

高等医药院校本科教材

(供药学、医学检验学、预防医学、口腔医学、护理学等专业使用)

S H E N G

L I

X U E

生理学

主编 / 潘 娅



贵州科技出版社

高等医药院校本科教材

(供药学、医学检验学、预防医学、口腔医学、护理学等专业使用)

生 理 学

主编 潘 娅

主审 刘迪成

编辑委员(以姓氏笔画为序)

刘迪成 陈 粲

张 敏 潘 娅

贵州科技出版社

贵 阳

图书在版编目(CIP)数据

生理学/潘娅主编. —2 版. —贵阳: 贵州科技出版社, 2006. 12

高等医药院校本科教材

ISBN 7 - 80662 - 522 - 4

I. 生… II. 潘… III. 人体生理学—医学院校—教材 IV. R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 145540 号

出 版	贵州科技出版社
发 行	
地 址	贵阳市中华北路 289 号 邮政编码: 550004
印 刷	贵州圣泉实业发展有限公司
开 本	787mm × 1092mm 1/16
印 张	15
字 数	365 千字
版 次	2002 年 3 月第 1 版 2006 年 12 月第 2 版
定 价	20.00 元

前 言

生理学是医学基础课程之一,学好生理学能为稳步掌握后继医学理论课程和临床实践打下良好基础。

根据《生理学》教学大纲的要求,参考普通高等教育“十五”国家级规划教材《生理学》(第六版),我们编写了这本教材。本教材将生理学基础理论和基础知识作为重点讲述内容,力求讲清概念,阐明机理;对难度较大的“深奥”理论,经反复推敲琢磨以求深入浅出,化难为易。生理学各个章节之间有紧密的逻辑联系和不可分割的系统规律,在本书编写中,力争在内容上保持科学性、系统性、逻辑性和先进性,尽量做到循序渐进、承上启下、前呼后应,行文简洁易读,有利于使用者学习和掌握生理学知识。

本教材适合药学、医学检验学、预防医学和护理学等本科专业使用,也可供临床工作者参考。

由于编者水平有限,书中难免存在缺点和错误,诚恳希望读者提出批评和改进意见。

潘 娅
2006 年 9 月

目 录

第一章 绪论

- 第一节 生理学的研究对象、任务和方法 (1)
- 第二节 机体的内环境和稳态 (2)
- 第三节 生理功能的调节 (2)

第二章 细胞的基本功能

- 第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能 (6)
- 第二节 细胞的跨膜信号转导 (10)
- 第三节 细胞的兴奋性和生物电现象 (11)
- 第四节 兴奋的引起和传播 (15)
- 第五节 肌细胞的收缩 (18)

第三章 血液

- 第一节 血液的组成和特性 (24)
- 第二节 血细胞 (26)
- 第三节 血液凝固和纤维蛋白溶解 (31)
- 第四节 血量和血型 (35)

第四章 血液循环

- 第一节 心脏的泵血功能 (38)
- 第二节 心肌细胞的生物电现象和生理特性 (46)
- 第三节 血管生理 (56)
- 第四节 心血管活动的调节 (67)
- 第五节 器官循环 (76)

第五章 呼吸

- 第一节 肺通气 (81)
- 第二节 肺换气和组织换气 (86)
- 第三节 气体在血液中的运输 (88)
- 第四节 呼吸运动的调节 (91)

第六章 消化与吸收

- 第一节 概述 (96)
- 第二节 口腔内消化 (99)
- 第三节 胃内消化 (100)
- 第四节 小肠内消化 (104)
- 第五节 大肠内消化 (108)
- 第六节 吸收 (109)

第七章 能量代谢和体温

第一节 能量代谢	(112)
----------------	-------

第二节 体温及其调节	(116)
------------------	-------

第八章 尿的生成与排出

第一节 肾的功能解剖和肾血液循环特点	(121)
--------------------------	-------

第二节 肾小球的滤过	(124)
------------------	-------

第三节 肾小管和集合管的物质转运功能	(126)
--------------------------	-------

第四节 尿液的浓缩和稀释	(131)
--------------------	-------

第五节 尿生成的调节	(134)
------------------	-------

第六节 血浆清除率	(137)
-----------------	-------

第七节 尿的排放	(138)
----------------	-------

第九章 感觉器官

第一节 概述	(141)
--------------	-------

第二节 眼的视觉功能	(142)
------------------	-------

第三节 耳的听觉功能	(149)
------------------	-------

第四节 前庭器官	(152)
----------------	-------

第五节 其他感觉器官	(153)
------------------	-------

第十章 神经系统的功能

第一节 神经元活动的一般规律	(154)
----------------------	-------

第二节 反射中枢活动的一般规律	(162)
-----------------------	-------

第三节 神经系统的感觉功能	(166)
---------------------	-------

第四节 神经系统的躯体运动功能	(171)
-----------------------	-------

第五节 神经系统对内脏活动的调节	(179)
------------------------	-------

第六节 脑的高级功能	(185)
------------------	-------

第十一章 内分泌

第一节 概述	(193)
--------------	-------

第二节 下丘脑	(200)
---------------	-------

第三节 脑垂体	(202)
---------------	-------

第四节 甲状腺激素	(205)
-----------------	-------

第五节 甲状旁腺和甲状腺 C 细胞	(209)
-------------------------	-------

第六节 肾上腺	(210)
---------------	-------

第七节 胰岛的内分泌	(213)
------------------	-------

第八节 其他内分泌激素	(215)
-------------------	-------

第十二章 生殖

第一节 男性生殖	(217)
----------------	-------

第二节 女性生殖	(219)
----------------	-------

第三节 妊娠与分娩	(222)
-----------------	-------

第一章 绪 论

第一节 生理学的研究对象、任务和方法

生理学的研究对象和任务

生理学 (physiology) 是研究正常生物体生命活动规律的科学。作为医学的重要基础学科之一的人体生理学, 主要研究人体各系统、组织和细胞等组成部分所表现出来的各种生命现象的活动规律、发生机制和条件, 研究在这些生命活动时机体各系统、组织和细胞的互相联系、互相制约和互相协调的规律, 研究内外环境变化对机体功能的影响。

生理学研究的水平

生理学研究是在细胞和分子、器官和系统以及整体三个水平上进行, 将不同水平上研究所得到的知识综合起来, 才能对人体的功能有全面、完整的认识。细胞和分子水平的研究是研究某种细胞生理特性、构成细胞的分子或基因的物理学和化学特性。器官和系统水平的研究是研究体内各个器官或系统的功能和内在机制, 研究各种因素对器官系统功能活动的影响。而整体水平的研究是以完整的机体为对象, 观察和分析在各种生理条件下, 器官、系统之间的相互联系以及与环境之间的相互关系。生理学三个水平的研究, 相互之间不是孤立的, 而是互相联系、互相补充的。因此, 要阐明某一生理功能的机制, 一般需要对细胞和分子、器官和系统以及整体三个水平的研究结果进行分析综合, 才能得出比较全面的结论。

生理学的主要研究方法

生理学是一门实验性科学, 其理论知识来源于对生命现象的客观观察和科学实验, 主要有动物实验、调查研究和人体实验。动物实验包括急性和慢性动物实验, 这是生理学的主要研究方法。值得指出的是, 动物实验通常是在特定条件下进行的, 且由于动物和人类存在差别, 因此, 不能把动物实验获得的结果引申为普遍的规律, 更不能把动物实验的资料不加区别地应用于人体。调查研究是以人群为对象的生理功能或数据的收集、分析和总结。人体实验是指在不损害人体健康的条件下, 观察记录和分析某些功能活动的客观表现。

第二节 机体的内环境和稳态

人体生存的外部环境包括自然环境和社会环境。外界环境变化形成的刺激不断作用于人体,使人体不断做出反应以适应环境的变化或改造环境,这个过程是人体和环境之间的统一。但是人体绝大部分细胞并不直接与外环境接触,细胞的代谢活动都是通过细胞周围的液体进行的,细胞外部的液体统称为细胞外液,是体内细胞生活的环境,称为内环境(internal environment)。内环境对细胞的生存以及生理功能十分重要,细胞进行新陈代谢所需的 O_2 和营养物质只能直接从内环境中摄取,而代谢产生的 CO_2 以及代谢终产物也只能直接排泄到内环境中,然后再经血液运输,由呼吸系统或排泄器官排出体外;同时,内环境必须为细胞正常生存与活动提供适宜的理化条件。

内环境与不断变化着的外环境不同,它的特点就是其理化性质必须保持相对稳定,即温度、渗透压、酸碱度以及离子浓度等只能在较小的范围内波动。内环境各种理化因素保持相对稳定的状态称为稳态(homeostasis)。在高等动物,内环境的稳态是细胞维持正常生理功能的必要条件,也是维持正常生命活动的必要条件。内环境的稳态包括两方面的含义:一方面是指内环境理化性质在一定水平上保持相对稳定,不随外环境的变化而发生明显变化;另一方面,相对稳定的状态并不是固定不变,而是一种动态平衡,是在微小的波动中保持恒定。

内环境稳态的维持是一个复杂的生理过程,是由于体内多种调节机制协同作用的结果。一方面,外环境的影响和细胞的新陈代谢不断破坏内环境的稳定;另一方面,人体细胞、组织、器官和系统的活动与调节又使被破坏的稳态得以恢复。人体的生命活动正是在稳态的不断破坏和不断恢复的过程中得以维持和进行的。如果稳态不能维持,内环境的理化条件将发生较大的变化并超出人体的调节能力,将会威胁到人体的正常功能,并可导致疾病的发生甚至死亡。疾病就是机体在一定病因作用后,维持生命的稳态不能维持的异常生命活动过程,此时必须给予人为干预帮助机体恢复稳态,这就是治疗。

第三节 生理功能的调节

人体对外环境的适应和内环境稳态的维持都是通过生理功能的调节来实现的,人体生理功能的调节方式主要有神经调节、体液调节和自身调节,以神经调节最为重要。

人体生理功能的调节方式

(一) 神经调节

通过神经系统的活动对机体生理功能的调节称为神经调节(nervous regulation)。神经调节的基本方式是反射(reflex),反射是指在中枢神经系统的参与下,机体对刺激做出的规律性

应答。例如,食物引起唾液分泌就是通过反射活动实现的。反射的结构基础是反射弧(reflex arc),它由感受器、传入神经、中枢、传出神经和效应器五个部分组成(图1-1)。感受器的功能是接受内外环境变化的刺激,并将刺激能量转变为可传导的电信号,通过传入神经传至有关的神经中枢,中枢对传入信号进行分析、处理和整合后,发出传出信息(动作电位)经传出神经传到效应器,改变效应器的功能活动。反射活动的完成有赖于反射弧结构完整和功能正常,感受器任何一个部分的结构被破坏或功能障碍均可导致反射活动不能完成。

反射可分为非条件反射和条件反射两大类。非条件反射是与生俱来的初级神经活动,反射弧和反射活动较为固定,数量有限。非条件反射多与维持生命本能活动有关,例如食物刺激口腔引起的唾

液分泌就属于非条件反射。条件反射是后天获得的,是在非条件反射的基础上和个体的生活实践中而建立的特定反射,这种反射活动灵活多变、数量无限,是一种高级神经活动,具有预见性,比非条件反射更具有适应性。非条件反射和条件反射将在第十章中详细叙述。

神经调节的特点是产生的效应迅速、调节作用精确、作用时间较短暂。神经调节具有高度的协调和整合功能,所以是人体功能调节的最主要的调节方式。

(二) 体液调节

体液调节(humoral regulation)是指体内的一些细胞分泌的某些化学物质通过体液运输到达全身或局部的组织细胞,对这些细胞的功能进行调节。这些化学物质有内分泌细胞分泌的激素(hormone)、某些组织细胞分泌的肽类和细胞因子等。例如甲状腺细胞分泌的甲状腺激素,通过血液运输到全身的组织细胞,促进组织细胞的物质代谢和能量代谢,促进生长发育过程。这种经过血液循环运送到全身各处,选择性对其所影响的组织、器官发挥调节作用,称为全身性体液调节。有些激素在组织液中扩散至邻近细胞,调节邻近细胞的活动,这种调节称为局部性体液调节,也称旁分泌(paracrine)。另外,下丘脑的视上核和室旁核分泌的激素,经轴浆运输至神经轴突末梢释放并发挥调节作用,这种分泌方式称为神经分泌(neurosecretion)。

体液调节对机体的代谢、生长发育和生殖等生理过程具有重要的调节意义,其调节的特点是作用缓慢、持久而广泛。

在完整的机体内,神经调节和体液调节相辅相成,密切相关。大多数内分泌腺或内分泌细胞直接或间接地接受神经系统的支配,常被视为是反射途径的延伸,又称为神经-体液调节。

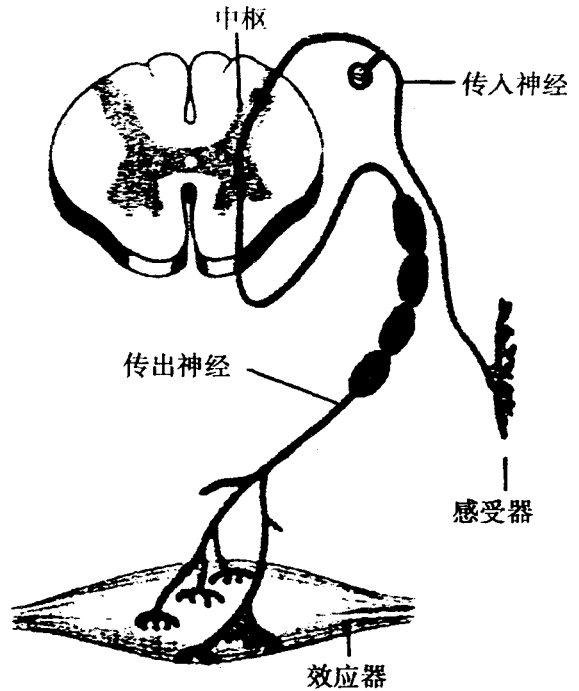


图1-1 反射弧组成示意图

(三) 自身调节

自身调节 (autoregulation) 是指机体细胞、组织和器官不依赖外来神经或体液因素的作用, 对环境变化产生的适应性反应。例如, 当动脉血压在一定范围内波动时, 肾血管通过自身的舒缩活动改变血流阻力, 使肾血流量保持相对稳定。自身调节是一种局部调节, 是组织或细胞本身的生理特性。自身调节的特点是调节幅度较小、灵敏度较低, 但对某些生理功能的维持仍具有重要的生理意义。

生理功能调节的控制系统

人体功能的调节过程与工程技术控制论原理有许多共同的特点。人体内存在数以千计的控制系统, 甚至在一个细胞内也存在许多精细复杂的控制系统, 对细胞的各种功能进行调节。从控制论的观念来分析, 人体的控制系统可分为非自动控制系统、反馈控制系统和前馈控制系统三大类。

(一) 非自动控制系统

非自动控系统实际上是单一的反射过程, 其特点是从感受器接受刺激到效应器产生动作是单方向一次完成, 中枢不受效应器活动的反作用 (图 1-2)。按照控制论的原理解释, 这种控制方式是单向的, 仅由控制部分发出指令到达受控制部分, 而受控制部分的活动不会反过来影响控制部分的活动。这种控制方式对受控制部分实际不能起到调节作用, 不具有自动控制的特征。在人体正常生理功能的调节中, 这种方式的控制极为少见。

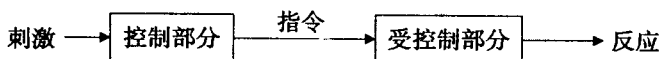


图 1-2 非自动控制系统示意图

(二) 反馈控制系统

反馈控制系统是一个“闭环”系统, 这个系统与工程学的自动控制系统在原理上是相似的, 但比工程学的自动控制论原理更复杂, 要求更灵巧和更精确。反馈控制系统主要包括控制部分 (相当于中枢) 和受控制部分 (相当于效应器), 控制部分发出指令指示受控制部分活动, 受控制部分将自己的活动状态通过回路反传给控制部分进行分析处理 (图 1-3)。这种由效应器上的感受装置返回的信息 (称反馈信号) 作用于中枢, 经中枢分析综合, 调整其发出指令的现象就是反馈 (feedback)。可见, 反馈实质上是受控制部分反过来调节控制部分活动的过程, 通过反馈调节使反应更准确、更完善, 达到最佳效果。



图 1-3 反馈控制系统示意图

由于反馈信息的作用和效果不同,反馈可分为两类:一类称为负反馈(negative feedback),即反馈作用与原效应作用相反,使反馈后的效应向原效应的反方向变化;负反馈具有双向性调节的特点,机体的大部分调节过程都是以负反馈方式进行,它对机体功能活动及内环境稳态的维持有重要的调节作用。另一类是正反馈(positive feedback),反馈作用使原效应不断加强,直到某一生理过程完成为止,如排尿、排便、射精、分娩反射等。

(三)前馈控制系统

前馈(feed foward)是干扰信号对控制部分的直接作用(图1-4)。即在生理效应尚未发生改变之前,机体通过某种监测装置得到信息,以更快捷的方式调整控制部分的活动,对可能出现的偏差预先发出纠正信号,使受控制部分活动更快得到控制。条件反射就是一种前馈调节活动。例如,动物见到食物时就会引起唾液分泌,这种分泌比食物进入口腔中引起的唾液分泌来得快,而且富有预见性,更具有适应性意义。可见,前馈控制系统的活动避免了负反馈所具有的波动和滞后两项缺陷。

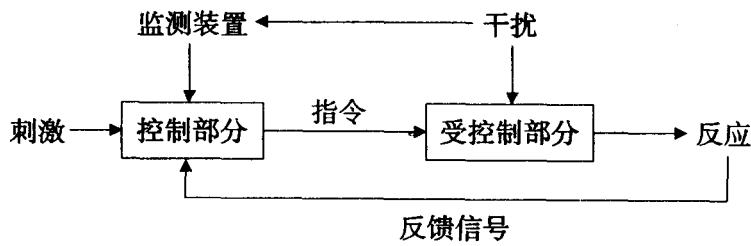


图1-4 前馈控制系统示意图

(潘 娅)

第二章 细胞的基本功能

细胞是人体的基本结构和功能单位,人体的一切生命活动都是以细胞为基础进行的。因此,了解细胞的基本功能,有助于深入认识、理解机体各系统、器官的生命活动规律。细胞的基本功能有许多,本章仅介绍细胞膜的物质转运功能、细胞的信号传递功能、细胞的生物电现象和骨骼肌细胞的收缩功能。

第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能

细胞膜是细胞与环境之间的屏障,具有支持和保护细胞的作用。细胞膜也是细胞与周围环境进行物质交换的重要部位,还是细胞与生存环境发生联系的部位。

细胞膜的化学组成和分子结构

细胞膜是包绕细胞内液的特殊的半透过性膜。关于细胞膜的结构和组成,目前较公认的是液态镶嵌模型,它的基本内容是:细胞膜以液态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌许多不同结构和功能的蛋白质(图2-1),一些脂质分子和蛋白质与不同功能的糖链结合。在电子显微镜下,细胞膜可分为内、中、外三层。在膜的内、外侧各有一厚度约2.5 nm的电子致密带,中间

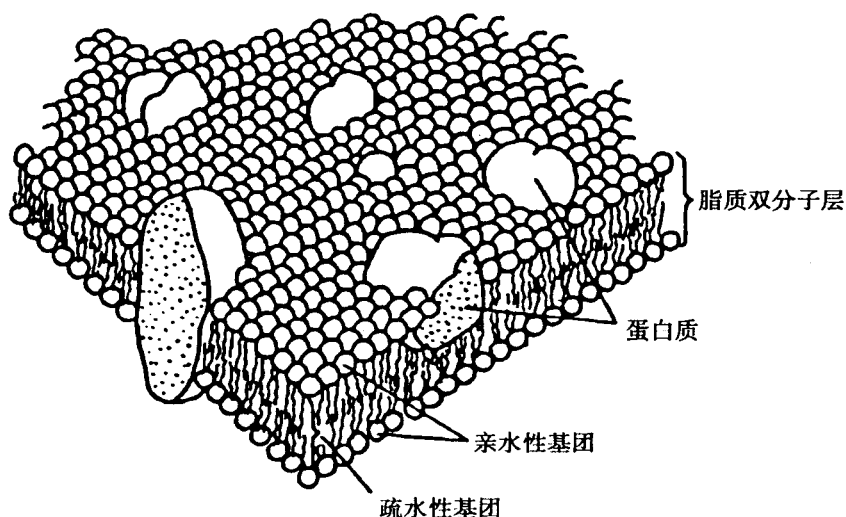


图2-1 细胞膜的液态镶嵌式模型

(膜外侧蛋白质和脂质分子上可能存在的糖链未画出)

一层为厚度约 2.5 nm 的透明带。这样的三层结构亦见于各种细胞器的膜性结构。因此,细胞膜又被称为单位膜或生物膜。

(一) 脂质双分子层

细胞膜的脂质主要由磷脂和胆固醇组成,其中磷脂占总量的 70% 以上,胆固醇不超过 30%,此外还有少量的鞘脂。磷脂中含量最多的是磷脂酰胆碱,其次是磷脂酰丝氨酸和磷脂酰乙醇胺,含量最少的是磷脂酰甘油和磷脂酰肌醇。磷脂酰肌醇的含量虽少,但是在信号转导中有着重要作用。磷脂和胆固醇都是双嗜性分子,磷脂分子中的磷酸和碱基与胆固醇分子中的羟基形成的亲水基团朝向细胞外液或胞浆;而由脂肪酸烃链组成疏水基团则两两相对,形成膜内部的疏水区。细胞膜脂质双分子层构成了细胞膜的基架,脂质分子定向整齐排列包含的自由能最低,因而最为稳定,可以自动形成和维持。

由于构成细胞膜的脂质的熔点较低,在正常体温下呈液态,使细胞膜具有某种程度的流动性。这种脂质双分子层在热力学上的稳定性和流动性,使细胞能承受相当大的压力,在细胞外形较大改变时也不致破裂,即使发生较小的破裂,也能很快自动融合修复。

(二) 细胞膜蛋白质

细胞膜的主要功能都是通过细胞膜的蛋白质来实现的。根据细胞膜蛋白质的功能,可分为酶蛋白、转运蛋白和受体蛋白等。根据它们在膜上存在的形式,又可分为表面蛋白(peripheral protein)和整合蛋白(integral protein)。表面蛋白附着于细胞膜的表面,主要在内表面;整合蛋白约占膜蛋白质的 70% ~ 80%,以肽链的形式一次或多次穿越脂质双分子层,与细胞膜物质转运有关的功能蛋白质,如载体(carrier)、通道(channel)、离子泵(ion pump)和转运体(transporter)等,都属于整合蛋白。

(三) 细胞膜的糖类

细胞膜的糖类主要是一些寡糖和多链糖,它们以共价键的形式与细胞膜的脂质或蛋白质结合,形成糖脂或糖蛋白,糖链大部分都裸露在膜的外表面。这些糖链在化学结构上的特异性可作为各种细胞的“标记”,其中有的可作为膜受体的“识别”部分,可特异性地与某种激素或递质分子相结合;有的则作为抗原物质,表达某种免疫信息。例如,在人类红细胞 ABO 血型系统中,红细胞的不同抗原特性就是由于结合在细胞膜脂质分子上的寡糖链不同而确定的。

物质的跨膜转运

由于细胞膜的基架是脂质双分子层,脂溶性的物质可以通过细胞膜,而绝大多数极性分子则不易通过细胞膜这个屏障,这是细胞内液不同于细胞外液并保持相对稳定的基础。但是,活的组织细胞新陈代谢时,需要不断选择性地摄入和排出多种多样的物质,这些物质跨膜转运的途径主要是:脂溶性的小分子物质可通过物理扩散通过细胞膜,水溶性的小分子物质和带电离子需要借助于一系列相关膜蛋白质的介导来完成转运,大分子物质或物质颗粒则要通过细胞膜的“运动”进出细胞。物质分子跨膜转运的方式有以下几种。

(一) 单纯扩散

脂溶性的物质从高浓度一侧向低浓度一侧的跨膜转运过程称为单纯扩散 (simple diffusion)。单纯扩散是一种简单的物理扩散, 没有生物学转运机制的参与。单纯扩散的物质质量与该物质在膜两侧的浓度差及细胞膜的通透性有关。细胞膜两侧该物质的浓度差, 是单纯扩散的动力, 浓度差越大, 扩散通量就越大; 物质通过细胞膜的难易程度称为通透性 (permeability), 如果细胞膜对该物质的通透性大, 扩散量就大。

能够通过细胞膜单纯扩散的物质有 O_2 、 CO_2 , 以及一些脂溶性的小分子物质, 如 NH_3 。

(二) 膜蛋白质介导的跨膜转运

带电离子或分子量较大的水溶性分子, 需要借助于细胞膜上的特殊蛋白质的帮助才能实现物质的跨膜转运。根据跨膜转运方式不同, 介导转运的膜蛋白质可分为通道、载体、离子泵或转运体等; 根据转运过程中是否消耗能量又分为被动转运和主动转运。

1. 易化扩散 (facilitated diffusion) 是水溶性小分子或离子在细胞膜特殊蛋白质的帮助下, 顺着电化学梯度 (电位差、浓度差) 跨膜转运的过程。

(1) 经载体易化扩散: 载体是一些贯穿细胞膜的整合蛋白质, 它与溶质的结合位点随构象的改变而交替暴露于细胞膜的两侧。当它在溶质浓度高的一侧与溶质结合后, 即引起载体蛋白质构象的改变, 并将溶质转运到浓度低的一侧, 然后与该溶质分离 (图 2-2)。机体需要的许多重要营养物质, 如葡萄糖、氨基酸、核苷酸等的跨膜转运都是经载体介导的易化扩散。

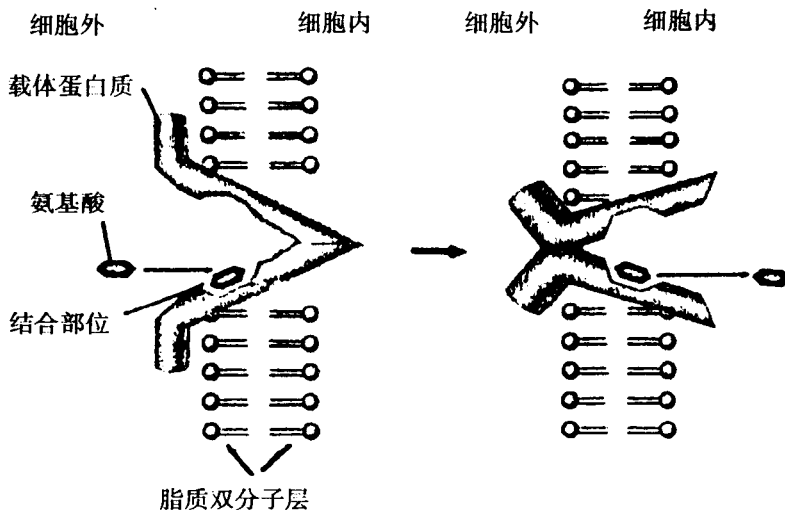


图 2-2 经载体易化扩散

经载体介导的易化扩散具有以下特点。①转运方式始终是顺浓度梯度的, 转运速度快。②饱和现象, 这是由于膜上的载体和载体结合位点的数目有限。③特异性高, 一种载体蛋白质只能转运某种特定结构的物质。④竞争性抑制, 化学结构相似的物质经同一载体转运时会出

现竞争性抑制现象。

(2)经通道易化扩散:溶液中的 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等带电离子,借助于通道蛋白质的介导,顺浓度梯度或电位梯度的跨膜扩散。中介这一过程的膜蛋白质称为离子通道(ion channel)。离子通道是一类贯穿脂质双分子层的、中央带有亲水性孔道的膜蛋白。当孔道开放时,离子经孔道跨膜流动。经孔道跨膜转运的离子转运速率远大于载体。

离子通道的主要特性有:①离子选择性。一般情况下,一种通道蛋白对一种或几种离子有较大的通透性,而其他离子则不宜或不能通过。例如,钾通道对 K^+ 和 Na^+ 的通透性之比约为 100:1,乙酰胆碱受体通道对小的阳离子 K^+ 和 Na^+ 等都高通透,但不能通透 Cl^- 。②通道有静息(resting)、激活(activation)和失活(inactivation)等功能状态。一般而言,处于激活状态的通道是开放的,处于静息和失活状态的通道是关闭的,但处于静息状态的通道受刺激时可进入激活状态,而处于失活状态的通道不能被激活开放。③通道的功能状态受膜电位、化学信号或机械刺激等因素的调控。由于推测通道的功能状态与其分子内部的“闸门”样结构的运动有关,因而将这一过程称为门控(gating)。根据引起门控过程的因素和门控过程的机制不同,离子通道分为电压门控通道、化学门控通道和机械门控通道等。离子选择性和门控特性是离子通道的两个重要特征。

单纯扩散和易化扩散时,物质分子移动的动力是膜两侧存在的浓度差或电位差所含的势能,无需细胞另外提供能量,因而这两类转运都属于被动转运(passive transport)。

2. 主动转运(active transport) 主动转运是指细胞通过本身的耗能过程,将物质分子或离子逆着电化学梯度的跨膜物质转运方式。通过细胞膜主动转运的物质有 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 H^+ 、 Cl^- 等离子和葡萄糖、氨基酸等营养物质。主动转运按其利用能量形式的不同分为原发性主动转运(由 ATP 直接供能)和继发性主动转运(由 ATP 间接供能)。

(1)原发性主动转运:指细胞直接利用代谢产生的能量将物质(通常是带电离子)逆浓度梯度或电位梯度跨膜转运的过程。介导这一过程的膜蛋白称为离子泵(ion pump)。离子泵可将细胞内 ATP 水解为 ADP,利用高能磷酸键储存能量完成离子的跨膜转运。对原发性主动转运研究较充分且有重要意义的是 Na^+ 和 K^+ 的主动转运。

在哺乳动物细胞膜上普遍存在的离子泵就是钠-钾泵(sodium-potassium pump),简称钠泵,也称 $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATP 酶。钠泵每分解 1 个 ATP 分子就可将 3 个 Na^+ 泵出细胞外,同时将 2 个 K^+ 移入细胞内。由于钠泵的作用,细胞内的 K^+ 浓度是细胞外的 30 倍,细胞外的 Na^+ 浓度是细胞内的 12 倍,形成并维持了细胞内外 Na^+ 和 K^+ 浓度的不均衡分布。

钠泵活动具有重要的生理意义。①钠泵造成细胞内高钾,这是细胞内许多代谢反应所必需的;②钠泵活动造成膜内外 Na^+ 和 K^+ 不均匀分布,这是细胞生物电活动产生的前提条件;③钠泵活动造成细胞内外 Na^+ 浓度差,这是其他物质继发性主动转运的动力;④钠泵活动维持细胞内渗透压和细胞容积的相对稳定,维持细胞内正常 pH 值和 Ca^{2+} 水平。

(2)继发性主动转运:许多物质在进行逆浓度梯度或逆电位梯度跨膜转运时,所需的能量并不直接来自于 ATP 的分解,而是来自 Na^+ 在膜两侧的浓度势能差,而 Na^+ 的浓度势能差是钠泵利用分解 ATP 释放的能量建立的。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(secondary transport)。葡萄糖和氨基酸在小肠黏膜上皮细胞的吸收,以及它们在肾小管上皮细胞的重吸收均属于继发性主动转运。

(三) 出胞和入胞

大分子物质或物质团块不能直接穿越细胞膜,它们要借助于细胞膜的“运动”,以入胞或出胞的方式完成跨膜转运(图 2-3)。入胞和出胞过程需要细胞提供能量。出胞是指细胞内的大分子物质以分泌囊泡的形式排出细胞的过程,主要见于细胞的分泌活动,如内分泌细胞分泌激素、外分泌腺细胞分泌酶原颗粒和神经轴突末梢释放神经递质。入胞是指大分子物质或物质团块(细菌、细胞碎片等)借助于细胞膜形成吞噬泡或吞饮泡的方式进入细胞的过程。分别称为吞噬和吞饮。吞噬只发生在一些特殊的细胞,如单核细胞、巨噬细胞、中性粒细胞等吞噬细菌、病毒或大分子营养物质等,吞饮过程几乎发生在所有细胞。

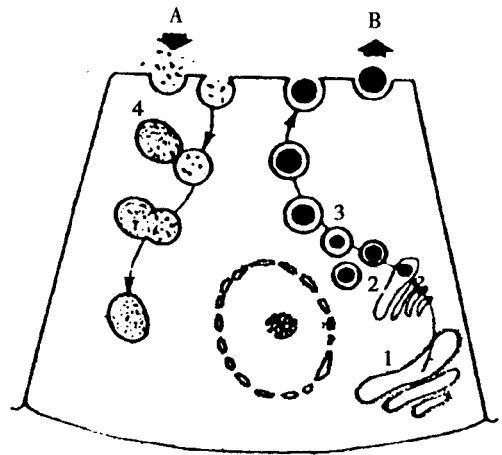


图 2-3 入胞与出胞

A. 入胞; B. 出胞; 1. 粗面内质网;
2. 高尔基复合体; 3. 分泌颗粒; 4. 溶酶体

第二节 细胞的跨膜信号转导

各种不同的刺激信号,如化学的、机械的、电的或一定波长的电磁波等刺激(除疏水性的类固醇激素、维生素 D 和甲状腺激素等)作用于相应细胞时,首先作用于细胞膜表面,再通过细胞内一系列蛋白质结构和功能变化,将环境变化的信息以新的信号形式传到膜内,再引发细胞的生物电或其他功能改变。这一过程概括地称为跨膜信号转导。跨膜信号转导不仅将环境变化的信号传给了细胞,同时还具有信号放大功能,使少量的细胞信号分子得以引发靶细胞显著的反应。

根据细胞膜上感受信号物质的蛋白质分子结构和功能的不同,跨膜信号转导的路径大致可分为三类:G 蛋白耦联受体介导的信号转导、离子通道受体介导的信号转导和酶耦联受体介导的信号转导。

G 蛋白耦联受体介导的信号转导

G 蛋白耦联受体介导的信号转导是通过膜受体、G 蛋白、G 蛋白效应器和第二信使等一系列存在于细胞膜和胞质中的信号分子的活动实现的。

G 蛋白耦联受体由一条 7 次穿膜的肽链构成,它的胞外侧受体分子有配体结合部位,而胞内侧有结合 G 蛋白部位。受体和配体结合后,可激活 G 蛋白。G 蛋白又称鸟苷酸结合蛋白,它可进一步激活膜的效应器蛋白,使信号向细胞内转导。G 蛋白效应器主要指催化生成或分解第二信使的酶,如腺苷酸环化酶、磷脂酶、鸟苷酸环化酶等,这些酶通过生成(或分解)第二

信使完成信号向细胞内转导。第二信使是指激素、递质等信号分子等第一信使作用于细胞膜后产生的细胞内信号分子,它们可将细胞外信号分子携带的信息传入细胞内。

离子通道受体介导的信号转导

离子通道受体也称促离子型受体,受体蛋白本身就是通道,通道的开放(或关闭)不仅涉及离子本身的跨膜转运,而且还可实现信号的跨膜转导,因而又称为离子通道受体介导的信号转导。根据离子通道接受的信号物质的不同,有化学门控通道、电压门控通道和机械门控通道。电压门控通道和机械门控通道虽然是接受电信号和机械信号的“受体”,但是称为离子通道受体。通过通道受体的开放、关闭和离子跨膜流动,将环境变化的信号传递到细胞内部。

酶耦连受体介导的信号转导

酶耦连受体具有和G蛋白耦联受体完全不同的分子结构和特性,受体分子的胞质侧具有酶的活性,或者直接激活胞质中的酶。酶耦连受体主要有酪氨酸激酶受体和鸟苷酸环化酶受体。大部分生长因子、胰岛素和一部分肽类激素所带的信息都是通过酪氨酸激酶受体将信号转导到细胞内,再通过一系列细胞内信号分子的相互作用,最终导致细胞核内基因转录过程的改变。

第三节 细胞的兴奋性和生物电现象

兴奋性和兴奋的概念

一切活组织、细胞或机体对刺激发生反应的能力或特性,称为兴奋性(excitability)。神经、肌细胞和某些腺体组织表现出较高的兴奋性,它们只需接受较小的刺激就能表现出某种形式的反应,故称为可兴奋细胞或可兴奋组织。

兴奋(excitable)是指组织或细胞对刺激产生的反应,如神经细胞上神经冲动的传导、肌肉细胞表现的收缩、腺体细胞表现的分泌,等等。

刺激(stimulus)是指引起生物体发生反应的各种环境变化。环境条件的变化是多种多样的,因此刺激可分为:物理性、化学性或生物性刺激等。任何刺激要引起活组织细胞发生反应,必须具备一定的刺激强度、一定的刺激持续时间和一定的强度-时间变化率,刺激这三个要素的不同组合可以构成无数的刺激。在强度-时间变化率恒定的条件下,引起组织兴奋所需的最小刺激强度与最小刺激持续时间之间呈反比关系。即在一定的范围内,刺激较强时,引起组织兴奋所需的刺激持续时间可以较短;反之,刺激时间较长时,引起组织兴奋所需的刺激强度可以较弱。在电生理实验中,应用波宽固定不变的矩形波电刺激(刺激时间和强度-时间变化率不变)时,引起组织兴奋所需的最小刺激强度称为阈强度或阈值