

# 生物基础讲义

——Rq Cen

# 目 录

第一章 生物的物质基础	1
第二章 细胞的基本结构	24
第三章 物质的跨膜运输	42
第四章 生命活动中的能量变化	54
第五章 呼吸作用和光合作用	70
第六章 细胞的生命历程	84
第七章 遗传的基本规律	95
第八章 基因和染色体	109
第九章 基因的本质	129
第十章 基因的表达	141
第十一章 基因突变和染色体变异	151
第十二章 生物的进化	161
第十三章 人体的内环境与稳态	173
第十四章 神经调节	183
第十五章 体液调节	199
第十六章 免疫调节	214
第十七章 植物生命活动的调节	226
第十八章 种群及其动态	235
第十九章 群落及其演替	250
第二十章 生态系统及其稳定性	265
第二十一章 人与环境	287

第二十二章 发酵工程.....	297
第二十三章 细胞工程.....	308
第二十四章 基因工程.....	326

## 前 言

生物一般指具有生命的物体，与非生物相对应。然而当前对生物还没有非常严谨的定义，生物与非生物之间的界限也较模糊。尽管如此，现实生活中遇到的生物都拥有鲜明的特征，具有新陈代谢、生长发育、遗传变异、衰老死亡等生命活动。

生物界既具有统一性，又具有多样性。细胞是生命活动的基本单位，因此生物界的统一性和多样性主要体现为细胞的统一性和多样性。各种不同类型的生物——包括不具有细胞结构的病毒——的生命活动都离不开细胞，全体生物的细胞都具有相同或相似的基本结构和功能。尽管细胞的基本结构和功能相同或相似，但是不同种类细胞的具体结构和功能各不相同，形成了多种多样的生物、种群和群落。

生物界可以比较鲜明地分为七个层次：（1）与生命活动有关的**生物分子**，（2）作为生命活动基本单位的**细胞**（及细胞内的细胞器），（3）高等生物体内由共同行使某一生命功能的细胞所构成的**组织、器官、系统**，（4）由各组织、器官、系统所构成的完整**生物个体**，（5）由多个生活在一起的同一物种所构成的**种群**，（6）在一定时间和一定空间内共同生存的多个种群所构成的**群落**，（7）在一定时间和一定空间内生物与非生物所构成的**生态系统**。每相邻的两个层次中，较低层次中的现象和规律往往可以直接解释较高层次中的现象和规律。

生物界中有三条贯穿所有生命活动的主线：（1）物质的利用、排泄及循环，（2）能量的固定和利用，（3）信息的传递和交流。这三条主线始终贯穿于一切生命活动的各个方面。但是由于受到当前学习的深度所限，不同章节对这三条主线的学习程度的深浅有所不同，在涉及到的时候应当认真理解，没涉及到时可以自行推理联想。

学习高中生物需要注意三个重要的方面：**一是要**记忆清楚重要的知识点，包括课本中的重要图片，对一些重要的生命活动要能想象出动态的过程，这是学好生物的基本前提。**二是要**建立起知识点之间的

联系，形成初步的体系框架，包括同类型的知识点之间的统一性和差异性，以及不同层级的知识点之间的因果关系，上面介绍的七个层次以及物质循环、能量流动、信息传递就是很好的逻辑链条。三是要厘清现象和原理之间的逻辑关系，能够用逻辑推理和所学知识解释新的现象、推测可能的原因和结果，并与现实生活中的一些现象相联系。

## 第一章 生物的物质基础

生物是自然界的一部分，与非生物的自然界具有相同的物质基础，遵循相同的物理和化学的原理和规律。同时，生物具有非生物所不具有的特点，使其与非生物明显地区分开来，这些特点主要体现在生命活动特有的共性规律上。

本章学习构成生物的物质基础，这些物质都由基本的原子和分子所构成，符合高中物理和高中化学所学习的物理和化学的原理和规律。生物正是利用这些平凡普通的原理和规律，体现出与非生物截然不同的生命活动。

学习本章时可以与物理和化学知识结合起来一起理解。特别是如果将来选修了高中物理的分子和原子、高中化学的有机化学，可以结合这两册的知识复习巩固本章的知识。

### 一、原子和分子

构成生物体以及宏观世界的物质主要是各种原子和分子，其中分子由原子构成。生命活动主要是生物化学反应和更宏观的物理变化，不涉及原子的变化。化学反应前后分子的成分或结构改变，分子的种类发生变化，而原子的种类不发生变化。即：分子是保持物质化学性质的最小微粒，因此分子也是体现生物功能的最小微粒。一些原子（或离子）也发挥重要的生物功能，可看作单原子分子。本节简单学习回顾原子和分子的基本知识。

#### 1.1 原子的基本情况

原子由原子核和绕核高速运动的电子构成。

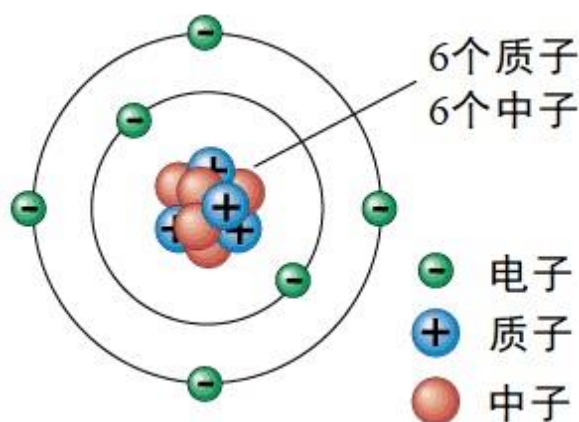
原子核由带正电的质子和不带电的中子通过极强的相互作用紧密结合而成。自然界中所有的质子都相同，所有的中子也都相同。原子核带正电，所带电荷量等于全部质子所带的电荷量之和。质子的质量和中子的质量非常接近。原子的质量几乎全都集中于原子核。原子

核中必须有质子，氢原子的原子核中没有中子，其他原子的原子核都有中子。

**电子**绕核高速运动，带负电，所带电荷量叫作**元电荷**，用符号 $e$ 表示，所有的电子也都相同。电子与质子所带的电荷量大小相等、电性相反。原子中电子的数量与原子核中质子的数量相同，因此原子整体显电中性。电子的质量非常小，质子或中子的质量约等于电子质量的1800多倍。

**化学元素**的种类由原子核中质子的数目所决定，即：具有相同的质子数的原子属于同一种化学元素。元素的质子数也叫作它的**核电荷数**或**原子序数**。核电荷数是不同化学元素的根本区别，也是导致不同元素具有不同化学性质的根本原因。

下面是碳-12原子结构的示意图，碳元素的核电荷数为6。这是一种非常简化的原子结构示意图，实际情况要复杂得多。



质子数相同、中子数不同的原子叫作**同位素**，它们的关系是互为同位素。同位素出现在元素周期表的“相同位置”，因此得名“同位素”。质子数和中子数都相同的原子是同一种原子，不叫作同位素。

**相对原子质量**的定义为：以 $^{12}\text{C}$ 原子（含6个质子、6个中子、6个电子）实际质量的十二分之一作为单位“1”，其他原子的实际质量与该单位“1”的比值叫作该原子的相对原子质量。

使用相对原子质量是因为原子的实际质量的数值非常复杂，计算起来非常麻烦。为方便起见，用相对原子质量进行计算会非常方便。相对原子质量也叫作**质量数**或**原子量**。

由于质子和中子的质量非常接近，并且远大于电子的质量，因此可以将电子的质量忽略不计。根据相对原子质量的定义，总共 $6+6=12$ 个质子（或中子）的质量数为12，那么1个质子或中子的质量数就为1，因此将原子中的**质子和中子数之和**近似等于该原子的相对原子质量。该近似值与原子的精确的相对原子质量非常接近，误差不到千分之一。

对于有多种同位素的元素，根据各稳定存在的同位素在自然界中所占的比例作为权重，求得各同位素的原子量的加权平均数，作为该元素的原子量。如果某种同位素的含量占比接近100%，其他同位素的占比非常小，可以直接使用占比最大的同位素的原子量。

由于质子与电子所带的电荷大小相等、电性相反，并且原子核中的质子数与绕核高速运动的电子数相等，因此原子整体显电中性。

若原子失去电子，则成为带正电的阳离子。若原子得到电子，则成为带负电的阴离子。原子或原子团失去 $n$ 个电子后成为带 $n$ 个正电荷的阳离子；得到 $n$ 个电子后成为带 $n$ 个负电荷的阴离子。

有的元素吸引电子的能力较弱，容易失去电子变成阳离子，例如氢元素、少部分非金属元素、几乎所有金属元素。

有的元素吸引电子的能力较强，容易得到电子变成阴离子，例如氧、氮、氯等部分非金属元素。

还有些非金属元素得到电子或失去电子的能力都不太强，遇到吸电子能力强的元素时失去电子，遇到失电子能力强的元素时得到电子。

下面通过三个具体的例子介绍原子和元素的基本情况。

**钠**元素的符号为Na，原子序数为11，相对原子质量为23。即：Na原子的原子核中有11个质子，并且有11个电子绕原子核旋转。Na原子



的原子核中，质子和中子的总数为23个，可计算得中子数为 $23-11=12$ 个。Na原子很容易失去1个电子，成为带1个正电荷的钠离子，记作 $\text{Na}^+$ 。 $\text{Na}^+$ 的质量数仍然为23，核外电子只有10个。

**氧**元素的符号为O，原子序数为8，有 $^{16}\text{O}$ 、 $^{17}\text{O}$ 、 $^{18}\text{O}$ 三种同位素。O原子的原子核中有8个质子，并且有8个电子绕原子核旋转。 $^{16}\text{O}$ 的质量数为16， $^{16}\text{O}$ 原子的原子核中，质子和中子的总数为16，可计算得中子数为 $16-8=8$ 。同理， $^{17}\text{O}$ 和 $^{18}\text{O}$ 的质量数分别为17和18，中子数分别为9和10。自然界中O元素以 $^{16}\text{O}$ 为主，占比大于99.7%， $^{17}\text{O}$ 和 $^{18}\text{O}$ 所占的比例非常小，都小于0.01%，因此O元素的相对原子质量为16。O原子较容易得到2个电子，成为带2个负电荷的氧离子，记作 $\text{O}^{2-}$ 。

**氯**元素的符号为Cl，原子序数为17，有 $^{35}\text{Cl}$ 和 $^{37}\text{Cl}$ 两种稳定的同位素，在自然界中的含量分别约为76%和24%，若未专门说明同位素的种类，Cl的原子量需加权平均值， $35\times 76\%+37\times 24\%=35.5$ 。

## 1.2 分子的基本情况

原子通过化学键相互结合构成分子。由于原子的种类很多，并且构成一个分子的原子的数量可以是一个到几百万个，而且原子之间的结合方式也有很多种类型，因此分子的种类非常多。高中生物涉及到的原子结合成为分子的方式主要有以下三种。

**离子键：**一些原子失去电子成为带正电的阳离子，一些原子得到电子成为带负电的阴离子。阴阳离子之间通过静电作用结合在一起，这种结合方式叫作离子键。

例如，食盐的化学成分为NaCl，Na原子失去1个电子成为 $\text{Na}^+$ ；Cl原子得到1个电子成为 $\text{Cl}^-$ ，带正电的 $\text{Na}^+$ 和带负电的 $\text{Cl}^-$ 通过静电相互作用（引力）结合在一起，成为NaCl。

**共价键：**两个原子各提供1个电子，配对成为电子对，将两个原子结合在一起，这种结合方式叫作共价键。

例如，水的化学成分为 $\text{H}_2\text{O}$ 。H原子只有1个电子；O原子有8个电子，其中2个电子能参与配对成键。H原子的1个电子与O原子的1个电子配对形成O—H键。每个 $\text{H}_2\text{O}$ 中有2个O—H键。

**氢键：**由于H元素吸引电子的能力很弱，当H与O或N等吸引电子能力很强的元素形成O—H或N—H等共价键时，配对的电子对几乎全部被吸引到O或N原子一侧，使得H原子成为接近裸露的质子，状态接近于阳离子 $\text{H}^+$ 。当这种H原子附近还有其他O或N原子时，O或N原子上的孤对电子可以与H原子形成类似静电相互作用，叫作氢键，记作 $\text{H}\cdots\text{O}$ 或 $\text{H}\cdots\text{N}$ 。当分子间产生氢键作用时，分子间联系更加紧密，导致物质的熔点、沸点、比热容等显著增大。当分子内产生氢键作用时，往往使分子形成特定的空间结构。氢键在生物分子层面非常重要。

### 1.3 构成生物体的化学元素和化合物

构成生物体的主要化学元素有20多种，全都存在于无机自然界，这体现了生物界与非生物界的统一性。

构成生物体的各化学元素在生物体中所占的比例，与在无机自然界中所占的比例截然不同，这体现了生物界与非生物界的差异性。

不同种类的生物体中，各化学元素所占的比例通常有所不同，有的差异很小，有的差异很大，这体现了生物的多样性。

常见的构成生物体的化学元素有20多种，其中含量较多的化学元素有C、H、O、N、P、S、K、Ca、Mg等，叫作**大量元素**。含量较少的元素有Fe、Mn、Zn、Cu、B、Mo等，叫作**微量元素**。C、H、O、N四种元素在生物体内的含量很高，是构成生物体的主要分子的基本元素。

化合物可以分为有机化合物和无机化合物两种。无机化合物主要存在于无机自然界，一些无机物也存在于生物体中。有机化合物几乎只产生于生物体和与生命有关的现象中，被生物作为废弃物排放而进

入无机自然界。

**无机化合物**简称无机物。几乎所有化学元素都参与构成无机物。大部分无机物的结构较单一。构成单个无机物分子的原子的数量一般较少,从几个到十几个不等。构成生物体的无机物主要有水和无机盐。

**有机化合物**简称有机物,主要由C和H两种元素组成,有些也含O、N、P、S等元素。有机物都有以C原子为骨架的碳链。构成生物体有机物主要由C、H、O、N等元素组成,可能同时含有其他元素。

生物体内的有机物的结构大都非常复杂,需要进行非常复杂的测量和分析才能得知它们的具体结构和功能。简单的有机物分子所含有的原子的数量可以从几个到几十个,一些生物大分子所含有的原子的数量可以从几万到几百万个。构成生物体的有机物主要有糖类、脂质、蛋白质和核酸四种。

## 二、水

水是生命之源。生命离不开水,普遍认为最早的生命诞生于海洋。大多数生物体的总质量当中,水所占的比例约为60%~95%,水母的含水量更是高达97%。水对生命的重要意义是由水特殊的结构和性质所决定的。

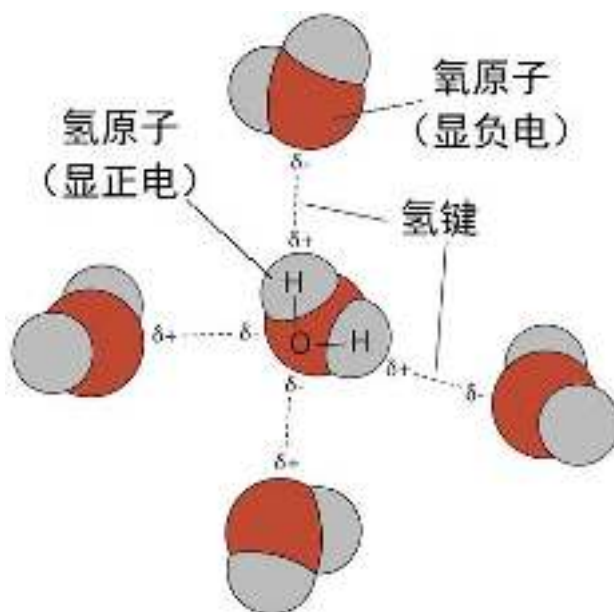
### 2.1 水的结构和性质

水的分子式为 $H_2O$ ,由1个吸引电子能力很强的O原子和2个得失电子能力都一般的H原子构成。 $H_2O$ 分子中的O原子显负电,H原子显正电。水是极性分子,能在静电相互作用下,溶解其他同样可明显区分为正电部分和负电部分的分子。

$H_2O$ 分子中,由于O原子显负电,H原子显正电,因此水中大量存在氢键 $O\cdots H$ 。氢键的存在增强了 $H_2O$ 分子之间的吸引力,使得水具有很多特殊的性质。

下面是水的分子的模型和水分子间氢键的示意图,注意观察显正

电的氢原子与显负电的氧原子之间形成的氢键。



水的一些与生命活动有关的重要特性有：

**水是良好的溶剂。**水能溶解很多种物质，特别是与生命过程有关的物质。溶质能在水中较自由地扩散移动，并且水也能携带溶质一起流动。因此生物可以通过水较容易地获取所需要的营养物质，排放新陈代谢产生的废物到水中。绝大多数生物化学反应都发生在水环境中。

**水具有很大的比热容。**比热容是物质吸收或释放能量后，温度的变化程度，具体表现为物质的比热容越大，温度越难改变。由于水中有大量的氢键，氢键断裂需要吸收能量，生成氢键可以释放能量，使得水在吸收或释放同等能量的情况下温度变化很小，即水具有很大的比热容。因此水能保持较稳定的温度，生命活动需要在稳定的温度下进行，水很大的比热容利于生命活动的进行。

**水具有较高的沸点。**沸腾是结合得较为紧密的液态分子吸收能量后，克服分子间引力成为分散的气态分子的过程。由于水中有大量氢键，液态水需要吸收大量能量才能成为气态，使得水具有较高的沸点并且不容易蒸发。因此水在常温常压下以液态存在，成为良好的溶剂。

**水能电离。** $\text{H}_2\text{O}$  能发生微弱的电离，电离出  $\text{H}^+$  和  $\text{OH}^-$ 。很多电解

质溶于水后能电离出阳离子和阴离子。水的这种性质使得需要离子参与的生物化学反应能够在水溶液中进行。

## 2.2 生物体中的水

生物体中，水有两种主要存在形式：自由水和结合水。

**自由水**是游离状态的水，与日常生活中所见的水的状态类似，起到良好的溶剂和发生生物化学反应的重要环境的作用，生物体中绝大多数的水都以自由水的形式存在。

**结合水**是与蛋白质、多糖等分子结合在一起的水分子，不再具有流动性和溶解性，是生物体结构的组成部分。生物体中结合水所占的比例较小，约占细胞中全部水分的4.5%。

通常情况下，自由水所占的比例越大，水越能发挥溶剂的作用，让各类生物化学反应发生，生物体内物质的运输交换和生物化学反应等生命活动进行得越旺盛，即细胞代谢越旺盛。

结合水所占的比例越大，更多的水被固定在生物大分子里，难以失去。同时，由于自由水的比例越低，新陈代谢的速度减缓，也有利于减缓损耗。因此细胞抵抗干旱、寒冷等不良环境的能力更强。

此外，当温度过低时，由于冰的密度比水小，自由水一旦结冰体积增大，可能会撑破细胞或破坏生物分子，而结合水不会结冰。因此很多生物为了适应低温条件，会在温度过低时降低自由水的比例。

## 三、无机盐

生物体中含有多种无机盐。无机盐的含量较少，仅占细胞鲜重的约1%~1.5%。无机盐多为离子化合物，由阳离子和阴离子通过静电相互作用结合而成。在水溶液中，阴阳离子可以电离成为阴离子和阳离子单独存在。

生物体中主要的阳离子有 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 等，

主要的阴离子有 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{HCO}_3^-$ 等。无机盐在生物体中主要有四种功能：（1）生物体的组成成分，（2）维持渗透压，（3）维持酸碱度，（4）传递电信号。

**生物体的组成成分。**组成生物体的无机盐主要有： $\text{Mg}$ 是叶绿素的重要成分，叶绿素是进行光合作用的重要分子。是血红蛋白的重要成分，血红蛋白是人和动物体内运输氧气的重要蛋白质。 $\text{P}$ 是细胞膜和细胞核的重要成分。 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}$ 是动物骨骼和牙齿的重要成分。

植物如果缺少 $\text{Mg}$ 将导致叶脉缺绿，叶片变黄、变白；如果缺少 $\text{Zn}$ ，幼叶和茎生长会受抑制，叶边缘撕裂或褶皱；如果缺少 $\text{Mn}$ 将导致叶片的叶脉间缺绿、坏死。人体如果缺少 $\text{Fe}$ 将导致缺铁性贫血；如果缺少 $\text{Zn}$ 将导致生长发育不良、认知能力缺陷、精神和行为障碍等；如果缺少 $\text{I}$ 将导致甲状腺肿等。微量元素也不能补充过量，如果补充过量也会导致不良的症状。

**维持生物体内渗透压的稳定。** $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 等生物体内含量较高的离子是维持生物体内渗透压的重要离子。渗透压是水溶液的重要参数，溶液的渗透压与离子的浓度有关，溶质浓度越大，溶液的渗透压越大。生物体需要维持较为稳定的渗透压以保证内部环境的稳定，有时也利用或制造渗透压，驱使生物化学反应进行。

**维持生物体内酸碱度的稳定。**生物体需要维持内部环境酸碱性的相对稳定，一些弱酸的酸根离子和弱酸共同组成的“缓冲对”，能在一定范围内抵御溶液中酸碱度的变化。生物体内较重要的缓冲对是 $\text{HCO}_3^-/\text{H}_2\text{CO}_3$ 。其中 $\text{HCO}_3^-$ 显弱碱性， $\text{H}_2\text{CO}_3$ 是弱酸，生物体内同时存在这两种物质，起到维持酸碱性稳定的作用。如果突然有较多的酸进入生物体内，酸产生的 $\text{H}^+$ 与 $\text{HCO}_3^-$ 结合生成 $\text{H}_2\text{CO}_3$ ，酸产生的 $\text{H}^+$ 被抵消。如果突然有较多的碱进入生物体内，碱产生的 $\text{OH}^-$ 与 $\text{H}_2\text{CO}_3$ 结合生成 $\text{HCO}_3^-$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ ，碱产生的 $\text{OH}^-$ 被抵消。

**传递生物电信号。**电信号是生物体内传递信息的重要途径之一，

例如神经细胞中可以通过电流传导信号。电流由电荷的定向移动产生， $\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 等离子是传导生物电信号的重要离子。人体如果缺少 $\text{Na}^+$ 会引起神经、肌肉细胞兴奋性降低，引发肌肉酸痛、无力等。哺乳动物（包括人）体内如果 $\text{Ca}^{2+}$ 含量过低会出现抽搐症状。大量出汗排出无机盐后，需要适量补充生理盐水，以维持体内无机盐的平衡。

## 四、糖类

日常生活中常见的白糖、砂糖、冰糖、葡萄糖等“糖”的主要化学成分都是糖类化合物。糖类是生物体的主要能源物质，此外还具有生物体的组成成分，以及信号功能。

糖类也叫作碳水化合物，这是由于糖类只由C、H、O三种元素构成，并且多数糖类中H与O的个数比为2:1，与 $\text{H}_2\text{O}$ 相同，因此早期命名时把糖类当作“C与 $\text{H}_2\text{O}$ 形成的化合物”。

糖类按照聚合程度可以分为单糖、二糖和多糖。其中单糖是糖类的基本结构单元，二糖由两个单糖发生聚合反应相连而成，多糖由多个单糖发生聚合反应相连而成。

### 4.1 单糖

**单糖**是不能进一步水解的糖，是二糖和多糖的基本组成单元，也是其他一些有机分子的组成成分。

**葡萄糖**，以及**果糖**和**半乳糖**的分子式相同，都是 $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ，由于它们都含有6个C原子，因此叫作己糖（天干中“己”对应“六”）。虽然它们的分子式相同，但是具体结构不同，因此化学性质也不同。葡萄糖是多羟基醛，具有还原性，能使新制氢氧化铜溶液或斐林试剂产生红色沉淀，这是鉴别还原性糖的两个重要方法。果糖虽然是多羟基酮，能转变为还原性糖，也具有还原性。半乳糖也是多羟基醛，也具有还原性。

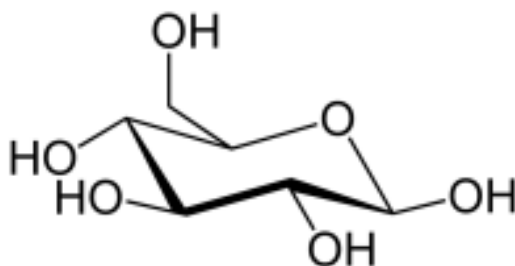
葡萄糖是生命活动中的主要能源物质，是自然界中分布最广泛的

单糖。葡萄糖分子的体积很小，能直接被细胞吸收利用。果糖是甜度最高的单糖，在自然界中也很常见。半乳糖主要存在于奶类产品中。

**核糖**和**脱氧核糖**都含有5个C原子，因此叫作戊糖。（天干中“戊”对应“五”）。核糖的分子式为 $C_5H_{10}O_5$ ，脱氧核糖的分子式为 $C_5H_{10}O_4$ ，顾名思义，脱氧核糖可看作由核糖脱去1个O原子得到。

核糖和脱氧核糖是生物体中重要的遗传物质的基本组成成分之一，核糖是核糖核酸（RNA）的组成成分，脱氧核糖是脱氧核糖核酸（DNA）的组成成分。

下面是葡萄糖分子结构的示意图。这种书写分子结构的方式叫作**结构简式**，所有没写明原子种类的折线拐角处都是一个碳原子（和与该碳原子相连的氢原子）。图中共有6个碳原子：六元环上有5个，内侧（上方）的拐角处有1个。



## 4.2 二糖

**二糖**也叫作**双糖**，由2个单糖分子发生聚合反应，脱去1个 $H_2O$ 分子生成。二糖在一定条件下能水解生成相应的2个单糖。生物体中较重要的二糖有蔗糖、麦芽糖、以及乳糖。

**蔗糖**分子由1个葡萄糖分子和1个果糖分子发生聚合，脱去1个 $H_2O$ 生成，分子式为 $C_{12}H_{22}O_{11}$ （ $C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}$ ）。蔗糖主要存在于甘蔗、甜菜等糖料作物以及有甜味的水果中。

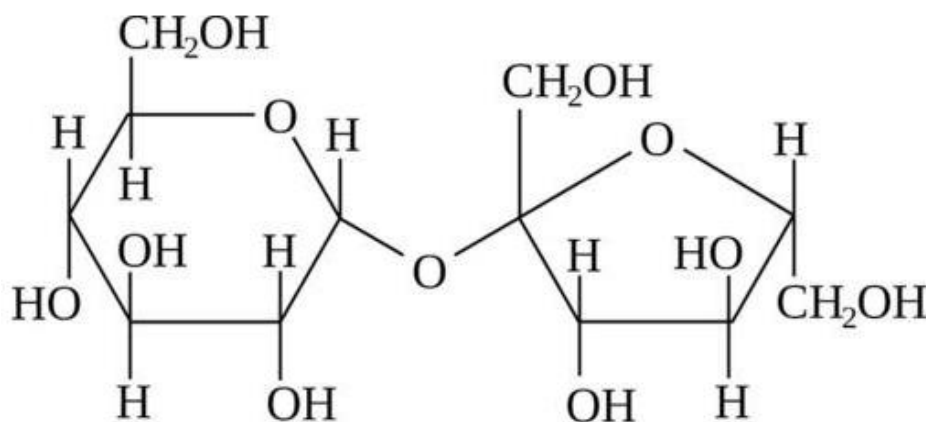
**麦芽糖**分子由2个葡萄糖分子发生聚合，脱去1个 $H_2O$ 生成，分子式也为 $C_{12}H_{22}O_{11}$ 。麦芽糖主要存在于发芽的小麦等谷粒中。

**乳糖**分子由1个葡萄糖分子和1个半乳糖分子发生聚合，脱去1个



H<sub>2</sub>O 生成，分子式仍为 C<sub>12</sub>H<sub>22</sub>O<sub>11</sub>，主要存在于鲜奶当中。

下面是蔗糖分子结构的示意图，注意观察它由两个单糖分子构成。



### 4.3 多糖

**多糖**是由一种或几种单糖聚合生成的**生物大分子**。多糖的相对分子质量很大，从几万到几百万不等。多糖在一定条件下能水解生成分子量较小的多糖或二糖，完全水解得到相应的单糖。生物体中较重要的多糖有淀粉、糖原、纤维素和几丁质。

**淀粉**由大量葡萄糖分子发生聚合反应脱水生成，分子式为 (C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)<sub>n</sub>，*n* 的数值一般在几万上下。淀粉由绿色植物通过光合作用合成，是植物体内重要的储能物质，在玉米、水稻、小麦等主粮的种子，以及土豆、山药的块茎和甘薯的块根中储存有大量淀粉。人体摄入的淀粉必须被消化分解(水解)为葡萄糖之后才能被细胞吸收利用。淀粉不溶于冷水，溶于热水后成为胶装的淀粉糊。

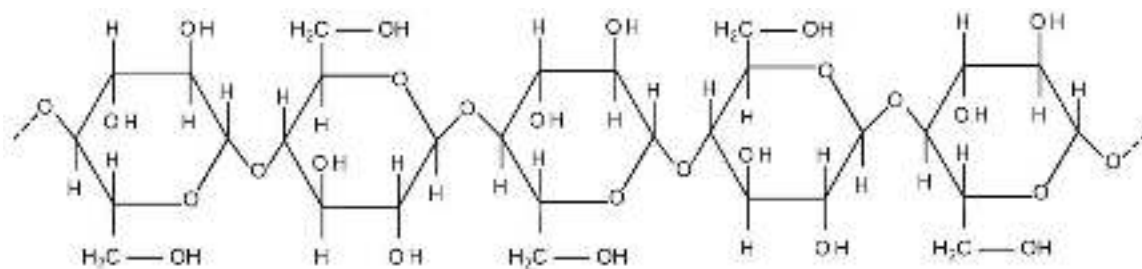
**糖原**也由大量葡萄糖分子发生聚合反应脱水生成，分子式也为 (C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)<sub>n</sub>，并且葡萄糖分子之间的连接方式与淀粉相同。糖原与淀粉的主要区别为：淀粉分子的形状类似于一根直连，没有支链或支链很少，糖原中的支链非常多。糖原是人和动物体内存储葡萄糖的主要形式，主要存在于肝脏和肌肉中，分别叫作肝糖原和肌糖原。**肝糖原**在人和动物的血液中葡萄糖的含量降低时，可分解成为葡萄糖以补充能

量。**肌糖原**在人和动物进行剧烈运动时可分解供能，但是肌糖原并不直接分解为葡萄糖，而是先分解为乳酸直接供能，乳酸经血液输送到肝脏后转化为肝糖原或葡萄糖再继续供能。剧烈运动后肌肉感到“酸”就是由于肌糖原分解生成乳酸所导致。

**纤维素**也由大量葡萄糖分子发生聚合反应脱水生成，分子式也为  $(C_6H_{10}O_5)_n$ ， $n$  的数值大都在几万到几百万上下。纤维素与淀粉、糖原的主要区别为：葡萄糖分子之间相连接的具体方式不同。纤维素是植物细胞的细胞壁的主要成分，也是棉、麻等来自植物的天然纺织物原料的主要成分。纤维素不溶于水，在人和动物体内难以被消化，即使是草食动物也需要借助与之共生的特定微生物帮助分解消化纤维素。

**几丁质**也叫作**壳多糖**，结构单元叫作 N-乙酰葡萄糖胺，含有 N 元素，结构比葡萄糖稍复杂。几丁质广泛存在于甲壳动物的外壳、昆虫的外骨骼、真菌的细胞壁中。几丁质及其衍生物是重要的生物医药、化工生产原料。几丁质能与溶液中的重金属离子有效结合，因此可以用于废水处理。几丁质是无害的天然产物，因此可以用作食品包装纸和食品添加剂。几丁质也可以用于制造人造皮肤。

下面是淀粉分子结构的一部分，注意它由单糖分子连接而成。



#### 4.4 糖类的生物功能

糖类在生物体中主要有三种功能：（1）主要能源物质，（3）生物体的组成部分，（3）信息功能。

葡萄糖、果糖、半乳糖等单糖，以及他们聚合生成的麦芽糖、蔗糖、乳糖等二糖和淀粉、糖原等多糖是生物体的主要能源物质。它们彻底氧化为二氧化碳和水后能释放大量能量，为生命过程的进行提供

能量。例如，1g 糖原氧化分解释放出约17kJ 能量。淀粉是植物的主要储能方式，糖原是人和动物的主要储能方式。

脱氧核糖和核糖是生物的遗传物质——DNA 和 RNA 的重要组成成分，纤维素是植物细胞壁的主要组成部分，几丁质是甲壳动物的外壳、昆虫的外骨骼、真菌的细胞壁的重要组成部分。

糖类能与蛋白质相连得到糖蛋白。糖链的长度、支链的位点、结合方式等都是糖链所携带的结构信息，在生物化学过程中可以起到标记和识别的信息功能。

## 五、脂质

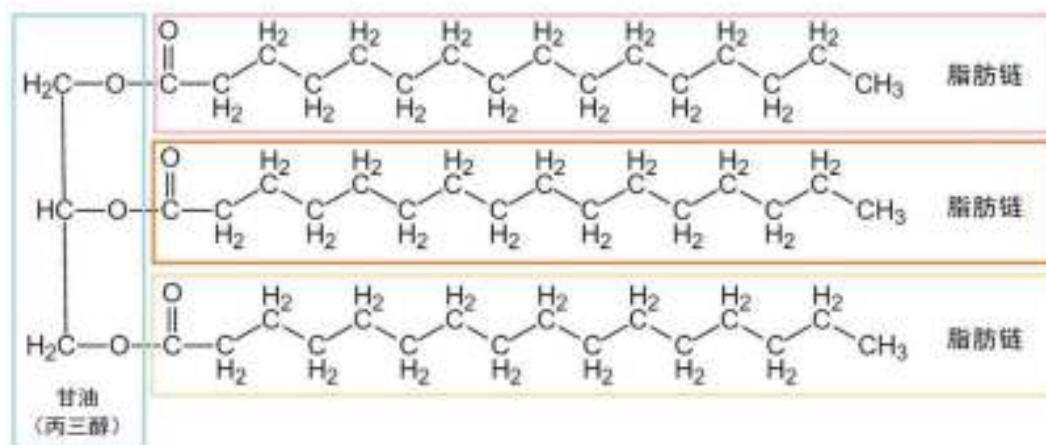
日常生活中常见的脂肪和油的主要化学成分都是脂质。脂质是生物体的重要储能物质，也是生物体的重要组成成分，还具有调节生长发育的功能。

脂质分子主要由C、H、O元素组成，C和H的含量显著多于O。有些脂质还含有P、N等元素。脂质大都是非极性分子，难溶于水等极性溶剂，易溶于油等非极性溶剂。脂质不属于生物大分子。脂质主要包括脂肪、磷脂、固醇三种有机物。

### 5.1 脂肪

**脂肪**就是生活中常说的“肥肉”和“油”，常温常压下呈固态的称作脂肪，呈液态的称作油，例如，从动物中提取的羊油、牛油，以及从植物中提取的花生油、豆油、芝麻油等。

脂肪的分子结构是三脂肪酸甘油酯，由1个甘油（丙三醇）分子与3个脂肪酸分子形成酯基相连。下面是一种油脂分子的结构。



脂肪是许多动物和植物的重要储能物质，人和动物的脂肪主要储存在皮下的结缔组织中，植物的油脂主要储存在种子或果实中。1g 脂肪完全氧化分解后释放出约 39kJ 能量，是糖类的两倍多。脂肪是一种良好的绝热体，很多动物皮下有脂肪层用来保温。脂肪层还有缓冲和减压的作用，可以用来保护内脏器官。

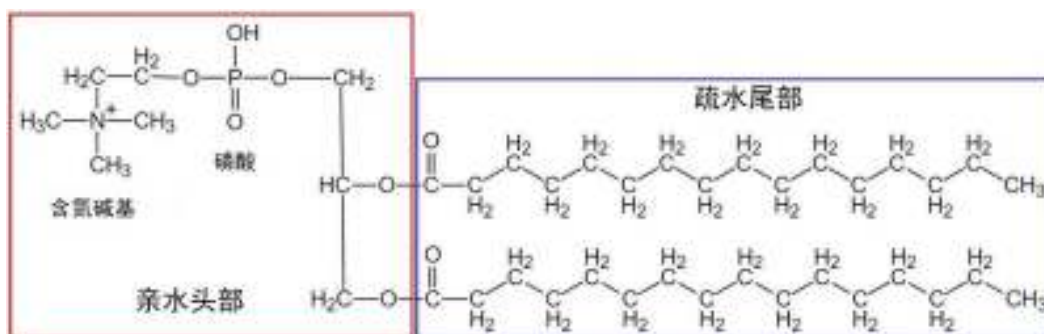
动物体内多余的糖分可大量转化为脂肪，因此糖吃多了也容易长肥肉。但是脂肪很难大量转化为糖类，只有糖类代谢发生障碍时才会分解脂肪提供能量。

脂肪可被苏丹Ⅲ染成橘黄色或被苏丹Ⅳ染成红色，这是鉴别脂肪的常用方法。

## 5.2 磷脂

**磷脂**是细胞膜的主要组成成分，也是多种具有膜结构的细胞器的重要组成成分，在人和动物的脑、卵细胞、肝脏，以及大豆种子中含量较高。

磷脂的结构与脂肪较相似，但也有明显区别。磷脂分子由1个甘油分子与2个脂肪酸、1个磷酸（或其衍生物）以化学键相连形成，磷酸上通常还连有含氮碱基。下面是一种磷脂分子的化学结构。



磷脂分子的2个脂肪链部分共同构成疏水尾部，难溶于水、易溶于油。1个磷酸（和含氮碱基）部分构成亲水头部，易溶于水、难溶于油。磷脂在水中会排列形成双分子层或聚成团状，疏水的脂肪链相互聚在一起被包裹在内部，亲水的磷酸和含氮碱基在外侧与水相互作用。

### 5.3 固醇

**固醇**主要包括胆固醇、性激素、维生素 D。固醇的结构与脂肪和磷脂截然不同，大多含有较复杂的多个碳环。胆固醇是动物细胞膜的组成成分。性激素在人和动物生长发育的调节中有重要作用。维生素 D 能有效促进人和动物肠道吸收钙和磷元素。

固醇的结构与脂肪和磷脂的共同点很少，却仍被归类为脂质，主要是由于早期发现固醇时，它们的物理性质与脂肪和磷脂较为相似，都是难溶于水的油状有机物，并且主要组成元素都是 C 和 H。后来通过更加深入的研究探明固醇的具体结构后，才知道它与脂肪和磷脂的机构差异非常明显，但是仍然沿用了早期的归类方式。

## 六、蛋白质

蛋白质是生命活动的主要承担者，也是生物体中含量最多、种类最丰富、结构最复杂的有机物。蛋白质是由氨基酸形成的生物大分子，分子量大都为几万到几百万上下。

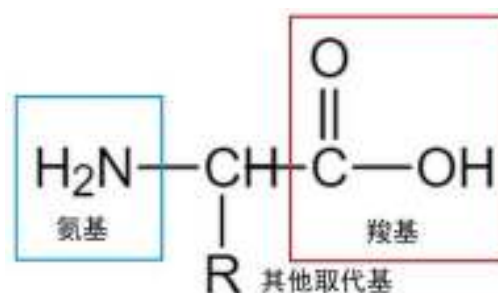
蛋白质是生物体的重要组成成分，具有许多功能，例如，生物体的组成结构、生物化学反应的催化剂、存储营养、运输物质、传递信

号、运动、防御（免疫）、遗传、提供能量等等，生物的各项生命活动都离不开蛋白质。

蛋白质之所以具有如此多功能，是由于蛋白质的种类很多，各种蛋白质具有各自独特的结构，通过不同的结构发挥不同的功能。就好比电视、生产车间、仓库、汽车、武器等不同用途的机器设备，都有各自不同的功能。

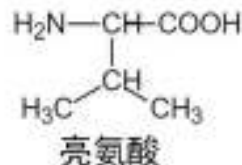
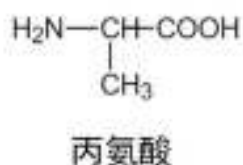
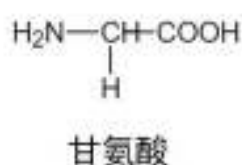
## 6.1 蛋白质的结构单位

**氨基酸**是组成蛋白质的基本单位。蛋白质之所以具有非常丰富的结构，是由于氨基酸有多种个性化结构。多种相同和不同的氨基酸以不同的数量和次序排列组合，从而产生了复杂多变的蛋白质结构。氨基酸的结构通式如下。

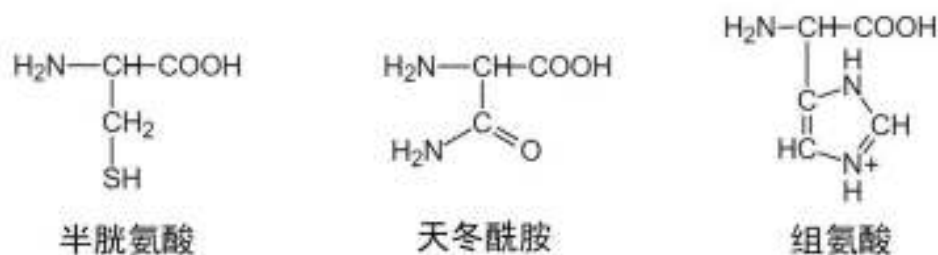


构成人体的蛋白质的氨基酸共有21种（部分教材是20种，以正在使用的教材为准）。这21种氨基酸具有相同的基本结构和各自不同的个性化结构，氨基酸的结构通式如下。

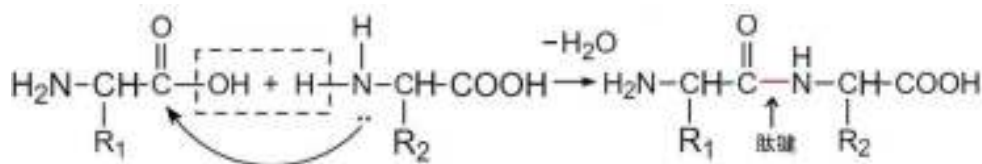
构成生物体的氨基酸都具有羧基（-COOH）和氨基（-NH<sub>2</sub>），并且它们连在同一个C原子上。这是构成生物体的氨基酸共有的基本结构。这个C原子上一般还连有其他的取代基R-，R-是各种氨基酸独特的结构部分。下面是一些氨基酸的结构。







氨基酸的  $-\text{COOH}$  和  $-\text{NH}_2$  之间能发生化学反应，脱去1个  $\text{H}_2\text{O}$  后相连生成**肽键**。两个氨基酸以肽键相连生成的产物叫作**二肽**。新生成的二肽的两端仍然具有1个  $-\text{COOH}$  和1个  $-\text{NH}_2$ ，可继续与其他氨基酸的  $-\text{NH}_2$  或  $-\text{COOH}$  继续反应生成新的肽键，多个氨基酸通过肽键相连生成的产物叫作**多肽**。下面是两个氨基酸生成二肽的反应方程式。



## 6.2 蛋白质的四级结构

蛋白质有四级结构，即：从最基础的结构单元氨基酸到形成最终具有生命功能的蛋白质可分为四个阶段。

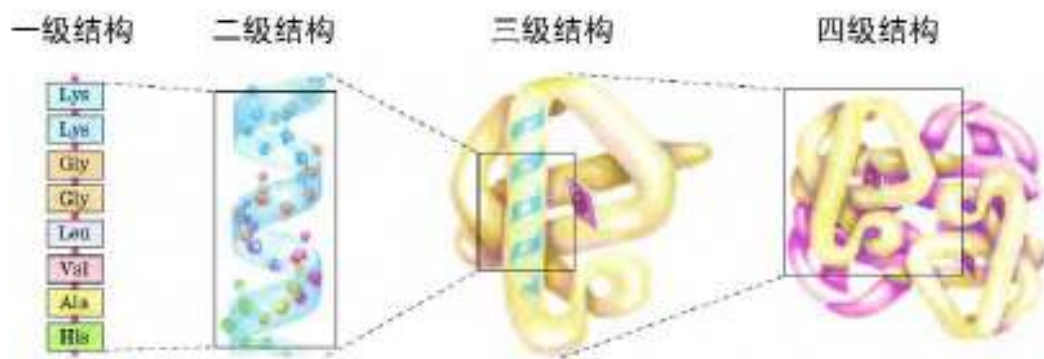
各个氨基酸按照一定的顺序以肽键相连形成多肽链，叫作**蛋白质的一级结构**。

多肽链分子通过分子内部的氢键作用，形成有规律的螺旋状或有规律的折叠状，叫作**蛋白质的二级结构**。

有规律的螺旋状或有规律的折叠状的多肽链进一步盘绕形成一定的立体结构，叫作**蛋白质的三级结构**。

多个具有立体结构的肽链结合在一起形成具有生物功能的蛋白质分子，叫作**蛋白质的四级结构**。组成蛋白质分子的每个三级结构也叫作该蛋白质的**亚基**。

下页是蛋白质一到四级结构的示意图，注意观察每一级结构在下一级结构中的角色。



如果某种蛋白质分子中的氨基酸序列发生改变,或者多肽链的盘曲、折叠方式发生改变,都会影响蛋白质的功能发挥。好比机器中的零件被其他零件代替,或者组装方式发生改变,其使用也会受到影响。

蛋白质与双缩脲试剂反应显紫红色,这是检验蛋白质的常用方法。

### 6.3 蛋白质的生物功能

蛋白质具有多种生物功能,这里举一些具体的例子,简单了解即可,一些内容会在后续章节专门学习。

**生物体的组成结构。**蛋白质是细胞的细胞核、细胞质、细胞器,以及动物的肌肉、皮肤、毛发等机体构造的主要成分。

**生物化学反应的催化剂。**绝大部分生物化学反应都需要在高效的催化剂的催化作用下才能正常进行,绝大多数催化生物化学反应进行的催化剂都属于蛋白质,这种具有催化功能的生物分子叫作**酶**。

**存储营养物质。**有的蛋白质本身可以作为存储氨基酸的物质,在生物生长发育需要时提供原料,例如动物的卵和植物的种子,以蛋白质的形式存储了动物幼体生长和种子萌发所需要的营养物质。

**运输物质。**一些蛋白质能发挥在生物体内运输物质的功能。例如人和动物体内的血红蛋白可以将氧气运输到机体的各个部位。

**信号功能。**一些蛋白质具有信号功能,叫作**信号蛋白**。信号蛋白可以在机体内或细胞间传递相应的信号。一些激素也属于信号蛋白,它们通过传递信号调节生物体的生长发育。



**运动功能。**人体和动物运动所使用的肌肉的主要成分为蛋白质。一些单细胞动物（例如草履虫）进行运动的鞭毛或纤毛的主要成分也是蛋白质。

**防御（免疫）功能。**人和动物体内的抗体是一种蛋白质，能防御侵入体内的细菌和病毒等病原体。

**遗传功能。**蛋白质在细胞和生物体的遗传和变异中也发挥重要作用。有一类病毒叫作**朊病毒**，它们本身就是蛋白质，没有核酸，通过蛋白质携带和间接表达遗传信息。

**提供能量：**蛋白质水解并氧化后也能为生物体提供一定的能量，1g 蛋白质在体内完全氧化可以产生 16.7kJ 的能量。人体每天通过分解氧化蛋白质获得的能量约占供每日所需能量的 10%~15%。

## 七、核酸

核酸是生物的主要遗传物质，是遗传信息的主要载体。核酸主要有两大类：脱氧核糖核酸（简称 DNA）和核糖核酸（RNA）。真核细胞的 DNA 主要在细胞核中，线粒体和叶绿体中也含有少量 DNA。RNA 主要在细胞质中。RNA 是一些病毒的主要遗传物质。

### 7.1 核酸的基本结构单元

核酸是生物大分子，它的基本结构单元是**核苷酸**，每个核酸分子由几十个至上亿个核苷酸分子连接而成。

核苷酸分子可分为三部分：含氮碱基、五碳糖、磷酸。其中含氮碱基是核苷酸的“个性化”结构，五碳糖和磷酸是核苷酸的“共有”结构。

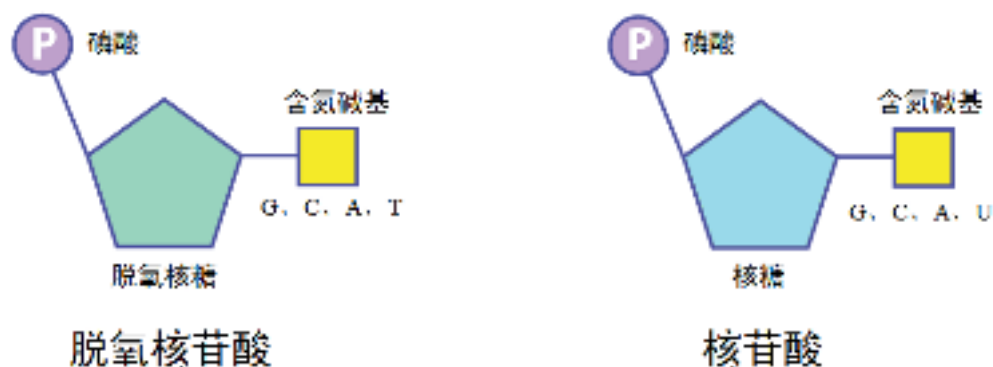
DNA 的基本结构单元是**脱氧核糖核苷酸**，也叫作**脱氧核苷酸**。大量脱氧核糖核苷酸依次相连形成 DNA 分子。脱氧核糖核苷酸的结构由三部分组成：脱氧核糖、磷酸、含氮碱基。

DNA 中的含氮碱基有 4 种，分别为腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G）、胞嘧啶（C）、胸腺嘧啶（T）。即：有 4 种脱氧核糖核苷酸，身份由它们的含氮碱基决定，分别用字母 A、G、C、T 表示。

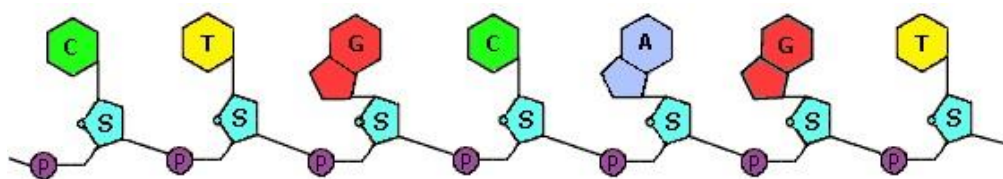
RNA 的基本结构单元是**核糖核苷酸**，大量核糖核苷酸依次相连形成 RNA 分子。核糖核苷酸的结构也由三部分组成：核糖，磷酸，含氮碱基。

RNA 中的含氮碱基也有4种，分别为腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G）、胞嘧啶（C）、尿嘧啶（U）。即：有4种核糖核苷酸，身份由它们的含氮碱基决定，分别用字母 A、G、C、U 表示。

下面是脱氧核苷酸和核糖核苷酸分子的示意图。



DNA 和 RNA 分子中，由磷酸和戊糖通过化学键交替相连形成骨架，含氮碱基分别连在戊糖上。可以把磷酸和戊糖形成的骨架看作长长的旗杆，4种含氮碱基就像4种颜色的小彩旗，按照一定顺序排列。下面是(脱氧)核苷酸分子之间相连形成(脱氧)核糖核酸的示意图。



## 7.2DNA 的双螺旋结构

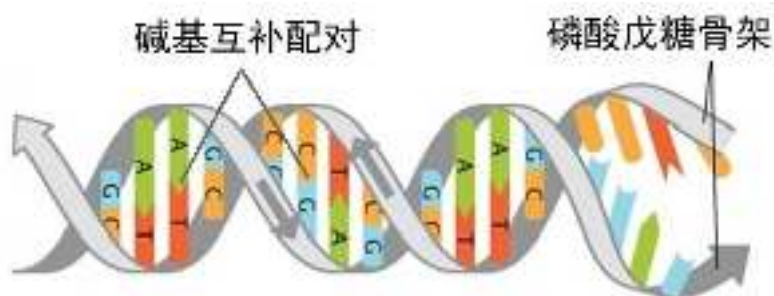
DNA 分子具有双螺旋结构，即2条 DNA 单链相互平行、各自形成螺旋状，像旋转楼梯上平行的两列扶手。其中一条链上的 A 与另一条链上的 T 配对，一条链上的 G 与另一条链上的 C 配对。

A 和 T、G 与 C 之间通过氢键结合在一起，A 和 T 之间形成2个氢键，G 和 C 之间形成3个氢键，因此 G-C 所占的比例越大，双螺旋

越稳定，将两根单链拆开所需要的能量越多。

RNA 分子部分地具有双螺旋结构，A 与 U 配对，G 与 C 配对。DNA 单链也可与 RNA 单链按照相同的规则配对。

下面是 DNA 双螺旋结构的示意图，外围盘曲旋转的 2 个条带是由戊糖和磷酸交替相连构成的骨架，内部的长条是配对的含氮碱基。



核酸是细胞内携带遗传信息的物质，在遗传、变异、蛋白质合成中起到关键作用。核酸中的 4 种含氮碱基的排列顺序包含了它所携带的关于生物的遗传信息。就像摩尔斯电码，用不同排列顺序的“滴”“嗒”组合表示不同的字母，一串摩尔斯电码可以代表一个英文句子。核酸中用 AGCT (U) 的不同排列方式表示不同的氨基酸排列方式，一段 DNA (或 RNA) 链可以表示一段多肽链。

## 八、维生素

**维生素**是生物的生长和代谢所必需的微量有机化合物。维生素通常不作为单独的一类构成生物的基本化学物质，而是被当作营养物质进行归类。

维生素的种类较多，具体结构的分类各不相同，例如前面提到过维生素 D 属于固醇。

维生素可以大致分为水溶性和脂溶性两种。**水溶性维生素**易溶于水、难溶于油，较容易被人体吸收，但是在人体内存储较少，主要有维生素 B 和 C。**脂溶性维生素**易溶于油、难溶于水，其吸收与脂肪的存在有关，可以在体内储存，主要有维生素 A、D、E、K。

## 小结

本章主要学习生物的物质基础，涉及一定的化学和物理知识。本章学习的主要生物分子之间的关联性不太强，需要认真记忆。要注意理解各种物质本身的结构、性质与功能、分布之间的联系。本章学习的生物分子是生物学的基础，对后续章节乃至整个高中生物的学习都非常重要，在后续章节中会逐步建立起联系。

## 第二章 细胞的基本结构

生物与非生物的区别主要体现在生物具有非生物所不具有的独特结构和功能，生物能进行各种生命现象是因为具有特殊的结构基础——细胞。生物之所以能够被归为一个相互联系的整体，也是因为所有生命活动都需要相同的结构基础——细胞。

虽然生命活动都需要细胞作为结构基础，但是生物具有丰富多样的种类和形态，不同生物的细胞各不相同、同一生物发挥不同功能的细胞也各不相同，因而细胞具有更加丰富多样的种类和形态。

细胞的结构不是抽象的公式和符号，而是现实中可以直接观察到的活生生的形态，因此学习本章以及后续章节时，需要仔细观察课本上的图片，与文字内容对应起来。

生命活动既不是静止的照片，也不是一幅一幅的连环画，而是持续变化的动态过程。因此学习本章以及后续章节时，需要想象有关生命过程从开始到结束的动态过程，既要清晰地识别出各阶段的特征，也要了解相邻的阶段之间难以区分的过渡状态。

### 一、细胞学说

细胞学说的建立对生物学的发展具有非常重要的意义，细胞学说使得生物学得以从宏观的观察、解剖、比较、分类的博物学中脱离出来，转变成为具有很强的规律性、逻辑性、理论性的现代科学，直至发展成为现如今的生命科学。

#### 1.1 细胞学说的建立

科学理论的发展带动工程技术的进步，工程技术的进步反过来推动科学理论的发展。细胞学说的建立正是借助了技术的力量，显微镜的发明让人类能放大观察到原本肉眼无法直接看清的世界，使得科学家向研究微观世界迈出了重要的一步。

英国科学家虎克是最早观察到细胞的科学家，并在历史上最早提

出了“细胞”(cell)的概念。他用显微镜观察到了植物细胞的细胞壁,由于植物细胞(壁)看上去很像一个个的小隔间(cell),因此将其命名为细胞(cell)。

虎克观察到的实际上是已经死亡的植物细胞,荷兰科学家列文虎克是最早观察到活细胞的科学家,并且也是最早发现细菌的科学家,细菌的发现巨大地推动了医学的发展,让人类第一次认识到导致许多疾病的原因,并发明出隔绝和消灭细菌的方法。

细胞学说的主要建立者是德国科学家施莱登和施旺,细胞学说主要有以下三个要点:

(1) 细胞是一个有机体,一切动物和植物都由细胞发育而来,并由细胞和细胞的产物所构成。这一条表明生物界具有统一的基本单位——细胞。细胞学说将看上去千差万别的动物、植物、微生物统一了起来,为生物学研究确定了一致的研究对象,也为生物学研究向更加微观的分子层次迈进奠定了理论基础。

(2) 细胞是一个相对独立的单位,既有它自己的生命,又对与其他细胞共同组成的整体生命起作用。这一条表明细胞本身具有独立性,单独的细胞就能体现生命特征,即:细胞是生命活动的基本单位。因此,具备细胞结构是进行生命活动的前提。同时,还表明细胞间有相互关系,共同构成了宏观的生物,揭示了完整的多细胞生物个体与独立的单个细胞之间的联系。

(3) 新细胞由老细胞分裂产生。这一条说明了细胞的来源,同时也说明构成新细胞的最初的物质和能量也应当来源于老细胞。但是细胞学说没能解释最初的细胞是如何诞生的,这个问题至今仍没有确切的答案。

综上,细胞学说将千差万别的宏观生物界用微观的细胞统一了起来,并阐明了细胞的角色地位和与宏观生物的关系和细胞的来源。

## 1.2 细胞的多样性和统一性

根据细胞有还是没有成形的细胞核，可以将细胞分为真核细胞和原核细胞两大类。真核细胞与原核细胞主要有以下区别：

(1) 真核细胞主要包括动物、植物、真菌和原生生物的细胞，这些生物也叫作**真核生物**。真核生物既包括多细胞生物——由多个细胞构成一个完整的生物个体，例如动物、植物、部分真菌等。真核生物也包括单细胞生物——一个细胞就是一个完整的生物个体，例如部分真菌、原生动物等。

原核细胞主要包括细菌，以及放线菌、立克次氏体、衣原体、支原体、蓝细菌和古细菌等，这些生物也叫作**原核生物**。原核生物都是单细胞生物。

地球上最早出现的细胞是原核细胞，通常认为最早的真核细胞由原核细胞进化而来。通常真核细胞比原核细胞的体积要大得多。

(2) 真核细胞具有明显、完整、由核膜包被的细胞核，是储存遗传物质和发挥遗传功能的主要场所。有些具有特定功能的真核细胞在生长发育成熟后细胞核会退化消失，例如人和动物的红细胞、植物的筛管细胞。

原核细胞没有明显的细胞核，只有一个拟核，主要是环状 DNA 分子。

(3) 真核细胞具有多种结构明显、功能明确的细胞器，不同的生命过程在不同的细胞器和区域中相对独立地进行。

原核细胞通常没有除核糖体以外的其他细胞器，除了拟核区外没有明确的区域分隔。

(4) 真核生物中，动物细胞没有细胞壁，植物细胞有主要成分是纤维素的细胞壁，真菌有主要成分是一丁质的细胞壁。

除支原体外的原核生物都有细胞壁，细菌细胞壁的主要成分是肽聚糖。

细胞的多样性还体现在：构成不同种类生物的细胞往往显著不同。例如，虽然动物细胞和植物细胞都是真核细胞，但是结构有很大差异。同样是动物，哺乳动物的细胞和昆虫的细胞也有很大差异。同样是哺乳动物，猫和狗的细胞在一些具体形态和功能的细节上也有所不同。

对于同一种多细胞生物，生物体内不同器官和组织的细胞，以及同一器官或组织中具有不同功能的细胞，往往也具有不同的结构和功能。例如，神经细胞具有较长的轴突和许多树突，可以传导电信号。肌细胞中有许多收缩蛋白质，使肌肉具有运动功能。植物的筛管细胞中所有细胞器都退化，成为一根运输物质的管道。

尽管细胞的种类很多，但是所有细胞具有相同的基本结构，即：由磷脂膜包裹的细胞基质，以 DNA 为主要遗传物质，蛋白质作为主要功能分子，在细胞内发生各种生物化学反应，进行新陈代谢等生命活动。

## 二、细胞膜的结构和功能

细胞是生命活动的基本单位。对于单细胞生物，可以粗略地认为细胞内就是生命，细胞外就是非生命。将生命与非生命隔离开来的结构是细胞膜。对于多细胞生物，细胞内和细胞外的环境也截然不同。细胞膜的化学成分和基本结构决定了它的功能，细胞膜的功能主要为其“边界”作用服务。

### 2.1 细胞膜的功能

细胞膜作为隔离细胞内环境与外环境的边界，是具有维持生物与非生物环境之间的差异、支持生物利用物质和能量、交流传递信息等重要功能的结构。细胞膜的基本功能主要有以下三方面：

(1) **将细胞与外界环境分隔开**。细胞膜最基本的作用是将内部的生命系统与外部的非生物环境分隔开。

细胞内部生命活动所需要的物质的种类和浓度往往与非生物环



境的差异非常大，正是由于细胞膜起到了隔离边界的作用，使得细胞内不会与细胞外环境完全一致，从而能够维持细胞独特的结构和生命过程，并一定程度上抵御外界环境变化。

如果没有细胞膜起到隔离作用，细胞内部和外部的物质的种类和含量会趋向一致，生命不再具有不同于非生命的独特结构和功能。并且，外界的任何变化都将直接完全地影响到生命内部，生命与非生命将没有区别。

**(2) 控制物质进出细胞。**细胞进行新陈代谢等生命过程，需要维持特有的物质种类和浓度。

从物质输入的角度，细胞需要不断地从外部环境摄取所需要的营养物质，同时阻止不需要的物质进入细胞。

从物质输出的角度，细胞需要不断地排泄出代谢产生的废物，同时防止需要的物质离开细胞，

此外，有些细胞还会合成并释放出具有生命功能的分子，用于维持多细胞生物个体的生存，或改造自然环境使其更适合自己的生存。

**(3) 进行细胞间的信息交流。**细胞往往不能独自生存在环境中，而是需要与其他生命产生相互联系。对于多细胞生物，各个细胞之间需要进行分工协作，细胞间的信息交流是进行分工协作的重要前提。

细胞膜是细胞直接与外界接触的结构，具有感知信息和传递信息的功能。对于单细胞生物，通过细胞膜交换信息，对于生物的繁衍非常重要。对于多细胞生物，细胞间需要交换信息才能协同配合，共同维持生物个体的生存。

此外，细胞膜还具有感受外界环境变化的功能，使生物能做出相应的行动以适应环境，或选择在更加适宜的环境中生存。

## 2.2 细胞膜的结构——流动镶嵌模型

由于细胞膜的精细结构的大小尺度在分子水平，需要综合物理、

化学、生物的工具以及实验测量、鉴定并分析推断细胞膜的结构。

**细胞膜的化学成分。**用化学分析的方法，可以分析鉴定细胞膜的化学成分，确定构成细胞膜的分子的种类和比例。虽然不知道这些分子以怎样的形式组合成细胞膜，但根据分子的化学性质可以进行一定程度的分析推测。

通过对细胞膜的化学成分进行分析鉴定得知，脂质约占细胞膜总质量的 50%，蛋白质约占 40%，糖类占 2%~10%。构成细胞膜的脂质主要为磷脂，以及少量的胆固醇。

**细胞膜的流动镶嵌模型。**使用电子显微镜观察细胞膜，可以发现细胞膜具有清晰的暗—亮—暗的三层结构，中间亮的部分是脂质，两侧暗的部分是蛋白质分子。

早先时候，有科学家认为细胞膜就像动物或植物的表皮一样固定不变，但是这种假设无法解释细胞的很多现象。例如，无法解释细胞的生长，除非细胞能像蛇那样蜕皮，否则细胞长大后将撑破细胞膜。也无法解释变形虫的变形运动，变形虫是单细胞生物，可以根据需要随意改变身体的形状，并且表面的任何部分都能“进食”和“排泄”，如果细胞膜固定不变，那么变形虫不可能随意变形，并且应当有专门的“入口”和“出口”。此外，细胞膜具有的其他复杂功能也无法解释。

后经实验验证，细胞膜不是固定不变的静态的膜，而是处于流动状态。实验如下：

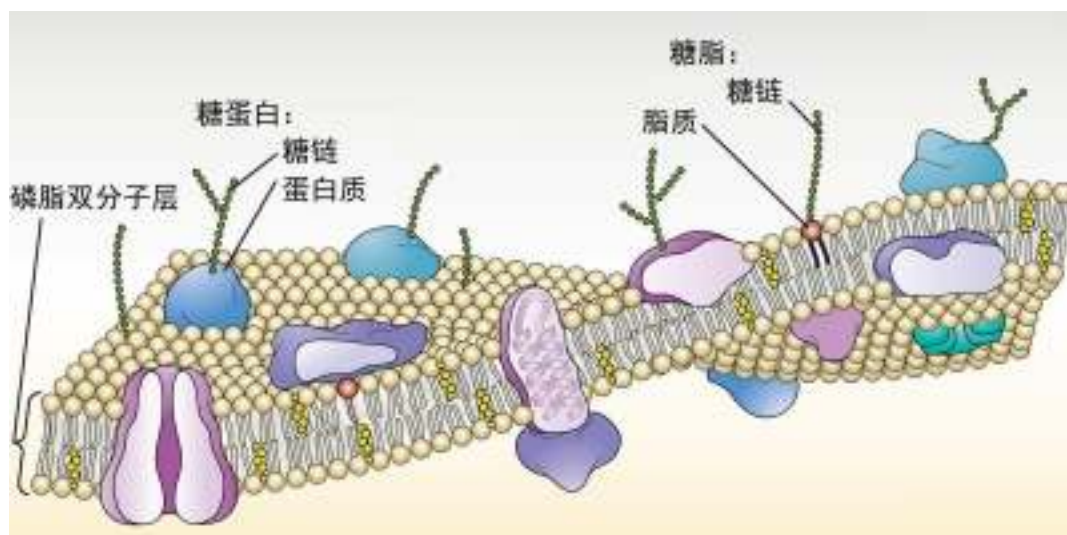
第 1 步：分别用绿色荧光染料标记小鼠细胞表面的蛋白质分子，用红色荧光蛋白标记人细胞表面的蛋白质分子。看上去小鼠细胞表面有很多小绿点，人细胞表面有很多小红点。

第 2 步：将两种细胞融合成一个细胞。刚融合时，新融合的细胞一半发绿色荧光、一半发红色荧光，小鼠细胞表面与人细胞表面相区别，与细胞的静态理论相符合。

然而，在适宜的温度下经过一段时间后，绿色和红色荧光在细胞

表面均匀分布，表明细胞膜并非静止不变，而是具有像液体那样的流动性。由于细胞膜具有流动性，小红点与小绿点均匀地混合在一起。

辛格和尼克尔提出了细胞膜的**流动镶嵌模型**，较好地解释了上述现象。从“流动镶嵌模型”的名称中可以得知该模型的大致内容：细胞膜具有流动性，并且具有镶嵌结构。下面是细胞膜结构的示意图。



细胞膜的镶嵌结构是指：细胞膜主要由磷脂分子和蛋白质分子构成。磷脂形成双分子层，亲水头部（磷酸和含氮碱基）在两个外侧、疏水尾部（脂肪酸链）在内部，构成细胞膜的基本支架。

蛋白质分子镶嵌在磷脂双分子层中。有的蛋白质分子全部嵌入磷脂双分子层，从两侧都很难观察到。有的蛋白质分子部分嵌入磷脂双分子层，能从一侧观察到部分。有的蛋白质分子贯穿双分子层，从两侧都能观察到。

根据细胞膜中脂质与蛋白质的比例，以及电镜观察到细胞膜两侧明显的暗带，可得知镶嵌在磷脂双分子层中的蛋白质非常多，细胞膜上镶嵌有蛋白质的面积所占的比例很大，而不是只有很少的蛋白质零星镶嵌分布在细胞膜中。

细胞膜中的糖类主要以糖脂和糖蛋白的形式存在，即：脂质或蛋白质上连有一些糖链。

细胞膜具有流动性是指：构成细胞膜的磷脂分子可以横向自由移

动，还能进行伸缩、摆动、旋转和翻转等运动方式。镶嵌在细胞膜上的蛋白质也能在细胞膜上横向移动。

### 2.3 细胞膜功能的机理

细胞膜的化学成分和流动镶嵌模型，可以很好地解释细胞膜发挥其基本功能的原理。

(1) **将细胞与外界环境分隔开。**由于构成细胞膜的磷脂分子紧紧相互依靠形成致密的磷脂双分子层，因此体积较大的蛋白质、多糖、核酸等生物大分子无法直接扩散通过磷脂双分子层。

根据相似相溶原理，由于磷脂双分子层中间是较厚的疏水的脂肪链，导致亲水的极性分子（例如水）和离子难以通过磷脂双分子层。

虽然细胞膜的两侧是亲水的磷酸和含氮碱基，但是它们没有中间的疏水层那么紧密，因此一些体积很小的疏水的非极性分子（例如氧气、二氧化碳、一氧化碳）能较容易地通过磷脂双分子层。

需注意，水分子等一些小分子虽然不能自由通过磷脂双分子层，但是可在细胞膜上相应的蛋白质的帮助下，较自由地通过细胞膜。

(2) **控制物质进出细胞。**体积较大的分子、极性分子、离子都难以自由地通过磷脂双分子层，细胞膜通过具有转移运输功能的蛋白质，可以有选择性地让相应的物质进入或排出细胞，这类蛋白质叫作**转运蛋白**。一般情况下，一种转运蛋白只能帮助一种或一小类分子（离子）通过细胞膜。

根据帮助分子通过细胞膜的方式不同，转运蛋白可分为**通道蛋白**和**载体蛋白**两类。通道蛋白就像一条隧道，让相应的分子（离子）从中通过。载体蛋白就像一辆运输车，可以装载相应的分子（离子）将其运输通过细胞膜。

由于细胞膜具有流动性，细胞膜可以通过先向内凹陷、再在凹口处接合的方式，在细胞内部脱落下一个被磷脂双分子层包裹的小球，

实现物质的输入，这个过程叫作**胞吞**。

胞吞的逆过程叫作**胞吐**，即：细胞内包裹着物质的磷脂双分子层小球与细胞壁相接触后，接触位置处的细胞膜及小球断开，小球与细胞膜融为一体，将小球内的物质排出细胞体外。

(3) **进行细胞间的信息交流**。镶嵌在细胞膜上的蛋白质中，一些能够接收信号并让细胞对信号做出相应反应，从而实现细胞间的信息交流，这类蛋白质叫作**信号蛋白**。能与信号分子相结合，并引起细胞做出反应的蛋白质叫作**受体蛋白质**，简称**受体**。

受体接受的信号可以是化学信号，即特定的分子；也可以是电信号，即电压差或电流；还可以是液体的压力差、力、声波、光波、超声波等其他信号。

## 2.4 细胞壁的结构和功能

细胞壁是包裹在细胞外围的一层较厚的壁。细胞壁像墙壁一样维持固定形状，而不是像细胞膜那样具有流动性。细胞壁的主要功能是维持细胞的固定形态，增强细胞的机械强度。细胞壁上有很多不小的孔洞，不具有隔离内外环境、控制物质进出、信息交流传递等功能。

细胞壁的主要成分是多糖。植物细胞的细胞壁的主要成分是纤维素和果胶，真菌的细胞壁的主要成分是一丁质，细菌的细胞壁的主要成分是肽聚糖。动物细胞没有细胞壁。

细胞膜和细胞膜内部所包裹的所有生命物质统称为**原生质**。原生质分化产生细胞膜、细胞质和细胞核，所构建成的具有特定结构的体系叫作**原生质体**。植物细胞可看作由原生质体和细胞壁组成，一个动物细胞就是一个原生质体。

当植物细胞由于失水导致原生质发生收缩时，具有流动性的细胞膜随内部的其他原生质一同收缩，刚性的细胞壁维持原状，可观察到细胞壁与原生质分离，这种现象叫作**质壁分离**。

### 三、细胞器的结构和功能

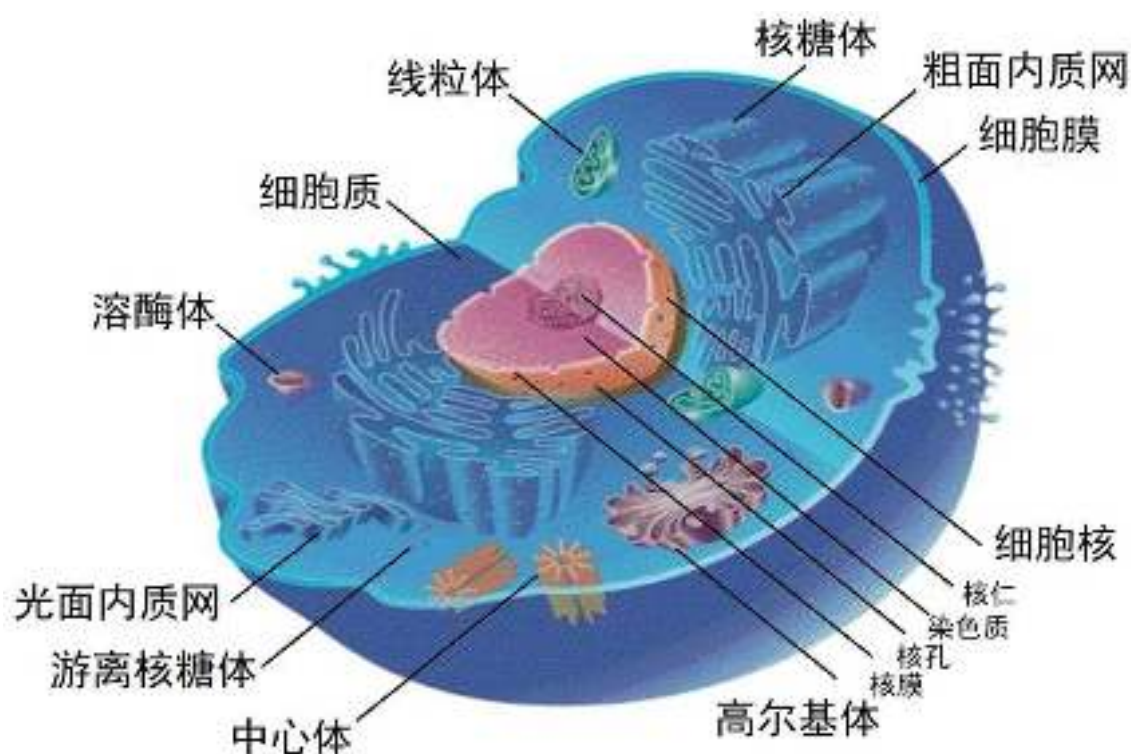
细胞进行新陈代谢及其他各项生命活动，需要由具有相应功能的结构予以实现。

细胞质中具有特定形态和功能的结构叫作**细胞器**。细胞器之间分工协作，实现细胞的全部生命活动。

细胞器包括内质网、核糖体、高尔基体、线粒体、叶绿体、中心体、溶酶体、液泡等。

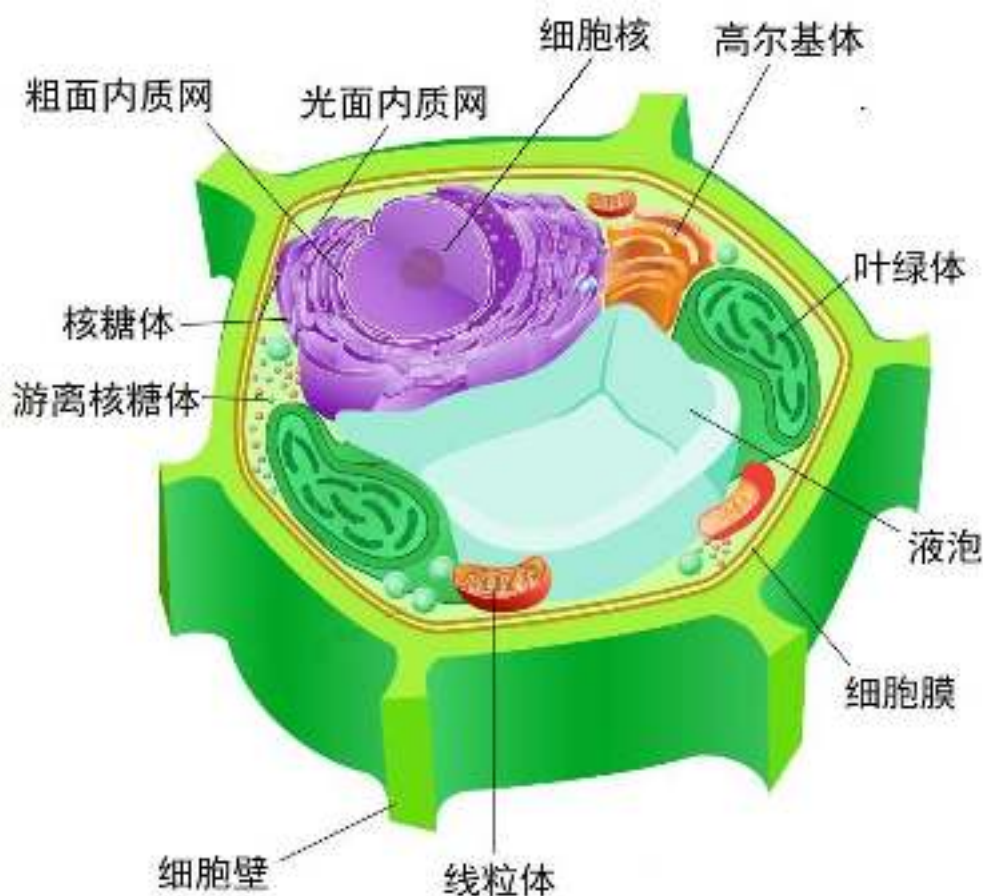
下面分别是动物细胞和植物细胞结构的示意图，请对照示意图识别各细胞器的大致结构，图中的颜色不是细胞及细胞器的真实颜色，只是为便于辨认形状而填涂的卡通色。

动物细胞结构示意图：





植物细胞结构示意图：



### 3.1 内质网、核糖体、高尔基体

内质网、核糖体和高尔基体是绝大部分真核细胞都具有的重要细胞器，与蛋白质的合成有关。

**内质网**是膜形成的网，由膜围成管状、泡状、囊状等结构，形成彼此相连通的膜性管道系统，有时也称作**内质网膜**。内质网像立体管网一般将细胞质分隔为既相互连通、又一定程度上相互隔离的区域。

内质网的化学成分主要是脂质（磷脂）和蛋白质。内质网是蛋白质合成、加工和运输的主要场所。

有的内质网表面有核糖体附着，在电镜照片中看起来很粗糙，叫作**粗面内质网**，是合成蛋白质的主要场所。

有的内质网上面没有核糖体，在电镜照片中看起来很光滑，叫作**光面内质网**，是加工蛋白质和合成脂质的主要场所。

**核糖体**在电镜照片中看起来是微小的颗粒。有的核糖体附着在内质网上，叫作**附着核糖体**，相应的内质网就是糙面内质网。有的游离在细胞质基质中，叫作**游离核糖体**。核糖体的主要成分是 RNA 和蛋白质。核糖体主要功能是合成蛋白质，因此附着有核糖体的粗面内质网是合成蛋白质的主要场所。

**高尔基体**在电镜照片中看起来由多层扁平小囊和小泡构成，通常与内质网有着密切联系。高尔基体得名于发现它的科学家。

高尔基体是蛋白质加工、储存和转运的场所。核糖体合成蛋白质后，由高尔基体进一步加工修饰（比如连上糖链、脂质或其他化学修饰），根据实际需要储存或转运到需要的地方。

分泌到细胞外的蛋白质叫作**分泌蛋白**。分泌蛋白的合成与分泌的大致过程为：

- （1）游离的核糖体以氨基酸为原料合成多肽链。
- （2）粗面内质网上的核糖体继续将多肽链合成有一定空间结构的蛋白质，并同步转移到内质网腔内。
- （3）内质网膜鼓出形成囊泡，包裹着蛋白质离开内质网到达高尔基体。
- （4）内质网膜形成的囊泡与高尔基体膜融合，囊泡膜成为高尔基体膜的一部分，同时高尔基体对蛋白质进行进一步加工。
- （5）高尔基体膜形成包裹着修饰后的蛋白质的囊泡，转运到细胞膜处，高尔基体膜与细胞膜融合，通过胞吐作用将分泌蛋白质分泌到细胞外。

### 3.2 线粒体和叶绿体

线粒体和叶绿体具有较相似的结构，它们的功能也都与能量有关。线粒体存在于动物细胞和植物细胞中，叶绿体只存在于绿色植物和藻类的细胞中。



线粒体和叶绿体都由双层膜包被，容易从周围的细胞质基质中明显辨认出来。线粒体和叶绿体内部都有环状的 DNA 和核糖体，能合成自身的一部分蛋白质，因此有假说认为线粒体和叶绿体最早是侵入细胞或被细胞吞噬的微生物，经过与细胞相互适应，最终发展成为与细胞共生的细胞器。

线粒体的主要功能是为细胞提供能量。线粒体内进行有氧呼吸，葡萄糖等存储能量的化学物质发生氧化反应释放出能量。能量短暂储存在三磷酸腺苷（ATP）等能直接为生命过程提供能量的分子中，由这些分子驱动生物化学反应进行。

叶绿体由于内部有叶绿素而呈绿色，叶绿体内部有明显的叠在一起的基粒。叶绿体是进行光合作用的主要场所。光合作用是利用光能将二氧化碳和水合成糖类，同时释放出氧气的生物化学反应。

光合作用对生物圈非常重要。从能量利用的角度，光合作用将太阳能转化为生物可以直接利用的化学能，是生物圈最主要的能量来源。从物质利用的角度，光合作用将无机的二氧化碳转化为糖类等有机物，是生物圈最主要的有机物来源。

### 3.3 中心体

中心体存在于动物和低等植物的细胞中，大部分时候位于靠近细胞中心的位置，并由此而得名。中心体由两个相互垂直的中心粒和周围物质组成，通常一个细胞中只有一个中心体（两个中心粒）。中心体在细胞的有丝分裂和染色体的分离过程中有重要功能。

### 3.4 溶酶体

溶酶体主要存在于动物、真菌和部分植物细胞中，是由单层膜围成的小球或小泡。溶酶体内含有多多种水解酶，可以水解多种生物大分子，并由此而得名。溶酶体在内部各种水解酶的作用下，可以分解消

化细胞摄入的营养物质，也可以分解衰老、损伤或失去功能的细胞器和生物大分子，还可以杀死侵入的细菌、病毒和其他异物。

### 3.5 液泡

液泡主要存在于植物细胞中，是由单层膜包裹形成的巨大囊泡，通常占据了植物细胞体积的大部分空间。

液泡内可以看作一种较特殊的外部环境。由于植物细胞的原生质夹在外环境和液泡之间，因此植物细胞的原生质也叫作**原生质层**。

液泡内的液体也叫作**细胞液**，主要成分是水、糖类、无机盐、色素和蛋白质等，液泡内的物质不属于原生质。液泡可以调节细胞内部的环境，也起到维持细胞形状的功能。

如果液泡内的水分过多，液泡体积过大，将原生质体积撑大，植物细胞的细胞壁可以维持细胞的体积不至于被涨破。如果液泡内的水分过少，液泡体积过小，导致原生质体积收缩，将发生质壁分离现象。

### 3.6 细胞的生物膜系统

内质网、高尔基体、线粒体、叶绿体、溶酶体等细胞器以及细胞核都具有膜结构，它们的膜系统的成分和结构较相似，共同构成了细胞的生物膜系统。虽然细胞的示意图往往把细胞画成含有多种细胞器的空球，实际上球内遍布着网状的生物膜系统，只是省略了没有画出。

生物膜系统对实现细胞的功能具有重要意义。膜系统就像是一张遍布细胞原生质的网，有利于保持细胞内部环境相对稳定，不会因为受到外界影响而发生剧烈变化，有利于生命过程在可控的环境下进行。

绝大多数生物化学反应需要在酶的催化下进行，膜系统为酶提供了附着的位点，为生物化学反应的进行提供场所。

生物膜系统还将细胞内部的空间分隔开来，使得不同的区域可以发生不同的生物化学反应，不会产生互相干扰。

## 四、细胞核的结构和功能

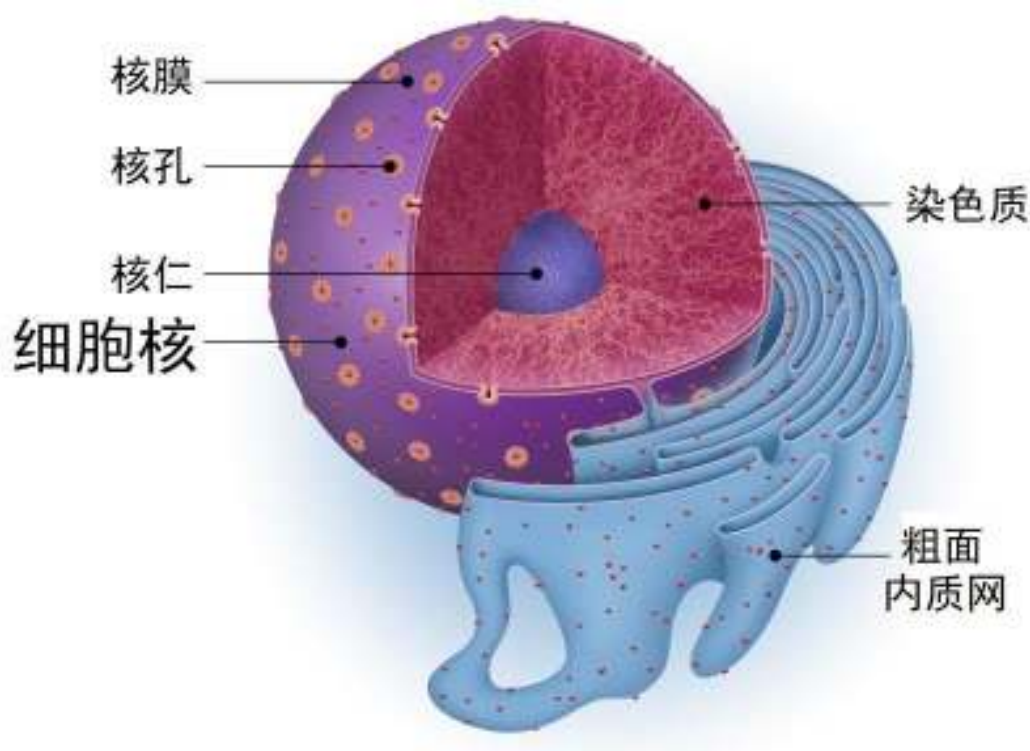
用光学显微镜能观察到真核细胞内部有一个形态明显的核状结构，该结构能被染料染成深色，因此容易被观察到。而大多数细胞器用光学显微镜很难看清（除了很大的液泡）也难以被染色。

高等植物成熟的筛管细胞和哺乳动物成熟的红细胞等极少数细胞，为了适应其特定的生理功能导致细胞核消失，绝大多数真核细胞都有细胞核。

细胞核中含有细胞绝大部分的遗传物质——DNA，也是细胞生命活动的主要指挥和控制中心。

### 4.1 细胞核的结构

细胞核由核膜、染色质（染色体）、核仁、核基质等部分构成。下面是细胞核结构的示意图。



**核膜**是包裹在细胞核外围的双层膜，多与糙面内质网相连。核膜上有很多小孔，叫作**核孔**。核孔是细胞核与细胞质之间进行物质交换和信息交流的重要通道。

**染色质**是细胞核内部能被苏木精、洋红等碱性染料染成深色的物质，形状呈细丝状或交织成网状，主要成分是 DNA 和组蛋白，是携带细胞遗传信息的主要物质。

细胞分裂时，染色质高度螺旋化，变短变粗，成为在光学显微镜下可以直接观察到的圆柱状或杆状，叫作**染色体**。细胞分裂结束后，染色体解螺旋重新变回丝状或网状的染色质。染色体和染色质是同一物质的不同形态。

**核仁**是细胞核内部靠近中心位置很明显的球形结构，是细胞核被染色后颜色很深的部分。核仁富含蛋白质和 RNA，与某种 RNA 的合成和核糖体的形成有关。

**核基质**是细胞核中看起来无色透明的均匀基质，含有丰富的蛋白质、酶、无机盐、水等物质，是细胞核内发生生物化学反应、进行新陈代谢的主要场所。核基质可看作“细胞核中的细胞质”。

## 4.2 细胞核的功能

实验发现，如果将单细胞生物变形虫的细胞切成两半，其中一半有完整的细胞核，另一半没有细胞核，则有核的一半可以像完整的变形虫那样进行完整生命活动，而无核的一半不能摄取食物、不能对外界刺激发生反应。

在另一些实验中，科学家将表现出特征 A 的甲细胞的细胞核移植到表现出特征 B 的同种生物的乙细胞中，替换掉乙的细胞核。乙细胞生长发育后往往表现出甲细胞的特征 A。

上述实验都证明细胞核是细胞的“核心”，对细胞的生命活动具有决定性影响。作为细胞的核心，细胞核的主要功能有：遗传信息库、细胞代谢的控制中心、细胞遗传的控制中心。

**遗传信息库。** DNA 是真核细胞最主要的遗传物质，细胞中绝大部分 DNA 都以染色质（染色体）的形式存在于细胞核中，因此细胞

核是细胞的遗传信息中心。

**细胞代谢的控制中心。**细胞中种类和功能最多的有机分子是蛋白质，蛋白质的合成需要以细胞核中的 DNA 作为模板，因此细胞核通过控制各类蛋白质分子的合成，从而控制细胞新陈代谢的全过程。

**细胞遗传的控制中心。**1个细胞分裂成为2个细胞，原细胞中的遗传物质平均分为2等分，并均匀分配到2个新的细胞中。DNA 的复制和分配的过程主要由细胞核控制，因此细胞核也控制着细胞的遗传。

## 五、病毒、类病毒、朊病毒

病毒、类病毒、朊病毒是三类不具有细胞结构的生物体，只由核酸和（或）蛋白质构成。

细胞是生命活动的基本单位，病毒、类病毒、朊病毒的生命活动也都需要通过细胞结构实现。虽然病毒、类病毒、朊病毒自身不具有细胞结构，但它们可以侵入到其他生物的细胞内，利用其他生物的细胞进行新陈代谢和繁殖等生命活动。被病毒、类病毒、朊病毒侵入并为它们提供生活环境的生物叫作**宿主**。

**病毒**的结构较简单，由内部的遗传物质和包裹在外部的蛋白质构成。一种病毒只有一种遗传物质，要么是 DNA，要么是 RNA。病毒包裹在外部的蛋白质叫作**衣壳**。

病毒具有多种形态，常见的有冠状病毒、轮状病毒、杆状病毒等。病毒所含有的分子的数量较少，体积也很小，无法用光学显微镜观察，需使用电子显微镜观察。

病毒的种类非常多，有感染人和动物的病毒，例如新型冠状病毒、艾滋病毒、引起腹泻的轮状病毒等。有感染植物的病毒，例如烟草花叶病毒。还有感染细菌的病毒，以细菌为宿主的病毒叫作**噬菌体**。

**类病毒**是具有感染性的 RNA。类病毒与病毒的主要区别是没有蛋白质衣壳。类病毒直接通过 RNA 感染宿主细胞，进行增殖繁殖，

而病毒感染宿主细胞时一般需要借助蛋白质衣壳的作用。类病毒的宿主多为高等植物。

**朊病毒**是具有感染性的蛋白质，蛋白质就是它遗传物质。疯牛病的病原体就是一种朊病毒。

### 小结

本章主要学习细胞的结构。需重点掌握细胞膜、各细胞器、细胞核的形态、结构和功能，熟悉它们的示意图和在显微镜或电镜下的照片，自行想象模拟胞吞、胞吐、蛋白质合成等动态过程。根据上一章所学的内容，将它们的化学成分与生物大分子的结构、性质和功能对应起来。将它们的功能与吸收和排泄、物质的合成和分解、能量的固定和利用、遗传、防御等基本生命活动联系起来。

## 第三章 物质的跨膜运输

细胞膜作为细胞环境与外部环境的边界，既是隔离细胞环境与外部环境的屏障，也是细胞与外部进行物质交流的通道，细胞膜对物质的隔离和通透作用对细胞的生命活动至关重要，细胞膜破裂往往意味着细胞的死亡。

根据细胞需要，细胞膜能有选择性地允许一些物质通过，阻止另一些物质通过，实现吸收养料和排放代谢废物与分泌产物等功能，并维持细胞内外物质的种类和含量的差异，支持新陈代谢的进行。

物质的跨膜运输遵循物质扩散的基本物理和化学规律，理解相关规律原理对于掌握物质跨膜运输的规律非常重要。物质的跨膜运输主要有三种方式：被动运输、主动运输、胞吞和胞吐。学习本章时仍然需要认真对照图片并想象动态过程。

### 一、物质扩散的基本规律

物质扩散是非常普遍的自然现象，遵循相应的物理化学规律。物理化学规律普遍适用于生命活动，物质扩散的规律也不例外。

**溶液内部处处相同。**一些物质能溶解在水中，形成均匀的溶液。相对较少、被溶解的物质叫作**溶质**，溶质溶解前可以是固体、气体、液体。相对较多的物质叫作**溶剂**，溶剂通常是液体。“均匀”是指溶液中各部分的浓度处处相同。

例如，将白砂糖溶解在水中制成一杯糖水，糖是溶质，水是溶剂。糖充分溶解在水中后，糖水的味道处处相同，正是因为糖水的浓度处处相等。

若多种互相不发生化学反应的溶质共同溶解在水中，则各溶质分别均匀地溶解在水中，溶液各部分仍处处相同。

例如，将少许白砂糖和少许食盐溶液在同一杯水中，充分溶解后这杯水的味道仍处处相同。正是因为糖和食盐各自的浓度处处相等。

溶质有从高浓度自发扩散到低浓度的倾向。如果将一把食盐集中撒在一杯水中，食盐会自发地扩散开来，直至整个溶液中食盐的浓度处处相等。

如果把一杯浓度较高的糖水与一杯浓度较低的糖水混合，糖会从浓度高的地方自发地扩散到浓度低的地方，直至整个溶液中糖的浓度处处相等。

如果把一杯糖水与一杯盐水混合，糖和食盐会相互扩散到对方的领地，直至整个溶液中糖和食盐的浓度分别处处相等。

以上三个都是**扩散**的例子，反映共同的物理规律。即：如果没有施加其他影响，溶液中的溶质会自发地从高浓度扩散到低浓度，最终处处浓度相等。并且相互不发生化学反应的溶质之间互不影响。

若溶液内不同区域的浓度有差异，则浓度高的区域与浓度低的区域之间的差异叫作**浓度梯度**。溶质从浓度高的区域移动到浓度低的区域叫作**顺浓度梯度**。溶质从浓度低的区域移动到浓度高的区域叫作**逆浓度梯度**。

**溶液的浓度与渗透压**。初中物理学过，液体内部具有压强，压强  $p$  的大小与液体的密度  $\rho$ 、液体的深度(高度)  $h$  成正比，公式为  $p = \rho gh$ 。 $g$  为重力加速度。

液体内部的压强除与密度和高度有关外，与液体的浓度也有关系。由于溶液浓度而产生的压强叫作**渗透压**，也叫作**渗透势**，渗透压  $\pi$  与浓度的关系为  $\pi = cRT$ 。其中， $\pi$  为溶液的渗透压， $c$  为溶质的浓度， $R$  为常数， $T$  为热力学温度。该公式不需要掌握，只需知道溶质的浓度越高、液体的渗透压越大即可。

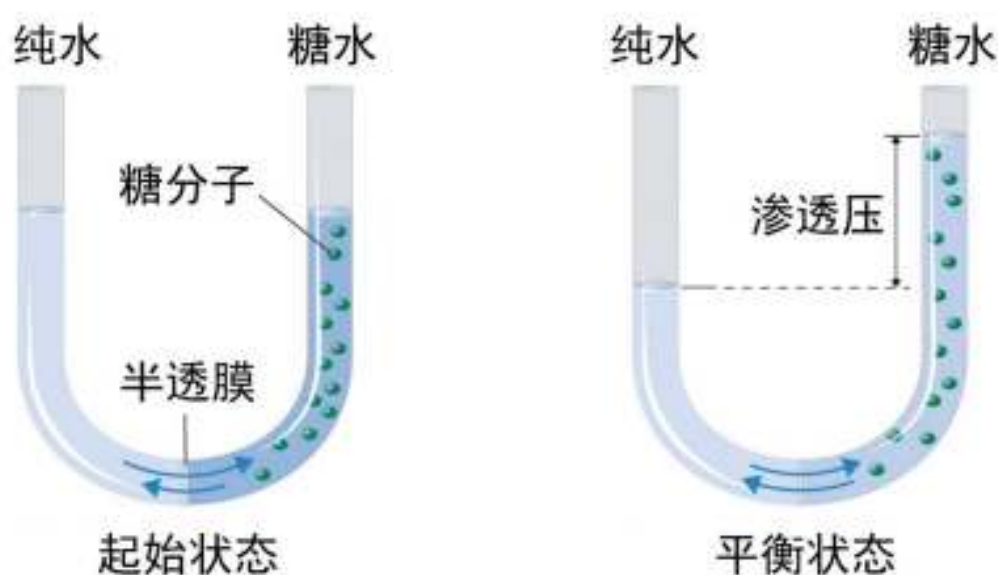
**半透膜**和**选择透过性膜**是可以只让某类分子通过，不让其他分子通过的滤膜。例如，有的半透膜利用特定的孔径大小，只让比孔径小的溶剂分子通过，不让比孔径大的溶质分子通过。有的选择透过性膜只让带正电荷的离子通过，不让带负电荷的离子通过。有的选择透过



性膜只让一种离子通过。

将一个 U 型管的底端用一层只允许水分子通过、不允许溶质分子通过的半透膜分隔开来。如果在 U 型管的两边分别注入一定体积的纯水，根据公式  $p = \rho gh$ ，平衡后 U 型管两端液面高度应当相同。

如果在 U 型管的两边分别注入相同高度的纯水和糖水，当中用水分子可以自由通过、糖分子不能通过的半透膜隔开，则纯水一侧的水分子会通过半透膜进入到糖水一侧，降低糖水的浓度，令其渗透压减小。这个过程叫作**渗透**。如下图所示。



渗透的原理可以解释为：U 型管中连通的纯水与糖水具有自发扩散成为处处浓度相同的倾向。但是由于糖分子无法通过半透膜，不能从高浓度一侧移动到低浓度一侧，从而降低或消除两侧的浓度差。好在水分子可以通过半透膜，因此只能由纯水一侧的水分子会通过半透膜移动到溶液一侧，降低溶液一侧溶质的浓度，从而减小半透膜两侧的浓度差。

**有电势差的溶液。**如果溶液内存在电势差（即电压差），则带电的溶质会按照溶液内的电势移动并聚集。带正电荷的阳离子会自发向电势低的区域聚集，带负电的阴离子会自发向电势高的区域聚集。

如果溶液的电势差来自于溶液内阴阳离子的分布不均匀,例如用特定装置将一种阳离子和一种阴离子分别固定在溶液中两个不同的区域,则阳离子聚集的区域电势较高,阴离子聚集的区域电势较低。因此阳离子向电势低的区域聚集有利于抵消该处聚集的阴离子的负电荷,阴离子向电势高的区域聚集有利于抵消该处聚集的阳离子的正电荷。

如果溶液的电势差来自于外接电源,则外接电源与溶液形成闭合电路,溶液靠近电源正极的部位电势较高、靠近电源负极的部位电势较低。电路中电流由正极流向负极,带正电的阳离子的移动方向与电流相同,从电势高的正极一侧流向电势低的负极一侧。带负电的阴离子的移动方向与电流相反,从电势低的负极一侧流向电势高的正极一侧。

**扩散现象与能量变化。**如果没有任何其他因素和外界干扰,一切系统都会自发转变为能量最低的状态。

溶液能自发地从浓度不均匀的状态变为浓度均匀的状态,就是因为浓度均匀的状态的能量低于浓度不均匀的状态的能量,因此溶质的自发扩散和渗透现象会释放能量。正电荷向电势低的位置移动、负电荷向电势高的位置移动也是能量变低的变化过程。

需注意,溶质的溶解与溶质的扩散是两种不同的过程。大部分溶质溶解释放能量,少部分溶质溶解吸收能量。已经溶解的溶质的自发扩散都是释放能量的过程。

一般情况下,释放能量的过程能自发进行。而吸收能量的过程不能自发进行,往往需要有释放能量的过程驱动其进行。如果一个过程释放能量,则它的逆过程吸收能量。反之亦然。

例如,汽车行驶需要吸收能量,不能自发进行。汽油燃烧释放能量,可以自发进行。汽车通过燃烧汽油驱动才能行驶。

溶质扩散释放的能量有时可以被利用起来,用于驱动需要能量的

过程。溶质扩散释放的能量有时没被有效利用，以热量的形式耗散掉。

溶质扩散的逆过程，即：将均匀的溶液变为内部有浓度差异的溶液的过程需吸收能量，不能自发进行，需提供能量驱动才有可能发生。正电荷向电势高的位置移动、负电荷向电势低的位置移动也是能量变高的变化，也不能自发进行。

## 二、被动运输

根据是否需要额外消耗能量，物质的跨膜运输可分为被动运输和主动运输两类。被动运输即细胞膜“被动”地辅助运输过程，物质以扩散方式进出细胞，不需要消耗细胞内化学反应所释放的能量。

被动运输的驱动力来自于自发过程，也就是前面介绍的扩散作用和渗透作用。即使没有细胞膜，物质本身也能沿着浓度梯度的方向移动。根据是否有转运蛋白参与，被动运输可分为自由扩散和协助扩散两类。

### 2.1 自由扩散与协助扩散

氧气、二氧化碳、氮气等体积很小的非极性分子，只受到磷脂双分子层很小的阻碍作用，可以几乎无障碍地穿过磷脂双分子层，按照浓度梯度自由地扩散。

甘油、乙醇、苯等体积比较小的非极性分子，受到磷脂双分子层一定的阻碍作用，仍能虽然不快但还算自由地穿越磷脂双分子层，也可按照浓度梯度自由地扩散。

上述两种情况中，物质通过简单的扩散作用进出细胞，这种进出细胞的方式叫作**自由扩散**。

水、葡萄糖、氨基酸、核苷酸等极性分子不能自由地穿过磷脂双分子层，必须借助转运蛋白才能跨过细胞膜。转运蛋白协助转运这些分子时不额外消耗能量，这种进出细胞的方式叫作**协助扩散**。

葡萄糖、氨基酸、核苷酸等物质都是细胞需要大量吸收利用的营

营养物质，一旦进入细胞内会迅速被转化利用或存储起来，因此往往细胞外的浓度远大于细胞内。运输这些物质的转运蛋白只作为“通道”或“小车”，不额外提供能量，利用物质顺浓度梯度扩散的能量（趋势）即可完成跨膜运输。

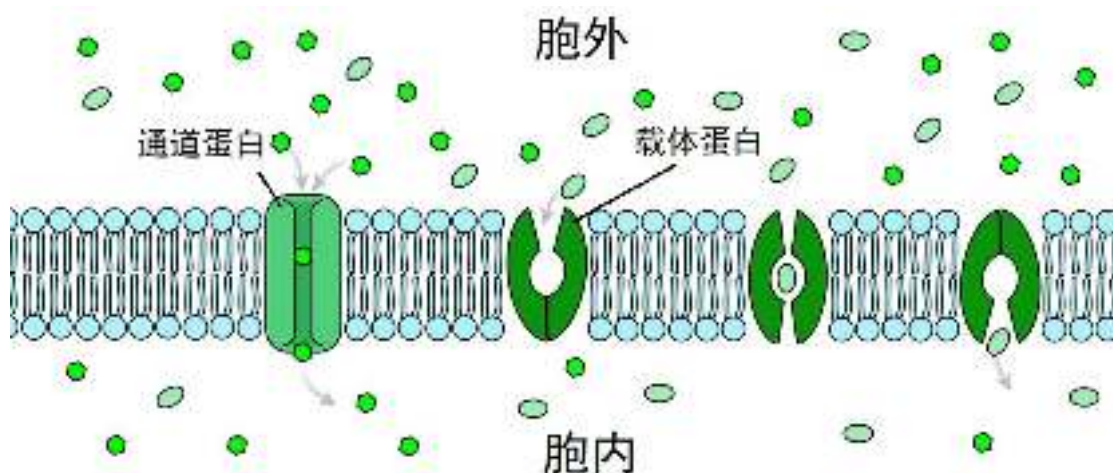
水是维持细胞体积和稳定内环境的物质，也是构成生命大分子的重要原料，大部分细胞都需要生存在水环境中，水进出细胞几乎是无时无刻不在发生的过程，也不需要细胞额外提供能量。

协助物质通过细胞膜的蛋白质叫作**转运蛋白**。一种转运蛋白只能协助一种或一类物质跨膜转运。根据转运物质的方式，转运蛋白可分为两类：通道蛋白和载体蛋白。

**通道蛋白**是让分子或离子可以从中通过的“通道”，为相应的物质开辟出一条进出细胞的管道。各种通道蛋白通过自身通道的直径、通道的形状、通道的电性等限制条件，只允许特定的分子或离子通过。例如，水通道蛋白只允许水分子通过。

**载体蛋白**是装载并运输分子或离子的“运输车”，携带分子进出细胞。载体蛋白通过特定的部位与相应的分子或离子相结合，带动其通过细胞膜。搬运过程中，载体蛋白的构象（即具体形态）发生改变。

下面是转运蛋白的结构示意图。通道蛋白和载体蛋白还可以分别继续分为多种类型，有非常精细的结构，每一种通道蛋白和载体蛋白都有自己独特的结构。



有些转运蛋白通过协助扩散的方式帮助分子进出细胞，有些转运蛋白通过主动运输的方式帮助分子进出细胞。总之，凡是不能自由穿过磷脂双分子层的小分子，都需要转运蛋白的帮助才能进出细胞。

## 2.2 自由扩散与协助扩散的区别

虽然自由扩散和协助扩散都借助自发过程，不需要额外消耗细胞的能量，但是这两种转运方式的具体过程有明显区别，并且区别也直接体现在转运速率上：

对于以自由扩散的方式进出细胞的分子，细胞膜只起到较小的阻碍作用，自由扩散的速率只与分子的种类和细胞膜两侧的浓度差有关。对于同一种分子，浓度差越大，扩散速率越快，理论上没有速率上限。

对于以协助扩散的方式进出细胞的分子，细胞膜上的转运蛋白起到关键的运输作用，运输能力有上限。对于同一种分子，若膜两侧的浓度差大到一定程度，全部载体蛋白都已经满负荷运转，则即使再继续增大浓度差，也没有更多的载体蛋白可用，转运速率无法再增加，因此协助扩散的转运速率有上限。

根据上述原理，通过测定分子的跨膜转运速率是否存在明显的上限，可以鉴别被动运输究竟是以自由扩散还是协助扩散的方式进行。

试想，如果细胞需要消耗能量运输所有必须的营养物质和无处不在的水，将消耗大量能量，对细胞的生存造成巨大的负担。为了更好地适应环境，细胞进化出只需借助自发进行的过程就能运输这些物质的方式，有效节省了能量，可以将更多能量用于支持其他难以自发进行生命活动。

## 2.3 细胞的渗透现象

细胞膜可以看作一种半透膜或选择透过性膜，除了可以发生扩散作用外，也可以发生渗透作用。

如果细胞外的溶液浓度低于细胞内液的浓度，且溶质不通过被动运输或主动运输的方式通过细胞膜，那么细胞外的水分子会被动运输至细胞内，以降低细胞内外的渗透压差，导致细胞吸水，体积膨胀。

如果细胞外的溶液浓度高于细胞内液的浓度，且溶质不通过被动运输或主动运输的方式通过细胞膜，那么细胞内的水分子会被动运输至细胞外，以降低细胞内外的渗透压差，导致细胞失水，体积皱缩。

把哺乳动物的红细胞浸泡在浓度远低于细胞质的溶液或纯水中，细胞会不断地吸水膨胀，直至将细胞膜撑破，导致细胞死亡。

植物细胞有形状固定的刚性的细胞壁，对细胞的体积形状起到限制作用，因此植物细胞的体积不能无限制膨胀，不会因为吸水膨胀导致破裂。

植物细胞中，液泡往往占据了细胞体积的很大部分。如果把植物细胞浸泡在浓度高于细胞液的溶液中，细胞会失水皱缩。由于细胞壁的形态结构稳定，可观察到细胞壁与原生质层逐渐分离，这个现象叫作**质壁分离**，即：原生质与细胞壁分离。

把质壁分离的植物细胞浸泡在浓度低于细胞液的溶液中，细胞吸水膨胀，恢复到原来的形态。

一般只有成熟的具有大液泡的植物细胞才能发生质壁分离现象。

### 三、主动运输与胞吞、胞吐

生物进行生命活动，不能只顺应自发过程，也需要驱动不能自发的过程，从而体现出生命与非生命的重要区别。虽然这些过程不能自发进行，但细胞驱动这些过程进行仍需遵循并利用一般的自然规律。

大多数物质都不像水、葡萄糖、氨基酸、核苷酸等分子，通过被动运输就能满足细胞的需要，而是往往需要细胞逆浓度梯度主动地从外界吸收，或逆浓度梯度主动地排放到细胞外，或根据实际需要有时吸收、有时排放。

还有些体积十分巨大的物质，无法通过转运蛋白运输，只能利用细胞膜的流动性，通过胞吞和胞吐的方式进出细胞。

### 3.1 主动运输

对于钠离子、钾离子、钙离子以及其他一些分子，细胞需要逆浓度梯度，主动地将它们从细胞膜的一侧运输到另一侧。

物质在载体蛋白的协助下，在细胞内生物化学反应所释放的能量的驱动下，进行逆浓度梯度的跨膜运输的过程叫作**主动运输**。

由于物质的逆浓度梯度移动不能自发进行，需要额外消耗能量，因此细胞需要为主动运输专门提供能量驱动其进行，并且需要专门的转运蛋白协助物质的移动。

一般只有载体蛋白有主动运输的功能，可以定向运输。通道蛋白没有主动运输的功能，只提供通道。一些通道蛋白有可以控制的“开关”，根据需要打开或关闭通道，控制物质的进出，这种方式运输方式仍属于被动运输。

有些物质对于不同细胞或在不同情况下，以不同的方式跨膜运输。例如，钾离子有时通过主动运输，有时通过协助扩散的方式进出细胞。

主动运输普遍存在于动植物、微生物等各类生物的细胞中，是物质进出细胞的主要方式。主动运输是细胞从环境中获取营养物质、排出代谢废物和有害物质的重要过程，使细胞具有主动适应环境、改造环境的能力。

### 3.2 胞吞和胞吐

蛋白质、多糖、核酸等体积很大的生物大分子，载体蛋白不能够帮助它们穿过细胞膜，只能通过胞吞和胞吐的方式进出细胞。

胞吞和胞吐的过程中，分子并未直接穿过磷脂双分子层，而是在细胞膜上暂时形成一个“小隔间”，以保持细胞膜的连续性。胞吞和胞吐的过程非常生动地体现了细胞膜的流动性。



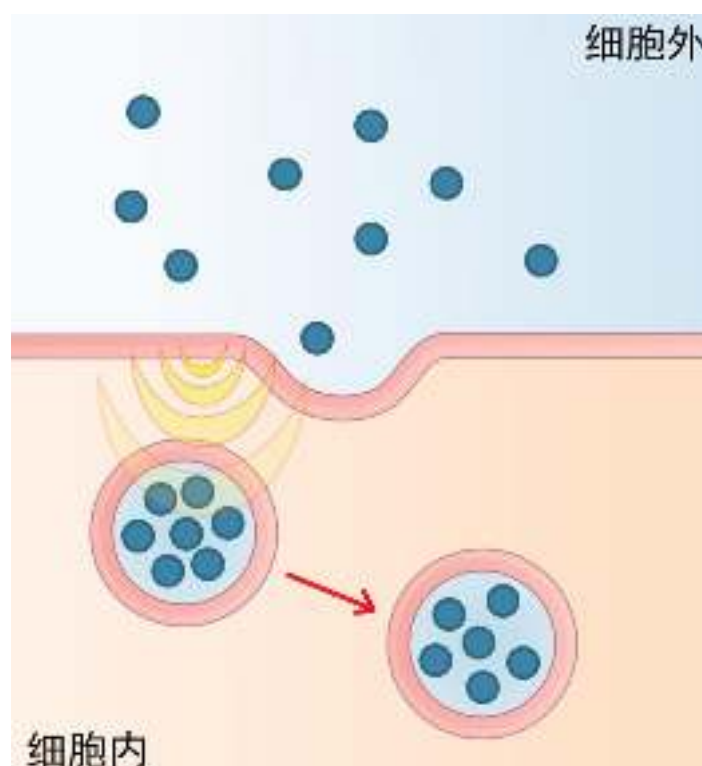
**胞吞**的过程为：

(1) 细胞膜靠近该大分子的位置向细胞内凹陷，形成一个内凹的球形小囊，将大分子包裹在内。

(2) 球形小囊在凹口处相接合，形成一个完整的密闭的囊泡，将大分子包括在当中，脱离细胞膜吞入细胞内。

(3) 囊泡脱离细胞膜的同时，细胞膜的凹口处同步接合，细胞膜的连续性没有被破坏。

下面是胞吞过程的示意图。



通过胞吞的方式进入细胞的物质，由于仍然被磷脂形成的膜包裹，因此仍然与细胞内部环境相隔离，有利于保护细胞内部免受吞入物质的攻击和破坏。

有些溶酶体会与吞入的囊泡融合，利用溶酶体中的各种酶将吞入物质分解消化为小分子。

胞吞常见于一些单细胞生物的进食过程，以及人和动物免疫细胞消灭侵入体内的病原体等过程。

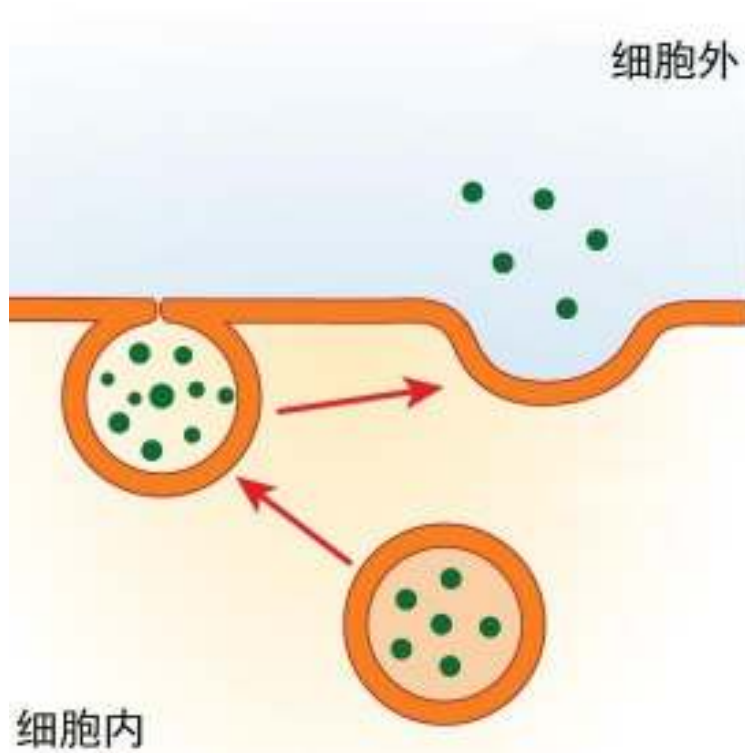


**胞吐**的过程与胞吞相反：

(1) 细胞内形成包裹着生物大分子的密闭囊泡。囊泡的膜具有与细胞膜相同或相似的成分和结构。

(2) 囊泡与细胞膜接触后融合，接触融合位置的细胞膜外侧断开，将囊泡内的大分子排出细胞外。由于囊泡内部仍然连续，因此细胞膜的连续性没有被破坏。

下面是胞吐过程的示意图。



胞吐常见于分泌物质的细胞，例如，乳腺细胞合成并分泌蛋白质，内分泌腺的分泌细胞合成蛋白质类激素，消化腺细胞分泌消化酶等。

高尔基体是蛋白质加工、储存和转运的场所，有小囊和小泡结构。很多高尔基体的下一步生命过程就是进行胞吐，释放加工完成的蛋白质。有些溶酶体消化完成后的食物残渣也以胞吐的形式排出细胞。

载体蛋白质是细胞膜进行主动运输和协助扩散的重要功能分子，蛋白质也是胞吞和胞吐的过程中形成囊泡结构的重要基础，都体现了蛋白质是生命活动的主要承担者。

由于胞吞和胞吐过程中，物质并没有穿过细胞膜的磷脂双分子层，而是“绕道”而行，因此通常不把胞吞和胞吐归为主动运输，但是由于胞吞和胞吐作用也需要蛋白质的参与，且消耗细胞的能量，因此也有将其归为主动运输的说法，一般不去深究该归属划分。

### 小结

物质的跨膜运输是细胞膜的重要功能，与细胞膜的成分和结构（流动镶嵌模型）紧密相关。需注意理解各跨膜运输方式中，蛋白质的主要功能和工作方式，注意理解胞吞和胞吐过程中所体现出的细胞膜的流动性，想象出胞吞和胞吐的完整过程并画出简单的示意图。还需注意体会被动运输与主动运输的不同物质，所反映出细胞对环境的适应、对自然规律的利用，以及所体现出的生命活动的主动性。

## 第四章 生命活动中的能量变化

物质、能量、信息是贯穿生命活动的三条主线，也是描述物质世界的三个基本方面。物质的跨膜运输是细胞吸收和利用物质的前提，能量则是驱动生命活动的动力源泉，生命活动总是伴随着能量变化。

细胞为了维持正常生命活动，除了利用能量驱动生物化学反应外，还需要获取可以直接利用的能量。有些细胞通过光合作用或化能合成作用将难以直接利用的能量形式转化为可以直接利用的形式，并存储在相应的生物分子中。有些细胞则通过生物体捕食等方式直接吸收已经固定有能量的生物分子。

为了让能量能通畅地流动于种类繁多的细胞、类型不同的生命化学反应中，被高效便捷地加以利用，细胞利用一种特定的分子作为“能量货币”，用于临时性地存储、传递、转化生命活动所需的能量。

生命活动中的能量变化遵循能量守恒定律、熵增定律等的基本的热力学规律，理解相关规律原理对于掌握生命活动中的能量变化规律非常重要。

### 一、能量变化的基本规律

生物界是自然界的一部分，也遵循自然界的基本规律，其中包括能量变化的基本规律。生命活动中关于能量变化的规律中最重要的是热力学第一定律和第二定律，即能量守恒定律和熵增定律，前者描述能量变化的多少，后者描述能量变化的方向。热力学第一和第二定律在生物学中最重要的用途是判断生命过程能否自发进行。

#### 1.1 能量和能量守恒定律

能量是用于定量地计量物体做功能力的物理量。物体具有的能量越多，则能够做功的能力越强，即能够做更多的功。“做功”可以通俗地理解为“工作”，令事物按照特定的方式发生变化。能量的单位是焦耳(J)，既可以用“多少”，也可以用“大小”描述，根据习惯选用即可。

由于理论和技术限制,以及为了便于分析处理,一般不讨论一个系统总共含有多少能量,只讨论一个过程发生前后能量变化了多少。即:不考虑总共含有多少能量,只考虑变化了多少能量。

能量有很多种存在形式。

**内能**是最普遍的能量形式,是任何物体都具有的能量。一般很难比较不同物体所具有内能的多少。对于同一物体,温度越高则内能越多。例如:1L水90℃时比30℃时具有更多内能。

**机械能**主要体现在物体的运动中。机械能可分为两种:动能和势能。**动能**是物体因运动而具有的能量,物体的质量越大、速度越快,则动能越大。例如:同样速度下,汽车的动能比自行车更大。同一辆汽车,速度为40km/h比速度为20km/h时的动能更大。

势能又可分为两种:重力势能和弹性势能。**重力势能**是物体因在高处而具有的能量,物体的质量越大、高度越高,则重力势能越大。例如:同一个人在楼顶时比在地面时的重力势能更大。**弹性势能**是物体发生弹性形变时具有的能量,与物体本身的性质有关,弹性形变的幅度越大,则弹性势能越大。例如:同一个弹簧,被压缩到很短时比轻微压缩时的弹性势能更大。

**化学能**是存储在分子中的能量,其实质是化学键的键能。生成化学键时释放能量,断裂化学键时吸收能量。

以甲烷CH<sub>4</sub>分子的燃烧为例,甲烷完全燃烧的化学反应方程式为:



CH<sub>4</sub>分子中有4个C—C键,键能为413kJ/mol。O<sub>2</sub>分子中有1个O=O键,键能为498kJ/mol。断裂1mol CH<sub>4</sub>分子中的4mol C—C键和2mol O<sub>2</sub>分子中的2mol O=O键共需要吸收能量413×4+498×2=2648kJ/mol。

CO<sub>2</sub>分子中有2个C=O键,键能为745kJ/mol。H<sub>2</sub>O分子中有2个H—O键,键能为467kJ/mol。生成1mol CO<sub>2</sub>分子中的2mol C—C键和2mol H<sub>2</sub>O分子中的4mol H—O键共释放能量745×2+467×4=3358kJ/mol。

综上,  $1\text{mol CH}_4$  分子和  $2\text{mol O}_2$  分子反应, 生成  $1\text{mol CO}_2$  分子和  $2\text{mol H}_2\text{O}$  分子, 共释放能量  $3358 - 2648 = 710\text{kJ/mol}$ 。这些能量就是存储在甲烷分子中的化学能。一般有机物分子中  $\text{C-H}$  键越多, 则存储的能量越多。

根据热力学规律, 只要在相同状态下, 由  $1\text{mol CH}_4$  和  $2\text{mol O}_2$  生成  $1\text{mol CO}_2$  和  $2\text{mol H}_2\text{O}$ , 无论是剧烈的燃烧, 还是缓慢氧化, 或其他途径, 释放的能量都是  $710\text{kJ/mol}$ 。

化学能是生物可以直接利用的主要能量形式。糖等储能分子储存能量的原理与甲烷、煤炭、石油等燃料相同。实际上, 煤炭和石油等化石能源都是由古代生物的遗体转化而来。

**太阳能**是来自于太阳的辐射能。太阳能的实质是太阳内部不断发生的核聚变反应所释放的能量, 以热辐射(太阳光)的形式到达地球。

绿色植物、藻类等通过光合作用将太阳能转化为生物可以直接利用的化学能。其他生物通过捕食、寄生等方式, 从生物体中获取能量, 这些能量几乎全部来源于被固定的太阳能。

化能自养生物能通过无机化学反应获取能量, 例如: 硫化细菌可以获取并利用硫发生氧化反应所释放的能量。但总的来说, 太阳能是生物圈所最主要的能量来源。

**热量**不是能量的存在形式, 而是能量的转移形式。能量以热量的形式在两个温度不同的物体之间传递。热量只能从高温物体传递给低温物体, 与物体的其他性质或其他因素无关。

**热力学第一定律**也叫作**能量守恒定律**, 内容为: 在封闭系统中, 能量既不会凭空产生, 也不会凭空消失, 它只会从一种形式转化为另一种形式, 或者从一个物体转移到其它物体, 而能量的总量保持不变。

例如: 发动机燃烧汽油推动汽车前进, 是把汽油中存储的化学能转化为发动机运转的机械能, 发动机通过机械装置将机械能传递给汽车, 让汽车能够前进。

对于细胞，细胞不能凭空创造能量，只能从外部获取能量，要么直接吸收存储有能量的糖类、脂质等物质，要么将太阳能等其他形式的能量转化为自身可利用的能量形式。

细胞也不能凭空消灭能量，只能将能量散发到外部或转化为其他形式。例如：可以用于驱动主动运输等生命过程，可以用于驱动需要吸收能量的化学反应，可以转化为电能——产生电流传导信号，可以转化为机械能供生物体运动，可以转化为热能为生物体供热，还有很多其他转化方式。

光合作用和呼吸作用是生物界转化并利用能量的最主要方式。**光合作用**是通过光化学反应，把太阳能转化为化学能，固定在葡萄糖分子中的过程。**呼吸作用**是利用温和的氧化反应，转化利用存储在葡萄糖分子中的化学能的过程。此外，腺苷三磷酸和腺苷二磷酸的相互来回转化是直接驱动生命活动进行的主要方式。

## 1.2 熵增定律和自发过程

**热力学第二定律**也叫作**熵增定律**，内容为：不能把热量从低温物体传到高温物体而不引起其他变化。也可以表述为：一切自发过程总是沿着分子热运动的无序性增大的方向进行。

用当前知识较难准确全面地理解熵增定律，可以认为熵增定律描述了能量变化的方向：越来越“混乱”。这里的“混乱”是有严格的物理定义和精确的数学计算方式。

根据熵增定律，自然中的一切过程都可以分为自发过程和非自发过程。**自发过程**是系统在不受外界影响时，会自然而然地发生的变化。一般这种变化会释放能量，或导致系统更加混乱。**非自发过程**是系统在不受外界影响时，不会自然而然地发生的变化。若要让非自发过程进行，必须提供额外的能量和作用进行驱动。

例如：水能自发地从高处流到低处，不能自发地从低处流到高处。

不论是河流、瀑布里的水，还是水龙头、水盆里的水，都只能自发地从高处流到低处，不能自发地从低处流到高处。

如果想要让水从低处流到高处，必须要使用其他方式推动，例如：开动水泵，通过抽真空的方式用大气压强把水从一楼抽到顶楼，将电能转化为水的机械能。或者人抬着水桶爬山，花费人的力气把水从山脚抬到山顶，将人体内的化学能转化为水的机械能。

溶质和气体能自发地从高密度区域扩散到低密度区域，不能自发地从低密度区域扩散到高密度区域，其实质也是熵增原理：溶质均匀分布的混乱程度大于任何一种不均匀的分布方式。如果要把均匀的溶液变成不均匀的溶液，则需要额外提供能量专门做功。

对于生物界，熵增定律主要表现为：释放能量的过程大都是自发过程，吸收能量的过程大都是非自发进行——必须要有其他放热过程驱动。

物质的跨膜运输中，被动运输就是顺应溶液从不均匀变得均匀的自发过程，溶质会自发地从高浓度区域向低浓度区域扩散，细胞膜只需减少阻碍，或提供通道或装载工具即可，不需要专门提供能量，甚至有时可以利用物质扩散所释放的能量。

主动运输和胞吞、胞吐往往是非自发过程，让溶液从均匀变得不均匀的过程，溶质不能自发地从低浓度区域聚集到高浓度区域，需要细胞膜专门提供能量，由相应的蛋白质主动地将物质运输过去。

生命活动中的自发过程与非自发过程，更多地体现在生物化学反应中。以甲烷燃烧的化学反应为例，甲烷分子与氧气分子混合在一起，会自发地变成二氧化碳分子和水分子。如果点燃，反应会很快完成。如果不点燃，虽然反应速率极慢，但也会进行并最终完成。

反之，把二氧化碳分子和水分子混合在一起，如果不专门施加其他影响，几乎永远不会自发地变成甲烷分子和氧气分子。

呼吸作用是自发过程，葡萄糖分子和氧气分子和自发地发生氧化

反应，生成二氧化碳和水，同时释放能量。有机物的其他氧化反应、不完全的氧化反应等都是自发过程。

与之相反，将二氧化碳和水转化为葡萄糖并同时吸收能量，是不能自发进行的非自发过程。光合作用之所以能发生，是因为光合作用除了驱动二氧化碳和水转化为葡萄糖以外，还发生了许多其他能够自发的生物化学反应，驱动该过程的进行。

总之，生命活动只能顺应自然规律。即使一些现象表面上与自然规律不符，实际上是由生物通过巧妙地利用自然规律而得以实现。

## 二、生物化学反应的速率与酶

生物化学反应是生物体中普遍存在并且非常重要的生命活动。生物化学反应种类繁多，既有分工、又有配合，精密地调控着各项生命活动。生物通过酶调节生物化学反应的速率，实现对生命活动的调控。

### 2.1 化学反应的能量和速率

生物化学反应的实质仍是化学反应，也遵循化学反应的规律和原理。能量变化和化学反应速率是化学反应的两个重要特征。

不同的化学反应具有不同的反应速率。例如：反应  $\text{H}_2 + \text{F}_2 \longrightarrow 2\text{HF}$ ，若在常温常压下将  $\text{H}_2$  与  $\text{F}_2$  混合，会立即发生剧烈的化学反应——爆炸。而反应  $2\text{H}_2 + \text{O}_2 \longrightarrow 2\text{H}_2\text{O}$ ，若在常温常压下将  $\text{H}_2$  与  $\text{O}_2$  混合，反应速率极慢，甚至观测不到反应发生。

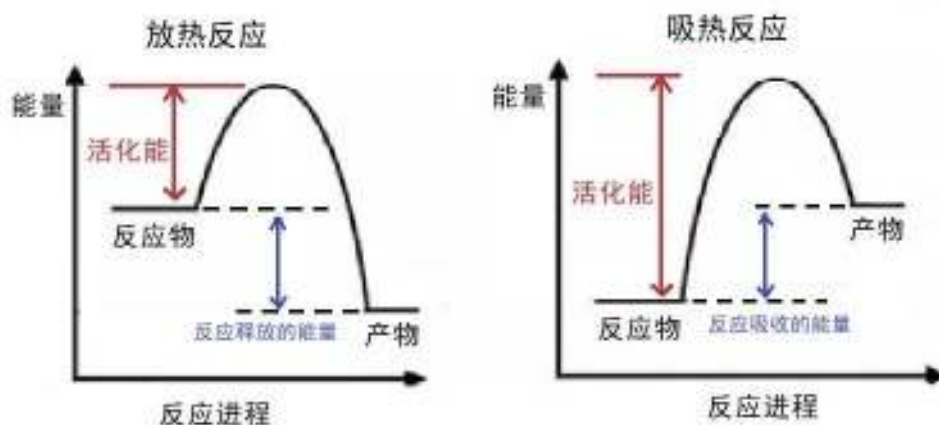
同一个化学反应在不同的条件下反应速率也不同。例如：虽然若  $\text{H}_2$  与  $\text{O}_2$  在常温常压下反应速率极慢，但是点燃后会发生剧烈的化学反应——爆炸。如果使用专门的燃料电池装置，则能让  $\text{H}_2$  与  $\text{O}_2$  平稳可控地反应。

根据化学反应的共性原理，反应物所具有的能量与产物所具有的能量不同。如果反应物的能量比产物的能量多，发生化学反应会释放能量。如果反应物的能量比产物的能量少，发生化学反应需要吸收能



量。化学反应放热或吸热的原理就是上一节所介绍的化学键的键能。

从反应物变成产物，系统内所有物质所具有的能量不是只增不减或只减不减，而是需要经历一段“先上坡后下坡”的过程。如下图所示，横坐标表示反应的进度，纵坐标表示系统所具有的能量。



反应物分子自身具有一定能量，若要发生化学反应，往往还需要再吸收一定的能量，使能量满足一个峰值，化学反应才能进行。这个反应物所需要达到的能量的峰值与常态下反应物具有的能量的差值叫作反应的**活化能**。反应物分子的能量达到活化能后，化学反应自发地继续进行，并释放出能量。

根据热力学规律，宏观的反应物由许许多多微观的反应物分子组成，反应物常态下的能量是众多反应物分子的平均能量，实际上有的分子能量比平均值高，有的比平均值低，并且每个分子的能量在时刻变化。能量高于活化能，能直接发生化学反应的分子叫作**活化分子**。

当分子的能量比活化能高时，就能发生化学反应。当能量高于活化能的分子较多时，发生反应的分子就多，宏观表现为反应速率较快。

当能量高于活化能的分子较少时，发生反应的分子就少，宏观表现为反应速率较慢。如果全体分子的能量都高于活化能，反应可以几乎瞬间全部完成。

综上，化学反应进行的快慢取决于反应的活化能的高低和分子的平均能量。

上述原理也可以解释大多数放热反应能自发进行，吸热反应不能自发进行的现象。对于放热反应，一旦有反应发生，就会释放出热量，令其他反应物分子的能量升高，有更多的活化分子可以继续反应。

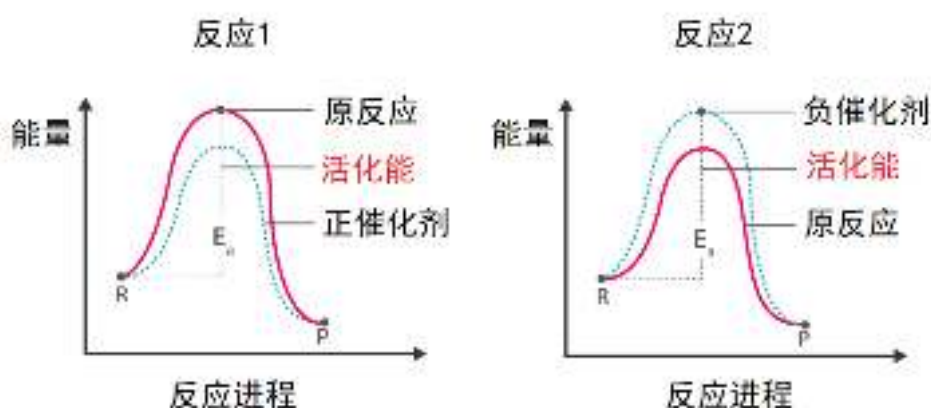
对于吸热反应，一旦有反应发生，需要吸收热量，令其他反应物分子的能量降低，活化分子的数量更少甚至接近没有，反应不再发生。

根据上述原理，要想加快化学反应的速率，可以采取两种方法：

(1) **提高全体分子平均能量**，使得更多反应物分子的能量高于活化能，成为活化分子，能够发生反应。实践操作中，升高温度是增大分子平均动能的最直接方式，能有效加快反应速率。

(2) **降低反应的活化能**，在分子平均能量不变的情况下，如果改变反应发生的过程，令活化能降低使反应只需爬过较缓的“能量坡度”，同样可以使更多的分子的能量高于活化能，成为活化分子，能够发生反应。

**催化剂**是通过改变反应的具体过程，从而改变反应的活化能，达到加快或减慢反应速率的试剂。使反应的活化能降低、反应速率加快的催化剂叫作正催化剂。使反应的活化能升高、反应速率减慢的催化剂叫作负催化剂。下面是催化剂改变反应活化能的示意图。



若无专门说明，催化剂一般默认指正催化剂。催化剂加快（或减慢）反应速率的程度越大，称该催化剂的催化效率越高。

催化剂催化化学反应时，催化剂先被消耗，再重新生成，催化剂

的总体含量不变，因此通常只需添加少量催化剂就能催化大量反应物发生化学反应。

从一般的化学反应的角度，一种分子可能是某一种化学反应的催化剂，也可能同时是几种化学反应的催化剂，还有很多分子尚未发现能催化的反应。一种分子可能对于某些反应是正催化剂，对于另一些反应是负催化剂。

对于同一个化学反应，可能有一种催化剂，也可能有几种催化剂，还可能尚未找到催化剂。可能有些催化剂的催化效率相同，有些催化剂的催化效率不同。

## 2.2 生物化学反应与酶

生物化学反应的实质仍是化学反应。生物化学反应的活化能大都很高，在常规条件下进行的速率非常慢，可以看作没有进行，需要在高效率的催化剂的催化作用下才能进行。

**酶**是生物化学反应中的高效催化剂。酶是一类由活细胞产生，具有催化作用的有机物。绝大多数酶的化学成分是蛋白质，有些酶的化学成分是 RNA。如果没有专门说明，一般讨论的酶都是蛋白质。绝大多数酶都是正催化剂。

酶所催化的生物化学反应的反应物叫作**底物**。通常每一种酶有专门的部位与底物结合，催化反应进行，该部位叫作酶的**活性部位**。有些酶需要与其他一些特定的分子相结合才能起到催化作用，这种特定的分子叫作**辅酶**。

酶是具有催化功能的蛋白质，因此酶同时具有催化剂和蛋白质的特性：高效性、专一性、作用条件温和。

(1) **酶具有高效性**。酶是催化剂，能大幅度加快生物化学反应的速率。酶的催化效率比普通的无机催化剂高得多，大约是无机催化剂的  $10^7 \sim 10^{13}$  倍。很多生物化学反应在没有酶的情况下几乎不能进行，

一旦有酶进行催化，则反应立即大量进行。酶作为启动生物化学反应的“钥匙”，通过控制生物化学反应的进行与停止，调节生物体的生命活动。

(2) **酶具有专一性**。一种酶只能催化一种或一类化学反应。酶的专一性体现出生物大分子高度细化的分工，酶高度细化的分工是精确调节生命活动的必要前提。假设有一种酶可以催化两种截然不同的化学反应，那么可能出现为催化一种反应制造的酶，被错误地用于催化另一种反应，导致生命活动发生混乱。

对于绝大多数酶，根据它们的命名就可以推断出它所催化的反应类型。例如：过氧化氢酶是催化过氧化氢分解的酶；脲酶是催化尿素分解的酶；乙醇脱氢酶是催化乙醇的脱氢反应的酶；乙醛脱氢酶是催化乙醛氧化为乙酸的酶，（得到一个氧原子等价于脱去两个氢原子）。

(3) **酶的作用条件较温和**。酶作为一种生命大分子（蛋白质或RNA），需要与生命适宜生存的环境相一致，在较温和的条件下发挥催化功能。每一种酶都有特定的催化能力最强的温度、酸碱度（pH 值），如果温度和酸碱度偏离适宜的范围，酶的催化活性会降低甚至失去，这个现象叫作**酶的失活**，即：失去活性。

酸性过强、碱性过强、温度过高等极端条件会破坏酶的空间结构，使酶永久性失去催化活性，即**永久失活**。

降低温度也可使酶失去活性。若将因为低温而失活的酶再升高到适宜的温度，酶会恢复活性。这是因为低温一般不会破坏酶的结构，只是将酶“冻住”动弹不得，难以发挥功能，“解冻”后酶可以继续工作。但是如果温度过低，也有一定可能会破坏酶的结构。

大多数蛋白质、核酸等生物大分子都有类似的性质，可在低温下失活并长期保存，恢复适宜温度后恢复生命功能。实际操作中经常使用冰箱冷藏或冷冻保存蛋白质、DNA 等生物大分子，需要使用时再缓慢升温到适宜的条件。

绝大多数动物体内的酶在  $37\sim 40^{\circ}\text{C}$ 、酸碱性接近中性或弱碱性的条件下催化效率最高，这是绝大多数细胞所生存的环境。人的胃中有大量胃酸，化学成分是盐酸，胃部的细胞分泌的消化酶在酸性条件下催化效率最高，也是对胃内强酸性环境的适应。

近年来，科学家发现一些生活在极端条件下的古细菌，它们合成的酶也在极端条件下具有最高活性。例如：极端嗜热菌生活在  $100^{\circ}\text{C}$  的环境中，细菌内的酶会在低于  $80^{\circ}\text{C}$  的“低温”下失活。极端嗜盐菌生存在极高浓度的盐溶液中，若溶液的浓度不够高，极端嗜盐菌会死亡。

### 2.3 酶的功能的抑制

酶的催化功能会被一些分子阻碍甚至阻止，这类物质叫作**酶的抑制剂**。通常一种酶有特定的一种或几种抑制剂。

根据抑制剂抑制酶的催化作用的原理，可以分为竞争性抑制剂和非竞争性抑制剂两种。

**竞争性抑制剂**通常与酶所催化的底物具有相似结构，能够与酶的活性部位相结合，但是不会被酶催化发生化学反应。竞争性通过与底物“竞争”，占据底物与酶结合的位点，使得底物无法与酶结合，从而阻碍酶的催化作用。

**非竞争性抑制剂**通过与酶相结合改变酶的空间构象（即空间结构），使得酶由于发生“变形”而无法与底物结合，从而不能发挥催化作用。一般非竞争性抑制剂与酶结合的位点不是酶的活性部位。

抑制剂还可以根据是否可逆，分为可逆性抑制剂和不可逆抑制剂两种。可逆性抑制剂被移除后，酶能恢复催化活性。不可逆抑制剂被移除后，酶无法恢复催化活性。

竞争和非竞争性抑制剂、可逆性和不可逆抑制剂这两种分类之间没有直接关系，互有交叉。

## 2.4 酶对生命活动的调控

由于绝大多数生物化学反应自发进行的速率极慢，可以看作不能自发启动。同时，由于酶的高效性，这些生物化学反应能在酶的催化作用下以极高的速率进行。

即：没有酶或酶不发挥功能时，反应不进行。酶发挥功能时。反应高效进行。酶可以看作是启动生物化学反应的“钥匙”或“开关”。

酶的专一性使得酶能够精准地调控生命活动，即“一把钥匙开一把锁”。需要进行一种生物化学反应时，只有相应的酶发挥功能才能实现。不需要进行一种生物化学反应时，不分泌相应的酶，或不提供完整的酶，或不提供适宜的条件，就能让反应停止。

每种酶具有自己特定的最适温度、最适酸碱度，也是由酶所催化的具体反应所决定。大多数酶需要在接近室温和中性的酸碱度下发挥功能，这是大多数生物所生存的环境。少数酶需要在较极端的环境下发挥作用，同样是出于需要它们所生存的特殊环境。

例如：胃蛋白酶需要在酸性条件下才能发挥分解蛋白质的功能，只能在强酸性的胃液中分解蛋白质，从而消化食物。假如胃蛋白酶在中性条件下就能发挥作用，进入肠道或其他器官的胃蛋白酶可能会把生物体自身的细胞消化分解，对自身造成严重伤害。

此外，嗜盐细菌、嗜热细菌等生活在极端环境中的细菌，它们体内的酶也主要在相应的高盐、高温环境下发挥功能，如果把它们转移到温和条件下，这些酶会失去功能。

## 三、生物化学反应中的能量转移

生物体内发生的各类生物化学反应中，既有能自发进行的放能反应，也有不能自发进行的吸能反应。不能自发进行的吸能反应往往需要由放能反应驱动才能发生。为了更加方便有效地利用放能反应驱动吸能反应，细胞进化出了一种通用的存储和利用能量的方式。

### 3.1 细胞的能量货币：腺苷三磷酸

吸能反应的进行需要细胞为该反应提供额外的能量，这些能量通常来源于放能反应。为了防止反应之间互相干扰，细胞内关联度不大的生物化学反应需要相对独立地在不同位置分别进行。

为了让细胞内的生物化学反应之间能既保持联系，又相互独立，细胞需要一种容易生成——能方便地存储能量，同时又容易使用——能够方便地释放能量的物质。该物质应当能高效便捷地吸收并储存放能反应释放的能量，移动到需要能量的位置，将能量高效便捷地提供给吸能反应，驱动吸能反应进行。

这种物质吸收能量-释放能量的载体作用，就好像人们日常使用的货币：

放能反应将能量存储在能量载体中，就像人们付出生产劳动换取货币，生产劳动的价值就存储在货币中。

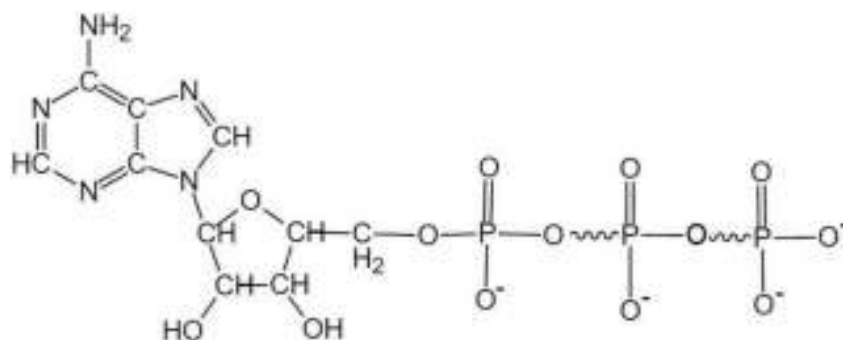
能量载体将能量传递给吸能反应，推动吸能反应进行，就像持有货币的人们进行消费，用存储在货币中的价值购买商品服务。

这样一来，放能反应和吸能反应可以分别独立地进行，不需要混杂在一起同时发生，就像人们可以将生产劳动和获得商品分开，不需要现场以物易物。

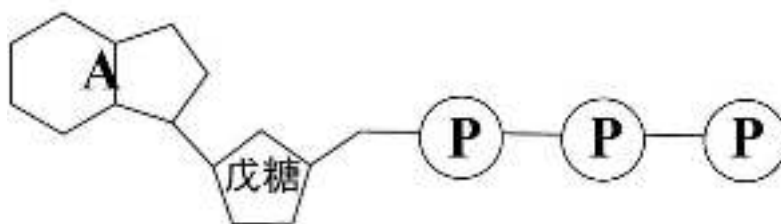
细胞中，起到这种“能量货币”作用的物质是**腺苷三磷酸**。

### 3.2 腺苷三磷酸的结构和性质

腺苷三磷酸也叫作**三磷酸腺苷**，英文缩写为 ATP。A 表示腺嘌呤核苷，即 DNA 中的含氮碱基 A。T 表示 tri，是“3”的意思。P 表示磷酸。ATP 的结构为腺嘌呤核苷与三个磷酸相连，其化学结构如下：



可以简化表示为：



或进一步简化为： $A-P \sim P \sim P$ 。

ATP 分子的结构中，腺嘌呤核苷(简称“腺苷”)的结构非常稳定。与腺苷直接相连的磷酸根，即化学键  $A-P$  也较稳定。这两个部分不容易发生化学反应。

两个磷酸根直接相连的形成的化学键，即中间和末端两个化学键  $P \sim P$  较不稳定，很容易发生化学反应，这两个  $P \sim P$  键叫作**高能磷酸键**。

需特别注意：高能磷酸键的“高能”不是指 ATP 分子中磷酸基团之间的化学键的能量很高，而是指高能磷酸键以水解等方式断裂后释放的能量很高。

由于高能磷酸键较容易生成，同时又有很强的断裂并生成其他化学键的倾向，所以被用来作为细胞的“能量货币”。

ATP 分子发生水解反应，最末端的高能磷酸键  $P \sim P$  断裂，生成腺苷二磷酸 (ADP, A 仍表示腺苷, D 表示“2”的意思, P 仍表示磷酸) 和一个游离的磷酸根 ( $P_i$ ), 反应方程式为： $ATP + H_2O \xrightarrow{\text{cat.}} ADP + P_i$  或  $A-P \sim P \sim P + H_2O \xrightarrow{\text{cat.}} A-P \sim P + P_i$ 。该反应释放的能量高达  $30.54 \text{ kJ/mol}$ 。



ATP 水解反应的逆过程为 ADP 与磷酸根  $\text{Pi}$  发生缩合聚合反应，生成 ATP 和水： $\text{ADP} + \text{Pi} \xrightarrow{\text{cat.}} \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$ 。根据热力学原理，该反应需吸收大量能量。

仔细观察可以发现，ATP 分子共有 2 个高能磷酸键，ADP 分子中仍有 1 个高能磷酸键。理论上 ADP 也能水解，生成腺苷一磷酸(AMP，M 表示“1”)和游离的磷酸根  $\text{Pi}$ 。但实际中绝大多数情况下 ATP 只水解为 ADP 供能，ADP 极少为供能而继续水解为 AMP。

这是因为根据化学平衡的原理，ATP 水解后释放的大量  $\text{Pi}$  会抑制 ADP 的进一步水解，并且如果 ATP 发生两步水解，则每一种使用 ATP 供能的化学反应都需要专门控制究竟是发生一步水解还是两步水解，令情况变得复杂，增加出现错误的风险。

在有些生物化学反应中，ADP 会水解生成 AMP，但不是为了提供能量，主要是作为信号分子，起到传递信息的作用。

### 3.3 腺苷三磷酸的作用机理

由 ADP 转化为 ATP 需要吸收大量能量，由 ATP 转化为 ADP 时释放大量能量，ADP 与 ATP 之间相互来回转化，实现能量的存储和释放，可以作为细胞内能量转移的媒介。

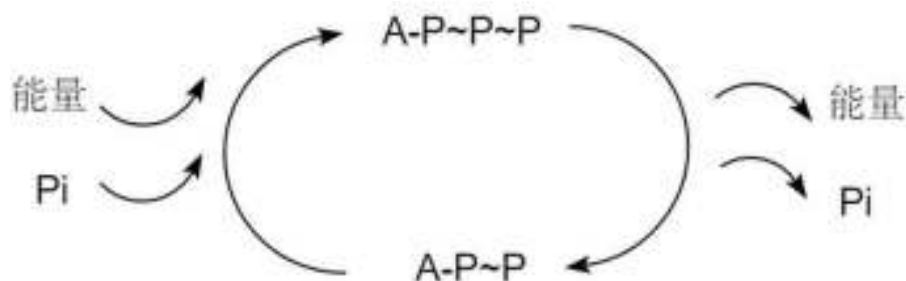
当细胞内发生光合作用、呼吸作用等放能反应时，释放的能量将 ADP 和  $\text{Pi}$  合成为 ATP，能量存储在 ATP 中，就像人们将生产劳动所创造的价值储存在货币中。

当细胞内需要发生主动运输、合成物质、肌肉收缩、神经活动等吸能反应时，ATP 水解提供能量，驱动这些反应的进行，就像人们消耗存储在货币内的价值购买商品服务。

ATP 为吸能反应提供能量的主要方式是**磷酸化**。磷酸化一般指有机分子与磷酸根生成化学键，连上了磷酸根。由 ADP 生成 ATP 就是磷酸化的过程。

ATP 水解释放的磷酸根能与许多蛋白质结合，使蛋白质的构象发生变化，从而驱动蛋白质发挥功能，推动生物化学反应进行。这个过程类似于将“启动杆”插入机械装置，撬动机械运行。

ATP 与 ADP 相互转化传递能量的过程如下图所示：



腺苷三磷酸作为能量“货币”的功能与它的结构和性质息息相关：

ATP 的高能磷酸键的化学性质活泼，容易生成或断裂，便于进行能量的储存和释放。过于稳定的化学键难以断裂，不方便使用。过于活泼的化学键很不稳定，难以控制。

ATP 的高能磷酸键能存储和释放大量能量，使其传递转移能量的效率很高，不需要很多 ATP 分子就能完成大量能量的转移。

ATP 是小分子，容易进行运输和转移，便于在细胞内流通。

### 小结

本章主要学习生命活动中的能量变化。需重点理解热力学定律、自发过程与自发过程，以及这些基本物理规律在生物化学反应等生命过程中的具体表现。需掌握酶和 ATP 的大致结构、重要性质、主要功能，以及结构与性质、性质与功能之间的联系。

## 第五章 呼吸作用和光合作用

虽然 ATP 是高效便捷的“能量通货”，但是由于 ATP 过于高效便捷，不适合较长时间存储能量和远距离运输，而且 ATP 只用于传递能量，对细胞的结构构成几乎没有贡献。

糖类、脂质、蛋白质等营养物质是构成细胞结构的主要物质，其中糖类还是细胞内外长期储存和远距离运输的主要物质。呼吸作用和光合作用分别是细胞使用糖类和合成糖类的重要的基本方式。呼吸作用和光合作用都是生物利用能量驱动生命活动的重要过程。

呼吸作用是细胞通过一系列生物化学反应，把存储在葡萄糖分子中的化学能传递给“能量通货”ATP，葡萄糖最终被氧化为二氧化碳和水的过程。呼吸作用是细胞利用葡萄糖中的能量的主要方式。生物在必要时也能利用脂质、氨基酸、核酸等其他有机物提供能量。

光合作用是生物通过一系列生物化学反应，把光能转化为化学能，同时能把无机物二氧化碳和水转化为葡萄糖的重要过程。光合作用是生物界最主要的能量和物质来源。

除了光合作用，一些生物还能进行化能合成作用，将无机物中的化学能转化为有机物中的化学能，同时将无机物转化为有机物。

呼吸作用也叫作**异化作用**，因为呼吸作用最终将生命分子分解为无机的二氧化碳和水。光合作用和化能合成作用也叫作**同化作用**，因为这两个过程将无机的二氧化碳和水转化为与生命有关的有机物。

### 一、呼吸作用

呼吸作用的实质是细胞内的营养物质发生氧化分解反应并释放能量的过程。释放的能量主要存储在 ATP 中，提供给需要能量的生命活动使用。

#### 1.1 生物的呼吸

最基本的呼吸作用是葡萄糖经一系列生物化学反应，完全氧化生

成二氧化碳和水的过程。

根据热力学原理，系统的能量变化只与起始状态与终末状态有关，与变化过程无关。由此可得，葡萄糖完全氧化为二氧化碳和水的生物化学反应，与葡萄糖燃烧生成二氧化碳和水的化学反应，所释放的能量相同。

根据是否消耗氧气，呼吸作用可以分为有氧呼吸和无氧呼吸两类。**有氧呼吸**需要消耗氧气，氧气作为氧化剂将有机物将葡萄糖分子氧化，同时释放大量能量。**无氧呼吸**不消耗氧气，葡萄糖分子分解生成更小的分子并释放少量能量。

生活在氧气环境下，呼吸需要消耗氧气的生物叫作**好氧生物**，包括动物、植物，以及许多真菌、细菌在内的绝大多数常见生物都是好氧生物。好氧生物在无氧环境下会由于无法呼吸而死亡。

生活在无氧环境下，呼吸不需要氧气的生物叫作**厌氧生物**，厌氧生物多为细菌，有些属于真菌。其中，在有氧环境中会死亡的厌氧生物叫作**专性厌氧生物**，例如一些导致疾病的细菌。

既可以进行有氧呼吸，又可以进行无氧呼吸，在有氧无氧状态下都能生存的生物叫作**兼性厌氧生物**，例如酵母菌是一种兼性厌氧的真菌。兼性厌氧生物并不“讨厌”氧气，而是有氧无氧皆可生存，只是习惯上叫作兼性厌氧生物，有时也叫作兼性好氧生物。

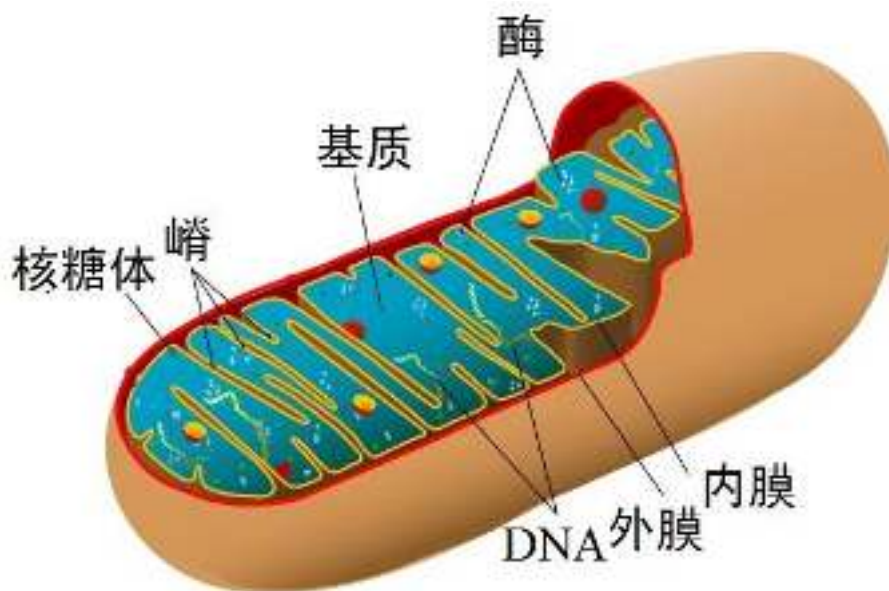
能忍受有氧环境，但是不能利用氧气进行有氧呼吸的厌氧生物叫作**耐氧厌氧生物**。

马铃薯块茎、水稻的根、苹果的果实等植物细胞，以及动物骨骼肌的肌细胞在缺氧情况下也能进行无氧呼吸。

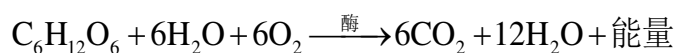
## 1.2 细胞的有氧呼吸

对于真核细胞，线粒体是细胞进行有氧呼吸的主要场所。线粒体有双层膜结构，靠内侧的叫作**内膜**，靠外侧的叫作**外膜**。

外膜主要起到隔离线粒体内部与外部的作用。内膜的一些部位向腔内弯曲，折叠形成嵴状，大大地增加了内膜的表面积。嵴的周围充满了液态的基质。内膜上和基质中有许多与呼吸有关的酶。线粒体内还有 DNA 和核糖体。下面是线粒体结构的示意图。

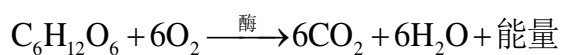


有氧呼吸的反应物是葡萄糖、氧气和水，产物是二氧化碳和水，在相应的酶的催化作用下高效进行，总的化学反应方程式为：



从反应方程式中可以看出，呼吸作用的反应方程式中，反应物消耗6个 $\text{H}_2\text{O}$ ，产物中生成12个 $\text{H}_2\text{O}$ 。

从等式的角度消去两边重复的 $\text{H}_2\text{O}$ ，化学反应方程式可简写为：



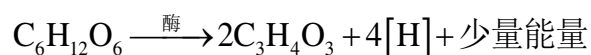
需注意，上述两个反应方程式的箭头上的“酶”实际上代表一系列与有氧呼吸有关的酶。每一种生物化学反应都需要专门的酶催化。所以每个反应方程式上的“酶”字几乎都代表不同的酶或一系列的酶。

有氧呼吸的过程可以分为3个阶段，每个阶段都由一种或多种相应的酶催化进行。

**阶段 1：**在细胞质基质中进行。葡萄糖分子（ $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ）分解为2个

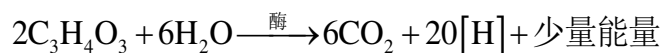
丙酮酸分子( $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ )和4个 $[\text{H}]$ ，同时释放少量能量(产生2个ATP)。

反应方程式为：



阶段1产生的4个 $[\text{H}]$ 以**还原型辅酶I**(记作NADH)的形式存在，还原型辅酶是一类短暂储存氢原子和能量的分子。

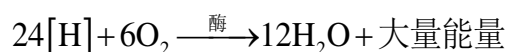
**阶段2：**在线粒体基质中进行。丙酮酸分子( $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ )进入线粒体内部，在线粒体基质中与水反应。 $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ 彻底分解，所有C原子都转化为 $\text{CO}_2$ ，所有H原子都转化为 $[\text{H}]$ ，同时释放少量能量(产生2个ATP)，反应方程式为：



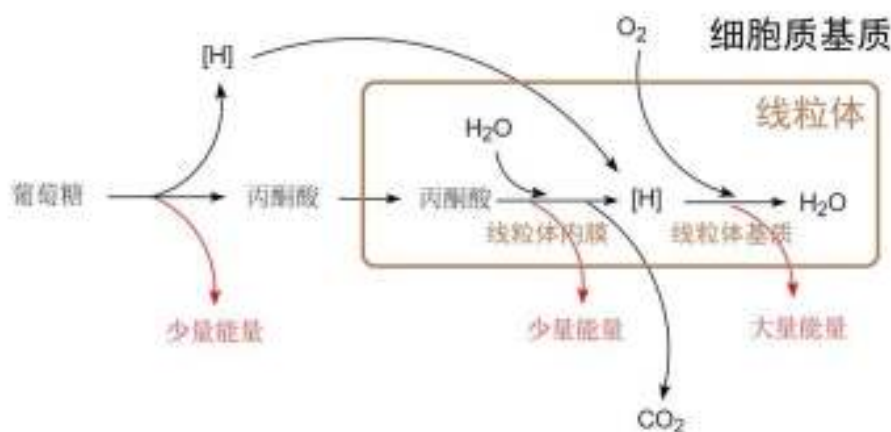
该阶段产生的20个 $[\text{H}]$ 当中，16个以还原型辅酶I(NADH)的形式存在，4个以另一种形式( $\text{FADH}_2$ )存在。

需注意，该反应方程式中丙酮酸的系数为2，相当于把1个葡萄糖分子分解产生的2个丙酮酸一起考虑。

**阶段3：**在线粒体内膜上进行。上述两个阶段产生的全部 $[\text{H}]$ (共24个)，经过一系列化学反应，与氧结合生成 $\text{H}_2\text{O}$ ，同时释放大量能量(产生34个ATP)，反应方程式为：



综合上述过程，有氧呼吸的全过程为：



每个葡萄糖分子经有氧呼吸完全转化为二氧化碳和水以后，共直接生成  $2+2+34=38$  个 ATP。

如果[H]氧化的方式不同，产生的 ATP 数量有可能少于 34 个。此外，由于各步化学反应中可能有能量损失或副反应，所以实际产生的 ATP 数量会略少于这个数字。

呼吸作用过程中生成的小分子也是生物合成其他各类所需的生物分子的原料。

### 1.3 细胞的无氧呼吸

厌氧生物的细胞以及部分植物和动物细胞在缺氧情况下能进行无氧呼吸。无氧呼吸需要在没有氧气或缺少氧气的情况下进行，主要反应物也是葡萄糖。

无氧呼吸的过程可以分为 2 个阶段。

**阶段 1：**与有氧呼吸的阶段 1 相同，葡萄糖分子 ( $C_6H_{12}O_6$ ) 分解为 2 个丙酮酸分子 ( $C_3H_4O_3$ ) 和 4 个[H]，同时释放少量能量（产生 2 个 ATP）。反应方程式为：

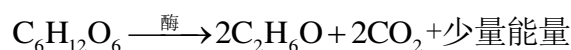


**阶段 2，**丙酮酸在催化无氧呼吸的酶的催化作用下，进一步发生生物化学反应，分解为其他分子，同时释放少量能量。有两种情况：

情况（1）：丙酮酸 ( $C_3H_4O_3$ ) 在相应的酶的催化下转化为乳酸 ( $C_3H_6O_3$ )，同时释放少量能量，该无氧呼吸方式总的反应方程式为：



情况（2）：丙酮酸 ( $C_3H_4O_3$ ) 在相应的酶的催化下分解为酒精（即乙醇， $C_2H_6O$ ）和二氧化碳，同时释放少量能量，该无氧呼吸方式总的反应方程式为：



无氧呼吸只释放储存在葡萄糖分子中的很少一部分能量，大部分

能量仍储存在乳酸或乙醇分子中。

酵母菌进行无氧呼吸把葡萄糖转化为乙醇的过程叫作**酒精发酵**。乳酸菌进行无氧呼吸把葡萄糖转化为乳酸的过程叫作**乳酸发酵**。

酵母菌、乳酸菌等微生物的无氧呼吸作用统称为**发酵**，是制作面包、泡菜、酸奶、酒、醋等传统食品的重要工艺，也用于青霉素的工业生产。《生物选修3 生物技术与工程》中将专门学习使用生物发酵进行生产的发酵工程的原理和方法。

人剧烈运动时，储存在肌肉中的肌糖原进行无氧呼吸为肌肉供能，同时生成乳酸，使人感觉到肌肉酸痛。乳酸经血液循环运输到肝脏后转化为肝糖原，继续为人体供能。

### 1.4 营养物质的转化

糖类、脂质、蛋白质是生物体内的主要营养物质，是构成生物体结构的主要化学物质。糖类和脂肪还是主要的存储和供能物质。蛋白质也能被彻底氧化分解提供一定的能量。

**糖类代谢**。糖类经有氧呼吸彻底氧化生成水和二氧化碳，同时释放大量能量。糖类也能经无氧呼吸，生成乙醇（和二氧化碳）或乳酸，同时释放少量能量。

单糖聚合生成多糖，多糖水解得到单糖。糖类在分解过程中生成的中间产物  $C_2$ （一种二碳化合物的简写）可以用于合成脂肪。糖类代谢过程中生成的一些其他中间产物能用于合成部分氨基酸的 R-基团。

**脂肪代谢**。脂肪在脂肪酶的催化作用下，发生水解反应生成甘油（即丙三醇）和脂肪酸。甘油在肝脏中被转化为丙酮酸，进入糖类代谢的过程。脂肪酸在线粒体基质中被分解为  $C_2$ ，进入糖类代谢的过程，彻底氧化为水和二氧化碳，同时释放大量能量。

**蛋白质代谢**。蛋白质在蛋白酶的催化下，水解生成多肽和氨基酸，用于合成生物体所需要的蛋白质。



当生物体内能量供应不足时，氨基酸在相应的酶的催化作用下脱去氨基，剩下的碳链参到糖类代谢的过程，脱下的氨基转化为尿素排出体外。

综上，糖类、脂肪、蛋白质之间能通过代谢途径中的生物小分子互相转化。

## 二、光合作用

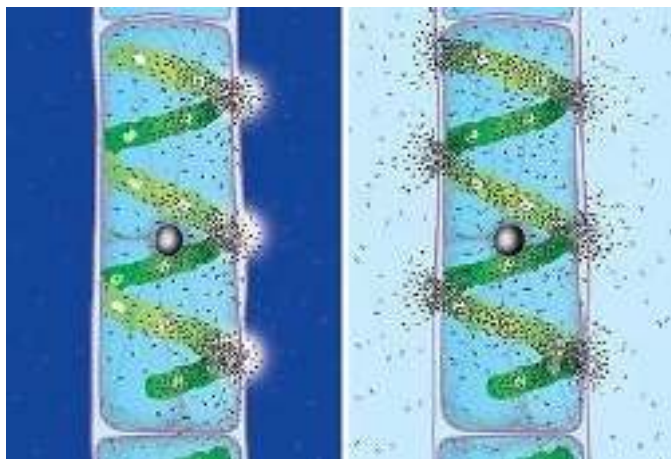
光合作用是生物界中有机物和能量的主要来源，是一切生命活动的物质和能量的基础。绿色植物通过光合作用将无机自然界的二氧化碳和水转化为有机物，将太阳能存储在有机物中，同时释放出氧气。

### 2.1 光合作用的结构基础

起初，科学家通过对照实验发现，绿色植物制造营养物质需要光照、水、二氧化碳，并能产生氧气。

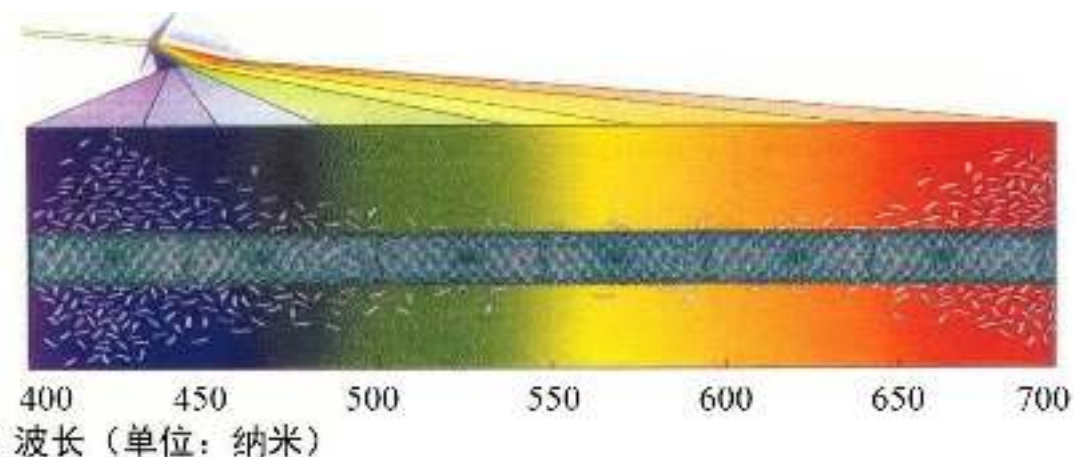
后来，科学家发现，种植玉米和水稻等作物时，叶片中不含绿色色素的白化苗会在耗尽种子中的养分后死亡，由此推断出绿叶中的色素应当与植物捕获光能的能力有关。

德国科学家恩格尔曼将含有叶绿体的水绵和需要氧气的细菌一同放置在没有空气的黑暗小室内，当用极细的光束照射水绵的部分区域时，发现细菌向被光束照射到的部位集中，据此推断叶绿体需要在光照下进行光合作用。如下图所示。



自然光虽然看上去没有颜色，实际上是由一系列不同波长的光混合而成，不同波长的光显示出不同的颜色，红光的波长较长，蓝光的波长较短，用三棱镜可以通过折射将不同颜色（波长）的光分开，得到自然光的光谱。彩虹就是空气中的水滴将自然光折射形成光谱的自然现象。

恩格尔曼继续用不同颜色的光照射水绵的不同部位，发现需氧细菌聚集在红光和蓝紫光照射的区域，较少聚集或不聚集在黄光和绿光照射的区域，据此推断光合作用需要在红光或蓝紫光的照射下进行。如下图所示。



叶绿体之所以显绿色是由于叶绿体中含有叶绿素等色素。绿叶中的色素主要有两类：叶绿素（约占3/4）和类胡萝卜素（约占1/4）。

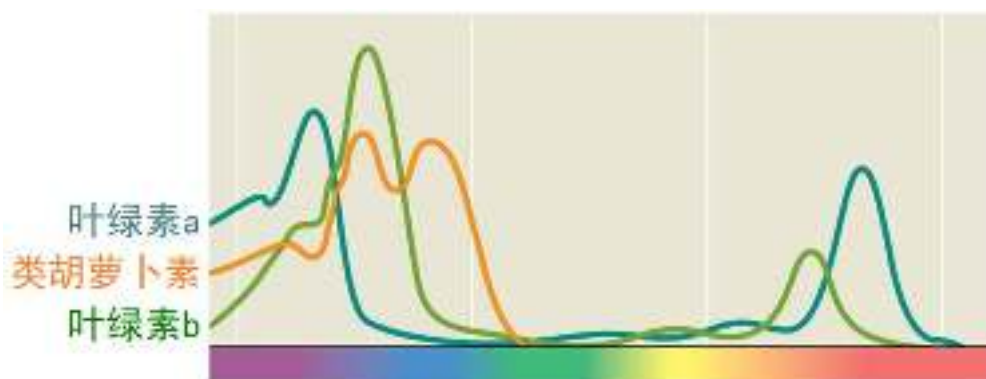
其中，叶绿素有叶绿素 a（蓝绿色）和叶绿素 b（黄绿色）两种，类胡萝卜素有胡萝卜素（橙黄色）和叶黄素（黄色）两种。这4种色素都能进行光合作用，因此叫作**光合色素**。

色素之所以具有颜色，是因为它们能吸收特定颜色的可见光，同时反射另一些颜色的可见光。有些颜色的光被色素吸收，于是色素显现出的是没被吸收的光的颜色。

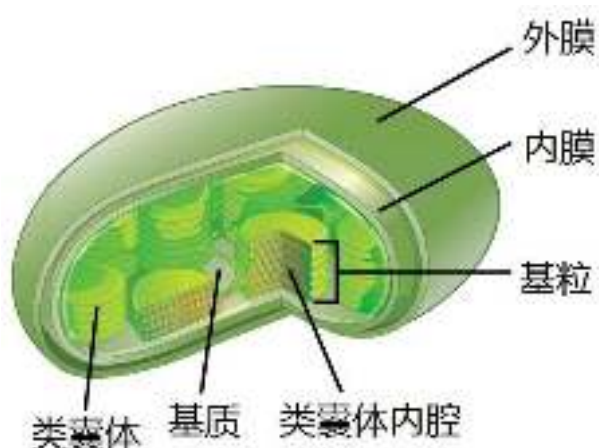
叶绿素 a 和叶绿素 b 主要吸收利用蓝紫光和红光，因此主要显现没被吸收的绿光的颜色。其中，叶绿素 a 吸收的蓝紫光比叶绿素 b 要少，因此叶绿素 a 显蓝绿色，叶绿素 b 显黄绿色。

胡萝卜素和叶黄素主要吸收利用蓝紫光，因此主要显现没被吸收的绿-黄-红光的颜色，胡萝卜素显橙黄色，叶黄素显黄色。

下面是各光合色素对不同颜色（波长）的光的吸收情况。曲线的纵坐标越大，表示吸收的百分比越大，即对该颜色（波长）的光的吸收率越高。



经实验确认，绿叶中的绿色色素主要存在于植物细胞的**叶绿体**中。叶绿体是由双层膜包被的细胞器，双层膜的外层叫作**外膜**，内层的叫作**内膜**。叶绿体内部有许多基粒，每个基粒都由多个圆饼状的囊状结构堆叠而成，这些囊状结构叫作**类囊体**。每个基粒含有至少2个类囊体，有的可多达100个以上。基粒与基粒之间充满了基质。叶绿体内也有DNA和核糖体。下面是叶绿体结构的示意图。



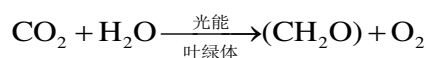
光合色素分布在类囊体的薄膜上。由于叶绿体内部具有数量众多的基粒和类囊体，且每个类囊体都有一定的表面积，因此叶绿体有非

常大的受光面积，能够更加有效地利用照射进来的光。

类囊体膜和叶绿体基质中还有大量光合作用所必需的酶，共同构成了进行光合作用的结构基础。

## 2.2 光合作用的过程

光合作用的实质也是一系列生物化学反应。绿色植物的叶绿体利用光能，将二氧化碳和水转化为有机物并将能量存储在有机物，同时释放出氧气，总的化学反应方程式为：



该反应中，反应物  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$  中都有 O 原子，产物  $(\text{CH}_2\text{O})$  和  $\text{O}_2$  中也都有 O 原子。研究清楚反应中 O 原子的来源和去向，对于深入了解和有效利用光合作用非常重要。

为了确定产物中 O 原子的来源和去向，科学家使用同位素示踪法。其原理为：

O 元素有  $^{16}\text{O}$ 、 $^{17}\text{O}$ 、 $^{18}\text{O}$  三种稳定的同位素，都没有放射性。其中， $^{16}\text{O}$  占 O 元素的比例为 99.7% 以上。 $^{17}\text{O}$  和  $^{18}\text{O}$  的占比合起来不到 0.3%。

由于  $^{16}\text{O}$ 、 $^{17}\text{O}$ 、 $^{18}\text{O}$  的质量不同，因此由不同质量的氧原子参与构成的分子的相对质量不同。通过离心等方法可以分离相对质量不同的分子，于是就可以鉴别含不同质量的氧原子的分子。

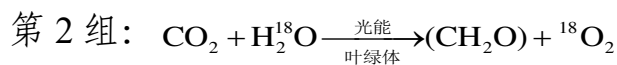
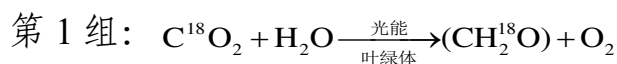
用  $^{18}\text{O}$  分别标记  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ ，即：用  $^{18}\text{O}$  分别替换  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$  分子中的  $^{16}\text{O}$ ，得到对分子质量更大的  $\text{C}^{18}\text{O}_2$  和  $\text{H}_2^{18}\text{O}$ 。分别用  $\text{C}^{18}\text{O}_2$  和  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  进行两组实验：

第 1 组：只给植物提供用同位素标记的  $\text{C}^{18}\text{O}_2$  和普通质量的  $\text{H}_2\text{O}$ ，用于进行光合作用。

第 2 组：只给植物提供用同位素标记的  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  和普通质量的  $\text{CO}_2$ ，用于进行光合作用。

实验发现，第 1 组光合作用产生的都是普通质量的  $\text{O}_2$ ，第 2 组产

生的都是较重的同位素标记的 $^{18}\text{O}_2$ 。即：



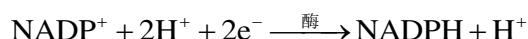
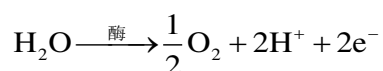
由此可知，光合作用产生的 $\text{O}_2$ 全都来自反应物中的 $\text{H}_2\text{O}$ 。

经进一步研究，科学家探明了光合作用在分子层面的具体过程。根据是否需要光能，可以将光合作用大致分为光反应和暗反应两个阶段。光反应和暗反应在叶绿体中不同的位置分别进行，不需要连续发生，可以相对独立地进行。

**光反应**阶段是光合作用第一个阶段的化学反应，发生在叶绿体的类囊体的薄膜上，需要分布在类囊体膜上的光合色素发挥作用，必须有相应颜色（波长）的光作为能源才能进行。

光合色素吸收光能，在光能的驱动下将 $\text{H}_2\text{O}$ 分解为 $\text{O}_2$ （氧气分子）、 $\text{H}^+$ （氢离子）、 $\text{e}^-$ （电子）。

其中， $\text{O}_2$ 分子作为气体直接释放。 $\text{H}^+$ 和 $\text{e}^-$ 与**氧化型辅酶II**（记作 $\text{NADP}^+$ ）结合，生成**还原型辅酶II**（记作 $\text{NADPH}$ ）。这两个反应的方程式如下（简单了解即可）：



$\text{NADPH}$ 是活泼的还原剂，同时储存部分能量，可用于驱动暗反应的进行。 $\text{NADPH}$ 也能在酶的催化作用下，提供能量将 $\text{ADP}$ 和 $\text{Pi}$ 转化为 $\text{ATP}$ 。光反应将光能转化为化学能存储在 $\text{NADPH}$ 和 $\text{ATP}$ 中。

光反应阶段最重要的作用是将光能转化为生物能直接利用的化学能。光反应没有直接将无机物转化为有机物。

**暗反应**阶段也叫作**碳反应阶段**，是光合作用第二个阶段的化学反应，发生在叶绿体的基质中，不需要光就能进行。

暗反应阶段的主要过程为：绿叶的气孔从外界吸收 $\text{CO}_2$ ，在特定

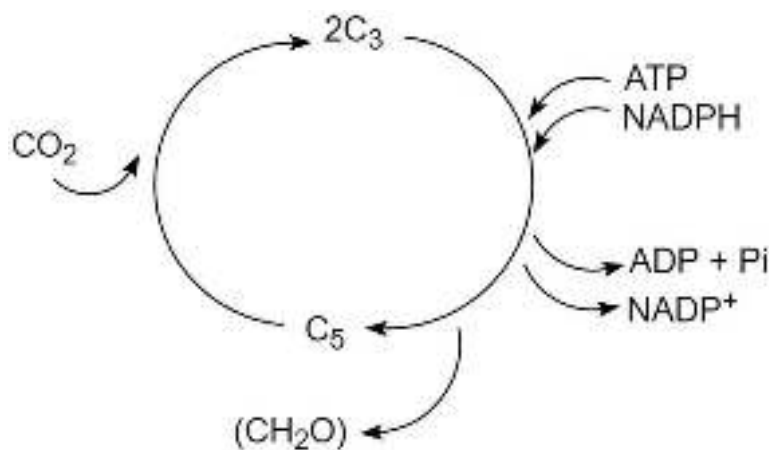
的酶的催化作用下， $\text{CO}_2$ 与 $\text{C}_5$ （一种五碳化合物的简写）结合，迅速生成2个 $\text{C}_3$ （一种三碳化合物的简写）。该过程叫作**二氧化碳的固定或碳的固定**，即：气态的碳原子被固定到固态的有机物中。

生成的 $\text{C}_3$ 分子在有关的酶的作用下被NADPH还原，该过程需要吸收ATP和NADPH释放的能量。

接受能量并被还原的 $\text{C}_3$ 分子中，一部分经过一系列反应转化为糖类；另一部分经过一系列反应重新生成 $\text{C}_5$ ，重新参与二氧化碳的固定。

暗反应中既有由 $\text{C}_5$ 生成 $\text{C}_3$ 的反应，又有由 $\text{C}_3$ 生成 $\text{C}_5$ 的反应，形成一个循环。循环的过程中， $\text{CO}_2$ 被固定为有机物，实现了从无机物到有机物的转化。

该循环用其发现者的名字命名为**卡尔文循环**。下面是卡尔文循环的示意图。



### 2.3 光合作用的影响因素

光合作用也遵循化学反应的基本规律，反应物的浓度、催化剂的活性、温度与能量等都是影响化学反应的因素。

**光照的影响。**光能是驱动光合作用进行的能量基础，光合色素能利用的光能的多少与光照强度、光照面积有关。通常光照强度越大、接受光照的绿叶面积越大，光反应进行得越旺盛。

由于光合色素进行光合作用的效率有上限，因此当光照强度大到



一定程度后，光合作用速率不再随光照强度的增大而增快，此时称光合作用达到饱和，该光照强度叫作该植物光合作用的**光饱和点**。

光照面积主要由叶片的面积和互相遮挡情况所决定。叶绿体内的类囊体结构有效增大了表面积，叶绿素分布在类囊体的薄膜上，获得了更大的光照面积。

由于光合色素只能吸收利用特定颜色（波长）的光，因此光的颜色（所含各种波长的比例）也是影响因素。如果照射的光线以光合色素不利用的绿光为主，则光反应也难以发生。

**二氧化碳**是进行光合作用的原料。二氧化碳的浓度越高，光合作用进行得越旺盛。由于催化暗反应的酶的效率存在上限，因此暗反应的速率随二氧化碳浓度的增加也有上限。

二氧化碳通过绿叶的气孔吸收，如果室温过高，植物为了减少水分蒸发会关闭气孔，导致吸收的二氧化碳减少，从而抑制暗反应的进行。

**水**也是光合作用的原料。水主要由植物的根系从土壤中吸收。缺水会抑制光反应的进行。水是细胞生命活动的重要基础物质，大多数植物由于蒸腾作用对水的需求量较大，缺水会对植物造成多方面的影响，对光合作用的影响只是其中的一个方面。

**酶**是催化光合作用高效率进行的重要催化剂。各种酶需要在最适温度、pH 值等条件下才能达到最高的催化效率。如果温度或 pH 值过高或过低，也会影响光合作用的效率。

## 2.4 化能合成作用

除了绿色植物和藻类能够将光能转化为生物可利用的化学能，同时将无机碳转化为有机碳以外，少数几种细菌能将自然界自发进行的释放能量的无机化学反应作为能量来源，将无机物中的化学能转化为生物可以直接利用的化学能，同时将无机物转化为有机物，这些生物

叫作**化能自养生物**。例如硝化细菌和硫化细菌。

**硝化细菌**主要生存在土壤中，能将土壤中的氨（ $\text{NH}_3$ ）氧化为亚硝酸（ $\text{HNO}_2$ ），再进一步氧化为硝酸（ $\text{HNO}_3$ ）。硝化细菌利用该反应释放的化学能将 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 合成糖类，合成生存所需要的营养物质。硝化细菌的硝化作用为植物提供生长所需要的硝酸盐。

**硫化细菌**主要生存在土壤和水中，能将金属硫化物氧化为硫酸（ $\text{H}_2\text{SO}_4$ ）。硫化细菌利用该反应释放的化学能将 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 合成糖类，合成生存所需要的营养物质。硫化细菌的硫化作用为植物提供了生长所需要的硫酸盐。

### 小结

本章主要学习呼吸作用和光合作用，这两种对生物生存非常重要的生命活动。需结合线粒体和叶绿体的结构，记忆清楚课本上光合作用和呼吸作用的主要过程和相关细节。要能根据呼吸作用和光合作用的过程及原理，解释一些相关的自然现象，提出相关的应对方法。

需注重理解水绵的光照实验、同位素示踪技术的方法和原理，实验现象所反映的生物或化学本质，以及根据宏观的实验现象推理出微观的机理原因的逻辑思路。要能针对其他类似问题设计实验，并说明每种可能的实验结果所对应的生物化学过程。这是学习研究生物学以及一切自然科学的重要方法。



## 第六章 细胞的生命历程

出生、生长、成熟、衰老、死亡是所有生命都必然经历的自然过程，一些生物体还有繁殖产生新个体的能力。细胞是生命活动的基本单位。细胞也必然经历出生、生长、成熟、繁殖、衰老、死亡等过程。

对于单细胞生物，细胞的生命历程就是个体的生命历程。对于结构复杂的多细胞生物，细胞的生命历程是个体的生命历程的一部分，每时每刻都可能细胞处于不同的生命阶段。

虽然细胞从出生到死亡是连续的过程，但是根据细胞的形态结构特征以及各细胞器的工作状态，可以将细胞的生命历程划分为若干个不同的阶段。各阶段之间既有鲜明的区别，也有相互衔接的过渡状态，需要分别从静止的状态和动态的过程两方面加以理解。

### 一、细胞的增殖

细胞学说中有一条：新细胞由老细胞分裂产生。虽然这句话不能解释第一个细胞如何诞生，但是可以解释其他新产生的细胞的来源。细胞通过分裂的方式增加细胞数量的过程叫作**细胞增殖**。细胞增殖是生物体生长、发育、繁殖、遗传的基础。

单细胞生物的一个细胞就是一个生物个体，细胞增殖是单细胞生物繁殖的主要方式。多细胞生物由多个细胞构成，细胞分裂和分化是多细胞生物个体生长发育的重要过程。

#### 1.1 细胞分裂和细胞周期

细胞有两种最重要的分裂方式：有丝分裂和减数分裂。

**有丝分裂**是单细胞生物繁殖、多细胞生物生长的主要过程。细胞经过有丝分裂，产生2个含有与原细胞相同遗传物质的新细胞。

实行有丝分裂的细胞往往能进行多次有丝分裂，甚至有的细胞能进行无限次有丝分裂。例如：在适宜的生存环境下，单细胞生物可以不断地繁殖，可以视作完成了很多次有丝分裂。癌细胞是失去控制的

体细胞，只要有充足的养分，就能进行无限次分裂。

**减数分裂**是实行有性繁殖的生物产生生殖细胞的过程。减数分裂产生的2个新细胞各含有原细胞一半的遗传物质。减数分裂的过程将在关于遗传与变异的章节具体学习。

对于连续进行有丝分裂的细胞，从上一次分裂完成时开始，到这一次分裂完成时为止，所经历的时间叫作一个**细胞周期**。

不同类型的细胞往往具有不同长度的细胞周期，同一类型的细胞在不同的环境下可能也具有不同长度的细胞周期，因此研究细胞的细胞周期时，需为细胞提供稳定且一致的环境。

根据细胞分裂过程中，细胞内遗传物质的行为特点，细胞周期可以分为分裂间期和分裂期两个阶段。

**分裂间期**是从细胞刚刚完成一次分裂时开始，到开始进行下一次分裂之间的阶段，通常占到细胞周期的 90%~95%的时间。

分裂间期内，细胞为分裂期所要进行的生命活动进行物质准备，主要包括复制（细胞核中的）DNA 分子、合成细胞分裂所需要的蛋白质等，同时细胞也会适度生长。

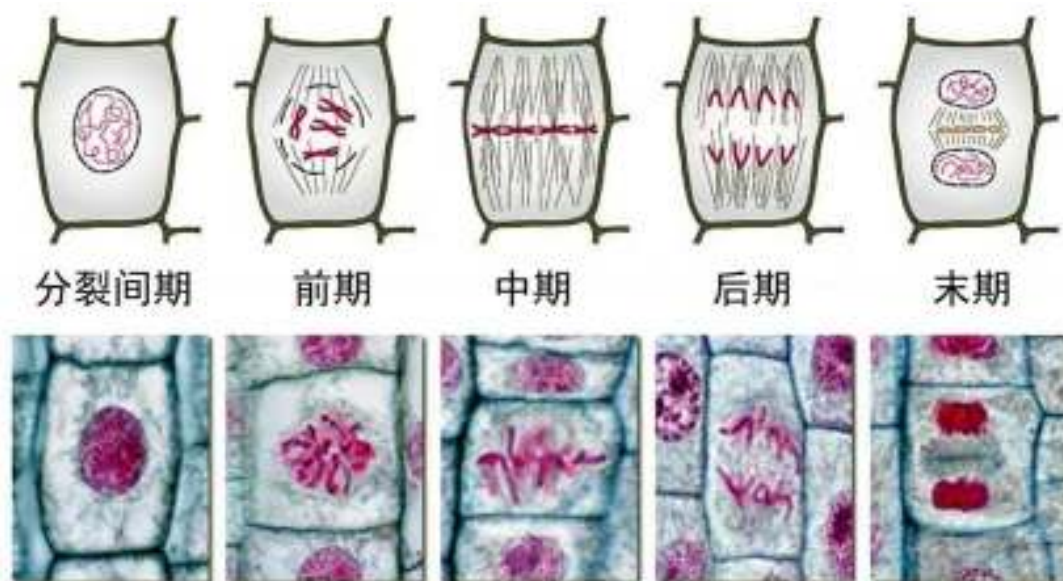
**分裂期**是从细胞开始进行分裂，到细胞完成分裂之间的阶段。分裂完成后产生的2个新细胞叫作**子细胞**。新产生的2个子细胞分别进入分裂间期，启动新一轮细胞周期。

分裂期内，根据 DNA 的行为特点，可以进一步细分为前期、中期、后期、末期四个阶段。这四个阶段的划分依据是观察到的细胞分裂过程中观察到的 DNA 的行为特点，每个阶段都有鲜明的特点。

## 1.2 细胞的有丝分裂

高等植物细胞的细胞周期与动物细胞大致相同，只是一些具体过程的进行方式有所不同。植物与动物细胞分裂过程的不同与它们细胞结构的不同有关。

高等植物细胞的细胞周期。如下图所示（省略其他细胞器）。



**分裂间期。**细胞为分裂期活动所需要的物质做准备，主要包括完成 DNA 分子的复制、合成与细胞分裂有关的蛋白质。同时细胞的体积适度增长。分裂间期结束后，细胞进入分裂期开始分裂。

细胞处于分裂间期时，细胞核中的 DNA 主要以细丝状或交织成网状的染色质的形式存在，这是比较容易观察到的分裂间期与分裂期的一个明显区别。

**前期。**进入前期，细胞核中原本呈细丝或网状的染色质开始螺旋缠绕，DNA 分子高度螺旋化后变短变粗，成为可以直接在光学显微镜下观察到的染色体。同时，细胞核的核仁和核膜逐渐消失，从细胞的两级（两端）发出纺锤丝，伸向细胞中央细胞核所在的区域，共同形成一个梭形的纺锤体。

前期，每条染色体包括 2 条姐妹染色单体。每条姐妹染色单体都是 1 个 DNA 分子，同一个染色体上的 2 条姐妹染色单体由原来的 1 个 DNA 复制而成。若没有发生复制错误或基因突变等状况，则两条姐妹染色单体应当完全相同。

两条染色单体由一个共同的**着丝粒**相连接，形成类似“X”的形状。

有的染色体的着丝粒连在两条姐妹染色单体的正中间，两侧的 DNA 长度相似，形状像标准的“X”。有的染色体的着丝粒靠近两条姐妹染色单体共同的一侧，形状有些“头重脚轻”。对于同种细胞的同一条染色体，两条姐妹染色单体与着丝粒相连的部位总是相同。

前期与分裂间期的显著区别主要有两个：（1）间期，DNA 以染色质的形式存在；前期，DNA 以染色体的形式存在。（2）间期，细胞核的核仁和核膜较完整；前期，细胞核解体。

**中期。**进入中期，每条染色体的两端都与从细胞两级发出的纺锤丝相连，并且在纺锤丝的牵引下运动，使得所有染色体都排列在细胞中央的一个平面内，该平面与纺锤体的中轴线垂直，叫作**赤道板**。若将细胞比作地球，则发出纺锤丝的起点相当于南北两极，所有染色体所在的平面相当于地球赤道所在的平面。

中期与前期的显著区别也主要有两个：（1）前期，染色体没有与纺锤丝相连；中期，所有染色体的着丝粒都与两极发出的纺锤丝相连。（2）前期，染色体杂乱无序地分布在细胞核区域；中期，染色体受纺锤丝牵引共同分布在赤道板平面内。

**后期。**进入后期，所有染色体的着丝粒一分为二，各携带一条姐妹染色单体分开，成为两条染色体。在纺锤丝的牵引下，两条姐妹染色单体分别向细胞的两级运动。最终，细胞两端各有一套完整的染色体。若没有发生复制错误或基因突变等状况，则细胞两端染色体的数量和种类完全相同，与原来的细胞也完全相同。

中期与后期的区别非常明显：中期，姐妹染色单体由着丝粒连接在一起，并且分布在赤道板上；后期，姐妹染色单体分开，并明显地向两极移动。

**末期。**进入末期，两套染色体分别到达细胞的两极，染色体解螺旋，重新变成细长盘曲的染色质丝。同时，纺锤丝逐渐消失。细胞两极染色质聚集的区域重新出现细胞核的结构。此外，在原本赤道板的

位置，出现一条可以观察到的薄膜状结构，叫作**细胞板**。细胞板逐渐扩展成为新的细胞壁。

后期与末期的主要区别主要为：末期，可以观察到两极开始形成细胞核，并且细胞中央可以观察到薄膜状的细胞板。

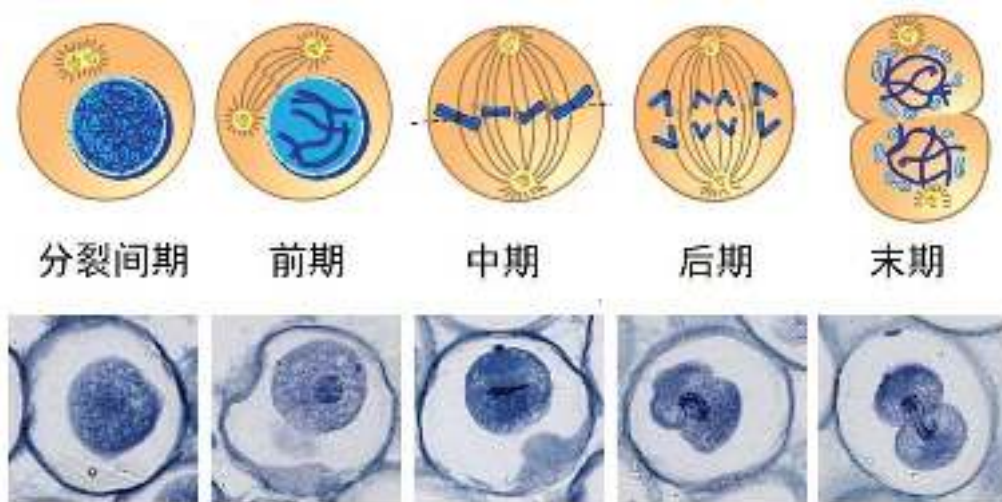
1个细胞完成有丝分裂后产生2个子细胞。若没有发生复制错误或基因突变等状况，则2个子细胞的染色体的数量和结构都相同，并且与原细胞相同。如果分裂形成的子细胞继续分裂，则开始下一个细胞周期，进入分裂间期。

**动物细胞的细胞周期**与高等植物基本相同，主要区别为：

(1) 动物细胞有由一对由中心粒构成的中心体，植物细胞没有。分裂间期，动物细胞的中心粒倍增成为两组，分别移动到细胞的两极。两组中心粒周围分别发出大量放射状的星射线，两组中心粒之间的星射线形成纺锤体。动物细胞由中心粒形成的纺锤体与高等植物细胞由纺锤丝形成的纺锤体功能基本相同。

(2) 动物细胞在末期不形成细胞板，而是在蛋白质微丝的作用下，细胞中央位置的细胞膜向内凹陷，把细胞缢裂成两部分，形成两个子细胞。缢裂的过程有蛋白质参与。

下面是动物细胞的细胞周期各阶段的示意图，请根据植物细胞的周期和上述区别，分析动物细胞周期的过程和各阶段的特点。



### 1.3 细胞的无丝分裂

有些细胞进行无丝分裂，例如蛙的红细胞。顾名思义，无丝分裂的过程中没有出现纺锤丝。无丝分裂的过程较简单，通常是细胞核先延长，细胞核从中间部分向内部凹陷，缢裂成为两个细胞核。然后整个细胞从中间部分缢裂成为两个子细胞。无丝分裂的过程中，DNA 始终以染色质的形式存在，不会高度螺旋化成为染色体。

## 二、细胞的分化

虽然由同一个细胞有丝分裂产生的子细胞应当具有相同的遗传物质，但是很多有相同遗传物质的细胞却有不同的结构和功能。相同的遗传物质和不同的结构功能是形成复杂的多细胞生物的基础。

### 2.1 细胞分化

对于动物和高等植物等多细胞生物，生物体内有很多结构和功能各不相同的细胞，这些细胞都由同一个受精卵产生。

例如：成熟的人体有负责运动的肌细胞、传递神经信号的神经细胞、运输氧气的红细胞、进行免疫的白细胞、分泌多种酶的腺细胞等许多不同的细胞，它们都由最初的受精卵发育而来。

成熟的高等植物体有进行光合作用的叶肉细胞、吸收养分的根细胞、传递养料的维管束细胞等，它们也都由最初的种子萌发而来。

细胞除能通过细胞分裂的方式产生与母代细胞相同的子细胞外，也能通过细胞分化的方式，产生形态、结构、生理功能发生稳定性差异的子细胞，这个过程叫作**细胞分化**。

细胞分化是细胞的基因选择性表达的结果。细胞通过接受化学信号、电信号、重力信号等各种类型的信号，对信号作出相应的反应，有选择地表达一些基因，不表达另一些基因。

基因的选择性表达就像班里每位同学都有一样的课本，但是根据课程需要，安排不同的同学朗读不同的课文。



细胞分化是一种不可逆的持久性变化，分化产生的细胞将永远保持分化后的状态直至死亡，不会再变回到分化前的状态。

细胞分化所产生的形态、结构和功能的差异是稳定的，而不是随机的。即：细胞分化在细胞的控制下有序进行。这种有序控制通过细胞对基因进行选择性地表达实现。细胞通过合成信号分子、微弱地改变周围环境等方式传递信息、相互影响，按照“预设程序”分化成具有不同形态、结构、功能的细胞。

细胞分化使得不同的细胞具有不同的分工，高度分化的细胞发挥各自的功能，增强了生物体应对更加复杂的环境的能力，增强了生物对环境的适应性。

细胞的分化就像人类的社会分工，每个人从事各自的职业分工，共同维持社会的稳定运转，增强了人类适应自然、改造自然的能力，创造出更适宜的生存条件。

## 2.2 细胞的全能性

绝大多数动物和植物个体都由受精卵通过细胞分裂和细胞分化发育而成。随着不断地分裂和分化，产生各种各样形态不同、功能各异的细胞。

高度分化的细胞仍保留有该生物完整的全套遗传物质，即整个生物体的全部信息。因此从理论上说，分化的细胞仍具有发育成完整细胞的潜力。这就是**细胞的全能性**，即：细胞经分裂和分化后，仍具有产生完整有机体或分化成为其他各种细胞的潜能和特性。

实验表明，高度分化的植物细胞的确可以重新发育成完整的植株的能力，从实验上验证了细胞的全能性。利用植物细胞的全能性，可以通过**植物组织培养**的方法，利用部分植物细胞快速繁殖出整株植物，既可以加快植物培育的速度，也可以用于拯救濒临灭绝的植物。

动物细胞全能性的实验验证比植物组织培养要复杂且困难得多。

世界上首只克隆羊“多莉”以及我国首先批克隆猴“中中”和“华华”，都是将体细胞移植到去核的卵细胞中培育成的，克隆动物的成功说明动物高度分化的体细胞的细胞核具有全能性。然而直接利用高度分化的体细胞培育成完整动物个体的实验尚未实现。

动物的受精卵和胚胎细胞可以直接表现出全能性，分化成动物体各个类型和部位的细胞，这与动物生长发育的过程相一致。

生长发育成熟的动物个体内仍保留有一些有分裂和分化能力的细胞，叫作**干细胞**。人的骨髓中有许多**造血干细胞**，能通过增殖和分化不断产生红细胞和血小板，用于补充血液。胎儿的脐带血中也含有大量干细胞，可以用于培养并分化成人体的各种血细胞，用于治疗血液疾病。

### 三、细胞的衰老和死亡

衰老和死亡是一切生命都会经历的过程。对于单细胞生物，单个细胞的衰老和死亡就是生物个体的衰老和死亡。对于多细胞生物，个体生命历程的各个过程往往都伴随着部分细胞的衰老和死亡，当构成生物机体的大部分细胞和组织都衰老时，生物体也进入衰老阶段。

#### 3.1 细胞衰老

细胞衰老通常意味着细胞的生命即将走向终点。细胞衰老是一种自然的生命现象，是细胞的生理状态和化学反应发生复杂变化的自然过程，具体表现为细胞的形态、结构和功能发生变化。

细胞衰老的常见特征有：

(1) **细胞膜通透性改变，物质运输的功能降低**。由于细胞膜特别是膜上的蛋白质的状态发生改变，减慢了物质跨膜运输的速率。

(2) **细胞内水分减少，细胞萎缩，体积变小**。细胞需要通过不断合成支撑细胞的蛋白质骨架、保持细胞膜内外的渗透压等方式，维持细胞的形态。衰老的细胞合成蛋白质的能力减弱，且细胞膜的运输功



能降低，不能有效地补充细胞骨架或维持浓度差（渗透压），导致细胞开始失水、萎缩。

（3）细胞核的体积增大，核膜内折，染色质收缩，颜色加深。细胞核内的蛋白质的状态改变，难以继续像网一样收紧，维持细胞核的结构，同时，在物理化学规律的作用下，细胞核内各分子逐渐失去有序性，将细胞核“撑大”。染色质分子在静电引力作用下向内收缩，空间内分子更加密集，导致颜色加深。

（4）细胞内多种酶的活性降低，呼吸速率减慢，新陈代谢速率减慢。随着细胞的生命活动减弱，与呼吸以及其他生命活动有关的酶和蛋白质等生物分子同样无法持续高效地发挥功能，使得新陈代谢速率减慢。

（5）细胞内色素逐渐积累，妨碍细胞内物质的交流和传递。由于细胞的新陈代谢速率减慢，无法及时有效地将代谢废物分解和清楚，导致“垃圾”积累。其中较易观察到的代谢废物是有颜色的色素。

细胞衰老的原因目前有两种主流的解释：自由基学说和端粒学说。

**自由基学说**的主要内容为：自由基是指有未配对的单电子的原子或分子。自由基的化学性质极活泼，极容易与其他物质发生化学反应。

细胞内发生的很多氧化还原反应都可能产生自由基，较常见的是氧自由基。自由基产生后不受细胞控制，攻击并破坏细胞内正常生命活动的分子，扰乱生命活动的进程。

若自由基与生物膜系统的磷脂分子反应，则会生成更多的自由基，（高中有机化学部分学习的自由基取代反应就是典型的自由基反应），使自由基的破坏作用更加严重。

不断新产生的自由基会攻击 DNA，影响基因的复制和表达；攻击蛋白质，影响各类生理功能；攻击膜系统，影响物质转运；等等。自由基会扰乱细胞活动的许多方面，令细胞产生衰老的现象。

**端粒学说**的主要内容为：端粒是每条染色体两端都带有的一段特

殊 DNA-蛋白质复合体，往往是高度重复的基因序列，本身不编码蛋白质。

实验发现，每次细胞分裂后，染色体两端的端粒都会缩短一截。随着细胞分裂次数的增加，端粒越来越短，且影响到两端的端粒之间的正常基因的表达，令细胞产生衰老的现象。

### 3.2 细胞死亡

死亡是一项不可逆转的生命活动终止的自然现象，是一切生命都必然经历的终点。细胞死亡主要有凋亡和坏死两种方式。

**细胞凋亡**也叫作**细胞程序性死亡**，是由基因所决定的、受控制的细胞自动结束生命的过程，是正常的生理过程。

动物和植物的体细胞始终处于不断地更新当中，不断有旧细胞死亡和新细胞生成，从而维持生物机体的活性，该过程中旧细胞的死亡主要通过细胞凋亡实现。

例如：人类胎儿发育早期，手指之间有像鸭子那样连在一起的蹼状物。随着胎儿逐渐发育，构成蹼状物的细胞自动死亡，发育成为分开的手指。

溶酶体在细胞凋亡过程中能消化分解细胞的部分结构，将一些生物大分子分解为小分子，为生物体的其他细胞提供营养物质。

**细胞坏死**是细胞在受到物理化学生物等因素的伤害，细胞的生命活动受到严重扰乱，细胞无法正常新陈代谢，导致细胞损伤死亡的现象。对细胞造成危害的方式有：高温、强酸强碱、有毒有害化学物质、病原体入侵等。

动植物受伤或患病，很多时候都是因为重要器官的细胞受损伤甚至坏死。例如：皮肤细胞被烫伤、腐败食物中的有毒物质伤害肠胃细胞，细菌或病毒侵入体内破坏了某些体细胞等。

## 小结

本章主要学习细胞的有丝分裂、分化、衰老和死亡等过程。需重点掌握细胞周期的全过程，特别是各阶段的显著特点和相邻阶段的区别，并区分动物细胞与高等植物细胞有丝分裂的区别。要能根据显微照片或示意图辨认出有关结构及状态，从而推断出细胞所处的阶段。

需了解细胞分化、衰老和死亡的大致解释或理论学说，理解这些生命过程的必然性和对生物体的意义，思考微观的单个细胞的生老病死与宏观的整个生物体的生命历程之间的联系。

本章是《高中生物必修 1 分子与细胞》的最后一章，请结合前面学习的生物分子及细胞器的结构和功能，思考它们在细胞的生命历程的各阶段发挥的功能，尝试自行初步建立一些“结构-性质-功能-行为”的逻辑链条。

## 第七章 遗传的基本规律

一切生物，无论行使无性繁殖还是有性繁殖，所产生的后代都与其自身是同一种生物，猫的后代仍然是猫，松树的后代仍然是松树，蚂蚁的后代仍然是蚂蚁，亲代与子代的形态结构和生命活动往往基本相同，同时也存在一些个性化的差异。生物的亲代与子代之间既具有普遍的共性、又具有细节上的差异的规律是遗传学的主要研究内容。

早期，由于受到科学技术水平的限制，生物学家只能通过直接观察肉眼可识别的生物体的特征，运用数学和逻辑推理得到遗传学的宏观规律。后来，随着物理和化学理论及技术的发展，生物学家可以研究生命活动在分子水平的变化，从而揭示遗传的微观机理。

高中生物的遗传学部分可以大致分为宏观规律和微观机理两部分。由于微观机理可以直接解释宏观现象，所以先学习微观机理、后学习宏观规律更容易理解和接受。

除了具体的知识以外，逻辑分析和思考的能力也很重要。遗传规律的发现正是在对微观机理一无所知的情况下，通过总结实验数据、运用数学和逻辑推理，得到相应的规律。这种分析研究的方法对于学习知识和解决问题非常重要，因此仍按照遗传学发展的顺序，先学习宏观层面的规律，再学习细胞层面的成因，最后学习分子层面的微观机理。

### 一、遗传的宏观规律

奥地利生物学家孟德尔在担任修道院的神父期间，对豌豆进行杂交实验，并运用数学统计的方法，总结得出遗传的基本规律。随着科学技术的发展，孟德尔提出的遗传规律被逐步验证并完善，最终由分子层面的微观机理研究做出最终的解释。

#### 1.1 生物性状

同一种生物的不同个体具有完全相同的基本形态结构。例如：绝

大多数人都有两只眼睛、两只耳朵、一只鼻子、一张嘴、两条胳膊、两条腿、两只手、两只脚，等等，一眼就能辨认出“那是一个人”。

然而，不同的人的外貌、体型、身体素质等细节方面具有不同的特点。例如：有的人是双眼皮，有的人是单眼皮；有的人头发是黑色，有的人头发是金色；有的人舌头能卷曲，有的人舌头不能卷曲；等等。这些形态上的特点往往在子女与父母或祖父母之间具有某种联系。

生物个体所具有的形态或行为特征叫作**性状**。任何生物都具有很多项性状，有些性状是易于观察识别的外表特征，例如头发的颜色、眼皮的单双等；有些性状是行为特征，例如舌头能否卷曲，能否分辨红色和绿色等；有些性状需要通过解剖或实验才能辨别，例如红细胞的结构是否完整，血型的 ABO 分类等。

不同种类的生物往往具有明显不同的性状。例如：猫有胡须，狗没有胡须；松树的叶子是针状，枫树的叶子是片状；蜜蜂会飞，一些蜘蛛会织网；等等。性状是对生物进行分类，确定个体所归属的物种的主要标识。

同一种生物的不同个体的性状大致相同，因此属于同一物种生物往往可以较容易地识别。同一物种的不同个体的形状的细节又有所不同，因此可以辨别出不同的个体。

同一物种在同一形态或行为方面的不同表现叫作**相对性状**。例如：人的单眼皮和双眼皮都是眼皮的形态，是两种不同的表现，是一对相对性状。有的人舌头能卷曲，有的人则不能，舌头在同一行为的不同表现也是一对相对性状。

性状最重要的特点是能遗传给后代。绝大多数性状都能直接遗传给后代，这使得各种生物的后代与父母基本相同。同时某些具体的性状在父母和后代之间并不总是完全相同，生物学家通过实验研究清楚这种既相同又不完全相同的遗传规律。

## 1.2 孟德尔的豌豆杂交实验

孟德尔通过观察和统计豌豆的多种相对性状在后代中出现的情况，推理总结得出遗传规律。选用豌豆作为实验材料有如下优点：

**（一）豌豆是两性花，通过受精作用产生后代。**豌豆的精子在雄蕊的花粉中，卵细胞在雌蕊中。雄蕊释放出花粉，花粉中的精子与雌蕊中的卵细胞发生受精作用，形成种子诞生后代。

所有的较高等的动物和植物都通过受精作用产生后代，因此研究通过受精作用产生后代的生物的遗传规律对于医学、农业、畜牧业等重点领域有重要意义。

**（二）豌豆是自花传粉的植物。**自花传粉的植物在开花之前，雄蕊上的花粉会落在同一朵花的雌蕊的柱头上，花粉中的精子与雌蕊中的卵细胞进行受精作用。这种同一个生物个体的雄性生殖细胞与自己的雌性生殖细胞融合产生后代的过程叫**自交**。

豌豆实行自花传粉可以避免其他植株的干扰，确保同一植株的后代都是纯种。此外，还可以使用人工剪去植株上的雄蕊或雌蕊，再进行人工授粉的方式，实现对实验材料的精确控制。

该方法类似于化学实验中，将物质进行分离和纯化得到纯净物，专门研究纯净物质的性质，以及不同纯净物质之间的反应。如果是事先未知的多种物质的混合体系，则难以进行科学有效的分析。

与之相对应，不同花朵之间传粉的植物叫作**异花传粉**。不同的生物个体之间的生殖细胞融合产生后代的过程叫作**异交**，绝大多数较高等动物都实行异交，高等植物有的实行自交、有的实行异交。

**（三）豌豆具有多种容易观察并区分的性状。**容易观察并区分的性状有利于数据的采集和分析，降低实验的难度。孟德尔选取了如下几种性状：

（1）种子的形状：圆滑或皱缩；

（2）子叶的颜色：黄色或绿色；

- (3) 花的颜色：红色或白色；
- (4) 豆荚的颜色（未成熟）：绿色或黄色；
- (5) 豆荚的形状：饱满或不饱满；
- (6) 花的位置：腋生或顶生；
- (7) 茎的高度：高茎或矮茎。

此外，选用豌豆作为实验材料的优点还有：

豌豆的是容易种植的植物，方便大量种植，从而采集到大量数据，便于从中发现规律。

植物不像动物那样可以自由移动难以控制，便于实施培育（饲养）、育种、分辨性状、统计等操作。

孟德尔将不同性状的豌豆进行杂交。杂交既可以指将不同物种的生物个体进行交配，也可以指将物种相同、性状不同的生物个体进行交配。

进行杂交的两个生物个体叫作**亲本**（用符号 P 表示）。其中，提供雄性生殖细胞（精子）的生物个体叫作**父本**（用符号♂表示），提供雌性生殖细胞（卵细胞）的生物个体叫作**母本**（用符号♀表示）。

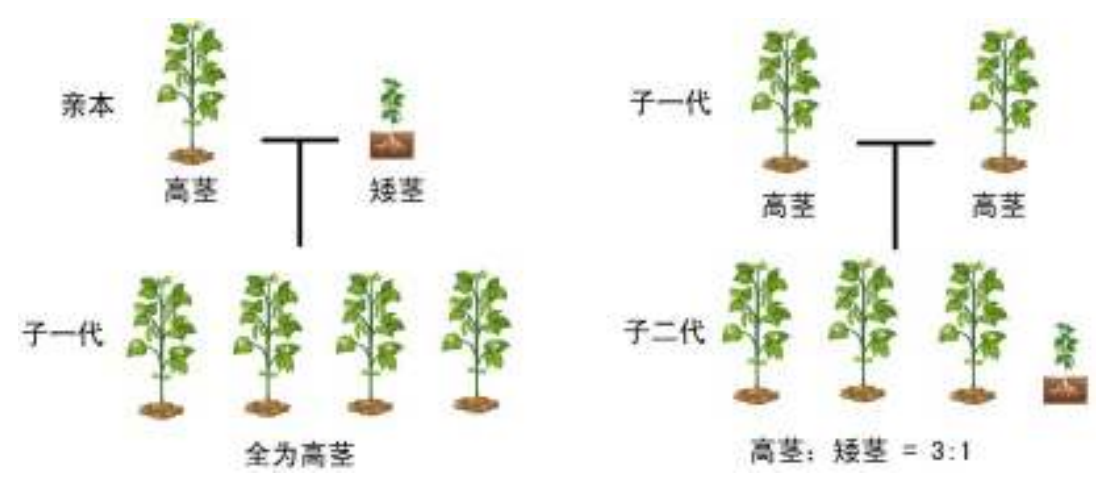
孟德尔将纯种的高茎豌豆与纯种的矮茎豌豆进行杂交。发现无论将高茎豌豆作为父本、矮茎豌豆作为母本，还是反过来将高茎豌豆作为母本、矮茎豌豆作为父本，产生的第一代（简称“子一代”，用符号 F<sub>1</sub> 表示）都是高茎。

如无专门说明，一般将“子一代”默认其亲代是一对具有相对性状的纯种个体。

孟德尔将得到的子一代进行自交，得到的第二代豌豆（简称“子二代”，用符号 F<sub>2</sub> 表示）中，既有高茎，也有矮茎。

据此，孟德尔认为：矮茎的性状并没有在子一代中丢失，只是隐藏起来没有显现，在子二代中由于某种原因又重新显现出来。

孟德尔的豌豆杂交实验的如下图所示。



孟德尔将两个具有相对性状的纯种生物个体，杂交后在子一代中显现出来的性状叫作**显性性状**，未显现出来的性状叫作**隐性性状**。杂种后代中同时出现显性性状和隐性性状的现象叫作**性状分离**。

杂交实验中，把显性性状的纯种个体作为母本、隐性性状的纯种个体作为父本的杂交方式叫作**正交**，把显性性状的纯种个体作为父本、隐性性状的纯种个体作为母本的杂交方式叫作**反交**。

在定性研究的基础上，孟德尔也进行了定量分析。得到的1064株F<sub>2</sub>代豌豆植株中，高茎有787株，矮茎有277株， $277 \div 787 \approx 2.84$ ，近似等于3:1。

孟德尔对其他六种相对性状也做了定性分析，全部数据汇总如下：

性状	显性性状		隐性性状		显性：隐性
	性状	数量	性状	数量	
茎的高度	高茎	787	矮茎	277	2.84:1
种子形状	圆滑	5474	皱缩	1850	2.96:1
子叶颜色	黄色	6022	绿色	2001	3.01:1
花的颜色	红色	705	白色	224	3.15:1
豆荚颜色*	绿色	882	黄色	299	2.95:1
豆荚形状	饱满	428	不饱满	152	2.82:1
花的位置	腋生	651	顶生	207	3.14:1

\*注：豆荚颜色指未成熟的豆荚颜色



从上表中的数据可以看出，子一代自交产生的子二代中，全部七种不同的相对性状都具有显性性状与隐性性状的个体数量之比近似等于3:1的特点。

考虑到样本数量有限，统计必然存在误差，可以合理猜测子二代中相对性状的个数比很可能为3:1。经后续其他诸多杂交实验证明，实验的样本数量越多，该比值越接近3:1。

根据上述实验数据，孟德尔提出了重要的孟德尔第一定律和孟德尔第二定律，即基因分离定律和基因自由组合定律。

### 1.3 孟德尔第一定律：基因分离定律

对于子二代重新显现出子一代中不显现的隐性性状，并且显性性状和隐性性状的个体数量呈3:1的比值的规律，孟德尔根据统计学知识，作出如下解释：

#### （一）生物个体的性状由遗传因子所决定。

各种遗传因子相互独立存在，相互之间不会融合，也不会在代际传递中消失或凭空产生。

每个遗传因子决定生物体的一种性状，其中决定显性性状的叫作**显性遗传因子**，一般用大写字母表示。决定隐性性状的叫作**隐性遗传因子**，一般用小写字母表示。

决定一对相对性状的显性和隐性遗传因子通常用同一字母的大小写分别表示。决定非相对性状的遗传因子通常用不同字母表示。例如：可以A表示豌豆的高茎遗传因子，用a表示矮茎遗传因子，用B表示种子圆滑的遗传因子，用b表示种子皱缩的遗传因子。

#### （二）在体细胞中，遗传因子是成对存在的。

对于一种性状，生物个体的体细胞中有一对决定该性状的遗传因子。例如：若分别用D和d表示决定豌豆为高茎和矮茎的遗传因子，则纯种高茎豌豆的体细胞中的遗传因子为DD，纯种矮茎豌豆的体细

胞中的遗传因子为  $dd$ 。这种具有一对相同的遗传因子的生物个体叫作**纯合子**。

纯种高茎 ( $DD$ ) 和纯种矮茎 ( $dd$ ) 的子一代的体细胞中的遗传因子为  $Dd$ ，植株表现为显性遗传因子  $D$  的高茎性状。这种具有一对不同的遗传因子的生物个体叫作**杂合子**。纯合子和杂合子一般专门针对某一具体的相对性状而言。

(三) 生物体形成生殖细胞时，成对的遗传因子彼此分离，分别进入到不同的生殖细胞中。

生物进行有性生殖时产生的生殖细胞也叫作**配子**。其中，雄性生殖细胞（精子）叫作**雄配子**，雌性生殖细胞（卵细胞）叫作**雌配子**。

例如：纯种高茎豌豆的一对遗传因子  $DD$  分开，分别产生  $D$  和  $D$  两种雄配子或雌配子。纯种矮茎豌豆的一对遗传因子  $dd$  分开，分别产生  $d$  和  $d$  两种雄配子或雌配子。杂种高茎豌豆的一对遗传因子  $Dd$  分开，分别产生  $D$  和  $d$  两种雄配子或  $D$  和  $d$  两种雌配子。

对于遗传因子为  $Dd$  的杂合子，形成的每个细胞的遗传因子都为  $Dd$ 。该植株若同时产生两个雄配子，则分别带有  $D$  和  $d$ ，于是  $D$  雄配子与  $d$  雄配子的数量总是相同。同理， $D$  雌配子与  $d$  雌配子数量也总是相同。

(四) 受精时，雌雄配子的组合是随机的。

例如：含有高茎遗传因子的  $D$  雄配子，既可以与含有高茎遗传因子的  $D$  雌配子结合，也可以与含有矮茎遗传因子的  $d$  雌配子结合。对于含有矮茎遗传因子的  $d$  雄配子同理。

一个雄配子只能与一个雌配子结合，一个雌配子也只能与一个雄配子结合。结合后产生的后代又重新具有一对遗传因子。

根据孟德尔提出的上述解释，纯种高茎豌豆  $DD$  产生的雌雄配子都有显性的高茎的遗传因子  $D$ ，因此其自交产生的后代仍然都是遗传因子为  $DD$  的高茎后代。

同理, 纯种矮茎豌豆  $dd$  产生的雌雄配子都具有隐性的矮茎的遗传因子  $d$ , 因此其自交产生的后代仍然都是遗传因子为  $dd$  的矮茎后代。

高茎豌豆与矮茎豌豆杂交后, 高茎豌豆产生的都是有显性遗传因子的  $D$  配子, 矮茎豌豆产生的都是有隐性遗传因子的  $d$  配子, 二者相结合形成的子一代都是遗传因子为  $Dd$  的杂合子, 且杂合子只显现显性遗传因子的性状——高茎。

子一代杂合子  $Dd$  产生数量相等的雄配子  $D$  和雄配子  $d$ , 以及数量相等的雌配子  $D$  和雌配子  $d$ 。子一代自交产生的子二代的一对遗传因子, 各有 50% 的概率为  $D$ 、50% 的概率为  $d$ 。

子二代的遗传因子有四种情况:

情况 1: 一条遗传因子为  $D$  的概率是  $\frac{1}{2}$ , 另一条遗传因子为  $D$  的概率也是  $\frac{1}{2}$ , 则一对遗传因子为  $DD$  的概率是  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ 。

情况 2: 一条遗传因子为  $d$  的概率是  $\frac{1}{2}$ , 另一条遗传因子为  $d$  的概率也是  $\frac{1}{2}$ , 则一对遗传因子为  $dd$  的概率也是  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ 。

情况 3: 一条遗传因子为  $D$  的概率是  $\frac{1}{2}$ , 另一条遗传因子为  $d$  的概率也为是  $\frac{1}{2}$ , 则遗传因子为  $Dd$  的概率仍是  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ 。

情况 4: 一条遗传因子为  $d$  的概率是  $\frac{1}{2}$ , 另一条遗传因子为  $D$  的概率也是  $\frac{1}{2}$ , 则遗传因子为  $dD$  的概率还是  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ 。

上述四种情况的概率之和为  $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} + \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = 1$ , 已包含所有情况。

由于  $Dd$  和  $dD$  都是表现为高茎的显性遗传因子的性状的杂合子, 这两种情况没有本质区别, 因此所有子二代中, 遗传因子分别为  $DD$ 、 $Dd$ 、 $dd$  的数量之比分别为  $\frac{1}{4} : (\frac{1}{4} + \frac{1}{4}) : \frac{1}{4}$ , 即 1:2:1。

由于DD和Dd都表现为高茎的显性性状，只有dd表现为矮茎的隐性性状，因此子二代中分别表现为高茎和矮茎的个数比为(1+2):1，即3:1。

孟德尔为了验证上述推测，设立了测交实验。测交是指将F<sub>1</sub>（杂合子Dd）与隐性纯合子dd杂交。

按照孟德尔的理论，F<sub>1</sub>杂合子的一对遗传因子为Dd，产生的配子中携带基因D的与携带基因d的数量相等。隐性纯合子dd只能产生遗传因子为d的配子。

因此，测交产生的后代中，杂合子Dd与隐性纯合子dd的个数比应当为1:1，即：高茎Dd与矮茎dd的数量之比应当为1:1。实际实验由于有误差，只能接近该比值。

孟德尔进行测交实验的数据验证了他的理论。

以上就是孟德尔关于一对相对性状的遗传规律的研究和解释，被后人命名为**孟德尔第一定律**，也叫作**基因分离定律**，简称**分离定律**。

分离定律的主要内容可以概括为：在生物的体细胞中，控制同一性状的遗传因子总是相互独立地成对存在，不会发生融合。形成配子时，成对的遗传因子发生分离，分别进入不同的配子中，随配子遗传给后代。

基因分离定律遵循最基本的统计学规律，在进行有性生殖的生物中普遍适用。

孟德尔根据豌豆的性状分离以及F<sub>2</sub>中显性与隐性的数量之比近似等于3:1的现象，运用统计学知识推理出遗传规律，并用实验加以验证的思路和方法，对遗传学的发展起到了至关重要的作用。

这种以现象和数据为基础，根据数学、物理、化学等学科原理，运用逻辑分析推理出可能的规律的思路和方法，是学习和研究中非常重要的能力。

### 1.4 孟德尔第二定律：基因自由组合定律

在研究一对相对性状的遗传规律的基础上，孟德尔还研究了两对不同的相对性状之间的遗传规律。

孟德尔用纯种的黄色圆粒豌豆与纯种的绿色皱粒豌豆进行杂交，无论正交或是反交，得到的种子（即子一代F<sub>1</sub>）都是黄色圆粒。表明黄色是显性性状，绿色是隐性性状；圆粒是显性性状，皱粒是隐性性状。

孟德尔将子一代进行自交，得到的子二代F<sub>2</sub>中，除了出现与亲代相同的黄色圆粒和绿色皱粒外，还出现了绿色圆粒和黄色皱粒，即：两对不同的相对性状发生了重新组合。

得到的556粒种子中，黄色圆粒、绿色圆粒、黄色皱粒、绿色皱粒四种类型种子的数量分别为315、108、101、32，比值近似等于9:3:3:1。

针对上述现象和数据，孟德尔首先对种子颜色和种子形状这两种不同的性状分别进行分析：

黄色圆粒和黄色皱粒都是黄色，共有 $315+101=416$ 颗。绿色圆粒和绿色皱粒都是绿色，共有 $108+32=140$ 颗。黄色与绿色的数量之比为 $416:140=2.97:1$ ，近似等于3:1。

黄色圆粒和绿色圆粒都是圆粒，共有 $315+108=423$ 颗。黄色皱粒和绿色皱粒都是皱粒，共有 $101+32=133$ 颗。圆粒和皱粒的数量之比为 $423:133=3.18:1$ ，也近似等于3:1。

从以上数据可以发现，如果单独考虑种子颜色或种子形状，子二代的性状仍然符合分离定律，可以认为这两对性状互不影响。

用A表示显性的黄色子叶的遗传因子，用a表示隐性的绿色子叶的遗传因子。用B表示显性的圆粒种子的遗传因子，用b表示隐性的皱粒种子的遗传因子。则纯种黄色圆粒豌豆的遗传因子为AABB，纯种绿色皱粒豌豆的遗传因子为aabb。根据基因分离定律，F<sub>1</sub>的遗传因子为AaBb。（子叶是种子内体积占比很大的器官）

孟德尔提出，豌豆在产生配子时，决定子叶颜色的遗传因子 A 或 a，与决定种子形状的遗传因子 B 或 b，它们之间的组合方式是随机的，相互之间没有“绑定”或“排斥”的作用。

即：遗传因子为 AaBb 的 F<sub>1</sub> 在产生配子时，分别以相等的概率产生 AA、Ab、aB、ab 四种配子。

根据统计学原理，如果产生这四种配子的概率相同。于是，这 4 种配子的数量之比近似等于 1:1:1:1。雌雄配子都符合该规律。

因此，F<sub>1</sub> 进行自交产生 F<sub>2</sub> 时，遗传因子的配对方式共有  $4 \times 4 = 16$  种。其中：

遗传因子为 AABB、AaBB、AABb、AaBb 的种子表现为黄色圆粒；

遗传因子为 aaBB 和 aaBb 的种子表现为绿色圆粒；

遗传因子为 AAbb 和 Aabb 的种子表现为黄色皱粒；

遗传因子为 aabb 的种子表现为绿色皱粒。如下表所示：

雄配子 雌配子	AB	aB	Ab	ab
AB	AABB 黄色圆粒	AaBB 黄色圆粒	AABb 黄色圆粒	AaBb 黄色圆粒
aB	AaBB 黄色圆粒	aaBB 绿色圆粒	AaBb 黄色圆粒	AaBb 绿色圆粒
Ab	AABb 黄色圆粒	AaBb 黄色圆粒	AAbb 黄色皱粒	Aabb 黄色皱粒
ab	AaBb 黄色圆粒	aaBb 绿色圆粒	Aabb 黄色皱粒	aabb 绿色皱粒

从上表可以数出：

表现为黄色圆粒的遗传因子有：AABB 的占比为  $\frac{1}{16}$ ，AaBB 的占比为  $\frac{2}{16}$ ，AABb 的占比为  $\frac{2}{16}$ ，AaBb 的占比为  $\frac{4}{16}$ 。合计占比为  $\frac{9}{16}$ 。

表现为绿色圆粒的遗传因子有： $aaBB$  的占比为  $\frac{1}{16}$ ， $aaBb$  的占比为  $\frac{2}{16}$ 。合计占比为  $\frac{3}{16}$ 。

表现为黄色皱粒的遗传因子有： $AAbb$  的占比为  $\frac{1}{16}$ ， $Aabb$  的占比为  $\frac{2}{16}$ 。合计占比为  $\frac{3}{16}$ 。

表现为绿色皱粒的遗传因子有： $aabb$  的占比为  $\frac{1}{16}$ 。

综上，4 种性状的数量之比为  $\frac{9}{16}:\frac{3}{16}:\frac{3}{16}:\frac{1}{16}$ ，即 9:3:3:1。

上述表格与数据不需记忆，只需按照子一代产生各种类型的雌雄配子的规律，就能较容易地作出表格并数出数据。

孟德尔为了验证两种不同的相对性状随机组合的规律，再次设计了测交实验：用杂种子一代  $AaBb$  与隐性纯合子  $aabb$  杂交。

根据孟德尔的假设，杂种子一代产生数量相等的  $AA$ 、 $aB$ 、 $Ab$ 、 $ab$  四种配子。隐性纯合子只产生  $ab$  一种配子。

因此，测交产生的后代中，杂合子  $Dd$  与隐性纯合子  $dd$  的个数比应当为 1:1，即：高茎  $Dd$  与矮茎  $dd$  的数量之比应当为 1:1。实际实验由于有误差，只能接近该比值。

因此，测交产生的后代中，遗传因子的类型共有 4 种类型，分别为： $AaBb$ （黄色圆粒）、 $aaBb$ （绿色圆粒）、 $Aabb$ （黄色皱粒）、 $aabb$ （绿色皱粒）。并且这 4 种类型的数量相等。

最终实验数据证实了孟德尔的推测。

孟德尔还从选取的 7 对相对性状中，任选两对进行杂交和测交实验，都得到相同的结果。

以上就是孟德尔关于两对相对性状的遗传规律的研究和解释，被后人命名为为**孟德尔第二定律**，也叫作**基因自由组合定律**，简称**自由组合定律**。

自由组合定律的主要内容可以概括为：控制不同性状的遗传因子的分离和组合是互不干扰的。在形成配子时，决定同一性状的成对的遗传因子相互分离，决定不同性状的遗传因子自由组合。

### 1.5 遗传因子与基因

随着遗传学的进一步发展，丹麦生物学家约翰逊将孟德尔提出的“遗传因子”命名为**基因**，并且提出了基因型和表现型的概念。

**基因型**指生物的遗传因子，即：用字母表示的DD、Dd、dd，AaBb等。

**表现型**指生物个体表现出来的性状。例如：高茎、矮茎，黄色圆粒、绿色皱粒等。

控制一对相对性状的基因叫作**等位基因**。例如：若用A表示圆粒的基因，用a表示皱粒的基因，则A和a是一对等位基因。

控制不同性状的基因叫作**非等位基因**。例如：控制种子颜色的基因和控制植株高矮的基因是非等位基因。

孟德尔提出的基因分离定律和基因自由组合定律奠定了遗传学理论的基础，他也被公认为是“遗传学之父”。

孟德尔的理论让人们在尚未认清遗传在细胞和分子层面的本质的情况下，就能通过杂交育种的方式改良农作物和牲畜的品种，极大地提高了农业、畜牧业的生产力。例如：将抗倒伏的小麦与抗锈病的小麦杂交，可得到既抗倒伏、又抗锈病的小麦品种，使得小麦的成活率大大增加。

遗传学对于减少乃至避免人类遗传病的发病也有很大帮助。例如：白化病是一种由隐性基因控制的遗传病，患者不宜照射阳光。若检测父母的基因发现双方都是杂合子，虽然父母自身不患有白化病，但是由于含有白化病的隐性基因，他们的子女有一定的概率患白化病。



### 小结

本章主要学习遗传学的基本规律。需重点理解基因分离定律和基因自由组合定律，特别是基因型和表现型之间的对应关系和数量关系，需注重理解孟德尔根据宏观的实验现象和实验数据，运用统计学原理进行分析推理，提出遗传学规律的思路和方法。

本章涉及到高中数学的概率与统计的基本知识，例如随机事件、独立事件、频数、频率等。分析解决遗传学问题也需要使用基本的概率与统计学知识。

## 第八章 基因和染色体

孟德尔提出基因分离定律和基因自由组合定律时，生物学家对细胞层面的现象和行为了解得很少，因此只能将这些遗传定律当作较可靠的经验规律。

随着显微等技术的发展，科学家得以对细胞层面的结构和行为有更加深入和具体的认识，特别是发现了生物形成生殖细胞和进行的受精作用的过程。

经观察发现，细胞内的染色体的变化规律与孟德尔的遗传理论中基因的行为规律非常相似。生物学家于是推测基因和染色体之间可能有非常紧密的联系，并且通过实验予以验证。

关于染色体的行为规律的研究既从细胞层面解释了孟德尔的遗传定律，也为从分子层面更加深入地研究遗传的本质指明了方向。

### 一、减数分裂和受精作用

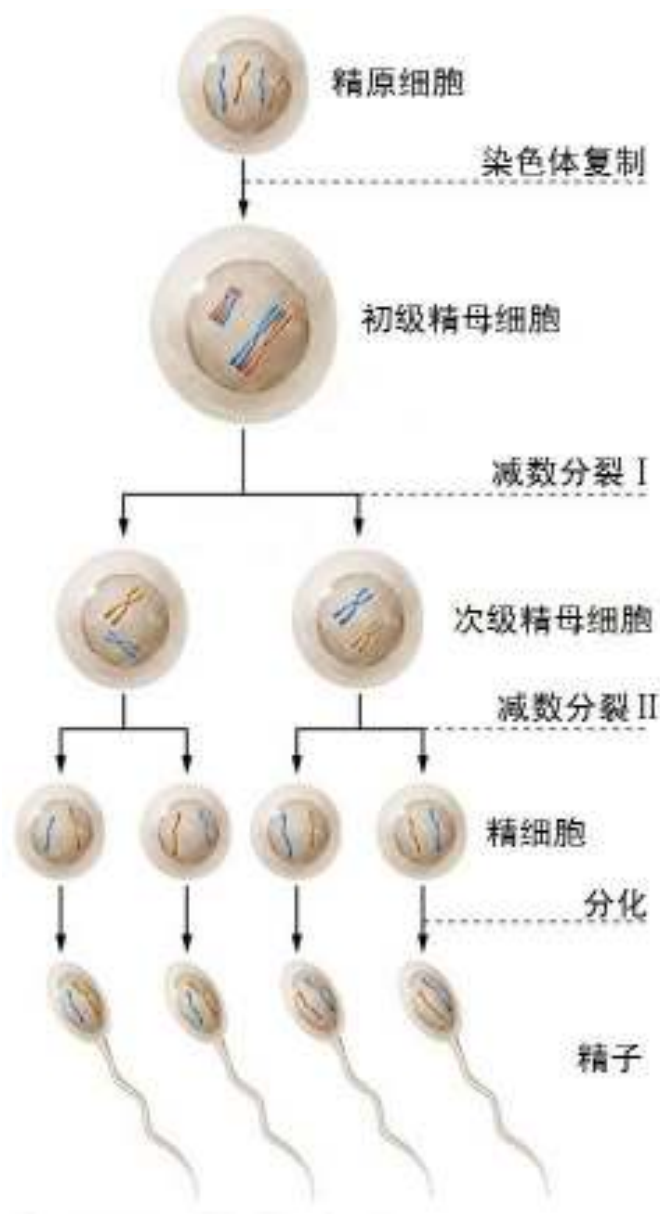
从细菌到高等动植物，大多数物种都能进行有性生殖。有性生殖的主要方式是配子生殖，即：由亲本产生有性生殖细胞（配子），两性生殖细胞（雌雄配子）结合成为受精卵，受精卵发育成为新的个体。有性生殖的另一种方式是接合生殖，是部分真菌、细菌、绿藻、原生动物等的生殖方式。

在配子生殖的过程中，生物体通过减数分裂的方式产生配子。减数分裂是一种特殊的分裂方式，虽然也有着丝粒和纺锤丝的形成并发挥作用，但习惯上一般把减数分裂和有丝分裂当作两种不同的细胞增殖方式。对于高等动植物，同一物种通过减数分裂产生精子的过程和产生卵细胞的过程有所不同。

#### 1.1 精子的形成。

哺乳动物的精子在雄性个体的睾丸中产生。睾丸中有许多弯曲的曲细精管，曲细精管中有大量的精原细胞。精原细胞是原始的雄性生

殖细胞，精原细胞中染色体的数目与体细胞相同。雄性动物个体性成熟后，精原细胞通过减数分裂形成精子。过程如下图所示。



由精原细胞通过减数分裂形成精细胞的过程中，精原细胞的全部染色体在减数分裂开始前复制1次，细胞在减数分裂过程中总共分裂2次，分别叫作**减数分裂I**（也叫作**减数第一次分裂**）和**减数分裂II**（也叫作**减数第二次分裂**）。

每次减数分裂细胞一分为二，两次分裂共产生 $2 \times 2 = 4$ 个精细胞。每次分裂时，产生的2个细胞中染色体数目都比原来减半，于是最终产生的4个精细胞中染色体的数目是精原细胞的一半。

(一) **减数分裂前的间期**。精原细胞体积增大,所有染色体复制1次,成为**初级精母细胞**。

染色体复制完成后,每条染色体都由2条完全相同的**姐妹染色单体**构成,两条姐妹染色单体由着丝粒相连,看上去像“X”形。

该阶段,染色体仍以染色质丝的形式存在,严格上应当叫作染色质,为了方便起见而称作染色体。

需注意,虽然该阶段染色体完成了复制,但染色体的数目并没有增加,只是内部的物质和结构加倍,每条染色体都成为由着丝粒相连的两条姐妹染色单体。

(二) **减数分裂I**。初级精母细胞中的染色质开始高度螺旋化,变粗变短,看上去颜色加深,成为染色体形态。

染色体开始两两配对。相互配对的染色体往往形状和大小相同,一条来自该生物体的父方,另一条来自该生物体的母方,它们叫作**同源染色体**。需注意,同源染色体仅仅是在显微镜下观察到的形态相同,具体的分子结构并不相同,但是非常相似,后续章节中会继续学习。

同源染色体两两配对的过程叫作**联会**。联会期间每一对同源染色体都有 $2 \times 2 = 4$ 条染色单体,因此该结构叫作**四分体**。同一个四分体内部的非姐妹染色单体之间(即:分别来自两条不同的染色体的姐妹染色单体)经常会发生缠绕,并交换部分相应的片段。

随后,各对同源染色体排列在细胞中央的赤道板两侧,每条染色体的着丝粒都附着在纺锤丝上。在纺锤丝的牵引作用下,配对的两条同源染色体分离,分别向细胞的两极移动。两组同源染色体分别抵达细胞的两极后,1个初级精母细胞分裂成为2个**次级精母细胞**。减数分裂I完成。

减数分裂I完成后,每个次级精母细胞中染色体的数目只有初级精母细胞(或精原细胞)的一半。由于次级精母细胞中的每条染色体都由一对姐妹染色单体组成,所以染色单体的总量并未变化。

减数分裂I与有丝分裂的主要区别为：

有丝分裂中，同源染色体不分开，而是每个染色体一分为二。即：每条染色体（含两条姐妹染色单体）分裂成两条完全相同染色体（只含一条单体），形成两组完全相同的染色体。

减数分裂I中，染色体（含两条姐妹染色单体）没有分裂，而是同源染色体分开，形成两组不同的染色体，每组中的染色体仍然含两条姐妹染色单体。

（三）**间期**。减数分裂I和减数分裂II之间没有间期或间期很短，次级精母细胞中的染色体原本就由一对姐妹染色单体构成，不再复制。

（四）**减数分裂II**。每条染色体上的着丝粒分裂，各对姐妹染色单体分开，成为两条染色体。每对染色体在纺锤丝的牵引作用下，分别向细胞的两极移动。两组染色体抵达细胞的两极后，1个次级精母细胞分裂成为2个**精细胞**。

该过程中，姐妹染色单体分开后，次级精母细胞中的染色体数目短暂地加倍，恢复到与体细胞相同的数目。紧接着，随着次级精母细胞分裂，染色体数目再次减半，只有体细胞中染色体数目的一半。

（五）**减数分裂后**。精细胞经过复杂的变形，成为蝌蚪状的**精子**，头部含有细胞核，内部为染色体；尾部能够摆动，使精子可以运动。

以上就是精原细胞减数分裂形成精子的主要过程。减数分裂I中，1个初级精母细胞分裂为2个次级精母细胞，同源染色体分开。次级精母细胞中染色体的数目为体细胞的一半，每条染色体由2条染色单体构成，次级精母细胞内染色单体的数量与体细胞相同。

减数分裂II中，1个次级精母细胞分裂为2个精细胞，染色体分裂，姐妹染色单体分开，每条染色体恢复到单体状态。分裂过程中，染色体数目暂时加倍，与体细胞中染色体数目相同，紧接着随细胞分裂再次减半，成为体细胞中染色体一半的数目。

两次减数分裂中，1个初级精母细胞分裂成为2个次级精母细胞，

2个次级精母细胞各自分裂成为2个精细胞，总共产生4个精细胞，4个精细胞进一步变形成为4个精子。

## 1.2 卵子的形成

哺乳动物的卵子在雌性个体的卵巢中产生。

雌性哺乳动物的卵巢中有许多卵泡，发育成熟后，卵泡中的1个**卵原细胞**发育成为1个卵细胞。卵子的形成过程与精细胞大致相同，但是也有一些显著区别。过程如下图所示。



(一) 减数分裂前的间期。卵原细胞中的染色体复制，细胞体积增大，成为**初级卵母细胞**。

(二) **减数分裂I**。初级卵母细胞中的同源染色体联会，然后在纺锤丝的牵引下分离，分别移动到细胞的两极。初级卵母细胞进行不均等分裂，形成一大一小2个不同的细胞，大的叫作**次级卵母细胞**，小的叫作**极体**（第一极体）。

(三) **减数分裂II**。次级卵母细胞的染色体的着丝粒分裂，各对姐妹染色单体分别移动到细胞两极。次级卵母细胞再次进行不均等分裂，形成一大一小2个不同的细胞，大的叫作**卵细胞**，小的细胞叫作**极体**（第二极体）。初级卵母细胞分裂产生的极体（第一极体）也分裂成为2个极体（第二极体）。

(四) **减数分裂后**。卵细胞发育成熟成为**卵子**，过程中不发生明显变化。最终，3个极体退化消失，相当于1个卵原细胞经过减数分裂产生1个卵子。

经过上述过程，1个初级卵母细胞经过减数分裂I和减数分裂II，共产生1个卵细胞和3个极体。它们的染色体数目都只有体细胞的一半。其中，1个极体和卵子的染色体相同，另外2个极体的染色体相同。

卵子中仍保留有较多的细胞质基质和细胞器，如线粒体。植物的卵子中还有质体（叶绿体的前体）。而精子中的细胞质基质和细胞器很少，主要有为精子运动提供能量的线粒体。因此受精卵的细胞质基质和细胞器主要来自卵子。

精原细胞能通过有丝分裂的方式进行增殖，因此理论上成熟的雄性哺乳动物能源源不断地产生精子。雌性哺乳动物出生后，卵原细胞不再增殖，因此每个雌性哺乳动物个体产生的卵子数目通常有上限。

### 1.3 受精作用

受精作用是卵子和精子相互识别、融合成为受精卵的过程。

发生受精作用时，精子聚集有染色体的头部进入卵子，尾部留在外面。同时，卵子的细胞膜发生变化，阻止其他精子进入，从而确保

只有1个精子与1个卵细胞融合。

这之后不久，精子和卵子的细胞核融合，成为受精卵。受精卵进行有丝分裂和分化，逐渐发育成为新的生物个体。

在初级精母细胞减数分裂I的联会过程中，可以为每一对配对的染色体编号，例如：人类共有23对染色体，分别编号为1,2,3,……22,23，则可以认为人类共有2组编号为1~23的染色体。

减数分裂I中，每对同源染色体分开，由1个初级精母细胞产生的2个次级精母细胞分别各有1组编号为1~23的染色体。

减数分裂II中，每个染色体上的姐妹染色单体分开，产生的2个精细胞也分别各有1组编号为1~23的染色体。

综上，两次减数分裂产生的 $2 \times 2 = 4$ 个精细胞各有1组编号为1~23的染色体。

同理，由1个初级卵母细胞产生1个卵细胞和3个极体也分别各有1组编号为1~23的染色体。

发生受精作用时，精子中的1组1~23号染色体，与卵细胞中的1组1~23号染色体融合，重新成为具有2组1~23号染色体的受精卵，并通过有丝分裂和细胞分化，生长发育成为体细胞中有2组1~23号染色体的个体。

个体性成熟后产生新的生殖细胞时，精原细胞或卵原细胞有2组1~23号染色体，通过减数分裂再次产生只有1组1~23号染色体的精子或卵子。

如此往复，减数分裂与受精作用依次交替进行，一代又一代新生的生物体中，染色体的数目和种类得以保持稳定。

由于联会期间同源染色体的部分片段发生交换，并且减数分裂I中2组同源染色体分离时不同编号的染色体的组合方式不同，使得产生的配子并不都相同，而是呈现出多样性。此外，配子的结合也具有随机性，含有不同染色体的配子随机结合，使得后代的染色体与父方



和母方都不完全相同。

大多数动物和植物由受精卵发育而来，它们的体细胞中有2组染色体，因此叫作**二倍体**。

有些动物和植物个体直接从配子（多为未受精的卵细胞）发育而来，叫作**单倍体**，例如：雄蜂、雄蚁、雌蚜虫、苔鲜、藤类植物等。一些植物也能通过花药离体培养得到单倍体植物。

需注意辨析单倍体的概念。**单倍体**是指细胞中染色体的组数与配子中染色体的组数相同的生物体，而不是只有1组染色体的生物。

体细胞中只有1组染色体的生物叫作**一倍体**。上面列举的雄蜂、雄蚁、雌蚜虫、苔鲜、藤类等恰好体细胞内只有1组染色体，因此既是单倍体，也是一倍体。

此外，有些植物天然存在或人工培育出多倍体品种。例如：马铃薯的体细胞中有4组染色体，因此是四倍体，马铃薯的配子是单倍体，有2组染色体。无籽西瓜是人工培育的三倍体品种，自身不能产生后代，由二倍体西瓜和四倍体西瓜杂交而成。人工还培育出了八倍体黑小麦等。

### 1.4 性染色体与动物的性别

绝大多数动物都有雄性和雌性两种不同的性别，动物的性别由性染色体所决定。

动物体内的染色体可以根据形态和与性别的关系分为两类。一类染色体在雌性个体和雄性个体中的形态没有明显区别，与生物的性别无关，叫作**常染色体**。另一类染色体在雌性个体和雄性个体中的形态具有显著区别，叫作**性染色体**。通常动物只有一对性染色体，除了性染色体以外的染色体都是常染色体。

对于人类和全部哺乳动物，以及部分种类的昆虫、两栖动物、鱼类，决定性别的性染色体属于**XY型**。雌性个体有2条形态相同的X染

染色体,记作XX。雄性个体有1条X染色体和1条较短小的Y染色体,记作XY。

由于雌性个体的性染色体为XX的组合,因此产生的卵子只可能含1条X染色体。雄性个体的性染色体为XY组合,因此产生的精子可能带含1条X染色体,也可能含1条Y染色体,且二者数量相等。

当含X染色体的精子与含X染色体的卵细胞结合时,形成的子代的性染色体为XX,是雌性个体。当含Y染色体的精子与含X染色体的卵细胞结合时,形成的子代的性染色体为XY,是雄性个体。

由于含X染色体的精子与含Y染色体的精子数量相等,因此进行有性生殖产生后代的动物中,雌性和雄性的数量基本相等。

此外,所有鸟类、部分两栖和爬行动物的性别决定方式为ZW型。雄性个体有两条形态相同的Z染色体,记作ZZ,只能产生含Z染色体的精子。雌雄个体有1条Z染色体和1条W染色体,记作ZW,能产生含Z染色体或W染色体两种卵细胞。

## 二、染色体行为与遗传定律的联系

美国遗传学家萨顿发现,蝗虫进行有性生殖的过程中,染色体在减数分裂和受精作用中的行为,与孟德尔提出的遗传定律中基因的行为具有非常显著的一致性,于是提出染色体携带基因的假设,并由美国生物学家摩尔根通过果蝇实验证实。

### 2.1 染色体行为与基因行为的比较

萨顿将蝗虫作为其实验对象,该蝗虫的体细胞中有24条染色体。

蝗虫产生精子和卵子的过程中,24条染色体中形态相似的两两配对,分为2组,每组12条染色体。2组染色体分别进入不同的生殖细胞。

相融合的精子和卵子各有1组染色体,受精卵和新个体中又重新恢复24条染色体。

结合孟德尔的遗传理论,萨顿得出结论:基因和染色体的行为具

有明显的平行关系。

这里“平行关系”的意思指：在行为上具有极大的相似性或同步性。就像军训队列前行时，两列平行的队伍要么一齐直线前进且保持平行，有时一齐转向且保持平行，有时一齐各自分裂为两支队伍且保持平行前进，有时一齐各自重新合并成为一支队伍且保持平行。从运动轨迹上来看，这两支队伍的轨迹始终是两条（或多条）平行线。

将基因和染色体的行为进行比对：

（1）基因在杂交的过程中，保持完整性和独立性。同样，染色体在配子形成和受精的过程中，也保持相对稳定的形态结构。

（2）基因在生物的体细胞中成对存在，在形成生殖细胞时彼此分离。同样，染色体在体细胞中也成对存在，在形成生殖细胞时，联会配对的染色体也彼此分离。

（3）体细胞中成对的基因一个来自父方，另一个来自母方。同样，精子和卵子融合时，各对同源染色体也是一组来自精子（父方），另一组来自卵子（母方）。

（4）形成配子时，非等位基因自由组合，也就是基因自由组合定律。同样，在减数分裂I后期，非同源染色体分离时也自由组合。

根据以上基因和染色体行为特点的共性，可以合理推测“基因”这个抽象的概念与“染色体”这种具体物质之间具有极强的联系。

或者说，**基因在染色体上**。

## 2.2 基因在染色体上的实验验证

摩尔根原本对孟德尔的遗传理论和萨顿的推测持怀疑态度。他用果蝇进行遗传实验，试图发现遗传与染色体之间的关系。

摩尔根偶然在一群红眼果蝇中发现了一只白眼果蝇，果蝇眼睛的颜色是非常容易辨别的性状，于是摩尔根利用这一性状开展研究。

摩尔根先将纯种雌性红眼果蝇和纯种雄性白眼果蝇进行杂交，得

到的F<sub>1</sub>中所有雌雄和雄性果蝇都是红眼,说明红眼是显性性状,白眼是隐性性状。

摩尔根继续让F<sub>1</sub>雌雄果蝇交配(相当于自交),出生的F<sub>2</sub>中红眼果蝇与白眼果蝇的数量比接近3:1,这与孟德尔发现的性状分离现象一致,说明果蝇的红眼和白眼受一对等位基因控制。

但奇特的是,将F<sub>2</sub>中红眼与白眼的性状与性别一起分析,发现F<sub>2</sub>中所有白眼果蝇都是雄性,而红眼果蝇既有雌性又有雄性。

果蝇的体细胞中的染色体较少,只有4对。其中1对是性染色体,3对是常染色体。摩尔根根据眼睛颜色与性别的高度关联,推测红眼的显性基因和白眼的隐性基因在性染色体X上。

用X<sup>w</sup>表示带有红眼基因(显性),X<sup>w</sup>表示带有白眼基因(隐性),Y表示Y染色体。在摩尔根的实验中:

作为母本的雌性红眼果蝇的基因型为X<sup>w</sup>X<sup>w</sup>,只产生X<sup>w</sup>一种卵子。作为父本的雄性白色果蝇的基因型为X<sup>w</sup>Y,产生X<sup>w</sup>和Y两种精子。

杂交后,F<sub>1</sub>中所有雌性果蝇的基因型都为X<sup>w</sup>X<sup>w</sup>,都表现为红眼。能产生X<sup>w</sup>和X<sup>w</sup>两种卵子。F<sub>1</sub>中所有雄性果蝇的基因型都为X<sup>w</sup>Y,也都表现为红眼,能产生X<sup>w</sup>和Y两种精子。

当精子X<sup>w</sup>与卵子X<sup>w</sup>结合,产生的后代是X<sup>w</sup>X<sup>w</sup>,即纯合子雌性红眼果蝇,约占F<sub>2</sub>总数的 $\frac{1}{4}$ 。

当精子X<sup>w</sup>与卵子X<sup>w</sup>结合,产生的后代是X<sup>w</sup>X<sup>w</sup>,即杂合子雌性红眼果蝇,约占F<sub>2</sub>总数的 $\frac{1}{4}$ 。

当精子Y与卵子X<sup>w</sup>结合,产生的后代是X<sup>w</sup>Y,即雄性红眼果蝇,约占F<sub>2</sub>总数的 $\frac{1}{4}$ 。

当精子Y与卵子X<sup>w</sup>结合,产生的后代是X<sup>w</sup>Y,即雄性白眼果蝇,约占F<sub>2</sub>总数的 $\frac{1}{4}$ 。如下表所示:

雌配子 \ 雄配子	$X^w$	Y
$X^w$	$X^wX^w$ 红眼雌性	$X^wY$ 红眼雄性
$X^w$	$X^wX^w$ 红眼 雌性	$X^wY$ 白眼雄性

该理论很好地解释了 F<sub>2</sub> 中全体果蝇红眼与白眼的数量比为 3:1，且全部白眼果蝇都是雄性的现象，说明控制果蝇眼睛颜色的基因在 X 染色体上的假设是可靠的。后来，摩尔根又使用测交的方法验证了该解释。

在确定了基因在染色体上之后，摩尔根和他的学生们还提出了测定基因位于染色体上的相对位置的方法，这种方法甚至能够定性计算同一个染色体上两个不同的等位基因之间的相对距离。

以下是细胞层面对孟德尔遗传规律的解释：

基因分离定律的实质是：在杂合子细胞中，位于一对同源染色体上的等位基因，相互之间具独立性。在减数分裂产生配子的过程中，一对等位基因随着同源染色体的分开而分离，分别进入两个配子中，各自独立地随配子遗传给后代。

基因自由组合定律的实质是：对于不在一对同源染色体上的非等位基因之间，各自的分离和组合互不干扰。早减数分裂产生配子的过程中，它们各自遵循分离定律，并且在配子中的分布方式随机自由组合。

需注意，一对同源染色体上的非等位基因之间不遵循自由组合定律。由于染色体在联会期间有一定概率交换部分片段，因此同一染色体上的非等位基因不是 100% 的绑定关系，而是有很强的相关性。

### 2.3 伴性遗传

决定果蝇眼睛是红色还是白色的基因在性染色体上。这种由于基

因在性染色体上,导致相关性状的遗传与性别相关联的现象叫作**伴性遗传**。

人类的一些导致产生遗传疾病的基因在性染色体上,这些遗传病也存在伴性遗传现象。例如:人类的红绿色盲是伴X染色体的隐性性状、抗维生素D佝偻病是伴X染色体的显性性状。

人类的红绿色盲患者无法区分红色和绿色。红绿色盲由位于X染色体上的隐性基因 $X^b$ 所控制,色觉正常的人类的基因为显性基因 $X^B$ 。

色觉正常的女性的基因型为显性纯合子 $X^B X^B$ ,色觉正常但是携带致病基因的女性的基因型为杂合子 $X^B X^b$ ,红绿色盲的女性患者的基因型为隐性纯合子 $X^b X^b$ 。

色觉正常的男性的基因型为 $X^B Y$ ,红绿色盲的男性的基因型为 $X^b Y$ 。由于性染色体的特点,男性只有这两种情况,不存在色觉正常的携带者。

抗维生素D佝偻病是位于X染色体上的显性基因所控制的性状,患者由于钙的吸收发生功能障碍,导致幼儿发育不良。这种病受显性基因 $X^D$ 控制。正常女性为隐性纯合子 $X^d X^d$ ,正常男性的基因型为 $X^d Y$ 。女性当中的显性纯合子 $X^D X^D$ 和杂合子 $X^D X^d$ 都是患者,男性患者的基因型为 $X^D Y$ 。

此外,一些导致农作物和牲畜家禽患病的基因也存在伴性遗传现象。关于伴性遗传的研究对于应对人类的遗传病和培育优良的农作物、牲畜家禽品种有很大帮助。

## 2.4 复等位基因

豌豆子叶的黄色与绿色、种子的圆粒与皱粒、果蝇眼睛的红色与白色,都是在等位基因上有一对(即2种)相对性状的情况。有的等位基因含3种或更多的基因(性状)类型,这种情况叫作**复等位基因**。

高中生物不要求掌握复等位基因的概念,但是由于复等位基因的

原理和规律与刚刚学习的一对等位基因相同，可以作为拓展内容适当予以了解。

最典型的复等位基因的是人类的 ABO 血型。按照 ABO 血型分类，人类的血型共有 A 型、B 型、AB 型、O 型 4 种。其原理为：

人类的红细胞上有 A 和 B 两种特殊抗原，有 A 基因的人的红细胞上有 A 抗原，有 B 基因的人的红细胞上有 B 抗原，可以发生免疫反应。没有这两种基因的人的红细胞上没有这两种抗原。决定 ABO 血型的基因在常染色体上，不存在伴性遗传的现象。

基因型为 AA 或 AO 的人，红细胞上只有 A 抗原，叫作 A 型血。基因型为 BB 或 BO 的人，红细胞上只有 B 抗原，叫作 B 型血。基因型为 AB 的人，红细胞上既有 A 抗原又有 B 抗原，叫作 AB 型血。基因型为 OO 的人，红细胞上既没有 A 抗原，也没有 B 抗原，叫作 O 型血。

按照基因分离定律，可以根据父母血型的基因型推测子女可能的基因型。例如：若父母的基因型都是 AO，虽然他们都是 A 型血，但是产生的后代有可能是基因型为 OO 的 O 型血。若父母分别为 AB 型血和 O 型血，则后代只可能是 A 型血（AO）或 B 型血（BO）。

上述规律可以用该规律辅助判断儿童与父母之间是否有血缘关系。如果根据父母血型组合判断出后代血型的种类中，包含该儿童的血型，则可能是他们二者的后代；如果不包含该儿童的血型，则一定不是他们二者的后代。有时还可进一步判断该儿童是否可能与其中一人有亲缘关系，还是与父母二人都不可能有亲缘关系。

由于不同血型的人的血液中有不同的抗体和抗原，混合后会发生凝集产生危险，因此不同血型的人之间一般不能相互输血。虽然 O 型血的人没有 A 抗原或 B 抗原，但由于还有其他抗原，一般也不大量输送给其他血型的人。

### 三、遗传规律的应用

孟德尔提出的基因的分离定律和基因自由组合定律，经摩尔根从

染色体行为层面予以证实后，已发展成为成熟可靠的理论。生物学家根据这套遗传理论，发明了遗传图解、遗传谱系图等用于分析基因型的方法。

### 3.1 遗传规律的数学原理

孟德尔在推理遗传规律时，用到了概率与统计的基本原理。概率与统计是高中数学的重要内容，现在初步了解高中阶段遗传学所涉及到的数学原理。

(一) 杂合子 Aa 产生的配子有两种可能的基因型 A 和 a，且这两种配子的数量与传播的概率相等。

例如：设黄色子叶的杂合子豌豆的基因型为 Aa，则它产生的精子中，约一半含显性的黄色子叶基因 A，另一半含隐性的绿色子叶基因 a。同理，它产生的卵子中，含基因 A 和基因 a 的数量也相等。

当黄色的杂合子豌豆 Aa 与绿色的隐性纯合子豌豆 aa 测交时，杂合子豌豆有一半概率提供 A 基因，一半概率提供 a 基因。由于隐性纯合子只提供 a 基因，因此产生的所有后代中，Aa 和 aa 两种基因型各占一半。

(二) 不在同一条染色体上的非等位基因自由组合时，各种组合方式出现在配子中的概率相等。

例如：设杂合子黄色 Aa 圆粒 Bb 豌豆的基因型为 AaBb，则产生的配子中，含基因 A 与含基因 a 的配子数量相同，含基因 B 和基因 b 的配子数量相同。4 种基因型组合 AB、aB、Ab、ab 的配子数量相同，各占  $\frac{1}{4}$ 。

当该杂合子豌豆 AaBb 与隐性纯合子 aabb 测交时，后代中 4 种基因型 AaBb (AB+ab)、aaBb (aB+ab)、Aabb (Ab+ab)、aabb (ab+ab) 的数量相等。

### 3.2 遗传图解

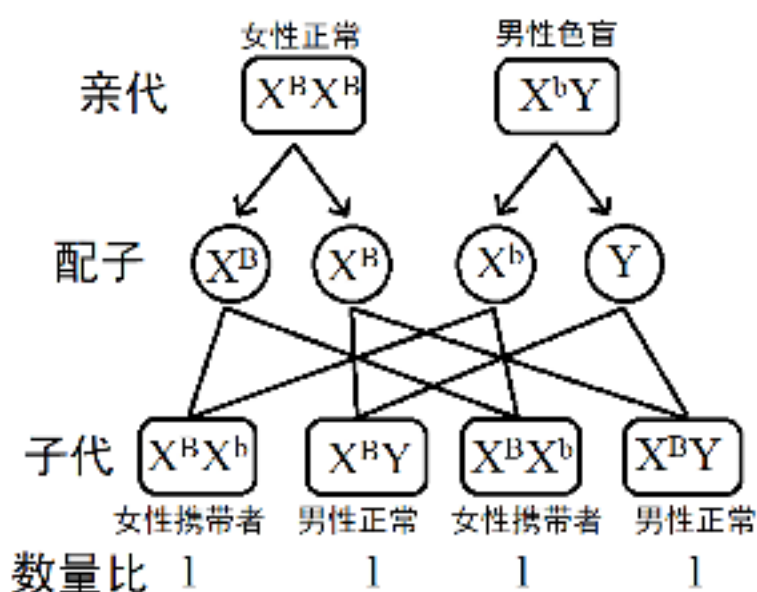
遗传图解是用作图的方法直观地展示亲本的等位基因自由分离、



非等位基因之间自由组合，从而形成各种基因型的配子；然后雌雄配子之间随机结合，形成具有各种基因型的子代的过程和结果。该方法对于根据亲本的基因型推测子代的基因型和比例非常实用。

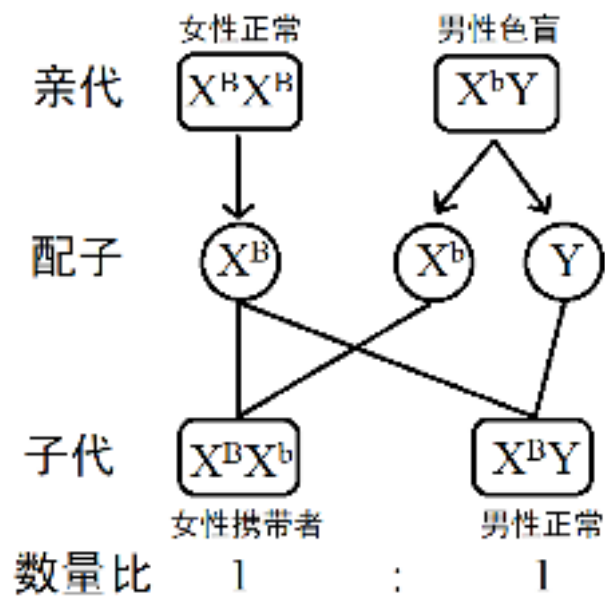
例如：分析色觉正常的女性（ $X^B X^B$ ）与男性色盲（ $X^b Y$ ）产生的后代的性别和色觉情况。

根据基因分离定律，分别写出母亲产生的两种卵细胞、父亲产生的两种精子。再让两种卵细胞和两种精子分别组合，得出4种基因型的后代。具体作图分析如下：



从图中可以读出，后代中男性的色觉都正常，女性都是色觉正常的隐性基因携带者，且他们的数量比为  $(1+1):(1+1)$ ，即  $1:1$ 。

由于亲代中正常女性的基因为纯合子，只能产生一种配子，所以上图也可以简化为下图，结论相同。



例如：基因型为  $AaBb$  的黄色圆粒豌豆与基因型为  $aaBb$  的绿色圆粒豌豆进行杂交，分析后代中各种性状的比例。

解：黄色圆粒豌豆植株能产生数量相等的  $AB$ 、 $aB$ 、 $Ab$ 、 $ab$  共 4 种配子，绿色圆粒豌豆能产生数量相等的  $aB$  和  $ab$  共 2 种配子，共有  $4 \times 2 = 8$  种组合方式，直接作图会比较杂乱，因此用表格的方式展示：

配子 \ 配子	$AB$	$aB$	$Ab$	$ab$
$aB$	$AaBB$ 黄色圆粒	$aaBB$ 绿色圆粒	$AaBb$ 黄色圆粒	$aaBb$ 绿色圆粒
$ab$	$AaBb$ 黄色圆粒	$aaBb$ 绿色圆粒	$Aabb$ 黄色皱粒	$aabb$ 绿色皱粒

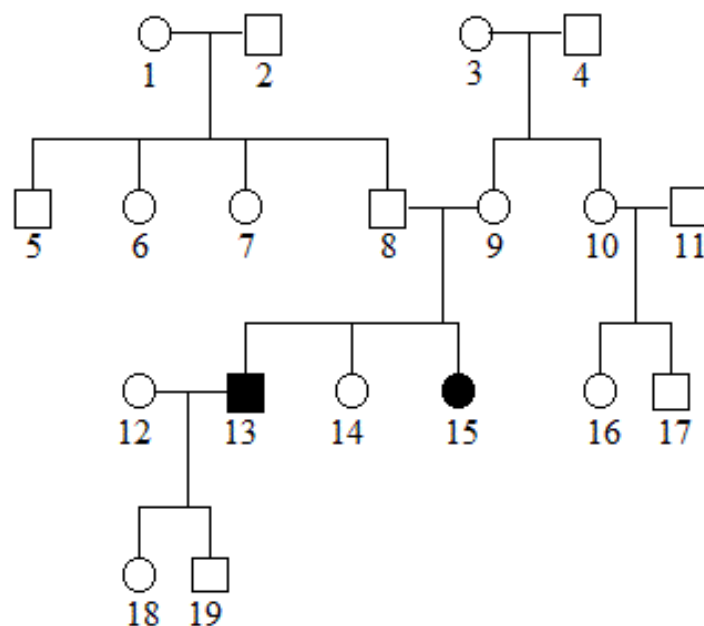
从上表可以读出，后代中基因型为  $AaBB$ 、 $aaBB$ 、 $AaBb$ 、 $aaBb$ 、 $Aabb$ 、 $aabb$  的数量之比为  $1:1:2:2:1:1$ 。黄色圆粒、绿色圆粒、黄色皱粒、绿色皱粒的数量之比为  $3:3:1:1$ 。单独看每一种性状，后代中黄色与绿色的比例为  $1:1$ ，圆粒与皱粒的比例也为  $1:1$ 。

作为练习，请自行绘制遗传图解，分析其他携带色盲基因、豌豆种子颜色和形状的情况，所产生的后代的基因型和表现形的分布情况。

### 3.3 遗传谱系图

遗传谱系图是将有亲缘关系的人放在一张图里，并用连线、符号等方式，表示他们的亲缘关系、性别、性状的图谱。

这里的亲缘关系主要包括血缘关系和婚姻关系。夫妻之间用横线相连，他们的子女用竖线向下引出，兄弟姐妹之间由连在同一横线上的竖线表示。一般男性和女性用不同形状（方形或圆形）表示，患有特定遗传疾病的个体会有专门的标记。如下所示。



上图中，方形表示男性，圆形表示女性，白色表示正常性状，黑色表示异常性状。从图中可以读出：

1和2是配偶，他们的后代有5、6、7、8共4人。3和4是配偶，他们的后代有9和10共2人。

这两个家庭的后代中，8和9是配偶，他们后代有13、14、15共3人。10与11是配偶，他们的后代有16和17共2人。

再下一代中，13和12是配偶，他们的后代有18和19共2人。

上述所有人当中，13和15的某项性状与他人不同，可能患某种遗传病。

遗传谱系图可以用于分析家族中某种遗传病的基因型，以及在各

家族成员中的分布情况。但是由于人类的后代数量有限，不能像豌豆那样产生数目众多（几百甚至几千）的后代，因为样本数量不足，导致人类后代中各种基因型的比例不太接近理论值，经常出现有些基因型的组合在后代中并未出现的情况，因此只能对可能性进行有限的推理，难以完全断定。

根据遗传谱系图进行的推理需要很大程度上依靠已知条件和逻辑推理，且很多推理只提供“可能”，而非“一定”。下面列举几种情况。

### （一）对于非伴性遗传的性状。

（1）如果父母的性状相同，却有新的性状的子女，则父母一定都是杂合子，且子女的新的性状为隐性基因，这就是性状分离现象。

（2）如果父母的性状不同，所有子女的性状都相同，且必定与父母中的一位相同，则有较大可能为双亲中与子女性状相同的是显性纯合子，与子女性状不同的那位是隐性纯合子。

此外，也有较小可能为双亲中与子女性状相同的是杂合子，但是子女恰好都是杂合子。子女越多，这种情况的可能性越小。

### （二）对于伴X染色体遗传的形状。

（1）由于女儿必定继承父亲的X染色体，因此若有女儿与父亲的性状不同，则父亲的性状为隐性性状，女儿从母亲那里继承了显性基因。若所有女儿的性状都与父亲相同，则不能确定父亲的性状是显性还是隐性。

（2）由于儿子的X染色体只可能来自母亲，因此若同一对夫妻有多位儿子，且他们的性状不完全相同，则说明母亲为杂合子。类似的，若所有儿子的性状都与母亲相同，则母亲有较大可能是纯合子，也有较小可能是杂合子。

（3）若子女中有不同性状，则父母双方加起来一定含两种等位基因（不考虑复等位基因的情况）。有可能母亲是杂合子，父亲是任何基因型；也有可能母亲是纯合子，父亲是另一种基因型。

### （三）确定某性状是否为伴性遗传。

由于样本数量太小，因此仅仅通过遗传谱系图无法彻底断定某性状是否为伴性遗传，只能进行合理推测。

根据“儿子的X染色体只能来自母亲”“父亲的X染色体只能传给女儿”的规律，伴性遗传大多有如下特点：男性的性状总是与其母亲相同，或男性的性状与其祖父相同但与其父亲不同。

此外，若某个性状只出现在男性中，不出现在女性中，则该性状有一定可能为伴Y染色体遗传。

### 小结

本章主要学习孟德尔遗传规律在细胞层面染色体的行为的解释。需重点理解减数分裂和受精作用过程中，染色体的行为与遗传因子之间的对应关系，即：基因在染色体上，基因分离的实质是减数分裂Ⅰ时期同源染色体的分离，基因自由组合的实质是非同源染色体的自由组合。

还需重点掌握运用遗传规律、基因图解、遗传谱系图等方法，结合基本的概率与统计原理，根据亲本的基因型推断后代的基因型、表现型以及比例；根据后代的表现型和比例，推断亲本的基因型；设计杂交或测交实验对理论进行验证。

本章涉及到较多的分析推理和数学计算，需通过充分地联系，加深对遗传规律的印象和数字比例的敏感性，并熟悉对伴性遗传的具体情形和一些规律。

## 第九章 基因的本质

摩尔根从细胞层面提出基因的染色体理论后，“基因”从孟德尔提出的抽象概念成为了可以观察和研究的物质，遗传学研究于是有了更加明确的方向及对象。

归功于物理和化学分析方法的发展，科学家可以使用相应的技术从分子的层面对染色体进行研究，进一步探明基因的化学本质，以及相应化学物质的结构和性质。

### 一、基因的物质基础

摩尔根已经验证基因在染色体上。经化学分析得知，染色体的化学成分主要为蛋白质和 DNA。接下来，需进一步探明基因的化学成分究竟是蛋白质还是 DNA，以及基因的立体结构如何。

#### 1.1 基因的物质构成

科学家通过肺炎链球菌的转化实验、噬菌体侵染细菌的实验这两个经典的实验，发现并证明了染色体中起到遗传功能的物质是 DNA，即：基因的物质构成是 DNA。

**肺炎链球菌的转化实验。**英国微生物学家格里菲斯用两种不同的肺炎链球菌与小鼠为实验材料。使用的两种肺炎链球菌分别为表面光滑、能致小鼠生病死亡的 S 型，和表面粗糙、不会致死小鼠生病的 R 型。格里菲斯设计了 4 组对照实验。如下图所示。



第 1 组：在小鼠体内注射 R 型活细菌，结果小鼠存活。

第 2 组：在小鼠体内注射 S 型活细菌，结果小鼠死亡。

以上两组实验分别验证了 R 型细菌的非致病性和 S 型细菌的致病致死性。

第 3 组：在小鼠体内注射被加热致死的 S 型细菌，结果小鼠不死亡。说明加热致死后的 S 型细菌失去了让小鼠患病死亡的生物功能。

第 4 组：在小鼠体内同时注射 R 型活细菌，以及被加热致死的 S 型细菌，结果小鼠死亡，并且从小鼠体内分离出了活的 S 型细菌。说明小鼠体内产生了 S 型活细菌。

以上 4 组实验的结果说明：被加热致死的 S 型细菌仍然含有某种具有生物活性的物质（或称作转化因子），这种物质转化因子能将 R 型活细菌转化为 S 型活细菌，并且具有 S 型活细菌正常的令小鼠致病致死的生物功能。

美国微生物学家艾弗里在格里菲斯的实验的基础上，设计了 5 组对照实验，对 S 型和 R 型肺炎链球菌的“转化因子”的化学成分进行进一步实分析。

艾弗里在他的实验中使用了 4 种酶：蛋白酶、RNA 酶、酯酶、DNA 酶。按照命名习惯，这 4 种酶分别能水解蛋白质、RNA、低级脂肪酸酯、DNA，使相应的分子彻底失去生物功能。

第 1 组：将有 R 型活细菌的溶液，与 S 型细菌细胞提取物的溶液混合后共同培养，同时得到 R 型活细菌和 S 型活细菌。

说明 S 型细菌细胞提取物中的转化因子能将 R 型活细菌转化为 S 型活细菌。

第 2 组：将有 R 型活细菌的溶液，与用蛋白酶处理过的 S 型细菌细胞提取物的溶液混合后共同培养，结果培养出了 R 型活细菌和 S 型活细菌。

由于 S 型细菌细胞提取物中的蛋白质被蛋白酶分解破坏，不再具

有生物功能，说明 S 型细菌细胞提取物中的转化因子不是蛋白质。

第 3 组：将有 R 型活细菌的溶液，与用 RNA 酶处理过的 S 型细菌细胞提取物的溶液混合后共同培养，结果培养出了 R 型活细菌和 S 型活细菌。

由于 S 型细菌细胞提取物中的 RNA 被 RNA 酶分解破坏，不再具有生物功能，说明 S 型细菌细胞提取物中的转化因子不是 RNA。

第 4 组：将有 R 型活细菌的溶液，与用酯酶处理过的 S 型细菌细胞提取物的溶液混合后共同培养，结果培养出了 R 型活细菌和 S 型活细菌。

由于 S 型细菌细胞提取物中的低级脂肪酸酯被酯酶分解破坏，不再具有生物功能，说明 S 型细菌细胞提取物中的转化因子不是低级脂肪酸酯。

第 5 组：将有 R 型活细菌的溶液，与用 DNA 酶处理过的 S 型细菌细胞提取物的溶液混合后共同培养，结果只培养出了 R 型活细菌，没有培养出 S 型活细菌。

由于 S 型细菌细胞提取物中的 DNA 被 DNA 酶分解破坏，不再具有生物功能，说明 S 型细菌细胞提取物中的转化因子极可能是 DNA。

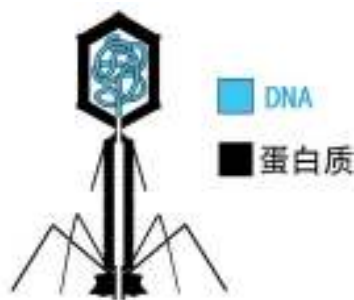
综合以上 5 组实验的结果，可以合理推断肺炎链球菌中的转化因子的化学成分是 DNA。

**噬菌体侵染细菌的实验。**美国遗传学家赫尔希和助手蔡斯用噬菌体和同位素标记技术进一步证明了 DNA 是某些生物的遗传物质。

T2 噬菌体是一种以大肠杆菌为宿主的病毒。病毒是一类没有细胞结构的生物。病毒只由蛋白质和 DNA（或 RNA）分子构成，通过感染宿主并利用宿主的细胞进行自己的生物功能，产生更多的后代，同时损伤甚至杀死宿主细胞。

T2 噬菌体只有由蛋白质构成的外壳，以及内部包裹的 DNA 两部分构成。T2 噬菌体的结构如下图所示。





T2 噬菌体感染大肠杆菌后，利用大肠杆菌细胞合成自己的结构成分，从而繁衍大量的 T2 噬菌体，并导致大肠杆菌破裂死亡，释放出合成的噬菌体。

赫尔希和蔡斯利用蛋白质与 DNA 化学成分上的区别：蛋白质中含有硫元素，甲硫氨酸、半胱氨酸、胱氨酸等含硫氨基酸。而 DNA 中没有硫元素。此外，DNA 中含有大量磷元素，磷酸基团是 DNA 骨架的重要结构成分，而蛋白质中一般不含磷元素。

### 第 1 步：将噬菌体用放射性同位素标记。

分别用含有放射性同位素  $^{35}\text{S}$  的培养基培养一批 T2 噬菌体，让这些噬菌体的蛋白质中因含  $^{35}\text{S}$  而带有放射性，叫作**被放射性标记**。这些 T2 噬菌体的 DNA 还是正常的未被放射性标记的 DNA。

再用含有放射性同位素  $^{32}\text{P}$  的培养基培养另一批 T2 噬菌体，让另一批噬菌体的 DNA 中因含  $^{32}\text{P}$  而带有放射性，从而被放射性标记。这些 T2 噬菌体的蛋白质还是正常的未被放射性标记的蛋白质。

### 第 2 步：用放射性标记的噬菌体感染细菌。

用这两批分别被标记了蛋白质和 DNA 的 T2 噬菌体，分别感染不同的大肠杆菌。

侵染较短时间后，用搅拌器搅拌并进行离心分离，让吸附在大肠杆菌表面的噬菌体与大肠杆菌分离。

分别检测上层清液和下层沉淀的放射性。上层清液主要为相对较轻的尚未侵入大肠杆菌的 T2 噬菌体。下层沉淀物主要为相对较重的大肠杆菌，侵入大肠杆菌内部的 T2 噬菌体也随之沉淀在下层。

经检测发现，若用  $^{35}\text{S}$  标记的 T2 噬菌体侵染大肠杆菌，则分离后放射性同位素主要存在于上层清液中。若用  $^{32}\text{P}$  标记的 T2 噬菌体侵染大肠杆菌，则分离后放射性同位素主要存在于下层沉淀物中。

以上结果说明，T2 噬菌体侵染大肠杆菌时，进入到大肠杆菌的主要是被  $^{32}\text{P}$  标记的 DNA，而被  $^{35}\text{S}$  标记的蛋白质大都停留在大肠杆菌的外面。

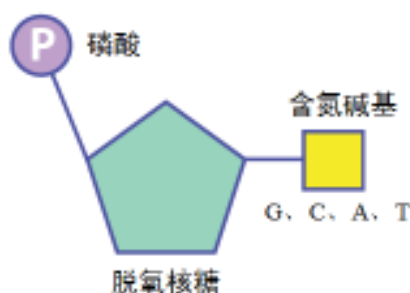
该实验表明，T2 噬菌体注入到大肠杆菌内部，并利用大肠杆菌细胞合成自己的后代、复制自身遗传基因的物质是 DNA。即：T2 噬菌体的遗传物质是 DNA。

经后续众多实验证明，DNA 是绝大多数生物的遗传物质，包括所有动物、植物、真菌、细菌，以及大多数病毒。有些病毒的遗传物质是 RNA。类病毒的遗传物质是 RNA。朊病毒的遗传物质是蛋白质。

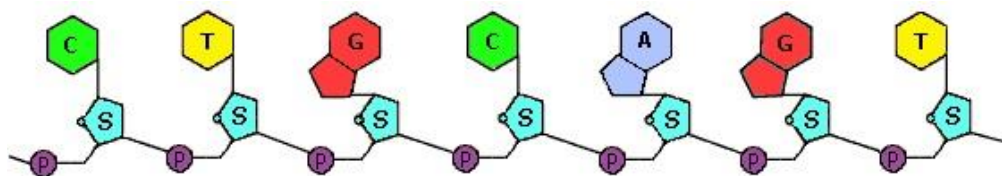
## 1.2 DNA 的基本结构

第一章已经初步学习了 DNA 的分子结构，现在简单复习巩固。DNA 是生物大分子，由两条单链 DNA 相互盘曲缠绕形成双螺旋结构。美国生物学家沃森和英国科学家克里克最早提出了 DNA 分子具有双螺旋结构，并因此获得诺贝尔生理及医学奖。

每条单链 DNA 由脱氧核糖、磷酸、含氮碱基三类基团组成。DNA 的结构单元是脱氧核苷酸，每个脱氧核苷酸由 1 个脱氧核糖、1 个磷酸、1 个含氮碱基构成。DNA 单链由数量众多的脱氧核苷酸依次相连合成。如下图所示。



每条 DNA 单链都可以看成由脱氧核糖和磷酸依次交替相连所形成骨架，以及骨架上的每个脱氧核糖上连有1个含氮碱基。骨架是所有 DNA 单链的共性结构，具体含氮碱基的排列方式是每条 DNA 单链的个性特点。如下图所示

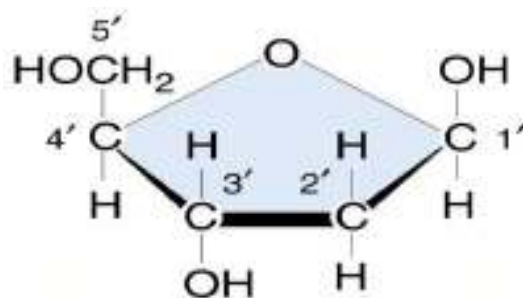


DNA 的含氮碱基有4种类型（结构），分别为腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G）、胸腺嘧啶（T）、胞嘧啶（C）。形成双链 DNA 的两条单链中，位置相对应的各对含氮碱基之间满足特定的规律。

A 和 T 之间能形成2个氢键、G 和 C 之间能形成3个氢键，从而形成稳定的结构，因此总是 A 和 T 配对、G 和 C 配对。含氮碱基之间的这种一一对应关系叫作碱基互补配对原则。

DNA 分子中的两条单链反向平行中的“反向”，是指单链的方向朝向。单链的方向的确定方式为：

脱氧核糖是五碳糖，有5个碳原子。按照有机物的化学命名规则，这5个碳原子分别被标记为1~5号。如下图所示。



单链骨架由脱氧核糖和磷酸交替相连。磷酸与脱氧核糖相连的位置有两个，分别为5号碳原子和3号碳原子，分别记作5'-和3'-。

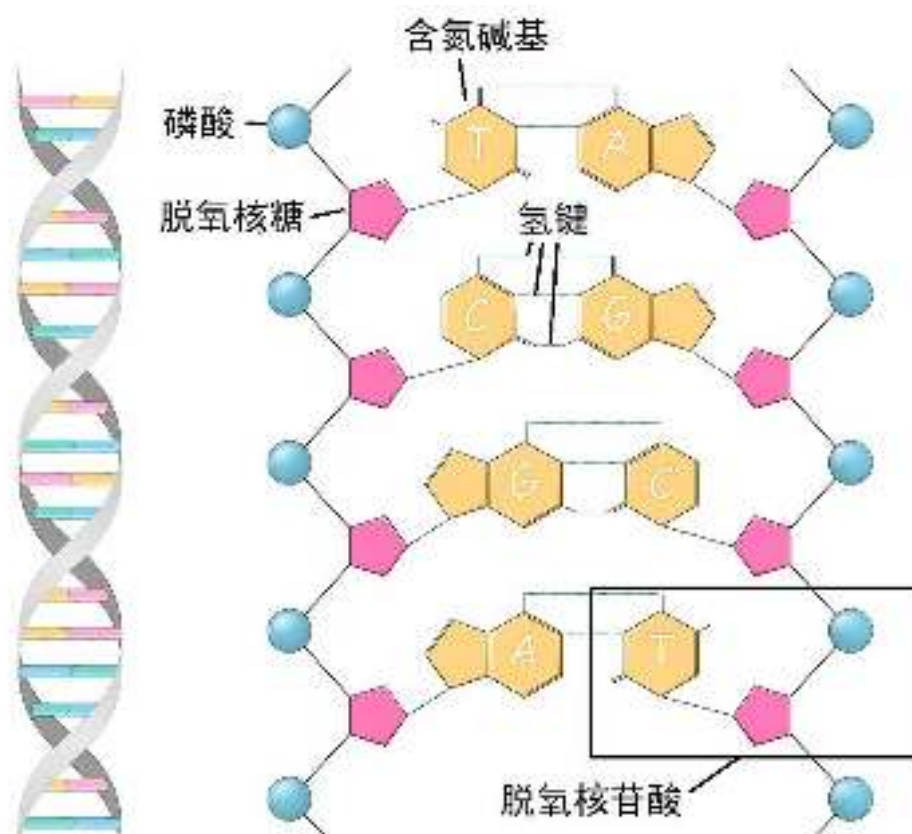
即：每个磷酸分别与前一个脱氧核糖的3'-位置相连、与后一个脱氧核糖的5'-位置相连。同理，每个脱氧核糖的5'-位置与前一个磷酸

相连，3'-位置与后一个磷酸相连。

若从一端观察双链 DNA，则其中一条单链按照 5'-3'-5'-3'-..... 顺序延伸下去，另一条单链按照 3'-5'-3'-5'-..... 顺序延伸下去，所以称它们“反向”平行。

若从另一端观察双链 DNA，则两条单链的顺序相互颠倒，上面的第一条单链按照 3'-5'-3'-5'-..... 顺序延伸下去，另一条单链按照 5'-3'-5'-3'-..... 顺序延伸下去，所以称它们“反向”平行。

下面是 DNA 分子的结构示意图，左边是 DNA 分子的双螺旋结构，右边是把双螺旋“拉直”后更加直观的结构。



经以上实验及相关研究，确定了基因的化学成分是 DNA 和 DNA 的化学结构。但是还需要进一步了解基因与 DNA 之间的具体关系：究竟整个 DNA 都是基因还是只有 DNA 的一部分是基因？DNA 是如何存储、遗传、表达基因中的遗传信息的？

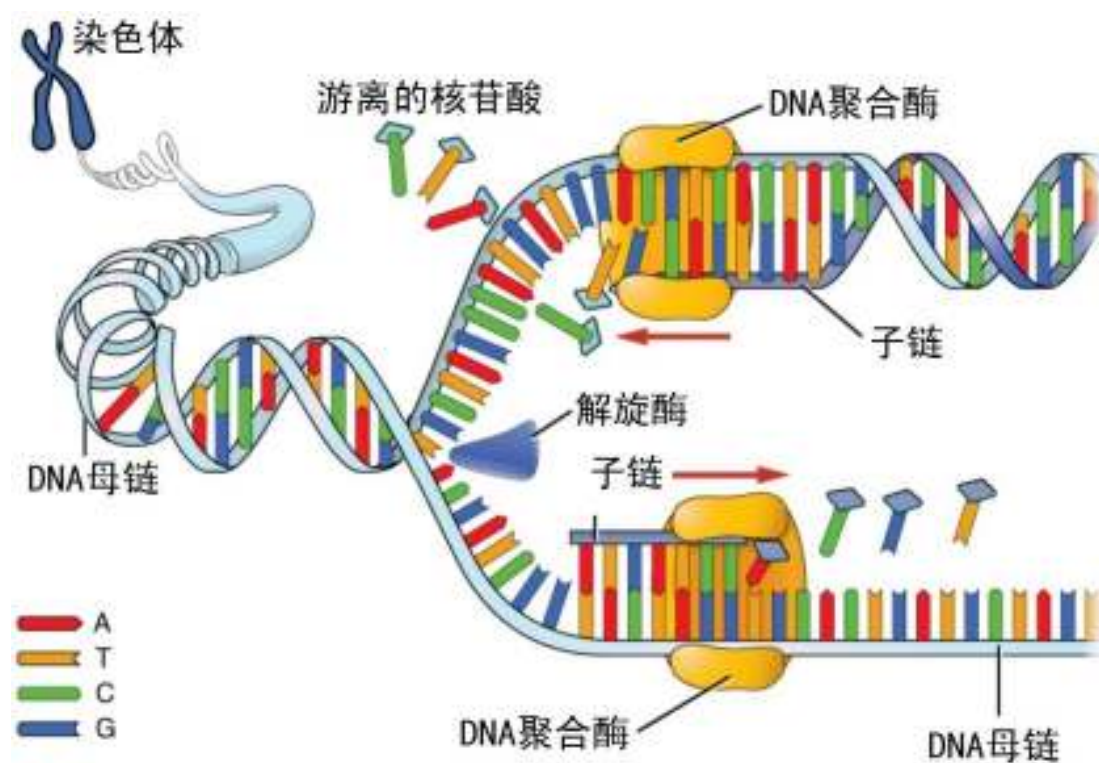


### 1.3 DNA 的复制

确定了基因的化学成分是 DNA 之后,接下来需进一步探明:DNA 分子的结构和行为特点是如何实现基因的两个重要功能:从亲代遗传给后代、令生物体表现出具体的性状。

在细胞进行有丝分裂和减数分裂的过程中,染色体都进行了复制,并传递给下一代个体或新产生的细胞。基因的化学成分是 DNA,因此可以认为基因的复制就是 DNA 的复制。

沃森和克里克提出 DNA 的双螺旋结构后,还发表了 DNA 复制的机理。在细胞分裂前的间期,DNA 开始复制,整个过程需要细胞提供能量驱动进行。DNA 的复制方式叫作**半保留复制**,如下图所示。



首先,在解旋酶的催化作用下,DNA 的两条链上原本配对的含氮碱基之间的氢键断裂,DNA 双螺旋解开。这个过程叫作**解旋**。

解旋通常只解开 DNA 双螺旋的一小部分,而不是一次性把整个 DNA 双螺旋全部彻底解开。这两条 DNA 单链也叫作**母链**。

接下来,在 **DNA 聚合酶** 的催化作用下,分别以解开的两条 DNA

母链作为模板，以细胞中游离的 A、G、T、C 四种脱氧核苷酸为原料，按照 A-T、G-C 的碱基互补配对原则，分别合成与母链互补的一条子链，新合成的两条子链与各自的母链互补，盘绕成双螺旋结构。DNA 聚合酶的主要作用是催化各脱氧核苷酸的磷酸基团与脱氧核糖之间生成化学键相连。

在复制的过程中，通常随着解旋部分复制的完成，解旋的部分会继续向未解旋的部分移动。一边复制，一边解旋。一边解旋，一边复制。逐步向前推进，最终复制完成，得到 2 条 DNA 双螺旋。

根据 DNA 复制的过程可知，最终得到的 2 条 DNA 中，各有 1 条单链来自母链，另 1 条单链又游离和核苷酸新合成。2 条新 DNA 各自保留了原 DNA 的一半的结构，所以 DNA 的复制叫作**半保留复制**。

由于 DNA 复制的过程中，分别以原 DNA 的两条单链为模板，并且严格按照 A-T、G-C 的碱基互补配对原则进行复制，因此新合成的两条单链分别与另一条模板相同，使得新合成的 2 条 DNA 仍与原 DNA 相同，确保了复制的准确性，从而确保了遗传的稳定性。

**半保留复制的实验验证。**对于 DNA 的半保留复制的理论，美国科学家梅塞尔森和斯塔尔用同位素标记技术设计了巧妙的实验予以证实。

DNA 的含氮碱基中含有较多氮元素，氮元素有  $^{15}\text{N}$  和  $^{14}\text{N}$  两种稳定的同位素。由于  $^{15}\text{N}$  的相对原子质量大于  $^{14}\text{N}$ ，因此含  $^{15}\text{N}$  的 DNA 的重量和密度都大于含  $^{14}\text{N}$  的。

第 1 步：用含  $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$  的培养基培养大肠杆菌，连续培养多代以后，得到的大肠杆菌的 DNA 几乎都含  $^{15}\text{N}$ ，也叫作**被  $^{15}\text{N}$  所标记**。

第 2 步：用含  $^{14}\text{NH}_4\text{Cl}$  的培养基培养这批大肠杆菌。在不同时刻分批收集大肠杆菌，提取它们的 DNA 并进行离心分离，记录离心后 DNA 在试管中的位置。

根据力学原理，离心分离后，密度越大的物质越靠近试管的底端。

将最初的所有含 $^{15}\text{N}$ 的大肠杆菌的 DNA 进行离心分离,发现几乎所有 DNA 聚集在靠近试管底端的位置。

将用 $^{14}\text{NH}_4\text{Cl}$ 培养出的第一代的大肠杆菌的 DNA 进行离心分离,发现几乎所有 DNA 都聚集在靠近试管中间的位置,说明 DNA 的密度减小了。

将用 $^{14}\text{NH}_4\text{Cl}$ 培养出的第二代的大肠杆菌的 DNA 进行离心分离,发现 DNA 分成两个明显的条带,并且两个条带的含量看上去差不多。其中,一个条带靠近试管中间,与第一代位置相同;另一个条带在靠近试管上端的位置。

该实验有效地解释了半保留复制的结果:最初的 DNA 都是两条含有 $^{15}\text{N}$ 的单链,质量最大,离心后 DNA 聚集在试管底端。

用 $^{14}\text{NH}_4\text{Cl}$ 培养出的第一代大肠杆菌,它们的 DNA 都相同,双链中的一条是最初的含 $^{15}\text{N}$ 的单链,另一条是新合成的含 $^{14}\text{N}$ 的单链,因此质量较小,离心后 DNA 聚集在试管中间。

用 $^{14}\text{NH}_4\text{Cl}$ 培养出的第二代大肠杆菌,它们当中的一半以第一代的 DNA 含 $^{15}\text{N}$ 的单链为模板,合成1条含 $^{15}\text{N}$ 、1条含 $^{14}\text{N}$ 的双链 DNA,因此与第一代的质量相同,离心后 DNA 聚集的位置与第一代相同。

另一半以第一代的 DNA 中含 $^{14}\text{N}$ 的单链为模板,合成2条单链都是含 $^{14}\text{N}$ 的 DNA,因此质量更小,离心后 DNA 聚集在更靠近试管上方的位置。

并且上述两种质量的 DNA 的总数大致相等。

## 1.4 基因的本质

现在已经明确了基因在染色体上,基因的化学成分是 DNA 分子,以及 DNA 分子的结构和复制的过程。现在需要进一步明确基因与 DNA 之间的关系,究竟整个 DNA 分子都是基因,还是只有部分 DNA 是基因。

学习遗传规律时，将“性状”初步定义为生物体所具有的形态或行为特征。生物体所具有的种种形态和行为特征都是由具有生物功能的分子所实现的。

例如：豌豆种子的圆粒或皱粒，由豌豆种子中淀粉含量所决定。果蝇眼睛的红色或白色，由眼睛中的色素的种类和含量所决定。人类的红绿色盲或正常色觉，由是否具有感受相应波长的光线生物分子所决定。

构成生物的有机分子主要有糖类、脂质、蛋白质、DNA 等，其中结构最多样、功能最丰富的是蛋白质分子。蛋白质是几乎所有细胞的组成结构的重要部分，并且参与了几乎所有重要的生命活动，因此可以认为生物体内蛋白质是决定生物体性状的主要因素。

生物的亲代与后代的形态结构、行为规律基本相同，则构成它们机体并发挥生命功能的蛋白质也基本相同。然而一系列实验已经证明基因的化学成分是 DNA 而不是蛋白质，那么是什么原因使得了亲代与后代的蛋白质也基本相同呢？

研究发现，DNA 在生物体中的重要功能是指导蛋白质的合成。由于亲代与子代的 DNA 基本相同，因此指导合成的蛋白质也基本相同，从而具有基本相同的形态结构和行为规律。

生物的遗传信息蕴含在 DNA 的碱基序列里。ATGC 四种碱基序列蕴含的遗传信息就像英文字母 A~Z 蕴含的文字信息一样。

英文字母按照特定的顺序排列，构成特定的单词。特定的单词按照特定的顺序组合，构成特定的句子。句子再构成段落。单词、句子、段落都蕴含文字信息。

ATGC 按照特定的顺序排列，构成特定的蛋白质信息，由相应的细胞器将其转化制造出具体的蛋白质，从而构成特定的细胞、组织器官系统、生物体。

实验还发现，并不是 DNA 分子中的所有碱基序列都蕴含着具体



的蛋白质信息，而是只有部分碱基序列蕴含有的蛋白质的信息。

不编码蛋白质的其他序列中，有的序列起到调节控制(简称调控)蛋白质合成的作用；有的序列目前暂未发现明确功能，只是将不同的有表达功能的序列分隔开。

直接蕴含蛋白质信息的 DNA 片段与调控蛋白质合成的 DNA 片段由于对生物体的性状有直接影响，因此都归类为有遗传效应的 DNA 片段。基因的本质可以表述为：**基因通常是有遗传效应的 DNA 片段。**

经研究发现，一些病毒的遗传物质是 RNA。朊病毒的遗传物质是蛋白质。

### 小结

本章主要学习基因在分子层面的物质本质。需重点理解根据肺炎双球菌感染小鼠的实验、T2 噬菌体侵染大肠杆菌的实验、利用放射性标记验证遗传物质的实验、利用不同的同位素验证半保留复制的实验等实验的物理、化学、生物原理和分析推理过程，能运用相关原理自行设计实验。需从化学元素构成、化学键和氢键的连接和断裂、立体结构等化学的角度加深对 DNA 分子的结构和性质的理解，掌握 DNA 半保留复制的具体细节及动态过程。

## 第十章 基因的表达

通过关于豌豆、果蝇等生物体的实验和总结推导,以及使用微观细胞、分子层面的实验予以验证,现在已经明确了 DNA 是生物的遗传信息的载体,并且了解了 DNA 的复制与传递方式。

将基因中的信息转化为实在的生物体中的物质的过程叫作基因表达。蛋白质是构成细胞的基本结构、实现生命功能、体现生物体性状的主要分子。因此基因表达也可以看作由 DNA 生成蛋白质的过程。

可以把 DNA 所蕴含的基因看作形式一致、内容不同的说明书,蛋白质则是结构和功能各异的产品。基因表达就是根据说明书的文本制造出产品的过程。

### 一、基因的表达

从结构基本一致、仅碱基序列不同的 DNA 分子,生成结构和功能各异的蛋白质分子,有两个重要方面需了解:(1) DNA 信息与蛋白质结构之间是怎样的对应关系;(2) 如何根据 DNA 分子的信息合成蛋白质分子。

#### 1.1 遗传密码子

DNA 和蛋白质都是由结构单元构成的生物大分子。构成生物体 DNA 的脱氧核苷酸只有 4 种含氮碱基: A、T、G、C。而构成人体蛋白质的氨基酸有 21 种(部分地区教材表述为 20 种,以在用教材为准)。需要将 4 种含氮碱基与 21 种氨基酸对应起来,类似的技术人类其实已经掌握。

摩尔斯电码是人类早期利用无线电传播信号的方法。早期的无线电只能区分短信号和长信号,分别用点(·)和线(—)表示。为了让仅有的“·”“—”两种信号表示 26 个字母和 0~1 数字,技术人员用它们的组合表示不同的字母,例如:“—·”表示字母 D,“·—·”表示字母 R,“——··”表示数字 7 等。

生物学家发现,生命也用类似的方式,使用含氮碱基编码氨基酸。含氮碱基序列与氨基酸之间的对应规则叫作**遗传密码子**。

遗传密码子的编码方式为: DNA 中每一种连续3个含氮碱基的组合,各代表(也称作编码)一种氨基酸。于是, DNA 上一段连续的含氮碱基序列表示一段连续的多肽链,也就是蛋白质的一级结构。

不是 DNA 分子中所有的碱基序列都编码相应的多肽链,而是只有部分碱基序列起到编码相应的蛋白质的作用。不编码蛋白质的其他序列中,有的序列起到调控作用。有的序列目前暂未发现明确功能,只是将不同的有表达功能的序列分隔开。

由 DNA 上的碱基序列到合成多肽链时,需要将 DNA 上的碱基序列信息转移到一种作为信息媒介的 RNA 分子上,才能用于指导蛋白质的合成。

为了研究方便,科学家使用核糖体合成蛋白质时,所读取的 RNA 分子上的含氮碱基序列 A、G、U、C 的组合表示遗传密码子。RNA 分子中的含氮碱基为 A、G、U、C,把 DNA 中的 T 替换为 U 即可。

根据数学的排列组合原理,第1个、第2个、第3个含氮碱基分别可能是 A、G、U、C 中的1一种,各有4种可能,因此共有  $4 \times 4 \times 4 = 64$  种组合,例如: AGU、UCC、CGC、AAA,等等。

由于连续3个碱基序列的组合共有64种,而氨基酸只有21种,因此有些不同的碱基组合编码同一种氨基酸,例如: UUU 和 UUC 都编码苯丙氨酸, UUA、UUG、CUU、CUC、CUA、CUG 都编码亮氨酸。

由于遗传密码子中多种碱基序列对应同一个氨基酸,若碱基序列因为复制错误等原因发生变化,仍有一定可能对应相同的氨基酸,从而提高了基因遗传和表达的容错率。

绝大多数情况下,同一种3个碱基序列的组合只编码一种氨基酸,从而增强了 DNA 信息与蛋白质信息的精确性,避免因类似“同音字”“一词多义”,而产生“误解”的情况。

绝大多数类型的生物使用共同的密码子，这间接印证了生命的同一性。

还有两种特殊的编码，分别叫作**起始密码子**和**终止密码子**。起始密码子有 AUG 和 GUG（后者仅限于原核生物），表示转录从这里起始。此外，这两种密码子也编码甲硫氨酸。

终止密码子有 UAA、UAG、UGA，它们表示转录到这里结束，UAA、UAG 不编码任何氨基酸，UGA 在某些特殊情况下编码半胱氨酸。

下面是 21 种氨基酸的遗传密码子表。

第一个碱基	第二个碱基				第三个碱基
	U	C	A	G	
U	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	U
	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	C
	亮氨酸	丝氨酸	终止	终止、硒代半胱氨酸	A
	亮氨酸	丝氨酸	终止	色氨酸	G
C	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	U
	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	C
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	A
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	G
A	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	U
	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	C
	异亮氨酸	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	A
	甲硫氨酸（起始）	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	G
G	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	U
	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	C
	缬氨酸	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	A
	缬氨酸、甲硫氨酸（起始）	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	G

注：UGC 在正常情况下是终止密码子，在特殊情况下编码硒代半胱氨酸。GUG 在原核生物中可以作为起始密码子并同时编码甲硫氨酸。

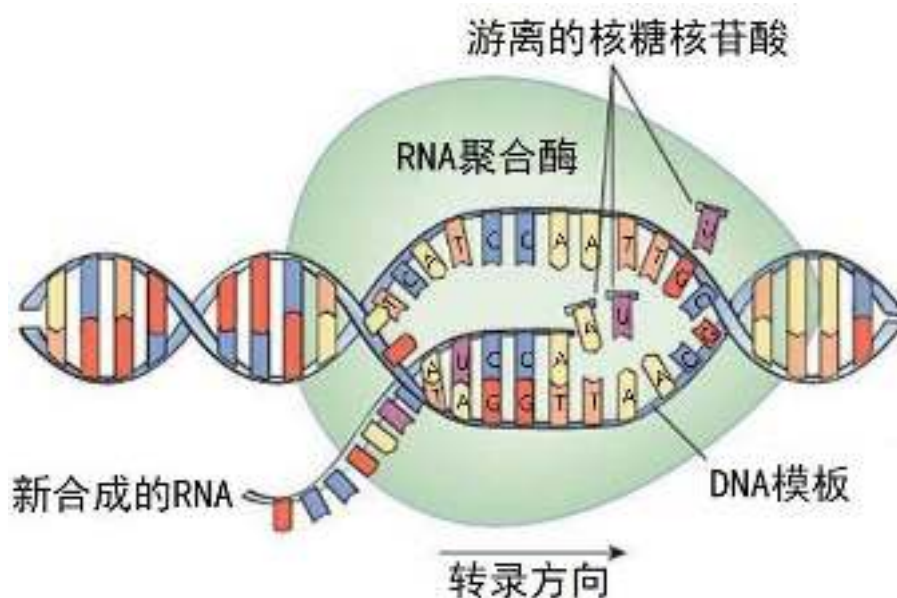
上表最左列为第一个碱基，中间第一二行为第二个碱基，最右列为第三个碱基，按照第一、第二、第三的顺序形成的碱基序列对应中间所列的氨基酸。该表简单了解即可，不全部需要记忆。

## 1.2 基因指导蛋白质合成

基因指导蛋白质合成可以大致分为两个主要阶段：转录和翻译。

在细胞的结构中已经学习，真核生物的 DNA 主要存在于细胞核中，而蛋白质的主要合成场所核糖体主要在糙面内质网和细胞质中。将细胞核内的 DNA 的信息传递到细胞核外的核糖体中，需要经过转移运输的过程，这个过程叫作**转录**。

转录就是“誊抄”的意思，即：将 DNA 上的遗传信息（碱基序列）转录（誊抄）到 RNA 分子上，该 RNA 分子运输到细胞核外的核糖体上，为合成蛋白质提供文本信息。具体过程如下图所示。



整个转录过程发生在细胞核内部，以 DNA 的一条链为模板，在 **RNA 聚合酶** 的催化作用下，以游离的 A、G、U、C 四种核苷酸为原料，合成 RNA 分子。

当细胞要开始合成某种蛋白质时，RNA 聚合酶首先与编码该蛋白质的一段 DNA 结合，将该段 DNA 双螺旋打开，使原本配对的碱基暴露出来。

然后，在 RNA 聚合酶的催化作用下，游离的四种核苷酸按照碱基互补配对原则依次相连，最终形成一个 RNA 分子。于是，DNA 分

子上的一段信息就被转录到 RNA 分子上。RNA 聚合酶此时的主要作用是催化各核苷酸的磷酸基团与脱氧核糖之间生成化学键相连。

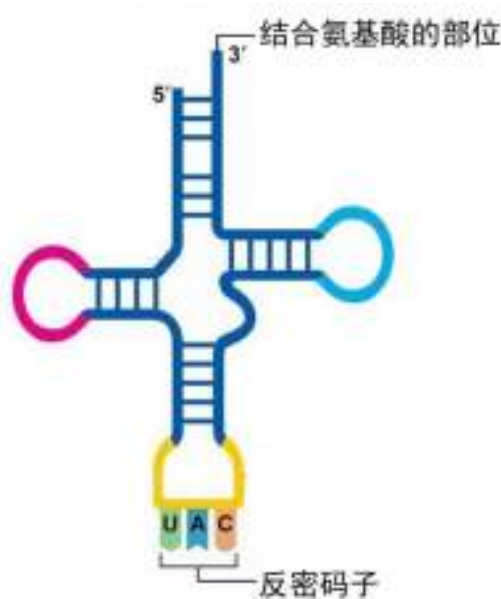
合成的 RNA 分子只转录了 DNA 信息中的一段，体积比 DNA 小得多，可以穿过细胞核的核孔移动到细胞核外，将这段信息传递到蛋白质的“装配工厂”核糖体上。这种 RNA 在蛋白质的合成中扮演着信使的角色，因此叫作**信使 RNA**，英文简写为 mRNA。

DNA 上的遗传信息转录到 mRNA 上，mRNA 通过细胞核的核孔进入细胞质，抵达核糖体后，开始进行翻译步骤。

对于一个蛋白质，将编码相应的肽链的 mRNA 的碱基序列规定为其碱基序列。根据转录的过程，作为转录该 mRNA 的模板的 DNA 链的碱基序列与其互补，没有作为转录模板的另一条 DNA 链的碱基序列与该蛋白质的碱基序列相同，只需将 T 替换为 U。

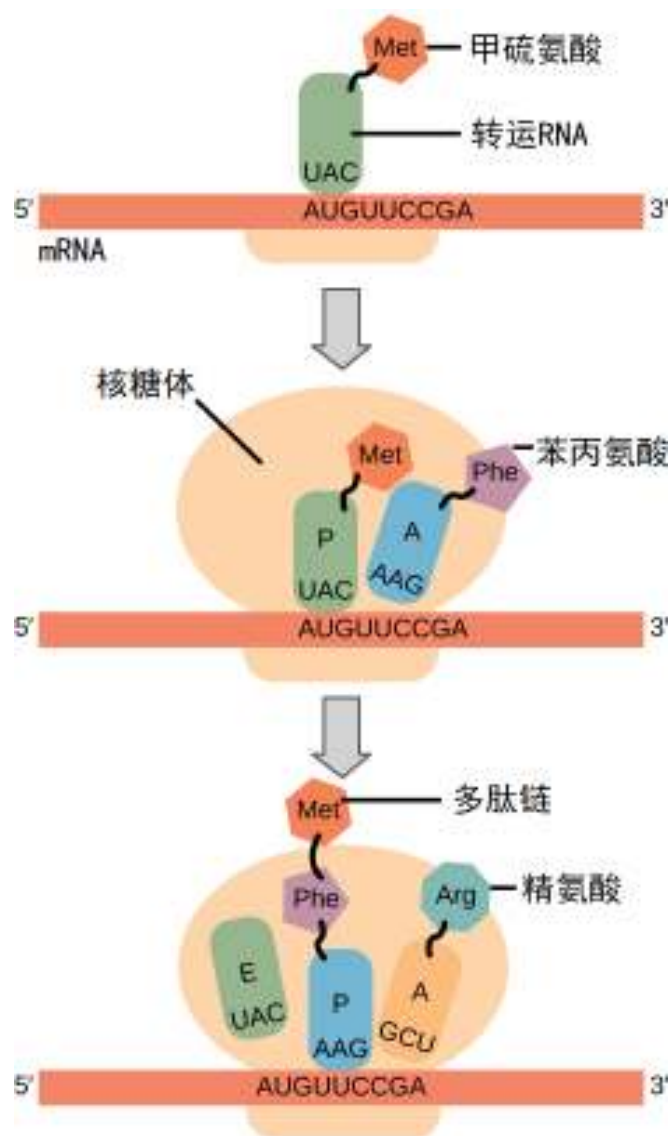
**翻译**的意思与语言中翻译的意思基本相同，指将 RNA 上碱基序列的信息翻译为蛋白质的氨基酸序列的信息。即：以 mRNA 所承载的遗传信息为模板，合成具有特定氨基酸顺序的蛋白质的过程。

在翻译的过程中，负责将各个氨基酸按照 mRNA 编码的顺序转移运输到核糖体上的物质也是一种 RNA，根据它的功能命名为**转运 RNA**，英文简写为 tRNA。tRNA 的结构示意图如下所示。



tRNA 通过分子内部的氢键维持一个类似三叶草的结构，图中最上端的部分与特定的氨基酸相结合，最下端突出的部分叫作反密码子，与 mRNA 上的编码互补配对，通过碱基互补配对原则，识别该氨基酸所应被装配的位置。

翻译的具体过程如下图所示。



0

第 1 步：mRNA 进入细胞之后，与核糖体结合。携带甲硫氨酸的 tRNA 通过与起始密码子 AUG 配对，进入位点 1，开始合成。

第 2 步：携带 mRNA 所编码的第二个氨基酸的 tRNA 通过碱基互补的方式与位点 2 结合。

第 3 步：在核糖体的协助下，第二个氨基酸与第一个甲硫氨酸之



间生成肽键，形成一个二肽。

第 4 步：核糖体沿 mRNA 向前移动，原来位点 1 的 tRNA 离开核糖体，原来位点 2 的 tRNA 进入位点 1，携带 mRNA 所编码的第三个氨基酸的 tRNA 通过碱基互补的方式与位点 2 结合。

随着翻译的进行，核糖体沿着 mRNA 从前向后移动，逐个添加氨基酸延长肽链，直到肽链合成完毕时，遇到 mRNA 上的终止密码子，合成结束。

除了信使 RNA (mRNA) 和转运 RNA (tRNA) 外，还有一种重要的 RNA 叫作核糖体 RNA，英文简称为 rRNA，它是核糖体的重要组成部分，与相应蛋白质相结合共同构成核糖体。

肽链合成后，得到了蛋白质的一级结构，再经过进一步的化学修饰、盘曲折叠、亚基结合，最终得到具有生命功能的蛋白质分子。

### 3.2 中心法则

科学家把 DNA 复制、DNA 转录为 RNA，RNA 翻译成蛋白质，以及与之有关的其他过程中遗传信息的流动过程，概括总结为中心法则，如下图所示。



从图中可以读出，遗传信息具有如下流动方式：

- (1) 通过 DNA 复制，从 DNA 流向 DNA；
- (2) 通过转录，从 DNA 流向 RNA；
- (3) 通过翻译，从 RNA 流向蛋白质。

此外，还可以：

- (4) 通过逆转录，从 RNA 流向 DNA；
- (5) 通过 RNA 复制，从 RNA 流向 RNA。



这两种过程发生在少数生物中，所以用虚线表示。

其中，逆转录是以 RNA 为模板，合成 DNA 的过程，主要发生于逆转录病毒侵染宿主后，以自身的 RNA 为模板，逆转录出相应的 DNA，再进一步指导合成病毒的分子。此外，真核细胞中也存在逆转录的过程。逆转录通常需要逆转录酶的参与。

RNA 的复制主要发生在除了逆转录病毒以外的 RNA 病毒和类病毒的生命活动中。它们侵染宿主后，以 RNA 为模板，在 RNA 复制酶的作用下，复制 RNA 分子。

DNA、RNA 等分子是信息的载体，信息表达的产物主要为蛋白质。ATP 是能量传递的货币，也为信息流动提供能量。物质的变化、能量的流动、信息的传递，是贯穿生命过程的三条基本主线，这三方面总是相互联系，协同配合。

## 1.4 基因与环境对生物性状的控制

根据基因的功能可知，生物性状由基因控制。基因控制生物性状主要有下面几种方式。

**（一）基因通过控制蛋白质的结构，直接控制生物体的性状。**这是基因控制生物性状的最直接的方式。蛋白质是构成生物体结构的重要生物大分子，并且在几乎全部生命活动中都发挥非常重要的功能。基因通过编码具有各种结构的蛋白质，使得各种生物体由不同的物质构成，并且能够实进行不同的生命活动，从而使生物具有不同的性状。

**基因通过控制酶的合成控制代谢过程，进而控制生物体的性状。**酶具有“开关”特定生物化学反应的功能。绝大多数酶都是蛋白质，基因通过控制酶的合成，间接控制生物体的各种生物化学反应的进行。其实，很多具有生命功能的蛋白质都可以归类到广义上的“酶”的概念中，例如，细胞膜上的载体蛋白也叫作**通透酶**。

上述基因对生物体性状的控制方式，主要表现为不同的生物具有

不同的基因，指导合成不同的蛋白质，从而具有不同的性状。对于同一个生物个体，其所有体细胞都有相同的整套遗传物质，但是构成不同的器官、组织体细胞却有不同形态、结构和功能，这是由基因的选择性表达所控制。

细胞中的基因根据表达的情况，可以大致分为两类：一类基因在所有细胞中都表达，这些基因主要指导合成细胞活动所必须的蛋白质的合成，例如：核糖体蛋白基因、ATP合成酶基因等。

另一类基因只在某些类型的细胞中表达，例如：胰岛素基因只在部分肝细胞中表达，血红蛋白基因只在部分造血干细胞中表达。

生物体中不同器官和组织的细胞，选择性地表达部分基因，不表达另一些基因，从而使得不同器官和组织中的细胞有不同的形态、结构和功能，这也是基因调控生物性状的一种方式。**细胞分化的本质就是基因的选择性表达。**

此外，有些生物体的部分性状，虽然可能具有相同的基因型，但是也会因为受到环境等其他因素的影响，从而表达出不同的性状。生物体基因的碱基序列不发生改变但是基因表达和表现型发生可遗传变化的现象，叫作**表观遗传**。

产生表观遗传现象的直接原因是分子层面对该基因的表达产生了影响，例如：基因中的含氮碱基发生甲基化修饰（连上了一个甲基），或者染色体中的组蛋白进行了修饰（发生化学变化），等等。

表观遗传的实质是基因与环境相互作用产生的结果。很多环境因素会对基因的选择性表达产生影响。只要是非细胞自身的因素，都可以视作广义的“环境”影响。生物体实际的表现型是其基因型与环境综合作用的结果。

例如：环境的温度、湿度、压强、光照时间，细胞所接触到的环境中的化学物质或周边其他细胞分泌的化学物质，周边细胞的拥挤程度，等等都属于环境因素。

自然界中典型的表观遗传的例子是蜂王和工蜂的分化。蜂王和工蜂的基因无本质区别，但是它们的生长发育和形态功能截然不同，蜂王具有繁殖后代的功能而工蜂没有，蜂王几乎只负责繁殖后代，工蜂负责采集食物、建设蜂巢、防御敌人等。

导致蜂王和工蜂的形态结构和功能产生明显差异的主要原因是它们的食物不同，蜂王以蜂王浆为食物，工蜂以普通的蜂粮为食物，不同食物中含有的不同化学物质，导致幼蜂体内基因的表达情况显著不同，从而使得生物体的生长发育截然不同。

综上，基因与基因之间、基因与表达产物之间、基因的表达与环境之间存在复杂的相互作用，共同精细地调节生命活动的进行，从而共同精细地调控生物体的性状。

### 小结

本章主要学习基因表达的原理和具体过程。需理解遗传密码子将DNA的碱基序列与蛋白质的氨基酸序列对应起来的原理，掌握基因的转录和翻译的具体过程。

需重点掌握中心法则所概括的遗传信息的流动和所对应的具体生命活动，理解微观的生物分子层面的行为、细胞层面的生命活动、生物体的宏观性状这三个层面之间的关系，

需理解环境因素对基因表达的影响，即基因的选择性表达，以及基因和环境共同决定生物体性状的特点，能根据相关信息判断一些生物表现型的差异是由基因还是环境所引起的。

## 第十一章 基因突变和染色体变异

按照 DNA 半保留复制的过程，新合成的两条 DNA 双螺旋应当与作为模板的 DNA 双螺旋完全相同，于是亲代与子代之间应当具有完全相同的基因序列，甚至于所有的生物应当都具有完全相同的基因序列。

然而事实上，地球上的物种有近千万种，每一种生物都有各自独特的基因序列。并且，即使是同一物种内部，甚至亲代与子代之间、双胞胎之间都有很多不同的性状。

不同物种之间、同一物种的不同个体之间产生差异的主要原因是基因突变和染色体变异，即：DNA 的半保留复制过程中可能出现“错误”，染色体层面的变化有时也会发生异常。基因突变和染色体变异也会导致生物体因性状异常而患病甚至死亡。

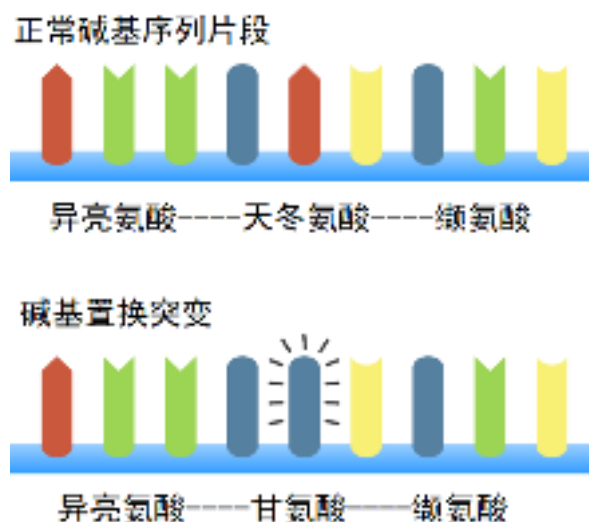
### 一、基因突变和基因重组

进行 DNA 的半保留复制时，分别以两条母链单链为模板，按照碱基互补配对原则形成另一条单链。就像人们在进行抄写时会出现错误，DNA 的复制也会出现错误，得到与模板不完全一致的新的碱基序列。此外，在减数分裂过程中，非同源染色体之间正常的自由组合也会使后代产生不同于亲本的基因组合，从而产生新的性状。

#### 1.1 基因突变的方式和原因

与人们抄写过程中的常见错字、多字、漏字等错误，导致文章的意思改变相类似，DNA 分子中发生碱基的替换、增添、缺失等情况。由于 DNA 分子中发生碱基的替换、增添、缺失而引起基因碱基序列发生改变的现象叫作**基因突变**。

若编码蛋白质的碱基序列中原来的碱基被替换为其他碱基，这种突变叫作**碱基置换突变**。如下图所示。



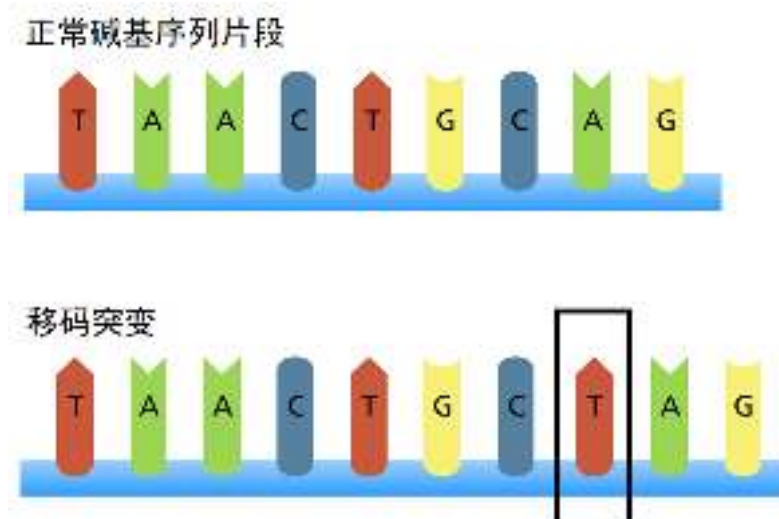
发生碱基置换突变后，有可能导致该密码子所对应的氨基酸发生改变，从而导致肽链中的氨基酸改变。虽然看上去只是改变了一个氨基酸，但是绝大多数情况下，仅仅是单个氨基酸的变化也会导致蛋白质的结构和功能发生重大变化。就好比一台非常精密的仪器中，有一个螺丝钉被替换成了不同的型号，将会导致整个机器发生故障。

大多数情况下，若碱基置换突变导致氨基酸改变，将使得整个蛋白质失去正常功能，对生物体往往是致命的结果，个体甚至无法正常生长发育并引发死亡。

即使蛋白质幸运地保留了一些功能，往往功能也会受到极大的影响。例如：人类的镰刀型细胞贫血症，就是由于编码血红蛋白的基因中的一个碱基发生替换，导致肽链中的一个氨基酸发生置换，从而使得血红蛋白的结构从圆饼状变为镰刀状。这种遗传病的患者的红细胞很容易破裂，容易患溶血性贫血，严重时会导致死亡。

此外，由于一些不同的密码子编码同一个氨基酸，因此有可能某个碱基变成另外一个碱基后，它所在的密码子对应的氨基酸没有改变，该基因所指导合成的蛋白并没有发生改变，突变前后并没有产生实质性的影响。遗传密码子的冗余也是一种容错机制。

若编码蛋白质的碱基序列中增添或减少若干个（非3的整数倍）碱基，这种突变叫作**移码突变**。如下图所示。



由于编码蛋白质的碱基序列严格按照三个一组的顺序依次对应相应的氨基酸，因此若发生移码突变，相当于考试的答题卡涂错行，往往导致整个碱基序列所编码的氨基酸序列都发生变化，该基因所表达的蛋白质将完全变样，将导致重要生理功能缺失或死亡等非常严重的结果。

需注意，若连续增添或减少的碱基数是3的整数倍，则不属于移码突变。这种情况一般会增加或减少氨基酸的数量，虽然也会影响蛋白质的结构和功能，但不至于导致彻底的错误。

除碱基置换突变和移码突变外，还有很多种突变类型，例如：两个碱基的顺序互换、因为碱基变化而新产生或消灭了起始密码子或终止密码子、插入一整段编码其他蛋白质的碱基序列等。

需注意，由于基因是有遗传效应的 DNA 片段。DNA 中还有大量没有遗传效应的片段。在这些没有遗传效应的片段中也会发生碱基的替换、增添、缺失，通常不会对基因产生影响。

**基因突变的原因**有很多，根据引起突变的因素的属性和原理，可以大致分为物理因素、化学因素、生物因素等。

物理因素主要包括紫外线、X 射线以及其他影响细胞内 DNA 的辐射。化学因素主要包括亚硝酸盐、碱基类似物等对核酸产生影响的分子。生物因素主要包括一些能影响宿主 DNA 的病毒。

即使没有物理、化学、生物等外界诱因，由于 DNA 中碱基的数量非常多，在 DNA 复制等过程中总是会出现各种各样的复制错误，外界诱因往往显著地提高了基因突变的概率。

日常生活中，人们誊抄大量文字时也难免地会出现各种错误，如果再有其他外界因素干扰，则出错的概率会大大增加。

若基因突变发生在生物的体细胞中，则通常不会遗传给后代。除了有些植物能够通过体细胞进行无性繁殖，这种情况下体细胞中的突变也有可能遗传给后代。

若基因突变发生在生物的配子中，则通常会随着受精作用遗传给后代。若这种突变会导致生物体死亡，则导致后代死亡后该基因也无法继续遗传。若这种突变不会导致生物体死亡，只是改变了生物体的某些功能，仍能生存繁殖，则可以继续遗传下去，有些突变甚至能增强生物体的生存或繁殖能力。

## 1.2 细胞的癌变

细胞的癌变是特定的基因发生突变所导致的病症。癌症是一种较为多发且难以治愈的疾病。

癌症之所以较为多发，是因为人和动物的基因中先天携带有会导致癌症的基因，各种类型的体细胞都可能发生癌变。

癌症之所以难以治愈，是因为癌细胞与正常细胞之间的区别并不非常明显，远小于正常细胞与细菌、病毒、毒素之间的差异。因此药物很难将癌细胞从正常细胞中识别出来，也难以只攻击癌细胞而不伤害正常细胞。

癌症的原理为：细胞的 DNA 中总是含有两种与癌症有关的基因：原癌基因和抑癌基因。**原癌基因**所表达的蛋白质是细胞正常生长增殖所必须的，保证生物体的体细胞的正常增值，以补充衰老和死亡的细胞。**抑癌基因**与之相反，抑制细胞的生长和增殖，或促进细胞死亡。

正常情况下，在原癌基因和抑癌基因的共同作用下，生物体的细胞进行规律的生长、繁殖、衰老、死亡。

在物理、化学、生物等因素的影响下，或 DNA 自然发生的偶然的错误，导致抑癌基因发生突变，所表达的起到抑制作用的蛋白质不能被合成或失去功能，使得细胞不受控制地生长和增殖，成为**癌细胞**。这个现象叫作**细胞的癌变**。

细胞发生癌变后，最显著的特征是能进行无限制的增殖。同时，细胞的形态结构发生显著变化，细胞膜表面的糖蛋白减少，难以被正常识别。癌变的细胞之间的黏着性显著降低，因此很容易在体内转移。

癌细胞会不受控制地吸收生物体的营养物质和能量，为自身无限制的增殖提供物质和能量，使得生物体的正常细胞缺乏营养和能量。

癌细胞无限增殖后会给周围的器官带来巨大的物理上或环境上的压力，挤压器官和组织，阻塞血管和通道，压迫神经，造成器官破裂、感染等症状。

### 1.3 基因重组

进行有性生殖的动植物在形成配子的减数分裂I中，同源染色体分离时，两组染色体中的非同源染色体自由组合，产生具有不同基因组合的配子，从而使得子代的非等位基因的组合形式与亲代不同。

此外，在四分体时期，非姐妹染色体单体之间发生联会时，也会交换部分基因片段，产生新的基因组合。

基因重组本质上没有改变原有的基因，只是控制不同性状的基因重新组合，使得生物的后代具有不同的性状组合。

例如：有些小麦能抗倒伏但是不抗虫害，有些小麦能抗虫害但是不抗倒伏，这两种小麦杂交产生的子代中有些同时具有抗虫害和抗倒伏的基因。子代再自交时，通过基因重组，能产生同时具有抗虫害和抗倒伏两种基因的配子，从而得到具有两种抗性的稳定后代。



## 二、染色体变异

除了改变碱基序列的基因突变和改变基因组合的基因重组外，有性生殖过程的减数分裂和受精作用中，在联会、同源染色体分离、姐妹染色体单体分开等过程中，染色体也可能出现数目或结构上的异常，导致子代的染色体与亲代都不同，产生新的性状。

### 2.1 染色体数目的变异

大多数动物和植物的体细胞中有2组染色体，分别来自父本和母本。所形成的配子中有1套染色体，雌雄配子通过受精作用结合后，形成具有2组染色体的新个体。当体细胞或配子中的染色体的行为不严格按照该规律时，则染色体的数目发生变异。

染色体数目的变异主要有两种类型：一类是多出或缺少1条或几条染色体，另一类是多出或缺失1组或几组完整的染色体。

第一类情况，当生物体多出或缺少1条或几条染色体时，其子代往往会由于性状异常而患病，有时个体甚至不能正常生在发育，在胚胎或幼年就死亡。

这类染色体变异多发生在细胞有丝分裂或减数分裂过程中。由于染色体的分离、分开、迁移等过程出现错误，导致子代细胞中染色体数目异常。

若染色体数目异常的是已经生长发育的生物体的体细胞，则异常的体细胞失去功能或死亡通常对生物体不会有重要影响。若染色体数目异常的是生殖细胞、受精卵或早期胚胎发生染色体异常，则会对整个生物体产生非常严重的影响。

人类染色体异常导致的疾病中，较为典型的是 **21 三体综合征**，也叫**唐氏综合征**，患者由于多了1条 21 号染色体（共有3条 21 号染色体）导致发育异常。多数情况下在胎儿时期就会死亡流产，诞生的胎儿会出现智力低于常人、身体发育缓慢、面容特殊等症状。

人类的性染色体数目异常也是染色体异常中较典型的情况，有些

人类个体多了1条性染色体，有XXY、XYY、XXX等类型，可能会在生长、发育、生殖中的某些环节表现出异常。

第二类情况，生物体多出或缺少1组或几组完整的染色体。这种情况多为自然进化或人工选择的结果。

根据生物体的体细胞中具有完整的非同源染色体的组数  $N$ ，将该生物命名为  $N$  倍体。例如：包括人类在内的几乎所有动物和超过半数的高等植物的体细胞中有2组染色体，因此它们都是二倍体。

多倍体主要出现在植物中。多倍体植物通常具有茎秆粗壮，叶片、果实、种子较大，糖类和蛋白质等营养物质含量较高等特点。例如：四倍体葡萄的果实比二倍体葡萄大很多，四倍体番茄的维生素 C 的含量几乎是二倍体番茄的两倍。

多倍体植物的这些特征非常有利于人类培育果实更大、营养更丰富的食物，因此科学家人为地诱导培育多倍体植物。常用的诱导技术是利用秋水仙素处理萌发的种子或幼苗。秋水仙素的作用是抑制纺锤丝的形成。由于没有纺锤丝进行牵引，复制后的染色体不会分别移动到细胞的两极，从而使细胞内染色体的数目加倍。

二倍体植物的染色体数目加倍后成为四倍体，四倍体植物的配子中有2组染色体，将四倍体的配子（有2组染色体）与二倍体的配子（有1组染色体）杂交可以得到三倍体。例如：无籽西瓜就是三倍体植物。无籽西瓜没有种子，不能通过受精作用繁殖后代，只能通过二倍体的配子和四倍体的配子结合形成。

单倍体专门指体细胞中染色体的组数与配子中染色体的组数相同的生物体。对于通过配子进行有性生殖的动物和植物，它们的配子中染色体的组数只有体细胞的一半，有些生物能由未受精的配子直接发育成生物个体，这些生物体中染色体的组数与配子中的相同，叫作**单倍体**。

例如：蜜蜂的雄蜂由未受精的卵细胞直接发育而成，是单倍体；

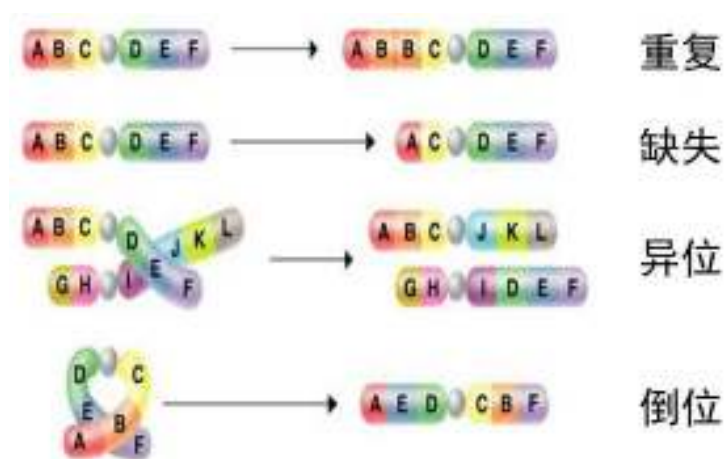
由于雄峰的体细胞中只有1组染色体，因此也是一倍体。八倍体小黑麦的体细胞中有8组染色体，配子中有4组染色体，如果把它的配子培育成完整的植株，则该植株中有4组染色体，是四倍体，同时也是单倍体。

## 2.2 染色体结构的变异

在DNA复制等过程中，染色体的结构也可能发生变异，导致细胞的生长于异常。

若体细胞的染色体的结构发生变异，通常只影响所变异的细胞。若生殖细胞、受精卵或早期胚胎细胞的染色体结构发生变异，则通常会导致严重甚至致死的结果。

染色体结构变异主要有4种类型，如下图所示：



(一) **缺失**，即染色体某一片段缺失。染色体片段的缺失往往导致该片段的基因缺失，使得所编码的蛋白质无法合成，从而影响到生命活动的正常进行。例如：人类的猫叫综合征是由于5号染色体部分缺失引起的遗传病，患儿哭声轻、音调高，听起来像猫叫声而得名。果蝇的缺刻翅也是染色体片段缺失所导致。

(二) **重复**，即染色体的某一片段重复。果蝇的棒状眼现象就是由这种情况所导致。

(三) **异位**，即染色体的某一片段移接到另一条非同源染色体上。

果蝇的花斑眼由这种情况所导致。

(四)倒位,即染色体的某一片段位置颠倒,相当于一段染色体翻转 $180^{\circ}$ 。果蝇的卷翅由这种情况所导致。

## 2.3 人类遗传病及其预防

不论是基因突变还是染色体变异,通常都会对子代细胞的基因表达(主要为蛋白质合成)产生影响。

若基因突变或染色体变异发生在普通的体细胞上,一般只影响该体细胞以及它的子细胞。由于生物体由大量细胞组成,个别细胞的异常产生的影响非常有限,因此除非发生癌变或者某些特殊的细胞等情况外,对生物体的影响较小。

若基因突变或染色体变异发生在生殖细胞、受精卵或早期胚胎中,由于这些细胞会最终分裂、分化成为生物体的全部体细胞,所以生物体全部需要表达相关基因的体细胞都受到影响,因此对生物体的影响很大,很多情况下会致病甚至致死。

若变异只是让生物体生长发育异常,并不会致死,同时也不影响生育,则这种变异很有可能遗传下去。例如:21 三体综合征、猫叫综合征都有可能遗传。

若变异会直接导致生物体在胚胎时期或性成熟之前死亡,或导致生物体失去生育能力,则该变异无法遗传下去。

根据遗传病由一对等位基因引起还是多对等位基因所引起,可以大致分为单基因遗传病和多基因遗传病。**单基因遗传病**由一对等位基因引起,例如:多指、并指、软骨发育不全、镰刀型细胞贫血、白化病、苯丙酮尿症等。**多基因遗传病**由多对等位基因引起,例如:原发性高血压、冠心病、哮喘、青少年糖尿病等。由于生物的很多(甚至大多数)性状由多种蛋白质共同实现,因此不同的基因发生变异可能导致相似或相同的症状。

产前诊断是预防和减少遗传病发生的重要方法。通过对早期胎儿的基因进行检测，可以确定胎儿是否患有各类遗传病。此外，也可以提前检测父本和母本的基因，据此推断出后代患各种遗传病的概率。

### 小结

本章主要学习基因突变和染色体变异等遗传信息在传递过程中发生变化的情况。需理解基因突变和染色体变异的具体类型和方式，能从变化的尺度层面区分基因突变与染色体变异，能简单分析相关变化对生物体本身及后代性状的影响。

## 第十二章 生物的进化

遗传规律的发现有两条相对独立但又相互联系的脉络,分别是以孟德尔的豌豆杂交实验为代表的对宏观生物体的性状的遗传规律的研究,以及对染色体、DNA 分子等细胞和分子层面微观机理的研究。

对宏观规律的研究需要使用统计学知识和较强的逻辑分析推理能力,从而揭示出遗传的一般规律。对微观机理的研究需要使用较先进的物理化学方法,从而探明遗传的具体过程。二者相互支持、相互补充。

关于遗传规律和机理的对生物进化的理论提供了良好的理论支撑。生物的进化是指从古到今生物的形态结构、行为特点发生的一系列变化。关于生物进化的研究同样有宏观规律和微观机理两条脉络。微观机理就是前几章刚刚学习的遗传与变异的知识,生物进化的理论的宏观规律以英国达尔文的进化论为代表。

生物学家发现,自然界的生物种类繁多,形态、结构、习性各不相同,各种不同类型的生物之间似乎具有某种联系,有些种类的生物具有相似的形态、器官或习性。通过比对各种生物体的形态特征、生活习性、发育过程、细胞结构、分子构成等信息,最终得出了生物有共同祖先的结论,以及生物由共同祖先形成种类丰富的物种的原理。

### 一、进化论

英国生物学家达尔文根据对物种的观察和比对,在其著作《物种起源》中最早地系统阐释了这两条重要的学说:共同由来学说和自然选择学说,并且被后人不断地充实和完善。这两条学说之间相辅相成、互相补充。

进化论将看似繁复杂乱的生物界统一了起来,使得科学家不再把不同的生物当作一个又一个毫无关联的个体分别研究,而可以循更加一致和普遍的思路研究生命科学。

### 1.1 共同由来学说

**共同由来学说**也叫作**共同起源学说**。顾名思义,该学说的内容为:所有生物具有共同的祖先。

经过对宏观的分类学、解剖学,以及微观的细胞学、生物化学等多个层面的大量事实的比较和分析,越来越多、越来越详细、越来越可靠的证据都不断地支持共同由来学说。下面是一些有力的证据。

**化石证据。**化石是经过自然作用,在地层中长期地保留了下来了的古代生物死亡后的遗体、遗物或生活痕迹等印记,往往年代越久远的印记被埋在越深的地层中。

通过研究化石的形态、结构、化学成分、分类地位等信息,结合生物体构造的规律以及物理和化学等知识,可以推断出古代生物的形态结构和生活习性等重要信息。

生物学家通过比对不同时期、不同区域的古代生物的化石信息,结合现有生物的信息,发现大量非常明显的从远古时期的祖先逐渐变化成为现如今的物种的痕迹。达尔文把一系列古代马演变成为现代马的化石证据作为证明其进化论的有力证据。

化石证据直接提供了关于物种逐渐进化的非常直接的物质线索,因此是支持共同由来学说、研究生物进化最直接、最重要的证据。

**胚胎学证据。**动物和植物个体是由受精卵发育成为胚胎,再由胚胎发育而成。

通过研究比较人与不同动物胚胎发育的过程,发现各类生物胚胎发育过程中,会暂时性地出现该物种的成熟个体所不具有、却类似于其他物种的某个器官的结构,然后该结构又消失不见。

例如:人类胚胎在发育早期会出现腮裂和尾,这与鱼的胚胎发育非常相似,但是随着人类胚胎的进一步发育,腮裂和尾消失。这说明人类和鱼类可能有着共同的祖先。胚胎学证据还有力地支持了人和其他脊椎动物都有共同祖先的观点。

**比较解剖学证据。**通过研究比较不同类型生物的器官、系统的形态结构，发现许多不同物种的某些器官具有非常相似的形态结构。

由于很多动物胚胎发育的早期过程非常相似，一些不同物种的器官由胚胎的相同或相似部分发展而成，这类在胚胎发育（胚胎的发育也叫作发生）上有共同来源、在形态结构上不完全相同的器官叫作**同源器官**。

例如：蝙蝠的翼、鸟的翼、鲸的鳍、马的前肢、人的上肢的骨骼都具有非常相似的组织结构。这说明这些器官可能从共同祖先的某个器官发育而来，为了适应不同的环境和功能而形成了差异，但仍保持了巨大的相似性。

**细胞和分子水平的证据。**前面学习生物的物质基础和细胞的结构功能时了解到，不同类型的动物、植物乃至微生物，它们的细胞的结构都非常相似，细胞所具有的细胞器，以及物质运输、能量利用、分裂分化、衰老死亡等生命活动的具体过程都非常类似。

即使结构不太相似的细胞，构成它们的重要分子都是一致的，都主要由 DNA、RNA、蛋白质、脂质、糖类等物质构成，并且这些物质的功能和发挥功能的方式也都基本相同，绝大多数物种都共用同一套遗传密码子。

此外，生物学家还发现：物种之间的亲缘关系，与它们的遗传物质的相似程度，以及一些独特的生物分子之间的相似程度也有很强的相关性。即：物种之间的亲缘关系越接近，它们的生物分子的具体结构越相似。

需注意，虽然种种证据都支持共同由来学说，但这也仍只是一种“学说”，而不是确凿无疑的事实。因为至今没有（理论上也不可能有人或资料真正观察并记录下由最原始的共同祖先演变成现如今各物种的完整过程，一切都只是证据和逻辑推断。尽管如此，就目前所掌握的证据来看，共同由来学说是非常可信的学说，已经被成功地用于



解释很多现象，并推导出其他可靠的结论。

共同起源学说对生物学研究具有非常重要的意义。该学说将看似各自独立的不同物种联系了起来，并为对生命活动进行统一、系统的研究提供了理论依据。

## 1.2 自然选择学说

自然选择学说主要解释了生物由共同的祖先发展成为种类丰富、形态结构和行为特征各异的诸多物种的原理。该学说将观察到的事实进行总结，并推导出关于生物进化的重要推论。

自然选择学说主要包括5条基本事实和3条重要推论。需注意区分“事实”和“推论”，事实是通过大量观察和总结得出的客观情况，在发现反例之前默认为天然正确，而不需要证明。推论不是直接观察总结得到的，而是在事实的基础上，通过逻辑分析推理得出的结论。

**事实 1：生物都有过度繁殖的倾向。**

**事实 2：物种内的个体数量保持稳定。**

**事实 3：资源是有限的。**

根据观察自然界和人工养殖的经验发现，生物都会尽可能多的繁殖后代，直到达到某个上限。通常这个上限与食物、水、空间等资源和环境有很大关系，资源增加则能容纳的个体数量增加，资源减少则能容纳的个体数量减少，资源和环境不变的情况下能容纳的个体数量也保持稳定。

生物从来不会在环境没有发生变化的情况下，“主动”将后代的数量控制在一定范围内，而是不断地去接近资源和环境所能容纳的数量上限。

根据生物有过度繁殖的倾向，并且资源具有上限，而物种内的个体数目保持稳定，可以得出**推论 1：个体之间存在着生存斗争**。即：生物总是会繁殖尽量多的后代，但是由于资源有限，无法养活无限增

多的个体，使得必然部分个体缺少食物、水、生活空间等资源，导致无法生存，于是同种生物的个体之间需要竞争有限的资源，以保证自己的存活。

生物间的斗争既有直接的争斗，也有间接的竞争性获取资源。例如：有的动物会为争夺领地而发生直接争斗。从土壤中汲取养分能力强的植物能力弱的植物更能在贫瘠的土壤中生存。

**事实 4：同种个体之间普遍存在差异。**

**事实 5：许多变异是可以遗传的。**

根据观察可以发现“世界上没有两片完全相同的树叶”。所有生物都是如此。例如：豌豆有高茎矮茎、圆粒皱粒、黄色绿色等多种不同的性状。根据孟德尔的发现，以及后来发现的细胞和 DNA 分子水平的现象规律，生物具有许多可以遗传的变异也是客观事实。

根据推论 1 和事实 4，由于个体之间存在差异，而个体之间又存在竞争，那么不同的性状在竞争中会产生不同的效果，有些性状能帮助个体在某种环境下的竞争中占据优势，使得该个体能够更好的生长、繁殖出更多的后代。

例如：小麦有高茎和矮茎两种性状，矮茎小麦容易被其他植物遮挡，从而较难接受足够的光照。高茎小麦由于个头够高，不但不容易被遮挡，还会遮挡其他矮小的植物，于是在对阳光的竞争中，高茎小麦更具有优势。

再结合事实 5，由于小麦高茎和矮茎的性状可以遗传，而高茎小麦在对阳光的竞争中占据优势，固定的能量更加充足，于是高茎小麦可繁殖出更多后代，矮茎小麦只能繁殖出较少后代。这就是**推论 2：具有有利变异的个体，生存并留下后代的机会多。**

将推论 2 在生物的各个世代中重复多次，就得到了**推论 3：有利变异逐代积累，具有这些变异的个体越来越多，形成具有新的适应特征的生物新类型。**

即：假设一片矮茎小麦田地中变异出现了高茎小麦，并且可以遗传。那么每一代小麦中，高茎小麦都比矮茎小麦能够产生更多的后代。在小麦田地有限的情况下，高茎小麦所占的比例越来越大，矮茎所占的比例越来越小，最终几乎只有高茎小麦。

不过，高茎只在竞争阳光方面对矮茎有优势，某种性状占据优势还是劣势需要根据具体环境判断。若该地区经常有很大的风，高茎小麦容易被大风吹折、吹倒、吹断死亡，矮茎小麦不容易被大风损坏，那么反而有可能矮茎小麦更具优势。

以上是自然选择理论的基本内容，该理论还有如下几个要点：

**变异是随机的。**变异的本质是遗传信息的改变，导致生物体结构和功能的改变。生物体既不会“为了在竞争中胜出”刻意产生优势变异，也不会“自暴自弃”或“判断失误”产生劣势变异。而是毫无选择性地随机变异，有些变异有利于竞争，有些变异不利于竞争（甚至直接导致死亡），大多数变异对竞争没有影响（叫作“中性变异”）。

在生存斗争中，有利的变异使得生物更容易生存、有利于产生更多后代。反之，不利的变异使得生物更难生存、难以产生后代。多个世代的竞争之后，具有有利变异的生物个体所占比例越来越大，具有最适应于所在环境的形状的个体最终生存下来。因此**适应是自然选择的结果**，而不是生物的主动行为的结果。

自然选择也可以概括为：**随机变异-繁殖过剩-生存斗争-适者生存**。各种生物的形态结构、生活习性等特点处处都体现着对环境的适应。

“适应”有两方面含义。一方面，生物的形态结构适于完成一定的功能。例如：绿色植物的叶子为面积很大、厚度很薄的片状结构，有利于利用尽量大的面积吸收尽量多的阳光进行光合作用。

另一方面，指生物的形态结构及其功能适于在相应的环境中生存和繁殖。例如：寒冷干燥地区的树木的叶片以针状为主而不是片状，有利于植物减少水分和热量的损失，更适于在寒冷干燥的地区生长。

而普通的片状树叶在这种环境下因为容易损失水分和热量而无法正常生长繁殖。

## 二、现代进化理论

达尔文开创性地提出进化论后，随着科学技术的发展，生物学家逐渐掌握了生命活动在细胞、分子层面的原理和规律，用更加系统的证据和理论进一步解释进化论，逐渐发展成为现代进化理论。

### 2.1 种群基因组成的变化

自然选择的作用直接作用于生物体，并且作用于生物体的表现型而非基因型，因此表现型直接决定了生物体的生存、斗争、繁殖的能力。

同时，生物体也很容易因为各种偶然因素死亡或侥幸存活，个性化的偶然因素太多，因此研究单一个体的意义不大，通常需要把一个生物群体整体作为生物进化的研究对象。

在研究物种的进化时，**种群**是物种进化的基本单位。种群是指生活在同一区域的同种生物全部个体的集合。研究物种的进化实际上就是在研究种群的进化。

根据种群的定义可知，同一种群的个体需要生活在同一区域，并且它们要属于同一物种，这意味着种群中的雌雄个体之间可以共同繁殖后代。

根据自然选择理论，在一个确定的区域范围内，只要环境不发生巨大变化保持稳定，那么最终一个种群所包含的个体的数量应当也不会发生太大变化，而是保持稳定且接近于环境所能容纳的上限。因此对于研究生物的进化，种群是一个较为稳定的研究对象。

此外，生物个体的生长、繁殖、死亡的随机性很强，个体的基因也会随着个体死亡而消失。而种群作为一个群体，不断地有旧的个体死亡，同时也不断地有新的个体诞生，基因随着个体死亡消失的同时，

也会随着个体诞生而出现。因此对于研究基因的保留和变化，种群也是一个较为稳定的研究对象。

一个种群中全部个体所含有的全部基因，叫作这个种群的**基因库**。在一个种群的基因库中，某个等位基因占全部等位基因数的比值，叫作**基因频率**。此处的“频率”与统计学中的频率的概念相同，等于某一样本的数量与样本总量的比值。

例如：在一个豌豆种群中，有500株豌豆植株，若其中纯合子高茎植株AA有200株，杂合子高茎植株Aa有120株，纯合子矮茎植株aa有180株。则可以分别求得：

高茎基因A的数量为  $200 \times 2 + 120 \times 1 = 520$

矮茎基因a的数量为  $180 \times 2 + 120 \times 1 = 480$

两种基因的数量总共为  $520 + 480 = 1000$

其中，高茎基因A的频率为  $520 \div 1000 = 52\%$ ，矮茎基因a的频率为  $480 \div 1000 = 48\%$

以上是这一代豌豆植株的高茎矮茎基因频率。若这一代植株全体自交或杂交产生下一代，根据统计学原理，基因频率会发生改变。在某些特殊情况下，当一对等位基因的比例满足某个特定的比例时，基因频率不会随着种群内部的繁衍而改变。

此外，由于基因突变总是有可能发生，根据某个物种的基因总数、生物体数量、基因突变频率，可以测算出每一代送突变的个数。

例如：果蝇共有两组染色体，一组染色体上约有  $1.3 \times 10^4$  个基因。若每个基因的突变频率都是  $10^{-5}$ ，则对于有  $10^4$  只果蝇的种群，每一代果蝇出现的基因突变的个数约为  $2 \times 1.3 \times 10^4 \times 1.3 \times 10^4 \times 10^{-5} = 2.6 \times 10^3$  个。

从基因的角度解释自然选择的原理：等位基因的不同基因型使生物体具有不同性状，其中有的基因所表达的性状更有利于生物体的生存，使得这些生物体在生存斗争中更具有优势，更容易存活或能够产生更多后代。于是，具有该基因的个体在种群中所占的比例越来越大，

意味着该基因的频率在种群的基因库中所占的比例越来越大。即：在自然选择的作用下，种群的基因频率发生定向改变，导致生物朝着一定的方向不断进化。

## 2.2 隔离与物种的形成

在研究生物的进化时，把能够在自然状态下相互交配，并产生有生育能力的后代的生物称为一个物种。

根据上述定义可知，判断两个种群是否属于同一个物种，关键在于它们之间在自然状态下能否相互交配，并且产生的后代也具有生育能力。若能，则这两个种群属于同一物种，否则属于不同物种。

不同物种之间不能相互交配或不能产生有生育能力后代的现象叫作**生殖隔离**。生殖隔离主要有三种类型：

（一）在自然状态下不能相互交配。绝大多数情况下不同物种之间都不能相互交配。导致不能交配的原因有很多，例如：交配季节不同、求偶信号不同、形态结构差异很大等等。

（二）虽然能交配，但是不能产生后代。例如：有些不同物种的植物由同一种昆虫完成授粉并且花期相同，昆虫就有可能把一种植物的花粉传递到另一株植物的柱头上，但是这两种植物的精子和卵细胞不能完成受精作用。

（三）虽然能够交配并产生后代，但是后代也不具有生育能力。例如：马和驴能交配并产生后代，叫作骡。但是骡没有生育能力，因此马和驴之间存在生殖隔离，是两个物种。

除了生殖隔离，还有一种隔离方式叫作**地理隔离**。地理隔离是指同种物种的不同种群，由于地理因素而被相互隔离，使得两个种群之间不能相互交配，即不能进行基因交流的现象。

例如：在一个湖泊中的鲤鱼和几千公里外另一个湖泊中的鲤鱼，它们被陆地隔开了，不能相互交配，称它们之间存在地理隔离。如果

人为地把其中一个湖泊中的鲤鱼投放到另一个湖泊中，它们之间可以相互交配并产生具有生育能力的后代。存在地理隔离的种群通常还是属于同一物种。

然而，若同一物种的两个种群被地理隔离的时间足够久，两个种群分别发生随机的基因突变和基因重组。由于变异是随机的，所以产生的结果往往不同；或者在不同环境的影响下，进化出适应不同环境的性状及基因型。最终，两个种群之间形成生殖隔离，成为两个不同的物种。

例如：达尔文通过观察和总结，发现加拉帕戈斯群岛的地雀和南美洲的地雀具有相同的祖先，但是在长期的地理隔离下，两个地区的地雀之间形成了生殖隔离，成为两个不同的物种。

由此可见，**隔离是物种形成的必要条件**。如果没有隔离，种群之间可以相互交配并产生可生育的后代，于是它们之间的基因总是在交流，共用同一个基因库，就总是一个物种。只有因为某些原因产生了隔离，使得两个种群之间不能交配或不能产生可生育的后代，基因不能发生交流，基因库之间的差异越来越大，最终成为两个物种。

物种形成的过程可以简要概括为：**产生隔离-分别进化-形成生殖隔离（诞生新物种）**。

## 2.3 生物进化的规律

基因的变异虽然是随机的，但是在自然选择作用下的生物进化仍具有多样化、复杂化等规律。

**多样化**指生物的种类从少到多，并向不同的方向发展。生物从最初的共同祖先，逐渐发展成为各种各样的不同物种。随机的基因突变产生某种新的基因型，它的表现型可能恰好适应新的环境，从而可以更好地应对环境变化，并拓宽的生存空间。有些生物进化出适于在水中生存的结构，有些生物进化出适于在陆地生存的结构，有些生物进

化出适于在高温、高盐等极端环境中生存的结构。

**复杂化**指生物体的形态结构、生理功能逐渐从简单到复杂、从低级向高级发展。最初的生命是非细胞形态，进化成为单细胞生物。从没有明显细胞核和细胞器区分的原核细胞，进化成为有明显的细胞器和细胞核的真核生物。从单细胞生物进化成为多细胞生物，并且形态结构越来越复杂。复杂化有助于生物在更加复杂和多样的环境中生存和繁殖。

**用进废退**是法国博物学家拉马克根据观察到的现象，在达尔文之前提出的理论。拉马克提出，生物使用得较多的器官会逐渐进化，使用得较少或者不使用的器官会逐渐退化。例如：食蚁兽为了吃到洞穴中的蚂蚁，舌头越来越长、越来越灵活，最终成为现在的样子。长颈鹿为了吃到高处的树叶，脖子越来越长。

拉马克提出的用进废退的理论可以由达尔文的自然选择学说和现代进化理论可以很好地解释。但是拉马克认为生物的进化是通过行为方式逐渐改变的原理是不准确的。“用进废退”并非由单个或一些生物体的行为方式改变自身的性状而实现，而是通过具有更适应的性状的生物体在生存竞争中胜出并产生更多后代，从而将适应的性状遗传下去；具有不适应的性状的个体难以产生后代，从而难以将不适应的性状遗传下来而导致的。

**协同进化**是指不同物种之间、生物与无机环境之间在相互影响中共同进化和发展的过程。

生物在受到自然环境影响、按照适应环境的方向进化的同时，反过来也在影响环境、改造环境。例如：进行光合作用的藻类和植物使地球大气中有充足的氧气。地衣是藻类和真菌共生的复合体，能够腐蚀岩石，将岩石变为土壤。

生物之间在进化上也会相互影响。例如：猎豹捕捉羚羊作为食物，猎豹种群中奔跑速度不够快的个体会由于无法获得充足的食物而被



淘汰，猎豹种群中奔跑速度快的个体所占比例会越来越大。

另一方面，羚羊种群中奔跑速度不够快的个体会由于被捕食而死亡，速度足够快的个体生存的几率更大，于是羚羊种群中奔跑速度快的个体所占比例也越来越大。

此外，生物之间还进化出了共生、寄生等复杂的关系。

在协同进化的作用下，生物物种的数量、同一物种中不同基因型的种类越来越丰富，形成了生物的多样性。

### 小结

本章主要学习进化论的基本理论。需重点理解达尔文的进化论的五个基本事实和三个重要推论，以及从事实得出推论的逻辑关系。需重点理解生物进化过程中“随机变异-繁殖过剩-生存斗争-适者生存”的逻辑线索，以及形成物种的“产生隔离-分别进化-形成生殖隔离”过程。需重点理解染色体、DNA 等微观层面的变化与生物进化的关系。要能够利用相关知识解释自然界中的一些生物进化的现象，精确地找准能够解释现象的理论。

## 第十三章 人体的内环境与稳态

细胞是生命活动的基本单位，也是构成生物体的基本单位。细胞的新陈代谢等各项生命活动会引起细胞内部环境变化，细胞与外界环境的物质交换也会引起外界环境变化，外界环境自身也在发生变化，因此细胞所处的环境总是在变化。

然而，蛋白质等生物大分子只能在稳定且适宜的环境中发挥功能，因此细胞只能在它所适应的环境中生存。如果环境发生剧烈变化，细胞可能无法进行正常的生命活动甚至死亡。

单细胞生物只能依赖于外界环境不要发生过于剧烈的变化。人类是多细胞生物，许多形态结构各异的细胞共同构成人体，人体能够通过细胞的分工协作，为全体细胞创造出适宜它们生活的内部环境，与外界的自然环境相隔离开来，并一定程度上抵消或抵御自身活动及外界环境变化所造成的影响，维持内部环境的稳定。这就是人体的内环境和稳态。

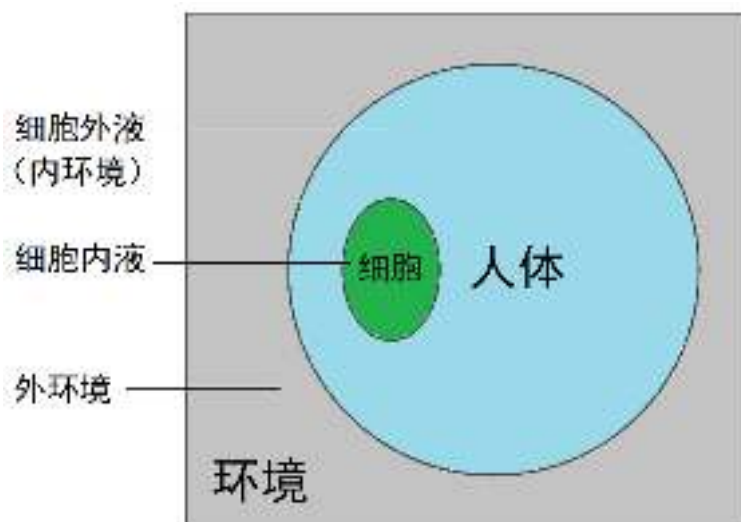
### 一、人体的内环境

人所生活的环境非常复杂，主要生活在陆地上，周围充满了空气，经常需要接触各种物体。然而绝大多数构成人体的细胞都不直接接触外界环境，也难以在复杂环境中独立生存，需要在人体内稳定的环境中才能正常进行生命活动。

#### 1.1 人体的内环境

构成人体的细胞所生存的环境处于人体内部，与人体外部的自然环境之间有着较为明显的界限，该环境是由细胞外液构成的液体环境，叫作**内环境**。

人体内的全部液体环境统称为**体液**，其中，在细胞外的体液叫作**细胞外液**，在细胞内的体液叫作**细胞内液**。人体的内环境和体液之间的关系如下图所示。



需注意辨别细胞内液与细胞外液（即内环境），以及内环境与外环境。

细胞内液是细胞内的体液，可以将整个细胞内部都看作细胞内液。细胞外液是细胞外的体液，是人体细胞所生存的环境，也是人体的内环境，属于人体内部。人体外部的自然环境是人的外环境。

可以把细胞膜看作细胞内液和细胞外液的分界线。人体的内环境与外环境有多个分界线。

根据日常经验容易理解，人的肢体躯干的皮肤将人体与外部隔开，是人体内环境与外环境的分界线。

人体的消化道也属于外环境，口-食道-胃-肠道-肛门构成一条连通的管道。可以把人体想象成金属水管，只有金属材料是构成水管的结构，水管内部的空间不属于管道本身。人体就是构成管道的材料，口和肛门是管道两端的开口，消化道是管道内部。只进入消化道但未被吸收的食物实际上并没有进入人体的内环境，只有被肠胃等消化系统吸收的物质才真正进入人体的内环境。

气管和肺泡中的空气也属于外环境。只有通过肺的呼吸作用被吸收进入细胞或体液中的空气才真正进入内环境。

膀胱内的尿液主要是肾脏排出的水和尿素等代谢产物，也已经离开了细胞和细胞外液，因此也属于外环境。

## 1.2 细胞外液

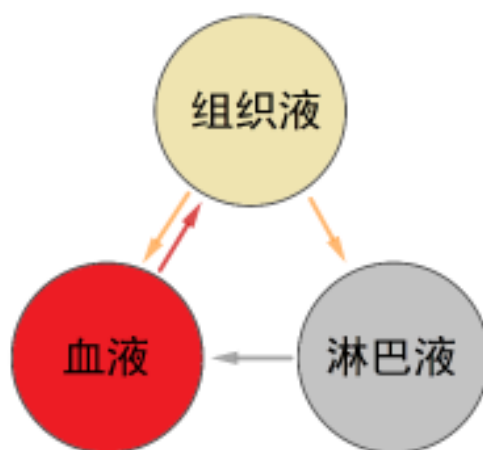
人体的细胞外液主要包括组织液、血浆、淋巴液等。

**血浆**是血细胞的生活环境。血浆和血细胞共同组成血液，在由心脏和血管组成的循环系统中流动，将机体所需要的氧、葡萄糖、氨基酸、脂肪、水、无机盐等各种营养物质运输到所需要的部位，并将二氧化碳、尿素等代谢废物运输到将它们排除的部位，还可以运输调节生命活动的各类激素和免疫物质。

**组织液**是存在于构成组织的细胞之间的间隙的液体，也叫作**组织间隙液**。组织液主要由血浆通过毛细血管壁渗透出血管，进入到各类组织的细胞之间而形成。组织液中的大部分物质能被重新吸收回血浆。因此血液和组织液之间相互连通，物质可以双向流动。组织液直接为细胞提供所需要的营养物质，并带走细胞代谢的产物。绝大多数细胞都浸浴在组织液中，因此组织液是绝大多数细胞的生活环境。

**淋巴液**存在于淋巴管中。淋巴系统是用来防御和清除机体内的异物、细菌等的重要系统，分布在全身各处，主要由淋巴管、淋巴组织、淋巴器官等组成。一部分组织液经过毛细淋巴管壁进入淋巴管后成为淋巴液。淋巴液在淋巴组织中流动，经过淋巴器官，最终汇入血浆。淋巴液中有大量的淋巴细胞，因此淋巴液是淋巴细胞的生活环境。

综上，血液与组织液之间可以双向流动，从组织液到淋巴液、从淋巴液到血液只有单向流动。如下图所示。



细胞外液稳定且特殊的成分使得其可以支持人体细胞的生命活动。人体的细胞只能在所适应的内环境中生存，一旦离开了该环境很快就会死亡。

按照重量计量，血浆中主要是水（约90%），其余的主要为蛋白质（7%~9%）和少量无机盐（约1%），剩下的极少部分为血液运输的其他物质，如葡萄糖等营养物质、激素、代谢废物等。

组织液、淋巴液的成分和含量与血浆相近，主要差别在于血浆中有较多蛋白质，组织液和淋巴液中的蛋白质较少。

由于血液、组织液、淋巴液这三种细胞外液的成分相近，因此它们之间能够相互流通转化。又由于它们当中各物质的含量有所不同，因此它们具有不同的功能。

## 二、内环境稳态的调节

细胞的新陈代谢实质上是一系列化学反应和物理现象，其中最典型的的就是催化各类生命活动的酶，酶需要在稳定且适宜的温度、pH等条件下才能高效地催化相应的生物化学反应，因此需要维持一个相对稳定且适宜的内环境。

### 2.1 内环境的稳态

细胞在不断地进行着各种复杂的生命活动，不断地消耗各种营养物质，产生各种有用的代谢产物和有害的代谢废物，这些过程始终伴随着物质和能量的变化，引起周围环境中的物质、温度、渗透压、酸碱度等物理化学性质发生变化。

除了细胞自身活动造成的影响以外，外界环境的变化、侵入人体内的细菌、病毒等微生物也随时改变着细胞所生活的内环境。

在内外因素的共同作用下，人体的内环境无法处于始终不变的稳定状态，因此机体需要时刻对内环境进行调节，使之处于动态平衡。若温度过高，则需要把温度降低；若温度过低，则需要把温度升高。

若 pH 值过低（酸性过强），则需要将酸中和把 pH 调高；若 pH 值过高（碱性过强），则需要将碱中和把 pH 调低。若某种物质积累过多，则需要将它排出体外或转化成为其他物质。若某种所需要的物质含量过低，则需要减慢消耗或扩大来源，以维持或增加其浓度。

**正常机体通过调节作用，使各个器官、系统协调活动，共同维持内环境相对稳定状态，叫作稳态。**

稳态是一种动态的平衡。内环境稳态是机体进行正常生命活动的必要条件。

人体调节内环境稳态的能力有一定范围。若外界环境的变化过于剧烈，或人体自身的调节能力出现异常，则内环境稳态将遭到破坏，危及人体的健康甚至生命。

细胞所生存的内环境（即细胞外液）中，主要的理化性质有温度、渗透压、酸碱度。

## 2.2 内环境中温度的调节

根据热力学原理，当两个温度不同的物体接触时，热量会自发地从温度高的物体传递到温度低的物体，直到二者温度相同。

人体的细胞生活在人体的内环境中，正常人的体温一般保持在  $37^{\circ}\text{C}$  左右，会略有浮动，浮动范围通常不超过  $1^{\circ}\text{C}$ 。如果体温超出  $37\pm 1^{\circ}\text{C}$  的范围，人的生理活动会受到影响，导致疾病甚至死亡。

然而，人生活在自然环境中，自然界的温度不可能长期保持在与人的体温相同的温度，总是高于或低于人体的温度，因此人体与外环境之间总是存在热量的传递。人体需要维持内环境温度的恒定，与外界环境的温度变化相抗衡。

细胞内和细胞外进行的生命活动以生物化学反应为主，这些生物化学反应的进行往往都伴随着热量的产生，因此机体在正常运转的情况下会产生热量，导致人体的温度升高。

在温度较适宜的情况下,人体表与周围空气之间正常的热交换足以将人体内多余的热量排出体外,以维持内环境温度的恒定。

当环境温度较高时,尤其是高于人的体表的温度时,人的体表的散热能力受到抑制。为防止体温过高,人体主要通过汗液蒸发吸收热量,将多余的热量带出体外,以维持内环境温度的恒定。

当环境温度较低时,人体散发热量会导致体温降低。为防止体温过低,机体往往通过肌肉组织的运动产生大量的热量,以补充流失的热量,也就是平日里常见的“发抖”“打颤”。此外,低温下血管会收缩,降低血液流速也有助于减少热量的散失,以维持内环境温度的恒定。

如果外界环境的温度过高或过低,超出机体的调节范围,或者机体的调节功能发生异常,使得体温过高或过低,将导致疾病甚至死亡。

## 2.3 内环境中渗透压的调节

根据热力学原理,若连通的溶液中的不同部分的溶质浓度不同,则溶质会自发地从浓度高的地方转移到浓度低的地方,直到溶液中浓度处处相等。

用一层只能让溶剂通过、溶质不能通过的半透膜将两个浓度不同的溶液隔开。由于溶质被阻挡不能从浓度较高的一侧转移到浓度较低的一侧,于是溶剂会反过来从浓度较低的一侧转移到浓度较高的一侧。直到两个溶液的浓度相等。这样一来,浓度较低的一侧由于溶剂减少导致浓度升高,相当于进行了浓缩;浓度较高的一侧溶剂增多导致浓度降低,相当于进行了稀释。

通过在半透膜上施加压强,可以阻止溶剂通过半透膜从低浓度一侧流向高浓度一侧,这个阻止溶剂流动的最小压强叫作**渗透压**。如果一侧是纯水(相当于浓度为0),则另一侧溶液的浓度越高,水通过半透膜拉近两侧浓度差的趋势越强,需要阻止水流动的压强越大。即:溶液的浓度越大,渗透压越大。

细胞膜相当于半透膜，将细胞内液与细胞外液隔开。水可以较自由地通过细胞膜，蛋白质等生物大分子和无机盐则受到限制。细胞内液和外液的渗透压主要由蛋白质等生物大分子、无机盐等的浓度决定。

溶质的浓度越高则渗透压越大，浓度越低则渗透压越小。通常细胞内部的物质构成和含量较为稳定，细胞内液的渗透压变化不大，因此需要维持细胞外液（即人体的内环境）渗透压的稳定。

若内环境的渗透压过低，即细胞外液的浓度远低于细胞内液，水将从细胞外流入进细胞内。当细胞内的水含量过多时，水的体积超出了细胞膜所能包裹的最大体积，将会把细胞膜撑破，导致细胞死亡。

若内环境的渗透压过高，即细胞外液的浓度远高于细胞内液，水将从细胞内流出到细胞外。当细胞失水过多时，细胞的体积皱缩，也会导致细胞生命活动的紊乱甚至细胞死亡。

为保持人体内环境的渗透压稳定，主要通过保持内环境中无机盐浓度的稳定，其中最重要的无机盐是食盐，化学成分为氯化钠  $\text{NaCl}$ 。

一方面，人体通过吃进的食物、饮用含矿物质的水补充无机盐，通过出汗和产生尿液排出无机盐，利用无机盐的浓度调节渗透压。

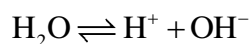
另一方面，人体通过进食和饮水补充水分，以及出汗、产生尿液、呼吸作用排出水分，通过调节溶剂的含量调节渗透压。

如果人体突然摄入过量的无机盐，或长期未摄入无机盐，或突然摄入过量水分，或长期未补充水分，都将引起体内渗透压的失衡，导致机体的生命活动异常甚至死亡。

## 2.4 内环境中酸碱度的调节

高中化学会专门学习酸和碱的基本原理和规律，这里作简要介绍。

水是最重要和最主要的溶剂，水能发生电离产生氢离子  $\text{H}^+$  和氢氧根离子  $\text{OH}^-$ ：





根据该化学方程式可以发现, 每个 $\text{H}_2\text{O}$ 分子发生电离, 同时产生1个 $\text{H}^+$ 和1个 $\text{OH}^-$ 。因此纯水中 $\text{H}^+$ 和 $\text{OH}^-$ 的含量总是相等, 它们的浓度也相等。若在水中加入溶质, 可能会引起水中 $\text{H}^+$ 和 $\text{OH}^-$ 的浓度变化。

有些物质溶于水后直接电离出 $\text{H}^+$ , 使 $\text{H}^+$ 的浓度大于 $\text{OH}^-$ 。有些物质溶于水后与 $\text{OH}^-$ 结合, 也使 $\text{H}^+$ 的浓度大于 $\text{OH}^-$ 。令溶液中 $\text{H}^+$ 的浓度大于 $\text{OH}^-$ 的物质叫作**酸**, 由于生活中常见的酸味食品(醋酸、乳酸等)都能电离出 $\text{H}^+$ 而得名。 $\text{H}^+$ 的浓度大于 $\text{OH}^-$ 的溶液叫作**酸性溶液**。

反之, 有些物质溶于水后直接电离出 $\text{OH}^-$ , 使 $\text{OH}^-$ 的浓度大于 $\text{H}^+$ 。有些物质溶于水后与 $\text{H}^+$ 结合, 也使 $\text{OH}^-$ 的浓度大于 $\text{H}^+$ 。令溶液中 $\text{OH}^-$ 的浓度大于 $\text{H}^+$ 的物质叫作**碱**, 由于生活中常见的碱性试剂(纯碱、苛性碱等)都能电离出 $\text{OH}^-$ 而得名。 $\text{OH}^-$ 的浓度大于 $\text{H}^+$ 的溶液叫作**碱性溶液**。

还有些物质溶于水后对 $\text{H}^+$ 和 $\text{OH}^-$ 的浓度的相互关系不产生影响。

溶液的酸碱性一般用 **pH** 值表示。根据化学原理和数学计算, 常温下纯水(以及 $\text{H}^+$ 和 $\text{OH}^-$ 浓度相同的溶液)的 **pH** 值为7, 记作 **pH=7**。显酸性(即 $\text{H}^+$ 的浓度大于 $\text{OH}^-$ )的溶液 **pH<7**, 显碱性(即 $\text{OH}^-$ 的浓度大于 $\text{H}^+$ )的溶液的 **pH>7**。

溶液的酸碱性对其中的生物大分子、生物小分子、无机盐等物质的存在状态, 以及发生的化学反应有非常重要的影响, 因此对生命活动有非常重要的意义。

通常每一种酶都只能在特定的 **pH** 范围内发挥高效的催化作用。大多数酶的最适 **pH** 值为中性或略微显碱性, 因此正常人的血浆也接近中性。人的血浆的 **pH** 为 7.35~7.45。

一些特殊的酶的最适 **pH** 值不接近中性。例如: 胃蛋白酶可以催化蛋白质水解, 最适 **pH** 值为 1.5~2.0, 是很强的酸性溶液。胃蛋白酶主要在强酸性的胃液中催化蛋白质水解。包括胃内部的空腔在内的消化道都属于外环境, 不属于内环境。

人体内细胞代谢的产物以及吃进的食物中含有许多酸性或碱性的物质，为了维持内环境中酸碱性的稳定，主要通过酸碱缓冲对来抵消酸性物质或碱性物质的进入。

缓冲对通常是由多元酸和它的盐组成，例如人体中最重要的缓冲对是碳酸缓冲对  $\text{HCO}_3^- / \text{H}_2\text{CO}_3$ ，以及磷酸缓冲对  $\text{HPO}_4^{2-} / \text{H}_2\text{PO}_4^-$ 。

以碳酸缓冲对  $\text{HCO}_3^- / \text{H}_2\text{CO}_3$  为例：当一定量的酸进入内环境中， $\text{HCO}_3^- / \text{H}_2\text{CO}_3$  当中的  $\text{HCO}_3^-$  与  $\text{H}^+$  结合生成  $\text{H}_2\text{CO}_3$ ，从而抵消  $\text{H}^+$  的进入，以维持内环境中酸碱性几乎不变。

当一定量的碱进入内环境后， $\text{HCO}_3^- / \text{H}_2\text{CO}_3$  当中的  $\text{H}_2\text{CO}_3$  与  $\text{OH}^-$  结合生成  $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{H}_2\text{O}$ ，从而抵消  $\text{OH}^-$  的进入，以维持内环境中酸碱性几乎不变。

## 2.5 内环境与外界环境的物质交换

细胞进行生命活动，需要不断地从外界摄入营养物质，同时排出代谢产物。人体作为细胞的有机结合体，也需要不断地摄入营养物质，提供给内环境中的细胞，同时从内环境中排出细胞的部分代谢产物。人体对物质的摄入和排出是由具体的器官和系统实现。

消化系统主要负责摄入营养物质、水和无机盐等。其中，消化道属于外环境，当中的营养物质被胃壁和肠壁细胞吸收进入人体内环境。消化道中未被吸收的物质通过排便排出体外，这个过程叫作**排遗**。

呼吸系统主要负责气体的交换，吸入呼吸作用所需要的氧气，呼出呼吸作用的代谢产物二氧化碳和部分水蒸气。气体交换主要在肺泡中进行，吸进的氧气从肺泡进入血管，二氧化碳从血管进入肺泡，最终呼出体外。

泌尿系统主要负责将代谢产物中不能被利用的和有害的废物（如尿素），以及多余的水和无机盐排出体外，这个过程叫作**排泄**。

循环系统负责将营养物质、激素等运输到身体所需要的各部位，并将代谢废物运输到排泄器官。

需注意区分排泄和排遗。排泄过程排出的是机体代谢的产物，是营养物质进入内环境或细胞后，经过一系列生物化学反应，由机体所产生的不能被机体利用或有害的物质。排遗过程排出的是食物中未被机体吸收的物质，这些物质从未进入过机体的内环境。

### 小结

本章主要学习人体的内环境及稳态的含义和所包括的主要物理化学性质。需注意辨别内环境、外环境等概念，理解内环境的稳态是动态平衡，根据物理和化学规律了解调节并维持内环境稳态的原理。

## 第十四章 神经调节

人体要维持稳态，需感应并识别出环境或自身的变化，并针对不同的变化做出相应的调整，这个过程叫作调节。

人和高等动物的主要调节方式有神经调节、体液调节、免疫调节三种。这三种调节方式既有相对独立的运行机制，也有非常紧密的协同配合，神经-体液-免疫调节网络是机体维持稳态的主要调节机制。

神经调节是结构复杂的人类和较高等动物特有的调节方式。神经调节对躯体运动、内脏活动等各方面都有调控功能。神经调节的同另外两种调节方式相比，显著特征为更加迅速和准确。

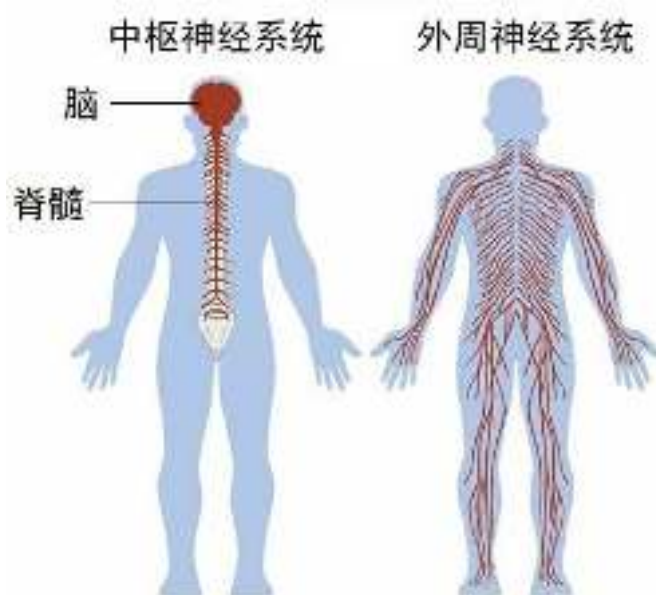
神经调节的结构基础是神经元和神经系统。神经调节的特点与其结构基础和调节方式有紧密联系。

### 一、神经调节的结构基础

神经系统和神经细胞是实现神经调节的结构基础，它们独特的结构特点使其可以对外界刺激做出迅速且准确的反应。

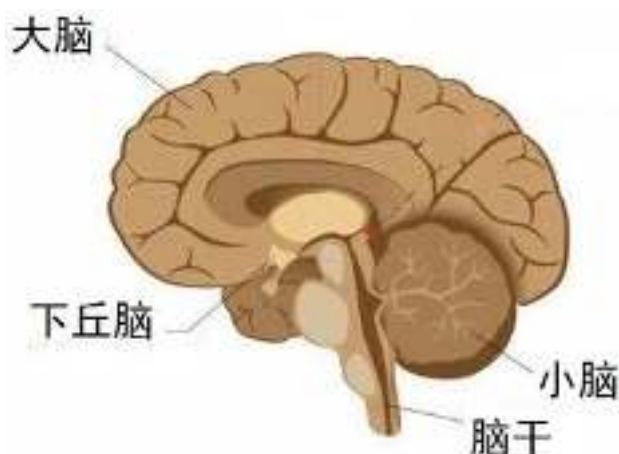
#### 1.1 神经系统的结构

神经系统包括中枢神经系统 and 外周神经系统两部分。如下图所示。



**中枢神经系统**是神经系统的中心枢纽，包括脑和脊髓。

**脑**包裹在头部的颅腔内，包括大脑、小脑、脑干、下丘脑等。各部分的位置如下图所示。



**大脑**由左右两个半球组成，表面是大脑皮层，大脑皮层是调节调节机体活动的最高级中枢。**小脑**在大脑的后下方，主要负责协调运动、维持身体平衡。**脑干**是连接脊髓和脑其他部分的重要通路，负责维持呼吸、心跳等必要的生命活动。**下丘脑**主要负责体温、水平衡、生物节律等的调节。

**脊髓**包裹在贯穿于人体躯干中间的脊椎的椎管中，是调节运动的低级中枢。

**外周神经系统**也叫作**周围神经系统**，分布在全身各处，包括与脑相连的脑神经和与脊髓相连的脊神经。

脑神经和脊神经都含有**传入神经**（也叫作**感觉神经**）和**传出神经**（也叫作**运动神经**）。传入神经负责将感受到的信息传递给中枢神经系统，由中枢神经系统进行分析和处理后发出指令，传出神经负责将指令信息传输到相应的器官做出反应。

其中，传出神经可以进一步分为支配躯体运动的神经（**躯体运动神经**）和支配内脏器官的神经（**内脏运动神经**）。人类大脑意识可以主动控制躯体的运动，但是不能主动控制内脏、血管、腺体的运动。

例如：人能下意识地让身体奔跑、慢走、跳跃、躺平，但是不能

下意识地让心跳变快或变慢、让胃蠕动或休息、让血流加速或减慢、分泌某些激素等。

支配内脏、血管、腺体的传出神经，它们的运动不受意识支配，叫作**自主神经系统**，也叫作**植物性神经系统**。自主神经系统由交感神经系统和副交感神经系统两部分组成，它们通常产生相反的作用。

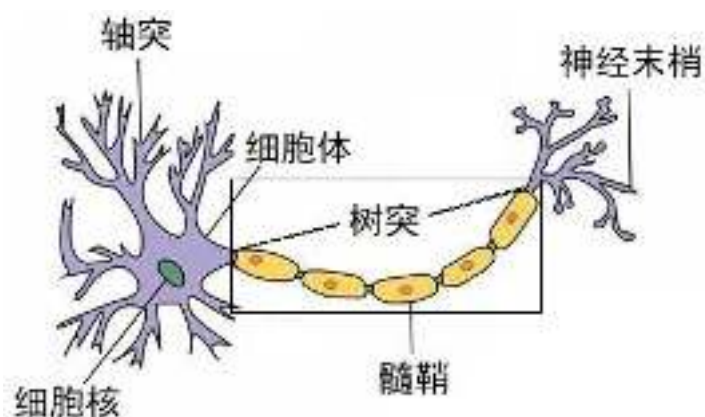
当人体处于兴奋状态时，交感神经的活动占据优势，会产生心跳加快（促进循环）、血管收缩（升高血压）、支气管扩张（空气出入更加畅通），以及胃肠蠕动和消化腺分泌减弱（抑制消化）、膀胱壁松弛（阻止小便排出）等效果。

当人体处于安静状态时，副交感神经的活动占据优势，会产生心跳减慢、血压降低、支气管缩小，以及肠胃蠕动和消化腺分泌加强、促进排尿等效果。上述规律可概括为：人在运动时兴奋，在进食和排泄时平静。

## 1.2 神经细胞的结构

人的神经系统由几百亿到几千亿个神经细胞和为数更多的神经胶质细胞构成。其中，神经细胞是神经调节功能的主要承担者，神经胶质细胞主要起辅助功能。

神经系统的功能和结构的基本单位是**神经细胞**，也叫作**神经元**。神经元除具有一般动物细胞的细胞核、细胞膜、细胞器等基本结构外，还有非常独特的形态结构。如下图所示。



神经元由细胞体、树突、轴突三个部分组成。**细胞体**是神经元的膨大部分，里面有细胞核和细胞器。**树突**是细胞体向外伸出的树枝状凸起，通常较短较粗，内部结构除了没有细胞核外与细胞体大致相似，树突的细胞膜上有许多受体，能通过接受特定的化学物质从而接受信息，并将信息传递给细胞体。**轴突**是较长较细的突起，轴突的长度明显比树突要长很多，轴突能将信号从细胞体传导到轴突末端，进而传递给其他神经元、肌肉或腺体。

大多数神经元有多个树突和一个轴突，有些神经元没有树突，有些神经元没有轴突。

树突和轴突的末端都有许多细小的分支，叫作**神经末梢**，分布在全身各处。正是由于数目众多的神经元的许多神经末梢分布在全身各处，才能准确地定位到接受刺激的具体部位，并准确地将指令传传递到应当做出反应的器官。

轴突很细很长，呈纤维状，外表大都包裹着一层**髓鞘**，构成的结构叫作**神经纤维**。许多神经纤维集结成一束，外面包裹着一层包膜，构成一条神经。

神经纤维的结构与电缆较相似。电缆的外壳里包裹着集结成束的多条电线，每一根电线都是由绝缘的橡胶包裹着的一根铜丝。

信号在同一根轴突上可以通过电流的方式传导，电流的传播速度非常快，是神经调节较为迅速的最主要原因。轴突和树突之间只能通过化学扩散的方式传递信号，速度相对较慢。由于轴突的长度很长，神经信号传导的绝大部分路径都是以电流的方式在同一个神经元上，而较慢的神经元之间的化学传递相对较少，因此总的来说神经调节的速度很快。

神经系统除了神经细胞外，还有大量的神经胶质细胞，主要起到连接、保护、修复神经细胞以及分配营养物质等辅助功能。



## 二、神经调节的过程

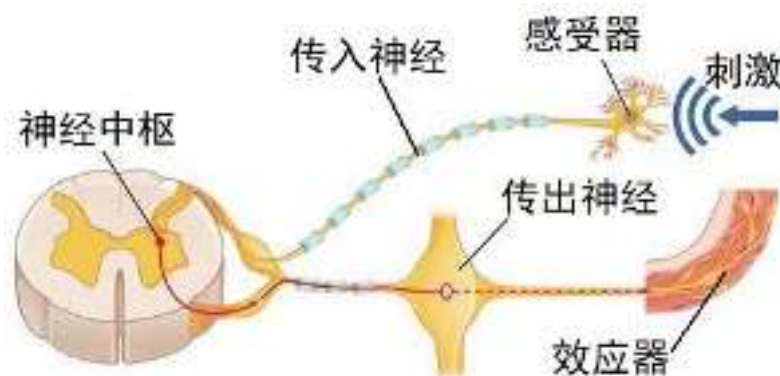
神经调节是神经系统对环境或自身变化做出相应反应的过程，需要经过将变化转化为信息-传递信息-分析处理信息-发出指令-将指令传递到做出反应的器官的过程。

### 2.1 反射和反射弧

虽然人体的神经系统及其工作机制非常复杂，但是神经调节具有最基本的方式，各种复杂的神经调节都是以该基本方式为基础。神经调节的基本方式是**神经反射**，简称**反射**。

神经反射是在**中枢神经系统**的参与下，机体对**内外刺激**所产生的**规律性答复反应**。反射包括三个重要的方面：中枢神经系统参与、内外刺激、规律性答复。

实现反射的结构基础是**反射弧**。反射弧由五个部分组成：感受器、传入神经、神经中枢、传出神经、效应器。如下图所示。



反射弧进行反射的具体过程为：

第1步：感受器接收（即感受）来自机体内部或外部的刺激，并产生兴奋。

第2步：感受器产生的兴奋沿传入神经传导到达神经中枢。

第3步：神经中枢接收到兴奋后，对传入的信息进行分析综合后作出指令，并以兴奋的形式传出。

第4步：神经中枢传出的兴奋沿传出神经传导到达效应器。

第5步：效应器对刺激做出应答。



通常感受器、效应器、传入神经、传出神经属于周围神经系统，神经中枢属于中枢神经系统。反射必须有神经中枢参与。

**兴奋**在生物学中的定义为：指动物体或人体内的某些细胞或组织感受外界刺激后，由相对静止状态变为显著活跃状态的过程。

只有特定类型的细胞或组织能产生兴奋，神经细胞就是其中的一种。它们有兴奋和静止（也叫作静息、平静）两种状态，通常在没受到刺激时保持静止状态，受到相应的刺激后进入兴奋状态，经过一定的生理过程后能回复到静止状态。

## 2.2 非条件反射和条件反射

反射可以分为非条件反射和条件反射两种类型。

**非条件反射**也叫作**无条件反射**，是人或动物与生俱来的反射，在出生后就自动具有，只要机体的技能正常，在接收到相应的刺激后就一定能做出相应的反射。引起非条件反射的刺激叫作**非条件刺激**。

例如：人或动物在进食时会分泌唾液，属于非条件反射。这是由于口腔内机械、化学和温度等感受器受到食物刺激，兴奋经传入神经传导到达相应的神经中枢后，神经中枢将分泌唾液的指令经传出神经传导到达唾液腺，唾液腺即分泌唾液。食物对口腔的刺激就是该非条件反射的非条件刺激。

**条件反射**是人或动物在出生后的生活中，经过学习和训练形成的反射。例如：狗在进食时会分泌唾液，这是条件反射。狗在听到铃铛的声音后不会分泌唾液。如果每次在给狗喂食之前先让狗听到铃铛的声音，重复若干次后，狗在听到铃铛声音后也会分泌唾液，即：狗对铃铛声音的刺激会做出分泌唾液的反射，这种反射叫作条件反射。

在上面的例子中，铃铛声音与分泌唾液之间建立起了条件反射，铃铛声音是分泌唾液的反射的**条件刺激**，食物的刺激与分泌唾液之间存在非条件反射，因此食物的刺激是分泌唾液的反射的**非条件刺激**。

条件反射建立之后，如果要长期维持下去，需要非条件刺激的反复强化。在上面的例子中，需要经常在让狗听到铃铛声音时，用食物刺激狗的口腔。

如果反复多次只给予条件刺激（铃铛声音），而不给予非条件刺激（提供食物），条件反射会逐渐减弱直至消失。这个过程叫作**条件反射的消退**。

条件反射的建立和进行需要大脑皮层的参与，非条件反射不一定。

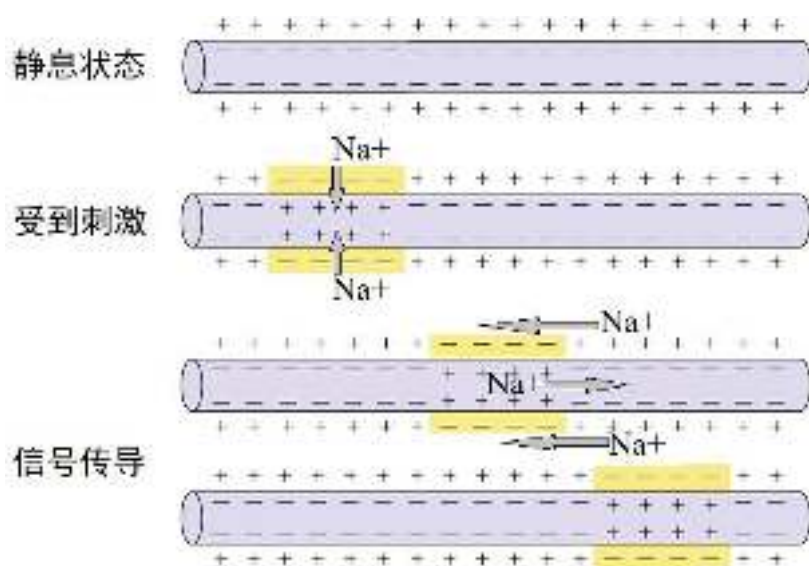
非条件反射是生物天生就具有的，是由基因控制的可遗传的行为（性状）。条件反射是后天建立的行为，通常不能遗传。

对于生物个体，非条件反射的数量是有限的，由其基因所决定，并且能遗传给后代。条件反射的数量几乎是无限的，会随着生物个体生活经历不断增加积累，其中有些会消退，有些会长期保留，但都不能遗传给后代。非条件反射的建立有利于生物体适应复杂的生活环境。

### 2.3 兴奋的传导

兴奋的以神经纤维为载体在人体内传导。兴奋的传导主要有两种方式：在神经纤维上以电信号的方式传导，在神经元之间以化学信号的方式传递。

在神经纤维上，兴奋以电信号的方式传导。具体过程如下图所示。



一根神经纤维一般只由一个神经元的轴突构成。通常情况下，神经细胞外的钠离子  $\text{Na}^+$  的浓度高于细胞内，细胞外钾离子  $\text{K}^+$  浓度低于细胞内。

**静息状态**时，神经细胞的细胞膜上的钾离子通道打开， $\text{K}^+$  做跨膜运动的能力较强。钠离子通道关闭， $\text{Na}^+$  做跨膜运动的能力较弱。

静息状态时，神经细胞外  $\text{Na}^+$  浓度显著高于细胞内，细胞内阴离子的浓度显著高于细胞内。由于钾离子通道打开，因此  $\text{K}^+$  流入到显负电的细胞内，细胞内  $\text{K}^+$  的浓度显著高于细胞外。总的来看，细胞外的正电荷比细胞内多。根据电学原理，细胞膜外是正电位，细胞膜内是负电位，即：外正内负。

若神经纤维的某个部位受到刺激，该部位的细胞膜对  $\text{Na}^+$  的通透性增加，大量  $\text{Na}^+$  从膜外流入到膜内，使得该部位的电位暂时表现为内正外负的状态，称该部位处于兴奋状态，此时该部位的膜电位叫作**动作电位**。很快，钠离子通道关闭。

此时，兴奋部位的临近部位仍然处于外正内负的静息状态。由于兴奋部位大量  $\text{Na}^+$  从膜外流入到膜内，导致细胞膜内兴奋部位的  $\text{Na}^+$  浓度高于临近的仍处于静息状态的部位。在静电规律的作用下，细胞膜内  $\text{Na}^+$  从兴奋部位流向临近的静息部位，产生电流。

同时，细胞膜外兴奋部位缺少了  $\text{Na}^+$ 。在静电规律的作用下，细胞膜外临近静息部位的  $\text{Na}^+$  流向兴奋部位，也产生了电流。

通过细胞膜内外的共同变化，原来处于兴奋状态的部位恢复到外正内负的静息状态，原来临近的处于静息状态的部位变成内正外负的兴奋状态，同时引发稍远处的临近部位接连发生相同的过程，将电信号传导过去。

由于离子通道的开闭在分子层面发生变化需要时间，导致刚由兴奋状态恢复静息状态的部位会有一段时间的不应期。在不应期内该部位的钠离子通道不能打开，因此刚刚传导出去的兴奋不会再传导回来，

兴奋只能沿着神经元纤维**单向传导**，不能来回“振荡”。在不应期内，该部位短时间内也不能传导相同的兴奋。

沿着神经纤维传导的兴奋也叫作**神经冲动**。根据物理学知识可知，电荷的定向移动产生电流，兴奋在神经纤维上以电流的形式传导。神经元内电流方向（正电荷移动方向）与兴奋传导方向相同。神经元外电流方向（负电荷移动方向）与兴奋传导方向相反。

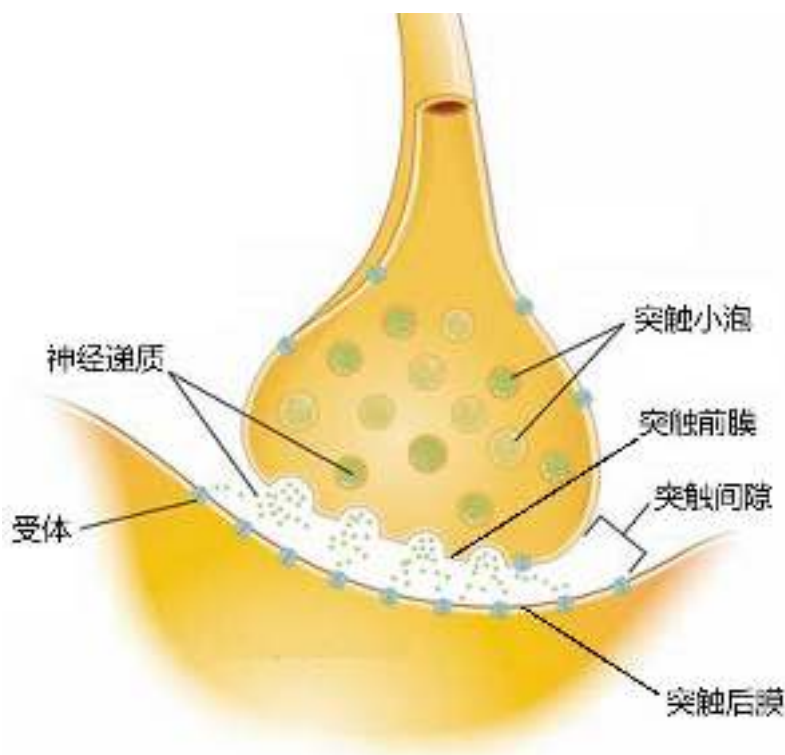
神经冲动在神经纤维上传导时，信号的强度不会随着传导距离的增加而衰减。信号强度可以看作是离子的浓度差或膜内外的电势差。

由于一条神经通常由多根集结成束的神经纤维组成，因此一根神经中的不同神经纤维可以同时传导不同的神经冲动，相互之间不产生干扰。

此外，如果在神经纤维的中间施加刺激，产生的神经冲动会朝向两端传导，单向传导是指已经传导出去的神经冲动不会再折返回来。但是在考虑神经冲动的传导时，只考虑它向一个方向的传导。

**在神经元之间，兴奋以化学号的方式传递。**

兴奋在神经元之间传递的结构基础是突触，其结构如下图所示。



**突触**由突触前膜、突触后膜、突触间隙三部分共同构成。

神经元轴突的末梢通常具有多个分枝，每个小枝末端膨大成杯状或球状，叫作**突触小体**。其他神经元的细胞体或树突有与之可以近似咬合的形状。二者之间相互接近，中间保持很短的距离。

轴突末梢突触小体上的细胞膜叫作**突触前膜**。突触小体中有许多突触小泡，突触小泡是由膜包裹着的一种叫作**神经递质**的化学物质。

与突触前膜靠近的来自另一个神经元（或效应器）的细胞体或树突上的细胞膜叫作**突触后膜**，突触后膜上有能与神经递质相结合的**受体**。突触前膜与突触后膜之间的空隙叫作**突触间隙**。

突触前膜通常只在轴突的末端，突触后膜一般在细胞体或树突上。兴奋在神经元之间只能从一个神经元的轴突传递给另一个神经元的树突，而不能从树突传递给轴突。突触传递神经信号的过程为：

当神经冲动传导到达轴突末梢时，突触小泡受到刺激后，移动到突触前膜上并与突触前膜融合，以胞吐的方式将内部的神经递质释放出来。

神经递质以扩散的方式通过突触间隙，与突触后膜上相应的受体结合，形成递质-受体复合物，改变突触后膜对离子的通透性，从而引发突触后膜电位变化，产生神经冲动。通过这种方式，神经冲动从一个神经元传递给另一个神经元。

随后，与受体结合的递质会被相应的酶分解，或者被突触前膜回收，受体回复到原来的结构，突触后膜回复到静息状态。

由于突触小泡只在突触前膜里，受体只在突触后膜上，因此兴奋只能单向地从突触前膜传递到突触后膜，不能反过来。

突触前膜在释放出突触小泡中的神经递质后，往往需要一定时间重新补充神经递质和突触小泡，突触后膜的受体与神经递质结合后，也需要一定时间回复到未结合的状态，因此一个突触传递完兴奋后，也会有一段时间不能再传导相同的兴奋。

大多数兴奋剂和毒品等药物的作用原理就是作用于特定神经的突触。有些药物能刺激神经递质的合成和释放，从而提高特定神经的兴奋性。有些药物能干扰神经递质与受体的结合，从而抑制特定的神经（如疲劳、疼痛等），防止其兴奋。有些药物能抑制分解神经递质的酶的活性，使神经持续处于兴奋状态。

如果突触经常或长期持续受到强烈的刺激，导致经常或长期持续处于兴奋状态，将导致不够强烈的普通刺激无法让突触后膜引起兴奋，从而使得该突触失去传导正常神经信号的能力，导致严重的神经系统疾病。

兴奋在神经纤维上以电流的方式传导，在突触上以化学物质扩散的方式传递。其中，电流的前进速度比物质扩散的速度快得多，并且突触前膜将电信号转化为化学信号、突触后膜再将化学信号转化为电信号都需要时间。因此总的来说，神经信号在神经纤维上传导的速度远快于在突触上传递的速度。一般情况下，一段神经传递的路径上，突触的数量越多，信号传递的速度越慢。

## 2.4 对外界刺激的感知

产生兴奋通常需要由感受器受到来自外界或的相应刺激，并将其转化为兴奋。人和高等动物有许多不同的感受器，能感受不同类型的刺激，并将其转化为神经信号。

**皮肤感受器。**人和高等动物的皮肤中有许多神经末梢，能将感受到外界的压力、温度、针刺等刺激转化为神经信号并传递给神经中枢。

**光感受器。**人和动物的眼球中的**视细胞**（也叫作**光感受细胞**或**光感受器**）能感受光的照射。视细胞分为**视杆细胞**和**视锥细胞**两种。视杆细胞和视锥细胞都能感受光亮。视锥细胞能在强光下还能感受光的色彩。视细胞将感受到的光亮和光的色彩信息转化为神经信号传递给神经中枢。

为了更好地感知光线，人眼中有一套光学成像系统。**角膜**位于眼球的最前方，起到聚光的作用。**晶状体**起到类似凸透镜的作用，将入射光聚焦后，在视网膜上成倒立的像。人体能通过调节晶状体的曲度来调节成像的具体，从而获得最清晰的像，近视和远视就是由于晶状体的曲度调节功能减弱引起。晶状体和角膜之间充满的液体叫作**房水**，负责为角膜和晶状体提供营养。晶状体和视网膜之间有一层透明的胶状物，叫作**玻璃体**。眼球的最内层是**视网膜**，视细胞分布在视网膜上。

**声波感受器**。人和哺乳动物的耳朵是感受声波的器官。耳朵由外耳、中耳、内耳三部分构成。**外耳**负责收集声波，声波能引起外耳道底部的鼓膜发生振动。鼓膜内侧是**中耳**，内部由三块彼此之间以关节相连的听小骨，听小骨将鼓膜振动的信息传递到内耳。**内耳**由耳蜗和前庭器组成，耳蜗是声音感受器，将声波转化为神经信号，由听神经传递到脑的听觉中枢产生听觉。前庭器是感受身体平衡的器官。

**化学感受器**。人和其他脊椎动物的化学感受器分布在鼻腔中的嗅粘膜和口腔的舌上。嗅粘膜上的化学感受器是**嗅细胞**。嗅细胞的细胞膜突起形成嗅毛，能感受溶解在嗅粘膜表面的有气味的化学分子。舌的不同区域分布有不同的味蕾，能感受不同味道的分子。化学感受器将感受到的分子转化为神经信号传递给脑产生味觉。

**其他感受器**。一些生物还具有能感受其他信号的感受器。例如：蝮蛇、响尾蛇等蛇类的鼻孔和眼之间的颊窝有红外线感受器，能感受到周边物体由于具有温度而散发出的红外线。蝙蝠能发出并感受超声波，利用超声波的回声进行定位。鸽子能感受到周围的磁场，利用磁场进行导航。

## 2.5 神经系统的分级调节

有些生理活动由中枢神经系统的不同部位共同调控。中枢神经系统的不同部位之间有“权限”上的优先次序，形成神经系统的分级调节。



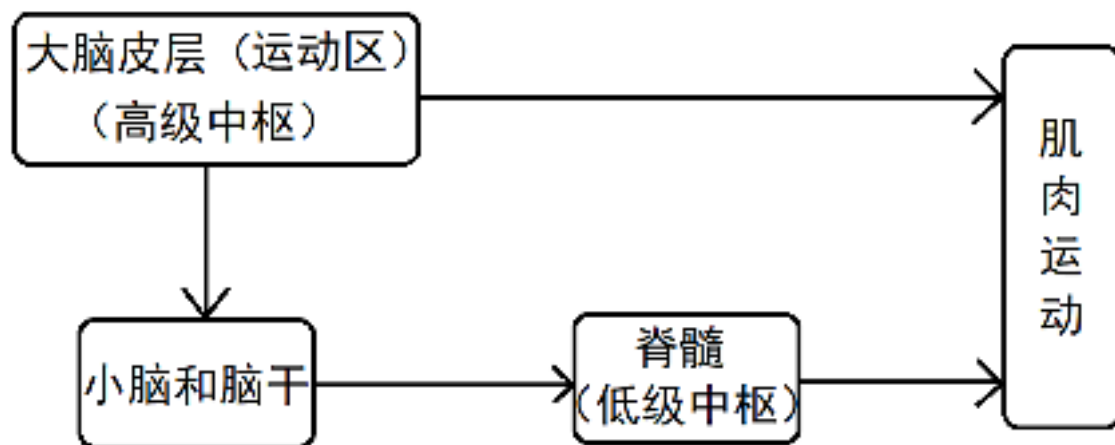
神经系统对躯体运动的分级调节是一种典型的分级调节。轻轻敲击膝盖的膝腱部位，会引起有关肌肉收缩，导致小腿向前踢，这个反射叫作**膝跳反射**。当手碰到很烫的物体或被针刺痛时，会引起有关肌肉收缩，导致手向回缩，这个反射叫作**缩手反射**。

膝跳反射、缩手反射等很多与肌肉有关的反射的神经中枢位于脊髓，不需要大脑参与。但是相应的敲击、灼热、刺痛等感觉能通过神经传递到大脑，感受到“被敲”“烫”“疼”等感觉。

除脊髓以外，大脑皮层的相应区域也能控制相关肌肉的收缩，小腿向前踢、手缩回等机体的许多运动受到脊髓和大脑的共同调节。

如果大脑有意识地控制，不让小腿向前踢、或忍着不让手缩回，那么大脑的指令将优先于脊髓的指令，使得躯体不进行膝跳反射、缩手反射等反射。

将大脑皮层称作**最高级中枢**，脊髓是机体运动的低级中枢。高级中枢和低级中枢通过脑干等连接。当高级中枢不进行控制时，低级中枢会进行相应的反射。当高级中枢进行控制时，低级中枢服从于高级中枢的指令。在高级中枢和低级中枢的共同控制下，机体能够进行更加精准的运动。高级中枢和低级中枢的控制关系如下图所示：



神经系统对内脏也有分级调节。与对躯体运动的分级调节类似，很多内脏的活动也同时受到脊髓的脑的控制，同样脊髓是低级中枢，脑是高级中枢。



例如：膀胱排尿同时受到脊髓和大脑皮层的控制，脊髓对膀胱的控制属于植物性神经系统，交感神经兴奋时抑制排尿，副交感神经兴奋时促进排尿。大脑皮层的控制优先于脊髓，可以下意识地“憋尿”。在排尿时如果没有大脑皮层的控制，排尿将会不完全。

大脑皮层是很多低级中枢活动的高级调节者。脑干是调节呼吸、心跳等基本生命活动的高级调节者，如果受到损伤，基本生命活动将发生紊乱，严重时直接导致死亡。下丘脑是调节体温、水平衡、摄取食物、生物节律等重要生理活动的高级调节者。

### 三、人类大脑

人类的大脑是人类进行很多神经调节的最高级中枢，是人类能够进行复杂思考、适应复杂环境、创造文明的结构基础。

#### 3.1 人类大脑的基本结构

人类的大脑主要包括左、右两个半球，中间由胼胝体相连。

大脑表面覆盖着**大脑皮层**。大脑皮层主要由神经元细胞体及树突构成，为薄层结构。

大脑半球的表面遍布着深浅不同的沟回，“沟”是指凹陷，“回”是指隆起。大量的沟回使得大脑在有限的体积内拥有尽量大的表面积。大脑容量的大小与沟回的多少有一定联系。

大脑皮层中灰色的部分叫作**灰质**，主要由神经细胞的细胞体和树突构成，是大脑发挥神经中枢功能的重要区域。大脑皮层中白色的部分叫作**白质**，主要由神经纤维构成，

大脑皮层的不同区域有不同的职责分工，通过刺激躯体的相应部位，并同时检测大脑各区域的电流变化，可以推断出大脑各区域可能控制的部位或功能。一般情况下，若刺激身体的某个部位，同时检测到大脑的某片区域发出明显的电信号，则可以推断大脑的相应区域可能与相应的部位有关。

### 3.2 人脑的高级功能

人脑的复杂结构使得人脑可以实现其许多高级功能，主要有语言、学习和记忆、情绪等。人脑的高级功能使得人类能够更好地适应环境，并创造出文明。

**语言功能。**语言文字是人类传递信息的主要方式，也是人类进行抽象思维的重要工具，是人脑特有的高级功能，包括与语言和文字有关的听、说、读、写等能力。

人类的语言活动与大脑皮层的特定区域相关，这部分区域叫作**语言区**，如果语言区受到损伤将导致语言活动障碍或丧失。

大多数人主导语言功能的区域位于大脑的左半球，负责逻辑思维的区域也在左半球，负责音乐、绘画、空间识别等抽象思维的区域主要在右半球。

**学习与记忆功能。**学习与记忆是神经系统不断接受刺激，获得新的行为、习惯并积累经验的过程。条件反射的形成就是学习的过程。学习与记忆也由脑的多个区域共同控制。

人类的记忆过程分为四个阶段：感觉记忆、第一级记忆、第二级记忆、第三级记忆。

**感觉记忆**的持续时间不到1秒，感受到的信息迅速消失，并未构成真正意义上的“记忆”。**第一级记忆**是对相关信息的短时间注意，例如对不重要的闲聊、阅读等临时记忆，持续时间为数秒至数分钟。感觉记忆和第一级记忆可以看作短时记忆。

**第二级记忆**由第一级记忆中的少部分经过反复运用和强化转化而成，持续时间为数分钟到至数年，长期会遗忘。平时课内学习形成的记忆大多属于第二级记忆。

**第三级记忆**由信息经过长期反复使用，并不断与新信息整合而成，持续时间能持续终生不忘，例如姓名、从事专业技术人员的专业知识等。第二级记忆和第三级记忆可以看作长时记忆。

**情绪功能。**情绪也是大脑的高级功能之一。当长期受到精神压力或受到过大的精神压力时，会对相应的大脑区域产生负面影响甚至导致疾病，需要积极调节或请专业医生治疗。

充足的休息睡眠、适量的运动、良好的人际关系对于维持和调节良好的情绪有非常重要的意义。良好的情绪和良好的身体健康都是生活、学习、工作的基础。

### 小结

本章主要学习神经系统的基本结构和调节方式。需重点要掌握神经系统、神经元、反射弧的基本结构，以及各结构实现传导兴奋、分级调节等调控功能的过程和原理。掌握非条件反射的形成和消退的过程，以及与条件反射的关系和区别。要能用本章的知识解释日常生活中的一些现象和反应。

## 第十五章 体液调节

体液调节是生物体利用体液中的化学物质调节生命活动的方式。进行体液调节的化学物质主要为激素、组胺、二氧化碳、氢离子等。化学物质在循环系统的作用下通过体液输送到全身各处。

体液调节中最重要的是激素调节。激素是由各类内分泌腺所分泌的化学物质，只需极少含量的激素就能产生非常明显的调节效果。

虽然体液调节的作用较缓慢，远不如神经调节迅速，但是体液调节的效果更加广泛而持久。

### 一、激素调节

激素调节是通过人体的内分泌腺所分泌的激素分子进行调节的方式。激素分子能像信使那样随体液流动传递信息，诱发人体内相应的组织和细胞做出相应的反应，以应对外界环境的变化或维持自身生命活动的正常进行。

#### 1.1 内分泌系统与激素

人和高等动物体内分布着一些能分泌物质的器官，这类器官叫作**腺体**。

分泌物质排出到体外的腺体叫作**外分泌腺**，外分泌腺一般有导管，分泌的物质经由导管流到体外。例如：汗腺分泌汗液到体表，唾液腺分泌唾液到口腔，胃腺分泌胃液到胃腔。需注意，“体外”指外环境，消化腔属于外环境。

分泌物质进入到体内的腺体叫作**内分泌腺**。内分泌腺一般没有导管，分泌的物质主要通过毛细血管进入血液，并随血液循环输送到身体各处。内分泌腺所分泌的物质叫作**激素**。例如：胰腺分泌胰岛素和胰高血糖素，调节人体血液中葡萄糖的含量（即血糖）。

根据激素的化学成分，可以将激素分为两个大类。一类激素的化学成分属于蛋白质、多肽、氨基酸衍生物等，大多数激素属于这一类。

另一类激素的化学成分属于类固醇，主要包括肾上腺皮质类固醇、性激素等。

各种激素由相应的内分泌细胞分泌，内分泌细胞的聚集方式主要有三种：

(1) 有些内分泌细胞聚集在一起成为内分泌腺体。例如：甲状腺、肾上腺、性腺等很多腺体都由内分泌腺体构成。

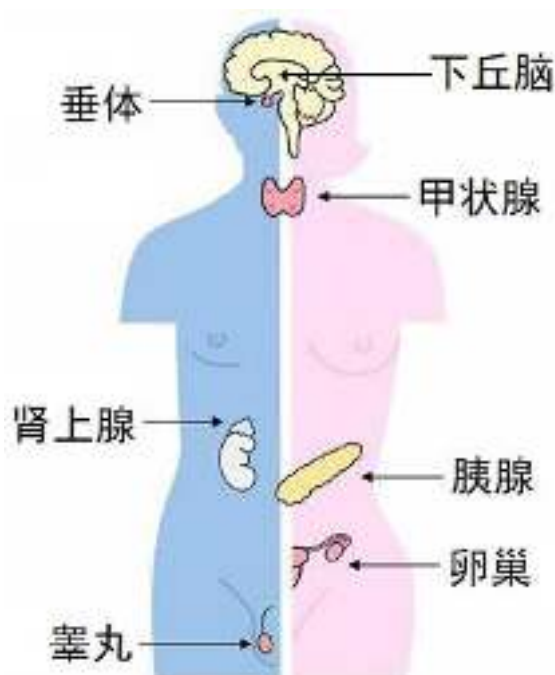
(2) 有些内分泌细胞分散在一些器官或组织内，聚集程度不高。例如：分泌促胰液素的 S 细胞分布在小肠粘膜上。

(3) 有些细胞同时具有分泌激素和其他功能，内分泌功能只是“兼职”。例如：下丘脑中的某些神经细胞也具有内分泌功能。

人体内所有内分泌腺和兼有内分泌功能的细胞共同构成内分泌系统。各内分泌腺的结构和运转相对独立、互不干扰，同时相互之间有分工协作，共同调节机体的活动。

内分泌系统的功能主要包括维持内环境稳态、调节物质和能量代谢、调控生长发育和生殖、调节行为等。

人体内重要的内分泌腺主要有下丘脑、垂体、甲状腺、胰腺、肾上腺、卵巢、睾丸等。各内分泌腺的位置如下图所示。



下丘脑位于脑部，能分泌**促甲状腺激素释放激素**、**促性腺激素释放激素**、**促肾上腺皮质激素释放激素**等多种激素。此类激素的名称都有“促某某激素释放激素”的通式，此类激素作用于垂体，调控垂体释放相应的“促某某激素”。

**垂体**位于脑的下部，接受下丘脑分泌的激素的调节。垂体在促甲状腺激素释放激素的调节下分泌**促甲状腺激素**，在促性腺激素释放激素的调节下分泌**促性腺激素**，在促肾上腺皮质激素释放激素的调节下分泌**促肾上腺皮质激素**等。可以概括为：在下丘脑分泌的“促某某激素释放激素”的调节下分泌“促某某激素”。此类激素属于促激素，能促进相应的内分泌腺生长发育和分泌相应的激素。

此外，垂体还能分泌**生长激素**，能促进骨骼、内脏和全身的生长。人幼年时如果缺乏生长激素将患侏儒症，身材矮小但智力正常。成年人如果生长激素分泌过多，将患肢端肥大症。生长激素分泌不足的儿童可以通过注射生长激素治疗。不同种类的脊椎动物的生长激素往往不能通用。

**甲状腺**位于气管上端，分为两叶。甲状腺在垂体分泌的促甲状腺激素的调节作用下，分泌**甲状腺激素**等。甲状腺激素有调节体内的有机物代谢、促进生长和发育、提高神经系统的兴奋性等作用。

甲状腺激素的化学成分中含碘元素，缺碘会导致甲状腺功能减退症。婴儿出生后如果因为未摄入足够的碘元素或其他原因导致甲状腺激素分泌不足，将患呆小症，表现为身体和大脑发育迟缓、身材矮小、智力低下等症状，即使长大后再补充甲状腺素也不能恢复正常。

**胰腺**位于腹腔中，胰腺中的胰岛内有多种分泌细胞。其中，**胰岛B细胞**能分泌**胰岛素**，具有降低血糖浓度的作用。**胰岛A细胞**能分泌**胰高血糖素**，具有升高血糖浓度的作用。

**肾上腺**位于肾脏的上方，在垂体分泌的促肾上腺皮质激素等激素的调节下，分泌多种激素。

肾上腺分为皮质和髓质两部分。皮质主要分泌**醛固酮**、**皮质醇**等，调节水盐代谢和有机物代谢。髓质主要分泌**肾上腺素**，能引起血管收缩、呼吸加深、加速糖原分解、提高血糖浓度，从而提高机体的应激能力。

应激能力是生物体受到外界环境刺激后进入的高度紧张状态，活动机能会得到显著增强，在突发事件、对抗性运动中，以及疼痛、寒冷、缺氧等不利条件的刺激，会促使分泌大量肾上腺素分泌。

**卵巢**位于女性的盆腔中，在垂体分泌的有关激素的调节下，分泌**雌激素**、**孕激素**等，有促进女性生殖器官发育、卵细胞生成、女性第二性征出现等功能。

**睾丸**位于男性的阴囊中，在垂体分泌的有关激素的调节下，分泌**雄激素**（主要为**睾酮**），有促进男性生殖器官发育、精细胞生成、男性第二性征出现等功能。

激素调节的基本原理与神经调节相似，都是感受到外界刺激或体内环境的变化，并对变化做出相应的反应。

激素调节有两种主要机制：反馈调节和分级调节。这两种机制并非相互独立，而是经常相互交织。

## 1.2 激素的反馈调节机制

以胰腺对血糖浓度的调节为例，介绍激素调节的负反馈调节机制。

血液中的糖叫作**血糖**，主是葡萄糖。循环系统将葡萄糖运输到机体各处，为各处的细胞提供能量。

人体内血糖浓度需要维持在一个较稳定的浓度范围内。如果血糖浓度过低，受影响最严重的是大脑，严重时会导致昏迷甚至死亡。血糖浓度暂时升高通常不会有太大危害，人在应激状态或高度紧张时血糖浓度会升高。如果血糖浓度长期过高，将使全身各组织发生病变，可能导致多种严重的并发症。

人体血糖的来源主要有三个方面：

(1) 通过摄取食物，将食物消化分解并吸收入血液。人出生以后，体内的营养物质都是通过摄取食物获得的。

(2) 肝糖原分解为葡萄糖进入血液。肝糖原的最主要来源其实还是血糖。

(3) 脂肪酸等其他营养物质也能经过一定的步骤转化为葡萄糖。

(肌糖原不能直接分解为葡萄糖，而是先分解为乳酸为肌肉临时供能，乳酸经血液输送到肝脏后又被转化为肝糖原或葡萄糖，相关知识已在前面的章节学习)。

人体血糖的去向（也叫作去路）也主要有三个方面：

(1) 通过血液输送到人体的各个组织，被各个组织的细胞利用，主要用于进行有氧呼吸为细胞功能。

(2) 被肝脏转化为肝糖原，被骨骼肌细胞被转化为肌糖原，作为储能物质储存起来。

(3) 脂肪组织和肝脏能将葡萄糖转化为其他营养物质，例如甘油三酯、几种氨基酸等。

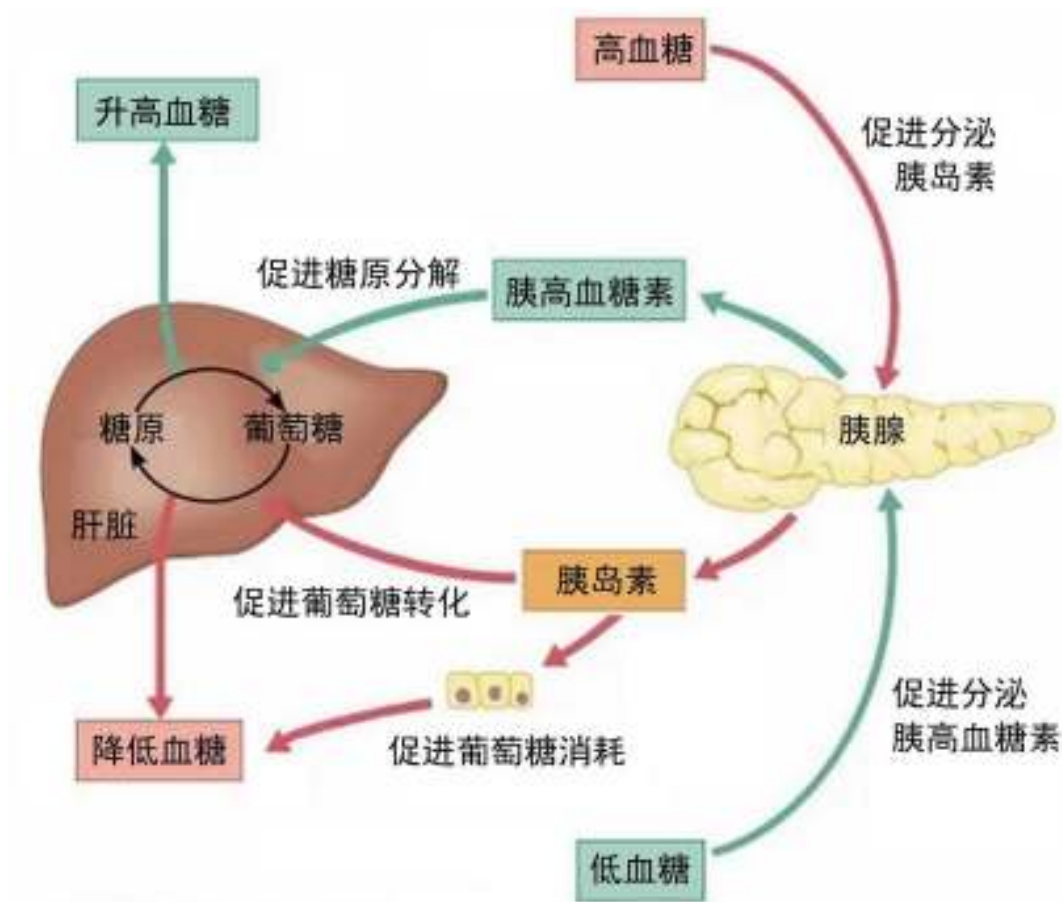
胰腺主要通过它分泌的两种激素：胰岛素和胰高血糖素的共同作用，维持人体血糖浓度的平衡。而这两种激素分别通过促进或抑制血糖的来源和去路来调节血糖浓度。

胰岛素能促进血糖进入组织细胞进行氧化分解、进入肝和肌肉合成糖原、进入脂肪合成甘油三酯，同时也能抑制肝糖原分解以及其他物质转化为葡萄糖。如此一来，胰岛素通过增加血糖的去向、减少血糖的来源，从而使血糖浓度降低。

胰高血糖素的作用与胰岛素相反，胰高血糖素能促进肝细胞将肝糖原分解为葡萄糖进入血液，并促进其他物质转化为葡萄糖，从而使血糖浓度升高。

胰岛素和胰高血糖素调节血糖浓度的机制如下图所示。





当人体内的血糖浓度降低（低于正常值）时，下丘脑的某个区域由于感受到血糖浓度降低而产生兴奋，通过交感神经作用于胰岛 A 细胞，促进其分泌胰高血糖素，使血糖含量升高。

当人体内的血糖浓度升高（高于正常值）时，下丘脑的另一个区域由于感受到血糖浓度升高而产生兴奋，通过副交感神经作用于胰岛 B 细胞，促进其分泌胰岛素，同时抑制胰岛 A 细胞分泌胰高血糖素，使血糖含量降低。

人在进行剧烈的运动时需要消耗较多能量，大量消耗血糖，血糖浓度降低。此时一般人处于紧张或兴奋状态，交感神经兴奋、副交感神经被抑制，主要由胰岛 A 细胞分泌胰高血糖素，升高血糖提供能量。植物性神经的调节方向与人体的实际需要相一致。

此外，神经系统还能通过调节甲状腺素和肾上腺素的分泌来调节血糖浓度，这两种激素也有助于升高血糖浓度。

平时，人体主要通过降低血糖的胰岛素和升高血糖的胰高血糖素的共同作用，维持血糖浓度的稳定，并且这两种激素中，一种激素的分泌也会影响另一种激素的分泌。

胰岛 B 细胞在血糖浓度升高的情况下分泌胰岛素，使血糖浓度降低。当血糖浓度降低后，胰岛 B 细胞的活性比其活跃时有所降低。

胰岛 A 细胞在血糖浓度降低的情况下分泌胰高血糖素，使血糖浓度升高。当血糖浓度升高后，胰岛 A 细胞的活性受到抑制。

胰腺对血糖的这种调节方式叫作**反馈调节**。即：系统工作所产生的效果，将作为信息继续调节该系统的工作。

胰岛素的工作效果是降低血糖浓度，血糖浓度降低反过来导致胰岛素分泌减少。胰高血糖素的工作效果是升高血糖浓度，血糖浓度升高反过来导致胰高血糖素分泌减少。这种工作结果反过来减弱该系统的工作，这种反馈调节方式叫作**负反馈调节**。

负反馈调节的机制使得系统会根据其工作所取得的成效减弱甚至停止工作，有利于将某个系统的工作控制在有限的范围内，不会无休止地运转下去。生物体内绝大多数调节机制都属于负反馈调节。

与负反馈调节相反，如果某个系统的工作结果将继续增强其工作，这种反馈调节方式叫作**正反馈调节**。生物体内的正反馈调节较少，排尿、排便等过程属于正反馈调节，有助于将代谢废物或未消化食物彻底排空。

负反馈调节与描述化学反应平衡变化的勒夏特列原理较相似，其内容为：对于已经达到平衡的可逆反应，如果改变某项反应条件，将会破坏平衡状态，并且平衡会向减弱这种变化的方向移动。

一般情况下，若一个体系能自发地长期维持平衡稳定的状态，有很大可能是通过负反馈调节机制调控。负反馈调节在工程技术中有很重要的应用。

### 1.3 激素的分级调节机制

以甲状腺激素的分泌为例，介绍激素调节的分级调节机制。

当人体处于寒冷状态时，为了保持体温的稳定，人体除通过神经调节的方式，让肌肉颤抖产生热量以外，也通过体液调节，提高细胞代谢的速率，也能产生更多的热量。

甲状腺分泌的甲状腺激素在这个调解中起到重要作用。人体从感到寒冷到分泌甲状腺激素是一个分级调节的过程。

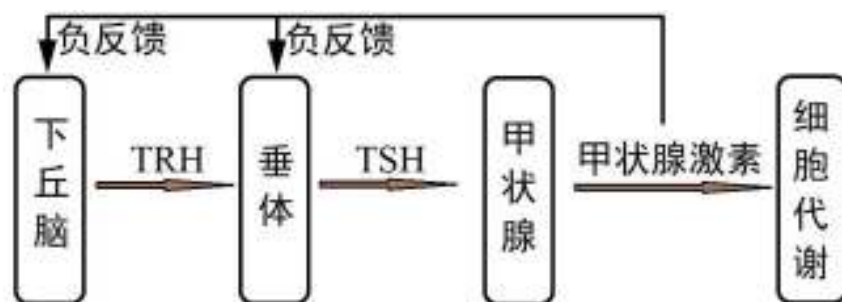
第 1 步：机体感受到寒冷的刺激，以神经冲动的形式将信号传递到下丘脑。

第 2 步：下丘脑分泌促甲状腺激素释放激素(英文简写为 TRH)。TRH 运输到达垂体并对垂体产生作用。

第 3 步：垂体在 TRH 的调节下，分泌促甲状腺激素（英文简写为 TSH），TSH 经循环系统运输到达甲状腺。

第 4 步：甲状腺在 TSH 的调节下，增加甲状腺激素的合成和分泌。甲状腺激素能提高神经系统的兴奋性，加快呼吸和心律，机体的产热增加。

分级调节中往往也同时存在负反馈调节。当血液中甲状腺激素的浓度增加到一定程度后，通过负反馈调节的方式，同时抑制下丘脑和垂体分泌 TRH 和 TSH。如下图所示。



由于激素只需很少的含量就能明显地影响生命活动，因此分级调节中的每一步都会放大激素的调节效应，并且通过多个步骤的负反馈调节，更加有利于对生命活动进行精细调控。

从下丘脑、到垂体、到甲状腺，是不同的“级”。下丘脑-垂体-甲状腺所共同构成的分级调节系统也叫作**下丘脑-垂体-甲状腺轴**。类似的，还有下丘脑-垂体-肾上腺皮质轴、下丘脑-垂体-性腺轴等。

### 1.4 激素调节的特点

激素调节主要有以下特点：

**通过体液进行运输。**激素调节属于体液调节的一种。内分泌腺没有导管，内分泌腺所分泌的激素主要通过毛细血管进入体液，随着循环系统流到全身各组织。

**作用于靶器官、靶细胞。**激素随着循环系统流到全身各组织，并不是每种激素都对所有细胞起作用，每种激素有专门起作用的一类或几类细胞。

特定激素起作用的器官或细胞叫作**靶器官**或**靶细胞**，类似于激素所“瞄准”并“射向”的“靶子”。激素通过与靶细胞上的特异性受体相互识别，进而发生特异性结合，从而只对靶细胞起作用。

绝大多数激素通常都只对特定的组织或细胞起作用，只有甲状腺激素几乎对全身所有细胞都起作用。

**作为信使传递信息。**激素本身并不直接参与相应物质的合成或分解等生物化学反应，而是作为信使传递信息。激素与靶细胞相结合，引起靶细胞上的特定受体发生改变，导致靶细胞的生命活动状态发生改变，驱使靶细胞做出相应的行为。

作为信使的激素一旦与靶细胞结合并起到调节作用后，就会失去活性，因此体内需持续不断地产生激素以维持激素的正常含量。

**微量和高效。**在正常状况下，血液中激素浓度都很低。尽管浓度很低，靶细胞被激素激活后，则可以大量分泌相应的物质，因此很少量的激素就能起到显著的调节作用。因此一旦激素的浓度偏离正常范围，往往会产生非常巨大的影响。

**酶与激素的区别。**虽然酶和激素都有高效率改变生命活动的功能，但是二者的工作机制完全不同，主要区别有：

(1) 酶直接参与所催化的生物化学反应，对反应物产生直接影响，往往会改变反应物的形态结构，改变反应的实际过程。激素只提供信号，并未直接参与相应的生命活动。激素与靶细胞表面的受体相结合，靶细胞接受到信号后改变自身的活动状态。

(2) 酶在催化完生物化学反应前后，总的结构并未发生改变，因此每个酶分子可以催化非常多轮生物化学反应。激素在与靶细胞的受体结合并发挥作用后，就会失去调节作用。

### 1.5 其他体液调节方式

除内分泌腺分泌的激素以外，其他一些化学物质也能参与体液调节，例如：组胺、二氧化碳、氢离子、一氧化氮、一氧化碳等。

二氧化碳有促进呼吸的作用，血液中二氧化碳浓度升高会刺激呼吸中枢，使呼吸加快。

体液中氢离子的浓度（即酸碱度）对一些细胞的生命活动也有调节作用。

组胺也叫作组织胺，是一种胺类有机化合物，在过敏和发炎的调节中有重要作用。

## 二、体液调节与神经调节

体液调节和神经调节都是调控人体的生命活动，对环境作出适应的调节方式。神经调节与体液调节之间不是完全相互独立，而是有密切的协同和配合。

### 2.1 体液调节与神经调节的关系

神经调节具有迅速且准确的特点，体液调节具有普遍而广泛的特点，这两种调节方式互相配合，充分发挥各自的优势。

一方面，体液调节看作是神经调节的一个环节。在很多调节过程中，神经系统负责感受机体的情况，并将信息和指令传达给相应的腺体。胰腺对血糖浓度的调节就受到下丘脑的指令的控制，肾上腺素的分泌也受到交感神经的分泌。这种内分泌腺体直接或间接地受到神经系统调节的方式也叫作**神经体液调节**。

另一方面，神经系统的生长发育也离不开激素的调节作用。例如：甲状腺激素对于神经系统的发育非常重要，幼年时期甲状腺分泌不足会导致智力低下的呆小症。

此外，神经调节是一种高等的调节方式，比体液调节更加精准和迅速，只有较高等的动物才具有神经系统。多数情况下，越高等的动物神经系统越发达。体液调节在较低等的动物中也存在。

## 2.2 人的体温调节

正常人的体温总保持在 $37^{\circ}\text{C}$ 左右，上下浮动范围通常不超过 $1^{\circ}\text{C}$ 。人类体温主要通过吸热和放热的平衡维持在恒定的温度范围内。

机体热量的主要来源是以生物化学反应为主的代谢活动。在安静状态下，脑、肝等器官的活动是热量的主要来源。在运动时，骨骼肌是主要的产热器官。

脑、肝在安静和运动状态下产热的速率大致相同。骨骼肌在安静时产热很少，少于脑、肝等器官；在运动时产热很多，远多于其他器官。器官产生热量的情况与它们消耗能量的水平成正相关，即：产生热量越多，则消耗的能量越多。

机体热量的主要去向是通过皮肤散热，以热辐射、热传导、热对流的方式，向四周散发热量。皮肤散热的速率与机体和环境的温度差正相关。即：环境温度越低，皮肤散热越快；环境温度越高，皮肤散热越慢甚至几乎不能散热。在机体温度过高、皮肤散热较慢时，主要通过出汗，依靠汗液（水）蒸发吸热的方式散发热量。

人和高等动物的皮肤中有能感受温度变化的温度感受器，包括热觉感受器和冷觉感受器。

当局部体温低于正常值时，冷觉感受器受到刺激产生兴奋，经传入神经传递到达下丘脑的体温调节中枢，由中枢对神经信号进行分析处理后下达指令。指令由传出神经传导到相应的效应器，使皮肤血管收缩，减少皮肤附近的血液流量，从而减少散热。同时，汗腺分泌的汗液减少，减少蒸发散热。此外，下丘脑还会引起骨骼肌战栗，通过增加骨骼肌的代谢效率增加产生的热量。

下丘脑还会产生促甲状腺激素释放激素、促肾上腺皮质激素释放激素，分别调节垂体分泌促甲状腺激素、促肾上腺皮质激素，进而分别调节甲状腺分泌甲状腺激素、肾上腺分泌肾上腺素，这两种激素能促进肝及其他组织细胞的代谢活动增强，产生更多热量。

如此一来，在神经调节和体液调节的协同作用下，机体增加产热、减少散热，得以在较低的环境温度下保持自身体温恒定。

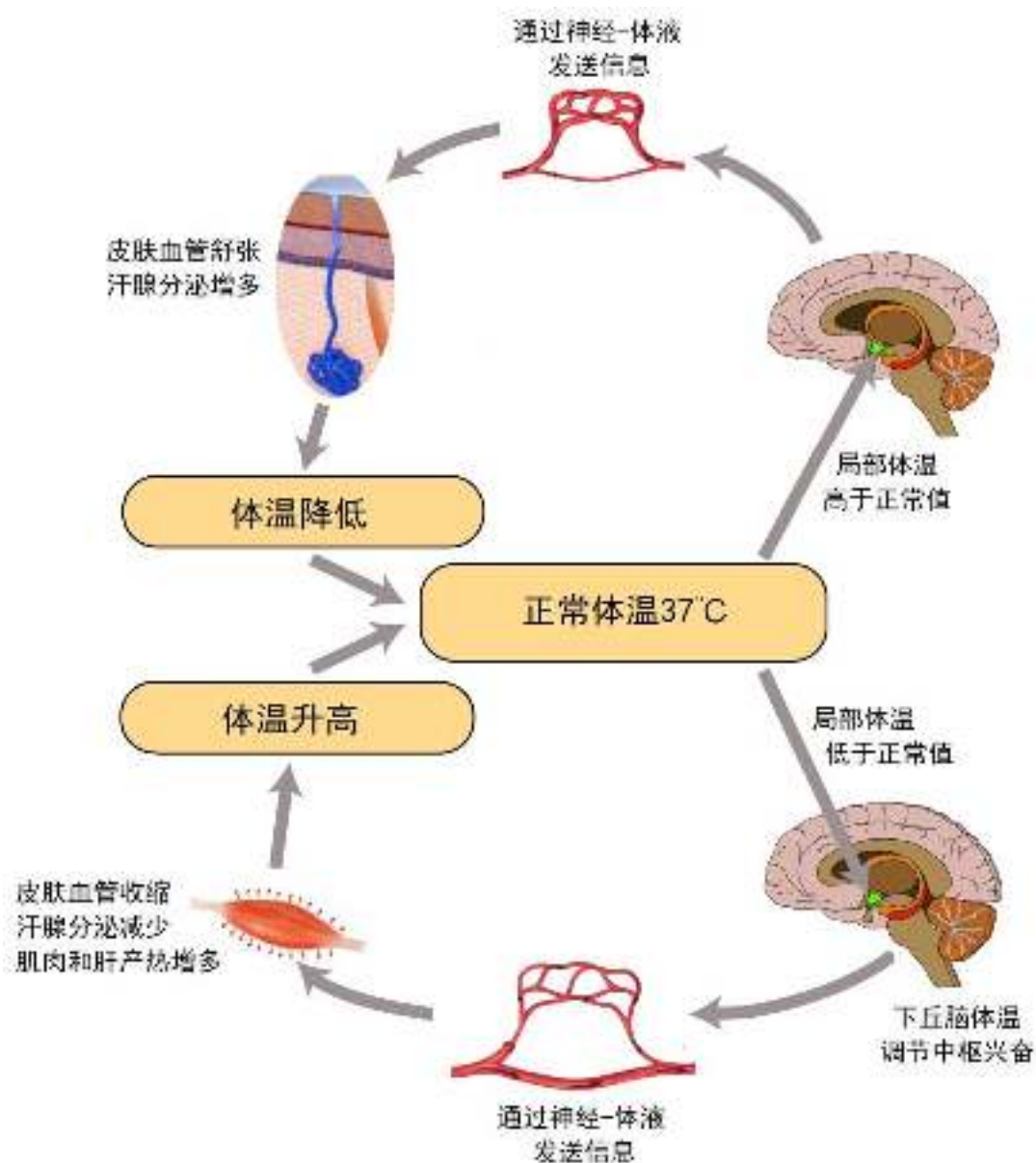
当机体处于高温环境中时，皮肤的热觉感受器受到刺激产生兴奋，经传入神经传递到达下丘脑的体温调节中枢，由中枢对神经信号进行分析处理后下达指令。指令由传出神经传导到相应的效应器，由神经系统和肾上腺等腺体共同调节，使皮肤的血管舒张，增加血液流量，增加散热效率。同时，汗液的分泌增加，通过汗液蒸发带走较多热量。

如此一来，通过神经调节和体液调节的协同作用，增加散热效率，保持体温恒定。

然而，如果机体处于极端条件下，例如环境温度过高或过低、机体长时间处于高温或低温环境中、机体产生的热量不足以补充散失的热量或散热效率不足以及及时排出多余热量时，很多器官、组织、细胞都无法进行正常的生理活动，内环境的稳态遭到破坏，将导致严重的症状甚至死亡。因此体温是一项判断机体是否健康的非常重要的指标。

人体的体温调节的主要过程如下图所示。





### 2.3 人体的渗透压调节

人和高等动物需要维持机体内环境中渗透压的稳定，主要是离子浓度的稳定。由于体液中渗透压的主要影响因素是无机盐的浓度，因此对渗透压的调节也叫作对**水盐平衡的调节**，即：水含量和无机盐含量的相对平衡的调节。

水和无机盐的平衡对维持人体内环境的稳态非常重要，对人体生命活动的正常进行至关重要。若人由于剧烈运动、处于高温环境、呕吐或腹泻等原因损失大量水和无机盐，导致细胞外液渗透压下降、水



盐失衡，将出现血压下降、心率加快、四肢冰凉等症状，严重的会昏迷甚至死亡，因此对中暑、腹泻等较为常见的病症也不能掉以轻心，必须立即补充生理盐水并送去就医。

体液中的离子主要有钠离子  $\text{Na}^+$ 、钾离子  $\text{K}^+$ 、钙离子  $\text{Ca}^{2+}$ 、氯离子  $\text{Cl}^-$ 、碳酸氢根离子  $\text{HCO}_3^-$  等。

其中，钠离子浓度对渗透压的调节非常重要，机体主要通过维持细胞外液钠离子浓度的稳定，以维持渗透压的稳定。钠离子浓度是单位质量或体积体液中钠离子的含量，主要由钠离子的含量和水的含量共同决定。

钠离子的主要来源是食盐，化学成分为氯化钠  $\text{NaCl}$ ，通过进食或饮水由小肠吸收进入体内。钠离子排出体外途径主要是通过尿液，也有少量通过汗液排出。人每天排出的钠离子与摄入量几乎相等。

水的主要来源是直接饮水，以及进食的食物中含有水分，这两种方式获得的水分相差不大。此外，细胞代谢也会产生水分子，例如有氧呼吸过程中，葡萄糖完全氧化生成水和二氧化碳。

水的排出方式主要有四种：（1）最主要的途径是以肾脏分泌的尿液；（2）皮肤分泌汗液也是一种重要途径；（3）呼吸作用可将水和二氧化碳一起排出体外；（4）大肠也能排出一些水分。

当人饮水不足或摄入食盐过多时，细胞外液的盐浓度升高导致渗透压升高。下丘脑的渗透压感受器感受到该刺激后，一方面，信号传导到大脑皮层，产生渴觉，促使人主动饮水。另一方面，该刺激促使下丘脑分泌的抗利尿激素增多并由垂体释放进入血液。抗利尿激素可促使肾脏中的肾小管和集合管加大对水分的重吸收，通过减少排尿来减少水分的散失。

当人体由于饮水过多或摄入的盐分过少而导致细胞外液的渗透压下降。下丘脑的渗透压感受器感受到的刺激减少，分泌的抗利尿激素减少，使得肾脏重吸收的水分减少，排出的尿液增多，从而细胞外

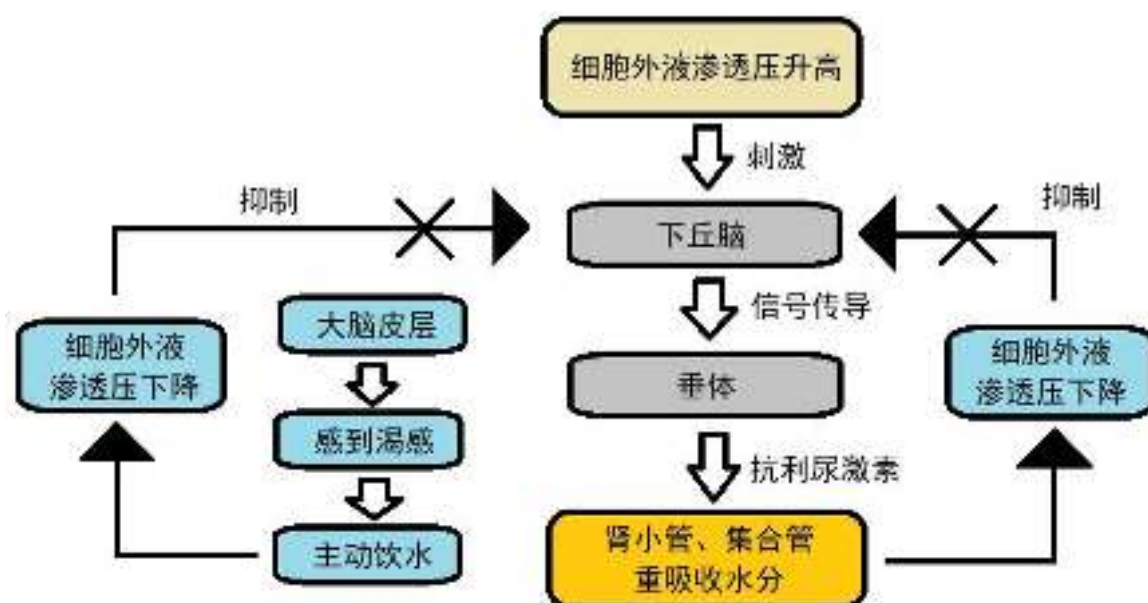
液中的水分减少，渗透压升高。

当机体失去大量水分和钠离子时，肾上腺皮质所分泌的醛固酮增多。醛固酮可促进肾小管和集合管对钠离子的重吸收，通过减少钠离子的排出维持血钠的浓度。

当血钠含量升高时，肾上腺分泌的醛固酮减少，肾脏回收的钠离子减少，排出的钠离子增多，使血钠浓度降回正常范围。

若摄入过量盐分也将导致渗透势失衡，造成代谢紊乱。如果排尿过少，将导致代谢废物不能及时排出体外，其中很多对机体有毒，在体内堆积会引起中毒。

人体调节水盐平衡的主要过程如下图所示。



## 小结

本章主要学习体液调节的方式。需重点掌握激素调节中从接受刺激到做出调节行为的全过程，需理解反馈调节和分级调节的原理以及所适应的场景，需掌握神经-体液调节过程中神经系统、循环系统、内分泌系统之间的分工和协同方式。磁瓦，需认真记忆人体内主要的内分泌腺、分泌的激素、激素的功能。

## 第十六章 免疫调节

神经调节和体液调节主要针对温度、盐浓度、压强、酸碱性等物理化学刺激做出应对,以保持机体内环境的稳态。体液调节还有调节机体生长发育的功能。

免疫调节主要针对来自病毒、细菌、生物大分子等具有生命特征的“侵入者”做出反应,保护机体不受外来微生物的入侵,也兼有调节自身生命活动的功能。免疫调节是人体应对病原体的主要手段。

汉字“疫”的含义是“流行性急性传染病的统称”,这些疾病大都是由病毒、细菌等微生物引起。因此“免疫”可以理解为“免于受到微生物引起的疫病影响”,即对抗病原体引起疾病的能力。

### 一、免疫调节

免疫调节也有与神经调节和体液调节类似的识别变化-作出应对的基本调节过程。由于免疫调节的作用对象主要是侵入人体的微生物,因此免疫调节与神经调节和体液调节有显著区别。

#### 1.1 免疫系统的组成

免疫系统是人体进行免疫调节的系统。免疫系统主要由三个层面组成:免疫器官、免疫细胞、免疫活性物质。

**(1)免疫器官**是有免疫调节功能的器官,主要由淋巴组织构成。

淋巴组织也叫作**免疫组织**。淋巴组织由淋巴器官组成,主要包括骨髓、胸腺、脾、淋巴结、扁桃体等。各淋巴器官之间通过淋巴循环和血液循环相联系。

骨髓和胸腺属于**中枢免疫器官**。它们是免疫细胞的来源,并且对其他免疫器官的发育有主导作用。免疫细胞在这两个部位发生、分化、发育、成熟。

**骨髓**位于骨骼的骨髓腔或骨松质内,是各种免疫细胞发生、分化、发育的场所,是各种淋巴细胞最初的来源。

**胸腺**位于胸骨的后面，呈扁平的椭圆形，分为左右两叶。胸腺随着年龄的增长而生长，在青春期达到高峰，以后逐渐退化。胸腺是 T 细胞分化、发育、成熟的场所。

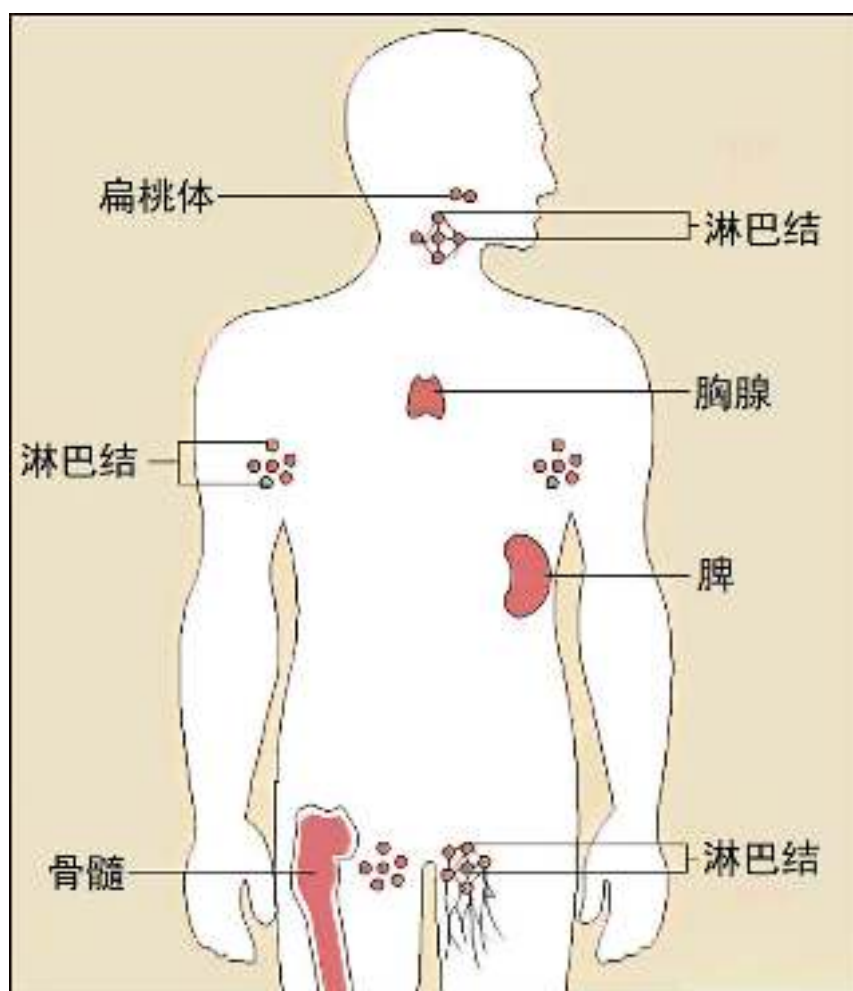
脾、淋巴结、扁桃体属于**外周免疫器官**。它们是成熟的免疫细胞定居的场所，免疫细胞在这里活化、增殖、分化。

**脾**位于胃的左侧，呈椭圆形，内有大量淋巴细胞，同时也参与制造新的血细胞、清除衰老的血细胞。

**淋巴结**沿淋巴管遍布全身，主要集中在颈部、腋窝部、腹股沟部等处，呈圆形或豆状，能阻止或消灭侵入体内的微生物。

**扁桃体**位于咽腭部，在食道和器官的交会处，内有很多免疫细胞，具有防御功能。

人体内的免疫器官的位置如下图所示。



(2) **免疫细胞**俗称**白细胞**，是有免疫功能的细胞。白细胞由骨

髓中的造血干细胞分化而来，主要包括淋巴细胞、树突状细胞、巨噬细胞等。

**淋巴细胞**主要包括 B 淋巴细胞（简称 B 细胞）和 T 淋巴细胞（简称 T 细胞）。

**B 细胞**来源于骨髓，并在骨髓中分化而成，能合成并分泌抗体。

**T 细胞**由胸腺内的淋巴细胞分化而来，胸腺内的淋巴细胞最初也来源于骨髓。T 细胞又可分为细胞毒性 T 细胞和辅助性 T 细胞。

**细胞毒性 T 细胞**能直接破坏被病原体感染的靶细胞。**辅助性 T 细胞**辅助 B 细胞和细胞毒性 T 细胞进行免疫行为，且它们辅助作用通常必不可少。

B 细胞名称中的“B”来自骨髓（bonemarrow），由于 B 细胞主要在骨髓中发育而得名。

T 细胞名称中的“T”来自胸腺，由于 T 细胞胸腺嘧啶最早从胸腺中分离得到，且主要在胸腺中发育而得名，与脱氧核苷酸中的胸腺嘧啶 T 取名相同。

**树突状细胞**分布在皮肤、消化道、呼吸道等上皮组织和淋巴器官内，由于细胞表面具有星状或树枝状突起而得名，具有强大的吞噬、呈递抗原的功能。

**巨噬细胞**几乎分布在机体的各种组织当中，具有吞噬消化、抗原处理和呈递抗原等功能，能够吞噬和消化异物，并对抗原进行处理和呈递。

B 细胞、树突状细胞、巨噬细胞都能对病原体的抗原进行加工处理，把抗原暴露在细胞的表面，以便标记出“入侵者”的身份，呈递给其他免疫细胞。这三种细胞统称**抗原呈递细胞**，英文简称为 APC。

病原体或其他人的体细胞进入机体后，表面具有相似的“标记”功能的特定蛋白质能与免疫细胞表面的受体结合，被识别为“入侵者”，引发机体的免疫反应，对其发起攻击进行消灭。这种能够引起免疫反

应的物质叫作**抗原**。

**抗原**是每个生物个体的细胞表面都有的一种结构独特的蛋白质，可以看作是其身份的“标记”，这个“标记”可被免疫系统用来确认该细胞属于“自己”。不同种类的病原体、不同个人的“标记”各不相同，相当于每个人的身份证号码。一般只有同卵双胞胎有完全相同的抗原“标记”。

不同的人之间进行器官移植时，需进行配对，并用药物抑制接受移植的人的免疫能力，以防止免疫系统因为把移植的器官的细胞上的“标记”识别为“入侵者”，对其发起攻击。前面学习的 ABO 血型中，区分不同血型的依据就是红细胞表面的抗原。

**(3) 免疫活性物质**主要包括抗体、细胞因子、溶菌酶等。

**抗体**由 B 细胞产生，随血液循环和淋巴循环到达全身各部位。B 细胞受到某种抗原的刺激后，发生免疫反应，合成并分泌相应的抗体。抗体能与对应的抗原发生特异性结合，即：一种抗体只能与相应的一种抗原结合。

抗体与相应的病原体结合后，使病原体失去致病能力，这个过程叫作**中和**。抗体也能辅助一些其他免疫反应。

“中和”是一个适用范围很广的概念，可以理解为“使失去效果”。物理的电学中学习了正电荷和负电荷的中和，结果是失去（或削弱）了电性。化学中学习了酸和碱的中和，结果是失去（或削弱）了酸碱性。生物中学习了抗体和病原体的中和结果是失去（或削弱）了毒性。

**细胞因子**能促进 B 细胞的分裂和分化，以及其他多种直接或辅助性的免疫功能。

**溶菌酶**是一种能水解细菌的细胞壁的酶，广泛存在于泪液、唾液、血浆、乳汁中，可通过水解细菌的细胞壁，导致细胞壁破裂、内容物逸出，从而使细菌溶解。

## 1.2 免疫系统的功能

免疫系统的功能主要是抵御病原体的攻击，此外，也有调节自身生命活动的功能。

人体有三道防线抵御病原体的攻击。

**第一道防线**是直接与外环境接触的皮肤和粘膜。

它们有的形成屏障，阻挡微生物进入人体的内环境。例如：皮肤外表面是一层较厚的角质层，微生物不能在其中生存，也就无法逐渐渗透通过皮肤进入体内。

有的通过分泌化学物质，直接杀死病原体或抑制它们的生命活动。例如：胃腔中强酸性的胃酸能杀死绝大多数微生物。需注意，人体的皮肤、粘膜不属于免疫系统。

**第二道防线**是体液中的杀菌物质（例如溶菌酶）和吞噬细胞（例如树突状细胞、巨噬细胞）。它们能不加选择地溶解细菌的细胞壁或吞噬异物。

第一道防线和第二道防线是人生来就有、在长期进化过程中遗传下来的性状，不专门针对某一类特定的病原体，对多种病原体都有防御作用，叫作**非特异性免疫**。

**第三道防线**是生物个体在生长发育过程中，经过与侵入到机体内环境中的病原体发生作用，所产生的免疫细胞和免疫物质。每种免疫细胞和免疫物质只针对特定的病原体起作用。这种只针对特定对象起作用的方式叫作**特异性免疫**。

人体的三道防线共同实现免疫防御、免疫自稳、免疫监视三大基本功能。

**免疫防御**是机体排除外来抗原性异物的免疫防护作用，是免疫系统最基本的功能。如果该功能反应过弱或缺失，将导致机体的抵抗力变弱，容易被感染。如果该功能反应过强，可能导致机体自身受到来自免疫系统的攻击而造成损伤。

**免疫自稳**是机体清除自身衰老或损伤的细胞的功能。通过对自身

细胞进行调节，维持内环境的稳态。如果该功能异常，可能会导致自身免疫病，把机体的正常细胞当作衰老或损伤的细胞进行攻击，造成器官或组织的损害。

**免疫监视**是机体识别并清除发生突变的细胞，主要是癌细胞，防止肿瘤发生的功能。如果该功能低下或失调，机体患肿瘤（癌症）的可能性将大大增加。

### 1.3 特异性免疫的过程

人体的第一和第二道防线没有选择性，对所有入侵者都一视同仁地挡在体外或用相同的模式应对。例如：溶解细菌的细胞膜、吞噬受损伤的自身细胞。

然而，有很多病原体能通过第一道屏障进入体内，同时第二道屏障也不能抵御或无法识别出这些病原体。对于它们，需要第三道屏障通过特异性免疫进行针对性的处置。

在针对性地抵御侵入机体的病原体的过程中，有三个步骤最为关键：识别病原体、产生防御物质或细胞、进行攻击。

识别使得免疫系统能够区分需要攻击的“敌人”和不应该攻击的“自己人”，防止产生误伤。识别后，针对特定的病原体产生相应的特定的防御物质或细胞，产生攻击的主体。攻击是消灭侵入体内的病原体的直接手段。

根据免疫反应发生的场所或对象，机体进行特异性免疫的方式可分为两种：体液免疫和细胞免疫。

前者通过体液中由免疫细胞分泌的免疫活性物质（主要为抗体）抵御病原体，后者通过免疫细胞直接抵御病原体。

**体液免疫**主要通过 B 细胞产生抗体，抗体通过体液流到全身各处，在体液中对特定的病原体发起攻击。

体液免疫过程中，B 细胞要合成针对特定病原体的抗体，需要先



识别该种病原体并被激活。激活 B 细胞需要两个信号。主要过程为：

(1)成熟的 B 细胞在血液循环中流动，当接触到某种病原体(细菌、病毒或其他微生物)时，收到第一个信号。

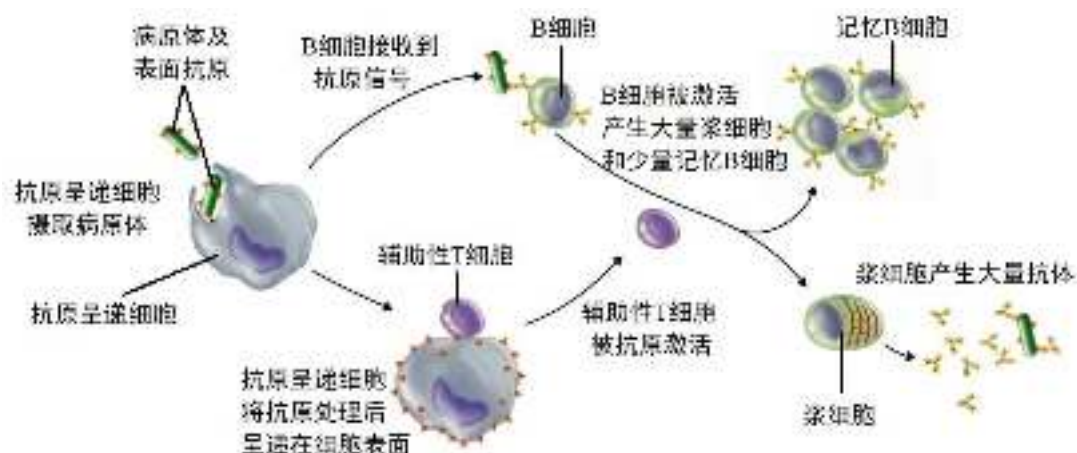
(2)同种病原体被树突状细胞、巨噬细胞、B 细胞等抗原呈递细胞(英文简称为 APC)摄取(可理解为部分或全部被吞入抗原呈递细胞)。抗原呈递细胞将病原体的抗原加工处理并暴露在自身表面(暴露在表面的过程叫作“呈递”)，然后把抗原传递给辅助性 T 细胞。

(3)辅助性 T 细胞接收到该抗原后，表面的特定分子发生变化，并与(1)中与病原体直接接触的 B 细胞结合，B 细胞收到第二个信号。同时，该辅助性 T 细胞开始分裂、分化，并分泌细胞因子。

(4)B 细胞收到分别来自病原体的抗原和相应的辅助性 T 细胞的两个信号的刺激后，开始分裂、分化，大部分 B 细胞分化为浆细胞，小部分 B 细胞分化为记忆 B 细胞。细胞因子能够促进 B 细胞的分裂、分化。这些浆细胞和记忆细胞只专门针对该种病原体。

(5)浆细胞产生和分泌大量针对该种病原体的抗体，抗体随体液在全身循环，如果遇到该种病原体会与其结合产生沉淀，从而让病原体失去感染能力，进而被其他免疫细胞吞噬消化。有些抗体能够直接干扰病原体的增殖。一种抗体通常只针对一种病原体起作用。

体液免疫的主要过程如下图所示。



记忆 B 细胞能在体内存活几年至几十年，并随血液流经全身各

处。记忆细胞已经携带有对该抗原的“记忆”，当再次接触该种抗原时，会迅速增殖分裂、分化，产生大量抗体向病原体发起攻击。这个过程叫作**二次免疫反应**。

机体第一次遇到某种病原体并做出免疫反应的过程叫作**初次免疫反应**。二次免疫反应比初次免疫反应要更加迅速和强烈。

需注意，只有初次遇到该种病原体，并经两个信号激活，产生特异性的 B 细胞的过程是初次免疫反应，以后只要是由记忆细胞启动的免疫反应都是二次免疫反应，而不是“第二次免疫反应”。第三次、第四次...第 N 次都是二次免疫反应。如果时间过去很久，体内针对该种病原体的记忆细胞全都消失，再次感染该病原体后，则需重新引发初次免疫反应。

**细胞免疫**是病毒等病原体侵入机体的细胞内部后，免疫系统对被入侵的体细胞（属于免疫细胞攻击的靶细胞）作出的免疫反应。细胞免疫主要由细胞毒性 T 细胞进行，主要过程为：

（1）体细胞被病原体感染后，被感染的宿主细胞（即靶细胞）的细胞膜表面的某些分子发生特定变化，将自己标记出来，告诉免疫系统自己被该病原体感染。细胞毒性 T 细胞可识别出该标记。

（2）同时，遇到同种病原体的抗原呈递细胞将抗原呈递出来，并传递给辅助性 T 细胞。辅助性 T 细胞分裂、分化，并分泌针对该种病原体的细胞因子。该过程与体液免疫类似。

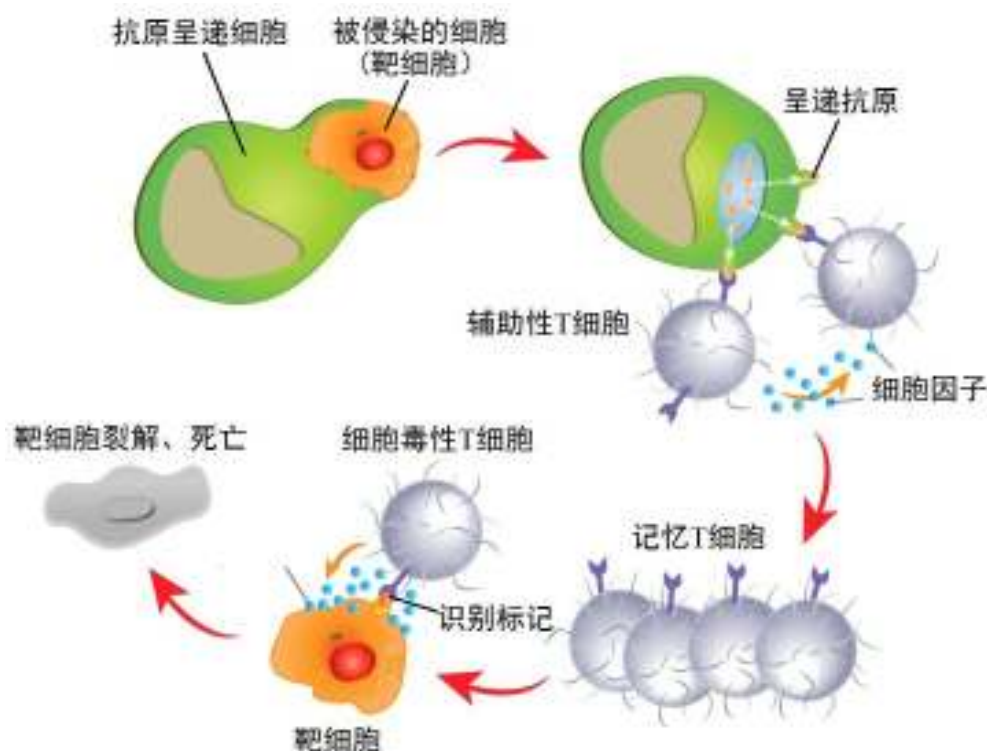
（3）在细胞因子的促进作用下，细胞毒性 T 细胞进行分裂和分化，形成针对该靶细胞的细胞毒性 T 细胞和记忆 T 细胞。新形成的细胞毒性 T 细胞在体液中循环。

（4）当新形成的细胞毒性 T 细胞接触并识别出相应的靶细胞后，在靶细胞的细胞膜上安装很多孔蛋白。孔蛋白破坏细胞膜的选择透过性，将靶细胞裂解。一个细胞毒性 T 细胞可以攻击破坏很多靶细胞。

（5）靶细胞裂解、死亡后，病原体暴露出来，与抗体结合或被其

他免疫细胞吞噬消灭。

细胞免疫的主要过程如下图所示。



记忆 T 细胞与记忆 B 细胞类似，也能在体液中存活几年到几十年，随体液循环在全身巡逻。一旦再次识别出该种病原体感染的靶细胞，立即分裂、分化出大量针对性的细胞毒性 T 细胞进行免疫行为。如果很长时间再未遇到过该种病原体感染的靶细胞，最终该种记忆 T 细胞将逐渐全部消失。

记忆细胞的记忆机制使得机体能非常迅速地抵御同一种病原体的反复入侵。同时，记忆细胞只在二次感染时才大量分裂分化的机制，使得机体不会在未感染时浪费过多的物质和能量“备战”。

B 细胞和细胞毒性 T 细胞的免疫作用都需要在辅助性 T 细胞分泌的细胞因子的促进下进行，因此辅助性 T 细胞对于免疫功能非常重要。

体液免疫和细胞免疫协同配合，分别抵御细胞外液和细胞内液的病原体。

神经调节、体液调节、免疫调节，这三个调节系统相互之间协同配合，缺一不可。在这三种调节方式中，信号分子都起到非常关键的作用。正是通过信号分子的作用，才能使得机体获取接收的刺激（或发生的变化）的类型、方向、程度等信息，从而做出针对性的调节行为，以维持内环境的稳态。

### 1.4 免疫失调

当人体的免疫系统发生错误时，将导致机体产生各种问题。免疫失调主要有三种类型：过敏反应、自身免疫病、免疫缺陷病，分别对应过度免疫、识别错误、免疫不足三种情况。

**过敏反应**是机体对于对自身无害的物质做出强烈的免疫反应的过度免疫的现象。

引发过敏反应的物质叫作**过敏源**。每个人的过敏源的种类和数量各不相同，常见的过敏源有海鲜、牛奶、蛋类、花粉、化生、尘土、黄安、奎宁、宠物皮屑、柳絮棉絮、真菌孢子，等等。

在过敏源的刺激下，B 细胞会活化产生大量抗体。这些抗体吸附在皮肤、呼吸道粘膜、消化道粘膜、血液中的某些细胞表面。当该过敏源再次进入机体时，与相应的抗体结合，使得这些细胞释放出组织胺等物质，引起毛细血管扩张、血管壁通透性增强、平滑肌收缩和腺体分泌增多。

过敏反应所表现的症状主要有皮肤红肿、发疹、流涕、打喷嚏、哮喘、呼吸困难等。

根据过敏反应发生的快慢，可以分为速发型和迟发型。速发型过敏反应在接触过敏源几分钟内就会出现反应。迟发型过敏反应在接触过敏源二十四小时后才出现反应。

预防过敏源的最主要方式是避免接触过敏源，如果有过敏症状发生，需及早筛查确定过敏源，并做好相应的防护。

**自身免疫病**是人体的免疫系统的识别功能发生错误，导致把自身的正常细胞的当作侵入的病原体，对其进行免疫行为，造成机体损伤的疾病。

自身免疫病根据攻击对象的范围可以分为两类：器官特异性自身免疫病和系统性自身免疫病。

患器官特异性自身免疫病时，免疫系统只攻击某一个器官。例如：一种链球菌引起免疫系统对心脏瓣膜的攻击，重症肌无力是由于肌肉的乙酰胆碱受体被攻击，胰岛素依赖性糖尿病是由于胰岛细胞被攻击。

患系统性自身免疫病时，免疫系统会攻击全身多个部位或脏器。例如：系统性红斑狼疮、类风湿性关节炎。

**免疫缺陷病**是机体免疫功能不足或匮乏引起的疾病。根据患病的时机可分为两种：先天性免疫缺陷病和获得性免疫缺陷病。先天性免疫缺陷病往往由遗传因素所引起，并且可遗传。

例如：重症联合免疫缺陷病是由于与淋巴细胞发育有关的基因缺陷引起的，患者多为婴儿和幼儿。由于体液内缺乏免疫细胞，体内对于任何病原体都几乎没有任何防护，任何感染都可能致命。

获得性免疫缺陷病由遗传以外的因素所引起，往往以外界因素为主，其中最典型的是艾滋病。艾滋病由 HIV 病毒引起。预防艾滋病需要注意采取安全的性行为、避免注射吸毒、不与他人共用牙刷、剃须刀以及其他可能会接触体液的物品等。

### 1.5 免疫学的应用

免疫学的应用主要有两个方面：增强免疫功能来增加抵御病原体感染的能力，避免或削弱免疫功能来增加器官移植的成功率。

**疫苗**是利用免疫学预防病原体感染的典型应用。

疫苗是使用灭活的病原体制成的生物制品，它们有相应的病原体的抗原，但是不具致病性。

注射或服用疫苗后，能诱导机体的免疫系统产生相应的抗体和记忆细胞。当同种有致病能力的病原体侵入时，机体可以迅速做出反应将其消灭。

由于免疫系统具有记忆功能，但是记忆功能不是终生的而是有一定的有效时效，因此疫苗往往也有一定的有效期限，过期后不能保证持续有效。

此外，有些病毒的变异能力很强，如流感病毒、冠状病毒、HIV 病毒等 RNA 病毒。它们的抗原也很容易发生变化，一旦变异产生新的毒株，原有的疫苗极有可能对其无效。

**器官移植**中，机体会对带有与自身不同标记的外来器官发生免疫反应，对其发起攻击，从而产生排异反应，甚至会引起患者生命危险。

人体细胞表面辨别“自己”和“他人”的标记分子叫作**组织相容性抗原**，英文简称为 HLA。除了同卵双胞胎以外，没有任何两个人的 HLA 相同。HLA 是引起排异反应的决定性因素。

为了防止排异反应发生，一方面，在移植前需进行配型，一般器官捐献者和接受者的 HLA 有一半以上相同就可以进行移植。另一方面，在移植时还会对接受者使用**免疫抑制剂**，降低接受者的免疫能力，从而减弱或消除排异反应。

## 小结

本章主要学习免疫调节。需重点掌握免疫系统的组成和功能，以及特异性免疫的具体过程，需能根据免疫调节原理，提出预防传染性疾病的措施，分析与免疫相关的疾病的成因并提出可行性方案。

## 第十七章 植物生命活动的调节

植物的生命活动也有调节机制。植物的形态结构和行为方式与动物有巨大差异，对外界环境刺激和自身生长发育的调节方式与动物截然不同。

植物没有类似动物的神经系统、循环系统、免疫系统，难以对外界刺激作出迅速且准确的反应。植物主要通过植物激素的作用，按照自身生长发育规律，调节各项生命活动，对外界环境做出有限的反应。

植物激素与动物激素有很多相似之处，都是作为信号分子发挥作用，只需微量就能起到调节作用，对机体的生长发育和应对环境刺激都有重要作用。

### 一、植物激素的调节

植物主要通过植物激素调节自身的生长发育。植物激素是由植物体内产生，从产生部位运输到作用部位，对植物的生长发育具有显著影响的微量有机物。根据植物激素的作用效果，可以分为六大类：生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯、油菜素甾醇。

#### 1.1 生长素

生长素有促进细胞伸长生长、诱导细胞分化等作用，能影响植物器官的生长和发育，如促进侧根和不定根发生，影响花、叶、果实等的发育。

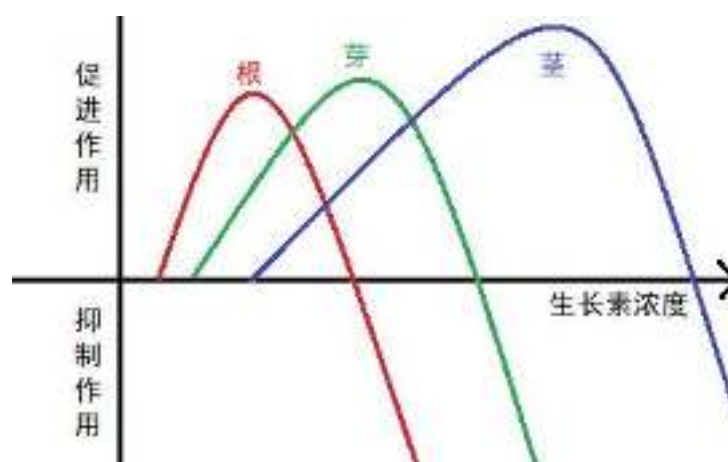
生长素的名称来源于刚被发现时，生物学家认为它对植物的生长有促进作用。研究发现，生长素的作用效果随其浓度、植物细胞的成熟程度、作用的器官种类不同而有较大差异。

一般情况下，对于同种细胞，生长素在浓度较低时促进生长，浓度过高时抑制生长。

对于成熟程度不同的细胞，幼嫩的细胞对生长素敏感（容易受影响），衰老细胞则较迟钝（不易受影响）。



对于不同器官，生长素促进生长作用最大的浓度、由促进作用转变为抑制作用的临界浓度，都按照根<芽<茎的顺序增大，如下图所示。



生长素的化学成分为吲哚乙酸（英文简称为 IAA）。此外，苯乙酸（PPA）、吲哚丁酸（IBA）也有相同的作用，也属于生长素，有时也叫作类生长素。

生长素主要由植物的芽、幼嫩的叶、发育中的种子合成。色氨酸经过一系列生物化学反应之后转化为生长素。

生长素在植物的胚芽鞘、芽、幼叶等部位，通过主动运输的方式运输，且只能单向地从形态学上端运输到形态学下端，这种单向的运输方式叫作**极性运输**。

在成熟组织中，生长素可通过植物的疏导组织进行非极性运输，与其他有机物的运输方式相同。

植物学中，把植物伸长或生长的方向叫作形态学上端，相对固定不动的另一端叫作形态学下端，二者是相对的概念。

例如：植物在地面上的芽、枝等向上生长的部位，芽尖、枝头就是形态学上端，树干是形态学下端。植物在地面下的根系向下生长，根尖也是形态学上端，根基是形态学下端。

生长素在植物体各器官中都有分布，相对集中分布在生长旺盛的部位，如胚芽鞘、芽和根尖的分生组织、形成层、发育中的种子和果实等。



**顶端优势**是指植物的主茎顶端生长占优势,同时抑制下面邻近的侧芽生长的现象。该现象正是由于生长素在不同条件下的作用效果不同,以及极性运输的特点所导致。

植物的顶芽分泌生长素并促进顶芽的伸长和生长。生长素以极性运输的方式,向下运输到侧芽的位置。侧芽由于比顶芽幼嫩,对生长素浓度较敏感,因此在该浓度下发育受抑制。

如果去除掉顶芽,侧芽处的生长素浓度降低,促进侧芽的发育,于是侧芽萌动、加快生长。

在植物栽培中,为消除顶端优势,让植株长出更多的侧芽,常常需要去除顶芽,这个操作叫作**去顶**。

## 1.2 生长素的发现

发现生长素的研究和发现是科学家发现植物激素的开端,且该过程中体现出非常典型的生物学研究的方法和思路。

**达尔文和他的儿子**共同发现,当用单侧光照射金丝雀藨(音同“义”)时,胚芽鞘(胚芽外的锥形套状物)会向单侧光的方向弯曲。为探明产生这个现象的原因,他们进行了如下三组实验。

实验 1: 去掉胚芽鞘的尖端,然后用单侧光照射植株观察其生长。

现象: 胚芽鞘的生长不弯曲。

结论: 植物的向光性生长与胚芽鞘的尖端有关。

实验 2: 用锡箔罩子把胚芽鞘的尖端罩住,使尖端不受光线照射。然后用单侧光照射植株,观察其生长。

现象: 胚芽鞘的生长不弯曲。

结论: 植物的向光性生长与胚芽鞘的尖端受到单侧光照射有关。

实验 3: 用锡箔罩子把胚芽鞘的下面罩住,尖端暴露出来,使下面不受光线照射,尖端仍可以。然后用单侧光照射植株,观察其生长。

现象: 胚芽鞘的生长向光源方向弯曲。

结论：植物的向光性生长与胚芽鞘的尖端受到单侧光照射有关，与胚芽鞘的下面受光照射无关。

达尔文根据以上三个实验的现象提出猜想：该植物的胚芽鞘尖端受单侧光照射后，向下面的伸长区传递某种“影响”，造成背光面比向光面的植物细胞生长得更快，导致胚芽鞘向光性弯曲。

**丹麦植物学家鲍森·詹森**在达尔文实验的基础上，做了进一步研究。他将胚芽鞘的尖端横切，在尖端和下面之间垫上一片琼脂片。

琼脂片隔断了细胞间的直接联系，但是化学物质可以通过扩散的方式通过琼脂片。

实验发现：用琼脂片隔开胚芽鞘尖端的植株，仍然表现出向光性弯曲，印证了达尔文的猜想。

**匈牙利学者拜尔**做了更进一步的研究。他先在黑暗中培养植株，胚芽鞘竖直生长不发生弯曲。接下来，他把胚芽鞘的尖端切下，移动到切口的一侧。

实验发现：切口的一侧接触到胚芽鞘尖端，另一侧不接触胚芽鞘尖端。继续在黑暗中培养后发现，不论胚芽鞘尖端放置在哪个位置，胚芽鞘都向不接触尖端的一侧弯曲，即接触尖端的一侧生长得比不接触的一侧更快。

该实验证明，胚芽鞘弯曲生长的原因，是由于尖端产生的某种物质在下面的部位分布不均匀引起的。

**荷兰科学家温特**继续做了进一步研究。他把切下的燕麦胚芽鞘尖端放在琼脂块上，几个小时后移去尖端，将琼脂块放在切去尖端的胚芽的一侧，另一侧不接触。同时，用没有放过胚芽鞘尖端的琼脂块做同样的实验进行对照。

实验发现：放置过胚芽鞘尖端的琼脂块也让胚芽鞘弯曲生长，与拜尔实验中直接放置胚芽鞘尖端的效果相同。没放置过胚芽鞘尖端的琼脂块不能让胚芽鞘弯曲。

该实验证明尖端引起胚芽鞘弯曲生长的原因是其产生的某种化学物质。

由于当时的技术限制，未能分离并纯化得到足够多的该物质用于分析鉴定，只能根据该化学物质由植物自身产生、能在琼脂中扩散并通过琼脂、只需要很少的量就能影响植物自身的生命活动等特点，推断它是一种与动物激素类似的物质，起名为生长素。

随着物理化学技术的进一步发展，科学家最终从植物中提取并分离纯化出了该物质，并分析鉴定出生长素的化学成分是**吲哚乙酸**。

生长素的发现是非常典型的研究植物激素和动物激素的方法。由于激素只需很少量就能调节机体的生命活动，在早期受技术限制很难得到该化学物质。因此一般通过研究有相关器官与机体相应表现的关系。例如：观察摘除器官对机体的影响，观察器官的提取物对机体的影响等，以确定器官与现象之间的联系，并确定是由活体细胞的直接作用、还是通过分泌物质间接调节。

### 1.3 其他植物激素

植物激素主要通过调节植物相应部位的细胞的分裂、分化、死亡、伸长等生命活动，实现调节植物具体器官的生理活动的功能。

除生长素以外，赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯、油菜素甾醇也是重要的植物激素。

**赤霉素**最典型的作用是促进细胞伸长，从而引起植株增高。赤霉素也有促进细胞分裂和分化，从而促进种子萌发、开花和果实发育等作用。赤霉素主要由植物的幼芽、幼根、未成熟的种子分泌。

赤霉素的名称来自赤霉菌。赤霉菌会引起水稻患“恶苗病”，症状表现为水稻疯长，比正常植株高出一半以上，并且在结出果实前就死亡，导致颗粒无收。科学家在对“恶苗病”的研究中发现其病因是赤霉菌释放的一种物质，于是将该物质命名为赤霉素。进一步研究中发现，

被子植物自身也会合成赤霉素，用于调节自身的生长发育。

**细胞分裂素**由于具有促进细胞分裂的作用而得名，还有促进芽的分化、侧枝发育、叶绿素合成等作用。细胞分裂素主要由根尖分泌。

**脱落酸**由于具有促进叶和果实的衰老和脱落的作用而得名，还有抑制细胞分裂、促进气孔关闭、维持种子休眠等作用。脱落酸主要由根冠、萎蔫的叶片等合成，在将要脱落的器官和组织中含量最多。

**乙烯**就是简单的有机物乙烯  $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ ，有促进果实成熟、促进开花、促进叶、花、果实脱落的作用。植物体各个部位都能合成。

**油菜素内酯**也叫作**芸苔素**，有促进茎、叶细胞的扩展和分裂，促进花粉管伸长、种子萌发等作用，这些作用有助于促进植物的营养生长和受精作用。

**植物激素间的相互作用**。与动物的不同激素间相互协同配合，共同调节动物的生命活动相类似，植物的不同激素之间也有相互协同配合，共同调节植物的生命活动。

生长素和赤霉素都有促进细胞伸长生长的作用，赤霉素和细胞分裂素都具有促进细胞分裂、分化的作用，多数情况下它们都起到促进植物的生长的作用。

脱落酸和乙烯都有促进植物的相关器官脱落的作用，脱落酸还有促进叶和果实衰老的作用，乙烯的催熟作用类似于促进果实的衰老。

在细胞活动的层面，生长素的主要作用是促进细胞核的分裂，细胞分裂素的主要作用原理是促进细胞质的分裂，在二者的协同作用下，共同促进细胞完成分裂。

在种子萌发过程中，赤霉素促进种子萌发，脱落酸能维持种子的休眠、抑制萌发，在二者相反的作用下，共同调节萌发的过程。

激素之间的浓度比例也会决定植物的生长发育情况。例如：黄瓜茎端脱落酸与赤霉素的比值较高，有利于分化形成雌花；比值较低则有利于分化形成雄花。

激素的合成和代谢之间也有相互作用。例如：当生长素的浓度高到一定值时，会促进乙烯的合成；而乙烯含量的升高会反过来抑制生长素的作用。

**植物生长调节剂**是由人工合成的，对植物的生长、发育有调节作用的化学物质。

植物生长调节剂不属于植物激素范畴，但是有些植物生长调节剂的化学成分与植物激素相同。根据植物生长调节剂的结构，可以分为两大类。

一类与天然的植物激素有相同或相似的分子结构和生理效应，例如：吲哚丁酸本身是植物分泌的植物激素，同时也是重要的人工合成的植物生长调节剂的。

另一类虽然与植物激素的分子结构不同，但是生理效应仍较相似，例如： $\alpha$ -萘乙酸、矮壮素有与生长素类似的作用。

### 1.4 环境因素对植物生命活动的调节

光、温度、重力等环境因素对植物的生命活动也有调节作用，其实质是植物对自然环境的适应。环境因素对植物生命活动的调节主要表现为植物的向性运动。

**向性运动**是植物受到来自单一方向的外界环境刺激而引起的定向运动，主要有三类：向光性、向重力性、向触性。此外，光照时长、温度等诸多其他环境因素也对植物的生命活动有重要的调节作用。

**向光性**是植物朝向光源生长的现象。植物的向光性主要是由于光照引起生长素的不均匀分布所导致。由于光照导致胚芽鞘（胚芽外的锥形套状物）向光的一侧生长素的浓度低于背光的一侧，因此背光侧的细胞生长得比向光侧更快，于是导致植物向光线的方向弯曲。

光是植物进行光合作用的能量来源，更是植物生命活动的最主要能量来源。植物经过长期进化，产生了与光有关的向性运动，以及其

他跟光照强度、连续光照时长有关的活动规律。

植物对光信号的感知主要通过光敏色素实现。**光敏色素**是一种蛋白质，分布在植物的各个部位，特别是在分生组织的细胞内较多。光敏色素受到光照后结构发生变化，这一变化信息通过细胞内的信息传递系统传导到细胞核中，通过影响特定的基因的表达调控细胞的生命活动，从而在宏观的植物体上产生相应的效果。

**向地性**是植物在重力影响下所做出的生长反应，主要表现为植物的根总是向重力指向的方向生长，同时茎总是背地向反方向生长。

若把植物固定在圆形轨道上做匀速圆周运动，植物受到的合力为指向轨道圆心的向心力，则该植物的根将朝向圆心生长，茎朝向背离圆心的方向生长。

植物的向地性的原理是植物的根和茎中有能感受重力方向的物质和细胞，将重力方向的信号转换成为运输生长素的信号，使生长素沿重力方向不均衡分布，从而实现植物的向地性生长。

**向触性**是一些植物会朝向有物理接触的方向生长的特性，常见于一些藤蔓植物，向触性使得它们沿着可缠绕依附的物体生长。

**连续光照时长**。光除了具有方向性以外，连续光照时长也是一个很重要的调节因素。光作为一种信号，能调节种子萌发、植株生长、开花、衰老等等许多过程，从而影响并调控植物的生长发育全过程。

例如：有些植物的种子需接收到足够长时间的连续光照才能萌发。这是由于绝大多数地区的光照时长与所处的季节有关，从冬季到春季，连续光照时间逐渐边长，气温、降水等环境也更适合种子萌发和萌芽生长发育。植物的种子通过感受连续光照的时长“判断”季节变化。若人工用光长时间照射这些种子，它们也会萌发。

相反，假设这种植物不能通过感受光照时长来“判断”季节，则可能在不合适的时候萌发，如气温过低或过高、降水过少或过多时，导致植物体死亡，不能将相应的遗传信息传递下去。

此外，也有很多植物不通过光照时长“判断”季节信息，而是通过其他感应机制进行调控，如温度、湿度等。很多植物开花、结果实，以及花、叶、果实的脱落等过程的启动也与连续光照的时长有关。也有的植物对环境的适应性非常强，在较为严酷的环境下也能生存。

**温度**对植物的生命活动也有调节作用。温度本身对生命活动有非常重要的影响，其中最典型的是对酶活性的影响，对水分的保留和散失也有很大影响。

温度对植物生命活动的调节，实质上也是植物对地球表面温度变化规律的一种适应。植物只有在温度适宜的环境下才能生长、发育、繁殖，传递遗传信息。如果温度对植物没有调节作用，植物在不适宜的条件下将难以生存并产生后代。

温度主要影响植物的种子萌发、植株生长、开花结果、叶的衰老和脱落等生命活动。

很多情况下，温度和连续光照时长对植物生命活动的影响是协同的。在地球表面，温度和连续光照时长之间也有很强的关联。对于同一个地区，通常连续光照时间越长的季节同时温度也越高。

总之，植物是一个有机的整体，各器官之间相互配合。基因表达调控、植物激素调控、环境因素调节等不同方式之间也相互配合，对植物的生命全周期进行调节。

## 小结

本章主要学习植物激素和环境因素对植物生命活动的调节作用。需重点理解研究发现生长素的过程中，各实验条件、现象、结论之间的逻辑关系，能根据对植物或动物进行调节过程，猜想可能的调节机制，并设计实验予以验证。需掌握六类植物激素的作用效果和协同作用，理解环境对植物生命活动的调节方式，以及与植物对环境的适应性之间的联系。

## 第十八章 种群及其动态

生物的存在离不开环境，时刻受到各类环境因素的影响，并同时对环境产生多方面影响。生物所生存的环境既包括无机自然界，也包括自然界中的有机物，还包括其他生物。

生态学的研究对象主要包括各类生物和它们所生存的环境，一般不专门计较单个生物体的情况，而是把具有明显共同特征的生物群体作为研究单位，这个单位就是种群。种群既是物种进化的基本单位，同时也是生态学研究的重要单位。

生态学的研究范围可以分为三个层面：种群、群落、生态系统。这三者之间有包含的关系。种群是生活在同一区域的同种生物全部个体的集合。群落是在相同时间聚集在一定地域中各生物种群的集合。生态系统是在一定空间内，由生物群落与它的非生物环境相互作用而形成的统一的整体。

生态学与分子、细胞、生物体层面的研究有显著区别。研究生物分子、细胞器和细胞、组织器官系统等的结构、性质、功能时，往往可以用个体的情况代表同类事物的情况。而生态学研究中，研究对象是整个群体的变化规律，一般不用个体代表整个群体，而是直接从整体的角度考察整体。

学习生态学需使用基本的统计学知识，在学习中需注意理解所涉及的基本统计学原理。虽然生态学不计较单个生物的情况，但是种群的规律需通过每一个生物体体现，因此也要注重理解生物个体行为与整个种群变化的联系。

### 一、种群及其动态

生态学的重要研究对象是由大量生物体组成的种群。遗传学中从基因的角度学习了种群的基本概念，生态学将从生物群体的角度重新学习种群的概念和性质。



## 1.1 种群

**种群**是同一时间生活在同一区域的同种生物的全部个体的集合。

根据定义可知，种群是一个集合，这个集合由满足三个性质的元素所构成：同一时间、生活在同一区域、同种生物。

同一时间可以是一天、一个月、一年或更久。若两个生物体没有同时生活在同一时刻，只是先后生活在所选取的同一段时间范围内，则也属于“同一时间”。

同一区域的范围划分往往根据研究需要选取，一般将自然环境的边界作为主要的划分依据，如一座小岛、一片森林、一片草地等。有时也可以人为地专门划分。

同种生物的定义与遗传学相同，是指能进行基因交流的同一物种，个体之间可以交配并产生可生育的后代。

判断两个生物体是否属于同一种群，只需分别判断它们是否生活在同一时间、是否生活在同一区域、是否是同一物种。若三条都满足，则属于同一种群；只要有一条不满足，就不属于。

以上是对“种群”这一概念的界定，在科学研究中，确定研究对象是学习研究的第一步。对象的界定需有明确的标准，用于判断一个具体事物是否属于这个概念。

种群由同一时间生活在同一区域的所有同种生物个体所组成。种群内部的个体之间往往存在差异，种群内部个体之间的差异远小于不同物种之间的差异。

种群内部的个体之间可以通过有性生殖的方式进行基因交流，因此种群的结构、形态、行为等性状可以看作由集体所共有。这里“共有”可以理解为：只要种群内的某项性状由足够多的个体所共同，则该性状可以通过有性生殖的方式遗传下去，一般不会自然消失。

例如：某豌豆种群中同时含有黄色子叶（显性性状）和绿色子叶（隐性性状），绿色豌豆可以通过与黄色纯合子杂交，得到黄色（杂

合子)的后代。黄色(纯合子)豌豆也可以通过与绿色豌豆杂交再自交,得到绿色的后代。

豌豆和兔子是两个不同的物种,二者的基因不能交流,兔子的性状不可能出现在豌豆中,兔子不会长出叶子进行光合作用,豌豆也不会有跑和跳等性状。

正是由于种群内部的个体之间可以进行基因交流,才使得种群内的个体之间的差异可以共存。而不同种群之间的差异不能交流,因此种群可以作为一个独立的单位进行研究。

## 1.2 种群密度的统计

确定研究对象后,接下来需确定所需研究的性质和参数。性质和参数需能体现对象的特点,且能进行定性分析或定量计算。

种群的主要参数是个体的密度。这主要是因为比起种群的其他方面,种群密度变化所产生的影响更明显、更迅速。此外,一些典型的相对性状的分布情况也是种群的重要参数。

**种群密度是在单位空间中的生物个体的数量。**这里的空间可以是面积,如草原上每平方公里内兔子的数量;也可以是体积,如海洋中每立方公里水域中鲨鱼的数量。

根据种群密度的定义,要得到某区域内某种群的密度,需获取两个数据:区域内该物种个体的总数 $N$ ,区域的面积 $S$ (或体积 $V$ )。二者的商就是种群密度:

$$\rho = \frac{N}{S} \quad (\text{或 } \rho = \frac{N}{V})$$

在实际研究中,大多数情况下种群所包含的个体数量非常多,多达几千、几万,甚至几百万;且动物可以自由移动,很容易重复或遗漏,因此直接一一数出生物体的总个数往往不现实,因此需使用一种实用的数学工具:统计学。

常用的统计方法有两种:样方法和标记重捕法。

**样方法**主要适用于不会移动或移动能力很弱的生物，且最好分布较均匀，例如陆地上的植物、昆虫的卵等。

样方法的操作较容易，具体方法为：

第 1 步：在所调查种群密度的区域内，随机选取若干个范围，这些随机选取的范围叫作**样方**。

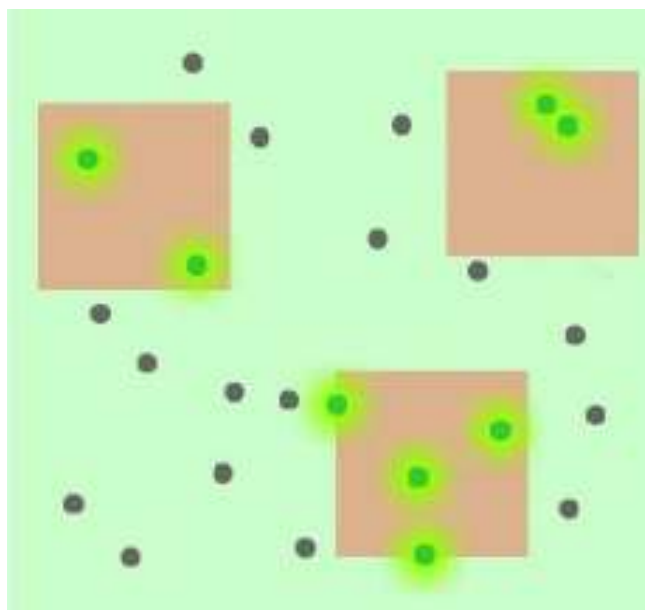
第 2 步：数出每个样方中个体的数量，根据各样方中个体的数量和样方的面积计算出各样方中种群的密度。

第 3 步：计算出各样方中种群的密度的平均值，则整片区域内该物种的种群密度的估算值近似等于该平均值。

样方法的原理建立在物种在区域内随机分布或接近随机分布。在随机分布的情况下，任意大小的区域范围内的种群密度大致相等，相当于把整片区域等比例缩小为若干个样方。

选取多个不同的样方是为了降低样方选取随机性，如果只选取一个或很少几个样方，很有可能恰好选中较特殊的范围，不能很好地代表整个区域的种群分布。

下面是样方法的例子，可以用三块样方中样本的平均密度估算整片区域中样本的密度。



**标记重捕法**主要适用于活动能力强、活动范围大的动物，例如海洋中到处游动的某种鱼类、森林中四处跑的兔子等。

由于动物的活动能力强、活动范围大，其分布往往不均匀，且分布情况时刻改变。在这种情况下，选取一小片固定区域不能很好地代表整个区域的特点，因此样方法不再适用。

例如：统计一所学校的学生总数，如果使用样方法，则不论在教室、走廊、操场中划定样方，都不能代表整个校园中学生分布的情况。不同时间段不同样方中的学生数有很大差别，上课时学生大多数集中在教室里，课间操时几乎所有学生都集中在操场上，上学和放学时学生的流动性很强，导致无法统计或统计结果非常不可靠。

这种情况下需要使用标记重捕法，具体方法为：

(1) 先捕捉  $M$  个生物体，对它们进行标记，标记需尽可能不影响其生命活动，再把它们放回到原区域。

(2) 过一段时间后，重新捕捉  $n$  个生物体，并数出其中带有标记的个体数  $m$ 。

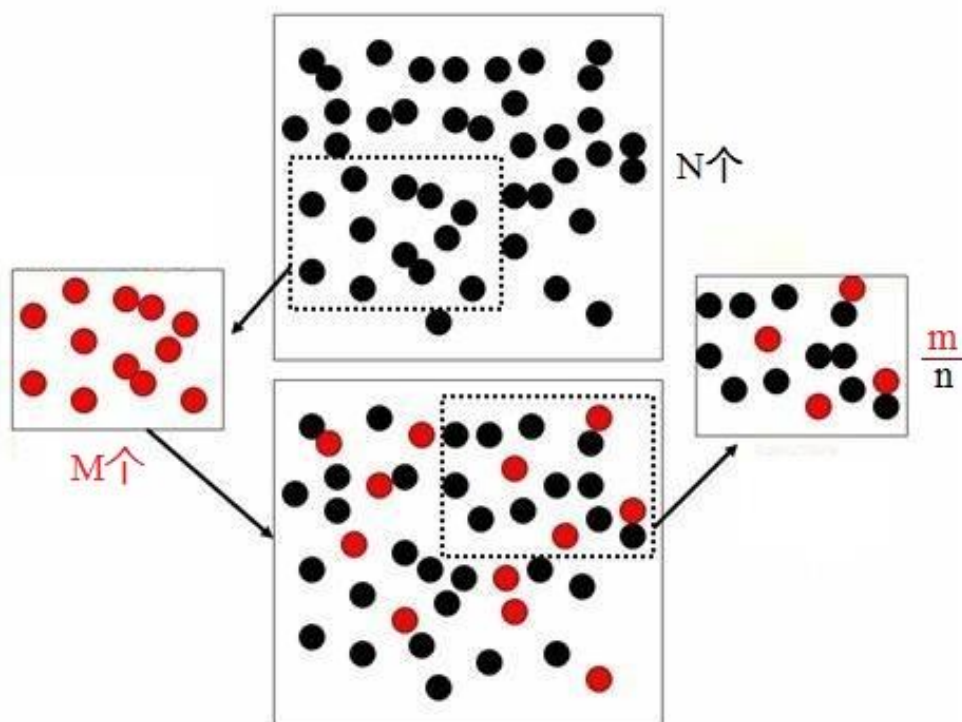
(3) 计算得出该区域内该种群中个体的数量  $N$  为：

$$N = \frac{n \times M}{m}$$

标记重捕法的原理为：最初标记的个体在整体中的占比，与再次捕捉的样本中标记的个体的占比近似相等。

假定被标记的  $M$  个生物个体回归自然环境后均匀地分布在整个种群  $N$  中，则整个种群中被标记的个体所占的比例为  $\frac{M}{N}$ 。

再次从群体中抽取的样本  $n$  中，被标记的个体  $m$  所占的比例  $\frac{m}{n}$  应当与整体的占比近似相等，即：  $\frac{m}{n} = \frac{M}{N}$ 。如下图所示。



例如：从一袋黑豆中，先取出 20 个黑豆，把它们都涂成红色，再放回袋子里。经过充分的搅拌混合后，红豆和黑豆充分混合，再从袋子里取出 100 个豆子，数出其中红豆的数量为 8 个。由于混合地很均匀，那么取出的豆子中红豆所占的比例，与整个袋子中红豆所占的比例应当相同，则袋子中豆子的总数约为  $\frac{20 \times 100}{8} = 250$  个。

### 1.3 种群数量的变化

在一定区域范围内，某个种群的数量通常不是一成不变的，而是处于动态的变化中。根据基本数学常识，种群中个体数量的变化有三种情况：增多、减少、不变。

影响种群数量的主要因素有：出生和死亡、迁入和迁出。此外，种群的年龄结构和性别比例对种群数量的变化也有重要影响，可以用于预测种群数量的变化趋势。

**出生率和死亡率。**对于有生命的生物，影响种群数量的最基本因素是出生和死亡。新的个体出生，则种群数量增多。个体因为寿命、

被捕食、伤病等原因死亡，则种群数量减少。

对于一个种群，单独考虑出生和死亡的个体数量常意义不大，重要的是出生的个体数与种群个体总数的比值，以及死亡的个体数与种群个体总数的比值，即：出生率和死亡率。

在单位时间内，新出生的个体数量占该种群个体总数的比值叫作**出生率**。在单位时间内，死亡的个体数量占该种群个体总数的比值叫作**死亡率**。

出生率和死亡率的计算方式较简单，用出生或死亡的个体数量除以种群数量即可。需注意：计算出生率时，分子为单位时间内新出生的个体数量，分母为单位时间内种群的个体总数，通常不需再加上新出生的个体数量。同理，计算死亡率时，分母也不需再减去已死亡的个体数量。

**迁入率和迁出率**。除了出生和死亡以外，个体的迁入和迁出也是影响区域内种群数量的重要因素。

很多移动能力较强的动物具有迁徙的特性。例如：牛羊主动迁徙到水草丰盛的地方，候鸟和鱼类随季节在两地之间迁徙，人类历史上因为战争、饥荒、殖民等原因发生过大规模迁徙，春节期间的春运也可以看作人类的迁徙。

迁入率和迁出率的定义及其计算方式与出生率和死亡率的类似。**迁入率**是单位时间内迁入该区域的个体数量占种群个体总数的比值。**迁出率**是单位时间内迁出该区域的个体数量占种群个体总数的比值。

出生和迁入会使区域的种群的个体数量增多，死亡和迁出会使区域内种群的个体数量减少。

在一定时间范围内，当出生率和迁入率之和，大于死亡率和迁出率之和时，种群数量增多，种群密度增大。

当出生率和迁入率之和，小于死亡率和迁出率之和时，种群数量减少，种群密度减小。

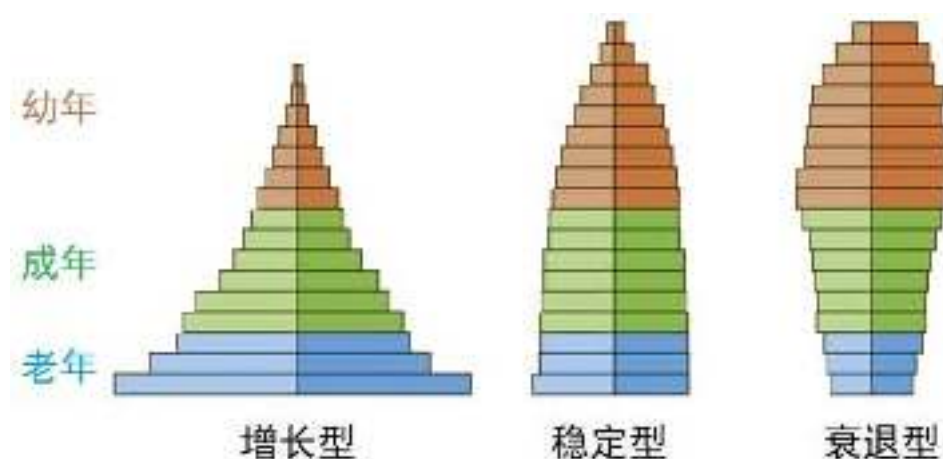
当出生率和迁入率之和，等于死亡率和迁出率之和时，种群数量和密度保持不变。

**种群的年龄结构和性别比例**对种群数量的发展有重要影响。特别是在没有大量迁入和迁出且环境稳定的情况下，可以通过种群的年龄结构和性别比例，较准确地预测种群数量的发展趋势。

**种群的年龄结构**蕴含着种群数量变化趋势的信息。根据年龄结构特征所蕴含的种群数量变化趋势，可以将种群分为三种类型：增长型、稳定性、衰退型。

**年龄分布图**是一种常用的表示种群年龄结构的图表。一般年龄分布图的纵坐标表示个体的年龄，从下至上依次增大，最底部表示新出生的年龄，最上端表示接近最高寿命的年龄。有的年龄分布图把生物体的寿命分为幼年、成年、老年三个阶段，幼年在最下，成年在中间，老年在最上。

年龄分布图中不同高度处的条带的宽度（或面积）表示该年龄段的个体的数量。条带越宽（或面积越大），则处于该年龄段的生物体越多。如下图所示。



从图中可以读出，**增长型**的图形是很明显下大上小，接近金字塔形。幼年的个体数量明显多于成年，成年明显多于老年。

随着时间的推移，当前的幼年成长为中年，中年个体数量增加；当前的中年成长为老年，老年个体数量也增加。随着中年总数增加，

新产生的下一代幼年个体数量也会有所增加，种群个体总数呈增长趋势。

**稳定型**的图形是不太明显的下大上小。幼年的个体数量略多于成年，成年略多于老年。

随着时间的推移，当前的幼年成长为中年，中年成长为老年，由于在成长成熟的过程中会有少部分个体会因为饥饿、患病、被捕食、遭遇意外等因素而死亡，因此各年龄段的个体数量基本不变，新产生的下一代个体数量也基本保持不变，种群数量保持稳定不变。

**衰退型**的图形多为不太明显的下小上大（或明显的下小上大），接近于倒金字塔形。幼年个体数量少于成年，成年少于老年。

随着时间的推移，当前的幼年成长为中年，成年成长为老年，且由于其中部分个体由于各类因素提前死亡，导致老年和成年个体数量都减少，新产生的下一代幼年个体数量也减少，种群个体总数越来越少，呈衰退趋势。

有的年龄分布图用横坐标表示个体年龄，用纵坐标表示个体数量。这类年龄分布图对种群数量发展趋势的判断方式与前面介绍的原理相同，可以看作是将上图旋转所得到的图像。

**种群的性别比**对种群个体数量的发展也有重要影响。很多生物的雄性和雌性数量比例需要维持在一定的范围内，如果性别比出现较大偏差，可能会由于数量多出来的性别无法顺利交配，而导致新出生的个体急剧减少等问题。

例如：人类的性别比通常在1.02~1.07之间，即女性略微多于男性。一旦男女性别比例失衡可能会导致社会问题。

消灭虫害时，可使用人工合成的性引诱剂（信息素）吸引并捕杀某一性别的害虫，则即便不去捕杀另一性别的害虫，也会由于无法交配而不能产生新的后代，种群密度急剧降低甚至彻底灭绝。



### 1.4 种群数量的变化规律

当种群生活在较为稳定的环境中时，种群数量随时间的变化遵循一定的规律。生物学家使用数学建模的方法，结合对种群数量变化规律的解释，用相应的函数及图像表示种群数量的变化规律，还可以预测种群数量未来的发展趋势。

用函数表示种群数量的变化规律，需满足函数与实际数据相符合，主要步骤为：

第 1 步：根据获取的数据绘制函数图像。

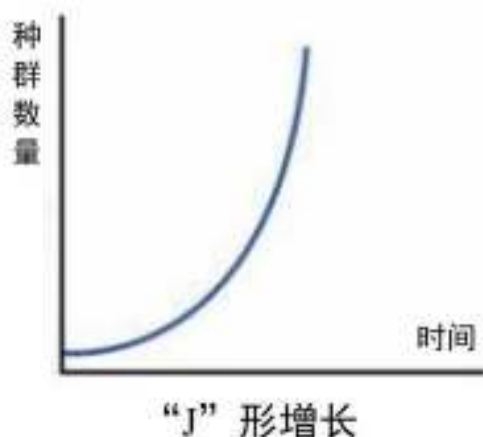
第 2 步：选择与绘制的图像相符合的函数，并尽可能用函数中的参数和运算符号解释与之有关的生物现象。

第 3 步：用所选择的函数（也叫作数学模型）预测满足相同条件的其他情况，以验证其准确性。

研究种群数量的变化时，一般将时间作为自变量，种群数量作为因变量。把时间作为横坐标，种群数量作为纵坐标，将获取的数据点描绘在平面直角坐标系中，再用平滑曲线连接起来，即可得到图像。

种群数量随时间变化的函数图像主要有两种类型，“J”形增长和“S”形增长。

“J”形增长得名于该增长模式的函数图像的形状与英文字母“J”很相似。观察记录表明，在环境非常适宜的条件下，种群数量随时间变化的图像呈“J”形。如下图所示。



在数学中,指数函数的图像也为“J”形,因此可以用指数的运算规律描述并解释这种增长方式。

模型假设:在食物和空间充足、气候适宜、没有天敌或其他竞争物种的情况下,物种将完全按照自身的生长规律自由地出生、生长、发育、繁殖、死亡。

在这种情况下,每个生物体产生后代的数量和频率,以及死亡时间主要由该物种的遗传特性所决定,个体之间的差异性可以忽略,所以种群的出生率和死亡率几乎固定不变,因此种群的出生率减去死亡率就是其自然增长率,也固定不变。

在理想情况下,种群的自然增长率都是正的,这与达尔文进化论中“生物都有过度繁殖的倾向”相一致。

数学计算:假设种群的初始数量为  $N_0$ , 自然增长率为  $r$ , 则单位时间新增的数量为  $rN_0$ 。即:每经过单位时间,种群的数量由  $N_0$  增长为  $N_1 = N_0 + rN_0 = (1+r)N_0$ 。

经过第一个单位时间,种群数量增长了  $rN_0$ , 种群数量增长为  $N_1 = N_0 + rN_0 = (1+r)N_0$ 。

经过第二个单位时间,种群数量增长了  $rN_1 = (1+r)rN_0$ , 种群数量增长为  $N_2 = N_1 + rN_1 = (1+r)N_1 = (1+r)^2 N_0$ 。

经过第三个单位时间,种群数量增长了  $rN_2 = r(1+r)^2 N_0$ , 种群数量增长为  $N_3 = N_2 + rN_2 = (1+r)^2 N_0 + r(1+r)^2 N_0 = (1+r)^3 N_0$ 。

按照该规律,经过  $t$  个单位时间后,种群数量增长为  $N_t = (1+r)^t N_0$ 。令  $1+r = \lambda$ , 则  $\lambda$  表示单位时间后种群数量增长的倍数,可得:

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

该公式是种群数量  $N_t$  关于时间  $t$  的函数。其中,  $t$  为时间。  $N_t$  为  $t$  时的种群数量。  $N_0$  为种群的初始数量,即:  $t=0$  时的种群数量。  $\lambda$  为单位时间内种群数量增长的倍数,通常  $\lambda > 1$ 。

该函数的自变量 $t$ 出现在指数的位置上,是指数函数。在 $\lambda > 1$ 的情况下,指数函数的图像就是“J”形,因此“J”形增长也叫作**指数增长**。

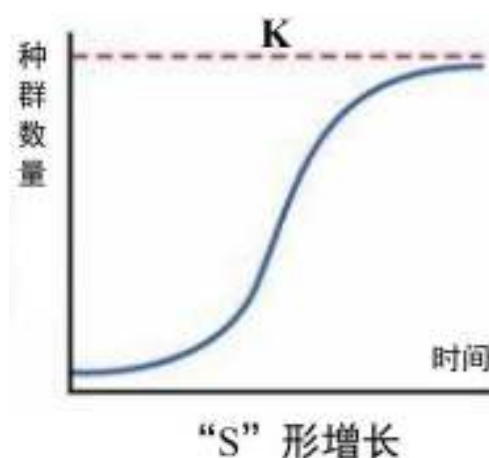
指数增长的一个重要特征是“越增越快”。随着时间的推移,种群数量的增长速度急剧加快,图形“J”的右半边越来越“陡”,越来越接近竖直的直线,呈爆发式增长。

例如:假设池塘中的蓝细菌(实际上是绿色)符合“J”形增长,每经过1天种群数量翻倍。起初可能只覆盖一只手掌大的面积(约 $10\text{cm}^2$ ),第二天就是两只手掌大的面积(约 $20\text{cm}^2$ ),第五天增长到一个人平躺那么大的面积(约 $160\text{cm}^2$ )。若蓝细菌已经覆盖了四分之一的池塘,则次日将覆盖半个池塘,再过一天就会覆盖全部池塘。

实际当中绝大多数情况下,“食物和空间充足”“气候适宜”“没有天敌和其他竞争物种”等条件过于理想化。生物生存的所需要的食物、空间往往是有限的,物种之间有激烈的生存竞争,以及被天敌捕食、被寄生、患疾病等情况,导致种群不能无限制的增长。

种群总数在按照“J”形增长到一定程度后,增长速度将随种群数量的增多变得越来越慢,直到种群数量增长到一个最大值后将停止增长。该增长曲线的图像呈“S”形。

**“S”形增长**得名于该增长模式的函数图像的形状与英文字母“S”很相似。如下图所示。



观察记录表明,在食物、空间等资源有限的情况下,种群数量先

增长得越来越快，直到种群数量达到一定规模后，增长速度变得越来越慢，待达到某个上限后，种群数量不再增加。

模型假设：环境中的食物、空间等资源有限。随着种群数量的增加，各生物个体不再能轻易获得足够的食物和空间，一些因为饥饿、寒冷等原因死亡。此外，生存环境受限也导致繁殖受到影响，产生的后代减少。种群数量越大，则生存竞争越激烈，呈现出上述规律。

“S”形增长的函数表达式较复杂，高中阶段暂不需掌握，只需了解该函数图像的两个特点：

(1) 函数有最大值。最大值表示一定的环境条件所能容纳的最大种群数量，叫作**环境容纳量**，也叫作**K 值**。

环境当中种群所需要的资源越丰富，所能容纳的种群数量越多，K 值越大。反之，环境越恶劣、资源越稀少，所能容纳的种群数量越少，K 值越小。

(2) 在函数图像的初始阶段，种群数量增长得越来越快。在函数图像的尾部，种群数量增长得越来越慢。

函数图像的中间位置（不一定是正中间）有个“拐点”，拐点左侧增长得越来越快，拐点右边增长得越来越慢，拐点是由加速增长转变为减速增长的临界点。

**种群数量的波动**。在环境稳定的情况下，种群数量通常保持相对稳定，在一个恒定的值附近，不会偏离太大。这个恒定的值与物种的类型、环境条件等情况有关。

种群数量稳定在恒定的值附近，并不是一直不变，而是处于变化之中，有时多于该值，有时少于该值，这种变化叫作**波动**。种群数量的波动往往有明显的规律性。

例如：候鸟的迁徙使某片区域在特定季节种群数量较多，在另一些季节很少。一些昆虫的生命周期也表现出很强的周期性，在春夏季节出生和生长，在秋季交配并产卵，卵度过冬天后在春季孵化，开始

新一轮周期。一些物种的种群数量的波动没有明显的规律性，如鼠灾、蝗灾、赤潮（藻类）等，由于较难预测，对其防治造成困难。

尽管种群数量存在波动，但种群数量不能小于某个最低的临界值。一旦低于这个临界值（即种群数量过少），种群可能会由于近亲繁殖等原因逐渐消亡。这个最低值由物种自身的结构、习性等特点和环境条件等因素共同决定。

环境突发剧变，人类过度捕捉、栖息地遭破坏等因素，都可能导致种群数量骤减，甚至物种的灭绝。

### 1.5 种群数量变化的影响因素

出生和死亡、迁入和迁出会直接引起种群数量的变化。生物体的出生和死亡、迁入和迁出除了由其遗传基因决定外，也很大程度上受周围环境影响。

当环境变得更适宜时，出生率升高，死亡率降低。当环境变得更恶劣时，出生率降低，死亡率升高。迁入率和迁出率也有类似的规律，只是一般不如出生率和死亡率这么明显。

影响种群数量变化的因素可以分为非生物因素和生物因素两类。

**非生物因素**主要包括阳光、温度、水等，以及其他与生物不直接相关的因素。

例如：阳光充足的地区比缺少阳光的地区更有利于植物的光合作用。热带、温带、寒带等不同温度的环境适于生长不同类型的植物。温暖的气候适于昆虫生存繁殖，寒冷的气候则不利于昆虫生存。极度干旱、极度严寒、极度酷热的环境几乎没有什么生命能长期存活，雨量充沛的区域生活着很多生物。

各类非生物因素对种群数量的影响是综合性的，各因素之间也有相互作用和联系。

例如：同一区域再光照充足的季节往往温度也较高。受季风等因

素影响，一些地区夏季的降水比冬季多。在温度的主导作用下，一些地区夏季比冬季干燥。

**生物因素**主要指种群受其他物种的影响，不包括种群内部的竞争。不同物种之间有捕食、寄生、互利共生、竞争等关系。

例如：兔子以草为食物，草原上的草越多，兔子的食物越多，能容纳的种群数量越多。犬科动物捕捉兔子，草原上的犬科动物越多，兔子越容易被捕食，种群数量越少。羊也以草为食，与兔子之间存在竞争关系，羊越多草越少，兔子的数量也减少。此外，有些寄生虫会感染兔子引起疾病，导致兔子减少。

### 小结

本章主要学习生态学研究的重要单位——种群，以及种群数量的统计方法、变化原因、变化规律和影响因素。需重点理解样方法和标记重捕法的统计学原理，理解“J”形增长和“S”形增长的生物学解释和涉及的数学原理，能根据年龄分布图预测种群数量的变化。

需注重理解生物体的生老病死等生命现象、环境对生物体的作用、不同物种之间的相互关系等具体情形的大量累积，与种群数量变化之间的关系。

## 第十九章 群落及其演替

在一片区域内，往往有许多不同的种群共同生存在一起。各种群之间有直接或间接的相互联系，并产生直接或间接的相互作用，构成一个有机的整体，叫作群落。

群落可以看作由种群所构成的更高一级的与生命活动有关的组织形式。群落也有其结构、特征、类型，以及一致的变化规律。群落的现象和规律直接体现为种群的变化，且同样可以由生物体的具体行为规律予以解释。

### 一、群落及其演替

在相同时间聚集在一定地域中各生物种群相互作用、相互联系形成生物群落。群落作为一级生命组织，有其独特的结构、类型、变化规律。

#### 1.1 群落的组成

群落是在相同时间聚集在一定地域中各种生物种群的集合。

根据定义，群落是一种集合，构成该集合的元素是各生物种群，且需满足“在相同时间”、“聚集在一定地域中”这两个条件。

根据学习生物大分子的结构、细胞的结构、神经系统的结构等微观系统的结构，可以对“结构”进行简要的定义：结构是系统的各组成成分，通过相互之间的作用关系，形成的一定空间或时间上的分布。其中，组成成分、相互作用、分布情况是需重点研究的方面。

群落的结构是由组成群落的各种群之间，通过相互作用而形成的空间或时间上的分布。群落的结构包含三个关键要素：组成群落的种群、种群之间的相互作用、种群在空间或时间上的分布。

**物种组成**是区别不同群落的重要特征，也是决定群落性质的最重要因素。这与分子、细胞等微观层面的“结构（组成）决定性质”的规律相通。



物种组成主要包括两方面：物种的种类和物种的数目。

若组成两个群落的物种的种类不同，则这两个群落也不同。不同的群落除了物种组成不同外，通常物种的数目也各不相同，且不同群落的物种数量的差异往往非常明显。有的群落的物种类型丰富，有的群落的物种类型较少。

一个群落中的物种的数目叫作该群落的**物种丰富度**。物种的数目越多，则物种丰富度越高。

在一个群落中，有的物种在与其他物种的竞争中占据优势，因此数量较多，且对其他物种产生较大影响，这类物种叫作**优势种**。

优势种的称谓多用于植物群落。这是由于植物间往往只存在竞争关系，几乎没有捕食关系，寄生、互利共生的关系也很少见。植物之间竞争的主要资源有阳光、土地、水等。

例如：在阔叶林中，米槭（音同“诸”）、甜槭、木荷等植物由于个头高大、枝叶茂密，能得到充足的阳光，并且会遮挡比它们矮的植物，从而在对阳光的竞争中占据优势，成为优势种。

下图是一幅阔叶林的照片。可以看出，茂密的阔叶下的阳光不如无遮挡的地方充足。





寒带草原的气候较寒冷，丛生禾草对这种恶劣环境的适应能力较强，从而成为优势种。下面是一幅寒带草原的照片。



在一个群落中，物种组成和优势种不是固定不变的，而是会随时间推移和环境变化而改变。有的物种消失，新的物种出现，也经常发生新的优势种代替旧的优势种的现象。

种群的物种组成的新旧更替、此消彼长，与细胞或生物体的新陈代谢、生长发育、衰老死亡，都反应了生物系统动态变化更新的过程。每个层级上的变化逐渐积累，将表现为更高层级的变化。

例如：在一片草原上，起初较适应该环境的羊草（一种羊喜欢吃的草）是优势种。随着羊的数量增多，羊草由于容易被吃掉，数量逐渐减少，不那么容易被羊吃掉的糙隐子草逐渐成为新的优势种。

## 1.2 种群之间的关系

在一个群落中，各种群之间相互作用和影响的关系叫作**种间关系**，即各物种之间的关系。种间关系是各种群相互联系，共同构成种群的组织基础。

种间关系主要有原始合作（互惠）、互利共生、种间竞争、捕食、寄生等。

**种间竞争**是两个或多个种群因利用相同的有限资源和空间，而相互排斥的现象。

需注意：存在种间竞争的两个或多个种群，须生存在同一时间、同一片地域。若时间或地域上没有重叠，则各种群可在不同时间或不同地区各自生存，减少或避免竞争。

此外，存在种间竞争的种群所共同利用的资源须是有限的。若资源非常充分没有限制，则各个物种之间不存在竞争关系。

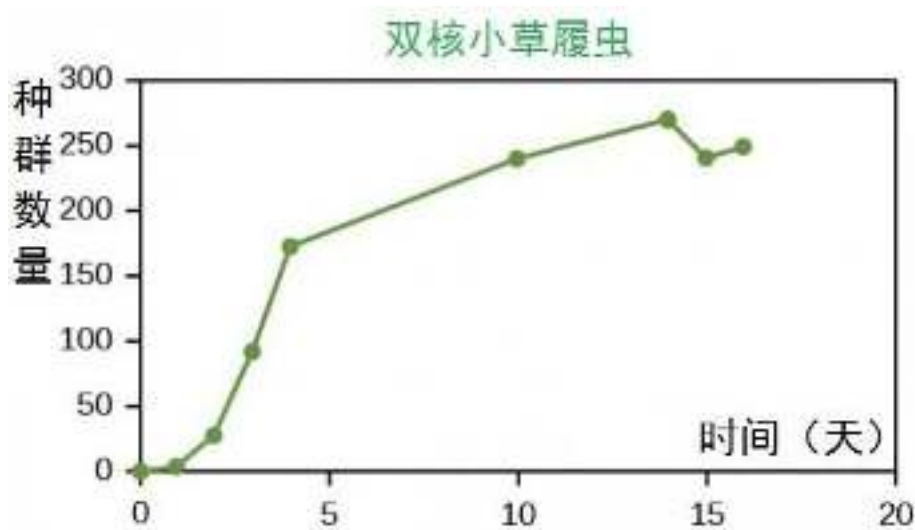
例如：绿色植物利用阳光进行光合作用，需占据足够大的有效面积接受光照。在植物密度很大的热带雨林中，植物之间需竞争阳光。非洲草原上，斑鬣狗和非洲狮都以斑马等动物为食，竞争共同的食物。

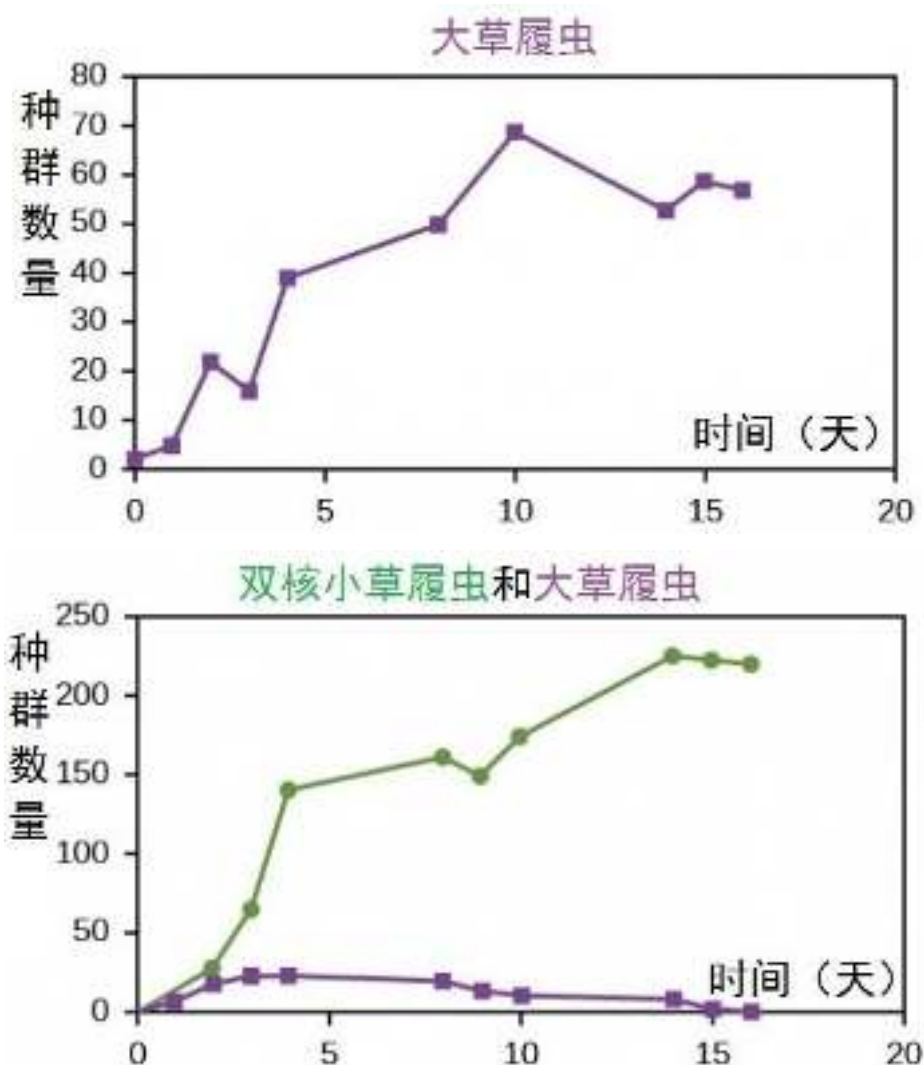
若两个种群所竞争的某项资源（如食物、栖息地等）完全相同，且资源有限，那么在竞争中占劣势的一方最终将被完全排除（即灭绝）。

若两个种群所竞争的资源可以被其他资源补充，则占劣势的物种不会完全灭绝。

俄罗斯生态学家高斯曾进行实验，将需相同营养的大草履虫和双核小草履虫共同培养在同一容器中，双核小草履虫在竞争中占优势，大草履虫占劣势。大草履虫的密度逐渐下降，最终消失。

下图分别为单独培养双核小草履虫、单独培养大草履虫、共同培养双核小草履虫和大草履虫时的种群数量-时间曲线。





**捕食**是一种生物以另一种生物为食物的现象。捕食主要是动物的行为。根据食物的种类，可以将动物分为植食性动物、肉食性动物、杂食动物等类型。极少数植物以及低等生物也有捕食行为，例如捕蝇草能捕食昆虫。

在捕食关系中，被捕食的猎物为了生存，会进化出坚硬的外壳、隐蔽色、毒素、快速奔跑、防御等能力，以降低被捕食的可能。针对这些情况，一些捕食者相应地进化出更强的攻击性、解毒能力等。这也是一种协同进化的方式。例如狮子和羚羊在捕食关系中协同进化出了快速奔跑的能力。



**寄生**是一种生物从另一种生物的体液、组织或已消化的物质中获取营养，且通常会对被寄生的生物产生损害的现象。被寄生的生物叫作宿主。

例如：人蛔虫寄生在人的肠道中，以人体的营养物质为食。疟原虫寄生在人的血液中，以血细胞中的血红蛋白为食。

寄生现象与捕食现象的主要区别为：寄生生物通常不会直接杀死宿主。虽然寄生生物可导致宿主患病，令宿主更容易死亡。而捕食者通常会直接杀死并食用猎物。

**拟寄生**是介于寄生和捕食之间的一种种间关系。拟寄生主要发生于昆虫之间。在拟寄生中，寄生生物也是以宿主的体液、组织为食物，但是往往会直接导致宿主的死亡。

例如：蚜寄生蜂将卵产在蚜虫体内，蜂卵孵化出幼虫后以蚜虫的体液或组织为食，蚜寄生蜂结茧成蛹的过程会导致蚜虫的死亡。养殖蚜寄生蜂是一种有效且环保的消灭蚜虫病害的方法。

**互利共生**是两种生物长期共同生活在一起，相互依存，彼此有利。

例如：豆科植物和根瘤菌之间是非常典型的互利共生关系。根瘤菌与豆科植物的根部共生。根瘤菌将空气中生物无法直接利用的氮气

转化为生物可直接利用的氨，该过程叫作**氮的固定**，对生物界非常重要。根瘤菌为豆科植物提供氨，豆科植物为根瘤菌提供其他营养物质。

另一种重要的互利共生关系是地衣。地衣是单细胞藻类和真菌的共生体。真菌的菌丝长入到藻类的原生质内，二者甚至无法完全区分开来。组成地衣的真菌和藻类相互交换养料，共同维持水盐平衡，共同抵抗干燥和极端温度等条件。地衣可在其他生物都无法生存的恶劣环境中生存，并逐步改造环境令其适于生物生存，是生物界非常重要的开拓者。

**原始合作**是两种生物共同生活在一起时，令双方都受益的现象。若原始合作的两种生物分开，也能分别独立生活。

例如：寄居蟹和海葵是典型的原始合作关系。海葵固着在寄居蟹的壳上，增强移动能力，可以更好地捕食。海葵有毒的触手可为寄居蟹提供保护。

原始合作与互利共生的主要区别为：原始合作的两种生物即使分开，也能各自正常独立生活。而互利共生的两种生物分开后，将无法独立生活。

### 1.3 群落的结构

群落的结构主要表现为空间结构和时间结构两方面。

**群落的空间结构**是群落中的各物种分别占据空间中的不同位置作为其生存空间的位置关系。群落的空间结构可分为垂直结构和水平结构。

**群落的垂直结构**是组成群落的各物种沿垂直方向分布的结构。群落的垂直结构主要由植物所决定。

阳光是植物非常重要的资源，长得越高的植物越能得到充足的阳光，在竞争中越占据优势。然而，植物长得越高，需克服的重力越大，同时需消耗的水分越多，且需抵抗的风力也越大，这些对植物根系的



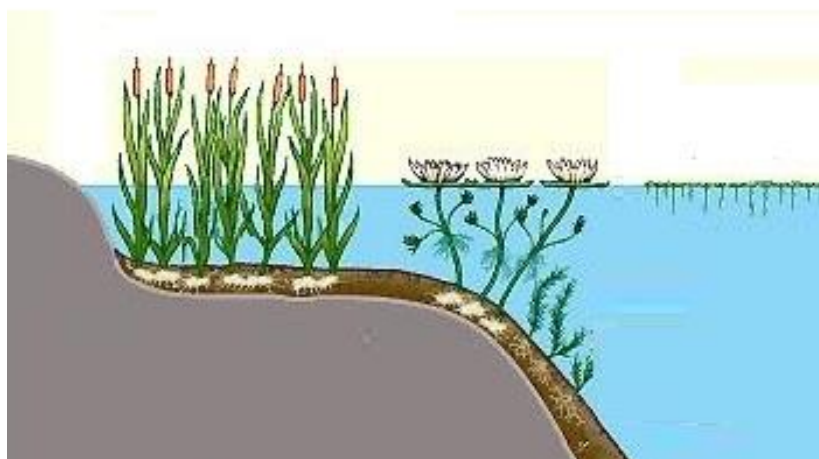
发达程度、树干的坚实程度、当地的水分都有很高要求，因此植物也不是越高越好。况且一些植物并不需要很多阳光。

森林中的各类植物形成了自上而下的垂直结构。自上而下分别为**乔木**（主干高大的树木）、**灌木**（没有明显主干的矮小树木）、**草本植物**（矮小的草等）。如下图所示。



在干旱、寒冷等环境较恶劣的地区，阳光不是植物之间最主要的竞争资源，更重要的资源是水分、无机盐等养分。除尽可能获取养分外，耐干旱植物也有减少水分散失的特性。

水中的植物群落也有垂直结构，水生植物的垂直结构主要产生于阳光的强度随水的深度急剧降低。自上而下分别为**挺水层**（挺立在水上）、**浮水层**（浮在水表面）、**沉水层**（沉没在水下）。如下图所示。



动物群落也有垂直结构，通常建立在植物的垂直结构的基础上。不同的植食性动物以不同高度的植物为食而形成垂直结构。以生活中不同高度的动物为食的肉食性动物也形成了垂直结构。

综上，群落中的全体动植物共同构成了该群落的垂直结构。

**群落的水平结构**与垂直结构类似，是在水平方向上不同区域的群落分布有所不同的现象。

群落的水平结构主要由地质因素所形成，例如经纬度、海拔高度、地形变化、土壤湿度和盐碱度、人的影响等。根据具体情况不同，不同区域的群落的水平结构有很大差异。

**群落的季节性**是种群在时间上分布的主要体现。由于季节变换有很强的规律性，春夏秋冬四个季节当中的光照、温度、降水大都有非常显著的差异，使得一些群落不同季节的结构显著不同，一些群落结构随季节变换表现出较强的规律性。

例如：高等植物大都在春季萌发生长，在夏季开花繁殖，在秋季结果播种，以种子的形式度过冬季。候鸟按季节迁徙，一些鱼类按季节洄游，使得相应区域的群落结构随季节规律性变化。

**生态位**是概括描述物种在群落中所处的抽象“位置”的概念，是指一个物种在群落中的地位或作用，包括所处的空间位置，占用资源的情况，与其他物种的关系等。

生态位可以与人类社会中的分工类比，将从事同一职业的人群比作一个种群，则各分工的“生态位”不仅包括该职业的办公场所，还包括其所承担的职责和权力，该职业与其上级主管部门和直接管辖的下级单位的关系等多个方面。

若两个的种群所占据的生态位非常相似，也称它们的生态位有较多重合，意味着这两个种群需要相似的栖息地、食物等资源，则它们之间的种间竞争非常激烈，很可能导致其中一个被淘汰，或改变其生态位以减弱竞争。

在自然选择和协同进化等规律的作用下，同一个群落中的各物种分别占据不同的生态位，这有利于各种生物充分利用环境中的不同资源。理论上不存在生态位完全相同的两个种群。

例如：同样是植食性动物，有动物的食用植物的叶，有的动物食用植物的果实，有的动物食用植物的蜜，且不同的动物食用的植物也有所不同。同样是肉食性动物，有的动物食用刚杀死的猎物，有的动物食用腐败的动物尸体。

### 1.4 群落的主要类型

根据群落的物种组成等方面的共性和差异，可以将群落分成不同的类型。陆地上的群落类型主要有荒漠、草原、森林等。

**荒漠生物群落**主要分布在极度干旱的地区，年降水量稀少且分布不均。荒漠里的物种较少，群落结构简单，生物大都有耐旱的特性。

荒漠中的优势植物有仙人掌属植物、骆驼刺属植物等。荒漠植物为适应干旱环境，叶呈针状，气孔只在夜晚开放，以减少水分的蒸发。荒漠植物的根系非常发达，有利于从土壤中汲取尽可能多的水分。

荒漠中的多种动物的表皮外有角质鳞片，可以减少水分蒸发。一些动物的蛋壳很坚硬，能保护胚胎免受恶劣环境的破坏。一些动物以固态尿酸盐的形式排出代谢废物，避免因排尿而损失水分。一些动物有夏眠的习性，通过降低新陈代谢水平的方式度过严酷的夏季。





**草原生物群落**主要分布在半干旱地区、不同年份或季节降水量不均匀的地区。草原上的动植物种类比荒漠中要多，但仍然较少，群落结构相对简单。

草原上的植物以草本植物为主，大都个头较矮，叶片往往狭窄并且叶片表面有蜡质层，可以减少水分的散失。有的草原上有少量的灌木，极少有乔木。在稀树草原上也生长有较高的乔木

草原上的动物大都有挖洞或快速奔跑的能力，例如兔子、斑马、长颈鹿等。捕食它们的动物也大都有快速奔跑的能力，例如狮子、鬣狗等。



**森林生物群落**主要分布在湿润或较湿润地区，物种非常丰富，群落结构非常复杂且相对稳定。

森林中有乔木、灌木、草本、藤本植物，还有种类繁多的动物，种群的垂直结构非常明显。

森林中阳生植物多居于上层，树干高大，能吸收较强的阳光，并遮挡下面的植物。在热带雨林中，林下几乎都是强度较弱的散射光，地面上生长着许多苔藓、蕨类等阴生植物。阴生植物大都有叶片薄、叶绿体颗粒大等特点，适应在弱光条件下生存。



以上三类群落只是陆地群落的大致分类，每一类还可以进一步细分。例如森林可以再细分为寒温带针叶林、温带针阔叶交混林、暖温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林、热带季雨林、热带雨林等。

除陆地上的生物群落类型外，在湿地、沼泽、河流、湖泊、海洋等环境中也分别有多种生物群落。

形成不同的生物群落的主要原因是各地的自然条件不同。其中起主要作用的因素有水分、温度等。大多数情况下，一个地区每年的水分、温度等情况基本上决定了该地区最终能稳定保持的生态群落类型。

### 1.5 群落的演替

在同一片区域内，群落并非总是一成不变，而是随时间推移而变化。群落的物种组成、群落结构等都发生改变。这种随着时间推移，一个群落被另一个群落代替的过程，叫作**群落演替**。

随着新物种出现，区域内的生物环境和非生物环境都将发生改变，形成新的环境。一些原有的物种因难以适应新环境，而被另一些更适应新环境的物种所淘汰。环境改变和物种更替的过程在始终不停地发生，就是群落演替的过程。

最终，环境和群落维持在一个相对稳定的状态，群落中物种的种类、数目保持基本稳定，环境也保持相对稳定。

根据群落出现前该区域的情况，群落演替可以分为初生演替和次生演替两种。

**初生演替**是在一个从来没有被植物覆盖过的区域，或曾经存在过植被、但是植被的痕迹已被彻底消灭的地方发生的演替。例如：沙丘、火山岩、冰川泥土上发生的演替等，相当于“初次发生”的演替。

**次生演替**是在虽然原有植被已不存在，但原有的土壤有机质等条件仍然保留，甚至还保留了种子或其他生物成分的地方发生的演替。例如：火灾或洪水过后的草原、因过量砍伐被毁坏的森林、弃耕的农田等，相当于在原有基础上“再次发生”的演替。

由于次生演替的发生环境比初生演替富含更多生物生长繁殖所需要的有机质，因此次生演替的发展速度通常比初生演替更加迅速。

次生演替一般最终可以恢复到灾害或破坏发生前的群落状态。初生演替往往需要经历更多的发展过程，才形成稳定的群落。

下面分别列举一个初生演替和一个次生演替的过程。

### （1）初生演替。

**裸岩阶段。**起初，在有生物生长繁殖之前，是一片没有任何植物覆盖痕迹的裸岩区域。

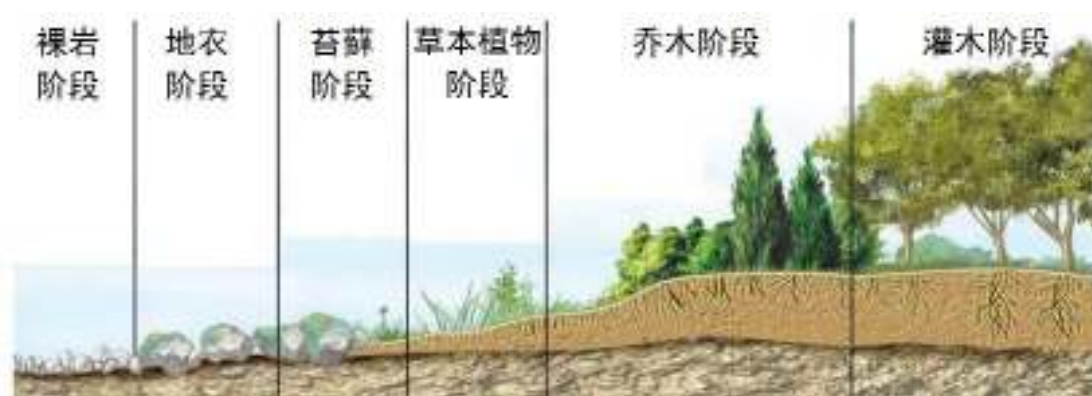
**地衣阶段。**地衣首先在裸岩上定居。地衣分泌有机酸加速岩石风化，将岩石碎成土壤颗粒。地衣的代谢产物、死亡机体成为土壤中的有机物。

**苔藓阶段。**地衣创造出初步的土壤环境后，适应能力较强的苔藓开始生长，并进一步将岩石分解，使得土壤加厚、有机物增多，土壤中的微生物种类也越来越多。

**草本植物阶段。**当土壤能保持一定水分时，草本植物可以在土壤中成长，较高的草本植物在对阳光的竞争中占据优势。同时，各类昆虫、食草动物、以昆虫为食物的动物、以食草动物为食的动物等开始出现。土壤中的有机质越来越多，土壤的通气性也越来越好。

**灌木阶段。**随着土壤环境的改善，比草本植物更高的灌木开始生长，并在对阳光的竞争中占据优势。更加高大的灌木提供了更多样的栖息地、食物等环境和资源，使物种更加丰富，抵御环境变化的能力也更强。

**乔木阶段。**随着土壤环境的进一步改善，土壤的保水能力更强，有机质更加丰富，个头更高（意味着对水分需求更多、同时对阳光竞争更具优势）的乔木开始生长。更加高大的乔木创造出更加多样的栖息地、食物等环境和资源，动物的种类也随之更加丰富。如下图所示。



绝大部分温度和水分都较适宜的地区都经历上述过程，最终形成稳定的森林生物群落。对于温度较低或水量不够充沛的地区，可能会停留在某个阶段。环境中的水分是制约植物高度的主要因素。

## （2）次生演替。

当一片农田被弃耕后，很快会长满繁殖能力强劲的一年生杂草。在杂草的作用下，土壤的保水能力，有机质含量得到改善，逐渐生长出一些多年生的杂草。

随着多年生杂草的生长，土壤的保水能力继续增强，有机质越来越丰富，开始生长出灌木。

随着土壤环境的进一步改善，乔木开始生长，在环境适宜的情况下，最终向形成森林生物群落的方向发展。

## 小结

本章主要学习群落的组成、结构、类型和演替。需重点理解种群间有机作用形成群落的关系。需结合物种之间的基本关系，理解生态位的概念。要能根据物种之间的基本关系，结合阳光、水分、土壤等资源的作用，串联起群落演替的主要过程。还要能根据物种之间的直接关系分析推断出相关种群数量之间的间接关系。

## 第二十章 生态系统及其稳定性

生物群落的活动离不开非生物环境，生物本身就属于自然界的一部分，生物群落时刻受到非生物环境的作用，同时也对非生物环境产生影响，生物群落和与它相互作用的非生物环境共同构成生态系统。

能量流动、物质循环、信息传递是贯穿一切生命活动的三条主线。生物从非生物环境吸收能量，也向环境释放能量。生物将非生物环境中的物质转化为构成生命的物质，也向环境排放代谢废物。生物对非生物环境和其他生物的信息作出相应的反应。

由于生物与非生物环境紧密联系、密不可分，因此单独学习群落和种群的知识时，能量、物质、信息的线索作用并不明显，本章学习生态系统的知识时将非常明显地感受到这三方面所起到的连接作用。

### 一、生态系统及其稳定性

生态系统是一个系统，该系统有其独特的组成成分、各成分之间的联系的方式、各成分分布。

#### 1.1 生态系统的组成成分

生态系统是在一定空间内，由生物群落与它的非生物环境相互作用而形成的统一整体。

根据定义可知，生态系统主要由生物群落和非生物环境两部分组成，且生物群落与非生物环境之间有相互作用。

在研究或描述生态系统时，首先需要确定具体范围，该范围内的一切生物群落和非生物环境共同组成所要研究的生态系统。根据研究需要，这个范围可大可小，一般需要有较清晰的界线。界限多选取是自然环境的分界线，也可以是人为划定的。

例如：生态系统可以是一条河流、一片草原、一片农田、一片森林，也可以是一个水族箱、一个盆栽、一个培养皿，还可以是一片大陆、整个海洋。



地球上最大的生态系统叫作**生物圈**，是地球上所有的生物和非生物环境的总和。

生态系统是一个开放的系统，总是与外界存在着能量或物质交流。根据热力学第二定律（熵增定律），完全与外界隔绝的生态系统无法长期稳定存在。

例如：一片农田构成的生态系统可能受到来自农田外的兔子或乌鸦的入侵。地球的生物圈需源源不断地吸收利用来自太阳的能量。

虽然各类生态系统的范围大小、物种组成、群落结构、非生物环境等特点各不相同，但是所有生态系统都有大致统一的基本结构。

根据组成生态系统的各组成成分是生物的还是非生物的，以及各生物成分对能量和物质的转化利用方式，可以将生态系统的组成成分分为四个部分：生产者、消费者、分解者，以及非生物的物质和能量。

**非生物的物质和能量**主要包括光、热、水、空气、无机盐等，与生命不直接相关的都可以归类为非生物。

**生产者**是能把非生物的物质和能量转化为生物可直接利用的形式生物。生产者都属于自养生物，主要包括能进行光合作用的绿色植物、光合细菌，以及化能自养生物等。

**消费者**是依靠其他生物获得能量和物质的生物。消费者都属于异养生物，主要包括植食性动物、肉食性动物、杂食动物、寄生动物等。

**分解者**是能将动植物的残骸、遗体中的有机物分解为无机物的生物。分解者也属于异养生物，主要包括细菌和真菌，一般也把腐食性动物归类为分解者。

生产者、消费者、分解者、非生物的物质和能量分别行使不同的分工，相互紧密联系。如下图所示。



**生产者**通过光合作用（和化能合成作用），将太阳能（和化学能）固定在它们所制造的有机物中，同时也将非生物的物质（二氧化碳、水等）转化为生物可直接利用的有机物（葡萄糖等）。

此外，生产者的新陈代谢将自身所合成的有机物再次转化为无机物，并释放出所固定的能量。生产者死亡后的遗体残骸也会缓慢分解，回归非生物环境。

根据物理和化学规律，结构相对复杂的有机物会自发转化为结构相对简单的无机物，而无机物极难自发转化为有机物。因此，生产者起到将无机物转化为有机物并固定能量的关键作用，是整个生态系统存在的基石。若没有生产者，消费者和分解者将没有赖以生存的物质和能量来源，会逐渐全部消亡。

**消费者**以生产者或其他消费者、分解者为食物，它们所利用的能量和物质来源最初都来自生产者。消费者的新陈代谢、死亡后遗体残骸的分解等过程，也都是将有机物转化为无机物的过程。

消费者的有助于加快生态系统的物质循环，对于维持生态系统的稳定有重要意义，只有生产缺乏足够消费的生态系统也难以维持长期稳定。



此外，一些消费者（如蜜蜂、蜂鸟等）可帮助植物传粉，或者将植物种子携带到远处，扩大生物的生存范围。

**分解者**能将动植物的遗体残骸、动物的排遗物（未消化吸收的食物）分解为无机物。

根据物理和化学规律，有机物自发分解为无机物的过程非常缓慢。分解者可以加快该过程，把不能被生物直接利用的、或有毒有害的有机物转化为无机物，为生产者提供生产的原料，从而维持生态系统的平衡。

若没有分解者的分解作用，则生物体的遗体残骸、排遗物将大量堆积。一方面，这些物质无法被生产者直接利用，生产者将缺少生产的原料，而消费者也无法食用这些物质。另一方面，一些有机物长期堆积会产生大量有毒有害物质，对生态系统造成伤害。

在生产者、消费者、分解者的协同配合下，能量在非生物环境和生物之间流动，物质在有机物和无机物之间来回转化，构成了动态的平衡，从而维持生态系统结构的相对稳定。

## 1.2 食物链和食物网

从最基础的能量流动和物质循环的角度，将生态系统中的各类生物联系起来的主要关系是吃与被吃的关系，即捕食关系。

除了生产者能直接利用非生命的能量和物质外，所有消费者和分解者都只能利用生产者所生产的物质，作为最主要的能量和物质来源，构建自身的机体并驱动新陈代谢等生命活动。

绿色植物作为主要的生产者，通过光合作用合成有机物，并将太阳能固定在有机物当中。这是营养物质以生命形式存在的第一个环节，因此把生产者称作**第一营养级**。

例如：禾苗通过光合作用合成有机物，并将太阳能转化为化学能固定在有机物中。

植物所合成的有机物以及固定的能量，通过植食性动物吃植物的过程，转移到植食性动物体内。这是营养物质以生命形式存在的第二个环节，因此把植食性动物称作**第二营养级**。

植食性动物直接以生产者食物，是最初的消费者，因此也称作**初级消费者**。

例如：蚱蜢吃禾苗植株，把构成禾苗机体的有机物转化为构成蚱蜢机体的有机物，有机物的能量也随之流动到蚱蜢机体中。

一些肉食性动物通过捕食植食性动物将构成植食性动物机体的营养物质转化为肉食性动物的营养物质。这是营养物质以生命形式存在的第三个环节，因此将以植食性动物为食物的动物称作**第三营养级**。

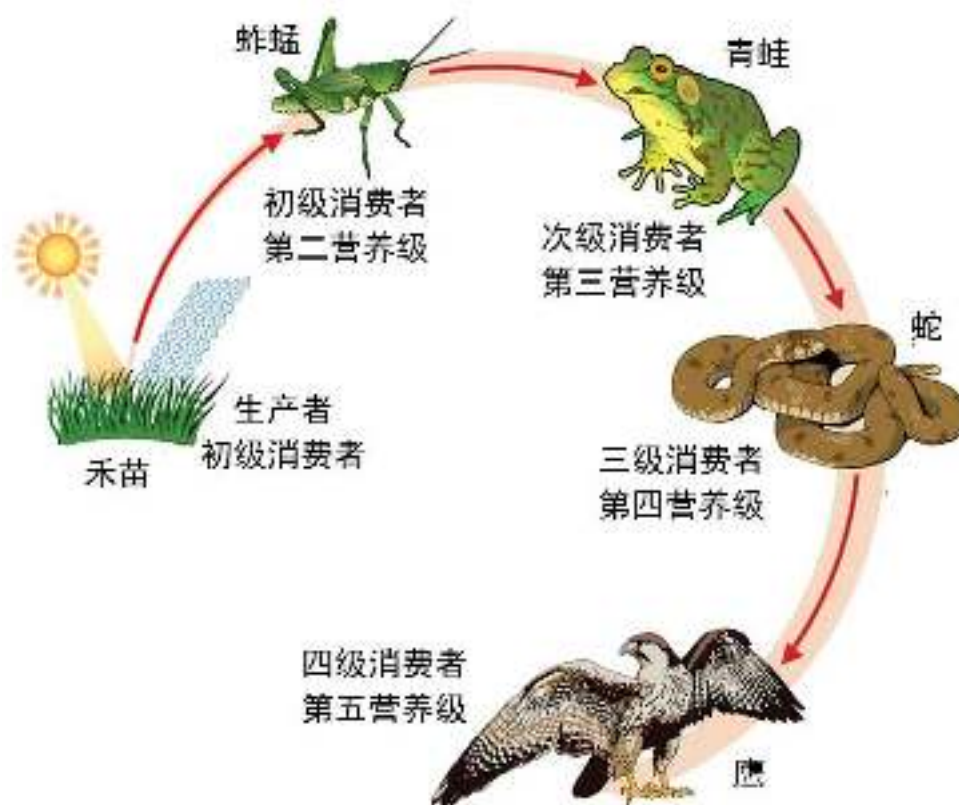
由于肉食性动物捕食植食性动物的行为需建立在植食性动物食用植物的基础上，是第二次消费，因此也称作**次级消费者**。

例如：青蛙捕食蚱蜢，把构成蚱蜢机体的有机物转化为构成青蛙机体的有机物，有机物的能量也随之流动到青蛙机体中。

一种动物捕食另一种动物的同时，也被其他动物所捕食。把第三营养级当作食物的肉食性动物称作**第四营养级**，同时也是**三级消费者**。以此类推，还有**第五营养级**，同时也是**四级消费者**。

例如：蛇捕食青蛙，鹰捕食蛇，则蛇属于**第四营养级**，同时也是**三级消费者**，鹰属于**第五营养级**，同时也是**四级消费者**。

像禾苗-蚱蜢-青蛙-蛇-鹰这样，从生产者开始，经由一个又一个捕食关系，物质和能量经过一个又一个环节，从一种生物传递给另一种生物，像链条一样一环接一环，所构成的关系结构叫作**食物链**。上面列举的食物链如下图所示。



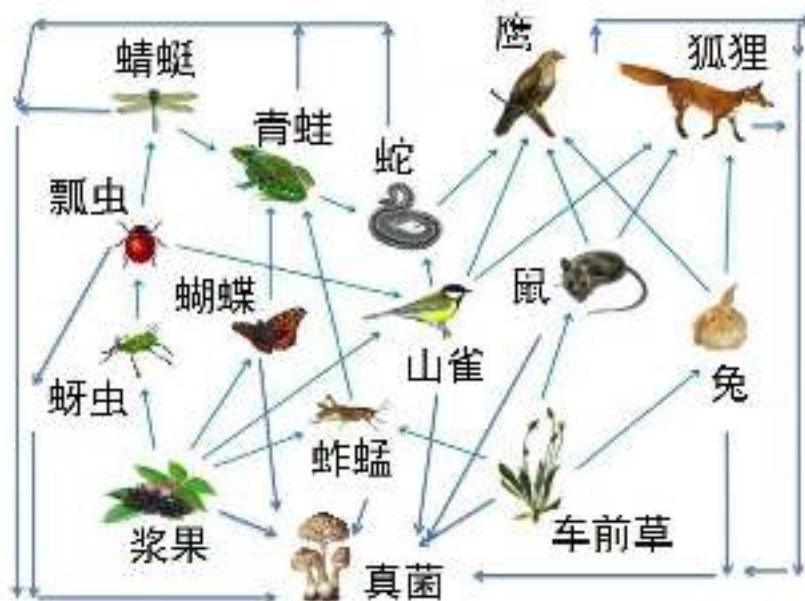
食物链上的各个链条环环相扣，若其中某个链条出现问题发生断裂，后续的链条都将无从进行。例如假若由于农药的使用，上述食物链中的蚱蜢全部死亡，那么青蛙会由于缺少食物而数量骤减直至灭绝，蛇、鹰也会同样因为缺少食物而减少甚至灭绝。

然而实际当中，彻底消灭农田中的蚱蜢后，青蛙并不会灭绝，因为青蛙还能以金龟子、瓢虫、果蝇等其他昆虫为食。同样的，即使青蛙也完全灭绝，蛇还可以吃田鼠、兔子等其他动物，还存在禾苗-瓢虫-青蛙-蛇、禾苗-田鼠-蛇等多条食物链。

在禾苗-瓢虫-青蛙-蛇、禾苗-田鼠-蛇这两条食物链中，蛇分别处于第四营养级和第三营养级，即：同一种生物在不同的食物链中可能处于不同的营养级。

一些在不同食物链中处于不同营养级的生物就像把不同锁链连接起来的节点，多条食物链彼此相互交错连接形成复杂的关系，构成的网状结构叫作食物网。

下面是一张食物网，请找出当中的生产者、消费者、分解者，以及若干条食物链。



食物网与食物链不同。食物链若断开则后续环节都无法继续。由于构成食物网的物种间经常有激烈的竞争，若食物网中的一种生物消失，则通常会有其他一种或几种生物迅速填补它空出来的生态位，吃它的某些食物、被它的天敌捕食、占据它的栖息地等。食物网中的生物种类越多，往往竞争越激烈，食物网就越稳定。

### 1.3 生态系统的能量流动

一切生命活动都伴随着能量流动，能量是驱动生命活动的动力。细胞层面的光合作用将非生物的太阳能转化为生物可以利用的化学能，呼吸作用等生命活动利用储存的能量驱动各项生命活动进行。

在更加宏观的生态系统层面，能量同样驱动着生态系统的发展并维持稳定。生态系统中能量的输入、传递、转化、散失等过程，叫作生态系统的能量流动。

在生命活动中，能量的存在总是需要依托一定的物质基础。在分子和细胞层面，化学能主要储存在糖类、脂质、蛋白质等构成生物体的有机物中。

根据物理化学理论及相关计算检验,可以粗略地认为生物体所含的有机物的质量与所含的能量成正比,因此可以通过称量构成生物体的有机物的重量估算生物体中的能量。

生态系统的能量流动是单向的。能量流动的方向与生态系统的结构、食物链和食物网的方向有非常密切的联系。生态系统中能量流动的简要过程如下:

地球上几乎所有的生态系统的能量都来源于太阳。太阳的能量以辐射的形式抵达地球表面,其中绝大部分被大气层吸收、散射和反射,只有很少部分以可见光的形式抵达地面,被绿色植物和光合细菌通过光合作用的方式转化为化学能存储在有机分子中。

通过光合作用,太阳能输入到生态系统的第一营养级。此外,化能自养生物能利用无机化学反应的化学能合成自身所需的物质。

输入第一营养级的能量当中,一部分由生产者(绿色植物)通过呼吸作用以热量的形式散失掉。另一部分用于生产者自身的生长、发育、繁殖等生命活动,储存在植物机体当中。

储存在植物机体中的能量当中,一部分随着残枝败叶、植物死亡等过程,被分解者通过分解作用释出来。另一部分经过初级消费者进食植物的过程,被摄入初级消费者的体内,从第一营养级输入到第二营养级。

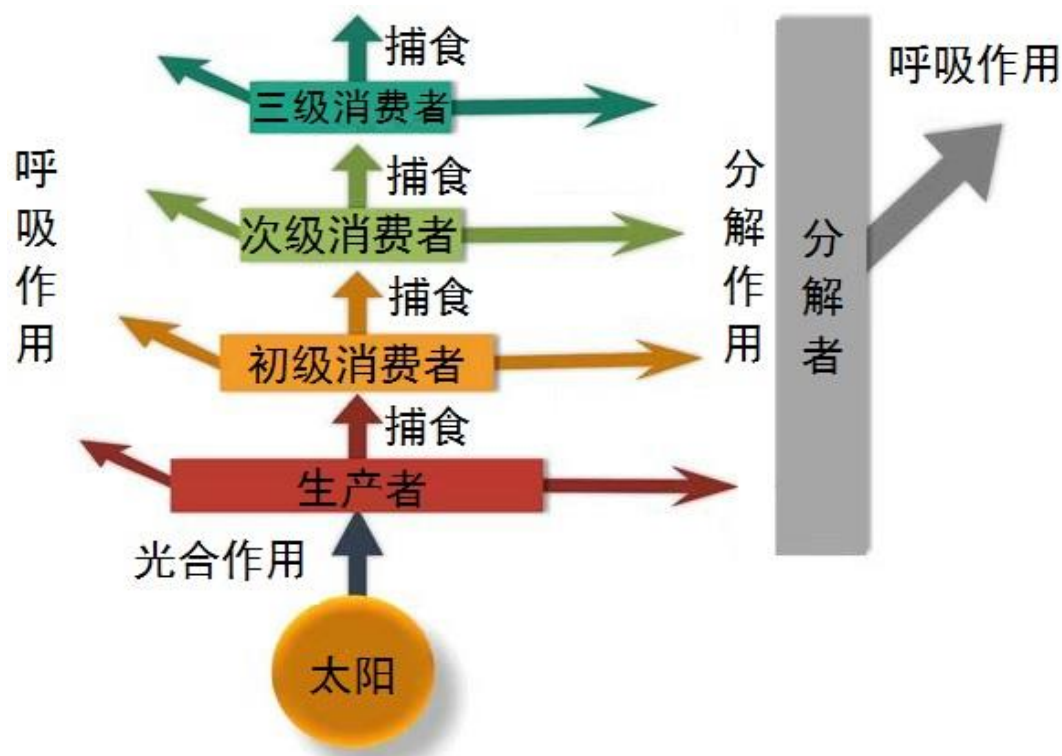
输入第二营养级的能量,一部分同样由初级消费者通过呼吸作用以热量的形式散失掉。另一部分同样用于初级消费者自身的生长、发育、繁殖等生命活动,储存在初级消费者的机体当中。

储存在初级消费者的机体中的能量,一部分随着生物体的死亡、脱皮等过程,被分解者通过分解作用释放出来。另一部分通过次级消费者捕食初级消费者的过程,被摄入到次级消费者的机体当中,从第二营养级输入到第三营养级。

类似的,第三营养级的能量依次流入到第四营养级、第五营养级。

各营养级中，都有部分能量通过呼吸作用以热量的形式散失掉，也有部分能量随着机体死亡或其他生命活动被分解者分解而释放出来。

生态系统中的能量流动如下图所示：



生态系统的能量流动主要有以下特点：

### (1) 生态系统中的能量流动是单向的。

能量只能沿食物链的方向，从第一营养级流向第二营养级，从第二营养级流向第三营养级……既不能逆向流动，也不能循环流动。此外，光能通过光合作用从非生物环境输入生物体，各营养级的能量散失到非生物环境中，这两个过程也是单向的。进入生物体的能量和生物体散失的能量之间没有交流，即：能量不存在循环。

需注意，虽然捕蝇草等捕食昆虫，但是这些植物最主要的能量来源还是光合作用，被捕食的昆虫仅为其提供很少量的营养物质。

此外，有些物种之间存在互相以对方为食的现象，这体现出食物网的复杂性。尽管在不同的捕食关系中，不同物种所处的营养级不同，然而能量沿食物链从较低营养级单向流动到较高营养级的特点不变。



## （2）能量在流动过程中逐级递减。

能量从第一营养级流向第二营养级，从第二营养级流向第三营养级等过程中，不能毫无损失地全都流动过去，必然会有部分能量损失。一方面，因为生物自身的呼吸作用会散失掉大量能量；另一方面，因为捕食者不可能吃掉所有猎物，总有大量猎物自然死亡或因各种原因非正常死亡而被“浪费”掉。

实际上，能量在不同营养级之间的传递效率很低，一般在10%~20%之间，即：每一营养级中的全部能量只有约10%~20%输入到下一营养级。

若按照10%的传递效率估算，则第一营养级的全部能量只有0.01%的能量输入到第五营养级。由此可知，越高的营养级能够获得的能量越少，因此营养级一般不会超过5个。

## （3）生态系统需要不断得到来自系统外的能量补充。

由于生物的呼吸散热、死亡分解等过程都是散失能量的过程，因此生态系统必须源源不断地从外界的获取能量，最主要的能量来源是生产者的光合作用。因此生产者是整个生态系统的基石。

**生态金字塔**是用图形面积直观展示各营养级所含的能量、生物量、生物个体数量的相对多少的工具。

**能量金字塔**用于描述各营养级所含能量的多少。根据各营养级所含的能量，用相应大小的面积表示。通常能量最多的第一营养级在最下，向上依次为第二营养级、第三营养级等。按照能量流动中约10%的传递效率，能量金字塔一般是下大上小的金字塔形。如下页图所示。



**生物量金字塔**用于描述各营养级所含有有机物的多少。生物所含的所有有机物的总干重也叫作生物量。根据能量逐级流动的传递效率，通常植物的总生物量大于植食性动物，植食性动物大于肉食性动物。

需注意，各营养级的生物量与能量之间并不总是成正比，有时甚至会反过来。这是因为生物量与生物的生命、代谢速率等情况有关。

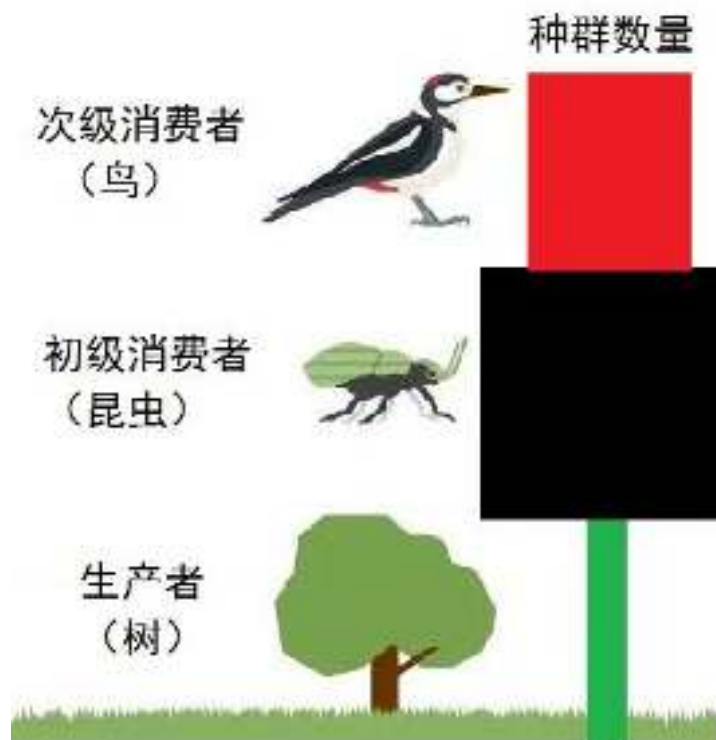
例如：在一些海洋生态系统中，生产者主要为浮游藻类，初级消费者是食用藻类的鱼类。由于藻类的生命周期很短，迅速繁殖的同时迅速死亡，总干重保持稳定不变，所存储的能量较稳定。而鱼类由于寿命较长且数量很多，导致鱼类所积累的总生物量多于藻类。

可以把浮游藻类比作水龙头，食藻的鱼类比作一个大水桶，水桶中的水全部来自水龙头。即使只有很少的水从水龙头流进水桶，由于水桶很大，水龙头很小，因此水桶中积累的总水量要多于水龙头中暂时储存的水量。尽管如此，从水龙头中流过的总水量远多于流入水桶的水量。

**数量金字塔**用于描述各营养级所含生物个体数量的多少。由于不同生物的个体大小与重量各不相同，甚至可能差别很大，因此有时较高营养级的生物体数量可能反而比较低养级更多。



例如：一些植物非常巨大，有的树重达几吨。而昆虫体型非常小，只有几克重。虽然第一营养级（植物）的总干重远大于第二营养级（昆虫），但是植物的数量却远少于昆虫。如下图所示。



研究生态系统的能量流动对农业畜牧业、生态学研究等有重要意义。农作物、家禽家畜的产量与能量的利用情况息息相关，有效利用存储在秸秆、粪肥等废弃物中的能量也可以提高经济价值。

#### 1.4 生态系统的物质循环

物质是构成非生物界和生物机体的基础。生物体的生命活动、生态系统的能量流动、生物之间的信息传递都离不开物质作为载体。

生态系统当中，非生物环境中的碳、氢、氧、氮、磷、硫等元素，通过光合作用和其他生物合成作用输入到生物群落中，在不同的物种之间转移和转化。

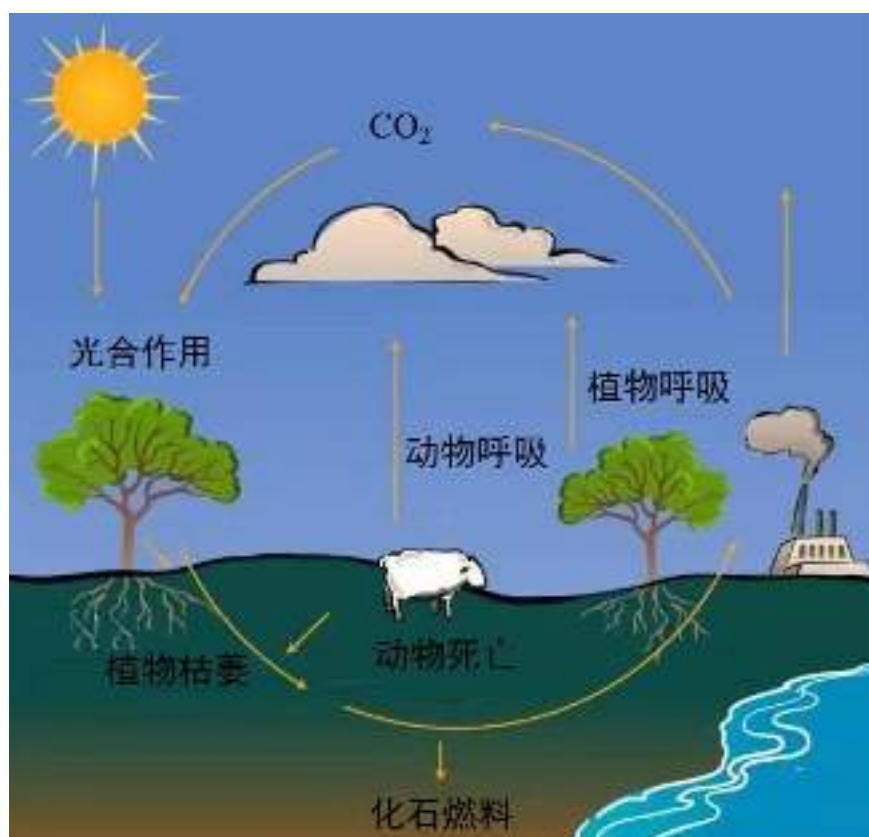
生物体内的有机物通过呼吸作用、分解作用等方式重新回归非生物环境，可被生产者重新利用，再次输入到生物群落。

需注意,较小的生态系统总是会通过空气、河流、动物迁徙等方式与外界环境进行物质交换,物质循环往往不局限在生态系统内部。只有生物圈这个地球上最大的且包括一切生物和非生物环境的生态系统,才能确保该当中所有的生命物质和非生物物质全都来自内部。

人类根据需要专门设计建造与外界没有物质交换的封闭的生态系统,如在空间站、外星球上设置的生态系统等。这些生态系统只能在短期内实现封闭的物质循环,若要长期维持仍需从生物圈输入物质。

美国科学家曾进行过人工建造的与外界无任何物质交换的封闭的生物圈的试验,将其命名为生物圈2号(地球本身为“生物圈1号”)。然而生物圈2号持续1年多后出现生态严重失衡,宣告失败。地球是目前唯一已知的可以长期保持相对稳定的封闭的生态系统。

碳元素是构成糖类、蛋白质、脂质、核酸等有机物的基本骨架,碳循环是生态系统中非常重要且典型的物质循环。生物界中碳元素所占的比例远高于非生物界,且生物界所含的碳元素与大气和海洋中的二氧化碳含量都长期处于稳定状态。**碳循环**的主要过程如下图所示。



空气中的二氧化碳经过绿色植物的呼吸作用转化为葡萄糖，并在其他生物合成作用下转化为植物的蛋白质、脂质、核酸等物质。非生物环境中的碳元素输入到第一营养级。

输入到第一营养级的碳元素当中，一部分通过呼吸作用被氧化为二氧化碳回归非生物环境，一部分随植物机体的枯萎、死亡，通过分解者的分解作用回归非生物环境，其余通过植食性动物进食植物的过程输入到第二营养级。

输入到第二营养级的碳元素当中，同样一部分通过呼吸作用以二氧化碳的形式回归非生物环境，一部分随机体死亡，被分解者分解后回归非生物环境。其余通过被肉食性动物食用输入到第三营养级。

输入到更高营养级的碳元素同理。

碳元素在无机自然界中有多种储存方式，最重要的是空气中的二氧化碳和溶解在海洋中的二氧化碳。

根据化学原理，水溶解二氧化碳的能力与大气中二氧化碳的含量成正比。因此，若大气中的二氧化碳含量升高，则水圈（湖泊、海洋、河流等地表上下全部水的总称）溶解二氧化碳的能力增强，大气中的二氧化碳将进入水圈，抵消大气中的二氧化碳升高的效果。

反之，若大气中的二氧化碳含量降低，则水圈溶解二氧化碳的能力减弱，水圈中的二氧化碳进入大气，抵消大气中的二氧化碳降低的效果。大气和水圈中二氧化碳的含量变化是生态系统中的一种负反馈调节方式。

碳循环的过程与生态系统中的能量流动有很多共通之处：碳元素和能量都主要通过捕食关系从较低营养级流入到较高营养级。碳元素和能量都因为新陈代谢和分解作用离开生物界，回归非生物环境或耗散掉。

物质循环和能量流动之间的联系非常紧密。能量流动需要物质作为载体，物质变化需要由能量驱动。生物体所含的能量主要储存在有

机物的化学键当中。

需注意，碳循环过程中，经呼吸作用、分解作用回归非生物环境的碳元素又通过光合作用重新进入生物群落，构成一个循环。根据热力学第二定律（熵增定律），以热量的形式散失掉的能量不能被重新用于光合作用或化能合成作用，只能单向流动。

**水循环**也是生态系统中很重要的循环。植物的根系可以吸收土壤中的水分，通过蒸腾作用将水分蒸发散失的同时驱动体内物质的运输。植物的呼吸作用等新陈代谢活动也可以生成水分子，植物脱落的花、叶、果实、死亡的植株被分解后也可产生水分。

消费者直接饮水和摄取食物都能获取水分，动物的呼吸作用等新陈代谢也能生成水。动物通过呼吸、排汗、排尿等生理过程散失水分。

水循环与生态系统的能量流动之间的联系不如碳循环紧密。水主要提供维持生物体细胞赖以生存的液体环境，兼具调节水盐平衡、调节体温、促进排泄有毒的代谢废物等用途。

生态系统的物质循环中，几乎所有天然有机物都能被分解者分解，但是也有很多物质无法被生物利用、甚至对生物有毒有害。对生物有害的物质主要有重金属、人工合成的非天然有机物、放射性元素等。重金属如铅（Pb）、镉（Cd）、汞（Hg）等；人工合成的非天然有机物如 DDT、六六六（都是人工合成的杀虫剂）等；放射性元如铀-235、钚等。

这些物质要么在自然界中含量极其稀少（例如重金属和放射性元素），要么根本不存在（例如许多人工合成的非天然有机物），因此几乎所有物种都没有进化出将这些物质代谢分解并排出体外的机制。

由于人类的生产生活，将重金属和放射性元素大量聚集使用，合成从未有过的非天然有机化合物。如果此类有毒有害物质未经过无害化处理就随意排放到自然界，被动物误食误饮或植物的根系吸收后，可长期地积蓄在动植物体内，难以回归无机自然界。

生物体从周围环境吸收、积蓄某种化学元素或难以降解的化合物，使其在机体内浓度超过环境浓度的现象，叫作**生物富集**。

更严重的是，这些进入到生物体内且难以分解或排出的有毒有害物质可随着食物链传递，在营养级越高的动物体内含量越高，严重损害生物的生命活动，对生态系统起到严重的破坏作用。

很多体内富集了有毒有害物质的生物可能会被送上人类的餐桌。日本水俣病事件就是由于当地工厂把大量汞排放进入河流，汞在鱼体内富集，当地居民吃了鱼之后出现汞中毒的事件。因此有毒有害的污染物必须按规定进行无害化处理。

### 1.5 生态系统的信息传递

动物和植物的调节机制能感受到来自外界的刺激并做出相应的反应。生物接收刺激并作出反应的过程也可以看作接收信息并作出响应的过程。生物的生命活动和环境变化本身蕴含着信息，可以看作发出信息的过程。

例如：由于从冬季到春季连续光照的时间越来越长，因此连续光照的时间蕴含着季节信息，植物种子和幼芽只有在温度、光照、适度都适宜的季节萌发生长才能存活。动物同类之间可通过信息来判断究竟是在竞争食物还是在求偶交配。

信息对于动物尤为重要。动物有很强的运动能力，需接受视觉信息（光线）判断地形，躲避障碍物，利用遮蔽处，发现并捕捉猎物、躲避天敌等。听觉、味觉、触觉等形式的信息也有重要作用。

生物除了接收信息，也发出信息，如鲜艳的色彩、发出声音、散发气味等。

一些生物发出的信息对自身的生存有利。例如：鸟类发出求偶信息有助于交配繁殖。狼群发出声音进行交流，共同配合捕捉猎物。蜜蜂通过绕特定轨迹飞行，传递食物方位的信息。花朵散发出香气，吸

引昆虫来采食顺便帮助植物传粉等。

一些生物发出的信息对自身的生存不利。例如：捕食者发出的某些信息被猎物获取会导致猎物逃跑，降低捕猎的成功率。猎物发出的某些信息被捕食者获取，导致猎物容易被发现并捕获。

生态系统的各组成成分时刻都在传递和接收各种信息，这些信息对维持生态系统中各成员之间的关系有非常重要的作用，对维持整个生态系统的相对稳定至关重要。

根据信息载体的类型，生态系统中传递的信息可以分为三类：物理信息、化学信息、行为信息。

**物理信息**是通过物理过程传播的信息，大都没有专门的载体，直接体现在自然环境的基本物理现象当中，随处可见，无处不在，例如光、声、温度、湿度、磁场等。

物理信息可以来自生物，例如生物发出亮光、用声音交流等。物理信息也可以来源于非生物，例如太阳光、水流声、温度、湿度、磁场等。

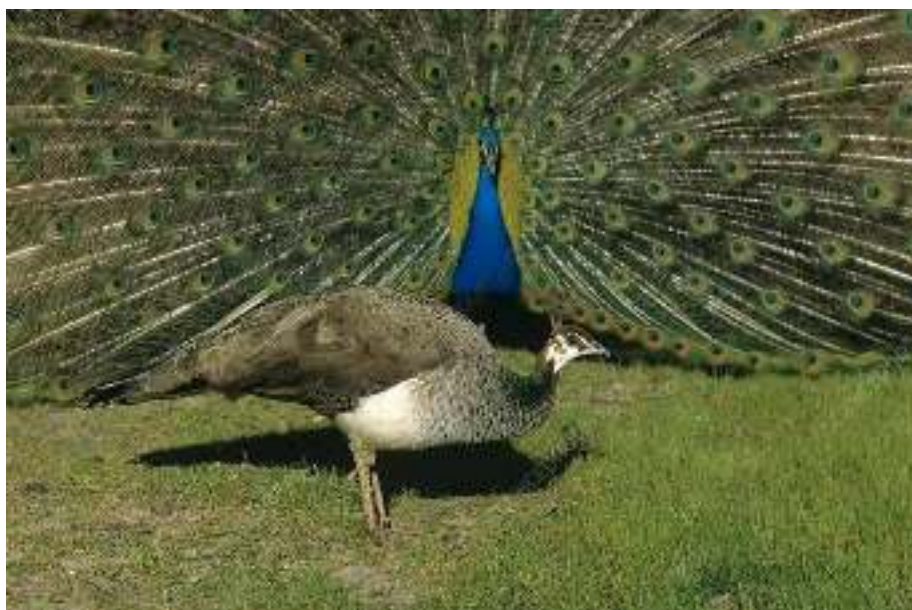
**化学信息**是由生物所产生的、可以传递信息的一类特殊化学物质。化学信息通常是特定的分子，一般只能由生物产生。

例如：植物花朵散发的香气实质上是某种化学物质，可吸引昆虫采食顺便帮植物传粉。昆虫、鱼类、哺乳动物能分泌一类叫作**信息素的分子**，其中很重要的一种叫作性外激素，可以吸引异性前来交配。

**行为信息**是动物通过特定动作传递的信息。行为信息只能由动物产生，既可以在同类之间传递信息，也可以在不同物种之间传递信息。

例如：很多雄性动物通过舞蹈的方式传递求偶信息。一些犬科和猫科动物会拱起背部、躯体前倾，向同类或其他物种传递表示威胁的信息。一些被捕食的猎物发现天敌接近后，会倒地不起、呼吸暂停，假装死亡，让捕食者误认为猎物已经死亡，由于这类捕食者只吃新鲜肉，不吃腐食或可能有病菌毒素的食物而放弃，猎物得以生存。





信息对于生命活动的正常进行、生物种群的繁衍生息、生态系统的平衡稳定有非常重要的意义。生物之间以及生物与非生物环境之间通过信息相互联系，共同构成密不可分的有机整体。

根据生物发出的各种信息和对各类信息的响应方式，人类对一些规律加以利用，可以预测农作物、牲畜、自然环境等的变化趋势，还可以人为调节生物的生命活动，提高生产效率，改善自然环境。

例如：使用人工合成的昆虫性外激素可以吸引昆虫，以便于集中消杀。通过人工控制光照时长和温度，可以让植物在需要的时间发芽生长等。

### 1.6 生态系统的稳定性

细胞、生物体、生态系统等各层面的生命系统都有维持自身的结构和功能的稳定，保持能量流动和物质交换的平衡的能力。生态系统保持结构和功能长期处于相对稳定的状态，叫作生态平衡。

细胞通过生物分子维持自身的平衡和稳定。生物体的细胞之间协同配合，通过体液、神经、免疫等方式维持平衡和稳定。生态系统通过各生物成分和非生物成分之间的相互作用维持自身的平衡和稳定。

生态平衡与生物体内环境的平衡和稳定性有很多相似之处。它们

都是动态平衡，生物机体的物质构成、内环境的稳态不是静止不变，而是处于时刻的变化中。物质既有输入又有输出，能量既有流入又有流出，温度既可以升高也可以降低，很多作用效果相反的变化相互制约，达到平衡。

生态系统的平衡与之类似，既有物质和能量从非生物环境输入到生物界，也有物质和能量从生物界输出到非生物环境。对于稳定的生态系统，各营养级的物质与能量的输入效率与输出效率大体相等。

生态系统的平衡主要包括三个方面：结构平衡、功能平衡、收支平衡。

**结构平衡**指生态系统的各组分保持相对稳定的特点。生态系统的组成成分主要包括各类生物和非生物环境。生物主要包括各类生产者、消费者、分解者。非生物环境主要包括大气、水、砂石等。成熟的生态系统当中的生物和非生物成分的种类和数量不会发生太大变化。

**功能平衡**指生态系统中的生产、消费、分解等生态过程能正常进行，不发生太大变化。一方面，生态系统结构上的平衡保证了各项功能的正常运转。另一方面，各项功能平稳运行，合成需要的物质，分解废弃的物质，持续不断地能量流动，也保证了生态系统结构的稳定。

**收支平衡**指生态系统中的生产者所合成的有机物的量保持相对稳定的状态。收支平衡可以看作功能平衡的一种，由于生产者是生态系统的基础，因此单独强调。

生态系统维持自身的稳定，需要能抵抗来自系统外的干扰或破坏，例如外来物种的入侵、自然环境的突然变化等。生态系统也有与生物体维持内环境稳态类似的调节机制——负反馈调节。

**负反馈调节**的原理已经在体液调节中学习。负反馈调节是系统的工作效果，会反过来使得系统减弱该工作的机制。负反馈调节在生态系统中普遍存在，是生态系统自我调节能力的基础。

例如：若一片草原上的兔子繁殖的数量过多，将吃掉大量的草，



使得草的数量急剧减少，导致大量兔子因缺少食物而死亡，减少了兔子的数量。同时，由于兔子数量增多，狼可以更容易地捕捉到兔子，使得狼的数量增加，可以捕食更多的兔子，加剧兔子数量的减少。

若兔子数量减少，草被啃食得较少，草的数量开始恢复，兔子的事物增多。同时，由于兔子数量过少，使得狼缺少食物，导致狼的数量减少。最终，兔子的数量得以恢复。

上述例子中，“兔子增多”导致“草减少”和“狼增多”，而“草减少”和“狼增多”的作用效果都减弱“兔子增多”，即：“兔子增多”的效果反过来似的“兔子减少”，即减弱“兔子增多”。

对于相反的情况“兔子减少”，将导致“草增多”和“狼减少”，而这两者的作用都促使“兔子增多”，即减弱“兔子减少”。

生态系统能够维持并恢复自身结构和功能相对稳定平衡的能力叫作**生态系统的稳定性**。生态系统的稳定性主要表现为两个方面：抵抗力稳定性和恢复力稳定性。

**抵抗力稳定性**是生态系统能直接抵抗外界干扰并维持自身结构稳定不变的能力。例如：当有少量污染物侵入生态系统时，生态系统能通过物理沉降、微生物分解等方式将侵入污染物消除。当有外来物种进入生态系统时，通常会由于缺少食物、被捕食、感染疾病、没有栖息地等原因灭绝。

**恢复力稳定性**是生态系统在受到外界干扰因素的破会后，再次恢复到原状的能力。例如：当森林发生火灾或草原遭遇蝗灾过境，植物和动物大量死亡后，森林和草原上会重新生长出生物，经若干群落演替后，再次恢复到原来的样貌。

通常一个生态系统的复杂程度越高、物种越丰富，则其抵抗力稳定性越强，恢复力稳定性越弱。生态系统的结构越简单、物种越少，则恢复力稳定性越强，抵抗力稳定性越弱。

按照荒漠、草原、森林的顺序，各生态系统的复杂程度依次升高，

物种丰度依次增大，抵抗力稳定性依次增强，恢复力稳定性依次减弱。

这是由于结构越复杂、物种越丰富的生态系统，越可能具有抵抗特定外界干扰的成员，且互相补位的能力也更强，抵抗外界干扰的能力也越强。然而，由于系统越复杂，内部各成员之间的关系越细致精密，一旦遭到破坏，要修补起来将非常困难。

结构越简单、物种越稀少的生态系统应对扰动的手段越少，很多时候只能听之任之。同时，由于系统简单，重新构造恢复到原有结构也较容易。

若把生态系统比作一张网，则结构复杂、物种丰富的生态系统相当于一张非常紧密结实的网，用一般的力气很难把网扯破，即“抵抗力”非常强。但是一旦把网扯破，要重新编织好会很困难，即“恢复力”较弱。

结构简单、物种较少的生态系统相当于一张简单疏松的网，不需很大力气就能把它扯破，但是要重新编织起来也较容易。

对生态系统的研究对于人类非常重要。生物圈是人类唯一赖以生存的环境，生物界是人类食物的最主要来源，人类呼吸的氧气来自植物的光合作用。人类必须学习了解生态学规律，要保持好各类生态系统的稳定。

例如：农田是一种较为简单的生态系统，抵抗力稳定性较弱，要想长期从农田中获取粮食，就要确保补充足够的光能、二氧化碳、水，特别是各类肥料和无机盐，同时还要防止病虫害的侵扰。

森林是一种高度复杂的生态系统，对于维持地球的大气、水、温度等的稳定非常重要，虽然森林的抵抗力稳定性很强，但还是无法抵抗来自人类滥砍滥伐、无限制捕猎、甚至纵火破坏，森林一旦被破坏，极难恢复原状，将造成地球气候失调。

### 小结

本章主要学习生态系统的结构,生态系统的能量流动、物质循环、信息传递,以及生态系统的稳定性。需重点结合具体的生物体的行为、物种之间的关系、生物体与非生物环境之间的关系,理解生态系统的结构、能量流动、物质循环、信息传递、平衡和稳定性等方面的性质和规律。

## 第二十一章 人与环境

人类是一种生物，也是生物圈的组成成分之一，因此人类的活动也遵循生态学的基本规律，与其他物种之间有相互影响，与环境之间也有相互影响。人类又与其他生物不同，有很强的改造自然的能力。

正是因为人类的生存离不开生物圈，人类又会对生物圈产生巨大影响，所以要特别注重人类对环境的影响，这不仅仅是保护环境，更是保护人类自己。

### 一、人与环境

人类由于具有独特的智能，因此是一种很特殊的生物，人类身为生物的一种，须遵从生态学的自然规律的同时，也对环境和其他生物造成更加深远的影响。

#### 1.1 人类对环境的影响

人类作为一种动物，在生态系统中的主要角色是消费者。人体既不能像生产者那样固定太阳能、固定碳元素，也不能像分解者那样高效率地分解有机物，只能通过食用其他生物的方式获得能量和物质。

人类对环境的主要影响主要体现在两个方面：采集利用资源和排放废弃物。

**采集利用资源**方面，人类由于能学习使用工具，发展出发达的科学技术，可以把几乎所有的生物作为食物，因此无法把人类归为任何一个营养级，人类可以位于除第一营养级以外的任何营养级。

此外，人类通过种植、畜牧、捕捞等生产模式，使用化肥、杂交育种等技术，极大地增加了食物的产量，并通过改造自然环境不断地扩大生存空间。人类在不断地增强从自然中获取资源、利用资源的能力的同时，也给自然环境带来巨大的压力。

**排放代谢产物**方面，人类除了自身机体的代谢产物外，生产生活也会产生大量的垃圾和废物，且很多垃圾和废物无法被自然分解或清

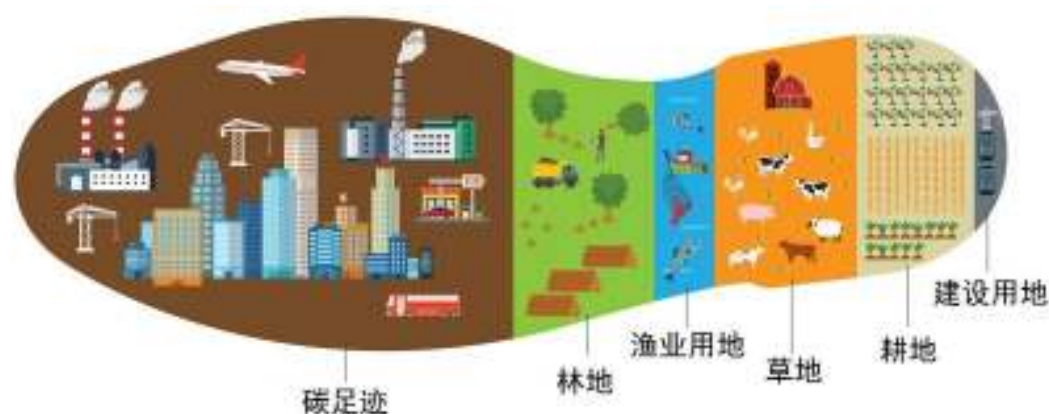
除，给自然环境带来巨大的压力。例如：

（1）很多人工合成的有机物、聚合物等，原本并不存在于自然界，因此自然界没有将其分解的能力。此类物质随意丢弃后将长期存在，并对生物造成伤害。

（2）很多重金属、稀土金属、放射性物质原本在自然界中非常分散，浓度极低。由于人类的提炼聚集，随意排放后在局部区域内聚集，对生物造成严重毒害。

（3）人类的工业生产排放出大量的二氧化碳等产物，自然界虽然有循环机制，但是由于排放量过大，超出了自然环境的处理能力，也对环境造成极大影响。

在现有技术条件下，维持某一人口单位（一个人、一座城市、一个国家或全人类）生存所需的生产资源和吸纳废物的土地及水域的面积，叫作**生态足迹**，也叫作**生态占用**。基本的生态足迹如下图所示。



**碳足迹**表示扣除海洋吸收的碳元素后，吸收化石燃料燃烧、畜牧业养殖业等人类生产生活所排放的二氧化碳所需的森林面积。

**林地**表示生产木材、纸浆、薪柴等产品所需的林地面积。

**渔业用地**表示养殖或捕捞水产品所需的水域面积。

**草地**表示生产肉、蛋、奶、毛皮等畜牧产品所需的草地面积。

**耕地**表示种植农作物、经济作物等植物所需的农田面积。

**建设用地**表示建造住房、交通、工业、公共设施等所占用的面积。

生态足迹可以进行等价换算。例如：对某一人口单位所需的食物，可以全部换算成植物生长所需的面积。按照一级的能量中只有10%流入到下一级估算，若产出1kg第一营养级的食物（例如玉米）需要的面积为 $a$ ，则产出1kg第二营养级的食物（例如兔肉）所需要的面积约为 $10a$ ，产出1kg第三营养级的食物（例如蛇肉）所需要的面积约为 $100a$ 。

代谢废物和生产生活垃圾的分解通常很难推算。其中，天然的垃圾容易被自然分解，需要的生态足迹较小，例如食物残渣、粪便、植物编织物、动物皮毛制品等。

需深加工的工业产品，很难被自然分解，需要的生态足迹非常大，例如手机、电视等电子器件、塑料袋、化纤衣服等人工制品、实验室的废弃试剂等。

人类对自然资源的不合理利用和对垃圾的不合理处置引发了很多环境问题，下面是一些比较典型且严重的方面。

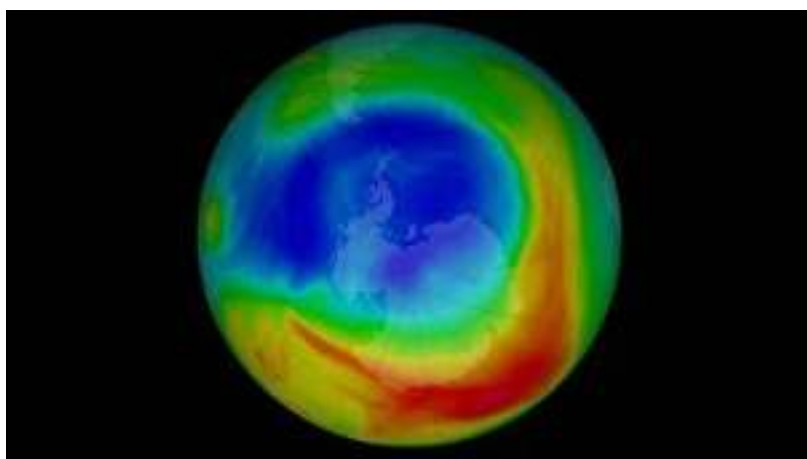
**全球气候变化。**主要由人类过度利用化石燃料引起。化石燃料主要包括石油、煤、天然气等，它们来自于远古时代的生物的遗体和残骸，经过长时间的地质作用形成。化石燃料燃烧的主要产物是水和二氧化碳。二氧化碳是一种温室气体，大气中二氧化碳含量升高可引起全球气温升高，导致南极冰盖融化，全球海平面升高，部分陆地被淹没，使得很多沿海地区的环境被破坏。此外，海洋对调节全球气候有非常重要的影响，海平面上升也会对全球气候造成深远影响。



**水资源短缺。**虽然地球表面 70% 都被海洋覆盖，但是海洋中的盐浓度很高，难以直接被陆地上的动植物和人类利用。陆地上的动植物和人类只能直接利用盐浓度极低的淡水。由于人类过度开采和利用淡水资源，超过了生物圈水循环恢复淡水的能力，造成水资源枯竭。



**臭氧层破坏。**地球大气中有一层臭氧层，主要由臭氧构成，可吸收大量对生物体有害的紫外线。人工合成的氟氯烃（一种含有氟元素和氯元素的有机物，也叫作氟利昂，主要用于空调制冷）被大量排放在大气中。氟利昂很难分解，且对臭氧分解为氧气的化学反应起到催化作用。氟氯烃加速臭氧分解，破坏臭氧层，照射到地面上的紫外线增多，对生物造成极大伤害，现在南极上空已经出现绝大的臭氧空洞。



**土地荒漠化。**由于干旱少雨、大风吹蚀、流水侵蚀等自然因素，或人类破坏植被、过度放牧、污染土壤等人为因素，导致土地退化，



无法生长植物及其他生物。人类的过度放牧、大量排放污染物已经成为导致土地荒漠化的重要原因。



**生物多样性丧失。**由于人类的影响，导致许多物种灭绝。虽然不断有物种随着自然界的优胜劣汰灭绝，但是人类的过量捕杀、破坏栖息地、排放污染物等行为，使得大量物种以非正常的速度快速灭亡。下图为已于 1681 年灭绝的渡渡鸟的模型。



**环境污染。**主要包括大气污染、水体污染、土壤污染，主要由人类过量排放或排放有毒有害气体、液体、可溶物、固体等行为所导致。导致大气污染的物质主要有二氧化硫、三氧化硫、各类氮的氧化物等，是酸雨的主要原因，氟氯烃也是严重的大气污染物。导致水体污染的主要物质为各类重金属或含有重金属的化合物、农药、塑料等，它们也往往也是主要的土壤污染源。



## 1.2 生物多样性及其保护

顾名思义，生物多样性可以理解为生物有很多样的意思。生物多样性主要包括三个层次：遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性。

**遗传多样性**指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和非常多样。遗传多样性是在分子层面的多样性。遗传物质是决定生物体性状的关键因素，遗传多样性决定了物种多样性，同时也决定了同种生物体的性状也具有多样性。下图为有各种不同颜色基因的玉米。



**物种多样性**指自然界中每个物种都具有与其他物种不同的特点。物种多样性是遗传多样性在生物体层面的具体表现。由于通常人类的生产生活体现在生物体层面，因此物种多样性对人类的重要性最为直观，一般物种越多，资源的种类就越多。下图是一些不同种类的鸟类。



**生态系统多样性**指地球上的生态环境（简称生境）、生物群落、生态系统的多样性，以及生态系统的组成、结构、功能等随着时间推移发生变化所产生的多样性。生态系统是建立在物种多样性的基础上，只有物种足够丰富，才有可能产生复杂的相互作用形成不同的群落，与环境共同组成不同的生态系统。

生物多样性对人类非常重要。最根本的原因是人类目前只能在生物圈中生存，几乎所有人类必须的能量、物质都来自生物圈，因此生物多样性对于维持生物圈的稳定非常重要。

一方面，人类所赖以生存的食物只能来源于生物，生物多样性为人类提供了种类丰富的食物，是人类生存的物质基础。另一方面，生物多样性对于维持生态系统的稳定极其重要，大气中氧气的含量、地球的平均温度、地表的水资源等，维持适宜人类生成的环境离不开各种生物的协同配合。

然而，由于人类不恰当的活动，正在导致生物多样性丧失，很多物种濒临灭绝或已经绝种。人类破坏生物多样性主要有三种方式：过度捕捞、破坏环境、污染环境。

（1）过度捕猎（捕捞）是导致物种灭绝的直接原因。若种群数量低于某个最小值，则该种群的数量将无法恢复到原有水平，而是将彻底灭绝。由于人类的滥砍滥伐、过度捕猎和捕捞，使得很多物种的数量低于这个最低值以致于几近消灭殆尽。

（2）破坏野生动物的生存环境将导致很多野生动物由于无法获取足够食物、无法筑巢筑窝、繁衍更加困难、难以保护自己和后代等原因而濒临灭绝。人类开垦田地、开采资源、建设城市、铺设道路等活动都可能会对野生动物的生存环境造成破坏。

（3）污染环境将导致很多生物患上严重的且无法痊愈的疾病，生物由于大量患病死亡而濒临灭绝。人类制造的很多塑料制品无法自然降解，也不能被生物所消化，如果随意丢弃被动物误食后可能会导

致患病甚至死亡。很多有毒的重金属、过渡金属等原本在自然界中的含量接近于零，人类的工业生产需提纯并聚集这些物质，如果高浓度的有毒有害物质排放进土壤、河流、湖泊、海洋中，将会对其中的生物造成严重毒害。海上油轮泄露石油、核电站泄露核废料都会对生物造成极其严重的毒害。

对生物多样性的保护措施主要从控制上述三种破坏方式入手：

(1) 限制砍伐、捕猎、捕捞。通常对特定的植物、动物、鱼类都有封山育林、禁猎期、禁渔期等规定，让生物恢复到一定数量后再进行采集。

(2) 进行生产建设活动前进行严格的环境评估，尽可能减小对环境的负面影响。若发现脆弱的生态环境或濒临灭绝的物种，及时采取保护措施，建立专门的生态保护区，或迁移到适于生存的区域。

(3) 严格控制垃圾和废物的排放，对有毒有害物质无害化处理。

### 1.3 生态工程

生态工程是人类利用生态学、系统学等学科的原理和规律，对人工生态系统进行分析、设计和调控，对被破坏的自然生态系统进行修复、重建的工程。生态工程旨在促进人类与自然界协调发展，提高人类利用生态系统的有效性和可持续性。

生态系统的结构、能量流动、物质循环、信息传递、平衡及恢复等规律，在生态工程的角度，主要体现为几条基本的原理：自生、循环、协调、整体。生态工程根据这些原理设计出具体的工程应用。

**自生**可以理解为“自动生长”。一方面，生物能自发地进行新陈代谢、再生更新、生殖繁衍，转化利用外界的能量和物质，形成生物个体层面的自生。另一方面，生物之间通过各种联系和作用形成种群、群落、生态系统等复杂的组织或系统，这些组织或系统能自我组织、自我优化、自我调节、自我更新，形成系统层面的自生。

利用自生原理，根据生物个体、种群、群落、生态系统自生的规律，选择恰当的物种或创造适宜的环境，由生物自我生长、自我组织，最终实现人类想要的结果。

种植作物就是对自生原理的典型应用，农作物在适宜的环境下自我生长，人类获取所需要的粮食。

自生原理也应用于修复被污染的环境，通过培育能分解污染物的动植物，利用它们的自生过程，达到消除污染的目的。

**循环**就是生态系统中的物质循环。生态系统中，物质总是在生物与非生物之间来回转化。物质需要以一定的效率从非生物界进入生物界，成为构成生物体的物质基础。物质也需要以一定的效率从生物界回到非生物界，作为生命活动的物质基础。

对循环的利用主要体现在维持物质从生物界到非生物界、从非生物界到生物界，这两个转化的效率相对平衡。

例如：在种植作物时，土壤中的氮磷钾等微量元素经植物吸收后被人类利用，长期下去将导致土壤缺乏微量元素，该情况叫作土壤肥力降低。为保持土壤较高的肥力，通常需要施加肥料予以补充，也可以采取休耕或多种植物轮种的方式让土壤自行恢复。

**协调**是构成生态系统的各物种之间、生物与非生物之间的协调关系。各物种分别占据不同的生态位，通过原始合作、互利共生、捕食、寄生、种间竞争等方式相互联系和作用，共同构成具有一定抵抗力稳定性和恢复力稳定性的有机整体。协调是生态系统能长期正常发挥作用的必要因素。

**整体**是整个生态系统、人与环境之间的关系等种种问题，都需要从整体上考虑。既不能只为了人类的短期发展，对生态系统造成严重的且难以恢复的伤害，也不能只为了维护生态系统的繁荣，而过分损害人类正常的生产生活。



## 小结

本章主要学习人与环境之间的关系，主要包括人类对环境的需求和对环境造成的影响。需重点理解人类作为生物圈的一份子，只能依赖适宜的生态环境才能存活，以及人类有较强的改造自然能力，特别是高度发达的科学技术对环境产生的负面影响。要能利用生态学原理解释环境问题，提出可行的解决方案。下图为最终失败的生物圈 2 号。



到本章结束，已完成高中生物关于自然界知识的学习，接下来将继续学习应用生物学知识所发展出的生物技术。可重新回顾前面的所有内容，梳理体会生物分子、细胞、生物体、种群、群落、生态系统等各层级之间在结构、性质、规律等方面的联系，思考寻找贯穿于整个生物学各个方面的一般性的规律和原理。

## 第二十二章 发酵工程

生物技术是利用生命活动的有关现象、规律和原理,改良动植物或为特殊用途培养微生物的技术。生物工程是以生物学理论为基础,利用工程领域的知识实现大规模生产的技术。生物技术与工程主要包括发酵工程、细胞工程、基因工程等。

发酵工程是利用一些特定种类的微生物的新陈代谢功能,工业化地生产或加工所需的生物化学产物的工程技术。人类应用发酵技术已有很久的历史,醋、酒、奶酪等食品都是通过发酵得到,现如今可以通过更加工业化的方式实现高效率的大规模生产。

汉字“酵”由左右两部分组成,左边的“酉”表示与酒有关,右边的“孝”表示该字的读音。“酵”字原义为“酒母”,即“酒的来源”。早期人们发现一些物质能把粮食变成酒,于是把粮食变质成为酒的过程叫作“发酵”。“发酵”的含义拓展到更广泛的粮食变质成为其他食品。

### 一、发酵工程

生物学家发现,发酵实质上是酵母菌、乳酸菌等微生物,通过自身所合成的特定酶的催化作用,将葡萄糖转化为乙醇、乙酸、乳糖等物质的过程。

#### 1.1 传统发酵技术

在科学还不发达的很久以前,人们就已经通过意外发现、反复尝试、经验积累的途径掌握了酿酒、酿醋、制奶酪等传统的发酵技术,知道可以利用某些特定的提取物生产相应的食品。

由于物质的转化过程主要在酶的催化下进行,因此学届曾经把“酶”翻译为“酵素”,即“引起发酵现象的物质”。现在一般把酵素当作酶的别称。

随着生物学研究的发展,人们逐渐认识了解了发酵的生物学原理。发酵是指人们利用微生物,在适宜的条件下,将原料通过微生物的代

谢作用转化为人类所需要的产物的过程。

常用的传统发酵技术主要有乳酸发酵、酒精发酵、醋酸发酵等。

**乳酸发酵**是葡萄糖在相应的酶的催化作用下，分解成乳酸的过程。

下面是乳酸发酵的化学反应方程式：



**乳酸菌**是一类能进行乳酸发酵的细菌的统称。乳酸菌是厌氧菌。乳酸菌还可以细分为有很多种类，在空气、土壤、植物体表、人或动物的肠道内都有分布。

乳酸发酵实际上是乳酸菌进行无氧呼吸的过程。乳酸菌进行无氧呼吸产生乳酸的过程在关于呼吸作用的章节中已经学习。乳酸发酵主要用于生产酸奶、奶酪、泡菜等食物。

一些其他生物的细胞也能进行该过程，例如人体的肌细胞在人剧烈运动时进行无氧呼吸，将肌糖原转化为乳酸，为肌肉提供能量。乳酸不能在肌细胞中继续氧化，而是经血液循环到肝脏中被重新转化为肝糖原。

**酒精发酵**是葡萄糖在相应的酶的催化作用下，分解成酒精(乙醇)和二氧化碳的过程，下面是酒精发酵的化学反应方程式：



酒精发酵实际上也是细胞进行无氧呼吸的过程。酒精发酵所使用的微生物主要为酵母菌。酵母菌是兼性厌氧的单细胞真菌，既能进行有氧呼吸，将葡萄糖完全氧化为水和二氧化碳；也能进行无氧呼吸，将葡萄糖不完全氧化为乙醇和二氧化碳。酵母菌在有氧条件下繁殖能力较强。

酒精发酵主要用于制作两类食物。一类是馒头、面包等，由面粉经酵母菌发酵后，再蒸或烘烤制成。另一类是酒类，由谷物、水果等经酵母菌或酒曲发酵后制成。

**酒曲**是从发霉的谷物上的曲霉中提取的物质，其有效成分是相应

的酶。酒曲在将葡萄糖分解为乙醇之前，还需由酒曲中特定的酶将淀粉分解为葡萄糖，或将蛋白质转化为糖类。曲霉是一种霉菌，霉菌和酵母菌都属于真菌。

一些其他生物的细胞也能进行该过程，例如植物细胞在缺氧条件下进行无氧呼吸，然而产生的乙醇对植物细胞有毒害作用，因此植物不能长时间在无氧环境中生存。

**醋酸发酵**是产生醋酸的发酵反应。醋酸发酵主要用于制造各类醋，使用的微生物主要为醋酸菌，是一种转性好氧的细菌。

醋酸发酵是有氧发酵，需在有氧条件下进行。而乳酸发酵和酒精发酵都是无氧发酵，需在无氧条件下进行。

醋酸发酵有两种反应类型：当糖源（即“糖的来源”，不是“糖原”）充足时，糖在相应的酶的催化作用下，氧化生成醋酸、水和二氧化碳，化学反应方程式为：



当缺少糖源时，醋酸菌可先将乙醇氧化为乙醛，再将乙醛氧化为乙酸，总的反应是乙醇被氧化为醋酸和水，化学反应方程式为：



乳酸发酵、酒精发酵、醋酸发酵等已有很长的应用历史，生产流程也在不断地优化，直到近代生物学研究探明了它们的基本原理，才发展出现代的微生物培养技术和发酵工程。

## 1.2 微生物的培养技术

生物学家和工程师根据微生物生长繁殖、新陈代谢所需的营养物和环境特点，发展出微生物的培养技术，可以高效率地培养所需的微生物。

微生物的培养类似于种植植物。虽然植物是自养生物，微生物是异养生物，然而在实际培养过程中，微生物和植物都不能自由移动，



只在固定的区域生长。微生物所需要的营养全都在“土壤”里，只需在“土壤”里添加养料，不需要像喂养动物般定期投喂。

可以将微生物的培养与种植小型植物的过程相类比。微生物的培养步骤主要包括配置培养基、灭菌、接种、分离和培养等。配置培养基相当于配置有养料的“土壤”，灭菌相当于消灭杂草，接种相当于播种，分离和培养相当于移植和继续栽培。

### （1）配置培养基。

**培养基**是培养微生物的“土壤”。由于除氧气外，微生物所需的全部能量和物质都来自培养基，因此需专门配置适于微生物生长繁殖的培养基。

根据培养基呈固态还是液态，可以分为固体培养基和液体培养基。

**固体培养基**是呈固态的培养基，通常需使用琼脂等凝固剂，有时也可直接使用天然的含有营养物质的固体，例如牛肉膏。固体培养基的主要优点为：微生物在固体表面的生长情况容易观察，可以直观了解微生物的生长和繁殖等情况。同时各菌落分散开来，易于筛选想要的微生物群落。

**液体培养基**实际上就是含有微生物所需要的营养物质的溶液。主要优点是培养基内部成分较均匀，可以根据需要扩大溶液的总量进行连续培养，便捷地高效率培养所需要的微生物。

下图分别为固体培养基和液体培养基，固体培养基上的斑点为微生物群落。



一般先将冷冻的微生物群落放入室温的液体培养基中缓慢解冻并初步培养，再接种到固体培养基中培养，筛选出所需的群落后再转移入液体培养基进行大规模培养。

不同的微生物所需的营养物质往往各不相同，但是总的来说，一些生物都需要能源、碳源（提供有机碳元素的物质）、氮源（提供氮元素的物质）、水、无机盐等，因此各类培养基的主要成分差别不大。

配置培养基的常用物质有牛肉膏、蛋白胨、食盐、水等。

**牛肉膏**是用牛肉加工成的固体，与人吃的牛肉成分相似，主要提供碳源、磷酸盐、维生素等。

**蛋白胨**是用肉加工制成的胶状物质，主要成分与人或动物的食物也很相似，主要成分为蛋白质，可提供氮源和维生素。

**食盐和水**是生物生命活动所必须的物质，有时还会额外添加葡萄糖作为能源。

一些微生物需要特殊的营养物质或生长环境。例如培养乳酸杆菌时需添加维生素，培养霉菌时需酸性环境，培养厌氧微生物时需创造无氧环境。

## （2）灭菌。

**无菌技术**在微生物的培养中至关重要。

种植农作物时，若田间有很多杂草，不仅会占据农作物生长的空间，还会竞争农作物所需要的养料，因此需经常除去杂草。微生物的培养同理。

由于培养基中富含各种微生物生长需要的物质，而空气中充满了各种肉眼不可见的微生物，很容易混进培养基，与所需培养的微生物竞争营养物质和生存空间，有的甚至还会分泌有毒有害物质。

即使混入的微生物危害性可以忽略，由于微生物的体积很小，导致完全分离不同的微生物非常困难，因此最好从开始就确保培养基中没有其他微生物存在。

为创造无菌条件，最常使用的是消毒和灭菌技术。

**消毒**是使用较温和的物理、化学、生物等方法消杀物体表面或内部的一部分微生物的方法。例如用酒精灯烘烤玻璃试管、用酒精喷洒培养皿等。

虽然消毒只能消杀一部分微生物，不能做到全部消灭。由于消毒操作较为便捷，在大多数情况下足以达到所需要的条件，因此非常实用。

**灭菌**是用强烈的物理、化学等方法彻底消杀物体内外所有微生物的方法，可以彻底消灭包括芽孢和孢子（相当于微生物的“种子”）等生存能力很强的生物形式。灭菌可操作实施起来较为麻烦，例如使用专门的高温烘箱等。

实际操作中，一般先使用随不太方便但能彻底消灭所有微生物的灭菌操作，对仪器设备进行彻底消杀，再在后续操作中持续使用较便捷的消毒操作，防止微生物的侵入。待所需的微生物种群培养达到一些规模后，一般的其他微生物侵入培养基的难度也将大大增加。

### （3）接种。

在配置好培养基，并对设备进行灭菌之后，注意保持全程无菌的条件，进行接种操作。

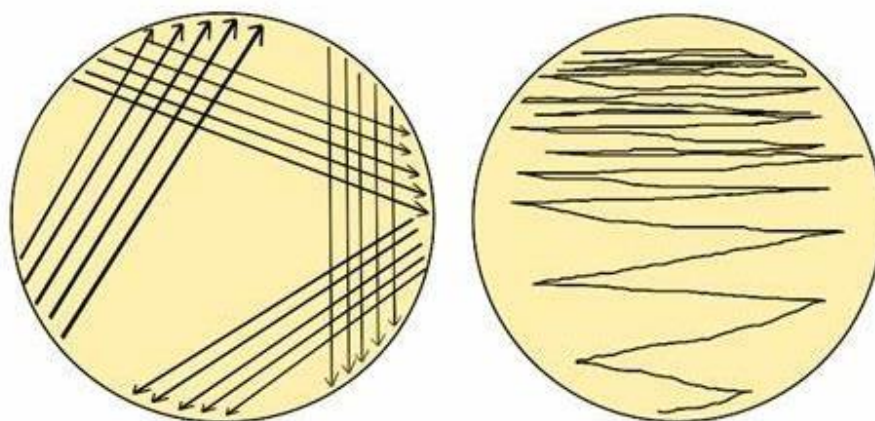
通常微生物以溶液的形式低温冷藏或冷冻在冰箱里，需要时再从冰箱里取出，直接倒入室温下的液体培养基缓慢解冻并培养。

**接种环**是将液体培养基中的菌群接种到固体培养基中的主要工具。一般先用酒精灯对接种环进行消毒，将接种环在溶解有微生物的液体培养基中蘸取后，在无菌的固体培养基表面划线。

划线的过程中，被蘸取出的细菌会留在固体培养基上。需注意，第一次划线的末端为第二次划线的开端，且第二次划线与第一次成一定角度，第二次划线的末端为第三次划线的开端，且第三次划线与第二次成一定角度，依次类推。非相邻的划线之间不要相互接触或重叠，

从而尽量确保微生物群落之间不会重叠，以便于后续的培养、观察和取用。

划线时，根据实际需要，既可以每次都沿同一方向平行地划若干条平行线，也可以沿“之”字型每次只划一条线。如下图所示。



#### （4）分离和培养。

使用固体培养基在适宜的温度环境下培养一段时间后，可以在固体培养基的表面观察到很多圆形的痕迹。痕迹的圆心处最密集、越靠近外侧越稀疏，与日常生活中食物轻微发霉的样子相似。

每一个小的痕迹就是一个菌落，通常一个菌落由一个微生物繁殖形成。若来源只有一种微生物，则每个菌落都是同一种微生物。若来源有多种微生物，则可根据实验中的筛选条件选择所需的菌落。

确定所需的菌落后，直接将其连同附近的固体培养基刮取下来，注意不要混入其他菌落，转移到新的培养基（一般为液体培养基）中继续培养即可。

以上是**微生物的纯培养**的主要过程。此外，根据需要有时会把多种微生物共同培养，目的是得到具有特定功能的某一种或几种微生物，这种操作叫作**微生物的选择性培养**。

根据实验或生产需要，通过专门调配培养基的配方或设置环境条件，只允许满足特定条件的微生物生长，同时抑制或阻止不符合该条件的微生物生长的培养基叫作**选择性培养基**。

一般根据所需筛选的微生物的特点配置相应的选择性培养基,例如加入某种抗生素、缺乏某种营养物质、调节至特定的酸碱性、温度等条件等。

例如:某病人的体液中含有细菌,其中绝大多数细菌都会被抗生素杀死,而某种病菌具有抗生素的抗性,不会被抗生素杀死。若要提取该有抗性的病菌,可以在用加入抗生素的培养基培养病人的体液提取物,只有具有抗生素抗性的细菌可以生长繁殖,没有抗性的其他细菌都被抗生素杀死,最终获得该抗性细菌的菌落。

土壤中的固氮菌能固定空气中的氮气,将其转化为植物可以直接利用的氨类化合物。为得到这种细菌,可以配置没有氮源的培养基并同时提供充足的氮气,用于培养土壤中的细菌。只有固氮菌能正常生长繁殖,其他细菌由于缺乏氮源而无法生存,最终获得固氮菌的菌落。

选择性培养可以看作是人为创造的环境变化,按照“适者生存”的原理,筛选出相应的物种,与进化的过程类似。这种人为施加的选择叫作**人工选择**,与自然选择相对应。

### 微生物的数量测定。

实验和生产中有时需了解样品中微生物的浓度,一般通过稀释涂布平板法统计。稀释涂布平板法就是先将含微生物的培养液(也叫作菌液)稀释,再按照接种的操作涂到统计平板上。

由于在固体培养基中培养的微生物,每一个小圆斑就是一个菌落,由样品中的一个细菌生长繁殖而来。无论小圆斑的大或小,形状是否偏离标准的圆形,都代表培养基中的一个细菌。

在将菌液涂在统计平板前,须将菌液充分稀释。若稀释度不够高,则在涂板时很有可能将多个微生物涂在同一位置,导致一个菌斑由不只一个微生物繁殖而来,从而造成数据错误。

涂板并培养后,直接数出固体培养基中小圆斑的数目 $n$ ,再根据所接种的培养基的体积占原液体培养基的比例 $k$ ,即可推算得到样品

中活细菌的大致总数  $N = kn$ 。

为减小偶然性导致的误差，让统计数据尽可能准确，通常需同时培养多个固体培养基分别计数，再求其算术平均数。

### 1.3 发酵工程

发酵工程与种植植物并收获果实的生产方式类似。

发酵工程的原理与微生物的纯培养技术基本相同，二者的区别主要体现在目的和规模上。

目的方面，微生物培养实验的目的多为培养获得特定的微生物群落，作为进一步研究或生产的材料。发酵工程的目的多为利用培养的微生物生产乳酸、酒精、醋酸等产品。

培养规模方面，微生物培养实验中微生物的数量和密度非常小。发酵工程所培养的微生物的数量和密度非常巨大。

这两种培养方式在微生物的数量和密度上的巨大差异，导致溶液的均一性、热量传递、营养物质和产物的运输等许多方面的性质特点截然不同，需着重考虑的因素有极大的差异。

高中阶段通常不需专门深究微生物培养实验与发酵工程生产之间的巨大差异，只需掌握它们原理上的共同点即可。

发酵工程的基本环节主要包括选育菌种、扩大培养、配置培养基、灭菌、接种、发酵罐内发酵、分离提纯产物并获得产品等步骤。

通常在确定使用的菌种后，同步分别进行选育菌种、扩大培养和配置培养基并进行灭菌的操作。

**选育菌种。**根据所需生产的发酵产品，选择或培育相应的微生物。既可以选择天然已经存在的微生物，例如酵母菌、乳酸菌、曲霉等，也可以使用生物技术，通过诱导变异、杂交等方式培育新的菌种。

**扩大培养。**发酵工程的工业生产规模非常大，通常需要非常大量的微生物进行生产，因此需将微生物进行大规模培养繁殖。可类别为



在果园里大量种植果树。

**配置培养基。**培养微生物需配置相应的培养基，并根据培养规模配置足量的培养基。

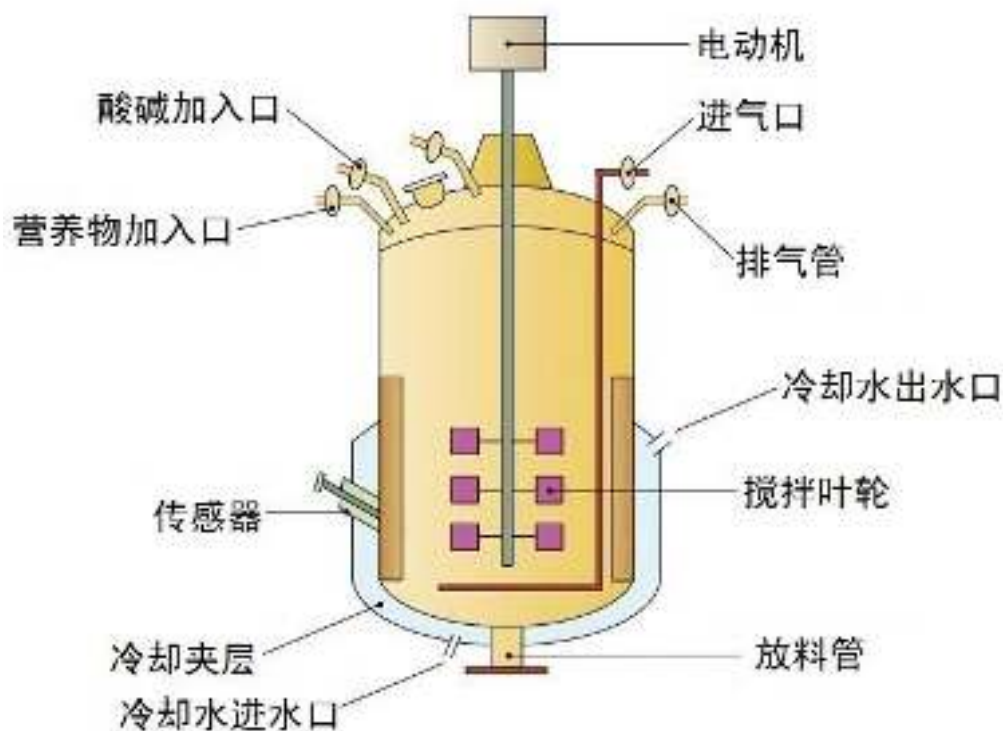
**灭菌。**正式开始培养所使用的菌种前，需对所有仪器、设备、试剂等进行严格的灭菌，确保全过程不会混入其他微生物。

**接种。**完成菌种的选育和扩大培养，以及培养基的配置和灭菌后，即可进行接种。由于发酵工程通常使用专门的机器设备（发酵罐），因此接种过程通常需按照设备的说明书操作。

**发酵罐内发酵。**大量微生物在发酵罐内进行新陈代谢，合成所需的产品。发酵罐内的环境一般由设备通过自动化系统自动控制。正常情况下不需额外操作，只需根据设备的信号做出相应的调整即可。

**分离提纯产物并获得产品。**发酵完成后，发酵罐中主要为微生物、培养基、所需产品、代谢废物等多种物质的混合液，需通过化学或生物的方法将不同的成分分离后，获得纯净的产品。

发酵罐的基本结构如下图所示。



使用发酵罐时,一般先打开发酵罐顶上的盖子,直接倒入发酵液,控制好温度等环境并开始搅拌后,再从相应的加入口适时适量地输入营养物、酸碱、空气等。发酵完成后,从放料管中放出产物,进行分离提纯即可。

由于空气的密度小于发酵液,为充分利用气体,一般将从下部通入新鲜气体,从上部排出废气。由于发酵液一般上部温度高于下部,为充分利用冷却水,一般将冷却水从下部输入冷却夹层,从上部排出。

发酵工程被用来生产很多种类的产品,这些产品都由微生物直接合成或合成其关键原料。例如:作为食品或食品添加剂的乳酸、醋酸、氨基酸、维生素、食品色素、香料等。作为药物的青霉素、激素、免疫蛋白等。作为农业产品的微生物肥料、微生物农药、微生物饲料等。

发酵产品的主要优点是它们都是天然存在的物质,由天然存在的微生物合成,也能被自然界分解,对人、动物、植物及其他生物的作用效果了解得较充分。而很多自然界不存在的人工合成品难以被自然降解,且对生物的作用尚未完全了解,存在较大风险隐患。

## 小结

本章主要学习传统发酵工艺、微生物培养技术和发酵工程,可与种植农作物进行类比。需掌握各传统发酵工艺所使用的微生物的基本知识和涉及的生物化学反应方程式,以及现代发酵工程的主要产品。需重点掌握微生物培养的具体操作和原理,若有条件需认真操作实验,若无条件需结合课本图片想象模拟各实验操作,要能根据要求设计出发酵工程的大致流程。



## 第二十三章 细胞工程

细胞工程是应用细胞生物学、分子生物学和发育生物学等细胞层面的原理和方法，借助细胞自身生命活动的规律，结合一定的人工调节或干预，从而获得特定的细胞、组织、器官、个体的生物工程。

细胞核是细胞生命活动的主要控制中心，因此细胞核在细胞工程中经常扮演关键的角色，很多情况下细胞核能否按照预设的模式调整并发挥功能事关细胞工程的成败。

细胞膜是区分细胞内与细胞外的界限，也是细胞与外界进行物质交换、维持细胞形态的主要结构，因此细胞膜的功能在细胞工程中也非常重要。

根据实施细胞工程的对象载体细胞的类型，细胞工程可以大致分为植物细胞工程、动物细胞工程和胚胎工程。

### 一、植物细胞工程

植物细胞工程以植物细胞为对象载体实施的细胞工程。

#### 1.1 植物细胞工程

植物细胞工程涉及的主要理论是细胞的全能性，即：细胞分裂和分化后，仍具有产生完整生物体或分化成其他各种细胞的潜能。细胞的全能性主要体现在植物细胞和动物的干细胞中。

细胞具有全能性的结构基础为：高度分裂和分化的细胞仍含有该物种全部的遗传物质，不同体细胞的形态结构及功能的差异来源于基因的选择性表达。

对于不同物种，越低等的生物其细胞的全能性越强，例如：较低等的蚯蚓被切开后有可能重新发育成为新的几条蚯蚓，而较高等的哺乳动物则不行。

对于同一个多细胞生物，分化程度越低的体细胞的全能性越强，例如：哺乳动物的早期胚胎细胞能分裂分化成各种细胞，而成熟个体

的体细胞大都不能再进一步分化或只能分化为特定的细胞,植物的芽原基的细胞只能发育成为芽,叶原基的细胞只能发育成为叶。

植物细胞工程中最重要两种技术为植物组织培养技术和植物体细胞杂交技术。

**植物组织培养**是将脱离了植物体的植物器官、组织、细胞等,在人工培植的培养基中培养,为其创造适宜的条件,诱导其形成完整植株的技术。

植物组织培养的原理正是植物细胞能表现出很强的全能性。即使已经高度分化的植物组织的细胞,例如叶片、花瓣等细胞,在一定的激素和营养条件下,仍能发育成为完整植株。

植物组织培养的主要步骤为(省略灭菌操作):

**第1步:**将植物的叶片、根尖、茎尖、子叶等组织切成细小的片断,制成的组织片段叫作**外植体**。

**第2步:**将外植体接种到培养基中培养,诱导其产生愈伤组织。产生愈伤组织的外植体发育成为胚状体。

该过程中,**愈伤组织**常见于植物体被受破坏的伤口处,可重新分化出芽、根等组织。**胚状体**是类似于植物胚胎的组织,可以重新长出芽、根等组织和器官。

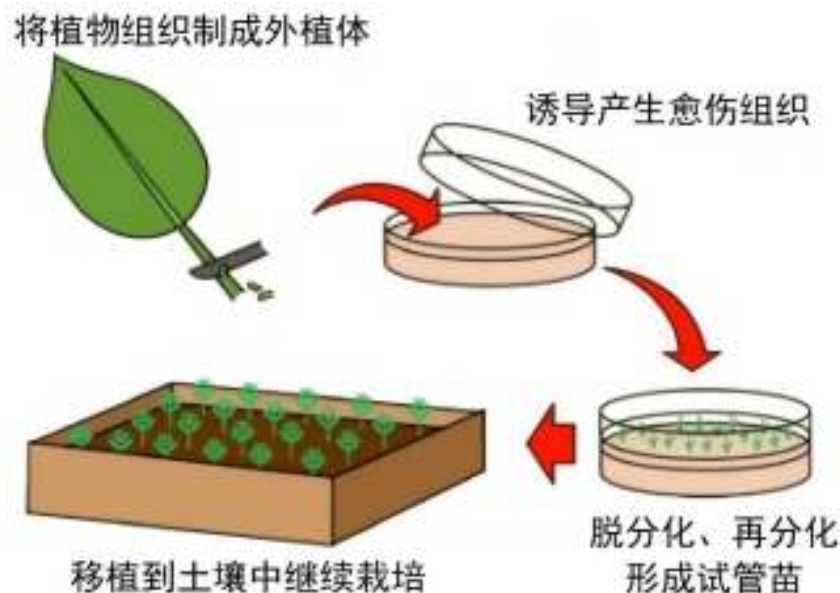
诱导外植体产生愈伤组织的过程也叫作植物细胞**脱分化**的过程。脱分化即“脱去分化”,已经分化的细胞经诱导后,失去其特有的结构和功能,重新回到未分化的状态。

由愈伤组织重新分化长出芽、根等组织和器官的过程叫作**再分化**。植物激素中的生长素和细胞分裂素是启动细胞再分裂、脱分化、再分化的关键激素。

**第3步:**将胚状体转接到诱导生芽的培养基上。经培养基诱导长出芽后,再将植株转接到诱导生根的培养基上,进一步诱导其形成试管苗。

**第4步：**将试管苗移植到正常的土壤环境中继续栽培，最终发育成为完整植株。

植物组织培养的主要流程如下图所示（省略灭菌操作）：



**植物体细胞杂交**是将不同来源的植物体细胞，在一定条件下融合成杂种细胞，并把杂种细胞培育成新植物体的技术。需注意，该技术是植物体细胞杂交，而不是植物生殖细胞杂交。

植物体细胞杂交除利用植物细胞的全能性外，还利用了植物细胞融合的技术，即：把两个细胞融合成为一个细胞的技术。

植物细胞外主要成分为纤维素和果胶的细胞壁，阻碍了植物细胞之间的融合，因此进行植物体细胞杂交时一般需先使用纤维素酶和果胶酶将细胞壁分解。

植物细胞壁分解的同时，液泡与细胞质也进行分离，剩下的由细胞膜包裹的细胞质、细胞核及其他细胞器共同组成原生质体。（动物细胞没有细胞壁和液泡，一个动物细胞就是一个原生质体）。

破除细胞壁的阻挡后，接下来需诱导两个植物细胞的原生质融合，这是植物体细胞杂交的关键步骤。

诱导原生质融合的方法可以大致分为物理方法和化学方法。物理

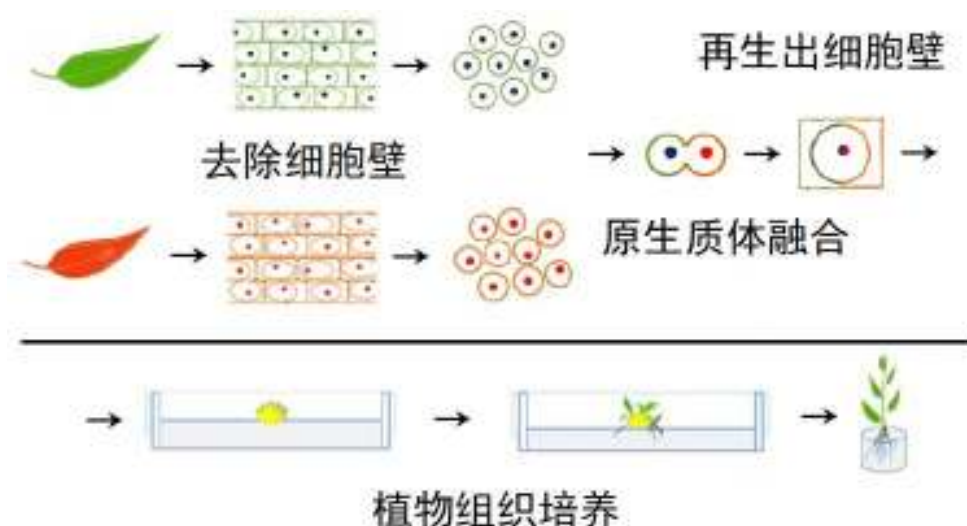
方法主要包括电融合法、离心法等。化学方法主要包括聚乙二醇（英文简称为 PEG）融合法、高  $\text{Ca}^{2+}$ —高 pH 融合法等。

上述方法的基本原理都是通过施加物理刺激或化学物质，在不破坏原生质基本结构和功能的前提下，增加原生质的通透性，从而促进不同细胞的原生质相互进入对方，实现融合。

一般原生质成功融合后，两个细胞的细胞核也会融合成为一个细胞核，并再生出细胞壁。

细胞融合完成后，再使用植物组织培养技术，培育出完整植物体，就得到杂交后的新品种。

植物体细胞杂交技术的主要流程如下图所示（省略灭菌操作）：



不同种类植物的体细胞的杂交成功率并不高，并非任意选取两种植物就能成功实施植物体细胞杂交，能成功得到新品种的只是少数情况。且即便得到新的杂交细胞，也经常不能同时表现出两种植物所需要的性状。例如：马铃薯和番茄经体细胞杂交得到品种，就不能同时结出马铃薯和番茄。

植物体细胞杂交技术的最大优势是克服了不同物种之间的生殖隔离，培育出新的品种。该技术不高的成功率也从侧面反映出克服生殖隔离极为困难。

## 1.2 植物细胞工程的应用

根据植物细胞工程的原理，利用其特点和优势，可以满足农业生产和工业生产的多种需要。

**快速繁殖。**植物细胞工程可以用于短时间、大批量地繁殖植物体。

自然状况下，很多植物需经过多年的生长才能形成完整植株。植物组织培养利用特殊的环境诱导细胞再分化，可在较短时间内就获得完整植株。

此外，植物的自然生长所占用的土壤空间较大，而植物组织培养可以在狭小的实验空间内完成，在单位空间内培育出的植物体数量远超出自然条件。

**作物脱毒。**很多植物在生长过程中，会感染植物病毒，虽然多数植物病毒不会直接导致植物死亡，但仍会对植物的生长繁殖造成负面影响。

更麻烦的是，植物病毒往往会进入到植物的生殖细胞中，随受精作用传递给后代。且随着病毒在植物中代代相传，植物体内病毒的浓度越来越高，对植物的影响越来越大。

生物学家发现，植物顶端的分生区域（芽尖、根尖等）附近的病毒极少甚至没有病毒。于是利用植物组织培养技术，将没有病毒的分生组织培养成没有病毒的完整植物个体，实现作物脱毒。

**单倍体育种。**单倍体是体细胞中染色体的组数与生殖细胞中染色体组数相同的植物体。

通过对植物的生殖细胞（花粉或花药）进行离体培养，使其分化分裂成为完整的植物体，即可获得单倍体植物。

由于单倍体植株不能进行正常的减数分裂，不能产生有繁殖功能的生殖细胞，因此单倍体通常不能产生后代，不能产生种子或种子不能繁殖，只能通过离体培养多倍体植株的生殖细胞的方式获得。

单倍体育种在农业上较常用，现已成功培育了许多单倍体品种。

**突变体的利用。**植物组织培养的过程相当于植物重新从胚胎阶段快速发育成个体，若在组织培养的早期阶段诱导其产生突变，就可以较容易地得到突变的植株。

诱导产生突变后，进行人工选择，筛选出具有所需性状的植物体，例如抗寒、抗旱、抗虫病、抗病毒等，再进行繁殖育种，即可得到更加优良的植物品种。

**细胞产物的工厂化生产与发酵工程较相似。**

一些植物能合成植物自身非必需的特殊物质，叫作**次生代谢产物**。很多次生代谢产物有非常重要的用途，例如用作药物、香料、色素等。

次生代谢产物的产量通常很少，若只依赖于植物自然产生则生产效率很低，且对植物体的生长环境等条件有很强的依赖性。

通过对相应的植物组织进行专门培养，不诱导其分化为完整植株，而是促使其像微生物繁殖那样分裂出大量相同的组织，仿照发酵工程大量合成所需的次生代谢产物。

该方法既大大节省了种植植物的时间和空间，也能不受自然环境条件的限制，还能实现大规模的工业化生产，大大提高了生产效率。

## 二、动物细胞工程

动物细胞工程以动物细胞为对象载体实施的细胞工程。动物细胞工程技术主要包括动物细胞培养、动物细胞融合、动物细胞核移植等。

### 2.1 动物细胞培养

**动物细胞培养**是从动物体中取出相关的组织，将其分散成单个的细胞，再在适宜的培养条件下，让这些细胞生长和增殖的技术。

动物的体细胞需处于细胞外液的内环境中才能正常进行生命活动，因此动物细胞的培养需在适宜的条件中进行，该条件可以看作对动物体内环境的模拟。在动物体以外的环境中培养动物细胞叫作**体外培养**。

进行动物细胞的体外培养的条件，原则上需要营养充足、无菌无毒、尽可能接近动物体内环境。

培养基中需含有动物细胞所需的各类营养物质，通常对照细胞生长繁殖所需的各种物质成分，严格配置出相应成分、含量的溶液，叫作**合成培养基**。

培养动物需使用专门的合成培养基，而常用的微生物培养基可由蛋白胨等天然物质简易加工制成，体现出动物细胞对生存环境的要求更加严格。

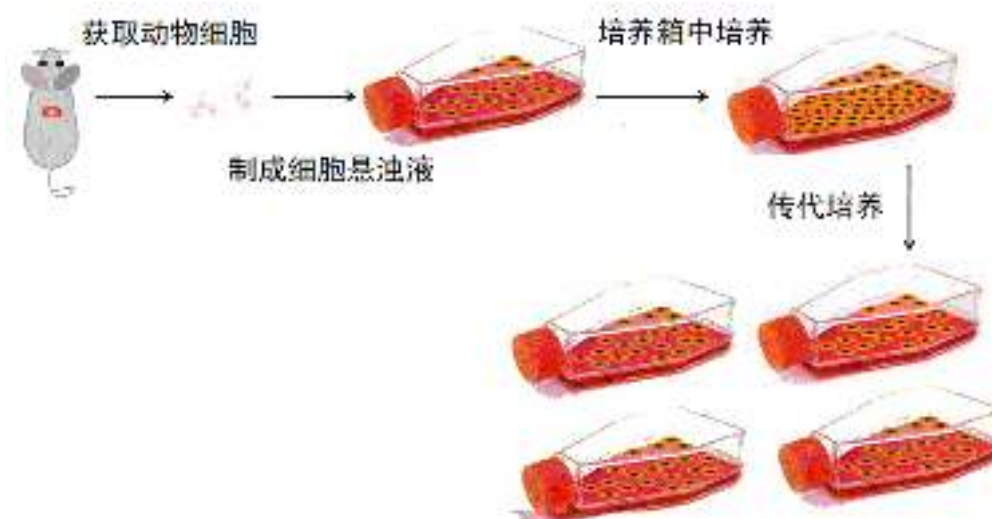
培养动物细胞时，也需保持严格无菌、无毒的环境，既是防止对动物细胞造成危害，也是进行实验和生产时需要尽量保持实验对象或生产对象成分单一的原则性要求。

培养环境的温度、pH、压强等理化性质需尽量接近动物体。哺乳动物的体温大都恒定在 $37^{\circ}\text{C}$ 作用，因此哺乳动物细胞的体外培养一般需将温度精确地控制在 $36.5\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 范围内。大多数动物体内环境的酸碱性为弱碱性，因此培养环境的pH值一般固定在 $7.2\sim 7.4$ 。此外，渗透压（盐浓度）、大气压等也应尽量与细胞在动物体内所处的环境保持一致。

动物细胞全部都以有氧呼吸为主，因此培养环境中需提供充足的氧气。一般并不需要专门提供纯净的氧气，用动物能正常呼吸的空气即可。由于二氧化碳可溶解于水中形成 $\text{HCO}_3^-/\text{H}_2\text{CO}_3$ 缓冲对，有利于稳定培养基的pH值，因此一般需要补充额外的二氧化碳。常用的气体环境是将空气和二氧化碳按照95:5的体积比混合而成的气体。为保持培养环境中足够的二氧化碳浓度，一般需将盛有动物细胞和培养液的器皿置于专门的培养箱中培养。

动物细胞的体外培养也有配置培养基、灭菌、取动物组织、接种、分离和培养等步骤。动物细胞体外培养技术的主要流程如下页图所示（省略灭菌操作）：





培养动物细胞时，若胞黏连在一起，则会相互挤占生长繁殖的空间，妨碍细胞的增殖。因此需先使用物理或化学的方法将黏连在一起的动物细胞分散成单个的细胞，在培养瓶中配置成细胞悬液。

分散动物细胞的方法可分为物理方法和化学方法。常用的物理方法为用镊子等工具拨开，常用的化学方法为使用胰蛋白酶和胶原蛋白酶处理，将细胞间黏连的有机物分解。

在体外培养动物细胞时，一类动物细胞可以在悬液中生长繁殖，与微生物细胞、植物细胞没太大区别，较为方便。

另一类动物细胞必须附着在某种基质（即有固定形状的物体）的表面才能生长增殖，大多数动物细胞属于这一类型。由于此类细胞一般贴在培养瓶的瓶壁上生长增殖，将该现象叫作**细胞贴壁**。

贴壁细胞各自分裂，占据的面积逐渐扩大。若贴壁细胞之间由于扩张发生接触，又会停止增殖。因此当贴壁细胞相互接触后，需将其分开，分装在不同的培养瓶中（简称“分瓶”）继续培养。贴壁细胞的该特性可能与细胞自身所具有的某种调控机制有关，该机制可以防止体内的正常细胞无限分裂增殖，成为癌细胞。

分瓶之前，动物组织第一次放入培养瓶中进行初次培养叫作**原代培养**。分瓶之后，将原代培养的细胞分装到新的不同的培养瓶中进行培养叫作**传代培养**。



进行传代培养时，需先使用离心机进行离心分离，贴壁细胞由于质量较大一般在离心管的底部。将收集到的贴壁细胞重新用物理或化学的方法分离成单个的细胞，制成细胞悬液后继续分瓶培养。分瓶之后再分瓶的都叫传代培养。

虽然目前还没能成功地让高度分化的动物的体细胞脱分化、再分化，重新发育成完整的生物体，没有成功利用动物的体细胞的全能性的例子，但不能否认动物的体细胞的全能性。动物的体细胞依然含有该物种的全部遗传物质，仍具有发育成完整个体的潜力。（成熟的红细胞由于没有细胞核而暂认为不具备全能性。）

在动物细胞培养中，**干细胞**是非常特殊且有重要作用的一类细胞。干细胞是动物体内具有很强的分裂和分化能力的细胞。干细胞主要存在于早期胚胎、骨髓、脐带血等组织或器官中。干细胞主要包括胚胎干细胞和成体干细胞两类。

**胚胎干细胞**（英文简称为 ES 细胞）存在于动物的早期胚胎中，能分化成为构成动物体的任何一种类型的细胞，并能进一步发展成为机体的所有组织、器官、甚至完整个体。动物从胚胎发育成完整个体的过程体现了胚胎干细胞的全能性。

**成体干细胞**是成体（即成熟的动物体）组织或器官中的干细胞，包括骨髓中的造血干细胞、神经系统中的神经干细胞、雄性动物睾丸中的精原干细胞等。一般成体干细胞只能分化成为特定的细胞，不能形成完整的生物体。例如：造血干细胞只能分化形成血细胞，神经干细胞只能分化形成神经细胞，精原干细胞只能分化形成精原细胞。

成体干细胞在医学上有广泛应用，例如：可以通过骨髓移植帮助病人恢复造血和免疫功能。神经干细胞对治疗神经组织损伤和帕金森病、阿尔兹海默症等神经系统退行疾病有重要价值。

虽然胚胎干细胞的分化和分裂能力很强，但是由于其只能从还未发育成熟的胚胎中获取，涉及到非常复杂的伦理问题，因此在人类医

学上的应用受到极大限制。成体干细胞可以从具有独立能力的成熟个体中获取，伦理方面的问题较少。

近年来，生物学家通过体外诱导小鼠成纤维细胞获得了类似胚胎干细胞的一种细胞，叫作**诱导多能干细胞**（英文简称为 **iPS 细胞**）。诱导多能干细胞在分裂、分化、增殖等很多方面都与胚胎干细胞相似，在医疗等领域有良好的应用前景。

## 2.2 动物细胞融合技术

**动物细胞融合技术**是将两个或多个动物细胞结合成为一个细胞的技术。

动物细胞融合同样打破了物种间的生殖隔离，目前不仅实现了不同种类的动物的细胞融合，还实现了动物细胞和植物细胞的融合。

动物细胞融合与植物细胞原生质的融合的原理和过程类似，还省去了分解细胞壁的步骤。动物细胞融合的方法主要有聚乙二醇（PEG）融合法、电融合法、灭活病毒诱导法等。

以获取有免疫功能的杂交瘤细胞为例，动物细胞融合技术的主要操作步骤为：

**第 1 步：**对小鼠注射特定的抗原，令小鼠对该抗原免疫，从小鼠的脾中获取能产生特定抗体的 B 淋巴细胞，并混有其他 B 淋巴细胞。同时培养骨髓瘤细胞。

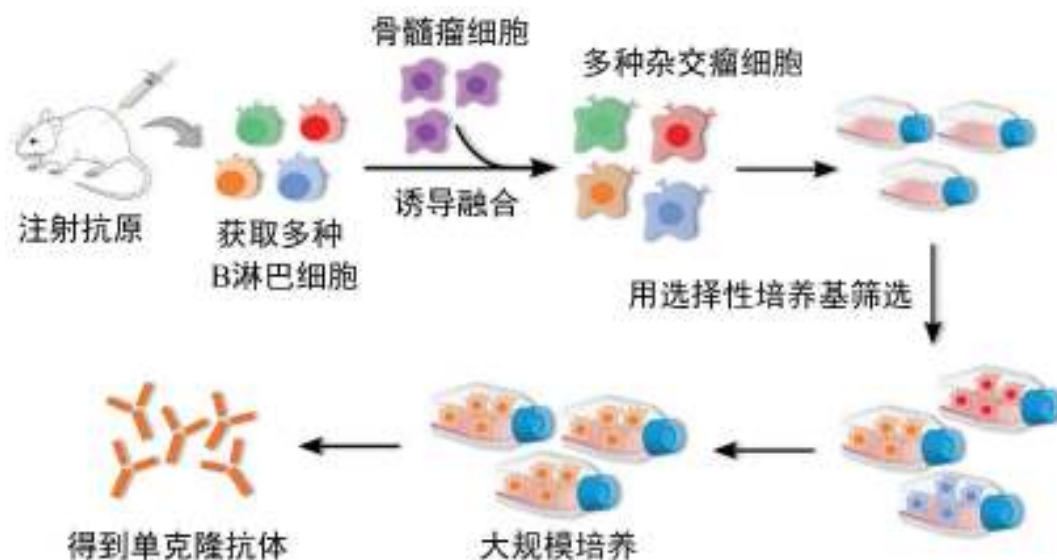
**第 2 步：**诱导产生特定抗体的 B 淋巴细胞和其他 B 淋巴细胞的混合细胞与肿瘤细胞融合，得到一系列杂交瘤细胞。

**第 3 步：**使用选择性培养基筛选出所需的产生特定抗体的杂交瘤细胞。

**第 4 步：**进行杂交瘤细胞的体外培养，或将其注射入小鼠体内进行培养增殖，并合成大量单克隆抗体。

**第 5 步：**从细胞培养液或小鼠腹水中提取单克隆抗体。

下面是制备单克隆抗体的基本流程：



**杂交瘤细胞**既具有肿瘤细胞极强的增殖能力，也有合成特定物质的能力，可以像发酵工程和植物细胞产物的工业化生产那样，用于生产动物细胞的代谢产物。

与植物体细胞融合的成功率较低类似，并非任意两种动物细胞都能成功融合，失败的情况也远多于成功的。在成功的动物细胞融合中，目前使用最广泛的是**单克隆抗体技术**。

单克隆抗体技术克服了只依靠动物机体产生抗体的不足。免疫学的早期应用中，人们为了获得针对某种抗原的抗体，通常采用向动物体内注射相应抗原的方法，动物的免疫系统发生免疫反应后可产生相应的抗体，再从动物体内提取该抗体即可。

该方法有三个非常明显的缺陷：产量低、纯度低、特异性差。从一个动物体内只能提取出极少量的抗体。很难分离得到纯净的单一抗体。由于纯度低的缘故，抗体也容易与其他物质发生免疫反应。

根据体液免疫的过程，成熟的 **B** 淋巴细胞在接收到来自抗原、与该抗原接触过的辅助性 **T** 细胞的2个信号后，分裂分化成为浆细胞。浆细胞能分泌针对该抗原的抗体，且只分泌这一种抗体。

生物学家将能分泌单一抗体的 **B** 淋巴细胞与肿瘤细胞融合，得

到杂交瘤细胞。杂交瘤细胞既能快速增殖，又能分泌相应的抗体。

由于该抗体由单一的一种杂交瘤细胞，经过无性繁殖技术增殖并合成，因此将其命名为单克隆抗体。克隆是单词“无性繁殖”的音译。

由于 B 淋巴细胞和骨髓瘤细胞融合而成的杂交瘤细胞在杂交瘤细胞中应用最广泛，杂交瘤细胞常用于特指由 B 淋巴细胞和骨髓瘤细胞融合而成的细胞。杂交瘤细胞也可以表示任何其他细胞与肿瘤细胞融合形成的细胞。

单克隆抗体能非常专一地只与特定抗原结合，也可用于生物体内的“跟踪”“定位”。例如：利用同位素或荧光标记单克隆抗体，将其注射入病人体内，可在抗原附近探测到放射性或观察到荧光，从而方便地追踪抗原的位置。此外，利用单克隆抗体还可以将特定的药物运输到抗原聚集的部位，只在需要的部位起作用，避免药物对正常部位和细胞的损伤。

## 2.3 动物体细胞核移植技术

**动物体细胞核移植技术**是将一个动物细胞的细胞核移入去核的卵母细胞中，使这个重新组合的细胞发育成新胚胎，继而发育成动物个体的技术。

动物细胞核移植可以分为胚胎细胞核移植和体细胞核移植。**胚胎细胞核移植**是把胚胎细胞的细胞核移入去核的卵母细胞并发育成动物个体的技术。**体细胞核移植**是把体细胞的细胞核移入去核的卵母细胞并发育成动物个体的技术。

动物的胚胎细胞分化程度低，全能性仍然较高，发育成为完整动物的能力较强，因此胚胎核移植相对较容易实现（仅相对体细胞核移植而言，实际上也很困难）。动物的体细胞由于分化程度很高，细胞核中的遗传物质在分化、分裂中发生变化或受到影响，因此体细胞核移植更难以实现。

需注意，动物体细胞核移植技术中，被移入核的细胞需为卵母细胞，而非任意动物细胞，这是因为尚未发现让高度分化的动物细胞脱分化，重新发育成完整的动物体的方法。而卵母细胞发育成为完整的生物个体的能力比其他体细胞要强得多。

此外，一般卵细胞的个头也大于其他细胞，去核、移植等操作相对较容易进行。去除卵母细胞的细胞核后，植入外来的细胞核时，甚至不需要将外来的细胞核专门提取出，直接将完整的供体细胞（提供细胞核的细胞）植入去核的卵母细胞即可。

以牛为例，动物体细胞核移植的基本步骤为：

第 1 步：采集牛的卵母细胞。

第 2 步：通过显微镜操作去核。

第 3 步：将共体细胞注入去核的卵母细胞。

第 4 步：通过电融合法使共体细胞和卵母细胞融合，形成重构胚。

第 5 步：通过物理或化学方法，激活重构胚，使其完成细胞分裂和发育进程。常用的物理方法为施加电刺激，常用的化学方法有：使用  $\text{Ca}^{2+}$  载体、乙醇、蛋白酶合成抑制剂等。

第 6 步：将胚胎移植入受体母牛体内，胚胎发育、诞生新的犊牛。该犊牛的遗传物质与提供供体细胞的牛完全相同。

动物体细胞核移植技术一般仅限于将动物体细胞的细胞核移植到同种动物的卵母细胞当中，且需在同种细胞的雌性个体内发育。当前尚未成功实现跨物种的动物体细胞核移植。

动物体细胞核移植是对动物进行无性繁殖的一个步骤。通过无性繁殖技术诞生的动物叫作**克隆动物**，例如克隆羊、克隆牛、克隆猴等。克隆动物的体细胞中的遗传物质与提供细胞核的动物个体完全相同。

克隆技术有非常广泛的用途。克隆技术可用于为病人提供需移植的器官或组织。用病人提供的细胞核制得的克隆器官，其细胞表面的识别抗原与病人完全相同，可以避免器官在移植后的排斥反应。克隆

技术还可用于繁殖并拯救濒临灭绝的物种。

然而，克隆动物并不能如同自然诞生的动物那样正常生长发育。克隆动物往往会出现体型过大、异常肥胖、发育困难、脏器缺陷、免疫失调等生理缺陷或遗传缺陷。克隆技术还需要进一步完善。

此外，与人体有关的克隆技术还面临着极其尖锐的伦理问题，为防止科学技术对人类社会和人类文明造成非常严重的伤害，对克隆技术的研究和使用有非常严格的伦理限制。

### 三、胚胎发育与胚胎工程

发育成熟的雄性和雌性动物个体通过减数分裂产生精子和卵子后，经受精作用结合成为受精卵后发育成为生物体。利用受精作用和胚胎发育的规律，生物学家和工程师研究开发出了胚胎工程。

#### 3.1 胚胎发育

发育成熟的雄性动物个体通过减数分裂产生精子。发育成熟的雌性动物个体通过减数分裂产生卵子。精子和卵子通过受精作用结合成为受精卵。

**受精**是精子与卵子结合形成合子（也叫作**受精卵**）的过程。受精过程可分为三个阶段：受精前的准备阶段、受精阶段。哺乳动物的受精发生在雌性个体的输卵管中。

#### 准备阶段。

**精子获能**。精子的头部有细胞核，内部为染色体。精子的尾部能摆动，使精子运动。精子从雄性动物体内排出后，需在雌性动物的生殖道内发生相应的生理变化之后，才能获得受精能力，这个过程叫作**精子获能**。

精子获能是进行受精的必要条件，由于在输卵管以外精子无法获能，因此也不能进行受精作用。科学家找到了使精子在体外获能的方法，从而实现了在体外进行受精作用。

**卵子的准备。**雌性动物体内刚从卵巢排出进入输卵管的卵细胞还未发育成熟，只是尚未成熟度卵母细胞。不同动物排出的卵母细胞的成熟程度不同，有的动物排出的是初级卵母细胞，有的动物排出的是次级卵母细胞。卵母细胞都要在输卵管中发育，进入**减数分裂II**的中期（MII期）后才具有受精的能力。

### 受精阶段。

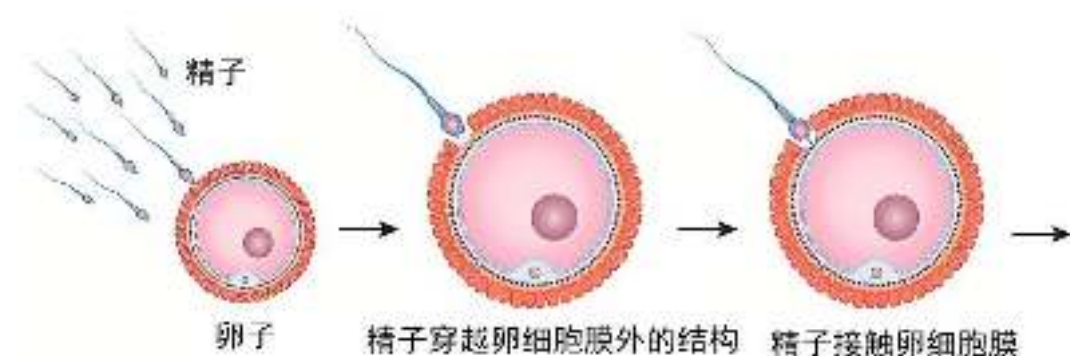
获能后的精子与卵子相遇，精子释放出多种酶，将卵细胞的膜外的一些结构分解，借助自身的运动与卵细胞膜接触。

卵细胞膜的外围有一层透明带，当精子与卵细胞接触的瞬间，卵细胞膜外的透明带迅速发生变化，阻止后续的其他精子与卵细胞接触。进入透明带的精子继续进入卵细胞膜，卵细胞膜发生变化，也能阻止其他精子进入。

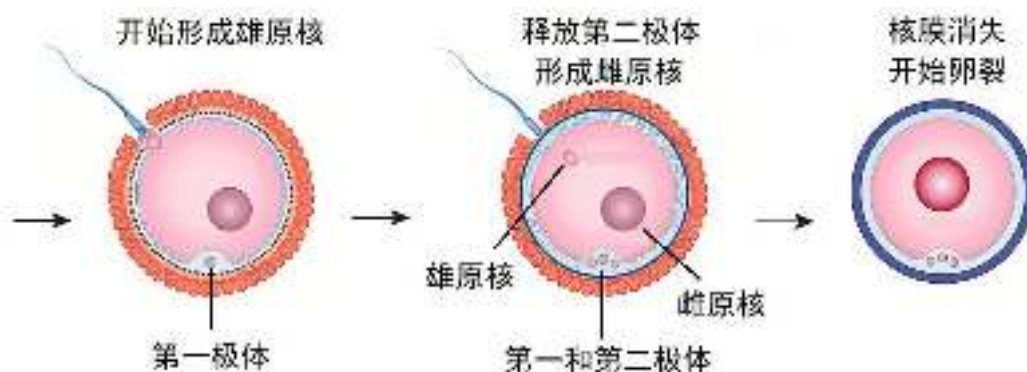
精子进入卵细胞后，尾部脱离，原有的核膜破裂，形成一个新的更大的核膜，新的更大的核叫作**雄原核**。此时，卵细胞正处于减数分裂II的中期。精子进入卵细胞后，卵细胞被激活并完成减数分裂II，排出第二极体后，卵细胞的细胞核变为**雌原核**。

雄原核和雌原核充分发育后，相向移动相互靠近，二者的核膜逐渐消失，成为受精卵，在输卵管内进行有丝分裂，开始发育。

受精阶段的主要过程如下图所示。







### 胚胎早期发育。

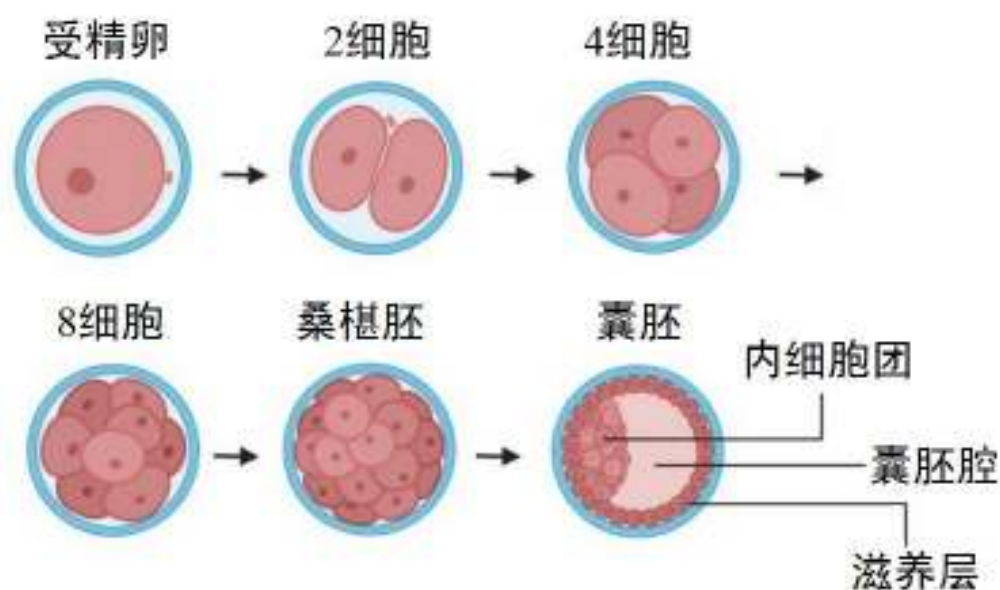
根据胚胎早起发育过程中的形态变化，将胚胎的早起发育分为桑椹胚、囊胚等阶段。

受精卵形成后，先不断地进行有丝分裂，数目不断倍增，形成类似桑椹的形状，叫作**桑椹胚**。

胚胎继续发育，细胞进行初步的分化，胚胎逐渐长成一个有空腔的囊的形状，叫作**囊胚**。该空腔就是动物的消化腔。

随着胚胎继续发育，高等动物的胚胎会在另一端也形成一个口，整体上成为管状，管中空的部分就是动物的消化道。高等动物的躯体实际上就是一根沿着口-食道-消化道-肛门的管道。

胚胎早期发育的主要过程如下图所示。





### 3.2 胚胎工程

**胚胎工程**是利用受精作用和胚胎发育的过程和规律,对生殖细胞、受精卵、早期胚胎细胞进行显微操作和处理,将获得的胚胎移植到雌性动物体内产生后代的技术。

胚胎工程仍需遵循动物自然生殖的自然过程,对动物细胞的改造程度较小,对自然生命过程的改变也很少,仅对其中的个别环节进行适度干预。

胚胎工程主要包括体外受精、胚胎移植、胚胎分割等技术。

**体外受精**是在动物体外进行受精的技术。采集动物的精子和卵子后,人工创造适宜的条件,在体外完成受精作用。体外受精过程中很重要的步骤就是在体外完成精子获能。

体外受精的主要优点是可以克服一些动物交配期短、对交配环境要求苛刻、动物的交配意愿不强等因素的影响,为濒危动物和牲畜的繁殖带来帮助。

**胚胎移植**是将通过体外受精或其他方式得到的胚胎,移植到的同一物种、生理状态相似的雌性动物体内,使其继续发育成为新个体的技术。

在胚胎移植中,提供胚胎的个体叫作**供体**,接受胚胎并为胚胎提供发育母体的个体叫作**受体**。

胚胎移植常与体外受精联合使用,也用于帮助虽然能形成受精卵,但是身体条件不适合怀孕的动物进行生育。

通过动物自然受孕、怀孕、生育的方式产生后代,则一个繁殖周期只能产下一胎。若先采集生殖细胞,进行体外受精,在分别移植到多个其他雌性个体中,则一个繁殖周期可同时产下多胎,可以大大提高繁殖特定动物品种的效率。

**胚胎分割**是采用机械的方法,将早期胚胎切割成2等份、4等份、8等份等多等份,经过移植后获得同卵双胞胎或多胞胎的技术。

胚胎分割技术主要利用了早期胚胎细胞的全能性，在很早期的时候将胚胎分割并重新置于适宜的条件中，让胚胎细胞“忘记”已经分裂过的事实，各自重新分裂发育成个体。胚胎分割技术也是提高特定动物品种后代产量的有效方法。

胚胎分割也可在不影响胚胎正常发育的情况下，提取少量胚胎细胞，对其进行测序基因等检测，用于判断胚胎的性别，及早发现该胚胎是否患有严重的遗传疾病，及时做好应对措施。

### 小结

本章主要学习植物组织培养、植物体细胞杂交、动物细胞培养、动物细胞融合、动物体细胞核移植技术、胚胎工程等细胞工程。需结合细胞的结构、细胞的生命活动、遗传与变异等知识，理解掌握各细胞工程的基本原理、主要流程、优势和局限，能根据生产需要选择并设计相应的工艺流程。

## 第二十四章 基因工程

细胞核是细胞生命活动的控制中心，基因是生物性状的决定性因素。基因工程的有关技术让人们可以根据需要改造生物的基因，对细胞的生命活动进行更加灵活和精准的调控，让细胞的新陈代谢更能满足人类的需要。

如果把细胞比作生产加工生物制品产品的工厂，那么发酵工程和细胞工程相当于利用和优化工厂原有的工艺流程，生产原本就可以生产的产品。基因工程则相当于对工厂的控制中心加以改造，重新构造工厂的布局、设备、流程、效率等要素，使工厂可以生产出新的产品或按照新的模式运行。

虽然目前的科学技术水平还不能任意地改造基因，改造基因的工具和利用的基因仍需从自然界中获取，但是当前所掌握的工具和原料已经非常强大，可以实现对基因进行较为复杂的改造，为医疗和生产等领域提供了非常重要的实用技术。

### 一、基因工程

基因工程是应用基因工程的技术，对生物的基因加以改造，制造出人类所需的生物类型和生物产品的生物工程。基因的本质是有遗传效应的 DNA 片段，基因工程主要对 DNA 分子进行改，因此基因工程也叫作重组 DNA 技术。

#### 1.1 重组 DNA 技术的基本工具

基因是有遗传效应的 DNA 片段。基因通过遗传密码子，由特定顺序的碱基序列编码相应的氨基酸序列，由氨基酸序列聚合而成的多肽链经折叠和加工后形成有生物功能的蛋白质。

改造基因实际上就是编辑 DNA 上的碱基序列，通过转录和翻译等程序，由细胞合成相应的蛋白质，由相应的蛋白质实现所需的生命功能。

编辑 DNA 需掌握三类基本操作：

**(1) 将 DNA 分子断开。**该操作既可以留下开口，以便在开口处插入新的 DNA 片段，延长 DNA 分子的长度；也可以通过将一段 DNA 片段的两头切开，将该片段从整个 DNA 分子中删去，缩短 DNA 分子的长度。

**(2) 连接 DNA 片段。**该操作是引入新的 DNA 片段的必要步骤，也可以将链状 DNA 首尾相接，形成环状 DNA。一般环状 DNA 比环状 DNA 更稳定且便于操作。

**(3) 将外来 DNA 片段运输进入细胞。**该操作是将所需的 DNA 片段引入可以表达该基因的细胞的必要步骤。一般较难直接对生物自身的 DNA 基因进行编辑，而是通过将含有所需表达的基因的 DNA 分子导入到细胞后进行表达。

人类目前已掌握的对 DNA 序列进行上述三类基本操作的方法，这些方法都来源于自然界已经存在的生物分子。

实现将 DNA 分子切开的功能的主要工具是**限制性内切核酸酶**，也叫作**限制性内切酶**或**限制酶**，可以看作将 DNA 分子切开的“分子手术刀”。根据“限制性内切核酸酶”的名称，可以直观理解其作用特点。

“**限制**”指该酶只能识别特定的 DNA 序列（即核苷酸序列）并将其切开，而非可以切开任何 DNA 序列，即：该酶的切割功能受“限制”。

限制性内切核酸酶有很多具体种类，各限制性内切核酸酶识别不同的核苷酸序列。大多数限制性内切酶识别 6 个连续的核苷酸序列，少数识别 4 个、8 个或其他数量的核苷酸序列。在使用限制性内切酶切开 DNA 分子时，可以根据所需切开的位点的核苷酸序列，选择针对性的酶进行切割。

“**内切**”是相对“**外切**”而言。DNA 的双螺旋结构中，磷酸和脱氧核

糖交替相连，构成两条在外侧的骨架；含氮碱基连在脱氧核糖上在骨架内测，两条骨架内测的含氮碱基以氢键的方式配对。

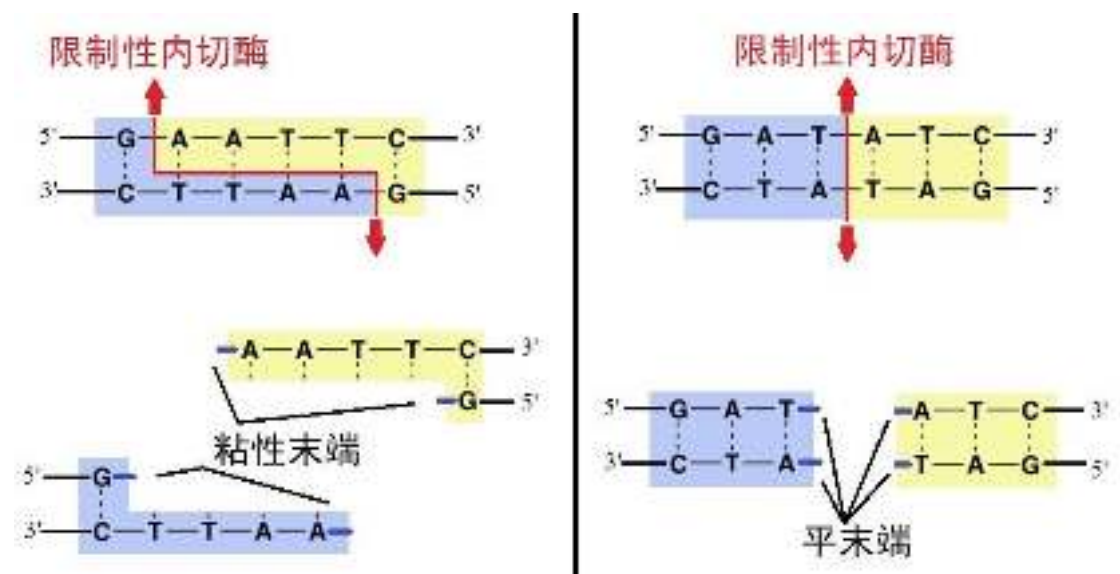
“内切”指该酶先切开配对的含氮碱基之间的氢键，后切开磷酸和脱氧核糖之间的共价键，即“从内到外”切开。“外切”指先切开核酸和脱氧核糖之间的共价键，后切开内部的含氮碱基间的氢键，即“从外到内”切开。

限制性内切酶可以有选择地只切开其所识别的核苷酸序列。外切酶普遍没有限制性，可把遇到的任何 DNA 都“切割”分解成为最基本的核糖核苷酸单元。

“切”主要包括两个断键的过程，一个是把配对的碱基之间的氢键打开，破坏分子间的相互作用。另一个是把磷酸和脱氧核糖核酸之间的共价键断开，实质上是磷酸酯的水解反应。

限制性内切酶有两种切割 DNA 分子的方式：一种是在两个单链相对应的同一位置切开，切口是平的，切口处叫作**平末端**。

另一种是在两根单链错开一段的位置切开，切口是斜的，两端各空出若干个没有配对的含氮碱基，切口处叫作**粘性末端**。下图分别为形成平末端和粘性末端的切割方式。



之所以将前者命名为粘性末端，是因为暴露出来的若干个未配对

的含氮碱基可与其他单链 DNA 或 RNA 通过氢键结合在一起，在操作中具有一定的粘性。

实现将 DNA 分子连接起来的功能的主要工具是 **DNA 连接酶**，可以看作将 DNA 片段连接起来的“分子缝合针”或“DNA 胶水”。

DNA 连接酶的主要功能是把两个 DNA 片段末端的磷酸基团和脱氧核糖连接起来，具体化学反应是磷酸基团与脱氧核糖共同脱去一个水分子，形成新的共价键，该过程相当于使用限制性内切酶把磷酸和脱氧核糖核酸之间的共价键断开的逆反应。

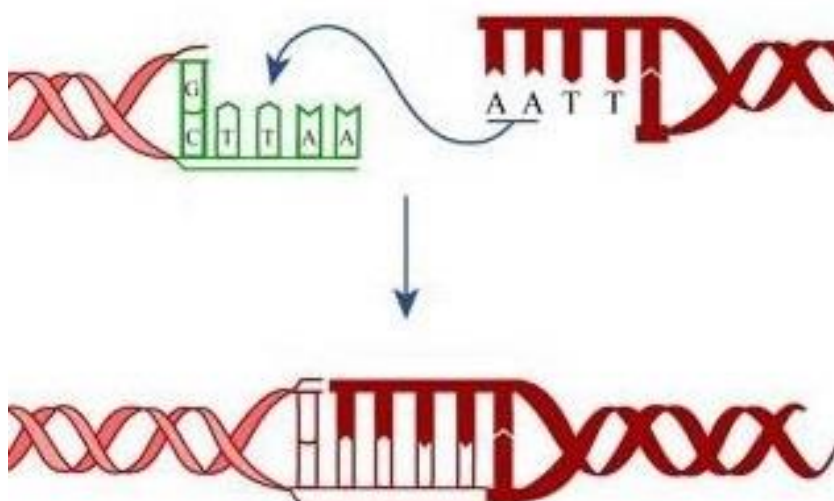
DNA 连接酶有两种类型：一种只能连接粘性末端，另一种既能连接粘性末端，也能连接平末端，但是连接平末端的效率较低。

连接粘性末端的效率普遍都较高，这是因为粘性末端之间可以通过碱基互补配对形成氢键，与化学反应进行的方向相一致，较容易自然进行，连接酶只需把已经完成配对的两条 DNA 链外侧的磷酸基团和脱氧核糖连起来即可。

非粘性末端之间没有类似氢键的自发作用辅助将 DNA 分子初步连接。所需连接的两个平末端往往不同，而两个不同的平末端在反应中几乎没有差别，因此有相似的概率把两个相同的平末端相连。

例如：若要把末端分别为 GCC- 和 AGC- 的平末端相连，则既可能得到想要 GCCCGA，也会得到副产物不想要 GCCCCG 和 AGCCGA。

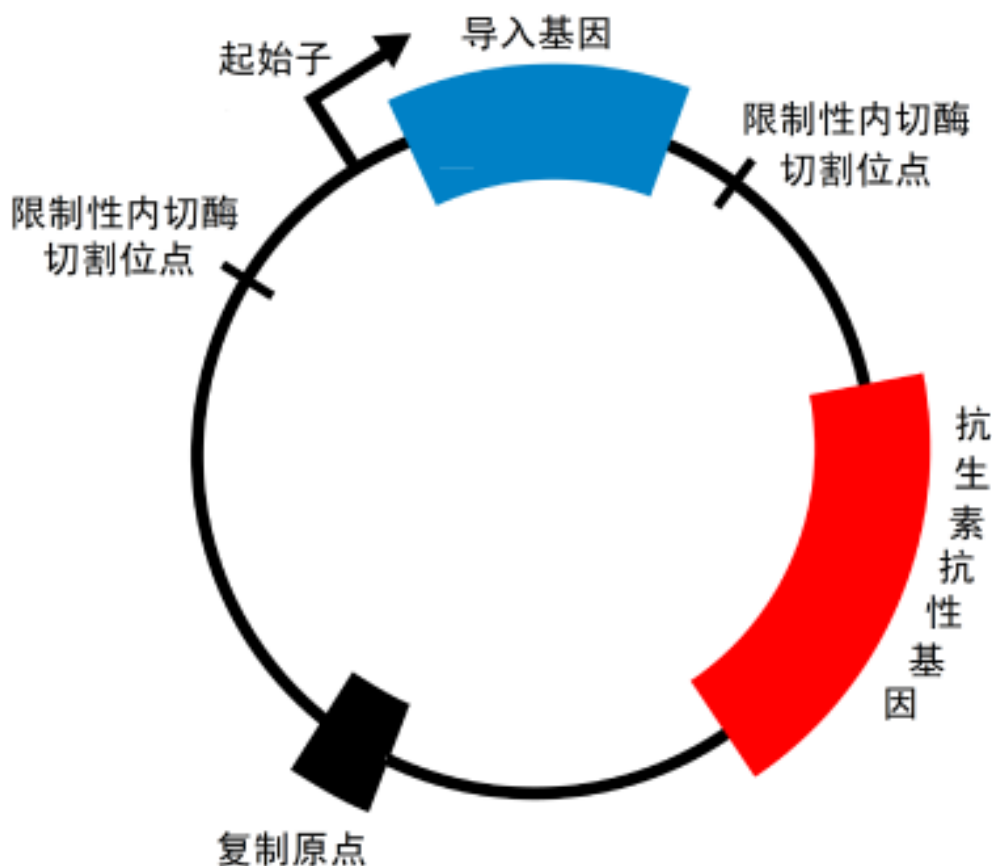
因此，为提高所需连接的 DNA 的产率，应优先把 DNA 分子切割成为粘性末端。DNA 连接酶连接 DNA 片段的主要过程如下图所示。



实现将外来（也叫外源）基因导入到细胞内的载体作用的主要工具是**质粒**，相当于“分子运输车”。

质粒是一种可独立存在、结构较简单、的双链环状 DNA 分子。质粒有多个限制性内切酶的切割位点，可以方便地把所需的基因片段导入到质粒中。

质粒进入受体细胞后，可以借助细胞的生命系统自我复制，或整合到受体细胞的 DNA 上随其一起复制，进而转录、翻译出其所编码的蛋白质。下图为质粒的基本结构。



质粒上一般有多个限制性内切酶的切割位点，可以选用相应的内切酶将其切开，导入所需植入的基因后用 DNA 连接酶重新连接成环。质粒上一般也有专门的起始子，用于启动导入基因的表达。

此外，还经常会在质粒上人工插入特殊的标记基因，多为抵抗某种抗生素的基因，例如四环素抗性基因、氨苄青霉素抗性基因等。

实验操作中，若在培养基中加入四环素，则只有成功植入并表达含四环素抗性基因的微生物才能抵抗四环素的毒性，在培养基中生长繁殖。其他不具四环素抗性的微生物都会被四环素杀死，从而筛选出成功植入质粒并能表达质粒所携带基因的微生物。

除质粒外，噬菌体、动物病毒、植物病毒等也可用作外源基因载体。利用噬菌体可将 DNA 导入到细菌体内。利用动物病毒或植物病毒可将 DNA 导入到动物细胞或植物细胞内。



## 1.2 基因工程的基本操作程序

使用剪、贴、转 DNA 分子的工具，以及其他一些必要的工具，就可以对 DNA 进行编辑。

基因工程的操作很像做剪报：从已经有的报刊杂志（发现的基因）中，剪取需要的文章或语句片段（目的基因），将其转移粘贴在剪报本（受体细胞）中，根据需要使用（基因表达）。

下面是基因工程的基本操作步骤：

### 第 1 步：筛选目的基因

实现生物功能的生物大分子主要是蛋白质，例如：植物的抗病虫害功能一般通过合成能毒死害虫的蛋白质所实现。细菌的耐药性一般通过合成能分解药物的蛋白质所实现。

针对科学研究或生产应用中所需的生物功能，一般对相关的产物或代谢途径进行分析，确定所需合成的蛋白质。提取并纯化该蛋白质后，检测其氨基酸序列。

确定蛋白质的氨基酸序列后，对合成该蛋白质的生物的所有 DNA 进行测序，得到其全套 DNA 序列，利用计算机技术比对，从中找出对应该蛋白质的片段。

### 第 2 步：获取目的基因

获取目的基因的方法较简单，通过比对蛋白质和生物体基因的序列找到目的基因，根据目的基因两端附近的核苷酸序列，选择相应的限制性内切核酸酶，即可切下目的基因。

### 第 3 步：扩增目的基因

虽然可以直接从目标生物中获取目的基因，但是一个细胞中往往只有一套遗传物质，只能获取一条目的基因。而生物化学实验往往需要大量的原料保证实验顺利进行，因此需要通过技术手段获取大量的目的基因。该方法就是**聚合酶链式反应**技术，英文简称为 PCR，也叫作 PCR 技术或 PCR 反应。大量复制 DNA 的过程也叫作 DNA 的扩

增。

PCR 反应的基本过程和原理与 DNA 的半保留复制相同,仅使用的酶等一些细节有所不同,PCR 反应需在特定的环境下使用特殊的酶进行。

用 PCR 反应所需的材料有:

- (1) 模板 DNA。即需要进行扩增的 DNA。
- (2) 合成 DNA 的原料。即四种脱氧核苷酸 G、C、A、T。
- (3) 引物。启动 DNA 复制所必须的一小段核苷酸序列,可与模板结合。

(4) DNA 聚合酶。可催化游离的脱氧核苷酸聚合生成 DNA。

(5) 特定的环境。主要为缓冲溶液,可维持稳定的酸碱性和温度。

在 PCR 反应中,特意选用了一种从嗜热的水生真菌中提取的耐高温的 DNA 聚合酶。这是因为 PCR 反应需使用高温条件解开 DNA 的双螺旋,把双链 DNA 变成两条单链 DNA。

若使用一般的不耐高温的 DNA 聚合酶,则该酶会在高温下失活,需在每次高温解旋后添加新的 DNA 聚合酶。

而使用耐高温的 DNA 聚合酶后,通过高温解旋 DNA 双螺旋后,聚合酶并未失活,在温度降低到适宜的范围后,可以继续催化聚合反应,减少了 DNA 聚合酶的用量,也令实验操作大大简化。

PCR 反应之所以使用高温条件解开 DNA 双螺旋,而不模拟细胞内使用解旋酶解旋的方法,是因为解旋酶只能解旋特定的核苷酸序列,不能将整条双链 DNA 完全打开,且解旋酶的催化效率较低,达不到快速扩增的要求。使用高温条件能较迅速地彻底打开整条双链 DNA,因此 PCR 反应使用高温条件解旋 DNA。

下面是 PCR 扩增的主要过程:

(1) 变性。在较高温度下(需 90℃ 以上,一般设为 95℃),双链 DNA 的两条链之间的氢键断裂,解螺旋成为两条单链 DNA。

(2) **复性**。温度降低到 50℃ 左右, 两种引物按照碱基互补配对原则, 分别与两条单链 DNA 结合, 准备启动新链的合成。

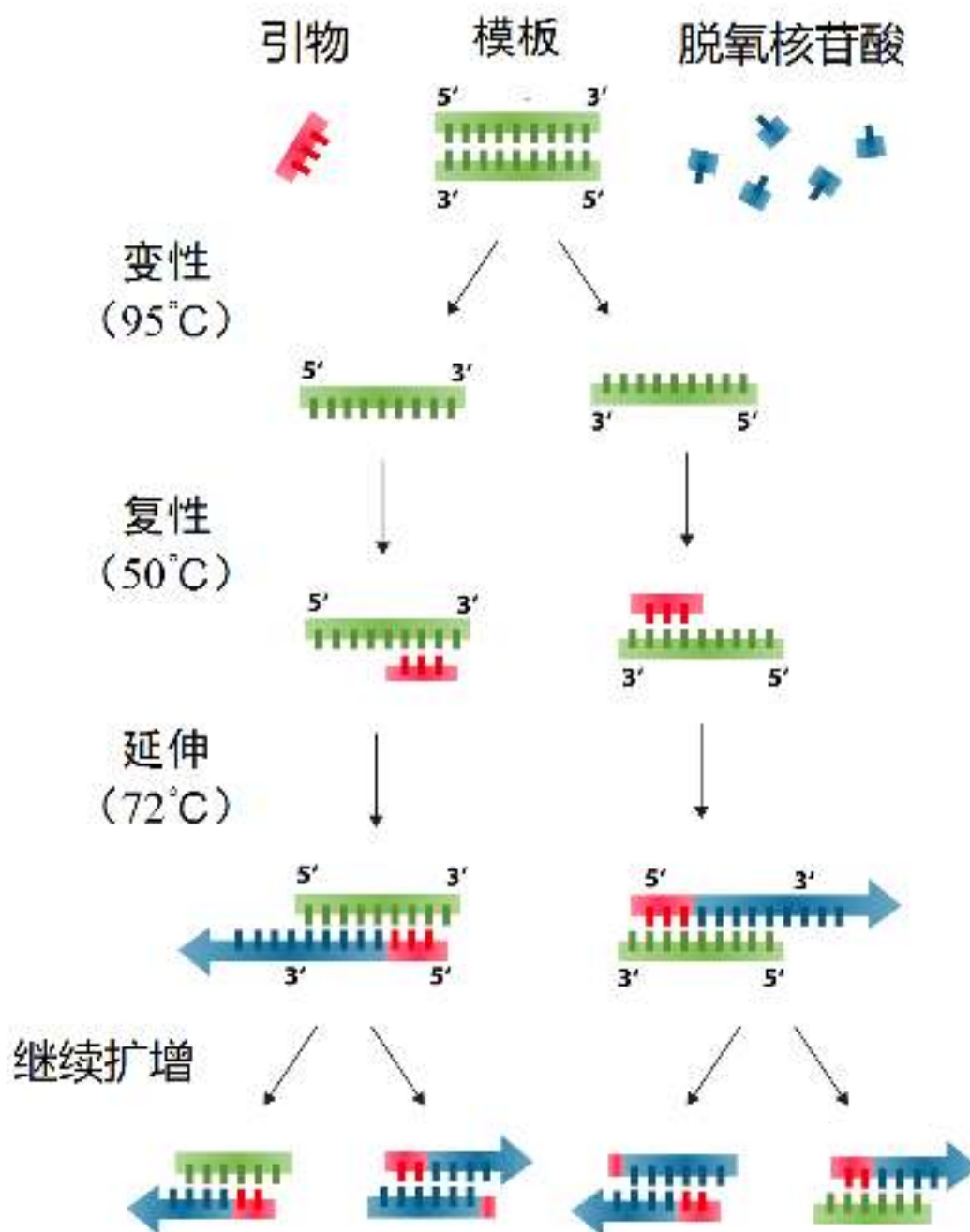
(3) **延伸**。温度升高到 72℃ 左右, 耐高温的 DNA 聚合酶发挥催化功能, 将两条单链 DNA 作为模板, 把游离的四种脱氧核苷酸作为原料, 沿着从 5' 端向 3' 端的方向合成新的 DNA 链, (在模板链上看来是沿着从 3' 端向 5' 端的方向)

PCR 的主要过程如下页图所示, 请可与 DNA 的半保留复制比较。

以上是一轮 PCR 循环的过程。经过一轮 PCR 反应后, 双链 DNA 的数量加倍。只需重新调节温度, 就可以继续进行第二轮、第三轮、第四轮 PCR 反应。每经历一轮 95℃ → 50℃ → 72℃ 的温度变化, 就进行一轮 PCR 反应, DNA 的数量在上一轮的基础上加倍。经过  $n$  轮 PCR 反应后, DNA 的数量扩增为原来的  $2^n$  倍。由于副反应等各类影响产率的因素, 实际产量会略低于该比例。

科学家和工程师已经发明了非常便捷的 PCR 扩增仪, 只需添加原料并设定好程序即可, 进行 PCR 反应就像用电饭锅烧饭一样方便,

需注意区分 DNA 聚合酶与 DNA 连接酶。**DNA 聚合酶**是把游离的脱氧核苷酸聚合成为 DNA 分子的酶, 其催化的底物是游离的脱氧核苷酸, 相当于把零散的零件组装成为链条。**DNA 连接酶**是催化两条 DNA 分子相连接的酶, 其催化的底物是两条已经成形的 DNA 分子, 相当于把两条成形的链条相连接。



#### 第 4 步：构建基因表达的载体

通过 PCR 扩增获得足量的目的基因后，需构建可以表达目的基因的载体。载体要能表达目的基因，既要携带目的基因，也要含有表达目的基因所需的全部要素。

将目的基因导入载体的原理和过程较简单：分别用相同的限制性内切酶在载体中和目的基因两端切出相同（互补）的粘性末端，再用

NDA 连接酶将目的基因连接到载体上即可。

常用的载体为环状 DNA。先用限制性内切核酸酶将其切开，环状 DNA 变为链状 DNA。同步使用相同的或产生相同粘性末端的限制性内切核酸酶切割目的基因，产生与载体相同（互补）的粘性末端。再用 DNA 连接酶把目的基因连接到载体的缺口上，重新形成环状 DNA。

将目的基因导入到载体上后，还需确保目的基因可以在受体细胞中正常表达，即所构造的载体需为**基因表达载体**。基因表达载体是能表达所含基因的载体。一段基因能否表达，主要取决于位于它前方和后方的碱基序列。

可表达的基因前方需有一段特定的碱基序列，叫作**启动子**。启动子是一段特殊的 DNA 序列片段，位于基因的上游，RNA 聚合酶须识别到启动子后，可与启动子结合，开始启动 mRNA 的聚合反应，即转录。若没有启动子，则该 DNA 片段将不会被翻译。

可表达的基因的后方还需有一段特定的碱基序列，叫作**终止子**。RNA 聚合酶在合成 mRNA 时，须识别到终止子后，才在该处停止聚合转录，转而进行 mRNA 后续的加工。若没有终止子，则 RNA 聚合酶将一直工作下去，合成出超过正常长度的结构异常的 RNA。

常用的基因表达载体中，都天然或人工地布局有启动子和终止子，且用限制性内切酶将其切开时，切口大都位启动子和终止子之间。导入的目的基因的前后就分别有了启动子和终止子，可以被正常表达。

需注意区分启动子与起始密码子、终止子与终止密码子。**启动子**和**终止子**是位于基因前方和后方的 DNA 序列，不编码氨基酸，不属于基因的一部分，主要作用是启动和终止 mRNA 的聚合。**起始密码子**和**终止密码子**是基因开头和末尾的碱基序列，编码特定的氨基酸，属于基因的一部分，在 RNA 聚合酶初步合成 mRNA 链后，在后续剪接修饰成为成熟的有生物功能的 mRNA 中有重要作用。

### 第 5 步：将载体导入受体细胞

根据载体和受体细胞的具体类型，需采用不同的方法将载体导入受体细胞。大多数导入方法都利用有感染能力的生物体感染受体细胞的自然过程导入，也有人工发明的方法。

**对于植物**，常用的导入方法有花粉管通道法、农杆菌导入法。**花粉管通道法**的基本原理为：让目的基因通过花粉管通道进入囊胚。可以用注射器将含目的基因的 DNA 溶液直接注入植物的子房中，也可以在植物受粉后的一定时间内减去柱头，将 DNA 溶液滴加在花柱切面上。该方法的操作较为简便。

**农杆菌导入法**的基本原理为：将导入目的基因的质粒转入农杆菌，利用农杆菌侵染植物细胞的能力和转化能力，将目的基因插入植物细胞的染色体中，利用植物组织培养技术培养出导入目的基因的植物体。

**对于动物**的受精卵，常用显微注射的方法直接将含目的基因的 DNA 注入受精卵中。

**对于细菌**，常用的载体有质粒、噬菌体。用  $\text{Ca}^{2+}$  处理大肠杆菌后，大肠杆菌能主动吸收环境中的质粒。利用噬菌体侵染细菌的能力，可将导入到噬菌体内的目的基因导入细菌体内。

### 第 6 步：目的基因的检测与鉴定

DNA 重组技术的成功率并非 100% 甚至有时很低。经过一系列实验操作，完成目的基因的筛选、获取、扩增、导入之后，需检测其是否成功导入受体细胞，是否能成功表达，以及是否能遗传给后代。

检测或鉴定目的基因的方法可分为直接与间接两类。

**直接检测或鉴定**的原理较简单，只需确认细胞是否体现导入基因所表达的性状即可。例如：若要检测是否成功将抗虫害基因导入植物细胞，只需将其培养成植物体，取些叶片喂害虫。如果害虫食用叶片后中毒死亡，则表明导入成功。类似的，让植物结出更大的果实、让细菌可自主合成某类营养等性状，都可以直接检测或鉴定。

直接检测的方法最为准确。但是很多性状难以直接体现，且培养出完整的动植物个体所需时间较长。

**间接检测或鉴定**的原理在发酵工程中已经学习。很多载体上会带有某些抗性基因，例如四环素抗性基因、氨苄青霉素抗性基因等。将载体导入细菌后，在带有相应抗生素的培养基中培养，只有成功导入载体并且能正常表达的细菌才能合成相应的抗体，不会被抗生素杀死，在培养基中正常生长。没有导入或导入后不能表达的细菌将被抗生素杀死。

间接检测的准确性并非100%准确，有可能只有抗性基因表达了，目的基因却没有表达。特别是在物种跨度较大的生物间进行基因重组，可能会由于缺乏某些进一步加工蛋白质的机制，使得表达出的多肽链无法折叠形成正确的蛋白质结构，也就无法发挥其生物功能。

最后，一般将获得的细胞或生物再培养一代或几代，以确认导入的目的基因可以遗传。

### 1.3 基因工程的应用

基因工程在农业、渔业畜牧业养殖业、医药卫生、食品工业、环境保护等领域都有重要应用，且常与发酵工程或细胞工程联合使用。

**农业领域**，基因工程的主要用于培育抵抗虫抗病的作物品种。将相应的抗虫抗病基因导入植物，培育出可以合成对害虫有毒性或对植物病毒有抗性的生物分子，从而抵御害虫或植物病毒的侵害。

基因工程也可用于提高除去田间的杂草的效率。通过培育抵抗除草剂的作物品种，使用除草剂清除杂草时就不会同时损害农作物，以便于更高效地除去杂草。

基因工程还可用于培育营养价值或观赏价值更高的植物品种。通过导入外源基因，让农作物的果实或种子富含有更多的营养物质，让观赏植物的花、叶等部位含有更加丰富的色素等。

**渔业畜牧业养殖业**等提供肉类食物的领域，基因工程可用于培育生长周期更短的牲畜家禽，缩短牲畜家禽的生长时间，提高生产效率。或培育产生肉质更多(块头更大)的动物品种，提高动物产肉的效率。

基因工程还可以针对特定需求，培育出可产生特殊食品的动物。例如：很多人对乳糖不耐受，直接饮用鲜奶会造成身体不适。将肠乳糖酶基因导入奶牛的基因组，奶牛分泌的乳汁中的乳糖被酶分解，使得鲜奶中的乳糖含量极低，得到乳糖不耐受的人也可以直接饮用鲜奶。

**医药卫生领域**，通过改造微生物或动植物的基因，使其合成人类所需的药物。再与细胞工程或发酵工程联用，进行大规模工业化生产。用基因工程生产的药物一般是自然界中存在的天然产物，或经人工诱导后生物合成，例如细胞因子、抗体、疫苗、激素等。

基因工程还在探索利用基因与人类接近的动物培育人体器官，为病人提供器官移植的来源。这方面最大的阻碍在于排异反应，即细胞表面的识别抗原。如果能够成功地利用基因工程对细胞表面的识别抗原进行修改，使其与病人相同，则可以有效抑制甚至消除排异反应。

**食品工业领域**，基因工程的应用非常多样。与医药卫生领域类似，通过导入目的基因，让微生物合成天然的甜味剂、食用色素、氨基酸、维生素等天然食品或食品添加剂，再利用发酵工程大规模生产。

食品工业中常用的天然催化剂，例如用于制造奶酪的凝乳酶、用于将淀粉转化为糖浆的淀粉酶等也可利用基因工程和发酵工程大规模生产。

**环境保护领域**，通过基因工程改造微生物，增强微生物分解污染物的能力，以提高消除污染物的效率。

总之，基因工程的应用总是离不开自然界已经存在的天然产物或生物本身所具备的能力。通过基因工程，既可以将人类需要但自然界产量很低的天然产物进行大规模的工业化生产，也可以让需要的物种获的其他物种所具有的优良性状。



## 1.4 蛋白质工程

**蛋白质工程**是根据蛋白质分子的结构规律、蛋白质的结构与生物功能之间的关系，通过改造或合成基因，来改造现有蛋白质，或创造新的蛋白质的技术。

蛋白质工程与基因工程的主要区别为：蛋白质工程通过改造已有蛋白质或创造新蛋白质的方法，得到自然界原本没有的蛋白质。基因工程主要对自然界已经存在的蛋白质或其他天然产物加以利用。

从理论上分析，蛋白质工程的应用范围更加广阔，不再局限于自然界已有的蛋白质分子中。然而实际当中，蛋白质从多肽链到折叠形成空间四级结构的过程非常复杂，且蛋白质发挥生物功能的机理也极其复杂，因此当前的科学技术水平还不能任意地根据需要“凭空”设计蛋白质，只能根据已掌握的规律小幅度改造已知的蛋白质或制造结构最简单的蛋白质。

蛋白质工程的基本原理为：（1）根据所需要的具体功能，设计出可能的蛋白质结构，（2）按照遗传密码子推测出对应的核苷酸序列，（3）从现有生物的遗传信息库中搜索或人工合成，（4）利用基因工程进行 DNA 重组及表达。

上述过程当中，步骤（1）最为关键。目前人类所掌握的蛋白质结构和功能方面的规律尚不充分，还难以可靠地根据所需功能逆向推导出蛋白质的结构和氨基酸序列。甚至即使对已知蛋白质进行非常轻微的改造，绝大多数情况下也难以实现所要达到的目的。极少数成功案例的背后是数不胜数的失败的尝试。

蛋白质工程尽管困难重重且进展有限，然而其理论上近乎于无限的应用场景，使得诸多生物学家仍然致力于努力发展研究蛋白质工程，不断地取得一些成就和突破。科学和技术总是在微小的突破中不断的日积月累产生巨大的飞跃。

## 二、生物技术的安全性与伦理问题

随着生物技术的深入研究和广泛应用,同时也产生了大量安全问题和伦理问题。由于生物技术的往往直接对人类的健康、安全、生命、秩序等产生重大影响,因此在安全和伦理方面需要尤为谨慎和稳妥。

### 2.1 生物技术的安全性

生物技术的安全风险主要来源于对各类生物大分子以及非天然的人工产物转基因产物的认识还不够充分。生命是非常复杂的系统,即使很常见和常用的生物分子,也不能认为已经完全了解其生理作用。

生物分子经过代谢、分解、修饰等作用,可能会变成其他衍生物。即使是很轻微的变化,也可能导致分子的性质和功能发生巨大变化,形成新的未知的衍生物。

例如:苏云金杆菌可产生苏云金杆菌伴孢晶体蛋白(简称 Bt 抗虫蛋白)。Bt 抗虫蛋白被鳞翅目昆虫吞食后,分解生成一种特殊多肽。该多肽与害虫肠上皮细胞的特异性受体结合,导致细胞膜穿孔,造成害虫死亡。这是 Bt 抗虫蛋白杀死害虫的原理。

虽然人和哺乳动物的肠上皮细胞不与 Bt 抗虫蛋白分解产生的多肽结合,然而这只能排除 Bt 抗虫蛋白不会用杀死害虫——以导致肠上皮细胞膜穿孔——的方式伤害人类和哺乳动物,还不能确定 Bt 抗虫蛋白不用通过其他方式对人和哺乳动物造成损伤。

经过一系列的分析鉴定、动物实验、人类实验之后,才能暂且认为目前尚未发现 Bt 抗虫蛋白对人类具有毒性,允许广泛种植相关转基因作物。

### 2.2 生物技术的伦理问题

生物技术的伦理主要是涉及人类的生殖性克隆、基因改造等方面。人类本身是一种生物,生物技术与工程在技术上完全可以对人类实施,然而在伦理方面仍有许多禁区。

科学发现和技术发展的主要目的是为了人类的生存、发展、进步。人类的伦理道德是维持人类社会秩序和精神文明的重要基础，若出现无法妥善解决的伦理问题，则会对人类社会的根基产生动摇。

例如：亲缘关系是从古到今人类社会最重要的基础之一。若将生殖性克隆应用于人类，则会对该基础造成巨大的挑战。人类当前的哲学、文化、思想等尚未对这方面有充分的研究和讨论，人类社会远没有准备好接受生物工对亲缘关系带来的挑战，因此人类的生殖性克隆在几乎所有国家都受到严格禁止。

当前的基因工程对生物机体进行不可逆的改造，且只能实施于生殖细胞、受精卵、早期胚胎。没有人有权力替别人决定是否要对自身进行如此巨大的改造，而生殖细胞、受精卵、早期胚胎又不具有这种选择的能力。

基因工程除用于治疗癌症等不治之症外，严重超出自然范畴的改造也非常具有争议。出于医疗之外的功利目的进行的人体改造在伦理方面尚有激烈的争论。

例如：基因改造后具有更强运动能力的运动员，能否与未经基因改造的运动员同台竞技？基因改造对体育运动公平性的影响是否与与注射激素、服用药物有本质上的区别。

由于对人类遗传系统尚未充分了解，出于医疗或改善目的的基因改造很可能导致其他严重疾病甚至死亡的后果，风险与责任划分也存在巨大伦理挑战。

此外，科学技术应当用于造福人类，将病菌、病毒等作为生物武器使用是严重挑战人类底线的卑劣行径。在严禁研究制造生物武器的同时，也要学习了解生物武器的危害和防护知识。

总之，人类对生命的了解尚不充分，生物技术与工程的局限性仍很大。生命与人类又是如此的息息相关，在学习、研究、生活中都要常怀对生命、对自然的敬畏之心。

## 小结

本章主要学习基因工程。需重点结合基因的复制与表达等生命过程，理解基因工程原理、工具和步骤，初步了解基因工程的应用和蛋白质工程的概况。综合发酵工程、细胞工程、基因工程的有关知识，体会感悟利用并改造自然的生命过程，设计发展出实验技术和生产技术的思路。