

### 第三章

# 细胞——生命的基本单位

# 3

## 第一节 细胞的基本概念

- 一、细胞学说
- 二、细胞的形态
- 三、原核细胞与真核细胞

## 第二节 真核细胞的结构与功能

- 一、细胞膜和细胞壁
- 二、细胞核
- 三、内膜系统
- 四、其他细胞器

## 第三节 生物膜

- 一、膜的结构
- 二、膜蛋白
- 三、膜的“流动镶嵌模型”
- 四、物质的跨膜运输
- 五、生物膜的其他功能和动态变化

## 第四节 细胞分裂与细胞周期

- 一、细胞分裂的作用
- 二、染色体的结构
- 三、细胞周期与有丝分裂
- 四、细胞周期的控制机制
- 五、配子形成与减数分裂

## 第五节 细胞学研究的一般方法

- 一、显微镜与细胞形态结构观察
- 二、细胞组分与结构的分离
- 三、细胞组分的分析与定位技术

细胞是生命的基本单位，是生长、发育、繁殖与遗传的基础。细胞形成是完整生命起源的标志和生物进化的起点。

地球上的生物具有多样性，各种各样的生物都具有一个共同点，即所有的生物都是由细胞及其产物组成的。

300 多年前，荷兰人 Antonie van Leeuwenhoek 制造了世界上最早的显微镜 (microscope)，他也成为世界上最早看到细菌等微生物的人。后来，英国皇家科学学会的 Robert Hooke 用 Leeuwenhoek 发明制作的显微镜观察了一小片软木，发现软木是由许多蜂窝状的小格子组成的，Hooke 将这些蜂窝状的小格子定名为“细胞”。后来，细胞是组成生物体的基本单位逐步成为科学家们的共识。

## 第一节 细胞的基本概念

### 一、细胞学说

1838 年，德国植物学家 Matthias Schleiden 提出，所有的植物体都由细胞构成。1839 年，德国动物学家 Theodor Schwann 也描述了细胞是所有生物的基本单元。1858 年 Rudolf Virchow 总结了利用显微镜观察细胞的成果。他提出，新的细胞是已存在的细胞经过分裂而形成的，即“细胞来自细胞”，细胞不可能由非生命的物质自

发地产生。至此，细胞学说被进一步完善了。

**概括细胞学说 (cell theory)**，可以归纳为以下 3 点：

1. 所有生物都由细胞和细胞的产物组成；
2. 新的细胞必须经过已存在细胞的分裂而产生；
3. 每一个细胞可以是独立的生命单位，许多细胞又可以共同形成生物体或组织。

细胞学说的上述 3 个要点仍然是现代细胞基本概念的主要内容。就好像原子是化学的基础一样，细胞是生物学的基础。

细胞是生命活动的基本单位，除病毒外，一切生物都是由细胞构成的。从生命的层次上看，细胞是具有完整生命的最简单的物质集合形式。自然界存在着各种各样的单细胞生物，如细菌、单细胞藻类、单细胞原生动物等。许多动物和植物是多细胞的复杂有机体，在这些多细胞的生物中，各种分化的细胞密切合作，共同完成一系列复杂的生命活动 (图 3-1)。大肠杆菌 (*Escherichia coli*)、衣藻 (*Chlamydomonas*)、眼虫 (*Euglena*) 等都是单细胞生物，这样的细胞既具有营养功能，又具有繁殖的功能。通常，多细胞生物的细胞数与生物体的大小成

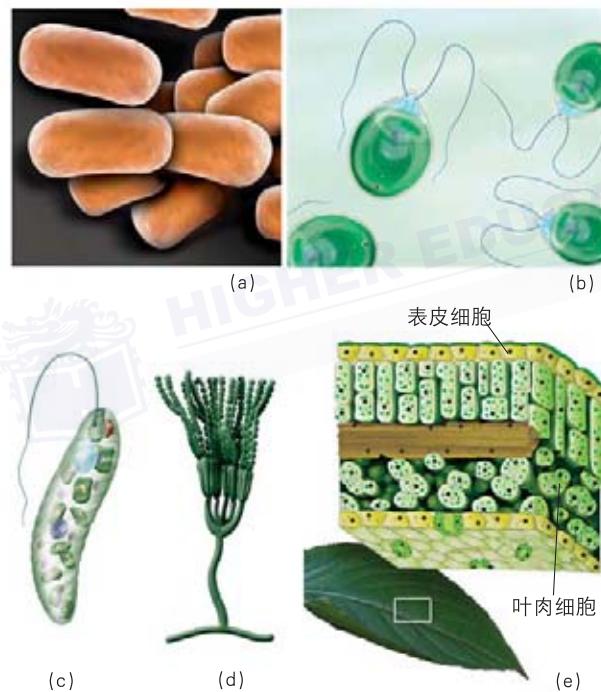


图 3-1 各类生物都由细胞组成 大肠杆菌是原核细胞类生物 (a)，衣藻是藻类生物 (b)，眼虫是原生动物 (c)，它们都是单细胞生物，即一个细胞便是一个完整的生命个体，单个细胞个体既具有营养生长的功能，又有繁殖后代的功能。青霉菌属多细胞真菌 (d)，由菌丝体细胞组成，繁殖时，形成分生孢子 (细胞)。一般植物和动物都是由多细胞组成的复杂生命个体，例如杨树的叶片 (e) 含有表皮细胞、叶肉细胞等；鸟的各类器官组织都是由各种细胞组成的 (f)。



正比,例如,植物的生长总是伴随着细胞数目的增多。对于多细胞生物而言,不同的细胞或细胞群往往执行不同的功能,有的专行营养(nutrition)功能(如植物的叶片),有的专行繁殖功能(如植物的花)。生物体结构越复杂,细胞的分工就越细。细胞在形态、结构和功能上的特化过程称为细胞的**分化**。一些来源和结构相同、行使一定功能的细胞群称为**组织**。

细胞是独立有序、能够进行代谢自我调控的结构与功能体系,每一个细胞都具有一整套完备的装置以满足自身生命代谢的需要。即使在多细胞的生物体中,各种组织也都是以细胞为基本单位来执行特定的功能。细胞作为一个开放系统,不断地与环境交换着物质、能量和信息。

不同组织细胞之间存在着广泛的联系和通讯联络,表现出分工合作的相互关系,各种精细的分工和巧妙的配合使复杂的多细胞生物的各种代谢活动有序地进行。例如,当您阅读本书时,肌细胞(muscle cell)的收缩运动使您的眼球得以转动。当您决定翻过一页时,您大脑作出的决定将通过神经(nerve)细胞传递给您手臂的肌细胞(图3-2)。因此,生物体的每一种运动基本上都可以在细胞水平上发生或最终体现出来。

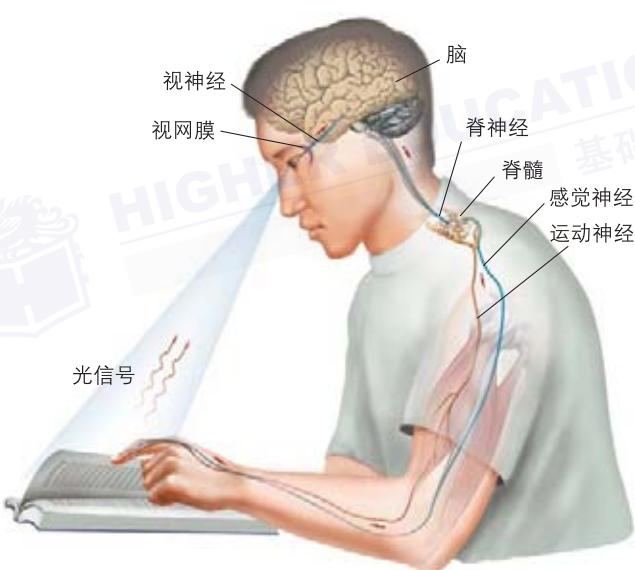
细胞是生物体生长发育的基础。在多细胞生物体中,尽管数目众多的各种细胞形态和功能各不相同,但它们都是由同一个受精卵分裂和分化而来的。生物体的生长发育部分可以通过细胞体积的增长来实现,但是细胞体积不可能无限地增加,因此多细胞生物的生长主要是通过细胞分裂、增加细胞的数量并伴随细胞的分化来实现。

细胞还是生物繁殖和遗传的基础,因为生物的繁殖与遗传离不开细胞分裂(division)。生物的无性繁殖依赖于细胞的直接分裂,而有性繁殖形成雌雄配子和受精(fertilization)则涉及到细胞分裂与形成合子(zygote)的过程。各种各样的细胞不管其多么简单或多么复杂,都包含全套的遗传信息。植物的性细胞和体细胞在合适的操作和培养条件下可诱导发育成完整的个体;利用体细胞实现绵羊“多莉”的克隆证明,动物的性细胞和体细胞也可实现类似于植物那样的操作。因此,从复杂生物体中分离出来的单个独立细胞具有遗传的全能性。例如,分离胡萝卜根的细胞(组织),在特定条件下进行培养,一些已经完成分化的根细胞又恢复了再分化的能力,即经过去**分化**或**脱分化**(dedifferentiation),形成了愈伤组织,后者又再分化形成胚状体并发育成为新的胡萝卜植物个体(图3-3)。另外,生命的起源(origin)还以细胞的形成成为完整生命出现的标志,细胞的形成又是生物进化的起点。

早期的细胞学说是生物学的基石,由此发展起来的现代细胞学概念是生命科学最基本的内容。

## 二、细胞的形态

细胞的形状多种多样,大小也各不相同(图3-4)。细胞的形状和大小与它们行使的功能密切相关。例如,变形虫(amoeba)细胞运动时可以改变自身的形状。白细胞(white blood cell,或leukocyte)的形状也可以变化。精子(sperm)细胞具有细长的尾,便于在液体中游动。支原体(mycoplast)是最小最简单的细胞,直径只有100~200 nm。鸟类的卵细胞最大,鸡蛋的蛋黄就是一个卵细胞,其中存积大量的营养物卵黄,可以满足早期胚胎发育的需要。一些植物纤维(fibre)细胞可长达10 cm,人体有的神经元可长达1 m。大多数细胞一般都很小,直径在1~100 μm范围,只有通过显微镜才能看到它们。为什么大多数细胞都非常小呢?考察这些细胞为了生存必须做些什么,就不难回答这一问题。作为一个活的细胞,



**图3-2 大脑做出的决定通过神经细胞传递给手臂的肌肉细胞** 人脑由1 000多亿个神经元和大量的支持细胞所组成,神经元是专门传递信号的特化细胞,人体的肌肉由数量众多的肌细胞组成,肌肉中有许多血管和神经分布。在神经系统的支配下,手臂的骨骼肌收缩或舒展牵动骨骼产生手臂运动。



图3-3 从植物体中分离出的单个细胞可以发育成一个完整的植株 用胡萝卜做实验的结果证明,从复杂生物体中分离出来的单个独立细胞具有遗传的全能性。

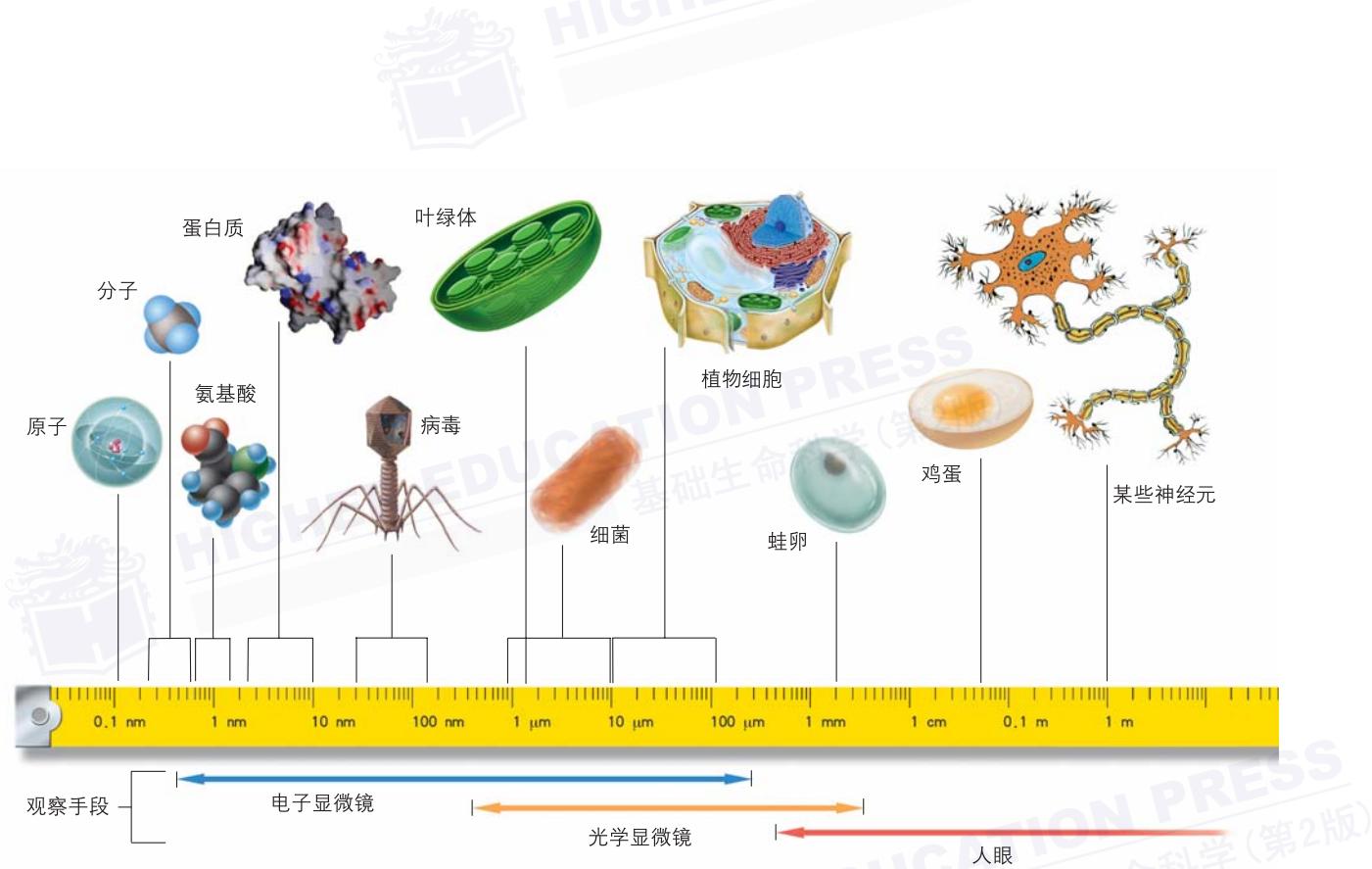


图3-4 形状与大小各异的细胞及组分 各类细胞的结构、功能和所处的环境不同,在形状上便产生了千差万别的变化,有圆形、椭圆形、柱形、方形、多角形、扁形、菱形,甚至不定形等等。单细胞生物,往往是单个细胞独立生活,即便是成群体存在,它们彼此的关系也不密切,所以每种单细胞生物往往有自己的固定形状和大小。多细胞生物的细胞形状和大小则与其所在部位和功能密切相关。

它必须通过其细胞膜从外部不断地获得能量和物质；细胞从其外部获得的各种物质通过细胞内的代谢反应，转化成其他的形式，同时产生的副产品必须再通过细胞膜排出到细胞外；在多细胞生物中，一些细胞代谢物还需要输送给其他的细胞。细胞的体积越小，其表面积与体积比相对就越大，越有利于代谢物质进出细胞，加速细胞代谢反应的进行，促进物质在细胞间或细胞内外的传递或运输。因此，就相同体积来说，较小的细胞和相对多的细胞数具有相对较大的细胞表面积，有利于接受外界信息以及与外界进行物质交换（图3-5）。

### 三、原核细胞与真核细胞

按照结构的复杂程度及进化顺序，全部细胞可归并为两类，一类是**原核细胞**，另一类是**真核细胞**。在真核细胞中，按照细胞的营养类型，即自养（autotrophy）与异养（heterotrophy），还可将大部分真核细胞分为植物细胞（plant cell）和动物细胞（animal cell）。真菌（fungi）类细胞也是真核细胞，它们既有植物细胞的某些特征，如有细胞壁（cell wall），又行异养生长。

原核细胞缺乏真正的细胞核，通常比真核细胞小。原核生物一般是单细胞的生物体，在五界分类系统（five kingdoms）中归属于原核生物界，主要包括细菌和蓝藻（cyanobacteria，又称为蓝藻（blue-green algae）]等。在原核细胞中，遗传物质DNA通常分布于一定的区域，该区域称为核区或拟核，没有核膜包被。原核细胞的遗传信息量较少，内部结构较简单，除了没有细胞核外，也

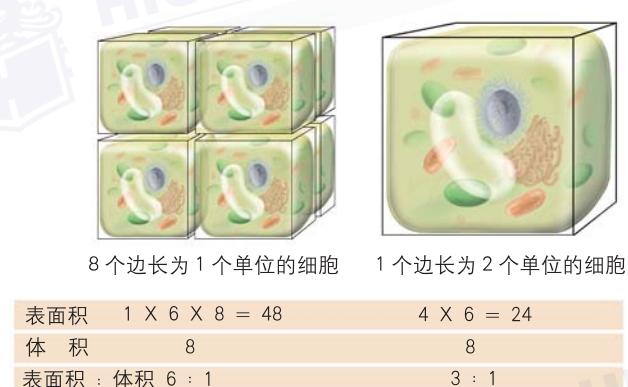


图3-5 大小不等细胞的几何特性比较 8个边长为1个单位的正方体细胞与一个边长为2个单位的正方体细胞具有相同的体积，但它们的表面积却相差1倍，说明较小的细胞和相对多的细胞数具有相对较大的细胞表面积。

没有以膜为基础的具特定结构与功能的细胞器。原核细胞外层是双层脂类构成的**质膜**（plasma membrane），质膜内的所有细胞内容物称为**原生质**。在一些原核细胞中，质膜可以向内折叠延伸形成复杂的膜片层，细胞内的许多能量转化反应就发生在这些膜片层上。有些原核细胞如蓝细菌和细菌还具有紧贴质膜外的细胞壁。原核细胞的细胞壁主要化学成分是肽聚糖（peptidoglycan），区别于以纤维素为主的植物细胞壁。原核细胞的细胞壁具有保持细胞形状的作用及保护细胞的功能。原核细胞也是地球上起源最早、细胞结构最简单的生命形式。图3-6为细菌的透射电子显微镜照片及模式图，代表了典型原核细胞的基本结构。

除了原核生物界外，其他各界生物的细胞都是真核细胞。顾名思义，真核细胞具有真正的细胞核。真核细胞的细胞膜内是透明、黏稠、可流动的细胞质基质，其中具有许多由膜包被形成的具有独立特定功能的**细胞器**，它们主要包括：细胞核、线粒体（mitochondrion）、质体（plastid）、内质网（endoplasmic reticulum, ER）、高尔基体（Golgi apparatus）、溶酶体（lysosome）、微体（microbody）、液泡（vacuole）。此外，还有核糖体（ribosome）及细胞骨架组

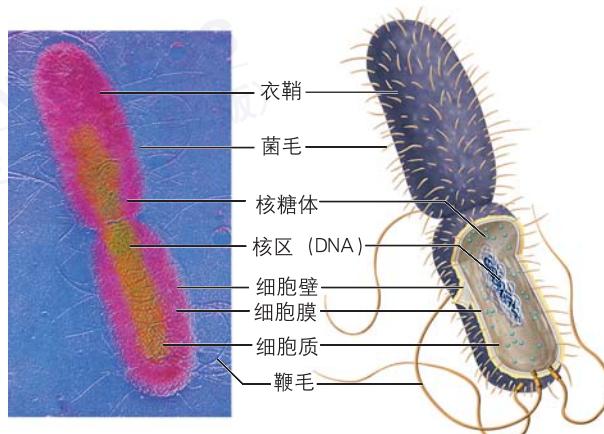
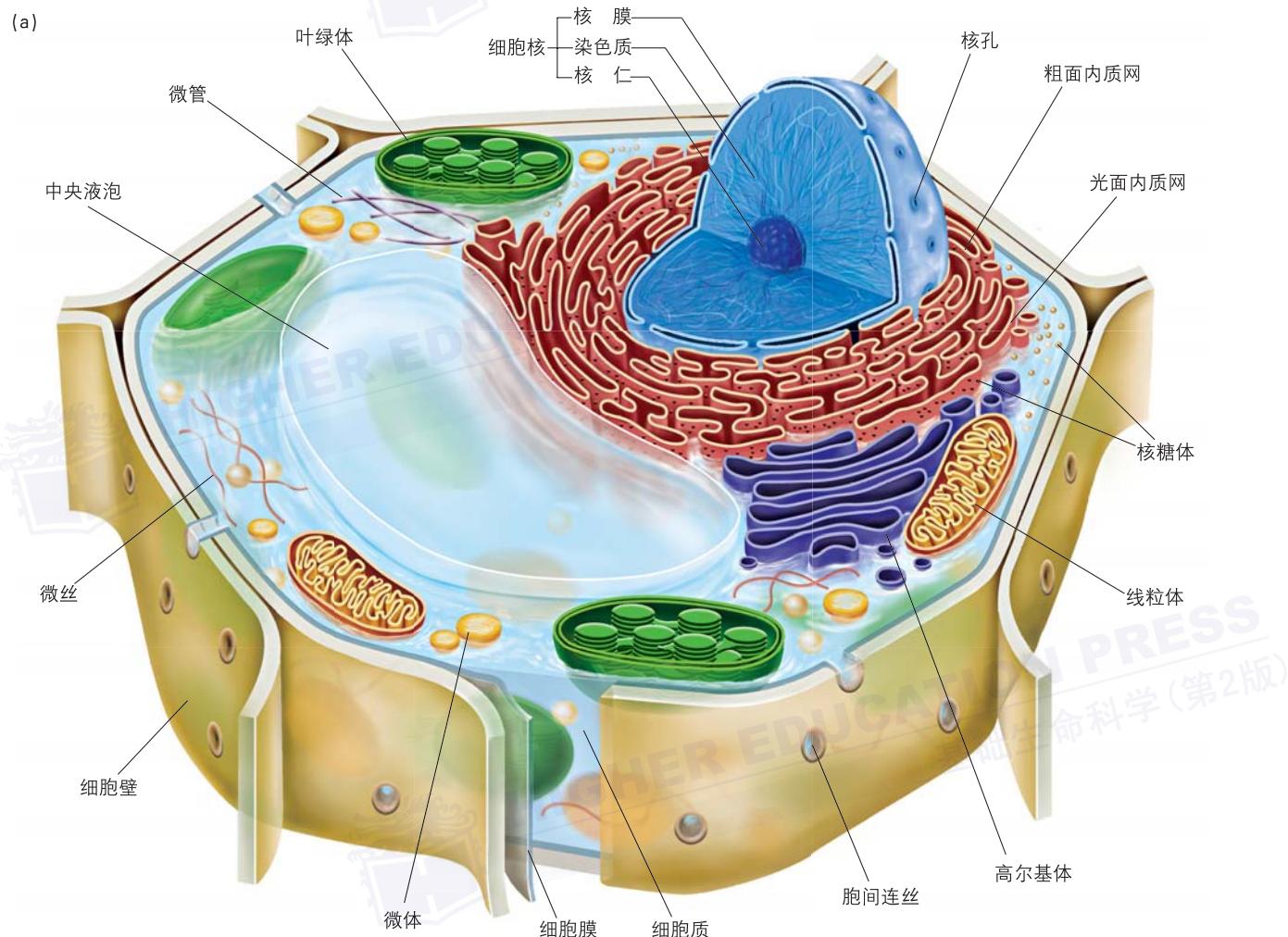


图3-6 细菌的透射电子显微镜照片（左）及模式图（右） 大多数原核细胞体积比较小，平均直径只有 $1\sim10\mu\text{m}$ 。细菌的核区中含有盘绕的细丝，这些细丝是不结合蛋白质的裸露的DNA。某些细菌细胞壁外包裹的一层胶状结构，统称衣鞘或荚膜，其化学组成多是多糖类，含少量蛋白质，常呈黏稠状。鞭毛是一些细菌在体表长出的弯曲的长丝状物，可帮助细胞运动。一般球菌无鞭毛，杆菌多有一至数十根鞭毛，弧菌、螺旋菌一般皆有鞭毛。菌毛是革兰氏阴性菌体表的一种纤细、中空、数量多的蛋白质附属物，具有使菌体细胞粘连在宿主各器官表面的功能。左图中的色彩是计算机软件处理的结果，而非原初电子显微照片的颜色。

表 3-1 原核细胞与真核细胞的主要区别

原核细胞		真核细胞
代表生物	细菌、蓝细菌	原生生物、植物、动物和真菌
细胞大小	1~10 μm	3~100 μm
细胞核	没有真正的细胞核	有核膜包被的细胞核
细胞膜	有	有
细胞器	没有线粒体、叶绿体、内质网、高尔基体等细胞器	有线粒体、叶绿体、内质网、溶酶体等细胞器
细胞壁	多数有肽聚糖构成的细胞壁	植物细胞和真菌细胞有细胞壁，动物细胞无细胞壁
核糖体	70 S (由 50 S 和 30 S 两个亚基组成)	80 S (由 60 S 和 40 S 两个亚基组成)
染色体	仅有一条裸露双链 DNA	有两条以上的染色体，DNA 与蛋白质结合
DNA	环状，存在于细胞质中	线状，存在于细胞核中
核外 DNA	有的细胞有质粒	有线粒体 DNA 和叶绿体 DNA
RNA 与蛋白 质合成	RNA 没有内含子，DNA 转录为 RNA 与蛋白质的合成 (翻译)都在细胞质中进行	RNA 有内含子和外显子，DNA 转录为 RNA 在细胞核 中进行，蛋白质的合成(翻译)在细胞质中进行
细胞质	无细胞骨架	有细胞骨架
细胞分裂	二分裂，无有丝分裂	有丝分裂和减数分裂
细胞组织	主要是单细胞生物体，不形成细胞组织	大多数是多细胞生物体并形成细胞组织



分，细胞骨架组分包括微管(microtubule)、微丝(microfilament)等。有的细胞表面还有细胞膜的特化结构如鞭毛或纤毛。这些以膜为基础分化的细胞器和骨架结构使得真核细胞比原核细胞复杂许多，导致了真核细胞功能的多样性。

真核细胞种类繁多，一些单细胞原生生物、多细胞的植物与动物，以及特殊的真菌类等都含有各种真核细胞。**表3-1**比较了原核细胞与真核细胞的一些主要区别。

虽然植物细胞和动物细胞都属于真核细胞，但它们在细胞水平上仍然有明显的差异。**植物细胞与动物细胞**

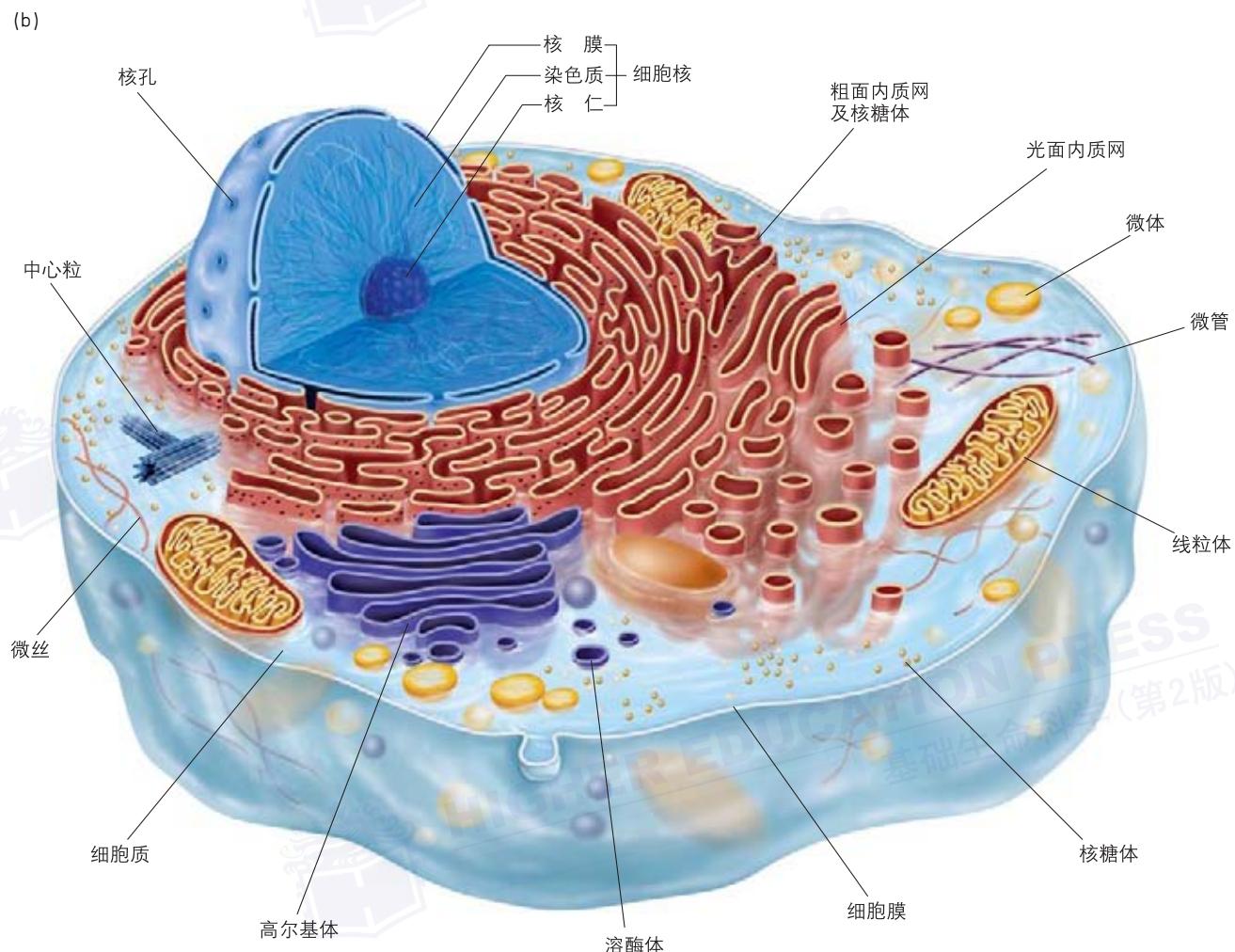
(图3-7)最主要的差别可归纳为：

1. 植物细胞的质膜被较坚硬的细胞壁所包围，细胞壁主要起保持细胞形状和位置的作用，其主要化学成分是纤维素。动物细胞没有细胞壁。

2. 植物细胞含有质体，质体具有双层膜结构，是植物细胞生产和贮存食物分子的场所。最常见的质体是叶绿体，它是专门进行光合作用生产食物分子(葡萄糖)的细胞器。动物细胞不含有质体。

3. 大多数植物细胞都含有一个或几个液泡，液泡中充满了液体。液泡的主要作用是转运和贮存养分、水分

**图3-7 植物细胞与动物细胞示意图** (a) 植物细胞属真核细胞，它最主要的特点是细胞内有膜结构把细胞区分成了许多功能区。明显的含有由膜包被的细胞核，此外，还有由膜围成的细胞器，如线粒体、叶绿体、内质网、高尔基体等。细胞内分区是细胞进化的特征。分区使细胞的代谢效率较原核细胞大为提高。(b) 动物细胞与植物细胞的主要区别在于：(1)无细胞壁；(2)无质体；(3)无大的中央液泡；(4)无乙酰胺循环环、胞间连丝、细胞板，但有溶酶体、中心体、收缩环等。需要说明的是，图中各细胞器的位置、大小及相对比例随不同生物或细胞生长的不同阶段而发生变化。



和代谢副产物或代谢废物，即具有仓库或中转站的作用。动物细胞一般没有大的中央液泡。

4. 植物细胞中含有动物细胞所没有的乙醛酸循环体 (glooxysome)、胞间连丝 (plasmodesmus)、细胞分裂时的细胞板 (cell plate) 等等；而动物细胞则含有植物细胞所没有的溶酶体、中心体 (centriole)、细胞分裂时的收缩环等等。

无论是真核细胞还是原核细胞、动物细胞还是植物细胞，它们都具有细胞质膜、DNA 和 RNA、核糖体等等，各种细胞都通过二分裂 (binary fission) 的方式产生新细胞，使生命得以延续。

## 第二节 真核细胞的结构与功能

图 3-7 显示，真核细胞（包括植物细胞与动物细胞）比原核细胞复杂得多，让我们来进一步认识真核细胞内部的具体结构和功能。

### 一、细胞膜和细胞壁

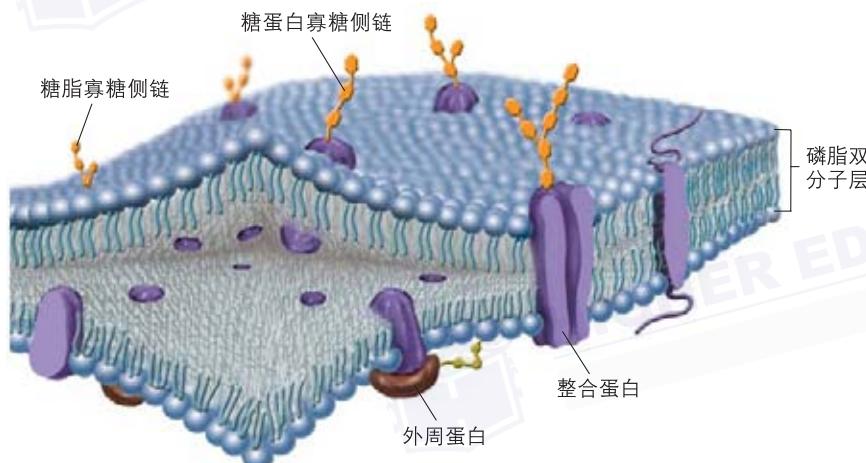
细胞膜又称**质膜**，厚度一般为 7~8 nm，是脂质双分子层和蛋白质构成的界膜（图 3-8），任何物质出入细胞必须要通过细胞膜。在细胞膜上有一些作为特殊分子或离子进出细胞的载体蛋白和通道蛋白，因此细胞膜具有选择透性或半透性，可有选择地让物质通过。细胞膜还有一些起识别和接收信息作用的蛋白质，这些蛋白质称为膜受体 (receptor)，如激素 (hormone) 的受体、与抗原结合的受体或其他特殊信息分子的受体等等。这些受体接受外界信息后可诱导细胞内发生相应的变化或反

应。另外，细胞膜上还有一些与其他细胞或大分子相互识别的标志蛋白等等。细胞膜内是透明黏稠可流动的细胞质基质。真核细胞除了具有细胞表面膜外，细胞质中还有许多由膜分隔成的各种细胞器，这些细胞器的膜结构与质膜相似，但功能有所不同，这些膜称为**内膜** (internal membrane)，或胞质膜 (cytoplasmic membrane)。内膜包括细胞核膜、内质网膜、高尔基体膜等。

细胞膜属于生物膜，生物膜的结构与功能是现代生命科学最重要的研究领域之一，在本章第三节将专门讨论生物膜的问题。

植物细胞没有骨骼或相应的骨架结构，但却有相当强度的**细胞壁**，维持着植物细胞的形态。细胞壁保护细胞免遭渗透及机械损伤，还保护植物免受微生物，特别是真菌和细菌的侵染。细胞壁控制着原生质体的大小，也防止原生质体过度吸水引起质膜破裂，因此具有支持和保护植物细胞的功能。研究发现，细胞壁在物质吸收、转运和接收化学信号、抵御病原菌的侵害等方面也有重要作用。植物细胞膜外的细胞壁，厚度在 0.1 μm 至几 μm 之间，一般比细胞膜厚很多（图 3-9）。

植物细胞壁中最主要成分是纤维素。由葡萄糖缩合组成的纤维素构成了细胞壁的结构单位——微纤丝 (microfibre)，微纤丝相互交织成网状，形成了细胞壁的基本构架。纤维素的网络结构中还交联着果胶、半纤维素和蛋白质等等。植物保护组织的细胞壁中还有木质素 (lignin)、角质 (cutin)、栓质 (suberin)、蜡质 (wax) 等多糖或脂类物质。**半纤维素** (hemicellulose) 是由几种不同类型的单糖构成的异质多聚体，**果胶** (pectin) 是由半乳糖醛酸和它的衍生物组成的多聚体。果胶在细胞



**图3-8 质膜** 质膜是指包围在细胞表面的一层极薄的膜，主要由膜脂和膜蛋白所组成。质膜的基本作用是维护细胞内微环境的相对稳定，并参与同外界环境进行物质交换、能量和信息传递。

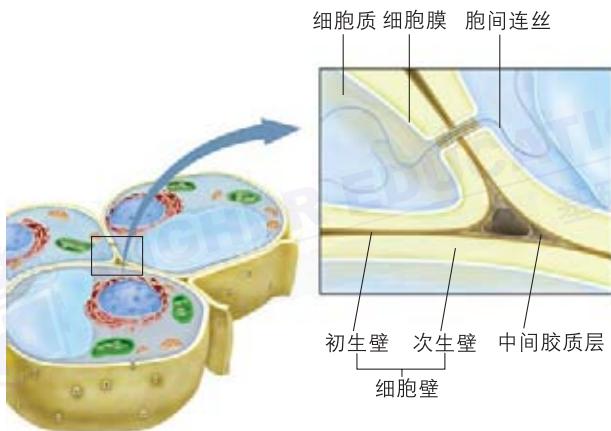


图3-9 细胞壁 植物细胞壁中最主要的成分是纤维素, 主要具有支持和保护植物细胞的功能。

壁中的作用主要是连接相邻细胞壁, 并且形成细胞外基质, 将纤维素包埋在水合胶中。木质素是由聚合的芳香醇构成的一类物质, 主要位于纤维素之间, 它的作用是抵抗压力。糖蛋白(glycoprotein)也是植物细胞壁中的重要成分之一, 总量占10%。最重要的一种糖蛋白叫伸展蛋白(extensin), 这种蛋白同其他的相关蛋白一起, 与纤维素等形成交叉网络。

## 二、细胞核

**细胞核**含有控制细胞生命活动的最主要的遗传物质(有些基因位于线粒体和叶绿体中), 是细胞中的信息中心, 也是真核细胞最显著和最重要的**细胞器**。细胞核的直径为5 μm左右, 由核膜将其内含物与细胞质分隔开来(图3-10)。一般情况下, 一个细胞内有一个细胞核。但也有例外, 绿藻中的无隔藻、蕨藻有几个至几十个细胞核。动物的肝细胞、骨髓细胞也有多核的情况。

细胞核包括核膜(nuclear envelope)、核纤层(nuclear lamina)、核基质(nuclear plasma)、染色质和核仁(nucleolus)等部分。核膜又称核被膜, 包括内、外核膜, 因此是包在核外的双层膜, 两层膜之间间隔为20~40 nm。核纤层是核膜下方的正交纤维网络, 对核膜具有支持作用。核膜上还嵌有核孔(nuclear pore)复合物, 它由核孔与周缘的环状结构组成。另外外核膜可延伸与细胞质中的内质网相连。一些蛋白质和RNA分子可通过核孔进入或输出细胞核, 核孔的直径约为100 nm。在细胞核中, 染色质是细胞核中由DNA和蛋白质组成并可被苏木精等染料染色的物质, 染色质DNA含有大量的基因, 是生命的

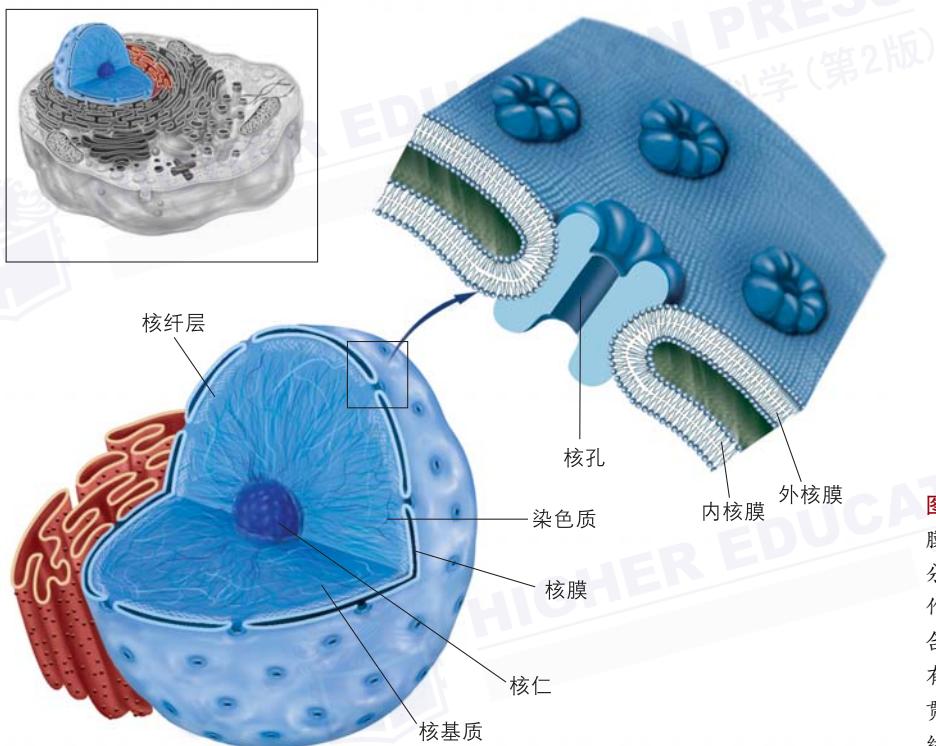


图3-10 细胞核示意图 细胞核包括核膜、核纤层、核基质、染色质和核仁等部分。纤维网络状核纤层具有支持核膜的作用。核孔是由于内外两层膜的局部融合所形成的, 在电镜下可以显示其复杂、有规律性的结构。在核孔的周缘有一层贯穿核内外膜的环状结构, 核孔与环状结构统称为核孔复合物。

遗传物质，因此细胞核是细胞生命活动的控制中心。在细胞准备分裂时，线性缠绕的染色质聚缩成在显微镜下可辨认的染色体(chromosome)。每一种真核生物的细胞中都有特定数目的染色体。例如，人的体细胞中共有23对即46条染色体。核仁是细胞核中的纤维和颗粒状结构，富含蛋白质和RNA。核仁是核糖体亚单位发生的场所，这些核糖体亚单位可通过核孔进入细胞质后再装配成完整的核糖体。核糖体是蛋白质合成的场所。染色质和核仁都没有膜包被，存在于液态的核基质中。

在细胞核中，遗传信息由DNA转录(transcription)到mRNA，再在细胞质中翻译(translation)成为蛋白质的多肽结构。细胞核与细胞质中遗传信息的转录和翻译将在第五章中详细介绍。

### 三、内膜系统

真核细胞细胞质内遍布着动态的内膜系统(endomembrane system)，它们是一些由膜包被的细胞器或片层结构，包括内质网、高尔基体、溶酶体和分泌泡等。这些膜相结构在发生和功能上相互有密切的联系。内膜系统为细胞内的分子提供了传递的通道，为一些脂类和蛋白质合成提供场所。

**内质网**是细胞质中以脂质双分子层为基础形成的囊状、泡状和管状结构(图3-11)。在细胞中，一定时期它们可能是连续的小管小囊系统，在另一时期又可能是不连续的膜片层，反映内质网对细胞的生理变化相当敏感。内质网与核膜、高尔基体和溶酶体等在发生和功能方面相互联系，构成了细胞质的内膜系统。根据内质网上是否具有核糖体，可区分出光面内质网(smooth ER)和粗面内质网(rough ER)。光面内质网通常为小囊和分支管状，无核糖体附着，是脂类合成和代谢的重要场所，它还可将内质网上合成的蛋白质和脂类转运到高尔基体。粗面内质网膜上附有颗粒状的核糖体，通常为平行排列的扁平囊状。核糖体是细胞合成蛋白质的场所，因此粗面内质网是核糖体与内质网共同组成的复合机能结构，并可与核膜相连，在蛋白质的合成与运输方面起重要的协同作用。内质网的作用除了参与蛋白质合成与转运外，还与脂类代谢、糖类代谢、解毒作用等密切相关。

**高尔基体**是一些聚集的扁的小囊和小泡(图3-12)，

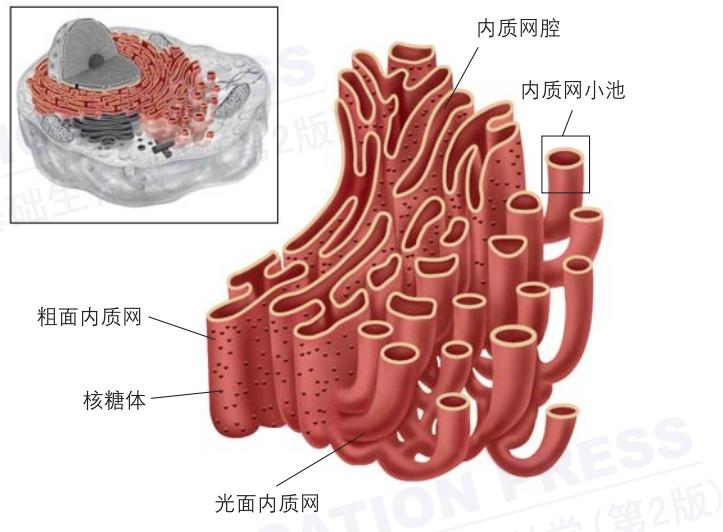


图3-11 内质网 内质网是由膜结构连接而成的网状物，广泛分布在细胞质的基质内，它增大了细胞内的膜面积。内质网分为粗面和光面两种类型。粗面内质网(又称糙面内质网)膜的表面富有颗粒状的核糖体，参与蛋白质的合成与运输。光面内质网(又称滑面内质网)膜的外表面光滑，没有核糖体附着，它的功能复杂，与脂类、脂蛋白、糖原和激素的合成与分泌有关。

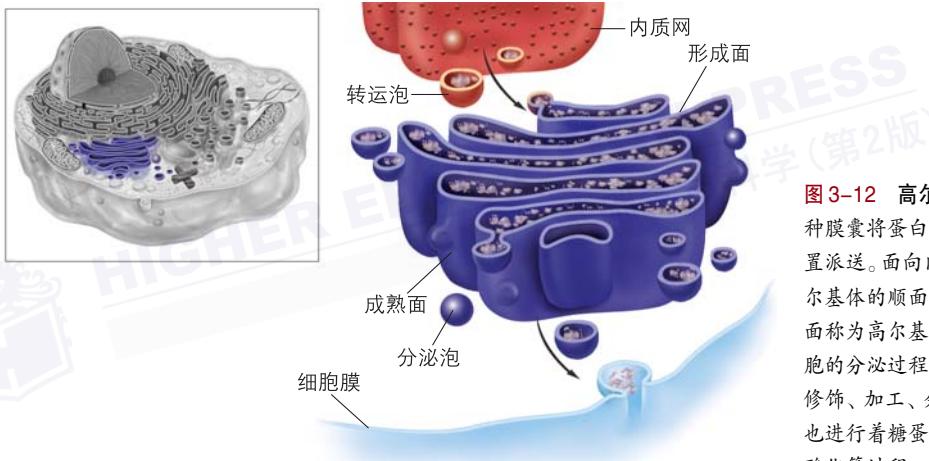
它是内质网合成产物和细胞分泌物的加工和包装场所，最后形成分泌泡将分泌物排出细胞外。这一过程涉及到，部分膜囊结构从内质网上脱离后，形成转运泡，它们并入高尔基体的形成面(又称顺面)，即面向内质网的一面；高尔基体面向细胞膜的一面称为成熟面(又称反面)，它又可以不断向细胞膜产生和派送分泌泡或转运泡。高尔基体本身还可合成一些生物大分子如多糖等。在植物细胞中，高尔基体还与植物分裂时新细胞膜和新细胞壁的形成有关。

**溶酶体**是动物细胞内行使消化功能的一种细胞器，为单层膜小泡，大小为0.2~0.8 μm。溶酶体由高尔基体断裂而产生，内含多种酸性水解酶(hydrolase)，可催化蛋白质、核酸、脂类、多糖等生物大分子分解，消化细胞碎渣和从外界吞入的颗粒。溶酶体对细胞营养、免疫防御、清除有害物质、应激等具有重要的作用。

### 四、其他细胞器

细胞内与能量转换和代谢相关的细胞器主要包括线粒体和叶绿体。

**线粒体**在几乎所有真核细胞内都有发现，少数情况下一个细胞仅有一个线粒体，多数情况一个细胞有几十、几百甚至上千个线粒体。细胞中线粒体的数目与其生物



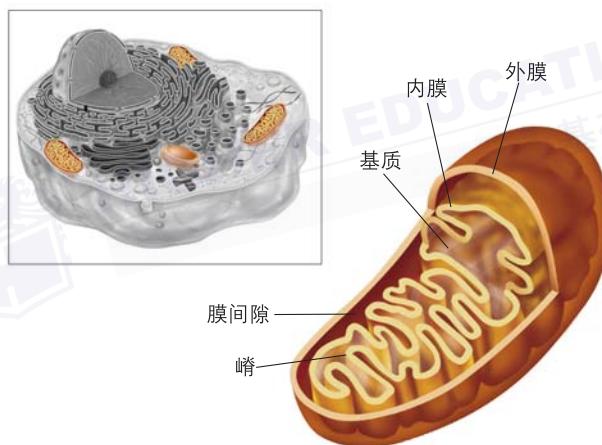
**图 3-12 高尔基体** 高尔基体由扁平的膜囊组成，这种膜囊将蛋白和脂质集中起来，向真核细胞中的特殊位置派送。面向内质网，接受内质网转运泡的一面称为高尔基体的顺面或形成面，面向细胞膜并释放分泌泡的一面称为高尔基体的反面或成熟面。高尔基体不仅参加细胞的分泌过程，而且对分泌的糖蛋白和其他糖蛋白具有修饰、加工、分类、包装共转运的作用。在高尔基体内也进行着糖蛋白的合成、多糖的合成以及氨基多糖的硫酸化等过程。

代谢活性正相关。线粒体的长度为 1~10 μm，在细胞中不断移动并不时改变着自身形状。线粒体是由内膜和外膜包裹的囊状结构（图 3-13），在其磷脂双分子层上还有一些特殊的蛋白质。囊内是液态的基质(matrix)，这些液态基质中含有催化柠檬酸循环(citric acid cycle)的多种酶。线粒体外膜平整，内膜向内折入形成一些嵴(cristae)，增加了内膜的表面积，从而增加了内膜上的代谢反应总量。内膜面上有许多带柄的颗粒，它们是 ATP 酶复合体。线粒体的内膜与外膜之间的间隙称为膜间隙

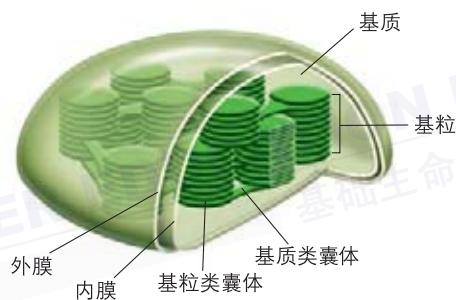
(intermembrane space)，约 6~8 nm，其中的液体含有多种可溶性的酶、底物(substrate)和辅助因子(accessory factor)，其中最主要的酶是腺苷酸激酶(adenylate kinase)。线粒体是细胞呼吸和能量代谢中心，有“能量代谢工厂”之称，细胞呼吸中的电子传递过程及 ATP 的合成就发生在线粒体内膜上。此外，线粒体基质中还含有 DNA 分子、核糖体及其相关的酶蛋白。关于线粒体及呼吸作用请阅读下一章。

**质体** 是植物细胞的细胞器，包括白色体和有色体。植物根或茎细胞中的白色体含有淀粉、油类或蛋白质。植物色彩丰富的花和果实的细胞具有有色体，有色体内含有各种色素。

**叶绿体** 是一类最重要的有色体，是植物进行光合作用同化 CO<sub>2</sub> 产生有机分子的细胞器。细胞内叶绿体的数目、大小和形状因植物种类不同而有很大差别，藻类植物的叶绿体变化更大。大多数高等植物的叶肉细胞一般含有 50~200 个叶绿体，可占细胞体积的 40% 以上。叶绿体中含有大量的叶绿素和各种与光合作用相关的酶。典型的叶绿体为凸透镜状，大小为 2~5 μm。叶绿体也有两层膜，内部是一些扁平囊组成的膜系统，这些扁平的囊称为类囊体 (thylakoid)。扁平的类囊体有规则地摞叠在一起形成基粒 (grana)，基粒外围的部分称为基质 (stroma)。各个基粒通过基质类囊体彼此相连通（图 3-14）。植物光合作用的色素和电子传递系统位于类囊体的膜上，而催化糖类合成的酶特别是核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 (1,5-carboxydismutase) 则主要分布于基质中。叶绿体中许多基粒及其多层类囊体膜片层大大增加了植



**图 3-13 线粒体** 线粒体的外形多种多样，如线形、椭圆形、哑铃型、环形、圆柱形、蛇形等。线粒体的大小随细胞类型不同而异，一般直径为 0.5 μm 左右，长 2~3 μm 左右。有的线粒体较大，直径可达 2~3 μm，长可达 7~10 μm。线粒体是由内外两层膜构成的。外膜使线粒体与周围的细胞质分开。内膜的某些部位向线粒体的内腔折叠，形成嵴，这大大增加了酶附着的表面。内膜上分布有许多基粒。嵴的周围充满着液态的基质。在内膜、基质和基粒中，有许多有氧呼吸的酶。线粒体是细胞进行有氧呼吸的主要场所。



**图3-14 叶绿体** 典型的叶绿体为凸透镜状。叶绿体的外面有双层膜，内部含有基粒。每个基粒由片层结构重叠而成，有些片层结构沟通不同的基粒。片层结构是由膜围成的扁平囊。基粒之间充满着基质。叶绿体色素分布在片层结构的薄膜上，而在片层结构的薄膜上和叶绿体的基质内，含有光合作用所需要的酶。叶绿体还含有少量的RNA和DNA。

物细胞光合作用的总面积。叶绿体也含有环状的DNA和核糖体。关于植物细胞叶绿体中光合作用过程将在第四章中详细介绍。

**微体与溶酶体**类似，包括过氧化物酶体( peroxisome )和乙醛酸体( glyoxysome )，含有氧化酶( oxidase )、过氧化氢酶( hydrogen peroxidase )或其他酶等。

**液泡**是植物细胞中单层膜包被的充满水溶液的泡。未成熟的植物细胞通常有许多小液泡，随着细胞的扩大，这些小液泡不断扩大融合成一个大的中央液泡，可占据90%的细胞体积。液泡的主要成分是水，还有盐、糖类和可溶性蛋白。液泡有时含有花青素( anthocyanin )等，还会出现某些高浓度物质的结晶。液泡是植物细胞代谢废物囤积的场所，还与大分子的降解和细胞质组成物质的再循环有关，因此被认为具有类似动物细胞溶酶体的功能。

**细胞骨架**( cytoskeleton )是细胞内以蛋白质纤维为主要成分的立体网络结构( 图3-15 )，维持着细胞的形

态结构及内部结构的有序性，同时在细胞的运动、物质运输、能量转换、信息传递、细胞分化方面起一定的作用。细胞质中的细胞骨架主要由微管、微丝和中间纤维( intermediate filament，又称中间丝)等构成。细胞骨架在形态结构上与其他细胞器有明显不同，具有离散性、整体性、变动性等特点。

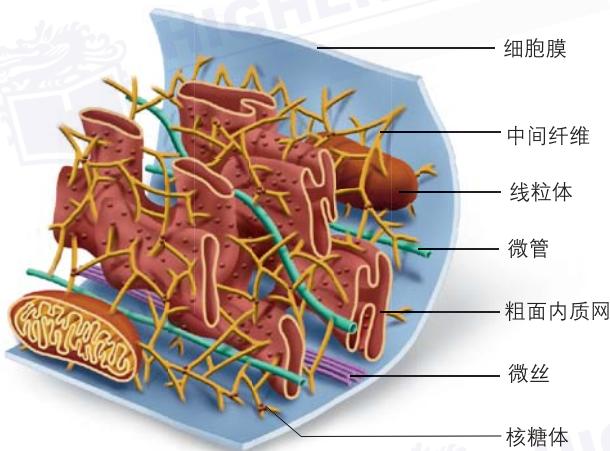
有些细胞表面还有鞭毛( flagellum )和纤毛( cilia )，可帮助细胞自主运动。

## 第三节 生物膜

**细胞膜**是细胞的界膜，它将具生命力的活细胞与非生命的环境分隔开来。它还具有选择透性，控制着所有物质的出入。生命的起源与进化中最重大的事件之一，是区别周围环境的特殊液体成分并被膜所包裹，同时膜又可以吸收周围的营养物质并将膜内的废物排出去，如此演化出具生命力的细胞。因此，膜是生命最基础的结构。细胞中所有由脂类和蛋白质等成分组成的膜包括细胞膜、内质网膜、高尔基体膜、核膜、线粒体膜和类囊体膜等等统称为**生物膜**。典型的生物膜只有7~8 nm厚，将大约8 000片生物膜叠放在一起才与本书这一页纸的厚度相当。膜既小又薄，但它对于细胞的生命活动却具有特别的重要性。为此，本节专门讨论膜，特别是细胞膜的结构与功能问题。

### 一、膜的结构

一个多世纪以前，科学家们对膜的组成就进行了富有成效的探索。1895年，Charles Overton发现，凡是可溶于脂类的物质比不能溶于脂类的物质更容易透过细胞膜进入到细胞中去。于是，他提出了一个基本的假说，膜是由脂类组成的。20年后，科学家们第一次将膜从红



**图3-15 细胞骨架** 细胞质中由蛋白质纤维组成的非膜相结构统称为细胞骨架，按纤维直径的大小又可将其分为微管、微丝、中间纤维，以及比微丝更细且不规则的纤维网。

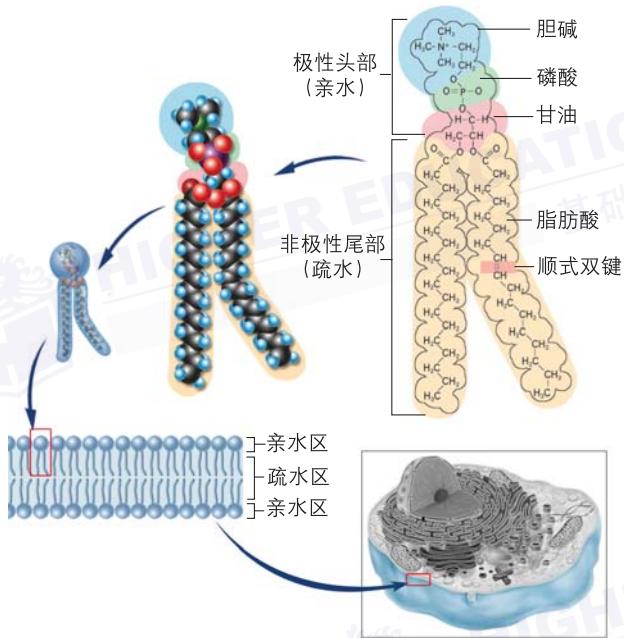


图 3-16 磷脂的结构 磷脂是一类含有磷酸基团的脂类，在生物膜中磷脂的亲水头位于膜表面，而疏水尾位于膜内侧。

细胞中分离出来，化学分析表明，它们的主要成分是磷脂和蛋白质。

**磷脂**是一种由甘油、脂肪酸和磷酸所组成的具有双重极性的分子。机体中主要含有两大类磷脂，由甘油构成的磷脂称为**甘油磷脂**；由神经鞘氨醇构成的磷脂，称为**鞘磷脂**(sphingolipid)。其结构特点是：具有由磷酸相连的取代基团（含氨基或醇类）构成的亲水头和由脂肪酸链构成的疏水尾。磷酸的一端是极性（亲水性的）“头”部，脂肪酸的一端是非极性（疏水的）“尾”部（图 3-16）。1917 年，Irving Langmuir 完成了一项重要的实验。

他将磷脂溶解于苯（非极性溶剂）和水（极性溶剂）中，当苯挥发掉以后，磷脂依然保持着一种薄膜状态，而且其磷酸基团的极性头部浸入在水中（图 3-17 a）。1925 年，两位荷兰科学家提出，细胞膜实际上是一种磷脂的双分子层结构，因为只有这种双分子层结构才可能稳定于细胞内外均为极性液体的环境中。即在双分子层中，磷脂分子疏水的“尾”（脂肪酸一端）向着内侧背离水相而相对排列，而磷脂分子亲水的“头”（磷酸一端）向着外侧，暴露于两侧的水中。据此理论，科学家们设计并得到了磷脂双分子层人工膜（图 3-17 b）。两位荷兰科学家测定了红细胞的磷脂含量和计算后证实，测定到的红细胞的全部磷脂恰好可以按双分子层形式将细胞全部包裹或覆盖。

## 二、膜蛋白

对膜的化学分析证明，除了磷脂外，蛋白质也是膜上的成分。那么蛋白质应该在膜的什么位置呢？经检测，人工双分子层磷脂膜比实际细胞膜的黏性和强度要弱很多。科学家据此提出，生物膜上的蛋白质可能是提高膜黏性和强度的重要因素。1935 年，H. Davson 和 J. Danielli 提出了一种将磷脂双分子层夹在两层球蛋白间的“三明治”模型（图 3-18）。在 20 世纪 50 年代，在电子显微镜的帮助下，生物学家发现细胞膜的厚度仅为 7~8 nm，而按照 Davson-Danielli 的“三明治”模型，其厚度至少有 20 nm，“三明治”模型被否定了。

根据蛋白质也有疏水区和亲水区的特点，科学家重新设计和配置了蛋白质在膜上的分布。按照膜蛋白的位置及其与脂分子的结合方式与结合牢固的程度，膜蛋白被分成**外在膜蛋白**（peripheral membrane protein）和内

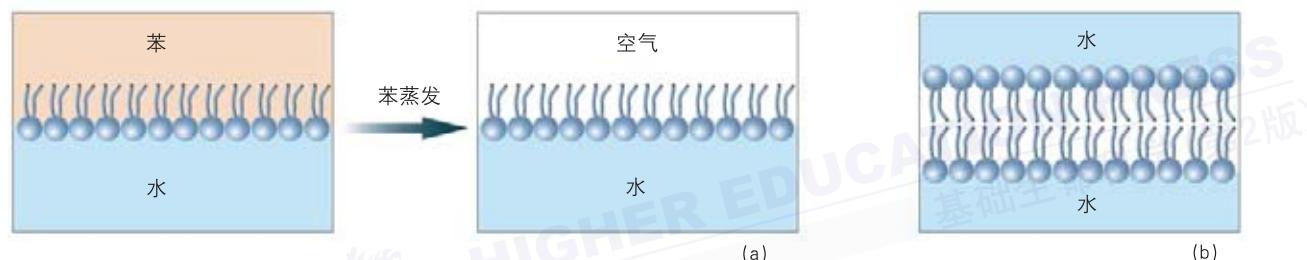
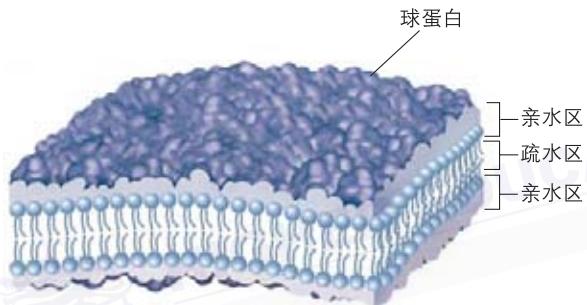
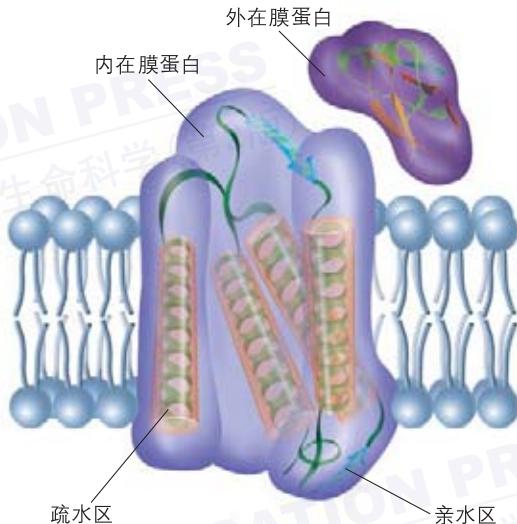


图 3-17 磷脂单分子层和双分子层人工膜 (a) 磷脂单分子层。由于磷脂的结构使其具有一种独特的物理性质，当磷脂位于空气与水的界面上时，它们往往排列在界面上，极性的头部伸向水中，非极性的尾部则避开水面，伸向空气。(b) 双分子层人工膜。在水量适宜时，磷脂分子排列成片层（或称液晶）形式。片层是双分子层的磷脂结构。每一片层由双层磷脂分子组成，分子的亲水头部伸向两侧表面，疏水的尾部则伸向双分子层的内侧。大部分磷脂分子在水环境里能自发地形成双层，而且这样的脂双层又能自我聚合形成脂质体。



**图 3-18 Davson-Danielli 的“三明治”模型** “三明治”模型的基本观点是：一般的细胞膜是由双层脂类分子及其内外表面附着的蛋白质所构成的。脂类分子平行排列并垂直于膜平面。双层的脂类分子的非极性端相互对着，极性端向着膜的内外表面，在内外表面各有一层蛋白质。

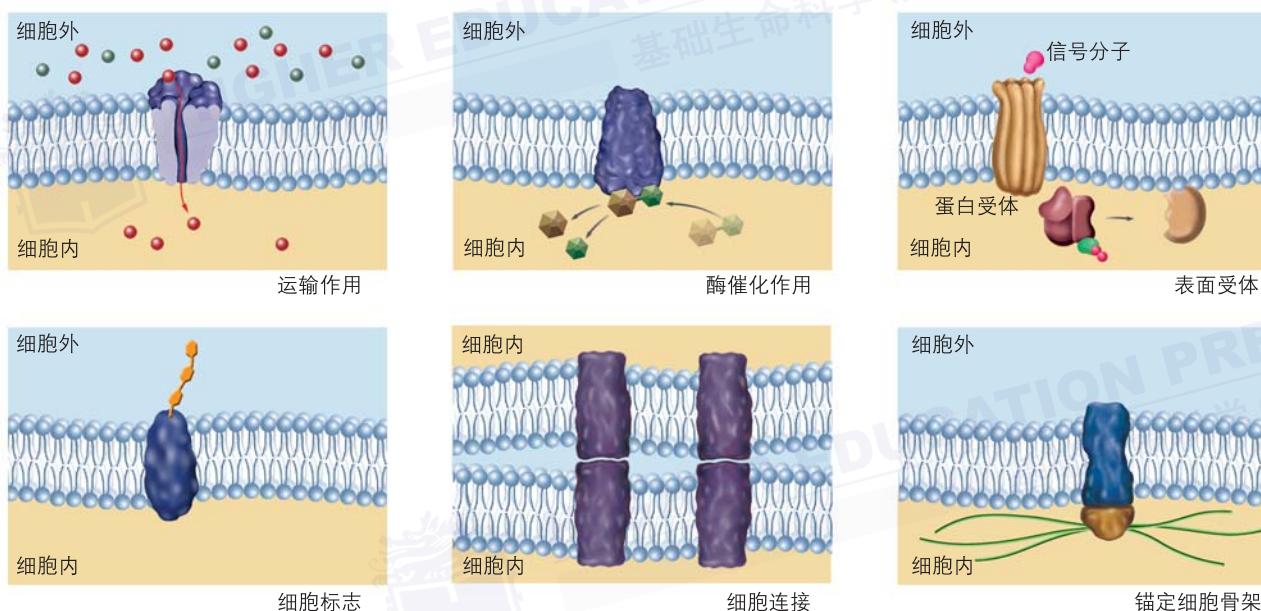
**在膜蛋白 (integral membrane protein) (图 3-19)**。外在膜蛋白是一些位于膜某一侧表面的蛋白，它们往往以非共价键的形式与内在膜蛋白相互连接和作用，一般不需要破坏膜脂的双分子层就可以把它们从膜上分离下来。内在膜蛋白是一些嵌入膜内或部分嵌入膜内的蛋白，它们与膜结合紧密，一般需要用除垢剂 (detergent) 如十二烷基磺酸钠 (SDS) 等破坏膜脂的双分子层后才能将它们解离下来。内在膜蛋白大多是**跨膜蛋白 (transmembrane protein)**。具有两性分子性质的蛋白质的疏水区域与脂双层中脂类分子的疏水尾部相互作用，而蛋白质的亲水区域暴露在膜的一侧或两侧。内在膜蛋白的跨膜部分可以



**图 3-19 外在膜蛋白和内在膜蛋白** 图中的脂双层外具有外在膜蛋白，脂双层中嵌入了内在膜蛋白，并显示以多个 $\alpha$ 螺旋结构跨膜。嵌入膜内和位于膜表面的蛋白质具有疏水区域和亲水区域，因此称为两性蛋白质分子。另外，一些糖蛋白的寡糖链往往伸展在膜的外侧。

包含 1 个或多个 $\alpha$ 螺旋结构，可以排列成封闭的 $\beta$ 简 ( $\beta$ -barrel)，也可以以多个结构域形成大的蛋白复合物跨膜 (图 3-19)。

在真核细胞和原核细胞中，不同的膜蛋白具有各自重要的特殊作用和功能。这些主要的作用和功能包括 (图 3-20)：①作为转运蛋白，起物质运输作用，输送无机或有机分子跨膜进入膜的另一侧；②作为酶，催化发



**图 3-20 膜蛋白的主要作用和功能** 不同的膜蛋白主要具有运输、酶催化、表面受体、细胞标志、细胞连接和锚定细胞骨架等功能。

生在膜表面的重要代谢反应；③作为细胞表面受体或天线蛋白，敏感地接收膜表面的化学信息；④作为细胞表面的标志，被其他细胞所识别；⑤作为细胞表面的附着连接蛋白，与其他细胞相互结合；⑥作为锚蛋白，起固定细胞骨架的作用。

### 三、膜的“流动镶嵌模型”

为了揭示膜的结构，生物学家进行了一项细胞冰冻蚀刻实验：首先用液氮将细胞冷冻成坚硬的固态，再用冷冻的玻璃刀在细胞膜处刻出一裂口，进一步将冷冻的细胞样品在细胞的双分子层处撕裂和剥开，断裂面经升华蚀刻后用重金属盐对剥开的断裂面染色并用扫描电子显微镜观察（图3-21）。根据实验结果，并结合脂双层和膜蛋白的特性，科学家提出了生物膜的“流动镶嵌模型”（fluid mosaic model）（图3-22）。该模型的主要特点如下：

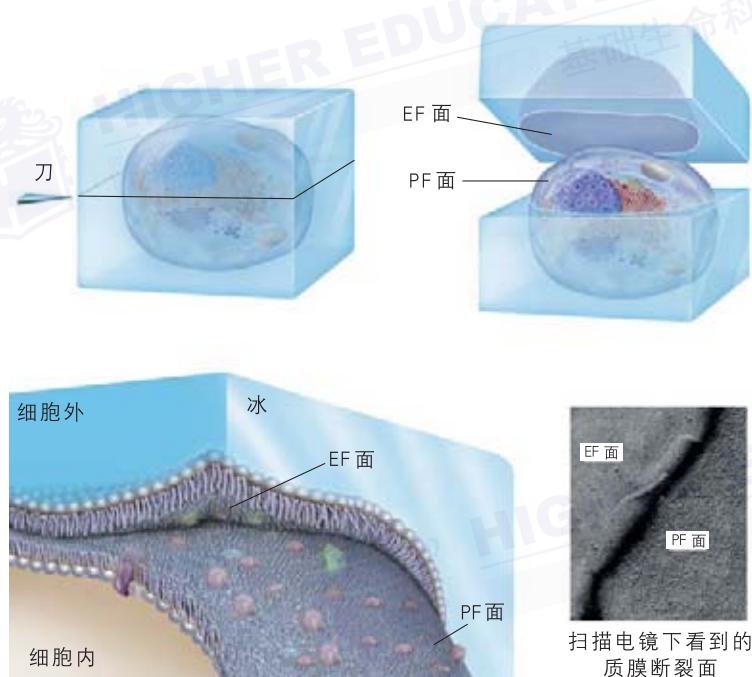
1. 磷脂双分子层构成了膜的基本结构，磷脂分子非极性的“尾”向着内侧疏水区。而磷脂分子极性的“头”向着外侧，暴露于两侧的亲水区，各种球形膜蛋白以不同的镶嵌形式与磷脂双分子层相结合，有的附着在膜的表面，有的全部或部分嵌入膜中，有的贯穿于膜双分子层。另外也有糖类附着在膜的外侧，与膜脂类或膜蛋白的亲水端结合，构成糖脂（glucolipid）和糖蛋白。这种特殊结构体现了膜结构的有序性。

2. 磷脂双分子层既有其分子排列的有序性，又有脂类的流动特性。这种流动性表现为膜内部磷脂和蛋白质分子的位置是不固定的，它们在膜的水平方向甚至在垂直方向都可以流动、翻转和变化。同时膜的分子组成也可以发生变化。

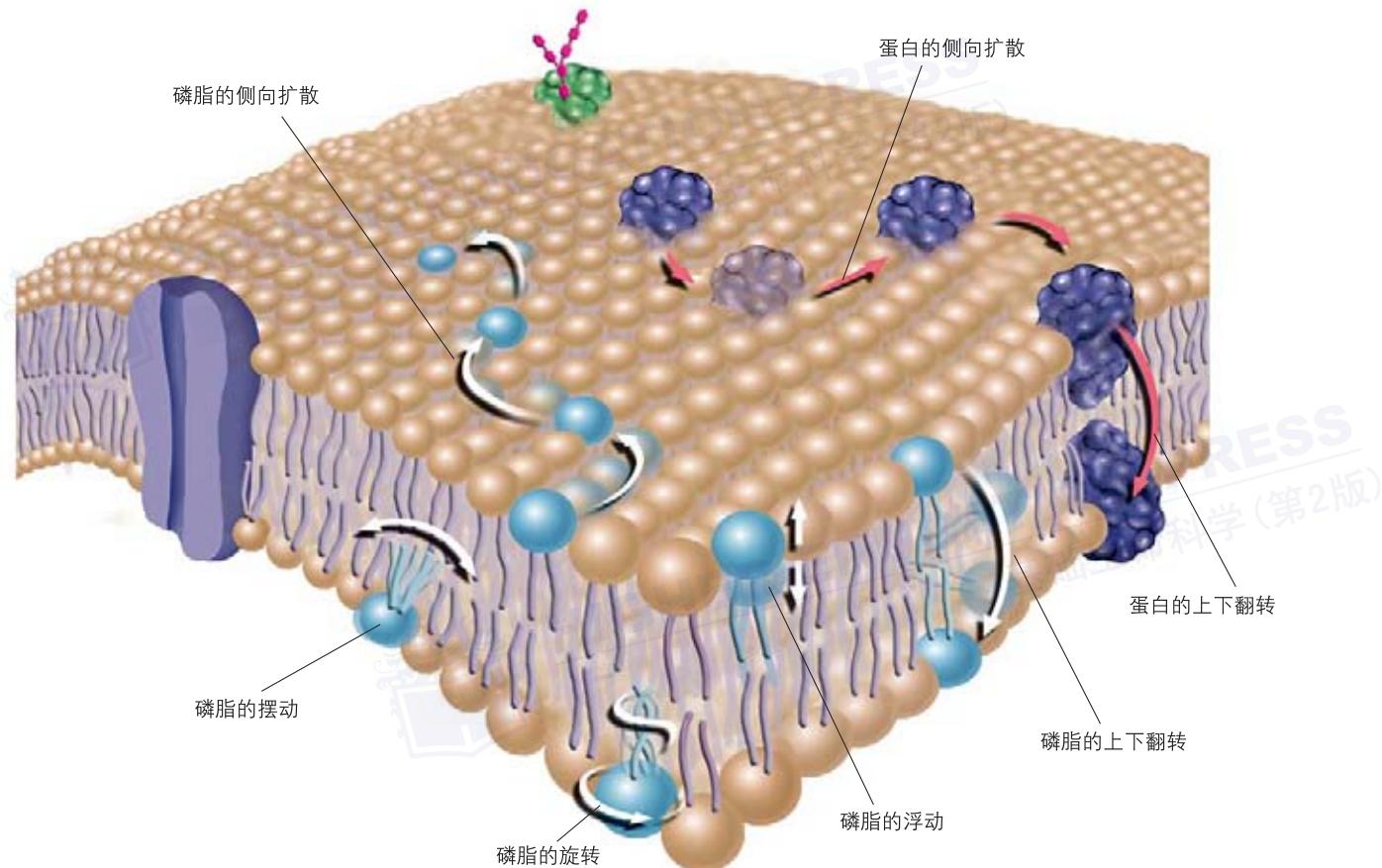
3. 膜脂与膜蛋白在膜上的排列具有不对称性，主要表现在内外两层脂类分子的种类（如饱和脂类与不饱和脂类）和含量有很大差异，蛋白质分子在膜内外两层分布的位置和数量有很大差异，膜内、外侧面伸出的氨基酸残基的种类和数目也有很大差异。另外，糖脂与糖蛋白上的糖基一般只分布于膜的非细胞质侧，寡糖链往往具有分叉，它们对于接受和识别外来受体或信号起重要的作用。

4. 膜的有序性、流动性和不对称性对于生物膜适应于膜内外环境的变化、具有选择透性及物质的跨膜运输、电子传递和信号的传导等等具有重要的意义。它们保证了膜功能的不对称性和方向性，保证了细胞代谢活动即物质的交换与能量的转换在高度有序的状态下进行。膜结构与功能的相互适应和统一既是生命所固有的特征，也是我们学习和探索膜及生命科学所要把握的基本规律。

膜的“流动镶嵌模型”既解决了膜的黏性与强度问题和厚度问题，体现了脂分子和蛋白质的流动性，又反映了蛋白质的疏水区和亲水区的特点，即蛋白质的疏水区埋入磷脂双分子层中，亲水区则暴露于膜的两侧。该模型还可以解释质膜选择性透性的特征（图3-22）。



**图3-21 观察生物膜的细胞冰冻蚀刻实验** 冰冻蚀刻法是将生物样品在液氮温度（-196℃）下冷冻，然后用冷刀将其断裂。这时断面通常总是沿着生物膜的脂质双分子层之间形成。稍微升高温度，令样品中的冰在真空中升华，这样细胞内外凡空隙处或含游离水较多的地方将下陷，除上述膜的脂质而外，其他结构也被显示出来，并进一步增强了断面的浮雕效果。对这一断面进行铂碳复型，在腐蚀性溶液中除去生物材料后，即可用电子显微镜观察。这种技术特别适宜显示大面积的膜的内表面和其间的内在膜蛋白。通过冰冻蚀刻看到的EF面实际上是细胞外断裂面分子层，PF面是细胞质侧断裂面分子层。



**图 3-22 膜的“流动镶嵌模型”** 膜中的脂类分子呈双分子相对排列，构成膜的网架，而蛋白质分子则镶嵌于网孔之中。该模型突出了膜的流动性。细胞膜是由流动的脂类双分子层中镶嵌着球蛋白按二维排列组成的。脂类双分子层像轻油般的流体，具有流动性，能够相当迅速地在膜平面进行侧向运动。侧向运动会使膜蛋白彼此相互作用或与脂类相互作用，同时也给各种不同大小的分子提供进出膜的通透性屏障。

在磷脂双分子层中，磷酸胆碱一端为亲水的头，两个脂肪酸一端弯曲为疏水的尾，脂肪酸不饱和双键的电子分布特点使得双键处发生扭曲弯折，造成不饱和脂肪酸与相邻的不含双键的饱和脂肪酸不能紧密平行排列，因此可增加膜的流动性。

从生物膜结构的“三明治模型”到“流动镶嵌模型”，反映了科学研究的基本方法。科学家可以首先根据已有的知识和信息提出解释某一生物学问题的一种假说，用进一步的观察和实验对已建立的假说或模型进行修正和补充。一种模型最终被接受或被否定取决于它能否与以后不断得到的观察和实验结果相吻合，科学就是这样一步一步向前迈进的过程。

#### 四、物质的跨膜运输

在细胞体系中，许多物质的转换和能量的交换都要

通过生物膜来进行，特别是物质交换都要涉及物质的跨膜运输。由于膜的特殊分子组成和结构，包括膜脂与膜蛋白的流动性以及膜上转运蛋白的存在，使得生物膜具有选择透性，即不同的物质透过膜的难易程度不同。膜的选择透性取决于磷脂双分子层对该物质的阻碍程度和膜上转运蛋白的状态。例如，膜内层的非极性特征决定了它不能让极性分子或离子自由地通过；非极性分子如烃类、氧气等则很容易融入膜内并通过双分子层，正是大量氧气能不断自由进入细胞，才保证了细胞呼吸作用的进行。对于一些非常小的分子，如水和二氧化碳，由于它们不带有电荷，质量非常之小，也能自由地通过磷脂双分子层。对于一些较大的分子，如葡萄糖等，尽管它们不带电荷，但由于分子太大，也不能自由地进出细胞。一些非常小的离子，如  $H^+$  和  $Na^+$  等，无论它们有多小，都不能自由通过膜的双分子层。镶嵌在膜上的一些

特殊的转运蛋白在一定的条件下可以帮助那些原来不能透过膜的物质进行跨膜运输。

物质的跨膜运输可归纳为两类形式，一类为**被动运输**(passive transport)，另一类为主动运输(active transport)。

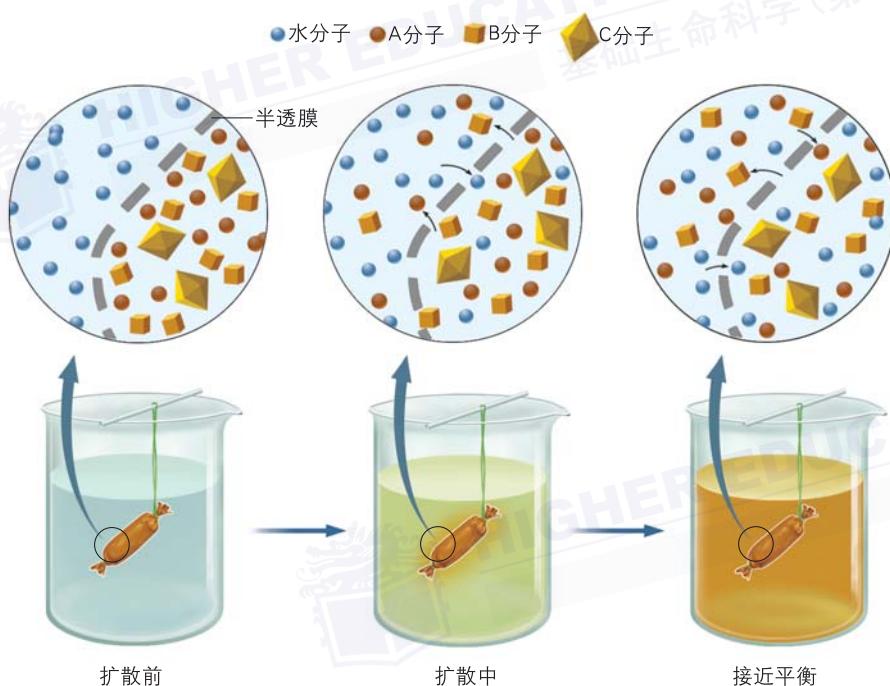
所有分子都具有内在的动能，称为热动能。分子热运动的结果之一是分子的扩散，即分子具有在其可占据空间广泛分布的倾向。分子随机运动导致的**简单扩散**(simple diffusion)是物质跨膜被动运输的一种最主要的方式，这种被动运输不需要能量，并且顺化学浓度梯度进行，即物质由高浓度一侧向低浓度一侧运动，直至两侧的浓度相等。相对分子质量小或脂溶性强的物质(如氧气、烃类、乙醇、水分子等)一般都以这种简单扩散的被动运输方式做跨膜运动(图3-23)。

水的简单扩散即**渗透作用**(osmosis)可影响活细胞内外水的平衡并影响到细胞的存活。如果细胞悬浮在一种高盐浓度的液体环境中，细胞内盐浓度低于细胞外，细胞内的水就会向细胞外渗透，细胞失水后会皱缩，有细胞壁的情况下会发生**质壁分离**(plasmolysis)。相反，如果将细胞悬浮于纯水环境中，细胞内的盐浓度大大高于细胞外，细胞便会大量吸收水，可能导致细胞被涨破(图3-24)。因此，生物学家常常将分离得到的细胞或组织置于生理盐水中，以维持细胞内外相同的渗透压

(osmotic pressure)，保持细胞内外水的平衡。

除了简单扩散外，被动运输的另一种形式是**易化扩散**(facilitated diffusion)，它是指在细胞膜上的跨膜蛋白协助下，一些非脂溶性物质或亲水性物质，如氨基酸、某些糖和金属离子等，顺浓度梯度或电化学梯度(electrochemical gradient)不消耗能量进入膜内。在易化扩散过程中膜蛋白起着通道作用或载体作用，分别被称为**通道蛋白**(channel protein)和**载体蛋白**(carrier protein)。通道蛋白在易化扩散时本身不直接与小的带电物质或极性物质相互作用，通道蛋白仅在膜双分子层的疏水区域形成亲水性通道，以利于小的带电分子或极性分子扩散进入到膜的另一侧。载体蛋白是另一种跨膜蛋白，它能与特定的分子或离子相结合，然后协助它们进入到膜的另一侧。载体蛋白具有特异性，一个特定的载体蛋白只运送一种分子或离子(图3-25)。因此以载体蛋白为中介的易化扩散具有竞争性抑制、饱和现象和结构特异性等特点。以通道蛋白为中介的易化扩散则具有相对特异性，无饱和现象，通道有“开放”和“关闭”两种不同的机能状态。

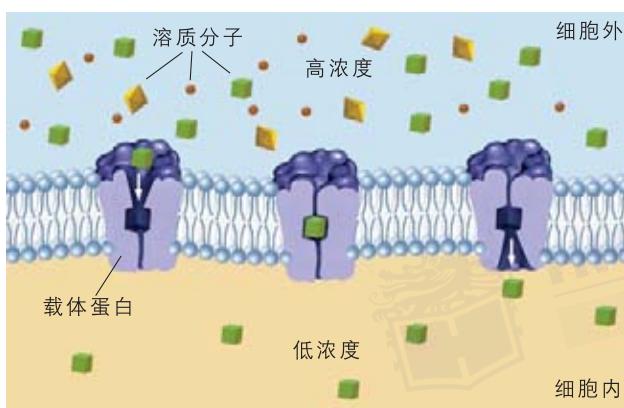
与被动运输相反，主动运输是逆化学浓度梯度的运输方式，**主动运输**都需要膜蛋白的参与。在膜的两侧，物质从低浓度的一侧向高浓度一侧运输需要消耗一定的化学能量，这种化学能量贮存在腺苷三磷酸(ATP)中，也



**图 3-23 被动运输——跨膜自由扩散**  
烧杯中，人工的半透膜包裹着不同的分子，这些分子跨膜扩散的形式类似于细胞中的跨膜自由扩散。水分子和小的分子如图中的A分子、B分子都可跨膜自由扩散，而较大的C分子不能跨膜自由扩散。小的非极性分子易于溶解在脂双层中，因此它能很快地扩散通过膜。不带电荷的极性分子，如果它体积很小也能快速通过脂双层。这种从浓度高的一侧向浓度低的一侧运输、不需要消耗能量的运输方式叫做自由扩散。自由扩散相对于主动运输来说，又叫做被动运输。



**图3-24 细胞的水平衡** 在高渗溶液即细胞外盐浓度高于细胞内浓度的溶液中，细胞一般会失水。而在低渗溶液或纯水中，细胞一般会吸水。植物细胞由于细胞壁的保护，膨胀后不至于破裂。



**图3-25 易化扩散** 膜上的载体蛋白具有高度的特异性，其结合点只能与某种物质进行暂时性、可逆的结合和分离，而且一种特定的载体只运输一种分子或离子，甚至仅一种分子或离子。每一类型载体有对溶质的特异结合点。由载体所介导的溶质扩散速率根据其结合溶质的量而有变化。载体蛋白不是酶。

就是说，主动运输需要消耗 ATP（图 3-26）。

主动运输最重要的作用是保持细胞内部的一些带电离子的浓度与周围环境相比有较大的差别。例如，动物细胞具有比环境高许多的钾离子浓度而低许多的钠离子浓度，正是质膜借助于主动运输将钠离子泵出膜外而将钾离子泵入膜内的结果。这种主动运输系统是靠一些特殊的膜蛋白从 ATP 获得能量来完成的，它被称为**离子泵**（ion pump）。

所有的细胞都具有跨膜的电位差，这是由于分布在膜两侧的阴离子与阳离子浓度不等造成的。与细胞外的溶液环境比较，一般细胞质都是负电性的（也是还原性的）。跨膜的电位差又称为**膜电势**（membrane potential），通常为  $-50 \sim -200$  mV。膜电势就好比是一个电池，它可影响带电物质的跨膜运输。由于细胞质是负电性的，

它有利于阳离子通过被动运输进入细胞而阴离子排出细胞外。离子的跨膜扩散受两种力的作用，一种是离子的浓度差形成的作用力，另一种是电位差形成的作用力。这两种对于离子的作用力结合起来就是跨膜的电化学梯度。对于离子的被动运输来说，它不但要顺化学浓度的梯度进行，还要顺电化学梯度进行。例如，静息的神经元胞外的钠离子（ $\text{Na}^+$ ）浓度大大高于胞内，当神经元受到刺激时，膜上的钠通道蛋白便打开，协助钠离子顺电化学梯度跨膜运输，进入到膜的负电势一侧。

与上述例子相反，膜上的离子泵可以将离子逆电化学梯度的方向运输，增大膜两侧的电位差。离子泵实际上是镶嵌在质膜脂质双分子层中具有运输功能的ATP酶。不同的ATP酶运输不同的离子，最典型的是 **$\text{Na}^+-\text{K}^+$ 泵**（sodium-potassium pump）（图 3-26），它是一种  $\text{Na}^+-\text{K}^+$ ATP

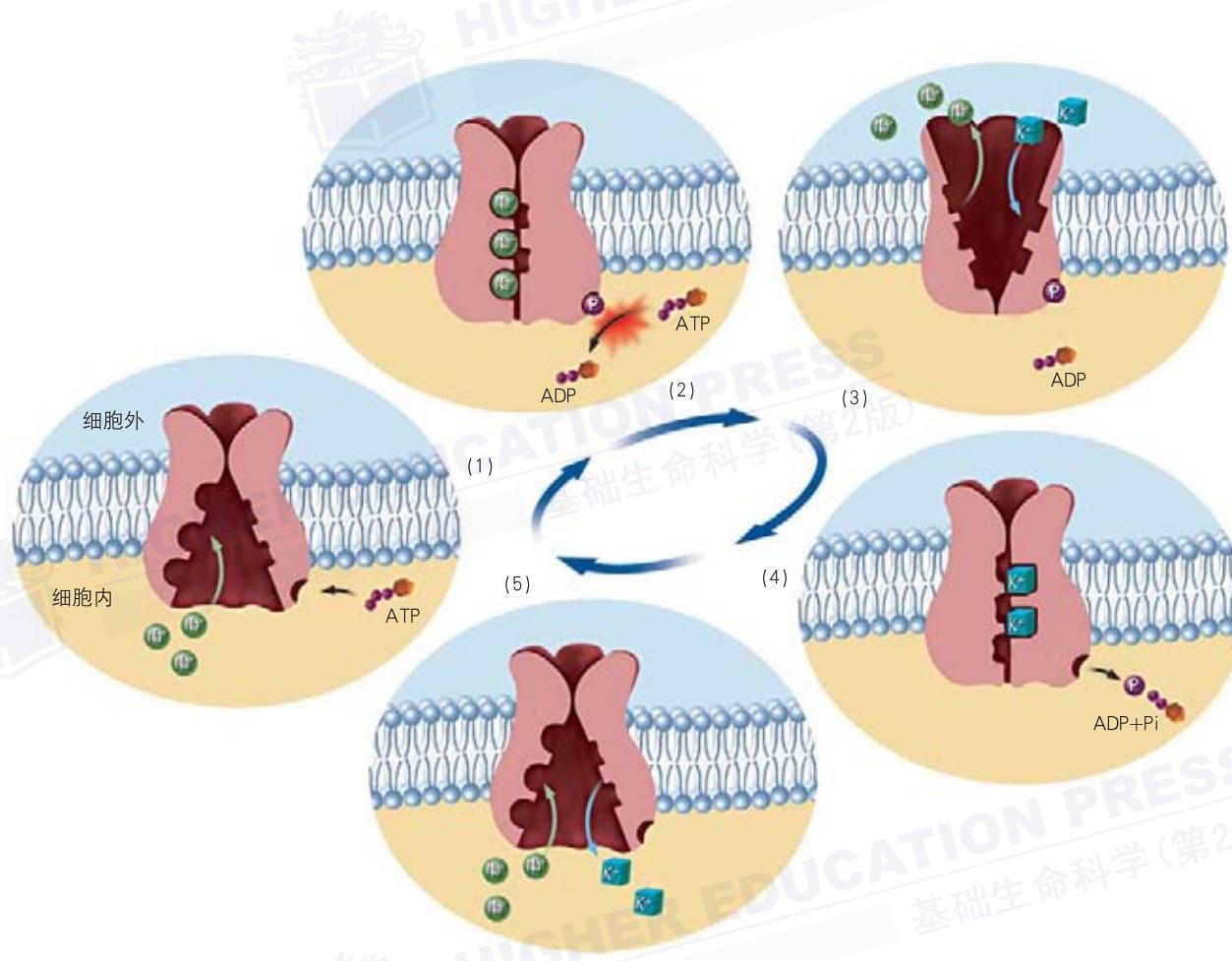
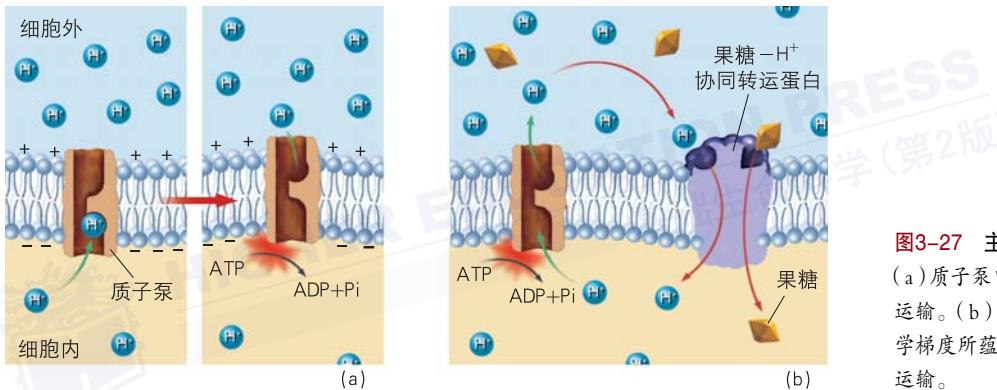


图 3-26 主动运输—— $\text{Na}^+-\text{K}^+$ 泵 （1）在膜内侧， $\text{Na}^+$ 与酶结合激活了 ATP 酶活性。（2）ATP 分解，高能磷酸基团与酶结合引起酶构象变化，于是与  $\text{Na}^+$ 结合的部位转向膜外侧。（3）这种磷酸化的酶对  $\text{Na}^+$  的亲和力低，对  $\text{K}^+$  的亲和力高。因而在膜外侧释放  $\text{Na}^+$ ，而与  $\text{K}^+$  结合。（4） $\text{K}^+$  与磷酸化酶结合后促使酶去磷酸化，磷酸基团很快解离，结果酶的构象又恢复原状，于是与  $\text{K}^+$  结合的部位转向膜内侧。（5）这种去磷酸化的酶构象与  $\text{Na}^+$  的亲和力高，与  $\text{K}^+$  的亲和力低，使  $\text{K}^+$  在膜内被释放，而又与  $\text{Na}^+$  结合。如此反复进行。 $\text{Na}^+-\text{K}^+$ 泵的这种构型变化每秒可达 1 000 次左右。



**图3-27 主动运输——质子泵与协同运输**  
 (a) 质子泵中, 载体蛋白利用ATP进行H<sup>+</sup>的运输。(b) 协同运输, 由质子泵产生的电化学梯度所蕴藏的能量可协助果糖分子等跨膜运输。

酶。在膜的内侧, 当Na<sup>+</sup>与该酶相结合, 激活了ATP酶的活性, 使ATP分解出的高能磷酸基团与酶结合, 导致酶构象的变化, 引起与Na<sup>+</sup>结合的部位转向膜外侧, 这时由于磷酸化的酶对Na<sup>+</sup>的亲和力低, 而对K<sup>+</sup>的亲和力高, 膜外的K<sup>+</sup>便取代了酶上的Na<sup>+</sup>; K<sup>+</sup>与磷酸化的酶结合后可促使酶上磷酸基团的解离, 又使酶的构象恢复成原初状态, 并使得与K<sup>+</sup>结合的部位转向膜内。由于去磷酸化的酶对K<sup>+</sup>的亲和力低, 而对Na<sup>+</sup>的亲和力高, 导致K<sup>+</sup>在膜内被释放, 而再次与Na<sup>+</sup>结合, 又可以重复上述的主动运输过程。Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>泵每运转一次, 水解一个ATP, 可运出3个Na<sup>+</sup>, 运进2个K<sup>+</sup>。细胞膜上除了Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>泵外, 还存在Ca<sup>2+</sup>泵等。

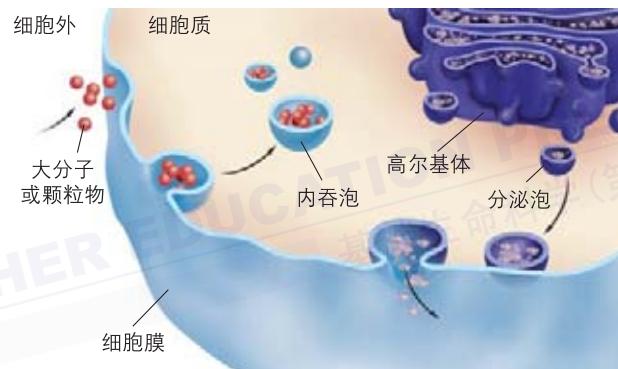
Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>泵通常分布在动物细胞膜上, 而在植物、细菌和真菌类的细胞膜上的主动运输系统是**质子泵**(proton pump)。质子泵参与H<sup>+</sup>的运输, 如图3-27a所示。由Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>泵和质子泵工作增加的电位和贮存的能量还可以被直接用于细胞做功, 包括可用来将葡萄糖、果糖、氨基酸等分子逆浓度梯度方向跨膜运输, 这种运输是间接地消耗ATP, 又称为**协同运输**。在协同运输系统, 质子泵首先消耗ATP, 将H<sup>+</sup>泵到膜外, 造成H<sup>+</sup>在膜外的浓度高于膜内, 由于化学渗透作用, H<sup>+</sup>通过特殊的跨膜蛋白(此处为果糖-H<sup>+</sup>协同转运蛋白)再次回到膜内侧时, 同时协助果糖分子通过膜进入到细胞中(图3-27b)。同样, 动物细胞依靠Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>泵排出的Na<sup>+</sup>所产生的电位梯度作用也可对葡萄糖和氨基酸进行协同运输。

某些生物大分子, 如蛋白质、多糖等, 它们的运输机制与上述的被动运输或主动运输完全不相同。生物大分子或颗粒物质的跨膜运输主要靠**胞吞**(endocytosis)和**胞吐**(exocytosis)两种形式来完成。在发生胞吞作用时, 细胞膜内陷形成小泡, 将生物大分子或颗粒物质包裹在

其中, 然后脱离细胞膜进入到细胞中(图3-28)。胞吐作用则是胞吞作用的反过程, 先由细胞内的高尔基体囊泡形成分泌小泡, 分泌小泡再移向细胞膜并与之发生融合, 同时将小泡包含的大分子颗粒释放到细胞外去。由于胞吞和胞吐作用涉及膜的融合与断裂, 也需要能量, 因此本质上也属于主动运输过程。

## 五、生物膜的其他功能和动态变化

生物膜包括细胞膜和细胞内膜, 作为细胞界膜和细胞内的隔膜, 分隔细胞内外、包裹形成不同的细胞器和分隔细胞内的不同区域, 控制物质在细胞内外和细胞内的交流。附着在粗面内质网膜上的核糖体是合成蛋白质的场所, 核糖体上新形成的蛋白质穿膜进入内质网腔, 被加工改造后又被转运到高尔基体或细胞的其他部位。因而粗面内质网在蛋白质的合成与运输方面起着重要的协同作用。光面内质网是脂类合成和代谢的重要场所, 又可转运蛋白质和脂类。除此以外, 生物膜还有一些其他的功能, 信息处理、能量转化、化学反应的组织与控



**图3-28 胞吞作用和胞吐作用**

制和受刺激后发生电化学变化是其中最重要的4类功能(图3-29)。

**信息处理** 前面已经提到, 内在膜蛋白可以伸出膜外, 也可与糖类结合形成糖蛋白, 糖蛋白上的糖基一般只分布于膜的非细胞质侧, 糖链往往具有分叉, 它们能够结合环境中的特殊分子作为启动信号, 开启、关闭或调节细胞内的一系列反应(3-29 a)。关于信号通过细胞膜的转导, 以后的章节还将进一步介绍。

**能量转化** 细胞内的一些典型的能量转化过程发生在细胞器的膜上。例如, 线粒体的内膜协助将燃料分子的能量转化到ATP的高能磷酸键中; 叶绿体中的类囊体膜参与将光能转化为化学能的过程。膜的特殊结构具有分隔与传递电子和质子的作用, 使它们能够参与细胞的能量转化(3-29 b)。

**化学反应的组织与控制** 在细胞中, 许多酶催化的反应往往不是独立发生的, 一个酶促反应的产物又是下一步反应的底物, 因此形成多步反应的序列联系。如果这些反应在一个混合溶液中进行, 由于多种底物、酶和

产物的随机分散分布, 它们相互碰撞的机会也是随机的, 因此完成多步序列反应就非常缓慢。但是如果这些酶按反应发生的先后顺序定位在膜上, 一个酶促反应的产物立刻成为下一个相邻酶的反应底物, 如此形成一条“装配线”来组织和控制多步序列反应, 就会大大提高这些反应的速率和效率。因此, 细胞中生物膜组织和控制化学反应的功能是至关重要的(3-29 c)。

**发生电化学变化** 神经元、肌细胞、卵细胞和其他一些细胞的质膜受到刺激后, 膜内外钠、钾离子分布产生的变化, 可导致质膜电化学变化的发生。神经元的质膜还可以波的形式传导这样的电化学变化, 形成神经冲动的传导。因此可以说, 神经元的质膜是可以传导神经冲动(电化学变化)的导体(3-29 d)。质膜的这一功能是动物神经信号传递及对外界刺激产生应激反应的基础(具体细节请进一步阅读第九章第五节相关内容)。

一方面, 生物膜在细胞中具有重要的结构、生理和生物化学功能, 另一方面, 生物膜在细胞中还经历着动态变化的过程。它们以“膜流”的形式, 从一种形式转

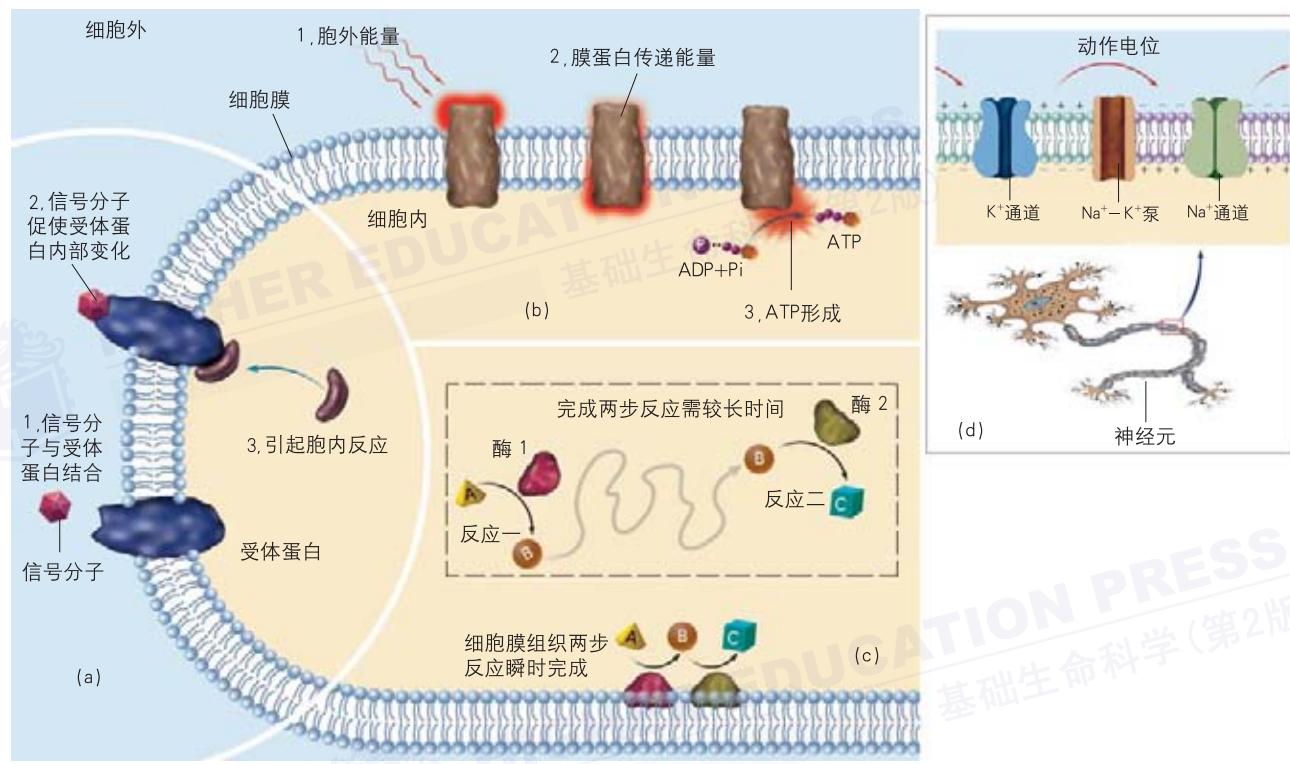


图3-29 生物膜的其他4类重要功能 (a) 膜蛋白接收细胞外的化学信号启动或调节细胞内的一系列反应。(b) 膜上的能量转化。(c) 与溶液中的随机反应比较, 按反应发生的先后顺序定位在膜上的酶促反应大大提高了反应的速率和效率。(d) 神经冲动的传导是神经纤维膜上顺序发生的电化学变化。

变成另一种形式，可以相互聚合，也可以分离。在真核细胞中，磷脂在光面内质网表面被合成后，以膜泡的形式离开内质网分布到细胞各处，并与其他细胞器融合。新合成的磷脂也可被载体蛋白转运到其他细胞器上。由核糖体上合成的蛋白质被插入到粗面内质网中。粗面内质网可以以出芽的方式加入到高尔基体的形成面，很快，在高尔基体的成熟面，它们又以出芽的方式形成分泌泡或溶酶体等，一些分泌泡又可以胞吐的方式与质膜相融合（图 3-30）。生物膜在细胞中发生、移动与融合的过程中，膜脂和膜蛋白的组成也不断发生改变，膜自身也得以更新。例如，目前已知，位于高尔基体形成面区域的膜成分与内质网膜的成分相类似，而位于高尔基体成熟面区域的膜成分与质膜的成分相同。

## 第四节 细胞分裂与细胞周期

### 一、细胞分裂的作用

**细胞分裂**（cell division）是细胞繁殖的一种形式。一些单细胞生物，如眼虫和变形虫，一次细胞分裂可形成两个新生个体（图 3-31）。多细胞生物，包括动物和植物，也是由一个细胞——受精卵或合子经过多次分裂和分化发育形成的（图 3-32）。细菌、草履虫、变形虫、眼虫等的裂殖生殖（schizogenesis）则是这些生物无性繁殖的主要方式。无性繁殖不涉及性别，没有配子（gamete）参与，也没有受精过程。有性繁殖则是有配子

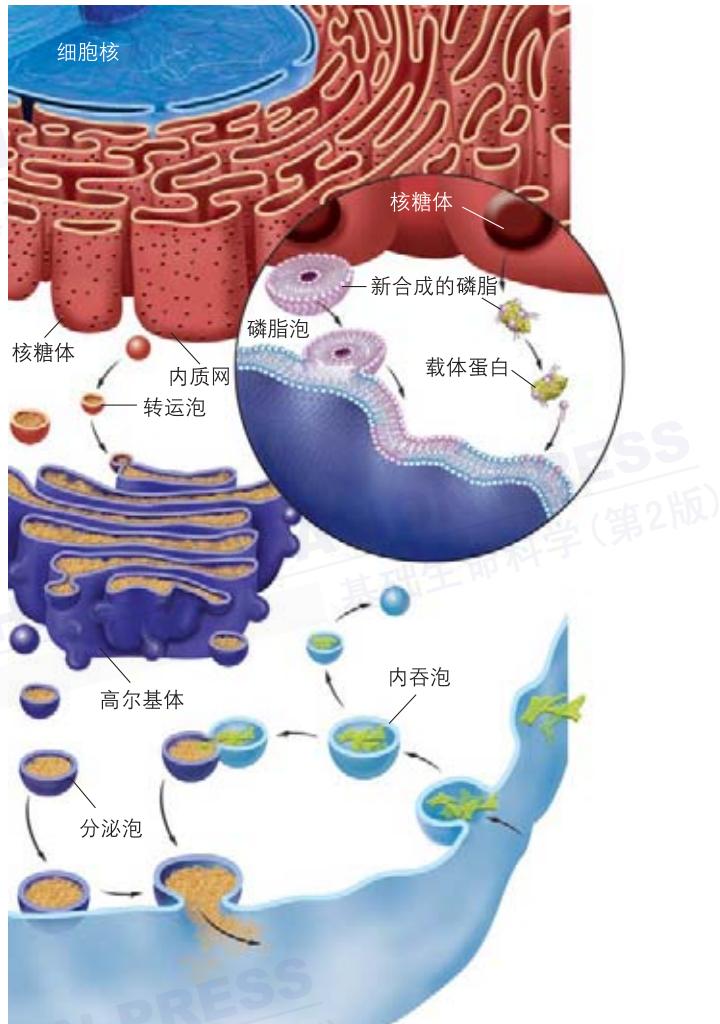


图 3-30 生物膜的动态变化 细胞中，膜可以不断地形成、转移和融合。

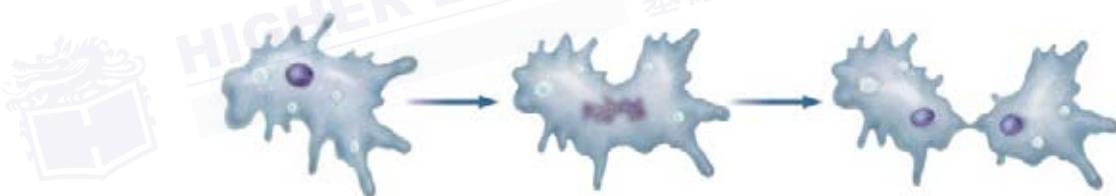


图 3-31 变形虫的裂殖生殖 变形虫是单细胞的原生动物，它的整个身体就是一个细胞，能够完成诸如应激、运动、呼吸、摄食、消化、排泄及生殖等各种生命功能。图片从左到右显示了以细胞分裂即裂殖作为无性生殖的过程。



图 3-32 由受精卵或合子经过多次分裂和分化发育形成多细胞囊胚

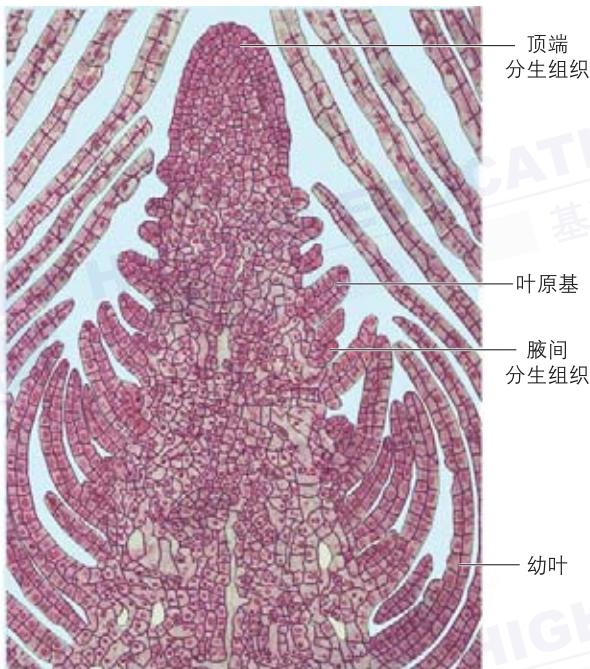


图 3-33 细胞分裂导致植物顶芽的快速生长 图为植物顶芽部分纵剖面显微照片。

参与和有受精过程的繁殖方式，其产生生殖细胞或配子的过程要比细胞的裂殖更复杂。

生物的生长也依赖于细胞分裂，因为生物体积的加大不仅要靠细胞体积的增加，更要靠细胞数目的增多，以保证较大的细胞表面积，有利于接受外界信息以及与外界进行物质交换。细胞分裂还导致了多细胞生物的组织分化和生长发育（图 3-33）。

即使一个多细胞生物已经完成了组织的分化和个体的发育，即在它完全长大以后，仍然需要细胞分裂的过程。这种分裂生成的新细胞可用于替代不断衰老或死亡的细胞，维持细胞的新陈代谢，或者用于生物组织损伤的修复。例如，骨髓细胞可以不断再生出新的血细胞（图 3-34）。

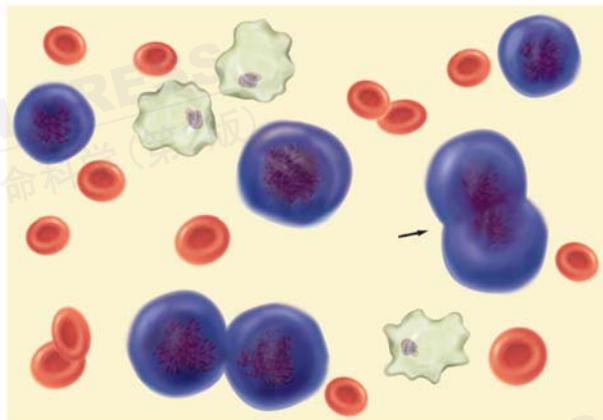


图 3-34 骨髓细胞不断再生出新的血细胞 箭头所指部分为骨髓细胞分裂形成两个新细胞。

细胞分裂并非只是母细胞简单地一分为二，而是一个比较复杂的过程。它首先涉及到细胞内遗传物质——DNA 要完成复制，再均等分为两份。在原核生物中，如在细菌裂殖时，这种 DNA 的复制和分离相对比较简单（图 3-35）。而真核生物的细胞核中，DNA 的复制和分离相对要复杂得多。真核细胞分裂涉及染色体复制、有丝分裂（mitosis）、减数分裂（meiosis）、细胞周期控制等复杂过程。

## 二、染色体的结构

真核细胞具有膜包被的细胞核，其内细长的双链 DNA、蛋白质及少量 RNA 结合形成的复合物称为染色质，它是一种易被碱性染料着色的遗传物质。在细胞分裂时期，松散存在的染色质经过紧密盘绕、折叠，形成凝缩的染色体。染色体是真核细胞分裂时期，在显微镜下可见的具有固定形态的遗传物质存在形式。例如，人的体细胞中有 23 对（46 条， $2n = 46$ ）染色体，女性具有 22 对常染色体和一对 XX 性染色体；男性有 22 对同样

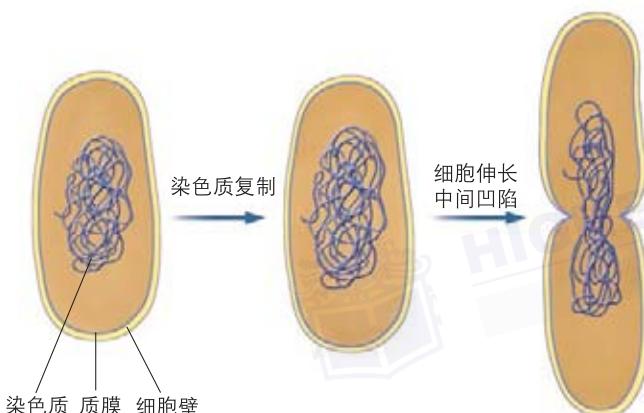


图 3-35 细菌裂殖时DNA的复制 细菌裂殖时，分布在无核膜的核区中一条环状 DNA 先复制为 2 条环状 DNA。细胞然后缢裂，形成 2 个新的细菌细胞。

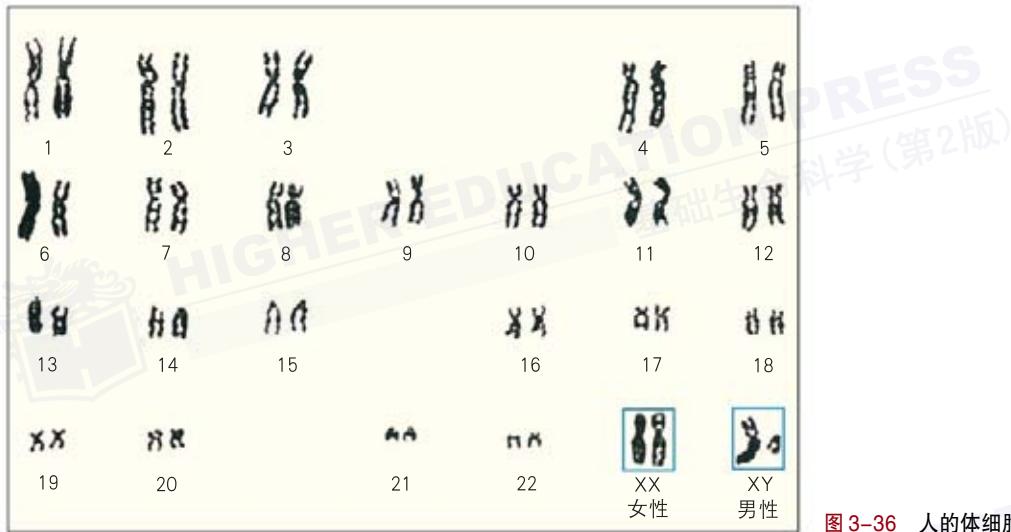


图 3-36 人的体细胞中有 23 对染色体

的常染色体和一对 XY 性染色体（图 3-36）。决定生物各种性状的基因都位于染色体上。

DNA 与组蛋白共同组装形成核小体（nucleosome），染色质主要是由串珠状的核小体聚集形成的。真核细胞

染色质的主要成分是 DNA、组蛋白、非组蛋白及少量 RNA。细胞分裂前，染色质再被进一步聚集包装而形成染色体（图 3-37）。从 DNA 到染色体，经过盘绕折叠，其长度缩短了近万倍。例如，人的每条染色体的 DNA 分子的平

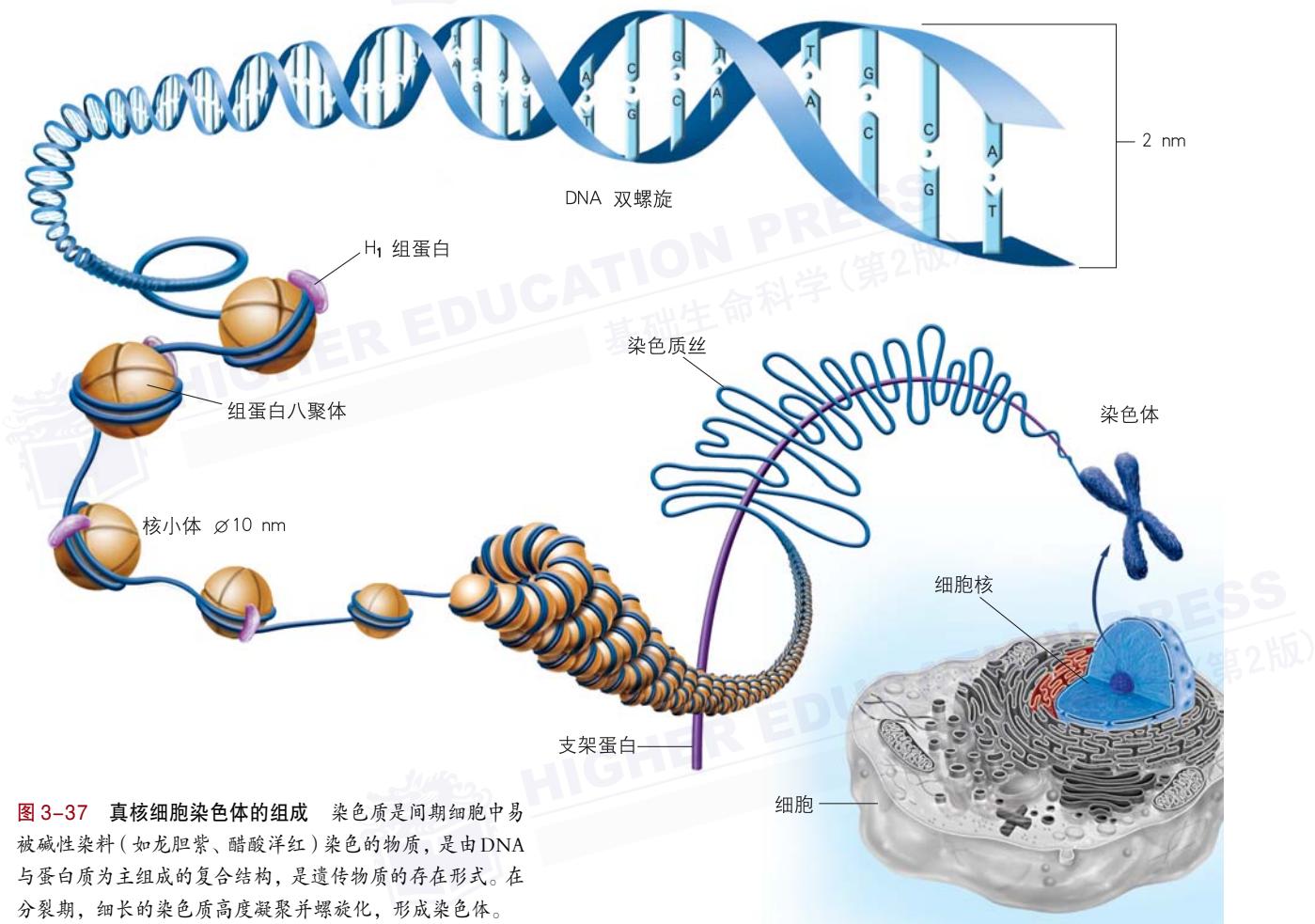


图 3-37 真核细胞染色体的组成 染色质是间期细胞中易被碱性染料（如龙胆紫、醋酸洋红）染色的物质，是由 DNA 与蛋白质为主组成的复合结构，是遗传物质的存在形式。在分裂期，细长的染色质高度凝聚并螺旋化，形成染色体。

均长度约为5 cm，而染色体平均长度则小于2~3 μm。由于姐妹染色单体(sister chromatid)通过着丝粒(centromere)相连，着丝粒就将染色体分为两个臂。着丝粒两侧蛋白质丰富的区域称为动粒，又称着丝点(kinetochores)。在染色体的两端还有被称为端粒(telomere)的结构，端粒中包含着端粒酶，端粒酶是核糖核蛋白构成的逆转录酶。研究表明，细胞每分裂一次，端粒DNA就会缩短一截。因此，端粒和端粒酶与细胞的衰老密切相关。医学研究表明，肿瘤细胞的发生与端粒酶活性不正常地增加有关。

每一种生物细胞染色体的数目都是恒定的。例如，果蝇的体细胞有8条染色体；人的体细胞(somatic cell)有46条染色体，而人的生殖细胞即配子(包括精子和卵细胞)只有体细胞染色体数的一半，为23条。也就是说，多数动物和植物的体细胞是二倍体(diploid)，即每一个体细胞核中有两组同样的染色体，用 $2n$ 表示。因此人体细胞46条染色体排列为23对，每对染色体一条来自父系，另一条来自母系。每对染色体上基因的分布基本相同，称为一对同源染色体(homologous chromosome)。而在生殖细胞即亲本的配子中，由于只有一组染色体，叫单倍体(haploid)，用 $n$ 表示。单倍染色体组所含有的全部遗传信息称为基因组。在真核细胞分裂前的准备期，细胞核内基因(组)的复制是通过染色体的复制完成的。染色体在复制之后，形成纵向并列的两条染色单体(chromatid)，它们通过着丝粒相连。这一对染色单体称为姐妹染色单体，它们的大小、形状完全相同。细胞经过有丝分裂，一对姐妹染色单体分开，各自分配到两个子细胞中(图3-38)。

一种生物的细胞在有丝分裂中期染色体的数目、大小、形态特征等表型被称为核型(karyotype)。每种生物正常的细胞都有特征性的核型模式。核型分析是诊断人类遗传病、判断不同物种间亲缘关系与进化的重要手段。

### 三、细胞周期与有丝分裂

新形成的细胞具有从小到大的生长过程，当细胞体积增大到一定程度，就会停止生长或者开始分裂。有些细胞如神经细胞、肌细胞和一些血细胞，一旦细胞生长成熟后就不再分裂。而那些有分裂能力的细胞，从一次分裂结束到下一次分裂结束所经历的一个完整过程称为一个细胞周期(cell cycle)。典型的细胞周期(图3-39)

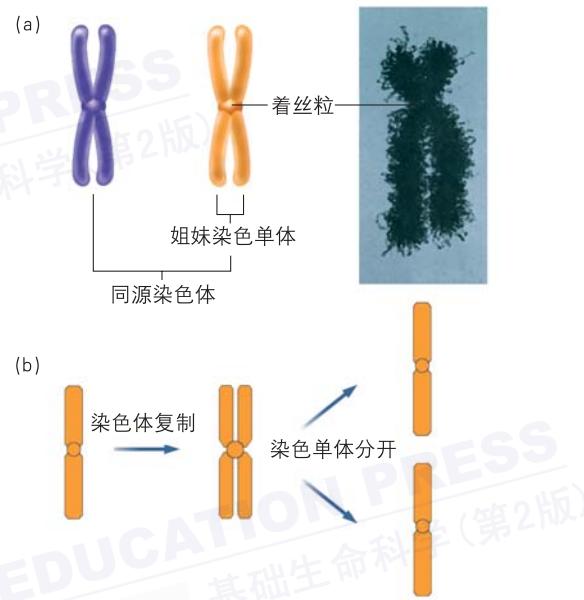


图3-38 同源染色体和姐妹染色单体 (a) 同源染色体是一对相同的染色体，姐妹染色单体是DNA复制后由着丝粒相连的纵向并列的两条染色单体。(b) 细胞有丝分裂时两条染色单体分开，分配到两个新的子细胞中。



图3-39 细胞周期 从形态上观察处于旺盛生长和分裂状态的细胞发现，大部分时间里看不到细胞形态的明显变化，这段时期为细胞分裂间期，它包括DNA合成期(S期)和S期前后两段间隙时期，即第一间隙期( $G_1$ 期)和第二间隙期( $G_2$ 期)。细胞分裂期(M期)和胞质分裂期(C期)时间较短。因此，细胞周期包括由 $G_1$ 期、S期、 $G_2$ 期、M期和C期组成的从一次分裂结束到下一次分裂结束的完整过程。动植物的细胞周期通常为20 h左右，其中分裂期只有1~2 h。

可包括间期 (interphase) 和细胞分裂期 (mitotic phase) 两部分。间期是细胞代谢、DNA 复制旺盛时期，它包括一个 DNA 合成期 (S 期) 以及 S 期前后两个间隙期 ( $G_1$  期,  $G_2$  期)。细胞分裂期则包括有丝分裂和胞质分裂 (cytokinesis) 两个主要过程，分别称为 M 期和 C 期。M 期是一个涉及细胞核及其染色体分裂的复杂过程，它使得新形成的两个子细胞具有与母细胞完全相同的染

色体形态和数目。C 期则是细胞质分裂形成两个新的子细胞的过程。

有丝分裂是一个连续的过程，根据染色体形态的变化特征，可分为前期 (prophase)、中期 (metaphase)、后期 (anaphase) 和末期 (telophase) 4 个阶段 (图 3-40)。在细胞间期，细胞生长过程为分裂期作物质准备。在有丝分裂前期，染色体出现，核膜核仁逐渐消失，由微管

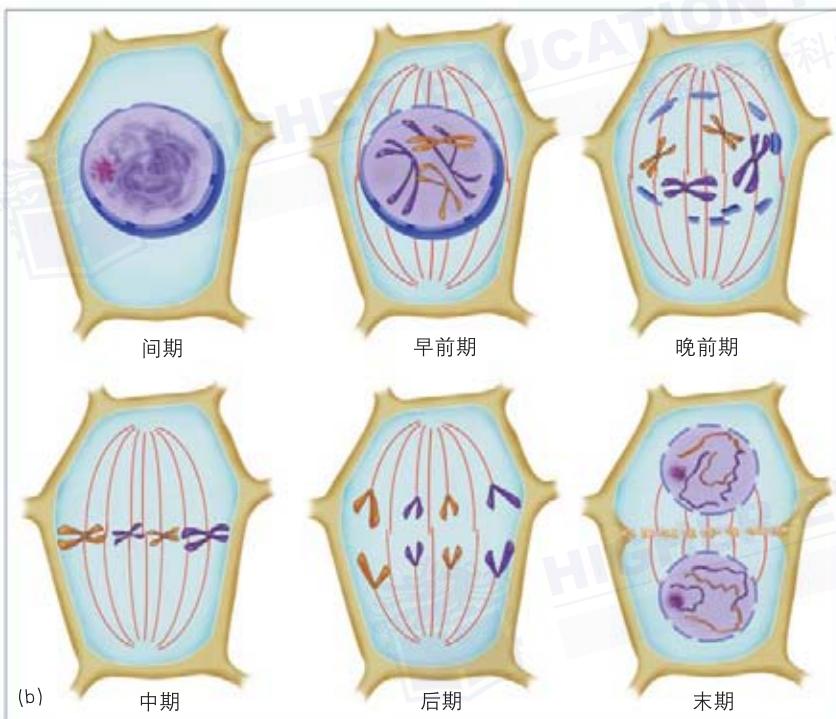
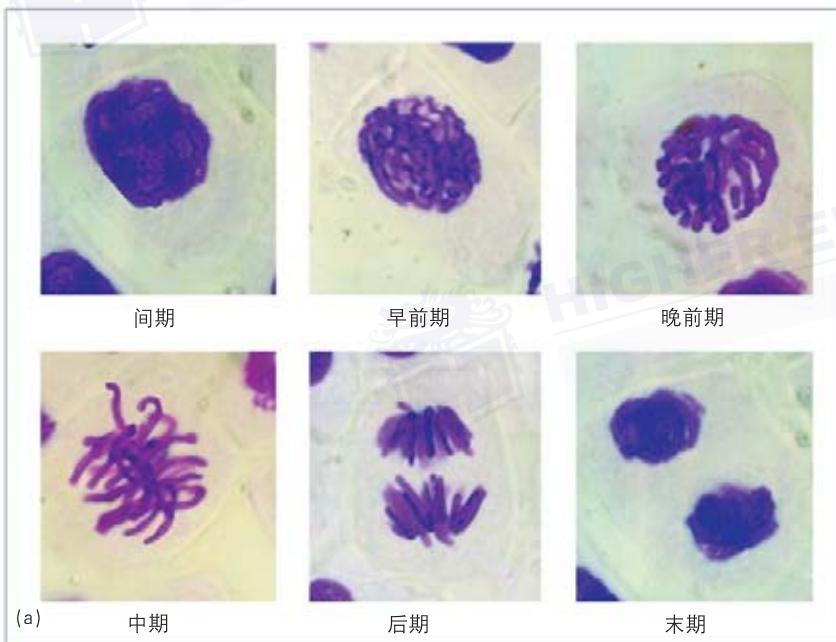


图 3-40 有丝分裂过程 (a) 洋葱根尖细胞有丝分裂过程中各期的显微照片。(b) 植物细胞有丝分裂各期染色体及细胞形态变化模式图。

构成的纺锤丝和蛋白质共同形成**纺锤体**( spindle )。有丝分裂中期，每条染色体着丝点两侧都有微管附着，受其牵挂，着丝点排列在细胞中央的平面——**赤道板**上。进入有丝分裂后期，着丝粒分裂，两条姐妹染色单体分离为两条染色体，分别受微管牵拉向两极移动。最后是有丝分裂末期，两套染色体分别到达两极后，细胞形态发生较大变化，核膜核仁重新出现，伴随子核重建，动物细胞通过缢缩，植物细胞通过细胞板形成，完成胞质分裂，最终形成两个子细胞。

有丝分裂的特点是，在间期每条染色体复制成两条相同的染色单体，在分裂时有规律地分配到两个子细胞核中。因此，由一个亲代细胞产生的两个子细胞各具有与亲代细胞在数目和形态上完全相同的染色体，母细胞与子细胞携带的遗传信息也相同。

#### 四、细胞周期的控制机制

从增殖的角度可将细胞分为周期性细胞、G<sub>0</sub>期细胞和终端分化细胞。周期性细胞是可以正常进行分裂的细胞，G<sub>0</sub>期细胞是在一定条件下暂时不分裂的细胞，终端分化细胞是不再分裂的细胞。细胞周期就好像一个椭圆形的赛车跑道，周期性细胞在这条道上经历了G<sub>1</sub>期-S期-G<sub>2</sub>期-M期-C期的全过程。这5个期又称为5个时相(phase)，细胞在单向有序的各时相停留多少时间，是否能顺利地进入下一个时相，这就是细胞周期的控制问题。研究表明，为了监视和调控细胞周期时相正常运转，从单细胞生物(如酵母菌)到高等多细胞生物(如人)，都普遍存在细胞周期的控制系统。在真核细胞中，这一控制系统包含3个主要**细胞周期检验点**(cell cycle checkpoint)，它们分别位于G<sub>1</sub>期、G<sub>2</sub>期和M期。细胞周期检验点受制于一系列特异或非特异环境信号的影响，周期性细胞能否顺利通过G<sub>1</sub>期和G<sub>2</sub>期检验点进入下一时相，关键还取决于细胞内部**周期蛋白**(cyclin)和**周期蛋白依赖性激酶**(cyclin-dependent kinase, Cdk)组成的引擎分子的周期性变化。Cdk是一种蛋白激酶家族，该激酶的激活在于它可与周期蛋白结合形成异源二聚体复合物。例如，G<sub>2</sub>期的周期蛋白与Cdk家族的成员结合后，可导致Cdk一级结构N端保守的第160位苏氨酸残基(Thr160)磷酸化，使其成为有活性的引擎分子(图3-41)。在被激活的引擎分子作用下，周期性细胞便可通过G<sub>1</sub>期或G<sub>2</sub>期检验点的检查，进入下一时相。不同的生物细胞



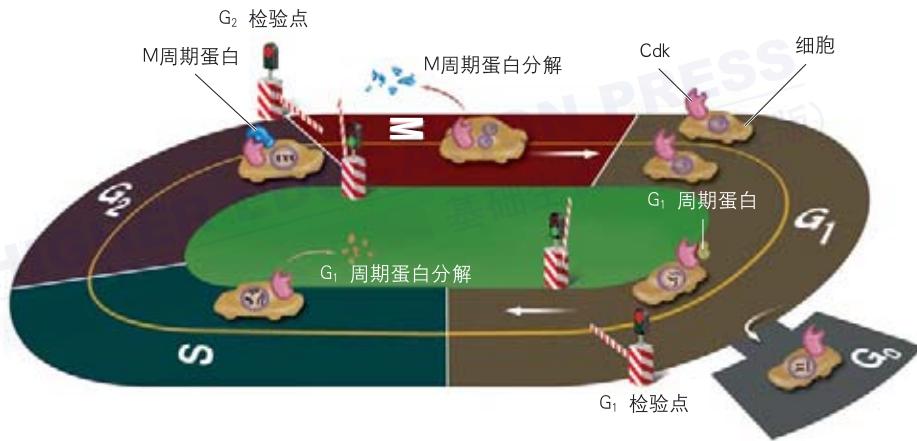
**图 3-41 周期蛋白与 Cdk 结合** 引擎分子被激活的原因在于，有的周期蛋白与 Cdk 家族的成员结合后，形成异源二聚体，导致 Cdk 一级结构 N 端保守的第 160 位苏氨酸残基 (Thr160) 磷酸化，使其成为有活性的引擎分子。激活的引擎分子活性也有可能被另加入的阻遏蛋白亚基所抑制。另外，在特定调控条件下，如果第 15 位的酪氨酸 (Tyr15) 被磷酸化，则可阻止二聚体的活性。后两种情况下，细胞便不能通过检验点而进入下一时相。

中，每一种 Cdk 结合不同类型的周期蛋白，分别在细胞周期不同时相的检验点产生作用。

让我们以酵母细胞为例，考察细胞周期控制的机理。在酵母细胞进入G<sub>1</sub>期到达G<sub>1</sub>期检验点时，该检验点通过比较细胞质体积与基因组的大小，决定是否让新合成的G<sub>1</sub>周期蛋白与Cdk结合，激活称为启动点激酶(start kinase)的二聚体引擎分子。即在G<sub>1</sub>期，随着细胞的生长，细胞的体积增大到一定程度而其DNA总量仍保持稳定，G<sub>1</sub>周期蛋白便与Cdk结合，激活启动点激酶，使周期性细胞通过G<sub>1</sub>检验点进入S期，DNA的复制过程便开始启动，G<sub>1</sub>周期蛋白接着便解离和自我降解。但是，如果G<sub>1</sub>检验点检查该周期性细胞不具备进入S期的条件，这时这些细胞便进入G<sub>0</sub>期(图3-42)。

完成了DNA复制后进入G<sub>2</sub>期的细胞首先开始逐渐积累M周期蛋白，该周期蛋白与Cdk结合形成称之为**有丝分裂促进因子**(mitosis-promoting factor, MPF)的二聚体。最初，MPF在其磷酸化之前并没有活性。当非常少量的MPF被磷酸化以后，它们具有正向反馈调节作用，即少量磷酸化的MPF反过来可以增强催化MPF磷酸化的酶活性，促进细胞内被激活的MPF浓度急剧增加，最终导致细胞通过G<sub>2</sub>检验点的检查，进入M期，有丝分裂过程开始启动。

细胞进入M期以后，MPF可进一步催化核小体组蛋白H1磷酸化，再使核纤层蛋白和微管结合蛋白磷酸化，



**图 3-42 细胞周期的控制过程** 细胞周期就好像赛车跑道，当正常细胞经过  $G_1$  或  $G_2$  检验点时，Cdk 便与不同的周期蛋白结合，激活了相应的引擎分子，周期性细胞便可通过  $G_1$  或  $G_2$  检验点的检查，进入下一时期，接着周期蛋白降解，Cdk 作用暂停，到下一次新的周期蛋白合成以后 Cdk 再次活化。但是，如果 Cdk 不能与周期蛋白正常结合，或者结合后二聚体的活性被抑制，周期性细胞便不能通过检验点，如图所示，它成为  $G_0$  期细胞，并退出细胞周期。

促进核纤层结构解体，从而促进纺锤体组装及染色单体的分离，保证一系列有丝分裂事件的正常进行。

M 期的时间长短取决于活性 MPF 浓度变化，因为 MPF 本身会使二聚体上的周期蛋白自我降解。虽然 Cdk 的浓度始终不变，但新合成的 M 周期蛋白降解后，活性 MPF 浓度减少到一定程度，M 期结束，有丝分裂过程完成，细胞又开始下一次以  $G_1$  期为起点的周期循环（图 3-42）。

多细胞真核生物的细胞周期控制要比酵母细胞复杂，因为在多细胞生物中，相邻的细胞可能有的分裂而有的不分裂，因此它们的细胞周期控制还涉及到细胞生长因子（growth factor）的作用、信号转导通路等多方面复杂过程。另外，肿瘤细胞的形成也与细胞周期的控制密切相关。有关这方面内容请参阅第六章第二节和第十一章第三节的内容和检索其他相关文献。

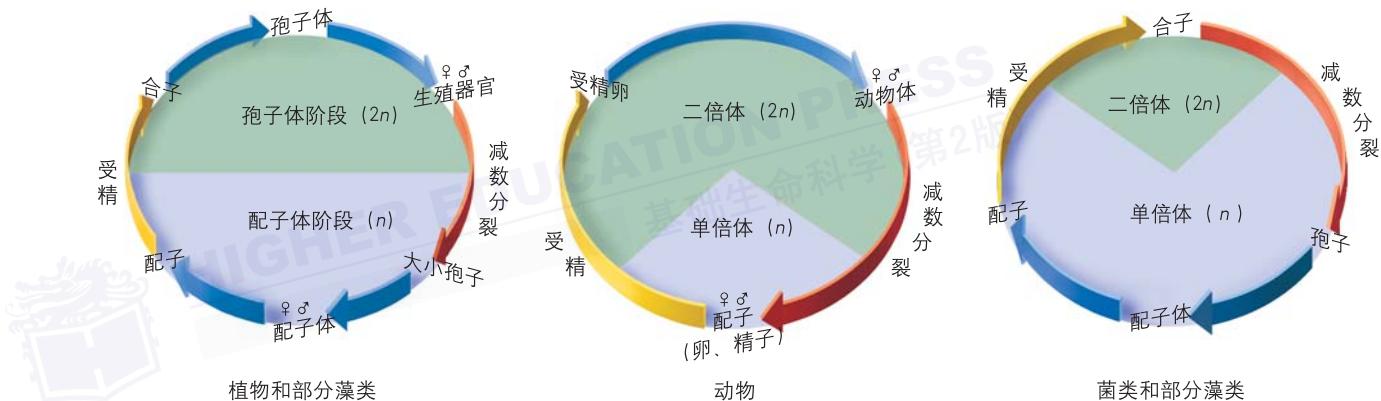
## 五、配子形成与减数分裂

**减数分裂**是细胞分裂的一种特殊形式。进行有性生殖的生物从二倍体的体细胞产生单倍体的生殖细胞或性细胞都要经历细胞的减数分裂过程。不同生物的生殖过程不尽相同，有的甚至差别很大。一般有性生殖都要涉及到母本和父本一对生物，每一个生物通常各自产生一种特别的性细胞，即**雄配子**（male gamete）或**雌配子**（female gamete）。在动物和植物中，雌配子是卵细胞（ovum），雄配子是精子（在高等植物中称为精核）。雌雄配子相互融合形成**受精卵**或称**合子**。合子通常为二倍体

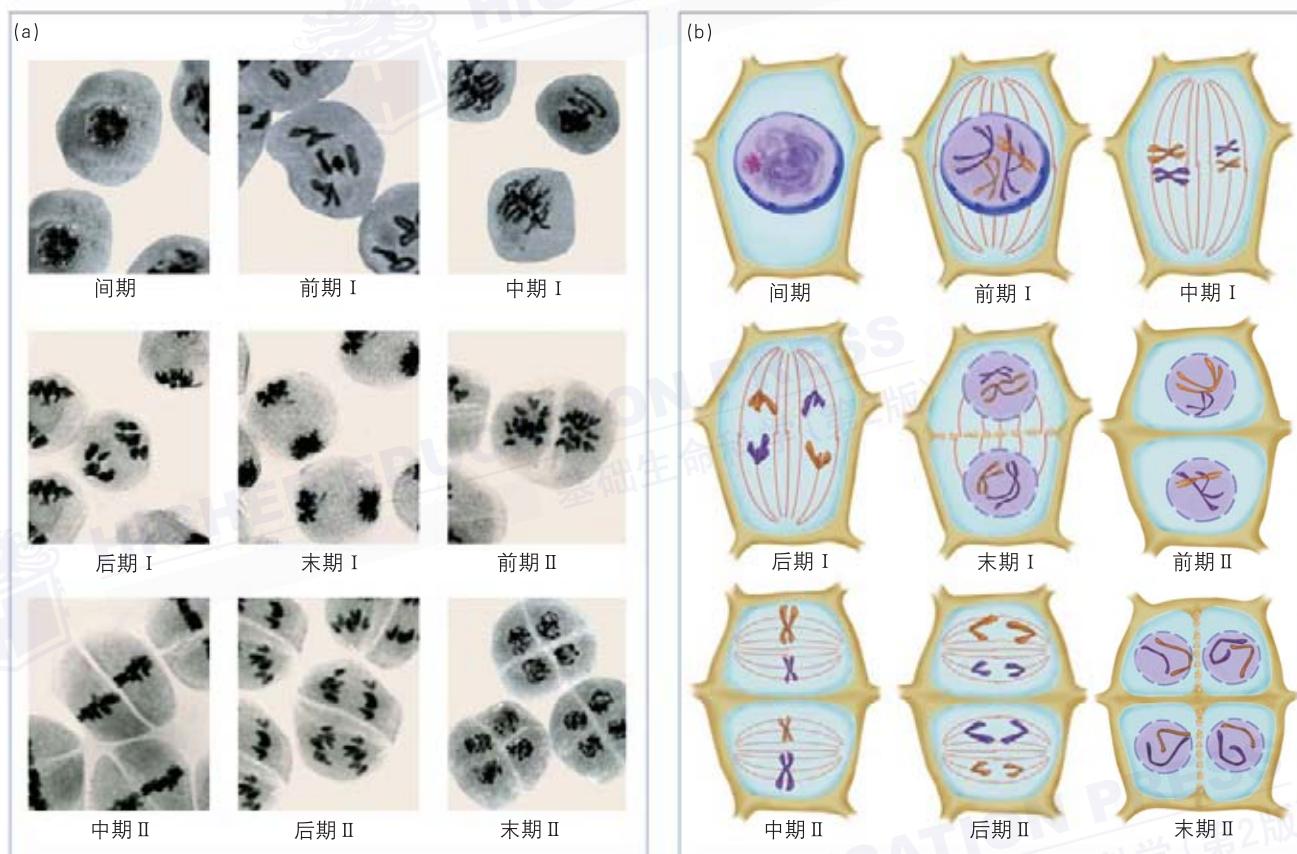
（ $2n$ ），而配子则为单倍体（ $n$ ）。有性生殖有可能使来自父母两方的优势遗传性状互补重组，产生变异，使它们的后代更适应环境的变化（图 3-43）。

由二倍体细胞形成单倍体细胞，染色体数目需要在细胞分裂过程中减半，伴随着染色体数目减半的细胞分裂称为**减数分裂**。减数分裂是在配子形成过程中的成熟期进行的。减数分裂时，配子母细胞（二倍体）要经过两次连续的核分裂，但 DNA 只复制一次，因此两次分裂形成的 4 个子细胞中，染色体数目比配子母细胞减少了一半。减数分裂过程包括两个阶段，分别称为减数分裂 I 和减数分裂 II，每一阶段根据染色体形态的变化特征还可区分为前期、中期、后期和末期（图 3-44）。在减数分裂前的间期是细胞进入第一次分裂前的准备过程，这期间完成了 DNA 的复制及有关蛋白质的合成。减数分裂 I 前期，同源染色体进行联会配对，形成四分体，非姐妹染色单体间发生局部交换。中期，四分体排列在赤道板上。后期，同源染色体分开，向两极移动。末期，形成两个子细胞，并转向第二次分裂。减数分裂 II 与有丝分裂过程基本相同。因此减数分裂是一种特殊方式的有丝分裂。

从图 3-44 可以看到，DNA 复制发生在减数分裂 I 开始前的间期（S 期），且只有这一次复制。特别值得注意的是，在减数分裂 I 的前期染色体变短变粗时，来自母本和来自父本的各一条相当的同源染色体两两配对，称为**联会**（synapsis）。由于每一条染色体实际含有一对姐妹染色单体，因此每对同源染色体联会后共有 4 条染色单



**图 3-43 3种不同生物的有性生殖生活史** 有性生殖通过减数分裂和受精作用来维持生物后代体细胞中染色体数目恒定。同时，由于减数分裂过程中同源染色体间联会时片段互换，等位基因分离，非等位基因自由组合以及受精过程中的组合等因素，增大了前后两代间的变异，从而提高了后代中更适应环境的类型出现的可能性。



**图 3-44 植物细胞的减数分裂过程** (a) 黑麦花粉母细胞的减数分裂。(b) 植物细胞减数分裂模式图。减数分裂 I 的前期、中期、后期、末期分别简写为前期 I、中期 I、后期 I、末期 I；减数分裂 II 的前期、中期、后期、末期分别简写为前期 II、中期 II、后期 II、末期 II。

体, 称**四分体** (tetrad)。联会复合体是负责同源染色体联会配对的结构, 它的形成使同源的非姐妹染色单体间形成交叉并有可能发生对等片段的交换, 最终导致遗传物质的非随机重组, 从而造成了子代遗传特性的变异。另一方面, 由于“减数”实质上是配对的同源染色体的分开, 使得有性生殖过程能保持物种的遗传物质即染色体数目的恒定, 同时为等位基因 (alleles) 的分离提供了保障机制。

以上我们学习了细胞的概念、真核细胞结构与功能、生物膜、细胞分裂与细胞周期等最基本的知识, 有关细胞分化、衰老、凋亡、细胞通讯和信号转导等也是细胞学领域重要的内容, 由于这些内容涉及基因调控的原理, 特别又与生物的发育关系极为密切, 因此它们被安排在理解了遗传的分子基础以后的发育一章中重点介绍。

## 第五节 细胞学研究的一般方法

### 一、显微镜与细胞形态结构观察

没有显微镜的发明, 就没有细胞的发现。300多年前, Leeuwenhoek 制造出了世界上最早的显微镜, 他也成为世界上最早看到细菌等微生物细胞的人。和许多青年人一样, 年青时代的 Leeuwenhoek 不满足于每天枯燥无味的生活。一次偶然的机会, 他找到一块能放大成像的凸透镜, 从此他就迷上了它, 希望通过磨制透镜, 不断提高凸透镜的放大倍数, 改进成像效果。Leeuwenhoek 有一股将铁棒磨成针的刻苦精神, 他日以继夜地工作, 磨制了各种各样的透镜, 还将这些透镜装配成简单的显微镜。即使使用现在的工艺水准来评判, Leeuwenhoek 当时磨制的透镜无论是光洁度还是椭圆度都是相当精致的。他制作的简单显微镜已达到了将微小物体放大 300 倍的能力 (图 3-45)。Leeuwenhoek 还喜欢用透镜去观察一切他所感兴趣的物品, 包括跳蚤、昆虫、一滴雨水、一滴血液等等。一次他用透镜观察蝌蚪的尾巴后兴奋地说, 尾巴里有许多“小河”, 血液在不停地流动, 真是妙极了! 他从一滴雨水中看到了许多奇形怪状的小东西, 有的像圆球, 有的像长皮条, 有的全身是毛, 这些小东西在水中不停地运动。一滴水虽少, 但它就是一个包含了多种生命 (细胞) 的精彩微观世界。

人的眼睛观察物体的能力是有限的, 特别微小的物体必须先被放大, 才能被肉眼所看见。显微镜的重要作用是将被观察的微小物体影像放大。但是, 仅仅将微小



图 3-45 Leeuwenhoek 和他发明的显微镜

物体的影像放大有时是不够的。因为如果两个非常微小的物体或结构十分靠近, 肉眼就难以分辨出它们究竟是一个物体或结构还是两个物体或结构。因此显微镜的另一个重要光学指标是其**分辨率** (resolving power), 即所分辨的两个影像之间的最小距离。通俗地说, 显微镜的分辨率就是显微镜观察物体的清晰程度。我们眼睛直接观察物体时的分辨率大约为 0.1 ~ 0.2 mm, 光学显微镜的分辨率一般小于 0.002 mm (2 μm), 这样的分辨率对于观察一些原核生物细胞和真核生物细胞已经足够了, 但要清晰地观察一些更加细小的细胞或细胞结构, 则需要分辨率更高的显微镜。显微镜的分辨率计算公式为:

$$d = \frac{0.61 \lambda}{n \sin \alpha}$$

上式中,  $d$  代表显微镜的最大分辨率,  $\lambda$  为光的波长,  $n$  为光从样品和物镜间介质 (空气或加入矿物油) 进入物镜的折射系数,  $\alpha$  为光由样品进入物镜夹角的一半 (半角度数)。

除了放大倍数与分辨率这两个最重要的指标外, 显微镜能否清晰地观察细胞样品及结构还取决于样品的反差情况, 即被观察结构与其背景对光吸收的差别程度。为了增加被观察细胞和结构的反差, 早在 19 世纪, 生物学家用不同的化学染料对细胞进行染色并发现, 细胞内各部分与染料的结合能力有一定的差别, 如有的染料能特异性地与细胞核结合, 有的则特异性地与细胞壁结合等等。因此, 生物学家常用染色的方法来增加所观察细胞结构的反差。由于染料会毒死细胞, 观察活的细胞一般就不能采用染色

方法来增加反差。20世纪30年代，科学家根据光在不同细胞结构部分穿透率的微小差异，发明了一种相差显微镜，提高了活体细胞在显微镜下的反差及其清晰程度。

一般光学显微镜自下而上主要包括光源、聚光镜、样品台、物镜、镜筒、目镜等几部分（图3-46）。在观察细胞样品时，物镜将被观察的像反射到达目镜，目镜再一次放大，所以显微镜最终观察物体的放大倍数等于物镜的放大倍数乘目镜的放大倍数。从显微镜的发明到现在，普通光学显微镜仍然是观察细胞形态结构的主要工具之一。

由光的性质可知，光学透镜不能分辨小于光波长的物体或结构。可见光的波长范围为400~700 nm，因此，再好的光学显微镜一般都不能观察小于500 nm（0.5 μm）的细胞及其结构。为了观察更细微的结构，科学家发明了电子显微镜。100 kV的电子显微镜电子的波长为0.004 nm，小于单个原子的直径，因此，电子显微镜可以观察到光学显微镜下难以看到的细微结构。生物学家常用的电子显微镜有透射电子显微镜（transmission electron microscope, TEM）和扫描电子显微镜（scanning electron microscope, SEM）两种（图3-46）。前者需要将细胞样品切成超薄的薄片，适合于观察细胞内部的超微结构；后者主要用于观察细胞样品的表面形态和构造。透射电子显微镜的成像工作原理与光学显微镜基本相似，它们分别依赖电子

和光子穿透细胞样品，再经电磁“透镜”和光子“透镜”放大成像。扫描电子显微镜则依靠电子射到细胞样品的表面后发射出更多的二次电子，放大后形成反映细胞表面形貌特征的三维图像。除了透射电镜和扫描电镜外，还有一种根据量子力学中的隧道效应研制的扫描隧道显微镜（scanning tunneling microscope, STM），它利用原子尺度的针尖探测被扫描样品表面产生的隧道效应，获得样品表面更高分辨率的图像。

人们对细胞的一种主要认识方法是直接观察。随着生物学和物理学等学科的发展，显微镜的性能不断被改进，人们还陆续研制出相差显微镜（phase contrast microscope）、微分干涉显微镜（differential interference microscope）、荧光显微镜（fluorescence microscope）、激光扫描共聚焦显微镜（laser scanning confocal microscope）、原子力显微镜（atomic force microscope）等，它们利用不同的物理或化学原理及技术，提高了显微镜的放大倍数、分辨率和被探测样品特殊部分和特殊成分的显现清晰程度或应用范围。显微镜性能的每一次重要改进，都加深了人们对细胞结构的认识，同时向人们提出了新的问题和课题。随着显微镜性能的提高，细胞核、细胞膜、各种细胞器等细胞的内部结构不断被揭示和认识，同步研究还证明，这些细胞结构特征与它们的功能具有一致性。



**图3-46 普通光学显微镜和透射电子显微镜** 光学显微镜主要包括由目镜和物镜构成的光学放大系统，由光源、折光镜和聚光器构成的照明系统和机械支架与样品固定及移动系统几部分。分辨率和放大倍数是光学显微镜性能最重要的指标。透射电子显微镜的成像工作原理与光学显微镜基本相似，它依赖电子穿透细胞样品，再经电磁“透镜”放大成像。

## 二、细胞组分与结构的分离

为了更细致地研究细胞各部件的结构和功能，有时必须将细胞的不同组分或细胞器分离开来。为此，生物学家们不断改进细胞组分的分离技术，其中最主要的技术是细胞破碎技术和超离心 (ultracentrifugation) 技术。

针对不同类型的生物组织和细胞，可采用不同的破碎细胞的方法，如采用电动或手动组织匀浆器，其中的刀片高速转动将一些组织及细胞打成碎片；对微小的细胞还可以采用一种弗氏细胞压碎器 (french press)，它首先将细胞放入一密封的耐压容器内，再向容器内压入高压氮气，最后突然打开容器的一个极细小的小口，让容器内的细胞瞬时减压并通过细孔喷射出来，达到破碎细胞的目的；对于又小又坚硬的细胞如一些单细胞藻类，还可采用一种特殊的细胞匀浆器，其工作原理是将细胞与其大小相近的玻璃珠 (粉) 混合在一起，通过超速震荡，让它们相互撞击，最终达到破碎细胞的目的。不论采取哪种方法，都要防止细胞破碎液过热而破坏细胞组分的功能，必要时要采取一定的降温措施。另外，还可用酶裂解的方法破碎细胞。例如，可以用溶菌酶 (lysozyme) 来破坏革兰氏阳性菌的细胞壁，让细胞内含组分释放出来。

细胞被匀浆破碎后，由于不同细胞器或细胞组分的质量或密度不同，在离心机中采用不同的离心速率可将它们分步分离 (图 3-47)。离心的原因在于处于悬浮状态的两种微粒，如果它们的质量或密度不同，就会以不同的速率沉降。但是，细胞器或细胞组分的密度虽然大于悬浮液密度，但它们之间的差别相当微小，因此，它们沉降到悬浮液底部的时间很长，实际上不可能将它们分离或沉降下来。将待分离样品放入离心试管中进行离心，待分离的细胞器或细胞组分在离心力的作用下，其沉降过程加速进行。在某种悬浮介质中，已知颗粒的沉降速率 ( $v$ ) 与离心机转子的角速度 ( $\omega$ ) 平方及颗粒到转子中心的距离 ( $r$ ) 成正比：

$$v = S (\omega^2 r)$$

式中  $\omega^2 r$  为转子的离心加速度，单位为  $\text{cm/s}^2$ ， $S$  为颗粒的沉降系数，单位为  $\text{s}$ 。实际应用中，常用  $S$  (Svedberg) 来表述沉降系数单位， $1\text{S} = 10^{-13} \text{s}$ 。对于同一种分子或形状密度相同的颗粒， $S$  可以表示该分子或颗粒的大小。例如，大肠杆菌 RNA 核糖体 3 种亚基的大小分别为  $5\text{S}$ ， $16\text{S}$  和  $23\text{S}$ 。

超速离心机的转速可达到每分钟 8 万转，使细胞器或结构成分受到的沉降作用力比地球重力大 50 万倍，即

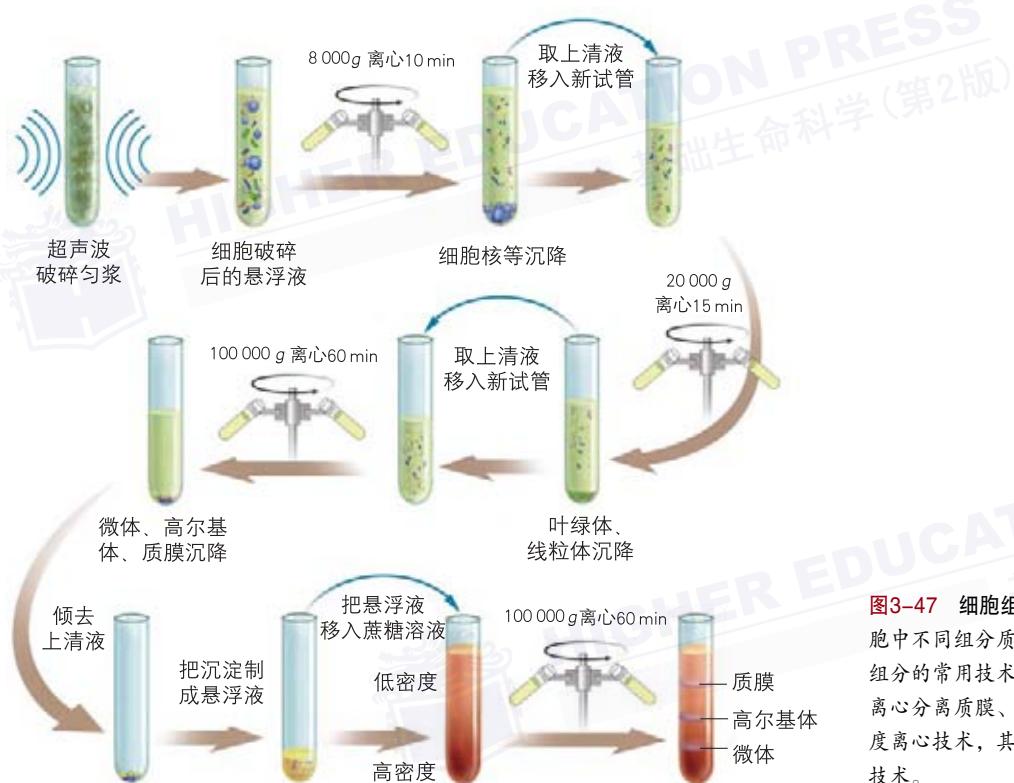


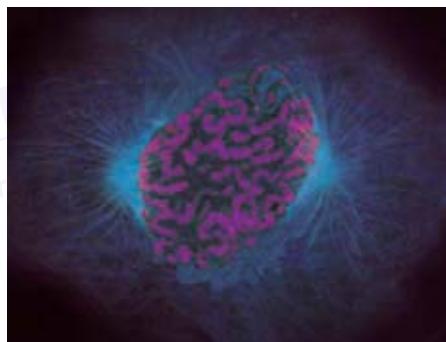
图3-47 细胞组分的离心分离 离心是根据细胞中不同组分质量和密度差别分离细胞的各种组分的常用技术。图中在密度梯度蔗糖溶液中离心分离质膜、高尔基体等应用了平衡密度梯度离心技术，其他颗粒的分离应用了差速离心技术。

表达为  $500\,000\text{ g}$ 。离心机的转速 (r/min) 与离心力 ( $g$ ) 可以相互换算。一般来说, 将匀浆后的细胞  $8\,000\text{ g}$  离心  $10\text{ min}$ , 细胞核与大的细胞碎片可在离心管内沉降下来; 将离心管上层溶液转入另一离心管, 再用  $20\,000\text{ g}$  离心  $15\text{ min}$ , 可将线粒体、叶绿体等沉降下来; 对上清液再施以  $100\,000\text{ g}$  离心  $60\text{ min}$ , 可在沉淀中获得微体、质膜、高尔基体等等; 若将微体、质膜、高尔基体等悬浮于密度梯度蔗糖溶液中再次  $100\,000\text{ g}$  离心, 质膜、高尔基体和微体或内质网膜将在密度梯度蔗糖溶液中分层分布 (图 3-47)。将细胞器或各结构成分分开后, 生物学家可以分别对它们用电子显微镜等做结构观察, 也可以分别采用不同的生物化学或生物物理学方法对它们进行性质与功能的研究。对细胞器或细胞结构成分的分离, 以及对它们的细胞学与生物化学的研究, 是探索细胞的结构与功能相互关系的有效途径。

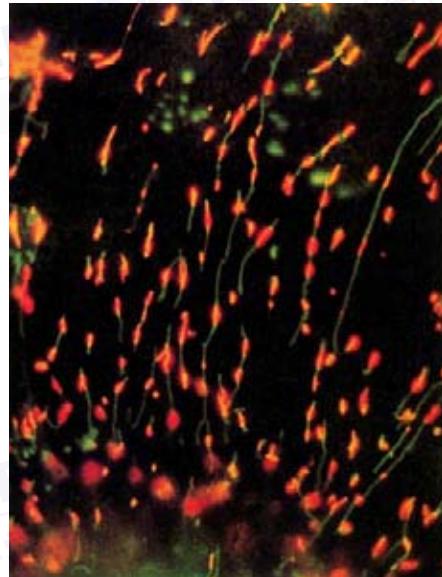
### 三、细胞组分的分析与定位技术

即使在不破碎或分离细胞组分或细胞器的情况下, 细胞生物学家也可以对细胞中不同的化学成分和不同的细胞组分进行定性或定量的研究。其最大的优点在于可以确定这些组分在细胞中的位置, 跟踪分析它们在细胞中的移动或变化。细胞组分的分析与定位技术特别有利于研究细胞在不同分化阶段或生物的不同发育时期细胞中特定化学成分和细胞组分的变化规律, 还特别有利于研究细胞及其组分对特定外界条件或刺激作用的应答。

一些可以与细胞内化学物质的特殊基团结合并显示特别颜色的化学试剂 (称为显色剂或染料) 常被用来检测核酸、蛋白质、脂类和多糖在细胞中的含量和分布。例如, 福尔根 (Feulgen) 染色对于检验细胞内 DNA 特别有效, 真核细胞分裂时用福尔根显色剂对细胞染色, 细胞内的染色体 DNA 可以清晰地显现出来 (图 3-48)。福尔根染色的局限性在于, 它在染色操作时需要对细胞先行酸解除去 RNA 和 DNA 上的嘌呤, 因此对细胞具有毒害作用。但也有的细胞组分分析与定位技术可直接用于活细胞的分析, JC-1 是一种阳离子荧光染料, 它可以被用来检测线粒体膜内外的电位差, 当线粒体内膜产生跨膜电位差时, 这种脂溶性染料在高膜电位一侧形成聚集体, 显现橘红色荧光, 而在低膜电位一侧只形成单体, 显现绿色荧光 (图 3-49)。另外, 细胞生物学家用荧光试剂来跟踪分析敏感神经元对特殊刺激的响应, 如细胞内游离的环腺苷酸 (cyclic adenosine



**图 3-48** 真核细胞分裂时用福尔根试剂染色, 显微镜下可见的染色体 染色体名字的由来是因为它们能被某些染料着色。图为细胞即将分裂时光学显微镜下见到的染色体。



**图 3-49** 阳离子荧光染料JC-1显现线粒体内膜跨膜电位差 在荧光显微镜下, 被培养的细胞用荧光染料染色后显示出线粒体内膜的质子运动产生的膜电位差, 线粒体内膜的内侧带负电性, 产生绿色荧光, 外侧为正电性, 显示橘红色荧光。

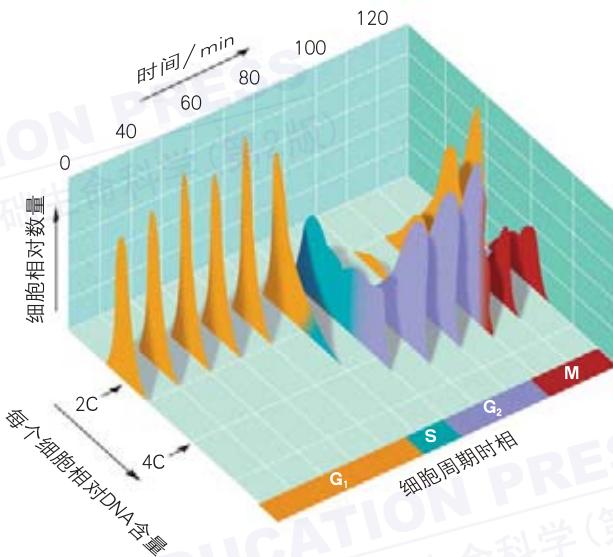
monophosphate, cAMP) 的分布与浓度变化。

细胞组分分析与定位技术还包括, 利用希夫 (Schiff) 试剂与醛基间的反应来检测细胞中的多糖化合物, 用四氧化锇与不饱和脂肪酸的反应检测细胞中的脂肪粒, 用汞试剂或重氮化合物检测蛋白质和酶的变化, 用免疫荧光 (immunofluorescence) 显微镜或免疫电镜技术检测细胞内的抗原-抗体反应 (antigen-antibody reaction) 等等。

细胞的放射自显影技术 (autoradiography) 是一种对细胞内生物大分子进行动态追踪研究的有效技术, 它利用加入到细胞内的放射性同位素的电离辐射对感光材

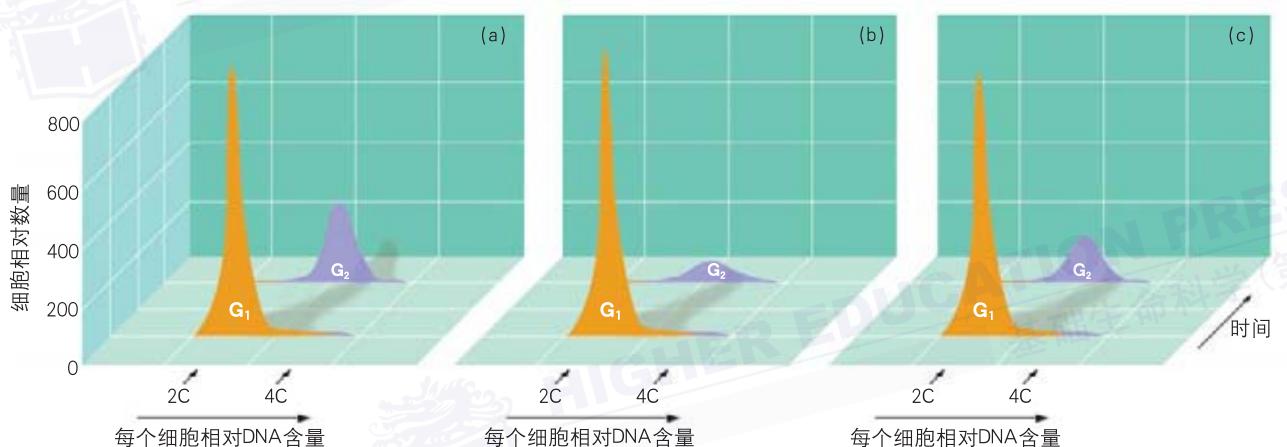
料（如X光底片）显影作用来检测细胞内特定标记的生物大分子的位置与含量。在活细胞及组织培养或生长阶段，加入的放射性前体分子被细胞吸收后，被用于合成特定的生物大分子。例如，可以用氚(<sup>3</sup>H)标记的胸腺嘧啶脱氧核苷示踪DNA的合成，用<sup>35</sup>S标记的氨基酸来示踪蛋白质的合成。根据需要可以对细胞进行持续标记或间隔脉冲标记，以后这些新合成的带放射性同位素标记的大分子在细胞生命活动的不同时期会出现一系列的变化或位置迁移。在不同的时间取样或在组织的不同部位取样，固定细胞和组织，按常规方法制备细胞或组织切片。在黑暗处将感光胶片覆盖在切片上，让细胞切片内的放射性物质自动对感光胶片曝光一段时间，然后再对感光胶片进行显影、定影等处理，获得相应的图片。

**流式细胞仪**（flow cytometry）可以连续测定细胞中DNA含量，因此形成了分析细胞周期时相的新技术。细胞悬浮液被特殊的DNA荧光染料处理后从一个细小的喷孔中放出，每一个细胞被一束激光激发，产生的荧光强度与DNA含量成正比。用流式细胞仪对非同步化且细胞数量足够大的细胞悬浮液进行测定，可以获得该细胞群体细胞周期时相的分布特征。在一定时间内，处于G<sub>1</sub>期的细胞最多，小部分细胞处于S期和G<sub>2</sub>/M期。**图3-50**显示了经流式细胞仪测定获得的细胞内DNA含量动态变化及细胞数量统计，从图中可以看出，绝大部分细胞都含有固定量(2C)的DNA，对应于G<sub>1</sub>期DNA的非复制状态（图中橘黄色部分），接着细胞群进入S期，每个细胞DNA含量增加，高DNA含量(4C)的细胞增多（图中的绿色部分），以后再由G<sub>2</sub>期（图中的紫色部分）到M期（图中的



**图3-50** 流式细胞仪测定细胞周期 三维坐标图像反映了细胞周期时相分布对应于细胞周期中DNA含量的动态变化及细胞数量统计。

红色部分），高DNA含量(4C)的细胞又逐渐由多变少，DNA为2C含量的细胞又逐渐增多。流式细胞仪经常被用于对同步化细胞群体细胞周期的检测和分离，用于研究突变体的细胞周期时相变化和检测特定药物对细胞周期控制的作用等等。例如，利用流式细胞仪分析发现，小鼠服用了一种抗氧化药物后，其胸腺细胞的增殖能力明显增强（**图3-51**）。流式细胞仪分析技术除了可以定量检测细胞中DNA含量以外，还可分析细胞中RNA的变化和特异性蛋白质含量的变化，也能将具有特异染色反应的细胞从众多一般性细胞中分离出来，如果特异染色过程没有毒性，分离出的细胞还可以继续培养。



**图3-51** 用流式细胞仪测定一种抗氧化药物对小鼠胸腺细胞增殖能力的影响 (a) 2月龄小鼠，可见较大的G<sub>2</sub>期细胞峰。(b) 24月龄小鼠，G<sub>2</sub>期细胞峰明显降低（对照）。(c) 服用抗氧化药物的24月龄小鼠，与对照相比，G<sub>2</sub>期细胞峰增大。



## 思考与讨论

1. 试分别比较原核细胞与真核细胞、植物细胞与动物细胞、叶绿体与线粒体，它们有哪些共同点，有哪些不同点？
2. 有些植物种子的细胞里有贮存油脂的脂肪颗粒，这些颗粒被一层磷脂膜包被，而不像细胞器那样具有双分子层膜。试描述这种单分子层膜的形态，解释它比双分子层膜稳定的原因。
3. 构成膜的蛋白质与磷脂双分子层的相互关系怎样？镶嵌在磷脂分子中的蛋白质有哪些结构特点和功能？
4. 试从生命特征的不同方面说明细胞是生命的基本单位。
5. 举例说明细胞中膜的重要性和各项功能。为什么说生物膜系统是最重要的物质与能量代谢场所？
6. 请用草图表示，由构成染色质的长链DNA分子与蛋白质结合经过紧密盘绕、折叠，凝缩形成了染色体，同时标示出染色体上的特征结构名称。
7. 有丝分裂与减数分裂的共同点和差别是什么？
8. 列举出你所知道的细胞器和它们各自的功能。
9. 为什么在膜的双分子层中，脂肪酸碳原子间的双键越多，膜的流动性就越大？
10. 物质的跨膜运输分为被动运输和主动运输，其主要差别是什么？
11. 请以酵母细胞为例，简单介绍细胞周期控制的机制。

## 练习题

### 1. 名词解释：

细胞 细胞学说 分化 去分化 组织 原核细胞 真核细胞 质膜 原生质 细胞器 染色体  
染色质 内膜系统 线粒体 类囊体 细胞骨架 流动镶嵌模型 被动运输 主动运输 简单扩散  
渗透作用 质壁分离 通道蛋白 主动运输 离子泵 膜电势 质子泵  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  泵 核小体  
着丝粒 同源染色体 姐妹染色单体 核型 细胞周期 有丝分裂 减数分裂 纺锤体 时相  
细胞周期检验点 联会 四分体 分辨率 沉降系数 放射自显影技术 流式细胞技术

### 2. 下列（ ）不是由双层膜所包被的。

a. 细胞核 b. 过氧化物酶体 c. 线粒体 d. 质体

### 3. 最小、最简单的细胞是（ ）。

a. 痘病毒 b. 蓝细菌 c. 支原体 d. 古细菌

### 4. 下列（ ）细胞周期时相组成是准确的。

a. 前期 - 中期 - 后期 - 末期 b.  $G_1 - G_2 - S - M$  c.  $G_1 - S - G_2 - M$  d.  $M - G_1 - S - G_2$

### 5. 引导细胞周期运行的引擎分子是（ ）。

a. ATP b. cyclin c. Cdk d. MPF

6. 下面( )不是有丝分裂前期的特征。  
 a. 核膜解体      b. 染色质凝集      c. 核仁消失      d. 胞质收缩环形成
7. 下列细胞器中，作为细胞分泌物加工分选的场所是( )。  
 a. 内质网      b. 高尔基体      c. 溶酶体      d. 核糖体
8. 不直接消耗ATP的物质跨膜主动运输方式是( )。  
 a.  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵      b. 质子泵      c. 简单扩散      d. 协同运输      e. 易化扩散
9. 细胞核不包含( )。  
 a. 核膜      b. 染色体      c. 核仁      d. 核糖体      e. 蛋白质
10. 细胞膜不具有( )的特征。  
 a. 流动性      b. 两侧不对称性      c. 分相现象      d. 不通透性
11. 真核细胞的分泌活动与( )无关。  
 a. 粗面内质网      b. 高尔基体      c. 中心体      d. 质膜
12. 真核细胞染色质的基本结构单位是( )。  
 a. 端粒      b. 核小体      c. 染色质纤维      d. 着丝粒
13. 将下列描述和相应的细胞内结构或物质匹配
- |                     |       |
|---------------------|-------|
| a. 合成细胞分泌蛋白的核糖体附着部位 | 质体    |
| b. 线粒体内隆起的褶皱        | 类囊体   |
| c. 合成和贮存糖类          | 内质网膜  |
| d. 分泌水解酶分解细胞        | 溶酶体   |
| e. 叶绿素在叶绿体中的存在部位    | 嵴     |
| f. 进行氧化磷酸化合成ATP     | 过氧化物酶 |
| g. 毒性分子的氧化          | 线粒体   |



### 相关网站

<http://www.cellsalive.com/>  
<http://www.cellbio.com/>  
<http://www.life.uiuc.edu/plantbio/cell/>  
<http://www.cell.com/>  
<http://www.cellbioed.org/>