



生物科学专业 **6+x** 简明教程系列

CELL BIOLOGY

细胞生物学

韩榕◎主编



科学出版社

生物科学专业“6+X”简明教程系列

细胞生物学

韩 榕 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书结合编者多年教学实践并参考吸收了近年来国内外优秀细胞生物学教材的精华及特点,由16位一线教师及专家编写而成。全书共包括13章,在内容上尽可能地反映学科的最新进展,编写简明扼要,形式更为新颖。为了帮助读者拓宽知识面,提高读者的学习效率,每章均有学习目的、相关研究技术、内容提要及复习思考题等内容。

本书可作为综合性院校及农、林、师范院校生命科学相关专业的本科生教材及考研参考用书,也可作为相关专业的教师、研究生和其他科研人员的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学/韩榕主编. —北京:科学出版社,2011.3
生物科学专业“6+X”简明教程系列
ISBN 978-7-03-030272-4

I. ①细… II. ①韩… 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(2011)第022097号

责任编辑:王国栋 李晶晶 / 责任校对:桂伟利
责任印制:张克忠 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011年3月第一版 开本:787×1092 1/16

2011年3月第一次印刷 印张:19 1/2

印数:1—5 000 字数:450 000

定价:39.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

细胞生物学是生命科学领域一门重要的专业基础课程。21 世纪以来,细胞生物学得到了更为迅猛的发展,并进一步体现了它与生物学其他学科之间的密切联系和交叉整合。由于这是一门还不够完善的学科,内容上还存在很多推理、假设等问题,因此知识点也较为抽象、复杂,难以理解。很多高校教师和学生,特别是地方高等院校师生希望有一本内容全面、又易教易学的教材,基于此目的我们编写了本书。

本书内容主要分为 13 章,总体上表现出以下五大特点:

(1) 充分体现出细胞生物学学科特点和规律,如细胞的结构(显微、亚显微、分子水平)和功能及二者之间的关系。

(2) 内容上既适合于“教”又适合于“学”,尤其是适合学生的学与记,力求简明而不失重点,全面但不繁复,既体现经典内容又展示出最新研究成果。

(3) 充分体现图文并茂、简明扼要的教材风格,符合现代年轻人的审美和阅读习惯。

(4) 插图精美,尽量引用国外原版教材插图。对于一些复杂的内容、过程,尽量减少繁琐的文字描述而替换以图表及提纲式的表达,使读者更易吸收。

(5) 每章之前有学习目的介绍,之后有内容提要及相关研究技术作为自学材料。此外,每章之后均附上了若干历年考研真题作为思考题,其目的在于进一步激发读者独立思考,深入探索。

本书第一章、第十二章由高丽美、李永锋编写,第二章由高惠仙、王瑞祥编写,第三章由吴立柱编写,第四章由张素巧、赵立群编写,第五章由时丽冉编写,第六章由张美萍编写,第七章由马晓丽编写,第八章由刘瑞祥编写,第九章由秦永燕编写,第十章、第十一章由康现江编写,第十三章由史宗勇编写,大纲审定及全书统稿和修改由韩榕教授完成。参加本书编写的作者均为长期在一线从事细胞生物学教学和科研的教师,他们具备扎实的专业基础知识和丰富的教学经验,每个成员之间勤奋团结、相互协作的精神,保障了本书的顺利完成。

本书编写过程中,科学出版社在文字核正、图片修订等方面提出了宝贵的修改意见,在此表示诚挚的谢意。细胞生物学仍是一门正在快速发展中的学科,因此本书的内容仍会存在一些不足之处,敬请各位专家及读者批评指正。

编 者
2011 年元月

目 录

前言

第一章 绪论	1
第一节 细胞生物学的研究内容	1
第二节 细胞生物学的发展简史	3
一、细胞的发现时期	3
二、细胞学说的建立	3
三、细胞学的经典时期	4
四、实验细胞学和细胞学分支时期	4
五、细胞生物学学科的形成	4
第三节 细胞生物学的研究进展及发展现状	4
复习思考题	6
第二章 细胞概述	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
第二节 细胞的分类及其特征	9
一、细胞的分类	9
二、细胞的形态大小	9
三、细胞形态结构与功能的关系	11
第三节 原核细胞	12
一、支原体	12
二、细菌细胞	13
三、古核细胞(古细菌)	15
第四节 真核细胞	17
一、真核细胞的基本结构体系	17
二、植物细胞与动物细胞的比较	18
三、原核细胞与真核细胞的比较	20
第五节 非细胞形态的生命有机体——病毒	22
一、病毒的基本知识	22

二、与人类健康密切相关的几种病毒	23
三、病毒在细胞内增殖(复制)	25
四、病毒与细胞在起源与进化中的关系	27
复习思考题	29

第三章 细胞膜与细胞表面

第一节 细胞膜与细胞表面特化结构	30
一、细胞膜的结构模型	30
二、细胞膜的化学组成	35
三、细胞膜的特性	41
四、细胞外被	44
五、膜骨架	47
六、细胞膜特化结构	48
七、细胞膜的功能	50
第二节 细胞连接	50
一、封闭连接	50
二、锚定连接	52
三、通信连接	55
四、细胞表面的黏着因子	59
第三节 细胞外基质	64
一、糖胺聚糖和蛋白聚糖	64
二、胶原	67
三、弹性蛋白	69
四、层粘连蛋白和纤连蛋白	70
五、植物细胞壁	72
复习思考题	76

第四章 物质跨膜运输及信号转导

第一节 物质的跨膜运输	77
-------------------	----

一、被动运输	77
二、主动运输	78
三、胞吞作用和胞吐作用	80
第二节 细胞信号转导	82
一、细胞通信	82
二、G 蛋白偶联受体介导的细胞信号转导	85
三、酶连受体介导的细胞信号转导	88
四、细胞内受体介导的信号转导	89
五、细胞信号转导的特征	91
复习思考题	94

第五章 线粒体与氧化磷酸化

第一节 线粒体的形态结构与化学组成	95
一、线粒体的形态、大小、数量和分布	95
二、线粒体的超微结构与化学组成	96
第二节 线粒体氧化磷酸化的偶联机制	98
一、电子传递链(呼吸链)与电子传递	99
二、氧化磷酸化的偶联机制——化学渗透假说	102
三、ATP 合酶作用机制	103
第三节 线粒体的遗传、增殖与起源	105

一、线粒体是半自主性细胞器	105
二、线粒体蛋白质的运送与装配	107
三、线粒体的增殖	107
四、线粒体的起源	109
五、线粒体与疾病	109
复习思考题	112

第六章 叶绿体与光合作用

第一节 叶绿体的形态与结构	113
一、叶绿体的形状、大小、数目和分布	113
二、叶绿体的结构和化学组成	113

第二节 叶绿体的功能	116
一、原初反应	116
二、电子传递和光合磷酸化	117
三、光合碳同化	119
第三节 叶绿体是半自主性细胞器	120
一、叶绿体的 DNA	120
二、叶绿体蛋白质的运送与装配	120
三、叶绿体的增殖与起源	122
复习思考题	123

第七章 细胞质基质与细胞内膜系统

第一节 细胞质基质	124
一、细胞质基质的含义	124
二、细胞质基质的功能	125
第二节 内膜系统及其功能	128
一、内质网的形态结构与功能	128
二、高尔基体的形态结构与功能	133
三、溶酶体与过氧化物酶体	141
四、过氧化物酶体	146
第三节 细胞内蛋白质的分选和细胞结构的组装	148
一、蛋白质的分选信号	148
二、蛋白质分选的基本途径与主要类型	149
三、细胞结构体系的装配	149
复习思考题	151

第八章 细胞核与染色体

第一节 核被膜与核孔复合体	154
一、核被膜的结构	154
二、核孔复合体	155
三、核被膜的功能	156
四、核孔复合体的功能	156
第二节 染色质与染色体	158
一、染色质与染色体的基本概念	158
二、染色质的化学组成	159
三、染色质的基本结构单位——核小体	162

四、染色质的包装	164	五、微管的功能	208
五、中期染色体的形态结构	165	第三节 中间纤维	211
六、染色体 DNA 的三种功能元件	167	一、形态结构与组成	211
七、核型及染色体显带技术	168	二、装配	213
八、巨型染色体	169	三、IF 的结合蛋白	215
第三节 核仁与核仁周期	172	四、功能	215
一、核仁的结构	172	第四节 细胞核骨架	216
二、核仁的功能	174	一、核基质	216
三、核仁周期	177	二、染色体支架	220
四、核基质	177	三、核纤层	221
复习思考题	180	复习思考题	225
第九章 核糖体	182	第十一章 细胞周期和细胞分裂	226
第一节 核糖体的类型与结构	182	第一节 细胞周期与细胞分裂	226
一、核糖体的基本类型与成分	182	一、细胞周期	226
二、核糖体的形成	184	二、细胞分裂	232
三、核糖体的超微结构	184	三、减数分裂	236
四、核糖体蛋白质与 rRNA 的功能分析	184	第二节 细胞周期的调控	243
第二节 多聚核糖体与蛋白质的合成	187	一、MPF 的发现及其作用	243
一、多聚核糖体	187	二、周期蛋白激酶	246
二、蛋白质的合成	188	三、CDK 激酶活性的调控	246
三、核糖体的异常改变和功能抑制	191	四、cyclin	247
四、RNA 在生命起源中的地位及其演化过程	191	五、细胞周期运转调控	249
复习思考题	194	六、其他内在和外在因素在细胞周期调控中的作用	255
第十章 细胞骨架	195	七、细胞周期检验点	255
第一节 微丝	195	八、生长因子对细胞增殖的影响	256
一、形态结构和成分	195	复习思考题	258
二、装配	196	第十二章 细胞分化	259
三、微丝结合蛋白	197	第一节 细胞分化的概念及其分子基础	259
四、微丝的功能	198	第二节 细胞分化的特点及其影响因素	261
第二节 微管	202	一、细胞分化的特点	261
一、形态结构与组成	202	二、细胞分化的影响因素	262
二、微管的装配	205	第三节 细胞分化与癌细胞	263
三、微管特异性药物	206	一、癌细胞的基本特征	263
四、微管相关蛋白	207	二、癌基因与抑癌基因	264

第四节 细胞分化与干细胞·····	265	第二节 细胞凋亡·····	273
一、干细胞的概念及特点·····	265	一、细胞坏死·····	273
二、干细胞的类型·····	265	二、细胞凋亡的概念及其生物学意义	274
三、干细胞的研究及应用·····	266	·····	274
复习思考题·····	267	三、细胞凋亡与坏死的区别·····	274
第十三章 细胞衰老与细胞凋亡		四、细胞凋亡的特征·····	276
·····	268	五、诱导细胞凋亡的因子·····	277
第一节 细胞衰老·····	268	六、细胞凋亡的检测·····	277
一、体外培养细胞的衰老与 Hayflick		七、细胞凋亡的机制·····	279
界限·····	268	八、植物细胞的凋亡·····	285
二、细胞在体内条件下的衰老·····	269	复习思考题·····	289
三、衰老细胞的特征·····	270	参考文献 ·····	290
四、细胞衰老的机制·····	271	索引 ·····	296
五、细胞衰老研究的常用方法·····	273		

第一章 绪 论

本章学习目的 细胞生物学是生命科学领域一门重要的基础学科,与其他相关学科之间存在密切的联系。本章主要介绍细胞生物学的学科性质、基本概念、细胞生物学的主要研究内容、学科发展简史及其当前的研究现状和前沿领域等问题。

细胞生物学是一门从显微(microscopic level)、亚显微(submicroscopic level)和分子(molecule level)水平上研究细胞基本生命活动现象和规律的学科。细胞是构成自然界中所有生命体的基本单位,每一个细胞都是一个相对独立的、自控的代谢体系,都是遗传发育的基础。细胞生物学学科的发展就开始于“细胞”(cell)这一重要结构的发现,迄今为止,细胞生物学这门学科已有 300 多年的发展历史。当前,细胞生物学的很多研究都已深入到分子或原子水平上,这也意味着人类对生命现象的认识进入到了一个前所未有的新阶段。而 21 世纪的细胞生物学则是生命科学前沿的、最活跃的、具有良好发展前景和辐射力的学科。本章将重点介绍细胞生物学的学科特点、性质以及细胞生物学的主要研究领域,还要求了解细胞生物学这门学科的发展历程和当前发展现状及热点问题。

第一节 细胞生物学的研究内容

细胞生物学(cell biology)是一门研究细胞的结构、功能以及结构和功能之间关系的基础学科,它主要应用现代物理学和化学的技术成就与分子生物学的概念和方法,以细胞作为生命活动基本单位的思维为出发点,探索生命活动规律,其核心问题是将遗传与发育在细胞水平上结合起来。21 世纪的细胞生物学是生命科学的重要支柱和核心学科之一。细胞(cell)是构成有机体的基本单位。除了病毒(virus)以外,所有的生命体都是由一个或者多个细胞组成的,生物体的一切生命现象都是细胞这个基本单位的代谢活动的体现。早在 1925 年,著名生物学家 E. B. Wilson 就说:“所有生物学的答案最终都要到细胞中去寻找。因为所有生物体都是,或者曾经是,一个细胞。”可以说,没有细胞就没有完整的生命。

自然界中,构成生物体的细胞又可以分为原核细胞(prokaryotic cell)、古核细胞(archaeon)、真核细胞(eukaryotic cell)三大类,生物学家相应地将整个生物界分为原核生物(prokaryote)、古核生物(archaea)和真核生物(eukaryote)三大类群。几乎所有的原核生物均为单细胞有机体,由单个原核细胞构成,原核细胞无典型的细胞核(cell nucleus),无结构和功能高度分化的各类细胞器分布,遗传信息结构装置相对简单,如支原体(mycoplasma)、细菌细胞(bacterial)、蓝藻细胞(cyanobacteria)等。古核细胞的形态结构和遗传结构特征介于原核细胞和真核细胞之间,属于两者之间的过渡类型,现在通常将古细菌(archaeobacteria)称为古核生物,目前已发现几百种古细菌,如产甲烷细菌类、嗜盐菌(halobacteria,生长在浓度大的盐水中)、硫氧化菌(sulfolobus,生长在硫磺温泉中)、热原

质体(thermoplasma,生长在煤堆中)等。真核生物种类繁多,包括多细胞真核生物和单细胞真核生物,真核细胞结构相对复杂,具有由双层核被膜包被的细胞核,含有大量的细胞器,遗传信息量大,DNA和蛋白质结合形成染色体等。然而,无论结构功能和所在部位有什么不同,所有的细胞几乎都由四类基本的生物分子组成,即核酸、蛋白质、糖类和脂类物质。

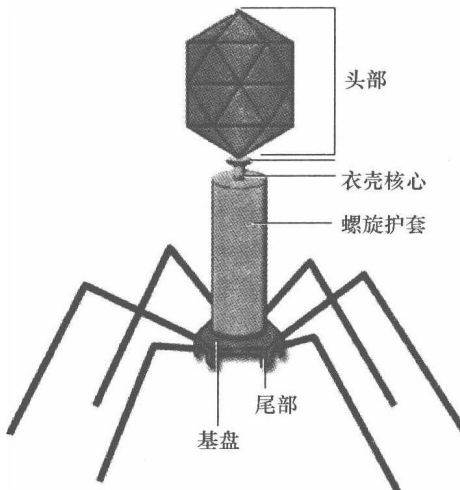


图 1-1 噬菌体结构模式图
(Kleinsmith and Kish, 1995)

病毒(如 T4 噬菌体,图 1-1)主要是由核酸和蛋白质组成的非细胞形态的生命体,是迄今发现地球上最小、最简单的有机体。病毒不仅没有细胞结构,而且也不能独立生存。由核酸分子(DNA 或 RNA)与蛋白质构成的核酸-蛋白质复合物,称为真病毒;仅由一条感染性的 RNA 分子构成的称为亚病毒;仅由具有感染性的蛋白质分子构成的称为朊病毒。这些病毒仍然具有生命的基本特征,如所有的病毒分子均可以进行自我增殖或复制,但它们必须在宿主的活细胞中才能表现出其生命活动过程。病毒的增殖周期包括吸附(adsorption)、侵入(penetration)、复制(replication)、成熟(maturation)和释放(release)5个基本过程。

随着现代生命科学的迅猛发展,近几年细胞生物学也取得了突破性的进展。目前,对细胞结构、功能及生命活动现象的研究都已深入到了分子水平上,部分研究成果甚至深入到了原子领域。而关于细胞的各种生命活动过程是如何有序而精确地被调控的,如细胞信号转导的途径、细胞周期的调控机制,以及细胞凋亡的分子机理和生物大分子的逐级装配途径等,都是当前细胞生物学领域的重点研究内容。

由于细胞生物学仍是一门发展中的新型学科,且与分子生物学(molecular biology)、蛋白质组学(proteomics)、遗传学(genetics)及发育生物学(developmental biology)等相近学科交错发展,我们很难确切地划定其研究范围。但是与其他学科研究重点不同,根据近年来细胞生物学的发展趋势,其重点主要集中在:

- (1) 生物膜与细胞器的研究;
- (2) 染色体的结构功能与基因表达的研究;
- (3) 细胞骨架体系的研究;
- (4) 细胞周期及其调控;
- (5) 细胞分化及其调控;
- (6) 细胞衰老与细胞凋亡的分子机制;
- (7) 细胞的起源和进化问题;
- (8) 细胞信号转导的主要途径及其生物学机制;
- (9) 细胞结构体系的组装和去组装研究;

- (10) 细胞社会学研究;
- (11) 细胞免疫学研究;
- (12) 干细胞工程技术研究等领域。

综上所述,近 40 年来生命科学的发展取得了令人瞩目的成就,但还有很多生命现象的疑问无法解释。显然,这些问题的解决要依靠现代细胞生物学技术和手段的进步,而且细胞生物学广泛渗透于生物科学的各个学科并促进其发展,将在后基因组时代具有更大的发展空间。

第二节 细胞生物学的发展简史

迄今为止,细胞生物学学科的发展已有 300 多年的历史,现代细胞生物学已发展到分子细胞学阶段。为进一步加深我们对细胞生物学基础研究知识和基本原理的理解,有必要了解一下细胞生物学的发展简史及主要的标志性研究成果。根据其发展历程,细胞生物学学科的发展大致可以划分为以下几个阶段。

一、细胞的发现时期

1665 年英国学者 Robert Hooke(罗伯特·胡克)利用自制显微镜首次观察软木(栎树皮)的薄片,描述了植物细胞的结构,提出了“cell”这一术语(图 1-2)。此后,1677 年荷兰著名学者 Antony van Leeuwenhoek(安东尼·列文·虎克)用设计较好的显微镜,又观察到了精子、细菌、纤毛虫等许多动植物的活细胞和原生动动物,并且第一次描述了细胞核的结构。此后,对细胞的观察和研究引起了人们的广泛关注。但是,在较长一段时间内,人们对细胞的认识和它与有机体之间的关系概括没有上升到具有普遍指导意义的高度。



图 1-2 罗伯特·胡克自制的显微镜和观察到的栎树细胞壁(Karp, 1999)

二、细胞学说的建立

1838 年,在前人和自己研究工作的基础上,德国的植物学家施莱登(M. J. Schleiden)和动物学家施旺(M. J. Schwann)提出了著名的“细胞学说”(cell theory),指出动植物都是细胞的集合体。主要内容是:①细胞是有机体,所有的动植物都是由细胞和细胞产物构成的;②每个细胞既是一个相对独立的单位,又与其他细胞共同作用形成整体的生命;③所有的细胞均可以通过已存在的细胞增殖产生。

“细胞学说”提出了生物同一性的生物学基础,对现代生命科学的发展起到了极大的推动作用,促进了人类对整个自然界的认识。恩格斯将细胞学说、能量转化与守恒定律和达尔文进化论称为 19 世纪自然科学的“三大发现”。此外,施莱登还肯定了细胞核的重要性,指出细胞的繁殖是通过老的细胞核“分裂”实现的。这一说法在 1858 年由魏尔肖

(Virchow)提出的“细胞来自细胞”做了重要补充。

三、细胞学的经典时期

“细胞学说”建立后的 100 余年,细胞学领域先后取得了一系列重要成果。例如,提出了原生质(protooplasm)理论;发现了细胞的直接分裂(direct division)、有丝分裂(mitosis)和减数分裂(meiosis)三种分裂方式;发现了中心体(centrosome)、线粒体(mitochondrion)和高尔基体(golgi body, golgi apparatus)等一些重要的细胞器。根据这些研究成果,1925 年,美国的 Wilson 绘制出了第一个细胞模式图。

四、实验细胞学和细胞学分支时期

1900~1950 年的半个多世纪中,细胞学的发展主要采用实验的方法研究细胞生命活动现象,故将这一时期称为实验细胞学时期(experimental cytology)。在这一时期,细胞学与其他生物学科的渗透发展,形成了一些重要的分支学科:如细胞遗传学(cytogenetics),主要从细胞学角度,研究染色体的结构和功能,以及染色体与其他细胞器之间的关系,从而阐明细胞遗传和变异的机制;细胞生理学(cytophysiology),主要研究细胞对周围环境的反应,细胞从环境中摄取营养物质的能力,细胞间的能量传递及获取途径,细胞的生长、发育和繁殖受环境的影响而产生的适应性和运动性等性状;细胞化学(cytochemistry),主要采用化学染色等方法研究细胞结构的化学组成以及化学分子在生物体中的定位、分布及其生理功能。除此以外,还出现了细胞病理学、细胞社会学、细胞生物化学等学科。

五、细胞生物学学科的形成

细胞生物学这一名词在 1896 年 Wilson 曾经提出,而具有现代意义的细胞生物学被认为是伴随着分子生物学的发展兴起和成熟起来的。1953 年,英国科学家 Watson 和 Crick 提出的 DNA 双螺旋结构模型(structure of DNA double helix)和遗传信息传递的“中心法则”(central dogma),标志着分子生物学的诞生,对细胞生物学的形成和发展起到了极为重要的推动作用。

细胞生物学的发展必然要经历由细胞、亚细胞和分子水平多个层次上研究细胞的结构和功能。于是,20 世纪 80 年代以来,细胞生物学的发展逐渐深入到了分子水平,进而产生了分子细胞生物学。目前,细胞生物学研究的总的特点是从静态分析到活细胞的动态综合,这在很大程度上也反映了生命科学的研究趋势。

第三节 细胞生物学的研究进展及发展现状

纵观细胞生物学的发展历程,每一次重大发现都对细胞学的发展起到了极大的推动作用。细胞学始于细胞的发现。19 世纪上半叶,“细胞学说”的创立是细胞生物学发展史上的一次飞跃。1892 年,Hertwing 出版了《细胞与组织》一书,标志着细胞生物学已作为一门独立的学科存在。随着显微镜技术的发展和切片机的发明,人们对细胞结构的研

究更加深入,各种细胞器被相继发现,如1894年,Altmann发现了线粒体的分布,Golgi观察到了网状体的结构,即高尔基体。这段时期的细胞生物学主要处于以在显微镜下的形态描述为主的生物科学时期。

20世纪50年代以来,电子显微镜与超薄切片技术生物学领域的应用,使人们对细胞的认识深入到了超微结构领域。特别是五六十年代后,生物化学与细胞生物学相互结合与渗透,首次出现了“细胞生物学”这一概念。

近30年来,细胞生物学的研究又取得了一系列重要的突破性进展。例如,1978~1988年,Lewis、Nusslein-Volhard和Wieschans阐明了同源异构基因在控制生物个体发育中的作用,获得1995年诺贝尔生理学奖。20世纪90年代,细胞生物学研究更是获得了丰硕的成果,1994年,Gilman和Rodbell因在G蛋白发现过程中的重要贡献而获得了1994年诺贝尔生理学奖;1997年,苏格兰生物学家Wilmot用乳腺细胞同去除染色质的卵细胞融合,完成了首例哺乳动物——绵羊“多莉”的克隆,同年,Luger等用高分辨率的X射线显示了染色质和组蛋白八聚体的原子水平结构;1998年,Thomson和Gearhart获得了无限增殖和多功能分化潜能的人类胚胎干细胞(human embryonic stem cell, hESC),而Furchgott等三位美国科学家由于在NO方面的研究获得了1998年诺贝尔生理学奖,次年,Blobel提出内质网的蛋白质合成的信号假说,并获得1999年诺贝尔生理学奖。2000年,美国、英国、日本、法国、德国、中国六国学者共同完成了人类基因组草图的绘制,2001年《自然》和《科学》杂志上分别报道了人类基因组的完整序列的测定完成。人类基因组计划(Human Genome Project, HGP)的完成表明当代生命科学已经发展到一个更高更新的阶段,这项研究成果是人类自然科学史上一个划时代的伟大成就。随后,在2002年,Brenner、Horvitz与Sulston发现了细胞凋亡的关键基因及调控规律,并获得了当年的诺贝尔生理学奖。2007年以来,对干细胞的研究取得了突破性进展,人类首次人工诱导体细胞获得干细胞;2009年,伊丽莎白·布莱克本和卡罗尔·格雷德、杰克·绍斯塔克因发现了端粒和端粒酶(图1-3)保护染色体的机制,获得了诺贝尔生理学奖。



图1-3 端粒酶的结构

目前,全球细胞生物学领域研究最热门的主要包括五大方向:①细胞周期及其调

控;②细胞信号转导研究;③细胞衰老现象;④基因 DNA 的损伤及其修复研究;⑤细胞凋亡及其分子机制等。这些研究领域要求必须用分子生物学的新方法和新概念去研究细胞的基本生命活动现象和规律,因此,当前细胞生物学研究的主要方向为分子细胞生物学。

本章内容提要

细胞生物学是研究细胞生命活动基本规律的学科,它是现代生命科学的基础学科之一。它的任务是以细胞为着眼点,与其他学科的概念和方法相互结合,来阐明生物体各级结构层次生命现象的本质。细胞生物学研究的主要内容包括:生物膜体系与各类细胞器的研究;细胞核、染色体以及基因表达调控的研究;细胞骨架体系的研究;细胞周期及其调控;细胞分化及其调控;细胞衰老与细胞凋亡的分子机制;细胞的起源和进化问题;细胞信号转导;细胞结构体系的组装和去组装研究;细胞社会学;细胞工程等的研究。

细胞生物学的发展开始于细胞的发现,至今有 300 多年的历史。通过了解细胞生物学学科体系的产生和发展历程,有助于加深对细胞生物学研究对象和研究现状的认识。当前,细胞生物学的发展已深入到分子或原子水平,因此,分子细胞生物学是目前细胞学领域发展的重点和主流。

本章相关研究技术

1. 电子显微镜技术

电子显微镜的照明源是高速运动的电子束,适用于观察超显微结构。现代透射电镜的结构包括电子光学系统、真空系统、电气系统、水冷却循环系统和压缩空气系统等。

2. 超薄切片技术

超薄切片要求细胞的微细结构保持良好、染色适当,并具有良好的反衬度等。制作步骤包括取材、固定、脱水、包埋、切片和染色等过程。

3. 细胞融合技术

选用两个相同或不同物种来源的细胞为亲本细胞,通过病毒介导、化学诱导或电介导等方法,将其融合成一个细胞的过程,继而可以得到杂种细胞,培育新物种或新品系。其中,电诱导融合法应用最为广泛,已用于介导植物或动物细胞的融合过程。其原理是通过直流电脉冲的诱导,使异种原生质体黏合并发生质膜瞬间破裂,进而发生膜融合形成完整的融合细胞。

复习思考题

1. 名词解释

细胞学说/cell theory 细胞生物学 分子细胞生物学 细胞学

2. 试从细胞生物学角度认识细胞形态结构与功能的统一性?

3. 如何理解“一切生命的关键问题都要去细胞中寻找”?

4. 简要回答细胞学说的主要内容是什么。

5. 目前,国际上普遍采用模式生物,如酵母、线虫、果蝇、爪蟾及小鼠等,来揭示许多生命现象的机制,可以用这些模式生物作研究的最重要的原因是什么?

第二章 细胞概述

本章学习目的 本章重点介绍细胞的基本概念和共性、原核细胞的基本特征、真核细胞的基本结构体系,以及非细胞形态的生命有机体——病毒的基本特征及在寄主细胞中的增殖过程。通过对原核细胞与真核细胞进行比较,进一步加深对生物界两大类细胞形态、结构及其功能的认识。

第一节 细胞的基本概念

一、细胞是生命活动的基本单位

关于细胞(cell)的概念有各种各样的定义,随着对细胞结构、功能和生命活动研究的不断深入,近年比较普遍的提法是:细胞是生命活动的基本单位。这一定义的概括性较强,内涵也更丰富。关于细胞是生命活动基本单位这一概念我们可以从以下几方面加以理解和解释。

(一) 细胞是构成有机体的基本单位

除了病毒是非细胞形态的生命体外,一切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。多细胞生物的有机体根据其复杂程度由数百乃至万、亿计的细胞构成。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相同的细胞组成,细胞之间没有明显的分工与协作的关系,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形态结构和功能不同的细胞组成,它们分别构成不同的组织与器官,执行不同的生物学功能。有人统计,成人的机体大约含有 10^{14} 个细胞,刚出生的婴儿机体约含有 2×10^{12} 个细胞,人的大脑是由 10^{12} 个细胞构成的复杂体系。

在多细胞有机体内,不同细胞的形态结构与功能差异很大,但它们都是由一个受精卵分裂、分化而来。构成高等生物体的细胞虽然都是高度“社会化”的细胞,具有分工与协同的相互关系,但它们又保持着形态与结构的独立性,每个细胞具有自己独立的结构和功能体系,能够进行独立的生命活动,是构成有机体的基本结构单位。

(二) 细胞是代谢与功能的基本单位

新陈代谢是生命的基本特征,是细胞内全部有序化学变化的总称。构成生物有机体的每一个细胞都有独立的、有序的、自动控制性很强的代谢体系。在细胞内一切生化反应都表现为程序严格的、自动控制的代谢体系,这是由细胞自身结构的装置及其协调性所决定的,是长达数十亿年进化的产物。代谢是功能的基础,细胞只有进行严格有序的代谢活动,才能完成特定的生物学功能。细胞代谢和结构完整性的任何破坏,都会导致细胞特定

功能的紊乱或丧失。所以,我们可以把细胞看做是有机体代谢与执行功能的基本单位。

(三) 细胞是有机体生长与发育的基础

一切有机体的生长与发育都是以细胞的增殖与分化为基础的。细胞的分裂可以使细胞数目增多,细胞的生长可以使细胞体积增大,这是生物机体生长的基础;细胞的分化可使受精卵分裂所产生的一个克隆的细胞,转化为形态、结构和功能不同的细胞类群,形成不同的组织和器官,完成不同的生物学功能,这是生物发育的基础;细胞凋亡可以清除个体发育中多余的细胞,清除损伤、突变、感染和衰老的细胞,是生物生长发育不可缺少的平衡因素,与细胞增殖、分化具有互补作用。

有机体的正常生长与发育是依靠细胞的分裂、细胞的生长、细胞的分化与凋亡来实现的,细胞是生物生长与发育的基本单位。

(四) 细胞是遗传的基本单位,细胞具有遗传的全能性

每一个细胞,不论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(除个别终末分化的细胞外),性细胞或体细胞,都包含着全套的遗传信息,即全套的基因,也就是说它们具有遗传的全能性。

单个植物生殖细胞或体细胞、未受精的两栖类动物卵细胞,经人工培养与诱导均可发育为完整的个体;哺乳动物已分化的体细胞克隆可被诱导发育为动物个体,都证明细胞具有全能性。从动物的大部分组织游离分散出来的单个细胞,大多数可以在体外培养、生长、增殖与传代。虽然不能被诱导分化发育为个体,但这些事实均可以说明,虽然细胞是构成统一有机体的基本单位,并受到机体整体活动的制约,但每一个细胞在生命活动中又是相对独立的,在特定的条件下,它可以表现为独立的生命单位。从而可以概括地说,每一种细胞都有发育为个体的潜能,是遗传的基本单位。

(五) 没有细胞就没有完整的生命

病毒是非细胞形态的生命有机体,不能进行独立的代谢活动,其生命活动的完成必须在寄主细胞中进行。也就是说,只有在细胞内病毒才能表现基本的生命特征(繁殖与遗传)。就病毒而言,细胞是生命活动的基本单位这一概念也是完全合适的。

无数实验证明,只要破坏细胞结构的完整性,就不能实现细胞完整生命活动。众所周知,从细胞分离出来的任何结构,甚至是保存完好的细胞核与含有遗传信息的线粒体和叶绿体,都不能在体外培养持续生存并作为生命活动的单位而存在。

二、细胞的基本共性

构成各种生物机体的细胞种类繁多,形态结构与功能各异,其多样性无法计算,但作为生命活动基本单位的所有细胞却有着共同的特点:

(1) 所有的细胞都有相似的化学组成。组成细胞的基本元素有 C、H、O、N、P、S、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Cu、Zn、B、Mo、Cl、Ni 等,这些化学元素构成细胞结构与功能所需要的许多无机化合物和有机化合物。最基础的生物小分子是核苷酸、氨基酸、脂肪酸、单糖等,它

们又构成核酸、蛋白质、脂质与多糖等重要的生物分子。

(2) 所有的细胞表面均有由磷脂双分子层与蛋白质构成的生物膜,即细胞膜。细胞膜是细胞与周围环境之间的屏障结构,使细胞保持相对的独立性,也使细胞代谢和生命活动具有相对稳定的内部环境,并通过细胞膜与周围环境进行物质交换和信号转导。对于真核细胞而言,细胞膜内陷演化为细胞的内膜系统,构建成各种以膜为基础的功能专一的细胞器和细胞结构。生物膜也是细胞能量转换的基地,原核细胞的细胞膜、真核细胞的线粒体内膜和叶绿体中的类囊体膜都是能量转换的场所。

(3) 所有的细胞都有两种核酸:DNA 与 RNA。并且所有的细胞都以 DNA 作为遗传物质,可能是细胞作为生命活动基本单位稳定存在的重要环节。双链 DNA 对遗传信息的永久储存与精密复制可能更具有稳定性,双链结构增强了修复能力;为保证遗传信息的准确传递,RNA 被保留下来,专司遗传信息的转录与指导蛋白质分子的翻译,在基因表达过程中起作用。而非细胞形态的生命体——病毒只有一种核酸,即 DNA 或 RNA 作为遗传信息的载体。

(4) 所有的细胞都有蛋白质合成的机器——核糖体。核糖体是任何细胞(除个别非常特化的细胞)不可缺少的基本结构,真核细胞和原核细胞的核糖体不仅功能相同,在结构上也非常相似,都是由大小两个亚基组成的,只是大小和成分有所不同。它们在翻译多肽链时,与 mRNA 形成复合体。最近发现,rRNA 在多肽合成中具有催化作用。

(5) 所有细胞的增殖都以一分为二的方式进行分裂,为了保证新产生的子细胞具有与亲代相同的遗传物质,细胞在分裂之前都要进行遗传物质的复制加倍,在分裂时均匀地分配到两个子细胞内,这是生命繁衍的基础与保证。

第二节 细胞的分类及其特征

一、细胞的分类

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、遗传装置的类型与主要生命活动的方式,可以将细胞分为原核细胞(prokaryotic cell)与真核细胞(eucaryotic cell)两大类。这一确切概念是在 20 世纪 60 年代由著名细胞生物学家 H. Ris 最早提出来的。把细胞划分为原核细胞与真核细胞两大类型,不仅对细胞生物学,而且对整个现代生命科学均具有深远影响。然而原核细胞与真核细胞的区别还不仅如此。由此延伸而把整个生物界划分为原核生物(prokaryote)与真核生物(eukaryote),由原核细胞构成的有机体称为原核生物,几乎所有的原核生物都由单个原核细胞构成,而真核生物却可以分为多细胞真核生物与单细胞真核生物。

有些生物学家建议将生物划分为原核生物、古核生物与真核生物三大界,将细胞相应分为三大类型:原核细胞、古核细胞与真核细胞。

二、细胞的形态大小

各种细胞尽管具有一些共同特点,但由于各类细胞的结构、功能和所处的环境不同,