



动物生物学

许崇任 程 红



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

图书在版编目(CIP)数据

动物生物学 / 许崇任, 程红. — 北京: 高等教育出版社;
海德堡: 施普林格出版社, 2000.7

ISBN 7-04006952-0

I. 动… II. ①许…, ②程… III. 动物-生物学 IV. Q95

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 25521 号

责任编辑 吴雪梅 封面设计 张楠
责任排版 李杰 责任印制 陈伟光

动物生物学
许崇任 程红

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电话 010-64054588

传真 010-64014048

网址 <http://www.hep.edu.cn>

经销 新华书店北京发行所

印刷 北京民族印刷厂

开本 850×1168 1/16

版次 2000年7月第1版

印张 23

印次 2000年7月第1次印刷

字数 520 000

定价 35.00 元

©China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg 2000

版权所有 侵权必究

编者的话

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	15
1.3 多细胞动物的组织、器官和系统	19
2 多细胞动物的胚胎发育	26
2.1 动物发育的一般规律	27
2.2 脊椎动物个体发育的模式动物	35
3 动物的类群及其多样性	40
3.1 动物的分类和系统发生	42
3.2 动物体的基本结构	47
3.3 单细胞真核生物——原生动物门(Protozoa)	50
3.4 无脊椎动物类群	62
3.5 脊索动物类群	163
4 动物体的生命活动	247
4.1 动物身体的保护、支持和运动	248
4.2 动物的排泄和体内水盐平衡调节	254
4.3 动物的循环、呼吸、淋巴和免疫	262
4.4 动物的消化和吸收	274
4.5 动物的神经调节	279
4.6 动物的激素、分泌和调控	289
4.7 动物的生殖	299
5 动物的遗传和进化	310
5.1 遗传的基本定律	311
5.2 动物遗传的染色体基础和分子遗传的基本原理	314

5.3 生命史	321
5.4 进化思想史	326
5.5 达尔文的进化理论及进化的各种学说	330
5.6 小进化	334
5.7 大进化	338
5.8 人类的起源与进化	340
6 动物的地理分布与多样性保护	345
6.1 动物的地理分布	346
6.2 生物多样性	352
参考文献	361

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制作有密切的关系。英国学者罗伯特·虎克(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),后来英文中延用了 cell 这个词。虎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。

在总结前人工作的基础上,1838~1839年,德国动物学家施旺(Schwann)、植物学家施莱登(Schleiden)提出:一切植物、动物都是由细胞组成的,细胞是一切动植物的基本单位,这一学说就叫做细胞学说(cell theory)。细胞学说对现代生物学的发展具有重要的意义。1838年施莱登发表了《植物发生论》,指出细胞是构成植物的基本单位。1839年,施旺发表了他的《关于动植物的结构和生长的一致性的显微研究》论文,指出动植物都是细胞的集合物。这两份报告提出的论证,使细胞及其功能有了一个较为明确的定义,标志着著名的细胞学说基本原则的建立。

当时细胞学说的基本内容是:①认为细胞是有机体,一切动植物都是由细胞发育而来,并由细胞和细胞产物所构成的;②每个细胞作为一个相对独立的单位,既有它“自己的”生命,又对与其他细胞共同组成的整体的生命有所助益;③新的细胞可以通过老的细胞繁殖产生。此外,施莱登还认识到了细胞核作用的重要性。施旺则认为细胞现象有两类,一类是“造型现象”,另一类是“生理现象”,并首次称后者为“代谢过程”。这说明他已经正确地估计到细胞不仅是构成单位,而且是功能单位。施旺还提出了机体的各类组织(骨骼、血液、肌肉等)之间以细胞类型及其相互关系为基础来区分。

细胞学说的提出对生物学的发展具有重大的意义。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二者的“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

由细胞学说可知,细胞是一切有机体的形态结构和生命活动的基本单位。它是由膜包围着的、能进行独立繁殖的最小原生质团。原生质(protozoo)是指细胞内所含的生活物质。它包括细胞核(nucleus)及其周围的细胞质(cytoplasm)。细胞核一般位于细胞的中央或稍偏的位置上。它是一种折射率比细胞质强的胶体结构,通常为圆球状。核内有一个或多个折射率更强的圆球小体,称为核仁,悬浮于核基质中。细胞质包括多种浸润在细胞基质中的细胞器,如内质网、核糖体、高尔基体、溶酶体、线粒体、叶绿体及由微丝、微管、微梁系统组成的细胞骨架等。上述的组分亦称为基本原生质,它是细胞生命活动的主要执行者。细胞还有一些由细胞质分化出来的具有一定机能的衍生物,如纤毛、鞭毛等。另外,还有一些由原生质高度特化的物质,如植物细胞的角质、木栓质、木质、纤维素等,一般称为异质(alloplasm)。而那些在细胞代谢过程中所形成的产物,如分泌粒、脂肪粒、卵黄粒、乳液、淀粉粒等,则称为副质(paraplast)。上述这些有关细胞的组成部分并非一切细胞都具备的。它随细胞的不同而有所差异。

1.1.2.2 细胞的分类

目前已知地球上大约有 150 多万种生物,按细胞的结构复杂程度,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枝原属微生物(如类胸膜肺炎球菌),现在广泛存在于地球上。原核生物经历了几十亿年的进化过程,可是在这么长的时间内,它们并没有什么发展,结构仍然是很简单,只由一个细胞构成,细胞内原生质也没有多大的分化,这就反映了它们在进化中的落后状况。难怪在 150 多万种生物中,它们只占 5 000 多种。

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 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。自使用电子显微镜后,又提出用埃(Angstrom, Å)为超显微结构的计量单位。

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,原生质的粘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,例如运动神经原,

细胞质伸展很长,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. 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%,而在这 99.35%中,C、H、N、O 这 4 种元素就占了 96%,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,碳原子能互相连接成链或成环,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、脂类、糖、无机离子和水,但是这些物质在不同类型细胞中的相对量可能相差很大,表 1-1 是大肠杆菌细胞中各种分子的种类和相对含量。

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	3 000
DNA	1	1
RNA	6	1 000
糖类	3	50
脂类	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。水的高比热和高蒸发热都是由于水分子间氢键存在的缘故。

最后还应指出,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类分子不溶于水,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 值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(carbohydrates)是细胞中很重要的一大类有机化合物。糖分子含 C、H、O 三种元素,三者的原子数目比例一般为 1:2:1。糖类包括小分子的单糖、双糖、三糖等,和由单糖构成的大分子的多糖如淀粉、糖元、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) 脂类:脂类(lipids)不溶于水。各种脂类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。脂类的主要组成元素也是 C、H、O,有的脂类还含有 P 和 N。脂类在细胞中具有独特的生物学功能:①是生物膜的重要成分;②是贮存能量的分子;③构成生物表面的保护层,如皮肤和羽毛以及果实外表的腊质;④是很好的隔热体,动物皮下脂肪有保持正常体温的作用;⑤有些脂类是重要的生物活性物质,如维生素 A、维生素 D、甾酮、肾上腺皮质激素、前列腺素等。

(5) 蛋白质:

①一般特性:蛋白质(protein)是细胞和生物体的重要组成成分。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约占 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都是蛋白质。

蛋白质属于生物大分子,相对分子质量范围约为 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。

②氨基酸:氨基酸(amino acids)是蛋白质的基本结构单位。组成蛋白质的天然氨基酸共有 20 种。各种氨基酸在结构上的一个共同特点是,在与羧基($-\text{COOH}$)相连的碳原子(α 碳原子)上都有一个氨基,因而称为氨基酸,它们的不同之处在于它们的侧链各有不同。

R 基团或侧链的结构、长短和电荷的不同决定各种氨基酸在溶解度以及其他特性上的差异。

(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,并且最先是核中分离的,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 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正如蛋白质的基本结构单位是氨基酸一样,DNA 和 RNA 的基本结构单位是核苷酸(nucleotides)。DNA 和 RNA 分子都是由许多顺序排列的核苷酸组成的大分子。每一核苷酸分子含有一个戊糖(核糖或脱氧核糖)分子、一个磷酸分子和一个含氮的有机碱。这些有机碱(碱基)分为两类,一类是嘌呤,为双环分子;一类是嘧啶,为单环分子。嘌呤一般包括腺嘌呤(adenine, A)和鸟嘌呤(guanine, G)2种,嘧啶有胸腺嘧啶(thymine, T)、胞嘧啶(cytosine, C)和尿嘧啶(Uracil, U)3种。

②DNA 含脱氧核糖, RNA 含核糖。DNA 的碱基是腺嘌呤 A、鸟嘌呤 G、胸腺嘧啶 T 和胞嘧啶 C。RNA 的碱基没有胸腺嘧啶 T 而有尿嘧啶 U,此外同样含有腺嘌呤 A、鸟嘌呤 G 和胞嘧啶 C。

DNA 分子是双链的,是由两条脱氧核糖核苷酸长链互以碱基配对相连而成的螺旋状双链分子。DNA 分子很大,如大肠杆菌噬菌体 DNA 的相对分子质量约为 32 000 000! 在真核细胞中,每一个染色体含一个 DNA 双链分子。细胞核中有几对染色体就有几对双链 DNA 分子。RNA 分子一般都是单链的,即只是一个多核苷酸链。

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。从枝原体、细菌、放线菌到蓝藻,它们之间的差别很明显。但仍存在着许多共同性。一般讲原核细胞都有:①细胞壁,由蛋白质、磷脂、脂多糖和粘肽等组成;②细胞膜,一般由两个致密层及中间透明区所组成;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

真核细胞的种类繁多,包括从原生动物到人,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,在进化史上出现于原核生物之后。在细胞器的结构方面,真核细胞有线粒体、叶绿体、内质网、高尔基体、溶酶体、微管、微丝等。在细胞核的结构方面,有明显的核仁、核膜。下面介绍一下动物细胞的主要结构:

(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,由脂类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,在很长一段时期内甚至怀疑细胞是否有一个确切的边界结构。20 世纪 50 年代初电镜下显示出了质膜的超微结构。但人们也并未感到惊奇,因为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二倍,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-脂类-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-脂类-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:

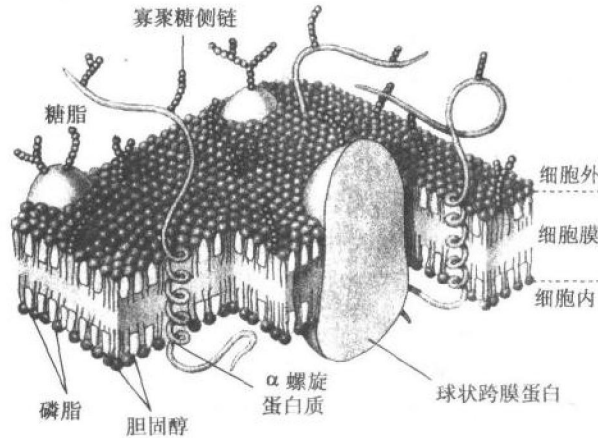


图1-1 流动镶嵌模型

- 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具有各自的特性与功能。

• 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 or 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粘稠的蛋白质胶体中,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。

细胞质基质担负着一系列重要的功能。人们了解最多的是许多中间代谢过程都在细胞质基质中进行,如糖酵解过程、磷酸戊糖途径、糖醛酸途径、糖原的合成与部分分解过程等等。近些年来发现 N 端含有某种信号序列的蛋白质合成起始后,很快就转到内质网上,继续进行蛋白质的合成。其他蛋白质的合成均在细胞质基质中完成,并根据蛋白自身所携带的信号,分别转运到线粒体、叶绿体、微体以及细胞核中,其余的蛋白则驻留在细胞质基质中,构成本身的结构成分。

细胞质基质另一方面的功能是与细胞质骨架相关的。细胞质骨架作为细胞质基质的主要结构成分,不仅与维持细胞的形态、细胞的运动、细胞内的物质运输及能量传递有关,而且也作为细胞质基质这一结构体系的组织者,为细胞质基质中的其他成分和细胞器提供锚定位点,使生物大分子锚定在细胞骨架三维空间的特定区域。除此之外,细胞质基质在蛋白质的修饰、蛋白质选择性降解等方面也起了重要的作用。

(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,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、脂类和糖类合成的基地,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机能结构,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。光面内质网是脂类合成的重要场所,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类转移到高尔基体内。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。

核糖体是一种颗粒状的结构,没有被膜包裹,其直径为 25 nm,主要成分是蛋白质与 RNA。核糖体 RNA 称为 rRNA,蛋白质称 r 蛋白质,蛋白质含量约占 40%,RNA 约占 60%。蛋白质分子主要分布在核糖体的表面,而 rRNA 则位于内部,二者靠非共价键结合在一起。

在真核细胞中很多核糖体附着在内质网的膜表面,称为附着核糖体,它与内质网形成复合细胞器,即糙面内质网。在原核细胞的质膜内侧也常有附着核糖体。还有一些核糖体不附着在膜上,呈游离状态,分布在细胞质基质内,称游离核糖体。附着在内质网膜上的核糖体与游离核糖体所合成的蛋白质种类不同,但核糖体的结构与化学组成是完全相同的。

核糖体常常分布在细胞蛋白质合成旺盛的区域,其数量与蛋白质合成程度有关。处在指数生长期的细菌中,每个细胞内大约有数以万计的核糖体,其含量可达细胞干重的 40%。而在培养的饥饿状态的细胞内,仅有几百个核糖体。

从核糖体发现至今近 40 年的时间,对核糖体的结构、成分与功能的研究,积累了丰富的材料,特别是近几年对 rRNA 的研究取得了重要的进展。精细的生物化学分析、分子生物学、免疫学及其与电子显微镜技术的配合是取得这些成果的重要实验基础。

(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细胞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 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像。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,这不仅是由于当时主要研究手段——光学显微镜的局限性,而且也反映了高尔基体的自身结构特征。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(sacculles)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

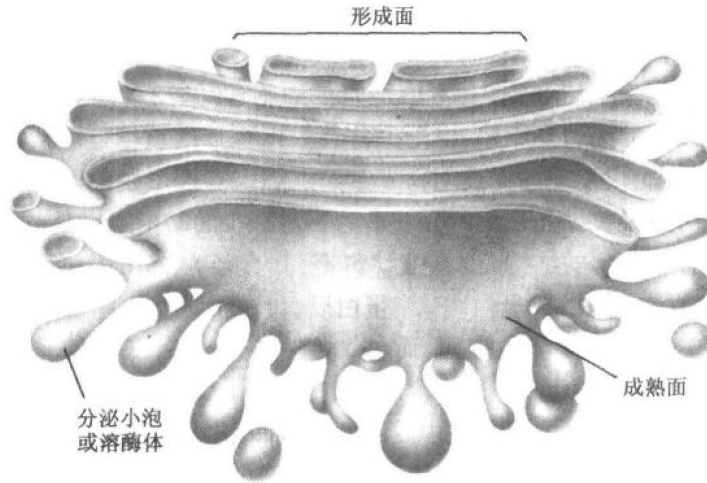


图 1-2 高尔基体结构

囊之间的距离约 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。内质网上合成的脂类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。

(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, 植物细胞内也有与溶酶体功能类似的细胞器——圆球体、糊粉粒及植物中央液泡, 原生动物细胞中也存在类似溶酶体的结构。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。

溶酶体在维持细胞正常代谢活动及防御等方面起着重要作用,特别是在病理学中具有重要意义,因此越来越引起人们对溶酶体研究的高度重视。

(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观察到这种细胞器。由于微体在形态大小及降解生物大分子等功能上与溶酶体类似,再加上微体也是一种异质性的细胞器,其确切的生理功能至今尚不清楚,因此人们在很长时间里把它看作是某种溶酶体,直至近十几年才逐渐确认微体是一种与溶酶体完全不同的细胞器。它普遍地存在于所有动物细胞和很多植物细胞中。

过氧化物酶体和初级溶酶体的形态与大小类似,但过氧化物酶体中的尿酸氧化酶等常形成晶格状结构,因此可作为电镜下识别的主要特征。此外,这两种细胞器在成分、功能及发生方式等方面都有很大的差异。过氧化物酶体是一种异质性的细胞器,不同生物的细胞中,甚至单细胞生物的不同个体中所含酶的种类及其行使的功能都有所不同。

(8) 线粒体:线粒体是真核细胞内的一种重要和独特的细胞器,它是细胞内的“动力站”。线粒体通过氧化磷酸化作用,进行能量转换,提供细胞进行各种生命活动所需要的能量。

1890年,德国生物学家 Altmann 首先在光学显微镜下观察到动物细胞内存在着一种颗粒状的结构,称作生命小体(bioblast)。1897年 Benda 重复了以上实验,并将之命名为线粒体(mitochondrion)。1904年 Meves 在植物细胞中也发现了线粒体,从而确认线粒体是普遍存在于真核生物所有细胞中的一种重要细胞器。1900年 Michaelis 用詹纳斯绿 B(Janus green B)对线粒体进行活体染色,证实了线粒体可进行氧化还原反应。1912年 Kingsbury 第一个提出线粒体是细胞内氧化还原反应的场所。1913年 Engelhardt 证明磷酸化和氧的消耗耦联在一起。1943~1950年, Kennedy 和 Lehninger 进一步证明,柠檬酸循环、氧化磷酸化和脂肪酸氧化均发生在线粒体内。次年,Lehninger 又发现氧化磷酸化需要电子传递。近20年来,由于生化技术和电镜技术的不断改进和创新,使线粒体的结构与功能的研究取得了很大的进展。不仅证明了三羧酸循环、氧化磷酸化反应是在线粒体的不同部位上进行的,而且还证明线粒体中存在着 DNA 基因组、核糖体以及与转录和翻译有关的组分。

线粒体的形状多种多样,但以圆柱状与椭球形为最多(图1-3)。其形状因细胞的种类和生理状况而有差异,可呈环形、哑铃形、线状、分枝状或其他形状。在一定条件下线粒体的形状变化是可逆的。

线粒体是较大的细胞器,一般直径为 $0.5 \sim 1.0 \mu\text{m}$ 左右,长 $1.5 \sim 3.0 \mu\text{m}$ 。线粒体的大小也因细胞种类和生理状况的不同而不一样。例如,大鼠肝细胞的线粒体可长达 $5 \mu\text{m}$ 。在胰腺的外分泌细胞中可观察到巨大线粒体,其长达到 $10 \sim 20 \mu\text{m}$,人的成纤维细胞线粒体可长达 $40 \mu\text{m}$ 。线粒体的形状与大小并不是固定的,而是随着代谢条件的不同而改变,发生膨胀或收缩,这种膨胀或收缩可能为代谢的调节与控制提供了手段。

一般动物细胞内线粒体的数目由数百到数千个,肝细胞内约有1000个左右。植物细胞的线粒体数量一般较动物细胞的少。线粒体的数目在不同类型细胞内有很大的差

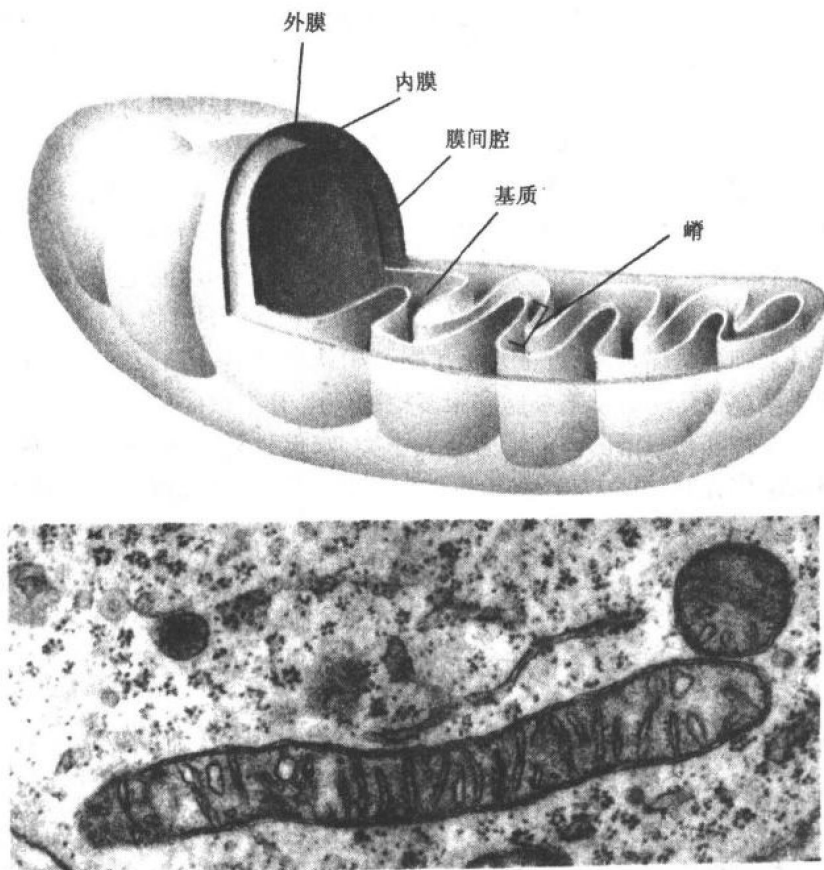


图 1-3 线粒体结构

别,可从零到几十万个。许多哺乳动物成熟的红细胞缺少线粒体,利什曼原虫中只有一个巨大的线粒体,海胆卵母细胞的多达 30 万个,巨大变形虫的可高达 50 万个。线粒体的数目还与细胞的生理功能及生理状况有关,在新陈代谢旺盛的细胞中线粒体多。如飞翔鸟类胸肌细胞线粒体的数目比不飞翔鸟类的多。运动员的肌细胞线粒体比不常运动的人的多。

线粒体在细胞内的分布一般是均匀的,但也有不少其他排列方式。例如,肠上皮细胞中的线粒体呈两极性分布,集中于顶部和基部。根据细胞代谢的需要,线粒体可在细胞质中运动、变形和分裂增殖,往往在细胞功能旺盛的需能部位线粒体比较集中。分泌细胞的线粒体聚集在分泌物合成的区域;肌细胞的线粒体沿肌原纤维规则排列;精子细胞的线粒体集中在鞭毛中区。线粒体的这种分布显然有利于需能部位的能量供应。

许多研究结果和电镜观察表明,细胞内线粒体的增殖是由原来的线粒体分裂或出芽而来。线粒体的分裂一般先经过一个生长阶段,然后其中的 DNA 进行复制,线粒体中部缢缩或中间产生隔膜而一分为二。有的线粒体以“出芽”方式进行繁殖,在线粒体上出现球形小芽,然后与母体分离,不断长大而形成新的线粒体。D. Luck(1965)以链孢霉胆碱