

全国高等医药院校试用教材

生理学

(中医专业用)

辽宁中医学院 主编

上海科学技术出版社

33
7
6-2

全国高等医药院校试用教材

生 理 学

(中医专业用)

主 编

辽宁中医学院

编 写 单 位

上海中医学院 广州中医学院 辽宁中医学院

云南中医学院 北京中医学院 成都中医学院

上海科学技术出版社

编写说明

本书是由卫生部组织编写的教材,供全国高等医药院校中医专业试用。

本教材是根据卫生部 1977 年第 770 号文件《关于编写高等医药院校新教材的通知》提出的要求和同年 12 月在武汉召开的“全国高等医药院校教材主编单位座谈会”制定的五年制教学计划而编写的。

欢迎各院校提出宝贵意见,以便进一步修订。

一九七九年五月

2012/24

全国高等医药院校试用教材

生理学

(中医专业用)

辽宁中医学院 主编

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

新华书店上海发行所发行 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 18.625 字数 443,000

1979 年 12 月第 1 版 1982 年 4 月第 3 次印刷

印数 65,001—80,000

书号: 14119-1424 定价: 1.75 元

目 录

第一章 绪论	1
第一节 生理学的研究对象和任务	1
第二节 生命活动的某些基本特征	3
一、新陈代谢	3
二、兴奋性	4
第三节 细胞的生物电现象	5
一、生物电现象的观测方法	5
二、静息电位	6
三、动作电位	7
四、生物电现象产生的原理	8
五、动作电位的引起和传播	11
第四节 人体机能的调节	13
一、神经调节	13
二、体液调节	14
三、自身调节	15
第二章 血液	16
概述	16
第一节 血浆的化学成分及其理化特性	18
一、血浆的化学成分	18
二、血浆的理化特性	19
第二节 红细胞生理	21
一、红细胞的形态、数量和功能	21
二、红细胞生理特性	22
三、红细胞的生成和破坏	23
第三节 白细胞生理	25
一、白细胞总数和分类计数	25
二、各类白细胞的功能	26
三、白细胞的生成及其调节	28
第四节 血小板生理	29
一、血小板的数量、生成和破坏	29
二、血小板的功能	29
第五节 血液凝固和纤维蛋白溶解	30
一、血液凝固	30
二、纤维蛋白溶解	33
第六节 血量、输血和血型	35
一、血量	35
二、输血的意义和种类	35

三、血型	36
第三章 血液循环	40
第一节 心脏的机能	41
一、心肌细胞的生物电活动	42
二、心肌的生理特性	44
三、心脏的射血机能	49
四、心输出量及其影响因素	53
五、正常心电图	56
第二节 血管的机能	60
一、血流动力学的基本规律	62
二、动脉血压	63
三、动脉脉搏	67
四、静脉血压与血流	63
五、微循环	70
六、组织液和淋巴	73
第三节 心血管机能的调节	77
一、支配心脏和血管的传出神经	77
二、心血管中枢	79
三、心血管活动的反射性调节	81
四、调节心血管活动的体液性因素	85
五、针刺对心血管机能的影响	87
第四节 心、脑循环的特点	88
一、冠状循环	88
二、脑循环	89
第四章 呼吸	92
第一节 呼吸道和肺泡	93
一、呼吸道	93
二、肺泡	94
第二节 呼吸运动和肺通气	95
一、呼吸肌和胸廓运动	95
二、胸内压和肺内压的变化	96
三、肺容量的变化	98
四、肺的通气	99
五、肺通气的阻力	100
六、人工呼吸	101
第三节 呼吸气体的交换	101
一、肺换气和组织换气	101
二、肺换气的弥散量	104
三、肺泡通气和血流量的相互关系	104
第四节 气体在血液中的运输	105
一、氧的运输	106
二、二氧化碳的运输	109

第五节 呼吸的调节	112
一、呼吸中枢	112
二、呼吸的反射性调节	114
三、二氧化碳、氧分压和氢离子对呼吸的影响	115
第五章 消化和吸收	119
第一节 消化生理概述	119
一、消化对机体的意义	119
二、祖国医学中的脾胃概念	119
三、消化道的运动	120
四、消化腺的活动	122
第二节 口腔内消化	123
一、唾液腺和唾液	123
二、咀嚼	124
三、舌和舌苔	124
四、吞咽和食管蠕动	125
第三节 胃内消化	126
一、胃和胃液	126
二、胃液分泌的调节	128
三、胃的运动	132
四、呕吐	134
第四节 小肠内消化	134
一、胰液的性质、成分和作用	134
二、胰液分泌的调节	135
三、胆汁的分泌和排出	136
四、小肠液	137
五、小肠的运动	138
第五节 大肠的机能	139
一、大肠的分泌物及细菌的活动	139
二、大肠的运动	139
第六节 吸收	140
一、吸收过程概述	140
二、吸收的机理	141
三、各种主要营养物质的吸收	142
第七节 消化器官活动的完整性	146
第八节 胃肠道激素	146
第六章 能量代谢和体温	150
第一节 能量代谢	150
一、能量代谢的概述	150
二、影响能量代谢的因素	151
三、基础代谢	152
第二节 体温	155
一、正常体温及其相对恒定的意义	155

二、机体的产热过程和散热过程	156
三、体温的调节	159
四、过高和过低温度对机体的影响	161
第七章 肾脏的排泄	163
第一节 肾脏结构的特点	164
一、肾单位	164
二、肾脏血液供应的途径和特点	167
三、肾的神经支配	168
四、肾小球旁器	168
第二节 尿的生成过程	169
一、肾小球的滤过作用	169
二、肾小管和集合管的重吸收作用	171
三、球-管平衡(肾小球和肾小管的机能关系)	174
四、肾小管和集合管的分泌和排泄作用	175
第三节 影响尿生成的因素	177
一、影响肾小球滤过作用的因素	177
二、影响肾小管和集合管重吸收作用的因素	178
第四节 尿液的浓缩和稀释原理	180
一、逆流倍增作用	181
二、逆流交换作用	182
三、尿的浓缩和稀释过程	183
第五节 排尿	184
一、膀胱和尿道的神经支配	184
二、排尿反射	185
第八章 内分泌	187
概述	187
第一节 垂体	190
一、腺垂体分泌的激素及其生理作用	191
二、腺垂体机能的调节	193
三、神经垂体释放的激素及其生理作用	195
第二节 甲状腺	196
一、甲状腺激素的合成、贮存和释放	196
二、甲状腺激素的生理作用	198
三、甲状腺活动的调节	199
第三节 甲状旁腺和甲状腺C细胞	201
一、甲状旁腺素的作用	201
二、甲状旁腺素分泌的调节	202
三、降钙素	202
第四节 胰岛	203
一、胰岛素的生理作用	203
二、胰岛素分泌的调节	205
三、胰高血糖素	206

第五节 肾上腺	206
一、肾上腺皮质	206
二、肾上腺髓质	209
第六节 性腺	210
一、卵巢的内分泌机能	210
二、卵巢活动的调节	212
三、月经周期	213
四、胎盘的内分泌功能	215
五、睾丸的内分泌机能及其调节	216
附：其他内分泌物质	217
第九章 神经系统	218
第一节 神经纤维的兴奋传导	218
一、神经纤维的功能	218
二、神经纤维兴奋传导的特征	219
三、跳跃传导	219
四、神经纤维的传导速度和分类	220
五、影响神经传导的因素	220
第二节 突触的生理	221
一、突触的结构和分类	221
二、突触传递的机理	223
三、神经递质	225
四、突触传递的特征	228
五、神经肌肉接头	229
第三节 反射中枢的生理	230
一、反射中枢	230
二、中枢神经元的联系方式	231
三、中枢抑制	232
四、中枢活动的特征	233
第四节 神经系统的感觉机能	234
一、脊髓感觉传导的特征	234
二、丘脑及其投射系统	235
三、大脑皮质的感觉分析功能	237
四、痛觉	239
第五节 神经系统对躯体运动的调节	243
一、脊髓反射	243
二、脑干对肌紧张和姿势的调节	246
三、小脑的机能	247
四、基底神经节	251
五、大脑皮质对躯体运动的调节	252
第六节 神经系统对内脏机能的调节	255
一、植物性神经系统的结构特征	255
二、植物性神经的主要机能	258
三、脊髓对植物性机能的控制	259

四、延髓和中脑对植物性机能的调节	260
五、丘脑下部对植物性机能的调节	260
六、大脑对植物性机能的控制	262
第七节 大脑皮质的机能	263
一、大脑皮质的电活动	263
二、睡眠	264
三、条件反射	266
四、人类的语言机能	268
第十章 感觉器官	270
第一节 眼的机能	271
一、眼球的结构概要	271
二、眼折光系统的机能	272
三、视网膜的感光机能	276
四、双眼视觉	281
第二节 耳的机能	282
一、耳的结构概要	282
二、传音系统的机能	283
三、感音系统的机能	285
四、内耳前庭和半规管的机能	287
第三节 其他感觉	290
一、嗅觉和味觉	290
二、皮肤感觉	290

绪 论

第一节 生理学的研究对象和任务

生理学是研究生物体生命活动机理的自然科学,是生物科学中的一个部门。生物界种类繁多,生理学涉及的范围非常广泛。根据研究对象的不同,分化出很多分支学科,如植物生理学、细菌生理学、动物生理学和专门研究生物细胞生命活动规律的普通生理学等。

人体正常生理学简称为生理学,它是研究人体正常机能活动规律的科学。人体的正常机能就是人体整体以及构成人体的各器官、系统,在正常生命活动时所表现的形式及其所起的作用,如劳动、摄食、消化、呼吸、血液循环、排泄、生殖等。生理学的任务就是要阐明这些机能活动发生的原理、发生的条件以及体内外各种环境变化对它们的影响,从而掌握和运用这些规律,为生产实践和医学实践服务。

人体的结构和机能十分复杂,而且结构与机能有着密切的联系。人体的生命现象体现于完整的个体上,而对整体生命活动的深入了解,有赖于对器官和细胞的机能认识的深化。这是因为机体是由各种器官和组织所组成,各种器官和组织又是由具有不同特征的细胞构成的。每一器官的特殊机能都是与构成该器官的细胞所具有的生理特性分不开的。所以,研究人体生命活动的规律时,应该考虑的是不同组织结构的层次,进行不同层次的研究。通常从细胞或分子水平,器官、系统水平和整体水平三个方面来进行。

五十年代以来,人们运用现代化学和物理学所提供的各种新技术和新方法,认识到细胞的生理特性,归根到底是构成细胞的各种特殊化合物的一系列物理和化学过程的表现。构成细胞的特殊化合物是生命物质的大分子化合物——蛋白质、核酸、糖、脂类等,统称为生物分子。人们对生物分子进行了大量研究,对遗传、记忆、免疫、新陈代谢的基本过程等重要生命现象以及细胞膜的亚微结构及其机能等最基本的生命活动的规律,都有了新的或更深入的认识,并形成了一门崭新的学科——分子生物学。这些知识对于研究其他各种生理学课题有很重要的指导作用。可见,细胞和分子水平的研究,主要是研究细胞内各亚微结构的机能和生物分子的特殊物理化学变化过程。例如心脏是由心肌细胞所构成的,心肌细胞为什么能收缩和舒张呢?通过这一水平的研究,了解到心肌细胞中含有特殊的蛋白质,其分子具有一定的排列方式,在离子浓度的变化和酶的作用下排列方式发生变化,因而形成了收缩和舒张活动。

七十年代又诞生了一门活力很强、发展迅速的学科——量子生物学。它是从更微观的结构即电子一级的水平(电子水平)来解释生命现象和研究生命过程。这将对生理学的发展赋予更大的推动力。

从微观水平所获得的资料,有助于对器官、系统机能的深入认识。而器官、系统尚具有其独特的机能活动,必须对器官、系统进行观察或实验研究才能得到解决。器官、系统水平的研究,主要是研究体内各器官、各系统的机能活动有什么特殊性,怎样进行活动,它的活动

受到哪些因素的控制,以及它在整体生命活动中起什么作用等等。从十七世纪初期,人们就利用动物进行实验或进行临床观察,积累了许多宝贵资料,使生理学成为一门实验科学。到十九世纪,对人体的各种组织的特性和器官、系统的机能都大体上得到了阐明。

就人体生理学的实际应用来说,对分子、细胞、器官及系统的研究,都是为了能更深刻地掌握完整人体生命活动的规律,从而为生产实践和医学实践服务。所以从整体水平研究自然环境的变化,如温度、气压、氧含量的变化等对人体机能活动的影响,以及人体对这些情况的适应过程;研究人们在社会实践中的各种活动、社会条件、思想情绪等对人体整体和各系统机能活动的影响;研究在整体活动中各系统机能活动的调节机理与相互配合的规律等,都是生理学所要解决的课题。因此,整体水平的研究,主要是研究人体与环境的对立统一关系以及体内各系统机能活动之间的关系。当前,虽因采用遥测技术和电子计算机等一些先进技术和方法,使整体水平的生理学研究取得了一些成就,但还受研究技术的限制,这方面的研究进展还很不够。

本书内容主要是从器官、系统水平和整体水平阐述人体的正常机能,在一些基本问题上也选择性地介绍关于细胞和分子水平的现代知识。

如上所述,生理学的知识、结论或原理都是从三个不同水平进行实验和观察而得到的。在进行实验和观察时,为了认识体内某一特殊机能、某一活动过程产生的原因、某一因素的影响作用等,就需排除其他因素的干扰,人工地创造一定条件以利于观察。通常是用药物或手术等手段进行分析性研究。但是这种作法难免会损害机体,甚或危及生命,因此一般用动物作实验研究。只有在不影响健康的情况下,才允许在人体进行实验。生理学所用的实验方法,归纳起来不外急性和慢性两种。急性实验方法又可按照研究的目的采取离体组织、器官实验法或活体解剖实验法。前者是从活着或刚死去的动物身上取下所要研究的组织或器官,放置于人工环境中以保持其生理机能,进行实验和观察;后者是将动物麻醉或毁坏其大脑后进行手术,剖露所要观察的器官进行实验。这两种方法只是在实验完成以前使所观察的组织、器官或动物保持存活,实验过程不能持久,故称为急性实验法。慢性实验法则以完整、健康的机体为对象,并使它在通常或特定的环境条件下进行实验。在动物实验中,有时预先作好手术,将所要研究的器官移到体表或导向体表,或将电极埋藏于体内,以便能从体外观察或记录动物在清醒状态下该器官的生理活动,这种动物可在长时间用于实验。

人体生理学的发生和发展与人们的医学实践密切相关,与社会生产力、科学和技术的发展有密切联系。临床医学以生理学的基本理论为基础,指导人们防治疾病,同时在防治疾病的过程中,又不断地提出新的课题,推动生理学研究向纵深发展。近来由于技术科学向基础科学的渗透,使生理学从对机能现象的描述向阐述机理方面过渡,而且已有从定性科学发展到定量的精密科学的明显趋势。从而人体生理学的理论不断得到更新和提高,使人们对人体机能的认识日趋深化和完整,进而推动临床医学迅速地前进。例如微循环理论的提出,对休克的发生与发展有了新的认识,使过去在抢救休克患者时严禁使用的舒血管药物,成为必用的药物并收到较好的疗效,挽救了许多垂危的病人。可见,对人体正常机能认识的越正确,就越能正确地认识疾病状态,对预防和治疗疾病所采取的措施也就越正确。因此人体生理学是重要的医学基础理论学科之一。祖国医学有着悠久历史。先人以朴素的唯物主义和自发的辩证观点,在医疗实践的过程中积累了丰富的经验,并不断地进行总结和提提高,形成了一套完整的独特理论体系,如《内经》就是我国古代医疗实践经验的理论总结,较完整地提出了经络、脏腑、气血等生理理论,对医疗实践起着重要的指导作用,使祖国医学早在两千多年前就达到相当高的水平。但是由于我国长期处于封建社会,封建统治与

神权结合,以礼法、宗教统治社会各个方面,宣扬唯心主义天命论,反对解剖尸体和科学实验,致使前人关于人体的解剖知识,在两千年的封建社会里未能取得明显的进步,严重阻碍了我国医学的发展;近百年来又遭受帝国主义、官僚买办资产阶级的残酷压榨,致使我国的生产停滞,科学和技术得不到发展,因而祖国医学未能在近代自然科学的基础上发展和提高,更加阻碍了中医的发展。解放后,党和政府非常关怀我国医药卫生事业的发展,尤其对祖国医学给予了莫大的关心,号召我们继承和发扬祖国医药学遗产,用现代科学加以整理和提高,中西医结合,为创造我国的新医学、新药学而努力奋斗。所以学习生理学的目的,就是了解和掌握人体机能活动的基本规律和一定的实验技术,为学习后续课和临床课打下基础,以便为增进人民健康和防治疾病学好本领,同时为完成整理提高祖国医药学遗产,创造我国新医药学这一光荣的历史任务作好必要的准备。

第二节 生命活动的某些基本特征

一切生物无论它们之间的差距有多么大,但有一个共同的特征,即有生命活动。什么是生命?从辩证唯物主义观点来看,生命是物质的一种特殊运动形式,它具有新陈代谢、感应、自我繁殖、生长发育、遗传变异、衰老和死亡等特性。早在一百多年前,恩格斯在《自然辩证法》中作过精辟的论述:“生命是蛋白体的存在方式,这个存在方式的基本因素在于和它周围的外部自然界的不断的新陈代谢”。近年来,分子生物学的研究,充分地证实了这一科学论断的正确。蛋白体就是以蛋白质和核酸为主要成分的一种胶体的生命物质体系。这是因为世界上一切生物都是同一起源的缘故。由生命物质所组成的生物体称为有机体或机体(organism)。为了有助于对人体生理特殊规律的理解,本节仅就新陈代谢和兴奋性加以简介。

一、新陈代谢 (metabolism)

恩格斯在《反杜林论》中指出:“生命,即通过摄食和排泄来实现的新陈代谢,是一种自我完成的过程,这种过程是为它的体现者——蛋白质所固有的、生来就具备的,没有这种过程,蛋白质就不能存在。”这里,恩格斯讲的新陈代谢,是指蛋白体的新陈代谢,而不同于一般物质范围内新陈代谢的概念。机体的新陈代谢就是自我更新的意思。即所有的机体,都是不断地从它的周围环境中摄取各种营养物质,并将这些物质转化为自身的化学组成,同时又将自身中较老的部分分解,并将所产生的废物排泄到周围环境中去。这种新旧物质在机体内的交换过程称为新陈代谢,简称代谢。

新陈代谢包括两个不同方向的过程:一是利用从体外摄取的小分子物质合成机体内所需的大分子生命物质的过程,如利用氨基酸合成机体本身的组织蛋白质,这称为同化作用;另一是体内大分子生命物质的分解和氧化过程,并释放能量供生命活动的需要,如将组织蛋白质分解为氨基酸,进而将氨基酸氧化为 CO_2 、 H_2O 和含氮的简单物质,这称为异化作用。同化与异化作用虽然相反,但二者是密不可分的。生命活动和同化作用所需的能量是由异化作用所供应,而异化作用所分解的物质则是由同化作用所合成。如此相互依存、相互为用,方能使机体在生活过程中,不断摄取外界的物质转化为自身的物质,同时又分解和排出另一些物质,这样机体便生长、发育和更新了。由此可知,生命过程是通过新陈代谢不断地发展

和变化着的过程。新陈代谢是生命存在的必须条件,是生命活动的物质基础。代谢一旦停止,生命活动也就中断,转入死亡。所以,生命最主要的特征就是蛋白质与核酸的化学成分不断地自我更新。

由于任何物质都含有潜在的能量——势能,在物质变化的同时都伴有能量的转变。故当机体内进行同化作用时,从能量转化方面看,是在积蓄势能;当进行异化作用时,就要消耗势能而产生动能,动能的一小部分供生命活动的需要,而其他大部分则以热的形式释放于体外。此外,还有一小部分能量(势能),随着排泄物而排出体外。由此可见,在新陈代谢过程中,物质转变(称物质代谢)和能量转化(称能量代谢)总是相伴发生的。

新陈代谢不但需要营养物质,还需要氧气。因为异化供能的过程就是氧化过程,并产生二氧化碳排出体外。所以,机体与周围环境之间还存在着气体交换的过程。因此,周围环境中氧的存在是机体不可少的生存条件。就人体和高等动物来说,细胞分化程度愈高,对氧的依赖性愈大,即在缺氧的情况下愈容易死亡。此外,新陈代谢的整个过程都是在酶的催化下进行的链锁化学反应。所以,酶的活性的变化,就直接影响新陈代谢过程的正常进行。还应指出的是,新陈代谢固然是一切机体所共有的特性,但是在不同的机体、以及同一机体在不同情况下,其代谢过程都各有其特点,故必须分别加以研究。

二、兴奋性 (excitability)

一切事物都在不停地运动着。每一事物的运动都必然和它周围的事物互相联系着和相互影响着。机体生存在千变万化的环境之中,生命活动的特征,还表现在环境情况的变化能为机体所感受,并发生内部代谢过程和外表状态的改变,以适应环境情况的变化。例如,人在炎热的环境中则出汗,皮肤因血管舒张而潮红,骨骼肌松弛等防止体内温度上升;在低温环境中则不出汗,皮肤血管收缩和发抖等以减少体热丧失——这些变化都是使体内温度保持在相对恒定的水平,以利于新陈代谢过程顺利进行。这种活动对机体的生存是有重要意义的。机体具有这种能感受环境变化而发生相应变化的能力或特性,称为兴奋性,也称感应性(irritability)。

凡能引起机体活动发生变化的任何环境变化因素,均称为刺激(stimulus)。由刺激而引起的机体活动的改变,概称为反应(reaction)。在生理学上,刺激与反应乃是一对密切联系的概念,是有因果关系的。刺激是因,反应是果,即由于刺激的作用,机体才发生反应;而机体的反应都是由某种刺激引起的。

能成为刺激物的因素相当繁多,按其性质可分为:物理性刺激,如机械的、温度的、电的、声的、光的、放射性的等;化学性刺激和生物性刺激等。例如,在针刺治疗中的提插、捻转等手法,就是通过不同的动作对穴位施予强度不同的刺激,在针柄上通进电流或将某种药物注射到穴位中去,都是对穴位施予不同程度的刺激。在实验和医疗上,通常使用电作为刺激物,因为电刺激与生理状态相似,并且不损伤组织细胞而可反复使用,对其强度、作用时间和频率等都能精确地控制,便于操纵。人与其他动物不同,生活在自然环境中,也生活在社会环境中,所以语言、文字、社会因素也会成为刺激。但任何一个环境变化因素,必须具有足够的强度和作用时间才能成为刺激。刺激的强度过小或作用时间过短均不能引起反应。为了测定上的需要,把刺激的作用时间放到足够的程度,在此基础上把能引起组织细胞发生有效

反应的最小刺激强度,称为刺激阈或阈值(threshold)。强度低于阈值的刺激,称为阈下刺激,高于阈值的称为阈上刺激。

机体对刺激的反应是多种多样的。归纳起来,反应有两种形式:一种是由相对静止状态转为活动状态,或活动由弱变强;另一种是活动由强变弱,或由活动转为相对静止状态。前一种反应称为兴奋(excitation),后一种反应称为抑制(inhibition)。兴奋和抑制是相互依存、相互转化的对立的统一体。抑制对外虽无表现,但在内部却进行着一系列的理化反应,如细胞膜对某些离子通透的改变。抑制是兴奋的相反过程,并不是消极的静息。机体对刺激的反应是兴奋还是抑制,一般说来,决定于两方面的情况:一方面取决于机体当时所处的机能状态,这是主要的方面;另一方面取决于刺激的质和量。

兴奋性和兴奋是生理学上重要的概念。兴奋性是产生兴奋的前提,而兴奋则是兴奋性的一种具体体现,如肌肉组织兴奋时收缩,神经组织为传导,腺体为分泌。维持兴奋性的物质基础是新陈代谢过程。由于细胞分化的程度不同,新陈代谢过程也就有所不同,从而兴奋性也有高低的区别。如何表示兴奋性的高低呢?一般用阈值的大小来反映兴奋性的高低。如用同一强度的刺激物刺激甲、乙两种不同的组织,此时,甲组织产生兴奋而乙组织没有反应,若再增加刺激强度,乙组织方产生兴奋。说明甲组织较乙组织产生兴奋的能力强,即甲组织的兴奋性比乙组织高。所以,阈值小,反映兴奋性高;反之,阈值大,则反映兴奋性低。人体的各种组织中,以神经组织的兴奋性为最高,肌肉和腺体次之,其他组织又次之。就同一组织来说,它所具有的兴奋性并不是固定不变的,而是随着代谢情况的改变而变化的。实验证明,给予肌肉组织单一阈下刺激不能引起收缩,若连续给予几个阈下刺激则可引起一次收缩。说明单一阈下刺激虽不能引起外表状态的改变,却能改变受刺激部位的代谢情况,提高其兴奋性。又如体内温度降低时,代谢过程进行迟缓,兴奋性随之降低。临床上所应用的“低温麻醉”就是这个道理。此外,组织、器官在兴奋时,兴奋性还产生一系列的变化,这个问题将在第三章内加以介绍。

第三节 细胞的生物电现象

生物电现象是一种极普遍的生理现象。这一现象早在一百多年前就被生理学者所发现,在本世纪初开始应用于临床,测量心电的变化。但对这一现象的深入认识还是近几十年的事。这是和电子工业技术的进步、实验技术的发展密切相关的。尤其是分子生物学的兴起与蓬勃发展,在短短的二、三十年间,分子生物学研究已经产生了许多新概念,解决了许多生物学的重要问题,加深了人们对生命现象的认识,如对细胞膜的研究就是一个很好的例子。以前对兴奋性的本质是什么这一问题,得不到较好的回答,目前认为兴奋性的本质,首先是与细胞膜的生物电现象有关。本节就此问题作一简单的介绍。

一、生物电现象的观测方法

在电生理研究中常用的是阴极射线示波器(简称示波器),如图 1-1 所示,包括阴极射线管、扫描装置和放大器等部分。阴极射线管是可以产生一束电子流的电子管,电子束射向射线管另一端的荧光屏上,荧光屏上的荧光物质受到电子束的冲击而发光,形成一个光点,故可以直接观察。当电子束通过水平偏转板时,因

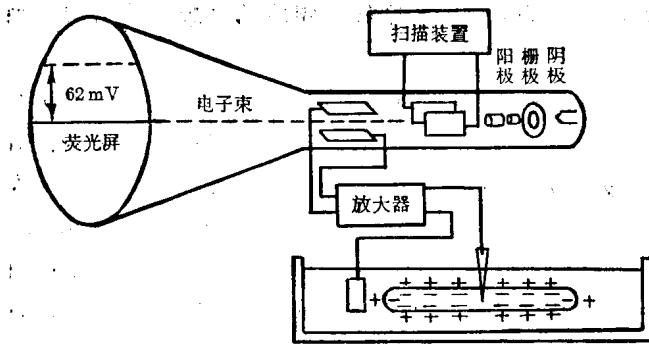


图 1-1 阴极射线示波器及观测生物电现象的实验布置示意图

研究细胞膜生物电常用的标本是一些无脊椎动物(如枪乌贼、虾、蟹、蚯蚓等)的巨大神经纤维,其中较理想的是乌贼的大神经纤维,直径可达1毫米,纤维外只包着一层管状鞘膜;而哺乳动物的神经是由许多神经纤维组成的,因是从细胞水平进行研究,必须进行剥制,其方法很困难,而且单一神经纤维最粗者也不过20微米左右。现虽有人用哺乳动物的单一神经纤维作实验对象,但有关细胞膜生物电的基本知识,大部分来自巨大神经纤维的实验结果。实验方法是将被标本摘出后置于生理溶液中,用尖端直径1微米以下的玻璃微电极刺入标本内,做为测量电极,因电极直径比细胞要小得多,故细胞不会因刺入而受损伤,将另一电极固定于零位作为参考电极,这样便可以测定该细胞在安静时或受刺激时的电位变化。

二、静息电位

将测量微电极和参考电极都放在乌贼大神经纤维表面的任何点上,电位差均为零,说明是等电位的。当测量微电极刺穿神经膜的瞬间,示波器的光点立即移动,呈现-62毫伏(mV)的电位差。此法称为微电极细胞内记录法(参看图1-1)。将电极再向深插,电位不再变化。说明以膜为界,膜内外两侧之间存在着电位差。这种电位是细胞处于静息时测得的,故称为跨膜静息电位(transmembrane resting potential),简称静息电位(resting potential)。各种细胞的静息电位值如表1-1所示,可见无论那一个都是膜内较膜外为负,即膜外为正,膜内为负(正、负符号表示电位的极性)。这种状态称为极化(polarized)状态。

表 1-1 各种细胞的静息电位与动作电位

细 胞	动 物	静 息 电 位 (mV)	动 作 电 位	
			超射 (mV)	峰电位高 (mV)
骨 骼 肌	蛙	-88	+31	119
心 肌	蛙 心 室	-71	+21	92
心 肌	狗 心 室	-94	+41	135
平 滑 肌	豚 鼠 盲 肠	-50~-60	+10~0	60
无 髓 神 经	枪 乌 贼	-62	+42	104
有 髓 神 经	蛙	-71	+45	116

受扫描装置电压变化的影响,反复地以一定速度作左右横向运动。以电极引导所观测标本的电变化至放大器,经放大器放大后输入垂直偏转板,当垂直偏转板间有电压变化时,驱使水平运动的电子束作上下纵向运动,根据运动的电子束在荧光屏上形成的光点的轨迹所形成的波形,可以直接观测到生物电变化的强度及其随时间变化的情况,通常用照像方法进行记录。因电子束的运动几乎没有惰性,故能精确地记录微弱而快速变化的生物电现象。纵座标表示电位的变化,横座标表示时间。

通常说静息电位减少, 就是指电位差 (即绝对值) 的减少而言的, 例如静息电位由 -90mV 变为 -50mV , 这就是静息电位减少; 相反静息电位增大时, 称为超极化 (hyperpolarization), 或称为静息电位增加。

三、动作电位

如图 1-2 所示, 用微电极细胞内记录法观测膜电位, 再刺入一微电极作刺激电极, 通过刺激装置对膜施予一短促的阈上电刺激 (外向电流, 即刺激电极为阳极) 时, 膜电位立即发生

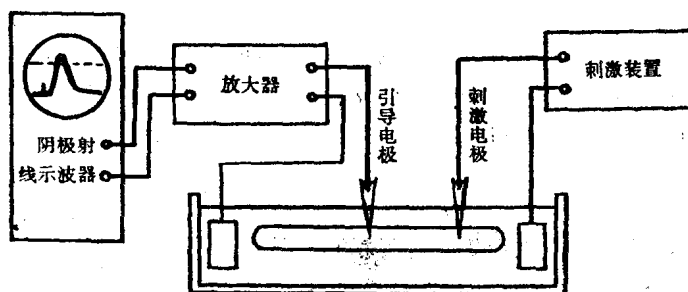


图 1-2 以微电极细胞内记录法引导动作电位的示意图

一迅速的变化 (图 1-3)。此电位变化称为动作电位 (action potential)。说明细胞兴奋时发生动作电位, 故它是兴奋的标志; 还说明所发生的动作电位沿细胞膜向外传播, 因为只有动作电位传播到引导电极处时, 在示波器上才能观测得到这种膜电位的变化。从图 1-3 可见, 动作电位包括一个上升相和一个下降相。上升相是由两部分组成, 先是膜内原来存在的负电位迅速消失, 由静息水平迅速减至零位, 此过程称为除极化或去极化 (depolarization)。随之膜电位的极性发生倒转, 膜内电位比膜外还高, 变成膜内正、膜外负, 称此部分为超射 (overshoot)。其后膜电位下降, 恢复到静息电位水平, 此过程称为复极化 (repolarization), 这就是动作电位的下降相。全过程在神经纤维只持续 $0.5 \sim 1.0$ 毫秒, 因此在图形上形成一个短促而尖锐的脉冲波, 习惯上称此为峰电位 (spike potential)。在峰电位尚未恢复到静息电位水平之前, 还有一段微小而缓慢的变动, 这段变化称为后电位 (after-potential)。如从图 1-3 所见, 复极化的后半呈徐缓部分称为负后电位。骨骼肌纤维的后电位就是负后电位, 即直接地恢复到静息电位; 然而神经细胞则要经过一段超极化后才恢复至静息电位 (图 1-3 中的虚线), 这段超极化部分称为正后电位。各种细胞的动作电位值见表 1-1。通常所说的神经冲动, 就是指一个个沿神经纤维传导的动作电位而言的。

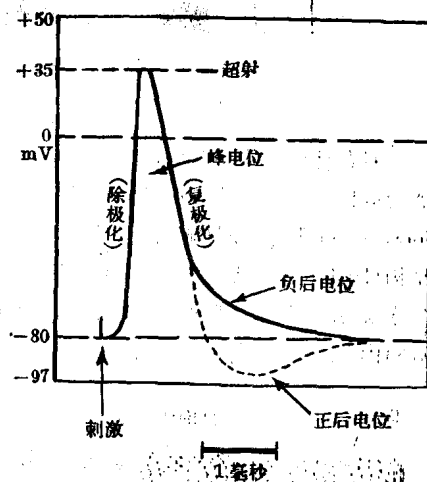


图 1-3 动作电位

四、生物电现象产生的原理

将乌贼的大神经纤维的细胞质(即细胞浆)除去,代之以人工溶液灌流时,这种只有细胞膜而没有细胞质的神经纤维,也能很好地传播神经冲动,证明神经冲动在神经纤维的传播是靠细胞膜进行的。所以生物电的产生与细胞膜的机能活动密切相关。

(一) 细胞膜的结构和机能

细胞膜是一切细胞必不可少的重要结构。它既是细胞与细胞外环境相隔离的界面,起到限定空间的作用,同时又是与细胞外环境进行物质和“信息”交流的接触面,直接或间接地参与为维持生命所必须进行的代谢活动及其调节。

1. 单位膜的概念与液态镶嵌模型: 电子显微镜观察,细胞膜或细胞内其他膜状结构基本上都是一致的三层构造(图 1-4),内外两层着色较深,中央夹着着色较淡的一层,因而它被认为是细胞共有的一种基本结构形式,特称之为单位膜(unit membrane),作为生物膜的单位概念。

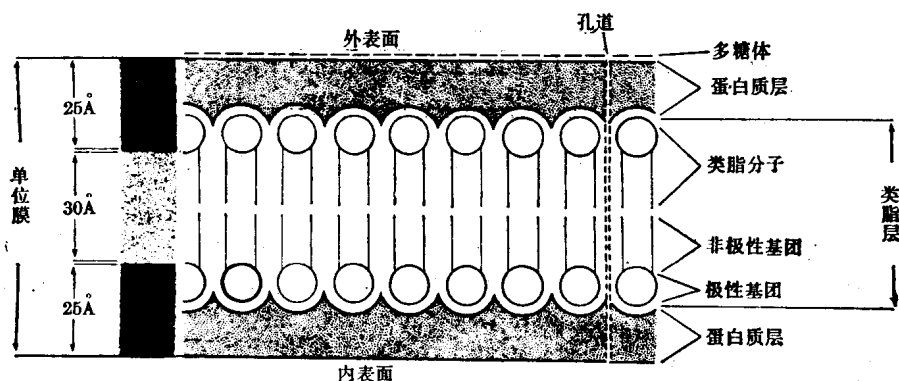


图 1-4 单位膜模式图

对各种物质分子在单位膜中是怎样排列的问题,提出若干模型假说。其中被广泛接受和应用的是“液态镶嵌模型”(fluid mosaic model)或称之为“脂质、球状蛋白质镶嵌模型”(Lipid-globular protein mosaic model, LGPM)。这个假说认为生物膜呈一种可塑的、流动的、嵌有蛋白质的类脂双分子层的膜结构(图 1-5)。类脂分子的特点是具有“一头两尾”的结构,头为带有正负电荷、易溶于水的极性基团,通称亲水端;尾为易溶于脂肪溶剂的非极性基团,通称疏水端。由于这个特点,它在水溶液中就很容易形成疏水端向内,亲水端朝外的双分子层。这样就形成了膜的基本结构,它具有很低的通透性,所以是很好的区域化

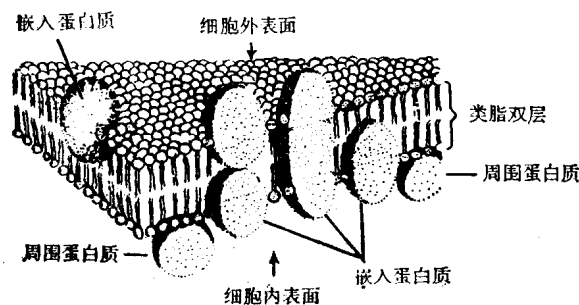


图 1-5 液态镶嵌模型示意图

隔膜。除了由许多类脂分子构成的双分子层外,从图 1-5 还可看到,蛋白质象孤岛似的镶嵌在类脂双层中,有的嵌在膜的外表面,有的嵌在膜的内表面,有的则贯穿膜的内外,均称为嵌入蛋白质,还有一些不镶于类脂双层而只附着于膜的内表面的蛋白质,称为周围蛋白质。这些蛋白质绝大部分是球状蛋白质,但由于构成蛋白质的氨基酸不同,又各有其独特的功能,有的是转运膜内外物质的载体,有的是接受激素、递质及一些药物的受体,有的是具有催化作用的酶,