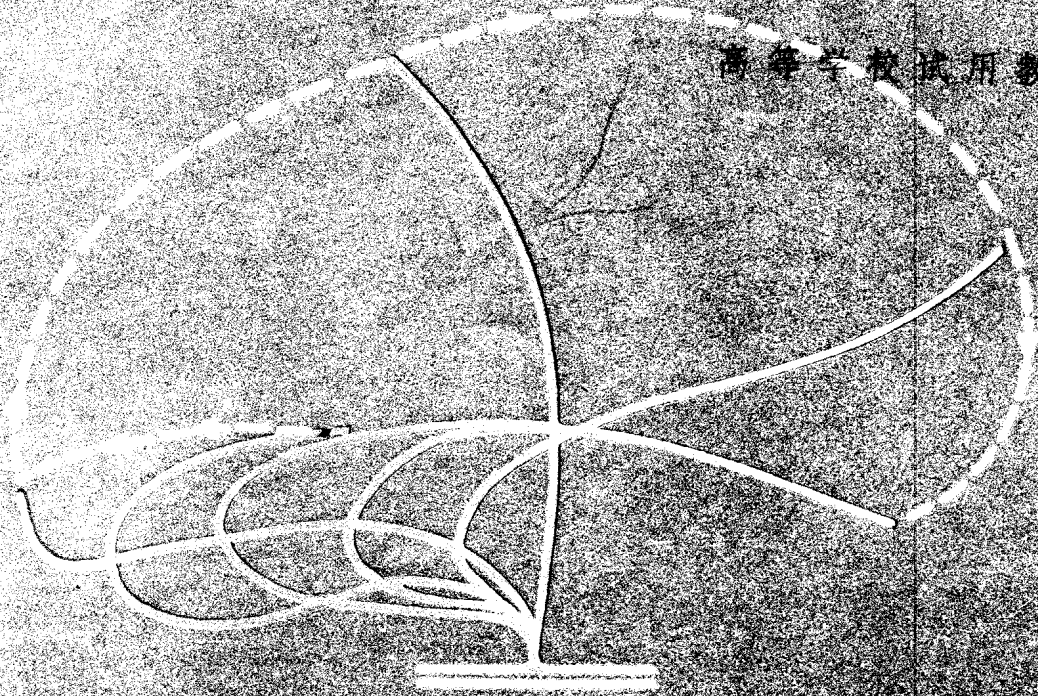


高等学校试用教材



比较生理学

李永村 袁晓明 主编



高等教育出版社



内 容 提 要

本书是以比较的观点讲述各类动物的生理机能,以及这些机能在系统发生中和对不同环境条件的适应中的变化。内容包括:海洋动物与淡水动物的渗透调节;消化、血液、循环、排泄及生殖等机能;水呼吸、皮肤呼吸、气管呼吸和肺呼吸;动物与温度的关系,冬眠、夏眠;各类动物的内分泌,昆虫变态的激素控制,外激素;各种感受器;神经系统及其机能的演化;动物的运动、放电、发光、发声及变色等。

本书可作为高等院校生物学系高年级学生及研究生的教材,也可供有关医学、农业、渔业、养殖业、环境保护以及一般动物学工作者参考。

责任编辑 刘阜民

高等学校试用教材

比 较 生 理 学

李永材 黄溢明 主编

编写人(按姓氏笔划排列)

许实波 李永材 陈惠芳

林浩然 黄祚强 黄溢明

谢申玲 蔡南山 蓝书成

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

北 京 印 刷 一 厂 印 装

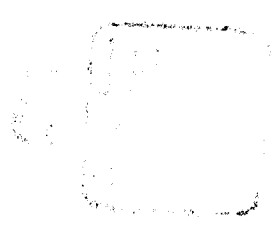
*

开本787×1092 1/16 印张25.25 字数580,000

1984年7月第1版 1985年5月第1次印刷

印数 00,001—5,200

书号 13010·01022 定价 4.35元



前 言

生理学是生命科学的一个主要组成部分,生物学系有关专业的学生不仅应从器官、细胞以及分子水平学习生理学,也应该用比较的方法对生理机能的演化历程作系统地了解,只有这样,才可能对动物生理的本质有更深刻和全面的理解。目前,我国的生理学几乎全部讲人体和哺乳动物的生理机能,尚无以比较生理学为内容的教材,因此编写一本适合我国生物学系教学需要的比较生理学教材实属一项迫切的任务。根据教育部 1980 年在武汉召开的生物学科教材编审委员会制定的教材编写规划,我们编写了这本《比较生理学》教材。

1983 年 3 月在云南大学召开了审稿会,参加会议的有北京大学、山东师范大学、内蒙古大学、华东师范大学、南京大学、武汉大学、东北师范大学、中山大学、复旦大学、云南大学,高等教育出版社以及部分参与编写的同志。同时还收到厦门大学何大仁、北京师范大学郑光美、华东师范大学周绍慈等同志的书面意见,大家对本书初稿提出许多宝贵的意见,我们在此表示衷心的感谢。

北京大学赵以炳教授是我国生理学界的老前辈,也是我们尊敬的老师,对本教材的编写一直非常关心,给予多方指导,并为本书写了序言,这对我们是极大的支持和鼓舞。在本书的编写过程中还得到其它兄弟院校许多老师的支持、鼓励和帮助,在此,我们也深表谢意。

本书作为生物学系高年级比较生理学课程教材,在学习本课程之前一般已学过《基础生理学》、《动物生理学》或《人体及动物生理学》,为了避免重复,我们把在上述课程中讲授的内容尽可能地省略了,而着重讲述不同动物的生理机能特点。

由于我们的知识水平有限,缺点和错误在所难免,我们诚恳地希望生理学工作者和其它读者给予批评和指正。

编 者

1983 年 12 月

序 言

生理学是研究活的生物机体各种机能或功能的学科。生物的门类非常多,其结构与功能的变化极大,而研究某一类生物体机能的生理学分支也很多,如细菌生理学、植物生理学、动物生理学等。后者又可分为哺乳动物生理学、鸟类生理学、鱼类生理学、昆虫生理学等。这一系列的生理学分支可统称为分门的或专一门类的生理学,其中也包括与人及医学有直接关系的人体生理学。然而,由于对人体直接进行实验研究在技术上受到严重的限制,人体生理学的大量知识与规律基本是以与人体比较接近的某些哺乳动物作为实验对象或模型所获得的资料。因此,哺乳动物生理学的发展最为突出,而且已对各种器官组织的机能进行了深入的研究。例如按解剖系统又分为循环、呼吸、消化、排泄、内分泌、神经等器官生理学,从生物学的观点看来,实质上还是属于分门生理学的一大类。长期以来,哺乳动物生理学或器官生理学乃是动物生理学的主要组成部分,并为医药卫生与畜牧兽医等实践提供了科学的理论基础。

由于动物生理学的纵深发展,细胞生理学与比较生理学近来愈益受到重视,已成为生理学的重大研究分支*。在细胞水平上探讨生理机能乃是现代生理学研究的重要特征之一。近代科学技术的进步对探索细胞及细胞器的机能提供了有利条件,取得了巨大成果,促进了细胞生理学的发展,并使之成为生理学研究的一个广阔部门。比较的方法,首先应用于不同门类动物体的解剖研究,形成了比较解剖学的学科,并为理解人体解剖奠定了基础。从结构差异、进化历史与生态条件等方面,用比较的方法探讨同一种机能在各类生物中的演变,以求认识生命的基本特性及其在进化过程中的变化、发展与适应,这是比较生理学的任务。专门研究生命的基本特性,如代谢,生长、生殖与遗传、传导、传递、运动、运输等基本机能活动,又是普通生理学的范围。由此可见,生理学研究领域的分支在一定程度上互相重叠,发展也不平衡。然而一般地说,可分为三大类,即细胞生理学、分门生理学与比较生理学。

比较生理学对各门类动物的机能进行比较的研究,比较的参考点为哺乳动物生理学。动物的门类繁多,虽然有某些共同的基本机能,但变化颇多,内容非常丰富。H. Winterstein 曾收集大量的资料,自 1910 年开始编撰了一部比较生理学手册**,至 1925 年已出版四大卷(7分册),共九千余页。近六十年后的今天,如果重新撰写这样一部手册,其篇幅之大恐怕至少也将超出前者的十倍。整理科学文献的另一措施为编写教材或专著。Rogers 的教科书*** 第一版于廿年代出版。约自四十年代末期开始,用各种文字编写的比较生理学教材和专著种类迅速增加,Prosser 的书**** 在五十至七十年代间大约每十年增订一次。比较生理学的研究论文散见于各种生物学

* 赵以炳: 生理学发展的动向,生物学通报,1981 年第 1 期,35~38 页。

** Winterstein, H.: Handbuch der Vergleichenden Physiologie, vol. 4~7, 9321 页, 1910~1925, Gustav Fischer.

*** Rogers, C. G.: Textbook of Physiology, 1st ed., 1927, Mc Graw-Hill.

**** Prosser, C. L.: Comparative Animal Physiology, 1st ed., 1950; 2rd ed., 1962; 3rd ed., 1973, Saunders.

期刊,但随着这方面工作的日益发展,创办了几种专门刊载比较生理学论文的杂志,同时有些期刊进行了分化与调整。最近并最引人注意的是历史悠久而发行广泛的美国生理学杂志的改组,从1977年起出版了一种《调节、整合与比较生理学》的分册。另外,还常举行一些比较生理学领域中的专题讨论会,例如,1959年召开了第一届国际哺乳动物冬眠讨论会,随后成立了国际冬眠学会(IHS),1984年9月在美国举行第七届会议。同年8月底,国际生物科学协会(IUBS)的比较生理学与生物化学组(CPB)将在比利时召开第一届国际会议。由以上非常简略的叙述,对于比较生理学在国际上的发展情况,可见一斑。

在我国,比较生理学的发展远远落后于传统的哺乳动物生理学。解放前只有一些分散的从比较观点出发进行的研究,例如,对鲨心神经节、蝶螈呼吸、刺猬冬眠的研究工作。新中国成立后,这方面的工作逐渐增多,五十年代中期,北京大学生物学系生理教研室曾考虑以高级神经活动生理学的比较研究作为主要科研方向,并由陈德明开设了比较生理学的专门化课程。六十年代,在武汉大学由吴功贤,在云南大学由李永材先后讲授过比较生理学的基础课,并写出了讲义***。目前有更多的大学讲授这门课程,更多的生理学工作者参加这方面的研究,并有访问学者先后在国外有关单位参加工作,因此有必要,也有可能编写一本比较生理学教材。这本教材现在已由李永材、黄溢明等编写完成了,这将填补我国生理学领域中一个空白点,并将促进比较生理学在我国的发展。

赵以炳

1984年6月

* 吴功贤:比较生理学讲义,武汉大学印刷厂,1963年。

** 李永材:动物比较生理学讲义,上、下册,云南大学生物系,1981年。

*** 例如,陈德明四十年代曾访问 Prosser 在美国的实验室,五十年代王玢等曾与苏联的 Яощтоянц 合作过,最近林浩然在加拿大 Randall 等的实验室参加工作,现已回国。

目次

绪论	1	第二节 摄食	35
第一章 水及渗透压调节	3	一、摄食的方式	35
第一节 概述	3	二、摄食的调节及食性	38
一、外界水环境	3	第三节 消化	38
二、渗透作用与渗透压	4	一、化学消化前对食物的处理	38
三、离子调节与渗透调节	6	二、食物在消化管内的移动	39
第二节 咸水动物的渗透调节	9	三、化学消化——酶的消化作用	40
一、咸水无脊椎动物的渗透调节	10	(一) 细胞内消化与细胞外消化	40
二、海洋中生活的脊椎动物的渗透调 节	11	(二) 消化液的分泌	41
第三节 半咸水和淡水动物的渗 透调节	15	(三) 蛋白质、脂肪和糖类的消化	43
一、半咸水和淡水内的无脊椎动物	15	(四) 纤维素的消化	47
二、淡水内的板鳃鱼类	17	第四节 消化活动的调节	52
三、淡水内的真骨鱼类	17	一、无脊椎动物消化活动的调节	52
四、溯河洄游和降河洄游鱼类的渗透 调节	19	二、脊椎动物消化系统的神经支配	53
五、淡水中的两栖类	20	三、脊椎动物胃肠道激素	55
第四节 陆生动物的渗透调节	21	第三章 血液	58
一、陆生环境的特点	21	第一节 血液的成分和血液容量	58
二、蚯蚓、蜗牛等皮肤潮湿的无脊椎 动物	22	一、血液成分	58
三、节肢动物	23	二、血液容量	58
四、陆生脊椎动物	42	第二节 血细胞	61
第五节 生活在海洋的爬行类、 鸟类和哺乳类的水盐代 谢	28	一、无脊椎动物的血细胞	61
一、海洋爬行类	29	二、脊椎动物的血细胞	62
二、海鸟	29	第三节 血液中氧的运输	63
三、海洋哺乳动物	31	一、呼吸色素及其在动物界的分布	63
第二章 营养与消化	33	(一) 血红蛋白	63
第一节 食物与营养	33	(二) 血褐蛋白	64
一、动物的营养需要	33	(三) 血蓝蛋白	65
二、共生在动物营养上的作用	34	(四) 血绿蛋白	65
		二、血液的氧容量	65
		三、氧离曲线	65
		第四节 血液中二氧化碳的运输	68
		第五节 免疫与血型	69
		一、细胞的吞噬作用	69
		二、抗原抗体反应与免疫过程	70

三、血型	70	第二节 水呼吸	100
四、适应性免疫的发展	70	一、水生无脊椎动物的呼吸	100
五、血清学在动物分类中的应用	71	二、脊椎动物的水呼吸	101
第六节 止血与血液凝固	72	(一) 圆口类	101
一、无脊椎动物封合创口的机制	72	(二) 鱼类	102
二、脊椎动物的止血和血液凝固	72	第三节 空气呼吸	106
第四章 循环	75	一、呼吸空气的无脊椎动物	106
第一节 概述	75	二、两栖类的呼吸	109
一、循环的意义	75	三、爬行类的呼吸	112
二、循环的类型	75	四、鸟类的呼吸	112
第二节 心脏的结构与功能	76	五、哺乳类的呼吸	116
一、心脏的类型	76	第四节 潜水哺乳动物的适应	118
二、心搏率与心输出量	77	第五节 动物对高海拔的适应	120
三、起搏点	80	第六节 鳔的作用	121
四、心电图	81	第六章 能量代谢	123
五、离子对心脏的作用	81	第一节 能量代谢的测定	123
第三节 各种动物的循环	84	一、直接测热法	124
一、无脊椎动物的循环	84	二、间接测热法	124
(一) 环节动物	84	三、利用同位素测定能量代谢	124
(二) 软体动物	84	四、通过测定心搏率测量能量代谢	125
(三) 节肢动物	86	五、氧的热当量、食物的卡价和呼吸	
(四) 棘皮动物	87	商	125
二、脊椎动物的循环	87	第二节 标准代谢和基础代谢	126
(一) 圆口类	89	一、代谢率与身体大小(质量)的关系	127
(二) 一般鱼类	90	二、基础代谢(或标准代谢)的正常变	
(三) 肺鱼	90	异	131
(四) 两栖类	92	(一) 近 24 小时节律	131
(五) 爬行类	92	(二) 能量代谢与温度的关系	132
(六) 鸟类和哺乳类	93	(三) 基础代谢与地理、气候的关系	132
第四节 各种动物心血管活动的		第三节 有氧代谢和无氧代谢	133
调节	93	一、动物的有氧代谢、无氧代谢和氧	
第五章 呼吸	96	债	133
第一节 呼吸环境中的气体	96	二、氧浓度对代谢率的影响	135
一、空气的成分	96	三、代谢范围	136
二、空气中的水蒸气	96	(一) 最大耗氧量和有氧代谢范围	136
三、海拔高度与气压	97	(二) 无氧代谢范围和无氧能力	137
四、水中气体的溶解度	97	第四节 动物活动时的能量消耗	137
五、水内气体的分压与张力	98	一、奔跑时的能量消耗	138
六、CO ₂ 的溶解度及其扩散速率	99	二、飞行时的能量消耗	139

三、游泳时的能量消耗	141
四、运输价	143
第七章 温度与体温调节	145
第一节 温度与体温	145
一、温度与生命活动	145
二、环境温度与动物体温	146
三、体温与能量平衡	147
四、动物对高温和低温的耐受性与适应性	149
第二节 动物的体温及体温调节	153
一、变温动物	153
(一) 鱼类	153
(二) 两栖类	154
(三) 爬行类	156
二、陆生内温动物的体温调节	159
(一) 鸟类	159
(二) 哺乳类	162
第三节 动物的休眠	167
一、非季节性休眠(日常休眠)	168
二、季节性休眠	170
(一) 冬眠	170
(二) 夏眠	174
第八章 排泄	175
第一节 排泄器官的结构与功能	175
一、伸缩泡	175
二、无脊椎动物的肾器官	177
(一) 原肾管和后肾管	177
(二) 软体动物的肾脏	176
三、甲壳类的触角腺	181
四、昆虫的马氏小管	182
五、脊椎动物的肾脏	184
(一) 圆口类及鱼类的肾单位	186
(二) 两栖类的肾单位	187
(三) 爬行类的排泄	187
(四) 鸟类和哺乳类肾脏的浓缩作用	188
六、泄殖腔的作用	189
七、肾脏活动的调节	189
第二节 含氮废物的排泄	190
一、含氮食物的代谢	190

二、氨的排泄	191
三、尿素的排泄	191
(一) 脊椎动物的尿素	193
(二) 两栖类的变态与含氮排泄物的变化	195
(三) 肺鱼的尿素	195
四、尿酸的排泄	196
(一) 鸟类和昆虫的尿酸	196
(二) 爬行类的尿酸	196
(三) 两种排尿酸的蛙	197
五、氨与肾脏的功能	197
六、核酸与氨的排泄	197
七、其它含氮化合物的排泄	199
第九章 内分泌	200
第一节 概述	200
一、化学调节的意义	200
二、激素的分类和作用	201
三、激素的合成、分泌和作用机制	202
第二节 脊椎动物的内分泌系统	209
一、脊椎动物内分泌系统的演化	209
二、下丘脑和神经垂体	215
三、腺垂体	217
四、甲状腺	221
五、甲状旁腺和鳃后体与钙的代谢	222
六、胰岛及消化管激素	223
七、肾上腺髓质——嗜铬组织	225
八、肾上腺皮质——肾间组织	226
九、性腺和性激素	227
十、松果体、胸腺和尾下垂体	229
第三节 无脊椎动物的内分泌系统	231
一、无脊椎动物神经内分泌系统概述	231
二、甲壳动物的内分泌系统	232
三、昆虫的内分泌系统	234
第四节 外激素(信息素)	239
一、昆虫的外激素	239
二、甲壳动物的外激素	240
三、鱼类的外激素	241
四、哺乳类的外激素	241
第十章 生殖	243

第一节 概述	243	(二) 脊椎动物的触觉、压觉感受器	283
一、无性生殖	243	三、毛细胞及侧线感受器	284
二、有性生殖	243	四、平衡器官	287
第二节 无脊椎动物的生殖	244	第四节 听觉	289
一、涡虫的生殖	244	一、无脊椎动物的听觉	289
二、环节动物的生殖	245	二、脊椎动物的听觉	289
三、软体动物的生殖	246	第五节 光感受器	290
四、甲壳动物的生殖	249	一、无脊椎动物的光感受器	290
五、昆虫的生殖	250	(一) 感光细胞	290
六、棘皮动物的生殖	252	(二) 局限性光感受器	290
第三节 鱼类和两栖类的生殖	252	(三) 鲎的眼睛	291
一、鱼类和两栖类的精巢周期	253	(四) 甲壳动物和昆虫的复眼	294
二、鱼类和两栖类的卵巢周期	254	(五) 头足类动物的眼睛	296
三、鱼类和两栖类的胎生和卵胎生	255	二、脊椎动物的眼睛	296
第四节 爬行类和鸟类的生殖	257	(一) 脊椎动物眼的结构与功能	296
一、爬行类的生殖	257	(二) 视觉能力与眼的调节	296
二、鸟类的生殖	258	(三) 视觉细胞的敏感性	297
第五节 哺乳动物的生殖	260	(四) 瞳孔的调节	297
一、发情周期与月经周期	260	三、动物的颜色视觉	297
二、妊娠及分娩	266	第六节 电感受器及磁感觉	298
三、泌乳	270	一、电感受器	298
四、受精卵移植	272	二、磁感觉	300
第十一章 感受器	273	第七节 温度感觉	301
第一节 概述	273	一、冷和热感受器	301
第二节 化学感受器	274	二、红外线感受器	301
一、嗅觉	275	第十二章 神经系统的机能	303
(一) 昆虫的嗅觉	275	第一节 概述	303
(二) 圆口类和鱼类的嗅觉	276	一、神经系统的演化	303
(三) 两栖类的嗅觉	277	二、神经信息传导机能的发展	304
(四) 哺乳类的嗅觉	278	三、神经信息突触传递的方式	308
二、味觉	279	四、环境因素在神经系统机能发展中的作用	310
(一) 昆虫的味觉	279	第二节 无脊椎动物神经系统的机能	311
(二) 脊椎动物的味觉	279	一、腔肠动物神经系统的结构与机能	312
三、嗅觉、味觉感受器如何感受化学刺激	281	二、扁形动物神经系统结构与机能的发展	315
第三节 机械感受器	281	三、环节动物行为性活动的神经机制	316
一、牵张感受器	282	四、节肢动物运动性活动的控制	319
二、压力和触觉感受器	283		
(一) 昆虫的触觉	283		

五、软体动物运动性活动的中枢与外周的神经机制	323	第七节 软体动物的制动肌	358
第三节 脊索动物神经系统的机能	327	一、概述	358
一、文昌鱼神经系统的结构与机能	328	二、结构与组成	359
二、圆口类中枢神经系统的机能特性	329	三、对刺激的反应	359
三、鱼类脑的机能	331	四、耗氧量	360
四、两栖类行为性活动的神经机制	335	五、关于制动机制的学说	360
五、爬行类脑的结构与机能	338	第八节 水压骨骼与运动	361
六、鸟类脑的某些机能特点	341	一、水压骨骼	361
七、哺乳类脑的整合性机能的发展	343	二、斧足运动	361
第十三章 动物的运动	346	三、蚯蚓爬行运动	361
第一节 变形运动	346	第十四章 动物的发光、变色、放电与发声	363
一、概述	346	第一节 动物的发光	363
二、变形虫的结构与运动过程	346	一、发光动物	363
三、变形运动的机制	346	二、发光的原理	363
第二节 纤毛、鞭毛运动	347	三、各类动物的发光	364
一、分布与功用	347	四、发光功能的意义	369
二、结构与成分	347	第二节 动物的变色	369
三、纤毛运动的机制	349	一、动物的颜色	369
四、纤毛运动的调节	350	二、环境因素与变色	370
第三节 肌线	350	三、色素细胞与色素运动	371
第四节 脊椎动物的快肌和慢肌	351	四、色素细胞的控制	371
一、快、慢肌纤维的分布	351	五、变色功能的意义	376
二、快、慢肌的特性	351	第三节 动物的放电	376
三、快、慢肌的转化	352	一、电鱼	376
第五节 昆虫的飞翔肌	354	二、电器官的结构	376
一、同步肌与异步肌	354	三、电器官放电原理	378
二、异步肌的特点	355	四、电细胞放电的同步化	379
三、异步收缩的机制	355	五、电鱼放电功能的意义	379
第六节 甲壳动物多神经支配肌	356	第四节 动物的发声	382
一、肌纤维结构	356	一、声信号的物理性质	382
二、神经支配	356	二、声音的功用	383
三、神经递质	357	三、动物发声与通讯	383
四、钙锋电位	358	四、动物发声与回声定位	386

绪 论

比较生理学(comparative physiology)是动物生理学的一个分支,它以比较的观点研究动物种族发生和个体发育不同阶段,以及在不同环境条件下的生理功能,力求发现各种动物生理功能的异同及其演化规律,了解各种动物对环境的适应情况。因此,比较生理学与演化生理学、发育生理学、生态生理学(或环境生理学)乃至时间生物学等有着不可分割的联系。

由于比较生理学是着重研究各种动物的生理机能特点及其发展规律的一门学科,因此要求学习本门课程的学生具有一定的系统动物学、比较解剖学和比较组织学知识。

据文献*所载,“生理学”(physiology)一词最早见于 Jean Fernal 所著《De natural part medice》(1542)一书,而“比较生理学”(comparative physiology)一词则最早见于 Isidore Beurdon 著《Principles of comparative physiology or the history of life in all animate being from plant to most highly complex animals》(1830)一书,但直到 1878 年 Claude Bernard 才承认它是一门独立的学科。Claude Bernard 说:“比较生理学证明,由于生物与其生活条件的统一而有无穷的变异,使我们大受教益”。

二十世纪初(1910~1925),Hans winterstein 曾写过一部比较生理学巨著(德文)。五十年代以来,欧美和苏联都出版过一些比较生理学著作,其中比较有名的有美国 L. Prosser 著《Comparative Animal Physiology》(1950,1962,1973),瑞士 Von Buddenbock 著《Vergleichende Physiologie》I-V 卷(1950~1961),苏联莫斯科大学教授 Коштоянц 著《Основы Сравнительной физиологии》第一卷(1950)、第二卷(1957),苏联 Крепс 主编《Эволюционная Физиология》(演化生理学)第一部分于 1979 年出版,其它部分将继续出版。国外还有专门的比较生理学杂志和研究机构。目前,国外有许多动物生理学教材(如 Schmidt-Hielsen, Gordon, Hainsworth 等编的动物生理学)讲的基本上是比较生理学,由此可见,动物生理学和比较生理学之间并无绝对的界限,不过后者更着重面上的比较,而前者可以选择典型进行深入讨论。

动物和植物与人类生活有着密切的关系,人们理所当然地要研究各种动植物的分类、形态、生理和生态,了解它们的生活、繁殖以及演化或发展的规律,以便利用或改造生物更好地为人类服务(包括科学实验、工农业生产和医药卫生、环境保护等)。例如,大家知道,医学中的许多研究工作是在动物身上进行的,要知道这些实验对人类有没有实用价值,能不能应用于人体,就必须了解人与实验动物之间生理反应的异同。此外,就以生理学来说,许多基本理论的研究是在低等动物身上做的,例如,神经的传导、肌肉的收缩是在蛙的神经-肌肉标本上做的,许多有关反射的知识是从脊蛙和猫、狗等动物上得到的。膜电位首先是在一种淡水藻 *Nitella* 上观察到的,而且在乌贼的巨轴突上详细研究了膜的兴奋过程。

* M. Fontaine: History of Comparative Physiology. 见 Advance in Physiological science, Vol. 21, History of Physiology, 1980.

各种各样的动物可以为科学研究提供取之不尽的标本和模型,这些模型就要靠比较研究(包括比较解剖学和比较生理学的研究)去发掘。例如,大马哈鱼(*Oncorhynchus gorbuscha*)在产卵后不久就衰老而死亡,从大马哈鱼可以看到在人类和哺乳动物看不到的一些与衰老有关的变化。又如,北美沙漠中有一种沙鼠(*Psammomys obesus*),在完全喂新鲜饲料时,不出现糖尿病,而在喂大白鼠平常吃的饲料时则出现糖尿病,这样就可以不必通过外科手术或利用药物而建立糖尿病的动物模型。

此外,在畜牧业中,优良品种的选择,疾病的防治,野生动物的驯化和饲养以及资源保护,也需要了解有关动物的生理特点。在人与生物圈中,对生态平衡的了解,不仅要了解人类本身的活动和作用,也要了解生物(包括动物、植物和微生物)的活动和作用,这也离不开比较生理学的知识。

总之,研究比较生理学具有重要的理论和实践意义。目前,我国比较生理学的基础较为薄弱,专业研究人员也不多,但是我们相信,随着国民经济和科学事业的发展,作为生理学的一个重要分支的比较生理学也一定会得到相应的重视和发展。

云南大学 李永材

第一章 水及渗透压调节

第一节 概 述

一般认为生物起源于海洋,现存的生物都离不开水。一般动物体内的含水量约占动物体重的50~70%,有的(如水母)甚至达体重的98%。水是细胞内各种活性物质的溶剂,是原生质内各种生化反应的基础。原生质是水状液或溶胶状液体,称细胞内液。单细胞生物直接生活于水环境中,多细胞生物的大部分细胞不与外界接触,但这些细胞仍旧生活于液体中,这些液体称细胞外液(细胞间隙液和血浆)。细胞通过细胞外液进行物质和能量的交换,因此,细胞外液就构成机体的内环境。

一、外界水环境

地球表面约2/3被水覆盖,其中大部分是海洋,而淡水湖泊和河流的面积不到海洋的1%,其体积只等于海洋的0.01%左右。

无论海水或淡水,其中都含有溶解的物质,这些物质包括盐类、气体、少量的有机化合物及各种污染物。

(一) 咸水 水中含盐的多少称盐度(salinity),用1,000克水中含盐类的克数表示(‰)。海洋海水的含盐量(盐度)在32~41‰之间,大多数海水的盐度为34~37‰,平均为35‰。赤道上的海面由于蒸发强,故盐度最高,但深处的盐度比较恒定。

海水的主要离子是 Na^+ 和 Cl^- ,此外还有 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 SO_4^{2-} 和 HCO_3^- (表1-1)。虽然海洋内各地区的含盐量不完全相同,但所含的离子是大致相同的。

内陆咸水的盐度差异很大,各种离子的比例也各不相同,有的盐湖的盐度可超过200‰。中东的死海和美国的大盐湖都为盐类所饱和,大盐湖的岸上有 NaCl 结晶。死海中的离子主要是 Mg^{2+} 和 Cl^- ,也有 CaSO_4 结晶出来。在死海中除少数微生物外,基本上没有其它生物,美国的大盐湖中还有少数动物,如咸虾(*Artemia saline*)及昆虫水蝇(*Ephydra*)的幼虫,但没有鱼类。

(二) 淡水 淡水内溶质含量的变化很大,盐度的上限为0.5‰,一般湖水和河水的盐度为0.1‰左右。雨水中也有少量的盐类(这些盐类是由于海水蒸发时带来的),当雨水流过地表面时,其成分又发生了变化。假若水流经硬而不溶解的岩石(如花岗岩),不再溶解其它物质,称为软水;反之,水若从多孔的石灰岩中渗出或流过,其中溶解着比较多的钙盐,称为硬水。淡水中所含盐类的总量可以从每升不到0.1毫摩尔(mmol)到超过10毫摩尔,而且各种离子的含量变化很大。

(三) 半咸水 在江河入海的地方,水内的盐度逐渐变化,水的含盐量在淡水与海水之间,称

表 1-1 一些水体的离子浓度
(摩尔/升)

溶 质	一般海洋	一般河水	硬 河 水	美国犹他州大盐湖	死 海
Na ⁺	468.0	~0.08	6.13	3000	840
K ⁺	9.89	~0.10	0.11	90	152
Ca ²⁺	10.2	~0.3	5.01	9	583
Mg ²⁺	53.4	~0.09	0.66	230	2302
Sr ²⁺	0.159	—	—	—	—
Cl ⁻	553.0	~0.05	13.44	3100	6662
SO ₄ ²⁻	28.1	~0.08	1.40	150	8.4
Br ⁻	0.075	—	—	—	—
F ⁻	0.053	—	—	—	—
CO ₂	0.016	—	—	—	—
HCO ₃ ⁻	1.9	—	1.39	—	微量
CO ₃ ²⁻	0.20	—	—	—	—
盐 度	35.16	—	—	~210	—
pH	8.17	—	—	—	—

为半咸水(brackish water)。因此,半咸水的盐度可以由 0.5‰(淡水盐度的上限)至 30‰(海水盐度的下限)。此外,有的内陆海、咸沼泽和经雨水稀释的海岸上的潮水池塘也属于半咸水。我国青海湖的水是半咸水,其盐度为 12~13‰,内有裸鲤、条鳅等鱼类,还有藻类、轮虫、甲壳动物、昆虫等生物。

半咸水是把海产动物与淡水动物隔开的屏障。大多数动物只能在盐度变化不大的环境中生活,这样的动物称狭盐性动物(stenohaline animals)。因此,一般情况下,海洋中的动物不进入淡水,淡水中的动物也不进入海洋。但有些动物可以经受较大的盐度变化,可以进入半咸水内,甚至可以在淡水和海水之间洄游,这类动物称广盐性动物(euryhaline animals)。有些动物只生活于半咸水中,属于真正的半咸水动物。但半咸水动物的种类远比海洋动物和淡水动物少。

二、渗透作用与渗透压

假若将一个容器用半透膜隔为两半,其中一侧盛一定浓度的蔗糖溶液,另一侧盛水,由于蔗糖分子不能通过半透膜,水则通过半透膜而进入另一侧(这种现象称渗透作用),使这侧的液面上升,直到静水压等于渗透压,液面才停止上升。蔗糖(其它不通透的溶质也如此)溶液浓度越高,渗透压越大,液面上升也越高。假若两种溶液的渗透压或渗透浓度相等,则这两种溶液为等渗溶液;假若两种溶液的渗透压或渗透浓度不等。则渗透浓度较高者称高渗溶液,渗透浓度较低者称低渗溶液。

溶液渗透压的大小决定于溶液内粒子数目的多少,而与粒子的性质和大小无关。按照 Avogadro 假说,不论溶质如何,等摩尔的非电解质溶液所含的粒子数目相等,因此,其渗透压也应相等。例如,0.1 摩尔的葡萄糖和 0.1 摩尔的尿素的粒子数目和渗透压相等。因此,渗透压可用摩尔表示,称渗透摩尔浓度(Osmolarity)。1 个摩尔溶液的渗透浓度称 1 个渗透摩尔(Osm)。若以毫摩尔表示,则称毫渗摩尔(mOsm)。0.1 摩尔的葡萄糖的渗透浓度称 0.1 渗透摩尔/升,或 100 毫渗摩尔/升。

电解质的情况比较复杂，强电解质在溶液中大部分或全部离解为离子，粒子的数目要增加一倍或接近增加一倍(弱电解质离解的比例比较小)。假若 NaCl 在溶液中全部离解为 Na^+ 和 Cl^- ，则粒子的数目增加一倍。也就是说，0.1 摩尔的 NaCl 的渗透浓度应为 200 毫渗摩尔，而不是 100 毫渗摩尔，但实际上 NaCl 离解并不完全，只是 190 毫渗摩尔/升。

由于一个摩尔非电解质溶液的冰点降低 1.86°C (用 Δ 或 ΔF_P 表示冰点降低)，也就是说，一种溶液的冰点降低(Δ)与溶质的摩尔浓度(说得正确些，与有效粒子浓度)成正比，因此，可以用冰点降低来表示一种溶液的渗透浓度或渗透压。例如，当一种溶液的 $\Delta = -1.86^\circ\text{C}$ 时，表明其渗透浓度为 1 渗透摩尔/升(或 1000 毫渗摩尔/升)当 $\Delta = -0.93^\circ\text{C}$ 时，则 $\frac{0.93}{1.86} = 0.5$ 渗透摩尔/升(或 500 毫渗摩尔/升)。因此，只要测得 Δ 的数值，除以 1.86，就可求出其渗透浓度。由于比较容易测定冰点降低，故通常就直接用冰点降低 (Δ) 表示其渗透压或渗透浓度。

测定冰点的方法 在物理化学实验中，可以直接用 Beckman 温度计 (这种温度计的刻度精确到几百分之一度)测定，但这种方法至少需要 1 毫升(ml)样品，在动物上往往得不到这样多的样品。另一间接测定冰点的方法，用 0.01 毫升的样品就行了。这个方法是先用一系列 NaCl 的标准溶液放在毛细管内，待测样品也放在毛细管内，把这些毛细管封住，并使其冷冻，然后再把已经冷冻的毛细管慢慢加温，记下每支毛细管融化的时间。把标准管的融化时间作图，再把待测管的融化时间和它比较，就可求得冰点或渗透浓度的数值。

由于溶液的浓度与汽化点(vapor point)有一定的关系，溶液越浓，蒸发越慢。水的汽化(蒸发)过程吸收热，使周围的温度降低，温度的变化很容易用热电偶测定，因而可通过测定溶液蒸发时的温度变化来计算一种溶液的渗透浓度。这个方法很精确，所需样品也很少*。

海水的 $\Delta = -2.2^\circ\text{C}$ 左右，其渗透浓度约为 1,000 毫渗摩尔/升(表 1-2)，淡水的 $\Delta = -0.02^\circ\text{C}$ 左右。大多数海产无脊椎动物体液的渗透浓度或渗透压与海水的接近，而大多数海洋脊椎动物

表 1-2 动物体液渗透压与其环境渗透压的比较
(以冰点降低表示 $^\circ\text{C}$)

海 水 ($\Delta = -2.2^\circ\text{C}$)	淡 水 ($\Delta = -0.02^\circ\text{C}$)	陆 地
无脊椎动物 体液大致与海水等渗	大多数淡水无脊椎动物 $-0.4 \sim -0.8$ 软体动物 -0.2 河 蚌 -0.08	昆 虫 $-0.6 \sim -0.8$
脊椎动物 盲 鳗 -2.2 七 鳃 鳗 -0.7 板鳃鱼类 -2.2 真骨鱼类 $-0.8 \sim -1.1$ $-0.8 \leftarrow$ 洄游的 鳗 鲡 $\rightarrow -0.6$ 龟 $-0.6 \leftarrow$ 鲸 $-0.7 \leftarrow$	板鳃鱼类 -1.0 真骨鱼类 $-0.5 \sim -0.7$ 两 栖 类 $-0.4 \sim -0.5$ 爬行类约 -0.5	$\rightarrow -0.6$ 鸟 类 -0.6 哺 乳 类 $-0.5 \sim -0.6$

* 参看 Giese: Cell Physiology, 1979, P. 380

和所有淡水动物及陆生动物体液的渗透浓度比海水的低，但比淡水的高。

三、离子调节与渗透调节

(一) 体液的容积和组成 体液可分细胞内液与细胞外液两部分。细胞外液包括细胞间隙液和血管内液(血浆),此外,脑脊液、消化液、滑液以及腹膜腔、胸膜腔和心包腔内的液体都属于细胞外液。人和一般哺乳动物,细胞内的水约占体重的 30~40%,细胞外的水约占体重的 20%,而血管内液只占体重的 4.5%。其它动物的这些数据有很大出入(表 1-3)。

表 1-3 一些低等脊椎动物的血液、细胞外液和身体含水总量
(以体重的百分比计)

动 物	身体含水总量	血 液	细 胞 外 液
淡水动物			
七 鳃 鳗	75.6	8.5	23.9
鲟 鱼	72.7	3.7	20.1
弓 鳍 鱼	74.5	3.4	18.9
鲤 鱼	71.4	3.0	15.5
真 鲨 (<i>Carcharhinus leucas</i>)	72.1	6.8	19.7
鳄	72.9	5.1	15.1
鳄 龟 (<i>Chelydra serpentina</i>)	72.9	4.7	14.9
海洋动物			
纹石斑鱼 (<i>Epinephelus striatus</i>)	71.7	2.6	14.5
裸 胸 鳝 (<i>Gymnothorax funebris</i>)	63.7	2.2	15.8
鲟 (<i>Sphyræna barracuda</i>)	70.6	2.8	15.9
短 吻 鲨 (<i>Negaprion brevirostris</i>)	71.1	7.0	21.2
角 鲨 (<i>Squalus acanthias</i>)	71.7	6.8	21.2
绿 龟 (<i>Chelonia mydas</i>)	64.9	6.5	19.1
蠍 龟 (<i>Carretta caretta</i>)	64.0	6.7	19.3

细胞内液和细胞外液的化学成分是不完全相同的,特别突出的是细胞内液含蛋白质多,细胞外液含蛋白质较少。细胞外液中,血管内液(血浆)所含蛋白质又比细胞间隙液多。其它无机离子的分布也不同, Na^+ 和 Cl^- 主要在细胞外液内(表 1-4),而 K^+ 和 PO_4^{3-} 主要在细胞内液内。由于蛋白质的分子较大,不易通过细胞膜和血管壁,因此,蛋白质所产生的胶体渗透压对于保持细胞内和血管内的液体含量起着重要的作用。此外,蛋白质对离子分布(道南氏平衡)也有影响。假若把一些海产无脊椎动物的体液装在火棉胶囊内,然后放在海水内透析,比较透析前后的离子含量,就可看到有的有差异,有的没有差异或差异很小(表 1-5)。

表 1-5 中的数值是以透析过的体液的离子(也就是道南氏平衡所保持的离子)量作为 100% 与未透析体液的离子含量比较的结果。接近 100% 者,基本上是道南氏平衡所保持的离子,离子的含量超过或低于 100% 者,说明是由其它调节机制造成的,例如,棘皮动物和环节动物中的沙蠍可能没有多大的调节。有许多动物调节硫酸根,使其含量很低。

表 1-4 林蛙 (*Rana temporaria*) 血浆和细胞内液的离子成分

离 子	血 浆 (毫摩尔/升)	细胞内液 (毫摩尔/升)
Na ⁺	104	3.6
K ⁺	2.2	124
Ca ²⁺	2.0	4.9
Mg ²⁺	1.2	14
Cl ⁻	75	1.5
HCO ₃ ⁻	25	12

表 1-5 一些海产无脊椎动物的离子调节
(血浆或体液中的离子浓度以在海水中透析过的体液浓度的百分比表示)

动 物	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻
腔肠动物						
海月水母 (<i>Aurelia aurita</i>)	99	97	96	106	104	47
棘皮动物						
<i>Marthasterias glacialis</i>	100	98	101	111	101	100
海鞘动物						
海 樽 (<i>Salpa maxima</i>)	100	95	96	113	102	65
环节动物						
沙 蛭 (<i>Arenicola marina</i>)	100	100	100	104	100	92
星 虫 类						
革囊虫 (<i>Phascolosoma vulgare</i>)	104	69	104	110	99	91
节肢动物						
蜘蛛蟹 (<i>Maja squinado</i>)	100	81	122	125	102	66
走 蟹 (<i>Dromia Vulgaris</i>)	97	99	84	120	103	53
岸 蟹 (<i>Carcinus maenas</i>)	110	34	108	118	104	61
厚纹蟹 (<i>Pachygrapsus marmomatus</i>)*	94	24	92	95	87	46
海螯虾 (<i>Nephrops norvegicus</i>)	113	17	124	71	99	69
软体动物						
扇 贝 (<i>Pecten maximus</i>)	100	97	103	130	100	97
香 螺 (<i>Neptunea antiqua</i>)	101	101	102	114	101	98
乌 贼 (<i>Sepia officinalis</i>)	93	98	91	205	105	22

* 这是本表中唯一比海水低渗的动物 (离子浓度为海水浓度的 86%)。

(二) 渗透调节与体积调节 前面讲过,细胞内外的离子分布不同,这种情况除由于道南氏平衡所造成的外,主要由于细胞膜上的离子泵主动地吸取或排出某些离子的结果。由于这些泵