

细胞学进展

张作幹 薛社普 刘培楠 編

上海科学技术出版

細胞学进展

北京生理科学会 北京解剖学会

系統学术讲演

张作幹 薛社普 刘培楠 編

上海科学技术出版社

內 容 提 要

北京生理科学会和解剖学会在 1961 年举办了有关細胞学研究进展的系統讲座，由在京的科学家分別就細胞学研究的新技术方法、細胞的超微結構及其功能、細胞遗传学等問題作了专题报告并組織討論。这些問題是近十余年来在細胞学研究領域內比較主要的几个方面，发展較为迅速，具有普遍的指导意义。本书即根据其中七篇讲稿，經补充整理而成，可供从事生物学、組織学、胚胎学、生理学、病理学、生物化学、遗传学及其他有关科学工作者的参考。

細 胞 学 进 展

北京生理科学会 北京解剖学会

系統学术講演

张作幹 薛社普 刘培楠 編

*

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

上海大东集成联合印刷厂印刷

*

开本 850×1168 1/32 印張 7 26/32 插頁 17 排版字数 225,000

1963 年 2 月第 1 版 1963 年 8 月第 2 次印刷

印数 3,501—5,600

統一书号：14119·1076

定 价：(十四) 1.90 元

前 言

細胞是組成生物有机体的基本单位，而本身又是更微細的結構所形成的、具有一切生命现象和完整体系的整体。正常細胞按其所属类型特性，具有一定的形态結構、物质代謝特征和生理功能活动，有一定的分化、生长和繁殖的规律。在病理状态下，这些正常特性和活动规律的紊乱，出现形态或功能的細胞病变特征。因此，长久以来，細胞成为組織学家、病理学家、胚胎学家和遗传学家的研究对象。但是早期的細胞学研究多半停留在形态学的基础上，不能解决复杂的生物现象的机制問題。随着电子显微鏡的发明，各种尖端新技术新方法的发展，生物物理、生物化学等边缘科学的建立，許多生物学上的理論問題，特别是同生命现象有密切关系的核酸与蛋白质合成及其基本物质結構問題，細胞分裂分化的机制問題以及遗传的物质基础問題等，都开始从分子水平的角度进行深入而精致的細胞学研究。

多少医学理論与实际問題，經過长年累月的研究以后，人們似乎已共同趋向于从最簡單最基本的細胞的研究来寻求最后解决。近十年来，从事細胞水平的研究已成为国际上生物科学的研究焦点之一，积累了丰富的資料，取得了显著的进展。

北京生理科学会和北京解剖学会为了响应党的向科学进軍的号召，滿足群众需要与要求，在1961年春夏二季举办了“細胞学进展”系統讲演会，聘請在京科学家作了十次比較系統的学术报告，介紹了近年国际上細胞学的新进展并組織討論。本书是根据該讲稿整理汇编而成。

新尖科学技术方法的应用，是細胞学的分子水平的研究的关键性条件，本书首先系統地介紹现代研究細胞学的方法技术及其

理論,和利用这些技术所取得的主要成就,然后以細胞的微細結構与功能为主題,分別討論細胞核、細胞质的結構及其功能活动,以及細胞核、細胞质在分化生长过程中的相互作用,同时也介紹了不同学派的学术观点。再从这些形态結構的基础上,深入到細胞內的生物化学方面的新近研究进展,特別是綫粒体的生物化学,核酸与蛋白质的合成代謝,酶的作用与細胞內代謝調节体系与机制等問題。最后从細胞遗传的角度,討論了和細胞結構、功能与物质代謝有关的遗传物质基础問題,特別是基因与 DNA 結構、遗传訊息传递和有关基因理論的一些問題。

細胞学的研究領域很廣闊,近年来国际上积累的資料也很丰富,而且仍在不断进展,本书不可能包罗万象,仅能作为学会学术活动的一部分記錄,試图在細胞学这一專題上将我們认为比較主要的問題予以綜述报导,以引起学术討論,并供从事細胞学的学者参考。由于缺乏經驗,汇編工作中的缺点,在所难免,敬希讀者指正。

张作幹 薛社普 刘培楠

本书名詞縮写

A (腺嘌呤)	FAD (腺嘌呤核黄素二核苷)
ADP (二磷酸腺苷)	G (鳥嘌呤)
AMP (一磷酸腺苷)	GMP (一磷酸鳥嘌呤)
ATP (三磷酸腺苷)	GTP (三磷酸鳥嘌呤)
C (胞嘧啶)	PETP (磷酸化电子传递顆粒)
CMP (一磷酸胞苷)	Pi (H_3PO_4)
CoA (輔酶 A)	PrP (焦磷酸)
CoQ (輔酶 Q)	RNA (核糖核酸)
CTP (三磷酸胞苷)	RNP 顆粒 (核糖核蛋白顆粒)
Cyt (細胞色素)	RNase (核糖核酸酶)
DNA (脫氧核糖核酸)	sRNA (溶性核糖核酸)
DNase (脫氧核糖核酸酶)	T (胸腺嘧啶)
DNP (二硝基酚)	TPNH (还原型三磷酸核苷)
DPN (二磷酸核苷)	U (尿嘧啶)
DPNH (还原型二磷酸核苷)	UMP (一磷酸尿苷)
ETP (电子传递顆粒)	UTP (三磷酸尿苷)
EDTA (乙二胺四乙酸)	

目次

細胞学新技术方法与細胞学进展的关系	张作幹 (1)
一、緒言	1
二、机械分离法	3
1. 显微操作器与細胞核及細胞质关系的研究	3
2. 超速离心法及超微分析法与細胞含份的定位	5
三、組織培养	11
四、細胞化学及組織化学	13
1. 定义及特点	13
2. 組織化学染色法的种类	15
3. 历史的回顾	18
4. 现状的简单介绍	19
五、冰冻干燥法、冰冻替换法、冰冻融解法及恒冷器冰冻切片法	23
1. 冰冻干燥法、冰冻替换法及冰冻融解法	23
2. 恒冷器	26
六、物理学方法	27
1. 放射性同位素及射綫自摄术与 DNA、RNA 的合成	27
2. 紫外光显微光柱及 X 綫显微光柱与細胞核及核仁	29
3. 暗視野显微镜及显微烧灰法与矿物质	30
4. 相差显微镜与活細胞的观察	35
5. 干扰显微镜与干量的測定	37
6. 螢光显微镜与螢光抗体	38
7. 偏光显微镜与分子排列	42
8. 細胞光度計及紫外光显微镜与核酸	45
9. X 綫显微镜与定量分析	48
10. 电子显微镜	54
七、結束語	71

細胞核的結構和功能	李肇特 (99)
一、細胞核的結構	99
二、核膜	101
三、核仁	103
四、細胞核的化学	105
五、細胞核的机能	107
細胞核与細胞质的分化及其相互作用	薛社普 (111)
一、緒言	111
二、細胞质及核的微細結構的分化	112
1. 細胞质的微細結構的分化	112
2. 細胞核的超微結構的分化	116
三、細胞质及細胞核的化学分化	117
1. 核酸的合成与細胞分化	117
2. 蛋白质的合成与細胞分化	122
3. 酶的合成与細胞分化	124
四、細胞核与細胞质在分化过程中的相互作用	126
綫粒体的生物化学	于树玉 (144)
一、引言	144
二、綫粒体的形态与結構	144
三、綫粒体的分离	145
四、綫粒体的化学成分	147
1. 化学元素	147
2. 蛋白质	148
3. 脂质	148
4. 核酸	148
5. 維生素	150
6. 輔酶	150
五、綫粒体的代謝机能	151
1. 三羧酸循环	152
2. 电子传递体系(呼吸鏈)	156
3. 氧化磷酸化	159

4. 脂质代謝	166
5. 氨基酸的代謝	169
6. 尿素的生成	170
7. 嘧啶核苷酸的生成	171
8. 其他	172
六、綫粒体結構与机能的关系	174
1. 綫粒体中酶的布局	174
2. 理化因素对綫粒体的結構与机能的影响	176
3. 病理状态下綫粒体的結構与机能的变化	178
細胞中蛋白质的生物合成及其机制	刘培楠 (195)
一、緒言	195
1. 近年来蛋白质合成的发展与研究技术进步的关系	195
2. 氨基酸的并合作用	197
3. 蛋白质合成的比較生物化学研究的重要意义	197
二、細胞中蛋白质合成的部位与核酸分布的关系	198
1. 核糖核酸与蛋白质合成的关系	198
2. 細胞中蛋白质合成的主要部位	200
3. 細胞质中蛋白质合成的結構	204
三、蛋白质生物合成的过程和机制	207
1. 氨基酸的活化	207
2. 溶性核糖核酸的形成和活化氨基酸的酯化	210
3. 氨基酸經 sRNA 的轉运到达核朊微粒的过程	213
4. 并合后肽鏈的轉移	217
5. 蛋白质合成的后阶段与磷脂的作用	217
四、模板学說	219
五、其他細胞結構中的蛋白质合成	221
1. 綫粒体	221
2. 細胞核	221
3. 細胞膜	223
六、脫氧核糖核酸在蛋白质合成中的作用	224
1. 脫氧核糖核酸对氨基酸并合作用的影响	224
2. 脫氧核糖核酸的相对稳定性与其合成	225

3. 脫氧核糖核酸在核糖核酸合成中的指导作用	228
4. 脫氧核糖核酸、核糖核酸与蛋白质合成三者間的关系	228
細胞結構与代謝調节	李士諤 (238)
一、緒言	238
二、細胞結構	238
三、酶在細胞內的布局	239
1. 細胞核	240
2. 綫粒体	244
3. 微粒体	245
4. 上清部分	246
四、核对于細胞代謝的控制	247
1. 核內 RNA 的合成以及核与漿的关系問題	247
2. 核內蛋白质生物合成	248
3. DNA 与 RNA 的关系問題	249
五、綫粒体的代謝調节	250
1. 呼吸的控制	250
2. 巴斯德效应	253
六、微粒体与代謝調节	254
1. 主动运输	254
2. 蛋白质的合成与轉移	256
七、結語	257
細胞遗传学的現况和展望	李汝祺 (261)
一、緒言	261
二、染色体与脫氧核糖核酸的結構关系	262
三、遗传信息的传递	266
四、基因的內部結構	269
五、細胞遗传学的展望	273

細胞学新技术方法与細胞学进展的关系

张 作 幹

中国医学科学院实验医学研究所实验形态学系

一、緒 言

細胞学和其他近代科学一样，需要不断的利用其他学科的成果，特别是新技术方法及新仪器来发展本学科。新的理論的提出和新技术方法的发明，是学科发展的基础；学科发展了，便能更好的为生产实践服务。随着十七世紀工业的兴起，英国人 Hooke (1635~1703) 用放大鏡观察到軟木塞蜂房样构造而提出細胞 (cell, 小室) 这一名称。荷兰学者 Leeuwenhoeck (1628~1694) 用自制的放大鏡发现了精子、紅血球、肌纖維和神經細胞等；荷兰人 Graaf (1641~1673) 发现卵泡，他們开辟了細胞組織的研究。这里应该順便一提，显微鏡由于集光鏡及接物鏡的装置，辨别力提高了，又因染色法的进展，細胞学成长极快，但也曾因此愈来愈和生物化学及生理学脱节，渐趋于純形态学的描述。同样的，生化及生理也和形态脱节了。

俄国学者 Торянинов (1834)，德国学者 Schleiden (1838) 和 Schwann (1838) 等提出細胞学說，虽然当时的論点今天已不再引用，但对于細胞学的发展无疑有极大的推动作用。德国病理学者 Virchow (1858) 的細胞病理学說尽管有一定的缺点，但他把病理变化建立在机体的基本結構，即細胞的基础上，因而对于医学的发展有莫大的貢獻。实际上那时的細胞学水平只知有細胞膜、細胞核及核仁而已。

高尔基体是意大利神經組織学者高尔基氏 (1898) 从銀浸潤的

神經細胞中显示出来的,称为内网器。直到1949年尚有人怀疑这一结构之是否真实存在,以后相差显微鏡及电子显微鏡的应用才予以肯定。1890年 Altmann 观察到綫粒体,但还不能和其他細胞质的顆粒区分,1892年 Fleming 出版的书才給以正式命名。細胞学的經典著作如 Wilson 的《遗传及发育細胞》(1896)尚未注意綫粒体,全书着重于染色体及染色质,到1925年修訂本才将綫粒体位于显著地位。Kinsbury (1912)曾认为綫粒体可能是細胞內的呼吸器, Warburg (1914)曾說細胞的呼吸作用在細胞质顆粒并可分离出来,当时均未引起学者們注意。直到綫粒体分离出来并經生物化学証实是氧化还原酶后,这两学說才合流。

Brown (1833)发现細胞核后, Schleicher (1879)研究了有絲分裂, Waldey (1890)观察了染色体的形成。Mendel (1860)对于植物遗传规律的分析,奠定了1900年以后摩尔根等遗传学的基础,从生物統計学来分析遗传性状的分配规律,从而为配子形成时染色体的动态建立了細胞学基础。这一学派的遗传学工作者特別着重于細胞核、有絲分裂及染色体的結構和变异的研究,成为本世紀三十年代以前的細胞学的主要研究方向,称为細胞核学。

Насонов 及其学生对于細胞器的形态和机能,尤其对于类坏死和渗透性作出重要貢獻。本世紀初 Warburg 对黃酶系統及呼吸代謝問題作出划时代的貢獻。Hill 及 Meyerhof (1923)关于缺氧代謝和乳酸循环的研究,将肌收縮的概念向前推进了一大步。近二十年来 Szent-Györgyi 等对于肌动蛋白及肌球蛋白的分离及其化学性质的闡明,是肌收縮的生理学及生物化学的另一重要发展。Krebs (1953)对于三羧酸循环的貢獻,在生理学及医学上亦具重要意义。

电子学在生物学上的应用 (Gasser, Erlanger),如示波器之与神經传导,动作电位和损伤电位的研究,发展了电生理学。X綫衍射和偏光显微鏡解释細胞成分的分子和分子团的結構和排列,放射性同位素 (Schoerheimer) 的应用,都便利了細胞代謝及其动

力学的发展。

Harrison (1907~1912) 的组织培养, White 的人工培养基, Mazia 对于细胞分裂的研究, 使我们对于生活细胞的动态及分裂机制获得更多的知识。Bensley 及其学生们 (1934) 借超速离心法分离出核线粒体及糖元等, 开辟了细胞化学的新纪元。Claude (1938) 分离出微粒体, Dalton 等 (1954) 分离出高尔基体, Vincent (1952, 1957) 分离出核仁, Mazia 等 (1952) 分离出分裂器, 使我们对于细胞不同成分的结构、化学性质及其机能得到了一定的了解。Linderstrøm-Lang (1937) 的潜水超微呼吸器及以后许多超微量分析方法的发明是细胞生理及生物化学的另一重要发展。

细胞组织染色法随着十九世纪末叶染料工业的兴起而发展成为今日显微镜形态的基本技术。组织化学虽然开始于十九世纪, 直至 1936 年 Lison 氏的《动物组织化学》总结了过去的经验以后, 才发展成为一门新的学科。近年因偶氮染料的合成及恒冷器新鲜组织冰冻切片法的建立, 对于细胞内酶活性的显示有进一步的开展。

电子显微镜虽然制造较早, 但在 1940 年以后才有较普遍的应用, 1949~1952 年改正了固定包埋后才成为生物学及医学方面的有力工具。1955 年以来超薄切片技术的革新, 细胞亚显微结构的秘密才更多的被揭露。

由于新理论、新假说的提出, 新技术方法及新仪器的应用, 近十几年来细胞学有革命性的进展, 牵涉到胚胎学、遗传学、组织学、病理学、生理学、生物化学、生物物理学、放射学、光学、电子学及机械工程等方面。限于知识水平及时间, 这里只作概括性介绍, 并就几种主要的技术方法举例表明各该方法对细胞学的贡献。

二、机械分离法

1. 显微操作器与细胞核及细胞质关系的研究

自从 Schmidt (1859) 报告他的“显微解剖器”以来, 文献上已

出现 200 多种的显微操作器,但厂商制造的不多,而且以原始型为主。其基本設計都是把微細的玻璃針,显微注射器及毛細滴管等安装在固定的架子上(图版 I),由左右相同的螺旋系統予以操纵,可以左右上下前后移动。将活的单細胞生物或組織培养的細胞放在双筒解剖显微鏡下的湿室里进行解剖或測驗,分离細胞的不同部分,了解其物理性及其相互关系,或注射不同物质观察細胞的反应。在装置上新近趋向于减少螺旋系統,增加徒手操作来提高效率。萊茲公司新出品是通过杠杆控制的,还加上电视機成为电视显微操作器。通过这一仪器的使用,了解到細胞膜用針挑破后細胞质外质能很快的予以修复;細胞核可以完整地取出,核漿不散,但核膜挑破后不能再生;核,尤其是核仁的粘滯度及密度較細胞质为高。显微操作器在近十几年来的貢獻在于核胞质关系問題的研究。

Briggs 及 King (1952~1957) 将未受精的蛙卵先用針激活以形成孤雌发育,然后取出卵核,换上同种的不同发育时期的細胞核,观察其发育状态,了解核在发育过程中有无分化,核胞质間的关系产生什么改变?其結果表明从囊胚及早期原肠胚移来的核可以使卵发育成为正常的蝌蚪。从晚期原肠胚的脊索中胚层(誘导者)移来的核只能使卵发育到囊胚或原肠胚,偶有异常神經軸胚而无蝌蚪。可见原肠胚的核已有分化,在发育中因和細胞质不能取得協調,引起胚胎的死亡。他們还把核連續移植,如换上原肠胚細胞核的卵发育到一定阶段后,又把核移到第二个卵,到一定阶段再移到第三个卵,这是为了要看这种刚起分化的核,在重复接触卵細胞质后能否有較好的适应,即分化能否逆轉?他們观察的結果表明不能逆轉。Moore, Tencer 等将异种的精子核移入卵內形成杂交,其发育也是夭折的,这表明不同种的核是各有特点的。今后将核仁取出并移植到另一細胞,将可进一步了解核仁和核及胞质的关系。

核胞质关系問題的研究的另一发展是用大变形虫 (Ameba

proteus) 及一种笠藻(*Acetabularia*)进行的实验。用显微操作器将细胞分成有核和无核两部分,给以标记同位素,观察二者在蛋白质合成上的不同。在绿藻,因细胞质有完整的一套合成蛋白质的系统,无核部分仍能继续合成,但不能持久,渐渐由消耗而死亡。据信这是由于核,尤其是核仁有合成辅酶 I (DPN) 的酶,没有核则无 DPN 的补充,细胞将因氧化磷酸化不能维持而死亡。此外核糖核酸(RNA)据信是由核供给细胞质的, RNA 是蛋白质合成所必需的媒介,没有核的经常补充,细胞质的蛋白质合成也不能持久。变形虫的切除表明无核部分的 RNA 迅速下降,活动几天后就死了,而有核部分能长大恢复。

显微操作器虽非新仪器,但其作用将日见重要。核、核仁、染色体、线粒体、中心粒等的移植,甚至于改换细胞质等将为各细胞器的功用及其相互关系,各细胞器对于胚胎分化、恶性变及遗传机制等问题提供重要的证据。

2. 超速离心法及超微分析法与细胞成份的定位

(1) 亚显微结构的分离

Engelmann (1881) 曾经分离出植物细胞的叶绿体, Miescher (1897) 曾经分离细胞核进行化学分析, Warburg (1913) 也曾分离出细胞颗粒。这些工作都未引起学者的注意和应用,直到 1934 年细胞学者 Bensley 和他的学生 Hoerr 等用超速离心机分离出豚鼠肝的线粒体(图版 I, 2A, 2B) 后才得到普遍的运用,成为细胞化学及生物化学研究细胞亚显微成分的形态、机能和化学组成的主要手段。Claude (1938~1946) 报告他分离出微粒体和大颗粒。Hogeboom, Schneider 及 Palade 等在 1948 年用耶那绿 B 等特殊染色法,鉴定了所谓大颗粒,原来就是 Bensley 等所分离出来的线粒体。微粒体含有 RNA, 成为生物化学方面的重要名称和研究对象。在电子显微镜下观察,分离出来的肝胰等微粒体是破碎的动质(粗糙内质网)(图版 VII, 23), 并非完整细胞原有的结构。

1) 分离法: 最普遍应用的也是原来 Bensley, Claude 等所用的方法, 称微差分离法 (Differential centrifugation)。这是用盐水或蔗糖液作为基液, 把匀浆分离成为核、綫粒体、微粒体及上清液四部分。DeDuve 等 (1955) 分离出另一种物质, 其大小在綫粒体和微粒体之間 (約 $0.25 \sim 0.8 \mu$), 因其主要含分是水解酶, 故称水解粒或溶粒体 (lysosome)。用水性基液分离是有缺点的, 水溶性物质如食盐水之与核酸, 檸檬酸液之与核蛋白, 蔗糖液之与水溶性酶 (adenosine deaminase, nucleoside phosphorylase), 其他如肽、氨基酸、核苷酸及水溶性維生素等均受損失。新近 (1957, Hogeboom) 发展了密度梯度法 (density-gradient), 改用非水性基液如环己烷-四氯化碳 (cyclohexane-carbon tetrachloride) 或石油醚-四氯化碳混合液等, 以保存水溶性物质, 但失去了脂类。优点在于分离的物质更为完整和純淨, 分离的特点是把要分离的构造和其他构造由非水性基液予以隔离, 例如用这一方法可以照核比細胞质密度大的原理, 配成密度在二者之間的基液, 分离后, 細胞质和核被基液分隔, 免去微差分离法的附吸等现象。

蔗糖液是普遍应用的基液, 其浓度影响結果。高渗液 (0.88 M) 分离出来的綫粒体保存了原来的形状, 但无氧化磷酸化作用, 因而不能合成三磷酸腺苷。改用 0.25 M 或 0.44 M 則其形态膨胀而具活性, 故曾认为膨胀使綫粒体膜有孔, 便于大分子出入。胸腺的核如用 0.4 M 蔗糖液分离, 失去了合成蛋白质及 RNA 作用, 而 0.25 M 的蔗糖液則能保存这些功能。

2) 細胞組織破碎法: 一般先把組織剪碎, 用攪拌器打碎 (水性基液) 或磨碎 (非水性基液) 等机械性破碎法, 然后用匀浆器磨成更为細小的顆粒。匀浆器是一个外表面磨砂的軸和形式相同而略大的套管, 套管內面磨砂。碎組織放入套管, 将軸插入, 上下左右轉动, 組織便被磨成匀浆。

如用非水性基液, 可以用冰冻干燥法。将剪成小块的組織放在液体空气或液体氮中, 在低温下 ($-195 \sim -165^{\circ} \text{C}$) 快速冰冻,

再放在 $-56\sim-70^{\circ}\text{C}$ 高真空下干燥后加有机溶液磨碎。经过綑或綑銅网挤出,进行离心,所有操作在 $1\sim4^{\circ}\text{C}$ 进行。

3) 离心: 由于顆粒大小及比重的不同,离心时以不同的速度沉积下来。另一方面也因离心机每分钟轉动速度及离心管底端和离心机的軸的半径距离而异。当然也和所用的基液的粘滯度有关。

細胞核: 用檸檬酸作基液,在 $1\sim4^{\circ}\text{C}$ 分离肝細胞核,200 g,10分钟即可初步分出。用蔗糖液0.25 M加0.0033 M CaCl_2 分离胸腺細胞核,1000 g,4分钟,紗布过滤再分离。从分离的核的化学分析得悉 DNA 只在核內,細胞质一般的不含这种核酸。DNA 对于核內 RNA 及蛋白质合成有重要作用。

綫粒体: 肝綫粒体的分离是用0.25 M 蔗糖液,离心机速度漸次增加,最后是24,000 g,10分钟。这样所得的綫粒体是膨胀的,須加多聚乙基吡咯烷酮 (Polyvinyl-pyrrolidone 简称 PVP)。綫粒体的分离及其化学分析,解决了細胞学几十年来大量的研究所不能解决的功能問題。前已提到綫粒体是細胞氧化磷酸化的中心(詳见于树玉:綫粒体的生物化学),通过綫粒体的分离又了解到三磷酸腺苷的合成結合氧化反应的詳細情况。

微粒体: 分离出綫粒体后的液体用54,000 g,60分钟,換到0.25 M 蔗糖稀释,148,000 g,30分钟,积沉的便是微粒体。前面已經提到肝微粒体主要是破碎的动质,含 RNA 及一些酶。分离法結合示踪原子技术的研究表明微粒体对于細胞质蛋白质合成是必需的,氨基酸并合到微粒体的蛋白质要有 RNA,其过程是先和上清液中溶性核糖核酸(S-RNA)并合后进入微粒体的 RNA,再到 RNA 蛋白。所以分离的微粒体本身虽非完整构造,但对于蛋白质合成机制的了解有极大貢獻。

染色体: 染色体的分离是 Mirsky 及 Ris (1947, 1951) 首倡的。首先要細胞处于同步分裂状态,海星、海胆等卵受精后,基本上是同时进行(同步)卵裂的。用低温度等抑制法也可以增加同步分裂率。化学分析的结果,染色体含26~40%的 DNA,組蛋白的