

生理学

李开明 主编



NEUPRESS
东北大学出版社

生理学

第2版



高等职业教育系列教材

生 理 学

李开明 主编

东北大学出版社

• 沈 阳 •

© 李开明 2005

图书在版编目 (CIP) 数据

生理学 / 李开明主编. — 沈阳 : 东北大学出版社, 2005.8
ISBN 7-81102-186-2

I. 生… II. 李… III. 生理学 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 093423 号

出 版 者: 东北大学出版社

地址: 沈阳市和平区文化路 3 号巷 11 号

邮编: 110004

电话: 024—83687331 (市场部) 83680267 (社务室)

传真: 024—83680180 (市场部) 83680265 (社务室)

E-mail: neuph @ neupress.com

http: //www. neupress. com

印 刷 者: 东北大学印刷厂

发 行 者: 东北大学出版社

幅面尺寸: 184mm×260mm

印 张: 14

字 数: 350 千字

出版时间: 2005 年 8 月第 1 版

印刷时间: 2005 年 8 月第 1 次印刷

责任编辑: 刘乃义 刘振军

责任校对: 李 丽

封面设计: 唐敏智

责任出版: 杨华宁

定 价: 22.50 元

目 录

第一章 绪 论 1

第一节 生命活动的基本表现 1

一、新陈代谢 1

二、兴奋性 1

第二节 机体功能活动的调节 2

一、神经调节 2

二、体液调节 2

三、自身调节 3

四、反馈调节 3

第二章 细胞膜的物质转运和信息 转导功能 4

第一节 细胞膜的结构概述 4

第二节 细胞膜的物质转运功能 4

一、单纯扩散 5

二、易化扩散和渗透 5

三、泵转运 5

四、出胞与入胞 6

第三节 细胞受体概述 6

第四节 细胞的生物电现象 6

一、静息电位 7

二、动作电位 7

三、膜电位变化对 Na^+ 通道功能 状态的影响 8

四、兴奋性与动作电位 9

第五节 细胞膜的信息转导功能 9

一、G 蛋白偶联受体介导的信息 转导 10

二、离子通道受体介导的信息 转导 10

三、酶偶联受体介导的信息转导 11

第六节 肌细胞收缩 11

一、骨骼肌的收缩 11

二、平滑肌的收缩 13

第三章 血液生理 14

第一节 体液与内环境 14

一、体液 14

二、内环境和内环境稳态 14

第二节 血液概述 15

一、血液的组成及血量 15

二、血液的理化特性 15

三、血液的功能 16

第三节 血细胞 17

一、红细胞 17

二、白细胞 19

三、血小板 21

第四节 生理性止血 22

一、血管收缩 22

二、血小板栓形成 22

三、凝血栓形成 22

四、凝血栓的溶解 24

第五节 血型与输血 25

一、红细胞血型 25

二、输血与红细胞血型 27

第四章 血液循环 28

第一节 心脏生理 28

一、心肌细胞的生物电活动 28

二、心肌的生理特性 34

三、心脏的泵血功能 42

四、心电图 47

第二节 血管生理 49

一、血管分类和血流动力学概述 49

二、动脉血压和动脉脉搏 50

三、静脉血压和静脉回流 52

四、微循环 53

五、组织液的生成与回流.....	55	第三节 胃内消化.....	88
六、淋巴液的生成与回流.....	56	一、胃液的分泌.....	88
第三节 心血管活动调节.....	56	二、胃的运动.....	92
一、神经调节.....	56	第四节 小肠内消化.....	93
二、体液调节.....	59	一、胰液的分泌.....	93
三、自身调节.....	61	二、胆汁的分泌和排出.....	94
第四节 器官循环.....	61	三、小肠液的分泌.....	96
一、冠状循环.....	61	四、小肠的运动.....	96
二、脑循环.....	62	第五节 大肠的机能.....	97
第五章 呼 吸.....	64	一、大肠液的分泌及细菌的作用.....	97
第一节 肺通气.....	64	二、大肠的运动与排便反射.....	98
一、呼吸运动.....	64	第六节 吸 收.....	99
二、肺内压和胸内压.....	65	一、吸收的概述.....	99
三、肺通气阻力.....	67	二、小肠内主要营养物质的吸收.....	99
四、肺容量及其变化.....	68	第七章 能量代谢与体温	102
五、肺通气效率.....	69	第一节 能量代谢	102
第二节 气体交换.....	70	一、机体能量的来源和去路	102
一、气体交换的动力和过程.....	70	二、能量代谢的测定	102
二、影响肺换气的因素.....	71	三、影响能量代谢的主要因素	106
三、肺扩散容量.....	72	四、基础代谢	107
第三节 气体在血液中的运输.....	73	第二节 体 温	108
一、气体在血液中的存在形式.....	73	一、正常体温及其生理变动	108
二、氧的运输.....	73	二、产热与散热	110
三、二氧化碳的运输.....	76	三、体温调节	112
第四节 呼吸运动的调节.....	78	第八章 肾脏的排泄	114
一、呼吸中枢.....	78	第一节 概 述	114
二、呼吸运动的反射性调节.....	80	一、排泄的概念与途径	114
第六章 消化与吸收.....	83	二、肾脏的功能	114
第一节 概 述.....	83	三、肾脏的结构与血液循环特征	115
一、消化和吸收的概念.....	83	四、尿的化学成分与理化特性	118
二、消化道平滑肌的生理特性.....	83	第二节 尿的生成过程	119
三、消化腺的分泌功能.....	84	一、肾小球的滤过	119
四、消化道的神经支配.....	84	二、肾小管和集合管的选择性重	
五、胃肠道激素.....	85	吸收	123
第二节 口腔内消化.....	87	三、肾小管和集合管的分泌与排泄	
一、唾液的分泌.....	87		126
二、咀嚼和吞咽.....	88	第三节 尿液的浓缩与稀释	128

一、尿液浓缩与稀释的机制	129	一、植物性神经系统的功能特征 ...	153
二、影响尿液浓缩的因素	131	二、植物性神经的递质与受体	156
第四节 肾脏泌尿功能的调节	131	三、植物性神经中枢	157
一、抗利尿激素	132	第六节 脑的高级功能	159
二、醛固酮	133	一、条件反射	159
三、甲状旁腺激素	134	二、大脑皮层的生物电活动	160
第五节 血浆清除率	135	三、觉醒与睡眠	161
第六节 尿的排放	135	第十章 感觉器官	163
一、膀胱与尿道的神经支配	135	第一节 视觉器官	163
二、排尿反射	135	一、眼的折光成像功能及眼的 调节	163
第九章 神经系统	137	二、眼的感光功能	166
第一节 神经纤维	137	三、与视觉有关的几个问题	167
一、神经纤维的兴奋传导	137	第二节 听觉器官	169
二、神经纤维的轴浆运输与营养 功能	138	一、外耳和中耳的传音功能	169
第二节 突触生理	138	二、内耳的感音功能	171
一、突触传递	139	三、听力	172
二、中枢抑制	141	第三节 前庭器官	174
三、中枢递质	143	一、囊斑的适宜刺激	174
第三节 神经系统的感觉分析功能 ...	144	二、壶腹嵴的适宜刺激	174
一、感受器的生理特征	144	三、前庭反射	175
二、脊髓的感觉传导功能	144	第四节 其他感觉	176
三、特异性投射系统与非特异性 投射系统	144	一、嗅觉与味觉	176
四、丘脑的感觉功能	145	二、皮肤感觉	176
五、大脑皮层的感觉分析功能	146	第十一章 内分泌	177
六、痛 觉	147	第一节 概 述	177
第四节 神经系统对躯体运动的 调节	148	一、激素及其分类	177
一、脊髓对躯体运动的调节	148	二、激素作用的机制	178
二、脑干对肌紧张和姿势反射的 调节	150	第二节 脑垂体	180
三、小脑的功能	151	一、腺垂体及其分泌的激素	180
四、基底神经节对躯体运动的 调节	152	二、腺垂体分泌活动的调节	182
五、大脑皮层对躯体运动的调节 ...	153	三、神经垂体及其释放的激素	183
第五节 神经系统对内脏活动的 调节	153	第三节 甲状腺	183
		一、甲状腺激素的合成与代谢	184
		二、甲状腺激素的生物学作用	184
		三、甲状腺功能的调节	186
		第四节 肾上腺	188

一、肾上腺皮质	188	第十二章 生殖	197
二、肾上腺髓质	191	第一节 男性生殖	197
第五节 胰 岛	192	一、睾丸的功能	197
一、胰岛素	192	二、睾丸功能的调节	198
二、胰高血糖素	193	第二节 女性生殖	199
第六节 甲状旁腺激素、维生素 D ₃		一、卵巢的功能	199
和降钙素	194	二、月经周期	202
一、甲状旁腺激素	194	三、卵巢功能的调节	204
二、维生素 D ₃	194	四、妊娠与分娩	204
三、降钙素	195	五、乳腺功能的调节	207
第七节 其他激素	196	中英文名词对照索引	208
一、前列腺素	196	附 录	218
二、胸腺激素	196		
三、松果体激素	196		

第一章 绪 论

生理学是生物科学的一个分支。人体生理学是研究人体正常生命活动发生的规律、机制及其调节的科学。在整体条件下,各种生命活动都表现为实现一定的生理功能,因此,也可以说生理学是研究人体生理功能的科学。例如,血液循环这一生命活动就是为实现血液在心血管系统中正常流动并保证各器官(组织和细胞)血液供应的一种生理功能。生理学不但研究血液循环的发生过程,还要研究血液循环在不同条件下的变化规律以及产生这些变化的机制和调节。

生理学又是一门实验(践)科学。它的理论都是从生理实验和临床实践中总结出来的。这些实验(践)可以从不同的结构层次入手,如整体水平、系统水平、器官水平、组织水平、细胞水平、亚细胞水平和分子水平等。对于任何生命活动的理解,都是从不同结构水平研究并综合其结果而得到的。

生理学是最重要的医学基础理论课程之一。只有掌握人体机能正常活动发生的规律及其机制,才能够感知人体机能发生异常的客观表现,探知其发生的机理,提出正确的诊断,治疗或保健措施。

第一节 生命活动的基本表现

尽管生命活动都表现为实现某一特定的生理功能,但又具有共有的基本表现,它们是新陈代谢和兴奋性。

一、新陈代谢

生物机体不断地与环境进行物质和能量交换以求自我更新的过程称为新陈代谢。新陈代谢包括合成代谢和分解代谢两个基本过程。

合成代谢是机体通过消耗能量而从环境中摄取营养物质,合成机体自身的物质以建造和修复自我结构并贮存能量的过程。又称同化作用。

分解代谢是机体分解自身物质并把代谢的终产物排出体外,同时释放能量以供机体各项生理功能活动需要的过程。又称异化作用。

新陈代谢是生命活动的最基本表现。新陈代谢一旦停止,生命活动亦随之终止。

二、兴奋性

生物机体对刺激产生反应的能力或特性,称为兴奋性。

能够引起机体发生反应的环境因素的变化统称为刺激。同样一个刺激能否引起机体发生反应取决于两个条件:一是该刺激的性状,二是被刺激部位组织细胞的功能状态。

能够引发机体产生反应的刺激必须在刺激强度、刺激持续的时间和刺激对时间的变化率

等三方面达到最低极限。引起机体（组织或细胞）产生反应的最小刺激强度称为阈强度，又称为该组织或细胞的阈值。显然，一个组织或细胞的阈值越低，兴奋性越高，反之则越低（即二者呈反变关系）。强度等于阈强度的刺激称为阈刺激，强度高于阈强度的刺激称为阈上刺激，反之则称为阈下刺激。在生理状态下，每种组织或细胞都具有自己特有的阈值；如果其功能状态发生变化，其阈值也会随之而变化。此外，即便是阈（上）刺激，如果该刺激持续的时间过短，或强度长时间不变化，也会使机体不发生反应，前者是因机体尚未来得及反应，后者则表现为机体对刺激的一种适应。

兴奋性的本质表现是受刺激细胞产生动作电位（详见细胞的生物电现象一节）。

兴奋性使生物机体对环境变化具有广泛的适应能力。生物机体通过调整自身的结构和功能，以适应环境变化的能力称为适应性。这一特性使生物机体和物种免遭自然淘汰。

第二节 机体功能活动的调节

机体功能活动调节有两层含义，一是机体的功能活动保持相对稳定，二是机体的功能活动随环境变化而变化。机体通过神经、激素（包括具有调节功能的其他化学物质）和器官自身三种途径，实现功能活动的调节。

一、神经调节

机体通过神经系统对机体的各项功能活动实施调节的方式称为神经调节。神经调节的基本方式是反射。反射是指机体在中枢神经系统参与下对环境变化产生的适应性反应。反射的结构基础是反射弧。反射弧由感受器、传入神经、反射中枢、传出神经和效应器五部分组成。感受器是接受刺激信息的器官，它可将刺激信息转化为生物电（即神经冲动）信息，经传入神经传递到反射中枢。反射中枢位于脑和脊髓中，具有分析、整合传入信息，形成特异性结论并发生传出指令的功能。每一种反射都有自身特有的中枢。反射中枢是反射弧中最重要、功能最复杂的部分。传出信息（指令）通过传出神经到达效应器。效应器是对刺激产生适应性反应的执行器官。反射弧是一个统一的整体，任何部分受到破坏反射都不能进行。

神经调节是机体最重要最广泛的功能调节方式，其特点是迅速、局限和短暂。

二、体液调节

机体通过某些化学物质（如激素和代谢产物等）在体液中经血液运输，经组织液扩散后到达作用部位对其机能活动实施调节的方式称为体液调节。体液调节的作用部位称作靶器官（组织、细胞）。

绝大多数生成激素的内分泌腺的活动接受神经的控制，这些内分泌腺可以看作是反射弧传出途径的延长部分，即神经调节内分泌腺的活动，再通过内分泌激素调节靶器官（组织、细胞）的活动。这种调节方式称为神经-体液调节。

内分泌细胞分泌的激素不进入血液而只在局部组织液中扩散且只对邻近的组织细胞产生调节作用，称之为旁分泌；另外，组织细胞产生的一些代谢产物使局部微循环前微动脉扩张，使局部血流量增加等调节方式，统称为局部体液调节。

体液调节主要在新陈代谢，生长发育和生殖等方面起作用，其特点是缓慢、广泛和持

久。

三、自身调节

脑、肾等器官不依赖于神经和体液调节而保持自身血流量稳定的调节方式，称为自身调节（详见相应章节）。

四、反馈调节

反射中枢和内分泌腺体（统称为控制系统）调节效应器和靶器官（称为受控系统）的功能活动，后者功能活动的变化又可通过感受装置发出反馈信息，反过来作用于前者，使之对后者的调控作用更适宜生理需要，这一闭合调节过程称为反馈调节（见图 1-1）。

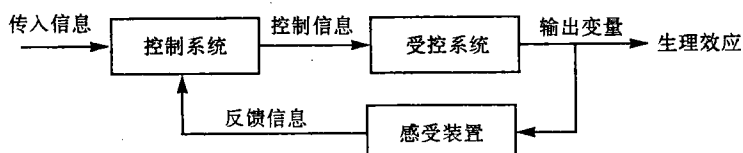


图 1-1 反馈原理示意图

第二章 细胞膜的物质转运和信息转导功能

细胞是生物机体结构和功能的最基本单位。机体的一切生命活动都是以细胞为单位进行的。

细胞中含有许多膜性结构,如细胞膜、各种细胞器的膜和核膜等,统称为生物膜或单位膜。机体所有的生命活动都与生物膜的功能相关联。

细胞膜的出现是生物进化史上的一次飞跃。细胞膜使得散在的原生质统一成一个整体,从而使生命活动有了最基本的结构和功能单位。细胞膜不但构成了细胞与环境之间的屏障,而且还是细胞与环境进行物质、能量交换和信息交流的门户。细胞膜具有半透膜的性质,对进出细胞的物质具有选择性通透作用。

第一节 细胞膜的结构概述

细胞膜的基础框架是由脂质双分子构成。构成细胞膜的脂质多是磷脂,少量为胆固醇酯。双层脂质分子的疏水基团相互吸引而居于膜的中间层、亲水端和水分子吸引而面向膜的两侧表面。显然,脂溶性的物质易于通过细胞膜,水溶性的物质则不易通过细胞膜。

膜脂质在体温状态下呈液态,故细胞膜具有流动性和可塑性而不易破裂。

膜脂质分子中镶嵌有蛋白质分子,是为膜蛋白。膜蛋白分子是细胞膜的功能单位,即细胞膜的许多功能都是通过膜蛋白完成的。细胞膜载体、通道、离子泵、受体、酶和膜表面抗体等都是膜蛋白。

膜蛋白分子和脂质分子还可结合有各种不同的寡糖链,形成糖蛋白和糖脂。这些糖类在实现细胞的某些功能方面起着重要作用。

第二节 细胞膜的物质转运功能

各种物质进出细胞膜的过程称为物质的跨膜转运。由于细胞膜的框架是双层脂质分子,所以只有少数脂溶性小分子物质(如 O_2 和 CO_2)才可以顺着浓度梯度(差)自由通过细胞膜,而水溶性分子和大分子或团块物质则要借助于某些特定的膜蛋白或膜的更复杂的功能和结构变化才能进出细胞膜。

物质跨细胞膜转运有两种形式。一是被动转运,特点是不消耗能量,顺着电位-浓度梯度转运。如单纯扩散和易化扩散。二是主动转运,特点是消耗能量,逆着电位-浓度梯度转运。如泵转运、出胞和入胞等。

物质跨单位面积细胞膜转运(扩散)的量称为该物质的转运(扩散)通量。物质跨细胞膜转运的能力称为细胞膜对该物质的通透性。

一、单纯扩散

体液中脂溶性小分子物质不消耗能量、顺着浓度梯度作跨膜移动的转运方式称为单纯扩散。目前比较肯定的只有 O_2 和 CO_2 可以单纯扩散的方式跨膜转运。

二、易化扩散和渗透

体液中水溶性小分子溶质物质,借助于膜蛋白的中介,不消耗能量,顺着电位-浓度梯度跨膜移动扩散方式称为易化扩散。易化扩散有两种:其一是以载体膜蛋白为中介的易化扩散称为载体扩散,如葡萄糖和氨基酸的跨膜转运;其二是以通道膜蛋白中介的易化扩散称不通道扩散。如各种离子的跨膜转运,故又称离子通道扩散。

载体扩散有三个特点:①载体与其转运的物质(称为转运底物)间具有结构特异性。一种载体只能转运结构与其相匹配的底物。结构不相匹配的底物,即使相对分子质量相同也不能转运。如人体内的葡萄糖载体只转运右旋糖而不转运左旋糖,故人体不能利用左旋葡萄糖。②饱和现象。被转运底物的浓度超过一定限度载体对该底物的转运量不再增加的现象称作饱和。饱和现象的产生是由于载体蛋白的数量或载体分子上与底物结合的位点的数量是相对固定的,当载体或结合位点全部被底物占用时,载体的转运能力就达到极限而饱和。③竞争性抑制。如果某一载体对结构非常相似的甲乙两种物质都能转运,那么当转运甲物质多时,转运乙物质就会少,反之亦然。这种现象称为竞争性抑制。竞争性抑制现象的产生是由于一种物质抢先占领了载体分子上的结合位点,使另一物质不能再与载体结合而转运被抑制。

通道扩散有两个特点:①特异性。每种离子都有其自己的特异性通道,每种通道一般只允许一种离子通过,这种现象称为通道的离子特异性。②可被特异性阻断剂阻断而失去扩散能力。如河豚毒素可选择性地阻断 Na^+ 通道,但不影响 K^+ 通道。③有激活、预备和失活三种功能状态。通道激活状态又称开放状态,届时相应离子可以通过通道被动扩散。通道的预备和失活状态属关闭状态,但前者是通道处于最佳可开放状态,即细胞受到适宜刺激时通道易于开放且开放的数量最多;后者则指任何刺激都不能使通道开放的状态。

通道的开放与关闭受某些化学物质,如神经递质或激素所控制者称为化学依赖或通道。通道的开放与关闭受膜电位控制者称之为电压依赖式通道。

水分子跨细胞膜转运称为渗透。渗透的动力是渗透压。渗透压的高低决定于溶液中溶质颗粒数的多少(多者渗透压高,少者渗透压低)而与溶质的化学性质和百分浓度无关。显然,一个水溶液中溶质颗粒数若多(即渗透压高)则水分子数就会少,而自然界中物质总是从多的一侧向少的一侧运动。所以水分子是由渗透压低处向渗透压高处渗透,即渗透压高的溶液具有吸水的力量。

三、泵转运

泵转运属于主动转运。因为泵转运主要是转运离子,故又称离子泵转运。离子泵的化学本质是膜酶蛋白,可分解 ATP,释放的能量被用于离子的逆着电位-浓度梯度转运。机体内存在许多这类离子泵,但研究较为深透者是 Na^+-K^+ 泵。

Na^+-K^+ 泵简称 Na^+ 泵,化学本质是 Na^+-K^+ 依赖式 ATP 酶(蛋白),在细胞外 K^+ 浓

度 ($[K^+]_o$) 升高或 Na^+ 浓度 ($[Na^+]_o$) 降低时被激活。激活了 Na^+ 泵可将 K^+ 主动转运进细胞内液中, 将 Na^+ 主动转运到细胞外液中, 使细胞内液 K^+ 浓度 ($[K^+]_i$) 比细胞外液 K^+ 浓度 ($[K^+]_o$) 高约 30 倍, 而细胞外液 Na^+ 浓度 ($[Na^+]_o$) 比细胞内液 Na^+ 浓度 ($[Na^+]_i$) 高约 12 倍, 形成 Na^+ 和 K^+ 在细胞内、外液中的不均衡分布。

Na^+ 泵运转所需能量来源有氧代谢所产生的 ATP, 故 Na^+ , K^+ 转运是需 O_2 过程。

Na^+ 泵的活动具有重要生理意义。它的运转所形成的 Na^+ , K^+ 在细胞内外液中的不均衡分布是一种贮备势能, 被用于 Na^+ , K^+ 的跨膜转运和葡萄糖、氨基酸的跨膜转运。前者是细胞生物电现象产生的基础, 后者则使相应物质得到吸收 (详见第六章和第八章)。

四、出胞与人胞

大分子物质 (如蛋白质) 或物质团块 (如细菌和分泌囊泡) 以入胞或出胞的形式进出细胞。出胞和入胞又分别称为胞吞和胞吐, 同属主动转运。

出胞主要见于细胞的分泌活动, 如神经末梢释放神经递质和内分泌细胞分泌激素等。出胞的基本过程是细胞内的分泌囊泡向细胞膜运动, 继而囊泡肽与细胞膜融合, 最后融合处开口破裂, 分泌物被释放到细胞外液中。

入胞分吞噬和吞饮两种形式。入胞者是固体物质称为吞噬, 是液状物质称为吞饮。前者见于中性粒细胞吞噬细菌, 后者见于血管内皮细胞吞饮蛋白质。入胞的基本过程是入胞物质首先与细胞膜接触 (由细胞膜特异性受体介导), 然后接触处的细胞膜凹陷并逐渐包绕入胞物质形成包裹, 最后包裹与细胞膜脂质分离进入细胞内。

第三节 细胞受体概述

细胞上具有识别和接受环境中特异性化学信息物质 (如神经递质、激素等) 的蛋白质, 称之为受体, 相应的信息物质称为受体的配体。受体具有高度特异性, 它能识别特异性信息物质 (配体) 并与之结合, 将配体所携带的信息转达给细胞, 使细胞的功能活动发生相应变化。细胞膜、细胞浆和核都存在受体。

能与受体发生特异性结合并产生生物效应的化学物质称为受体的激动剂; 虽能与受体特异性结合但却不能产生生物效应者则称为受体的拮抗剂。如拮抗剂与受体结合, 激动剂就可能不再与之结合而失去作用。

细胞受体具有普遍的生理和药理意义。

第四节 细胞的生物电现象

生物机体所发生的电活动称为生物电。检测生物电的变化在临床上有着广泛的应用, 如心电图、脑电图等。

生物电是以细胞为单位发生的。细胞的跨膜电位差称为膜电位。膜电位有两种基本形式, 一是安静时的静息电位 (膜内为负电位, 膜外为正电位), 二是细胞兴奋时的动作电位。临床上描记的器官生物电图是该器官众多细胞生物电活动的综合表现。

一、静息电位

(一) 静息电位的概念

细胞在安静状态下细胞膜两侧存在的内负外正的电位差称为静息电位。一般规定以膜外为 0 电位，膜内的负电位值为静息电位值。

不同组织的静息电位值不同，如神经细胞约为 -70mV ，心肌约为 -90mV ，内脏平滑肌约为 -55mV 。应该明确，膜电位值前的“-”号只是代表负电位，而非数学中的负号，故 -90mV 和 -70mV 比较， -90mV 是为负电位高而 -70mV 是为负电位低。

(二) 静息电位的形成机制

静息电位是 K^+ 跨膜外流所形成的。

在安静状态下，细胞膜上的 K^+ 通道开放， K^+ 顺着浓度梯度 (K^+ 外流的动力) 外流。但同时却没有或很少有正离子的内流 (因在静息时膜正离子如 Na^{2+} ， Ca^{2+} 等的通道不开放或开放极少) 和负离子的外流 (膜内负离子主要是蛋白质，因分子大、不能跨膜外流)，于是细胞内正电荷相对减少而呈负电位状态，这一状态又反过来阻碍 K^+ 继续外流 (K^+ 外流的阻力)。当浓度梯度驱使 K^+ 外流的动力和膜内负电位 (即跨膜电位梯度) 阻碍 K^+ 外流的阻力互相平衡时， K^+ 的外流停止，膜内负电位稳定在一定的水平上，这就是静息电位，又称 K^+ 平衡电位。

根据上述，静息电位的大小主要是由细胞膜两侧 K^+ 的浓度差 (梯度) 所决定的，可用 Nernst 公式来计算：

$$E_K = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{[\text{K}^+]_o}{[\text{K}^+]_i}$$

式中 E_K (K^+ equilibrium potential) 是 K^+ 平衡电位， R 是气体常数 (其值为 8.31)， T 是绝对温度 (其值为 -273°C)， F 是法拉第常数 (其值为 96 500)， Z 是 K^+ 的化合价， $\ln$ 是自然对数。将各常数代入公式并将 $\ln$ 折算成 $\log$ ， E_K 用 mV 单位，环境温度设定为 29.2°C ，则上式可简化成

$$\begin{aligned} E_K &= \frac{8.31 \times (29.2 \times 273) \times 10^3}{1 \times 96\,500} \times 2.302\,6 \log \frac{[\text{K}^+]_o}{[\text{K}^+]_i} (\text{mV}) \\ &= 60 \log \frac{[\text{K}^+]_o}{[\text{K}^+]_i} (\text{mV}) \end{aligned}$$

二、动作电位

(一) 动作电位的概念

细胞在静息电位的基础上，发生的一次快速、可逆且能传播的电位变化称为动作电位。

任何动作电位都由去极化相 (期) 和复极化相 (期) 两部分组成。去极化又称除极化，是静息电位向 0 电位方向发展的电位变化 (即膜内负电位减小)。如果细胞内电位反转成正电位则称之为超射。去极化和超射共同形成去极化相。膜电位由去极化相终点向静息电位恢复的电位变化称为复极化，其过程称复极化相。膜电位低于正常静息电位的状态称为低极化，反之则称为超极化 (见图 2-1)。

(二) 动作电位的形成机制和传导

1. 去极化相的形成和传导机制

任何细胞的动作电位都是从去极化开始。去极化是正离子内流的结果。其中, 神经、骨骼肌、心室(房)肌细胞和浦肯野细胞是 Na^+ 内流, 窦房结细胞则是 Ca^{2+} 内流。正离子内流的动力是跨膜电位-浓度梯度, 即细胞内的负电位吸引正离子, 而细胞外液中 Na^+ 和 Ca^{2+} 的浓度高于细胞内液。故分别称之为 Na^+ 平衡电位或 Ca^{2+} 平衡电位。

去极化的引发因素主要是外来刺激, 个别细胞可自发发生(如窦房结细胞)。与神经与心肌细胞动作电位去极化密切相关的 Na^+ 通道是电压依赖式通道。能够使膜 Na^+ 通道大量乃至全部迅速开放而引发动作电位的膜电位值称为该细胞膜 Na^+ 通道的阈电位, 通常阈电位比静息电位低 20mV 左右。各类刺激可使 Na^+ 通道开放而引发去极化。所谓阈强度, 就是使受刺激细胞恰好从静息电位去极化到阈电位的刺激强度, 也即是引发一个动作电位的刺激强度。一个阈下刺激也能引发去极化, 但这个去极化达不到阈电位水平(称之为局部反应), 故不能产生动作电位, 即细胞不能兴奋。然而, 如果一个阈下刺激所引发的局部反应在没有消失即没有完全复极化之前, 立即叠加一个或数个阈下刺激, 那么多个局部反应就可以总和起来而可能达到阈电位水平, 引发一个动作电位。

细胞膜某一局部发生动作电位去极化后, 该动作电位的去极化能够扩布到整个细胞膜, 这就是动作电位去极化的传导。以心肌细胞为例来说明这种传导的机制。心肌细胞的静息电位约为 -90mV, 它的最大去极化相幅度约为 +30mV, 也就是说去极化部位和未去极化部位间有约 120mV 的电位差。这个电位差会产生一种局部电流而形成刺激, 使未去极化部位去极化, 一旦达到阈电位水平, 就会形成一个新的动作电位去极化。于是动作电位从一处传导到另一处。显然, 如果动作电位去极化的幅度下降, 其传导能力也随之下降。

2. 复极化的形成机制

去极化达到最大幅度即超射到极限时, Na^+ 通道的失活和细胞膜内的正电位都使 Na^+ 不再内流, 去极化相结束, 复极化相随即开始。届时, K^+ 通道开放, K^+ 外流, 细胞膜内的负电荷逐渐相对增多, 膜电位即从去极化状态回复到静息电位水平。显然, 复极化主要是 K^+ 外流的结果。

心室肌细胞的复极化还有 Ca^{2+} 内流参与, 故其复极化的机制相对比较复杂(详见循环生理一章)。

复极化结束后, Na^+ 泵活动使变化的细胞内、外离子分布恢复到动作电位发生前的水平, 为下一个动作电位做好准备。

三、膜电位变化对 Na^+ 通道功能状态的影响

前已述及, 不论静息电位还是动作电位的形成, 都是离子通过离子通道跨细胞膜易化扩散的结果。所以, 膜离子通道是细胞产生生物电现象的重要结构基础。同时, 某些离子通道(电压依赖式通道)本身的功能状态又受膜电位复化的调控。因此, 离子通道和膜电位之间

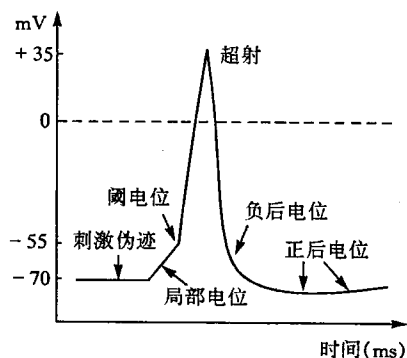


图 2-1 神经细胞静息电位和动作电位模拟图

有着互相依赖又互相制约的关系。 Na^+ 通道开放形成的 Na^+ 快速内向流动是神经、心肌和骨骼肌细胞动作电位去极相形成的离子基础,这些组织细胞的膜电位,特别是静息膜电位的变化,即 Na^+ 通道功能状态的影响有着重要的生理和病理意义。

① 当静息电位处于正常生理水平时, Na^+ 通道虽然关闭,但却处于最佳可开放状态,即预备状态。在此基础上,细胞一旦去极化到阈电位水平, Na^+ 通道最易开放,开放的数量也最高,因而 Na^+ 跨膜内流的数量及速度最大,动作电位去极化的幅度和速度也最高,传导能力自然最佳。

② 如果静息电位因故减小,即处于低极化状态时, Na^+ 通道可开放数量和能力均随之相应下降。届时虽然阈下刺激即可在此静息电位水平上使细胞膜去极化到阈电位(因这时的静息电位与阈电位间的距离较正常时为近),但因 Na^+ 通道的功能状态发生了上述变化, Na^+ 内流的数量和速度都会减少,动作电位去极化的幅度及速度因而下降,其传导能力减弱。

③ 当膜电位下降到某一临界电位时, Na^+ 通道进入失活状态,任何刺激都不能使其开放,该细胞也就失去了产生动作电位的能力。这一临界电位称为 Na^+ 通道的失活电位。

前已述及, Na^+ 、 K^+ 细胞内外的不平衡分布是由 Na^+ 泵维持的,而 Na^+ 泵运转是由有氧代谢产生的ATP来供应能量。显然,机体一旦缺氧, Na^+ 泵不能正常工作,细胞外 K^+ 浓度就会增高,这会导致 K^+ 外流的动力(K^+ 跨膜浓度差)减少,静息电位随之而降低(低极化)甚或降到失活电位水平。这一情况会严重影响心脏的活动,造成心脏停搏而猝死,这是心肌梗塞引起死亡的重要原因之一。心室肌细胞膜 Na^+ 通道的失活电位约为 -55mV , Ca^{2+} 通道的失活电位约为 $+20\text{mV}$ 。

静息电位水平下降使 Na^+ 通道可开放的数量和能力均减小甚至失活的详细机制目前还不十分清楚。很可能是与静息电位下降使通道蛋白质分子内部构象发生变化而不易形成水相孔道有关。

四、兴奋性与动作电位

尽管不同细胞对刺激发生反应的外部表现各不相同,如肌细胞产生收缩,腺细胞产生分泌物等,但它们都有一个共同的先于外部表现而出现的基本反应,这就是动作电位。动作电位是所有可兴奋细胞兴奋时共有的特征性表现,也是它们在反应中所呈现的各种外部表现的前提和引发因素,如骨骼肌细胞只有先产生动作电位,才能在动作电位的引发下产生机械收缩。

根据上述,我们把兴奋性概念重新表述为:细胞产生动作电位的能力或特性称为兴奋性。能够产生动作电位的细胞称为可兴奋细胞,可兴奋细胞组成可兴奋组织。细胞产生了动作电位,即可以说该细胞产生了兴奋,动作电位和兴奋是同义语。

第五节 细胞膜的信息转导功能

机体对环境变化的响应和各种生命活动的协调都是以信息物质为媒介转而影响细胞功能来实现的。体内携带信息的物质种类繁多,包括神经递质、激素、细胞因子和无机离子(如 Ca^{2+})等各种化学物质。在信息物质转导信息过程中,各种物理性信号,如生物电信号和