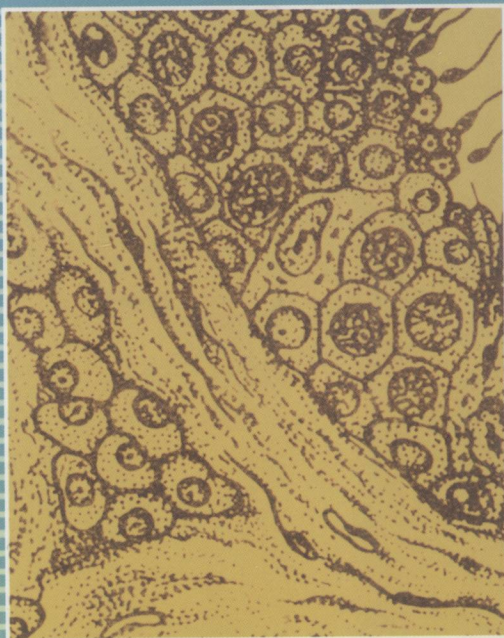


动物生理学

傅伟龙 江青艳 高 萍 刘 丽 编著



中国农业科技出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

动物生理学/傅伟龙等编著. —北京: 中国农业科技出版社, 2001.3
ISBN 7-80167-102-3

I. 动… II. 傅… III. 动物学: 生理学-基本知识 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 05920 号

责任编辑

出版发行

经 销

印 刷

开 本

印 数

版 次

定 价

李 祥 洲

中国农业科技出版社

(北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081)

新华书店北京发行所

北京奥隆印刷厂

787×1092 毫米 1/16 印张: 17.5

1~2 000 册 字数: 455 千字

2001 年 3 月第 1 版 2001 年 3 月第 1 次印刷

30.00 元

编写说明

动物生理学是生理学的一个重要分支学科，也是高等农业院校动物科学、动物医学等专业的重要基础课程，在专业培养计划中被列为主干课程。近年来，随着生理学及现代动物科学技术的迅速发展，尤其是分子生物学研究的不断深入，对动物生理活动的认识已进入到分子水平，动物生理学的研究又增添了新的内容，取得了新的进展。

畜牧业在我国农业及国民经济的发展中占有举足轻重的地位。随着社会经济的发展和人们生活水平的提高，肉、蛋、奶的市场需求从数量上和质量上都对畜牧生产者提出了更高的要求。与传统的畜禽养殖方式相比，当今以集约化为主要特征的畜牧业，从品种、营养、饲养管理、环境到疾病防制等诸多环节都产生了巨大改变，畜禽的生理过程也因此而出现了新的特点。如何促进畜禽的生长、发育、繁殖性能和抗病能力，提高畜牧业的劳动生产率和畜产品品质，已经成为动物生理学研究的课题。

为了适应我国农业高等教育的教学改革和动物生理学教学的需要，促进动物生理学的发展，我们参考了有关已出版的生理学教材（或参考书），结合多年来的教学实践，对自编的《动物生理学》讲义进行了修改补充，编写了本书。本书共分12章，主要内容包括细胞生理、血液及其循环生理、呼吸、消化与吸收、体温及其调节、泌尿、神经及内分泌系统、生殖和泌乳等。在阐明动物机体的基本生理过程及其规律的基础上，力求反映动物生理学研究领域的新进展、新成果和新知识。本书可作为高等农业院校动物科学与动物医学各专业的教学用书，也可供其他高等院校及相关专业选作教材或教学参考书，对有关专业的研究生和科技工作者也有一定的参考价值。

在本书的编写过程中，华南农业大学动物生理教研室朱晓彤老师、刘平祥博士生等人参加了部分工作，在此表示谢意。

由于学科的迅速发展，加之编者水平有限，书中定有不少不足之处，希望读者及同行指正。

编者

2001年1月18日于华南农业大学

目 录

绪论	(1)
第 1 章 细胞生理	(5)
1 细胞膜的结构与物质的跨膜转运	(5)
2 细胞的跨膜信号传递功能	(13)
3 细胞的兴奋性和生物电现象	(15)
第 2 章 血液	(22)
1 体液与内环境	(22)
2 血液的组成及理化特性	(23)
3 血浆	(25)
4 血细胞生理	(27)
5 生理性止血、血液凝固与纤维蛋白溶解	(35)
6 血型	(40)
7 家禽血液生理	(44)
第 3 章 血液循环	(47)
1 心脏的生理活动	(48)
2 血管的生理活动	(63)
3 微循环、组织液与淋巴液	(69)
4 心血管活动的调节	(75)
5 器官循环	(82)
6 禽类循环生理特点	(84)
第 4 章 呼吸	(87)
1 肺通气	(87)
2 气体交换及运输	(94)
3 呼吸的调节	(98)
4 家禽呼吸生理	(102)
第 5 章 消化与吸收	(105)
1 概述	(105)
2 采食、咀嚼和吞咽	(109)
3 胃肠运动	(111)
4 消化腺分泌	(116)
5 微生物消化	(124)

6 吸收	(132)
7 家禽消化与吸收	(139)
第6章 体温及其调节	(143)
1 体温	(143)
2 动物的体温及其正常变动	(143)
3 机体的产热和散热过程	(144)
4 体温恒定的调节	(146)
5 外界温度对动物体温的影响	(148)
第7章 泌尿	(150)
1 尿的理化性质及其成分	(150)
2 尿生成	(151)
3 尿渗透压的调节	(161)
4 影响尿生成的因素	(164)
5 肾脏的内分泌功能	(166)
6 排尿	(167)
7 禽类排尿特点	(168)
第8章 肌肉	(170)
1 骨骼肌的特性	(170)
2 骨骼肌的收缩	(171)
3 骨骼肌的收缩原理	(173)
4 骨骼肌的作功	(177)
第9章 神经系统	(179)
1 神经元活动的一般规律	(179)
2 反射中枢活动的一般规律	(189)
3 神经系统的感觉机能	(193)
4 神经系统对躯体运动的调节	(198)
5 神经系统对内脏活动的调节	(205)
6 脑的高级神经活动	(208)
第10章 内分泌	(212)
1 概述	(212)
2 下丘脑的内分泌功能	(218)
3 垂体	(222)
4 甲状腺	(225)
5 甲状旁腺、维生素 D ₃ 和甲状腺“C”细胞	(227)
6 肾上腺	(229)
7 胰岛	(231)
8 其他内分泌腺和内分泌物质	(235)
9 禽类内分泌	(237)

第 11 章 生殖	(241)
1 概述	(241)
2 雄性生殖生理	(242)
3 雌性生殖生理	(246)
4 家禽生殖生理特点	(258)
第 12 章 泌乳	(263)
1 乳腺的结构	(263)
2 乳腺的发育及其调节	(264)
3 乳的生成与分泌	(265)
4 乳的排出	(270)

绪 论

生理学（physiology）是生物学的一个分支，它以生物机体的功能（function）为研究对象，是研究生物体的正常生命活动规律的科学。动物生理学（animal physiology）是生理学的一个分支，研究动物体的整体及其各个系统的器官和细胞所表现的各种生命现象或生理功能，以及各部分的功能活动是如何相互协调、互相制约。例如食物的消化和吸收、气体的吸入和呼出、血液的循环、代谢产物的生成和排出等等。动物生理学将阐明这些生理功能的发生机制及其内外环境中各种变化对这些功能的影响，从而掌握动物体的生理变化规律。

1 动物生理学的研究内容

动物体的正常生命活动，首先在于其本身是以完整机体而存在。具体表现为机体内部的生理活动规律保持在相对恒定或稳定的状态之中，机体各部分的活动均保持着密切的联系。同时，机体与环境之间也保持着密切的联系。周围环境的变化，将导致动物体各系统的机能发生与之相适应的变化，动物才能正常生活和繁殖后代。因此，动物生理学的研究必须从整体观点出发，既要阐明机体各部分机能活动特点，即各器官、系统的机能，以及各部分活动之间的相互关系，又要阐明机体在与环境相互作用时，各器官系统活动的变化规律。

动物体的一切生理活动都有它的结构基础，各器官、系统的机能一般决定于其组织和细胞的生理特点和物理特性。而这些特点或特性，归根到底，又取决于其化学组成和物理、化学的变化。因此，动物生理学还要进一步阐明这些特性和理化变化的规律。目前生理学的研究已从组织、细胞的水平发展到对细胞内部各种物质分子的活动规律的研究。因此，动物生理学的研究内容，一是关于细胞和分子机制的研究；二是关于机体内各器官和系统的功能的研究；三是关于机体内各器官系统的相互联系和相互影响以及机体与外界环境之间相互联系和相互影响的研究。本书内容主要以整体及器官、系统的生理为主，兼论述某些组织和细胞的生理，至于亚细胞和分子生理只在个别处有所涉及。

2 动物生理学的研究目的和任务

动物生理学是畜牧、兽医及卫生检验等学科的一门基础科学。它的理论来源于实践，又服务实践。研究动物生理学的目的，不仅在于揭露动物体的生命活动规律，解释各种生命活动规律和各种生理现象，更主要的是在于掌握动物体的生命活动规律，运用这些规律，提供适合动物生长发育的条件，更有效地预防和治疗动物疾病，保障动物体健康和畜牧业的发展。

畜牧业是现代化农业的重要组成部分，其发展有利于提供丰富的畜产品以满足人民日益增长的生活需要。动物生理学的研究内容与畜牧生产实际将更加紧密结合。例如，在畜牧业集约化生产过程中，根据畜禽不同生长发育阶段的生理特点，如何合理配制饲料，采用何种饲养管理制度等，方能达到畜、禽的高效消化吸收，使产出的乳、肉、蛋、毛皮等产品产量多、质量好，这些都是动物生理学的消化和代谢生理领域需要探讨的问题。又如繁育肉用、乳用或乳肉兼用型的优良种牛，驯化和培育野生经济动物（如鹿、貂、麝、狐等），也都向动物生理学提出了新的研究课题。此外，通过对家禽生理的研究，可促进养禽业的发展，对鱼类及其他水产动物的生理研究，可促进水产科学的发展；对昆虫生理的研究，有助于养蜂和养蚕及农业病虫害的防治。这些都说明了动物生理学对畜牧业的发展有着重要的影响。

兽医事业是畜牧事业迅速发展的重要保证。在发展畜牧业的同时，必须致力于消灭和控制各种动物的疾病，制定“防重于治”的方针，开展兽医防治工作。动物生理学在这方面也承担着十分重要的任务。只有深入揭示动物体正常生理活动的规律性，才能以生理学理论知识，正确认识疾病，分析致病原因和制定各种防治措施，以确保畜牧业的持续发展。

3 动物生理学的研究方法

生理学是一门实验科学，它是建立在通过观察和实验所得到的事实材料的基础上的。动物生理学的知识必须来自对生命现象的客观观察和实验。

观察，就是如实地把动物的生命现象客观地反映、记录下来，再加以概括、统计与分析，作出结论。实验，就是人为地控制或改变某些条件，使平时不能观察到的某种隐蔽的或微细的生理变化能够被观察，或某种生理变化的因果关系能够被认识。观察和实验往往是密切联系的。先观察某些现象，提出了一些问题或设想，再改变条件观察现象的变化以求发现其内在规律。生理学的研究有一个重要的特点就是观察和实验的对象必须是活的生物体，至少所研究的这部分机体必须是活着的。生理学所进行的动物实验方法，一般分为慢性实验和急性实验两大类，而急性实验又可分为在体（in vivo）和离体（in vitro）两种。慢性动物实验方法主要是在无菌条件下对健康动物进行手术，暴露要研究的器官（如消化道各种瘘管手术）或摘除、破坏某一器官（如切除某一内分泌腺），然后在接近正常的生活条件下，观察所暴露器官的某些功能，观察摘除或破坏某器官后所产生的功能变化等。这种方法由于以完整动物为实验对象，又是在接近正常生活条件下进行的，因此，获得的结果比较接近正常生理活动规律。急性在体实验方法，一般是在麻醉条件下剖开动物身体，对某一两个器官进行实验观察。这种方法比慢性实验方法简单，易于控制条件，有利于观察器官间的具体关系和分析某一器官功能活动的过程与特点，但与正常情况下的功能活动有一定差别。离体实验方法是从动物体内取出某一器官，置于人工的环境中，使其存活，研究它的机能和有关因素的作用。例如，观察离体肌肉的收缩或离体心脏的活动等。

近年来，由于生物物理学、生物化学、分子生物学等学科的迅速发展及新技术在生理学研究中的广泛应用，促使生理学迅速发展，如微量化学分析、免疫学、组织培养、基因工程技术、电子显微镜、放射性同位素、电生理和电子计算机技术的应用，促使生理学从器官系统机能活动的描述，深入到细胞分子水平的研究。不同的实验方法，各有其特殊的意义。在进行生理学研究时，应根据其研究的任务和课题的性质，选择最适当的方法。但无论采取哪

种实验方法，在解释研究结果时，都必须持实事求是的态度，既不能把局限于某种特定条件下所获得的资料引伸为普遍性规律，也不能把一种动物实验的结果，不加区别地移用于所有的动物，这样才能客观地反映事物的本质。

4 机体功能活动的调节

有机体由多种不同的细胞、组织和器官所组成，它们分别执行着各不相同的功能。但是，体内同一器官系统在不同时间的机能活动，或在同一时间不同部位器官的机能活动，无论在时间和空间上都相互联系、协调配合，作为一个统一的整体而存在和活动。有机体通过其调节机制，把不同时间和空间的机能活动调整统一起来，使之成为整体性活动，这种调节作用称为整合（integration）。动物体内主要有 3 种调节机制，即神经调节（neuroregulation），体液调节（humoral regulation）以及器官、组织、细胞的自身调节（autoregulation），其中神经调节是动物体内最重要的调节机制。

4.1 神经调节

体内的许多生理功能是通过神经系统的活动来调节的。神经系统的基本活动过程是反射（reflex）。反射是指在中枢神经系统的参与下，机体对内外环境变化产生的规律性应答。完成反射所需的结构称为反射弧，它包括感受器→传入神经→神经中枢→传出神经→效应器 5 个环节。感受器能够感受体内某部位或外界环境的变化，并将这种变化转变成一定的神经信号通过传入神经纤维传至相应的神经中枢，中枢对传入信号进行分析，并作出反应，通过传出神经纤维改变效应器的活动。

神经调节具有作用迅速而准确的特点。由于神经冲动的传导速度很快，反射弧的各个环节都有严格的定位，神经系统通过不同的反射弧可调节各器官、系统的活动，以及它们之间的动态平衡，从而达到机体的整体性与对环境更加完善的适应性。

4.2 体液调节

体液调节是指内分泌腺和具有内分泌功能的组织细胞产生的特殊化学物质，通过体液运输到达远隔的或邻近的特定器官、组织或细胞，影响并改变其生理功能的调节方式。体液调节的作用方式主要包括：内分泌（endocrine）、旁分泌（paracrine）、神经分泌（neurosecretion）和代谢产物的局部调节。前 3 种是指各种激素的作用。例如，胰岛 β 细胞分泌的胰岛素随血液运送到机体各组织细胞，可以使它们加速摄取、贮存和利用葡萄糖，结果使血糖水平降低。血糖水平降低又可抑制胰岛素的分泌，从而使血糖水平保持相对稳定。除激素外，某些组织细胞产生的一些化学物质虽不能随血液循环至身体其他部位起作用，但可以在局部的组织液内扩散，以改变附近组织细胞的功能活动状态，这就是代谢产物的局部调节，其作用主要是使局部与全身的功能协调一致。

与神经调节相比，体液调节的作用范围较广，作用出现比较缓慢，持续时间较长。这种调节对机体持续性生理活动，尤其是代谢过程起着重要作用。体液调节与神经调节有密切的关系，许多体液因素的生成和释放直接或间接地受神经系统的调节。例如，交感神经直接控制肾上腺素分泌；又如下丘脑释放的神经激素间接地控制垂体、甲状腺、肾上腺皮质和性腺的内分泌活动。因此，体液调节可看作是神经调节的延伸，激素成为反射弧传出途径的体液环节，所以称为神经-体液调节。

4.3 自身调节

自身调节是指组织、细胞在不依赖于外来的神经或体液调节情况下，自身对刺激发生的适应性反应，是组织细胞本身的生理特性。例如，血管壁的平滑肌在受到牵拉刺激时（当给动脉的灌注压力升高时，对血管壁的牵张刺激增加），血管平滑肌收缩，口径缩小，从而使其血流量不致增大，这种自身调节对于维持组织局部血流量的相对稳定起一定的作用。

有时候一个器官在不依赖于器官外来的神经或体液调节情况下，器官本身对刺激发生的适应性反应过程也属于自身调节。

5 体内的控制系统

动物体内存在许多控制系统对各种功能进行调节。控制系统由控制部分和受控部分组成。从控制论的观点来分析，控制系统可分为非自动控制系统、反馈控制系统和前馈控制系统。在正常生理功能调节中主要是反馈控制系统。

反馈控制系统是一个闭环系统，即控制部分发出信号指示受控部分发生活动，受控部分则发出反馈信号返回到控制部分，使控制部分能根据反馈信号来改变自己的活动，从而对受控部分的活动进行调节。

在反馈控制系统中，反馈信号对控制部分的活动可发生不同的影响。在动物体内，生理活动的调节，大多数情况下，反馈信号能减低控制部分的活动，即称为负反馈（negative feedback）。例如，由腺垂体分泌的促甲状腺激素能促进甲状腺分泌甲状腺激素，当血液中甲状腺激素含量过高时，可反馈性地作用于腺垂体，抑制促甲状腺激素的分泌，从而使血液中的甲状腺激素含量恢复正常生理水平。在少数情况下，反馈信号能加强控制部分的活动，即称为正反馈（positive feedback）。例如，在卵泡发育过程中，由腺垂体分泌的卵泡刺激素与黄体生成素能够促进卵泡的发育并分泌雌激素与孕酮，在卵泡发育后期，雌激素可反馈性地作用于腺垂体，使黄体生成素分泌增加并出现峰值，从而诱发排卵。

第 1 章 细胞生理

细胞是一切生物体的基本结构和功能单位。体内所有的生理功能和生化反应，几乎都是在细胞及其产物（如细胞间隙的胶原蛋白）的物质基础上进行的。细胞生理学的主要内容包括细胞膜及细胞内的膜性结构的成分和性质、细胞膜的物质转运功能、细胞的跨膜信号转换功能、细胞生物电等。

1 细胞膜的结构与物质的跨膜转运

动物细胞及其核、细胞器等，都被一层结构基本相同的薄膜所包裹，这层膜性结构统称为生物膜（biological membrane），它是细胞外表面的细胞膜和细胞内的核膜及各种细胞器膜的总称。细胞膜（cell membrane）是每个细胞把自己的内容物包围起来的一层界膜，又叫质膜（plasma membrane）。细胞膜使细胞与外界环境有所分隔而又保持种种联系。首先，它是一个具有高度选择性的滤过装置和主动的运输装置，保持着细胞内外的物质浓度差异，控制着营养成分的进入细胞和废物、分泌物的排出细胞；其次，它是细胞对外界信号的感受装置，介导了细胞外因子对细胞引发的各种反应。它还是细胞与相邻细胞和细胞外基质的连接中介。

1.1 膜的化学组成和分子结构

从低等生物草履虫、鞭毛虫以至高等哺乳动物的各种细胞，都具有类似的细胞膜结构。在电镜下细胞膜可分为 3 层，即在膜的靠内外两侧各有 1 条厚约 2.5nm 的电子致密带，中间夹有 1 条厚约 2.5nm 的透明带，总厚度 7.0~7.5nm。随着膜分离纯化技术的发展，人们已能从多种细胞分离获得纯净的质膜来进行膜成分的化学分析。分析结果表明，细胞膜都是由脂质分子、蛋白质分子和糖类分子组成的。3 种成分的比例在不同的膜有很大变化（表 1-1）。

表 1-1 一些纯净膜的化学组成（%）

膜	蛋白质	脂类	碳水化合物
髓鞘磷脂膜	18	79	3
细胞膜			
人红细胞	49	43	8
小鼠肝脏	44	52	4
阿米巴	54	42	4
嗜盐杆菌	75	25	0
线粒体内膜	76	24	0
叶绿体	70	30	0

例如，主要起绝缘作用的神经髓鞘膜上，75%为脂类，而主要参与能量转换的线粒体内膜上，75%为蛋白质。对大多数细胞来说，脂类约占 50%，蛋白质占 40% ~ 50%，糖类占 1% ~ 10%。

关于膜的结构，从 30 年代起就提出过多种假说。其中得到较多实验事实支持而目前仍为大多数人接受的是 1972 年由 Singer 和 Nicolson 提出的“液态镶嵌模型” (fluid mosaic model)。这种模型的基本内容是：膜的共同结构特点是以液态的脂质双分子层为支架，其中镶嵌着具有不同分子结构因而具有不同生理功能的蛋白质，这些蛋白质以 α -螺旋或球形蛋白质的形式存在 (图 1-1)。

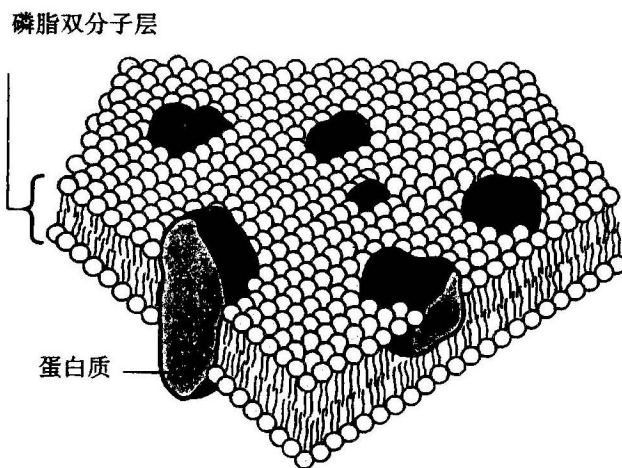


图 1-1 细胞膜的液态镶嵌模型

1.1.1.1 膜脂 生物膜上的脂类称为膜脂，其分子排列成连续的双层，构成了生物膜的基本骨架。膜脂可分为磷脂、胆固醇、糖脂等，其中以磷脂为主要成分，约占脂质总量的 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。

1.1.1.1.1 磷脂。磷脂的基本结构是：1 分子甘油的两个羟基同两分子脂肪酸相结合，另 1 个羟基则同 1 分子磷酸结合，后者再同 1 个碱基结合。根据这个碱基的不同，动物细胞膜中的磷脂主要有 4 种：磷脂酰胆碱、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸和磷脂酰肌醇。磷脂分子都是一些双嗜性分子，一端为疏水端，另一端为亲水端。磷脂分子的疏水端是两条长短不一的烃链，叫做尾部，一般含 14 ~ 24 个碳原子，其中的 1 条烃链常含有 1 个或数个双键（此链叫做不饱和链）。磷脂分子逐个相依地整齐排列构成了膜骨架的主要结构，其烃链长度和饱和度的不同能影响磷脂分子的相互位置，从而影响膜的流动性；磷脂分子亲水端也叫头部，各种磷脂头部基团的大小、形状、电荷的不同则与磷脂-蛋白质的相互作用有关。同时，磷脂分子的两性特征决定了它们在生物膜中的双分子层排列 (图 1-2)。

1.1.1.1.2 胆固醇。动物细胞膜的胆固醇含量比细胞器膜多。胆固醇分子的极性头部是联结于甾环上的极性羟基基团，甾环的另一端连接着非极性尾部——1 条烃链，甾环本身是非极性的。胆固醇的两性特征对生物膜中脂类的物理状态有一定调节作用。胆固醇分子散布于磷脂分子之间，其极性头部紧靠磷脂分子的极性头部，其强硬的板面状甾环结构则使与之相邻的磷脂烃链的一部分不易活动。通过这种影响，胆固醇对膜的稳定性发挥着重要作用。

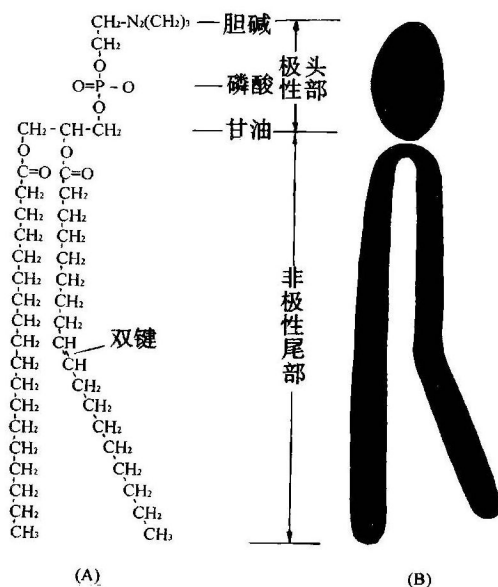


图 1-2 磷脂分子
磷脂酰胆碱的分子式 (A) 和示意图 (B)

脂质的熔点较低，这决定了膜中脂质分子在一般体温条件下是呈液态的，即膜具有某种程度的流动性，并可在同一层面作水平运动，这是实现膜功能所必需的，是物质转运、细胞分泌和融合的必要条件。

1.1.2 膜蛋白 膜蛋白可分为两大类：一类是整合蛋白，它与磷脂双分子层直接作用，至少含有 1 个 α -螺旋的疏水氨基酸序列，与磷脂双层的疏水核心形成疏水键。另一类是外周蛋白，通过蛋白-蛋白或蛋白-脂质的相互作用结合在膜上（图 1-3）。膜蛋白的功能很多：参与

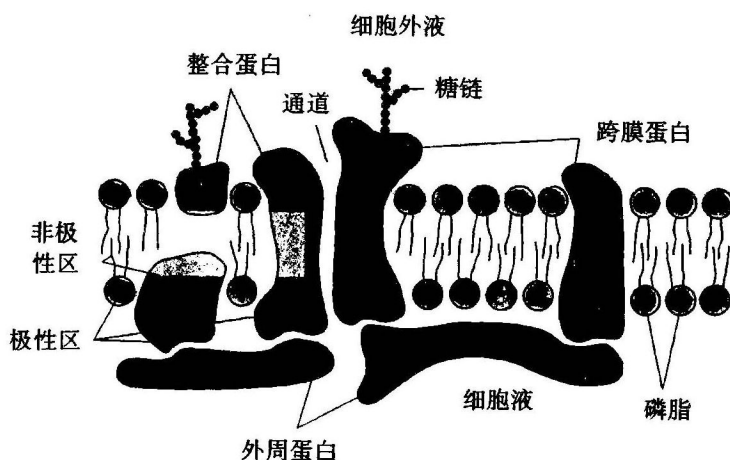


图 1-3 质膜上整合蛋白和外周蛋白的分布

出入细胞的分子的运输；对来自激素和其他化学物质的信号的接受及向细胞内的传递；作为细胞骨架和外基质的固着点。有些膜蛋白位于细胞的外表面，这些蛋白决定细胞的特性。有些膜蛋白与邻近细胞形成特殊的连接。

1.1.3 膜糖 所有真核细胞表面都有糖类，总量占膜重量的1%~10%。在生物膜中组成寡糖的单糖主要有半乳糖、甘露糖、岩藻糖、半乳糖胺、葡萄糖胺、葡萄糖和唾液酸等。它们以各种形式连接于膜的蛋白和膜脂分子上，而且糖类在膜上的分布也是不对称的，无论质膜还是细胞内膜系的糖脂和糖蛋白的寡糖，全部分布在非细胞质的一侧。分布于质膜表面的糖残基形成1层多糖-蛋白质复合物（glycocalyx）或称细胞外壳（cell coat）（图 1-4）。分布于细胞内膜系的糖类则面向膜系的内腔。推测这些糖类可能涉及细胞与其他细胞或细胞外物质之间的相互作用，这些作用包括细胞识别、物质交换等。

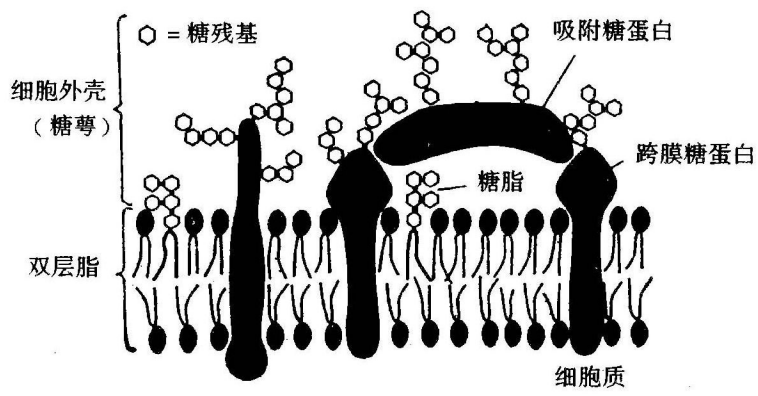


图 1-4 细胞外壳（糖萼）在膜上分布的示意图

1.2 细胞膜对物质的跨膜转运

一个进行着新陈代谢的细胞，不断有各种各样的物质（从离子和小分子物质到蛋白质等

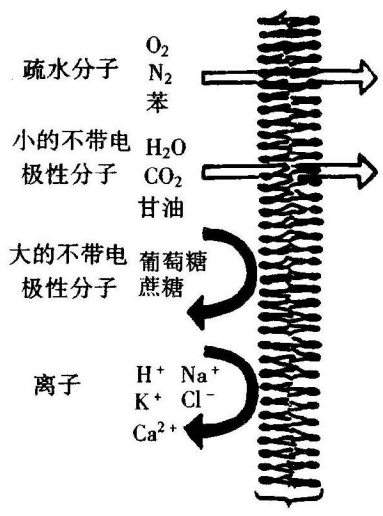


图 1-5 脂双层对各种分子的通透性

大分子，以及团块性固形物或液滴）进出细胞，包括各种供能物质、合成细胞新物质的原料、中间代谢产物和终产物、维生素、氧和二氧化碳，以及 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 离子等。它们理化性质各异，且多数不溶于脂质或其水溶性大于其脂溶性。这些物质中除极少数能够直接通过脂质层进出细胞外，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；至于一些团块性固态或液态物质的进出细胞（如细胞对异物的吞噬或分泌物的排出），则与膜的更复杂的生物学过程有关。细胞膜对于物质的转运，并不是被动的结构性屏障，而是具有主动调控作用的功能系统，它不但对不同物质有不同的通透性，而且这种通透性能因条件变化而改变（图 1-5）。

1.2.1 单纯扩散 在生物体系中，细胞外液和细胞内液都是水溶液，溶于其中的各种溶质分子，一些脂溶性物质，就可能按扩散原理作跨膜运动或转运，即依靠分子运动从浓度高的一侧通过细胞膜的脂质双分子层向浓度低的一侧

扩散，称为单纯扩散。这是一种单纯的物理过程。细胞膜中存在许多由蛋白质的亲水性氨基酸构成的含水微孔。一些小分子水溶性物质也可顺着浓度差，不与膜上的分子发生反应而扩

散通过细胞膜的含水微孔。某一物质跨膜通量的大小，除了取决于它们在膜两侧的浓度差外，还要看这些物质脂溶性的大小以及其他因素造成的该物质通过膜的难易程度。这统称为膜对该物质的通透性。

体内一些甾体物质（类固醇）类激素也是脂溶性的，理论上它们也能够靠单纯扩散由细胞外液进入胞浆，但由于分子量较大，近来认为也需要膜上特殊蛋白的“协助”，才能使它们的转运过程加快。

1.2.2 易化扩散 有些物质虽然不溶于脂质或溶解度很小，但也能从高浓度一侧向低浓度一侧跨膜扩散。它们能够与膜内的一种特殊蛋白质暂时结合，形成一种复合体，由该复合体将溶质分子由膜的一侧带到膜的另一侧。这种转运方式叫做易化扩散（facilitated diffusion）。如糖和某些离子（ Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 等）就是通过易化扩散进入或移出细胞的。易化扩散的特点是：物质分子或离子移动的动力仍同单纯扩散时一样，来自物质自身的热运动，所以，易化扩散时物质的净移动只能是由它们的高浓度区移向低浓度区，但它们通过膜是依靠膜上一些具有特殊结构的蛋白质分子的“帮助”下完成的。参与易化扩散的蛋白质可分为两种类型：一类被称为“载体”（carrier）；另一类被称为“离子通道”（ionchannel）。它们“帮助”所要运送的物质顺着其电化学梯度跨膜转运，不需要能量供应。

1.2.2.1 由载体介导的易化扩散。载体蛋白质参与易化扩散时，一般都与某种物质结合形成复合物，扩散通过细胞膜，然后与被结合的物质分离。载体介导运输的机理是载体蛋白经历了一个构象变化，先后交替地把所运物质结合的位点暴露于膜的两侧，从而完成转运(图 1-6)。

以载体为中介的易化扩散都具有如下的共同特性：
①载体蛋白质有较高的结构特异性。以葡萄糖载体为例，在同样浓度差的情况下，右旋葡萄糖的跨膜通量大大超过左旋葡萄糖；木糖则几乎不能被载运。
②饱和现象。即这种易化扩散的扩散通量一般与膜两侧被转运物质的浓度差成正比，但这只是当膜两侧浓度差较小时是如此；如果膜一侧的浓度增加超过一定限度时，由于载体已饱和，再增加底物浓度并不能使转运通量增加。饱和现象的合理解释是：膜结构中与该物质易化扩散有关的载体蛋白质分子的数目或每一载体分子上能与该物质结合的位点的数目是固定的，这就构成了对该物质转运能力的上限，在所有这些载体及其结合位点都进入活动状态后，再增加待转运物质的量并不能使载运量增加，于是出现了饱和。
③竞争性抑制。即如果某一载体对结构类似的 A、B 两种物质都有转运能力，那么，在环境中加入 B 物质将会减弱它对 A 物质的转运能力，这是因为在一定数量的载体或其结合位点竞争性地被 B 所占据的结果。

1.2.2.2 由离子通道介导的易化扩散。通道蛋白是通过形成贯穿膜层的水相孔道来完成运

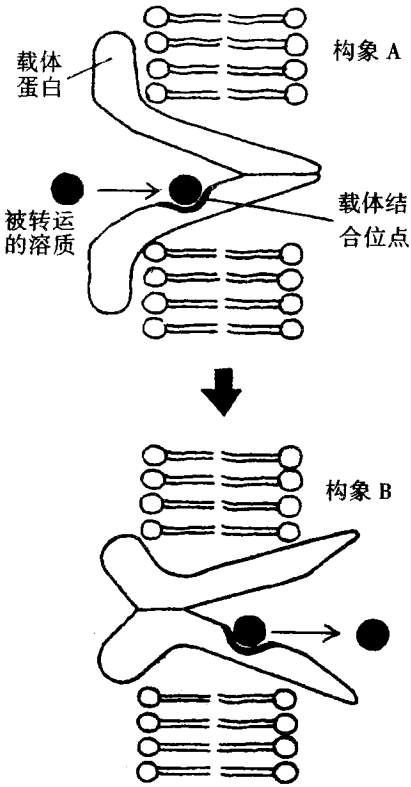


图 1-6 易化扩散的图解
载体蛋白由构象 A 转换成构象 B 将溶质分子由膜一侧转运到另一侧

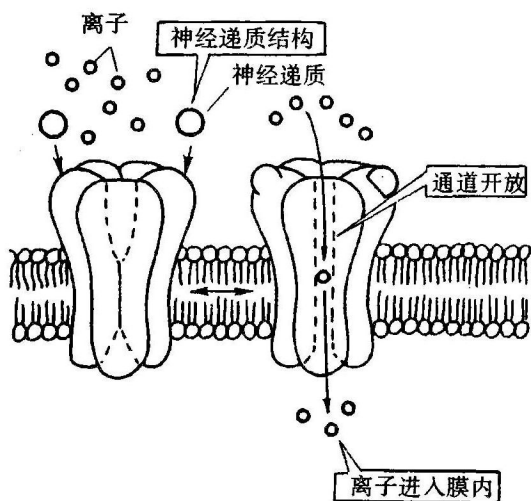


图 1-7 离子通道蛋白质的分子组成模式图
一个化学门控通道在与某种化学性信号分子结合时，出现沟通膜内外的水相通道；注意一个通道蛋白质分子是由多个亚单位组成的多聚体（图中是 1 个 5 聚体）

输的。运输的对象仅限于离子，主要是 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等。当通道蛋白质分子在某种情况下处于某种变构状态时（推测是在这种蛋白质的内部出现了一条贯穿膜内外的水相孔道），有关的离子可以快速地由膜的高浓度一侧移向低浓度一侧（图 1-7）。通道运输的速率是很高的，平均高出载体运输速率的 100 倍以上，每秒可有 10^6 个离子通过一个通道。

单纯扩散和易化扩散的结果都是减少膜两侧的浓度梯度，即溶质由浓度高的一侧流向浓度低的一侧，而它所通过的膜并未对该过程提供能量，这样的运输方式又称为被动转运。

1.2.3 主动转运 生物体内的许多活动，需要使某些物质从浓度或电位较低的区域向较高的区域移动，如小肠上皮细胞吸收葡萄糖时，肠腔内的葡萄糖浓度常常比小肠上皮细胞内低好几倍。这种逆着浓度梯度或无梯度的净移动，必须由外部供给能量，称为主动转运（active transport）。

在膜的主动转运中，能量是由膜或膜所属的细胞来供给，携带被转运分子的是载体蛋白。它们对抗所运送物质的电化学梯度，“逆势”地把物质泵运过膜。

1.2.3.1 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵。在细胞膜的主动转运中研究得最充分，而且对细胞的生存和活动可能是最重要的，是膜对于钠和钾的主动转运过程。所有活细胞的细胞内液和细胞外液中 Na^+ 和 K^+ 的浓度有很大的不同。以神经或肌细胞为例，正常时膜内 K^+ 浓度约为膜外的 30 倍，膜外的 Na^+ 浓度约为膜内的 12 倍。这种明显的离子浓度差的形成和维持，要依靠新陈代谢的进行，提示这是一种耗能的过程。例如，低温、缺氧或应用一些代谢抑制剂可引起细胞内外 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 的浓度减小，而在细胞恢复正常代谢活动后，巨大的浓度差又可恢复。由此认为各种细胞的细胞膜上普遍存在着一种称为钠-钾泵（sodium-potassium pump）的结构，简称钠泵。研究表明，钠泵是镶嵌在膜的脂质双分子层中的一种特殊蛋白质分子，其作用是在消耗代谢能的情况下逆着浓度差将细胞内的 Na^+ 移出膜外，同时把细胞外的 K^+ 移入膜内，因而保持了膜内高 K^+ 和膜外高 Na^+ 的不均衡离子分布（图 1-8）。钠泵之所以能对 Na^+ 和 K^+ 进行主动转运，是由于分子本身具有 ATP 酶的活性，可以分解 ATP 使之释放能量，并能利用此能量进行 Na^+ 和 K^+ 的主动转运；因此，钠泵也就是 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 依赖式 ATP 酶（图 1-9）。

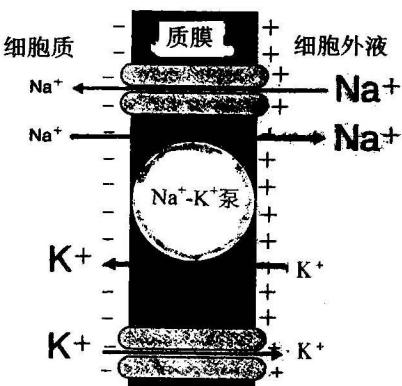


图 1-8 Na^+ 和 K^+ 的跨膜转运

钠泵蛋白质已被提纯，它是由 α -和 β -亚单位组成的二聚体蛋白质，肽链多次穿越脂质双分子层，转运 Na^+ 、 K^+ 和促进 ATP 分解的功能主要由 α -亚单位来完成， β -亚单位的作用还不清楚。

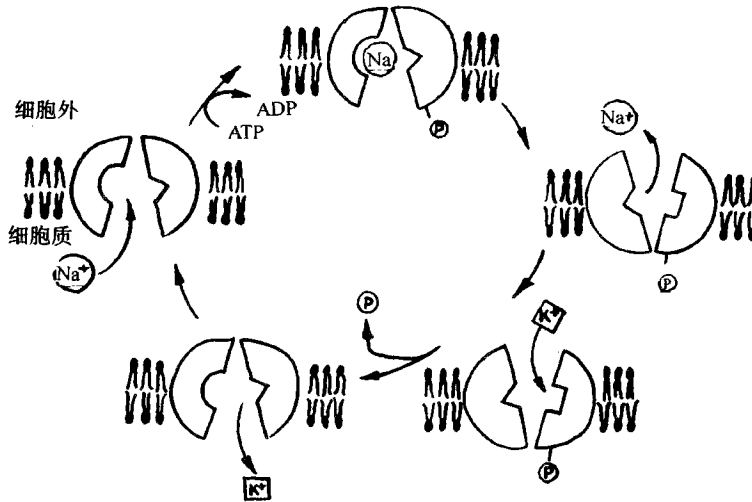


图 1-9 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵工作原理

钠泵活动时泵出 Na^+ 和泵入 K^+ 这两个过程是同时进行的。在一般生理条件下，每水解 1 分子 ATP，可同时泵出 3 个 Na^+ ，泵入 2 个 K^+ 。钠泵活动的意义是：①由钠泵活动造成的细胞内高 K^+ ，是许多代谢反应进行的必需条件；如果细胞允许大量细胞外 Na^+ 进入膜内，由于渗透压的关系，必然会导致过多水分子进入膜内，这将引起细胞的肿胀，进而破坏细胞的结构；②它能够建立起一种势能贮备。细胞由物质代谢所获得的能量，以化学能的形式贮存在 ATP 的高能磷酸键之中；当 $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ 酶分解 ATP 时，此能量用于使离子作逆电-化学势的跨膜移动，于是能量又发生转换，膜两侧出现了具有高电-化学势的离子（分别为 K^+ 和 Na^+ ）而以势能的形式贮存起来，即泵出膜外的 Na^+ 由于其高浓度而有再进入膜内的趋势，膜内高浓度的 K^+ 则有再移出膜的趋势，这就是一种势能贮备。由钠泵造成的离子势能贮备，可用于细胞的其他耗能过程。

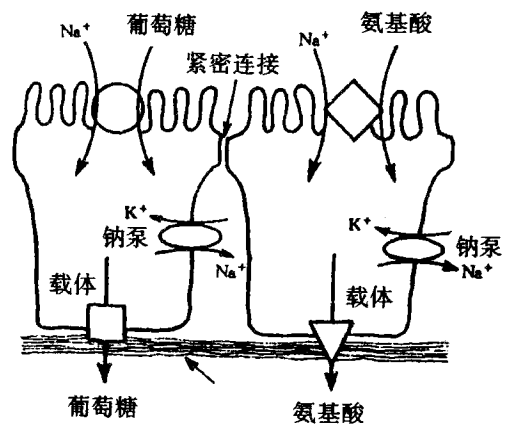


图 1-10 葡萄糖和一些氨基酸的继发性主动转运模式图

1.2.3.2 离子梯度驱动的耦联转运系统。许多主动转运不是直接由 ATP 水解供能，而是由贮存于离子梯度中的能量驱动的。这一能量来源与进行耦联转运的载体蛋白相联。在动物细胞中最常见的是由 Na^+ 的电化学梯度对另一种物质的主动运输提供驱动力。例如，在小肠和肾脏上皮细胞上有多种同向转运系统，每个系统特异地把一类相关的糖或氨基酸运入细胞，这些系统被相应地称作葡萄糖泵、氨基酸泵等等。在这些系统中，所运物质与 Na^+ 结合于同一载体蛋白的不同位点上， Na^+ 的结合能大大增加载体对所运物质的亲和力，然后载体发生构象变化， Na^+ 和所运分子一同被运入细胞。由于 Na^+ 倾向于顺其电化学梯度进入细胞，糖或氨基酸就总被一同“带”进去。进入细胞的 Na^+ 又被 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ 泵泵出， Na^+ 梯度得以维持（图 1-10）。由此可见，这种耦联转运系统的能量