



傅文庆 译
汪德耀 校

细胞生物学

J·D·伯克 著

人民教育出版社

细胞生物学

(美) J. D. 伯克 著

傅文庆 译

汪德耀 校

人民教育出版社

细胞生物学

(美)J·D·伯克 著

傅文虎 译 汪德耀 校

*

人民教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

人民教育出版社印刷厂印装

开本 850×1168 1/32 印张 9.5 字数 229,000

1978年12月第1版 1979年8月第1次印刷

印数 00,001—17,000

书号 14012·022 定价 1.05元

作者序

本书原是为初期训练的进修生或研究生们和后期教育的大学生编写。我相信，所编写的主题材料能为学生们在学习细胞结构和功能时提供一个方向，所选择讨论的课文内容能使他们看清“自然的最重要发明。”

本书谈的是细胞的生物学。作为一门学科，细胞生物学研究如何繁殖，研究活细胞如何使自己处于比环境更为稳定的状态中。细胞生物学既涉及细胞中细胞器的结构与功能，又涉及支持着诸细胞器的基质。本书课文分成三篇。第一篇谈的是细胞的解剖学与生理学，第二篇谈及细胞的代谢，第三篇谈谈细胞的核-质关系。

在第一篇中讨论细胞的解剖学与生理学时谈到显微镜术、细胞器、基质和细胞膜的物质传递。今天已知的细胞解剖学多半是根据光学显微镜与电子显微镜的资料获得的。显微镜术的发展使细胞器的描述更为详细。然而，显微镜术分析的局限性刺激了精巧仪器与细胞化学技术的发展。这些仪器与技术澄清了有关细胞器的结构与功能，以及胶状基质理化特性的很多问题。也讨论到影响废物与食物进出细胞膜以维持稳定状态的因素。

在第二篇中讨论细胞代谢时谈到生物能学、酶和辅助因子、生物氧化和线粒体、细胞呼吸和中间代谢。采用了流向图来说明代谢过程的重要通路。在讨论中指出，在酶控反应中只有能量流过细胞，细胞的稳定状态才得以维持。在这些反应中的储备能量可用于促进很多细胞的作用。也证明了大部分的食物受到代谢，因为它转化为乙酰辅酶 A 或三羧酸循环的中间产物。接着讨论到，在三羧酸循环中，在中间产物随后的氧化期间借氧化磷酸化作用

附 23 3

最终产生了富含能量的腺苷三磷酸，而作为反应的废物则形成了水和二氧化碳。不仅描述了大分子代谢的代谢通路，而且也讨论到了细胞呼吸的重要方面。

第三篇谈到了核-质关系。细胞生物学研究最激动人心的领域之一是基因论。在本篇中讨论到染色体的形态学、脱氧核糖核酸(DNA)的复制和细胞分裂、核糖体和蛋白质合成、遗传密码和酶的调节。核膜的形态特征有助于扩散过程，在扩散过程中诸物质在细胞核与细胞质之间进行交换。在讨论染色体的结构时谈到DNA——遗传的化学基础。DNA乃是信使核糖核酸的模板，信使核糖核酸将遗传信息携带到细胞质的核糖体上；在细胞质里进行蛋白质合成。在讨论和说明蛋白质合成的流行概念时谈到蛋白质合成的中心法则。也讨论到了遗传密码和酶调节与该中心法则的相互关系。未曾忽略辐射对细胞的效应的重要性。虽然不同的细胞可有不同程度的辐射敏感性，但是对于高剂量电离辐射的影响，所有的细胞都有其遗传的不稳定性。讨论涉及到辐射对染色体、DNA和细胞分裂的效应以及对整个有机体的整体效应。

J. D. 伯克

于1970年1月。

目 录

第一篇 细胞解剖生理学

第一章 显微镜术史	(1)
A. 光学显微镜术	(3)
B. 电子显微镜术	(9)
C. 相差显微镜术	(14)
D. 细胞的测量	(16)
第二章 细胞器：结构与功能	(18)
A. 模式细胞	(18)
B. 核质	(18)
1. 核仁	(18)
2. 染色质与染色体	(20)
3. 核膜	(21)
C. 细胞质	(26)
1. 内质网	(26)
2. 高尔基复合体	(29)
3. 核糖体	(31)
4. 溶酶体	(33)
5. 线粒体	(38)
6. 叶绿体	(44)
7. 纤毛与鞭毛	(48)
8. 中心粒与基体	(49)
9. 微管	(51)
10. 弹力原纤维	(55)
11. 细胞膜	(55)
12. 细胞表面的修改	(60)

〔肠上皮的纹缘是由微绒毛构成的，某些类型细胞之间的接触面形成粘着带，粘着带之下是桥粒，等等。〕

13. 细胞壁.....	(61)
第三章 基质：理化特性	(64)
A. 水溶液的化学特性	(65)
1. 溶剂.....	(65)
2. 溶质.....	(66)
3. 分子溶液与离子溶液.....	(66)
4. 胶体.....	(67)
B. 大分子	(68)
1. 碳水化合物.....	(69)
2. 蛋白质.....	(77)
3. 核蛋白和核酸.....	(88)
C. 卟啉	(91)
D. 脂类	(93)
1. 单纯脂类.....	(94)
2. 复合脂类.....	(95)
E. 维生素	(98)
1. 脂溶性维生素.....	(99)
2. 水溶性维生素.....	(101)
F. 矿物质	(102)
G. 酸、碱和盐	(103)
H. pH 与缓冲剂	(105)
第四章 膜转运	(109)
A. 膜的渗透性	(111)
1. 不透性膜.....	(111)
2. 半透性膜.....	(112)
3. 选择透过性膜.....	(112)
4. 透析膜.....	(112)
B. 渗透和扩散	(112)
C. 主动转运	(114)
D. 董南氏平衡	(117)
E. 胞饮作用与吞噬作用	(117)
F. 神经冲动	(119)
G. 肌肉细胞中的冲动传递	(120)

第二篇 细胞代谢

第五章 生物能学、酶与辅助因子.....	(124)
A. 生物能学.....	(124)
1. 自由能.....	(124)
2. 氧化-还原反应.....	(128)
3. 高能化合物.....	(129)
B. 酶.....	(132)
1. 作用理论.....	(133)
2. 动力学.....	(134)
3. 抑制物与抗代谢物.....	(136)
4. 命名.....	(138)
5. 同工酶.....	(141)
C. 辅助因子.....	(142)
第六章 生物氧化和线粒体.....	(147)
A. 线粒体通路.....	(147)
B. 三羧酸循环.....	(152)
C. 电子转运与氧化磷酸化.....	(155)
第七章 细胞呼吸.....	(159)
A. 量热法与呼吸商.....	(159)
B. 血红蛋白与气体转运.....	(169)
C. 碳水化合物形成与转化.....	(183)
1. 光反应.....	(187)
2. 暗反应.....	(190)
第八章 中间代谢.....	(194)
A. 碳水化合物代谢.....	(195)
B. 脂类代谢.....	(203)
C. 蛋白质代谢.....	(213)
D. 核酸代谢.....	(220)
1. 嘧啶.....	(221)
2. 嘌呤.....	(221)
3. RNA.....	(225)

4. DNA	(227)
--------------	-------

第三篇 核-质关系

第九章 基因论.....	(229)
A. 染色体形态学.....	(229)
B. DNA 复制与细胞分裂.....	(239)
C. 核糖体与蛋白质合成.....	(250)
D. 遗传密码.....	(259)
E. 酶调节(主要介绍 Jacob-Monod 学说).....	(265)
第十章 细胞放射生物学.....	(271)
A. 辐射作用的物理方面.....	(271)
1. 历史.....	(271)
2. 电离辐射.....	(274)
3. 放射性的测量.....	(278)
4. 作用理论.....	(280)
B. 辐射敏感性.....	(281)
1. 环境因素的影响.....	(281)
[使有机体缺氧似乎是减轻辐射症状的最有效方法;使有机体冷却提 供了抗辐射损伤的防护。]	
2. 细胞状态.....	(282)
C. 辐射对细胞的效应.....	(283)
1. DNA.....	(283)
2. 染色体结构.....	(285)
3. 有丝分裂器.....	(286)
4. 影响因素.....	(287)
D. 辐射的整体效应.....	(288)
1. 病毒.....	(288)
2. 微生物.....	(288)
3. 植物.....	(289)
4. 动物.....	(289)
5. 哺乳动物系统.....	(290)

第一篇 细胞解剖生理学

第一章 显微镜术史

(Historical Microscopy)

在过去 15 年中,有关细胞结构和细胞功能的论文数目在文献中大为增加。这似乎同仪器和技术的创新和改善直接相关。其中可提及的有电子显微镜和超薄切片机、闪烁探测器(scintillation monitor)、超速离心机、氨基酸分析仪、X-线衍射装置、双光速分光光度计(double-beam spectrophotometer)、层析与电泳装置;当然尚有其它。有关结构与功能的资料越多,细胞研究就越详尽,从而出现了专门化。这样,结构和功能就倾向于分立。尽管如此,细胞结构和细胞功能是互相有关的。本书拟将细胞结构和细胞功能的关系置于细胞生物学的适当位置,指出何处存在和如何存在此种关系。

细胞生物学的研究一向是同显微镜的发展分不开的。在 15 世纪后叶,da Vinci 就强调过用透镜观察小物体的重要性。在 17 世纪,光学显微镜有所发展,细胞生物学就有了新的发现。这些新发现大部分是 van Leeuwenhoek 作出的,他的名字是几乎每一位念过普通生物学的学生们所熟悉的。van Leeuwenhoek 制造自己的显微镜,磨光自己的透镜。实际上,他的遗产是 247 架显微镜。van Leeuwenhoek 发表过 450 封书信,其中描述了原生动物、细菌和精子、鱼的红血细胞和红血细胞核。也有肌肉、神经、皮肤结构和牙齿的细胞观察和组织学描述以及蚁和蚜虫的发育和蚤的变态等。

Hooke 使用的一架显微镜与 van Leeuwenhoek 的相似, Ho-

oke 用来研究叶片表面的细胞和软木塞细胞的细胞壁 (和腔), 他第一次把细胞作为有机体的结构单位。虽然 Adam 在 1780 年就能够切削组织细胞的薄切片到 $1/2000$ 英寸左右, 但 18 世纪对光学显微镜的发展或细胞的新发现贡献甚微。相反地, 18 世纪的大多数研究者把他们的研究重点放在动植物的分类与自然史方面。

19 世纪是广泛应用显微镜研究细胞的世纪。然而须记住, 有很多不同的研究者应用显微镜研究细胞生物学。有时一个或多个细胞的结构会被观察并错误地混同于今日的术语。有时后来的另一位工作者会再次描述一个结构 (但在此种情况中更正它的名称) 和描述它的功能。于是发生了优先权的问题, 谁应该得到最初的描述或阐明的荣誉。科学历史与通常说法之间是有差别的, 细胞学说便是一例。

1824 年, Dutrochet 写道: “所有的有机组织实际上都是极小的球状细胞, 细胞似乎只为简单的粘着力所结合; 这样, 所有的组织, 所有的动植物器官, 实际上只是经过不同修改的细胞组织。” 这似乎是第一次明白声称: 所有的活有机体都是由细胞构成的。直到 1838 年, 常被誉为细胞学说发现者的 Schleiden 才强调说: “细胞是有机体, 所有的动植物都是按一定规律排列的这些有机体的聚集物。” 一年以后, Schwann 写道: “我们已经看到了, 所有的有机体都是由在本质上相象的部分即细胞构成的。” 1858 年, Virchow 报告称: “什么地方存在细胞, 什么地方就必定已存在前驱细胞, 恰如动物只能来自动物、植物只能来自植物一般。” 这样, Dutrochet 和 Virchow 的两篇陈述标志着细胞理论以其确定的形式出现了。细胞理论与为 Wallace 和 Darwin (1858) 所提出、为 Darwin (1859) 所确证的进化论和为 Mendel 1866 年所发现的遗传学说一道同为现代生物学的三大基石。Dutrochet 认识到, 有机体的生长来自新细胞的添加以及细胞体积的增大, 这是很重要的。Vi-

rchow 报告称,有机体中的病状反映了细胞水平上的损害,这是病理科学的发端,也是值得注意的。

当显微镜设计有了改进时,细胞的显微细节就更清楚了。消色差透镜约出现于 1830 年,1870 年的浸没透镜适用于高倍放大。1878 年,Abbé 建造了第一台现代显微镜,并在后来设计了镜台下的聚光器,这是通常实验室显微镜的最后一次重要的改进。

光学显微镜的改善在 19 世纪激起了兴趣,研究者们纷纷在动植物中研究细胞结构。结果,几乎所有今天可被光学显微镜所鉴定的细胞结构都在 19 世纪得到了描述。表 1-1 所示的是 19 世纪工作者的姓名、日期及其对细胞生物学的贡献。

诺贝尔奖金获得者们导入了第 20 世纪。得奖者姓名及其贡献列于表 1-2。通过他们在化学、生理学、医学和物理学方面的努力,我们的细胞知识继续有所扩展。

A. 光学显微镜术

显微镜在研究细胞时很重要,因为显微镜具有放大特征和分辨能力。在放大中重要的是显微镜分辨或区别两个紧靠物体的能力。在显微镜视野中,可辨别(测出)的两点距离越小,其分辨力越大。显微镜放大和分辨的能力取决于所用照明的种类。因光线的性质,用光线作为照明源的显微镜不能分辨小于光波长一半的物体,这是 Abbé 于 1878 年证明了的。白光平均波长约 0.55μ 。因为在实验室显微镜中通常利用的是白光,因此,使用白光的光学显微镜不能分辨小于 0.2μ 的物体。透镜必须是消色差的,并要熟练磨光到获得这样高的分辨力。

在复式光学显微镜中,用于分辨物体的透镜称为物镜,物镜紧靠待检标本。目镜是最上面的透镜,它只能放大为物镜所分辨的物体。虽然人眼没有放大能力,但它可以分辨 $25-100\mu$ 左右的点。

表 1-1 19 世纪对细胞生物学有贡献的研究者

日期	姓 名	贡 献
1817	Pelletier 和 Caventou	命名了叶绿素
1824	Dutrochet	所有的动物和植物都由细胞构成
1826	Turpin	报告了细胞分裂的发生
1827	Dutrochet	制造了 endosmose 和 exosmose 这两个术语
1828	Brown	描述了细胞颗粒的特征性跳跃, 此种现象现被称为 Brown 运动
1831	Brown	也命名了植物细胞的细胞核, 虽然 van Leeuwenhoek 于 1674 年在鱼红血细胞中观察到了细胞核
1832	Dutrochet	证明了气孔同叶片内部的细胞间空间相通, 虽然 Malpighi (1675) 描述过气孔
1838	Schleiden	描述了核仁, 虽然 Fontana (1781) 最先注意到了核仁
1838	Mulder	命名了蛋白质
1845	von Siebold	识别出原生动动物是单细胞动物(虽然 van Leeuwenhoek 在 1676 年描述过原生动动物和细菌, Goldfuss 在 1817 年命名了原生动动物)
1845	Kolliker	报告了精子和卵子是单细胞产物(精子是 van Leeuwenhoek 于 1679 年描述的)
1846	von Mohl	最先利用原生质一语, 但他描述的原生质的细胞区域现在则称为细胞质
1855	Pringsheim	在一种淡水藻类中描述了一个有纤毛的游动精子进入一个雌性细胞(接受细胞)中
1858	Virchow	陈述了所有细胞都起源于前已存在的细胞
1861	Schultze	报告了细胞是具有细胞核和细胞膜的活物质; 他利用原生质一语来指称细胞的活物质。在 1863 年, Schultze 说道, 原生质是“生命的物理基础”; 此语被 Huxley (1869) 选择为一本书的书名。Schultze 于 1864 年描述了原生质桥
1863	Waldeyer	报告了利用现在常用的苏木精来使组织细胞染色, 在其中他描述了染色体
1865	Sachs	报告了叶绿素乃是定位在特殊的小体中, 叶绿素只有在光线下才被形成, 阳光决定了该特殊小体在吸收二氧化碳中的活性

表 1-1 (续)

日期	姓 名	贡 献
1866	Mendel	发现了遗传学的基本原理
1866	Haeckel	命名了质体
1867	L. St. George	发现了后来称之为高尔基复合体的东西
1870	His	发展了切削组织连续切片供细胞研究用的切片机。组织的保存始自 Boyle (1663), Boyle 利用酒精作为标本保存剂
1871	Miescher	发现了核酸 (核素)
1879	Fol	观察到了精子穿入卵子
1879	Flemming	引入了染色质一语并描述了染色体的剖裂。在 1882 年,他用有丝分裂一语描述了动物细胞的细胞分裂,并命名了星体 (1892)。他暗示了核酸和染色质之间的关系
1882	Strasburger	描述了植物细胞的细胞分裂,并引入了现代使用的两个术语: 细胞质和核质
1883	Schimper	命名了叶绿体,即 Sachs (1865) 的特殊小体和 Com-paretti (1791) 的绿色颗粒
1883	Metchnikoff	观察并命名了细胞吞噬作用的过程 (胞饮作用是 1931 年由 Lewis 命名的)
1887	van Benedin	证明了在马蛔虫中精子和卵细胞都是单倍体,在受精时恢复双倍体 ($2n=4$)
1888	Waldeyer	引入了染色体一语
1888	Boveri	命名了中心体,并在 1892 年发表了现在还在流行的精子发生与卵子发生图解
1893	Hertwig	细胞学作为一门科学脱颖而出乃是由于他在细胞和组织方面的工作。Owen (1844) 曾经引入组织学一语
1894	Strasburger	证明有花植物中发生的染色体减数类似于 van Benedin (1887) 所描述的动物细胞的过程
1894	Sachs	报告了在吸收二氧化碳后立即就有淀粉出现在叶绿体中,但淀粉并不出现在披有蜡质的、阻塞了气孔的叶片部分
1898	Benda	命名了线粒体
1898	Golgi	描述了高尔基复合体是一种内网器
1897	Garnier	命名并描述了酿造质 (即内质网——译者注)

表 1-2 对洞察细胞生物学有所贡献的诺贝尔奖金获得者一览表

日期	姓 名	发 现
1901	J. H. van't Hoff (N)*	化学动力学定律的公式与渗透压的公式
1902	H. E. Fischer (G)	嘌呤和糖的合成
1903	S. A. Arrhenius (S)	电离理论
1905	C. Golgi (I) S. Ramon y Cajal (SP)	神经系统的结构
1910	A. Kossel (G)	细胞核的化学
1915	R. M. Willstätter (G)	对叶绿素的研究
1920	W. H. Nernst (G)	在热化学方面的研究
1922	A. V. Hill (GB) O. F. Weyerhof (G)	在肌肉中热的产生 在肌肉中,在氧的消耗与乳酸代谢之间有固定关系
1923	F. Pregl (A)	有机物微量分析的方法
1925	R. A. Zsigmondy (G)	胶体溶液的本质
1926	T. Svedberg (S)	超速离心机
1928	A. O. R. Windaus (G)	固醇与维生素的关系
1929	C. Eijkman (N) F. A. Hopkins (B)	维生素 B ₁ 的发现 刺激生长的维生素的发现
1930	H. Fischer (G)	氯化血红素的合成
1931	O. H. Warburg (G)	呼吸酶的作用
1932	C. S. Sherrington (GB) E. D. Adrian (GB)	神经元的功能
1933	T. H. Morgan (USA)	染色体在遗传传递中的功能
1934	H. C. Urey (USA)	重氢的发现
1935	H. Spemann (G)	在胚胎发育中的组织者效应
1936	P. J. W. Debye (N)	分子结构与分子中电极性的研究
1936	H. H. Dale (GB) O. Loewi (A)	神经冲动的化学传递

表 1-2 (续)

日期	姓 名	发 现
1937	W. H. Haworth (GB) - P. Karrer (SW)	碳水化合物与维生素 C 的构成 类胡萝卜素、黄素、维生素 A 和 B 的构成
1937	A. Szent-Györgyi von Nagyrapocst (H)	特别是与维生素 C 和延胡索酸的催化作用 有关的生物学凝缩过程
1938	R. Kuhn (G)	对类胡萝卜素和维生素的研究
1943	G. de Hevesy (H)	同位素作为化学过程中的示踪元素
1943	E. A. Doisy (USA) H. C. P. Dam (D)	维生素 K
1944	J. Erlanger (USA) H. J. Gasser (USA)	单条神经纤维的功能
1946	H. J. Muller (USA)	突变为 X - 射线照射所引致
1946	J. B. Sumner (USA) J. H. Northrop (USA) W. M. Stancey (USA)	使第一种酶结晶 以纯的形式制备酶和病毒蛋白质
1947	C. F. Cori (USA) G. T. Cori (USA) B. A. Houssay (AR)	糖元的催化转化 垂体前叶激素与糖代谢的关系
1948	A. W. K. Tiselius (S)	电泳和吸附分析
1950	E. C. Kendall (USA) P. S. Hench (USA) T. Reichstein (SW)	肾上腺皮质激素的结构与生物学效应
1952	A. J. P. Martin (GB) R. L. M. Synge (GB)	分配层析法
1953	F. Zernike (N)	相差显微镜
1953	H. Staudinger (G)	大分子物质的化学
1953	H. A. Krebs (GB) F. A. Lipman (USA)	柠檬酸循环 辅酶 A 及其在中间代谢中的重要性
1954	L. C. Pauling (USA)	化学键的本质
1955	V. du Vigneaud (USA)	多肽激素首次合成
1955	A. H. T. Theorell (S)	氧化酶的本质和作用

表 1-2 (续)

日期	姓 名	发 现
1956	C. N. Hinshelwood (GB) N. N. Semenov (R)	化学反应的机制
1957	A. R. Todd (GB)	核苷酸与核苷酸辅酶
1958	F. Sanger (GB)	胰岛素的结构
1958	G. W. Beadle (USA) E. L. Tatum (USA) J. Lederberg (USA)	一个基因调节一个特定的化学过程 遗传重组与细菌遗传器的结构
1959	S. Ochoa (USA) A. Kornberg (USA)	多聚核糖核苷酸的体外合成 多聚脱氧核糖核苷酸的体外合成
1961	M. Calvin (USA)	在光合作用方面的工作
1962	J. D. Watson (USA) F. H. C. Crick (GB) M. H. F. Wilkins (GB)	DNA 的结构
1962	J. C. Kendrew (GB) M. F. Perutz (GB)	肌红蛋白的原子构成 血红蛋白的原子构成
1963	J. B. Eccles (AU) A. L. Hodgkin (GB) A. F. Huxley (GB)	神经冲动如何产生, 它如何在神经纤维内 被传递并从一个细胞传至另一个细胞
1964	K. Bloch (USA) T. Lynen (G)	胆固醇和脂肪酸代谢的机制和调节
1965	F. Jacob (F) J. Monod (F) A. Lwoff (F)	发现能调节其它基因活性的一类基因
1967	G. Wald (USA) R. Granit (S) H. K. Hartline (USA)	知觉的生物化学 视觉的生理学 神经细胞之间的相互关系
1968	M. W. Nirenberg (USA) H. G. Khorana (USA) R. H. Holley (USA)	遗传密码 tRNA 的碱基顺序
1969	M. Delbrueck (USA) A. D. Hershey (USA) S. E. Luria (USA)	病毒的复制类型

* (A)奥地利; (AR)阿根廷; (AU)澳大利亚; (D)丹麦; (F)法国; (GR)德国;
(GB)英国; (H)匈牙利; (I)意大利; (N)尼德兰 (即现在的荷兰和比利时。——
译者); (S)瑞典; (SP)西班牙; (SW)瑞士; (R)俄国; (USA)美国。