



普通高等教育“十一五”国家级规划教材



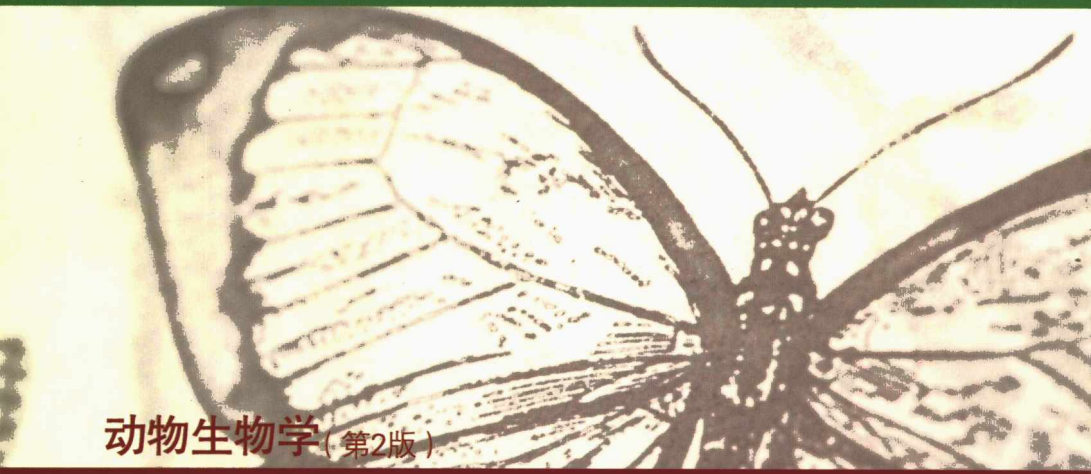
动物生物学 (第2版)

Animal Biology

许崇任 程红 主编



高等教育出版社
Higher Education Press



动物生物学(第2版)

Animal Biology

ISBN 978-7-04-020765-1



9 787040 207651 >

定价 36.60 元



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

动物生物学

(第2版)

许崇任 程红 主编



高等教育出版社

Higher Education Press

内容简介

本书运用比较动物结构和功能的思想与方法,阐述动物早期胚胎发育的规律、动物类群的多样性及它们的进化地位和主要生物学特征。从动物身体的保护、支撑和运动、排泄和水盐平衡、呼吸、消化、循环、淋巴及免疫、神经、内分泌与调节以及生殖等方面描述了动物器官系统的结构和功能,以及在进化中的演变和适应,从而认识动物体形态结构的统一性和动物生命活动的基本规律。

本书可供综合性大学、高等师范院校生物系、生物技术系及农林院校用作教材,也可供相关科研人员及中学生物教师参阅。

图书在版编目(CIP)数据

动物生物学/许崇任,程红 主编.—2版 —北京:高等教育出版社,2008.1

ISBN 978-7-04-020765-1

I. 动… II. ①许…②程… III. 动物学-高等学校-教材 IV. Q95

中国版本图书馆CIP数据核字(2007)第103969号

策划编辑 赵晓媛 责任编辑 张晓晶 封面设计 张志奇 责任绘图 朱静
版式设计 陆瑞红 责任校对 姜国萍 责任印制 陈伟光

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.landaco.com
印 刷	北京奥鑫印刷厂		http://www.landaco.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	850×1168 1/16	版 次	2000年7月第1版
印 张	24.25		2008年1月第2版
字 数	610 000	印 次	2008年1月第1次印刷
		定 价	36.60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 20765-00

第2版前言

20世纪80年代以来,国内动物学课程与其他生物学课程一样,始终处在迫切要求知识更新和不能忽视知识积累的状况中。这种情况反映在教学中就体现为:①学时的大幅度减少与原教学内容和安排的不适应。②原教学体系和教材不能很好地与改革后的生物科学后续课程相衔接。过去几十年来,国内动物学的教学和教材一般由“无脊椎动物学”和“脊椎动物学”两部分组成,主要讲授动物的形态结构、分类、功能和进化。这种方式人为分割了本应完整的动物学体系,造成两部分内容各自独立,使得教材结构上相互之间考虑不多,与国外目前通行的动物生物学教学体系相差甚远。

根据教育部21世纪生物学教学和课程体系改革的要求,通过几年对动物学教学体系的思索、改革和准备后,北京大学从1998年2月开设了动物生物学课程。我们的主要目的是实现:①在改革原无脊椎动物学和脊椎动物学课程的基础上开设的动物生物学课程,侧重阐明动物结构与功能的关系,使之形成彼此连贯,由低等到高等,由简单到复杂的比较完整的动物生物学教学体系。②引入新的研究成果,为后续的基础课程打开必要的窗口和提供可能的结合点,以适应现代生物学的快速发展。③从生物多样性保护的角度处理动物分类、地理分布、区系及与环境的关系,以及动物多样性保护所面临的问题、研究方法和成果。④删减进化关系不清楚、与人类关系不密切的动物门类及部分形态内容。⑤加强动物类群描述与其进化地位的结合,从动物生物学的角度充分反映人类对自然界认识的转变。

依据上述想法,从1997年起在逐年修改讲义的基础上,参考国内外近期出版的同类教科书和期刊文献,我们于2000年7月编写出版了《动物生物学》教材。该教材的内容体系放弃了原动物学教学中以动物门类、形态结构和功能、分类为中心的教学模式,代之以运用比较动物结构和功能的思想与方法,阐述动物早期胚胎发育的规律、动物类群的多样性及它们的进化地位和主要生物学特征。从动物身体的保护、支撑和运动、排泄和水盐平衡、呼吸、消化、循环、淋巴及免疫、神经、内分泌与调节以及生殖等方面描述了动物器官系统的结构和功能,以及在进化中的演变和适应,从而认识动物体形态结构的统一性和动物生命活动的基本规律。

第1版的《动物生物学》教材经过6年上百所学校的使用后,大家在充分肯定的基础上提出了很多宝贵的修改建议。同时,我们也在这一期间的各种场合中广泛征求意见,得到了很多学校的热情支持。另外,使用过该教材的广大同学也通过不同形式从学习者的角度提出了许多有益的建议。在充分研究分析上述修改意见的基础上,我们依据确保教材定位,减少和避免与其他课程教材重复,基本不增加篇幅,注重引用准确和内容更新这几条原则,主要作了以下几方面修改:①简化了第一章动物体结构与功能的基本单位——细胞

部分的内容。②作为选读,适当增加了类群部分的内容,特别是节肢动物和部分脊椎动物类群的分类内容。③删减了动物遗传方面的内容,将第5章动物的遗传和进化改为进化理论与动物演化,同时增加了生物进化部分的新内容。④替换和增加部分附图,修正了第1版中的错误。⑤增加了名词索引。我们希望修订后的《动物生物学》第2版教材能够更好地适应当前生物科学的教学需要。

本书1、2及3.3、3.4、4.2~4.7、6.2由许崇任编写,3.1、3.2、3.5、4.1、6.1由程红编写,5由姚锦仙执笔。限于编者水平,书中难免有缺点和错误,敬请读者给予指正。

许崇任

2006年12月于北京大学生命科学学院

第 1 版前言

在生命科学迅猛发展的形势下,不少学校在教学内容和课程体系方面进行了改革。随着开设动物生物学课程的学校日益增多,学生迫切需要一本与之相适应的教科书。我们在连续 3 年开设“动物生物学”课程的基础上,根据讲义整理编写了这本书。

我们在编写过程中努力注意解决好以下几方面的问题:

1. 在反映原动物学课程基本内容的同时,适当删减进化关系不明确、亲缘关系不清楚、与人类关系不密切的部分小门类及部分形态学内容。

2. 努力为后续课程打开必要的窗口和提供可能的结合点,尽量避免与后续课程有不适当的重复,以保持教学内容和课程体系的一致性。

3. 增加了动物的生命活动和动物多样性及保护的内容,希望拓宽学生视野,更好地理解动物生命活动的本质和人类对生物多样性的保护的责任。

4. 内容编排在尽量保持与国外新版动物生物学教科书相似的同时,充分考虑我国目前综合院校生物学课程的安排。

5. 引入了近年来生物进化方面的新观点和新的研究成果,对动物的进化问题进行了更深入的讨论。

本书 1、2 及 3.3、3.4、4.2~4.7、6.2 由许崇任编写,3.1、3.2、3.5、4.1、6.1 由程红编写,5 由姚锦仙执笔。限于作者水平,书中难免存在不当之处甚至错误,恳请读者指正。

许崇任 程红

2000 年 5 月于北京大学

目 录

1	动物的细胞和组织	1
1.1	动物体结构与功能的基本单位——细胞	2
1.2	动物细胞的周期与细胞分化	11
1.3	多细胞动物的组织、器官和系统	16
2	多细胞动物的胚胎发育	22
2.1	动物发育的一般规律	23
2.2	脊椎动物个体发育的模式动物	31
3	动物的类群及其多样性	35
3.1	动物的分类和系统发生	37
3.2	动物体的基本结构	42
3.3	单细胞真核生物——原生动物的门 (Protozoa)	44
3.4	无脊椎动物类群	55
3.5	脊索动物类群	159
4	动物体的生命活动	253
4.1	动物身体的保护、支持和运动	254
4.2	动物的排泄和体内水盐平衡调节	260
4.3	动物的循环、呼吸、淋巴和免疫	267
4.4	动物的消化和吸收	279
4.5	动物的神经调节	284
4.6	动物的激素、分泌和调控	294
4.7	动物的生殖	303
5	进化理论与动物演化	314
5.1	达尔文的进化理论和生物进化证据	315
5.2	小进化	318

5.3 种和种形成	328
5.4 大进化	331
5.5 早期动物演化和寒武纪大爆发	338
5.6 人类的起源与进化	340
6 动物的地理分布与多样性保护	348
6.1 动物的地理分布	349
6.2 生物多样性	355
参考文献	364
索引	368

1

动物的细胞和组织

1.1 动物体结构与功能的基本单位——细胞

1.1.1 细胞的发现及细胞学说的建立

1.1.2 细胞的基本概念

1.2 动物细胞的周期与细胞分化

1.2.1 动物细胞的周期

1.2.2 动物细胞的分化

1.3 多细胞动物的组织、器官和系统

1.3.1 细胞连接

1.3.2 动物的组织

1.3.3 动物的器官和系统

1.1 动物体结构与功能的基本单位——细胞

1.1.1 细胞的发现及细胞学说的建立

细胞的发现与显微镜的出现有密切的关系。英国学者罗伯特·胡克 (Robert Hooke) 于 1665 年用自己设计与制造的显微镜 (放大倍数为 40~140 倍) 观察了软木 (栎树皮) 的薄片, 第一次描述了植物细胞的构造, 并首次借用拉丁文 *cellar* (小室) 这个词来称呼他所看到的类似蜂巢的封闭状小室 (实际上只是观察到纤维质的细胞壁), 后来英文中沿用了 *cell* 这个词。胡克有关细胞的首次描述是在他的著作《显微图谱》一书中于 1665 年发表的。因此人们也就认为细胞的发现是在 1665 年。

此后不久, 荷兰学者列文虎克 (Antoni van Leeuwenhoek) 用设计较好的显微镜观察了污水、牙垢等, 首次发现了细菌以及污水中其他许多“小动物”, 就是现在所称的原生动物。他还观察了许多动植物的活细胞, 并于 1674 年在观察鱼的红细胞时描述了细胞核的结构。大约与此同时, 意大利的 Malpighi 与英国的 Grew 注意到了植物细胞中细胞壁与细胞质的区别。这种观察持续了 170 多年, 积累了丰富的细胞观察的资料。德国生物学家施莱登 (Schleiden)、动物学家施旺 (Schwann) 分别在 1838 年和 1839 年发表文章指出植物和动物是由细胞构成的。他们共同提出一切植物和动物都是由细胞组成, 细胞是一切动植物的基本单位。这就是著名的“细胞学说” (cell theory)。

人们通常称 1838—1839 年施旺和施莱登确立的细胞学说、1859 年达尔文确立的进化论和 1866 年孟德尔确立的遗传学为现代生物学的三大基石。而实际上, 可以说细胞学说又是后两者的“基石”。对于生物基本细胞结构的了解是其他一切生物科学和医学分支进一步发展所不可缺少的。细胞学说提出后十几年中, 即迅速被推广到许多领域的研究中, 对当时生物学的发展起了巨大的促进和指导作用。

1.1.2 细胞的基本概念

1.1.2.1 原生质的概念

1840 年普金耶 (Pukinje) 和冯·莫尔 (von Mohl) 首先将动植物细胞的内含物称为“原生质” (protoplasm)。1861 年, 舒尔策 (Max Schultze) 提出了原生质理论, 认为有机体的组织单位是一小团原生质。1880 年, Hanstein 又提出了“原生质体” (protoplast) 的概念, 认为由细胞膜包围的原生质分化为细胞核与细胞质。

1.1.2.2 细胞的分类

目前已知地球上已有 150 多万种生物, 按细胞结构的复杂程度, 可分为原核细胞生物和真核细胞生物两大类。原核细胞生物可算是现在地球上历史最悠久的生物。它们的祖先大约在 32 亿年以前已经出现。这就是前不久在南非太古代地层发现的古杆菌和巴贝通球藻化石之类的生

物。它们的后代如细菌、蓝藻以及前不久发现的更小的支原属微生物（如类胸膜肺炎球菌），现在广泛存在于地球上。

真核细胞生物是由原核细胞生物进化而来的。真核细胞生物有的只由一个细胞构成（如草履虫、变形虫），有的由许多乃至千万亿个细胞组成。例如一个成年人，据估计大约有 2×10^{14} 个细胞，而新生的婴儿约有 2×10^{12} 个细胞。组成有机体的细胞数目虽有多寡不同，但大至体长 35 m 以上的蓝鲸，小至变形虫等生物，都是由细胞所组成。这样，就使人们从极其多样的生物界中看到了生物的统一性。

1.1.2.3 细胞的大小和形状

细胞的大小差别很大。有的用肉眼就能看到，如鸵鸟蛋，最大的直径将近 10 cm；有的需要用电子显微镜才能看到，如能独立生活的支原体（mycoplasma），直径只有 $0.1 \mu\text{m}$ 。一般细胞的直径都在 $10 \sim 100 \mu\text{m}$ 之间，大都需借助于光学显微镜。

细胞的形状也是多样的。有球状、多面体、纺锤体和柱状体等。由于细胞内在的结构和自身的表面张力以及外部的机械压力，各种细胞总是保持一定的形态。如将植物细胞的外壁去掉，裸露的原生质体就都变成球状。有些细胞，原生质的黏滞性随生存环境的改变而变动，如变形虫、白细胞等。细胞的形状与功能之间也有密切关系，例如运动神经元，从细胞表面长出的轴突伸展可达几米，用以传导外界的刺激。又如植物体茎内的筛管分子成管状，适应于食物的运输。

1.1.2.4 细胞的化学组成

1. 细胞的元素组成

细胞中 C、H、N、O、P、S、Ca 的含量约占细胞总重的 99.35%，其中 C、H、N、O 这 4 种元素就占了 96% 以上，它们是构成各种有机化合物的主要成分。除上述 7 种元素以外的其他元素虽然含量很少，甚至以痕量存在，但仍然是细胞中必不可少的元素。例如 Fe、Mn、Cu、Zn、Mo、Mg 等是酶的辅助因子，在生命活动中有重要作用。

这些元素的原子以各种不同的化学键互相结合而成各种分子，其中碳原子具有特别重要的作用。碳原子比较小，有 4 个外层电子，能和别的原子形成 4 个强共价键。尤其重要的是，碳原子能互连接成链或成环，从而生成各种大分子。可以说，地球上的生命就是在碳元素的基础上建立起来的。

2. 分子组成

不同生物的细胞，其分子组成大体是相同的，即都含有核酸、蛋白质、脂质、糖、无机离子和水，但是这些物质在不同类型细胞中的相对含量可能相差很大，表 1-1 是大肠杆菌细胞中各种成分的种类和相对含量。

表 1-1 大肠杆菌细胞的组成

成 分	相对含量/%	分子种类
水	70	1
蛋白质	15	3000
DNA	1	1

续表

成分	相对含量/%	分子种类
RNA	6	1000
糖类	3	50
脂质	2	40
中间产物	2	500
无机盐离子	1	12

(1) 水：生物离不开水，这是因为水的特性符合生物生存的需要。水是极性分子，由于氧原子有很强的吸引电子的力量，它和氢所形成的共价键就成了有极性的共价键。即电子为氧所吸引，因而水分子中氧的一端带有负电，而氢的一端带有正电。由于分子是极性的，每个水分子带负电的氧和它周围的另一些水分子的带正电的氢相吸引而形成氢键。水的这一特性使水有了较强的凝聚力和表面张力。

在活细胞中，水可以附着在纤维素、淀粉和蛋白质等多种分子上，这对于正常的代谢活动具有重要意义。水的比热容较高，这就使细胞的温度和代谢速率得以保持稳定。水生生物还可由于水的这一特性而不至遭到水温急剧变化的冲击。水的蒸发热也较高，这一特性对生物的活动也是有利的。我们夏天出汗，汗水蒸发吸热多，有利于降低体温。水的高比热容和高蒸发热都是由于水分子间氢键存在的缘故。

水是最好的溶剂，这也与水分子的极性有关。生命系统中很多分子都是电解质或是极性分子，因此能溶于水，水也由此而成为生命系统中各化学反应的理想介质。没有极性的分子如脂质分子，则不溶于水，它们是生物膜的主要成分，由于它们的疏水性，膜才能不被水溶解。

(2) 无机盐：细胞中的无机盐一般以离子状态存在，如 Na^+ 、 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 HPO_4^{2-} 、 HCO_3^- 等，它们对细胞的渗透压和 pH 起着重要的调节作用。有些离子是酶的活化因子和调节因子，如 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等；有些离子是合成有机物的原料，如 PO_4^{3-} 是合成磷脂、核苷酸等的原料， Fe^{2+} 是合成血红蛋白的原料等。

(3) 糖类：糖类 (carbohydrate) 是细胞中很重要的一大类有机化合物。糖分子含 C、H、O 3 种元素，分为小分子的单糖、双糖、三糖等，和由单糖构成的大分子的多糖如淀粉、糖原、纤维素等。糖是生命活动所需的能源，又是重要的中间代谢物。有些糖是构成生物大分子如核酸和糖蛋白的成分，因而具有重要的意义。

(4) 脂质：脂质 (lipid) 不溶于水。各种脂质分子的结构并不相近，甚至差异很大，但都能溶于非极性溶剂如乙醚、氯仿和苯中。脂质的主要组成元素也是 C、H、O，有的脂质还含有 P 和 N。脂质在细胞中具有独特的生物学功能：①生物膜的重要成分。②贮存能量的分子。③构成生物表面的保护层，如皮肤和羽毛以及果实外表的蜡质。④很好的隔热体，动物皮下脂肪有保持正常体温的作用。⑤有些脂质是重要的生物活性物质，如维生素 A、维生素 D、睾酮、肾上腺皮质激素和前列腺素等。

(5) 蛋白质：蛋白质 (protein) 是细胞和生物体的重要组成成分，蛋白质的基本结构是氨

基酸 (amino acid)。细胞干重的一半是蛋白质。肌肉、皮肤、血液、毛发的主要成分都是蛋白质。生物膜中蛋白质的含量占 60%~70%。植物体由于有丰富的纤维素,蛋白质含量相对略少。

蛋白质在细胞和生物体的生命活动过程中,起着十分重要的作用。生物的结构和性状都与蛋白质有关。蛋白质还参与基因表达的调节、细胞中氧化还原反应、电子传递、神经乃至学习和记忆等多种生命活动过程。在细胞和生物体内各种生物化学反应中起催化作用的酶主要也是蛋白质。许多重要的激素如胰岛素和胸腺激素等也都是蛋白质。

蛋白质属于生物大分子,相对分子质量范围为 6 000~6 000 000 或更大。牛胰岛素是小分子蛋白质,相对分子质量只有 5 700,牛胰中核糖核酸相对分子质量为 12 600,人血红蛋白为 64 500,蜗牛血红蛋白为 6 600 000。

(6) 核苷酸和核酸:核酸是生物大分子中最重要的一类,最早是瑞士的 F. Miescher 于 1870 年从脓细胞的核中分离出来的,由于它们是酸性的,并且最先是从中分离的,故名为核酸。核酸分为脱氧核糖核酸 (deoxyribonucleic acid, DNA) 和核糖核酸 (ribonucleic acid, RNA) 两大类。DNA 和 RNA 的基本结构单位是核苷酸 (nucleotide)。DNA 主要存在于细胞核内的染色质中,线粒体和叶绿体中也有,是遗传信息的携带者;RNA 在细胞核内产生,然后进入细胞质中,在蛋白质合成中起重要作用。

1.1.2.5 细胞的基本结构

1. 原核细胞的结构

原核生物的种类很多。从支原体、细菌、放线菌到蓝藻,它们之间的差别很明显。但仍然存在着许多共同性。一般讲原核细胞都有:①细胞壁,由蛋白质、磷脂、脂多糖和黏肽等组成。②细胞膜,是由磷脂双分子层与镶嵌蛋白构成的富有弹性和半透性的膜。③细胞质,为合成代谢的主要部位,大部分由核糖核酸和蛋白质所组成,没有高尔基体、线粒体和内质网等细胞器(只极少例外)。④核区,为脱氧核糖核酸纤维所组成,既无核膜,也无核仁,称为拟核 (nucleoid),为贮存和复制遗传信息的部位,也具有类似细胞核的功能。

2. 真核细胞的结构

从原生动物到哺乳动物,从绿藻到高等植物的细胞都是真核细胞。真核细胞的结构比较复杂,最显著的特征是细胞核被核膜所包围,细胞质内有线粒体、叶绿体、内质网、高尔基体、溶酶体、微管和微丝等。细胞核有明显的核仁。动物细胞的主要结构为:

(1) 细胞质膜:细胞质膜 (plasma membrane) 又称细胞膜 (cell membrane),是指围绕在细胞最外层,由脂质和蛋白质组成的薄膜。

质膜不仅是细胞结构上的边界,使细胞具有一个相对稳定的内环境,同时在细胞与环境进行物质、能量的交换及信息传递过程中也起着决定性的作用。

人们用光学显微镜发现了细胞,但在此后的几百年里却从未见到细胞质膜。20 世纪 50 年代初,电子显微镜下显示出了质膜的超微结构,而在此几十年前细胞生理学家在研究细胞内渗透压时就已证明质膜的存在。

1925 年 E. Gorter 和 F. Grendel 用有机溶剂抽提人的红细胞质膜的膜脂成分并测定膜脂单层分子在水面的铺展面积,发现它为红细胞表面积的 2 倍,提示了质膜是由双层脂分子构成。随后, E. N. Harvey, H. Davson 和 J. F. Danielli 等发现质膜的表面张力比油-水界面的表面张

力低得多,因此推测质膜中含有蛋白质成分,并提出“蛋白质-脂质-蛋白质”的三明治式的质膜结构模型。这一模型影响达20年之久。

1959年, J. D. Robertson 发展了三明治模型, 提出了单位膜模型 (unit membrane model), 并大胆地推断所有的生物膜都由蛋白质-脂质-蛋白质的单位膜构成。在此基础上, S. J. Singer 和 G. Nicolson 于1972年提出了生物膜的流动镶嵌模型 (fluid mosaic model) (图1-1)。这一模型随即得到各种实验结果的支持。流动镶嵌模型主要强调:

- 膜的流动性, 膜蛋白和膜脂均可侧向运动。

- 膜蛋白分布的不对称性, 有的镶在膜表面, 有的嵌入或横跨磷脂双分子层。

目前对生物膜结构的认识可归纳如下:

- 具有极性头部和非极性尾部的磷脂分子在水相中具有自发形成封闭的膜系统的性质, 以疏水性尾部相对, 极性头部朝向水相的磷脂双分子层是组成生物膜的基本结构成分, 尚未发现在生物膜结构中起组织作用的蛋白。

- 蛋白分子以不同的方式镶嵌在磷脂双层分子中或结合在其表面, 蛋白的类型, 蛋白分布的不对称性及其与脂分子的协同作用赋予生物膜各自的特性与功能。

- 生物膜可看成是蛋白质在双层脂分子中的二维溶液。然而膜蛋白与膜脂之间、膜蛋白与膜蛋白之间及其与膜两侧其他生物大分子的复杂的相互作用, 在不同程度上限制了膜蛋白和膜脂的流动性。

(2) 细胞质基质: 在动物细胞的细胞质中, 除去可分辨的细胞器以外的胶状物质, 称细胞质基质 (cytoplasmic matrix, cytomatrix)。细胞质基质是细胞的重要的结构成分, 其体积约占细胞质的一半。细胞与环境, 细胞质与细胞核, 以及细胞器之间的物质运输、能量交换、信息传递等都要通过细胞质基质来完成, 很多重要的中间代谢反应也在细胞质基质中进行。近年来发现细胞质基质还担负着多种重要的功能。在细胞质基质中, 各种复杂的代谢反应有条不紊地进行着, 各个代谢环节之间相互关联又相互制约, 数以千种的生物大分子和代谢产物 (或底物) 定向地转运。越来越多的证据表明, 细胞质基质很可能是高度有组织的体系。

在细胞质基质中主要含有与中间代谢有关的数千种酶类以及与维持细胞形态和细胞内物质运输有关的细胞质骨架结构。虽然关于细胞质基质的组织程度还是一个有争议的问题, 但根据已有的证据及对其功能的了解, 人们推测细胞质基质是一个高度有序的体系, 其中细胞质骨架纤维贯穿在黏稠的蛋白质胶体中, 多数的蛋白质直接或间接地与细胞骨架结合, 或与生物膜结合, 完成特定的生物学功能。

(3) 内质网: 内质网 (endoplasmic reticulum, ER) 是动物细胞重要的细胞器。它由封闭的膜系统及其围成的腔形成互相沟通的网状结构。内质网通常占细胞膜系统的一半左右, 体积约占细胞总体积的10%以上。在不同类型的细胞中, 内质网的数量、类型与形态差异很大,

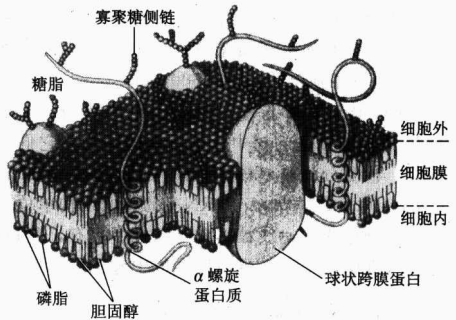


图1-1 流动镶嵌模型

同一细胞的不同发育阶段甚至在不同的生理状态下，内质网的结构与功能也发生明显的变化。在细胞周期的各个阶段，内质网的变化也极其复杂。细胞分裂时，内质网要经历解体与重建的过程。由于内质网的存在，大大增加了细胞内膜的表面积，为多种酶特别是多酶体系提供了大面积的结合位点。同时内质网形成的完整的封闭体系将内质网上合成的物质与细胞质基质中合成的物质分隔开来，更有利于它们的加工和输送。

内质网是细胞内除核酸外的一系列重要的生物大分子如蛋白质、脂质和糖类合成的基地，其合成上述物质的种类与细胞质基质中合成的物质有明显的不同。

根据结构与功能，内质网可分为两种基本类型：糙面内质网（rough endoplasmic reticulum, RER）和光面内质网（smooth endoplasmic reticulum, SER）。糙面内质网多呈扁囊状，排列较为整齐，因在其膜表面分布着大量的核糖体而命名。它是内质网与核糖体共同形成的复合功能结构，其主要功能是合成分泌性的蛋白和多种膜蛋白。因此在分泌细胞（如胰腺腺泡细胞）和浆细胞（分泌抗体）中糙面内质网非常发达，在一些未分化的细胞与肿瘤细胞中则较为稀少。表面没有核糖体结合的内质网称光面内质网。光面内质网常常由分支的管道形成较为复杂的立体结构。光面内质网是脂质合成的重要场所，细胞中几乎不含有纯的光面内质网，它们只是作为内质网这一连续结构的一部分。光面内质网所占的区域通常较小，它往往作为出芽的位点，将内质网上合成的蛋白质或脂质转移到高尔基体内。在某些细胞中，光面内质网非常发达并具有特殊的功能，如合成固醇类激素的细胞及肝细胞等。

(4) 核糖体：核糖体（ribosome）是合成蛋白质的细胞器，其唯一的功能是按照 mRNA 的指令由氨基酸合成多肽链。1953 年，Robinson 和 Brown 用电子显微镜观察植物细胞发现了这种颗粒结构。1955 年 Palade 在动物细胞中也观察到类似的结构。1958 年 Roberts 建议把这种颗粒结构命名为核糖核蛋白体（ribosome），简称核蛋白体或核糖体。

核糖体几乎存在于一切细胞内，不论是原核细胞还是真核细胞，均含有大量的核糖体。即使最小最简单的细胞支原体，也至少含有数以百计的核糖体。线粒体和叶绿体中也含有核糖体。目前，仅发现在哺乳动物成熟的红细胞等极个别的高度分化的细胞内没有核糖体。因此可以说核糖体是细胞最基本的不可缺少的结构。

(5) 高尔基体：高尔基体（Golgi body）又称高尔基器（Golgi apparatus）或高尔基复合体（Golgi complex），是比较普遍地存在于真核细胞内的一种细胞器。1898 年，意大利医生 Golgi 用镀银法首次在神经元内观察到一种网状结构，命名为内网器。后来在很多细胞中相继发现了类似的结构并称之为高尔基体。高尔基体从发现至今已有 100 多年的历史，其中一半以上的时间是进行关于高尔基体的形态甚至是它是否真实存在的争论。细胞学家赋予它几十种不同的名称，也有很多人认为高尔基体是由于固定和染色而产生的人工假象。20 世纪 50 年代以后随着电子显微镜技术的应用和超薄切片技术的发展，才证实了高尔基体的存在。它不仅存在于动植物细胞中，而且也存在于原生动物和真菌细胞内。

人们花费了半个世纪的时间才确认高尔基体的存在。高尔基体是由大小不一、形态多变的囊泡体系组成，在不同的细胞中，甚至细胞生长的不同阶段都有很大的区别。有时不易辨认，而且更难分离与纯化，再加上一般动物细胞中数目较少，在含量丰富的肝细胞中也仅有 50 个左右的高尔基体。经过了较长时间的描述性工作以后，近些年来已开始对维持高尔基体的结构与行使其功能的分子机制进行研究。

电子显微镜所观察到的高尔基体最富有特征的结构是由一些（常常 4~8 个）排列较为整

齐的扁平膜囊 (saccules) 堆叠在一起, 构成了高尔基体的主体结构 (图 1-2), 扁囊多呈弓形, 也有的呈半球形或球形, 均由光滑的膜围绕而成, 即膜表面无核糖体颗粒附着。膜囊周围又有大量的大小不等的囊泡结构, 扁囊的中间囊腔较窄, 周缘多呈泡状, 每层扁囊之间的距离为 15~30 nm, 在不同细胞中扁囊的数目差异很大, 少至 1~2 个, 多至十几个。高尔基体是一种有极性的细胞器, 这不仅表现在它在细胞中往往有比较恒定的位置与方向, 而且物质从高尔基体的一侧进入, 从另一侧输出, 因此每层膜囊也各不相同。

高尔基体的主要功能是将内质网合成的多种蛋白质进行加工、分类与包装, 然后分门别类地运送到细胞特定的部位或分泌到细胞外。内质网上合成的脂质一部分也要通过高尔基体向细胞质膜和溶酶体膜等部位运输, 因此可以说, 高尔基体是细胞内大分子运输的一个主要的交通枢纽。此外, 高尔基体还是细胞内糖类合成的工厂, 在细胞生命活动中起多种重要的作用, 如与细胞的分泌活动有关, 与蛋白的糖基化及其修饰有关, 与蛋白的水解及其他加工过程有关, 与细胞内的膜泡运输有关等等。

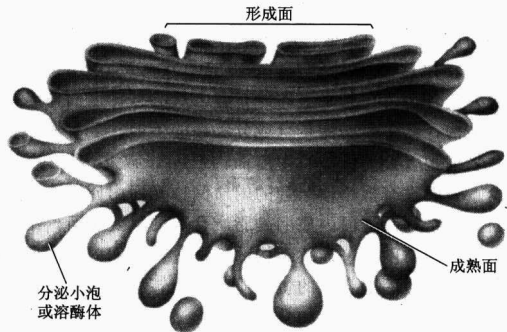


图 1-2 高尔基体结构

(6) 溶酶体: 溶酶体 (lysosome) 是单层膜围绕、内含多种酸性水解酶类的囊泡状细胞器。溶酶体是一种异质性 (heterogenous) 的细胞器, 这是指不同的溶酶体的形态大小, 甚至其中所包含的水解酶的种类都可能有很大的不同, 根据溶酶体处于完成其生理功能的不同阶段, 大致可分为初级溶酶体 (primary lysosome)、次级溶酶体 (secondary lysosome) 和残余小体 (residual body)。溶酶体主要功能是进行细胞内的消化作用。与其他细胞器不同, 溶酶体存在的最早证据不是来自形态观察, 而是在用差速离心方法分析细胞组分时获得的。1949 年, de Duve 将大鼠肝组织匀浆, 并对其中各种细胞器进行分级分离, 以期找出哪些细胞器与糖代谢的酶有关。在测定作为对照的酸性磷酸酶活性时, 发现酶的活性主要在线粒体的组分中。但实验结果却出现了一些反常的现象, 如蒸馏水提取物中酶的活性比在蔗糖渗透平衡液抽提物中酶的活性高。放置一段时间的抽提物比新鲜制品中的酶活性高, 而且其酶的活性与沉淀物线粒体无关。随后又发现其他几种水解酶也有类似的现象, 从而导致一种新的细胞器的发现。1955 年, de Duve 与 Novikoff 合作首次用电子显微镜证明了溶酶体的存在。

溶酶体几乎存在于所有的动物细胞中, 在维持细胞正常代谢活动及防御等方面起着重要作用。典型的动物细胞中约含有数百个溶酶体, 但在不同的细胞内溶酶体的数量和形态有很大差异, 即使在同一种细胞中, 溶酶体的大小、形态也有很大区别, 这主要是由于每个溶酶体处于其不同生理功能阶段的缘故。

(7) 过氧化物酶体: 过氧化物酶体 (peroxisome) 又称微体 (microbody), 是由单层膜围绕的内含一种或几种氧化酶类的细胞器, 1954 年 Rhodin 首次在鼠肾的肾小管上皮细胞中