

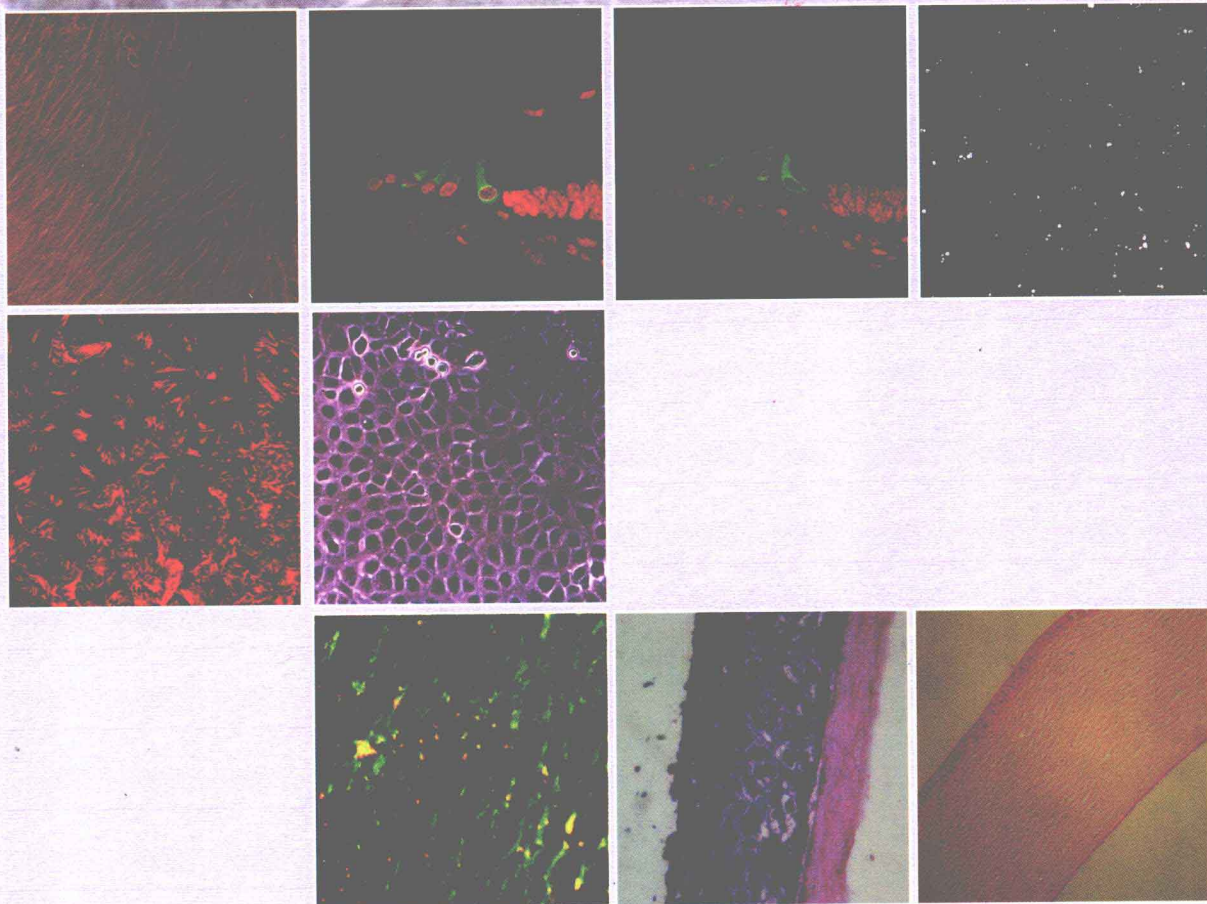


普通高等教育“十二五”规划教材

分子细胞生物学

(第四版)

韩贻仁 主编



科学出版社



中国轻工业出版社 CHINA LIGHT INDUSTRY PRESS

细胞生物学

（第2版）

主编：王忠



中国轻工业出版社

普通高等教育“十二五”规划教材

分子细胞生物学

(第四版)

韩贻仁 主编

韩贻仁 樊廷俊 时永香 杨晓梅 栗翼玟 编著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本教材自 1989 年出版第一版以来,已经三易其稿,其间先后获得国家教委第二届普通高等学校优秀教材一等奖、国家教学成果奖、普通高等教育“十五”国家级规划教材、第二届山东省优秀教材一等奖等奖励。为适应教学需要,第四版又做了较大篇幅修订,主要体现在:①补充和更新内容,反映学科当前的发展水平;②调整学科内容的编排和组合次序,反映细胞的整体性,更加突出细胞的生命意义;③各章补充英文提要,引导学生在掌握知识要点的同时了解章节内容的英文基本表达方式和名词术语的英文定名。

全书共分 7 篇 25 章,分别是绪论、细胞生物学研究方法、细胞的基本概念、质膜与细胞表面、质膜与物质进出细胞运输、内质网和蛋白质合成、高尔基体与细胞分泌、细胞内的膜泡运输、间期细胞核和染色体、细胞骨架、线粒体、叶绿体、细胞信号传递系统、细胞内信号传导途径、细胞中遗传信息的传递、肽信号与蛋白质分选命运、细胞增殖与细胞周期、细胞分化和干细胞、细胞外基质和细胞连接、个体发育过程中的细胞活动、细胞凋亡、细胞的癌变、生命起源与细胞进化、生物技术与细胞工程。书后附分子细胞学词汇、常用英文缩略词、名词索引、氨基酸属性和代称。

本书适合生命科学相关专业教学使用,也可供科研、教学工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

分子细胞生物学/韩贻仁主编. —4 版. —北京:科学出版社,2012
普通高等教育“十二五”规划教材
ISBN 978-7-03-033399-5

I. ①分… II. ①韩… III. ①分子生物学;细胞生物学-高等学校-教材
IV. ①Q7

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 011288 号

责任编辑:单冉东 贺窑青 / 责任校对:包志虹
责任印制:张克忠 / 封面设计:陈 敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

1988 年 2 月第 一 版 高等教育出版社

2001 年 3 月第 二 版 开本:A4(890×1240)

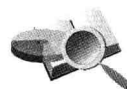
2012 年 3 月第 四 版 印张:37 3/4 插页:4

2012 年 3 月第一次印刷 字数:1 280 000

定价:88.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

第四版前言



生命是细胞的属性，生命科学的各个领域无不与细胞建立了密切关系。细胞生物学在生命科学中处于核心地位，它的重要性越来越突出。细胞生物学与农学、医学相互渗透，直接关系到人类的切身利益。本教材自 1989 年出版第一版以来，已经三易其稿，现在的第四版又做了较大的调整。目前，细胞生物学已成为许多院校生命科学系科的主干基础课，因此对编写好细胞生物学教材应给予充分重视。编者本着对中国教育事业和对读者高度负责的态度，力争编写好本版教材。

修订教材的首要任务是要补充和更新内容，反映学科当前的发展水平。教材作为课程教学的主要课件，必须紧跟时代和学科发展的水平，而细胞生物学的发展达到了飞跃的程度，适时修订教材就显得尤为迫切。毋庸讳言，我国的教材与国际先进水平相比，还有很大的差距，缺少世界一流水平的教材。要赶上国际教材先进水平，还需要付出巨大的努力！这种差距除印刷质量外，最关键的是教材的学术深度和知识广度。教材的主要对象是学生，修课学生通过阅读教材除要掌握课程的基本内容和深入了解学科的发展水平外，还要独立思考，发挥自己的创造性，同时理解学科的精髓，为进一步深造和施展才能奠定基础。教材建设应针对不同类别和不同层次的学生对知识的需求，编写知识含量和侧重点不同的教材。教材与教案不同，更不同于讲稿，编写教材不是为授课教师编写教案，不需要和学时直接挂钩。因为学时是有限的，它不能成为编写教材内容和知识含量的关卡及根据。另外，经济效益也是限制教材学术水平提高的重要障碍。目前有的学校提倡使用英文原版教材，因这些教材的内容要比国内中文教材的内容多许多，但价格也高几倍到十几倍。那么我们为什么不能出版高学术水平的中文教材呢？经济效益应服从学术效益，应努力探索经济效益与学术效益的平衡点，而不应应用前者挤压后者。本来在前言中不必涉及这个问题，然而长期以来经济效益成了制约中文教材提高学术水平的瓶颈，不得已而赘言。

其次，本版教材更改了内容的编排和组合次序，反映了细胞的整体性，更加突出了细胞的生命意义。生命是自然界物质存在的最高形式，探索生命的奥秘无疑是科学家的重任。生命是细胞的运动形式，细胞生物学家应把认识细胞与生命现象紧密联系在一起。细胞是生物体的基本构成单位，但生物体（或群体）不是细胞的简单组合。无论是细胞还是生物体，在结构和信息传递上都形成了精密的网络。生物体细胞间通过信息传递而协调运作，“牵一发而动全身”，细胞生物学不能孤立地就细胞论细胞，而应引导读者理解细胞是怎样作为整体的结构单位而存在的。

还有，为了增强双语教学，本版教材将每章末尾的提要改为英文。通过英文提要引导学生既掌握每章的要点，同时又掌握章节内容的英文基本表达方式和名词术语的英文定名。本书的附件中扩增了英汉名词的数量，并附加了中文名词解释，利于掌握名词的含义。

本版教材的修订参考了大量的新资料和学科的重要进展，更新了一些基本概念。*Molecular Biology of the Cell*, 5th ed. (Alberts *et al.*, 2008) 和 *Molecular Cell Biology*, 6th ed. (Lodish *et al.*, 2008) 两本教材在内容和体例方面很有特色，本书做了较多参考，仿制了其中一些插图。这些学术资料对于提高本教材的学术水平起了不小作用。另外，值得一提的是，全国高等院校中有许多勤奋好学的学生通过电子邮件提出了不少问题和看法，这对编者修订本教材起了重要的鼓励和鞭策作用；有些授课教师对改进本教材提出了一些建议，这些建议对改进教材甚为有益。在此特向大家表示感谢！

然而，受编者学术水平的限制，本版教材会有不少疏漏，编者衷心欢迎读者和学习细胞生物学课的学生提出批评和建议，在编者、读者和编辑共同密切合作下，把教材的编写提高到新的水平！

韩贻仁

2011 年 8 月



第二版前言

细胞是一切生物的基本结构单位，细胞生物学是研究细胞结构及其生命活动规律的学科。生命并不神秘，实际上生命即是细胞的属性，一切生命现象都是细胞活动的表现。正是由于细胞具有这一独特的属性，从而使细胞在生命起源和个体发生过程中占有独特的地位。在生命起源过程中，细胞的诞生即伴随着生命的出现；在个体发生中，生物通过细胞进行繁衍和延续。

细胞是构成生物的基本元件，生命科学的各个分支学科无不与细胞生物学有着密切的辐射联系。目前生物学正处于飞速发展的时期，其主要特征表现在对细胞生命活动奥秘的认识空前深刻，人类开始有能力按照客观规律对生命进行控制和改造。生命科学的一切研究成就最终都要和细胞联系起来。细胞生物学作为高校的主干基础课，当然应不断地改革和加强，以适应生命科学发展的需要。

细胞是一个结构实体，人类对细胞的研究经历了整体、显微、超微和分子水平几个发展阶段。从目前来看，细胞的整体和超微结构已基本查清，当前的研究重点已向细胞的分子结构同生命活动的关系方面转移。例如，人类基因组计划的实施和蛋白质分子结构 X 光衍射分析技术的广泛应用等，即是细胞生物学研究重点发生阶段性转移的标志。高等学校的细胞生物学教学有必要反映出这一战略重点转移的动向，以便使教学内容由细胞的显微、超微结构同功能关系的水平，发展到更高层次。本书在修订的第二版中，对这方面作了初步尝试。正文中在介绍细胞的一般结构和功能的基础上，重点扩增了细胞在发育、遗传、信息传递中的活动和细胞生物工程等方面的内容，体现了细胞的生命属性。在体系安排上，引导学生建立学科系统概念，理解学科发展的连续性。在辅助环节上，注意方法论，启发学生独立思考，培养学生科学思维的创造能力。

教材是为教师和学生编写的教学材料。然而，教材的主要对象应当是学生，它是对学生进行素质教育的重要环节之一。对理科教学来说，素质教育除了思想品德教育外，应着重培养学生的科学素质，使学生面对浩瀚的知识海洋，具有提出问题和解决问题的独创能力。本教材在编写方式上没有因循“教材—教案—笔记”的格式，避免学生为了争取好的学习成绩，采取死记硬背的学习方法，制约了学生独创能力的发挥，束缚了教师的教学主动性。教材毕竟不同于教案，不能以课时定量。因此，本书再版的篇幅有了较大的扩增，既有利于学生阅读，也为教师的教学留下了游刃空间。

本书第一版面世于 1988 年，时隔 12 年出版第二版，虽然晚了些，但这也为我们留下了较为充裕的积累资料和思考问题的时间和空间。在此期间，得到了许多读者的支持和鼓励，真切要求再版。也有的读者坦诚地提出了中肯的意见和建议，为本书的修订提供了可贵的帮助。值此再版之际，特向读者们表示深切的谢意！

尽管我们在修订过程中竭尽所能，渴求完善，但受学术水平所限，错误和疏漏在所难免。诚恳欢迎同行和读者们批评指正。

参加本书第二版编著的作者分工如下：第一至第五章，第十三章和第十五至第十八章由韩贻仁编写；第六至第十二章和第十五章由樊廷俊编写；第十四章由粟翼玫编写；第十九章由杨晓梅编写；第二十章由时永香编写。

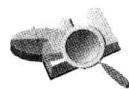
我国生物学界德高望重的老前辈贝时璋院士对本书的再版甚为关心，时值 97 岁高龄，不辞劳累，亲笔为本书题名，令作者不胜感激！

薛绍白、陈楚楚、翟玉梅、夏光敏、辛华等教授、高建刚、刘伊、赵辉、朱和平等同志，均从不同的方面支持了本书的编写；英国 Roslin 研究所惠赠了克隆羊“Dolly”的图片，美国‘Molecular Probe’公司为本书提供了两幅细胞免疫荧光图片；南京新飞达光学仪器公司为本书的出版提供了赞助。作者对他们们的热情支持深表谢忱！

我们还要感谢科学出版社丁海珈责任编辑，精心编排，为提高本书的出版质量付出了辛勤劳动。

韩贻仁

第一版前言



细胞生物学是从细胞的不同结构层次——分子、超微结构和细胞整体来研究生命活动规律的学科。它和生物化学、遗传学形成了生命科学的鼎立三足，这三门学科既是当代生命科学发展的前沿学科，也是生命科学赖以发展的基础。细胞生物学不同于生物学中的一般分支学科，从生物学的发展过程来看，是由个体生物学到局部生物学，再到细胞生物学。细胞生物学是一个层次的生物学，在这一层次上把生物学各个分支学科联系起来，构成了一个统一的整体。

细胞是生命有机体最基本的结构和功能单位，生命是细胞特有的属性，没有细胞就没有生命。正由于细胞具有这种独特的属性，从而规定了细胞生物学在生命科学中所占的重要地位。随着科技的进步，生物学不断向更深入的层次发展，分子生物学的兴起即是这一发展趋势的反映。分子生物学的发展更深刻地揭示了生命现象的许多奥秘，它的每一项成就都在推动着生物学的发展。但是分子不同于细胞，分子，包括大分子，只不过是细胞的组成成分，任何大分子单独存在都不是生物体的基本单位，也形不成独立生存的生命实体。分子的存在和变化只有在细胞整体结构中才具有生命意义。因此，分子生物学不能取代细胞生物学，正像分子不能取代细胞一样。

生物化学和分子生物学的飞速进步，为细胞生物学的发展增添了新的活力。由于他们向细胞生物学的渗透，在80年代中期汇合成了分子细胞生物学。分子细胞生物学的兴起反映出从分子水平上对细胞的结构和生命活动有了更加深刻的理解，细胞生物学的重点已由超微结构的定性研究转移到定位研究分子物理化学变化在细胞生命活动中的作用上来了。这种新的发展动向，在教学中应有所体现。

分子细胞生物学的研究对象是细胞，生命寓于细胞之中。分子细胞生物学最关心的是细胞的时间、空间变化，它的任务是在细胞这个生物体最基本结构单位里探索生命活动的规律性，并通过细胞来认识生命的共同本质。分子细胞生物学要涉及生物学中的许多分支学科的内容，例如遗传、发育、生理、代谢等。但是，分子细胞生物学具有自己的独立体系，它并不是各个学科内容的简单累加。生物学各个分支学科都有各自观察问题、分析问题的范畴和角度，可是要把各种生命活动同细胞结构相联系，并在细胞水平上统一起来，则是分子细胞生物学的任务，这是其他任何学科所无法取代的。例如，细胞内蛋白质生物合成这样复杂的过程，如果脱离细胞结构只从生物化学角度来讨论，是无法阐述清楚的。分子细胞生物学的发展必然为生物学各分支学科的发展提供更深刻的依据。

本书是作者在山东大学任课使用的教材，几经修改，形成了现在的体系。在编写过程中得到了多方面的帮助。余先觉教授和汪德耀教授对本书的讲义稿提出了一些衷心、宝贵的意见；贝时璋教授和蓝碧霞副研究员为本书提供了资料；美国 Rutgers 大学 C. J. Avers 教授及时寄赠了自己的新著 *Cell Biology* (1981)、*Genetics* (1984) 和 *Molecular Cell Biology* (1986)，并交流了对编写细胞生物学教材的看法；栗翼玖副教授为本书提供了一些遗传学资料；1983年夏，长春细胞生物学教材评选会上，有些兄弟院校提出了一些意见和建议；1986年，高等教育出版社委托北京师范大学对本教材进行了审稿，汪堃仁教授、王永潮教授、刘凌云教授、薛绍白副教授、柳惠图副教授、王端顺副教授、聂剑初副教授、张述祖副教授以及李靖炎教授（中国科学院昆明动物研究所）提出了书面评审意见。责任编辑李茂国同志为本书的问世付出了辛勤的劳动。对于大家的热情帮助和支持，特致衷心感谢。

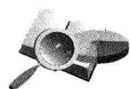
还应特别提到的是修习本课程的同学，他们在阅读本教材时，认真钻研，提出了许多问题和建议，对提高本教材的质量起了积极的作用。不言而喻，本书的完成也包含了同学们的贡献，是教和学的共同创作。

分子细胞生物学涉及知识面广，内容浩繁且更新迅速。由于作者水平所限，本书中的缺点和错误在所难免，热情希望广大读者多多提出批评和建议。

本书所采用的大部分绘图是由朱和平同志绘制；书中的照片在制作过程中得到了薛凤英和张尚立同志的帮助；尚有一些同志协助作了一些技术性工作。对这些同志的支持，深表谢意。

编 者

1987年5月于山东大学



简目目录

第一篇 总论

第一章 绪论	(1)
第二章 细胞生物学研究方法	(11)
第三章 细胞的基本概念	(34)

第二篇 膜系统

第四章 质膜与细胞表面	(47)
第五章 质膜与物质进出细胞运输	(60)
第六章 内质网和蛋白质合成	(74)
第七章 高尔基复合体与细胞分泌	(92)
第八章 细胞内的膜泡运输	(107)
第九章 间期细胞核和染色体	(133)

第三篇 细胞骨架动态支持系统

第十章 细胞骨架 (一): 微丝和中间丝	(165)
第十一章 细胞骨架 (二): 微管和微管结构	(192)

第四篇 能量代谢系统

第十二章 能量转换 (一): 线粒体与氧化磷酸化	(213)
第十三章 能量转换 (二): 叶绿体与光合作用	(227)

第五篇 细胞信号传递系统

第十四章 信号传递与细胞的生存	(244)
第十五章 细胞内信号传递途径	(267)
第十六章 细胞中遗传信息的传递	(289)
第十七章 肽信号与蛋白质分选命运	(314)

第六篇 细胞社会性

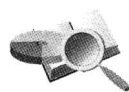
第十八章 细胞增殖与细胞周期	(332)
第十九章 细胞分化和干细胞	(367)
第二十章 细胞间的结构联系—— 细胞外基质和细胞连接	(394)

第七篇 细胞与个体发育

第二十一章 个体发育过程中的 细胞活动	(423)
第二十二章 细胞凋亡	(454)
第二十三章 细胞的癌变	(467)
第二十四章 生命起源与细胞进化	(491)
第二十五章 生物技术与细胞工程	(510)

主要参考文献	(532)
附录 I 重要名词简释	(552)
附录 II 常用缩略词汇表	(578)
附录 III 氨基酸属性和代称	(580)
索引	(581)
教学课件索取单	
彩版	

目 录



第四版前言	
第二版前言	
第一版前言	
简明目录	

第一篇 总 论

第一章 绪论	1
第一节 细胞生物学的研究任务	1
第二节 细胞生物学的发展简史	2
一、细胞的发现	2
二、细胞学说的创立和细胞学的形成	3
三、细胞生物学的兴起	5
四、分子细胞生物学的出现	6
五、信息细胞生物学的来临	6
第三节 现代细胞生物学的进展历程	7
Summary	9
复习思考题	10
第二章 细胞生物学研究方法	11
第一节 形态观察	11
一、光学显微镜	11
二、电子显微镜	15
三、扫描隧道显微镜	17
四、原子力显微镜	17
第二节 生物化学分析	19
一、细胞化学和组织化学技术	19
二、免疫细胞化学	19
三、显微光谱分析技术	19
四、放射自显影术	20
五、超离心技术	20
六、分子杂交技术	22
七、PCR 技术	23
八、电泳	23
第三节 细胞生理学技术	25
一、膜电位检测技术	25
二、膜片钳位记录技术	25
三、细胞电泳	26
第四节 实验操作技术	26
一、细胞培养	26
二、显微操作术	27
三、细胞融合	27

四、染色体分析技术	28
五、荧光激活细胞分选技术	31
Summary	31
复习思考题	33
第三章 细胞的基本概念	34
第一节 细胞的基本特征	34
一、生物的三大域	34
二、细胞的形状和大小	34
三、细胞的有序性	36
四、生命是细胞活动的属性	37
第二节 原核细胞和真核细胞	38
一、原核细胞	38
二、真核细胞	39
第三节 非细胞性感染体	40
一、病毒	40
二、类病毒	45
三、蛋白质感染粒	45
Summary	46
复习思考题	46

第二篇 膜 系 统

第四章 质膜与细胞表面	47
第一节 生物膜的基本结构	47
一、生物膜的结构模式	47
二、生物膜的化学组成	48
三、流动镶嵌模型的实验证明	50
第二节 质膜的理化属性	52
一、膜脂	52
二、膜蛋白	55
第三节 细胞外被	56
一、外被的形态	56
二、外被的作用	57
第四节 细胞表面的特化结构	57
一、微绒毛	57
二、内褶	58
三、纤毛和鞭毛	59
Summary	59
复习思考题	59
第五章 质膜与物质进出细胞运输	60
第一节 离子和小分子穿膜运输概述	60
一、物质属性与穿膜方式	60

二、物质穿膜运输的类型	61	第八章 细胞内的膜泡运输	107
第二节 膜蛋白介导的物质运输	62	第一节 运输泡的形成和转运	108
一、膜运输蛋白的类型	62	一、成笼蛋白有被小泡的形成机制	108
二、离子通道	62	二、COPI 有被小泡	109
三、水通道与水分子穿膜	64	三、COP II 有被小泡	111
四、运输体的作用特点	65	四、运载物蛋白的分拣信号	113
第三节 主动运输与运输泵	66	第二节 溶酶体	113
一、 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵	66	一、溶酶体的属性	113
二、 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵的主要作用	68	二、溶酶体水解酶的合成	114
三、钙泵	71	三、溶酶体酶的分拣	116
第四节 吞噬作用	71	四、ATP 驱动泵的分类	116
一、吞噬作用的功能	71	五、溶酶体消化底物的来源	117
二、吞噬作用的引发机制	72	六、溶酶体的功能	120
Summary	72	七、植物细胞液泡	121
复习思考题	73	八、溶酶体与疾病	122
第六章 内质网和蛋白质合成	74	第三节 过氧化物酶体	123
第一节 细胞质溶质	75	一、过氧化物酶体的性质	123
一、化学组成	75	二、乙醛酸循环体	124
二、基本属性	75	三、过氧化物酶体的形成	126
三、功能	76	第四节 转运泡的装配和运送机制	127
第二节 内质网	77	一、ARF 和 GGA 蛋白的作用	127
一、内质网的形态结构	77	二、Rab-GTP 酶对运输泡停靠靶膜的调控作用	127
二、内质网的化学组成	78	第五节 受体介导内吞的机制	128
三、内质网的功能	78	第六节 细胞分泌途径	130
第三节 核糖体	83	一、分泌泡的形成	130
一、核糖体的基本结构与类型	83	二、分泌蛋白的水解加工	130
二、核糖体的化学组成	84	三、分泌物的释放	130
三、核糖体的功能	85	Summary	131
第四节 蛋白质合成的命运	87	复习思考题	132
一、信号假说	87	第九章 间期细胞核和染色体	133
二、穿膜蛋白的形成	88	第一节 核被膜与核孔复合体	134
Summary	90	一、核被膜	134
复习思考题	91	二、核孔复合体	135
第七章 高尔基复合体与细胞分泌	92	第二节 染色质和中期染色体	139
第一节 高尔基复合体的形态结构	92	一、染色质的化学组成	139
第二节 高尔基复合体的化学组成	94	二、染色质的基本结构单位——核小体	141
第三节 高尔基复合体的功能	95	三、染色质逐级凝缩的结构模型	143
一、高尔基复合体与细胞分泌活动	95	四、染色质凝缩的机制	144
二、蛋白质和脂类的糖基化及其修饰	97	第三节 中期染色体	151
三、高尔基复合体对蛋白质的分拣作用	98	一、中期染色体的形态结构	151
四、蛋白质的加工改造	98	二、特殊染色体	154
第四节 高尔基复合体与膜泡运输	99	三、大肠杆菌染色体	157
一、高尔基复合体参与胞内膜泡运输的类型	100	第四节 核仁	158
二、膜泡运输的定向	102	一、核仁的超微结构	158
三、高尔基复合体参与胞内膜泡运输的途径	103	二、核仁的功能	158
四、膜的转化	104	三、核仁周期	158
五、高尔基复合体与溶酶体的形成	104	第五节 核质和核体	160
第五节 植物细胞中的高尔基复合体	105	一、核质	160
Summary	105	二、核体	160
复习思考题	106		

三、核基质	161	六、植物细胞壁形成	204
四、核纤层的结构和变化	161	七、纤毛和鞭毛运动	204
Summary	163	第五节 微管组成的细胞结构	204
复习思考题	164	一、中心体	204
第三篇 细胞骨架动态支持系统		二、纤毛和鞭毛	206
第十章 细胞骨架 (一): 微丝和中间丝 ...	165	三、有丝分裂器	210
第一节 微丝和细胞运动	166	四、轴足	210
一、肌动蛋白和微丝的结构	166	五、细菌鞭毛	211
二、肌动蛋白丝的装配方式	169	Summary	212
三、肌动蛋白丝构成的细胞结构	170	复习思考题	212
第二节 肌细胞的收缩活动	172	第四篇 能量代谢系统	
一、肌细胞的结构	172	第十二章 能量转换 (一):	
二、横纹肌的收缩机制	172	线粒体与氧化磷酸化	213
三、平滑肌收缩机制	178	第一节 线粒体的形态结构	213
第三节 非肌细胞肌动蛋白丝的作用	180	一、线粒体的形态	213
一、肌动蛋白丝在细胞中的各种结构形式	180	二、线粒体的超微结构	213
二、作用于肌动蛋白丝的特异性药物	186	第二节 氧化磷酸化过程	216
第四节 中间丝	187	一、氧化磷酸化的基本过程	216
一、中间丝的类型	188	二、生物氧化的分区	216
二、中间丝的结构和装配	189	三、电子传递和氧化磷酸化的结构基础	216
三、中间丝的功能	190	第三节 ATP 的合成	220
四、中间丝的动态变化	190	一、ATP 合酶的分子结构	220
Summary	190	二、氧化磷酸化的偶联机制	221
复习思考题	191	第四节 线粒体的半自主性	224
第十一章 细胞骨架 (二): 微管和微管结构	192	Summary	226
第一节 微管的结构和组成	192	复习思考题	226
一、微管的形态结构	192	第十三章 能量转换 (二):	
二、微管的化学组成	193	叶绿体与光合作用	227
三、微管的特性	194	第一节 叶绿体的形态和结构	228
四、影响微管的特异性药物	194	一、叶绿体的形态	228
第二节 微管组织中心引发的微管装配成的各种结构	195	二、叶绿体的超微结构	228
一、微管组织中心	195	第二节 叶绿体的化学组成	230
二、MTOC 引发的微管组成的各种结构	195	一、叶绿体被膜	230
三、微管装配的动态变化	195	二、类囊体	230
四、微管戴帽蛋白的调节作用	197	三、电子载体在类囊体膜中的分布	232
第三节 微管轨道摩托蛋白	199	第三节 光合作用机制	233
一、轴突中的细胞器转运	199	一、光合作用的基本过程	233
二、驱动蛋白的运输作用	199	二、光合作用 4 阶段	233
三、动力蛋白的作用	200	三、光能吸收和两个光系统的作用	235
四、动力蛋白和驱动蛋白协同运输细胞器	202	四、光合磷酸化	235
第四节 微管的功能	203	第四节 碳固定和糖类合成	236
一、细胞内物质轨道运输	203	一、碳固定的 C_3 途径	236
二、维持胞内细胞器的空间定位分布	203	二、碳固定的 C_4 途径	237
三、支持和维持细胞的形态	204	第五节 叶绿体的半自主性与基因工程	238
四、细胞运动和迁移	204	一、叶绿体的基因组与表达调控	238
五、纺锤体与染色体运动	204	二、叶绿体的基因工程	239
		第六节 叶绿体的发生	240
		一、进化起源	240

二、叶绿体的分化和增殖	241
第七节 原核生物的光合作用	242
Summary	243
复习思考题	243

第五篇 细胞信号传递系统

第十四章 信号传递与细胞的生存	244
第一节 信号传递的性质	244
一、生物界中信号传递现象的普遍性	244
二、信号发送细胞	244
第二节 受体和胞内信号传递	247
一、细胞表面受体	247
二、三类细胞表面受体	247
三、同一种配体可引起不同组织细胞的反应	248
四、G 蛋白偶联受体系统	248
五、受体酪氨酸激酶	250
六、胞内受体	251
第三节 第二信使的作用	253
一、cAMP 信号传递途径	253
二、细胞内的钙信号	255
三、肌醇三磷酸 (IP ₃) 途径	257
第四节 感官信号传递	259
一、光受体细胞的感光机制	259
二、听觉信号的传递	261
Summary	265
复习思考题	266
第十五章 胞内信号传递途径	267
第一节 胞内信号传递的级联反应	267
一、信号蛋白的磷酸化	267
二、信号蛋白的集团化运作	268
三、蛋白质磷酸化与去磷酸化是胞内信号传递的主要调节方式	270
第二节 信号转导与细胞运动	271
一、细胞迁移的变化顺序	271
二、小信号蛋白调控肌动蛋白组建	273
第三节 信号传递途径与基因表达	274
一、TGF β 受体与 Smad 转录因子的激活	276
二、细胞因子受体和 JAK/STAT 途径	278
三、Ras/MAP 激酶信号途径	281
四、IP ₃ 激酶途径	282
Summary	286
复习思考题	287
第十六章 细胞中遗传信息的传递	289
第一节 基因组的复制	289
一、原核生物的 DNA 复制	289
二、真核生物的 DNA 复制	293
第二节 转录	298
一、转录的基本方式	298
二、原核生物的转录	298

三、真核生物的转录	302
四、转录产物的加工	304
第三节 细胞中蛋白质的生物合成	307
一、蛋白质合成的基本过程	307
二、原核生物 (大肠杆菌) 蛋白合成	309
第四节 新生肽链的加工	311
一、新生肽链的剪接	311
二、新生多肽链的化学修饰	311
三、肽链的折叠	311
Summary	312
复习思考题	313
第十七章 肽信号与蛋白质分选命运	314
第一节 蛋白质在细胞内的转运和定位	314
一、蛋白质运送的机制和基本途径	314
二、引导蛋白质定位运输的信号序列	315
三、蛋白质合成后的去向和命运	316
四、信号序列在蛋白质分拣中的普遍意义	316
第二节 线粒体蛋白质的分拣	317
一、基质蛋白	317
二、定位于线粒体膜和膜间隙的蛋白质输入	318
三、内膜蛋白的输入途径	318
四、膜间隙蛋白的输入途径	318
五、外膜蛋白质的插入	320
第三节 叶绿体蛋白质的输入和分拣	320
一、间质蛋白的输入	320
二、类囊体蛋白的输入	320
三、类囊体膜蛋白的插入	321
第四节 过氧化物酶体蛋白质的分拣	321
第五节 运载物进出核的途径	322
一、核被膜和核孔复合体的基本结构	322
二、核孔复合体的功能	323
三、运载物进出核的信号	324
第六节 穿膜蛋白的定位	327
一、内质网膜结合核糖体合成蛋白质的去向	327
二、膜整合蛋白的定位机制	327
三、进入内质网腔蛋白质的去向	327
第七节 蛋白质的降解	329
一、蛋白酶体降解蛋白质的机制	329
二、蛋白酶体的结构	329
Summary	330
复习思考题	331

第六篇 细胞社会性

第十八章 细胞增殖与细胞周期	332
第一节 原核生物的细胞分裂	333
一、原核细胞的 DNA 复制和胞质分裂	333
二、原核细胞分裂的控制	333
第二节 真核细胞的分裂	334
一、无丝分裂	334

二、有丝分裂	334
三、植物细胞有丝分裂	343
四、减数分裂	344
第三节 细胞周期及其调控	347
一、细胞周期的分期	347
二、细胞周期运行的调控	350
三、染色体过客复合物对细胞周期的调节作用	357
四、细胞周期运行机制的基本战略	361
五、细胞衰老与最高分裂次数	363
六、影响细胞分裂的几种因素	364
Summary	365
复习思考题	366
第十九章 细胞分化和干细胞	367
第一节 细胞分化的基本特征	368
一、形态结构发生差异	368
二、差别基因表达	368
三、细胞分化方向的限定先于形态差异的出现	369
四、细胞分化的有序性	369
五、细胞的生理状态随分化程度而有所不同	370
第二节 细胞分化潜能与干细胞	370
一、个体发育中细胞分化潜能的变化	370
二、高度分化的植物体细胞仍具有全能性	370
三、高度分化的动物细胞核仍保持全能性	371
第三节 干细胞	373
一、干细胞与祖细胞	373
二、成体干细胞	373
三、胚胎干细胞	379
四、植物干细胞	380
第四节 细胞分化与差别基因表达	380
一、细胞分化的转录调节	381
二、差别基因表达的转录后调节	386
第五节 细胞质在细胞分化中的作用	386
一、受精卵细胞质的不均一性	386
二、细胞质决定子	387
第六节 再生与去分化	390
一、去分化与转分化	390
二、去分化的调控机制	391
三、哺乳动物的再生潜能	391
四、植物的极化再生	392
五、再生的实践意义	392
Summary	392
复习思考题	393
第二十章 细胞间的结构联系	
——细胞外基质和细胞连接	394
第一节 细胞外基质的化学组成	394
一、凝胶样基质多糖分子结构	395
二、纤维蛋白	398
三、整联蛋白在细胞与细胞外基质相互关系中	

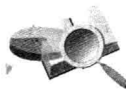
的作用	406
第二节 植物细胞壁	408
一、细胞壁的结构和组成	408
二、细胞壁的形成	410
三、微管对纤维素分子合成的导向作用	410
第三节 细菌细胞壁	410
第四节 动物细胞连接	413
一、紧密连接	413
二、隔状连接	414
三、黏合连接	415
四、桥粒	416
五、半桥粒与黏合斑	416
六、间隙连接	417
七、移动细胞的暂时性黏合	419
八、胞间连丝	420
Summary	421
复习思考题	422

第七篇 细胞与个体发育

第二十一章 个体发育过程中的细胞活动	423
第一节 实验胚胎学家对卵子的认识	424
一、卵的极性物质分布	424
二、胚胎发育命运图	424
第二节 果蝇卵子发生和胚胎空间建成	426
一、卵子发生	426
二、母体因子与胚胎图式形成	428
三、早期胚胎发生	428
四、果蝇个体发育过程中的几个关键问题	431
第三节 母体效应基因与体轴的建立	431
一、胚轴的建立与卵轴的关系	431
二、dorsal 蛋白沿 D-V 轴调控合子基因表达	435
三、确定背部结构图式形成的形态发生素为 decapentaplegic 蛋白	435
第四节 合子基因对早期胚胎图式形成的调控作用	436
一、间隔基因沿前后轴将胚胎区分成若干宽带区	436
二、对控基因对副节形成的调控作用	437
三、体节极性基因与幼虫的体节形成	437
第五节 同源异型选择基因与体节发育图式	439
一、同源异型选择基因对体节发育的调控	439
二、果蝇成虫盘的分化	442
第六节 脊椎动物发育的体型形成	445
一、脊椎动物的基本发育过程	445
二、中胚层诱导信号	445
三、体节的形成	446
四、Hox 基因沿前后轴确定体节的位置特性	447
第七节 植物花的发育	448
一、花分生组织的产生	448
二、花分生组织转化的控制因素	449

三、花器官个性形成的调控	449	一、分子团聚物	495
Summary	451	二、膜的自然形成	497
复习思考题	453	三、细胞重建	498
第二十二章 细胞凋亡	454	第四节 原核细胞的出现	498
第一节 基本概念	454	第五节 真核细胞的起源和进化	501
一、细胞坏死与凋亡的区别	454	一、细胞核的起源	501
二、细胞凋亡的生物化学变化	456	二、中心粒、过氧化物酶体、线粒体和叶绿体 的起源	502
三、细胞凋亡的普遍性	456	三、细胞进化假说的现状	506
第二节 细胞凋亡机制	458	Summary	507
一、胱天蛋白酶介导凋亡途径级联反应	458	复习思考题	509
二、细胞凋亡途径	459	第二十五章 生物技术与细胞工程	510
三、凋亡细胞被吞噬的机制	462	第一节 植物细胞工程	511
四、细胞凋亡的生物学意义	462	一、植物细胞培养	511
第三节 线粒体在细胞凋亡中的关键作用	464	二、原生质体培养	512
一、线粒体影响细胞死亡的变化	464	三、原生质体融合	512
二、渗透转变孔的作用	464	四、染色体工程	513
第四节 程序性细胞死亡的基因调控	465	五、植物细胞遗传工程	515
Summary	466	六、合成细胞的诞生	516
复习思考题	466	第二节 动物细胞工程	516
第二十三章 细胞的癌变	467	一、动物细胞培养	516
第一节 癌细胞的特性	467	二、杂交瘤技术与单克隆抗体	516
一、癌的一般特征	467	三、胚胎工程	518
二、癌细胞的主要特点	468	四、转基因技术	520
第二节 癌症的发生与致癌剂	471	五、细胞拆合	521
一、致癌剂的性质	471	六、哺乳动物克隆技术	522
二、肿瘤病毒的发现	471	第三节 干细胞技术	523
第三节 癌基因学说的创立	474	一、胚胎干细胞	523
一、反转录酶的发现	474	二、成体干细胞	525
二、癌基因学说的提出	474	第四节 我国在细胞工程研究领域取得的成果	526
三、对原癌基因的认识	474	一、原生质体培养	526
四、癌基因产物的转化作用机制	476	二、水稻基因育种技术	527
第四节 抑癌基因	477	三、单克隆抗体技术	527
一、抑癌基因的发现	477	四、转基因动物技术	527
二、抑癌基因的分类	480	五、胚胎干细胞制作	528
第五节 原癌基因的激活与细胞癌变	481	六、组织工程角膜制作技术	528
一、原癌基因的激活途径	481	Summary	529
二、细胞癌变是多次基因突变的结果	483	复习思考题	531
第六节 癌症干细胞	485	主要参考文献	532
Summary	488	附录 I 重要名词简释	552
复习思考题	490	附录 II 常用缩略词汇表	578
第二十四章 生命起源与细胞进化	491	附录 III 氨基酸属性和代称	580
第一节 化学进化与生命起源	491	索引	581
第二节 生物大分子进化的可能途径	493	彩版	
一、RNA 世界假说	493		
二、基于磷酸化氨基酸的核酸和蛋白质共起源 学说	495		
第三节 分子构成形态实体	495		

第一章 绪论



第一节 细胞生物学的研究任务	001	三、细胞生物学的兴起	005
第二节 细胞生物学的发展简史	002	四、分子细胞生物学的出现	006
一、细胞的发现	002	五、信息细胞生物学的来临	006
二、细胞学说的创立和细胞学的形成 ...	003	第三节 现代细胞生物学的进展历程	007

第一节 细胞生物学的研究任务

现今的生命科学以惊人的速度向前发展，堪称为当今自然科学的领头学科。它不仅对生命的奥秘了解得越来越深刻，而且对人类自身的生存更产生了积极的影响。现代生物学发展的重要特征是，都与对细胞的研究建立了越来越紧密的联系，可以说不谈细胞就莫谈生物学。

细胞生物学是现代生物学的奠基学科。它是从细胞整体、超微和分子水平上研究细胞的结构和生命活动规律的科学。细胞是由膜围成的能独立进行生长繁殖的原生质团。

自然界中各种物质均由不同层次的结构单位所组成，生物体也不例外。细胞是一切生物的基本结构单位，然而细胞不同于非生命界的任何结构单位。细胞最独特的属性是它是一个能独立生存、能进行自我调节的开放体系，它在同外界进行物质、能量、信息交换的条件下，处于动态平衡之中。因此，细胞具有自我复制、自我调控、自我装配的特性。所谓生命实质上就是细胞属性的体现。生物体的一切生命现象，如生长、发育、繁殖、遗传、分化、代谢和应激等都是细胞这个基本单位的活动体现。由此可见，细胞是生命现象的物质结构基础，生命是细胞所独有的运动方式。正像著名的生物学家E. B. Wilson (1856~1939 年) 所说的：“许久以来，大家就明确，一切生物学问题的答案最终都要到细胞中去寻找。因为所有生物体都是，或曾经是一个细胞。” (long ago it became evident that the key to every biological problem must finally be sought in the cell, for every living organism is, or at sometime has been, a cell.) (Wilson, 1925)。细胞生物学的研究对象是细胞，而恰恰由于细胞在生命界中的独特属性，使细胞生物学在生命科学中占据着核心地位。生物学中的许多分支学科，如生理学、解剖学、遗传学、免疫学、胚胎

学、组织学、发育生物学、分子生物学等，都要求从细胞水平上来阐明各自研究领域生命现象的机理。可以毫不讳言地说，现代生物学的所有分支学科脱离对细胞的研究，都将失去持续发展的原动力。于是，这些分支学科便同细胞生物学形成了交叉重叠关系。细胞生物学的每一步进展必然要渗透到其他学科中去；其他学科所取得的进展同样要推动细胞生物学的发展。现代生物学各个分支学科的交叉汇合是 21 世纪生命科学的发展趋势，各个学科都要到细胞中去探索生命现象的奥秘。细胞生物学的发展必将不断地把生命科学推向更高的水平。

我们知道，细胞是由许多超微结构组成的体系，这些超微结构又是由生物大分子组成的。细胞的生命活动发生在各级结构水平上，其中有许多活动是大分子所具有的属性。例如，DNA 的复制、微管和核糖体的自我装配就是明显的例证。在体外适当的条件下，也可重演 DNA 在体内的组装过程。这说明，细胞内的超微结构是符合分子的力学原理的。分子生物学的研究进展对细胞生物学的发展有着重大的影响。分子生物学的许多成就，如 DNA 双螺旋模型的提出、基因的核苷酸序列分析、DNA 重组技术、酶分子活性基团的定位、大分子立体化学等，都在启发着人们从分子水平上去揭示生命活动现象的本质，分子生物学的进步推动着细胞生物学向着更深层次发展。

虽然许多生命现象可以用分子的结构属性来解释，但是生物体最基本的结构单位是细胞，细胞是作为一个整体而存在的，分子对于细胞来说是整体的组件。大分子所表现出的一些属性只有在细胞这个体系里才具有生命的意义。细胞是有秩序的四维结构体系，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，大分子的某些属性就会发生变化。例如，生物体最

主要的遗传物质——DNA，它虽然可以储存物种的全部信息，可是各种分子必须在细胞内装配成有一定秩序的结构关系，它一旦脱离细胞而单独存在时则毫无生命现象，因此试图用总 DNA 来恢复物种的存在看来是不可能的。各种分子必须在细胞内组配成一定的时空关系，相互协调配合，才能表现出有生命意义的活动变化。细胞外的大分子变化，即便再复杂也只能是生物化学反应，还称不上是生命活动。细胞是进行生命活动最完善的基本空间结构。目前所知，地球上还不存在有非细胞的生命体。细胞是生命活动的平台，没有细胞，也就没有了生命！因此，从分子水平上阐明生命现象时，绝不能忽视细胞这一基本结构的整体性。

随着研究的深入，我们认识到，细胞不仅仅是一个形态结构单位，更重要的是它是一个极其复杂紧密的信息体系，生物的生命活动与细胞内和细胞间的信息传递密不可分。细胞间的相互作用和细胞内的生物化学变

化，总是蕴含着信号传递过程。因此，现代细胞生物学是研究细胞各级结构和细胞信息传递的生命科学。

需要指出的是，“一切生物学问题的答案最终都要到细胞中去寻找。”这句话在 19 世纪末到 20 世纪对推动细胞学的发展起了重大的作用。然而，对多细胞生物来说一个细胞终归不等于一个生物体，细胞只是生物体的一个生命单位，它还要和其他细胞和结构成分构成错综复杂的结构和功能关系。细胞不能孤立存在，要和环境形成统一体。Wilson 的语言忽视了环境的存在。因此，我们在研究细胞生物学时不能只关注一个细胞的活动，不能‘只见树木，不见森林’。即便是单细胞生物，细胞间也存在着相互依存关系。一个细胞不能蕴含生命现象的全部。

由此可见，在研究细胞生物学时一定要树立‘整体性’概念。即便是对细胞进行局部分析时，也不可忽视局部在细胞整体生命活动中的地位。

第二节 细胞生物学的发展简史

细胞的发现至今已有 300 多年的历史。在此期间，随着技术和实验手段的进步，细胞生物学才得以形成和发展。科学的发展总是和工具的改进分不开的，每当有重大的工具和技术发明时，科学也就在孕育着重大的飞跃。当然，细胞生物学也不例外，由于对细胞的观察、解剖和分析手段的发明和技术的不断进步，也使它由一个水平发展到一个更高的新水平（参见表 1-1）。科技发展水平具有时代的特征，于是细胞生物学的历史便显现出不同的发展阶段。

一、细胞的发现

细胞的发现是和显微镜的发明分不开的。这是由于大多数细胞的直径都在 $30\mu\text{m}$ 以下，远远超出了肉眼的直观范围（ $200\mu\text{m}$ ）。只有靠放大装置才能看到细胞，这种放大装置就是显微镜。

17 世纪，英国博物学家 Robert Hooke（Hooke，1635～1703 年）创造了第一架对科学研究有价值的显微镜。他所创制的显微镜放大倍数为 40～140 倍。Hooke 是英国皇家学会最早的会员之一，他利用自己制作的显微镜进行了许多观察，把观察到的现象写成了一本书，书名为《显微图谱》（*Micrographia*），出版于 1665 年。在书中他描述了在显微镜下所看到的木栓结构是由许多小空洞所组成，他把这些小空洞称之为 pore（小孔）或 cell（小室）（图 1-1）。他以极其兴奋的心情写道：“当我一看到这些形象时，我就认为这是我的发现。因为这的确是我第一次看到的微小空洞，可能这也是历史上的第一次发现。显然，这使我理解了软木为什么这么轻的原因。”《显微图谱》一书内容丰富，广泛记载了 Hooke 用自制显微镜对许多种物质的观察结果，包括矿物、动物和植物标本。由此可见，《显微图谱》

一书的出版，标志着人类在科学上进入了对物质世界进行显微研究的时代，这是 Hooke 作出的具有历史意义的重大贡献。他在书中所用的“cell”一词是从中世纪拉丁语“cellulae”一词变来的，原是小室之意，正像蜂



图 1-1 Hooke 利用显微镜观察到植物木栓组织由小孔排列而成

图示 Hooke 制作的一架显微镜。Hooke 在显微镜下发现了木栓切片的蜂窝结构，由整齐排列的小孔组成，他把这些小孔称为“cell”。圆圈内为 Hooke 绘制的木栓显微图像（自 Karp，2002）

窝中的小室一样。Hooke 在这里所用的“cell”一词实际上是指由植物细胞壁所围成的空腔，因此当时从 Hooke 的主观到客观来看，“cell”一词均无细胞的涵义。但是，由于在显微镜下植物细胞的细胞壁要比细胞内部物质看起来明显得多，因此在 Hooke 开始使用“cell”一词以后的 100 多年中，学者们一直把注意力集中到细胞壁上，而对完整细胞内部的观察无甚进展。由此可见，Hooke 是“cell”一词的创用者，而不是细胞的发现者。

与 Hooke 同时代的荷兰科学家 Antonie van Leeuwenhoek (Leeuwenhoek, 1632~1723 年) 在 1674 年用自制的显微镜发现了池塘水中的原生动物。40 多年中他对多种动、植物活细胞进行了观察，观察到了人和哺乳动物的精子，也看到了鲑鱼红细胞的核。1683 年他又在牙垢中发现了细菌。他甚至对一些细胞的大小也进行了测量。例如，他测得红细胞直径为 $7.2\mu\text{m}$ ，细菌为 $3\mu\text{m}$ ，与现代测量的数值相近。他把观察到的结果作了详细的记录，并不断用通讯的方式向英国皇家学会做报告。他先后写了 30 多封信，他的成就得到了英国皇家学会的肯定。英国皇家学会把他的全部信件译成英文，汇编成论文集，冠名为《哲学会报 (1673~1724 年)》[*Philosophical Transaction* (1673~1724)]。由此可见，Leeuwenhoek 利用自制的显微镜发现了前人从未见到过的大量活细胞。在生物学上，他的成就超过了 Hooke 的贡献。把细胞的发现者的桂冠归属于 Leeuwenhoek，他是当之无愧的，绝非“名不副实”。十分可贵的是，他一生亲手磨制了 550 个透镜，装配了 247 架显微镜 (图 1-2)，为人类制造了一批宝贵的财富。至今保存下来的还有 9 架显微镜，收藏于荷兰的乌得勒支大学博物馆 (University Museum of Utrecht)。经对其中的一架显微

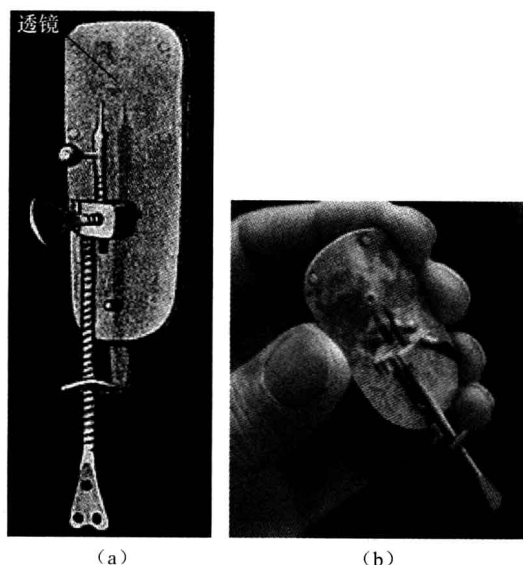


图 1-2 Leeuwenhoek 和他设计制作的显微镜原型
(a) 制作的显微镜放大图；(b) 制作的显微镜实像。由两张薄的黄铜片 (长 47mm、宽 25mm) 夹着一个直径 2mm 的玻璃透镜，放大倍数约为 $180\times$ ，分辨率很高，标本固定在一个金属针尖上，通过螺旋进行定位和聚焦

镜检测表明，其放大倍数为 270 倍，分辨率达 $2.7\mu\text{m}$ 。但是如果根据他的记录分析判断，当时他使用过的显微镜的放大倍数应为 500 倍，分辨率应为 $1.0\mu\text{m}$ ，在当时能达到这样高的水平是十分惊人的。直到 18 世纪末，所制作的显微镜还没有超过这一水平的。Leeuwenhoek 的学历远不如 Hooke，他只上过中学，后当过学徒工和布商，直至 1671 年 (39 岁) 才开始科学活动。他最初磨制透镜的目的是为了检查布匹的质量。可是他在 40 年的科学生涯中，学术贡献卓著。正是鉴于 Leeuwenhoek 在生物学上的卓越贡献，1680 年他当选为英国皇家学会外籍会员，1699 年又被授予巴黎科学院通讯院士的荣誉称号。

Leeuwenhoek 的一生是刻苦奋斗的一生，他自强不息，孜孜以求，终于由一个布店学徒工成长为一位在学术上出类拔萃的学者，为后人树立了一个自学成才的光辉典范。

二、细胞学说的创立和细胞学的形成

在 Leeuwenhoek 之后的 100 多年中，显微镜制作技术改进不大、分辨率不高、清晰度不够，限制了人们对细胞的进一步认识，致使对细胞的研究无甚进展。直到 18 世纪末至 19 世纪初学者们才注意到植物组织小室中的内部结构，并把它也称为 cell。至此“cell”一词才有了细胞的真实含义。植物解剖学家 C. B. Mirbel (1809 年) 一反传统观念，认为植物各种组织中的细胞具有独立性。由此可见，尽管早在 17 世纪中期，Hooke 就把“cell”一词用到了生物组织上 (实际上是木栓结构)，但是真正赋予 cell 一词以细胞含义的时间还是在 19 世纪初期。直到 19 世纪 30 年代显微镜制作技术有了明显的进步，分辨率提高到 $1\mu\text{m}$ 以内。此外，又发明了切片机，使观察手段大为改进，显微解剖学取得了大量成果。1831 年 R. Brown 在兰科植物叶表皮细胞中发现，细胞质液中有—小球形结构，称其为细胞核，并强调了它的重要性。1835 年 E. Dujardin 把低等动物根足虫和多孔虫细胞内的黏稠物质称为“肉样质” (sarcod)。至此人们认识到，细胞并不像 Hooke 所说的那样是小孔或小室，而是有内容物的结构。

植物细胞表面有一层厚的细胞壁，而动物细胞的边界很不清楚，二者在形态上差别很大，很难看出有什么共同性。尽管如此，19 世纪初二者的统一性已初显端倪。1808~1809 年 C. B. Mirbel 就指出：“植物是由有膜的细胞性组织所组成。”1824 年 Dutrochet 更明确地主张：“一切组织、一切动植物器官，实质上都是由形态不同的细胞所组成。”14 年后，德国植物学家 M. Schleidon (1838 年) 根据自己的观察，论证了所有的植物体都是由细胞组合而成的。一年以后，德国动物学家 T. Schwann (1839 年) 认为，动物体也是由细胞所组成。T. Schwann 总结了前人的工作，正式提出细胞学说 (cell theory)，肯定了一切生物体都是由细胞组成的。恩格斯曾给予细胞学说以高度评价，把它与进化论