



国外优秀生命科学教材译丛

Berne & Levy

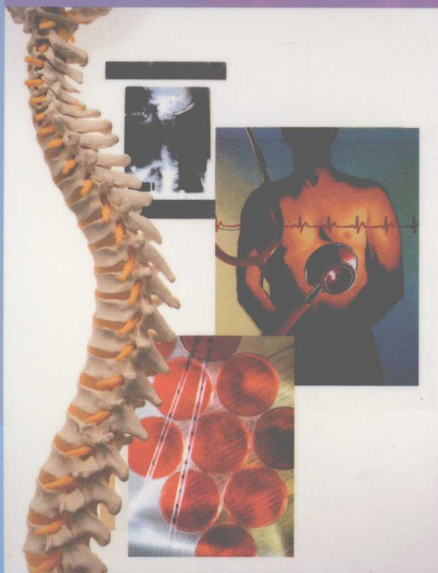
# 生理学原理

第4版 中文版

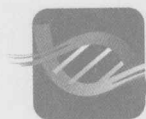
Berne & Levy Principles of Physiology

[美] Matthew N. Levy, Bruce A. Stanton,  
Bruce M. Koepfen

主译 梅岩艾 王建军



高等教育出版社  
Higher Education Press



国外优秀生命科学教材译丛

图字: 01-2006-2813 号

Berne and Levy Principles of Physiology, 4th edition  
Matthew N. Levy, Bruce M. Koeppen, Bruce A. Stanton  
ISBN-10: 0-323-03195-1  
ISBN-13: 978-0-323-03195-1  
Copyright © 2008 by Elsevier. All rights reserved.

Authorized Simplified Chinese translation from English language edition published by the Publisher.

ISBN-10: 981-259-630-5  
ISBN-13: 978-981-259-630-7

Simplified Chinese translation Copyright © 2008 by Elsevier (Singapore) Pte Ltd and Higher Education Press. All rights reserved.

# Berne & Levy

# 生理学原理

## 第4版 中文版

# Berne & Levy Principles of Physiology

[美] Matthew N. Levy,

Bruce A. Stanton, Bruce M. Koeppen

主译 梅岩艾 王建军

译者 (以姓氏拼音为序)

梁培基 (上海交大学生命科学与技术学院)

罗兰 (南京大学生命科学学院)

梅岩艾 (复旦大学生命科学学院)

彭聿平 (南通大学医学院)

王建军 (南京大学生命科学学院)

徐耀忠 (中国科学技术大学生命科学学院)

主译助理 朱景宁 (南京大学生命科学学院)

2008年7月第1版  
2008年7月第1次印刷  
98.00元 (含光盘)

开本 889×1194 1/16  
印张 41.5  
字数 1 380 000



高等教育出版社  
Higher Education Press

北京中印图书有限公司  
地址: 北京市西城区西便门大街2号  
电话: 010-68995168  
网址: www.hep.com.cn

图字: 01-2006-2813 号

丛新林姓学探命主委代代国

Berne and Levy Principles of Physiology, 4th edition

Matthew N. Levy, Bruce M. Koepfen, Bruce A. Stanton,

ISBN-10: 0-323-03195-1

ISBN-13: 978-0-323-03195-1

Copyright © 2006 by Elsevier. All rights reserved.

Authorized Simplified Chinese translation from English language edition published by the Proprietor.

ISBN-10: 981-259-630-5

ISBN-13: 978-981-259-630-7

Simplified Chinese translation Copyright © 2008 by Elsevier(Singapore)Pte Ltd and Higher Education Press. All rights reserved.

Berne & Levy

Elsevier (Singapore) Pte Ltd.

3 Killiney Road

#08-01 Winsland House I

Singapore 239519

Tel: (65)6349-0200

Fax: (65)6733-1817

First Published in 2008

2008年初版

Published in China by Higher Education Press under special arrangement with Elsevier (Singapore) Pte Ltd. This edition is authorized for sale in China only, excluding Hong Kong SAR and Taiwan. Unauthorized export of this edition is a violation of the Copyright Act. Violation of this Law is subject to Civil and Criminal Penalties.

本书简体中文版由高等教育出版社与 Elsevier (Singapore) Pte Ltd. 在中国大陆境内合作出版。本版仅限在中华人民共和国境内(但不允许在香港、澳门和中国台湾)出版及标价出售。未经许可之出口,视为违反著作权法,将受法律之制裁。

图书在版编目(CIP)数据

Berne & Levy 生理学原理: 第4版 / (美)利维 (Levy, M. N.), (美)斯坦顿 (Stanton, B. A.), (美)凯普恩 (Koepfen, B. M.) 著; 梅岩艾, 王建军译. —北京: 高等教育出版社, 2008.7

书名原文: Berne & Levy Principles of Physiology  
ISBN 978-7-04-023127-4

I. B... II. ①利...②斯...③凯...④梅...⑤王... III. 生理学 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 072070 号

出版发行 高等教育出版社

社址 北京市西城区德外大街4号

邮政编码 100120

总机 010-58581000

经销 蓝色畅想图书发行有限公司

印刷 北京中科印刷有限公司

开本 889×1194 1/16

印张 41.5

字数 1 380 000

购书热线 010-58581118

免费咨询 800-810-0598

网址 http://www.hep.edu.cn

http://www.hep.com.cn

网上订购 http://www.landaco.com

http://www.landaco.com.cn

畅想教育 http://www.widedu.com

版次 2008年7月第1版

印次 2008年7月第1次印刷

定价 69.00元(含光盘)

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 23127-00

Higher Education Press



谨以此书献给 Robert M. Berne 教授, 他于 2001 年 10 月 4 日去世。  
Berne 博士和 Levy 博士一同发展了本书的理念, 并担任了本书前三版的主编。  
他对本书所倾注的热情和富有思想的贡献价值永存, 并被怀念。

# 编者

## Michelle M. Cloutier, MD

儿科学教授

Connecticut 大学健康中心

Connecticut 州, Farmington 市

哮喘中心主任

Connecticut 儿童医疗中心

Connecticut 州, Hartford 市

第五篇 呼吸系统

## Saul M. Genuth, MD

医学教授

Case Western Reserve 大学临床和分子内分泌学系

Ohio 州, Cleveland 市

第八篇 内分泌系统

## Bruce M. Koeppen, MD, PhD

学术和教育事务处主任

Albert 和 Wilda Van Dusen 基础医学教授

Connecticut 大学健康中心

Connecticut 州, Farmington 市

第七篇 肾系统

## Howard C. Kutchai, PhD

教授

Virginia 大学医学院分子生理学与生物物理学系

Virginia 州, Charlottesville 市

第一篇 细胞生理学

第六篇 消化系统

## Matthew N. Levy, MD

荣誉教授

生理学和生物医学工程部

Case Western Reserve 大学

Ohio 州, Cleveland 市

第四篇 心血管系统

## Achilles Pappano, PhD

药理学教授

Connecticut 大学健康中心

Connecticut 州, Farmington 市

第四篇 心血管系统

## Bruce A. Stanton, PhD

生理学教授

Dartmouth 医学院

New Hampshire 州, Hanover 市

第七篇 肾系统

## Roger S. Thrall, PhD

医学教授

肺研究主任

Connecticut 大学健康中心

Connecticut 州, Farmington 市

临床研究主任

特殊护理医院

Connecticut 州, New Britain 市

第五篇 呼吸系统

## James Watras, PhD

副教授

Connecticut 大学健康中心药理学系

Connecticut 州, Farmington 市

第三篇 肌肉

## William D. Willis, Jr, MD, PhD

教授

Texas 大学医学部神经科学和细胞生物学部

Texas 州, Galveston 市

第二篇 神经系统

# 中文版前言

生命科学是研究生物体结构和功能的科学。作为生命科学的一个分支,生理学以人和动物体为对象,研究它们的生命活动现象及其发生机制,以及它们为适应各种内、外环境变化而发生的功能反应和调节过程。因此,生理学与其他结构生物学学科和课程一道,构成了生命科学研究和教学的两个重要方面或支撑点;同时,生理学也是医学、药学等相关应用性学科教育中的一门重要基础理论课程。生理学是一门具有较长发展历史的学科,随着生命科学和其他基础或技术学科的发展,它本身也得到了快速的发展,由此带来了对生理学教材的传统性与先进性相互有机融合的高要求。借鉴国外优秀的、传统的生理学教材,不失为一个了解国外生理学教材和教学现状,以及推进我国生理学教材建设的良好举措。

为了促进我国生命科学的发展和借鉴国外生命科学教材建设的先进经验,教育部于2002年下发了“关于开展‘国外生命科学类优秀教学用书’推荐工作”的通知。在此计划的支持下,高等教育出版社已经出版了包括《神经科学——探索脑》在内的12本引进教材,获得了很好的评价和教学效果。《Berne & Levy 生理学原理》(Levy M N, Stanton B A, Koeppen B M; Berne & Levy Principles of Physiology)是该计划被推荐的其中一本教材。高等教育出版社向英国 Elsevier 公司购买了该书最新版本(第4版,2006)的中文翻译版版权。我们两位受高等教育出版社之委托,与另外四位同仁一道有幸承担了该书中文版的翻译工作。其中,原版书的前言和第1~5章由南京大学生命科学学院王建军教授翻译,第6~11章由中国科技大学生命科学学院徐耀忠教授翻译,第12~14章、27~32章由上海交通大学生命

科学与技术学院梁培基教授翻译,第15~26章由复旦大学生命科学学院梅岩艾教授翻译,第33~40章由南通大学医学院彭聿平教授翻译,第41~51章由南京大学生命科学学院罗兰副教授翻译。另外,南京大学生命科学学院朱景宁老师、中国科技大学生命科学学院汪铭和陈聚涛老师也参加了部分章节的翻译工作;朱景宁老师还协助两位主译做了一些其他工作。

国外的生理学教材版本很多,我们之所以选择翻译这本“Berne & Levy Principles of Physiology”(4th edition),主要是出于如下的考虑:该书①在美国生理学的教学中具有经典性和权威性的地位;②比较详尽地介绍了除神经和循环生理学之外的其他器官和系统的生理学;③很好地反映了机体结构(包括大体解剖、组织学和分子生物学层次的)与生理功能之间的关系,以及各器官和系统之间的功能整合;④将生理学的基础理论与临床实际有机地结合。关于该书的其他一些特点,读者可以从英文原版书的前言中得到进一步的了解。

我们热切期望本书不仅能够成为我国生理学教学的一本参考书,也能够成为综合性大学和医学院校开展生理学双语教学的教科书或参考书,为推进生理学的双语教学工作做出贡献。

由于我们翻译该书的时间比较短促,加之我们翻译和专业水平的限制,尽管我们作为主译对各个章节进行了反复校对,但各章译文中仍难免存在一些翻译不妥之处乃至错误,恳请读者能予以指正和谅解。

梅岩艾 王建军

2007年8月30日

# 前言

如“Berne & Levy Principles of Physiology”(Berne & Levy 生理学原理)前几版一样,我们试图在本版中以简单明了的方式介绍主要的生理学概念,尽力减少对一些孤立事实的堆积。本版的每一章都经过了反复的修改,以力求内容清楚、确切和紧跟学科发展。在不影响向读者提供清楚的器官生理学重要原理的基础上,一些由分子生物学研究所得来的新知识被加入到本书的这一版中。我们欢迎参加本版肌肉、心血管和呼吸章节编写的新作者们,这些章节中出现的变化,体现了他们对这些器官系统重要生理学原理的观点和洞察力。

本书是人体生理学的导论性读物。我们相信本书将满足医学和牙科学学生、其他保健专业人士,以及学习生理学课程的高年级大学生的学习需要。为了便于学习,我们保留了本书前三版中许多广受欢迎的特点。每一章都由一系列学习目的引出。用彩色插图尽可能简单地表示一些概念。对一些相继发生的生理反应,我们用一些多重组合的框图来阐明反应的每一个步骤,而那些单个的框图则用以表示可能影响某一特定功能的多个因子间的相互关系。重要的数据总结成表格。数学的运用被尽量减少,凡是在可行的地方均以简单明了的描述替代。存在争议的问题被省略掉,以腾出足够的篇幅来阐述重要而又被普遍接受的生理学机制。我们尽量避免对本书中所描述的事实和观点引用原始资料,以尽力减少不重要的细节。文中的某些句子以小型大写字母的形式出现,以强调重要的概念,而黑体字则被用来表示新的术语和定义。我们也通过描述一些重要的临床症状,来强调某些与之相关的重要生理学概念,而这些临床例证在阴影框中给出。在每一章的末尾都有一个小结,以指出该章的重点。我们还在每一章的末尾给出了一些基于例证性临床病例学习的多选复习题,而这些复习题的答案和说明附于本书的末尾。这些问题和答案将有助于读者自我评价他们对书中内容的理解,并将生理学的概念和机制与临床现象联系起来。

本书第一篇(细胞生理学)讨论了一些贯穿许多器官系统的重要生理学原理,包括膜转运蛋白的作用,离子转运 ATP 酶的结构和功能,以及信号转导机制等。

第二篇(神经系统)为介绍当代细胞神经生理学提供一个神经解剖学的框架。我们将重点集中到感觉系统和运动系统,因为这两个系统与临床有密切的联系。对不同感觉系统共性的分析有助于加强对它们各自的不同组成部分的理解。

第三篇(肌肉)阐述骨骼肌、平滑肌和心肌收缩的基本机制。本篇详细介绍骨骼肌和平滑肌的特征,而对心肌特性的介绍贯穿于第三篇和第四篇之中。

第四篇(心血管系统)介绍心脏和血管的功能。其次,我们将分析这个闭合的循环系统内各个组成部分在不同生理和病理情况下的相互作用。

第五篇(呼吸系统)强调呼吸力学、血液与肺泡之间和血液与外周组织之间气体交换力学的物理学原理。此外,还介绍调节呼吸的神经和化学过程、肺在免疫防御中的作用,以及肺的某些非呼吸功能。

第六篇(消化系统)首先介绍胃肠道的运动和分泌活动,然后介绍神经、内分泌和旁分泌机制是如何将这些功能整合起来的。此外,还阐述离子转运体在胃肠道电解质的吸收和分泌中的作用。

第七篇(肾系统)阐述肾调节水和某些重要溶质(如:钠离子、钾离子、磷酸盐离子和钙离子)的机制。此外,还介绍体液的渗透压和容量调节,以及酸碱平衡的调节机制。

第八篇(内分泌系统)强调不同内分泌腺功能的共性。还介绍了激素作用机制、能量贮存和转换的调节,以及生殖过程的重要新观点。

最后,我们向在本书修订过程中提出了建设性意见的所有同事和学生表示感谢。

(王建军 译)

# 目 录

## 第一篇 细胞生理学 ..... 1

### 第 1 章 细胞膜与溶质和水的跨膜转运 ..... 3

- 膜将细胞分隔成许多具有特定生化功能的小室 ..... 3
- 细胞膜由脂质和蛋白质组成 ..... 5
- 细胞膜是通透性屏障 ..... 6
- 通过扩散、渗透和蛋白质介导的跨膜分子转运 ..... 7
- 细胞膜对脂溶性物质比对水溶性物质更具有通透性 ..... 8
- 存在跨膜溶质浓度差时的渗透水流 ..... 8
- 转运体负责重要物质的跨膜运输 ..... 11

### 第 2 章 离子平衡与静息膜电位 ..... 16

- 处于平衡状态的离子是没有净力作用于其上的 ..... 16
- 当一种离子不能通透过膜时,可能发生 Gibbs-Donnan 平衡 ..... 18
- 每个细胞都有静息膜电位 ..... 19

### 第 3 章 动作电位的产生与传导 ..... 24

- 不同组织细胞的动作电位形状有所不同 ..... 24
- 可由插入细胞膜内的微电极来测定细胞的膜电位 ..... 24
- 动作电位发生时伴随有跨细胞膜的离子流动 ..... 25
- 在某些情况下,很难诱发动作电位 ..... 28
- 动作电位的传导涉及离子流 ..... 29

### 第 4 章 突触传递 ..... 33

- 在电突触中,缝隙连接允许离子在细胞间流动 ..... 33
- 在化学突触中,突触前细胞释放的神经递质引起突触后细胞的电反应 ..... 34
- 神经肌肉接头是一个化学突触 ..... 35
- 神经元间的化学突触与神经肌肉接头具有许多共性 ..... 37
- 许多化合物可以作为神经递质和神经调质 ..... 39
- 神经递质受体是配体门控离子通道或信号转导蛋白 ..... 42

### 第 5 章 膜受体、第二信使和信号转导通路 ..... 46

- 信号转导通路把调节物质与受体的结合和它的细胞内效应联系起来 ..... 46
- G 蛋白耦联的膜受体构成一个大家族 ..... 49
- 第二信使依赖性蛋白激酶被细胞第二信使水平所调节 ..... 51

- 酪氨酸激酶在细胞增殖的调控中发挥关键作用 ..... 52
- 蛋白磷酸酶终止蛋白激酶的作用 ..... 54
- 心房钠利尿受体具有鸟苷酸环化酶活性 ..... 55
- 一氧化氮是一种转瞬即逝的旁分泌介质 ..... 56
- 信号转导的组分是被锚定在细胞内的 ..... 56

## 第二篇 神经系统 ..... 59

### 第 6 章 细胞的组构 ..... 61

- 神经系统是神经细胞的复杂集合 ..... 61
- 神经系统由周围和中枢两个部分组成 ..... 62
- 神经元的局部环境是被控制的 ..... 63
- 显微解剖显示神经元具有复杂结构 ..... 64
- 神经系统担当一些重要的功能 ..... 65
- 信息是以神经冲动传导的 ..... 66
- 突触传递使神经元之间的通讯得以实现 ..... 66
- 轴突运输在神经元内部转运物质 ..... 67
- 神经元和神经胶质细胞受伤后的反应 ..... 67

### 第 7 章 一般感觉系统 ..... 71

- 感觉生理学的几个原理 ..... 71
- 躯体内脏感觉系统对作用于躯体和内脏的刺激产生反应 ..... 75

### 第 8 章 特殊感觉 ..... 85

- 视觉系统对光刺激进行检测和解释 ..... 85
- 听觉系统的作用在于分析声音 ..... 90
- 前庭系统是内耳膜迷路的一部分 ..... 94
- 化学感觉系统包括味觉和嗅觉 ..... 95

### 第 9 章 运动系统 ..... 99

- 脊髓中的运动单位是高度有序地组构的 ..... 99
- 下行运动通路具有复杂的组构 ..... 108
- 脑干控制姿势和运动 ..... 109
- 大脑皮质控制随意运动 ..... 112
- 小脑协助调节姿势和运动 ..... 114
- 基底神经节也调节姿势和运动 ..... 115

### 第 10 章 自主神经系统及其控制 ..... 118

- 自主神经系统呈高度系统化 ..... 118



自主性功能是共济协调的 .....	121	通过激素刺激肾上腺素受体引起的心肌收缩 的外来控制 .....	148
下丘脑具有多种功能 .....	122	心肌在很大程度上依赖于包括脂肪氧化的有氧代谢, 以满足能量需求 .....	148
边缘系统包括端脑的一些部分和下丘脑 .....	123	心肌肥大 .....	149
<b>第 11 章 神经系统的高级功能</b> .....	125	<b>第 14 章 平滑肌</b> .....	151
脑电图记录大脑神经元的电活动 .....	125	平滑肌有多种类型:有些呈自发的同步化活动, 而另一些则呈现出独立的活动 .....	151
诱发电位是脑神经通路激活后产生的电活动改变 .....	126	平滑肌没有肌节,但是含有收缩元件肌动蛋白 和肌球蛋白 .....	152
意识状态随脑不同区域的活动而变化 .....	126	多个因素可以通过增加胞内 $[Ca^{2+}]$ 来启动平 滑肌的收缩 .....	152
学习和记忆依赖于经验 .....	127	$Ca^{2+}$ 通过肌球蛋白磷酸化促进肌动蛋白-肌球 蛋白相互作用 .....	153
大脑的优势现象表明大脑的两个半球分工不同 .....	128	平滑肌紧张性可以通过抑制肌球蛋白轻链激酶或 激活肌球蛋白去磷酸化过程而得到降低 .....	153
<b>第三篇 肌肉</b> .....	131	膜电位的轻微变化能显著改变平滑肌紧张性 .....	154
<b>第 12 章 骨骼肌</b> .....	133	闭锁状态允许平滑肌在少量能耗的情况下长 时间地保持紧张状态 .....	154
不同类型的肌肉完成不同类型的做功任务 .....	133	在一定的条件下,平滑肌细胞的数量和大小 可以增长 .....	155
高度有序的收缩单元构成了骨骼肌的横纹 .....	133	平滑肌细胞也具有合成和分泌功能 .....	155
骨骼肌的收缩由中枢神经系统控制 .....	134	<b>第四篇 心血管系统</b> .....	159
骨骼肌动作电位导致自 SR 向胞质中的 $Ca^{2+}$ 释放, 促进肌动蛋白-肌球蛋白的相互作用,并导致收缩 .....	135	<b>第 15 章 循环、血液、生理止血的概述</b> .....	161
粗丝上的肌球蛋白横桥拉动肌动蛋白细丝向肌节 中心位置移动,导致收缩 .....	136	心脏和血管形成循环系统 .....	161
骨骼肌可以根据收缩速度被分为快肌和慢肌 .....	137	心脏由两个泵组成 .....	161
骨骼肌收缩力的提高依赖于运动单位募集的增加 和强直刺激的施加 .....	138	血管将心脏和其他器官相连 .....	162
肌梭和高尔基腱器官通过反射弧调节收缩力 .....	139	血液如何在心血管回路中流动 .....	163
来自肌梭的传入信号对骨骼肌的紧张性有作用 .....	139	血液和生理止血 .....	163
肌肉将 ATP 的化学能转化成机械能,同时 ATP 池 必须得到持续的补充 .....	140	<b>第 16 章 心脏的电活动</b> .....	170
当运动的能量需求超过了肌肉的有氧氧化能力, 会产生“氧债” .....	140	心肌的跨膜电位持续较久 .....	170
肌疲劳不是由 ATP 耗竭引起的 .....	140	两种主要类型的心肌动作电位 .....	171
骨骼肌截面直径通过肌肥大方式得到增加 .....	140	静息电位由离子扩散形成 .....	171
骨骼肌收缩的长度-张力关系和肌丝滑动学说 是一致的 .....	140	快反应依赖 $Na^{+}$ .....	173
肌肉缩短的速度随负荷的增加而下降 .....	141	慢反应动作电位存在于所有心肌细胞中 .....	178
<b>第 13 章 心肌</b> .....	144	快反应是心脏冲动快速传导的基础 .....	179
心肌是横纹肌,但是与骨骼肌不同,心肌是非随意肌 .....	144	$Ca^{2+}$ 电流决定了慢反应的传导 .....	179
心肌细胞形成电合胞体 .....	144	$Na^{+}$ 和 $Ca^{2+}$ 电流特性决定心肌的兴奋性 .....	179
心脏在没有外界影响的条件下自发搏动 .....	144	<b>第 17 章 心脏的自然兴奋性</b> .....	183
在动作电位产生过程中,需要细胞外 $Ca^{2+}$ 来诱导 肌质网的 $Ca^{2+}$ 释放,并启动收缩 .....	145	窦房结是心脏的自然起搏点 .....	184
粗丝上的肌球蛋白横桥拉动肌动蛋白细丝向 肌节中心滑动,产生心肌收缩 .....	145	心房肌将兴奋从窦房结传导到房室结 .....	186
心肌并不能通过更多肌细胞的募集或强直刺激 来增加收缩力 .....	147	房室结连接心房和心室的传导系统 .....	187
心脏的 Frank-Starling 定律解释了心肌收缩 的内在调节 .....	147	心室的快速传导 .....	188

折返是多种心律失常的原因 .....	190	心脏和血管的相互作用 .....	257
触发活动可引发心律失常 .....	190	心率变化对心输出量有多种影响 .....	259
心电图是重要的临床工具 .....	191	一些辅助因素也调节心输出量 .....	260
冲动形成或传导的异常可引发心律不齐 .....	193		
<b>第 18 章 心脏的泵血功能</b> .....	198	<b>第 25 章 特殊循环</b> .....	264
心脏的结构设计使其功能最优化 .....	198	皮肤循环供应皮肤的血流 .....	264
心脏由两个心房、两个心室及四个瓣膜组成 .....	203	彼此交错的骨骼肌循环 .....	265
心房和心室有序的舒张和收缩构成了心动周期 .....	204	一些因素和条件决定冠脉循环 .....	266
压力-容积关系图阐明了一个心动周期中有序的 动力学变化 .....	205	局部和神经因素调节脑循环 .....	268
		内脏循环包括胃循环和肝循环 .....	270
		胎儿循环系统从胎盘和胎儿肺旁路向组织输送 O <sub>2</sub> 和营养物质 .....	270
<b>第 19 章 心脏搏动的调节</b> .....	209		
自主神经调控心率 .....	209	<b>第 26 章 中枢和外周因素在循环调控中的 相互影响</b> .....	274
自主神经系统参与心脏的神经性调节 .....	210	运动对循环系统有很多益处 .....	274
自主性反射调节心脏的功能 .....	211	出血是具有危险性的快速失血 .....	277
心肌性能的调节 .....	214		
		<b>第五篇 呼吸系统</b> .....	283
<b>第 20 章 血流动力学</b> .....	221	<b>第 27 章 呼吸系统概述</b> .....	285
影响血液流动的物理因素 .....	221	肺的主要功能在于气体交换 .....	285
血流速度取决于血管横截面积 .....	221	呼吸通过中枢神经系统得到调节 .....	288
血压和流量的关系取决于血液和血管的特点 .....	222	肺功能与肺结构密切相关 .....	289
血流阻力取决于血流量和压力差 .....	224		
血流可分为层流或湍流 .....	225	<b>第 28 章 肺和胸壁的力学特性</b> .....	294
血液是非牛顿液 .....	226	肺容量决定了肺的许多特性 .....	294
		涡流产生的声音可以为听诊器所听到 .....	296
		肺功能的重要临床检测包括呼吸描记图和 气流-肺容量曲线 .....	298
		呼吸功主要发生在吸气相 .....	300
<b>第 21 章 动脉系统</b> .....	230		
动脉是一个水压滤器 .....	230	<b>第 29 章 通气、血流以及两者之间的关系</b> .....	304
动脉是具有顺应性的脉管 .....	231	通气由潮气量和呼吸频率所决定 .....	304
动脉血压由几个因素决定 .....	231	肺灌流是无氧血流经肺部并重新获取氧的过程 .....	305
间接测压法是常用的血压测量方法 .....	236	肺循环动脉的结构很好地支持它们的功能 .....	306
		通气和血流对正常气体交换而言是必需的 .....	308
<b>第 22 章 微循环和淋巴管</b> .....	238	<b>第 30 章 氧和二氧化碳的运输</b> .....	314
循环从功能上包括微动脉和毛细血管 .....	238	呼吸系统中气体运动主要通过扩散得到实现 .....	314
跨毛细血管壁的物质交换包括几种方式 .....	240	血红蛋白是氧的主要运输分子 .....	316
淋巴回流的液体和溶质可以使体液从毛细血管 再回到循环血液 .....	243	体内 CO <sub>2</sub> 适当的运输为呼吸系统提供了必要的 气体交换 .....	319
<b>第 23 章 外周循环及其调控</b> .....	246	<b>第 31 章 呼吸控制</b> .....	323
微动脉平滑肌的收缩和舒张调控外周血流 .....	246	CO <sub>2</sub> 是通气调节的最主要因素 .....	323
外周血流受内在因素调控 .....	246	肺机械感受器影响通气及其模式 .....	326
外周血流的外在调控由交感神经系统主导 .....	248		
外周血流的调节通过内在因素和外在因素之间的 平衡而实现 .....	251		
<b>第 24 章 心输出量的调控:心脏和血管的耦联</b> .....	254		
调节心输出量的心脏和血管因素 .....	254		
心输出量影响中心静脉压 .....	254		

第 32 章 肺的非呼吸功能 .....	331	激素和交感神经调节肾小球滤过率和肾血流量 .....	403
黏液纤毛运输系统通过纤毛周围液体、黏液层以及			
纤毛的共同作用将细小颗粒从肺部移除 .....	331	第 37 章 溶质和水在肾单位中的转运:肾小管的	
黏膜免疫系统为肺部提供了主要的免疫防御机制 .....	333	功能 .....	408
第 33 章 胃肠道的运动 .....	341	NaCl 和水的重吸收代表了肾单位的主要功能 .....	408
胃肠道管壁的各层结构 .....	341	几种激素调节 NaCl 的重吸收 .....	414
激素、旁分泌物和神经元分泌物对胃肠道功能的调节 .....	342	ADH 调节水的重吸收 .....	415
胃肠平滑肌细胞特有的机械和电生理特性 .....	344	第 38 章 体液渗透压和细胞外液量的调节 .....	419
肠神经系统具有半自主“肠脑”的功能 .....	345	体液的分布部位 .....	419
咀嚼通常是一种反射行为 .....	347	体液渗透压的调节:尿液的浓缩和稀释 .....	420
吞咽由复杂的反射完成 .....	347	细胞外液量和肾排泄 NaCl 的调节 .....	427
食管将食物从咽部推送到胃 .....	347	第 39 章 钾、钙和磷酸盐的稳态 .....	437
胃的收缩能混合和推送胃内容物 .....	348	$K^+$ 是体内最丰富的阳离子之一,它对许多细胞	
呕吐是胃(有时是十二指肠)内容物从胃肠道经		功能很重要 .....	437
口腔喷出的反射 .....	350	几种激素能促进 $K^+$ 在其血浆浓度升高时摄入细胞 .....	438
小肠的运动促使肠内容物混合和向前推进 .....	351	一些激素、药物和因子扰乱细胞对 $K^+$ 的正常摄入 .....	439
结肠运动促进盐和水的吸收及正常排便 .....	353	肾在保持 $K^+$ 平衡中起主要作用 .....	440
第 34 章 胃肠道的分泌 .....	357	$Ca^{2+}$ 和 $P_i$ 是具有许多复杂和重要功能的多价离子 .....	443
唾液能润滑食物和开始消化淀粉 .....	357	第 40 章 肾在酸碱平衡中所起的作用 .....	451
胃的分泌物开始对蛋白质的消化并具有其他重要功能 .....	359	酸碱平衡的概述 .....	451
胰腺分泌物含消化所有主要食物的酶 .....	365	肾对酸的排泄 .....	452
肝和胆囊的功能 .....	367	酸碱紊乱疾病的诊断和机制通常涉及动脉血气的	
肠黏膜分泌电解质、水和黏液 .....	371	检测和分析 .....	456
第 35 章 消化和吸收 .....	374	酸碱紊乱的分析在于辨别其根本的原因以便运用	
糖类的消化和吸收主要发生在十二指肠和空肠 .....	374	适当的治疗 .....	458
脂质的消化和吸收主要发生在十二指肠和空肠 .....	377	第 41 章 内分泌生理学的基本原理 .....	465
胃肠道吸收和分泌水和电解质 .....	379	内分泌系统是维持稳态的关键组成部分 .....	465
$Ca^{2+}$ 在所有肠段被主动吸收 .....	385	激素以多种方式进行合成、贮存和分泌 .....	467
一小部分摄入的铁被吸收 .....	386	负反馈是调节激素分泌的主要机制 .....	468
镁、磷酸盐和铜在小肠被吸收 .....	387	激素更新率是指激素释放和更替的速率 .....	469
转运体介导大多数水溶性维生素的吸收 .....	387	激素反应需要靶细胞的识别、第二信使的产生和各种	
第 36 章 肾功能的原理 .....	391	细胞内效应器机制 .....	469
肾有几种主要功能 .....	393	第 42 章 机体整体的新陈代谢 .....	474
肾的结构与功能密切相关 .....	394	能量代谢包括能量的获取、贮存和消耗 .....	474
一旦尿液离开肾盂,它便流经输尿管进入膀胱,		能量的产生依赖于化学和气体原料物质 .....	475
贮存于膀胱中 .....	398	能量可以贮存和转运 .....	477
排尿是膀胱排空的过程 .....	398	糖类代谢是机体处理糖的方式 .....	478
肾小球滤过率等于所有功能性肾单位滤过率的总和 .....	399	蛋白质(尤其含机体不能合成的氨基酸的蛋白质)的	
血液流经肾具有几种重要功能 .....	401	摄入对健康至关重要 .....	478
		脂肪代谢以几种方式进行 .....	479

代谢适应包括禁食和锻炼 .....	481	儿茶酚胺激素经一系列步骤在肾上腺细胞的胞质和 贮藏颗粒中交替合成 .....	546
能量贮存可被调节 .....	482	儿茶酚胺激素通过几种质膜受体和第二信使起作用 ...	548
第 43 章 胰岛的激素 .....	487	下丘脑-垂体-肾上腺皮质轴、肾上腺髓质和交感神经 系统共同整合应激反应 .....	550
产生胰岛素和胰高血糖素的细胞分布于散在胰腺中的 胰岛 .....	487	第 49 章 生殖功能的概述 .....	553
胰岛淀粉样肽减轻胰岛素降血糖的作用 .....	494	生殖腺中存在具不同生殖和激素功能的细胞类型 .....	553
血浆葡萄糖水平的降低刺激胰高血糖素的合成和分泌 ...	494	生殖腺通过与肾上腺皮质相同的生化步骤合成雄激素 和雌激素 .....	553
底物的输入影响胰岛素和胰高血糖素的相对利用率 ...	495	甾体类性激素分泌的调控 .....	554
第 44 章 钙和磷酸盐代谢的内分泌调节 .....	498	甾体类性激素的分泌方式在生命的不同阶段 明显不同 .....	556
钙离子对所有生物系统均具有重要意义 .....	498	基因、性腺和生殖器(表型)因素通常决定两性的差异 ...	557
磷酸根离子是葡萄糖代谢中许多中间产物的成分 .....	499	性别决定生殖细胞的发育 .....	561
骨更新的调节 .....	499	第 50 章 男性生殖 .....	564
维生素 D 通过其活性代谢物成为钙和磷酸盐代谢的 主要调节者 .....	501	睾丸的解剖结构提供了在内分泌、旁分泌和自分泌 调节下生殖细胞成熟的特殊环境 .....	564
甲状旁腺的功能是调节血浆中钙和磷的水平 .....	504	精子发生生物学 .....	564
血浆钙水平的升高刺激降钙素的分泌 .....	507	精子的输送 .....	566
系统的整合维持正常钙和磷酸盐的浓度 .....	507	在青春期,男性逐渐显示成人雄性激素水平并具有 全部生殖功能 .....	566
第 45 章 下丘脑和垂体 .....	510	精子发生的激素调节 .....	567
下丘脑和垂体腺的解剖和胚胎发育使它们具有紧密的 功能联系 .....	510	支持细胞的功能及其调节 .....	568
下丘脑调节垂体的分泌以协调机体的基本需要 .....	511	睾酮是一种雄激素,其中一部分仅为血液循环中的 激素原 .....	569
神经垂体调节水代谢和乳汁分泌 .....	514	雄激素在睾丸外作用于生殖器官,产生第二性征, 促进躯体生长和成熟以及影响代谢 .....	570
腺垂体分泌大量功能多样的激素 .....	516	第 51 章 女性生殖 .....	574
第 46 章 甲状腺 .....	523	卵子发生生物学 .....	574
功能解剖学 .....	523	激素调节是卵子发生的一部分 .....	578
下丘脑和垂体前叶调节甲状腺的活性 .....	526	卵巢激素分泌的周期变化影响参与受精的所有 生殖道组织 .....	581
甲状腺激素的代谢影响它的作用 .....	527	雌激素和孕酮调节基因的表达 .....	582
核受体和基因表达的改变介导甲状腺激素的 细胞内作用 .....	528	雌二醇和孕酮结合到蛋白质上进行血液循环 .....	583
第 47 章 肾上腺皮质 .....	534	女性的青春期随促性腺激素分泌增加而开始 .....	583
不同解剖区带的各类肾上腺激素调节和调制许多基本 的生理过程 .....	534	雌激素缺乏是更年期的特征 .....	584
对下丘脑和垂体的负反馈是肾上腺皮质皮质醇分泌的 基本调节因素 .....	537	妊娠时的内分泌特点是多样的和变化的 .....	584
皮质醇(糖皮质激素)的作用使许多生理过程维持于 正常水平 .....	538	孕妇的新陈代谢适应母体和胎儿变化的需要 .....	588
肾上腺性固醇维持骨骼系统和防止骨质疏松症 .....	542	正如妊娠状态的维持依赖独特的激素环境,它的终止 可能也依赖特异的激素变化 .....	588
机体主要通过调节醛固酮的分泌来应答 $\text{Na}^+$ 和细胞外 液量的变化 .....	542	母体在分娩后的 48 h 内开始为新生儿提供营养物质 ...	590
第 48 章 肾上腺髓质 .....	546	自我测试/病例讨论答案 .....	593
肾上腺髓质一部分起交感神经节的作用,而另一部分 起内分泌腺的作用 .....	546	索引 .....	623

# 第一篇 细胞生理学



# 第 1 章 细胞膜与溶质和水的跨膜转运

## 目的

- ❖ 阐述生物膜的液态镶嵌模型。
- ❖ 应用菲克第一定律推测跨膜扩散率。
- ❖ 应用范特霍夫定律推测电解质溶液的渗透压。
- ❖ 解释一种溶质引起跨膜渗透性水流的能力如何依赖于膜对该溶质的通透性。
- ❖ 列举易化扩散与主动转运的特征。
- ❖ 区分原发性和继发性主动转运,并定义同向转运和逆向转运。
- ❖ 阐述细胞生命周期中一些重要转运体的特征。
- ❖ 阐述通过上皮细胞的跨细胞运输和旁细胞运输。

本篇细胞生理学(第 1~5 章)将讨论单细胞功能的方方面面,这些概念将在后文阐述各个器官系统的章节中使用。所有细胞都为了一层原生质膜所包裹,这层膜将细胞与细胞外环境分隔开来。细胞器,如细胞核、线粒体、高尔基体和内质网,均由膜环绕或含有多种类型的膜。本章主要讲述生物膜的基本结构和特征,以及分子跨膜转运的一些生物学过程。第 2 章和第 3 章将讲述电可兴奋性细胞(如神经元和肌细胞)的基本特征,第 4 章讨论细胞间电信号传递的方式。第 5 章将解释细胞外调节分子,如激素,影响细胞生物学过程的信号转导机制。

## 膜将细胞分隔成许多具有特定生化功能的小室

细胞膜起了一种渗透性屏障的作用,能够使细胞维持一种与细胞外液成分大相径庭的细胞质构成。细胞膜上含有酶、受体和抗原,它们在细胞与细胞、细胞与激素以及其他细胞外液调节因子间的相互作用中发挥重要作用。细胞膜蛋白与细胞骨架蛋白、细胞外基质相互作用,并由此参与细胞与其周围环境之间的相互信号转导。

围绕各种细胞器的膜将细胞分隔成许多离散的小室,使得特定的生物化学过程局限在特定的细胞器内进行。许多重要的细胞过程都发生在一些细胞器的

膜内或膜上。典型的例子是电子传递和氧化磷酸化,这些过程发生在线粒体内膜的膜上和膜内,或者跨膜发生。

大多数生物膜都具有某些共性。然而,与细胞膜功能的多样性相一致,不同细胞的膜甚至同一细胞不同部分的膜在组分和结构上均有差异。

## 脂质双层膜是大多数物质的通透性屏障

蛋白质和磷脂是细胞膜的重要组分。一个磷脂(phospholipid)分子含有一个极性头部基团和两个非极性尾部的疏水性脂酰基链(图 1-1, A)。在水相中,磷脂趋向形成使脂酰基链不与水相接触的结构。这样一种结构就是脂质双分子层(lipid bilayer)(图 1-1, B)。许多磷脂,当它们分散在水中时,能自发地形成脂质双分子层。生物膜中的绝大多数磷脂分子都呈脂质双分子层结构。

磷脂双分子层是生物膜具有一定被动通透性的原因。高水溶性物质通常通过细胞膜的速度较慢,而在非极性疏水有机溶剂中溶解度较高的非极性化合物能够快速通过细胞膜。由口服或灌肠给予高浓度的钡盐将使胃肠道内膜不能被 X 射线穿透,从而提高了胃肠道诊断 X 射线胶片的对比度。这种高浓度的钡离子是剧毒性的,但是由于钡离子在疏水性内膜中是不溶的,因此几乎不被胃肠道吸收。所以,服用钡盐后血液中钡浓度的升高是很小的。

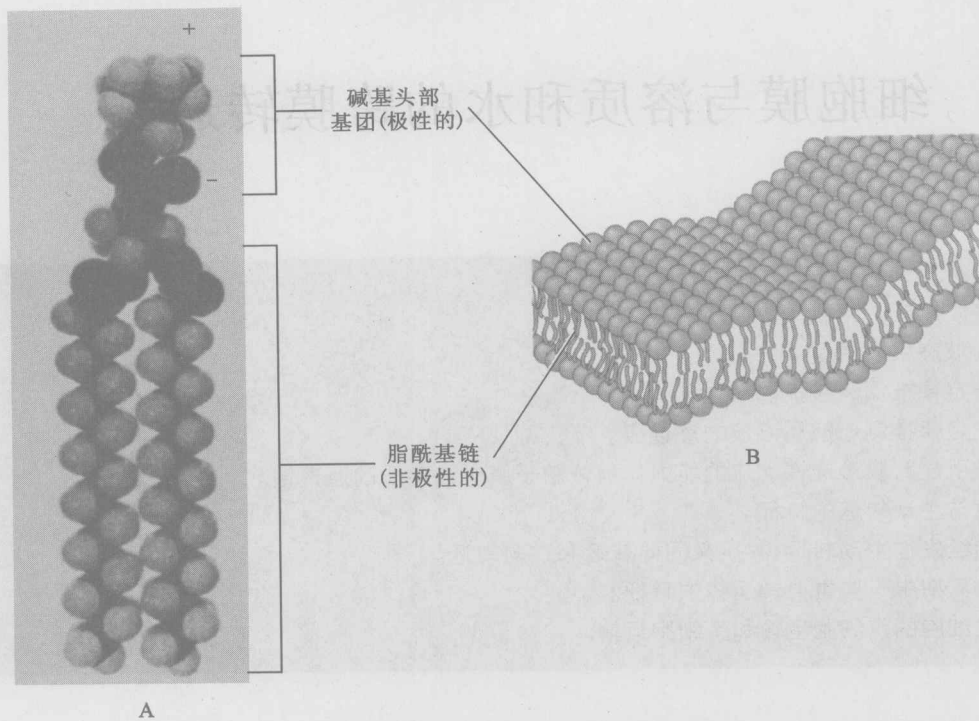


图 1-1. A, 膜磷脂分子的结构, 以卵磷脂为例。B, 磷脂双分子层的结构。灰色的球代表磷脂分子极性头部基团。波浪线代表磷脂的脂酰基链

### 大多数膜是磷脂和蛋白质组成的“液态镶嵌”体

图 1-2 描绘了膜结构的液态镶嵌模型 (fluid mosaic model)。此模型与生物膜的许多特征相吻合。注意大多数膜磷脂呈双分子层结构。膜蛋白主要分为两类：(1) 镶嵌在磷脂双分子层中的整合膜蛋白或称内在膜蛋白 (integral or intrinsic membrane protein) 和 (2) 结合在细胞膜表面的周边膜蛋白或称外在膜蛋白 (peripheral or extrinsic membrane protein)。周边膜蛋白主要靠与整合膜蛋白间的电荷相互作用与膜结合。其他某些蛋白则通过疏水性“锚定”作用与膜结合, 这种疏水性锚定是与蛋白质进行共价键连接, 并插入到脂质双分子层中; 一个与插入到脂酰基链中蛋白质连接的脂肪酸可能参与锚定。还有一些蛋白质与一类特殊的脂质分子——糖基磷脂酰肌醇进行共价键连接, 从而结合到细胞膜上。整合膜蛋白与膜的内侧面还存在更广泛的疏水性相互作用。

细胞膜是流动性结构, 因而许多膜组成分子可以在膜平面上自由扩散。大多数脂质和蛋白质能够在细胞膜双分子层平面上自由移动。磷脂或蛋白质从一个磷脂单分子层“翻转”到另一个磷脂单分子层的运动极少发生。膜脂质分子中较大的亲水性部分也不大可能翻转, 因为它被脂质双分子层的非极性内层所拉扯着。

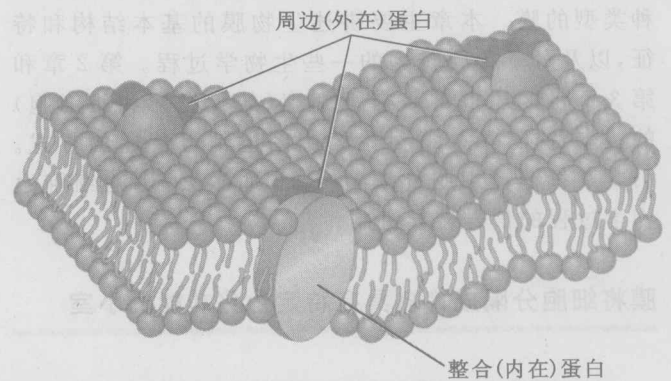


图 1-2. 膜结构的流动镶嵌模型。整合膜蛋白镶嵌在膜的脂质双层基质中, 周边膜蛋白可能与整合膜蛋白的外表面相结合

在某些情况下, 膜组分不能在膜平面上自由扩散。这种运动受限的例子有乙酰胆碱受体 (整合膜蛋白) 被“拘押” (局限——译者注) 在骨骼肌运动终板上, 以及在上皮细胞顶端和基外侧质膜上存在着不同的膜蛋白。细胞骨架似乎只束缚某些膜蛋白。阴离子逆向转运体 (anion antiporter) 是人红细胞膜上的一类主要蛋白质, 与血影蛋白 (spectrin) 骨架网结合, 而后者通过锚蛋白 (ankyrin) 支撑细胞膜。



如果支配骨骼肌的运动神经被意外切断,乙酰胆碱受体不再被“拘押”在运动终板上,而是扩散到肌细胞的整个质膜上。细胞的整个表面因而变得能够被乙酰胆碱兴奋,这种现象称为去神经超敏(denervation supersensitivity)。

## 细胞膜由脂质和蛋白质组成

### 磷脂和胆固醇是主要的膜脂组分

含胆碱磷脂和氨基磷脂是最普遍的两类磷脂

在动物细胞膜上,含量最多的磷脂是含胆碱的磷脂:卵磷脂(磷脂酰胆碱)和鞘磷脂。次多的是氨基磷脂:磷脂酰丝氨酸和磷脂酰乙醇胺。其他含量较少的重要磷脂有磷脂酰甘油、磷脂酰肌醇和心磷脂。磷脂双分子层是形成膜被动通透性的原因。

某些磷脂虽然在质膜中所占比例很小,却在细胞信号转导过程中发挥关键作用。当磷脂酰肌醇二磷酸(phosphatidylinositol bisphosphate)被受体激活的磷脂酶C裂解时,将生成肌醇-1,4,5-三磷酸(inositol 1,4,5-triphosphate, InsP3)和二酰甘油(diacylglycerol)。InsP3被释放到胞质中,作用于内质网上的受体,导致储存的Ca<sup>2+</sup>释放,这是一种影响到多种细胞过程的作用(详见第5章)。二酰甘油则留存在质膜内,与Ca<sup>2+</sup>一起参与蛋白激酶C(protein kinase C,一种重要的信号转导蛋白)的激活。

胆固醇在细胞膜中起了“流动性阻尼器”的作用

胆固醇(cholesterol)是质膜的重要组分,它的类固醇核恰与膜磷脂的脂酰基链平行排列。胆固醇在质膜中起着“流动性阻尼器”的作用。它的存在,使得磷脂双分子层中的脂酰基链区域在生物膜接触到一些使膜流动性增大的制剂(如乙醇和一般麻醉剂)时,膜仍可保持适当的流动性。

糖脂和糖蛋白在细胞膜外侧面上的糖链起受体和抗原的作用

糖脂(glycolipid)含量不多但功能重要。它们多位于质膜内,而它们的糖链向细胞膜的外表面突出。糖脂的糖链部分通常作为受体或抗原而发挥作用。

霍乱毒素受体(见第35章)是一种特殊的糖脂——神经节苷脂(GM<sub>1</sub>)的糖链。A型和B型血型抗原(见第16章)是人类红细胞膜上的其他神经节苷脂的糖链。

磷脂在细胞膜的内、外脂质单层中呈不对称分布

在大多数膜中,脂质在脂双层中呈不均匀分布。糖

脂几乎都位于质膜的外单层。磷脂在膜内外单层的分布也是不对称的。例如,在红细胞膜中,外单层(细胞外表面)含有高比例的含胆碱的磷脂,而内单层则含有更多的氨基磷脂。

脂质和蛋白质在细胞膜上形成结构域

具有较长饱和脂肪酸链的磷脂可以在膜平面相互结合形成与膜上的其他流动区域不同的凝胶样稠度的结构域。这些凝胶样区域又称为脂筏(lipid raft)。某些膜蛋白与脂筏结合,其他一些蛋白质则偏向位于脂质双分子层的流动区域。

### 膜蛋白是酶、转运体和受体

膜的蛋白质组成可能简单,也可能繁杂。具有特异性的骨骼肌肌质网膜和视网膜视杆细胞外段的视盘膜仅含有少数几种蛋白质。相反,具有多种功能的质膜可以含有超过100种的不同蛋白质。膜蛋白包括酶、转运体,以及激素和神经递质的受体。

糖蛋白介导细胞膜与细胞外基质间的相互作用

一些膜蛋白是糖蛋白,它们与糖侧链共价结合。如同糖脂一样,糖蛋白的糖链几乎都位于质膜的细胞外表面。膜糖蛋白和糖脂的糖链具有重要功能。细胞表面的负电荷就是由糖脂和糖蛋白中携带负电荷的唾液酸造成的。

纤连蛋白(fibronectin)是一种高相对分子质量的纤维状糖蛋白,它们通过细胞表面的一类称为整联蛋白(integrin)的糖蛋白帮助细胞粘连到细胞外基质的蛋白质上。这种连接能够介导细胞外基质与细胞骨架间的通讯,允许细胞对细胞外环境的变化做出反应。膜糖蛋白也是介导细胞间粘连的连接复合体的关键成分。

膜蛋白在细胞膜上有特定的方向性

由于膜蛋白在合成的过程中将穿过内质网膜,因此蛋白质在膜上有特定的方向性。质膜的Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATP酶和肌质网的Ca<sup>2+</sup>-ATP酶可以解释膜蛋白的这种不对称分布。在这两个例子中,ATP在膜的胞质面被裂解,而一些释放的能量则被用于推动离子以特定的方向进行跨膜运动。以Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATP酶为例,K<sup>+</sup>被泵入细胞内,Na<sup>+</sup>被泵出细胞外;而Ca<sup>2+</sup>-ATP酶则主动地将Ca<sup>2+</sup>泵入肌质网内。这两类离子转运ATP酶在膜上均具有方向性,因此,负责结合ATP的蛋白质部分位于细胞膜的胞质面。