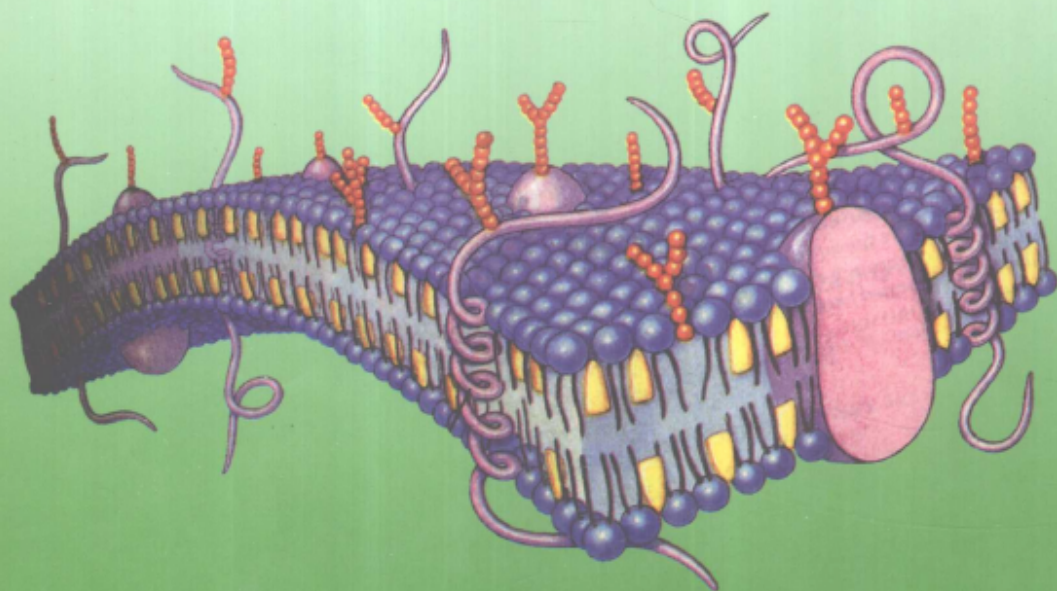


● 供临床、基础、预防、口腔等医学类专业用 ● 高等医药院校教材

医学细胞生物学

主编 刘艳平 沈韞芳 韩凤霞



中南大学出版社

责任编辑/谢 剑
封面设计/郑 杰 周书画
易奇志

ISBN 7-81061-435-5



9 787810 614351 >

ISBN 7-81061-435-5/R · 006

定价: 28.00 元

62
LYP

高等医药院校教材

供基础、预防、临床、口腔等医学类专业用

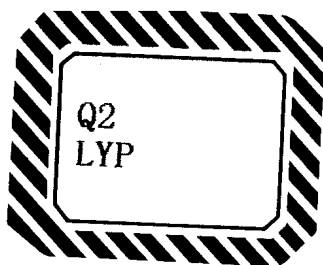
医学细胞生物学

主编 刘艳平 沈韫芳 韩凤霞

编者 (按姓氏笔画为序)

刘艳平 沈韫芳 罗桐秀

胡 芳 韩凤霞



中南大学出版社

医学细胞生物学

主编 刘艳平 沈耀芳 韩凤霞

☐责任编辑 谢 剑

☐出版发行 中南大学出版社

社址:长沙市麓山南路 邮编:410083

发行科电话:0731-8876770 传真:0731-8829482

电子邮件:csucbs @ public. cs. hn. cn

☐经 销 湖南省新华书店

☐印 装 长沙市华中印刷厂

☐开 本 787×1092 1/16 ☐印张 18.75 ☐字数 455 千字

☐版 次 2001 年 8 月第 1 版 ☐2001 年 8 月第 1 次印刷

☐印 数 0001—4600

☐书 号 ISBN 7-81061-435-5/R·006

☐定 价 28.00 元

图书出现印装问题,请与经销商调换

前 言

细胞生物学是生命科学中的前沿学科，也是医学科学的重要基础理论。近年来，细胞生物学发展迅速，新概念、新内容、新技术不断涌现，这就要求在细胞生物学的教学中，不断更新和完善知识结构。为满足教学需要，根据多年的教学实践，我们编写了这本教材。

在编写中，我们力求做到：①注重学科的基本知识和基本理论的阐述，又引用了近年来的一些新进展；②注意教材内容的科学性和实用性，语言文字描述尽量准确，并配有大量插图，力求教学直观、形象；③注重与医学科学相结合。

全书共 16 章，包括绪论、细胞的分子基础、细胞概述、细胞膜、细胞连接和细胞外基质、细胞的内膜系统、核糖体、线粒体、细胞骨架、细胞核、真核细胞基因的结构与表达、细胞增殖及调控、细胞分化、细胞的衰老与死亡、细胞的进化、细胞生物学的研究方法。每章后面都附有提要 and 复习思考题。

本书可作为高等医药院校本科及研究生的教材或参考书。不同院校可根据学习对象、学时数等具体情况，在教学中对不同章节进行调整和取舍。

中南大学湘雅医学院生物学教研室的胡政、郑杰、刘静同志编排整理了英汉词汇，并做了大量的秘书工作。中南大学湘雅医学院的有关领导及中南大学出版社对本书的出版给予了大力支持，在此表示衷心感谢。

由于编写时间短促，编者水平有限，错误之处，敬请读者批评指正！

编 者

2001 年 4 月

目 录

前言	(1)
第一章 绪论	(1)
第一节 细胞生物学的概念和研究内容	(1)
第二节 细胞生物学的发展简史	(1)
一、细胞的发现和细胞学说的创立	(1)
二、细胞学的形成与发展	(2)
三、细胞生物学的形成与发展	(3)
第三节 细胞生物学的主要发展趋势	(4)
一、真核细胞基因组结构及表达的调控	(4)
二、细胞增殖、分化、凋亡及其调控	(5)
三、细胞信号传递的研究	(5)
四、细胞结构体系的组装	(5)
五、细胞社会学	(6)
六、细胞工程	(6)
第四节 细胞生物学与医学的关系	(6)
提要	(7)
复习思考题	(7)
第二章 细胞的分子基础	(8)
第一节 生物小分子	(8)
一、无机化合物	(8)
二、有机化合物	(8)
第二节 生物大分子	(10)
一、蛋白质	(10)
二、核酸	(13)
提要	(15)
复习思考题	(15)
第三章 细胞概述	(16)
第一节 细胞的形态和大小	(16)
一、细胞的形态	(16)
二、细胞的大小	(16)
三、细胞的计量单位	(16)
第二节 细胞的类型和结构	(18)
一、原核细胞的结构	(18)
二、真核细胞的结构	(19)

三、原核细胞与真核细胞的比较	(20)
提要	(20)
复习思考题	(20)
第四章 细胞膜	(21)
第一节 细胞膜的化学组成	(21)
一、膜脂	(21)
二、膜蛋白	(24)
三、膜糖类	(25)
第二节 膜的分子结构模型	(27)
一、片层结构模型	(27)
二、单位膜模型	(27)
三、液态镶嵌模型	(27)
四、晶格镶嵌模型和板块模型	(28)
第三节 膜的特性	(28)
一、生物膜的流动性	(28)
二、生物膜的不对称性	(30)
第四节 细胞膜的功能	(31)
一、细胞膜的物质运输	(31)
二、细胞膜受体与信号转导	(41)
三、细胞膜受体与细胞识别	(50)
四、细胞表面抗原与免疫	(51)
第五节 细胞膜与疾病	(53)
一、细胞膜与肿瘤	(53)
二、细胞膜受体异常	(54)
三、膜转运系统异常	(54)
提要	(55)
复习思考题	(56)
第五章 细胞连接和细胞外基质	(57)
第一节 细胞连接	(57)
一、紧密连接	(57)
二、锚定连接	(57)
三、通讯连接	(60)
第二节 细胞外基质	(62)
一、胶原	(62)
二、弹性蛋白	(65)
三、纤粘连蛋白和层粘连蛋白	(66)
四、氨基聚糖和蛋白聚糖	(67)
五、细胞外基质的受体	(69)
提要	(69)

复习思考题	(70)
第六章 细胞的内膜系统	(71)
第一节 内质网	(71)
一、内质网的形态结构	(72)
二、内质网的类型	(73)
三、内质网的化学组成	(74)
四、内质网的功能	(75)
五、内质网的病理变化	(81)
第二节 高尔基复合体	(82)
一、高尔基复合体的形态结构	(82)
二、高尔基复合体的化学组成	(84)
三、高尔基复合体的功能	(85)
四、高尔基复合体的异常变化	(90)
第三节 溶酶体	(90)
一、溶酶体的形态结构和化学组成	(91)
二、溶酶体的类型	(92)
三、溶酶体的功能	(95)
四、溶酶体与疾病	(96)
第四节 过氧化物酶体	(98)
一、过氧化物酶体的形态结构	(98)
二、过氧化物酶体的酶	(99)
三、过氧化物酶体的功能	(99)
四、过氧化物酶体的形成	(99)
提要	(100)
复习思考题	(100)
第七章 核糖体	(101)
第一节 核糖体的形态结构	(101)
第二节 核糖体的化学组成	(103)
一、核糖体的主要化学成分	(103)
二、核糖体 rRNA 的结合部位	(104)
三、核糖体蛋白质在核糖体上的定位	(105)
第三节 核糖体的解离及自我组装	(106)
一、 Mg^{2+} 离子对核糖体组装的影响	(106)
二、核糖体的解离与自我组装	(106)
第四节 核糖体的功能	(107)
第五节 异常情况下核糖体的变化	(107)
提要	(108)
复习思考题	(108)
第八章 线粒体	(109)

第一节	线粒体的形态结构·····	(109)
一、	光镜下线粒体的形态结构·····	(109)
二、	电镜下线粒体的形态结构·····	(110)
第二节	线粒体的化学组成与酶的定位·····	(113)
一、	线粒体的化学组成·····	(113)
二、	线粒体中酶的定位·····	(114)
第三节	线粒体蛋白质穿膜进入线粒体·····	(115)
一、	线粒体蛋白质在运输过程中的特性·····	(115)
二、	导肽的性质与作用·····	(115)
第四节	线粒体的功能·····	(116)
一、	乙酰辅酶 A 的形成 ·····	(117)
二、	三羧酸循环·····	(117)
三、	电子传递偶联氧化磷酸化·····	(118)
第五节	线粒体的半自主性·····	(120)
一、	线粒体 DNA ·····	(120)
二、	线粒体基因组编码的蛋白质生物合成体系·····	(121)
三、	线粒体遗传系统与细胞核遗传系统的相互关系·····	(123)
第六节	线粒体的生物发生·····	(124)
一、	线粒体的增殖·····	(124)
二、	线粒体的起源·····	(125)
第七节	线粒体与医学·····	(126)
一、	线粒体与疾病·····	(126)
二、	线粒体与衰老·····	(126)
三、	药物和毒物对线粒体的影响·····	(127)
四、	线粒体与疾病治疗·····	(127)
提要	·····	(127)
复习思考题	·····	(128)
第九章	细胞骨架 ·····	(129)
第一节	微管·····	(130)
一、	微管的形态结构和化学组成·····	(130)
二、	微管结合蛋白·····	(131)
三、	微管的组装·····	(131)
四、	微管的功能·····	(131)
第二节	微丝·····	(133)
一、	微丝的形态与分布·····	(133)
二、	微丝的分子组成·····	(133)
三、	微丝的组装·····	(133)
四、	肌动蛋白结合蛋白·····	(134)
五、	微丝的功能·····	(136)

第三节 中等纤维·····	(137)
一、中等纤维蛋白的类型和分布·····	(137)
二、中等纤维的分子结构·····	(138)
三、中等纤维的组装·····	(138)
四、中等纤维结合蛋白·····	(139)
五、中等纤维的功能·····	(140)
第四节 中心粒·····	(141)
一、中心粒的结构和组成·····	(141)
二、中心粒的功能·····	(142)
第五节 纤毛和鞭毛及其运动·····	(142)
一、纤毛和鞭毛的形态与结构·····	(142)
二、纤毛和鞭毛的化学成分·····	(143)
三、纤毛和鞭毛的运动·····	(144)
第六节 细胞质骨架内的相互协调·····	(145)
第七节 细胞骨架的病理变化·····	(146)
一、恶性生长细胞的细胞骨架·····	(146)
二、衰老细胞内的细胞骨架·····	(146)
提要·····	(146)
复习思考题·····	(147)
第十章 细胞核·····	(148)
第一节 核被膜·····	(149)
一、核被膜的结构·····	(149)
二、核被膜的功能·····	(152)
第二节 染色质和染色体·····	(154)
一、染色质的类型·····	(154)
二、染色质的化学组成·····	(155)
三、染色质的结构与包装·····	(156)
四、染色体·····	(158)
第三节 核仁·····	(161)
一、核仁的化学组成·····	(161)
二、核仁的结构·····	(162)
三、核仁的形成·····	(163)
四、核仁的功能·····	(163)
第四节 核基质 ·····	(165)
一、核基质的形态结构与基本组分·····	(165)
二、核基质的功能·····	(165)
第五节 细胞核的功能·····	(168)
第六节 细胞核与疾病·····	(168)
一、细胞核异常与肿瘤·····	(169)

二、染色体畸变与染色体病·····	(169)
提要·····	(171)
复习思考题·····	(172)
第十一章 真核细胞基因的结构与表达·····	(173)
第一节 基因的结构与功能·····	(173)
一、基因的概念·····	(173)
二、基因的分子结构·····	(173)
三、基因的功能·····	(175)
第二节 基因的复制·····	(176)
一、复制的过程·····	(176)
二、复制的特点·····	(176)
第三节 基因的转录·····	(178)
一、转录的过程·····	(178)
二、转录产物的加工·····	(179)
第四节 蛋白质的生物合成·····	(183)
一、mRNA 通过密码子决定了蛋白质的一级结构 ·····	(183)
二、在酶的催化下 tRNA 携带特定的氨基酸 ·····	(185)
三、与蛋白质合成的有关蛋白因子·····	(186)
四、多肽链合成的基本过程·····	(187)
提要·····	(190)
复习思考题·····	(190)
第十二章 细胞增殖及调控·····	(191)
第一节 细胞增殖的方式·····	(191)
一、无丝分裂·····	(191)
二、有丝分裂·····	(191)
三、减数分裂·····	(192)
第二节 细胞周期·····	(192)
一、细胞周期概述·····	(192)
二、细胞周期各时相的特点·····	(194)
第三节 细胞增殖的调控·····	(201)
一、生长因子的调控 ·····	(201)
二、抑素的调控·····	(202)
三、cAMP 与 cGMP 的调控 ·····	(203)
四、Ca ²⁺ 和钙调素的调控 ·····	(204)
五、基因的调控·····	(204)
六、细胞周期控制系统·····	(207)
第四节 细胞增殖与医学·····	(211)
一、细胞增殖是组织再生的基础·····	(211)
二、细胞增殖与肿瘤·····	(211)

第五节 生殖细胞的发生与减数分裂·····	(213)
一、生殖细胞的发生·····	(213)
二、减数分裂·····	(214)
提要·····	(217)
复习思考题·····	(218)
第十三章 细胞分化·····	(219)
第一节 细胞分化概述·····	(219)
一、细胞分化的概念·····	(219)
二、细胞分化的特点·····	(219)
第二节 细胞的决定和分化·····	(219)
一、胚胎细胞分化的潜能与决定·····	(219)
二、卵细胞质在早期胚胎细胞决定中的重要性·····	(220)
三、核质的相互作用·····	(222)
四、胚胎诱导对细胞分化的作用·····	(223)
第三节 细胞分化的分子机制·····	(224)
一、已分化细胞的全能性·····	(224)
二、细胞分化的基因表达及其调控·····	(225)
第四节 细胞分化与癌变·····	(230)
提要·····	(231)
复习思考题·····	(231)
第十四章 细胞的衰老与死亡·····	(232)
第一节 细胞的衰老·····	(232)
一、细胞的寿命·····	(232)
二、细胞衰老的表现·····	(232)
三、细胞衰老的学说·····	(234)
第二节 细胞的死亡·····	(236)
一、细胞死亡的形式与特征·····	(236)
二、细胞凋亡的生物学意义·····	(238)
三、细胞凋亡的调控·····	(239)
四、细胞凋亡与医学·····	(242)
提要·····	(243)
复习思考题·····	(243)
第十五章 细胞的进化·····	(244)
第一节 细胞的起源·····	(244)
一、生物小分子的形成·····	(244)
二、生物大分子的形成及在进化中的作用·····	(245)
三、原始细胞的产生·····	(247)
第二节 从原核细胞到真核细胞·····	(249)
一、从原始细胞到原核细胞·····	(249)

二、从原核细胞到真核细胞·····	(250)
第三节 从单细胞生物到多细胞生物·····	(252)
一、由单细胞聚集成群体·····	(252)
二、多细胞生物的结构形式和组织化等级·····	(253)
提要·····	(254)
复习思考题·····	(254)
第十六章 细胞生物学的研究方法·····	(255)
第一节 显微镜技术·····	(255)
一、光学显微镜·····	(255)
二、电子显微镜·····	(256)
第二节 细胞培养和细胞融合·····	(258)
一、细胞培养·····	(258)
二、细胞融合·····	(259)
三、单克隆抗体·····	(260)
第三节 细胞组分的分级分离·····	(261)
一、差速离心法·····	(261)
二、密度梯度离心·····	(262)
第四节 放射自显影与免疫显微镜技术·····	(262)
一、放射自显影技术·····	(262)
二、免疫显微镜技术·····	(262)
第五节 DNA 序列分析与核酸分子杂交·····	(263)
一、DNA 序列分析·····	(263)
二、核酸分子杂交技术·····	(263)
三、原位杂交·····	(265)
提要·····	(266)
复习思考题·····	(266)
英汉细胞生物学词汇·····	(267)
主要参考文献·····	(282)

第一章 绪 论

第一节 细胞生物学的概念和研究内容

生命体是多侧面、多层次、非线性的复杂结构体系，而细胞是生命体形态结构和生命活动的基本单位，有了细胞才有完整的生命活动。生物的生长发育依靠细胞的增殖与分化来实现。人大脑依靠 10^{11} 个脑细胞及其相互协调作用进行活动。一切疾病的发病机制也要以细胞病变研究为基础。著名生物学家 E. B. Wilson 早在 1925 年就提出：“一切生命的关键问题都要到细胞中去寻找。”细胞的研究是生命科学的基础，也是现代生命科学发展的重要支柱。

细胞生物学是研究细胞的结构、功能以及各种生命活动本质和基本规律的科学，是现代生命科学的基础学科之一。它与农林业、医学、生物高新技术发展有密不可分的关系，将在解决人类面临的重大问题中发挥重要的基础作用。

细胞生物学的研究内容是多方面的。我们应该以进化的观点、形态结构与功能相结合的观点、整体与动态的观点，把细胞的显微水平、亚显微水平和分子水平三个层次有机地结合起来，采取分析与综合的方法来探讨细胞的基本生命活动规律。细胞的结构与功能、细胞的增殖与分化、细胞的遗传与变异、细胞的衰老与死亡（特别是凋亡）、细胞的起源与进化、细胞的信息传递、细胞识别、细胞免疫、细胞骨架、细胞的社会性、细胞工程等是细胞生物学研究的主要内容。细胞生物学已经不再是孤立地研究一个个细胞、细胞器和生物大分子，而是研究它们的变化发展过程、细胞与细胞之间的相互关系、细胞与环境之间的相互关系。可以预见：细胞的结构和基本生命活动的研究将越来越深入，将是 21 世纪生命科学研究关注的焦点之一。

第二节 细胞生物学的发展简史

17 世纪显微镜的发明导致了细胞的发现，至今已有 300 余年的历史。随着科学的发展、实验手段和技术的进步，人类对细胞的认识日渐深入，推动了细胞生物学的兴起与发展。根据其发展过程，可分为以下几个时期：

一、细胞的发现和细胞学说的创立

1665 年，英国学者胡克（Robert Hooke, 1635~1703）用自己制作的显微镜观察软木的薄切片，发现其中有许多蜂窝状的小室，并将这些小室命名为 cell。实际上当时他看到的是植物细胞的细胞壁。此后，生物学家用“cell”一词描述生物体的基本结构单位，中文翻译为细胞。胡克对有关细胞的首次描述是 1665 年在他的《显微图谱》一书中，因此人们认为细胞的发现是在 1665 年。

真正观察活细胞的是荷兰科学家列文虎克（Antony von Leeuwenhoek, 1632~1723）。

他用设计较好的显微镜观察池塘水中的原生动物、蛙肠内的原生动物、人类和哺乳动物的精子，并于 1674 年在观察鱼的红细胞时描述了细胞核的结构。

由此可见，细胞生物学的基础建立于 17 世纪，并且胡克和列文虎克两位科学家为此做出了重要的贡献。

在胡克发现细胞后的近 170 年的历史中，人们对细胞的认识基本上没有新的进展。直到 19 世纪 30 年代，显微镜制造技术有了明显的改进，分辨率提高到 $1\text{ }\mu\text{m}$ 以内；同时还由于切片机的制造成功，对细胞的观察有了许多新进展。细胞核、核仁、细胞的原生质等被揭示。

1838~1839 年，德国植物学家施莱登（Schleiden, 1838）和动物学家施旺（Schwann, 1839）总结前人的工作，综合植物和动物组织中细胞的结构，提出了“细胞学说（cell theory）”，宣称“一切生物，从单细胞到高等动、植物都是由细胞组成的；细胞是生物的形态结构和功能活动的基本单位”，从而论证了生物界的统一性和共同起源。

当时的“细胞学说”的基本要点是：

第一、认为细胞是有机体，所有动、植物都是由细胞发育而来，并由细胞所构成。

第二、细胞具有生命特征。

第三、细胞通过繁殖产生新细胞。

恩格斯曾对细胞学说给予高度评价，把它与生物进化论和能量守恒定律并列为 19 世纪自然科学的三大发现。恩格斯指出：“首先是三大发明，使我们对自然过程的相互联系的认识大踏步地前进了。”由于发现了细胞，从而开始了解有机体生长发育的共同规律；同时，由于发现了细胞的变异能力，还知道了有机体能改变自己。所以，细胞学说的建立开辟了生物学的一个新时期，促使细胞学发展成为一门科学，并渗透到生物学其他各学科。

人们通常称 1838~1839 年施莱登和施旺确立的细胞学说、1859 年达尔文（Darwin）确立的生物进化论和 1866 年孟德尔（Mendel）确立的遗传学为现代生物学的三大基石，而实际上，细胞学说又是后两者的基石。

二、细胞学的形成与发展

从 19 世纪中叶到 20 世纪初，对细胞的研究全面展开，许多重要的细胞结构及细胞活动现象被相继发现。这一时期是细胞学的经典时期，其研究特点是光学显微镜下细胞形态结构和细胞分裂活动的描述。

普金耶（Pukinje, 1840）和莫尔（H. Von Mohl, 1846）首先将动、植物细胞中的内含物称为原生质（protoplasm）。舒尔策（Max Schultze, 1861）提出了原生质理论。从此，细胞被看成是由细胞膜包围的一小团原生质，分化为细胞核与细胞质。

1841 年，雷马克（Remak）发现了鸡胚血细胞的直接分裂。其后，福莱明（W. Flemming）改进了固定方法和染色技术，于 1882 年首先精确地描述了动物细胞的间接分裂过程。他把间接分裂命名为有丝分裂（mitosis），把直接分裂命名为无丝分裂（amitosis）。

斯特拉斯布格（E. A. Strasburger）根据染色体的行为把有丝分裂期分为前期、中期、后期和末期。他和福莱明用植物和动物材料分别表明：细胞核在从一代细胞传到下一代细胞的过程中，保持着物质上的连续性。

范·贝纳登（Van Beneden, 1883）、Strasburger（1886）分别在动物与植物细胞中发现减数分裂现象，通过减数分裂可以保持物种染色体数目的稳定。至此，已发现了细胞的无丝

分裂、有丝分裂、减数分裂等主要的分裂方式。

1888年，瓦尔德耶（Waldeyer）把分裂细胞核内的染色小体命名为染色体（chromosome）。

19世纪末，对细胞质的形态观察更加深入细致，相继发现了许多细胞器。例如1887年博费里（T. Boveri）和V. Beneden在细胞质中发现了中心体，阿特曼（Altmann, 1894）和班达（Benda, 1897）发现了线粒体，1898年高尔基（Golgi）发现了高尔基体。上述发现使大家对细胞结构的复杂性有了更深入的理解。

从20世纪初到20世纪中叶为实验细胞学时期，这一时期的研究特点是细胞的实验研究和生物化学的结合以及电子显微镜的应用，开辟了细胞学发展的新时代，许多悬而未决的问题都逐次迎刃而解。

1900年，孟德尔在34年前发表的遗传法则被重新发现。1902年，博韦里（C. Boveri）和萨顿（W. S. Sutton）不谋而合地提出遗传的染色体学说，把染色体的行为同孟德尔的遗传因子联系起来。1910年，摩尔根（Morgan）根据他的大量实验，证明基因在染色体上呈直线排列，提出了基因学说。

1909年，哈里森（Harrison）创立了组织培养技术，为直接观察和分析细胞的形态结构和生理活动提供了有利条件，为研究细胞生理学开辟了一条重要途径。

1924年，孚尔根（Feulgen）等介绍了他们首创的Feulgen反应法，以后被专门作为脱氧核糖核酸（DNA）的定性方法。1940年，布勒歇（Brachet）用甲基绿-派洛宁染色方法来测定细胞中的DNA与RNA。1936~1940年卡斯特伯森（Casperson）用紫外光显微分光光度法测定DNA在细胞中含量，并认为蛋白质的合成可能与RNA有关。由于细胞组分分离技术、放射自显影技术和超微量分析等的广泛运用，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。

1933年，德国科学家鲁斯卡（Ernst Ruska）在西门子（Siemens）公司设计制造出第一台电子显微镜。电子显微镜的放大倍数比光学显微镜要高得多，可达几十万倍。

1943年，克劳德（Claude）用高速离心机从活细胞内把核和各种细胞器，如线粒体、叶绿体等分离出来，分别研究它们的生理活性，这对研究细胞器的功能和化学组成，以及酶在各细胞器的定位起了很大的作用。

从20世纪50年代开始，人们利用电子显微镜观察了细胞的各种超微结构，如内质网（Porter, Claude 和 Fullan, 1945），叶绿体（Porter 和 Granick, 1947），高尔基体（Dalton and Felixstrand, 1950），核膜（Callon 和 Tomlin, 1950），溶酶体（De Dade, 1952），线粒体（Palade, Porter 和 Sjostrand, 20世纪50年代初），核糖体（Palade, 1953），单位膜（Robertson, 1958）。在电镜下所观察到的各种细胞的结构比在光镜下看到的形态要复杂得多。

三、细胞生物学的形成与发展

电镜和其他技术的应用，使人们在细胞整体水平、超微结构水平和分子水平上的研究工作取得了广泛而深入的进展。

1944年，艾弗里（Avery）等在微生物的转化实验中证明了DNA是遗传物质。1948年，博伊文（Boivin）等测定生殖细胞与各种体细胞中的DNA含量，提出了DNA含量恒定理论。1953年，沃森（J. D. Watson）和克里克（H. C. Crick）用X射线衍射法发现了

DNA 的双螺旋结构，从分子水平上揭示了 DNA 结构与功能的关系，奠定了分子生物学的基础。

1956 年，科恩伯格 (Kornberg) 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)，在离体条件下成功地合成了 DNA 片段的互补链。1958 年，梅塞尔森 (Meselson) 等用放射性同位素与梯度离心法分析 DNA 的复制过程，证明了 DNA 的复制是“半保留复制”。同年，Crick 提出了著名的“中心法则”。该法则是近代生物学中最重要的基本理论。1961 年，尼伦堡 (Nirenberg) 和马泰 (Matthaei) 通过对核糖核酸的研究，最终破译了氨基酸的遗传密码。同年，雅各布 (Jacob) 和莫诺 (Monod) 提出了操纵子学说。

20 世纪 60 年代，由于电镜技术的改进，发现基质中存在着微管、微丝和中等纤维。20 世纪 70 年代，又进一步发现了微梁网架。这些结构形成了纵横交错的“骨架”，总称为细胞骨架 (cytoskeleton)。细胞骨架同细胞器的空间分布、功能活动和细胞运动有着密切的关系。细胞骨架的发现是在超微结构研究方面的更大进步。

细胞生物学一词是在 20 世纪 60 年代出现的，特别是 70 年代以来，细胞生物学取得了突破性的进展，产生了许多新的生长点，并逐渐形成了一些新的概念与新的领域。很多科学家认为在 21 世纪，细胞生物学将继续迅猛发展，因为它是揭示生命奥秘不可缺少的主角。

第三节 细胞生物学的主要发展趋势

细胞的研究历史令人目眩，但细胞生物学仍是一门发展中的新兴学科。当前细胞生物学的主要发展趋势简述如下：

一、真核细胞基因组结构及表达的调控

真核细胞的结构基因是不连续的，被内含子分隔成许多片段。基因表达过程中，依次要经过转录前、转录、转录后、翻译和翻译后等步骤，这决定了基因表达的调控必然是多步骤、多层次的过程。也就是说，基因表达的量、程序、时间、空间特性是受到严格调节控制的，归纳起来是四个根本性的问题：

(1) 细胞的基因组在细胞内是如何在时间与空间上有序表达的？其表达程序怎样受到严格的调节与控制？这就是细胞作为结构与生命活动基本单位的奥妙所在。细胞结构在时空上的有序性是十分复杂的，是非线性调控过程。这种调控网络可能是迄今任何一台计算机都无法比拟的。

(2) 基因与基因表达的产物（主要是大量活性因子与信号分子）是如何控制细胞的重要生命活动，如细胞的增殖、分化、衰老与死亡等的？

(3) 基因表达的产物（主要是结构蛋白质）与其他生物分子（核酸、脂、多糖及其复合物）如何构建与装配成各种细胞结构，并行使其有序的细胞生命活动？这种自组装过程的调控程序与调控机制是什么？这是 21 世纪极富挑战性的领域，也是新兴的结构生物学的重要组成部分，生命活动的很多本质问题能在这里找到答案。

(4) 非组蛋白对基因组的作用

近年来染色体（质）的概念有很大的改变。可以认为染色体是由一条巨大的 DNA 分子与其结合蛋白质形成的动态复合结构，可分为细胞间期染色质与分裂期染色体。两者在细胞周期