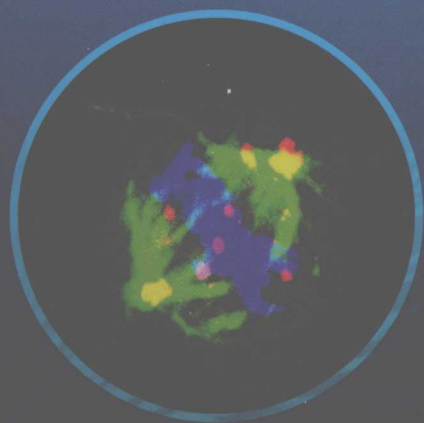




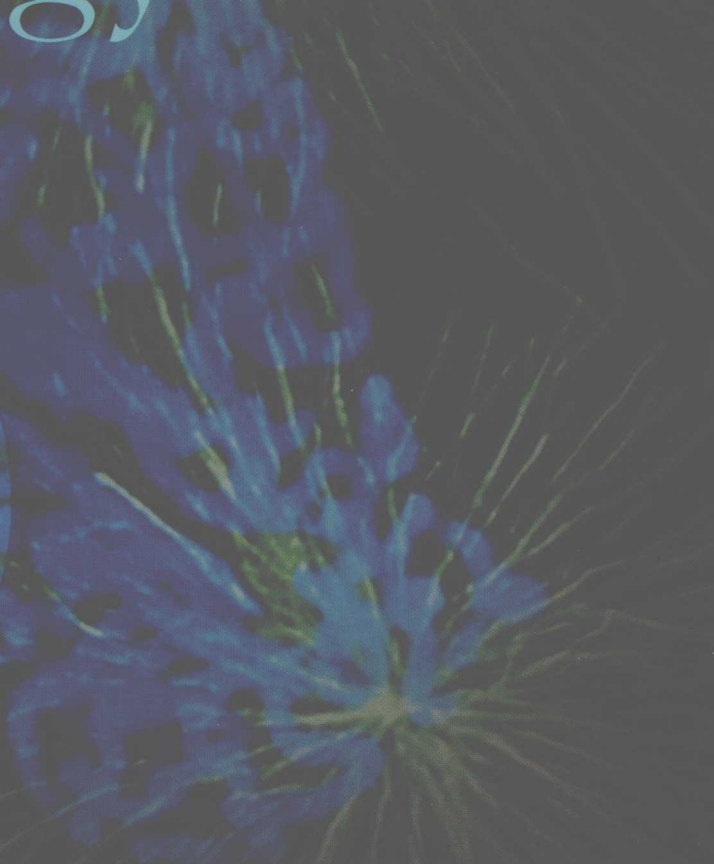
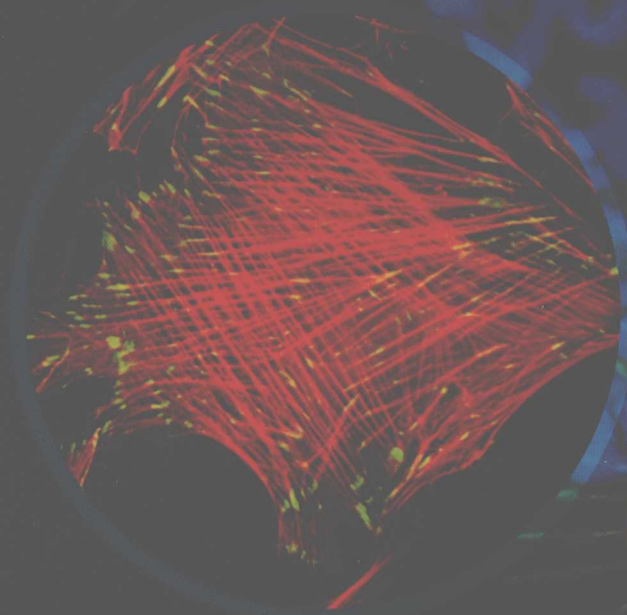
普通高等教育“十一五”国家级规划教材



细胞生物学 (第3版)

Cell Biology

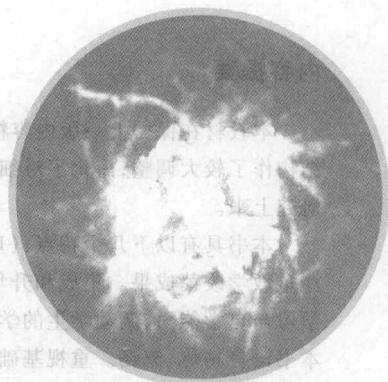
翟中和 王喜忠 丁明孝 主编



高等教育出版社
Higher Education Press



普通高等教育“十一五”国家级规划教材



细胞生物学

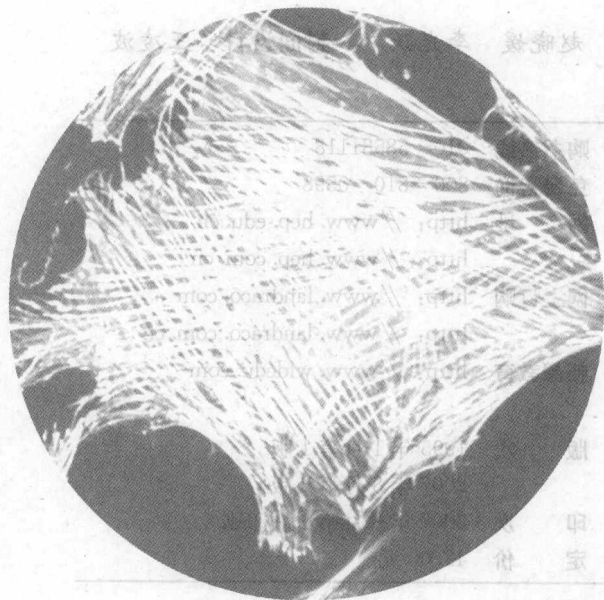
(第3版)

Cell Biology

翟中和 王喜忠 丁明孝 主编

编著者(按姓氏笔画排序)

丁明孝 王喜忠 佟向军 邹方东
张传茂 陈丹英 陈建国 周青山
焦仁杰 翟中和



出版发行 高等教育出版社
 社址 北京市西城区德胜大街4号
 邮编 100081
 总机 010-28881900
 编辑 蓝色封面
 印刷 北京四季青青印厂
 开本 850×1188 1/16
 印张 32.75
 字数 760 000



高等教育出版社
Higher Education Press

内容提要

本教材在保持上一版内容精炼、教学适用性强等优点的基础上,根据细胞生物学研究的发展现状,对教材的体系结构作了较大调整,简化了对细胞形态结构与功能定位的描述,而将重点转移到细胞重大生命活动及其分子机制的研究上来。

本书具有以下几个特点:(1)科学内容的先进性。注意体现时代精神,注意反映国内外研究的最新成果。(2)注重教学改革成果。集成和升华细胞生物学精品课程建设、改革和研究成果,力求使教材有助于增强学生的个性化学习与自学能力,调动学生的学习主动性。(3)良好的教学适用性。内容取舍得当,篇幅适宜。(4)良好的可读性。本书语言精炼、流畅。重视基础理论与实际问题的结合。(5)丰富精美的插图。全书共有300余幅高质量插图,图文并茂。全书共分为15章50节,每章都配有内容提要、思考题和参考文献。

本书可供综合性大学和农林、医学院校的本科生、研究生使用,也可供有关科研工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学/翟中和,王喜忠,丁明孝主编.—3版.

北京:高等教育出版社,2007.8

ISBN 978-7-04-020766-8

I. 细... II. ①翟...②王...③丁... III. 细胞生物学—高等学校—教材 IV. Q2

中国版本图书馆CIP数据核字(2007)第124276号

策划编辑 吴雪梅 王 莉 责任编辑 张晓晶 赵晓媛 李光跃 封面设计 王凌波
责任校对 朱 静 郭力恒 责任印制 尤 静

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010—58581118
社 址	北京市西城区德外大街4号	免费咨询	800—810—0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010—58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landrac.com
印 刷	北京四季青印刷厂		http://www.landrac.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	850×1168 1/16	版 次	1995年1月第1版 2007年8月第3版
印 张	35.75	印 次	2007年8月第1次印刷
字 数	760 000	定 价	42.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 20766—00

第3版 前言

细胞生物学课程是生物学类及农林医药类本科生一门必修的专业基础课。

细胞生物学既是生命科学的基础学科,也是前沿学科;细胞的研究既是科学学的出发点,又是科学学的汇聚点。审视学科发展现状,探索学科内在规律和发展趋势,可明显看出细胞生物学是当前生命科学中发展最快的领域之一。细胞生物学与分子生物学、发育生物学、神经科学等其他学科相互渗透与交融,研究的重点已不再限于细胞的结构与功能方面,而是明显转向细胞重大生命活动及其分子机制的探秘。八十多年前生物学大师 Wilson 所预言的“一切生命的关键问题都要到细胞中去寻找”正在成为现实。

基于上述背景,我们在第3版《细胞生物学》教材修订过程中注意把握如下一些基本原则:

(1) 鉴于细胞生物学研究重点的转移,即从细胞形态结构与功能定位转向细胞重大生命活动及其分子机制的研究,因而在修订《细胞生物学》(第3版)时,我们以细胞重大生命活动为主线,以分子机制为视点,对教材结构体系作了较大调整,由第2版教材共13章40节调整为该版教材共15章50节,其中第二章“细胞基本知识概要”改为“细胞的统一性与多样性”,原第五章“物质的跨膜运输与信号传递”改为“物质的跨膜运输”和“细胞信号转导”两个独立的章节,并进行较多修改,原第六章“细胞质基质与细胞内膜系统”改为“真核细胞内膜系统、蛋白质分选与膜泡运输”,在描述各种细胞器形态结构的基础上,以蛋白质合成、修饰与分选和细胞内膜泡运输为主线将内膜系统串联起来,并适当加重了功能活动及其分子机制的阐明。此外,将第2版教材有关细胞连接、细胞黏着和细胞外基质等内容,新整合为第十五章“细胞社会的联系:细胞连接、细胞黏着和细胞外基质”。

(2) 根据细胞生物学学科的快速发展和学科间渗透交叉的特征,在注重基本概念、基础知识和基本理论的前提下,坚持“实、宽、新、活”的特点,花力气处理好“基础、前沿、能力”三者之间的关系,按“严谨引用,准确修正,注意更新”的原则,精心组织教材内容,注意采取“化”而不是“贴”的办法反映国内外研究的新成果,保持教材先进性、科学性的特点;集成和升华细胞生物学精品课程建设、改革和研究成果,特别是把握好拓宽知识、更新内容的分寸,力图使第3版修订教材更利于学生的个性化学习,有助于增强其自学能力,调动学生的学习主动性,而不会让学生不堪重负或望而生畏。

(3) 作为专业基础课教材应具有良好的教学适用性。根据细胞生物学课程的定位和教学基本要求,教材篇幅不宜过长。实际上编厚容易,精简较难,作为教材应该考虑到教学适用性,内容上应该给学生一个基本知识范畴。

(4) 作为专业基础教材应该有“活泼”的面孔,有趣且可读性很强。“理论联系实际”是人们常说的一条原则,但说者容易做者难。和国外教材相比,图文并茂是我们国内教材的“软肋”。因此,绘制具有自主知识产权的插图和选用我们自己的或国内外馈赠的照片将是修订工作瓶颈之一,我们在这版教材中已作了积极尝试。希望通过我们编写组的积极努力,让第3版《细胞生物学》教材给读者一个较新的面孔,有助于学生想象复杂的细胞和分子过程,训练学生洞幽察微、抽象思维的能力。

(5) 第1版《细胞生物学》(1995年,高等教育出版社)曾获得教育部科技进步一等奖(1998)、国家科技进步三等奖(著作类,1999)。第2版《细胞生物学》(2000年,高等教育出版社)是教育部推荐

的“面向21世纪课程教材”,同时也是“九五”国家级重点教材,2002年获得国家级优秀教材一等奖,被国内200余所大学采用。第3版《细胞生物学》是“高等教育百门精品课程教材建设计划”的立项项目成果,该计划已被整体列入新闻出版总署“十五”国家重点图书出版规划。同时本书也是普通高等教育“十一五”国家级规划教材,是国家自然科学基金委员会“基础科学(生物学)人才培养基金”项目成果。本版教材仍由翟中和院士、王喜忠教授、丁明孝教授共同主编,参编和修订作者有一些调整。参加本版教材修订的作者除张传茂教授和周青山教授两位曾参与上一版教材的修订外,还有陈建国教授和焦仁杰教授以及邹方东、佟向军和陈丹英三位年轻副教授加盟,他们都有在国外学习和工作的经历,并且在教学和科研第一线工作,无疑将给本书修订增添新的活力。

最后,我们要感谢北京大学生命科学学院刘春香老师对本书稿件的收集整理和繁杂的联系工作;感谢高等教育出版社吴雪梅女士、林金安先生在本书编写过程中,给予的无私帮助和指导,感谢王莉、李光跃、赵晓媛和张晓晶编辑在图文加工等方面给予的大力帮助。

希望这版教材的编写与修订,能够与国内出版的同类教材起到相得益彰的作用,并促进细胞生物学课程建设。然而,细胞生物学是一门发展迅速的学科,知识结构在不断地拓展,许多概念与内容不断地更新,编者深感自己知识和能力有限,所以这版教材难免仍有错漏之处,敬请专家和读者指正。

主编

2007年2月

第2版前言

经过长达三年的努力,《细胞生物学》一书终于完稿付印。在欣慰之余,编写组全体成员仍怀着惶恐的心情等待此书与读者见面。我们编写组部分成员曾参加编写过1995年由高等教育出版社出版的《细胞生物学》教材,该书出版后承蒙许多专家与读者的喜爱并给予鼓励和指教,我们深表感谢,但也很快意识到了它的不足。细胞生物学知识结构更新很快,教学内容往往跟不上形势发展的要求。1998年,结合“高等教育面向21世纪教学内容和课程体系改革计划”课题研究,编写这本新的《细胞生物学》并被教育部和高等教育出版社列入“面向21世纪课程教材”出版规划,希望能与国内已有的细胞生物学教材起到互补与共勉的作用,以适应教学发展的要求。

细胞生物学是迅猛发展的生命科学的重要基础学科,有关细胞的基础知识和相关研究是现代生命科学发展的重要支柱之一。在它的内容中处处体现着与现代生物学各分支学科的交叉与整合。我们清醒地认识到,以我们之中任何个人的知识、经验与能力都不可能在较短期间内独立完成这样一本现代细胞生物学教材的撰写任务。因此,本书是集体创作的成果。参加撰稿的既有在细胞生物学教学与科研方面工作数十年的教师,也有正在该学科前沿领域从事科研的青年学者。

鉴于本书是生物学科本科生专业基础课教材,同时也考虑到又能作为研究生、教师与科研人员及其他学科(诸如农学与医学等)工作人员的参考书,因此,在着重考虑教材所要求的基础性与系统性的同时,还较多地考虑到其内容的先进性与知识结构的合理性。编写人员在多年教学实践经验的基础上,根据近年来细胞生物学研究的进展和人才培养的需求,对本教材的结构体系和教学内容做了较认真的思考与探讨,并作了某些改革尝试,是否得当尚需经过进一步的教学实践的检验。此外,为了适应我国目前的出版印刷水平,我们自行设计或修改了一些模式图,力求简明;有些插图尽量应用国内学者的科研成果,请读者予以理解。清华大学生物科学与技术系戴尧仁教授,青年学者张传茂博士、蔡树涛博士与张博博士,在国内外从事繁重科学研究的同时,拨冗为本书撰写有关章节,吸收国际先进科学知识融合于本教材,这是很可贵的。

王永潮教授、何大澄教授、陈建国教授、樊启昶教授、徐伟教授等同仁对本书某些章节进行了审阅,并提出了中肯的意见,我们在此表示衷心感谢。

周青山教授在撰写本书有关章节的同时,付出巨大的精力,对本书进行全面的校阅并做了全部名词的索引与校对;刘春香老师负责书稿的打印与编排,并协助做了许多具体事务工作;李丽霞老师参加本书不少图版的绘制、注释和名词索引的整理;卢智刚同学协助做了很多技术校正与图稿的计算机处理。上述同志的辛勤劳动,对本书的顺利完成起了重要作用。梁凤霞博士、焦仁杰博士、曲健博士、赵允与刘晓玲等为本书提供了图片与资料;此外,本书责任编辑孙素青同志与本书编写组密切配合,在编写过程中提出许多有益的指导性意见,在此我们一并表示深深的感谢。

编写组全体成员在完成此书时并没有一点轻松的感觉。细胞生物学是一门发展迅速的学科,知识结构在不断地拓宽,许多概念与内容不断地更新,编者深感自己知识与能力有限,直至交稿仍感本书在很多方面尚有不足与欠缺,甚至难免有错漏之处,敬请专家和读者指正。

主编于2000年1月

第1版前言

著名科学家 E. B. Wilson 早在 1925 年就说过,“一切生命的关键问题都要到细胞中去寻找”。在当今生命科学蓬勃发展的时代,重温这句名言感到内涵很深。细胞是有机体结构与生命活动的基本单位。细胞生物学是一切生命科学的重要基础学科。20 世纪 80 年代以来,在我国高等学校生物学教学中,细胞生物学演变为一门基础课程是完全符合生命科学发展规律的。近十多年来,我国先后出版了十多种细胞生物学教学用书,对我国细胞生物学教学的建设起着重要的奠基作用与巨大的推动作用。细胞生物学是一门迅猛发展的学科,尤其是分子生物学概念与方法学的引入,使这门由 20 世纪 70 年代以细胞超微结构与功能为基本内容的学科迅速推向细胞分子生物学水平。由于研究范畴的拓宽与内容不断深化,在教学中要求知识不断更新,因此知识结构也必然不断改善。广大教师与学生希望有一本分量适中,内容又较新颖的教材。我们是为适应这种要求而受命编写本书的,希望能与其他细胞生物学教材起到互补的作用。

在本书编写时,我们在考虑到教材应有的基础性与系统性的同时,比较重视知识的先进性,多数章节的内容力求引用近年来国内外最新资料。将分子生物学概念与内容引入细胞生物学的同时,却又尽量避免与分子生物学内容的不必要重叠,以保证细胞生物学学科自身的独立体系。

本书在写作内容与格式上做了一些新的改变,有必要做一些说明:

(1) 在一般细胞生物学教科书中是没有“细胞基础知识概要”独立一章的,根据我们多年教学的体会,先让已掌握一定生物学知识的学生对细胞的基本概念与知识有一个概括性与综合性的了解,目的是起到知识的承先启后的作用,对我们来说也是一种尝试。

(2) 在细胞生物学研究方法这一章中,既要照顾到一般经典常规技术,又要侧重现代细胞生物学较先进的方法与技术,内容必然比较庞杂,鉴于国内已出版了一些细胞生物学实验课教材,故本章重点放在方法、技术原理与应用范畴的简要介绍。

(3) 本书的一些章节,如细胞的衰老与死亡、细胞的起源与进化等,理论性很强,各种学说与假说较多,因此在内容介绍时就难免带有综述性与进展性的特点。

(4) 本书的一些内容与图片(包括照片与模式图),采用了一些国内与撰稿人自己实验室的实验资料,也许有不理想之处,但毕竟要有一个开端。

本书是一部集体创作,参加本书编著的多数成员是具有多年细胞生物学教学经验的教师,也有受过现代细胞生物学系统训练的青年科学工作者。因为任何人的知识与能力都不大可能在很短时间内收集诸多领域的最新资料,并迅速编写成书。两年的写作过程说明我们这个写作集体是勤奋团结的集体,每个成员均有很强的责任感与使命感,虽然集体编书与适当分工会给教科书带来一些不可避免的缺陷,如前后衔接与文字风格等问题。但从拟订本书计划、提纲、写作、审稿与定稿过程中,我们曾五次开会讨论,认真商榷,交叉审稿,相互砥砺,真正发挥了集体的力量与个人所长,在一定程度上弥补了上述的不足。

本书初稿完成后,我们曾邀请曾弥白、郝水、薛绍白、周柔丽、庄临之、汤雪明、朱圣贻、黄立、王端顺、刘凌云、朴英杰、陈守良等教授分别对本书有关章节进行了校审,他们的意见与建议对我们帮助

很大,特此衷心感谢。

陈建明同志在本书编写中付出了辛勤的劳动,不仅为本书稿件的整理、编排、打字做了大量系统的工作,而且对全书做了细致的文字与技术校对,对他兢兢业业的工作态度,我们深为感激。此外,曲健、罗文捷、梁凤霞、张博、杨玉华、欧兵、朱和平、胡云英、唐乘花、姚占洲、佟向军等同志为本书也做了资料与图片收集工作,在此一并表示谢意。同时要感谢北京大学、四川大学与北京师范大学有关同志为本书拟稿、审稿与定稿会议提供方便。最后我们要衷心的感谢本书责任编辑李茂国同志,他不仅为本书做了大量校审工作,而且对本书的编写做了有效的组织工作与技术指导,并在编写过程中提出了很多有益的建议。本书的完成与上述同志的辛劳是分不开的。

经过长达两年的集体努力,本书终于完稿了;这是一件令人欣慰的事。但是细胞生物学是一门正在发展中的学科,本书作者的知识范畴与能力毕竟是有限的,因此本书的写作与内容必然存在很多缺点,甚至错误。敬请专家、学者与读者批评指正。

翟中和

1993年10月

目 录

第一章 绪论 1

第一节 细胞生物学研究的内容与现状	2
一、细胞生物学是现代生命科学的重要基础学科	2
二、细胞生物学的主要研究内容	3
三、当前细胞生物学研究的总趋势与重点领域	5
第二节 细胞学与细胞生物学发展简史	8
一、细胞的发现	8
二、细胞学说的建立及其意义	9
三、细胞学的经典时期	10
四、实验细胞学与细胞学的分支及其发展	10
五、细胞生物学学科的形成与发展	12
六、细胞生物学的主要学术组织、学术刊物与教科书	14
提要	16
思考题	16
参考文献	16

第二章 细胞的统一性与多样性 18

第一节 细胞的基本概念	19
一、细胞是生命活动的基本单位	19
二、细胞的基本共性	21
第二节 原核细胞与古核细胞	22
一、最小最简单的细胞——支原体	23
二、原核细胞的两个代表——细菌和蓝藻	24
三、古核细胞(古细菌)	29
第三节 真核细胞	31
一、真核细胞的基本结构体系	31
二、细胞的大小	33
三、细胞形态结构与功能的关系	34
四、原核细胞与真核细胞的比较	35
五、植物细胞与动物细胞的比较	38
第四节 非细胞形态的生命体——病毒及其与	

细胞的关系	40
一、病毒的基本知识	40
二、病毒在细胞内增殖(复制)	42
三、病毒与细胞在起源与进化中的关系	44
提要	45
思考题	46
参考文献	47

第三章 细胞生物学研究方法 48

第一节 细胞形态结构的观察方法	49
一、光学显微镜技术	49
二、电子显微镜技术	56
三、扫描隧道显微镜	63
第二节 细胞组分的分析方法	64
一、用超速离心技术分离细胞器与生物大分子及其复合物	64
二、细胞内核酸、蛋白质、糖与脂质等成分的显示方法	65
三、特异蛋白抗原的定位与定性	66
四、细胞内特异核酸序列的定位与定性	67
五、应用放射自显影技术研究生物大分子在细胞内的合成动态	68
六、定量细胞化学分析技术	69
第三节 细胞培养、细胞工程与显微操作技术	70
一、细胞培养	70
二、细胞工程	72
第四节 用于细胞生物学的模式生物	76
提要	80
思考题	81
参考文献	81

第四章 细胞质膜 82

第一节 细胞质膜的结构模型	83
一、生物膜的结构模型	83
二、膜脂	85

三、膜蛋白	88
第二节 生物膜基本特征与功能	92
一、膜的流动性	92
二、膜的不对称性	93
三、细胞质膜的基本功能	95
第三节 膜骨架	96
一、膜骨架	96
二、红细胞的生物学特性	96
三、红细胞质膜蛋白及膜骨架	97
提要	99
思考题	99
参考文献	99

第五章 物质的跨膜运输 100

第一节 膜转运蛋白与物质的跨膜运输	101
一、脂双层的不透性和膜转运蛋白	101
二、被动运输与主动运输	104
第二节 离子泵和协同转运	109
一、P-型离子泵	110
二、V-型质子泵和F-型质子泵	113
三、ABC超家族	113
四、协同转运	114
五、离子跨膜转运与膜电位	115
第三节 胞吞作用与胞吐作用	117
一、胞饮作用与吞噬作用	118
二、受体介导的胞吞作用	119
三、胞吐作用	121
提要	122
思考题	124
参考文献	124

第六章 细胞的能量转换——线粒体和叶绿体 126

第一节 线粒体与氧化磷酸化	127
一、线粒体的形态结构	128
二、线粒体的功能	130
三、线粒体与疾病	142
第二节 叶绿体与光合作用	143
一、叶绿体的形态结构	144
二、叶绿体的主要功能——光合作用	145

第三节 线粒体和叶绿体是半自主性细胞器 ..	156
一、线粒体和叶绿体的DNA	156
二、线粒体和叶绿体的蛋白质合成	157
三、线粒体和叶绿体蛋白质的运送与 组装	159
第四节 线粒体和叶绿体的增殖与起源	162
一、线粒体和叶绿体的增殖	162
二、线粒体和叶绿体的起源	163
提要	165
思考题	166
参考文献	167

第七章 真核细胞内膜系统、蛋白质分选与膜泡运输 168

第一节 细胞质基质的涵义与功能	169
一、细胞质基质的涵义	170
二、细胞质基质的功能	172
第二节 细胞内膜系统及其功能	175
一、内质网的形态结构与功能	175
二、高尔基体的形态结构与功能	182
三、溶酶体的形态结构与功能	190
第三节 细胞内蛋白质的分选与膜泡运输	200
一、信号假说与蛋白质分选信号	200
二、蛋白质分选的基本途径与类型	203
三、膜泡运输	205
四、细胞结构体系的组装	211
提要	214
思考题	215
参考文献	215

第八章 细胞信号转导 217

第一节 概述	218
一、细胞通讯	218
二、信号转导系统及其特性	225
第二节 细胞内受体介导的信号转导	228
一、细胞内核受体及其对基因表达的调节 ..	228
二、NO作为气体信号分子进入靶细胞直接 与酶结合	229
第三节 G蛋白耦联受体介导的信号转导	231
一、G蛋白耦联受体的结构与激活	231

二、G 蛋白耦联受体所介导的细胞信号通路	233
第四节 酶连受体介导的信号转导	245
一、受体酪氨酸激酶及 RTK - Ras 蛋白信号通路	245
二、细胞表面其他酶连受体	250
三、细胞表面整合蛋白介导的信号转导	252
第五节 信号的整合与控制	255
一、细胞对信号的整合	255
二、细胞对信号的控制	258
提要	259
思考题	261
参考文献	261

第九章 细胞骨架 263

第一节 微丝与细胞运动	265
一、微丝的组成及其组装	266
二、微丝网络动态结构的调节与细胞运动	268
三、肌球蛋白:依赖于微丝的分子马达	274
四、肌细胞的收缩运动	276
第二节 微管及其功能	280
一、微管的结构组成与极性	280
二、微管的组装和去组装	283
三、微管组织中心	285
四、微管的动力学性质	287
五、微管结合蛋白对微管网络结构的调节	288
六、微管对细胞结构的组织作用	290
七、细胞内依赖于微管的物质运输	290
八、纤毛和鞭毛的结构与功能	296
九、纺锤体和染色体运动	299
第三节 中间丝	300
一、中间丝的主要类型和组成成分	300
二、中间丝的组装与表达	302
三、中间丝与其他细胞结构的联系	304
提要	305
思考题	306
参考文献	306

第十章 细胞核与染色体 307

第一节 核被膜与核孔复合体	308
一、核被膜	309

二、核孔复合体	310
第二节 染色质	318
一、染色质是细胞生命活动的基础	318
二、染色质 DNA	319
三、染色质蛋白	322
四、染色质的基本结构单位——核小体	326
五、染色质组装的模型	329
六、常染色质和异染色质	332
第三节 染色质结构与基因活化	333
一、活性染色质与非活性染色质	334
二、染色质活化与基因激活	335
第四节 染色体	343
一、中期染色体的形态结构	344
二、染色体 DNA 的 3 种功能元件	346
三、核型与染色体显带	349
四、巨大染色体(多线染色体与灯刷染色体)	351
第五节 核仁	355
一、核仁的超微结构	356
二、核仁的功能	357
三、核仁周期	361
四、亚核结构(核体)	361
第六节 核基质	362
提要	362
思考题	364
参考文献	364

第十一章 核糖体 366

第一节 核糖体的类型与结构	367
一、核糖体的基本类型与化学组成	367
二、核糖体的结构	369
三、核糖体蛋白质与 rRNA 的功能	372
第二节 多聚核糖体与蛋白质的合成	374
一、多聚核糖体	374
二、蛋白质的合成	375
三、RNA 与生命起源	380
提要	382
思考题	383
参考文献	383

第十二章 细胞增殖及其调控 384

第一节 细胞周期概述	385
一、细胞周期	385
二、细胞周期中各个不同时期及其主要事件	388
三、细胞周期长短测定	390
四、细胞周期同步化	392
五、特殊的细胞周期	395
第二节 细胞分裂	400
一、有丝分裂	400
二、减数分裂	412
第三节 细胞周期的调控	421
一、MPF 的发现及其作用	421
二、p34 ^{cdc2} 激酶的发现及其与 MPF 的关系	424
三、周期蛋白	425
四、CDK 激酶和 CDK 激酶抑制物	427
五、细胞周期运转调控	429
六、其他内在和外在因素在细胞周期调控中的作用	437
提要	437
思考题	439
参考文献	439

第十三章 程序性细胞死亡与细胞衰老 441

第一节 程序性细胞死亡	442
一、动物细胞的程序性死亡	442
二、植物细胞与酵母细胞的程序性死亡	457
第二节 细胞衰老	459
一、细胞衰老的概念及特征	459
二、细胞衰老的分子机制	462
三、细胞衰老与个体衰老和癌症的关系	465
提要	466
思考题	467
参考文献	467

第十四章 细胞分化与基因表达调控 468

第一节 细胞分化	469
一、细胞分化的基本概念	469
二、影响细胞分化的因素	473
三、细胞分化与胚胎发育	479
第二节 癌细胞	480

一、癌细胞的基本特征	480
二、癌基因与抑癌基因	482
三、肿瘤的发生是基因突变逐渐积累的结果	484
四、肿瘤干细胞	487
第三节 真核细胞基因表达的调控	488
一、转录水平的调控	489
二、加工水平的调控	494
提要	501
思考题	502
参考文献	502

第十五章 细胞社会的联系:细胞连接、细胞黏着和细胞外基质 504

第一节 细胞连接	505
一、封闭连接	505
二、锚定连接	507
三、通讯连接	509
第二节 细胞黏着及其分子基础	515
一、钙黏蛋白	516
二、选择素	517
三、免疫球蛋白超家族	518
四、整联蛋白	519
第三节 细胞外基质	522
一、胶原	523
二、弹性蛋白	527
三、糖胺聚糖和蛋白聚糖	528
四、纤连蛋白和层粘连蛋白	529
五、基膜与细胞外被	532
六、植物细胞壁	533
提要	535
思考题	536
参考文献	536

附录 1 名词解释	537
附录 2 1958—2006 年细胞分子生物学相关领域的诺贝尔奖获奖情况表	548
索引	551

第一章

绪 论

第一节 细胞生物学研究的内容与现状

- 一、细胞生物学是现代生命科学的重要基础学科
- 二、细胞生物学的主要研究内容
- 三、当前细胞生物学研究的总趋势与重点领域

第二节 细胞学与细胞生物学发展简史

- 一、细胞的发现
- 二、细胞学说的建立及其意义
- 三、细胞学的经典时期
- 四、实验细胞学与细胞学的分支及其发展
- 五、细胞生物学学科的形成与发展
- 六、细胞生物学的主要学术组织、学术刊物与教科书



第一节 细胞生物学研究的内容与现状

一、细胞生物学是现代生命科学的重要基础学科

细胞生物学是研究细胞基本生命活动规律的科学,它从不同层次(显微、亚显微与分子水平)上主要研究细胞结构与功能,细胞增殖、分化、衰老与凋亡,细胞信号转导,细胞基因表达与调控,细胞起源与进化等。分子细胞生物学是当今细胞生物学的重点,细胞工程及与之相关的组织工程和修复医学是 21 世纪生物工程发展的重要组成部分。可以看到,细胞的结构与基本生命活动的研究已越来越深入,并已经成为 21 世纪初生命科学研究的重要领域之一。

生命体是多层次、非线性、多侧面的复杂结构体系,而细胞是生命体结构与生命活动的基本单位,有了细胞才有完整生命活动。细胞的研究是生命科学的基础,也是现代生命科学发展的重要支柱。早在 1925 年,生物学大师 Wilson 就提出:“一切生命的关键问题都要到细胞中去寻找。”重温这句名言,至今仍感内涵深刻。

生物的生殖发育、遗传、神经(脑)活动等重大生命现象的研究都要以细胞为基础。多细胞生物的生长发育是依靠细胞增殖、细胞分化与细胞凋亡来实现的。人脑的活动是靠 10^{12} 个细胞及其相互协调而进行的。一切疾病发病机制也要以细胞病变研究为基础。以基因工程和蛋白质工程为核心的现代生物技术主要是通过以细胞操作为基础而进行的。因此,细胞生物学与农业、医学、生物技术的发展有密不可分的关系,它将在解决人类面临的重大问题、促进经济和社会发展中发挥重要的基础作用。

在我国基础科学发展规划中,细胞生物学、分子生物学、神经生物学和生态学被并列列为生命科学的四大基础学科,反映了现代生命科学的发展趋势。

由于分子生物学概念、方法与技术的引入,细胞生物学在近 30 年取得了突破性的进展,产生了许多新的生长点,并逐渐形成新的概念与新的领域。很多科学家认为,在 21 世纪,细胞生物学将继续迅猛发展,因为它是揭示生命奥秘不可缺少的“主角”。细胞自身又是多层次的复杂结构体系,它是物质(结构)、信息与能量相互“辉映”的综合体。它的很多基本生命活动过程是如何有序而被自动调控的还不是很清楚,生物大分子如何逐级有序地组装成行使生命活动的细胞基本结构体系也相当朦胧。因此,细胞的基础研究势必影响 21 世纪生命科学的整体发展速度。

可以概括地说,细胞生物学是应用现代物理学与化学的技术成就和分子生物学的概念与方法,以细胞作为生命活动的基本单位的思维为出发点,探索生命活动规律的学科,其核心问题是将遗传与发育在细胞水平上结合起来。还应指出,细胞生物学是一门迅速发展中的新兴学科,其研究内容与范畴往往与生命科学的其他学科交错在一起,甚至目前很难为细胞生物学划出一个明确的范围。

二、细胞生物学的主要研究内容

细胞生物学研究与教学内容一般可分为细胞结构与功能和细胞重要生命活动两大基本部分,但它们又很难割裂开。从 20 世纪 60 年代开始,细胞超微结构研究积累的大量资料,大大充实与拓宽了细胞结构与功能的知识范畴,在细胞生物学教科书中,与细胞结构和功能相关的知识所占比例较多。从 70 年代中期开始,由于分子生物学概念、内容与方法的引入,细胞生物学面貌发生了深刻的变化,不仅使细胞结构和功能的研究更深入,对细胞重大生命活动规律及其调控机制的研究也取得了巨大进展,极大地丰富与改变了细胞生物学的知识结构。因此,现代细胞生物学教科书中细胞重要生命活动的知识所占比例也越来越大。

当前细胞生物学研究内容大致归纳为以下领域:

(一) 细胞核、染色体以及基因表达的研究

细胞核是遗传物质 DNA 储存的场所,也是遗传信息进行转录的场所。染色质与染色体是遗传物质的载体,核仁是转录 rRNA 以及组装核糖体亚单位的具体场所,核孔复合体是核质之间物质交换与信息交流的结构。细胞核与染色体的研究历来是经典细胞学的重点,也是细胞遗传学的核心部分。而现代细胞生物学的核心课题之一就是研究染色体结构动态变化与基因表达及其调控的关系,它是目前细胞生物学、遗传学与发育生物学在细胞水平与分子水平上相结合的最活跃的热门课题之一,也是后基因组时代生命科学主要的研究内容之一。

(二) 生物膜与细胞器的研究

生物膜是细胞结构的重要基础,细胞质膜出现之后,才有了真正意义上的生命体。大部分细胞器(包括细胞核)也是以生物膜为基础构建的。近 10 多年来,生物膜研究的主要内容是膜的结构模型与物质的跨膜运输及信息跨膜传递的机制。磷脂双分子层与膜蛋白的相互关系是研究生物膜结构与功能的重要内容。几年来,在膜的识别与受体效应、蛋白质分子跨膜运输与定向分选等方面取得了巨大进展。

细胞器的研究历来是认识细胞结构与功能的重要组成部分。线粒体与叶绿体结构与换能机制的研究已很深入,线粒体 DNA 与叶绿体 DNA 的发现及其半自主性的研究使人们对这两种细胞器又有了新的认识。近年对内质网、高尔基体与溶酶体功能的研究也增添了许多新的知识。核糖体 RNA 能催化肽链的合成的发现,大大加深了人们对核糖体功能的认识,同时也显示了核糖体在生命起源与进化中的重要地位。

(三) 细胞骨架体系的研究

细胞骨架体系的研究在细胞生物学中是一个重要的研究领域。广义的细胞骨架概念应该包括细胞质骨架与核骨架两大部分。

细胞骨架体系的研究愈来愈受到重视,因为细胞骨架在维持细胞形态与保持细胞内部结构的合理布局中起主要作用。细胞骨架与一系列重要生命活动,诸如细胞内大分子的运输与细胞器的运动、细胞信息的传递、基因表达与大分子加工等均有密切关系。近年细胞核骨架的研究是颇引人关注的领域之一。核骨架包括核基质、核纤层和

核孔复合体,不仅参与核染色体的构建,而且与基因表达关系密切。

(四) 细胞增殖及其调控

一切动植物的生长与发育都是通过细胞的增殖与分化来实现的。研究细胞增殖的基本规律及其调控机制,不仅是控制生物生长与发育的基础,而且是研究癌变发生及逆转的重要途径。目前国际上研究细胞增殖的调控主要从两方面进行:一是从环境中与有机体中寻找控制细胞增殖的因子,以及阐明它们的作用机制。各种生长因子的发现及其作用机制的揭示是这一领域中重要的进展。二是寻找控制细胞增殖的关键性基因,并通过调节基因产物来控制细胞的增殖。细胞的癌基因与抑癌基因及其表达产物均与细胞增殖有关。

(五) 细胞分化及其调控

细胞分化是生物发育的基础。近年,细胞分化的研究已愈来愈显示出其重要性,也是细胞生物学、发育生物学与遗传学的重要汇合点。近代生物学的发展,尤其是分子生物学技术的建立,已为细胞分化机制的研究奠定了良好的基础,这也是近年发育生物学蓬勃发展的重要原因。

一个受精卵通过分裂与分化如何发育为复杂的有机体,是生命科学中引人入胜的课题之一。利用哺乳动物的体细胞进行动物克隆,进一步揭示了细胞的“全能性”,使人们认识到可以控制细胞的分化,而且可以将已分化的细胞进行“去分化”,并使其分裂与再分化,克隆出新的个体,这为控制生物的生长发育展示了诱人的前景。

目前认为细胞分化的本质是细胞内基因选择性表达特异功能蛋白质的过程。近年,细胞分化及其调控机制的研究主要集中在编码特异蛋白质的基因的选择性表达规律及其调控方面。围绕干细胞的研究及其在组织工程中的应用前景,极大地促进了细胞分化领域的研究。

(六) 细胞的衰老与凋亡

细胞衰老的研究是研究人与动植物寿命的基础,细胞总体的衰老导致个体的衰老,但细胞的衰老与有机体的衰老又是不同的概念。不少科学家认为细胞衰老的研究将成为 21 世纪的热门课题之一。

目前多数科学家是用细胞体外培养的方法来研究细胞衰老的规律。大量实验说明,动物二倍体细胞在体外分裂与传代的次数是有限的,从而推测体内细胞的寿命受分裂次数的限制,细胞的衰老是必然的规律。人们总是希望通过细胞衰老因素与因子的研究延长细胞的寿命。近年人们力图寻找细胞中的“衰老基因”及相关信号转导途径。

细胞凋亡的研究是生命科学中发展起来的重要的新兴领域之一。细胞凋亡是由一系列基因控制并受复杂的信号调节的细胞自然死亡现象,细胞凋亡可能是生物正常生理发育与病理过程中的重要平衡因素。

(七) 细胞的起源与进化

细胞起源与进化的研究是重要的理论问题,也是难度很大的研究课题,我们应该十分尊重先驱科学家在这一领域所取得的成果。

根据古微生物的证据,原始细胞大约在 35 亿年,或更早到 38 亿年前就在地球上出

现。生命的物质只有当其以细胞形式出现时才能稳定地在地球上存在下去,但是这个进程已成为历史,在现在实验室条件下模拟 30 多亿年前的地球环境,研究细胞的起源过程几乎是不大可能的。目前有关细胞起源学说在很大程度上是推理性的,还需要补充更多的事实证据。

关于真核细胞的起源与进化研究已取得了较多的成果,近年由于分子生物学方法引入生物进化的研究,为细胞进化与细胞器进化的研究增添了很多新的内容。

(八) 细胞工程

细胞工程是细胞生物学与遗传学的交叉领域,这种改造细胞的技术是生物工程技术的重要组成部分。它不仅对工农业生产和医药实践有重要意义,而且也是认识细胞生命活动规律的一种重要途径与手段。

细胞工程能人工方法使不同种细胞的基因或基因组重组到杂交细胞中,或者使基因与基因组由一种细胞转移到另一种细胞中,并使越过种的障碍的基因转移成为可能,由此人们开始探索人工创造新的遗传性状的细胞。动植物体细胞的杂交试验一直是细胞工程中最活跃的领域。通过动物体细胞杂交而获得单克隆抗体技术的建立,是细胞工程中最富成果性的工作范例。近年在世界范围兴起的用哺乳动物体细胞克隆而获得无性繁殖胚胎与个体,是细胞工程最引人注意的进展之一。人胚胎干细胞系的建立,为细胞工程中一个新的研究领域——干细胞工程的研究与应用打下基础。

还应该说明,当前细胞生物学研究的范畴远不止上述的内容,其他如细胞信号转导已成为细胞生物学中最热门的领域之一,一切重大生命活动都涉及细胞信号转导与调控。此外,细胞外基质、细胞社会学与细胞免疫学等研究,近年也有较快的发展。

三、当前细胞生物学研究的总趋势与重点领域

细胞生物学与分子生物学相互渗透与交融是总的发展趋势。无论是细胞结构与功能的深入研究,还是对细胞重大生命活动规律的探索,都需要用分子生物学的新概念与新方法,在分子水平上进行研究。换句话说,细胞分子生物学或分子细胞生物学将是今后相当一段时间的主流学科方向。

(一) 当前细胞生物学研究中的 3 大基本问题

当前细胞生物学研究的课题归纳起来包括 3 个根本性的问题:

1. 基因组在细胞内是如何在时间与空间上有序表达的? 如果将一些基因放在试管内,只要条件都能满足,它们都可以完成表达。但在细胞内环境中其表达程序都将受到严格的调节与控制,它们能否表达? 这就是细胞作为结构与生命活动的基本单位的奥妙所在。细胞结构与生命活动的有序性是十分复杂的,是非线性调控过程。这种调控网络可能是迄今任何一台计算机都无法比拟的。

2. 基因表达的产物,主要是结构蛋白与核酸、脂质、多糖及其复合物,如何逐级组装成能行使生命活动的基本结构体系及各种细胞器? 这种自组装过程的调控程序与调控机制是什么? 这又是 21 世纪极富挑战性的领域。我们认为它应是新兴的结构生物学的重要组成部分,生命活动很多本质问题能在这里找到答案。

3. 基因表达的产物,主要是大量活性因子与信号分子,是如何调节诸如细胞的增