

医学细胞生物学

(第二版)

主编 左 伋 黎立瑾



上海医科大学出版社

医学细胞生物学

(第二版)

主编 左 伋 黎立瑾

编者 (按姓氏笔画排列)

毛红菊 左 伋 刘 雯

吴青锋 张克雄 陈秀珍

金 洁 胡志红 夏蓓莉

黎立瑾

主审 李采娟

上海医科大学出版社

责任编辑 周 迪

责任校对 蒋建安

医学细胞生物学(第二版)

主编 左 伋 黎立瑾

上海医科大学出版社出版发行

上海市医学院路 138 号

邮政编码 200032

新华书店上海发行所经销

海安县印刷总厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 11.25 字数 273 000

1999 年 6 月第 2 版 2000 年 12 月第 2 次印刷

印数 5 001—9 200

ISBN 7-5627-0457-0/R · 433

定价:19.80 元

如遇印、装质量问题,请直接与印刷厂联系调换
(地址:海安县双楼镇向阳中路 53 号 邮编:226671)

内容提要

随着细胞生物学及分子生物学研究的不断深入，对细胞结构和功能的认识也有了飞速的进展。本书正是适应了这种发展需要而编写的，全书总体上包括了一般性描述、细胞的结构与功能和细胞整体生物学特征等三部分，较全面地介绍了细胞生物学的基础知识和基本理论。全书图文并茂，深入浅出，可供广大医学院校及相关专业的学生及工作人员作教材和参考书之用。

前 言

由李采娟教授主编的《医学细胞生物学》(第一版)出版至今已有8年了。8年来,细胞生物学不仅在理论上,而且在实践中都取得了许多突破性的进展。首先,随着一些重要的生物大分子、大分子复合物和超分子体系(如受体、离子通道等)的三维结构陆续得到阐明,促进了细胞结构和功能在分子水平上的研究;其次,由于基因分离、克隆等分子生物学方法,激光共聚焦扫描显微镜等物理化学方法的综合应用,使活细胞蛋白质折叠、分选和定向运输的研究、信号跨膜转导的研究以及细胞周期调控的研究等都取得了飞速的进展;再次,由于人类基因组计划所不断取得的进展和典型生物(如线虫、酵母、果蝇和小鼠等)基因组研究上的突破,促进了细胞衰老、死亡、发育与进化等问题的探讨;最后,细胞生物学与医学、农学等应用学科得到了广泛结合,在探讨疾病的发生机制、筛选有效的治疗手段方面以及在动植物育种研究方面都起到了积极的推动作用。由此,有必要对第一版进行修订,以适应学科发展的趋势。

与第一版相比,第二版在结构上作了一些调整,总体上它包括了一般性描述、细胞的结构与功能和细胞整体的生物学特征等三部分;此外,在内容上作了部分更新,并增加了细胞的衰老与死亡等章节。

本书在编写过程中,得到了许由恩教授、李采娟教授、陈秀珍教授的指导,特别是李采娟教授将她多年来的心得无私地传授于我们,教我们如何从宏观的角度把握全书的框架,从微观的角度处理好每一个图表和符号,使我们能顺利地完成这次改版任务。尽管如此,由于细胞生物学是一门不断发展中的学科,加上我们水平有限,书中难免有不足之处,恳请读者提出宝贵意见,以利改进。

左 级 黎立瑾

1999年1月

目 录

第一章 绪论

第一节	细胞生物学研究的内容	1
第二节	细胞生物学发展简史	3
第三节	细胞生物学与医学	4

第二章 细胞的分子基础和基本特征

第一节	细胞的化学组成	7
第二节	细胞的形态、大小和数目	17
第三节	原核细胞与真核细胞	18

第三章 细胞生物学的研究方法

第一节	细胞的显微结构研究方法	22
第二节	细胞的超微结构研究方法	23
第三节	细胞和亚细胞组分的测定法	25
第四节	细胞培养	28
第五节	细胞分子生物学研究方法	29

第四章 细胞的基本结构

第一节	细胞膜和细胞表面	32
第二节	膜性细胞器	42
第三节	核糖体	48
第四节	细胞骨架	51
第五节	细胞核	56

第五章 细胞的物质运输

第一节	离子和小分子的跨膜运输	65
第二节	生物大分子和颗粒的膜泡运输	70
第三节	细胞内蛋白质的运输和分选	73
第四节	细胞内蛋白质的加工和分泌	77

第五节	细胞核与细胞质间的物质交换	81
第六章	细胞的信号转导	
第一节	受体与 G 蛋白	83
第二节	第二信号与蛋白激酶	89
第三节	信号转导与医学	94
第七章	细胞的能量转换	
第一节	细胞能量的获得与转换	95
第二节	细胞能量转换的分子机制	96
第三节	细胞的能量转换与医学	103
第八章	细胞的运动	
第一节	细胞运动的形式	105
第二节	细胞运动的机制	106
第三节	细胞运动的调节	112
第四节	细胞运动实例	113
第九章	遗传信息的流动	
第一节	基因的结构与遗传密码	117
第二节	转录	119
第三节	转录后加工	122
第四节	翻译	128
第十章	细胞增殖	
第一节	细胞增殖的方式	132
第二节	细胞增殖周期	133
第三节	DNA 的复制	140
第四节	真核细胞的有丝分裂	143
第五节	减数分裂和生殖细胞的发生	147
第六节	再生	150
第十一章	细胞的分化	
第一节	细胞分化的一般概念	152
第二节	细胞的分化潜能	153
第三节	细胞分化和基因表达	154
第四节	影响细胞分化的因素	156
第五节	细胞分化与恶性变	159

第十二章 细胞衰老与死亡

第一节	细胞的衰老	161
第二节	细胞衰老的学说	163
第三节	细胞衰老研究的意义	166
第四节	细胞的死亡	167

第一章 绪 论

当今世界面临着人口爆炸、环境污染、粮食危机、资源匮乏的严重挑战,人类把解决这些危机的希望寄托于生命科学的发展,因此科学的地位越来越突出。科学家们提出 21 世纪将是科学的世纪,作为科学中重要的基础学科之一,细胞生物学必将在其中发挥极其重要的作用。细胞是生命的形态和功能的单位,一切生命现象都要从细胞中得到解答。细胞生物学是连接整体与分子的关键一环,已经广泛深入地渗透到科学的各个分支,和医学、农业、生物高新技术的发展都有密切的关系。

第一节 细胞生物学研究的内容

一、细胞及细胞生物学

细胞(cell)最早于 1665 年由 Robert Hooke 发现,它是组成包括人类在内的所有生物体的基本单位。这一基本单位的含义既包括了结构上的,也包括了功能上的。因此,只有从细胞水平上研究生物体的生命现象才是对生命现象最本质上的揭示。随着细胞在体外培养的实施及包括分子生物学技术在内的物理、化学技术的进步,使细胞水平上的生物学研究日益成为生物学研究的主要方向,因而诞生了细胞生物学(cell biology)这一生命科学领域中最活跃、最富有发展前景的分支学科,它从细胞角度来研究生命的发生与分化、发育与生长、遗传与变异、健康与疾病、衰老与死亡等基本生物学现象。这些研究内容与现代医学中若干重大问题,如肿瘤的发生与转移、疾病状态下细胞的变性与死亡等等,都有着密切的联系。事实上,这类问题的解决将取决于细胞生物学的不断进展,而这些纯粹以人体或医学为对象的细胞生物学研究或学科也被称为医学细胞生物学。

二、医学细胞生物学研究的主要任务

细胞是生命的基础,因此一切与生命科学相关的问题的解决,都必须在细胞水平上得到真正解决。就医学而言,目前所面临的任务是:

1. 探索疾病的发病机制 疾病是细胞病变的综合反映,而细胞病变则是细胞在致病因素的作用下,组成细胞的若干分子相互作用的结果。生物的、理化的、遗传的因素都可能通过这种或那种途径影响到细胞内的分子成分,而导致细胞病变。在人类的疾病谱中绝大多数疾病的发病机制尚不清楚,因而无法提出疾病的有效治疗措施。因此,从细胞水平深入地研究疾病的发病机制对于揭示疾病的本质、探讨有效的治疗方法具有重要的意义。

2. 疾病诊断的基础 疾病的诊断除了必要的病原学检查外,更主要的是有赖于疾病所带来的异常特征,整体水平、生化水平、细胞水平或分子水平的变化,都可能是疾病诊断的依据。然而整体水平或生化水平的变化,往往是细胞已经发生了严重的,甚至是发生了不可恢复的变化以后才出现的,因此依靠这些特征进行诊断往往无助于疾病的有效治疗;而细胞水平或分子水平的变化往往是在疾病的早期,甚至是在尚未对细胞代谢产生某种影响的情况下就已经存在或发生,因此,通过检查细胞或分子水平的变化来进行诊断就很容易获得早期诊断,也就十分有利于疾病的早期治疗。研究和探索疾病状态下的细胞及分子水平的变化是现代医学中最令人鼓舞的领域。

3. 疾病的治疗 疾病的治疗有赖于对疾病机制的深入了解,只有这样才能获得最大的治疗效果和最大限度地减少毒副作用。基因治疗已经成为 21 世纪最具潜力的治疗方法之一,而基因治疗是建立在分子生物学特别是细胞生物学的基础上的:用特定的细胞携带特定的基因转入到特定的患者体内,弥补患者细胞基因表达上的缺陷,提高细胞的抗病能力,减低细胞内毒性物质的作用,恢复细胞内已紊乱的新陈代谢,从而达到治疗目的。此外,也可通过细胞融合或细胞杂交技术产生某些生物分子用于疾病的治疗和诊断。

总之,作为生命科学领域的前沿学科之一,细胞生物学已经处于探索 and 解决生命科学领域中所有重大问题的时代,21 世纪的医学也将全面走向分子医学(molecular medicine)的时代。疾病的诊断和治疗都有赖于对疾病细胞机制的最终揭示,这其中细胞生物学的研究是不可缺少的。

三、细胞生物学的分支学科

与许多学科一样,随着学科的发展,细胞生物学也已形成了许多分支学科,概括起来有:

1. 细胞形态学(cytomorphology) 研究细胞形态及其亚细胞结构的一门分支学科,着重于探讨亚细胞结构或细胞器的起源、形成机制及发展过程,从医学角度来说更侧重于在病理状态下细胞形态的改变及其在医学实践中的意义。

2. 细胞生理学(cytophysiology) 研究细胞生命活动规律的分支学科,着重于对细胞生物学行为的探讨,从生理学角度讲,它也是生理学研究从整体水平深入到细胞水平的一个分支。

3. 细胞遗传学(cytogenetics) 也是遗传学的一个分支学科,它从细胞的角度研究遗传及其变异的规律。在临床医学尤其是疾病的发生、发展中,细胞遗传学也有其特定的意义,如肿瘤的形成与发展等。

4. 细胞化学(cytochemistry) 以化学的方法研究细胞的化学组成、分布及其相应的生物学功能。根据研究方法的不同,细胞化学又可分为免疫细胞化学、放射细胞化学等。

5. 细胞社会学(cytosociology) 从系统论的观点出发,研究整体和细胞群中细胞间的社会行为(包括细胞间的识别通讯、集合和相互作用等)以及整体和细胞群对细胞的生长、分化和死亡(如细胞死亡的社会控制)等活动的调节控制。

6. 分子细胞学(molecular cytology) 从细胞遗传信息流(DNA→RNA→蛋白质)的角度,研究细胞内遗传物质的结构和表达的调控。在医学领域,分子细胞学还研究遗传结构异常或表达调控失常时与疾病的关系。

除以上各分支学科外,还有若干研究领域,如细胞生态学(cytoecology)、细胞能力

学(cytoenergetics)、细胞动力学(cytodynamics)、细胞工程学(cytoengineering)以及癌细胞生物学(cancer cell biology)、生殖细胞生物学(reproductive cell biology)和神经细胞生物学(neural biology)等等。

第二节 细胞生物学发展简史

一、细胞学说

1665年,Robert Hooke 在用自己创制的简陋显微镜观察木栓薄片时发现了细胞,命名为 cell(希腊文 kytos,小室;拉丁文 cella,空的间隙)。1674年他还进一步观察到纤毛虫、细菌、精子等自由活动的细胞。在延续一个世纪之后,植物学家 Schleiden(1838年)和动物学家 Schwann(1839年)综合了植物与动物组织中的细胞结构,归纳成细胞学说(cell theory)。在当时这一学说对生物科学各个领域的影响都很大,人们几乎不能想象差别如此巨大的虫、鱼、鸟、兽、花草、树木,甚至人类,居然都有着共同的细胞基础。

Brown(1831年)发现一切细胞都有细胞核;Purkinje(1839年)提出原生质这一术语,乃为细胞化学成分的总称。Schulze(1861年)把细胞描述为“细胞是赋有生命特征的一团原生质,其中有一个核”。

细胞病理学家 Virchow(1855年)提出的名言“一切细胞只能来自原来的细胞”,是细胞学说的重要发展,他提出了生物体的繁殖主要是由于细胞分裂的观点。

Flemming(1880年)采用固定和染色的方法,在光学显微镜(光镜)下观察细胞的形态结构,发现了细胞的延续是通过有丝分裂进行的,在分裂过程中有染色体形成,接着在光镜下相继地观察到线粒体、中心体和高尔基体等细胞器。

胚胎发育开始于精卵结合即受精,它是 Hertwig(1875年)作出的另一重大发现,19世纪末,又发现了性细胞形成过程中的减数分裂现象,通过减数分裂可以保持各物种染色体数目的稳定。

综合以上发现,Hertwig(1892年)在他的《细胞和组织》一书中写道:“各种生命现象都建立在细胞特点的基础上”。他的著作标志着细胞学(cytology)已成为一门生物学科。至此,对于细胞的概念已经进一步发展,可归纳为以下几点:①细胞是所有生物体的形态和功能单位;②生物体的特性决定于构成它们的各个细胞;③地球上现存的细胞均来自细胞,以保持遗传物质的连续性;④细胞是生命的最小单位。

但在这一阶段,由于方法上的局限性,对细胞的研究只停留在形态观察上,对功能的研究则少有进展。

二、多学科渗透

从20世纪初至20世纪中叶的这一阶段里,细胞学的主要特点是与生物科学的相邻学科之间的相互渗透,其中尤其与遗传学、生理学和生物化学的结合,并采用了多种实验手段,对细胞的遗传学(主要是染色体在细胞分裂周期中的行为)、细胞的生理功能和细胞的化学组成作了大量的研究,对细胞运动、细胞膜的特性、细胞的生长、细胞分泌、细胞内的新陈代

谢和能量代谢等提出了新的观点。这一阶段的细胞研究已逐步由纯形态的细胞学阶段发展为细胞生物学阶段。

三、电子显微镜与分子生物学的结合

进入到 20 世纪 50 年代,电子显微镜(电镜)技术和分子生物学技术被应用于细胞的研究中。在过去的研究中,由于技术上的局限,很难研究细胞内部的复杂的结构成分,电镜的出现与应用使观察细胞内部超微结构成为可能,从而使细胞生物学的研究进入到一个崭新的领域;另一方面,自从 20 世纪 50 年代 Watson 和 Crick 阐明了 DNA 分子的双螺旋结构以后,对基因的结构、基因的表达与调控、基因产物如何控制细胞的活动有了越来越多的阐明,有关细胞内信号转导、物质在细胞内转运、细胞增殖的调控以及细胞衰老与死亡机制的知识不断地积累。所有这些都使细胞的研究进入了全新的境界,即从分子角度、亚细胞角度探讨细胞的生物学功能,由此细胞生物学已发展成为分子细胞生物学(molecular cell biology)。

综上所述,细胞学研究经历从细胞学说的确立、细胞形态的描述到从分子和亚细胞角度全面研究细胞的生物学功能的漫长阶段。展望未来,细胞的研究将进一步揭示生命的基本特征并广泛用于工业、农业、环境和医学卫生等各领域。

第三节 细胞生物学与医学

如前所说,细胞生物学与医学有着很大的关系,而且这种关系直接影响着 21 世纪医学科学的发展,特别是在以下一些领域中:

一、生殖

生殖是生物的普遍现象,人类的生殖是两性生殖细胞通过受精形成受精卵,再经过胚胎发育的过程。目前关于人类生殖的研究集中于人口数量的控制和人类质量的提高两个方面,与之相关的细胞生物学问题很多,如精子的发生成熟和黄体萎缩的机制,受精机制及胚胎植入机制等等。

二、肿瘤

国际上经过近 10 年的研究,根据细胞与分子生物学的大量资料已经充分证明,肿瘤是一种多因素引起的疾病。在外界的病毒和微生物等生物因素、辐射和微波等物理因素、亚硝酸胺等化学因素的影响或诱导下,体内的遗传因素(染色体、癌基因、抑癌基因)的表达发生变化,最终导致细胞分化异常或增殖失控,形成肿瘤。肿瘤细胞生物学将揭示正常细胞向肿瘤细胞转化过程中的结构、功能、信号传递、增殖及分化调控机制的变化,为肿瘤的发生、转移、预防、诊断和治疗提供理论依据和实验手段。

目前肿瘤细胞生物学研究的主要方向包括:肿瘤细胞结构生物学、细胞周期与肿瘤的关系、肿瘤发生发展过程中的细胞凋亡、肿瘤细胞的信号传递、肿瘤细胞侵袭与转移的分子机制、用于肿瘤早期诊断的肿瘤标志和肿瘤的基因治疗等。

三、细胞分化

细胞分化贯穿着多细胞生命的整个过程,但以胚胎发育期最为旺盛,以往人们在探讨细胞分化时多注意在组织与细胞水平上,近年来的研究则已深入到基因水平,并将基因水平的研究与细胞功能结合起来,认识到细胞分化需要多个基因以及一系列调控因子的协同作用方能完成。例如胚胎形体的发育便是受到数个基因群(分节基因、母体基因以及同源异型基因)的相互作用而完成的。

尽管对克隆羊多莉(Dolly)的诞生在科学界尚存争议,但无疑对细胞分化上的老问题有了新的注解,即高度分化的遗传物质在一定条件下可再分化;与此同时,也对临床医学带来了挑战。

四、细胞衰老

在细胞成熟与行使功能的后期,它们即走向衰老,细胞总体的衰老导致个体的老化。细胞衰老由诸多因素所调控。当前多集中于分子水平上的研究,如探索癌基因或抑癌基因等肿瘤相关基因与细胞衰老的关系、染色体端粒(telomere)与细胞衰老的关系、一些与疾病有关的物质(如 Alzheimer 病中类淀粉前体蛋白)在衰老中的作用等等;另一方面则有一些研究人员正从事筛选衰老相关基因(senescence-associated gene, SAG)的工作。

五、细胞死亡

细胞终末分化与衰老最终都要导致细胞死亡,细胞死亡包括两种主要类型:一为细胞坏死(necrosis),另一为程序性细胞死亡(programmed cell death)或细胞凋亡(apoptosis)。这两种不同类型的死亡方式不仅诱因不同,病理改变后果也各异。近年来,科学界对于程序性细胞死亡的研究方兴未艾,因为它与个体的生长、发育、畸形、衰老和疾病(特别是肿瘤和退行性疾病)的发生与防治有着重要的关系。目前认为肿瘤的形成不只是与细胞的过分增殖有关,而且与细胞该死而未死有关,后者的重要性不亚于前者。由此不难看出,今后关于细胞死亡的研究将主要集中在两个方面,一是找出有关程序性细胞死亡的更多更关键的调控基因及其作用机制,另一方面则是从实用出发,找到更有效的途径来诱发癌细胞的凋亡,为治疗肿瘤提供更有效的手段。

六、细胞信号转导

早在本世纪初,就已提出细胞表面存在受体的设想,用以解释生物体内“活性物质”(即后来的激素或神经递质等)以及某些药物或毒物对细胞实现其作用的途径。随着这些设想成为现实,人们开始把控制论的观点引入细胞信号转导的研究。在作为协调身体各部分细胞活动的体内通讯系统中,细胞作为生命的基本单位,作为一个相对独立的系统,对于外界输入的信号,如何接受、传递和处理信号,乃至作出反应,有一套自身的规律;现在人们把它归纳为:①信号分子受体;②跨膜信号转导系统;③胞内信号转导途径等三个方面。疾病机制的研究(如肿瘤、药物中毒)、药物的筛选及毒副作用的研究都是以此作为基础开展的。

七、细胞工程

它是应用细胞生物学技术和分子生物学技术改造细胞,使之有利于医学实践,造福人类。目前的细胞工程包括两个方向,一是定向地改变细胞的遗传组成(通过定向诱导突变或通过转基因方法),使之获得新的遗传性状,通过体外培养,提供细胞产品,生产胰岛素、生长因子、干扰素等生物制剂,用于医学实践中;二是制作人工细胞,为了防止生物体的排他性及对进入机体的药物的破坏作用,常利用细胞膜的结构特点,制成由脂质双分子膜构成的微囊,把药物封入囊中,以达到最大的治疗效果。

综上所述,在细胞生物学各研究领域,都与医学科学的发展有着密切的关系,事实上,许多医学重大问题的最终解决必须以细胞水平的突破为基础,而分子水平所取得的进展也必须在细胞这一基本水平上得到阐明。

(左 汲)

第二章 细胞的分子基础和基本特征

所有的生物都由细胞组成。最简单的低等生物由单个细胞构成,而复杂的高等生物则由各种行使特定功能的细胞群组成。组成生物体的细胞,虽然在外观上千差万别,但它们的化学成分非常相似,都含有水、无机盐、蛋白质、糖类、脂类、核酸和各种微量的有机化合物等。在漫长的生命演化过程中,先由简单的有机分子结合成多聚体,再构成蛋白质和核酸等大分子,之后进一步演变成具有外膜的原始细胞。原始细胞没有完整的细胞核,称为原核细胞,再由原核细胞进化成具有细胞核和丰富细胞器的真核细胞,以后又由真核细胞聚合成群体,发展成为多细胞生物。

第一节 细胞的化学组成

从化学角度来看,细胞由小分子物质和生物大分子两类物质组成(表 2-1)。这两类物质的差别在于它们的相对分子质量和分子结构不同,由此它们所承担的功能也不一样。小分子物质的相对分子质量一般小于 50,且每一种分子都有其特定的结构。生物大分子也称多聚体(polymer),由许多小分子单体(monomer)通过共价键连接而成,相对分子质量比较大。本节将分别介绍几种小分子物质和生物大分子物质。

表 2-1 细菌和哺乳类细胞的化学组成

组 分	占细胞总重量(%)	
	大肠杆菌	哺乳类细胞
小分子物质		
H ₂ O	70	70
无机离子	1	1
各种小分子代谢物	3	3
生物大分子物质		
蛋白质	15	18
RNA	6	1.1
DNA	1	0.25
磷脂	2	3
其他脂质	/	2
多糖	2	2

一、小分子物质

小分子物质主要包括水(H_2O)、无机盐和离子、小分子有机物(碳水化合物)等,它们都是维持细胞生命活动所必需的。

1. 水 细胞中水的含量占细胞总重量的 70% 左右,是细胞中最丰富的物质,也是细胞十分重要的组成物质。首先,水是无机离子和各种大分子物质的天然溶剂,也是原生质的分散介质;其次,细胞的各种生理过程只能发生在水中,故水分子参与了细胞的各种代谢活动,而细胞的代谢过程也能生成水分子;再次,水能吸收热量,从而防止细胞内温度的剧烈变化,对细胞有一定的保护作用;最后,水还能维持细胞内外的离子及酸碱平衡。

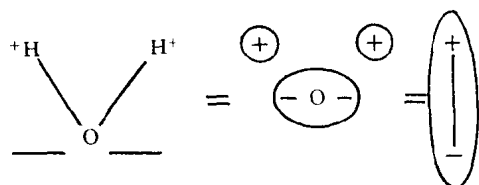


图 2-1 水分子的电荷分布

细胞中的水以游离水和结合水两种形式存在,其中 95% 是游离水。结合水是指以氢键结合于蛋白质分子中的水分。由于电荷分布的不对称性,水分子形成了一种强的偶极分子(图 2-1)。水分子的极性使其通过氢键形成水分子聚集体,从而具有独特的溶剂性质:比热大、熔点高、表面张力大,极性化合物易溶于水。

细胞中水的含量与机体的年龄有一定关系,胚胎细胞的水含量最高,约占细胞总重量的 90%~95%,随着年龄的增长,含量逐渐降低。

2. 无机盐和离子 无机盐在体内一般都以离子的形式存在。细胞内含量较多的阳离子有 K^+ 、 Na^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等,阴离子有 Cl^- 、 HCO_3^{2-} 、 H_2PO_4^- 和 HPO_4^{2-} 等。这些离子在细胞内外液的分布和含量有显著的差别,例如, K^+ 和 Mg^{2+} 在细胞内浓度较高,而 Na^+ 和 Cl^- 主要分布在细胞外液中。磷酸根则是细胞内含量最高的阴离子。

细胞内的无机盐和离子的含量虽然只占细胞总重量的 1% 左右,但对于细胞内渗透压与酸碱平衡的维持是十分重要的,如各类磷酸盐能起到缓冲作用,以稳定细胞内的 pH。很多无机离子还是酶的辅助因子,如磷酸化酶和多种激酶常需要 Mg^{2+} 的参与。 Ca^{2+} 对细胞的多种生理功能有作用,它还与肌细胞的收缩有关,并作为第二信号参与细胞跨膜信号传递。

有些无机成分是以非解离的形式存在于细胞中的。如血红蛋白中的铁、磷脂中的磷等。还有一些微量元素,如铜、锌、钴、钼、硒、碘等,在细胞中的含量很低,但对于细胞正常的生命活动都是必不可少的。

3. 有机小分子 细胞内有机小分子的相对分子质量 100~1 000,含有多达 30 个碳原子。估计细胞内有近千种有机小分子,主要分 4 类:单糖、脂肪酸、氨基酸和核苷酸。它们通常游离在细胞质溶液中,既是细胞代谢过程中的中间产物,同时也构成了生物大分子的中间产物库,它们可以装配成生物大分子多聚体。

(1) 糖:糖类主要由碳、氢、氧三种元素组成,又称碳水化合物(carbohydrate)。最简单类型的糖即单糖,它是构成寡糖和多糖的基本单位,通式为 $(\text{CH}_2\text{O})_n$,其中 n 是整数,从 3 到 7。单糖中以戊糖(五碳糖, $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$)和己糖(六碳糖, $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$)最重要。戊糖中的核糖和脱氧核糖是核酸的组成成分,脱氧核糖与核糖相比,在 2' 碳位上少了一个氧(图 2-2)。葡萄糖则是细胞的能源物质,在葡萄糖分解过程中,释放的能量用以合成腺苷三磷酸(ATP),供细胞生命

活动的需要。

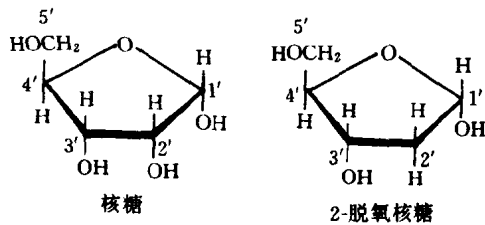


图 2-2 核糖和脱氧核糖的结构

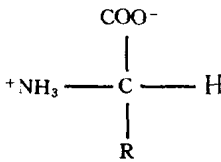


图 2-3 氨基酸分子结构通式

(2) 脂肪酸: 脂肪酸是直链脂肪烃有机酸, 一般含一个羧基, 通式为 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_n\text{COOH}$, 在天然产生的脂肪酸中 n 值在 10~20 之间, 且总是偶数。脂肪酸的碳氢链是疏水性的, 无化学活性; 羧基则在溶液中电离, 是亲水的, 易形成酯和酰胺。

脂肪酸是营养价值较高的营养物质, 但其最重要的功能是构成细胞膜(详见后文)。

(3) 氨基酸: 氨基酸(amino acid)是蛋白质结构的基本单位, 每个氨基酸都含有一个羟基($-\text{COOH}$)和一个氨基($-\text{NH}_2$), 与羟基相邻的 α 碳原子上还常结合有一条侧链($-\text{R}$)(图 2-3)。组成蛋白质的氨基酸有 20 种, 不同的氨基酸, 其侧链不同, 它对氨基酸的理化性质和蛋白质的空间结构都有重要的影响。

(4) 核苷酸: 核苷酸(nucleotide)是组成核酸的基本单位, 单核苷酸由一分子碱基、一分子戊糖和一分子磷酸组成(图 2-4)。碱基与戊糖相连的部分称为核苷(nucleoside), 核苷再接上 1 个磷酸分子就构成了单核苷酸, 连接 2 分子磷酸为二磷酸核苷, 3 分子磷酸为三磷酸核苷。三磷酸核苷是核酸的合成原料, 其中 ATP 也是细胞能量转换的关键分子, 被称为细胞内的能量“货币”。

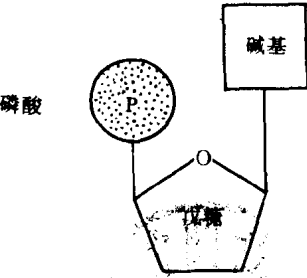


图 2-4 核苷酸的分子结构

核酸中的碱基有嘌呤和嘧啶两类(图 2-5)。RNA 中的碱基是腺嘌呤(adenine, A)、鸟嘌呤(guanine, G)、胞嘧啶(cytosine, C)、尿嘧啶(uracil, U); DNA 中的碱基有腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶和胸腺嘧啶(thymine, T)(表 2-2)。

表 2-2 两类核酸的组成成分

核酸	碱 基	戊 糖	磷 酸
RNA	A、G、C、U	核糖	磷酸
DNA	A、G、C、T	脱氧核糖	磷酸

二、生物大分子

生物大分子(biological macromolecules)包括蛋白质、核酸和多糖等, 它们都是颇受研究人员重视的细胞内化学成分, 并形成了研究这一领域的学科, 即分子生物学。

1. 蛋白质 蛋白质(protein)是生命的基础物质, 构成生物体的基本成分, 而且具有多种生物学功能。许多重要的生命现象都是通过蛋白质实现的。

(1) 蛋白质的结构: