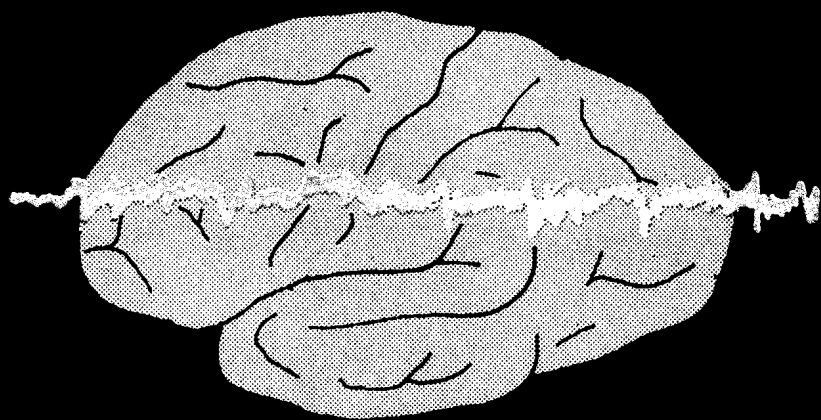
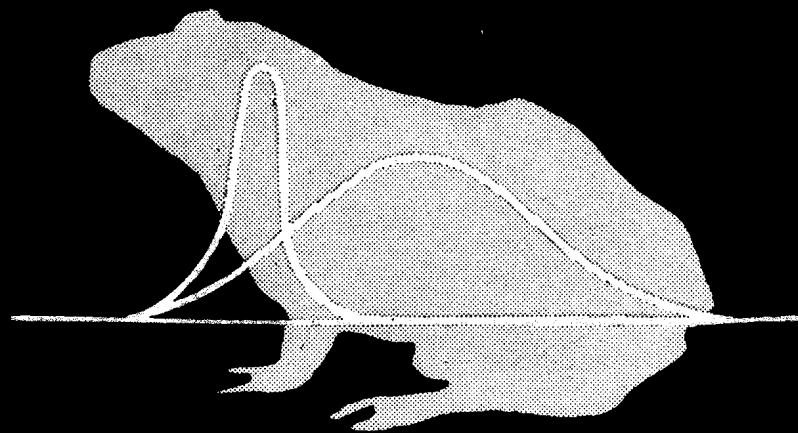


DONGWU ENGLIXUE



动物生理学

陈守良

高等教育出版社

内 容 提 要

本书以人和哺乳动物器官生理学的基本内容为主干,适当增加普通生理学和比较生理学的内容,介绍一些生命现象的一般规律、机制以及不同进化水平,不同生活环境中各种动物生理机能的差异。本书还在某些章节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,这样做有助于开阔思路,学习提出问题研究问题的方法。

本书插图丰富,内容较通俗易懂,便于自学,除可作高等院校生物学系生理学课程的教材外,亦可供师范、医药、农牧等院校学生及有关专业人员参考。

动 物 生 理 学

陈 守 良

*

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23.25 插页1 字数 520,000

1985年10月第1版 1985年10月第1次印刷

印数00,001—7,800

书号 13010·01116 定价4.55元

前 言

本教材是根据一九八〇年在武汉审订的综合大学生物学系《动物生理学》教学大纲编写的。

《动物生理学》是生物学系的基础课程之一。作为基础课的教材，本书着重讨论生理学的基础理论、基本知识和实验研究方法，使学生对生理学有一初步的了解。专攻生理学的学生自应在学完这门课程以后进一步学习其它的生理学课程来提高专业知识和理论的水平。

课程设置和教学内容应服从于培养目标的要求。综合大学生物学系学生毕业后从事生物科学的研究、教学和有关的技术工作，所以应使学生对生理学有比较全面的了解，不能只限于人体和高等哺乳动物的生理学。本书以人和哺乳动物器官生理学的基本内容为主干，适当增加普通生理学和比较生理学的内容，介绍一些生命现象的一般规律、机制以及不同进化水平、不同生活环境中各种动物生理机能的差异。本书还在某些章节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，而且知道这些结论是怎样得来的；帮助学生开阔思路，学习提出问题和研究问题的方法，培养分析问题和解决问题的能力。

在生物学的教材中插图起着重要的作用，有时一幅好的插图比一段文字更易说明问题。本书选用了较多的插图，可能会对学生的学习有所帮助。限于目前纸张、印刷条件，绝大多数插图是线条图，只有少数几幅照片和彩色图。

本书是编者根据一九七八年以来在北京大学生物学系讲授动物生理学所用的讲义经修改而成的。在教学过程中，生理学教研室和生物学系的同志们给予了多方的协助；贺慕严、周曾铨等同志也试用过这份讲义，提出了许多修改的建议；兄弟院校的生理学教师也曾给予帮助和鼓励，谨此表示衷心的感谢。特别需要说明的是，本书是在北大生理学教研室主任赵以炳教授的教导和支持下写成的。五十年来，赵以炳先生十分重视生理学基础课的教学工作。十年动乱之后，赵以炳先生虽然健康情况不佳，仍然关心生理学教学的改革，提出了改进理科生理学教学的建议。本书就是实行这些建议的一次尝试。本人自知才力单薄，学识有限，教学经验不多，之所以敢于承担编写教材的任务，一方面是为了实践改进理科生理学教学的设想，取得经验和教训；另一方面想起一点抛砖引玉的作用，希望教学经验丰富的生理学教师编写出更多更好的各具特色的教材来。

衷心欢迎读者对本书的缺点、错误提出批评和改进的建议。

编 者 一九八四年十二月

序 言

1980年陈守良同志和我曾提出一些关于改进理科生理学基础课的建议*。守良同志根据建议的精神，通过多年的教学实践，吸收各方面的意见，几经修改，写成这本教材，这是一项极有意义的工作。对我个人来说，更感觉极大的安慰，因为他完成了我自己几十年来想做而未能如愿的一项艰巨工作。**

生理学是研究活的生物机体各种机能或功能的科学。生物的门类非常多，其结构与功能的变化极大。因此，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、动物生理学等等。动物生理学又可分为哺乳动物、鸟类、鱼类、昆虫生理学等等。这一序列的生理学分支可统称为分门别类的动物生理学或专门生理学，其中包括与医学有直接关系的人体生理学。由于对人体直接进行实验操作的严重限制，人体生理学大量的知识，基本来源于与人体比较接近的某些哺乳动物，因此哺乳动物生理学的发展最为突出。由于对各种器官组织的机能进行了深入的研究，因此按解剖系统一般又分循环、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，器官生理学实质上属于专门生理学。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，为医药卫生和畜牧兽医等实践活动提供了科学的理论基础，并指导其实践。

动物的门类繁多，不可能分别讨论每一种动物的生理，也无此必要。用比较的方法进行探讨，可以发现它们在相同的生态条件下的不同适应发展，也可以认识它们的某些共同基本特征。前者是传统比较生理学的任务，后者是普通生理学的任务。比较生理学研究各类动物同一生理功能的差异，例如陆生动物的各种呼吸适应，或陆生动物在水中游泳、在陆地奔跑、在空中飞行的运动特点。普通生理学则研究生命的共同基本特性，如代谢、兴奋、传导、传递、运动、分泌、通讯、调节与整合等普遍规律。现代生理学的主要特点之一，是向纵深发展，利用各种动物的结构多样性，扩大了对机能的认识，深入探索细胞内部的奥秘，对各种基本的细胞机制产生了深刻的理解。

生理学的研究和其他任何一门学科一样，最终是为人类的生活和生产活动服务。假如说以上三个方面（普通、专门与比较生理学）是人类实践活动的理论基础，那么，应用生理学则直接联系生产。生理学在生产中的应用极广，目前，在医疗卫生方面获得最广泛的应用。此外，在畜牧兽医、劳动保护、儿童发育、老年保健、体育运动及宇宙航行等方面都有或多或少的应用。随着国家建设的发展，尤其在我们这样一个大国里应用生理学的领域正在不断扩大，我们应当给予充分的重视。

* 生理科学进展，1980，11:86—87。

** 1966年我曾为高等教育出版社写过一本人体及动物生理学简明教材，共约15万字，一切准备就绪，只待开印发行，但因十年浩劫的爆发而报废。

以上就是现代生理学的四个方面。换言之，现代生理学包括总论——普通生理学，专论——专门动物生理学，比较生理学和应用生理学。当然实际上不是这样简单，各学科相互渗透和交错，各分支在不同程度上有重叠，发展也不平衡，例如在我国比较生理学的发展远远落后于器官生理学。这些情况也直接影响我们的教学内容，使教学内容发生重复和某种程度的偏向。

现在的问题是我们如何安排这些丰富的材料和复杂的关系。我认为在理科生理学的教学中，应以哺乳动物器官生理学为主，但必须与医学院校的生理学有所不同。生物学系（综合大学与师范院校）面向整个动物界或生物界，用比较的方法组织教学内容，可用传统的哺乳动物生理学或器官生理学作为比较的参考点，一方面比较动物进化过程中生理功能的演变，即传统比较生理学的内容，另一方面要比较在不同生态环境条件的生理功能变化，即生态（环境）生理学的内容。同时也要讨论各种动物生理功能的普遍规律，也就是普通生理学与细胞生理学。在教学中我们还应该介绍应用生理学，尽管我们只能举一反三，但要引导同学能够并且重视解决实际问题。更具体的安排要根据实际情况，发挥教师的创造性，精选讲课内容，组织教学。总的精神是课堂讲授要少而精，讲课不仅是单纯传授具体知识，重在启发学生，思考理解，提高自学能力。

最后谈一点我个人的经验。从1936到1965年我曾亲自讲授生理学基础课共19次，每次讲完全课程的实际时间平均72小时，其中最少的一次仅39小时，最多的一次102小时，这是仅有的例外。值得注意，1940到1946年我在中正医学院讲生理课5次，平均71小时，1948年在协和医学院讲课也只用64小时。这些数字仅供参考。

赵以炳

1985年9月4日于北京大学

目 录

绪论	1	关系	71
第一章 细胞膜的结构与转运机能	3	3.8 肌肉的杠杆活动	73
1.1 生物膜	3	3.9 肌肉的能量代谢	74
1.2 细胞膜的成分与结构	4	3.10 平滑肌的结构与机能特点	77
1.3 物质通过细胞膜的转运	9	3.11 昆虫的原纤维肌	82
1.4 入胞作用和出胞作用	15	第四章 消化与吸收	84
1.5 细胞膜之间的连接	16	4.1 食物的消化与消化管的结构	84
第二章 神经的兴奋与传导	18	4.2 消化管的运动及其调节	90
2.1 生物的应激性与可兴奋细胞和组织 的兴奋性	18	4.3 消化液的分泌	94
2.2 引起兴奋的刺激	21	4.4 消化液分泌的调节	97
2.3 刺激的要素	21	4.5 小肠的吸收机能	105
2.4 兴奋性的指标与兴奋性的变化	24	4.6 肝脏的机能	111
2.5 生物电的发现	26	第五章 血液的机能	114
2.6 神经干的损伤电位与动作电位	27	5.1 体液与血液	114
2.7 神经冲动的传导速度	28	5.2 血液的运载与联系作用	117
2.8 兴奋的膜学说	31	5.3 血液在维持机体内环境稳定中的重 要作用	117
2.9 静息膜电位与离子浓度的关系	35	5.4 血液的防御作用	121
2.10 离子学说	37	5.5 红细胞的凝集与血型	123
2.11 神经冲动在轴突上的传导	45	5.6 血液的凝固与纤维蛋白的溶解	125
第三章 肌肉的兴奋与收缩	52	第六章 血液循环	130
3.1 兴奋在神经肌肉之间的传递	52	6.1 血液循环与哈维发现血液循环的历 史意义	130
3.2 神经肌肉之间突触传递的机制	52	6.2 心肌的结构与机能特性	137
3.3 骨骼肌的结构与肌原纤维的亚显微 结构	56	6.3 心动周期的力学变化	144
3.4 肌肉收缩的分子基础与肌丝滑行学 说	61	6.4 心输出量及其调节	146
3.5 兴奋收缩耦联	66	6.5 血流动力学	150
3.6 肌肉的等张收缩与等长收缩	70	6.6 血管系统各部分的特性与压力梯度	154
3.7 刺激强度、刺激频率与肌肉收缩的 关系	71	6.7 微循环与淋巴循环	157
		6.8 心血管系统的神经调节与化学调节	159

第七章 呼吸	170	11.1 神经系统机能概述	271
7.1 内呼吸与外呼吸	170	11.2 感觉过程的一般原理	271
7.2 人的呼吸器官与通气	170	11.3 化学感受性	279
7.3 呼吸气体在体内的交换与运输	177	11.4 机械感受性	280
7.4 呼吸的神经调节与化学调节	183	11.5 哺乳动物的声音感受器与听觉	283
7.5 脊椎动物呼吸器官与机能的演变	189	11.6 哺乳动物的光感受器与视觉	290
7.6 昆虫的呼吸	195	11.7 其它的感受机能	301
7.7 呼吸-血液循环的适应	198	第十二章 神经系统的运动机能	306
第八章 能量代谢与体温调节	201	12.1 神经元	306
8.1 能量代谢	201	12.2 神经突触	308
8.2 新陈代谢率	204	12.3 突触电位	314
8.3 体温调节	210	12.4 神经系统的进化	317
8.4 无脊椎动物与脊椎动物的体温调节	217	12.5 反射	324
第九章 渗透调节与排泄	220	12.6 突触整合与神经回路	330
9.1 渗透调节的意义	220	12.7 高级中枢对脊髓反射的影响	384
9.2 渗透调节器官	221	12.8 大脑两半球的躯体运动机能	336
9.3 脊椎动物肾的结构与机能	223	12.9 神经系统的内脏机能	340
9.4 脊椎动物的其他渗透调节器官	231	第十三章 神经系统的高级机能	344
9.5 含氮废物的排泄	233	13.1 概述	344
第十章 内分泌——激素调节	237	13.2 大脑皮层的机能	346
10.1 内分泌腺与激素	237	13.3 巴甫洛夫关于高级神经活动的学说	351
10.2 脊椎动物的内分泌系统	242	13.4 大脑皮层的电活动	353
10.3 无脊椎动物的内分泌系统	264	13.5 睡眠与觉醒	356
10.4 激素作用的机制	267		
第十一章 神经系统的感觉机能 与感觉器官	271		

绪 论

生理学 (physiology) 是生物学的分支学科, 是研究生物体机能和它们活动规律的科学。动物生理学研究动物体 (包括人体) 的各种机能及其活动规律, 以及这些机能在动物体内如何协调, 如何密切配合形成一个统一的整体, 动物体又如何与外界环境相适应等问题。

为什么要研究动物生理学? 首先是由于医疗保健事业的需要, 要治疗疾病保护人们的健康, 只有了解人体在正常情况下的机能和它们的活动规律才能了解这些机能在病理情况下的变化, 才能采取相应的治疗措施。对动物体机能与结构的研究有助于了解人体的机能, 实际上, 许多关于人体生理学的知识首先是从研究高等动物的机能得到的。低等动物的机能与结构比较简单, 往往是进行生理学基本理论研究的好材料。低等动物机能的研究曾经推动了生理学某些方面的重大进展, 有助于认识高等动物和人体的复杂机能。因此, 研究动物体和人体各种机能的动物生理学是现代医学的重要基础之一, 在历史上, 生理学的发展在很大程度上是与医学的需要和发展密切相联的。

随着生产的发展与社会的进步, 越来越需要进行生理学研究。现代畜牧业、渔业的发展提出对家畜生理、鱼类生理知识的要求; 现代农业防治虫害要求深入研究昆虫生理学。为了保护工人健康和提高劳动效率, 需要研究在劳动条件下人体各方面的机能。近代人类活动的领域日益扩大, 人们进入了一些特殊环境, 如深海、高山、高空以至宇宙空间, 为了保证人类在这些特殊环境中的健康和正常活动, 需要研究在这些特殊环境中生理机能的变化。因此产生了劳动生理学、高山生理学、航空生理学、宇宙生理学、特殊环境生理学等。体育运动的发展产生了专门研究运动过程中人体机能变化的运动生理学。

人类为了控制自身的繁殖, 迫切需要深入了解生殖生理的规律, 找到最有效的计划生育的措施。工业的发展带来了许多自然环境中很少或没有的物理、化学因素, 这些因素对人体的健康, 人类的发展会有什么影响, 以及如何消除不利的因素, 都是或即将是生理学的研究课题。

动物生理学的研究在哲学上也有重要的意义。人们要建立一个正确的世界观, 对大至宇宙小至基本粒子都应有基本正确的认识, 对于认识的主体, 人的自身的机能, 特别是人类认识过程的生理基础当然也应有所了解。

由此可见, 学习生理学是很有意义的。而且由于生理机能的复杂奥妙, 探究这些机能也是很有兴趣的。

人类需要生理学知识, 但是人类能不能认识这些如此奥妙复杂的生理机能呢? 历史上曾经有一种看法, 认为人和动物体的机能如此复杂奥妙是由于人和动物体内有一种“活力”(vis vitalis), 这种看法叫做“活力论”(vitalism)。这种理论把生理机能归之于超物质的“活

力”，实际上认为生理机能是人们所不能认识的。而另一种看法却认为生命现象是物质的属性，即使是最复杂的机能，如人类的思维，也是物质的属性，只不过是最高度地组织起来的物质，人的大脑的属性。人和动物体的机能虽然复杂，但都是可以用物质运动的规律来说明的，并不需要假设某种神秘的“活力”或“生命力”。生理学发展的历史证明，人和动物体的机能是可以认识的，生命现象是可以逐步应用物质运动的规律，即物理学和化学等的规律加以解释的。

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。生理学的发展要靠对生物体的机能进行仔细地观察，还要靠在人工控制条件下进行的实验。生理学实验有自身的特点。要了解动物体各部分的机能，必须对动物作活体解剖，一般是在麻醉的情况下解剖活动物，观察其体内器官的活动。通过这种观察产生了关于这些器官的机能的设想。但这种设想是否正确还要靠实验来检验，即人工改变这些器官活动的条件，再观察器官的机能发生什么变化，是否合乎原来的设想。

人和动物体的机能是复杂的，各种机能之间又是互相联系互相影响的。要了解这些机能，必须把它们分解开来，一部分一部分地研究，这样才能把复杂的问题简化，比较容易地达到预期的目的。但是人或动物体又都是一个统一的整体，所以分解开来研究所得到的结果还必须综合起来作为一个整体来考虑，才能得到比较合乎实际的认识。因此，在生理学的研究中，既要分析复杂的生理机能，又要综合各种观察实验所得的结果，才能形成比较正确的概念。

由于生命现象的复杂性，把实验方法应用于生理学比用于物理学、化学更困难。在观察和实验中要尽量排除假象，取得可靠的事实材料，在根据这些事实材料进行推理时要多方考虑，严谨慎重，防止得出错误的结论。法国生理学家贝尔纳(Claude Bernard, 1813—1878)在谈到生理学实验时指出：“一个实验者必须既是理论家又是实践家。他必须精通技术以取得实验事实作为科学材料；同时他也必须清晰地理解科学理论以指导他对研究自然现象的各式各样的实验进行推理。我们不应把手脑分离，没有头脑的指挥，一只只有能力的手也只是一只盲目的手；没有执行任务的手，头脑也是无力的”^{*}。

现代生理学所取得的成就是经过许多世代许多人共同努力的结果。有些人通过实验观察积累了事实材料，有些人在前人和自己工作的基础上得到了突破性的进展，这些生理学家都为生理学的发展作出了自己的贡献。生理学发展到现在，许多重要的问题已经很难由某个人或某个研究小组单独解决，而需要集体的努力，不仅需要生理学家，还需要物理学家、化学家、数学家等多学科的科学工作者的共同努力才能得到某些进展。因此，学术思想的交流，科学研究成果的介绍就显得十分重要。个人和小组的研究成果应该发表出来由他人检验。只有经过他人的实验或观察所重复并取得肯定结果的材料才能被科学界承认，才会被其他科学工作者所利用。

现代生理学虽然取得了许多重大的进展，但是尚待解决的问题还很多，但我们相信，经过人们的共同努力，今天还没有认识的，明天、后天总可以逐步被人们所认识。

^{*} 贝尔纳：实验医学研究导论，1865。

第一章 细胞膜的结构与转运机能

1.1 生物膜

动物生活在它周围的环境中，其体内的化学成分与周围环境的化学成分有很大的不同，而动物体的细胞内外的成分也有很大的差别（表1-1）。这说明在动物体与环境之间，细胞内外之间存在一种屏障，这就是细胞表面的质膜(plasma membrane)。细胞表面的质膜（细

表 1-1 细胞内外的钾、钠、氯的浓度

细 胞 内 外	离子浓度 (摩·米 ⁻³)		
	K ⁺	Na ⁺	Cl ⁻
哺乳类肌肉			
细胞间液	4	145	120
细胞内液	155	12	4
枪乌贼轴突			
外环境	10	168	540
轴突	100	50	50

(转引自 Hall and Baker, Cell Membranes and Ion Transport, 1977)

胞膜)把细胞内物质与细胞外液分隔开。细胞膜对扩散是有效的屏障，因之形成了细胞内外物质浓度的巨大差别。细胞要维持正常的活动，既需要与周围环境分隔，又要保持与周围环境的联系，维持生命所必需的物质、能量和信息要源源不断地输入细胞，细胞代谢所产生的废物、代谢产物、能量和信息也必须经常不断地自细胞内运出。这些能量、物质和信息的出入都必须通过细胞膜。实验证明，细胞膜是一种半透性膜，它允许某些物质通过，却不让另一些物质通过。因此它正好能完成这种既要分隔又要保持联系的双重任务。

不仅细胞表面有膜存在，而且在细胞内部许多细胞器，如线粒体、叶绿体、高尔基体、核、各种形式的泡、内质网等都以膜作为基本结构。膜普遍存在于细胞内的结构中。膜不仅有保持和调节细胞内物质的机能，而且与细胞内氧化、酶的形成与聚集、环境刺激转变为电信号、生物电冲动的传导、释放合成的物质，以及入胞出胞等机能有关。膜对细胞的生存与活动都起着重要的作用。

由于细胞膜十分薄，用光学显微镜看不到，所以在电子显微镜问世以前，细胞表面是否存在一种膜仍然不能肯定。膜的存在缺乏形态学上的直接证据，只能从生理学上推论出来。十九世纪中叶，Nageli首先观察到细胞的表面阻碍细胞外液中的染料扩散到细胞内，由此推

断在细胞表面存在一种质膜。他还观察到细胞在稀溶液中胀大而在浓溶液中缩小。几年之后，Pfeffer指出，活细胞的通透性与人工半透膜的通透性有相同之处。Overton在1899年就预言细胞膜中存在着脂肪物质。他把植物根细胞放进含有不同溶质的高渗蔗糖溶液里，观察质壁分离开始的时间。发现不同的溶质产生质壁分离的情况不同，有些溶质引起持续的质壁分离，说明这些溶质穿透细胞膜进入细胞的速度慢，通透性小；另一些溶质却可以在一定程度上延缓质壁分离，说明这些物质穿透细胞膜进入细胞的速度快，通透性大。通透性大的物质一般都易溶于乙醚和油脂，因此Overton推想细胞的原生质是由一层脂肪性屏障所包围，他甚至进而提出这种脂肪屏障中也许含有卵磷脂和胆固醇，而那时脂肪的分离分析技术还远未得到发展。现在已知细胞膜中确有磷脂和胆固醇，还有蛋白质和糖类。

经过多年的研究，目前已有很多事实证明细胞膜的存在。电子显微镜技术的发展取得了细胞膜存在的形态学上的证据，证明了所有的细胞表面都有一层连续的结构，厚度在60—120埃之间。用玻璃微吸管把某些染料注入细胞内，这些染料可以在细胞中自由扩散，但是不能穿过表面屏障扩散到细胞外。同样的染料放在细胞外面时也不能穿过表面屏障进入细胞。用机械方法和化学方法破坏细胞膜可以消除或减少它对扩散的屏障作用。例如用显微针破坏细胞表面，染料就可迅速从破坏处出入细胞；用化学试剂除去细胞膜后，平常只能很慢穿过细胞表面屏障的物质就可以自由而快速地进入细胞。可以从某些细胞中除去细胞质而仍然保持细胞膜的完整，这种细胞膜只要继续供给三磷酸腺苷（ATP）作为能源，仍可继续保持扩散屏障的机能，甚至维持某些代谢过程，如主动转运。

1.2 细胞膜的成分与结构

为了研究膜的机能，需要了解膜的成分与结构，但一般情况下，分离提纯出膜的成分时，膜的结构也就破坏了，机能也消失了。此外，不同的膜的成分与结构也有差别，这就更增加了问题的复杂性。但科学家们经过多方面探索，逐步积累了许多实验材料，在此基础上提出了关于膜结构的假说。

双分子层模型

Gorter和Grendel在1925年公布了实验结果，提出了类脂膜的证据，首先提出膜结构的模型。他们研究的是红细胞的膜，由于这些细胞没有明显的细胞器，所以细胞膜几乎是唯一的膜结构。先把红细胞放在低渗透压溶液中使细胞吸水胀破，血红素溶于水中，剩下空的膜囊。再用丙酮从这些膜囊中溶出类脂，并把这种提取物散布在一个水槽中。由于类脂分子的非对称性（图1-1），它们的极性端与水形成氢键，而另一端的碳氢链则伸向空中，在水空气界面上排成了一个单分子层。在水槽一端轻轻从侧面对单分子层施加压力，使类脂分子逐步集中。当单分子层所受到的压力突然增加时，说明类脂分子已经集中形成一片密集的单分子层（图1-2），测出这时单分子层的面积，发现这个面积大约是所有提取出类脂分子的红细胞表面积之和的两倍。Gorter和Grendel由此得出推论：红细胞的膜是由两层类脂分子组成的，两层分子的碳氢链的一端相对排列着（图1-3）。这就是膜结构的双分子层模型，或类脂

双层模型 (lipid-bilayer model)。

Gorter 和 Grendel 的推论一直支配着关于膜结构的设想和争论。在四十年后，Bar 等人仔细重复了他们的实验，发现了他们在技术上的错误。首先，丙酮只能抽提出膜上 70—80%

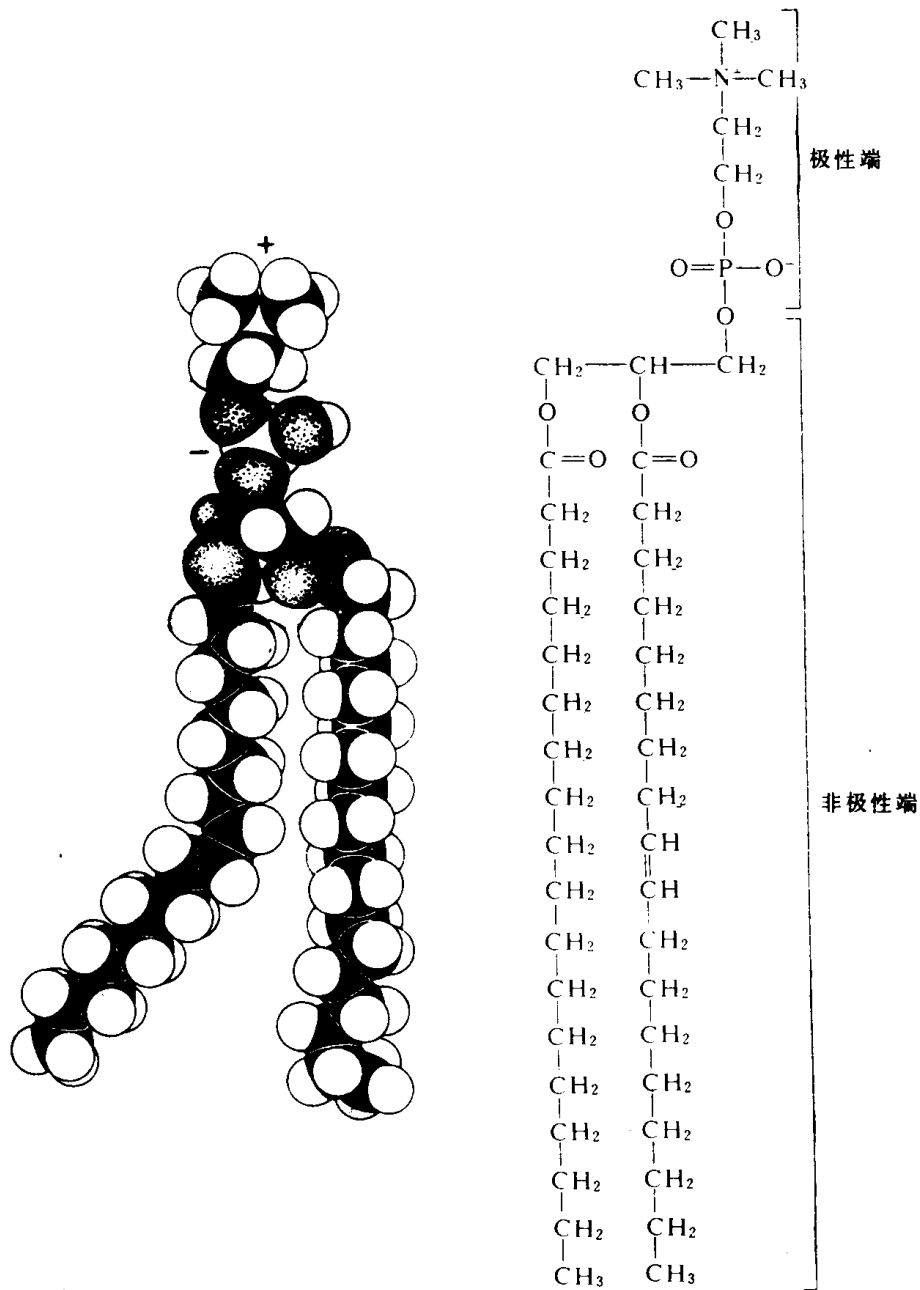


图 1-1 卵磷脂
(仿 Stryer, Biochemistry, 1981)

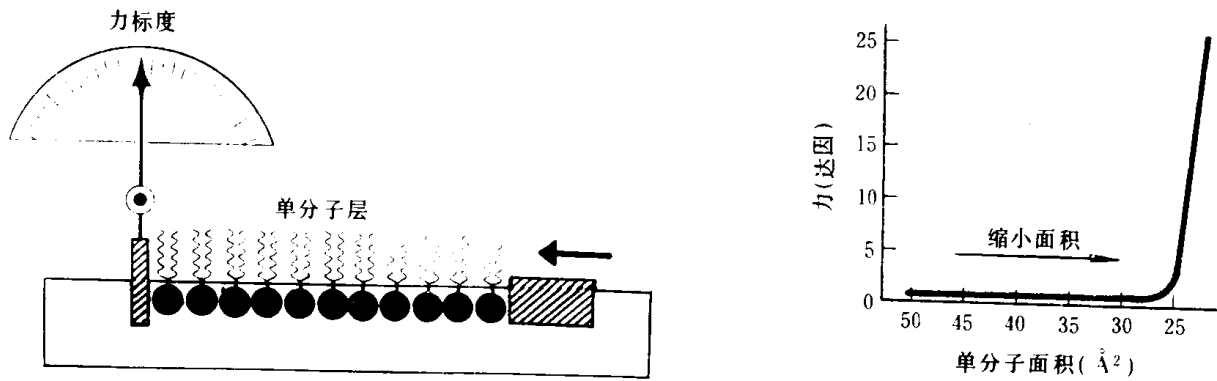


图 1-2 Gorter和Grendel的实验
(仿 Eckert, Animal Physiology, 1983)

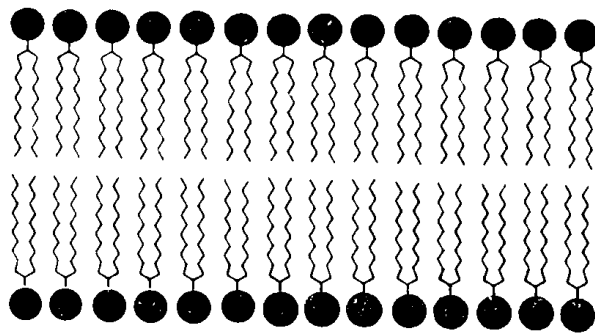


图 1-3 Gorter和Grendel的双分子层模型

的类脂，其次，他们是按干膜计算红细胞的表面积，这比湿膜的表面积小（干膜是99微米²，而湿膜是145微米²）。因此Gorter和Grendel的原始实验既低估了类脂量也低估了红细胞的表面积，从而得出了红细胞膜是由类脂的双分子层组成的结论，这是科学上的一次巧合。近期的研究表明，红细胞膜上类脂所形成的单分子层的面积只是膜面积的1.5倍，其余的部分是由蛋白质组成的。

Danielli和Davson膜结构模型

Danielli和Davson在1935年根据新的事实提出另一种膜结构的模型。当时化学分析表明，细胞膜中含有蛋白质成分。还有实验表明，细胞膜的表面张力甚低，与类脂的表面张力不符。红细胞膜和海洋无脊椎动物的卵膜的表面张力在0.03—1.0达因/厘米之间，而脂滴或类脂滴的表面张力在1—10达因/厘米之间。细胞膜这样低的表面张力很可能是由于膜不是由纯类脂组成的，而含有其他成分，特别是蛋白质成分。有实验证明，如在类脂双层膜中加入

蛋白质就可使表面张力降低。Danielli 和 Davson 根据当时已知的事实提出细胞膜模型是在无一定厚度的连续的类型薄膜两面附着水化的球状蛋白 (图1-4)。现在知道, 细胞膜张力低是由于双层分子极性端的亲水性造成的。

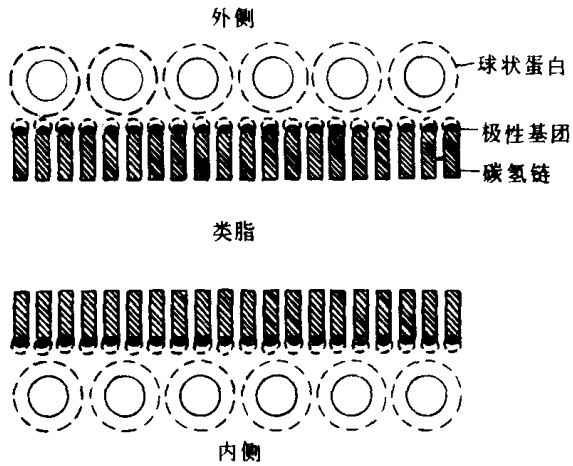


图 1-4 Danielli 和 Davson 膜结构模型

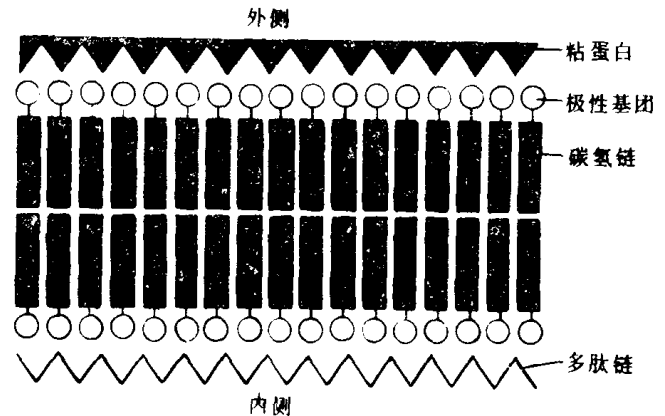


图 1-5 Robertson 单位膜模型

Robertson 单位膜模型

Robertson 1959 年根据电镜观察提出单位膜模型 (unit membrane model)。这种模型的细胞膜由类脂双分子层内外各覆盖一层蛋白质所组成, 与 Danielli-Davson 模型的区别在于膜内外的蛋白膜层是非对称的, 因为膜内外的酶活性以及其它的机能都不相同。此外, Robertson 还假定, 蛋白质是以单层肽链的厚度和 β - 褶叠形式结合于类脂膜的内外两侧 (图1-5)。他还提出, 所有细胞膜的厚度基本上是一致的, 都是由外层蛋白层 (厚20埃) 中层双分子类脂 (厚35埃) 和内层蛋白质 (厚20埃) 所组成。这种三层结构膜普遍存在于细胞中, 因之命名为单位膜 (unit membrane)。但这种单位膜的假说遇到一些难以解释的现象, 如后来发现在类脂双分子层中有蛋白质颗粒, 膜蛋白质主要不是 β - 折叠结构而是 α - 螺旋球形结构等。从膜的机能, 如主动转运和其他的代谢机能等方面研究, 也说明膜具有酶的特性, 这也就是说膜中有蛋白质成分。由于已知的酶都是球蛋白, 由此推想膜上的蛋白质也是球形结构。

Singer 液态镶嵌模型

基于上述这些根据, 1972 年 Singer 和他的同事提出关于细胞膜结构的液态镶嵌模型 (fluid mosaic model)。膜的基本结构是液态的类脂双分子层, 其中镶嵌着具有生理机能的球形蛋白质。有的蛋白质分子贯穿双分子层, 有的只穿过部分双分子层 (图1-6), 这种模型也得到了形态学的证据。用冰冻蚀刻电子显微镜技术把双分子层从中间撕开, 露出许多直径为50—80埃的颗粒。用蛋白质消化酶处理后, 这些颗粒逐步消失, 表明颗粒是嵌在细胞膜

类脂分子层中的蛋白质（图1-7）。目前公认这种模型是关于细胞膜和细胞内膜结构的最合适的模型。

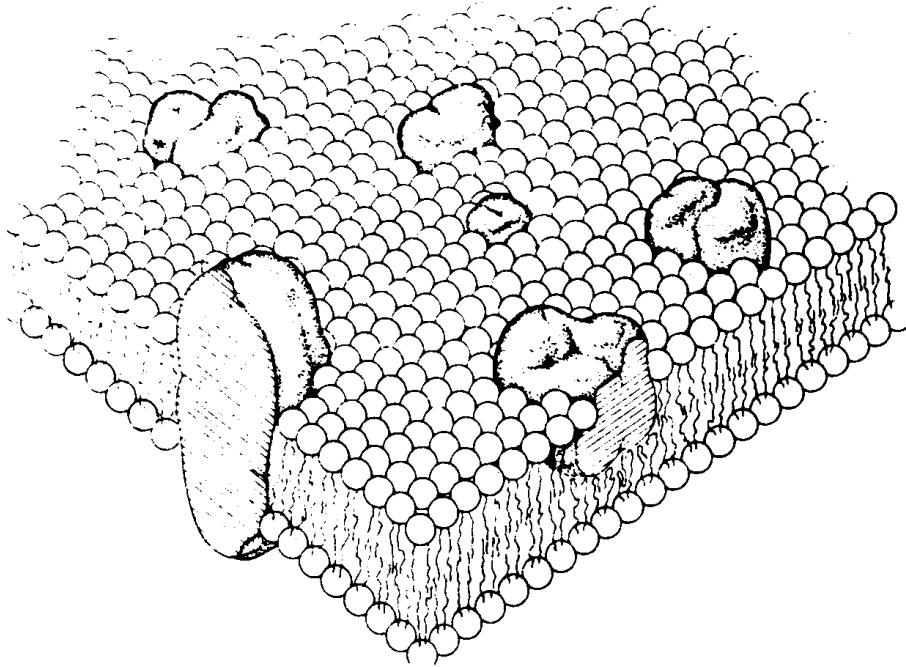


图 1-6 Singer 液态镶嵌膜结构模型

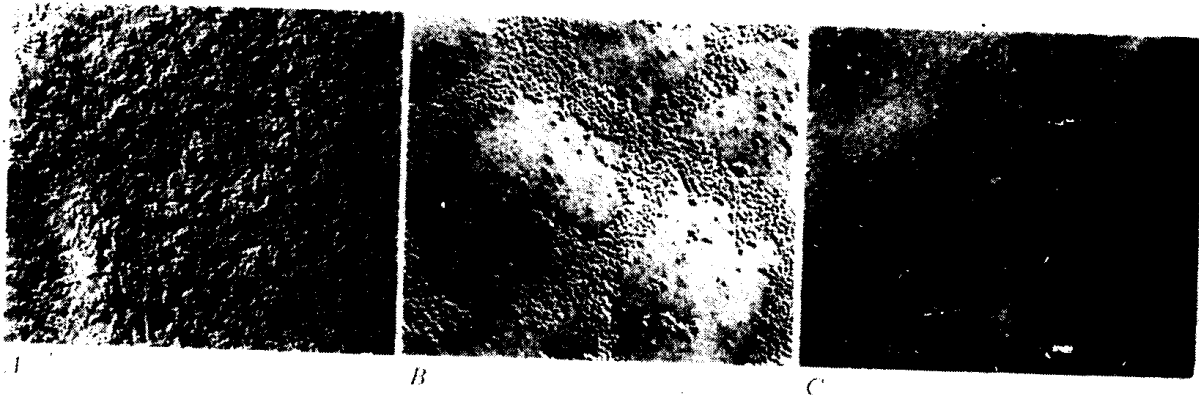


图 1-7 蛋白质镶嵌在膜中的形态学证据 用冰冻蚀刻技术撕开膜的双分子层，露出膜中颗粒 A. 对照；B. C用蛋白质水解酶消化处理后膜上颗粒逐步消失（引自Eckert, Animal Physiolog, 1983）

现在知道，细胞膜的主要成分是蛋白质、磷脂、胆固醇以及其它脂类，还有少量糖类。膜上的脂类是液态的，可以侧向流动。镶嵌在膜中的蛋白质趋向于向整个细胞膜扩散。这些蛋白质主要是糖蛋白，糖分子暴露在膜的外侧，有的是激素的受体，有的参与免疫机能。膜内侧的一些蛋白质主要起酶的作用(图1-8)。

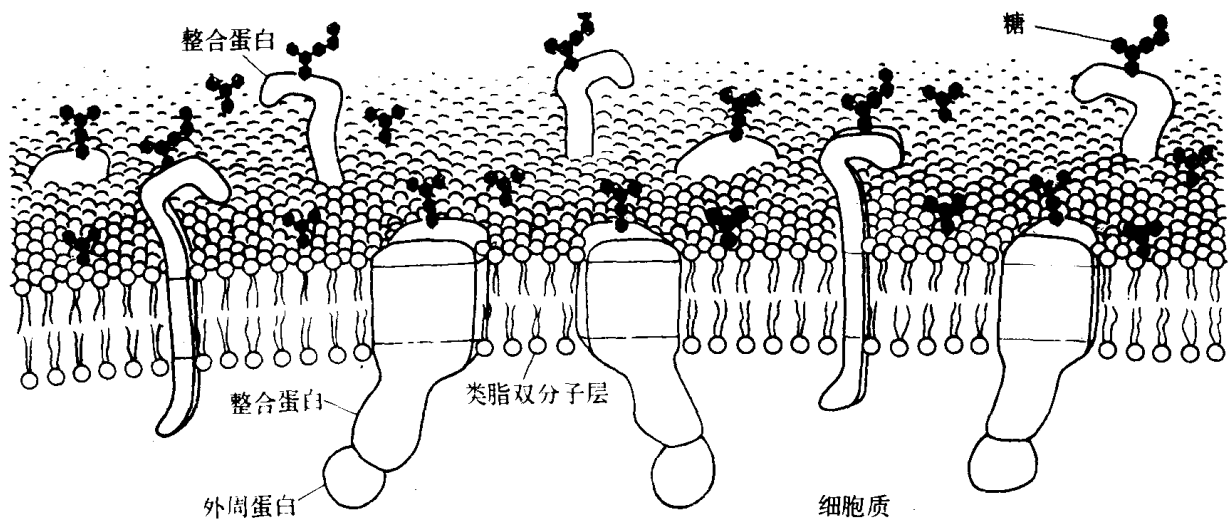


图 1-8 细胞膜的结构
(仿 Guyton, Textbook of Medical Physiology, 1981)

1.3 物质通过细胞膜的转运

一个生活的细胞进行新陈代谢需要不断地吸收和排出多种物质，也就是说，有许多物质要经过细胞膜出入细胞。物质通过细胞膜的转运借助于两种过程，即扩散和主动转运。在讨论各种物质如何通过细胞膜之前，先讨论有关扩散现象的一些问题。

假定在溶液中存在浓度差，由于溶质分子和溶剂分子都处在不停地随机的运动之中，溶质就会由高浓度处向低浓度处扩散，直到均匀分布在整个体系之内。此后，虽然溶质分子仍有布朗运动，但不产生净流量，因为各个方向的流量相等，所以净流量为0。在一个容器内，一种分子从一端向另一端扩散的速率受许多因素的影响。这类分子在两端的浓度差越大，则扩散率越大；分子半径越小，扩散率越大；两端距离越短，扩散率越大；进行扩散的横截面越大，扩散率越大；温度越高，分子运动越快，扩散率也越大。此外，扩散率还与溶剂分子的性质有关。因此，某一物质的扩散率可用下列公式表述：

$$\frac{dv}{dt} = -D \frac{dc}{dx} \cdot A \quad (1-1)$$

dv/dt 表示在单位时间内通过截面积 A 迁移的物质数量。 dc/dx 表示沿 x 方向浓度随距离的变化，即浓度梯度 (concentration gradient)。浓度若随距离的增加而增加，则浓度梯度为正。负号表示扩散是由高浓度处向低浓度处进行。 D 为扩散系数 (diffusion coefficient)。公式 (1-1) 就是费克 (Fick) 第一定律。

某物质通过膜扩散时，不仅受到费克第一定律的约束，而且还要受到膜的结构和成分的

影响，即除扩散系数 D 以外还必须考虑该物质在膜中的浓度，即分配系数 K 。因此该溶质单位时间内穿过单位面积膜的流量 Φ 可表述为：

$$\Phi = DK \frac{C_o - C_i}{\delta} \quad (1-2)$$

δ 是膜的厚度， C_o 和 C_i 分别是膜外、膜内该物质的浓度。(1-2) 可以化为：

$$\Phi = \frac{DK}{\delta} (C_o - C_i)$$

令 $P = \frac{DK}{\delta}$

则 $\Phi = P(C_o - C_i)$

P 是该物质对这种膜的通透性系数 (permeability coefficient)，以速度 (厘米/秒) 为量纲。这也就是说，溶质在单位时间内穿过单位面积膜的流量与膜内外的浓度差成正比。通透性系数由溶质和膜的性质来定，不同膜对不同物质的通透性变化很大。红细胞对不同物质的通透性系数可由 10^{-8} 到 10^{-3} 厘米/秒。激素和其它一些物质的分子作用于膜上的受体影响通道的大小和膜内载体的机制，使许多膜对物质的通透性发生巨大的改变。例如，抗利尿素可以提高哺乳动物肾集合管的水通透性，神经递质可使细胞膜对钠离子、钾离子、钙离子或氯离子的通透性大为增加。

物质通过细胞膜的途径可能有三种 (图1-9)。其一，分子在水相中扩散穿过膜上的“水通道” (膜孔)，其二，分子在细胞膜的一侧脱离水相，溶入膜的类脂层，由扩散穿过膜，再进入对侧的水相中；其三，分子与膜中的载体分子结合。有些载体分子与溶质分子结合后使之较快地顺着高浓度的一侧转运到低浓度的另一侧，这叫做易化扩散 (facilitated diffusion)。另一种情况是，某些载体可将溶质分子逆着浓度梯度转运到浓度较高的一侧，这要消耗一定的能量，叫做主动转运 (active transport)。

通过膜通道的扩散

水在长链糖类中的溶解度很低，因此预计水分子扩散穿过类脂双分子层是很慢的。实际上人工类脂双分子层对水的通透性很低，是合乎预测的。但是细胞膜对水的通透性却远远高于预计的类脂膜的通透性。这主要是由于在细胞膜上亲水蛋白质分子构成了水通道，使细胞膜对水的通透性大为提高 (图1-10)。

此外，从细胞膜对某些无机离子，如钾离子、氯离子、钠离子和钙离子等的选择性通透看来，膜上存在着特殊的充水通道，这些离子可以扩散穿过这种通道。

近年来关于离子载体 (ionophore) 的研究为离子穿过膜的分子机制提供了线索。所研究的这些离子载体是细菌和真菌产生的抗菌素，这些物质存在时可以极大地增加人工类脂双分子膜和细胞膜的离子通透性，甚至这些物质的浓度很低 (10^{-8} — 10^{-3} 摩/米³) 时仍然有效。可以推想，细胞膜中的载体可能是具有类似性质的分子。这些物质既可能作为载体在易化扩散中起作用，也可能在膜上形成暂时性的通道让离子通过。

成孔离子载体 (pore-forming ionophore) 有不同的结构，制霉菌素 (nystatin) 就是