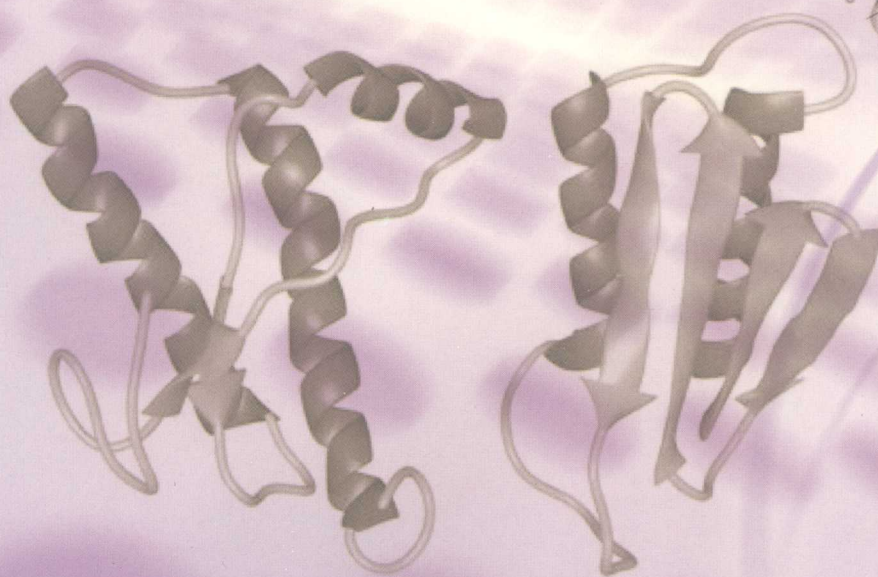




全国高等农林院校“十一五”规划教材

简明细胞生物学 教程

周竹青 主编



 中国农业出版社

全国高等农林院校“十一五”规划教材

简明细胞生物学教程

周竹青 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

简明细胞生物学教程/周竹青主编. —北京: 中国农业出版社, 2008. 7

全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978-7-109-12108-9

I. 简… II. 周… III. 细胞生物学—高等学校—教材
IV. Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 070077 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 李国忠

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2008 年 7 月第 1 版 2008 年 7 月北京第 1 次印刷

开本: 820mm×1080mm 1/16 印张: 23.25

字数: 555 千字

定价: 34.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编	周竹青
副 主 编	严云勤 潘延云
编 者	(按姓氏笔画排序)
	严云勤 (东北农业大学)
	李运广 (华中农业大学)
	李武峰 (山西农业大学)
	杨洪兵 (青岛农业大学)
	周竹青 (华中农业大学)
	赵 露 (吉林农业大学)
	韩 冰 (内蒙古农业大学)
	潘延云 (河北农业大学)

前 言

20年前，本人在华中农业大学求学之时，《细胞生物学》只是一门选修课，使用的是任课老师自编和油印的教材。此教材保留至今，闲时随手翻来，感慨颇多。感慨之一是生命科学发展如此迅猛，细胞生物学内容更新如此迅捷。当今，细胞生物学已经成为生命科学的带头和支柱学科，细胞生物学的理论与技术已经成为现代农业发展的推进器。许多高等农林院校相关专业都将细胞生物学作为必修课。感慨之二是我国细胞生物学教材建设还有许多工作待做，毋庸讳言，有些教材在内容的新颖性、知识的系统性、语言和编排的生动性等方面有待于提高。感慨之三是20年后，自己也从事细胞生物学的教学和科研工作，同时有幸能与兄弟院校的一批青年才俊一起，编写高等农林院校“十一五”规划教材《简明细胞生物学教程》。在接受任务后，自知肩上责任之重大，不敢丝毫倦怠，勤读笔耕，希望能出精品。好在有同仁的鼎力相助，中国农业出版社编辑的鼓励和鞭策，使该书能按时杀青。

此书面向的对象是高等农林院校各专业的本科学生和专科学生。作为一本农业院校细胞生物学通用教材，在编著时既要突出细胞生物发展的新进展，又要突出教材简明、系统、科学和适用的特点，还要考虑教学时数限制等因素，这些给编著工作增加了难度。因此，在编写过程中尽量照顾课程教学内容的系统和完整，又能突出重点概念和理论，同时注意发挥学科优势，以生动的图片说明深奥的理论，希望能激发学生学习兴趣和热情。

本书是多位同仁精心合作的产物。第一章、第二章和第六章由周竹青博士和李运广博士编写；第三章由赵露博士编写；第四章由潘延云博士编写；第五章由杨洪兵博士编写；第七章由韩冰博士编写；第八章由李武峰博士和杨洪兵博士合编；第九章由潘延云博士和韩冰博士编写；第十章由李武峰博士编写；第十一章由严云勤教授编写；第十二章由严云勤教授和赵露博士合编。华中农业大学植物细胞生物学实验室研究生王利凯、宋学芳、李继伟、邓祥宜等参加部分工作。统稿和定稿由本

人负责完成。

特别声明：书中引用图片和表格仅作为教学使用，不以盈利为目的！多数图片注明了作者和出处。由于少数图片一时找不到原作者，在此致以真诚的歉意！并对所有图片和表格作者致以衷心的感谢！

本书初次面世，难免有些瑕疵，恳请赐教和指正。

周竹青

2008年5月

目 录

前言

第一章 绪论	1
第一节 细胞生物学研究内容	1
一、细胞生物学的研究对象	1
二、细胞生物学研究的主要内容	1
三、细胞生物学与其他学科的关系	2
四、细胞生物学与现代农业的关系	3
第二节 细胞生物学发展简史	3
一、细胞发现和细胞学说创立	3
二、经典细胞学时期	5
三、实验细胞学时期	5
四、细胞生物学诞生和分子细胞生物学发展	5
第三节 细胞生物学研究方法	6
一、细胞结构的研究方法	6
二、细胞化学技术	17
三、细胞工程技术	20
四、细胞及其组分的分离和纯化	23
五、分子细胞生物学技术——DNA 重组	25
小结	26
思考题	27
第二章 细胞概述	28
第一节 细胞的基本特征及共性	28
一、细胞的基本特征	28
二、细胞的形态	29
三、细胞的大小	29
第二节 细胞的分子基础	30
一、水	30
二、无机盐	31
三、蛋白质	31
四、核酸	32
五、糖类	33
六、脂类	34

第三节 原核细胞和真核细胞	35
一、原核细胞	35
二、真核细胞	37
三、原核细胞和真核细胞的区别	39
四、非细胞性的细胞感染体	40
五、细胞的起源与进化	42
小结	44
思考题	44
第三章 细胞膜与物质的跨膜运输	45
第一节 细胞膜的分子结构	45
一、生物膜的基本结构	45
二、生物膜结构模型	46
三、生物膜的分子组成	50
四、生物膜的特性	54
五、生物膜的应用——脂质体	57
第二节 跨膜物质运输	57
一、被动运输	58
二、主动运输	61
第三节 细胞连接	64
一、封闭连接	64
二、锚定连接	65
三、通讯连接	68
四、细胞黏附分子	70
第四节 细胞外被与细胞外基质	72
一、细胞外被	72
二、细胞外基质	73
三、植物细胞壁	80
小结	81
思考题	82
第四章 细胞质基质与细胞内膜系统	83
第一节 细胞质基质	83
一、细胞质基质的组成	83
二、细胞质基质的含义	84
三、细胞质基质的功能	84
第二节 内质网	86
一、内质网的形态结构及化学组成	86
二、内质网的功能	87
第三节 高尔基体	95
一、高尔基体的形态结构	95

二、高尔基体的功能分区及化学组成	96
三、高尔基体的功能	97
第四节 溶酶体和过氧化物酶体	100
一、溶酶体	100
二、过氧化物酶体	106
第五节 囊泡运输	107
一、内质网与高尔基体间的囊泡运输	108
二、从高尔基体反面形成的囊泡——网格蛋白包被囊泡	111
三、内吞作用	115
小结	121
思考题	121
第五章 线粒体与叶绿体	122
第一节 线粒体与氧化磷酸化	122
一、线粒体的形态结构	122
二、线粒体的化学组成和酶蛋白定位	125
三、线粒体的主要功能	126
四、线粒体与疾病	134
第二节 叶绿体与光合作用	135
一、叶绿体的形态结构及化学组成	135
二、叶绿体的主要功能	137
第三节 线粒体和叶绿体的起源与进化	146
一、内共生假说	146
二、分隔假说	147
小结	147
思考题	148
第六章 细胞骨架	149
第一节 微丝	150
一、微丝的成分及组装	150
二、微丝结合蛋白	153
三、微丝的功能	156
第二节 微管	162
一、微管的形态结构	162
二、微管的成分和组装	163
三、微管的功能	167
第三节 中间纤维	170
一、中间纤维的组成与结构	170
二、中间纤维的组装	172
三、中间纤维的功能	172
四、三种细胞质骨架的比较	173

第四节 细胞核骨架和细胞膜骨架	174
一、细胞核骨架	174
二、细胞膜骨架	175
小结	177
思考题	178
第七章 细胞核与染色体	179
第一节 细胞核的形态结构	179
一、细胞核的形态大小和数量	179
二、细胞核结构	180
第二节 染色质和染色体	191
一、染色质	191
二、染色体	199
三、染色体形态变化和类型	200
小结	206
思考题	207
第八章 蛋白质合成与跨膜分选	208
第一节 蛋白质合成	208
一、蛋白质合成相关结构及因子	208
二、蛋白质合成过程	212
三、蛋白质合成的调控	216
四、蛋白质合成后的加工	220
第二节 蛋白质跨膜分选	221
一、线粒体蛋白的分选	223
二、叶绿体蛋白的分选	227
三、过氧化物酶体蛋白的分选	228
四、进入内质网的蛋白质分选	230
小结	234
思考题	235
第九章 细胞的信号系统	236
第一节 细胞通讯与细胞间信号	236
一、细胞通讯与细胞识别	236
二、细胞间信号分子——第一信使	238
第二节 细胞信号转导	241
一、细胞信号转导的概念	241
二、受体	241
三、第二信使	247
四、信号系统中的蛋白元件	252
五、细胞表面受体介导的信号跨膜传递及信号转导过程	255
第三节 细胞信号传递的特征	260

一、传递途径的专一性	260
二、信号的放大作用	261
三、信号传递途径的中止	261
四、信号传递途径的复杂多样性与传递途径间的交谈及网络化	262
小结	264
思考题	265
第十章 细胞增殖与调控	266
第一节 细胞周期概述	266
一、细胞周期的时相	266
二、细胞类群	267
三、细胞周期测定	268
四、细胞同步化	269
第二节 细胞周期时相的主要事件	270
一、细胞周期检验点	270
二、G ₁ 期	271
三、S 期	271
四、G ₂ 期	272
五、M 期	272
第三节 有丝分裂	272
一、前期	272
二、前中期	273
三、中期	273
四、后期	275
五、末期	275
六、胞质分裂	275
七、有丝分裂的意义	277
第四节 减数分裂	277
一、减数分裂过程及各期特征	278
二、减数分裂的意义	282
第五节 细胞周期调控	283
一、研究背景	283
二、周期蛋白依赖性激酶	287
三、周期蛋白依赖性激酶抑制子	287
四、周期蛋白	288
五、细胞周期调控方式	288
六、影响细胞周期调控的其他因素	295
小结	297
思考题	297
第十一章 细胞分化与基因表达的调控	298

第一节 细胞分化的特征	298
一、细胞分化的相关概念	298
二、细胞分化的特征	299
三、细胞的发育潜能	300
第二节 影响细胞分化的因素	301
一、细胞质定域对细胞分化的影响	301
二、胚胎诱导	303
三、激素对细胞分化的调节	306
四、细胞外基质对细胞分化的影响	307
第三节 细胞分化与胚胎发育过程中的模式形成	307
一、果蝇胚胎发育及体节分化	307
二、母体效应基因与胚胎体轴形成	308
三、合子基因在体节分化中的表达及调控	310
四、脊椎动物发育模式的调控	312
五、胚胎发育事件在时间上的调控	313
第四节 真核细胞基因表达和调控	314
一、概述	314
二、真核细胞基因表达的转录调控	315
三、真核基因的 mRNA 转录后加工	320
四、翻译和翻译后水平调控	322
小结	322
思考题	324
第十二章 细胞的衰老与凋亡	325
第一节 细胞的衰老	325
一、细胞衰老的特征	326
二、细胞衰老学说	328
第二节 细胞凋亡	331
一、细胞凋亡的特征	331
二、细胞凋亡的调控	335
三、细胞凋亡的检测方法	340
小结	341
思考题	342
细胞生物学常见名词英汉对照	343
主要参考文献	356

第一章 绪 论

细胞生物学是生命科学的重要分支学科，也是一门重要的基础学科。细胞生物学从细胞的显微、亚显微和分子水平 3 个层次以及细胞间的相互关系来揭示生命活动的基本规律。它的发展历史经历了细胞学说的创立、经典细胞学时期、实验细胞时期和细胞生物学诞生与分子细胞生物学发展时期几个阶段。细胞生物学的形成和发展与仪器更新、技术发明密不可分。因此，现代细胞生物学研究离不开先进仪器和许多现代生物学技术。

第一节 细胞生物学研究内容

一、细胞生物学的研究对象

细胞生物学的研究对象是细胞。由于细胞是生物结构与功能的基本单位，因此一切生命现象都要从细胞中寻找答案。

细胞生物学是研究细胞的结构与功能以阐明其生命活动基本规律的科学。它从细胞的显微、亚显微和分子 3 个结构层次以及细胞间的相互关系来研究生命活动的基本规律。由于细胞的生命活动在 3 个层次上按严格的时空顺序、高度精密地协调活动，因此脱离细胞的整体和亚细胞结构，仅单纯从分子水平来研究，可能无法解释复杂的生命现象。从 20 世纪 60 年代开始，细胞生物学重点研究细胞结构和功能。从 70 年代中期开始，由于分子生物学概念、内容与方法的引入，对细胞重大生命活动规律及其分子调控机制的研究也取得了长足的进步。现代细胞生物学介绍细胞重要生命活动的分子机理方面的知识所占的比重越来越大。

二、细胞生物学研究的主要内容

细胞生物学研究的内容涉及细胞的形态结构和功能，细胞的增殖、生长、发育、成熟、衰老和死亡，以及细胞的分化与调控、细胞的运动与通讯、细胞的起源与进化等。当前细胞生物学研究的主要内容有如下几点。

1. **细胞核和染色体的研究** 染色体结构动态变化与基因表达调控的关系是现代细胞生物学的核心课题；细胞核与染色体也是细胞遗传学和发育生物学研究的重要内容。

2. **生物膜与细胞器的研究** 生物膜的结构（如磷脂双分子层与膜蛋白的相互关系）以及膜的流动性是细胞生物学研究的重要内容。物质跨膜运输机制（如膜蛋白相互识别、受体效应、蛋白质分子跨膜运输与定向分选等）是细胞生物学研究的热点。

细胞器的研究历来是细胞结构与功能研究的重要方面。线粒体和叶绿体在生物能量转化中的作用机理以及内膜系统中的内质网、高尔基体与溶酶体功能和相互关系等一直是细胞生物学的重点。

3. 细胞骨架的研究 细胞骨架除有维持细胞形态与保持细胞内部结构布局的作用外，还参与细胞多种生命活动，如细胞内大分子的运输与细胞器的运动、细胞信息的传递、基因表达与大分子加工等。近年来对细胞核骨架的研究进展很快。

4. 细胞增殖及调控的研究 由于细胞的癌基因与抑癌基因及其表达产物均与细胞增殖有关，因此细胞增殖与生长的调控成为当前的研究热点，例如如何抑制体内肿瘤细胞的增殖生长、如何诱导我们所需细胞的增殖或生长等。

5. 细胞分化及其调控 细胞分化是指细胞种类的变化，即由一种细胞生长发育形成另一种在形态、结构、功能上与原来细胞不同的并能稳定遗传的细胞。细胞分化是生物体发育的基础。细胞分化机理的研究能为人们自主调控细胞分化和生物体的发育过程打下基础。细胞分化关键基因的转录与调控、细胞分化过程中基因表达的改变、细胞分化与癌变的关系等，都是当前细胞生物学研究的主要内容。

6. 细胞衰老与凋亡的研究 当前主要研究细胞衰老和凋亡的机制以及延缓细胞衰老和凋亡的方法。细胞凋亡是由一系列基因控制并受复杂信号调节的细胞自然死亡现象，它也可能是生物正常生理发育与病理过程中的重要平衡因素。细胞凋亡是近几年生命科学领域研究的热门课题，现在多处于机理研究阶段。主要方向有：细胞衰老和细胞凋亡相关基因的定位、端粒与衰老的关系、细胞凋亡期间信号的传递及相互作用等。

7. 细胞信号转导的研究 细胞与细胞之间的信息传递机制是相当复杂的。《Nature》杂志已成立了国际性的细胞信号联盟（Alliance for Cellular Signaling）。当前细胞信号转导研究的主要内容包括：信号通路中信号分子的鉴定和信号的转导方向（信号分子的相互作用）；细胞信号的接收、跨膜转导和胞内的级联放大；信号跨核膜激活相应基因的方式等。

8. 细胞工程 细胞工程是细胞生物学与遗传学的交叉领域。它不仅对工农业生产和医药实践有重要意义，而且也是认识细胞生命活动规律的一种重要途径与手段。当前研究的热点主要有：细胞体外培养生产次生代谢产物、转基因动植物、无性繁殖和跨物种间的体细胞融合等。

实际上，细胞生物学研究的范畴远不止上述几点。当前细胞外基质、细胞社会学与细胞免疫学等方面的研究也有较快的发展。

三、细胞生物学与其他学科的关系

细胞生物学是生命科学的重要分支学科，也是一门基础学科。由于细胞是生命活动的基本单位，对各种生命现象的探索都需要深入到细胞，因此形态学、解剖学、分类学、组织学、胚胎学、生理学、遗传学等的发展，均离不开细胞生物学理论的指导。

细胞生物学是一门承上启下的学科。从生命的结构层次看，细胞生物学位于分子生物学和细胞学之间，与它们相互衔接、相互渗透。

细胞生物学又是一门有多分支的学科。细胞生物学与其他学科相互交叉和影响，产生了许多

分支学科,如细胞遗传学、细胞生理学、细胞病理学、细胞化学、细胞生态学、细胞社会学、细胞分类学等。

四、细胞生物学与现代农业的关系

作物的生长发育、物质生产和运输与分配、遗传变异、抗逆性等基本问题无一不与细胞生物学的基础研究有关。因此,细胞生物学的理论与技术对农业的发展有重要意义,特别是与细胞生物学相关的现代生物技术,如 DNA 重组、细胞培养、细胞融合等已广泛应用到现代农业生产过程中。这进一步说明了细胞生物学的研究和相关技术的应用是现代农业发展的基础,也是解决传统农业面临的挑战、促进社会进步和可持续发展的根本出路。下面简单列举一些事例加以说明。

在农作物育种方面,细胞培养技术广泛应用到选择细胞突变体、原生质体培养和细胞杂交、花粉培养、细胞转化等领域。其中,花粉培养单倍体育种在我国取得显著成绩,已育出水稻、小麦、油菜、甘蔗、香蕉等一批作物新品种或品系。另外,应用转基因技术,已经培养出了作物和蔬菜等转基因抗虫、抗病、抗旱、抗盐品种。其中,抗棉铃虫的转基因棉花、抗烟草花叶病毒的转基因烟草、能延熟保鲜的转基因番茄等品种都在大田生产中得到广泛的推广。

在畜牧业方面,我国转基因瘦肉型猪、转基因鱼、能从奶中提取药物的转基因羊等也逐渐进入实用阶段。

在生物工程方面,微生物重组技术构建工程菌、基因工程与发酵工程结合大规模生产生物制品等方面也有新发展。利用新的工程菌将作物秸秆等废弃的有机物转换成能源,开发生物乙醇、生物柴油、生物发电、生物氢等替代部分化石能源,已经成为许多国家的能源战略。

第二节 细胞生物学发展简史

细胞生物学的发展史大致可划分为细胞发现和细胞学说创立、经典细胞生物学时期、实验细胞学时期、细胞生物学诞生和分子生物学发展几个阶段。

一、细胞发现和细胞学说创立

此阶段大约在公元 1665—1875 年之间。

(一) 细胞发现

细胞的发现和显微镜的发明紧密相关。1604 年,荷兰的两位眼镜制造商詹森父子(Z. Janssen 和 H. Janssen)发明了第一台复式显微镜。

英国学者罗伯特·胡克(Robert Hooke)用自制的显微镜观察软木薄片时,发现许多蜂窝状小室,并于 1665 年报道了其研究结果。他将蜂窝状小室用拉丁文 cellar(小室)表示,其英文名为“cell”,中文译作“细胞”。实际上,他所观察到的只是细胞死亡后残存的细胞壁

(图 1-1)。

1667 年,荷兰布商列文虎克(A. V. Leeuwenhoek)利用业余时间设计了一台较好的显微镜。他首先发现了雨水中有生物存在,后来发现动物也具有细胞结构;并在 1674 年发现了动物细胞核。

1675 年,意大利的 Malpighi 与英国的 Grew 发现了植物细胞中细胞壁与细胞质的区别。

由于显微镜制造技术的限制,在此后 170 多年间,对细胞的研究并未获得突破性的进展。直到 19 世纪 30 年代,显微镜得到了明显的改进,其分辨率提高到 $1\text{ }\mu\text{m}$,同时切片机制成功,使得细胞的研究进入了一个飞速发展的时期。

1831 年,英国植物学家 Robert Brown 发现了兰科植物叶片表皮细胞的细胞核。

1835 年,法国的 E. Dujardin 发现了原生质的存在。

1836 年,法国学者 Valentin 在动物结缔组织中发现了核仁。

人们对细胞结构的新认识,为细胞学说的创立打下了基础。

(二) 细胞学说的创立

在 19 世纪 30 年代后,人们对细胞的研究逐渐上升到理论水平。

1838 年,德国植物学家施莱登(M. J. Schleiden)提出所有的植物都是由细胞构成的。

1839 年,德国动物学家施旺(M. J. Schwann)提出动植物都是细胞的集合,并首次提出“细胞学”这一名词。明确指出:“所有动植物的组织都是由细胞构成的”;“细胞是生命的基本结构单位”。至此,细胞学说理论已基本定形。

1855 年,德国病理学家魏尔肖(R. Virchow)又提出了“细胞能够通过原始细胞的分裂而产生”的理论,从而使得细胞学说更加完善。

1861 年,舒尔茨(M. Schultze)给细胞下了如下定义:细胞是赋有生命特征的一团原生质,其中有一个核。

1. 细胞学说主要内容 细胞学说主要包括以下 3 个内容。

①细胞是有机体,一切动植物都是由细胞发育而来,并由细胞和细胞的产物构成。

②每个细胞作为一个相对独立单位,既有它自己的生命,又对与其他细胞共同组成的整体生命有所助益。

③细胞只能由细胞分裂而来。

2. 细胞学说创立的意义 细胞学说的创立大大加快了人们对细胞的研究,对现代生物学的发展具有非常重要的意义。恩格斯在《自然辩证法》一书中把细胞学说、能量转换与守恒定律和达尔文进化论列为 19 世纪自然科学的三大发现。



图 1-1 胡克使用的显微镜和软木切片(示蜂窝样结构)
(引自 G. Karp, 1996)

二、经典细胞学时期

经典细胞学时期为 1875—1900 年。

19 世纪的最后 25 年, 细胞学研究发展迅速, 研究成果丰硕, 此阶段称为细胞学的经典时期。

M. Schultze (1861) 确定动物细胞和植物细胞中的原生质本质上是相同的, 提出动物和植物有机体的组织单位是一小团原生质。

1875 年, 赫特维希 (O. Hertwig) 发现受精卵中双亲核的合并。

1877 年, 施特拉斯布格 (Strasburger) 发现植物细胞受精现象。

1880 年, J. von Hanstein 提出原生质体 (protoplast) 的概念。随后, 植物的双受精作用、细胞的无丝分裂、有丝分裂、减数分裂、染色体、中心粒、线粒体、高尔基体等相继被发现。

1892 年, 德国的 O. Hertwig 出版了《细胞和组织》一书, 标志着细胞学作为一门独立学科的建立。随着细胞学的建立及对细胞研究的深入, 一些相关学科也应运而生。胚胎学、细胞遗传学、细胞生理学、细胞化学等学科相继建立。

从 20 世纪 30 年代开始, 由于电子显微镜的发明及其他实验技术的发展, 细胞学逐渐进入新的发展时期, 由显微水平逐步深入到亚显微水平。

三、实验细胞学时期

实验细胞学时期为 1900—1953 年。

从 1900 年到 1953 年的半个世纪, 由于相关学科的渗透和实验手段的更新, 细胞学发展进入实验细胞学 (experimental cytology) 时期。对细胞的研究深入到生理功能、生物化学、遗传发育机理等方面。与此同时, 遗传学、生物化学、生理学等学科也有了不同程度的发展, 它们与细胞学相互渗透与结合, 进一步促进了细胞遗传学、细胞生理学、细胞化学等分支学科的发展。

1931 年, 德国的 M. Knoll 和 E. Ruska 研制出电子显微镜; 1933 年末制造出可供使用的能放大 10 000 倍的电子显微镜。特别是 20 世纪 50 年代, 电子显微镜广泛应用于细胞结构的研究中, 逐渐揭示出了惊人的细胞亚显微世界, 发现了一些过去在光学显微镜下看不见的细胞器及其结构, 使人们对细胞的认识进入了一个更深的层次。先后发现了内质网 (Porter 和 Claude 等, 1945)、过氧化物酶体 (Uohannes 和 Rhodin, 1954)、溶酶体 (Novikoff、Beaufay 和 de Duve, 1956)、核蛋白体 (Robertis, 1958) 等细胞器, 同时观察到了叶绿体 (Granick 和 Porter, 1947)、线粒体 (Palade, 1952, 1953)、高尔基体 (Dalton 和 Felix, 1953, 1954) 等的精细结构。

四、细胞生物学诞生和分子细胞生物学发展

这个阶段从 1953 年到现在。