



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

ESSENTIALS OF CELL BIOLOGY

# 细胞生物学简明教程

主编 黄百渠 曾宪录



高等教育出版社  
Higher Education Press



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

ESSENTIALS OF CELL BIOLOGY

# 细胞生物学简明教程

*Xibao Shengwuxue Jianming Jiaocheng*

主 编 黄百渠 曾宪录

编 者 (按姓氏笔画排序)

王 丽 巴雪青 朱筱娟 李晓萌

陆 军 段晓刚 黄百渠 曾宪录



高等教育出版社·北京  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

## 内容提要

本书是普通高等教育“十一五”国家级规划教材。全书由 11 章组成,较为系统、全面地介绍了细胞生物学的发展简史、研究对象、研究方法和实验技术,以及细胞膜、细胞内膜系统、线粒体和叶绿体、细胞核和染色体、细胞骨架等真核细胞基本组分和细胞器的结构功能。同时以细胞的重要生命活动为主线,分别叙述了细胞的物质运输、能量代谢、信号传递、细胞的增殖、分化、衰老、死亡和癌变等过程,并将其与细胞的结构进行了有机的联系。作为一部“简明教程”,本书十分注重知识结构的条理性和清晰性,其目的是使本书具有更好的教学适用性和可读性,有利于教师的系统讲授和学生的自学。

本教程适用于综合性大学、师范院校、农林院校、医学院校等的细胞生物学本科教材和参考书。

## 图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学简明教程/黄百渠,曾宪录主编. —北京:  
高等教育出版社,2010.4

ISBN 978 - 7 - 04 - 028617 - 5

I. ①细… II. ①黄…②曾… III. ①细胞生物  
学-高等学校-教材 IV. ①Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 028119 号

策划编辑 王 莉 责任编辑 张晓晶 特约编辑 孙晓洁 封面设计 张 楠  
责任绘图 尹 莉 版式设计 王艳红 责任校对 金 辉 责任印制 毛斯璐

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街 4 号  
邮政编码 100120  
总 机 010 - 58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 北京中科印刷有限公司

开 本 787 × 1092 1/16  
印 张 16.5  
字 数 410 000

购书热线 010 - 58581118  
咨询电话 400 - 810 - 0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2010 年 4 月第 1 版  
印 次 2010 年 4 月第 1 次印刷  
定 价 25.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 28617 - 00

# 前 言

细胞生物学是现代生命科学中发展最为迅速的前沿学科之一,也是生物学、生物技术及相关专业的专业基础课。长期以来,各院校对细胞生物学的课程建设和教材建设予以充分的重视,在全国相关专家的努力下,已有多部优秀的细胞生物学教材相继出版。这些教材均具有知识完整、结构合理、内容新颖等特点,分别为综合性大学、重点师范院校和医学院校广泛采用,取得了良好的效果。另一方面,由于这些教材所包含的信息量非常庞大,涉及的知识面十分广泛,因此对教材使用者(包括教师和学生)的相关知识水平和理论基础有较高的要求。纵观现有的细胞生物学教材,编者认为目前尚缺少一部既内容完整又简明扼要的教材。

早在20世纪80年代初,高等教育出版社出版了一部由我国著名的细胞生物学家郝水教授编著的《细胞生物学教程》,该书由于其简明性、条理性和高度的可读性而深受广大读者的欢迎,在很长一段时间内被众多的大专院校选为“细胞生物学”课程的教材和参考书,为我国的“细胞生物学”课程建设和人才培养做出了重要贡献。但是由于种种原因,该书未能及时更新和再版,以适应细胞生物学的迅速发展和知识更新。

为了弥补这一遗憾,作为郝水教授的学生,我们编写了这部《细胞生物学简明教程》,其目的是适应更为广泛的读者群体和满足不同层次的教学需求。编写过程中,我们在保证基本知识系统全面和完整的前提下,将本书的篇幅控制在尽可能小的范围内。同时,我们在编写过程中力求文字简练、层次分明、逻辑清晰。由于篇幅所限,本书着重叙述了细胞生物学的基本知识及其原理,而对产生这些知识点的相关科学研究工作和实验过程等则只做简要的介绍。另外,我们还注意尽量避免本书的内容与其他相关学科,如分子生物学、遗传学、生物化学教材的交叉和重复。近年来,细胞生物学各领域的研究成果日新月异,为此,我们尽可能地将对细胞生物学的发展有重大影响的最新研究成果和进展作为新的知识点引入本书的相关章节中,使其能更好地顺应本学科的发展趋势。总之,我们努力使本书成为一部既简明扼要,又能系统体现细胞生物学基本知识和内容的简明教程,为细胞生物学教材的使用提供一个新的选择。本书适用于综合性大学、师范院校、农林院校、医学院校等的相关专业的本科教学,也可作为本科生和研究生的参考书。

本书由东北师范大学“细胞生物学”国家级精品课程课题组成员共同编写。本书的第1章和第3章由段晓刚副教授编写,第2章和第6章由朱筱娟教授编写,第4章由李晓萌副教授编写,第5章由王丽教授编写,第7章和第9章由曾宪录教授编写,第8章由巴雪青副教授编写,第10章由黄百渠教授编写,第11章由陆军教授编写。本书的编写得到国内众多专家学者的帮助和指教,一并表示感谢!

编者的学识和经验均有限,书中的不当之处竭诚希望广大读者和各界专家批评指正。

黄百渠 曾宪录  
于东北师范大学 长春  
2009年10月

# 目 录

## 1

<b>细胞概述</b> .....	1
<b>1.1 细胞生物学发展史</b> .....	1
1.1.1 细胞的发现及细胞学说的创立 .....	1
1.1.2 细胞学的经典时期 .....	2
1.1.3 细胞生物学的产生 .....	3
<b>1.2 细胞的基本构造</b> .....	3
<b>1.3 细胞的形状、大小和数量</b> .....	4
1.3.1 细胞的形状 .....	4
1.3.2 细胞的大小 .....	4
1.3.3 细胞的数量 .....	5
<b>1.4 细胞的基本共性</b> .....	5
<b>1.5 原核细胞</b> .....	6
1.5.1 最小最简单的细胞——支原体 .....	6
1.5.2 原核细胞的两个代表——细菌和蓝藻 .....	7
<b>1.6 真核细胞</b> .....	9
1.6.1 真核细胞的基本结构体系 .....	9
1.6.2 植物细胞与动物细胞的比较 .....	11
1.6.3 原核细胞与真核细胞的比较 .....	13
<b>提要</b> .....	14
<b>思考题</b> .....	14

## 2

<b>细胞生物学技术</b> .....	15
<b>2.1 细胞形态结构的观察方法</b> .....	15
2.1.1 光学显微镜技术 .....	15
2.1.2 相差显微镜技术 .....	17
2.1.3 荧光显微镜技术 .....	17
2.1.4 激光扫描共聚焦显微技术 .....	18
2.1.5 荧光漂白恢复技术 .....	20
2.1.6 荧光共振能量转移技术 .....	20
2.1.7 电子显微镜技术 .....	21
<b>2.2 细胞组分的分析方法</b> .....	23
2.2.1 超速离心技术分离细胞器及	

大分子复合物 .....	24
2.2.2 细胞内核酸的定位观察 .....	24
2.2.3 特异抗原的定位与定性 .....	25
2.2.4 放射性核素示踪技术研究生物大分子在细胞内的合成动态 .....	25
2.2.5 细胞内特异核酸序列的定位 .....	26
<b>2.3 定量细胞化学分析</b> .....	27
<b>2.4 细胞培养、细胞质工程与显微操作技术</b> .....	29
2.4.1 动物细胞培养 .....	29
2.4.2 植物细胞培养 .....	29
2.4.3 细胞融合 .....	30
2.4.4 细胞拆合与显微操作技术 .....	32
<b>提要</b> .....	32
<b>思考题</b> .....	33

## 3

<b>细胞膜与细胞表面</b> .....	34
<b>3.1 细胞膜</b> .....	34
3.1.1 细胞膜的性质与化学组成 .....	34
3.1.2 膜脂 .....	35
3.1.3 膜糖 .....	37
3.1.4 膜蛋白 .....	38
3.1.5 细胞膜的分子结构模型 .....	39
<b>3.2 细胞外基质</b> .....	41
3.2.1 蛋白聚糖与透明质酸 .....	41
3.2.2 胶原蛋白与弹性蛋白 .....	41
3.2.3 黏着蛋白 .....	42
3.2.4 植物细胞壁 .....	42
3.2.5 细菌细胞壁 .....	43
3.2.6 细胞外基质与细胞的相互关系 .....	44
<b>3.3 细胞连接</b> .....	45
3.3.1 细胞连接的类型 .....	45
3.3.2 紧密连接 .....	45
3.3.3 斑块连接 .....	46

3.3.4 通讯连接 ..... 47  
 提要 ..... 48  
 思考题 ..... 48

## 4

**物质的跨膜运输与信号传递** ... 49  
 4.1 物质的跨膜运输 ..... 49  
 4.1.1 被动运输 ..... 49  
 4.1.2 主动运输 ..... 52  
 4.1.3 膜泡运输 ..... 55  
 4.2 细胞通讯与信号传递 ..... 58  
 4.2.1 细胞通讯与信号识别 ..... 58  
 4.2.2 通过细胞内受体介导的信号转导 ..... 60  
 4.2.3 通过细胞膜表面受体介导的信号转导 ..... 61  
 4.2.4 细胞信号传递的基本特征与蛋白激酶的网络整合信息 ..... 70  
 4.2.5 可控性蛋白降解与信号转导 ..... 71  
 提要 ..... 73  
 思考题 ..... 74

## 5

**真核细胞内膜系统的结构与功能** ..... 75  
 5.1 细胞质基质 ..... 75  
 5.1.1 细胞质基质的含义 ..... 75  
 5.1.2 细胞质基质的功能 ..... 76  
 5.2 内膜系统 ..... 77  
 5.2.1 内质网的结构与功能 ..... 77  
 5.2.2 高尔基体的结构与功能 ..... 82  
 5.2.3 溶酶体的结构与功能 ..... 86  
 5.3 蛋白质的分选及运输 ..... 89  
 5.3.1 信号假说与蛋白质分选信号 ..... 89  
 5.3.2 蛋白质分选的基本途径与类型 ..... 90  
 5.3.3 蛋白质的运输 ..... 91  
 5.3.4 细胞结构体系的装配 ..... 93  
 提要 ..... 94  
 思考题 ..... 95

## 6

**线粒体和叶绿体** ..... 96

**6.1 线粒体** ..... 96  
 6.1.1 线粒体的形态结构 ..... 96  
 6.1.2 线粒体的化学组成及线粒体酶蛋白的分布 ..... 98  
 6.1.3 线粒体氧化磷酸化的分子结构 ..... 98  
 6.1.4 电子传递与氧化磷酸化的偶联 ..... 101  
 6.1.5 氧化磷酸化——ATP形成的分子机制 ..... 102  
 6.1.6 线粒体异常与疾病 ..... 103  
**6.2 叶绿体** ..... 104  
 6.2.1 叶绿体的形态结构及化学组成 ..... 104  
 6.2.2 叶绿体与光合作用 ..... 106  
**6.3 线粒体和叶绿体是半自主性细胞器** ... 111  
 6.3.1 线粒体和叶绿体的DNA ..... 111  
 6.3.2 线粒体和叶绿体的蛋白质合成 ..... 111  
 6.3.3 线粒体和叶绿体的蛋白质运输与装配 ..... 112  
**6.4 线粒体和叶绿体的增殖与起源** ..... 113  
 6.4.1 线粒体和叶绿体的增殖 ..... 113  
 6.4.2 线粒体和叶绿体的起源 ..... 114  
 提要 ..... 114  
 思考题 ..... 115

## 7

**细胞核与染色体** ..... 116  
**7.1 核被膜** ..... 117  
 7.1.1 核被膜的结构 ..... 117  
 7.1.2 核孔复合体 ..... 118  
 7.1.3 核被膜的功能 ..... 119  
 7.1.4 核孔复合体对核质间物质运输的调控作用 ..... 120  
**7.2 核纤层、核骨架及染色体骨架** ..... 123  
 7.2.1 核纤层 ..... 123  
 7.2.2 核骨架 ..... 123  
 7.2.3 染色体骨架 ..... 125  
**7.3 染色质** ..... 126  
 7.3.1 染色质的化学组成 ..... 126  
 7.3.2 染色质的基本结构单位——

核小体 ..... 129

7.3.3 染色质包装的结构模型 ..... 130

7.3.4 异染色质和常染色质 ..... 132

7.3.5 活性染色质 ..... 133

7.3.6 染色质结构调整 ..... 133

**7.4 染色体** ..... 135

7.4.1 中期染色体的形态结构 ..... 135

7.4.2 染色体 DNA 的 3 种功能  
    元件 ..... 137

7.4.3 核型与染色体分带 ..... 138

7.4.4 巨大染色体 ..... 139

**7.5 核仁和核糖体** ..... 142

7.5.1 核仁 ..... 142

7.5.2 核糖体 ..... 145

**提要** ..... 149

**思考题** ..... 149



**8 细胞的骨架体系** ..... 151

**8.1 细胞骨架概述** ..... 151

8.1.1 细胞骨架的种类 ..... 151

8.1.2 细胞骨架的功能 ..... 152

8.1.3 细胞骨架的研究方法 ..... 152

**8.2 微管** ..... 153

8.2.1 微管的成分、结构及存在  
    形式 ..... 154

8.2.2 微管的装配 ..... 155

8.2.3 微管结合蛋白 ..... 158

8.2.4 微管特异性药物 ..... 159

8.2.5 微管的功能 ..... 159

**8.3 微丝** ..... 162

8.3.1 微丝的成分和结构 ..... 162

8.3.2 微丝的装配 ..... 163

8.3.3 微丝结合蛋白 ..... 165

8.3.4 微丝特异性药物 ..... 167

8.3.5 微丝的功能 ..... 167

**8.4 中间纤维** ..... 173

8.4.1 中间纤维的成分和结构 ..... 174

8.4.2 中间纤维的装配 ..... 175

8.4.3 中间纤维结合蛋白 ..... 176

8.4.4 中间纤维的功能 ..... 177

**提要** ..... 178

**思考题** ..... 178



**9 细胞增殖及其调控** ..... 179

**9.1 细胞周期** ..... 179

9.1.1 细胞周期和细胞类型 ..... 179

9.1.2 细胞在周期中的物质合成和  
    结构变化 ..... 181

9.1.3 细胞周期的同步化 ..... 181

9.1.4 特异的细胞周期 ..... 183

**9.2 细胞分裂** ..... 184

9.2.1 有丝分裂 ..... 184

9.2.2 减数分裂 ..... 192

**9.3 细胞周期调控** ..... 196

9.3.1 细胞周期调控引擎分子(MPF)  
    的发现 ..... 196

9.3.2 细胞周期蛋白与细胞周期蛋白  
    依赖性蛋白激酶(CDK) ..... 199

9.3.3 CDK 激酶的活性调节 ..... 200

9.3.4 细胞周期调控示例 ..... 202

9.3.5 周期蛋白的降解 ..... 204

9.3.6 细胞周期检验点 ..... 205

**提要** ..... 206

**思考题** ..... 207



**10 细胞分化、真核基因表达  
及其调控** ..... 208

**10.1 细胞分化的基本概念和特征** ..... 208

10.1.1 细胞分化的决定和进程 ..... 208

10.1.2 细胞分化的潜能 ..... 211

**10.2 细胞分化的调控——基因的  
    差异表达** ..... 215

10.2.1 细胞分化是基因选择性表达  
    的结果 ..... 215

10.2.2 细胞分化调控的基本模式 ..... 215

**10.3 真核基因表达的调控** ..... 217

10.3.1 概述 ..... 217

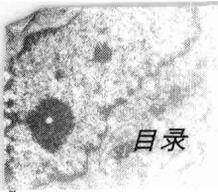
10.3.2 转录水平的调控 ..... 218

10.3.3 转录后水平的调控 ..... 221

10.3.4 翻译水平的调控 ..... 222

10.3.5 翻译后水平的调控 ..... 224

10.3.6 小分子 RNA 在基因表达调控



中的作用 ..... 224

**提要** ..... 226

**思考题** ..... 227

**11 细胞的衰老、死亡与癌变** ..... 228

**11.1 细胞的衰老** ..... 228

    11.1.1 衰老是生命的基本现象 ..... 228

    11.1.2 细胞衰老的结构和生化特征 ..... 229

    11.1.3 细胞衰老的分子机制 ..... 230

**11.2 细胞的死亡** ..... 231

    11.2.1 细胞凋亡的基本特征 ..... 231

    11.2.2 细胞凋亡的分子控制机制 ..... 234

**11.3 癌变和癌细胞** ..... 239

    11.3.1 癌细胞的本质和特征 ..... 240

    11.3.2 肿瘤相关基因的改变是引起癌细胞产生的原因 ..... 240

    11.3.3 致癌物与癌症发生 ..... 241

**提要** ..... 242

**思考题** ..... 242

**主要参考文献** ..... 243

**名词索引** ..... 245



# 细胞概述

我们居住的星球已经有 45 亿 ~ 48 亿年的历史,而在它产生 10 亿年后就诞生了生命。在 38 亿年生命进化的历史中,单细胞生命占据了 35 亿年;真核细胞的历史约有 15 亿年。在漫长的进化过程中,细胞在结构和功能上得到了充分的发展和完善;同时,在生命各个层次上的自然选择使细胞产生了巨大的分化。虽然人们对细胞的认识只有 300 多年的历史,但由于近代生物学研究技术的快速进步,目前人们对细胞的认识已经相当细致深入,并且已经达到一个前所未有的阶段。

## 1.1 细胞生物学发展史

细胞生物学的发展大约经历了 3 个历史时期:细胞的发现和细胞学说的创立,细胞学的经典时期,细胞生物学的产生。近代细胞科学实现了从细胞学(cytology)到细胞生物学(cell biology)的发展,近些年来结合分子生物学又完成了细胞生物学到细胞分子生物学(cell and molecular biology)的转变。细胞学主要是对细胞和亚细胞水平的形态结构的研究,细胞生物学则主要是对细胞和亚细胞水平形态结构以及功能的研究。细胞分子生物学则是在分子水平上解释细胞的形态结构及其功能。由于细胞是个生命的整体,任何分子水平的研究,任何生物大分子的表现都必须体现在细胞这个大的平台上,所以细胞生物学和细胞分子生物学并没有一个明显的界限。

### 1.1.1 细胞的发现及细胞学说的创立

#### 1.1.1.1 细胞的发现

第一个发现并命名细胞的是英国物理学家 Rorbert Hooke。1665 年,Hooke 研制出能够放大 100 多倍的光学显微镜,并在观察栎树软木塞切片时发现其中有许多小室。他立刻意识到这是在植物形态结构上的重大发现,并将其命名为“细胞”(cell)。这可能是人们第一次看到细胞,但实际上这些是死的植物细胞壁(图 1-1)。170 多年后,德国植物学家 Mathias Schleiden 和动物学家 Theodor Schwann 创立了细胞学说。

1674年,荷兰布商,也是历史上有名的业余科学家 Antony van Leeuwenhoek 用自磨的镜片做成的显微镜,第一次观察到活的细菌、原生动物和精子等。这可能是人们在历史上第一次看到活细胞。

### 1.1.1.2 细胞学说的创立

1838年,律师出身的德国植物学家 Schleiden 通过自己的观察和研究,在论文《论植物发现》中提出:尽管不同植物或植物不同的组织有着很大的差异,但是植物都是由细胞构成的,细胞是植物的基本功能单位和组织单位。受他的导师、细胞核和布朗运动的发现者、植物学家 Brown 的影响, Schleiden 认识到细胞核在细胞增殖上的重要性,进而提出细胞是由细胞核“结晶”而来的。

德国动物学家 Schwann 通过与 Schleiden 的交流,完全认同 Schleiden 的理论,并且根据他对动物细胞的研究,把 Schleiden 有关细胞的3个观点扩大到整个生物界。他在1839年发表的《动植物结构与生长相似性的显微研究》的论文中形成了比较完整的细胞学说(cell theory):①所有生物都是由细胞构成的。②细胞是生命基本的功能单位和组织单位。③细胞是由细胞核结晶而来的。

1855年,德国医生和病理学家 Rudolf Virchow 根据自己的研究结果提出了两个著名的论断:①有机体一切病理表现的最终原因都要到细胞中去寻找。②所有的细胞都是来自于已有细胞的分裂。后者修正了细胞学说的第三条有关由细胞核结晶产生子细胞的观点,提出了细胞分裂的正确观点。

这样,经修正过的细胞学说内容是:①一切动物和植物都是由细胞构成的。②细胞是构成有机体的基本结构和功能单位。③任何一个细胞都是从已经存在的细胞分裂而来的。这个细胞学说至今仍被科学界普遍承认。

### 1.1.2 细胞学的经典时期

自1665年发现细胞后,出现了170年的停滞时期,直到19世纪中叶,细胞学才得到了突飞猛进的发展。例如,原生质的发现和原生质理论的提出;中心体、染色体、高尔基复合体等细胞器的发现;1882年德国细胞学家 Flemming 在动物组织细胞中发现了有丝分裂,等等。Flemming 首次观察到染色体和染色质,并首次对细胞的有丝分裂进行了精确的描述。基于这些观察,他提出了有丝分裂(mitosis)、染色质(chromatin)等一系列科学术语,后来又发现了灯刷染色体。遗憾的是,Flemming 对染色体和灯刷染色体都没有命名。虽然如此,仍可以说从 Flemming 开始人们对细胞的研究才有了实质性的进展,细胞学从此在科学史上有了一席之地。

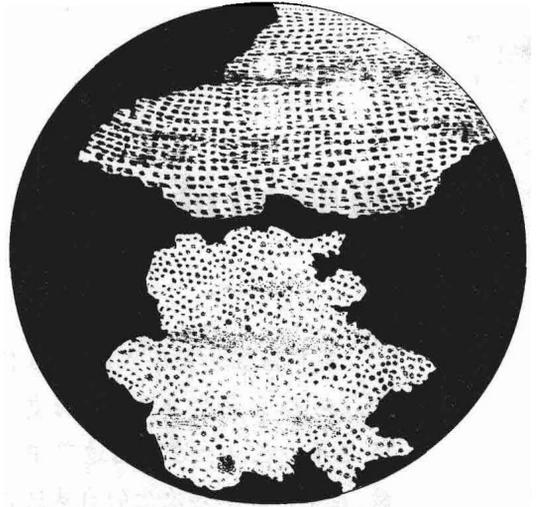


图 1-1 Hooke 著作《显微图谱》中记录的研究结果( Cooper,2000)

### 1.1.3 细胞生物学的产生

1953年, Watson 和 Crick 提出了 DNA 双螺旋结构模型, 标志着生物学进入一个崭新的研究领域。1965年, D. P. Derobetis 将其重要著作《普通细胞学》改为《细胞生物学》, 标志着细胞生物学的诞生。近些年来, 分子生物学得到了迅速的发展, 而细胞则是分子活性表现的舞台; 分子生物学和细胞生物学是密不可分的学科。当前, 对细胞的研究已进入细胞分子生物学阶段, 从而实现了细胞学→细胞生物学→细胞分子生物学的转变。

## 1.2 细胞的基本构造

细胞是生命的结构和功能的基本单位, 是生命活动的基本单元。低等单细胞生物如细菌、变形虫等, 每一个细胞就是一个独立的个体。而我们常见的动植物个体都是由许多各种各样的细胞组成的多细胞生物, 构成它们的细胞数目十分可观, 如一个新生儿约有  $10^{12}$  个细胞, 一个成年人的细胞数目有  $10^{14} \sim 10^{16}$  个。除了病毒以外, 一切生物都是由细胞构成的, 小小的细胞形成了丰富多彩、千姿百态的生物世界。

一般认为, 细胞是有膜包围的、能够独立繁殖的最小原生质团。原生质 (protoplasm) 一词是 Purkinje 于 1839 年首先提出来的, 是指细胞的全部生活物质, 包括质膜、细胞质和细胞核或拟核。细胞质是细胞核以外质膜以内的原生质, 细胞质并不是匀质的, 其中包含了许多有形结构。我们将凡是在光学显微镜或电子显微镜下能够被分辨出的、具有一定形态特点、执行特定功能的结构, 称为细胞器 (organelle), 如质体、线粒体、核糖体、内质网、高尔基体、溶酶体和液泡等。细胞质除去这些细胞器就是细胞质基质 (cytoplasmic matrix) 或胞质溶胶 (cytosol)。胞质溶胶为一多相胶体, 占细胞总体积的 50% ~ 60%, 内含水、生物大分子、酶、代谢产物以及可溶性前体物。

原生质化学成分的第一种基本造型是膜, 包括质膜、内膜和核膜。各种膜都主要是由脂蛋白构成的。膜把细胞的原生质分成不同的区域, 起相对隔离的作用, 以保证细胞中的各种不同物质代谢过程互不干扰, 有序地进行。质膜是细胞的界膜, 细胞通过它与外界进行物质交换。关于膜的结构和功能, 将在其他章节中描述。

原生质化学成分的第二种基本造型是线 (纤维)。有些线状结构由蛋白质组成, 如微管 (microtubule) (由微管蛋白组成)、微丝 (microfilament) (由肌动蛋白组成) 和中间纤维 (intermediate filament) (由角蛋白、结蛋白、波形纤维蛋白、神经纤丝蛋白、胶质纤维酸性蛋白等组成)。这些线状结构对原生质的运动、保持细胞的形状和细胞分裂起重要作用。另一些线状结构由核酸组成, 如信使 RNA (mRNA) 和核仁中的核糖体 RNA (rRNA), 以及 DNA 和蛋白质构成的染色质。它们在遗传信息的复制和转录过程中进行着高度复杂的动态变化。

原生质化学成分第三种基本造型是颗粒。线粒体内膜上和叶绿体类囊体膜上的基粒, 以及核糖体 (ribosome) 都属于颗粒结构。前二者主要由蛋白质构成, 可进行氧化磷酸化和光合磷酸化。而后者主要由 RNA 和蛋白质组成, 是进行蛋白质合成的场所。

## 1.3 细胞的形状、大小和数量

### 1.3.1 细胞的形状

各种细胞尽管都具有一些共同的属性,但由于它们的结构、功能和所处的环境不同,细胞的形状也有极大的差别。有的细胞是圆形或椭圆形的,而另一些则呈现为柱形、方形、多角形、扁形和梭形,甚至是不定形的,等等。

单细胞生物往往是单个细胞独立生活,即使是以群体存在,它们彼此的关系也不密切,所以每种单细胞生物有自己比较固定的形状,如细菌细胞,有呈棒状的杆菌、球形的球菌、弯曲的弧菌等。单细胞动物或植物的形状要更复杂一些,如草履虫呈鞋底状,眼虫带鞭毛呈梭形。

高等生物是多细胞有机体,功能相同的细胞群体构成机体的组织。各种细胞发生了结构上的异化和功能上的分工;组织细胞的形状受相邻细胞的制约,并和细胞所执行的生理功能有一定的关系。如动物体内具有收缩功能的肌细胞呈长梭形,适于伸缩;血液中的红细胞为扁盘状,有利于  $O_2$  和  $CO_2$  的气体交换;神经细胞为实现传导神经冲动的功能,具有很长的细胞突起,有的可长达 1 m 多。高等植物细胞的形状也因其职能不同而有很大的差别。如植物叶表皮的保卫细胞,呈半月形,两个细胞围成一个气孔,以利呼吸和蒸腾;起支持和输导作用的细胞常呈条形。由此可见,形态结构和功能的统一是细胞的一个重要特征。

### 1.3.2 细胞的大小

细胞一般需在显微镜下才能观察到。构成不同生物的细胞体积差别很大。大的如鸵鸟卵黄细胞直径可达 5 cm,最小的支原体直径只有  $0.1 \mu\text{m}$ 。一般来说,原核生物细胞(直径  $1 \sim 10 \mu\text{m}$ )小于真核生物细胞(直径  $10 \sim 100 \mu\text{m}$ );高等动物的细胞小于植物细胞(图 1-2)。

构成不同生物的细胞大小不同,而组成同一生物的不同组织和器官的细胞大小也是有差异的,这种差异往往与各部分细胞的代谢活动及细胞功能有关。高等动物的体细胞直径一般为  $20 \sim 30 \mu\text{m}$ 。种子植物的幼嫩细胞直径通常是  $5 \sim 15 \mu\text{m}$ ,成熟细胞的直径是  $15 \sim 65 \mu\text{m}$ ,分生组织细胞比薄壁组织等其他组织的细胞小(表 1-1)。

细胞的大小还受外界环境条件的影响。经常参加体育锻炼的人肌肉发达,其原因是肌纤维

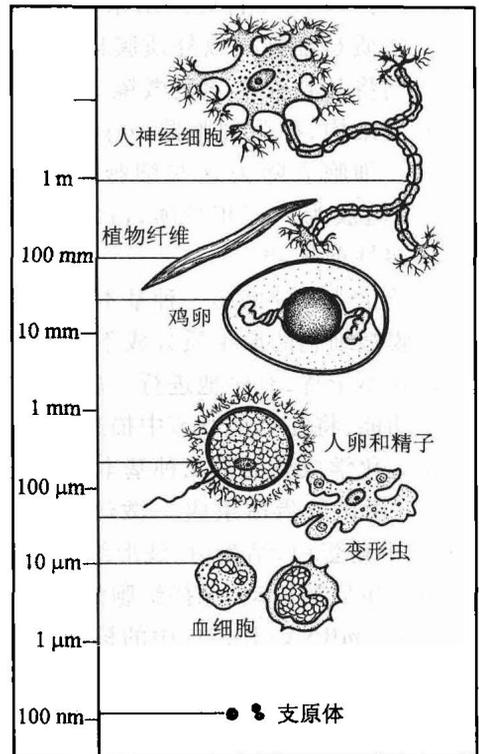


图 1-2 细胞的形状和大小 (Cooper, 2000)

除神经细胞外,均表示的是直径长度

体积增粗。植物种植过密时,长得细而高,因为它们的叶相互遮光,导致体内生长素积累,引起茎秆细胞特别伸长。但不论物种的差异多大,细胞的大小通常在一恒定的范围,尤其是同一器官和组织的相应细胞。例如,大象与小鼠体型相差悬殊,但大象与小鼠相应器官与组织的细胞大小无明显差异。即使是差别最大的神经细胞,它们的细胞大小也只相差两倍以上。因此器官的大小主要决定于细胞的数量而与细胞的大小无关,这就是所谓的“细胞体积的守恒定律”。

表 1-1 几种细胞的大小

名称	人卵	变形虫	海胆卵	肝细胞	红细胞	伤寒菌	流感菌	肺炎球菌
大小 / $\mu\text{m}$	120	100	70	20	7	$2.4 \times 0.5$	$0.5 \times 0.2$	$0.1 \times 0.2$

细胞必须与周围环境不断进行物质交换以维持其生命活动;同时,进入细胞内的物质在内部也有一个不断扩散传递的过程。

细胞的体积是有一定限度的。因此数百微米直径的细胞被认为是细胞最大体积的极限。值得一提的是,卵细胞是一种特殊类型的细胞,卵细胞体积主要因细胞质扩增所致,因为它含有许多胚胎发育需要的营养物质——卵黄,而使细胞的体积增大了许多倍,同时卵细胞与周围环境交换物质较少,因此属一种特化细胞而不受上述因素的限制。然而一旦受精卵开始发育,便很快分裂形成较小的细胞。

细胞体积的最小极限决定于细胞独立生活所需的最基本成分的体积。根据推算,一个细胞体积的最小极限直径不可能小于 100 nm,而现在发现的最小支原体细胞的直径已接近这个极限,并且,支原体具备一个细胞生存与增殖的最基本结构装置与机能,因此我们说支原体是迄今为止发现的最小、最简单的细胞。

### 1.3.3 细胞的数量

除了病毒是非细胞形态的生命体外,其他有机体均由细胞构成。单细胞生物的有机体,仅由一个细胞构成,如细菌、原生动物等。多细胞生物根据其复杂程度由数百乃至上万亿个细胞构成。但有些极低等的多细胞生物体,如盘藻仅由 4 个、8 个或几十个未分化的细胞组成。它们实际上是单细胞与多细胞生物之间的过渡类型。高等动植物有机体由无数功能与形态结构不同的细胞组成。成年人的有机体大约含有  $10^{14}$  个细胞,刚出生的婴儿约含有  $10^{12}$  个细胞,1 g 哺乳动物的肝与肾组织有 2.5 亿~3 亿个细胞。人体内有 200 多种不同类型的细胞,它们的形态结构与功能差异很大,但是它们相互之间既分工又合作。

## 1.4 细胞的基本共性

每一个细胞,不论是低等生物或高等生物的细胞,单细胞生物或多细胞生物的细胞,结构简单或复杂的细胞,未分化或分化的细胞,性细胞或体细胞等,都保持着形态与结构的独立性,具有自己独立的一套“完整的”结构体系。在有机体一切生命活动过程中,细胞又呈现为一个独立

的、有序的、自动控制性很强的代谢体系。因此我们可以把细胞看成是有机体的基本结构单位和执行功能的基本单位。有机体的生长与发育是通过细胞的分裂、细胞体积的增长与细胞分化来实现的。尽管这些过程非常繁杂,其中很多现象与机制尚未被阐明,但毋庸置疑,细胞是生长与发育的基本单位。

构成各种生物机体的细胞种类繁多,形态结构与功能各异,但作为生命活动基本单位的所有细胞却又具有共同的基本特点:① 所有细胞表面均有由磷脂双分子层与镶嵌蛋白质构成的生物膜,即细胞膜。② 所有的细胞都有两种核酸,即 RNA 和 DNA。③ 作为蛋白质合成的机器——核糖体,毫无例外地存在于一切细胞内,是任何细胞(除个别非常特化的细胞)不可缺少的基本结构。④ 所有细胞的增殖都是以一分为二的方式进行分裂。

## 1.5 原核细胞

在种类繁多、浩如烟海的细胞世界中,根据其进化地位、结构的复杂程度、遗传装置的类型与生命活动的方式,可以将细胞分为原核细胞(prokaryotic cell)与真核细胞(eukaryotic cell)两大类。

原核细胞,顾名思义,因其没有典型的核结构而命名,即没有核膜将它的遗传物质与细胞质分隔开。另外,原核细胞的遗传物质 DNA 没有和蛋白质结合,它所存在的区域称为核区,也称为拟核(nucleoid)。在原始的原核生物支原体中,遗传物质是均匀分布于整个细胞中的。细菌和蓝藻的遗传物质则集中存在于细胞的一个或几个区域中。原核细胞的 DNA 是环状分子,直径约为 2.5 nm,长几十纳米(nm)。原核细胞内没有分化出以膜为基础的具有专门结构与功能的细胞器,但有许多核糖体,一般都以二分裂方式进行增殖。原核细胞的体积一般很小,直径为 0.2 ~ 10  $\mu\text{m}$ 。原核细胞的进化地位比较原始,30 亿 ~ 35 亿年前在地球上就出现了原核生物。由原核细胞构成的有机体称为原核生物,绝大部分原核生物都由单个原核细胞构成,真核生物却可以分为多细胞真核生物与单细胞真核生物。现在,原核生物在地球上的分布广度与对生态环境的适应性都比真核生物大得多。

原核细胞有 3 大类,即支原体、细菌和蓝藻。

### 1.5.1 最小最简单的细胞——支原体

支原体(图 1-3)是目前发现的最小最简单的细胞,直径一般为 0.1 ~ 0.3  $\mu\text{m}$ ,仅为细菌的 1/10。支原体具有典型的细胞膜,没有细胞壁,能独立生活,但也有很多支原体能寄生在细胞内繁殖。最早发现的支原体为拟胸膜肺炎病原体——PPLO。

支原体的环状 DNA 双螺旋较均匀地散布在细胞内,没有像细菌一样的核区。作为蛋白质合成的“机器”——核糖体是在电镜下唯一可见的细胞内结构。核糖体与 mRNA 结合为多聚核糖体,指导合成 700 多种蛋白质,这可能是细胞生存所必需的蛋白质的最低数量。支原体是以一分为二的方式分裂繁殖。

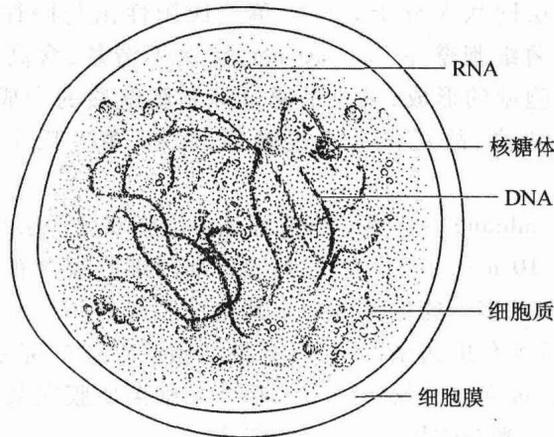


图 1-3 支原体的结构模式图 (Cooper, 2000)

## 1.5.2 原核细胞的两个代表——细菌和蓝藻

### 1.5.2.1 细菌

依照细胞的形状,细菌可分为3类:球状,称为球菌;杆状或圆柱形,称为杆菌;螺旋形或弧形,称为螺旋菌。绝大多数的细菌直径为 $0.5 \sim 5.0 \mu\text{m}$ 。

细菌没有典型的核结构,但绝大多数细菌有明显的核区或称拟核,主要由一环状DNA分子盘绕而成,核区四周是较浓密的胞质。除了核糖体外,没有类似真核细胞的细胞器。细菌细胞膜是典型的生物膜结构,但它具有多功能性。细菌增殖以分裂方式进行(图1-4)。

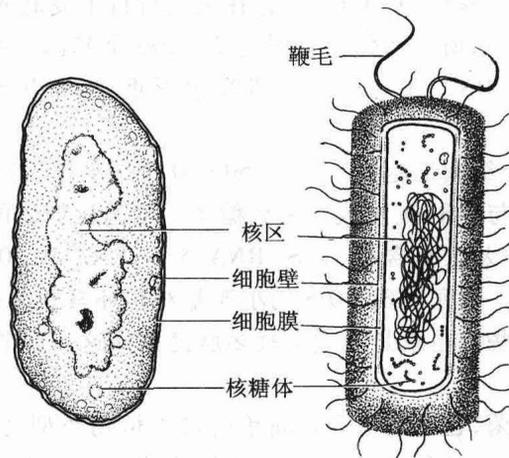


图 1-4 原核细胞大肠杆菌模式图 (Lodish, 2003)

细菌的主要结构包括以下几个部分。

(1) 细胞壁 (cell wall): 细胞壁是位于细胞膜外的一层较厚、较坚韧并略具弹性的结构。所有细菌的细胞壁主要成分都是肽聚糖,肽聚糖是由乙酰氨基葡萄糖、乙酰胞壁酸与四五个

## 1 细胞概述

氨基酸短肽聚合而成的多层网状大分子结构。革兰氏阳性菌与阴性菌的细胞壁成分与结构差异很明显。革兰氏阳性菌细胞壁厚 20 ~ 80 nm, 层次不清楚, 含高达 90% 的胞壁酸。青霉素的抑菌作用就是抑制细胞壁的形成, 主要是通过抑制胞壁酸的合成而实现的。革兰氏阳性菌因细胞壁的胞壁酸含量极高, 故对青霉素很敏感, 反之, 革兰氏阴性菌由于胞壁酸含量极少, 对青霉素不敏感。

(2) 细胞膜(plasma membrane): 细菌的细胞膜是由磷脂双分子层与镶嵌蛋白质构成的富有弹性的半透性膜。膜厚 8 ~ 10 nm, 外侧紧贴细胞壁。细菌细胞膜含有丰富的酶系, 执行许多重要的代谢功能。细菌细胞膜的多功能性是区别于其他细胞膜的一个十分显著的特点, 如细胞膜内侧含有电子传递与氧化磷酸化的酶系, 可执行真核细胞线粒体的部分功能。细胞膜内侧含有一些酶与核糖体共同执行合成向外分泌蛋白质的功能。细菌质膜在某些部位内褶, 内褶的质膜上结合有色素, 与捕光反应和光合作用有关, 如紫细菌。

(3) 荚膜(capsule): 荚膜是某些细菌表面的特殊结构, 是位于细胞壁表面的一层松散的黏液物质。荚膜的成分因不同菌种而异, 主要是由葡萄糖与葡糖醛酸组成的聚合物, 也有含多肽与脂质的。荚膜对细胞具有一定的保护作用, 如保护细胞免受干燥的影响, 保护病原菌免受细胞的吞噬。荚膜本身还可作为细胞的营养物质, 在营养缺乏时能被细菌所利用。

(4) 鞭毛: 鞭毛是某些细菌的运动器官。细菌的鞭毛结构与真核生物的鞭毛完全不一样, 结构十分简单。细菌的鞭毛由一种称为鞭毛蛋白(flagellin)的弹性蛋白形成。

(5) 细菌的核区 DNA 及核外 DNA: 细菌细胞中只具有原始形态的核, 没有核膜, 更没有核仁, 称为核区或拟核。细胞 DNA 主要盘绕在核区, 没有或只有极少的组蛋白与 DNA 结合。正常情况下, 一个细菌细胞内只有一个核区。当细菌处在生长增殖状态时, 由于 DNA 的复制次数与细胞分裂次数并不同步, 一个细胞内可以同时存在几个 DNA 分子, 往往出现几个核区。

在细菌细胞内除了上述的核区 DNA 外, 还存在可进行自主复制的遗传因子, 称为质粒(plasmid), 是裸露的环状 DNA 分子, 所含遗传信息量为 2 ~ 200 个基因。细菌可以失去质粒 DNA 而无妨于正常代谢活动。质粒 DNA 在遗传工程研究中很重要, 常用作基因重组与基因转移的载体。

(6) 细菌的核糖体: 每个细菌细胞含 5 000 ~ 50 000 个核糖体, 部分附着在细胞膜内侧, 大部分游离于细胞质中。核糖体与 mRNA 形成多聚核糖体。细菌核糖体的沉降系数为 70 S, 由 50 S 大亚基和 30 S 小亚基组成。大亚基含有 23 S rRNA、5 S rRNA 和 30 多种蛋白质, 小亚基含有 16 S rRNA 与 20 多种蛋白质。研究发现, 30 S 的小亚基对四环素和链霉素很敏感, 50 S 大亚基对红霉素和氯霉素很敏感。这些抗生素是通过干扰多肽链翻译这一环节达到抑菌作用的。

### 1.5.2.2 蓝藻

蓝藻(图 1-5)又称蓝细菌, 它又被认为是简单的自养植物类型之一。它能进行与高等植物类似的光合作用, 与光合细菌的光合作用机制不一样, 蓝藻在进行光合作用时可放出氧气, 而光合细菌则不能放出氧气。但蓝藻细胞没有进行光合作用的专门细胞器叶绿体, 仅有十分简单的光合作用结构装置——类囊体(thylakoid)。蓝藻细胞的环状 DNA 分子的遗传信息量很大, 可与高等植物相比。蓝藻细胞的体积比其他原核细胞大得多, 直径一般在 10  $\mu\text{m}$  左右, 甚至达 70  $\mu\text{m}$  (如颤藻)。蓝藻应属单细胞生物, 但有些蓝藻经常以丝状的细胞群体存在, 中国人食用的“发菜”就是蓝藻的丝状体, 而绿肥红萍是一种固氮蓝藻与水生蕨类满江红的共生体。

蓝藻分布十分广泛,在淡水、海洋、高山、极地、沙漠、草原与森林都有蓝藻生活的足迹,它们能生长在极为贫瘠的环境下。蓝藻细胞内含有丰富的色素,如藻蓝素与叶绿素,使细胞呈绿色。有些种类的蓝藻还含有黄色色素、红色色素,随细胞内各种色素含量不同,细胞呈现各种颜色。

(1) 蓝藻的表面结构:蓝藻细胞膜外有细胞壁和一层胶质层。细胞壁除了有和高等植物一样的纤维素成分外,还有与细菌相似的肽聚糖。细胞壁外的胶质层主要是酸性黏多糖和果胶质成分,也称鞘,易被碱性染料着色。鞘对于蓝藻抵抗不利环境非常重要。

(2) 蓝藻的 DNA:在光学显微镜下可以观察到蓝藻细胞中央部位较周围原生质明亮,是遗传物质 DNA 所在的核区。蓝藻 DNA 是裸露的,不与碱性蛋白质结合,其复制也是连续进行。分裂时细胞中部向内生长出新横隔壁,将中央质与原生质分为两半。一般情况下,两个子细胞在一个公共的胶质包围下保持在一起,并且不断进行分裂而形成多细胞的群体或丝状体。

(3) 蓝藻的光合作用片层:光合作用片层是位于细胞质部分的同心环样的膜片层结构,上面规则地排列着直径约 35 nm 的小体,称为藻胆蛋白体。其中的藻胆蛋白包括藻黄蛋白、异藻蓝蛋白(内含藻蓝素)和藻红蛋白(内含藻红素)3 类。藻胆蛋白的作用是将光能传递给叶绿素 a。因为蓝藻仅含叶绿素 a,所以蓝藻的光合作用效率较高等植物低,属于一种原始的光合作用。

(4) 细胞质内含物:蓝藻细胞质内含有许多各具特点的内含物,如蓝藻淀粉、脂肪滴、糖原粒、蛋白粒、多磷酸脂体、多角体和气泡等,其中有的是储存性的养料,有的代谢功能还不十分清楚。气泡的作用在于增强浮力,使它能漂在水面上,获得更多的阳光进行光合作用。

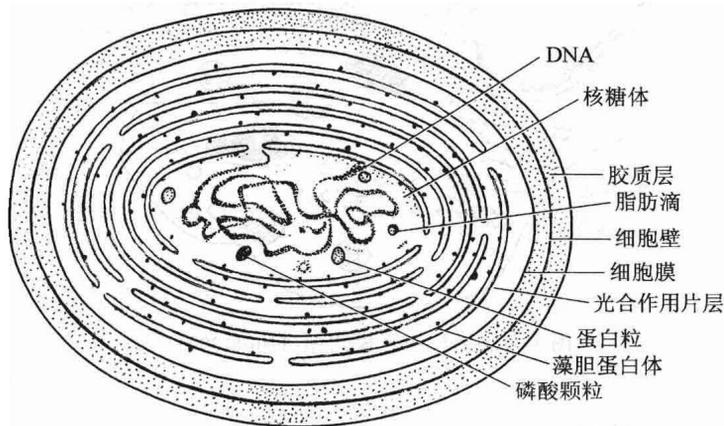


图 1-5 蓝藻模式图 (Lodish, 2003)

## 1.6 真核细胞

### 1.6.1 真核细胞的基本结构体系

真核细胞是从原核细胞进化来还是从病毒而来,抑或兼而有之还存在争论。原始真核细