

绪 论

从生态学的角度看，我们人类生活在一个很大的“圈子”里，这个圈子叫做生物圈。所谓生物圈，就是指生物和它们所居住的环境的总和。可见，生物圈拥有非常庞大的空间。但实际上，生物圈与整个地球环境相比非常小，这主要是由于生物对生存环境要求非常严格。一般的大树最高不过 100m，一般的鸟类飞翔最高也不过 2 000m。虽然在 4 000m 深的海底仍然有细菌等生物存在，但大多数海洋生物只聚集在深度在 150m 以内的海域。在陆地上，虽然在深达 2 000m 的矿床中找到了细菌，但一般来说，生物只聚集在 50m 以内的土层中。由此可见，生物圈占空间并不大，只是一个包括岩石圈、水圈和大气圈的狭长地带。

这个狭长地带对于生物来说已经是一个足够大的广阔天地了。生活在这个区域的生物已知的就有约两百万种，如果算上历史上已经灭绝的生物，那么至少有 1 700 万种生物在生物圈中曾经或正在存在。这些生物在形态、生活习性上都有很大的不同，可说是千差万别。但它们有很多共同之处，使它们截然区别于其他物体。因为拥有了这些特点，我们才认为它们拥有生命，是生物。下面，我们来讨论生物的基本特征。

一、生物的基本特征

生物种类繁多，数量巨大。生命现象错综复杂。因此，给生物下一个具体的定义无疑是很困难的，但是从错综复杂的生命现象中可以总结出生物的基本特征。

1. 化学成分的同源性

从化学元素的层次看，构成形形色色生物体的元素都是普遍存在于自然界的 C、H、O、N、P、S、Ca 等元素，并不存在生命特有的特殊元素。从分子的层次来看，各种生物体除了含有无机分子外，都含有蛋白质、核酸、脂类、糖、维生素等多种有机分子。有些分子在不同的生物体中具有完全相同的组成，比如说葡萄糖、ATP 等。像蛋白质、核酸等这样的生物大分子，在不同的生物体中有不同的组成，但构成这些生物大分子的单体却是完全一样的。例如，构成各种蛋白质的单体不外乎 20 余种氨基酸，构成生物核酸的单体也主要是 8 种核苷酸。这些单体在不同生物中以相同的连接方式组成不同的大分子。脱氧核糖核酸 (DNA) 以及核糖核酸 (RNA) 是所有的生物的遗传物质，携带了生物的遗传信息。关于 DNA 和 RNA 我们将在第二章为大家介绍。各种生物都有催化生物体化学反应的催化剂——酶。酶的化学本质就是蛋白质分子。各种生物都是以高能化合物三磷酸腺苷，即 ATP 为储存能量的生物分子。以上这些都说明生物在化学成分上存在着高度的一致性。

2. 严格有序的结构

生物体的各种化学成分在体内不是随机地堆砌在一起，而是严整有序的。生命的基本单位是细胞。细胞内又分化出各种细胞器，来完成不同的工作。线粒体具有两层线粒

体膜，膜上还有小的突起。在突起上，有参与能量产生的酶整齐有序地排列。细胞正是形成了这样的有序结构，才表现出了生命。失去了有序性的细胞，比如利用匀浆的方法处理细胞，使细胞变成无序的结构，细胞的生命就会消失。关于细胞内部的结构，我们将在第一章中讨论。

生物体是一个多层次的有序结构。在细胞这一层次之上，还有组织、器官、器官系统、个体等层次。每个层次中的各个结构单元，例如器官系统中的各种器官，各种器官中的各种组织，都有它们各自特定的结构和功能。它们的协调活动维持了生物个体的生存。

3. 新陈代谢

生物体是一个开放的系统，生物和周围环境自始至终在不断地进行着物质和能量的交换。一些物质被生物体吸收后，在生物体内发生一系列变化，最后成为代谢过程的最终产物而被排除体外，这就是新陈代谢。新陈代谢包括两个相反的过程。一个是合成作用，即生物体从外界摄取物质和能量，将它们转化为生命本身的物质和储存在化学键中的化学能。另一个是和合成作用相反的分解作用。生物体分解自身的物质，把能量释放出来供生命活动之用。正如生物体在空间结构上有严整的有序性一样，新陈代谢也是严整有序的。可以把生物体的新陈代谢看成一套复杂的化学反应网络，如果这个网络的某个环节被阻断，全部代谢过程就可能因此而被打乱。新陈代谢的有序性被破坏，生命就会受到威胁，严重时生命可能会因此而结束。

4. 应激性

生物体可以接受外界刺激而发生相应的反应，反应的结果使生物体“趋吉避凶”。在一滴草履虫液中滴加醋酸溶液，显微镜下可以发现草履虫纷纷游开。植物具有向光性也是生物具有应激性的表现。其实，应激性是生物普遍的特征。动物的感受器官和神经系统是应激性高度发展的产物。关于动物的神经系统和感受器官，我们将在动物生理学部分介绍。

5. 生长发育和繁殖

当新陈代谢的合成作用强于分解作用时，生物体就会从小变大，进而生物体的内部结构和功能也会发生一系列变化，最终发育为成熟的个体。任何一个生物体都不能长存，成熟的生物体可以通过繁殖后代而使生命得以延续。

6. 遗传和变异

生物体在繁殖的过程中，会把它们的遗传信息传给后代。“种瓜得瓜，种豆得豆”就是指生物的遗传。遗传固然是生物的特征，但种瓜虽然得瓜，同一棵瓜秧结出来的瓜彼此总是不一样的。同父母的兄弟姐妹之间也总是有差别的。这就是生物的变异。生物的遗传是由基因决定的，基因就是前面说的 DNA 片段。基因或基因的组合发生了变化，生物体的遗传信息就会发生变化，后代就会发生变异。

7. 适应

适应是生物界普遍存在的一种现象。鱼的体形和用鳃呼吸适宜在水中生活。被子植物的花和传粉过程适宜在陆地环境中进行有性生殖。有些病原菌有对某些抗生素产生抗性的潜能，造成一些抗生素不能完全治愈疾病。这些都是生物适应环境的表现。

二、科学的研究方法

人类的发展史就是人类不断认识自然界的历史。在这个认识的过程中，人类渐渐学会了利用科学的方法，用科学去描述这个世界。简而言之，科学方法就是通过各种手段从客观世界中取得原始的第一手资料，并对这些资料进行整理、加工，从中找出客观世界的规律。

1. 观察的方法

观察是最基本的科学方法。通过观察，可以从客观世界中获得原始的第一手资料。早期的观察只能依靠人的感觉器官进行。后来有了显微镜，人们的观察力有了很大的提高，从而开始认识了细胞，开拓了显微镜时代。电子显微镜的发明使人们的观察力更深入到超显微领域。关于显微镜，我们将在介绍细胞的同时加以介绍。

科学的基本要求是客观地反映可观察的事物，并且可以检验。结果必须是可以重复的。只有可以重复的结果才是可以检验的结果，才是可靠的结果。另外，观察不能为原有的知识束缚。当原有的知识和观察到的事实发生矛盾时，只要观察的结果是客观的，而不是主观揣测的，那就说明原来的知识不完全或有错误，此时就应该修正原来的知识而不是囿于原有知识而抹杀事实。以人染色体为例。1970年细胞学家 Winniwarter 计算人的染色体数目，得到的结果是人的细胞中有 47 个染色体，其中 46 个组成 23 对，另一个为副染色体（即我们现在知道的 X 染色体）由于 Winniwarter 的权威，人们对他的计数深信不疑。1921 年，Painter 用新的染色技术发现存在于男人细胞中的 Y 染色体。因此他说，人共有 48 个染色体，其中女人 $46 + XX$ ，男人 $46 + XY$ 。他的结果在 20 世纪 50 年代以前被普遍接受了。1954 年，Hansen - Melander 研究人的肝细胞，她计算的染色体数目却是 46。但她不相信自己，以为自己观察能力差，看不到 48 个染色体。于是她终止了这项研究。50 年代后，徐道觉和其他科学家通过改进技术，对人染色体数目又做了核对。他们把人细胞处于分裂中期的染色体制片后拍成照片，然后把照片上的染色体一一剪下，逐对排列，结果发现人类的染色体数是 46 个，男人有 X 和 Y 两个不同的染色体，而女人有两个 X 染色体。这一生动的实例说明，科学观察既要尊重已有的成果，又不能受已有成果的限制；只有不断修改观察的错误，才能使认识更接近客观事实。

2. 假说和实验

观察可以是在自然条件下的观察，也可以是在人为的干预和控制所研究对象的条件下进行的观察。后者称为实验。要进行实验，首先必须对研究对象所表现出来的现象提出某种可能的解释。这种解释称之为假说。然后设计实验来验证提出的假说的正确性。如果实验证明这个假说是正确的，那么这个假说就不再是假说，而成为了一个新的学说。我们以疟疾的研究来说明“假说——实验——学说”的研究方法。

19 世纪，疟病很猖獗。人们根据疟疾分布的情况得出结论：低洼多水、气温较高的地带容易使人得疟疾。这是人们根据生活中大量的事实得出的经验。

那么，为什么这样的地带容易发生疟疾呢？人们设想，很可能是污水蒸发产生毒气使人得疟疾。这是根据经验得出的疟疾病因的假说。如果这个假说是对的，即污水果真

能够导致疟疾，那么可以推论，清除污水可以减少疟疾的发病率。于是人们开始清理污水，结果疟疾果然大大减少，从而证明：这个假说是成立的，即污水引起疟疾。

有了这个结论后，人们就要进一步问，污水是怎样引起疟疾的呢？可以设想，如果污水是致病的直接来源，那么人如果喝了污水，就应该发病。于是人们又根据这个做了实验，结果表明，饮污水并不能引起疟疾。这一实验否定了污水直接引起疟疾的假说。后来人们经过了无数次这样的“假说——实验”的研究过程，终于得出了“疟疾是由蚊子传播的”这一结论。

由上可知，用实验的方法研究客观事物，要求根据已有的事实提出假说，再根据假说推导出一个可以用实验加以检测的预测，然后实施这个实验，对该预测加以验证。总之，假说必须被实验验证后才能成为学说。

第一篇 细胞与遗传

第一章 细 胞

地球上存在的生物体，种类繁多，形态结构千变万化：有重达数十吨的鲸，也有仅 10^{-7} 克的细菌；有高达几十米的参天大树，也有紧贴地表生长的苔藓……但是，这些巨大的外表差异都掩盖不了它们的共同点，即绝大多数的生物都是由细胞构成的，只有少数的病毒等例外。因此，我们研究生物体，就必须从组成生物体的基本结构——细胞着手。

第一节 现代细胞生物学的研究方法

对细胞的专门研究已促进了在生物学中占有重要地位的新学科——细胞生物学的产生与发展，并且目前作为现代生物学的基础学科之一仍处于蓬勃的发展阶段。但是，当我们将目光投向微观的细胞时，不得不面对这样一个问题，细胞是如此之小，我们该从何处入手呢？

一、细胞形态结构的观察方法

我们要研究细胞，就必须对细胞的形态结构有比较清楚的认识，因此就得观察细胞。人类的肉眼不能胜任这份工作，只因细胞实在太小。典型的动物细胞仅是人眼能分辨的最小颗粒的 10^{-10} ，并且绝大多数细胞无色透明，因此直到16世纪显微镜出现后，人们才开始看到单个的细胞。19世纪后期，各种染色技术的出现使细胞的显微结构开始被发现。20世纪中期电子显微镜和相关的染色技术问世后，人们开始惊讶于细胞内部结构竟是如此的复杂。而80年代扫描隧道显微镜的出现，使人们直接看到细胞内生

物大分子构象成为现实。

光学显微镜在细胞生物学的发展史上曾起过巨大作用。实际上，直至今日，许多细胞生物学的工作仍离不开光学显微镜，哪怕是最普通的，并且许多现代生物学技术与光学显微镜技术的结合使光学显微镜焕发了新的活力。譬方说，传统的光学显微镜在观察时都要对样品染色，以区分不同的细胞组分；而相差显微镜的样品则不需要染色，并可观察活细胞，因为这种观察是以样品中的密度差别为基础的。再比如说，荧光显微镜技术，则可在光镜水平下对特异蛋白质等生物大分子进行定性定位分析。

尽管光学显微镜技术在细胞生物学的研究中仍起着各种不同的作用，然而由于光学显微镜的分辨率受照射光波长的限制只能达到一定程度，因此要观察细胞内部的精细结构，就必须应用分辨率更高的电子显微镜。与光学显微镜比较，电子显微镜最大的不同点就是用电子束取代了可见光作为光源，从而使分辨率有了极大提高，可以直接用来观察细胞内部的显微结构。样品的制备在电子显微镜技术中占有重要的地位，有时甚至是实验成功与否的关键，而它的完成通常又需要专业人员的参与。即使是最普通的树脂包埋超薄片技术，也要经过固定、包埋、切片、染色四个必不可少的环节。与光学显微镜相同的是，电子显微镜技术也可与抗原抗体反应、分子杂交和细胞化学等现代生物学技术相结合，对生物大分子进行动态和定位研究等。例如整装细胞电镜技术被用来观察研究细胞骨架，这是近年来国际上细胞生物学研究的热点之一；冰冻蚀刻电镜技术则用来观察膜断裂面的蛋白质颗粒和膜的表面结构，图形富有立体感。可以毫不夸张地说，是电子显微镜的应用使得我们对细胞的认识跨进了一个全新的阶段！

但是，当我们要求对细胞内的生物大分子构象进行观察时，电子显微镜则爱莫能助了，这时候则需要使用扫描隧道显微镜。扫描隧道显微镜简称 STM，是 IBM 苏黎世实验室的 Binnig 和 Rohrer 在 1981 年发明的。他们两人也因此获得 1986 年诺贝尔物理学奖，可见 STM 对促进当代科学发展所起的巨大作用。STM 具有原子尺度的分辨率，可达 0.001nm ，并且可在真空、大气和液体（接近于生理环境的离子强度）等多种条件下工作，因而极适于开展生物学研究。目前，人们已用 STM 直接观察到 DNA、RNA 和蛋白质等生物大分子及生物膜、古细菌的细胞壁、病毒等结构。可以预料，STM 将在纳米生物学研究领域中发挥愈来愈大的作用！

二、细胞组分的分析方法

我们研究细胞，不仅应观察其形态学特征，也应该分析其内部成分，而这正是现代细胞生物学区别于传统细胞学的显著特征之一，也是细胞生物学不同于其他生物学科的关键所在。它已经并将继续为揭示生物大分子在细胞内的构建及其细胞内的作用方面起到重要作用。

要对细胞组分进行分析，就必须将细胞破碎，并将其成分分离提纯。目前用得较多的细胞破碎方法是机械研磨、超声粉碎或低渗等。小心地使用这些方法，结合差速离心，利用不同的离心速度所产生的不同的离心力，可将各种亚细胞组分和各种颗粒分别分离开。除了利用物理的方法分离细胞组分外，还可以用化学抽提法选择性地提取细胞内的某些成分。提取的成分与存留的成分可分别用于分析研究。此外，对于蛋白质和核

酸分子，则可利用柱层析和电泳等方法进一步提纯，以备对其进行后续研究。

将细胞破碎后分析其内部成分的方法，只能帮助我们了解细胞内含有哪些物质，并不能特异显示各种生物大分子在细胞内的具体位置。打个比方，细胞就是一间屋子，我们已知道屋子里都有哪些家具摆设，但不知道它们各自放在哪个位置，因此对这间屋子我们仍不能说已了解它。对细胞也是这样，必须对其进行原位分析。目前研究最多，也最热门的是蛋白质的定位与定性分析，应用方法有前面我们已提到的免疫荧光技术，还有免疫电镜技术、免疫印迹技术和放射免疫沉淀分析技术（RIPA）。它们都是利用了抗原抗体的特异结合性质，尤其是 RIPA，由于采用了放射性同位素标记，故可对目的蛋白质进行定量与动态分析，已成为细胞生物学研究中不可缺少的蛋白质分析手段。

此外，我们知道，每个活细胞中的有机大分子绝不是一成不变的，它们也发生变化。研究生物大分子在细胞中的动态变化的最有效方法是显微放射自显影技术。简单地说，就是用放射性同位素标记要研究的生物大分子，然后根据同位素所在的位置来确定生物大分子的胞内位置，进而可确定与追踪这些物质的分解与合成速率。因此，被打上“记号”的生物大分子在细胞内的一举一动就都在我们的监控之下，它们行踪的暴露则归功于那些放射性同位素分子。

三、细胞工程

随着细胞生物学和分子生物学突飞猛进地发展，80年代初期出现了细胞工程。细胞工程是在细胞基础上发展起来的生物工程，是应用细胞生物学与分子生物学方法，通过工程的手段，在细胞整体水平或细胞器水平上，按照人们的意愿来改变细胞内的遗传物质或获得细胞产品的一门综合技术学科。同时这门学科又是一种极好的研究细胞的新方法，其中以应用单克隆抗体技术取得的成就最大，前景也最为看好。在动物体内，有一类能产生抗体的细胞，即B淋巴细胞；而癌细胞在体外培养条件下能无限传代，是“不死”的细胞。科学家将这两类细胞融合成一个细胞，得到的新细胞既能分泌抗体，又可在体外无限繁殖，从而可较容易得到我们所需要的大量抗体。按照这种技术，人们所需的大量活性蛋白质的制备过程将大大简化，成本也降低不少，并且减少了被污染的危险。

科学前沿

细胞工程

细胞工程涉及的领域非常广泛，就其技术范围而言，大致包括细胞融合技术、细胞拆合技术、细胞组织培养技术等。

细胞融合技术是把两个细胞（可以是同种细胞，也可以是异种细胞）在融合因子的作用下，融合成一个细胞的技术。最典型的的就是上面提到的单克隆抗体技术，将B淋巴细胞与癌细胞体外融合，得到全新的细胞同时又具有“双亲”的特性。

细胞拆合技术则正好相反。它是把细胞核与细胞质用某种方法拆开，然后再把不同来源的胞核体与胞质体相互配合，形成核质杂交细胞，这种重组细胞也能合成RNA和

进行细胞分裂。最典型的例子就是 1997 年轰动世界的英国“多莉”羊的克隆，其中一个主要的技术环节就是核质拆合与细胞重组。

细胞培养或组织培养技术是细胞生物学与工程学的有机结合。从某种意义上讲，细胞工程与基因工程所构建的具有特殊功能的新物种，往往可通过细胞大量培养技术来转化为生产力。例如，大规模培养红豆杉细胞来生产具有良好抗癌作用的紫杉醇。

当今，细胞工程已是生物科学家手中经常使用的技术之一，在基础研究与产品开发等多方面都取得了重大成果。我们有理由相信，随着生命科学的进一步发展，细胞工程也将在各个领域取得更大的成绩！

第二节 细胞的形态与结构

上一节我们简要地介绍了当前细胞生物学的主要研究方法，目的就在于使同学们了解：科学的研究离不开具体的实验方法，优秀的科学工作者应当善于根据不同的研究目标选择科学的实验方法。从本节开始，我们将带大家到神秘的细胞王国遨游一番。其实，细胞王国是一个巨大的“国家”，由两个“诸侯国”组成：真核细胞王国与原核细胞王国，二者之间存在较大差别。我们还是先参观结构更为复杂的真核细胞吧！如图 1-1 所示真核细胞的结构。

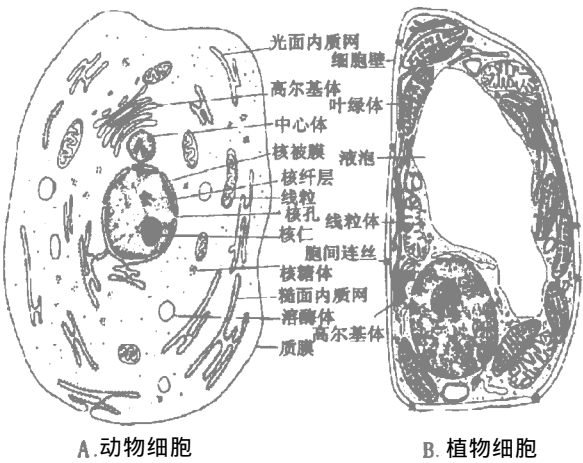


图 1-1 真核细胞结构模式图

一、真核细胞的形态与结构

现在地球上的生物，绝大多数都是由真核细胞组成的，因此被称为真核生物。当我们踏进真核细胞时，首先遇到的便是它的保护外层——细胞膜。细胞膜位于细胞的外表面，大约 8nm~10nm 厚，只有在电子显微镜下才能看清。可是，即使是这层薄薄的膜，也具有异常复杂的结构，图 1-2 显示了细胞膜的复杂结构。具体地说，细胞膜是一个“三明治”似的结构：内层与外层是磷脂双分子层，这是细胞膜的基本支架，支持着许多蛋白质分子，即中间层。不同的是，这个“三明治”的心层——蛋白质分子并不一定总是位于中间层，而是有的镶嵌在磷脂双分子层的两侧，有的嵌插在磷脂双分子层中，还有的甚至贯穿于整个磷脂双分子层中。正是由于这些蛋白质分子的存在，使得细胞膜既不均匀，也不对称，并且由于构成细胞膜的磷脂分子和蛋白质分子大都可以流动，使

细胞膜具有流动性。这些结构上的特点对于膜完成各种生理功能具有十分重要的意义。

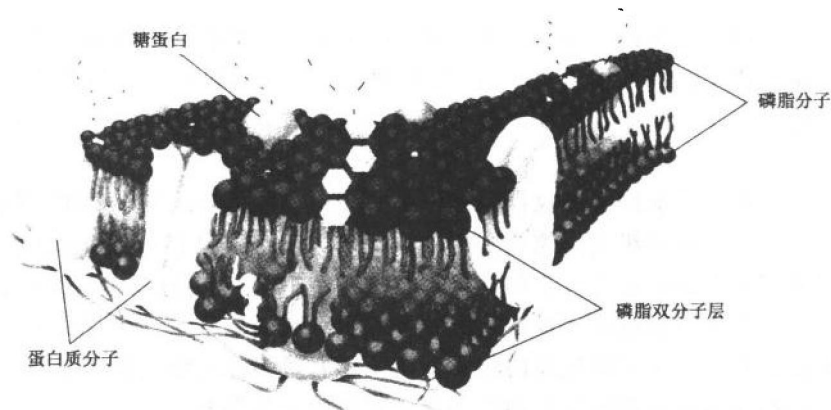


图 1-2 细胞膜的结构

细胞膜作为细胞最重要的卫戍兵，它不仅保证了每个细胞与周围环境的相对独立性，从而维持着相对稳定的细胞内部环境，具有保护细胞的作用；同时，细胞要保持其生命活性，就必须不断与周围环境进行交换和运输物质，这也主要依靠细胞膜来完成。此外，细胞识别、细胞分泌、排泄、免疫等生理现象都与细胞膜有密切联系。物质通过细胞膜大致有三种方式，如图 1-3 所示。

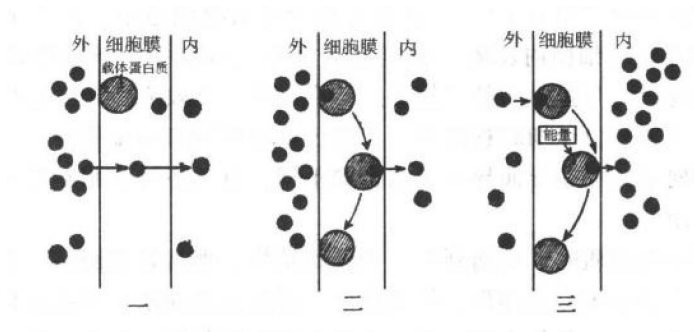


图 1-3 物质出入细胞的三种方式

(黑点代表物质分子)

第一种叫自由扩散。被吸收的物质从浓度高的一侧向浓度低的一侧转运，它不需要消耗细胞内的能量，也不需要载体，生物体内的氧气、二氧化碳、甘油、乙醇、苯等小分子物质就是以这种方式运输的。第二种方式与自由扩散很相似，也是顺着浓度梯度转运，不同的是需要一种载体（有如一艘船），物质通过细胞膜时一定是“坐”在船上（与载体结合），在膜另一侧又下船，并且船与所载的物质之间有很强的特异选择性。这种方式也不需要消耗生物体内的能量，我们把它叫做协助扩散，如葡萄糖进入红细胞就

是依靠膜上的一种蛋白质载体分子。第三种方式则与前两种截然不同，被转运的物质是逆浓度梯度转运的，因此既需要载体（船）的协助，又需要消耗体内的能量。这种主动运输的方式对于细胞按生命活动需要选择吸收所需要的营养物质和排出对机体有害的物质无疑具有重要作用，如红细胞中 K^+ 的摄入和 Na^+ 的排出即是以这种方式完成的。由此可见，细胞膜对于进出细胞的物质有严格的选择性，这样就保证了细胞生理活动的正常进行。

其实，真核细胞的保护层不仅仅是细胞膜，在植物细胞中还有一层细胞壁。它位于膜的外面，主要由纤维素组成。细胞壁机械强度较好，对细胞有支持和保护作用。

细胞膜对于整个细胞而言，正如鸡蛋壳对于整个鸡蛋，它的主体部分还是膜内部的结构。当我们离开细胞膜继续往里走时，则进入了细胞质部分。整个空间充斥着均匀透明的胶状物质，并且处于不断流动的状态，其中浮着很多称为细胞器的结构，因此细胞质包括大量的细胞器和除细胞器外的叫细胞质基质的这两部分。

细胞质基质即是那些均匀透明的胶质，包含水、无机盐离子、脂类、糖类、氨基酸和核苷酸等，还有很多种酶。它是细胞进行新陈代谢的主要场所，并提供新陈代谢所需要的物质和一定的环境条件，如催化各种反应所需要的酶，一定的温度和 pH 值等。

很长一段时间以来，人们一直以为各种细胞器只是随机地“悬浮”在细胞质基质中，其实并非如此！事实上，每一个细胞器在细胞质基质中的位置都是特定的，它们的定位是由一个被称为细胞骨架的成分来确定的。正是细胞骨架将整个细胞内空间精细地划分成了许多不同的小空间，各种细胞内成分才得以“各归其位”，从而保证了细胞的有序性，也使细胞内数量众多、异常复杂的生理生化反应能有条不紊地进行。如线粒体作为细胞内能量供应的“动力工厂”，普遍存在于动植物细胞中，产生了生命活动所需能量的 95%，故往往在细胞内新陈代谢旺盛的部位比较集中；核糖体是细胞内将氨基酸合成蛋白质的场所，与蛋白质的“加工厂”高尔基体比较靠近；中心体与细胞的分裂增殖密切相关，故大多位于细胞核附近；而绿色植物所特有的细胞器——叶绿体，也因其处于背阳区和向阳区的差异而导致了数目的不同。有关各种细胞器的详细情况我们将在后面给大家介绍。

当你穿越整个细胞质时，将遇到另一个膜状结构，那就是细胞核。真核细胞有一个明显的细胞核，大多呈球形或卵形，外表也由一层膜包裹起来，那就是核膜。与细胞膜不同的是，核膜有两层，分外膜和内膜，共同将细胞质与核内的物质分开。核膜上又有许多小孔，叫做核孔，是细胞质与细胞核进行物质交换的通道，一些特殊的大分子物质可以自由通过核孔，如核内的信使 RNA (mRNA) 可由此进入细胞质，而一些亲核性蛋白也可由此进入细胞核。此外，离子和比较小的分子也可直接透过核膜。跨进细胞核，看到的最显著的结构就是核仁。它的折光性较强，很易与细胞的其他结构区分，且通常是匀质的球形小体，与 RNA 的合成有关。细胞核中最为重要的物质莫过于染色质了。它由 DNA 和蛋白质组成，以容易被洋红或苏木精等碱性染料染成深色故得此名。有意思的是，在细胞分裂的不同时期，染色质的形态大不相同。在分裂间期，染色质呈细长的丝状，并且交织成网，这是细胞间期遗传物质存在的特定形态。当细胞进入分裂期时，每条染色质细丝就高度螺旋化，缩短变粗，成为光学显微镜下可见的圆柱状或杆状

的染色体。因此，染色质和染色体是同一种物质在不同时期细胞中的两种形态。由于作为细胞中的遗传物质的染色质存在于细胞核中，故细胞核是遗传物质贮存与复制的场所，是细胞遗传性和细胞代谢活动的控制中心，因而是细胞结构中最为重要的部分，在细胞生命活动中起着决定性的重要作用。

二、原核细胞的形态与结构

好了，真核细胞王国我们已大致游览了一圈，给同学们感受最深的也许是如此小小的细胞竟然有着如此复杂的结构。接下来我们就转移地点，到另一相对简单的细胞——原核细胞王国去参观一番。说它简单，其实也未必，只是相对于真核细胞而言罢了。与真核细胞相比，原核细胞最大的特征就是没有典型的细胞核，即没有核膜将遗传物质与细胞质隔开。这也正是原核细胞名称的由来。其实原核细胞与真核细胞之间的差别远不只如此。原核细胞的典型代表是细菌和蓝藻，下面就让我们一起走进细菌中去瞧瞧。图 1-4 显示了细菌原核细胞的结构。

踏进细菌，我们首先遇到的不再是细胞膜，而是如植物细胞一样，最外表还有一层坚固的细胞壁，但其主要成分与植物细胞壁不同。它不含纤维素，而以肽聚糖为主。细胞壁主要起保护作用。离开细胞壁继续往里走，则会遇到细胞膜。与真核细胞的细胞膜相比，细菌细胞膜的化学成分和结构都差不多，但其功能则更加复杂多样，不仅具有选

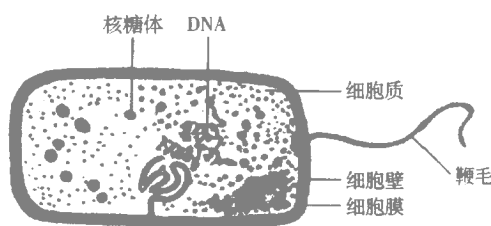


图 1-4 细菌原核细胞的结构

择性吸收功能，还部分执行真核细胞线粒体、内质网和高尔基体所执行的功能。由此可见，原核细胞的膜比较原始，尚未如真核细胞那样进化成一个高度分工、复杂的膜系统。细胞膜以内，则是原核细胞的原生质部分。在那里，当我们举目四望，搜寻那些千姿百态的细胞器时，我们会大失所望，那些普遍存在于真核细胞中的高尔基体、线粒体和内质网等较为复杂的细胞器都不见踪影，叶绿体更是难觅芳踪，呈现在我们眼前的只是少数分散的核糖体。原来，原核细胞比真核细胞要原始得多，还没有进化成如真核细胞那样复杂精细的膜系统，那些膜细胞器的功能也就部分由原核细胞的细胞膜来代替行使。那么，细胞核呢？看来我们又得失望了，原核细胞中并没有如真核细胞那样典型的由核膜包裹的细胞核，只是在其中的一个区域看到一个环状的 DNA 分子。我们沿用真核细胞的染色体概念，称其为细菌染色体。实际上它比真正的染色体简单得多，没有或只有极少的蛋白质与它结合。这个区域没有核膜包围，但仍然是遗传物质贮存和复制的场所，相当于真核细胞的细胞核的功能，我们称之为核区。

好了，两个细胞诸侯王国我们都已走了一遍，那么二者之间到底有哪些差异呢？为了使表述更富有条理性，我们将原核细胞与真核细胞的基本特征差异列于表 1-1，但我们认为：更应该从动态和进化的观点去分析它们的差异，应更多地思考二者之间的联系。已有足够证据表明，真核细胞是由原核细胞进化来的，真核细胞以生物膜系统的分化与演变为基础，首先将细胞分化为核与质两部分，双层核膜又将遗传物质及其复制过

程局限在一个独立区域与微环境中，而蛋白质合成、能量代谢与供应，以及其他一系列代谢过程均安排在细胞质中进行，细胞质又进一步分化出结构与功能更为专一的各种细胞器。随着细胞内部结构的复杂化与细胞体积的增大，细胞内部也需要空间上的合理布局，于是便有了细胞骨架的出现，这些网络支架保证了细胞形态结构的合理排布与功能活动的有序性。由此可见，细胞是一个内部结构非常复杂、构建非常精密的系统，对它的认识应从整体的角度、从结构与功能相联系的观点去把握。

表 1-1 原核细胞与真核细胞基本特征的比较

特 征	原核细胞	真核细胞
细胞膜	有（多功能性）	有
核 膜	无	有
染色体	由一个环状 DNA 分子构成的单个染色体，DNA 不与或很少与蛋白质结合	2 个染色体以上，染色体由线状 DNA 与蛋白质组成
核 仁	无	有
线粒体	无	有
内质网	无	有
高尔基体	无	有
光合作用结构	蓝藻含有叶绿素 a 的膜层结构，细菌具有菌色素	植物叶绿体具有叶绿素 a 和 b
细胞壁	细菌细胞壁主要成分是肽聚糖	动物细胞无细胞壁，植物细胞壁的主要成分是纤维素
细胞骨架	无	有
细胞增殖（分裂）方式	无丝分裂（直接分裂）	有丝分裂（间接分裂）

第三节 再探细胞王国

前面我们已带领同学对细胞王国游览了一番，初步体会到了细胞的复杂性与精密性，也对其各部分的职责功能有了大致的认识。但是，你们也许已注意到了，对于真核细胞中的各种复杂的细胞器结构，我们并未做具体的介绍；对于胞内定位的细胞骨架系统，亦介绍甚少。而这两大系统在细胞的生命活动中起着重要作用。因此，我们必须对它们再次造访，以便更进一步了解它们各自的结构与功能，使我们更加深刻全面地揭示细胞的奥秘。

一、核糖体

当我们跨进细胞质时，很容易看到许多核糖体。它们有的附着在内质网的膜表面，称为附着核糖体，与内质网形成复合的细胞器，即粗面内质网，还有一些呈游离态，分布在细胞质基质中，称为游离核糖体。附着核糖体与游离核糖体的结构和化学组分完全相同，但其功能有所差别。

走近核糖体，我们发现它是一种颗粒状的结构，表面没有被膜包裹，其直径约为 25nm，主要成分是蛋白质与 RNA。核糖体的 RNA 称为 rRNA，蛋白质称为 r 蛋白质，其中蛋白质含量约占 40%，RNA 含量约占 60%。蛋白质分子主要分布在核糖体的表面，而 rRNA 则位于内部。

前面已经谈到过，核糖体是细胞最基本的结构，几乎存在于一切细胞内，无论是原核细胞还是真核细胞，甚至是最小最简单的细胞支原体也至少含有数以百计的核糖体。那么，根据结构与功能的相关性我们可以推测：核糖体一定在细胞内具有重要的生理功能，这就是负责合成蛋白质。

核糖体是细胞内蛋白质合成的机器，其惟一的功能就是按照 mRNA 的指令由氨基酸合成肽链。但是核糖体在细胞内并不是单个独立地执行功能，而是由多个甚至几十个核糖体串联在一条 mRNA 分子上高效地进行肽链的合成，这种具有特殊功能与形态结构的核糖体与 mRNA 的聚合体称为多聚核糖体。

在图 1-5 中我们可以看到多聚核糖体的形态。在细胞内，无论是附着核糖体还是游离核糖体，都可经常看到它们串联排列成簇状、环状、串珠状，甚至雪花状等，并且每种多聚核糖体所包含的核糖体数量是由 mRNA 的长度来决定的。但是，两种核糖体合成的蛋白质种类却不同，附着核糖体主要合成分泌性蛋白体和多种膜蛋白体，而游离核糖体主要合成可溶性酶蛋白体，二者的这种差别又导致了不同蛋白质后续命运的差异：前者在核糖体中合成后必须经过复杂的加工、后处理、转移，最后才成为有生物活性的蛋白质；而后者则无需如此复杂的后续程序，且大都能直接进入细胞基质行使其生物学功能。

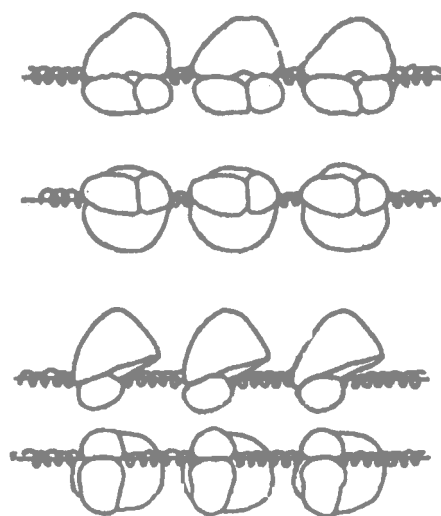


图 1-5 多聚核糖体的形态

小资料

核糖体在细胞中的分布

核糖体在体内的生物学功能也在很大程度上决定了它在细胞内的分布状态。细胞内蛋白质合成旺盛的区域，核糖体的数量往往也较多，而不同生理状态的细胞，其核糖体

的数目也相差甚大。处在指数生长期的细菌中，每个细胞内大约有数以万计的核糖体，其含量可达细胞干重的 40%；而培养的饥饿状态的细胞内，仅有几百个核糖体。

二、内质网

内质网是由封闭的膜系统及其围成的腔形成的互相沟通的网状结构，通常占细胞膜系统的一半左右，体积约占细胞总体积的 10% 以上。内质网可分为两种基本类型：粗面内质网和光面内质网。粗面内质网是因其膜表面分布着大量的核糖体而命名的，而光面内质网的表面则没有核糖体的结合，如图 1-6 所示。

内质网是细胞内除核酸外的一系列重要的生物大分子如蛋白质、脂类和糖类合成的基地，因而被喻为有机物生产的“车间”。

如前所述，细胞中的蛋白质的合成，都起始于细胞质基质之中的核糖体上。有些蛋白质刚刚开始合成不久便转移至内质网上，继续完成蛋白质的合成。在粗面内质网上，多肽链一边延伸一边穿过内质网膜进入内质网腔隙中，进而在内质网腔隙中进行复杂的化学修饰与加工及新生肽链的折叠与组装，然后再将这些蛋白质转入下一个细胞器——高尔基体中接受进一步后处理。其次，内质网还合成了构成细胞所需要的几乎全部的膜脂，其中最主要的是磷脂酰胆碱（卵磷脂）。膜脂在内质网上合成之后需要向其他膜结构上转运。这又有两种方式：一种是以出芽的方式转运到高尔基体、溶酶体和细胞质膜上；另一种方式是凭借一种水溶性的载体蛋白在膜之间转移膜脂。这种蛋白对膜脂具有专一的识别性，故很好地保证了不同种类膜脂的“各就其位”。

此外，内质网还具有一些其他的功能。如肝细胞中的光面内质网可以清除脂溶性的废物和代谢产生的有害物质，因而具有解毒功能。肌细胞中还含有特化的光面内质网成为肌质网，它是肌肉中 Ca^{2+} 的储存位点，当受到神经冲动刺激后， Ca^{2+} 释放出来，导致肌肉收缩。

除此之外，在不同类型的细胞中，内质网的数量、类型与形态差异很大，同一细胞的不同发育阶段甚至在不同生理状态下，内质网的结构与功能也会发生明显变化。在细胞周期的各个阶段，内质网的变化是极其复杂的，还要经历解体与重建的过程。因此，对内质网的研究应将其静态功能与动态变化结合起来考察，才能得到更清楚的认识。

需要指出的是，原核细胞并没有内质网，而是由细胞质膜代替行使某些类似的职能。

三、高尔基体

很长一段时间以来，人们对高尔基体是否存在一直存有争论。很多人认为它是由于

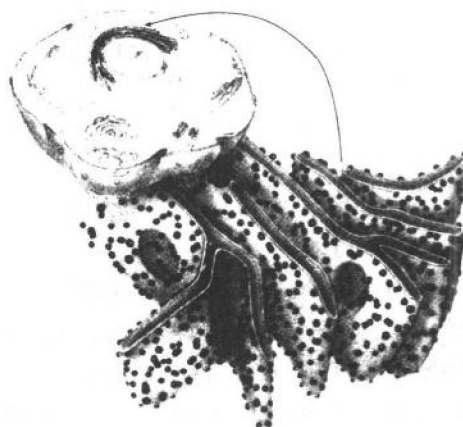


图 1-6 内质网结构模式图

固定和染色而产生的人工假象，直到 50 年代以后随着电子显微镜技术的应用和超薄切片技术的发展，才证实了高尔基体的存在。实际上，它不仅存在于动植物细胞中，而且也存在于真菌细胞中。

人们花费了近半个世纪的时间才确认高尔基体的存在，这不仅是由于当时主要的研究手段——光学显微镜的局限性，而且也反映了高尔基体自身的结构特征。现在我们知道，高尔基体是由大小不一、形态多变的囊泡体系组成的。其在不同的细胞中，甚至在细胞生长的不同阶段都有很大区别。这些扁平膜囊多呈弓形，也有的呈半球形或球形，均由光滑的膜围绕而成，即膜表面没有核糖体附着。膜囊周围又有大量的大小不等的囊泡结构，如图 1-7 所示。作为细胞内较独特的一种细胞器，高尔基体是有极性的，这不仅表现在它在细胞中往往有比较恒定的位置与方向，而且物质从高尔基体的一侧进入，从另一侧输出，二者决不会颠倒，这与它的生物学功能相适应。



图 1-7 高尔基体结构图

高尔基体的主要功能是将内质网合成的多种蛋白质进行加工、分类与包装，然后分门别类运送到细胞特定的部位或分泌到细胞外。内质网上合成的脂类一部分也要通过高尔基体向细胞质膜和溶酶体等部位运输。因此可以说，高尔基体是细胞内生物大分子运输的一个主要交通枢纽。图 1-8 显示了高尔基体把细胞合成的蛋白质运送到细胞其他

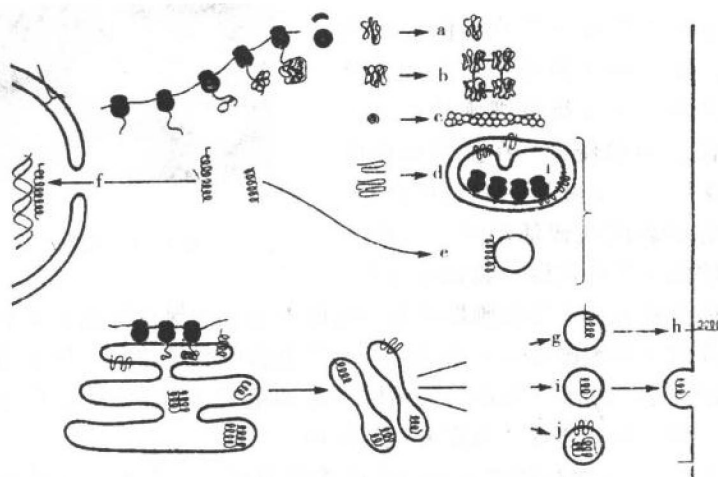


图 1-8 蛋白质的合成与转运

a~f 细胞质基质中合成的蛋白质：a. 单体蛋白；b. 寡聚体蛋白；c. 纤维蛋白；
d. 线粒体和叶绿体中的蛋白；e. 过氧化物酶体中的蛋白；f. 细胞核中的蛋白
g~j 经高尔基体分送的蛋白：g. 质膜蛋白；i. 分泌到细胞外的蛋白；j. 溶酶体蛋白

位置，让它们发挥功能。

由此可见，作为生物体重要组成成分和生命活动重要体现者的蛋白质分子，从开始合成多肽链到最后能正确行使其生物学功能，中间经历了一个十分复杂的过程，整个过程的完成经历了好几个地点：核糖体、内质网与高尔基体，它们共同组成了一条高效的蛋白质生产线。不过其精密性与专一性恐怕要令当今世界上哪怕是最先进最自动化的生产流水线都望尘莫及。这就是生命体的奥秘所在！

四、溶酶体

溶酶体是单层膜围绕、内含多种酸性水解酶类的囊泡状细胞器，它几乎存在于所有的动物细胞中，如图 1-9 所示。植物细胞中也有与溶酶体功能类似的细胞器——圆球体、糊粉粒及植物中央液泡，原核生物细胞中也存在类似溶酶体的结构。典型的动物细胞中约含有数百个溶酶体，但是在不同的细胞内溶酶体的数量与形态存在着很大差异，即使是在同一种细胞中，溶酶体的大小、形态也有很大差别，这主要是由于每个溶酶体处于其不同的生理功能阶段的缘故。

溶酶体呈球形，直径约 $0.2\mu\text{m} \sim 0.5\mu\text{m}$ ，外层由一厚约 7.5nm 的脂蛋白膜围绕，内容物均一，不含明显的颗粒状物质，其中含多种水解酶类，如蛋白酶、核酸酶等，其共同特征是都属酸性水解酶，即酶的最适 pH 值为 5 左右。正是这些酸性酶的存在，使得溶酶体能够清除、降解各种无用的生物大分子及入侵的病毒与细菌，从而维持细胞的正常代谢活动及防御微生物的侵染，在生物机体内扮演着“清道夫”与“杀手”的双重角色。

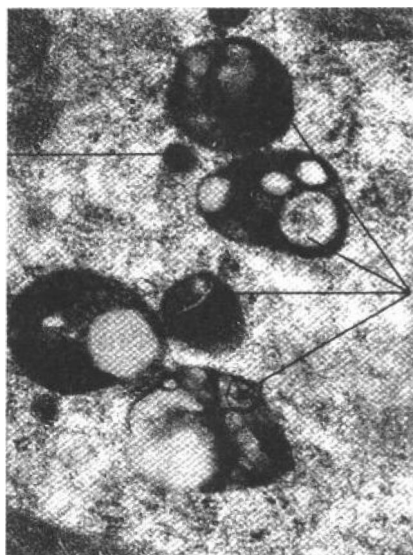


图 1-9 溶酶体的形态

在真核细胞的新陈代谢活动中，往往会有暂时不需要的酶或某些代谢产物需要清除；同时，细胞中的生物大分子及细胞器也有一定的寿命，为保证细胞正常的代谢活动，也必须不断地清除衰老的细胞器和生物大分子。肝细胞中线粒体的平均寿命约 10 天左右，成人红细胞仅能存活 120 天，人体每天清除的红细胞多达 10^{11} 个。所有这些任务都主要由溶酶体担负，即溶酶体起着“清道夫”的作用。

作为“杀手”，则主要是针对入侵的病毒或细菌而言。这些“入侵者”被识别吞噬后，在溶酶体的作用下将其杀死并进一步降解。除此之外，在两栖类发育过程中蝌蚪尾巴的退化、卵细胞受精等生理过程中都有溶酶体的参与。

五、细胞骨架

细胞中数以万计的细胞器，无论是核糖体、内质网、溶酶体，还是下面将要谈到的

线粒体和叶绿体，在低倍电子显微镜下观察，它们似乎都是无规则地漂浮在细胞基质中。

它们是否果真是随机排列的呢？此外，细胞内大分子的运输、细胞器的位移是否有着一定的“线路”呢？近年来细胞骨架的发现及其在细胞结构与生命活动中的全方位意义的揭示很好地回答了上述问题。

细胞骨架是由一系列特异的结构蛋白质构成的纤维网架体系。早期的观察研究中，人们都认为细胞基质是匀质无结构的，只是为多种细胞器的存在及各种生理活动提供一种相对稳定的内环境。但随着研究的深入，许多重要的生命现象如细胞器的位移及细胞形态的维持等都难以得到解释。于是在 1928 年，Klotzoff 最先提出了细胞骨架的原始概念，但在当时很长一段时间还只是一种推测，人们并未实际观察到细胞骨架，因为以往的电镜制样一般采用锇酸或高锰酸钾低温（0℃~4℃）固定细胞，骨架大多被破坏。直到 1963 年，戊二醛常温固定细胞的方法被采用后，人们才在细胞中发现微管，并逐渐认识到细胞骨架的客观存在。

细胞骨架的概念仍处于不断发展之中，根据目前的研究成果大致可分为胞质骨架和核骨架，实际上二者又是互相联系的。

1. 细胞质骨架

细胞质骨架主要是由微丝、微管与中间纤维构成的网络体系。微丝又称肌动蛋白纤维，是指真核细胞中由肌动蛋白组成，直径为 7nm 的骨架纤维。由于组成微丝的肌动蛋白单体具有极性，并且在体内可自动解聚和装配，装配时头尾相接，故微丝也具有极性。微丝中除肌动蛋白纤维外，还包括许多微丝结合蛋白。细胞中的微丝可以含有不同的微丝结合蛋白，它们共同形成独特的结构或执行特定的功能，如肌肉收缩即由肌动蛋白丝与其结合蛋白肌球蛋白丝的相对滑动所致；有丝分裂末期，两个即将分裂的子细胞之间产生的胞质分裂环，也是依赖于肌动蛋白与肌球蛋白的相对滑动得以完成细胞功能的。

此外，近年来发现微丝骨架网络系统还与细胞的信号传递有关，有些微丝结合蛋白如纽蛋白等，是蛋白激酶及癌基因产物的作用底物；多聚核糖体及蛋白合成与微丝的关系亦开始受到关注，这方面的研究仍处于不断进展之中。

微管是由微管蛋白二聚体组装成的长管状细胞器结构，其平均外径为 24nm，内径 15nm，能通过其亚单位的组装与去组装改变其长度，并能与其他蛋白质共同组装成纺锤体、基粒、中心粒、鞭毛、纤毛、神经管等结构。微管的主要功能是对细胞结构起支架作用，并参与了胞内生物大分子与颗粒结构的运输过程。如果我们用特异性药物秋水仙素处理细胞破坏微管，将看到细胞会变圆，这说明微管对维持细胞的不对称形状具有重要作用。

我们已经知道，真核细胞内部是高度区域化的体系，细胞中物质的合成部位与功能部位往往是不同的，如前面谈到的膜蛋白，它们合成于粗面内质网，而最终定位于细胞膜，这中间就必须经历细胞内的运输过程，而微管则在这种胞内运输中扮演了“轨道”的角色，具有重要的生理作用。

中间纤维的成分比较复杂，可分为多种类型，直径约为 10nm。中间纤维的蛋白质