

11060112

高等学校教材

动物生理学

(第二版)

陈守良

北京農業大學圖書館藏書
登錄號 562451
編目 84
90

北京大學出版社
北京

图书在版编目(CIP)数据

动物生理学/陈守良编著. -2版. -北京:北京大学出版社, 1996. 2

ISBN 7-301-02901-2

I. 动… I. 陈… II. 动物学; 生理学-高等学校-教材 N. Q4

书 名: 动物生理学

著作责任者: 陈守良

责任编辑: 卞宇宽

标准书号: ISBN 7-301-02901-2/Q·69

出 版 者: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村北京大学校内 100871

电 话: 出版部 2502015 发行部 2559712 编辑部 2502032

排 印 者: 国防科工委印刷厂

发 行 者: 北京大学出版社

经 销 者: 新华书店

787×1092毫米 16开本 21.25印张 530千字

1996年2月第二版 1996年2月第一次印刷

印 数: 0001—2000册

定 价: 22.50元

内 容 提 要

本书以人和哺乳动物器官生理学为主干，注意介绍生理学的基本理论问题，不同进化水平、不同生活环境中动物生理机能的差异，以及某些重要问题的提出和解决的过程，以启发学生的思想，帮助他们学习生理学的研究方法。本书第一版于1985年由高等教育出版社出版，现经全面修订由北京大学出版社出版。

全书共15章，插图丰富，文字流畅，便于自学。本书可作综合大学生物学系基础课动物生理学课程及师范大学生物学系人体及动物生理学课程的教材，也可供医药、农牧院校师生及有关专业人员参考。

再版前言

本书在1985年出版后得到有关教师和学生的肯定，于1988年获国家教委高等学校优秀教材一等奖。这些成绩的取得首先要感谢我的老师赵以炳先生（1909—1987）。本书能有一些特色主要来源于赵以炳先生的教导，40年来赵先生对我的教诲，我是不会忘记的。“文革”以后赵以炳先生要我接替他讲授生物学系基础课动物生理学。这时我任北京大学副教务长等职，行政工作繁忙，后来又患癌症做了手术，十余年来能够坚持教学并编写出教材实赖我的夫人贺慕严教授的全力支持。没有她的帮助，就不会有这本书以及其他的许许多多。本书的出版还要感谢高等教育出版社和责任编辑刘阜民女士。当年（1984）整理修改书稿时我正在手术之后，身体衰弱，她照顾我的健康状况，多方协助，这本书才能及时出版。这次修订再版得到北京大学教材出版基金的资助，谨此致谢。

这次修订仍然维持第一版的编写原则，即本书作为理科生理学的教材应与医学院校的教材有所不同；适应理科培养生物科学研究人材的需要，注重介绍生理学的基本理论问题以及各种动物的机能差异，注意培养学生提出问题、分析研究问题的能力等。

这次修订遇到生物学基础课的一个共同问题，即在教材中如何处理好基础内容与新进展的关系。现代生物学发展迅速，新进展层出不穷，但作为基础课教材必须重视基础内容的教学，而且课程的学时有限；因此只能适当删掉一些确已过时的内容，增加某些重要的新进展。这次修订作了一些尝试，不知是否妥当，希望各位教师赐教。

老同学邝宇宽学长退休后又出任本书的责任编辑帮助我修订，北大旅美青年学者程和平、肖瑞平给我寄来新的图书资料，张人骥教授、梁凤霞硕士提供图片，王宝岌女士协助绘制部分插图，在此谨向他（她）们表示衷心的感谢。

陈守良

1995年3月23日

前 言

本教材是根据 1980 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他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 1978 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。50 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。

陈守良

1984 年 12 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。

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

* 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。

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

* 本书出版后，赵以炳先生回忆，从1935到1966年他共讲授生理学基础课30次，其中存有讲课学时记录的为19次。

——陈守良注

绪 论

什么是生理学

生理学 (physiology) 是生物学的一个分支, 是研究生物体机能 (功能, function) 的科学。

生物学是研究生命现象的科学。按照研究对象的不同, 它可分为动物学、植物学和微生物学等。按照研究生命现象的不同方面, 它又可分为形态学、生理学等。研究生物整体及其组成部分的外形和结构的科学叫做形态学 (morphology), 如解剖学、组织学等都属于形态学。生物体的形态结构与机能是密切相关的, 研究生物体的机能不能脱离对有关结构的了解。形态结构方面的研究是机能方面研究的基础。历史上形态学的发展也早于生理学的发展。

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 (包括人体) 机能的动物生理学等。生理学不只是描述各种机能现象, 还要研究这些机能是怎样进行的, 以及这些机能的活动规律。生理学在深入探讨某种机能时常用“机制” (机理, mechanism) 这个术语, 例如肌肉收缩的机制、神经传导的机制、胃液分泌的机制等。所谓机制原是指机器的构造和动作原理, 生理学借用这个名词来表示机能的内在活动方式, 包括有关机能与结构的相互关系、机能的变化过程以及这些变化过程的物理学化学性质等。阐明一种生物机能的机制意味着对它从现象的描述进入到较本质的说明。当然对某种机能的机制的研究总是有层次的、逐步深入的。生理学还要进一步研究各种机能的控制或调节, 包括这些机能在生物体内如何协调起来, 各种机能如何密切配合形成一个统一的整体, 以及这个统一整体又如何与外界环境相适应等问题。

为什么要研究生理学

动物生理学 (包括人体生理学) 的发展在很大程度上首先是与医学的需要和发展密切相关的。为了医治人们的疾病, 保护身体健康就需要研究生理学。因为只有了解正常情况下人体的机能和它们的活动规律, 才能了解这些机能在疾病条件下的变化, 才能采取相应的治疗疾病的措施。由于一般情况下不能对人体进行实验研究, 大量的人体生理学的知识先是从与人体相近的高等动物机能的研究中得到的。低等动物的结构与机能比较简单, 因之也比较容易研究; 而对低等动物比较简单的机能的研究往往有助于了解高等动物比较复杂的机能。在一些基本理论问题上对低等动物的研究曾经使生理学得到重大的进展。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。

随着生产的发展与社会的进步, 人们越来越需要更深入地研究生理学。现代畜牧业、渔业的发展需要家畜、家禽和鱼类的生理学知识。现代农业防治虫害需要深入研究昆虫生理学。为了保护劳动者的健康和提高劳动效率需要研究在不同的劳动条件下人体各方面机能的变化, 以便采取保护劳动者健康、提高工效的措施。近代人类活动的范围日益扩大, 进入了一些特殊环境, 如深海、高山、高空以至日地空间。为了保证在这些特殊环境中活动的人们的健康, 需要研究这些特殊环境对人体机能的影响和应采取的措施, 因而产生了劳动生理学、潜水生理学、高山生理学、航空生理学、空间生理学等等。体育运动的发展, 特别是竞技的需

要，刺激了运动生理学的发展。

现代社会工业化的结果在地球上产生了许多自然环境原来很少或没有的物理学和化学的因素。这些因素有的已经对人类的健康和生活环境产生了不利的影 响。研究这些环境因素的变化对人体机能的影响，以及如何消除不良的后果都是或即将是生理 学研究的课题。

现代人类社会还面临着人口数量高速增长的大问题。人类必须控制自身的繁殖，这就迫切 需要深入研究生殖活动的机制，找到最有效的控制生育的措施。

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学当然也应有所了解。

由此可见，研究生理学是很有意义的。由于人体和动物体的机能复杂奥妙，探究这些机能也是很有兴趣的。

怎样研究生理学

如何看待如此复杂奥妙的生命现象，历史上曾经产生过不同的观点。一种看法叫做活力论（生机论，vitalism），它试图用一种非生物所没有的只存在于生物体内的活力（生命力，visvitaë）来解释生命的本质。另一种看法叫做机械论（mechanism），它反对假设某种神秘的“活力”或“生命力”来解释生命活动，主张用物理学的化学的概念来解释生命过程。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（包括物理学和化学的规律）来解释的。当然，生命现象是物质的属性，但它是一种高度组织起来的高度复杂的物质的属性，因而除了服从物理学和化学的一般规律外，还存在这种高度组织起来的物质本身的运动规律，这是研究生命现象时所必须注意的。既要承认生命现象的物质属性，又要注意生命物质的特点和它运动的特殊规律，不可将无机物运动的规律简单地套到生物体上去。

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之上的。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地控制或改变某些条件来考察生命现象的变化，以探求因果关系，认识生命现象的内在的活动规律。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，以求发现其内在的规律。生理学的研究有一个重要的特点，这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、生命活动的现象了。因此生理学的研究往往要进行活体解剖，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，首先必须把它们分解开来，一部分一部分地研究。生理学常用离体的器官、组织或细胞进行研究。用这种分析的方法可以把复杂的问题简化，所得的结果也比较容易处理。但这类结果只能说是器官或组织在离开整体的条件下机能活动的表现，不能据此而机械地推论这些器官或组织在整体内活动的真实情况。在高度组织起来的完整的动物体内，器官与器官之间，整体与个别器官之间，器官与内环境之间，以及整体与外环境之间，存在着复杂的相互关系，这些关系都是很重要的不应忽视的。因此除了用分析的方法研究动物体的机能之外，还要用

综合的方法研究动物体的机能。为此，要把分解开来研究所得的多方面的结果综合起来作为一个整体来考虑处理，还要设计一些实验专门研究动物在整体条件下各方面的机能。这样才能得到比较合乎实际的认识。

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、化学更加困难。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许多世代许多生理学家共同努力的结果。有些人通过观察实验积累了事实材料，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。生理学发展到现阶段，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，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新进展。

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。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。

怎样学习生理学

在这里对于初学生理学（包括动物生理学、人体生理学）的大学生如何学好生理学提供一些建议。

首先要十分重视生理学实验课。生理学是实验科学，如果不自己动手做实验，就不能真正理解生理学的知识、概念是怎样得来的。因此必须重视生理学实验课，认真做好教学大纲中规定的各个实验。

学习生理学要注重理解，不只是注重记忆。真正理解了的内容就不难记住，没有理解的内容只能靠死记硬背，往往容易忘掉。生理学的知识、概念不是从天上掉下来的，而是从观察实验中得来的，是经过严密论证的，是合乎逻辑的。因此学习生理学不仅要知其然，还要知其所以然，也就是要懂得这些知识是怎样得来的。要多动脑筋，多想问题，多想出智慧，依靠机械背诵是学不好生理学的。

在学习生理学之前已经学过的数学、物理学、化学、普通生物学、解剖学等课程为生理学的教学提供了很好的基础，生理学也正是运用这些基础知识、理论和方法来探索人和动物体的各种机能。因此学习生理学时应复习有关的课程，应用所学过的知识和理论来认识生命现象，同时也会加深对这些课程的理解。

* 贝尔纳：实验医学研究导论，1865。

目 录

绪论	(1)	关系	(68)
第一章 细胞膜的结构与转运机能	(1)	4.7 肌肉的杠杆活动	(69)
1.1 细胞膜	(1)	4.8 肌肉的能量代谢	(71)
1.2 细胞膜的成分与结构	(2)	4.9 平滑肌的结构与机能特点	(74)
1.3 通过细胞膜的物质转运	(6)	4.10 昆虫的原纤维肌	(78)
1.4 入胞作用和出胞作用	(11)	第五章 消化与吸收	(80)
1.5 细胞膜之间的连接	(11)	5.1 食物的消化与消化管的结构	(80)
第二章 神经的兴奋与传导	(13)	5.2 消化管的运动及其调节	(85)
2.1 生物的应激性与可兴奋细胞和组织 的兴奋性	(13)	5.3 消化液的分泌	(89)
2.2 引起兴奋的刺激	(15)	5.4 消化液分泌的调节	(92)
2.3 刺激的要素	(16)	5.5 小肠的吸收机能	(97)
2.4 兴奋性的指标与兴奋性的变化	(18)	5.6 肝脏的机能	(102)
2.5 生物电的发现	(19)	第六章 血液的机能	(105)
2.6 神经干的损伤电位与动作电位	(21)	6.1 体液与血液	(105)
2.7 神经冲动的传导速度	(23)	6.2 血液的机能	(107)
2.8 兴奋的膜学说	(25)	6.3 血液的防御作用	(108)
2.9 离子学说	(29)	6.4 血液在维持机体内环境稳定中的重 要作用	(109)
2.10 神经冲动在轴突上的传导	(37)	6.5 红细胞的凝集与血型	(113)
第三章 兴奋在神经肌肉之间的传递	(43)	6.6 血液的凝固与纤维蛋白的溶解	(114)
3.1 神经肌肉之间兴奋传递的特点	(43)	第七章 血液循环	(118)
3.2 终板电位与小终板电位	(46)	7.1 血液循环与哈维发现血液循环的历 史意义	(118)
3.3 去极化-释放耦联	(48)	7.2 血液循环的进化	(122)
3.4 逆转电位	(49)	7.3 心肌的结构与机能特性	(125)
3.5 乙酰胆碱受体与通道	(50)	7.4 心动周期的力学变化	(130)
3.6 神经肌肉接点突触传递过程 概述	(53)	7.5 心输出量及其调节	(133)
第四章 肌肉的兴奋与收缩	(55)	7.6 血流动力学	(137)
4.1 骨骼肌的结构与肌原纤维的亚显微 结构	(55)	7.7 血管系统各部分的特性与压力梯度	(140)
4.2 肌肉收缩的肌丝滑行学说	(59)	7.8 微循环与淋巴循环	(142)
4.3 兴奋收缩耦联	(63)	7.9 心血管系统的神经调节	(145)
4.4 神经肌肉兴奋过程概述	(65)	7.10 心血管系统的体液调节	(151)
4.5 肌肉的等张收缩与等长收缩	(66)	7.11 外周循环的局部控制	(153)
4.6 刺激强度、刺激频率与肌肉收缩的 关系	(68)	第八章 呼吸	(155)
		8.1 内呼吸与外呼吸	(155)
		8.2 人的呼吸器官与通气	(155)

8.3	呼吸气体在体内的交换与运输	(161)	第十二章 神经元的机能	(243)
8.4	呼吸的神经调节与化学调节	(167)	12.1	神经系统机能概述 (243)
8.5	脊椎动物呼吸器官与呼吸机能的演变	(173)	12.2	神经元学说 (243)
8.6	昆虫的呼吸	(178)	12.3	神经元 (245)
8.7	呼吸-血液循环的适应	(180)	12.4	神经突触 (246)
第九章 能量代谢与体温调节		(182)	12.5	突触电位 (252)
9.1	能量代谢	(182)	12.6	突触整合与神经回路 (254)
9.2	代谢率的测定	(185)	第十三章 神经系统的感觉机能与感觉器官	(258)
9.3	基础代谢率	(187)	13.1	感觉过程的一般原理 (258)
9.4	体温调节	(191)	13.2	化学感受性 (263)
9.5	无脊椎动物与脊椎动物的体温调节	(197)	13.3	机械感受性 (264)
第十章 渗透调节与排泄		(199)	13.4	哺乳动物的声音感受器与听觉 (268)
10.1	渗透调节的意义	(199)	13.5	哺乳动物的光感受器与视觉 (274)
10.2	渗透调节器官	(199)	13.6	其他的感受机能 (286)
10.3	脊椎动物肾的结构与尿生成	(201)	第十四章 神经系统的运动机能	(290)
10.4	尿渗透压的调节	(207)	14.1	神经系统的进化 (290)
10.5	脊椎动物的其他渗透调节器官	(211)	14.2	反射 (295)
10.6	脊椎动物含氮废物的排泄	(214)	14.3	高级中枢对脊髓反射的影响 (300)
第十一章 内分泌-激素调节		(215)	14.4	大脑两半球的躯体运动机能 (302)
11.1	内分泌腺与激素	(215)	14.5	神经系统的内脏机能 (305)
11.2	甲状腺	(216)	第十五章 神经系统的高级机能	(309)
11.3	下丘脑与垂体	(219)	15.1	脊椎动物脑的进化 (309)
11.4	肾上腺: 髓质与皮质	(225)	15.2	大脑皮层的机能 (310)
11.5	性腺: 睾丸与卵巢	(228)	15.3	巴甫洛夫关于高级神经活动的学说 (316)
11.6	胰腺、甲状旁腺与胃肠	(234)	15.4	大脑皮层的电活动 (318)
11.7	无脊椎动物的内分泌系统	(236)	15.5	睡眠与觉醒 (321)
11.8	激素作用的机制	(240)		

第一章 细胞膜的结构与转运机能

1.1 细胞膜

动物体都是由细胞构成的。每个细胞都由一层细胞膜包围，内含细胞质和细胞核。构成细胞的生命物质、原生质是高度组织化的系统。细胞膜把细胞内高度组织化的系统与相对比较混乱的细胞外环境分隔开来。细胞是一个开放系统。细胞要维持正常的生命活动，就需要与周围环境分隔开来保持自身的相对稳定性，但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绝地输入细胞，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输出。这些物质、能量和信息的出入都必须通过细胞膜。细胞膜对扩散是有效的屏障，因之形成了细胞内外某些离子浓度的巨大差别（表 1-1）。实验

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	468	540
轴突内	400	50	50

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

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将细胞内外分隔开又要保持细胞内外联系的双重任务。

在电子显微镜问世以前，用光学显微镜看不到细胞膜。细胞表面是否存在一种膜缺乏形态学上的证据，只能从机能上推测。19 世纪中叶，K. W. 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。E. Overton 根据他自己的实验在 1899 年就预言细胞膜中存在着脂类。他将一种水生植物的根放进接近等渗的蔗糖溶液，再分别加入一定量的不同的溶质，观察根毛细胞是否出现质壁分离。他发现不同的溶质产生质壁分离的情况不同，有些溶质很快引起质壁分离，说明这些溶质穿过细胞膜进入细胞的速度慢，通透性小；另一些溶质却不引起质壁分离，说明这些溶质穿过细胞膜进入细胞的速度快，通透性大。他还发现溶质通透性的大小与它的脂溶性相关，通透性大的物质一般都易溶于乙醚和油脂等脂类物质。因此，Overton 推想细胞的原生质是由一层脂类屏障所包围，他进而提出这种脂类屏障中饱含磷脂或胆

固醇。现在已知细胞膜中确有磷脂和胆固醇（还有蛋白质和糖类），而那时脂类的分离分析技术还远未得到发展。

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6—12纳米之间（图1-1）。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，仍可继续保持扩散屏障的机能，这种细胞膜只要继续供给三磷酸腺苷（ATP）作为能源，甚至仍可维持某些代谢过程，如主动转运。

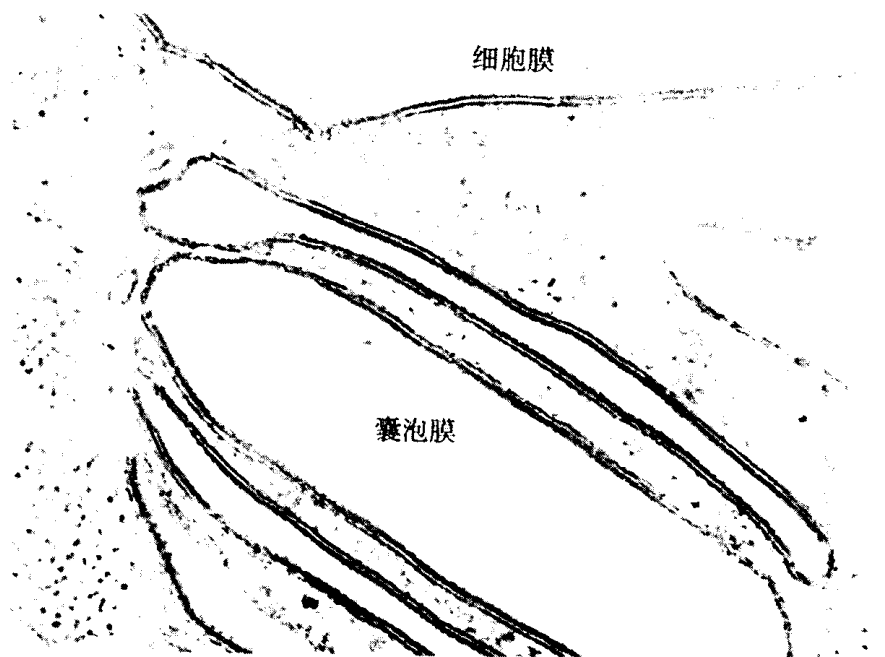


图1-1 小鼠膀胱上皮细胞的细胞膜与细胞质中的囊泡膜
(北京大学细胞生物学及遗传学系梁凤霞供图)

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、内质网、各种形式的泡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。

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。近几十年来经过多方面探索，逐步积累了许多实验材料，提出并逐步完善了关于膜结构的假说。

双分子层模型

E. Gorter和F. Grendel在1925年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。他们先把红细胞放在低渗透压溶液中使细胞吸水胀破，血红蛋白溶于水，剩下空的膜囊。再用丙酮从这些膜囊中溶出脂类，并把这种提取物散布在一个水槽中。由于脂类分子的非对称性（图1-2），它们的极性端亲水与水形成氢键，而另一端的碳氢链疏水而伸向空中，在水空气界面上排成了一个单分

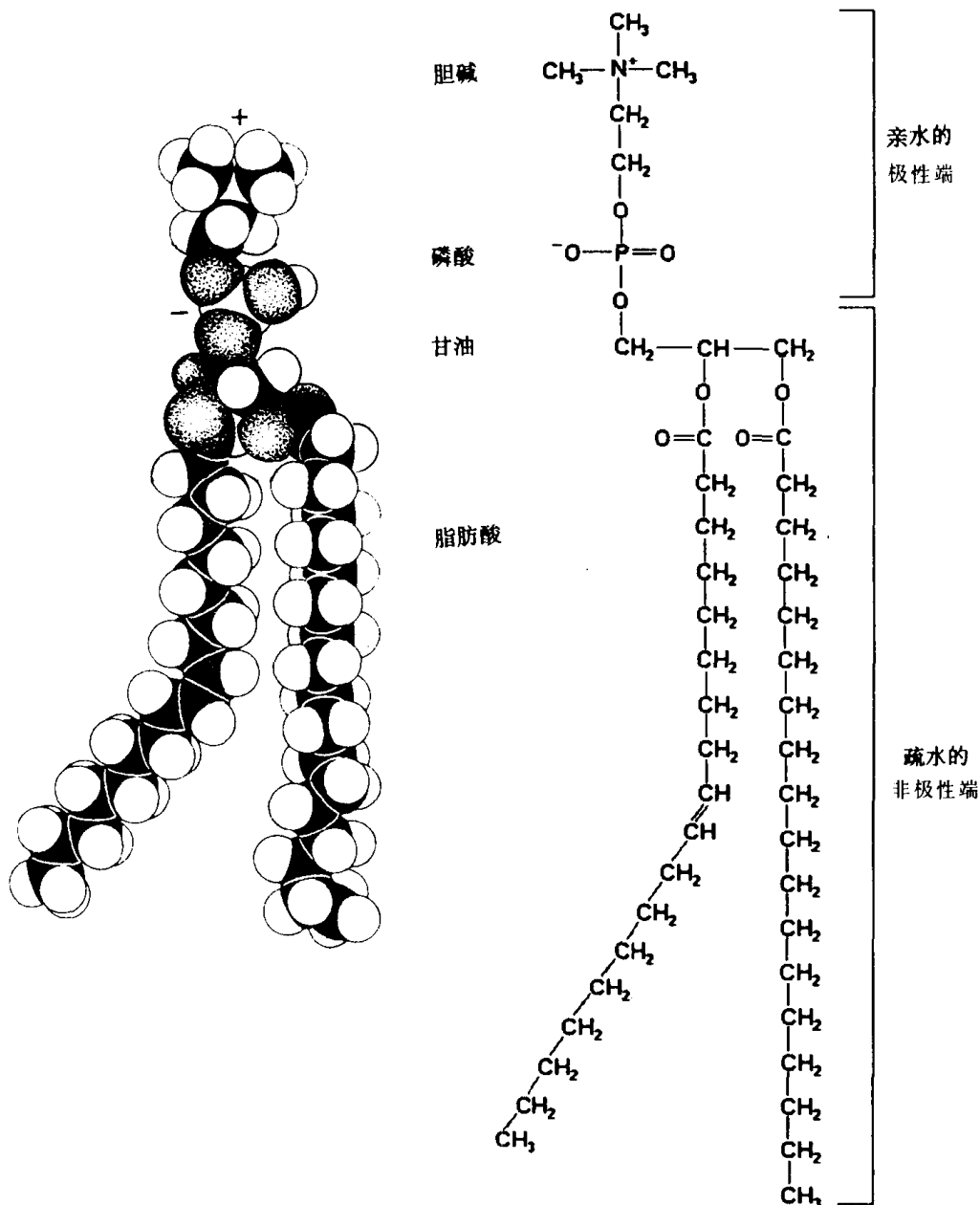


图1-2 卵磷脂

(仿 Stryer, Biochemistry, 1981)

子层。在水槽一端轻轻从侧面对单分子层施加压力，使脂类分子逐步集中。当单分子层所受到的压力突然增加时，说明脂类分子已经集中形成一片密集的单分子层（图 1-3）。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脂类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脂类分子组成的，两层分子的碳氢链端相对排列，垂直于表面（图 1-4）。这就是膜结构的双分子层模型或脂双层模型（lipid-bilayer model）。

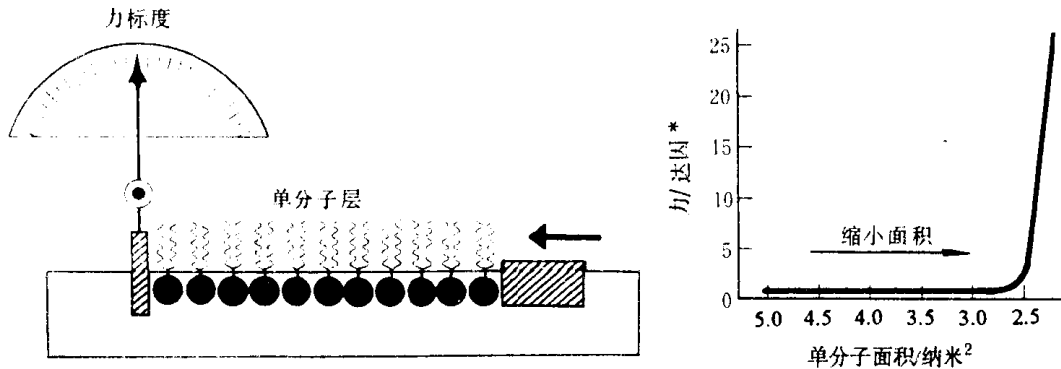


图 1-3 Gorter 和 Grendel 的实验
 (仿 Eckert, Animal Physiology, 1983)
 * 达因 = 10^{-5} 牛

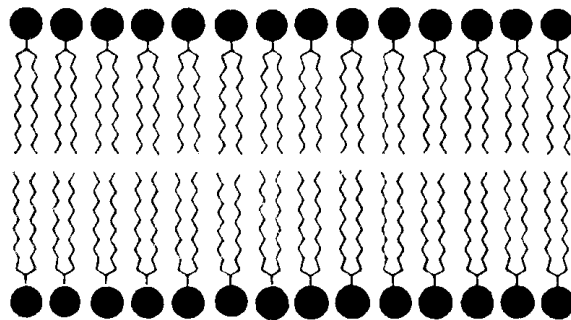


图 1-4 Gorter 和 Grendel 的双分子层模型

Gorter 和 Grendel 的推论一直支配着关于膜结构的设想和争论。40 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% 的脂类，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 平方微米，而湿膜是 145 平方微米）。因此 Gorter 和 Grendel 的原始实验既低估了脂类量，也低估了红细胞的表面积，这两方面的错误相互抵消，从而得出了红细胞膜是由脂类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，红细胞膜上脂类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。

Singer 流体镶嵌模型

1972 年 S. J. Singer 和 G. L. Nicolson 根据当时积累的关于细胞膜的电子显微镜、自旋标记、