



教育部高职高专规划教材

细胞生物学基础

员冬梅 主编

李晓文 主审



化学工业出版社
教材出版中心

教育部高职高专规划教材

细胞生物学基础

员冬梅 主编

李晓文 主审



化学工业出版社
教材出版中心

· 北京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

细胞生物学基础/员冬梅主编. —北京: 化学工业出版社, 2006. 3

教育部高职高专规划教材

ISBN 7-5025-8414-5

I. 细… II. 员… III. 细胞生物学-高等学校: 技术学院-教材 IV. Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 024141 号

教育部高职高专规划教材

细胞生物学基础

员冬梅 主编

李晓文 主审

责任编辑: 陈有华 蔡洪伟

文字编辑: 周 侗

责任校对: 洪雅姝

封面设计: 于 兵

*

化学工业出版社 出版发行

教材出版中心

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

购书咨询: (010)64982530

(010)64918013

购书传真: (010)64982630

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销

北京永鑫印刷有限责任公司印刷

三河市东柳装订厂装订

开本 787mm×1092mm 1/16 印张 11 字数 245 千字

2006 年 5 月第 1 版 2006 年 5 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-8414-5

定 价: 18.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

生物技术类专业规划教材编审委员会

主任委员：王红云

副主任委员：张义明 杨百梅 赵玉奇 陈改荣 于文国

委员：（按姓氏汉语拼音排序）

卞进发	蔡庄红	陈改荣	陈剑虹	程小冬
高 平	高兴盛	胡本高	焦明哲	李文典
李晓华	梁传伟	刘书志	罗建成	盛成乐
孙祎敏	王世娟	杨百梅	杨艳芳	于文国
员冬梅	藏 晋	张苏勤	周凤霞	

内 容 提 要

本书以真核细胞的结构与功能为主线,从细胞的显微、亚显微和分子水平三个结构层次上系统地阐述了现代细胞生物学的基本知识,突出了高职高专教材“必需、够用”的特性。全书共分十一章:绪论,细胞基本知识概要,细胞膜与细胞表面,细胞质基质与细胞内膜系统,线粒体和叶绿体,细胞核,核糖体,细胞骨架,细胞增殖及其调控,细胞分化、衰老与凋亡,细胞工程简介。每章前提出学习目标,章后出示思考题,以便学生理解和掌握。全书内容新颖,突出“基础”,重视学科前沿,注重理论联系实际,文字简明扼要,深入浅出,图文并茂,可读性强。

本书可供高职高专生物技术类各专业以及农林院校、医学院校专科学生使用,也可供相关科研工作人员参考。

出版说明

高职高专教材建设工作是整个高职高专教学工作中的重要组成部分。改革开放以来,在各级教育行政部门、有关学校和出版社的共同努力下,各地先后出版了一些高职高专教育教材。但从整体上看,具有高职高专教育特色的教材极其匮乏,不少院校尚在借用本科或中专教材,教材建设落后于高职高专教育的发展需要。为此,1999年教育部组织制定了《高职高专教育专门课程基本要求》(以下简称《基本要求》)和《高职高专教育专业人才培养目标及规格》(以下简称《培养规格》),通过推荐、招标及遴选,组织了一批学术水平高、教学经验丰富、实践能力强的教师,成立了“教育部高职高专规划教材”编写队伍,并在有关出版社的积极配合下,推出一批“教育部高职高专规划教材”。

“教育部高职高专规划教材”计划出版500种,用5年左右时间完成。这500种教材中,专门课(专业基础课、专业理论与专业能力课)教材将占很高的比例。专门课教材建设在很大程度上影响着高职高专教学质量。专门课教材是按照《培养规格》的要求,在对有关专业的人才培养模式和教学内容体系改革进行充分调查研究和论证的基础上,充分汲取高职、高专和成人高等学校在探索培养技术应用型专门人才方面取得的成功经验和教学成果编写而成的。这套教材充分体现了高等职业教育的应用特色和能力本位,调整了新世纪人才必须具备的文化基础和技术基础,突出了人才的创新素质和创新能力的培养。在有关课程开发委员会组织下,专门课教材建设得到了举办高职高专教育的广大院校的积极支持。我们计划先用2~3年的时间,在继承原有高职高专和成人高等学校教材建设成果的基础上,充分汲取近几年来各类学校在探索培养技术应用型专门人才方面取得的成功经验,解决新形势下高职高专教育教材的有无问题;然后再用2~3年的时间,在《新世纪高职高专教育人才培养模式和教学内容体系改革与建设项目计划》立项研究的基础上,通过研究、改革和建设,推出一大批教育部高职高专规划教材,从而形成优化配套的高职高专教育教材体系。

本套教材适用于各级各类举办高职高专教育的院校使用。希望各用书学校积极选用这批经过系统论证、严格审查、正式出版的规划教材,并组织本校教师以对事业的责任感对教材教学开展研究工作,不断推动规划教材建设工作的发展与提高。

教育部高等教育司

2001年4月3日

前 言

细胞生物学是研究细胞生命活动规律的科学,是生命科学的重要基础学科。本学科自19世纪60年代建立以来,在细胞显微、亚显微、分子水平三个结构层次上研究细胞的结构和功能,揭示生命奥秘并取得了一系列突破性进展,已成为现代生命科学发展的主要支柱之一。细胞生物学不仅是遗传学、生物学、生物化学、分子生物学等研究的重要手段,而且与农业、林业、医药业的发展也有着密不可分的关系,它在解决人类所面临的重大问题,促进经济和社会的发展中发挥着重要的作用。

《细胞生物学基础》是高职高专院校生物技术类专业的基础课,是生物技术及应用、生物实验技术专业的核心课程。其重点是介绍细胞生物学的基本知识及应用,为后续课程的学习奠定基础。但是,目前中国出版的细胞生物学教材多是供综合大学、农林院校、医学院校的本科生和研究生使用,尚缺乏高职高专院校配套使用的教材。随着高职高专生物技术、生物制药、食品工程及相关专业的迅猛发展,与之相适应的高职高专教材建设已迫在眉睫,为此,我们组织从事本专业教学和科研的工作人员,经过一定的研究与探索,并借鉴国内外相关科研成果,编写了这本教材,以适应相关专业的教学需要。

本教材以教育部《关于加强高职高专教育人才培养工作的意见》和《关于加强高职高专教育教材建设的若干意见》的精神为指导,依据高职高专生物技术类各专业人才培养目标的要求,以应用为主旨,坚持“必需、够用”的原则,编写中力求简明扼要、内容新颖、图文并茂,既重视基础性和科学性,又适应高职高专发展方向,具有以下特点。

1. 本教材在内容取舍上进行了精心的选择,突出“基础、必需、够用”,注意与生物技术类各专业相关课程的衔接,并兼顾学生的可持续发展。凡标有“*”的为选学内容。
2. 本教材以真核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,由表及里、由结构到功能,按自然的内在联系和学生的认知规律编写。
3. 各章对细胞的主要结构与功能的阐述,由浅入深。一般由显微、亚显微到分子水平,分层次进行介绍,并尽量联系学科的前沿,介绍较先进的科学理论。
4. 注重理论联系实际,突出细胞生物学知识在工农业生产及实际生活中的应用。
5. 每章章前设有“学习目标”,章后有针对关键性问题提出具有启发性的思考题,以引导学生掌握重点知识,提高分析能力。
6. 注意可读性,文字简明扼要,深入浅出,图文并茂。
7. 编写内容力求创新,重视学科发展动态,采用“相关链接”的方式增添课外阅读资料,拓展知识层面。

本教材可供高职高专生物技术类专业以及农林院校、医学院校专科学使用,同时也可作为相关领域科研工作人员的参考书。

本教材第一章、第四章、第五章、第七章由三门峡职业技术学院员冬梅编写;第二章、第三章由石家庄职业技术学院郭英编写;第六章、第八章由漯河职业技术学院徐启红编写;第九章、第十章由安徽化工学校江霞编写;第十一章由三门峡职业技术学院梁红艳

编写。在本书编写过程中，曾得到有关院校领导和专家的大力支持和帮助，郑州大学李晓文教授对本书进行了认真的审核，并提出许多宝贵的建议，在此一并表示衷心的感谢。同时，对本书参考文献的所有作者表示衷心的感谢。

由于水平有限，不当之处在所难免，恳请广大读者和专家批评指正。

编者

2006 年 1 月

目 录

第一章 绪论	1
一、细胞生物学的研究对象、内容和任务	1
二、细胞生物学发展简史	2
三、细胞生物学在生命科学中的地位和作用	5
思考题	6
第二章 细胞基本知识概要	7
第一节 细胞的基本概念	7
一、细胞是生命活动的基本单位	7
二、细胞的基本共性	8
三、细胞的大小和形态	8
四、细胞的一般结构和化学成分	9
第二节 原核细胞与真核细胞	9
一、原核细胞	9
二、真核细胞	11
三、原核细胞与真核细胞的区别	13
第三节 非细胞形态的生命体——病毒	13
一、病毒的形态、结构和类型	13
二、病毒的增殖过程	14
三、病毒的进化地位	15
思考题	15
第三章 细胞膜与细胞表面	16
第一节 细胞膜	16
一、细胞膜的组成成分	16
二、细胞膜的结构	17
三、细胞膜的特性	18
四、细胞膜的功能	21
第二节 细胞表面结构	21
一、细胞外被	21
二、细胞表面的特化结构	22
第三节 细胞连接	23
一、封闭连接	24
二、锚定连接	24
三、通讯连接	26
第四节 物质的跨膜运输和信号传递	28

一、物质的跨膜运输	28
二、细胞通讯与信号传递	31
思考题	33
第四章 细胞质基质与细胞内膜系统	35
第一节 细胞质基质	35
一、细胞质基质的概念和组成	35
二、细胞质基质的功能	36
第二节 内质网	37
一、内质网的形态结构和类型	37
二、内质网的功能	39
第三节 高尔基体	44
一、高尔基体的形态结构	44
二、高尔基体的化学组成	46
三、高尔基体的功能	46
第四节 溶酶体	49
一、溶酶体的形态结构及类型	49
二、溶酶体的功能	50
第五节 过氧化物酶体	53
一、过氧化物酶体的结构	53
二、过氧化物酶体的功能	54
三、过氧化物酶体与溶酶体的区别	54
思考题	55
第五章 线粒体和叶绿体	56
第一节 线粒体	56
一、线粒体的形态结构	56
二、线粒体的化学组成及酶的定位	58
三、线粒体的功能	59
四、线粒体的半自主性和增殖	66
第二节 叶绿体	67
一、叶绿体的形状、大小和分布	67
二、叶绿体的结构和化学组成	68
三、叶绿体的功能	70
思考题	75
第六章 细胞核	76
第一节 核被膜与核孔复合体	77
一、核被膜	77
二、核孔复合体	78
第二节 染色质与染色体	80
一、染色质的组成	81

二、染色质的基本结构单位——核小体	83
三、染色质和染色体的关系	83
四、染色体的形态、结构与类型	85
五、巨大染色体	86
第三节 核仁	89
一、核仁的超微结构	89
二、核仁的功能	90
第四节 核基质	92
一、核基质的形态	92
二、化学组成	92
三、核基质的功能	92
思考题	93
第七章 核糖体	94
第一节 核糖体的类型及结构	94
一、核糖体的形态、数目与分布	94
二、核糖体的基本类型与成分	95
三、核糖体的结构	96
第二节 核糖体与蛋白质的生物合成	97
一、mRNA 与遗传密码	97
二、tRNA 与氨基酸转运	97
三、蛋白质的生物合成过程	98
思考题	100
第八章 细胞骨架	101
第一节 细胞膜骨架	101
一、红细胞的生物学特性	102
二、红细胞质膜蛋白与膜骨架	103
三、膜骨架存在的普遍性	104
第二节 细胞质骨架	104
一、微丝	104
二、微管	109
三、中间纤维	113
第三节 细胞核骨架	115
一、核基质	115
二、染色体骨架	115
三、核纤层	115
思考题	116
第九章 细胞增殖及其调控	118
第一节 细胞周期与细胞分裂	118
一、细胞周期	118

二、有丝分裂·····	122
三、减数分裂·····	125
第二节 细胞增殖的调控·····	128
一、周期蛋白·····	129
二、CDK 激酶与 CDK 激酶抑制物·····	129
三、细胞周期运转调控·····	129
思考题·····	131
第十章 细胞分化、衰老与凋亡 ·····	132
第一节 细胞分化·····	132
一、细胞分化的基本概念·····	132
二、细胞分化的机理·····	134
三、影响细胞分化的因素·····	136
四、癌细胞的生物学特征及其发生·····	138
第二节 细胞衰老·····	140
一、Hayflick 界限·····	141
二、衰老细胞的特征·····	141
三、细胞衰老的分子机制·····	142
四、个体衰老与细胞衰老的关系·····	145
第三节 细胞凋亡·····	145
一、细胞凋亡的概念与其生物学意义·····	145
二、细胞凋亡的形态学和生物化学特征·····	146
三、细胞凋亡的分子机制·····	148
四、植物细胞的凋亡·····	149
五、细胞凋亡与衰老·····	149
思考题·····	150
*第十一章 细胞工程简介 ·····	151
第一节 细胞工程的基本概念·····	151
第二节 细胞工程的理论与实践·····	151
一、细胞培养·····	151
二、细胞融合·····	154
三、染色体工程·····	157
四、胚胎工程·····	158
五、核移植与重组技术·····	159
思考题·····	160
参考文献 ·····	161

第一章 绪 论

【学习目标】

了解细胞生物学的研究对象、研究内容与现状、学科体系的产生与发展以及细胞生物学与其他学科的关系。

一、细胞生物学的研究对象、内容和任务

1. 细胞生物学的研究对象和内容

细胞生物学 (cell biology) 是研究细胞生命活动基本规律的科学,是现代生命科学的基础学科之一,其研究对象是细胞。

细胞 (cell) 是除病毒以外的所有生物体的结构和功能的基本单位。过去对细胞的研究,主要是对细胞的形态结构、生理功能及其生活史方面进行的研究,称为细胞学 (cytology),其核心是从显微和亚显微两个结构层次研究细胞的结构与功能。随着科学技术的发展以及一些现代物理学、化学、实验生物学技术应用于细胞学的研究,尤其是分子生物学的兴起,使细胞学的研究不断深入、更新与拓展。其研究水平已从显微、亚显微水平深入到分子水平,研究内容已由对细胞结构和功能的描述,发展到从分子水平上探索细胞的结构与生命活动以及细胞与环境之间的相互关系。因此,细胞学已发展成为细胞水平的生物学——细胞生物学。近年来,由于分子生物学研究技术的引入、渗透,使细胞生物学在分子水平上的研究工作取得了深入的进展,因而,当今细胞生物学的研究重点和发展方向是细胞分子生物学。

概括地说,细胞生物学是以细胞为研究对象,应用现代物理学、化学、实验生物学、生物化学及分子生物学的技术和方法,从细胞整体水平、亚显微水平和分子水平三个层次上研究细胞的结构及其生命活动规律的科学。其研究内容包括细胞各部分的结构和功能,细胞增殖、分化、衰老与凋亡,细胞信号传递,真核细胞基因表达与调控,细胞起源与进化等。研究的目的在于阐明细胞各种生命活动的现象和本质,而且还要利用和控制其活动现象和规律,为生产实践服务,造福于人类和社会。

2. 细胞生物学的研究任务

细胞生物学的研究任务是将细胞整体水平、亚显微水平和分子水平三个层次的研究有机地结合起来,以动态的观点考察细胞及细胞器的结构和功能,全面而深入地解读细胞的各项生命活动。

在理论研究方面,应采取分析与综合相结合的方法,在细胞显微、亚显微和分子结构三个不同层次上,把结构与功能统一起来进行研究。在形态方面,不仅要描述细胞的显微结构,而且要用新的工具和方法,观察与分析细胞内部的亚显微结构、分子结构以及各种结构之间的变化过程,进而阐明细胞生命活动的结构基础;在功能方面,不仅要研究细胞

内各部分的化学组成和新陈代谢的动态, 而且还要研究它们之间的关系和相互作用, 进而揭示细胞和生物有机体的生长、分裂、分化、运动、衰老与死亡、遗传与变异, 以及信号的传导等生命活动的现象和规律。

在实践应用方面, 要重视对实际问题的研究。当今蓬勃发展的生物技术就是以细胞生物学为基础的。生物技术包括细胞工程、基因工程、酶工程、发酵工程和蛋白质工程等。细胞工程是指应用细胞生物学和分子生物学的原理和方法, 通过某种工程学手段, 在细胞水平或亚细胞水平上, 按照人们的意愿来改变细胞内的遗传物质或获得细胞产品的一门科学技术。细胞工程的目的就是创造新品系, 从细胞中分离提取人们所需要的生物化工产品或应用于其他未知领域。用细胞工程生产的一系列产品, 如胰岛素、生长素、干扰素等已经产生巨大的经济效益和社会效益。利用细胞融合或细胞杂交技术可产生某种单克隆抗体或因子, 可用于一些疾病的早期诊断和治疗。肿瘤是医学上的重大问题, 也是细胞生物学的重要研究课题。近年来对细胞癌变的研究, 推动了对正常细胞基因调控机理的阐明, 从而加速对癌细胞本质的认识, 将为进一步控制癌细胞的生长提供根本性的防治措施。可见, 细胞生物学的进一步研究以及生物技术的开发和产业化发展, 将为发展生命科学, 解决医药、保健、农业、食品以及环境等方面的实际问题做出更大的贡献。

二、细胞生物学发展简史

细胞生物学是随着科学技术和实验手段的进步逐渐形成和发展起来的。其发展过程大致可以划分为以下四个主要的阶段。

1. 细胞的发现和细胞学说的建立

16 世纪末~19 世纪 30 年代, 是细胞发现和细胞知识的积累阶段。细胞的发现和显微镜的发明是分不开的。1590 年荷兰眼镜制造商詹森 (H. Janssen 和 Z. Janssen) 制作了第一台复式显微镜, 尽管其放大倍数不超过 10 倍, 但具有划时代的意义。1665 年英国人胡克 (Robert Hooke) 用自己设计与制造的显微镜 (放大倍数为 40~140 倍) 观察了软木 (栎树皮) 的薄片, 第一次描述了植物细胞的构造, 并首次用拉丁文 *cellar* (小室) 这个词来称呼他所看到的类似蜂巢的极小的封闭状小室。实际上他所观察到的只是软木组织中死细胞的细胞壁。这是人类第一次看到细胞轮廓, 人们对生物体形态的认识首次进入了细胞这个微观世界。此后不久, 荷兰学者列文虎克 (A. van Leeuwenhoek) 用自制的高倍显微镜, 先后观察了池塘水中的原生动物、动物的精子, 并于 1675 年在蛙鱼的血液发现了红细胞, 1683 年在牙垢中看到了细菌, 成为第一个看到活细胞的人。1831 年布朗 (Robert Brown) 在兰科植物的叶片表皮细胞中发现了细胞核。1835 年迪雅尔丹 (E. Bujardin) 在低等动物根足虫和多孔虫的细胞内首次发现了内含物, 称为“肉样质”。1836 年瓦朗丁 (Valentin) 在结缔组织细胞核内发现了核仁。至此, 细胞的基本结构均被发现。

在 19 世纪以前, 许多学者都致力于细胞显微结构的研究, 从事形态上的描述, 而对各种有机体中出现细胞的意义一直没有做出理论分析。直到 19 世纪 30 年代 (1838~1839 年) 德国植物学家施莱登 (Matthias Jacob Schleiden) 和动物学家施旺 (Theodar Schwann) 对此做出了最后结论, 首次提出了“细胞学说” (cell theory)。他们明确地指出: 细胞是有机体, 整个动物、植物这些有机体都是细胞的集合体, 它们按照一定的规律排列在动植物体内。即一切动物、植物均由细胞组成, 细胞是一切动植物的基本单位。

细胞学说从此为人们所公认。细胞学说的建立,不仅说明了生物界的统一性和共同起源,成为建立生物界进化发展学说的基础,而且也开辟了生物学研究的一个新时期,促使细胞学发展成为一门学科,并且渗透到生物科学的其他分支学科,成为一些学科的基础。因此,细胞学说的创立是细胞学发展史上的一个重要里程碑。恩格斯曾对细胞学说的建立给予了高度的评价,认为它是19世纪自然科学三大发现(细胞学说、达尔文的进化学说、能量转化与守恒定律)之一。

2. 细胞学发展的经典时期

19世纪30年代至20世纪初,细胞学得到了蓬勃的发展。其研究方法主要是显微镜下细胞形态的描述,研究的主要特点是应用生物固定和染色技术,在光学显微镜下观察细胞的形态结构和细胞的分裂活动。随着显微技术的改进、生物固定技术和染色技术的出现,细胞学得到了飞速的发展,原生质理论的提出、细胞分裂活动的研究以及重要细胞器的发现等,构成了细胞学发展的经典时期。

(1) 原生质理论的提出 1840年普金耶(Pukinje)、1846年冯莫尔(Von Mohl)分别在动物细胞和植物细胞中,也观察到了迪雅尔丹所看到的“肉样质”的东西,冯莫尔将其称为“原生质”(protoplasm)。1861年,舒尔策(Max Schultze)总结过去研究积累的资料,确定动物细胞中的“肉样质”和植物的原生质本质上是相同的,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年汉斯顿(J. von Hanstein)又提出“原生质体”(protoplast)的概念。因此,细胞的概念发生了变化,认为细胞是由细胞膜包围的一团原生质,分化为细胞核与细胞质。显然这一名词比原来意义的细胞(cell,小室)内涵更加确切,但是,由于“细胞”已被广泛接受,故一直沿用至今。然而,细胞概念的深化,使人们对细胞的研究展现出新的面貌。

(2) 细胞分裂活动的研究 1841年波兰人雷马克(R. Remak)发现鸡胚血细胞的直接分裂(无丝分裂),使细胞核在细胞分裂中的变化引起了研究者的注意。之后,德国病理学家魏尔啸(R. Virchow, 1855)提出了“一切细胞只能来自原来细胞”的著名论断。随后,弗莱明(Flemming)和施特拉斯布格(E. Strasburger)分别在动物和植物中发现并描述了有丝分裂,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。1883年范·贝内登(Van beneden)、1886年施特拉斯布格(E. Strasburger)又相继在动物和植物中发现了减数分裂。至此,细胞分裂的三种类型已经被发现。

(3) 重要细胞器的发现 19世纪末,人们在观察细胞分裂的同时,也较注意对细胞质的形态观察,相继观察到几种重要的细胞器。如1883年范·贝内登(Van beneden)和博费里(Boveri)发现了中心体;1894年阿尔特曼(Altmann)发现了线粒体;1898年高尔基(Golgi)发现了高尔基体等。由于上述诸多的发现,使人们对细胞结构的复杂性有了较为深入的理解。

3. 实验细胞学的发展时期

从20世纪初到中叶,为实验细胞学的发展时期。这一时期细胞学研究的特点是由对细胞形态结构的观察,深入到对其生理功能、生物化学、遗传发育机理的研究。研究方式是利用20世纪的新技术、新方法,采用了实验手段,使细胞学与相关学科相互渗透,从而逐渐形成一些分支学科,特别是这一阶段后期,由于体外培养技术的应用,使实验细胞

学得到迅速发展。

1841 年 Albert Kölliker 首先将细胞学说应用到胚胎方面的研究,证实精子也是一种细胞,是由睾丸中的细胞转化的。之后又将这一概念推广到卵细胞。1875 年 O. Hertwig 发现了卵的受精作用是两个原核的融合。1883 年 Van Beneden 发现配子细胞的染色体数为体细胞的一半。1887 年 A. Weismann 提出了所有有性生物中染色体数目一定作周期性减半的学说。同年 O. Hertwig 和 R. Hertwig 用实验的方法研究海胆卵的受精作用和蛔虫卵发育中的核质关系,将细胞学与实验胚胎学紧密结合起来,创立了实验细胞学。

在细胞与遗传方面,魏斯曼(A. Weismann, 1883)提出生殖细胞连续性理论,并用此来解释遗传性状的传递,认为遗传性状不是通过体细胞,而是通过性腺中的细胞传递的。这一学说对以后染色体遗传和基因学说的建立具有重要的意义。早在 1865 年孟德尔(Gregor Mendel)就发现了遗传的基本规律,但由于当时对性细胞中细胞学变化不甚了解,无法解释遗传因子的分离和自由组合规律,所以孟德尔的发现被忽视了,直到 1900 年才分别被 3 位从事植物杂交试验的工作者(H. de Vries, C. Correns, E. von Tschermak)再发现。随后,美国的萨顿(W. S. Sutton)和德国的博韦里(T. Boveri)于 1902 年提出了遗传的染色体学说,把染色体的行为同孟德尔的因子联系起来。1910 年摩尔根(T. H. 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,并于 1926 年出版了名著《基因论》。至此,细胞学已与遗传学紧密结合在一起,形成并发展了细胞遗传学。

此后,细胞学的研究与生命科学中的各分支学科相互交叉,成为所有实验生物学者,包括胚胎学、遗传学、生物化学、微生物学、病理学等学者共同的任务。这些学者充分利用物理学和化学的一些最新成就,使细胞形态学、细胞化学、生化细胞学及细胞生理学等的研究获得显著进展。在细胞化学和生化细胞学方面,1924 年孚尔根(Feulgen)首创了核染色反应,即 Feulgen 染色法,测定了细胞核内的 DNA。其后,1940 年布勒歇(Bracher)应用昂纳(Unna)染色液,测定了细胞中的 RNA。与此同时,卡斯帕尔森(Caspersson)用紫外光显微分光光度法测定细胞中 DNA 的含量。由于放射性自显影技术和超微量分析等方法的应用,极大地促进了细胞内核酸与蛋白质代谢作用的研究。在细胞生理学方面,本斯莱特等(Bensley 和 Hoerr, 1834)和克劳德(Clande, 1943)用高速离心机,将线粒体从细胞内分离出来,此后,对线粒体等细胞器的化学组成和生理功能的研究取得了很大的进展。可见,实验细胞学的研究大大促进了细胞学的发展,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。

从 20 世纪 30 年代开始,细胞学逐渐进入发展的新时期。由于电子显微镜技术的问世,使细胞形态的研究深入到亚显微水平,达到了空前的高潮。1933 年 Ruska 设计制造了第一台电子显微镜,其性能远远超过了光学显微镜。电子显微镜的分辨率由最初的 500nm 改进到现在的 0.1nm,放大倍率已达到几十万倍以上。从 20 世纪 40 年代以来,特别是 50 年代开始,许多学者应用电子显微镜揭示出惊人的细胞亚显微世界,发现了一些过去在光镜下看不见的细胞器及其结构,如内质网、溶酶体、核糖体;观察到各细胞器的精细结构,如叶绿体、线粒体、高尔基体;解决了许多悬而未决或争议的问题,如质膜的存在与否、高尔基体的形态结构问题等。同时在累积了大量细胞亚显微结构的资料之后,一些学者又侧重于对细胞功能及其复杂生命现象的探索。至此,对细胞的研究,已从早期

显微水平的形态描述,深入到电镜下亚显微水平结构的研究,进而将细胞结构和功能与其化生理相结合,加深与拓宽了细胞学的研究,促使细胞学向细胞生物学转变。

4. 细胞生物学的形成和发展

从20世纪60年代起,细胞学发展成为细胞生物学。细胞生物学是随着分子生物学的发展而兴起的。20世纪40年代,随着生物化学、微生物学与遗传学的相互渗透和结合,分子生物学开始萌芽。1941年比德尔(Beadle)和塔特姆(Tatum)提出了“一个基因一个酶”的理论。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。1953年沃森(Watson)和克里克(Crick)提出了DNA分子的双螺旋结构模型,奠定了分子生物学的基础。之后,科恩伯格(Kornberg, 1956)从大肠杆菌提取液中获得了DNA聚合酶,并成功地合成了DNA片段;梅塞尔森(Meselson, 1958)证明了DNA的“半保留复制”;克里克创立了“中心法则”(central dogma, 1957)等,这些成就对细胞生物学的形成和发展起了极为重要的作用。尤其是20世纪60年代以来,DNA遗传密码的破译、基因作用操纵子学说的提出、DNA重组技术和淋巴细胞杂交瘤技术的发明与应用,以及一批重要的生物大分子、大分子复合物和超分子体系(如受体、离子通道、间隙连接等)的三维结构陆续得到解析等新成就的不断涌现,促进了对细胞在分子水平上的研究,使细胞学的研究由细胞和亚细胞水平深入到分子水平,并将细胞的整体活动水平、亚细胞水平和分子水平三方面的研究有机地结合起来,以动态的观点来研究细胞的结构与功能,探索细胞的各种生命活动以及细胞与环境之间的相互关系,极大地扩展了传统细胞学的研究范围,使其发展为细胞水平的生物学,即细胞生物学。概括地说,细胞学主要是从显微和亚显微两个结构层次研究细胞的结构与功能,细胞生物学是在此基础上,发展到从分子水平上研究细胞的结构与生命活动。

20世纪60年代以来,细胞生物学在分子水平上的研究,逐渐获得了全方位的进展。如细胞膜结构与功能的研究,已知细胞器新功能的发现,活细胞内蛋白质的分选、折叠和定向运输,DNA的复制与转录、表达调控,细胞骨架,细胞周期的调控等研究均在分子水平上取得了迅速的进展。细胞分化、细胞衰老、细胞死亡等研究都在基因水平上取得了可喜的成就。另一方面基因工程技术也不断发展,如基因分离、重组、转基因以及基因治疗等。人类基因组计划(human genome project, HGP)也获得了突破性进展。2000年6月27日科学家公布完成人类基因组结构草图;2001年2月12日美国、英国、日本、法国、德国、中国科学家和美国Celera测序公司联合公布人类基因组图谱及分析结果。初步分析表明,人类基因组由 31.647×10^8 bp组成,共有3万~4万个基因,远小于原先10万个基因的估计。人类基因组研究的突破性进展,使全世界科学家为之振奋和鼓舞。

20世纪80年代以来,细胞生物学的主要发展方向是细胞的分子生物学(或称细胞分子生物学),即在分子水平上探索细胞的基本生命规律,把细胞看成是物质、能量、信息过程的结合,并在分子水平上深入探索其生命活动的规律。其中基因调控、信号转导、细胞分化和凋亡、肿瘤生物学等领域成为当前的主流研究内容。

三、细胞生物学在生命科学中的地位和作用

生物界绚丽多彩,复杂多样,生命体是多层次、非线性、多侧面的复杂结构体系。然而细胞是生物体的结构与生命活动的基本单位,有了细胞才有完整生命活动,对细胞的