

高等农林院校专业基础课教材

细胞生物学

XIBAO SHENGWUXUE

■ 马翎健 主编

西北农林科技大学出版社

高等农林院校专业基础课教材

细胞生物学

主 编 马翎健

副 主 编 宋喜悦 李春莲 杜翠英

编写人员 (按姓氏笔画排序)

马翎健 王竹林 王 强

闵东红 李春莲 余 玲

宋喜悦 杜翠英

西北农林科技大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学/马翎健主编;宋喜悦,李春莲编. —杨凌:西北农林科技大学出版社,
2006

ISBN 7-81092-296-3

I. 细… II. ①马… ②宋… ③李… III. 细胞生物学 IV. Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 125224 号

细 胞 生 物 学

马翎健 主编

出版发行: 西北农林科技大学出版社

地 址: 陕西杨凌杨武路 3 号

邮 编: 712100

电 话: 总编室: 029—87093105

发行部: 87093302

电子邮箱: press0809@163.com

印 刷: 西安华新彩印有限责任公司

版 次: 2006 年 11 月第 1 版

印 次: 2006 年 11 月第 1 次

开 本: 787 mm×1092 mm 1/16

印 张: 16.25

字 数: 378 千字

ISBN 7-81092-296-3/Q·9

定价: 23.00 元

本书如有印装质量问题,请与本社联系

前 言

细胞生物学是生命科学中一门迅猛发展的重要基础学科。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、亚显微和分子三个结构层次及细胞间的相互关系来研究生命活动的基本规律。由于细胞是生命的基本单位,一切生命现象都要从细胞中获得答案,因此,它是生命科学中一个核心部分。近半个世纪以来,在研究细胞的结构与功能、揭示生命奥秘所取得的一系列突破性进展是自然科学中的伟大成就,对人类的健康和生存,对生物的控制、利用和改造都有重要作用。对此,生命科学的地位和作用日益突出重要,其中细胞生物学的作用也不容忽视。

细胞生物学研究的内容十分广博,涉及生命现象的各个方面。由于分子生物学概念、方法与技术的引入,细胞生物学在近十年取得了突破性的进展,产生了许多新的生长点,并逐渐形成新的概念与新的领域。随着对细胞的结构与基本生命活动的研究越来越深入,细胞生物学也成为 21 世纪生命科学研究的重要领域之一。

细胞生物学是生物学及其相关专业的必修课或选修课。现在国内有许多各有侧重和特色的细胞生物学教材相继问世,但不同学校、不同专业对细胞生物学教学的侧重和要求也各有不同,能够适合农林高校细胞生物学教学要求的教材并不多。为了满足农科专业本科生细胞生物学学习的要求,编者在多年从事细胞生物学教学的基础上,吸收国内同类教程的优点,补充细胞生物学领域研究的最新理论、成果、动态,编写了本细胞生物学教材。

根据我校多年的教学经验,在编写中尽量坚持简明、基础、新颖、系统、启发等特点。

内容以细胞的结构与功能为重点,突出现代细胞生物学最主要的基本内容,由浅入深,尽量跟踪国际上最新进展,力求能反映出最先进的科研成果。本书的一些内容与图片,借鉴和选用了一些国内教材的内容,也吸收了细胞生物学领域前辈们的研究成果,对此深表感谢。由于细胞生物学发展迅速、日新月异,内容十分广博复杂,编者的水平和能力又非常有限,虽尽了我们最多的努力,书中不妥以及错漏之处在所难免,敬请同行专家及读者批评指正。

在本书的编写过程中,何蓓如教授、陈耀锋教授、刘曙东教授多次提出建设性建议,对我们帮助很大;出版过程中得到贾志宽教授、付增光教授、廖允成教授的大力支持;本书完成中,胡银岗副教授、韩德俊副教授、王长发副教授给予了大力帮助;范春艳、龚宏伟、靳凤、李巍、武晗等对全书做了细致的文字与技术校对。在此一并表示深深的谢意。

主 编

2006 年 9 月

目 录

第一章 绪 论	(1)
一、细胞生物学研究对象和任务	(1)
二、细胞生物学在生命科学中的地位	(1)
三、细胞生物学的主要研究内容	(2)
四、细胞生物学发展简史	(5)
第二章 细胞的基本知识	(11)
第一节 细胞的概念及共性	(11)
一、细胞的概念	(11)
二、细胞结构与生物系统	(11)
三、细胞的基本共性	(11)
第二节 真核细胞	(12)
一、质膜	(13)
二、细胞核	(13)
三、细胞质	(13)
四、细胞的形状和大小	(14)
第三节 原核细胞与古核细胞	(15)
一、细菌	(16)
二、支原体	(20)
三、衣原体和立克次氏体	(21)
四、蓝藻	(21)
五、古细菌(archaebacteria)	(22)
六、原核细胞与真核细胞的比较	(23)
七、植物细胞与动物细胞的比较	(24)
第四节 细胞的化学成分	(25)
一、水与无机盐	(25)
二、细胞的有机分子	(26)
三、酶与生物催化剂	(27)
第三章 细胞生物学的研究方法	(29)
第一节 细胞形态结构的观察方法	(29)
一、光学显微镜技术	(29)

二、电子显微镜技术·····	(32)
第二节 细胞组分的分析方法·····	(38)
一、从组织中分离出不同类型的细胞·····	(39)
二、用超速离心技术分离细胞器与生物大分子·····	(39)
三、流式细胞术·····	(41)
四、细胞电泳·····	(42)
第三节 细胞化学与分子生物学技术·····	(42)
一、细胞化学技术·····	(42)
二、免疫细胞化学·····	(43)
三、显微光谱分析技术·····	(44)
四、放射自显影术·····	(44)
五、核酸的分子杂交技术·····	(44)
六、PCR 技术·····	(45)
第四节 细胞培养与细胞杂交·····	(46)
一、细胞培养·····	(46)
二、细胞融合·····	(48)
三、单克隆抗体技术·····	(48)
四、细胞拆合与显微操作技术·····	(49)
第四章 细胞表面的结构和功能·····	(51)
第一节 细胞壁·····	(51)
一、植物细胞壁·····	(51)
二、细菌的细胞壁·····	(52)
第二节 细胞质膜·····	(53)
一、细胞膜的化学组成·····	(54)
二、质膜的结构·····	(57)
三、细胞膜的功能·····	(61)
第三节 细胞表面·····	(67)
一、细胞表面的分化·····	(67)
二、细胞表面调节装置及越膜控制·····	(67)
第四节 细胞间的连接·····	(68)
一、动物细胞间的连接·····	(68)
二、植物细胞间连接·····	(71)
第五章 细胞质基质与内膜系统·····	(72)
第一节 细胞质基质·····	(72)

一、细胞质基质的涵义·····	(73)
二、细胞质基质的功能·····	(74)
三、细胞质基质与胞质溶胶·····	(75)
第二节 内膜系统·····	(76)
一、内质网·····	(76)
二、内质网与基因表达的调控·····	(80)
三、高尔基体·····	(81)
四、溶酶体和微体·····	(83)
第六章 线粒体与叶绿体·····	(93)
第一节 线粒体与氧化磷酸化·····	(93)
一、线粒体的形态结构·····	(93)
二、线粒体的化学组成及酶的定位·····	(96)
三、线粒体的功能·····	(96)
第二节 叶绿体与光合作用·····	(98)
一、叶绿体的形态结构·····	(98)
二、叶绿体的化学组成·····	(101)
三、叶绿体的主要功能——光合作用·····	(102)
第三节 线粒体与叶绿体的半自主性·····	(108)
一、线粒体和叶绿体的 DNA·····	(109)
二、细胞核 DNA 和线粒体、叶绿体 DNA 的相互作用·····	(109)
三、线粒体和叶绿体的蛋白质合成·····	(110)
第四节 线粒体与叶绿体的增殖与起源·····	(111)
一、线粒体与叶绿体的增殖·····	(111)
二、线粒体与叶绿体的起源·····	(113)
第七章 核糖体·····	(116)
第一节 核糖体的形态结构与类型·····	(116)
一、核糖体的形态及分布·····	(116)
二、核糖体的类型及组成·····	(116)
三、核糖体的精细结构·····	(118)
第二节 核糖体的功能·····	(122)
一、结构蛋白质的合成·····	(122)
二、输出蛋白质的合成·····	(123)
三、rRNA 的功能·····	(123)
四、核糖体蛋白质的功能·····	(123)

五、核糖体蛋白质与 rRNA 的相互作用	(124)
第三节 核糖体和蛋白质的生物合	(125)
一、多聚核糖体	(126)
二、蛋白质的合成	(127)
第八章 细胞核与染色体	(129)
第一节 细胞核的形态结构与功能	(129)
一、细胞核的形态	(129)
二、细胞核的结构	(130)
三、细胞核的功能	(130)
第二节 核被膜与核孔复合体	(130)
一、核被膜	(131)
二、核纤层	(132)
三、核孔复合体	(132)
四、核被膜的重建及其与核纤层、核孔复合体的关系	(138)
第三节 染色质与染色体	(138)
一、染色质	(138)
二、染色体	(142)
第四节 核仁与核基质	(149)
一、核仁	(149)
二、核基质	(153)
第九章 细胞骨架系统	(155)
第一节 微丝	(155)
一、分子结构	(155)
二、微丝结合蛋白	(157)
三、微丝的功能	(158)
第二节 微管	(160)
一、分子结构	(160)
二、微管结合蛋白	(162)
三、微管组织中心	(162)
四、微管的功能	(163)
第三节 中间纤维	(165)
一、类型	(165)
二、结构	(166)
三、中间纤维结合蛋白	(167)

四、中间纤维的功能	(167)
第四节 细胞核骨架	(168)
一、核基质	(168)
二、染色体支架	(170)
三、核纤层	(171)
第十章 细胞通信	(173)
第一节 基本概念	(173)
一、几个重要概念	(173)
二、细胞信号分子	(173)
三、受体	(174)
四、蛋白激酶	(175)
五、胞间通信的主要类型	(175)
第二节 膜表面受体介导的信号传导	(177)
一、离子通道型受体	(177)
二、G 蛋白耦联型受体	(179)
三、酶耦联型受体	(183)
第三节 胞内受体介导的信号传导	(187)
第十一章 细胞的增殖与细胞周期	(189)
第一节 细胞周期及其调控	(189)
一、细胞周期的概念	(189)
二、细胞周期的速率	(191)
三、细胞周期的生物化学	(192)
四、细胞周期的调控	(193)
五、细胞增殖的控制	(195)
六、细胞动力学的发展	(196)
第二节 有丝分裂过程的分析	(196)
一、前期	(196)
二、前中期	(198)
三、中期	(199)
四、后期	(202)
五、末期	(202)
第三节 减数分裂	(203)
一、由有丝分裂向减数分裂的转变	(203)
二、减数分裂过程	(205)

三、同源染色体的联会	(208)
四、交换的机理	(211)
第十二章 细胞的分化与癌细胞	(213)
第一节 细胞分化	(214)
一、细胞分化的基本概念	(214)
二、细胞分化的表现	(216)
三、细胞分化的机理	(217)
四、成体中的细胞分化	(219)
五、再生	(220)
第二节 癌细胞	(221)
一、癌细胞的主要特征	(221)
二、肿瘤形成的内因	(223)
三、肿瘤形成的外因	(226)
第十三章 细胞的衰老与死亡	(229)
第一节 细胞的衰老	(229)
一、人体细胞的动态分类	(229)
二、早期的细胞衰老研究	(230)
三、离体培养细胞的衰老现象	(230)
四、细胞在体内条件下的衰老	(231)
第二节 细胞衰老的特征	(232)
第三节 细胞衰老的分子机理	(235)
一、差错学派	(235)
二、遗传论学派	(237)
第四节 细胞凋亡	(238)
一、细胞死亡的方式	(238)
二、细胞凋亡的生物学意义	(241)
三、细胞凋亡的分子机制	(242)
四、细胞凋亡与衰老的关系	(246)
参考文献	(247)

第一章 绪 论

一、细胞生物学研究对象和任务

细胞生物学(cell biology)是研究细胞生命活动基本规律的科学,其研究的对象就是细胞。

细胞是生物结构与功能的基本单位。也可以说,细胞是生命的基本单位,因此一切生命现象都要从细胞中获得答案。细胞的生命活动基本规律的研究是一切生命科学研究的基础。初期的细胞学是以研究细胞的形态和结构为主要内容,研究细胞的学科过去称为细胞学。随着科学技术的发展和一些现代物理学、化学以及现代实验生物学技术应用于细胞的研究,对细胞结构与功能的认识不断深入、更新与拓展,特别是分子生物学的成就与技术方法的引入、渗透,深刻地影响到对细胞的研究和认识,使细胞学发展到一个新阶段——细胞生物学。

细胞生物学在以细胞为对象的研究领域中必然要涉及到生命现象的各个方面,同生命科学中的其他学科,如生物学、解剖学、遗传学、分子生物学、生物化学、生物物理学、免疫学和胚胎学等发生联系。同时,这些学科从不同角度来探讨生命奥秘时,要在细胞水平上阐明各自研究领域中的生命现象的机理,必然也离不开细胞。于是这些学科便同细胞学形成了交叉重叠关系。同样,细胞生物学的进展也必然要渗透到其他学科之中。生物科学中各学科的相互渗透,形成了诸如细胞遗传学、细胞生理学和细胞化学等新的学科。因此,细胞生物学是生物科学中的一门基础学科,也是一门综合性学科。细胞生物学是多学科在一定范围内相互汇合,但细胞生物学在探讨细胞生命活动规律时着眼于结构和功能的联系,重视细胞的整合机能,以求在结构与功能的联系上阐明细胞生命活动的机制及细胞整体机能的奥秘。

概括地说,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、亚显微和分子三个结构层次及细胞间的相互关系来研究生命活动的基本规律,如增殖和生长、发育和分化、遗传和变异、兴奋传导和运动、细胞通讯、细胞识别和免疫、衰老和死亡、起源和演化等。

二、细胞生物学在生命科学中的地位

细胞生物学在不同层次上以研究细胞结构与功能、细胞增殖、细胞分化、细胞衰老与凋亡、细胞信号传递、细胞基因表达与调控、细胞起源与进化等为主要内容。生命体是多层次、非线性、多侧面的复杂结构体系,而细胞是生命体的结构与生命活动的基本单位,有了细胞才有完整的生命活动。一切生命现象的奥秘都要从细胞中寻求答案。细胞的研究是生命科

学的基础,也是现代生命科学发展的主要支柱。

生物的生殖发育、遗传、神经(脑)活动等重大生命现象的研究都要以细胞为基础。植物与动物生长发育是依靠细胞增殖、细胞分化与细胞凋亡来实现的。人大脑的活动是靠 10^{12} 个细胞及其相互协调而进行的,一切疾病的发病机制也要以细胞病变研究为基础。以基因工程为主的现代生物技术主要是通过对细胞操作为基础而进行的。因此,细胞生物学与农业、医学、生物高技术发展有着密不可分的关系,它将在解决人类面临的重大问题,促进经济和社会发展中发挥重要的基础作用。

由于细胞是生命的基本单位,对各种生命现象的探索都需要深入到细胞,因此细胞学、细胞生物学是生命科学中的重要分支学科,也是基础学科。诸如形态学、解剖学、分类学、组织学、胚胎学、生理学、遗传学等的发展,均离不开细胞研究的基础。从生命的结构层次看,细胞生物学位于分子生物学和个体生物学之间,与它们相互衔接、相互渗透,从这个意义上说,细胞生物学又是一门承上启下的学科。

细胞生物学研究的内容十分广博,涉及生命现象的各个方面,在其发展过程中细胞学已与许多分支学科有交叉、渗透,以至融合形成一些交叉学科,如细胞遗传学、细胞生理学、细胞病理学、细胞化学及生化细胞学、细胞生态学、细胞分类学等。在我国基础科学发展规划中,把细胞生物学、分子生物学、神经生物学和生态学并列为生命科学的四大基础学科,反映了现代生命科学的发展趋势。

由于分子生物学概念、方法与技术的引入,细胞生物学在近十年取得了突破性的进展,产生了许多新的生长点,并逐渐形成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”。细胞自身又是多层次的复杂结构体系,它是物质(结构)、信息与能量相互“辉映”的综合体。它的很多基本生命活动过程是如何有序而被自动调控的还不是很清楚,生物大分子如何逐级有序地组装成行使生命活动的细胞基本结构体系也相当朦胧。假如不重视细胞的基础研究,势必影响 21 世纪生命科学的整体发展速度。

可以概括地说,细胞生物学是应用现代物理学与化学的技术成就和分子生物学的概念与方法,以细胞作为生命活动的基本单位的思想为出发点,探索生命活动规律的学科,其核心问题是将遗传与发育在细胞水平上结合起来。

三、细胞生物学的主要研究内容

细胞生物学研究与教学内容一般可分为细胞结构功能与细胞重要生命活动两大基本部分。细胞生物学与分子生物学相互渗透与交融是细胞生物学研究总的发展趋势。当前及未来细胞生物学研究内容大致归纳为以下几个方面。

1. 生物膜与细胞器的研究

生物膜是细胞结构的重要基础,大部分细胞器都是以生物膜为基础构建的。生物膜的研究又是研究细胞器结构与功能的基础。生物膜研究的主要内容是膜的结构模型与物质的跨膜运输机制。磷脂双分子层与膜蛋白的相互关系是研究生物膜结构与功能的重要内容。近年来,在膜的识别与受体效应、蛋白质分子跨膜运输与定向分选等方面取得了巨大进展。

细胞器的研究历来是认识细胞结构与功能的重要组成部分。产能细胞器——线粒体和

叶绿体结构与换能机制的研究已很深入,线粒体 DNA 与叶绿体 DNA 的发现及其半自主性的研究使人们对这两种细胞器又有了新的认识。近年对核糖体、内质网、高尔基体、溶酶体功能的研究也不断深入。

2. 细胞骨架体系的研究

因为细胞骨架在维持细胞形态与保持细胞内部结构的合理布局中起主要作用,细胞骨架体系的研究越来越受到重视,近来还发现细胞骨架与一系列重要生命活动,诸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均有密切关系。

3. 细胞核、染色体的研究

细胞核是遗传物质 DNA 贮存的场所,也是遗传信息转录为 mRNA、rRNA 与 tRNA 的场所。染色质与染色体是遗传物质的载体,核仁是转录 rRNA 与装配核糖体亚单位的具体场所。核膜与核孔复合体是核质之间物质交换与信息交流的结构。细胞核与染色体的研究历来是经典细胞学的重点,也是细胞遗传学的核心部分。

4. 基因组及基因表达的研究

生物全套基因组中基因的数量、位置、序列组成如何?细胞内的基因组是如何在时间与空间上有序表达的?这些都是人类急需了解掌握的生物奥秘。包括人类在内的许多生物的基因组计划研究启动。

细胞结构与生命活动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无法比拟的。现代细胞生物学的核心课题之一就是研究生物基因组、基因表达及其调控。诸如基因表达的产物——主要是结构蛋白与核酸、脂质、多糖及其复合物,它们如何逐级装配成能行使生命活动的基本结构体系及各种细胞器?这种自组装过程的调控程序与调控机制是什么?它们是如何调节细胞最重要的生命活动过程的?诸如细胞的增殖、分化、衰老与凋亡等等。这些问题将构成 21 世纪极富挑战性的领域。它是细胞生物学、遗传学与发育生物学、结构生物学相结合的最热门的课题之一。

5. 细胞增殖及其调控

一切动植物的生长与发育都是通过细胞的增殖与分化来实现的。研究细胞增殖的基本规律及其调控机制不仅是控制生物生长与发育的基础,而且是研究癌变发生及逆转的重要途径。目前国际上研究细胞增殖的调控主要从两方面进行:一是从环境中与有机体中寻找控制细胞增殖的因子,以及阐明它们的作用机制。各种生长因子的发现及其作用机制的揭示是近年在这一领域中重要的进展。二是寻找控制细胞增殖的关键性基因,并通过调节基因产物来控制细胞的增殖。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。

6. 细胞分化及其调控

细胞分化是生物个体产生稳定性组织差异的过程。一个受精卵通过分裂与分化如何发育为复杂的有机体,是生命科学中引人入胜的课题之一。细胞“全能性”的揭示,使人们认识到可以控制细胞的分化,而且可能将已分化的细胞进行“去分化”,并使其分裂与再分化,这为控制生物的生长发育展示了诱人的前景。近代生物科学的发展,尤其是分子生物学技术的建立已为细胞分化机制的研究奠定了良好的基础。细胞分化的研究已越来越显示出其重要性,也是细胞生物学、发育生物学与遗传学的重要会合点。近年,细胞分化及其调控机制的研究,主要集中在编码特异蛋白质基因的选择性表达规律及其调控方面。

7. 细胞的衰老与凋亡

细胞衰老、凋亡对于维持生物体的正常功能是极其重要的。

细胞衰老的研究是研究人与动植物寿命的基础。细胞总体的衰老导致个体的衰老,但细胞的衰老与有机体的衰老又是不同的概念。细胞的衰老是必然规律。人们总是希望通过对细胞衰老因素与因子的研究延长细胞的寿命。近年人们力图寻找细胞中的“衰老基因”及其信号转导等。

细胞凋亡的研究是近年生命科学中发展起来的热点课题。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。细胞凋亡是受外环境多种信号刺激,由基因调控的“主动自然”死亡,在细胞增殖、分化及多种病理过程中具有重要互补作用。细胞凋亡可能是生物正常生理发育与病理过程中的重要平衡因素。对于细胞衰老和凋亡的机理还有许多未解之谜,该领域的研究已经成为 21 世纪细胞生物学领域中的热点之一。

8. 细胞工程

细胞工程是细胞生物学与遗传学的交叉领域,这种改造细胞的技术是生物工程技术的重要组成部分。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。

细胞工程能用人工方法使不同种细胞的基因或基因组重组到杂交细胞中,或者使基因与基因组由一种细胞转移到另一种细胞中,并使越过种的障碍的基因转移成为可能,由此人们开始探索人工创造新的遗传型细胞的尝试。动植物体细胞的杂交试验一直是细胞工程中最活跃的领域。通过动物体细胞杂交而获得单克隆抗体技术的建立,是细胞工程中最富成果性的工作范例。近年在世界范围兴起的用哺乳动物体细胞克隆而获得无性繁殖胚胎与个体,是细胞工程最具创新的进展之一。

9. 细胞信号转导的研究

细胞信号转导的研究与生命科学中的许多重要问题密切相关,它已成为了解错综复杂的生命现象不可缺少的内容并成为生命科学多领域、多层次的纽带细胞信号转导的研究,它了解生命本质与细胞基本生命活动有重要理论意义。

10. 细胞结构体系的装配

生物大分子如何逐级装配并最终形成生物赖以进行生命活动的细胞结构体系?这是当前生命科学面临的最基本的问题之一。这一课题不仅是揭示细胞生命本质与奥妙的重要组成部分,而且也是研究细胞结构与功能在方法学上的新思考。大分子能逐级自装配成能行使生命功能的基本细胞体系,本身就是引人入胜的重大问题。在分子水平上研究与解释生命的现象与本质固然十分重要,但细胞结构体系的自装配与去装配动态过程不能简单归属于分子水平的活动,尚需在更高结构层次上进行细致的工作。

事实上,当前细胞生物学研究的范畴远不止上述的内容,还有很多方面诸如细胞外基质、蛋白质合成、染色体 DNA 与蛋白质相互作用关系、DNA 的损伤与修复、分选与跨膜定向运输、真核细胞起源与进化、细胞社会学与细胞免疫学等研究不仅对细胞基本生命活动规律的认识很重要,近年也在迅速的发展。

四、细胞生物学发展简史

1. 细胞的发现和细胞学说的建立

细胞的发现和显微镜的发明是分不开的。第一台复式显微镜一般认为是由荷兰的两位眼镜制造者詹森(Z. Janssen 和 H. Janssen)发明的。其后,英国人胡克(Robert Hooke)1665年在他发表的《Micrographia》(《显微图谱》)中首次描写了细胞的存在。他用自制的显微镜观察了软木(栎树皮)的薄片薄切片,发现软木是由许多小室构成的,并将这些小室称为细胞(cell,原意小室),实际他所看到的是软木组织中死细胞的细胞壁。此后不久,荷兰学者列文虎克(A. V. Leeuwenhoek)用设计较好的显微镜,观察了许多动植物的活细胞与原生动物,并于1674年在观察鱼的红细胞时描述了细胞核的结构。大约与此同时,意大利的Malpighi与英国的Grew注意到了植物细胞中细胞壁与细胞质的区别。此后对细胞观察的资料不断增加,积累了较丰富的材料,学者们陆续在不同的生物体中重复看到了细胞、细胞核,并在原生动物中看到了细胞内容物。例如1831年布朗(R. Brown)在兰科植物叶片表皮细胞中发现了细胞核;1835年迪雅尔丹(E. Dujardin)在低等动物根足虫和多孔虫的细胞内发现了黏稠透明物质,称为“肉样质”等。然而在长达170多年的历史中,对细胞的知识以及它与有机体的关系,人们并没有进行科学的概括,也没有上升到具有普遍指导意义的理论高度。

100多年间,在早期显微镜工作者累积大量观察资料的基础上,终于由德国植物学家施莱登(M. J. Schleiden)和动物学家施旺(T. Schwann)最后作了结论。1838年,德国植物学家施莱登(M. J. Schleiden)发表了《植物发生论》,指出细胞是构成植物的基本单位。1839年,德国动物学家施旺(M. J. Schwann)发表了他的《关于动植物的结构和生长的一致性的显微研究》论文,指出动植物都是细胞的集合体。施旺和施莱登两人共同提出:一切植物、动物都是由细胞组成的,细胞是一切动植物的基本单位,这就是著名的“细胞学说”(cell theory)。细胞学说是最初的一般生物学概括之一,使细胞及其功能有了一个较为明确的定义,宣告了著名的“细胞学说”基本原则的建立,对现代生物学的发展具有重要的意义。恩格斯把细胞学说、能量转化与守恒定律和达尔文进化论并列为19世纪自然科学的“三大发现”,因为它大大推进了人类对整个自然界的认识,有力地促进了自然科学和哲学的进步。

“细胞学说”提出后的十几年中,即迅速被推广到许多领域的研究,对当时生物学的发展起了巨大的促进和指导作用。这一学说本身也迅速得到充实、发展而日臻完善。如Sichold等通过对原生动物的研究证明,不仅动植物,而且原生动物也是由细胞组成的,它是只含一个细胞的动物,它能独立地进行全部生命活动;并先后证明精子和卵在组织学上也是一种细胞。Albert Kolliker通过对胚胎学的研究,证明了生物个体发育的过程就是细胞不断繁殖和分化的连续过程。施莱登和施旺在不少细节上的谬误则被纠正。如施莱登曾认为,细胞的繁殖是新细胞在老细胞的核中产生,通过细胞崩解而完成的。这种看法到1840年即被一系列学者的研究所修正,认识到细胞的繁殖是通过某种形式的“分裂”而完成的,尤其是德国医生和病理学家魏尔肖(R. Virchow)1858年指出,“细胞只能来自细胞”,正如“动物只能来自动物,植物只能来自植物”一样。此外,他还提出机体的一切病理表现都是基于细胞的损伤。魏尔肖关于细胞来自细胞的观点,进一步指明了细胞作为一个相对独立的生命活动基本单位的性质,通常被承认是对细胞学说的一个重要补充。因此,有些人建议细胞学说应当

算是在 1858 年才最后完成的。

细胞学说的提出对生物学的发展具有重大的意义。恩格斯说：“有了这个发现，有机的有生命的自然产物的研究——比较解剖学、生理学和胚胎学——才获得了巩固的基础”。人们通常称 1838~1839 年施旺和施莱登确立的细胞学说，1859 年达尔文确立的进化论和 1866 年孟德尔确立的遗传学为现代生物学的三大基石，而实际上，可以说细胞学说又是后两者的“基石”。

2. 细胞学的经典时期

细胞学说建立后，很自然地掀起了对多种细胞进行广泛的观察与描述的高潮，各主要的细胞器和细胞分裂活动被发现，构成了细胞学的经典时期，主要是指 19 世纪的最后 25 年。

1840 年普金耶(Pukinje)和 1846 年冯·莫尔(Von Mohl)首次将动物、植物细胞的内含物称为“原生质”(protoplasm)。1861 年舒尔策(Max Schultze)提出了原生质理论，认为有机体的组织单位是一小团原生质，这种物质在一般有机体中是相似的。1880 年 Hanstein 提出“原生质体”(protoplast)的概念，因此细胞的最后概念就变成由细胞膜包围的一团原生质，分化为细胞核与细胞质。这一名词显然比 cell(细胞，小室)更确切了。但由于 cell 一词已经通行，所以就沿用下来。然而，这一重要的基本概念的深化，使人们对细胞的研究展现出新的面貌。

1841 年 Remak 发现鸡胚血细胞的直接分裂，其后 Flemming 在动物细胞中，Strasburger 在植物细胞中发现有丝分裂(mitosis)，并证实有丝分裂的实质是核内丝状物(染色体)的形成及其向两个子细胞的平均分配。Van Beneden(1883 年)和 Strasburger(1886 年)分别在动物与植物细胞中发现减数分裂，至此发现了细胞分裂的主要类型。

此后，大家的注意力又转向了细胞质。这一时期，随着显微镜原理和装置的重大发展，显微镜的分辨能力大为提高，并发明了石蜡切片方法和若干重要的染色方法，继而各种细胞器相继被发现。如 1883 年 Van Beneden 和 Boveri 发现中心体，1894 年 Altmann 发现线粒体，Golgi 发现了高尔基体。由于上述的发现，人们对细胞的基本认识大为丰富起来。这一时期的研究方法，主要是显微镜下形态的描述。因此，也叫作细胞学发展的显微水平时期。

3. 实验细胞学的发展

1876 年 O. Hertwig 发现受精后两个细胞核合并的现象。1892 年在《细胞和组织》一书中，他提出生物学的基础在于研究细胞的特性、结构和机能，以细胞为基础，对所有生物学现象作一般性综合，从而使细胞学成为生物科学的一个独立分支。同时，由于他采用实验方法研究海胆和蛔虫卵发育中的核质关系，实际上创立了实验细胞学。此后，人们广泛应用实验的手段与分析的方法来研究细胞学中的一些根本问题，为细胞学的研究开辟了一些新的方向与领域，并与其他生物科学结合形成一些重要的分支。特别是在后期，由于体外培养技术的应用使实验细胞学得到迅速的发展。

(1)细胞遗传学的发展 1876 年 O. Hertwig 发现了动物的受精现象。1883 年 Van Beneden 发现了蛔虫的卵和精子的染色体只有体细胞的一半。1888 年 Strasburger、1893 年 Overton 等在植物体也发现受精现象，并证明生殖细胞的染色体也比体细胞少一半。1900 年，孟德尔在 34 年前发表的遗传法则被重新发现。1905 年 Wilson 发现性别与染色体的关系，魏斯曼(Weissman)推测遗传单位有序地排列在染色体上。在这些理论基础上，德国的

Borveri 同美国的 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)做了大量的实验遗传学工作,证明基因是决定遗传性状的基本单位,而且直线排列在染色体上,建立了基因学说。以上这些大师的工作使细胞学与遗传学结合起来,奠定了细胞遗传学的基础。

细胞遗传学主要从细胞学角度,特别是从染色体的结构和功能,以及染色体和其他细胞器的关系来研究遗传现象,阐明遗传和变异的机制。其核心就是染色体—基因学说。直至现代生物学的崛起,特别是细胞生物学与分子遗传学学科的建立,细胞遗传学的研究主题始终沿着染色体结构与基因关系这一主轴前进。但染色体和基因的概念与研究内容已发生了根本的变化,基因在染色体上的定位、人工染色体与染色体工程、由基因人工诱变与点突变、基因剔除与负显性突变等等层出不穷的技术的发展,可以认为已把细胞遗传学的研究推向新的高度。染色体结构功能与基因表达关系的研究,在今后相当长时间内仍是主题。

(2)细胞生理学的研究 19 世纪末叶以来,对活细胞的细胞质流动、变形运动、纤毛与鞭毛运动和肌肉收缩等方面进行了研究。其后随着生理学技术的发展,在细胞膜及其通透性、细胞的应激性与神经传导等方面开展了大量研究。

1909 年 Harrison 和 Carrel 创立了组织培养技术,为研究细胞生理学开辟了一条重要途径。1943 年 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,以及酶在各细胞器中的定位起了很大的作用。

细胞生理学主要是研究细胞对其周围环境的反应,细胞生长与繁殖的机制,细胞从环境中摄取营养的能力,机体代谢功能与其复制方法,细胞的兴奋性、收缩性、分泌和细胞活动的其他表现机制,生物膜的主动运输和能量传递与生物电等。随着现代生物学的快速发展,细胞生理学这一分支学科似乎在逐渐地淡化,但其研究内容却在不断延伸,物质跨膜运输与分选、信号跨膜转导与细胞内信号传递等已成为当前细胞生物学的重要热点。也可认为这是细胞生理学研究与其他学科交融发展的结果。

(3)细胞化学 早期对生物体化学成分和基本生化反应的研究,是脱离细胞的形态结构而进行的。1924 年福尔根(Feulgen)等首先用 Feulgen 反应法专门作为脱氧核糖核酸(DNA)的定性方法。此后 1940 年 Brachet 用甲基绿—派洛宁染色方法来测定细胞中的 DNA 与 RNA。1936 和 1940 年 Caspersen 用紫外光显微分光光度法测定 DNA 在细胞中的含量,并认为蛋白质的合成可能与 RNA 有关。细胞组分分离技术、放射自显影技术和超微量分析等方法的广泛运用,对细胞内核酸与蛋白质的代谢作用研究也有很大的促进作用。细胞化学这一分支学科一直保持着强劲的发展趋势,尤其在近 20 年,由显微分光光度计到流式分光光度检测技术,由放射自显影到分子定位杂交技术,由免疫荧光与免疫胶体金技术到激光共焦点扫描显微镜技术等,使细胞成分,特别是核酸与蛋白质的定性、定位、定量以及动态变化研究达到空前的精确性与专一性。上述实验细胞学分支学科并没有停步不前,其内容与内涵也在不断地发展与演变,直至现在还是细胞生物学的重要组成部分。除上述细胞学的分支外,细胞生物化学、细胞病理学、微生物细胞学与原生动细胞学等也得到了相应的发展。

4. 细胞学发展的亚显微水平时期

从 20 世纪 30 年代开始,细胞学逐渐进入发展的新时期。细胞学的发展与电子显微镜