



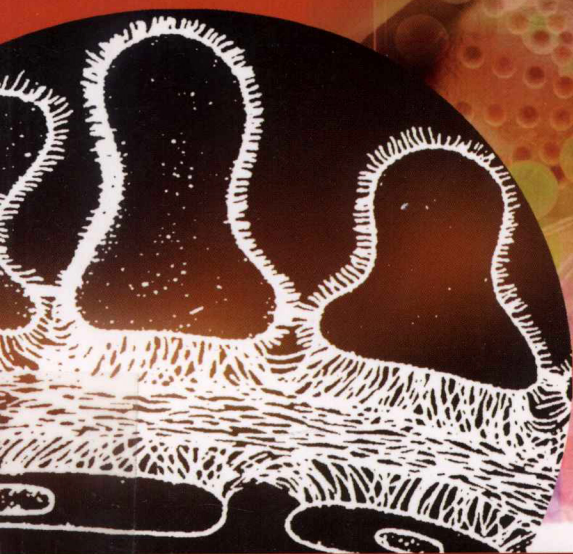
中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等医药院校规划教材

供临床、预防、基础、口腔、麻醉、影像、药学、检验、护理、法医等专业使用

生理学

第3版

主编 邱一华 彭聿平



科学出版社

中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等医药院校规划教材

供临床、预防、基础、口腔、麻醉、影像、药学、检验、护理、法医等专业使用

生 理 学

第 3 版

主 编	邱一华 彭聿平		
副 主 编	(以姓氏笔画为序)		
	王正山 王国卿 陈永昌 董 榕		
编 者	(按姓氏笔画为序)		
	马颂华 王小琴 王正山 王国卿		
	方小霞 刘 展 李 冰 邱一华		
	陈永昌 陆健花 姜建兰 倪圣杰		
	黄 彦 黄慧伟 曹蓓蓓 彭聿平		
	董 榕		

科 学 出 版 社

北 京

· 版权所有 侵权必究 ·

举报电话:010-64030229;010-64034315;13501151303(打假办)

内 容 简 介

生理学是一门重要的医学基础课程。本教材参考了国内外新近出版的生理学教材和有关的教科书,在第2版的基础上修订而成。

本教材包括绪论、细胞的基本功能、血液、血液循环、呼吸、消化和吸收、能量代谢与体温、尿的生成和排出、感觉器官、神经系统、内分泌和生殖共12章。全书从器官、细胞和分子水平系统地介绍了生理学的基本知识,同时在内容上尽量反映当代生理学的最新成果,在论述中力争做到布局合理、层次分明、重点突出和密切联系临床工作实际。

本书可供普通高等医药院校本科生使用,同时还适用于成人教育,并可供硕士研究生入学考试和国家执业医师资格考试复习备考使用。

图书在版编目(CIP)数据

生理学 / 邱一华,彭聿平主编. —3版. —北京:科学出版社,2013.1

中国科学院教材建设专家委员会规划教材·全国高等医药院校规划教材
ISBN 978-7-03-036286-5

I. 生… II. ①邱… ②彭… 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(2012)第309148号

责任编辑:王 颖 胡治国 / 责任校对:张怡君

责任印制:肖 兴 / 封面设计:范璧合

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>

保定市中华美凯印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004年8月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2013年1月第 三 版 印张:18 1/2

2013年1月第十一次印刷 字数:438 000

定价:45.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

第3版前言

本书是在我们编写的《生理学》(第2版)的基础上进行修订的。编写过程中,所有参加修订的人员都认真地查阅了国内多部最新出版的生理学教材、国外多部生命科学教材和相关的文献资料。在保持本教材特色的基础上,对第2版教材的一些内容进行了更新,补充了一些生理学的新近研究内容,并对部分章节的编排顺序进行了适当的调整。力求第3版教材能体现它的科学性、先进性、系统性、实用性和启发性。

在本书的修订过程中,所有参加修订的人员都认真投入,为本教材的顺利完稿付出了辛勤的劳动。在此,我们向他们表示诚挚的感谢。此外,在本书的修订过程中,我们还得到了各参编单位(东南大学医学院、苏州大学医学院、扬州大学医学院、江苏大学医学院、南通大学医学院)的领导和有关同道的大力支持和帮助,科学出版社对我们的修订工作也给予了充分的支持,在此一并表示深切的感谢!并诚恳地希望读者对本教材存在的问题和不足之处提出批评和改进意见。

邱一华 彭聿平

2012年9月

第2版前言

本书是在我们编写的《生理学》的基础上进行修订的。在本书的修订过程中,我们参阅了姚泰教授主编的《生理学》(八年制)等国内生理学版本,同时我们还参阅了 *Berne & Levy Principles of Physiology* 等国外生命科学教材和相关的文献资料。在本书的编写中,我们对一些已陈旧的内容进行了删改,增添了一些最近的研究成果,并在布局上做了一些调整。力求体现教材的科学性、先进性、系统性和实用性。

本书在编写中得到了各参编单位(东南大学医学院、苏州大学医学院、扬州大学医学院、江苏大学医学院、南通大学医学院)的领导和有关同道的大力支持和帮助,在此一并表示衷心的感谢!并诚恳希望读者对本书提出批评和改进意见。

邱一华 彭聿平

2008年10月

目 录

第一章 绪论	(1)	理论	(27)
第一节 生理学的任务和研究方法	(1)	四、骨骼肌的兴奋-收缩耦联	(28)
一、生理学及其任务	(1)	五、肌肉收缩的形式和力学分析	(29)
二、生理学和医学的关系	(1)	第三章 血液	(33)
三、生理学的研究方法	(1)	第一节 血液的组成和理化特性	(33)
第二节 生命活动的基本特征	(2)	一、血液的组成	(33)
一、新陈代谢	(2)	二、血液的理化特性	(34)
二、兴奋性	(2)	第二节 血细胞生理	(35)
三、生殖	(3)	一、红细胞生理	(35)
第三节 机体生理功能的调节	(3)	二、白细胞生理	(38)
一、机体的内环境及其稳态	(3)	三、血小板生理	(40)
二、生理功能的调节	(3)	第三节 血液凝固和纤维蛋白溶解	(42)
三、生理功能调节的控制	(4)	一、血液凝固	(42)
第二章 细胞的基本功能	(6)	二、血液中的抗凝物质	(44)
第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能	(6)	三、纤维蛋白溶解	(45)
一、细胞膜的化学组成和分子结构	(6)	第四节 血量、血型和输血	(45)
二、细胞膜的物质转运功能	(8)	一、血量	(45)
第二节 细胞的兴奋性和生物电活动	(11)	二、血型	(46)
一、细胞的兴奋性	(11)	三、输血	(49)
二、细胞的生物电现象及其产生机制	(12)	第四章 血液循环	(50)
第三节 细胞的跨膜信号转导	(18)	第一节 心脏的泵血功能	(50)
一、离子通道型受体介导的跨膜信号转导	(18)	一、心脏的周期性活动	(50)
二、G 蛋白耦联受体介导的跨膜信号转导	(19)	二、心脏泵血功能的评定	(54)
三、酶耦联受体介导的跨膜信号传递	(22)	三、心脏泵血功能的调节	(55)
第四节 骨骼肌的兴奋和收缩	(22)	四、心脏泵血功能的储备	(57)
一、神经-肌接头处的兴奋传递	(23)	第二节 心肌细胞的生物电活动	(58)
二、骨骼肌的结构与肌丝的分子组成	(24)	一、工作细胞的跨膜电位及其形成机制	(58)
三、骨骼肌收缩的机制——肌丝滑行		二、自律细胞的跨膜电位及其形成机制	(60)
		三、体表心电图	(61)
		第三节 心肌的生理特性	(63)
		一、心肌的兴奋性	(63)
		二、心肌的自动节律性	(66)
		三、心肌的传导性	(67)
		四、心肌的收缩性	(68)

第四节 血管生理	(69)	六、消化道血液循环的特点	(119)
一、血液在血管内流动的基本规律	(69)	第二节 口腔内消化	(119)
二、动脉血压和动脉脉搏	(71)	一、唾液及其分泌	(119)
三、静脉血压和静脉回心血量	(74)	二、咀嚼	(120)
四、微循环	(75)	三、吞咽	(120)
五、组织液的生成	(77)	第三节 胃内消化	(121)
六、淋巴液的生成和回流	(79)	一、胃液及其分泌	(121)
第五节 心血管活动的调节	(79)	二、胃的运动	(126)
一、神经调节	(80)	第四节 小肠内消化	(129)
二、体液调节	(84)	一、胰液	(129)
三、自身调节	(87)	二、胆汁	(131)
第六节 器官循环	(87)	三、小肠液	(133)
一、冠脉循环	(87)	四、小肠的运动	(133)
二、脑循环	(89)	第五节 大肠内消化	(134)
三、肺循环	(91)	一、大肠液的分泌及大肠内细菌的 活动	(135)
第五章 呼吸	(93)	二、大肠的运动和排便	(135)
第一节 肺通气	(93)	第六节 吸收	(136)
一、肺通气的原理	(93)	一、吸收的部位	(136)
二、肺通气功能的评价	(98)	二、吸收的途径和机制	(136)
第二节 气体交换	(100)	三、各种物质的吸收	(137)
一、气体交换原理	(100)	第七章 能量代谢与体温	(141)
二、气体交换的过程	(101)	第一节 能量代谢	(141)
三、影响肺换气的因素	(102)	一、机体能量的来源与去路	(141)
四、肺扩散容量	(103)	二、能量代谢测定的原理和方法	(143)
第三节 气体在血液中的运输	(103)	三、影响能量代谢的因素	(146)
一、氧和二氧化碳在血液中的存在 形式	(104)	四、基础代谢	(148)
二、氧的运输	(104)	第二节 体温及其调节	(149)
三、二氧化碳的运输	(107)	一、人体体温及其生理变动	(149)
第四节 呼吸运动的调节	(108)	二、机体的热平衡	(151)
一、呼吸中枢与呼吸节律的形成	(108)	三、体温调节	(153)
二、呼吸运动的反射性调节	(110)	第八章 尿的生成和排出	(157)
三、运动对呼吸的影响和调节	(113)	第一节 概述	(157)
第六章 消化和吸收	(114)	一、排泄的概念和途径	(157)
第一节 概述	(114)	二、肾脏的功能概述	(157)
一、消化的方式	(114)	三、肾脏的功能解剖及血液循环 特征	(158)
二、消化道平滑肌的特性	(114)	第二节 肾小球的滤过功能	(161)
三、消化腺的分泌功能	(116)	一、滤过膜及其通透性	(161)
四、消化道的神经支配及其作用	(116)	二、有效滤过压	(163)
五、胃肠激素	(118)		

三、影响肾小球滤过的因素	(164)	三、前庭器官反射	(204)
第三节 肾小管和集合管的转运功能	(165)	第五节 嗅觉和味觉	(206)
一、肾小管和集合管的重吸收功能	(165)	一、嗅觉	(206)
二、肾小管和集合管的分泌功能	(170)	二、味觉	(206)
第四节 尿液的浓缩和稀释	(172)	第十章 神经系统	(208)
一、尿液浓缩和稀释的概念及其意义	(172)	第一节 神经元和神经胶质细胞	(208)
二、尿液稀释的机制	(172)	一、神经元的一般结构和功能	(208)
三、尿液浓缩的机制	(173)	二、神经胶质细胞	(210)
四、影响尿液浓缩与稀释的因素	(175)	第二节 神经元之间的信息传递	(211)
第五节 肾脏泌尿功能的调节	(176)	一、突触传递	(211)
一、神经调节	(176)	二、神经递质和受体	(215)
二、体液调节	(176)	第三节 反射活动的一般规律	(220)
三、肾内自身调节	(179)	一、反射是神经调节的基本方式	(220)
第六节 血浆清除率	(180)	二、中枢神经元的联系方式	(221)
一、血浆清除率的概念和计算方法	(180)	三、局部回路神经元和局部神经元回路	(222)
二、测定血浆清除率的意义	(180)	四、中枢抑制和中枢易化	(223)
第七节 尿的排放	(182)	第四节 神经系统的感觉功能	(225)
一、膀胱与尿道的神经支配	(182)	一、脊髓的感觉传导功能	(225)
二、排尿反射	(183)	二、丘脑及其感觉投射系统	(225)
第九章 感觉器官	(184)	三、大脑皮层的感觉分析功能	(228)
第一节 感受器及其一般生理特性	(184)	四、痛觉	(229)
一、感觉器官与感受器	(184)	第五节 神经系统对躯体运动的调节	(231)
二、感受器的一般生理特性	(185)	一、脊髓对躯体运动的调节	(231)
第二节 视觉器官	(186)	二、脑干对躯体运动的调节	(234)
一、眼的折光系统及其调节	(187)	三、小脑对躯体运动的调节	(236)
二、视网膜的感光换能功能	(190)	四、基底神经节对躯体运动的调节	(237)
三、几种生理视觉现象	(195)	五、大脑皮层对躯体运动的调节	(239)
第三节 听觉器官	(196)	第六节 神经系统对内脏活动的调节	(240)
一、外耳的功能	(197)	一、自主神经系统对内脏活动的调节	(240)
二、中耳的功能	(197)	二、各级中枢对内脏活动的调节	(242)
三、内耳耳蜗的感音换能功能	(199)	三、神经、内分泌和免疫系统间的相互影响	(245)
四、听阈与听域	(202)	第七节 脑的高级功能	(246)
第四节 前庭器官	(202)		
一、前庭器官的感受装置	(202)		
二、前庭器官的适宜刺激	(203)		

一、学习和记忆	(246)	一、肾上腺皮质	(268)
二、大脑皮层的语言功能	(249)	二、肾上腺髓质	(270)
第八节 脑的生物电活动与觉醒和睡眠	(251)	第五节 胰岛的内分泌	(271)
一、大脑皮层的生物电活动	(251)	一、胰岛素	(272)
二、觉醒和睡眠	(252)	二、胰高血糖素	(273)
第十一章 内分泌	(254)	第六节 调节钙磷代谢的激素	(273)
第一节 概述	(254)	一、甲状旁腺激素	(273)
一、激素的概念	(254)	二、降钙素	(274)
二、激素的传递方式	(254)	三、维生素 D ₃	(274)
三、激素的分类	(255)	第七节 其他内分泌激素	(275)
四、激素作用的一般特性	(256)	一、前列腺素	(275)
五、激素的作用机制	(257)	二、松果体激素	(275)
六、激素分泌的调节	(258)	三、瘦素	(275)
第二节 下丘脑与垂体的内分泌	(259)	第十二章 生殖	(277)
一、下丘脑-腺垂体系统	(260)	第一节 男性生殖	(277)
二、下丘脑-神经垂体系统	(263)	一、睾丸的功能	(277)
第三节 甲状腺的内分泌	(264)	二、睾丸功能的调节	(279)
一、甲状腺激素的代谢	(264)	第二节 女性生殖	(280)
二、甲状腺激素的生理作用	(265)	一、卵巢的功能	(280)
三、甲状腺功能的调节	(266)	二、月经周期及其激素基础	(282)
第四节 肾上腺的内分泌	(268)	三、妊娠	(283)
参考文献	(287)		

第一章 绪 论

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,它是研究各种生物机体功能活动规律的科学。它有许多分支,如植物生理学、动物生理学、人体生理学等。根据研究对象所处的环境状态不同,又可分为航天生理学、潜水生理学、特殊环境生理学等。生理学的任务是阐明生物体(也称机体)及其各组成部分的正常生命现象、活动规律及其产生机制,以及机体内、外环境变化对上述活动的影响和机体所进行的调节,并揭示各种生理功能在整体生命活动中的意义。

二、生理学和医学的关系

人体生理学是一门重要的基础医学课程。对临床医务工作者来说,不具备人体生理学的基本知识,就不能正确的认识疾病。生理学的基本理论和研究方法也是临床医务工作者处理医疗问题时经常采用的科学思维方式和重要的研究手段。生理学的研究进展还会对临床医疗工作产生巨大的推动作用。例如,内分泌功能的生理学研究,帮助人们阐明了许多内分泌疾病的发病机制;神经、内分泌、免疫系统之间相互作用的研究,帮助人们从一个新的视角去认识一些神经系统、内分泌系统和免疫系统的疾病;生理学中关于生物电现象的研究,丰富了循环和神经等系统疾病的诊断技术;受体研究的深入,为许多疾病的预防和治疗提供了新的作用靶点等。

三、生理学的研究方法

生理学是一门实验性科学,生理学的知识主要是来自临床实践和实验研究。生理学实验是在一定的人工建立的条件下,对生命现象进行观察和分析,以获取生理学知识的一种研究手段。由于人与动物的机体在结构和功能上具有许多类似之处,加之生理学实验有时会给机体造成一定的损伤,因此,生理学实验主要在动物身上进行。生理学的人体实验仅在得到受试者同意,并不损害其健康的情况下,才允许有限进行。

人体是由各种器官和系统组成的,而各器官系统又由不同的组织和细胞所组成。因此,在研究人体生命活动的基本规律时,主要在以下三个不同的水平进行。

(一) 细胞和分子水平的研究

研究对象是细胞或构成细胞的生物大分子,主要研究在生命活动中,它们物理、化学变化的过程及其机制。细胞是构成人体的最基本的结构和功能单位,细胞及其亚微结构又由多种生物大分子所构成。细胞和分子水平的研究有助于人们去揭示生命活动基本的物理、化学变化过程。有关这方面的知识称为细胞生理学(cell physiology)。

(二) 器官和系统水平的研究

研究对象是一个器官或系统,主要研究它们的生理活动规律及其调节机制,以及它们对整体生理功能的影响。器官或系统水平的研究能帮助人们将复杂的整体化整为零,有利于人们较方便和准确地阐述生命活动的规律。有关这方面的知识称为器官生理学(organ physiology)或系统生理学(system physiology)。例如,循环生理学、呼吸生理学、肾脏生理学等。

(三) 整体水平的研究

研究对象是完整的机体,主要研究完整机体各系统之间的功能联系,机体与内外环境之间维持相互平衡的过程和机制,以及社会条件变化对整体生理功能的影响。整体水平的研究在实验过程中发生变化的参数多,变化参数之间的相关性大。所以,整体水平的研究比细胞、分子水平或器官、系统水平的研究更加复杂。

以上三个水平的研究,它们相互间不是孤立的,而是相互联系和相互补充的。例如,当我们要阐明某一机体活动的规律时,不可能只通过某个单一水平或单一技术的研究来阐明这些规律,一般需要用多种研究手段在多层次、多水平上进行配合,才能揭示生命活动的某一规律。这就是当今在生理学研究中,所提倡的整合生理学(integrative physiology)研究。注重对整合生理学的研究,既不是生理学宏观研究的简单重复,也不是单纯的分子水平变化的观察,而是两者的交叉渗透和有机结合。只有这样,才能深刻地揭示生命活动的奥秘。

第二节 生命活动的基本特征

生物体的生命活动虽然极其复杂,但也共有一些生命活动的基本特征。例如,新陈代谢、兴奋性和生殖等。

一、新 陈 代 谢

生物体总是在不断的自我更新,它表现为一方面破坏和清除已衰老的结构(分解代谢),另一方面又重建新的结构(合成代谢)。而且在分解代谢和合成代谢过程中会伴随发生能量的释放、转移、储存和利用。可见,生物体的新陈代谢(metabolism)实际上是一种高级复杂的物质运动形式。生命活动就是这种运动形式的表现。新陈代谢一旦停止,生命活动也就结束。

二、兴 奋 性

生物体所处的环境是经常发生变化的,在环境变化时能引起生物体活动的变化,这就是生命活动的另一特征,即兴奋性(excitability)。

能引起生物体发生反应的环境变化称为刺激(stimulation),有一些组织(如神经、肌肉、腺体等)在受到一定的刺激后能产生生物电反应。人们将受刺激后产生的生物电反应称为兴奋(excitation)。并将对刺激产生反应的能力称为兴奋性。日常生活中,刺激具有强弱或大小的差别。能引起组织产生兴奋的最弱或最小刺激强度称为阈强度(threshold intensity),简称阈值(threshold)。等于阈强度的刺激称为阈刺激(threshold stimulus),大于阈值的刺激称为阈上刺激(superthreshold stimulus),小于阈值的刺激称为阈下刺激(subthreshold stimulus)。同时,组织对刺

激的反应能力也有大小,即兴奋性的高低是有差异的。很小很弱的刺激能引起某一组织兴奋,表明该组织的兴奋性高。反之,很大很强的刺激才能引起某一组织兴奋,则表明该组织的兴奋性低。

三、生 殖

生物体生长发育到一定阶段后,能产生与自己相似的个体子代,这种功能称为生殖(reproduction)。单细胞和高等动物的生殖过程具有很大的差异,但他们的生物学意义都是相同的,即繁衍后代。任何一个生物个体都有从新生到死亡的过程,但他们可以通过生殖来延续种系。如果某种生物丧失了生殖能力,这个种系将被淘汰。所以,生殖也是生命活动的基本特征之一。

第三节 机体生理功能的调节

生物体是一个统一的整体,它可以通过本身具有的完善调节机制,来适应内、外环境的变化和保证机体活动的统一有序。

一、机体的内环境及其稳态

细胞是构成人体结构和功能的单位,人体的大部分细胞并不与外界环境(也称外环境,如阳光、空气等)直接接触,而是浸浴在细胞外的液体也称细胞外液(extracellular fluid)中。因此,细胞外液是人体绝大部分细胞生存的液体环境,故称其为机体的内环境(internal environment)。

稳态(homeostasis)是生理学中重要的基本概念之一。一般而言,稳态是指机体内环境理化性质保持相对稳定的状态。近年来,稳态的概念已被扩大到泛指体内从分子和细胞水平到整体水平的各种生理活动保持相对稳定的状态。稳态是一种复杂的动态平衡过程,它是通过机体的调节过程来实现的。只有在稳态的条件下,机体的许多正常功能才得以实现。

二、生理功能的调节

在机体处于不同的生理情况时,或当环境发生变化时,体内的一些器官、组织的功能活动也会发生相应的改变,以适应不同的生理情况和环境的变化。这种过程称为生理功能的调节。机体对各种功能活动的调节方式主要有三种,即神经调节(neuroregulation)、体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。

(一) 神经调节

神经调节是人体内主要调节方式。它是通过反射(reflex)来实现的。所谓反射是指在中枢神经系统的参与下,机体对刺激作出的规律性的反应。完成反射的结构基础是反射弧,它由感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器五个部分构成。在这五个部分中,感受器能感受某些环境的变化,并将这种变化转变成一定的神经信号,通过传入神经传至相应的神经中枢,中枢对传入信号进行分析和综合,再以神经冲动的形式将信号沿传出神经到达效应器并改变效应器的活动。反射弧五个部分的任何部分被破坏,将导致这一反射活动的消失。

反射又可分为条件反射(conditioned reflex)和非条件反射(unconditioned reflex)两大类。非

条件反射是先天遗传的,其反射弧较为固定,只需要低级中枢便可完成反射,为同一种族所共有,而且,刺激与反应之间的因果关系也较为固定;条件反射是后天获得的,它是建立在非条件反射的基础上,是一种为个体所特有的高级神经活动,其刺激与反应之间的因果关系是不固定的,因此,条件反射具有灵活性和可变性。

神经调节的特点是反应迅速,历时短暂,作用准确而局限。

(二) 体液调节

体液调节是指机体的一些细胞(包括内分泌细胞)生成的某些化学物质(如激素)经体液运输到达全身或局部,调节各器官、组织或细胞的生理活动。

体液调节的方式有多种,上述的化学物质随血液循环到达全身各处的靶细胞(target cell),调节人体的代谢、生长发育等生理活动,称为全身性体液调节。上述的化学物质不随血液循环传送,而是通过在组织液中的扩散,调节局部细胞的功能活动,则称为局部性体液调节。

在机体中,大多数内分泌腺或内分泌细胞是直接或间接接受中枢神经系统控制的。在此情况下,体液调节就成为神经调节的一个环节,相当于传出通路的延伸部分。这种调节称为神经-体液调节(neurohumoral regulation)。

体液调节的特点是作用缓慢,历时持久,作用范围大而精确度差。

(三) 自身调节

自身调节是指器官、组织和细胞不依赖于神经和体液的调节,自身对内外环境的变化产生适应性的反应。自身调节常常局限在某一器官、组织或细胞中。

自身调节的特点是调节准确、稳定,但调节的幅度和范围较小。

三、生理功能调节的控制

机体中存在着众多的控制系统。从控制方式的角度,又可将其分为非自动控制系统、反馈控制系统和前馈控制系统。

(一) 非自动控制系统

非自动控制系统是由控制系统向被控制系统发出信号来影响被控制系统的活动,而被控制系统不能影响控制系统的活动。因此,非自动控制系统的调控方式是单向的。这种调控方式在人体内并不多见。

(二) 反馈控制系统

在整体条件下,神经系统和内分泌系统作为人体功能调节的控制部分,可以通过神经调节和体液调节输出控制信息来影响被控制器官、组织或细胞的活动。同时,被控制器官、组织或细胞在其功能发生变化时,又可将变化的信息(反馈信息)传送至控制部分,改变其调节的强度。这种被控制部分对控制部分功能的影响称为反馈调节。

反馈调节可分为正反馈和负反馈两种。在反馈调节中,当反馈信息的作用与控制信息的作用相同时,通过反馈作用使控制信息的作用增强,这种反馈方式称为正反馈(positive feedback)。正反馈具有使某种活动不断增强的特点,最适合于那些需要迅速发起并尽快结束的生理过程。人体的排尿反射、血液凝固过程均属于正反馈的调节范畴。而当反馈信息的作用与控制信息的

作用相反时,通过反馈作用使控制信息的效应减弱或抑制,这种反馈方式称为负反馈(negative feedback)。体内的大多数反馈调节为负反馈,通过负反馈调节可维持机体的稳态。维持血压稳定的动脉压力感受性反射、恒温动物的体温调节就属于负反馈的调节范畴。

(三) 前馈控制系统

反馈调节中的负反馈是维持机体内环境稳态的重要方式,但它存在着反应滞后和波动的缺点,因为它只有在输出变量出现偏差以后,才能通过反馈来加以纠正,因此在调节上总是具有一定的滞后性,而且在纠正偏差的过程中容易出现矫枉过正的情况,从而产生一系列的波动。实际上,正常机体在各种环境因素(即干扰信息)的不断干扰下,仍能够保持良好的稳态,这是因为多种干扰信息可以直接通过体内有关的各种感受装置作用于控制部分,在输出变量尚未出现偏差而发生负反馈调节时就能及时发出纠正信息,从而使机体的调控过程不至于出现较大波动和反应滞后现象。这种干扰信息对控制部分的直接作用称为前馈(feed-forward)。例如,运动员因参加某项比赛而进入场地时,可通过各种视、听觉的刺激,以条件反射的方式实现神经系统对心血管、呼吸和运动系统活动的先行调控,增强心血管活动、呼吸功能和骨骼肌的紧张度等,以适应即将发生的代谢增强的需要,这就是前馈控制的表现。

(南通大学医学院 邱一华 彭聿平)

第二章 细胞的基本功能

细胞(cell)是构成人体和绝大多数其他生物体的基本结构和功能单位。体内所有的生理和生化过程都是在细胞及其产物的物质基础上进行的。因此要了解整个人体及各器官、系统生命活动现象及其根本原理,学习细胞的基本功能是十分必要的。

人体的细胞有 200 余种,它们形态各异,功能也各有不同。但都是由细胞膜(cell membrane)、细胞质(cytoplasm)和细胞核(nucleus)三部分构成的,并具有一些共有的基本功能。本章主要讨论细胞的基本结构和物质转运功能,细胞的兴奋性和生物电现象,细胞的跨膜信号转导功能,以及骨骼肌的兴奋和收缩功能。

第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能

所有动物细胞都由一层薄膜包围,称为细胞膜或质膜(plasma membrane)。它把细胞内容和细胞周围环境分隔开来,使细胞内容物不致流失,又能保持其理化成分的相对稳定,以维持细胞的正常生命活动。同时,细胞在不断进行新陈代谢活动时,不断从外界摄取 O_2 和营养物质,排出 CO_2 和代谢产物,这就需要通过细胞膜与周围环境进行物质交换。要实现上述功能,细胞膜必须是一个对物质具有选择性通透的半透膜,它允许某些离子和物质进出细胞,而对另一些物质则有阻碍或屏障作用。如果这些屏障作用受到损害,细胞的正常功能就会受到影响甚至丧失。而且,细胞膜也是接受外界环境理化因素或其他细胞影响的门户。外环境中各种理化因素的变化,体内产生的激素或递质等化学物质,以及进入人体内的异物或药物等,有许多是先作用于细胞膜,然后再影响细胞内的生理过程。可见,细胞膜是细胞进行生命活动的重要结构基础,它对于细胞内环境的稳定、能量的转移、信息的传递、物质的交换等都起着重要作用。此外,细胞膜还与机体的免疫功能,细胞的分裂、分化,以及癌变、衰老等生理和病理过程有着密切的关系。可以说,细胞的每一种功能活动,都与细胞膜相关联。因此,正确认识细胞膜的结构和功能,不仅对揭开生命的奥秘有重大理论意义,而且对于解决医学实践中的问题也具有重要价值。

一、细胞膜的化学组成和分子结构

电镜下观察发现各种细胞膜均有类似的三层结构,即在膜的内外两侧各有一层致密带,中间夹着一层疏松的透明带。这种结构不仅见于各种细胞膜,亦见于各种细胞器的膜性结构,如线粒体(mitochondria)、内质网(endoplasmic reticulum)和溶酶体(lysosome)等,因而它被认为是细胞膜中普遍存在的基本结构形式,称为单位膜(unit membrane)或生物膜(biological membrane)。

细胞膜主要由脂质(lipid)、蛋白质(protein)和糖类(carbohydrates)组成。以红细胞为例,细胞膜内蛋白质、脂质和糖类在重量上的占比分别是 52%、40%和 8%。但这种比例在不同种类细胞可相差很大。一般来说,代谢旺盛的膜含有较多的蛋白质。例如,代谢旺盛的线粒体膜,蛋白质约占 75%,脂质则占 25%;代谢不旺盛的神经纤维髓鞘,蛋白质约占 25%,脂质约占 75%。

有关膜的分子结构,目前已被广泛接受和应用的是 1972 年由 Singer 和 Nicholson 所提出的

液态镶嵌模型(fluid mosaic model)学说。这一学说的基本内容是:膜是以液态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌着不同生理功能的蛋白质(图 2-1)。

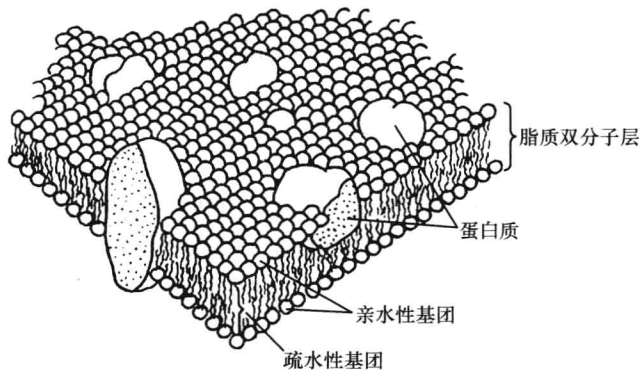


图 2-1 细胞膜的液态镶嵌模型

(一) 脂质双分子层

脂质双分子层是细胞膜的基本骨架。在膜的脂质中以磷脂为主,占总量的 70%以上,其次是胆固醇,不超过 30%,还有糖脂,不超过 10%。在双分子模型中,脂质分子的头端(磷脂分子中的磷酸和碱基、胆固醇分子中的羟基和糖脂分子中的糖链)为亲水端。脂质分子的尾端是疏水的脂肪酸烃链。由于膜的内外两侧均是含水的体液,所以磷脂分子的亲水端多朝向膜两侧的表面,疏水端朝向膜的中间,因而形成脂质双分子层(lipid bilayer)结构。由于脂质的熔点较低,在体温条件下一般是流体状态,因而使膜具有柔软性和一定的流动性。细胞的许多基本活动,例如膜蛋白的相互作用、细胞间连接、细胞运动、出胞、入胞、分裂等都有赖于细胞膜保持适当的流动性。细胞膜的流动性与膜的成分有关。含不饱和脂肪酸越多,膜的流动性越大;含胆固醇越多,膜的流动性越低;镶嵌的膜蛋白越多,膜的流动性越低。膜的流动性是指脂质分子可以在同一层内作横向运动,但如要在同一分子层内作“调头”运动或由脂质的一层运动到另一层,则是不容易的。由于脂质双分子层构成了细胞膜的基本构架,所以膜两侧的水溶性物质一般不能自由地通过细胞膜。

(二) 细胞膜的蛋白

根据蛋白质在细胞膜上存在的形式,可将它们分为表面蛋白(peripheral protein)和整合蛋白(integrated protein)两类。表面蛋白约占膜蛋白的 20%~30%,它们通过肽链中带电氨基酸残基与脂质的亲水基团以静电引力相结合,或以离子键与膜中的整合蛋白相结合,附着于细胞膜的表面(主要在内表面)。整合蛋白约占膜蛋白的 70%~80%,它们以肽链的 α -螺旋结构与膜脂质的疏水部分相互作用,一次或多次穿过脂质双分子层。

细胞膜上的蛋白质有多种功能:①有的与各种物质的跨膜转运有关,如载体(carrier)、通道(channel)、离子泵(ion pump)等。②有的与辨认和接受特异性的化学刺激有关,如受体(receptor)。③有的是催化某种特异性反应的酶。④有的构成与邻近细胞相连的桥,如具有收缩作用的收缩蛋白,在吞噬、胞饮和细胞变形运动中起重要作用。⑤有的在细胞表面起标志作用,如特异性抗原,可供免疫物质辨认等。由此可见细胞的功能特点在很大程度上是由细胞膜的蛋白质决定的,功能越复杂的细胞,细胞膜上蛋白质的种类及含量越多。所以,蛋白质的功能具有多样

性和复杂性,这是决定细胞功能特异性的重要原因。

由于脂质双分子层是流体状态的,具有流动性,所以镶嵌在脂质分子中的蛋白质也可以在脂质双分子层中横向漂浮移动。膜蛋白的这种移动具有重要的生理意义,例如在有神经支配的肌细胞膜上,胆碱能受体主要集中在神经-肌肉接头的肌膜处,当去除细胞的神经支配后,则该类受体将均匀分布在肌细胞膜表面。

(三) 细胞膜的糖类

细胞膜含糖类很少,主要是一些寡糖和多糖链,它们都以共价键的形式与膜脂质或蛋白质结合,形成糖脂和糖蛋白(glycoprotein)。糖脂和糖蛋白上的糖链,存在于细胞膜的外侧,所以有细胞外衣或多糖被之称。由于这些糖链具有特异的化学结构,因而可作为细胞的“标记”,其中有的可作为膜受体的可识别部分,能特异地与某种递质、激素或其他化学信息分子相结合,而发挥重要的生理作用。已经确定,在人红细胞 ABO 血型系统中,红细胞的抗原决定簇就是由膜糖蛋白中的糖链构成的。

二、细胞膜的物质转运功能

根据液态镶嵌模型学说,细胞膜主要是由液态脂质双分子层构成基本构架,理论上只有脂溶性物质才能通过。但事实上,细胞在新陈代谢过程中,不断有各种各样的物质进出细胞,而且其中多数是水溶性的,说明细胞膜具有复杂的物质转运功能。那么,细胞是如何实现这些物质转运功能的呢? 下面为细胞膜的几种常见的转运形式(图 2-2)。

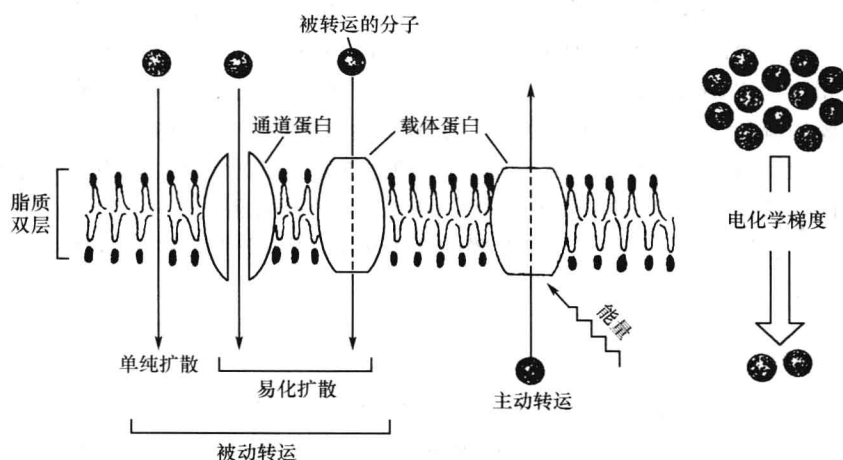


图 2-2 细胞膜的被动转运和主动转运功能

(一) 单纯扩散

根据物理学的原理,两种不同浓度的溶液相邻放在一起时,溶液中溶质或溶剂分子将出现从高浓度区向低浓度区的净移动,这种现象称为扩散(diffusion)。在生物体中,脂溶性小分子物质顺浓度差的跨细胞膜的转运(由膜的高浓度区一侧向膜的 low 浓度区一侧的净移动)称单纯扩散(simple diffusion)。由于细胞膜的基架是由脂质双分子层组成,故只有脂溶性强的物质才能靠单纯扩散形式通过细胞膜。然而,体内能依靠单纯扩散方式通过细胞膜的物质较少,比较肯