



普通高等教育“十五”国家级规划教材

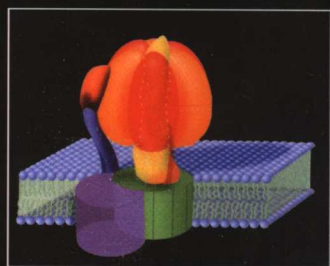
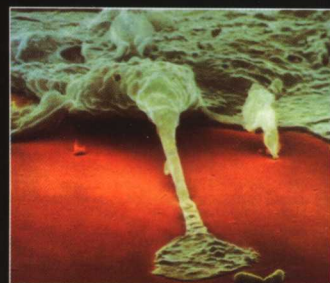
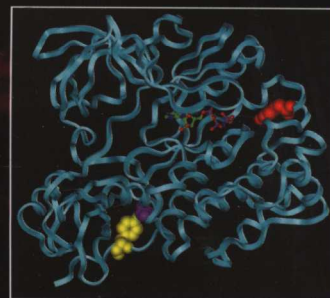
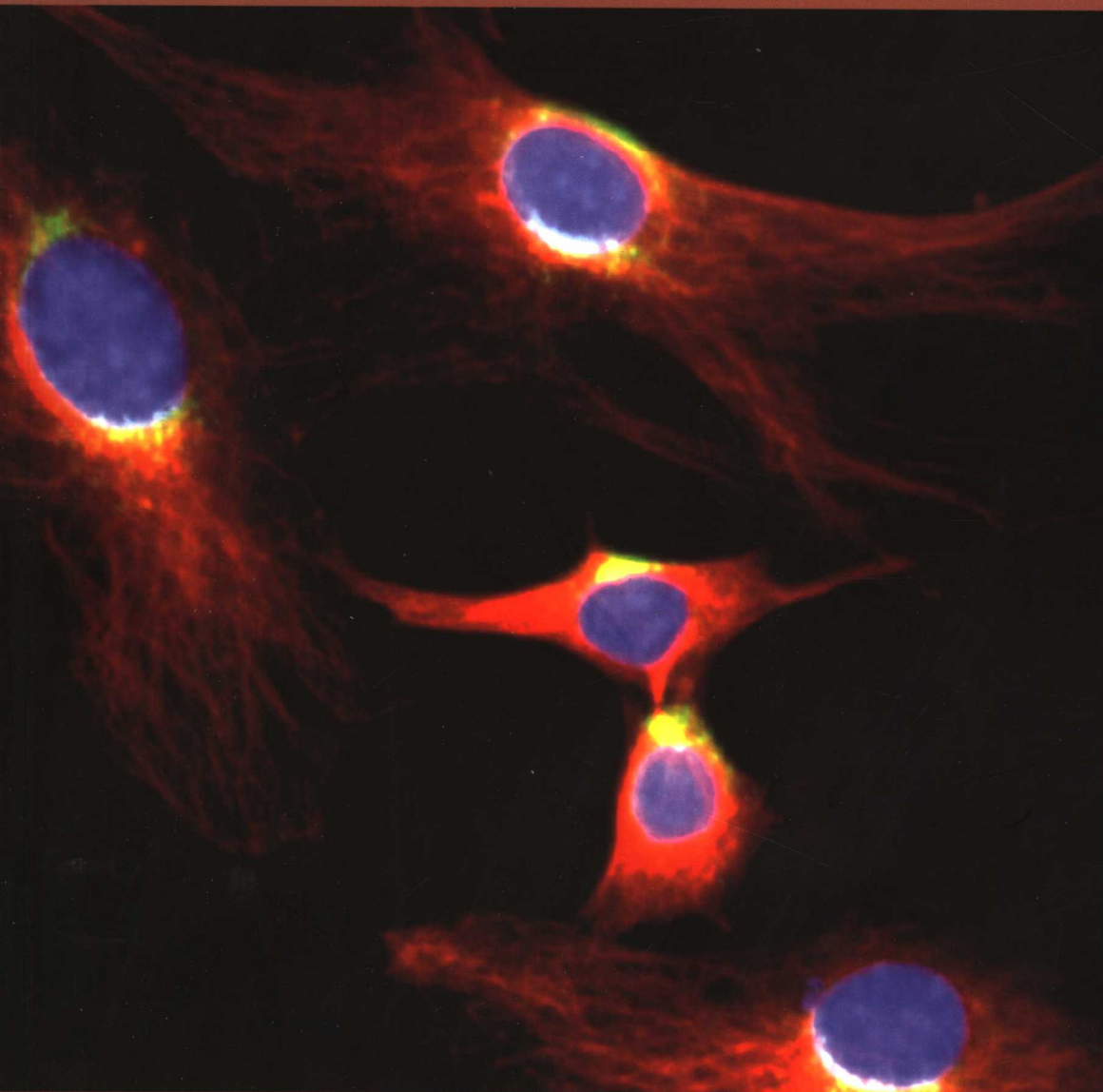
分子细胞生物学

(第3版)

Molecular Cell Biology

韩贻仁 主编

韩贻仁 樊廷俊 杨晓梅 时永香 栗翼玟 编著



高等教育出版社

Higher Education Press

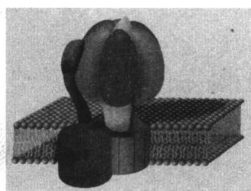
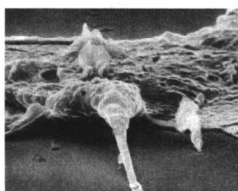
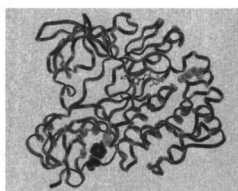


普通高等教育“十五”国家级规划教材

分子细胞生物学

(第3版)

Molecular Cell Biology



韩贻仁 主编

韩贻仁 樊廷俊 杨晓梅 时永香 栗翼玟 编著



高等教育出版社
Higher Education Press

内容提要

本书是为大学本科生编写的细胞生物学教材。系统、全面地介绍了细胞生物学的基本内容,反映了20世纪90年代至21世纪初的一些重要研究进展。本书编写的指导思想突出了细胞是生命的载体,是生命科学研究的核心和归宿。在内容安排上循序渐进,注意连贯性,从细胞生物学形成学科的历史过程入手,首先让学生对细胞生物学树立起基本概念,进而介绍了细胞的形态结构,在此基础上阐述了细胞各种生命活动过程,从而使学生理解生命的本质和细胞生物学在生命科学中的重要地位。在编写风格上注意有利于学生接受所学的内容,抓住要点,兼顾其他,独立思考,全面掌握,并引导学生为将来进一步深造和从事生命科学工作打下坚实的基础。

本教材也可供相关专业的研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

分子细胞生物学 / 韩贻仁主编;韩贻仁等编著. —3版.
—北京:高等教育出版社,2007.2
ISBN 978-7-04-020466-7

I. 分... II. ①韩... ②韩... III. 分子生物学:
细胞生物学—高等学校—教材 IV. Q7

中国版本图书馆CIP数据核字(2006)第147385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	朱静	版式设计	余杨	责任校对	殷然	责任印制	陈伟光

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 100011
总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 涿州市星河印刷有限公司

开 本 889×1194 1/16
印 张 37
字 数 1 100 000

购书热线 010-58581118
免费咨询 800-810-0598
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 1988年4月第1版
2007年1月第3版
印 次 2007年1月第1次印刷
定 价 45.00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 20466-00

分子细胞生物学

吴有辉

《分子细胞生物学》(第三版)前言

细胞是生物体最基本的结构单位,细胞生物学是生命科学的一个重要分支学科。如果我们问,什么是生物?有人说生物是“自然界具有生命的物体”,这一提法似乎是从“生物”这个词在逻辑推理的基础上演绎出来的。如果我们再进一步问,什么是生命?有的人解释说,生命是“生物体所具有的活动能力”,“是蛋白质存在的一种形式”。然而,迄今为止,地球上并没有发现存在单纯由蛋白质组成的生物。于是有的学者又将生命的定义修改为“由高分子核酸蛋白和其他物质组成的生物体所具有的特有现象”。那么,是否有了这些物质,就有了生命呢,问题并非如此简单。细胞学说早已证明,细胞是一切生物的基本结构单位。因此,我们在回答上述问题时不能不从“细胞”这个单位里去寻找答案。生命现象的出现只有蛋白质、核酸、糖类等各种物质组合还不行,还必须由各种物质构建成细胞,才有了生命!细胞为生命现象提供了极为精密复杂的平台。由此可见,生命是细胞特有的属性。有了细胞也就有了生命,细胞是生命的依托。

自从发现细胞以来,300多年中学者们对细胞这个生命实体进行了步步深入的研究。这些研究成果形成了细胞生物学。细胞生物学有责任向人们介绍细胞的构成和它与生命科学的关系。目前,细胞生物学已经成为生命科学的一门主要的基础学科,并在此基础上与遗传学、生物化学、发育生物学、生理学,以及形态分类、解剖学等学科形成了相辅相成的关系。可以说,生命科学中的各个学科的发展都离不开细胞生物学。近代分子生物学的发展,对生命科学的发展做出了重大贡献,但是我们在研究生命科学时,决不能只看到分子,而忘了细胞。蛋白质组学的兴起即是一个极好的例证。正像著名的细胞学家 Wilson 所说:“一切生物学问题的答案最终都要到细胞中去寻找。”

近些年来细胞生物学发展极为迅速,从形态结构到生化组成,又到细胞的信息传递网络,开创了细胞生物学发展的新阶段。细胞生物学不能孤立地发展,它的发展要依赖于其他学科的发展,特别是技术方面的进步。因此在引导学生学习细胞生物学的同时,一定要启发他们重视技能的训练,并倡导为改进和创新技术做出努力。细胞生物学发展历史中的各个阶段,无不是以技术突破来推动的。

我们在编写这本《分子细胞生物学》教材时深感责任的重大。我们这个编写集体精诚团结,协调合作,在吸收本书第一版和第二版经验的基础上,力求编写出一本适合高等学校本科教学的教材。我们不敢预言未来,自然科学的语言是客观存在。因此在编写过程中,我们的着眼点是力求反映细胞生物学当今的研究成果。可是,要从浩瀚的资料中萃取精华,的确不是一件易事。教材不同于专业学术综述,既要具有学术性,还要关注可读性和可教性。鉴于我们的学术水平所限,难免疏漏。这一版只是一个新起点,今后还要继续努力探索和认真推敲,以更好地满足读者的需要。我们衷心期待同行们和读者们给予坦诚的批评和指导。

在编写本教材第三版过程中,除了吸收教学过程中的反映外,还采纳了不少读者的宝贵意见;夏光敏教授为本书提供了若干幅研究成果图片,同时也引用和借鉴了国内外许多著作的图片,这些都对提高本书的质量水平起了重要作用,在此特表示衷心感谢!

本教材的出版得到了山东大学领导和教务处的支持和资助,以及山东大学生命科学学院教务人员的热情配合和帮助,我们深深表示谢意!

还需要致谢的是高等教育出版社生命科学编辑部的同志们对本教材的出版所付出的心血,王莉编辑对本教材的编写提出了一些宝贵的建议;责任编辑张晓晶,特约编辑孙晓洁同志以极其认真负责的态度,对本教材初稿进行了逐页逐句的细致校编,本书的顺利出版包含了他们的重要贡献!

编 者

2006年1月于山东大学

第二版前言

细胞是一切生物的基本结构单位,细胞生物学是研究细胞结构及其生命活动规律的学科。生命并不神秘,实际上生命即是细胞的属性,一切生命现象都是细胞活动的表现。正是由于细胞具有这一独特的属性,从而使细胞在生命起源和个体发生过程中占有独特的地位。在生命起源过程中,细胞的诞生即伴随着生命的出现;在个体发生中,生物通过细胞进行繁衍和延续。

细胞是构成生物的基本元件,生命科学的各个分支学科无不与细胞生物学有着密切的辐射联系。目前生物学正处于飞速发展的时期,其主要特征表现在对细胞生命活动的奥秘认识得空前深刻,人类开始有能力按照客观规律对生命进行控制和改造。生命科学的一切研究成就最终都要和细胞联系起来。细胞生物学作为高校生命科学专业的主要基础课,应当不断地改革和加强,以适应生命科学发展的需要。

细胞是一个结构实体,人类对细胞的研究经历了整体、显微、超微和分子几个阶段。从目前来看,细胞的整体和超微结构已基本查清,当前的研究重点已开始转移到细胞的分子结构与生命活动的关系方面。例如,人类基因组计划的实施和蛋白质分子结构X射线衍射分析技术的广泛应用,即是细胞生物学研究重点发生阶段性转移的标志。高等学校的细胞生物学教学应当反映出这一战略重点转移的动向,不能仍拘泥于细胞的显微和超微结构与功能的关系上。本书在修订的第二版中,对这方面做了初步尝试。在正文内容上,以介绍细胞的一般结构和功能为基础,重点扩增了细胞在发育、遗传、信息传递和细胞生物工程等方面的内容。在体系上,引导学生对学科建立系统概念。在辅助环节上,注意启发学生独立思考,培养学生的创造能力。

教材是对学生进行科学素质教育的重要环节。所谓素质教育主要应培养学生面对浩瀚的知识海洋,具有提出问题和解决问题的独创能力。本教材在编写方式上没有因循“教材-教案-笔记”的刻板格式,这一格式必然要诱使学生通过死记硬背去争取好成绩,制约了学生独创能力的开发,束缚了教师的教学主动性。教材毕竟不同于教案,不能以课时定量,因此我们没有遵守30万字“临界线”。在章节安排上为教师留下了游刃空间。

本书第一版面世于1988年,时隔12年出版第二版。虽然晚了些,但这也为我们留下了较为充裕的积累资料和思考问题的时间和空间。在此期间,得到了许多读者的支持和鼓励,要求本书再版。也有的读者坦诚地提出了中肯的意见和建议,为我们修订教材提供了可贵的帮助。值此再版之际,特向这些读者表示深切的谢意!

尽管我们在修订过程中竭尽全力,渴求完善,但是受学术水平所限,错误和疏漏在所难免。我们诚恳欢迎同行和读者批评指正。

我国生物学界德高望重的老前辈贝时璋院士对本书的再版甚为关心,时值97岁高龄,不辞劳累,亲笔为本书题名,令作者不胜感激!

英国Roslin研究所惠赠了克隆羊“Dolly”的图片;陈楚楚、薛绍白、夏光敏、翟玉梅、刘伊、高建刚、赵辉、辛华和朱和平等,均从不同的方面支持了本书的编写;南京新飞达光学仪器公司为本书的出版提供了赞助。作者对上述个人和单位的热情支持深表谢忱!

韩贻仁

2000年5月

第一版前言

细胞生物学是从细胞的不同结构层次——分子、超微结构和细胞整体来研究生命活动规律的学科。它和生物化学、遗传学形成了生命科学的三足鼎立。这三门学科是当代生命科学发展的前沿学科,也是生命科学赖以发展的基础。细胞生物学不同于生物学中的一般分支学科,从生物学的发展过程来看,是由个体生物学到局部生物学,再到细胞生物学。细胞生物学是一个层次的生物学,在这一层次上把生物学各个分支学科联系起来,构成了一个统一的整体。

细胞是生命有机体最基本的结构和功能单位,生命是细胞特有的属性,没有细胞就没有生命。正由于细胞具有这种独特的属性,从而规定了细胞生物学在生命科学中所占的重要地位。随着科技的进步,生物学不断向更深入的层次发展,分子生物学的兴起即是这一发展趋势的反映。但是分子不同于细胞,分子,包括大分子,只是细胞的组成成分,任何大分子单独存在都不是生物体的基本单位,也不能形成独立生存的生命实体。分子的存在和变化只有在细胞整体结构中才具有生命意义。因此,分子生物学不能取代细胞生物学,正像分子不能取代细胞一样。

生物化学和分子生物学的飞速进步,为细胞生物学的发展增添了新的活力。由于它们向细胞生物学的渗透,在 20 世纪 80 年代中期汇合成了分子细胞生物学。分子细胞生物学的兴起反映出从分子水平上对细胞的结构和生命活动有了更深刻的理解,细胞生物学的重点已由超微结构的定性研究转移到定位研究分子物理化学变化在细胞生命活动中的作用上了。这种新的发展动向,在教学中应有所体现。

分子细胞生物学的研究对象是细胞,生命寓于细胞之中。分子细胞生物学最关心的是细胞的时间、空间变化,它的任务是在细胞这个生物体最基本结构单位里探索生命活动的规律性,并通过细胞来认识生命的共同本质。分子细胞生物学要涉及生物学中的许多分支学科的内容,如遗传、发育、生理、代谢等。但是,分子细胞生物学具有自己的独立体系,它并不是各个学科内容的累加。生物学各个分支学科都有各自观察问题、分析问题的范畴和角度,可是要把各种生命活动同细胞结构相联系,并在细胞水平上统一起来,则是分子细胞生物学的任务,这是其他学科无法取代的。例如,细胞内蛋白质生物合成这样复杂的过程,如果脱离细胞结构只从生物化学角度来讨论,是无法阐述清楚的。分子细胞生物学的发展必然为生物学各分支学科的发展提供更深刻的依据。

本书是作者在山东大学任课使用的教材,几经修改,形成了现在的体系。在编写过程中得到了多方面的帮助。余先觉教授和汪德耀教授对本书的讲义稿提出了一些中肯、宝贵的意见;贝时璋教授和蓝碧霞副研究员为本书提供了资料;美国 Rutgers 大学 C. J. Avers 教授及时寄赠了自己的新著 *Cell Biology* (1981)、*Genetics* (1984) 和 *Molecular Cell Biology* (1986),并交流了对编写细胞生物学教材的看法;栗翼玖副教授为本书提供了一些遗传学资料;1983 年夏,长春细胞生物学教材评选会上,有些兄弟院校提出了一些意见和建议;1986 年,高等教育出版社委托北京师范大学对本教材进行了审稿,汪堃仁教授、王永潮教授、刘凌云教授、薛绍白副教授、柳惠图副教授、王端顺副教授、聂剑初副教授、张述祖副教授以及李靖炎教授(中国科学院昆明动物研究所)提出了书面评审意见。责任编辑李茂国同志为本书的问世付出了辛勤的劳动。对于大家的热情帮助和支持,特致衷心感谢。

还应特别提到的是修习本课程的同学们,他们在阅读本教材时,认真钻研,提出了许多问题和建议,对提高本书的质量起了积极的作用。不言而喻,本书的完成也包含了同学们的贡献,是教和学的共同

创作。

分子细胞生物学涉及知识面广,内容浩瀚且更新迅速。由于作者水平所限,本书中的缺点和错误在所难免,热切希望广大读者多多提出批评和建议。

本书所采用的大部分绘图是由朱和平同志绘制,书中的照片在制作过程中得到了薛凤英和张尚立同志的帮助,还有一些同志协助做了一些技术性工作。对这些同志的支持,深表谢意。

编 者

1987年5月于山东大学

目 录

第一章 绪论	1	三、细胞的 RNA 催化剂	46
第一节 细胞生物学的研究任务	1	四、蛋白质组学的诞生	48
第二节 细胞生物学的发展简史	2	提要	48
一、细胞的发现	2	复习思考题	49
二、细胞学说的创立和细胞学的形成	3	主要参考文献	49
三、细胞生物学的兴起	6	第四章 质膜与细胞表面	50
四、分子细胞生物学的出现	7	第一节 质膜的基本结构	50
五、信息细胞生物学的来临	7	一、单位膜模型	50
第三节 现代细胞生物学的进展历程	8	二、流动镶嵌模型	51
提要	11	第二节 质膜的化学组成	55
复习思考题	12	一、膜脂	55
主要参考文献	12	二、膜蛋白	59
第二章 细胞的基本概念	13	第三节 细胞外被	62
第一节 细胞的基本特征	13	一、细胞外被的形态和组成	62
一、细胞结构的有序性	13	二、糖萼的功能	63
二、生命是细胞活动的属性	13	第四节 细胞连接	65
第二节 细胞的进化演变	14	一、紧密连接	66
第三节 非细胞性的细胞感染体	19	二、隔状连接	66
一、病毒	19	三、黏合连接	67
二、类病毒	24	四、桥粒	69
三、蛋白感染因子	24	五、间隙连接	71
第四节 细胞的形状和大小	25	六、胞间连丝	73
提要	27	第五节 质膜的特化结构	74
复习思考题	27	一、微绒毛	74
主要参考文献	28	二、内褶	75
第三章 细胞的化学组成	29	三、纤毛和鞭毛	77
第一节 细胞的主要化学成分	29	提要	77
一、水是细胞中最基本的物质	29	复习思考题	77
二、无机离子	30	主要参考文献	78
三、细胞的有机分子	31	第五章 质膜与物质运输	79
第二节 细胞的能量代谢与生物催化剂	42	第一节 膜泡运输	79
一、细胞能量代谢的特点	42	一、吞噬作用	79
二、酶——生物催化剂	43	二、大分子胞饮作用	80
		第二节 离子和小分子的穿膜运输	85

一、物质穿膜的特点	85	提要	145
二、水通道与水的穿膜	86	复习思考题	146
三、离子通道	88	主要参考文献	146
四、钾离子通道的选择性	89		
五、物质穿膜运输的类型	90	第八章 高尔基复合体	148
第三节 主动运输与运输泵	94	第一节 高尔基复合体的形态结构	148
一、 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵	94	一、高尔基复合体的基本形态和结构	148
二、 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵的主要作用	96	二、高尔基复合体形态的多样性	150
三、钙泵	100	三、高尔基复合体的定位与微管有关	150
提要	101	第二节 高尔基复合体的化学组成	151
复习思考题	102	第三节 高尔基复合体的功能	153
主要参考文献	102	一、高尔基复合体与细胞分泌活动	153
第六章 细胞外基质	103	二、蛋白质和脂质的糖基化及其修饰	155
第一节 细胞外基质的化学组成	103	三、高尔基复合体对蛋白质的分拣作用	157
一、凝胶样基质的分子结构	104	四、蛋白质的加工改造	158
二、纤维蛋白	108	第四节 高尔基复合体与细胞内的膜泡 运输	159
三、整联蛋白在细胞与细胞外基质相互关系 中的作用	119	一、高尔基复合体参与胞内膜泡运输的类型	160
第二节 植物细胞壁	121	二、膜泡运输的定向	163
一、细胞壁的结构和组成	121	三、高尔基复合体参与胞内膜泡运输的途径	165
二、细胞壁的形成	123	四、膜的转化	166
三、微管对纤维素分子合成的导向作用	124	五、高尔基复合体与溶酶体的形成	167
第三节 细菌细胞壁	124	提要	167
提要	127	复习思考题	168
复习思考题	127	主要参考文献	169
主要参考文献	127	第九章 溶酶体和微体	170
第七章 内质网和核糖体	129	第一节 溶酶体的基本特性	170
第一节 细胞质溶质	130	一、形态和大小	170
一、化学组成	130	二、化学组成	170
二、基本属性	130	三、溶酶体的来源	172
三、功能	130	四、溶酶体的降解底物和溶酶体的类型	175
第二节 内质网	132	第二节 内吞作用与膜的再循环	178
一、内质网的形态结构	132	一、胆固醇的吸收	179
二、内质网的化学组成	133	二、铁的转运	179
三、内质网的功能	134	第三节 溶酶体的功能	181
第三节 核糖体	140	一、细胞内消化	181
一、核糖体的基本结构与类型	140	二、防御功能	181
二、核糖体的化学组成	142	三、细胞内无用的生物大分子、衰老和多余 细胞器的清除	181
三、核糖体的功能	142	四、发育过程中细胞的清除功能	182

五、受精中的功能	182	全套装置	218
六、内分泌细胞中的功能	183	三、mtDNA 编码的表达产物不外输	219
第四节 溶酶体与疾病	183	四、线粒体 DNA 使用几个特义密码子	219
第五节 植物液泡	184	五、mtDNA 突变可引发遗传病	220
一、形态	184	六、线粒体的装配依赖于核基因组和 mtDNA 表达产物共建	220
二、功能	185	第六节 线粒体的生物发生	221
三、ATP 驱动泵的分类	186	一、线粒体的生长与增殖	221
第六节 微体	187	二、线粒体的进化来源	222
一、过氧化物酶体	187	第七节 细菌的氧化磷酸化作用	222
二、乙醛酸循环体	190	提要	223
三、微体的发生	191	复习思考题	224
提要	192	主要参考文献	225
复习思考题	193	第十一章 叶绿体与光合作用	226
主要参考文献	193	第一节 叶绿体的形态、大小	227
第十章 线粒体与氧化磷酸化	194	第二节 叶绿体的超微结构	227
第一节 线粒体的形态、大小和分布	195	一、叶绿体被膜	227
一、线粒体的形态大小	195	二、类囊体	228
二、线粒体的数量	195	三、间质	230
三、线粒体的分布	196	第三节 叶绿体的化学组成	230
第二节 线粒体的超微结构	197	一、叶绿体被膜	230
一、线粒体外膜	197	二、类囊体	231
二、线粒体内膜	198	三、间质	233
三、膜间隙	199	四、电子载体在类囊体膜中的分布	233
四、线粒体基质	199	第四节 光合作用	234
第三节 线粒体的化学组成与酶的定位	199	一、光合作用的基本过程	234
一、线粒体各部分的分离	199	二、光反应	235
二、线粒体的化学组成	199	三、暗反应	239
三、线粒体中各种酶的定位	200	第五节 叶绿体的半自主性与基因工程	242
第四节 线粒体的功能与氧化磷酸化	201	一、叶绿体的基因组与表达调控	242
一、生物氧化的分区和定位	201	二、叶绿体的基因工程	244
二、电子传递和氧化磷酸化的分子结构基础	203	第六节 叶绿体的发生	245
三、ATP 合成酶	209	一、进化起源	245
四、氧化磷酸化的偶联机制	211	二、叶绿体的分化和增殖	246
五、结合变构模型	213	第七节 原核生物的光合作用	248
六、结合变构模型的证实	214	提要	249
七、ATP 的穿膜外输机制	216	复习思考题	250
八、线粒体与细胞凋亡	217	主要参考文献	251
第五节 线粒体的半自主性	217	第十二章 细胞骨架与细胞运动	252
一、线粒体拥有自身的基因组	218	第一节 微管	253
二、线粒体含有 mtDNA 复制和基因表达的			

一、微管的形态结构	253	一、核基质	337
二、微管的化学组成	253	二、核纤层	339
三、微管的特性	257	三、染色体支架	340
四、微管的功能	260	提要	340
第二节 微管组成的细胞器	264	复习思考题	342
一、中心体	264	主要参考文献	342
二、纤毛和鞭毛	266		
三、有丝分裂器	270	第十四章 细胞的信号转导与信号传递	
四、轴足	270	系统	344
五、细菌鞭毛	271	第一节 信号细胞与靶细胞	344
第三节 纤丝	272	一、信号分子与信号细胞	344
一、骨骼肌的结构及收缩机制	272	二、靶细胞	345
二、平滑肌收缩机制	279	第二节 细胞内信号传递的基本原理	347
三、非肌细胞中微丝	280	一、胞内信号传递的级联反应	347
四、中间丝	290	二、细胞对细胞外信号反应的不同速率	349
提要	295	第三节 G 蛋白关联受体与 G 蛋白	349
复习思考题	296	一、G 蛋白的结构与活性变化	349
主要参考文献	296	二、G 蛋白在信号传递中的功能	350
		三、胞内信号传递与第二信使	353
第十三章 间期细胞核和染色体	298	第四节 酶关联受体信号传递途径	358
第一节 核被膜与核孔复合体	298	一、酪氨酸激酶性受体的性质和作用	359
一、核被膜	299	二、酪氨酸激酶受体激活 Ras 蛋白	359
二、核孔复合体	300	三、酶关联受体的直达式信号传递途径	361
第二节 染色质	305	四、脂筏与酶关联受体的定位	362
一、染色质的概念及化学组成	305	五、信号传递途径网络整合调控细胞活动	362
二、染色质的基本结构单位——核小体	310	提要	363
三、染色质逐级凝缩的结构模型	315	复习思考题	364
四、常染色质与异染色质	317	主要参考文献	364
第三节 中期染色体	318		
一、中期染色体的分子结构	319	第十五章 细胞的遗传活动与蛋白质生物	
二、染色体 DNA 的关键序列	324	合成	365
三、特殊染色体	326	第一节 基因组的复制	365
四、大肠杆菌染色体	330	一、原核生物的 DNA 复制	365
第四节 核仁	331	二、真核生物的 DNA 复制	371
一、核仁的超微结构	332	第二节 转录	374
二、核仁的功能	333	一、转录的基本方式	374
三、核仁周期	334	二、原核生物的转录	375
第五节 核质及核体	334	三、真核生物的转录	377
一、核质	334	四、转录产物的核输出	385
二、核体	335	第三节 细胞中蛋白质的生物合成	385
第六节 核骨架	337	一、蛋白质合成的基本过程	385

二、真核生物蛋白质合成部位	386	第二节 细胞分化潜能与干细胞	441
三、原核生物(大肠杆菌)蛋白质合成所需 成分	386	一、个体发育中细胞分化潜能的变化	441
四、蛋白质合成的抑制剂和作用原理	388	二、高度分化的植物体细胞仍具有全能性	442
第四节 新生肽链的加工	388	三、高度分化的动物细胞核仍保持全能性	442
一、新生肽链的剪接	388	第三节 干细胞	446
二、新生多肽链的化学修饰	389	一、干细胞与祖细胞	446
三、肽链的折叠	389	二、成体干细胞	447
第五节 蛋白质在细胞内的转运和定位	390	三、胚胎干细胞	447
一、蛋白质合成后的去向和命运	390	四、植物干细胞	447
二、内质网膜途径的蛋白质去向	392	第四节 细胞分化与差别基因表达	448
三、游离核糖体合成蛋白质的归宿	393	一、细胞分化的转录调控	448
四、蛋白质的降解	401	二、差别基因表达的转录后调节	456
提要	402	第五节 细胞质在细胞分化中的作用	457
复习思考题	404	一、受精卵细胞质的不均一性	457
主要参考文献	404	二、细胞质决定子	458
第十六章 细胞增殖与细胞周期	406	三、细胞分化的胚胎基础	461
第一节 原核生物的细胞分裂	406	第六节 再生与去分化	462
一、原核细胞的 DNA 复制和胞质分裂	406	一、去分化与转分化	463
二、原核细胞分裂的控制	407	二、去分化的调控机制	464
第二节 真核细胞的分裂	407	三、哺乳动物的再生潜能	465
一、无丝分裂	407	四、植物的极化再生	466
二、有丝分裂	409	五、再生的实践意义	466
三、减数分裂	418	提要	467
第三节 细胞周期及其调控	423	复习思考题	467
一、细胞周期的分期	423	主要参考文献	467
二、细胞周期运行的调控	428	第十八章 细胞凋亡	469
三、细胞分裂的影响因素	433	第一节 基本概念	469
提要	435	一、细胞坏死与凋亡的区别	469
复习思考题	436	二、细胞衰老与最高分裂次数	471
主要参考文献	436	三、细胞凋亡的普遍性	472
第十七章 细胞分化	438	第二节 细胞凋亡的基本过程	474
第一节 细胞分化的基本特征	438	一、凋亡过程中调节物和效应物的作用途径	474
一、形态结构发生差异	438	二、细胞凋亡的重要意义	479
二、差别基因表达	439	第三节 信号转导是细胞凋亡的普遍 调节机制	479
三、细胞分化方向的限定先于形态差异的 出现	440	一、细胞凋亡的信号传递系统	480
四、细胞分化的有序性	440	二、胱冬肽酶的性质和作用	481
五、细胞的生理状态随分化程度而有所不同	440	第四节 线粒体在细胞凋亡中的关键 作用	482
		一、线粒体影响细胞死亡的变化	482

二、渗透转变孔的作用	483	复习思考题	508
三、Bel-2 家族蛋白的作用	483	主要参考文献	508
第五节 程序性细胞死亡的基因调控	483		
提要	484	第二十章 生物技术与细胞工程	510
复习思考题	484	第一节 植物细胞工程	510
主要参考文献	484	一、植物细胞培养	511
第十九章 细胞的癌变	486	二、原生质体培养	512
第一节 癌细胞的特性	486	三、原生质体融合	513
一、癌的一般特征	486	四、染色体工程	515
二、癌细胞的主要特点	487	五、植物细胞遗传工程	516
第二节 癌的发生与致癌剂	490	第二节 动物细胞工程	517
一、致癌剂的性质	490	一、动物细胞培养	518
二、肿瘤病毒的发现	491	二、杂交瘤技术与单克隆抗体	518
第三节 癌基因学说的创立	494	三、胚胎工程	520
一、反转录酶的发现	494	四、转基因技术	522
二、癌基因学说的提出	494	五、细胞拆合	525
三、对原癌基因的认识	495	六、哺乳动物克隆技术	526
第四节 癌基因产物的转化作用机制	498	第三节 干细胞技术	527
一、病毒癌基因的转化作用	498	第四节 目前我国细胞工程研究简况	531
二、癌基因蛋白的种类	498	提要	533
第五节 抑癌基因	499	复习思考题	535
一、抑癌基因的发现	499	主要参考文献	535
二、抑癌基因的类别	501	附录 I 分子细胞生物学名词	537
第六节 原癌基因的激活与细胞癌变	503	附录 II 细胞生物学常用英文字首缩合词 或代称	557
一、原癌基因的激活途径	504	索引	560
二、细胞癌变是多次基因突变的结果	506		
提要	508		

第一章 绪 论

第一节 细胞生物学的研究任务

现今的生命科学以惊人的速度向前发展,堪称为当今自然科学的带头学科。它不仅对生命的奥秘了解得越来越深刻,而且对人类自身的生存更产生了积极的影响。现代生物学发展的重要特征是,与对细胞的研究建立了越来越紧密的联系,可以说不谈细胞就莫谈生物学。

细胞生物学是现代生物学的奠基学科。它是从细胞整体、超微和分子水平上研究细胞的结构和生命活动规律的科学。细胞是由膜围成的能独立进行生长繁殖的原生质团。自然界中各种物质均由不同层次的结构单位所组成,生物体也不例外。细胞是一切生物的基本结构单位,然而细胞不同于非生命界的任何结构单位。细胞最独特的属性就是它是一个能独立生存,进行自我调节的开放体系,它在同外界进行物质、能量、信息交换的条件下,处于动态平衡之中。因此,细胞具有自我复制,自我调控,自我装配的特性。所谓生命实质上即是细胞属性的体现。生物体的一切生命现象,如生长、发育、繁殖、遗传、分化、代谢和激应等都是细胞这个基本单位的活动体现。由此可见,细胞是生命现象的物质结构基础,生命是细胞所独有的运动方式。正像著名的生物学家 E. B. Wilson(1856—1939)所说的:“许久以来,大家就明确,一切生物学问题的答案最终都要到细胞中去寻找。因为所有生物体都是,或曾经是一个细胞。”细胞生物学的研究对象是细胞,由于细胞在生命界中的独特属性,使细胞生物学在生命科学中占有核心地位。生物学中的许多分支学科,如生理学、解剖学、遗传学、免疫学、胚胎学、组织学、发育生物学及分子生物学等,都要求从细胞水平上来阐明各自研究领域生命现象的机制。可以毫不危言地说,现代生物学的所有分支学科脱离对细胞的研究,都将失去持续发展的原动力。于是,这些分支学科便同细胞生物学形成了交叉重叠关系。细胞生物学的每一步进展必然要渗透到其他学科中去,其他学科所取得的进展同样要推动细胞生物学的发展。现代生物学各个分支学科的交叉汇合是 21 世纪生命科学的发展趋势,各个学科都要到细胞中去探索生命现象的奥秘。细胞生物学的发展必将不断地把生命科学推向更高的新水平。

我们知道,细胞是由许多超微结构组成的体系,这些超微结构又是由生物大分子所组成。细胞的生命活动发生在各级结构水平上,其中有许多活动是大分子所具有的属性。例如 DNA 的复制,微管和核糖体的自我装配,就是明显的例证。在体外适当的条件下,也可重演它们在体内的装组过程。这说明,细胞内的超微结构是符合于分子的力学原理的。分子生物学的研究进展对细胞生物学的发展有着重大的影响。分子生物学的许多成就,如 DNA 双螺旋模型的提出,基因的核苷酸序列分析, DNA 重组技术,酶分子活性基团的定位,大分子立体化学等,都在启发着人们从分子水平上去揭示生命活动现象的本质,分子生物学的进步推动着细胞生物学向着更深层次发展。

虽然许多生命现象可以用分子的结构属性来解释,但是生物体最基本的结构单位是细胞,细胞是作为一个整体而存在,分子对于细胞来说总归是整体的组件。大分子所表现出的一些属性只有在细胞这个体系里才具有生命的意义。细胞是有秩序的四维结构体系,为各种分子参加生命活动提供了特定的微环境,脱离了这一微环境,大分子的某些属性就要发生变化。例如生物体最主要的遗传物质——DNA,它虽然贮存着物种的全部信息,可是各种分子必须在细胞内装配成有一定秩序的结构关系,它一旦脱离细胞而单独存在时则毫无生命现象,因此试图用总 DNA 来恢复物种的存在看来是不可能的。各种分子必须在细胞内组配成一定的时空关系,相互协调配合,才能表现出有生命意义的活动变化。细胞外的大分子变化,即便再复杂也只能是生物化学反应,还称不上是生命活动。细胞是进行生命活动最完善的基本空间结构。目前所知,地球上还不

存在有非细胞的生命体。细胞是生命活动的平台,没有细胞,也就没有生命!因此,从分子水平上阐明生命现象时,决不能忽视细胞这一基本结构的整体性。

随着研究的深入,我们认识到,细胞不仅仅是一个形态结构单位,更重要的是它是一个极其复杂紧密的信息体系,生物的生命活动与细胞内和细胞间的信息传递密不可分。细胞间的相互作用和细胞内的生物化学变化,总是蕴含着信号传递过程。因此,现代细胞生物学是研究细胞各级结构和细胞信息传递的生命科学。

第二节 细胞生物学的发展简史

从细胞的发现至今已有 300 余年的历史。在此期间,随着技术和实验手段的进步,细胞生物学才得以形成和发展。科学的发展总是和工具的改进分不开的,每当有重大的工具和技术发明时,科学也就在孕育着重大的飞跃。当然,细胞生物学也不例外,由于对细胞的观察、解剖和分析手段的发明和不断进步,也使它不断发展到更高的新水平(表 1-1)。科技发展水平具有时代的特征,细胞生物学的历史也显现出不同的发展阶段。

一、细胞的发现

细胞的发现和显微镜的发明分不开。这是由于大多数细胞的直径都在 $30\ \mu\text{m}$ 以下,远远超出了肉眼的可见范围($200\ \mu\text{m}$)。只有靠放大装置才能看到细胞,这种放大装置就是显微镜。

17 世纪,英国物理学家 Robert Hooke(1635—1703)创造了第一架对科学研究有价值的显微镜。他所创制的显微镜放大倍数为 40~140 倍。Hooke 为英国皇家学会最早的会员之一,他利用自己制作的显微镜进行了许多观察,把观察到的现象写成了一本书,书名为《显微图谱》(Micrographia),发表于 1665 年。在书中他描述了在显微镜下所看到的木栓结构是由许多小空洞所组成,他把这些小空洞称之为 pore(小孔)或 cell(小室)(图 1-1)。他以极其兴奋的心情写道:“当我一看到这些形象时,我就认为这是我的发现。因为这的确是我第一次看到的微小空洞,可能这也是历史上的第一次发现。显然,这使我理解了软木为什么这么轻的原因。”《显微图谱》一书内容丰富,广泛记载了 Hooke 用自制显微镜对多种物质的观察结果,包括矿物、动物和植物标本。由此可见,《显微图谱》一书的发表,标志着人类在科学上进入了对物质世界进行显微研究的时代,这是 Hooke 做出的具有历史意义的重大贡献。他在书中所用的“cell”一词是从中世纪拉丁语“cellulae”一词变来的,原是小室之意,正像蜂窝中的小室一样。R. Hooke 在这里所用的“cell”一词实际上是指由植物细胞壁所围成的空腔,因此当时从主观到客观“cell”一词均无细胞的含义。但是,由于在显微镜下植物细胞的细胞壁要比细胞内部物质明显得多,因此在 Hooke 开始使用“cell”一词以后的 100 多年中,学者们一直把注意力集中到细胞壁上,而对完整细胞内部的观察无甚进展。由此可见,R. Hooke 是“cell”一词的创用者,而不是细胞的发现者。

与 R. Hooke 同时代的荷兰科学家 Antonie van Leeuwenhoek(1632—1723)于 1674 年他用自制的显微镜发现



图 1-1 Hooke R. 利用显微镜观察到植物木栓组织由小孔排列而成(Karp G, 2002)

了池塘水中的原生动物。40 余年中他对多种动植物活细胞进行了观察,观察到了人和哺乳动物的精子,也看到了鲑鱼红细胞的核。1683 年他又在牙垢中发现了细菌。它甚至对一些细胞的大小也进行了测量,例如他测得红细胞直径为 $7.2\ \mu\text{m}$,细菌为 $3\ \mu\text{m}$,与现代测量的数值相近。他把观察到的结果做了详细的记录,并不断用通讯的方式向英国皇家学会做了报告。他先后写了 30 余封信,他的成就得到了英国皇家学会的肯定。英国皇家学会把他的全部信件译成了英文,汇编成论文集,冠名为《哲学会报(1673—1724)》[Philosophical Transaction (1673—1724)]。由此可见, Leeuwenhoek 利用自制的显微镜发现了前人从未见过的大量活细胞。在生物学上,他的成就超过了 Hooke 的贡献,把细胞的发现者的桂冠归属于 Leeuwenhoek,当之无愧。十分可贵的是,他一生亲手磨制了 550 个透镜,装配了 247 架显微镜(图 1-2),为人类制造了一批宝贵的财富。至今保存下来的还有 9 架,收藏于荷兰的乌德勒支大学博物馆(University Museum of Utrecht)。经对其中的一架检测表明,其放大倍数为 270 倍,分辨率达 $2.7\ \mu\text{m}$ 。但是如果根据他的记录分析判断,当时他使用过的显微镜的放大倍数应为 500 倍,分辨率应为 $1.0\ \mu\text{m}$ 。在当时能达到这样高的水平是十分惊人的。直到 18 世纪末,所制作的显微镜还没有超过这一水平的。Leeuwenhoek 只上过中学,后当过学徒工和布商,直至 1671 年(39 岁)才开始了科学活动。他最初磨制透镜的目的是为了检查布匹的质量。可是他在 40 年的科学生涯中,在学术上贡献卓著。正鉴于 Leeuwenhoek 在生物学上的卓越贡献,1680 年他当选为英国皇家学会外籍会员,1699 年又被授予巴黎科学院通讯院士的荣誉称号。Leeuwenhoek 的一生是刻苦奋斗的一生,他自强不息,孜孜以求,终于由一个布店学徒工成长为一位在学术上出类拔萃的学者,为后人树立了一个自学成才的光辉典范。

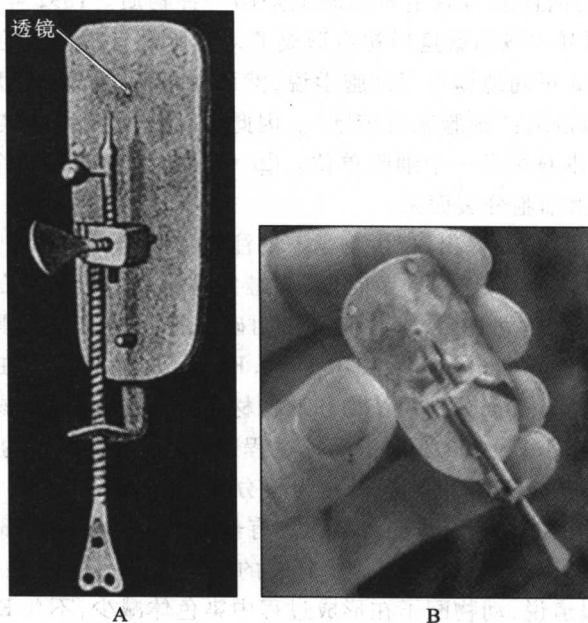


图 1-2 Antonie van Leeuwenhoek 和他设计制作的显微镜原型

A. 显微镜放大图 B. 显微镜实像

由两张薄的黄铜片(长 47 mm,宽 25 mm)夹着一个直径 2 mm 的玻璃透镜,放大倍数约为 $180\times$,

分辨率很高,标本固定在一个金属针尖上,通过螺旋进行定位和聚焦

二、细胞学说的创立和细胞学的形成

在 Leeuwenhoek 之后的 100 多年中,显微镜制作技术改进不大,分辨率不高,清晰度不够,限制了人们对细胞的进一步认识,致使对细胞的研究无甚进展。直到 18 世纪末至 19 世纪初学者们才注意到植物组织小