

医学核心课程学习精要与强化训练

生理学

学习指导

主编 余华荣

- 专家执笔，考点齐全
- 形式新颖，便于记忆
- 重点难点，一目了然
- 全真模拟，紧扣命题



科学出版社

医学核心课程学习精要与强化训练

生理学学习指导

主 编 余华荣

副主编 呼海燕

编 者 (按姓氏汉语拼音排序)

艾 青 (重庆医科大学)

陈 笛 (重庆医科大学)

冯 敏 (重庆医科大学)

呼海燕 (成都医学院)

黄春霞 (重庆医科大学)

申晶晶 (重庆医科大学)

涂 柳 (重庆医科大学)

汪志群 (重庆医科大学)

王莎莉 (重庆医科大学)

武向梅 (重庆医科大学)

杨 戎 (重庆医科大学)

余 畅 (重庆医科大学)

余华荣 (重庆医科大学)

秘 书 耿艳清 (重庆医科大学)

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书主要着重于教学大纲所要求重点掌握内容,结合教学过程中的重点和难点以及各类考试中经常涉及的内容进行编写。全书共十二章,每章的目的要求:从生理学教学大纲的角度对学生提出基本要求;教材精要:是编者根据多年教学实践对本课程的重点、难点的归纳和总结,内容编写力求提纲挈领、言简意赅;强化训练题:包括名词解释、填空题、选择题和问答题等不同类型和不同要求的题目;参考答案:供读者自我测评时参阅。相信读者在学习生理学课程的同时,通过对本书的学习,能够起到巩固课堂知识,提高能力素质的作用,尤其是对于增加应对各级各类考试的能力,会有较大的帮助。

本书可供医学院校临床医学专业“5+3”学生、各专业本科学生以及考研人员使用,同时也可供医学院校的专科生以及参加各种医学考试的医生参考。

图书在版编目(CIP)数据

生理学学习指导 / 余华荣主编. —北京:科学出版社, 2017.7

(医学核心课程学习精要与强化训练)

ISBN 978-7-03-053116-2

I. ①生… II. ①余… III. ①人体生理学-医学院校-教学参考资料
IV. ①R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 126221 号

责任编辑:王 颖 / 责任校对:郭瑞芝

责任印制:赵 博 / 封面设计:范 唯

版权所有, 违者必究。未经本社许可, 数字图书馆不得使用

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

三河市宏图印务有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 7 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2017 年 7 月第一次印刷 印张: 14 1/4

字数: 444 000

定价: 49.80 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)



前言

生理学不仅是一门重要的医学基础课程，为高等医学院校学生的必修课，同时也是医学研究生入学考试中西医综合的重要组成部分和重要的专业基础课程。为了帮助学生掌握生理学的基本理论、基本知识，理解和巩固生理学知识，自我检测学习效果，促进对生理学知识的强化和应用，我们编写了此书。

本书是与《生理学》(第八版)相配套的考试辅导教材。本书是以章为序进行编排的，共分十二章，每章包含了该章的目的要求、教材精要、强化训练题、参考答案等几个部分。本书可供医学院校临床医学专业“5+3”学生、各专业本科学士生以及考研人员使用，同时也可供医学院校的专科生以及参加各种医学考试的医生参考。

本书的编者都是生理学教学工作一线的有丰富教学经验的教师。编者结合自己多年的教学经验对各自编写的部分都有一些自己的体会和思考，付出了辛勤的劳动。在此表示衷心感谢。另外，由于本书编写时间仓促，同时加上我们的水平有限，难免有缺点和不足，在此，恳请同行和读者予以批评、指正，不胜感激。

余华荣
2017年3月

目 录

前言	
第一章 绪论	1
【目的要求】	1
【教材精要】	1
【强化训练题】	2
【参考答案】	5
第二章 细胞的基本功能	8
【目的要求】	8
【教材精要】	8
【强化训练题】	16
【参考答案】	26
第三章 血液	31
【目的要求】	31
【教材精要】	31
【强化训练题】	32
【参考答案】	37
第四章 血液循环	41
【目的要求】	41
【教材精要】	41
【强化训练题】	56
【参考答案】	77
第五章 呼吸	88
【目的要求】	88
【教材精要】	88
【强化训练题】	91
【参考答案】	98
第六章 消化与吸收	102
【目的要求】	102
【教材精要】	102
【强化训练题】	107
【参考答案】	111
第七章 能量代谢与体温	115
【目的要求】	115
【教材精要】	115
【强化训练题】	117
【参考答案】	120
第八章 尿的生成和排出	122
【目的要求】	122
【教材精要】	122
【强化训练题】	130
【参考答案】	136
第九章 感觉器官的功能	140
【目的要求】	140
【教材精要】	140
【强化训练题】	146
【参考答案】	153
第十章 神经系统的功能	157
【目的要求】	157
【教材精要】	157
【强化训练题】	175
【参考答案】	191
第十一章 内分泌	197
【目的要求】	197
【教材精要】	197
【强化训练题】	204
【参考答案】	208
第十二章 生殖	211
【目的要求】	211
【教材精要】	211
【强化训练题】	216
【参考答案】	219

第一章 绪 论

【目的要求】

1. 掌握 ①机体的内环境和稳态的概念及生理意义。②人体生理功能活动的调节方式。

2. 熟悉 ①生理学研究的三个水平。②人体生理功能自动调控中反馈机制的重要意义。

3. 了解 人体生理学的研究对象、方法和任务。

【教材精要】

第一节 生理学的任务和研究方法

一、生理学及其任务

生理学 (physiology) 是生物科学的一个分支,是研究生物体及其各组成部分正常功能活动规律的一门科学。生理学的任务是阐明机体及其各组成部分所表现出的各种正常的功能活动规律及其产生机制,机体内环境变化对这些功能活动的影响,以及机体为适应环境变化和维持整体生命活动所作出的相应调节。

二、生理学和医学的关系

生理学的发展和医学的发展是紧密联系在一起的,医学中关于疾病的理论研究都以人体生理学为基础,反过来,临床实践也能检验生理学理论是否正确,并进一步丰富和发展生理学理论。在现代医学课程体系中,人体生理学是一门重要的基础医学理论课程。

三、生理学的研究方法

生理学是一门实验性科学,所有知识都来自临床实践和实验研究。生理学实验是在人工创造的一定条件下,对生命现象进行客观观察和分析,以获取生理学知识的一种研究手段。进行生理学实验时,往往需要对完整机体或某一器官、组织或细胞的某一特定功能活动进行孤立的分析,并测试各种因素对它的影响。实验往往会给机体造成一定的损害,甚至危及生命。因此,生理学实验主要在动物身上进行。仅在不损害健康并得到受试者本人同意的情况下,人体实验才允许有限进行。动物实验包括急性动物实验和慢性动物实验。人体实验由于受到伦理学的限制,目

前主要进行人群资料调查。

四、生理学研究的不同水平

一般来说,人体生理学的研究是从以下三个不同水平进行的。

(一) 细胞、分子水平

以细胞及构成细胞的分子为研究对象,观察其亚微结构的功能和细胞内生物分子的物理化学过程。在这个水平上研究和获取知识的学科称为普通生物学 (general physiology), 现称为细胞和分子生理学 (cellular and molecular physiology)。

(二) 器官、系统水平

人们对生理学的研究最早是从器官和系统水平开始的。以器官、系统为研究对象,观察其功能和调节机制。在这个水平上研究和获取知识的学科称为器官生理学。

(三) 整体水平

以完整的机体为研究对象,观察和分析在各种生理条件下不同的器官、系统之间相互联系、相互协调的规律。

以上三个水平的研究相互联系、相互补充,对于阐明生物体功能活动的规律都是不可缺少的。

第二节 机体的内环境和稳态

细胞是机体最基本的结构单位,在细胞内、外均有液体存在,称为体液 (body fluid)。正常成年人的体液量约占体重的 60%。细胞内液 (intracellular fluid) 是指分布在细胞内的液体,占体重的 2/3; 分布于细胞外的液体则称为细胞外液 (extracellular fluid), 占体重的 1/3。细胞外液是细胞直接接触和赖以生存的环境,称为机体的内环境 (internal environment)。内环境理化性质的相对恒定,是维持人体正常生命活动的必要条件。在机体的调整下,内环境的理化性质,如温度、pH、渗透压和各种液体成分等的相对稳定状态,称为稳态 (homeostasis)。稳态是一种动态平衡状态。

第三节 机体生理功能的调节

一、生理功能的调节方式

机体对各种功能活动的调节方式主要有三种,即神经调节、体液调节和自身调节,其中神

经调节起主导作用。

(一) 神经调节

机体通过神经系统而影响生理功能的一种调节方式,称为神经调节(nervous regulation)。神经调节的基本方式是反射(reflex)。高等动物机体在中枢神经系统的参与下,对内外环境所做出的规律性应答,称为反射。反射是高级的、适应意义明显的反应活动,它不同于普通细胞、组织或器官对刺激所做出的简单的反应。完成反射所必需的结构称为反射弧(reflex arc)。通常构成反射弧的5个环节是:感受器、传入神经、反射中枢、传出神经、效应器。神经调节的特点是反应迅速、部位准确、作用局限而短暂。人类和动物具有多种反射,大致可分为两大类,即条件反射和非条件反射。

(二) 体液调节

体内某些特殊的化学物质通过体液途径而影响生理功能,这种调节方式被称为体液调节(humoral regulation)。组织细胞活动时产生的二氧化碳、乳酸等代谢产物不断地向细胞外排放,在局部组织液中扩散,影响邻近组织细胞等的活动,这也是一种调节,称为局部性体液调节。体液调节的特点是作用部位广泛,缓慢而持久。

人体内多数内分泌腺或内分泌细胞接受神经的支配,在这种情况下,体液调节便成为神经调节反射弧的传出部分,这种调节称为神经-体液调节(neurohumoral regulation)。

(三) 自身调节

当环境因素发生变化时,机体某些组织或器官不依赖于神经和体液的调节而产生的适应性反应,称为自身调节(autoregulation)。自身调节是机体调节的辅助方式,其调节幅度、范围都较小,对刺激的感受性也较低。

二、体内的控制系统

应用控制论原理对人体的功能活动进行分析时,是把人体各种调节功能都看作是自动控制系统。将神经、体液调节中的调节部分(如神经中枢)看作是控制部分,将效应器或靶器官看作是受控部分,将受控部分的状态或所产生的效应称为输出变量。在控制部分和受控部分之间,信号通过不同形式(化学或电)传递信息。信息是指某种信号的量或序列所包含的意义。

一个自动控制系统主要是由控制与受控两部分组成,二者组成一个闭合回路,存在着双向

联系,即由控制部分发出控制信息到达受控部分,改变受控部分的功能状态,受控部分也不断有信息传回到控制部分。由受控部分发出到达控制部分的反映受控部分输出变量情况变化的信息,称为反馈信息。控制部分根据反馈信息的量来纠正和调整它所发出控制信息的量,从而达到精确的调节目的。

在自动控制系统中,根据反馈信息的作用效果将反馈分为两类:负反馈和正反馈。

在反馈调节中,反馈信息的作用与控制信息的作用方向相反,因而可以纠正控制信息的效应,这一类反馈调节称为负反馈(negative feedback)。例如,人体的体温调节就是一个负反馈调节。负反馈调节的意义是维持稳态,因而是一个可逆的过程。

在另一类反馈调节中,从受控部分发出的反馈信息进一步促进与加强控制部分活动,这类反馈调节称为正反馈(positive feedback)。正反馈过程一旦发动起来,就逐步加强、加速,直至反应过程完成,如排尿、分娩、血液凝固等。正反馈控制的过程是不可逆的、不断加强的过程,它的意义在于促进、加速反应的彻底完成。负反馈调节是人体的一种重要调节方式,但是这种调节只有在输出变量出现偏差后才能起作用,因而调节过程中存在滞后和波动等缺点。在控制系统中,当干扰信号作用于受控部分引起输出变量发生变化的同时,还可通过监视装置直接作用于控制系统,这就可能在输出变量未发生偏差前即可对可能出现的偏差发出纠正信号,干扰信号对控制部分的直接作用称为前馈(feed-forward)。它可以避免负反馈的滞后和波动两个缺点。

【强化训练题】

一、名词解释

1. 内环境(internal environment)
2. 神经调节(nervous regulation)
3. 细胞内液(intracellular fluid)
4. 体液(body fluid)
5. 稳态(homeostasis)
6. 反射(reflex)
7. 反射弧(reflex arc)
8. 神经分泌(neurosecretion)
9. 体液调节(humoral regulation)
10. 神经-体液调节(neurohumoral regulation)
11. 旁分泌调节(paracrine regulation)
12. 自身调节(autoregulation)

13. 反馈 (feedback)
14. 正反馈 (positive feedback)
15. 负反馈 (negative feedback)
16. 前馈 (feed-forward)

二、填空题

1. 生理学的研究对象是____, 可从____、____和____三个水平研究生命过程。
2. 体液按其在体内的分布可分为____和____两大类, 其中____所占比重大, 占到体液的 2/3。
3. 机体生理功能的调节方式是____、____和____。其中最主要的调节方式是____。
4. 神经系统活动的基本方式是____, 其结构基础称为____, 它是由____、____、____、____和____组成。
5. 机体的内环境是指____, 维持内环境相对恒定的状态称为稳态。
6. 观察运动时呼吸和血压的变化属于____水平的研究; 研究小肠的消化和吸收属于____水平的研究; 对胃黏膜上皮细胞的研究, 属于____水平的研究, 所获得的这方面知识, 称为____。
7. 由受控部分发出到达控制部分的反映受控部分输出变量情况变化的信息, 称为____。
8. 神经调节具有____、____、____的特点。
9. 自身调节的特点是____、____、____。
10. 按性质和作用可将反馈分为____和____两类。
11. 从控制论的观点分析, 控制系统可分为____系统、____系统和____系统三大类。一个自动控制系统主要由____与____两部分组成。
12. 反馈控制系统是____系统, 因而具有自动控制能力, 其中____在维持内环境稳定中具有重要意义, 而在病理情况下出现的恶性循环则属于____。
13. 负反馈的两个缺点是____和____。
14. 动物维持体温相对恒定的基本调节方式是____。
15. ____调节在维持机体生理功能的稳态中具有重要作用。
16. 在控制系统中, 当干扰信号作用于受控系统, 在引起输出变量发生变化的同时, 还可通过____直接作用于____, 这就可能在输出变量未发生偏差前, 即可对可能出现的偏差发出纠正信号。

三、选择题

A 型题

1. 人体生理学是研究
 - A. 人体物理变化的规律

- B. 人体化学变化的规律
 - C. 正常人体功能活动的规律
 - D. 异常人体功能活动的规律
 - E. 人体与环境之间的关系
2. 机体中细胞生活的内环境是指
 - A. 细胞外液
 - B. 细胞内液
 - C. 脑脊液
 - D. 组织液
 - E. 血浆
 3. 内环境的稳态是指
 - A. 维持细胞外液理化性质恒定不变
 - B. 维持细胞内液理化性质恒定不变
 - C. 维持细胞内液化学成分相对恒定
 - D. 维持细胞内液理化性质相对恒定
 - E. 维持细胞外液理化性质相对恒定
 4. 关于内环境稳态的叙述, 错误的是
 - A. 内环境的理化性质保持绝对平衡的状态
 - B. 由机体内部各种调节机制维持的动态平衡过程
 - C. 维持内环境理化性质相对恒定的状态
 - D. 机体一切调节活动最终的生物学意义在于维持内环境的相对恒定
 - E. 揭示了生命活动的一个最重要的规律
 5. 人体生理功能调节最主要的形式是
 - A. 神经调节
 - B. 体液调节
 - C. 正反馈
 - D. 负反馈
 - E. 自身调节
 6. 对维持内环境稳态起重要作用的调节方式是
 - A. 体液调节
 - B. 自身调节
 - C. 正反馈调节
 - D. 负反馈调节
 - E. 前馈控制
 7. 神经调节的基本方式是
 - A. 适应
 - B. 反应
 - C. 反射
 - D. 正反馈调节
 - E. 负反馈调节
 8. 神经调节的特点是
 - A. 调节幅度小
 - B. 反应速度慢
 - C. 作用广泛和持久
 - D. 调节的敏感性差
 - E. 作用迅速、准确和短暂
 9. 在下列各种情况中, 属于自身调节的是
 - A. 血糖水平维持相对恒定
 - B. 血液 pH 维持相对恒定
 - C. 体温维持相对恒定
 - D. 全身血压维持相对恒定
 - E. 当平均动脉压在一定范围内变化时, 肾血流量维持相对恒定
 10. 在寒冷环境中, 甲状腺激素分泌增多是由于
 - A. 神经调节
 - B. 体液调节
 - C. 自身调节
 - D. 旁分泌调节
 - E. 神经-体液调节
 11. 在自动控制系统中, 反馈信息是指
 - A. 控制部分发出的信息
 - B. 受控变量的改变情况
 - C. 外界干扰的情况
 - D. 调定点的改变情况
 - E. 中枢的紧张性

12. 下列生理过程中, 不属于正反馈调节的是

- A. 排尿反射 B. 排便反射 C. 血液凝固
D. 分娩过程 E. 动脉压力感受性反射

13. 下列生理过程中, 属于正反馈调节的是

- A. 体温调节 B. 血液凝固 C. 肺牵张反射
D. 血糖浓度的调节 E. 动脉压力感受性反射

14. 神经调节和体液调节相比, 下述各项中错误的是

- A. 神经调节发生快 B. 神经调节作用时间短
C. 神经调节的范围比较小
D. 神经调节的基本方式是反应
E. 神经调节起主导作用

15. 下列关于负反馈调节的叙述, 错误的是

- A. 是一个闭环系统
B. 与神经调节和体液调节无关
C. 反馈信息与控制信息的作用性质相反
D. 反馈信号能增强控制部分的活动
E. 是维持内环境稳态的重要调节形式

16. 训练过的狗能对铃声做出分泌唾液的反应属于

- A. 条件反射 B. 非条件反射 C. 正反馈
D. 条件反射和非条件反射 E. 自身调节

17. 破坏中枢神经系统, 下列现象将消失的是

- A. 反应 B. 兴奋 C. 反射 D. 反馈 E. 抑制

18. 体液调节的特点是

- A. 调节幅度大 B. 作用广泛而持久
C. 调节的敏感性强 D. 反应迅速而准确
E. 幅度和范围都小

19. 从功能调节的反馈过程看, 反射弧是一种

- A. 开放回路 B. 半开放回路 C. 闭合回路
D. 直线通路 E. 单线联系

20. 正反馈调节的作用是使

- A. 内环境的理化性质保持相对稳定
B. 体内激素水平不致过高
C. 血压保持相对稳定
D. 人体某些功能一旦发动, 就逐渐加强直到完成
E. 生理机能维持稳定

21. 最能反映内环境稳态的体液部分是

- A. 细胞内液 B. 血浆 C. 尿液
D. 淋巴液 E. 脑脊液

22. 在一个自动控制系统中, 从受控部分到达控制部分的信息称为

- A. 参考信息 B. 偏差信息 C. 反馈信息
D. 控制信息 E. 干扰

B 型题

(23~27)

- A. 神经调节 B. 体液调节 C. 自身调节

D. 负反馈调节 E. 正反馈调节

23. 维持机体稳态的重要调节过程是

24. 正常分娩过程, 属于

25. 见到可口的食物, 引起唾液分泌, 这一过程主要属于

26. 一定范围内增加骨骼肌的初长度可以增强肌肉的收缩张力, 属于

27. 生长激素分泌后对体内各种细胞发挥作用, 属于

(28~32)

- A. 感受器 B. 传入神经 C. 中枢
D. 传出神经 E. 效应器

28. 视网膜的视杆细胞属于

29. 减压反射中的窦神经属于

30. 骨骼肌、平滑肌和腺体属于

31. 交感缩血管神经属于

32. 脊髓背根神经属于

(33~36)

A. 控制系统 B. 受控系统 C. 检测系统

D. 控制信息 E. 反馈信息

33. 在心血管系统调节中, 心脏和血管是

34. 自主神经系统在心血管系统调节中属于

35. 兔的主动脉弓神经(减压神经)传入冲动是

36. 心迷走神经冲动属于

C 型题

(37~39)

- A. 外环境 B. 内环境 C. 两者都是
D. 两者都不是

37. 脑脊液属于

38. 血浆属于

39. 细胞内液属于

(40~42)

- A. 条件反射 B. 非条件反射 C. 两者都是
D. 两者都不是

40. 手摸烫的东西, 引起手的回缩, 属于

41. 望梅止渴, 属于

42. 回心血量增多使心肌收缩增强, 属于

(43~45)

- A. 正反馈 B. 负反馈 C. 两者都是
D. 两者都不是

43. 维持血压稳定的减压反射属于

44. 血液凝固属于

45. 吞咽反射属于

X 型题

46. 反射弧的组成部分包括

- A. 感受器 B. 效应器 C. 突触
D. 中枢 E. 传出神经

47. 关于反射的描述, 正确的是
 A. 反射必须有中枢神经系统的参与
 B. 结构基础为反射弧
 C. 反射的传出途径可以通过体液环节
 D. 没有大脑则不能发生反射 E. 没有脊髓则不能发生反射
48. 神经调节的特点是
 A. 反应速度快 B. 作用持续时间短
 C. 局限而精确 D. 基本方式是反射
 E. 是最主要的调节方式
49. 下列属于器官系统水平研究的是
 A. 化学突触传递的原理
 B. 胃黏膜上皮细胞的生理特性
 C. 情绪激动时心脏活动的变化
 D. 小肠的消化和吸收
 E. 消化道平滑肌的运动规律
50. 体液调节的特点是
 A. 反应速度慢 B. 作用广泛
 C. 作用持续时间长 D. 作用迅速 E. 作用短暂
51. 以下哪些不是自身调节的特点
 A. 准确 B. 稳定 C. 局限
 D. 灵敏度较高 E. 调节幅度较大
52. 下列存在正反馈调节的现象有
 A. 排尿过程 B. 分娩过程
 C. 肺牵张反射 D. 血液凝固过程
 E. 心肌细胞动作电位 0 期去极时的 Na^+ 内流
53. 正反馈调节的特点, 下列叙述正确的是
 A. 破坏原先的平衡状态
 B. 能使整个系统处于再生状态
 C. 一旦发动起来就逐步加强
 D. 在病理情况下, 出现较多
 E. 是一个开环系统
54. 前馈控制系统中, 下列描述正确的是
 A. 前馈可避免负反馈调节中出现的滞后
 B. 干扰信号对控制部分的直接作用, 称为前馈
 C. 前馈可避免负反馈调节中出现的波动
 D. 有较好的预见性和适应性
 E. 不会出现失误
55. 下列关于负反馈调节特点的叙述, 正确的是
 A. 反应不可逆 B. 有波动性 C. 有滞后现象
 D. 有预见性 E. 维持机体的稳态
56. 下列关于稳态的描述, 正确的是
 A. 维持内环境理化性质相对恒定的状态, 称为稳态
 B. 稳态是机体的各种调节机制维持的一种动态平衡状态
 C. 正反馈调节是维持内环境稳态的重要途径

- D. 稳态的调定点是有节律性波动的
 E. 稳态是维持细胞正常功能的必要条件
57. 实现反射活动必须有
 A. 完整的反射弧 B. 中枢神经系统参与
 C. 很强的刺激 D. 激素的参与
 E. 大脑的参与
58. 人体功能活动的调节方式主要包括
 A. 神经调节 B. 体液调节 C. 自身调节
 D. 正反馈 E. 负反馈
59. 属于细胞、分子水平的研究是
 A. 神经纤维的动作电位 B. 消化腺的分泌
 C. 血管细胞黏附分子表达 D. 肺通气的实现
 E. 心脏的泵血过程
60. 关于内环境的叙述正确的是
 A. 是组织细胞直接生存的体内环境
 B. 内环境的理化性质保持相对稳定
 C. 内环境的理化性质保持相对稳定是细胞进行正常生命活动的必要条件
 D. 内环境是指细胞外液的总称
 E. 细胞内液的理化成分保持不变

四、问答题

1. 试述生理学的研究可分为哪几个水平。
2. 阐述内环境稳态的概念及其生理意义。
3. 阐述机体功能活动的调节方式、各自的特点及相互之间关系。
4. 试比较反馈与前馈的区别。
5. 举例说明什么是负反馈调节, 它有何生理意义。

【参 考 答 案】

一、名词解释

1. 内环境: 细胞外液是细胞直接生存的体内环境, 称为内环境。
2. 神经调节: 通过神经系统对各种功能活动进行的调节称为神经调节。
3. 细胞内液: 存在于细胞内的液体称为细胞内液。
4. 体液: 是机体内液体成分的总称。
5. 稳态: 维持内环境理化性质相对恒定的状态, 称为稳态, 是一种动态平衡状态。
6. 反射: 在中枢神经系统参与下, 机体对内外环境变化产生的规律性应答, 称为反射。
7. 反射弧: 完成反射活动的结构基础称为反射弧。
8. 神经分泌: 下丘脑的一些神经细胞也能合成激素, 合成的激素随神经轴突的轴浆流至末梢, 由末梢释放入血, 这种方式称为神经分泌。
9. 体液调节: 通过体液中特殊的化学物质对各种功能活动进行的调节称为体液调节。

10. 神经-体液调节:某些内分泌细胞本身直接或间接地受到神经系统的调节,在这种情况下,体液调节是神经调节的一个传出环节,成为反射弧的传出通路的延伸。这种情况称为神经-体液调节。
11. 旁分泌调节:体内某些组织细胞分泌的化学物质,可由组织液扩散作用于邻近的细胞,调节这些细胞的功能活动,称为局部性的体液调节或旁分泌调节。
12. 自身调节:是指内外环境变化时,组织、细胞不依赖于外来的神经或体液因素,所发生的适应性反应。
13. 反馈:受控部分不断将信息回输到控制部分,使控制部分的活动发生相应变化,从而对受控部分的活动进行调节,这一过程称为反馈。
14. 正反馈:受控部分发出的反馈信息促进与加强控制部分的活动,使受控部分的活动朝着与它原先活动相同的方向改变,称为正反馈。
15. 负反馈:受控部分发出的反馈信息调整控制部分的活动,最终使受控部分的活动朝着与它原先活动相反的方向改变称为负反馈。
16. 前馈:干扰信号在作用于受控部分引起输出变量改变的同时,还可以直接通过感受装置作用于控制部分,使在输出变量未出现偏差而引起反馈性调节前,就得到纠正。这种干扰信号对控制部分的直接作用,就称为前馈。

二、填空题

1. 生物体功能活动规律 细胞和分子 器官和系统 整体
2. 细胞内液 细胞外液 细胞内液
3. 神经调节 体液调节 自身调节 神经调节
4. 反射 反射弧 感受器 传入神经 神经中枢 传出神经 效应器
5. 细胞外液 理化性质
6. 整体 器官和系统 细胞和分子 细胞生理学(普通生理学)
7. 反馈信息
8. 反应迅速 部位准确 作用局限而短暂
9. 调节幅度小 范围小 对刺激的感受性较低
10. 正反馈 负反馈
11. 非自动控制 反馈控制 前馈控制 控制部分 受控部分
12. 闭环 负反馈 正反馈
13. 波动 滞后
14. 神经体液调节
15. 负反馈

16. 监视装置 控制系统
三、选择题

A 型题

- | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. C | 2. A | 3. E | 4. A | 5. A |
| 6. D | 7. C | 8. E | 9. E | 10. E |
| 11. B | 12. E | 13. B | 14. D | 15. B |
| 16. A | 17. C | 18. B | 19. C | 20. D |
| 21. B | 22. C | | | |

B 型题

- | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|
| 23. D | 24. E | 25. A | 26. C | 27. B |
| 28. A | 29. B | 30. E | 31. D | 32. B |
| 33. B | 34. A | 35. E | 36. D | |

C 型题

- | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|
| 37. B | 38. B | 39. D | 40. B | 41. A |
| 42. D | 43. B | 44. A | 45. D | |

X 型题

- | | | |
|----------|----------|-----------|
| 46. ABDE | 47. ABC | 48. ABCDE |
| 49. CDE | 50. ABC | 51. DE |
| 52. ABDE | 53. ABCD | 54. ABCD |
| 55. BCE | 56. ABDE | 57. AB |
| 58. ABC | 59. AC | 60. ABCD |

四、问答题

1. 生理学的研究可分为三个水平:即细胞和分子水平的研究,器官和系统水平的研究以及整体水平的研究。细胞和分子水平的研究:在于探索细胞及其所含大分子的活动规律,所获知识和理论称为细胞生理学或普通生理学。器官和系统水平的研究:主要研究各器官和系统的活动规律调节机制和影响因素等,所获知识和理论称为器官生理学。整体水平的研究:以完整的机体为研究对象,观察和分析在各种生理条件下不同的器官、系统之间相互联系、相互协调的规律。以上三个平的研究是互相联系、互相补充的,对于阐明生物体功能活动的规律都不可缺少。
2. 内环境的稳态是指维持内环境理化性质相对恒定的状态。机体的内环境及其稳态在保证生命活动的顺利进行中具有重要的生理意义。内环境为机体细胞的生命活动提供必要的各种理化条件,使细胞的各种酶促反应和生理功能正常进行,确保细胞新陈代谢的顺利进行。细胞的正常代谢活动需要内环境理化性质的相对恒定,理化性质相对稳定的状态即稳态。稳态是一种动态平衡状态,因为一方面外环境变化的影响和细胞的新陈代谢不断破坏内环境的稳态;另一方面通过机体的调节使其不断的恢复平衡。可以认为机体的一切调节活动最终的生物学意义在于维持内

环境的稳态。稳态一旦被破坏,则必然引起人体发生病理变化,甚至危及生命。

3. 机体对各种功能活动调节的方式主要有三种,即神经调节、体液调节和自身调节。神经调节是指通过神经系统对全身各种功能活动的调节。神经调节的基本方式是反射。特点是作用迅速准确、局限而短暂。神经调节是机体最主要的调节方式。体液调节是指通过体液中的某些化学物质(主要是激素)完成的调节。体液调节的特点是作用广泛、缓慢而持久。体液调节在维持内环境的稳态方面起着重要作用。另外,很多内分泌腺并不是独立于神经系统的,它也直接或间接受到神经系统的调节,在这种情况下,体液调节是神经调节的一个环节,称为神经-体液调节。自身调节是指许多组织、细胞自身对内外环境变化发生的适应性反应,这种反应是组织、细胞本身的生理特性,并不依赖于外来的神经或体液因素的作用。自身调节的特点是调节幅度小、灵敏度较差。在以上三种调节方式中,自身调节是一种最基本的调控方式,作用较局限,可单独发挥作用,也可在神经调节的主导作用和体液调节的密切配合下,共同为实现机体生理功能的调控发挥各自应有的作用。神经调节、体液调节和自身调节三者是人体生理功能的调控过程中相辅相成,共同发挥调节作用。

4. 反馈指机体活动的自动控制中,受控部分不断将信息(反馈信息)回输到控制部分,使控制部分的活动发生相应变化,从而对受控部分的活动

进行调节。反馈包括正反馈和负反馈。反馈信息的作用与控制信息的作用方向相反,因而可以纠正控制信息的效应,称为负反馈;反馈信息促进与加强控制部分活动,称为正反馈。如果干扰信号在作用于受控部分引起输出变量改变的同时,还直接通过感受装置作用于控制部分,使在输出变量未出现偏差而引起反馈性调节前,就得到纠正,这种干扰信号对控制部分的直接作用称为前馈。负反馈对内环境起稳定作用,正反馈的作用则是破坏原先的平衡状态。反馈无预见性,只能在受到干扰后作出反应,表现为反应的时间滞后现象;而前馈有预见性,能提前作出适应性反应,防止干扰。另外,负反馈有一定的波动性,只有出现偏差后才作出纠正;而前馈无波动性,但有可能发生预见失误。

5. 受控部分发出的反馈信息调整控制部分的活动,最终使受控部分的活动朝着与它原先活动相反的方向改变称为负反馈。例如,在人体内,下丘脑作为内分泌系统的调节中枢,通过分泌促激素释放激素,使垂体分泌促激素,作用于其他内分泌腺,促进其他内分泌腺分泌激素。各种内分泌腺分泌的激素过多,反过来会抑制下丘脑和垂体的功能,减少促激素释放激素和促激素的分泌,称为负反馈调节。负反馈调节的重要意义在于维持内环境稳态。

(武向梅)

第二章 细胞的基本功能

【目 的 要 求】

1. 掌握 ①掌握细胞膜的物质转运功能。②掌握生物电活动产生的基本原理。③掌握兴奋的引起和兴奋传导的机制,兴奋性变化特点。④掌握肌肉收缩的外部表现和力学分析。⑤掌握骨骼肌的收缩机制(兴奋-收缩耦联)。
2. 熟悉 细胞膜的跨膜信号转导功能。
3. 了解 ①了解细胞膜的分子组成。②了解平滑肌的结构和生理特性。

【教 材 精 要】

第一节 细胞膜的结构与物质转运功能

一、细胞膜的分子结构

细胞膜是分隔细胞质与细胞周围环境的一层半透膜,厚7~8nm,电镜下可见有三层结构:其内外两侧各有一层致密带,中间夹有一层透明带。此种结构不仅见于各种细胞的细胞膜,亦见于细胞内各种细胞器的膜性结构,如线粒体膜、内质网膜等。因此,它是细胞最基本的膜结构形式。细胞膜主要是由脂质、蛋白质和糖类物质组成,以脂质和蛋白质为主,糖类较少。

Singer 和 Nichololson 于 1972 年提出“液态镶嵌模型”(fluid mosaic model)学说来解释各种物质分子在膜中的排列关系。这一学说认为:膜的共同结构特点是以液态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌着具有不同结构和生理功能的蛋白质。

(一) 脂质双分子层

构成细胞膜的脂质基架是双分子层结构。在膜的脂质中,以磷脂类为主,约占脂质总量的70%,其次是胆固醇,一般低于30%,还有少量的鞘脂类。在每个磷脂分子中,由磷酸和碱基构成的基团为亲水端,都朝向膜的外表面或内表面;而磷脂中两条长的脂肪酸烃链为疏水端,在膜的内部两两相对。脂质的熔点较低,所以在体温条件下,膜是液态的,具有某种程度的流动性。膜的脂质双分子层具有一定程度的稳定性,可以承受相当大的张力和外形改变而不致破裂,而且

即使膜结构有时发生一些较小的断裂,也可自动融合而修复,保持连续的双分子层的形式。

(二) 细胞膜的蛋白

细胞膜的功能主要是通过膜蛋白来实现的。膜蛋白质以两种形式存在于膜脂质层中:表面蛋白和整合蛋白。

1. 表面蛋白通过静电引力与脂质分子的亲水部分相结合或通过离子键与膜中整合蛋白结合,结合力弱,易被高盐溶液洗脱。

2. 整合蛋白以肽链一次或反复多次穿越膜脂质双层结构。与各种物质(如离子、营养物质、代谢产物)有选择、有条件地通过细胞膜有关的蛋白质,如载体蛋白、通道蛋白、离子泵等属于整合蛋白质。膜结构中的蛋白质,具有不同的分子构象或构型,因而它们的功能也不同。

(三) 细胞膜的糖类

在细胞膜的外表面上还含有少量的糖类,它们以共价键的形式和细胞膜上的脂质或蛋白质相结合,形成糖脂或糖蛋白。这些糖链绝大多数是裸露在膜的外表面一侧的。由于这些糖链的单糖排列顺序具有特异性,因而可以作为细胞或所结合蛋白质的特异性的“标志”。

二、跨细胞膜的物质转运

(一) 单纯扩散

如果把两种不同浓度的同种溶液相邻放在一起,则高浓度区域中的溶质分子可向低浓度区域净移动,这种现象称为扩散(diffusion)。因为细胞膜是一层脂膜,所以只有脂溶性物质才能根据扩散原理由浓度高的一侧向浓度低的一侧扩散,称为单纯扩散(simple diffusion)。如人体内 O_2 、 CO_2 、 N_2 、乙醇和尿素等物质就是通过这种方式进行转运的。

(二) 易化扩散

在膜蛋白的帮助下,非脂溶性小分子物质或带电离子顺浓度梯度和(或)电位梯度的跨膜转运,称为易化扩散(facilitated diffusion)。易化扩散分为两种类型:

1. 经通道易化扩散 离子通道(ion channel)是贯穿细胞膜脂质双层,中央有亲水性孔道的膜蛋白质,开放时能允许某些离子顺着电-化学梯度通过孔道。离子通道具有离子选择性,取决于

水相孔道开放时该孔道的几何大小和孔道壁的带电状况。离子跨膜扩散的动力来自膜两侧离子的浓度差和电位差所形成的扩散势能。离子扩散的条件是离子通道必须是开放的,因此离子通道具有门控性。在细胞膜上广泛存在供钠、钾、钙等离子通过的钠通道、钾通道和钙通道等。根据闸门对不同刺激的敏感性,可将离子通道分为三类:即电压门控通道(voltage-gated ion channel),通道的开放受到膜两侧电位差的控制;化学门控通道(chemically-gated ion channel),通道的开放受到膜环境中某些化学物质的影响;机械门控通道(mechanically-gated ion channel),在膜局部受到牵拉变形时可激活。除此之外,还有非门控“通道”。

2. 经载体易化扩散 在细胞膜上有一种被称为载体的蛋白质,这种蛋白质具有能与被转运物质相结合的位点,通过改变构型,帮助被转运物质通过细胞膜。转运效率的大小取决于膜两侧该物质的浓度差、可利用的载体数量以及转运物质与载体发生反应的速率。该类型扩散有以下特点:其一,作为载体的膜蛋白和它转运的物质间有高度结构特异性。如同样转运葡萄糖,右旋葡萄糖的转运率明显地超过左旋葡萄糖的转运率。其二,有饱和现象,即扩散量虽然在浓度差较小的范围内与浓度梯度成正比,但一侧浓度增加到某一限度时扩散通量就不再增加。其三,表现为竞争抑制。如某一载体蛋白对A和B两种结构相似的物质都有转运能力时,当提高A物质的浓度将会减少载体蛋白对B物质的转运数量,这是因为A物质占据了一定数量的结合位点。

(三) 主动转运

细胞膜通过本身某种耗能过程,将某物质分子或离子逆着浓度差或电位差由低浓度一侧移向高浓度一侧的过程,称为主动转运(active transport)。

1. 原发性主动转运 细胞直接利用代谢产生的能量将物质逆浓度梯度和(或)电位梯度转运的过程。离子的主动转运是通过细胞膜上的一种称为离子泵的蛋白质的活动来进行的。关于离子泵目前研究最充分的也比较重要的是钠-钾泵。

钠-钾泵(sodium-potassium pump)简称钠泵,是指存在于细胞膜上,具有 Na^+ - K^+ 依赖式ATP酶活性的特殊蛋白质。每分解一个分子ATP,可以使3个 Na^+ 移出细胞膜外,同时有2个 K^+ 移入细胞膜内,从而形成和保持膜内高 K^+

和膜外高 Na^+ 的特殊离子分布。钠泵活动形成的 Na^+ 、 K^+ 在细胞内外的不均匀分布,其生理意义在于:一是细胞内高钾,是许多代谢反应进行的必要条件;细胞内低钠能够防止水进入细胞内,对维持细胞的正常体积和结构有重要作用。二是这种特殊离子分布能够建立起一种离子势能贮备,供细胞的其他耗能过程来利用,同时也是神经和肌肉等组织具有兴奋性的基础。生电性钠泵,是指钠泵每分解一个分子ATP,可以使3个 Na^+ 移出细胞膜外,同时有2个 K^+ 移入细胞膜内,这种活动可引起细胞外正离子净增而电位升高,因此将钠泵称为生电性钠泵(electrogenic sodium pump)。主动转运是人体最重要的物质转运形式,除钠泵外,还有钙泵、 H^+ 泵等。

2. 继发性主动转运 有些物质主动转运所需的驱动力并不直接来自ATP的分解,而是利用原发性主动转运所形成的某种离子的浓度梯度,在这些离子顺浓度梯度扩散的同时使其他物质逆浓度梯度和(或)电位梯度跨膜转运,这种间接利用ATP能量的主动转运过程称为继发性主动转运。根据物质的转运方向可分为同向转运和反向转运。小肠上皮、肾小管上皮对葡萄糖、氨基酸等营养物质的吸收就属于继发性主动转运。

(四) 膜泡运输

1. 出胞(exocytosis) 是指细胞将胞内某些大分子物质或物质团块以分泌囊泡的形式排出细胞外的过程。出胞主要见于细胞的分泌活动(如内分泌腺分泌激素、外分泌腺分泌酶原颗粒和黏液等)以及神经轴突末梢释放递质等。包括非特异性的持续性出胞和特异性的调节性出胞。

2. 入胞(endocytosis) 是指细胞外的某些物质团块如:细菌、病毒、脂蛋白颗粒和大分子蛋白质等被细胞膜包裹后以囊泡的形式进入细胞的过程。“受体介导入胞作用”被认为是一种重要的入胞形式。

第二节 细胞的信号转导

一、信号转导概述

机体内每个细胞并非孤立地存在,而是不断受到其生活环境中各种信号物质的影响。细胞的信号转导本质上就是细胞和分子水平的功能调节。由于大部分细胞外的信号分子无法跨越细胞膜,所以通常所说的信号转导指跨膜信号转导。

在细胞信号转导中,细胞中具有接受和转导信息功能的蛋白质,称为受体(receptor)。凡能与受体发生特异性结合的活性物质则称为配体。

跨膜信号转导的方式,根据它们受体分子结构和信号转导途径不同,大体上可以分为三大类:G 蛋白耦联受体介导的信号转导;酶耦联受体介导的信号转导;离子通道介导的信号转导。

二、离子通道受体介导的信号转导

离子通道型受体因其本身就是离子通道,当配体与受体结合时,离子通道开放,细胞膜对特定离子的通透性增加,从而引起细胞膜电位改变。

1. 化学门控通道 由某些化学物质控制其开或关的通道称为化学门控通道(chemically-gated ion channel)。如 N_2 型 ACh 受体是由 4 种不同的亚单位组成的 5 聚体蛋白质,形成一个结构为 $\alpha_2\beta\gamma\delta$ 的梅花状通道样结构;每个亚单位的肽链都要反复贯穿膜 4 次;两个 α 亚单位是同两分子 ACh 相结合的部位,这种结合可引起通道结构的开放。

2. 电压门控通道 通道的开或关受膜两侧的电位差控制的离子通道称为电压门控通道(voltage-gated ion channel)。它们具有同化学门控通道类似的分子结构,但控制这类通道开放与关闭的因素,是这些通道所在膜两侧的跨膜电位的改变;也就是说,在这类通道的分子结构中,存在一些对跨膜电位的改变敏感的结构域或亚单位,由后者诱发整个通道分子功能状态的改变,进而改变相应离子的易化扩散,引起膜自身出现单一或反复出现的动作电位。

3. 机械门控通道 许多细胞的膜表面可能还存在能感受机械性刺激并引致细胞功能改变的通道样结构。如内耳毛细胞顶部的听毛在受到切向力的作用产生弯曲时,毛细胞会出现暂短的感受器电位,这也是一种跨膜信号转导,即外来机械性信号通过膜结构内的某种过程,引起细胞出现电变化。可能是膜的局部变形或牵引直接激活了附近膜中的机械门控通道(mechanically-gated ion channel)。

三、G 蛋白耦联受体介导的信号转导

(一) 主要的信号蛋白和第二信使

G 蛋白耦联受体介导的信号转导是由胞外信号分子所触发的信号蛋白之间的相互作用诱发的一系列生物化学反应过程。

1. G 蛋白耦联受体(G protein-linked receptor) G 蛋白耦联受体都是由一条 7 次穿膜的肽链构成,故也称为 7 次跨膜受体。其共同的作用特点是它们都通过 G 蛋白介导,然后再影响某些酶的活性,从而改变细胞内第二信使浓度,产生特定的生物学效应。G 蛋白耦联受体介导的信号转导产生生物效应相对较慢。这一信号不仅可以调节离子通道活动,还可以调节细胞的生长、代谢、细胞骨架结构以及通过改变转录因子的活性而调控基因表达等活动。

2. G 蛋白(G protein) 是耦联膜受体和蛋白效应器(酶或离子通道)的膜蛋白。G 蛋白通常呈三聚体,由 α 、 β 和 γ 三个亚基组成,其中 α 亚基具有鸟苷酸结合位点和 GTP 酶活性,故 G 蛋白又称鸟苷酸结合蛋白。

3. G 蛋白效应器(G protein effector) G 蛋白效应器有两种,即酶和离子通道。G 蛋白调控的酶主要有细胞膜内侧面上的腺苷酸环化酶(AC)、磷脂酶 C (PLC)、依赖于 cGMP 的磷酸二酯酶(PDE)和磷脂酶 A_2 等。G 蛋白也可直接或间接通过第二信使调控离子通道的活动。

4. 第二信使 是指配体作用于细胞膜后产生的细胞内信号分子。目前已知的第二信使有环-磷酸腺苷(cAMP)、三磷酸肌醇(IP_3)、二酰甘油(DG)、环-磷酸鸟苷(cGMP)和 Ca^{2+} 等。它们调节的靶蛋白主要是各种蛋白激酶和离子通道。

5. 蛋白激酶(protein kinase) 蛋白激酶是一类将 ATP 分子上的磷酸基团转移到底物蛋白而产生蛋白磷酸化的酶类。被磷酸化的底物蛋白的电荷量和构象发生变化,导致其生物学特性的变化。已知的蛋白激酶(PK)种类甚多,根据它们磷酸化底物蛋白机制的不同可分为两大类:一类是丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,它们可使底物蛋白中的丝氨酸或苏氨酸残基磷酸化,占蛋白激酶中的大多数;另一类是酪氨酸蛋白激酶,可使底物蛋白酪氨酸残基磷酸化,它们的数量较少,主要在酶耦联受体的信号转导路径中发挥作用。

(二) G 蛋白耦联受体介导的几种主要信号转导方式

主要有 4 种:cAMP-PKA 途径; IP_3 - Ca^{2+} 途径;DG-PKC 途径;G 蛋白-离子通道途径。

四、酶耦联受体介导的信号转导

酶耦联受体介导的信号转导过程中的酶耦联受体可分为两类:一类为酪氨酸激酶的受体;

另一类为具有鸟苷酸环化酶的受体。

(一) 酪氨酸激酶受体

这一信号转导系统的受体都是贯穿脂质双分子层的膜蛋白,一般只有一个跨膜 α 螺旋,它在膜外侧有与配体结合的受体位点,而它伸入胞浆的一端具有酪氨酸激酶的结构域,因而称之为酪氨酸激酶的受体(tyrosine kinase receptor)或称为受体酪氨酸激酶(receptor tyrosine kinase)。当配体与它的受体位点结合时,胞浆侧酪氨酸激酶被激活,导致受体自身及(或)细胞内靶蛋白的磷酸化,这一过程与G蛋白无关。大部分生长因子和一部分肽类激素,它们都是经过受体酪氨酸激酶将信号转导至细胞核,从而引起基因转录的改变,最终影响细胞的生长和增殖。

(二) 鸟苷酸环化酶受体

这类受体也称受体鸟苷酸环化酶(receptor-guanylylcyclase),只有一个跨膜 α 螺旋,分子的N端有配体结合点,C端有鸟苷酸环化酶(GC)结构域,一旦配体与受体结合,将激活GC的活性。GC催化GTP生成cGMP,进而结合并激活cGMP依赖性蛋白激酶G(PKG),使底物蛋白磷酸化。与AC激活不同的是此过程不需要G蛋白参与。

第三节 细胞的电活动

细胞在进行生命活动时都伴有电现象,称为细胞生物电。生物电是由一些带电离子跨细胞膜流动而产生的,表现为一定的跨膜电位。细胞水平的生物电现象主要有两种表现形式,这就是它们在安静时具有的静息电位和受到刺激时产生的动作电位。

一、静息电位

(一) 静息电位的测定和概念

静息电位(resting potential)是指细胞在未受刺激时(安静状态下)存在于细胞膜内外两侧的外正内负的电位差。静息电位在大多数细胞是一种稳定的、分布均匀的负电位;不同细胞静息电位的数值可以不同,并且只要细胞未受刺激、生理条件不变,这种电位将持续存在。安静时细胞膜两侧处于外正内负的状态称为极化(polarization);当静息时膜内外电位差的数值向膜内负值(的绝对值)加大的方向变化时,称为膜的超极化(hyperpolarization);当静息时膜内外电位差的数值向膜内负值(的绝对值)减小的方向变化时,称为膜的去极化或除极化(depolarization);

去极化至零电位后膜电位如进一步变为正值,则称为反极化,膜电位高于零电位的部分称为超射(overshoot);细胞膜去极化后再向静息电位方向恢复的过程,称为复极化(repolarization)。

(二) 静息电位的产生机制

在安静状态下,细胞内外离子的分布不均匀:在细胞外液中 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 浓度比细胞内液要高,细胞内液中 K^+ 、磷酸盐离子浓度比细胞外液要多,这主要是由于质膜对各种物质的选择性通透性和主动转运而形成和维持的。此外,安静时细胞膜对 K^+ 有较大的通透性,对 Na^+ 、 Cl^- 也有一定通透性,而对其他离子的通透性极低。故 K^+ 能以易化扩散的形式,顺浓度梯度移向膜外,而其他离子不能或甚少移动。于是随着 K^+ 的移出,就会出现膜内变负而膜外变正的状态,即静息电位。可见,静息电位主要是由 K^+ 外流形成的,接近于 K^+ 外流的平衡电位。影响静息电位的因素有:①细胞外 K^+ 浓度的改变。②膜对 K^+ 和 Na^+ 的相对通透性:膜对 K^+ 的通透性相对增大,静息电位也增大;膜对 Na^+ 的通透性相对增大,静息电位则减小。③钠-钾泵活动的水平。

二、动作电位

(一) 动作电位的概念及特点

细胞在静息电位基础上接受有效刺激后产生的一个迅速的可向远处传播的膜电位称为动作电位(action potential)。在神经纤维上,其主要部分一般在0.5~2.0ms内完成,表现为一次短促而尖锐的尖峰状的电位变化,称为峰电位(spike potential)。峰电位具有动作电位的主要特征,是动作电位的标志。在峰电位之后,恢复到静息电位水平以前,膜两侧电位还要经历一些微小而缓慢的波动,称为后电位(after-potential);后电位又分为负后电位(后去极化)和正后电位(后超极化)。动作电位有一特性称为“全或无”(all-or-none)性质,即在同一细胞上动作电位的大小不随刺激强度和传导距离而改变的现象。包含如下含义:①动作电位的幅度和形状是“全或无”的;②动作电位能沿细胞膜向周围不衰减性传导(等幅、等速和等频)。

(二) 动作电位的产生机制

1. 电-化学驱动力 离子跨膜扩散的驱动力有两个:浓度差和电位差。两个驱动力的代数和称为电-化学驱动力(electrochemical driving force)。电-化学驱动力决定离子跨膜流动的方向

和速度。当膜受到刺激而发生通透性改变时,带电离子将沿着电-化学驱动力的方向发生跨膜运动,并引起膜电位的变化。当电-化学驱动力推动正电荷由膜外流入膜内时,这一方向的离子电流,称为内向电流(inward current);当电-化学驱动力推动正电荷由膜内流出膜外时,这一方向的离子电流,称为外向电流(outward current)。内向电流使膜去极化;而外向电流则使膜复极化或超极化。

(1) 峰电位的上升支:细胞受刺激时,膜对 Na^+ 通透性突然增大,由于细胞膜外高 Na^+ ,且膜内静息电位时原已维持着的负电位也对 Na^+ 内流起吸引作用,引起 Na^+ 迅速内流,先是造成膜内负电位的迅速消失,但由于膜外 Na^+ 的较高浓度势能, Na^+ 继续内移,出现超射。故峰电位的上升支是 Na^+ 快速内流造成的。动力是顺电-化学梯度;条件是膜对 Na^+ 电导的迅速增大,接近于 Na^+ 的平衡电位。注意:膜对 Na^+ 通透性增大,实际上是膜结构中存在的电压门控性 Na^+ 通道开放的结果,因而造成上述 Na^+ 向膜内的易化扩散。利用膜片钳实验的研究表明, Na^+ 通道有以下特点:①去极化程度越大,其开放的概率也越大,是电压门控性的。②开放和关闭非常快。③存在静息(resting)、激活(activation)和失活(inactivation)等功能状态,是以蛋白质的内部结构,即它的构型和构象的相应变化为基础的;当膜的某一离子通道处于失活(关闭)状态时,膜对该离子的通透性为零,而且不会受刺激而开放,只有通道恢复到静息状态时才可以在特定刺激作用下开放。膜电导(通透性)变化的实质就是膜上离子通道随机开放和关闭的总和效应。

(2) 峰电位的下降支:由于 Na^+ 通道激活后迅速失活, Na^+ 电导减少;同时膜结构中电压门控性 K^+ 通道开放, K^+ 电导增大;在膜内电-化学梯度的作用下 K^+ 迅速外流。故峰电位的下降支是 K^+ 外流所致。

(3) 后电位:负后电位一般认为是在复极时迅速外流的 K^+ 蓄积在膜外侧附近,暂时阻碍了 K^+ 外流所致。正后电位一般认为是生电性钠泵作用的结果。

2. 动作电位的触发 刺激是指细胞所处环境的变化,包括物理、化学和生物等性质的环境变化。任何刺激要引起组织兴奋必须使刺激的强度、刺激的持续时间以及刺激强度对时间的变化率达到某个最低有效值。刺激的这三个参数是互相影响的,当其中一个的值变化时,其余的值也会发生相应的变化。在刺激的持续时间以及刺激

强度对时间的变化率不变的情况下,刚能引起细胞产生动作电位的最小刺激强度,称为阈强度(threshold intensity);相当于阈强度的刺激称为阈刺激。大于或小于阈强度的刺激分别称为阈上刺激和阈下刺激。阈强度(阈值)是衡量组织兴奋性大小的指标,二者呈反比关系。

引起细胞膜中钠通道大量开放并触发钠离子内流的正反馈的临界膜电位,称为阈电位(threshold potential)。阈电位对动作电位的产生只起触发作用,膜电位达到此水平后,膜内去极化的速度和幅度就不再决定于原刺激的大小了,故有人将阈电位称为燃点。因为,动作电位的幅度是由膜电位、 Na^+ 通道和 Na^+ 电流间的正反馈过程决定的,外加刺激仅起触发(燃点)这一过程的作用。

(三) 动作电位的传播

细胞膜某一部分产生的动作电位可沿细胞膜不衰减传遍整个细胞,称为动作电位的传播。动作电位以局部电流(local current)的方式传导:动作电位发生部位即兴奋区,膜两侧电位呈外负内正的反极化状态,而与它相邻的未兴奋区则仍处于外正内负的极化状态。因此,兴奋区与邻近未兴奋区之间将出现电位差,并产生由正电位区流向负电位区的电流,称为局部电流。有髓鞘的神经纤维动作电位以跳跃式传导(saltatory conduction),因而比无髓纤维传导快且“节能”。动作电位在同一细胞上的传导是“全或无”式的,动作电位的幅度不因传导距离增加而减小。

(四) 兴奋性及其变化

兴奋性(excitability)是指机体的组织或细胞接受刺激后发生反应的能力或特性。当机体、器官、组织或细胞受到刺激时,功能活动由弱变强或由相对静止转变为比较活跃的反应过程或反应形式,称为兴奋(excitation)。

应该注意的是,并不是所有的细胞接受刺激后都能产生动作电位;凡在接受刺激后能产生动作电位的细胞,称为可兴奋细胞(excitable cell)。一般认为,神经细胞、肌肉细胞和部分腺细胞都属于可兴奋细胞。

细胞在发生一次兴奋后,其兴奋性会出现一系列变化。分为:绝对不应期(absolute refractory period)、相对不应期(relative refractory period)、超常期(supranormal period)和低常期(subnormal period);它们与动作电位各时期的对应关系是:峰电位——绝对不应期;负后电位——相对不应期和超常期;正后电位——低常期。