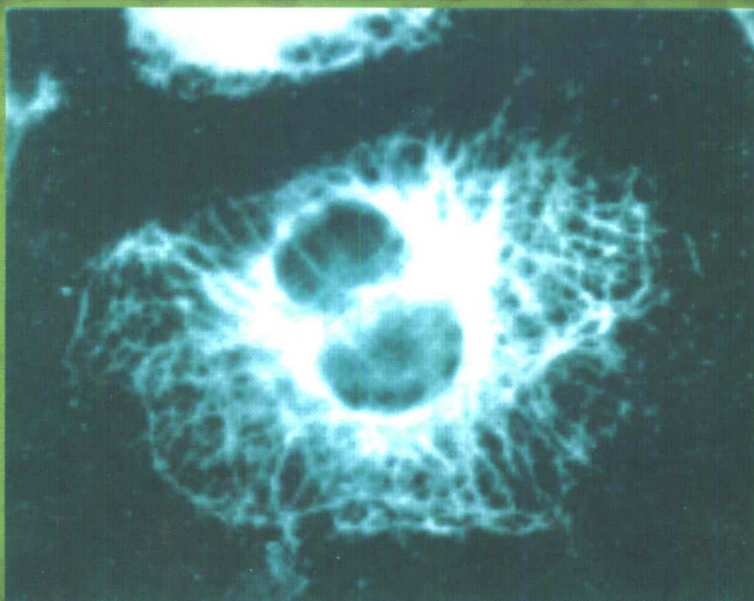




面向 21 世纪课程教材  
Textbook Series for 21st Century

# 细胞生物学

翟中和 王喜忠 丁明孝 主编



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

## 内容提要

本书是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”项目研究成果。由中国科学院院士、北京大学翟中和教授,四川大学王喜忠教授,北京大学丁明孝教授主编。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。

本书保持了翟中和主编、1995 年出版的《细胞生物学》简明、实用、内容新的优点,在内容上、体系上均有很大创新。以细胞的超微结构及功能为主线,以细胞的分子生物学为视点,并加重了细胞重大生命活动的内容,既系统地阐述了细胞生物学的基本概念、基础理论和基本技能,又反映了学科前沿,把经典内容和前沿知识有机地结合在一起。

本书可供综合大学、农学院、林学院、医学院的本科生、研究生使用,也可供教师与有关科研工作人员使用。

## 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. —北京:高等教育出版社,2000(2001重印)  
ISBN 7-04-008614-X

I. 细… II. ①翟… ②王… ③丁… III. 细胞学:生物学—高等学校—教材 IV. Q27

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 26397 号

细胞生物学

翟中和 王喜忠 丁明孝 主编

---

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

电 话 010-64054588

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

邮政编码 100009

传 真 010-64014048

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

印 张 31.75

字 数 660 000

版 次 2000 年 8 月第 1 版

印 次 2001 年 5 月第 2 次印刷

定 价 33.40 元

---

凡购买高等教育出版社图书,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**



面向 21 世纪课程教材



普通高等教育“九五”  
国家级重点教材

# 《细胞生物学》编写人员

翟中和 王喜忠 丁明孝 主编

丁明孝 王喜忠 张 博  
张传茂 周青山 翟中和 编著  
蔡树涛 戴尧仁  
(按姓氏笔画排序)

## 编者的话

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

责任编辑	孙素青	田军
封面设计	张楠	
责任绘图	朱静	
版式设计	马静如	
责任校对	陈荣	
责任印制	陈伟光	

# 目 录

## 第一章 绪 论

第一节 细胞生物学研究的内容与现状 .....	1
一、细胞生物学是现代生命科学的重要基础学科 .....	1
二、细胞生物学的主要研究内容 .....	2
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 .....	8
三、细胞学的经典时期 .....	9
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 .....	13
提要 .....	15
思考题 .....	15
参考文献 .....	16

## 第二章 细胞基本知识概要

第一节 细胞的基本概念 .....	17
一、细胞是生命活动的基本单位 .....	17
二、细胞概念的一些新思考 .....	19
三、细胞的基本共性 .....	19
第二节 非细胞形态的生命体——病毒及其与细胞的关系 .....	20
一、病毒的基本知识 .....	20
二、病毒在细胞内的增殖(复制) .....	22
三、病毒与细胞在起源和进化中的关系 .....	25
第三节 原核细胞与古核细胞 .....	26
一、最小、最简单的细胞——支原体 .....	27
二、原核细胞的两个代表——细菌和蓝藻 .....	29
三、原核细胞与真核细胞的比较 .....	34



四、古核细胞(古细菌) .....	38
第四节 真核细胞基本知识概要 .....	39
一、真核细胞的基本结构体系 .....	40
二、细胞的大小及其分析 .....	42
三、细胞形态结构与功能的关系 .....	43
四、植物细胞与动物细胞的比较 .....	44
提要 .....	46
思考题 .....	47
参考文献 .....	47

### 第三章 细胞生物学研究方法

第一节 细胞形态结构的观察方法 .....	48
一、光学显微镜技术 .....	49
二、电子显微镜技术 .....	51
三、扫描隧道显微镜 .....	59
第二节 细胞组分的分析方法 .....	60
一、用超速离心技术分离细胞器与生物大分子及其复合物 .....	60
二、细胞内核酸、蛋白质、酶、糖类与脂质等的显示方法 .....	61
三、特异蛋白抗原的定位与定性 .....	62
四、细胞内特异核酸序列的定位与定性 .....	63
五、利用放射性标记技术研究生物大分子在细胞内的合成动态 .....	63
六、定量细胞化学分析技术 .....	65
第三节 细胞培养、细胞工程与显微操作技术 .....	66
一、细胞培养 .....	66
二、细胞工程 .....	68
提要 .....	71
思考题 .....	72
参考文献 .....	72

### 第四章 细胞膜与细胞表面

第一节 细胞膜与细胞表面特化结构 .....	73
一、细胞膜的结构模型 .....	73
二、膜脂 .....	76
三、膜蛋白 .....	78
四、膜的流动性 .....	81
五、膜的不对称性 .....	83
六、细胞膜的功能 .....	84

七、骨架与细胞表面的特化结构 .....	85
第二节 细胞连接 .....	87
一、封闭连接 .....	87
二、锚定连接 .....	88
三、通讯连接 .....	90
四、细胞表面的粘着因子 .....	94
第三节 细胞外被与细胞外基质 .....	97
一、胶原 .....	99
二、糖胺聚糖和蛋白聚糖 .....	101
三、层粘连蛋白和纤连蛋白 .....	103
四、弹性蛋白 .....	105
五、植物细胞壁 .....	105
提要 .....	106
思考题 .....	107
参考文献 .....	107

## 第五章 物质的跨膜运输与信号传递

第一节 物质的跨膜运输 .....	108
一、被动运输 .....	108
二、主动运输 .....	112
三、胞吞作用与胞吐作用 .....	118
第二节 细胞通讯与信号传递 .....	124
一、细胞通讯与细胞识别 .....	124
二、通过细胞内受体介导的信号传递 .....	129
三、通过细胞表面受体介导的信号跨膜传递 .....	131
四、由细胞表面整联蛋白介导的信号传递 .....	148
五、细胞信号传递的基本特征与蛋白激酶的网络整合信息 .....	151
提要 .....	154
思考题 .....	156
参考文献 .....	157

## 第六章 细胞质基质与细胞内膜系统

第一节 细胞质基质 .....	158
一、细胞质基质的涵义 .....	159
二、细胞质基质的功能 .....	161
三、细胞质基质与胞质溶胶 .....	163
第二节 内质网 .....	164

一、内质网的两种基本类型 .....	165
二、内质网的功能 .....	167
三、内质网与基因表达的调控 .....	171
第三节 高尔基复合体 .....	172
一、高尔基体的形态结构 .....	172
二、高尔基体的功能 .....	175
三、高尔基体与细胞内的膜泡运输 .....	180
第四节 溶酶体与过氧化物酶体 .....	181
一、溶酶体的结构类型 .....	182
二、溶酶体的功能 .....	184
三、溶酶体的发生 .....	186
四、溶酶体与过氧化物酶体 .....	188
第五节 细胞内蛋白质的分选与细胞结构的装配 .....	191
一、信号假说与蛋白质分选信号 .....	191
二、蛋白质分选的基本途径与类型 .....	193
三、膜泡运输 .....	195
四、细胞结构体系的装配 .....	202
提要 .....	204
思考题 .....	205
参考文献 .....	206

## 第七章 细胞的能量转换——线粒体和叶绿体

第一节 线粒体与氧化磷酸化 .....	207
一、线粒体的形态结构 .....	208
二、线粒体的化学组成及酶的定位 .....	210
三、线粒体的功能 .....	211
四、线粒体与疾病 .....	221
第二节 叶绿体与光合作用 .....	222
一、叶绿体的形状、大小和数目 .....	223
二、叶绿体的结构和化学组成 .....	223
三、叶绿体的主要功能——光合作用 .....	227
第三节 线粒体和叶绿体是半自主性细胞器 .....	234
一、线粒体和叶绿体的 DNA .....	234
二、线粒体和叶绿体的蛋白质合成 .....	235
三、线粒体和叶绿体蛋白质的运送与装配 .....	237
第四节 线粒体和叶绿体的增殖与起源 .....	240
一、线粒体和叶绿体的增殖 .....	240

二、线粒体和叶绿体的起源 .....	241
提要 .....	244
思考题 .....	245
参考文献 .....	245

## 第八章 细胞核与染色体

第一节 核被膜与核孔复合体 .....	248
一、核被膜 .....	248
二、核孔复合体 .....	249
第二节 染色质 .....	258
一、染色质的概念及化学组成 .....	258
二、染色质的基本结构单位——核小体 .....	265
三、染色质包装的结构模型 .....	267
四、常染色质和异染色质 .....	270
第三节 染色体 .....	271
一、中期染色体的形态结构 .....	272
二、染色体 DNA 的三种功能元件 .....	274
三、核型与染色体显带 .....	277
四、巨大染色体 .....	279
第四节 核仁 .....	283
一、核仁的超微结构 .....	284
二、核仁的功能 .....	285
三、核仁周期 .....	289
第五节 染色质结构和基因转录 .....	290
一、活性染色质的主要特征 .....	290
二、染色质结构与基因转录 .....	291
第六节 核基质与核体 .....	297
一、核基质 .....	297
二、核体 .....	297
提要 .....	299
思考题 .....	300
参考文献 .....	300

## 第九章 核糖体

第一节 核糖体的类型与结构 .....	302
一、核糖体的基本类型与成分 .....	303
二、核糖体的结构 .....	305

三、核糖体蛋白质与 rRNA 的功能 .....	309
第二节 多聚核糖体与蛋白质的合成 .....	311
一、多聚核糖体 .....	311
二、蛋白质的合成 .....	312
三、RNA 在生命起源中的地位 .....	314
提要 .....	315
思考题 .....	316
参考文献 .....	317

## 第十章 细胞骨架

第一节 细胞质骨架 .....	319
一、微丝 .....	319
二、微管 .....	328
三、中间纤维 .....	335
第二节 细胞核骨架 .....	343
一、核基质 .....	343
二、染色体支架 .....	349
三、核纤层 .....	350
提要 .....	355
思考题 .....	356
参考文献 .....	356

## 第十一章 细胞增殖及其调控

第一节 细胞周期与细胞分裂 .....	358
一、细胞周期 .....	358
二、有丝分裂 .....	372
三、减数分裂 .....	385
第二节 细胞周期的调控 .....	394
一、MPF 的发现及其作用 .....	395
二、p34 <sup>cdc2</sup> 激酶的发现及其与 MPF 的关系 .....	397
三、周期蛋白 .....	399
四、CDK 激酶和 CDK 激酶抑制物 .....	401
五、细胞周期运转调控 .....	402
六、其他内在和外因在细胞周期调控中的作用 .....	410
提要 .....	411
思考题 .....	412
参考文献 .....	412

## 第十二章 细胞分化与基因表达调控

第一节 细胞分化 .....	415
一、细胞分化的基本概念 .....	415
二、影响细胞分化的因素 .....	418
三、细胞分化与胚胎发育 .....	422
第二节 癌细胞 .....	423
一、癌细胞的基本特征 .....	424
二、癌基因与抑癌基因 .....	425
三、肿瘤的发生是基因突变逐渐积累的结果 .....	427
第三节 真核细胞基因表达的调控 .....	428
一、转录水平的调控 .....	429
二、加工水平的调控 .....	436
三、翻译水平的调控 .....	437
提要 .....	442
思考题 .....	443
参考文献 .....	443

## 第十三章 细胞衰老与凋亡

第一节 细胞衰老 .....	444
一、早期的细胞衰老研究 .....	444
二、Hayflick 界限 .....	445
三、细胞在体内条件下的衰老 .....	446
四、衰老细胞结构的变化 .....	447
五、细胞衰老的分子机制 .....	448
第二节 细胞凋亡 .....	454
一、细胞凋亡的概念及其生物学意义 .....	454
二、细胞凋亡的形态学和生物化学特征 .....	455
三、细胞凋亡的分子机制 .....	459
四、植物细胞的凋亡 .....	465
五、细胞凋亡与衰老 .....	466
提要 .....	466
思考题 .....	467
参考文献 .....	467
附录 1 英汉名词索引 .....	469
附录 2 1958—1999 年细胞分子生物学相关领域的诺贝尔奖获奖情况表 .....	488

# 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

细胞生物学(cell biology)是研究细胞基本生命活动规律的科学,它在不同层次(显微、亚显微与分子水平)上以研究细胞结构与功能,细胞增殖、分化、衰老与凋亡,细胞信号传递,真核细胞基因表达与调控,细胞起源与进化等为主要内容。细胞分子生物学是当今细胞生物学的重点,细胞工程可能是 21 世纪生物工程发展的重要组成部分。可以预见,细胞的结构与基本生命活动的研究将越来越深入,并将成为 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,而细胞是生命体的结构与生命活动的基本单位,有了细胞才有完整生命活动。一切生命现象的奥秘都要从细胞中寻求答案。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,至今仍感内涵很深。

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。植物与动物生长发育是依靠细胞增殖、细胞分化与细胞凋亡来实现的。人大脑的活动是靠  $10^{12}$  个细胞及其相互协调而进行的。一切疾病的发病机制也要以细胞病变研究为基础。以基因工程为主的现代生物技术主要是通过对细胞操作为基础而进行的。因此,细胞生物学与农业、医学、生物高技术发展有着密不可分的关系,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。

我国高等学校在生物科学的教学中,将细胞生物学定为基础课程,是符合现代生物学科发展规律的。在我国基础科学发展规划中,把细胞生物学、分子生物学、神经生物学和生态学并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,细胞生物学在近十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。假如不重视细胞的基础研究,势必影响 21 世纪生命科学的整体发展速度。为此,我国应十分重视这一领域的基础研究。

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想为出发点,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,细胞生物学是一门正在迅速发展中的新兴学科,与其他生物学科相比较,还不具备完整的学科体系,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与细胞重要生命活动两大基本部分,但它们又不能截然分开的。从 20 世纪 60 年代开始,由于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,细胞结构和功能知识内容所占比例较多。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,使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发展,极大地丰富与改变了细胞的知识结构。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重越来越大。

当前细胞生物学研究内容大致归纳为以下诸多领域:

### (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 贮存的场所,也是遗传信息转录为 mRNA、rRNA 与 tRNA 的场所。染色质与染色体是遗传物质的载体,核仁是转录 rRNA 与装配核糖体亚单位的具体场所。核膜与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。

### (二) 生物膜与细胞器的研究

生物膜是细胞结构的重要基础,大部分细胞器(包括核膜)都是以生物膜为基础构建的。生物膜的主要功能是进行细胞内外物质与信息的交换,也具有对



细胞内外因子识别的功能。生物膜的研究又是研究细胞器结构与功能的基础。近十多年来,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。产能细胞器——线粒体和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,同时也显示了它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比较新的、发展中的研究领域。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越来越受到重视,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。近来还发现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进展很快的领域之一。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近年在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,细胞分化的研究已越来越显示出其重要性,也是细胞生物学、发育生物学与遗传学的重要会合点。近代生物科学的发展,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,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主课题之一。细胞“全能性”的揭示,使人们认识到可以控制细胞的分化,而且可能将已分化的细胞进行“去分化”,并使其分裂与再分化,这为控制生物的生长发育展示了诱人的前景。多数细胞生物学家认为肿瘤是不分化与去分化的结果,人们在考虑通过启动分化基因的表达来抑制癌基因的表达。