

生理學

入門輕鬆學

PDQ Physiology

原著

Uwe Ackermann, PhD

主編

葉濤毅

陽明大學生理學研究所博士

台北榮民總醫院副研究員

元培科學技術學院兼任助理教授

協譯

宋姿穎 吳怡慧 羅茹筱

陽明大學生理學研究所碩士

BC
Decker



BC Decker Inc of Hamilton, Ontario, Canada
合記圖書出版社 發行

生理學

入門輕鬆學

PDQ Physiology

原著

Uwe Ackermann, PhD

主編

葉濱毅

陽明大學生理學研究所博士

台北榮民總醫院副研究員

元培科學技術學院兼任助理教授

協譯

宋姿穎 吳怡慧 羅茹筱

陽明大學生理學研究所碩士



BC Decker Inc. of Hamilton, Ontario, Canada
合記圖書出版社 發行

PDQ Physiology

Uwe Ackermann, BAsC, MASc, PhD

ISBN 1-55009-148-4

Copyright © BC Decker Inc of Hamilton, Ontario, Canada

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without prior written permission from the publisher.

Copyright© 2005 by Ho-Chi Book Publishing Co.

All rights reserved. Published by arrangement with
John Scott & Company.

Ho-Chi Book Publishing Co.

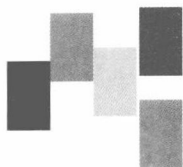
Head Office	322-2, Ankang Road, NeiHu Dist., Taipei 114, Taiwan. TEL: (02)2794-0168 FAX:(02)2792-4702
1st Branch	249, Wu-Shing Street, Taipei 110, Taiwan. TEL: (02)2723-9404 FAX:(02)2723-0997
2nd Branch	7, Lane 12, Roosevelt Road, Sec. 4, Taipei 100, Taiwan. TEL: (02)2365-1544 FAX:(02)2367-1266
3rd Branch	120, Shih-Pai Road, Sec. 2, Taipei 112, Taiwan. TEL: (02)2826-5375 FAX:(02)2823-9604
4th Branch	24, Yu-Der Road, Taichung 404, Taiwan. TEL: (04)2203-0795 FAX: (04)2202-5093
5th Branch	1, Pei-Peng 1st Street, Kaoshiung 800, Taiwan. TEL: (07)322-6177 FAX:(07)323-5118
6th Branch	632, ChungShan Road, Hualien 970, Taiwan. TEL: (03)846-3459

本書經原出版者授權翻譯、出版、發行；版權所有。
非經本公司書面同意，請勿以任何形式作翻印、攝影、
拷錄或轉載。

生理學入門輕鬆學

PDQ

Physiology 2e



原作者序 (Preface)

如同其他PDQ系列叢書一樣，本書簡明扼要的提供了最新的資訊。目的並不是要提供介紹性的內容，而是寫給需要快速獲取新資訊的資深生理學家或是健康領域的專業從業人員。

本書的特色是將過去二十年來在細胞生理以及分子生理的最新發展成果作成集合。其目的是要展現在基礎細胞變化過程中，許多令新學生感到棘手的調控機轉。

目前坊間無論是上架的或是網路上的理解性或濃縮性的生理學叢書並沒有什麼瑕疵。大部分都涵蓋了標準的主題。而本書則尋求更增進這類書籍的內容，包括肌肉的領域，了解最新抗凝血治療發展的基礎，血管及血管再生之生理學，中樞神經對血壓及血量的調控，長途噴射客機駕駛或乘客使用褪黑激素的基本原理，脂蛋白代謝生理學以及胎兒與母親之間的生理學等等。這網路的其中一項優點是許多闡述困難觀念的精美的圖畫都由製作者慷慨的分享給讀者。然而由於尋找及取得困難，在本書撰寫時，每一章都列出相關的精美圖片。

為了簡潔起見，有許多內容被省略。首先是神經生理學，此項主題非常龐大，在許多課程目前已被分開形成一獨立研究的學門。本書並無收錄自主神經系統相關的章節，此系統是關於中樞神經對於內在環境作用控制的部分。

在每一章結尾並有多重選擇複習問題以及對問題感到困惑者的正確或錯誤的解釋。這些偶爾必須參考其他來源的資料。

尚有許多未知的機轉仍待釐清。細心的讀者會發現本書中的一些用語像是「…被認為是 (is thought to be)…」，「…尚且未知 (is not known yet)…」，或是「…等待更近一步研究 (awaits for further investigation) …」。生理學是一門活潑的科



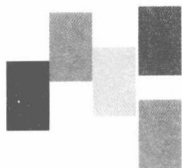
學，由一些想知道事情如何運作的好奇學生支持著。我有幸在生涯中決定性的時期遇見一位知道如何鼓勵我提出問題的恩師。本書的撰寫希望能促進教學與學習之間的關係，而這也是能有更進一步發現的關鍵。

Uwe Ackermann

牛津

2002年3月

本書獻給 **James Pearce**，他帶領我進入生理學這個美妙的領域；**Emm**，他迷人的問題引領我發表更多自己的想法以及尋獲正確的解答。



譯者序

誠如本書原作者序所述，生理學是一門活潑的學問。本書是譯者近年來所發現最好的一本進階用生理學書籍。將過去二十年來因研究技術進步所發展的出的分子層級生理機轉作一總整理，使傳統生理學者能更進一步了解分子機轉。當初一接觸此書就有如獲至寶的感覺，遂毫不猶豫接下此書的翻譯工作。

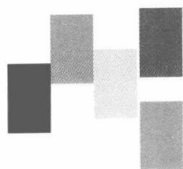
在整個翻譯過程中著實吃盡苦頭，也讓我深深體會前輩學者們的辛苦及偉大。畢竟看得懂跟適切表達之間仍有一段距離。另一方面也發現一個問題，就是許多專有名詞並無統一的中文翻譯，必須在比較各家翻譯名詞之後選擇最適切者。另外更有許多名詞並無繁體中文的翻譯，必須搜尋至中國大陸的各學術單位及資料庫始能獲致一些結果。這也凸顯了國內長期以來一直缺乏計畫性、系統性的翻譯機制，能隨時將科學上新發現或新創造的名詞翻譯出來，提供給國內有志從事相關研究的人士們作為參考。這方面還需大家共同努力。

無論如何，本書翻譯工作能夠完成，要感謝國立成功大學生理學研所以及國立陽明大學生理學研究所諸位恩師為譯者所奠定的生理學基礎，焦玉中博士，林艾芊小姐，張聿曦小姐，余青翰小姐，以及許惠紋小姐的大力協助。更感激合記圖書出版社對譯者數度延遲交稿的體諒與包容，使此書能順利出版。本書雖經嚴謹的撰寫，疏漏以及不適切之處在所難免，尚祈各界讀者先進不吝指正，則無任感激。

葉濬毅 謹識

中華民國93年12月

於台北



目錄 (Contents)

第 1 章	整體生理概念 (General Physiologic Processes)	1
第 2 章	肌肉 (Muscle)	36
第 3 章	血液 (Blood)	71
第 4 章	自主神經系統 (Autonomic Nervous System)	101
第 5 章	呼吸 (Respiration)	126
第 6 章	心血管系統 (Cardiovascular Physiology)	158
第 7 章	體液與電解質 (Body Fluids and Electrolytes)	224
第 8 章	胃腸消化系統 (Gastrointestinal System)	287
第 9 章	內分泌系統 (Endocrine System)	337
第 10 章	能量代謝與營養 (Fuel Metabolism and Nutrition)	413
第 11 章	生殖與性功能 (Reproduction and Sexual Function)	438
第 12 章	受精、懷孕、與泌乳 (Fertilization, Pregnancy, And Lactation)	469
第 13 章	礦物質代謝、骨骼、結締組織 (Mineral Metabolism, Bone, and Connective Tissue)	485
	索引 (Index)	506

整體生理概念

(General Physiologic Processes)

細胞構造及功能

(CELL STRUCTURE AND FUNCTION)

人類細胞的三種特性使其歸類為**真核細胞 (eukaryotic cells)**。這些特性為：

1. 環繞中央核外顯著的膜；
2. 數種具外被膜之細胞內構造及胞器，以及；
3. 許多已知的次細胞區域能維持微環境，許多化學反應因而得以自動且適切地發生，因為膜的性質使這些區域有著專一性的調控。

細胞質的膜系統，胞器及內含物

(Cytosolic Membrane System, Organells and Inclusions)

細胞核 (Nucleus)

細胞核是人類基因表現其意義之所在。去氧核糖核酸 (DNA) 藉由調控之聚合反應轉錄出核糖核酸 (RNA)。轉錄出之 RNA 主要為異源性核 RNA (**heterogeneous nuclear RNA**)，不是被破壞就是進一步藉由 capping，聚乙醯化或是切割等方式修飾。其中一小部分稱為傳訊 RNA (**messenger RNA, mRNA**)，其離開細胞核進入細胞質中的核糖體，並在此轉譯出蛋白質。

細胞核是細胞內最大的胞器。外被一層核膜 (**nuclear membrane**)，內有染色質 (**chromatin**，緊密聚集之 DNA) 及一或二個核仁 (**nucleoli**)。

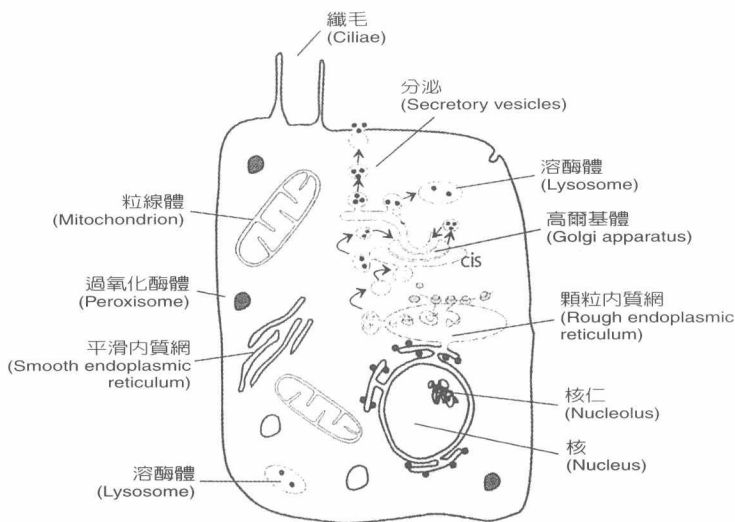


圖 1-1 典型人類細胞組成元素。圖中亦顯示蛋白質合成過程，由顆粒內質網經正面高爾基體，中間高爾基體，反面高爾基體，然後到其目的地。可能是溶酶體，細胞漿膜，或是胞吐小泡。這些傳送過程包括運輸小泡成功的形成，傳遞及接收。

核膜 (Nuclear membrane)

為一磷脂雙層膜。兩層之間連接顆粒內質網 (rough endoplasmic reticulum) (見圖 1-1)。內膜與外膜在不同點融合在一起形成直徑 30 至 100 奈米之核膜孔 (nuclear pore)，容許離子、mRNA、核糖體及小蛋白質 (小於 5,000 道爾頓 [5 kDa]) 交換。

核仁 (Nucleolus)

核仁是細胞核內製造核糖體及修飾 RNA 的地方，數目可能超過一個。其外並無被膜。

染色質 (Chromatin)

是 DNA 及稱為組織蛋白 (histone) 之蛋白質族群以幾乎是相同比例的特殊方式排列而成之結構。其物理排列是以一分子 DNA 及 8 個組織蛋白所構成之單元連續排列而成。在細胞週期中大部分時間染色質是以長且疏鬆纏繞之股存在，但在週期間隔時會濃縮成染色體 (chromosomes)。這些是染色質的功能性次單位。

內質網 (Endoplasmic Reticulum)

內質網 (ER) 為一內部充滿液體的膜性網絡組織，在細胞內作為一聯絡交通系統。有兩種型態已被確認，就是顆粒內質網 (rER) 及平滑內質網 (sER)。

顆粒內質網 (Rough endoplasmic reticulum)

因為其膜外附著有核糖體 (ribosomes) 故名為顆粒內質網。蛋白質通常是在非附著於內質網上的核糖體，從N端開始進行合成。N端序列及核糖體接著藉由內質網上的專一受體與內質網結合；當胺基酸集合至每個核糖體，逐漸延長的多勝肽鏈則進入內質網內作進一步修飾。合成的蛋白質則用液泡方式送出內質網。此液泡膜是由內質網膜的一部分形成，包裹住蛋白質，送往高爾基體。

核糖體 (Ribosomes)

遺傳訊息儲存在細胞核中，而蛋白質則是在細胞質中藉核糖體幫助合成。核糖體大小約 20×30 奈米 (nm)，含 65% 核糖體核糖核酸及 35% 蛋白質，由 40S 及 60S 兩個次單位組成。在此根據傳訊核糖核酸由去氧核糖核酸所帶來之藍圖進行蛋白質合成 (轉譯) (圖 1-2)。核糖體可附著於顆粒內質網的細胞質側，亦可以游離的狀態存在於細胞質中。附著性核糖體所合成的蛋白質最後會分泌出去，或是形成溶酶體及細胞膜的蛋白質。游離態核糖體則合成粒線體、過氧化酶體或是細胞質蛋白質 (如：血紅蛋白)。蛋白質分子組合完成，核糖體的兩個次單位則會解離。

平滑內質網 (Smooth endoplasmic reticulum)

平滑內質網合成膜脂質。平滑內質網在不同器官之需求不同，故含量差異極大。舉例來說，平滑內質網在有些細胞執行合成固醇類激素，在胃腸道細胞則參與脂質代謝，在肝細胞及骨骼肌細胞參與肝醣合成及貯存，在肝細胞及腎細胞參與解毒作用，在橫紋肌細胞則執行鈣離子 (Ca^{++}) 之貯存及釋放。

橫紋肌中之縱向肌漿網是一種平滑內質網。

高爾基體 (Golgi Apparatus)

顆粒內質網合成之蛋白質或多勝肽將進入下一站高爾基體進行修飾。高爾基體極靠近細胞核但不與之接觸，是一種由膜所組成的嵴

狀系統。其結構具有方向性，靠近顆粒性內質網之一側稱為 **cis 端**，遠離顆粒性內質網之一側則稱為 **trans 端**。介於 cis 及 trans 囊袋中間之結構則稱為 **中間高爾基 (medial Golgi)**。cis 端高爾基接受由顆粒內質網運輸而來之液泡，trans 端則是將液泡釋放至其歸所 (圖 1-1)。

高爾基體是膜形成的主要地方。蛋白質在此會被修飾、分類及包裝入特定液泡內，這些液泡最終將形成細胞膜的一部分、溶酶體、或是胞吐貯存小囊。

溶酶體 (Lysosomes)

溶酶體外覆一層膜，並且會形成多種型態。初級溶酶體是由高爾基體以類似出芽方式產生的，並會形成球狀。其內含有酵素可消化蛋白質、碳水化合物、脂肪、核酸以及其他生物性物質。在與含有袋消化物質之標的液泡融合後，溶酶體開始執行期消化功能。

過氧化酶體 (Peroxisomes)

過氧化酶體結構與溶酶體類似 (皆為單一磷脂雙層膜)，但起源不同 (由平滑內質網而來)。其內大部分為過氧化酶及一些水解酶可以執行一些氧自由基之代謝，或是脂肪、胺基酸、酒精等物質之氧化反應。

粒線體 (Mitochondria)

為一長形結構，圍繞在外的是兩層互不接觸之磷脂雙層膜 (圖 1-3)。在細胞中的數目與此細胞之代謝活性及腺核苷三磷酸 (ATP) 產

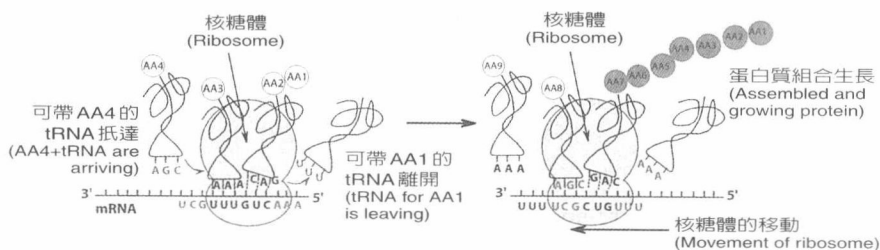


圖 1-2 核糖體是蛋白質合成 (轉譯) 的地方：此合成是根據由細胞核 DNA 所帶出來的傳訊 (mRNA) 藍圖而進行。組成蛋白質的氨基酸是由相對帶有專一性鹼基密碼的轉送 RNA (tRNA) 所攜帶。每當一個氨基酸接上前一個氨基酸時，核糖體就往 mRNA 的 3 端前進。蛋白質合成完畢，組成核糖體的兩個次單位即解離。

生之速率有正相關性。兩層粒線體膜之性質有極大之差異：

1. 內側雙層膜形成**嵴狀結構 (cristae)** 深入粒線體**基質 (matrix)**，其表面積遠較外側膜大。

- 它含有副肉精 (carnitine) 穿梭運輸子，將游離脂肪酸送入粒線體氧化形成乙醯輔酶 A (Co-A)，作為克列伯循環反應之受質。
- 它亦含有運輸子與電子傳遞鏈結合，將氫離子 (H^+) 由基質送入內外膜間隙，以形成氫離子、電荷（基質 $= -150\text{ mv}$ ）以及自由能梯度 (gradient)。此氫離子濃度梯度部分可使焦葡萄糖酸鹽 (pyruvate) 或磷酸鹽 (phosphate) 與氫離子 (Ca^{++}) 以共同運輸 (co-transport) 方式進入基質中；部分可使鈣離子聚積在基質中。

2. 外膜對離子及小分子物質之通透性較內膜高。

除了合成 ATP，粒線體亦會合成尿素及血基質。

粒線體含有自己的 DNA，能製造某些特定蛋白質。其餘所需之蛋白質，則必須由細胞質中藉主動運輸送進來。這需要內外膜間緊密的交互作用。

細胞質 (Cytosol)

細胞質是蛋白質及離子的水溶液。由**細胞膜 (plasma membrane)** 包覆在內，**細胞骨架 (cytoskeleton)** 則維持其穩定性。儘管有非常短

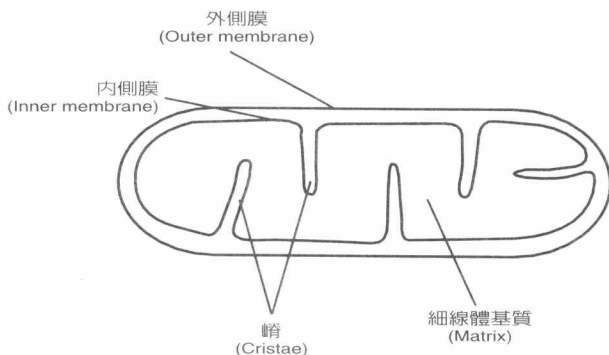


圖 1-3 粒線體構造。

的細胞內擴散距離，有些離子在整個細胞質中的活性並非一致的 (homogenous)，而這種現象之重要性目前尚未被完全釐清。

細胞骨架 (Cytoskeleton)

細胞骨架是指細胞內結構構成物質的部署，可以 (1) 幫助維持細胞型態，(2) 允許細胞的一部分產生運動，(3) 提供整個細胞移動的機制。基本骨架結構由大到小依序是微小管 (microtubule)、中間絲 (intermediate filaments)、以及細絲 (actin) (或微絲，microfilaments)。

微小管、中心粒及纖毛 (Microtubules, centrioles and ciliae)

微小管為周圍由 α 及 β 微管蛋白 (α -and- β -tubulin) 呈環繞排列而成，直徑 20 至 30 奈米，長約 10 至 15 微米的中空管狀結構。由一端 (加入端，plus end) 開始，以微管蛋白聚合方式延長；若處於不穩定狀態，則從另一端減少端 (minus end) 以水解方式解構。微小管幾乎存在於所有哺乳動物細胞中，其有三項功能：(1) 控制有絲分裂過程，(2) 纖毛及鞭毛的運動，(3) 引導細胞內蛋白質或液泡的運輸。

控制有絲分裂過程 (control of the mitotic process) 除了神經細胞外，大部分細胞微小管的負端 (negative) 都穩定地嵌在中心體 (centrosome)* 上。由於增加端是游離的，可由中心體的中心粒旁物質開始以任意的方式進行增長作用。在細胞複製週期中的 S 期，就是 DNA 複製期，中心體會進行複製並分裂成兩個相等部分，每一部分含有一對中心粒。當有絲分裂期開始，兩個中心體會移至細胞核兩端並形成兩極有絲分裂紡錘體 (mitotic spindle)，其為一排列整齊的微小管結構，使染色體成一直線排列，並在之後的細胞分裂步驟固定染色體的位置。這些現象在下面有更完整的敘述 (請見細胞週期)。

在有絲分裂進行的長時期，連接於中心體的微小管持續地改變，新微小管藉著微管蛋白在加入端以聚合方式持續增長，而舊微小管則在減端以水解方式分解。不同種類化學物質能抑制微小管生成而導致抑制細胞分裂。例如一些能結合 α 及 β 微管蛋白的化學物質像秋水仙素 (colchicin)，長春花鹼 (vinblastine)，以及長春新鹼 (vincristine)。

* 靠近細胞核的區域。中心體含有不定形圍繞著中心的物質以及兩個中心粒 (圖 1-4)。每一對圓柱體兩者之間以直角位置排列。

鞭毛與纖毛運動 (movements of ciliae and flagellae) 鞭毛與纖毛是細胞表面像毛髮一般的突起。外壁結構極類似中心粒（圖 1-4）；由9對管狀結構圍繞在外之中空構造。它們鑲嵌在所謂的**基體 (basal bodies)**，並從此處開始生長。基體的結構與每一對中心粒膜相同。運動蛋白的一種 (dynein) 可使這些突出物彎曲或擺動。此分子的頭從一對微小管投射至另一對，並與之結合，水解 ATP；藉著使用此釋出的能量，沿著纖維移動而使得結構體產生彎曲。

細胞內運輸 (intracellular transport) 運動蛋白結合在微小管上，藉水解 ATP 釋放能量形成運動並執行機械工作。

驅動蛋白 (kinesins) 可移動並將物質運輸至微小管的加入端。

動力蛋白 (dyneins) 亦可移動但卻是相反地將物質運輸至微小管的負端。

中間絲 (Intermediate filaments)

這類細胞骨架元素直徑約為 12 ~ 15 奈米，包括不同型態的、黏滯的多勝肽聚合物，像 keratin, desmin, vimentin, lamin 及其他元素。

- 角蛋白 (keratin) 存在於表皮細胞，頭髮及指甲。
- 結蛋白 (desmin) 在橫紋肌細胞中與肌纖維聯結在一起。
- 波紋蛋白 (vimentin) 存在於大部分的纖維母細胞。
- 核纖層蛋白 (lamins) 則是舖在核膜內側的中間絲網最主要的構成份子。
- 錨蛋白 (ankyrin) 及血影蛋白 (spectrin) 則固定於細胞膜的 $3\text{Na}^+/2\text{K}^+$ 幫浦上。

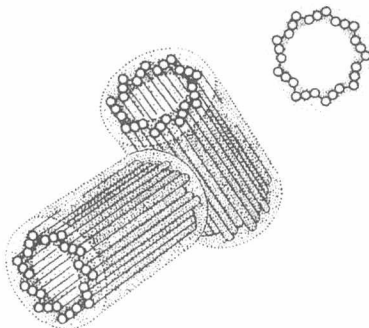


圖 1-4 中心粒圖示。每一個中心粒壁由9組之3條微小管以縱向形成。

中間絲可提供細胞結構強度並幫助細胞對抗機械性壓力。

細絲纖維 (Actin filament)

細絲纖維是一種大量存在於細胞質的蛋白質。以F細絲存在，F細絲是一種由G肌動蛋白 (G-actin) 單體鏈呈螺旋排列而成的絲狀聚合物。它們存在於整個細胞中，並在細胞膜下濃縮成細帶狀。一些不同的蛋白質在此細帶及細胞膜元素間形成支架聯結。細絲纖維在細胞中尚有其他功能：(1) 聚集成束形成微絲 (microfilament) 以及 (2) 參與細胞表面運動，包括吞噬作用。

細胞膜 (Plasma Membrane)

細胞膜的定義為細胞邊界，其特殊構造具有：

1. 讓在細胞內代謝或合成的物質進出細胞的功能；
2. 控制細胞內組成結構；
3. 辨識他種細胞；以及
4. 與鄰近細胞進行交互作用。

膜構造 (Membrane Structure)

兩種主要構造脂質 (lipids) 與蛋白質 (proteins) 在不同組織以不同比例組成。脂質能在細胞膜內外兩側移動或旋轉，蛋白質則因為會嵌在細胞骨架上，相對位置則較固定 (表 1-1)。

脂質 (Lipids)

細胞膜一半以上的脂質屬於磷脂質 (phospholipids)，其物理化學性質與許多細胞膜特性相關。細胞膜亦含有高比例的膽固醇 (cholesterol)。磷脂類有兩種：甘油磷脂類 (glycero-phospholipids) 及鞘脂類 (sphingolipids)。二者都有一個磷酸化、帶電荷的頭，以及一對不帶電荷的碳氫化合物尾巴 (圖 1-5)。

在水溶液中，磷脂質會自行排列成雙層結構，脂肪酸尾巴兩兩相對排列，所以帶電荷的頭部面對水溶液端。這種排列是因為水份子也是帶電荷的分子的結果。*

細胞膜雙層結構的內外兩層組成份不盡相同。舉例來說，外半邊大部分由醣脂質 (glycolipids) 組成，就是有醣基接在脂肪上面。此構造可保護細胞膜，適合細胞間相互辨認，幫助鈣離子結合，提供電絕緣性，以及與細胞外基質產生交互作用。

甘油磷脂質 (glycerol-phospholipid) 在甘油磷脂質結構中，兩條碳氫尾巴是脂肪酸，一端以甘油結合在一起。這種結構稱為二醯甘油脂 (diacylglycerol, DAG) (圖 1-5)。一個磷酸基以一個帶電荷頭連接上 DAG。

其中一條尾巴可能是呈扭結或是直線狀，這要看在碳原子對間是否有順向 (cis) 雙鍵存在。每一順向雙鍵造成一小扭曲。若尾巴是直的，則此分子會形成錐狀，這種分子會聚集成球狀，像溶酶體就是一例。若其中一條尾巴產生扭結，整個分子外型會呈現圓筒狀，數個分子聚集形成一平面。細胞漿膜就含有許多帶有扭結尾巴的磷脂質。

*水份子的兩個氫原子帶正電，氧原子帶負電。因此水份子間會產生交互作用，因為一個水份子帶正電荷的氫原子會被另一水份子中帶負電的氧原子吸引。

表 1-1 細胞漿膜組成份 (Components of the Plasma Membrane)

組成	分類	次分類	功能
脂肪	磷脂質 (phospholipids)	甘油磷脂 (glycero-phospholipids)	兩條脂肪酸尾巴藉著含有甘油的頭連接在一起
		鞘脂 (sphingolipids)	將一脂肪酸尾巴接至鞘氨醇
	膽固醇 (cholesterol)		固醇類環提供了細胞膜的剛性
蛋白質	週圍蛋白質 (peripheral protein)		酵素或訊息傳遞者
	鑲嵌蛋白質 (integral proteins)	孔道 (channel) 蛋白質	選擇性離子孔道
		攜帶體 (carrier) 蛋白質	選擇性運輸體
碳水 化合物			細胞外被, 糖萼 (extra-cellular coating, glyco-calyx)