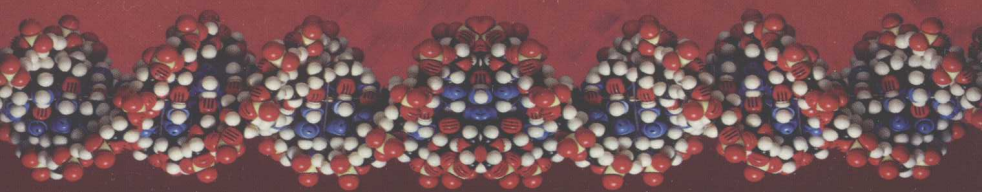


细胞生物学 简明教程

宋学东 路 芳 于伯健 编著



东北林业大学出版社

细胞生物学简明教程

宋学东 路芳 于伯健 编著

东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

细胞生物学简明教程/宋学东, 路芳, 于伯健编著. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2009. 7

ISBN 978-7-81131-502-8

I. 细… II. ①宋…②路…③于… III. 细胞生物学—教材 IV. Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 116529 号

责任编辑: 戴 千

封面设计: 彭 宇



NEFUP

细胞生物学简明教程

Xibao Shengwuxue Jianming Jiaocheng

宋学东 路 芳 于伯健 编著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

哈尔滨市工大节能印刷厂印装

开本 850×1168 1/32 印张 9.375 字数 250 千字

2009 年 7 月第 1 版 2009 年 7 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 978-7-81131-502-8

定价: 25.00 元

前 言

《细胞生物学简明教程》一书是针对高校生物类专业编写的一部教材。本教材力求采用简洁明了的知识框架，旨在使能够学生快速地建立细胞生物学的知识体系，掌握细胞生物学的基本内容。编者在编撰过程中，融合了国内名家的经典和现代科学研究的新成就。

细胞生物学这门课程是以生物化学、植物生理学、遗传学为基础，按照教学大纲的要求，各院校在此课程之前均开设了生物化学和植物生理学等课程，所以在本教材编写时对于涉及到的生物化学有关的化学结构式不再作详细的介绍，对所涉及的有关植物生理学方面的问题（如光合作用等）也仅从细胞学层次简要地作以介绍。

本教材融合了国内名家的经典和现代科学新成就，在编写内容上引用了部分著作中的部分内容和图表，在此说明并深表感谢。

《细胞生物学简明教程》编写分工如下：教材共分十六章，其中第一、二、三、四、六章由宋学东编写，第五、十三、十四、十五、十六章由路芳编写，第七、八、九、十、十一章由于伯健编写，第十二章由山长城编写。

在本教材的编写过程中，得到彭一良、李艳杰、井乐刚老师的大力支持和帮助，在此特表谢意。由于编者水平和时间有限，疏漏和争议之处在所难免，欢迎广大读者批评指正。

编 者

2009 年 4 月

目 录

1. 绪 论.....	1
2. 细胞生物学研究方法.....	6
3. 细胞的概念及其结构和组成.....	31
4. 细胞表面的结构与功能.....	46
5. 胞质溶胶.....	75
6. 核糖体与核酶.....	79
7. 线粒体.....	95
8. 质 体.....	118
9. 内膜系统.....	131
10. 液泡系.....	149
11. 细胞骨架.....	169
12. 细胞外基质.....	193
13. 细胞核.....	210
14. 细胞周期与细胞繁殖.....	234
15. 胚胎发育与细胞分化.....	254
16. 细胞衰老、死亡与癌变.....	273
参考文献.....	292

1 绪 论

自然界存在着许许多多的生物，在这些生物中除了病毒、类病毒等是非细胞的生命体以外，其他生命有机体的结构和功能单位都是细胞（cell）。细胞是由膜包围着含有细胞核（或拟核）的原生质所组成的。细胞能够通过分裂而增殖，这是生物体个体发育和系统发育的基础。

1.1 细胞生物学的对象和任务

细胞是生物体的形态结构和生命活动的基本单位。恩格斯早就指出：“人们在整个有机界里所看到的最简单的类型是细胞；它确实是最高级的组织的基础。”细胞学（cytology）是研究细胞的结构、功能和生活史的科学。研究的对象就是细胞。

不过，现代细胞学，在形态方面，已经超出了光学显微镜下可见结构的简单描述范围；在功能方面，也已经超越了对于生理变化的纯粹描述时期。近年来随着分子生物学的发展，新方法、新技术不断涌现，细胞研究已从细胞整体和亚细胞结构水平深入到分子水平。目前，已把细胞的整体活动水平、亚细胞水平和分子水平三方面的研究有机地结合起来，以动态的观点来考察细胞和细胞器的结构和功能，探索细胞的基本生命活动，如生长、发育、分化、代谢、免疫、繁殖、运动和联络、衰老与死亡、遗传变异和进化等基本规律。它不仅仅是孤立地研究一个个细胞器、生物大分子和小分子，以及生命活动现象，而且研究它们的变化发展过程，研究它们之间的相互关系以及它们与环境之间的相互关系。它的研究范围大大地超过了过去的细胞学。因此，现代细胞学改用新的名称，即细胞生物学（cell biology）。细胞生物学就是运用近代物理、化学技术和分子生物学概念研究细胞生命活动的科学。是 20 世纪 60 年代实验细胞学发展的新阶段。它研究细胞各种组成部分（细胞核、细胞质、

细胞膜、细胞器)的结构、功能及其相互关系;研究细胞总体的和动态的功能活动,包括细胞的生长分裂、发育分化、遗传变异和演化;以及研究这些相互关系和功能活动的分子基础。从生命结构层次看,细胞生物学介于分子生物学与发育生物学之间,与它们相互衔接,互相渗透。

细胞生物学研究的任务也是多方面的。从形态方面看,除了要描述在光学显微镜下所能看到的一些简单结构外,还要用新的工具和方法来观察和分析细胞内各部分的亚显微结构和分子结构,以及这些结构和结构之间的变化过程。从功能方面看,不仅要叙述细胞内各个部分的化学组成和新陈代谢的动态,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。从而根据这些结构与功能来说明生物有机体的生长、分化、分裂、运动、遗传、变异和进化等生命活动现象的由来。

1.2 细胞生物学发展简史

1.2.1 细胞的发现及细胞学说的创立

第一个发现细胞的是英国学者胡克(Robert Hooke),相隔170多年后,德国植物学家施莱登(Marhias Schleiden)和动物学家施旺(Theodor Schwann)创立了细胞学说。

1838年,德国植物学家施莱登根据他的研究结果得出了这样一个结论:尽管植物的不同组织在结构上有着很大的差异,但是植物是由细胞构成的,植物的胚是由单个细胞产生的。1839年,德国动物学家施旺发表了关于动物生命的细胞基础的综合性报告,指出动物和植物的细胞具有类似的结构,并提出了细胞学说的两条最重要的基本原理:第一,地球上的生物都是由细胞构成的;第二,所有的生活细胞在结构上都是类似的。至于细胞学说的第三个重要的基本原理是1858年德国医生和病理学家魏尔肖补充的:所有的细胞都是来自于已有细胞的分裂,即细胞来自于细胞。最终是德国植物学

家施莱登和动物学家施旺作了最后的论证。施莱登指出所有植物体乃是细胞的组合。这个意见被施旺在动物中证实,并且首次提出“细胞学说”这一名称,并说:“细胞是有机体,整个动物和植物乃是细胞的集合体。它们依照一定的规律排列在动植物体内”。他们明确地指出:一切动、植物有机界的统一性,并因此而成为建立生物界发展学说的基础。

细胞学说的创立大大推进了人类对生命自然界的认识,有力地促进了生命科学的进步。细胞学说的提出明确了生物界的统一性的生命的共同起源。恩格斯对细胞学说给予极高的评价,把它与进化论和能量守恒定律并列称为 19 世纪的三大发现。

1.2.2 细胞学理论对细胞学发展的推动作用

19 世纪的最后 25 年,是细胞学的经典时期。这个时期在细胞学说的推动下,应用固定和染色技术,在光学显微镜下观察细胞的形态和细胞的分裂活动,取得了极为丰硕的成果。

(1) 原生质理论的提出:1840 年普金耶(Pukinje)在动物、1846 年冯·莫尔(Von Mohl)在植物中分别看到了“肉样质”的物质,并将其命名为“原生质”(protoplasm)。1861 年舒尔策(Max Schultze)认为动植物细胞中的原生质具有同样的意义,并提出了原生质理论: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,并把细胞明确定义为:“细胞是具有细胞核和细胞膜的活物质。”1880 年 Hanstain 提出“原生质体”(protoplast)概念,把细胞概念演变成由细胞膜包围的原生质,原生质分化为细胞核和细胞质。

(2) 细胞受精和分裂的研究:1875 年赫特维希(O. Hertwig)发现受精卵中两亲本核的合并;1877 年施特拉斯布格(Strasburger)发现动物的受精现象;1883 年范·贝内登(van Beneden)在动物、1886 年施特拉斯布格在植物分别发现了减数分裂;1880-1882 年 Flemming 在蝶螈幼虫的组织细胞中发现了有丝分裂。

(3) 一些重要细胞器的发现：1883 年范·贝内登和博费里 (Boveri) 在动物细胞中发现了中心体；1888 年 Waldeyer 提出了染色体概念；1898 年高尔基发现了高尔基体；同年，线粒体也被正式命名。

1.2.3 实验细胞学的发展

自赫特维希 (O. 和 R. Hertwis) 兄弟用实验的方法研究海胆卵的受精作用开始，实验细胞学就很快发展起来。

第一个阶段是从 1887 年到 1900 年细胞学紧密地和实验胚胎学联系在一起。

第二个阶段从孟德尔 (Mendel) 遗传法则在发现开始到摩尔根 (Morgan) 创立的《基因论》一书出版 (1926) 为止。在这个时期细胞学与遗传学联系在一起，创立了细胞遗传学。自孟德尔遗传法则被再发现后，1902-1903 年博韦里 (T. Bovei) 和萨顿 (W.S. Sutton) 提出了“染色体遗传理论”。1910 年摩尔根以果蝇为材料，研究它们的遗传与变异，就为细胞遗传学的发展奠定了基础。细胞学在这个时期着重对细胞核的研究，特别对染色体的研究，有所谓“染色体学”的出现。而在其他方面则进展较慢，如原生质学到 1920 年后才开始发展。

第三个阶段 (1926-1953) 又注意到细胞质的研究，细胞学又开始全面发展。这一阶段的特点是细胞学不再是少数细胞学家的工作，而是与所有实验生物学工作者，其中包括胚胎学、遗传学、生物化学、生物物理学、微生物学、生理学、病理学等方面的工作者在一起，共同努力，把细胞学大大地向前推进了一步。

细胞遗传学。遗传学和细胞学结合建立了细胞遗传学，主要是从细胞学的角度，特别是从染色体的结构和功能以及染色体和其他细胞器的关系来解释遗传现象，阐明遗传和变异的机制。

细胞生理学。细胞学同生理学结合建立了细胞生理学，主要研究内容包括细胞从周围环境中摄取营养的能力、代谢功能、能量的

获取、生长、发育与繁殖机制以及细胞受环境的影响而产生适应性和运动性的活动。细胞和离体培养技术对细胞生理学的研究具有巨大的贡献。

细胞化学。细胞学和化学的结合产生了细胞化学，主要是研究细胞结构的化学组成及化学分子的定位、分布及其生理功能。如 1943 年 Claude 用高速离心法从细胞匀浆液中分离线粒体，然后研究它的化学组成和生理功能并得出结论：线粒体是细胞氧化中心。1924 年孚尔根（Feulgen）发明的 DNA 特殊染色方法——Feulgen 反应开创了 DNA 的定性和定量分析。此后发展了一系列进行细胞内 RNA 和蛋白质定量分析的方法，对细胞的核酸和蛋白质代谢活动研究起了极大促进作用。

1.2.4 分子细胞生物学的兴起与发展

20 世纪 40 年代随着生物化学、微生物学与遗传学的密切结合，分子生物学开始萌芽。到 50 年代初期在科学文献中已出现“分子生物学”这个名词。随后，1953 年沃森和克里克（Warson 和 Crick）用 X 射线衍射法得出了 DNA 双螺旋分子结构模型，奠定了分子生物学的基础。

细胞生物学是生物学的一门分支学科，是一门综合性学科。它联系着生物科学的许多分支学科，如组织学、胚胎学、生理学、遗传学、免疫学等，也是这些学科的基础。

1.2.5 细胞生物学发展阶段

细胞生物学的发展大致可划分为下列几个时期：

第一期（1665-1875）自细胞发现到细胞学说创立以后，这是细胞学的创立时期。

第二期（1875-1900）为细胞学的经典时期。

第三期（1887-1953）为实验细胞学时期。

第四期（1953-至今）为分子细胞生物学时期。

2 细胞生物学研究方法

生命科学是实验科学，它的很多成果都是通过实验得以发现和发展的。许多细胞生物学的重要进展以及新概念的形，往往来自新技术的应用。因此，方法上的突破，对于理论和应用的发展具有巨大的推动作用。

2.1 显微成像技术

细胞生物学的建立和发展得益于显微镜（Light microscope）的发明。因为有了光学显微镜，人们才有可能看到细胞的镜像。最早的光学显微镜是 1590 年 Z.Janssen 和他的侄子 H.Janssen 共同研制的。其后，胡克和列文虎克对光学显微镜的分辨率进行了极大的改进，由此发现了细胞并建立了细胞理论。

20 世纪 30 年代发展起来的电子显微镜导致细胞结构和功能的研究发生了一次革命，使生物学家得以从亚显微水平上重新认识细胞。

2.1.1 光学和电子显微镜成像原理

无论是何种显微镜，镜像的形成都需要三个基本要素：①照明系统；②被观察的样品；③聚焦和成像的透镜系统。

在光学显微镜中，照明系统是可见光，使用的是玻璃透镜，可直接通过目镜观察镜像。在电子显微镜中，照明系统为电子束，使用电磁透镜，通过荧光屏观察样品的镜像。尽管这两类显微镜的照明系统和装置的设计不同，但是它们所依据的原理相同，成像方式相似。当样品被放置在光或电子束的通路中，光束或电子束被改变的物理特征能够用肉眼观察或被显像板记录下来。

照明系统的波长是显微镜成像的一个重要因素，因为波长能决定被检测样品的最小极限。波长越长，波幅的跨度就越大，所能观

察到的物体极限就越大。

理解了波长和物体体积间的关系，就会认识到为什么小的物体只能用电子显微镜进行观察：电子的波长要比光子的波长小得多。因此，我们可以理解像病毒和核糖体这样的结构由于体积小而不能干扰光子波，但是很容易与电子波相互作用。

虽然光学和电子显微镜有很多差别，但是它们成像的光学原理是相同的，其中最重要的是光和电子都具有波的行为。当光和电子穿过透镜到达聚焦点时，由于波的干涉性质而成像。实际上通过透镜观察到的样品的镜像是通过透镜波的干涉累加或消除，即衍射的结果。在光学显微镜中，用玻璃透镜来指导光子的上述行为，在电子显微镜中，则是用电磁透镜来指导电子的上述行为。这两种透镜有两个基本的共同点：焦距（focal length）和角孔径（angular aperture）。焦距是透镜的中心平面到焦点的距离，而角孔径是光从样品进入显微镜的物镜半角 α 。因此角孔径实际表示有多少光离开样品通过透镜，最好的光学显微镜的角孔径大约是 70° 。

2.1.2. 分辨率

透镜最重要的性质就是它的分辨率（resolution），是指能分辨出的相邻两个物点间最小距离的能力，这种距离称为分辨距离。分辨距离越小，分辨率越高。一般规定：显微镜或人眼在 25cm 明视距离处，能清楚地分辨被检物体细微结构最小间隔的能力，称为分辨率。人眼分辨率是 $100\mu\text{m}$ ；光学显微镜的最大分辨率是 $0.2\mu\text{m}$ 。分辨率（ r ）可用以下公式计算：

$$r = 0.61 \lambda / n \sin \alpha$$

其中： n = 聚光镜和物镜之间介质的折射率，空气为 1，油为 1.5；

α = 样品对物镜角孔径的半角， $\sin \alpha$ 的最大值为 1；

λ = 照明光源的波长。

0.61 是一个恒定的参数，表示成像的点虽被重叠但仍能被区别的程度。

上式中, $n \sin \alpha$ 的量称为物镜的数值孔径 (numerical aperture), 缩写为 NA, 因此显微镜的分辨率的表示公式可改为:

$$r = 0.61 \lambda / NA$$

各种物镜和聚光镜的数值孔径是不相同的, 如干燥系物镜的 NA 为 0.05~0.95, 油镜为 0.85~1.40 等。NA 被刻在物镜筒外侧和聚光镜上。

从上式可知, 角孔径越大, 进入物镜的光越多; 介质的折射率越大, 则数值孔径越大, 这些都可以使分辨率提高。

2.1.3 常用的光学显微镜

光学显微镜是光学显微技术的主要工具, 自问世以来已有 400 多年历史。光学显微镜是利用光线照明, 使微小物体形成放大影像的仪器。现今使用的光学显微镜都是由几个透镜组合而成, 所以又称为复式显微镜 (compound microscope)。普通复式光学显微镜的照明光源首先通过聚光镜 (condenser) 照射到样品, 然后进入物镜形成初级镜像, 最后通过目镜进一步放大成像。

光学显微镜的种类很多, 如相差显微镜、暗视野显微镜、偏光显微镜和荧光显微镜等, 根据实验目的选择不同的种类。

2.1.3.1 普通双筒显微镜

比较高级的显微镜上都设有倾斜式的双目镜筒。在物镜转换器上方装有四个棱镜, 使经过物镜的光线平分为两路到达目镜, 故双筒显微镜 (binocular microscope) 的亮度要比单筒者为暗。双筒显微镜的优点为同时用两眼观察, 有较强的立体感。

2.1.3.2 荧光显微镜

荧光显微镜 (fluorescence microscope) 以紫外线为光源照射被检物体, 使之发出荧光, 然后在显微镜下观察物体的形态及其所在位置。荧光显微镜可用于研究细胞内物质的吸收、运输以及化学物

质的分布及定位等。

物质经过紫外线照射后发出荧光的现象可分为两种情况，第一种是自发荧光，如叶绿素、血红素等经紫外线照射后，能发出红色的荧光，称为自发荧光；第二种是诱发荧光，即物体经荧光染料染色后再通过紫外线照射发出荧光，称为诱发荧光。

荧光显微镜的工作原理是利用紫外线发生装置（如弧光灯、水银灯等）发出强烈的紫外线光源，通过照明设备把显微固定的切片或活染的细胞透视出来。

2.1.3.3 相差显微镜

相差显微镜（phase contrast microscope）。相差显微镜的优点是能观察无色、透明、活细胞中的结构。它是利用光的衍射和干涉特性使相位差变成振幅差，表现为明与暗的对比，使肉眼得以观察到无色透明物体中的细节。

相差显微镜在结构上进行了特别设计，尤其是光学系统有很大的不同。小的、未经染色的样品（如活细胞）是难以用普通光学显微镜进行观察的，而相差显微镜使得高通透性的物体变得可见。

相差显微镜具有两个其他显微镜所不具有的功能：①将直射的光（视野中背景光）与经物体衍射的光分开；②能将大约一半的波长从相位中除去，使之不能发生相互作用，从而引起强度的变化。假定将某一物体悬浮在相同的介质中，也就是说它们的各个部分的衍射系数完全相同，此时到达物体上的所有光都有一半被改变了相位，相互之间的干涉是一致的，强度的减少也是一致的。

为了更好地理解相差显微镜的工作原理，首先必须明白一束光是由许多单个的射线组成的。当来自于光源的射线通过样品时，它们各自的速度将会受到样品的物理性质的影响。尤其是射线衍射时，它们到达样品上的相位就会发生某种程度的改变，结果是由于相位的改变，使那些已经通过了样品的射线同那些本来就没有通过样品的射线一起离开了相位。

所谓相位是光波在前进时，电振动呈现的交替的波形变化。由于光是电磁波，其电振动与磁振动垂直，又与波的传播方向垂直，导致了传播时波形的变化。同一种光波通过折射率不同的物质时，光的相位就会发生变化，波长和振幅也会发生变化。所谓相差是指两束光波在某一位置时，由于波峰和波谷不一致，即存在着相位上的差异，叫相差。同一种光通过细胞时，由于细胞不同部分的折射率不同，通过细胞的光线比未通过细胞的光线相位落后，而通过细胞核的光线比通过细胞其他部位的相位落后，这就是相位差。

另外，光通过物体后形成两束光，一束直行，称为直射光，另一束斜行或绕行称为衍射光，衍射光相位落后，振幅小。两束光继续前进，当直射光和衍射光相遇时又产生干涉，此时如两者相位相同则两束光的合光振幅加大，若两者相位相反，则两束光的合光振幅减小。合光振幅大意味着物体变亮，合光振幅小则物体变暗，结果是物体在显微镜下呈现明暗对比，因而能藉以辨认无色透明物体内的细微结构。

2.1.3.4 暗视野显微镜

在日常生活中，当人的眼睛处于暗处观察光线斜射到的尘埃，由于光的反射和衍射，使尘埃颗粒似乎增大体积而可辨别。但当光线很强或有衍射存在的情况下则看不出尘埃的颗粒。根据此原理使光不直接通过样品而是斜射到样品上，即可在暗视野下观察细微粒子。

暗视野显微镜（dark field microscope）使用了一种特殊的照明方法，使光线不能直接进入物镜和目镜，这样，在观察样品时就不能直接看到照明光线，而只能观察被检物体所反射或衍射的光线，因而使被检物体在黑暗的视野中呈现明亮的像。这种照明方式，使反差增大，分辨率提高，用以观察未经染色的活体或胶体粒子。

暗视野显微镜主要观察的是物体的轮廓，分辨不清内部的微细构造，适合于观察活细胞内的细胞核、线粒体、液体介质中的细菌

和霉菌等。

2.1.3.5 倒置显微镜

倒置显微镜的结构组成与普通显微镜一样，所不同的只是它的物镜与照明系统的位置颠倒过来。前者置于载物台之下，而后者在载物台的上方。集光器与载物台之间的工作距离提高，可以放置培养皿、培养瓶等容器，直接对培养的细胞进行照明和观察。

2.1.4 光学显微镜的样品制备

光学显微镜的实用性强，大多数样品都可用光学显微镜进行观察。样品可以粗略的分为两类：整体和切片。细菌、原生动物等可以直接制备成样品进行整体显微观察；对于动植物组织可以制成切片进行显微观察。

由于大多数细胞的成分不影响光线的穿透，无法形成反差，所以在一般光学显微镜下，几乎看不清未经处理的细胞。为了看清细胞内含物，就必须对细胞样品进行一些特殊的处理，为此建立和发展了样品的各种制备技术。

2.1.4.1 样品的固定

样品处理的第一步通常是进行初固定（primary fixation）。生物组织在染色前先进行固定的目的是杀死细胞，稳定细胞的化学成分，并且使样品硬化以便在进一步的处理和切片时不会受到破坏。样品固定的最简单做法是将样品直接浸泡在固定液中。固定使得大分子交联而保持在一定的位置上，不至于在以后的染色等处理过程中移位或丢失而产生人工假象。

2.1.4.2 包埋和切片

样品制备的第二步是将固定的组织制备成切片。为此，样品首先要被包埋（embedding）在介质中，通常用液态的石蜡或树脂做包

埋剂，使之渗入整块组织，然后将之硬化成固体的包埋块，随后用专门的切片机切割包埋块，制备成薄切片。适用于光学显微镜观察的切片厚度为 $1\sim 10\mu\text{m}$ 。

2.1.4.3 染色

大多数细胞总重量的 70% 是水，对可见光几乎是透明的，只有很少的内含物不透光。染色 (staining) 的目的就是给细胞的不同组分带上可区别的颜色特征。19 世纪初，发现某些有机染料可染生物组织，并对细胞特殊部位的着色具有选择性。如苏木精 (hematoxylin) 对负电荷分子有亲和性，能显示出细胞内核酸的分布；酸性染料如伊红 (eosin) 可使细胞质染色；苏丹染料 (Sudan dyes) 在脂肪中的溶解度比在乙醇中大，所以苏丹染料的乙醇饱和溶液能使脂肪着色。但对许多染料的特异性染色机制尚不清楚。

2.1.4.4 放射自显影

放射自显影 (autoradiography) 技术是用感光胶片测定细胞内某种被放射性标记的物质在细胞固定时所在的位置。

放射自显影的原理是利用放射性同位素所发射出来的带电离子 (α 或 β 粒子) 作用于感光材料的卤化银晶体，从而产生潜影，这种潜影可用显影液显示，成为可见的“像”，因此，它是利用卤化银乳胶显像检查和测量放射性的一种方法。

放射性同位素的原子不断衰变，当衰变掉一半时所需要的时间称为半衰期。各种放射性同位素的半衰期长短不同，在自显影实验中多选用半衰期较长者。对于半衰期较短的同位素，应选用较快的样品制备方法，所用剂量也应加大。

2.1.5 电子显微镜

光学显微镜的分辨率主要是受照明光线的波长限制，在可见光源下无法分辨小于 $0.2\mu\text{m}$ 的细微结构，即使改用紫外光源，分辨率