

中央广播电视大学教学用书

普通生物学

专题汇编

上册



北京大学出版社



58.1
144
=1

中央广播电视大学教学用书

普通生物学

专题汇编

(上)

中央广播电视大学生物学组汇编



北京大学出版社

中科院植物所图书馆



S0012929

中央广播电视大学教学用书
普通生物学专题汇编(上)

北京大学出版社出版

(北京大学校内)

河北安次印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行

850×1168毫米 32开本 14.5印张 310千字

1981年7月第一版 1982年10月第二次印刷

印数：50001—63000册

统一书号：13209·19 定价：1.75元

前 言

本书是中央广播电视大学“普通生物学专题”课的教材。主要对象是中学生物学教师、农、林、医方面的科技人员以及广大生物学爱好者。

本书是根据高等院校“普通生物学”基础课内容和体系而编写的。全书共十一个专题，分别由复旦大学王鸣歧、周德庆、刘祖洞、赵寿元、北京大学李荫蔡、胡适宜、何笃修、张宗炳、武汉大学吴熙载、山东大学黄浙、中国科学院古脊椎动物和古人类研究所吴汝康和动物研究所朱靖等同志编写。各专题都着重于基本知识和基础理论的阐述，力图做到深入浅出地从不同角度探讨生物发生发展的规律，同时也注意反映现代生物学的最新成果和研究动向。这十一个专题一方面在内容上是有联系的，在排列顺序上也反映了它们的连续性；但另一方面，既然叫做专题，它们就必然地各自都成一个完整的体系。读者可以顺序学习全书，也可以选学某几个专题。同时也应指出，由于各专题都是由不同同志分别撰写的，因此各专题所反映的学术观点就可能有不同之处。此外各专题的文字风格也都各有特色，内容的深浅也多少有所不同。对于这些，我们都没有更动。

生物学科近年来的迅速发展，进一步显示了它对整个人类生活和生产实践的巨大影响，其重要性已日益为人们所认识。因此，我们希望本书不仅是电视大学的教材，它也可供生物学界和农、林、医学界教师和科技人员的参考之用。

本书是在北京大学生物系陈阅增教授的具体指导和热心帮助

下由电大生物组汇编而成的。这种专题课程的组织形式，我们还是初次尝试。由于我们水平有限，加以时间紧迫，书中必定存在不少缺点和问题，热切希望读者提出宝贵意见，以求改进。

编者

一九八一年

目 录

| | |
|-----------------------|-----------------|
| 绪言 | 王鸣歧 (1) |
| 第一讲 形形色色的生物界 | 王鸣歧 (1) |
| 一、多样性的起源与发展 | (2) |
| 二、生物的分类 | (11) |
| 三、生物间相互关系 | (20) |
| 复习思考题 | (29) |
| 第二讲 细胞 | 李荫葵 (30) |
| 一、绪论 | (30) |
| 二、细胞的一般形态 | (31) |
| 三、细胞的结构与功能 | (35) |
| 四、细胞代谢 | (64) |
| 五、细胞分裂 | (79) |
| 六、癌细胞 | (96) |
| 复习思考题 | (100) |
| 第三讲 微生物 | 周德庆 (101) |
| 一、什么是微生物 | (101) |
| 二、微生物的主要类羣 | (105) |
| 三、微生物的生理活动 | (109) |
| 四、微生物的遗传变异和育种 | (126) |
| 五、微生物的生态活动与实践 | (136) |
| 复习思考题 | (147) |
| 第四讲 植物 | 胡适宜 何笃修 (149) |
| 一、植物的营养器官 | (149) |
| 二、光合作用 | (178) |
| 三、物质的吸收、运输和蒸腾作用 | (197) |
| 四、生长、发育和激素 | (215) |

| | |
|------------------------|------------------|
| 五、植物的繁殖 | (233) |
| 复习思考题 | (261) |
| 第五讲 动物 | 吴熙载 (264) |
| 一、动物界类群概述 | (264) |
| 二、动物体制的基本类型与结构梯级 | (286) |
| 三、支持、保护和运动——皮肤、骨骼和肌肉系统 | (304) |
| 四、消化和营养——消化系统 | (319) |
| 五、气体的交换——呼吸系统 | (328) |
| 六、物质的运输——循环系统 | (335) |
| 七、废物排除与体内平衡——排泄系统 | (347) |
| 八、神经协调及感觉器官——神经系统 | (355) |
| 九、化学协调——内分泌系统 | (368) |
| 十、生命的延续——生殖系统 | (376) |
| 十一、小结 | (381) |
| 复习思考题 | (387) |
| 第六讲 发育 | 黄浙 (389) |
| 一、绪论 | (389) |
| 二、生殖细胞和受精 | (394) |
| 三、动物的胚胎发生 | (402) |
| 四、植物的胚胎发生 | (423) |
| 五、无性生殖和再生 | (437) |
| 六、国内外胚胎学的动态 | (443) |
| 复习思考题 | (447) |

绪 言

王 鸣 歧

1. 生物学是生命科学

生物学是研究生命的科学。这样说大家不会有不同的意见。什么是生命？对于这个问题，各人也都有一些体会和看法，因为我们自己都是生命的表现。在原始语言中，生命的字义就是象征鸟兽草木虫鱼和人类的。环境中大象、松树、细菌、酵母等，都是各种各样的生命表现。如果要问什么是生命，除了说生命是活的或者说凡是活的就是生命以外，确实难以给出满意的答案。当然，我们可以说生物（生活着的动物、植物、微生物）是有生命的，它们不同于无生命的物体或死物。这就是说，“生命是活着的生物和人类的共性。当生物死去以后，它们便失去了生命。一般生物学教科书中讲到生命时多是讲生命的特征，即新陈代谢、生长繁殖、遗传变异、刺激反应及运动等。从实质讲，这些特征，可称之为生命运动的具体反映。据此，我们可以说，生物学就是研究生命运动的科学。物理学同生物学虽然都是研究物质运动的，但正如恩格斯所讲的：“只有在这些关于统治着非生物界的运动形式的不同的知识部门达到高度的发展以后，才能有效的阐明各种显示生命过程的运动进程”。高级运动形式中必然包括物理运动、化学运动等。所以，物理学、化学的发展，必然推动生命科学的发展。从科学史上看，没有物理学和化学的发展，没有显微镜、电子显微镜、超速离心机等的发明以及对蛋白质化学等的创造性研究，就不可能建立细胞学说，不可能在经典生物学上认识到有细胞才有生命，更不可能在现代生物学上把生命理解为比细胞更小的蛋白质、核酸等生物大分子。如认为这些比细胞还

更小的、生物大分子体现生命或生命现象，则细胞内的蛋白质、核酸制造的各种循环，可能就是生命。从而大分子及大分子循环体系的研究，便成了生命科学研究的基础。有人从生物物理学角度提出，生命无非是自然界三个量综合运动的表现，即在整个生命过程中，贯串了物质、能量、信息这三者的变化协调和统一。这三者的有组织、有秩序的活动是生命的基础。所以，在我国科学规划会议上提出：“生物学是研究生命的科学。它既研究各种生命活动的现象和本质，又研究生物之间，生物与环境间的相互关系”。

2. 生命科学的历史探讨及近来发展的新领域

生物学是一门有很长历史的学科。人类的畜牧农耕等，应用生物学方面的活动，已有三、四千年或更长的历史。我国诗经上就记载了大量的草木鸟兽虫鱼的名称及其实际应用。Galen(131—200 A.D.) 是世界上的第一位实验生理学家，他的多次动物实验，及人体解剖实验和观察，尽管有些明显错误，但必须承认，在以后的1300年的时期内，始终是站在首屈一指的领先地位。Pliny(23—79 A.D.) 百科全书中的生物是虚构与实际相结合的概述。到了中世纪，则编有“本草”及“兽类”目录，分别对一些植物、动物加以说明。在文艺复兴时期，由于对自然历史的兴趣，又修改和补充了无可数计的动、植物及其构造、功能和生活习性。可惜早期生物学者过分强调生物的特性而忽视了它们间的共性，忽视了生物学与其它自然科学间的统一性，所以长期停留在描述科学的水平上。十九世纪，在物理学、化学发展基础上，由于Schleiden和Schwann在1838年创立的细胞学说，1859年Darwin“物种起源”问世，1866年开始有了生物化学，同年，Mendel发现遗传定律和到了二十世纪自1911年Morgan的基因学说等，生物学一跃而进入近代科学行列。

从另一个方面讲，生物学是个非常年青的学科。它的一些理论概括都是在不久前从物理学、化学等有关学科发展而来的。如

用X-射线衍射、电子显微镜和扫描电子显微镜证实了复杂的生物大分子整体的新秩序。近来，由于引入了物理学和化学上的新概念，应用了新技术、新方法、新设备研究生物学上的新问题，取得了结构和功能统一的一系列新的成果。例如，1953年发现了DNA的双键螺旋结构这个突破口，从而创立了分子生物学。此后，在短短的二十余年来，已经用遗传密码解释基因DNA的性质，读出DNA分子携带的遗传信息以及蛋白质的合成过程等。随后，人们又在分子水平上逐渐弄清了生物控制和调节的主要问题。在生物物理学的发展方面，对血红蛋白立体构象、肌肉蛋白收缩机理、光合作用的光能转换及细胞膜物理性质的研究都取得了很好的成果。由于分子生物学、生物物理学与生物化学相结合，生物学已经远远超越了传统生物学的领域。所以有人讲，从分子水平看，当前生物学上只有两个真正重要的仍然隐藏着的神秘莫测问题，即（一）生命起源问题；（二）心身问题。虽然，多少有些夸大，同时也说明当前生物学的研究，除广度外，确已进入深度与精度的范畴。

分子生物学兴起的时间虽然不长，但它的影响已经渗入于生物学的各个领域，创立了一系列的新兴生物学科，如分子遗传学、分子细胞学、分子分类学、分子病理学等。这充分指出分子水平的研究已经对生物学产生了全面的革新作用，并为物理学和化学研究开辟一个新的领域。

但是从另一方面说，只研究它微观世界的生物结构和功能与环境关系是不够的，必须也研究宏观的生物群体体系的结构功能及其与环境的相互关系、协调和适应，即物质循环和能量交换，力求保持地球上的相对生态平衡，否则，便将引起环境灾难（详见十一讲生物与环境）。

3. 科学知识和科学方法

（1）科学知渊源 科学（如生物学）来源于实际，这个实

际之所以称为实际，是因为它不只在自然条件下，而且是在控制条件下实验观察的结果，即我们了解它是事实，是客观存在。我们之所以认为它是事实，就是因为这些结果能以依法重复出来，否则反是。

当前公认科学为社会所公有，“是人类共同财富”，“科学无国界”，所以可以公开发展。科学有个继承发展问题。当一个生物科学工作者，根据计划，进行多次观察、实验，有所发现，有所发明，便可依一般论文写作格式，写出论文，投于有关期刊杂志。估计当前全世界有关生物科学各个领域的期刊杂志约近万种。时刻注意有关期刊有关标题，就可使我们对于这一有关领域的发展有所了解。

过去期刊杂志种类较少，可以随到随看，现在完全不同了。一个学校，一个研究单位，不可能订购那么多多种杂志，就是订了，人们也没有那么多时间全看。在这种情况下，各种文摘如美国生物学文摘 (Biological Abstract) 便应时出版了。该文摘录世界各国有关生物科学领域的文献及文摘索引，是生物科学的重要工具刊物。当然还有不少生物科学文摘见于化学文摘 (Chemical Abstract)。此外还有一些生物科学期刊杂志主要刊载某一学科、某一领域在一定时期内的新进展，如生理学述评 (Physiological Review)，植物学述评 (Botanical Review)，以及生物化学年评 (Annual Review of Biochemistry)，生理学年评 (Annual Review of Physiology)，微生物学年评 (Annual Review of Microbiology) 等等。阅读这些评述性刊物，可对某一有关专题及其发展获得基本的全面了解，这对于刷新教学内容使之赋有时代性的新进展、新理论、新成就，也有很大作用。

参加各种年会，如植物学会年会、动物学会年会、微生物学会年会、生物化学学会年会、遗传学会年会等，在大会或小组宣读论文展开讨论，对新知识的传播、交流会有很大作用。此外，把某一领域专家召集在一起，开个全国的或国际的专题讨论会

(Symposium),共同讨论某一个领域中新的发现、新的知识,亦是知识来源之一。会后常将讨论的内容汇集出版一本新书。

(2) 观察及科学事实 科学的基础是观察。我们对自然界的全部观点有赖于感性材料的正确累积以及把这些材料组织为一般概念。正确的理论来源于正确的观察,科学上的真实可靠,就意味着观察的可重复性,即不同的生物学观察者以同样条件、同样方法,在不同的地点,都能够看到同样的客体或现象,并记录同样的结果。例如我们知道各种生物细胞核内染色体数目是一定的:果蝇是八个,鸡是18个,甘蔗是80个,榆树是56个。由于染色体是遗传载体,各种生物的染色体数自然有其特别的重要性。生物学者早期观察人的染色体数,是将细胞固定和染色在光学显微镜下观察的,这种制备下的结果,从染色体数目看,显示女的比男的多一个。但由于染色体呈暗色,且三三两两的集结,而不易分清。用显微描绘器绘出同样一组染色体,比较容易计数,可惜还难免有分辨不清的现象。有些染色体常粘结在一起,这使计数更加困难。当时,大多数生物学者同意人的染色体数为48个。但是,一方面由于相差显微技术的应用,活细胞染色体的粘结大为减轻,以及染色技术的改进;同时也由于另一个创新,染色体组型制备,即从照片上把染色体一对一对剪下来,从大到小顺序排成染色体组型模式图,使染色体计数的准确性大大提高。借这种研究方法进行观察计数,查明男女染色体总数各为46而不是48个。这明白指出新技术、新方法可以使我们的观察更加正确,并说明要解决问题,必须提高感性认识——观察的正确性。

(3) 科学方法 科学的目的,在于对观察现象提供解释,并创立可以判断这些现象与那些现象间的关系的概括——理论、原理、定律,取得这些解释及概括的方法,叫作科学方法。科学方法的基本原则是“尊重事实、不信权威”。有些人讲到科学方法,简直是神乎其神,其实从某种意义上讲,我们每人每天都在某种程度上采用科学方法。而在科学家则是严格地运用科学方法

来进行工作。有人讲，谁都能看到科学家所看到的，而科学家所想到的，则不是其它一切人所能想到的。下面扼要说明一下科学方法。

归纳法 设想一个人吃了一个青苹果后感到是酸的，随后他又吃第二个、第三个、第四个……青苹果，结果同样是酸的，据此，他的结论是凡是青苹果都是酸的。一个实体（青苹果）与另一个（酸的）联系起来，从而得出所有青苹果都是酸的结论。这就是从归纳法得出概括的一个事例。这个方法，也就称归纳概括或归纳逻辑。

归纳概括，即所有青苹果都是酸的，是个假说。当然，它是在实验的基础上提出的一个假说。而这个假说的真实性，则在于它们的再实验，即吃一下青苹果看是不是酸的。所以归纳法代表对这个假说的实验——吃一下。从归纳概括而来的假说，仅仅是概括一组特殊的材料和以其结论继续进行考验。举例来说，太阳每天从东方升起，同样会使我们归纳为假说性概括。从而进行推测，明天太阳还是从东方升起。基于长期观察结果，太阳每天都是从东方升起，就为我们提供这个假说的进一步证明。第二个假说，也称阐明性假说。后者较归纳性假说更加重要，由于试图得出现象的原因。如为什么日出东方？因为地球围绕着太阳从西向东转动，这就从地球转动说明了日出东方。再拿青苹果的例子来说，阐明假说不只说明一切青苹果都是酸的，并提出酸的原因。如青苹果所以酸是因为它含有高浓度特异性酸类，这就能把酸青苹果和甜苹果从某些酸的浓度进行比较。这种对苹果的化学分析是实验。科学实验的目的，在于测验假说的正确与否。科学家提出假说的重要条件，必须能够进行试验。

演绎法 怎样检查试验性假说的正确性呢？这里便要求演绎法。演绎法或演绎逻辑（常称为假设推理）是数学的灵魂，在生物学上也同在数学上一样，但数学上的演绎法同实验科学如生物学有所不同，前者所用的是符号，而后者则否。生物学研究上的

主要问题是实验设计。科学实验是通过试验性假说测定推断的正确性。这个假说与推断在某种意义上有一致的相关性。举例来说，多次实验指出以某系小鼠用600伦琴照，在两周或更短时间内即行死亡。死亡的原因似由于照射的二级作用而非原始作用，但原始致死的原因何在则不明，特别是在照射后第一天到第五天。由于通过检查显示照射引起肠组织严重损伤，曾设想死亡或许是细菌感染蔓延于肠内膜的结果。为了试验这个假说，以不同种类、不同剂量抗菌素处理照射小鼠并与对照动物作比较，结果是沒有区别，从而否定了死亡是由于细菌感染这个试验性假说。由于在这里除实验误差外，细菌感染这个假说也是错误，所以必须抛弃或修改。反之，如果施用抗菌素后延长了小鼠的生命，就能以说明我们的假说一定是正确的吗？虽然，这样结果或许可以提供正确性的支持，其实不然，因为生命现象常常是复杂的随机现象，单单实验结果和推断相符并不等于客观实际。要证实假说的真伪，还必须设计其它试验。生物学者很难设想对于少量试验相符合的推断所依据的假说都是正确的，因此，必须进行大量重复的实验，从中探求其统计规律。所以对实验数据常须进行统计分析，以便测定差异的显著性。

从上可见归纳、演绎两种方法是相辅相成的，但又有差别，概括它们间的区别有以下三点：①归纳是始于观察提出假说，演绎是始于假说提出推断；②归纳是从特殊到一般，演绎是从一般到特殊；③归纳是发现法，演绎是证实法。

(4) 科学的解释 象解决各方面的问题那样，自然科学寻找答案的形式是解释。实际人们每天都在谈论解释问题。譬如，今年夏季气温特别高，我们要问为什么？我们这几次的实验都得到很好的成果，要解释原因是什么？候鸟为什么春末夏初往北方飞，秋末冬初往南方飞？要解答这些问题，绝不应采取目的论的解释，而要追求原因，因为目的论者的解释是不可能进行试验的。现代大多数科研的主要目的之一是阐明某一或某些现象的原

因。但严格地证实因果关系是非常困难的，由于我们不能肯定哪是唯一的原因。例如，①所有害脚气病患者的食物中都缺少甲硫胺酸，但这并不足以证明后者的缺少就是害脚气病的唯一原因。②以甲、乙两组大鼠作营养实验，除甲组给以完全维生素，乙组给以只缺少甲硫胺酸维生素，所有其余饲料完全相同，如果甲组大鼠生长正常，乙组生长欠佳并终于发生脚气病，这只能说是一个强有力的示意，还不能完全肯定就是因为缺少甲硫胺酸的结果。因为这两组大鼠可能遗传性本身就有差异，所以必须用大鼠自交系，并用这个品株的兄弟姐妹间交配来肯定在对照（饲料中有全部维生素）和供实验的（饲料中除甲硫胺酸外其它维生素都具全）完全没有遗传上的差别。此外还要想到另一可能，即饲料中甲硫胺酸的气味对大鼠有吸引力，实验组的大鼠仅仅因为不喜欢吃没有甲硫胺酸的饲料而处于半饥饿状态，因而生长发育受到影响，出现了缺陷症状。这个问题可用实验组与对照组成对饲养来解决。即每个实验动物每天吃多大重量食物，随后每天便以这样重量的食物饲养对照动物。③如果在分量方面，某一因素在量上的变化能在结果上产生相应的平行变化，这个因素可能就是原因。如用不同分量的甲硫胺酸加入饲料中喂养大鼠，并且如果保护大鼠不发生脚气病的程度与饲料中甲硫胺酸的分量直接有关，我们可以认为引起脚气病的原因是由于缺少甲硫胺酸，但也只能是“适当”的肯定。正如 X 是 Y 的原因，因为只有经过多次实验观察都得到同样的结果，才能作出最后肯定。如两者在量上有因果关系，还要在测定数据基础上再进行统计分析。

至于追求这些原因为什么能以得出那样结果，就必须深入到机理问题或我们在科学方法中所讨论的因果关系问题。如前面提到的候鸟为什么在春末夏初从南到北，秋末冬初从北到南的迁飞问题。当前对候鸟迁飞常从以下四个方面的原因去解释：①从生态学上说明，由于食物（如昆虫）缺乏，即把动物迁飞的行为同历史上环境改变特别是食物缺乏联系起来；②从生物进化和遗传

上说明，由于在长期进化过程中，随着季节的改变，发生了某一或某些遗传本质上的改变，从而取得随着季节改变而迁飞的习性；③从内部生理状态来解释，即生理机理发生了扳机的作用，扳动了神经系统某一或某些部分，从而发生迁飞反应。这种内部生理变化的解释，要同外因的解释联系起来；④外因解释，某一特殊环境因素，触动了内部生理机制。这个解释，强调外界因素的扳机作用，而第三个解释是强调内部扳机自身的性质。

以上这些解释，不是相互排斥的，而且最全面的解释就应该包括这各个方面。在这四个因素中，前两者的解释涉及动物在长远的历史过程中与其环境的相互作用，它虽然在当前继续发挥作用，而起源则追溯到过去的长期历史发展；后两者是环境与动物的当前的内部构成的作用。所以前两者称为远因，后两者称为近因。包括远因和近因的解释，是生物学上最普遍的解释。当然，并不是每个问题，都需要有两个方面的解释，有的只用一个方面，如“为什么一氧化碳有毒，”一般多以近因（由于一氧化碳分子干扰呼吸分子的活性，从而抑制氧在体内的循环）即可阐明而不需再讲远因了。爱因斯坦讲过，从希腊哲学到现代物理，从整个科学史来讲，都是在试图把复杂的自然现象化为精简的基本概念和关系。据此我们也可以说科学在实质上是探索事物精简之道。

4. 生命科学的重要性

(1) 在自然科学中的位置 自然科学概括之可分两大类，即物理科学和生命科学，或非生命科学和生命科学。前者一般包括数学、物理、化学，后者就是生物科学。我国在不久前自然科学规划会议上，把生物科学列为六大基础学科之一，其余为数学、物理、化学、天文及地学，可见生物科学在自然科学中的地位。

(2) 在20世纪80年代的重要性 1979年12月30日美国纽约

时报刊登 Schmeck Jr. 的文章，第一段的两句提出说，如果以每一个十年作为一个标志，则50年代可称为原子时代；60年代就是宇宙时代的黎明；70年代是走向电子学时代。根据这个标准，80年代显然将是生物科学（作者指的是生物学）时代。在我国自然科学规划中，同样地列出生物科学在近年来已愈益显示出一门领先科学的趋势。迅速实现我国生物科学的现代化，是本世纪末实现我国农业、工业、国防和科学技术现代化的一个重要方面。

（3）当今四大危机与生物科学

环境危机 1962年美国 Carson 在她的《寂寞的春天》一书中，描绘了农药所引起的危害：污染了大气，影响了呼吸；污染了水，影响着饮料；污染了土壤，直接影响着植物生长发育，间接影响着人类的食物和动物饲料；江河湖海被工厂三废污染，影响着水产，破坏了生态水体平衡，引起严重灾难。当前造成我国环境污染和破坏的原因：（一）是任意排放三废，估计每天排入大气中的烟尘达1000多万吨，排入大气中的二氧化硫在1500万吨以上；全国每天排放工业污水几千万吨，其中90%未加处理而排入江河湖海，全国排放废渣二亿多吨。（二）是工业过度集中于大城市，因而造成环境恶化公害泛滥。美国最近调查证实癌症、心脏病和肺病的逐年升高的死亡率与现代化生产、生活所造成的环境污染成正比，并证明了四分之三癌症是环境因素所造成。（三）是不合理地开发利用自然资源，破坏生态平衡和自然资源。因此我国制定了环境保护法。但最基本的问题还在于研究人类生产、生活过程中有毒物质污染的根源，有毒物质在生态环境中和食物链中的富集过程，有毒物质在大气圈、水圈、岩石圈、土壤圈和生物圈中的生态平衡，以及有毒物质对生物和人类发生怪病、死亡的防治保护过程等。现在环境生物学已经越来越受到重视并正在迅速发展，这对于保证繁荣富强、国泰民安是有着直接意义的。

人口危机 据国外报导，1800年全世界人口是10亿，1900年

为20亿，即100年内增加10亿，随后，每增加10亿人口，只需30年，甚至15年。据此，以统计作图推断，若不节制生育、控制人口，而听其自然，则每增加10亿人口所需的年限更为缩短。因此有人推测到2000年时，全世界人口可能达到75亿，这真是大有人口爆炸之势。因此，计划生育和节制生育的研究和教育，在我国、在世界不少国家，都成了当务之急。

能源危机 地球上的化石能源不是无限的。从长远看，若不开展能源研究，如太阳能、核能的开发利用，终究会引起像在美国东部华盛顿那样，汽车排成长蛇大队在加油站长期等候加油而不可得的危机。其它需要能源的单位如工厂的困境，就可想而知了。工业高度发展的国家，其工业发展主要靠着廉价的能源，从近几年来世界产油国家油价的暴涨和世界特别是美国通货的贬值，更看到能源危机的严重，我国近年来也开始出现能源问题。

粮食危机 根据联合国资料报道：全世界每天有一万人死于饥饿或营养不足，有三亿婴儿在饥饿中嗷嗷待哺。世界范围的沙漠化在侵蚀着不久前的良田沃土，正在与农业生产争地，人类正面向着一场粮食危机。英国皇家学会生物科学委员会把人口与粮食问题作为生物科学主要研究课题，可见早在十数年前便有这种远见卓识。美国鉴于当前世界粮食市场供求紧张、粮价波动，粮食危机呼声喧嚣一时，美国作为主要粮食出口国乘机扩大面积、增加生产作为在政治上、经济上影响和控制世界的“战略武器”。1974年12月美国前总统福特写信给美国科学院号召重视这一长期性和广泛性的粮食问题，同时要求农业科研工作者提出具体建议等，粮食问题的重要性可见一般。

(4) 生物科学与其它学科关系 生物科学对于改善人类状态与其周围环境有着必不可少的作用。它的重要性不只限于学科本身，而是体现在人类生活的各个方面的，如怎样应用生物学知识改善营养，控制人类疾病和动植物的病害，把环境污染减少到最低限度，保护自然资源以及使人类免于遭受因技术的发展而带

来生物学方面后果的危害。此外，生物学同其它社会科学和自然科学的关系可概括如下：

| 系 科 | 对生物科学的要求 |
|-----|-------------|
| 历史学 | 流行病与古代文化的关系 |
| 政治学 | 环境污染与环境保护 |
| 心理学 | 生化控制心理疾病 |
| 社会学 | 人口、节制生育与社会 |
| 哲 学 | 生物医学、伦理学 |
| 工程学 | 人工器官、生物功能 |
| 物理学 | 生物大分子的物理性 |
| 化 学 | 分子生物学、生物化学 |

5. 本专题内容及讲授顺序

第一讲 形形色色的生物界

第二讲 细胞

第三讲 微生物

第四讲 植物

第五讲 动物

第六讲 发育

第七讲 遗传

第八讲 动物的行为

第九讲 生命的起源和进化

第十讲 从猿到人

第十一讲 生物与环境

第一讲 形形色色的生物界

王 鸣 歧

不论人们参观动物园、植物园、水族馆、自然历史博物馆还是访问森林、草原、湖沼、海洋等地，都能迅速从空间和时间上得到一个概念，即地球上的生物，真是形形色色、千千万万。从空间分布讲，无论森林、草原、江河、湖海、沙荒、平原、赤道、两极，从海拔向上十公里的高山，向下十一公里的海洋，即厚度为二十一公里的地壳内，随处都有生物的生存。当然，其中还包括地下保存的古代生物化石及地上的人类。这个适于生物生活的范围叫生物圈。从时间讲，从三十多亿年以前的地层中查出的细菌、蓝藻化石（原始生命？）到现在高度进化的人类，有充分证据指出这是生命长期迂迴曲折的历史发展的现象和结果。从生物的种类讲，虽然已经鉴定的约在一百万种以上，实际生存着的可能是八百万到一千万种。即还有五分之四或十分之九的物种有待发现和鉴定。根据现在对化石的了解，大致每五千到一万种古代生物，只能形成一种生物的化石而留存下来。或者根据新种代替老种所需时间来估计，地球历史上发生过的生物，很可能在十亿种左右。所以，纵观生物圈内生物，真可谓芸芸众生的大千世界。生命的多样性的另一面，则反映在生命活动的多样性，包括生态系统中的物质循环和能量转换的宇宙作用。而我们人类生活改进提高的一个重要方面，则有赖于人与生态系统或扩而大之人与生物圈的统一，现在认为生物在地球上的起源已有三十余亿年的历史。这个天文数字对一般人们来讲，有点不可思议。就说三十亿年吧，也很难以想象。科学家们设想用“生命的二十四小

时”来表达三十亿年，也就是说，把三十亿年化为二十四小时。这样，如果细菌的起源是昨晚十二时，陆生植物的问世则是今天下午八时，哺乳动物则是今晚十一时，人类则是今晚十一时五十九分。如果按现在把人类起源向前推一些来算，那么，在这二十四小时的时序中，最多也不过提前了几分钟。至于科学的起源发展，和地质历史或生命起源比起来，要短到什么程度更可想而知了，本此，可见芸芸众生，此起彼伏，争分夺秒，后来居上，是三十多亿年生命进化发展的总的规律或铁的自然法则。

本讲就生物多样性的起源与发展；生物的分类；生物间相互关系；分别加以扼要讲述。

一、多样性的起源与发展

1. 生命在变化

植物、动物、微生物都是生命，其标志就是变化。举例来说，在适当的季节和适宜的条件下，不论把水稻、小麦、玉米或其它任何植物种子播入土中萌发后，就能从幼芽、成长、授粉受精、种子（果实）成熟等阶段的转变过程达到“春种一粒粟，秋收万颗子”的变化。植物是这样，动物是这样，微生物也是这样。就是人类自己，也并不例外。一个人的生命，开始于出生前九个月。那时还是在母腹中的一个受精卵，接着，这个受精卵细胞，从一分为二、二分为四、四分为八……直到形成胚胎。胚胎继续变化，在第三、四周很象鱼，手和脚象鱼鳍，头部两侧有鳃沟，并且还有尾巴。随后继续发育，终于经过九个月变化，便成为婴儿而出生。出生后继续生长、发育，直到生命终止。

个体在变化，群体也在变化。作物栽培学者、畜牧学者及育种学者，对经济动植物的变化都非常熟悉。Darwin 对家养动、植物的变异，不论是鸽子、狗、玉米等的变化，久有详细的研究报导。动、植物群体在变，微生物群体也同样在变。

2. 地球在变化

历史记载，自古以来地球表面就不是永远“稳如泰山”、“安如盘石”，而是在不断发生变化。就是“泰山”、“盘石”，也是在变化。1883年，东印度群岛上一个小火山岛爆发，它的一角沉陷了。相反，1943年，不少人在墨西哥看到一座新火山，从它们的玉米田中高高耸起。“高山为谷、深谷为陵”我国早有记载。沈括^①说：“余观雁荡诸峰，皆峭极险阻，上耸于天，穹崖巨谷，不类它山，皆包在谷中。……原其理，当是为谷中大水冲激，沙土尽去，惟巨石巋然挺立耳”。这明显地指出了地质学家所谓的剝蚀。当前资料表明，长江每年挟带入海的泥沙约为4.8到6万亿吨。历史记载指出长江口近两千年的变化显著。口门北面向海延伸五十公里，南面延伸四十七公里。平均每四十年约延伸一公里。最近一千年，长江口门从一百八十公里缩狭为四十公里。上海市区绝大部分土地都是长江挟带泥沙长期沉积而成。根据联合国调查估算，全世界沙漠和受沙漠威胁的地区占地球面积百分之三十。撒哈拉沙漠半个多世纪扩大六十五万平方公里。在苏丹境内的沙漠，过去十七年中，向南移动了九十到一百公里。从长远看，地球表面总是处于变化之中。这些变化，有的发生在转瞬之间，有的长期处于渐变过程之内。至于前面提到的岩石，虽然坚硬，也是从幼年到老年在变化着的。如果要追溯它们发生发展的历史，则可追溯到地球的历史。地球的原始阶段是由岩浆组成的炽热球体。后经冷却硬化而成为如花岗岩等那样的火成岩。当前活的火山活动，还有火成岩的形成，就是这一类岩石。另一类岩石是形成于水下的淤积岩或水成岩。这类岩石，《梦溪笔谈》卷24也有记载：“予奉使河北，遵太行而北，山崖之间，往往街螺蚌壳及石子如鸟卵者，横画石壁如带，此乃昔之海滨，今东距海

^① 梦溪笔谈卷24。

已千里，所谓大陆者，皆浊泥所湮耳”。沈括不只讲清水成岩的形成系由于河流的沉积作用，同时还讲清对化石的推论。这同现代的看法，即岩石被剥蚀成泥沙，泥沙粘结沉积，因水的压力，而逐渐变为岩石如页岩，而夹杂着海洋生物的石灰质外壳则形成石灰岩，是一致的。古生物的遗体保存在岩石中的就成为化石。第三类岩石为变质岩，即火成岩和水成岩在压力和温度相互作用下，内部发生变质而形成的岩石。

二十世纪对由岩石组成的大陆，更有“联合大陆”、“大陆漂移”等学说。六十年代，经研究设想，各大陆并非漂移分开，而是由于海底的扩张而被推开的。现在已知，联合大陆确实存在，大约在二亿年前，开始明显裂为三个部分：北面部分，即今的北美、欧洲和亚洲；南面部分，南美、非洲、印度半岛；第三部分，南极洲、大洋洲。大致在六千五百万年前，南美洲向西漂移离开了非洲，印度半岛向东漂向南亚，最后，北美和欧洲裂开，印度半岛和亚洲大陆碰撞，喜马拉雅山便在接触部位耸起。同时，大洋洲和南极洲分离，就成为我们现在各大陆的分布情况了。

生物在变化，岩石矿物在变化，地球也在变化，现在主要从生物在地球历史中的发生发展，来看看历史上地质变化与生物变化的关系。

3. 化石说明什么

(1) 化石的形成及类别 在地球的历史上，曾经有过多式多样的生物，其中有的久已灭绝，有的则继续存在并且发展起来。研究过去地质时代的生命及其发展的学科，叫古生物学。与古生物学相对应的是新（今）生物学（即生物学）。严格地讲，古、今生物，实难划分。为便于研究，一般以全新世（即距今一万二千年）作为古今生物学的分界。古生物学及今生物学的研究是相互推进的，共同提高的。没有生物学所揭示的规律，要顺利

推动古生物学的研究是不可能的。反之，没有古生物学的研究，生物学者便不可能全面认识生命的起源、发展、物种形成多样性和物种灭绝等一系列的问题。古生物学研究的对象是岩层中的化石。化石是保存在岩层中的古生物遗体和生活遗迹。生物能否变成化石，与生物本身有无硬质部分如外壳、骨骼和植物纤维等密切相关，因为这些部分容易变成化石。

地层中的化石，依其保存特点，可分为实体、模铸、生活遗迹三类。典型的实体是琥珀中的昆虫，琥珀是植物分泌的粘性强、浓度高的树脂，当昆虫或其它生物一旦失足落于其上，就被粘着，随着树脂继续不断分泌，便把动物完全密封起来，保存下去。煤层中的琥珀就是例证。八十年前，在西伯利亚发现的毛象，口中还含有最后一口食物，其中连碎骨和血块都揭示在目，这可能是掉入冰缝中被保存起来的。当然，干热沙漠、迅速脱水、氧气及细菌都不能发挥作用，同样可以保存实体。其次是模铸化石，生物遗体在当时还是软的岩石上留下的印痕。这类化石分外模及内模两型：前者是遗体外形在岩石上的印迹，后者是遗体内部形态在填充物上的印迹。第三是生活遗迹化石，它是古代生物活动时留下的痕迹和遗物，如四足动物行走或跳跃时陷入泥土中的脚印、古代动物的粪便化石、古代动物卵化石及原始人类所用的石器、骨器。除上述三大类外，还有所谓活化石，或孑遗化石如我国西部的水杉及美国西部的红杉及人们所熟悉的白果树均属之。

(2) 化石说明什么？实验证明，以化石形式存在的古生物，除最古老地层的变质岩外，广泛分布于许多不同时代的地层中。而且有些化石，在上下地层垂直分布的范围很小，而在全世界的水平分布则很广。不论在各处地层的岩石性质是否相同，只要它们所含的化石相同，它们的地质年代就相同或大致相当。这样，从地质史看，古生物学和地层学总是密切地联系着。另外，自从发现某些元素蜕变以来，便利用这些元素，特别是铀、钍、

钾等的蜕变规律，来鉴定地层的时代。这样，就可以通过测定地层中原来所含蜕变矿物存在的年龄来求出地层的年龄。这一方法名为同位素地质年龄鉴定法。现将有关地质时代和生物历史列表于下。从表及其它资料显示：第一，最古老地层时代的岩石中，如三十四亿年以前，没有发现过化石的痕迹。第二，在后一些时代，即距今三十四亿年的时代——远在寒武纪以前，在南非洲发现了类似细菌、蓝藻的简单生命形式，这在地球发展史，特别是生物发展史上是破天荒的大事。同时也是现在发现的最原始细胞(?)生命形式。虽然，当前的细菌形态、构造，仍然停留于单细胞水平上，但从地史学上看，现在的细菌是经历了自有生命以来的漫长地质过程的，那个距今三十四亿年的细菌，与当前的细菌显然会有变化发展。第三，化石的记录表明生命的变化发展是从低级到高级、从简单到复杂，不仅分布地区在扩大，从属分类也在多样化。第四，生物的发展，终于导致人类这种特殊生物的出现。人类的进化经历了从古猿、猿人、古人、新人的四个发展阶段，每个阶段都包括人类进化过程中质变的飞跃。古生物包括原始细菌到创造工具的人，这一点明确揭示了这些含有化石的地层，是一本记录着地球和生物进化发展的自然史册。可是这本史册，有的书页上没有“字”——不具化石的地层，有的明显缺页——地层的损失，这就是所谓地质编年史的不完整性。随着地质研究的不断改进提高，化石研究在空间和时间上的不断开拓，古生物材料的积累，古生物进化中的一些不完整的篇章，当可不断增补而使之日臻完备。

4. 生物变化的其它证据

(1) 比较解剖学上的证据 比较解剖学研究不同种生物间在解剖构造上的相似和区别。设想生物源于共同祖先，如人、蝙蝠、豚、狗都是哺乳动物，推断他们的四肢骨骼，尽管功能显然有别，但基本构造上应有一些共性。实验证明确实如此。比较解剖

地质时代、生物历史对照简化表

| 代(界) | 纪(系) | 世(统) | 距今年龄 (百万年) | 开始繁殖的 | | |
|------|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------------|-------------|--------------------|
| | | | | 植物 | 动物 | |
| 新生代 | 第四纪 | 全新世 更新世 | | | | |
| | 新第三纪 | 上新世 中新世 | 2或3 12 | | | |
| | | 老第三纪 | 渐新世 始新世 古新世 | 25 40 60 | | |
| | | | | 70 | | 哺乳动物 ← |
| 中生代 | 白垩纪 | 晚白垩纪(世) 早白垩纪(世) | | 被子植物 ← | | |
| | 侏罗纪 | 晚侏罗纪(世) 中侏罗纪(世) 早侏罗纪(世) | 135 | | | |
| | | 三迭纪 | 晚三迭纪(世) 中三迭纪(世) 早三迭纪(世) | 180 | | |
| 古生代 | 二迭纪 | 晚二迭纪(世) 早二迭纪(世) | 225 | 裸子植物 ← | 爬行动物 ← | |
| | 石炭纪 | 晚石炭纪(世) 中石炭纪(世) 早石炭纪(世) | 270 | | | |
| | | 泥盆纪 | 晚泥盆纪(世) 中泥盆纪(世) 早泥盆纪(世) | 350 | | 两栖动物 ← |
| | 志留纪 | 晚志留纪(世) 中志留纪(世) 早志留纪(世) | 400 | | | 鱼类 ← |
| | | 奥陶纪 | 晚奥陶纪(世) 中奥陶纪(世) 早奥陶纪(世) | 440 | 陆生孢子植物 ← | |
| | 寒武纪 | | 晚寒武纪(世) 中寒武纪(世) 早寒武纪(世) | 500 | | 无脊椎动物(至今继续演化) ← |
| | | | | 600 | | |
| 元古代 | 震旦纪 | 晚震旦纪(世) 中震旦纪(世) 早震旦纪(世) | | | | |
| | | | 1,000? | 菌藻类? | | |
| | 主要依据南非古老地层划分地质时代和运动时期 | | 6,000? | 细菌 | | |

强调的是同源同功构造间的差异。同源构造强调的是基本构造相同，如蝙蝠的翅、狗的前肢和人的上肢都是同源的骨骼构造，反之，行使相似作用的同功构造，则显然没有同样的构造蓝图。鸟的翅、蝴蝶的翅是同功而不是同源，它们间没有同源的骨骼构造。此外，在其它动、植物器官构造上，如脑、心脏、肾脏等等，同样显示引人注意的同功、同源问题，而且可以推到细胞水平上判断种的相似性。根据以上事实，只要你不是特创论者，就必须承认物种之间有亲缘关系，它们来自共同的祖先。类似事例，也见于返祖器官或牙遗器官，如人体中就有一百个以上的这类器官，包括阑尾、耳和鼻帆、智齿、胸毛、尾骨等等。这类器官在哺乳动物中都是有用的，但在人类中则成为进化的遗迹。类似情形，又见于多数动、植物的某些器官或部分器官。

(2) 胚胎学上的证据 胚胎发育始于受精卵。动物的胚胎发育特别是脊椎动物各纲的胚胎发育，能鲜明地反映它们间的统一性，尤其是在受精卵分化早期。如人的胚胎早期发育与其它脊椎动物胚胎的早期发育就是很相似的。为什么和人有很大差异的动物如鱼、鸡、猪等在胚胎的早期发育上和人却如此的相似呢？一个公认的解释是胚胎个体发育重演我们原始祖先系统发育的历史。即从胚胎学上说明人与其它动物有共同的祖先，或者叫个体发育与系统发育统一学说。这个学说同样适用于其它生物如植物、无脊椎动物等。

(3) 比较生物化学上的证据 从化学上及功能上鉴定生物间的异同，象从比较解剖上、胚胎学上鉴定生物间的区别一样，都在于了解他们间的亲缘关系。如不同动物间的相似程度，可以用抗原-抗体技术测定等。测定前，一般先将人的血清注射于兔，使之产生对人的蛋白抗原呈专一性的抗体，然后兔的抗血清与人血反应，由于专一性的抗原-抗体结合，即生成明显的沉淀。如以该抗血清与其它动物血液分别反应，根据抗原-抗体反应的程度，便

可揭示人与其它动物血缘关系，即反应越强，血缘关系越近。试验结果证明与人亲缘关系最密切的是类人猿，再以下是旧世界猿、新世界（美洲）猿等。类似的抗原-抗体反应，同样可以分别测定动物、植物、微生物间的亲缘关系。另外，从几种动物血红蛋白的 α 及 β 链的氨基酸排列顺序的研究结果，同样地证明这些动物间既有很大的相似性，也有不同程度的特异性。相似性越大，亲缘关系越近。生物化学研究的结果完全符合比较解剖学研究结果。

（4）地理分布上的证据 地球上不同地区有各种不同的生物区。除掉人的影响外，桉树、大袋鼠、鸭嘴兽等的原产地只限澳洲及附近岛屿。黄鼠、欧兔等分布于欧亚大陆草原。北美是火鸡与玉米之乡，南美草原有美洲鸵鸟、南美啮齿类。在北极则有北极熊等等。不同地区具有不同的生态条件，包括历史的和当前的生态条件。可是现在的桉树、玉米等，经过人为引种，已经遍布世界各地，而且它们在各地生长并不亚于原产地，甚至超过原产地。这一事实，说明气候不是主要因素，应该用地理上的隔离，尤其历史地理上的隔离，如高山、海洋等所引起的遗传变异来阐明，即原来血缘相近的或非常近的生物，由于高山、海洋等的隔离而分别进行各自遗传变异的结果。例如在赤道上距厄瓜多尔九百五十公里的加拉巴哥斯群岛上的所谓达尔文雀就是一个好的例证。这些岛屿显然是很久以前从太平洋爆发出的一些火山，其上自然会有什么生命，随后一些包括达尔文雀在内的少数物种，自南美大陆随机到来，由于长期在隔离条件下进化，从而成了这些岛上的四个属十四种的所谓达尔文雀（六种地雀、六种树雀和其它两种雀）。从而形成世界各地都见不到的亚科。

5. 变化与进化

从上可见，不论过去和现在，个体与群体，所有一切生物都在变化，而变化的结果，总是由简单到复杂，低级到高级，当然

在构造上或形态上由于特化，也有从复杂到简单的，但毕竟不是大方向。而三十几亿年的大方向是由个别的少数几种或者一个原始的创始种变为当前的形形色色、千千万万的生物，并且在非常晚的近期历史地质，才变化到人。这就是人类和小麦、蚯蚓以及猿猴同细菌都有共同祖先的说明。在这漫长的生命历史发展的长河中，有的种类久已灭亡、绝种，有的则变得旧貌全非而成为新种。估计从地球上开始有生命到现在这三十多亿年以来生物的发生、发展、灭亡、绝种的结果，当前地球上的生物，远不及原先发生过的生物的百分之一。这些动物、植物、微生物，不论人、小麦、蚯蚓、大象、鲸、猿猴和细菌，如果穷根追源，他们彼此间，都可追溯到共同的祖先或有不同程度的血缘关系。过去曾有人以十数年如一日的刻苦精神，从细菌到菊科，还同动物连起来，进行了一系列的血清学试验，并多次与分类学者研究讨论，终于建立了植物界的系统关系的图示。以上所提到的变化，不论是过去的，还是现在的，个体的、还是群体的，总之一切生命变化，都直接或间接与进化有关。因之，生命的变化，过去是这样，现在是这样，推测将来也不会有例外，在实质上，就是生命的进化。

6. 变化的机制和动力

达尔文提出的有关进化的机制和动力可概括为如下六点：(1)繁殖过剩；(2)生存竞争；(3)种内个体变异；(4)适者生存；(5)变异遗传；(6)适者的遗传性状保留下来，形成新种。现将达尔文所强调的自然选择以及新达尔文主义所强调的基因学说和自然选择学说的综合略加讨论。

自然选择理论，正象上面所提出的，(一)物种从细菌到大象，都有高度的繁殖势。它们如果有条件，都能布满地球；(二)除小的徬徨变异外，任何物种年年都是基本稳定的；(三)在任何物种的个体中，都是遗传性变异。因之可以得出两个结论：(1)一

切生物都面临着继续不断的生存竞争压力，而竞争后果是很多生物未届天年，即行失败告终；（2）通过遗传变异，那些最适者，便生存下去繁殖起来。所以适者生存这个概念，一般就称之为达尔文自然选择学说。从生物学概念来讲，达尔文所谓适者，指的是在群体中能产生最多的并达到成熟的后代的那些个体而不是其它。当然，从这些内容，得知他本人和他的进化论不足的是缺乏遗传变异的内容。

新达尔文主义接受了上述观点，并进一步指出基因和它的突变是自然选择的根本法则。通过复杂的染色体构造和数目的改变以及遗传重组等，把有利的突变综合起来，创造出新的类型。当然，生殖隔离形成新种，同样是最基本的一个方面。

二、生物的分类

分类是辨认识事物的一种基本方法。远在原始时代，人类在生活实践中，就必须辨别周围事物，如有害和无害、可吃与不可吃、能否治病等等。这种分类方法，虽然非常粗浅，但没有这点知识，就不易甚至不能生活下去。从这个人类历史上应有的经历，可见分类源于实际。分类方法是区别事物的基本方法。现从（1）分类历史发展；（2）林奈的系统分类和双名法；（3）现代分类学动向；（4）生物的分界，分别讨论如下。

1. 分类的历史发展

（1）亚里斯多德和荀子的分类概念 远在亚里斯多德（公元前384—323）时代，他就对事物的分类特别是生物的分类，发生了很大的兴趣。例如，他在动物分类中，首先是分为有血动物和无血动物，随后又把有血动物分为胎生和卵生。本此，使用不同等级特征，继续逐级分下去，直到现在的生物分类检索表，一直还在使用这个概念。荀子（公元前313—238）对待“名”、“实”

的关系上，明确肯定“实”是第一性的，“名”是依据实来定的。因之，“名”不能根据主观想象任意确定，应当依据事物本身的关系去划分。又说：“鸟兽也者，大别名也，推而别之，别则有别，至于无别然后止”。从这里，共性与个性的对立统一，是古人区分事物和归并类群的基本原理。否则，区分任何事物都成为不可能。

(2) 欧洲中世纪黑暗时代对分类的影响 当时由于宗教统治整个意识形态，在生物学上留下的是“特创论”，因之，乏善可称。

(3) 分类奠基时期的分类学原理 十五世纪下半纪，由于萌芽资本主义对生产和科学上提出要求，生物学首先是分类学开始出现了。由于那时的哲学观点是“自然界绝对不变”，科学继续禁锢于神学之中。十八世纪，林奈以自然科学家身份奠定了现代分类系统。并于1753年出版了《植物的分类》，1758年出版了有名的《自然系统》。因此，他被称为分类学创始人。但是他的观点却基本上是物种不变的特创论观点。

(4) 进化论和分类原理的发展 布丰(1707—1788)从观察化石的启发，把生物与地球历史联系起来，从而得到进化观点。并在拉马克(1744—1829)的动物哲学基础上得到进一步发展。拉马克吸收地质学、古生物学、胚胎学和比较解剖学等研究成果，认为地球上气候条件在变，地上生物在连续发展，地下埋藏的生物遗迹是现代地球上生物的祖先，一切生物都是从低级向高级发展的。从而提出与林奈的特创论完全不同的观点。在这个历史条件下，达尔文根据在世界各地搜集的大量材料，研究和总结了栽培植物和家养动物的变异结果等等，终于在1859年出版了《物种起源》一书。从而推翻了以特创论为基础的分类学，建立了以进化论为中心的系统发生分类学。

2. 林奈系统和双名命名法及其发展

(1) 林奈的分类系统 当前引用的林奈分类系统有七个类

别。

| | |
|---|---------|
| 界 | Kingdom |
| 门 | Phylum |
| 纲 | Class |
| 目 | Order |
| 科 | Family |
| 属 | Genus |
| 种 | Species |

很多分类学者认为这七个类别(分类单位)是不够的,从而在上述的各个类别的前后又分别加上了“超”Super、“亚”Sub、“下”Infra等字头。

| | | | |
|----|------------|----|-------------|
| 界 | Kingdom | | |
| 门 | Phylum | 目 | Order |
| 亚门 | Subphylum | 超科 | Superfamily |
| 超纲 | Superclass | 科 | Family |
| 纲 | Class | 亚科 | Subfamily |
| 亚纲 | Subclass | 属 | Genus |
| 下纲 | Infraclass | 种 | Species |

上列所有分类系统是一个阶层系统,在这个阶层系统中,每一个级别(有人称阶元)的特性都大于紧靠着它的下一级的特性。这样,在某一“界”中的生物分类准则(等级),总是大于界以下的“门”的尺度。当生物学家鉴定一个新的物种时,不论动物、植物、微生物,总要先考虑它是哪一界、哪一门,然后再研究区分纲、目、科、属,并常常还要分到种。简单讲来,林奈的分类原理,可概括为下列四个方面:第一,不同生物类群中都没有中间类型。每个类群,各有独特性状或联合性状。各个类群都是特创的纯种繁殖的后代,很少或者仅有部分杂交后代,所以变异微不足道。因之,这个在自然界占有明确的分类地位的就叫种;第二,种是较高一级类群的组成部分,后者自身同样有明显的不连

续的特异性。这个较高一级类群又是更高一级类群的组成部分。一级一级的如此高上去,终于达到包括一切生物的大类群;第三,生物分类的最好方法是查出生物的实质,即根据它的基本性质和基本性质的修饰而加以区分,然后根据主次再一级一级地分下去,直到最小的区分,即林奈分类系统上的种;第四,在分类系统上最基本的性质是最重要的,因为它能反映这个生物的本来面目。以上四个林奈分类原理,又可再进一步归纳为两个。一是类群关系原理,由于各个类群都是特创的,彼此无关的,因而完全是间断而没有中间类型的。另一个是以共性和特性进行分类。

(2) 双名命名法 林奈的命名法,紧密的和他的分类原理相结合。根据他的理论,种是分类学上的基本单位。每个种都必须有一个独特的名称,即每个种都要用属名和种名来鉴定。如人类则鉴定为 *Homo sapiens*, 普通小麦则为 *Triticum vulgare*, 前者的属名第一个字母要大写, 后者是种名。这个在分类学上的命名系统称双名法, 也即每个生物的学名, 都要有属和种两个名字组成。林奈还坚决主张所有分类学上的名称, 都应拉丁化, 他甚至对自己的名字也这样作了 (他非拉丁化的名字是 *Karl von Linné*, 而拉丁化的形式是 *Linnaeus*)。学名要拉丁化的主要原因有二: 第一, 在林奈时代所有学者都用拉丁语。第二, 因为拉丁文是“死”的语言, 没有什么改变。在分类学上使用拉丁文, 并非是说对所有生物学上的名字都必须来自拉丁文字。很多名字都是选自希腊文、法文、英文及其它种文字。但是不论源于何种文字, 都要用拉丁字尾。对分类学上有关学名的行文, 一般公认要有几条规定。属名及种名常以斜体字书写, 桃的学名写成 *Prunus persica*。偶然还有三名命名者, 如林奈把高加索人定为 *Homo sapiens sapiens*, 把一种食用蛙定为 *Rana esculenta marmorata*。这里第三个字是亚种。这些规则, 都在国际有关委员会讨论、研究、制订、执行。所以林奈的分类系统与双名法是对生物进行鉴别、描述和命名的基本法则。

(3) 种的概念和分种问题 在林奈时期, 种的概念远比现在简单。在十八世纪认为物种是固定不变的。因之, 曾设想生物学上的分类描述, 在过去、现在甚至将来都是一样的。后来, 当进化概念被广泛接受和古生物学研究与生物学研究统一以来, 特创论和物种不变的说法推翻了, 人们逐渐公认当前地球生存的物种是物种在长期的历史发展过程中, 通过变异遗传和自然选择所产生的结果。如果形象地说, 现代的物种, 仅仅是长期生长着的一株大树的顶枝。而如果我们在这一株大树枝条上的任何水平上横切一刀, 我们就会看到相当于这一水平的物种分类。在十八、十九、尤其二十世纪以来, 在分种的概念上尽管多式多样, 但概括起来, 不外是分类学种和生物学种之分。前者是以形态指标为主, 后者是以生态隔离为中心。这是两个不同的概念。有的科学家在对待这个问题上提出三种处理措施: (一) 同时保持两个概念; (二) 降低生殖隔离的重要性; (三) 严格依生物学种的标准分种。虽然, 这位学者本人没有明确表示采用哪种方法, 可是他强调了如果用生物学种, 那将是对大多数分类学家所公认的种的一次大改组, 其后果是在分类上造成混乱而不是排除混乱。现在生物学家认为种具有动态的性质, 显然是一个切实可行的种的概念。由于种是具有很多解剖、生理、行为特性的动态群体, 在不少情况下, 常以生理和行为区别种, 而解剖学上的性质无能为力。这种识别种的方法, 又称多维性物种概念。因为没有任何一个准则可以作为鉴别物种的根据。据此, 分类学家企图采用生物各个方面, 包括形态学、生理学、行为学、繁殖类型等各个方面, 来统一考虑两个生物类群究竟是代表一个种或者两个不同的种。

(4) 属的概念和分属问题 属是一个分类阶层, 它包括一到多个近似的种。几个或多个相似的属再合为一科。属究竟是一个客观存在的阶层, 还是人为划分的单元, 还有不同看法。有的学者把生物分类阶层的各种单元分为(一)基本单元如种; (二)主要单元, 如属、科、目、纲、门、界; (三)次生单元, 如亚

种、亚属、族、亚科、总科、亚目、总目、亚纲、亚门等等，并明确指出种是客观存在的。而主要和次生单元，并不代表客观存在，只是单纯的分类单元。

林奈讲过：不是特征造成属，而是属显示特征。这说明分类不仅在于类似，还有更深刻的内在关系。然而林奈所主张的种和属的真实性是受制于特创论的影响的。所以，与进化论的观点显然不同。有人曾以广泛征求意见方式研究了对属的概念的看法，各方面的答案明确了属是更自然的单元。属的起源与种的起源完全相同，因之，属的差异应是种差异的综合。由于丢失了更多的中间类型，属比种反映了更大的间断性。此外，属与种的差别在于有些重点的改变，更加不易在实验上研究。但属是一群有共同祖先联合起来的种，而这些种在生物学上具有相近的潜在性能，并在生殖器官结构及某些其它结构上有很大的相似性。至于划分属的特征根据还有待于资料累积和进一步开展工作。

3. 现代分类学的动向

现代分类学同林奈时代显然不同，其中原因之一是由于新设备、新技术、新概念的发展，尤其是计算机大大地加速了分类学数据的处理和通过学科渗透建立了几个新的准则：

(1) 生物化学准则 生物化学区别，例如某些蛋白质类型的不同是区别种的一个重要方法。如血液中血红蛋白在不同种生物中的组成是不同的，这可以通过电泳技术及电泳图谱来进行区别和比较。由于这个技术可以进行定量分析，于是两个样血间确切差别能以明显地表达出来。这种生物化学的研究方法特别适用于对微生物的分类。例如细菌，虽然两种细菌在解剖学方面显示完全相同，如果在生物化学上的区别是大的或大到足够的程度，就可以认为它们是两个不同的分类单位。

(2) DNA 的相似性 DNA 是决定生物特性的遗传物质。如果两个生物间的关系比较接近，则它们两者 DNA 的相似程度

就比较接近。取一种生物的 DNA 分子埋入于具渗透性的琼脂中，再将另一种生物的用同位素标记的 DNA 片段也渗入于琼脂中，如果这两个类型的 DNA 相似程度愈高，则标记的与未标记的 DNA 片段的结合程度愈高，而剩余的少量标记 DNA 片段则将通过琼脂被收集起来。反之，如果这两种生物并非彼此密切相关，则琼脂中未标记的 DNA 只能与极少量的标记 DNA 结合，而大量的标记 DNA 将透过琼脂而被收集起来，

DNA 的比较研究证实，前面提出的解剖学上和生理学上的相似性。如大肠杆菌 DNA 能从其它细菌获得标记的 DNA，但几乎完全不能从脊椎动物获得。大白鼠 DNA 从小鼠中获得约 75% 标记 DNA，但在小鼠及仓鼠间 DNA 的结合只有 6%。人的 DNA 与小鼠 DNA 结合程度有 25%，而前者与鲑兽的 DNA 结合仅有 5%。

(3) 免疫学准则 免疫学技术久已广泛运用于分类。作为一种抗感染反应，一个生物对引入外来蛋白质呈拒绝性反应。如果这个生物自身的蛋白质与外来的蛋白质不相似的程度愈高，则反应愈大。以器官移植来讲，如果血缘关系愈密切，则成功的机会愈高。所以，一般用孪生兄弟姐妹作给体。免疫学反应有明显分类学意义，举例来说，虽然人及大白鼠血蛋白（白蛋白）有较高度的免疫学反应，而人与猴子的血蛋白发生的反应则较小，在人与类人猿间就更小。的确，在人与黑猩猩的血蛋白间所显示的反应则更小。所以，有人认为对这些动物有必要重新分类，把它们放入人群而不是类人猿群。

研究血蛋白最好的方法是用相同生物的血液中的红蛋白。结果指出人同黑猩猩的血红蛋白完全相同。而人同 gorilla 的血红蛋白差别只有两个氨基酸，而人同猴子的差别是十二个氨基酸。据此，有些科学家根据现有知识提出人和类人猿从猴子歧化出来的时间约在 500 万年以前。当然，绝不是全部都同意这个看法，但这种研究（共根据早在固定的一段时间内，突变速率是稳定的）

是有明显的分类意义的，因为它是确定生物间相互关系程度的一种基本方法。

(4) 行为准则 在现代生物学分类上，特别是动物分类学上，行为类型的区别已逐渐成为现代分类的一个准则。例如三刺及九刺刺鱼的配偶行为是区别种的特性。从以人工受精使它们能以孵出健壮的杂交子代说明，不同配偶行为并不影响卵的受精，只是因为三刺雄刺鱼具有一种游泳式舞姿，只能引诱三刺雌刺鱼，而九刺雄刺鱼的舞姿则稍有不同于三刺刺鱼的舞姿，它仅能吸引九刺雌刺鱼。非常值得注意的是这两类雄刺鱼的舞姿在开始时是非常相同的。因之开始时三刺雄刺鱼虽也能诱引九刺雌刺鱼，但直到它的舞姿动作偏离于雌鱼的要求的型式时，雌鱼便不再对它感兴趣。从而阻止了在自然界的杂交。另一个行为型式是以分析蟋蟀声音的记录为依据的。雄蟋蟀以声音引诱雌者，而雌蟋蟀则以相应的类似声音作回答，在种间彼此发音差异大便不能发生配偶。

4. 生物的分界

当前了解最古老可靠的化石是在南美洲南部发现的三十二亿年到三十四亿年以前的细菌化石，从三十几亿年前的细菌到今天形形色色的生物界，经历了漫长的地质历史。而我们的研究当然只可能从有文字记录开始。我国自有文字以来便可见到有对动物和植物的划分，如甲骨文中的稻麦、黍稷、马牛羊猪就是例证。在古希腊，亚里斯多德提出把生物世界分为动物和植物两界，把鸟兽虫鱼归为动物，乔木灌木、杂草等列为植物，这没有问题，但对于那些象面包霉和爬在海滩石头上或生于潮水涨落滩中的一些生物则难以区别为动物或植物，它们甚至于看来既象动物又象植物。又有似动物又有似植物的，有些在显微镜下才能见到的单细胞生物同样也是很难以区分为动物或植物的。

德国生物学者海克尔在一个世纪以前提出创立了生物的第三

界——原生生物界，其中包括所有介于动植物间的中间类型的单细胞生物。有些原生生物非常象植物并与其它植物密切有关，另一些原生生物类似动物，而它们的特性，则介于动植物之间。还有一些同动、植物都有所不同，甚至不同生物学家把它放在不同的界中，有的分类学者只把单细胞生物放在原生生物界，而另一些学者认为真菌、多细胞藻类以及细菌和蓝藻等也应包括在内。

由于电镜技术的发展，进一步研究了细胞的精细构造，于是迅速地认清细菌、蓝藻与其它生物大为不同，终于确定它们属于原核生物，而其它的一切生物均属真核生物。虽然在传统上都把细菌与蓝藻划归植物界，而这种分类方法当前已经不再为大家所接受，而是把它们从植物界分出，重新建立一个原核生物界。最近几经研究逐渐公认不应把真菌列入植物界，因为它同真正的绿色植物的基本特性在很多方面都不相同。第一，真菌没有叶绿素，不能进行光合作用，的确，它是异养生物，在营养上它更象动物而不象植物；第二，它的细胞壁在化学组分上与绝大多数植物的细胞壁（一般都是纤维素）显然不同；第三，它不象多细胞的动植物那样，真菌细胞间的分隔是不完全的，这样在细胞内它的细胞质显然是连续的。简言之，真菌显系代表一个不同的进化产物而与动物和植物相互协调地发展着，因之当前逐渐公认它属于另外一界即真菌界。这样就把上边所提出的生物分为五界，即原核生物界、原生生物界、真菌界、动物界及植物界。参考三十几亿年的化石记录及当前地球上的生物进化大方向，也揭示细胞生物是从原核到真核、从简单到复杂、从低级到高级的各个阶段。至于进化格式则各有不同：有的是趋异，即源于同一祖先但由于环境条件而发生了分化；有的是趋同，即亲缘比较疏远的生物因适应了相近的环境条件，使得在体形上彼此相似；更有的是并行，即亲缘关系密切的生物或从同一祖先分化不久的后代，在相近的环境条件下，各有独立形成彼此类似的特征。此外，还有多向辐射而规模特大的分化等。如果从生命起源讲，还应有一个从化学

进化到生命起源的象病毒那样的非细胞或前细胞形态阶段。由于病毒的起源是原始类型还是次生类型，即是进化类型还是退化类型尚无定论，显然，病毒是生物这一问题虽已逐渐得到解决，但它在进化、分类上的地位则不明。加之，从非细胞形态到细胞形态之间，也无中间类型可考。因为当前地球上的细菌、蓝藻都是原核单细胞，在三十二亿年到三十四亿年的最古老地层中所发现的可靠古老化石，也只有细菌、蓝藻，这就有充分理由推断最早发现的那些细菌化石，也是原核生物。在地史上，从原核生物到真核生物，是更高一级的漫长发展。低级真核生物中也有大量的单细胞生物存在，可是其中的原始生物，有原生动、原生真菌、粘菌、眼虫藻等，而它们的发展结局，则形成单细胞的、松散细胞联合的和原始多细胞的锥形初级真核生物。从原始生物或低级真核生物进化到有复杂组织、器官的象动物、植物等高级真核生物，特别是在原生生物界本身，还有很多问题有待研究。从而有人认为把生物分为四界——原核生物、植物、真菌、动物。而把原生生物界分别划归于植物界、真菌界和动物界，或许更接近客观实际。的确，从植物光合自养型、动物的掠夺摄取异养型、真菌的分解吸收异养型，显系可以说明这三界在进化发展中的在营养方面相互联系的整体性和系统性，又可说明生物在地球上相互协调对物质循环和能量转换的宇宙作用。

三、生物间相互关系

在自然界，任何一个生物都要受到其它生物的影响，而同时又会直接或间接受到人的影响，除非那里是人烟绝迹。在达尔文时代，一个英国博物学者戏剧性地讲过英国的强大有赖于她们的老女仆。他的道理是这样的：英国的强大有赖于她的海军，而海军的强大则有赖于海军战士的强健体格。美味可口的英国牛排全由含蛋白丰富的三叶草饲养的牛提供的。而三叶草的丰产又与熊蜂

的传粉密切有关，熊蜂的巢时常被野鼠所破坏，野鼠则又常受猫的控制，当然猫是老女仆养的。这个论证虽然是畅想性的，可是它说明生物相互关系中不仅有人的影响，直接的影响如猫多等于鼠少，而且又间接的连续性的影响着生物的群落。

虽然，生物间的关系错综复杂，可是从它们对于生存的基本要求都不外①攫取食物取得能量；②找出居住的空间；③繁殖后代；④加强或削弱他们间的相互关系。生物解决这些问题的途径是形成多种多样的类型。每个类型各有其适应生存的专一的物理、化学环境，如风、光、温、湿、重力等的相互关系。研究生物间和生物与环境间相互关系的学科叫生态学。在生物间，一个生物可能与其它一个生物提供养料和居住的空间，也可能产生有毒物质而危害后者，或者两者竞争食、住条件。有关生态学的特别是生物与环境的研究见第十一讲。这里仅从营养方面讲讲生物间的相互关系。

1. 营养类型

生物能自身合成所需的食物的叫自养生物。自养生物只需要二氧化碳、无机盐及能源。绿色植物及紫色细菌都是光合自养生物或光合自养型，也称无机营养型。它们所需的能来自太阳光的生物合成过程。少数化能自养细菌通过氧化某些无机物质如氨或硫化氢取得能量，这些细菌是有专一的酶系来催化这些物质的氧化作用，并把氧化作用和产生高能磷酸盐偶联起来，例如亚硝酸细菌把氨氧化为亚硝酸，硝酸盐细菌把亚硝酸氧化成硝酸，细菌氧化亚铁为高铁等等，硫酸细菌把硫化氢氧化为硫酸，从这些氧化过程所释放的能量则用作合成生长发育的各种必须的有机物。硝酸及亚硝酸细菌对于循环利用氮也同样重要，它们一起把氨转化为硝酸盐，从而能迅速被植物所利用。紫色细菌的色素可利用光能把二氧化碳固定合成碳水化合物。然而在这个反应中并不产生氧而用硫化氢、氢或有机化合物如琥珀酸作为氢源代替水分子

进行光合作用。

异氧生物与自养型不同，不能从无机物质合成它的食物故也称有机营养型。异养生物必须直接或间接从自养生物或腐烂的有机物质取得食物。所有动物、真菌绝大部分细菌都属之。

异养生物有种种营养方法，当所需食物是固体，象大多数高等动物取食那样，经过吃食、消化、吸收，取得营养的称全食性营养。全食性生物必须随时侦察、捕捉吃食其它生物。因之要有各种感觉器官、神经、肌肉结构，探索、捕捉食物以供消化吸收。食虫植物如捕蝇草、猪笼草等以捕捉消化昆虫及其它小生物来补充光合作用，从而使植物获得氨基酸及其它必需的氮化物。概括起来，异养生物可分为捕食性、腐生性和共生性三类。在①捕食性生物中又有草食生物，它的食物是从绿色植物细胞获得光合作用合成的高能化合物；肉食性生物，即以动物为食物的生物；杂食性生物，即既吃动物又吃植物的生物。总起来说，所有异养生物都是依靠自养生物通过光合作用合成的高能化合物，来合成它们所必需的物质和能。②腐生生物有酵母、霉菌及绝大多数细菌等。它们既不能以自养方式合成所需要的有机养料，又不能以全食性形式消化吸收，而是直接通过细胞膜吸取需要的有机物的，这种异养方式叫腐生物。酵母是腐生物的一个较好的代表，它要求无机盐、氧气及某些糖，并从后者取得能量，形成其生长发育必需的其它有机物，如蛋白质、脂肪、核酸、维生素等。当氧气充足时，酵母能把葡萄糖通过三羧酸循环全部氧化为二氧化碳及水。无氧或氧气不足时，酵母能以发酵（无氧呼吸）的方式使葡萄糖产生酒精及二氧化碳，同时产生能量，与葡萄糖完全氧化相比，这只能产生前者能量的二十分之一，所以在无氧条件下，酵母生长得特别慢。红色面包霉是另一类腐生物。③共生性生物，任何生物的全部或局部生活于其它生物的体外或体内的称共生生物。这里所指的共生性是广义的，凡两种生物生在一起都叫共生，而不涉及其它关系。

2. 共生性

上面所提的共生性，实质上所指的是一种或一种以上的生物生活于另一种生物的体内或体外，如果从共生关系来看，则可概括为有害和有利两者，前者叫寄生或致病，后者称互利共生，七十年代更强调胞内共生的进化观点。

寄生 在共生关系中，如果生于另一种生物体内、外的生物对前者有害或致病，则前者称为寄主，后者叫作寄生物或病原菌。一般的讲，任何一种生物都可作为寄主，而寄生物或病原物也不限于真菌、细菌、病毒等微生物，另外还有寄生虫或寄生种子植物等。根据寄生物的寄生性质，又可把寄生物分为不能在培养基上培养而只能在活的寄主上寄生的专性活物寄生物和既能培养又能寄生的兼性寄生物。

寄生物或病原物能在动植物和人体中引起多式多样病害来危害人类及动物的健康或危害植物的生长，所以分别设立有关学科进行研究。

互利共生 当生于另一生物体内的生物，在一定条件下的相互关系上，共生体（也称寄生物）与寄主双方互利者称互利共生，如豆科植物及其根瘤细菌。豆科植物根瘤细菌是土壤微生物，在它与豆科植物相互作用下形成根瘤。就在这个根瘤中，细菌进行固氮作用。当豆科植物未感染前，细菌群体大量集中于它的根际周围感染根毛，有关感染机制则有赖于细菌及豆科植物的识别作用，而识别的物质基础很可能是拟抗体。细菌侵入后，激起寄主根部细胞分裂形成根瘤，在它们两者的相互作用下，细菌的形态改变，形成类细菌体。整个共生阶段，细菌被包围在寄主质膜所形成的侵入线中，细胞在寄主内合成固氮酶，豆血红蛋白则系共生作用产物，具体的讲，植物产生球蛋白，而血红素则由细菌所合成。就这样细菌开始固氮，在植物细胞内，细菌有赖于植物提供能量，而类细菌体只能固氮而不能利用所固定的氮，

所以豆科植物供给根瘤细菌碳水化合物，根瘤细菌供给植物氮素养料，从而形成互利共生关系。与互利共生关系类似的又见于多种植物和它的产生菌根的真菌中，不过后者主要不是固氮而是为寄主提供磷等。

共生与物种起源 英国皇家学会于一九七八年以细胞作为一类生活场所，从共生讨论到线粒体及叶绿体等细胞器的起源问题。会上提出拟球菌及红色假单孢杆菌有许多生化特征非常象线粒体；蓝藻的许多特征很象叶绿体，从而提出原生真核生物与细菌及蓝藻的展转共生过渡型，和后两者分别形成线粒体和叶绿体学说。具体的讲，象多核变形虫不具线粒体而有内生共生细菌和以分散蓝色素小体代替叶绿体的蓝藻等。蓝藻显系红藻叶绿体的前身，虽然某种附生于动物共生体如 *Prochloron* 可能似叶绿体的祖先，其它藻类的叶绿体可能是源于真核生物。因此，细胞器源于内生共生前身的进化学说，应包括它同寄主在生化上、结构上、数字上的统一。此外，在冠瘿农杆菌与双子叶植物的相互作用中，前者把它的染色体外 DNA 质粒从原核生物转移于真核生物，并生动有力的指出在自然界经过原核生物与真核生物遗传信息的交换对推动生物进化肯定有关。实则达尔文早就强调生物间的相互关系，是一切关系中最重要，同时生物的进化主要在不同生物的集体中。确属至理明言。

3. 产地(住处)小生境及生态系统

产地、小生境、生态系统是生物相互关系中几个重要概念。产地是一个生物在群落中居住的场所。这个场所要大可以大到象沙漠、湖沼、海洋，要小则小到象睡莲叶的表面或白蚁的肠道，故有人称之为“通信处”。所以产地是一个生物的家。小生境是指一种生物在群落中所充当的角色，如它吃什么生物，什么生物吃它，对变温时它的耐性的上、下限如何？它在这个环境中需要什么矿质养料？它又把什么矿质养料归还环境？如能一一回答了这

些问题，当可体会小生境的确切意义。正象一个生物在群落中住处或产地称之为“通信处”一样，对小生境来讲，则反映着生物的职业。它是保持生物正常生长繁殖的一切物理、化学和生物条件。如用 x_1 , x_2 , x_3 分别作为三维空间的三个座标，且它们各自代表被研究生物所处环境的三个变量。如 x_1 作为三维空间的 x 轴，代表温度的变化范围。 x_2 作为三维空间的 z 轴，代表湿度变化范围。以 x_3 作为三维空间的 y 轴，表示光照时间的变化范围。并将它们分别标记在图中，则这三个变量的变化范围就在三维空间的座标中构成了一立体区间。显而易见，在这个立体区间内的各点，则相当于这三个变数对该种生物在生存范围内不同程度的适度。如继续增加更多的变数作图，便可以得到代表这个种的小生境的多维超体积。在一个小生境内，不可能有两个种同时持续长期生存下去，因为占据同一小生境，就意味着从生存的各个水平上进行竞争，而这种竞争的结果，总是一种取得胜利，而另一种除非发生进化性变异，否则就可能逐渐被消灭。

生态系统，一般指生物群落如动物、植物、微生物等和物理、化学因素如温度、湿度、阳光等一系列错综复杂因素相互作用下所构成的统一体。它既可从类型来理解，又可以从地区去阐明。前者包括森林、草原、沼泽、沙荒、农田、水库等；后者可以从地区去划分，如一个省、市、自治区、一个县、公社、生产队，一个自然村庄等也可作为一个生态系统。至于生态系统的边界，则多少带有些主观性。如一个湖泊或池塘的边界，或者指全部的水域，或指着水的分界线。如果研究目的是湖泊、池塘或有关岸上植被的营养动态，则整个水域及其周围岸上的陆生群落，必须包括在内。如研究只限于某种水生动物同某几种植物的关系，这个生态系统边界，则可限于这类水生动物同它有关植物的生活水域。严格的讲，生态系统可以认定为特殊输入及输出系统，而界限则取决于能流及物流。

生物群落根据它们获得能量的类别，可以分为生产者、消费

者和分解者（还原者），以及贮存和矿化过程。生产者主要是绿色植物及一些光合细菌，它能以通过光合作用把太阳能转换为化学能，把环境中的无机物转化为有机物。它是世界上各种生物赖以生存的能量来源。消费者是异养生物，其中有一级消费者的草食动物和二级消费者的肉食动物和三级消费者（或称其为以二级肉食动物为食的肉食动物）等。这些不同食性的相互作用的生物形成食物链，几个食物链彼此联系起来形成食物网。物质在食物网中的流动是循环性的。分解者（还原者），主要指真菌、绝大多数细菌及某些原生动物等，它们能把动、植物等残体或排泄物分解为无机物归还于环境，从而提供生产者的再利用。贮存过程是指二氧化碳经光合作用转入木材及粮食等。矿化过程是指这些贮存的二氧化碳经地质年代变迁，在特定条件下转变为煤炭、石油的过程。随后，当人们吃了粮食，燃烧了化石燃料，又将它们贮存的二氧化碳释放出来参加物质循环。

4. 能流和物质循环

能量并不发生循环，而是从生产者、消费者到分解者的单向流动。由于在物质的循环过程中必须连续不断的把能量加入食物网中，在某些不能将太阳光直接输入群落的情况下，能量来源于绿色植物残迹，在这些“适暗”群落中生产者大为减少或完全不能存在。

在食物链中，从生产者到消费者都要经过一系列的能流转换，热力学第一定律指出：能量既不能创造，也不能消失，只能从一种状态转换为另一种状态；第二定律指出：当能量从一种状态转换为另一种状态时则随时间的增加熵值增加，^①有用的能量减少。因为在能流转换过程中常常产生部分热量散发于空气中而消耗能量。从捕食者到被捕食者，都要丢失一些有用的能量，如牛吃草，大量饲料不能被消化提供营养而以粪便形式排出。此外，牛要运动繁殖下代等都要求其它需能运动，这就意味着饲料中碳

水化合物内的能量必需用于这些作用，只有少量的能才变为动物的构成部分，再为另一级消费者（如人类）所利用。这就说明为什么能量在食物链中利用率象个金字塔的原因。从上面讨论的营养动态可归纳为下列三个重要原则：第一，要达到完全自给，任何食物链都必须始于光合作用而终于还原作用。

光合作用生物→草食类生物→肉食类生物→还原生物。据此，要保持着食物链的正常进行，就要随时提供能量；第二，食物链愈短，则效率愈高，反之，食物链越长，消耗的能量愈大；第三，任一群落不论大小都取决于食物链的阶层，如展转进入四级消费者的且可以利用的能量已达到很小的限度。四级消费者获得的能量明显小于三级消费者，而三级消费者则小于二级消费者。

在过去二十到三十亿年的地质史中，所有在地球上的生物的总重量当远远大于当前这个星球上的碳和氮原子。根据物质守恒定律，确信物质既不能创造也不能消灭，由于地球物质基本上不能来自其它星球也没有把大量物质丢于其它星球，所以碳、氮等元素对于形成新一代生物必定是代代循环使用。利用环境中的碳、氮、氧、氢等元素一度在生物体内作为细胞组成部分，经过迂迴曲折终于再归还于环境，以被继续使用。在这里绿色植物、动物、真菌以及细菌在元素循环使用中都是必不可少的。

当生物吸收了这些物质于体内后，有的可能从一个生态系统转入另一个生态系统。动物通过排泄废物继续把各种物质归还于大自然环境中，动、植物死去以后，分解者（还原者）如微生物（如真菌、细菌等）便即刻进行分解作用，把尸体中复杂的蛋白质、脂肪及核酸分解释放于环境中，同时分解者也获自身所需养料，这样分解性生物在生态系统中占有一个非常重要的位置，否则物质便不能继续循环使用。

拿一个典型淡水湖能量转换和物质循环来讲。阳光辐射，推动了这个系统的进行。生产者和水生生物及浮游藻类，利用能

量，小生物以藻为食物，大型生物又转而食用小生物，如果这些大型生物没有天敌，它终究老死而被微生物所腐蚀，分解了它的有机大分子，并吸收它所需要的物质，余下的被归还于水中，随后植物在它们正常的代谢过程中，从水中吸取这些物质，除生产出碳水化合物外，植物在光合过程中还生产一些动物自身不能生产的复杂化合物。这样消费者不但从生产者获得能源，并且还取得它们自身生长发育所需要的必要物质，有的还产生有毒物质，抑制其竞争者的生长或拒绝消费者的食用。这种错综复杂的化学相互作用，一旦碰上人工合成的化合物，生态系统即被破坏。

5. 种间竞争和种内竞争

生物的种间竞争首先是竞争食物、空间及其它生存的必需条件。两种生物如同时竞争同一食物、同一空间或避免它种生物捕捉致病，除非一种生物被消灭，就必须被迫改变生态小生境，借以转换其它空间或利用其它食物。互利共生则不同，倘两种生物一种获得利益而另一种并未被害，这是海洋生物中的一个普遍现象。如两种生物共处而达到不易分离的程度，称之为原始共济。如两种共生生物一旦由共生变为分离便不能独立生存下去则叫互惠共生，如由菌藻组成的地衣及白蚁肠道的鞭毛虫便是如此。反之，倘两种生物共处而一种对另一种明显有害的则称拮抗作用。拮抗作用的研究和抗菌素生产，在医药上，特别是在控制传染性疾病上起了里程碑的作用。

如果我们设想寄生物-寄主，捕食者-被捕食者的种间关系，对后者总是受害的，但这只限于两者相处的初期，随后，经过自然选择，便要迅速改观，否则终将同归于尽。如寄生于变形虫的细菌，对前者明显有害，但经过一千代后，则前者离开后者大有不能继续生活下去之势。

至于种内关系，除群体过度密集在生态学上有害外，不论在野外和实验室，都显示在生存上群体优于个体，一个昆虫在干旱

情况下远较它的群体易于死亡，对于抗药性反应也无例外。进一步发展则反映于蜂群，蚁群终于发展到人这个社会生物。

在结束这一讲时，还要重点指出，对形形色色千千万万生物的去龙去脉，分类方法，相互关系的研究都仅仅是个开端。对于它们的形态分类以及它们的各种生命活动还要在以后的各讲中分别讨论。使大家进一步对生物世界有一个新的、完整的认识。

复习思考题

1. 从空间和时间上怎样理解生物界的形形色色千千万万。
2. 生物分界概念的理论根据何在？分析分为两、三、四、五界的优缺点和你同意分为几界及理论根据。并列容易分界的生物和不易分界的生物。
3. 怎样体会和举例阐明生物在能量转换和物质循环中的作用。

第二讲 细 胞

李 荫 蓁

一、绪 论

生物的种类虽然千千万万，变化多端，但它们的基本构造却都是一样的，它们都是由细胞构成的。生命的各种活动，如生长、发育、繁殖、对外界刺激的反应以及物质代谢和能的传递等都是在细胞这个生命的单位中实现的。

早期人们对于自然界的观察只限于肉眼可见的宏观领域。细胞是微观体积的，肉眼是看不见的。“工欲善其事，必先利其器”，约在16世纪末17世纪初，有了显微镜，人们才有了探索微观世界的手段。

十七世纪中叶英国人胡克 (R. Hooke) 用他自制的显微镜观察软木薄片，发现其中布满蜂巢状的空洞 (图 2.1)。他把这些小空洞命名为“cell”。这字的原意是小室，现在译为细胞。虽然后来证明胡克所发现的“细胞”，只是软木组织中的死细胞的空腔，空腔的周围是细胞壁；但他的这一发现使人们对生物的观察从宏观领域跨入了一个新的微观领域，从而扩展了人类的认识。

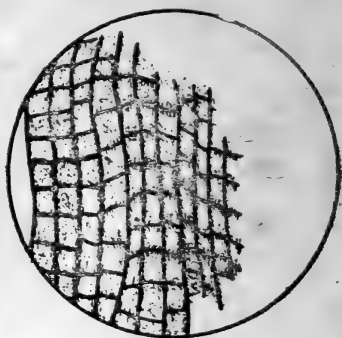


图2.1 胡克所见的软木切片

十九世纪，德国人施来登 (M.J.Schleiden) 和施旺 (T.Schwann) 分别研究了植物细胞和动物细胞，并指出一切生物的基本构造和机能单位都是细胞。这就是有名的细胞学说。这一学说对生物学的发展起了很大的作用。一个细菌是一个细胞。一个大象是由许多细胞组成。人体也不例外，也是由许多不同形态，不同功能的细胞所组成。细胞把生物界的所有物种普遍地联系起来，这就说明生物彼此之间是存在着亲缘关系的。这是对生物进化论的一个巨大的支持。恩格斯对细胞学说的评价很高，把它列为十九世纪自然科学的三大发现之一。

此后，细胞学的发展是十分迅速的，特别是自二十世纪五十年代以来，科学技术的发展推动了细胞学的研究。细胞的体外培养、细胞器的分离、细胞物质的定性和定量、同位素标记，以及电子显微镜技术等已在细胞学的研究中普遍地使用起来。各学科如生物化学，遗传学和细胞学等的互相渗透也使细胞学的研究水平得到了迅速的提高，成了一个在细胞层次上研究生命过程的新学科，即细胞生物学了。

二、细胞的一般形态

1. 细胞的大小

一般说来，细胞都是微观体积的，都是需要用显微镜才能看见的。因此，米、厘米、毫米等单位对于测量细胞都不合用，必须用更小的单位来测量。通常所用的单位有 μm , nm , \AA 三种。

$$1 \mu\text{m} (\text{微米}) = 1/1,000,000\text{m} = 1/10,000\text{cm}.$$

$$1 \text{nm} (\text{毫微米}) = 1/1,000,000,000\text{m} = 1/10,000,000\text{cm}.$$

$$1 \text{\AA} (\text{埃}) = 1/10,000,000,000\text{m} = 1/100,000,000\text{cm}.$$

或

$$10^{10} \text{\AA} = 10^9 \text{nm} = 10^6 \mu\text{m} = 10^3 \text{mm} = 10^2 \text{cm} = 1\text{m}.$$

人的卵细胞直径约为 $1/10\text{mm}$ ，肉眼勉强可见。植物细胞一般

只有人卵直径的一半。动物细胞更要小些，直径一般只有 $1/100\text{mm}$ 或 $10\mu\text{m}$ 。鸟类的卵细胞最大，鸡蛋的整个蛋黄就是一个卵细胞，而鸵鸟蛋则是鸟蛋中最大的一种，直径可达 75mm 。反之，枝原体是最小的细胞，直径只有 1000\AA 。

人体的各种细胞在大小上也有很大的差别。小的如白血球直径不过 $3-4\mu\text{m}$ ，而有些神经细胞，由于有伸长的纤维，细胞全长可达3尺以上。

细胞的大小与它的机能是相适应的。神经细胞的主体并不大，直径一般不过 0.1mm ，但从主体伸出纤维可达几尺以上，这和神经细胞的传导功能是相适应的。鸟卵之所以大，是因为细胞中贮有大量营养物的原故。精子都是很小而轻便的，适于游泳找寻卵子。

细胞的大小和生物身体的大小没有相关性。同种的大树和小树，在细胞大小上并无差别。鲸是最大的动物，但它的细胞也并不大。生物体积的加大，不是由于细胞体积的加大，而是由于细胞的数目的增多。

2. 细胞数目

单细胞生物全身只是一个细胞。多细胞生物的细胞数目，一般说来，是和生物的大小成比例的。在绝大多数的生物，细胞没有一定的数目，但我们可以根据细胞的体积和生物的体积或生物某一器官的体积来约略估计构成生物体或生物体某一器官的细胞数目。按照这样的办法来估计，新生的婴儿约有 2×10^{12} 个细胞。

3. 细胞的形状

细胞——由于它们所处的环境条件以及它们本身的结构与生理功能的不同，它们的形态也是多种多样的，如圆形、椭圆形、柱状及星状等等（图2.2）。

试在显微镜下观察鱼鳞上的黑色素细胞。这是一种能伸缩的

细胞，伸张时成星状，收缩时又变成一个圆团。多种动物的皮肤中都有色素细胞。细胞收缩时，动物颜色变淡，细胞伸张时，动物颜色变深。这是动物适应环境的表现，而星状细胞正适合于这种伸缩的特性。

肌肉细胞是长形的，细胞中充满平行排列的长纤维（肌原纤维 myofibrils），能伸长或缩短。这和肌肉细胞以及由肌肉细胞组成的肌肉组织的运动机能是相适应的。

神经细胞除细胞主体外，还延伸成或长或短的神神经纤维，适于传导冲动。

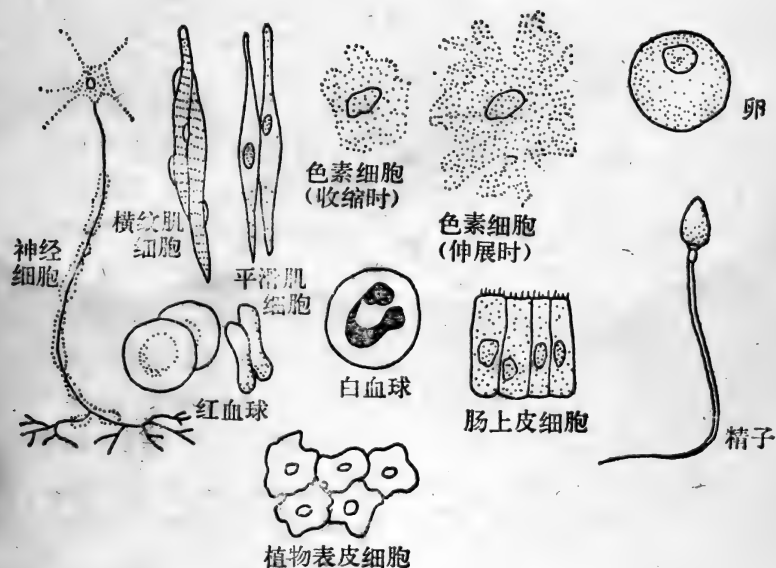


图2.2 各种形状的细胞

人的红血球象一个圆盘，由于它是圆的，它在最细的微血管里可以畅通无阻。又因为它是扁平的，它和外界接触的面积相对地大，有利于和外界交换气体。白血球是圆球形的，它的原生质能向外流动，形成伪足，伪足的伸出不但能使血球移位（运动），还

可把侵入血液中的细菌裹入细胞之内并把它们消化。

皮肤表面的细胞是鳞片状、角质化的死细胞。它们把表皮下面的活细胞和多变的外界环境隔绝开来，所以它们具有保护的功能。

盖在气管表面的细胞（上皮细胞）有的能分泌粘液，有的密生纤毛，纤毛能够有顺序地摆动。气管是空气通行的径路。空气污浊，灰尘过多时，人们吐痰也多，这是因为吸入的灰尘刺激细胞，使细胞分泌增多，分泌的粘液将吸入的灰尘裹住，经纤毛的摆动，将痰推到喉部咯出。

成年动物的卵细胞，一般是圆形或卵圆形的，适于在生殖道中运送。而精子一般都有鞭毛状的尾，能在液体介质中游动以接近卵细胞。

蛙卵是圆形的。但受精卵一再分裂而产生的小细胞（分裂球），由于彼此挤压，就不再是圆球形，而是不规则的多角形了。

陆生植物的体表也有保护性的装置。例如树干的表面有很多层木栓化的死细胞（胡克所发现的，就是这种死细胞）。将树叶切成薄片（图2.3），在显微镜下观察，可看到叶的上下面都盖有薄层表皮细胞，表皮细胞的表面还覆盖着一层角质层，这样就可防止水份的过度蒸发。但是，表皮层不是使内外完全隔绝的毫无空隙的一层细胞。在表皮层之间有“气孔”，气孔是沟通叶内和叶外的门径，气孔是由两个“保卫细胞”形成的。这两个保卫细胞好象是气孔的两扇大门。保卫细胞的细胞壁在紧邻气孔的一面比远离气孔的一面要厚。当气孔细胞含水多而膨胀时（常是在日光照晒时），细胞壁薄的一面向外鼓出，厚的一面因而也被拉向外侧，其结果是气孔张开。夜间，保卫细胞含水量减少，细胞萎蔫，气孔关闭。所以保卫细胞的变化决定了气孔的开关，而气孔开关的时间正符合光合作用的需要。

一般来说，不同动、植物体内相同器官或组织的细胞形状比较类似。例如，不同的哺乳动物的神经细胞，不同植物的叶片表

皮细胞等都比较相似。

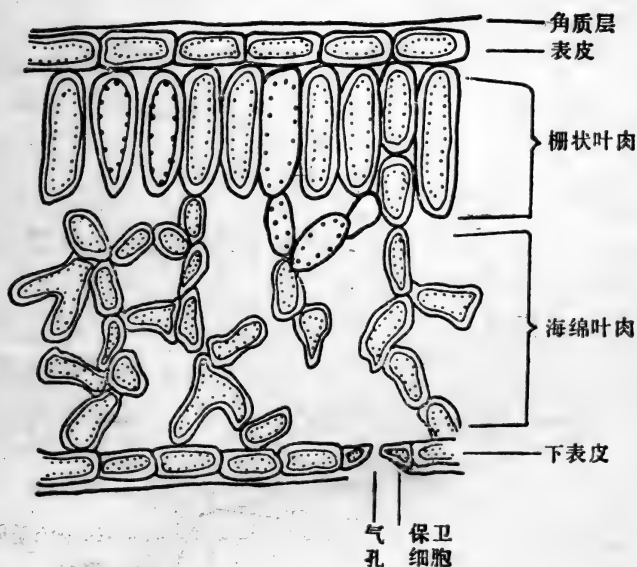


图2.3 植物叶横切面

三、细胞的结构与功能

生物，根据它们的细胞结构，可分为原核生物和真核生物两大类群。真核生物的细胞名为真核细胞。

真核细胞的形态是多种多样的，但无论植物细胞还是动物细胞，都包含有细胞膜，细胞质和细胞核三部分（图2.4）现分别介绍以下：

1. 细胞膜（质膜）（cell membrane）

各种细胞表面都有一层细胞膜（又称质膜），由于它很薄，在光学显微镜下难以看见。当用显微操作器的玻璃针向细胞刺入

时，能看见细胞表面褶皱，同时还能感到有阻力。一旦针尖刺入细胞，进入流体的细胞质时，阻力也随之消失，这样间接证明细胞表面确是有膜存在的。

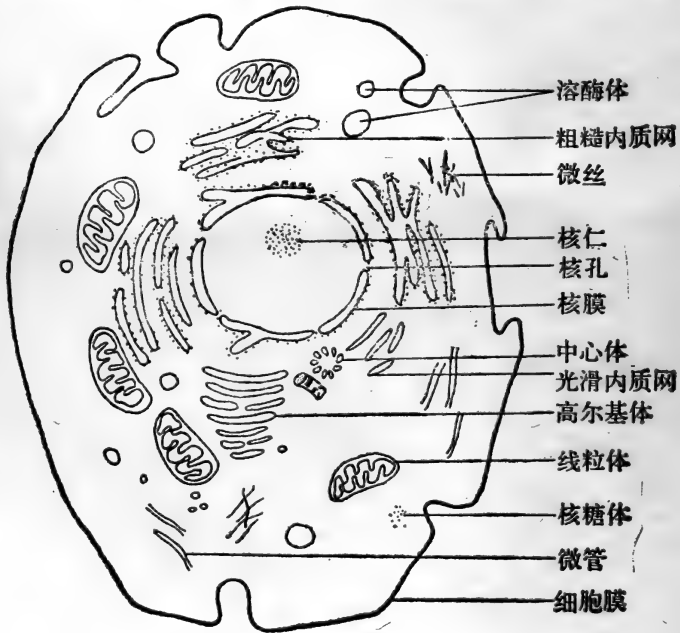
将红血球泡在水里，红血球在低渗环境中吸涨爆破，红血球里面的物质流出，留下的遗骸经洗涤后就是红血球的外膜，又称血影。

细胞膜的化学组成

细胞膜的主要成分是脂类（主要是磷脂）和蛋白质（包括酶），除此以外还有少量的胆固醇。

膜的分子结构

细胞膜的分子结构是一个十分复杂的而又很重要的问题。研



动物细胞

究者有各种不同的意见，这里介绍几个实验。

研究细胞膜常用的材料是血影。血影的生化分析表明磷脂类的含量正好在红血球表面铺成一个双分子层。磷脂分子有一个亲水的“头”和一个疏水的“尾”。这些分子在膜中排成很整齐的双分子层，亲水的一端露在外面，疏水的一端排在中间，这样就形成了细胞膜以及其它多种膜结构所特有的脂类双分子层(图2.5)。

在电子显微镜照片上的细胞膜，是一个三层的结构，在切面上表现为两条黑线夹着一个薄的透明层。将磷脂和蛋白质混合，没入水中，这样形成的铺在水面上的人工膜，如做成切面，和细胞膜的三层结构很相似。这说明细胞膜的主要成分应是磷脂和蛋白质。

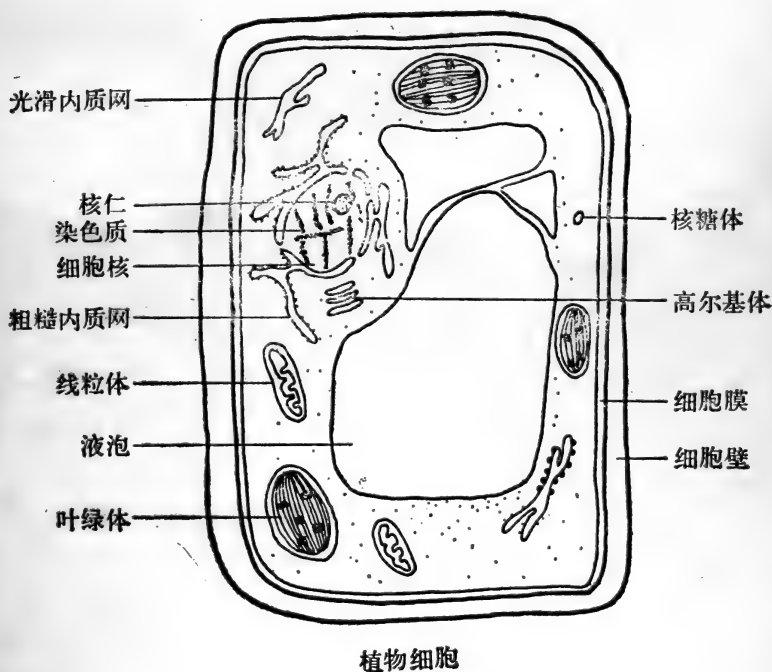


图2.4 动、植物细胞模式图

细胞膜的厚度，在大多数细胞基本上很一致，大约都是 100 \AA 左右，而这个厚度正相当于一个双分子的脂类层加上两面的两个蛋白质层，所以电镜照片上显示的中央淡色层，应是两个脂类层的疏水端，两条黑线则代表脂类分子的亲水端和蛋白质相结合的产物，从而组成“蛋白质—脂类—蛋白质”这种三夹板式结构（图2.5）。这就是所谓“单位膜”的基本形态。

蛋白质分子是怎样排列的呢？用冰冻蚀刻和冰冻撕裂的技术制成的膜，在电镜下显示膜上有许多大大小小的颗粒，这些各种大小的颗粒，可能就是埋在双分子层之间或双分子层面上的蛋白质。

用红外光谱，旋光色散等技术证明膜上的蛋白质是 α -螺旋的球形结构。

生物化学的研究证明，细胞膜中有些蛋白质有较强的亲水性，因而比另外一些蛋白质更容易与脂类分开。这些亲水的蛋白质中，有些还和糖类结合而成糖蛋白。糖类富有羟基（ $-\text{OH}$ ）是亲水的，所以糖蛋白的亲水性就进一步加强了。这两类亲水的蛋白质是位于膜的内外表面上的，糖蛋白主要在外表面上，它们的疏水部分则可以伸到膜的內面磷脂层中。膜中疏水性强的蛋白质主要

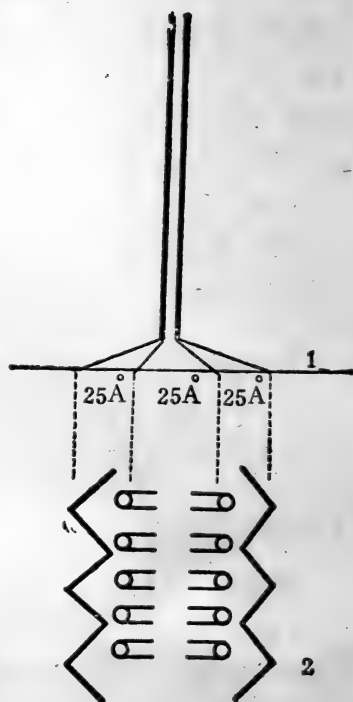


图2.5 膜的分子结构：

1. 单位膜；
2. 三夹层：蛋白质—脂类—蛋白质。

位于磷脂双分子层中，它们富有亲水氨基酸的部分伸出于脂类层之外。除此之外，还有一些蛋白质则贯穿于脂类层之间。这种形式的膜名为“流体镶嵌膜”(图2.6)。脂类双分子层象是一个茫茫大海，蛋白质则象一个个的冰山，在其中漂流。这样说很符合客

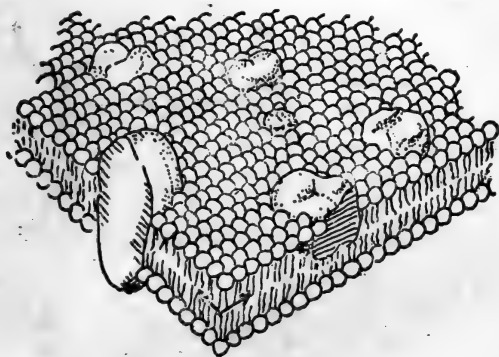


图2.6 流体镶嵌膜型

观的事实，生活细胞膜是在随时变化着的。当细胞受到损伤，细胞质外流时，膜能迅速修复。细胞彼此融合时，膜很容易互相愈合，变形虫的伪足生成时，膜能伸展或缩回。这些都说明膜是一个动态系统而不是固定不变的结构，正因为如此，膜才能完成它的运输物质的作用，物质出入细胞就要通过蛋白质分子作为“载体”而实现的。

应该指出，膜结构是原生质的普遍特性，细胞表面有膜，核表面也有膜，细胞质内也有多种膜系统。生物膜占细胞干重的70--80%左右。这些膜的结构基本上都是一样的。电镜下都是三层的形态，它们的成分也都是脂类和蛋白质，这反映了生活物质的共同特性。

细胞联系

有些组织，如骨骼、软骨、血液等，细胞与细胞之间有“间

质”相隔，因此细胞之间没有直接的形态联系。但是在另外一些组织，如上皮组织细胞紧密相邻，细胞膜分化而使细胞互相连系起来。这种由细胞膜分化而成的形态联系有以下三种类型。

紧密联系：在上皮细胞表面下不远的地方，相邻的两个细胞

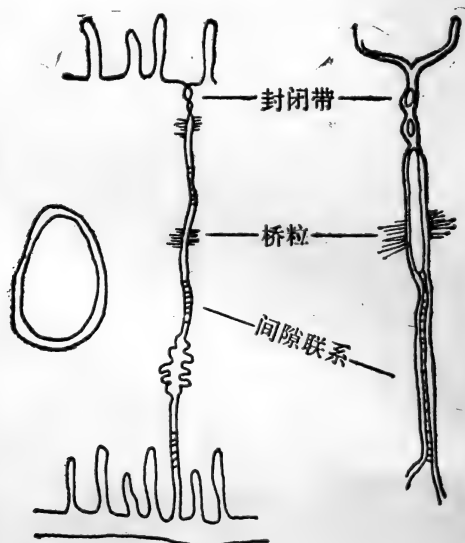


图2.7 细胞联系

之间，常有狭长的封闭带堵塞空隙（图2.7），这种紧密联系可能有阻止物质从细胞间的空隙漏入到上皮下方的组织中去的作用。上皮组织都是盖在各种管腔如消化道，呼吸道等的面上的。有了紧密联系，就加强了管腔中物质进入组织的控制，只有能穿过细胞本身的物质才能进入组织。

粘附联系：相邻的两细胞的膜间，竖立着一个圆盘状的由致密物质构成的垫子。圆盘的两侧都有微细的纤维分别伸向两个细胞，这就是粘附联系。在光学显微镜下，经过染色，粘附联系表

现为深色的颗粒，名为细胞间桥或桥粒，粘附联系的作用是加固细胞层。

间隙联系：在相邻细胞之间的直径约为 $15-50 \text{ \AA}$ 的间隙，就是间隙联系（图2.7），这是细胞间物质交流的一种途径，使一些离子，小分子能在细胞之间交流，因而使电流能在膜上顺利地传导。例如，心肌收缩的谐调一致，大概是间隙联系起作用的。

此外，在植物细胞之间还有另外一种类型的联系，即胞间连丝，这是细胞膜伸出的小管，穿过细胞壁而与相邻的细胞互相沟通，可能是细胞内物质流通的途径。

2. 细胞外衣 (cell coat)

细胞膜是细胞生活部分的外限。在细胞膜外还常有各种物质或结构，总名为细胞外衣 (glycocalyx)。细胞外衣多种多样。例如植物细胞的细胞壁以及粘连相邻细胞的果胶质，硅藻的壁质外壳，动物细胞表面的糖蛋白……等。这些细胞外衣在化学组成，形态和机能上各有不同。现扼要介绍一两种。

细胞壁 (cell wall)

细胞壁是植物细胞的特征。细胞壁是死的，它是由细胞分泌产生的，主要成分是纤维素。

将水绵放到高渗的糖水里，原生质就将收缩而和细胞壁分开（质壁分离），这时细胞壁清晰可见。

细胞壁分三层（图2.8），即胞间层、初生细胞壁和次生细胞壁。植物细胞最初生成的细胞壁名为初生细胞壁。它的主要成分是由纤维素构成的纤维。这些纤维交织排列成网，埋在由几种多糖和糖蛋白形成的基质中。初生细胞壁薄而富有弹性，能随着细胞的生长而延伸。在两个相邻细胞的初生细胞壁之间有胞间层（果胶层），其主要成分也是一种名为果胶的多糖。其作用是把两细胞胶粘在一起。随着细胞的生长，在初生细胞壁和细胞膜之间

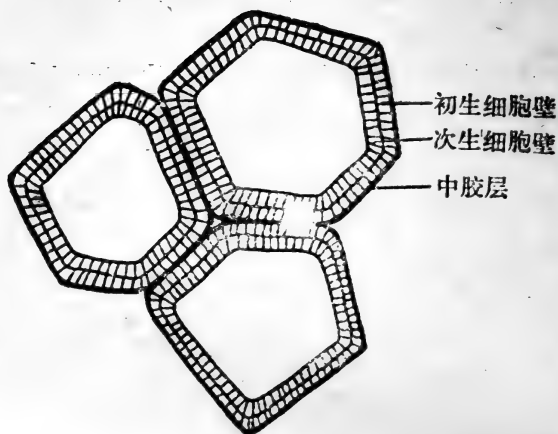


图2.8 细胞壁

长出另一层细胞壁，即次生细胞壁。次生细胞壁较硬，无弹性，有保护和支持细胞的作用。它的硬度和光泽也是随不同植物，不同细胞而不同。

糖蛋白和糖脂

动物细胞的表面常有一层粘液状物质，这是糖类和脂类与蛋白质结合而成的糖蛋白或脂蛋白。这些物质对于细胞的识别能力以及细胞对环境因素的反应都是起作用的。例如，人的血液可分为A、B、AB和O四种血型，决定血型的抗原就是膜上的糖蛋白和脂蛋白。血球的凝集实验实际反映血球的识别能力。细胞对于激素以及其它外来因素的识别能力也是位于膜上的。膜上有多种物质的受体，这就是膜的抗原性。

3. 细胞质 (cytoplasm)

细胞膜所包裹的物质除细胞核以外，其余部分总名为细胞质。细胞质通常总是透明的，粘稠的，并且是时刻流动的胶体状溶液。白血球和变形虫都能伸出伪足，伪足的形成就是细胞质流动的结果。

果。在显微镜下，观察植物的叶肉细胞，可以看见细胞质带着其中的叶绿体，沿着细胞周围流动。在这种胶体状液体中，除埋藏有各种食物如淀粉粒，油脂以及其它代谢产物如各种晶体外，还有细胞本身的各种结构，它们具有不同的形态特征及功能，这类结构统称为细胞器。

细胞中有多种细胞器如线粒体、高尔基体、溶酶体等。有些细胞器只见于植物细胞如叶绿体。

多数细胞器，经过一定的固定，切片、染色处理后，在光学显微镜下清晰可见，部分细胞器也可用相差显微镜观察。但是它的细微结构则只有在电子显微镜下才能显示出来。此外，近年来很多学者也用多种分离方法，把细胞器纯化进行深入的研究。最常用的如离心分离法。此方法首先要求将细胞（例如一块肝脏）磨成匀浆，用不同转速离心处理。使各种细胞器依其大小不同，分级沉降，从而获得纯化的细胞器(表2.1)。

表2.1 细胞器分离程序

| 顺序号 | 离心力 ($\times g$) | 时 间 (分钟) | 上 清 液 | 沉 淀 物 |
|-----|-----------------------|-------------|---------|------------|
| 1 | 700 | 10 | 进行第二步处理 | 细胞核，少量完整细胞 |
| 2 | 5,000-24,000 | 10 | 进行第三步处理 | 线 粒 体 |
| 3 | 54,000 | 10 | 可溶性物质 | 微 粒 体 |

线粒体 (mitochondria)

线粒体是各种真核细胞中的一种重要细胞器。人红血球中没有线粒体，这是极少的例外。在光学显微镜下，线粒体呈线状，杆状或颗粒状。可用一种毒性很小的染料，詹纳斯绿 (Janus green)，将生活细胞中的线粒体染成蓝色，或用相差显微镜也能看到生活细胞中的线粒体。它们在细胞质中随着细胞质的流动而

流动，并且可改变它们的形状，有时还可看见它们分而为二。

线粒体的大小约在 $0.2\mu\text{m}$ — $7.0\mu\text{m}$ 之间，和细菌大小差不多。线粒体的数目不定，随不同细胞而异。分泌细胞中线粒体多，大鼠肝细胞中，线粒体可多达 800 个。反之，微星鼓藻 (*microsterias* 一种单细胞的藻类) 的细胞只有一个线粒体。机能活动旺盛的细胞如脊髓神经细胞，线粒体较多，善于飞翔的鸟类肌肉细胞中线粒体比不善于飞翔的为多。

线粒体在细胞中的位置不定，但常是接近于需能较多的部位。例如在昆虫的飞翔肌肉中，线粒体多沿着肌纤维排列。这样线粒体产生的 ATP (腺苷三磷酸) 就易于输送给肌丝。

电子显微镜揭示，线粒体不是一个简单的小杆或小颗粒。而是一个由双层膜所包裹的小囊。外膜完整，内膜向内褶入，形成一系列双膜的嵴 (Cristae) (图 2.9)。嵴的形状和数目随不同细胞而不同。所以，线粒体实际是一个复杂的膜系统。线粒体膜的结

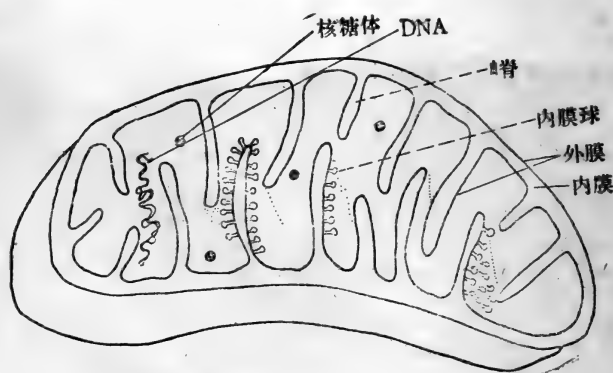


图 2.9 线粒体纵切

构及成分和细胞膜的基本相似，也是由脂类和蛋白质所组成。

线粒体是细胞呼吸的场所，含有细胞呼吸所需要的各种酶。

有的呼吸链存在于基质中，有的呼吸酶附着于内膜上。用分辨率高的电子显微镜可看到，内膜上有许多带柄的直径约为100 Å排列整齐的小突起，名为内膜球。内膜球上含有细胞呼吸中电子传递链和氧化磷酸化有关的各种酶，即产生高能化合物 ATP 的酶。ATP 是生命各种活动的直接供能者。所以，线粒体常被称为细胞的动力工厂。

还要指出，线粒体的基质中，含有 DNA。DNA 分子是双链环状的，类似于细菌的 DNA。此外，线粒体中还有颗粒状的核蛋白体。DNA 是带有遗传信息的分子，它能指导蛋白质的合成，而核蛋白体则是蛋白质合成的场所。这说明线粒体有自己的一套信息系统，能按照自己的 DNA 合成蛋白质。事实上，也确是如此，大概线粒体的10%蛋白质就是由线粒体 DNA 编码合成的。

质体 (plastids)

质体是植物细胞的一种细胞器。质体有无色的，名为无色质体 (leucoplasts)，有含有各种色素的，名为有色质体 (chromoplasts)。

无色质体：在植物分生组织中，以及在植物不见光的细胞中常有无色质体。无色质体中可含有淀粉，例如马铃薯的块茎中就有这种质体，名为淀粉体 (amyloplasts)。也有的无色质体含有蛋白质，名为蛋白质体 (proteinoplasts)。还有的质体含有油类，名为油质体 (elaioplasts)。在菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 无色质体中既有淀粉，又有蛋白质，这种情况是很少的。

有色质体：有些质体含有类胡萝卜素，这是一种黄色的色素。花、成熟的水菓以及秋天落叶的颜色，主要是由这种质体所致。西红柿的红色，也是由于存在着一种含有特殊的类胡萝卜素，蕃茄红素 (lycopene) 的质体之故。最主要的有色质体是叶绿体。

叶绿体 (chloroplasts)

叶绿体存在于植物的绿色细胞中。它是植物光合作用的细胞

器。

叶绿体的形状，数目和大小随不同植物和不同细胞而不同。藻类一般每个细胞只有一个，两个或几个叶绿体。衣藻的叶绿体是杯状的，水绵的叶绿体成带状，金藻 (*Ochromonas*) 的叶绿体成马鞍形(图2.10)。在高等植物细胞中，叶绿体形似碟状，厚约 $1-2\mu\text{m}$ ，直径约为 $4-10\mu\text{m}$ 。每个细胞中常有多个叶绿体，少者20个，多者可达100个。叶绿体的数目与叶面面积是相关的。在蓖麻，据估计每一平方毫米 (mm^2) 叶面有400,000个叶绿体。不足此数时，叶绿体就分裂补足，超过此数时，有些叶绿体就退化，数目减少。叶绿体在细胞中的分布与光照有关。光照时，叶绿体常分布在细胞外周。黑暗时，叶绿体常流向细胞内部。

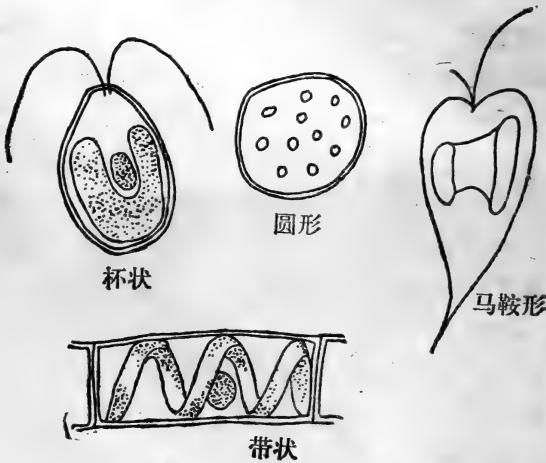


图2.10 各种形状的叶绿体

用电子显微镜可以看到，叶绿体的外周包有两层膜，外膜光滑，内膜向内褶皱，形成一对一对纵向排列的片层 (lamellae)，片层每隔一定距离，就膨大而成扁形的小囊，名类囊体 (thyla-

koids)。在高等植物,类囊体重叠摞在一起而形成基粒 (grana), 这种又称为基粒类囊体每基粒中类囊体的数目少者不足十个, 多者可达五十以上。各基粒之间有膜或分枝的管相通(图2.11)。

由上所述, 可见叶绿体也是一个膜系统。膜的结构和其他生物膜基本一样, 也是由脂类双分子层和嵌于其中的蛋白质、酶等所组成。叶绿体中含有叶绿素及类胡萝卜素, 是光合作用必需的色素, 有“捕捉”光能的作用。这两种分子在基粒中的排列很整齐。用冰冻蚀刻和冰冻撕裂技术还发现, 在基粒上有许多紧密排列的小颗粒, 名为量子换能体。据认为这是各种酶的复合体, 是

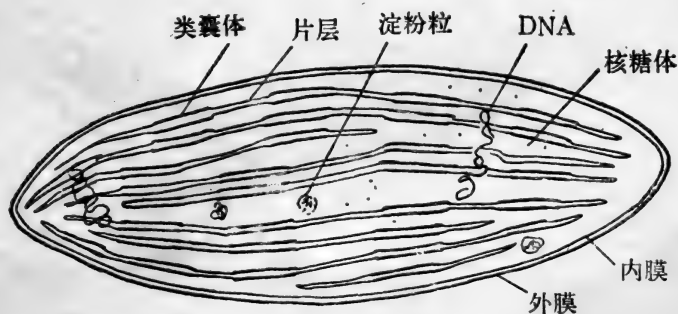


图2.11 叶绿体膜式图

光合作用的单位结构, 但这远非结论, 还存在多种不同的意见。

和线粒体一样, 叶绿体的基质中, 除含有多种酶外, 也含有DNA和核糖体, 这是一个发人深思的问题, 因为它为细胞起源的问题提供了线索。

高尔基体 (Golgi apparatus)

这个细胞器是在上一世纪末, 意大利神经解剖学专家高尔基所发现的。他用镀银的方法显示猫脊神经结细胞中有嗜银的网状结构, 在无脊椎动物细胞中, 也有呈圆形或新月形的嗜银物质。

长期以来，对于这个细胞器的真实性一直存在着怀疑。直到使用了电子显微镜，才证明了这个细胞器是真实的，并且普遍存在于各种动、植物细胞中。高尔基体的形态很特殊，在电子显微镜下很容易识别。它是由一系列围以外膜的扁平囊和小泡所组成(图2.12)。高尔基体的膜都是光滑型的，它在动物细胞内的分布是有一定区域的，如在神经细胞中，它都围在细胞核的周围。在分泌细胞中，它都位于细胞的分泌端和细胞核之间。植物细胞中的高尔基体是分散于细胞质之中，沒有一定的区域。分泌旺盛的细胞，高尔基体也发达。

高尔基体的主要机能是对细胞产品的“加工”和“包装”。细胞其它部分合成的物质要在高尔基体加工，然后排出。例如，胰腺细胞所分泌的消化酶是在核糖体上合成的。但合成后，要经内质网管道进入高尔基体，在这里经过浓缩、“包装”成含酶的小泡。然后才分泌出细胞之外。高尔基体沒有合成蛋白质的能力，但有合成多糖例如粘液的能力。构成植物细胞壁的纤维素也是在高尔基体内合成的。植物细胞有丝分裂后期，新细胞膜和细胞壁的产生都与高尔基体的活动有关。动物细胞分裂时，横缢以及新的细胞膜的产生也都是高尔基体提供的材料。高尔基体与溶酶体的生成有关。在一些细胞中，高尔基体参与初级溶酶体的形成。

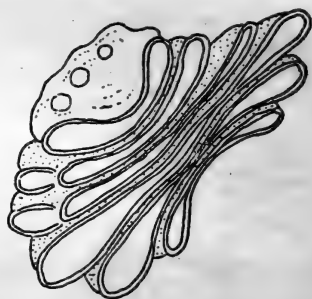


图2.12 高尔基体

内质网 (endoplasmic reticulum) 和核糖核蛋白体 (ribosomes)

内质网是细胞质中的一个复杂的膜系统。内质网的形态虽然随不同的细胞而各有不同，但它们都是由膜围成的管道或扁平囊

所组成。这些管道和扁平囊彼此是相通的，因而形成一个复杂的细胞内管道。核膜的外层膜和内质网膜在某些地方是相连的。而细胞膜和内质网膜一般也认为是相连的，这样一个复杂的膜和管道系统大大增加了细胞的膜面积。如胰腺细胞中，内质网占整个细胞质体积的 $\frac{3}{4}$ 。

有的内质网膜上附有一系列的小颗粒。这些颗粒就是核糖核蛋白体或核糖体，它是由一大一小两个亚基组成。主要成分是RNA和蛋白质。核糖体不仅附着在内质网上，它们也散在于细胞质中。这种颗粒虽小，却十分重要，因为各种蛋白质都是在这里合成的。

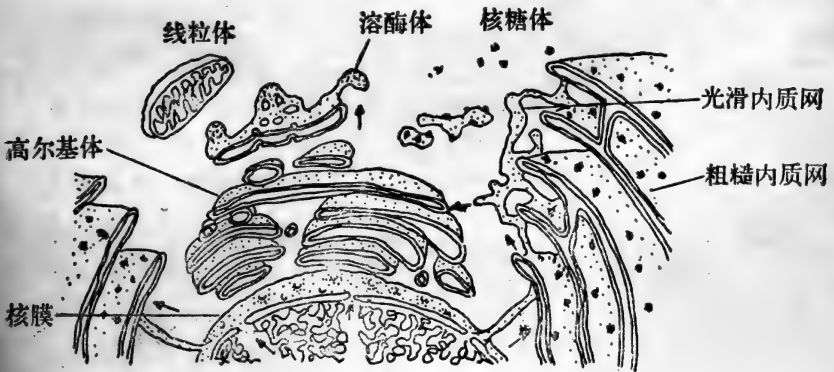


图2.13 细胞的内膜系统

根据内质网膜上有无核糖体，可将内质网分为两种(图2.13)，膜上有核糖体的名为颗粒内质网或粗糙内质网；膜上没有核糖体的名为无颗粒或光滑型内质网。

内质网的功能，首要的是合成蛋白质，这主要是粗糙内质网上核糖体的功能。两种内质网都有合成脂类和脂蛋白的功能。内质网的管道有传递物质的作用。例如，豚鼠胰腺的酶元粒在核糖体产生后，很快地穿过内质网膜而进入内质网腔中，在这里进行

累积、浓缩，然后才被传送到高尔基体。

应该强调指出，细胞质中有十分复杂的膜系统，其中包括核膜，内质网及高尔基体。它们之间的彼此关系都很密切，是相通的。所以，实际上它们是把细胞质分成了两部分（图2.13），一部分在这一系统之外，另一部分则是这些膜所包围的管腔。所以，细胞质不是一块没有结构的液体，而是有复杂的膜和腔结构。根据实验估计，一毫升肝细胞的内质网膜展开大约有11平方米之多。这对于细胞中多种酶的有秩序的，高效率的活动是有重要意义的。

溶酶体 (lysosomes)

这是各种细胞都有一种圆形小泡，直径一般为 $1.5\mu\text{m}$ ，小的可到 $0.05\mu\text{m}$ 。溶酶体外面包有一层膜，内面装有多种水解酶，它们分别能消化多糖、脂类、磷脂、核酸和蛋白质等。细胞中将被消化的物质（如吞入的食物颗粒以及失去机能的残破的线粒体等细胞器）都是由溶酶体来消化的。

在正常细胞中，水解酶限制在溶酶体之中，这样才使细胞不至于自我消化。当细胞受到损伤或将近死亡时，水解酶就可以从溶酶体释出，消除损伤细胞或死细胞，为新细胞的产生创造条件。

溶酶体来自高尔基体，高尔基体一方面能产生含有各种分泌物和酶的分泌粒，排出体外，另一方面也产生含有水解酶的小泡。留在细胞之中，这就是初级溶酶体（图2.14）。

微体 (microbodies)

这是动、植物细胞都有的另一种细胞器，和溶酶体相似。微体也是围以单层膜的泡状结构，其中含有多种酶。根据酶的不同，微体又可分为两类：

① 过氧化物体 (peroxisomes)

过氧化物体最初是在大鼠的肾、肝细胞中发现的。以后在原生动物以及多种植物细胞中也找到。电子显微镜下过氧化物体是



图2.14 溶酶体的生成

卵圆形的小泡，外围以单层的膜，泡中有细小颗粒聚集于中心，形成不透明的均质的核心，其大小为 $0.6-0.7\mu\text{m}$ 。

过氧化物体含有与过氧化氢代谢有关的各种氧化酶，其中最多的是过氧化氢酶。由此可见，过氧化物体的功能是为各种氧化反应提供必要的酶。这些氧化反应既产生过氧化氢，同时，又分解过氧化氢。植物细胞的过氧化物体也含有类似的酶。叶细胞中过氧化物体有氧化光合作用某些中间产物的作用。所以，过氧化物体在叶细胞中常是接近于叶绿体的。

② 乙醛酸循环体 (glyoxysomes)

这种小体除含有过氧化物体所含的酶外，还含有乙醛酸循环 (glyoxylate cycle) 的酶。它的作用是使种子中储存的油类转化为糖，供种子萌发之用。种子萌发、油类用尽后，这种小体也往往不存在了。

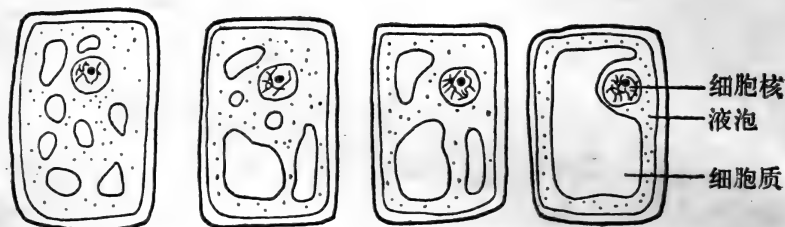
液泡 (vacuoles)

细胞中还常有或大或小，含有水样液的泡，这就是液泡。液泡的种类很多，例如淡水原生动物的伸缩泡，就是一种液泡。这里介绍的是普遍存在于植物细胞中的液泡。

在显微镜下观察洋葱表皮细胞，叶肉细胞或海绵细胞都可看

见，细胞中央是一个充满水样液的大泡，或是隔以薄层细胞质的几个或大或小的泡，这些就是液泡。液泡的存在，使细胞质和细胞核都挤到细胞周围去了。

细胞在幼年时期，例如在生长尖细胞中，细胞质充满于细胞之中，其中有些小液泡，没有中央大泡，随着细胞的生长，液泡也逐渐长大，并且彼此融合，终于形成中央大泡(图2.15)。



液泡的形成过程——

图2.15 液泡的生成过程

液泡中的液体名为细胞液，其中溶有无机盐等物质，是高渗的，所以能使细胞经常处于吸涨饱满的状态。只有当外界的渗透压更高时，细胞中的水分才渗出，细胞质收缩，这样就出现了质壁分离的现象。

除无机盐外，细胞液中还经常储存有一些重要的物质如氨基酸，糖类以及各种色素，特别是花青素等。花青素与植物的颜色有关。花、果实和叶的黄色、橙色以及淡红色来自叶绿体中的类胡萝卜素，而它们的青蓝色、深红色则来自液泡中的花青素。类胡萝卜素和花青素的不同比例的混合，就配出了各种落叶的不同颜色。

液泡膜和细胞膜一样，也具有选择性透性，也就是说，能够调节控制物质出入细胞的方向。甜菜根的红色来自液泡中的花青素。如将一块活的甜菜根浸在蒸馏水中，按照扩散原理，花青素

应该渗入到蒸馏水中，但是事实却不是如此，花青素渗不出来，蒸馏水仍保持无色。只有在细胞死后，液泡膜才失去活性，此时，花青素才被扩散出来。

微丝 (microfilaments) 和微管 (microtubules)

用电子显微镜技术发现在很多细胞的细胞质中，都有一种名为微丝的结构。微丝是长纤维状的，直径一般约为 4—6 nm (40—60 Å)，微丝一般常排列在细胞膜之下。在光学显微镜下不能看见微丝，但如微丝集中成束就可能看见了。例如上皮细胞的张力原纤维 (tonofibrils) 就是光学显微镜下所见的微丝束。

微丝的成分是肌动蛋白 (actin)，这是肌纤维的一种主要运动蛋白。由此也可推知，微丝有运动的功能，细胞质环流，变形运动等都和微丝的活动有关。在细胞分裂时，细胞中央发生横缢而将细胞分为两个，横缢也是由微丝的收缩而产生的。

大多数动、植物细胞中，存在着另一种运动细胞器，名为微管。微管形如长管，直径为 250 Å，成分也是蛋白质，主要是动力蛋白 (dyneins)，这种蛋白有 ATP 酶的作用，由此可以设想，动力蛋白既有运动的功能，还有分解 ATP，取得运动所需的能的作用。此外，微管韧性较大，分布在细胞的外缘，有细胞骨架的作用，也有决定细胞形状的作用。例如一些原生动物的有轴伪足的形状比较固定，就是由于有微管 (轴丝) 存在其中的缘故。微管是鞭毛和纤毛的主要组成部分，也是细胞分裂时出现的纺锤的组成部分。

中心体 (centrosome)

中心体是动物细胞 (和某些藻类) 所特有的细胞器。它总是位于细胞核的附近，接近于细胞的中心，或是位于细胞的主轴上，因此而得名。在细胞分裂时，中心体显得特别清楚。在光学显微镜下，中心体可被碱性染料染上很深的颜色。中心体中含有两个颗粒，名为中心粒。

在电子显微镜下，中心粒是中空的短柱状小体，长约 0.4 μm，

宽约 $0.15\mu\text{m}$ 。两个中心粒的取向是彼此互相垂直。中心粒由微管组成，每一中心粒共含九束微管，排成一个环，每束含有三个亚单位(图2.16)。在细胞分裂时，每个中心粒也各分裂为二，结果形成两对中心粒。新形成的两个中心粒的取向，彼此仍是垂直的。

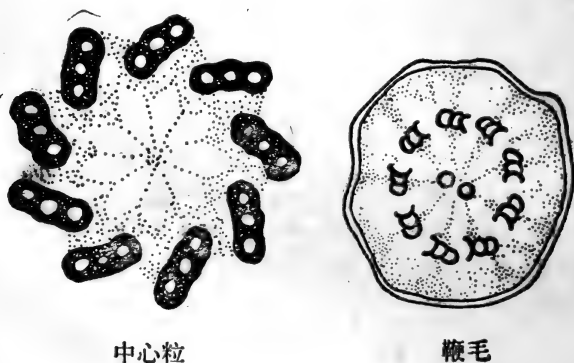


图2.16 中心粒及鞭毛

鞭毛 (flagella) 和纤毛 (cilia)

单细胞生物如草履虫、四膜虫等，全身布有许多纤毛，衣藻和眼虫等则有一或两根鞭毛。在多细胞生物中，有鞭毛或纤毛的细胞也是普遍存在的。气管粘膜的上皮细胞就盖有一层纤毛，精子的长尾实际相当于一根鞭毛。鞭毛和纤毛的构造是一样的，只是鞭毛长些 ($100-200\mu\text{m}$)，纤毛短些 ($3-10\mu\text{m}$)。每一根鞭毛含有十一束纵行的长微管，其中九束在外围形成一环，每束含有两个亚单位。中央两束，每束不分亚单位。这种排列形式，写成公式就是 $9+2$ (图2.16)。鞭毛或纤毛的表面覆盖以细胞膜。每一鞭毛或纤毛的基部都有基粒相连，基粒也有九束微管(每束各含3个亚单位)，但中央没有微管，所以写成公式不是 $9+2$ ，而是 $9+0$ 。这和中心粒的构造一致。基粒也能分裂，在鞭毛虫，如衣藻在细胞分裂为二时，基粒先分裂为二，分别进入两个子细胞

中。

有些实验已经证明中心粒和基粒中含有 DNA, 这两个细胞器在结构上和功能上都是一致的, 因此, 可以认为它们是同源的细胞器。

4. 细胞核 (nucleus)

一切真核细胞都有完整的细胞核。哺乳动物的红血球以及维管植物的筛管没有细胞核, 但它们最初是有核的, 在继续发育的过程中才消失的。有些细胞是多核的, 但大多数细胞都是单核的。细胞核的形状一般都是圆形或椭圆形的。有些细胞, 细胞核的形状不规则 (图2.17), 例如, 多形核白血球的核是多叶的, 蚕丝腺的细胞核在细胞分泌旺盛时是多叶的, 甚至是网状的。

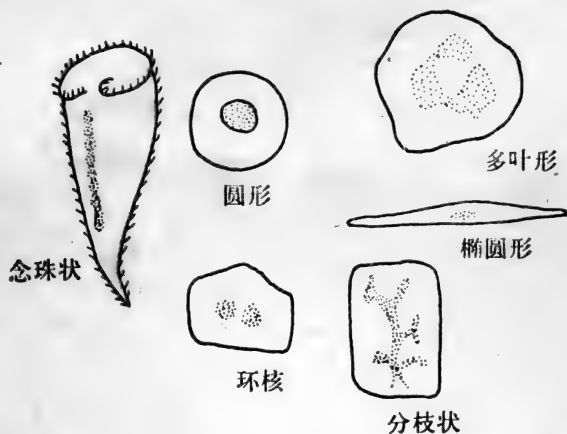


图2.17 各种形状的细胞核

细胞核对于细胞的生长、分化和代谢, 起着很重要的作用。将变形虫切成两半, 一半有核, 一半无核。无核的虽然还能活几天, 但不能取食, 不能生长, 终于逃不掉死亡的命运。有核的一半则能继续生活下去。遗传物质是位于细胞核之中的, 所以一般

认为细胞核是细胞的控制中心。

在显微镜下观察生活细胞，例如洋葱鳞茎或叶表皮细胞，很容易看见细胞核。但核的结构却看不清楚，除一个或几个半透明的核仁外，什么也看不见。如用相差显微镜观察，在核液中就可看见或多或少的颗粒或细线交织成网，这些就是大家所熟知的“染色质”，碱性染料如苏木精等能把它们染成深色，故由此而得名，细胞核的表面包有核膜。

核膜(nuclear membrane)

核膜的基本构造和细胞膜一样，也是由一个脂类的双分子层和盖于其上以及嵌于其中的蛋白质分子所组成。核膜是双层的，是由两个“单位膜”组成的。孔的边缘是由上、下两个单位膜彼此癒合而成。核膜上有孔(图2.18)，植物细胞的核膜孔一般较少，但动物细胞的核膜孔一般都是较多的。在电子显微镜照片上常可看到核膜孔中塞有电子密度很高的物质。细胞核与细胞质之间经常进行着物质的交换。核膜孔可能是某些物质，特别是大分子物质如核糖核酸(RNA)，从细胞核进入细胞质的孔道。但如何通过，核膜孔的开关有无控制，则有待继续研究。

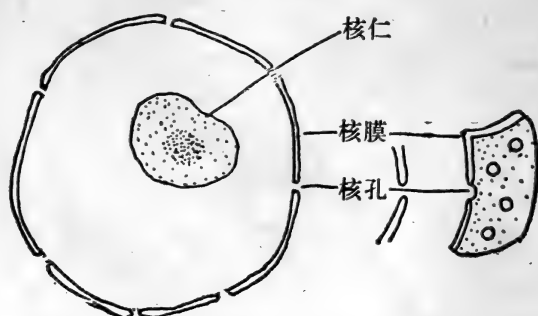


图2.18 细胞核示核膜及核孔

染色质(chromatin)

细胞经固定后，用碱性染料染色，细胞核中就会出现一个由

或粗或细的长丝交织而成的网，其上还附有染色更深的，较大的团块，在核膜的內面，这种大块的染色物质更多。这些就是染色质。细丝状的部分是常染色质，较大的团块是异染色质。过去总把常染色质和异染色质分得很清楚，其实两者是联系的。异染色质是 DNA 分子浓缩盘绕的部分，常染色质则是 DNA 分子延伸的部分。在细胞分裂时，当所有染色质都浓缩而成染色体时，二者的区别就消失了。从代谢上看，异染色质一般都是较不活跃的。用放射自显影的技术证明，如果用 ^3H -胸腺嘧啶核苷(DNA 的前身物)处理细胞，放射性几乎全部进入常染色质的部分，而异染色质部分显不出什么放射性。但是也不能认为异染色质一概是不活跃的。例如，围绕核仁的异染色质(核仁组织者，见后)就含有合成核仁中核糖核酸的遗传信息，能给核仁提供核糖核酸。

孚尔根反应*是鉴定脱氧核糖核酸的细胞化学方法。用雪夫试剂处理细胞，可使染色质变为红色，这说明染色质中含有 DNA。生化分析也证明染色质的主要成分是 DNA。此外，染色质还含有碱性蛋白，即组蛋白(histones)、酸性蛋白(acid proteins)和 RNA。碱性蛋白共有五种，可用电泳方法把它们分离出来。碱性蛋白和 DNA 紧密结合在一起就是核蛋白(nucleoproteins)。

DNA 在同一生物体的各种细胞中的含量(除单倍性的精子和卵子以及某些多倍性细胞外)总是一样的(表 2)。DNA 是遗传物质，遗传学上的基因就是 DNA 分子的片断。所以生物体各细胞中 DNA 含量一样，反映所有这些细胞，虽然在形态和机能上各有不同，但它们的遗传潜能则是一样的。

用高分辨率的电子显微镜可看到核中长串的念珠状细线。这大概就是染色体在间期的形态。每个珠可名为核珠或核小体(nucleosomes)。贯穿这些核珠的长丝是 DNA 分子。核珠是由四种

* 孚尔根反应是显示 DNA 的特异性反应。DNA 经弱酸水解后，去掉一些嘌呤基，放出醛基。这些醛基就在原位与雪夫试剂亚硫酸复红化合，形成红色化合物，此即为孚尔根反应阳性。

表2.2 DNA 在每一个单倍性细胞中的含量 (10^{-9} mg 单位)

| 两栖类 | | 鸟类 | | 哺乳类 | |
|-----|------|----|------|-----|------|
| 蛙 | 7.5 | 鸡 | 1.26 | 人 | 3.25 |
| 蟾蜍 | 3.66 | 鸭 | 1.30 | 狗 | 2.72 |
| | | | | 鼠 | 3.00 |

组蛋白 (H_{2a} , H_{2b} , H_3 , H_4 各两分子) 组成核心 ($100 \text{ \AA} \times 50 \text{ \AA}$), DNA 分子则盘绕于此核心之外。也就是说, 核小体是由一个八聚体蛋白外盘绕以 DNA 组成的。核珠与核珠之间则是 DNA 分子和第五种组蛋白 (H_1) 结合而成 (图2.19)。组蛋白和酸性蛋白对于基因的表达有调节控制的作用。



图2.19 核珠模式图

在间期核中, 由于 DNA 分子伸开了, 所以, 在光学显微镜下一般不能看到染色体, 只有在细胞分裂时, 细长的 DNA 分子浓缩。折叠起来, 由细长变为短粗, 这样才成为光学显微镜下可见的染色体。

染色体是基因的载体。生物性状的代代相传是靠染色体来实现的。所以, 染色体的研究是细胞学和遗传学的重要课题。

核仁 (nucleolus)

细胞核中有一至数个圆形或椭圆形的颗粒状结构, 名为核仁。在活细胞中, 核仁的折光性较强, 所以在光学显微镜下很容易看见。

核仁可被派洛宁 (Pyronine) 或其它染料染色, 但对雪夫试

剂呈阴性反应，因此，一直认为核仁含有 RNA 而不含 DNA。但是，现在同位素掺入实验和消化实验都已经证明核仁中也含 DNA，这种 DNA 也有转录的功能的。核仁是在核仁组织区(nucleolar organizer)形成。在细胞分裂时，核仁发生周期性变化。细胞分裂开始时，核仁是和核膜一同消失的。当新的细胞核产生时，再由核仁组织区产生新的核仁。

在电子显微镜下，核仁表现为粗网状结构，并含有不少颗粒。所以，我们也把核仁分为两个区，即颗粒区及纤维区。这两个区常常是互相掺合的，但有时，特别是在用放线菌素处理后，两区分得很清楚。纤维区由直径约为 50—100 Å 纤维组成，其成分为核糖核蛋白(RNP)。颗粒区含有许多直径约为 150—200 Å 的颗粒。用 RNA 酶可使颗粒部分地被溶解。如果先用 RNA 酶，再用胃蛋白酶处理，此区的颗粒可全部被溶解，由此说明这些颗粒的成分也是核糖核蛋白。

用带有放射性的尿苷(uridine) (一种合成 RNA 的前身物) 处理细胞，放射性首先在核仁中出现，以后才在细胞中出现。这说明新合成的 RNA 是先集中在核仁，然后才进入细胞质中的。所以这很可能就是在蛋白质合成旺盛的细胞中常有较大的或较多的核仁的缘故。这也间接地说明细胞质中的核糖体是来自核仁的。

5. 细胞的整体性

细胞是一个完整的统一体，只有在保持完整的结构条件下，细胞才能表现出完整生命机能。细胞质和细胞核是各有分工的。脱离了细胞质的细胞核不能生存。脱离了细胞核的细胞质虽然能维持几天生命，但最后也要死去的。

变形虫的切割实验：在显微操作器下将变形虫切成两半，一半有核，一半无核。有核的一半能继续生长分裂。无核的一半能继续生活几天，继续进行呼吸和蛋白质合成，但最后还是死亡的。

伞藻的核质关系实验 (图2.20) : 伞藻 (*Acetabularia*) 是一种海产的单细胞藻类。虽然是单细胞的, 体长却可达十厘米。

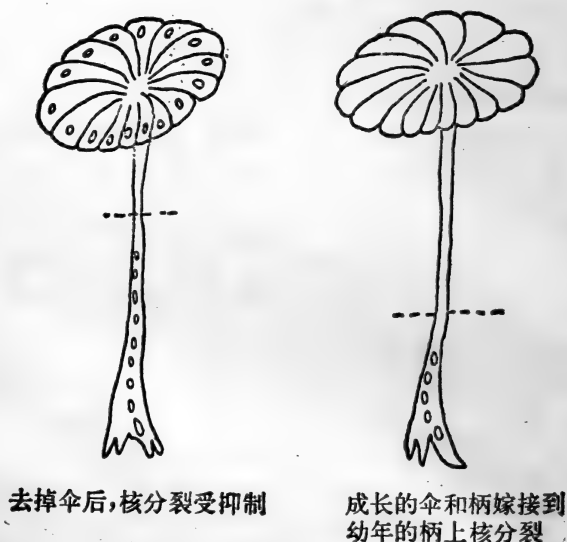


图2.20 伞藻的嫁接实验

伞藻在幼年时只有一个细胞核, 位于伞藻基部的假根中。成熟时, 顶端长出一个伞样结构, 是伞藻的生殖器官。这时细胞核才分裂成许多核, 从假根经过柄而进入伞中, 每一个核形成一个配子。伞藻是研究细胞核和细胞质的关系的好材料。如果在伞已经长出, 核将要分裂时, 将伞切去, 核的分裂就将受到抑制, 直到新的伞再生出来, 核才恢复分裂。如果当细胞核还不该分裂时, 将伞藻的柄和柄上新生的幼伞切去, 嫁接上一个成熟的柄和伞, 这个原来不该分裂的核就要开始分裂了。这两个实验都说明细胞质对细胞核显然是起着作用的。

细胞核和细胞质是有分工的, 细胞核中有 DNA, 这是带有

遗传信息的大分子。DNA 将遗传信息转录给 RNA(mRNA), mRNA 将信息带到细胞质中的核糖体,在这里按着特定的编码,将信息翻译成蛋白质。这一过程当然是需要能的,而能则是来自线粒体。

所以,细胞的各部分有分工,又有合作,彼此是相互依存,相互制约的,这就是细胞的整体性。

6. 原核细胞

原核细胞比真核细胞简单得多,代表了原始形式的细胞。如枝原体、细菌、蓝藻等都是原核细胞。

原核细胞都是很小的,枝原体(mycoplasma 即 PPLO)则是生物界最小的细胞,大小约在 $0.1-0.25 \mu\text{m}$ 之间,所以它的大小与病毒颗粒相似,它也能通过细菌过滤器,但是枝原体有 DNA、RNA 和各种酶,能在人工的培养基中独立生活,所以枝原体是完整细胞,而不是病毒。

原核细胞和真核细胞最明显的不同是细胞核没有外膜,如细菌中央仅有一个“核区”,核区很像细胞核,遗传物质即位于其中。但是,第一、核区的外围没有膜;第二、核区内不具有像真核细胞所具有的染色体,也就是说,只有 DNA 分子, DNA 分子上没有蛋白质。

原核细胞除没有成形的核外,在细胞质内也不具有像真核细胞的各种细胞器。或者说,不具有真核细胞的复杂的膜系统,但在细胞质中有分散的核糖体,直径约为 $150-200 \text{ \AA}$ 。细菌有一种特殊的结构,名为“中体”,它是细菌表面膜向内褶入而形成的结构。中体上具呼吸酶,其作用很可能相当于真核细胞的线粒体。

原核细胞的表面有一层细胞膜,在细膜膜之外,细菌和蓝藻还有细胞壁(图2.21),但它的成分不同于真核细胞的壁。细菌的细胞壁不含纤维素,它的成分是由氨基酸,氨基糖及其衍生物等物质组成的胞壁质(murein)。蓝藻的细胞壁除胞壁质外,还含有纤维

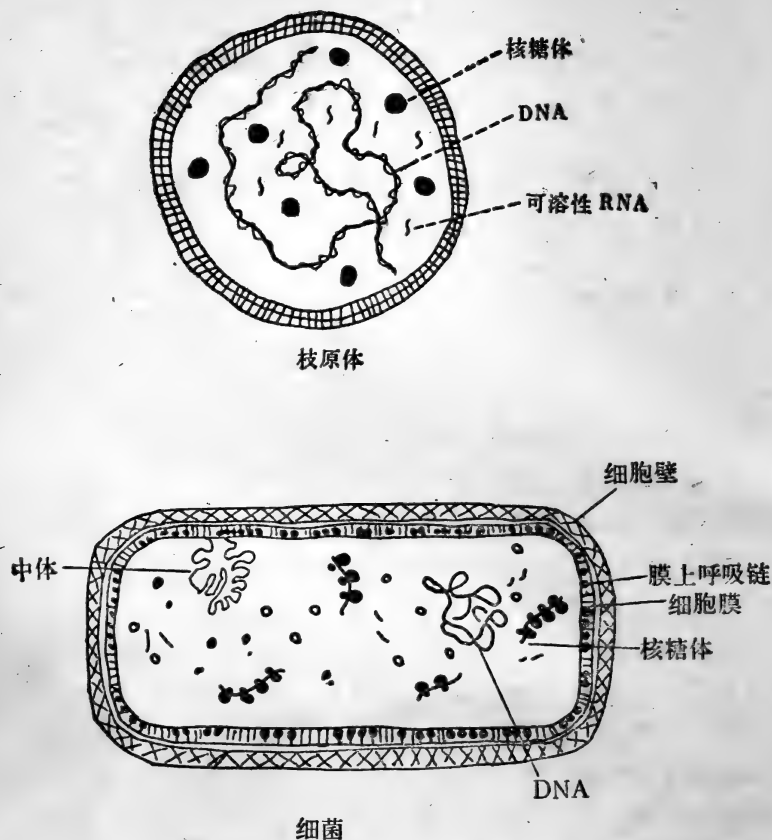


图2.21 原核细胞膜式图

素，说明原核生物和真核生物在进化上是有关系的。

蓝藻和某些细菌（光合细菌）有叶绿素，能进行光合作用。但是，它们没有叶绿体那样的细胞器，蓝藻有很清楚的分散在细胞之中的“膜层”，叶绿素分子（叶绿素 a ）就位于其上。骤看起来，整个蓝藻细胞就好像是一个叶绿体。所以，有人认为真核细胞的叶绿体就是从类似于蓝藻细胞的原始细胞发展而来的。

原核细胞与真核细胞的比较见表2.3。

表2.3 原核细胞与真核细胞的比较

| | 原核细胞 | 真核细胞 |
|----------------------|-----------------------------------|-----------------------|
| 核 膜 | 无 | 有 |
| 染 色 体 | 只有 DNA | DNA 和蛋白质 |
| 核 糖 体 | 有 | 有 |
| 叶 绿 体 | 可有叶绿素 (蓝藻为叶绿素 a, 细菌为细菌叶绿素, 但无叶绿体。 | 如有叶绿素 (a 和 b) 存在于叶绿体中 |
| 线粒体, 高尔基体, 内质网, 等细胞器 | 无 | 有 |
| 溶 酶 体 | 无 | 有 |
| 鞭 毛 | 如有、简单。无9+2结构 | 有, 9+2结构 |
| 细 胞 壁 | 有, 成分为氨基糖和胞壁酸 | 植物细胞有, 成分为纤维素 |

附：病毒

很多种疾病, 如麻疹、天花、狂犬病、流行性感、病毒性肝炎等等都是由于病毒感染而引起的。植物也可以感染病毒, 而最早的病毒(TMV)就是从患烟草花叶病的烟叶中发现的。

病毒是不是生物? 病毒是比细菌还要小的颗粒, 在光学显微镜下一般不能看见。细菌过滤器能够挡住细菌, 却挡不住病毒, 所以过去病毒常被称为滤过性病毒。病毒的结构很简单, 外面有一个蛋白质的外壳, 里面包着核酸分子(DNA 或 RNA)。在电子显微镜下, 病毒颗粒成晶体状, 如腺病毒成多角形的颗粒, 烟草花叶病毒是长杆状。

寄生于细菌中的病毒名为噬菌体。噬菌体的构造比寄生于一般细胞中的病毒要复杂, 它的蛋白质外衣分为头、尾两部。头部中央是 DNA, 外面围以蛋白质外壳。尾部只有蛋白质外壳,

其中沒有 DNA (图2.22)。
尾部末端还有长丝, 可用来附着于细菌体上。

病毒是细胞内寄生的, 离开了细胞, 在人工培养基中, 病毒沒有任何生命表现, 好像是一个无生命的颗粒。只有在进入细胞之后, 它们才活跃起来, 才能繁殖产生后代。病毒本身沒有一套完整的酶系统, 也沒有建造新病毒所需的原料。病毒侵入细胞后, 它利用细胞的原料, 改变细胞的代谢途

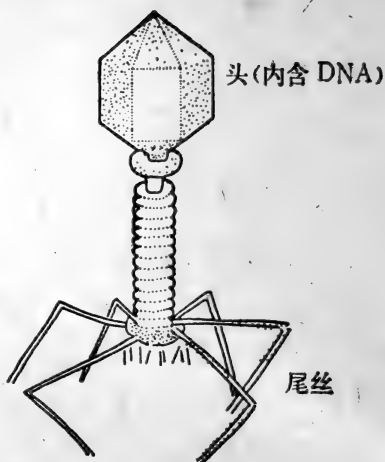


图2.22 噬菌体

径, 使细胞不再合成细胞本身的原生质, 而产生病毒。所以如此, 是由于病毒的核酸进入了细胞, 改变了细胞的遗传特性。例如, 大肠杆菌噬菌体在大肠杆菌中的繁殖就是这样的。

据上述的特征, 病毒算不算生命呢? 对于这个问题, 议论纷纷。有人认为它是细胞出现以前的最早的生命形态; 也有人认为它不是原始的生命形态, 而是极端退化的寄生生物; 还有人认为通过一定的方法, 可以将病毒提纯为结晶体, 所以, 有人认为病毒的发现, 进一步缩短了生物与非生物之间的距离。

四、细胞代谢

细胞的组织结构是十分严整有序的。细胞是生命的基本单位, 它必须有严整的结构, 才能实现正常的生命活动。而严整的结构则是要靠能来维持的。沒有能的供应, 结构就要解体, 生命活动就不能进行, 生命也就停止了。

细胞的生长繁殖、运动、……、处处需要能。细胞时刻从它的外界环境摄入所需要的物质和能，把它们转化为自身的原生质或贮存于原生质中的食物，如植物细胞中的淀粉粒、油滴，动物细胞中的糖元、脂肪等。同时细胞又不断把原生质和贮存的食物大分子降解成小的分子，放出其中的能，供细胞各种生命活动之用。这就是细胞的代谢。

细胞代谢过程包括许多化学过程。这些化学过程是在原生质中进行的，它们赋有一些不同于实验室化学过程的特点。在实验室中，我们常用加热的办法为化学反应提供所需的能。这种办法在细胞内是不行的，因为细胞经不住高温，高温会使蛋白质变性、酶失活、细胞死亡。并且，在细胞这一生命系统中，经常同时进行着无数的化学过程。由于这些化学过程严整有序，细胞才表现了正常的生命现象。

那么，细胞用什么办法来推动化学过程呢？细胞用下列两个方法来解决这个问题。

1. 酶

酶是一种具有催化作用的蛋白质。具有蛋白质所具有的一些特性。酶具有促进化学反应过程的能力，催化率高，在催化过程中本身保持不变。

酶具有高度的专一性，也就是说一种酶只能作用于一种或一类物质。如脲酶(urease)只能分解尿素为二氧化碳和氨；有些酶能催化几种反应；也有些酶只能催化多种具有共同的被作用的键的底物，例如胰脏分泌的脂酶，能分解脂肪中甘油和脂肪酸之间的脂键，因而能消化多种脂肪。

酶的催化作用非常强大。例如从牛肝提取的一个分子的过氧化氢酶(一种含铁的酶)，在 0°C 下，每一分钟能分解5000000分子的 H_2O_2 。接受酶的作用的物质被称为该酶的底物，如过氧化氢就是过氧化氢酶的底物。

在生命过程中（如呼吸、生长……）都离不开酶的作用，目前已知的酶有1300余种，新的酶还在不断发现。

辅助因子

有些酶需要有辅助因子存在，才能表现活性。辅助因子可以是金属离子的，也可以是小分子的，有机化合物，这类物质称为辅基或辅酶。辅基或辅酶一般在酶促反应中起携带及转移电子、原子及功能团等的作用。很多维生素就是起着辅酶的作用。下面是我们在后面常要提到的几种辅酶。

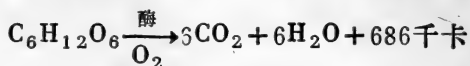
NAD 即烟酰胺腺嘌呤二核苷酸，或称辅酶Ⅱ，是氢原子的受体。也就是说 NAD 可被还原为 NADH。所以 NAD 在细胞呼吸中起重要作用。

FAD 即黄素腺嘌呤二核苷酸，也是电子的受体。

CoA 或称辅酶 A 是一种单核苷酸，是乙酰基团和脂肪酰基团的受体，所以也是细胞呼吸所必需的。

2. 高能化合物 ATP

细胞所需要的能来自食物的氧化。从这个意义上说，食物是细胞的燃料，呼吸就是这些燃料的氧化过程，最为普遍的细胞燃料是葡萄糖，下式说明葡萄糖氧化的最后结果。



实际上，葡萄糖不是一下子就变成 CO_2 的，要经过一系列的反应，才能最终达到这个结果。这对细胞很有利。如果葡萄糖是一次氧化到底，那么，一下子放出那么多的能就只能化为热而被白白浪费掉。反之，如果葡萄糖是逐步的氧化，陆续地释放能，这样就可以将能转移到其它分子中保存起来，这对于能的使用就经济得多了。而细胞呼吸正是这样进行的。葡萄糖一步一步的氧化，葡萄糖中的能也是一步一步地释放出来，而被转移到另外的一些化合物中储藏起来。这种化合物，因为储藏了高的能量，可

名为高能化合物。腺苷三磷酸就是一种高能化合物，简称 ATP。ATP 分子是由一个含氮的化合物，即腺苷和三个磷酸根所组成。

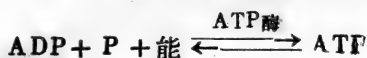
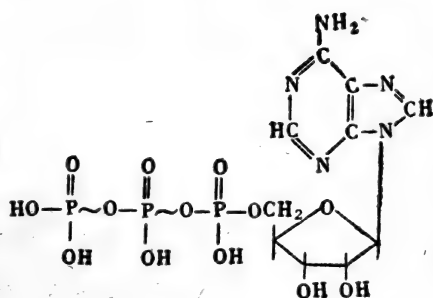
ATP 分子可简写成：



腺苷三磷酸

其中 A 代表腺苷，P 代

表磷酸。在第三和第二个磷酸之间，以及第二和第一个磷酸之间富有自由能，以“~”表示，称为高能链。食物逐渐地被氧化，在氧化的过程所释放的能，通过“磷酸化”而储存在 ATP 高能键中。



腺苷二磷酸 磷酸

磷酸化反应

ATP 普遍存在于各种细胞中。ATP 水解时，第三个磷酸根离开，变为腺苷二磷酸 (ADP)，同样释放自由能 (约为 7.3 千卡)。

各种生命活动如大分子合成，肌肉收缩、神经传导、主动运输等都是需要能的。这些能都不是由食物直接供给，而是由 ATP 供给的。食物是储能者。只有当这种能被转移到 ATP 中，才成为可用的能。

物质出入细胞

细胞必须从外界摄取食物，也必须把代谢废物排出细胞之外，而物质出入细胞都要通过细胞膜。所以细胞与外界的物质交换都是在液体的媒介中进行的，物质出入细胞的方式，扼要地说

有以下几种。

扩散

用玻璃纸将一个容器隔成两半，一半装上葡萄糖溶液，另一半装上清水，每隔五、六分钟，检查两侧葡萄糖含量，将会发现，葡萄糖溶液中含量逐渐减少，清水中却出现了葡萄糖，其含量逐渐增加。最后，两侧的葡萄糖含量完全一样，达到了平衡。这一现象叫做扩散。这是一种物理现象，分子运动不论方向如何，但运动的最终结果总是分子的平均分布。也就是说，从分子运动的总和来看，分子是从高密度区走向低密度区。当两侧的葡萄糖浓度达到一致时，葡萄糖分子和水分子仍在运动，但是由于两面穿过玻璃纸膜的分子数目相等，所以保持平衡。

活细胞膜比玻璃纸复杂得多。物质出入细胞膜的机制决不是这样简单。分子透过的速度不仅决定于该分子在细胞内外的浓度梯度，也决定于分子的大小、电性、溶解性等。一般说来，能溶于脂类而疏水的分子要比不溶于脂类而亲水的分子更容易进入细胞。在其它条件一样时，小分子比大分子易于进入，而亲水分子如果大于 $7-8 \text{ \AA}$ ，就完全不能进去了。所以膜上小孔的直径可能不大于 8 \AA ，离子的扩散大概也是以这些小孔为通道的。

大分子物质和蛋白质，只有经过消化，分解为小分子的氨基酸才能通过。否则，靠单纯的扩散，不能进入细胞。

渗透

渗透可说是一种特殊形式的扩散，是物质通过一个半透膜的扩散。什么是半透膜呢？半透膜就是对某些物质具有选择性透性的膜。细胞膜是一种在透性上有所分化的膜，它可以使某些分子通过，而另一些分子不能透过，所以细胞膜就是一种半透膜。水是生物界最普遍的溶剂。水按照浓度梯度从多水的地区穿过细胞膜进入少水地区，这个过程就是渗透。

取一个玻璃漏斗，将漏斗口用玻璃纸扎起来，内装以白糖（蔗糖）水。白糖是双糖，它的分子比单糖分子大，它不能透过半透

膜。现将装有糖水的漏斗侵入装有清水的缸中，你想想，里面是白糖水，外面是清水，渗透应是朝哪个方向进行的？或者说，水分子从清水进入糖水的多，还是从糖水进入清水的多？结果从外面穿过玻璃纸进入漏斗内的水分子要比从漏斗内穿过玻璃纸而渗出的水分子多。漏斗内的液柱渐渐升高。

现在要问，外面的水分子要不断地渗透到漏斗中去，液柱是不是要连续升高而不停止呢？事实不是这样。漏斗内的水柱升到一定高度时就不再上升了。这是由于漏斗内水分子的渗出和外面水分子渗入的速率达到平衡，所以水柱在此时就不再升高了。这时水柱的压力正好抵消外面水渗入的压力，这个压力就是所谓的渗透压。

细胞在等渗溶液中不膨胀也不皱缩。细胞保持正常形态。当水进入细胞内过多时，会引起细胞的膨胀，此种称内渗透（低渗）。当水分子从细胞内渗出过多时，将引起细胞质收缩，在植物细胞会出现质壁分离现象，此现象称为外渗透（高渗）。所以一般细胞存放均要置于等渗溶液中。如腌菜时，鲜菜萎蔫时，水渗出来，正是这个道理。淡水生活的生物不能在海水里生活，海洋生物放在淡水中也要死去。

淡水的单细胞生物如变形虫，草履虫等没有细胞壁，但它们具有伸缩胞，靠伸缩胞排出过多的水，这是生活在淡水中的另一种适应方式。

水从含水多的一方，通过半透膜，渗入到含水少的一方，或者说，水从低渗溶液一方渗入到高渗溶液一方，这就是渗透作用。

主动运输

上面介绍的几种物质出入细胞的方式都是物理的、被动的的方式。细胞膜是有生命的膜，物质穿过细胞膜的机制要比穿过玻璃纸复杂得多，现在以红血球为例来说明这个问题。

血液可分为血浆和浴于血浆中的血球、血小板等部分。人的

红血球中 K^+ 的浓度比血浆中 K^+ 的浓度要高出三十倍,但红血球中 Na^+ 的浓度却比血浆中 Na^+ 的浓度低六倍。按照物质扩散的原理, K^+ , Na^+ 浓度在红血球内外应是相等的,但现在竟有这样大的差别 这是什么道理呢?

Na^+ 和 K^+ 都是可以穿过膜的;但 Na^+ 一旦进入红血球,就被红血球“泵出”,结果 Na^+ 在血球中少,在血浆中多。反之,红血球能主动地将 K^+ “泵入”,结果 K^+ 在红血球中多,在血浆中少。

这种逆浓度梯度的运输就是主动运输,主动运输也可以是顺浓度梯度的运输和渗透,即和渗透、扩散的方向一致的运输,但速度却比后者要快。

主动运输是生活膜的特性,死的膜不可能有这种特性。主动运输需要大量的 ATP 来供能。特别是在吸收和分泌机能旺盛的上皮细胞,如胃粘膜上皮、肾小管上皮等,更要消耗大量的能。

动物细胞最普遍的主动运输系统,名为 Na^+ , K^+ , ATP 酶系统或 Na^+ , K^+ 泵。这个系统使细胞内的 Na^+ 大量排出,同时,使细胞外的 K^+ 大量进入。ATP 存在于细胞膜中,它只有在 Na^+ , K^+ (和 Mg^{++}) 同时存在时才有活性。具体地说,激活的 ATP 酶使细胞内的 ATP 水解,ATP 酶就利用放出的能,运输 Na^+ 和 K^+ 。所以,膜上的受 Na^+ , K^+ 激活的 ATP 酶是运输 Na^+ , K^+ 的载体。由 ATP 酶来跨膜运输 Na^+ 和 K^+ 离子。载体带着要运输的物质,通过某种机制,例如通过分子构型上的变化,而将所携带物质输送到细胞中去,在释放了所携带物质后,它们自己又恢复了原来的地位。对于这一问题,还不十分清楚,还需要做很多的研究工作。

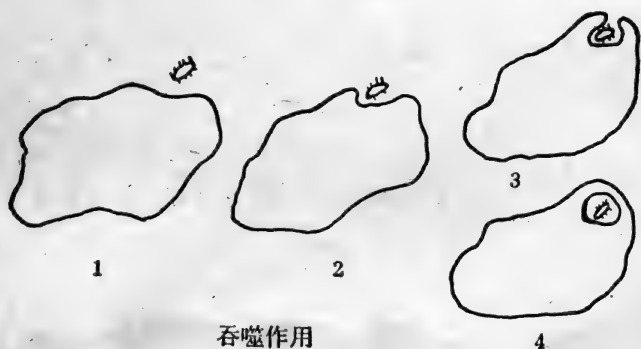
此外,氨基酸和葡萄糖等也都能通过主动运输系统进入细胞。这些主动运输也与 Na^+ 泵有关,也需要 ATP 供能。

内吞作用 (endocytosis)

用一种无毒染料(例如刚果红)将酵母细胞染成红色,放到

草履虫培养液中。不久，草履虫细胞里面就会出现红色的食物泡。这种吞食固体颗粒的作用名为吞食作用。很多种细胞都有这种能力，我们体内的白血球能将侵入体内外来物质如细菌等吞入细胞中，起着保卫身体的作用。

除固体颗粒外，很多种细胞如肠壁细胞，以及一些原生动物如变形虫等，还能吞入液体。吞入的方法是细胞膜向内褶皱，形成细长的沟，沟内充满外界液体，长沟以末端断开而成游离的含有液体的小泡，这种吞入液体的过程名为胞饮作用。变形虫胞饮



吞噬作用



胞饮作用

图2.23 吞噬作用和胞饮作用

作用是在光学显微镜下发现的，但是胞饮形成的细沟和泡很小，在光学显微镜下很难看清，只有在用了电子显微镜之后，才发现胞饮作用是相当普遍的现象。

吞食作用和胞饮作用总名为内吞作用，内吞作用使一些不能穿过细胞膜的物质如食物颗粒，蛋白质大分子等，都能进入细胞之中，形成含有液体或固体的小泡（食物泡）（图2.23）。这时，细胞质中从高尔基体形成的溶酶体很快地和这种小泡融合。溶酶体中的水解酶将泡中食物大分子水解而成小分子如氨基酸等，透过泡膜而进入细胞质中。

外排作用 (exocytosis)

外排作用是和内吞作用相反的一种作用。前述的胰腺细胞分泌酶原粒（蛋白质）就是一种外排作用。酶原粒是在高尔基体上产生的，这些包以外膜的酶原粒脱离高尔基体后，逐渐向细胞表面移行。酶原粒与细胞膜接触后，外膜与细胞膜融合裂开，将其释放出去。

3. 能的释放和传递——细胞呼吸

草履虫吞入的食物颗粒，必须在食物泡中先被消化，然后才能进入细胞质中。同理，我们吃入胃肠的食物，也必须先在胃肠中消化，否则也不能穿过肠壁，进入血液，送到全身。消化作用是使不能进入细胞的食物大分子变为能够进入细胞的小分子，但这一过程却不能使食物中的能大量释放。例如麦芽糖（双糖）消化为两个分子的葡萄糖时，只放出4千卡的自由能，大量的能还保留在两个葡萄糖分子中（每个葡萄糖分子有686千卡的能），只有通过细胞呼吸，使葡萄糖分子氧化，其中的能才会全部释放出来。

单细胞生物，如衣藻、变形虫等，它们是生活于水中的，它们所需的氧可直接从水中取得。多细胞生物的情况比较复杂。由于细胞远离了外界环境，它们需要一个专门摄取氧的系统和一个把氧运给各个细胞的系统，这就是呼吸系统和循环系统。呼

吸系统把外界的氧（空气中的）运到肺；循环系统则把肺中的氧运送到各部细胞，使细胞呼吸得以进行。细胞呼吸产生的废物 CO_2 也是通过循环系统运回肺部而排出的。

O_2 在肺中不能起氧化作用，氧只有在进入细胞后才能氧化食物。所以只有通过细胞呼吸才能产生所需的能。

细胞呼吸的过程实际上就是细胞中氧化还原过程。

什么是氧化呢？原子是由质子和中子所组成的原子核和包在原子核外面的电子所组成的。原子核带有正电。电子带有负电，并且是在原子核外按一定的轨道运行的。在化学反应中，失去电子的反应名为氧化，接受电子的反应名为还原。举例来说，Na 和 Cl 结合而成 NaCl。Na 的外壳有一个电子，Cl 的外壳有七个电子。Na 和 Cl 结合，Na 外壳上的这个电子给了 Cl，所以 Na 是被氧化了。Cl 接受了 Na 的这一个电子，所以 Cl 是被还原了。

又如，葡萄糖氧化而成二氧化碳和水。在此反应中，葡萄糖失去了 H，每一个 H 原子相当于一个电子，所以葡萄糖是被氧化了。O 接受了 H 而成 H_2O ，所以，O 是被还原了。

由上可知，氧化还原过程实质上是一个电子传递的过程。有氧化就同时必有还原，因为有失去电子的，就必有接受电子的。

细胞呼吸 细胞呼吸的全过程可以分为三个阶段。

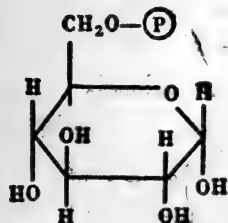
第一阶段

首先大分子有机物降解为较小分子。如多糖降解为单糖；脂肪降解为脂肪酸和甘油；蛋白质降解为氨基酸。现以葡萄糖为例，扼要地介绍这一过程。

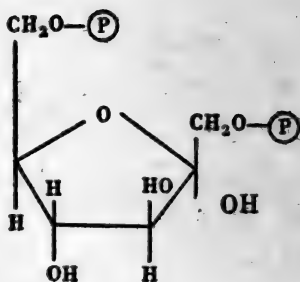
糖酵解：这是葡萄糖氧化的第一阶段，这一阶段是在细胞质中进行。此过程是不需氧的，所以是一种无氧呼吸的过程。

葡萄糖氧化是放能的反应，但葡萄糖是比较稳定的化合物，如要使它氧化放出能来，必先给以能来推动这个反应，也就是先将葡萄糖从稳定状态转变为活跃状态。这种能是来自 ATP，第一步是一个 ATP 的磷酸根连到葡萄糖分子的第 6 位碳上，形成葡萄

糖-6-磷酸。



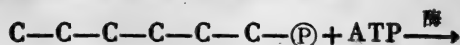
葡萄糖-6-磷酸



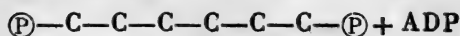
果糖-1, 6-二磷酸

一个 ATP 放出一个高能磷酸键，至少放出 7.3 千卡的自由能。上述反应中 ATP 与葡萄糖反应，产生一分子葡萄糖-6-磷酸，消耗能量 4.0 千卡，葡萄糖-6-磷酸净得 3.3 千卡。这一反应使葡萄糖初步激活了。

下一步变化是：葡萄糖-6-磷酸经过酶促作用变为它的异构体果糖-6-磷酸。此时又有一个 ATP 分解，磷酸连到一位碳上。同时又带来一部分自由能，成为果糖-1, 6-二磷酸。



葡萄糖-6-磷酸



果糖-1, 6-二磷酸

反应继续进行，二磷酸果糖从 3、4 碳原子之间裂开，产生两个分子的三碳化合物，名为磷酸甘油醛，简写成 PGAL。

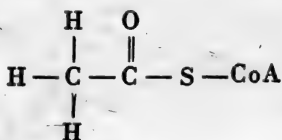
两个 PGAL 再经一系列反应，降解为两个丙酮酸，同时产生四个 ATP，这就是葡萄糖的糖酵解过程。这一过程中能的总账是：一个葡萄糖分子分解为两个分子丙酮酸，支用了两个 ATP，产生了四个 ATP，净得两个 ATP，两个分子的 NAD 被还原，产生两个 $\text{NADH} + \text{H}$ 。

第二阶段

葡萄糖经过一系列反应产生两个丙酮酸分子。丙酮酸在细胞内继续降解，这一过程是需氧的，所以，第二阶段称为需氧阶段或称为细胞呼吸。

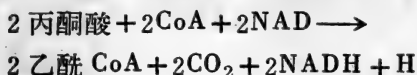
这一有氧呼吸过程是在线粒体中进行。线粒体的复杂而有序的结构是和复杂有序的呼吸过程是一致的。

这一过程从丙酮酸开始，丙酮酸进入线粒体后，进一步氧化，这个氧化和前述的 PGAL 的氧化一样，也是伴随着 NAD^+ 的还原和丙酮酸氧化，同时，放出两个 H 原子使 NAD^+ 还原成 $\text{NADH} + \text{H}$ ，产生一个分子 CO_2 和一个活化的醋酸。所谓活化的醋酸，就是说它不是游离的醋酸分子，而是醋酸和一种名为辅酶 A (CoA) 的分子相结合的化合物，称之为乙酰 CoA。



乙酰辅酶 A

这一反应可用下式表示：



乙酰 CoA 进入一系列的循环反应——称为三羧酸循环或柠檬酸循环。简单地说，循环是从草酰乙酸经过一系列的氧化过程不断地放出 CO_2 ，最后经延胡索酸又成为草酰乙酸，草酰乙酸又可与乙酰结合，因此这个循环可以周而复始的进行。

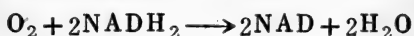
在三羧酸循环中，氧化所放出的 H 由两种受体接受。这两种受体是 NAD^+ 和 FAD ，它们接受 H 而还原为 NADH_2 和 FADH_2 。这一过程所释放的能就储存于 ATP 和 NADH_2 及 FADH_2 中。一个乙酰 CoA 经氧化共产生一个 ATP，三个 NADH_2 和一个 FADH_2 。

三羧酸循环可说是最为经济，也是最有效率的氧化系统，在

这一循环中，除 CO_2 外，简直没有废物，同时产生能也陆续地被储藏起来。

第三阶段

电子传递链在糖酵解和柠檬酸循环中，一些H的受体，NAD和FAD接受了电子，还原成 NADH_2 和 FADH_2 。在有氧的条件下，这些还原的受体又可为氧化而恢复成NAD和FAD。而放出的H则与O结合而成水



实际上这个过程不是这样的简单。H不是直接传递给O，而是按顺序地传递给一系列的H受体，最后才传递给O，而生成 H_2O 。所以，这一系列的受体就是所谓的电子传递链。在这个电子传递链中，主要的电子受体是一类含铁的化合物，如细胞色素C，H在一系列传递中，逐渐释放能量，放出的能就被用来将ADP转变为高能的ATP。这一过程又可称为氧化磷酸化。经过此过程，NADH和FADH中贮藏的能就被转移到ATP中去了。

以上就是细胞呼吸的全过程，现在从全面再来看一下，细胞呼吸过程中能量的变化。

在一个葡萄糖分子氧化而成 CO_2 和 H_2O 的过程中，共产生36个ATP分子。一个ATP分子含能7.3千卡，36个ATP分子共含262.8千卡，占葡萄糖的36%，也就是说，细胞呼吸的结果，使一个葡萄糖分子的686千卡的36%成为细胞可用的能。

在细胞呼吸过程中，包括了无氧呼吸和有氧呼吸两个过程。在无氧呼吸过程中仅产生两个ATP，而其余34个ATP则来自有氧过程。由此可见，氧在呼吸过程中的重要性，但无氧过程也不可忽视，因为没有无氧过程也就不能进入有氧阶段。

在有氧过程中产生34个ATP，而其中32个ATP的生成是来自电子传递系统。前面已经讲过，有氧过程发生在线粒体中，线粒体具有丰富的酶。在基质中主要含有三羧酸循环有关的酶，如柠檬酸合成酶，延胡索酸酶等，在内膜上含有各种细胞色素以

及与氧化磷酸化有关的F·ATP酶,此酶存在于内膜球。还有一些脱氢酶(主要是琥珀酸脱氢酶)和NADH,线粒体的内膜球与ATP合成有关,如果内膜失去了内膜球,电子传递仍可进行,但ATP却不能合成了。因为没有内膜球时,电子传递过程中的自由能不能储存而失去。

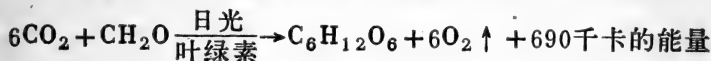
4. 能的输入——光合作用

没有绿色植物就没有今日的生物界。这话一点也不过分,因为只有绿色植物才能利用日光能,而日光能则是生物界最主要的,唯一的能源。

庄稼利用植物的光合作用来吸收日光能,人类的食物都是光合作用的产物。有的是直接产物,如稻、麦、蔬菜等。有的是间接产物,如鸡、鸭、鱼、肉等。埋在地下的煤炭是古代植物的遗体,这些遗体从根本上说,是古代植物吸收日光能,进行光合作用的产物。也可以说,古代植物的光合作用,把当时的日光能贮藏起来,为我们人类的现代文明提供了宝贵的能源!

我们很容易误认为陆生的高等植物,例如大面积森林、草原、以及人类种植的农作物是光合作用的主要执行者,大部分日光能是由它们吸收的。事实并非如此,它们只完成全部光合作用的10%,其余90%是由低等植物,主要是海洋中的浮游藻类进行的,这些藻类大多是单细胞的,它们的体积非常的小,远不能和枝叶繁茂的大树相比,但是它们数量大,广泛分布于海洋之中,有更好的条件吸收日光能,所以它们对于生物界是十分重要的。

光合作用是植物所特有的一种功能,植物中进行光合作用的部分,主要是在叶的绿色细胞内。前边已讲过叶细胞中的叶绿体就是植物进行光合作用的场所。光合作用就是绿色植物在日光下,把从外界吸收的二氧化碳和水合成为碳水化合物,以下式表示:



从上式可看出，在光合作用时，每生成一克分子葡萄糖就能积累由日光中得到的 690 千卡能量。因此，光合作用过程所生成的有机物，实际上就是一种能量的积累过程，也可以说是能量的输入过程。关于光合作用的详情，在植物的生活部分中将有详细介绍，在这里我们只扼要介绍其轮廓。

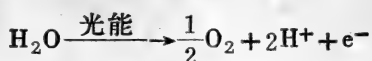
光合作用包括两个反应，即光反应和暗反应。前者需光，后者不需光。

光反应

光反应在叶绿体的膜层系统中进行，叶绿素分子就是排列在这些膜层上的。

叶绿素能吸收紫、蓝、红光，但不能吸收绿光，所以是绿色的。高等植物的叶绿素有两种，一种是叶绿素 *a*，这是光合作用所必需的，另一种是叶绿素 *b*。除叶绿素外，叶绿体中还有另外一种黄色的色素，名为类胡萝卜素，这种色素能吸收绿色以及其它光。类胡萝卜素、叶绿素 *b* 对光合作用只能起辅助的作用（把吸收的日光能传递给叶绿素 *a*），不是光合作用所必需的。

光反应的过程很复杂，简单地说就是，叶绿素吸收日光能，通过酶的作用，将水分解为 H^+ ， e^- 和 O_2 ：



与此同时，细胞中一种重要的受体，简称 $NADP^+$ （和 NAD^+ 的作用相似，都是电子的受体），还原为 $NADPH_2$ ，ADP 磷酸化而成高能化合物 ATP。所以，光反应的核心是利用日光能合成 $NADPH_2$ 和 ATP。

暗反应

这个反应过程是不需要光和叶绿素的。反应是在叶绿体的基质中进行的。反应的要点是利用光反应中已经形成的 $NADPH_2$ 和

• 实际应还原为 $NADPH + H$ ，为了简便，我们写成 $NADPH_2$ 。

ATP，经过一系列复杂的酶促反应，最后把 CO_2 还原为葡萄糖，从而完成了把日光能转换为糖的化学键能的过程。所以葡萄糖的合成是不需要光的。实际上，几乎任何细胞，无论有无叶绿素，只要给以 CO_2 ，ATP（供能）和 NADPH_2 （还原剂）就可进行葡萄糖的合成。

光合作用的产物是葡萄糖，有了葡萄糖作为原料，植物就可以合成其他的有机物，如淀粉、纤维素等。在生物体内，糖类经过一定的代谢途径转化为脂肪类物质。此外，有了葡萄糖，植物还可以利用土壤中的 N 盐（氮肥），合成蛋白质。所以糖、脂肪和蛋白质的代谢途径是相通的。

五、细胞分裂

细胞分裂是生物生长、繁殖与分化的基础。单细胞生物靠细胞分裂来繁殖。多细胞生物的发育过程，实际上就是细胞分裂和分化的过程。多细胞生物的性细胞也是细胞分裂的产物。

植物的根尖，茎尖的细胞能不断生长分裂提供新细胞，所以植物的根、茎能不断地生长伸长，新的叶子也能不断产生。多年生植物的茎内有形成层，形成层也能不断分裂产生新细胞。所以，多年生植物的茎能不断加粗。动物和植物不同，动物身体的大小有一定的限度，到了这个限度就不再增大了。但是，这并不是说动物细胞在身体长大后，就不再分裂了。动物成长之后，多种细胞仍是要分裂产生新细胞以补充死亡的细胞。人的皮肤表面是由多层细胞组成的表皮层。最表面的细胞是角质化的死细胞，这些死细胞每天都在脱落。在这些死细胞之下是活细胞，而活细胞的最下面的一层细胞一直保持着分裂的能力，角质化细胞不断脱落，就由这个最基层的细胞的分裂来补充。

细胞分裂一般分为三种类型。无丝分裂（直接分裂），有丝分裂（间接分裂）及减数分裂。重点介绍有丝分裂。

1. 无丝分裂 (amitosis)

无丝分裂的现象在上世纪40年代就已被发现，以后曾在一些细胞中如两栖类的红血球，白血球以及人工培养的细胞中见到过。无丝分裂就是没有染色体的分裂，细胞核在间期状态下，直接横缢为二，整个细胞也相继延长横裂为二，而形成两个细胞(图2.24)。



图2.24 无丝分裂(蛙红血球)

虽然无丝分裂的现象经常被人发现，但和有丝分裂比起来，究竟是少见的。它常发生在已经特化的细胞，病变的细胞或正在退化的组织中。

2. 有丝分裂 (mitosis)

各种真核细胞的分裂过程，基本上是不同的，它们分裂的各阶段在光学显微镜下都是可以看见的。观察活细胞的分裂过程很生动，有些现象在已经固定染色的细胞是看不见的。用显微摄影技术把细胞分裂的全过程拍成电影，不但看起来生动有趣，并且还有助于深入分析。但是细胞分裂时的许多细微形态，必须用显微镜切片技术才能看见。这种技术是上世纪发展起来的，现在还在应用。我们现在所掌握的细胞分裂的形态变化过程，主要就是利用这种技术取得的。现以植物细胞分裂为例，说明细胞分裂的全过程。

植物细胞有丝分裂

细胞分裂的全过程可分为四个时期，即前期、中期、后期和末期（图2.25）。两次分裂之间名为分裂间期，或简称间期。间期是细胞分裂的准备时期。在根尖分生组织切片中，间期细胞总比分裂细胞多。这是因为间期所占的时间比分裂全过程所占的时间要长的缘故。

前期 (prophase)

细胞核从间期进入前期的最明显变化是在均质的细胞中出现了细丝，这就是染色体。在间期核中，DNA分子伸展成细而长。所以，在光学显微镜下不能看见。进入分裂前期后，染色质缩短变粗而成可见的细丝。细丝继续变短，变粗而成一定数目的染色体。此时，常染色质和异染色质已经不能分清了。仔细观察可以看出，每一染色体实际是由两个并列的“染色单体”所组成的。可见此时期，染色体已经完成了复制。这两个染色单体，彼此并不是完全分离的，而是以共同的着丝点连在一起的。在染色体上有一个染不上颜色的狭窄部分，名为初级横缢。在初级横缢里有一个染色浅的颗粒，这就是着丝点。此时着丝点还没有复制，所以在染色体的其它部分已分成两个单体时，着丝点还只有一个。

染色体先是随机地散布在核液之中。以后逐渐向核的周围移动，与此同时，核仁逐渐消失，核膜也逐渐全部溶解。此时，染色体和细胞质完全混合在一起了。

细胞质的突出变化是出现纺锤状的结构。纺锤是由许多并列的纺锤丝组成。每一根纺锤丝是一束微管。微管的成分是动力蛋白，因此，可以理解，纺锤体在细胞分裂时承担着运动的功能。随着核膜的溶解，染色体和细胞质直接接触，一部分纺锤丝就和各染色体的着丝点连接起来了。

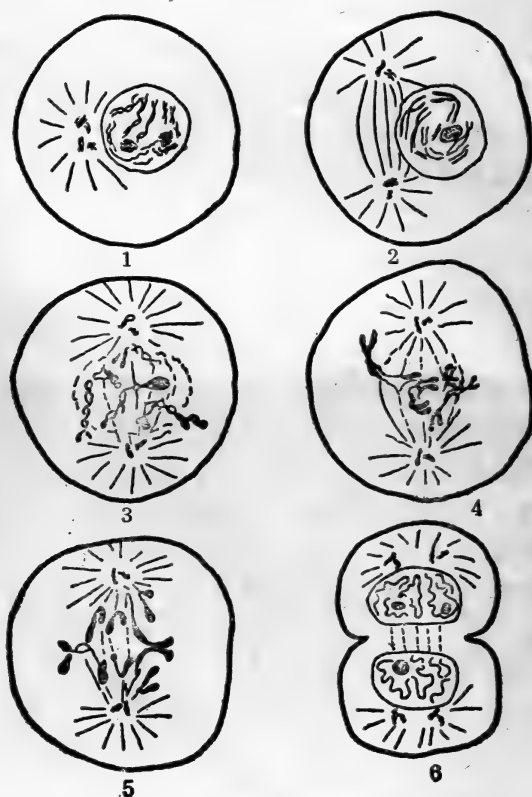
中期 (metaphase)

纺锤体调整位置，进入细胞的中央。染色体继续浓缩变粗，排列到纺锤体中央的横面上，即“赤道板”。各染色体的着丝点

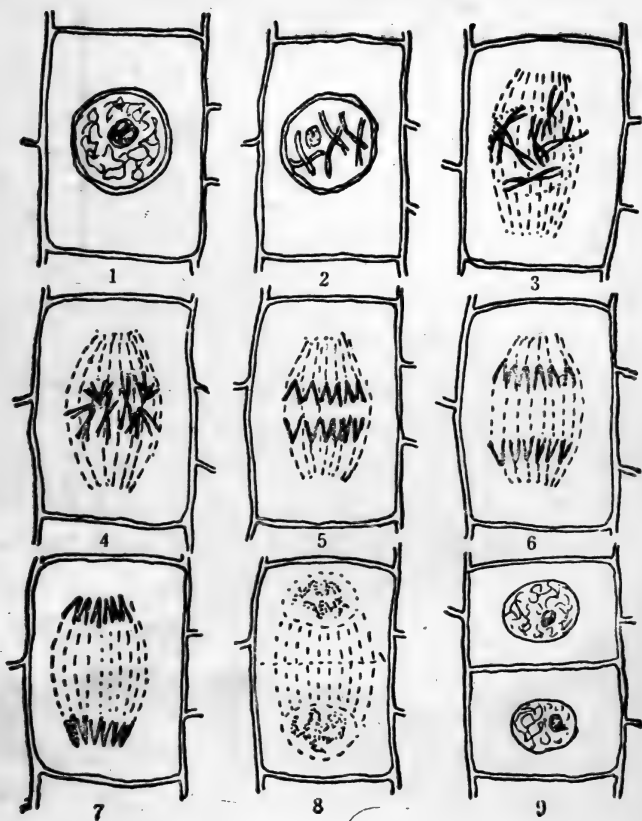
和纺锤丝的两极是等距离的。这时，可以看到，有的纺锤丝连在染色体的着丝点上，有的纺锤丝则从一极直通另一极。此期是观察染色体组型和各染色体形态的最好时期。

染色体的形态

在有丝分裂或减数分裂的中期，观察染色体形态最常用的方法是压片或涂片法。具体做法就是将已固定的组织放在载玻片



动物细胞有丝分裂



植物细胞有絲分裂

图2.25 动、植物细胞有丝分裂模式图

- 动物细胞： 1—3：前期； 4：中期；
 5：后期； 6：末期。
- 植物细胞： 1：间期； 2—3：前期；
 4：中期； 5—7：后期；
 8：末期； 9：子细胞（间期）。

上，滴加醋酸洋红（地衣红或其它染料），加上盖片，用力猛压盖片，使细胞破裂染色体散开，染色体的形态清晰可见。所有染色

体均有着丝点，着丝点位于染色体的一个缩细的部分，即初级缢痕。此区不被碱性染料着色。一般根据着丝点在染色体上的部分，将处于中期的染色体形态分为四种类型：即终端着丝点染色体，着丝点位于染色体的一端，染色体成单臂状；近端着丝点染色体，着丝点接近染色体的一端，因而染色体分为一个长臂，一个短臂；近中部着丝点染色体，染色体成“L”形；中部着丝点染色体，着丝点位于染色体中部，因而两臂等长。



图2.26 染色体的形态

除了着丝点所在的初级缢痕外，有的染色体还有另外一个着色较浅的区域，名为次级缢痕。次级缢痕的位置在各个染色体上都是固定的。因而是鉴定染色体的标志。某些染色体的末端，还附有一个小体，形状大多是圆形或近于圆形，它以细的染色质丝与染色体相连，这个小体叫“随体”（图2.26）。有“随体”的染色体名为随体染色体。

染色体组型

在细胞分裂的中期，染色体都有规律地排列在纺锤体中部的平面上，也就是在赤道板上形成一圈。如果此时，从细胞的一端观察染色体，就可以看到此细胞的全部染色体。

不同生物有不同数目，不同形态和不同大小的染色体，也就是说，每一种物质的染色体都有自己的特征，这就是物种的染色体组型。例如人有23对染色体， $2n$ 的染色体数等于46。可按它们的形态、大小、着丝点的位置等，把它们按顺序地排列成1—22对，另外一对性染色体（XX或XY）。这就是人的染色体组型（图2.27）。

近年来发展染色体带型显示技术，可以显示各种染色体上划分的横带（异染色质），最常用的方法是姬氏染色法。由于各染色

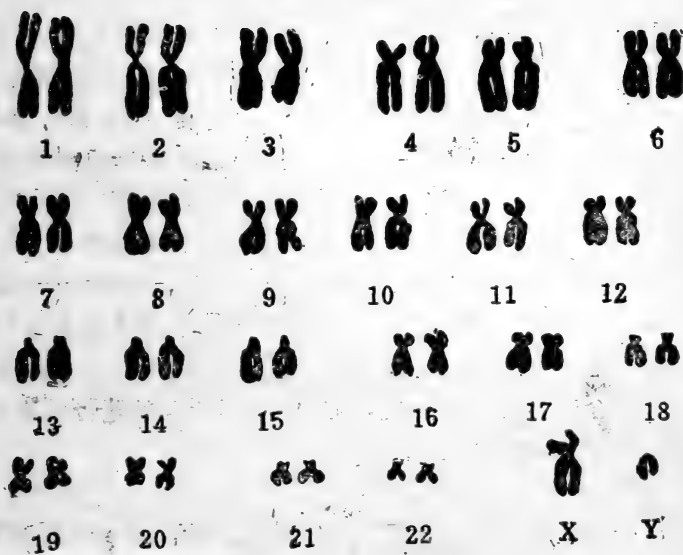


图2.27 人的染色体组型

体有确定的带型，因此染色体带型显示技术在制订染色体组型以及发现异常染色体方面很有意义。

染色体数目

各种生物染色体的数目是恒定的。例如人有46个或23对染色体；果蝇有8个或4对染色体；玉米有20个或10对染色体。染色体数目可用来决定系统发育上的亲缘关系，动、植物种的分类地位等。染色体最少的是马蛔虫，只有两条染色体， $n=1, 2n=2$ 。染色体数目最多的是—种原生动物，具有300个以上的染色体。

以上介绍的是处于中期的染色体形态，下面介绍一下处于间期核中的染色体。

巨染色体

在很多双翅目昆虫如果蝇、摇蚊等，它们的幼虫唾腺细胞的间期细胞核，用光学显微镜就可以看到染色体，它比体细胞的染色体粗1,000—2,000倍，长200倍以上。这是为什么呢？原来在这

种细胞中，细长的染色体连续地复制多次，而细胞本身并不分裂，致使染色体变粗，由于这种染色体是通过多次复制而产生的，所以，含有很多细丝，故又称多线染色体（图2.28）。果蝇的多线染色体就含有1000条以上。如用醋酸洋红或其它核染料染色，多线染色体上可显出许多着色深的横带或横纹，孚尔根反应阳性，可见横带含有DNA，一般认为横带就是基因的位置。果蝇多线染色体上共有5000多个横带，这可能就是果蝇的全部基因。

有时，多线染色体的某些部分显著地膨大，形成染色体“泡”。泡是RNA合成作用加强的反映，所以泡的产生可以认为是此部分的基因正在活跃。也就是说，这一部分DNA的遗传信息正在“转录”到RNA中去。

灯刷染色体

在两栖类卵母细胞中发现的一种长染色体，比多线染色体还长，总长度可达5,900 μ m。这是染色体完全展开的时候。这种染色体上有许多侧丝环，使染色体成刷状，故称灯刷染色体。每一灯刷染色体有两根DNA分子链，它们分别向外伸出侧环，其上盖有RNA(rRNA)和蛋白质（图2.28）。有人用 ^3H -尿嘧啶核苷注射到蝶螈体内，进行放射自显影观察，证明侧环是合成RNA的地方。这种合成在蝶螈可持续二百天左右。等到合成结束，RNA都放出到细胞质中，这些侧环也就随之消失了。

后期 (anaphase)

后期是相同的两组染色体分向细胞两极移行的时期。在中期以前，虽然每个染色体都已分裂成两个子染色体，但着丝点没有分裂，而成对的染色单体在着丝点的地方仍旧是相连的，中期之后，着丝点也分裂了。每个染色单体都有了自己的着丝点，两个子染色体就完全独立了。它们的着丝点分别和本侧的纺锤相连，可能是由于纺锤丝的收缩变短之故，两个子染色体分道扬镳，各向一极移行。达到两极时，染色体紧密挤压，轮廓逐渐变得不清楚，这时就进入了分裂的末期。



图2.28 示间期核染色体

纺锤丝和着丝点对于染色体的正常移行起着重要的作用。有人用紫外光局部照射染色体，使染色体断裂成有着丝点的一段和没有着丝点的一段。结果，当其它正常染色体都已排列到纺锤中间的赤道板上时，没有着丝点的一段却不能正常运动，而被抛在纺锤之外，最后被排除于细胞质中。

有一种植物碱，名为秋水仙素，它能破坏纺锤的生成。纺锤被破坏后，染色体不能排列成赤道板，只能游离在细胞之中，可见纺锤的正常发育对于染色体的运动也是重要的。

末期 (telophase)

末期的变化正好和初期相反。原来盘绕变粗的染色体，现在拉开了，变得细而长，终于看不见了。同时，核仁和核膜又重新出现，细胞核恢复了间期形态。

细胞质分裂 (cytokinesis)

新细胞核形成之前，约在后期，细胞质就已开始分裂。这时，在纺锤的赤道面上出现一个横板，即成膜体。成膜体逐渐扩展，把细胞分为两个，纺锤消失，细胞就完全分为两个了。

电子显微镜观察证明，细胞质分裂时，在赤道面上围绕着微管（纺锤丝）出现许多小泡，名为成膜泡 (phragmosomes)，成膜泡是高尔基体产生，然后聚集到赤道面上的。这样就形成了一个由成膜泡、微管、高尔基体以及附近的内质网组成的隔板状构造，即成膜体。成膜泡增大，彼此愈合，形成两个并列的新的细胞膜。成膜泡内含有的果胶质，此时也被释放出来，分布于两个新膜之间。两个子细胞分别产生纤维素的纤丝沉积于其上，形成初生的细胞壁，至此细胞分裂就完成了。

动物细胞分裂的特点

动物细胞和植物细胞的分裂基本一样，但在以下几方面有所区别：

第一，动物细胞有一个中心体，其中有两个中心粒。细胞进入前期时，中心粒已经复制成两对了。每对中心粒的外周有短的，放射状排列的微管，成星芒状，故称为星体。两个星体分别向细胞两极移动，同时，在二者之间形成纺锤丝。所以，动物细胞的纺锤，两端各有一个星体，这是在植物细胞所没有的。

第二，动物细胞在细胞质分裂时，细胞膜在细胞中央“赤道板”处形成一个横缢。横缢向细胞内收缩，越缩越细，最后把细

胞分割为二。

但是在电子显微镜照片上，在某些动物细胞如肠上皮细胞，以及无脊椎动物如水螅的细胞，也可看到高尔基体分泌的小泡和一些致密的物质聚集在赤道板上，和纺锤丝、内质网等共同形成一个所谓中体 (midbody) 的构造。横缢越陷越深，最后与中体相连，使细胞分而为二。植物细胞质分裂时的成膜体和动物细胞的中体，实际是同源的结构。植物细胞和动物细胞在细胞质分裂上的不同只是动物细胞产生横缢，植物细胞不产生横缢。这种不同似乎是没有什么重大的意义的。

应强调的倒是二者的共同之处，因为它反映了有丝分裂的意义，即染色体平均分配于两个子细胞中。染色质是遗传物质，染色质的平均分配就意味着两个子细胞获得了和亲本细胞相同的遗传性。

细胞周期

间期加上分裂各期就是一个细胞周期。DNA 的复制和染色体的主要蛋白质“组蛋白”的合成，都是在间期进行的。但这两种物质的合成一般只占间期的一部分时间，这一时期可称为复制期，用 S 表示。从细胞分裂结束到 S 期开始，这一时期称为复制前期，用 G_1 表示，从 S 期结束到分裂开始，这一时期称为复制后期，用 G_2 表示 (图 2.29)。

细胞周期的时间随不同细胞，不同条件而不同。大肠杆菌，如果培养在只含葡萄糖和无机盐的培养基中，

在 37°C 的条件下，细胞周期为 45 分钟。如果在培养基中加入氨基酸和某些其它有机物，温度仍为 37°C ，细胞周期就缩短为 20 分

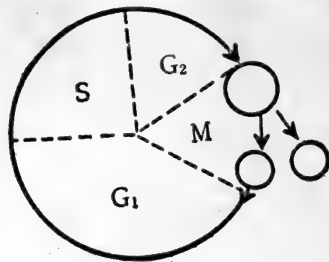


图 2.29 细胞周期

M, 分裂期; S, 复制期;
 G_1 , 复制前期; G_2 , 复制后期。

钟。真核细胞的周期时间比原核细胞为长，原生动物四膜虫 (*Tetrahymena pyriformis*) 每3—4小时分裂一次。

在多细胞生物， G_1 期的时间变化较大，分裂慢的细胞，多半是 G_1 期长。也可以说，不进入分裂期的细胞，多是停留在 G_1 期的。S期和 G_2 期则是相对稳定的。一般S期，即DNA合成所需的时间多为七、八小时， G_2 期约为，二至五小时。而有丝分裂所需的时间，即M期不过一小时左右。

表2.4 细胞周期 (分钟)

| 细 胞 | 间 期 | 分 裂 期 |
|-----------------|---------|-------|
| 蚕豆根分生组织(19°C) | 1300 | 150 |
| 豌豆根分生组织(20°C) | 1350 | 177 |
| 鸡成纤维细胞(38°C) | 660—720 | 23 |
| 中国仓鼠成纤维细胞(37°C) | 636 | 24 |

同步分裂

为了研究有丝分裂的机理，细胞学家尝试了多种办法，力求使细胞群能同步分裂。也就是使大多数细胞能够以同样的速度进行分裂，这样就得到大量的处于同一时期的细胞了。

一些海产动物如海胆的卵子，如同时受精就可同步分裂。其它培养的真核细胞以及单细胞生物在正常生长的情况下，分裂细胞一般只有3—5%。但通过改变环境因素，可使细胞实现同步分裂。例如四膜虫，通过连续的高温处理，可使细胞群连续二次或三次同步分裂，第一次分裂指数可达90%以上。此外，低温处理与饥饿也能诱导同步分裂。

3. 减数分裂 (meiosis)

有些生物如变形虫、眼虫等，不分性别，因而谈不上有性生殖。它们是依靠有丝分裂而繁殖的。大多数生物，包括动物和植

物，都要通过性细胞，即精子和卵子的结合而产生受精卵（合子），再由受精卵分裂、分化而产生第二代，这就是有性生殖。精子和卵子是由原始生殖细胞分裂、分化而产生的。

我们说过，各种生物染色体的数目是固定的。如果精子和卵子是按前述的有丝分裂的方式产生的，它们的染色体数目应该保持不变。那么，精子和卵子结合而成的受精卵就应该有加倍数目的染色体了。如果是这样的话，生物每繁殖一代，染色体的数目就要加一倍，代代繁殖下去，染色体的数目岂不就要无限制地增加下去了吗？事实当然不是这样的。生物体染色体的数目既然是固定的，那就是说，有性生殖产生的后代和亲代染色体的数目是一样的，并没有成倍的增加，这其中必然有一个过程，使性细胞配合后，染色体数目保持和父本或母本的细胞一样。这个过程就是减数分裂。

减数分裂的特点

从原始的生殖细胞（精原细胞和卵原细胞）发展到精子或卵子，除了有丝分裂外，还要经过一次另外一种方式的分裂，即减数分裂。减数分裂的特点，最简单地说，就是在连续两次分裂中，染色体只复制了一次，结果产生的四个性细胞的染色体数目只有原来数目的一半。如果原来的数目是 $2N$ ，精子或卵子就只有 N 。例如玉米细胞有10对染色体，玉米的精子或卵子就只有10个染色体。以后精子和卵子结合而成受精卵（这是第二代的开始），染色体的数目又恢复了 $2N$ 。

减数分裂的过程

观察各种动物的精巢切片或植物的花药切片，可看到减数分裂的各阶段（图2.30）。

减数分裂的全过程包括两次连续的分裂。具体过程如下：

第一次分裂

前期 I：前期比有丝分裂的前期长，可以再分为几个阶段。前期最早的变化和有丝分裂相似，也就是染色体经过缩短，从看

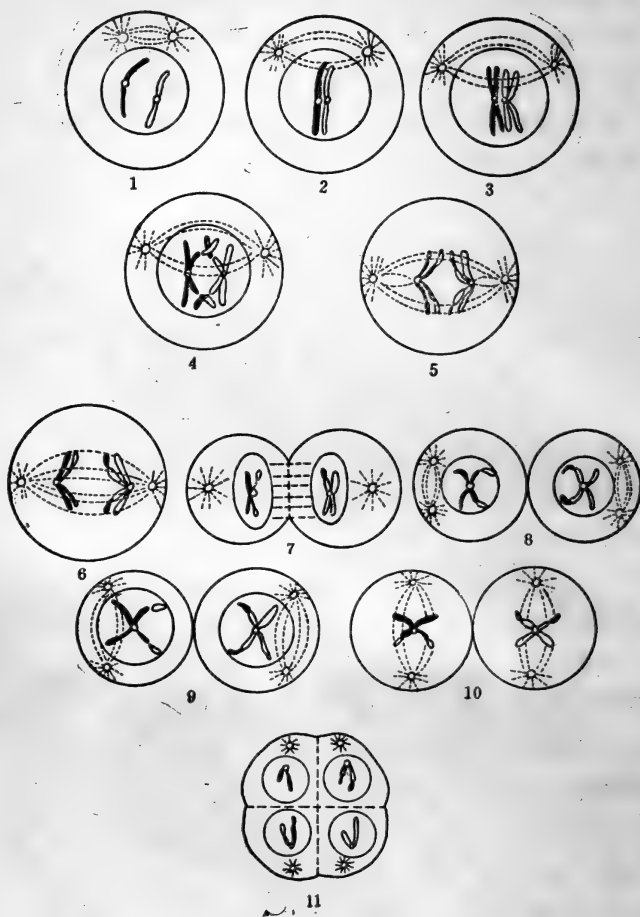


图2.30 减数分裂

1—4, 前期 I; 5, 中期 I; 6, 后期 I;
 7, 末期 I; 8, 间期, 两次分裂—间期; 9, 前期 II;
 10, 中期 II; 11, 末期 II。

不见变为看得见的细而长的丝状物。细丝连续盘绕缩短，变短变粗，出现了轮廓清晰可见的染色体。下一步是染色体移行，相同的染色体两两配对。这一时期名为联会。如果原来是20个分散的染色体，这时就配成了10对染色体。每一对染色体，可名为同源染色体。如果追溯它们的来源，可以说，一个来自精子，是父本的，另一个来自卵子，是母本的。

此期每个染色体已经变成双股的了，这就是说，一个染色体已经成为两个染色单体了。因此，每一对同源染色体现在已经是四个染色单体（四分体）。

联会很有意义。联会的结果，两个同源染色体彼此接近，这样就为四个染色单体彼此交换或长或短的一段创造了条件。这时，同源的染色体常常彼此扭曲，形成各种形式的交叉。实验已经证明，染色体交叉之后，再经断裂、改接，就实现了染色体的交换。染色体是基因的载体，染色体的交换使基因的组合多样化，因而也使遗传性状的组合多样化，其结果是使后代能够产生变异。这对于生物的适应与进化是有意义的。

中期 I：各成对的染色体移向细胞中央的赤道面上。在有丝分裂，由于没有联会，染色体不成对，而是单独行动。

后期 I：每一对同源染色体各自分开，带着它们各自的染色体（实际上是两个染色单体）走向细胞的两极。由于着丝点不分裂，原来的一个染色体还是一个染色体。结果原来是 $2N$ 数目的染色体，现在分成两组，各有一半或 N 数的染色体，走向细胞两极。

末期 I：和有丝分裂一样，细胞分裂为二，染色体伸开，又变得看不见了。但此时所形成的两个子细胞已经是单倍的（ N ）而不是二倍（ $2N$ ）的了。

间歇期：末期之后，两个子细胞进入短暂的间歇期。这一时期没有DNA的复制，因而在形态上也沒有新的染色单体的形成。

第二次分裂

第二次分裂，也分为四个时期（前期Ⅱ，中期Ⅱ，后期Ⅱ，末期Ⅱ）。在这次分裂之前，细胞中的染色体已经分成两个染色单体，只是着丝点还没有分裂，因而两个染色单体不能分开。直到中期Ⅱ之末，着丝点分裂为二，两个染色单体才完全分开，成为两个染色体。染色体分别走向细胞的两端，经过细胞质分裂而成两个细胞。在这一次分裂开始时，染色体数目是 N ，分裂产生的两个细胞的染色体数目仍是 N ，所以说，第二次分裂是一次有丝分裂。这样，第一次分裂形成的两个细胞，再经过第二次分裂，共形成四个细胞。

总之，精子的母细胞或卵子的母细胞在进入减数分裂之前，先完成DNA的复制。这是减数分裂中唯一的一次DNA复制。第一次分裂后，同源染色体分开，移向细胞两极，产生两个子细胞，它们的染色体减少了一半。这两个细胞再一次分裂，这次分裂是正常的有丝分裂，即每个染色体的两个染色单体分开移向细胞两极，共产生四个细胞。这四个细胞的染色体不再减少，仍是原来数目的一半，这四个细胞分别发育而成精子或卵子。

减数分裂的意义

减数分裂是有性生殖中染色体数目保持恒定的一个必要过程。但是我们要问，有性生殖是一个十分复杂的过程，无性生殖却简单得多，为什么有性生殖在生物界，特别在高等生物中却广泛存在呢？现在我们来讨论这个问题。

我们会说，染色体上排列着一系列的基因，基因是决定生物的遗传性状的。有丝分裂时，两个子细胞获得了相同的染色体，因而遗传性状相同。这样代代相传下去，产生的细胞染色体相同，基因相同，因而遗传性状也总是相同的。在这种情况下，除非基因本身发生了变化，子代才有可能发生变异，没有变异就谈不上生物进化，无性生殖就有这种缺点。

有些生殖要经过精与卵会合而成受精卵这一过程（受精作用）。这样就使后代具有了父母两方面的染色体。每一对染色体

中，一个来自父本，一个来自母本。若是受精卵中共有 4 对染色体，我们用 Aa, Bb, Cc, Dd 来代表它们。减数分裂的结果，由于每个精子或卵只能含有每对染色体的一个，所以，有可能产生 16 种 (2^4) 不同染色体组合的精子或卵 (图 2.31)。

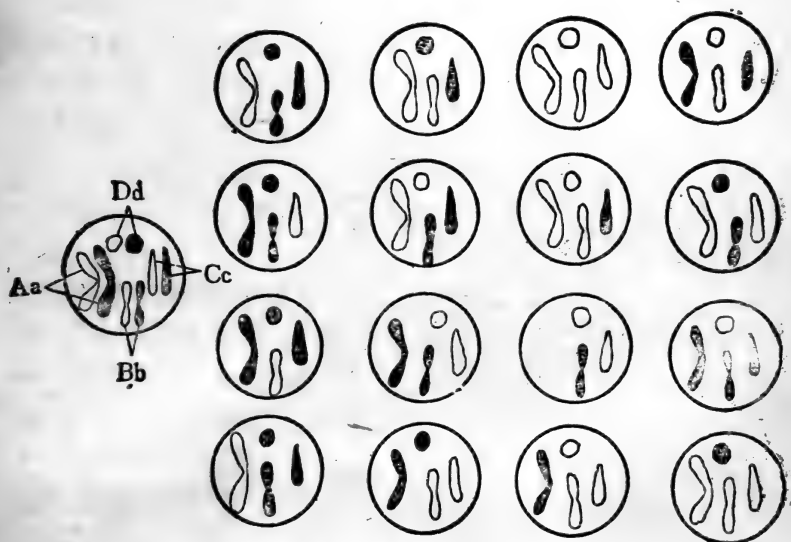


图 2.31 减数分裂后染色体的可能组合
 $2N$ 为 8 ($N=4$) 的原始生殖细胞，可能产生 $2^4=16$ 个组合

人有 23 对染色体，人的精子或卵的染色体组合就有 2^{23} 或 8388608 个可能。各染色体在遗传上的作用不同，因此，不同组合的染色体组就具有不同的遗传特性。这样就能使后代发生更多的变异。不但如此，在减数分裂的前期，当同源染色体配对时，成对的染色体还可以进行部分的交换。交换后的染色体一部分是父本的，一部分是母本的。这样就更进一步地增多了性细胞中染色体组的变异，使后代发生变异的可能性更多了。变异越多，生物适应环境的可能也越大。进化的道路也越宽广。

六、癌 细 胞

癌是迄今我们还没有认识其规律的一类疾病。临床上虽然还有放射性治疗、化学治疗以及手术治疗等多种手段，但没有一种手段是理想的。它一直还是威胁人们生命的最危险的一种疾病。

癌的根本问题是细胞畸形分化的问题。细胞不按正常的规律发育，恶化而成癌细胞。于是它不再受机体的控制，破坏身体内环境的平衡，不受约束地连续分裂，产生新的癌细胞。这些癌细胞在人体内到处游走，最终导致死亡。

1. 癌细胞不同于正常细胞的特征：

(1) 癌细胞的形态上最明显的特征是，核一般都较正常的大，有时形状也变得不规则；核仁也变大，形状也常不规则；染色时，核的着色也明显地加深；线粒体也不正常，嵴不发达；细胞膜也发生变化；在细胞间的间隙联接也明显减少。

(2) 癌细胞的有丝分裂常有“多极分裂”的现象，在一个分裂细胞中出现多个纺锤，分裂的结果不是产生两个细胞，而是产生三、四、五甚至更多的细胞。

(3) 由于细胞表面发生了变化，癌细胞在体外培养中失去“接触抑制”的现象。离体培养的正常细胞，当它们在运动时，彼此接触起来时，它们就不再运动，也不再分裂，最后形成一片单层细胞；接触的结果，使细胞分裂受到抑制，这种现象名为接触抑制。癌细胞在机体內则到处游走，穿入到各种组织器官中去，这就是所谓的“转移”。转移的结果，癌细胞能在身体內“到处为家”，到处分裂、繁殖，形成肿块。

(4) 在体外培养中，只要经常保持适宜的环境，癌细胞可长期繁殖而不死亡。例如“海拉细胞”就是来自名为 Hele Lane 的一位癌症的女患者，这位患者已死去近三十年。但从她身上取

下的癌细胞一直在实验室中一代一代地传了下去，成为研究癌症的材料。

(5) 癌细胞对不良的环境，一般说来，有较强的抵抗力。在正常细胞不能生活的条件下，癌细胞常能坚持活下去。例如正常的心脏细胞或脑细胞，如果缺 O_2 ，或是在含HCN的条件下，很快就死去了，但癌细胞竟能耐受2—3天，甚至在恢复正常条件后，还能继续繁殖。

2. 癌细胞的来源

什么原因使细胞畸形分化？这个问题到现在也没有解决。现在知道，多种化学物质都是致癌的；多种物理因素，如放射性也是致癌的。有人认为这些刺激因素使身体的免疫系统发生了变化，因而不能消除身体内出现的癌细胞。

但不管是什么因素引起的癌变，只要细胞发生了癌变，成了癌细胞，它分裂产生的后代也都是癌细胞。这个事实说明，癌变是能够遗传的。可见癌变的过程必然是细胞的遗传装备发生了变化的过程。因此，有人认为，癌细胞是基因突变的产物。也有人认为，癌细胞是由于细胞的基因调控发生了问题，使原来处于控制状态的基因，脱离了抑制而活化，因而变成了癌细胞。

近年来研究得最多，也是最有可能的理论是病毒致癌的理论。在本世纪之初，丹麦人埃尔曼 (Ellermann) 和班克 (Bang) 发现，鸡的白血病（血癌）是可以传染的。并且如果把病鸡的去掉血细胞的血液（血浆）注射到健康的鸡的身上，就可以使健康的鸡感染白血病，以后证实了这是通过病毒感染的。现在，在鸟类和哺乳类已经找到了多种致癌的病毒。在人的多种癌细胞中，如白血病、肉瘤、淋巴瘤以及乳腺上皮癌都已发现含有大分子的RNA，和引起小鼠癌症的病毒RNA分子很相似；其次，人的这些生癌细胞中也都含有一种具有反转录活性的颗粒；第三，有人发现某些人癌细胞中DNA分子含有与病毒RNA相似的苷酸序列，

而这种序列在正常细胞中是没有的。所以病毒致癌的理论对于人类的致癌看来也是适用的。物理的和化学的致癌因素虽然都能引起细胞恶化，现在看来，它们的作用都是间接的，都是作用于病毒，激起病毒的活性，因而才使细胞恶化的。

癌病毒的遗传物质能够参加到寄主细胞的染色体中，变为寄主DNA分子的一部分（原病毒），和寄主DNA一同复制，随寄主细胞的分裂而代代相传。遇到有适宜条件，例如射线等致癌因素，原病毒被激活，而产生新的病毒，或者原病毒的有关基因，即致癌基因失去了控制，因而发生了作用，从而使细胞发生癌变。

但是，有些癌病毒是RNA病毒，例如鸡白血病的病毒就是RNA病毒。DNA病毒可以加入到细胞自己的DNA中去，和细胞自己的DNA一同复制，而RNA病毒不能加入到DNA分子中去。RNA病毒是如何引起癌变的呢？直到1964年发现了反转录酶，能使RNA做模板，产生与之互补的DNA，这个问题才算解决。原来RNA癌病毒在进入细胞后，在反转录酶的催化下，病毒的RNA可以作为模板，转录DNA，先产生一个与(+)RNA互补的(-)DNA链，这个(-)DNA链又合成一个互补的(+)DNA链，这个(±)DNA双链（可名为原病毒或病毒DNA分子）渗入到寄主细胞的DNA中去，使寄主的DNA分子多了一段，并随着寄主细胞DNA的复制而复制，因而能随着寄主细胞的分裂而进入到子细胞中去，并转录出新的病毒RNA分子以及mRNA，这样就实现了RNA病毒的繁殖。

按上述说法，癌细胞的遗传装置既含有原来的全套基因，也含有加进来的病毒基因。这可由布朗(Braun)用植物做的实验证明。他将一种植物瘤(Brown galltumor)的单个细胞，在实验室内培养成单株的细胞群，然后取一部分组织接种到烟草植株的顶部，经过几次反复的嫁接，癌组织逐步恢复正常，终于产生了种子，种子萌发而长成正常的植株。在两栖类也有类似的实

验，癌组织也能分化成正常的肌肉、软骨以及结缔组织等。

在体外培养的人的神经瘤细胞 (neuroblastoma) 如给以一定的条件，例如给以 cAMP (环式腺苷酸)，也能进行正常的分化而成神经细胞。

这些实验都说明，癌细胞确实保存着全部的正常遗传信息，因此，只要环境允许，它们可以从恶性转变过来，分化而成正常组织。这就给了我们一线希望。我们现在对付癌的办法都是杀死它们。在了解了癌变时的机制后，也许可以找到更好的办法，使癌变的细胞又回到正常的轨道上来。

小 结

细胞是构成生物体的基本单位，它既是一个结构单位，也是一个机能单位。原核生物的细胞名为原核细胞，真核生物的细胞名为真核细胞，我们介绍的主要是真核细胞。

细胞都具有细胞膜、细胞质和细胞核三部分。

细胞膜是由脂类双分子层加上分布于其外层和嵌于其中的不同蛋白质分子所组成。细胞膜是细胞的表面层，具有细胞门户的作用。能控制某些物质的进入和排出。此外，细胞膜之外有细胞外衣，对细胞的免疫、细胞的识别能力等都有重要的作用。

细胞质中含有多种细胞器。线粒体是细胞呼吸的细胞器，为细胞提供能。高尔基体是包装和输送分泌物的器官，各种分泌粒和溶酶体等都是从高尔基体产生的。内质网是制造蛋白质（核糖体的功能）及其它物质的细胞器。植物细胞的叶绿体是光合作用的细胞器。这些细胞器均是由膜所组成，它们共同组成一个复杂的膜系统。膜系统的存在大大增加了细胞的面积。细胞质中还有分散的核糖体，是蛋白质合成的场所。此外，细胞质中还有微管和微丝，动物细胞还有中心体。

细胞核中有染色质，染色质的成分是 DNA、碱性蛋白、酸性蛋白和 RNA。DNA 是带有遗传信息的大分子，所以细胞核对细

胞的遗传、变异和蛋白质的生物合成等起主导作用。

细胞分裂是生物生长、繁殖与分化的基础。单细胞生物靠细胞分裂来繁殖。多细胞生物的发育过程，实际上就是细胞分裂和分化的过程。细胞分裂有无丝分裂和有丝分裂两种方式。无丝分裂很少见。有丝分裂的全过程可分为前期、中期、后期和末期四个时期。有丝分裂的结果使一个细胞分成两个带有原来细胞相同的遗传物质（染色体）的细胞。

从第一次细胞分裂开始到第二次细胞分裂开始是一个细胞周期。所以每一个细胞周期包括细胞分裂期（M）和分裂间期两个部分。DNA的合成是在间期进行的。

多细胞生物性细胞的生成要经过减数分裂。减数分裂的结果使 $2N$ 数的原始生殖细胞产生 N 数的精子或卵子。

细胞分化是一个复杂的问题。癌细胞的产生可能就是细胞畸形分化的结果。细胞发生癌变的机制，现在还了解得很少。病毒致癌的理论最受重视。

复习思考题

1. 动、植物细胞有何异同？
2. 细胞膜的结构和功能。
3. 简述各种细胞器的结构与功能。
4. 细胞核的化学组成及其功能。
5. 原核细胞与真核细胞的区别是什么？
6. 有丝分裂的分期及各期的主要特点是什么？
7. 细胞周期分为几期？各期的主要特点？
8. 动、植物细胞有丝分裂过程有何异同？
9. 减数分裂的特点及其意义。
10. 减数分裂与有丝分裂的主要区别？
11. 细胞呼吸包括几个阶段？各阶段的特点？

第三讲 微生物

周 德 庆

一、什么是微生物

在我们的周围,除了存在着大量形形色色的动物和植物以外,还存在着一个肉眼难以发现的、庞大无比的微生物世界。这似乎已是一个不必多讲的常识问题,可是,事实上由于微生物的个体微小,外貌不显或虽识其貌而不知其作用,多种混居在一起,以及从接种(包括自然“接种”或感染)到引起明显后果间要经历一段生长繁殖时间等原因,使人们对微生物的具体认识往往是模糊不清的,或者根本不认识;对其印象常常是片面的,或者甚至是错误的。

人类对动植物的认识,可以追溯到人类的出现。可是,对微生物的认识,却不知经历了多少艰辛的历程。在发现微生物世界以前,人类长期受着微生物的愚弄:对它们的存在视而不见,触而不觉,嗅而不闻,食而不察,得其益而不知其恩,受其害而不知其之可恶。直到1675年,荷兰人列文虎克利用自制的简单显微镜亲眼观察到多种形态的微生物后,才使人类的视野大大开阔,初步认识到微生物世界的客观存在。可是,对它们的作用开始真正了解,还只能从一百二十多年前法国的巴斯德关于“酒病”和否定生物“自然发生论”的著名曲颈瓶等工作算起。

微生物不仅与整个生物界的起源、存在和发展紧紧相联,更重要的是与人们的工农业生产、医药卫生、国防建设、环境保护、生物学基本理论的研究以及日常生活息息相关。只要举一点例子

就足以说明这个问题了。例如，在人类与威胁自己最严重的微生物传染病作斗争的历史中，几个关键性战役（如外科消毒、化学治疗剂的发明、疫苗、菌苗和类毒素的使用，尤其是一系列抗生素的发现和广泛应用等）的节节胜利，已不知拯救了多少人的性命，而这一切，都与微生物学的研究密切联系着。

微生物是一切微小生物的总称。它们都是一些个体微小（要以微米 [μm ，即 $1/1000 \text{ mm}$] 或纳米 [nm ，即 $1/1000\mu\text{m}$] 作测量单位)、构造简单的低等生物，包括属于真核类的酵母菌、霉菌、原动物和小型藻类，属于原核类的细菌、放线菌、支原体、立克次体和衣原体，以及属于非细胞型的病毒和类病毒等生物。

在整个生物界中，微生物体形的大小相差甚大。体形上的量变达到了某一限度，必然会引起一系列其它性状的质变，从而使微生物界获得了显然有别于动、植物界的五个共性，这就是：

1. 体积小，面积大

几种常见微生物的大小见（表3.1）。任何物体，若把它分割得愈细，则其单位体积所占有的表面积值就愈大。如果以人体的“面积/体积”值为一，则大肠杆菌就达三十万左右。这样一个小体积、大面积系统必然特别有利于与外界进行物质和能量的交换。这就是微生物区别于一切其它生物最本质的属性，也是引起

表3.1 几种常见微生物的大小

| 微 生 物 | 大 小 (微米) |
|--------------|------------------------------------|
| 大 肠 杆 菌 | $0.5 \times 1 \sim 3$ |
| 金黄色葡萄球菌 | 0.5×1.0 |
| 枯 草 杆 菌 | $0.5 \sim 1.1 \times 1.6 \sim 4.8$ |
| 酵 母 菌 | $3 \sim 5 \times 5 \sim 19$ |
| 烟草花叶病毒 (TMV) | 0.015×0.3 |
| 红 血 细 胞① | 7.0 |

① 非微生物，这里仅作对照用。

以下四个其它共性的原因。

2. 吸收多，转化强

据报导，一个积极活动着的大肠杆菌细胞，每小时可消耗其自重两千倍的乳糖。吸收多的结果，就为物质转化快、菌体合成多提供了可靠的物质基础，从而使微生物有可能对自然界和人类生活中带来一系列巨大的影响。

3. 生长旺、繁殖快

微生物有着极高的繁殖速度。如果以二等分裂方式繁殖的细菌为例，它们每分裂一次，快的只要二十分钟，因此每小时就可分裂三次。这样，只要使微生物处于合适的条件下，它们在短时间内就会得到大量增殖（表3.2）。

表3.2 若干微生物的代时及每日增殖率

| 微生物 | | 代时 | 每日分裂次数 | 培养温度(°C) | 每日增殖率 |
|------|------|--------|--------|----------|----------------------|
| 细菌 | 乳酸菌 | 38分 | 38 | 25 | 2.5×10^{11} |
| | 大肠杆菌 | 18分 | 85 | 37 | 3×10^{25} |
| | 根瘤菌 | 110分 | 13 | 25 | 8×10^3 |
| | 枯草杆菌 | 31分 | 46 | 30 | 6×10^{13} |
| | 光合细菌 | 144分 | 10 | 30 | 1×10^3 |
| 啤酒酵母 | | 120分 | 12 | 30 | 4×10^3 |
| 藻类 | 小球藻 | 7小时 | 3.6 | 25 | 12 |
| | 念珠藻 | 23小时 | 0.96 | 25 | 1.54 |
| | 硅藻 | 17小时 | 1.4 | 20 | 2.62 |
| 草履虫 | | 10.4小时 | 2.3 | 26 | 4.90 |

当人们把有益微生物应用于生产实践中时，这一特点特别有利。这也是其它进行动植物生产的部门所无法相比的优点。

4. 适应广，易变异

由于微生物具有个体小、繁殖快、数量多和接触外界环境的直接性等原因，使其发生变异、淘汰或适应的频率特别高。因此，它们在抗热、抗寒、抗盐、抗干旱、抗酸碱、抗缺氧、抗辐射和抗毒物等一系列抵抗恶劣环境的能力方面，都登上了生物界中的“冠军”宝座。

在变异性方面，微生物更为突出。这里只要举一个青霉素产生菌产量变异的例子就可以说明了。在1943年时，原始的青霉素产生菌——产黄青霉在每毫升发酵液中只分泌约二十单位的青霉素。可是通过三十多年来的人工变异和育种工作，再加上其它条件的改进，使当前国际上应用的高产菌株的产量，已比原种提高了三、四千倍。通过变异和育种能如此大幅度地增产，这在动植物育种实践中简直是不可思议的。

5. 分布广，种类多

微生物在自然界的分布真可谓无微不至、无孔不入、无远不屈了。人迹所到之处肯定会有大量的微生物，人迹无法到达之处，也会有大量的微生物生存着。在地球上除了活火山区以外，从生物圈、土壤圈、水圈直到大气圈和岩石圈，到处都有微生物家族的踪迹。例如，在89℃—90℃的温泉中，在含盐量高达23—25%的“死海”里，在难以测出水分的撒哈拉沙漠中，在酸度极高的矿水中，在二千米深的地层下……，到处都可找到一定类型的微生物。至于土壤和动植物体上，更是微生物的“繁华世界”。例如在我们的肠道内经常居住着一百种左右的微生物，其总数可达一百万亿。但是由于它们和人的机体之间经常处于相对平衡状态，并且不引起疾病，所以才不引起人们的注意。

微生物的种类极多，但目前所知道的还只在十万种左右，而其中被利用的则为数更少。

不同种类动、植物之间的差别，一般表现在形态特征上，而不同种类微生物之间的差别则主要表现在代谢特性上。因此在微生物中可找到比高等动、植物的代谢特征更为丰富的独特代谢类型，例如细菌光合作用，化能合成作用，生物固氮作用，厌气性生物氧化，烃代谢，合成多种次生代谢产物，能分解复杂化合物（纤维素、木质素、角蛋白、塑料等）和极毒物质（酚、氰、甲醛、多氯联苯等），各种抗逆性，以及奇特的“生命的第三形态”（甲烷菌、“第四形态”（病毒）和“第五形态”（类病毒）等。

微生物代谢类型多，其结果必然是代谢产物种类特别多。例如，仅由微生物产生的抗生素就达二千多种。微生物分布广，种类多的特点为人们开发和利用各种菌种资源提供了无限的可能性，也为解决生物学中各种基本理论问题提供了极为良好的实验材料。

以上概括的五大共性对人类的关系都是既有利又有害的。我们只有对微生物充分认识并掌握它们的规律时，才能使它们被人类控制和利用。

二、微生物的主要类群

1. 微生物在生物系统中的地位

在人类对微生物进行深入研究以前，只把生物粗略地分成动物和植物两大界。随着对微生物的逐步认识，生物的分界越来越细。近一百多年来，已从原有的两界系统发展到五界甚至六界系统。而不管哪一系统，除动物界与植物界外，其余各界如真菌界、原生物界、原核生物界和病毒界，都属于微生物的范围。

2. 处于不同进化阶段上的三大群微生物

真核类微生物、原核类微生物和病毒，是处于不同进化阶段上的三大群微生物。它们的主要形态特征和相互比较可见（表3.3）。

表3.3 真核类微生物、原核类微生物和非细胞型生物——病毒形态构造的比较

| 比较项目 | 细胞型生物 | | 非细胞型生物 |
|----------|------------------|----------------|------------------|
| | 真核类微生物 | 原核类微生物 | 病毒 |
| 细胞有无 | 有 | 有 | 无 |
| 个体大小 | 直径在10 μ m左右 | 直径在1 μ m左右 | 长度在0.1 μ m左右 |
| 个体形态 | 丝状或单细胞 | 球、杆、螺旋状或丝状 | 球、杆、砖丝或蝌蚪状 |
| 细胞壁的主要成分 | 几丁质,纤维素等 | 肽聚糖*等 | 无 |
| 核酸种类 | DNA + RNA | DNA + RNA | DNA或RNA |
| 核酸存在状态 | 主要存在于真核内 | 主要存在于原核内 | 被蛋白质衣壳包裹或裸露 |
| 线粒体 | 有 | 无 | 无 |
| 中体 | 无 | 一般有 | 无 |
| 鞭毛构造 | 如有,则为“9+2”型** | 如有,则为单根丝状 | 无 |
| 细胞质流动 | 有 | 极少 | 无 |
| 繁殖方式 | 产生各种无性或 或有性孢子 | 裂殖 | 在宿主细胞内进行复制 |
| 举例 | 霉菌、酵母菌等 | 细菌,放线菌等 | 病毒,类病毒*** |

* 肽聚糖是原核微生物细胞壁的主要成分,由N-乙酰葡萄糖胺、N-乙酰胞壁酸和由四、五个氨基酸组成的短肽所构成的网状结构,使细胞具有一定的形状和坚韧性。它可被溶菌酶水解,而青霉素则可抑制其合成。

** “9+2”型鞭毛是指由几对长丝围绕两条长丝而组成的复杂鞭毛。

*** 类病毒是1967年才分离出来的为目前所知道的最小病原体。杆状,长五百埃,是一个裸露的RNA分子(含359个核苷酸)。大小仅为烟草花叶病毒的四百分之一。目前已知八种植物病害,如马铃薯纺锤体病等由类病毒所引起。类病毒的发现,对了解生命起源、生命的本质和阐明一些疑难病因有着重大意义。

3. 四大类细胞型微生物形态的比较和识别

常见与常用的细胞型微生物可分成四个大类,即细菌、放线菌、酵母菌和霉菌。从形态上来区分,通常可包括菌落形态(群体形态)和细胞形态(个体形态)两方面的观察。用肉眼直接观察和辨认菌落形态,是区分这四大类微生物最常用的简便快速方法,它在菌种筛选、杂菌识别和菌种辨认等方面,都有现实的意义。

当某一微生物细胞落到固体培养基表面（有时为内部）时，在适宜的条件下，经过生长、繁殖，结果会以母细胞为中心形成一个肉眼可见，且有一定形态构造的子细胞集团，就是菌落。细胞的形态特征是菌落形态特征的基础。由于每一大类微生物有其独特的细胞形态，因而反映在群体水平上就出现各有特色的菌落形态，如大小、形状、结构、厚薄、色泽、干湿度、透明度、粘稠度、致密度、表面特征、边缘特征以及菌落正反面的颜色是否一致等。

在四大类微生物的菌落中，因细菌和酵母都是单细胞微生物，所以菌落形态就较相似；而放线菌和霉菌都是菌丝状生长的微生物，所以菌落特征也比较接近。现列表比较它们的菌落和细胞的形态特征（表3.4）。

4. 微生物分类与鉴定中的两个问题

(1) 学名：就是对某一菌种所取的科学名字，是国际上通用的“正名”，一般用拉丁词来表达。凡接触微生物学工作的人，都必须很好地了解有关学名的知识，并在可能条件下，最好能熟记一些常见微生物的学名。

学名 = 属名（字首大写） + 种名（字首小写） + （首次定名人） + 现定名人 + （定名年分）

其中属名与种名两项，在印刷物中须排成斜体字（或在正体字下划一条横线），而其后各项则可排正体字（但通常可省略）。例如，结核分枝杆菌的学名为 *Mycobacterium tuberculosis* (Koch) Lehman et Neumann (1896)，或简写成 *Mycobacterium tuberculosis*

(2) 菌株：在微生物学工作中，经常遇到在学名后面有一个编号或字母符号的情况，这就是菌株名称，例如，生产淀粉酶的枯草杆菌为“*Bacillus subtilis*” 7658。菌株（或品系）是指从自然界分离到的任何一种微生物的单细胞，以及由它（在未经变异的情况下）繁殖出来的一切后代培养物。菌株的概念与无性繁殖系（即“克隆”）相同。我们必须对菌株的概念有一个正确的

表3.4 四大类微生物菌落和细胞形态特征的比较

| 微生物类别 | 特征 | | 菌落的特征 | | | | | | | 参考特征 | | | | |
|-------|--------|-----------|--------------|------------|---------|------|---------------------|------|---------------|------|--------|-----|----|----|
| | 菌落 | 细胞 | 含水量 | 外观状态 | 相互关系 | 形态特征 | 菌落与培养基结合程度 | 菌落颜色 | 菌落正反面颜色的差别 | 菌落边缘 | 菌落生长速度 | 气味 | 菌落 | |
| | | | | | | | | | | | | | 菌落 | 菌落 |
| 单细胞型 | 很湿或较湿 | 小而突起或大而平坦 | 单个分散或有一定排列方式 | 小而均匀，个别有芽孢 | 透明或透明度差 | 不结合 | 多样 | 相同 | 看不到细胞 | 一般很快 | 一般臭味 | 细菌 | 真菌 | |
| | 较湿 | 大而突起 | 单个分散 | 大而均匀，个别有芽孢 | 透明度差 | 不结合 | 多样(一般呈乳脂或矿烛色，少数呈红色) | 相同 | 可见球状、卵状或假丝状细胞 | 较快 | 多带酒香味 | 酵母菌 | 霉菌 | |
| 菌丝型 | 干燥或较干燥 | 小而紧密 | 丝状交织 | 而一 | 不透明 | 结实牢固 | 十分多样 | 一般不同 | 有时可见丝状细胞 | 慢 | 常有泥腥臭味 | 放线菌 | 霉菌 | |
| | 干燥 | 大而疏松或大而致密 | 丝状交织 | 而化 | 不透明 | 结实牢固 | 十分多样 | 一般不同 | 可见粗丝状细胞 | 一般较快 | 往往有霉味 | 放线菌 | 霉菌 | |

“均匀”指在高倍油镜下看到的细胞也只是均匀一团，而“分化”是指可看到内部的一些结构。
 “均用低倍镜观察时的菌落边缘特征。”

理解。

为什么在实践中要提出菌株这一名称呢？因为我们从自然界筛选到菌种后，可以得到一个纯培养。经过菌种鉴定，如果它的性状与前人描写过的典型菌相符的话，就可认为两者是同一个种。但是，在鉴定手册上对每种微生物所记载的性状往往是一些普通的形态生理特征，即使有某些特征涉及到生化代谢或生产性能，也不过是一些粗放的、定性的描述。而当科学实验或生产实践上要利用这个菌种时，总是要求比较细致的、定量的性状，而这类性状又多数不是分类鉴定时所采用的性状。例如，产生青霉素的能力不是青霉素分类鉴定时的主要性状；产生柠檬酸的能力也不是黑曲霉分类鉴定中的一个标准。同是一种黑曲霉，它可以产生柠檬酸，也可以产生果胶酶，产生柠檬酸的能力又大不相同；同是一种枯草杆菌，有的作为蛋白酶的生产菌种，有的却是淀粉酶的生产菌种，它们的产酶能力又非常悬殊；在科学实验中，更会发现同一菌种的不同菌株间在细致性状上会有千差万别。因此，当从自然界中分离到任何一株纯种微生物时，即使经鉴定后认为它与模式种是同一个种，也应在学名之后加上一个菌株名称。当然，在实验室人为条件下，如果原有菌株的性状发生了变异，随即就应给予一个新的菌株名称。从这个意义上说，种是有限的，而菌株数却是无限的。

在实际工作中，例如当我们发表科研成果或交流生产经验时，在筛选或鉴定菌种时，以及在保藏或索取菌种时，都要在学名后标上菌株名称，以增强科学性和避免差错。至于在索取到已有菌株名称的菌种时再自行改换菌株名称的做法，会引起学术上的混乱，故应绝对避免。

三、微生物的生理活动

微生物生理的中心问题是要研究微生物生命活动的规律性

或其本质，例如研究微生物的营养、代谢、生长、繁殖，以及各种环境条件对这些生命活动的影响等规律。其中新陈代谢是整个生理活动的核心，营养是新陈代谢的起点，而生长繁殖则是在一定的外界环境条件下，微生物全部代谢活动在整体水平上的综合反映。这里着重讲解微生物的营养和生长。

1. 微生物的营养和培养基

营养是保证微生物进行正常生命活动的物质基础和能量源泉，具有营养功能的物质，就称营养物。

(1) 营养要素和营养类型 在自然界中，能做为微生物营养物的物质种类极多。至今知道的所有有机物(包括大量人工合成的)，几乎都可以为微生物所利用。概括地说，碳元素(碳源)、氮元素(氮源)、能量(能源)、无机元素(碳、氮源除外)、生长因子以及水是微生物的六大营养要素。

各种生物所需要的营养物表面上千差万别，但从元素水平上来分析时，却发现它们不但在成分上都是由碳、氢、氧、氮、硫、磷、钾、镁等十几种元素组成，而且所需各种元素的数量、比例也十分相似。为了便于理解和记忆，我们在表 3.5 中从分子水平来分析微生物的六大营养要素，并与动物和绿色植物的营养物质做比较。

根据其碳源是无机物还是有机物，可以把一切生物的营养类型区分为自养型和异养型两大类。自养型生物就是指那些可以利用最简单的无机碳化合物——二氧化碳来合成其一切有机化合物中碳架的唯一或主要来源，并可通过吸收日光或氧化无机物(铵盐、硫及硫化物、 H_2 、亚铁化合物等)而获得其能量来源的生物；异养型生物则是一些依赖外源有机物作为碳源并对它们进行生物氧化来获得能量而得以生存的生物(它们还可分腐生型和寄生型两类)。

从上表可以看出，微生物的营养类型介于动物和绿色植物之

表 3.5 微生物和动物、植物营养物质的比较

| 营养要素 | 生物类型 | 微生物 | | 绿色植物 (自养) |
|------|------------|------------------------|-------------|-----------|
| | | 动物 (异养) | 异 养 | |
| 碳 源 | 糖 类 脂 肪 | 糖、醇、有机酸等 | 二氧化碳、碳酸盐等 | 二氧化碳 |
| 氮 源 | 蛋白质或其降解物 | 蛋白质或其降解物、有机氮化物、无机氮化物、氮 | 无机氮化物、氮 | 无机氮化物 |
| 能 源 | 与碳源同 | 与碳源同 | 氧化无机物或利用日光能 | 利用日光能 |
| 生长因素 | 维生素 | 一部分需要维生素等生长因子 | 不需要 | 不需要 |
| 无机元素 | 无机盐 | 无机盐 | 无机盐 | 无机盐 |
| 水 分 | 水 | 水 | 水 | 水 |

间,而且存在着极为丰富的过渡类型。例如,可供微生物利用的碳源既可以是最简单的“碳、氧”类(如 CO_2)或是“碳、氢”类化合物(烃类),也可以是“碳、氢、氧”类(糖、醇、酸、脂等)或“碳、氢、氧、氮”类化合物(蛋白质、氨基酸等);可供微生物用作氮源的既可是最简单的氮气(N_2)或“氮、氧”类化合物(NO_3^- 等),也可是“氮、氢”类(NH_3 , $-\text{NH}_4^+$ 等)或复杂的“氮、碳、氢、氧”类的有机氮化物(尿素、氨基酸、蛋白质等)。微生物有如此广泛的营养谱,就是它们能在自然界中广泛分布的一个重要原因,也是人们廉价培养和广泛利用它们生产各种有用代谢产物和菌体成分的一个极其有利的条件。

(2) 培养基 由人工配制的,适合微生物生长繁殖或产生代谢产物的混合营养料,称培养基。培养基配成后,必须经过严格灭菌后才能应用。

设计培养基的原则和方法 根据微生物的营养、生理和生态方面的知识,可以为某一微生物设计出一种初级的培养基。但是,要设计一个好的实验室或大生产上使用的培养基,就需要根据一定的微生物学理论知识和大量的科学试验。现将有关设计培养基时的若干基本原则和方法简介如下:

① 四个原则

目的明确 用于培养不同类型微生物或生产不同类型代谢产物时,应当考虑设计不同类型的培养基。例如,培养细菌的培养基要比培养酵母或霉菌的含氮量要高(即碳、氮比值低);同是细菌的培养基,生产谷氨酸等氨基酸产物的培养基要比生产乳酸或丙酮丁醇等不含氮代谢产物时的含氮量要高得多。当然,用于实验室和大生产中的培养基,其选用的成分也应有所区别。

营养协调 即各营养要素间的比例必须十分协调。在液体培养基中,其间含量一般按以下顺序递减:水>碳源>氮源>磷酸盐>硫酸盐>其它无机元素>生长因子;而在固体培养基中,一般为:水>(填充剂)>碳源>(凝固剂)>氮源>磷酸盐>硫酸盐>其它无机元素>生长因子。各要素在数量比例上虽然变化很大,但粗略地说,在液体培养基中,各要素之间的含量往往各相差一个数量级(但磷酸盐和硫酸盐一般为同一等级)。

酸碱度适宜 不同种微生物的培养基需要有不同的酸碱度(pH值)。例如,细菌一般以pH7.0—7.6为宜,放线菌为7.5—8.5;酵母菌为3.8—6.0,霉菌则为4.0—5.8。

经济节约 在设计培养基时,尤其是设计大生产用的培养基时,经济节约的原则十分重要。

② 四个方法

调查生态 在自然条件下,凡某一微生物生长速度最快,数量最多的地方,总是其营养和其它外界条件最为合适的地方。所以只要采用天然基质或模拟天然基质,就可以配制出“初级的”天然培养基。例如,用肉汤或鱼汤作培养基来培养各种腐生细菌,

用水果汁来培养酵母菌，以及用麸皮米糠来培养一些霉菌等，都是人所共知的常识了。

查阅文献 尽量查阅，分析和利用一切文献资料上有参考价值的数据或配方（包括直接可引用的和间接可引用的）作为我们制造合适的培养基的参考。

精心设计 试验各种不同配方的培养基时，往往工作量极大。为提高工作效率，不少人已应用了正交试验设计法或优选法，并取得了良好的结果。

试验比较 为解决某一微生物对糖类、氨基酸或微生物等基本营养成分的要求，可用在培养皿平板上作生长谱法先进行定性测定；用摇瓶培养或用发酵罐进行培养，可以得到精确的数据。如要获得生产性的数据，则应在小型、中型，最后还要在大型发酵罐中进行试验。

培养基的种类 培养基的种类多得不可计数。现将培养基归纳成以下几种：

① 按原料来源和对其中所含成分的了解程度来分：可分为天然培养基和合成（综合）培养基两大类。天然培养基是用一些成分不甚清楚的天然原料配制而成的。它的原料来源充沛，营养丰富，价格低廉，是最常用的一类培养基。例如，广泛用于培养细菌的肉汤蛋白胨培养基；用于培养酵母菌的麦芽汁培养基等。而合成培养基则是由一些成分清楚的纯化学试剂配制而成，故成分精确，重复性强，适合用它作一些精确的实验室研究工作。例如培养真菌时常用的察氏培养基等。

② 以培养基的物理状态来分：如为液体状态，称为液体培养基；如在其中加入琼脂或明胶等凝固剂，就称为固化培养剂（一般也称固体培养剂）；如用马铃薯块，麸皮米糠等固体成分配制的培养基，则称为固体培养基。液体培养基适合于微生物的生理学研究 and 大规模工业发酵用；固化培养基的用途极广，可作分离、鉴定、计数、检验杂菌、菌种保藏和生物测定等用；而固体

培养基则适用于产生大量孢子、保藏菌种以及进行土法生产等用。

③ 按培养基的作用来分,可以分为多种类型,这里主要介绍选择性培养基和鉴别性培养基两类。选择性培养基是根据我们所选微生物的特殊营养要求或对某些因素的抗性,即根据“投其所好”或“取其所抗”的原则而设计出来的培养基,它可以提高我们对该菌的筛选效率。例如,利用缺氮培养基可以筛选固氮菌;利用 pH2.0—2.5 的高酸度高淀粉的培养基可以筛选柠檬酸生产菌——黑曲霉;利用含可抑制细菌的链霉素等成分的马丁氏培养基分离土壤真菌等。鉴别性培养基是一类在培养基中加入对某菌的特殊代谢产物会呈颜色反应的指示剂。以便在外形相似的菌落中,利用显色反应而快速鉴别疑难菌落的一类培养基。例如,用以检查饮水和乳品中是否含有肠道致病菌的伊红美蓝(EMB)培养基,就是一种常用的鉴别性培养基。由于样品中的大肠杆菌和产气杆菌能发酵培养基中的乳糖产酸,因此能使伊红、美蓝结合。结果大肠杆菌呈现较小的带紫黑色的菌落,表面还有金属光泽;产气杆菌的菌落则较大,且呈棕色;而不发酵乳糖的其它肠道菌则不被着色。

2. 微生物的生长

微生物一切作用的发挥,全赖其巨大的数量。由于这一特点,就决定了研究微生物生长规律的重要性。微生物与高等动植物不同,它的“生长”一般都是指群体(培养物)在量(体积、重量或细胞浓度)上的增加。单个细菌由于个体太小,研究它的生长规律一般没有多大实际意义。“繁殖”则专指个体数目的增加。微生物个体生长的结果就导致个体的繁殖,从而引起了群体的生长。

(1) 测定生长繁殖的主要方法

测生长量法

① 直接法:方法很多,常用的是称干重法,一般可将样品

放在 100°C 或 105°C 烘箱中烘至恒重，也可在 40°C — 80°C 下进行真空干燥后称重。

② 间接法：常用的有两种。一种是用光电比色计测定菌液的光密度值 (O.D.)；另一种是测定菌体中的含氮量，如将含氮量乘以6.25，通常就可作为菌体中的蛋白质含量。

计繁殖数法

① 直接法：一般可在显微镜下用血球计数计来计算细胞数目。如果没有计数计，也可用已知数目的霉菌孢子或红细胞等与待测菌以一定比例混合后进行测算。

② 间接法：主要采用平板菌落计数法。这一方法虽为大家所熟悉，但个人的掌握程度不同，因此经常会出现不稳定的结果。这时应该掌握使样品充分均匀和使每支移液管仅接触一个稀释度的菌液等项操作关键。近年来有人报导，认为对原菌液浓度为 $10^9/\text{ml}$ 的微生物来说，如果第一次稀释度采用 10^{-4} 级（用10微升毛细吸管吸菌液至100毫升无菌水中），第二次采用 10^{-2} 级（吸1毫升上述稀释菌液至100毫升无菌水中），然后再吸取0.2毫升此菌液进行平板菌落计数（采用表面涂布法），则所得结果最为精确。其主要原因是一般的吸管壁常因存在油脂而影响计数的精确度（有时误差可高达15%）。这一稀释过程的示意图可见（图3.1）。

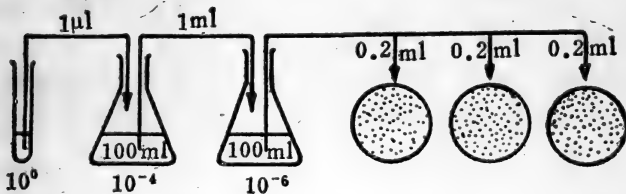


图 3.1 菌液稀释过程示意图

(2) 生长曲线和连续生长 当我们把某种单细胞微生物少

量地接种到恒容积的液体培养基中时，在适宜的条件下，它们的群体就会有规律地生长起来。如果以细胞数目的对数值作纵座标，以培养时间作横座标，就可画出一条有规律的曲线，这就是微生物的典型生长曲线。

根据微生物的生长速度，可把生长曲线粗分为延迟期、对数期、稳定期和衰亡期等四个时期（图3.2）。

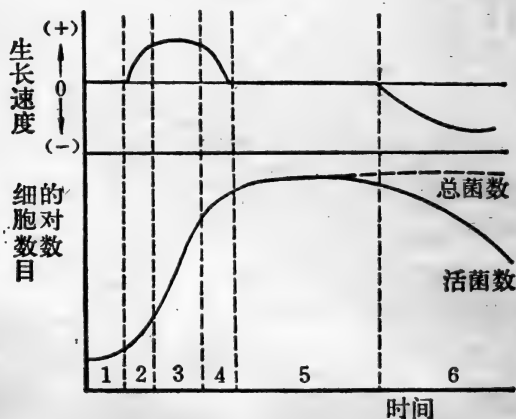


图 3.2 典型的生长曲线

1,2. 延迟期； 3. 对数期；
4,5. 稳定期； 6. 衰亡期。

延迟期 这时群体的生长速度等于零，故它的存在对发酵生产不利。一般可通过增加接种量或用处于对数生长期的活化“种子”来接种等措施，以缩短延迟期。

对数期 处于对数期的微生物，其代谢活动最为旺盛。这时的菌体既适宜于用作生产中的“种子”，也是研究微生物基本理论问题时的良好实验材料。在对数期时，微生物群体的生长速度最快，这时每一细胞分裂一次的时间称为代时（G），即：

$$G = \frac{t_2 - t_1}{3.332(\lg x_2 - \lg x_1)}$$

式中， t 为时间， x 为菌体浓度。

稳定期 这时群体的生长速度重新回到零，而细胞的浓度却达到了最高点。稳定期到来的原因主要是营养物质的耗尽或其比例失调，有害代谢产物的累积，以及 pH 等物化条件变得不适宜等。在稳定期尚未到来之前，如果一方面使新鲜的无菌培养液源源流入培养器，并经迅速搅拌混合，另一方面又以同样的速度连续溢流出菌体和代谢产物，这样，就可以使培养器中的微生物始终

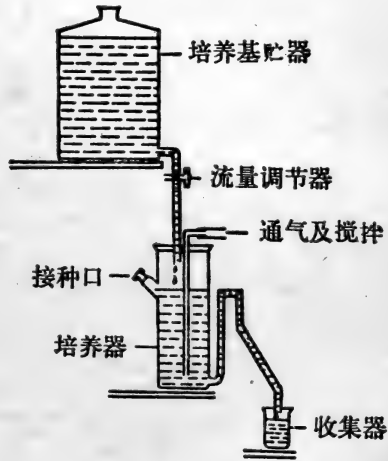


图 3.3 实验室用的连续培养器示意图

处于合适的条件下以对数速度进行生长繁殖或产生有用的代谢产物。这就是连续培养或连续发酵的基本原理（图3.3）。

衰亡期 这时群体的生长速度为负值，即细胞的死亡速度超过繁殖速度。衰亡期中常会出现不规则形态的细胞，有些微生物在这时还会发生自溶或产生抗生素等次生代谢产物。

（3）影响微生物生长繁殖的主要因素

① 温度：温度对微生物的影响最为明显。对微生物总体来说，适合它们生长的温度范围极广，从 -10°C — 95°C 都可以生长。但对某一种微生物来说，则它的生长温度较窄（例如枯草杆菌为 $15-40^{\circ}\text{C}$ ，淋病球菌为 $36-40^{\circ}\text{C}$ ）。通常我们可在这个范围中提出最适生长温度、最低生长温度和最高生长温度三个指标（表3.6）。

最适生长温度是指某微生物群体生长速度最快时的温度，这

表 3.6 不同微生物的最适生长温度

| 微生物类型 | 最适生长温度(°C) |
|-------|------------|
| 嗜冷菌 | <20 |
| 中温菌* | 20—45 |
| 好热菌 | >45 |

- * 中温菌还可以分为两群，其中室温性微生物的最适生长温度在 25°C 左右，而体温性微生物则在 37°C 左右。

时其繁殖的代时也最短。但它不等于发酵的最适温度，也不等于累积代谢产物的最适温度，更不等于累积某一代谢产物的最适温度（表3.7）。所以研究不同的微生物在其生长或累积代谢产物阶

表 3.7 同一微生物不同生理过程的不同最适温度

| 菌名 | 最适生长温度 | 最适发酵温度 | 累积产物的最适温度 |
|----------------------------|--------|---------|-----------|
| 灰色链霉菌 (产链霉素) | 37°C | 28°C | — |
| 产黄青霉 (产青霉素) | 30°C | 25°C | 20°C |
| 北京棒杆菌 (产谷氨酸) A·S1299 | 32°C | 33—35°C | — |

段时的不同最适温度，对提高发酵生产的效率具有重要的意义。例如，国外利用电子计算机对发酵温度最佳点的计算，发现在青霉素发酵时，各阶段如采用变温培养要比在 25°C 下进行恒温培养时提高了 14.7% 的产量。变温培养的具体做法是：接种后在 30°C 下培养 5 小时 → 25°C 下培养 35 小时 → 20°C 下培养 85 小时 → 25°C 下培养 40 小时 → 放罐。

② 氧气：微生物与氧气的关系极其密切。按它们与氧的关系可分为好氧菌、兼性厌氧菌、耐氧菌、厌氧菌和微量好氧菌五

大类 (表3.8)。

表 3.8 微生物与氧的关系

| 类 型 | 氧 的 作 用 | 举 例 |
|-------|------------------------------------|--------------|
| 好 氧 菌 | 氧为呼吸作用的最终氢受体 | 大多数真菌、放线菌和细菌 |
| 兼性厌氧菌 | 有氧时,以氧作呼吸作用的最终氢受体,无氧时,进行发酵作用而获得能量。 | 一些酵母菌和肠道细菌等 |
| 微量好氧菌 | 需要低于0.2大气压的氧。 | 霍乱弧菌,个别类杆菌等 |
| 耐 氧 菌 | 既不需氧,也不为氧所杀害 | 产气荚膜杆菌等 |
| 厌 氧 菌 | 氧可抑制其生长,甚至杀死它们 | 梭状芽孢杆菌,甲烷细菌等 |

在以上五类微生物中,好氧菌最为普遍。因此,在培养微生物的装置中,如何保证良好的通气,就成了微生物培养工作中的一个关键性的问题。另外,在同一微生物的培养过程中,由于在各生长阶段和产生代谢产物阶段的呼吸强度(毫克分子氧/克[干重菌体]·小时)或耗氧速率(毫克分子氧/升[发酵液]·小时)不是恒定的,所以通气量也应做相应的调整,以节约能源和提高生产效率。

③ pH: pH可通过影响细胞的内外环境而影响微生物的生命活动。不同的微生物有着不同的最适pH范围,同一微生物在其处于不同阶段(生长阶段或发酵阶段)时所要求的最适pH也往往不同(表3.9);另外,当同一微生物处于不同的pH时也会产生不同的代谢产物。例如,黑曲霉在pH2—3时会产生柠檬酸,而当其接近于7时主要产生草酸。所以在生产实践中,如何有效地控制pH就显得格外重要了。

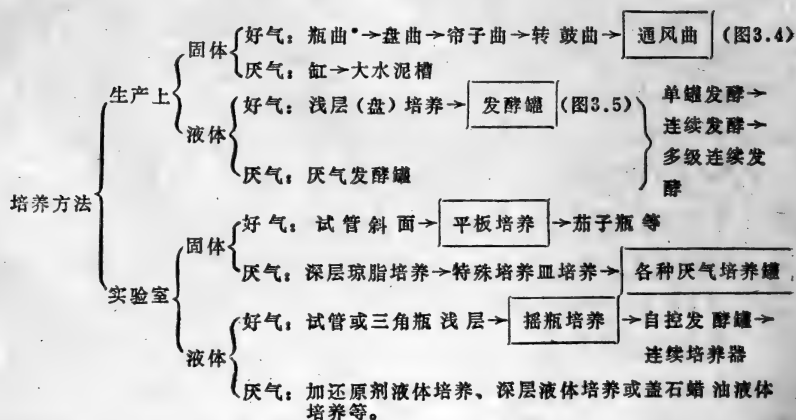
引起培养过程中pH变化的原因很多,如由中性营养物质(糖或油脂)通过发酵产生有机酸;由近中性营养物质(蛋白质等)通过脱羧产生碱性的胺类以及由于离子的选择吸收而使pH改变等。

表 3.9 在几种抗生素发酵过程中，生长与合成抗生素阶段的不同pH值

| 抗生素种类 | 生长的最适pH | 合成抗生素的最适pH |
|-------|---------|------------|
| 链霉素 | 6.3—6.9 | 6.7—7.3 |
| 红霉素 | 6.6—7.0 | 6.8—7.3 |
| 青霉素 | 6.5—7.2 | 6.2—6.8 |
| 四环素 | 6.1—6.6 | 5.9—6.3 |
| 土霉素 | 6.0—6.6 | 5.8—6.1 |
| 灰黄霉素 | 6.4—7.0 | 6.1—6.5 |

在发酵过程中要经常调整 pH 值。一类是根据变化的现象进行快速调节，如直接加入硫酸、盐酸或氢氧化钠、碳酸钠等；另一类是根据变化的原因来进行间接调节，如调整培养基中不合适的碳氮比或离子成分，这种方法比较好，其结果既达到调整 pH 的目的，又改善了营养条件或其它培养条件。例如，要降低 pH 可通过加入糖、乳酸、油，以碳酸铵代替氢氧化铵，或是降低通气量等方法来实现；而要提高 pH，则可通过加入尿素、氢氧化铵、硝酸钠、蛋白质或提高通气量等方法来达到。

(4) 培养微生物的各种方法 实验室和生产中培养微生物



• 曲：指长有微生物及其代谢产物后固体培养料的总称，可用做菌种、粗酶制剂或从中提取代谢产物。

的方法是多种多样的，现把各种类型的培养装置列表如上，其中方框内的为最常用的方法：

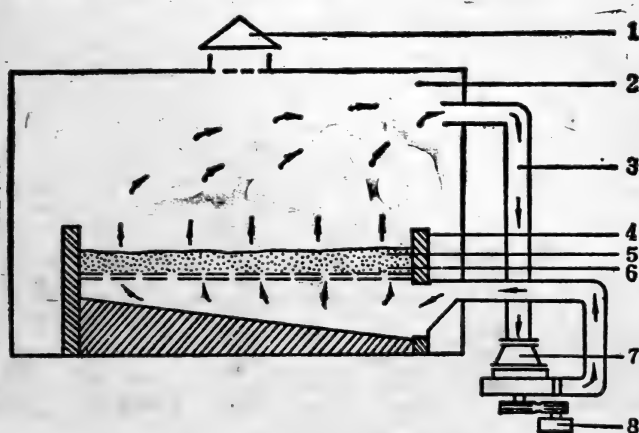


图3.4 通风曲槽结构示意图

- | | | |
|---------|---------|--------|
| 1. 天窗； | 2. 曲室； | 3. 风道； |
| 4. 曲槽； | 5. 曲料； | 6. 筐架； |
| 7. 鼓风机； | 8. 电动机。 | |

3. 有害微生物的抑制和杀灭

在各种农副产品和不少工业产品上通常都有各种霉腐微生物，它们可以引起产品霉腐变质或影响产品质量。由于空气中总是悬浮着大量的尘埃和微生物，所以气流是传播微生物的最好媒介。在微生物纯培养中，常会因环境、设备或操作上的问题而染上杂菌，这就是“污染”。另外，活的动植物体或人体在一定的条件下，也会因受致病微生物的感染而患病。以上四种情况都说明有害微生物也是到处存在的，并应采取有效措施来抑制或消灭它们。

在抑制或消灭有害微生物的措施中，对以下四个概念必须加以区别：

消毒：只能消除“毒害”（即病原微生物），不是彻底的灭菌

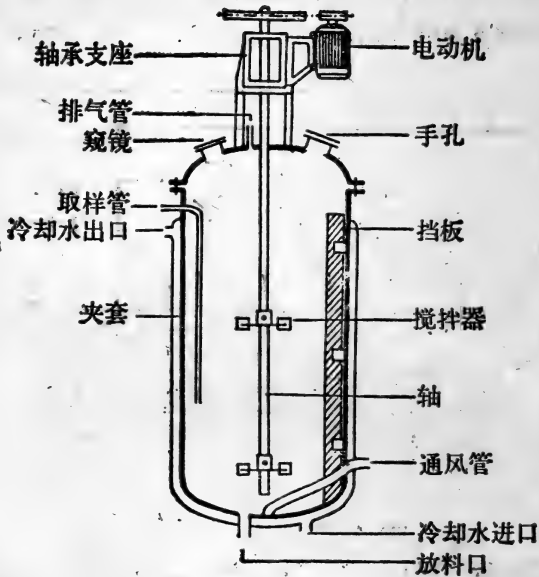


图3.5 发酵罐结构示意图

措施。如皮肤消毒、牛奶消毒等。其原因是由于一种消毒剂在某一浓度（或强度、剂量）下，不能同时杀灭一切微生物，尤其是细菌芽孢。

灭菌：是一种彻底的杀菌措施，即用一种物理或化学因素使存在于物体内外部的所有微生物永久丧失其生活力，称为灭菌。使微生物发生杀菌作用或溶菌作用，都可达到灭菌的效果。利用加压蒸气进行热力灭菌是一种有效的灭菌方法。

防腐：是一种制菌作用。用某些物理或化学因素暂时抑制物体内外微生物的生长繁殖，以防止其引起霉腐变质的方法称为防腐。例如用低温、干燥、盐腌、糖渍或加入适当的化学防腐剂等对食物进行保藏。

化疗：指利用某些具有选择毒力的化学药物（磺胺药等）或抗生素对生物体的深部感染进行治疗，可以有效地消灭宿主体内

的病原体，但对宿主却没有或基本上没有损害。

有关制菌、杀菌和溶菌作用的比较可见图3.6。

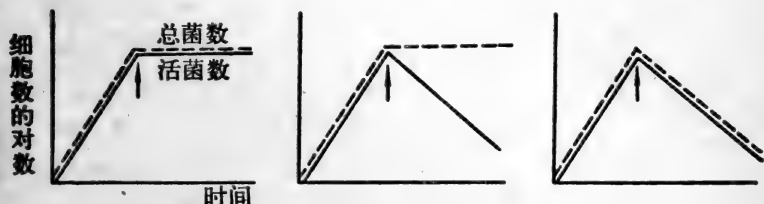


图3.6 制菌、杀菌与溶菌作用特点的比较（当处于对数生长期时，在箭头处加入可抑制生长浓度的某因素）

（1）物理因素杀菌作用举例 能用于杀菌的物理因素极多，如高温、辐射、超声波等。在高温灭菌法中，又有多种灭菌方法。这里着重讨论在广泛应用的加压蒸汽灭菌法中易被忽略的几个实际问题。

加压蒸汽灭菌法的原理是在驱走灭菌锅内全部空气的前提下，通过加热把密闭于锅内纯水蒸汽的压力升高而使蒸汽温度相应提高，从而达到杀灭一切微生物的目的（图3.7）。因此，在一切利用加压蒸汽灭菌法的场合下，如何确定灭菌锅中原有的空气已经排尽的客观指标就显得特别重要了。在一般实验室所使用的灭菌锅上，由于只有压力表而没有同时按装温度计，所以确定空气排除程度除了用一些较难办到的方法外，一般都得凭经验，这就存在着一个可靠性问题。我们曾试用了一个“排气气泡溶解度观察法”，即用橡皮管把待测灭菌锅上排出的气体通入冷水中，并观察有无气泡逸出。事实说明，这是一种判断蒸汽纯净度的简便而有效的方法。

其次，要很好地了解灭菌温度和灭菌时间对培养基成分的影响。加热灭菌除达到对培养基的灭菌目的外，还会对其中的成分等发生各种不同的影响，如糊化、水解、发生混浊、形成沉淀、

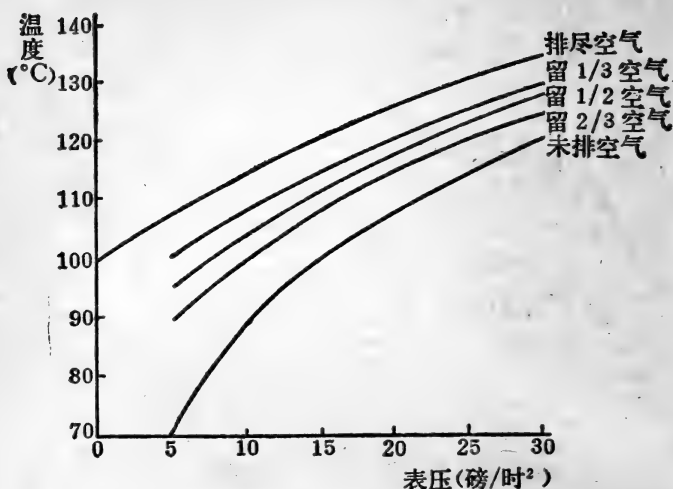


图3.7 在不同压力下，含有不同量空气的水蒸汽温度

产生颜色（如黑褐色）、改变 pH、改变培养基的体积和浓度、降低营养价值，以及产生有害成份等。所以在灭菌时，如何达到既彻底灭菌又使其对培养基的破坏减少到最低程度，是一个重要的问题。根据表3.10所提供的资料可以看出，采用短时间高温度的效果最好。例如，据统计在抗生素发酵中培养基的“连消”（135—140°C，5—15分钟）比“实消”（120°C，30分钟）时的发酵产量高出5—10%。这就是发酵生产中对培养基采用高温连续灭菌（即“连消”）的实验根据。在实验室中，用加压蒸汽灭菌锅进行培养基灭菌时，由于热源的强弱、室温的高低、灭菌锅容积的大小以及灭菌物品的多少和体积等的差别，即使维持同样压力和时间进行灭菌，但由于“上磅”前和“下磅”后的两段时间差别很大（而这两段不引人注意的时间对培养基的成分都有显著影响），所以就会使表面上“相同”的灭菌操作带来某些估计不到的灭菌效果。这或许就是在微生物实验中经常产生不明原因误差的一个重要原因。

要降低加压蒸汽灭菌对培养基成分的破坏程度，除上面提到的高温连续灭菌（适用于发酵工厂）外，实验室中常采用不同成分分别灭菌后再混合或采用过滤除菌等方法。

表3.10 灭菌的温度和时间对营养成分破坏的影响

| 灭菌温度 (°C) | 灭菌时间 (分钟) | 营养成分的破坏 (%) |
|-----------|-----------|-------------|
| 100 | 400 | 99.3 |
| 110 | 30 | 67 |
| 115 | 15 | 50 |
| 120 | 4 | 27 |
| 130 | 0.5 | 8 |
| 140 | 0.08 | 2 |
| 150 | 0.01 | <1 |

注：表中列出的温度和时间都能达到杀灭其中的细菌芽孢为准。

(2) 化学因素杀菌作用举例 用于消毒、灭菌的化学药剂很多，关于其种类、作用浓度、应用范围和作用机理等内容，可参阅有关参考书。用于化学治疗的化学药剂有磺胺类抗代谢药物、各种抗生素和中草药中的某些有效成分等。限于篇幅，这里仅就磺胺药物制菌作用的基本原理作一简单介绍。

某些致病性链球菌、双球菌（如肺炎球菌）或肠杆菌（如痢疾杆菌）等需要一种称为对氨基苯甲酸（PABA）的化合物作为代谢物质以合成叶酸。但磺胺类药物的结构因与PABA十分相似（故常称前者为后者的代谢类似物，见图3.8），故当其浓度高时，会与PABA一起相互竞争二氢叶酸合成酶。通常此酶应催化PABA与二氢喋啶缩合成二氢叶酸的反应，而现在则误把磺胺作底物与二氢喋啶缩合而形成无正常功能的假“叶酸——二氢叶酸类似物”，因此，就无法进一步将它还原成四氢叶酸（THFA，即辅酶F）。由于四氢叶酸在氨基酸和核苷酸合成中起着重要的作用，因此，就会引起这类微生物的蛋白质和核酸合成等重要生理功能的障碍，从而抑制了它的正常生长繁殖。同时，由于磺胺药物

的作用是一种竞争性抑制作用，因此，只要增加环境中的 PABA 浓度，就可解除其抑制作用。这就是在含 PABA 浓度较高的创伤或烧伤组织中磺胺药难以起作用的原因。另外，凡能自行合成叶酸的微生物，就易被磺胺药所抑制，而一些不能合成叶酸，需要从环境中吸收现成叶酸作营养物的微生物，反而不受磺胺药物的抑制。人体细胞不能自行合成叶酸，故磺胺对它们无害。这就是磺胺药物能作为良好的化学治疗剂的主要原因。

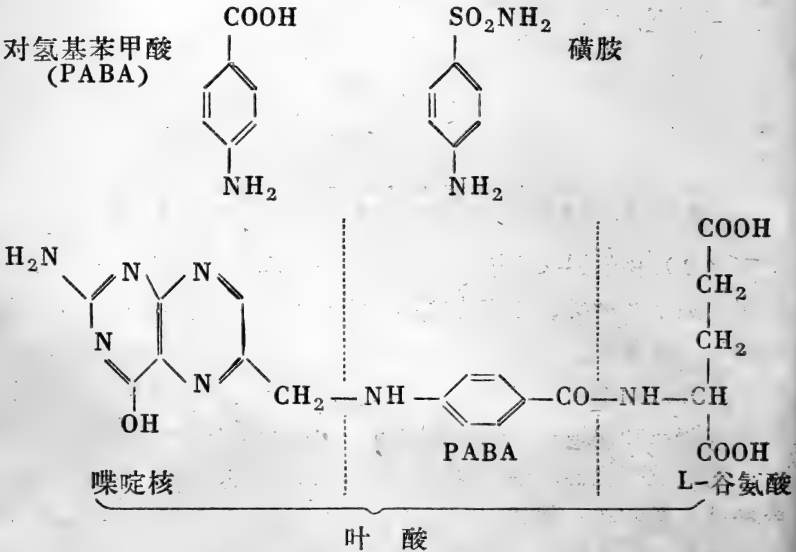


图3.8 对氨基苯甲酸 (PABA)、磺胺与叶酸的分子构造

四、微生物的遗传变异和育种

微生物的遗传性很容易发生变异，但是，也不能把微生物所发生的一切表面变化都说成是“变异”。

在每一生物个体中所含有的全部遗传因子的总和，就构成了它独有的遗传型。在合适的外界环境条件中，特定遗传型的个体通过新陈代谢和发育所表现出来的种种具体性状，就称为该生物

的表型，所以：

表型 = 遗传型 + 环境条件

同一遗传型的生物个体，当处于不同的环境条件下时，虽会出现不同的表型变化，但其幅度究竟有限，且是不遗传的。原因是表型的改变只发生在转录或转译水平上，而遗传物质的结构却丝毫未变。

把亲代的全套遗传物质传递给子代的行为就是生物的遗传现象。只有遗传型的改变才是变异，它是发生在遗传物质结构水平上的改变，这种改变的机率虽然很低，却是可以遗传的。

1. 遗传变异的物质基础

任何生物的遗传和变异都有其共同的物质基础——核酸。这是二十世纪生物学发展中最突出的成就，也是微生物学对分子生物学发展的一个重大的贡献。因为证明核酸是遗传变异物质基础的三个经典实验都是用微生物作材料来解决的，所以在这里有必要加以适当的介绍。

(1) 转化实验：转化现象是由格里菲斯 (Griffith) 在 1928 年首先发现的。当时他把少量无毒的肺炎双球菌的 R II (无荚膜，菌落为粗糙型) 的大量加热杀死的有毒的 S III (有荚膜，菌落为光滑型) 细胞混合注射到小白鼠体内，结果意外地引起了白鼠病死，并在死鼠体内发现有活的 S III 细胞的存在。1944 年爱弗瑞 (Avery) 等对转化因子的本质进行了一系列的深入研究 (图 3.9)，结果发现转化因子既不是多糖，也不是蛋白质，而是 DNA。

(2) 噬菌体的感染实验：1952 年，赫西 (Hershey) 等用大肠杆菌的 T₂ 或 T₆ 噬菌体对大肠杆菌进行了感染实验，结果发现它们进入细菌细胞中的只是 DNA 成份，而蛋白质外壳仍然留在宿主细胞的外表面。可是，当噬菌体成熟时，却可以裂解出一群完整的子代噬菌体。这就说明噬菌体的 DNA 带有决定蛋白质生物合成的遗传信息。

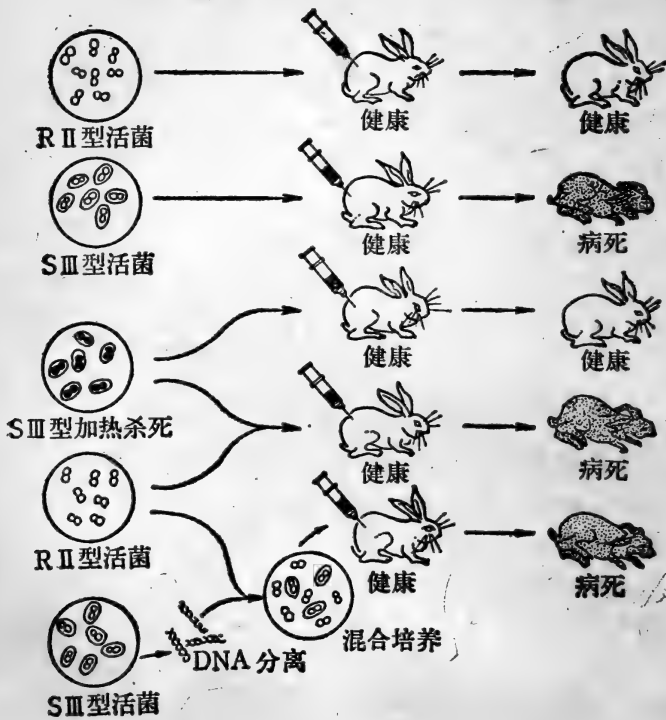


图3.9 肺炎双球菌转化实验的示意图

(3) 病毒的拆开与重建实验：通过弗朗克-康勒脱 (Fraenkel-Conrat, 1956) 在植物病毒领域中的若干研究，证明烟草花叶病毒 (TMV) 的主要感染成分是核糖核酸 (即 RNA，这种病毒不含 DNA)，而病毒的蛋白质仅起保护 RNA 的作用。TMV 中有许多不同的毒株，它们会对宿主引起不同的症状，而且各毒株之间在其蛋白质中的氨基酸组分也各不相同。这类病毒的蛋白质和 RNA 两种成分可以人为地拆开，同时又可把它们重新组合成新的有感染力的病毒。如果我们把甲毒株的 RNA 与乙毒株的蛋白质进行“杂交”，并以新形成的“杂种”去感染宿主时，宿主上

发生的病斑只显示甲毒株的性状，且从这种病斑上可重新分离到只含有甲毒株的 RNA 和蛋白质外壳的病毒；反之，以乙毒株的 RNA 与甲毒株的蛋白质组成的“杂种”去感染宿主时，宿主只反映出由乙毒株引起的症状（图3.10）。这一事实也充分证实了核酸（这里是 RNA）是 TMV 中遗传信息的载体。

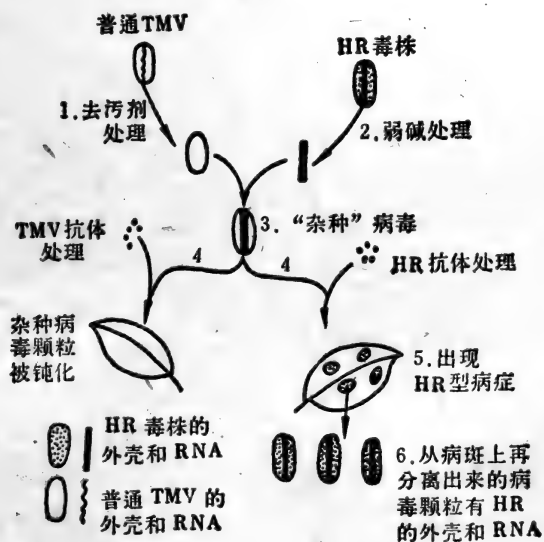


图3.10 烟草花叶病毒 (TMV) 的拆开和重建实验

作为遗传变异物质基础的核酸，大部分以染色体的形式存在于真核或原核中，只有少部分存在于细胞质中，例如真核生物的细胞质基因和原核生物的质粒等。构成核酸的基本单位是核苷酸，含四种不同碱基（腺嘌呤、鸟嘌呤、胸嘧啶、胞嘧啶）的核苷酸以一定的顺序排列着，其中每三个核苷酸顺序就组成一个密码子单位，几百个密码子组成一个遗传功能单位——基因。基因上的遗传信息通过转录传递到信使 RNA 上，然后信使 RNA 再进一步把信息转译成蛋白质中不同氨基酸的排列顺序。这样，就

完成了基因功能的表达。

2. 基因突变和诱变育种

基因突变 由于遗传物质的结构发生了突然的改变，从而引起该生物的相应性状发生变异的现象，称为突变。

基因突变的类型很多，有形态突变型、营养突变型（营养缺陷型）、抗性突变型、毒力突变型、代谢产物的种类或产量的突变型等。

基因突变在生物界是普遍存在的。自发突变的机率虽低（ 10^{-6} — 10^{-9} ），但每一性状的突变率都是稳定的；这种突变率可通过某些物理或化学因素（即诱变剂）的诱导而显著提高。值得指出的是，突变的性状与所用诱变剂的种类间并无对应关系。例如，用紫外线既可诱导抗紫外线的突变，也可以诱导其它任何性状的突变。这个结论在解释一些抗性突变时曾经遭到怀疑和反对。例如有些人曾认为抗性突变后所抵抗的某因子就是引起该突变的“诱变剂”，特别对于由药物、高温或噬菌体等的存在而发生相应的抗药性、抗高温或抗噬菌体的突变，更认为是由于“定向变异”的结果。在这类问题中，由于自发突变，诱变和筛选条件三者纠缠在一起，还由于把个体的突变与群体的渐变纠缠在一起，所以难以找到问题的解决办法。1943年后，陆续有人做了实验，其中尤以莱德堡等（Lederberg et al., 1952）的影印培养试验最为著名（图3.11）。

影印培养的方法是：首先把大量对链霉素敏感的大肠杆菌K12涂布在不含链霉素的平板（1）的表面，待其上长出密集的小菌落后，把它们转印到丝绒“印章”上面，然后把“印章”上的细菌影印到平板（2）（不含链霉素）和（3）（含有链霉素）上。“印章”的作用仅使这三个平板上所成长的菌落在亲缘关系和位置上保持严格的相关性和对应性。经培养后，在（3）上只出现个别抗性菌落。接着就到（2）的相应位置上找一个抗性菌落

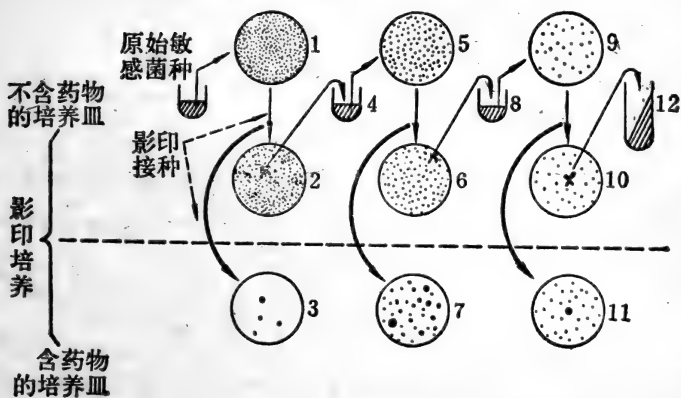
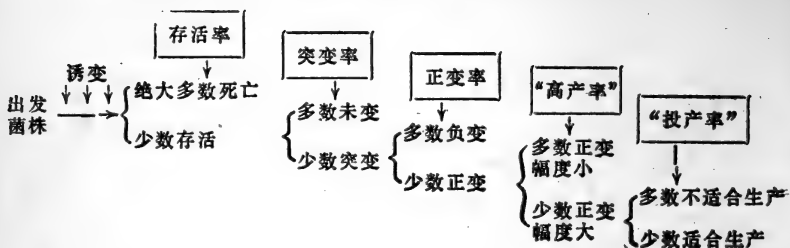


图3.11 影印培养试验

的“兄弟”，并把它挑到普通的无链霉素的培养液（4）中，经生长后再涂于（5）上。然后再重复以上的各步骤。结果发现，尽管所涂菌液越来越少，但其中抗性菌落的比例却越来越高，最后甚至可以得到纯的抗性菌群体。于是，通过这一完全没有接触过链霉素的移种系列（（1）→（2）→（4）→（5）→（6）→（8）→（9）→（10）→（12）），却从对链霉素敏感的原始菌株中获得了抗性菌株。这就有力地证明了抗链霉素的突变是由从未接触过链霉素的敏感菌株经自发突变后而形成的，在这种情况下，链霉素只不过起了一个甄别作用而已。

诱变育种 诱变育种就是利用物理或化学因素，即诱变剂处理微生物细胞群体，促使其中少数细胞发生诱变，然后利用巧妙的筛选方法从群体中选出少数优良性状的菌株，以供生产实践或科学实验之用。它的工作原理可表示如下。

从上面的分析可以看出，诱变育种是一个从巨大的数量中求质量的工作，需要通过相当多的环节和付出极大的工作量。由于微生物个体的数量不受限制，所以设法应用微生物学理论知识去提高每一环节的效率就显得特别重要了。下面就介绍一些在诱变



育种中经常要注意的若干原则和经验。

(1) 注意选择合适的诱变剂：诱变剂有物理的和化学的诱变剂两大类。在物理诱变剂中，最常用和简便有效的是紫外线；在化学诱变剂中，则有氮芥、硫酸二乙酯和“NTG”（N-甲基-N'-硝基-N-亚硝基胍）等。NTG 由于其诱变效率极高，被誉为“超诱变剂”。

(2) 尽量选用优良的出发菌株：出发菌株就是指用于育种的原始菌株。根据实际工作中的经验，一般认为挑选生产性状好的、对诱变剂敏感的菌株作为出发菌株时，效果较好。

(3) 必须处理单孢子（单细胞）悬液：诱变时，必须使被处理的孢子或细胞分散成均匀的单细胞状态，以达到处理均匀和长出纯菌落的目的。

(4) 仔细确定所用的诱变剂量：凡在高诱变率的基础上，

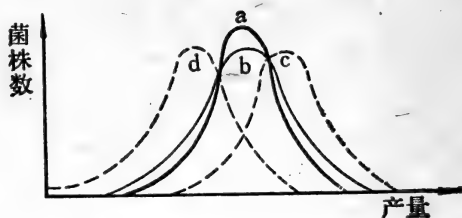


图3.12 诱变剂的剂量对产量变异的影响

- a. 未经诱变剂处理； b. 变异幅度扩大，但正变负变相等；
c. 正变占优势； d. 负变占优势。

既能扩大变异幅度，又能促进变异向正变范围移动的剂量，就是合适的诱变剂量（图3.12）。

（5）充分利用复合处理的协同效应：一种诱变剂与其它诱变剂作同时处理或交替处理，往往会带来更好的诱变效果，这就是诱变剂的协同效应。在实际工作中应充分利用这种效应。

（6）设法寻找和利用形态、生理和产量变异间的相关性：在生产实践上，育种的目的往往着眼于产量变异上，但要测定产量变异不但工作量大，而且难以得到准确的结果。因此，设法寻找形态、生理性状与产量性状间的相关性就显得格外重要了。除了一般的形态性状外，还可以根据鉴别性培养基的原理把一些原来不易观察的生理性状、产量性状人为地转化为可见的“形态”性状，例如在培养皿平板上观察菌落周围的酶解圈、显色圈、生长圈或抑制圈等。

（7）努力设计或采用效率较高的筛选方案和方法：在筛选方案方面，一般认为把整个过程分为初筛和复筛两个阶段为宜：前一阶段以获得菌株数量为宜，后一阶段则以获得精确的测定数据为主。

3. 基因重组和杂交育种问题

凡把两个不同性状亲本内的遗传基因转移到一个个体内，经过其间的重新组合，从而使子代获得新的稳定遗传性状的过程，称为基因重组。通过重组可使微生物在未发生突变的情况下，也可以产生新的遗传型个体。

重组与杂交既有联系又不是同一概念。杂交中必然包含着重组，而重组则不仅限于杂交这一形式。因为重组是分子水平上的一个概念，而杂交则是细胞水平上的一个概念。原核微生物中的转化、转导、接合等和真核微生物的有性杂交、准性杂交等都是基因重组在细胞水平上的反应（表3.11）。

基因重组是杂交育种的理论基础。由于杂交育种是选用已知

表3.11 在微生物中各种形式基因重组的比较

| 基因重组所涉及的范围 供体和受体细胞间的关系 | | 整套染色体 | | 局部杂合 | |
|---------------------------|-----------|---------|----------|-------|---------|
| | | 高频率 | 低频率 | 部分染色体 | 个别或少数基因 |
| 细胞融合 或连接 | 生殖细胞 | 真菌的有性生殖 | | | |
| | 体细胞 | | 半知菌的准性生殖 | | |
| 细胞间暂时沟通 | | | | 细菌接合 | F 因子转导 |
| 细胞间 | 吸收游离DNA片段 | | | | 转化 |
| 不接触 | 噬菌体携带遗传物质 | | | | 转导 |

性状的供体和受体菌种作为亲本，因此不论在方向性还是自觉性上，都比诱变育种更前进了一步。另外，利用杂交育种还可以消除某一菌株在经过长期诱变处理后所出现的产量上升缓慢的现象，因此是一种重要的育种手段。由于杂交育种的方法比较复杂，因此还难以象诱变育种那样得到普遍推广和应用。

4. 基因工程

基因工程是指在基因水平上的遗传工程，它是七十年代初才发展起来的一个控制育种的新领域。这是人们在分子生物学理论指导下的一种自觉的、可事先设计和控制的育种新技术，是人工的、离体的、在分子水平上的一种遗传重组的新技术，是一种可完成超远缘杂交的育种新技术，因而是一种最有发展前途的育种新技术。

基因工程的基本原理是：用人工方法把我们所需要的某一供体生物的遗传物质——DNA 大分子提取出来，在离体条件下用适当的限制性内切酶进行切割后，把它和作为载体的 DNA 分子

连接起来，然后导入某一受体细胞（目前经常用生长繁殖极快的大肠杆菌）中，以让外来的遗传物质在其中“安家落户”以及进行正常的复制和繁殖，从而获得新物种。

从微生物学的角度来看，基因工程实际上就是把一切生物界中对人类最有兴趣的遗传性状转移到某种合适的生物细胞中，目前主要是微生物，尤其是细菌细胞中，以让这些营养要求低、生长繁殖快、转化能力强和适宜于工业化生产的微生物细胞来实现这一性状。

当前，基因工程的研究正在世界各国蓬勃地开展。在短短的几年时间内，应用基因工程技术在生产一些小分子蛋白如人胰岛素（五十一肽）、生长激素释放因子“SRIF”（一种为十四肽的动物激素）、脑啡肽（大脑中镇痛物质）、卵清蛋白（即“OV”为389肽）、乙型肝炎病毒疫苗以及干扰素（用以治疗病毒性感染）等方面，已迈出了可喜的步伐。

5. 菌种的衰退、复壮与保藏

衰退与复壮

菌种原有的典型性状变得不典型或产量性状下降的现象就是衰退。菌种的衰退是发生在群体中的一个从量变到质变的逐步演变过程。开始时，在群体中只有个别细胞发生负变，这时如不及时发现并采取有效措施，而继续移种传代，则群体中这种负变个体的比例逐步增高，最后它们反而占了优势，从而使群体表现出严重的衰退。

对待菌种的衰退应该做到防重于治。尽量控制传代次数、采用有效的菌种保藏方法等都可达到“防”的作用；而经常进行纯种分离，并从中选取性状典型的菌株等办法，则可使退化的菌种得到复壮。

在实践中，应善于区别污染、表型改变以及衰退，不可把三者混淆起来。

菌种的保藏

菌种是一个国家的重要自然资源，故菌种保藏是一项重要的微生物学基础工作。菌种保藏机构或人员的任务就是在广泛收集生产和科研菌种、菌株的基础上，把菌种妥善地保藏起来，使它们达到不死、不衰、不乱和便于交换使用的目的。因此，国际上很多国家都设立了菌种保藏机构。

菌种保藏的方法很多，原理也大同小异。首先要挑选典型纯种，最好是采用它们的休眠体（如分子孢子、芽孢等）；其次应创造一个有利于休眠的最适环境条件，诸如干燥、低温、缺氧、缺乏营养、避光以及添加保护剂或酸度中和剂等。

一种好的保藏方法，首先应能使原种的优良性状长期保持不变，同时还需考虑到方法本身的简便和经济。现把实践中最常用的几种方法列表比较如下：

表3.12 几种常用菌种保藏方法的比较

| 方 法* | 主 要 措 施 | 适宜菌种 | 一般保藏期 | 评 价 |
|----------|---------------|--------|---------|------|
| 斜面保藏法 | 低温 | 各大类 | 3~6月 | 简 便 |
| 半固体保藏法 | 低温，稍缺氧 | 细菌，酵母 | 6~12月 | 简 便 |
| 石蜡油封藏法** | 低温，缺氧 | 各大类*** | 1~2年 | 简 便 |
| 砂土保藏法 | 干燥，无营养，低温 | 产孢子微生物 | 1~10年 | 简而有效 |
| 冷冻干燥保藏法 | 干燥，无氧，低温，有保护剂 | 各大类 | 5~15年以上 | 繁而高效 |

- 各种方法一般都应放在4°C冰箱中保存。
- 用斜面或半固体穿刺培养物均可。
- 石油发酵微生物例外。

五、微生物的生态活动与实践

微生物的生态就是指微生物区系与生物和非生物环境间的相互作用及其规律性。以下简要地讨论四个有关问题。

1. 微生物的分布与菌种资源的开发

(1) 微生物在自然界的分布 关于微生物分布的大体情况前面已讲过。这里再适当介绍一些具体的资料。

土壤 土壤中由于具备微生物生长的各种条件，所以土壤成了微生物的大本营。在其中几乎各种微生物的种类都可以找到。在土壤中，数量最多的是细菌（数千万/克），其次是放线菌（数百万/克），再其次是霉菌（数十万/克），而酵母菌则更少（数万/克）。

生物体内外 在人和动植物体内外都存在着数量众多的各种微生物，尤其是人和各种动物的肠道内更是大量微生物的良好栖息场所。这些微生物称为人体或动植物的正常菌群（区系）。以人体的肠道菌为例，在一般情况下，它们的巨大数量足以排阻和抑制外来肠道致病菌的入侵，还可为人和动物提供维生素 B₁、B₂、B₁₂、K、叶酸和生物素等营养物质。这已由无菌动物或当人体长期服用广谱抗生素致使肠道中正常菌群失调后所出现的维生素缺乏症状而得到证实。近年来，还发现在以蛋白质含量很低的红薯作为主要食物（占80—90%）的新几内亚人的肠道内，存在着一种能进行固氮作用的厌气性肺炎克氏杆菌，它们在肠道中能不断固氮和合成蛋白质，以维持人们正常营养的需要。

水 在地球表层的各种水源中，都存在着大量不同类型的微生物，连盐湖和大洋深处也不例外。所以饮用水应该采用有效的消毒措施来严格控制其中的总菌数和大肠杆菌数，因为后者是指示水源是否受粪便污染的指标。在“病从口入”的环节中，饮用水的控制是最重要的一环，这对我国江南水乡地区尤为必要。

空气 空气中的微生物很多。尘埃本身如果不是微生物，往往就是“微生物的飞行器”。所以空气所到之处，必然有灰尘和微生物；灰尘越多的地方，往往微生物也越多。这个看来是最浅显的道理，可是人类却直到十九世纪中叶才开始懂得。存在微生物

物的空气是一种气溶胶，它一般只含 $1/10$ — $1/100$ 的致病菌。在战争期间，则要警惕敌人利用这种气溶胶来散播微生物战剂。利用菌苗、疫苗在喷雾后形成气溶胶的办法，可以达到预防接种的目的。在需要进行空气消毒的场所，可用紫外线照射、药物喷雾或薰蒸等办法来进行。用中草药制成的苍术消毒香对空气中的细菌和真菌孢子有一定的杀菌作用。

工农业产品 在工农业产品上，普遍存在着微生物，但其种类与数量的变化很大。在一般的食品工业或轻工业产品（油漆、纸张、布匹、皮革、塑料、绳索、线团、纸花等）上，存在着大量会影响产品质量的霉腐微生物，就连电讯和光学器材（镜头、感光材料）、钢缆（主要是其中的麻芯）、枕木、舰艇和船只的钢板、飞机油箱以及自来水管等处，都有各种微生物在起着霉腐、腐蚀或堵塞作用。这说明如果我们能采取有效的防治有害微生物的措施，就等于大大提高了工农业产品的产量和质量。

引起工农业产品霉腐的微生物种类极多。一般地说，在物品中含水量较高时易长细菌，反之，则以长真菌为主。例如据调查，在光学仪器上常见的霉菌有三十一种，其中55%为曲霉，25%为青霉。

（2）微生物资源的开发——菌种筛选

微生物的种类多、数量大和分布广等特点，为人类广泛利用微生物资源提供了有利条件。菌种筛选的基本方法是：

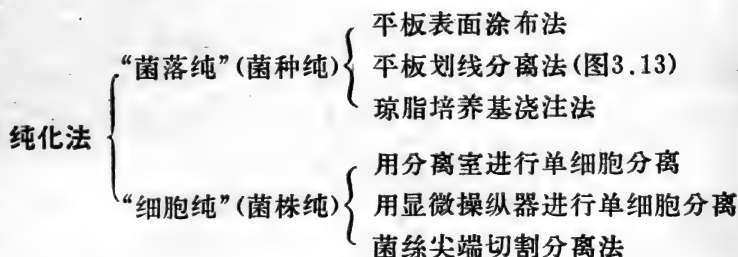
采集菌样 根据所需微生物在自然界中的分布情况，确定采集最适宜的样品。

增殖培养 如果所要筛选的微生物在样品中的比例很低，就可以用选择性培养基的原理来助长其生长繁殖，以提高分离效率。

纯种分离 方法很多，可把它们分成“菌落纯”与“细胞纯”两类。



图3.13 平板划线分离后的单菌落



性能测定 纯化后的菌种，其生产性能可通过初步测定和精确测定后加以确定。

2. 微生物与生物环境间的相互关系

微生物与生物环境间的相互关系是多种多样的，但可归纳成以下五类：

互生 两种可以单独生活的生物，生活在一起后比独生更有利的现象，称为互生。互生现象在微生物与动植物间以及在微生物间都极为普遍。例如，好气性自生固氮菌与纤维素分解菌生活在一起时，就构成一种互生关系；后者分解纤维素并累积有机酸和固氮，并以氮素营养物供应后者。

共生 两种生物共同生活在一起，相互依赖甚至相互分工以

致发展到相依为命的生活方式，称为共生。豆科植物与根瘤菌、某些高等植物与菌根菌、反刍动物与瘤胃微生物、白蚁与其肠道微生物，以及地衣中的菌藻关系等都是共生的实例。由于反刍动物消化纤维素是靠瘤胃中大量微生物的帮助，而且多数微生物还可以利用非蛋白形式的含氮化合物（如尿素）作为氮源来合成蛋白质，所以用纯纤维素或废纸喂羊以及用少量尿素加入饲料中以补充牛、羊等蛋白营养不足的试验才能见效。

寄生 凡一种生物直接生活在另一种生物体上（内）以取得其营养并使后者蒙受损害的生活方式，就是寄生。一般把前者称为寄生物，后者称为宿主（寄主）。寄生有专性的与兼性的两类。在实践上，遇到最多的是动植物或微生物被相应的病原微生物寄生而致病的现象。如果被寄生的宿主是人或有益的动植物，则对人类有害；反之，则对人类有利。这也就是用微生物进行生物防治的根据。在微生物之间，最常见的寄生现象是各种微生物病毒，如细菌或放线菌的噬菌体、噬藻体、噬蓝藻体、噬真菌体和噬酵母体等对它们宿主微生物的寄生。近年来，又发现细菌间的寄生现象，这就是噬细菌的蛭弧菌对鼠伤寒沙门氏菌、假单胞杆菌和大肠杆菌等的寄生（图3.14）。

拮抗（拮抗）与寄生不同，这是一种生物产生某种代谢产物以巧妙地抑制或杀死他种生物的生活方式。由一种微生物产生抗生素以抑制或杀死其它微生物的作用，是最典型的拮抗现象。

猎食 是指一种生物尤其是动物捕捉、吞食和消化另一种生

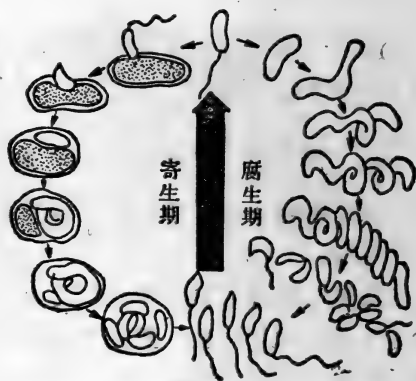


图3.14 噬细菌蛭弧菌的生活史

物的现象。水和土壤中的原生动物对细菌、单细胞藻类的关系，就是一种猎食关系。

3. 微生物在生态系统中的作用及其与环境保护的关系

(1) 微生物与自然界的物质转化 在生命起源以前，地球的发展是通过长时期的地质大循环，例如岩石风化、淋洗、火山爆发、地壳运动、海洋陆地互变等而表现出来的。约在三十五亿年以前，当地球上的生命起源后，生物体把环境中的碳、氮、磷、硫、钾等十几种组成生物体所必需的元素，陆续转化为生物体的有机物。于是，构成生物体所需要的基本元素的有限性与生物延续的无限性之间的矛盾日益突出。通过生态系统的进化，即发展了由绿色植物（生产者）、动物（消费者）和微生物（分解者）三者所构成的三环生态系统（生物小循环），使这一矛盾得到了极其合理的解决，同时，又促进了生物界的繁荣发展。

微生物在各种重要元素的循环中都起着重要的作用。现以有代表性的氮素循环为例来加以说明（图3.15）。

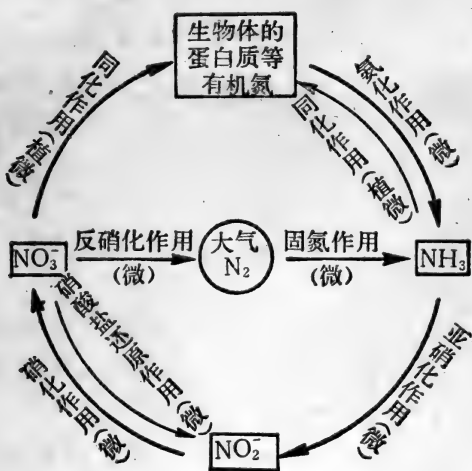


图3.15 微生物在自然界氮素循环中的作用
(粗线表示微生物，所起的主要作用)

在自然界中，氮元素以分子态氮、无机态结合氮和有机态氮三种形式存在着。其中分子态氮的含量最高，约占大气总量的五分之四。在每公顷土壤上空的空气柱中，约含8000吨氮气，理论上它足够供植物用上若干万年，但实际上植物根本无法利用它。无机态结合氮是植物能直接利用的氮素养料，但每亩含量大约3—15公斤，还不够植物一季度用。在土壤中有机含氮物的数量约为无机结合态氮的一百倍，但植物却不能直接利用。这就需要在三种形态的氮素间发生相互转化。

在自然界氮素转化过程中，微生物起着关键的作用。首先，在这个环境中的每一环节，都有微生物的参加，尤其是亚硝化作用、硝化作用、反硝化作用和固氮作用，更为微生物所特有。其次，固氮作用这一为整个地球上的生物界的繁荣发展开辟氮素营养源的“先锋作用”，就是微生物所作出的独特贡献。

大气中的分子态氮转化为氮化合物的作用，称为固氮作用，有化学固氮和生物固氮两种。化学固氮例如合成氨的生产工艺，它需要高温（500℃）和高压（200—500个大气压）等设备，而生物固氮则只要在常温、常压下就可进行。据估计，地球上每年固定空气中的氮素约为一亿吨，其中通过根瘤菌所固定的氮约为五千五百万吨，与非豆科植物共生的固氮菌（菌根菌等）固定的氮约二千五百万吨，蓝藻（即蓝细菌）约为一千万吨，自生固氮菌约为一、二百万吨，而化学固氮还不及生物固氮总量的一半（据1976年统计约为4000万吨）。由此可见生物固氮在自然界生态系统中和对人类生活所具有的巨大意义了。

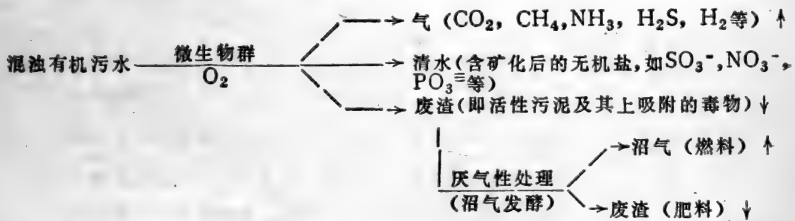
当前，科技界对固氮机制、固氮模拟和固氮基因的遗传工程等研究工作正在积极开展。这些重大的理论和技术问题的解决，将为人类的明天开辟美好的前景。

（2）微生物与环境保护 微生物与环境保护的关系极其密切。在自然界中，微生物扮演了一个“清道夫”的角色。在当前已经出现了相当严重的全球性“生态危机”的情况下，必须让微

生物在环境保护中发挥其独特的作用。用微生物处理污水就是其中之一。

用微生物方法处理污水的过程，实质上就是在污水池的范围内，利用不同生理类型的微生物群体不断进行物质循环的过程，也就是它们之间的自然配合，使城市中的生活污水或石油化工厂和其它工厂中的含酚、氰等有毒工业污水中的有机物、毒物不断被氧化、分解、转化或吸附沉降，使混浊的污水得到逐步分层和净化，从而达到防止公害的良好效果。

现将常用的好气性污水处理的原理图示如下：



用好气法处理污水的装置有多种类型，如各种生物滤池法、活性污泥法和生物转盘法等。其中以活性污泥法中的表面加速曝气法最常用。厌气处理法特别适合处理有机物含量高的污水，也可作为好气处理法的预处理或后处理。

上述的厌气处理法与沼气发酵基本类同。沼气是一种取之不尽，用之不竭的生物能源。利用沼气发酵，是能源应用上的一场深刻革命，它在我国有极其重要的意义和十分广阔的前景。如对植物秸秆等残体用传统的燃烧法进行生物能的利用，只能利用其中10%的能量，如果对它们进行逐级利用，即在用作饲料后再将畜粪进行沼气发酵，则不仅能量利用率可高达90%左右，而且发酵后的残渣也可作为优良的有机肥料来改良土壤，从而使土壤摆脱恶性循环状态而转向良性循环。

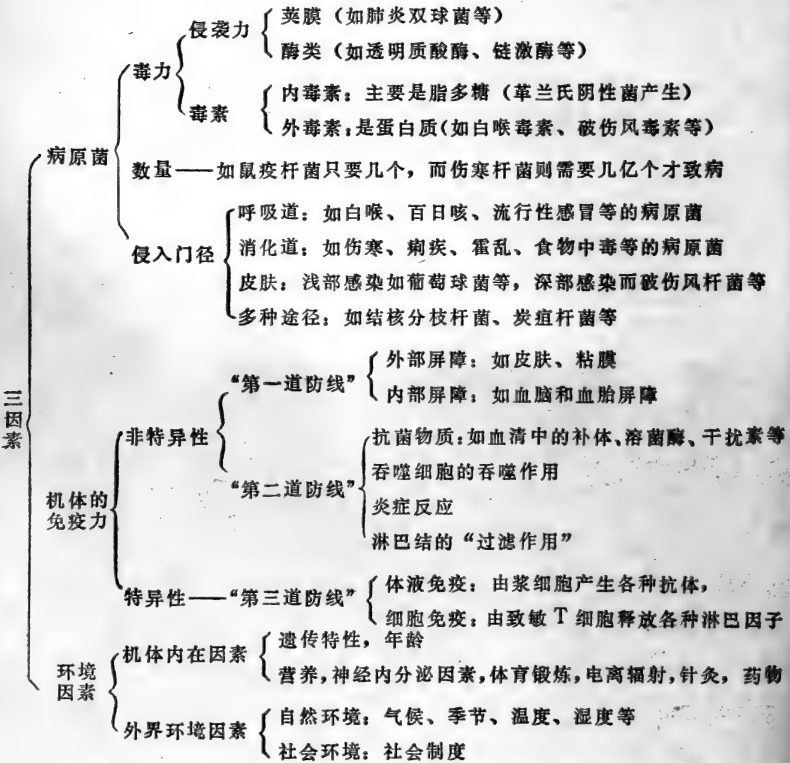
沼气发酵是一个微生物学过程。这种过程是多种细菌联合作用的结果。当植物残体投入沼气池中后，经许多好氧菌和兼性厌

氧的细菌大量分解利用，结果产生了许多小分子有机酸、 CO_2 和 H_2 ，并造成了厌气环境，这就为甲烷菌的大量生长繁殖创造了良好的营养条件和环境条件，从而产生了大量的沼气。

4. 致病微生物与机体间的关系——传染与免疫

这里主要介绍一下病原微生物与高等动物，尤其与人体的关系。

(1) 决定传染结局的三因素表解如下：



传染的结局是由以上三因素（即病原体、机体的免疫力和环境因素）的相互作用所决定的。结局大体可分三种情况：第一种

是机体战胜了病原微生物，一般表现为健康或隐性（亚临床）传染；第二种是机体与病原微生物保持势均力敌，即处于相持状态，表现出不同程度的显性感染症状；第三种是机体被病原微生物所“击败”，于是表现出患毒血症、菌血症（败血症），甚至脓毒血症而死亡。

（2）抗原和抗体

抗原 凡能刺激机体产生特异性免疫反应，并能在体内或体外与之发生特异性结合的大分子异物，称为抗原。这说明抗原必须具备以下三个特性：

① **异物性**：即抗原物质必须是与该机体的组织、细胞成分不相同的异物，如异种间的物质，同种异物间的物质或自体的隔绝成分（如眼睛的水晶体蛋白）等。

② **一定的理化性状**：分子量通常在一万以上，并且有较复杂的化学组分和物理状态。

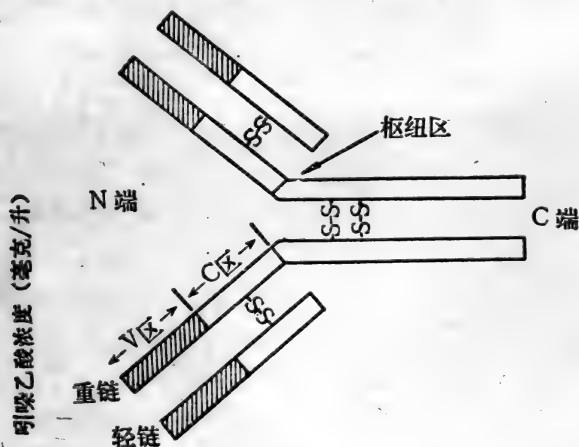


图3.16 IgG 结构的模式图

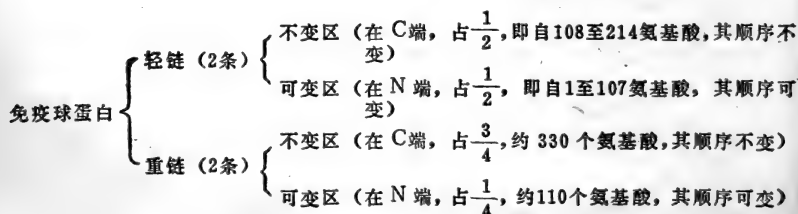
③ **特异性**：就是指抗原能与相应的抗体或致敏淋巴细胞发生特异反应的特性。

抗原的种类是多种多样的，例如各种微生物的细胞、细胞成分或外毒素、类毒素、异种动物的血清或血细胞，以及某些人工合成的高分子物质等。

抗体 是机体在抗原物质的刺激下，由浆细胞产生的一类能与相应抗原在体内或体外发生特异性结合反应的免疫球蛋白。

抗体的种类虽然繁多，但按其结构、理化和免疫学特性来看，可以分成五种类型，并统一称之为免疫球蛋白 G、A、M、D 和 E，简称 IgG、IgA、IgM、IgD 和 IgE。它们的基本结构是由二硫键连接的两对相同的多肽链组成的“Y”形对称结构(图3.16)。由于轻链和重链的可变区中氨基酸种类和顺序的变化，就使抗体具有各种不同的特异性。

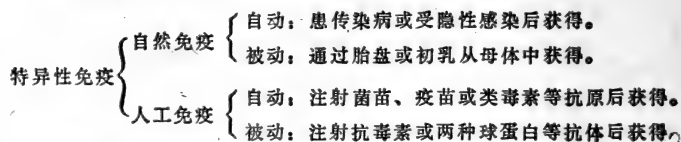
现把免疫球蛋白的基本结构归纳如下：



(3) 免疫反应及其应用

利用免疫反应防治疾病：(见前面“决定传染结局的三因素”表解中的第三道防线)。

特异性免疫按其获得的方式可分为：



[利用免疫反应防治疾病主要指其中的人工免疫部分。]

利用免疫反应进行诊断：这里简单地讨论一下应用较广的体液免疫测定法(即血清学反应法)。抗原与相应的抗体在体外(玻

片、试管、琼脂等介质中)相遇时,会因抗原的物理性状(颗粒状、可溶性大分子状)和介质(电解质、补体等)的不同而出现凝集、沉淀或补体结合等可见性反应。由于这类反应的高度特异性和灵敏度,以及既可用已知抗原来检测未知抗体,也可用已知抗体来检测未知抗原,所以常用于某些微生物疾病或其它疾病(如肝癌)的早期诊断中。此外,也广泛用于菌种鉴定、蛋白质生化研究和法医学等领域中。

结 束 语

以上我们讲了五个问题:第一个问题讲了微生物的共性,后面四个问题则是基础微生物学中的四大基本问题——形态分类、生理代谢、遗传变异和群体生态。除选择地介绍较重要的基本知识外,同时鉴于微生物学是一门实践性极强的学科,还兼谈到一些有关实验和生产实践的内容。

从这些初步介绍可以看出,微生物是生物界中一支默默无闻的、但却是神通广大的改造自然界和造福于人类的队伍。微生物所起作用的大小,对人们有利或有害,主要还是取决于人们对其活动规律的认识和掌握的程度。无数事实生动地证明,自从人类认识微生物并逐步掌握其活动规律后,就可能做到使无利者变为有利,小利者变大利,有害者变小害、无害甚至有利。这就是我们学习微生物学知识的目的。

复 习 思 考 题

1. 试从微生物的特点来解释为什么人类迟至十九世纪下半叶起才对它们开展真正的研究。
2. 试分析微生物五个共性间的联系。你认为哪个共性更重要?为什么?
3. 在解决当代生物学的一些重大基本理论问题中,为什么

一般都选用微生物作实验材料？举例说明之。

4. 试述当前学术界对微生物在生物界中地位的认识。
5. 四大类常见与常用微生物菌落的主要特征有何区别？它们各有何细胞水平上的原因？
6. 要设计一种培养基，应考虑到哪些原则和方法？
7. 试从微生物生长繁殖的条件来讨论微生物培养装置的发展过程。
8. 举例说明消毒、灭菌与防腐三个概念。
9. 试比较呼吸、发酵和无氧呼吸的异同点。
10. 微生物有哪些独特的代谢类型？试从理论研究上、生产实践上以及生态进化上来简述其意义。
11. 试述微生物诱变育种的基本原理和主要环节。
12. 试讨论微生物在自然界元素循环中的作用。
13. 什么叫血清学反应？试比较三种主要的血清学反应。

第四讲 植 物

胡 适 宜 何 乌 修

一、植物的营养器官

当观察种子植物体的体型和结构时，给我们的印象是异常多种多样的。无根萍 (*Wolffia arrhiza*) 无根也无叶，只有一、二毫米长，是世界上最小的被子植物；而澳洲杏仁香桉 (*Eucalyptus amygdalina*) 的庞大树干，可高达一百公尺以上。只要比较一下仙人掌和小麦的体型或莨苳和柳树茎的结构，就可以看出它们是多么的不一致。从植物的生活环境来说，主要是陆生的，在平原、高山、沙漠、盐碱地都可以生长。有些种类能再度适应水生生活，如池塘中常见的金鱼藻、黑藻。甚至有少数可以在海水中生活，如我国沿海分布的大叶藻 (*Zostera marina*)。在生活方式方面，被子植物绝大多数是自养的，只有少数种类营寄生或半寄生生活，如菟丝子、桑寄生。不同类型的植物，植物体的形状和内部结构有很大的变化，不过，我们也不难看到植物体在形态和结构上的共同性。它们基本上由带有叶的多少分枝的圆柱状的轴所构成，而植物体的内部结构不管如何复杂，也是由一定的基本类型的细胞按一定的分布所组成的。植物体型和结构上的多样性，可认为是对不同的生活条件的适应产生的变化的结果。

陆地生活的种子植物的植物体，比低等植物要复杂得多。单细胞的藻类，例如衣藻、小球藻，整个植物体仅由一个细胞组成；多细胞的藻类，虽然也有多种多样的形态，但多呈分枝或不分枝的丝状体，间有片状或团块状的结构；即使在高等植物中的苔类，

植物体也只有很低程度的分化，组成植物体的细胞比较一致。在形态学上把这种形式概括为叶状体。叶状体的结构形式，显然是和植物界低等类型的原始性和它们的生活条件密切联系的，因为它们生活在湿地或水中，所以它们的营养条件比较一致。种子植物的植物体，随着适应陆地生活的条件而复杂化。长期进化的结果导致植物体的高度发展。在植物体各部分之间建立起形态上及生理上的差异，内部细胞也有相应的变化，出现不同的器官以完成植物生活的不同机能。

种子植物的植物体可以分为茎、叶和根三个基本的与营养有关的器官，这三种器官密切联系，构成一个完整的自养体系（图4.1）。茎、叶和根在结构上的特征，适应于承担植

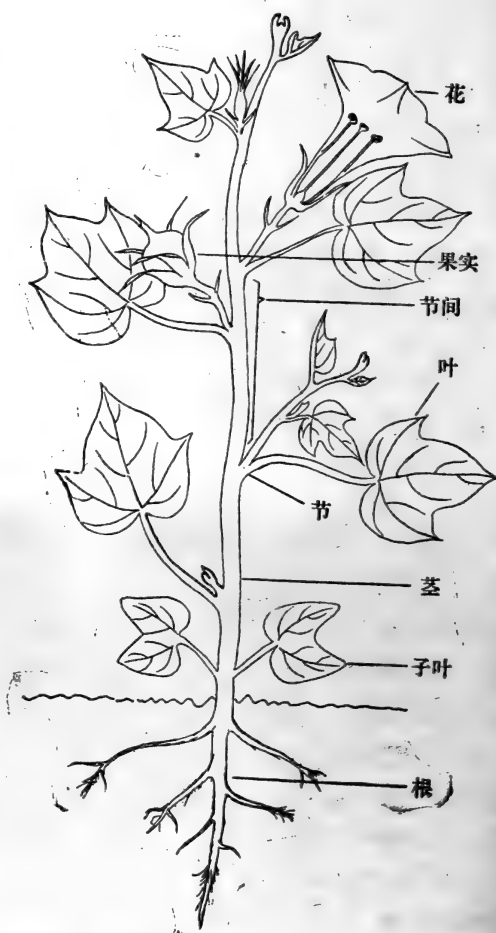


图4.1 被子植物的植物体（以牵牛为代表）

物生活中不同的功能。在植物发育到一定阶段时，产生生殖器官——花，并在完成生殖过程后进一步发育为种子和果实，借以繁殖后代。在这一部分主要叙述茎、叶和根这三种营养器官的形成和结构，至于在生殖器官中进行的生殖过程将在后面讲到。

1. 种子萌发及幼苗的形成

通常认为植物的生活从种子萌发开始，这是不完全正确的，因为植物体的个体发育早在母体植物中从精子与卵结合形成的合子就开始了。当有性生殖完成时，产生种子，这是种子植物的特征。在种子中已经形成植物的雏型——胚。在种子脱离母体之前，胚从母体吸取营养而生长。当果实脱落的时候，在干燥成熟种子中的胚，可以在一定的时期内保存自己的生命，而一旦落到适宜的环境，胚开始发芽，发展为具茎、叶和根的幼苗，进一步生长成为年轻的植物。为了了解幼小植物是如何发生的，首先熟悉一下种子的结构。

各种植物的种子，形状、大小和颜色各有不同，这里以常见的几种植物的种子为代表，说明一般的结构特点。

将保护种子的种皮剥去后，就可以看到种子的内部结构。蓖麻、小麦、稻一类的种子，含有胚和胚乳两大部分。在蓖麻的种子中，整个胚包藏在含丰富营养物质（主要是油）的胚乳中（图4.2），胚的结构有两片薄的子叶连接在称为胚轴的小茎上。胚轴的上端带着胚芽，其中包括一个生长锥及幼叶的雏型；下端连着胚根。在小麦的种子中，胚乳占据很大的部分，胚位于种子下部的一侧。胚的形态与蓖麻不同，它具有一个大型的盾片。一般认为禾本科植物胚的盾片相当于子叶。盾片的一面连着胚轴，在其上为胚芽，下面连着胚根。胚芽和胚根的外面都有一个圆锥状的套，分别称为胚芽鞘和胚根鞘。在胚轴向的一面，有一个小的叶状结构，称为外胚叶（图4.3）。

另一类种子，如菜豆、向日葵和棉花，成熟种子中是缺少胚乳的。胚同样地具有子叶、胚轴、胚芽和胚根等部分（图4.4）。这类种子的胚，常常子叶特别发达，象菜豆的两片子叶肥厚而肉质化，棉花的子叶虽薄但很大，卷曲在种子内（图4.5）。这类种子的胚乳在种子形

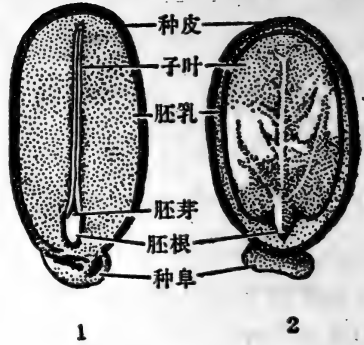


图4.2 蓖麻种子的构造
 1. 通过宽面的纵切，此切面与子叶面成直角；2. 通过狭面的纵切，此切面与子叶面平行。

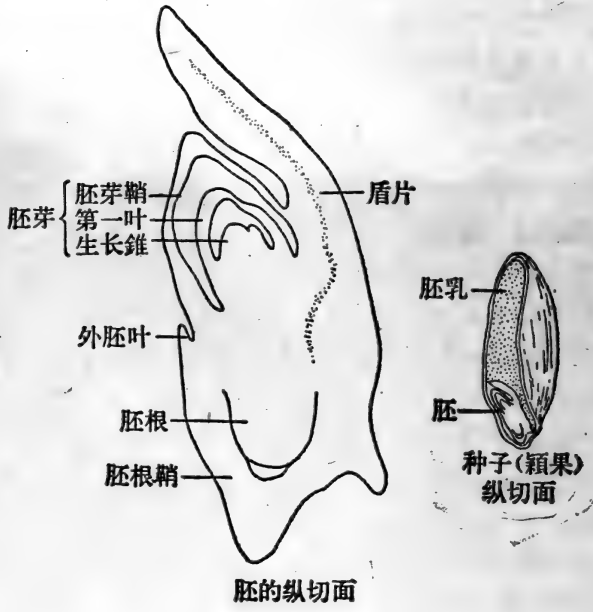


图4.3 小麦种子的结构

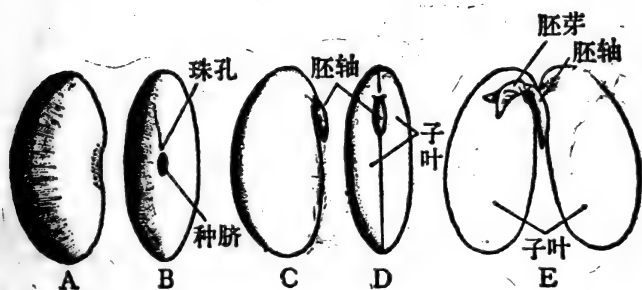


图4.4 菜豆种子的构造

A.B.种子的侧面和腹面观，C.D.除去种皮后种子的侧面观和腹面观，E.胚的构造。

成过程中被胚所吸收，所以到种子成熟时，胚乳完全不存在（如菜豆）或仅留下薄薄的一片组织（如棉花）。这类种子称为无胚乳种子。它们供种子萌发的营养物质贮存在胚的本身，主要在子叶里。

当种子播种在地里，在获得合适的水分、温度、空气的条件下，就开始萌发，幼胚生长形成幼苗。从小麦来看，萌发时首先胚根穿破胚根鞘，长入土中，成为幼苗的第一条小根，并很快从基部的茎节生出许多不定根来。与此同时，胚芽鞘也生长，穿出土层到地面上，胚芽的第一叶也随着生长，破胚芽鞘而长出地面，以后继续长出叶（图4.6）。当胚生长成为幼苗时，胚从胚乳吸取必须的营养物质。因此，胚乳在发芽时渐渐消耗，最后全部萎缩。

菜豆种子萌发时，首先是胚根从珠孔穿出向土壤中生长，成

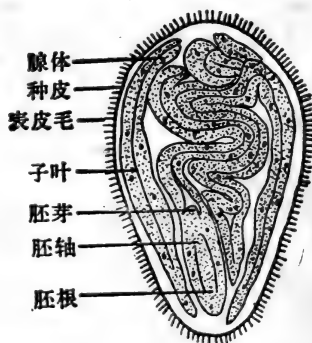


图4.5 棉花种子纵切面

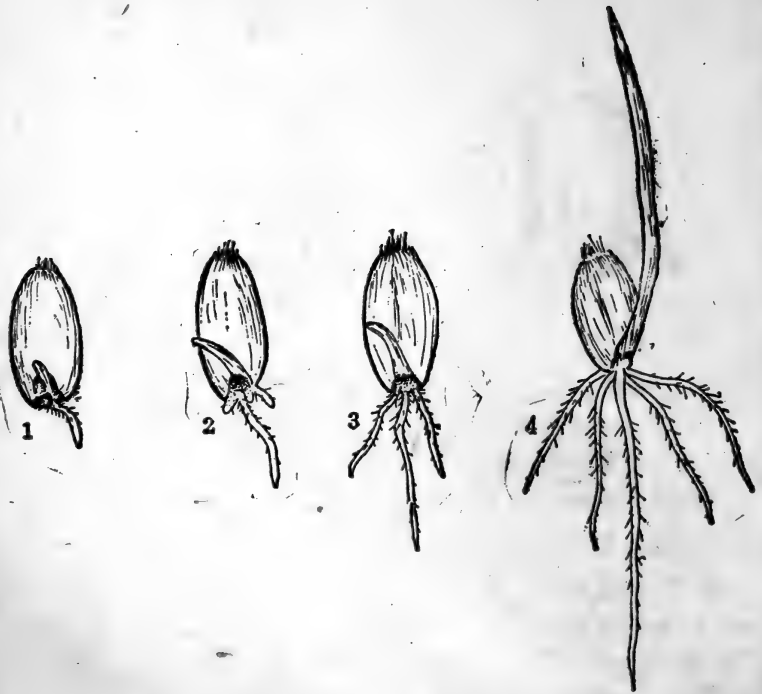


图4.6 小麦种子萌发过程

为幼苗的主根，随后从主根产生支根(侧根)，形成幼苗的根系。与此同时，胚轴伸长将两片肥大的子叶及胚芽托出土面。首先是胚芽开展两片真叶。随着茎轴的继续伸长，生出更多的真叶。当真叶扩展之前，出土的两片子叶变成绿色，能行光合作用，等到真叶长出时，子叶逐渐萎缩而脱落(图4.7)。

种子萌发生成幼苗，在绿叶没有出现之前，依靠种子中原来贮藏的养料进行生长。因此，在萌发过程中，一方面看到胚生长了；另一方面也看到贮藏养料的结构(胚乳或子叶)的萎缩。直至幼苗的绿叶出现(真叶产生或子叶变绿)，光合作用开始，这时幼苗能进行独立的自养生活。有机养料的增加，加速了幼苗的

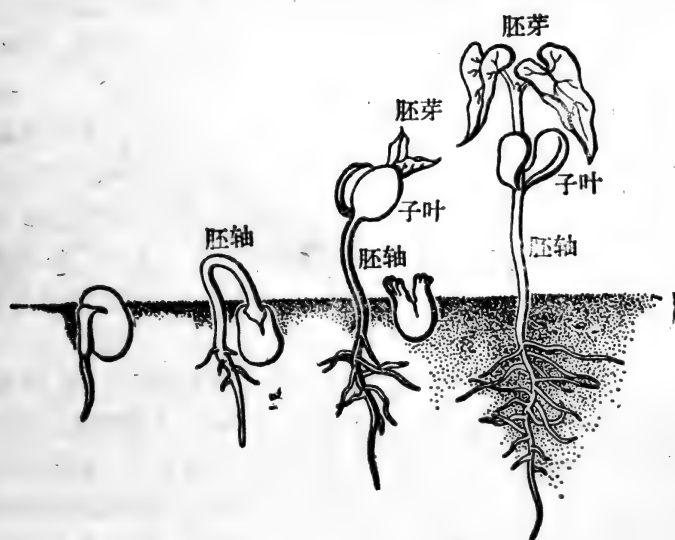


图4.7 菜豆种子萌发过程

生长，根系更加发展，茎继续伸长，叶也不断增加，同时产生腋芽，伸展为枝叶，植物体日趋繁茂。这样，从种子萌发到形成幼苗的过程中，胚从异养的营养方式转变为自养的营养方式。茎、叶和根这三种与植物的营养有关的器官的形成和发展，逐渐建立起一个完整的独立生活的植物体（图4.1）。

2. 植物体的生长

种子萌发形成幼苗后，就进入营养体的发展时期。这一时期植物进行着旺盛的生长。生长的结果是营养器官——茎、叶和根在数量上逐渐增加和逐渐更新，建立起一个形态与功能相适应的自养体系。植物的生长需要能量，植物能够利用太阳能，把二氧化碳和水合成有机物质，作为它们生活和生长的物质基础。植物的这种生理活动是如何进行的呢？这将在讲“光合作用及生长、

发育和激素”时叙述。这里首先讲植物生长的形态变化过程。

植物的生长和动物不同，其特点是植物生长的持续性，即从胚开始生长，直至死亡，可以不断重复产生新的器官。

植物的生长，归根结底是细胞分裂和增大的结果。由于在植物体内细胞活动的部位和时间不同，可以区分为初生生长和次生生长。初生生长即由顶端分生组织的活动而产生器官的原基，到这些原基扩展而形成营养器官的全部过程；次生生长即在已形成的根和茎中由侧生分生组织——形成层的活动使器官的直径加粗的生长过程。

初生生长 在被子植物茎和根的顶端，保持着一个胚性组织——顶端分生组织。顶端分生组织的存在，造成了植物生长的特点，这就是生长的持久性。由于顶端分生组织的活动，使茎和根生长，特别是长度的生长。在植物体的地上部分，随着生长还有侧生器官原基（枝和叶）的形成。直接来自顶端分生组织衍生的细胞造成的生长，称为初生生长。大多数单子叶植物都由初生生长完成它们的生活史。

一个根的末端，可以区分为分生区、延长区、根毛区（即成熟区）。在分生区的前面还有一个根冠（图4.8）。根冠细胞可以不断产生和不断脱落，细胞壁并可粘液化，以利根在土壤中的生长和保护根的幼嫩生长点不受损伤。由于分生区不断产生新的细胞补充到根冠中去，使根冠保持一定的形状。分生区是根的顶端分生组织所在的区域，为根的生长点。这一区域的细胞有旺盛的分生能力，以增加细胞的数量，这些新分裂的细胞，一部分在顶端仍保持分生组织的特点，继续分裂，而在后面一部分细胞显著地沿纵轴方向伸长和略有加宽，这些细胞组成延长区。细胞的伸长是根长度增加的一个重要因素。当根的顶端分生组织继续活动时，又产生新的延长区，原来的延长区的细胞进一步发展，逐渐分化为成熟的组织。此时，最明显的表现是表皮细胞产生根毛，因此成熟区又称根毛区。当根继续生长时，在根毛区以上还可以

产生根的分枝（侧根）。根的生长就是这样循序进行的。由于生长锥与延长区之间、延长区与根毛之间是逐渐过渡的，所以没有明显的界限。

茎和叶可以看作是一个统一的结构，称为茎叶系统。主茎上的每一个分枝是主茎的重复，也是一个茎叶系统。茎的顶端分生组织既是形成茎的组织发源地，也是产生叶的场所。茎端的顶端分生组织在外形上呈锥体状，称为生长锥。当顶端分生组织进行细胞分裂活

动时，一方面形成叶原基、幼小的节（茎上着生叶的地方）和节间（两个节之间的部分）以及腋芽原基；同时实现了顶端生长（图4.9）。

在茎生长锥的某些区域，细胞分裂频繁，导致形成突起，这便是叶的原始体——叶原基。叶原基形成以后，体积进一步增长，发展为雏叶。随着叶原基的形成和发展，茎的节和节间也同时增长，随后节间的生长更为显著，并且在叶腋间出现一团分生组织，形成腋芽原基。与此同时，顶端分生组织区的细胞进行频繁的细胞分裂，重新恢复锥体的外形，达到最大的体积。以后顶端分生组织又重复上述的过程，再次产生新的叶原基。叶对生的

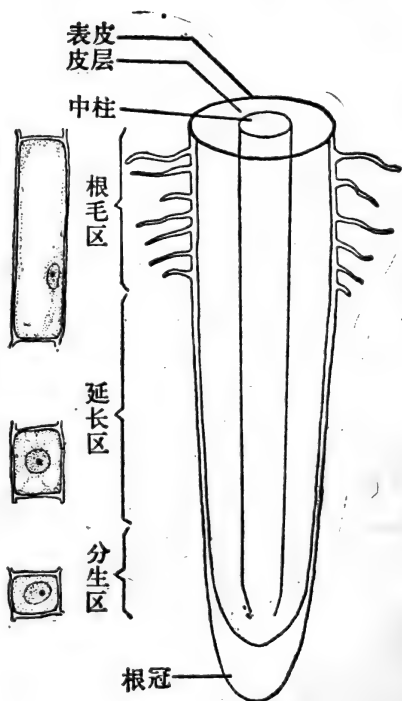


图4.8 根尖结构图解

植物，同时在生长锥上形成两个叶原基；而叶互生的植物则生长锥一次周期性活动只形成一个叶原基。由此可见，茎的顶端分生组织的活动，一方面奠定了叶、茎的节和节间以及腋芽的原始体，另一方面在长度上增长。一个茎的顶端结构也就是一个顶芽，包括一个生长锥、许多发育程度不等的叶原基和腋芽原基以及许多没有明显伸长的节和节间。

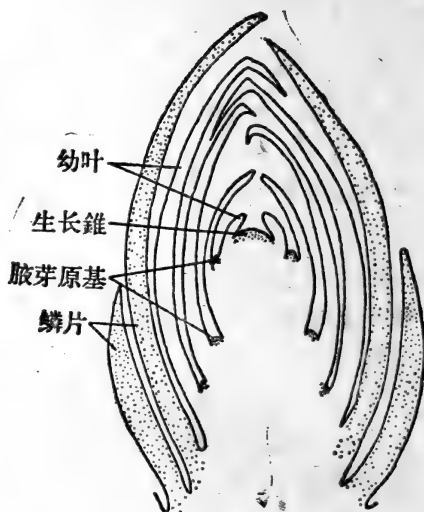


图4.9 丁香叶芽纵切面

在茎端，叶以及茎的节和节间的原始体形成以后，大多数的植物是依靠均匀的扩展生长，一直达到最后的大小和长度。已奠基的茎的节间在生长时，一般没有特殊的分生组织的区域，在整个节间由于细胞的分裂和细胞增大而使节间均匀扩展，主要在长度上扩展，同时直径也有一定程度的加粗。在扩展生长中，节的部位是没有显著生长的。大多数植物，叶片在芽内的生长，是依靠大致均匀的扩展生长。在这种生长中既有均匀分布的细胞分裂，也依靠细胞的长大。但在这种扩展生长中也往往有生长强度的差异，因而造成一个叶片最后有各种各样的形状。

由顶端分生组织的活动引起的生长，是植物最基本的一种生长方式。此外，在某些植物的器官中，如小麦、水稻和玉米等的茎和叶，当它们的器官原始体奠基后，最初的生长是均匀的扩展生长，但是后来则主要依靠在节间或叶的基部保留的一部分分生

组织的活动。这种分生组织处于成熟组织之间，因而称之为居间分生组织。茎的节间或叶由这种分生组织引起的在长度上的生长，称为居间生长，这是初生生长的另一种方式。节间分生组织的活动，向顶地分裂出新细胞，增加到节间的长度中去，加上这些新生的细胞体积的加大，使节间有较快的速度伸长，并且几个节间同时在生长，因此，整个茎的长度生长十分迅速。这在农作物上称为拔节。常常用“雨后春笋”来形容生长迅速，因为竹笋许多节间同时有居间生长，这就是这类植物茎的生长特别快的缘故。

小麦、水稻、葱、蒜、韭菜等植物未成熟的叶的基部，也有一个居间分生组织区域。这些叶从芽中形成后的生长主要是居间生长。叶分化的次序是上部先成熟，基部后成熟。这就是为什么象韭菜这样的植物的叶，上部割去后还能生长的缘故。

次生长 绝大部分的单子叶植物的茎和根以及所有被子植物的叶，一般都只有初生长，因此，这些植物的茎和根在初生长结束后就不能再长大了。但双子叶植物的茎和根，在初生长结束后的部分，虽然在长度上不再生长，但在宽度上依靠侧生分生组织——形成层的活动，仍能不断加粗。这就是次生长。

在双子叶植物中，寿命较短或地上部分每年死亡的植物，形成层活动时间较短，形成的次生组织，特别是木质化的组织较少，与一般的单子叶植物相似，茎柔软，称为草本植物；在地上部分维持长久的多年生植物，由于形成层每年活动，累积大量的木质化次生组织，茎坚实，称为木本植物。

3. 茎叶系统和根系的形成

茎叶系统的形成 植物地上部分的茎叶系统的形成，有一定的规律性。最初的茎和叶是由种子的胚芽发展所形成。在主茎的顶端保持一个顶芽，继续主轴的生长。在叶腋中的腋芽的构造和顶芽相似，同样是未开展的茎和叶，由腋芽生长成为侧枝。侧枝和主茎有同样的构造，一样具有顶芽和腋芽（图4.1）。因此侧枝

生成后，也由顶芽活动而伸长，即由腋芽活动而产生第二级侧枝。如此类推，可以生出许多的分枝，形成繁复的茎叶系统。象这种不断由顶芽发育形成主茎的生长方式，称为单轴生长，如栎树、槭树和许多草本植物是属于这种生长方式。另有些植物，如苹果、番茄、马铃薯等，顶芽经过一段的生长时期以后就死亡了或者生长极为缓慢，由最靠近顶芽的腋芽代替了顶芽，发育所成的侧枝生长很强，接在原来的主茎上面。继后，侧枝的顶芽又复停止活动，依次又为新的腋芽所代替。这样，由腋芽生成的侧枝连合起来，成为主轴。这种由腋芽发育而成的强大的侧枝连接起来形成主轴的生长方式，称为合轴生长。陆地棉的主茎上，每片叶的叶腋间有两个芽，一个在叶腋正中的叫做正芽，一个在叶腋一侧的叫做副芽。正芽是单轴式生长发展成为营养枝（图4.10），



图4.10 棉花营养枝的单轴生长

副芽则是合轴式生长发展成为果枝（图4.11）。合轴式生长是一种较进化的生长方式。因为顶芽有尽先利用养料和抑制腋芽开展的作用，顶芽的渐次死亡以及代替顶芽的腋芽的顶端也依次死亡，对其它腋芽来说，能改变营养物质分配的状况，促进大量的腋芽

的发育。大量腋芽的开展，形成繁茂的枝叶，扩大光合面积。



图4.11 棉花果枝的合轴生长

上面所讲的芽是发展为枝叶的芽，称为叶芽。此外，还有发展为花或花序的芽，称为花芽。还有一种芽既生枝叶，又生花朵，叫做混合芽。

在一年生植物中，芽形成以后通常立即生长，形成茎叶。树木的芽则一般于初夏形成，经过长大，入冬休眠，到第二年春天才开展。还有一部分芽长期不开展，只有当地上部分受到严重损害后才萌动生长，这种芽称为潜伏芽。从芽的活动来看，显然有顶芽抑制着下部腋芽活动的现象，而且不同层次的腋芽往往是位于上层的较位于下层的开放数量多，这种规律性一般认为是营养物质分配上首先供给顶端（所谓顶端优势现象）所决定。

在每一叶腋中发生二个腋芽，因此分枝都是在叶腋的位置发生的，这是一般的规律。但也有例外，如前面指出的棉花主茎的叶腋里有两个芽，桃树的叶腋间有时有三个芽并生，中间的一个

是叶芽,两旁的是花芽。芽的形成一般在叶腋的位置,但也有在根或叶上产生,例如蒲公英、甘薯在根上产生的芽,秋海棠、落地生根的叶上产生的芽,这种称为不定芽。

禾本科植物,如小麦、水稻植物体的形成和发展与上述规律是一样的。它们形成的分蘖实际上也是一种正常的分枝系统,只是因为这些植物在营养体生长阶段,茎基部的节间并不伸展,许多叶密集在未伸展的茎上,这样它们由腋芽原基发育的腋芽也密集在未伸展的茎上。不但如此,在新形成的分蘖的叶腋间又产生新的腋芽,由此产生第二级分蘖,这样就在短短的茎的主轴上形成各级分枝系统。因此,分蘖即是一种特殊的分枝方式。

根系的形成 植物体的地下部分根的全体,称为根系。根系的形成也有一定的规律。有些植物,胚根从种子萌发后,始终保持最强烈的垂直生长,形成主根,植株所有的根都是直接或间接从主根发生,不断分枝,形成根系,这种根系称为主根系(图4.12)。双子叶草本植物及木本植物的幼年期,大都是主根系。

禾本科植物及某些形成鳞茎(如洋葱)的植物,种子萌发后不久,除了直接从种子中已有的胚根长大和产生有限的侧根外,以后从茎上不断发生不定根,植株的根系主要由不定根所组成,没有明显的主根(图4.12),这种根系称为须根系。

在成年的木本植物中,往往除了幼年期形成的主根系继续起作用外,还从茎的基部产生一些不定根,参加到根系中去,这是属于一种混合根系了。

以上讲的是植物体生长的一般规律,在生长过程中,形成了茎、叶和根这些营养器官,下面进一步介绍这三种器官的形态和结构。

4. 营养器官的形态结构

从分生组织产生的细胞,它们继续生长,体积增大并按一定

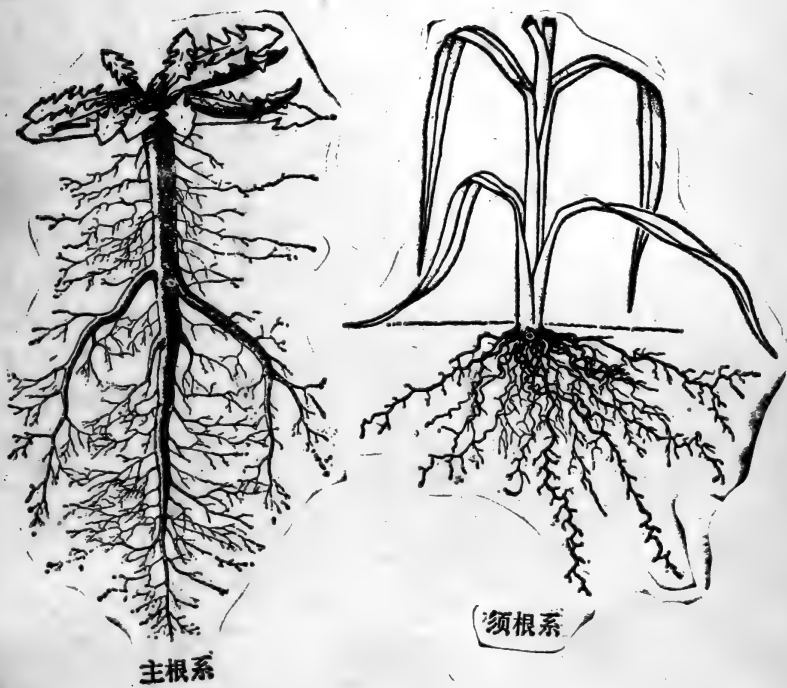


图4.12 根系

的形态、结构和功能进行分化。不同类型的细胞（图4.13）分别集合成群，称为组织。由各种组织构成茎、叶和根三种器官。根据组织在器官中分布的区域相同或它们共同实现同一种功能，组织可归并成三种组织系统，即皮系统、维管组织系统及基本组织系统。

维管组织系统是与营养物质和水分的运输有关的组织，分布在整个植物体的各个器官中，形成一个连贯的体系。维管组织系

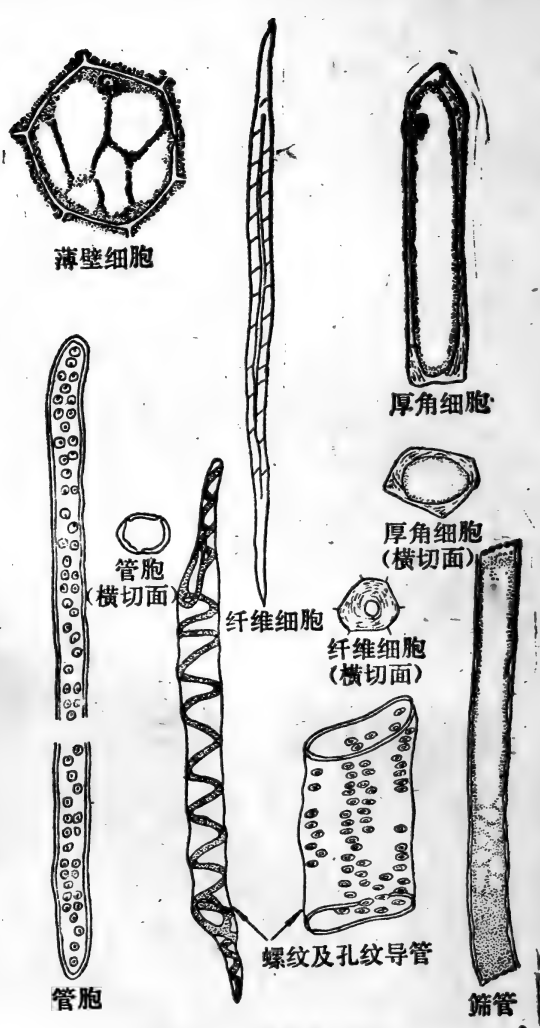


图4.13 各种类型的细胞

统包括两个部分，即木质部和韧皮部。导管和管胞是木质部的主要成分，它们是运输水分的通道。导管是由长管状细胞纵向连接而成。每一导管细胞是仅具木质化细胞壁的死细胞。在侧壁上形

成环纹、螺纹、梯纹、网纹和孔纹等形式壁的加厚（图4.14），端壁全部或部分溶解而形成大的单穿孔或由数个孔穴组成的穿孔板。穿孔的出现有利于水流纵向的运输。管胞是一种长的、两端尖削的细胞。上下排列的管胞各以倾斜的端壁互相衔接。壁的加厚部分也有环纹、螺纹、梯纹、网纹和孔纹等形式，细胞同样缺少原生质体。水流上升由一个管胞至另一个管胞主要通过管胞壁上纹孔的薄壁处。同时，木质化的细胞壁也是可以透水的。在木质部中除导管和管胞外，还有一些薄壁细胞和厚壁的纤维细胞。在韧皮部中主要的成分是筛管，这是营养物质运输的通道。筛管和导管虽在形态上有些相似，是由许多细胞连接而成，但筛管细胞是活细胞。细胞呈长的管状，胞壁薄，是纤维素的。相连的两个筛管细胞的隔壁上有许多小孔，叫筛孔，许多小孔集成筛板（图4.15）。在筛管的旁边，常有一个或多个小型的薄壁细胞，称为伴胞。除筛管和伴胞外，韧皮部中还包含有薄壁细胞和纤维。

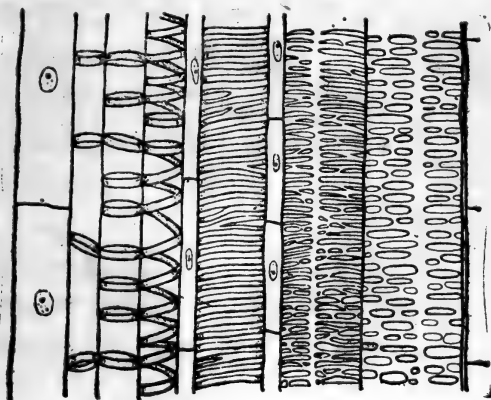


图4.14 木质部的纵切面，表示各种类型的导管

皮系统是覆盖着植物体表面的组织，是植物的保护层。在

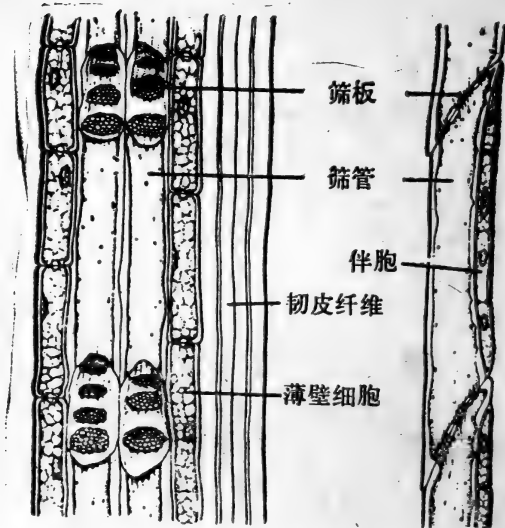


图4.15 韧皮部的径向纵切面(左)和切向纵切面

初生植物体中即表皮。通常表皮由一层细胞构成，其表面常有一层连续的角质层。表皮细胞之间没有间隙，是紧密的组织。在表皮层上除一般的表皮细胞外并形成气孔，这是由两个小的半月形细胞——保卫细胞所围成（图4.16）。气孔可以开闭。借助气孔使植物与外界气体的交换以及体内水分蒸发过程得以保证。当器官的次生长发生后，形成新的覆盖层——木栓层代替表皮的保护作用。

基本组织系统填充于皮系统与维管组织系统之间，成为植物体结构的基础。基本组织系统常常是植物基本代谢的活动场所，如光合作用、各种有机物质的贮藏。组成基本组织系统的细胞有不同的特化，但主要由薄壁细胞所组成，也常常包括一部分厚角细胞或厚壁细胞，以加强器官的支持作用。皮系统及基本组织系统在植物体中也是连成一体的。

茎、叶和根这三种器官在形态结构上有很大的差异，而且不

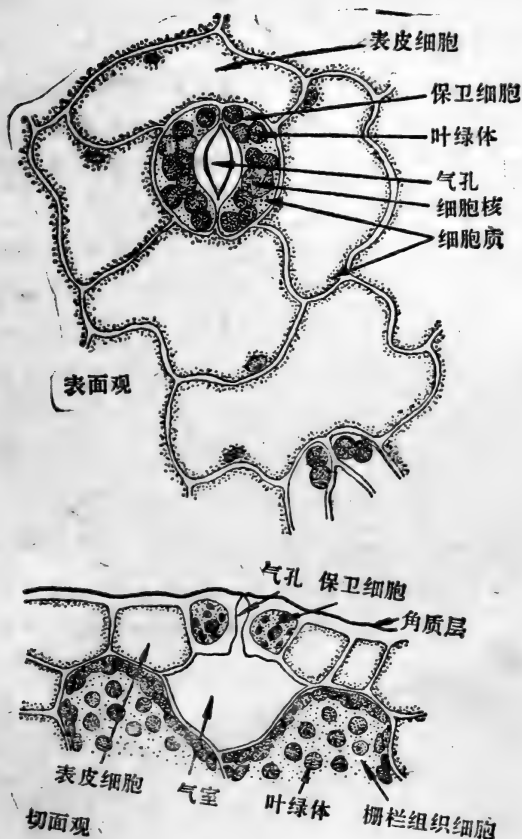


图4.16 双子叶植物气孔的构造

同的植物同样是叶或茎，结构上也有不同。这是不同器官在完成个体生理活动的分工以及适应不同生活条件的反映。从植物体的这三种器官的内部结构来说，是存在共同性的，即不论茎、叶和根，都是由皮系统、维管组织系统和基本组织系统构成。总之，器官的表面覆盖着皮系统，而维管组织系统分布于基本组织系统中。但是，在植物体不同的器官中，维管组织系统及基本组织系统的相对分布状况又存在着独特的形式，下面加以分别说明。

根 将初生生长时期的根作横切面观察，可以看到层次分明的三个区域，即表皮层（皮系统）、皮层（基本组织系统）和中柱（维管组织系统）。根主要行使吸收的功能，在幼小的根中，表皮特化成为适应于吸收的功能，这就是细胞延伸成管状的结构，称为根毛。当然吸收的作用并不限于根毛，没有根毛的表皮也能吸收。而根毛大大增加了根的吸收表面。

根的皮层通常只有薄壁组织组成，常具有明显的胞间隙，以利根内通气。皮层的最内层分化成内皮层，此层细胞的壁在径向面和横向面形成一条栓质化的带状加厚，称为凯氏带（图4.17，4.18）。细胞中的原生质体是比较牢固地附着在凯氏带上的。内皮层细胞这种结构的特点，控制着物质径向移动通过内皮层进入中柱时，它只能通过有选择透性的细胞质而不能通过内皮层细胞的壁或壁与细胞质之间。大多数单子叶植物和少数双子叶植物（没有次生生长的）的根，后来内皮层的细胞常常变为除外切向壁外，其余各面壁发生加厚或壁全部加厚，只在直接与木质部相邻的内皮层细胞保持薄壁的状态，这种细胞称为通道细胞。

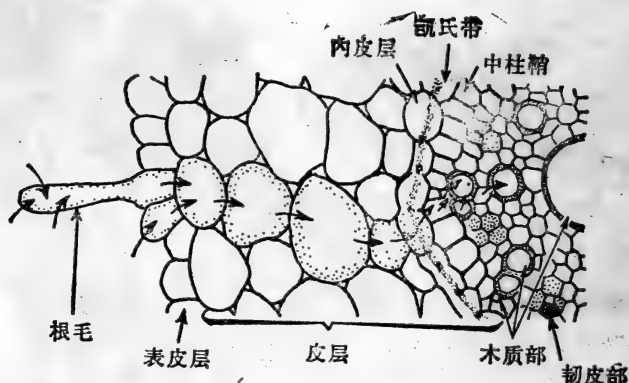


图4.17 根横切面一部分，示吸进水分经各种细胞移动的方向

根的维管组织系统在中央轴部分形成中柱，在周围有几层薄

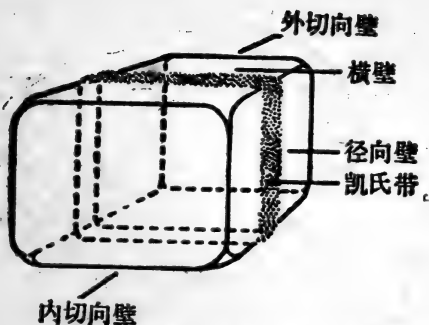


图4.18 一个幼内皮层细胞图解，示各面壁及凯氏带

壁细胞，称为中柱鞘，这是中柱与皮层的交界。中柱中的木质部常常是呈具棱的实心体状，与成束的韧皮部有固定的排列位置（图4.19，4.20）。如果中央部分没有木质部分化，则有薄壁或厚壁组织构成的髓。

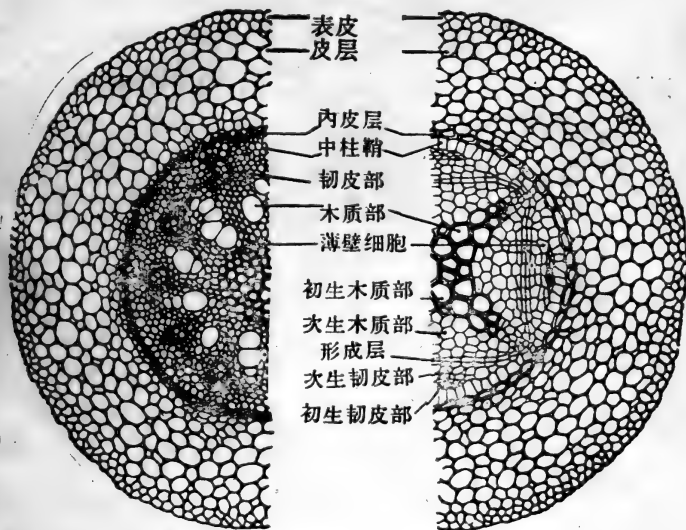


图4.19 单子叶植物与双子叶植物根横切面（切面的一半），示各部分结构

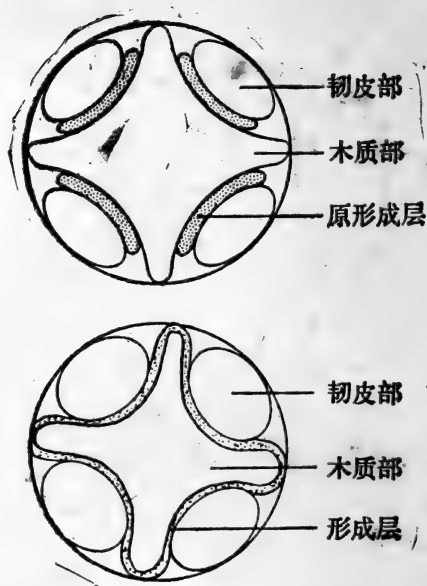


图4.20 根的中柱图解，示形成层形成

双子叶植物的根可以进行次生生长，这是由于形成层活动的结果。这种分生组织通常是从原形成层及部分中柱鞘转变而成（图4.20）。形成层形成以后，向内分裂所生的细胞形成新的木质部，向外形成新的韧皮部。在发生次生生长的老根中，维管束以外的组织势必被推向外面，最终会引起完全破裂而剥落。这时，由中柱鞘的细胞转变为木栓形成层，由此层细胞进行分裂活动，向外形成一种次生保护组织——木栓组织。木栓形成层可能向内产生栓内层（薄壁组织）。木栓形成层及其产生的内外层组织，共同构成周皮。

茎 茎的外部形态与根不同，它可以分为节与节间，每节上有一个或几个叶。因生长习性不同，茎除一般直立的形态外，还可以攀缘或缠绕于它物上或平卧在地面呈匍匐状。茎使叶和根之间联系起来，根吸收的水分和矿质养料上行运输，叶制造的有机

养料下行运输都通过茎。因此，茎的维管组织特别发达。茎在植物体中还起着支持的作用，在基本组织系统中有较发达的特化为机械功能的厚角组织和厚壁组织。

在茎中的维管组织通常在皮层和髓之间形成一个柱状体。有时维管柱是连续的，但是更普遍的是被基本组织分隔成各种大小的单位，这些单位称为维管束（图4.21）。在茎中的韧皮部和木质部是内外排列的，即韧皮部居外，木质部在内。这与根的辐射或交替排列不同。在木质部和韧皮部之间保留有一层分生组织，称为维管形成层（在单子叶植物中缺少形成层）。

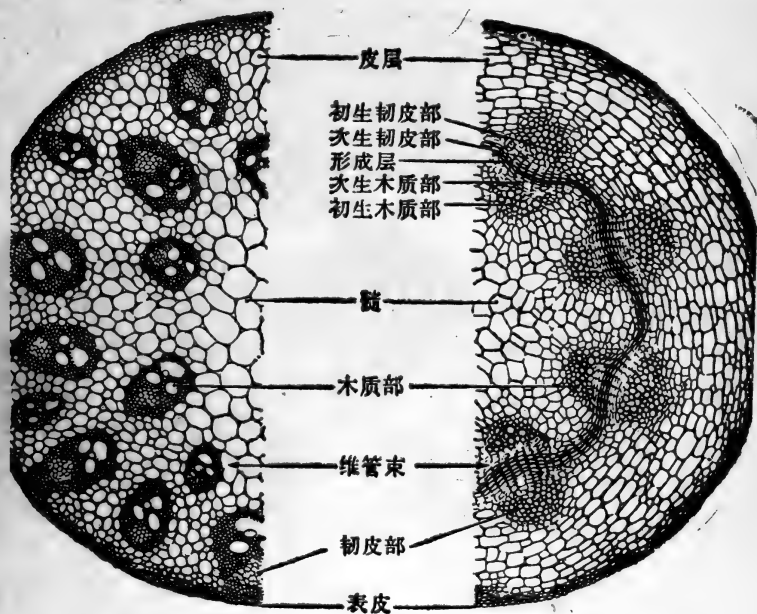


图4.21 单子叶植物与双子叶植物茎横切面（切面的一半），示各部分结构

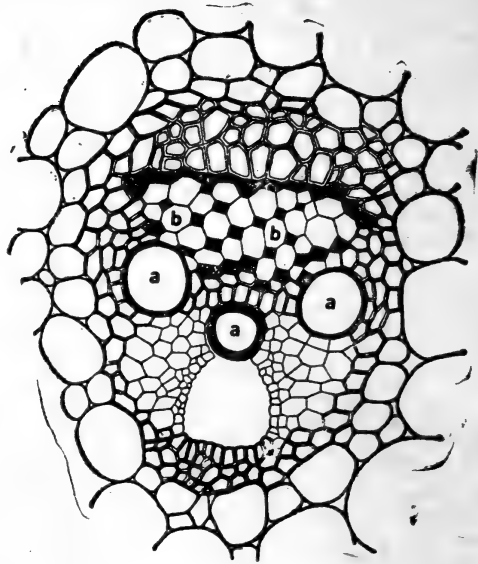


图4.22 玉米茎维管束横切面
a. 木质部导管； b. 韧皮部筛管

在不同植物之间，茎在结构上的差异，主要由基本组织和维管组织在相对分布上的不同而引起的。在横切面上，双子叶植物茎中的维管束常常排列成一环（图4.21），在茎轴的中央是由薄壁组织构成髓，两个维管束之间，连接皮层与髓的薄壁组织称为髓射线。有些草本双子叶植物和大多数单子叶植物的茎，其中的维管束在皮层与髓之间并不成单圈的排列而是两圈的，如小麦、水稻的茎；有的单子叶植物茎中维管束是完全散生的，如玉米、甘蔗。

双子叶植物，特别是木本双子叶植物的茎，在初生生长的基础上还进行次生生长，它使茎内增加维管组织的数量并导致茎的加粗。大部分单子叶植物都没有次生生长。

次生生长是由于形成层的活动结果。常常是由髓射线细胞恢

复分生能力变为束间形成层，它与维管束中的形成层连接成一完整的柱，由此分裂产生的细胞分别形成次生韧皮部和次生木质部的连续柱。

温带树木的树干的横断面上，可以看到明显的同心环，这称年轮。年轮的形成是由于树木生长受季节的影响而产生的。在春季，形成层活动，细胞分裂快，产生的细胞体积比较大，细胞壁比较薄，因此材质显得比较疏松。这种木材叫做早材（春材）。由夏季至秋季，形成层的活动渐渐降低，所产生的细胞体积小，细胞壁比较厚，因此材质显得比较致密。这种木材叫做晚材（夏材或秋材）。同年的早材与晚材是渐变的，而本年的晚材与来年的早材的界限则异常明显。每一年轮包括当年形成的早材和晚材，代表着一年所生的木质部。

茎的次生生长开始后，维管组织逐渐增加，而表皮并不能相应地增长，最终因内部的生长压力而破坏。在次生生长的初期，维管组织系统外方某一定部位的薄壁细胞可以恢复分生能力，转变为木栓形成层。它的活动与根中一样，形成周皮。因此茎加粗生长以后，由木栓层代替了表皮的作用。

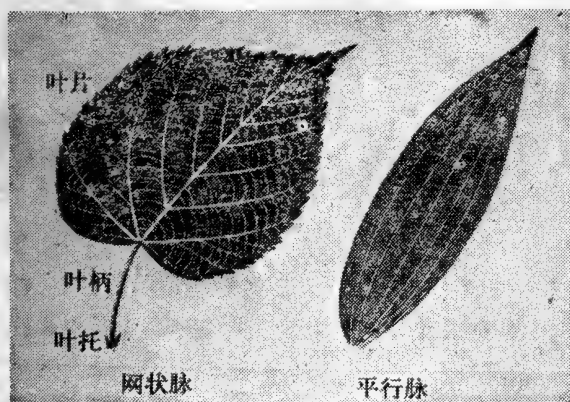


图4.23 两种形式的叶脉

叶 叶是承担植物生活中光合作用的重要生理功能，同时也是蒸腾作用的重要器官。叶片由叶柄有规律地着生在茎上。也有些叶无叶柄。在叶柄基部常有成对的托叶（图4.23）。

叶是暴露在环境中最大面积的器官，最容易适应环境而改变它的形状和结构，但叶仍然是由皮系统、维管组织系统和基本组织系统构成。叶的表皮层细胞排列紧密，具有角质层和气孔（图4.24），这些特征与叶的生理功能（蒸腾作用与光合作用）有关。气孔是在叶片的两面或一面，是叶片与外界环境之间气体交换的孔隙。

叶片的基本组织通称为叶肉，在双子叶植物中常分化为栅栏组织和海绵组织（图4.24）。这两种组织的细胞含有丰富的叶绿

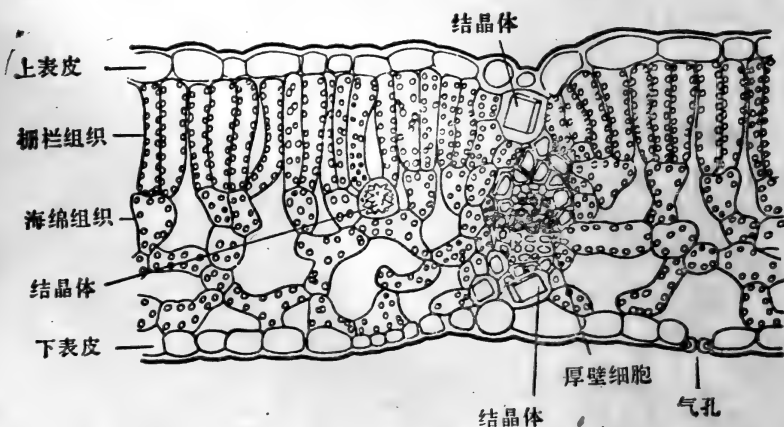


图4.24 叶片的横切面

体，是光合作用的场所。栅栏组织的细胞是短的圆柱形，垂直于叶片的表面。细胞排列比海绵组织紧密，但细胞的大部分暴露在胞间隙的空气中。通常叶片有一列或几列栅栏组织，位于叶片的上部（腹面），海绵组织在下部（背面），这称为异面叶；有的叶片的两面都有栅栏组织，这称为等面叶，这常常是旱生植物叶的特

点。海绵组织的细胞形状不规则，常有短的分枝使细胞彼此连接起来，并有较大的胞间隙。这样，整个海绵组织象一个立体的网（图4.25）。



图4.25 叶片的立体结构图

在叶肉中无论栅栏组织或海绵组织，细胞排列是比较疏松的，特别是海绵组织有很大的胞间隙。这样，叶肉细胞与空气接触有较大的表面。这一总面积比表皮和外界空气接触的表面要大许多倍。这种结构特点，显然有利于气体的交换。

叶中有发达的维管束，通常称之为叶脉。贯通叶里的叶脉构成叶内的运输网。叶脉有两种形式，即网状叶脉和平行叶脉。具网状叶脉的叶沿中央轴常有一大的中脉，由此连续发出小的分枝并连接形成网状。这种形式常见于双子叶植物。所谓平行叶脉也并非真正的平行，因纵向的维管束在叶端是聚集并合的。在纵向的叶脉之间也有大量很小的叶脉相互连接。平行脉常见于单子叶植物。在中脉中的维管组织，木质部位于上面，韧皮部位于下面，在二者之间有不发达的形成层（单子叶植物完全缺少）。维管束的周围有一圈薄壁细胞包围。

营养器官的变态 植物的器官由于执行特殊的功能而在形态上和生理机能上发生了强大的变化，这种现象叫做变态。

在我们日常生活中，可以遇到许多的适应于贮藏养料以及用以进行营养繁殖的变态器官。例如莲的地下部分供食用的藕、竹子横生地下的所谓竹鞭，都是茎的变态。这种根状茎从它具有明显的节和节间的形态足以显示是茎而不是根。马铃薯食用的部分，是地下茎基部产生的匍匐茎的前端膨大而成，称为块茎。块茎的节间很短，有许多芽眼螺旋状分布着，每一芽眼相当于节的部位。芽眼内具两三个或更多的腋芽，其中一个能发育，因此可用带芽眼的块茎小块进行繁殖。洋葱头也是一种地下茎，茎的本身由许多缩短的节间组成，呈圆盘状，顶端有一个顶芽，外面有许多层鳞片叶，每一鳞片叶的叶腋也可以发生腋芽。鳞茎最外部的鳞片叶往往呈薄膜状而内层肥厚贮藏营养物质。当鳞茎生长的时候，顶芽发育成为地上部分的绿叶和花茎，从鳞茎下方生出许多不定根。此外，水仙、大蒜等都是鳞茎。还有些植物地下茎的前端膨大呈球状。慈菇和荸荠是球茎的最普通的例子。

有一部分植物的根由于贮藏食物变得与原来的形态不同，象萝卜的根呈扁球形或纺锤形，胡萝卜的根呈圆锥形，甘薯、山药等植物的根呈各种形状的块状。

许多攀缘植物，茎细长，不能直立，枝往往变成卷须，以帮助茎的攀缘。如黄瓜、丝瓜、葡萄就有由枝转变的卷须。卷须不一定是枝的变态，象豌豆植株上的卷须是由羽状复叶上的小叶转变成的。

茎和叶还可以变为刺状，酸橙茎上的刺是在叶腋的位置，属于枝刺，而洋槐在叶柄基部的刺则是叶刺。

在植物界有一类植物能够捕食小虫，它们的叶变成捕虫器官。例如猪笼草 (*Nepenthes mirabilis*) 的叶片前部转变为瓶状 (图4.26)，这种瓶状的捕虫叶构造很复杂，在瓶子的上面有一个盖，它的背面有毛，腹面光滑而具有蜜腺。瓶口是光滑的，瓶子里的上半部的表面十分光滑，并且有向下倒生的毛，下半部生

有许多腺体，能分泌消化液，平时瓶盖并不关合，当昆虫一旦爬



图4.26 猪笼草的捕虫叶



图4.27 茅膏菜的捕虫叶

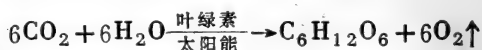
上瓶口，就很容易滑到瓶里去，不能再出来，被消化液所消化而

吸收。茅膏菜 (*Drosera peltata*) 的叶变成盘状，上面有许多顶端膨大而且能分泌粘液的腺毛 (图4.27)，当昆虫触到这种叶片的时候，即被粘住，同时腺毛能够自动地弯曲，将昆虫包围住，由腺毛所分泌出来的消化液，把昆虫消化。在昆虫被消化掉后，腺毛又伸开，再继续捕虫。此外，捕蝇草 (*Dionaea muscipula*) 及水生的狸藻 (*Utricularia vulgaris*) 等捕虫植物，也都是由叶变为适于捕虫的功能。

二、光合作用

1. 光合作用的意义

植物的所有绿色部分都能进行光合作用，但主要的部位是叶子。光合作用过程的总方程式可以写成：



二氧化碳是经过叶子表皮上的气孔进入植物体的，水分则是由根从土壤中吸收而来的。这一方程式指出，光合作用的产物是糖和氧。

光合作用吸收二氧化碳和放出氧气，对于生物界来说有极其重要的意义。因为在绿色植物出现以前，地球表面的大气并不含有氧，而是一种还原性的大气，只是在绿色植物出现并占优势之后，也就是出现了光合作用的放氧过程以及这一过程的迅速扩大之后，才改变了大气的成分，使它含有约五分之一的氧气。这对于高等动物、哺乳类、人类的逐渐演化出现，是极其重要的大气环境。同时，这一规模巨大的放氧和吸收二氧化碳的过程，也是使得现今地表大气中二氧化碳和氧的浓度基本恒定的唯一因素。动物、非绿色植物、细菌和真菌、特别是物质的燃烧过程，都不断地消耗氧放出二氧化碳。如果没有绿色植物的光合作用，大气中二氧化碳的含量不断增加，氧的浓度逐渐降低，则给生物界和

人类带来的危害是不堪设想的。

糖是光合作用的主要产物。白天叶子里糖的含量显著增加，并且还会转变为淀粉积贮在叶子里。然而，这不是说，糖必须转变为淀粉，因为糖转变为淀粉与光合作用并没有直接的关系，它是作为光合作用的第二级产物而在叶子里出现的。可是，大量的糖在叶子里积累，会妨碍光合作用的进行，甚至会显著降低光合作用的强度。

由于光合作用把太阳能转变为化学能并以化学键能的形式贮存在糖的分子中，植物也就成为地球上其它生物的能量供应者。一切非自养的生物，包括动物、非绿色植物、细菌、真菌都要不断地得到能量才能维持生活，它们的食物无不都是直接或间接地依赖于植物。

光合作用这个规模巨大的能量转换过程，也是世界上动力的主要来源。因为煤炭、石油、天然气都是古代生物通过光合作用，将太阳能积聚起来并转变而成的。正因为如此，光合作用成了近代自然科学中最引人注目的问题之一。

2. 叶绿体是光合作用的器官

大多数高等绿色植物叶子的结构，是适应于光合作用这种功能的。以一片双子叶植物叶子为例，叶片大而扁平的形状能够大量地吸收阳光和 CO_2 ；同时叶片很薄， CO_2 从气孔经过很小一段距离就可以扩散到叶肉细胞；叶肉细胞之间有大的细胞间隙提供 CO_2 扩散的通道，而且叶子表皮上气孔的结构使得叶片与大气之间的 CO_2 和 O_2 交换极其方便；叶脉分布在叶肉之间能及时供给所需要的水分；栅栏组织的细胞处于叶子的上表面，其中的叶绿体多于海绵组织的细胞，可以接受更多的阳光，不至在太阳光达到叶绿体之前经过许多中间的细胞壁而减弱光的强度。总之，叶片的结构与功能之间的这种协调，是植物长期适应环境条件的结果（图4.28）。

真正进行光合作用的部位是叶肉细胞中的叶绿体。每个细胞

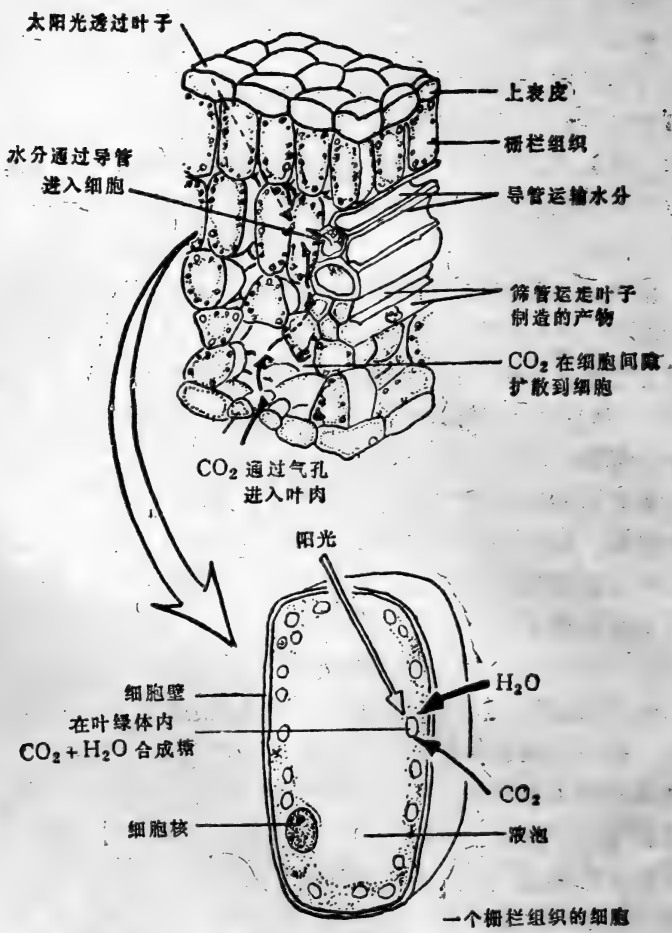


图4.28 叶子的结构适应于光合作用功能的图解

所含的叶绿体数目大约在20—100的范围内。在显微镜下观察，叶绿体一般是椭圆碟形，直径为5—10微米。如果在电子显微镜下观察，叶绿体有一双层膜的外套，外套以内有几十个小的深绿色的区域称为基粒的结构，基粒是由10—100个层膜（或称囊片）叠加在一起而形成的。层膜是一种由两层膜组成的扁平而中空的

囊。基粒与基粒之间也由层膜联成一体，它们埋在以蛋白质为主要成分而且均一的间质之中。层膜的组成，是包括参与光合作用的色素和蛋白质分子，其中包括那些催化与光有关的反应所需要的酶，以及特殊类型的脂类，如磷脂、糖脂和硫脂。所以层膜是进行直接与光有关的所谓光反应的部位，而间质是进行光合作用中暗反应的部位。如果我们小心地从叶子制备并分离出叶绿体，就可以在细胞外进行光合作用的全过程。

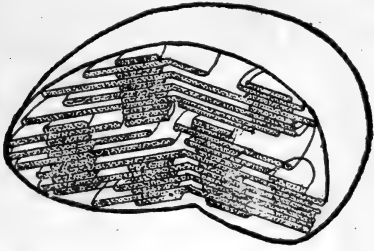
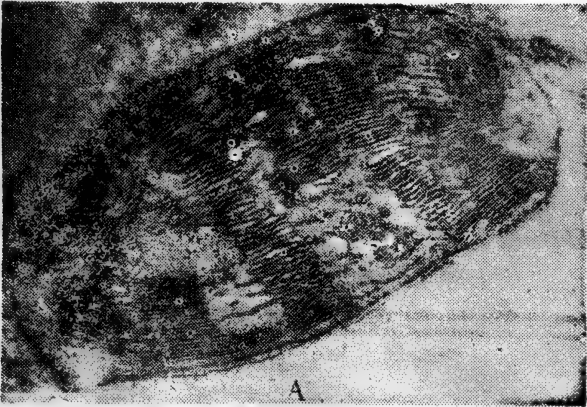


图4.29 A.烟草 (*Nicotiana glauca*) 叶片的叶绿体显微照相
图片，示基粒结构， $\times 30,000$ ；
B.示叶绿体层膜结构的一种模型。

从图4.29中不难看出，叶绿体在结构上的特征是层膜结构。叶肉细胞内的几十个叶绿体已经比叶子的总表面积扩大了许多倍，而层膜的结构又使得植物吸收光的面积扩大了许多倍。这样扩大的表面，使植物更有利于吸收光能，转化光能。但是在过分的阳光下，叶绿体可以随着原生质流动向细胞侧壁移动，用其椭圆的窄面接受阳光，以避免吸收过多的阳光而发热。在弱光下，叶绿体则以扁平的一面朝着阳光，吸收最大的光量，这样的调节会使植物在较为有利的情况下进行光合作用。

3. 叶绿体的色素

在叶绿体层膜中的色素，不仅有叶绿素类，还有胡萝卜素和叶黄素。叶绿素类中最重要的是叶绿素 *a* 和叶绿素 *b*。叶绿素 *a* 的结构如图4.30所示。叶绿素 *a* 和 *b* 的差别很小，只是在分子中的一个 $-CH_3$ 被 $-CHO$ 所取代。*a* 呈蓝绿色，*b* 呈草绿色。叶绿素 *a* 和 *b* 都是卟啉化合物，即都是由四个吡咯环组成一个大环，这个复杂的大环与红血球中的血红素血晶质非常相似，只不过是环中心以 Mg 原子取代了 Fe 原子而与四个吡咯环的氮原子相连。叶绿素分子还有一个由20个碳原子组成的含醇的链，称为叶醇基的长尾巴，所以叶绿素分子结构形似蝌蚪。

高等植物还含有橙色的胡萝卜素和黄色的叶黄素，它们都是由40个碳原子组成的化合物。但是，胡萝卜素是碳氢化合物 ($C_{40}H_{56}$)， β -胡萝卜素在动物和人体内可以被转化为维生素 A。叶黄素还含有氧原子 ($C_{40}H_{56}O_2$)，由于它在卵黄中大量存在，因此又称为卵黄素。

当太阳光照射到叶子表面时，就会被植物体内的色素所吸收。如果我们将色素用有机溶剂从叶子中提取出来，然后用各种不同波长的光照射，用分光光度计在可见光波长[大约从390—760毫微米(nm)，其中包括六种颜色，即红、橙、黄、绿、蓝、紫]范围内测定吸收光量，就可以绘制出吸收光谱的曲线，表示它们吸收光的特点。

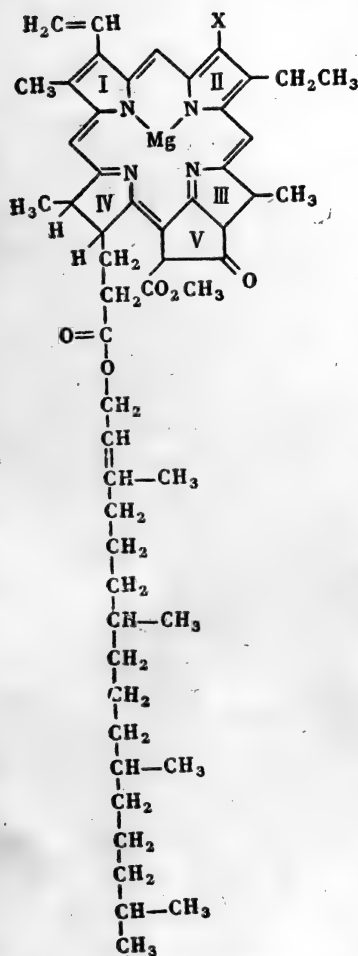


图4.30 叶绿素的分子结构叶绿素
*a*分子中X为 $-\text{CH}_3$ ，叶绿素
*b*分子中X为 $-\text{CHO}$ 。

从图4.31的曲线可以见到叶绿素*a*和叶绿素*b*在蓝紫光区有一个吸收高峰，在红光区有一个吸收高峰。胡萝卜素和叶黄素在蓝紫光区有一很强的吸收高峰(图4.32)。

叶绿素在某一波段有吸收，表明这个波段的光能被吸收。什么叫光能被吸收？先简单地谈谈光的特性，光是一种电磁波，并携带着一定能量。现在知道，光的能量辐射是不连续的，是以一个一个量子(或称光子)的形式进行辐射，也就是说，光波的能量是集中在光量子的内部，而且每种波长的光量子的能量是固定的，或者说是“量子化”的。物质只有吸收光量子之后，才能引起光化学反应。

当叶绿素分子吸收光量子时，叶绿素的分子中的一个电子从原来稳定状态的能级跳跃到一个较高的能级。

这种最稳定的状态即称为基态，电子由基态跳跃到一个较高能级的现象称为激发，处于激发后的状态的电子即称为激发态的电子，而含有激发态电子的分子称为激发态分子。

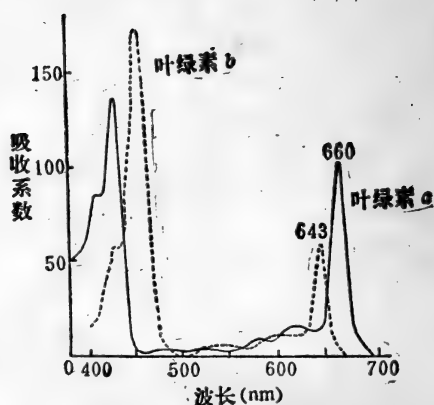


图4.31 叶绿素的吸收光谱 (以丙酮为溶剂)

叶绿体色素吸收光，就是因为光可以使它们的分子处于激发态。但是并不是所有各种波长的光都能使这些色素分子跃迁到激发态，只有那些量子能量等于电子的激发态与基态能级之差的波长的光才能被吸收。所以一种分子往往只能吸收某几种波长的光，这样就形成了各种色素分子的吸收光谱。

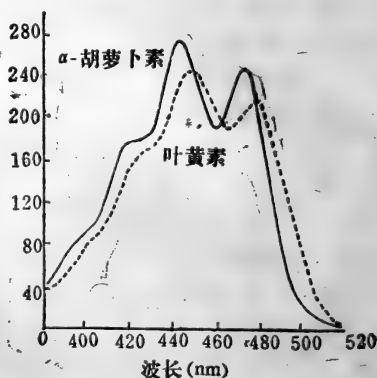


图4.32 α -胡萝卜素和叶黄素的吸收光谱

为了确定叶绿体内色素所吸收的光能是否都能用于光合作用，必须测定活叶子的吸收光谱以及用不同波长的光照射叶子所引起光合作用的差异（例如以放氧作为光合作用强度的指标）而作成的曲线，即为光合作用的作用光谱。结果发现光合作用的作用光谱与活叶子的吸收光谱一致（图4.33）。说明叶绿体中的各种色素（叶绿素、胡萝卜素、叶黄素）所吸收的光能都能用于光

合作用。进一步用不能合成叶绿素的白化植物作实验，发现尽管这些植物有其它色素，但不含有叶绿素，它不能进行光合作用，所以植物进行光合作用还是依靠叶绿素，其它色素所吸收的光只有传递给叶绿素以后才能引起光化学反应。

在测定活叶子的吸收光谱时，发现在长波方面叶绿素 *a* 有好几个吸收高峰。这种现象说

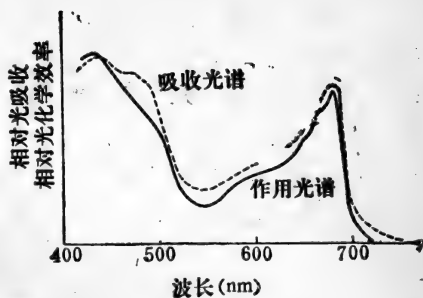


图4.33 海白菜 (*Ulva*) 的作用光谱与其叶状体的吸收光谱

在测定活叶子的吸收光

谱时，发现在长波方面叶绿素 *a* 有好几个吸收高峰。这种现象说

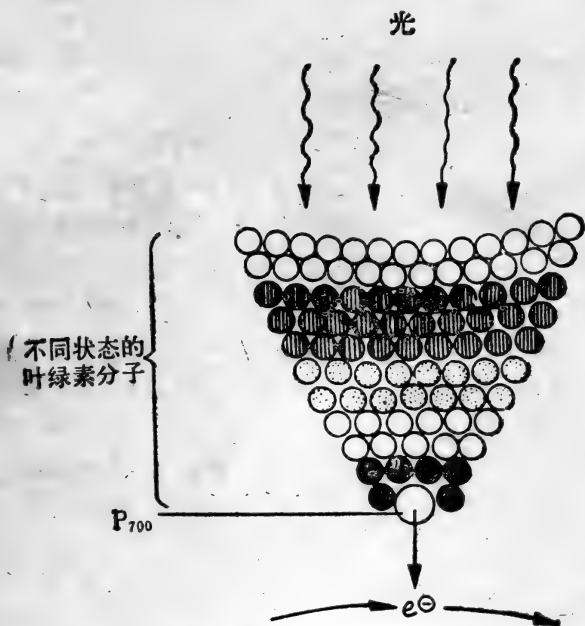


图4.34 表示光合作用中心的一种模型 (真正发生光化学反应的部位是 P_{700})

明，叶绿素 *a* 在叶绿体中有几种存在状态。但是叶绿素 *b* 在活植物体内只有一种状态。研究证明叶绿素 *a* 的各种状态并不都直接参加光化学反应，只有其中一小部分叶绿素直接引起光化学反应，其它大部分只是吸收光能。这一小部分（即 P_{700} ， P_{680} ）才是作用中心，只有它们被激发后，才引起光合作用的产生。其它的色素（除 P_{700} ， P_{680} 以外的叶绿素 *a*、叶绿素 *b*、胡萝卜素、叶黄素）只负责吸收光能传递给 P_{700} 、 P_{680} ，这些色素称为辅助色素。有些科学家还认为，在作用中心的叶绿素周围围绕着几百个叶绿素分子组成一个光合单位，每一个光合单位作为一个光能接受器，将光能收集起来并传递给作用中心的叶绿素再引起光化学反应。

4. 光合作用的机理

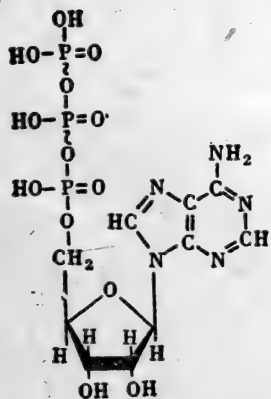
光合作用并非是一个简单的过程，是由一系列复杂的物理化学反应所组成的。这一系列的物理化学反应至少可分为两个部分，一个部分是需光的，称为光反应，在这个过程中，光能转变为化学能，并放出氧气。另一个是较缓慢的但能在黑暗中进行的过程，常称之为暗反应。暗反应是同化二氧化碳形成糖的过程。

为了更好地理解光合作用的机理，在这里有必要先谈谈在细胞能量代谢中占重要地位的三磷酸腺苷（ATP）和二磷酸腺苷（ADP），在氧化还原过程中传递氢和电子的辅酶烟酰胺腺嘌呤二核苷酸（NAD）和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸（NADP）的分子结构和反应特征。

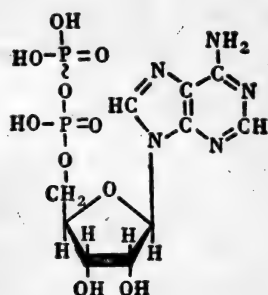
图4.35分子中的 \sim 表示高能键，这种键与一般的磷酸酯键不同，水解时释放出很多能量，可高至 7.4 千卡/摩尔—10 千卡/摩尔。ATP 参与的反应可能有两种：一种是将 ATP 分子磷酸基（或其它基团）转移至别的反应物而储存能量，如：



ATP



ADP



ATP: 三磷酸腺苷

ADP: 二磷酸腺苷

~: 表示高能键, 水解时释放出的能量
为 7.4 仟卡至 10 仟卡

图4.35 ATP 和 ADP 的分子结构

另一种反应是反应产物并不接受 ATP 分子中的一部分基团, 而只是接受高能键释放出来的能量, 如:



NAD 和 NADP 是细胞内传递氢和电子的辅酶, 因此, 它们参与细胞的氧化—还原作用。反应的通式可写成:



(供氢体)

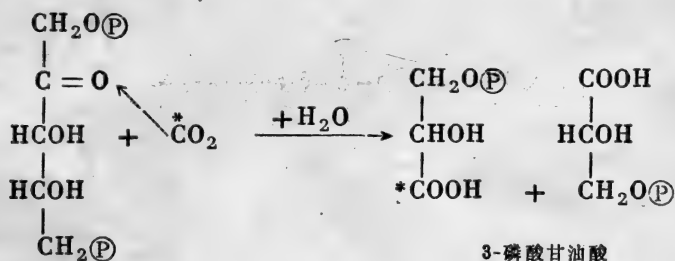
NAD 和 NADP 中起氧化还原作用的部位是烟酰胺环, 这个环能从许多供氢体上接受两个电子, 结果底物被氧化。而 NAD (或 NADP) 变成还原状态, 所以 NAD 和 NADP 是许多脱氢酶的辅酶。这些脱氢酶的作用是从各种底物分子上脱去两个氢, 而传递给 NAD 或 NADP, 形成 NADH 或 NADPH, 后者又可

能量的变化，当 NAD 或 NADP 被还原时，必须加进能量，NADH 或 NADPH 被氧化时就释放能量。

CO₂ 的固定和还原 空气中的 CO₂，通过叶子的气孔进入气腔，然后沿着细胞间隙到达各个叶肉细胞。CO₂ 进入细胞之后大部分变成 HCO₃⁻。HCO₃⁻ 再透过叶绿体膜进入叶绿体，在叶绿体间质中发生固定作用，随后再发生一系列的转化，最后形成糖或其他产物。所以碳的转变可以分为两个部分，一个部分是 CO₂ 的固定反应，另一个部分是 CO₂ 的固定产物进一步转变为糖的反应。

一般说来，在植物体内二氧化碳的转变途径有两种型式，即 C-3 途径和 C-4 途径。

C-3 途径是指 CO₂ 被固定后形成一个三碳化合物——磷酸甘油醛。这一固定反应如下：



催化这一反应的酶称为双磷酸核酮糖羧化酶。这种羧化反应（即 CO₂ 的固定反应）普遍存在于所有各种植物中，所以 C-3 途径是普遍存在于所有绿色植物中的。二氧化碳固定以后所形成的 3-磷酸甘油酸经过还原和再生的一系列复杂反应，一方面再生双磷酸核酮糖，一方面产生糖或其它产物。糖和其它产物由叶绿体向外运出，最后沿着植物的输导组织运到其它非绿色部分或果实等器官中去。

从图 4.37 可见 3-磷酸甘油酸在有关的酶的催化下还原成磷酸

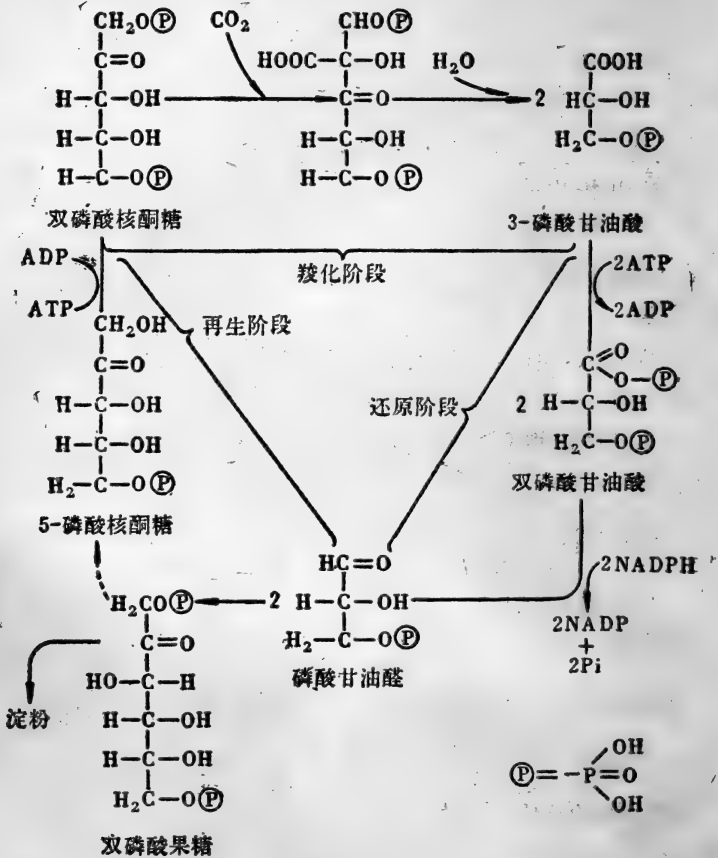
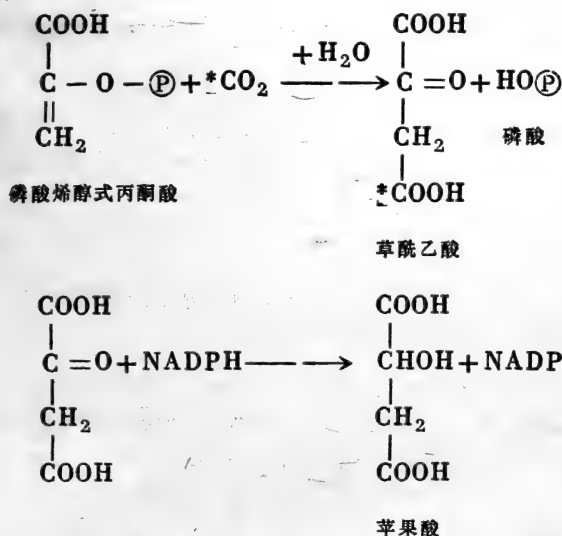


图4.37 C-3途径的简单图解

甘油醛，还原反应所需要的能量来自 ATP 和 NADPH。5-磷酸核酮糖是经过一个相当复杂的步骤而得到再生的。再生的5-磷酸核酮糖可以继续被 ATP 磷酸化生成双磷酸核酮糖，进行 CO_2 的固定反应。

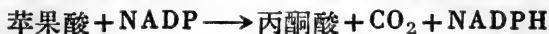
C-4途径是指 CO_2 被固定后形成一个四碳化合物——草酰乙

酸， CO_2 的受体是磷酸烯醇式丙酮酸，催化这一反应的酶是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶。羧化反应所产生的草酰乙酸在光下则被 NADPH 还原而形成苹果酸。



具有 C-4 途径的植物有玉米、高粱、甘蔗以及许多热带的禾本科植物，这类植物统称为 C-4 植物。不具有 C-4 途径，仅具有 C-3 途径的植物则称为 C-3 植物。但是，C-4 植物并不是只有 C-4 途径，而是同时还有 C-3 途径，不过这两种途径分布在不同的细胞中。例如，玉米的叶子，在维管束鞘周围有一圈较大的维管束鞘细胞，其周围则为叶肉细胞(图 4.38)。玉米的叶肉细胞中是通过 C-4 途径进行光合作用，维管束鞘细胞中是通过 C-3 途径进行光合作用。

这两种途径的关系如图 4.39 所示。在叶肉细胞中通过 C-4 途径形成的苹果酸(有的植物可能是天冬氨酸)运转至维管束鞘细胞，那里的叶绿体含有另外一种酶催化苹果酸脱羧，放出 CO_2 ：



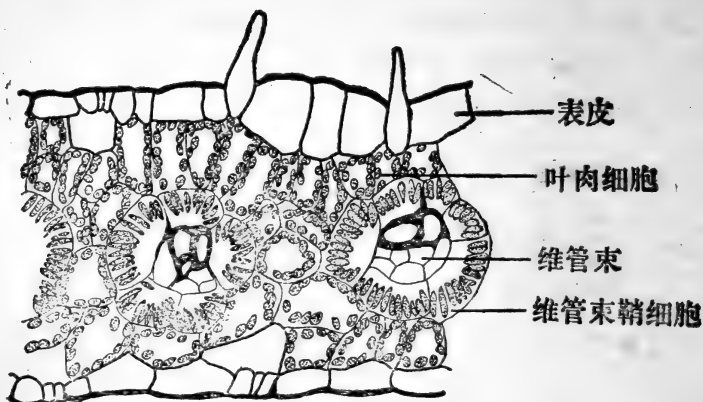
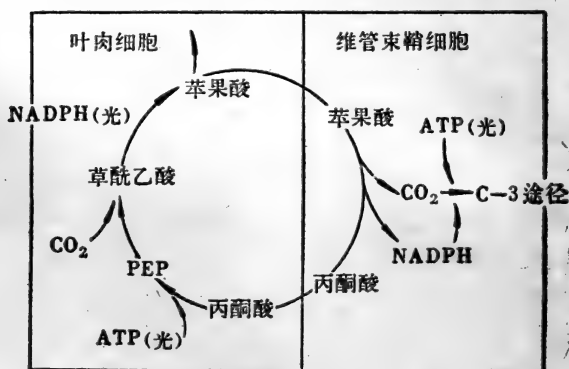


图 4.38 玉米叶片的解剖结构 (示维管束鞘细胞和叶肉细胞)



PEP=磷酸烯醇式丙酮酸

图4.39 C-4植物固定 CO₂ 的图解

这样,使维管束鞘细胞中CO₂浓度显著升高。于是这些细胞中与CO₂亲和力较低的核酮糖二磷酸羧化酶,可以有效地固定CO₂,并通过C-3途径而同化。

C-3植物和C-4植物的另一个不同点是光呼吸的强弱。所谓光呼吸是指在光刺激下绿色细胞释放CO₂的现象。这种呼吸作

用和一般通过线粒体释放 CO_2 的呼吸作用或称暗呼吸显著不同，光呼吸和光合作用紧密相联，它的速度随植物的种类有很大不同，所以根据光呼吸的高低而将植物分为两大类：一类是具有明显的光呼吸，它的速度在某些植物中可达到它本身净光合作用强度的 50%，这类植物称为高光呼吸植物，高光呼吸植物都是 C-3 植物；另一类植物光呼吸很弱，这类植物称为低光呼吸植物，低光呼吸植物都是 C-4 植物。

光呼吸的高低是指植物在光下释放 CO_2 量的多少，这样释放出来的 CO_2 ，实际上是植物在光合作用中同化的 CO_2 ，显然这一过程对积累光合产物很不利。有些科学家认为也许这一过程还具有某种目前尚未阐明的生理意义。因为农作物中存在低光呼吸和高光呼吸两种类型的植物，所以研究光呼吸不论在理论上还是生产上都有一定的价值。

光反应 暗反应中还原 CO_2 所需要的 ATP 和 NADPH 是在光反应中产生的。叶绿体在光下形成 ATP 和 NADPH 往往与氧的释放同时发生，所以氧的释放也包括在光反应之内。其实这样的光反应，包括了许多步骤，而这些步骤并不都是与光有关的，其中许多步骤仍是酶促反应，是不需要光的。

在光反应中形成 ATP 的过程称为光合磷酸化，因为这个过程是在叶绿体内发生的，所以称为光合磷酸化。如果将分离的叶绿体放在没有 CO_2 和 NADP 的条件下，并同时供给大量的 ADP 和无机磷，它可以利用光能将无机磷和 ADP 合成 ATP。在这个过程中，叶绿素吸收光能以后被激发，放出一个高能电子，失去电子的这个叶绿素分子就可以作为电子受体。如果吸收的光能以发射荧光或散热的形式失去这部分能量，那么叶绿素分子就直接收回激发出去的电子。假使激发的电子经过一系列物质的传递最后又回到叶绿素，电子的能量在传递过程中转化为高能磷酸键能，形成 ATP，这种磷酸化作用称为环式光合磷酸化（图 4.40）。这种磷酸化可能是作为光合作用转化光能的一种原始的形式出现

的。因为在此过程中不产生 NADPH，也没有表示出水可以分解成氢和氧。

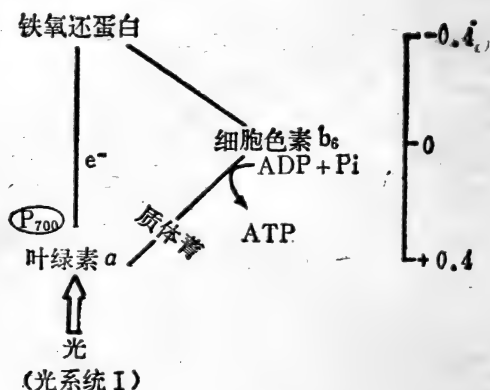


图4.40 环式光合磷酸化 (铁氧还蛋白、细胞色素 b_6 ，质体膏为电子传递体)

在植物的进化过程中，出现了非环式光合磷酸化，因为藻类和高等植物的光合器需要利用 H_2O 作为还原剂（高等植物也同时存在环式光合磷酸化）。现在确定非环式光合磷酸化包括两个色素系统。这两个系统分别称为光合中心系统 I (PS I) 和光合中心系统 II (PS II)。光合中心系统 I 有一个 P_{700} 的叶绿素分子（它吸收 700nm 处的光，并放出一个高能电子）和作为 P_{700} 的电子供体和受体的成分。光合中心系统 II 现在了解还不多，只知道此系统有 P_{680} 叶绿素分子（它吸收 680nm 的光）， P_{680} 可能是这个系统的作用中心。 P_{680} 的电子供体和受体是什么也都没有完全确定。这两个系统之间的联系可能是这样：在光合中心的叶绿素分子分别由两种波长的光激发后产生激发的电子。PS II 所产生的电子经过某些中间传递体供给 PS I，在这一传递过程中释放出部分能量，使 ADP 变成 ATP。为什么 PS I 能接受从 PS II 传来的电子呢？因为 PS I 被光激发后，激发的电子经过某些中

间传递体传给 NADP，使 NADP 还原而成为 NADPH，所以缺少了电子，由 PS II 来的电子正好填充了这个空位。PS II 被激发失去电子后，又如何补充失去的电子呢？这是由于水在光下发生分解，产生氧气，同时产生电子，经过某种方式传递给了 PS II，使 PS II 恢复原状。总之，从水来的电子用以还原 NADP 是经过两个连续的光系统，如图 4.41 所示。

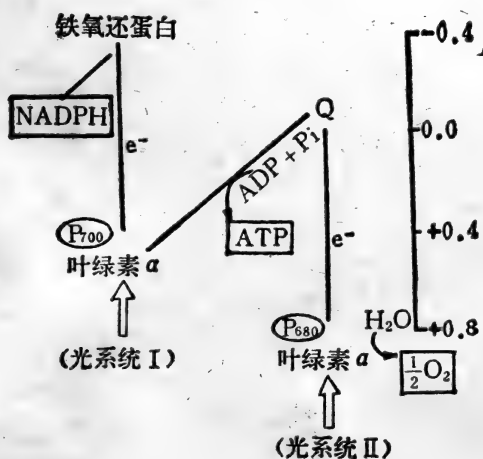


图 4.41 非环式光合磷酸化的电子传递 (铁氧还蛋白为 P_{700} 的电子受体, Q 为 P_{680} 的电子受体)

总之，光合作用是一个极其复杂的过程，在光反应中叶绿素最明显的特征是高效率地捕获太阳能，在其它电子传递体的参与下，产生了 NADPH、ATP 和分子氧。在以后的暗反应中，间质中的酶把 CO_2 固定在 1,5- 双磷酸核酮糖内，形成两分子的磷酸甘油酸，在 ATP 和 NADPH 的参与下，还原为磷酸甘油醛。两个磷酸甘油醛缩合成双磷酸果糖，通过一系列复杂的酶促反应，最终再生出 5-磷酸核酮糖。双磷酸果糖也可以参与淀粉的形成。

5. 影响光合作用的因素

表示植物光合强度最常用的指标是，每小时每平方分米叶面积放出氧的量或吸收二氧化碳的量。用这种指标比较自然界各种植物的光合作用强度，发现差异很大。大多数植物在良好的环境条件下，光合作用强度是每小时每平方分米叶面积固定8—80毫克 CO_2 。许多植物的光合强度，随生育期的进展而逐渐提高，到现蕾开花阶段达到最高，以后随着植株的衰老，光合强度下降。但是，环境因素，例如光强、 CO_2 浓度、温度、水和其它因子，如营养元素的可利用程度都会对光合强度发生影响。

光对光合作用的影响很大，特别是光的强度。如果在不同光强下用 CO_2 的吸收作为光合强度的指标，然后以光强为横坐标绘图所得的曲线常常如图4.42。从图4.42可以看出，在光的强度很低时，光合强度低于呼吸强度，叶子释放 CO_2 不同化 CO_2 。在一定光强度下，真正光合强度与呼吸强度相等，这时植物既不吸收 CO_2 也不释放 CO_2 ，这一光强称为光补偿点。再增加光强度，光合强度升高至一定限度后，光强度虽增高，光合强度也不再增高，这时的光强度称为光饱和点。根据光合作用速度达到饱和所需要的光量，可以将植物大致分为两类：阳地植物和阴地植物。阳地植物的饱和光强度约为全日照的 $1/5$ 或高一些，阴地植物则在低于 $1/10$ 的全日照即达到饱和。农作物大多数为阳地植物，如禾谷类的小麦、水稻。

了解光合作用的补偿点和光饱和点对于生产实践有一定的意义，如合理密植，植树造林，温室栽培等。

二氧化碳是光合作用的原料，所以 CO_2 浓度对光合作用有很大的影响。陆生植物主要依靠叶子吸收 CO_2 ，大气中 CO_2 的浓度约为0.03%，这样低的 CO_2 浓度使植物在强光下经常处于 CO_2 的“饥饿”状态。因此，温室栽培如应用 CO_2 作大气施肥，会使温室作物生长加快，增产效果显著（但应注意 CO_2 浓度超过

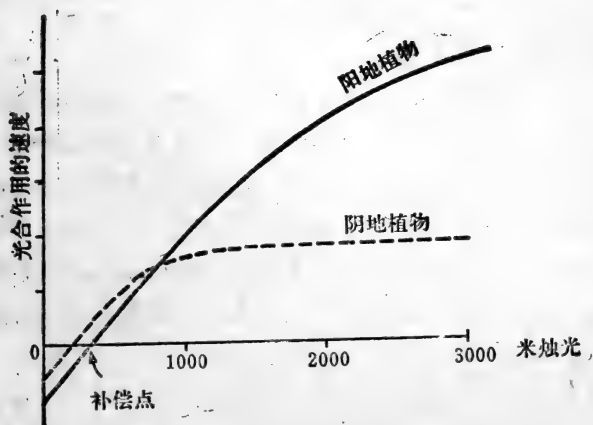


图4.42 光强度对阳地植物和阴地植物光合作用的影响

1%甚至会发生中毒现象)。在田间条件下，目前施用 CO_2 肥料还有相当大的困难，主要是依靠风引起空气流动，使含有 CO_2 的空气接近叶面，以保证光合作用的正常进行。

温度对光合作用的影响，依赖于光强和 CO_2 浓度，如果这两个因素都合适，那么光合作用在适当的高温会以较快的速度进行，因为在适当的高温下，加快暗反应中的酶促反应而提高光合作用。要保证植物的旺盛生长，充足的光照，丰富的 CO_2 来源和适当的温度三者是缺一不可的。

三、物质的吸收、运输和蒸腾作用

绿色植物的生活是以无机营养为主的，除了从空气中吸收二氧化碳外，还要从土壤中吸收水和矿物质，才能合成有机物。根吸收了水和矿物质以后，通过维管束在体内循环，水分还要从叶面蒸发出去。本讲的主要内容是关于植物的必要元素及其在细胞内的功能、矿物质和水的吸收过程、植物体内物质的运输以及蒸

腾作用。

1. 植物的必要元素

土壤中可以被植物吸收的元素种类很多，根据对植物的干物质燃烧以后所形成的灰分所作的分析，发现天然的元素至少有六十种可以在灰分中找到。但是对灰分的分析只能确定植物吸收了这种或那种元素，而这些元素有的被大量吸入并积累下来，但并不是维持植物生活必不可少的元素，有的元素则可能积累的很少，然而却是绝对必须的。为了确定究竟哪些是植物生活的必要元素，在十九世纪中叶，植物生理学家 J. Sachs 和 W. Knop 首创了“人工培养”的方法（包括溶液培养和沙基培养的方法）。这种方法是將植物培养于人工制成的培养混合液中，并观察加入或除去常常在植物灰分中存在的某种元素对植物生长与其它生理性状的影响。

利用这种方法经过长期的研究，随着药品纯化技术的不断提高，目前已确知植物的必要元素至少有十六种。其中有的需要量大，在培养液中其量以克/升（或毫摩尔）计，有的需要量较少，在培养液中以毫克/升（或 ppm）计。需要量大的元素有碳、氢、氧、氮、硫、磷、钾、钙、镁，叫做大量元素；需要量较少的元素有铁、硼、铜、锌、锰、氯、钼，叫做微量元素。（见表4.1）

十六种必要元素被植物吸收的形式，在植物干重中的百分浓度（见表4.2。）

从生理学的观点来看，植物的必要元素可以分为三类：一类是植物由水中得到的元素——氢和氧，另一类是由大气中获得的

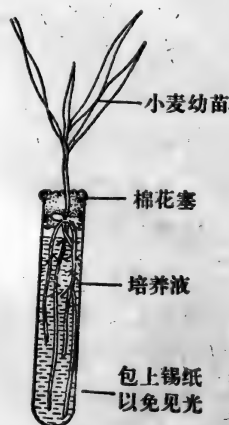


图4.43 溶液培养培养液最好保持在pH4.5—6之间，要经常通气和更换溶液

表4.1 Knop营养液的成分与近代营养液的比较

| Knop (1) 营养液 | | Evans (2) 改良的Shive溶液 | |
|--------------------------|--------|---------------------------|-----------|
| 盐 | 摩尔浓度 | 盐 | 摩尔浓度 |
| $C_n(NO_3)_2 \cdot H_2O$ | 0.003 | $C_n(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ | 0.005 |
| KNO_3 | 0.002 | K_2SO_4 | 0.0025 |
| KH_2PO_4 | 0.0015 | K_2HPO_4 | 0.0005 |
| $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ | 0.0008 | $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ | 0.002 |
| F_2PO_4 | 微量 | KCl | 0.00025 |
| | | 维尔烯酸铁 | 0.0000089 |
| | | $MnSO_4$ | 0.0000045 |
| | | H_3BO_3 | 0.0000023 |
| | | $ZnSO_4$ | 0.0000038 |
| | | $CuSO_4$ | 0.0000031 |
| | | $N_{a_2}MoO_4$ | 0.0000021 |

(1) 1865年前后发表的Knop营养液。

(2) 1953年发表的Evans营养液。

这些元素的必要性和需要量是根据以下三个标准确定的：

(1) 在完全缺乏时，植物不能进行正常的生长和生殖；

(2) 需要必须是专一的，不能被其它元素所代替；

(3) 这些元素必须是其本身在植物体内起作用，而不是仅仅使某些其它的元素更容易生效，或者仅仅是使其它元素发生抗毒的效应。

元素——碳；再一类是从土壤中获得元素——氮与灰分。由于氮素在植物干物质燃烧时挥发掉了，所以在灰分中找不到它。但是在培养液中必须加入硝酸盐或铵盐，以保证植物的氮素营养，因为植物不能直接利用大气中游离的氮。上述这种分类，并不等于说同一来源的元素的生理功能相同或相似。

从这些元素在细胞内的功能来看。

大量元素：

氮：和碳、氢、氧一样，都是构成生命物质必须的元素。它们是构成蛋白质分子必要的成分。蛋白质是原生质的主要构成成分，没有蛋白质也就没有生命。

硫和磷：是细胞有生命物质的重要组成部份。因为含硫氨基

表 4.2 大多数高等植物的必要元素和植物体内可能的浓度

| 元素 | 化学符号 | 植物可利用的形式 | 干组织内的浓度(%) | 与钼相比较的相对原子数 |
|----|------|---|------------|-------------|
| 钼 | Mo | MoO_4^{-2} | 0.00001 | 1 |
| 铜 | Cu | $\text{Cu}^+, \text{Cu}^{+2}$ | 0.0006 | 100 |
| 锌 | Zn | Zn^{+2} | 0.0020 | 300 |
| 锰 | Mn | Mn^{+2} | 0.0050 | 1000 |
| 铁 | Fe | $\text{Fe}^{+3}, \text{Fe}^{+2}$ | 0.010 | 2000 |
| 硼 | B | $\text{BC}_3^{-2}, \text{B}_4\text{O}_7^{-2}$ | 0.002 | 2000 |
| 氯 | Cl | Cl^- | 0.010 | 3000 |
| 硫 | S | SO_4^{-2} | 0.1 | 30,000 |
| 磷 | P | $\text{H}_2\text{PO}_4^-, \text{HPO}_4^{-2}$ | 0.2 | 60,000 |
| 镁 | Mg | Mg^{+2} | 0.2 | 80,000 |
| 钙 | Ca | Ca^{+2} | 0.5 | 125,000 |
| 钾 | K | K^+ | 1.0 | 250,000 |
| 氮 | N | $\text{NO}_3^-, \text{NH}_4^+$ | 1.5 | 1,000,000 |
| 氧 | O | $\text{O}_2, \text{H}_2\text{O}, \text{CO}$ | 45 | 30,000,000 |
| 碳 | C | CO_2 | 45 | 35,000,000 |
| 氢 | H | H_2O | 6 | 60,000,000 |

酸是蛋白质合成时不可缺少的氨基酸。磷则是核酸、磷脂这些重要化合物的结构成分。磷还参与能量代谢。

钾：植物对钾的需要量是相当大的，但是我们对它的作用知道得还很少。一般是在幼嫩的器官中看到有大量的钾，富于糖类的器官，例如甜菜根、马铃薯的块茎都非常需要钾，因此推测钾参与糖的代谢。细胞内大量的钾均是游离的状态，它可能做为某些酶的辅酶或活化剂而起作用。

钙和镁：这两种元素的特点是与有机化合物结合，为某一种化合物不可缺少的成分。钙是细胞壁的中分层果胶酸钙的组成成分，镁是叶绿素的组成成分。但是它们的作用远不止如此。钙可以和细胞内过多的有机酸结合，形成有机酸钙起到解毒的作用；镁具有多种酶活化剂的作用。

微量元素:

铁: 从植物对于铁的需要量来看, 铁属于微量元素, 但由于它们的必须性是与其它大量元素同时发现的, 所以, 有时铁和大量元素一起并提。铁在叶绿素的合成中为必须的成分, 但它又不是叶绿素的成分, 缺铁时植物就会表现出缺绿病。同时铁也是植物体内许多重要的酶的辅基, 如细胞色素、细胞色素氧化酶的辅基中就含有铁。

氮和硼: 是微量元素中的非金属元素, 和大量元素的非金属元素完全不同, 不是原生质的结构成分。现在已知氮的存在与植物光合作用的正常进行有关, 可能它作为酶的活化剂促进水的光解和氧的释放。但对氮在植物体内的功能可能了解得并不完全。硼主要是参与植物的生殖过程, 在植物的柱头和花柱中含有较多的硼。

铜、锰、钼和锌: 有的作为酶的成分或活化剂而起作用, 如铜、锰、锌; 有的与氮素代谢有关如钼(硝酸还原酶的成分); 有的则和生长素的合成有关如锌, 所以缺锌会使植物矮小。

植物对必要元素的需要有一个临界水平, 临界水平也会随着

表4.3 缺少某种必要的矿物元素对植物生长的影响

| 缺少的元素 | 病 症 |
|-------|-------------------------------|
| 氮 | 叶呈灰绿色, 老叶变黄而且干枯, 茎短而细。 |
| 镁 | 叶子表现缺绿病, 叶边缘卷曲。 |
| 磷 | 叶子呈黑绿色, 老叶变黄而且干枯, 茎短而细。 |
| 钾 | 叶子表现缺绿病, 叶尖死去, 叶脉之间以及边缘有干的斑点。 |
| 锌 | 整个叶片有大的死去干枯的斑点, 叶变薄。 |
| 铜 | 幼叶茎尖枯萎。 |
| 钙 | 顶芽死去。 |
| 硼 | 顶芽淡绿色, 靠近顶端的茎枯萎。 |
| 锰 | 叶子有死去的斑点。 |
| 铁 | 幼叶有缺绿病, 茎短而细。 |
| 硫 | 幼叶呈浅绿色。 |

植物生长的不同阶段而改变。当土壤中缺乏这些必要元素时，植物生长就不正常而且常常表现出病症(见表4.3)。

表4.3列出植物缺少这些元素所表现的一般病症。但是在生产中，植物的病症常常是多种因素综合的影响。当土壤内缺乏这些必要元素而阻碍植物的生长从而降低产量时，必须施用肥料加以补充。农作物经常容易不足的是氮、磷、钾，因此又称它们为肥料的三要素。

2. 植物根部对土壤中物质的吸收

植物根部对矿物质的吸收

植物根部对土壤中各种离子的吸收是植物取得养分的必要步骤，这种生理过程的特点表现在三方面：植物根部吸收水分和矿物质是两个相对独立的过程；植物根部对土壤中矿物质的吸收具选择性；植物根部对离子的吸收是消耗能量的过程，不是简单的扩散作用。下面对这三方面分别加以说明。

(1) 植物根部吸收水分和矿物质是两个相对独立的过程在很长的时间内，人们认为非常稀薄的土壤溶液几乎是以不变的状态进入植物根内，沿着茎上升，以后便由于水分的蒸发而变浓；所以人们把蒸腾过程看作是植物矿质营养的必要条件之一。

经过长时期的研究证明，植物根部吸收水分和矿物质是两个相对独立的过程，因为各种离子进入植物体的速度不同，甚至同一种盐的阴离子和阳离子进入植物体的速度也有差别；根部吸收水分最活跃的区域是根毛区，吸收矿物质最活跃的区域是从胚性细胞开始到细胞延长终止的部位；蒸腾强度的变化并不与蒸腾液流中的离子浓度的变化完全一致，因为一天内蒸腾强度昼夜变化很大，当晚上蒸腾强度降低时，沿着茎上升的蒸腾液流中的离子浓度反而升高，也说明了吸收水分与吸收矿物质不成比例，而是两个独立的过程。但是这二者之间并不是毫无联系，因为这种独立性只是在根部细胞处于对自己生命活动适宜的条件下才存在。

如果土壤溶液浓度过高，根部吸收矿物质的细胞被盐分饱和时，那么盐分进入根部的多少就取决于蒸腾的强弱了。

(2) 植物根部对土壤中矿物质的吸收具选择性 植物对某种离子的选择吸收甚至在细胞内大量积累的能力是很惊人的。例如一种淡水藻称为丽藻 (*Nitella*) 的细胞，细胞液中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 的含量比周围水中这些离子的浓度要高得多，氯要高 99 倍、

钠高 65 倍、钾高 1159 倍，而且这些离子在细胞液中都以游离的状态存在(图 4.44)。

但是细胞积累各种离子的能力，会因植物而不同。有的海藻能在细胞内积累少量的钠，另一种海藻的细胞内钠的浓度反而比海水中的钠要少。

高等植物对某些物质的选择性吸收及其在植物体内积累的特征，常常作为某些土壤的指示植物。例如，硒很容易被黄耆属 (*Astragalus*)，细长雌蕊柄菜属 (*Stanleya*)，乌普菊属 (*Oonopsis*) 和木根菜属 (*Xylorrhiza*)

的植物所吸收，但是生长在同一土壤上的其它植物吸收硒却很少，而且这几属中的某些植物，甚至有硒时生长更好。所以，这些植物就成为含硒土壤的指示植物了。

(3) 植物根部对离子吸收和积累的过程是一种需要消耗能量的过程 因为在土壤通气不良的情况下，植物根部对离子的吸收常常由于有氧呼吸减慢而受到阻碍，这一点我们可以用一个实验来证明。例如，将大麦的离体根浸在含有各种离子的溶液中，

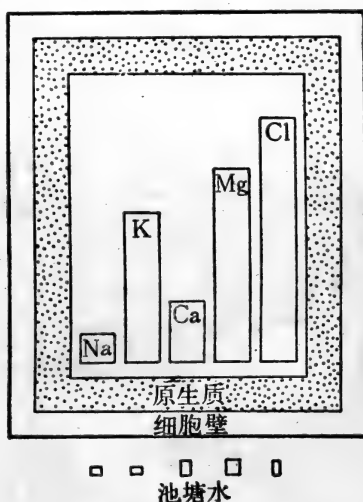


图 4.44 丽藻细胞内主要离子与池塘水中离子浓度的比较

然后向溶液中通入氮气，大麦根虽能产生大量 CO_2 ，但不能吸收离子，说明植物细胞要由外界吸收离子，必须同时进行有氧呼吸，如果氧气减少，有氧呼吸会减慢，离子的吸收也减慢，这种与呼吸作用紧密相关的离子吸收过程，经常称为离子的主动吸收过程。凡是影响呼吸作用的因素如低温，降低对根部糖的供应，都会使离子的主动吸收过程受到抑制。一般认为主动吸收的机理是由于原生质膜上，有与阴阳离子发生特殊结合的蛋白质，称为载体分子（关于载体学说可参阅细胞一讲中细胞代谢），载体在原生质膜的外表面与离子结合，然后经过旋转，再将离子释放到膜的內表面或细胞质內。当载体恢复到原状时，则需要消耗能量，能量来自于与膜结合的ATP酶所催化的ATP水解过程。而且与膜结合的ATP酶已被分离出来并进行了鉴定。

虽然将呼吸作用与主动吸收过程相偶联的这种机理，大多是对酵母或其它微生物的原生质膜的研究得出来的。例如，从细菌的原生质膜上分离出一种与硫酸盐相结合的蛋白质。但目前已经知道有三方面的间接证据证明植物细胞存在离子载体：第一，通过主动吸收的离子，不容易从细胞中漏出来，这一点与载体理论相等。第二，在研究离子积累与外界盐浓度的关系时，发现存在饱和盐浓度。这说明当所有的载体分子在积累过程中都被利用以后，进一步增加外界离子的浓度也不能增加离子的吸收速度。第三，同时供应化学性质上相似的离子，如 I^- 、 Br^- 和 Cl^- 。溴和碘有抑制氯被吸收的现象，这说明在载体的特殊位置上离子间发生了竞争。但是，到目前为止，还没有从高等植物的原生质膜中分离出任何一种载体蛋白，也没有确定任何一种离子的“结合部位”是什么。所以，用载体学说解释主动吸收多偏向于推论。

根对水分的吸收

根从土壤中吸收水分的过程可能主要是一种渗透现象。所以，首先应该从渗透作用谈起。渗透作用是扩散作用的一种特殊形式，即溶剂分子通过半透膜的扩散作用。如（图4.45）所示，

用长颈漏斗作一个简单的渗透计。漏斗口上紧扎着一块具有半透性膜（如羊皮纸、火棉胶、猪膀胱等），内装一定浓度的溶液（如蔗糖溶液），然后将漏斗垂直地浸入一杯纯水中。几分钟之后，漏斗内水面开始上升，并且可以继续上升到一定的高度。产生这种现象的原因是由于半透性膜只能让水分子自由地通过，而不能让蔗糖分子通过。当进入漏斗的水分多于由漏斗外出的水分时，漏斗内水柱上升，当上升到一定高度漏斗液柱的向下静水压刚好等于水分子向内扩散而产生的压力时，水柱上升停止。这一现象就是渗透作用。

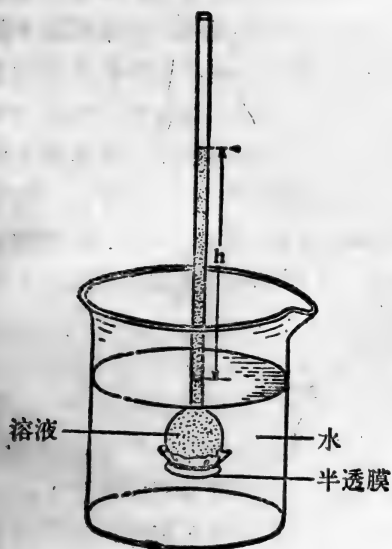


图4.45 一个简单的渗透计

的水势就开始增加，直至膜两侧的水势相等时为止。当两侧的水势相等时，膜两侧的水势差就等于零，平衡就达到了。

从以上的叙述可以看出，溶液的水势实际上是决定于两个因

水为什么会从纯水的杯中向漏斗内扩散得快一些呢？这是由于膜的两侧有水势差 $\Delta\psi$ （水势 ψ 即是每摩尔水分子的自由能，在这里表现为它能够通过半透膜移动做功的能力）。因为膜的一侧是纯水，另一侧是溶液，溶液的水势比纯水的水势低。根据定义：在一个大气压下纯水的水势为零。因此溶液的水势为负，所以水分子就沿着这一水分势陡度扩散到溶液中去，结果在渗透计中产生一种压力。增加压力就会增大水势，因此渗透计内

素，增加压力会增加水势，增加溶质会降低水势。因此由于压力的存在而增加的水势称为压力势 ψ_p 。（为正），由于溶质的存在比纯水降低的水势，称为渗透势 ψ_π 。（为负）。对于一个溶液来说，水势是压力势和渗透势共同作用的结果。

$$\psi = \psi_p + \psi_\pi$$

通常以压力（巴）为单位表示水势。

现在再来看一个细胞的情况。一个成熟的细胞中央有一个大的液泡，细胞壁与液泡膜之间为原生质，细胞壁是一个完全的透性膜（即水和溶质都可以自由透过），而原生质膜和液泡膜都是半透性膜，中质也不是什么分子都可以自由透过的。所以，可以把整个原生质看成为一个半透膜（包括原生质膜，液泡膜和其间的中质），液泡内由于溶解无机盐、糖和有机酸等各种有机化合物，所以它是有一定浓度的溶液，具有一定的渗透势。如果将细胞放在纯水中，水分就会不断进入，引起细胞膨胀，对作为半透膜的原生质产生一定的压力，使得细胞的压力势不断增大。结果当细胞中的渗透势与细胞的压力势相等时（ $\psi_p = \psi_\pi$ ），此时细胞的水势为零，即与纯水的水势相当，亦即水分进出细胞的速度相等。

$$\psi_{\text{细}} = \psi_p + \psi_\pi$$

如果将此细胞放入浓的溶液中，则由于细胞液的渗透势低于溶液的渗透势，结果液泡中的水分从细胞中出来，整个原生质体缩小，而逐渐与细胞壁分离，产生质壁分离现象（图4.46）。

所以细胞吸水与否决定于细胞的水势，而水势的大小又等于渗透势和压力势的代数和。对于相邻两个细胞之间水分的移动则决定于两细胞水势的大小，水分由水势大的细胞向水势小的细胞移动，而且直到两个细胞的水势相等时为止。

植物根部从土壤中吸收水分以及水分进入导管上升至茎，首先决定于根毛与土壤溶液之间的水势差。在一般情况下，土壤溶液中的水势总是高于细胞的水势。这是因为细胞具有较高的渗透

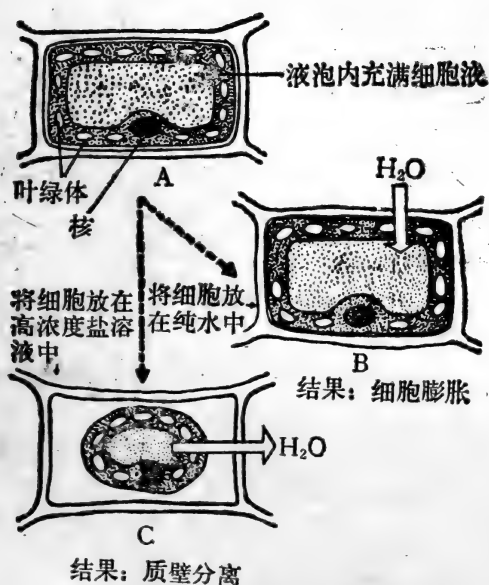


图4.46 细胞的吸水和失水

势（细胞汁的浓度总是高于土壤溶液的浓度），结果根毛吸水膨胀，使压力势加大，当细胞的水势和土壤水势相等时细胞吸水停止。由于根内的细胞存在一个水势的梯度，即根毛的水势 $>$ 皮层细胞的水势 $>$ 中柱细胞的水势，于是水经过皮层细胞进入本质部导管（图4.47）。

3. 植物体内物质的运输

高大的植物，进行光合作用的叶子是与吸收水分和矿物质的根分开的。所以必须要有输导系统，把在叶子里合成的有机物运到植物的其它部位去，同时把从土壤中吸收来的水分运到地上部分去。茎的功能之一就是向上运输物质到叶，向下运输物质到根，以及在茎内发生横向运输。组成输导系统的主要成分是导管和筛管，它们的解剖学特征，前面已作过介绍。

通过木质部导管的运输对木质部导管中汁液的分析表明,其中含有0.1%—0.4%的固体物质,而固体物的三分之一是矿物质,植物的必要元素都可以找得到。其它还有少量的糖、氨基酸、生物碱等。证明矿物质是通过木质部而运输的最好手段是利用放射性同位素。Shout 和Hoagland曾经用一棵带根的柳树枝,种在砂盆中,在离土面23厘米茎的部位,用一张蜡纸将韧皮部和木质部分开(图4.48),然后让植物吸收 ^{42}K 5个小时后,切下茎的各部分,分析其中同位素的含量,结果见表4.4。

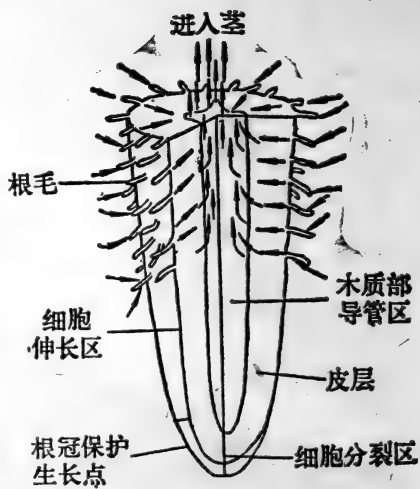


图4.47 水由土壤进入根的路线

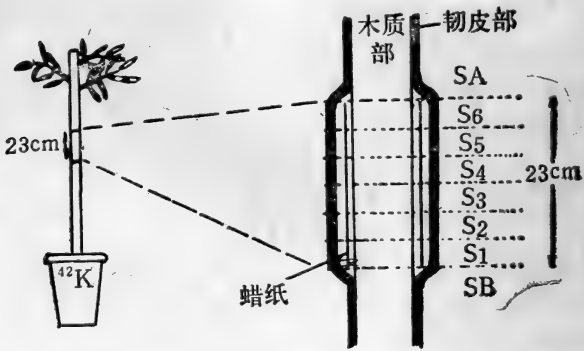


图4.48 检查柳树枝 ^{42}K 向上运输途径的实验

从表4.4可见, ^{42}K 是通过木质部向上运输的。但是从未作剥离手术的完整枝条茎内 ^{42}K 的分析可见,韧皮部的 ^{42}K 比木质

部的 ^{42}K 含量稍有增加,这说明在植物体内发生木质部向韧皮部快速的横向运输。

表4.4 ^{42}K 在柳树茎内的分布

| | 剥 离 开 的 枝 条 (韧皮部和木质部用蜡纸分开) | | 完 整 的 枝 条 | |
|----------------------|-------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| | 韧皮部内的 ^{42}K ppm | 木质部内的 ^{42}K ppm | 韧皮部内的 ^{42}K ppm | 木质部内的 ^{42}K ppm |
| 剥离以上的部分 SA | 53 | 47 | 64 | 56 |
| S ₆ | 11.6 | 119 | | |
| S ₅ | 0.9 | 122 | | |
| S ₄ | 0.7 | 112 | 87 | 69 |
| 剥离的部分 S ₃ | 0.3 | 98 | | |
| S ₂ | 0.3 | 108 | | |
| S ₁ | 20 | 113 | | |
| 剥离以下的部分 SB | 84 | 58 | 74 | 67 |

许多实验都证明水和矿物质的向上运输,大部分是在木质部内进行的。但是,要解释这种上升的原因却不大容易。目前说明水分能在木质部导管内上升的学说是内聚力——张力学说。这种理论已为大多数植物学家所接受。这种学说认为,由于叶子表面蒸发水分,因此对于导管产生一种使导管内水向上牵引的力量,称为蒸腾提升力。水分子作为连续液流在导管内移动,是由于两种力量的作用,一种力量是由于水分子之间的内聚力(即水分子之间的引力),一种是水分子在毛细管壁的附着力。当水分子受到向上的牵引力时,水分子之间的较大引力使水分子有保持在一起的趋势。同时由于水分子在毛细管壁上的附着力,使水柱在受到牵引时不致断裂,从而维持了一个连续不断的液流。水分子在毛细管壁的附着力,使得毛细管壁和水流之间产生一种张力。由于这种张力的存在,一定会使导管变细。曾经有人测定过松树茎的直径一日之内的变化,发现正午以后短时间内蒸腾最强时,松树

直径最小。这种现象支持了内聚力——张力学说。如果导管内存在气泡，就会破坏连续的水柱，使水上升受阻。但有的实验证明，用锯子锯出树干的切口，并供给 ^{32}P ，发现水有横向运输，以阻止木质部气泡的形成，来维持水在茎内的连续液流。

内聚力——张力学说好象是以纯粹的物理的机理作为根据的，其中包括的唯一活细胞是发生蒸腾作用的叶细胞。最近有人将一种代谢抑制剂或毒物如三硝基酚、氯化汞注入树干内，也没有看到植物汁液在树干内流动的速度有什么变化。这一事实支持了内聚力——张力学说。

韧皮部内物质的运输

在太阳光下一棵绿色植物制造的有机物比它同时消耗的有机物至少多20倍，但在夜间或冬季，植物消耗的有机物多于它制造的有机物，这时它就得动用储存的物质。可能有有机物储存在叶子里，因为在光合作用过程中制造的糖以淀粉的形式贮存，不过叶子只是作为临时储存的地方。以后淀粉又会水解成糖，很容易也很快就运至茎和根或正在生长的部位。多年生木本植物的茎可以大量储存有机物，这些储存的有机物特别对它第二年春季的生长起重要作用。有的植物利用地下茎或地下根作为储存器官，在根内，通过韧皮部和中柱鞘，内皮层而到皮层薄壁细胞，把运来的糖变为淀粉加以贮存。或者有机物储存在髓部。在韧皮部内有机物的活动不象在木质部内汁液流动得那样快而多。但是对于幼苗来说，有机物运输的速度每小时可达300厘米，成年的树有的可达170厘米。

有机物在韧皮部筛管内运输的速度决定于韧皮部的代谢活动，因为当韧皮部受到低温、缺氧或某些代谢抑制剂的毒害时，运输速度就会降低。可溶性糖和氨基酸同样可以在韧皮部内上下运输，有时两种物质可以同时以相反的方向运输。虽然全部韧皮部在一个大树的树干中只占很小的比例，但是有机物不通过韧皮部而在其它的系统运输是很少见的。这一点可以直接用放射性

同位素的实验来证明。

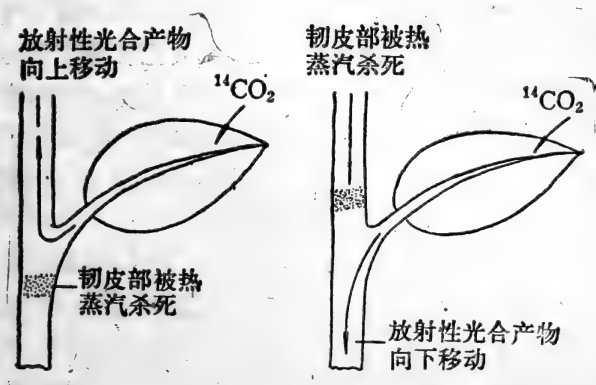


图4.49 证明韧皮部内运输有机物的实验

如图 (4.49) 所示,如果向植物的一片叶子供给 $^{14}\text{CO}_2$,就会合成含有 ^{14}C 的糖,并且可以测出 ^{14}C 的糖运向其它的部位。假使在叶子的下部一小段茎的韧皮部细胞用热蒸汽杀死,发现 ^{14}C -糖从叶子向上运去,如果刚好在叶子的上端茎的韧皮部细胞用热蒸汽杀死,放射性物质就向下运输。如果将茎的上下两端同时用蒸汽杀死,那么在茎的哪一部分都看不到 ^{14}C -糖。

为什么有机物能够在韧皮部内这样长距离地运输,这仍然是植物生理学中最难解释而又最有意思的问题。目前对有机物运输机理的说明,还只是停留在假说的阶段,由于篇幅所限,就不一一介绍了。

4. 蒸腾作用

只要空气的湿度低于饱和湿度、曝露在空气中的植物叶子就会蒸发失水,因为叶子内部的空气在叶温下是为水蒸汽所饱和的,没有达到饱和湿度的空气和叶子之间会产生蒸汽压差,水分子就从叶子表面蒸发出来。太阳辐射热会加速叶肉细胞表面蒸发水分。水蒸汽通过气孔跑出来,这种方式的失水就称为蒸腾作

用。

大多数植物的蒸腾强度在晚上是很低的，因为通常气孔在晚上是关闭的。炎热的夏天在中午以后，气孔也可能就关闭了，以避免过分的蒸腾。如果水分供给充足，气孔保持开放的状态，那么由根部吸收的水分，绝大部分被蒸发出去了，实际上根部吸收的水分只有1—2%用于光合作用。当植物不能得到充分的水分时，保卫细胞失去紧张状态，气孔就关闭。

气孔的小孔对于扩散水蒸汽、氧气、二氧化碳是非常有效的通道。虽然小孔的全部面积只占叶总面积的1—3%，但通过气孔扩散的水分，则相当于叶子总表面完全开放蒸发失水的50%—75%。在太阳光下，平均每棵植物蒸腾的水分大约是每平方米叶表面每小时55毫升，蒸腾出去的水量随植物而有不同。例如一英亩的玉米在一个生长季要蒸腾水分1,400,000升，但是在沙漠里的仙人掌，整个一年蒸腾失水也不会多于1,100升。森林里的树叶蒸腾的水分会对这个地区的降雨量、湿度和温度产生很大的影响。

蒸腾作用对于植物体内水分的上升，根部吸收的矿物质在地上部分的分配，以及降低叶面温度起着很大的作用，虽然叶子只吸收达到叶面太阳辐射能的75%，但是其中用于光合作用的水大约最多占3%，其它的全部转化为热。如果这部分热不散失，叶组织就会被杀死。1升的水变为水蒸汽需要540千卡热量，所以叶面水分的蒸发就可以大量散失吸收来的热量。另外，还通过对流和辐射的方式，失去部分热量，降低叶面温度。

当水分从叶肉细胞表面蒸发时，细胞液变浓，水势降低，所以能从周围细胞吸水，周围的细胞又可以从叶脉的导管内吸水，从而产生了蒸腾提升力，使水在导管内上升，造成根部向土壤中被动吸水，形成蒸腾液流(图4.50)。

蒸腾作用的速度是受许多因素影响的。太阳光会影响叶子的温度，但很少见到叶子的温度比它周围空气中的温度高过10℃的情况。这是因为叶子温度增高，蒸腾强度也为之加大，所以在太阳

光下比多云的天气蒸腾要强的多。此外，空气的对流也会影响蒸腾作用，如果空气流动的速度达到每小时 150 里，蒸腾强度就上升，但在风速再加大的情况下，蒸腾强度反而降低，这是由于叶子的温度降低了。另一个影响因素是土壤中水分的含量，如果土壤中水分含量降低，蒸腾作用也会降低。

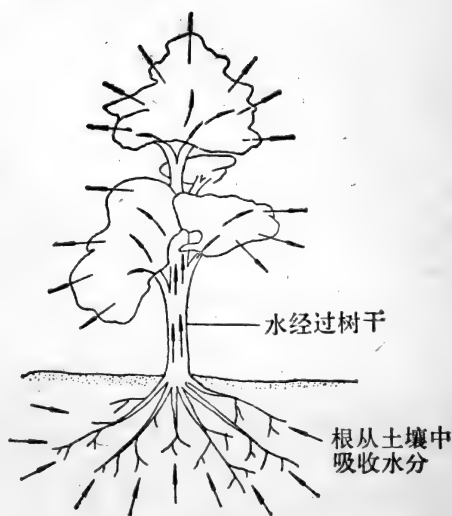


图4.50 蒸腾液流

在所有提到的这些因素中，最重要的影响因素是气孔的开关和它们的数目，以及气孔在叶子上的位置。有的植物叶子上下表皮都有气孔，有的只在下表皮才有气孔，这种不同因植物的种类和习性而异，大多数树木的叶子，下表皮气孔数目很多。例如，橡树叶子下表皮每平方厘米有70,000个以上的气孔，但上表皮则完全没有气孔。禾本科植物上表皮和下表皮的气孔数目大致相同。水生植物如浮萍，则只是在上表皮有气孔，下表皮完全没有气孔。

每个气孔是由两个保卫细胞围成的，保卫细胞的特点是内含叶绿体，细胞壁的厚薄不均匀。例如，蚕豆叶子保卫细胞，围绕着气孔的那一部分细胞壁较厚，其它部分较薄。因此当保卫细胞充满水分时，细胞膨胀，较薄的壁膨胀而将较厚的壁拉开，于是气孔张开。当保卫细胞失水时，则气孔关闭。

但是气孔运动的机理至今还没有完全弄清楚。有许多实验说明直接决定保卫细胞内水分流动方向（进入或外出）的是细胞内

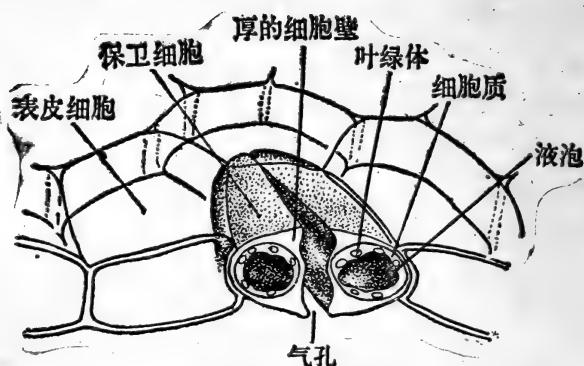


图4.51 保卫细胞的结构

使发生渗透作用的内含物（细胞的渗透浓度）。

许多植物气孔运动的典型反应是在光下开放，夜间关闭。研究这种典型的气孔运动的现象，发现在光下水分进入保卫细胞时，其中的渗透浓度增加，在光的刺激下光合作用引起保卫细胞内 CO_2 浓度降低（ CO_2 溶于水变为 H_2CO_3 ，所以可看为酸），使pH升高，pH升高又刺激淀粉转变为糖，同时，光还刺激 K^+ ，使它主动转移到保卫细胞， K^+ 的浓度增加。另外，在光刺激下保卫细胞形成苹果酸，与 K^+ 结合而成苹果酸钾盐，形成这种物质使细胞内pH继续升高。在夜间光合作用停止， CO_2 浓度增高，pH降低， K^+ 转移出保卫细胞，糖转变为淀粉，保卫细胞内渗透浓度下降，水分自保卫细胞流出，气孔关闭(图4.51)。

实际上气孔运动远比以上情况复杂得多，因为并不是所有植物的气孔在光刺激下都开放。例如肉质植物，一般情况下气孔运动的规律是白天关闭（光下），夜间开放；有的植物如马铃薯，甜菜，当水分供给充足时，无论白天，黑夜，气孔都处于开放状态；同时一般植物气孔运动有一个内源节律，即在晴朗而不很热的天气，黎明时开放，正午时气孔略闭，日落前气孔关闭。即使把植物放在连续黑暗或连续光照下，这种节律仍可维持数

日。所以目前对气孔开关的机理还了解得很不够。

四、生长、发育和激素

高等植物个体发育的一般规律是从受精卵，即合子第一次分裂开始，幼小植物的胚在母体上发育。由种子萌发以后经过以营养器官生长为特征的幼年期，进入成熟期，形成生殖器官，在一年生植物中接在生殖器官之后便是衰老与死亡。在植物个体发育过程中各种器官的不断出现是细胞生长和分化的结果。细胞生长和分化的特点决定于植物种的遗传性，同时也受外界条件如温度、光周期以及细胞内各种生理活性物质等的影响，虽然每一个细胞可以作为植物在结构上和功能上的单位，但是，在植物个体发育的过程中各部分之间从形态到功能都是协调的，保持着有机体的整体性。目前，对植物细胞的活动规律，例如，什么时候停止分裂，停止生长，某些细胞在分化之后，什么时候又恢复分裂的功能，以及一个细胞、组织、器官，以及有机体的寿命有多长，我们还不能确切回答，但是，已经知道植物体内的生理活性物质，例如激素，就有调节各部分之间协调一致的功能。本讲从激素的作用进行分析植物生长的某些特点，并叙述植物达到开花状态所发生的某些生理变化。

1. 激素调节植物生长的作用

长期的研究肯定了植物的生长是受微量的生理活性物质——激素所控制。激素普遍地存在于种子植物中，而且都是由植物组织本身所合成。每种激素既有它独自的作用，也与其它激素共同起作用。到目前为止，所发现的植物内生激素共分为五类：生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯和脱落酸。

生长素

生长素是最早发现的一种植物生长调节剂。在达尔文所处的

年代，就知道植物的向光性生长，所谓向光性就是指单方向光刺激植物生长的效应。如果用燕麦胚芽鞘进行向光性的试验，发现感受光刺激的部位在尖端，而发生向光性弯曲的部位，却是尖端下面的延长区。如果将尖端遮光，就不会表现向光性。去顶的胚芽鞘，失去伸长的能力，也不会发生向光性反应。这说明有某种化学物质，从胚芽鞘的顶端扩散到细胞伸长的区域，因而引起胚芽鞘向光生长。如果将这种物质收集并转移至一小块琼脂里，再将琼脂放在去顶的胚芽鞘上，也能引起胚芽鞘向光生长，如(图4.52)所示。

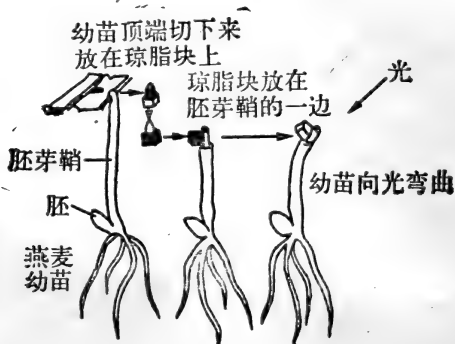
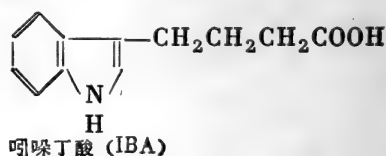
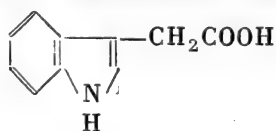
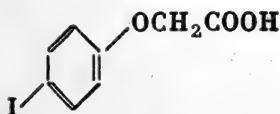
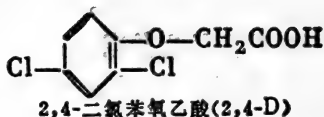
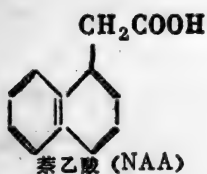


图4.52 燕麦胚芽鞘向光生长的实验

从胚芽鞘扩散出来的物质，经过提纯鉴定，知道它的化学成分为吲哚乙酸，并称为生长素。现在已经确定这种物质对于细胞的伸长是必需的。实际上，许多人工合成的生长素，如 α -萘乙酸，2,4-二氯苯氧乙酸等，也有吲哚乙酸相类似的活性。人工合成的生长素通常称为生长调节物质。





4-碘苯氧乙酸 (增产灵)

在植物体内，合成生长素最活跃的部位是具有分生能力的组织，特别是芽的顶端分生组织。禾本科植物胚芽鞘的顶端和双子叶植物的形成层细胞，扩展生长中的幼叶也合成大量生长素。必须指出，即使在旺盛生长的组织里，生长素的含量也是很微量的。例如，每公斤正在旺盛生长的凤梨茎只含有六微克生长素。

生长素必须从合成的部位转运至发生反应的部位。早期用胚芽鞘进行的实验，发现这种转运具有极性传导的特点，如图4.53所示。所谓极性传导，即从茎的顶端向茎运输一直到根。最近的实验证明，根中的生长素是由地上部分极性地向根尖端运转来的。这种运输既可以通过韧皮部的筛管和有机物一起进行，也可以在

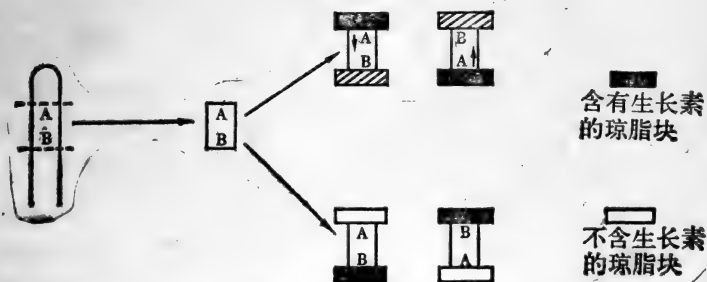


图4.53 生长素极性传导的实验
(表示只能从形态上端往形态下端运输)

韧皮部以外的细胞之间进行。人工合成的生长调节物质用于整个植株，不表现明显的极性。

在植物体内的生长素是经常处于合成与分解的动态平衡之中的。吲哚乙酸可以不断的新形成，同时在植物组织中有一种酶称为吲哚乙酸氧化酶，破坏吲哚乙酸使之转变为无活性的物质。吲哚乙酸氧化酶在植物体内的分布往往和生长速度有关。茎尖生长较快，这种酶的活性却很低，由于它在体内较易破坏，所以在生产实践中，常用人工合成的其它的生长调节物质，而不用吲哚乙酸，因为它们比吲哚乙酸要稳定得多。

现在认为生长素既有促进细胞分裂的能力，同时又必须参与细胞分裂以后的伸长过程。细胞生长是分生组织细胞分裂之后的一个过程，在此期间细胞体积显著增加，这一过程在一定程度上决定着器官和有机体的大小，所以细胞伸长也是一个生长过程。在此期间不仅水分增加，细胞质、细胞壁、甚至核的干重都有所增加，在

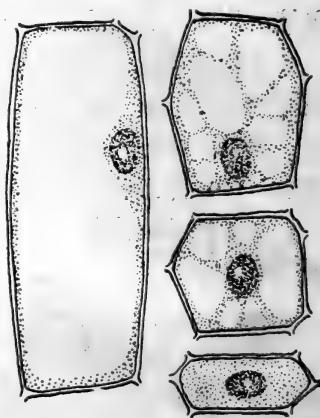


图4.54 细胞伸长的过程

细胞中央出现一个大的液泡（图4.54）。但生长素能引起这种变化所需要的浓度是极低的，而且不同器官生长所要求的最适浓度还各不相同。对于茎的生长大约是 $10^{-5}M$ ，可是对于根可能只需 $10^{-9}M$ 。在 $10^{-3}M$ 浓度下对所有的器官生长都有抑制作用。

从(图4.55)可以看到在茎上形成的侧芽，对生长素的反应介于茎和根之间。这也就是说，生长素的作用不仅与浓度的大小有关，同时也决定于细胞本身所处的状态。生长素可以有刺激生长的作用，也可以发生抑制生长的作用。生长素的这种生理效应

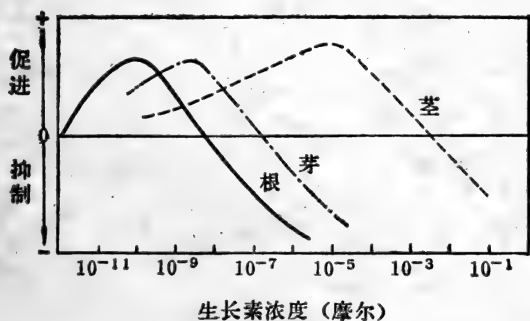


图4.55 植物不同器官对生长素的反应

被用来解释许多已为大家知道的事实，如种子播种到土中后，它长出的苗总是根朝下，茎朝上。人们称这种根朝下生长的特性为正向地性，茎朝上生长为负向地性。即使改变植物的位置，这种向地性仍不会改变。如果水平放置一棵豌豆或蚕豆幼苗，经过一段时间，根仍向下弯曲生长，茎向上弯曲生长（图4.56）。经过许多实验的证明，发生这种现象的原因是由于重力的影响使生长素分布不均匀所造成的。

靠近地面一边的生长素浓度大，对于根来说，生长受到抑制（因为根对生长素敏感），因而引起下弯曲；对于茎来说，下面浓度大，生长快，所以背着地面弯曲过来。又如植物茎顶端生长时，往往侧芽或侧枝生长缓慢或潜伏

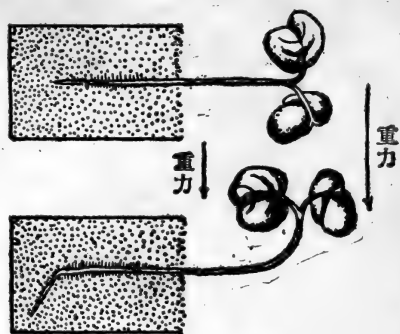


图4.56 植物的向地性生长

不动、这种顶端生长占优势的现象叫做“顶端优势”，通常见到

的宝塔形的松树，是顶端优势最明显的例子。但是，如果摘去茎的顶端，那么侧芽不再受抑制而生长。如果在去顶的枝条上，涂上含有生长素的羊毛脂膏，则和有顶芽时的情况相同，侧芽潜伏不动（图4.57）。从这里可以得出结论，在正常情况下是顶芽中的生长素对抑制侧芽的生长表现出“顶端优势”。了解这种原理之后，在生产上常常利用它来控制生长，使植物体内的养料得到合理分配。象棉花整枝，果树适时修剪就是这方面很好的例证。

生长素在浓度过高时会抑制生长，甚至使植物死亡。又由于不同作物对生长素的浓度反应不同，所以它又被用作除草剂。例如，在小麦田间喷一定浓度的2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)，可杀死田间的双子叶杂草而对小麦无害。

生长调节物质在生

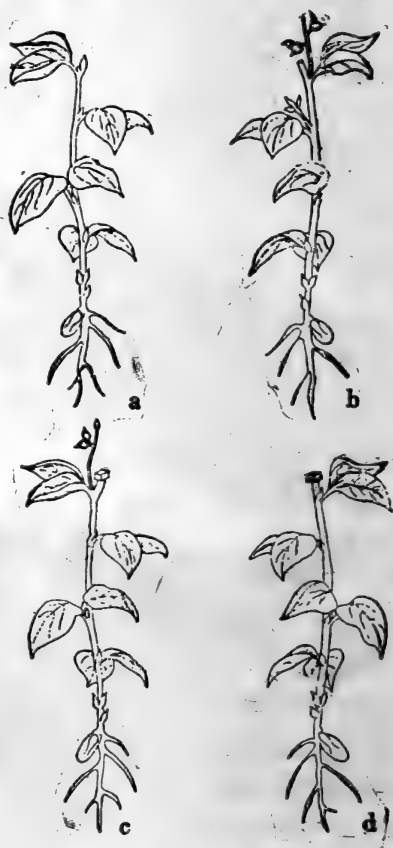


图4.57 顶端优势的示意图

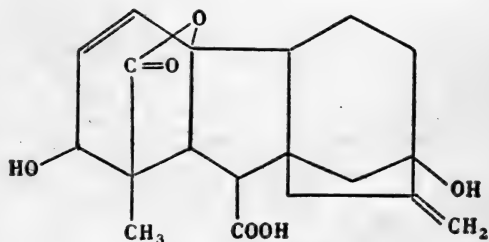
a—有顶芽，b—去顶芽后侧芽生长，c—去顶芽后给予不含生长素的羊毛脂膏，d—去顶芽给予含有生长素的羊毛脂膏。

产中已经得到广泛应用，如诱导插枝生根；在农作物和果树上用以疏花疏果和形成无籽果实；抑制块根、块茎和鳞茎的发芽等等。

赤霉素

赤霉素普遍存在于植物体内，并已确定它是天然的植物激素。最早发现的赤霉素是本世纪二十年代日本科学家从水稻恶苗病的致病菌中提取出来的代谢产物，称之为赤霉酸 (GA_3)。以后又从高等植物和真菌中分离出很多种。赤霉素有很复杂的化学结构，各种不同的赤霉素之间的差别在于双键、羟基的数目和位置。

在高等植物体内，赤霉素多半集中在扩展的叶子中、萌发的种子和顶端分生组织以下的茎内。赤霉素的运输好象不是固定的，有些赤霉素的运输不受限制，有些赤霉素又固定在一个区域。



赤霉酸 (GA_3) 的结构式

赤霉素突出的生理效应是促进茎的伸长，遗传性矮生的植物对赤霉素最敏感，对它们施用赤霉素，会促使矮生植株长高，达到正常植株的高度。茎最剧烈的伸长是使植物具有攀缘的能力，用赤霉素喷施在丛状的菜豆植株上，会引起茎的快速生长而成为爬藤的茎。天然快速生长也往往和赤霉素含量升高有关。

由赤霉素引起的茎伸长，表面看来似乎和生长素的作用一致，实际上，对整株植物施用生长素时，不能使植物伸长，但赤霉素却有明显的效果。当把生长素加到燕麦的胚芽鞘、豌豆的上胚轴和向日葵的下胚轴上时，能促使它们迅速生长，此时赤霉素一般没有作用。有许多实验发现赤霉素和生长素一起使用表现出

增效的作用。

通过鉴定，已确定种子中的赤霉素含量很丰富。许多实验证明禾谷类种子尤其是大麦种子萌发时，吸水膨胀不久，胚产生大量的赤霉素运转到胚乳的糊粉层，诱导 α -淀粉酶的形成，从而促使种子内淀粉水解成糖。赤霉素不仅诱导产生 α -淀粉酶，还可以诱导其它水解酶的形成，如蛋白酶和核糖核酸酶等，使种子中所有的贮存食物变为可溶性状态，为幼小的植物所利用。如果发芽前把种子中的胚去掉，这样的种子便不能产生淀粉酶，以致淀粉的水解受到阻碍。假如把赤霉素施加到去掉胚的种子上，赤霉素也能诱发淀粉酶的形成，淀粉的水解照样进行。目前，啤酒生产中已应用这一原理节约原料。用赤霉素处理大麦种子，在适当控制的条件下，使大麦种子萌发而不形成根和芽，同时胚乳中诱导产生大量的淀粉酶，使淀粉糖化用于发酵过程。以这种方式萌发的大麦可节约原料10%左右，并缩短生产时间。

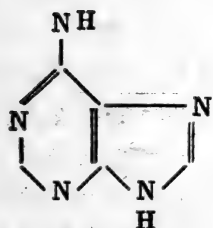
赤霉素在农业生产中的应用也是非常广泛的。例如，在大麻生长的过程中应用赤霉素，茎的长度增加从而使纤维的产量增加，用赤霉素处理芹菜，使可食用的叶柄长度增加。其它如促进无籽葡萄的形成，以及对防止棉花蕾铃脱落都有一定效果。赤霉素在高等植物体内虽然存在，但含量少，不易得到大量产品，并且由于结构复杂，人工合成也很困难。现在常用的赤霉素（即九二〇农药）是通过赤霉毒发酵而提取得到的。

细胞分裂素

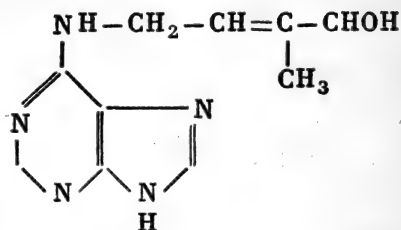
细胞分裂素主要的作用是调节细胞分裂，但是它对细胞扩大、组织分化、植物开花结实、休眠和植物的衰老都有影响。

天然的细胞分裂素是氨基嘌呤衍生物。从玉米幼胚分离出来的第一个天然的细胞分裂素称为玉米素。某些人工合成的氨基嘌呤的衍生物如激动素、6-苄基嘌呤，同样具有细胞分裂素的活性。

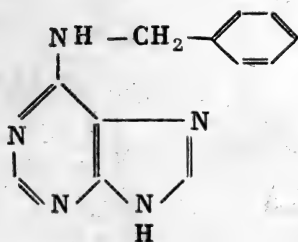
细胞分裂素以胚和正在发育的果实中含量最高，根和伤流液



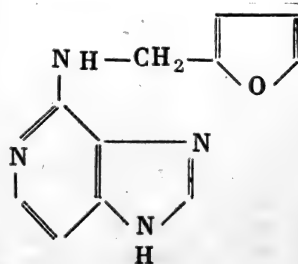
氨基嘌呤



玉米素



6-苄基嘌呤



激动素

也富有这种激素。许多事实证明细胞分裂素是在根尖里合成的，并且通过木质部运转到地上部分。

通常应用组织培养的方法研究细胞分裂素的生理作用。这种方法是从植物体上取一块组织（如烟草茎的髓部细胞）放在人工培养基中，在适宜的温度和光照下进行无菌培养。培养基可以是半固体的，也可以是液体的，其中含有各种营养物质，包括大量元素、微量元素、维生素和有机碳源，以及必要的激素。在培养的条件下，离体的细胞或组织发生反复分裂而成为一团不规则生长的细胞，叫做愈伤组织。愈伤组织进一步培养可以诱发器官（根或芽）的形成。甚至最后出现一棵幼小的植物。当研究多种激素对细胞分裂和分化的作用时，常常是在培养基中加入或减少某种激素，或改变激素的比例，观察对愈伤组织生长的影响。在许多实验中发现如果用细胞分裂素来对生长素的摩尔浓度比例高

时，诱导芽的形成；生长素和细胞分裂素的浓度大体相等时，只是愈伤组织生长；当生长素对细胞分裂素的比例高时，有开始长根的趋势。说明在植物的形态建成中，这两种激素起着非常重要的作用（图4.58）。

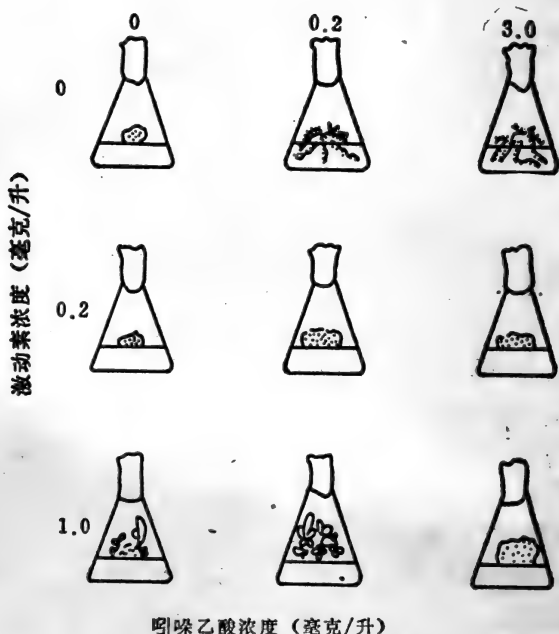


图4.58 不同浓度的生长素和激动素对烟草愈伤组织器官发生的影响

细胞分裂素另一显著作用是延缓叶片衰老。从植物株上摘下的叶片，在一般情况下发生蛋白质和叶绿素的迅速分解，叶片变黄，趋于衰老。如果将此叶片浸泡在含有细胞分裂素的溶液中，就能够大大延缓衰老的过程。因此，在蔬菜贮藏中常用细胞分裂素保持鲜绿，延长贮藏的时间。

乙烯

很早就知道果实成熟过程中产生气体乙烯 (C_2H_4)，一个成熟的苹果细胞间隙会积累大量的乙烯，由它散发出去的乙烯量可

以引起整箱绿色苹果变熟。六十年代后利用灵敏的气体色谱仪进行分析，才发现乙烯不仅在果实成熟时产生，它也是一切健康细胞正常代谢的产物。它不仅是与果实成熟有关的内源激素，而且对植物的生长发育起着重要的调节作用。

乙烯的另一重要调节功能是对茎伸长的抑制作用，这种抑制作用可以用豌豆茎切段的实验来说明（图4.59）：如果用黄化的豌豆幼苗茎切成段，并放在有吲哚乙酸的条件下供给不同浓度的乙烯气体，发现随乙烯浓度的升高，抑制茎段伸长的效果愈大。但是随着伸长的长度减少，却引起茎的横向膨大，使茎变短变粗。这说明在植物体内生长素和乙烯的相对量对细胞生长的速度和方向发生重要的影响。可能胡萝卜根的横向膨大就是由于乙烯刺激的结果。

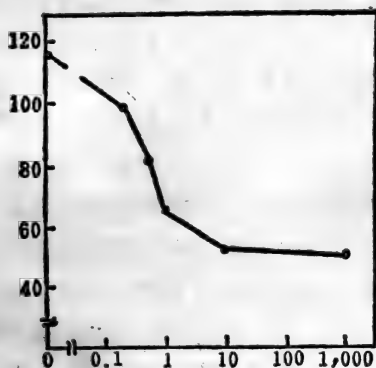


图4.59 乙烯抑制豌豆茎段伸长的实验（黄化幼苗的茎切成段，同时供给 $0.2\mu\text{M}$ 的吲哚乙酸）

乙烯另一明显作用是非常强烈的刺激叶子脱落，因此有人用它作为落叶剂。乙烯是气体，在生产中使用很不方便。为此人工合成了一种乙烯类似物， α -氯乙基磷酸，商品各为乙烯利。乙烯利为一种强酸性液体，可溶于水，在酸性减弱时（ $\text{pH}=4.1$ 以上）开始分解，释放乙烯气体。乙烯利已

在生产中得到广泛应用，用于促进果实成熟，促进橡胶的流出，并诱导植物停止生长、变矮、落叶、落果以及促进菠菜开花等。

脱落酸

脱落酸广泛用于植物界，许多植物器官如叶子、芽、果实、

种子和块茎都有一定量的脱落酸，其中以果实的含量最高。

从桦树休眠的芽和脱落的棉铃中最早发现了脱落酸，经过提取并鉴定而定名的。如果用这种激素处理旺盛生长的桦树枝条，枝条的节间停止生长，某些叶子形成离层而脱落，正在发育的叶子变成鳞片状，而不能成为正常的营养叶，顶芽休眠。这些现象与冬眠开始时树枝所发生的变化相类似，因此常称脱落酸为“休眠的激素”。在棉花果实的发育过程中，脱落酸的含量有明显变化，果实开裂和脱落时，含量达到最高，所以也认为它是果实脱落的内在刺激剂。

脱落酸在某些方面和赤霉素的作用相反，因为它不仅抑制根和茎的伸长，而且也抑制种子萌发，对小麦和大麦种子萌发的抑制作用尤为明显。因为赤霉素能诱导，禾谷类种子中糊粉层中水解酶的形成，但脱落酸却有阻止这些酶形成的作用，因此脱落酸是种子萌发的抑制剂。

在幼年的绿色组织中，脱落酸常常和生长素、赤霉素、细胞分裂素共同存在，只是衰老和休眠的器官才有脱落酸单独积累。这可能是由于植物体内促进和抑制的激素相互作用来调节生长和发育的进程所致。所以，目前不少学者重视植物体内作为生长促进的激素和抑制的激素的比例。因为许多实验证明脱落酸对生长素、赤霉素、细胞分裂素所引导的某些过程（虽然不是全部过程）有明显的抑制作用。例如，生长素有促进细胞伸长，减少脱落的作用；而脱落酸有增加脱落，抑制细胞伸长的作用；大麦幼苗胚芽鞘的伸长为脱落酸抑制，若加入激动素可减轻这种抑制。也应指出，植物体内起抑制作用的还有其它生长抑制剂，如某些酚类化合物，但它们不是激素只是作为代谢产物而存在于体内，对于抑制生长的过程，可能它们也起作用。此外，植物为了能顺利地渡过不适宜的环境条件，必定要在不良的气候条件到来之前作好生理准备，所以，停止生长，进入休眠也是植物一生中非常重要的生理过程。这些过程也是由脱落酸和乙烯与其它激素一起

作用引导出现的。

现在已有几种人工合成的生长抑制剂，它们既有阻止生长的作用，但又不影响植物的正常生活，如 AMO-1618 可以抑制茎的伸长，这种物质在体内或者是对茎内赤霉素起到阻碍的作用，或者抑制生长素的运输。AMO-1618 已被园艺家用于形成短茎的菊花或其它一些室内观赏植物。在我国广泛应用人工合成的生长抑制剂是矮壮素；它能使小麦幼苗生长茁壮，促进早分蘖，抽穗整齐一致，并有防止倒伏的效果，使用在棉花植株上，棉花植株紧凑、节间变短，改善田间通风透光条件，起到减少蕾铃脱落的作用。

2. 开花生理

植物茎的顶端，有一小部分细胞始终保持继续分裂的能力，称为生长锥。不论是矮小的植物，还是高大的树木，都具有大小相差不多和形状基本相似的生长锥。生长锥的下侧有幼叶的原基，这些叶原基是有秩序的排列着的。而且在这时期、叶腋内的芽的原基都已经形成了。有些植物象世界上最有名的红杉的生长锥可以继续分裂活动一千五百年之久，使它长成为一棵高达 350 呎的巨树。但多数的草本植物象小麦、水稻的生长锥到一定时候有时停止产生叶子，接着开始产生花。由营养顶端变为生殖顶端。变为生殖顶端时，生长锥的表面积变大，产生花原基。在花原基上再分化出花的各部分的原基，最后才有花的出现。在多年生的木本植物中，以相似的方式，一部分生长锥转变为生殖顶端，形成花芽，但大部分生长锥仍保持为营养顶端。

长期以来，科学家们都非常注意研究植物在什么时候，需要什么条件由营养生长锥变为生殖生长锥，因为这直接关系到粮食、蔬菜的产量，关系到水果的收获量。经过长期的研究，目前人们知道植物经过幼年期，达到一定的生理状态之后，遇到适当的环境条件，由营养顶端变为生殖顶端。也就是说，要达到某种

生理状态，才能感受所需要的外界条件而开花。

由营养顶端向生殖顶端的转变对环境条件有比较严格的要求。最重要的环境因素是日照的长短和温度的高低，因为这两个因素在自然界中是有规律地变化着的，又由于植物对外界环境的长期适应，这两个条件已成为调节植物发育过程的信号。下面将分别叙述日长和温度对植物开花的影响。

光周期现象

光周期现象是指植物对一日之内白天（光）与黑夜（暗）交替时间长短的反应（开花或不开花）。发现日照长度对植物开花的影响还是二十世纪初期的事。两个植物学家在对农作物进行研究的过程中，发现一种烟草的新品种叫做“马里兰巨象”

(Maryland Mammoth)，在夏季和秋季只长叶子而不开花，只有在冬季把它们放置在温室中才能开花。他们的研究证明白昼的长短即日照是这种烟草开花不开花的决定因素。因为即使把这种烟草在夏季下午四时移至室内，第二天上午九时移出室外，烟草在仲夏开始开花。如果冬季在温室里栽培，给予补充光线，人为的延长日照的时间，“马里兰巨象”烟草也不能开花。这是发现光周期现象最早的实验。此后的研究证明，这种光周期现象相当普遍地存在于各种植物中。

科学家们根据植物对于日照长短的反应，将植物分为短日照植物，长日照植物和日中性植物。

(1) 短日照植物 这是指那些在短的日照条件下促进开花的植物，即在白天的光照短而夜间黑夜长时才能开花，否则就不能开花或延迟开花。这类植物如大豆、烟草、牵牛、菊、苍耳、大麻等。

(2) 长日照植物 这是指那些在长的日照条件下促进开花的植物，即在白天的光照长而夜间黑夜短时才能开花，甚至在连续光照下也能开花，在黑夜长，日照短时就不开花或延迟开花。这类植物如大麦、小麦、黑麦、豌豆、油菜、萝卜、菠菜、甘蓝等。

(3) 日中性植物 这是在长短不同的任何日照条件下都能开花的植物，对日照长短要求不严格，四季都可以开花。例如蕃茄、黄瓜、四季豆、茄子等。

这样划分植物对光周期的反应，一般是在正常的生长条件下进行的，研究者们发现温度的高低会影响植物对日照长短反应的类型。同时我们也不能机械的将日照12小时作为划分长日照植物和短日照植物的一个界线。但是每种植物都有它特有的临界光周期（即指短日照植物可能开花的最长日照，或长日照植物可能开花的最短日照）。

经过进一步的研究证明，植物开花对光暗的要求并不是每天日照和黑暗的总时间。短日照植物需要一个最低不间断的暗期才能开花，或称临界暗期，短于这个临界暗期，短日照植物就不能开花。假如在这个必要的暗期中间，用一个足够强度的闪光打断黑暗（光间断），暗期的作用就消除，而不能开花(图4.60)。

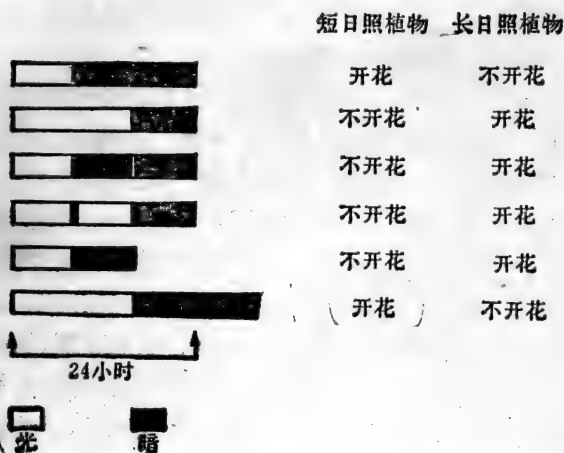


图4.60 暗期持续时间对开花的影响（短日照植物在长的暗期条件下开花，长日照植物在短的暗期条件下开花）

事实上，短日照植物要求连续暗期，在一定范围内，暗期越长，开花愈早。短日照植物需要一定时间的光照，主要是维持植物正常生活所必需的光合作用，以保证供给营养。与短日照植物相反，长日照植物不需要暗期，只要求一定的临界日照。如果在暗期给予光间断，有利于长日照植物开花，但是，用黑暗来间断光期则无效，这说明光暗交替的关键是暗期。

实验证明，植物的光周期反应还有以下几方面的特点：

(1) 光周期诱导 植物光周期反应并不需要植物在全部过程中都受到适当的光周期才能开花结实。对于光周期敏感的植物，只要在它形成生殖器官以前的一段比较短的时期内，接受一定天数的适合的光周期就可以开花。可是，植物在适合的光周期条件下并不一定立即形成花序，适合的光周期处理以后，即使在不适合的日照下也能形成花原始体，所以，这种效应称为“光周期诱导”。不同种植物需要的光周期诱导的周期数是不同的，有的植物例如浮萍、苍耳、牵牛只要一个诱导周期。有的植物则需要几个到几十个诱导周期才能开花。可是处理的次数增加可以使诱导的效果更显著，成花时间缩短，花数增加。

(2) 感受光周期诱导的器官 当植物接受光周期诱导以后，茎的生长锥由营养顶端变为生殖顶端，开始花芽分化。许多实验证明，接受光周期的部位不是茎的顶端，而是叶子，叶子感受这种刺激以后，才将这种影响传导到生长锥去。科学家们推测是否可能叶子在光周期诱导下，产生某种使植物开花的物质传递至生长锥，使之由营养顶端转变为生殖顶端，形成花芽。用嫁接的实验使人相信有这种因素存在（图4.61）。例如苍耳，第一植株用短日诱导后，嫁接在生长于非诱导性长日条件下的第二株上，结果使第二株苍耳开花。进一步的实验证明，经过诱导的短日照植物通过嫁接可以引起长日照植物开花。以上事实说明经过光周期诱导后，在叶子中确实产生一种刺激开花的物质，传导到非诱导植株的生长锥，使之产生花芽。而且两种光周期反应的植物产生

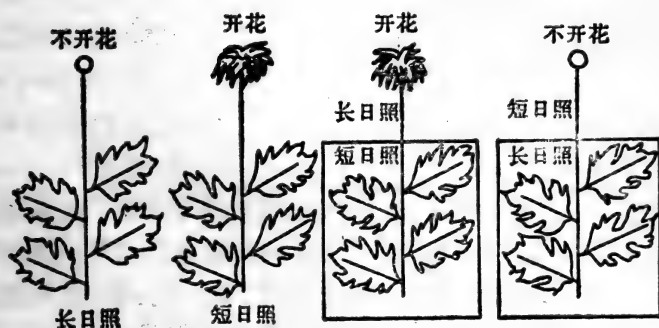


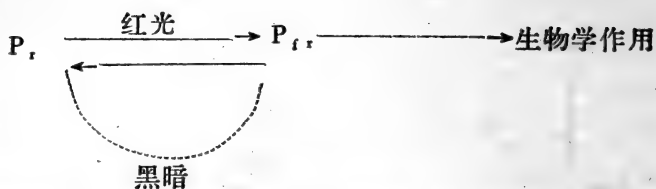
图4.61 叶片在光周期反应中的作用 (菊花,短日照植物)

的开花刺激物质具有相同的性质。实验证明,这种物质是通过韧皮部与光合产物一起从诱导叶向芽运输的。人们称这种刺激开花的物质为“成花素”。经过一些科学家的研究,这种物质还没有从植物体内提取并鉴定出来,但是许多事实使人相信它确实存在。

(3) 光敏色素与开花诱导的关系 在进行光周期的暗期光间断的实验中,发现用不同波长的单色光来间断长夜,无论是抑制短日照植物开花,还是诱导长日照植物开花,都是红光最有效,蓝光效果很差,绿光无效。如果照射红光之后,立即照射远红光,就不能起光间断的作用,也就是说远红光可以使红光的作用逆转,而且可以反复逆转多次。是什么色素能引起这种效应呢?经过长期的实验研究,发现植物体内存在着一种对光非常敏感的色素,叫做“光敏色素”。它在植物体内的量极微,经过提纯鉴定,确定它是一种分子量为 120,000 的蓝色蛋白质。

光敏色素在植物体内有两种存在的形式:一种是强烈吸收红光的形式(P_r),另一种是强烈吸收远红光的形式(P_{fr})。吸收了相应的光后,两种形式可以发生两个方向可逆的光化学转化。在红光照射下 P_r 转变成 P_{fr} ,在暗中 P_{fr} 逆转成 P_r ,而真正有生理活性的光敏色素是 P_{fr} , (见下图)。

一种观点认为长日照植物所需要一定长度的光期和短日照植



物所需要的一定长度的暗期，与它们需要的不同的 P_{fr} 量有关。在自然条件下，由于白光中的红光，使光敏色素以 P_{fr} 占优势，转入夜间， P_{fr} 向 P_r 转变，一定时间之后， P_{fr} 浓度降到一个阈值。在这个阈值以下，诱导短日照植物开花所必需的暗过程才能进行。只要 P_{fr} 保持低于这个阈值，这种暗过程可以持续下去，所以开花的反应决定于暗期的持续时间。假使用红光间断暗期，光敏色素转向 P_{fr} 方向， P_{fr} 超过一定阈值，暗过程就被打断，结果起阻碍开花的作用。长日照植物暗期间断促进开花，可能是由于 P_{fr} 浓度保持足够高时，“成花素”才会不断形成，促使开花。或者说暗期长， P_{fr} 降低至阈值时，有一种由黑暗产生的抑制开花的过程，而不利于开花，暗期间断，使 P_{fr} 浓度升高，有利于开花。这样解释光敏色素和开花的关系，似乎有点简单，因为植物开花是一个非常复杂的过程。而且光敏色素体内的作用是多方面的，要阐明它的作用，还需要进行更多的研究。

光周期现象在农业生产中有着重要的意义。了解这种现象对于指导作物的引种，远缘杂交，确定耕作制度中品种的选择与搭配，以及确定某地区品种的播种期等都是非常必要的。

春化现象

春化现象是指某些植物在生长发育过程中，需要满足一定的低温的条件才能形成花器官的现象。这种现象早就被用于生产。华北农民长期以来应用“闷麦”的方法（即将萌发的冬小麦闷在罐中，放于 $0^{\circ}-5^{\circ}\text{C}$ 低温处理 40—50 天）处理冬小麦，就是一种低温处理冬小麦的科学方法，用以春季补种冬小麦，顺利地使之抽穗。除冬小麦外，甘蓝、萝卜、白菜、洋葱、芹菜、甜菜等二年

生作物对低温也有严格的要求，各种作物春化作用的最适温度不相同，因品种而异。例如冬小麦品种通过春化要求的低温程度和时间各不相同，因此被分为冬性，半冬性和春性冬小麦。

春化过程中植物对低温发生反应的部位是芽或茎顶端的生长锥，以及具有分裂活动的细胞。产生的效应可以向其它组织转移。根据嫁接的实验知道春化刺激可以传递，所以有人假定春化刺激可能有某种物质的参与，并命名这种假定的物质为“春化素”。实际上，现在并没有人从经过春化的植物体中提取出来这种物质。

有些植物用赤霉素处理可以在某种程度上代替春化作用。例如胡萝卜每天用10微克赤霉素处理的植株，和不用赤霉素但用低温处理八周的胡萝卜同时放在长日照下培养，同样都能开花。以后的实验发现，许多长日照植物，用长日照处理能诱导赤霉素的形成，从而引起一系列形态建成的反应。例如冬小麦经过春化处理后，赤霉素含量和春小麦的含量相差很少。因此，有人认为赤霉素与春化有关，也许就是“春化素”，可是并不是所有的植物在春化时，都发生赤霉素量的增加，低温处理引起赤霉素的增加不是植物的普遍现象，因此不可能把赤霉素当成“春化素”看待。

五、植物的繁殖

1. 植物繁殖的方式

个体的生命是有限的，任何生物终久是要死亡。植物生长发育到一定的阶段，进行复制与自己相似的个体，从而维持种族的延续。植物产生新个体的方式是多种多样的，一般分为三种方式：营养繁殖，无性生殖和有性生殖。

营养繁殖

由植物体的一部分形成新的个体的繁殖方式，称为营养繁殖。在低等植物中，营养繁殖是相当普遍的。下面列举几个例子：单细胞的细菌，生长到一定阶段，可以分裂成两个细胞，即从一个

老的个体改造成两个新的个体；单细胞的酵母菌，可以由表面形成芽状的突起，细胞核经分裂，一个子核转移到突起中，突起生长到一定的大小，然后与母细胞分离，成为独立的个体；原放线菌的多细胞的个体，可以断成一些裂片，每一裂片可长成一个新个体。

高等植物同样可以用分离植物体的一部分来实现营养繁殖，根、茎、叶三个营养器官，都可以有脱离母体成为新个体的机能。象竹的地下根状茎，俗称竹鞭，在其鳞片状叶的叶腋内产生腋芽，即竹笋，由竹笋长成地上的茎叶，并且在茎的基部的节上产生很多不定根，这样，形成新的个体。落地生根在叶片的边缘缺刻深处，常常发生不定芽和不定根，由此形成新的植株。甘薯的根系没有主根，由茎的基部生出数条比较大的支根，它们增大形成块根，每一块根可生出许多不定芽，长成新的个体。

植物的营养繁殖的特性，常被人们利用到有经济价值的植物上，即用人工的方法加速繁殖，以达到缩短植物的生长期，提早开花结果以及保存品种优良品质等目的。这就是花卉和果树栽培中常用的扦插和嫁接。例如，用带芽的枝条扦插繁殖葡萄；用橡胶草的根扦插，使其产生不定芽和不定根长成新个体；将带叶柄的秋海棠的叶扦插，使从叶柄基部发生不定芽和不定根形成新植株。此外，在果树繁殖中，常常用嫁接的方法，就是将一个植物的枝条或芽接在另一个植物体的基部（砧木）或枝条上，使它们的组织彼此愈合起来，成为一个完整的个体。

无性生殖

无性生殖是低等植物的藻类和菌类最普通的一种生殖方式。这种生殖方法常在植物体上形成一种特殊的生殖器官——孢子囊。在孢子囊中产生许多的孢子。当孢子囊成熟破裂时，里面的孢子散出，遇到适宜条件的孢子便萌发成一新植物体。这种生殖方式的主要特点是，生殖细胞无性别之分，不必经过接合就产生新的个体。最常见的例子是做酱的黄曲霉，最初可以看到白色的菌丝，后来可以看到产生黄色的粉末，这就是它散布的大量孢子。

有性生殖

有性生殖的过程比较复杂，是由两种性细胞即所谓配子结合成为合子，再由合子发育成新植物体。绝大多数低等植物和全部高等植物都存在有性生殖，而在种子植物中，这是它们典型的生殖方式。下面比较详细地介绍这种生殖方式。

2. 被子植物的有性生殖

花

被子植物的有性生殖是在花里进行的，花是被子植物的生殖器官。被子植物从种子萌发起，植物体不断地生长，后来在茎上一部分的芽中形成花的原基，逐渐发育成花。种子植物的整个生

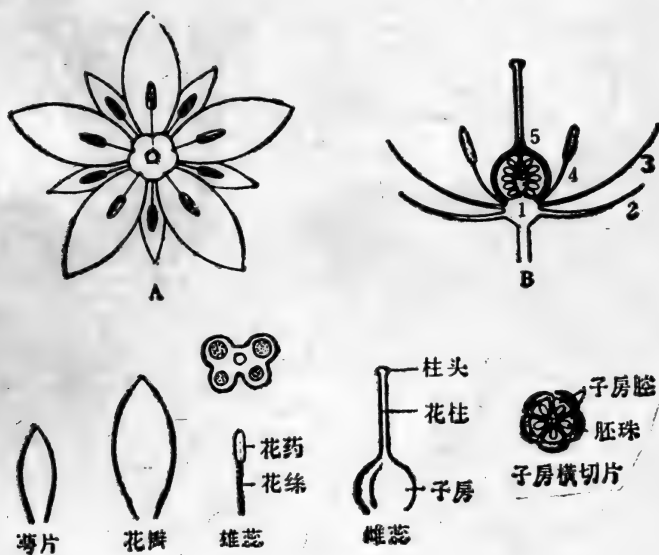


图4.62 花的结构图解

- A. 花的正面观，示花萼有五个萼片，花冠有五个花瓣，十个雄蕊和一个雌蕊；
B. 纵切面，示各部分的关系，1.花托，2.花萼，3.花冠，4.雄蕊，5.雌蕊。

殖过程是随着花的发育而进行的。

种子植物中的裸子植物的雄球果和雌球果也可以看作花，但它们的结构比较简单，而被子植物的花却比较复杂。典型的被子植物的花，主要由花柄、花托、花被、雄蕊、雌蕊五部分组成（图4.62）。

花柄是花朵和茎相连的部分。花托为花柄的顶端，即花被、雄蕊和雌蕊着生的地方。花托常稍微膨大呈圆锥状，平顶状或凹顶状。花被是花萼和花冠的总称。花萼是花的最外轮，由一定数目的萼片组成。萼片为绿色叶片状，各片分离或连合成筒。花冠

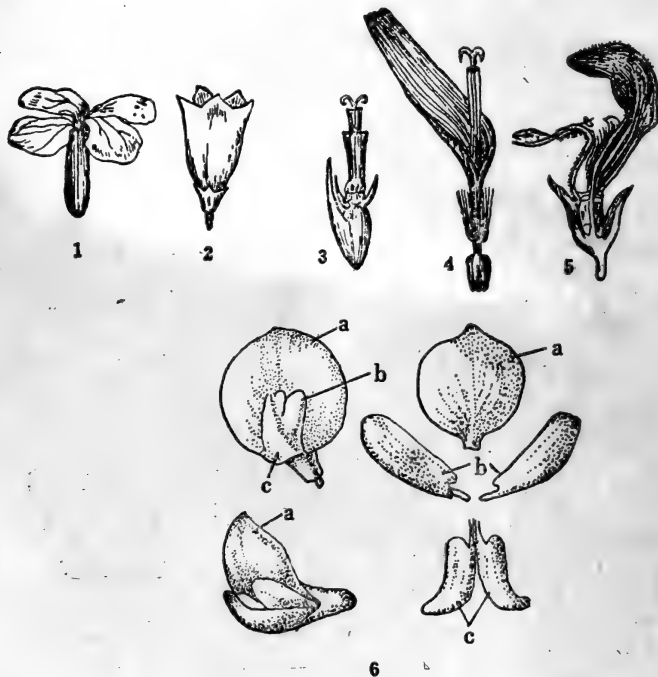


图4.63 花冠的形状：

1. 十字形的；2. 钟形的；3. 筒状的；4. 舌状的；5. 唇形的，
6. 蝶形花冠(a-旗瓣，b-翼瓣，c-龙骨瓣)。

由若干花瓣组成，一轮或多轮排列于花萼的内方。花瓣也有分离和连合之分，并构成多种多样的花冠形态，如十字形的、钟形的、唇形的、蝶形的、筒状的和舌状的等等(图4.62)。虫媒花的花瓣的颜色鲜艳或气味芳香，并且具有蜜腺，能分泌蜜汁，因而有引诱昆虫的功能。

雄蕊和雌蕊是与生殖直接有关的结构，雄蕊位于花被的内方，每一雄蕊由花丝和花药两部分构成。花丝细长成柄状，起支持花药的作用，也是水分和物质通往花药的通道。花药在花丝的顶端，呈囊状、是雄蕊的主要部分。通常可以分为四室或二室，每一室就是一个花粉囊，这是花粉产生的地方。花粉囊之间有药隔相连。药隔也就是花丝的顶端。

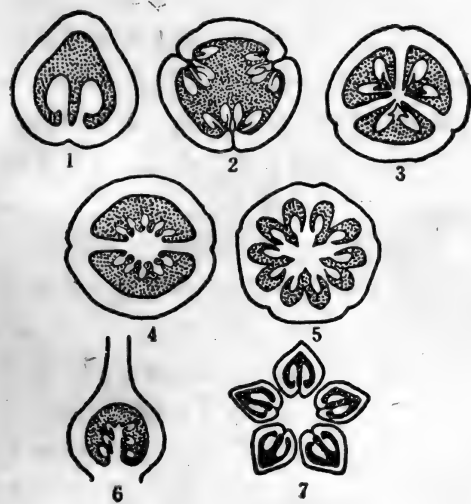


图4.64 各种不同的子房构造

1. 单室子房由一个心皮形成的；
2. 单室，子房由3个心皮形成的；
3. 三室子房，由3个心皮形成的；
4. 二室子房，由2个心皮形成的；
5. 五室子房，由5个心皮形成的；
6. 子房纵剖面，特立中央胎座；
7. 离生心皮的横切面，由5个雌蕊形成。

雌蕊位于花的中央部分，在外形上象个小瓶，共分三个部分，即子房、花柱和柱头。整个雌蕊是由心皮构成，心皮实际上是变形的叶。一个雌蕊可以由一个心皮构成，而大多数是由两个以上的心皮合生而成。雌蕊的柱头是接受花粉的部分，在形状和结构上表现适应这种功能；花柱介于柱头和子房之间，

为花粉管进入子房的通道；子房呈囊状，外面一层为子房壁，其中是子房腔，依心皮的数目和连接的情况不同，腔可能是一室或多室的（图4.64）。在子房內着生有胚珠。胚珠以短的柄（或无柄）着生在子房上，着生处称为胎座。每一子房內胚珠的数目，各种植物不同，由一个至数十个甚至几万个。成熟胚珠的结构，外面是珠被，通常有内外两层，即内珠被和外珠被。在胚珠的顶端不闭合，形成一孔，叫做珠孔。珠被里面是珠心，这是胚珠中最重要的部分，其中有一个发育着雌性生殖细胞的胚囊（图4.65）。珠心的基部和珠被无明显的分界，这个部位称为合点。维管束从胎座通过珠柄即由此进入胚珠。

花主要包括上述的各部分构造。构成花的各个部分可以有各种的变化，以致造成花的形态多样性。例如，一朵花中可以同时存在雄蕊和雌蕊，也可以只有雄蕊或只有雌蕊，前者称为两性花而后两者称为单性花（雄花和雌花）。具单性花的植物，如果在一植株上既有雄花又有雌花，这叫做雌雄同株，象南瓜、玉米等是雌雄同株植物。如果在一植株上只有一种单性花，雌花与雄花分生在不同的植株上，叫雌雄异株，如桑树，菠菜。

生殖过程

被子植物的生殖过程，包括雄性和雌性配子的形成，传粉和受精作用，胚和胚乳的发育，最后形成种子和果实。

（1）花粉的形成和构造 雄性配子通常叫做精子，它是由花粉粒（雄配子体）产生。花粉粒来源于小孢子母细胞（花粉母细胞），这是在花粉囊形成过程中，由一个较大的孢原细胞所衍生。在花药原基中，孢原细胞常常是多个和位于表皮层下，它们进行平周分裂，新形成的内外两层细胞向不同的途径发展。最后，外面的几层细胞成为花药的壁，里面的细胞分化为小孢子母细胞（图4.65）。花药的壁从外至里，依次为表皮层、药室内壁、中层、和绒毡层。

小孢子母细胞形成后，进一步发育是进行减数分裂，从一个

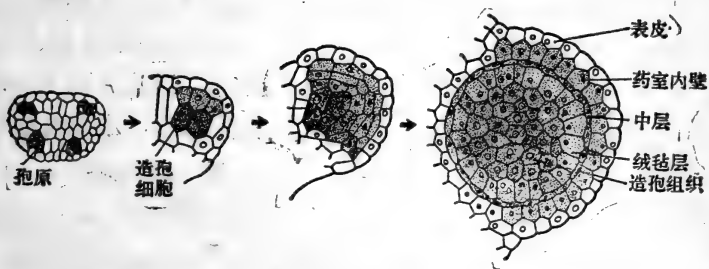


图4.65 花药的发育

小孢子母细胞经过减数分裂，形成四个小孢子（图4.66）。小孢子核中染色体的倍性，从原来母细胞的二倍性变为单倍性。最初，从一个母细胞产生的四个小孢子被包藏在胼胝质的壁内；后来，此壁溶解，小孢子各自分开，继续它们的发育。

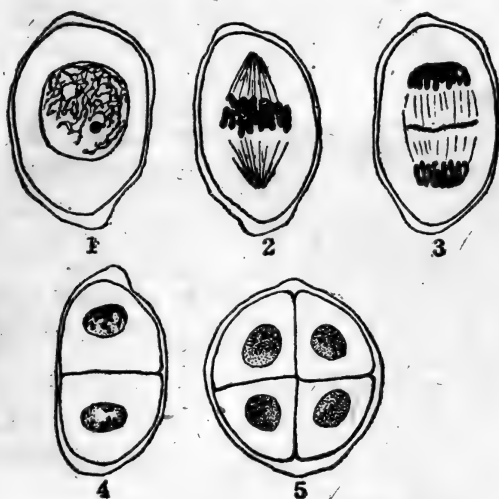


图4.66 小麦小孢子母细胞形成小孢子的几个时期

1. 减数分裂前期(I)；
2. 中期(I)；
3. 后期(I)；
4. 第一次分裂完成，形成二分体；
5. 第二次分裂完成，形成四分体。

小孢子形成后，迅速生长，在体积增大的同时，液泡增长，最后成为一个具一大液泡的细胞，核位于贴壁的薄层细胞质中（图4.67）。接着，小孢子发生一次有丝分裂，这次分裂是不均等的，新成的两个细胞大小悬殊，大的是营养细胞，小的是生殖细胞（图4.67）。

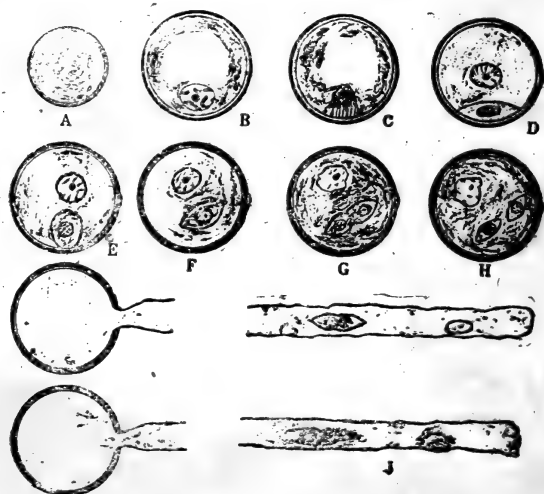


图4.67 雄配子体发育中的几个重要阶段图解

A. 新形成的小孢子； B. 小孢子的后期阶段；
 C. 小孢子核分裂； D. 二细胞时期，图示营养细胞与生殖细胞； E. 生殖细胞开始与细胞壁分离；
 F. 生殖细胞游离在营养细胞的细胞质里；
 G. H. 生殖细胞在花粉里分裂； I. J. 生殖细胞在花粉管里分裂。

在继续发育过程中，营养细胞中的液泡变小和在细胞质中积累营养物质。生殖细胞从它原来贴着花粉壁的位置，转移至营养细胞的细胞质之中。最后，生殖细胞进行分裂，形成两个精子。生殖细胞的分裂或是在花粉粒中，或是在花粉萌发后的花粉管中。前者如向日葵、小麦；后者如棉花、百合。组成花粉粒的细

胞是由单倍性的小孢子而来，所以都是单倍性细胞。

精子细胞的体积小，它的精细结构只有在电子显微镜下才能清楚辨认。根据在甜菜、大麦、黑麦和小麦等植物的精子的观察，证明精子的核极为显著，而围绕核的细胞质是少量的。细胞质中有一般的细胞器，包括线粒体、高尔基体、内质网和一些核糖体。一个重要的特征是存在微管。微管的作用可能与细胞的变形或运动有关。

当花粉达到成熟时期，在营养细胞中贮存有各种物质，最显著的是淀粉和脂肪。此外还有各种生理活性物质（如维生素、生长激素）、酶和盐类。这些物质的贮存，对于花粉的进一步萌发是必需的。

花粉粒的壁由两层组成。内层为果胶质和纤维素所构成，称为内壁；外层是由孢粉素组成的坚固的壁。成熟的花粉粒往往有开孔或沟，即萌发孔或萌发沟，这是当外壁形成时留下的开口，是花粉萌发时花粉管伸出的地方。

花粉粒的形状、大小、表面的花纹（外壁的形态）和萌发孔或萌发沟的特点，随植物的种类而不同。花粉粒的形状有球形（稻、菜豆），椭圆形（百合、油菜）、三角形（椴树）等等。花粉粒的大小一般在15—20微米左右，大的花粉粒如南瓜，达150—200微米。花粉粒的外壁有的是光滑的（葱、玉米），有的具刺（向日葵），有的具突起的（锦葵）以及其它的形状和花纹。由于不同植物具有不同形态的花粉粒，因此可以作为鉴定植物的标志。在化石植物的鉴定上以及作为蜂蜜的蜜源植物的鉴定上都有重要的意义。

（2）胚囊的形成和结构 胚囊（雌配子体）是产生雌性配子的地方。胚囊的发育是从大孢子母细胞（胚囊母细胞）开始。通常在胚珠靠珠孔处珠心的表皮下发生一个大孢子母细胞，大孢子母细胞与小孢子母细胞相似，进一步发育同样地进行减数分裂，由此产生四个单倍性的细胞，即大孢子，它们成一直线排

列。与小孢子不同，最后常常是合点端的一个大孢子继续发育，其余三个退化（图4.68）。

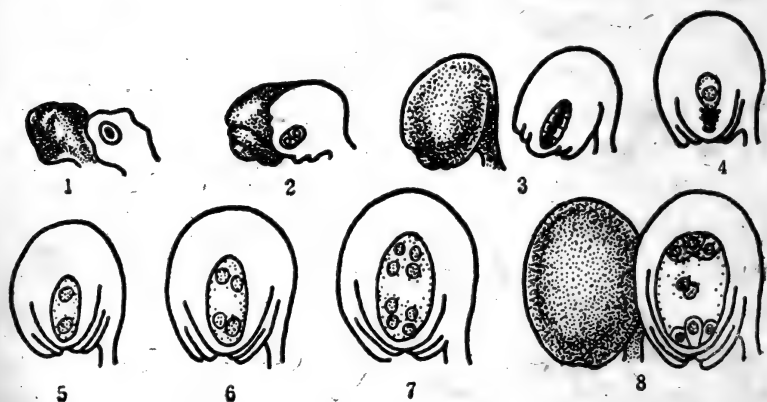


图4.68 胚珠及胚囊的发育图解

1. 大孢子母细胞时期；2. 两个大孢子；3. 4个大孢子；
4. 一个大孢子发育，其余三个退化；5. 2-核胚囊；6. 4-核胚囊；7. 8-核胚囊；8. 成熟胚囊：包含一个卵细胞，2个助细胞，3个反足细胞，在中央细胞中含有两个极核。

有功能的大孢子进一步发育为胚囊，其中经过三次连续的核分裂，形成8个细胞核。常常是在靠珠孔一端有4个核，在合点端也有4个核。后来，在珠孔的一端的三个核形成细胞，即一个卵细胞和两个助细胞；合点端也有三个核形成细胞，称为反足细胞。珠孔端和合点端各有一核移向胚囊中央，构成含两个极核的中央细胞。这样，成熟的胚囊由8个细胞核成7个细胞（图4.68）。胚囊这种发育和结构形式是被子植物中最普遍的，称为正常型（蓼型）。此外，还有其它的形式。

在胚囊中最主要的是卵细胞，它是雌性配子，当与雄性配子融合后，发育成胚，即新一代的孢子体。有的植物卵细胞是高度液泡化的，例如棉花，卵细胞的细胞质成薄层包围着中央大液

泡，核位于卵细胞的合点一端或偏一侧；玉米和小麦的卵细胞无中央大液泡，细胞质中有一些小液泡，核通常在卵细胞中央的位置。根据卵细胞的超微结构，它显示较少的内质网和高尔基体，比较少量的多聚核糖体的特点，推测卵细胞进行代谢和合成活动是比较低的。

胚囊中其它的成员，对于实现受精和早期的胚胎发育看来是起作用的。在受精作用中，两个精子中的一个进入中央细胞，与其中的极核融合，发育为胚乳，这是胚胎发育中营养的重要来源。助细胞可能有吸收和转运珠心组织的物质进入胚囊的作用。在许多植物中显示花粉管通过一个助细胞进入胚囊，推测这个助细胞在分泌向化性物质，诱导花粉管向胚囊内生长起作用。在胚囊中反足细胞无论在形状上或数目上变异很大。小麦、水稻等植物的反足细胞形成后，继续分裂多次，所以在成熟的胚囊中反足细胞的数目不止三个而有十多个。通常根据反足细胞处于靠合点区域，在进入合点的维管束的位置之上，推测它们对母体营养物质的运输入胚囊起一定的作用。在某些植物，如玉米反足细胞超微结构的特征，有大量的核糖体，粗糙的内质网和较多的高尔基体，显示高水平的代谢活动，而且反足细胞的细胞壁常常有乳头状突起，这为一些人认为反足细胞起运输功能的依据。

(3) 传粉和受精

传粉 当花药和胚囊达到成熟的时期，或者二者之一已经成熟，花即开放。开花以后，花粉囊裂开，释放出花粉粒，并以各种方式传送到雌蕊的柱头上，这叫传粉。

传粉的方式：传粉的方式可以分为两大类，即自花传粉和异花传粉。

自花传粉 是雄蕊的花粉落到同一朵花的雌蕊的柱头上面，继而发生自花受精。这种情况只有在两性花才有可能，而且花粉与胚囊又是同时成熟的。在植物界自花传粉的植物比异花传粉的植物少。常见的栽培植物，例如大麦、小麦、豌豆和番茄等都是自

花传粉的。

自花传粉的植物中，有少数植物有闭花受精的现象。闭花受精花或者是花药与柱头接触传粉，例如豌豆；或者花粉就在花粉囊内萌发，花粉囊与柱头贴得很紧，花粉管穿出花药进入柱头。在堇菜、凤仙花中就有这种情况。

异花传粉 是雄蕊的花粉传送到同一株或不同株的另一花的雌蕊的柱头上而实现受精。进行异花传粉时，必须借助外力的作用。它们常常依靠风、昆虫为媒介，以实现传粉。

杨树，榆树和玉米等植物是靠风传粉的。风媒植物的花有适应于利用风力传粉的特征，表现在下列方面：1. 雄蕊的花丝比较细长，花药悬挂花外，易随风摇动。许多风媒花的花序也是容易随风摇动的。这有利于花粉从花粉囊里散出到大气中；2. 花粉光滑、干燥而轻、便于被风吹到相当的高度和距离；3. 产生大量的花粉，据估计，一株玉米可产生约五千万粒花粉，这样可保证更多的机会实现传粉；4. 雌蕊的柱头一般较大的面积以增加接受花粉的机会。玉米雌蕊有极长的柱头是突出的例子。

大多数异花传粉植物是借助于昆虫传播花粉的。传粉的昆虫中最重要的是蜜蜂。此外，蝶、蛾、蝇及其它的一些昆虫也是传粉的媒介。

虫媒花植物的花有各种引诱昆虫的构造，鲜艳的花被、芳香的气味和有蜜腺分泌的蜜汁，这些都是虫媒花的特征，或是三者兼具，或是具其一或二。虫媒花的花粉通常是体积较大，表面粗糙，易于附着在昆虫身上。

花和昆虫之间常有各种巧妙的适应关系。例如靠蜜蜂传粉的鼠尾草 (*Salvia japonica*)，花冠二裂唇形，两个雄蕊的花药只一半是能育的，另一半结合成不育的板状结构，位于花冠筒开口处。能育的一半由药隔延长部分支持着，是能活动的，处于花冠上唇的罩之下。当蜂在下唇爬行时，推动不育板，使贮存花粉的花药部分自动降落，打落在蜂的背部并散出花粉 (图4.60)。花粉

散落过的花朵，柱头卦下，当装载花粉的蜜蜂探访这样的花时，它的背部接触到下垂的柱头上，这样保证了异花传粉。

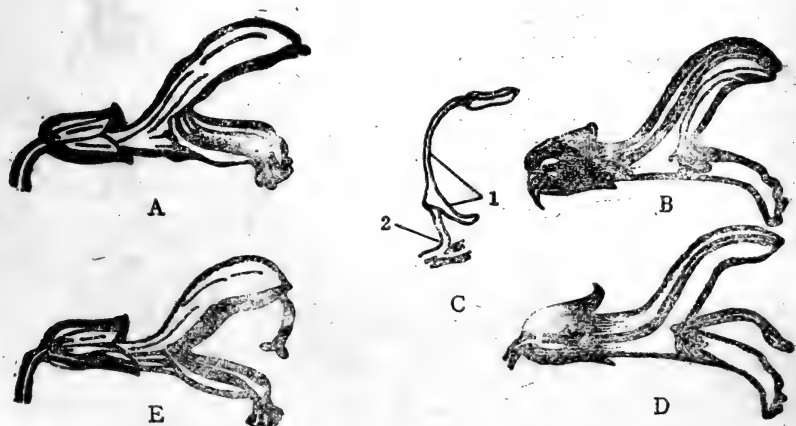


图4.69 鼠尾草的虫媒花

A.花的外形，B.同一朵花的纵剖面，C.一个雄蕊：1.花药不育部分，2.花丝，D.蜂推动不育板，花药降落，E.雌蕊成熟花，花柱伸长，柱头下垂。

马兜铃 (*Aristolochia debilis*) 是靠蝇传粉的。它的花呈很长的筒状，下部膨大，上部狭窄并生有许多向下倾斜的毛(图4.70)。这种植物的花是雌蕊先熟的。当成熟时，花朵内部散发出臭味引诱着蝇，它很容易顺着毛滑进花筒的基部。但毛阻止蝇逃出，当蝇尝试逃出时，往往把身上带来的花粉擦到柱头上，这样便有效地进行了传粉；蝇被暂时关在花中，待这朵花的雄蕊成熟时，撒出的花粉又附在蝇的身上，此时毛萎缩，于是蝇带着这朵花的花粉飞出，待至另一朵花时又为之传粉。

除借风与昆虫传粉外，还有借水和鸟作为传粉媒介的。金鱼藻、苦草和大叶藻等水生植物是靠水传粉的。苦草是浸没在水下的雌雄同株植物，花在水下产生，当达到成熟时，雄花与花柄脱

离而浮升到水面；雌花由细长的花柄带到水面在水平面的位置。由于水的表面张力和花的重量，形成一杯状凹陷围着雌花。水面的动荡可使飘浮在水面的雄花靠近雌花，并滚进凹陷中，于是花药撞到暴露的柱头上（图4.71），花粉就这样传递到柱头。传粉以后，雌花的柄卷曲成螺旋形，再次把传粉的花拉到水下。果实在水中成熟。

靠鸟作为传粉媒介的植物不多，热带地区有一种体形极小的蜂鸟，在采集花中的蜜时，贴近花的空间飞翔，躯体和头部都接触到不

同的花的雄蕊和雌蕊，因而替这些植物进行了传粉（图4.72）。

异花传粉植物的适应 在自然界存在着自花传粉和异花传粉的现象，然而异花传粉远较自花传粉普遍，植物有许多适应的构造避免自花传粉以进行异花传粉，主要有下列一些方式：

自交不育 自己的花粉落到自己的柱头上是不亲和的，即不能正常的受精和结实，只有同一品种的异己的花粉才是亲和的。例如甘蓝、矮牵牛等。

雌雄异株 花单性，而且雄花和雌花生在不同的植株上。例如杨树、柳树、大麻等。

雌雄异熟 花虽为两性，但雌蕊和雄蕊不是同时成熟。雄蕊先熟的如草莓、向日葵；雌蕊先熟的如马兜铃、车前。

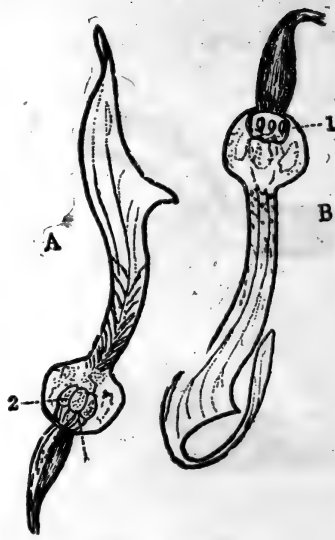


图4.70 马兜铃花的纵剖
A. 幼花柱头已接受花粉而雄蕊尚未成熟，B. 受精以后的花，雄蕊成熟，柱头及花冠上的毛茸萎缩，1. 雄蕊，2. 柱头。

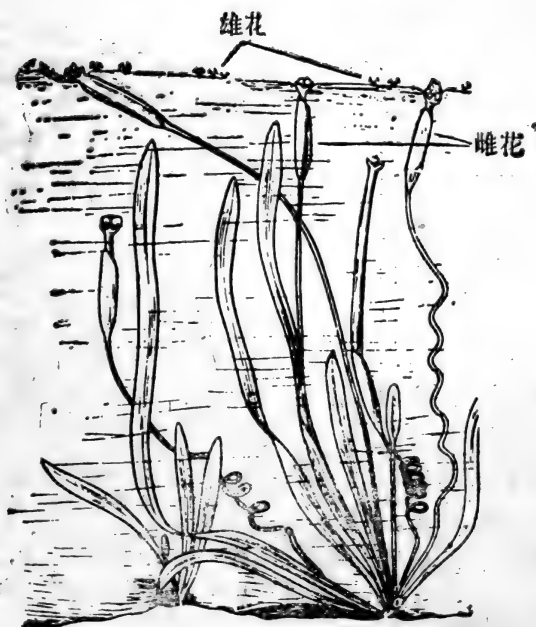


图4.71 苦草的传粉

花柱异长 例如藏报春 (*Primula sinensis*), 具有两种类型的花, 主要在于花柱和雄蕊的长度不同 (图4.73)。常常由昆虫从一类型的花带到另一类型的花。

异花传粉的普遍性和表现的巧妙的适应性, 这并非偶然的现象。十九世纪伟大的生物学家达尔文曾经在这个问题上进行长期的观察和试验, 他的结论认为植物连续的自花传粉是有害的, 异花传粉是有益的。由异花传粉得到的后代往往强壮, 而自花受精后代的生活力下降。异花受精可认为是植物长期进化中自然选择的结果。

受精 当花粉落到柱头上后, 在亲和性传粉的情况下, 首先, 花粉向柱头组织吸水膨大。在柱头渗出物中, 存在各种

成分的物质，如类脂、酚的化合物等，可以促进花粉萌发长出花粉管。当花粉管钻入柱头后，沿着花柱中的通道或花柱组织的细胞间隙，向子房方向生长（图4.74）。花粉管在花柱中生长时，既利用花粉本身贮藏的营养物质，同时也从花柱组织吸收营养，为花粉管壁的合成提供物质。在生长过程中，花粉粒里的内含物全部移入花粉管中，集中在花粉管的末端。花粉管是依靠末端生长的。花粉

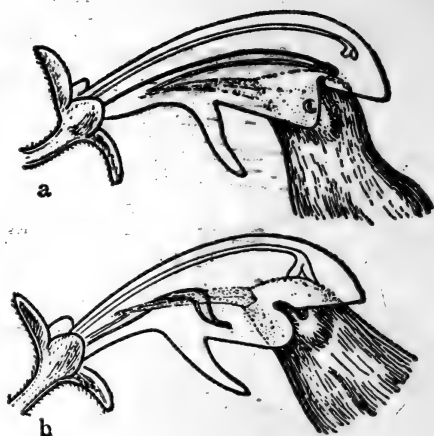


图4.72 蜂鸟传粉的情况
a. 花的雄蕊成熟，雌蕊未熟，花粉沾在鸟的头部；b. 花的雄蕊枯萎，雌蕊成熟，鸟携带的花粉擦在柱头上。

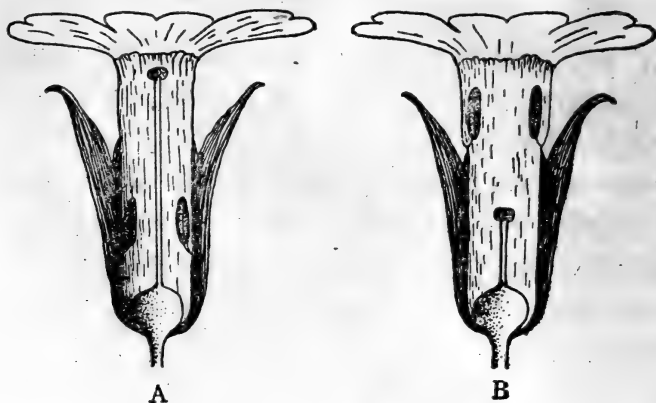


图4.73 报春花植株上的花柱异长花，
A. 长花柱花，B. 短花柱花。

管通过花柱进入子房后，通常沿着子房内壁的内表面或胎座继续生长，经珠孔道进入胚珠并继续穿入胚囊。花粉管进入胚囊有各种途径，棉花的花粉管是进入一助细胞中，这是比较常见的情况。然后，精子和内含物经花粉管末端的小孔释放出来(图4.75)。

当两个精子被释放到胚囊中以后，很快便发生配子的融合。精子和卵的融合过程是：首先，精细胞的质膜与卵细胞的质膜合并，然后精子并入卵细胞中。当精核与卵核接触时，两个细胞的核膜部分融合，精子的染色质逐渐分散在卵核中，同时出现精子的核仁，最后彼此的染色质混合，核仁也合并(图4.76)。用电子显微镜观察棉花受精的过程，只看到精核参与融合，其细胞质残留在退化的助细胞中。

精子与极核的融合和上述与卵的融合过程相似。

卵细胞和中央细胞分别和两个精子同时完成两种融合，这是被子植物中特有的受精现象，称为双受精。受精的卵细胞即合子，进一步发育成胚；中央细胞的极核与精子融合后，形成胚乳初生核，进而形成胚乳，其余胚囊中的助细胞和反足细胞迟早会退化而消失。

受精的不亲合性 前面叙述了亲合性的传粉和受精的过程。必须指出的，在自然情况下，任何一种植物，当开花时柱头有机会接受各种各样的植物花粉，但只有两个亲本在遗传性上

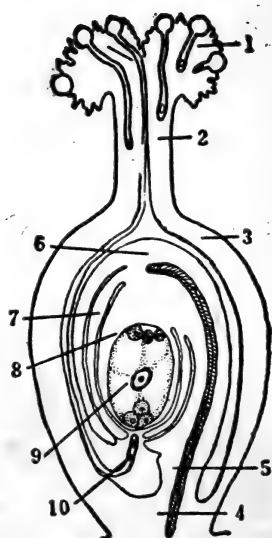


图4.74 雌蕊的纵切面图解，表示花粉管进入珠孔的情况

- 1.柱头和在它上面萌发的花粉粒；
- 2.花柱；3.子房壁；4.胎座；5.珠柄；6.合点；7.珠被；8.珠心；
- 9.胚囊；10.花粉管。

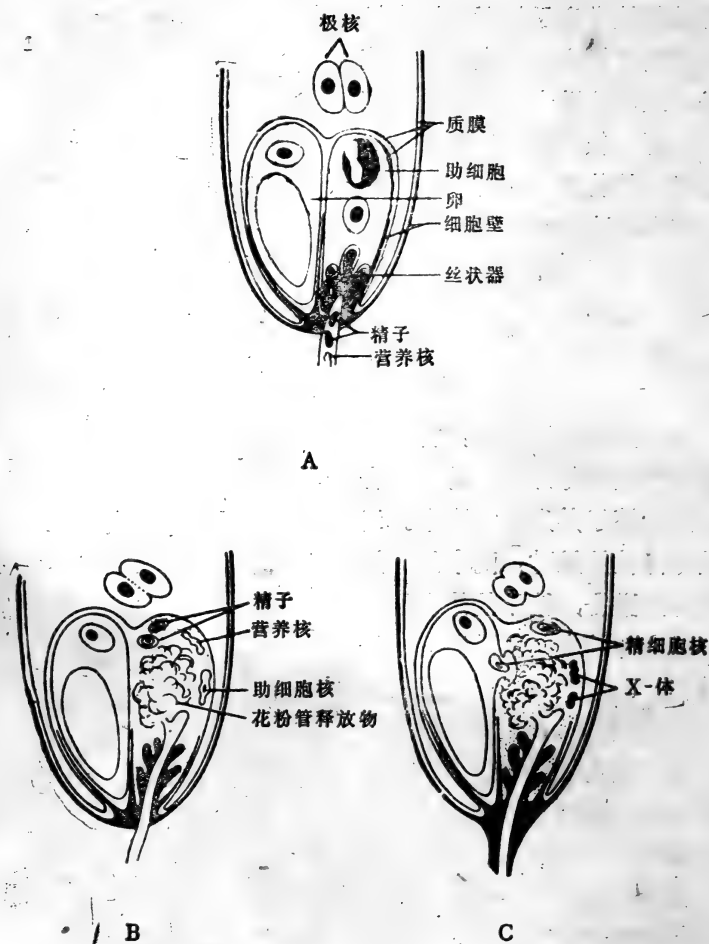


图4.75 图解示精子转移至胚囊中的卵细胞和中央细胞的过程

A.花粉管进入一助细胞, B.花粉管释放出精子;

C.两个精子分别转移至卵细胞和中央细胞。

既不过大（如属间、种间的杂交），也不过小（如同一朵花或同一个体不同花之间的自交）的才能顺利受精，即大多数植物表现为种内异花受精。这是被子植物在长期进化过程中所形成的既有

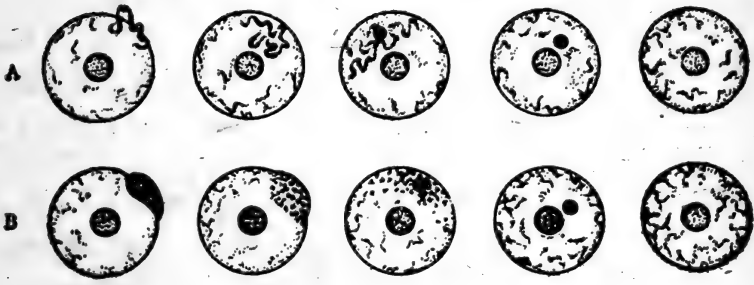


图4.76 精核与卵核融合的过程
 A.向日葵; B.小麦。

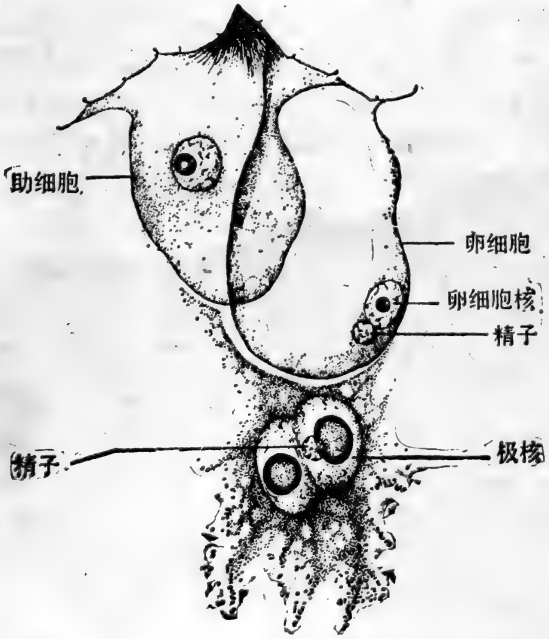


图4.77 棉花的双受精

利于维持种的稳定性又能保持其生活力的一种适应现象。

植物受精作用中的不亲和性可分为杂交不亲和性和自交不亲和性。不亲和性的机理在最近的十年间、应用新的细胞学技术对自交不亲和性的许多的研究，逐渐明确了在受精作用中亲和与不亲和首先是一个花粉与雌蕊组织之间的“认可”或“拒绝”的识别反应。这是决定于花粉壁中的蛋白质和柱头乳突细胞表面的蛋白质表膜之间的相互关系。在育种工作中，有时需要获得纯种而必须自交，或为了获得杂种而需要远缘杂交，对不亲和性的机理的认识，可以帮助我们设置各种方法去提高自交或杂交结实率。象曾试验的花粉蒙导、蕾期授粉、离体受精等方法。大波斯菊是自交不亲和的，自花传粉结实率不到1%，如果预先用 γ 射线杀死亲和的花粉传粉，或用花粉壁蛋白提取物处理柱头，然后再授以自花的花粉，结果结实率可提高到15.9%。用蕾期传粉（在开花前2—3天传粉）的方法在克服白菜、甘蓝自交不亲和性已证明是有效的，离体传粉的方法，是将花粉直接传送到胚珠，这样排除了雌蕊柱头和花柱对花粉萌发和花粉管生长的抑制作用，这在克服矮牵牛自交不育也有良好的效果。

(4) 种子及果实 受精以后，整个子房（包括其中的胚珠）得到继续发育，最后形成果实和种子。

① 种子的形成 受精后的胚珠发育为种子。一粒种子包括胚、胚乳和种皮三个部分，这几个部分是如何产生的呢？现分述于下：

胚 合子是胚的第一个细胞。合子即受精卵，通常经过一个或长或短的“静止期”，一般是数小时或数天，然后才进行分裂。

合子的第一次分裂通常是横的（有少数例外），这样形成一列两个细胞。靠合点端的一个称为顶细胞，靠珠孔端的一个称为基细胞。继后的发育主要是由顶细胞进行多次分裂形成胚体，基细胞分裂或不分裂形成胚柄。在某些植物中，基细胞分裂所成的

细胞有部分也参加形成胚体。在胚胎发育的早期，尚未出现器官的分化时，可称为原胚阶段，这时一般只能区分细长的胚柄和球形或椭圆形的胚体。

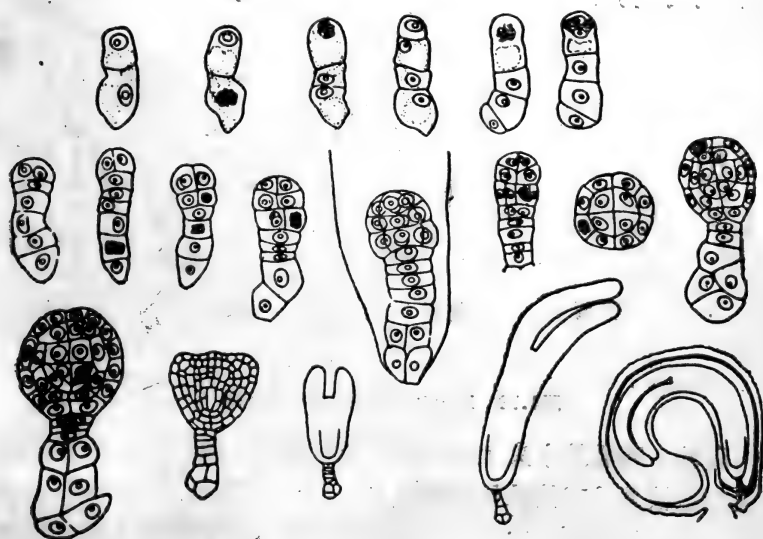


图4.78 马齿苋胚胎发育各时期图解

胚柄是暂时的结构，随着胚的发育慢慢停止生长，最后退化。胚柄的功能一般认为是起到将胚推进胚乳中的作用，使有利于从胚乳吸收营养物质。目前，对某些植物，如菜豆、芥菜，从电子显微镜的研究，显示胚柄细胞具腺细胞和传递细胞的特征，如壁有发达的内突和呈分枝状，同时沿着壁的质膜也高度的曲折，这样扩大吸收的表面。说明胚柄有从外围组织吸收营养和运输至胚体的作用。同时，胚柄细胞有合成生长激素的能力，对胚体的生长起促进作用。

原胚生长到一定程度，胚体部分进行分化，产生子叶、茎的

生长点、胚轴、胚根等不同部分，逐渐形成具有一定形态和构造的胚。双子叶植物和单子叶植物的胚，在原胚发育阶段没有基本的不同，但胚的分化过程和成熟胚的结构则有很大的区别。主要表现在双子叶植物形成两个子叶，生长点居中；而单子叶植物只形成一个子叶，生长点居胚的一侧（图4.79）。

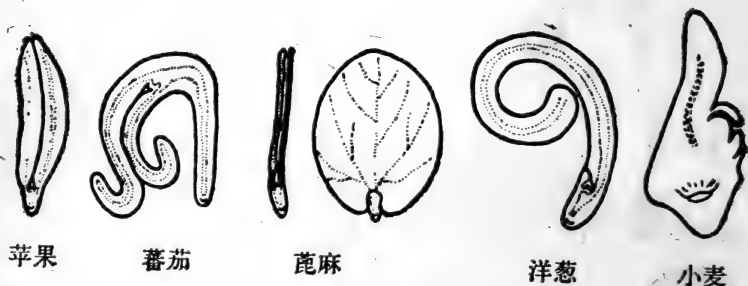


图4.79 双子叶植物和单子叶植物胚

胚乳 胚乳是中央细胞的两个极核和一个精子融合的产物。因此细胞核是具三倍数目的染色体。在双受精后，经常是初生胚乳核先于合子分裂。根据早期胚乳的发育，核的分裂是否伴随细胞壁的形成，可将胚乳的发育区分为核型和细胞型以及这两者之间的一种过渡型。核型是最普遍的一种发育方式，其特点是初生胚乳核第一次分裂及其后一段时期核的分裂不伴随壁的形成，核保留游离的状态，共同处于同一细胞质中。等到游离核增殖到一定数目（从少至4个多至数千个），才发生细胞壁，形成胚乳细胞。胚乳在发育过程中从母体吸取营养，通常在胚乳细胞中积累丰富的营养物质，表现为贮藏组织的特性。发育至此，随着胚的发育，胚乳的内含物或为胚吸收而逐渐解体消失，种子的贮藏物质贮存在胚中，常常是在子叶中；或者胚乳继续发育，直到种子成熟，种子的贮藏物质主要贮存在胚乳中，因此，在成熟的种子中有两种情况：一种是只有胚而胚乳已不存在，这种种子称为无

胚乳种子，例如大豆、向日葵；另一种是胚和胚乳都存在，称为有胚乳种子，例如蓖麻、小麦。在有胚乳种子的胚乳细胞中贮存的营养物质，当种子萌发时也被胚的继续生长所用尽。

种皮 胚珠在发育过程中，珠心部分一般迟早解体而消失，珠被则形成种皮，成为种子最外层的保护结构。在成熟种子中种皮的结构，通常外层为厚壁组织，最内层为薄壁组织，中间各层往往为不同型的组织，如纤维、石细胞、薄壁细胞等。

② **果实的形成** 受精以后，花的各部分都发生很大的变化。花瓣和雄蕊枯萎脱落了；花萼或者脱落，或者宿存；雌蕊的花柱和柱头也都枯萎了，而胚珠发育为种子，子房由于花粉管带来的生长激素的刺激，长大而形成果实。通常讲果实，是包括由子房壁形成的果皮和其中所含的种子两部分，也就是说果皮和种子共同构成果实。有些植物，除子房外，还有花的其它部分参加形成果实的一部分。例如苹果和梨，其子房连同肉质的花托构成果皮。

果实在形成时，一般伴随着胚珠形成种子，子房壁同时发育。所以果实中总是包含有种子的。不过，也有例外，即子房发育形成果实而胚珠并不发育，结果这种果实是没有种子的。这种现象称为无子结实，象无子葡萄、香蕉、有些柿子的品种是常见的实例。

许多的瓜果类，人们食用的是丰满肥大的果实而非种子，繁多的种子反而增加食用的麻烦。无子的果实就特别受到人们的欢迎。因此，人们曾尝试用各种方法诱导产生无子的果实。应用生长激素诱导无子结实已有大量成功的试验，例如用一定浓度的2,4-D处理开花前一天或开花当天的蕃茄花，可使产生无子的蕃茄。这是因为生长素刺激子房生长而胚珠没有受精不能发育。目前在生产上行之有效的一种方法，是用三倍体亲本产生无子结实的果实。无子西瓜主要是用这种方法培育的。因为三倍体亲本的花粉母细胞减数分裂不正常，不能产生能育的花粉，这种花粉传



图4.80 秦皮和槭树的果实
1.秦皮； 2.槭树。

粉后，它所携带的生长激素能刺激果实发育，但不能受精产生种子。

③ 果实和种子的散布 果实和种子对于人类生活上的重要意义无需多说，对于植物本身来说，它们是生殖的产物，用以延续后代。每种植物的种子或果实都有一定的便于广为散布的适应构造，使达到扩大后代植株生长的领域和使种族繁荣的目的。

有些植物的种子和果实，有适应风力散布的特征。榆树和槭树的果实有翅（图4.80）；柳树和杨树的种子上有毛，能乘风扬播。

另一类果实和种子适应借助动物为之传播，许多的肉质的果实有鲜艳的颜色和甘美的果肉，引起动物摘食和啄食。食后将种子扬弃，或经动物的消化器官随粪便排出，散布各处。鬼针草 (*Bidens bipinnata*) 的果实上具有钩毛 (图4.81)，当动物偶然和它接触时就钩挂在动物体上，也就随动物的活动而散布。许多水生植物和沼泽植物是借水力散布果实的，例如莲的花托扩大成莲蓬，组织疏松、装载果实，可以随水飘浮。在陆生植物中，椰子的果实能在水中飘浮，借水力而得到散布。还有一些植物，不是依靠外力，而是借果实本身裂开时所产生的弹力散布出种子。凤仙花是著名的例子，它的果实裂开时，果皮向内卷缩将种子弹出 (图4.82)。

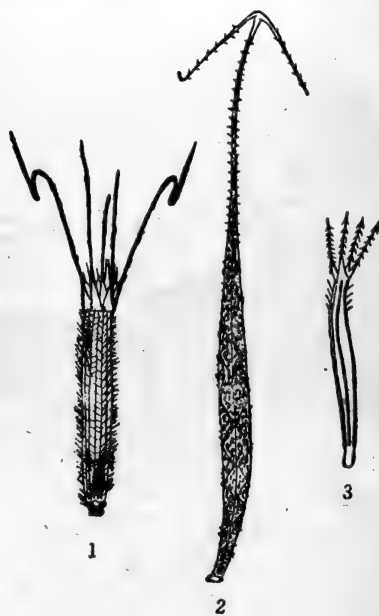


图4.81 几种具有钩毛的果实

1. 地胆草；
2. 大波斯菊；
3. 鬼针草。

凤仙花是著名的例子，它的果实裂开时，果皮向内卷缩将种子弹出 (图4.82)。

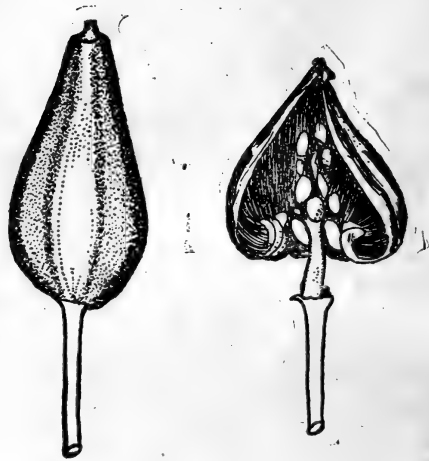


图4.82 凤仙花的果实及开裂的情形

总 结

被子植物的个体发生是从合子开始。在种子形成过程中，合子发育成胚，在胚的本身或胚乳中贮存着丰富的营养物质，整个种子有种皮保护。种子形成以后可以有一个暂时的“休眠期”，便于种子的散布和渡过不良的生长条件。当种子获得合适的水分、温度和空气时，就开始萌发，胚生长形成幼苗，开始营自养生活。

幼苗进一步生长和发育，逐渐建成具有繁茂的茎叶系统和根系的植物体。构造植物体的茎、叶和根这三种营养器官，在形态结构上各有不同的特点，执行植物生活中特定的生理功能。根使植物体固定在土壤中，从外界吸收矿物质和水分，通过茎转运至植物体的各部分。茎的主轴及其侧枝支持着叶，使它们有规律地分布在空间，充分地接受阳光和空气，同时，茎也是植物体物质

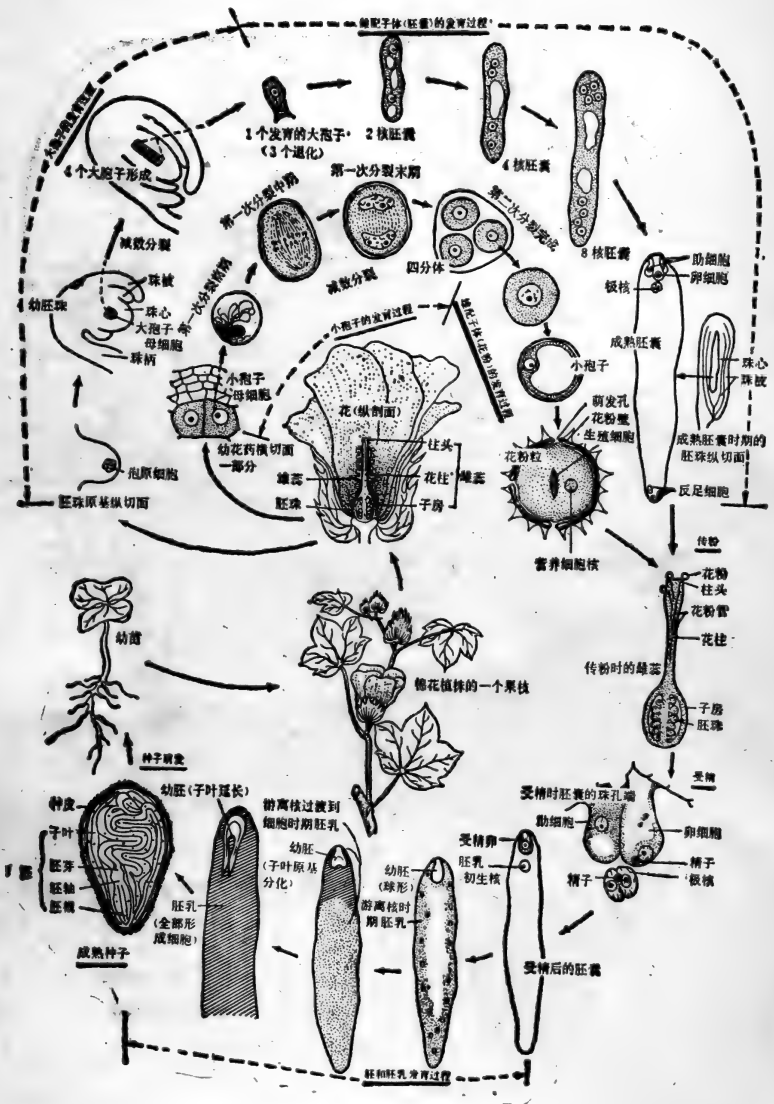


图4.83 棉花的生活史

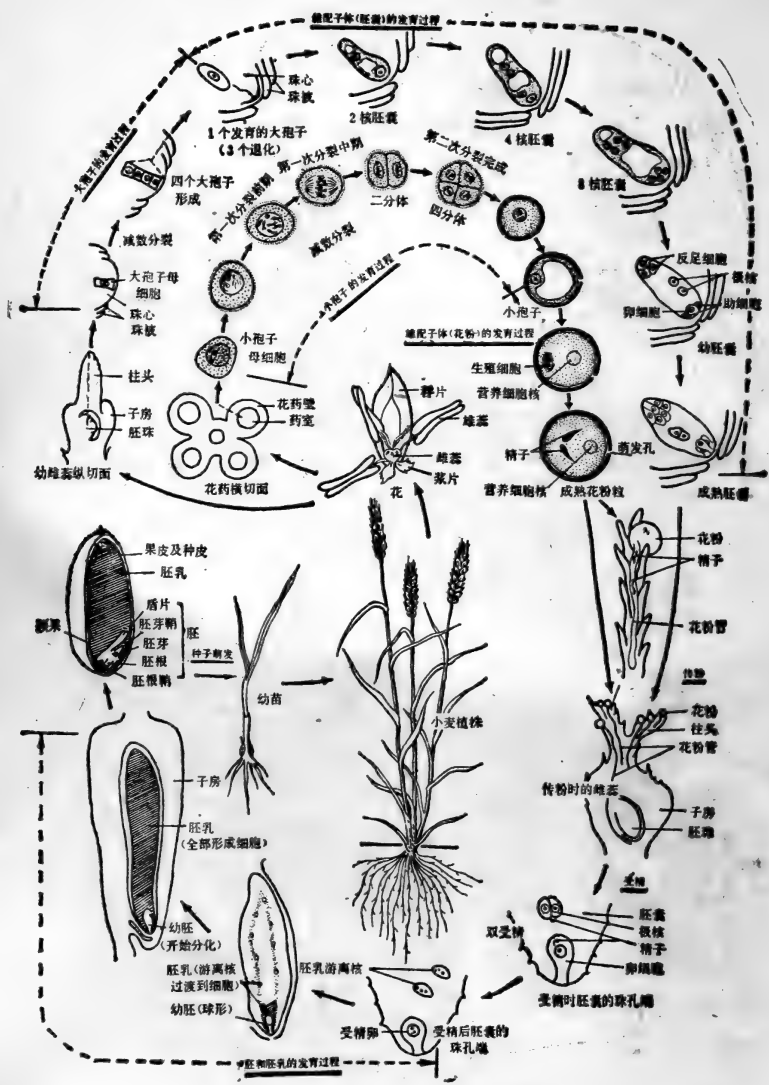


图4.84 小麦的生活史

运输的主要通道。叶承担光合作用和蒸腾作用的重要生理功能。光合作用的直接和间接产物提供植物生活必须的有机物质。茎、叶和根在功能上互相密切联系，构成一个完整的自养体系。

植物生长发育到一定时期，在植物体的一定部位上形成生殖器官——花，在雄蕊的花药里发育花粉粒，在雌蕊子房的胚珠内发育胚囊，在花粉和胚囊中产生雄性和雌性配子。当花粉和胚囊达到成熟时期，开花传粉，继而发生双受精作用，导致产生胚和胚乳。最后，花的雌蕊的子房部分发育为果实，其中的胚珠发育为种子。在种子中孕育着胚即为新一代的幼小孢子体。当种子萌发，胚发育为幼苗，又开始新一代的独立生活。因此，一般把从种子到种子这一生活历程，叫做种子植物的生活史或生活周期。下面以棉花和小麦为代表，绘成简图说明一般的被子植物的生活史，作为本讲的结束（图4.83，图4.84）。

复 习 思 考 题

一、植物的营养器官

1. 成熟种子的一般结构及其萌发成为独立生活的植物体的过程中的变化。

2. 根是如何实现延长生长（初生生长）的。

3. 茎顶端分生组织活动的结果。

4. 什么叫居间生长，举例说明这种生长的特点。

5. 构成营养器官的组织系统，各种组织系统主要承担的功能。

6. 根的横切面上可以分成那几个区域，各区域由什么组织构成，在结构上的特点。

7. 什么叫维管束，双子叶植物与单子叶植物茎中维管束的结构有何不同。

8. 年轮是怎样形成的。

9. 构成叶片的各种组织的特点及其与叶的生理功能的关

系。

10. 列举十种有经济价值的变态器官，并说明是那一种器官的变态。

二、光合作用

1. 怎样理解光合作用与人类的关系？

2. 简单叙述叶绿体的结构。这种结构的特点对植物的光合作用有什么意义？

3. 为什么叶子呈绿色？为什么从植物叶子提取叶绿素一定要用有机溶剂？为什么叶绿素溶液的吸收光谱和活叶子的吸收光谱不完全一致？

4. 你能设计一种实验来证明光合作用确实分为光反应和暗反应两个部分吗？

5. C-3 植物和 C-4 植物有什么差别？

6. 为什么在密植的条件下改善田间通风透光条件能提高农作物产量？

三、植物的吸收、运输和蒸腾作用

1. 植物的主要元素有哪些？如何区分大量元素和微量元素？如果在人工培养时，各种元素没有按照植物所需要的量加入培养液，然后用以培养植物，你估计会出现什么问题？

2. 为什么称氮、磷、钾为肥料三要素？它们的生理作用是什么？植物缺乏这三种元素时，表现出什么病症？

3. 植物根部对矿物质吸收的特点是什么？从根对矿物质吸收的特点，你能解释农作物在土壤板结、淹水、低温下生长不良的原因吗？

4. 试述植物根部吸水的原理。你能说明一棵树水分代谢（从吸收直到蒸发出叶面）的整个过程吗？

5. 植物蒸腾作用有什么生理意义？受哪些因素的影响？其中最重要的因素是什么？

6. 多细胞植物为什么一定要有有机物质运输的过程，单细

胞植物需要吗？用什么简单的试验就能证明有机物运输的途径？

四、生长、发育和激素

1. 什么叫植物的向光性、向地性、顶端优势？说明产生这些生理现象的原因。

2. 生长素对植物的作用决定于什么条件？为什么生长素既能作为促进生根的激素、又可作为除草剂？

3. 赤霉素为什么有促进禾谷类种子萌发的作用？这一原理怎样应用于啤酒生产？

4. 什么叫组织培养法？试举出几点理由说明这种方法的重要性。

5. 你能说明植物体内具抑制作用的激素的重要性吗？

6. 利用光周期现象的原理解释：

(1) 为什么菊花(短日照植物)能在一年四季之内使之开花？

(2) 为什么东北产的粳稻某一良种引种湖南，结果颗粒无收？

五、植物的繁殖

1. 植物繁殖有哪几种基本方式，各种方式的特点。

2. 花由哪几个部分组成，在传粉受精以后各部分的转变。

3. 成熟花药和子房的结构。

4. 小孢子的发生及其发育为花粉的过程。

5. 大孢子的发生及其发育为胚囊的过程。

6. 双受精作用及其结果。

7. 自花传粉和异花传粉对后代的影响。植物如何实现异花传粉的。

8. 双子叶植物和单子叶植物胚有什么基本的区别？在发育过程中有什么异同。

9. 胚乳的作用，为什么成熟种子中有的有胚乳，有的没有胚乳。

10. 果实和种子对植物本身和对人类的意义。

第五讲 动物

吴熙载

一、动物界类群概述

我们在日常生活中，每天都可以接触到一些动物。如果走进一个自然博物馆或者一个规模比较大的动物园，那我们看到的动物不但丰富多采，数量也更多了。究竟在现今世界上生存的动物有多少种呢？根据近年来不完整的统计，大约有一百二十万种左右，有的估计还要多一些。公元前三世纪时，著名的希腊学者亚里斯多德记述的动物只有450种，到了十八世纪上半叶，被誉为生物分类学创始人的瑞典科学家林奈描述的动物才不过4,000种。十九世纪上半叶，人们知道的动物是48,000种，十九世纪末叶，这个数字增加到500,000种，此后100年中发现的动物种数不断增加，目前已经超过100万种。由此可知，动物种的数量随着人们对动物界的认识和调查工作的日益深入，将会不断地发现许多新的动物种类，这是没有问题的。

1. 动物界的重要类群——重要的“门”

如上所述，地球上动物界的种类如此繁多，如果没有科学的分类工作跟上去，那么，对整个动物界的认识，就将陷于千头万绪、杂乱无章的境地，无法进行深入本质的调查研究，更谈不上寻找规律、充分利用动物界的资源和防治有害的动物了。因此，按生物分类上习用的等级（亦称阶元），即门、纲、目、科、属、种，把各种动物分门别类，加以系统整理，是了解它们的一项很

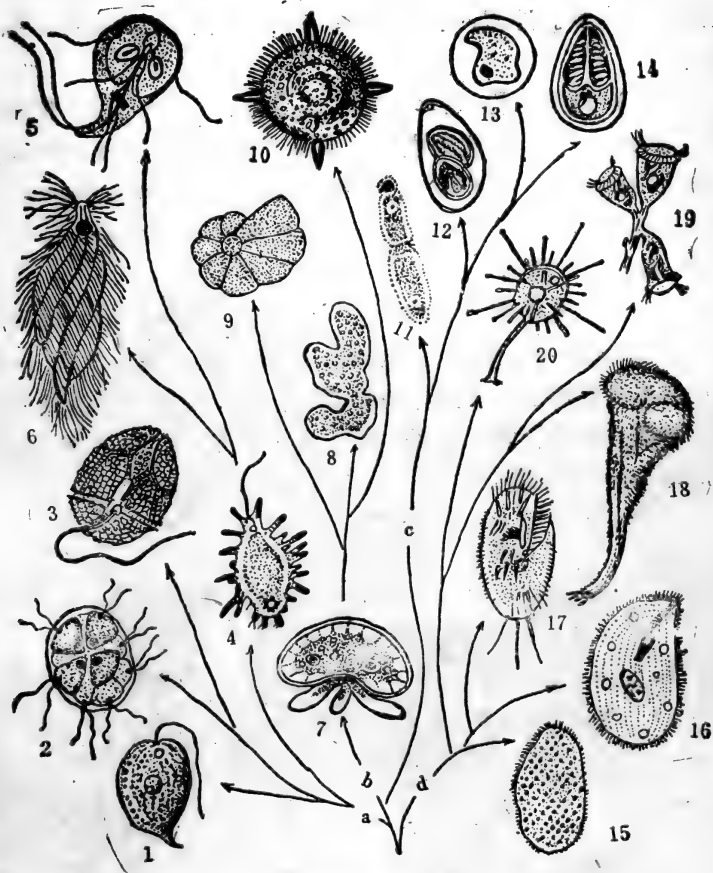


图5.1 原生动动物门代表

a—鞭毛虫纲, b—根足虫纲, c—孢子虫纲, d—行毛虫纲。

- 1. 扁眼虫, 2. 实球虫, 3. 早鞭毛虫, 4. 变形鞭毛虫, 5. 贾第虫, 6. 超鞭毛虫, 7. 草顶虫, 8. 粘菌虫, 9. 有孔虫, 10. 放射虫, 11. 簇虫, 12. 等孢子虫, 13. 疟原虫, 14. 胶孢子虫, 15. 蛋白虫, 16. 唇管虫, 17. 游仆虫, 18. 喇叭虫, 19. 钟虫, 20. 吸管虫。

重要的基本工作。

动物学家把动物界分为许多门。门的数目不很一致, 平均大

约有三十个左右。有的门大，包括的种类多，有的则是小门，包括的种类很少。这里，我们只介绍动物界中的重要类群，即重要的门。

(1) 原生动物 (Protozoa) 约 30,000 种，为最原始的动物，绝大多数由单细胞构成，少数种类是单细胞合成的群体。例如眼虫 (*Euglena viridis*)、大变形虫 (*Amoeba proteus*)、间日疟原虫 (*Plasmodium vivax*)、草履虫 (*Paramecium caudatum*) 等 (图5.1)。

(2) 多孔动物 (Porifera)，又称海绵动物 (Spongia) 约 4,500种。为很原始的多细胞动物，有细胞的分化，但未形成组织。体外可见许多小孔，体内有骨针或海绵质纤维 (海绵丝)。幼体能游动，成体行固著生活。绝大多数是海产。例如沐浴海绵 (*Euspongia*) (图5.2)。

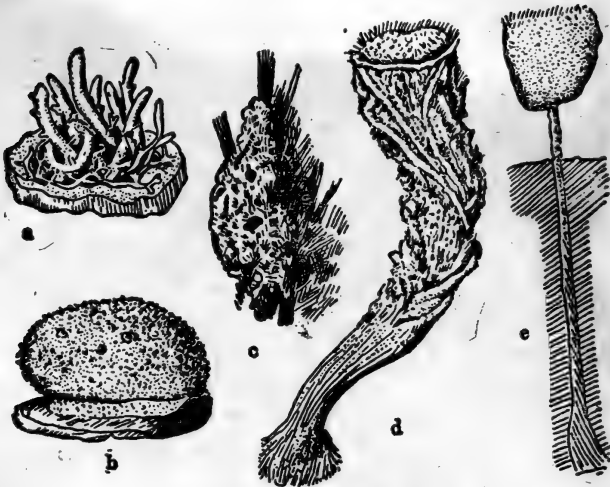


图5.2 多孔动物门代表

a—白枝海绵在木块上，b—沐浴海绵在木片上，c—淡水海绵在柱上，d—借老同穴，e—拂子介的矽质须插入土中。

从多孔动物起，以后的动物类群都属于多细胞动物。

(3) 腔肠动物门 (Coelenterata) 约 9,000 种。多数是海产，只有少数见于淡水。为低级的多细胞动物。身体由两层细胞组成，外层称外胚层，内层称内胚层。两层之间有非细胞结构的中胶层。内胚层围成的腔，称为腔肠，只有一个开口与外界相通。例如水螅 (*Hydra oligastis*)、海蜇 (*Pilema pulmo*)、红珊瑚 (*Corallium japonicum*)、绿海葵 (*Sagartia leucolena*) 等

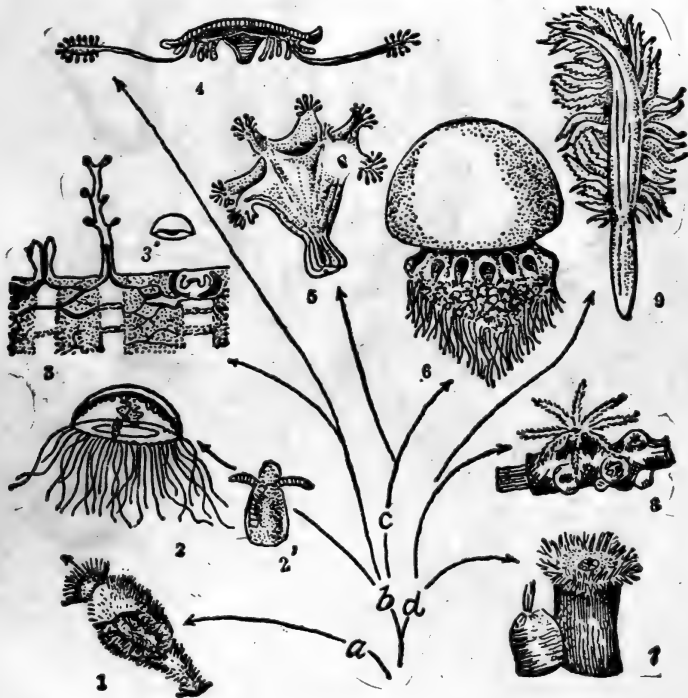


图5.3 腔肠动物门代表

a—示多孔动物门，b—水螅虫纲，c—钵水母纲，d—珊瑚虫纲。

1.毛壶，2.钩手水母(2'幼体)，3.多孔石及游离水母(3')，4.银币水母，5.十字水母，6.海蜇，7.海葵，8.红珊瑚，9.海笔。

(图5.3)。

(4) 扁形动物 (Platyhelminthes) 约 15,000 种。体平扁, 有外、中、内三个胚层, 无体腔。身体结构已有器官系统的分化。营自由生活或寄生生活。例如涡虫 (*Planaria gonocephala*)、华枝睾吸虫 (*Clonorchis sinensis*)、猪带绦虫 (*Taenia Solium*) 等 (图5.4)。

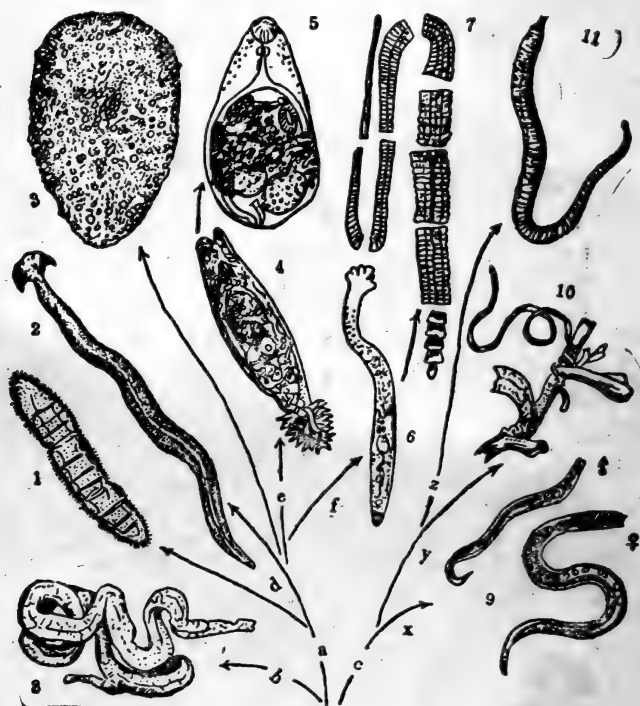
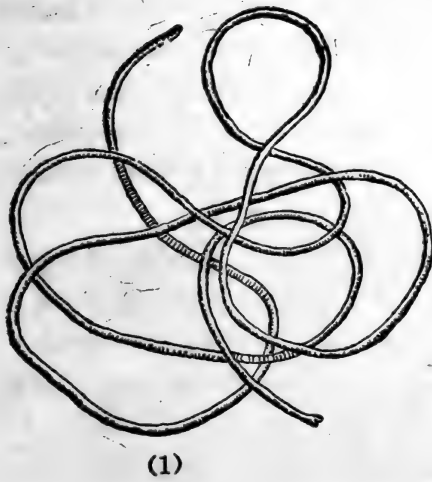


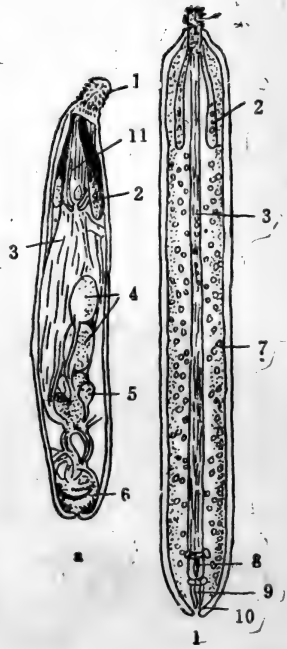
图5.4 扁形动物门代表

a—扁虫, b—纽虫, c—线虫, 三类动物的代表, 线条示可能关联或进化线索, d—涡虫纲, e—吸虫纲, f—绦虫纲, x—线虫纲, y—线形虫纲, z—棘头虫纲。

1. 微口虫, 2. 土盘, 3. 平角虫, 4. 三代虫, 5. 横口吸虫, 6. 伪叶目一种, 7. 鱼绦虫, 8. 纽虫, 9. 醋线虫, 10. 铁线虫, 11. 大棘吻虫。



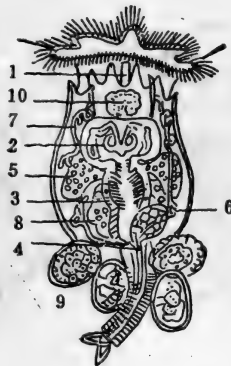
(1)



(2)



(4)



(3)

图5.5 线形动物门代表

(1)铁线虫, (2)猪棘吻虫: a—雄性, b—雌性, 1.吻, 2.吻腺, 3.悬韧带, 4.精巢, 5.粘腺, 6.交配盘, 7.卵巢, 8.子宫钟, 9.子宫, 10.阴道, 11.吻之缩肌。(3)壶轮虫——雌虫, 1.触手, 2.咀嚼囊, 3.胃, 4.肛门, 5.唾液腺, 6.膀胱, 7.厚肾, 8.卵巢, 9.卵, 10.神经节。(4)融虫。

(5) 线形动物 (Nemathelminthes) 约 12,000 种。亦称假体腔动物 (Pseudocoelomata) 或原腔动物 (Protocoelomata)。

身体一般呈线状或圆筒状, 不分节, 具假体腔, 体表有角质膜。营自由生活或寄生生活。例如人蛔虫 (*Ascaris lumbricoides*)、蛲虫 (*Enterobius vermicularis*)、十二指肠钩虫 (*Ankylostoma duodenale*)、小麦线虫 (*Anguina tritici*) 等 (图5.5)。

(6) 环节动物 (Annelida) 约 7000 种。体呈圆形或背腹扁平。有明显的体节, 具真体腔。器官系统比较完善。大部分自由生活于海水, 淡水及土壤中, 少数寄生。例如沙蚕 (*Neries sp.*) 环毛蚓 (*Pheretima sp.*)、水丝蚓 (*Limnodrilus sp.*)、蚂蟥 (*Whitmania sp.*) 等 (图5.6)。

(7) 软体动物 (Mollusca) 约 100,000 种。身体柔软, 不分

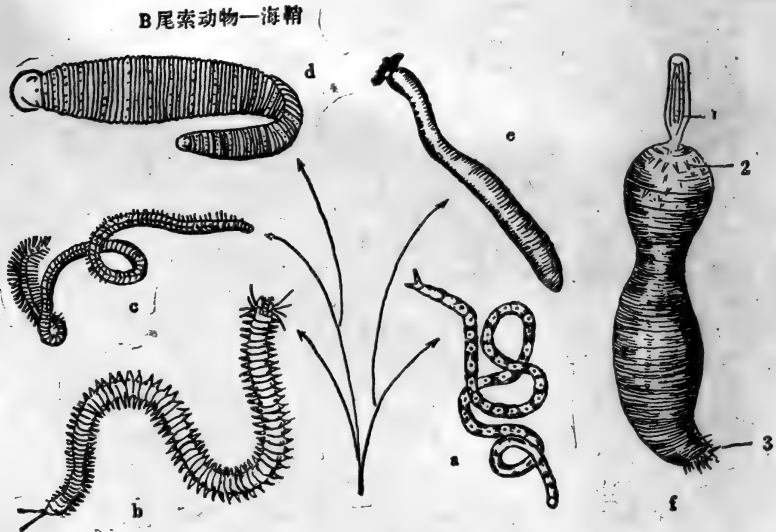


图5.6 环节动物门代表

a—原环虫, b—多毛目, c—寡毛目, d—蛲虫, e—蚂蟥, f—蚂蟥
1. 吻, 2. 前刚毛, 3. 后刚毛。

节。多数具外套膜，能分泌钙质的介壳。体腔退化。足在腹面，有发达的肌肉。例如蜗牛 (*Fruticicola* sp.)、钉螺 (*Oncomelania* sp.)、河蚌 (*Anodonta* sp.)、乌贼 (*Sepia* sp.)、柔鱼 (鱿鱼 *Ommastrephes* sp.) 等 (图5.7)。

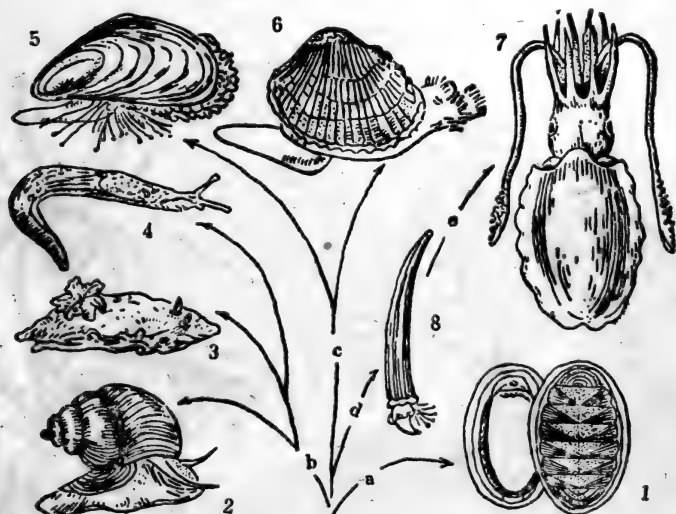


图5.7 软体动物门代表

a—双神经纲，b—腹足纲，c—瓣鳃纲，d—掘足纲，e—头足纲。

1.石鳖背及腹面观；2.田螺；3.海牛；4.蛭蚰；5.贻贝；6.乌蛤；7.乌贼；8.角贝。

(8) 节肢动物 (Arthropoda) 约 930,000 种，为动物界中种类最多的一个门，其中又以昆虫的种类为最多，估计在 850,000 种以上。

身体和附肢都分节，身体一般可分为头、胸、腹三部。体表有几丁质的外骨骼所包被。肌肉为分离的肌束，为横纹肌，体腔不发达，循环系统属开管型。分布广泛，遍及海、陆、空。例如对虾 (*Penaeus orientalis*)、剑水蚤 (*Cyclops* sp.)、中国鲎

(*Tachypleus tridentatus*)、圆网蛛 (*Aranea sp.*)、红蜘蛛 (*Tetranychus telarius*)、蜈蚣 (*Scolopendra sp.*)、飞蝗 (*Locusta migratoria*)、凤蝶 (*Papilio xuthus*)、家蚕 (*Bombyx mori*)、金龟子 (*Holotrichia sp.*)、松毛虫赤眼蜂 (*Trichogramma dendrolimi*)、家蝇 (*Musca domestica*) 等 (图5.8)。

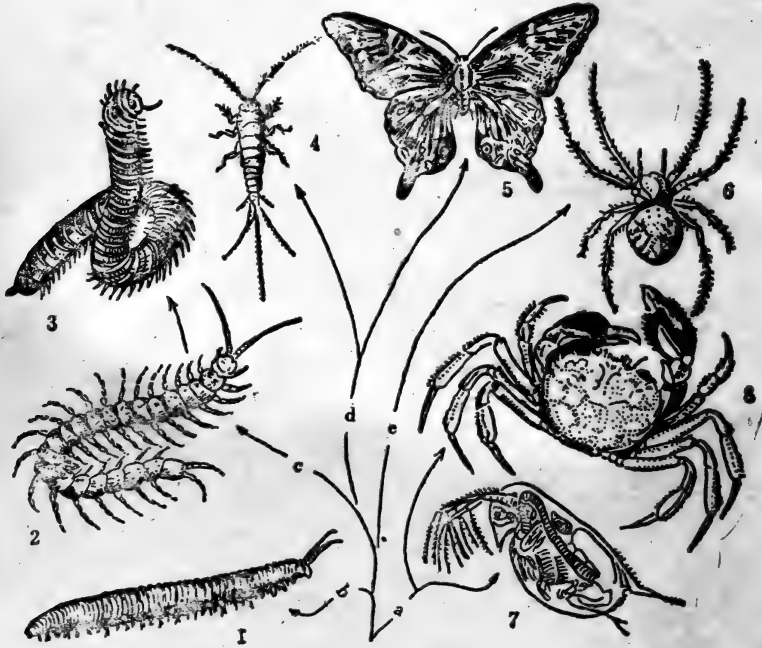


图5.8 节肢动物门代表

- a—甲壳纲，b—有爪纲，c—多足纲，d—昆虫纲，e—蜘蛛纲。
 1. 栉蚕，2. 蜈蚣，3. 马陆，4. 衣鱼，5. 凤蝶，6. 大腹蛛，7. 水蚤，
 8. 毛蟹。

(9) 棘皮动物 (Echinodermata) 约 5,700 种。体呈星形、球形或圆筒形，体外具有壳状的石灰质中胚层性骨骼。体腔发达，有特殊的水管系。多营不大活动的底栖生活或固着生活，全属海产动物。例如海盘车 (*Asterias sp.*)、阳遂足 (*Amphiura*

sp.)、马粪海胆(*Hemicentrotus pulcherrimus*)、刺参(*Stichopus japonicus*)、海百合(*Metacrinus* sp.)等(图5.9)。

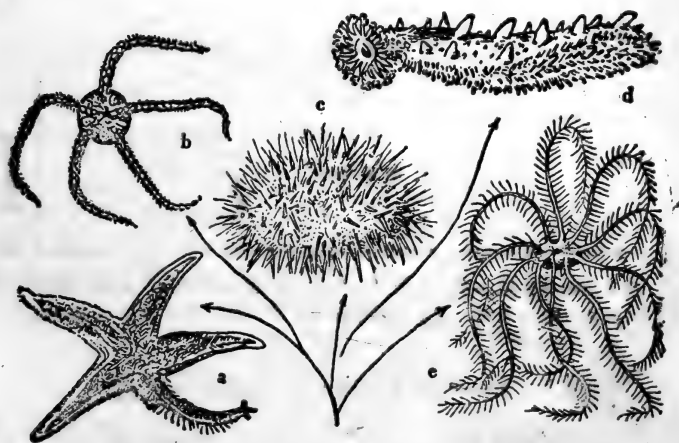


图5.9 棘皮动物门代表

a—海星, b—阳隧足, c—海胆, d—海参, e—海羊齿。

(10) 脊索动物 (Chordata) 约 40,000 种。为动物界中最高等的一个门。其中最高等的是有背脊骨的动物, 通称脊椎动物。脊椎动物和人类的关系极为密切, 而人类自身也就是一种脊椎动物, 因此脊索动物门有较详细地加以介绍的必要, 特另节叙述。

在以上列举的几个主要门类中, 除原生动物的单细胞动物外, 其他各门均为多细胞动物。对“原生动物”来说, 多细胞动物一般又统称“后生动物”。从胚胎发育中胚层的多少来看, 后生动物又可以分为“双胚层动物”及“三胚层动物”。从动物体有无脊椎来分, 习惯上又可将动物界分成“无脊椎动物”和“脊椎动物”两大类群。为了熟悉这些分类名称彼此间的关系, 请参阅表5.1。

表5.1 动物界主要门类总表

| | | | | |
|--------------|-------|--------------|-------|-------|
| 单细胞动物 (原生动物) | | 原生动物门 | | 无脊椎动物 |
| 多细胞动物 (后生动物) | 双胚层动物 | 多孔动物门* | 腔肠动物门 | |
| | 三胚层动物 | 扁形动物门 | 线形动物门 | 脊椎动物 |
| | 环节动物门 | 软体动物门 | | |
| | 节肢动物门 | 棘皮动物门 | | |
| | 脊索动物门 | 原索动物 脊椎动物 | | |

- 多孔动物的体壁，由内外两层细胞构成，但这两层细胞并不与腔肠动物的外胚层和内胚层同源，所以实际上多孔动物还不是真正的双胚层动物。

2. 脊索动物——脊椎动物——脊椎动物的纲

脊索动物，是动物界中进化最高级的一群动物，种类繁多，分布广泛，构造复杂，生活方式多种多样，与人类的经济关系也十分密切。因此，研究这一类群的动物，在理论上和实践上都有着很重要的意义。

脊索动物在身体结构上虽然有简单和复杂、高等和低等的区别，但在它们的终生或生命的早期却具有明显的共同特点，即共同具有“脊索”、“背神经管”和“咽头鳃裂”这三个只有脊索动物才具有的三大特征，以此和无脊椎动物（没有背脊骨的动物）区别开来(图5.10)。

脊索 这是脊索动物消化管背面的一条不分节的棒状构造，是一种柔软而具有弹性的结缔组织。脊索的细胞内充满胶质，脊索外层被有脊索鞘，全部结构坚韧，能弯曲，纵贯头尾，其作用是支持身体。

从发育的过程来看，一切脊索动物都有脊索，但是只有在低

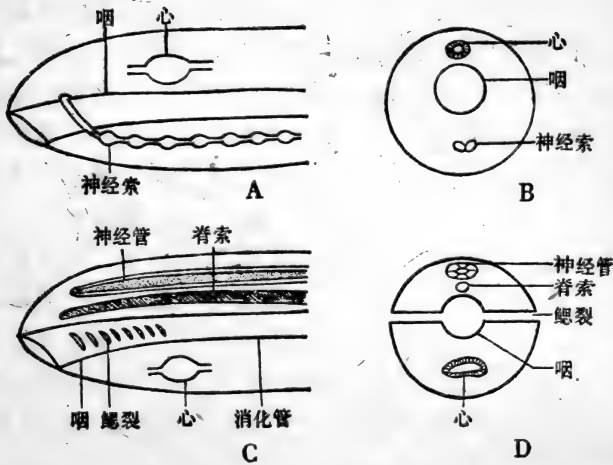


图5.10 脊索动物与无脊椎动物构造模式比较图

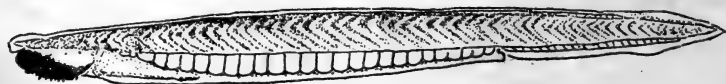
A. 无脊椎动物体的纵断面, B. 无脊椎动物体的横断面, C. 脊索动物体的纵断面, D. 脊索动物体的横断面。

等脊索动物(例如文昌鱼)中,脊索才终生存在。在高等脊索动物,脊索仅出现于胚胎时期,随着个体发育的进展,脊索逐渐退化消失而为脊柱所代替。一根脊柱由若干脊椎连接组成,所以,具有脊柱的动物,特称为“脊椎动物”。

背神经管 脊索动物的中枢神经系统,最初是以明显的管状构造出现于脊索的背面,所以称为“背神经管”。这与无脊椎动物的神经索有很大的区别。无脊椎动物的神经索是实心的,而且位置是在消化管的腹面。高等种类的背神经管更分化为脑和脊髓两大部分。

咽头鳃裂 这是脊索动物咽壁两侧的裂口,使咽腔和外界沟通。低等的水生脊索动物,鳃裂终生存在。鳃裂的壁上有鳃,是它们的呼吸器官。陆生的脊索动物或高等的水生脊索动物(例如鲸),则仅在胚胎时期出现鳃裂,到成体时,鳃已完全消失,改用肺来作为呼吸器官。

根据脊索的发达情况，现代的动物分类学常将脊索动物分为三个亚门，即尾索动物亚门，头索动物亚门和脊椎动物亚门。前两个亚门又合称为“原索动物”(Protochordata)，是脊椎动物中最低等的种类，结构非常简单，只有脊索，没有脊柱。其中的尾索动物，脊索只存在于尾部，或者只存在于幼体的尾部，至成体时则完全消失，例如柄海鞘 (*Styela* sp)。在头索动物中，脊索动物的三大特征，表现得十分典型，而且终生存在。由于其脊索直达身体前端头部的的位置，因而有头索动物之称。它们的身体虽有头端和尾端之分，但是并没有结构分明的头部，所以又称为“无头类”(Acrania)。例如文昌鱼 (*Branchiostoma belcheri*)。恩格斯曾经很形象地把这种动物叫做“没有脊椎骨的脊椎动物”(图5.11)。



A 头索动物—文昌鱼



B. 尾索动物—海鞘

图5.11 原索动物代表

脊椎动物亚门 (Vertebrata) 是动物界中的高级类群, 种类繁多 (约占整个脊索动物的96%), 一般都具有如下的显著特征:

① 身体的背侧具有由脊椎连接而成的脊柱。脊柱的形成, 是脊椎动物独有的特征, 但低等脊椎动物尚终生保留脊索的大部。

② 身体大都可分为头、颈、躯干及尾四部。有的种类没有颈或颈不明显, 有的种类无尾。脊椎动物因有结构分明的头部, 所以又称为“有头类”(Craniata) 以别于文昌鱼。

③ 成对的附肢至多不超过二对。

④ 心脏位于消化管的腹侧。

⑤ 绝大多数种类都以下颌闭口。

脊椎动物亚门中包括六个纲: 即圆口纲, 鱼纲, 两栖纲, 爬行纲, 鸟纲和哺乳纲。各纲的基本特点, 简要列举如下:

(1) 圆口纲 (Cyclostomata) 没有上下颌 (口为圆口, 本纲因此得名); 脊索还很发达, 没有真正的脊椎; 无偶鳍, 只有一个鼻孔。这是脊椎动物中最低级的一个类群, 由于没有上下颌, 所以又称“无颌类”(Agnatha)。营半寄生生活或寄生生活, 前者如东北七鳃鳗 (*Lampetra mori*), 后者如粘盲鳗 (*Eptatretus burgeri*) (图5.12)。



图5.12 圆口纲代表——七鳃鳗

(2) 鱼纲 (Pisces) 这是一群终生以鳃呼吸以鳍运动的水生冷血脊椎动物, 多数种类身体被鳞, 心脏只有一个心房和心室。

鱼类在脊椎动物中种数最多, 约 18,000 种, 可分为两大类群:

① 软骨鱼类 (Chondrichthyes) 骨骼为软骨，体被楯鳞或无鳞；鳃裂5—7对，分别开口于体外，或只4对，但有膜状鳃盖，仅留一对鳃孔与外界相通；雄性有鳍脚，肠内有螺旋瓣。无鳔，体内受精，卵生或卵胎生。例如白斑星鲨 (*Mustelus manazo*)、扁头哈那鲨 (*Notorhynchus platycephalus*)、双髻鲨 (*Sphyrna zygaena*)、孔鳐 (*Raja porosa*)、赤魮 (*Dasyatis akajei*)、黑线银鲛 (*Chimaera phantasma*) 等。

② 硬骨鱼类 (Osteichthyes) 现在生活的鱼类，绝大多数属于这一群。骨骼多由硬骨组成，体被硬鳞或骨鳞，或裸露无鳞；鳃裂一般4对，外被骨质鳃盖；一般有鳔；大多数体外受精，卵生，少数卵胎生。

现代的硬骨鱼类又可以分为肺鱼 (Dipnoi)、总鳍鱼 (Crossopterygii) 和辐鳍鱼 (Actinopterygii) 三个亚纲，以辐鳍鱼占绝对的优势。例如中华鲟 (*Acipenser chinensis*)、白鲟 (*Psephurus gladius*)、大麻哈鱼 (*Oncorhynchus keta*)、鲟鱼 (*Macrura reevesii*)、鲤鱼 (*Cyprinus carpio*)、鲫鱼 (*Carassius auratus*)、团头鲂 (即武昌鱼 *Megalobrama amblycephala*)、青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲢鱼 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、用鱼 (*Aristichthys nobilis*)、鳗鲡 (*Anguilla japonica*)、乌鳢 (*Ophiocephalus argus*)、黄鳝 (*Monopterus albus*)、大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*)、小黄鱼 (*Pseudosciaena polyactis*)、带鱼 (*Trichiurus haumela*)、鲐鱼 (*Pneumatophorus japonicus*)、银鲳 (*Pampus argenteus*)、鳊鱼 (*Siniperca chuatsi*)、牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*)、虫纹圆鲀 (*Spheroides vermicularis*)、翻车鱼 (*Mola mola*) 等 (图 5.13)。

(3) 两栖纲 (Amphibia) 幼体生活在水中，通常称为蝌蚪，用鳃呼吸，用尾游动；经过发育“变态”而为成体，能登陆生活，改用肺呼吸，用四肢运动；现代种类皮肤裸露，没有鳞片、

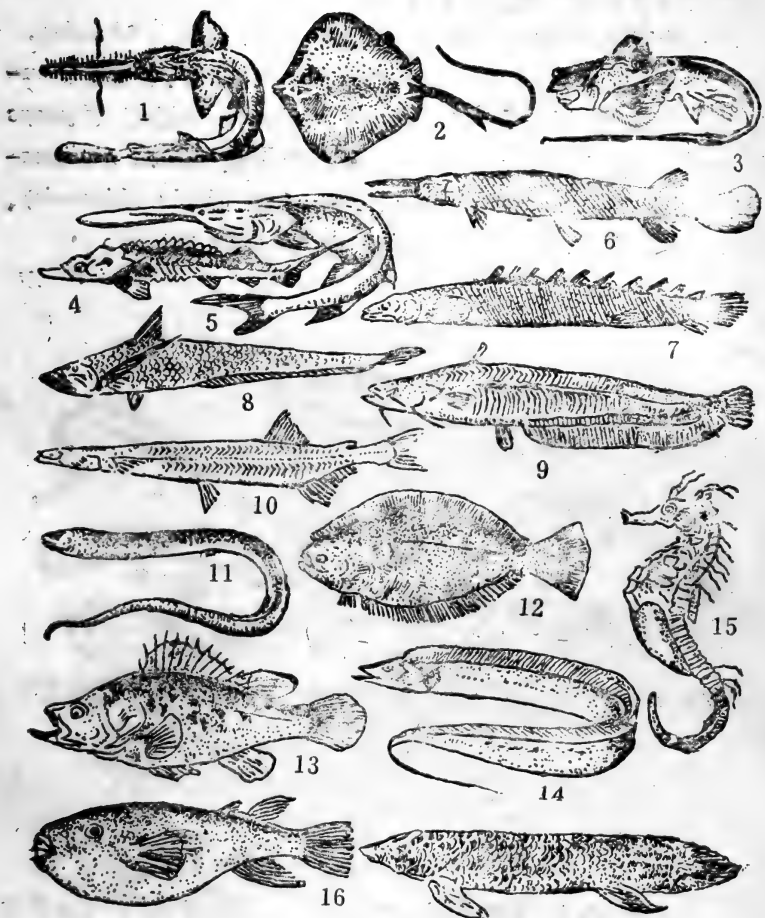


图5.13 鱼纲代表

1. 锯鲨, 2. 黄貂鱼, 3. 银鲛, 4. 鲟鱼, 5. 象鱼, 6. 鳞骨鱼, 7. 多鳍鱼, 8. 刀鱼, 9. 鳗, 10. 银鱼, 11. 黄鳝, 12. 比目鱼, 13. 鳚, 14. 带鱼, 15. 海马, 16. 河豚, 17. 澳洲肺鱼。

骨板等物遮蔽(有极少数例外), 皮肤富有粘液, 是重要的辅助呼吸器官; 四肢为五趾型, 指端无爪; 心脏具两个心房, 一个心室,

含氧血与缺氧血还不能完全分开。

现存的两栖类约有2,500种,可分为:①、无足目(Apoda),例如产于南美的蚓螈(*Caecilia lumbricoidea*);②、有尾目(Caudata),例如大鲵(*Megalobatrachus davidianus*)及蝾螈(*Cynops orientalis*);③、无尾目(Anura),例如黑斑蛙(*Rana nigromaculata*)、牛蛙(*Rana catesbiana*)、中国雨蛙(*Hyla chinensis*)、中华大蟾蜍(*Bufo bufo gargarizans*)等(图5.14)。

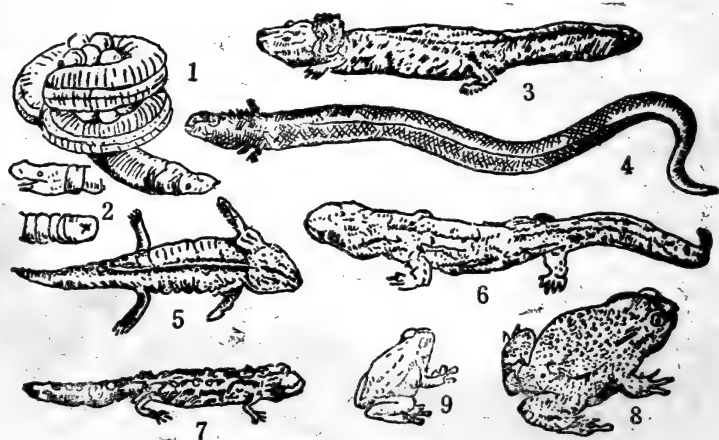


图5.14 两栖纲代表

1. 鱼螈; 2. 蚓螈的头部及尾部; 3. 泥螈; 4. 鲵螈; 5. 虎纹螈; 6. 大鲵; 7. 蝾螈; 8. 蟾蜍; 9. 雨蛙。

(4) 爬行纲 (Reptilia) 身体被有角质鳞或甲(由表皮转化而成),可防止体内水分蒸散,又能保护身体在陆上运动而不受损伤;终生用肺呼吸,鳃已消失;心脏不仅有两个心房,心室也开始产生隔膜(但大多数种类中隔膜很不完全),使含氧血与缺氧血的混合程度比两栖类大为降低;四肢一般为五趾型,趾端有由表皮形成的角质爪,但有的种类则缺乏四肢;体内受精,卵外具有防止干燥的硬壳膜;胚胎发育过程中,有胚膜(羊膜、绒

毛膜、尿膜) 形成, 这是一切陆生脊椎动物的特点, 在爬行类中开始出现, 以后在鸟类和哺乳类中都一直保存。因此, 通常又把爬行类、鸟类和哺乳类合称为“羊膜动物”(Amniota), 而把圆口类、鱼类和两栖类合称为“无羊膜动物”(Anamnia)。

现代的爬行类约有6,000种, 可分为: i、原蜥亚纲(Prosuria), 仅存楔齿蜥(*Sphenodon punctatum*) 一种, 产于新西兰; ii、有鳞亚纲(Squamata), 例如多疣壁虎(通称守宫 *Gekko japonicus*)、巨蜥(*Varanus salvator*)、石龙子(*Eumeces chinensis*)、避役(*Chamaeleon vulgaris*, 产于非洲、印度、西班牙等地, 以善于随环境而变换体色著称)、火赤链蛇(*Dinodon rufozonatum*)、乌梢蛇(*Zaocys dhumnades*)、蝮蛇(*Agkistrodon halys*)、银环蛇(*Bungarus multicinctus*)、眼镜蛇(*Naja naja atra*) 等; iii、鳄亚纲(Crocodylia), 例如产于我国长江中的扬子鳄(*Alligator sinensis*); iv、龟鳖亚纲(Chelonia), 例如乌龟(*Geoc-*

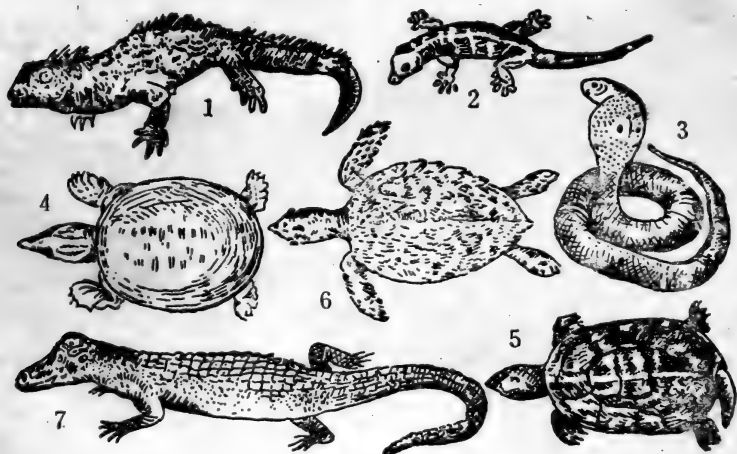


图5.15 爬行纲代表

1. 楔齿蜥; 2. 壁虎; 3. 眼镜蛇; 4. 鳖;
5. 龟; 6. 玳瑁; 7. 扬子江鳄。

lemys reevesii)、闭壳龟 (*Cyclemys trifasciata*)、海龟 (*Chelonia mydas*)、玳瑁 (*Eretmochelys imbricata*)、鳖 (*Amyda sinensis*) 等 (图5.15)。

(5) 鸟纲 (Aves) 身体有羽毛遮盖, 皮肤缺乏腺体 (仅有尾脂腺); 前肢变为翼 (翅膀), 是飞翔的重要器官; 心脏具有完备的左右心房与左右心室, 因而心脏内和血管内的血液不再是混合血, 体动脉弓向右弯曲; 体温恒定, 鸟类体温比较高, 平均在42℃左右; 肺脏为实心海绵体, 连有许多薄壁的气囊, 这些气囊分别伸展到内脏、骨腔和某些肌肉之间, 有贮藏空气增强呼吸效能和适当减轻体重的作用; 骨骼坚而强, 且多有愈合现象; 现代鸟类无齿, 为角质喙所代替; 鸟类还有一些减轻体重以利飞翔的特点: 如直肠粗短, 无膀胱, 卵巢与输卵管仅一侧发达。

现存的鸟类约有8,600种, 可分为: i、平胸总目 (Ratitae), 翼退化, 不会飞, 例如非洲鸵鸟 (*Struthio camelus*) 和新西兰的几维鸟 (*Apteryx owenii*); ii、企鹅总目 (Impennes), 翼成浆状, 善潜水, 在陆上站住不动时, 体态近于直立; 产于南极洲沿岸, 例如王企鹅 (*Aptenodytes patagonica*); iii、突胸总目 (Carinatae), 为我们平常所见到的鸟类, 翼发达, 胸骨具“龙骨突起”, 能飞翔。例如鹈鹕 (*Pelecanus roseus*)、白鹭 (*Egretta alba*)、天鹅 (*Cygnus cygnus*)、苍鹰 (*Accipiter gentilis*)、原鸡 (*Gallus gallus*)、丹顶鹤 (*Grus japonicus*)、山斑鸠 (*Streptopelia orientalis*)、虎皮鹦鹉 (*Melopsittacus undulatus*)、大杜鹃 (*Cuculus canorus*)、长耳鸮 (*Asio otus*)、金丝燕 (*Collocalia* sp.)、犀鸟 (*Buceros bicornis*)、啄木鸟 (*Dendrocopos major*)、家燕 (*Hirundo rustica*)、画眉 (*Garrulax conorus*) 等 (图5.16)。

(6) 哺乳纲 (Mammalia) 全身或至少在局部皮肤上具毛和皮肤腺, 皮下有脂肪组织。这些结构的协同作用能促进对体温的调节; 除极少数种类外, 不论颈的长短如何, 颈椎都是七个;

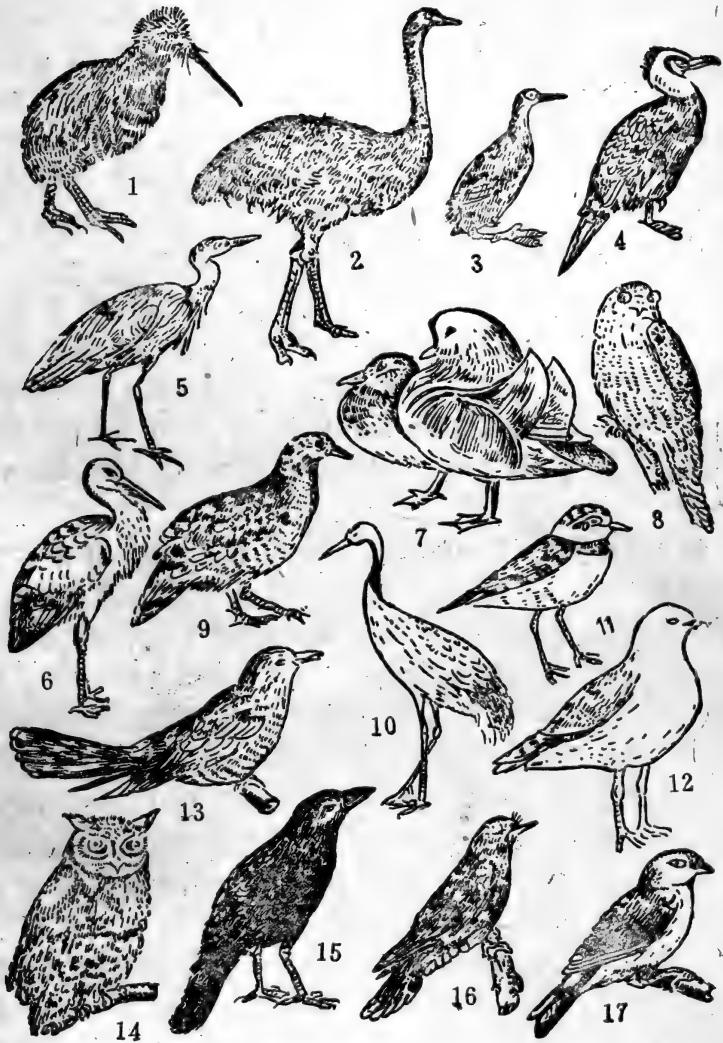


图5.16 鸟纲动物代表

1. 澳洲几维；2. 非洲鸵鸟；3. 企鹅；4. 鸭；
5. 白鹭；6. 鹤；7. 鸳鸯；8. 鹭；9. 竹鸡；
10. 丹顶鹤；11. 沙鸥；12. 海鸥；13. 杜鹃；
14. 角鸮；15. 乌鸦；16. 八哥；17. 麻雀。

牙齿分化为门齿、犬齿和臼齿（又分为前臼齿和臼齿），因而牙齿的作用不仅在于捕食，而且还能撕裂、咀嚼和研磨食物；体腔内有肌肉性的横隔膜（膈肌），将体腔明显地分为胸腔和腹腔二部；心脏四室，体动脉弓向左弯曲，温血，体温恒定；除单孔类外，均为胎生，多数种类并具有胎盘；雌体有发达的乳腺，用乳汁哺育幼儿；成长后的红血球无核，圆形（骆驼红血球为卵圆形）。

现存的哺乳类约有4,500种，分为三个亚纲：

① 原兽亚纲 (Prototheria)，只有一个目，即单孔目 (Monotremata)。为原始、低级而又特殊的兽类，虽有温血，但体温较低，只在26—35℃之间；乳腺简单，不具乳头；有泄殖腔；卵生；成体无齿，嘴似鸭嘴，趾间有蹼。分布于澳洲及其附近的岛屿上，为稀有的珍贵动物。例如鸭嘴兽 (*Ornithorhynchus anatinus*)。

② 后兽亚纲 (Metatheria)，胎生，但无胎盘，幼体在发育不完全的情况下产出。一个体长二米多的大袋鼠，新生的幼儿仅有三厘米长，幼儿生出后，在母体腹部的育儿袋中继续发育，母体的乳头开口于袋腔中供幼儿吸用。本亚纲也只有一个目，即有袋目 (Marsupialia)，仅分布于澳洲和南美，是澳洲最繁盛的哺乳类。例如大袋鼠 (*Macropus giganteus*)。

③ 真兽亚纲 (Eutheria)，一称有胎盘亚纲 (Placentalia)，为我们平常所见到的各种兽类。胎生，具有真正的胎盘；大脑发达，体温恒定，在地球上分布很广泛。我国的真兽类共有13个目，例如家蝠 (*Pipistrellus abramus*，一称伏翼，属翼手目)、穿山甲 (*Manis pentadactyla*，一称鲛鲤，属鳞甲目)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*，属啮齿目)、华南兔 (*Lepus sinensis*，属兔形目)、猕猴 (*Macaca mulatta*，属灵长目，人类亦属于此目)、刺猬 (*Erinaceus europaeus*，属食虫目)、海豹 (*Phoca vitulina*，属鳍足目)、大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*，属食肉目)、亚洲象 (*Elephas maximus*，属长鼻目)、马 (*Equus*



图5.17 哺乳纲代表

1. 鸭嘴兽；2. 负子鼠；3. 鱗鲤；4. 江豚；
5. 长须鲸（与非洲象作比较）；6. 海牛；7. 印度獐；
8. 犀牛；9. 麝；10. 犛牛；11. 河马；12. 黄鼬；
13. 海狗；14. 海象；15. 海豹；16. 豪猪；17. 刺猬；
18. 蝙蝠；19. 短尾猴。

caballus, 属奇蹄目)、黄牛 (*Bos taurus domestica*, 属偶蹄

目)、江豚 (*Neomeris phocaenoides*, 一称江猪, 属鲸目)、儒艮 (*Dugong dugon*, 属海牛目) 等 (图5.17)。

二、动物体制的基本类型与结构梯级

1. 基本类型

动物界和植物界一样, 千姿百态, 丰富多采, 早已为人所熟知, 但动物身体的各部分在排列上仍有一定的规律性可寻, 揭示出一定的动物体制显有一定的图案, 表现为一定的对称形式。

动物体制的不同图案或不同对称方式是动物在长期的历史发展过程中适应不同的居住条件和不同的活动方式的结果。动物有营漂浮生活的, 有营固着生活的, 有营自由运动生活的。由于这些差异, 它们在体制上的图案或对称形式, 就有所不同。除少数体形不对称的动物之外 (例如变形虫), 一般可将动物体制的对称情况分成三种基本类型:

(1) 多轴对称 (或称等轴对称) 见于漂浮生活的动物, 身体一般呈球形, 体表各部分平均与环境接触。只要通过球形身体的中心点, 就可以把这种动物切成两个对称的部分, 所以多轴对称的对称部分是很多的。例如太阳虫 (*Heliozoa*)。

(2) 辐射对称 见于固着生活的动物, 身体可以区分出上下两端, 各接受不同的环境条件, 但身体四周所接受的环境条件则基本一致。腔肠动物体形属于这种对称, 棘皮动物成体的体形也属于这种对称。只要通过连接身体上下两端的中心线, 就可以切出两个基本相似的部分, 即对称部分。通过放射对称中心线的面不只一个, 因此可能得到的对称部分也不只一种。在高等腔肠动物例如海葵中, 由于身体结构的复杂化, 其体制的对称形式, 已不是一般的辐射对称型而变为二辐射对称型, 即它的身体只有两种可能的对称形式。

(3) 两侧对称 (或称左右对称) 从扁形动物开始, 动物

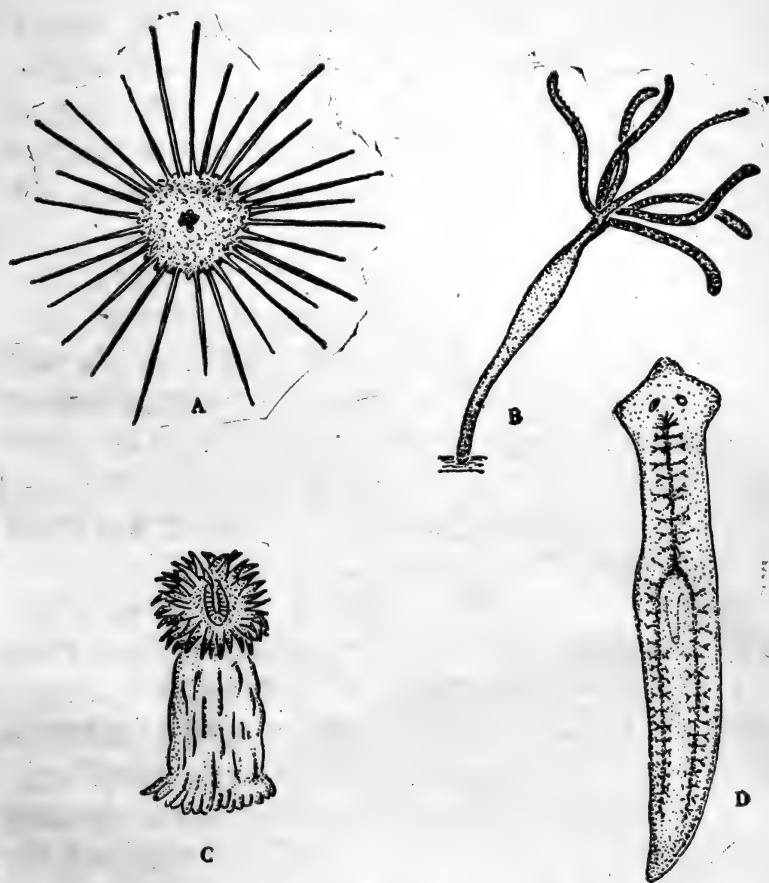


图5.18 动物体制对称的几种类型

- A. 太阳虫（多轴对称）；
- B. 水螅（辐射对称）；
- C. 海葵（二辐射对称）；
- D. 涡虫（两侧对称）。

已由固着生活的方式发展成自由运动的方式。这种生活方式的改变使动物在体形上产生了头、尾、背、腹、左、右之分，这样固然增加了自由运动的效率，但却改变了体制的辐射对称类型。这

里，只有通过由背到腹的中纵切面，才能把身体切成左右两个对称的部分，这就是两侧对称的类型，它的特点是只有一种对称形式。具有这种对称类型的动物，其神经系统在前端最为发达，特殊的感觉器官也逐渐集中于前端，整个身体的运动因而显出向前的定向性，能更迅速、更准确地对外界环境条件产生反应，获得更广泛的适应性（图5.18）。

2. 结构梯级

地球上生活着各种各样的动物，它们的形状、大小和生活方式虽然千差万别，各不相同，但是就多细胞动物而言，其整个身体一般都含有“细胞—组织—器官—系统”这几个范畴，组成了一个个体的结构梯级。

(1) 细胞 关于细胞的知识，已在细胞的专题中详细讲过，这里只为本讲的需要作一点简短的复述。

一个动物的细胞，和其他生物的细胞一样，也是由原生质构成。原生质分化出细胞的各个组成部分，如细胞膜、细胞质和细胞核等。细胞质内有一些更小的结构，叫做细胞器，如线粒体、中心体、内质网及核糖体等。细胞核外包有核膜，核内有核质、核仁、染色质等。这些只是就动物细胞的一般结构亦即共性而言，如果就具体的细胞而言，细胞间还存在着不少的差异。即使在同一个动物身体中，也常因部位不同或种类不同，细胞分化的情况就不一样。例如一个生殖细胞和一个神经细胞就很不相同。其次，植物细胞和细菌之类的细胞在细胞膜的外面，还有一层细胞壁，动物细胞则缺少这层构造。又其次，象动物细胞中的中心体，只在低等植物的细胞中可以见到，在种子植物的细胞中还没有发现过。中心体呈圆形，内含一个或二个小粒。在细胞进行有丝分裂的时候，中心体外面出现许多放射线，所以一般认为中心体的作用和细胞分裂有关。另外，象绿色植物细胞中的叶绿体，动物细胞中一般是沒有的，只在少数原生动物中可以看到（因此有

人把这类原生动植物列入植物界)。动物细胞中还有一种称为高尔基体的构造(现在也在植物细胞中发现),是一些近于平行排列的囊泡系统,其化学成分为类脂和蛋白质,类脂的含量很高。据一般推测,高尔基体的功能,可能与细胞的分泌作用有关。

细胞生长和发展到了一定的阶段,能分裂成为新的细胞,因而能够滋生繁衍。动植物细胞的分裂过程,基本相似,都有无丝分裂、有丝分裂和减数分裂的类型。

(2) 组织 单细胞生物本身只是一个独立生活的细胞,整个细胞就是一个生物体,具有各种生理机能,一切生命活动都是在这个细胞内进行的。在多细胞生物中,细胞分化为不同的细胞群,称为“组织”(tissue)。每一种组织主要是由许多形态构造和机能都相似的细胞组合而成。根据构成组织的细胞在形态上、性质上和机能上的不同,以及非细胞形态的物质——通称细胞间质——在数量上和构造上的差异,一般将动物组织分为四大类,即上皮组织、结缔组织、肌肉组织和神经组织。

上皮组织大部分是膜状结构,其主要功能在于保护和分泌。结缔组织的细胞间质特别发达,主要功能是连接和支持。肌肉组织是由圆柱形和纺锤形的细胞所组成,主要功能是收缩和运动。神经组织是由分支的细胞所组成,主要功能是感应和传导。这四种组织就是动物的基本组织。

上皮组织 (图5.19)

上皮组织通常分布在动物体表面或体内各种管、腔和囊状器官的里层。有机体与外界环境的物质交换、新陈代谢都要通过上皮组织来实现。上皮组织主要由一层或多层上皮细胞紧密排列而成,细胞间质很少。有一层极薄的细胞间质形成基膜,与其内方的结缔组织分开。有的上皮组织下陷入结缔组织中,形成具有分泌机能的腺上皮。

上皮组织具有保护、吸收和分泌的机能。如表皮角质化后变得很坚固,可以保护深层的组织不受机械的或化学的损伤和细菌

侵袭。肠壁上皮吸收营养物质；腺体上皮则分泌多种物质如汗液、乳汁、消化酶以及各类激素等。

根据上皮细胞的层次、排列，可分为单层上皮和复层上皮。根据细胞的形态，又可分为扁平、立方和柱状上皮。血管上皮为单层扁平上皮，小肠内壁上皮为单层柱状上皮，甲状腺上皮为单层立方上皮，皮肤的表皮部分为复层扁平上皮。还有一种复层上皮，其细胞的形态和层次随器官的机能活动而有所改变，如膀胱积尿胀大时，上皮变薄，细胞层次减少，细胞变为扁平状；排尿后，膀胱收缩，上皮变厚，细胞层次增加，细胞变为圆形。这种形态和层次随机能状况不同而发生变化的上皮组织，称为变移上皮。由此可见，组织的形态和机能是有密切关系的。

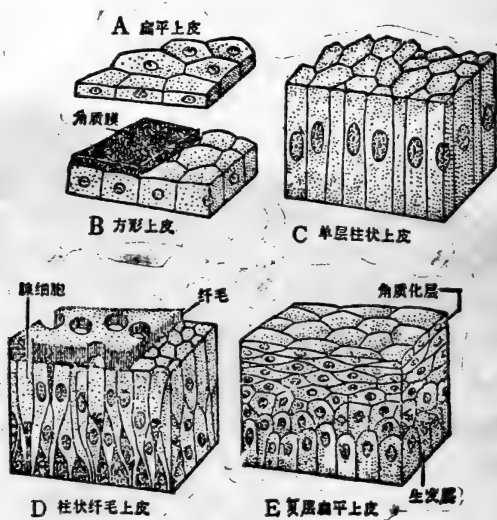


图5.19 几种上皮组织的类型

结缔组织

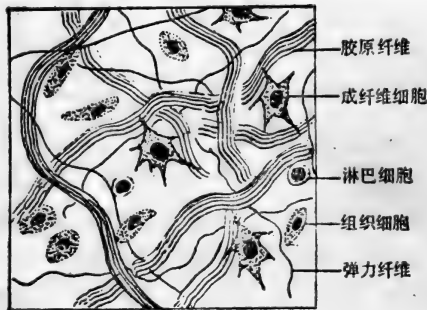
结缔组织是动物体内分布很广而具有多样化的组织，由较

少的细胞和较多的细胞间质所构成，细胞散布于间质中。间质包括纤维和含糖类较多的基质，随着结缔组织种类的不同，基质的理化性质也不一样，可以是液体，也可以是不同粘度的胶体，也可以是固体。纤维分散在组织中，计有三种类型，即胶原纤维、弹性纤维和网状纤维。

结缔组织因生理机能的不同以及根据细胞间质的性质、内含物、排列情况、分量、密度和所含细胞类型等特征，可分为三大类群，即固有结缔组织（包括疏松结缔组织、致密结缔组织、网状结缔组织），支持结缔组织（软骨和硬骨）和液态结缔组织（血液和淋巴）。现分别简述于下：

① 疏松结缔组织

(图5.20) 疏松结缔组织在动物体内分布很广，在细胞、组织、器官间都有存在。因其疏松柔软而富有弹性，呈现许多蜂窝状的空隙，故亦名蜂窝组织。这种组织的基质，主要是粘多糖的胶状物，还有一部分是血管中渗出的组织液。基质有运送养料和代谢产物及阻止病原菌扩散的作用。这种组织的纤维，主要是胶原纤维，还有少量的弹性纤维和网状纤维。胶原纤维白色，不分支，具明暗相间的横纹，主要成分是胶原硬蛋白。弹性纤维黄色，无横纹，彼此连接为不规则的网格，弹性强，主要成分是弹性硬蛋白。网状纤维平常不易看到，要用银盐处理才能显示出来。纤维交织成网，是柔软细胞的支架。有人认为它是胶原纤维的前身。



疏松结缔组织

图5.20 疏松结缔组织

疏松结缔组织的细胞成分，主要有：成纤维细胞、组织细

胞、浆细胞、肥大细胞和脂肪细胞。

成纤维细胞 扁平状，多突起，核大而圆（或卵圆），核染色质成细网状，染色浅，有明显核仁。细胞分裂能力强，与纤维和基质的形成有关并有修补伤口的作用。

组织细胞 亦称巨噬细胞，形状不规则，核较小，染色深，能吞噬侵入组织内的细菌和异物，胞质中常含有大量异物颗粒，因而有保护机体的作用。

浆细胞 圆形或卵圆形，核圆形，偏于细胞一侧。核染色质呈粗块状，位于核膜下，作车轮辐射状排列。浆细胞能产生抗体，与免疫有关。

肥大细胞 圆形或卵圆形，胞质中常充满脂类或脂蛋白类的特殊颗粒，与肝素的产生有关。肝素是一种抗凝血物质。

脂肪细胞 圆形或卵圆形，胞质中含大量脂滴，核被脂滴挤在一侧。脂肪细胞在猪的皮下大量聚集就成为猪的“肥肉”，在猪的腹腔聚集，就成为“板油”，在肠系膜中聚集就成“网油”。此外，在肾脏、肾上腺、心脏的外层也常有脂肪细胞聚集。由脂肪细胞大量堆集所形成的结构，亦称脂肪组织。脂肪组织是动物身体重要的能源贮备所，也有保暖和缓冲压力等作用。

② 致密结缔组织（图5.21） 致密结缔组织，又称为定形结缔组织。它具有机械的作用，所以其主要成分是纤维，细胞和间质的数量极少。它与疏松结缔组织不同之处在于纤维的排列很规则。它构成皮肤的真皮部分，也形成腱和韧带的大部分。

腱 在动物身体中供肌肉固着于骨骼之用，其构成的基础是胶原纤维，弹性纤维仅有少量。纤维束间的细胞，称为腱细胞，它们为无定形的基质所围绕，形成整齐的行列。

韧带 在弹性韧带中，主要成分是弹性纤维，这些纤维如同在腱中一样，整齐平行地排列着。另外，也有一些胶原纤维。弹性韧带正如其名称所示，具有很大的弹性。

③ 网状结缔组织（图5.22） 这是一种比较原始的结缔组

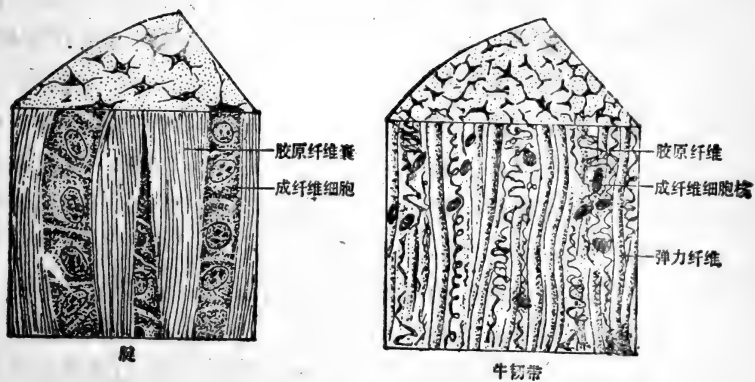


图5.21 腱和韧带

织，由网状细胞与网状纤维所组成，有较大的分化能力。它是构成脾脏、骨髓、淋巴结等造血器官的基本组织。网状细胞，核大，核仁明显，在某些生理和病理情况下，可转化为血细胞，巨

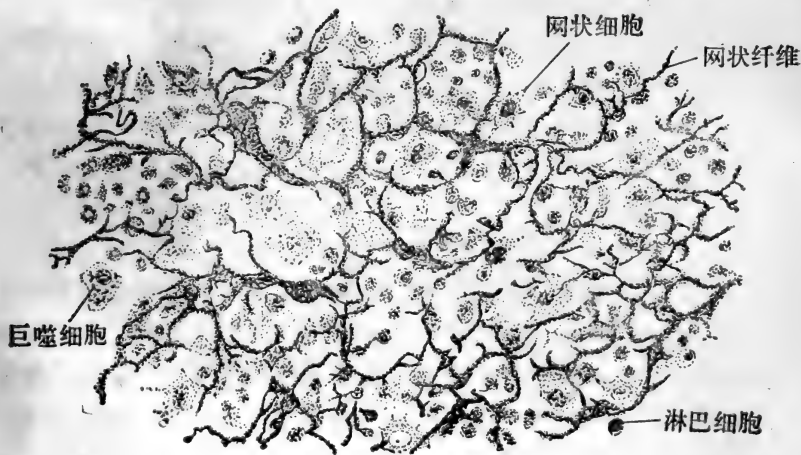


图5.22 网状结缔组织

噬细胞和成纤维细胞，能起补充血液、吞噬异物和修补伤口的作用。网状细胞呈星形，以其细胞突起互相连接成网，有网状纤维作支架，得以保持一定的坚韧性。

④ 软骨组织 (图5.23) 这是低等脊椎动物 (圆口类、软骨鱼类等) 的骨骼组织。在硬骨鱼类以上的脊椎动物，只是胚胎期的整个骨骼才由软骨组成，成体则渐为硬骨所代替，仅在骨端、关节面、椎骨间、气管、耳廓、腹侧肋骨、胸骨、会厌等处仍有软骨存留。软骨组织也是由细胞、纤维和基质组成。基质为凝胶状固体，主要成分为软骨粘蛋白与软骨硬蛋白。纤维也有胶原纤维与弹性纤维。软骨细胞呈圆形或卵圆形，位于基质的骨陷窝内，每窝可容 1—8 个细胞。软骨表面有致密结缔组织构成的软骨膜，软骨膜有保护和营养软骨的功能，并有再生软骨组织的能力。

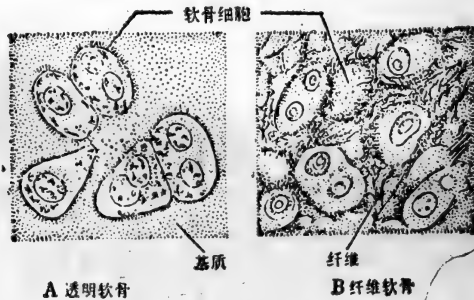


图5.23 软骨组织

⑤ 硬骨组织 (图5.24) 硬骨组织是绝大部分脊椎动物骨骼的主要组成部分，是身体内最重要的一种支持组织，由细胞间质和骨细胞共同构成。间质中的基质部分是坚硬的固体，内含 65% 的无机钙盐 (其中绝大部分是磷酸钙，其次是碳酸钙，还有少量氟化钙等)、氯离子、钠离子等，其余 35% 是以骨蛋白为主的有机成分。间质中的纤维是一种与胶原纤维相似的骨胶纤维。

骨细胞为多突起的细胞，位于基质的骨陷窝内，窝与窝之间有许多骨小管彼此相通，骨细胞的突起便位于骨小管内，因此细胞的突起也彼此相连，由基质、纤维和骨细胞构成骨板和骨小梁。

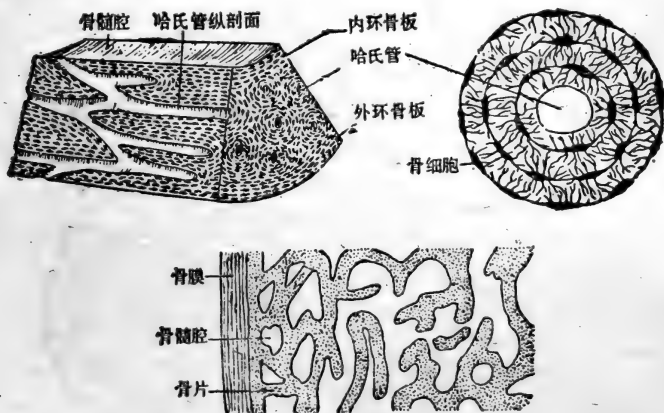


图5.24 硬骨组织：密质骨(上)与松质骨(下)

长骨由骨组织和伸入骨组织的血管、神经、淋巴管构成。长骨表面为坚硬的密质骨，内部为疏松的松质骨。密质骨主要由整齐排列的骨板构成，松质骨主要由不规则的骨小梁构成。长骨两端（称为骺）密质骨薄窄，松质骨发达；骨干部分则密质骨厚，松质骨少。骨髓腔位于中央和松质骨的空隙间。骨外与骨髓腔里层有结缔组织构成的骨膜。骨膜具有造骨的机能。内外骨膜下均有数层平行排列的骨板，即外环骨板与内环骨板。内外环骨板之间是许多同心排列的骨板系统（同心骨板），常称为哈氏系统。每个系统中央有一骨管（哈氏管），是神经、血管的通路。骨板之间还有不规则排列的骨板，叫做骨间板。

⑥ 血液和淋巴 (图5.25)

这是一类呈液体状态、能够流动的组织，和其他结缔组织一样，它也是由细胞（主要是血球）和细胞间质（血浆）所组成。

动物体的各种组织所直接接触的环境，就是血液和组织液（细胞外液）。外界的氧气和营养物质首先进入血液，然后进入组织液，再达到组织和细胞。组织、细胞所产生的代谢产物则从组织液经血液而排出体外。通常称这一类的细胞外液为有机体的内环境，以区别于整个有机体借以生存的外界环境。

血液 就高等动物而言，血液存在于血管中，运行全身，可分为无定形的血浆和有形的血细胞两大部分：

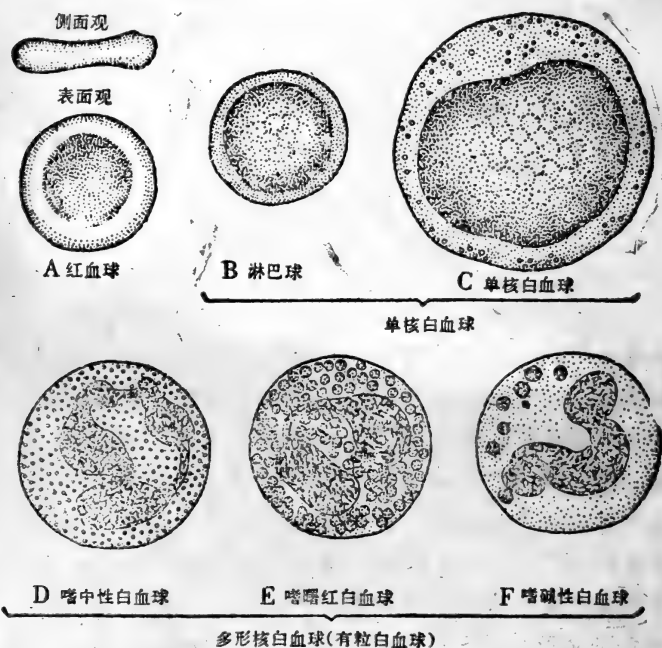


图5.25 人的血细胞

血浆 含大量水份、球蛋白、清蛋白、纤维蛋白原、酶、碳水化合物、营养物、代谢产物、激素、抗体和无机盐等。纤维蛋白原呈溶解状态，在血管破裂时可形成凝血纤维，与血凝有关。除去纤维蛋白原的血浆，称为血清，相当于基质。哺乳动物血清

中盐分浓度约相当于0.9%食盐溶液的浓度，因此0.9%的食盐溶液又叫做生理盐水。各种动物的生理盐水是有一定的差异，例如猪的是0.9%，鸡的是1.025%，淡水鱼的是0.7%。

正常人或动物血清中各种成分含量有一定范围，在病理情况下常发生明显变化。医学和兽医学上可以通过血清中某些成分含量的测定来诊断疾病。

血细胞 即血球。在脊椎动物，血细胞可分为三种：红血球、白血球和血小板。在正常情况下，人和动物一定体积的血液各种细胞的数目有一定的范围，因此，测定血细胞的数目，也可作为诊断某些疾病的参考。

红血球 这是一种柔韧而富于弹性的细胞。哺乳动物的红血球一般无核，呈圆盘形，双面凹陷，周边略显隆起。其他脊椎动物的红血球则有核，呈椭圆形，两道比较凸出。红血球的大小因动物种类不同而有差别，其数量也因动物不同或其它因素的影响而很不一致。概括说来，动物越高等，红血球的数量越多而体积则越小，同时血球越呈高度的分化，转变为无核的扁圆小盘（人的红血球其直径约为0.8微米；其数量在男子为400万—500万个/立方毫米血液，在女子为350万—450万个/立方毫米血液）。

红血球中含有大量由血红素与球蛋白结合而成的血红蛋白，故显红色。血红蛋白能携带并释放氧和二氧化碳。以高等动物为例，从肺吸入的氧，大部分与血红蛋白结合，运送到身体各组织供细胞的需要。带氧的血红蛋白颜色鲜红，无氧的血红蛋白则呈紫红色，所以动脉血鲜红，静脉血紫红。各组织中由代谢作用产生的二氧化碳，大部分能与血红蛋白结合，运到肺内排出体外。每100毫升血中血红蛋白含量在正常男子为12—15克，女子为10.5—13.5克。红血球的数量和血红蛋白含量低于正常范围内，可能是贫血症状。

白血球 这是一种含核的、无色的球形细胞（活动时常有变形），大小差异很大（直径为4—20微米）。每立方毫米血液中，

正常人的白血球有4000—8000个。患白血病（造血组织的恶性肿瘤）的人，其血液中白血球的数目，每立方毫米可达数万甚至数十万。

根据细胞质内颗粒的有无，白血球可分为颗粒白血球与无颗粒白血球两类。前者又分为嗜中性白血球，嗜酸性白血球和嗜碱性白血球，后者又分为淋巴球和单核球。

嗜中性白血球——直径10—15微米，细胞质中颗粒细小均匀，对染料无特殊亲和力，碱性或酸性染料都可使之着色。核呈带状或分为2—5叶。数量最多，占白细胞总数的50—70%。能作变形虫运动，吞噬能力很强，可以吞噬和消化侵入机体内部的细菌、病毒以及衰老死亡的各种细胞。炎症时数目增多，是诊断的依据之一。

嗜酸性白血球——直径10—15微米，细胞质中颗粒粗大，嗜酸性染色。核一般分为二叶。数量少，占白细胞总数的0.5—3%。吞噬能力弱，含组织胺，有分解蛋白质或中和由细胞破坏所产生的毒物的作用。人畜患寄生虫病时，这类细胞的数目增多。

嗜碱性白血球——直径10—12微米，细胞质中颗粒粗大，嗜碱性染色。核分为2—4叶或呈扭曲的S形。数量少，约占白细胞总数的0.1—1%。运动及吞噬能力都不明显，一般认为它的作用与肝素和组织胺的合成及分泌有关。

淋巴球——直径4.5—18微米，细胞圆形，无颗粒。在人血中，占白血球总数的20—30%，核大，呈圆形，细胞质少。在血管内无吞噬能力，炎症时可游出血管吞噬外物；能产生抗体。

单核球——直径10—20微米，无颗粒。在人血中，占白血球总数的2—8%。核呈圆形或肾形。吞噬能力很强，炎症时很活跃。

白血球的总数和各类白血球的百分比，常用来作为临床诊断的参考。

血小板 亦称凝血细胞或凝血球，是血液中一种体积很小的有形成分。就人来说，它的大度大约只有红血球的一半，呈椭圆

形或不规则形。血管破裂时，血小板解体，放出凝血激酶，使血液中的凝血酶原放出凝血酶，从而促使纤维蛋白原变成纤维蛋白，结为纤维网把血球围成血块，于是血液凝固。血小板减少时，常出现出血性紫癜。每立方毫米血液中，正常人的血小板数为10万—30万个，动物为15万—30万个。

淋巴 这是一种由淋巴浆和淋巴球、单核球、脂肪组织等共同组成的液态组织。淋巴浆则是血浆通过微血管渗到组织间去的组织液所形成。由此可知，血液和淋巴的关系是很密切的。淋巴也和血液一样，沿着一种称为淋巴管的管道在全身运行。

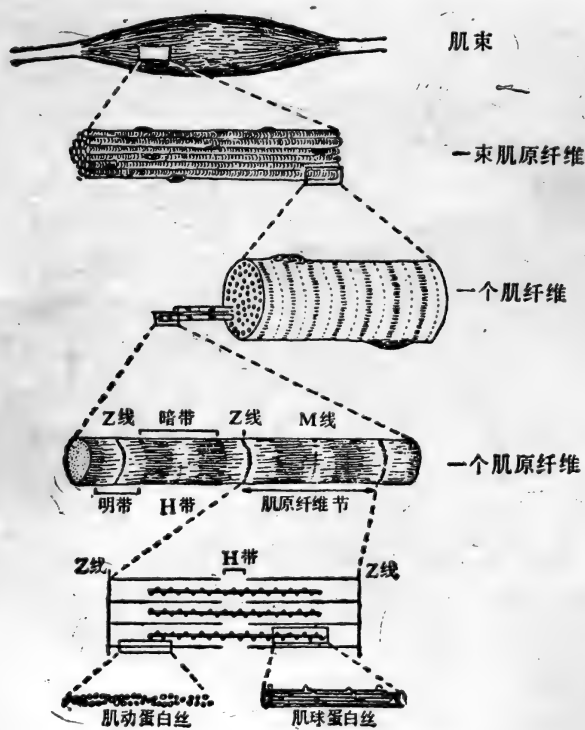


图5.26 横纹肌结构

肌肉组织 (图5.26, 图5.27)

肌肉组织具有明显的收缩特性, 是动物身体的一种司运动的组织。动物身体内外各部分的活动, 要靠肌肉的收缩与舒张来完成。当然, 肌肉的运动也不是孤立的, 必须与其它有关的组织或系统配合调协才能正常工作。

肌肉组织由肌细胞组成, 肌细胞细而长, 呈纤维状, 因有肌纤维之称。肌纤维的收缩性能是肌肉组织收缩特点的基础。根据细胞的形态不同, 肌肉组织可分为平滑肌、横纹肌和心肌三种。

平滑肌

肌细胞呈长梭形, 细胞膜薄, 不明显。核一个, 位于细胞中央。胞质中有很细的收缩丝, 称为肌原纤维。这种肌原纤维没有横纹。

平滑肌分布于气管、消化道、血管壁等内脏器官的壁内。肠胃收缩、血管收缩或扩张等都是平滑肌活动的结果。平滑肌的活动不受意志的支配, 所以又叫做不随意肌。

横纹肌

肌细胞为细长圆柱状, 细胞膜明显, 富于弹性, 核多个, 位于细胞膜下。细胞质中也有肌原纤维, 其上显有明暗交替的横纹, 因而有横纹肌之名。又因横纹肌多附着在骨骼上, 所以又称为骨骼肌。横纹肌的活动, 受意志的支配, 于是还有一个名称, 叫做随意肌。

横纹肌的肌原纤维是这种肌肉的收缩机制所存在的基础结

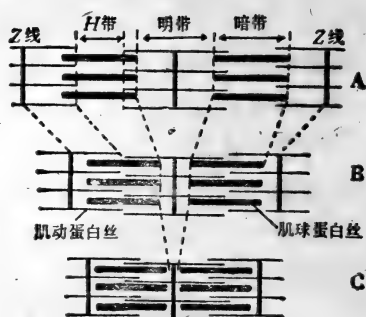


图5.27 横纹肌收缩机理示意图
A. 舒张状态, B—C. 逐步收缩状态; A—C. 肌动蛋白丝在肌球蛋白丝之间滑动形成肌肉收缩。

构，横纹也是由它所形成。

一条肌原纤维上交替出现易着色的暗带（即A带）和不着色的明带（即I带）。一束肌原纤维上的暗带和明带平行整齐地排列在一起，就出现了横纹。肌肉松弛时，暗带中间显出一个H带，肌肉收缩时，H带消失。明带中间还有一条Z线，肌肉收缩与否，它都是存在的。

在电子显微镜下观察，可以看到：一条肌原纤维又由更细的肌丝组成。肌丝是一种大分子结构，包括两种长条形的蛋白质分子，一种叫肌动蛋白，一种叫肌球蛋白，二者相间排列，就分别形成了明带和暗带。由这两种蛋白的相互滑动，肌原纤维即出现收缩。在兔的腰肌内，肌动蛋白丝的直径为 40 \AA ，肌球蛋白丝的直径为 110 \AA 。

一般在肌肉收缩时，暗带的长度不变，主要是明带缩短，并在H带中靠拢，所以这时候H带就消失不见了。

心肌

肌细胞较短，有分支，相互连接成为网状，核1—2个，位于细胞中央。细胞质中有肌原纤维，这种肌原纤维具有不明显的横纹，肌纤维膜薄，也不明显。心肌纤维上还有一种特殊的横纹，称为闰盘（或间板），在电子显微镜下，是一种双层的膜，一般认为它是变相的心肌细胞膜。

心肌是心脏所特有的组织，在正常情况下，它进行节律性的收缩，不受意志的支配，所以也是不随意肌的一种。

神经组织（图5.28）

神经组织由神经细胞（亦称神经元）和神经胶质细胞所构成。神经细胞的功用在于接受刺激和传导兴奋，神经胶质细胞的功用则在于支持、保护和营养神经细胞。

神经组织构成神经系统以协调身体各部分的生理机能活动，使之成为一个统一的整体。

神经细胞（神经元）

神经细胞是神经组织的基本构造和机能单位，它包括细胞体和突起两个部分。在脊椎动物，细胞体位于脑、脊髓的灰质和神经节中。神经细胞有细胞膜，一个大的细胞核，核内有1—2个清晰的核仁，细胞质中有神经原纤维。神经细胞向外伸出两种突

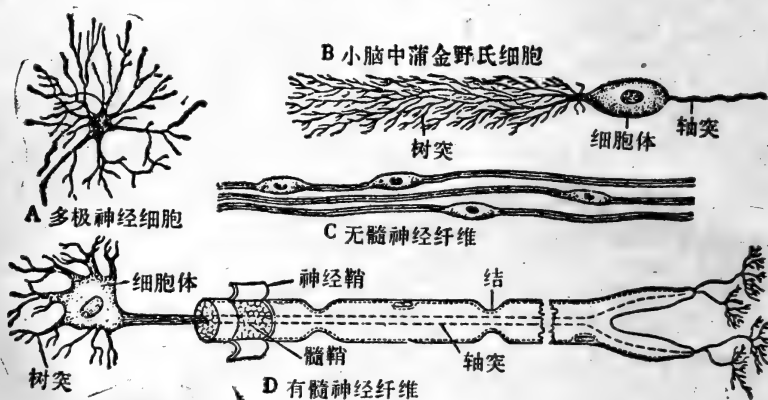


图5.28 神经细胞

起：一种如树状，有主干及若干短的分支，称为树突，能接受冲动并传给细胞体。另一种细而长，分支少，称为轴突，能将冲动传出细胞体。神经细胞大小不一，约在5—120微米之间，突起也有长有短，从几微米至几十厘米，可由头部达到腰部。

神经细胞中还有一种为它所特有的物质，称为尼氏小体，嗜碱性，经固定染色后，呈不规则的多角形小块或颗粒，类似虎皮斑纹，所以又有虎纹小体之称。这种结构，除存在于细胞质中外，还分布到树突内，但不进入轴突。尼氏小体的化学成分为核糖核酸和蛋白质，其机能与神经细胞的新陈代谢，特别是与细胞质中的蛋白质合成有关。神经细胞受到强烈刺激或神经纤维被切断后，尼氏小体就会很快溶解或消失。

神经纤维主要是由神经细胞发出的树突和细长的轴突所构成。一根神经纤维包括轴索、髓鞘和神经膜等部分。许多神经纤

维集合成束，即成为通常所讲的神经。

轴索由神经原纤维构成，与细胞内的神经原纤维相连续，外有轴索膜包裹，轴索膜即细胞膜的一部分，其末端穿出髓鞘，成为赤裸的神经末梢，分布于器官和组织中。

髓鞘是轴索外层的脂类管状物，反光性强，有白色光泽。神经纤维因髓鞘的有无，可分成有髓神经纤维和无髓神经纤维两类。

神经膜亦称神经衣，只见于周围神经纤维，由一层连续而透明的圆筒状神经胶质细胞和神经膜细胞构成，包在髓鞘外面，形成一种管状外套。神经膜的功用是支持神经纤维并使之绝缘。

以上所讲的神经纤维，有髓鞘，又有神经膜；是有髓有膜的神经纤维，只见于周围神经。此外，还有无髓有膜的神经纤维（如交感神经），有髓无膜的神经纤维（在脑、脊髓白质中）和无髓无膜的神经纤维（在中枢灰质内）。

神经胶质细胞

神经胶质细胞是一些多突起的胶质细胞（纤维性星形胶质细胞，原浆性星形胶质细胞，小胶质细胞和少突胶质细胞），为神经系统所特有，无传导冲动的能力，只起支持、保护、营养和修补的作用。包在神经纤维外层的，构成神经膜。据报导，在断肢再植中，神经膜对神经纤维的再生，具有引导的功能。

器官和系统

由几种不同类型的组织综合形成的结构称为器官(organ)，例如心、肝、胃、肺、肾、肠、膀胱等都是。每一器官也有一定的形态特点和组织种类并执行一定的生理机能。以小肠为例，它是由上皮组织、疏松结缔组织和平滑肌等所综合形成，外形呈管状，其机能为消化和吸收食物。

由许多器官连合组成的一套结构，称为系统(system)。每一系统在组织形态上有一定的特征，在机能上完成一定的连续性的生理作用。例如构成血液循环系统的心脏、动脉和静脉是三种不同的器官，但其管壁均可分为三层不同的组织结构，由这些器官的互相

协作共同完成血液循环的生理机能。高等动物的身体具备以下的十个系统：

- ①皮肤系统：包括皮肤及其衍生物如毛发、爪、甲、羽毛、鳞片及皮肤腺等。
- ②骨骼系统：包括头骨、脊椎骨、附肢骨等。
- ③肌肉系统：包括体内外的各种肌肉。
- ④消化系统：包括口腔、咽头、食道、胃、肠及附属器官如齿、舌、消化腺等。
- ⑤呼吸系统：水生类群有鳃，陆生类群有气管、肺等。
- ⑥循环系统：包括心脏、动脉、静脉、微血管等。
- ⑦排泄系统：包括肾脏、输尿管、膀胱等。
- ⑧神经系统：包括中央神经如脑、脊髓等，周围神经如脑神经、脊神经等，以及自主神经如交感神经和副交感神经。另外，还有接受刺激而引起各种感觉的器官如皮肤、眼、耳、鼻、舌等。

⑨内分泌系统：内分泌腺是一种没有导管的腺体，其着生的位置往往附属于其他器官系统，其功用则比较复杂。概括地说，这一系统对于机体的代谢、生长、生殖、发育等生理机能，具有调节的作用。内分泌腺种类很多，包括脑垂体、甲状腺、副甲状腺、肾上腺、胰岛、生殖腺等。

⑩生殖系统：主要生殖器官为雌性的卵巢和雄性的精巢，分别产生卵子和精子。其附属器官在雌性有输卵管、子宫、阴道及一些有关腺体等；在雄性有副睾、输精管、阴茎以及前列腺等。

三、支持、保护和运动——皮肤、骨骼和肌肉系统

1. 皮肤系统

皮肤是遮盖在动物身体表面的一种构造，亦称体被 (integument)。其结构在无脊椎动物比较简单，在脊椎动物则甚复杂。

它的基本结构及其衍生物连同进入皮肤中的其它有关结构一起组成一个复杂的皮肤系统。

(1) 皮肤的功用

保护——皮肤表面的角质细胞，由皮肤转变而成的鳞、甲、羽、毛等构造（衍生物）以及某些体色对于动物体都有明显的保护作用。

调节体温——皮肤中有脂腺、汗腺、脂肪层、羽毛等，都有调节或维持体温的作用。流汗和寒颤便是皮肤调节体温的两种现象。

呼吸——皮肤有呼吸的作用，在两栖类中尤其重要。

感觉——皮肤中有各种不同的感觉小体，能分别感受冷、热、痛、触、压等不同的刺激。

运动——鸟类飞翔要靠强有力的翼羽和尾羽，鼯鼠、飞蜥等要靠侧褶，蝙蝠要靠趾间的皮膜，这都是利用皮肤帮助运动，水禽和蛙类的蹼，也是由皮肤变成，它是一种帮助游泳的结构。

排泄——皮肤在流汗的时候，同时也排除盐类（主要是氯化钠）和少量尿素，所以皮肤也有排泄的作用。两栖类皮肤是主要的呼吸器官，因此能排泄二氧化碳。

分泌——皮肤中的脂腺、乳腺、粘液腺、毒腺等分别分泌皮脂、乳汁、粘液、毒液等物，完成润泽（脂腺）、营养（乳腺）、保护（粘液腺、毒腺等）等机能。

生殖——皮肤在动物的生殖活动中有时也能起一定的辅助作用，例如某些鱼类和鸟类在生殖季节因性别不同而出现的体色差异就有助于雌雄的相互辨认。

(2) 皮肤的结构及其衍生物

脊椎动物的皮肤与一般无脊椎动物的单层细胞皮肤不同，是一种多层细胞的结构（图5.29），在组织学上可以区分为两部分：外面的部分，称为表皮；内面的部分，称为真皮。表皮为复层上皮组织，其中最里面的一层，称为生长层，具有很大的增殖

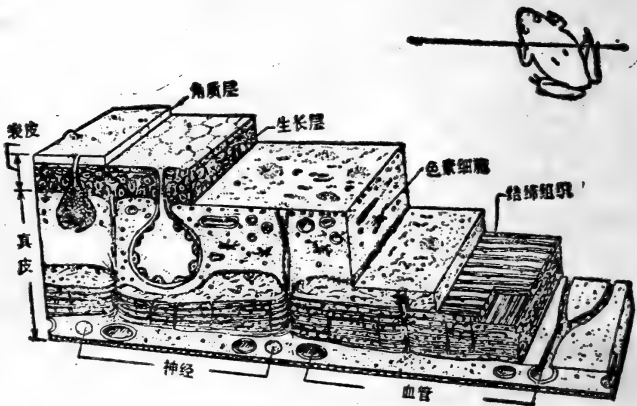


图5.29 蛙的皮肤结构模式图

能力。从生长层分生出来的新细胞逐渐把老细胞推到身体的表面，以代替那里已经死亡和脱落的细胞。在皮肤受损伤后表皮的修复和再生，也是靠生长层细胞的分裂增生来实现。

真皮主要为致密结缔组织，使皮肤坚韧而有弹性。真皮中含有血管、神经以及由表皮所衍生的各种腺体。真皮就是脊椎动物制成皮革的主要部分，从鱼纲到哺乳纲，几乎都有可以用来制成皮革的动物皮肤。

真皮的下方是一层疏松结缔组织，使皮肤和肌肉附着。这一层含有大量的脂肪细胞。

脊椎动物的皮肤在进化过程中衍生出各种坚硬的构造以及各种形态的腺体以适应不同的生活条件。

现代的圆口纲动物，皮肤裸露，结构简单，表皮细胞之间，夹有一些单细胞腺体，能分泌粘液保持身体粘滑，利于游动。

软骨鱼类的楯鳞是最原始的鳞片，由真皮和表皮共同衍生。一般硬骨鱼则具真皮性的骨质鳞片。鱼类表皮细胞间也富有粘液

腺，有些鱼（如鳐鱼、惠浮鱼等）还有毒腺。有些深海鱼类（如鳗鱼）还有发光腺。这些都是由表皮细胞转变而来。

低等两栖类（如无足目）的皮肤中还有真皮性骨质鳞的残余。高等类群（如有尾目和无尾目）的皮肤，一般则柔软而裸露，没有坚硬构造覆盖，只有能离水较远的蟾蜍，其表皮才显有角质化的倾向以抗干燥。两栖类皮肤中粘液腺也很多，既可以保持体表的润湿，又有助于皮肤的呼吸。由于皮肤裸露，许多两栖类的皮肤中还有毒腺，以加强对身体的保卫。

爬行纲是动物进化过程中第一类真正适于陆生的脊椎动物。陆地环境与水环境相比自然是干燥的而且富于变化，因此陆生脊椎动物皮肤的特点便是表皮的角质化和缺少粘液腺。爬行类的表皮性角质鳞和甲对于防止体内水分的散失，起着重要的作用。有些种类例如龟鳖等还有骨甲。

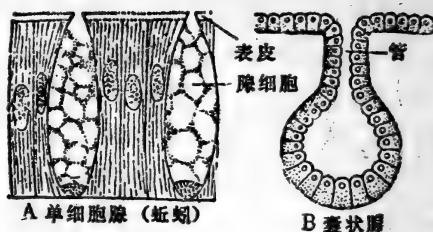
鸟类的羽毛和哺乳类的毛都是表皮的衍生物，分别成为这两类动物普遍具有的重要特点。由皮肤衍生出来的坚硬构造，在鸟类还有少量的角质鳞，有的哺乳类还有鳞、爪、蹄、指甲等。

皮肤腺在鸟类最不发达，仅在尾部具有尾脂腺。游禽类的这一腺体特别发达，鸟类用嘴抹取腺体所分泌的油脂涂润在身体羽毛上使不为水所浸湿。哺乳类则和鸟类的情况不同，皮肤腺种类多而且很发达，例如汗腺、脂腺、乳腺、臭腺等（图5.30）。

汗腺是一种单管状腺，向外开口于体表，内端卷曲，藏于真皮中，四周有微血管围绕。汗腺的机能在于排泄血中的盐分、水分以及代谢产物如尿素、尿酸、乳酸等。所以排汗除了能调节体温之外，还能排除废物。

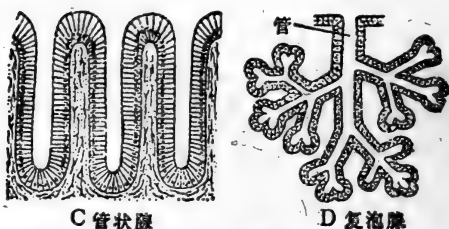
脂腺是一种囊状腺，分布在毛囊旁边，能分泌皮脂（其成分主要是油酸、软脂酸、脂肪酸和胆固醇等），以润泽毛发和皮肤。

乳腺是一种复管状腺，共同形成乳房，开口于乳头（鸭嘴兽除外）。乳房的数目及位置，随哺乳类种属不同而有变化。最少的是一对，如人、马、蝙蝠、鲸、象等；最多的有25个，如袋



A 单细胞腺 (蚯蚓)

B 囊状腺



C 管状腺

D 复泡腺

图5.30 腺体的类型

鼠；其他如食肉类有3—4对，啮齿类有1—5对，反刍类有2对，猪有4—10对。一般讲，乳头数目和一胎产仔的数目是相适应的。乳头的位置，或在胸部，如人；或在腹部，如猪；或在鼠蹊部，如牛、羊。乳腺的功用是分泌乳汁以哺育初生的幼体，但这种分泌机能要在妊娠后期才开始，并且还要有雌性激素的作用才行。现在有些畜牧业工作者根据这一规律，在加强饲养管理的条件下，用某些雌性激素处理不孕的淘汰牛来促使它们泌乳的试验已获得成功，从而在挖掘动物生产潜力方面开辟了一条新的途径。

臭腺是一种囊状腺体，能分泌具有特殊气味的物质，常与性的引诱有关。例如麝的麝香腺、灵猫的臭腺等。

牙齿实际上也是皮肤的衍生物，但因其功能和消化系统关系密切，将在讲消化系统时再加以介绍。

皮肤的颜色是由于其中的色素所引起。色素或以颗粒的形态存在于表皮层中，或存在于真皮层里的特定细胞中。这种细胞就

叫做色素细胞，普遍见于无羊膜动物和爬行类。鸟类和哺乳类的体色，则主要由色素颗粒反映出来。

2. 骨骼系统

许多无脊椎动物身体柔软，没有骨骼。软体动物、节肢动物则有坚硬的外骨骼。节肢动物的外骨骼为几丁质或角质，不能随着身体增长，所以，节肢动物生长到一定大度时必须蜕皮。脊椎动物的骨骼，存在于身体内部，称为内骨骼，是一种有生命的组织结构。

(1) 骨骼系统的功用

① 支持躯体，保持一定的外形。动物的个体越大，骨骼的支持作用越明显。

② 保护体内的重要器官，如头骨保护脑髓，脊柱保护脊髓，胸骨、肋骨和胸椎联合构成胸廓，保护心脏和肺脏。

③ 供肌肉附着，并作为肌肉运动的支点，在运动中起着杠杆的作用。

④ 头骨、肩胛骨、锁骨、脊椎、肋骨、骨盆等的骨髓腔，在成体动物的身体中能制造血细胞。

⑤ 维持矿质平衡，使血中钙和磷的含量稳定在一定的水平上以保证正常的生理活动。据报导，在50天当中，骨骼内的矿质含量有四分之一要被更换掉而总量不变。动物身体在长期饥饿或妊娠期间特别缺少矿质时，钙和磷便从骨骼中被提出来作为补充。

(2) 骨骼系统的结构

脊椎动物的骨骼系统，如前所述，主要是由生活的内骨骼所构成。脊椎动物也有称为外骨骼的构造，如鳞、甲、蹄、爪、角等，但这些都是皮肤的衍生物。从组织学的角度来看，这种内骨骼可区分为软骨和硬骨两种。低等的脊椎动物如圆口类和软骨鱼类等只有软骨，硬骨鱼类及更高等的脊椎动物才具硬骨。硬骨形成

的方式有两种：一种是从结缔组织经过软骨阶段再变成硬骨，这叫做软骨性硬骨，例如枕骨；另一种是在结缔组织的基础上，不经过软骨阶段而直接由造骨细胞形成硬骨，这叫做膜性硬骨（或皮性硬骨），例如额骨、顶骨。软骨性硬骨和膜性硬骨只是根据来源不同而区分出来的，它们一经变成了硬骨，就再不能从形态上或性质上加以区别了。

脊椎动物的骨骼系统，分为中轴骨骼和附肢骨骼两大部分：中轴骨骼包括头骨、脊柱、肋骨和胸骨；附肢骨骼包括带骨和肢骨。

头骨（图5.31）

头骨位于脊柱的最前端，和脊柱直接紧连，包括脑颅和咽颅两个部分。

脑颅是中轴骨骼本身的延续，它的形成和脑的发生有密切的关系。脑包容在脑颅之中，得到完善的保护。

咽颅，亦称脏颅，由一系列的咽弓所组成，围绕在消化管的前段，起着保护及支持的作用。咽弓的数目，一般是七对，在演化过程中趋向于减少。鱼类的咽颅，各部分都比较明显，其第一对咽弓称为颌弓，形成上颌及下颌；第二对咽弓称为舌弓，主要作用是把颌弓的上半部和脑颅连接起来；其余五对，称为鳃弓，成为鳃裂的支持物。

到了陆生的脊椎动物，颌弓的上半部和脑颅发生愈合，舌弓和鳃弓逐渐退化，机能上也发生了很大的改变。例如哺乳动物中耳里的三小块听骨（槌骨、砧骨、镫骨）就是由颌弓和舌弓的一部分转变而来（图5.32）。

硬骨鱼类的头骨，由许多分散的骨片组成。随着由水登陆所出现的生活方式上的演变，脊椎动物头骨（包括脑颅和咽颅中的软骨性硬骨和膜性硬骨）的骨片，逐渐愈合和精简，头骨变得越来越坚强。硬骨鱼类的头骨，骨片很多，可达180片，但是发展到哺乳类的头骨，骨片数就减少到只有30多片。

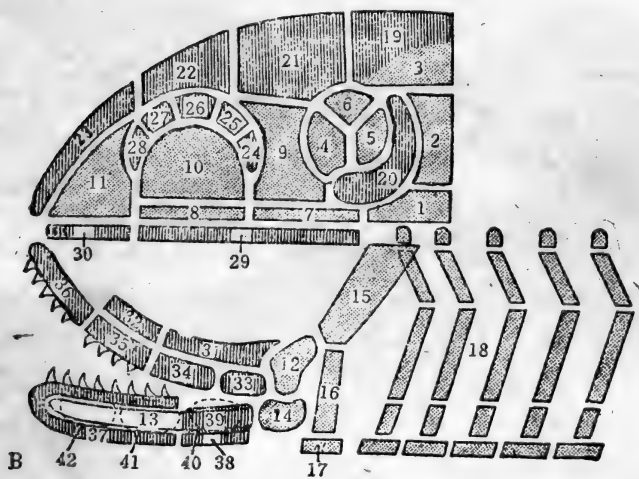
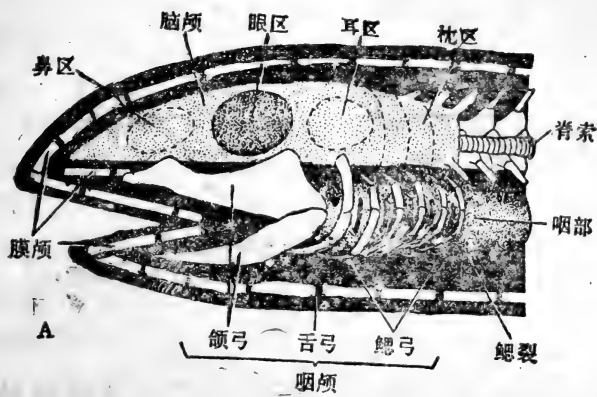


图5.31 脊椎动物头骨模式图

- A. 主要表示软骨头骨, B. 硬骨头骨(线条表示膜性硬骨, 小点表示软骨性硬骨).
- 1. 基枕骨, 2. 外枕骨, 3. 上枕骨, 4. 前耳骨, 5. 后耳骨,
 - 6. 上耳骨, 7. 基蝶骨, 8. 前蝶骨, 9. 翼蝶骨, 10. 眶蝶骨,
 - 11. 筛骨组, 12. 方骨, 13. 麦氏软骨, 14. 关节骨, 15. 舌颌骨,
 - 16. 角舌骨, 17. 基舌骨, 18. 鳃骨, 19. 后顶骨, 20. 鳞骨,
 - 21. 顶骨, 22. 额骨, 23. 鼻骨, 24. 后眶骨, 25. 后额骨,
 - 26. 上眶骨, 27. 前额骨, 28. 泪骨, 29. 副蝶骨, 30. 犁骨,
 - 31. 翼骨, 32. 腭骨, 33. 方軛骨, 34. 軛骨, 35. 颌骨,
 - 36. 前颌骨, 37. 齿骨, 38. 隅骨, 39. 上隅骨, 40. 夹板骨,
 - 41. 前关节骨, 42. 喙状骨.



图5.32 哺乳动物的听骨及其来源
1.舌颌骨, 2.方骨, 3.关节骨, 4.镫骨, 5.砧骨, 6.槌骨。

脊柱

脊柱的原始形式是胚胎时期的脊索，它在低等脊索动物中（例如文昌鱼），就以这种原始形式终生保留，但在高等类群中则被由脊椎连接而成的脊柱所取代。一个典型的脊椎（图5.33）由椎体、横突、椎弓（神经弧）、椎棘（神经棘）、关节突等部分组合而成。顺序排列的脊椎，彼此以关节衔接，成为一条明显分节的柱状结构，这就保证了动物机体能作各种必需的运动。

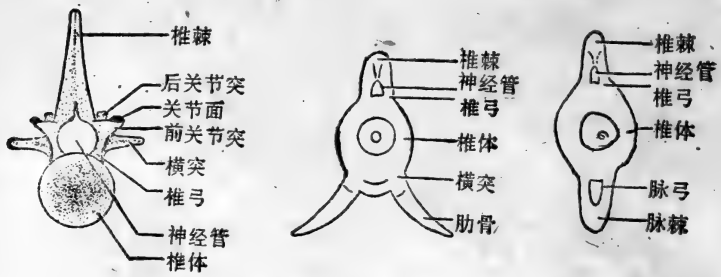


图5.33 典型脊椎结构模式图

由于脊柱的各部分有机能上的分工，执行不同机能的脊椎就出现了形态上的分化。鱼类的体重有水的浮力承担，脊椎只简单地分化为体椎和尾椎两种。登陆的脊椎动物，其运动情况显然和

水栖的类群不同，脊椎因而发生进一步的分化。两栖类的体椎分化出颈椎荐椎各一个，这里，就脊椎的种类而言，则有颈、体、荐、尾四种。爬行类的体椎又再分化，脊椎类型计有五种，即颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎。第一颈椎变形为寰椎，第二颈椎变形为枢椎，使头部的转动更加灵活。

鸟类因适应飞翔生活，脊椎的特化程度更高。颈椎较多而且属于鞍状椎骨型，活动非常灵活；胸椎已互相愈合；最后一个胸椎又与腰椎、荐椎及部分尾椎愈合起来构成鸟类所特有的综合荐骨，是后肢的强有力的支持物；最后几个尾椎合成尾综骨，支持尾羽。

哺乳类的脊椎，也和爬行类、鸟类一样，共为五种。但有一个最显著的特点，即颈椎数目通常总是七枚（颈长如长颈鹿，颈短如猪，颈椎都是七枚，只有极少数的哺乳动物是例外，如树懒 *Bradypus* 为八枚，海牛 *Trichechus* 为六枚）。别种脊椎的数目则无一定。以几种家畜为例，胸椎的数目：猪14—15枚，牛13枚，马18枚；腰椎的数目：猪、牛、马都是6枚；荐椎的数目：猪4枚，牛5枚，马5枚，椎骨互相愈合；尾椎的数目：猪20—23枚，牛17枚，马18枚。

身体呈长形而作游动式行进的种类如鳗鲡、鳗鲟、蛇、鲸等，其脊椎的数目比较多而且形状也大体相似（图5.34）。



图5.34 蛇的骨骼
(脊椎数目多，分化程度小)

肋骨与胸骨

鱼类的体椎有肋骨，尾椎无肋骨，所以这两种脊椎容易区别。鱼类的肋骨，背端与体椎相关接，腹端游离。在高等脊椎动物中，一般只是胸椎部分才具肋骨，肋骨的腹端和胸骨相连，共同构成胸廓。胸廓既可以保护心、肺，而它本身的活动又可以加强呼吸的机能。

鱼类没有胸骨。从两栖类开始才有胸骨出现。看来胸骨和胸廓也是适应陆栖生活和肺呼吸的构造之一。

带骨和肢骨(图5.35)

脊椎动物成对的附肢，至多不超过两对，这也是脊椎动物的一个特点。两栖纲的无足类和爬虫纲的蛇类，没有附肢，哺乳纲的鲸类没有后肢，但这些都是一种次生的现象，即是说，这些动物的远祖仍然是有附肢的。

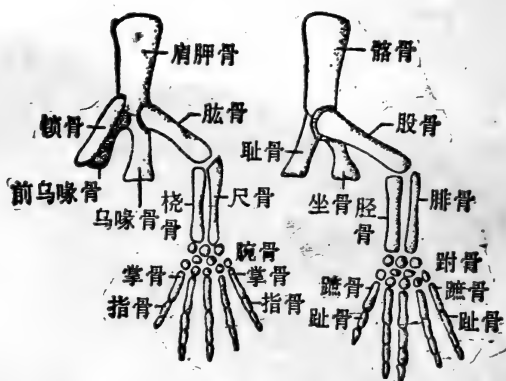


图5.35 脊椎动物的附肢骨骼模式图

这两对附肢，在鱼类就是胸鳍和腹鳍，在陆栖的脊椎动物，则是前肢和后肢。无论是哪一种类型的附肢，它们都得依靠另一套骨骼结构才能和中轴骨骼联系起来。这一套骨骼在前肢方面的，称为肩带，由肩胛骨、乌喙骨、和锁骨三块骨片组成（锁骨

是一块膜性硬骨，它取代了原有的名叫前乌喙骨的软骨性硬骨)，在后肢方面的，称为腰带，由髌骨（肠骨）、坐骨和耻骨三块骨片组成。附肢中的骨骼，就是肢骨。前肢和后肢的肢骨在结构图案上，几乎完全是一致的，只是骨片的名称不同而已。

关节（图5.36）

关节是指两骨相连接的地方，依其能动与否，可分为不动关节和可动关节两类。

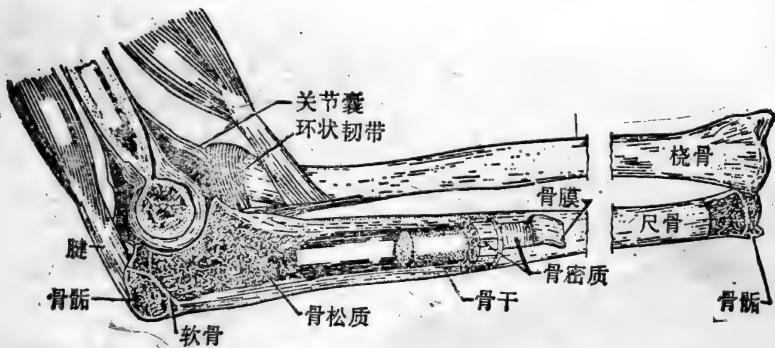


图5.36 长骨和关节的结构（人肘部纵剖）

两骨相接后再不能独自活动，这种方式形成的关节，就是不动关节，见于头骨骨片间的连结和腰带各骨间的连接。两骨交界的地方或者有结缔组织，或者有一薄层软骨，或者就是骨和骨的直接相连。动物长大以后，骨间的界缝常消失不显。

两骨相接后仍能各自保持活动，这种方式形成的关节，就是可动关节，例如肩关节。两骨的接触处，一般有软骨保护，相邻软骨之间有一个滑液囊，其中充满滑液，有利于骨节的活动。关节的地方还有韧带拉住，使关节牢固并得到保护。

可动关节有几种类型，成为骨骼活动的基础。例如肱骨连接于肩臼中，形成球窝关节；肘部形成铰链关节；头部和颈部连接，形成旋动关节；腕部形成滑动关节等。

3. 肌肉系统

动物体的基本特点之一就是它能够运动。肌肉系统正是通过其本身能收缩的特性使动物体得以进行各种动作的系统。例如游泳、爬行、挖掘、行走、奔跑、跳跃、攀登、飞翔、摄食、自卫、许多正常的生理活动以及人类的创造性劳动等，无一不是以肌肉收缩为基础的运动。

在变形虫等低级的原生动动物，只有一种极其简单的原生质运动，即变形运动。另一些原生动动物则有初步分化的运动细胞结构，例如草履虫的纤毛、眼虫的鞭毛等。到了腔肠动物，上皮细胞中出现了肌原纤维，这样的细胞，特称为上皮肌肉细胞，它是肌细胞将要独立分化出来的先兆。从扁形动物起才有真正的肌细胞。大多数无脊椎动物的肌肉都是平滑肌，但节肢动物的肌肉却是横纹肌，因而能迅速收缩进行强有力的活动。

脊椎动物的肌肉系统大体上可分为体肌和脏肌两大类（图 5.37）：

体肌

体肌是由横纹肌组成的，具有一定形态的肌肉块，分布于皮肤下层躯干部的一定位置，附着于骨骼上，受运动神经的支配。一块体肌的两端借肌腱（即一种白色的致密结缔组织）固着在不同的骨块上。其中的一端只是固着，肌肉收缩时，其所附着的骨块并不发生明显的活动。这一端叫做起点。在另一端，肌肉不只是固着，它收缩时会牵动所附着的骨块，使它活动起来，这一端叫做止点。起点和止点之间呈红褐色的肌性部分，叫做肌腹。以腓肠肌为例，附着在股骨上的一端是起点，附着在脚跟的一端是止点，中间的一段即是肌腹。

脏肌

脏肌一般都是平滑肌，形成内脏器官的肌肉部分，大都无专门名称，凡肌纤维方向环行的统称环肌，肌纤维方向纵行的，则

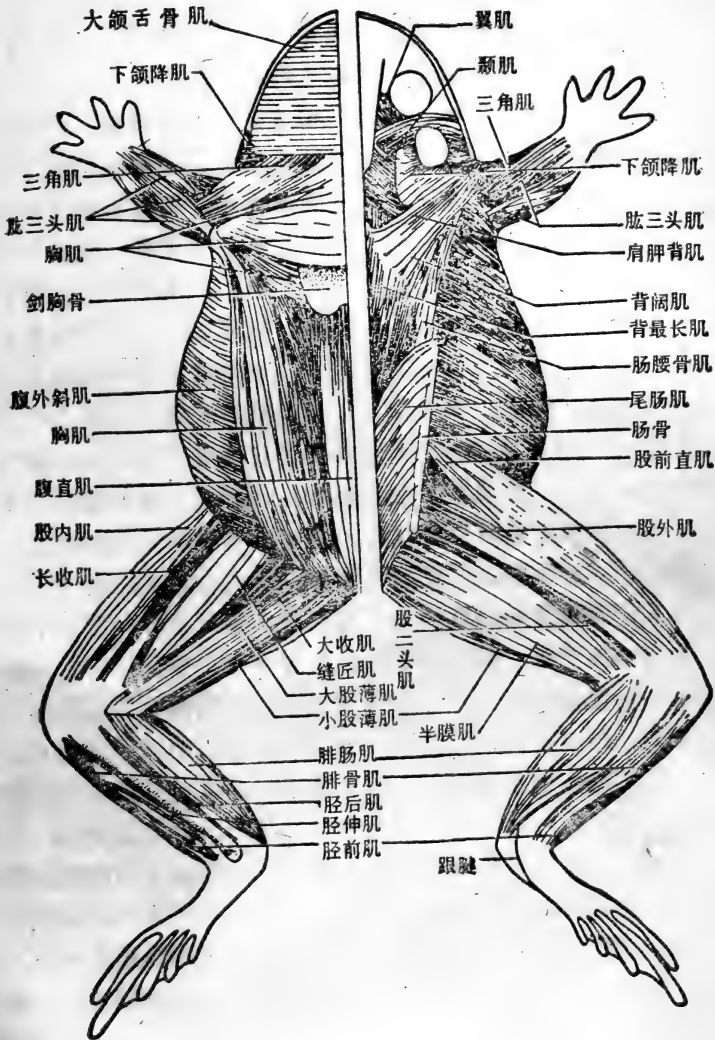


图5.37 蛙的肌肉

统称纵肌。脏肌受植物性神经的支配，不能随意运动。

心脏的肌肉，虽然在组织学上与一般平滑肌不同，但心脏是一种内脏器官，所以心肌也可以列入脏肌之内。

脊索动物中的头索类、圆口类和鱼类，它们的体肌仍然保持着原始的分节现象，但鱼类已开始分化出背肌和侧肌（以后发展为腹肌），还产生了偶鳍肌。从两栖动物起，所有陆栖动物体肌的分化，益趋复杂，各肌节常常互相愈合。无尾类的肌肉已明显地失去了分节现象，分化出颈肌、躯干肌、尾肌和附肢肌等。

脊椎动物头部的肌肉主要是脏肌，这里的体肌已经退化，只有眼肌、枕肌和舌下肌（即鳃下肌）。水生脊椎动物的鳃肌与颌肌都存在，虽属脏肌，但形态上已转变成横纹肌，与体肌的结构无甚区别，只能根据神经的支配情况才能鉴定。因为原始肌节有一定的神经分布，在肌节发生变化时，神经的分布却保持不变，所以在高等动物中就可以通过神经分布来追溯肌肉的来源。

陆生脊椎动物的颌肌逐渐演变为咀嚼肌和颜面肌，鳃肌退化，舌下肌则随着舌的发达而更加复杂。爬行类开始产生了皮下肌，这是由躯干肌、附肢肌和头部的脏肌分离出表层附在皮肤上所形成。哺乳类的皮下肌最为发达，牛、马借此可使皮肤颤动以驱逐蝇虻，猩猩和人则借此显示面部的各种表情（表情肌）。

哺乳动物体内还出现了一种为它们所特有的肌肉结构，即横隔膜，亦称膈肌，由颈肌演变而来。这是一块圆形的肌肉，其显著的特点是肌腱位于肌肉的中央。横隔膜把体腔分为胸腔和腹腔两部分，有食道和血管在它的上面穿过。横隔膜具有两种作用：一种是参与呼吸活动，用它的上升和下降来使胸腔扩大和缩小，从而加强肺脏的呼吸能力；另一种是与腹部肌肉协同动作，挤压腹部以助粪便的排除。

体肌因其引起的运动类型不同，可分为若干种，举其主要者如下：

屈肌——使关节弯曲，例如使肘部或腕部屈曲。

伸肌——引起和上述相反的运动，例如肢体的伸直。

外转肌（展肌）——使附肢离开身体中线。

内转肌（收肌）——引起和上述相反的运动，即使附肢回向身体的中线。

提肌——举起某一构造的肌肉，例如闭口时举起下颌的肌肉。

降肌——引起和上述相反的运动，例如开口时举起下颌的肌肉。

闭肌——使孔道关闭，例如关闭眼睑的肌肉。

张肌（开肌）——使孔道扩大的肌肉。

旋肌——使肢体发生旋转运动，例如使手臂从肩关节处发生转动的肌肉。这种肌肉又分成外旋肌与内旋肌两种。

根据以上所举肌肉的不同作用看来，任何一种运动都是肌肉收缩的结果而绝不是它的伸长。例如手臂从肘部的弯曲，是由于上臂内方肌肉的收缩，而与此相反的运动，即手臂的伸张，则是由于上臂外方肌肉的收缩。象这种引起相反运动的肌肉（例如屈肌和伸肌），彼此都被称为对方的拮抗肌。

脊椎动物的肌肉系统，虽因运动方式和灵活程度的不同而有繁简之别，但变动的总趋向则是由原来同形的、分节排列的状况逐渐演化为异形的、不分节的肌肉结构。

四、消化和营养——消化系统

动物必须经常从环境中摄取食物，由此取得能源以进行各种生命活动，又取得原料以建造自己的身体和修补损耗的或被破坏的组织。动物所摄取的食物，除水、无机盐和维生素以外，一般都是构造复杂的大分子有机物，例如糖类、脂肪和蛋白质等。它们作为食物在进入身体细胞被利用以前，必须由构造复杂的大分子变成构造简单的小分子，由大块变成小块，由不溶的物质变为

可溶的物质。这种分解变化的过程，就是我们通常所说的消化。执行消化机能的一系列结构组成了消化系统。

1. 细胞内消化与细胞外消化

绝大多数原生动物，还有海绵动物，是把食物吞入细胞内，再借助于酶的作用使食物经受消化。这样的方式，称为细胞内消化。例如变形虫把大分子食物吞入细胞内形成食物泡，食物泡随

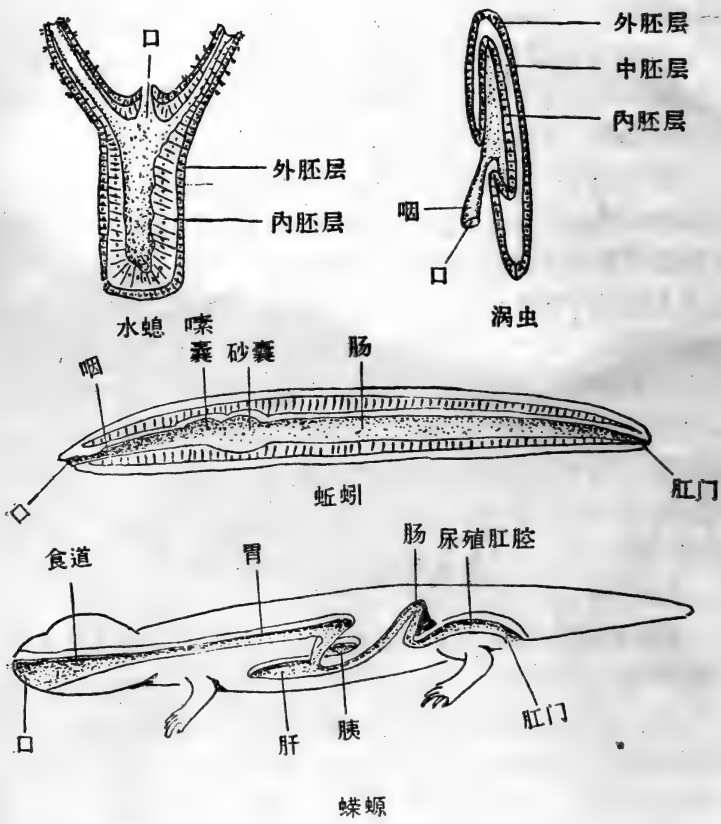


图5.38 几种动物的消化系统

即与附近的溶酶体融合，其中的食物被溶酶体内各种水解酶所分解（消化），变为变形虫细胞能利用的小分子物质。这里，全部消化过程都是在细胞之内进行的。在高等动物体中，白血球吞噬细菌的作用，也是一种细胞内消化。

腔肠动物的内胚层细胞，能进行细胞内消化，又能分泌消化酶到腔肠中去消化食物。这后一种消化方式，因为是在细胞之外进行的，所以称为细胞外消化。

从线形动物开始，消化作用完全在消化管内进行，即完全实行细胞外消化。消化管末端向外开口为肛门，食物残渣由此排出。环节动物的消化管已具备肌肉层，加强了消化作用，提高了消化效率。节肢动物中出现了管外消化腺，又进一步增强了这类动物的消化能力。

细胞外消化比之细胞内消化，其优越性是显而易见的，因为后者只能消化食物的小颗粒而前者则不仅可以利用大量的较大体积的食物，而且可以扩大食物的种类范围。这正是动物界发展进化的必然结果（图5.38）。

2. 脊椎动物的消化系统

脊椎动物的消化系统，已达到了非常精细的分化程度，可以概括为消化管和消化腺两大部分。消化管一般分为口腔、咽、食道、胃、肠和肛门；消化腺则有唾液腺、胃腺、肠腺、肝脏、胰脏等。

（1）消化管

绝大多数脊椎动物的口，具有活动的上下颌，可以灵活捕捉食物。鱼类、两栖类和爬行类的口腔，一般都具有小而尖锐的牙齿，形态构造比较简单，其作用在于咬住食物不使脱落，并把食物拉入咽部，囫囵吞下。

现在生存的鸟类都没有牙齿，用角质的喙啄取食物。

哺乳动物的牙齿最为复杂，其重要特点之一是异形齿。这种

牙齿通常分化为门齿（门牙）、犬齿（犬牙）、前臼齿和臼齿四类。齿的数目和种类在不同的哺乳动物中有很大的区别，和食性有很密切的关系。例如在食料方面很少特化的食虫目，牙齿数目很多而分化较少。齧齿动物有一对很发达的门齿，没有犬齿，臼齿的咀嚼面比较平坦，它们用门齿咬碎或啃食植物，再加以磨烂。食肉目的特点是犬齿非常发达，利于捕获和杀死它们要吃的动物，臼齿有锐利的齿锋和平坦的咀嚼突出部，起着切断食物的作用。在牛羊等吃草的哺乳动物，门齿是用来切下树枝和茎叶的，臼齿发达，能把食物磨至碎烂。

各种哺乳动物的齿数和各类牙齿排列的方式基本上都是恒定不变的。表达牙齿这些情况的书面格式，称为齿式，是哺乳动物分类的根据之一。下面是齿式的几个例子：

$$\begin{array}{lll}
 \text{猫: } \frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1} & \text{狗: } \frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} & \text{猪: } \frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} \\
 \text{牛: } \frac{0 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} & \text{马: } \frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} & \text{猴: } \frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} \\
 \text{鼠: } \frac{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 3} & \text{兔: } \frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3} & \text{熊: } \frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}
 \end{array}$$

式中，横线以上的数字分别表示左上颌的门齿、犬齿、前臼齿和臼齿的数目；横线以下的数字则表示左下颌门齿、犬齿、前臼齿和臼齿的数目。以猫为例，其左上颌有门齿3，犬齿1，前臼齿3，臼齿1；左下颌有门齿3，犬齿1，前臼齿2，臼齿1。右边上、下颌的牙齿种类和数目，完全和左边的是一样，不必要在齿式中表出，但计算牙齿总数时，应按齿式中各数字之和增加一倍。所以猫的牙齿总数是 $(3+1+3+1+3+1+2+1) \times 2=30$ ；牛的牙齿总数是 $(0+0+3+3+3+1+3+3) \times 2=32$ 。人的齿式与猴的齿式相同。

脊椎动物的牙齿，就其形成的过程和结构来说，同软骨鱼类

的楯鳞基本上是一样的，因此，可以说，这种牙齿也是皮肤的种衍生物（图5.39）。

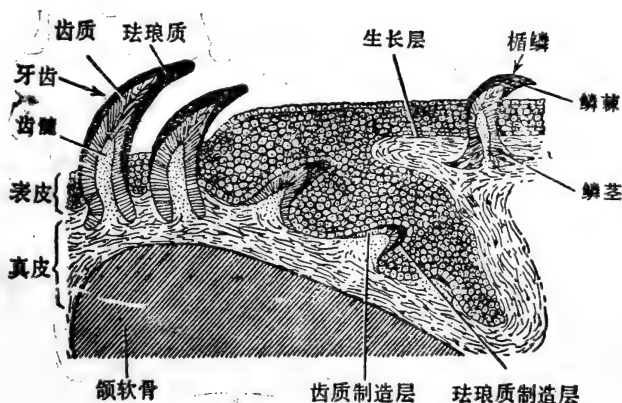


图5.39 鲨鱼的楯鳞和牙齿的比较

口腔的后端和咽紧接。咽是食物进入食道和空气入肺或水流入鳃的共同通道。重要的内分泌腺甲状腺和胸腺发生于这个部分。咽后是食道，食物经此入胃。鸟类的食道比较特别，其上常有一膨大部分，称为嗉囊，可以暂时储存咽下的食物，软化坚硬的食料。谷食性鸟类的嗉囊比较发达，便是这个缘故。有的鸟类没有嗉囊，例如鸚。有少数鸟类，嗉囊还有一些特殊的作用，比如鸽在哺育时，雌体的嗉囊中能分泌一种油脂性的乳汁状液体——鸽乳，用以喂饲幼鸽。

一般脊椎动物的胃，具有较大的容积，前端以贲门接食道，后端以幽门接肠。来自食道的食物，在胃里得到初步的分解消化。胃的肌肉很发达，肌肉组织的分布也比较均匀。

鸟类的胃分为二部。肌肉组织集中在后部，形成肌胃（即砂囊）；前部称为腺胃，胃壁比较薄，具有丰富的消化腺。食物在腺胃中受到了消化液的作用而后进入肌胃。肌胃中时常有鸟类吞入的砂粒等硬物，肌胃壁在砂粒等物的配合下，能十分有效地将种

子、谷粒等食料研碎，便于消化。这一特点补偿了鸟类没有牙齿的缺陷。食虫鸟类和猛禽类的肌胃一般不甚发达，这是它们的食性所决定的。

哺乳动物的胃有单胃和复胃之分。肉食性与杂食性的种类，其胃呈简单的囊状称为单胃。草食性种类特别是反刍类的胃，容积很大而且常分为几个部分，称为复胃。牛胃就是一种复胃，可依次分为瘤胃、蜂巢胃（网胃）、重瓣胃（瓣胃）和皱胃四部。皱胃富于腺体，是真正的胃，其余三部是由食道下端膨大所形成（图5.40）。

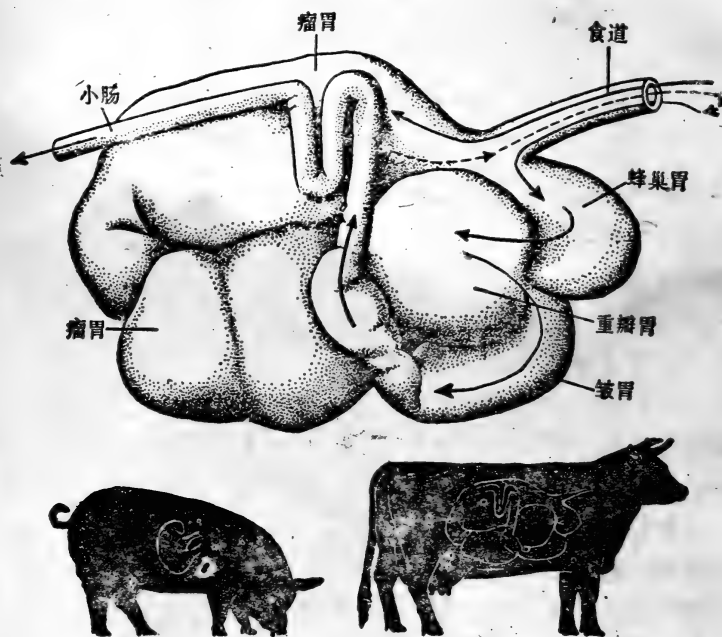


图5.40 牛胃（附与猪胃比较图）

牛吃食时能够吞咽大量饲料，不经咀嚼而暂时留存在瘤胃中。受到瘤胃中的细菌和纤毛虫等的作用初步发酵分解之后，饲

料又重行翻回口中，由牙齿加以细嚼，并再度掺和唾液进一步消化。这种现象叫做反刍，有反刍行为的动物，叫做反刍动物。经过反刍的饲料最后仍吞入胃中继续接受消化处理。反刍活动并不是持续进行的，每一昼夜中只出现一定数量的反刍期并且还需要比较安静的环境条件。因此，在生产实践上保证反刍家畜得到一定的休息很有必要。反刍的规律性活动常因家畜生病或过度疲劳而发生改变，甚至会停止反刍。

植物食料，富有纤维素，很难消化，但复胃中生活着大量细菌和纤毛虫，对纤维素的发酵和消化，能起很重要的作用。食物在发酵过程中常产生乙酸、丙酸、丁酸等有机酸和甲烷、二氧化碳等气体。有机酸为唾液中的碳酸氢钠所中和，气体则直接吐出体外。

具有单胃的食草兽如马、兔等，在小肠和大肠的交界处有发达的盲肠。这种盲肠和反刍动物的复胃一样，也能消化纤维素。

胃后为肠，可分为十二指肠、小肠、大肠、直肠等部分。肠管的长度，因动物的食性不同而显有差别。草食性兽类的肠管比肉食性兽类或杂食性兽类的肠管都要长。例如猫的肠管相当于它的体长的4倍左右，而牛和羊的肠管竟分别达到体长20倍和27倍。鸟类的肠管很短，这主要是与飞翔的生活方式有关，因为身体轻便乃是飞行活动的重要条件之一。

脊椎动物的消化管虽因动物的种类不同和食性不同而有一些差异，但基本形态却是非常相似的（图5.41）。

（2）消化腺

消化系统的另一个组成部分就是消化腺。食物在消化管中得到消化，主要是消化腺发挥作用的结果。动物身体所需要的营养物质有蛋白质、碳水化合物、脂肪、维生素、无机盐和水等。后三者的分子比较小，可以不经消化过程就被吸收；前三者分子较大，结构复杂，须先经消化变为简单的物质才能被吸收。蛋白质最终要分解为氨基酸，碳水化合物最终要分解为单糖（葡萄

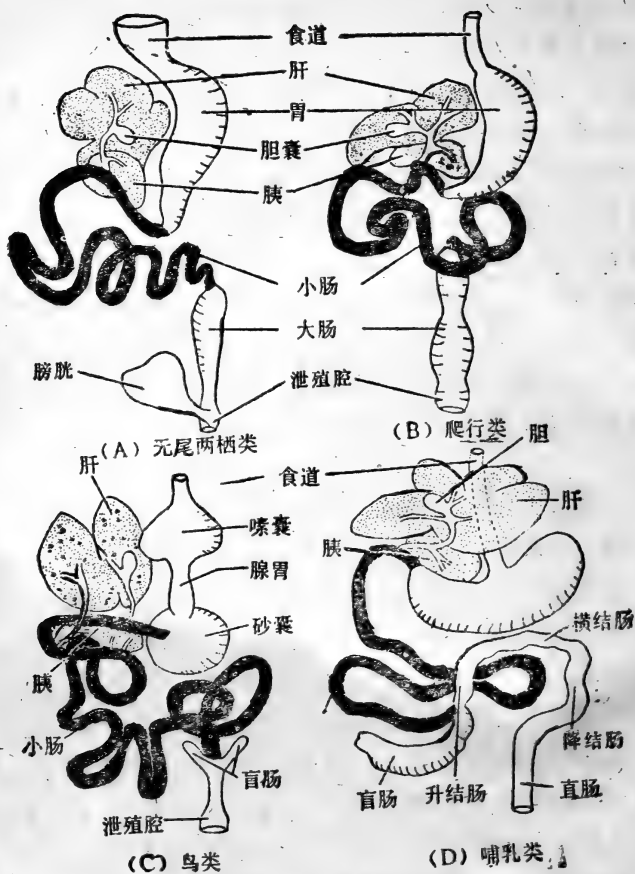


图5.41 各种脊椎动物的消化管

糖、果糖等), 脂肪要分解为甘油和脂肪酸。

消化管的不同部位分布着不同的消化腺, 各产生一定的消化酶来消化食物, 例如口腔中有唾腺, 在哺乳类最为发达, 由耳下腺、颌下腺和舌下腺组成, 能分泌唾液, 其中有唾液淀粉酶, 可将淀粉分解为麦芽糖。胃中有胃腺, 小肠中有小肠腺等管壁消化腺。另外, 在脊椎动物体中还有两个最大的管外消化腺, 即肝脏

和胰脏。这些腺体的消化作用，大体如下表所记（表5.2）。

表5.2 哺乳动物体内食物消化概况

| 消化管 | 消化腺 | 消化液 | 消化酶 | 被作用物质 | 消化产物 |
|-----|-----|-----|---------|----------|-----------|
| 口腔 | 唾腺 | 唾液 | 唾液淀粉酶 | 淀粉 | 麦芽糖 |
| 胃 | 胃腺 | 胃液 | 胃蛋白酶 | 蛋白质 | 多肽 |
| | | | 凝乳酶 | 乳蛋白(被凝固) | |
| | 肝脏 | 胆汁 | 无 | 脂肪(被乳化) | |
| 小肠 | 胰脏 | 胰液 | 胰淀粉酶 | 淀粉 | 麦芽糖 |
| | | | 胰脂肪酶 | 脂类 | 脂肪酸*和甘油* |
| | | | 胰蛋白酶 | 蛋白质 | 多肽 |
| | | | 糜蛋白酶 | 蛋白质 | 多肽 |
| | | | 羧(基)肽酶 | 肽 | 氨基酸* |
| | | | 核糖核酸酶 | 核糖核酸 | 核苷酸 |
| | | | 脱氧核糖核酸酶 | 脱氧核糖核酸 | 核苷酸 |
| | 小肠腺 | 肠液 | 氨肽酶 | 肽 | 氨基酸* |
| | | | 三肽酶 | 三肽 | 氨基酸* |
| | | | 麦芽糖酶 | 麦芽糖 | 葡萄糖* |
| | | | 乳糖酶 | 乳糖 | 葡萄糖*和半乳糖* |
| | | | 蔗糖酶 | 蔗糖 | 葡萄糖*和果糖* |

* 指最后可被吸收的物质。

肝脏除作为一种重要的消化腺之外，还有许多重要的功能。它能把体内过多的葡萄糖以糖元的形式贮存起来，能合成尿素、纤维蛋白原，贮存维生素 A、K、B₁₂ 等，能刺激骨髓制造红血球，还能解除代谢产物或服用药物所引起的毒性。所以有人把肝脏比作动物体内的“化工厂”。

胰脏除作为一种重要的消化腺之外，还包含称为胰岛的内分

泌腺，能分泌胰岛素，有促进糖代谢的作用。

各种消化腺的分泌活动是受神经和内分泌的调节和控制的。近年来的研究指出，小肠的最前段即十二指肠能分泌不同的激素影响好几种消化腺的活动。胃和肠也能分泌激素对消化腺起一定的作用。图示如下（图5.42）。

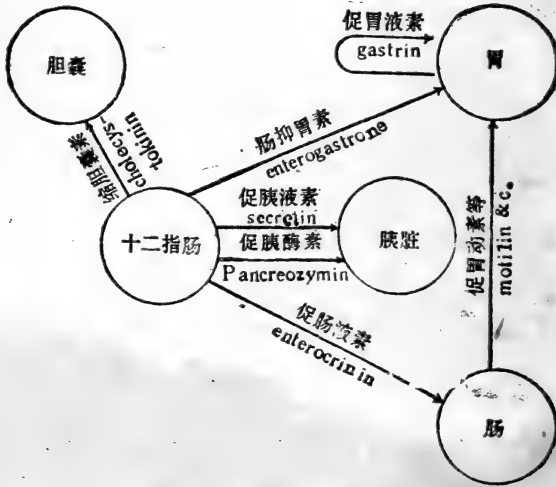


图5.42 消化管分泌的激素

五、气体的交换——呼吸系统

1. 外呼吸、内呼吸、有氧呼吸、无氧呼吸

动物要生存，需要有能量来维持。能量是来自食物的代谢，即由蛋白质、糖、脂肪等经氧化作用而产生。一般地讲，氧化作用的进行需要氧，氧化作用的结果要排除二氧化碳。这个过程就是气体代谢，通称呼吸。呼吸过程包含两种内容：一种是外界环境与机体之间的气体交换，称为外呼吸；另一种是体内的组织细胞与血液之间的气体交换，称为内呼吸。

上述的外呼吸和內呼吸都是在有氧的条件下进行的，总称为有氧呼吸，见于大多数动物。另有少数动物例如营体内寄生的种类，由于周围环境中缺氧，无法实现有氧呼吸，只有靠分解体内贮存的糖元来使呼吸作用得以进行。这种呼吸方式显然与自由生活的种类完全不同，特称为无氧呼吸。內呼吸、低级的外呼吸以及无氧呼吸，都没有专司呼吸的器官。

2. 动物的呼吸结构概况

在低等无脊椎动物中，从原生动物到线形动物，身体结构简单，可以直接用体表的细胞与外界环境进行气体交换，实行一种简单的皮肤呼吸，但并没有专门的呼吸结构分化出来。体表细胞中线粒体因交换气体而大量失氧导致氧的浓度降低时，外界环境中高浓度的氧便经细胞膜而扩散入细胞。另一方面，如果外环境中二氧化碳的浓度低于细胞内部这种气体的浓度时，细胞中因代谢活动而产生的二氧化碳即可经细胞膜向外界环境排出。这样，动物体的气体交换作用就得以不断进行。

较高等的无脊椎动物已具有呼吸器官，这是由表皮的一部分转变而来的结构。为了增强气体交换的效果，这部分表面积必须扩大，或者向外凸出成为水生类群的鳃（如甲壳动物的羽鳃、软体动物的瓣鳃等），或者向内凹入成为陆生类群的气管（如昆虫）。

脊椎动物的呼吸结构都是由消化管的前端发展变化而成。主要有两种类型：即水生脊椎动物用鳃，陆生脊椎动物用肺。原为陆生以后又演化为水生的种类如鲸等，虽终生在水中生活，仍然用肺呼吸。

3. 脊椎动物的呼吸系统

脊椎动物的呼吸系统，其主要结构就是鳃和肺。

鳃位于咽部，发生于咽部的鳃裂（咽头鳃裂是脊索动物的三

大特征之一)。鳃裂的前后壁表皮形成许多水平皱褶，称为鳃丝，组成鳃瓣，里面充满了微血管。鱼类的鳃，就是这样的结构（图5.43）。在软骨鱼类，各鳃是裸露在外的，在硬骨鱼类，鳃区还有鳃盖遮护，呼吸动作主要是由鳃盖的开闭来完成，水流从口进入，被迫自鳃裂通过，然后自鳃盖后端的开孔流出。水流在鳃部的进出过程同时也就是气体交换的过程。

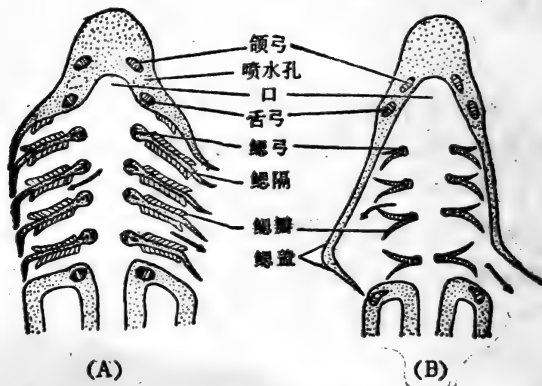


图5.43 鱼鳃模式图
A. 软骨鱼类； B. 硬骨鱼类。

鳃呼吸是鱼类的重要特征之一，但低等两栖类（如有尾目中的鳗螈 *Siren lacertina*）和蝌蚪（无尾目的幼体）也用鳃呼吸。其它高等脊椎动物在胚胎时期出现鳃裂，以后鳃裂退化，肺形成，由鳃呼吸改为肺呼吸。肺其实是消化管的分支，是咽部腹面向外延伸的囊状构造，最后成为藏在身体内部专司呼吸的器官。所以从来源和位置来说，脊椎动物的鳃和肺都是相同的，它们都是消化管前端——咽部——的演化物。

两栖类开始有肺，但构造极为简单，仅仅是一对薄壁的囊或囊中稍有隔膜。这样的肺能进行气体交换的面积很有限，氧的供应在颇大程度上还得依靠皮肤呼吸。两栖类皮肤裸露，一般没有

角质化，多数情况下能保持体表湿润，皮下又富有微血管。所有这些都是有利于皮肤呼吸的。爬行类的肺比较发达，肺内分隔为许多小的腔隙，从而增大了气体交换的面积（图5.44）。

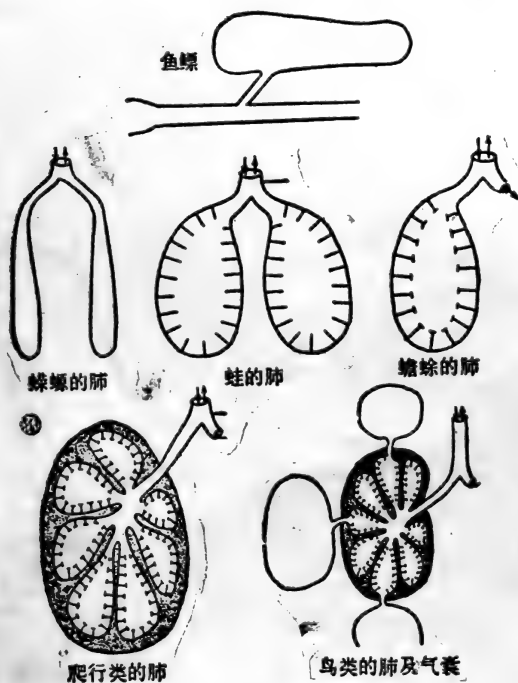


图5.44 脊椎动物肺脏发展的几个阶段

鸟类和哺乳类的肺更为发达。这和它们是恒温动物、代谢水平高、需要更多的氧有很大的关系。

鸟类的肺十分致密，是一种没有弹性的海绵状结构，和薄膜状的气囊相连通。这种为鸟类所特有的气囊共计九个，容积很大，位于内脏之间，能贮纳大量的空气（图5.45）。鸟类在呼吸的时候，吸入的空气先到达肺内，其中的一部分还来不及和微血

管中的血液进行气体交换即直接进入气囊，所以就这一部分空气而言，并没有呼吸作用发生。在呼气时，气囊中的空气被压出体外，但先得通过肺，这就可以顺便在肺中补行一次气体交换。这样一来，鸟类每作一次呼吸运动，肺内就会发生两次气体交换。这种现象，称为双重呼吸，为鸟类所特有，对于提高鸟类的气体供应，满足鸟类飞翔生活的需要，有着很重要的意义。另一方面，由于供氧充足，飞翔运动剧烈，鸟类的体温有可能过高，而保温羽毛的存在又使过高的体温不易由皮肤散发。在这种情况下，气囊中冷空气的出入便可以起调节体温的作用。

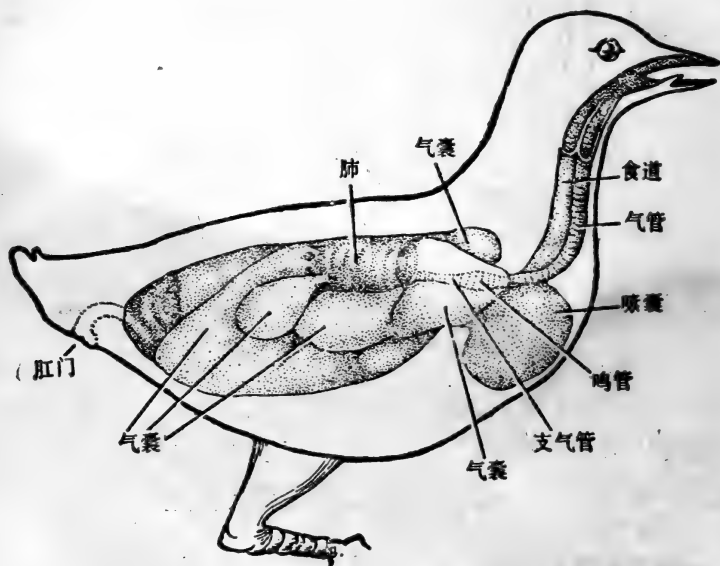


图5.45 鸟肺和气囊

哺乳类的肺，结构最为复杂。它与鼻、咽喉、声门、气管、支气管、细支气管、肺泡等共同组成标准的陆生脊椎动物的呼吸系统（图5.46，图5.47）。

空气在入肺之前，要经过鼻、咽、气管等结构，沿途经受温热、

净化和湿润，然后进入肺内，最后达到肺泡。哺乳类的肺泡数量很大，有人估计，食肉目的肺泡有三亿至五亿个，肺泡的总面积亦即呼吸总面积，约为身体表面的50—100倍。这些肺泡处于呼吸管道最微细分支的末端，其上分布着大量的微血管，空气中的氧和血液中的二氧化碳，就在这里进行交换。

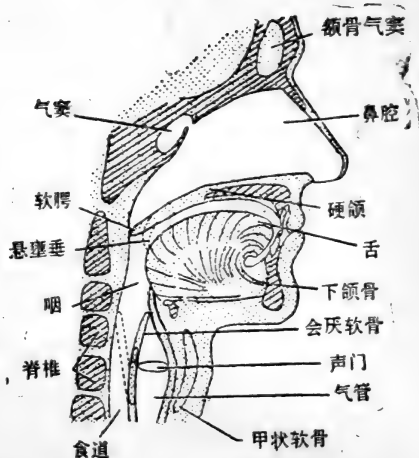


图5.46 人的呼吸系统上段

上述的气体交换在人体中的情况，早已有入实测过。如所周知，空气中的主要气体组成是氮、氧和二氧化碳。试将空气和人体呼出的气体进行分析，可以看出在呼吸活动中两者的氮含量没有什么改变，但呼出的气体与空气比较，则前者的氧少于后者，前者的二氧化碳多于后者，显然表明气体交换的具体内容。实测数字见表5.3。

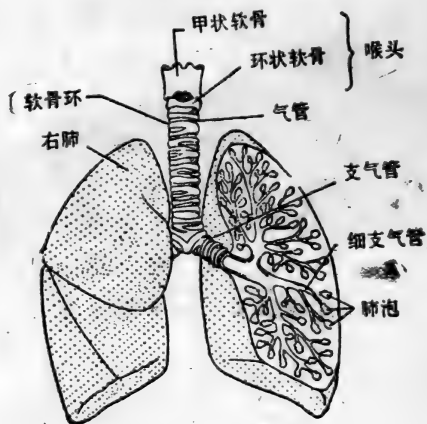


图5.47 人肺

陆生脊椎动物还有一些结构，能配合着呼吸器官的活动起一些辅助的作用。从爬行类开始出现了胸廓，它的运动可以改变胸

表5.3 空气和呼出气体的比较

| 气体 | 组成 | O ₂ | CO ₂ | N ₂ |
|------------|-------|-------------------|--------------------|----------------|
| | 容积百分比 | | | |
| 吸入的气体 (空气) | | 20.96 | 0.04 | 79 |
| 呼出的气体 | | 16.02 | 4.38 | 79+ |
| 差 | 额 | 4.94 | -4.34 | 0+ |
| 结 果 | | 吸入 O ₂ | 吐出 CO ₂ | - |

腔的容积，因而保证了更好的呼吸效果。鸟类的胸廓不够完善，在飞行时不能活动，要利用两翼的上举与下垂来使胸腔扩大或缩小，借此引起气囊作唧筒式的动作以助呼吸。哺乳类的胸腔中具有肌肉质的横隔膜，在肋间肌和肋骨运动的协作下，使呼吸的效果更为提高。

低等脊椎动物例如两栖类没有胸廓，其辅助呼吸的机械活动表现为另外一种方式，即借助于口腔底壁的升降使肺的换气得以顺利进行。

这里还要提及两种结构，它们的位置与呼吸系统密切相关，但它们的机能却与呼吸作用没有联系。这就是见于大多数脊椎动物的发声器官和见于鸟类的鸣管。

发声器官位于气管前端的喉部，由几块软骨、肌肉和声带组成这种发声器官，如人的声带（图5.48）。



图5.48 人的声带

鸟类的发声不是用上述的装置而是用鸣管（图5.49）。这个构造不在气管前端而是在气管和支气管分界的地方。这部分的气管环特化为鸣骨，内外侧管壁的薄膜形成鸣膜（鼓膜）。当此处特有的鸣肌收缩时，鸣膜紧张，受通过管内的气体振动而发出鸣声。

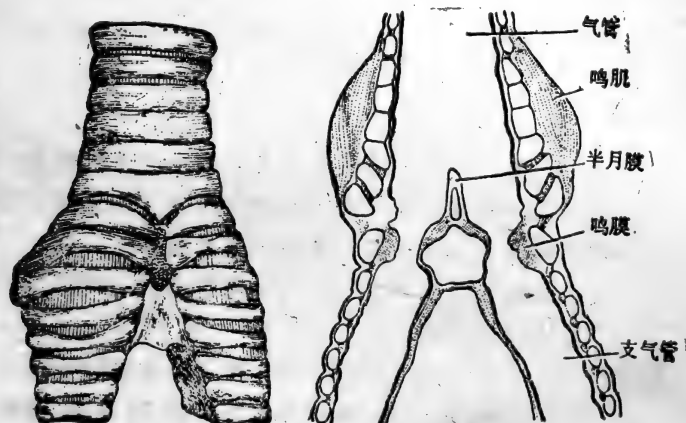


图5.49 鸟类的鸣管

六、物质的运输——循环系统

1. 动物的循环系统概况

动物机体要维持正常的生命活动，必须保证新陈代谢得以不断地进行。它需要有氧和营养物质的经常供给以建造自身和取得能量，代谢作用所产生的废物又要适时地排除于体外。这里就有一个物质在体内运输的问题，这种运输一经停止，生命也就无法持续下去了。执行这一运输任务的结构在高等动物体中组成了完善的循环系统，其机能概括地说来，有下列几点：

运送物质——除运送氧、营养物质、代谢废物之外，内分泌腺所分泌的激素，也由血液输送到身体的有关部分，发挥其应起

的作用。

调节内环境——机体中的组织细胞要有效地执行它们的机能，必须在相定恒定的环境条件下才行。一般要求内环境中的渗透压、氢离子浓度、盐类含量等都不要变动太大。循环系统，在呼吸和排泄两个系统的协作下，能维持内环境基本恒定，不至发生显著的变化。

抵抗疾病——血液中的白血球能消灭进入动物体引起疾病的细菌等物。患过某些传染病之后所产生的抗体也在血中，在一定程度上可以防止重患这类疾病。

调节体温——机体氧化体内各种营养物质所产生的热能，须要运至体表散发出去。冷天需要保持体热的时候，体表微血管即发生收缩。体温的调节，在恒温动物显得尤为重要。

循环系统这种物质运输的结构在动物界中是从无到有、从简单到复杂而逐渐发展起来的。

在单细胞动物和低等的无脊椎动物，由于机体的结构简单，体内已经消化的营养物质，可经渗透和扩散等作用送到身体各处。氧的吸收，二氧化碳以及代谢废物的排除则由与水流接触的体表来承担。这样，专门的循环器官就没有存在的必要。

从环节动物起，真体腔形成，与此同时，出现了血管，构成了明显的循环系统。总的说来，动物界的循环系统可分为开管式和闭管式两种类型，前者见于大多数无脊椎动物，后者见于蚯蚓等无脊椎动物和脊椎动物（图5.50）。

开管式循环系统比较简单，没有完整的器官系统。血液从心脏流出，进入血腔运行，不通过管道直接与组织细胞相接触。心脏壁很薄，所以收缩能力不强。气呼吸的昆虫具有特殊的呼吸器官，即分支极为复杂的气管，能深入全身组织进行气体交换以补偿开管式循环力量之不足。

闭管式循环系统是以血液始终在血管里和心脏内流动为其特点，其循环速度快，运输效能高，所以比开管式高等。

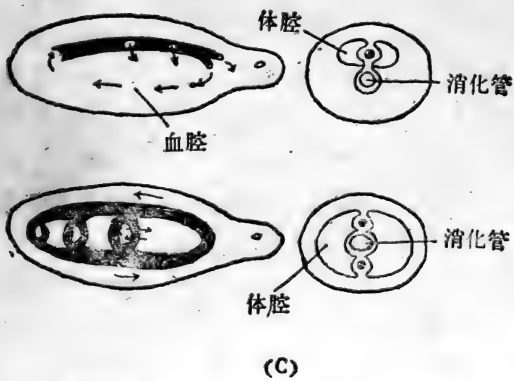
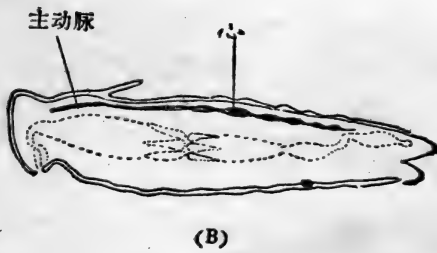
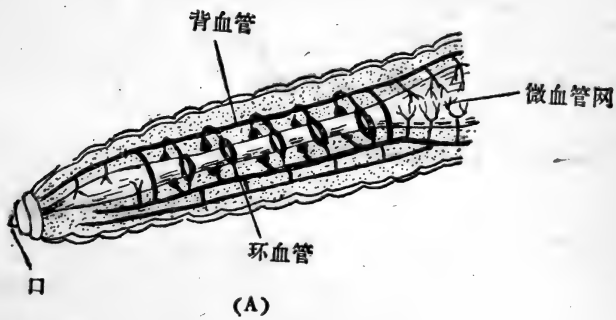


图5.60 开管式与闭管式循环系统比较图解
A. 蚯蚓, B. 蝗虫, C. 模式比较图解。

血液在身体中的主要流向，无脊椎动物和脊椎动物恰好是相反的。在前者，背方的血液向前流，腹方的血液向后流；在后者，背方的血液向后流，腹方的血液向前流。

2. 脊椎动物的循环系统

脊椎动物的循环系统，可以分为几个部分来叙述，即心脏、动脉系统、静脉系统和淋巴系统。

(1) 心脏 脊椎动物都具有明显的心脏。有了这个器官，便可以加强血液循环和新陈代谢，从而提高动物机体的生活机能。随着动物本身进化程度的不同，心脏还有简单和复杂之分。

鱼类的的心脏属于简单的类型，只由一个心房和一个心室构成。连接心房的有一个静脉窦，连接心室的或者是一个动脉圆锥（见于软骨鱼类），或者是一个动脉球（见于硬骨鱼类）

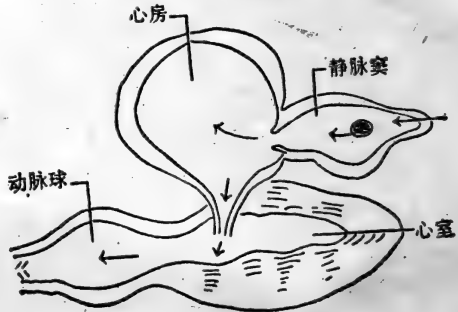
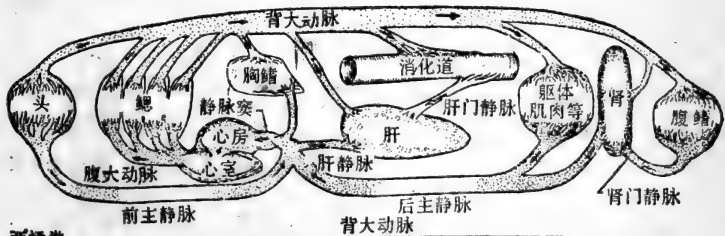


图5 51 硬骨鱼的心脏

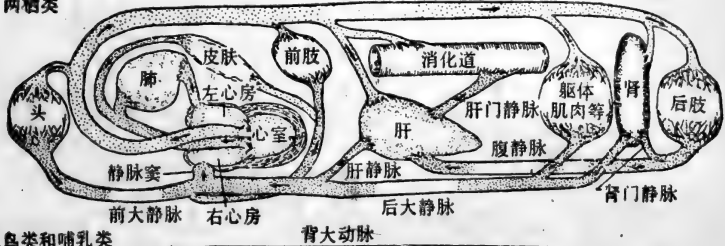
(图5.51)。心脏内的血完全是缺氧血。心室把这种血向前送到鳃内进行气体交换变成充氧血，再经动脉分布到身体各处把氧送走，最后又成为缺氧血经静脉流回心脏。如此周而复始，血液循环的途径只有一条，特称为单循环（图5.52）。两栖动物的蝌蚪在沒有经历变态以前，循环系统的特性也和鳃呼吸的水生脊椎动物相似。

从两栖类开始，陆生脊椎动物的循环，称为双循环。这里，血流的全过程包括两条循环途径。一条叫体循环，血液从心脏送出，经动脉流到身体各部再经静脉流回心脏，情况和单循环很类似，因其流程较长，称为大循环。另一条叫肺循环，只见于用肺呼吸的动物，血液只在心脏与肺脏之间循环流动，流程较短，称

鱼类



两栖类



鸟类和哺乳类

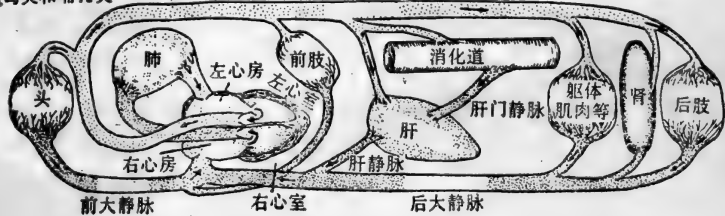


图5.52 脊椎动物血液循环的几种方式

为小循环。

两栖类和爬行类的血液循环，属于不完全的双循环类型，实际上就是单循环到双循环之间的过渡类型。两栖类的心脏，心房虽已分为两个，能分别接纳充氧血（左心房）和缺氧血（右心房），但心室仍只有一个。爬行类的心脏要复杂一些，不但心房已分为两个，心室中也出现了隔膜，只是分隔还不完全（鳄鱼的心室基本上已完全分隔为两个，但其间尚留有一个小孔——潘札尼氏孔——使隔开的心室两部仍能相通）。所以这两大类动物心室中流出来的血液只是半新鲜的混合血，含氧量当然是不高的。用

这样的血液供应身体，代谢率当然也不可能提高（图5.53）。

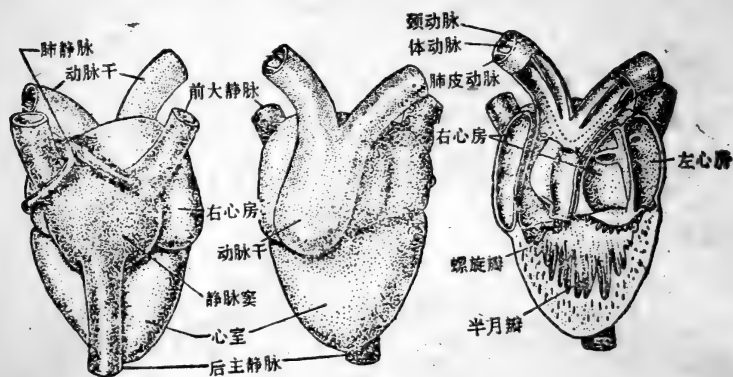


图5.53 · 蛙的心脏

鸟类和哺乳类的血液循环属于完全的双循环型。它们的心脏已分为四腔，即两个心房和两个心室。进入左心房和左心室的血

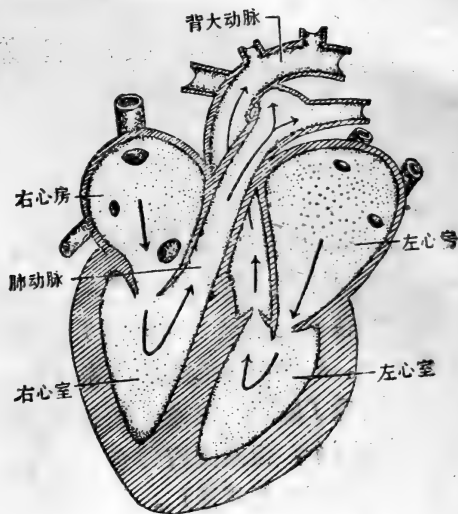


图5.54 哺乳类动物的心脏

液是充氧血；进入右心房和右心室的血液是缺氧血。这两种血液由于心室已完全分隔，再不会像两栖类和爬行类那样成为混合血了（图5.54）。

完全的双循环是脊椎动物的生理机能更趋于完善的重要条件之一。体循环执行输送气体、营养物质以及代谢产物的机能，肺循环则专门执行气体交换的基本机能。在具有完全双循环的动物，血液每循环全身一周，要通过心脏两次。从右心室发出肺动脉把缺氧血送入肺内进行气体交换，然后又把重新获得的充氧血经肺静脉送到左心房，入左心室，完成一次肺循环。从左心室发出的主动脉把充氧血运至全身各处，最后通过微血管和组织细胞交换气体及其它物质，变成缺氧血，汇入静脉系统，回归右心房，入右心室，完成一次体循环。

双循环保证血液得到更充足的氧，从而大大促进了机体的新陈代谢。旺盛的新陈代谢是鸟类和哺乳类获得较高体温而成为恒温动物的先决条件。不过，进步而完善的神经系统，对于体温调节的生理机制是起着主导作用的。恒温动物的体温并不因外界环境中温度的变化而发生显著的改变。例如鸟类的体温约为 42°C ，哺乳动物的平均体温约为 39°C 。所有的无脊椎动物以及鱼类、两栖类、爬行类等都不能保持身体恒温，它们的体温常随外界环境的温度而发生变化，因而被称为变温动物。

脊椎动物心跳的次数常和它们的代谢水平及身体大小有关。变温的鳝鱼，心跳为每分钟30次，和它体重相同的兔子，心跳为每分钟200次，二者差异是很显著的。小形的动物，其心跳速率往往高于大形的动物。现列举几种哺乳类动物的心率如下：

象—25；人—70；猫—125；鼠—400；小鼩鼱—800。

小鼩鼱体重一般只有4克，是最小的哺乳动物，但其心跳之快（800次/每分钟），确实令人惊异。一生中，其心脏几乎没有休息。人心脏的负担也是不轻的。有人计算过，一个70岁的人，一生中心跳约有25亿次，通过心脏的血液，总计可达30万吨。

(2) 动脉系统 动脉是从心脏运送血液到身体各器官组织的血管，其总的流向是离心的。动脉血最后要流经微血管进入静脉，转为静脉血。

脊椎动物动脉系统的基本结构见图5.55。

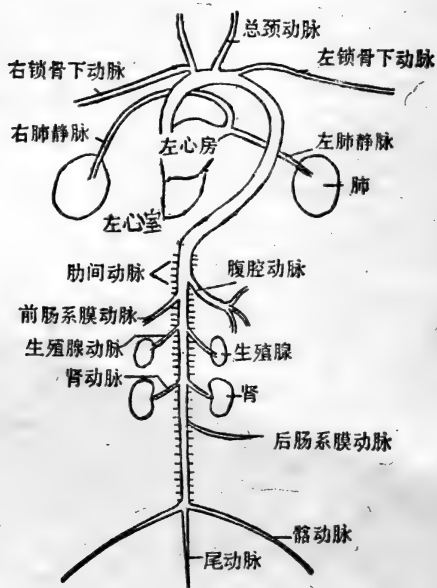


图5.55 哺乳类动物动脉系统模式图

这一系统最显著的变动情况在于动脉弓。所谓动脉弓就是连接背大动脉和腹大动脉的一组血管。这种动脉弓在原始的脊椎动物共有六对，在一般的软骨鱼类例如鲨鱼，腹大动脉前行，只分出五对动脉弓。每对又分成入鳃及出鳃动脉。硬骨鱼类的动脉弓再减少一对，共只四对，由原始动脉弓的第三至第六对发展而成。两栖类在蝌蚪时期，还保留着这四对动脉弓，进行鳃呼吸。到变态为成体的时候，它的第一对动脉弓（即原始动脉弓的第三对）

转变为颈动脉，第二对（即原始动脉弓的第四对）转变为背大动脉，第三对（即原始动脉弓的第五对）消失，第四对（即原始动脉弓的第六对）转变为肺皮动脉。这种转变是脊椎动物由用鳃呼吸演化为用肺呼吸的结果。在鱼类，背大动脉发出许多分节排列的动脉管，但在无尾两栖类，分节现象大大减少，背大动脉分出锁骨下动脉，腹腔及系膜动脉，肾动脉，髂动脉等，和高等动物的动脉系统已很接近。爬行类已不用鳃呼吸，所以它的四对动脉

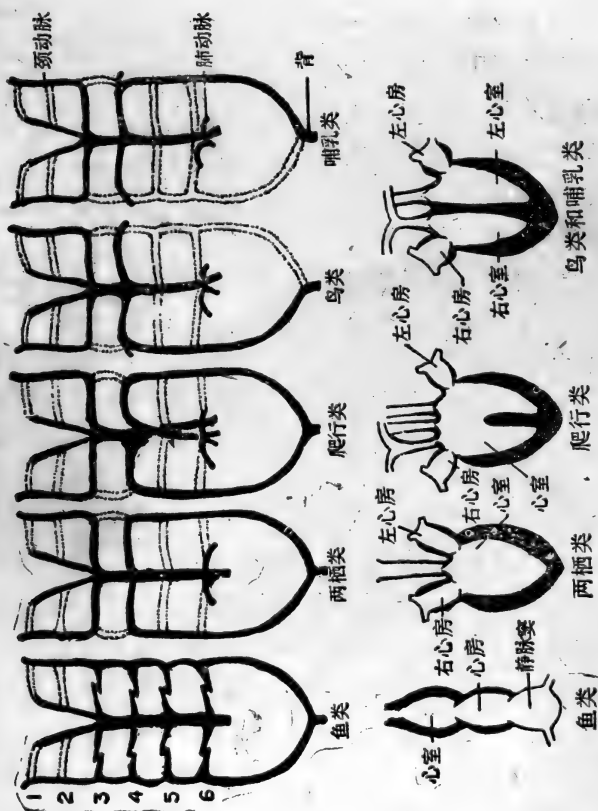


图5.56 脊椎动物各纲动脉弓和心脏的比较

弓，只在胚胎时期可以看到，其转变情况基本上和两栖类相同。它的第二对动脉弓（即原始动脉弓的第四对）所形成的左右两侧体动脉弓（合并后即成为背大动脉），在成体中仍然保存。到了鸟类，左侧的体动脉弓完全退化，哺乳类和鸟类恰好相反，完全退化的，是右侧的体动脉弓（图5.56）。

（3）静脉系统 静脉是从身体各器官组织运送血液回归心脏的血管，其总的流向是向心的。到了心脏的静脉血，再经过肺循环即转变为动脉血。

脊椎动物静脉系统的基本结构见图5.57。

在鱼类机体中，缺氧血的运送途径大致是：肠胃等处的缺氧血由肝门静脉进入肝脏，再经肝静脉集合而入静脉窦。从身体后部回流的血，可分肾门静脉（自尾部）、后主静脉、侧腹静脉（自腹鳍和腹壁）等，再会合锁骨下静脉以及从头部回流的前主静脉、下颈静脉，一起送入总主静脉（古维尔氏管），最后到达静脉窦。蝌蚪的静脉系统和鱼类的基本相似，至成体时则出现一些变化，例如前主静脉变为内颈静脉，总主静脉变为前大静脉，后主静脉基本消失，另产生发达的后大静脉等。两栖类由于有了肺脏，因而还有肺静脉。

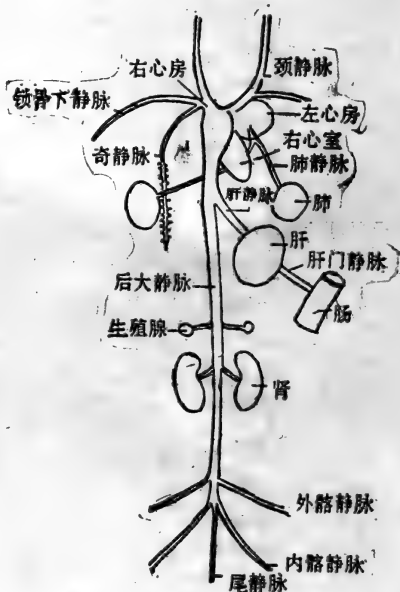


图5.57 哺乳类动物静脉系统模式图

爬行类的静脉系统，大体上和两栖类相似，但肾门静脉已显示退化。肾门静脉在鸟类更加退化，在哺乳类则完全消失。哺乳类还有奇静脉与半奇静脉，是由两条后主静脉的遗迹演变而成。

无论静脉和动脉，都是由三层膜状的结构组成的。最内的一层，即围成管腔的一层，称为内膜，其表面为单层扁平上皮，下方有薄层结缔组织和少量弹性纤维。动脉粥样硬化时，病变主要发生在内膜上。内膜之外为中膜，膜层较厚，主要由平滑肌、弹性纤维及胶原纤维构成，血管的弹性即取决于中膜。中膜之外为外膜，是血管的最外层，富有结缔组织。

但是静脉和动脉的机能显然不同，因而彼此之间在结构上也有不同之处。静脉的管腔大，管壁薄，容易被周围的组织挤压塌陷；动脉的管腔小，管壁厚，弹性大。在管壁三层膜中，动脉的中膜最厚，所含的平滑肌和弹性纤维较多；静脉则以外膜为最厚。某些静脉还具有半月状的瓣膜。

(4) 淋巴系统 淋巴系统包括淋巴、淋巴管、淋巴结和其

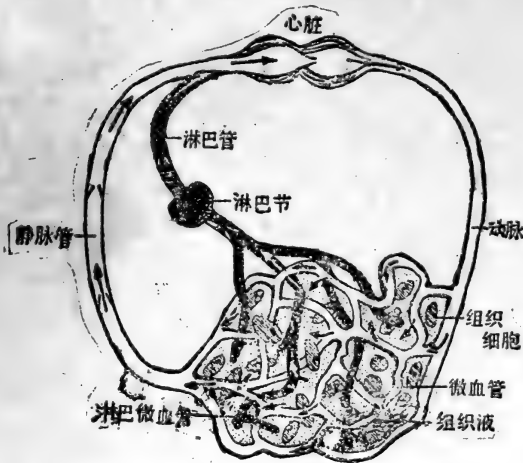


图5.58 哺乳类动物的淋巴管与淋巴结

它淋巴器官。最小的淋巴管称为微淋巴管（毛细淋巴管），分布于各组织间，其末梢为盲端，收集组织细胞间的液体（组织液）渗入管内，形成淋巴（图5.58）。

淋巴属于液态结缔组织，其组成已见前述。淋巴中的水分是从微血管血液的流体部分（血浆）渗出来的。微淋巴管网支汇总成为较大的淋巴管。这些淋巴管，在高等脊椎动物（羊膜类）中最后汇合成为胸导管和右淋巴导管，与颈部的大静脉相连，淋巴从这里注入血液，形成淋巴循环。淋巴结是一种腺状构造，数量很多，大都集中于颈部、肠系膜、腋窝以及腹股沟等处，与淋巴管联系起来，除产生淋巴球之外，还具有吞噬体内的细菌和异物、产生抗体及中和细菌产生的毒素等作用（图5.59）。

低等脊椎动物例如青蛙等还有一种称为淋巴心的结构，由淋巴管演变而来，能搏动，其作用在于促进淋巴的循环。

其它淋巴器官还有脾脏、扁桃腺和胸腺等，它们都有产生淋巴球的功能。脾脏还是一个血库，可以贮藏及调节血量，又可以吞噬一部分衰老的红血球和血中的异物、细菌等。在许多鱼类和哺乳类，脾脏成为制造红血球的主要器官。



图5.59 哺乳类动物淋巴系统概况

七、废物排除与体内平衡——排泄系统

1. 排泄系统的功用

(1) 排除废物 动物机体在生命活动的过程中，由于食物的氧化与分解，产生了代谢废物。这些代谢废物主要是碳水化合物和脂肪氧化后所产生的二氧化碳，以及蛋白质分解过程中所形成的尿素、尿酸、还有其它的含氮废物如氨 (NH_3) 和三甲胺 [$(\text{CH}_3)_3\text{N}$] 等。所有这些废物都是对机体有害的物质，因此必须排出体外才能保持身体内部正常的生理状态。

一般的说来，在多细胞动物中，这些废物先要经过循环系统，由血液收集，运送到专门的器官，得到有效的排除。二氧化碳主要是从呼吸器官排到体外，尿素、尿酸等含氮废物，则主要是由排泄器官排除。两栖类的皮肤以及哺乳类动物皮肤中的汗腺，也参与排泄，这一点，前面已经提过了。

消化管所排出的粪便，虽然含有少量代谢产物如胆汁中的色素等，但其主要内容只不过是积存在消化管后段的食物残渣，并非经过复杂的代谢过程后所形成的产物。所以粪便一词不能和排泄物（代谢废物）一词混同起来。排出粪便这样的生理现象，不属于排泄而应称为排遗。

(2) 维持盐水平衡 动物的正常生命活动，有赖于健全的新陈代谢。健全的新陈代谢需要有一个稳定的内环境，特别是直接进行物质交换的血浆和组织液等，尤应经常保持恒定，不能发生较大幅度的变动。这种状况称为体内平衡。内环境中的无机盐如钠 (Na^+)、钾 (K^+)、钙 (Ca^{++})、镁 (Mg^{++})、磷酸根 (HPO_4^-)、碳酸根 (HCO_3^-)、硫酸根 (SO_4^-)、氯 (Cl^-) 等和水分在生命活动的过程中起着一系列重要的作用，比如调节渗透压和酸硷度等。所以维持体内的盐水平衡是动物生理现象中的一个重要环节。

排泄系统的重要性，不仅在于它排出废物的种类最多（参阅表5.4），含量也最大，而且还在于尿的质和量经常随着机体内环境的情况而发生改变，因而对于维持内环境的恒定具有重要的作用。排泄系统又是动物调节水分的主要结构，体内过多的水分经由尿液排出，使水分的平衡得以保持。

表5.4 正常人 24 小时尿的主要固体物含量

| 无机物 (克) | | 有机物 (克) | |
|---------|---------|---------|---------|
| 氯化钠 | 10~15 | 尿素 | 2.0~3.0 |
| 钠 | 2.4 | 肌酸酐 | 1.0~1.7 |
| 硫酸根 | 1.7~2.7 | 尿酸 | 0.5~1.0 |
| 磷酸根 | 0.8~1.3 | 马尿酸 | 0.1~1.0 |
| 氯 | 0.5~1.0 | | |

2. 动物的排泄系统概况

原生动物的直接扩散的方式把代谢废物从体表排出，细胞中多余的水分（其中也有代谢废物），则由伸缩泡的收缩排到体外，使原生质的浓度得以保持平衡。海绵、水螅等一般也是通过细胞内容的扩散作用排出废物。

排泄器官开始出现于扁形动物，称为原肾管，它的基本单位是焰细胞。这是一种中空的细胞，内有一束纤毛，经常均匀摆动，有如火焰飘摇，故称焰细胞。它通过细胞膜的渗透收集代谢废物及多余的水分送入排泄管经原肾孔排出体外。含氮废物主要是从分支的肠管和表皮渗出（图5.60）。

环节动物中出现了分节排列的排泄器官，称为后肾管。这种管道两端开口，通体腔的一端直接容纳体腔中的废物，经另一端排出体外。每一后肾管还有微血管围绕，废物也可由微血管渗入后肾管最后向外界排除（图5.61）。

环节动物以后的大多数无脊椎动物也有肾管结构，但因动物的种类不同，肾管的数量和形态，常发生各种变化。节肢动物中

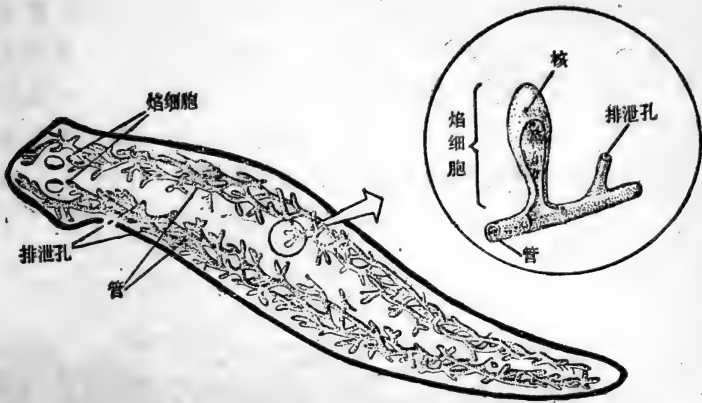


图 5.60 涡虫的排泄系统

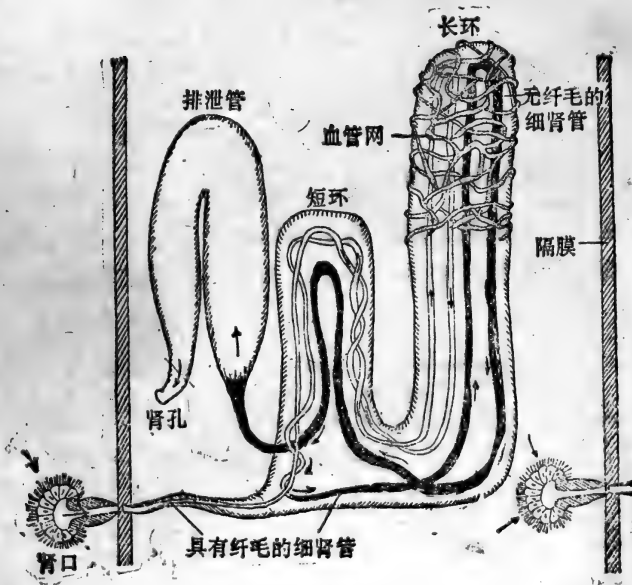


图 5.61 蚯蚓的排泄系统

的昆虫、蜈蚣等，其排泄器官比较特殊，称为马氏管。管子的盲端伸入体腔，另一端与肠管通连。代谢废物经渗透扩散进入马氏管并由此排到肠管内与消化后的残渣一起排出体外。昆虫的含氮废物主要为尿酸，几乎不溶于水，一般成为结晶体随干粪排出。陆生动物，由于氨转化成尿酸，防止了体中水分的损失，陆栖的生活就更能适应了（图5.62）。

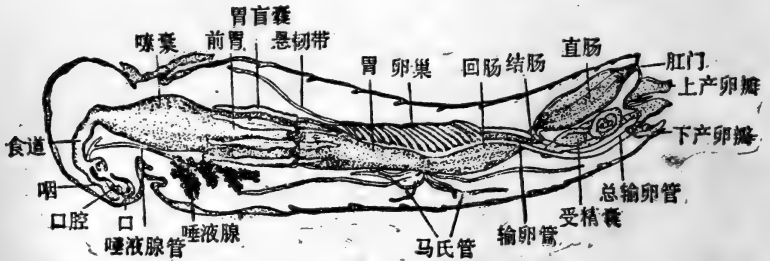


图 5.62 飞蝗的内部构造

到了脊椎动物，排泄系统的结构和机能又有了更进一步的发展。

3. 脊椎动物的排泄系统

脊椎动物的排泄系统，其主要部分为一对发达的肾脏。从低等种类到高等种类，根据发展程度的不同，肾脏可以区分为三种

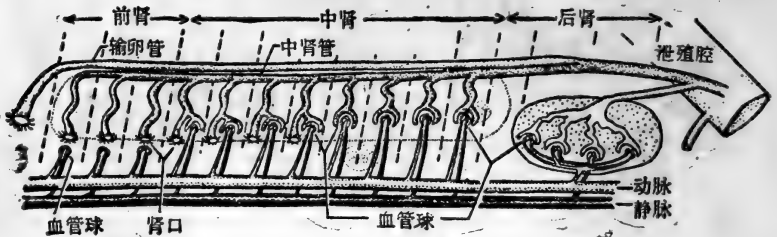


图 5.63 脊椎动物排泄系统模式图

类型，即前肾、中肾和后肾(图5.63)。

前肾——脊椎动物在胚胎时期都有前肾出现，但只有鱼类和两栖类的胚胎时期，前肾才有作用。圆口纲中的盲鳗仍用此种肾脏作为排泄器官。

前肾的位置靠近体腔的前段，由许多排泄小管(肾小管)组成。小管的一端开口于体腔，开口处膨大成漏斗状，其上着生纤毛，这就是肾口，³可以直接从体腔内收集代谢废物。在肾口附近还有由血管丛形成的血管球，它们利用滤过血液的方式把血中的废物排出送入排泄小管中。小管的另一端与一个总的管道相通。这个总管称为前肾导管，其末端通到体外。

中肾——这是鱼类和两栖类成体阶段执行排泄机能的器官，位于前肾的后方。排泄小管的肾口已显出退化，有些小管的肾口甚至完全退化，不能直接与体腔相通。靠近肾口附近的排泄小管外凸成为小支，小支末端膨大内陷成为双层的囊状结构，叫做肾球囊(包曼氏囊)，把血管球包入其中，共同形成一个肾小体。肾小体和它的排泄小管一起组成一个泌尿机能的基本构造，特称为肾单位。

在中肾阶段，原来的前肾导管纵裂为二：其一成为汇集排泄小管尿液的总管道，即中肾导管，在雄性动物兼有输精管的作用；另一管在雄体已退化，在雌体则演变为输卵管。

后肾——这是爬行类、鸟类、哺乳类成体的排泄器官，其位置靠近体腔的后段。外部形态因动物种类不同而显有差别。后肾的排泄小管末端只有肾小体，肾口已完全消失。各肾小管运送尿液汇入的总管道，就是后肾导管(前肾导管、中肾导管和后肾导管，通常亦泛称为输尿管)。此管是由中肾导管生出来的一对突起，向前延伸成管，各和一个后肾连接。后肾发生后，中肾和中肾导管都失去了泌尿的机能而转成生殖系统的组成部分：中肾导管完全成为输精管，遗留下来的中肾排泄小管则形成副睾等构造。

以上三种类型的肾脏，其形态学的比较可以概括如表 5.5。

表 5.5 脊椎动物三种肾脏比较表

| 前 肾 | 中 肾 | 后 肾 |
|---|--------------------------|-------------|
| 为某些圆口类的排泄器官，也见于其它脊椎动物的胚胎期，在鱼和两栖类的胚胎中还能起作用 | 为鱼类和两栖类的排泄器官，也见于羊膜动物的胚胎期 | 为羊膜动物的排泄器官 |
| 排泄小管数目少 (1—13) | 排泄小管约有数百 | 排泄小管约有数千或更多 |
| 血管球与排泄小管连接不紧 | 血管球发达并包入肾球囊内形成肾小体 | 肾小体更发达，数量增多 |
| 肾口存在 | 肾口存在 | 肾口消失 |
| 肾口开口于体腔 | 肾口开口于体腔 | 排泄小管不通体腔 |
| 前肾导管 | 中肾导管 | 后肾导管 |
| 位于体腔前段 | 位于体腔中段 | 位于体腔后段 |
| 无尿道 | 无尿道 | 有尿道 (哺乳类) |
| 无肾门脉 | 有肾门脉 | 肾门脉退化 |

后肾是脊椎动物肾脏中最高级的类型。就哺乳类而言，它的后肾是一对常呈豆形的主要的排泄器官，滤出尿液，经输尿管、膀胱和尿道而排出体外。如果沿正中中线将肾脏纵剖为两个对称的部分，然后在切面处作从外向内的观察，就可以看到三层结构：外层为皮质部，是肾小体密集的地方，中层为髓质部，是许多排泄小管汇集的地方，内层为肾盂，是输尿管在肾内的膨大部分，为暂时贮存尿液的地方。

前面在讲中肾时已经提到：肾小体和它的排泄小管(肾小管)一起组成一个泌尿机能的基本构造，称为肾单位(图5.64)。肾单

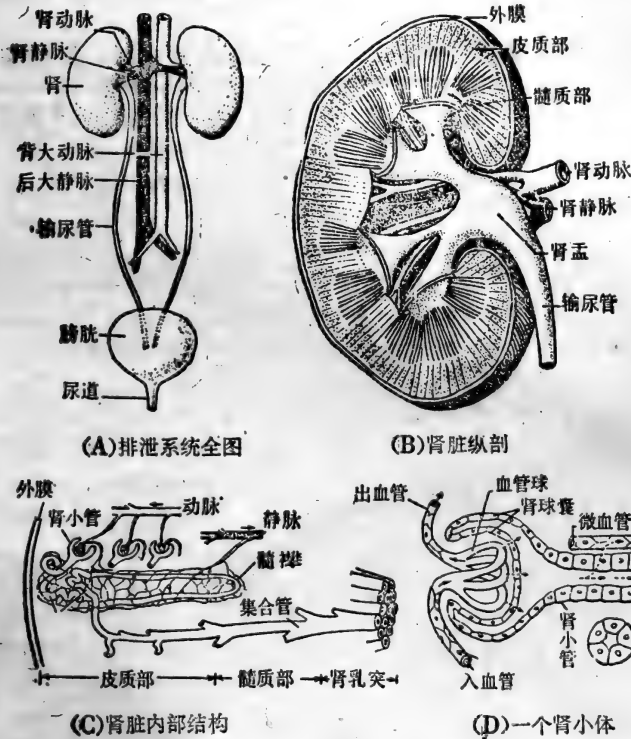


图 5.64 人的排泄系统(示肾单位)

位中的血管球是一丛动脉微血管，接受来自肾动脉的血液，并把血液中除血细胞和大分子蛋白质之外的一切水溶性物质都随水滤入肾球囊中。这样的滤液称为原尿。原尿中的蛋白质只有微量，其它成分及含量都和血浆基本相同(参阅表5.6)。当肾小球发生炎症、缺氧或中毒时，其通透性增大，原来不能滤过的物质如红

血球、蛋白质等也可以大量滤出，这就出现了血尿和蛋白尿。

原尿从肾球囊流向排泄小管，先后经过近曲小管、髓襻（亨氏襻）、远曲小管，然后汇入集合管成为终尿，通过输尿管等结构而排到体外。终尿的成分与含量和原尿有很大的区别（表5.6），

表 5.6 血浆、原尿、终尿的主要成分（%）比较表

| 成 分 | 血 浆 | 原 尿 | 终 尿 | 终尿/原尿 (浓度比) |
|-----|-----------|-----------|-------|----------------|
| 水 | 91~92 | 99 | 96~99 | 1 |
| 蛋白质 | 6~8 | 微量 | 0 | — |
| 葡萄糖 | 0.1 | 0.1 | 0 | — |
| 尿 素 | 0.03 | 0.03 | 2.0 | 67 |
| 尿 酸 | 0.002 | 0.002 | 0.05 | 25 |
| 肌酸酐 | 0.001 | 0.001 | 0.1 | 100 |
| 钠 | 0.3 | 0.03 | 0.4 | 1.3 |
| 钾 | 0.02 | 0.02 | 0.15 | 7.5 |
| 氨 | 0.0001 | 0.0001 | 0.04 | 400 |
| pH | 7.35~7.45 | 7.35~7.45 | 6.0 | |

这是因为原尿在流经近曲小管、髓襻和远曲小管等处时，其中的某些物质（例如葡萄糖）被小管的上皮细胞重新吸收，送入周围微血管的血液中运走，而小管上皮细胞又能分泌某些物质（例如氨、钾等）加到原尿中去，因此终尿和原尿的差别是十分明显的。

在脊椎动物的排泄系统中，还有一个器官需要讲一下，这就是膀胱。膀胱有三类，即管状膀胱、泄殖膀胱和尿囊膀胱。管状膀胱见于一般鱼类，由输尿管末端膨大而成；泄殖膀胱见于肺鱼类、两栖类及单孔类，是泄殖腔的一个突起，与输尿管并不直接相连；尿囊膀胱见于一部分爬行类和绝大多数哺乳类，由胚胎时期尿囊柄基部膨大而成。

膀胱是一个贮尿器官。在哺乳类，它是由平滑肌组成的一个囊形结构，其后端开口与尿道相通。膀胱与尿道的交界处有括约肌，可以控制尿液的排出。

八、神经协调及感觉器官——神经系统

1. 动物的神经系统概况

动物一般要依靠神经系统以及和这个系统有密切关系的感觉器官来接受刺激，并将刺激传到身体的有关部分（例如肌肉、腺体等）以引起适当的反应。因此，神经系统是动物机体和外界环境取得联系的物质基础。另一方面，神经系统（有时是在内分泌腺的参与下）又可以协调动物机体内部细胞之间、组织之间和器官系统之间的机能活动，使它们联合起来、相互配合并步调一致地进行各种生命活动，从而保证动物机体成为一个统一的整体。由此可见，神经系统既是动物和它的外界环境取得统一的重要结构，同时又是维持机体内部统一的重要结构。

在原生动物，无所谓神经系统，动物本身只是一个单细胞，它的动作与反应都靠这一个细胞来完成。动物界最初的神经组织，出现于腔肠动物，以简单的神经细胞形态分散在上皮细胞的基部，形成网状神经组织。局部的刺激，可以传遍整个神经网络，引起广泛的反应，所以这样的神经结构，又称为弥散性神经系统。

到了扁形动物，神经系统开始集中和分化，出现了初步的中

枢神经系统。身体前端有一对脑神经节，各向后连接一条纵行的腹神经索，两条神经索之间，有许多横神经相连，构成梯形神经系统。

环节动物与节肢动物的神经系统更加发达和集中，咽部背方有一对特大的神经节，称为脑（亦称咽上神经节）。扁形动物的两条腹神经索发展至此，集中为一条腹神经索，前端通过咽下神经节和脑相连。神经索上按体节数目每一体节分布一对彼此紧靠的神经节。这样的神经结构图案，称为链状神经系统。它的形态和机能在无脊椎动物中是最完善的（图5.65）。

脊椎动物的神经系统又有了更高的发展。

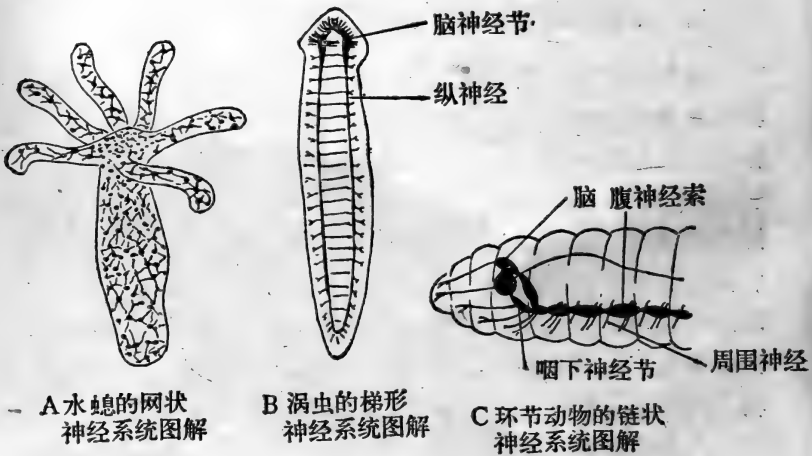


图5.65 几种无脊椎动物的神经系统

2. 脊椎动物的神经系统

脊椎动物的神经系统，其形态与位置都和无脊椎动物的神经系统显然不同。前者的中枢部分成管状，位于消化管的背方，特称背神经管；后者的中枢部分成实心的索状，位于消化管

的腹方，特称腹神经索。

脊椎动物的神经系统，可以分为三个部分来叙述，即中枢神经系统，周围神经系统及感觉器官。

(1) 中枢神经系统 中枢神经系统再分为脑和脊髓两个部分：

脑

脊椎动物的脑是由神经管的前端膨大发展而成。在胚胎时期，神经管前端首先形成原脑，原脑后面的部分称为次脑。这样的脑，实际上只有一个明显的膨大部，是为一部脑。后来这一部脑发展成为三部脑，即前脑、中脑和菱脑。三部脑进一步发展，前脑分成端脑（大脑）和间脑，中脑保持不变，仍为中脑，菱脑分成后脑（小脑）和髓脑（延脑、延髓），这样脊椎动物的五部脑就形成了（图5.66）。大脑更分化为左右两半，称为大脑半球。原

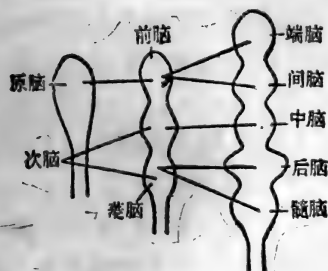


图5.66 脑的初期分化

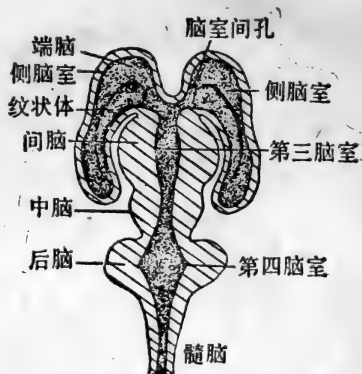


图5.67 脑室

来神经管的中腔分化成为脑室（图5.67）。大脑有两个半球，所以有两个脑室（即第一、第二脑室），间脑中腔为第三脑室，延脑中腔为第四脑室。中脑中腔与小脑中腔在高等脊椎动物中已成为不明显的细管，因而不称之为脑室。中脑中腔另称为中脑水

管。

这五部脑的基本情况简述如下（图5.68）：

大脑：可分为两部分：最前端的一对小形突出物称为嗅叶，后面的部分则为大脑半球。大脑背壁，在尚未分化成左右两部分的阶段，还是薄膜状，在左右半球出现后，则成为厚壁，其中的神经组织在爬行类已很发达，构成大脑皮层。到了哺乳类，大脑

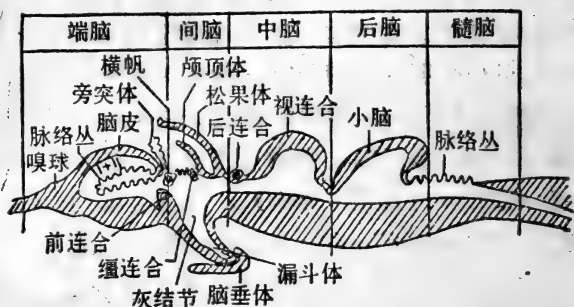


图5.68 鲨鱼脑正中纵切面模式图

皮层的发达程度最高。高等动物各器官系统的生理机能都直接或间接受到大脑皮层的控制。大脑皮层又是这些动物接受各种刺激的分析器和综合器，是动物执行复杂的、精细的条件反射的主要器官，因而是高级神经活动的中枢。

间脑：位于大脑后方。左右两侧有厚壁，称为丘脑或视丘。背方顶部发出两个突起，位置在前的名叫顶器（颅顶体），在后的名叫脑上腺（松果体，松果腺）。腹方发出一个脑漏斗（脑盾），和脑下腺（脑垂体）紧相连结。松果体和脑垂体都是内分泌腺。脊椎动物眼球的主要部分，也是由间脑两侧分支形成的。某些爬行类动物（例如楔齿蜥）的顶器极为发达，并且具有眼球的基本构造，露出在顶骨间的一个小孔中，能接受光线的刺激，因此有顶眼或第三眼之称。

中脑：主要部分为视叶，是动物的视觉中枢。一般为一对，

哺乳类有四个，特称四叠体。中脑的腹壁特厚，称为大脑脚。

小脑：位于延脑的背侧，壁很厚，小脑中腔细窄不显。在高等种类中，小脑分化成两个小脑半球，腹面以脑桥相连。小脑是调节身体平衡和运动的中枢。运动灵活的动物（如游泳力强的鱼类以及飞翔的鸟类等），其小脑就比较发达。

延脑：是脑和脊髓的连接部分。腹壁很厚，前接大脑脚，后接脊髓。背壁薄，其下方即为第四脑室。从背部观察，第四脑室呈菱形，故又称菱窝。延脑是脑部最少分化的部分，但显有重要的机能，是动物多种生命活动（呼吸、循环、消化等）的中枢。

脊髓

脊髓紧接在延脑之后，略呈圆柱状，由神经管发展而成，但因管壁很厚，所以管的中腔很细。在脊髓背腹两面的正中线上，各有一条纵沟，分别称为背沟和腹沟。脊髓内部为灰质，外部为白质，与大脑、小脑中灰质、白质的分布情况恰好相反。灰质主要是由神经细胞和无髓神经纤维组成，白质则主要由有髓神经纤维组成，灰质在脊髓中从横断面看呈蝶形式H形（图5.69）。

脊髓是中枢神经系统的低级部位，为许多反射的低级中枢。通过这些中枢可进行一些非条件反射活动。脊髓中有许多上行神经纤维和下行神经纤维可传导上行和下行的神经冲动。许多运动神经和感觉神经出入于脊髓，说明脊髓的机能主要是进行反射活动和传导作用，所谓反射，是指机体接受刺激后，通过神经系统而发生的反应。实现反射活动的物质基础是反射弧。一个反射弧包括五个部分：①感受器，接受刺激，产生神经冲动；②传入神经，即感觉神经纤维，把冲动传到中枢神经系统（脑或脊髓）；③中枢神经，由此把冲动传出，一般要通过联络神经元；④传出神经，即运动神经纤维，把冲动传至反应部位；⑤效应器，在这里产生机体对刺激的反应（例如肌肉收缩或腺体分泌等）（图5.69）。

（2）周围神经系统 周围神经系统是由于其分布位置在中

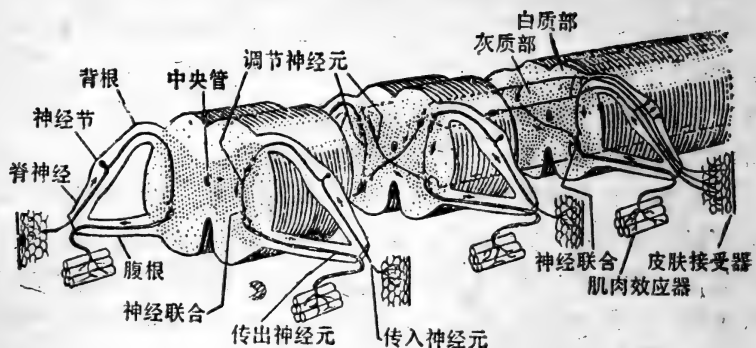


图5.69 脊髓横切面示意图 (兼示反射弧)

枢神经系统的外围而得名。它包括从脑和脊髓发出而分散在身体各部的神经以及位于脊柱两侧的链状神经结构和位于头、荐两处的一部分神经结构。发自脑的神经，称为脑神经；发自脊髓的神经，称为脊神经；位于脊柱两侧的链状神经结构，称为交感神经；位于头、荐部的一部分神经结构，称为副交感神经。交感神经和副交感神经共同组成植物性神经系统或自主神经系统。

脑神经

脑神经从脑部腹面对称地向两侧发出，出脑之后主要分布在头部、颈部和内脏器官。脑神经在无羊膜动物为十对，在羊膜动物为十二对（增加脊副神经和舌下神经各一对）。现将哺乳类的脑神经介绍于下（表5.7）。

脊椎动物十二对脑神经的名称和编号，早已为解剖学所习用。1895年，有人又在鼻区前部发现了另一对脑神经，称之为端神经，编号为0，机能是感觉。所以有人认为实际上无羊膜动物应有十一对脑神经，羊膜动物应有十三对。

脊神经

这是由脊髓向左右两侧发出的周围神经，成对，数目因动物

表5.7 脑神经的起源、分布及机能

| 名 称 | 起 源 | 分 布 | 机 能 |
|------------------|------|-------------------|-----|
| I、嗅神经 | 大脑嗅叶 | 鼻腔粘膜 | 感觉 |
| II、视神经 | 间脑 | 视网膜 | 感觉 |
| III、动眼神经(内含自主神经) | 中脑 | 眼肌、虹彩、睫状肌 | 运动 |
| IV、滑车神经 | 中脑 | 眼肌 | 运动 |
| V、三叉神经 | 小脑脑桥 | 上下颌肌肉、口、舌、上下眼睑及鼻等 | 混合 |
| VI、外展神经 | 延脑 | 眼肌 | 运动 |
| VII、面神经(内含自主神经) | 延脑 | 颜面肌肉、舌、味蕾、唾腺等 | 混合 |
| VIII、听神经 | 延脑 | 内耳 | 感觉 |
| IX、舌咽神经(内含自主神经) | 延脑 | 咽、舌、粘膜及喉头肌肉等 | 混合 |
| X、迷走神经(内含自主神经) | 延脑 | 外耳、咽、喉头、气管及其它内脏器官 | 混合 |
| XI、脊副神经 | 延脑 | 肩部肌肉 | 运动 |
| XII、舌下神经 | 延脑 | 舌肌 | 运动 |

的种类不同而有差别，如猪的脊神经为33对（人的脊神经为31对，计颈部八对，胸部十二对，腹部五对，荐部五对，尾部一对）。

每一条脊神经都是由背、腹两根从脊髓发出。背根包含感觉神经纤维，这些纤维把刺激从皮肤或内脏等处传到中枢神经系统。背根靠近脊髓处，有一个膨大的神经节，称为背神经节，内

含神经元，连通脊髓和身体周围的部分。腹根包含运动神经纤维，分布到肌肉与腺体，将中枢神经系统发出的冲动传至效应器。

脊神经的背根和腹根在脊柱内会合为一根，从椎间孔伸出后，随即分为三支，即背支、腹支和脏支。背支较细，分布至背面的皮肤和肌肉；腹支较粗，分布至体侧及腹面的皮肤和肌肉；脏支则分布至内脏器官。这三支都是混合神经，其中既有感觉神经纤维，也有运动神经纤维。

植物性神经

这是一组支配内脏器官生理活动的神经结构。心跳快慢、胃肠运动、腺体分泌等，都和这个系统有密切的关系。由于这个系统不受意志的控制，所以有自主神经系统之称，但它的作用仍不能脱离大脑皮质的调节和控制。

植物性神经系统包含两个部分，即交感神经系统和副交感神经系统（图5.70）。交感神经系统为脊柱两旁的一条交感神经干和许多交感神经节。这些神经节大部分排列在交感神经干上，结成一串；另外还有一些则分布在肠系膜上。交感神经干与胸部及腰部的脊髓相通，并有神经分布到虹膜、泪腺、唾腺、血管和心、肺、胃、肝、肾、膀胱及生殖器官等处。副交感神经系统为发自脑部（包括在第三、第七、第九和第十等四对脑神经中）和脊髓荐部的副交感神经以及若干副交感神经节。这些神经节或分布在所支配器官的附近，例如虹膜、泪腺、唾腺等，或分布在所支配的器官内部，如心、肺、胃、肝、肾、肠、膀胱及生殖器官等。

身体中的器官一般都同时分布有交感神经和副交感神经。这两种神经的作用是互相颉颃、互相矛盾的。例如交感神经所传递的冲动对心脏的跳动起兴奋作用，而副交感神经所传递的冲动则对心跳起抑制作用。交感神经抑制胃、肠的活动，而副交感神经则能使这类活动加强。这两种对立作用相反相成，共同促进了

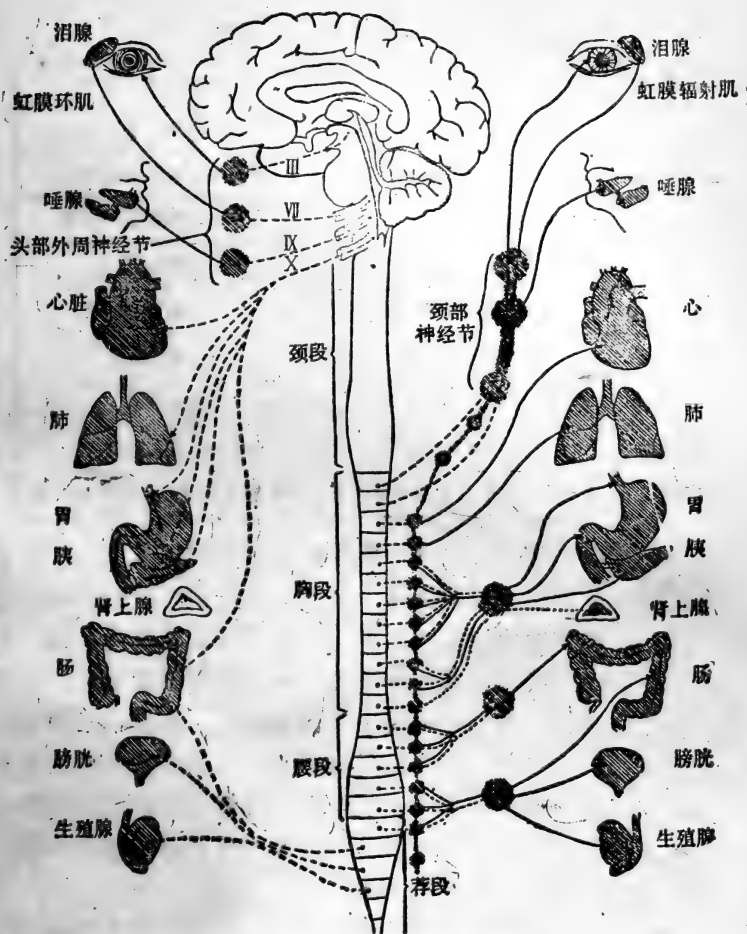


图5.70 植物性神经系统示意图

器官的正常活动，保持了生理机能的相对平衡。各种传入冲动，凡是使交感神经活动增强的，同时也使副交感神经活动减弱，反之亦然。这就使得器官的机能活动，既不至过分加强，又不至过分减弱，从而使机体在通常情况下得以处于相对稳定的状态。

植物性神经系统的具体机能，举例如下（表5.8）。

表5.8 植物性神经系统主要机能简表

| 作用对象 | 交感神经系统 | 副交感神经系统 |
|-------|---------------|---------------|
| 心脏 | 加速心跳 | 减慢心跳 |
| 动脉 | 收缩动脉和升高血压 | 扩张动脉和降低血压 |
| 消化管 | 减慢蠕动和降低活动性 | 加速蠕动和增加活动性 |
| 膀胱 | 松弛膀胱 | 收缩膀胱 |
| 支气管肌肉 | 扩张通道利于呼吸 | 收缩通道 |
| 虹膜 | 扩张瞳孔 | 收缩瞳孔 |
| 汗腺 | 增加分泌 | 降低分泌 |
| 毛发肌肉 | 收缩，毛发竖立 | 松弛，毛发平伏 |
| 代谢 | 促进糖元分解，促进分解代谢 | 抑制糖元分解，促进合成代谢 |

植物性神经与躯体神经（一般的脑神经和脊髓神经）有明显的区别：①躯体神经支配骨骼肌，管理随意运动，植物性神经支配平滑肌、心肌和腺体，管理内脏、心血管运动及腺体分泌，不受人的意志的直接控制。②躯体神经自脑髓和脊髓发出后，直接达到效应器，植物性神经自脑髓和脊髓发出后，不直接达到效应器，而要先在植物性神经节中交换神经元，再由节内神经元发出轴突达到所支配的器官。因此，植物性神经纤维根据在神经节前或神经节后的位置不同，可分为节前纤维和节后纤维两个部分，只有肾上腺直接受节前纤维的支配。

（3）感觉器官 脊椎动物的感觉器官可分为感受物理刺激和感受化学刺激的两大类。前者有皮肤感觉器、侧线器、平衡器、听觉器、视觉器等，后者则有味觉器和嗅觉器。

皮肤感觉器——见于一切脊椎动物的皮肤中。最原始的形式是由游离的神经末梢终止于表皮而成，较为进步的则是触觉细胞或触觉小体（图5.71）。蝮蛇类的眼睛与鼻孔之间有一种称为颊窝的构造，乃是特化的皮肤感受器。颊窝中有一薄膜，其上分布着

许多神经末梢。膜中有无数线粒体，能将热能转变为神经冲动。

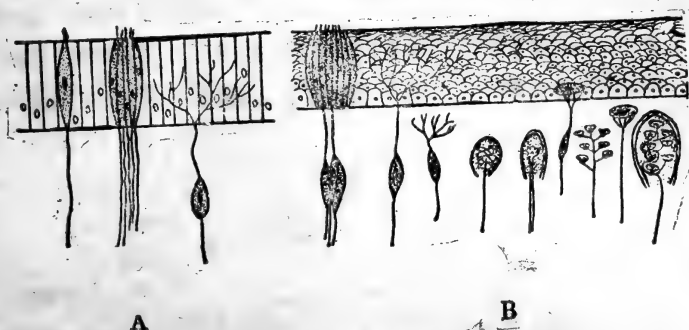


图5.71 各种皮肤感受器

A. 无头类的原始感觉细胞, B. 脊椎动物的感觉细胞

侧线器——为水栖的无羊膜动物所特有。在圆口类和经常水栖的两栖类，其身上可以看到具有感觉细胞的小窝，在鱼类则形成复杂的侧线管（图5.72）。

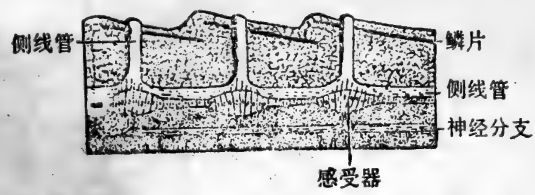


图5.72 鱼的侧线器

平衡器和听觉器——圆口类和鱼类等低等脊椎动物只有内耳，主要是起平衡身体的作用。动物发展到陆栖生活以后，内耳的听觉作用才逐渐加强，形态上由半规管、椭圆囊、球状囊、瓶状囊等部分组成。瓶状囊在鱼类只有痕迹，在哺乳类则发展成为明显的耳蜗。

脊椎动物从水栖到陆栖，其听觉器的环境发生了较大的变

化。原来的水环境是传导物理刺激的良好导体，空气环境在这方面的性能是不及水的。这就促使所有的陆栖类群必须改造听觉器才能产生新的适应。于是在内耳的基础上增加了中耳，随后又增加了外耳，听骨也由一个（镫骨）增加成三个（镫骨、砧骨、槌骨），耳蜗更分化成为结构复杂的螺旋状器官，具有高效的听觉能力（图5.73）。

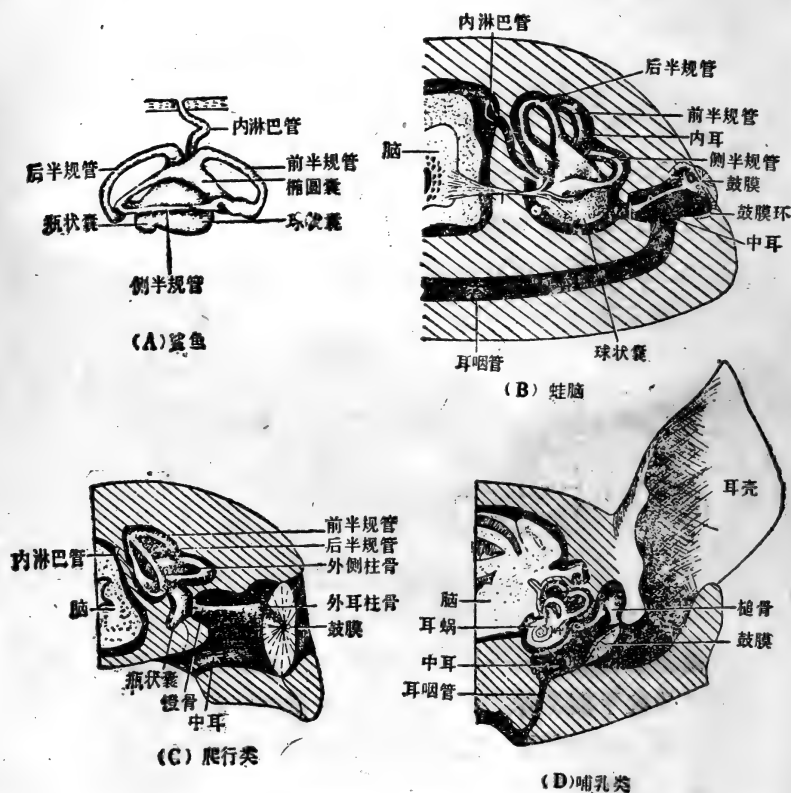


图5.73 脊椎动物的平衡器和听觉器

视觉器——脊椎动物一般都具有发达的视觉器，即眼，而且在不同的动物类群中，眼的构造基本上没有什么重大的变化，主要的差别在于眼的调节方法（即在网膜上确定视象焦点）。鱼类利用镰状突起移动球形的晶体，陆栖动物则用分布在晶体周围的睫状肌的收缩来改变双凸晶体的突出程度。鸟类用分布在巩膜周围的环状肌的收缩来改变眼球的形状，这是鸟类所特有的双重调节。

脊椎动物的眼球，从发生上讲，是由间脑向两侧外突和正对外突处的皮肤向内陷入共同组成了最主要的部分，即视网膜和晶体，再加上由眼囊周围的结缔组织分化出巩膜、脉络膜、角膜以及其它附属结构，就形成了一个完整的视觉器官（图5.74）。

味觉器——是比较原始的感受化学刺激的器官，在所有脊椎

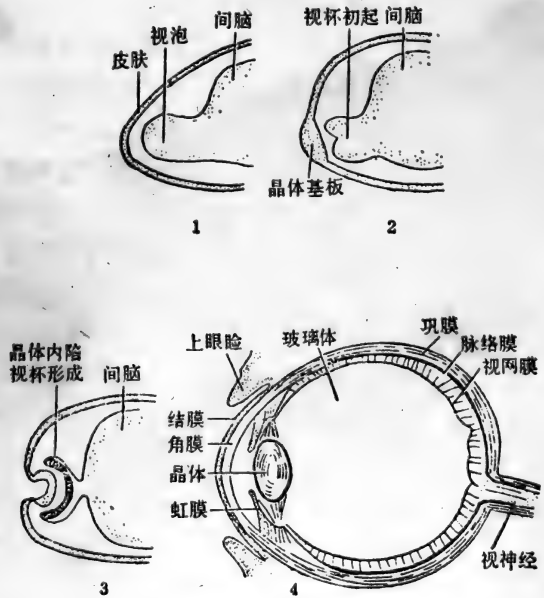


图5.74 脊椎动物眼的发生及主要结构

动物中都保存着这种原始的、简单的结构，即通称的味蕾。

嗅觉器——是高度分化的感受化学刺激的器官。各纲脊椎动物具有不同的嗅觉器，例如圆口类只有一个外鼻孔和单个嗅囊，鱼类的嗅觉器是具有褶皱的成对嗅囊和成对外鼻孔，位于吻部背面，软骨鱼的成对外鼻孔则位于吻部腹面。陆生脊椎的嗅觉器与口腔相通，因此出现了内鼻孔，有利于空气呼吸。两栖类的内鼻孔开口于口腔的前部，羊膜动物因生有次生腭，内鼻孔就移到了咽部。内鼻孔出现后，鼻腔即兼有嗅觉和呼吸两种机能。

九、化学协调——内分泌系统

1. 激素及其作用概述

动物机体中所有的生理机能都是受中枢神经系统支配的。中枢神经系统能直接调节机体的活动，也能通过许多组织器官所产生或分泌的活性物质间接调节机体的活动。这些起调节作用的活性物质称为激素，而产生或分泌激素的组织器官则称为内分泌腺。

内分泌腺是没有导管的腺体，所以又有无管腺之称。它们和唾腺、汗腺等不同，这后一类腺体都有导管把分泌物送出，特称为外分泌腺或有管腺。内分泌腺所分泌的激素直接进入血液，随着血液循环到达身体的各部分，在一定的器官或组织上发生作用，从而协调个体的新陈代谢、生长、发育、生殖以及其它生理机能，使这些机能得到兴奋或抑制，或使它们的活动加快或减慢。在动物机体内，激素的含量是很少的，但它们对于生命活动的正常进行极为重要。

散在身体各处的内分泌腺，分泌不同的激素，发挥不同的作用，共同组成一个内分泌系统。这个系统的机能非常复杂，但不论是如何复杂的内分泌活动，都得直接或间接地受神经系统、特别是高级中枢的控制。中枢神经系统的机能如果发生障碍，内分

泌的机能就会失调，动物机体的代谢作用就会发生紊乱。所以每一个动物必须有一套健全的神经体液调节系统，才能保持正常的、健康的生活。

内分泌腺常由不规则排列的细胞团或细胞束以及丰富的血管一起组成，其形态和位置随动物的种类不同而有差别。有些器官例如胰脏、精巢和卵巢等既是内分泌腺，又是外分泌腺。例如胰脏分泌胰液，是一种外分泌腺，它分泌胰岛素，则又是一种内分泌腺。

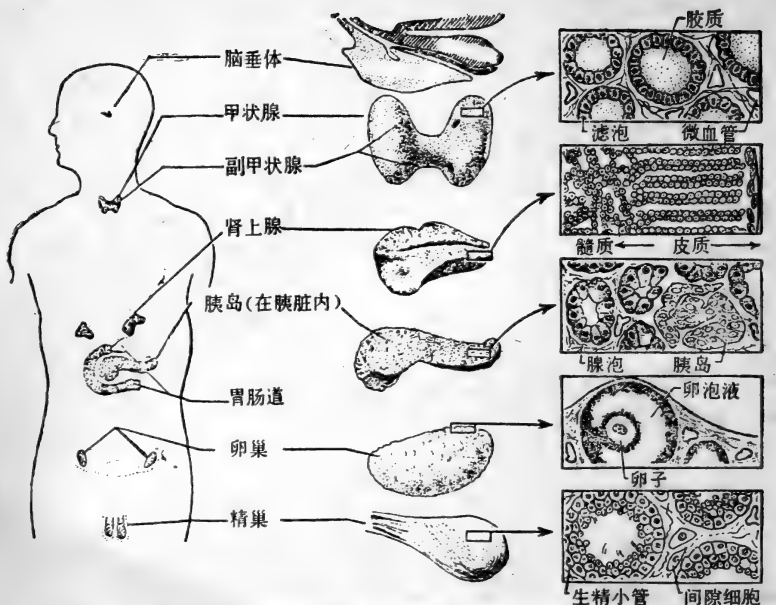
在不同种类的脊椎动物中，同一种内分泌腺所分泌的激素，可能有量的差异，但却无质的不同，因此，从一种动物的内分泌腺提制出来的激素，对于他种动物也常有相似的功效。

2. 脊椎动物的内分泌系统

脊椎动物体中主要的内分泌腺有甲状腺、肾上腺、脑垂体、副甲状腺、胰岛腺、胸腺和性腺等。这些腺体在人体的分布情况、外形及内部结构，可参看图5.75。

甲状腺 由原索动物咽部腹面的内柱（一种沟状结构）发展而成。七鳃鳗幼体尚保留内柱，至成体时内柱才与咽部脱离成为独立的内分泌腺。甲状腺在多数鱼类中是分散存在的，在两栖类、鸟类和一部分爬行类则为成对的实体，位于咽的下方。另一部分爬行类如龟、蛇等，甲状腺为单一结构，至哺乳类又分为二叶（图5.76）。

甲状腺分泌的激素称为甲状腺素，其中含有碘。甲状腺的主要功用是提高新陈代谢，促进生长发育，刺激各种组织细胞进行氧化，释放能量。甲状腺素缺乏，则生长发育都要受到障碍，皮肤干燥，脱毛，心跳减低，体温下降。如人在未成年之前缺乏此种激素，则智力低落，成为呆小病患者。当甲状腺分泌亢进时，就会出现代谢增高、心跳加快、眼球突出等病象。食物中如果经常缺乏含碘物质，甲状腺则呈不同程度的肿大，俗称为大脖子



(A) 内分泌腺在人体内的分布 (B) 各分泌腺的外形 (C) 各分泌腺的显微结构

图5.75 人体的内分泌腺

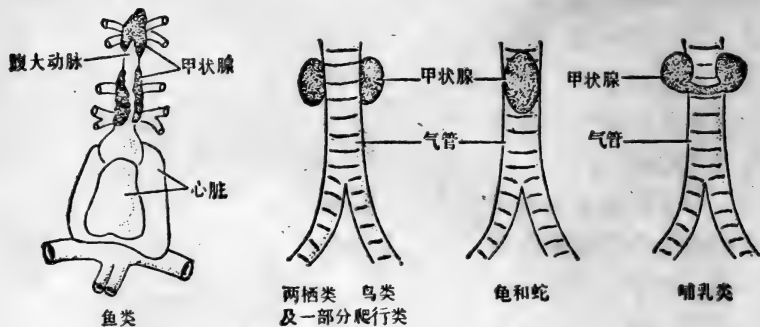


图5.76 几种脊椎动物的甲状腺

病，在我国一些山区，尤其是北方山区，患者较多。

副甲状腺 见于两栖类及羊膜动物，由胚胎时期的一部分鳃

囊发展而成，位于甲状腺的背侧，形小，色红，呈卵圆形。分泌的激素叫副甲状腺素，能调节血液中钙和磷的含量。

肾上腺 位于肾脏附近，由两种组织构成：一种叫皮质；一种叫髓质。脊椎动物从鱼类发展到哺乳类，它们体内的两类组织逐渐从分别存在走向两者混杂，最后髓质集中成团，外面为皮质所包围（图5.77）。

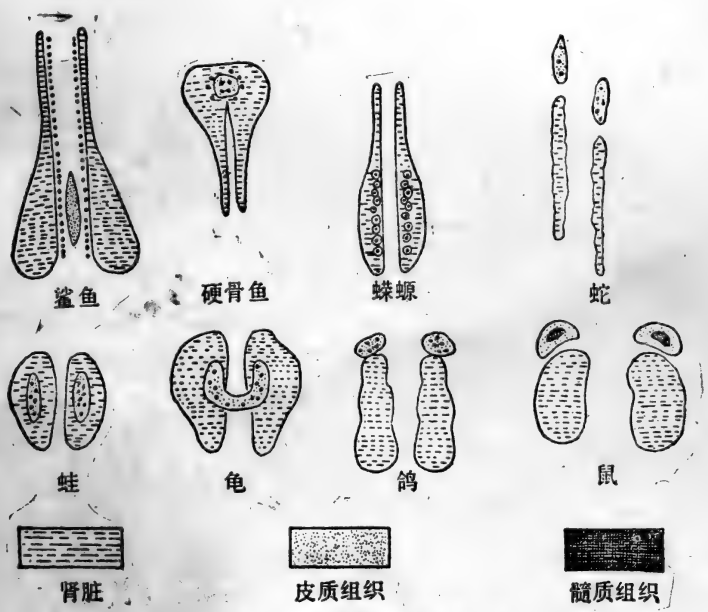


图5.77 几种脊椎动物的肾上腺

哺乳类的肾上腺，是这个腺体的最发达的类型。在结构上也由外部的皮质和内部的髓质组合而成。皮质能分泌几种激素，统称为皮质激素，其作用是调节盐和水分的均衡和糖类的代谢，并促进性腺的发育以及第二性征的发达。切除皮质，动物很快就会死亡。髓质分泌的激素，称为肾上腺素，能引起交感神经兴奋，使血糖增加、心跳加速、血压升高、平滑肌收缩、支气管扩张

等。

脑垂体 位于间脑的腹面。圆口类的脑垂体只有一叶，由口腔时期的口腔背壁向上突出而形成。在其它脊椎动物，脑垂体一般可分为两部，即前叶和后叶。前叶与见于圆口类的情况相同，由口腔上皮变来，后叶则来源于间脑神经组织的下突。根据来源不同，前叶亦称为腺性垂体，后叶亦称为神经性垂体(图5.78)。

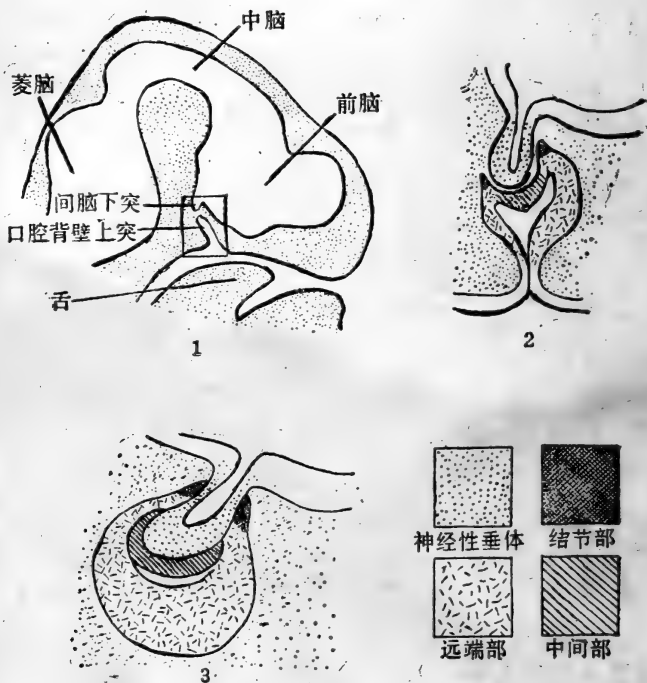


图5.78 脑垂体的发生和构造示意图

前叶能分泌多种激素，例如：

生长激素 (GSH) —— 促进蛋白质合成和机体的生长发育。人在幼年时，如生长激素分泌不足，则智力虽正常，身体却很矮小，成为侏儒症。反之，如生长激素分泌过多，儿童会长得过度

高大，成为巨人症。

促甲状腺激素 (TSH) —— 刺激甲状腺分泌甲状腺素。

促肾上腺皮质激素 (ACTH) —— 刺激肾上腺皮质分泌皮质激素。

促性腺激素 (GTH) —— 与性器官的成熟有关。可分为卵泡刺激素和黄体刺激素 (黄体生成素)。这两种激素，无论雌性或雄性的动物都能产生。卵泡刺激素 (FSH) 能促进卵子或精子的成熟，黄体刺激素 (LH) 能促进睾丸间质细胞的活动，或加速排卵并使卵泡产生黄体。促性腺激素已广泛应用于畜牧业和渔业的生产实践，取得了显著的成果。

催乳素 (LTH) —— 在女性，能维持黄体的存在并刺激黄体分泌孕酮，促进泌乳。催乳素是否也存在于男性，目前还不清楚。

近年来的研究表明：脑垂体本身的分泌活动还要受到丘脑下部所产生的称为释放激素的化学物质所控制。每一种释放激素控制着相应的一种脑垂体激素。例如黄体刺激素的释放激素增多，黄体刺激素的分泌量也就随着增多。黄体刺激素的释放激素，简写作 LRH，是由十种氨基酸所组成。我国在1973年已能人工合成，以后又合成了高活性的 LRH 类似物。这些合成物正在进一步研究和应用，展示了广阔的前途。

后叶分泌的激素有两种：

加压素 (抗利尿激素 ADH) —— 促使血管收缩以升高血压，又促使排泄小管更好地重新吸收水分以维持体内的水分平衡。

催产素 —— 引起子宫收缩和促进泌乳。

生殖腺 (性腺) 主要是精巢 (睾丸) 和卵巢，它们除产生生殖细胞 (精子和卵子) 之外，还能产生激素，因此，也是一种内分泌器官。

精巢的生精小管之间有间质细胞，能分泌雄性激素，促进第二性征的发育。

卵巢能分泌两种激素：一种是卵泡分泌的雌性激素，也称卵泡素，另一种是黄体分泌的孕酮，也称黄体素。雌性激素能促进雌性生殖器官和第二性征的正常发育。孕酮能刺激子宫内膜增生以接纳受精卵，使之能在子宫粘膜上固着，又能刺激乳腺发育，阻止其它卵细胞的再行成熟。

胰岛 前已讲过，胰脏是一个重要的消化腺，属于一种外分泌腺，但胰脏同时也是一种内分泌腺，以细胞群的形式分散在胰脏的组织中，称为胰岛。成人的胰岛约有170万个。胰岛细胞共有两种，一种叫 α 细胞，数目较少，产生胰高血糖素，使血糖的浓度升高；另一种叫 β 细胞，数目很多，约占整个胰岛细胞的80%，产生胰岛素，使血中的葡萄糖转化为糖元，提高肝脏和肌肉中糖元的贮藏量。胰岛素分泌不足，血糖量就会升高并由尿排出，形成糖尿病。

胰岛素是由51种氨基酸按一定顺序组合而成的蛋白质。1965年，我国科学工作者经过六年多的辛勤钻研，在世界上第一次人工合成了具有生物活性的、结晶的牛胰岛素。1971年，我国科学工作者又成功地用X光衍射法完成了猪胰岛素晶体结构的测定工作。这些成就在生物科学的基本理论方面作出了重要的贡献，也使人类在认识生命奥秘的进程中跨出了一大步。

其他内分泌腺 脊椎动物的内分泌腺，除上面所举的几种之外，还有松果腺、胸腺、消化管的内分泌腺和前列腺等。

松果腺的作用尚不十分明确，现有的资料认为它能分泌黑色素紧张素，抑制脑垂体前叶分泌卵泡刺激素和黄体刺激素，从而抑制卵巢的活动，防止性早熟。黑色素紧张素还能加强中枢神经的抑制过程，促进睡眠。

胸腺位于胸部稍前方，是一种淋巴器官，在幼体中特别发达，以后逐渐萎缩。胸腺能分泌一种激素，称为胸腺激素，其作用是促进生长和抑制性器官的早熟。近年研究又指出胸腺能增加机体产生抗体的能力，所以被视为一种重要的免疫器官。

消化管分泌的激素有促胃液素、促胰液素、促肠液素等，分别激发胃液、胰液及肠液的分泌（图5.42）。

前列腺见于高等哺乳动物的雄体，是生殖系统的一种附属腺体，位于尿道基部靠近膀胱的地方。它除了作为外分泌腺，分泌稀薄的硷性乳状液体参加精液的组成之外，还是一种内分泌腺，其激素称为前列腺素。目前已知，这种激素约有20多种类型，存在于前列腺、卵巢、子宫内膜、脐带等处；甚至在洋葱、香蕉、

表5.9 脊椎动物内分泌腺及其激素化学本质简表

| 内 分 泌 腺 | | 激 素 | 化学本质 |
|---------|-----------------------------|---|--|
| 脑 垂 体 | 前 叶 | 生长激素 促甲状腺激素 促肾上腺皮质激素 卵泡刺激素 黄体刺激素 催乳素 | 蛋白质 糖蛋白 39肽 糖蛋白 糖蛋白 蛋白质 |
| | 后 叶 | 加压素 催产素 | 9肽 9肽 |
| 甲 状 腺 | | 甲状腺素 | 氨基酸 |
| 副 甲 状 腺 | | 副甲状腺素 | 蛋白质 |
| 肾 上 腺 | 皮 质 髓 质 | 皮质激素 肾上腺素 | 类固醇 儿茶酚胺 |
| 胰 岛 | α 细 胞 β 细 胞 | 胰高血糖素 胰岛素 | 29肽 蛋白质 |
| 生 殖 腺 | 间质细胞 卵 泡 黄 体 | 雄性激素 雌性激素 孕 酮 | 类固醇 类固醇 类固醇 |
| 松 果 腺 | | 黑色素紧张素 | 色胺类 |
| 胸 腺 | | 胸腺激素 | 蛋白质 |
| 前 列 腺 | | 前列腺素 | 脂肪酸 |

甘蔗等的植物组织中也有存在。前列腺的作用，正在深入研究，已报道的主要功能有：促进精子生长成熟，激发孕酮分泌，加速黄体溶解，抑制胃腺分泌，增强利尿，降低血压等等。进入七十年代以来，我国已能用生物学和化学的方法合成前列腺素的某些类型，并在临床上试用，进行受孕中期的人工流产，取得了良好的效果。

为便于查阅起见，特将脊椎动物主要内分泌腺及所分泌的激素和化学本质列表如上。

十、生命的延续——生殖系统

1. 动物的生殖系统概况

我们在前面所讲述的各个系统，即皮肤、骨骼、肌肉、消化、呼吸、循环、排泄、神经及内分泌等器官系统，主要是维持动物个体的正常生活并与外界环境相适应的结构，它们不可能使动物免于衰老和死亡。作为个体来说，动物是不可能避免死亡的，但作为种来说，动物是可以相对地世代绵延、生生不息的。这一种生命的延续作用，要靠另一个器官系统来完成，这就是生殖系统。有了生殖系统所体现的机能，动物才能有发展和进化。

动物的生殖方式，可分为无性生殖和有性生殖两大类。

无性生殖见于低等动物，只须一个亲体即可产生后代，没有明显分化的生殖器官。例如原生动物的分裂生殖和孢子生殖，多孔动物和腔肠动物的出芽生殖等都属于无性生殖。

有性生殖一般须有两个亲体才能进行。两亲体各产生具有生殖机能的细胞，即通称的配子。来自不同亲体的配子互相结合形成合子，从而发育成下一代的新个体。低等动物的两种配子，形态大小都相似，称为同型配子，例如衣滴虫(*Chlamydomonas*)。绝大多数动物的两种配子则在形态、大小、和功用上彼此间都显有很大的差别，依其大小分别称为小配子和大配子，统称为异型

配子。小配子就是精子，大配子就是卵子。精卵结合即平常所指的受精。产生精子的器官为精巢（睾丸），产生卵子的器官为卵巢。

异型配子的出现产生了性别的分化。雄性的精子和雌性的卵子成熟后，最简单的情况是直接排出体外，不经过生殖管，例如水母和沙蚕；或者要经过生殖管（输精管或输卵管）把精、卵送出，例如多数动物。

精巢和卵巢这两种生殖器官，开始出现于腔肠动物。扁形动物及环节动物大都是雌雄同体，节肢动物以上的类群大都是雌雄异体。有些雌雄异体的动物在性成熟后因受激素的作用而出现第二性征，即两性在体形、体色等方面出现的差异。

有些动物如腔肠动物中的蕨枝虫(*Obelia*)、尾索动物中的樽海鞘(*Doliolum*)等，在一个生命循环的生殖活动中，有无性个体和有性个体的交替出现。这种现象，叫做世代交替。就蕨枝虫而言，它的水螅型群体以无性出芽的方法产生单体的水母型，水母型又以有性生殖方法产生水螅型群体。这两个阶段互相更迭以完成世代交替的生活史(图5.79)。

在动物界的发展过程中，有性生殖显然优于无性生殖。这是因为无性生殖方法虽然简单，但它只能传递一个亲体的遗传性，子代发生变化的可能性就比较少。有性生殖的进步之处则在于它传递了两个亲体的遗传性，使子代比两亲有更多的变化潜能，因而可以更好地适应不断变化的环境条件。这对于个体或种的生存和发展自然是很有利的。

2. 脊椎动物的生殖系统

脊椎动物的生殖系统，其主要的机能与一般动物的生殖系统相同，在于产生生殖细胞（精子和卵子）来延续种的生命。

脊椎动物一般都是雌雄异体，但在胚胎早期，两性器官都同样发育，以后，只有其中一种继续发育成为有机能的生殖器

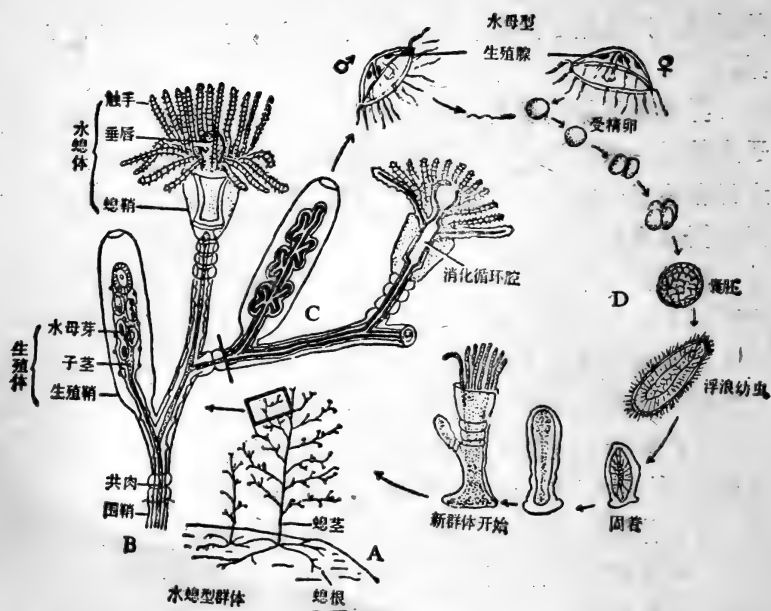


图5.79 水螅型群体的生活史

A. 群体; B. 部分放大; C. 剖面观; D. 生活史。

表5.10 雌雄生殖器官的同源关系

| * 胚胎早期 | 雌 性 | 雄 性 |
|--------|-------------|----------|
| 生殖嵴 | 卵 巢 | 精 巢 |
| 中 肾 | (痕 迹) | 副 睾 |
| 中肾导管 | (痕 迹) | 输 精 管 |
| 泄殖窦 | 阴道下段 | 尿道近端 |
| 前肾导管 | 输卵管、子宫、阴道上段 | (痕迹) |
| 生殖褶 | 小 阴 唇 | 阴茎, 阴茎尿道 |
| 生殖隆起 | 大 阴 唇 | 肾 囊 |

• 在人类这是九周的胎儿时期

官，另一种则退化不显。这种两性分化的情况略如上表。因此，从表中可看出在成长的脊椎动物雌体中可能有退化的雄性器官；同样，在雄体中也可能有退化的雌性器官。

(1) 雌性生殖系统 雌性生殖系统主要包括卵巢和输卵管。除硬骨鱼之外，卵巢和输卵管并不直接相连。卵子在卵巢中成熟后，先排到体腔内，由此经输卵管排出体外（体外受精）或暂留管内（体内受精）。在哺乳动物以下的种类，两条输卵管分别开口于泄殖腔。在高等哺乳类动物，泄殖腔已不复存在，输卵管分化为喇叭管（即输卵管本体）、子宫和阴道等部分(图5.80)。子宫是输卵管末段的转化物，在哺乳类可分为四种类型：(i) 双子宫，即左右两个子宫分别开口于阴道，如象和兔等；(ii) 双分子宫，即左右子宫靠近，末端连合并共同开口于阴道，如猪、牛、羊、鼠等；(iii) 双角子宫，即左右子宫大部分连合，每个子宫只留下一个小角，如犬、猫、鲸等；(iv) 单子宫，即左右子宫完全愈合为一个，如猿猴等。

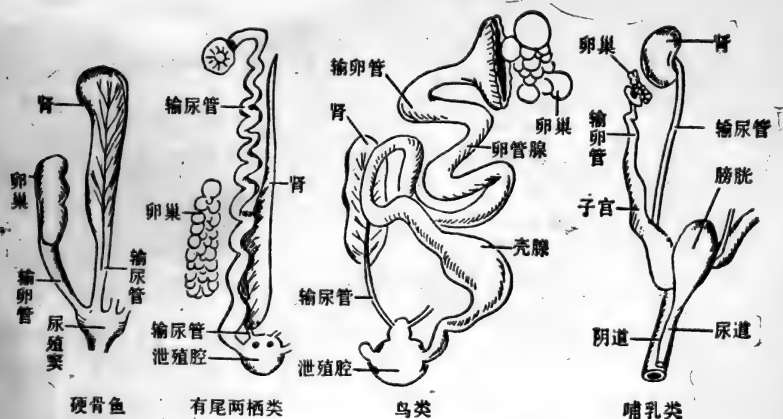


图5.80 几种脊椎动物的雌性生殖系统

鸟类的卵巢和输卵管比较特殊，一般只是左侧的特别发达，

右侧的已退化。有人认为这种现象与鸟类产大形硬壳卵和适应飞翔生活有关。

雌性生殖系统具有附属腺体例如卵管腺和壳腺等。鸟卵中的蛋白就是卵管腺的分泌物，蛋壳则为壳腺所分泌。

(2) 雄性生殖系统 雄性生殖系统主要包括精巢(睾丸)和输精管。除硬骨鱼之外，凡以中肾为排泄器官的脊椎动物，其中肾导管即兼有输精的机能。在羊膜动物，中肾为后肾所取代，中肾导管的排泄作用至此已完全消失，改变成为专用的输精管。精巢中含有许多生精小管，精子在管里发育成熟后，经副睾(由部分中肾排泄小管转化而成)入输精管而排到体外。哺乳类动物的精子由输精管进入尿道，通过交接器(阴茎)才排出去。所以雄性哺乳类动物的尿道既输送尿液，也输送精液(图5.81)。

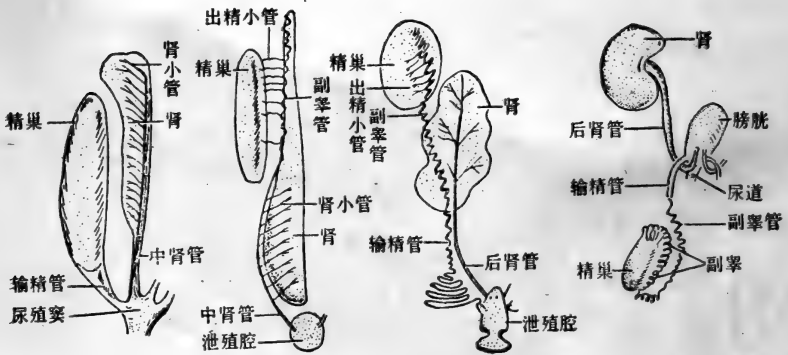


图5.81 几种脊椎动物的雄性生殖系统

脊椎动物的精巢，一般都是终生存在于体腔之中。哺乳类中的单孔类、贫齿类、鲸类、长鼻类和多数食虫类也是如此。但在有阴囊的哺乳类，精巢则从体腔下降到囊中。或者是终生下降，如有袋类、鳍脚类、多数食肉类、有蹄类和灵长类等；或者是只在生殖期才下降，如某些食虫类、齧齿类、翼手类、某些食肉类

和有蹄类等。

雄性生殖系统也具有附属腺体。最明显的例子有哺乳类的前列腺和尿道球腺等。它们的分泌物都呈碱性，除参加精液的形成之外，还能中和雌性生殖管（阴道）的酸性环境，保护进入管内的精子并能以所含的营养物质（葡萄糖、果糖等）营养精子。

行体内受精的脊椎动物，其雄体一般都有交接器官（但绝大多数鸟类无交接器）。受精卵在母体外发育的现象称为卵生；受精卵在母体内发育兼从母体获得养料的现象称为胎生；受精卵只在母体内发育，并不从母体组织吸收养料，则称为卵胎生。

精巢、卵巢、前列腺等既是生殖系统中的器官，又是内分泌腺，这在前面已经提到了。

脊椎动物的生殖系统和排泄系统，从机能方面来看，两者是有根本区别的，但由于这两个系统在发展过程中和形态结构上彼此有着极为密切的关系，所以有些人从胚胎学和解剖学的角度出发，常把它们结合起来叙述并总称之为泄殖系统（泌尿生殖系统）。

十一、小 结

以上我们把动物躯体的形态结构及其机能以脊椎动物为重点作了一个概括性的描述，介绍了自然界现有动物的主要类群、它们体态的几何规律和结构梯级，并以器官系统为单位，分别讲述了有关动物生命活动的最基本的知识。通过这一部分的学习，我们对于动物界有了哪些理性的认识呢？

1. 动物界是一个有规律的世界

形形色色的动物并不是一个紊乱无序的动物集群而是由简而繁、由低级而高级、由水生而陆生的不断发展进化的动物世界。

整个动物界常被人比喻为一株大树，称为动物进化树（图

5.82)。每一类动物在树上都有一定的位置。从树根往上数，最基部的是单细胞动物，然后是结构简单的多孔动物，依次是腔肠、扁形、环节、节肢等等。动物在树上的位置越高，其结构也越复杂和发达。就脊椎动物而言，情况也很明显，由鱼类到两栖类再到爬行类，清楚地表明了从水生到基本登陆成功再到完全登陆成功的发展过程。爬行类又分两支发展，成为鸟类和哺乳类，

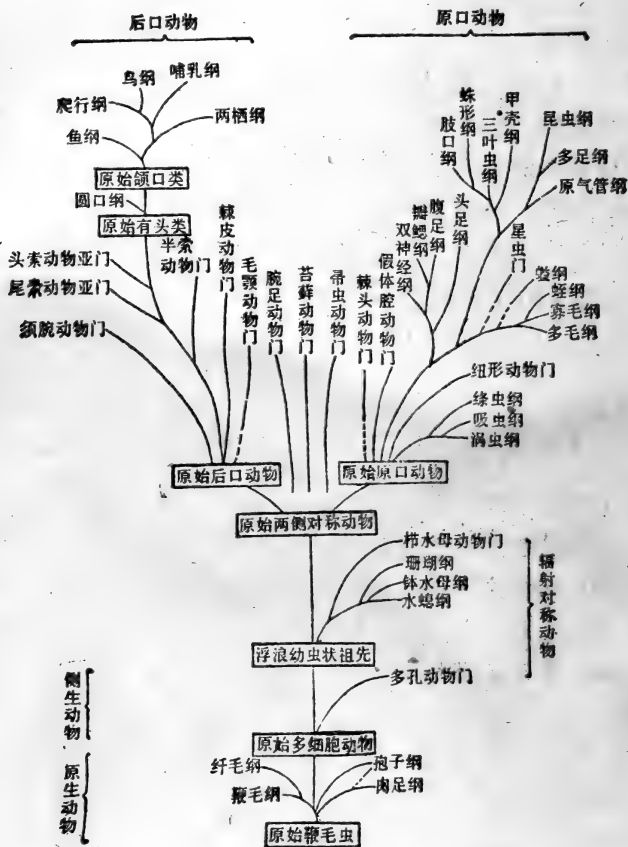


图5.82 动物进化树

而以哺乳类适应环境的能力最强，在动物进化树上属于最高的位置。系统地了解动物类群的变化发展情况，有助于破除万物神造论或自然神秘论等唯心主义的观点，树立正确的辩证唯物主义的世界观，按照动物界的本来面目去认识动物类群并探寻它们的生活规律，这才是科学。

2. 结构与机能是一个统一体

动物身体内外的一定结构，一般说来，必须执行一定的机能。结构是形式，机能是内容，从哲学上看，形式与内容必须统一，事物才能维持常态，否则就要发生变化，打破原有的统一。动物体的结构与机能也是一样，必须保持统一，其生命活动才能照常进行。

在结构与机能的统一体内，机能一方消失，结构一方也就不可能存在。例如人体具有一些称为痕迹器官的结构象盲肠、阑尾、耳肌、瞬膜、尾椎骨等等，都是失去了机能后的结构残余物。它们的存在恰好说明动物之间是有亲缘关系的。保存痕迹器官的动物，正是由具有并使用这些器官的动物进化而来。把痕迹器官归之于神造，那就荒诞不经了。

又如脊椎动物中具有同一基本构造的前肢（都由肱骨、尺骨、挠骨、腕骨、掌骨、指骨组成前肢的骨架），在马成为带蹄的前腿，在蝙蝠为翼，在鲸为鳍状肢，各有专门的用途。机能不同了，结构也就发生了相应的改变。可见结构与机能在完成特定的任务时必须保持统一。

有些结构的机能虽然消失，但它并没有残存为痕迹器官而是改造成成为其它结构去执行新的机能，形成一个新的统一。例如文昌鱼鳃区腹面参与摄食活动的内柱改变为脊椎动物的甲状腺，鱼类颌弓和舌弓的一部分，在漫长的进化过程中转化成为哺乳动物中耳里的三块听骨（槌骨、砧骨、镫骨）。这一点还说明：生物进化既包含着退化，也包含着“废物利用”。

3. 机体与环境是一个统一体

动物和其它生物一样，要保持正常的生活和种族的繁衍，必须能适应所处的环境，也就是说，必须实现机体与环境的统一。这种机体与环境的统一，可以在形态、生理、行为等许多方面体现出来。这里，我们只从身体结构的角度来阐明一下这个问题。

大家都知道，水生脊椎动物用鳃呼吸、用鳍运动，是非常适合于水生环境的，但水生种类进化到陆生，原来在水环境中能很好地进行呼吸作用的鳃，一遇陆生环境，由于受到干燥和尘土以及其它因素的损害，已不能正常地完成呼吸任务，必须让位于另一种呼吸器官——即肺，才能使动物适应新的环境。肺和鳃不同，它深藏于体内，得到了妥善的保护，因而能取代了鳃的作用，为动物登陆创造了一个良好的条件。

鳍是脊椎动物在水中运动的有效器官。鲸类由陆生的远古祖先重新下水，其原有的前肢还得回复为鳍状构造才有利于水中的生活。但是一经登陆，鳍就无用武之地了。典型的陆生爬行类和哺乳类都用结构基本相同的四肢作为运动器官，这是人所熟知的。

鱼的体态结构适于游泳生活，鸟的体态结构适于飞翔生活，鼯鼠适于穴居，猿猴适于攀援，这些都是讲到机体与环境统一时，常常引用的例子。

机体与环境的统一导致了动物对环境的适应，但是环境条件常因地而有所不同，即使同在一地，条件也不可能一成不变。环境变了，生物必须跟着改变自己去适应新的环境。这就是地质史上各个时代具有各种动物的原因。

4. 动物躯体结构给人类的启示

现代动物学象生物学的其它分支学科一样正在以迅猛的速度向前发展。

数学、物理学、化学、电子学等在理论和技术方面的新发展，

为生物学在细胞水平和分子水平上进行生命现象的研究提供了重要的手段,这是显而易见的。从另一方面看,现代生物学在研究机体形态和机能的过程中也会向新的科学技术求援,提出更多、更高的要求,从而又反过来促进了有关的科学技术的发展。这种学科之间的相互渗透和相互促进,往往为新学科的产生奠定了良好的基础。例如仿生学的建立便是如此。

仿生学,简单地讲,就是模仿生物的科学。它是生物科学和工程技术科学相结合的一门新的学科,着重研究生物体结构和机能的关系,了解生物体某些生命系统和工作原理,并在此基础上结合有关的科技成果来改造现有的或设计新的技术装置(如精密的机器、仪器等),更好地征服自然,服务人民。因此,仿生学实际上也就是工程技术的仿生。

为什么要仿生呢?这是因为各种生物都是长期进化的产物。它们在长期适应环境过程中发展起来的某些独特结构和机能,值得我们在技术上加以模拟,使我们需要的机械装置发挥更加巧妙的作用,从而显著提高工作效率,解决高难度的问题。

对于仿生学,动物界给予的启示是很不少的。例如,现已确知,陆上的蝙蝠和海中的海豚,都具有一套完善的回声定位系统,它们凭借着自身的声纳装置,能在漆黑的夜晚发射出声音信号,同时收听反射转来的回声信号,从而发现哪里有食物,哪里有障碍物,并能绕过各种障碍物,敏捷地追捕到食物。这样,海豚等的回声定位系统,就成了仿生学的研究对象。研究时,首先要用生物科学和物理科学的方法来探讨海豚的发声器和声波接受器,进而再探讨这些结构的规律,然后提出海豚声纳的模型以供技术上的模拟制造。在第二次世界大战期间,人们根据蝙蝠发出超声波探测目标的原理发明了雷达,后来又制成了供盲人使用的探路仪和双耳助视器。现在,有的国家直接训练海豚去侦察敌方的潜水艇、鱼雷,还模仿海豚的水下声纳系统制成各种水声探测仪、定位仪、导航仪等,供军事、航海、渔业等部门使用。

目前，仿生学的研究已在许多国家中广泛开展并已在工程技术上得到运用。人们研究鸽子的视觉，查知它能很好地看清某一方向上的运动物体。在此基础上，国外的仿生学工作者已制造成功了电子鸽眼，能够测定某一方向上经过这种眼的物体的形状、大小和运动速度等。利用鸽眼来改进的雷达系统，设置在国境线上，很容易发现飞进来的飞机和导弹。

现在有一种“蝇眼照相机”就是模仿绿蝇的复眼制成的。这种照相机的镜头由1329块小透镜粘合而成，一次可以拍摄1329张照片，其分辨率达到4000条线/厘米，适于大量复制电子计算机精细的显微电路。

人类具有高度发达的感觉器官和思维器官，但是我们对于这些器官的感觉和反应的内在机制，还远远没有搞清楚。如果我们能设计某些仪器，模拟大脑的部分机能，那么，它们在科学实验和生产建设中必将发挥促进的作用。今天的电子计算机可以说就是大脑机构的初步模拟，它能帮助人们进行各种复杂的数学运算、处理数据、控制自动化过程、解答逻辑问题、翻译语言、诊断疾病、下棋、作曲、写诗等等。随着人们对人类思维和大脑本身的深入了解，电子计算机将会进一步得到完善，更多地和更好地代替人们的繁杂劳动和其它许多工作，促使工业、农业、商业、医学、科技、文教、卫生等各个领域迅速发展并向高度自动化进军。

由此可知，仿生学不仅对工程技术的发展有重大影响，而且对动物学以及其它生物科学的发展也将起着积极的推动作用。有人预料：现在还不能对外界环境作出相应反应的机器，到2000年时将为模仿神经系统的、能适应环境变化的“智能机”所取代。人工智能机广泛应用之日，便是工程技术高度自动化之时。未来的电子计算机将具有更深的生物原理，今天的电子计算机和它相比，不过是一只算盘而已。

复 习 思 考 题

1. 动物界有哪些常见的“门”?试写出各门的名称并举出实例。
2. “原生动物”、“后生动物”、“无脊椎动物”、“脊椎动物”、“脊索动物”等名称,彼此如何区别?
3. 脊索动物可分为几个亚门?脊椎动物可分为几个纲?
4. 动物体制的对称形式一般可分为几种类型?试分别举例加以说明。
5. 什么是结缔组织?可分成几大类群?
6. 简述硬骨组织的基本情况。
7. 简述横纹肌的形态结构及收缩机制。
8. 什么叫器官、系统?高等动物的身体具有哪些系统?
9. 皮肤有哪些功用?
10. 列举3—5种皮肤腺并逐一略加描述。
11. 骨骼有哪些功用?
12. 节肢动物的外骨骼与脊椎动物的内骨骼有什么不同?
13. 脊椎动物的中轴骨骼和附肢骨骼各由哪些骨块组成?
14. 关节是什么?可分几类?在结构上有何不同?
15. 什么是肌肉的起点、止点和肌腹,试举例说明。
16. 哺乳动物的横隔膜(膈肌),其特点和机能是什么?
17. 举例解释细胞内消化和细胞外消化,并比较这两种消化方式的效能。
18. 齿式如何表示?了解齿式有什么意义?
19. 以脊椎动物为例,说明消化管的结构和动物的食性有极密切的关系。
20. 双重呼吸对于鸟类的的生活有何意义?
21. 循环系统有些什么功用?
22. 解释“开管式循环”、“闭管式循环”、“单循环”和“双

循环”。

23. 有人认为动脉血就是充氧血，静脉血就是缺氧血。这种说法是否正确？

24. 试述肾单位的结构和机能。

25. 前肾、中肾、后肾有何不同？

26. 解释“弥散性神经系统”、“梯形神经系统”、“链状神经系统”。

27. 脊椎动物的脑髓可分几部？各部的主要机能是什么？

28. 植物性神经有何特点？可分几类？

29. 植物性神经与躯体神经的主要区别是什么？

30. 脊椎动物听觉器和视觉器的基本结构是什么？

31. 简述肾上腺的结构和机能。

32. 简述脑垂体的结构和机能。

33. 胰岛分泌的激素是什么？起什么作用？

34. 综述动物界的生殖概况。

35. 举例说明动物的结构与机能是一个统一体。

第六讲 发育

黄 浙

一、绪 论

1. 什么是发育

生物有机体整个的一生，包括两个阶段，前期是“发育”阶段，后期是“生长”阶段。特别是动物，它们的整个生活史，大多数都是经过这样一系列的变化，从配子也就是精子或卵子的发生和形成、受精、早期胚胎发生、各种器官的形成，然后是生长、性成熟到衰老、最后是死亡。从配子发生到器官的初步形成是“发育”阶段。以后器官进一步形成，个体也逐渐长大到性成熟，这便是“生长”阶段。一般把发育阶段称为“胚胎”时期。胚胎在动物方面指在卵内或在母体内未孵化或出生前的个体。严格地讲胚胎是受精后到出生（未萌发或未孵化前）的阶段。因之现在人为地分成胚前期、胚胎期和胚后期三个时期。胚前期是胚胎形成前的准备时期，包括配子的发生和形成；胚胎期是受精后受精卵进行卵裂，直到各器官系统初步形成；而胚后期是器官和系统进一步形成和发展，个体随之生长，直到衰老死亡。所以胚前和胚胎时期属于“发育”阶段，胚后期属于“生长”阶段。多年生的种子植物并不相同，每年从新生枝生出生殖器官。

“发育”是从胚前变化到胚胎形成中，结构和生理变化的过程。因此发育所讲的内容，主要是胚胎的形态变化，及变化的机理，以及环境对胚胎的影响等。胚胎学是研究机体发生过程和规律的科学。研究胚胎学的目的，一方面是认识机体发生的基本规

律；另一方面是在熟习发生现象的基础上，掌握个体发生的规律，为生产实践服务。

在农业方面利用体细胞杂交，雄性不育等方法进行改良作物，培育新品种。特别是人工培养植物胚胎，已是改良品种的一种新的发展手段。至于用人工授精来繁殖家畜家禽的优良品种，用胚胎移植来保存良种家畜和野生动物，以及离体受精（试管胚胎）都已取得成果。水产业中的鱼类和无脊椎动物的人工授精和幼苗培养，都必须有胚胎学的知识。在工业方面固着动物堵塞流水管道的，附着在海轮和舰艇上的海产固着动物，影响船舶航行时速，清除这些动物，也要从胚胎方面着手。

至于医药卫生方面，关系就更密切。首先妇产科必须有胚胎学知识，某些畸形和病理缺陷是由于胚胎时期发育畸形或受影响所致。现在关于肿瘤的研究，也倾向于从胚胎学着手，因为发现癌变细胞在胚胎细胞的影响下，可以转化。至于计划生育无论是从男性方面，或从女性方面，目的是控制受精。以上种种都说明胚胎学对于医学的重要性。因此人体胚胎学已引起医务工作者的重视。

近代胚胎学的内容范围已经扩大，不仅有过去以形态为主的内容，并将无性生殖和再生有关方面也纳入。包括植物的胚胎发生，人工离体培养动、植物胚胎；控制胚胎发育的遗传因素，动、植物胚胎发育过程中的生理、生化变化，细胞间相互的作用和环境的影响等等。所以现在已扩大成为“发生生物学”。

生物机体发生是一个连续变化的过程。不同的个体在不同的时间，不同的环境中，它的形态构造和生理机能以及其它活动都有所不同。因之研究发育必须要有辩证的观点，不能机械地，主观地来对待发育的问题。从高等动物个体发生过程中，可以看出动物进化过程的痕迹。所以研究个体的发生，不仅要有辩证唯物主义的观点，也还要用历史唯物主义观点来学习和考虑问题。

研究胚胎发生，还需要注意立体概念。如头尾（前、后）背

腹和左右等方位，要准确地建立起来。沿头尾轴的垂直切面是横切面，沿左右轴的垂直切面是纵切面，沿背腹轴的垂直切面是额切面。从这种切面的组合，塑造立体概念。

2. 研究发育的简史

(1) 动物胚胎学发展简史 动物胚胎学发展的过程，大概可以分成五个阶段：

叙述胚胎学

对动物胚胎发育的观察，已有悠久的历史。我国关于鸡的孵化，早已有记载，特别是人工孵化技术，不仅比欧美各国使用得早，而且方法也较多，累积了不少经验。早在两千年以前，就有记载。如《埤雅》中记有“鸡二十日而化，鹜三十日而化”。《禽经》中写的“鸟伏卵将成，子鸣于壳，母应之”。已将鸡鸭出雏时间和孵化生态作了描述。国外在公元前亚里士多德 (Aristotle) 也将鸡的孵化，进行了描述。到了十七世纪显微镜发明之后，对于胚胎的发育，有较详细的记载。如马尔毕基 (Malpighi) 和乌尔夫 (Wolff) 等关于鸡胚的发生，有比较完整的记录。但是他们两人的观点不同，马尔毕基认为胚胎的各种器官，在卵内早已形成。胚胎发生过程，只不过是已形成的器官逐渐长大。他的观点是先成论 (preformation theory)，而乌尔夫更细致地观察了动、植物发生过程，发现机体的各种器官是逐渐形成的，并不是在卵中预先有的。于是提出了渐成论 (后生论, epigenesis)。以后的一个时期，用实验的方法，就更支持渐成论。

比较胚胎学

在积累了较多的胚胎发生过程的资料；从动物发生的过程中，发现有些形态变化是基本相同的，特别是早期发生过程。但是也有很多不同之点，动物愈高等，彼此间的变化愈大，于是注意到动物发生过程中的比较，并提出某些学说。如冯贝尔 (Von Bear) 提出了生物发生律 (biogenetic law)。

通过研究多种动物的发生，发现有些器官在几类动物中，来

源相同但功能不同，称之为同源器官。如鱼的胸鳍和鸟的翅，哺乳类动物的前肢都是同一个来源；另外有的器官功能虽相同，但来源不同，如鱼的鳃和蛙、鸟的肺，这种器官称为同功器官。

实验胚胎学

通过观察胚胎发生的现象，发现有必要探讨胚胎形成的机制，并解释发生的原因。于是有目的地进行一些实验。如改变发生的环境和发生进程等，以探讨发生的规律。如在两栖类当在两细胞时期，将两个分裂球分开，可以形成两个完整的胚胎。但是如用海鞘同样在两细胞时期将两个分裂球分开，每个分裂球仅能形成半个胚胎。因为两栖类是调整型卵 (regulation egg)，自己能够调整，而海鞘是镶嵌型卵 (mosaic egg)，受精卵的物质已分配定，不能再调整，所以每半只能形成半个胚胎。此外对于分裂球、胚层、组织和器官间相互诱导、抑制等关系，开展了各种实验，于是建立了实验胚胎学。鲁(Roux)和斯倍曼 (Spemann) 等人是这门学科的创始人。

在培育幼苗和繁殖水产动物等工作中，发现生物群落对动、植物胚胎和幼苗的生存，有错综复杂的关系。胚胎适应环境的生态问题，引起了学者们的注意，因而有的学者还提出了生态胚胎学。

化学胚胎学

随着实验胚胎学的发展，实验方法逐渐改进，研究范围从探讨形态构造的变化，进而用化学分析的方法，来测定胚胎发育时细胞中物质的化学变化。英国的李约瑟 (J. Needham) 和比利时的布拉舍 (J. Brachet)，首先从事这方面的工作，创立了化学胚胎学。另外从分析胚胎细胞中的化学物质变化，到研究胚胎在不同发育阶段中的生理变化，如呼吸和能量的变化，以及胚胎营养的情况等，从而提出了胚胎生理学。用生理学的方法，研究胚胎发生时的生理现象。

分子胚胎学

六十年代以后，遗传学有很大的发展，用人工信使 RNA 来分析遗传密码，合成了完整的基因，使遗传进入分子水平。胚胎发生的机理，虽然从实验胚胎学和化学胚胎学的研究，有的已得到初步的了解，但是还不够深入，从细菌中 DNA 活动的研究，应用到胚胎学的研究，比较明确地认识到决定组织分化，器官形成和胚胎定型的主要因素是基因。如果基因活动有了变化，于是胚胎发生也有了变异。受精卵储存了亲代的信息分子，这些累积的信息分子，在胚胎发育过程中，连续地或选择性地激发某些基因，而得到新的信息，决定了细胞分化和组织器官的结构。所以胚胎学、遗传学和生物化学已紧密地结合起来，使胚胎学进入了分子水平时代。

(2) 植物胚胎学发展简史 植物胚胎学发展比较晚，发展的过程基本上也和动物胚胎学相同，最初是描述，然后是实验进而达到化学胚胎学和分子胚胎学的水平。

叙述胚胎学

植物胚胎学可以说从阿米西 (Amici) 发现花粉管起，才被重视。以后施莱登 (Schleiden) 研究种子植物的胚胎发育，他错误地认为胚囊是从花粉管的顶端发生的，当时其他植物学家也有相同的观点。霍夫麦斯特 (Hofmeister) 纠正了施莱登的错误，但是当时争论很大，经过相当时期，才得到正确结论。一百年前斯特拉斯伯格 (Strasburger) 观察到雌、雄配子融合，植物的受精作用才被发现，于是奠定了植物胚胎学的基础，以后相继发现双受精现象 (Nawaschin 1898, Ginguard 1899) 和孤雌生殖 (Juel 1900, Murbeck 1901)。

比较胚胎学

进行了多种植物胚胎发育的叙述，发现植物在发育过程中有异同之处。于是注意到种间的比较，而进入比较胚胎学的阶段。植物分类除以形态结构为基础，进行区别和分类外，逐渐注意到

从胚胎发育的异同着手，如菱角科 (*Trapaceae*) 从柳叶菜科 (*Onagraceae*) 分出来，就是根据胚囊的构造而定的。1931年沙纳夫 (Schnarf) 出版了“种子植物的比较胚胎学”对植物分类学起了重要的作用。

实验胚胎学

最早从事植物实验胚胎方面的研究，可以说是十九世纪中叶的嘉特纳 (Gärtner)。到二十世纪初麻萨特 (Massart) 和费丁 (Fitting) 等人用花粉提取液处理子房，或用植物生长素处理花粉粒或花粉管，进行实验研究。以后，为了进一步研究胚胎的发育，采用离体人工培养方法，于是对于培养基和培养液进行了不少的研究，以便找出比较适宜的培养环境。为了实际应用，结合细胞遗传方面的工作，以经济作物稻、麦、烟草等为材料，进行了种间杂交或花药培养诱导成植株等工作。近年来在原生质体培养和体细胞杂交方面，得到不少发展。现在随着分子生物学的进展，对于植物胚胎发生方面的生理、生化的变化，酶的活动等，有了更深的探讨。研究的范围也从高等植物扩大到低等的菌、藻植物。

二、生殖细胞和受精

1. 生殖细胞的生物学意义

生殖细胞也叫做配子，（特别在低等的生物中，一般称为配子）。生殖细胞有两种，精子和卵子（或雄配子和雌配子）。配子由配子体或相当于配子体阶段的细胞产生，具有单倍数的染色体。配子体阶段在低等的植物中比较明显，动物一般没有配子体阶段，生殖细胞从生殖器官（精巢或卵巢）直接形成精子或卵子。

生殖细胞是一种特化的细胞，与一般的体细胞不同，只有单倍染色体数目 (n)。在形成的过程中，保留了决定亲代特性的物质，(DNA) 将亲代的特征，传递到子代。

2. 精子

(1) 精子的形态 精子的形态构造，随不同种生物而不同，被子植物的精细胞构造简单，主要是精核。脊椎动物精子的构造基本相似，现以人的精子为例，说明动物精子的构造。

人的精子分头、颈和尾三个部分，尾部又分中段、主段和末段。

头部 头部近似瓜子形，主要是细胞核和顶体(Acrosome)。在顶体的前端和外侧有一个囊状的结构，叫做头帽，将顶体和核的前半部盖住。

颈部 颈部最短，为短圆柱形。从近端中心粒到远端中心粒为止。近端中心粒在核的底部的浅窝中。远端中心粒作为基粒，尾部的轴丝自此处产生。

尾部 又分三个部分：

中段是从基粒到环之间的一段。主要包括中间的轴丝和包围在轴丝外的线粒体鞘。轴丝从基粒向盾延伸，在电镜下观察其组成，可由公式 $9 + 2$ 代表，“2”为中央的两条单丝，“9”为9对外围环形排列的纤维，这种结构和一般的鞭毛和纤毛相似。线粒体不像普通细胞那样分散在细胞质中，而是集聚连续成螺旋排列包在轴丝之外。在螺旋排列的线粒体之外围，有一层浓的细胞质鞘称为精子颈带(manchette)，它不仅包围中段，并向前包围了头部的后半段。

主段是尾部最长的一段，主要由轴丝组成，没有线粒体鞘，仅有比较薄的一层细胞质鞘包在外面，其它尚有质膜。末段的结构最简单，仅有主轴和很薄的细胞质和质膜。

头部的顶体含粘多糖，其中的透明质酸酶在受精时能溶解卵膜。线粒体和轴丝中的酶，供精子运动的能量。尾部轴丝中的纤维有收缩的机能，精子游动主要靠尾部摆动。

(2) 精子的类型 因为生物的种类很多，精子结构的变异

很大，是多种多样的。总起来可以分成两大类：一种是有鞭毛类，是多数；另一种是无鞭毛类，种类比较少，如蛔虫和甲壳类中的十足类等。这类精子一般不运动，电镜观察十足类的精子无线粒体和中心粒。

鞭毛类中又可分为单鞭毛，双鞭毛和多鞭毛三种。脊椎动物的精子一般属于单鞭毛型，低等植物的精子多属于双鞭毛型，羊齿植物和有些无脊椎动物的精子有一簇鞭毛。

(3) 精子发生过程中形态的变化 由于精子的形态结构有很多种，形成的过程也不同，比较原始而构造简单的精子，发生的过程就比较简单。精子均在雄性的生殖器官中形成。动物的雄性器官是精巢，哺乳动物的叫做睾丸，低等植物的产精器官叫雄器或精子囊。现在对高等脊椎动物精子发生过程了解得比较清楚，现以哺乳类动物为例说明精子的发生过程。

哺乳类动物的睾丸是由许多曲细精管所组成，精子生成要经过几个阶段：精原细胞、精母细胞和精细胞，再转变成精子。在曲精管中各阶段的细胞都可以找到。

精原细胞

原始生殖细胞经过多次有丝分裂，成为精原细胞。精原细胞为圆形，细胞核大而圆，有明显的核仁。精原细胞继续分裂，数目大量增加，此时为增殖期。

初级精母细胞

精原细胞生长，体积增大成为初级精母细胞。此时为生长期，细胞的直径和体积加大，细胞质及其中的各种物质随之增加，核中的染色质染色变深，集聚成团，进入减数分裂前的准备状态，然后进行减数分裂。一次初级精母细胞分裂成为两个单倍体的次级精母细胞。

次级精母细胞

次级精母细胞比初级精母细胞稍小，细胞核也小，核中的染色质有的仍集聚而成为染色体形态。因为次级精母细胞时期较

短，接着以均等分裂分式，分成两个精细胞。

精细胞

精细胞体积更小，细胞核略为长形。精细胞经过变态，成为精子。细胞核伸长，高氏体成为泡状，小高氏体泡集成大泡。其中出现顶体前颗粒，最终集成一个大的顶体块，变成扁形覆盖于核之前，称为顶体。线粒体移到核之后，集成成为线粒体鞘，位于精子尾部的中段，包在轴丝的周围。中心粒有两个：一个是近端中心粒，留在核后的凹陷处；另一个是远端中心粒，轴丝便从这个中心粒生出。细胞质从头部向后流动，仅留下少量包在头部、颈和尾部中段的线粒体之外。大部分细胞质和一部分高氏体均被排弃于细胞外。于是精细胞转变成为具有顶体和细胞核的头部，短小的颈和一条细长的尾的精子。

3. 卵子

(1) 卵子的形态和类型 由于生物的种类繁多，卵子的形态变异很大。种子植物的卵，实际上主要是卵核，构造最简单。卵中最大的是鸟蛋，除卵黄是卵子外，还包有蛋白、壳膜、卵壳等卵膜。卵子的具体结构分别在代表类型的发生时再介绍。卵外包的质膜是初级卵膜，多数的卵子只有初级卵膜，如两栖类和鸟类的卵黄膜 (vitalline membrane)，鱼类的壳膜 (chorion)，哺乳类的透明膜 (zona pellucida) 等。此外尚有另一种卵膜，如螺类、两栖类和鸟类等的胶膜、蛋白、壳膜和卵壳等，是由输卵管分泌的。

卵子中最外面的一层细胞质，呈凝胶状态，称为皮层，细胞质中含有线粒体和核糖体等物质。动物的卵子中还有卵黄和色素颗粒，由于卵黄的含量和分布的情况，动物的卵可分成两大类，卵黄少而均匀地分布在卵质中，称为少黄卵或均黄卵 (oligolecithal or isolecithal egg)，如棘皮动物、腔肠动物和低等脊椎动物的卵。至于哺乳类动物的卵子，虽然也是少黄卵，但是胚胎

发育过程完全和端黄卵 (Telolecithal egg) 的相似。从动物进化的观点来看, 哺乳类动物的卵子原为多黄卵 (megalecithal egg)。因为胚胎发育由母体供给养料, 于是卵子由多黄卵改变为少黄卵, 所以是次生的少黄卵。

另一种是卵黄多的卵子, 而且卵黄颗粒集中在一起。集中在一端的称为端黄卵, 如硬骨鱼、爬行类和鸟类等的卵子, 如果卵黄集中在中央的称为中黄卵 (centrolecithal egg), 如昆虫的卵。

由于卵质内的物质分布情况的不同, 表现出一定的层次和梯度, 如一些端黄卵, 细胞质集中在一端, 卵黄集中在另一端, 细胞质集中的一端代谢较旺盛, 称为动物极 (animal pole), 另一端为植物极 (vegetal pole)。从动物极到植物极作一垂直线, 是为卵轴 (axis)。“轴”和“极”都是人为的。

(2) 卵子发生过程 卵子的发生和精子发生相似, 也经过增殖期、生长期和成熟期, 但没有变态。同样原始生殖细胞经过多次分裂成为很多卵原细胞。卵原细胞之外, 包围着有很多滤泡细胞, 提供养料并参加形成卵膜。卵原细胞增大, 成为初级卵母细胞。初级卵母细胞主要变化是营养物质——卵黄颗粒的增加。关于卵黄颗粒的形成, 有不同的意见, 认为不同动物的卵黄颗粒形成的来源不同, 从线粒体、高氏体和内质网形成均有过报导。但也有认为蝶螈的卵黄是从卵黄前身小体形成的, 与线粒体、高氏体等均无关。除增加卵黄外, 还增加脂类和糖原以及酶和 RNA 等物质。

在卵质内随着卵母细胞的生长, 线粒体的量也略增加, 色素颗粒也增加。在成熟的卵母细胞中有时消失, 内质网在幼年的卵母细胞中几乎不见, 核糖体也有相应的改变, 皮层渐分化而明显。

细胞核也有较大的变化, 核质大量增加, 核的体积也增大, 成为一个球形, 所谓生发泡。染色体有显著的变化, 两侧生出许多细丝或细环, 整个染色体成为刷状, 称刷状染色体。核仁也增

大或形成很多小核仁，含大量的 RNA 和蛋白质。

初级卵母细胞经过两次分裂，同样染色体进行复制，平均分配到四个细胞中，但是和精子形成的过程不同，初级卵母细胞进行减数分裂后，形成一个大的次级卵母细胞和一个很小的极体。次级卵母细胞再经一次平均分裂而成为一个大的卵和一个小的极体，而那个极体也分裂成为两个第二极体。

4. 受精

(1) 受精的生物学意义 受精，简单地说就是雌、雄两个配子融合在一起。雄配子或精子进入到雌配子或卵子中，雌、雄两个细胞融合在一起，亲代的遗传特性带到子代，新的生命就从这两个融合的配子起始。

受精在生物学上有很重要的意义。生物种的延续和复生，要通过受精。亲代在衰老死亡之前，将种的遗传特性经过父本的精子和母本的卵子，将父、母两套单倍的染色体组合成双倍体的子体。恢复了亲代的染色体数目。不但将亲代双方的遗传特点传到子代，并且由于双方组合而产生了新的活力以及一些变异，因之子代不但有亲代遗传的特性，也有个体的特异性。生物的进化，新种的出现，与受精和发育过程中的变异有一定的关系。因之受精对生物机体是有比较重要的意义。

(2) 受精过程及形态变化 受精过程因生物种类不同而有差异，低等的比高等的简单，植物的比动物的简单。现以动物为例，简述受精的过程。

当动物达到性成熟后，精子和卵子分别在精巢（睾丸）和卵巢中形成。成熟的精子和卵子从生殖腺排出后，多数是在体外受精，比较高等的在体内受精。行体内受精的动物，都进行交配。雄性将精子输送到雌性的体内。高等脊椎动物一般均在输卵管的上部进行受精。排卵有三种情况：一种是一年一度的季节性排卵，往往是受环境的影响，一般多在春季，这一类的动物比较

多；另一种是不受季节的控制，而是周期性的排卵，受体内激素的控制，如一般的哺乳动物；第三类是受一定的刺激，特别是性刺激，如兔、水貂等必须交配之后才排卵。排卵的机制比较复杂，神经控制、激素调节以及季节、温度、水中的理化因素都是促使排卵的因子。关于排卵的机制，在哺乳类动物方面研究得较深入。垂体分泌的促性腺激素，包括促滤泡素和促黄体素是控制排卵的主要因素。丘脑下部分泌的性腺释放激素（LH—RH）和生殖腺分泌的类固醇激素，在调节促性腺激素的分泌，起着一定的作用。

关于精子趋向卵子，早在本世纪初已发现精子凝集在成熟的卵的周围，或凝集在浸泡过成熟卵的水中（称为“卵水”）。李利（Lillie）认为成熟卵子释放出一种化学物质，叫做受精素（Fertilizin）。近几年来有人认为受精素是由卵膜表面的微绒毛分泌的。精子表面也有一种物质，叫做抗受精素（Antifertilizin）。精子和卵子的接触是由于受精素和抗受精素相互作用。

精子进入卵中，一般是在卵子第二次成熟分裂的中期，如多数脊椎动物；但也有在第一次分裂中期进入，如玻璃海鞘、贻贝等；更有在第一次分裂之前，如海绵、沙蚕、蛔虫等；或第二次分裂之后，如海胆和腔肠动物等。

精子当接触到卵子或接近卵子时，首先的表现是顶体反应，从顶体产生出一条顶体丝，并释放出一种溶解素，使卵膜溶解，以利于精子穿入。哺乳类动物也有顶体反应，但不产生顶体丝，顶体颗粒含有透明质酸酶（Hyaluronidase），用以分解粘连滤泡细胞的透明质酸（Hyaluronic acid），以利精子进入卵内。

当精子一接触到卵，卵受到激动后，首先是皮层发生变化，所谓皮层反应（cortical reaction）。皮层中的颗粒，从接触之点起始破裂，¹⁹扩散到整个皮层中，皮层颗粒破碎后，所含的粘多糖物质，连同积液分散到卵周间隙，受精膜明显地从卵质分出，破碎的皮层颗粒的层片物质，参加到受精膜而使其加固。皮层颗粒

的变化和受精膜的出现，标志着卵已受精。皮层颗粒并不是所有动物均有，某些哺乳类动物如鼠和豚鼠、鸟类、有尾两栖类和昆虫等，均未发现皮层颗粒。

精子进入卵后，精核膨大成为雄性原核，便向雌核移动，但移动的机制尚不了解。同时雌核也膨大成为雌原核。以后两原核靠近进行融合，核膜也融合。无论精子在那个阶段进入，都是在第二次成熟分裂之后才融合。以后两核的染色体排列成对而进行卵裂。

(3) 受精的条件和因素 受精率的高和低与受精的条件和影响受精的因素分不开的。从精子方面来讲，排出的精子的成熟度直接和受精率有关。在病态或其它不正常的条件下排出的精子，有时不够成熟。哺乳动物的精子，排出之后尚须获能。所谓获能是精子必须在雌性的生殖管道内，主要是在输卵管内停留一个时期，受到输卵管内某种物质的作用，引起精子变化，以利于受精，就叫做获能。获能后的精子才能完成受精作用。对于获能问题已有不少研究。如果将已获能的精子，放回到精液中，就失掉已有的获能，将这种去能的精子，再输送到雌性生殖管道中，仍能再获能。促性腺激素和类固醇激素有促进精子获能的作用。虽然现在已取得了一些对于获能方面的科研进展，但对于获能的机制，尚未得到解决。

精子数量对受精也有一定的影响，精液中精子数量少，或正常的精子较少，都减低受精率。至于过量的精子，并未提高受精率，由于各种动物排精的数量差异很大。因之不能提出统一的规定数量。精子在输卵管中的存活时间，也影响受精率。有的存活时间较短，如兔的精子，仅活一天多，有的比较长，如鸡的精子，可达三周，蝙蝠的精子可在子宫中过冬，第二年仍有受精力，蜜蜂的精子甚至可活到两三年之久。生活力长的精子，受精的机遇自然比较大些。

卵的成熟度对受精的关系更大，未成熟的卵子或过成熟的

卵，都不能受精。即使勉强受精，发育也不正常。卵在输卵管内的存活期也很重要，和精子相同，存活较久的受精率高。

至于影响受精的因素还很多，如在水中生活的鱼和无脊椎动物等，受水温、光照、酸碱度（pH）的影响，以及水中所含的离子，也能影响受精。

（4）受精的类型和人工授精 受精可以分成两大类型：单精受精和多精受精（monospermy 和 polyspermy）。单精受精是一个精子进入到卵子中，精核和卵核融合，多数动物都是单精受精，如哺乳类动物，无尾两栖类，鱼类和多数无脊椎动物。但在一些异常的情况下，有时也可以有不止一个精子进入卵中，产生几个星光，这种现象，称为病理多精受精（pathological polyspermy），一般是不能正常发育的。

多精受精的现象较少，鸟类、爬行类以及如昆虫等少数无脊椎动物是多精受精。受精时同时有三、四个或五、六个精子进入，其中只有一个精核和卵核融合，其它的精核分散到卵或胚盘的边缘，引起副分裂，以后就退化消失。

人工授精是用人工的方法采集成熟的精子和卵子，人为地将精和卵放在一起，使其受精。体内受精的动物将精子输送到雌性的体内，使其受精。对于高等植物是将花粉粒，人为地放置在雌蕊的柱头上。人工授精的优点是可以提高受精率，可以有目的地繁殖良种，对于那些由于生殖器官缺欠不能进行交配的动物，可以用人工授精来弥补，并且可以防止交配时传染疾病，对于畜牧业和水产养殖有很重要的意义。

三、动物的胚胎发生

1. 早期发生

动物的卵受精后，从一个细胞变成多细胞的有机体，整个发育过程可分成几个阶段：首先是细胞分裂，称为卵裂（cleavage）；

其次是很多细胞形成一般有腔的囊胚(blastula);以后细胞分化成为两或三个胚层的原肠胚(gastrula);进一步形成组织、器官和系统,组成完整的有机体。从卵裂到形成原肠胚,为胚胎早期发生。

(1) 卵裂 受精卵经过多次重复分裂,形成了许多细胞,这个阶段称为卵裂期。卵裂所形成的细胞称为分裂球(blastomere)。卵裂与普通的细胞分裂不同,主要的特点是分裂球本身不生长,分裂的次数愈多,分裂球的体积愈小。

卵裂和所含的卵黄量有关,卵裂沟从卵的表面内陷,将卵分割成两个半球。卵裂一般有三种卵裂面,从动物极到植物极,与赤道面垂直,这种分裂面,称为经线裂(meridional cleavage)。与赤道面平行而与经线裂垂直的分裂面,称为纬线裂(latitudinal cleavage)。在卵的外围,与卵的表面平行的分裂面,称为切线裂(tangential cleavage)。

卵裂的类型与卵黄含量的多少和分布有密切的关系。卵黄少而均匀的卵,分裂面可将卵完全分开,称为全裂(holoblastic cleavage)。卵黄多而集中,阻止分裂面将卵完全分开,称为不全裂,也叫偏裂(meroblastic cleavage)。

全裂卵由于分裂球排列的情况不同,又可分为辐射型卵裂(棘皮动物等),螺旋型卵裂(软体动物等),两侧对称型卵裂(海鞘类),两轴对称型卵裂(栉水母类),以及不规则卵裂(蛔虫)等各种类型。两栖类等的卵虽也是端黄卵,卵黄集中在植物极,但卵裂仍是全裂,不过近动物极的分裂球小,近植物极的分裂球大。

不全裂卵有两种类型:一种是含大量的卵黄,仅有少量卵质在动物极,卵裂集中在动物极的胚盘上,称为盘状卵裂(discoidal cleavage),如鸟类,硬骨鱼类等;另一种也含大量卵黄,集中在卵的中央,卵质包在外围,卵裂在周围的卵质中进行,称为表面卵裂(superficial cleavage)。如昆虫的卵。

(2) **囊胚** 受精卵经过多次卵裂，成为一团细胞，呈球状，有的中间有个腔，于是成为囊状，因之称为囊胚。中间的腔，称为囊胚腔 (blastocoel)。囊胚可分为四类：

腔囊胚

均黄卵或少黄卵经过多次分裂，形成皮球状的囊胚，中间有个较大的囊胚腔，这种囊胚称为腔囊胚。一般全裂而又等裂的类型，都形成腔囊胚。有的卵黄比较集中在植物极，虽属全裂，但不等裂，囊胚腔较小，不在正中央而略靠近动物极。如两栖类等。

实心囊胚

有些全裂卵，由于分裂球排列紧密，中间没有腔；或分裂初期中间尚有裂隙，以后被分裂球挤紧而消失，成为一个实心的球体。这种囊胚，称为实心囊胚。如水螅、水母类、某些环形动物和软体动物等的囊胚。

表面囊胚

昆虫的中黄卵，进行表面卵裂，到囊胚期周围有一层分裂球包在一团实体的卵黄外面，中间没有囊胚腔。

盘状囊胚

盘状卵裂形成一个圆盘状的胚盘，中央部分和卵黄脱离，边缘的分裂球仍和下面的卵黄相连。中央部分的腔，称为胚盘下腔 (subgenital cavity)，如鸟类和爬行类等的囊胚。硬骨鱼类的囊胚，也是盘状囊胚，但是在卵黄上尚有一层细胞，因之胚盘下面的腔，与鸟类的胚盘下腔不同，四周均有细胞，所以是真正的囊胚腔。

(3) **原肠胚** 囊胚继续发育，形成原肠胚。这在胚胎发生过程中是个重要的阶段。在这个时期，囊胚的一部份细胞，通过不同方式迁移到内部，形成了原始的肠腔。留在外面的细胞称为外胚层，迁移到里面的称为内胚层或中、内胚层。原肠胚细胞的迁移过程，称为原肠作用。原肠期细胞继续分裂，并略有生长。

原肠期主要的特点是细胞核的作用起始明显,代谢作用比较旺盛,新的蛋白质起始合成。从此胚胎开始分化,形成不同的胚层,逐渐成为构造复杂的机体。

原肠期细胞迁移有很多种方式:如移入 (migration) 一般是从腔囊胚壁的细胞,迁移到囊胚腔中,有从植物极单极迁入的(苔藓虫),也有是多极迁入的(等腔石灰海绵);分层 (delamination) 从囊胚的细胞以分裂方式,分出一层,有腔的囊胚向内(水母)或向下(鸟类)分出一层,实心的囊胚向外分出(水螅水母类);内陷 (invagination) 植物极的细胞,成片地向内陷入,围成原肠腔(文昌鱼);内卷 (involution) 在腔囊胚或盘状囊胚表面的细胞,从胚孔或从胚盘的边缘向内卷入(两栖类,鸟类);多内陷 (polyinvagination) 从胚盘上的细胞单个或几个细胞一起向下陷落,联合起来形成一层(鸟类);外包 (epiboly) 囊胚外表的细胞,由于细胞迁入到囊胚的内部,随着向植物极或胚盘的边缘迁移,包在胚胎的外表面。除以上列述的各种方式之外,由于胚胎继续不断的发展变化,因之还伴随着有其它方式,如集中,分散等等。在形成原肠胚时,实际上各种动物都不是单纯的进行一种方式,而是由多种方式结合起来进行的。

2. 以蛙为例, 简述动物发生的过程

蛙是常见的两栖类动物,种类繁多。我国最常见的是黑斑蛙 (*Rana nigromaculata*),分布很广,我国南、北方均有,一般在春末夏初产卵。在生殖季节雄蛙的姆指上有一块深色加厚的胼胝,交配时雄蛙骑在雌蛙的背上,用前肢抱住雌蛙,因为雌、雄蛙分别将卵和精子都排在水中,行体外受精,所以实际上是假交配。

(1) 生殖细胞和受精 蛙类在清水池塘中产卵,一次可产一千到一万个卵,被胶膜黏连成团块状。一般在清晨产卵,特别是雨后。卵的直径约为1.5毫米,动物极半球为棕黑色,植物极半球为乳白色。卵除卵黄膜之外,还包有三层胶质膜。蛙的精子同

样分头、颈和尾三部分，头为长形前端略尖、颈很短，有一个长的尾部。

卵在水中受精，蛙为单精受精，精子入卵后，部分色素随着精子的进入，形成一条黑线，此即精子穿入道。由于色素的移动，卵的表面出现一个浅色新月形区域。实验证明新月区有诱导形成胚胎的潜力，如果破坏或除去新月形区，胚胎发育便受到抑制。相反，如果移植新月区到另一胚胎上，可以诱导出一个新胚胎。

精子入卵是由皮层收缩而将精子吸入，精子入卵后引起皮层颗粒破裂，释放出的物质，与卵黄膜共同组成受精膜。

(2) 早期发生、卵裂和囊胚 受精后约二小时，进行第一次卵裂，第一次为经裂，将卵分成左右两个相等的分裂球。第二次也是经裂，与第一次分裂面垂直，将卵分成四个相等的分裂球。第三次是纬裂，近动物极，于是分成动物极四个较小的分裂球和植物极四个较大的分裂球。第五次分裂以后，就进入不规则的分裂。由于卵黄集中在植物极，所以动物极的细胞含卵黄少，细胞小，分裂也较快；植物极的细胞含卵黄多，细胞略大，分裂也较慢，细胞继续分裂，于是成为囊胚。由于卵黄集中在植物极，所以囊胚腔靠近动物极。

(3) 原肠胚 到囊胚后期在赤道下约45度处，细胞内陷形成一个小浅沟。浅沟的背缘，称为背唇，于是便进入原期早期。胚胎学家用无毒的染料（如尼氏蓝或中性红）在囊胚晚期或原早期的表面，分区染色即所谓“活体染色法”（vital stain）。把将形成某个胚层或某种器官的物质，在原肠早期的表面做出分布的图谱。根据三十年代前后在几种两栖类上测定的结果，植物极半球主要是内胚层物质，动物极半球主要是外胚层物质，中胚层在植物极半球近赤道处，沿赤道成一个环状。但是在背唇的上方（或称背面）脊索和脊前板物质夹在中胚层环之间，这就是两栖类的“未来器官图谱”（map of the organforming areas）。

蛙类的原肠胚形成的过程如下：背唇出现后，由于动物极的

细胞含卵黄少,细胞分裂较快。动物极细胞向植物极迁移包围,细胞的移动主要是由于细胞质中结构的变化,微管和微丝的作用对于细胞运动有直接的影响。随着细胞自背唇内卷,外包的细胞向背唇处集中。背唇向两侧扩展,形成侧唇。此时便是原肠中期。以后侧唇再向下延长,成为马蹄形,最后完全包成一个圆环,腹面便是腹唇。圆环围成的孔,称为胚孔。胚孔中的卵黄是卵黄栓。

从背唇最先卷入的是内胚层,随后索前板和脊索物质也相继卷入。卷入的细胞向前端(头端)和两侧分散,形成的原肠腔也逐渐扩大。脊索物质在内胚层背面,和内胚层紧密相贴。当背唇向两侧扩展时,中胚层随侧唇的形成相继卷入,排列在脊索的两侧,也和内胚层紧密相贴。侧唇逐渐扩展延伸,中胚层物质卷入更多。这些中胚层插在内、外胚层之间,先卷入的在背面,以后向两侧延伸。卷入的细胞继续分裂增生,于是卷入和增生同时并进,中胚层就向头端延伸,从背面向腹面扩展。

由于分子生物学的发展和实验方法的改进,对于细胞和胚层的潜力以及诱导机制,有进一步的了解。通过实验发现不同的诱导物质,能改变被诱导细胞的结构和性质。如囊胚期的外胚层细胞,有潜力可能成为中胚层或内胚层。过去认为将囊胚晚期或原肠早期的两栖类胚胎,从赤道或赤道以下切成背、腹两半个胚胎,背面半个可以形成一个完整的胚胎,腹面半个不能继续发展。最近报导用肝磷脂(heparin)处理两栖类腹面半个原肠胚后,腹面这半个胚胎也出现神经肌肉组织。最近还用实验方法重复测定两栖类的“未来器官图谱”,发现中胚层不在表面,因此对过去的两栖类的“未来器官图谱”,提出异议。虽然现在提出新的意见,但还不能就否定前人的工作,所以还有待进一步探讨。 4

(4) 神经胚 到原肠胚后期,胚体延长,背部变平,呈现出马蹄形的神经板区域。从神经板的两侧向上突起,形成神经褶,两侧神经褶向中间靠拢,卷成一个神经管。此时胚胎前端显出头

部，后端出现尾芽，中间为躯干部。在头部的两侧，有生成感受器官的感受板和鳃板，头的前端腹面有口窝，以后形成口。

内部显著的变化是形成消化管。原肠腔随着胚体延长，也延长分成前肠、中肠和后肠三个部分。脊索的细胞此时沿着胚体的正中线，位于神经管和肠道之间，成为一条棒状的构造。细胞已分化为胞质中有液泡的特殊细胞。脊索两侧的中胚层形成肌节。随着胚体的延伸，肌节数目增加。在外形上也表现出“V”形的分节结构。

(5) 器官发生 从神经胚继续发育，胚胎约长到6毫米，便从胶膜中孵出。此时各器官已初具模型，以后在此基础上，进一步完整。

从外形上来看，先是鳃板处长出外鳃，过一个时期，口腔内生出内鳃，于是外鳃退化，内鳃代替了外鳃。以后先生出后肢，再生出前肢，尾部萎缩脱落，成为无尾的小蛙，然后到陆地上生活。

身体上的各种组织和器官，都是分别从原肠胚时期的外、中和内三个胚层分化出来的。

外胚层形成神经系统的各个器官，包括脑、脊髓和神经，以及眼的网膜，虹膜上皮，内耳上皮等，以及皮肤的表皮，毛、发、羽、鳞、甲和皮脂腺等皮肤的衍生物。

中胚层主要形成各种肌肉，骨骼，结缔组织以及皮肤的真皮，循环系统（血液、心脏和血管），泄殖系统（肾、输尿管、生殖腺、生殖管道及附腺等），气管和消化道的管壁，体腔膜及系膜等。

内胚层形成消化道（咽、食道、胃、肠等）和呼吸道（喉、气管、支气管等）的上皮，肺、肝、胰、和咽部衍生的腺体（甲状腺、副甲状腺、胸腺等）以及泌尿系统的膀胱、尿道和附属腺体的上皮等。

内部器官的发生，分别简述于下：

骨骼和肌肉

头骨在脊索前形成。脊索前的中胚层间叶细胞先形成几片软骨和三对感受器软骨囊。在这个基础上形成了一个软骨脑颅，将脑包住。软骨骨化成硬骨，加上膜骨片，形成头骨的脑颅部分。在其下形成几对弧形软骨，骨化后也加上膜骨片，形成头骨的咽颅部分。脊柱是在脊索的基础上形成的。脊索两旁的中胚层，分化成背部的体节和腹侧部的侧板。在体节和侧板之间，有一条生肾节。体节进一步分化成三部分。最外面的是生皮节，将来成为皮肤的真皮和肌肉部分。紧贴脊索的是生骨节，将来代替了脊索而成为组成脊柱的脊椎骨。第三部分是生肌节，将来形成躯干上的横纹肌。

侧板分裂成靠外侧的体壁中胚层和贴附在内脏器官上的脏壁中胚层，中间分裂出来的腔便是体腔。形成附肢的骨骼和肌肉是从肌节（鱼类）或侧板（两栖类等）迁移来的。当肢芽生出后，组成动物体型的骨骼和肌肉便全部形成。

消化和呼吸系统

前肠的前端扩大的部分为咽，咽的腹面由口板和口窝相隔，当口板破裂，咽和口窝相通，于是形成了口。咽的两侧有六对咽囊，第一对为舌颌囊，将来形成中耳腔。咽囊旁还有几对衍生的腺体，如甲状腺，甲状旁腺和胸腺等。

咽后的管道为食道，食道后膨大处为胃，胃后的管道为十二指肠。从食道腹面突出一个肝突，以后连同血管网一起形成肝脏，肝突的末端为胆囊。在肝突之前有一个腹突和两个背突，这三个突起合起来形成胰脏。

蛙的呼吸系统变化最大。当变态时外鳃萎缩而代之以内鳃。变态后期，内鳃也起始萎缩，此时在咽的腹面，分出喉部。从喉部腹面突出一对肺芽。当胚胎伸长时，肺芽后延，从喉到肺芽形成一对侧褶，以后两褶合拢而成为气管。

总之内胚层前肠部分形成了消化道的咽、食道、胃、十二指

肠和呼吸系统的喉和气管的上皮。此外还形成肝、胰、肺和咽囊及其衍生的甲状腺、胸腺等。至于包在消化道和气管外围的结缔组织和肌肉、软骨等是从中胚层发育来的。中肠形成小肠的上皮。后肠形成直肠，泄殖腔和膀胱的上皮。同样中胚层形成肠道的结缔组织和肌肉。

循环系统

循环系统包括血球、心脏和血管，这些都是从中胚层的间叶细胞转变为为血细胞 (angioblast) 所形成的。

在胚胎时期血球主要是从卵黄囊上的血岛产生的。一般认为来自间叶细胞。在发育过程中，胚胎肝、胸腺、脾、淋巴结和骨髓，都是产生血球的场所。骨髓和淋巴结等到成体仍是产生血球的器官。血浆是由血岛细胞分泌的。血小板的来源尚不够清楚。

心脏发生在咽部的腹面，此处的中胚层细胞形成了心包腔，近中间壁厚的部分是脏壁中胚层 (splanchnic mesoderm)。外围的是体壁中胚层 (somatic mesoderm)。在咽和脏壁中间游离分散的中胚层细胞，排列成两条并列的小管。这便是最初形成的心内膜管。脏壁中层加厚，包在心内膜管之外，以后两条心内膜管中部合并为一条，前、后仍保持分枝状，脏壁中层紧包在心内膜管上。此时称为心外膜肌 (epimyocardium)，将来形成外面薄的一层心外膜 (epicardium) 和中间厚的心肌 (myocardium)。心内膜管此时成为心内膜内皮 (endothelium)，心脏的基本结构即形成。

管状的心脏起始弯曲成“S”形，同时心脏的各部分也明显分出。腹面前端为动脉干，其后有稍膨大的动脉球，再后面是膨大的心室。背部由两条卵黄静脉合并成一个静脉窦，静脉窦向前通入心房，从心房的背部生出一条纵隔，将心房分成左右两个部分，静脉通入右心房。在动脉球的基部生出一个螺旋形的纵隔，伸入动脉干，是为螺旋瓣，蛙的心脏于是完全形成。

蛙的血管和一般脊椎动物的血管形成相同，从卵黄囊壁的血

岛形成微血管。有人认为各处血管是局部生长的。血管由中胚层间叶细胞，先联合形成血管的内皮。在这个基础上，再包以结缔组织和肌层，形成了各种类型的血管。静脉管肌层薄，动脉管弹性纤维层较厚。

蛙的动脉系统，首先形成的是背主动脉和咽部的背主动脉根。在心脏前形成腹主动脉和心脏的动脉干相连。然后在头部、背、腹主动脉之间，形成六对动脉弓。随着出现外鳃，从动脉弓分出入鳃动脉。当外鳃退化萎缩而代之以内鳃时，在原动脉弓的基础上形成了内鳃的血管。在变态的过程中，六对动脉弓有的退化（如第一、第二和第五3对），第三对为通入头部的动脉，第四对保留为体动脉弓，第六对部分组成肺皮动脉，通到肺。身体后部的动脉，由背主动脉分出肠系膜、肾、腰和髂动脉等，分别通到内脏、肾、腰部和后肢等处。

静脉系统分别在各个部分形成。卵黄静脉主要形成肝静脉和肝门静脉。身体前部主要是前主静脉收集头部和肩胛部，前肢的静脉通入静脉窦。后腔静脉形成比较复杂，由静脉导管、肝部的肝静脉和下主静脉几段形成。当中肾形成时，同时形成肾门静脉，它收集从后肢等处来的静脉。

泄殖系统

排泄系统的发生和生殖系统的关系比较密切，因此常将这两个系统合并起来称为泄殖系统。

高等脊椎动物的排泄系统，在发生的过程中，分为三个阶段：前肾、中肾和后肾。鱼类和两栖类仅有前肾和中肾，现以蛙为例，简述排泄系统的发生。

当蛙类的胚胎发育到神经胚以后，在肌节和侧板之间，出现了一条纵行的生肾节。蛙类的前肾是由三对前肾小管组成的。先是第二、第三和第四对生肾节中间裂出个小腔，称为肾腔，肾腔与肌节腔不通，但和体腔仍相通。然后肾节延长，成为管状，于是形成了三对小管。前肾小管的近端和体腔相通，开口处称为肾

孔。远端和后一节的肾小管相连。三对肾小管汇总成为一对前肾管，向后通到泄殖腔。在肾孔附近有微血管形成的肾小球，连同肾小管共同组成前肾。

中肾的形成和前肾相似，在前肾管的内侧，从蛙的第七节到第十二节生肾组织形成囊状。然后延伸成为中肾小管，外端通到体腔，开口为肾孔，但不久即封闭，因之中肾小管不与体腔相通。管的另一端与前肾管相通，前肾管此时便称为中肾管，由于当初是吴尔夫（Wolff）发现的，所以也叫吴氏管。中肾小管又分出次级和三级小管。微血管形成脉球，突入到中肾小管的鲍氏囊中，形成马尔毕基氏体。各级中肾小管和它们的马氏体共同组成中肾。中肾通过中肾管将排泄物（尿）送到泄殖腔。

生殖系统包括两个部分，生殖腺和生殖导管。蛙类的原始生殖细胞从消化道背面中央的内胚层分出，迁移到中肾腹面的生殖嵴中，原始生殖细胞便进入生殖嵴的上皮中。不久生殖嵴的中部扩大，突入到体腔中，成为椭圆形的囊状构造。此时中肾组织的细胞呈索状侵入囊中，这些细胞称为初级性索（primitive sex cord），位于内部，组成性腺的髓部。外围为上皮和生殖细胞组成性腺的皮部。于是生殖腺基本形成，但雌雄性别尚未分化。

此后雌、雄性的生殖腺发育不同。雄性的性腺为精巢。原始生殖细胞从皮部迁入到髓部的初级性索中，皮部退化仅保留一薄层上皮。性索弯曲转变成为中空的精细管。生殖细胞在精细管壁发育成为精母细胞，最后形成精子。部分性索细胞成为足细胞（sertoli cell）。中肾遗留的部分小管成为输出管，连接到吴氏管。

雌性生殖腺为卵巢。雌性的原始生殖细胞留在皮层，不迁移到髓部，集聚在皮层中，皮层加厚。髓部的性索退化而被吸收，于是卵巢成为卵巢囊。其后此腔由间叶细胞和血管充塞其间，当生殖细胞成为卵母细胞时，有很多卵泡细胞将卵母细胞包围，随着卵母细胞的发育，向卵巢的表面迁移。

总之卵巢和精巢发育的主要不同点是卵巢皮部发达，髓部萎缩。而精巢是皮部萎缩，髓部发达。

无尾两栖类生殖嵴的前三分之一部分退化后形成脂肪体。雄蟾蜍在脂肪体和精巢之间有一团皮层组织，称为毕德氏器官。毕德氏器是有潜能的性器官。当精巢受损伤或被割除后，毕德氏器官发育成为卵巢，出现了性反转。

生殖导管的发生比较简单。雄性的输精管就是原来的中肾管（吴氏管）。残留的中肾小管成为输出管和附睾。在输精管的基部还形成储精囊等附属腺体。雌性的中肾管保留作输尿管，在其旁从体壁生出一条纵嵴，卷成一条管，此即米勒氏管，以后成为输卵管。此管前端分化成漏斗状，基部膨大成为子宫。

神经系统

神经胚时在胚胎背部形成一条神经管，以后头部神经管膨大成为脑。先是在脑的背部有一突起，称为背突。在背突相对的腹面，也有一个突起，称为后瘤。此后背突扩大，背突前后各分化出一个脑泡。于是以背突前、后和后瘤为界，分成三个脑泡。即背突前的前脑，背突后的菱脑和背突扩大处的中脑。前脑进一步分化成端脑和间脑。端脑背壁形成一个纵隔，将脑分成两个半球，此即大脑半球。前端还分出一对小嗅叶。间脑的背壁变薄，有较集密的微血管附于其上，形成前脉络膜。由于背壁薄而脑腔较大，此即间脑的第三脑室，在它的腹面还形成脑垂体。

中脑几乎保持原状，变化不大，背部发达，腹壁成为大脑脚，中间的腔为导水管，它和前面的第三脑室相通。

菱脑进一步分化成为小脑和延脑。延脑的背壁也薄和间脑相似，也附有微血管，称为后脉络膜。延脑的脑室称为第四脑室。

延脑之后即脊髓，脊髓的两侧壁很厚，管腔很小。脊神经由向心感受纤维背根和离心的运动纤维腹根相组成。

两栖类有十对脑神经。第一对嗅神经，第二对视神经和第八对听神经与三对感官的形成有密切关系。第三、第四和第六对是运

动神经，分布在眼球的肌肉上，专司眼球的活动。这三对神经随着眼肌的形成而出现。第五、第七、第九和第十对是混合神经。第五和第七对主要分布在颜面和颌部。第九对分布在咽和鳃部，第十对主要分布在内脏器官。

感官

从头部的感受板形成鼻、眼和耳三对感官。嗅板向内陷形成了嗅窝，以后嗅窝扩大成为嗅囊。腔的周围为嗅上皮，有嗅神经通至脑的嗅叶。从嗅囊生出一条细胞索，向后通至咽。以后此索裂出腔道，于是成为管状，鼻孔与咽相通。

在前脑形成后，其两侧向外各突出一个囊，是为视囊。视囊的外缘向内陷而成双层的视杯。视杯外层分化为色素层，内层分化为视网膜。视网膜的表面有杆细胞和锥细胞，内层为神经节细胞和视神经纤维。在视杯的对面，头部的外胚层加厚，被视杯诱导成为晶体。晶体先为板状，以后内陷成为晶体囊，囊的内侧壁厚，外侧壁薄，当中间的囊腔消失，内侧特别加厚，呈双凸面的透镜。细胞也纤维化，晶体完全形成，嵌于视杯中。晶体四周的细胞，形成虹彩，³中间所留出孔为瞳孔。此时眼球外的中胚层细胞成脉络膜和巩膜，包于眼球之外。

蛙类无外耳，内耳由菱脑两侧的听板内陷成为听囊。以后在听囊的内侧生出一个凸起的管为内淋巴管。从听囊内部生出一个斜隔，将听囊分为背、腹两部分，背部为椭圆囊，腹部是球囊。内淋巴管自球囊通出，向背部延伸，末端膨大成为囊状。

从椭圆囊上生出两对小嵴，一对在前背面，一对在囊的外侧，在背后部又生出一对嵴。以后这三对嵴扩大，每对嵴愈合而成为一个管，管端膨大成为腹壶。这三个管成立体面排列，背前方的管是前半规管，背后方的管是后半规管，侧面的是水平半规管。

从球囊向背面突出一个基室，向腹后面突出一个听壶。听壶在两栖类并不延伸成为蜗牛壳。整个内耳囊外的中胚层，先形成

软骨将内耳包住，以后骨化成为骨迷路。

中耳从舌颌囊演发而成。舌颌囊延伸出一条管，其末端膨大形成中耳的鼓室，管本身为耳咽管。中耳的耳柱骨来自舌颌骨。

皮肤及其衍生物

脊椎动物皮肤的构造分表皮、真皮和疏松的皮下组织。表皮自胚胎的外胚层形成，真皮和皮下组织来自中胚层的生皮节。蛙的皮肤最先生成的表皮只有两层，外层为周皮，下一层为生发层。生发层是皮肤的主要细胞层，细胞由此层增生。最表面的是角质层，细胞为扁平形，并角质化。真皮逐渐分化为表皮下的一层厚疏松组织，由胶原纤维组成。其中有腺体，血管、神经纤维，色素细胞和少量的脂肪细胞。下面一层是致密的纤维层。再由皮下组织将皮肤和肌肉层联结起来。

高等脊椎动物的构造比两栖类复杂，发生的过程也复杂些。哺乳动物皮肤的表皮有四层，其皮层也较厚，所含的腺体有皮脂腺、汗腺和乳腺等多种。皮肤的衍生物有毛发、鳞片、指甲、爪和蹄等，因之发生的过程也复杂得多。

羊膜动物的神经系统比两栖类发达，特别是哺乳类动物，大脑特别发达，产生新脑皮，脑神经有十二对，除蛙类的十对外，尚有第十一对脊副神经分布在颈部，和第十二对舌咽神经分布在咽舌部，这两对都是运动神经。耳也特别发达，哺乳类动物有外耳，外耳包括外听道和外耳壳，外听道由第一对鳃沟形成，外耳壳由颌弓和舌弓的软骨片组成，包有肌肉和皮肤。内耳的球囊向腹面突出，形成螺旋形的蜗牛壳。中耳有三块小耳骨，镫骨来自颌骨，槌骨和砧骨来自颌弓。

羊膜动物的排泄系统是后肾。在胚胎时期前肾出现很短暂，随即消失。中肾是胚胎时期的排泄器官，前肾管的后部保留成为中肾管，到成体时中肾管在雌性中退化消失，在雄性中作输精用。后肾管也就是成体的输尿管，从中肾管的基部靠近泄殖腔之处新生出的。由背部通出一个盲管，向前延伸，末端分枝成为肾

脏的收集管，进入胚胎后部的生肾节中。后肾和中肾相似，形成小尿管和脉球，脉球突入到鲍氏囊中，组成马氏体。收集管和肾小管相通，马氏体集原在肾的外围，组成皮部。

羊膜动物的循环系统变化较大。首先是心脏，爬行类的心室形成了中隔，但不完全隔开，有孔相通。鸟类和哺乳类的心室完全分隔成为左、右两个，哺乳类没有静脉窦，已被收入到右心房中。在血管方面主要是鸟类仅保留右动脉弓，左边的退化消失，哺乳类保留左动脉弓，右边的消失，后腔静脉的形成更复杂，由多段组成。由于羊膜动物有胚外构造，因之有胚外循环系统。卵黄囊上有卵黄动脉和卵黄静脉，当卵黄囊消失后，卵黄动脉成为前肠系膜动脉，卵黄静脉参加形成肝静脉和肝门静脉。尿囊有尿囊动脉和尿囊静脉。胎盘是哺乳类动物特有的胚外构造有脐动脉和脐静脉。当脐带脱落后，残存的血管便留在体壁和胃壁上。

3. 其它动物发育的特点

(1) 无脊椎动物主要发育类型的特点 无脊椎动物种类繁多，发生类型也较多。低等的如腔肠动物，仅有两个胚层，发生过程很简单。但是高等种类，不但发生过程复杂，而且还有不同类型的幼虫。很难像脊椎动物那样以一种来概括一般。现以棘皮动物等三种有代表性的类型，简述发育过程。

棘皮动物的发育特点

棘皮动物（如海星、海胆）的发育，研究较多。卵为少黄卵，卵裂为全裂。前三次卵裂为等裂，第四次卵裂时，植物极的四个细胞分成四个大的和四个很小的分裂球。这些分裂球呈辐射型排列。当分裂球继续分裂成为皮球状的囊胚后，植物极的细胞向囊胚腔内陷，形成原肠。陷入的一部分细胞，夹在内外胚层之间，分化成为间质细胞，间质细胞进一步成为囊胚层。此时胚胎为两侧对称的原肠胚。胚体逐渐变长，原肠两端开口，原来的胚孔成为肛门孔，另一端新形成一个开孔，以后变为口。后口动物由此

取名。中胚层在原肠两侧形成体腔囊，水管系统随之形成。先形成两个突出的囊，突出体外为腕状，此时称为羽腕幼虫。幼虫经过变态，由两侧对称成为辐射对称的成体。

螺类的发育特点

螺类的卵是少黄卵，卵裂为全裂。第一和第二次卵裂都是经线裂，将受精卵分成四个几乎相等的分裂球。第三次卵裂是纬线裂，但靠近动物极，因之将八个分裂球分割为动物极的四个小分裂球和植物极的四个大分裂球。由于第四次分裂球的轴稍偏斜，因之分出的四个小分裂球，每一个并不在大分裂球之上，而是在两个大分裂球之间。第四次以后的卵裂仍是偏斜的卵裂，于是形成了螺旋型卵裂，每一层的分裂球都在下一层分裂球之间。当分成三十二个分裂球时，植物极的四个大分裂球，其中三个将来形成内胚层，其中一个形成中胚层。此时囊胚腔也起始显出，随着细胞继续分裂，动物极的细胞以下包的方式向植物极移动。植物极的四个大细胞以内陷的方式，进入囊胚腔，以后再继续分裂形成原肠和中胚层细胞。

原肠胚继续发育，在外胚层上生出纤毛带，成为担轮幼虫。以后再进一步从担轮幼虫变为面盘幼虫。幼虫继续发育，保护内脏的壳也随之生成，由于壳是螺旋型生成的，内脏器官也进行了180度的扭转。于是整个成体的结构和体型完全形成。

昆虫的发育的特点

昆虫的卵为中黄卵，卵裂为表面卵裂。卵受精后核进行分裂，分出许多核之后，这些核移向卵的外围。然后卵质包于每个核的周围，形成一层细胞，包在卵的表面，这就是胚膜，胚膜之内便是卵黄。在卵的腹面中间处，有些细胞分裂较快，并且排列较整齐，细胞为柱状，形成一个细胞层较厚的区域，这便是胚盘（或称胚带）。其余的细胞为扁平形，将来形成浆膜。在胚盘的中线处，向内陷入一条纵沟，形成原肠。原肠两侧的中胚层形成肌节。当胚盘逐渐发展，卵黄逐渐被吸收后，胚盘的头端和尾端向

内陷入，从而形成羊膜头褶和羊膜尾褶。头褶和尾褶向中间延伸而产生侧褶，最终将胚盘包在其中，中间的腔是羊膜腔。胚盘进一步分化，分节逐渐明显，附肢随之形成，体内器官如腹神经索，心脏和气管等也形成，于是成为幼虫。

幼虫类型

在动物发育的过程中，有不少动物特别是无脊椎动物有幼虫时期。无论是自由生活或寄生的幼虫，对于适应不利的环境有一定的作用，自由活动的幼虫，对物种分布也有利，特别是对固着动物更有利。幼虫的生活方式和成体的生活方式很不同，由于适应幼虫的生活，体内的器官构造有很大的差异，最明显的是没有生殖器官。从幼虫到成虫要经过变态，将幼虫的器官改变成为成体的器官。

幼虫可以分为两大类：自由幼虫和非自由幼虫，非自由幼虫种类较少，主要是寄生的种类，如蛭类的包蚴，雷蚴和囊蚴等。自由幼虫种类较多，根据生态情况，又可分为浮游的，水生的、陆生的等等。浮游的有囊胚幼虫，这是最低等的一种，由单层有纤毛的细胞组成，中间有个腔，海绵动物和腔肠动物等早期就有这种幼虫。浮浪幼虫是从囊胚幼虫进一步发展起来的。表面为有纤毛的外胚层，里面有一团实心的内胚层细胞，内胚层细胞有吞噬作用，幼虫可以营独立生活，这两种幼虫都没有具体的器官结构。

再高等一些的是具有三胚层的幼虫，这类幼虫的种类很多，已有简单的器官结构。各门动物均有其特有的幼虫，如扁形动物的米勒幼虫和帽状幼虫，螺类的面盘幼虫，棘皮动物的羽腕幼虫和海胆幼虫，比较普遍的担轮幼虫，及半索动物的柱头幼虫等。

更高等幼虫，器官结构比较完整，如水生的甲壳类的无节幼虫、蚤状幼虫和糠虾期幼虫等，还有蜻蜓的稚虫，蚊的孑孓等以及两栖类的蝌蚪。至于陆生的主要是昆虫的幼虫，种类很多。

(2) 羊膜动物早期发生的特点:

鸡的早期发生

鸡的精子同样也分头、颈和尾三部分，为细长形，全长约90到100微米。鸡的卵子，俗称鸡蛋。真正卵的部分是卵黄，卵黄是一个细胞，外面包有卵黄膜，细胞质很少，在卵黄的顶部，呈盘状，叫做生发盘，细胞核即在其中。外面包的蛋白、壳膜和蛋壳、都是卵膜。蛋白分内外两层，外层为稀蛋白，内层为浓蛋白，沿蛋的长轴，在卵黄的两端，有两条脐带。壳膜有内、外两层。蛋壳主要由石灰质层和角质层组成，壳有小孔供胚胎呼吸和水份蒸发之用。

卵子成熟后从卵巢排出，经漏斗进入输卵管内。卵在子宫中时间最久，约二十小时，然后产出体外。关于卵的排放和排卵机制，主要是由促黄体来控制，滤泡刺激素对卵泡的生长和维持有作用，但和排卵也有一定的关系。现在有人认为还有一种类黄体素和滤泡刺激性质的复合物，诱导排卵。这种诱导激素在产卵前排放。促使卵巢内第二个卵准备排放。

鸡是体内受精，经过交配雄鸡将精子输送到雌鸡的输卵管内。精子便储存在输卵管的上部，三个星期之内均可正常受精。一般有三到五个精子进入卵内，但只有一个形成雄原核，其余的移到胚盘边缘，以后退化消失。

鸟类的卵裂在卵黄顶部的胚盘中进行。鸡在受精后3到5小时进行第一次卵裂。第二次卵裂与第一次垂直，第三次与第一次平行，第四次以后就不规则。卵裂仅在表面进行。细胞质在底部仍相通。分成的分裂球为不完全的分裂球。到32个分裂球以后，中央的细胞开始和下面的卵黄分离，形成一个窄狭的扁腔，称为分裂腔。以后细胞继续分裂，分裂腔增大，便进入囊胚期。由于分裂腔的底部是卵黄而不是细胞层，所以与一般的囊胚腔不同，称为胚盘下腔。当胚盘增大，胚盘下腔也增大。从胚盘的表面来看，中央部分是透明的区域，称为明区 (area pellucida)。四

周同卵黄相连的部分，因为不透明，称为暗区 (area opaca)。

关于鸡的原肠胚形成的方式和过程，至今尚无肯定的结论。因为鸡原肠胚的下胚层，在子宫内已初步形成。虽然曾用子宫内取卵的方法，将早期卵裂的鸡胚取出在体外培养，胚盘后端边缘的下胚层以分层的方式形成；胚盘中央和前部的下胚层，由多内陷、分层和向前迁移等方式形成，至于如何形成整个一层，尚难定论。

胚盘表面的细胞迁移情况，用活体染色或标记方法，已基本了解，细胞向明区后部中央处集中，形成原条。经过早期、中期、最后形成定形的原条 (primitive streak)。此时原条的前端有原结 (primitive node)，也叫亨氏结 (Hensen's Knot)。原结的中央有个原窝 (primitive pit)，原窝之后有一条下陷的沟，叫做原沟 (primitive groove)。原沟的两侧为原襞 (primitive fold)。明区后部的细胞继续向原条集中，并自原沟卷入，位于上、下胚层之间，于是形成了三个胚层。上面的胚层是外胚层，下面的胚层是内胚层，新卷入的是中胚层。从原窝向前卷入的细胞形成索前板和脊索，使胚盘表面显出一条微突起的纵线，叫做头突 (head process)。脊索两旁卷入的是中胚层。脊索背面的外胚层特别增厚的是神经板。将来形成胚胎的神经管，整个胚胎便在头突处形成。头突逐渐伸长，而原条逐渐缩短。以后胚胎头部离开卵黄而向上括起形成头褶。随后尾部也离开卵黄形成尾褶。神经板摺卷成神经管，然后分化成脑和脊髓。内胚层在卵黄之上，先不成管状。随着头褶和尾褶的形成，前肠和后肠也形成。其它器官也随着逐渐形成。

哺乳类的早期发生

哺乳类动物精子的构造，前已介绍。哺乳类动物的卵很小，卵外有透明带包围，尚有辐射状排列的滤泡细胞，称为放射冠。哺乳类动物的卵是次生少黄卵。也是体内受精，经过交配，雄兽将精子输送到雌兽的体内。受精也是在输卵管的上部，精子穿过

透明带而进入卵，同样也释放出一种溶解透明带的酶。哺乳类动物也有顶体反应。

哺乳类动物受精的一个特点是精子必须获能。所谓获能是精子在输卵管中等待一定的时期，引起精子在生理方面发生变化，增加穿入卵内的能力。关于精子的获能，以及去能和再获能等问题，现在仍继续在研究。

哺乳类动物的卵进行全裂，分裂球是单个地分出。由一个分裂球分成两个、三个、四个等等。当分裂到16个细胞以后，细胞团中央起始出现裂隙。裂隙扩大而成腔。此时卵裂球也起始分化，一部分仍集聚成团，称为内胚团；另一部分变成扁平状，围在腔的四周是滋胚层，此时便是囊胚。

在囊胚期透明带逐渐松软膨胀而消失，内胚团变为扁形的盘状。此时的囊胚一般又称为胚泡。在内胚团下面以分层的方式，分出一层下胚层。下胚层细胞沿着滋胚层四周扩张，包成一个卵黄囊。在胚盘的表面出现原条，和鸡的相似，从原条卷入脊索和中胚层。中胚层从胚胎内分布到胚外区域，以后胚外的中胚层结合其它胚层形成各种胚外构造。胚内的各器官系统在已分化的三个胚层的基础上，逐步形成。形成的过程和其他的脊椎动物相似。

胎膜和胎盘

爬行类、鸟类和哺乳类动物因适应陆地生活，在胚胎的外面，有一些特化的胚外构造，用来保护胚胎，并辅助胚胎进行生理代谢机能，这些构造，总称为胎膜。

羊膜 (amnion) 和浆膜 (chorion)

羊膜和浆膜是同时发生的。当头部抬起时，在头的前方有一片弧形的外胚层皱褶升起，逐渐向后延伸将头部包住，称为羊膜头褶，以后尾部同样也行起个羊膜尾褶。头、尾褶延伸形成侧褶，最终羊膜头尾侧褶集中合拢，将整个胚胎包住，封闭处的痕迹，称为羊膜脐 (amniotic umbilicus)。

当头褶升起时，仅有外胚层。胚外中胚层以后分裂成体壁中胚层和脏壁中胚层，中间的腔，便是胚外体腔。体壁中胚层贴于羊膜头褶的外胚层之下，于是羊膜褶便由外面的外胚层和內衬的体壁中胚层组成。羊膜尾褶升起时，胚外中胚层已贴于外胚层之下，当羊膜头、尾和侧褶合拢将胚胎完全包住时，头尾褶中的中胚层便在羊膜脐处相遇，以后胚外体腔便完全相通，将褶分成外面的浆膜和包住胚胎的羊膜。浆膜由外面的外胚层和里面的体壁中胚层组成。羊膜由里面的外胚层和外面的体壁中胚层组成。羊膜所包的腔，称为羊膜腔，胚胎便悬浮在羊水中。关于羊水的来源，有人认为是羊膜细胞分泌的，也有认为是血管渗出的。

卵黄囊 (yolk sac)

在鸡胚中延到胚胎以外的內胚层，和附在胚外內胚层上的胚外脏壁中胚层，向下包于卵黄上，形成一个囊，将卵黄包住，称为卵黄囊。囊壁上有卵黄血管，将卵黄物质输送给胚胎，供发育时所需的养料。哺乳类动物没有大量集中的卵黄，所以虽然也形成卵黄囊，但已退化，不起供给胚胎养料的作用。卵黄囊和胚胎的肠道相连。

尿囊 (allantois)

尿囊是从后肠自腹面突出的一个盲囊，囊壁也是由胚外的內胚层和脏壁中胚层组成。爬行类和鸟类的尿囊很发达。随着胚胎发育，尿囊逐渐扩大，填充在胚外体腔之中，当尿囊将胚外体腔全部填满之后，靠外部的尿囊壁和浆膜愈合，靠內部的尿囊壁和卵黄囊壁愈合。胚胎呼出的 CO_2 ，随血液带到近卵壳的浆膜-尿囊壁上，从卵壳上的小孔排出。空气中的新鲜 O_2 ，通过卵壳随血液带回到胚胎中。胚胎排泄的废物，也通过血管，带到尿囊储存在尿囊中。所以尿囊既是胚胎期的呼吸器官，也是排泄器官。哺乳类动物有胎盘和母体相连，胎儿的呼吸和排泄均由母体进行，因之尿囊很退化。

当头褶、尾褶和侧褶和胚胎腹面靠拢时，胚外外胚层和胚外

体壁中胚层形成一个管状的构造，管腔是胚外体腔的一部分。卵黄囊柄、尿囊柄、卵黄囊血管和尿囊血管（脐动脉和脐静脉）都在此管内，这便是脐带。脐带是连接胚胎和胚外构造的通道。

胎盘 (placenta)

胎盘是哺乳类动物特有的构造，由母体子宫粘膜的底蜕膜部分和胚泡滋胚层形成的绒毛侵入子宫粘膜部分形成的。因之是由母体和胎儿两部分组成的。因为胎盘为扁平盘状，故名胎盘。胎盘通过脐带和胎儿相连。哺乳类动物的卵黄囊和尿囊均退化，因之脐带主要是由脐血管组成。胎儿的废物和 CO_2 由脐动脉的血液带到胎盘和母体送到胎盘的 O_2 和养料交换。由脐静脉将养料和 O_2 带回到胎儿，而废物和 CO_2 由母体静脉带回到母体分别排出。母体和胚胎的血液并不相混，物质和气体通过半透性的膜，相互交换。

由于哺乳类动物的种类很多，形成的胎盘也有很多种，无论从外形，组织结构或胎儿和母体接触的紧密程度，形成了多种多样的胎盘。胎盘的生理功能，主要是供胚胎发育时所需的养料，排除废物，还可以分泌激素。所分泌的激素有雌性激素、孕酮和促黄体激素等。这些激素可以维持胎盘和黄体，并保持胚胎正常发育和防止流产等作用。

四、植物的胚胎发生

1. 低等植物的胚胎发生

(1) 低等植物的配子生成、受精和萌发 从单细胞藻类到多细胞有发达的孢子体的蕨类，植物体的构造差异很大。因之配子生成、受精和胚胎发育的情况也不同。

藻类的无性时期很短，孢子体世代很不明显，主要是有性的配子体世代。如低等的衣藻 (*Chlamydomonas*) 为单胞藻，虽然是有性世代发达，但配子不分性别，雌、雄配子完全相同，称为

同配子。产生配子的细胞可以称为配子囊细胞或者是配子体。这种相同的配子结合，形成合子。水绵 (*Spirogyra*) 是成丝状的单细胞集合体。配子从外形上也分不出雌雄，但在接合时，两条

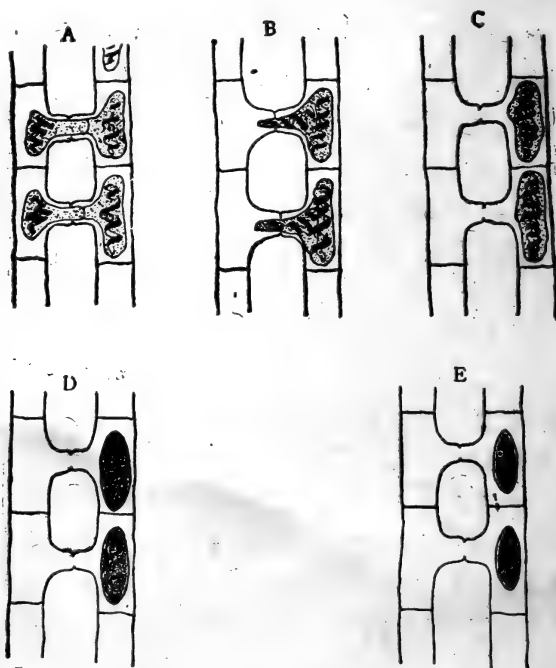


图6.1 水绵的接合生殖

A、B. 雄配子通过接合管流向雌配子； C—E. 形成合子。

水绵之间形成接合管，一条为雄性，雄配子都从各个接合管流到另一条雌配子处，进行接合，形成合子 (6.1)，初步表现了雌雄性别。团藻 (*Volvox*) 是由许多单细胞集聚而成的群体，营养细胞和生殖细胞起始分化，从生殖细胞产生配子，雌、雄配子有明显的不同。雄配子个体小，有两条鞭毛，雄配子囊一次产生大量精子；雌配囊是卵囊，一次仅产一个卵，卵无鞭毛，个体较大。精子游到卵，进行受精，进成合子 (图 6.2)。这些藻类没有雌

器或雄器。合子形成后不久即进行减数分裂，产生孢子。

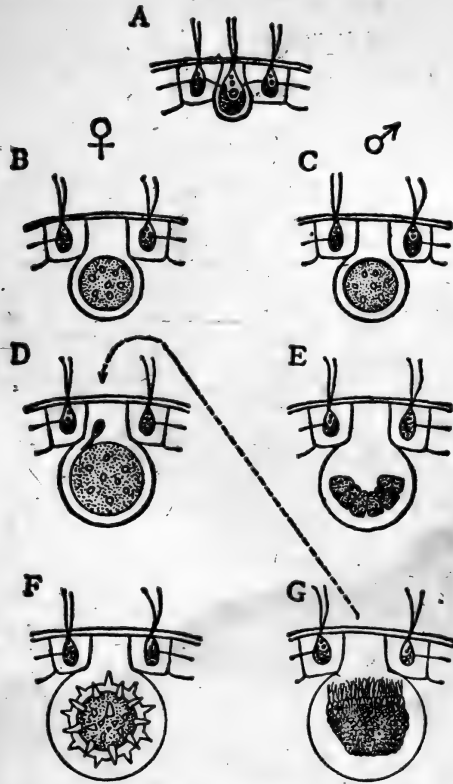


图6.2 团藻的有性生殖

A. 营养细胞 (小) 和生殖细胞 (大), B. 卵囊,
C. 精子囊, D—G, 精子达到卵进行受精, F. 合子。

无隔藻 (*Vaucheria*), 紫菜 (*Porphyra*) 和海带 (*Laminaria*) 有多细胞植物体, 并有明显的雌性和雄性生殖器官。无隔藻为单倍体的藻体, 呈分枝状的单细胞多核体, 有的分枝上有明显的精器和卵器。精器中的细胞核分裂成精子, 卵器中的细胞核形成卵子。所以雌雄配子体和雌雄配子是明显区分的, 精、卵受精后, 形成合子。合子休眠几个月后, 经减数分裂, 然后萌发成

分枝的单细胞多核藻体。

紫菜是单倍体的多细胞藻体。在藻体上产生精子囊和果胞。果胞受精后经减数分裂产生果孢子，果孢子萌发，分裂成丝状体。丝状体产生壳孢子，壳孢子再萌发，经细胞分裂而长成幼紫菜（图6.3）。

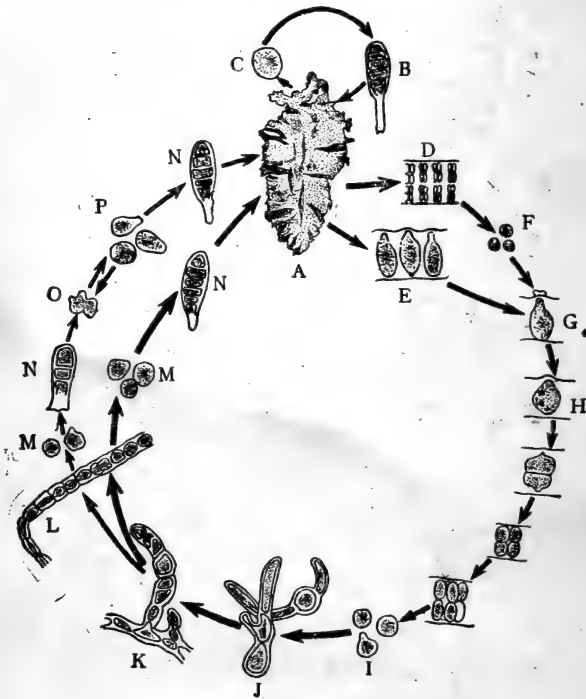


图6.3 紫菜的生活史

- A. 植物体；B. 萌发的幼体；C. 单孢子；D. 精子囊切面，
 E. 果胞切面；F. 精子；G. 受精的果胞；H. 减数分裂；
 I. 果孢子；J. 萌发的丝状体；K. 细胞分枝；L. 形成壳孢子，
 M. 壳孢子；N. 萌发初期的幼体；O. 小紫菜；P. 单孢子

海带是双倍体的多细胞藻体是孢子体世代，藻体上产生孢子囊，孢子囊中的核经减数分裂，形成游动孢子。孢子萌发出两种

配子体，雄配子体产生精子，雌配子体产生卵，受精后合子萌发成幼孢子体海带（图6 4）。



图6.4 海带的生活史

A.孢子体；B.游动孢子囊；C.游动孢子；D.静止的游动孢子；E.游动孢子开始萌发；F.初期雄配子体；G.初期雌配子体；H.雄配子体；I.雌配子体；J.从精子囊放出精子；K.精子在卵周围；L.合子；M.合子开始分裂；N.幼孢子体。

菌类的繁殖方式比较多样化。细菌是否有真正的有性生殖，尚难肯定，从基因组合了解有的细菌将一部分遗传物质传送给另一个细菌。真菌的繁殖方式有多种多样，有些真菌的菌丝，不产生雌雄性器官，从菌丝的结合，一般用“+”系或“-”系来表示。有性时期形成的孢子有很多种，如卵孢子，接合孢子，子囊

孢子和担孢子等。

苔藓植物和蕨类植物都有明显的孢子体和配子体。苔藓植物如地钱，雄器和雌器也比较发达，雄器为精子器，雌器为颈卵器，有的分别生长在雄或雌配子体上。苔藓植物的配子体发达，当卵受精后，形成合子。第一次分裂为横分裂，分出上、下两个细胞。当继续分裂后，在上、下顶端的两个细胞成为扁三角形，

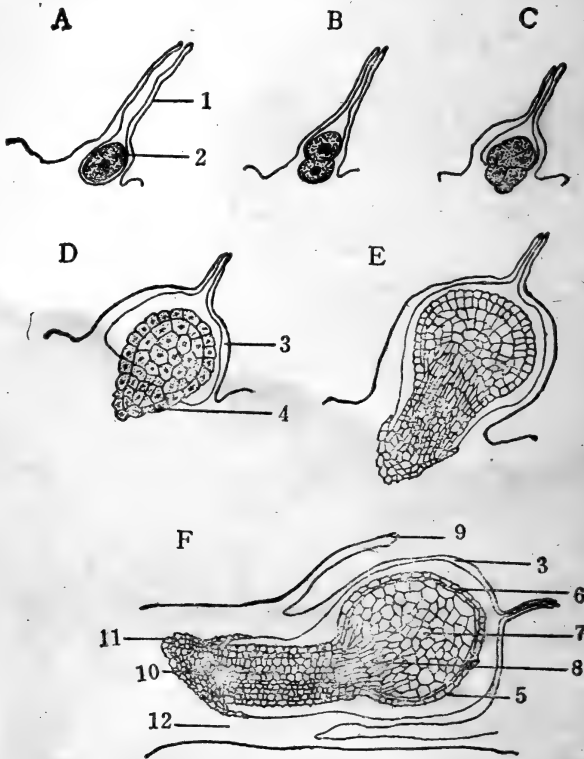


图6.5 苔的孢蒴早期发生

A—F. 孢蒴发生的不同阶段

1. 颈卵器的颈部；2. 合子；3. 孢蒴帽；4. 幼胚；
5. 孢蒴；6. 孢蒴壁；7. 孢子母细胞；8. 孢托；
9. 蒴苞；10. 蒴柄；11. 足基；12. 叶状体。

下面的端细胞深入到配子体组织中，将来形成基足；上面的端细胞分裂形成孢蒴，中间的细胞将来形成孢蒴柄。颈卵器的颈以后形成孢蒴帽（图6.5）。

蕨类的卵在颈卵器中受精后，形成合子。然后合子萌发，第一次也是横分裂。第二次分成四个细胞后，近配子体的两个细胞，一个成为足细胞，一个将来分化成为茎细胞。足细胞向配子体组织中生长，通过配子体吸取应有的养料。下面两个细胞，一个向下生长，将来形成孢子体的根；另一个向上生长，分裂，形成第一个叶片，在这个基础上形成孢子体（图6.6）。

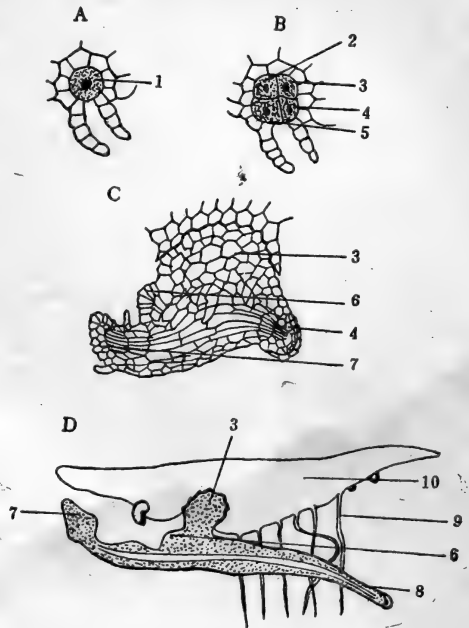


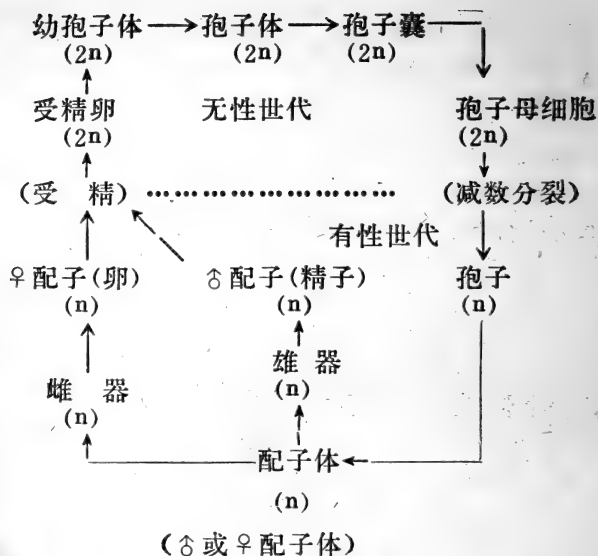
图6.6 鳞毛蕨的胚胎发育

A—D. 不同的发育阶段

1. 受精卵； 2. 茎细胞； 3. 足； 4. 根；
5. 叶细胞； 6. 茎尖； 7. 第一叶片；
8. 原始根； 9. 假根； 10. 原叶体。

(2) 低等植物世代交替的演化 从低等植物生殖、营养等生活情况，也反映出植物界演化的过程。生物界总的进化过程，从结构来讲是从简单到复杂；从生态生活方式来讲是从水生到陆生。低等植物也不例外，植物的世代交替图解（见430页）

藻类是水生低等植物，构造简单，生活史也简单，以配子体世代为主，孢子体世代很短，配子进行接合或受精后，接着就进行减数分裂。所以孢子体世代仅是成为合子那一段时期，低等藻



植物的世代交替图解

类如衣藻或水绵等配子体是相同的，从形态上无法区分。比较高等的藻类如团藻等配子分为雄配子和雌配子，有明显的性别区分。更高等的藻类如海带，无性世代就比较明显，合子萌发成幼孢子体，然后成为海带，这一段都是无性的孢子体世代。

苔藓植物是陆生植物，配子体时期仍比较发达，植物体已初步分出假根和叶片。配子体有精子器或颈卵器。无论是雌雄异株（如地钱）或同株（如葫芦藓），孢子体是寄生在配子体上。孢子体不很发达，仅有孢蒴和一条孢蒴柄。世代交替已明显，但配子体世代比孢子体世代发达。

蕨类植物也是陆生，配子体很不发达，为圆叶体。但孢子体很发达，有根、茎、叶和维管束等输导系统。世代交替也很明显，无性孢子体世代占优势。

总起来说，低等植物世代交替的情况，表现出植物演化的趋势。植物愈高等，孢子体世代愈发达。种子植物所见到的植物

体，完全是无性的孢子体，有性的配子体世代仅表现在从花粉形成到受精。但是低等植物如生活在淡水中的藻类是有性的配子体世代，孢子体世代很短；苔藓植物的孢子体是孢蒴，构造简单，不能独立生活而是寄生在配子体上，配子体是独立的植物体；蕨类植物的植物体是孢子体，无性世代发达，配子体是圆叶体。这种现象正说明植物演化的趋势。

2. 高等植物的胚胎发生

(1) 高等植物胚胎发生简述 高等植物同样也有世代交替，但配子世代很不发达，仅在生殖器官形成过程表现出来，出现的时间也短。现分别简单介绍如下：

高等植物的植株是孢子体，多数是雌雄同体。雄蕊和雌蕊在同一株上，雄蕊的花药是由分裂能力较强的细胞，形成了花粉囊所组成的。花粉囊内有造孢细胞。造孢细胞是在花药形成过程中，由孢原细胞分裂而形成的。造孢细胞经过多次分裂而形成花粉母细胞，在少数植物中，造孢细胞不经分裂而直接成为花粉母细胞。每个花粉母细胞经过减数分裂形成四个单倍体的未成熟的花粉粒，也就是小孢子。花粉粒再经分裂而成为成熟的花粉粒，花粉粒的核分裂成为两个核，一个是精核，一个是营养核，也就是管核。有些植物的精核又分裂成为两个核，形成有两个精细胞和一个营养核的三核细胞。

雌蕊中子房的胚珠，是由子房内壁胎座上的一些细胞形成，再分裂形成了珠心，其中一个特别大，就是孢原细胞。孢原细胞可以直接成为胚囊母细胞，有的植物孢原细胞再进行一次有丝分裂，里边的一个是造孢细胞。造孢细胞不再分裂，直接成为胚囊母细胞。胚囊母细胞进行减数分裂，分出四个单倍体的细胞，其中三个退化消失，仅留下一个，成为胚囊。以后胚囊的核进行连续三次分裂，分成八个细胞（图6.7）。当分裂时细胞核移向两端，每端各有四个细胞。然后两端各有一个细胞核，迁移到中央。有些植物这两个核融合成为一个，叫做极核。近珠孔

的三个细胞，其中一个为卵细胞，另两个为助细胞，另一端三个细胞为反足细胞。

植物依靠风力或昆虫将花粉带到雌蕊的柱头上。花粉在柱头上萌发，长出一条花粉管。花粉管从珠孔进入胚囊，两个精核中的一个和卵核融合；另一个精子和两个极核（中央核）融合。前者形成合子，后者形成胚乳，作为合子（受精卵）发育的养料。两个精子分别和卵子或极核进行融合，这就是高等植物的双受精。

受精卵要经过一段休眠的时间，休眠时间的长短，各种植物并不一样，有的休眠时间很短，才几小时，有的需要长达几个月。经过休眠之后，受精卵进行分裂，一般第一次分裂是横分裂，

分成的两个细胞，近珠孔的一个以后分生增殖成为胚柄，另一个形成胚体。胚孔的融合细胞有三套染色体（ $3n$ ）。形成的胚乳有两种类型：一种是核型，仅核分裂，形成一个多核体，如单子叶植物和某些双子叶植物；另一种是细胞型，细胞质也同时分裂，因之胚乳为多细胞的，如双子叶植物合瓣花类。当胚体逐渐分化，形成一个具有子叶，胚芽、胚轴和胚根的幼胚。胚囊中的两个助细胞和三个反足细胞均退化消失。豆科植物胚乳中储存的

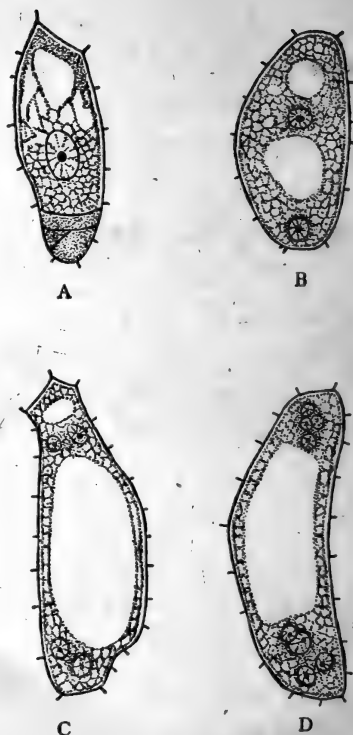


图6.7 种子植物胚囊的发育
A. 减数分裂后形成四个细胞，其中三个退化；
B—D. 第一、第二、第三次分裂后形成八个细胞。

养料，转化储存到子叶中，种子中子叶发达而没有胚乳。单子叶植物中的稻、麦等谷类，胚乳发达。

被子植物一般都进行双受精，可是也有少数植物有单受精现象。单受精有两种类型：一种仅观察到精和卵的结合，极细胞停留在未融合的状态，胚乳的形成与卵受精无关。但是这类种子的胚，不久即停止生长而不能成活；另一种是极细胞和精核融合，而精卵并不受精，于是仅形成胚乳。这种情况很少，因为也是无胚，所以也不能成活。

在有些情况下，植物不进行受精，也就是无核的融合，这种生殖称为无融合生殖。无融合生殖有很多方式。有的是在单倍体的胚囊里，卵不经过受精而发育成胚，甚至助细胞或反足细胞也不经受精而成胚。有时偶然雄核也可以发育成为一个胚。这种生殖称为孤雄生殖。是单倍体，仅出现一代，不能传到后代。

另一种无核的融合现象是胚囊里的卵细胞，有的不经减数分裂或减数分裂后，两个卵核重新合并。总之卵细胞为双倍体，这种不经雄核受精的卵发育成胚。体细胞如珠心细胞也可以发育成胚。这种双倍体的胚胎，可以有后代。再者有的是没有配子体，不经世代交替，胚从双倍的体细胞发育成胚。所谓不定胚和副胚，就属于这种类型。由于体细胞也能产生胚胎，因之出现多胚现象。多胚现象在裸子植物中比较多，多胚除由无融合生殖产生外，受精卵分裂成许多细胞后。有时并不是生成一个胚，而是成为两、三个胚，甚至成四个胚，这种现象在被子植物中较少，但在裸子植物中比较常见。另一种多胚现象是产生多个胚囊。这些多的胚囊由一个大孢子母细胞衍生或从两个以上的大孢子母细胞生成。在融合生殖中，非卵细胞生成胚的同时，卵也受精，形成了无核融合和有核融合并存的现象，于是也形成了多胚。这些多个胚胎有的是染色体数相同，如受精卵分裂后所形成的多胚。至于无核和有核融合同时并存时，所生成的胚胎，染色体的倍数就不相同了，有的是单倍体有的也可能是三倍体。

从受精到胚胎发生有一系列的生理变化。在形成花粉粒的过程中，包围在小孢子母细胞外的绒毡层营养细胞，含RNA和蔗糖量较高。当绒毡层细胞崩解时，这些物质也被分解，所产生的产物，作为小孢子母细胞的养料，同时还释放出促减数分裂的物质。花粉粒落到柱头上后，柱头分泌一种含糖和维生素的粘液，可供应和促使花粉粒萌发。花粉管在花柱内向胚珠生长，由花粉管分泌的水解酶，将细胞间的果胶质、纤维素等物质分解，使细胞分离。子房细胞的分泌物，有导使花粉管生长的趋向性，因之花粉管便在细胞间隙中向胚珠生长。实验证明硼和钙离子对花粉管生长有作用。硼可以减少花粉破裂，提高花粉的发芽率，并促使花粉管生长；钙有诱导花粉管一定的趋向性。

在恶劣的环境条件下，如温度降低或干旱等使花粉不能正常发育，如过分失水，减数分裂就不正常而使花粉败育，这种现象叫做雄性不育。现在为了增产，在实践工作中常利用雄性不育以节省人工去雄的劳力。因此除利用天然的雄性不育条件外，还人为地用药物杀雄，如用2,4-D，赤霉素和秋水仙素等，抑制或破坏花粉的发育。

受精卵经过细胞分裂，形成胚胎后，要等待种子萌发，胚胎才继续生长成为幼苗。种子萌发首要的环境条件是水份，其次是氧和温度，光对种子的萌发也有作用。种子要吸收足够的水份后，使原来种子细胞失去的水恢复。使细胞有了基本的生活机能，才改变了休眠状态。但是只有水份还不够，必须达到适宜萌发的温度和足够的氧气。各种植物的种子，要求萌发的温度也不一样，甚至同一种植物，而分布在不同的地区，要求的温度也有差异，一般的温度为 20°C — 25°C 。种子吸水后，呼吸作用增强，所以需要氧。一般的种子萌发时不需要光，在黑暗中便能萌发；少数的种子需要在有光的条件下才能萌发。

(2) 胚胎的人工培养 早在本世纪初海伯兰德特(Haberlandt)曾认为离体的组织，可以用人工培养方法，培育成植株。

汉宁 (Hanning) 和斯汀格尔 (Stingl) 最早分别用十字花科和禾木科的谷类, 将胚胎培养在用糖类、无机盐和一些氨基酸以及植物组织提取液等的培养剂中, 开辟了人工培养植物胚胎的途径。以后相继地改进培养技术, 有目的地进行杂交胚等方面的研究。

在培养技术和方法方面, 奥佛培克 (Van Overbeek) 用椰子乳汁作为培养剂的成份, 对组织和胚胎培养有一定的作用。认为其中含有促进胚胎生长的物质, 称为“胚素”, 但也发现有抑制根生长和其它不利的物质, 从而继续研究, 最终取得了纯“胚素”。对于胚胎的人工培养有了进一步地发展。以后又试出麦芽和酵母菌等的提取液和水解酪蛋白 (casein hydrolysate) 等物质分别对植物生长, 有改良和促进作用。

除了培养剂之外, 关于人工培养必要的条件, 如阳光、温度、湿度和水份、酸碱度 (pH) 等, 都逐步分别进行分析研究。一般来说, 阳光和水是各种植物必须的条件。对温度和酸碱度等, 各种植物所要求的条件也都不相同。虽然一般植物在 25°C 下培养比较适宜, 但禾木科植物的温度要低些, 大约在 $15^{\circ}\text{—}18^{\circ}\text{C}$ 。而果树则要高些, 可达 30°C 。各种植物所需要的酸碱度的变异更大, 从 pH 4 到 pH 8 不等。对湿度和水份的要求, 有的植物可在液体培养剂中培养, 有的用半因体的琼胶培剂更合适。因之湿度和水份仅适于用琼胶培养剂的胚胎培养。至于培养剂中碳水化合物、蛋白质、无机盐类的浓度, 不但是调节酸碱度, 也是调节渗透压的因素, 都是继续研究的课题。

由于离体的胚胎是比较娇弱的, 环境条件中细菌的存在和存在量的多少, 直接影响胚胎的发育和生长, 为此无菌是必要的条件。胚胎受细菌感染, 成活率必然降低。所以人工培养要在无菌的条件下进行。除手术室、仪器 (如温箱、解剖镜、玻璃器皿以及手术用的解剖器等) 必须消毒灭菌。培养剂、所用的果实和种子也必须消毒。一般用氯化汞, 乙醇或其它消毒液擦洗或浸泡。

现在培养剂中常用抗菌素，以维持培养剂较长期地保持在无菌状态。

为了有目的地在人工培养的条件下，观察和分析胚胎细胞分化、反分化和生长的情况。如植物生长素能使细胞肿胀，虽然促根的生长，但影响胚胎发育。相反赤霉素能促进胚胎发育。利用相互矛盾的因素，有目的地人工控制胚胎发育，从而认识植物胚胎发育的规律，研究那些有待解决的问题，所以人工培养植物胚胎，正是必要的研究方法。

研究植物的胚胎发育，采用人工离体培养，有两个主要的优点：（1）由于离体培养，可以从未分化的细胞起始，较完整、较细致地观察整个发育过程。（2）可以人工改变培育的环境条件，有目的、有针对性地去研究某些问题，了解某些生理机制，利用人工控制的实验去探索 and 解决一些理论和实际问题。

（3）受精和胚胎发育的控制 花粉的存活、萌发以及花粉管的生长，对于植物受精有密切的关系。控制花粉的生理活动，直接影响受精和胚胎发育。大多数花粉的存活期均很短，一般为几小时，超过一天的不多，利用改变条件，储存花粉，以便增加植物受精的机会。低温和干燥，可以延长花粉的存活时间。如将苹果的花粉保存在 -190°C ，两年后尚能萌发。蔷薇科菓树的花粉，保存在干燥器内，可提高10%—50%存活期。关于花粉的萌发和花粉管的生长，曾用金属离子，植物生长素、酵母提取液、秋水仙素、赤霉素和泛酸等药物来探索对花粉萌发和花粉管生长的影响。

三十年代以后，有人曾试将子房切开，将花粉直接移植到胚囊中，使其受粉，曾取得一定的效果。六十年代后这种子房内受粉应用较多，并将胚珠和花粉在体外培养，进行试管内受精。

关于受精后胚胎发育的控制，在五十年代后研究较多。注意到胚胎和胚乳的生理变化，更从生化方面注意物质的转化。同时采用植物生长素、赤霉素等探索对于胚胎和子房生长的影响。

无子果实很受市场上欢迎，从实际需要，园艺工作者正从各个方面工作，用各种方法生产无子果实。采用天然改变受粉方式，如去雄之后，采用异种花粉，或同种但不同时期的花粉，作受粉刺激而实际没有受精，因此没有种子，但果实照常产生。此外尚可用花粉提取液注射到子房中，或用一些化学药品如 2,4-D 或其它药物喷射或涂到柱头上，使子房照常发育而生成果实。

五、无性生殖和再生

无性生殖 (asexual reproduction) 是一种不经过雌、雄性细胞的结合而行生殖的一种方式。这种生殖不产生配子 (或精子和卵子)，没有减数分裂，而是从亲代的一个或几个体细胞经分裂而成为新个体；或亲代的体细胞群，脱离母体而发育成为一个完整的个体。

生物体受损伤、破坏或丢失了一部分组织或器官，甚至于损伤或丢失身体的大部分器官，经过细胞分裂和生长，而使这个被破坏或丢失的部分恢复，成为一个完整的个体，这个过程称为再生 (regeneration)。

1. 植物的无性生殖和再生

植物的无性生殖表现为无雌、雄的融合，高等植物没有受粉现象。

在低等植物中，孢子生殖是一种普遍的无性生殖方式。无论是藻、菌、苔藓和蕨类植物。孢子体 (sporophyte) 产生孢子囊 (sporangium)，孢子囊里的细胞，分裂形成无数孢子 (spore)。孢子萌发后形成无性的植物体。

藻类断裂后，分出的片段或枝体可以恢复成为完整的藻体，高等植物用压条、插枝、块根、块茎甚至于插叶，都能繁殖成为植物体。这种营养繁殖，实际也是一种无性生殖。断裂后的片

段，恢复成为植物整体，既可以算作营养繁殖（无性生殖）也可以说是再生。高等植物的插枝，压条等广意地来说，也可属于再生。总之无性生殖形式的营养繁殖和再生，很难明确地区分。

前面所谈到的无核融合，孤雄生殖等均属于无性生殖。至于酵母菌两个营养细胞融合后，形成一个类似合子的融合细胞，这种方式称为假结合（pseudomixis），也是一种无性生殖。

2. 动物的无性生殖概况

动物的无性生殖的特点是无“性”行为的表现，即无季节性的性成熟期或性周期，不产生精和卵，不进行交配或接合，而是从亲体分出一部分体细胞，将来分化而形成一个新个体。这种体细胞，称为胚基（blastema）。这个发育过程，称为胚芽发育（blastogenesis）。胚胎发育和胚芽发育有本质的不同，前者是从受精卵发育的而后者是从体细胞形成的。

无性生殖在低等动物中比较普遍。动物愈低等，愈以无性生殖为主，不同的动物中，有不同的方式。概括起来有以下几种主要类型：

（1）孢子生殖（sporozation） 有些原生动物，主要是孢子虫类，在较恶劣的环境条件下，体外形成一个孢壳。壳内的原生质分成很多小团块。每个团块成为一个孢子，以后孢壳破裂，孢子分散出来，每个孢子形成一个小个体。

（2）分裂生殖（fission） 或称为二分裂，也是一种简单的无性生殖方式。动物个体一分为二，形成两个相等或不等的部分。然后生长成为和母体相同的两个个体。分裂主要有两种方式：横分裂和纵分裂。横分裂是和动物体的短轴平行的分裂；纵分裂是和个体长轴平行的分裂。单细胞动物多以无性的分裂方式进行繁殖。多细胞动物也有不少行分裂生殖，如腔肠动物，环形动物等。原生动物中的纤毛虫类和环形动物中的多毛类行横分裂，鞭毛虫和海葵、珊瑚虫等行纵分裂。

(3) 芽球生殖 (gemmule) 芽球生殖是淡水海绵特有的一种无性生殖。在海绵体内有一团未分的细胞团，外面包有由骨针架组成的壳 (图6.8)。当在不良的条件下 (如干旱或温度过低)，动物体内便形成芽球，在海绵死亡后，躯体破裂，芽球便

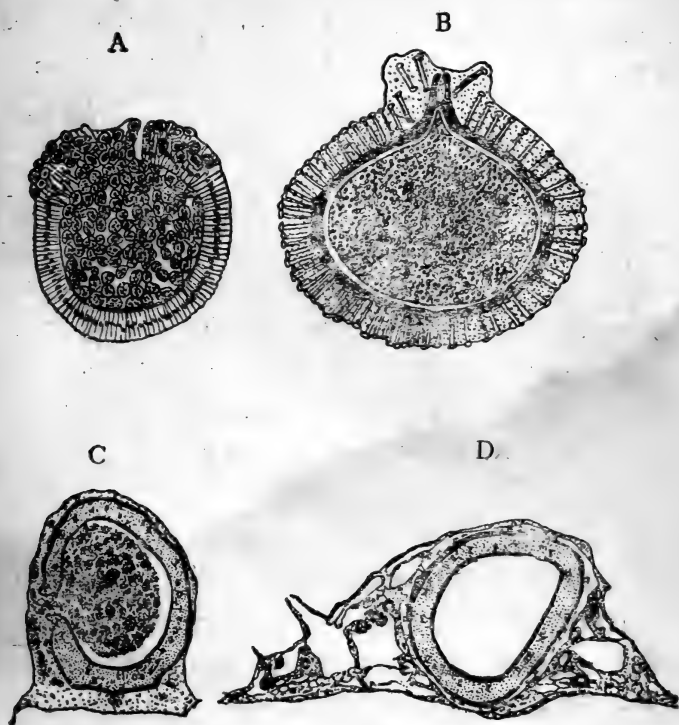


图6.8 淡水海绵的芽球

- A. 正在形成芽球；
- B. 已形成的芽球；
- C. 原细胞从芽球孔流出；
- D. 流出的原细胞转化成新海绵体。

暴露于体外，遇到适当的条件，便萌发成为新个体与芽球类似的是苔藓虫生成的休眠球 (statoblast)，休眠球的外壳是由几丁质针包围，同样也是成体死亡后，体躯破裂才到体外，以后萌发成

为新个体。

(4) 出芽生殖 (budding) 出芽也是一种较常见的无性生殖方式。在腔肠动物中的水螅、水母 (图6.9) 等都行出芽生殖来繁殖。海鞘同样也常用出芽法繁殖。出芽是从亲体上长出一个小小

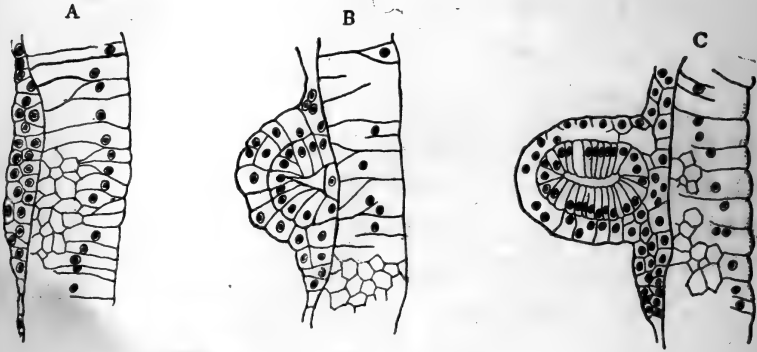


图6.9 水母形成芽体

A. 外胚层增生加厚; B. 形成芽突, 内、外胚层已明显; C. 幼芽形成。

个体, 逐渐长大以后, 便脱离母体而营独立生活。

有些动物行孤雌生殖。孤雌生殖虽然是从生殖细胞, 但未经受精而发育成的, 所以也可以说是一种无性生殖。在动物界里, 不但是低等的动物如轮虫、昆虫有孤雌生殖, 高等的鸟类中的吐绶鸡也能进行孤雌生殖。孤雌生殖尚可包括 (1) 假配 (pseudogamy): 如线虫, 精子虽进入卵中, 但并不与卵细胞核融合, 仅是刺激卵, 促其分裂; (2) 内配 (endomixis) 如草履虫 (*Paramecium caudatum*), 小核不经核融合而分裂, 大核消失, 分成两个个体后, 小核再分裂成一个小核和一个大核; (3) 幼虫生殖 (paedogenesis) 如寄生的扁虫, 幼虫体内可以生出下一代幼虫。

孤雌生殖不仅是自然现象, 用人工方法也可以促使进行。在

无脊椎动物中，用低渗或高渗溶液、高温（32℃）或低温（0—10℃）处理、电刺激或其它化学物质，都能使海胆卵进行孤雌生殖。在脊椎动物中，朱洗等曾用带血球的针刺未受精的蛙或蟾蜍的卵，能引起孤雌生殖，并得到没有外祖父的蟾除。

3. 动物的再生现象

动物的再生现象也比较普遍，再生也是一种形态发生，但是和正常的胚胎发生不同。动物再生时，细胞分裂比胚胎发生较慢，但细胞生长较快。同样再生也是由一些有潜能的细胞，集集成团，这种发生能力较强的细胞团，称为再生胚基（regeneration blastema）或称再生芽。这些细胞集聚在伤口，进行反分化或分化，形成已损伤的或已遗失的组织或器官。

再生现象在各种动物中均有，动物再生有两种类型：一种是切面增生（epimorphosis），是从伤口处增生所损伤的部份，如伤口愈合或丢失的肢体再生，这种再生比较普遍；另一种是重组再生（morphallaxis），是从断裂分出的一部分躯体重新增生恢复整个躯体。如涡虫的片段，复生成完整的个体。这两种再生主要的不同点是前者有主体，再生是一小部分；后者是没有主体，从脱离的一小部分再生成一个主体。

动物的再生能力也很强，特别是低等动物如水螅，可以从一小块组织，只要这小块组织不小于身体的 $1/200$ ，便可再生成一个完整的个体。涡虫、纽虫都有很强的再生能力，无论身体的任何一部分（头端、尾端和中部）或任何器官，都能再生恢复成一个整体。动物愈高等，再生的能力就有局限性。环形动物再生能力就有些局限，如蚯蚓尾端的再生力最强，头端如切割超过五节，就不能再生成整体，生殖器官很难再生。棘皮动物如海星、海盘车等，单个手臂不能再生成完整个体，如果手臂带一部分中心盘，便能完全再生成完整的个体。甲壳类、昆虫甚至于两栖类再生能力就很局限，仅能再生一个脱落的肢体。高等脊椎动物如

鸟类和哺乳类，再生能力就很小，一般仅能愈合伤口。

再生同样也受环境的影响，如温度，湿度，不同的气体，盐类，养料以及生物群落的密度等，都很影响再生的速度。机体本身的组成，组织分化的程度，发育的时期以及切割的部位都有影响。实验证明切割对再生有一定的作用。如果没有割伤，就不能刺激这部分再生。此外割的部位也决定再生和组织的形成。如将蝾螈前肢的肱骨取出，将皮肉等再缝好。待伤口愈合后，再将前肢在上臂任何一处切断，以后自切断处再生出一个前肢，再生的前肢骨骼完整，但自切断处以上的肱骨并没有再生（图6.10）。切

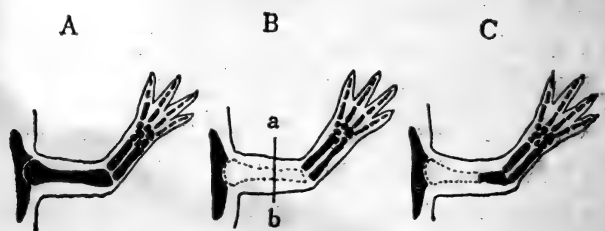


图6.10 蝾螈前肢再生示意图

（除去肱骨后的实验）

- A. 正常的前肢；B. 除去肱骨后切割前肢；
C. 再生的前肢。a—b 切割处。

断处距离肩部的远近，决定肱骨再生的长短。离肩部愈近，再生肱骨段愈长。

另外在再生区域的神经组织是个很重要的因素。如果再生区域没有神经组织，再生就不能正常地进行。哺乳类动物一般不能再生出肢体，有人将南美洲的幼负鼠的后肢切除，在切除处移植些脑组织，就能再生出一只后肢。

高等脊椎动物创伤愈合过程，一般先是伤口处血液凝固，四周的上皮细胞增生移向伤口将伤口封住，愈合后上皮下的结缔组织和肌肉组织进行反分化，结合集聚的细胞形成再生胚基。从再

生胚基形成损伤或遗失的器官。

关于再生胚基细胞的来源，有两种理论，一种认为来自伤口附近，由那些结缔组织、骨骼或肌肉反分化的细胞分离出来的；另一种理论认为伤口处的细胞，除上皮细胞外，其它细胞不参加形成再生胚基。胚基细胞来自身体的其它部分，这些细胞是储存在身体里的“备用细胞”(reserve cell)。通过血流或变形运动迁移到伤口。

动物身体上的再生能力各处并不相等，有“等级”或称为“梯度”。头端（或前端）比尾端（或后端）的再生能力强，头端的细胞生理活动强，分化的能力也强，即所谓“生理活动等级”。从前到后再生能力逐渐减弱形成头尾“生理梯度轴”。这个学说是柴尔德（Child）提出的，后人用同位素标记在涡虫体上，证实了蛋白质合成，有头尾梯度的区别。

关于动物的再生，还有一种现象，叫做再组合（reconstitution）。海绵或水螅被弄碎后，取其一团分散的游离细胞，放在一起，这些细胞可以集聚，按其原细胞的特性，排列组成动物体。如水螅的内外胚层细胞，海绵的领细胞，表皮细胞和原细胞等，均按原来方位排列，形成动物体原基，以后从这个原基上，再经过细胞增生和分化，形成一个完整的个体。

六、国内外胚胎学的动态

1. 国内胚胎学概况

我国虽然在两千多年前已有关于动物发生的记载。但仅是些零星片段的、很不系统的记载。胚胎学在我国比其它生物学科建立得较晚，仅仅有六、七十年的历史。在解放前，最早从国外学习动物发生的几位老先生，他们分别在国内外各高等院校和中国科学院有关研究所工作。特别是朱洗和童弟周两位，在动物胚胎学方面做了很多研究工作，有不少贡献，为我国胚胎学奠定了基

础，并培养了不少从事动物胚胎学科研和教学的人员。

解放以后，在党的领导和支持下，胚胎学有很大的发展。中国科学院动物研究所、植物研究所、细胞研究所和海洋研究所等都分别设立专门从事胚胎学研究的部门。医学科学院、农业科学院和不少高等院校也进行了胚胎学理论和实践研究，取得了不少成果。同时还培养了大量的教学、科研和生产单位工作的人材。现在就各个方面，作简单的介绍如下：

(1) 无脊椎动物胚胎学方面 在无脊椎动物胚胎的正常发生、繁殖和实验性研究，已进行了不少工作，特别是海产动物和昆虫方面，做得较多。如对虾、海参、红螺和贻贝等的正常发生和养殖等方面，已做了很多研究。在科研机构的配合下，改进了养殖技术，产量得到提高。有的种类如对虾和海参等，已推广到大队饲养。

昆虫方面除进行了正常发生的研究外，结合生活史，对害虫的防治，如飞蝗、家蝇和其他鳞翅目昆虫，已注意从胚胎发生方面来控制，对于益虫如家蚕、蓖麻蚕和寄生蜂等，在胚胎发生以及寄主和寄生卵的研究，也有报导。

对于固着动物，如附着在舰艇、海轮上影响航速和堵塞工业流水管道的动物，都必须从胚胎早期进行清除。防治的研究工作，已取得了一定的成果。

在理论研究方面，如关于箭虫和某些淡水软体动物等的发生问题，也都进行过研究。

(2) 脊椎动物胚胎学方面 脊椎动物发生包括文昌鱼、海鞘等在內，已进行了较多的研究工作。从正常的器官发生到实验性的生理生化的探讨，已积累了不少成果。现列举几个代表性实例作简单的介绍。

关于文昌鱼的早期发生，童弟周作了系统的研究，很受国际上的重视。在鱼类方面，对金鱼、鲟鱼和四大家鱼的研究较多。对金鱼和鲟鱼的研究以理论为主，对四大家鱼的研究除理论

研究外，在养殖方面也有不少研究。关于受精以及细胞质对早期胚胎发生的影响等，朱洗、童弟周等人做了不少有价值的研究。过去我国的四大家鱼，只能靠天然繁殖。解放以后在科学院的协助下，经生产单位的配合，现在四大家鱼已可用人工授精并进行人工培育，全国各地已较普遍地饲养。对海产鱼也已从事人工授精和养殖等的实验并已进行试养。

两栖类的胚胎研究工作最多，从正常发育时期（黑斑蛙、东方蝾螈）、器官形成到实验性的受精和诱导等等均有报导。朱洗在蟾蜍排卵和受精方面，提出理论性见解，引起中、外学者的注意。关于诱导方面的研究，科学院研究所做了不少工作，高等院校也曾进行这方面的研究。在器官系统发生方面，以北方狭口蛙的研究比较完整，其它还有很多包括化学胚胎方面的报导。

鸟类胚胎发生的研究较少，主要以鸡和鸭为材料，陈伯康关于鸭胚早期发育的研究，当时（1932）是被国外学者注意的。解放以后，科学院动物研究所和高等院校在早期胚胎细胞迁移和胚层的分化，有关器官形成的探讨和胚胎中酶、氨基酸等的活动均有报导。

哺乳类动物的研究也不多，动物研究所内分泌室在生殖生理方面进行了不少工作，对大家畜的繁殖，取得了不少的成就。医学院和医院在畸形胚胎方面，有研究报导。在人类计划生育方面，已做了不少控制生殖细胞的探讨。科学院和全国有关单位协作，用棉酚作男性口服避孕药，用天花粉为女性避孕药及引产用药，都得到初步结果，在计划生育方面，仍在继续进行研究。

我国在植物胚胎学方面的研究也比较晚。最初只是研究受精、受粉和胚胎正常发育。以后逐渐利用植物激素或其它药物进行处理，从事实验性的胚胎发育方面的研究。解放以后中国科学院和农业科学院等分别成立了植物、植物生理以及遗传等研究所和高等院校的生物系、农学系等在胚胎离体培养，培养基或培养液的研究、愈伤组织诱导植株再生和分化等方面，进行了不少工

作。并结合实际应用，采用稻、麦、玉米等谷物和其它棉花、烟草等经济作物以及果树等，分别进行单雄生殖，单倍体育种、繁殖无籽瓜果和培育三倍体果品植株等等育种和杂交的实验，取得了不少成果。近十几年来随着国际学术的发展，也较普遍地进行花药培养和细胞杂交工作。并初步从事培养试管植物方面的研究。

2. 国外胚胎学研究的动态

国外对胚胎学的范围，现在已扩大，从生物学各个方面进行探讨。因之现在用“发生生物学”代替了过去以形态为主的胚胎学。

研究各种动物的形态发生，如早期胚胎发生，器官系统形成仍在继续进行。在形态方面，多数已进入亚显微结构的观察。

操作技术方面有很大的提高，如标记细胞已用特殊的染色法，标记细胞核的某个部分。胚胎细胞的培养，离体胚胎的成活期，异种组织移植的成活率，已有显著的延长和提高。移核、细胞融合、胚胎种植等技术也有很大的改进。

由于新技术的应用，现在对于过去的实验结果，用新技术进行新的探讨，发现有必要对过去的结果，作某些修订（如两栖类的未来器官图谱）。也有用生理和生化的方法，从生理和生化的变化来验证形态的变化。

化学胚胎的研究，发展很快。关于胚胎发生过程中的理化变化，如酶的活动，氨基酸的作用，蛋白质的合成等，随着分子生物学的进展，逐步深入。关于胚胎细胞膜的结构和作用，胚胎发生和遗传的关系，核质关系，RNA和DNA在细胞分化过程中的作用，都在深入地研究。关于先成论和渐成论的争议，至今还没有能较好地解决，分子生物学揭示出在卵子发生过程中，信息分子的储存和积累，符合于先成论；选择和激活特定基因，生成新信息，符合于渐成论，所以对于这两个学说的争议，可望得到初

步解决。

药物和环境对于胚胎的影响，畸形胎的形成，在医学上已引起注意。细胞癌变，免疫胚胎学，遗传病等研究工作是现代主要的项目，对于医疗和药理有很重要的参考价值。

植物胚胎方面，现在继续进行离体花药、胚珠等的培养工作。对于培养剂的选择和悬浮培养以及继代培养等方面，在进一步地研究。关于试管中受精、胚分化和培育幼苗，植物细胞全能性的问题，原生质体培养和体细胞杂交等方面，均已广泛地开展研究。国外已从事无性系快速繁殖，采用机械化栽培，向着商品化和工业生产化的趋势发展。除一般花卉、果菜和作物外，已注意到药用植物的培养，并结合遗传学进行杂交、育种和培育无毒苗等等。此外除开展研究发育过程中，细胞或组织间的相互诱导，生理活动以及从分子水平方面的生化变化外，对于低等植物如石衣藻（Fucus）和其它菌藻植物的发育，也已从事研究。

最后现在已将数学应用到胚胎发育上。通过数学推算，建立模型，预测胚胎发育的情况。

复 习 思 考 题

1. 什么是胚胎学？胚胎学发展的过程怎样？它对于生产有什么经济意义？
2. 试述哺乳类动物精子的基本构造。
3. 简述精子的发生过程及其形态变化。
4. 简述卵子的发生过程及其形态变化。
5. 受精有什么生物学意义？
6. 举例说明受精的过程和形态变化。
7. 就不同类型的动物，有那些因素和条件影响受精。
8. 如何进行人工授精？人工授精对生产有什么意义？
9. 卵子有几种？不同类型的卵对于卵裂和囊胚形成有什么关系？



10. 试述原肠胚形成的各种方式。
11. 简述蛙胚早期发育的过程（自卵裂到原肠胚的形成）。
12. 试述蛙胚的器官系统的形成。
 - (1) 消化系统（包括消化腺）
 - (2) 呼吸系统（各阶段呼吸器官的变化）。
 - (3) 循环系统（心脏和血管的形成）。
 - (4) 排泄系统
 - (5) 生殖系统
 - (6) 神经系统
 - (7) 眼
 - (8) 耳
13. 简述羊膜动物器官系统发生的特点。
14. 简述棘皮动物器官的特点。
15. 简述螺类的发生。
16. 简述昆虫的发生。
17. 动物有那些幼虫？幼虫阶段有什么生物学意义？
18. 试述鸡的早期发生。
19. 试述哺乳类动物的早期发生。
20. 羊膜动物有那些胚外构造？它们是如何形成的？
21. 试述低等植物世代交替演化的情况。
22. 试述种子植物的胚胎发生。
23. 何谓双受精？何谓无融合生殖？
24. 为什么要人工培养植物胚胎？人工培养应注意那些条件？如何控制？
25. 如何控制植物的受精和胚胎发育。
26. 试述植物的无性生殖和再生。
27. 动物进行那些无性生殖方式？无性生殖有什么生物学意义？
28. 试述动物的再生现象。
29. 我国在发育生物学方面有那些工作？国外在发育生物学方面的发展情况。
30. 你对于发育生物学的发展有什么看法和期望？

58.1
144

012557

普通生物学

专题汇编(1)

| 借者单位 | 借者姓名 | 借出日期 | 还书日期 |
|------|------|------|------|
|------|------|------|------|

012557

| | |
|------|--------------|
| 收到期 | 83年8月12日 |
| 来源 | 32.92元 (21元) |
| 书价 | 1.75元 |
| 单推号 | 1724858. |
| 开票日期 | 83.8.12. |

书号, 13209-10
定价, 1.75 元