

细胞生物学

敖光明 编著
刘瑞凝

Q-28

AQM

109753

责任编辑：沈凤鸣

绘 图：于立彦

细胞生物学

敖光明 刘瑞凝编著

* * *

北京农业大学出版社出版
(北京市海淀区圆明园西路)

新华书店北京发行所发行
北京市枫叶印刷厂印刷

* * *

ISBN 7-81002-016-1/Q·17

统一书号：13446·24

1987年7月第1版 开本：787×1092 1/16

1987年7月第一次印刷 字数：550千

印张：22.5 印数：7000

定价：4.60元



前 言

细胞生物学是以生命体的基本结构和功能单位——细胞为研究对象的，是现代生命科学中的一个重要分支学科。它所涉及的范围极其广泛，与许多学科都有不可分割的联系。事实上，生命科学离开了细胞的概念是不可思议的。因此，生命科学中的各个学科从不同的角度来揭示某一生命现象的机理时，就不可避免地要同细胞的结构和功能发生联系。同样，细胞生物学要研究细胞的结构和功能也必然要运用生命科学中其他分支学科的一些理论与技术。这样，使细胞生物学在客观上成为一门生命科学的基础学科和综合性学科。通过细胞生物学的学习会对发生在细胞内的生命现象有一个全面而系统的认识，为深入探讨和发展现代生命科学的各个学科领域打下基础。

这本书是在我们1984年编写的细胞生物学教材的基础上修订而成的。1983年我校正式开设了细胞生物学这门课程，为满足研究生学习的需要，1984年曾编写过一本试用细胞生物学教材，经过三年的教学实践，反映较好。这次修订出版听取了校内外师生的意见和建议，对各章节都作了一些补充和修改。这本书可以作为农林院校的教科书使用，也可以作为一本教学参考书。

在编写过程中得到了校系领导的支持以及许多老先生的指导和帮助。承蒙阎龙飞教授、孟繁静教授对有关章节进行了审查和修改，在此表示衷心的感谢。

在这本教材的编写过程中，尽管我们力求介绍细胞生物学的现代概念，想反映当代的发展水平，但由于近十多年来细胞生物学的发展异常迅速，加上我们本身的水平和时间所限，深感要综合当代细胞生物学之成就，实系一项十分艰巨的任务。因此，在这本教材中不可避免地存在许多缺点和错误，殷切地希望读者批评指正。

第一、二、六、九、十、十二、十三、十四、十六、十七章为敖光明编写。

第三、四、五、七、八、十一、十五章 为刘瑞凝编写。

编 者

1986年12月



A1C00669680

FD 2/11

目 录

第一章 绪论	1
第一节 细胞生物学的研究对象和任务.....	1
第二节 生物学中的界限与量度.....	2
第三节 细胞生物学的发展简史.....	4
一、细胞的发现.....	4
二、细胞学说的建立.....	4
三、细胞学的经典时期.....	5
四、细胞学和其他学科的结合.....	5
五、分子生物学的兴起与现代细胞生物学.....	6
第四节 细胞生物学的现状和发展前景.....	7
第二章 细胞生物学的研究方法	9
第一节 放射自显影.....	9
一、基本原理.....	9
二、示踪化合物的选择和掺入.....	10
三、主要操作程序.....	12
第二节 细胞中各结构成分的分级分离法.....	13
一、离心机分级分离的一般原理.....	13
二、离心方法.....	14
三、离心方法和介质材料的选择.....	15
第三节 细胞培养技术.....	16
一、培养基的成分和细胞营养.....	17
二、获得培养细胞的方法.....	17
三、培养方法与细胞生长.....	18
第四节 电子显微镜技术.....	19
一、几个常用的基本概念.....	19
二、电子显微镜的基本原理.....	20
三、电镜样品的制备.....	22
第五节 核酸的分子杂交技术.....	25
一、一般原理.....	25
二、探针的制备.....	26
三、杂交方法.....	27

第三章 细胞的基本知识	28
第一节 细胞的基本概念.....	28
一、细胞是一切有机体（除病毒外）生命活动的基本单位.....	28
二、细胞的共同特点.....	30
三、原核细胞与真核细胞.....	30
四、细胞的形态和大小.....	32
第二节 原核细胞.....	35
一、枝原体.....	35
二、原核细胞的两个代表——细菌与兰绿藻.....	37
第三节 真核细胞.....	42
一、真核细胞的基本结构体系.....	42
二、动、植物细胞的比较.....	43
第四章 细胞表面的结构与功能	46
第一节 细胞表面的概念.....	46
第二节 质膜的结构与功能.....	47
一、质膜的化学组成.....	47
二、质膜的分子结构模型.....	48
三、质膜的主要功能.....	52
第三节 细胞表面的糖被.....	61
第四节 膜下凝胶层.....	62
第五节 植物和细菌的细胞壁.....	65
一、植物的细胞壁.....	65
二、细菌的细胞壁.....	67
第六节 细胞间的连接.....	67
一、动物细胞间的连接.....	67
二、植物细胞间的连接.....	70
第七节 细胞表面的其他特化结构.....	70
一、微绒毛.....	70
二、胞膜内褶.....	71
三、纤毛和鞭毛.....	71
第五章 线粒体	72
第一节 线粒体的基本形态及其在细胞内的数量和分布.....	72
一、线粒体的基本形态.....	72
二、线粒体在细胞内的数量.....	73
三、线粒体在细胞内的分布.....	73
第二节 线粒体的结构.....	74
一、线粒体的超微结构.....	74
二、ATP酶复合体.....	76
三、线粒体内膜是一个完整的封闭的膜系统.....	77

第三节 线粒体的化学组成及其功能	78
一、线粒体的化学组成	78
二、线粒体的功能	78
第四节 线粒体的增殖	95
第五节 线粒体的起源	96
一、内共生假说	96
二、非共生假说	98
第六章 叶绿体	99
第一节 质体的多样性	99
一、叶绿体	99
二、白色体	100
三、有色体	100
四、质体的个体发生	101
五、质体的分裂	101
第二节 叶绿体的结构和化学组成	102
一、叶绿体膜	102
二、类囊体	103
三、基质	113
第三节 叶绿体的功能	114
一、叶绿体的能量转换	114
二、叶绿体的物质代谢	121
第四节 叶绿体DNA分子的性质和遗传机能	127
一、叶绿体DNA的分子特性	128
二、叶绿体DNA编码的基因	129
三、叶绿体DNA的复制和RNA的转录	133
四、叶绿体的起源	135
第七章 内质网	136
第一节 内质网的形态结构	136
一、内质网的形态结构的特点	136
二、内质网的形态结构	137
第二节 内质网的化学组成	138
第三节 内质网的类型及其分布	138
一、内质网的类型	138
二、内质网的分布	140
第四节 内质网的功能	141
一、粗面内质网	141
二、滑面内质网	142
三、内质网的其他功能	143
第五节 内质网与其他细胞器的关系	144

一、内质网与细胞膜的关系	144
二、内质网与核膜的关系	145
三、内质网与高尔基复合体的关系	145
四、内质网与线粒体的关系	145
第八章 高尔基复合体	146
第一节 高尔基复合体的形态结构	146
一、扁平囊泡	146
二、小泡	147
三、大泡	148
第二节 高尔基复合体的化学组成	148
第三节 高尔基复合体在细胞中的分布	149
第四节 高尔基复合体的功能	150
一、高尔基复合体是细胞的加工工厂	150
二、高尔基复合体的多糖合成与运输	151
三、高尔基复合体参与植物细胞壁的形成	151
四、高尔基复合体参与溶酶体的形成	151
五、高尔基复合体与膜转变的关系	152
六、高尔基复合体与精子形成的关系	153
第五节 高尔基复合体与其他细胞器的关系	153
第九章 核糖体	155
第一节 核糖体的基本特点	155
第二节 核糖体化学成分的性质	158
一、核糖体蛋白质的性质和功能	158
二、rRNA性质和功能	162
三、核糖体中蛋白质和rRNA的相互作用	162
第三节 核糖体的组装	164
第四节 核糖体与蛋白质合成	166
第十章 细胞骨架系统	168
第一节 微管	168
一、微管的形态、结构和分布	168
二、微管的生物化学	169
三、微管的装配	170
四、微管的功能	171
第二节 微丝	175
一、微丝的形态、结构和分布	175
二、微丝的生物化学	175
三、微丝的功能	178
第三节 中等纤维	186
一、中等纤维的化学组成	186

二、中等纤维的装配和组织	187
三、中等纤维的功能	187
第四节 核骨架	188
第十一章 其它细胞器	190
第一节 溶酶体	190
一、概述	190
二、溶酶体的化学组成	191
三、溶酶体的类型	191
四、溶酶体的功能	192
第二节 植物的溶酶体	195
一、圆球体	196
二、糊粉粒	196
三、液泡	196
第三节 微体	197
一、微体的形态结构	197
二、微体的功能	198
三、微体的来源	199
第十二章 细胞核	201
第一节 细胞核的一般知识	201
第二节 核膜与核膜孔	202
一、核膜	202
二、核膜孔	202
三、核片层	204
四、核膜和核膜孔的功能	205
五、核膜与其它细胞器的关系	205
第三节 染色质	206
一、染色质的组分	207
二、染色质的结构	211
三、DNA的复制、转录与染色质的结构	215
第四节 核仁	217
一、核仁的超微结构	217
二、核仁的化学成分	218
三、核仁的功能	219
第十三章 细胞内遗传信息的传递	222
第一节 概述	222
第二节 DNA复制中所需的酶和蛋白质因子	224
一、DNA分子的解旋和解链	224
二、DNA复制时所需的酶	226
第三节 DNA的复制过程	230

一、DNA复制的起始·····	230
二、DNA复制时需要的引物·····	230
三、DNA合成链的伸长·····	231
四、DNA复制的终止·····	234
第四节 DNA复制的模型·····	235
一、断续复制模型·····	235
二、刀叉模型·····	235
三、凯恩思模型·····	236
四、滚环模型·····	236
五、置换突环模型·····	237
第十四章 细胞内遗传信息的表达 ·····	239
第一节 中心法则·····	239
第二节 选择性转录·····	240
第三节 RNA聚合酶·····	241
一、原核细胞中的RNA聚合酶·····	241
二、真核细胞中的RNA聚合酶·····	243
第四节 转录过程·····	246
一、合成开始部位的识别·····	246
二、起始反应·····	247
三、延长反应·····	247
四、转录的终止·····	248
第五节 转录后的加工·····	249
一、原核细胞中RNA转录后的加工·····	249
二、真核细胞中RNA转录后的加工·····	252
第六节 遗传密码·····	256
第七节 参与蛋白质合成的主要因子的基本特征·····	260
一、核糖体·····	260
二、mRNA·····	260
三、tRNA·····	261
四、氨酰—tRNA合成酶·····	263
五、蛋白质因子·····	264
第八节 蛋白质合成过程·····	266
第十五章 细胞的增殖 ·····	269
第一节 细胞周期·····	269
一、细胞周期的概念·····	270
二、细胞周期的研究方法·····	270
三、细胞周期各时期主要的生化变化·····	275
四、细胞周期的调控·····	276
第二节 有丝分裂过程的分析·····	280

一、前期	280
二、前中期	282
三、中期	285
四、后期	287
五、末期	288
第三节 减数分裂	289
一、由有丝分裂向减数分裂的转变	289
二、同源染色体的联会	291
三、交换的机理	293
第十六章 细胞分化	296
第一节 概述	296
第二节 细胞分化与遗传物质	298
一、细胞分化与遗传物质数量的变化	298
二、分化细胞的全能性	299
三、基因的差次表达	300
第三节 基因表达的调控	303
一、转译水平的调控	303
二、转录水平的调控	304
(一) 操纵子概念	305
(二) 正、负调控系统	305
(三) 真核细胞转录水平的调控	309
第四节 影响基因表达形成细胞分化的因素	311
一、细胞质因素	311
二、细胞外因素	312
三、激素在细胞分化中的作用	313
第十七章 细胞工程	316
第一节 染色体组工程	316
一、染色体组的添加	316
二、染色体组的削减	318
第二节 染色体工程	319
一、染色体工程的内容	319
二、染色体工程的应用	320
第三节 细胞质工程	320
一、细胞质的代换方法	321
二、细胞质代换的意义	321
三、细胞器的移植	321
第四节 细胞并合工程	322
一、原生质体的制备和培养	322
二、原生质体培养的意义	327

三、细胞融合	329
四、杂种细胞的筛选	331
第五节 基因工程	332
一、限制性内切核酸酶	333
二、获得“目的基因”的方法	334
三、载体	337
四、DNA的重组	340
五、重组DNA的表达	341
主要参考文献	344

第一章 绪 论

第一节 细胞生物学的研究对象和任务

细胞生物学(Cell biology)是运用近代物理、化学技术和分子生物学概念研究生命活动的科学。它的研究对象是细胞。细胞是一切生物体的基本结构单位和基本功能单位。迄今为止,还没有发现一个完整的生命是以非细胞形式存在的,病毒和类病毒在离开宿主细胞而单独存在时,并不能进行自我繁殖,体现不出生命的这个最基本的属性。如果用机械等方法将细胞结构破坏,虽然其中的酶活性等还能保存,但细胞的整体功能已不复存在。因此,生命科学离开了细胞的概念是不可思议的。

细胞是一个能独立存在进行自我调节的开放体系,处于同外界进行物质交换的动态平衡之中,这一属性是任何非生命结构单位所不具备的。因此,生命现象是细胞属性的反映。生物体的生长、发育、繁殖、遗传、代谢、分化、感应等生命现象都是由细胞这个基本单位所体现的。因此,细胞生物学在以细胞为对象的研究领域中必然要涉及到生命现象的各个方面,同生命科学中的其他学科,如生物学、解剖学、遗传学、分子生物学、生物化学、生物物理学、免疫学和胚胎学等发生联系。同时,这些学科从不同角度来探讨生命的奥秘时,必然也离不开细胞,要在细胞水平上阐明各自研究领域中的生命现象的机理。于是这些学科便同细胞学形成了交叉重叠关系。同样,细胞生物学的进展也必然要渗透到其他学科之中。生物科学中学科的相互渗透,形成了诸如细胞遗传学、细胞生理学和细胞化学等新的学科。因此,细胞生物学是生物科学中的一门基础学科,也是一门综合性学科。

细胞生物学是由细胞学发展而来的。二十世纪六十年代后,由于电子显微镜、放射性同位素、分离细胞结构组分的技术、细胞培养以及其他研究手段和技术的发展,特别是分子生物学的兴起,使细胞学的内容发生了根本性的变化。细胞生物学的研究已经深入到了分子水平,从分子水平上来探讨生命活动的一些基本过程,如物质代谢、生长运动、发育和分化、繁殖、遗传、衰老和死亡等的机理,使原来以研究形态结构为主的细胞学转变到了以研究功能为主,将功能和结构紧密结合起来的细胞生物学。由于现代科学技术和实验手段的发展及其在细胞生物学中的运用,使细胞生物学的研究广度和深度较原来的细胞学发生了变化。也正因为细胞生物学的研究深入了,所以除了在理论上阐明生命现象的机理外,更加强了它的实践性,它同人类生活产生了紧密的联系。如随着对细胞生活周期的不断深入研究,已出现了一门新的学科,称为细胞动力学。这是一门研究肿瘤细胞和正常细胞增殖规律的学科。从而会有助于揭示威胁人类生命安全的癌症的奥秘。植物细胞工程技术的发展,对于作物的改良,新物种的创立显示了积极的作用。

细胞生物学是多学科相互渗透融合而发展起来的一个学科,有自己所独有的体系。在探讨细胞生命活动规律时,它着眼于结构和功能的联系,重视细胞的整体机能,不仅要在分子

水平上，而且要在显微和亚显微水平进行研究和分析，以求在结构和功能上阐明细胞生命活动的机理，阐明细胞整体机能的奥秘。许多生命现象虽然可以用分子属性来解释，但是生命体的最基本的结构和功能单位是细胞，细胞是作为一个整体而存在的，分子对于细胞来说，总归是从属关系，大分子所表现出的一些属性在细胞这个体系里才具有生命意义。细胞的有序立体结构为各种分子参加生命活动提供了特定的微环境，脱离了这一微环境，大分子的某些属性也要发生变化。各种分子必须在细胞内构成一定的有序关系，互相协调配合才能表现出有意义的生命现象，单纯无序的大分子变化，只能是生物化学反应，还不能称为生命活动。细胞是分子进行生命活动最完善的空间结构。

细胞生物学的任务具体来讲，要研究细胞各层次的结构以及各结构之间的关系和相互变化，如生物膜都有共同的基本结构和基本的化学组成。但各种膜之间的结构和化学组成又不尽相同，功能上各有其特征，各种膜之间都有一定的关系。在功能上，细胞生物学不仅要阐述细胞内各个部分的化学组成和新陈代谢的动态变化，而且还要用比较、分析和综合的方法，阐明它们之间的关系和相互作用。要进行功能定位，将功能与结构结合起来。如光合作用这一生理功能与叶绿体的关系，呼吸作用与线粒体的关系，蛋白质合成与核糖体的关系，细胞运动与细胞骨架的关系等等。阐明细胞生命现象的机理是为了利用和控制这些生命现象，以便为人类的生产和生活服务。所以细胞生物学的重要任务还要致力于实际问题的研究。如细胞癌变的机理及其控制、细胞免疫、细胞工程等与人类活动密切相关的问题也是属于细胞生物学的研究任务。

细胞生物学正处在一个蓬勃发展的时期，今后它在理论上一定会有更大的发展，在实践上必将对人类有更大的贡献。

第二节 生物学中的界限与量度

如同每一个正常的人都了解日常生活中的长度单位和重量单位一样，一个学习生物科学的人必须对生物学中的界限与量度具有一定的知识。表 1—1 是在不同量度水平上把生物学系统的研究划分的一些界限。这是根据所使用仪器的解析能力人为划定的有机体结构水平的边界。了解这一点是重要的，这样我们就可以正确地理解所涉及到的有机体结构是解剖学

表1—1 生物学的各分支范畴

大	小	分	支	结	构	方	法
0.1毫米或更大		解剖学		器官		肉眼或简单透镜	
100—10微米		组织学		组织		光学显微镜	
10—0.2微米		细胞学		细胞、细菌		X—射线显微镜	
2000 Å—10 Å		亚显微和超微结构		细胞成分和病毒		偏光显微镜和电子显微镜	
10 Å 以下		分子生物学和原子结构		原子的排列		X—衍射	

的、组织学的、细胞学的、超微结构的还是分子水平的，以及应该使用什么样的相应仪器进行研究。

图1—1是将不同的细胞、细菌、病毒和分子的大小表示在同一对数值上，并且和各种

辐射的波长，以及人眼、光镜和电镜的分辨力进行比较所建立起立起的联系关系。

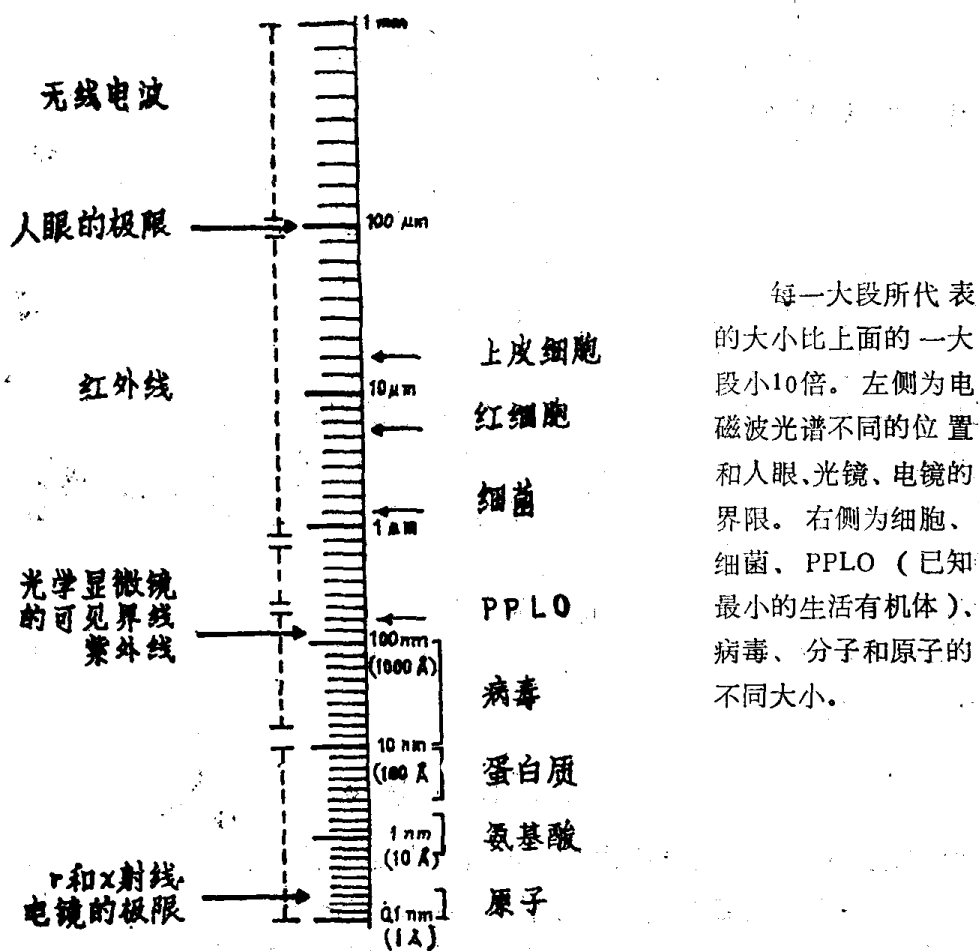


图1—1 显微量度的对数尺

表1—2 表示细胞所用的线性度量（大小）与生活物质不同范畴的化学分析所使用的重量之间的关系。从事细胞生物学和分子生物学的人来说，熟悉这些关系是很必要的。细胞重要成分(如核酸)的重量用Pg（微微克，Picogram。1Pg=10⁻¹²g）表示。道尔顿是分子的重量。例如一个水分子的重量为18个道尔顿，而一个血红蛋白的重量为46,500道尔顿。

表1—2 线性量度与细胞化学重量之间的关系

线 性 度 量	重 量	应 用 范 围
1厘米 (1cm)	1克 (1g)	普通生物化学
1毫米 (1mm)	1毫克 (1mg=10 ⁻³ g)	微量化学
1微米 (1μm)	1微克 (1μg=10 ⁻⁶ g)	组织化学
1毫微米 (1nm)	1微微克 (1pg=10 ⁻¹² g)	细胞化学 } 超微量化学

第三节 细胞生物学的发展简史

人类第一次发现细胞至今已有三百多年的历史了。随着生产技术和实验手段的发展，人类对于细胞的认识由浅至深，经历了几个发展阶段。

一、细胞的发现

绝大多数的细胞，其直径都在 $30\mu\text{m}$ 以下，远远超过肉眼可见范围($100\mu\text{m}$)，只有借助一定的放大装置才可以看到。细胞的发现就是借助显微镜的结果。1604年荷兰眼镜制造商Janssen兄弟制造了世界上第一台显微镜，但只能放大10—30倍，无多大实用价值。半个多世纪后英国物理学家Robert Hooke用自制的显微镜第一次发现了植物细胞。他在观察栎树皮木栓切面和其他植物组织时，发现其中有许多小室，状似蜂窝，称之为Cell (Cell是由中世纪拉丁语Cella一字变来，原意为小室)。并将他观察的结果，写成了一本命名为“显微图谱 (Micrographia)”的书，于1665年出版。但是，Hooke所看到的实际上是死细胞的细胞壁。而真正看到活细胞的是荷兰科学家Leeuwenhoek，他于1677年用改进了的显微镜观察了池塘水中的原生动物、人和哺乳动物的精子，以后又发现了细菌。并且观察到了细胞内的一些结构。

二、细胞学说的建立

1831年R. Brown在兰科植物的表皮细胞中发现了细胞核。1835年 E. Dujardin 在低等动物根足虫和多孔虫的细胞内发现了粘稠透明物质，称为Sarcode (肉样质)。至此，细胞的基本结构都被发现了。但以后一段时间内，人们对于生物体中细胞存在的意义并无认识，没有在理论上认识到发现细胞的重大意义。直到1839年德国植物学家 Schleidon 提出了植物体是细胞的集合体的看法。1839年Schwann在动物中证实了Schleidon的看法，并首次提出了“细胞学说”(cell theory)这一名称。并指出：一切动物和植物皆由细胞组成，它们是依照一定的规律排列在动植物体内。从而确立了细胞学说。

恩格斯曾对细胞学说的建立给予了高度的评价，认为它是19世纪科学上的三大发现之一(细胞学说、能量转换和达尔文主义)。他写道：“由于细胞的发现，即发现细胞是一个单位，整个植物体和动物体都是这一单位的繁殖和分化而发育起来的。这一发现，不仅使我们相信一切高等生物都是按着一个共同的规律发育和生长的，而且它还指出，细胞具有变异的能力，从而说明了引起生物体物种变异的道路，由于这种变异，生物体才能实现一个比起单纯的个体发育更重大的过程。”^{〔1〕}

Schwann虽然提出了细胞学说，但对于细胞的来源问题却不清楚。后来德国病理学家 Virchow, (1855)明确提出“细胞来自细胞”。这样，细胞学说就包括了下述三个内容：①细胞是多细胞生物的最小结构单位，对单细胞生物来说，一个细胞就是一个单独的个体。②每一个细胞对于多细胞生物来说，是一个代谢活动单位，执行特定的功能。③细胞只能通过细胞分裂而来，即细胞来自细胞。细胞学说的建立不仅加深了人类对生物界的认识，从形

〔1〕恩格斯：费尔巴哈与德国古典哲学的终结。

色色的生物世界找到了共同的基础，同时也推动了各生物学科的发展和与细胞学的联系。Haeckel将它应用到分类学上，从而把动物分为原生动物（单细胞）和后生动物（多细胞）。Kölliker(1841)将细胞学说应用到胚胎学上，确定了精子和卵都是细胞。Virchow(1858)将细胞学说应用于病理学中，认为病理过程是在细胞和组织中进行的，由此而发展了细胞病理学。

三、细胞学的经典时期

19世纪后半期是细胞学迅速发展的时期，这一时期相继发现了细胞的许多结构和细胞器，人类对细胞的认识加深了，使细胞的概念更为确切了。

首先，产生了原生质体的概念。继E. Dujardin在低等动物根足虫和多孔虫上，Pukinje(1840)在动物上发现“肉样质”之后。Von Mohl(1846)在植物细胞中也发现了“肉样质”，命名为“原生质”(Protoplasm)。1861年Max Schultze认为动物细胞的“肉样质”和植物细胞的“原生质”都具有同样的意义，并提出了原生质理论。这个理论认为：有机体的组织单位是一小团原生质，这种物质在一般有机体中是相似的。后来，Hanstein(1880)提出了一个新的名词“原生质体”(protoplast)。这样，细胞的最初概念就变成了细胞是由膜包裹的一大块原生质和一个核的概念。这比“细胞”这个名词更确切和更广泛了。但因细胞一词沿用已久，目前仍称细胞。

此外，细胞内的许多重要细胞器和生命现象也是在这个时期发现的。Remak(1841)在观察鸡胚血球细胞分裂时发现了细胞的直接分裂。Flemming在动物上，Strasburger在植物上发现了间接分裂。以后，Schleicher(1878)称间接分裂为核分裂(karyokinesis)，Flemming(1882)又把直接分裂叫做无丝分裂(amitosis)，间接分裂称为有丝分裂(mitosis)。O. Hertwig(1875)发现了受精作用和两个原核(Pronuclei)的融合，即受精后，两亲本核融合。Van Beneden(1883)在动物中和Strasburger(1886)在植物上发现了减数分裂(meiosis)。19世纪末叶对细胞质的形态观察更加深入细致，相继发现了质体(Haekel, 1866)、中心体(Boveri, 1888)、线粒体(Benda, 1898)和高尔基体(Colgi, 1898)。这样，人类对细胞结构的复杂性有了更深入的理解。

四、细胞学和其他学科的结合

进入20世纪后，细胞学和其他生物学科相结合，产生了许多分支学科。

1. 细胞学与遗传学：细胞遗传学

十九世纪中期，Virchow宣称细胞分裂的普遍性已成为有机体繁殖的中心现象，提出了“细胞来自细胞”的名言。从那时起，细胞的研究与遗传进化逐渐趋于集中。正如Wilson所说的“遗传乃是在分裂中细胞基因连续的结果”。Weismann(1883)提出了生殖细胞连续性理论来解释遗传性状的传递。认为：“从一代传到下一代的遗传因素是通过性腺中所含的生殖细胞（精子和卵）的连续性而传递的，而不是通过身体细胞传递的”。后来O. Hertwig在动物上发现了受精现象，E. Fol(1879)进行了直接的观察以及Strasburger在植物上也发现了受精现象。于是结论为：细胞核是遗传物质基础的载体。后来，Rowson论证细胞核中染色体的染色质必然存在一种线性结构。Weismann认为遗传单位是有一定顺序地分布在染色体上。

遗传现象的基本法则是Mendel 1865年在他的豌豆杂交实验中发现的，但那时由于对

生殖细胞中的细胞学变化还知道得太少，不足以用来解释遗传性状的自由分离现象，因此Mendel的工作并未引起人们的重视，直到1900年Correns、Tschermak、de Vries三人分别重新发现了Mendel定律。这时细胞学的进展已经能对Mendel提出的遗传因子的分配机制有所了解，知道了体细胞中的遗传组成是双倍的，而生殖细胞（即配子）中为单倍，而且细胞学家也观察到生殖细胞的减数分裂中染色体周期性变化也与遗传现象有关。与此同时McClung (1901—1902) 提出了性别决定与某个特性染色体有关，这一观点后来为其他学者所证实。1902年德国的Borveri和美国的Sutton不谋而合地同时提出遗传的染色体学说，把染色体行为同Mendel的遗传因子联系起来了。1910年Morgan等人的工作，证明遗传因子位于染色体上，建立了基因学说。这样，使细胞学和遗传学结合起来了，奠定了细胞遗传学(Cytogenetics)的基础。此后直到30年代末，关于细胞核，特别是染色体行为的研究成了细胞学的主流。70年代开始，遗传学与生物化学联系起来，因而达到了分子水平，于是形成了生化遗传学和分子遗传的新领域。

2. 细胞学与生理学：细胞生理学

早期的细胞学研究主要是采用固定和染色的方法，由此得到了一些关于原生质的物理化学性质的看法。后来人们逐渐将注意力集中到了活细胞的研究上，如对细胞质流动、变形虫运动以及纤毛、鞭毛和肌肉收缩等现象进行了研究。19世纪末期Oreston认为细胞膜是一种类脂层。Miechelis还制备了膜的模型用来研究物质的通透情况，并首先对线粒体进行了活体染色观察。1909年Harrison实验证明从一个胚取出的神经细胞可以在体外生长和分化，Carrel首次使生长组织块的细胞传了许多代。这样，组织培养成了研究活细胞结构行为的一个重要手段。1911年Kite将培养细胞的方法用于细胞学研究，以后人们获得了细胞粘滞性、氢离子浓度和其他物理化学特性的数据。

细胞生理学也是一门研究细胞生命活动规律的科学，研究细胞如何从环境中摄取营养经过代谢而获得能量，进行生长和分裂，以及细胞如何对各种环境因素发生反应而表现出感应和运动性等。

3. 细胞学与生物化学：细胞化学

1902年Hobmester等人认识到了蛋白质分子是由氨基酸组成的事实。Ostwald把催化性的概念引入了生物学的思维之中，并发现酶是细胞用来生产各种类型物质的能量转换活的实体。Wieland和Warbuxg发现了一些类型的细胞氧化作用，1934年Keilin发现了细胞氧化作用的机理。后来，Bensley和Hoerr等人从细胞中分离出大量的线粒体，足以用来进行生理化学的研究。Claude和Hogeboom等得出了线粒体是细胞氧化作用中心的结论。

细胞的分级分离、放射性示踪技术、电子显微镜技术等，不仅从活细胞中分离出了线粒体、叶绿体和核糖体等，而且还分别研究了它们的结构和生理功能以及酶在各种细胞器中的分布。1924年Feulgen和Rossenbeck开创的孚尔根染色反应法问世，成为检测细胞内DNA的一种手段。Bruchet采用Unna法染色测定了细胞中的RNA，Caspersson用紫外线显微分光光度法测量了细胞中的DNA含量，并且提出核糖核酸可能与蛋白质合成有关。后来又发展了电镜细胞化学。这些方法手段的运用，使细胞内的化学变化与细胞的结构建立了联系。

五、分子生物学的兴起与现代细胞生物学

进入本世纪四十年代后，已经出现了分子生物学的萌芽，各学者越来越重视从分子结构