



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

医学细胞生物学

(第五版)

● 杨抚华 主编



科学出版社
www.sciencep.com

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

医学细胞生物学

Medical Cell Biology

第五版

杨抒华 主编

胡以平 胡火珍 王大忠 副主编



科学出版社 北京

科学出版社 北京

科学出版社 北京

科学出版社 北京

元 60.00 · 首页

(北京) 出版社 (北京) 国家出版局

内 容 简 介

本书是以杨抒华主编的《医学细胞生物学》第四版为基础进行编写的，在新版中处处体现与生命科学各分支学科的交叉与整合。本书根据当前细胞生物学发展的特点和趋势，从细胞、亚细胞和分子三个层次阐述细胞生命活动及其机制，特别注意了医学各专业的特点，着重介绍与医学实践有关的一些细胞生命活动，细胞生物学学科研究热点，以有别于普通细胞生物学。

本书是医学院校各专业本科生的基础课教材，同时也是医学各专业研究生、教师以及临床医师、药师获得这方面系统知识的一本有益读物。

图书在版编目(CIP)数据

医学细胞生物学/杨抒华主编. —5 版. —北京：科学出版社，2007
(普通高等教育“十一五”国家级规划教材)
ISBN 978-7-03-019180-9

I. 医… II. 杨… III. 人体细胞学：细胞生物学—高等学校—教材
IV. R329.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 125324 号

责任编辑：周 辉 彭克里 席 慧/责任校对：李奕萱

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

*

2007 年 8 月第 五 版 开本：787 × 1092 1/16

2007 年 8 月第一次印刷 印张：27 1/2 插页 2

印数：1—10 000 字数：582 000

定价：33.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换(双青))

《医学细胞生物学》(第五版)

编者委员会

主编 杨抚华

副主编 胡以平 胡火珍 王大忠

编者 (按篇章顺序)

杨抚华	陶大昌	陈誉华	梁素华
李 虹	杨春蕾	朱海英	胡火珍
罗素元	李学英	何永蜀	王大忠
宋土生	李晓文	郑 红	张 闻
魏会平	潘克俭	胡以平	訾晓渊
陈俊霞			

第五版前言

应使用本书的老师和同学们的要求，以及细胞生物学蓬勃发展的现状，正拟在本书第四版（2002）的基础上进行修订，恰逢教育部通知全国各出版社及高等院校申报“十一五”国家级规划教材，科学出版社经过研究并征得主编所在单位的同意，决定向教育部申报本书为“十一五”国家级规划教材，经教育部组织专家评审，批准本书为“十一五”国家级规划教材。

细胞生物学是生命科学中的四大前沿学科之一，它的基础理论和基本知识已经渗透到医学科学的诸多方面，并成为认识人类生命现象和解决医学科学中很多问题的重要基础。因此，作为医学各专业的学生必须具备医学细胞生物学的基础理论和基本知识。

此次修订是在第四版的基础上，根据细胞生物学的发展特点和趋势，结合我国医学教育现阶段对医学基础课的需要，总结本书已使用四年多的教学实践，保持第四版的思想性、科学性、先进性、启发性和可接受性，吸收了教师及学生在使用本书过程中提出的建议，在某些章节有较大的修改，使其更好地适应医学科学的发展和医学教育的需要。

参加此次修订工作的除第四版参编单位的作者外，还增加了中国医科大学、昆明医学院、重庆医科大学、河北北方学院及成都医学院的教授。

另外，本书配有编者制作的教学课件，可供教师选用教材备课时参考使用。

在修订的过程中得到各编者所在单位的领导和有关单位的大力支持。在审定稿中，特别得到遵义医学院及其珠海校区的领导和同志们的热情关心。科学出版社领导和周辉编辑给以极大的关注，并对修订中应注意的问题提出了宝贵意见。四川大学陶大昌和杨春蕾同志在整个修订过程中的打印、编辑和文稿的整理等具体工作上花了不少时间和精力。对以上各单位及同志们为此次修订所付出的辛勤劳动致以崇高的敬意和诚挚的感谢。

细胞生物学是一门新兴的学科，进展迅猛，许多内容日新月异。同时，与医学的关系日趋紧密。由于受知识水平的限制，尽管各位编者做了极大的努力进行修订，但本书中仍难免存在这样那样的缺点和不足，我们热忱欢迎来自老师和同学的批评，使本书再版时，日臻完善，以适应我国医学教育迅猛发展的需要。

杨 扈 华

2007年4月于四川大学华西医学中心

(80) 第五版前言	第五版前言 章十集
(80) 第一篇 概论	第五版前言 章一集
(101) 第一章 细胞生物学概述	第五版前言 章二集
(113) 第二章 细胞生物学的研究技术和方法	第五版前言 章八集
(113) 第三章 细胞的分子基础	第五版前言 章九集
(18) 第四章 细胞的进化及其基本结构	第五版前言 章六集
(22) 第五章 细胞膜的分子结构和特性	第五版前言 章十集
(22) 第六章 细胞表面及其特化	第五版前言 章一集
(28) 第二篇 细胞膜及其表面	第五版前言 章二集
(28) 第一节 细胞生物学及其研究对象与目的	第五版前言 章三集
(33) 第二节 细胞生物学的发展历史	第五版前言 章四集
(38) 第三节 细胞生物学与医学	第五版前言 章五集
(48) 第一节 细胞形态结构研究技术	第五版前言 章六集
(48) 第二节 细胞的分离和培养	第五版前言 章七集
(48) 第三节 细胞组分的分离和纯化技术	第五版前言 章八集
(48) 第四节 细胞和亚细胞组分的测定	第五版前言 章九集
(48) 第五节 基因与蛋白质组研究技术	第五版前言 章十集
(48) 小结	第五版前言 章十一集
(51) 第一节 细胞的小分子物质	第五版前言 章十二集
(51) 第二节 细胞的大分子物质	第五版前言 章十三集
(51) 第三节 细胞结构的组装	第五版前言 章十四集
(51) 小结	第五版前言 章十五集
(53) 第一节 细胞的起源与进化	第五版前言 章十六集
(53) 第二节 细胞结构的一般特征	第五版前言 章十七集
(53) 第三节 原核细胞和真核细胞	第五版前言 章十八集
(59) 小结	第五版前言 章十九集
(63) 第一节 膜的化学组成	第五版前言 章二十集
(63) 第二节 膜的分子结构	第五版前言 章二十一集
(63) 第三节 膜的特性	第五版前言 章二十二集
(82) 第一节 细胞外被与胞质溶胶	第五版前言 章二十三集
(82) 第二节 细胞表面的特化结构	第五版前言 章二十四集
(82) 第三节 细胞间的连接	第五版前言 章二十五集
(92) 第四节 细胞外基质	第五版前言 章二十六集

第七章 细胞膜与物质转运	(98)
第一节 穿膜运输.....	(98)
第二节 膜泡运输.....	(107)
第八章 细胞膜与细胞识别	(113)
第一节 细胞识别与膜受体.....	(113)
第二节 细胞膜受体的结构和特性.....	(116)
第九章 膜受体与细胞的信号转导	(122)
第一节 细胞的化学信号分子及其受体.....	(122)
第二节 通过 G 蛋白偶联受体进行的信号转导	(123)
第三节 具有酪氨酸蛋白激酶活性的受体信号通路.....	(130)
第十章 细胞膜与医药学	(132)
第一节 膜转运系统异常与疾病.....	(132)
第二节 膜受体异常与疾病.....	(132)
第三节 癌变与细胞表面的关系.....	(134)
第四节 膜生物工程与医药学.....	(137)
小结	(139)
第三篇 细胞质和细胞器	
第十一章 细胞质基质	(143)
第一节 细胞质基质的化学组成及某些物理特性.....	(143)
第二节 细胞质基质的生物学特性.....	(144)
第三节 细胞质基质的功能.....	(145)
第十二章 内膜系统	(146)
第一节 内质网.....	(146)
第二节 高尔基复合体.....	(155)
第三节 溶酶体.....	(160)
第四节 过氧化物酶体.....	(167)
第五节 内膜系统与细胞内蛋白质的分选.....	(170)
第六节 内膜系统与膜流.....	(172)
第七节 内膜系统的起源.....	(173)
第十三章 线粒体	(176)
第一节 线粒体的结构.....	(176)
第二节 线粒体的化学组成及酶定位.....	(179)
第三节 线粒体的功能.....	(181)
第四节 线粒体的半自主性.....	(189)
第五节 线粒体的生物发生.....	(191)
第六节 线粒体与医学.....	(193)
第十四章 核糖体	(196)
第一节 核糖体的形态结构与存在形式.....	(196)

(18) 第二节 核糖体的基本类型与化学成分.....	(197)
(88) 第三节 核糖体的生物发生与自组装.....	(198)
(99) 第四节 核糖体的功能.....	(199)
(10) 第五节 核糖体与医学.....	(204)
第十五章 细胞骨架.....	(207)
(20) 第一节 微管.....	(207)
(99) 第二节 微丝.....	(214)
(10) 第三节 中间纤维.....	(218)
(88) 第四节 中心体和中心粒.....	(223)
(88) 第五节 鞭毛与纤毛及其运动.....	(224)
小结.....	(228)

第四篇 细 胞 核

第十六章 核膜.....	(231)
(28) 第一节 核膜的主要化学成分.....	(231)
(28) 第二节 核膜的亚微结构.....	(231)
(18) 第三节 核膜的主要功能.....	(233)
第十七章 核纤层和核骨架.....	(237)
(28) 第一节 核纤层.....	(237)
(28) 第二节 核骨架.....	(239)
第十八章 染色质和染色体.....	(242)
(28) 第一节 染色质和染色体的化学组成.....	(242)
第二节 染色质和染色体的亚微结构.....	(244)
第三节 异染色质与常染色质.....	(248)
(28) 第四节 染色体.....	(249)
第十九章 核仁.....	(256)
(28) 第一节 核仁的化学组成与亚微结构.....	(256)
(28) 第二节 核仁的形成与周期性变化.....	(257)
(28) 第三节 核仁的功能.....	(258)
第二十章 细胞核的功能.....	(261)
(28) 第一节 遗传信息的储存.....	(261)
(28) 第二节 遗传信息的复制.....	(261)
(28) 第三节 细胞核内遗传信息的传递.....	(264)
小结.....	(272)

第五篇 细胞分裂繁殖与生长发育

第二十一章 细胞的分裂.....	(275)
(28) 第一节 无丝分裂.....	(275)
(28) 第二节 有丝分裂.....	(276)

(70) 第三节	减数分裂.....	(281)
(80) 第四节	有丝分裂和减数分裂的比较.....	(288)
第二十二章	细胞周期.....	(290)
(10) 第一节	细胞周期的一些基本概念.....	(291)
(10) 第二节	细胞周期各时相的动态.....	(293)
(10) 第三节	细胞周期的驱动力.....	(295)
(11) 第四节	细胞周期的检控点.....	(299)
(81) 第五节	细胞周期与医学.....	(301)
第二十三章	细胞分化.....	(306)
(10) 第一节	细胞分化的一般概念.....	(306)
(88) 第二节	细胞决定与细胞分化.....	(307)
第三节	基因与细胞分化.....	(312)
第四节	影响细胞分化的因素.....	(318)
(18) 第五节	细胞分化与肿瘤细胞.....	(322)
第二十四章	细胞衰老和死亡.....	(325)
(18) 第一节	细胞的衰老.....	(325)
(88) 第二节	细胞死亡.....	(331)
第二十五章	个体发育中的细胞.....	(340)
(18) 第一节	干细胞.....	(340)
(88) 第二节	成体细胞.....	(354)
(88) 第三节	肿瘤细胞.....	(357)
小结.....		(360)
第六篇 细胞工程		
第二十六章	动物细胞工程所涉及的主要技术领域.....	(365)
(88) 第一节	大规模细胞培养.....	(365)
(88) 第二节	细胞核移植.....	(371)
(88) 第三节	基因转移技术.....	(374)
第二十七章	动物细胞工程的应用.....	(378)
(88) 第一节	医用蛋白质的生产.....	(378)
(88) 第二节	基因工程动物的制备.....	(379)
(88) 第三节	组织工程.....	(381)
(88) 第四节	细胞治疗.....	(384)
小结.....		(388)

第七篇 细胞生物学的现状和前瞻

第二十八章	现代生命科学发展的主要特点和趋势.....	(393)
(88) 第一节	生命科学的研究多层次体系.....	(393)
(88) 第二节	生命科学的研究向微观世界的深入.....	(393)

第三节	生命科学研究向宏观领域扩展	(394)
第四节	自然科学各学科间的相互渗透和彼此促进	(394)
第五节	生命科学实验手段的日益现代化	(395)
第六节	人工改造生命物质体系愈趋工程化	(396)
第七节	生命科学研究思维模式的变化	(396)
第二十九章	细胞生物学的研究动态和发展趋势	(398)
第一节	基因组与蛋白质组	(398)
第二节	细胞信号转导	(400)
第三节	细胞增殖周期及其调控	(401)
第四节	干细胞研究及其应用前景	(402)
第五节	细胞分化、细胞衰老与细胞死亡	(404)
第六节	siRNA 与 miRNA	(408)
结语		(410)
主要参考文献		(412)
细胞生物学部分相关网站		(415)
索引		(416)
图版		

第一篇 概 论

第一章 细胞生物学概述

细胞 (cell) 是有机体形态、结构和功能的基本单位。恩格斯说：“在整个有机界里，所看到的最简单的类型，是细胞；它确实是高级有机体的基础”^①。因此，要了解有机体生命活动的规律，就必须从它的基础——细胞入手。

第一节 细胞生物学及其研究对象与目的

细胞学 (cytology) 是研究细胞生命现象的科学。其研究范围包括：细胞的形态结构和功能、分裂和分化、遗传和变异以及衰老和病变等。

但是，现代细胞学的研究，在形态方面，已经远远超出了光学显微镜下可见结构的范围；在功能方面，也已经大大超越了对于细胞生理变化的纯粹描述。20世纪50年代以来，随着分子生物学 (molecular biology) 的发展，生命科学中新理论、新方法和新技术不断涌现，对于细胞的研究，已从细胞的整体层次和亚细胞层次深入到分子层次，从三个层次来研究细胞的结构和功能，并将三个层次有机地结合起来，以动态的观点考察细胞的结构和功能，并探索细胞的基本生命活动。例如，细胞的代谢、繁殖、生长、发育、遗传和变异、分化、运动以及衰老和死亡等一系列生命现象。它已经不仅仅是孤立地研究一个个细胞、细胞器和生物大分子或一个个生命活动的现象，而是研究它们的变化发展过程，研究它们之间的相互关系，以及它们与环境之间的相互关系。其研究范围大大超出了过去的细胞学范畴，所以称为细胞生物学 (cell biology)。概括说来，细胞生物学是运用近代物理、化学技术和分子生物学方法，从不同层次研究细胞生命活动规律的学科，是20世纪以来实验细胞学发展的新阶段。它研究细胞各种组成部分 (细胞膜、细胞质、细胞器和细胞核) 的结构、功能及其相互关系；研究细胞总体的和动态的功能活动，包括以上提到的细胞生长分裂、发育分化、遗传变异和演化，以及研究这些相互关系和功能活动的分子基础。因此，现代细胞生物学实际上是分子生物学与细胞生物学的结合，即细胞分子生物学 (molecular biology of the cell)。

细胞生物学的研究范围极其广泛，但其核心问题是发育与遗传的关系。遗传是在发育过程中实现的，而发育又要以遗传为基础。在分子层次上这两方面的问题交织在一起，所以，分子遗传学 (molecular genetics) 的成就对细胞生物学的形成和发展起了关键作用。

细胞生物学的兴起是与分子生物学的发展不可分割的。分子生物学特别是分子遗传学的突出成就之一，是在微生物上阐明了蛋白质合成遗传控制的信息传递

^① 恩格斯. 反杜林论. 吴黎平译. 北京: 人民出版社, 1974.

途径，以及基因作用的操纵子学说 (operon theory)。然而，这些在原核细胞研究上取得的成果并不能完全代表真核细胞，更不能解释真核细胞的遗传和发育现象。真核细胞遗传物质的组成和结构，核质之间、细胞之间、细胞及其环境之间的关系是极其错综复杂的，由此调节和控制着基因作用系统，使其按一定的时空顺序表达，从而实现细胞的分化和个体的发育，并在成体细胞中表现出种种特殊的功能活动。因此，分子生物学已不能停留在以微生物为材料的分子遗传学的研究上。从 20 世纪 70 年代开始，一些研究微生物的分子遗传学家，如曾获诺贝尔奖的 Brenner 和 Benzer 等，纷纷转向利用线虫、蚂蟥、果蝇及小鼠等模式生物来研究真核生物的发育和遗传，反映了这一主要的发展趋向。

从生命结构层次来看，细胞生物学介于分子生物学和个体生物学之间，同它们互相衔接，相互渗透。因此，细胞生物学是一门承上启下的学科，和分子生物学一起同是现代生命科学的基础，广泛渗透到遗传学、发育生物学、生殖生物学、神经生物学和免疫生物学等的研究中，并同医学和生物高技术发展有极其密切的关系。

许多著名的科学家认为，21 世纪是生命科学的世纪，生命科学将成为整个自然科学中的带头学科，从分子层次研究细胞生命活动的细胞分子生物学，无疑将在其中发挥很大的作用。似乎可以认为，细胞生物学和分子生物学是现代生命科学新的生长点，也是现代生命科学的重要基础。因此，将其视为当今生命科学中的前沿学科之一。

细胞生物学的主要分支学科有：

细胞形态学 (cytomorphology)：研究细胞形态和结构及其在生命过程中变化的科学。

细胞化学 (cytochemistry)：研究细胞结构的化学成分（主要是生物大分子成分）的定位、分布及其生理功能。用切片或分离细胞成分，对单个细胞或细胞各个部分进行定性和定量的化学分析。

细胞生理学 (cytophysiology)：研究细胞的生命活动规律。包括细胞如何从环境中摄取营养，经代谢而获得能量，进行生长、分裂或其他功能活动，以及细胞如何对各种环境因素产生反应，而表现感应性和运动性活动（如神经细胞传导、肌肉细胞收缩、腺细胞分泌）等。晚近特别着重于从分子和胶体水平去阐明细胞生理活动过程的物理化学基础。

细胞遗传学 (cytogenetics)：根据染色体遗传学说发展起来的、一门属于细胞学与遗传学之间的边缘学科。主要是从细胞学的角度，特别是从染色体的结构和行为以及染色体和其他细胞器的关系来研究遗传现象，对遗传和变异机制的阐明、动植物育种理论的建立、人类遗传的有关问题以及生物进化学说的发展，都有一定的意义。结合医学，特别是对人类染色体病的诊断、治疗和预防都有极其现实的意义。

其他分支学科还有细胞生态学 (cytoecology)、细胞能力学 (cytoenergetics)、细胞动力学 (cytodynamics) 等。

细胞生物学是生命科学研究的基础，因此，生命科学上的许多基本问题，就

必须在细胞中谋求解决。所以细胞生物学的研究目的，不仅在于阐明各种生命活动的现象和本质，还必须进一步对这些现象的发展规律加以控制和利用，以达到为生产实践服务，造福于人类的目的。

因此，细胞生物学研究的任务是多方面的，应采取分析与综合的方法，在三个不同层次上将结构与功能统一起来，加以考察和探讨。细胞生物学不仅要研究理论问题，也要解决实际问题。它和其他学科一样，理论与实践结合，正确揭露自然规律，并不断地提出新任务，来寻找控制这些规律的途径。这样，就能使这门学科无止境地揭开细胞的奥秘，为解决实践问题做出贡献。

细胞生物学研究的问题很多，任务也很繁重，要正确对待和解决这些问题，就必须有一个正确的世界观，才能确定正确的研究方向和树立科学的研究方法，这就是辩证唯物主义的世界观。如不这样，就可能谬误百出，陷入到唯心主义形而上学的泥坑中去。例如，著名的瑞典生物学家、分类学的奠基者林奈（Carl von Linneaus, 1707~1778），曾进行了不少出色的工作，但限于他的世界观，认为物种是不变的，因而陷入谬误而不能自拔。因此，“自然科学家就应该做一个现代的唯物主义者，做一个以马克思为代表的唯物主义的自觉的拥护者，也就是说应当做一个辩证唯物主义者”^①。细胞生物学的研究，也必须以辩证唯物主义的哲学为指导，紧密联系实际，才能使细胞生物学获得更大的成就和发展。

第二节 细胞生物学的发展历史

细胞生物学是生命科学中一门前沿学科，在其历史发展过程中的一些新成就，对整个生命科学起了巨大的推动作用，为了认识细胞生物学的现状及其发展，有必要对其历史做简要的回顾。历史的回顾是追溯过去，但科学的发展往往在某些方面有相似之处，所以，回顾历史有其现实意义。

一、细胞生物学发展的萌芽阶段

这一阶段大致是从显微镜（microscope）的发明到 19 世纪初叶，开始了细胞学的研究。

科学的发展总是与装备水平相适应的，细胞学的兴起也不例外，细胞的发现是与显微镜的发明分不开的。1590 年，荷兰眼镜制造商 Z. Janssen 兄弟试制成第一台复式显微镜。半个多世纪以后，英国科学家 R. Hooke 用自制的显微镜观察了软木及其他植物组织。1665 年，他发表了《显微图谱》（micrographia），其中关于软木的描述是最值得称道的，他将在软木中看到的许多小室，称为“细胞”（cell，原意为小室），实际上他所见到的仅仅是植物死细胞的细胞壁，因为他首先描述了这一结构，所以，“细胞”一词也就沿用至今。

与此同时，值得一提的是荷兰科学家 A. Van Leeuwenhoek（1632~1723），他于 1677 年用自制的显微镜观察了池塘中的纤毛虫类、人和哺乳动物的精子以及

^① 列宁. 论战斗唯物主义的意义. 《列宁选集》第四卷, 609 页, 北京: 人民出版社, 1972.

细菌等，后来他又观察到了鲑鱼红细胞及其核。由于他的卓越贡献，从而当选为英国皇家学会会员，并被授予“巴黎科学院通讯院士”的荣誉称号。他由一名布店学徒成为一位著名的科学家，他刻苦勤奋的一生，为后人树立了自学成材的光辉榜样。

二、细胞学说的创立阶段

这一阶段大致从 19 世纪初叶到 19 世纪中叶。这一时期的突出成就是创立了细胞学说。

在 R. Hooke 发现细胞后的近 200 年中，由于显微技术未得到成功的改进，所以，对细胞的研究没有任何突破性进展。1827 年，K. E. V. Bear 在蛙卵和几种无脊椎动物的卵中看到了细胞核。1831 年，R. Brown 也见到了兰科和其他几种植物表皮细胞中的细胞核。1835 年，E. Dujardin 将根足虫和多孔虫细胞内的黏稠物质称为肉样质 (sarcode)。1839 年，捷克学者 Purkinje 首先提出原生质 (protoplasm) 的概念。后来被 H. Von Mohl 应用到植物细胞。虽然当时细胞的一些主要结构都见到了，但是，一直没有从理论上加以概括。

这一时期最值得称颂的是细胞学说的建立。德国植物学家 M. J. Schleiden (1838) 和动物学家 T. Schwann (1839)，根据前人的研究成果结合自己的工作，首次提出了细胞学说 (cell theory)。其主要内容是：①系统地论证了细胞是动、植物有机体的基本结构单位，也是有机体功能的基本单位；②论证了动、植物各种组织的细胞具有共同的基本结构、基本特性，并按共同规律发育，有共同的生命过程；③论证了细胞也有自己的生长发展过程。细胞学说的建立，明确了动、植物界的统一。恩格斯对此给予了极高的评价，认为这是 19 世纪自然科学的三大发现之一。

虽然细胞学说建立了，但对细胞的认识还是经过了一番周折。直到 1861 年，M. Schultze 才给细胞下了一个定义：“细胞是赋有生命特征的一团原生质，其中有一个核”。

三、经典细胞学阶段

这一阶段大致从 19 世纪中叶到 20 世纪初叶。这一时期细胞学有了蓬勃的发展。

首先是实验技术的进步。1865 年，Böhm 首先使用苏木精，而 Corti (1851) 和 Hartig (1854) 则使用洋红对细胞进行染色。Oschatz 设计出第一台切片机；1878 年，Ernest Abbe 设计出近代的复式显微镜，这种显微镜具有消色差物镜，连同载物台下照明的聚光器。这些仪器和技术对细胞学的发展起到了极大的推动作用。

19 世纪 70 年代，有三位细胞学家 (Stasburger、Bütschil 及 O. Hertwig) 几乎同时描述了细胞核分裂时的变化。其中 O. Hertwig 曾用硼酸洋红染色，他看到在赤道板上有着色的线状或棒状物体。后来这种着色的线被 Waldyer 命名为染色体。Flemming 将细胞分裂命名为有丝分裂 (mitosis)。Strasburger 根据染色体

的行为将有丝分裂分为前期、中期、后期和末期。

1882 年 Strasburger 首先发现一种百合科植物总是有 12 条染色体，一种石蒜科植物总是有 8 条染色体，随后 Rabl (1885) 在蝾螈中看到 24 条染色体。这些发现都说明了物种染色体数目的恒定性。

以上研究说明，当时对细胞核的观察已经相当深入，但相比之下，关于细胞质却了解得不够清楚。1875 年 O. Hertwig 和 Bütschli 在细胞分裂时看到中心体。1898 年 Golgi 发现高尔基体。同年，Benda 发现了线粒体。

至于细胞质是什么结构，则议论纷纷，莫衷一是。对此，Altmann 提出颗粒学说，而 Bütschli 提出蜂房学说等，显然两者都是错误的。说明当时对细胞质的结构还没有一个正确的认识。

四、实验细胞学阶段

这一阶段大致从 20 世纪初叶到 20 世纪中叶。

这一阶段的显著特点是：细胞学的研究，在相邻学科的渗透下，应用了实验的方法，因而学科的研究内容更广泛而深入。细胞遗传学、细胞生理学、生化细胞学、细胞化学、显微及亚显微形态学这样一些分支学科也逐渐形成。

继 1907 年，Harrison 用淋巴液成功地培养神经细胞之后，1912 年 A. Carrel 在此基础上发展起一整套包括严格消毒、应用鸡胚抽提液和一些专用器皿在体外培养动物组织的组织培养技术。这套技术到目前虽有所改进，但基本上还在应用。组织培养早期，主要是成功地培养各种组织，以后发展到用培养物做实验研究。这样，细胞学就增加了一个重要的研究手段。J. Brachet 用组织化学方法研究核酸在发育中的变化，最早提出核酸与细胞生命活动的关系。另外，Caspersson 设计十分精密的显微分光光度计，根据极小范围内的吸收光谱可以超微量地测定细胞中的核酸含量。这两方面的成就，对细胞学均产生了重大影响。

主要由 A. Claude 发展起来的组织匀浆的差速离心方法及以后出现的放射性同位素技术，均应用到细胞的研究中，这样就使人们对细胞的代谢以及某些细胞器的功能获得了新的认识。

从 20 世纪 40 年代开始，电子显微镜的应用使细胞形态学的研究深入到亚显微层次。不仅搞清了大部分细胞器的结构（如线粒体、叶绿体、高尔基复合体、中心体等），而且结合着细胞生化的成果，逐渐把结构和功能统一起来，同时对细胞质也有了更为深入的了解。

五、细胞生物学阶段

这一阶段始自 20 世纪 60 年代。

这一阶段对细胞的研究从各个方面深入和扩展。形态方面，从显微层次深入到亚显微层次，甚至分子层次，进而扩展到对活细胞的观察和实验研究；从单纯的形态描述，进入到形态与功能和生化研究的结合。生命科学各分支学科——遗传学、胚胎学、生理学以及进化的研究，都力求深入到细胞层次和亚细胞层次来解释各种生命现象。细胞学的发展已经超出原有的范围，并向细胞生物学转变。