
郑国锡

(第二版)

细胞生物学

高等教育出版社

细胞生物学

(第二版)

郑国锡 编著

高等教育出版社

学 科 主 题 词

图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学/郑国锷编著. —2版. —北京:高等教育出版社, 1992. 4(2002重印)
ISBN 7-04-003792-0

I. 细… I. 郑… III. 细胞学:生物学 N. 028

中国版本图书馆 CIP 数据核字(96)第 00497 号

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街55号

邮政编码 100009

电 话 010—64054588

传 真 010—64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 河北省香河县印刷厂

开 本 787×1092 1/16

版 次 1980年10月第1版

印 张 40.25

1992年4月第2版

字 数 950 000

印 次 2002年1月第7次印刷

插 页 1

定 价 31.60 元

凡购买高等教育出版社图书,如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请在所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

第二版前言

本教材自1980年出版以来,已经10年了。在1986年细胞生物学教材会议上就决定再版,但由于种种原因,时写时停,一直到1990年初才较为集中一些时间加紧修改,现即将与读者见面。

再版书与初版书比较,编写的体例没有改变,但章次顺序稍加更动。首先是增加了第十二章细胞外基质。近年来这方面的研究进展迅速,资料增加很多,而且这些物质与细胞间的识别、连接、通讯、相互作用以及细胞分化等有密切关系,并把大大小小的细胞群连成一个整体,发挥了它应有的作用,故另列一章加以介绍。

其次,全书原有各章都有一些修改。根据当前本学科各领域发展的情况,有些章节修改较多,如第四、六、十一、十三、十四、十五章;有些章节作了适当的增删,如第七、八、九、十章;修改最少的是第一、二、三、五、十六和十七章。其中第四章增加了一些膜蛋白结构与功能的内容;第六章核糖体,在原有基础上作了一些扩展,将原核生物与真核生物的核糖体分开叙述,特别对真核生物信使核糖核酸合成和加工的内容增加较多;第十一章细胞骨架的研究,近年来进展也快,增加了中间纤维、微管和微丝的组装与去组装,以及肌动蛋白结合的蛋白质等;第十三章细胞核增加了蛋白质如何运送到核中,活性与无活性染色质的差别,核基质或核骨架的研究;第十四章把有丝分裂的调控机理列入,并将连离粒(centromere)和着丝粒(kinetochores)两词分开,阐明了两者结构、化学组成和功能的差别;第十五章真核生物基因表达的调控一节内容全部更新;关于蛋白质如何运入细胞器,在第七、八、九、十章中都有叙述;最后第十七章,根据目前积累的资料,肯定了线粒体和叶绿体起源的内共生说。

全书新增插图237幅,原有的部分照片因遗失而重拍,有些已更换,有些是新加的。

本书第一版于1980年10月第一次印刷后,发现有不少误排之处,曾印有勘误表,但分发份数有限,其后在多次印刷中加以改正,但仍然有不少还未改过来,经广大读者来信指出,使编者有改正的机会,在此谨对这些读者表示衷心的感谢。本版可能仍难免有错误之处,希广大读者不吝指正。

本版书稿行将完成时,即请仝允栩教授审阅整理,核对出处,边改边抄,花了很多时间和精力;所有新绘的插图,全由景文野同志精心绘制;重拍的照片均由安旺盛同志翻拍、洗印。他们付出了大量劳动,在此谨一并致以诚挚的谢意。

郑国锡

1991年4月3日于兰州大学

第一版前言

本书是根据全国高等学校生物类教材会议讨论修订的大纲和原则编写的。在编写过程中曾收集各方面的意见,作了适当的补充和调整。最后,有些章、节又稍加变动,成为现在的编排次序。

全书分五部分。第一篇(细胞及其研究方法)共三章,阐述了细胞生物学发展简史、细胞的结构、组成和研究方法,以便使读者对细胞有一点基本知识,为学习以后各章打些基础。

第二篇(细胞质和它的细胞器)共八章,包括细胞质内各种组分和细胞器。从动态观点来说明它们的结构与功能的统一,既有特殊性又有一致性;并阐述了膜系结构的连续性与统一起源。

第三篇(细胞核)共二章,内容是细胞核和细胞的繁殖与衰亡。这一篇的重点是核的结构与功能,特别对核的有丝分裂和减数分裂,染色体的结构和功能的统一问题讨论较多。

第四篇(细胞的遗传、发育和进化)共三章,包括细胞遗传、细胞工程、细胞分化、核质关系和生命起源与进化。重点是基因表达的调控和细胞分化过程中的核质关系以及环境对它们的影响。细胞工程学是正在形成的一门分支学科,为细胞生物学联系生产实践的重要部分,为此,对实验的方法,介绍较详细。

鉴于生物系各专业开设《细胞生物学》所需的学时不完全一致,因此,在采用本教材时,一般专业可只讲前面三篇,基本上已包括了《细胞学》的全部内容。第四篇可作为有些专业(如细胞生物学专业)或研究生选读教材。

为了使本书内容保持一定的系统性与完整性,在编写时有些部分难免与其他课程如普通生物学、生物化学、遗传学和发育生物学重复。因此,在讲授时,这部分内容可略去。为了便于说明一些基本知识和最新成果是如何取得的,在有些章、节适当地介绍了若干方法,大都是用小号字排印,可作参考,也可略去不讲。

每章所附补充读物是供学生进一步阅读学习用的。参考文献是供教师备课时参考,很不全面,仅列出了主要的资料。每章有提要及复习题,便于学生掌握要点及基础知识。

参加讨论修订大纲会议的有:厦门大学、北京大学、复旦大学、南京大学、中山大学、吉林师范大学和兰州大学等单位。对修订稿提书面意见的有:山东大学、北京师范大学、厦门大学和南开大学等单位。初稿完成后在兰州参加审稿的有厦门大学、北京大学、南京大学、中山大学、复旦大学、山东大学、四川大学与中国科学院上海细胞生物研究所等八个单位。人民教育出版社代表也参加了会议。东北师范大学提了书面意见,此外,中国科学院生物物理研究所副所长杨福愉对第六章,植物研究所周佩珍副研究员对第七章提出了书面意见,使编者能对初稿作全面的订正修改,得益非浅。中国医学科学院基础医学研究所薛社普教授执笔写了“细胞表面与癌变”一节,并审阅了第四章。编者对以上各单位参加的同志表示衷心的感谢。尽管如此,由于编者水平有限,难免还有不少缺点错误,希望各院校在教学过程中,提出宝贵意见,以便再版时修订参考。

本书所用插图和照片,除从其他书刊借用外,段续川、胡适宜、吴旻、翟中和、陈瑞阳等同志和中国科学院生物物理所电镜室提供了部分照片;刘祖贵同志绘制和翻拍了大部分图片,景文野同志绘制了部分插图。仝允栩同志为本书的编写收集了大量资料,并校阅了原稿。编者对以上各位同志也深表谢意。

编者

1980年1月于兰州大学

目 录

第一篇 细胞及其研究方法

第一章 绪 论

1.1 细胞生物学研究的对象、目的和任务	1
1.2 细胞生物学与其它学科的关系	2
1.3 细胞生物学发展简史	3
1.3.1 细胞的发现	3
1.3.2 细胞学说及其评价	3
1.3.3 实验细胞学的发展	4
1.3.4 分子细胞生物学的兴起与发展	5

第二章 细胞的概念及其结构和组成

2.1 细胞和原生质的概念	8
2.2 细胞的大小和形状	8
2.3 细胞的一般结构	9
2.3.1 原核细胞	9
2.3.2 真核细胞	12
2.4 细胞的化学组成	15
2.4.1 水、无机盐和离子	16
2.4.2 蛋白质	18
2.4.3 酶	20
2.4.4 核酸	25
2.4.5 脂类	29

2.4.6 糖类	30
----------------	----

2.5 细胞的代谢作用概述	35
---------------------	----

第三章 细胞生物学的研究方法

3.1 各种显微技术	39
3.1.1 暗视野照明法	40
3.1.2 荧光显微镜	41
3.1.3 相差显微镜	42
3.1.4 倒置显微镜	44
3.1.5 电子显微镜	45
3.2 X射线衍射技术	50
3.3 流式显微荧光技术	50
3.4 放射自显影术	52
3.5 分子生物学方法	56
3.5.1 细胞组分的分离和纯化	56
3.5.2 生物大分子的分离与纯化	58
3.6 细胞培养与细胞杂交技术	60
3.7 基因转移技术	61
3.7.1 显微注射技术	61
3.7.2 DNA 直接注射入植物体	62
3.7.3 基因枪法	63

第二篇 细胞质和它的细胞器

第四章 细胞表面的结构与功能

4.1 质膜的性质	68
4.2 膜的化学组成	69
4.2.1 膜脂类	69
4.2.2 膜蛋白质	70
4.2.3 糖类	77
4.3 膜的分子结构	77
4.3.1 细胞膜结构物质的基础理论	77
4.3.2 膜分子结构的模型	82

4.4 细胞表面的分化	86
4.4.1 细胞膜的分化	87
4.4.2 细胞膜的外被	87
4.4.3 胞质溶胶	87
4.5 质膜的功能	88
4.5.1 物质运输	88
4.5.2 细胞膜受体	97
4.5.3 代谢的调节控制	99
4.5.4 细胞识别	100

4.5.5 生物膜与医、农的关系	103
4.5.6 细胞表面与发育	103
4.5.7 细胞表面与癌变	105
4.6 植物细胞的细胞壁	108
4.6.1 细胞板的形成和壁的来源	109
4.6.2 壁的化学组成	110
4.6.3 细胞壁在生长发育中的变化	112
4.7 细胞间的连接与通讯	114
4.7.1 动物细胞间的连接	114
4.7.2 植物细胞间的连接	117

第五章 细胞质基质

5.1 胞质溶胶的结构问题	126
5.2 胞质溶胶的化学组成	126
5.3 胞质溶胶的功能	127
5.3.1 胞质溶胶的功能	127
5.3.2 胞质溶胶中出现的代谢途径	127
5.4 胞质溶胶的生理	129
5.4.1 温度的影响	129
5.4.2 pH 的影响	130

第六章 核糖核蛋白体

6.1 性质与结构	132
6.1.1 一般性质	132
6.1.2 核糖体的结构与组成	134
6.2 核糖体的形成	136
6.2.1 核糖体的基因	136
6.2.2 真核生物中 rRNA 前体的合成	139
6.2.3 细菌核糖体的分离和自组装	140
6.2.4 原核生物核糖体合成的调控	141
6.3 核糖体与蛋白质的生物合成	143
6.3.1 转录	144
6.3.2 转译	167
6.4 原核生物中基因表达的调节	172
6.5 反义 RNA 及其在基因调控中的作用	176

第七章 线粒体

7.1 线粒体的形态与结构	181
7.1.1 形状、大小、数目和分布	181
7.1.2 结构	183
7.2 线粒体的化学组成	186

7.2.1 总脂类和蛋白质	186
7.2.2 脂类的分布	187
7.2.3 可溶性蛋白质	187
7.2.4 膜蛋白	187
7.2.5 呼吸链组分在内膜上的分布	187
7.3 线粒体的功能	190
7.3.1 线粒体功能的定位	192
7.3.2 蛋白质如何穿膜运输进入线粒体	194
7.3.3 线粒体的主要功能	198
7.4 线粒体的自主性问题	205
7.4.1 线粒体自主性的装配	205
7.4.2 线粒体自主性的限制	206
7.4.3 两套遗传系统的相互作用	207
7.4.4 线粒体基因的组织	209
7.5 线粒体的来源	213
7.5.1 从亚显微的前体重新形成	213
7.5.2 从细胞内其他膜层形成	213
7.5.3 由早已存在的线粒体生长和分裂 而来	214

第八章 质体

8.1 质体的形态与结构	218
8.1.1 质体的类型	218
8.1.2 叶绿体的形态	218
8.1.3 叶绿体的结构	219
8.2 叶绿体的化学组成	222
8.3 蛋白质如何运送到叶绿体内	224
8.3.1 核酮糖二磷酸羧化酶	224
8.3.2 集光复合体	225
8.4 叶绿体的功能	226
8.4.1 光合作用中的电子传递和磷酸化 作用	227
8.4.2 光合磷酸化的机理	230
8.5 叶绿体的自主性	230
8.5.1 叶绿体的自主性装置	230
8.5.2 叶绿体与线粒体、细胞核、细胞质 3 个遗传系统的相互关系	231
8.5.3 叶绿体 DNA 的组织与表达	232
8.6 质体的来源	236

第九章 内膜系统

9.1 内膜的结构	242
-----------------	-----

9.1.1 核被膜	243
9.1.2 内质网	243
9.1.3 高尔基器	244
9.2 内膜的化学组成	248
9.3 内膜的功能	248
9.3.1 内质网的功能	250
9.3.2 高尔基体的功能	257
9.4 内膜的来源与生物发生	268
9.4.1 核被膜	268
9.4.2 内质网	268
9.4.3 高尔基器	269
9.4.4 小泡与液泡	269

第十章 液泡系

10.1 液泡的类型	273
10.2 液泡的一般性质与结构	274
10.3 溶酶体	275
10.3.1 溶酶体的形态与特性	275
10.3.2 溶酶体的生物发生	277
10.3.3 溶酶体的功能	278
10.3.4 溶酶体与细胞病理学	282
10.3.5 溶酶体的生活史	283
10.4 包被小泡	284
10.4.1 包被小泡的结构特征	284
10.4.2 包被小泡的功能	285
10.5 圆球体	290
10.5.1 结构	290
10.5.2 功能	290
10.5.3 来源	291
10.6 微体	292
10.6.1 命名问题	292
10.6.2 形态结构与性质	293
10.6.3 功能	294
10.6.4 来源	301

第十一章 细胞骨架

11.1 微管	309
11.1.1 形态结构	309
11.1.2 化学组成	309
11.1.3 微管组织中心	311

11.1.4 微管的组装与去组装	312
11.1.5 功能	316
11.2 微丝	323
11.2.1 形态与性质	323
11.2.2 微丝的组装与去组装	325
11.2.3 肌动蛋白结合的蛋白质	326
11.2.4 小肠上皮细胞中胞质骨架的结 构和组成	328
11.2.5 功能	330
11.3 中间纤维	339
11.3.1 IF 的分子结构	340
11.3.2 IF 的去组装与再组装	341
11.3.3 IF 的进化	341
11.3.4 IF 的功能	342

第十二章 细胞外基质

12.1 胶原	346
12.1.1 胶原的分子结构、组成及分布	346
12.1.2 胶原的生物学功能	348
12.2 纤粘连蛋白	349
12.2.1 纤粘连蛋白的分子结构	349
12.2.2 纤粘连蛋白与细胞表面蛋白的 相互关系	350
12.2.3 纤粘连蛋白和细胞膜、肌动蛋 白、胶原或纤维蛋白之间的 相互作用	351
12.2.4 纤粘连蛋白与癌细胞扩散的关 系	353
12.2.5 纤粘连蛋白在动物胚胎发育中 的作用	353
12.3 层粘连蛋白	355
12.3.1 层粘连蛋白的分子结构与分布	355
12.3.2 层粘连蛋白的生物学功能	355
12.4 蛋白聚糖	357
12.4.1 一般组成和结构	357
12.4.2 生物合成与降解	358
12.4.3 生物学功能	360
12.5 基膜	362
12.5.1 基膜的结构组成	362
12.5.2 基膜的功能	363

第三篇 细 胞 核

第十三章 细 胞 核

13.1 细胞核的形态	367
13.2 细胞核的结构	368
13.2.1 核被膜	368
13.2.2 染色质	375
13.2.3 核仁	378
13.2.4 核质(核基质)	384
13.3 核的化学组成	384
13.4 核的功能	390
13.4.1 DNA 的分类与性质	390
13.4.2 DNA 的复制	397
13.4.3 活性染色质的组装	399
13.4.4 RNA 的合成	402

第十四章 细胞的繁殖与衰亡

14.1 细胞周期	408
14.1.1 细胞周期的概念	408
14.1.2 细胞周期的过程	409
14.1.3 细胞周期的速率	410
14.1.4 细胞周期的生物化学	411
14.1.5 细胞增殖的调控	413
14.1.6 细胞周期的基因	414
14.1.7 细胞动力学的发展	415
14.2 细胞分裂	415
14.2.1 无丝分裂	416
14.2.2 有丝分裂	416
14.2.3 染色体	432
14.2.4 减数分裂	454
14.3 细胞的衰老与死亡	466
14.3.1 细胞的衰老变化	466
14.3.2 细胞的死亡	470

第十五章 细胞遗传与细胞工程

15.1 遗传的物质基础	476
15.2 遗传因子如何传递	477
15.3 遗传因子怎样才能起作用—— 真核细胞基因表达的调控	478
15.3.1 真核生物基因调控的信号	480
15.3.2 在转录水平上的调控	481

15.3.3 在转录后水平上的调控(RNA 加工的调控)	486
---------------------------------------	-----

15.3.4 细胞质中的基因调控	488
15.3.5 转译水平上的调控	490
15.3.6 基因表达和 DNA 的甲基化	490
15.4 细胞工程的理论与实践	493
15.4.1 基因工程	493
15.4.2 染色体工程	495
15.4.3 染色体组工程	498
15.4.4 细胞质工程	499
15.4.5 细胞并合工程	500
15.5 体细胞遗传学	509
15.5.1 发展体细胞遗传学的几个因素	509
15.5.2 体细胞遗传学的研究方法	509
15.5.3 体细胞遗传学的进展	511
15.6 细胞遗传与进化	516
15.6.1 个体变异的原因	516
15.6.2 细胞遗传与物种起源	517

第十六章 细胞分化与核质关系

16.1 细胞的发育与分化	521
16.1.1 性细胞的发生与受精	521
16.1.2 早期胚胎发育与分化	522
16.2 细胞分化的起源	524
16.3 淋巴细胞的分化——免疫防 卫系统	526
16.3.1 淋巴细胞的种类和来源	526
16.3.2 淋巴细胞系的发育分化	526
16.3.3 淋巴细胞与免疫	527
16.4 细胞质的分化及其对细胞核 的作用	528
16.4.1 细胞质的分化	528
16.4.2 细胞质对细胞核的作用	531
16.5 细胞核的分化及其对细胞质 的作用	534
16.5.1 细胞核的分化	534
16.5.2 细胞核对细胞质的作用	536
16.6 细胞间及其与周围环境的相	

相互作用.....	538
16.6.1 短距离的相互作用	538
16.6.2 远距离的相互作用	540
16.6.3 与环境的相互作用	544
16.7 细胞分化的形态与化学基础	544
16.7.1 形态上的变化	544
16.7.2 化学上的变化	545
第十七章 生命的起源与进化	
17.1 简单的生命形式	551
17.1.1 病毒	551
17.1.2 原核生物	554

17.2 原核细胞与真核细胞的亲缘关	557
17.3 化学进化与生命起源	561
17.3.1 化学进化	561
17.3.2 细胞的化学起源	562
17.4 细胞的起源	567
17.4.1 细胞起源的原始次序	567
17.4.2 细胞核的起源	568
17.4.3 叶绿体与线粒体的起源	571
英汉细胞生物学词汇	574
索引	608

第一篇 细胞及其研究方法

第一章 绪 论

1.1 细胞生物学研究的对象、目的和任务

细胞是生物体的形态结构和生命活动的基本单位。恩格斯早就指出：人们在整个有机界里所看到的最简单的类型是细胞；它确实是最高级的组织基础。为此，要了解生物体的生命活动的规律，就必须从它的基础，细胞研究入手。细胞学(cytology)就是研究细胞的结构、功能和生活史的科学。研究的对象就是细胞。

不过，现代细胞学，在形态方面，已经超出了光学显微镜下可见结构的简单描述范围；在功能方面，也已经超越了对于生理变化的纯粹描述时期。近30多年来随着分子生物学的发展，新方法、新技术不断涌现，细胞研究已从细胞整体和亚细胞结构水平深入到分子水平。目前，已把细胞的整体活动水平、亚细胞水平和分子水平三方面的研究有机地结合起来，以动态的观点来考察细胞和细胞器的结构和功能，探索细胞的基本生命活动，如生长、发育、分化、代谢、免疫、繁殖、运动和联络、衰老与死亡、遗传变异和进化等基本规律。它不仅仅孤立地研究一个个细胞器、生物大分子和小分子，以及生命活动现象，而是研究它们的变化发展过程，研究它们之间的相互关系以及它们与环境之间的相互关系。它的研究范围大大地超过了过去的细胞学。因此，现代细胞学改用新的名称，即细胞生物学。由于生物学是研究生物的结构、功能、生活史、生命现象与活动规律的科学，所以细胞生物学就是研究细胞的结构、功能、生活史以及各种生命活动本质和规律的科学，是生物科学的主要分支之一，也是生命科学和分子生物学研究的基础。当前细胞生物学已进入分子生物学的水平，而且从广泛的范围来说，细胞生物学应属于现代生物学教育的中心。

细胞生物学既然是生命科学研究的基础，因此，生物科学上的许多基本问题，必须在细胞中谋求解决。它的研究目的，不仅在于阐明各种生命活动的现象与本质，而且还必须进一步对这些现象和发展规律加以控制和利用，以达到为生产实践服务的目的，造福于人类。

这样，细胞生物学研究的任务也是多方面的。我们应采取分析与综合的方法，在三个不同的水平上把结构与功能统一起来加以考察和探讨。从形态方面看，除了要描述在光学显微镜下所能看到的一些简单结构外，还要用新的工具和方法来观察和分析细胞内各部分的亚显微结构和分子结构，以及这些结构和结构之间的变化过程。从功能方面看，不仅要叙述细胞内各个部分的化学组成和新陈代谢的动态，而且还要用比较、分析和综合的方法，阐明它们之间的关系和相互作用。从而根据这些结构与功能来说明生物有机体的生长、分化、分裂、运动、遗传、变异和进化

等生命活动现象的由来。有关结构与功能的研究除用固定的材料外,还应该用细胞培养技术来进行活体材料的研究。近年来围绕动植物细胞培养实验体系的建立,一个新的研究领域即细胞工程已经形成。其目的就是要按人们预先的设计,用分子细胞生物学的技术,来改变细胞的遗传性,深入研究细胞在生活状态下的生命活动,并为遗传育种提供新技术、新方法,最终有目的地培育出新的品种甚至新的物种。在动物细胞生物学中,揭示细胞病理和癌细胞本质的研究是个非常艰巨而又重要的任务。今后,如能对正常细胞基因的生长调节控制机理加以阐明,就一定能加速对癌细胞本质的揭露,就会有利于控制癌细胞的恶性生长,从而能提供根本性的防治措施。由此可见,细胞生物学的任务,不仅要研究理论问题,同时也要解决实际问题。它和其他学科一样,只要根据理论与实践的需要,正确地揭露自然规律,并且不断地为自己提出任务,来寻找控制这些规律的途径,这样就能使这门科学无止境地揭开细胞内部的奥秘,并能为解决生产上的实际问题作出重大贡献。

细胞生物学研究的问题很多,它的任务也很重大,要正确对待和解决这些问题,就必须有一个正确的世界观为基础,才能树立正确的研究方向和科学的研究方法,清除那些由错误观点和方法研究出来的成果。这种世界观就是辩证唯物主义的世界观。如果不是这样,就会错误百出,陷入到唯心主义形而上学的泥坑中去。例如林奈,曾作了不少出色的工作,但限于他的世界观,认为物种是不变的,陷入谬误而不能自拔。因此,自然科学家就要像列宁指出的那样,应该做一个现代的唯物主义者,做一个以马克思为代表的唯物主义的自觉拥护者,也就是说应当做一个辩证唯物主义者。细胞生物学的研究也和其它科学一样,必须以辩证唯物主义的哲学为指导,紧密联系实际,才能使细胞生物学获得更大的成就和进展。

1.2 细胞生物学与其它学科的关系

细胞生物学是生物学的一门分支学科,是一门综合性的科学,它联系着生物科学的许多分支学科,如植物学、动物学、形态学、解剖学、分类学、生理学、组织学、胚胎学、遗传学、免疫学和分子生物学等,也是这些学科的基础。例如:

植物生理学中有关水分生理和矿质营养的研究,都与植物细胞的结构及其生理状态紧密联系着。在细胞水平上研究光合作用与呼吸作用又都与叶绿体和线粒体等细胞器有关。

细胞内染色体数目和形态虽然不是一成不变的,但是在一定条件下,它是有一定形态和数目的。因此,在植物分类学方面已经以染色体作为分类标准之一,而创立了细胞分类学。

与遗传学的关系也是显而易见的。最近,在离体条件下培养、增殖哺乳动物的体细胞和植物原生质体,创造异种细胞间的杂种细胞,发展了在细胞水平上进行遗传分析的体细胞遗传学。

细胞生物学的蓬勃发展,也有力地推动了免疫学的进展。在细胞水平的研究方面,胸腺和小淋巴细胞功能的发现,两类淋巴细胞功能上的分工以及它们在抗体形成中的协同作用的阐明,开辟了细胞免疫学的“黄金时代”。

细胞生物学固然是生物科学许多分支学科的基础,但它自身又必须以一些现代科学的分支作为它的基础。一些边缘学科如生物化学、生物物理学、生物数学也都与细胞生物学有关系。生物化学是研究生物体内物质代谢及其它生命现象物质基础的学科。生物物理学是用物理学方法

研究生命现象的领域,这个领域研究的目的是以分子的结构和相互作用来了解生物系统的功能。生物数学是应用数学演算推理的方法研究生命现象的学问。它们都是细胞生物学研究的基础。

从科学发展史来看,只有在物理和化学规律研究清楚之后,才有可能系统地阐述与生命特性有关的、重要的、深入的问题。当前,细胞生物学的发展,已深入到研究分子的水平。由于分子细胞生物学的发展,逐渐能清楚地从分子水平及现代物理和化学的规律来说明生命现象,而现代细胞学的最新成就,也都是应用物理、化学、数学的基础知识和新技术、新方法研究出来的。因此,学习细胞生物学也就必须具备现代物理、化学和数学方面的一些基础知识。

1.3 细胞生物学发展简史

1.3.1 细胞的发现

没有显微镜就不可能有细胞学。细胞的发现也与显微镜的制作有密切关系。第一架复式显微镜是由荷兰眼镜制造商詹森(H.和Z.Janssen)父子约于1590年试制成功的。其后,英人胡克(Robert Hooke)于1665年发现了第一个植物细胞。他用自制的显微镜观察了软木(栎树皮)及其它植物组织,发现其中有许多小室,状如蜂窝,就称之为“细胞”(cell原意小室)。细胞中还有其它什么内含物?胡克没有提出明确的意见,只是说其中含有空气或液汁。实际上,他在软木组织中所看到的仅是死细胞的细胞壁。随后陆续有学者(Grew, Malpighi和Leeuwenhoek)在不同的生物体中重复看到了细胞,但都没有注意到细胞的内含物。一直到19世纪30年代布朗(R. Brown, 1831)在兰科植物叶片表皮细胞中发现了细胞核;迪雅尔丹(F. Dujardin, 1835)在低等动物根足虫和多孔虫的细胞内发现了内含物,称之为“肉样质”(sarcode)。至此,细胞的基本结构都被发现了。

1.3.2 细胞学说及其评价

在19世纪以前,许多学者的工作,都着眼于细胞的显微结构方面,从事于形态上的描述,而对各种有机体中出现细胞的意义,一直没有作出理论上的概括,直到19世纪30年代,才建立了细胞学说。不过在19世纪初期,也有不少学者对奠定细胞学说的基础,作出了很大的贡献(如Mirbel, 1802; Lamarck, 1809; Dutrochet, 1824等)。但最终是由德国植物学家施莱登(Schleiden, 1838)和动物学家施旺(Schwann, 1839)作了最后的论证。施莱登指出所有植物体乃是细胞的组合。这个意见被施旺在动物中证实,并且首次提出“细胞学说”(cell theory)这一名称,并说:“细胞是有机体,整个动物和植物乃是细胞的集合体。它们依照一定的规律排列在动植物体内”。他们明确地指出,一切动物和植物体皆由细胞组成,于是细胞学说为人们所公认。由于这个学说的建立,就说明了动、植物有机界的统一性,并因此而成为建立生物界发展学说的基础。如果没有细胞学说,达尔文主义也就很难胜利完成。

恩格斯对这一学说也给予很高的评价,认为这是19世纪科学上的三大发现之一。他指出,首先是三大发现,使我们对自然过程的相互联系的认识大踏步地前进了;第一是发现了细胞,发现细胞是这样一种单位,整个植物体和动物体都是从它的繁殖和分化中发育起来的。由于这一

发现,我们不仅知道一切高等有机体都是按照一个共同规律发育和生长的,而且通过细胞的变异能力指出了使有机体能改变自己物种并从而能实现一个比个体发育更高的发育道路。由此可见,只有在细胞学说建立之后,才能明确提出,细胞是生物有机体的结构和生命活动的单位,又是生物个体发育与系统发育的基础。它在生物学发展史上确实占有非常重要的地位。

此学说提出后不久,就被微尔和(Virchow,1858)应用到病理学。他认为病理过程是在细胞和组织中进行的,由此而发展了细胞病理学。

细胞学说创立后,大家的注意力才转移到细胞的内含物方面来。自迪雅尔丹在原生动物细胞内,发现了十分均匀、有弹性、能收缩的胶状物质后,就称它为“肉样质”。其后,普金耶(Pukinje,1840)在动物,冯·莫尔(von Mohl,1846)在植物细胞中也看到了“肉样质”的东西,命名为“原生质”(protoplasm)。到1861年舒尔策(Max Schultze)认为动物细胞内的“肉样质”和植物细胞内的“原生质”具有同样的意义。他并提出了原生质理论,有机体的组织单位是一小团原生质,这种物质在一般有机体中是相似的。至此,细胞的含义就和最初发现时不同了。于是有人(Hanstein,1880)提出了一个新名词“原生质体”(protoplast),这个名词比“细胞”(cell)就更确切了。但由于“细胞”一词,沿用已久,故仍采用旧名。

细胞学说一经建立,细胞学的发展就很快。先是集中于细胞分裂方面的观察。雷马克(Remark,1841)在观察鸡胚血细胞时发现了细胞的直接分裂。不久,微尔和(1855)又提出了著名的论断:“一切细胞来自细胞”。其后,费勒明(Flemming)在动物,施特拉斯布格(Strasburger)在植物中发现了间接分裂。以后,施莱歇(Schleicher,1878)称这种分裂为核分裂(karyokinesis),费勒明(1882)又把直接分裂叫做无丝分裂(amitosis),间接分裂或核分裂叫做有丝分裂(mitosis)。1875年赫特维希(O.Hertwig)发现受精后卵中两亲本核的合并,1877年施特拉斯布格在植物中也发现同样现象。到1898年和1899年纳互兴(Nawaschin)和吉格纳特(Guignard)先后发现了被子植物的“双受精作用”。早在1848年霍夫迈斯特(Hofmeister)在紫鸭跖草的花粉母细胞中就看到了核的消失和球状小体的出现,但他没有给以新的名称,直到1888年才由沃尔德耶(Waldayer)把这些染色小体命名为“染色体”(chromosome)。1883年范·贝内登(van Beneden)又在动物和1886年施特拉斯布格在植物中发现了减数分裂现象。其后又将注意力转移到细胞质中,贝内登和博费里(Boveri)发现中心体,阿尔特曼(Altman,1894)、本达(Benda,1897)发现线粒体,高尔基(Golgi,1898)发现了高尔基体。由于这许多发现,所以称19世纪的最后25年为细胞学的经典时间。

1.3.3 实验细胞学的发展

自赫特维希兄弟(O.和R.Hertwig,1887)用实验的方法研究海胆卵的受精作用开始,实验细胞学就很快发展起来。其间可分为三个阶段:

第一个阶段是从1887年到1900年细胞学紧密地和实验胚胎学联系在一起。赫特维希等以海胆、蛔虫的卵为材料,研究它们在外界条件影响下,刚受精的卵,雌雄原核是否能合并,去掉细胞核以后的卵是否能继续发育?也有人(R.Hertwig,1896;Loeb,1899;Morgan,1899,1900)用纯粹化学的或物理的方法来刺激没有受精的卵也能使之发育成为人工的孤雌生殖。

第二个阶段自孟德尔(Mendel)遗传法则再发现(1900)开始到摩尔根(Morgan)创立的《基因论》一书出版(1926)为止。在这个时期细胞学与遗传学联系在一起,创立了细胞遗传学(Cytogenetics)。自孟德尔遗传法则被再发现后,1902—1903年博韦里(T.Boveri)和萨顿(W.S.Sutton)提出了“染色体遗传理论”。1910年摩尔根以果蝇为材料,研究它们的遗传与变异,就为细胞遗传学的发展奠定了基础。细胞学在这个时期着重对细胞核的研究,特别对染色体的研究,有所谓“染色体学”的出现。而在其它方面则进展较慢,如原生质学到1920年后才开始发展。

第三个阶段(1926—1953)又注意到细胞质的研究,细胞学又开始全面发展。这一阶段的特点是细胞学不再是少数细胞学家的工作,而是与所有实验生物学工作者,其中包括胚胎学、遗传学、生物化学、生物物理学、微生物学、生理学、病理学等方面的工作者在一起,共同努力,把细胞学大大地向前推进了一步。由于新工具和新技术陆续出现,充分利用了现代物理学和化学上的一些最新成就,细胞学的方法随之而得到改进,于是无论在细胞形态学、细胞化学、生化细胞学和细胞生理学等都有了显著的进展,而且纠正了一些过去所提出的不正确的观点和概念。

在原生质的研究方面,利用了组织培养和显微操作器来研究在生活状态下原生质的物理化学特性,纠正了过去用固定材料所提出的错误观点,建立了原生质是一个胶体系统的概念。但是,我们不能因此而认为固定制片中的一些细胞结构都是假象。实际上,细胞学上的大部分知识,都是由固定材料取得的。

在细胞化学和生化细胞学方面,在这个阶段发展得也很快。1924年孚尔根等(Feulgen和Rossenbeck)介绍了他们所首创的孚尔根核染色反应,以后就专门用来测定脱氧核糖核酸(DNA)。其后,布勒歇(Brachet,1940)用昂纳(Unna)染色液(methyl greenpyronine staining)来测定细胞中的核糖核酸(RNA)。卡斯珀尔森(Caspersson,1936,1940)用紫外光显微分光光度法测定DNA在细胞中的含量。他们都认为蛋白质的合成,可能与RNA有关。由于放射自显影技术和超微量分析等方法的广泛应用,对细胞内核酸与蛋白质的代谢作用的研究也有很大的促进作用。

在细胞生理方面,本斯莱等(Bensley和Hoerr,1934)和克劳德(Claude,1943)用快速离心机将细胞内的线粒体分离出来后,对这些细胞器的作用和化学组成的研究才有很大的进展。

1.3.4 分子细胞生物学的兴起与发展

在本世纪40年代随着生物化学、微生物学与遗传学的密切结合,分子生物学开始萌芽。1941年比德尔(Beadle)和塔特姆(Tatum)提出了一个基因一个酶的理论。1944年艾弗里(Avery)等在微生物的转化实验上肯定了DNA是遗传物质,1948年博伊文等(Boivin)从测定生殖细胞和各种体细胞中DNA的含量,提出了DNA恒定理论。到50年代初期在科学文献中已出现“分子生物学”这个名词。随后,沃森和克里克(Watson和Crick,1953)用X射线衍射法得出了DNA双螺旋分子结构模型,奠定了分子生物学的基础。科恩伯格(Kornberg,1956)从大肠杆菌提取液中获得了DNA聚合酶,并以该菌的DNA单链片段为引物(primer)。在离体条件下,第一个成功地合成了DNA片段的互补链。梅塞尔森(Meselson和Stahl,1958)等用放射性同位素与梯度离心法分析了DNA的复制过程,证明DNA的复制是“半保留复制”(semiconservati-

ye replication), 克里克(1958)又创立了“中心法则”。刚进入 60 年代遗传密码的秘密也被揭露出来了。尼伦堡和马泰(Nirenberg 和 Matthaei, 1961)等通过对核糖核酸的研究, 确定了每一种氨基酸的“密码”。同年, 雅各布和莫诺(Jacob 和 Monod, 1961)又提出操纵子学说。从 60 年代到 70 年代 Raymond(1959)介绍了聚丙烯酰胺凝胶电泳, Maizel(1966)介绍用 12 烷基磺酸钠改进了蛋白质聚丙烯酰胺凝胶电泳, O'Farrell(1975)装置了一个双向电泳凝胶系统用于蛋白质混合物的分析, 把 SDS 聚丙烯酰胺凝胶电泳和按等电点分离法结合在一起。Arber(1962)证明 DNA 限制酶的存在, Gellert(1967)发现了 DNA 连接酶, 该酶将 DNA 片段连在一起。Sanger, Gilbert(1975—1977)发展了快速 DNA 序列分析法。Boyer、Cohen、Berg 等(1972—1973)发展了 DNA 克隆化技术。这些成就奠定了基因工程的技术基础。由于这些新成就、新概念、新技术渗入到生物学, 很快促进了分子生物学的发展, 并深入到生物学的各个领域。同时, 自 1931 年 Ruska 和 Knoll 创建了第一台透射式电镜以来, 电子显微镜的分辨率不断提高, 现在已被广泛应用于细胞生物学的研究, 并已能在电镜照片上直接看到生物大分子的轮廓。最近(1983)日本已制成一种“原子直观超高分辨率分析电子显微镜”, 分辨能力高达一亿倍, 所用电压高达 400 kV。用这架电镜观察氧化镁的薄膜晶体时, 可以清楚地看到镁原子和氧原子整齐地交错排列的情况。1986 年首先研究成功扫描隧道显微镜的科学家获得了诺贝尔物理奖(电镜创建者 Ruska 获得奖金的一半), 3 年后, 美国科学家第一次用这种显微镜观察到了 DNA 双螺旋结构, 开创了人类直观地看到遗传物质的真实面貌的新纪元。1990 年我国青年科学家用自己研制的扫描隧道显微镜在世界上首次清晰地观察到变性噬菌体 DNA 的一种新结构——三链辫状缠绕结构。这一发现大大拓宽了人类对 DNA 这种生命活动的重要遗传物质的认识。由于这些成就的促进, 分子细胞生物学也很快发展起来, 成为深入研究细胞核和细胞质结构与功能的共同的基础。

由上面所叙述的细胞学发展简史来看, 细胞学的进展速度是与研究的观点和方法分不开的, 自 17 世纪 60 年代细胞发现一直到细胞学说的创立, 在这 170 多年间, 由于当时的研究都是孤立的形而上学的方法, 因此进展很慢。及至细胞学说创立, 自发地应用了辩证唯物主义的观点, 就进展得很快。其后, 由于实验条件的限制, 虽然早在 1909 年科伦斯(Correns)就指出细胞质遗传现象, 但仍然停留在染色体的研究上。一直到 30 年代电子显微镜的创制和 50 年代超薄切片技术的发展, 细胞质的研究才蓬勃开展起来。由此可见, 只有运用正确的观点和方法, 细胞学才能迅速地全面发展。

摘 要

细胞是生物体的形态结构和生命活动的基本单位。

细胞学是研究细胞的结构、功能和生活史的科学。研究的对象就是细胞。

细胞生物学是研究细胞的结构、功能、生活史和各种生命活动本质和规律的科学。它的研究范围大大超出了细胞学。

研究目的, 不仅在于阐明各种生命活动的现象与本质, 而且还必须进一步对这些现象和发展规律加以控制和利用, 为生产实践服务。

研究任务, 应采取分析与综合的方法, 在细胞整体、亚细胞结构和分子结构三个不同水平上