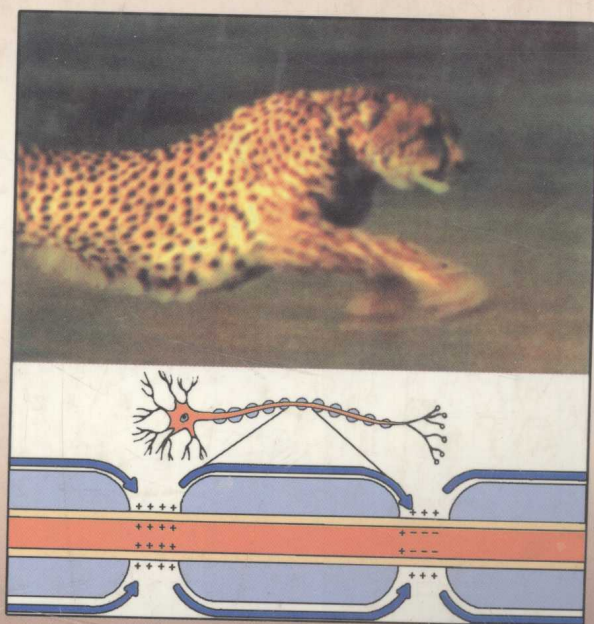


动物生理学

D O N G W U S H E N G L I X U E

主 编 肖向红 主 审 倪 江



东 北 林 业 大 学 出 版 社

动物生理学

主编 肖向红

主审 倪 江

东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

动物生理学/肖向红主编. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2000.9
ISBN 7-81076-121-8

I. 生… II. 肖… III. 生理学 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 50122 号

《动物生理学》编委会

主编 肖向红
主审 倪 江 吴建平
编委 肖向红 李 枫 袁 力
郑 冬 邹红菲 周宏力

责任编辑: 刘学东

封面设计: 曹 晖



NEFUP

动物生理学

Dongwu Shenglixue

主编 肖向红

主审 倪 江

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

哈尔滨市工大节能印刷厂印装

开本 787 × 1092 1/16 印张 20.25 字数 466 千字

2000 年 9 月第 1 版 2005 年 7 月第 2 次印刷

ISBN 7-81076-121-8

Q·82 定价: 30.00 元

前 言

动物生理学是野生动物资源学院野生动物保护与自然保护区管理专业、森林生物专业、生物技术专业等的专业基础课程之一。由于种种原因,长期以来,我们所使用的生理学教材大都是借用师范院校、农业院校、综合性大学和医学院校的教材,教材使用比较混杂。而各类院校的培养目标及前、后期课程不同,其教学内容的设定也有所不同,显然对于野生动物专业人才的培养来说,这些现在的生理学教材有许多不足,远不能适应目前教学改革和培养 21 世纪人才的需要。动物生理学作为野生动物学科一门重要的专业基础课程之一,在野生动物专业人才培养的课程体系中占有重要的位置。生理学教学内容是由专业要求、学生水平及当前生理学学科发展等多方面条件决定的,在很大程度上教材对教学内容起着指挥棒的作用,教学内容是随着教材变化而变化的,因此,教材的设定必须服从于培养目标的要求。

本教材作为基础课教材,着重讨论动物生理学的基础理论、基本知识和实验研究方法,并以哺乳动物器官生理学为主干,阐述各种动物生理功能的普遍规律及在不同进化水平、不同生态环境条件下的生理机能的参考点,比较动物进化过程中生理功能的演变及在不同生态环境条件下的生理功能变化。在本书的某些章节中,对有些生理学问题除介绍现在已经取得的成果外,还介绍这些问题的提出和解决的历史发展过程,目的是使学生不只是记住一些结论,而且了解这些结论是怎样得来的,帮助学生开阔思路,扩大学生的知识面,使其学习提出问题和研究问题的方法,培养其分析问题和解决问题的能力。

插图在生理学的教材中起着重要的作用,有时一幅好的插图比一段文字更易说明问题。本书精心选用了较多的插图,可能会对学生的学习有所帮助。

本教材共 12 章,文字通俗易懂,深入浅出,小字部分作为学生自学内容。本教材可作为野生动物与自然保护区管理专业及森林生物、生物技术专业 and 综合性大学、师范大学生物专业的动物生理学课程的教材,也可供农业院校、医学院校的相关专业参考使用。(本书配有教学光盘一套)。

由于我们的水平有限,错误和不足在所难免,恳切希望读者们给予批评指正。

肖向红

1999 年 12 月

目 录

1 绪论	(1)
1.1 动物生理学的研究内容和研究方法	(1)
1.2 生命活动的基本特征	(3)
1.3 高等动物生理功能的调节	(4)
2 细胞的基本生理活动	(8)
2.1 细胞膜的基本结构和物质转运功能	(8)
2.2 细胞的生物电现象及其产生机制	(14)
2.3 兴奋的引起和传导	(20)
2.4 细胞间的信息传递	(24)
2.5 肌细胞的收缩功能	(29)
3 血液	(39)
3.1 体液与内环境	(39)
3.2 血液的组成与特性	(40)
3.3 血细胞及其功能	(42)
3.4 血液凝固和纤维蛋白的溶解	(47)
3.5 血型	(52)
4 血液循环	(55)
4.1 概述	(55)
4.2 心脏生理	(56)
4.3 血管生理	(70)
4.4 心血管活动的调节	(80)
5 呼吸	(89)
5.1 肺通气	(90)
5.2 呼吸气体的交换	(96)
5.3 气体在血液中的运输	(98)
5.4 呼吸运动的调节	(104)
5.5 脊椎动物呼吸器官的演变及适应	(110)
6 消化生理	(118)
6.1 消化的概述	(118)
6.2 口腔内的消化	(125)
6.3 胃内的消化	(127)
6.4 小肠内的消化	(141)
6.5 大肠内的消化	(146)

6.6 吸收	(149)
7 能量代谢和体温调节	(154)
7.1 能量代谢	(154)
7.2 体温调节	(162)
8 肾脏生理	(172)
8.1 肾脏的功能解剖学	(172)
8.2 尿的生成过程	(175)
8.3 尿液的浓缩和稀释	(185)
8.4 肾尿生成的调节	(189)
8.5 排尿反射	(192)
8.6 脊椎动物的其他渗透调节器官	(193)
8.7 脊椎动物含氮废物的排泄	(196)
9 内分泌	(197)
9.1 概述	(197)
9.2 下丘脑的内分泌功能	(203)
9.3 垂体	(205)
9.4 甲状腺	(209)
9.5 肾上腺	(211)
9.6 胰岛	(215)
9.7 甲状旁腺激素、维生素 D ₃ 和降钙素	(217)
9.8 松果体与其他激素	(218)
9.9 无脊椎动物的内分泌系统	(221)
10 感觉器官生理	(225)
10.1 感受器和感觉器官	(225)
10.2 视觉器官	(228)
10.3 听觉器官	(239)
10.4 前庭器官	(245)
10.5 嗅觉和味觉	(247)
10.6 皮肤感觉	(248)
10.7 电感受器	(249)
11 神经系统	(251)
11.1 神经系统的进化	(251)
11.2 神经元活动的一般规律	(252)
11.3 反射活动的一般规律	(260)
11.4 中枢神经系统的感觉功能	(267)
11.5 神经系统对躯体运动的调节	(272)
11.6 神经系统对内脏活动的调节	(283)
11.7 脑的高级功能	(293)

12 生殖生理	(301)
12.1 一般概念.....	(301)
12.2 雄性生殖生理.....	(302)
12.3 雌性生殖生理.....	(305)
12.4 动物的繁殖模式和调控.....	(312)
主要参考文献	(316)

1 绪 论

1.1 动物生理学的研究内容和研究方法

1.1.1 动物生理学的研究内容

生理学 (physiology) 是生物科学的一个分支, 是研究生物体生命活动规律的科学。生理学按照研究对象的不同又可分为研究植物体机能的植物生理学, 研究动物体机能的动物生理学等。生理学上所指的动物体机能就是指动物整体以及构成动物体的各器官、系统、组织和细胞所表现的生命活动现象或生理作用, 如肌肉运动、神经传导、消化、呼吸、血液循环、排泄和生殖等。动物生理学的任务就是要阐明这些机能活动的发生原理、发生条件及各种环境因素对它们的影响, 从而揭示动物整体及其各部分机能活动的规律, 并最终掌握和利用这些规律, 为人类服务。

动物体的结构和机能十分复杂, 而机能与结构有着密切的联系。动物体的生命现象体现于完整的个体上, 而对整体生命活动的深入了解, 有赖于对器官和细胞的机能认识的深化。因为机体是由各种器官和组织所组成的, 各种器官和组织又是由具有不同特征的细胞构成的。每一器官的特殊机能都是与构成该器官的细胞所具有的生理特性分不开的。因此, 动物生理学通常从细胞、分子水平, 器官、系统水平和整体水平三个方面来进行研究。

1.1.1.1 细胞、分子水平

研究细胞内各超微结构的功能, 以及细胞内各种物质分子的特殊的物理、化学变化过程。如肌细胞如何收缩, 腺细胞为什么能分泌腺体, 神经细胞为什么能兴奋, 因为细胞的生理特性决定于构成细胞的各种物质的理化特性, 尤其是生物大分子的理化特性。有关这方面的内容称为普通生理学或细胞生理学。

1.1.1.2 器官、系统水平

研究各器官及系统的功能, 阐明各个器官及系统怎样进行活动, 它的活动受到哪些因素的控制, 它对整体的生理功能来说有什么作用等。如研究阐明心脏各部分如何协同活动, 心脏是如何射血的, 肾脏是如何泌尿的, 肝脏又是如何分泌胆汁的等。这类研究是以完整的器官和系统作为研究对象的, 有关这方面的内容也称器官生理学。

1.1.1.3 整体水平

研究完整动物体各个系统之间的相互关系, 完整机体与生态环境之间的相互作用, 以及社会条件对动物体生理机能的影响。如研究下丘脑与腺垂体的关系, 研究肾脏与红细胞生成的关系, 以及研究缺氧环境对动物机能活动的影响等。

动物的生存、生长、发育、繁殖, 以至整个生物界的进化和发展, 都依赖于一定的

生活环境。而生活环境的变化,通常是引起生理活动发生变化的重要外部条件。并可通过改变动物体内的新陈代谢来影响其生理活动。当生活环境中的某些条件发生变化时,动物的生理活动就发生相应的变化。正是由于这些相应的变化,才使得动物能有效地适应已经改变了的生活环境。例如,生活在高海拔地区和平原地区的动物,以及生活在南方地区和北方地区的动物,其生理活动特点存在很大的差异性。这些差异主要是由于它们生活环境中的温度、湿度、气压、日照、饲养条件的差异所引起的。

总而言之,生理功能虽然以细胞和分子特性为基础,并服从于物理化学的规律,但生理学还有细胞和分子水平的研究和科学规律,还有器官、系统和整体水平的研究和科学规律。因此,要全面地理解某一生理功能的机制,必须从细胞和分子、器官和系统以及整体三个水平进行研究。

1.1.2 动物生理学的研究方法

生理学既是一门基础理论科学,又是一门实验科学。它的理论是建立在通过观察和科学实验所得到的事实材料综合分析的基础之上的。首先观察某些现象,提出一些问题或设想,再改变条件观察现象的变化,从中发现其内在的活动规律。所谓观察是指对人和动物的生命现象如实地反映、记录;所谓实验则是指人为控制或改变某些条件来考察生命现象的变化,以探求其因果关系,认识生命现象内在的活动规律。动物生理学的一个重要研究特点,就是观察或实验的对象必须是活着的生物体,至少所研究的这部分机体必须是活着的,否则就无法研究其生理机能和生命活动的现象。

用动物进行生理学实验研究,常用的实验方法归纳起来有急性和慢性两种。急性实验法又可分为离体细胞、分子实验法,离体组织、器官实验法和活体解剖实验法。

1.1.2.1 离体细胞、分子实验法

将动物的细胞迅速取出,进行实验分析、细胞培养,或分离出亚细胞成分,进行分子生物学实验。例如,取出动物的心肌、血管或脑细胞等在其细胞膜上进行离子通道分析实验,或研究某些基因表达等。

1.1.2.2 离体组织、器官实验法

从活着或刚死去的动物体上取下所研究的组织或器官,置于适宜的人工环境中使之在短时间内保持它的生理功能以进行研究。例如,取出蛙的心脏,观察改变环境温度、酸碱度时各种离子对心肌活动的影响等。

1.1.2.3 活体解剖实验法

在使动物麻醉或毁其大脑的条件下,进行活体解剖,暴露欲观察的组织或器官,以进行实验研究。例如,研究迷走神经对心脏的作用,就可用活体解剖方法暴露动物的迷走神经和心脏,并用电刺激迷走神经观察其对心脏的影响。由于离体细胞、分子实验法及离体器官和活体解剖实验过程不能持久,实验后动物往往不能生存,故常称为急性实验法。此方法的优点在于实验条件简单,不在研究范围内的许多其他条件一般都可被人工控制,并有可能对研究的对象进行直接的观察和细致的分析。

1.1.2.4 慢性实验法

以完整、健康的动物机体为对象,并在它同外界环境保持比较自然的关系的情况下

进行实验。有时还需对动物进行无菌外科手术,在不损害动物机体完整的前提下,把欲研究的器官露出体外,或导向体外,以便直接从体外观察和纪录该器官的生理活动。

1.1.3 动物生理学的发展与其他学科的关系

动物生理学的形成和发展在很大程度上与临床医学有很大的关系。人们在长期与疾病斗争的过程中,逐渐积累起关于人体生理功能的知识,并被加以总结概括。这些生理学知识又对当时的医疗实践起着指导作用。欧洲工业革命后,随着生产的迅速发展和科学的不断进步,使生理学的实验方法不断改进,从而使生理学知识越来越丰富。生理学真正地成为一门实验性科学是从17世纪开始的。1628年英国医生Harvey首次证明了血液循环的途径,并指出心脏是循环系统的中心。17~18世纪,由于显微镜的发明发现了毛细血管,证实了Harvey对循环系统结构的推论;物理学和化学的迅速发展,提出了物质守恒与能量守恒及转化定律,阐明了燃烧和呼吸的原理,并为机体新陈代谢的研究奠定了基础。到了19世纪,随着其他自然科学的发展,人们越来越需要更深入地研究生理学。生理学实验研究也大量开展,积累了大量各器官生理功能的知识。如神经系统、血液循环、感觉器官、肾脏排泄、内环境稳定等的研究,均为生理学提供了宝贵资料。野生动物资源的保护与利用,现代畜牧业、渔业的发展,需要野生动物、家畜、家禽和鱼类的生理学知识。现代农业、林业防治虫害也需要深入研究昆虫生理学。近二三十年来,由于基础科学和新技术的迅速发展,以及相关学科的交叉渗透,使生理学的研究有了很大的进展。细胞、分子水平的研究,已深入到细胞内部环境的稳态及其调节机制、细胞跨膜信息传递的机制、基因水平的功能调控机制等方面,在生命活动基本规律的研究方面取得了很大的进展。在整体水平研究方面,由于学科的交叉渗透,不断派生出许多跨学科的综合性的研究领域,如神经免疫内分泌学、遗传生理学、群体生理学、生态生理学、行为生理学和环境生理学等。生理学向微观的细胞分子水平深入发展,以及向宏观的整体水平加速扩展,是当今发展的总趋势。

1.2 生命活动的基本特征

非生物不能表现生命现象,只有生物才有生命。但生物体也可能在一定时间内不表现生命,如处于特殊冷冻状态下的组织和结晶状态下的病毒颗粒等。生物和非生物的主要区别是在生物体内一些元素组成了生物大分子,即蛋白质、核酸、糖类和脂类组成了生物体内的各种结构。这些大分子具有很强的种系特异性和个体特异性,主要表现在数量和排列顺序上的差异。蛋白质和核酸是任何生物都具有的。如最简单的生物(寄生的)——病毒颗粒,基本上是由蛋白质和核酸组成的。在进化过程中,由于细胞的出现,生物有了独立生活的条件,细胞则成为生物的基本组成单位,而高等生物是由许多结构和功能不同的细胞构成的。通过对各种生物体的观察和研究,发现生命现象至少包括三种基本活动,即新陈代谢、兴奋性与生殖。因为这些活动是生物体所特有的,是生物与非生物的基本区别,可以认为是生命的基本特征。

1.2.1 新陈代谢

新陈代谢,就是指生物体不断进行自我更新的过程,包括同化作用和异化作用两个方面。机体从外界环境中不断摄取营养物质,吸收能量,合成机体新的物质的过程,称同化作用;另一方面,机体分解自身旧的物质,释放能量,供机体生命活动的需要,并把分解产物排出体外,称异化作用。在新陈代谢过程中既有物质代谢,又有能量代谢。它包含机体与外界环境之间的物质和能量交换,及机体内部的物质和能量转变,是机体与环境最基本的联系,也是生命最基本的特征。如果新陈代谢停止了,生命也就终止了。

1.2.2 兴奋性

各种生物体生活在一定的环境中,当环境发生变化时,生物体内部的代谢及外表的活动将发生相应的改变,称为反应。反应有两种形式:一种是由相对静止转变为活动或活动由弱转变为强,称为兴奋;另一种是由活动状态转变为相对静止状态或活动由强转变为弱,称为抑制。引起生物体出现反应的各种环境变化,称为刺激。

低等动物如水螅等受到刺激时,通常是直接受刺激部分的细胞发生反应,而高等动物对环境变化的反应,则经常是机体各部分协调配合的整体性反应。特别是动物进化到了高级阶段,机体内部已分化出一些专门感受环境中不同性质变化的感受细胞和由神经组织构成的调节系统,以及由腺体、肌肉所构成的效应器等。当环境变化时,就会刺激相应的感受器,这种感受器将感受到的刺激转化为生物电信号,经传入神经传送到中枢神经系统,经过中枢神经系统分析处理后,仍以生物电信号的形式由传出神经将信息传送到机体各部分的效应器,使效应器发出相适应的变化。如神经冲动、肌肉的收缩和腺体的分泌等,即使从机体分离出来后,用人工的方法刺激也可以较迅速地发生生物电反应。所以通常在生理学中将这受到刺激后能较迅速地产生某种特殊生物电反应的组织——神经、肌肉、腺体,统称为可兴奋组织,将受到刺激后产生生物电反应的过程及其表现称为兴奋,而将这种感受刺激而产生兴奋的能力称为兴奋性。

生物体对环境变化做出适宜反应,是一切生物体普遍具有的功能,也是生物体能够生存的必要条件,所以兴奋性也是生命的基本特征。

1.3 高等动物生理功能的调节

1.3.1 内环境及其稳态

高等动物生存在大气环境中,但体内多数细胞并不直接和外界环境接触。细胞新陈代谢所需要的养料由细胞外液提供,细胞的代谢产物排到细胞外液中,并通过细胞外液与外环境进行物质交换。由此,细胞外液称为机体的内环境,以区别于整个集体所生存的外环境。内环境为机体细胞提供了必要的理化条件,使细胞的各种酶促反应和生理功能得以正常进行,并为细胞提供营养物质和接受代谢产物。因此,内环境各项理化因素

的相对稳定是高等动物生命存在的必要条件。维持内环境理化性质相对恒定的状态,称稳态或自稳态。自稳态是一种复杂的由体内各种调节机制所维持的动态平衡:一方面是代谢过程使这种相对恒定遭到破坏,另一方面是通过调节使平衡恢复。整个机体的生命活动正是在自稳态不断受到破坏而又得到恢复的过程中得以维持和进行的。

1.3.2 生物节律

生物体内的各种功能活动常按一定的时间顺序发生变化,且按一定的时间重复出现,周而复始,呈节律性变化,这类变化的节律称生物节律。人和动物的生物节律可分为高频、中频和低频三类。节律周期低于一天的属于高频,如心电图的变化、呼吸周期等。低频周期有周周期、月周期和年周期。如人类的月经周期即属于月周期,候鸟的栖息是明显的年周期,多与生殖有关。中频周期是日周期,最明显的如血细胞数、体温的日周期波动、血压、尿成分、各种代谢过程强度及对药物反应等也有日周期变化。由此可见,动物机体内环境理化性质稳态的水平呈昼夜节律性变化。

生物节律包括两个方面,一是生物固有节律,使生物体本身与环境变化同步的环境因素称为致同步因素。例如,人为改变每日的光照和黑暗时间,可使一些机体功能的日周期位相发生移动。动物体内有一个总的控制生物节律的中心,控制着体内所有细胞、组织的节律,使各种位相不同的生物节律统一起来,趋于同步化。生物节律最重要的生理意义是使生物对环境变化做出更好的前瞻性的适应。可利用生物周期的变化为人类服务。

1.3.3 动物体生理功能的调节

动物体对环境的变化始终是作为一个整体来进行反应的。一方面是运动系统按一定方向路线进行一系列的活动;另一方面则是内脏活动做相适应的调整,这就需要机体对各组织、器官、系统进行整合,才能保证机体以一个整体做出相适应的反应,机体的这种整合作用称为调节。动物体机能的调节主要通过神经调节、体液调节和组织自身调节这三种调节机制来完成。

1.3.3.1 神经调节

神经调节是动物体最主要的调节方式。神经活动的基本过程是反射。所谓反射,是指在中枢神经系统参与下,机体对内外环境刺激发生规律性的应答。反射的结构基础为反射弧,它包括五个基本环节:感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器。感受器是接受刺激的器官;效应器是产生反应的器官;神经中枢位于脑与脊髓中;传入和传出神经则是将神经中枢与感受器和效应器联系起来的通路。例如,当异物接触眼球时,眼睑立即闭合,这是一种很简单的反射动作,称为角膜反射。异物刺激了眼球的角膜或结膜,使其上的感受器发生了兴奋,支配感受器的传入神经也发生了兴奋,并把兴奋传入控制眨眼动作的神经中枢,中枢发生兴奋,兴奋从传出神经传到效应器——眼睑肌肉,使肌肉发生了收缩效应,结果是眼睑闭合,保护眼球不受损害。这就是角膜反射的基本过程。反射调节是机体内重要的调节机制,如果其中任何一个环节被破坏,都将导致这一反射的消失。

巴甫洛夫将反射分为非条件反射与条件反射两类。非条件反射是先天遗传的，是一种较低级的神经活动。上述角膜反射就是一种简单的非条件反射。条件反射则是后天获得的，是建立在非条件反射基础上的，是人和高等动物在生活过程中根据它所处的生活条件而建立起来的，是一种高级的神经活动。例如，动物不但能对落入眼内的异物刺激发生眨眼反应，而以后只要看到异物或飞虫向眼睛飞来，在没有接触角膜以前就能发生眨眼，这就是条件反射。条件反射比非条件反射更具有适应性意义。

1.3.3.2 体液调节

动物体的各种内分泌腺能分泌和释放多种激素和化学物质，通过血液循环运送到全身各处，调节机体的新陈代谢、生长、发育、生殖等生理功能，这种调节方式称为体液调节。此外，组织细胞所产生的一些化学物质或代谢产物可以在局部组织内扩散，从而改变附近的组织细胞的活动，称为局部性体液调节。例如，当组织细胞的酸性代谢产物增加时，可通过扩散引起局部的血管舒张，局部血流量增加，从而使蓄积的代谢产物能较快地被清除，这是一种局部性体液调节。一般来说，体液调节的特点是较缓慢、广泛和持久的，大多数内分泌腺本身直接或间接受中枢神经系统控制，在这种情况下，体液调节是神经调节的一个传出环节，是反射传出途径的延伸，可称为神经-体液调节。

1.3.3.3 自身调节

自身调节是指当体内、外环境变化时，细胞、组织、器官不依赖于神经或体液调节而产生的适应性反应。例如，心肌收缩力量在一定范围内与收缩前心肌纤维的长度成正比，即在一定范围内，收缩前心肌纤维越长，收缩时产生的力量越大。一般来说，自身调节所能调节的范围较小，也不十分灵敏，但对于生理功能的调节仍有一定的意义。

1.3.4 自动控制论的应用

随着科学技术的不断发展，尤其是边缘科学的突飞猛进，运用数学和物理学方法概括出一些有关调节和控制过程的共同规律，从而开辟了一个新的学科，即控制论。按照控制论原理，我们可以把机体的各种功能调节看做是一个自动控制系统（图 1-1）。将

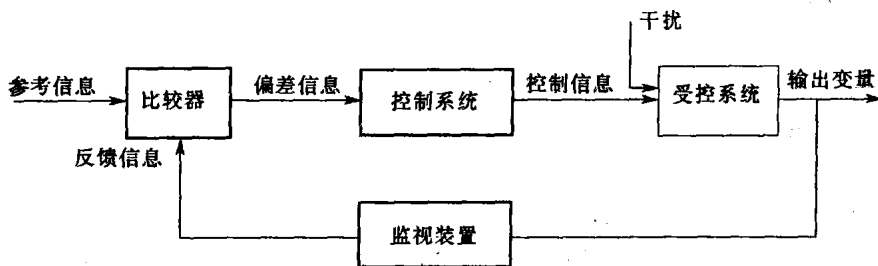


图 1-1 自动控制系统模式图

神经、体液和自身调节中的调节部分（如反射中枢、内分泌腺等）看做控制部分，将效应器或靶器官看做受控部分，将后者的状态或所产生的效应称为输出变量。由控制部分发出信息改变受控部分的影响，经过多次循环往复的信息联系，最终产生精确的适合于需要的最佳反应。来自受控部分的反映输出变量变化情况的信息返回来作用于控制部

分,以纠正或调整它所发出控制信息的量,这种方式称为反馈调节,是保证调节精确的重要机制。反馈信息的作用与控制信息的作用方向相反的反馈,则称为负反馈,它在维持机体各种生理功能活动的相对稳定中起着重要的作用。例如,当体内血压升高时,通过一定的调节,可使血压下降;而血压下降又可反过来阻止血压升高,并且使原来的调节过程减弱,从而使血压不至于无限地下降,而维持在某一相对稳定的水平上。如果从受控部分发出的反馈信息是促进与加强控制部分的活动,则称为正反馈,它可使机体各种生理功能活动不断增强,从而发挥最大的效应。排尿过程就是如此:当膀胱排尿时,尿液流过尿道,刺激尿道内感受器,通过一定的调节,使膀胱逼尿肌活动加强,尿量排出增加,进一步使尿道内感受器受到刺激,膀胱逼尿肌的活动进一步加强,直到尿液排完为止。

反馈调节是机体的一种重要调节方式,但这种调节方式只有在出现偏差时才能起作用,而且调节过程中还存在着波动等缺点。近年来发现,干扰信号还可以直接通过体内感受器作用于控制部分,对输出变量可能出现的偏差及时发出纠正信号,做到防患于未然。干扰信号对控制部分的这种直接作用称为前馈。如运动员进入训练和比赛场地,通过各种视觉、听觉刺激,以条件反射方式发动神经系统对心血管、呼吸和骨骼肌等活动进行调节,以适应即将发生的代谢增强的需要,就是前馈性控制的表现。

2 细胞的基本生理活动

细胞是动物体的形态功能和生长发育的基本单位。体内所有的生理功能和生化反应都是在细胞及其产物的物质基础上进行的。因此,要阐明物种进化、生物遗传、个体的新陈代谢和各种生命活动以及生长、发育、衰老等生物学现象,阐明动物整体和各系统、器官的功能活动的机制,首先要学习细胞的基本功能。

细胞生理学的主要内容包括:细胞膜和组成其他细胞器的膜性结构的基本化学组成和分子结构,不同物质分子或离子的跨膜转运功能,作为细胞接受外界影响或细胞间相互影响基础的跨膜信号转换功能,以不同带电粒子跨膜运动为基础的细胞生物电和有关现象,以及肌细胞如何在细胞膜电变化的触发下出现机械性收缩活动。

2.1 细胞膜的基本结构和物质转运功能

细胞膜又称质膜,它把细胞内容物和细胞的周围环境分隔开来,使细胞能相对地独立于环境而存在。细胞膜的主要功能:①细胞内外的物质交换,如营养物质经过细胞膜进入细胞内,细胞内代谢产物通过它到细胞外液;②接收来自外界环境或细胞外液的刺激,是最先发生反应的部位;③辨认功能;④信息传递。

2.1.1 细胞膜的化学组成和分子结构

低等生物草履虫、鞭毛虫以及高等动物的各种细胞,都具有类似的细胞膜结构。在电镜下可分为三层,其膜的内外两侧各有一条厚约 2.5 nm 的电子致密带,中间加有一条厚约 2.5 nm 的透明带,总厚度 7~7.5 nm。此种结构不仅见于各种细胞的细胞膜,也见于各种细胞器,如线粒体、溶酶体等的膜结构。因此它是细胞最基本的膜的结构形式,故称之为单位膜。

细胞膜的化学结构主要是由脂质、蛋白质和糖类物质组成。一般是以脂质和蛋白质为主,糖类较少,如以重量计算,其中脂质约占 40%,蛋白质约占 60%。由于蛋白质的相对分子量比脂质大,所以膜中脂质的分子数至少超过蛋白质分子数的 100 倍以上。

各种物质分子在膜中的排列形式和存在,是决定膜的基本生物学特性的关键因素。而各种物质特别是生物大分子在各种生物结构的特殊有序排列,是各种生命现象得以实现的基础。从 20 世纪 30 年代以来就提出了各种有关膜分子结构的假说,其中目前被公认的关于细胞膜较合理的假说,是 70 年代初(Singer 和 Nicolson, 1972)提出的“液态镶嵌模型”假说,基本内容为膜的共同结构特点是以液态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌着具有不同分子结构、不同生理功能的蛋白质,后者主要以 α -螺旋或球形蛋白质的形式存在(图 2-1)。

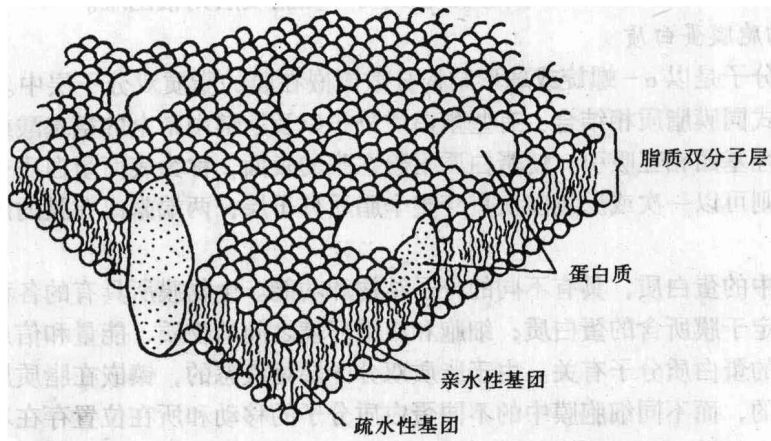


图 2-1 膜的液态镶嵌式模型

膜外侧蛋白质和脂质分子上可能存在的糖链未画出

2.1.1.1 脂质双分子层

在构成细胞膜的脂质基架中，磷脂占脂质总量的 70% 以上；其次是胆固醇，一般低于 30%；还有少量属鞘脂类的脂质。磷脂的基本结构是：一分子甘油的两个羟基同两个分子脂酸相结合，另一个羟基则同一分子磷酸结合，后者再同一个碱基结合（图 2-2）。每个磷脂分子中由磷酸和碱基构成的基团为亲水端，都朝向膜的外表面或内表面，而磷脂分子中两条较长的脂肪酸烃链为疏水端，在膜的内部两两相对。由于脂质的熔点较低，所以在一般体温条件下膜是液态的，具有某种程度的流动性。膜的流动性大小与膜内的脂质成分有关。一般是胆固醇含量越多，流动性越小；脂质分子中含的不饱和脂肪酸越多，流动性越大。膜的流动性允许脂质分子在同一层内做横向运动，但由于是极性分子，所

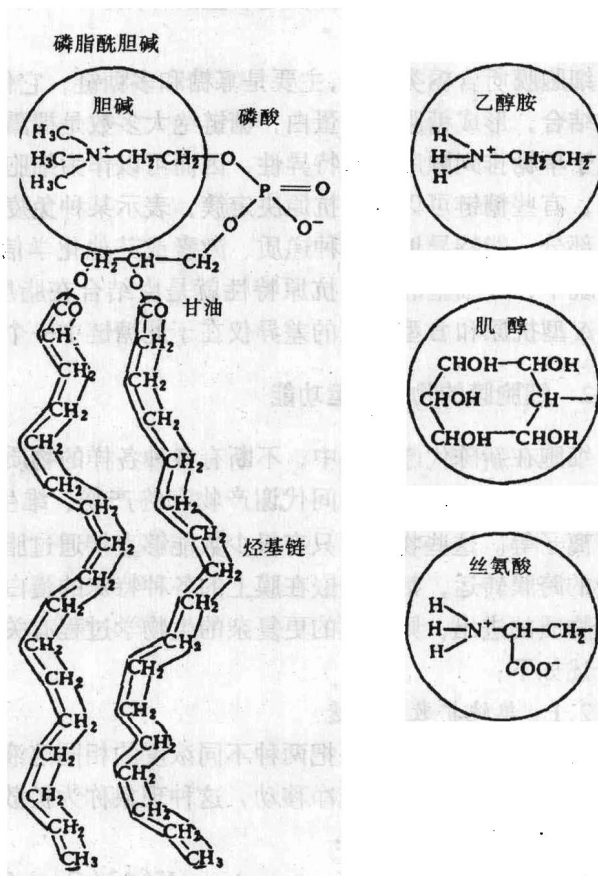


图 2-2 磷脂的分子组成

以如果做“掉头”运动或由一侧脂质层移到另一侧脂质层则很困难。

2.1.1.2 细胞膜蛋白质

蛋白质分子是以 α -螺旋或球形结构分散镶嵌在膜的脂质双分子层中。膜蛋白质主要以两种形式同膜脂质相结合：有些蛋白质分子以及肽链中带电的氨基酸或基团，与两侧的脂质极性基团相互吸引，使蛋白质附着在膜的表面，称为表面蛋白质；有些蛋白质分子的肽链则可以一次或反复多次贯穿整个脂质分子层，两端露出在膜的两侧，称为结合蛋白质。

膜结构中的蛋白质，具有不同的分子结构和功能。生物膜所具有的各种功能，在很大程度上决定于膜所含的蛋白质；细胞和周围环境之间的物质、能量和信息交换，大都与细胞膜上的蛋白质分子有关。由于脂质双分子层是液态的，镶嵌在脂质层中的蛋白质是可以移动的，而不同细胞膜中的不同蛋白质分子的移动和所在位置存在着精确的调节机制。例如，骨骼肌细胞膜中与神经肌肉间信息传递有关的通道蛋白分子，通常都集中在肌细胞膜与神经末梢分布相对应的那些部分，而肾小管和消化管上皮细胞中存在着有区域特性的分布，同蛋白质完成其特殊功能有关。膜内侧的细胞骨架可能对某种蛋白质分子局限在膜的某一特殊部位起着重要作用。

2.1.1.3 细胞膜糖类

细胞膜所含糖类甚少，主要是寡糖和多糖链，它们都以共价键的形式和膜脂质或蛋白质结合，形成糖脂和糖蛋白，糖链绝大多数是裸露在膜的外表面一侧。这些糖链的意义在于单糖排列顺序上的特异性，因而可以作为细胞或结合蛋白质的特异性的“标志”。例如，有些糖链可以作为抗原决定簇，表示某种免疫信息；有些是作为膜受体的“可识别”部分，能特异地与某种递质、激素或其他化学信号相结合。在人体红细胞 ABO 血型系统中，红细胞的不同抗原特性就是由结合在脂质的鞘氨醇分子上的寡糖链所决定的，A 型抗原和 B 型抗原的差异仅在于此糖链中一个糖基的不同。

2.1.2 细胞膜的物质转运功能

细胞在新陈代谢过程中，不断有各种各样的物质进出细胞，包括各种功能物质、合成细胞新物质的原料、中间代谢产物和终产物、维生素、 O_2 和 CO_2 ，以及 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 离子等。这些物质中只有极少数能够直接通过脂质层进出细胞，大多数物质分子或离子的跨膜转运，都与镶嵌在膜上的各种特殊的蛋白质分子有关。而一些团块性固态或液态物质的进出，则与膜的更复杂的生物学过程有关。现将几种常见的跨膜物质转运形式分述如下：

2.1.2.1 单纯扩散与渗透

(1) 单纯扩散 如果把两种不同浓度的相同溶液相邻地放在一起，则高浓度区域中的溶质分子向低浓度区域净移动，这种现象称为扩散。物质跨膜的纯物理性扩散可由费克 (Fick) 第一定律表述：

$$\frac{ds}{dt} = \frac{K(A)(C_1 - C_2)}{x}$$

式中： ds/dt ——物质 S 跨膜的运动速率或扩散通量 (mol/s，下同)；