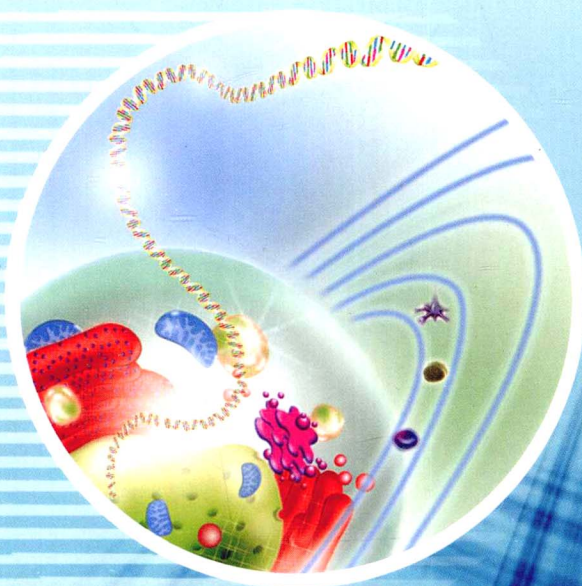


中国科学院教材建设专家委员会规划教材  
全国高等医药院校规划教材  
国家级教学团队主讲教材

供临床、预防、基础、口腔、麻醉、影像、药学、  
检验、护理、法医等专业使用

# 医学细胞生物学

◎ 罗深秋 主编



科学出版社

中国科学院植物研究所 中国科学院微生物研究所 中国科学院遗传研究所 中国科学院昆明植物研究所 中国科学院昆明动物研究所 中国科学院昆明动物研究所 中国科学院昆明动物研究所

中国科学院植物研究所 中国科学院微生物研究所 中国科学院遗传研究所 中国科学院昆明植物研究所 中国科学院昆明动物研究所 中国科学院昆明动物研究所 中国科学院昆明动物研究所

# 医学细胞生物学

第二版



中国科学院教材建设专家委员会规划教材  
全国高等医药院校规划教材  
国家级教学团队主讲教材

供临床、预防、基础、口腔、麻醉、影像、药学、检验、护理、法医等专业使用

# 医学细胞生物学

主 编 罗深秋  
副主编 刘建中  
编 者 (以姓氏笔画为序)  
卜晓波 王 琦 邓 宁 朱伟杰  
朱志强 朱金玲 刘建中 李冬娜  
李惠武 张文清 张华华 张 虎  
张咏莉 张树忠 罗深秋 竺亚斌  
高 兵 高殿帅 梁素华 韩彦龙  
曾 军 曾 琛 鲍明升 熊 晔  
缪竞诚 魏文祥  
编写秘书 王 宏

科学出版社

北 京

· 版权所有 侵权必究 ·

举报电话:010-64030229;010-64034315;13501151303(打假办)

## 内 容 简 介

本教材内容共分十六章,其中包括绪论、细胞生物学研究方法、细胞概述、细胞膜、细胞连接和细胞外基质、内膜系统、线粒体、细胞骨架、细胞核、遗传信息的表达与传递、细胞生长与增殖、细胞信号转导、细胞分化、细胞衰老与死亡、干细胞及肿瘤细胞等内容。

本书可作为高等医药院校各专业本科生、研究生教材,也可作为教师备课的参考书。

### 图书在版编目(CIP)数据

医学细胞生物学 / 罗深秋主编. —北京:科学出版社,2011. 8

中国科学院教材建设专家委员会规划教材·全国高等医药院校规划教材  
ISBN 978-7-03-031947-0

I. 医… II. 罗… III. 人体细胞学:细胞生物学-医学院校-教材  
IV. R329. 2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 153266 号

责任编辑:秦致中 / 责任校对:刘小梅

责任印制:刘士平 / 封面设计:范璧合

版权所有,违者必究。未经本社许可,数字图书馆不得使用

**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>

**北京天时彩色印刷有限公司** 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2011 年 8 月第 一 版 开本:850×1168 1/16

2011 年 8 月第一次印刷 印张:16

印数:1—7 000 字数:540 000

**定价:49.80 元**

(如有印装质量问题,我社负责调换)

# 前 言

当科学出版社决定由我来牵头组织编写这本《医学细胞生物学》时,考虑最多的是如何将这本书编成一本具有明显特色的教材。

经过反复思量并与副主编、编委们商议,最后确定将每一章内容大体上编成三节,第一节为基本内容,即教师应该讲解,学生应该掌握的内容;第二节为相关内容与临床疾病的关系,这部分内容要求老师根据各校学生的不同专业,学时数差异等具体情况选择其中一部分讲解;第三节为本章内容的研究动态和进展,老师可以不在课堂上讲解,只供有兴趣、有精力的学生复习时参考。

在《医学细胞生物学》教材中,明显地将学生应该掌握、了解及参考内容分开编写,我们认为这就是本书最突出的特色。

在多数医学高等院校中,医学细胞生物学是学生进入医学专业领域的第一门课程,他们对如何掌握内容的重点,如何更有效地理解和记忆缺乏经验。本书独特的编写方式,也许能很有效地帮助学生克服这些困难。

当然,我们感觉这本特色明显、有助提高学生学习效果的书是否真正与愿望一致,还有待实践的检验。

参加本书编写的有18所院校的老师,他们都活跃在教学第一线,对医学细胞生物学专业理解深刻,教学经验丰富。其具体的分工是:第1章,医学细胞生物学绪论,张文清(南方医科大学);第2章,细胞生物学研究方法,张华华(广东医学院);第3章,细胞概述,张咏莉(广东药学院)和曾军(广州医学院);第4章,细胞膜,竺亚斌(宁波大学)和梁素华(川北医学院);第5章,细胞连接和细胞外基质,高殿帅和熊晔(徐州医学院);第6章,内膜系统,曾琛(长沙医学院);第7章,线粒体,鲍明升(蚌埠医学院);第8章,细胞骨架,刘建中(中山大学);第9章,细胞核,罗深秋(南方医科大学)和张虎、朱金玲(佳木斯大学);第10章,遗传信息的表达与传递,魏文祥、缪竞诚和王琦(苏州大学);第11章,细胞生长与增殖,朱伟杰、邓宁(暨南大学);第12章,细胞信号转导,李惠武(新疆医科大学);第13章,细胞分化,高兵、朱志强(沈阳医学院);第14章,细胞衰老与死亡,李冬娜(海南医学院);第15章,干细胞,卜晓波、韩彦龙(牡丹江医学院);第16章,肿瘤细胞,张树忠(第二军医大学)。

南方医科大学细胞生物学教研室的王宏副教授承担本书编写的秘书工作,张月、林青二位研究生承担大部分图的绘制和修改工作,对她们付出的辛勤劳动深表谢意。

我们衷心感谢南方医科大学的教学管理部门、基础医学院、第二军医大学的胡以平教授、科学出版社的编辑以及其他在本书编写过程中给予理解和支持的人们。

限于水平和经验,我们真诚地希望同仁对本书存在的问题进行批评、指教。

罗深秋

2011年6月17日于广州

# 目 录

第1章 医学细胞生物学绪论 .....	(1)	第三节 细胞骨架研究动态 .....	(120)
第一节 细胞研究的历程——生物技术与 生命科学 .....	(1)	第9章 细胞核 .....	(122)
第二节 细胞研究的模型——模式生物与 细胞的生命意义 .....	(5)	第一节 细胞核的基本结构和功能 .....	(122)
第三节 细胞生物学特征 .....	(8)	第二节 细胞核相关内容及临床 .....	(130)
第四节 医学细胞生物学的研究内容 .....	(9)	第三节 细胞核相关内容研究现状及进展 .....	(136)
第2章 细胞生物学研究方法 .....	(11)	第10章 遗传信息的表达与传递 .....	(142)
第一节 细胞生物学基本研究方法 .....	(11)	第一节 DNA复制、RNA转录 .....	(142)
第二节 细胞生物学其他研究方法 .....	(20)	第二节 蛋白质的合成(含核糖体) .....	(151)
第3章 细胞概述 .....	(24)	第三节 细胞遗传信息表达的研究动态 ..	(156)
第一节 细胞的基本知识 .....	(24)	第11章 细胞生长与增殖 .....	(157)
第二节 细胞的起源和进化 .....	(34)	第一节 细胞周期与细胞增殖 .....	(158)
第4章 细胞膜 .....	(39)	第二节 细胞增殖与疾病 .....	(176)
第一节 细胞膜的结构与物质转运功能 .....	(39)	第三节 精子和卵子的发生与成熟 .....	(178)
第二节 细胞膜与疾病 .....	(53)	第12章 细胞信号转导 .....	(185)
第三节 细胞膜研究工作的动态 .....	(55)	第一节 细胞信号转导的基本内容 .....	(185)
第5章 细胞连接和细胞外基质 .....	(57)	第二节 细胞信号转导异常与疾病 .....	(197)
第一节 细胞连接与细胞黏附 .....	(57)	第三节 细胞信号转导的研究动态 .....	(199)
第二节 细胞外基质及其与细胞的相互作用 .....	(66)	第13章 细胞分化 .....	(201)
第三节 细胞连接、细胞外基质与临床及研 究动态 .....	(72)	第一节 细胞分化的基本内容 .....	(201)
第6章 内膜系统 .....	(77)	第二节 细胞分化相关研究与疾病 .....	(206)
第一节 内膜系统各成员的形态结构与功能 .....	(77)	第三节 细胞分化若干研究进展 .....	(208)
第二节 内膜系统与疾病 .....	(89)	第14章 细胞衰老与死亡 .....	(210)
第7章 线粒体 .....	(92)	第一节 细胞衰老 .....	(210)
第一节 线粒体结构与细胞能量转换 .....	(92)	第二节 细胞死亡 .....	(211)
第二节 线粒体与医学的关系 .....	(98)	第三节 细胞衰老、凋亡的调控机制及临床 .....	(214)
第三节 线粒体相关问题及其研究动态 ..	(100)	第15章 干细胞 .....	(220)
第8章 细胞骨架 .....	(104)	第一节 干细胞研究的基本内容 .....	(220)
第一节 细胞骨架的基本结构与功能 .....	(104)	第二节 干细胞与疾病 .....	(225)
第二节 细胞骨架相关内容与疾病的关系 .....	(119)	第三节 干细胞的研究动态 .....	(226)
主要参考文献 .....	(241)	第16章 肿瘤细胞 .....	(228)
中英文索引 .....	(242)	第一节 肿瘤细胞的生物学问题 .....	(228)
		第二节 肿瘤细胞的相关医学问题 .....	(235)

# 第 1 章 医学细胞生物学绪论

自然界是由有生命的物体和无生命的物质组成。生命(life)是指有机物和水构成的一类具有稳定的物质和能量代谢现象、能回应刺激、能进行自我复制(繁殖)的半开放物质系统。生命个体通常都要经历出生、成长和死亡。生命种群则在一代代个体的更替中经过自然选择发生进化以适应环境。具有以上特征的个体均被视为生物(organism)。地球上现存的生物估计有 200 万~450 万种,已经灭绝的种类更多,估计至少也有 1500 万种。它们具有多种多样的形态结构,生活方式也变化多端。生物学(biology)是自然科学的一个门类,是研究生物的结构、功能、发生和发展的规律以及生物与周围环境的关系等的科学。生物学源自博物学,经历了实验生物学、分子生物学而进入了系统生物学时期。整个生物学就是两种主题的对应:一种是个体的多样性,另一种就是基本机制的

稳定性。然而,无论是生命的起源、进化、终结,还是生物的种类、构成、发育,或者是生物学的两种主题,人类对其科学的认知,都是源于细胞(cell)的发现。正如著名的生物学家 E. B. Wilson 所言:“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。”而人类对细胞的认识,则依赖于生物技术和生物模型的应用。

## 第一节 细胞研究的历程——生物技术与生命科学

细胞的发现迄今已经有 300 多年的历史。从研究技术来看细胞生物学的发展可分为三个层次,即:显微水平、超微水平和分子水平。从时间纵轴来看细胞生物学的历史大致可以划分为四个主要阶段(表 1-1):

表 1-1 细胞研究的 100 个重大事件

序号	年代	学者	贡献
第一阶段:普通光学显微镜的发明与细胞的发现			
1	1590	J. Janssen 和 Z. Janssen 父子(荷兰)	制作了第一台复式显微镜
2	1665	R. Hook(英)	首次描述了植物细胞(木栓),命名为 cella,并发表了《显微图谱》一书,描述了栎树皮细胞
3	1680	A. van Leeuwenhoek(荷兰)	制作 200 多台显微镜和 400 多个镜头,观察了许多动植物的活细胞如纤毛虫、精子、鲑鱼的红细胞及细菌等
4	1752	J. Dollond(英)	发明消色差显微镜
5	1802	C. F. Brisseau Mirbe(法)	认为植物的每一部分都有细胞存在
6	1809	J. B. Lamarck(法)	获得性遗传理论的创始人,认为只有具有细胞的机体,才有生命
7	1812	D. Brewster(苏格兰)	发明油浸物镜,改进了体视显微镜
8	1824	R. J. H. Dutroche(法)	进一步描述了细胞的原理
9	1827	K. E. V. bear(德)	在蛙卵中发现细胞核
第二阶段:高分辨光学显微镜的发展与细胞学说的提出			
10	1832	B. J. Dumortier(比利时)	观察了藻类的细胞分裂,并认为细胞来源于原来存在的细胞
11	1834	V. Chevalier 和 C. Chevalier 父子(法)	发明了第一台商用消色差显微镜
12	1835	H. von Molh(德)	在兰科植物中发现细胞核
13	1835	H. von Molh(德)	仔细观察了植物的细胞分裂,认为是植物的根和芽尖极易观察到的现象
14	1835	F. Dujardin(法)	观察动物活细胞时发现“肉样质”(Sarcode)
15	1836	GG. Valentin(法)	在结缔组织细胞核中发现核仁
16	1838	M. J. Schleiden(德)	发表“植物发生论”,认为无论怎样复杂的植物都有形形色色的细胞构成

序号	年代	学者	贡献
17	1838	T. Schwann(德)	提出了“细胞学说”(cell theory)这个术语;发表了“关于动植物结构和生长一致性的显微研究”,提出:有机体是由细胞构成的;细胞是构成有机体的基本单位
18	1839	J. E. Pukinye(捷克)	首次提出“protoplasm(原生质)”的概念,并用这一术语描述细胞物质,“Protoplast”为神学用语,指人类始祖亚当
19	1841	R. Remak(波兰)	发现鸡胚血细胞的直接分裂(无丝分裂)
20	1846	H. von Mohl(德)	研究了植物原生质,发表了“Identifies protoplasm as the substance of cells”
21	1848	W. Hofmeister(德)	描绘了鸭跖草的花粉母细胞,明确体现出染色体,40年后德国人 H. von Waldeyer 因这一结构可被碱性染料着色而定名为“Chromosome”
22	1855	R. Virchow(德)	提出:“一切细胞来源于细胞”;“一切病理现象都是基于细胞的损伤”,完善了细胞学说的内容,揭示了细胞与疾病发生的关系
23	1861	M. Shultze(德)	认为动物细胞内的肉样质和植物体内的原生质具有同样的意义
24	1864	M. Schultze(德)	观察了植物的胞间连丝
25	1865	J. von Suchs(德)	发现叶绿体
26	1866	G. Mendel(奥地利)	发表了对豌豆的杂交试验结果,提出遗传的分离规律和自由组合规律
27	1869	F. Miescher(瑞士)	从脓细胞中分离出核酸
<b>第三阶段:电子显微镜的发明与细胞超微结构的研究</b>			
28	1876	O. Hertwig(德)	发现海胆的受精现象,其论文题目为“Observe the fertilization of a sea urchin egg”
29	1879	W. Flemming(德)	观察了蝾螈细胞的有丝分裂,于1882年提出了“mitosis”这一术语
30	1882	E. Strasburger(德)	提出细胞质(cytoplasm)和核质(nucleoplasm)的概念
31	1883	E. van Beneden(比利时)	证明马蛔虫配子的染色体数目是体细胞的一半,并且在受精过程中卵子和精子贡献给合子的染色体数目相等
32	1883	E. van Beneden(比利时) T. Boveri(德)	发现中心体
33	1884	O. Hertwig(德) E. Strasburger(德)	提出细胞核控制遗传的论断
34	1886	A. Weismann(德)	提出种质论
35	1886	E. Abbe(德)	发明复消差显微镜,并改进了油浸物镜,至此普通光学显微镜技术基本成熟
36	1887	A. Weismann(德)	主张行有性生殖的生物,染色体数要有周期性的减半与复原变化
37	1888	T. Boveri(德)	发现中心粒
38	1889	R. Altmann(德)	把核内含磷的酸性物质核素(nuclein)称为核酸。1890年,还描述了线粒体的染色方法,推测线粒体就像细胞的内共生体,并认为线粒体与能量代谢有关
39	1892	T. Boveri(德) O. Hertwig(德)	研究了减数分裂的本质,并描述了染色体联会现象
40	1896	E. B. Wilson(美)	发表题为“The Cell in Development and Heredity”重要著作
41	1898	C. Golgi(意)	用银染法观察高尔基体
42	1898	C. Benda(德)	发现线粒体
43	1900	G. J. Mendel(奥地利)	在34年前发表的遗传法则被重新发现



续表

序号	年代	学者	贡献
44	1908	T. H. Morgan(美)	以黑腹果蝇为材料开始著名的遗传学实验,1910年提出遗传的染色体理论,1919年发表“遗传的本质”(Physical Basis of Heredity)。1926年发表“基因学说”(The Theory of the Gene)
45	1910	A. Kossel(德)	首先分离出腺嘌呤、胸腺嘧啶和组氨酸
46	1932	M. Knoll(德) E. A. F. Ruska(德)	发明电子显微镜。1940年,美、德制造出分辨力为0.2nm的商品电镜
47	1932	F. Zernike(德)	成功设计了相差显微镜(phase contrast microscope)
48	1940	G. A. Kausche(德) H. Ruska(德)	发表了世界第一张叶绿体的电镜照片
49	1941	G. W. Beadle(美) E. L. Tatum(美)	提出一个基因一个酶的概念
50	1944	O. Avery(美) C. Macleod(美) M. McCarthy(美)	通过微生物转化试验证明DNA是遗传物质
51	1945	K. R. Porter(美) A. Claude(美) E. F. Fullam(美)	发现小鼠成纤维细胞中的内质网
52	1949	M. Bar(加拿大)	发现巴氏小体
53	1951	J. Bonner(美)	发现线粒体与细胞呼吸有关
54	1953	J. D. Watson(美) F. H. C. Crick(英)	提出DNA双螺旋模型
55	1955	C. de Duve(比利时)	发现溶酶体和过氧化物酶体
56	1955	V. Du Vigneaud(美)	人工合成多肽获诺贝尔奖
57	1956	蒋有兴(美籍华人)	利用徐道觉发明的低渗处理技术证实了人的染色体为46条,而不是48条
58	1958	J. D. Robertson(英)	用超薄切片技术获得了清晰的细胞膜照片,显示暗-明-暗三层结构,提出膜结构的三层单位膜模型
59	1958	F. H. C. Crick(英)	提出DNA-RNA-蛋白质遗传信息单向传递的“中心法则”
60	1960	E. Jacob(英) J. Monod(英)	提出操纵子学说,1965年获诺贝尔奖
61	1961	P. Mitchell(英)	提出线粒体氧化磷酸化耦联的化学渗透学说,获1978年诺贝尔化学奖
62	1965	M. W. Nirenberg(美)	破译DNA遗传密码,获1968年诺贝尔奖
<b>第四阶段:分子生物学技术的应用与细胞分子结构和功能的研究</b>			
63	1970	Y. Stanier(美)	提出原核生物与真核生物新的分类概念
64	1970	L. Marglis(美)	创立真核生物进化的内共生学说
65	1970	D. Baltimore(美) R. Dulbecco(美) H. Temin(美)	由于发现在RNA肿瘤病毒中存在以RNA为模板,逆转录生成DNA的逆转录酶而共享1975年诺贝尔生理学或医学奖
66	1971	D. Nathans(美) H. O. Smith(美)	发展了核酸酶切技术
67	1971	E. W. Sutherland(美)	发现了cAMP,并提出了第二信使学说,获得了1971年度的诺贝尔奖
68	1972	S. J. Singer(美) G. L. Nicolson(美)	创立生物膜的流动镶嵌模型

序号	年代	学者	贡献
69	1973	S. Cohen(美) H. Boyer(美)	将外源基因拼接在质粒中,并在大肠杆菌中表达,从而揭开基因工程的序幕
70	1974	A. L. Olins(美) D. E. Olins(美)	在电子显微镜下观察到染色质纤维是由珠状颗粒串联而成
71	1974	R. D. Korberg(美)	提出染色质是由六个组蛋白构成的亚单位重复组成,将亚单位命名为核小体
72	1975	F. Sanger(英)	设计出 DNA 测序的双脱氧法。于 1980 年获诺贝尔化学奖。之前还由于测定了牛胰岛素的一级结构而获得 1958 年诺贝尔化学奖
73	1975	G. Milstein(英) C. Kohler(英)	发明利用杂交瘤技术制作单克隆抗体,1984 年获诺贝尔奖
74	1976	K. Weber(德)	发现细胞骨架中的 10nm 微丝
75	1976	E. Neher(德) B. Sakmann(德)	发现细胞膜上的离子通道,1991 年获诺贝尔奖
76	1978 - 1988	B. NUSSEIN-Volhard(德) E. Wieschaus(美)	阐明同源异构型基因在控制生物个体发育中的作用,1996 年获诺贝尔奖
77	1981	C. Binnig(瑞士) H. Rohrer(瑞士)	发明了扫描隧道显微镜而与电镜发明者 Ruska 同获 1986 年度的诺贝尔物理学奖
78	1982	S. B. Prusiner(美)	发现蛋白质因子 Prion,更新了医学感染的概念,于 1997 年获诺贝尔生理学或医学奖
79	1983	K. B. Mullis(美)	发明 PCR 仪,1987 年发表了“Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction”,于 1993 年获诺贝尔化学奖
80	1984	G. J. F. Kohler(德) C. Milstein(阿根廷) N. K. Jerne(丹麦)	由于发展了单克隆抗体技术,完善了极微量蛋白质的检测技术而分享了诺贝尔生理学或医学奖
81	1989	S. Altman(美) T. R. Cech(美)	由于发现某些 RNA 具有酶的功能(称为核酶)而共享诺贝尔化学奖
82	1989	J. M. Bishop(美) H. E. Varmus(美)	由于发现正常细胞同样带有原癌基因而分享当年的诺贝尔生理学或医学奖
83	1994	A. G. Gilman(美) M. Rodbell(美)	在 G 蛋白发现过程中的贡献获得诺贝尔奖
84	1995	C. Nüsslein-Volhard(德) E. F. Wieschaus(美) E. B. Lewis(美)	利用果蝇发现了胚胎早期形成的所有基因谱而获得诺贝尔奖
85	1997	I. Wilmut(英)	领导英国 Roslin 研究所的研究小组克隆 Dolly 羊,成为世纪末的重大新闻
86	1997	K. Luger(美)	利用高分辨率 X 射线晶体分析技术显示核小体核心组蛋白八聚体的原子水平结构
87	1998	R. Furchgott(美)	由于在 NO 方面的研究获得了 1998 年度的诺贝尔奖
88	1999	G. Blobel(美)	创立了细胞内蛋白质运输的信号学说,阐明内质网蛋白质合成的分子机制而获诺贝尔奖
89	2001	L. H. Hartwell(美) P. M. Nurse(英) R. T. Hunt(英)	因利用酵母发现细胞周期调控机理而获诺贝尔生理学或医学奖
90	2002	S. Brenner(英) H. R. Horvitz(美) J. E. Sulston(英)	因利用线虫在器官发育的遗传调控和细胞程序性死亡方面的研究获诺贝尔生理学或医学奖

续表

序号	年代	学者	贡献
91	2003	P. Agre(美) R. MacKinnon(美)	因对细胞膜水通道,离子通道结构和机理研究而获诺贝尔化学奖
92	2004	R. Axel(美) L. B. Buck(美)	因为在气味受体和嗅觉系统的研究贡献而一同分享了诺贝尔生理学医学奖
93	2004	A. Ciechanover(以色列) A. Herskho(以色列) I. Rose(美)	在发现了泛素介导的蛋白质降解过程而获得诺贝尔化学奖
94	2006	R. D. Kornberg(美)	因在“真核转录的分子基础”研究领域所作出的贡献而独自获得诺贝尔化学奖
95	2006	A. Z. Fire(美) C. C. Mello(美)	因发现了RNA(核糖核酸)干扰机制而获得诺贝尔生理学或医学奖
96	2007	M. R. Capecchi(美) O. Smithies(美) M. J. Evans(英)	因为他们在干细胞研究方面所做的贡献而获得诺贝尔生理学或医学奖
97	2008	O. Shimomura(美) M. Chalfie(美) 钱永健(华裔美籍)	因为发现和发展绿色荧光蛋白(GFP)而获诺贝尔化学奖
98	2009	V. Ramakrishnan(英) T. A. Steitz(美) A. E. Yonath(以色列)	因对核糖体的结构和功能的研究而获得诺贝尔化学奖
99	2009	E. H. Blackburn(美) C. W. Greider(美) J. W. Szostak(美)	因发现端粒和端粒酶是保护染色体的机制而获诺贝尔生理学或医学奖
100	2010	R. G. Edwards(英)	因对试管授精领域的贡献获得诺贝尔生理学或医学奖,其对生育学的研究曾使400万人得以降生

第一阶段:普通光学显微镜的发明与细胞的发现。从16世纪后期到19世纪30年代,是细胞发现和细胞知识的积累阶段。通过对大量动、植物的观察,人们逐渐意识到不同的生物都是由形形色色的细胞构成的。总之,没有显微镜就不可能有细胞学诞生。

第二阶段:高分辨光学显微镜的发展与细胞学说的提出。从19世纪30年代到20世纪初期,随着高分辨显微镜的问世,细胞核、核仁、原生质、细胞分裂的相继发现以及细胞学说的形成,开辟了一个新的研究领域,在显微水平研究细胞的结构与功能是这一时期的主要特点。形态学、胚胎学和染色体知识的积累,使人们认识了细胞在生命活动中的重要作用。1893年 Hertwig 的专著《细胞与组织》(Die Zelle und die Gewebe)出版,标志着细胞学的诞生。其后1896年哥伦比亚大学 Wilson 编著的 *The Cell in Development and Heredity*、1920年墨尔本大学 Agar 编著的 *Cytology* 都是这一领域最早的教科书。

第三阶段:电子显微镜的发明与细胞超微结构的研究。从20世纪30年代到70年代,电子显微镜技术出现后,把细胞学带入了第三大发展时期,这短短40年间不仅发现了细胞的各类超微结构,而且也认

识了细胞膜、线粒体、叶绿体等不同细胞成分的功能,使细胞学发展为细胞生物学。De Robertis 等人1924年出版的普通细胞学(*General Cytology*)在1965年第四版的时候定名为细胞生物学(*Cell Biology*),这是最早的细胞生物学教材之一。

第四阶段:分子生物学技术的应用与细胞分子结构和功能的研究。从20世纪70年代基因重组技术的出现到当前,细胞生物学与分子生物学的结合愈来愈紧密,研究细胞的分子结构及其在生命活动中的作用成为主要任务,基因调控、信号转导、肿瘤生物学、细胞分化和凋亡是当代研究的热点。

## 第二节 细胞研究的模型——模式生物与细胞的生命意义

细胞研究的历程是一部生物技术发明带来细胞发现的历史,也是一部模式生物应用带来生命发展的细胞历史。

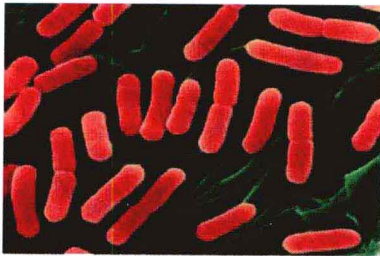
### 一、模式生物

个体生命诞生自精卵结合形成合子,经过细胞的不

断分裂、迁移、分化并发生巨大形态变化,构建出未来身体的雏形。越是出生后形态复杂的生物,其发育中细胞间关系的变化也就越剧烈。虽然所有细胞都来自同一个受精卵,但从发育早期开始,它们就走上了不同的分化道路,越到后期,要精确的说出每个特定位置上细胞的来历就越困难。发育过程从本质上讲是一部生命发展的细胞历史。成体中每个细胞都有一段自己独特的历史,总括起来就构成了个体生命。对复杂生物发育的解读往往千头万绪,细节纷繁,难以把握,有时甚至无从下手。显然,如何选取恰当的切入点,找出诸种复杂现象背后潜藏的共同规律就成为洞悉这部生命史的关键。

早在一百多年前人们就发现,如果把关注的焦点集中在相对简单的生物上则发育的难题可以得到部分解答。因为这些生物的细胞数量和种类更少,胚胎

在体外发育,变化也较容易观察。由于进化的原因,细胞生命在发育的基本模式方面具有相当大的同一性,所以利用位于生物复杂性阶梯较低级位置上的物种来研究发育共同规律是可能的。尤其是当在有不同发育特点的生物中发现共同形态发生和变化特征时,发育的普遍原理也就得以建立。因为对这些生物的研究具有帮助我们理解生命世界一般规律的意义,所以它们被称为“模式生物”。一种模式生物应具备以下特点:①其生理特征能够代表生物界的某一大类群;②容易获得并易于在实验室内饲养、繁殖;③容易进行实验操作,特别是遗传学分析。于是,长久以来在进化支流的港湾中休憩的小生命——大肠杆菌、酵母、拟南芥、线虫、果蝇、海胆、斑马鱼、小鼠等获得了前所未有的青睐(图 1-1)。

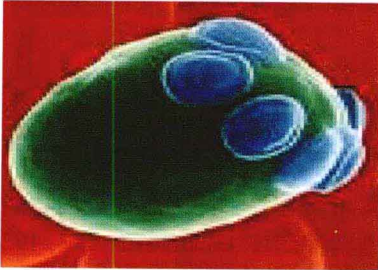


大肠杆菌 (*Escherichia coli*)

—原核模式生物

—基因工程载体

—蛋白质: 新陈代谢; 基因调控; 寻找新的抗生素; 细胞周期; 信号转导等



酿酒酵母 (Yeast, *Saccharomyces cerevisiae*)

—真核模式生物

—细胞周期和细胞分裂的调控

—蛋白质分泌和膜的起源; 细胞骨架的功能; 细胞分化; 衰老; 基因调控和染色体结构等

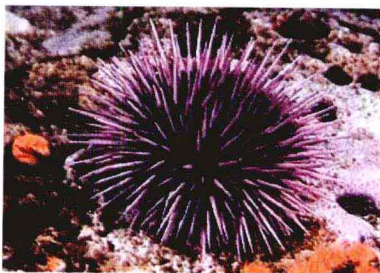


拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)

—植物模式生物

—“植物中的果蝇”

—器官的发育和模式; 细胞遗传学; 农业应用; 生理学; 基因调控; 免疫; 传染性疾病等



海胆 (*Sea urchin*)

—棘皮动物模式生物

—受精生物学: 精卵表面分子的特异性识别; 精子顶体反应; 卵皮质反应等

—早期胚胎发育生物学: 胚胎分裂; 胚胎的发育调整等

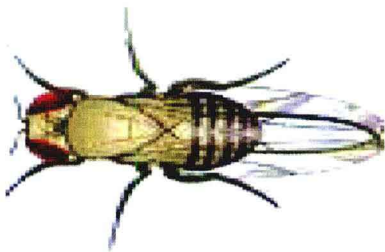
图 1-1 细胞生物学研究常用的模式生物

秀丽隐杆线虫 (Nematode, *Caenorhabditis elegans*)

—蠕虫模式生物

—细胞凋亡

—体节的形成;细胞系;神经系统的形成和功能;细胞增殖和癌基因;衰老;基因调控和染色体结构等

黑腹果蝇 (Fruit fly, *Drosophila melanogaster*)

—节肢动物模式生物

—现代遗传学

—体节的形成;分化细胞系的产生;神经系统、心脏、肌肉组织的形成;细胞凋亡;与行为有关的基因调控;细胞极化的调控等

斑马鱼 (Zebrafish, *Danio rerio*)

—脊椎动物模式生物

—胚胎与器官发育;造血、神经、心血管、肾脏和消化等系统疾病相关的遗传筛选;高通量新药筛选;药物靶位的识别;结构-活性关系研究;环境毒理学试验;肿瘤模型建立;组织再生和细胞凋亡等

小鼠 (Mouse, *Mus musculus*)

—哺乳动物模式生物

—应用最广泛

—器官发育;哺乳动物免疫系统功能;脑和神经系统形成和功能;肿瘤和其他人类疾病模型;基因调控和遗传传染性疾病等

图 1-1 细胞生物学研究常用的模式生物(续)

## 二、细胞的共同属性

生命,只是原始地球发展到一定时期的产物。大约 30 多亿年以前,我们这个星球还是一片死寂荒漠。原始细胞(primordial cell)的出现,标志着生物发展史上的一次大的飞跃。从某种意义上来说,细胞是由分子进化到人类之间的中间阶段。进化是生物学的中心法则。整个进化过程包括从分子到原始细胞、从原核细胞到真核细胞以及从单细胞生物到多细胞有机体三个发展阶段。

上述不同的模式生物的细胞实际上正是代表着生物进化过程中的不同阶段的细胞特性。然而,地球上这些不同进阶的细胞均具有以下共同的属性。

(1) 所有的细胞都以同样的线性化学密码(DNA)储存遗传信息。

(2) 细胞通过依照模板的聚合作用复制遗传信息。

(3) 所有的细胞都将其部分遗传信息转录成共同的中间体(RNA)。

(4) 所有的细胞都将蛋白质用作催化剂。

(5) 所有的细胞都以相同的方式将 RNA 翻译成蛋白质。作为蛋白质合成的机器——核糖体,毫无例外地存在于一切细胞内。

(6) 对应一种蛋白质的遗传信息就是一个基因。

(7) 生命需要自由能。

(8) 所有的细胞都是有着相同分子建造材料的生化工厂。

(9) 所有的细胞表面均有由磷脂双分子层与镶嵌蛋白质及糖被构成的生物膜,即细胞膜,营养物质和废弃物必须通过细胞膜进出细胞。

(10) 所有细胞的增殖都以一分为二的方式进行分裂。细胞都具有运动性,包括细胞自身的运动和细胞内部的物质运动。

### 三、细胞对生命体的意义

细胞学说的内容是:一切生物都是由细胞组成的,所有细胞都有共同的基本结构,生物体通过细胞的活动反映其生命特征,细胞源自原有细胞的分裂。

#### (一) 细胞是生物的基本结构单位

一切生物都是由细胞构成的。从最小的变形虫和细菌到最大的鲸和红杉都是由细胞组成的。最简单的低等生物单细胞生物仅由一个细胞组成,复杂的高等生物一般由数以万亿计的细胞组成。病毒是非细胞形态的有机体,但病毒不能独立生存,不是独立的生物体。从生命的层次上看,细胞是具有完整生命力的最简单的物质集合形式,即细胞是构成生物体的最基本的单位。细胞学说在生命的多样性的背后首先是找到了生命在构造上的共性。

#### (二) 细胞是生物的基本功能单位

细胞是一个独立有序的、能够进行自我调控的结构与功能体系。每一个细胞都具有一整套完整的装置以满足自身代谢的需要。单细胞生物能够独立地进行全部的生命活动。在多细胞生物中,尽管每一个细胞的功能受到整体的协调与控制,但每一个细胞都是一个独立的、自我控制的、高度有序的代谢系统,有相对独立的生命活动,各种组织都是以细胞为基本单位来执行特定的功能,整个机体的新陈代谢活动都是以细胞为单位协调地进行的。只要具备合适的生存条件,每一个分离的细胞都可以在体外生长繁殖,表现出生命的特征。所以细胞是生命活动的基本功能单位。

#### (三) 细胞是有机体生长发育的基本单位

新的细胞必须经过已存在的细胞的分裂而产生,每一个生命体都是从一个细胞生长发育而来的,不论是简单的单细胞生物还是复杂的多细胞生物,其生长和发育可以部分地通过细胞体积的增加来实现,但细胞体积不可能无限地增加,因此多细胞生物的生长主要是通过细胞分裂、细胞数量增加并伴随细胞分化来实现的。细胞是生物生长发育的基本实体。一个多细胞生物即使已经完成了组织的分化和个体的发育,即完全长大后,仍然需要细胞分裂的过程。这种分裂生成的新细胞可用来替代不断衰老和死亡的细胞,维持细胞的新陈代谢,或用于生物组织损伤的修复。细胞学说的建立首次科学地触及了生命运动的过程。细胞学说把细胞运动与生物发育和胚胎生长相联系,是细胞的形成及生物生长发育的普遍原则。细胞学与胚胎学的研究结合起来,证明了在发育过程中细胞本身可以复制,这就是细胞分裂。卵子和精子原本也

是简单的细胞,胚胎发育过程就是细胞分裂分化的过程。病变细胞(比如癌细胞)是由正常细胞变化来的,所以“细胞来自细胞”。

#### (四) 细胞是生物体的完整遗传单位

在多细胞生物体中,尽管数目众多的各种细胞形态和功能各不相同,但它们又都是由同一个受精卵分裂和分化而来的,因而这个生命体中的每一个细胞都具有这个生命体的全部遗传信息,因为在细胞的中心细胞核中“存在着生命的本质”——遗传信息。植物的生殖细胞和体细胞都具有遗传的全能性,单个细胞都可以在合适的条件下诱导发育为完整的植物个体。在高等动物体内,卵细胞无疑具有遗传的全能性,而体细胞也具有这一生命体的全部遗传信息,经过一定的操作,例如运用细胞核移植的方法,也可以使单个的体细胞表现出遗传上的全能性。所以细胞是遗传的基本单位。

#### (五) 细胞是最小的生命单位

细胞结构完整性的任何破坏都会导致细胞生命特征的丧失和细胞的死亡。比如从细胞分离出的任何结构,即使是保存完好的细胞核或是含有遗传信息、具有相对独立性的线粒体和叶绿体,都不能在细胞外作为生命活动的单位而独立生存。细胞才是生命活动的最小单位,只有完整的细胞结构才能保证细胞具有生命的各种基本特征,使其能独立自主、协调有序地进行各种生命活动。

细胞学说不仅是生物体构成的学说,也是生物体繁殖和生长发育的学说以及生命活动的学说。一切生物都由细胞构成,这些细胞又按照同样的规律形成和生长。面对多样性的生命世界,细胞学说宣布:生命的共同基础是细胞,就像原子是化学现象的共同基础一样。19世纪人们开始把构成细胞的物质叫原生质,人们为在多样的自然物体和自然现象背后找到统一的、共同的东西而欣喜,因为每一次自然界本质和规律的发现都是一种统一的、共同的东西的发现,都是科学的进步,当然这也是科学的任务。

## 第三节 细胞生物学特征

### 一、细胞生物学定义、研究内容和方式

细胞生物学(cell biology)是从细胞的显微、亚显微和分子三个水平研究细胞的结构、功能和各种生命活动规律的一门学科。细胞生物学由细胞学(cytology)发展而来,Cytology是关于细胞结构与功能(特别是染

色体)的研究。细胞生物学的研究内容是以细胞为研究对象,把细胞的结构和功能结合起来,关注细胞间的相互关系,了解生物体的生长、发育、分化、繁殖、运动、遗传、变异、衰老和死亡等基本生命现象的机制和规律。细胞生物学的研究方式:一方面,从细胞的表型特征入手,探索隐藏在其背后的分子机制;另一方面,从基因或蛋白质等生物大分子入手,了解其对细胞功能或行为的影响。因此细胞生物学也被称为细胞分子生物学或分子细胞生物学。

## 二、细胞生物学的学科分类及地位

细胞生物学属于生物学一级学科下的二级学科,其分支学科包括以下几个三级学科:细胞生物物理学、细胞结构与形态学、细胞生理学、细胞进化学、细胞免疫学、细胞病理学、细胞生物学其他学科。在我国基础学科发展规划中,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。运用近代物理学和化学的技术成就和分子生物学的方法、概念,在细胞水平上研究生命活动的科学,其核心问题是遗传与发育的问题。

## 三、细胞生物学的形成与发展趋势

20世纪50年代以来,细胞生物学是在分子遗传学、分子生物学以及亚显微水平的研究获得重大进展的共同推动下发展起来的。

### (一) 细胞结构知识的深入和整合

1939年,第一台电子显微镜在德国西门子公司问世。电子显微镜与超薄切片技术的结合与运用,导致了细胞超微结构学的诞生。

(1) 对细胞显微结构的重新认识:对细胞膜、线粒体、高尔基体、细胞核、核膜、核仁、染色质和染色体的结构进行了全新的描述。

(2) 更多细胞器的发现:如内质网、核糖体、溶酶体、核孔复合体与细胞骨架体系等细胞器。

(3) 多层次知识结构的整合:对线粒体、细胞膜、蛋白质和核酸的从显微到亚显微结构的认识。

### (二) 细胞时空特性的认识

(1) 细胞质中化学物质的区域化:酶的分布、DNA、RNA的分布。

(2) 细胞器存在的时空特性:细胞器种类、数量、时空分布。

(3) 细胞器功能活动的时空特性:基因的复制、转录、蛋白质的合成等。

(4) 细胞在个体中存在的时空特性:细胞的种类与组织、功能。

### (三) 细胞单位概念的深化

(1) 细胞独立生存的潜能性:“任何细胞都具备独立生存的潜能”。

(2) 细胞中物质代谢体系的完整性:如中心法则。

(3) 细胞基本生物学特性的相似性:如不同类型细胞的生命活动现象的相似性。

### (四) 细胞生物学研究的若干重大课题

(1) 染色体DNA与蛋白质相互作用关系——主要是非组蛋白对基因组的作用。

(2) 细胞增殖、分化、凋亡(程序性死亡)的相互关系及其调控。

(3) 细胞信号转导的研究。

(4) 细胞结构体系的装配。

(5) 其他如蛋白质合成、分选与跨膜定向运输,真核细胞起源与进化等。

由于细胞是生命活动的基本单位,又是生命的缩影,它不仅体现了生命的多样性和统一性,更体现了生命的复杂性。显然,我们对细胞重大生命活动的认识,必须建立在创新思维的基础上,着力探索它们彼此之间的关系,以及这些重大生命活动与求解人类所面临的诸多问题之间的关系。

## 第四节 医学细胞生物学的研究内容

医学细胞生物学(medical cell biology)是以细胞生物学和分子生物学为基础,研究人体细胞生长、发育、分化、繁殖、运动、遗传、变异、衰老和死亡等生命活动规律以及采用细胞学技术研究疾病诊断、预防和治疗的一门学科。医学细胞生物学属于基础医学一级学科下的二级学科。医学细胞生物学从微观水平反映生物体宏观生、老、病、死的基本生命活动规律,成为生命科学的基础,覆盖面非常广泛。

首先,基础医学各学科,如组织学、胚胎学、生物化学、神经生物学、生理学、寄生虫学、微生物学、免疫学、药理学、病理解剖学及病理生理学等,都是以细胞为研究基础,以细胞生物学为理论指导。随着科学技术的高度发展,各学科间的相互渗透、相互促进,细胞生物学的有关研究内容与成果必然渗透到这些医学基础学科的去,细胞生物学的发展也就成为这些学科进一步发展的基础。

其次,细胞生物学也是临床医学的重要基础之一。细胞不仅是人体结构和功能的基本单位,也是人体疾病的基本单位,或者说,疾病的发生就是细胞的

异常(表 1-2)。有人认为,医生给病人治病,如果从细胞生物学角度来看,他们实际上是在直接或间接地解决细胞的问题。医生的行为大致可以分为两类:一类是主动地剔除或损伤某些特定的细胞。例如,肿瘤的治疗实际上就是通过手术、药物或射线等方法去掉、杀死或抑制肿瘤细胞。另一类则是影响或调整某些细胞的生物学行为。例如,心血管疾病的治疗,就是通过药物或其他方式调整心血管某一些细胞的功能活动;伤口的愈合实际上是细胞生长的结果。

第三,细胞生物学的研究发展已经成为医学科学高水平发展的一个新的基础。大量与医学前沿相关

的课题如器官移植、恶性肿瘤防治、心血管疾病、艾滋病的免疫细胞治疗、干细胞的组织损伤修复、脑脊髓损伤和退行性神经性疾病干细胞移植、生殖生育调控等都需要在细胞水平上深入研究才能得到根本性的解决。例如,癌细胞是机体内一类非正常增殖的细胞,它脱离了细胞增殖的接触抑制,无休止地进行分裂和恶性生长,出现去分化现象,到处转移和扩散,浸润周围组织,形成恶性肿瘤。如果我们将正常细胞的生长、分裂、分化和癌细胞的去分化机制从分子水平阐明,那么就有可能找到癌细胞逆转为正常分化细胞的可能。

表 1-2 人类疾病的分子生物学和细胞生物学发病机制

细胞生物学内容	细胞异常类型	举例	发病分子机制
细胞膜	载体蛋白异常	胱氨酸尿症	胱氨酸载体蛋白缺陷
	离子通道异常	囊性纤维化	Cl <sup>-</sup> 离子通道 CFTR 缺陷
	膜受体异常	家族性高胆固醇血症	LDL 受体缺陷
细胞连接和细胞外基质	细胞连接异常	大疱性天疱疮	半桥粒自身免疫缺陷
	细胞粘连异常	上皮癌	E-钙黏素缺陷
	细胞外基质异常	坏血病	胶原纤维缺陷
内膜系统	溶酶体异常	痛风	溶酶体酶外泄自溶
	过氧化氢酶体异常	Zellweger 脑肝肾综合征	过氧化氢酶体和过氧化氢酶体缺乏
线粒体	线粒体异常	线粒体脑肌病	线粒体 DNA 突变
细胞骨架	微管异常	阿尔茨海默病	微管聚集缺陷
细胞核	染色体异常	慢性粒细胞白血病	染色体易位导致造血调控基因的异常激活、扩增或丢失
遗传信息的表达与传递	遗传性疾病	遗传性地中海贫血	珠蛋白基因突变
	表观遗传性疾病	X 连锁 $\alpha$ -地中海贫血综合征	ATRX 突变引起 DNA 甲基化异常
细胞的生长和增殖	细胞周期异常	肿瘤	细胞周期正负调节因子失衡
细胞信号转导	受体异常	糖尿病	胰岛素信号通路障碍
	G 蛋白异常	霍乱	G 蛋白上 GTP 酶失活
	蛋白激酶异常	X 染色体关联免疫不全症	B 淋巴细胞酪氨酸激酶缺陷
细胞分化	细胞分化异常	肿瘤	细胞分化调节机制障碍
细胞的衰老与死亡	细胞衰老异常	婴幼儿早衰症	编码核膜蛋白的基因突变
干细胞	造血干细胞异常	白血病、再生障碍性贫血	调控造血干细胞基因突变
肿瘤细胞	癌干细胞	肿瘤	干细胞维持和分化机制紊乱

(张文清)



## 第 2 章 细胞生物学研究方法

细胞体积微小而其活动和功能复杂,需要借助适当的技术方法和手段进行分析与研究。本章简述细胞生物学研究方法中几类重要而又基本的研究方法——显微镜技术、细胞化学技术、细胞培养技术等以及属于交叉学科的细胞生物学其他的研究方法——细胞工程技术、细胞分子生物学技术等。

### 第一节 细胞生物学基本研究方法

#### 一、显微镜技术

总体来说,显微镜技术主要包括两大类,光学显微镜技术(optical microscopy)及电子显微镜技术(electron microscopy)。在光学显微镜下所观察到的细胞结构可统称为显微结构,在电子显微镜下观察到的细胞结构可统称为亚微或超微结构。另外,随着光电理论和技术的发展,新型的显微镜技术例如扫描探针显微术也逐步发展起来。

##### (一) 显微镜和分辨率

物体在人眼视网膜上成像的大小和物体与眼之间的距离有关。物体与眼的距离缩小,视网膜上的物像就增大,就容易看清。但由于眼屈光能力的限制,物体移近眼睛的距离是有限度的,一般将人眼正常的工作距离定为 25cm,称作“明视距离”。

分辨率(resolution, 简写  $R$ )或称分辨力(resolving power)是指在人眼明视距离处,能清楚地分辨被检物体细微结构最小间隔的能力。人眼的分辨力约为  $100\mu\text{m}$ , 而一个典型的动物细胞一般其直径为  $10\sim 20\mu\text{m}$ , 且绝大多数细胞在常态下是无色透明的,因此单独靠人眼分辨不清细胞的组成和结构。人们就借助多个放大镜进行组合后的工具进行观察,从而发明了显微镜。当有了各种类型的显微镜,再结合标本制备技术和细胞化学技术,不但可以分辨出整体细胞的形态结构,还可揭示细胞中生物大分子,甚至原子的结构。对于所有类型的显微镜来说,分辨率都是其重要的性能参数,这个数值越小,表示分辨本领越大。

显微镜的分辨率( $R$ )可通过 Abbe 公式计算,即  $R=0.61\lambda/N.A.$ ,  $N.A.=n\sin\alpha$ 。其中  $\lambda$  为入射光的波长; $N.A.$  为数值孔径(numeric aperture)又称镜口率; $n$  为标本和物镜间介质的折射率; $\alpha$  为物镜镜口张

角的半角,即是处于物镜光轴上的标本某一代代表点与经物镜透镜长轴两端的射线构成的夹角的半角。我们以普通光学显微镜为例,计算其最大分辨率,可以得出  $R=0.61\times 0.5\mu\text{m}$  (可见光的波长)/ $1.5$  (介质是香柏油)  $\times 1(\sin\alpha$  的最大值),因此可以计算出光镜的最大分辨率是  $0.2\mu\text{m}$ ,可称之为光镜的分辨极限。也就表示借助普通光学显微镜能分辨出最小间隔为  $0.2\mu\text{m}$  的邻近两点。在这个分辨率下,大小约  $0.5\mu\text{m}$  的细菌和线粒体是普通光学显微镜能看到的最小物体,更小的结构由于光的衍射效应而不能分辨。

根据 Abbe 公式,如果要提高显微镜的分辨率,就必须增加镜口率和缩短波长。要增大镜口率需要提高物镜和标本间介质的折射率,其中空气介质的折射率为 1,水介质的折射率为 1.33,香柏油介质的为 1.5,因而这种提高是非常有限的。为了显著提高分辨率需要找到波长更短的光线作为入射光(表 2-1),因此诞生了以紫外线为光源的荧光显微镜、以激光为光源的激光共聚焦扫描显微镜、以电子束为光源的电子显微镜。尤其是电子显微镜,分辨率已经达到了  $0.2\text{nm}$  左右,比普通光学显微镜提高了 1000 倍。

表 2-1 不同光源的波长

光线名称	可见光	紫外光	电子束		
			0.1kV	10kV	100kV
波长(nm)	390~760	13~390	0.123	0.0122	0.00387

另外,特别要注意的是显微镜的放大倍数参数,它是物体最终成像的大小与原物体大小的比值。对于光学显微镜来说其计算公式如下:实际放大倍数=物镜放大倍数 $\times$ 目镜放大倍数,目前光镜的最大放大倍数为 1000 倍。

##### (二) 光学显微镜技术(optical microscopy)

光学显微镜技术是指根据不同的研究目的,利用不同类型的光学显微镜进行细胞显微结构研究的技术。不同类型的光学显微镜的光源、反差照明方式有所不同,但基本成像原理相似。它们的基本原理是来自光源的光线被聚光器收集,照射到标本上,透过标本的光线经物镜汇聚第一次成像,这个物像又会通过目镜进一步放大,最终在我们眼睛的视网膜上形成实像(图 2-1)。