些現生原核生物細胞中已經具有複雜的膜結構和類似核孔的構造，因此細胞核是直接由這些構造演變而成的。由於真核生物與原核生物的細胞結構差距很大，基因組的組成也大不相同，所以有另一種學說指出，真核生物是由原核生物經由多個步驟演化而來的。

首先的步驟是太古生物（archaea，另一種簡單且無細胞核的單細胞生物）入侵了細菌後兩者共生，太古生物的部份成為了原始的細胞核。這個說法有幾個現象支持。首先，真核細胞中有著雙層膜的胞器：細胞核、粒線體、

葉綠體，同時也都有自己的DNA；雙層膜的內膜是入侵者原來的細胞膜，而外膜則來自於受入侵者的細胞膜。

從單細胞的酵母菌到有複雜神經系統的人類，都具有細胞核。因此細胞核的由來，成為演化學上的重要問題。

再者，和沒有細胞核的細菌與太古生物比較，真核生物一些重要蛋白質（包括組織蛋白）的DNA序列，和太古生物的比較相似。現存的一類原核生物黏液菌（myxobacteria）中訊息傳遞

相關的蛋白質和真核生物很相似，同時也能形成多細胞的群體，因此原始的真核生物有可能是原始的太古生物入侵原始的黏液菌所形成的。

這樣的原始真核生物之後與好氧原核生物共生，就成了有著原始粒線體的真核生物，成為目前所有真核生物的祖先。其中的一個分支又與藍綠菌共生，成為植物的祖先。這個共生的假說還有另一個優點，就是能夠同時解釋細胞核、粒線體與葉綠體的起源；但一如其他的理論，它也有缺陷，例如無法解釋原來被入侵的原核生物自己的遺傳內容為何無法保留下來。

以上的說法都還缺乏堅實的證據支持。姑且不論細胞核的起源是什麼，隨著它的內部細微結構逐漸揭露出來，我們對於細胞核的功能，也將會有更深入的了解。 **SA**

龐中培是《科學人》雜誌的資深編輯。