

全国高等农业院校试用教材

# 家畜生理学

南京农学院主编

畜牧、兽医专业用

农业出版社

全国高等农业院校试用教材

# 家畜生理学

南京农学院主编

畜牧、兽医专业用

### 编写人员及分工

南京农学院 韩正康（主编，消化、体温和环境生理学、泌乳、家禽生理的特点）

江西共产主义劳动大学总校 向涛（绪论、细胞生理学、循环、肌肉和运动、神经系统）

北京农业大学 杨传任（新陈代谢、内分泌、生殖）

东北农学院 谭贵厚（血液、循环、皮肤）

甘肃农业大学 何炎武（泌尿）

河南农学院 王星所（呼吸）

### 参加审稿讨论人员

刘玫珊 李荣慧 范立中 吴兰生 徐保华  
徐郁哉 梁翰昭 郭凌汉 胡祖禹 聂向庭

全国高等农业院校试用教材

### 家畜生理学

南京农学院主编

农业出版社出版 （北京朝内大街130号）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 24.25印张 544千字

1980年5月第1版 1980年12月北京第2次印刷

印数 13,501—24,500册

统一书号 16144·1966 定价 2.50 元

## 前 言

根据农林部关于编写高等农林院校试用教材的指示精神,以及畜牧及兽医两专业会议所制订的教学计划方案,于1977年底召开有22所高等农业院校任课教师参加的《家畜生理学》教材编审会议,制订了教材编写大纲,分工落实编写任务。1978年7月讨论及审定初稿,并由韩正康、向涛、杨传任三同志集中修改。

本书供畜牧专业和兽医专业家畜生理学课程(120学时,讲课与实验各半)作为试用教材。注意到学科的系统性及与其他课程的衔接,其中代谢与生殖两章内容,生化课及繁殖课有所偏重;最后的皮肤生理和家禽生理的特点两章,未计入本门课的120总学时内。

本书是各校家畜生理学教师密切协作的成果,除编审成员外,特别要提出的是:江苏农学院毛鑫智同志参与泌尿及家禽生理的特点两章的编写和修改工作,山西农学院聂向庭同志描绘了大部分插图,江西共产主义劳动大学总校傅伟龙同志担任了编制生理名词中英对照表。

《家畜生理学》教材编审组

1978年12月1日

## 目 录

|                         |         |
|-------------------------|---------|
| 第一章 绪论 .....            | ( 1 )   |
| 第一节 家畜生理学的研究对象和任务 ..... | ( 1 )   |
| 第二节 机体功能的调节 .....       | ( 3 )   |
| 第二章 细胞生理学基础 .....       | ( 6 )   |
| 第一节 细胞的基本结构与功能 .....    | ( 6 )   |
| 第二节 细胞的能量代谢 .....       | ( 13 )  |
| 第三节 细胞的兴奋性和兴奋 .....     | ( 16 )  |
| 第四节 细胞的生物电现象 .....      | ( 19 )  |
| 第三章 血液 .....            | ( 23 )  |
| 第一节 血液概述 .....          | ( 23 )  |
| 第二节 血浆 .....            | ( 26 )  |
| 第三节 血细胞 .....           | ( 28 )  |
| 第四节 血液凝固 .....          | ( 37 )  |
| 第五节 血型 .....            | ( 41 )  |
| 第四章 循环 .....            | ( 43 )  |
| 第一节 心脏生理 .....          | ( 43 )  |
| 第二节 血管生理 .....          | ( 57 )  |
| 第三节 心血管功能的调节 .....      | ( 68 )  |
| 第四节 几种器官的循环特点 .....     | ( 73 )  |
| 第五章 呼吸 .....            | ( 77 )  |
| 第一节 呼吸运动 .....          | ( 77 )  |
| 第二节 气体交换 .....          | ( 85 )  |
| 第三节 呼吸的调节 .....         | ( 91 )  |
| 第六章 消化 .....            | ( 96 )  |
| 第一节 概述 .....            | ( 96 )  |
| 第二节 口腔内消化 .....         | ( 99 )  |
| 第三节 单胃消化 .....          | ( 107 ) |
| 第四节 复胃消化 .....          | ( 115 ) |
| 第五节 小肠消化 .....          | ( 124 ) |
| 第六节 大肠消化 .....          | ( 132 ) |
| 第七节 吸收 .....            | ( 135 ) |
| 第八节 消化机能的整体性 .....      | ( 142 ) |
| 第七章 新陈代谢 .....          | ( 146 ) |

|                           |         |
|---------------------------|---------|
| 第一节 物质代谢 .....            | ( 146 ) |
| 第二节 能量代谢 .....            | ( 156 ) |
| 第三节 维生素和矿物质的生理功能 .....    | ( 163 ) |
| 第八章 泌尿 .....              | ( 170 ) |
| 第一节 尿的理化性质及组成 .....       | ( 170 ) |
| 第二节 尿的生成 .....            | ( 171 ) |
| 第三节 尿生成的调节 .....          | ( 178 ) |
| 第四节 排尿及其调节 .....          | ( 180 ) |
| 第五节 肾脏的其他功能 .....         | ( 182 ) |
| 第九章 体温调节及环境生理 .....       | ( 185 ) |
| 第一节 家畜的体温及其正常变异 .....     | ( 185 ) |
| 第二节 产热与散热 .....           | ( 186 ) |
| 第三节 体温的神经和激素调节 .....      | ( 190 ) |
| 第四节 各种家畜对外界高温和低温的反应 ..... | ( 193 ) |
| 第十章 肌肉和运动 .....           | ( 197 ) |
| 第一节 骨骼肌的特性 .....          | ( 197 ) |
| 第二节 骨骼肌的收缩 .....          | ( 199 ) |
| 第三节 骨骼肌活动的机理 .....        | ( 202 ) |
| 第四节 运动 .....              | ( 209 ) |
| 第十一章 神经系统 .....           | ( 214 ) |
| 第一节 神经纤维生理 .....          | ( 214 ) |
| 第二节 突触传递 .....            | ( 221 ) |
| 第三节 反射 .....              | ( 228 ) |
| 第四节 神经系统的感觉功能 .....       | ( 234 ) |
| 第五节 神经系统对躯体运动的调节 .....    | ( 239 ) |
| 第六节 神经系统对内脏活动的调节 .....    | ( 246 ) |
| 第七节 睡眠 .....              | ( 254 ) |
| 第八节 条件反射 .....            | ( 257 ) |
| 第十二章 内分泌和激素 .....         | ( 264 ) |
| 第一节 概论 .....              | ( 264 ) |
| 第二节 垂体和丘脑下部 .....         | ( 272 ) |
| 第三节 甲状腺 .....             | ( 280 ) |
| 第四节 甲状旁腺 .....            | ( 286 ) |
| 第五节 胰腺激素 .....            | ( 289 ) |
| 第六节 肾上腺 .....             | ( 291 ) |
| 第七节 性腺和性激素 .....          | ( 299 ) |
| 第八节 胎盘及其激素 .....          | ( 302 ) |
| 第九节 胸腺 .....              | ( 303 ) |
| 第十节 松果腺 .....             | ( 303 ) |
| 第十一节 前列腺素 .....           | ( 304 ) |

|                              |         |
|------------------------------|---------|
| 第十三章 生殖 .....                | ( 306 ) |
| 第一节 雄性生殖生理 .....             | ( 308 ) |
| 第二节 雌性生殖生理 .....             | ( 315 ) |
| 第三节 内分泌系统和神经系统对生殖机能的调节 ..... | ( 323 ) |
| 第十四章 泌乳 .....                | ( 333 ) |
| 第一节 乳腺的结构 .....              | ( 333 ) |
| 第二节 乳腺的发育及其调节 .....          | ( 335 ) |
| 第三节 乳 .....                  | ( 336 ) |
| 第四节 乳的分泌 .....               | ( 338 ) |
| 第五节 排乳 .....                 | ( 340 ) |
| 第十五章 皮肤 .....                | ( 343 ) |
| 第一节 皮肤的结构和主要功能 .....         | ( 343 ) |
| 第二节 皮肤的分泌与排泄机能 .....         | ( 345 ) |
| 第三节 皮肤的通透性 .....             | ( 346 ) |
| 第四节 换毛 .....                 | ( 347 ) |
| 第五节 皮肤和毛被内的色素形成 .....        | ( 349 ) |
| 第十六章 家禽生理的特点 .....           | ( 350 ) |
| 第一节 血液 .....                 | ( 350 ) |
| 第二节 循环 .....                 | ( 352 ) |
| 第三节 呼吸 .....                 | ( 354 ) |
| 第四节 消化 .....                 | ( 356 ) |
| 第五节 新陈 代谢 .....              | ( 360 ) |
| 第六节 泌尿 .....                 | ( 362 ) |
| 第七节 体温调节及环境生理 .....          | ( 364 ) |
| 第八节 神经系统 .....               | ( 366 ) |
| 第九节 内分泌 .....                | ( 367 ) |
| 第十节 生殖 .....                 | ( 369 ) |
| 英汉生理名词对照表 .....              | ( 373 ) |

# 第一章 绪 论

## 第一节 家畜生理学的研究对象和任务

### 一、家畜生理学的研究对象

家畜生理学是生理学中的一个分支。它是研究健康家畜（包括家禽）所表现的正常生命现象或生理活动及其规律性的科学。

家畜是由各器官系统构成的完整统一体。畜体内的任何个别器官系统的生理活动，都与其他生理活动保持着复杂而精确的联系和互相制约的关系，也都适应于家畜当时的整体生理活动的情况。例如，肌肉运动增强时，心跳和呼吸的频率和强度就随着增加，其他许多生理活动也发生各种相应的改变。因此，畜体内的任何器官系统的生理活动实质上是整体生理活动在局部的反映和表现。

再进一步分析，畜体各器官系统的生理活动，又是以构成这些器官系统的细胞及其内部的物质分子的生物学特性为基础的。而这些特性，归根到底，又决定于细胞及其内部物质分子的化学组成、微观结构，以及它们内部所发生的各种生物化学变化和生物物理变化。

根据上述情况，家畜生理学的研究对象应该包括以下三个不同的水平：（1）分子和细胞生理学，即研究细胞及其物质分子的结构与功能的关系，以及它们内部所发生的各种生物化学变化和生物物理变化的过程和规律。（2）器官和系统生理学，即研究各器官系统所表现的各种特殊生理活动的过程和规律，以及它们之间的相互关系。（3）整体和环境生理学，即从家畜的整体观点出发，研究机体对全部生理活动的调节、整合过程和规律，以及机体与生活环境的辩证统一关系。一般动物生理学对分子和细胞生理学以及器官和系统生理学进行比较深入的研究，这些研究成果为更深入、更精确、更全面地研究整体和环境生理学打下了基础。家畜生理学的研究重点应该是整体和环境生理学，不过，我们对家畜生理学这门课程的学习，应以器官及系统生理学以及整体和环境生理学作为主要内容。

任何机体，包括家畜家禽在内，都不能离开它的生活环境而孤立地生活。机体的生存、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。生活环境的变化，常常是引起生理活动发生变化的重要外部条件。它通过改变畜体内的新陈代谢这种根本的矛盾运动，而影响家畜的生理活动。因此，家畜的正常生理活动实际上是家畜和它的生活环境不断进行复杂的相互作用的过程。当生活环境中的某些条件发生变化时，家畜的生理活动就发生相应的改变。正是由于这些相应的改变，才能使家畜有效地

适应于已经改变了的生活环境。这就是家畜与生活环境的辩证统一关系。例如,生活在高原地区和平原地区的家畜,生活在南方地区和北方地区的家畜,就有许多不同的生理活动特点。这些特点是由于它们生活环境中的温度、湿度、气压、日照等等以及饲养管理条件的差别而引起的。生活在同一地区的家畜,常常因为生活环境的昼夜变化、季节变化、气候变化等等而引起一系列的生理活动的改变。在一定的饲养管理制度下,家畜能够逐步形成一系列适应于这种饲养管理制度的生理活动。当饲养管理制度改变时,家畜的生理活动就会随着发生改变。因此,必须考虑家畜与环境的关系,研究各种生理活动发生的条件,以及环境条件改变时对生理活动的影响。不问环境条件,把家畜的生理活动规律看作一成不变,并把它绝对化起来,到处生搬硬套,显然是错误的。

## 二、研究家畜生理学的目的和任务

家畜生理学是由于生产实践的需要,首先是由于畜牧生产实践和兽医临床实践的需要而发生和发展起来的。因此,研究家畜生理学的目的,不能局限于对家畜生理活动的简单观察和理解,而在于掌握了家畜生理活动的规律以后,能动地运用这些规律性的认识,分析畜牧兽医实践中的具体问题,提出解决问题的办法,以便采取适当措施,定向地调节和控制家畜的生理活动,使家畜朝着有利于提高生产性能和保证家畜健康的方向发展。例如,在认识和掌握家畜生殖生理的规律性的基础上,创造了家畜的人工授精和精子长期低温保存的新技术,有力地推动了近代的畜牧业。通过家畜人工授精的实践,又不断深化了对家畜生殖生理规律的认识,不但使家畜人工授精技术本身不断前进,而且又发展了家畜的人工同步发情、超数排卵和胚胎移植等一系列新技术,推动畜牧生产向更高的阶段发展。

家畜生理学是畜牧和兽医两门科学的最重要的基础理论学科之一。是畜牧业实践中正确饲养家畜、迅速繁殖家畜和获得丰富的肉、蛋、奶和其他畜产品的理论基础;也是兽医临床中正确认识家畜疾病、分析致病原因、提出合理治疗方案和有效预防措施的理论根据。

畜牧业是社会主义经济和现代化农业的重要组成部分。畜牧业的发展,对于充分提供营养丰富的畜产品,满足人民日益增长的生活需要,对于提供大量优质肥料来保证农业增产,对于促进以畜产品为原料的轻工业生产,对于推动我国的对外贸易来加速实现四个现代化,都有极其重大的意义。党中央最近发出的关于迅速发展畜牧业和向畜牧业机械化要更多的肉、禽、蛋的伟大号召,向家畜生理学的科学研究提出了一系列十分艰巨而光荣的新任务。例如,在实现畜牧业机械化过程中,根据我国的具体情况,用什么饲料来饲养家畜,怎样合理配制日粮,采用什么样的饲养管理制度,才能使消化、吸收过程进行得最好,提高肉、油脂、乳、毛和蛋的产量等等,都是家畜生理学在消化和代谢生理方面所必须解决的任务。再如,在实现农业机械化的同时,役畜必须改良成肉用、乳用或乳肉兼用,怎样迅速繁育这些家畜新品种,也为家畜生理学的研究提出一系列的新问题。

兽医事业是促使畜牧业迅速发展的重要保证。因此,党在提出迅速发展我国畜牧业

的同时，发出了迅速消灭和控制某些家畜传染病的号召，制定了“防重于治”的医疗方针，号召中西医互相学习，多快好省地开展兽病防治工作。随着畜牧业机械化和现代化的迅速发展，畜病的防治工作具有越来越重要的战略意义。家畜生理学在实现党所提出的兽医任务的过程中，承担着十分重要的任务。只有深入揭露家畜正常生理活动的规律性，才能不断用家畜生理学所获得的新成就来武装兽医科学，使兽医科学能够在更高的理论基础上，正确判断疾病，分析致病原因和制订各种防治措施。

## 第二节 机体功能的调节

在动物进化过程中，机体的结构和功能不断地发展：一方面构成机体的细胞和组织不断进行分化和特殊化，逐渐形成各种器官和系统，并表现出各自特有的结构和功能。另一方面，各器官系统之间的联系又越来越完善，不断加强机体的统一性和整体性，并形成高度统一的整体。

畜体的统一性和整体性是通过高度发展的调节活动而实现的。所谓机体功能的调节，就是使机体各部的活动能够密切配合，互相协调，并经常保持动态平衡，借以保证机体内环境的相对恒定，并使机体的活动能够与周围环境的变化高度适应。机体对不同器官系统或者在不同情况下的功能调节，都具有各自特殊的过程和规律。但概括起来，主要是通过神经调节和体液调节两种基本方式。神经调节是指神经系统的活动，通过神经纤维的直接联系，对机体各部分的功能发生调节作用。体液调节是指体液因素，主要是激素和某些其他化学物质，通过体液循环，对机体各部分的功能发生调节作用。为了有利于以后的学习，这里先对这两类调节方式，作一简单的介绍。

### 一、神经调节

**(一)神经调节的结构基础** 神经调节主要靠神经系统的活动来完成。家畜的神经系统由中枢神经系统和外周神经系统两部分组成。中枢神经系统包括脑和脊髓，其中含有大量不同功能的神经细胞（又叫神经元）集团，并由神经纤维互相联系，使中枢神经系统成为密切联系的整体。外周神经系统包括与脊髓联系的脊神经和与脑联系的脑神经，这些神经分出大量外周神经纤维，与全身各组织和器官建立联系。外周神经纤维在功能上分为两大类：一类叫传入神经纤维，它们的外周末梢与全身各器官中的感受器或特殊的感觉器官相联系；另一类叫传出神经纤维，它们的外周末梢与体内的肌肉和腺体等效应器相联系。传入神经纤维的功能是把感受器发出的信息传进中枢神经系统，最后传到大脑皮层，产生感觉。所以传入神经纤维又叫感觉神经纤维。传出神经纤维的功能是把中枢神经系统发出的信息传到效应器，引起效应器的活动发生改变。

**(二)反射和反射弧的概念** 神经调节的基本方式是反射。现在以食物进入口腔引起唾液分泌为例，说明神经系统通过反射方式进行调节的过程。食物进入口腔后，刺激口腔内的各种感受器，使它们发出信息，经过特定的传入神经纤维，传进位于延髓内的唾液分泌中枢。唾液分泌中枢再发出信息，通过特定的传出神经纤维，传到唾液腺，引起唾液

分泌。神经系统对于畜体内的其他各种生理功能的调节，例如，刺激皮肤引起局部肌肉收缩；外界温度升高引起皮肤血管舒张和汗腺分泌活动增强；角膜受到刺激引起眼睑迅速闭合等等，都是通过类似的方式进行调节活动的结果。分析上述的调节过程，发现神经调节都是通过下列五个基本环节的联合活动而实现的。它们是：(1)感受器；(2)传入神经纤维；(3)神经中枢；(4)传出神经纤维；(5)效应器。这五个环节联系起来，

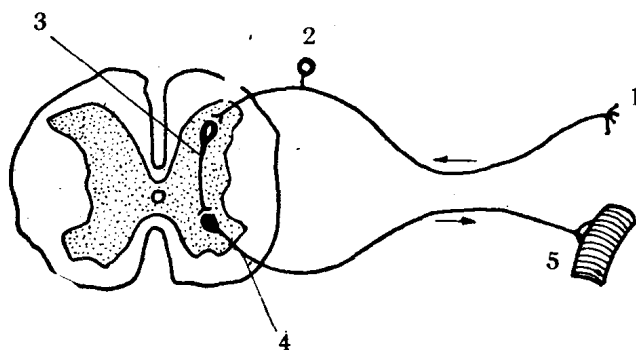


图 1—1 三个神经元构成的反射弧示意图

1.感受器 2.传入神经纤维和传入神经元 3.反射中枢  
(神经中枢) 4.传出神经纤维和传出神经元 5.效应器

构成神经调节的结构单位和功能单位，叫做反射弧。通过一定的反射弧所实现的神经调节活动，叫做反射。

反射弧的任何环节及其联结受到破坏，或者发生功能障碍，都将使这一反射不能出现，或者发生紊乱，导致相应器官的功能调节发生异常。

### (三)非条件反射和条件反射

家畜的反射活动可以概括地分为非条件反射和条件反射两大类。

非条件反射是家畜通过遗传而获得的先天性反射活动。它是家畜在种族进化过程中，适应于变化着的内外环境而获得的神经调节活动。这种反射一般是维持家畜生命的最基本和最重要，但又比较简单的反射活动。前面举出的各种反射，都是非条件反射。非条件反射的基本神经中枢，大都位于中枢神经系统的较低级部位，因而是一种较低级的神经调节方式。

条件反射是家畜后天形成的反射。它是家畜在后天生活过程中，适应于个体所处的生活环境而逐渐建立起来的神经调节能力。建立条件反射，要有中枢神经系统的最高部位，即大脑皮层的参加，因而是一种高级的神经调节方式。条件反射的建立过程可以举出下面的例子来说明：食物进入口腔，引起唾液分泌。这是一种非条件反射。家畜吃过多次食物后，只要看到食物，嗅到食物的气味，看到喂它的饲养员，甚至到了喂饲的时间，都会引起唾液分泌。这就是条件反射。引起非条件反射的刺激是食物本身进入口腔。而引起条件反射的刺激却是食物的形状或气味、饲养员或喂饲时间这样一些预示着非条件刺激（食物）将要出现的信号。根据同样的过程，家畜在个体生活过程中可以不断地建立大量的条件反射，对各种具有信号意义的刺激发生条件反射性反应。这样就更加提高和扩大了家畜适应生活环境的能力。例如，家畜能够根据食物的形状和气味，主动地在周围环境中寻找食物，并在食物进入口腔以前就分泌唾液，作好消化食物的准备。

神经调节的主要特点是：作用迅速而精确，作用范围局限，作用持续时间短暂。

## 二、体液调节

(一)体液因素的调节作用 家畜在种族进化过程中，不但神经调节不断发展，体液

调节也逐步进化发展,形成一系列特殊的内分泌腺和具有各种内分泌能力的特殊细胞或组织。它们能产生和释放各种特殊化学物质,即激素,直接进入组织液或血液中,并通过血液循环运送到全身或某些特定器官,影响和改变它们的生理活动。因此,家畜的体液调节主要是激素调节。家畜的内分泌系统是包括许多种内分泌腺和特殊内分泌组织的复杂系统。它们分泌几十种激素,专一性地分别对不同组织或器官的活动产生各自特殊的调节性影响。各种激素的调节活动并不是彼此孤立的,它们常常同时作用于同一组织或器官,有的发生协同作用,有的发生颉颃作用。许多种激素在分泌过程中还发生相互影响和相互制约关系。正是由于激素之间的这种复杂相互作用,家畜的体液调节就成为神经调节方式以外的另一种比较完善的调节方式。

激素虽然是实现体液调节的主要因素,但体液调节的概念并不只限于激素的作用。例如,组织细胞的代谢产物 $\text{CO}_2$ 在组织中含量增加时,可以引起局部的血管舒张,促进局部的血液循环,使积蓄的 $\text{CO}_2$ 较快地清除。这也是一种体液调节方式,常常叫做局部体液因素。在畜体内,类似的局部体液因素种类很多。例如,组胺、5-羟色胺、酪胺等胺类,缓激肽、舒血管活性肽等多肽,乳酸、核苷衍生物等中间代谢产物,对机体功能都有一定的调节作用。

体液调节的特点是:作用出现比较缓慢,作用范围比较广泛,作用持续时间也比较长。这种调节方式对于调节持续性的生理活动,特别是对组织器官的代谢过程,对保持机体内部活动的相对恒定,以及对维持机体新陈代谢的动态平衡等方面,起着重要作用。

**(二)体液调节与神经调节的关系** 在畜体内,体液调节和神经调节是密切联系、互相制约的。一方面,体液调节的许多作用是通过神经系统而对机体发挥调节效能的。例如,体液因素可以作用于内感受器,或者作用于中枢神经系统的某些部位,从而调节效应器的活动。另一方面,许多体液因素的产生和释放,又是受到神经系统的调节和控制的。有些内分泌腺和内分泌组织的分泌活动直接受到中枢神经系统的控制;而另一些内分泌活动则间接受到中枢神经系统的影响。中枢神经系统的某些部位,例如丘脑下部还能直接产生和释放多种激素,参与体液调节活动。

神经调节和体液调节各有特点,相辅相成。畜体内的大多数生理活动,经常既有神经调节参与,又有体液因素的作用,不能把它们截然分开。

## 第二章 细胞生理学基础

细胞是生命的基本单位，也是一切高等生物的结构和功能单位。最低级的有机体，例如细菌和原生动物，全部生命活动都由一个微小的细胞完成。在高等的有机体中，细胞一方面出现了分化，发展成为具有不同形态和功能的高度特殊化的细胞；另一方面细胞又加强了相互联系，共同构成专门的组织、器官和系统，最后由亿万个高度分化的细胞综合构成一个完整的统一体。但是，细胞仍旧是一切高等生物的最基本的结构与功能单位。有机体所表现的各种复杂生命活动和生理功能，都仍然是以细胞这一级的基本代谢过程为基础而实现的。

近二十年来，由于电子显微镜、X-线衍射法、细胞分离法、微电测量法等技术和新方法在细胞学中的广泛应用，对细胞的代谢、生长、遗传、免疫等重要的生命活动，取得了许多重要进展，推动了整个生理科学进入更高的发展阶段。因此，了解细胞生理学的过程和规律，对于进一步研究各个器官系统，以至有机体的生理活动，是必要的准备。

### 第一节 细胞的基本结构与功能

细胞分为细胞膜、细胞质和细胞核三部分。细胞膜是原生质特化生成的薄膜，构成细胞的外界膜。细胞质是充满在核周围和细胞膜以内的胶状物质，其中除掉无定形的基质外，还有各种细胞器。在电镜下，各种细胞器都有复杂的膜性结构包裹。细胞核由核膜、核质、核仁和染色体等部构成。

#### 一、膜与膜性结构

膜是细胞的重要组成部分。它具有精细的结构和复杂的功能。动物细胞的膜结构除了包裹整个细胞的细胞膜外，还有包裹各种细胞器的膜，如线粒体膜、内质网膜、溶酶体膜、核膜等。它们统称为细胞内膜。各种细胞器的特殊功能，严格地决定于这些膜的结构和功能特性。膜不仅是包围细胞质的界膜或者是区分各种细胞器的隔膜，而且为细胞提供了具有特殊空间构型的支持骨架，使酶和其他化学物质在膜所形成的骨架上有规律地定位排列，保证细胞内的各种生理过程能够高效率地和有条不紊地进行。实际上细胞内的几乎每一种生理过程，如物质转化、能量转换、兴奋和兴奋传导、生物电、神经和体液调节、遗传信息的传递、运动、分泌、排泄等，都是与膜性结构的特点分不开的。因此，膜结构的研究已经成为当前细胞生理学和整个生物科学的最重要和最活跃的领域之一。

**(一)膜的基本结构** 膜主要由蛋白质和脂类构成。此外,还有少量糖、核酸和水。蛋白质约占60—75%,脂类占25—40%,糖等约占5%左右。不同的膜,蛋白质与脂类的比例不同。功能复杂的膜,如线粒体内膜,蛋白质含量可达70%以上;而包在神经细胞外面主要起绝缘作用的髓鞘只含18%的蛋白质。

脂类的主要成分是各种磷脂,此外还有少量胆固醇。磷脂是一种两性分子,每个分子都有磷脂酰碱基构成的极性部分和脂肪酸烃基构成的非极性部分两部分。在生物膜中,磷脂呈平行的双分子层排列,亲水的极性基团都朝向膜的两表面,疏水的非极性基团都朝向膜的中央。脂质双层中内外两层的脂质分子是不对称的,种类可以各不相同。不同的细胞或者同一细胞的不同部位,膜的脂质双分子层的成分也可以各不相同。在生理温度下,脂质双分子层是液态的,可动的;但极性基团总是朝向外表。有些脂质是糖脂,它们的糖链一般也都露出在膜的外表面。

细胞膜上的蛋白质都是球形蛋白质。从分子结构看,它们是各种各样具有不同结构和功能的蛋白质。大多数蛋白质(约70—80%)镶嵌在脂质双层中,叫做固有蛋白。在这类蛋白质的肽链中,亲水性的氨基酸常常露出在膜外,而疏水性的氨基酸则与磷脂的脂肪酸烃基相连而深嵌在脂质双层中。有些固有蛋白是糖蛋白,它的糖链都露出在膜的外表面。固有蛋白有的与细胞膜的物质转运有关,有的是受体。露出在外表面的糖链常常构成膜表面的抗原。另一类蛋白质叫外周蛋白。这类蛋白质的特征是一般能溶于水。它们通过较弱的非共价键(主要是静电作用和分子间的引力)结合在脂质双层的内表面。结合在线粒体膜上的细胞色素C、己糖激酶等都属于外周蛋白。有的外周蛋白可以收缩和伸展,从而引起细胞的变形运动。吞噬作用、胞饮作用、细胞分裂时胞体中央部的缢缩分裂等活动都与这类蛋白质有关。由于脂质双层在生理温度下是液态,蛋白质在脂质双层中能够作与膜表面相平行的水平运动。

细胞膜上的脂质和蛋白质的存在时间,一般比细胞的寿命短得多,不断进行更新。膜内的老的蛋白质和脂质不断分解破坏,新的蛋白质和脂质不断从细胞内合成和补充。脂质和蛋白质的更新速度各不相同。各种蛋白质的更新速度也有差别。脂质的更新一般比蛋白质快些。

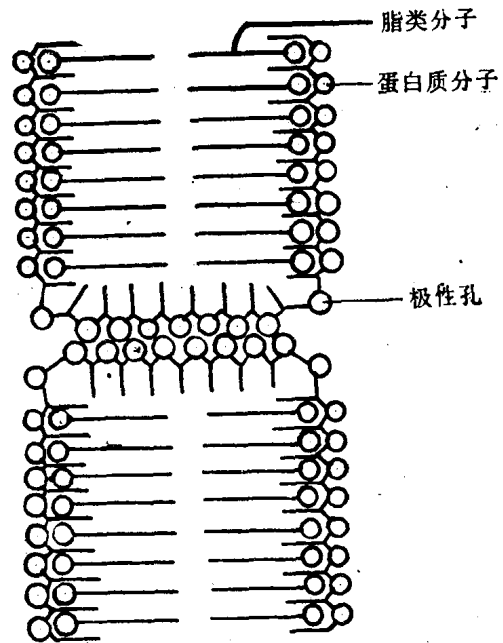


图2—1 细胞膜分子结构的模式图

**(二)生物膜的物质转运** 选择性的通透性是细胞膜或其他一切生物膜的特性。通过这种特性,细胞能接受或拒绝某些物质,也能保留或排出某些物质。根据现在已知的概念,生物膜的基本结构是疏水的膜蛋白与不连续的脂质双层的镶嵌结构。这样的膜对金属离子、糖、氨基酸等水溶性物质显然是一个“屏障”。但在正常细胞中,这些水溶

性的小分子物质却能以很快的速度透过细胞膜而在细胞内积累，并在细胞内外形成一定的浓度梯度。近年来对生物膜，特别是对细胞膜的物质转运，进行了广泛深入的研究，发现物质通过细胞膜的转运有以下几种不同的方式。

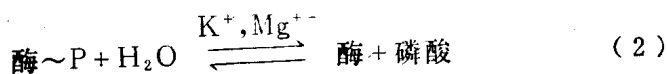
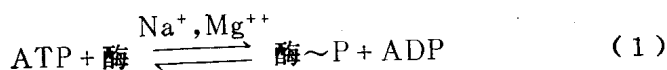
1. 被动扩散：各种脂溶性的物质，能够依靠分子运动从浓度高的地方通过细胞膜的脂质双层，向浓度低的地方扩散。在细胞膜中，有许多由蛋白质的亲水性氨基酸构成的含水微孔。某些小分子的水溶性物质也可以顺着浓度梯度，扩散通过细胞膜中的这些含水微孔，而并不与膜上的分子发生反应。被动扩散的速度决定于膜两边的浓度梯度以及溶质分子的大小、电荷性质和分子运动速度等条件。

2. 易化扩散：有些非脂溶性物质（如葡萄糖）从浓度高的地方扩散通过细胞膜时，需要与细胞膜上的特殊载体蛋白（又叫传送蛋白）发生可逆的结合，和随之发生载体蛋白分子构型的改变。易化扩散的动力仍旧是物质的浓度梯度。载体蛋白与被传送的物质可逆结合时所需的能量来自细胞内的热能。因此，这种过程并不需要与能量代谢偶联来供给能量。细胞膜上有许多种这样的载体蛋白，每一种载体蛋白只能与某种特定的离子或物质发生特异性的亲和力，所以只能促进一种离子或物质扩散通透。当某种载体蛋白的分子构型因某些原因而发生变化时，某种离子或物质的易化扩散速度也发生增强或减弱的改变，甚至完全封闭。在神经、肌肉细胞受到刺激而兴奋时，膜对某些离子的通透能力就发生这种迅速的改变。

3. 主动转运：有些物质从浓度或电荷低的地方通过细胞膜向浓度或电荷高的地方转运。这种对抗电化学梯度的转运在热力学上是一种耗能过程。这种过程叫做主动转运。主动转运所需的能量都由三磷酸腺苷（ATP）这种特殊的能量物质分解来供应。因此，主动转运都必需与能量代谢偶联进行。关于主动转运的机理，尽管进行了大量研究，仍旧了解得很少。目前研究得最广泛深入的，只有钠钾转运系统，即钠泵或钠—钾泵。

几乎所有的活细胞都保持较高的钾含量和较低的钠含量。钠泵（或钠—钾泵）的作用就是不断地使钠离子从细胞内出来，而把钾离子从细胞外转运到细胞内，在膜内外建立和维持一定的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{K}^+$ 的浓度梯度。

所有的动物细胞的细胞膜上和内质网膜上都有钠泵。钠泵是一种镶嵌在膜的脂质双层中的四聚体脂蛋白质。这种脂蛋白是一种能分解三磷酸腺苷的酶，其中的脂质（胆固醇）对于酶的活性是绝对必需的。这种酶还必须在有 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 和 $\text{Mg}^{++}$ 存在时才有活性，所以又叫钠—钾三磷酸腺苷酶系（简称为 $\text{Na-K-ATP}$ 酶）。不同动物的不同组织中的钠泵的活性各不相同。但是 $\text{Na}^+$ 和 $\text{K}^+$ 通过膜的流量与 $\text{Na-K-ATP}$ 酶活性的比例却相当恒定：每水解一分子ATP，就有3个 $\text{Na}^+$ 流出和2—2.5个 $\text{K}^+$ 进入细胞。当ATP与 $\text{Na-K-ATP}$ 酶接触时，ATP被水解为二磷酸腺苷（ADP）和磷酸，并释放出能量。 $\text{Na-K-ATP}$ 酶水解ATP的作用分以下两步进行：



总的反应是： $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{Na}^+, \text{K}^+, \text{Mg}^{++}} \text{ADP} + \text{P}_i$

钠和钾离子通过钠泵的传送过程是： $\text{Na}^+$ 在膜内侧与Na-K-ATP酶结合，激活反应(1)，使酶在膜内磷酸化；同时改变酶的构型，使酶与 $\text{Na}^+$ 的亲合力降低而与 $\text{K}^+$ 的亲合力升高。这样，原来与酶结合的 $\text{Na}^+$ 就被释放到膜外，同时酶又在膜外侧与 $\text{K}^+$ 结合。 $\text{K}^+$ 与酶结合后，激活反应(2)，使酶在膜外侧脱磷酸化，同时酶又恢复原来的构型；酶与 $\text{Na}^+$ 的亲合力就重新升高，而与 $\text{K}^+$ 的亲合力重新降低。这样，酶就在膜内侧释放 $\text{K}^+$ ，并重新与 $\text{Na}^+$ 结合。钠泵蛋白质的这种构型变化能够反复地迅速地进行，一秒钟内大约可进行1000次。

生物膜上除掉钠泵外，还发现有钙泵、氯泵、碘泵等其他各种离子泵。例如，神经细胞和肌细胞的细胞膜上有钙泵，这些细胞的内质网膜上也有钙泵。钙泵已知是一种必须有 $\text{Ca}^{++}$ 激活的ATP酶(Ca-ATP酶)。某些神经细胞的胞膜上有氯泵。甲状腺细胞膜上有碘泵。

4. 内吞作用和外排作用：有些高分子物质进入细胞，是通过这些物质先与细胞膜上的某种特殊蛋白质结合而附着在细胞膜上。然后，这一部位的细胞膜向细胞内凹陷形成小泡，把这种物质包进小泡内。最后这个小泡与细胞表面的细胞膜断离，使包有这种物质的小泡进入细胞内部。物质进入细胞的这种方式在不同细胞中有的表现为吞噬作用，有的表现为胞饮作用(pinocytosis)，总称为内吞作用(Endocytosis)。

有些物质从细胞内排出时，也常常先在细胞内由一层膜包裹形成小泡。当这种小泡与细胞膜接触时，两种膜上的蛋白质在接触部发生构型的改变，产生小的孔道，泡内物质经过这样的暂时性孔道排出细胞外。物质从细胞内排出的这种方式叫外排作用(Exocytosis)。外排作用需要有钙离子的存在。有些腺细胞的排出大分子分泌物和神经纤维末梢释放化学介质，都以外排作用的方式进行。

(三) 细胞膜受体 细胞膜受体绝大多数是嵌入脂质双层中的固有蛋白，其中有些受体在化学本质上是糖蛋白。现在，有些受体已被分离提纯(如胰岛素受体和骨骼肌细胞膜上的乙酰胆碱受体)；有的可用荧光染料标记的方法看到。受体的含义极其广泛。几乎一切不直接进入细胞就能对细胞活动发生影响的化学物质(如化学介质、激素、某些代谢产物、药物和其他生物活性物质)，都在细胞膜的表面上有相应的受体。例如，细胞膜上能与肾上腺素类物质特异性结合的受体，已发现有 $\alpha$ 受体、 $\beta_1$ 受体和 $\beta_2$ 受体三种；能与乙酰胆碱特异性结合的受体有毒蕈碱型受体(M受体)和烟碱型受体(N受体)两种。所以细胞膜上的受体种类很多。不同的细胞在细胞膜上可以有相同的受体，也可以有不同的受体；同一个细胞的不同时期可以有不同的受体。

受体蛋白一般都由结合部位和催化部位两部分组成。结合部位露在脂质双层的外表面，它的特定的分子构型能够特异性地与某种特定的化学物质结合，好象一定的钥匙开一定的锁一样。催化部位露在脂质双层的内表面，通常是一种没有活性的酶。每种受体的结合部位都不相同，而催化部位常常完全相同。所以受体的特异性主要是由结合部位决定的。当受体的结合部位与相应的化学物质特异性地结合时，首先引起结合部位本身的分子构型发生变化，接着又连锁地引起催化部位的分子构型发生改变，使原来没有活性的

酶转变成有活性的酶,从而催化细胞内的一定底物,引起一系列连锁的生化反应,最后导致细胞内部功能活动的变化。

按照受体的催化部位的结构,目前认为动物体内绝大多数细胞的细胞膜上普遍存在两种类型的受体,第一类受体的催化部位是一种叫做腺苷酸环化酶的无活性的酶,如肾上腺素受体、胰高血糖素受体、促肾上腺皮质激素受体等。第二类受体的催化部位是另一种叫做鸟苷酸环化酶的无活性的酶,如胰岛素受体、乙酰胆碱M型受体等。当第一类受体与相应的化学物质结合而发生构型改变时,使原来无活性的腺苷酸环化酶活化。有活性的酶催化三磷酸腺苷转变成环一磷酸腺苷(cAMP),使细胞内的cAMP浓度升高。第二类受体与相应的化学物质结合后,使受体催化部位中原来无活性的鸟苷酸环化酶产生活性。有活性的酶催化三磷酸鸟苷(GTP)转变成环一磷酸鸟苷(cGMP),结果细胞内的cGMP浓度升高。

细胞内cAMP或cGMP浓度的变化能使细胞内的许多酶系的催化活性发生升高或降低的变化,最后导致细胞的某些功能活动发生改变。一般地说,cAMP或cGMP的浓度变化常常使细胞的某些功能活动发生正好相反的改变。由于不同细胞内具有不同的酶系,所以cAMP或cGMP的浓度变化在不同细胞中会引起不同的效应。例如,在肝细胞内,cAMP浓度升高时糖元分解为葡萄糖;cGMP浓度升高时,葡萄糖合成糖元。在平滑肌细胞中,当cAMP增高时细胞舒张;而当cGMP增高时细胞收缩。细胞的分裂与分化,也受细胞膜上这两类受体的调节。cGMP增高促使脱氧核糖核酸(DNA)的合成,导致细胞分裂;同时抑制细胞分化;而cAMP增高则促使细胞内酶蛋白的合成,导致细胞分化,同时抑制分裂。

机体内的体液调节和神经调节都是以某种化学物质作用于效应器细胞的细胞膜受体而发挥调节效应的。这些具有信息意义的化学物质在体液调节中主要是激素,在神经调节中是化学传递介质。激素和介质都可以看作是第一信使,它们把调节的信息传递到细胞膜上的受体。受体被激动后,引起细胞内cAMP或cGMP的浓度发生改变,从而促使细胞内一系列酶活性和生化反应的改变,导致细胞内某些功能活动的改变。所以,cAMP和cGMP常被叫做第二信使,它把第一信使的调节信息传递到细胞内部,实现调节效应。

## 二、细胞器和细胞核

(一)细胞器 细胞质的外界膜是细胞膜,内界膜是核膜。细胞质中除掉没有特殊结构的基质外,还有各种各样的由复杂的膜系统包裹起来的细胞器。它们在细胞的功能活动中都分别起着不同的重要作用。

1.线粒体:线粒体有内、外两层膜包裹;内膜常常向内折叠,形成片状、分支状或网状的嵴;外膜表面比较平滑;膜内充满线粒体的基质。线粒体是细胞进行呼吸作用,并转移呼吸过程中所释放的能量以形成ATP的重要场所。所以线粒体有重要的能量转换作用,因之有细胞“动力中心”的称号。线粒体中含有催化三羧循环、脂肪酸氧化、氨基酸分解、脱氢、电子传递、氧化磷酸化等生化过程的酶系和辅酶。其中催化三羧循环、脂肪