

生物 物理学

SHENGWU
WULIXUE

庞小峰 编著



电子科技大学出版社

电子科技大学研究生系列教材建设项目

生物物理学

庞小峰 编著

电子科技大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

生物物理学 / 庞小峰编著. —成都: 电子科技大学出版

社, 2007.9

ISBN 7-81114-522-9

I. 生… II. 庞… III. 生物物理学—研究生—教材

IV. Q6

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 141814 号

内容简介

本教材重点介绍了作为生物物理学的物质基础的细胞的结构与功能, 以及建立在这个基础上的脑和神经系统、视觉和听觉系统及血液循环系统等几大主要生物学系统的结构、组成、特性和功能。同时对当前生物物理学关心的自由基、生物能力学、生物组织的特性及形成等几个基本问题作了较为详细的介绍。

适合于本科生和研究生的教学, 但因对象不同, 可取舍不同的内容和采用不同的学时进行讲述。

生物物理学

庞小峰 编著

出 版: 电子科技大学出版社(成都市一环路东一段159号电子信息产业大厦 邮编: 610051)

策划编辑: 杜 倩

责任编辑: 杜 倩

主 页: www.uestcp.com.cn

电子邮箱: uestcp@uestcp.com.cn

发 行: 新华书店经销

印 刷: 成都金龙印务有限责任公司

成品尺寸: 185mm×260mm 印张 17 字数 435 千字

版 次: 2007年9月第一版

印 次: 2007年9月第一次印刷

书 号: ISBN 978-7-81114-522-9

定 价: 26.00 元

■ 版权所有 侵权必究 ■

- ◆ 邮购本书请与本社发行部联系。电话: (028) 83202323, 83256027
- ◆ 本书如有缺页、破损、装订错误, 请寄回印刷厂调换。
- ◆ 课件下载在我社主页“下载专区”。

前 言

生物物理学是一门交叉学科,主要就是应用物理学的理论方法和技术来研究生命活动中各种各样的物理过程,揭示各种生命活动的物理本质和特点,并展示出生命活动中各种物理过程的特性和各种生物物质的运动变化规律及特点,以此来发展一些生物物理手段和技术,为推动生命科学技术及工程的进步服务。

为了这个宗旨,本教材重点介绍了作为生物物理学的物质基础的细胞的结构与功能,以及建立在这个基础上的脑和神经系统、视觉和听觉系统及血液循环系统等几大主要生物学系统的结构、组成、特性和功能。同时对当前生物物理学关心的自由基、生物能力学、生物组织的特性及形成等几个基本问题作了较为详细的介绍。在细胞生物学中我们仅着重介绍了目前主要关心的生物膜的相关问题。同时,在第九章中重点介绍了在生物物理学的应用与开发中大家关心的生物传感器及纳米生物医学技术及材料等问题。因此本教材涉及到生物物理学的基础、理论、技术及应用等基本问题。但由于目前分子生物学和生物电磁学(包括电离辐射生物学)的迅速发展,已独立为一专门的学科,再加上篇幅的限制,本教材就未编入这些内容。

本教材是在作者多年从事此学科的教学和科研时所编写的讲义基础上,经多次修改后编写成的。在编写过程中重点参考了程极济等人编写的《生物物理学》和丘冠英等人编写的《生物物理学》以及杨抚华等人编写的《医学细胞生物学》等教材,同时也引用了其他很多人的工作成果,对此表示感谢。另外,曾红娟、周艳等同学对本书的校对也做了一些工作。

本教材为电子科技大学研究生系列教材建设项目,其编写及出版得到了电子科技大学研究生教材建设基金资助。教材着重介绍了生物物理学的基础知识,也介绍了当前的一些发展和应用,既包括了许多人的研究成果,也概括了作者一些工作结果。适合于本科生和研究生的教学,但因对象不同,可取舍不同的内容和采用不同的学时进行讲述。

由于作者水平有限,本书存在不足问题,欢迎提出宝贵意见。

庞小峰

2006.12

目 录

第一章 细胞的结构、特性与功能	1
第一节 细胞核的结构与功能	1
一、核质	1
二、核仁	2
三、核被膜	2
四、有丝分裂及染色体的超微结构	3
第二节 细胞质的结构及生物功能	3
一、核糖体和多核糖体	3
二、内质网 (ER)	4
三、高尔基复合器 (高尔基器)	4
四、溶酶体	5
五、过氧化小体 (微体)	6
六、线粒体	6
第三节 细胞膜及其成分	8
一、膜脂	9
二、膜蛋白	11
三、膜糖蛋白是一种蛋白质与糖类的共价复合物	14
四、N - GlcNAc 连接型聚糖	15
第四节 生物膜的特性及分子结构模型	15
一、生物膜的基本特征	15
二、膜的分子结构模型	17
三、膜的液晶模型	18
第五节 细胞的通透性和离子与分子的被动转移	20
一、水的通透性和通道	20
二、非电介质的通透性	23
三、有转运载体参与下的被动转运或易化扩散	24
四、 Na^+ , K^+ , Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 及 Cl^- 等离子的通透性	25
五、离子通道的形成及其结构	28
第六节 主动转运和离子泵及其他运输机制	32
一、非电解质的主动转运效应及离子泵	32
二、钠泵	33
三、钙泵	35
四、生物膜的其他主动转运方式	35
五、离子梯度驱动的主动运输	36

六、胞吞运输	36
第二章 神经生物物理学基础	38
第一节 神经系统、大脑、神经细胞、突触和神经递质	38
一、神经系统和大脑皮层	38
二、神经细胞和突触	41
三、神经递质和调质	44
第二节 神经兴奋及其特性	46
一、神经的兴奋状态	46
二、静息电位	47
三、动作电位	49
四、兴奋膜在兴奋时的性能变化	52
五、神经信号的特性	54
第三节 神经兴奋在神经纤维中的传递	56
一、神经纤维系统	56
二、神经兴奋的传导理论	57
三、神经兴奋与大脑的活动	62
第四节 非传播的突触后电位兴奋	64
一、化学突触的突触前和后过程	64
二、神经-肌肉突触兴奋的特点	65
三、化学突触后电位的机制	69
四、乙酰胆碱 (ACh) 的循环过程	70
五、电突触的特性	71
第五节 由受体介导的神经信号转导	72
一、膜受体及特性	72
二、由 G 蛋白偶联受体介导的神经信号的跨膜转导效应	74
第三章 视觉生物物理学	80
第一节 眼球与视网膜	80
一、眼球	80
二、视网膜	81
三、感受细胞的结构	82
第二节 视色素及视杆细胞与视锥细胞的结构及光学特性	83
一、视色素的结构及其光学特性	83
二、视杆细胞中的视紫红质的化学性质、衰变和复生	87
三、视锥细胞色素的特性及衰变与复生	92
第三节 感受细胞的电生理过程	94
一、感受细胞的感受野	94
二、刺激光的强度、时间和光谱组成和空间分布对感受野的影响	96

三、超极化的特性及产生机理	97
四、中间递质的产生及其动力学特性	100
五、暗电流和细胞的换能效应	103
第四节 视觉信号在中枢神经系统中的处理	107
一、视觉系统中各种神经元的效应	107
二、在中枢视神经中的传递	108
三、视脑皮层的结构及功能	109
四、脑的色觉及其相应理论	110
五、颜色的编码及其机理	111
第四章 听觉系统的结构和特征	114
第一节 外耳和中耳的结构及功能	114
一、外耳的结构及特性	114
二、中耳的结构及特性	115
第二节 内耳的结构与特性	117
一、耳蜗的结构及功能	117
二、耳蜗隔膜的动力学特性	118
三、耳蜗螺旋器的运动特性及毛细胞的作用	120
第三节 听觉系统的能量转换及听觉信号在神经系统中的处理	121
一、内耳的电生理过程及其特性	121
二、耳蜗中的声能与电能的转换	124
三、听觉信号在神经系统中的处理	125
第五章 血液的流变学特性	127
第一节 血液的成分及它们的基本功能	127
第二节 血液的流动性和粘性	132
一、流动性和粘度	133
二、牛顿型和非牛顿型流体	134
三、血液流体粘度的测定原理及方法	136
第三节 血液流体的流动状态及其描述	137
一、层流和湍流的形成	137
二、血液流动的特点	139
三、血液流动的阻力	141
第四节 人和动物的血液循环的流变特性	142
一、血液的粘度变化	142
二、血液流动的致流值	143
第五节 血液的微结构对其流变性的影响	145
一、红细胞的压积与流变特性的关系	145
二、红细胞的聚集效应	147

三、红细胞变形能力的效果	148
四、血清或血浆对血液流变性的效应	149
第六节 血管的几何特征对血液流变性的影响	150
一、血管的粗细和长短及形状的影响	150
二、血管内的质量的效应	152
三、血管的通透性及其分支的影响	154
第七节 血管、心肌和心脏的粘弹性及其对血液流变性的影响	154
一、血管、心肌和心脏的粘弹特性	154
二、粘弹性与组织结构的联系	155
三、血管的粘弹性	155
四、心肌和心脏的粘度特性	156
第八节 微循环中的血液流变特性及测量	157
一、血液的微循环及其功能	157
二、红细胞、白细胞和血小板在微循环中的作用红细胞中含有血红蛋白，它可以 与氧结合	159
三、微循环“状况”的观察	160
第九节 血液流动的动力学理论及其脉搏波的传播	161
一、血液流动的线性理论	162
二、非线性传播理论	164
第六章 自由基及其生物医学效应	168
第一节 生命系统中的自由基及其测定	168
一、活性氧 O_2^- 的生成	168
二、 $\cdot OH$ 和 H_2O_2 等自由基的生成	169
三、自由基的检测方法	170
第二节 自由基性质及生物生理效应	172
一、自由基的稳定性和化学活泼性	172
二、自由基的生物生理效应	173
三、自由基的其他有益生物效应	174
四、自由基 NO 的生理效应	175
五、自由基毒害作用和消除	177
第三节 自由基对人体健康和植物发育的影响	178
一、对人体衰老的影响	178
二、与人体癌症的关系	181
三、自由基与其他疾病的关系	182
五、对植物发育的影响	184
第七章 生物能力学	186

第一节 生命系统的代谢过程和生物能量的产生	186
一、生物中的新陈代谢和能量产生	186
二、葡萄糖的有氧氧化	187
三、葡萄糖和其他糖在无氧的条件下转变成丙酮酸的反应序列叫做糖酵解	191
第二节 能量货币 ATP 分子的中心作用和磷酸化过程	193
一、氧化磷酸化反应及 ATP 的生成	193
二、ATP 的中心作用	197
三、线粒体内膜中磷酸化过程及其 ATP 的形成机理	198
第三节 在线粒体中的电子传递体系的结构和特征	201
一、线粒体中的电子传递体系	201
二、电子传递体系中的成分的特征	203
三、电子传递的机制及证实	206
第四节 ATP 水解产生的生物能量在生命体的中传递及其应用	208
第八章 生物组织的特性及其形成	210
第一节 生命活动是一个不可逆的热力学过程	210
一、生命活动过程的物质和能量变化	210
二、生命系统的状态变化和熵演变特性	211
三、在生物中的不可逆过程的特性	212
第二节 生物组织是一种耗散结构	215
一、生物组织的耗散结构	215
二、生物耗散结构形成的化学基础	215
第三节 有序生物自组织的形式及特性	217
第四节 生物组织的自组装	221
第九章 生物传感技术和生物纳米工程	226
第一节 传感器特性和生物传感器的工作原理	226
一、传感器的特性	226
三、传感器的灵感换能器及特点	228
第二节 传感器中的能量和信号的转换装置及其特点	229
一、敏感元件的固定方法	229
二、光电转换器	230
三、光纤换能器	231
四、电化学换能器	232
五、热敏换能器	232
六、离子型场效应晶体管 (ISFET) 换能器	233
第三节 几种常用的生物传感器的特性	235
一、酶电极传感器	235
二、微生物传感器	237

三、免疫传感器	239
四、细胞器及组织传感器	241
五、几种微型和多功能智能化的生物传感器	242
第四节 纳米材料的特点及其生物效应	242
一、纳米粒子与材料的发现	242
二、纳米颗粒的特性	243
三、纳米尺度物质的生物效应	245
第五节 纳米生物传感器	247
一、纳米生物传感器	247
二、光化学传感器	248
三、生物类纳米传感器	249
第六节 纳米生物器件及工程	251
一、纳米医学	252
二、纳米生物技术与器件	253
第七节 纳米生物医学材料及其特性	256
一、纳米无机生物材料	256
二、纳米有机生物材料	257
三、纳米复合材料	259
四、纳米组织工程材料	259
参考文献	261



第一章 细胞的结构、特性与功能

第一节 细胞核的结构与功能

众所周知,生物是由细胞组成,而细胞又是由细胞核、细胞质和细胞膜组成。构成机体的绝大多数细胞的核均为间期核,它由核质、核仁、核被膜三部分组成。

一、核质

核质是由核被膜所围绕的物质,主要包括核液和浸泡于其中的原纤维状的常染色质和致密性深染的纤维状的异染色质及一些颗粒状结构等物质。染色质是核内含 DNA 和蛋白质的结构。异染色质是由较粗的颗粒(粗的原纤维的断面)组成,其直径大约为 10~25nm。它是由核蛋白质(包括组蛋白和一些不规则蛋白)与等量的 DNA 按一定规则结合所形成的原纤维的紧密螺旋缠绕物,代表了染色体在间期核中的无活性或少活性的卷曲部分,故又称浓缩染色质,它不能进行 DNA 复制和转录 RNA。另有一部分异染色质小团块与核仁相结合形成核仁相随染色质。异染色质之间的较浅染区域为常染色质,位于核中央部分,但浅染的常染色质常位于核周一堆堆异染色质之间,并与后者交替出现,它与异染色质所不同的是原纤维更细,直径大约为 2~10nm 左右。其实,常染色质是由染色体的一些非高度螺旋、非卷曲的或部分非卷曲的 DNA 分子链部分组成,故称为伸展染色质。它包含有 DNA 与酸性蛋白质(非组蛋白质)和一些组蛋白,它们有规律地结合在一起,使伸展的 DNA 分子链能活跃地进行复制与转录。在某些雌性哺乳动物的一些间期细胞核中也存在一种小的特异性异染色质,称为性染色质或 Barr 小体,这是雌性动物所独具的一种 X 染色体。异染色质与常染色质在各种细胞中的分布与比例不是相同的,如在精子、低等脊椎动物的红细胞等专一化程度愈高的细胞核内,异染色质占了 90%~100%,它不转录 RNA。而在分裂很快的如胚胎细胞、骨髓中的原始与早幼细胞以及肿瘤细胞等的核内往往以常染色质为主,但在有些分化程度很高的,又终生不分裂的细胞如神经细胞等中的常染色质比例也较高,有些代谢很旺盛的细胞如浆细胞却有很高的异染色质。在核质内的少数区域中存在很多颗粒,它们紧密团聚在一起,形成一团团不同染的结构区域,散布于细胞核中或核被膜的内表面上。同时,在核质内还存在直径 15nm 左右的颗粒成分,它们的形状呈现不规则的棱角,是核糖体的前体成份。

核液为核内的无定形基质,包含有水、酶类、无机盐等,主要是为核内的代谢提供一个生存的环境,以促进核内一些物质的运输和一些可溶性代谢产物的传递。

染色质间颗粒是一些致密、有棱角的近圆形颗粒,直径比核糖体稍大,约 15~50nm,常以几个到数十个成群存在。位于异染色质之间的常染色质区域内,存在大量蛋白质及一个短链的 RNA,是 30S 或 40S 的核糖体颗粒,故称为“核内核糖体”,易被一些病毒感染。



二、核仁

核仁是与蛋白质合成有关的 RNA 的部分,其余部分主要为蛋白质,它包含有可溶于中性 pH 值的核液中的核仁蛋白、碱性蛋白及剩余蛋白,但也含有少量 DNA。在细胞分裂时它分散在核质中自由存在或附着于核膜内表面上。在高倍光镜下它由致密卷曲和盘绕在纤维丝的核仁丝,无定形致密部分的 Pars amorpha 和被染色质团块附着在周围的核仁相随染色质等三部分组成。在电镜下可知它是由以下四种成分构成的:(a)紧密排列的原纤维丝,直径约为 5~7nm,长为 20~40nm,是核仁的海绵状网架。(b)直径为 15~20nm 的致密的颗粒,类似胞质中的核糖体,密布于上述网架之间或围绕在原纤维丝成分的外面。它们是球状的 RNA 分子团,并密切结合,卷曲盘绕,形成多孔结构,即为光镜下的核仁丝。光镜下的无定形致密物质是电镜下的核仁丝多孔结构。(c)核仁相随染色质。它与其他染色质无明显差异,附着在核仁的一侧,或包围在核仁上述二成分的四周,形成一“外壳”,其中包含有 DNA 的常染色质通过延展可伸入核仁原纤维丝区中,为合成 RNA 提供模板。(d)基质。由于核仁周围无膜相隔,核仁的基质与核的基质(核液)是相通的。上述三种核仁成分都浸没于此基质中。

在细胞有丝分裂时,核仁消失出现于分裂末期。在有些植物细胞中,先出现许多核仁核小体,最后融合成一、两个间期的核仁。当核仁形成时,染色体的核仁组成中心出现,它是某些染色体的一定节段,其中的 DNA 为核仁 RNA 的合成提供了模板。对人类,只有第 13、14、15、21 和 22 等五对染色体上有核仁组成中心。

核仁与核糖体紧密相关。若胚胎的细胞核缺乏核仁,则可能导致胚胎因缺乏核糖体而死亡。这是由于变异的染色体的 DNA 顺序发生错排而不能正常合成 RNA 所致。而核仁 RNA 则由染色体中的 DNA 模板所决定。它所含的 RNA 分子很大,大至 45S,分子量约 400 万,称为 rRNA 的前体分子。它们在核内经酶裂解或改造后,变为成熟的核糖体成分,即 18S RNA 和 28S RNA。每一个前体均包含有 18SrRNA 和 28SrRNA 片段与一个“隔离物”(spacer)片段,后者在前体转变为 rRNA 中起重要作用。

在原核细胞(如细菌等)中,转录和翻译几乎在同一时间和地点进行。在单细菌染色体特定片断上,rRNA 是从相邻的两个基因转录的,mRNA 在另一部位进行基因转录,然后立刻由核糖体附着其上,并进行蛋白质翻译过程。

三、核被膜

它是生物发展进化的产物,在低等生物的细胞中不存在核被膜,故称为原核细胞。当进化到较高等生物时,由于有了核被膜,由它所包围的遗传物质才有了一个稳定的环境,以便进行更复杂的代谢活动。这种细胞称为真核细胞。核被膜包括内、外两层膜,核周间隙及核孔等结构。内外层核被膜平行同心性排列,每层厚度与一般单位膜结构相同,厚约 7~8nm,两层膜之间有 15~30nm 的核周间隙存在。在外层膜上附着有核糖体,并与粗面内质网相连,因此,核周间隙与内质网腔是相连通的,有时也用管道直通到细胞周边,所以核周间隙是核质之间活跃的物质交换渠道。圆形或多角形核孔的孔径为 50~80nm,分布于核被膜上,勾通在该处囊的内膜与外膜。很多孔有一个由中等电子密度的颗粒状物质或原纤维物质形成圆筒形的环状结构,称为环状物质。有人观察到在该环状物质的基质内埋藏有 8 根微柱体,它



们成对称性排列。在环状结构的中央有一中央微管，它与 8 根微柱体间用细丝相连，其中的核孔充当了细胞核与胞质间物质交换的通道。其中的环状物是一些蛋白酶，可起到将通道关闭的作用。颗粒或其他小体，可存在于核孔内或在孔的内、外面上。

四、有丝分裂及染色体的超微结构

一般来讲，细胞生活周期可分为：①分裂间期。②有丝分裂期，即 M 期和 D 期。细胞大部分时间都停留在分裂间期中。在细胞分裂前，要为分裂提供物质准备，在分裂间期进行 DNA 的成倍合成（复制）和蛋白质合成。因此，常将分裂间期划分为 DNA 合成期或称复制期、合成前期（G₁ 期）（G 代表间隙“Gap”）以及合成后期（G₂ 期）。在经过物质准备以后，细胞才得以进入有丝分裂期。而有丝分裂又为下一轮的分裂间期提供了前提条件，从而一代又一代地将遗传信息传下去。

第二节 细胞质的结构及生物功能

细胞质由细胞核被膜以外、细胞质膜以内的物质构成，以蛋白质为主，其余大部分为 RNA 等物质，在其内有各种不同的细胞器和胞内基质。细胞质的化学组成及物理性质相当稳定，形成一个良好的细胞内环境。它的化学成分大致为：水 75%，蛋白质 20%（包括各种酶类），脂质 3%，碳水化合物 1%，无机盐 1% 以及核酸等。各种成分依不同细胞及不同的功能状态而异。无机离子中 K⁺，Na⁺，Cl⁻ 对维持细胞内外的渗透平衡及酸碱度很重要。这里着重介绍胞质细胞器中的核糖体、溶酶体、过氧化小体、线粒体等，而纤毛、中心粒、微管和微丝等属于与运动有关的细胞器将不作介绍。

一、核糖体和多核糖体

核糖体又称核蛋白体、核糖核蛋白体、核糖核酸粒（RNP 粒）或核朊微粒。它是 rRNA 和蛋白质所组成的粒状小体，其蛋白质分子排列于表面，将 rRNA 分子围于中央。其 rRNA 约占细胞内 RNA 的 85%，呈球形及卵圆形小体，直径 15~25nm，分子量约 5×10^6 ，由两个清晰的亚基组成。单个存在的核糖体称单核糖体。当由直径 1.0~1.5nm 的 mRNA 细丝将多数核糖体串联为 300~600nm 长并具有合成蛋白质功能，则为多核糖体或称多聚核糖体。单核糖体的间距约在 30~35nm 之间。mRNA 串联许多单核糖体可以穿行于大、小亚单元之间的裂缝与沟中，多核糖体可排列成簇，或线状，有时呈螺旋状，数目常为 3~5 个，也有 10 个乃至 30 多个的，其数目受 mRNA 分子长短的影响。mRNA 越长，单核糖体数目越多。如合成血红蛋白的多核糖体约含有 5 个单核糖体，哺乳动物细胞的 mRNA 大部分在 300~5000 个核苷酸的范围内。大亚基相对固定，并附着在粗面内质网的表面上。在合成蛋白质时，mRNA 先与小亚基结合，待新肽链形成后才结合到膜上的大亚基上，完成蛋白质合成，以后又再离去。在蛋白质合成中，先用氨酰 tRNA 合成酶催化，ATP 提供能量，将氨基酸激活，再使激活氨基酸识别 mRNA 上的密码子，激活的氨基酸与相应的 tRNA 结合，连接到接受臂 ACC 的三个碱基上，形成氨酰-tRNA，在 tRNA 的反密码子环上的三个核苷酸碱基组成的反密码子向导辨认 mRNA 上的三联密码。按不同反密码子运送不同氨基酸的原则将



氨基酸转运到核糖体内去合成蛋白质。

二、内质网 (ER)

它存在于真核生物的许多细胞中,分散于胞质各处,是由脂蛋白膜所缠绕的,互相沟通的渠道系统,有的呈扁平囊状(或称池),有的呈小管泡状。这些膜较细胞质膜薄,厚 5~6nm,其小泡及池宽约 40~70nm,也可达细胞质膜附近。各种细胞的 ER 差别很大,数量也各异。横纹肌的 ER 叫肌浆网,它可使神经冲动与肌肉收缩偶合起来。内质网是细胞内物质运输的被动渠道,因它含有多种酶,在代谢上也能起重要作用。按膜表面上是否有核糖体来区分可分为二类:①粗糙型内质网(粗面内质网, RER)。其表面附着大量核糖体,有的是少数小囊泡,有的相互连接为扁平囊状的管囊,按层次有序排列。RER 膜上可附着单核糖体或多核糖体。核糖体在膜表面上可排列成簇状、螺旋状、线条状等形状,但它的内容物一般是均质分布的。但在有些细胞中 RER 也能浓缩出蛋白产物,形成高度致密的颗粒或晶体状物质。RER 膜常与核膜外层相连接,使周围间隙与 RER 囊池相连通,其外层物质可以是核糖体。至此, RER 与蛋白质合成及分泌有关。蛋白质被多核糖体合成后进入 ER 池中,再运往高尔基器附近的区域,然后由小泡运输,这样它们就能从内质网小泡直接进入“浓缩”小泡,或是进入高尔基器囊泡系统,再经过浓缩形成致密的分泌颗粒。含有这种分泌颗粒的小泡移向细胞顶端的表面并排出。排出后小泡的膜与质膜相融合,将多核糖体所合成的专一蛋白质输入 ER 池内,这是使真核细胞进化的关键机制之一。这样就能使细胞分泌的不同大分子进入不同的内质网结构之中。

②光滑型内质网 (SER)。它未附着核糖体,其本身嗜酸,与 RER 的嗜碱性不同。光滑型内质网常有分支小管和泡形成的网状结构,这可使 SER 与 RER 互相连接。汗腺细胞、皮脂腺细胞、小肠上皮细胞以及甾类激素分泌细胞等都是 SER 为主。它具有多种功能,如 SER 与 RER 一样能合成脂质。在正常条件下,脂质常在内质网内聚集成可见的沉积物。当喂动物脂肪时,甘油三酯在小肠内裂解为单酸甘油酯、甘油以及脂肪酯等较小分子。这些小分子经过小肠上皮细胞的质膜后就进入 ER,此时 ER 膜中的酶将它们转化为甘油三酯,存储于 SER 的网状结构和小泡,或 RER 与核被膜之中。正常情况下,很多肝细胞 ER 所合成的脂质与在 ER 合成的蛋白质结合形成脂蛋白小滴,这些脂蛋白对运输血液中的胆固醇及其他脂质具有重大作用。如果这些脂蛋白经过高尔基器的运输过程被阻断,则在 SER 与 RER 囊腔中就有许多脂滴聚集,可使 ER 裂解成许多小泡,从而可发展成异常的脂肪肝。在分泌类固醇的细胞,如肾上腺皮质中广泛存在 SER,合成类固醇的一些关键醇就是由这些细胞的 SER 在裂解时产生的一些微粒体,因此, SER 就是合成类固醇。肝细胞中常见的多糖以小颗粒形式散布在 SER 细小网状小管分枝之间, SER 及 RER 均可以裂解毒物以解毒。肌细胞中的内质网(肌质网),神经细胞中与神经传导有关的内质网就是一些 SER,因此,它与神经传导有关。

三、高尔基复合器(高尔基器)

电镜下的高尔基器有三个基本成分:(a)扁平的囊泡,它由光滑的膜所包围,在其附近有许多不同大小的小泡,有时还与囊相连。它的扁平囊常以多层密集的形式叠聚在一起,其相对恒定的层距为 20~30nm 左右。在少数细胞中这种间隙的中央还有电子致密的纤维状薄



层。这种复合膜系统的片层结构具有极性,即一面与另一面不同,两面的囊的形状也不一样。有时高尔基囊像是由小管组成的网络,互相连接呈多角形,其穿孔存在于一叠囊的边缘部分,与 ER 邻近,其作用是增加表面积以增加高尔基器与邻近结构的相互作用。(b) 小泡。在上述扁平囊的周围有许多小泡,直径约 40~80nm,膜厚约 6nm,这种小泡载有 RER 所合成的蛋白质,以这种形式运输到扁平囊,使高尔基囊泡系统的膜不断获得补充。(c) 大泡。在扁平囊系统内表面(成熟面、分泌面)的膜上生长出许多大泡,其分泌的物质被“包装”进这些泡中而运往它处。当分泌旺盛时,除内面的囊膜产生分泌泡以外,它也可从较远的外面的囊的边缘分离出来。这表明高尔基器的运动方向是复杂的。

不同类型的细胞,高尔基器的大小形态是不同的,一些低等植物只使用一个囊,在神经细胞中围绕细胞核有一很大而复杂的网状结构。在一些较高等的植物细胞以及少数动物细胞中,高尔基器是由许多不相连接的单元所组成的网体。植物细胞可有数十个甚至数百个这种网体。高尔基器的功能是:(a) 它与蛋白物质的分泌相关。大量不同的腺细胞中的分泌物质是被“包装”到高尔基器或有关结构的膜泡小体之中的。(b) 高尔基器与多糖类物质的分泌相关,它是合成分泌性多糖类的地方,如在植物细胞分泌多糖化合物的细胞壁,软骨细胞排出硫酸软骨素和小肠上皮的杯状细胞分泌粘蛋白中, ^3H -蔗糖是首先聚集于高尔基器上的。在分泌糖蛋白中,碳水化合物是在高尔基内完成附着于蛋白质分子上的工作。同时,在高尔基器内存在许多糖基转移酶,从而使它具有合成多糖类物质的能力。

一般来讲,从高尔基器内表面分离出去的泡被厚膜所覆盖,当它与质膜融合时,其厚膜与质膜也融合在一起。这表明细胞质膜的主要成分及所含有的丰富碳水化合物的细胞外衣是通过高尔基器衍化出来的泡或小泡与质膜发生融合(外放作用)后进入细胞表面的,即是从 ER 来的膜发生移动,并加入到高尔基囊中进行生长而形成的。最后,分泌颗粒的膜又结合到细胞表面上。但是各种膜的生化、形态、功能各有不同的特性,彼此间的差异有时也较大。

四、溶酶体

在电镜下溶酶体颗粒由一层单位膜所包围,它具有一种或多种酶,能催化一些水解反应: $\text{X}_1-\text{X}_2+\text{H}_2\text{O}\rightarrow\text{X}_1-\text{H}+\text{X}_2-\text{OH}$ 。其酶在酸性介质中最易反应,故称酸性水解酶。正由于该细胞器含有水溶解性功能的酶,因此称它为溶酶体。水解酶现有 40 多种,足能水解细胞中的不同种类的大分子,其标志性酶是酸性磷酸酶。因溶酶体有一层膜将上述酶包围限制,从而不易逸入胞质内将细胞本身杀害。正常的溶酶体是使酸性水解酶所作用的物质必须进入到溶酶体膜的内部,限制在其中。溶酶体的直径约 0.5 μm ,最大可达数微米。最小是高尔基小泡,直径只有 25~50nm。

溶酶体的酶是在多核糖体上翻译出来后,由内质网运输到高尔基相关的 ER (GERL) 上,通过 ER 膜将酶“包装”成溶酶体,或者由 ER 生长出的许多小泡运送到高尔基器,再由此处生长出溶酶体来。这种溶酶体为初级溶酶体,它是一种运送水解酶到其他膜小体的运载物。在电镜下它是一层单位膜包围着的、较均匀致密的和大小不等的颗粒状基质。上述的高尔基小泡,中性多形核白细胞的嗜天青颗粒以及特异颗粒等就属于此类。

如果通过泡饮作用形成的泡饮小泡以及通过吞噬作用形成的吞噬泡与初级溶酶体能发生融合,由这种酶和有待消化的物质组成的溶酶体称为次级溶酶体。其溶酶体膜对于氨基酸、小的糖类以及其他一些大分子、经过水解而释放出来的分子均可透过,因而消化的产物能从



溶酶体扩散出去,进入邻近的细胞质内。次级溶酶体可以积累大量未被消化或不能被消化的物质,形成一种膜泡结构,称为残质小体。

总结起来,溶酶体有以下功能:(a)它能对外源性大分子发生水解作用(异噬作用)。很多小分子能穿过质膜进入细胞,但大分子和较大颗粒是经过吞噬作用、泡饮作用进入细胞的,经与初级溶酶体融合后将内容物消化,这是许多原生动物等获取营养的方式。有很多细胞具有泡饮作用,则溶酶体就成为清除异物、杀伤致病微生物的重要武器。(b)溶酶体与内源性大分子出现的水解与细胞器的更迭有紧密关系。真核细胞具有一种自噬作用,即细胞胞质的一部分被一层膜包围起来,然后被消化掉。“自噬的”小泡是一种次级溶酶体,它在原生动物、脊椎动物和无脊椎动物以及植物细胞中均存在,其中的内容物能辨认出胞质的结构。它是细胞在正常情况下进行胞质新陈代谢,细胞器和分子进行更迭或替换的一种方式,后者又叫“微自噬作用”,即把单个分子带到溶酶体中加以降解。(c)溶酶体与细胞损伤和死亡有关。毒物可能导致溶酶体的水解酶渗入细胞质,使细胞受损或死亡。当一个细胞死亡后,其溶酶体中的水解酶被释放出来并参与破坏周围细胞的过程。若给细胞某些药物和激素,分离出的溶酶体膜将受到影响,使溶酶体水解酶漏出。“溶酶体病”是由于遗传性缺乏一个基因,致使在体内无法合成一种正常存在于溶酶体中的特异水解酶,从而产生的某种物质大量在溶酶体中储存,引起许多大溶酶体的“储存病”。目前已发现有 30 多种“储存病”。

五、过氧化小体(微体)

它由一层 65~85nm 厚的单位膜所包围,内含有中等致密度的细颗粒状的基质,直径 0.5~1.5 μm ,约呈圆形的结构。它在哺乳动物的各种类型的细胞中都存在,但红细胞是一个例外。过氧化小体常与内质网密切联系,特别是微过氧化小体更是这样,在其内有数种酶同时存在。大鼠肝过氧化小体内含有几种能产生过氧化氢的酶(尿酸氧化酶、D-氨基酸氧化酶、 α -羟酸氧化酶)及一种分解 H_2O_2 的酶(过氧化氢酶)。一般细胞也含有能产生过氧化物的酶,特别是过氧化氢酶几乎都包含有(只有 1~2 个例外)。但人细胞的过氧化小体中无尿酸氧化酶。过氧化小体中的过氧化氢酶是为了保护细胞免受由其他过氧化小体以及细胞内其他地方所产生的过氧化物的作用,而尿酸氧化酶在降解嘌呤方面有重要作用。在各种哺乳动物中,过氧化小体(特别是微过氧化小体)在一些有关脂质吸收、运输或储存等中有很明显的作用。当给药物影响脂质代谢时,过氧化小体的数量或大小会发生改变。

过氧化小体常是由 ER 向外生长或肿胀时以出芽脱落的方式产生的。微过氧化小体和 ER 的连接很紧密。过氧化小体的形成可以是酶和其他分子从 ER 膜上的多体形成后移入 ER 池内,然后出芽生成出该细胞器。而形成有功能的酶分子便是在过氧化小体内进行的,如四个亚基与含铁的辅酶(血红素)的结合就形成了过氧化氢酶。

六、线粒体

它是存在于真核细胞中的一种重要而独特的细胞器,直径为 0.5~1.0 μm ,有的更大。数量可从每个细胞的数千个到巨大阿米巴的 10 000 个左右。大鼠肝细胞也有 1 000 个。其中结构线粒体由厚约 5~7nm 的内、外两层膜所构成,两层之间被 6~10nm 宽度的空隙所分开,它称外室。内室则附于内膜之中,内膜被基质包围。内膜有许多折皱,称为嵴。嵴膜之间的腔隙称嵴内间隙。在电镜下,线粒体内膜和外膜一样,显示出一个三层(单位膜)的结构。



它比大部分质膜薄,分离后的线粒体膜经负染色后,可见到内膜面向基质的表面上有大量有序的重叠结构,即由很多球形小体长出一短柄,与膜面垂直而附着在内膜上,这叫“线粒体基粒”(“基粒”)。它由三个亚基所组成,即8~10nm直径的球状头,直径约3nm,长约5nm之柄,直径为6~11.5nm的基片。整个基粒的分子量为500 000~700 000。其内膜上的分子密度为2 000~3 000个/ μm^2 。球状亚基含有一种酶,称 F_1 ,即ATPase,其功能是将ATP分解为ADP及磷酸。在一个完整的线粒体中, F_1 有反向的作用,并参与电子传递和ADP的磷酸化。短柄是一联接蛋白,称为寡霉素敏感授予蛋白(OSCP蛋白),它能与 F_1 因子作用。基片在一个平面上侧向连接,构成一个超薄切片形状的内膜。ATP酶通过柄与基片结合后才具有对寡霉素敏感的ATP酶活性。线粒体常集中于细胞内代谢活性最旺盛的部位,如心肌细胞,它也附着于肌原纤维的四周。肾近端曲管上皮在基底部质膜折叠部分,由于该处血液分子的交换很快,至此在该部也存在有线粒体。此外,精子的线粒体裹在精子鞭毛的周围。

线粒体的嵴的形态有板层状和小管状及其他变形体,高等生物大部分细胞的嵴为板状,其板层的方向与线粒体长轴垂直,少数平行于长轴。藻类和原生动物等低等动物的嵴多为小管状,但有些细胞两种形式兼有。线粒体外膜由一些与内膜不同的氧化酶,如单胺氧化酶所组成,其中包含有等量的脂质和蛋白质,它们对许多小分子和离子有好的通透性。其内膜像一个屏障门来调控许多分子的进出。有些物质,如水或某些小脂肪酸,很容易进入线粒体的内室,而另一些物质如还原的 NAD^+ 则不能进出。至于ADP、ATP以及三羧酸循环的中间产物则需要携带系统作为媒介才能穿过内膜。

正常的线粒体中有电子密度致密度高的基质颗粒,直径为20~50nm,用来结合钙和磷酸。当大量的 Ca^{2+} (或 Ba^{2+} , Sr^{2+})和磷酸被接收时,其内会出现颗粒的明显沉积。外室又称膜间腔,是外膜与内膜之间的腔隙,其宽约6~8nm,和嵴内腔相连通,其中充满了含有多可溶性蛋白质(酶)和一些辅助因子的无定形胶质溶液。内室则是线粒体内膜封裹而成的囊腔。由于嵴的延伸、分化,内室又被分隔出许多嵴间腔,它们彼此相对独立,但整体结构上又是相互连通的,其中也充满了和线粒体整体功能密切相关的无定形胶质溶液,但其化学组分远比外室物质复杂。因此,它也称为高度复杂的胶体溶液物质体系,或称为线粒体基质。在线粒体嵴膜基质面的垂直方向上分布着许多有规则排列的柄球状小体,它就是线粒体的基粒,它所包含的基片是嵌入到线粒体内膜(嵴)的疏水性蛋白(简称HP或 F_0 因子)上的。

线粒体的一般化学成分有蛋白质、脂质、水和无机盐离子等。蛋白质占到线粒体干重的65%~70%,它分为可溶性的基质蛋白与膜外周蛋白以及不可溶性的膜内在蛋白。可溶性蛋白质的含量及所占比例因细胞类型的不同而异。外膜中含有14种蛋白质,但在内膜中多达20多种。脂质约占到线粒体干重的25%~30%。不同来源的线粒体,其脂质组成成分也不相同,但均以磷脂为主,它约占脂质总量的3/4以上。其中,又以磷脂酰胆碱(卵磷脂)和磷脂酰乙醇胺(脑磷脂)为多,并含有较丰富的心磷脂和较少的胆固醇。外膜磷脂总量约为内膜的3倍,其外膜脂质与蛋白质的比例为1:1。从组分上看,外膜较之内膜更接近于细胞的其他膜结构。内膜是具有较高含量的心磷脂,一般可占其脂质总量的20%,这与内膜较低的物质通透特性相关。内面膜胆固醇的含量不足外膜的1/6。内膜与蛋白质的比例仅为0.3:1。线粒体内、外膜所含脂质和蛋白质比例因种类的不同而不同,这是由于它们具有不