

陆纯惠 主编
吴襄 审阅

生理学

人民卫生出版社

生 理 学

陆纯惠 主编

吴襄 审阅

编 者

文允鑑 文希玲 李家玲

陆纯惠 张世仪 周吕

雷勋兰 谢益宽 樊继云

人 民 卫 生 出 版 社

生 理 学

陆 纯 惠 主 编

人民卫生出版社出版
(北京市崇文区天坛西里 10 号)

二二〇七 印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行

787×1092毫米 16开本 19½印张 445千字
1985年3月第1版 1985年3月第1版第1次印刷
印数：00,001—21,800
统一书号：14048·4878 定价：3.05元
〔科技新书目 85 — 79 〕

序 言

生理学是医学科学的主要基础理论学科。

当前，在科学现代化的推动下，广大医药卫生人员尤其是中级医药卫生人员深感过去所学知识的不足，迫切需要提高。为此，各地纷纷举办了各种中级医务人员的提高班，但往往苦于没有一套适合中级卫生人员提高的参考书。在这种情况下，我们编写了这本生理学。

在编写过程中，作者们参考了中、高级的中外文生理学教科书、参考书以及其它有关的资料，力求本书内容系统、全面，深入浅出，结合实际，适合中级卫生人员的水平和需要。

这当中，我们荣幸地得到了吴襄教授的指导和帮助。全书竣工后，吴教授又抽出宝贵时间作了全面审核。在此，我们对吴教授表示诚挚的敬意和谢忱。

本书插图除小部分由作者自绘外，大部分由翟德连和石淑贞两同志绘制。另外，编写过程中还得到了郝新敏、史国青、张艳萍、张敏磊、刘素艳、凌芝和郝红林等同志的帮助。在此一并致谢。

由于我们水平有限，缺乏写书经验，不妥和错误之处难免，我们真诚地希望读者们提出意见和建议，以便改进提高。

作 者

1983年3月

目 录

第一章 绪论	1
第二章 神经与肌肉	14
第三章 神经系统	27
第四章 大脑皮层的功能	65
第五章 感觉器官	79
第六章 血液	105
第七章 血液循环	126
第八章 呼吸	169
第九章 消化和吸收	194
第十章 能量代谢与体温	222
第十一章 尿的排泄	237
第十二章 内分泌	263
第十三章 生殖	289
主要参考文献	303

第一章 绪 论

一、生理学概述	2
(一)生理学的定义、研究对象和任务	2
(二)生理学的研究方法	2
(三)生理学的发展史	3
(四)生理学的特点和学习生理学的方法	3
二、生理机能的基本特征	3
(一)新陈代谢	3
(二)兴奋性	3
(三)适应性	4
三、生理机能的协调	4
(一)机能的完整和统一	4
(二)内外环境的统一	4
(三)神经调节和体液调节	5
(四)反馈调节	5
(五)自身调节	6
四、细胞的基本结构和功能	6
(一)细胞质及其内含物	6
1. 线粒体	6
2. 高尔基氏体	7
3. 内质网	7
4. 微体	7
5. 核蛋白体	7
6. 溶酶体	7
(二)细胞核	7
(三)细胞膜	8
(四)细胞膜的转运机能	9
(五)细胞膜物质转运的形式	9
1. 单纯扩散	9
2. 易化扩散	10
3. 主动转运	10
4. 入胞作用	11
5. 出胞作用	11
(六)细胞膜受体	11
(七)细胞膜与免疫	12

一、生理学概述

(一) 生理学的定义、研究对象和任务

生理学是研究生物体正常机能活动规律的科学。根据研究对象不同，生理学有很多分支学科。在医学领域，生理学主要研究正常人体机能活动的规律，称为人体生理学。

人体生理学是医学科学的基础理论学科之一，其任务是阐明机体在与周围环境相互作用下，其机能发展和变化的规律，和周围环境对机体生存的意义及影响。

人体生理学的研究可以在不同水平进行。在细胞的超微结构和分子水平上，生理学探讨生命活动最基本的理化机制；在器官、系统的水平上，研究人体各器官系统的机能，以及完成这些功能的机制；而整体水平的研究则是探讨在完整机体生命活动中，各系统机能活动的关系及其协调性及机体对外界环境的适应性。

(二) 生理学的研究方法

生理学是一门实验性较强的学科。一方面，生理学的资料来自对生理现象的客观观察、临床实践及科学实验；另一方面，它需要用实验的方法来分析生命活动的最基本的机制，借以深刻认识生命活动的本质。

生理学实验是指在人工设计的条件下，观察各种因素对某些生理活动的影响，并深入分析变化的规律。生理学所进行的动物实验方法，包括急性实验和慢性实验。

急性动物实验方法包括两个方面：一是对离体组织和器官进行直接观察和研究。将部分结构脱离动物整体后，研究某一部分机能和有关因素的作用。例如，观察一条离体肌肉的收缩活动，或离体动物心脏的跳动。另一方面，是在药物麻醉或毁坏脑髓的整体动物上进行实验，这种方法可在短时间内对研究对象进行直接细致的观察和测定，便于立即分析实验结果，为进一步全面认识机体生理功能提供基本知识和依据。

慢性动物实验是以清醒的、完整动物为实验对象，来观察各部分生理机能间的自然联系和相互作用，协调机体的统一使之适应环境条件的变化。这种实验方法是在正常生活过程中进行的，获得的结果比较接近于正常生理活动规律。

近二、三十年来，由于生物物理、生物化学等学科的迅速发展及新技术在生理学研究中的广泛应用，生理学向细胞、超微结构和分子生理学等微观领域发展，更加深入地探讨生命活动的基本问题。无创伤探测方法的应用，大大促进了在完整人体上进行的研究。

(三) 生理学的发展史

在科学发展的历史上，生理学的形成和发展经历了一个长期的、广泛的临床实践过程。远在公元前两三世纪，我国最早的古典医书之一《黄帝内经》中，就有经络、脏腑、营卫气血等关于人体解剖和生理方面的描述。

在西方古希腊时代，大医学家希波克拉底 (Hippocrates, 公元前 460~377 年) 曾创气质学说。古罗马名医盖伦 (Galen, 公元后 130~200 年)，从实验中证明切断脊神经一部分，会引起人工性瘫痪，他从人体解剖的知识来推论其生理机能。到中世纪时，

由于战争及宗教统治，使科学几乎陷于完全停顿状态，许多科学的先驱者遭受迫害，甚至献出了生命。例如西班牙医生塞尔维（Servet, 1509~1553）为了研究血液循环和争取思想自由，被教会用火烧死。直到十七世纪欧洲工业革命，才推动了自然科学的发展。1628年英国医生哈维（William Harvey, 1578~1657）的《心与血液运动》一书问世，他首先广泛地对活体动物进行了实验，在此基础上，发现了生理学上一个极为重要的事实——血液循环，推翻了传统的对心脏血管功能的主观臆测。从此，历史上第一次有了用实验证明的生理学著作，为生理学奠定了科学的基础。直到十九世纪，随着物理学、化学、生物学等学科的发展，生理学已经成为一门建立在化学和物理学基础上的生物科学，并积累了大量器官生理机能的知识，特别是内分泌和中枢神经系统机能的知识。到了本世纪三十年代以后，电子学、微量化学分析、免疫学、组织培养、电子显微镜、放射性同位素、电子计算机等技术的相继发展和在生理学研究中的广泛应用，促使生理学从器官系统机能活动的描述，深入到细胞分子水平及整体水平的研究；另一方面，人体生理学的新成就运用于临床实践，也促进了临床医学的发展。

（四）生理学的特点和学习生理学的方法

生理学的一切概念，同自然科学的其它学科一样，都是来源于实践，是通过人们长期的医疗预防实践和科学实验获得的。因此，学习这门课程，应特别重视实验。通过生理实验课，可以了解有关生物的一些规律是如何从分析实验结果而认识的，可以从分析实验结果与实验条件之间的关系，揭露生物规律的内在联系；同时，通过学生自己动手，正确使用各种实验仪器，掌握基本的生理实验方法，也是掌握生理学知识的一种手段。

二、生理机能的基本特征

新陈代谢、兴奋性和适应性是人体生命活动的基础，也是一切生物体所共有的基本生理特征。

（一）新陈代谢

新陈代谢是有机体与外界环境之间进行物质交换，并在体内进行物质转化的过程。它包括同化作用和异化作用两个方面。同化作用是指机体不断从外界环境中摄取营养物质，合成机体自身成分，并贮存能量的过程。异化作用是指机体分解自身成分，释放其中的能量，供机体生命活动需要，最后将代谢终产物排出体外的过程。一般当物质分解时释放能量，合成时吸收能量，伴随物质代谢出现的能量释放、转化、贮存及利用的过程称为能量代谢。因此，新陈代谢过程中，既有物质代谢，又有能量代谢，物质变化与能量变化是不可分割的、互相联系在一起的。机体通过新陈代谢不断与外界环境进行物质交换和自我更新，这是机体一切生理活动的物质基础，也是生命的基本特征。新陈代谢一旦停止，机体一切生理活动也就停止，生命也就终止了。

（二）兴奋性

机体的一切生命活动与外界环境保持着密切联系，兴奋性是指活细胞或组织对周围

环境变化发生反应的特性或能力。

当环境突然改变时，引起细胞、组织或机体内部代谢过程和外在活动表现的改变，这些机能活动的改变称为反应。能够引起机体反应的环境变化称为刺激。

能引起机体反应的刺激，必须具有一定的刺激强度和一定的持续时间，才能产生刺激作用。生理学上把能引起组织发生兴奋的最小刺激强度称为刺激阈或阈强度。小于阈强度的刺激称为阈下刺激，大于阈强度的刺激称为阈上刺激。保持一定刺激强度不变，引起组织发生兴奋的最短刺激持续时间，称为时间阈值。一般所称的阈值，常指强度阈值。测定刺激阈值的大小，可以衡量组织兴奋性的高低。刺激阈愈小，表示组织兴奋性愈高；反之刺激阈愈大，表明组织不易发生兴奋，组织的兴奋性愈低。

机体或组织接受刺激发生反应时，表现为两种形式，即兴奋和抑制。兴奋表现为由相对静止转为活动状态，或由活动弱变为活动强的状态。抑制表现为由活动状态变为相对静止，或变为活动减弱的状态。某一种刺激究竟引起组织兴奋还是抑制，主要决定于机体组织本身当时所处的机能状态和刺激的性质、强度和时间。

兴奋性是一切有生命结构的共同特征，只有在机体新陈代谢正常进行的情况下，才能保持正常的兴奋性。机体具有正常的兴奋性才能维持与外界环境之间的协调和统一。

(三) 适应性

适应性是指机体随其所生存环境的变化而发生相应变化的能力或特性。它是以兴奋性作为基础的。在生物进化的过程中，适应性的发展对于生物种族的生存与发展起着关键性的作用。动物越高等，机体对于环境的适应越完善。在高等动物和人，由于中枢神经系统发达，其适应性也有了高度的发展。尤其在人类，由于从事社会性劳动，已不是单纯被动地适应自然环境，而且尚能主动地改造自然以适应自己的需要。

三、生理机能的协调

(一) 机能的完整和统一

在进化过程中，机体的结构与机能一方面不断地分化与特殊化，另方面又不断地加强整体性与统一性。即使不同的细胞、组织、器官和系统的分工不同，它们所进行的活动也不是彼此孤立的，而是密切配合、协调一致的。例如人体在运动时，不仅有关肌群的舒缩活动在时间与空间上配合恰当，而且肌肉的血管舒张、血流增加，以供肌肉更多的氧和养料，并带走废物和 CO_2 。同时，心脏活动加强，呼吸加深加快，以推动更多的血流和加速气体的交换等等。所有这些变化，都配合着肌肉的活动。由此可见，机体是作为一个整体而活动生存的。这种生理过程的完整统一，在生理学中称为“整合”。

(二) 内外环境的统一

机体的机能是在其与所生存的环境不断地相互作用下而发展起来的。当机体周围环境发生变化时，常使机体的状态和活动发生相应的改变，以保持与环境的统一、维持机体的正常生命活动。实际上，机体自身能在一定的范围内摆脱环境变动的影响，保持机体内部环境的相对稳定，使生命活动仍能正常进行，这种状态称为“自稳态”。但是

这并不意味着机体内部是处于固定不变的状态，而是处于一种可变的动态平衡。

对于人体机能来说，它不仅受自然环境的影响，而且也受社会因素的作用。不同的社会环境对人体生理有着不同的影响。机体机能的完整统一及机体同环境的相互作用，最后通过体内各种调节机制作用，达到内外环境的统一。

(三) 神经调节和体液调节

神经调节 是指机体通过神经系统的作用，由神经反射机制来调节体内各组织器官的活动。这是人体生理活动最主要的调节方式。其特点之一就是迅速而准确。实现反射活动的神经结构基础称为反射弧(图1-1)，它是由感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器五部分组成。感受器是接受体内外刺激的器官或专门结构，它把刺激的能量转换为神经冲动；传入神经是感受器与神经中枢的联系通路，来自感受器的兴奋沿传入神经传到中枢；神经中枢是参与反射活动的中枢神经系统结构或神经细胞核群，它能综合分析来自传入神经的神经冲动(或称信息)，并发出冲动沿传出神经到达所支配的效应器官；传出神经系指神经中枢与效应器的联系通路；效应器是产生反应的器官或组织。反射弧任何部分被破坏，都将导致反射的消失。神经调节在保持机体统一、维持机体同环境间的平衡上都起着主要的作用。

体液调节 人体的各种内分泌腺能分泌多种激素，通过血液循环运送至全身各处或特定的器官，调节人体新陈代谢、生长、发育以及器官活动，这种通过体液因素调节生理活动的方式称为体液调节。此外，组织细胞的一些代谢产物在组织中含量增加时，可引起局部的血管扩张、血流增加，使蓄积的代谢产物能较快地被消除，这称为局部性体液因素调节。体液调节一般作用较慢、持久，范围比较广泛，对保持机体内部稳定、新陈代谢的平衡具有重要意义。

在体内，神经调节与体液调节互相影响、相辅相成，由于体液因素的产生，直接或间接地受神经系统的调节，因而体液调节机制常成为神经调节机制的一个环节，这称为神经-体液调节。

(四) 反馈调节

在机体机能调节过程中，控制者与被控制者，调节者与被调节者之间，存在着环形的闭合联系；某一原因可导致一定的结果，而这一结果又反过来影响原始动因，这种联系称为反馈联系。受控制者返回来又影响控制者的活动过程，称为反馈作用或反馈调节。假如受控制者的效应是增强控制者的活动，就称为正反馈；反之，使控制者活动减弱则称为负反馈。这种反馈调节方式在维持机体各种生理活动的相对稳定中起着重要作用。例如交感神经的兴奋，使肾上腺髓质分泌活动加强，引起心脏活动加强加快、血管收

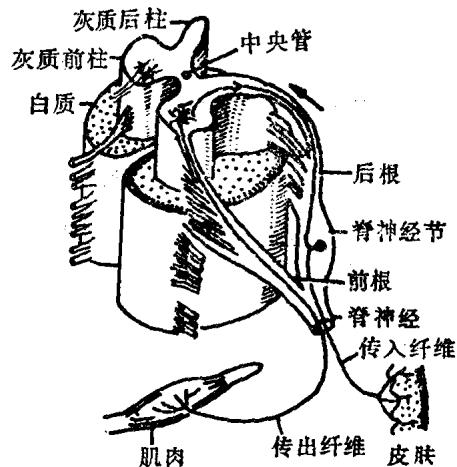


图1-1 反射弧及其组成部分示意图

缩、血压升高；血压升高刺激血管壁压力感受器，反射性降低交感神经的活动和肾上腺髓质的分泌，结果血压下降；血压降低对血管壁压力感受器的作用减弱，于是血压又回升。心血管系统的活动通过这样的反馈调节，使血压保持相对的稳定。

（五）自身调节

自身调节是在内环境变化时，器官、组织、细胞不依赖于外来的神经体液的调节自身所产生的一种适应性反应。例如，肾血流的自身调节，当动脉血压变动于 80~180 毫米汞柱范围时，肾血流量仍然保持相对恒定，此时肾小球毛细血管血压变化不多，肾小球滤过率也相对稳定。肾血流量与肾小球滤过量的这种相对稳定，不随血压变动而变动的现象，在切断神经与肾脏离体灌注实验中仍然存在。

四、细胞的基本结构和功能

细胞是有机体的结构与功能单位，也是生命的基本单位。近年来，由于电子显微镜的应用及分子生物学的建立和发展，已有可能在分子水平重新认识细胞结构与功能的关系，探索细胞的生命本质、分化、遗传和变异等一系列重要的生物学基础理论问题。

细胞在结构上大致可分为三部分：即细胞质、细胞核和细胞膜（图 1-2）。

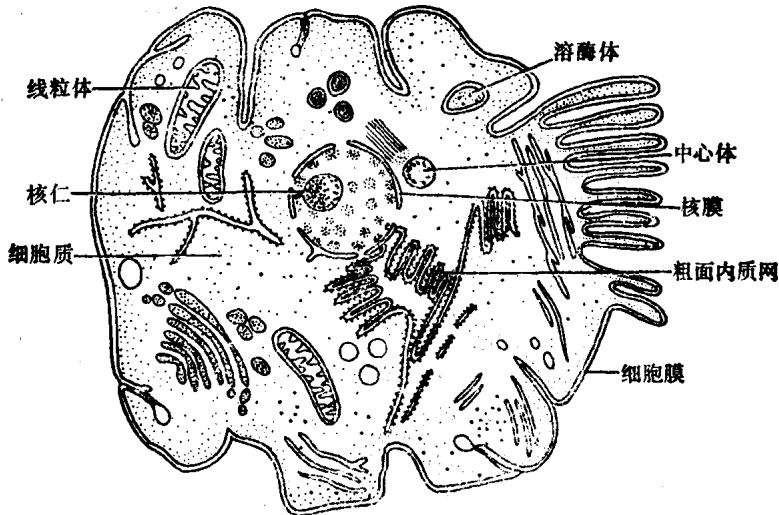


图 1-2 细胞结构模式图

（一）细胞质及其内含物

细胞质（又称胞浆）是由多种成分组成的透明的胶状物质，包括基质、细胞器和包合物，它们各具其独特结构和功能，最常见的细胞器有：

1. **线粒体** 是一种很重要的膜性细胞器，主要起能量转换的作用，将生物能转变为化学能。凡是与能量转换有关的酶系如电子传递和氧化磷酸化作用的酶系均位于线粒体的内膜和嵴上。物质在细胞中氧化分解释放出能量，转移给一种含有磷酸的分子，形成高能键的有机磷酸复合物如三磷酸腺苷（ATP），储存在 ATP 中的能量，就可供机体需要时利用。

在所有生物膜中，线粒体膜是膜蛋白含量最高的一种（含量达 75%），这与线粒体具有重要的能量转换功能有关。机体内代谢活跃的细胞（如肝细胞）或细胞内运动及物质转运活跃的区域（如纤毛上皮细胞靠近纤毛的基部、肾近曲小管细胞基部等）都含有特别多的线粒体，以适应其能量的要求。

2. 高尔基氏体 电子显微镜下的观察证实它是由扁平囊泡、小泡及大泡三个基本成分组成。其主要功能是加工细胞产物并用膜将其包裹。高尔基氏体可与内质网连接形成溶酶体。

3. 内质网 这是在电子显微镜下才能看到的细胞器，是由单层膜构成的大小不等的小泡，可分为两种：一种是小泡表面附有核蛋白体，叫粗面内质网，它是细胞合成蛋白质的场所，其蛋白质可直接进入内质网腔内，然后输送到高尔基氏体。故粗面内质网与蛋白的合成，储存有关；另一种是小泡表面没有颗粒附着者叫滑面内质网。它具有多方面的功能，但因细胞不同而异。如产生类固醇激素的细胞内含有丰富的滑面内质网，其膜上含有合成固醇、甘油三酯和磷脂所需要的酶，故此类细胞的滑面内质网与类固醇代谢有关。肝细胞的滑面内质网与糖原代谢及肝解毒作用有关。横纹肌细胞内含有丰富的滑面内质网，分布在肌原纤维之间，又叫肌浆网，其膜上有 Ca^{2+} -ATP 酶，称为钙泵，它通过对 Ca^{2+} 的转运控制局部 Ca^{2+} 的浓度，从而影响肌肉的收缩和松弛。细胞分裂末期，核模的再形成也是滑面内质网产生的。滑面内质网可能由粗面内质网丢失核糖体颗粒后产生的。

4. 微粒体 也称过氧化酶体。是由单层膜构成的小泡，泡内含有催化过氧化氢生成的氧化酶，以及催化过氧化氢分解的过氧化酶。它只存在于某些细胞如肝细胞，肾小管上皮细胞。其机能可能是通过某种特殊的方式使底物氧化。据估计，肝细胞中约有 35% 的生物氧化不是在线粒体进行。这种非线粒体性生物氧化主要是在过氧化体进行的。

5. 核蛋白体 是由核蛋白构成的直径约为 200 Å 的小粒。核蛋白体所含的核糖核酸，称作核蛋白体核糖核酸（rRNA），它是在细胞核内合成，核蛋白体是细胞内制造蛋白质的小器官。

6. 溶酶体 是由单层膜包裹的含酶小体。小体内含有酸性磷酸酶和多种水解酶，这些酶能消化所有的大分子物质。通过胞饮和吞噬作用进入细胞内被膜包裹着的细菌、异物或其它物质，与溶酶体接触后两者的膜相互通连，溶酶体内的酶便可以对这些异物进行消化分解。细胞自身受损或衰老无用的细胞器可被溶酶体摄取，将之消化分解。被溶酶体消化分解后的物质，有些可透过溶酶体膜弥散入胞质，有些则作为残渣遗留下来，甚至可保持终生（如脂褐素）。根据溶酶体的这些作用，可把它看作是细胞内的消化器官，并且有清除受损或衰老物质的作用。

溶酶体以其膜分隔胞质，这样可防止其内的酶破坏细胞自身。细胞死亡后的自溶主要是由于溶酶体膜破裂所致。

（二）细胞核

细胞核由核膜、核浆和核仁等部分组成。其主要化学成分是核蛋白，即核酸和蛋白质。核酸有两种：脱氧核糖核酸（DNA）及核糖核酸（RNA）。DNA 主要分布在染色质，RNA 主要集中在核仁。核酸是重要的生命物质，也是遗传的物质基础。细胞核的功能

主要体现在核酸特别是 DNA 的功能上。下面着重介绍染色质。

染色质存在于核浆中，是由 DNA 和蛋白质组成的。在细胞不分裂的静止时期，染色质以伸展的细丝形式存在，不易看到；当细胞分裂期，染色质浓缩成粗短的染色体，所以，染色质和染色体是同一个物质，只不过是在不同时期有不同的形态表现而已。在人体细胞核中含有 46 条染色体，按其形态和大小进行配对排列。其中 22 对为常染色体，只一对与性别有关叫性染色体。性染色体在女性中是形态一致的，称为 XX 染色体；而在男性中，它们的形态不一致，其中一个与女性的 X 染色体相似，另一个则不相似，故称为 XY 染色体。

DNA 分子是由两条方向相反的多核苷酸长链组成的螺旋结构。两链之间通过碱基间的氢键相连。DNA 的碱基有四种：腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G）、胸腺嘧啶（T）和胞嘧啶（C）。根据四种核苷酸在 DNA 长链上的排列顺序不同，DNA 就携带了大量的“遗传密码”。并进一步认识到生物的遗传信息是密码——三联体密码的形式贮存在 DNA 分子的碱基排列顺序中。DNA 链上的每三个碱基顺序组成一个密码决定一个氨基酸。蛋白质由许多氨基酸组成，一切生命活动离不开蛋白质，一切遗传特性的表现也离不开蛋白质，而蛋白质的分子结构则是由 DNA 三联体密码所决定。可以说，有一定结构的 DNA，就有一定结构的蛋白质，也就具有一定的遗传特性。细胞分裂时，组成 DNA 的双螺旋链分开，在细胞核内一些酶的催化下，形成含有同样遗传密码的新的 DNA，这一过程称为复制。新合成的 DNA 随染色体给予后代，完成遗传信息的传递。

在细胞合成蛋白质时，根据 DNA 上碱基排列的顺序，首先在细胞核内，在 DNA 合成酶的催化下先合成 mRNA（mRNA 抄录下了 DNA 的密码），把 DNA 上所携带的遗传信息传递到 mRNA 上，这一过程称为“转录”。然后 mRNA 离开细胞核，进入胞质中，与核糖体连接装配在一起。各种氨基酸按 mRNA 上抄录来的密码，在核糖体上连结成肽链，最后形成蛋白质。从 mRNA 到蛋白质合成的过程叫“翻译”。

（三）细胞膜

细胞膜是细胞的重要组分，具有独特的结构和功能。在高分辨率的电子显微镜下，除了可见细胞表面有包围整个细胞的膜（质膜）外，还可见构成各种细胞器的膜（细胞内膜，如线粒体膜，内质网膜、溶酶体膜、高尔基体膜、核膜等）。它们都有 75~100 Å 厚的三层结构，两侧层密度高，中间层密度低，这三层结构的膜统称为单位膜。

细胞膜是由脂质、蛋白质和糖构成。本世纪三十年代开始出现了一些有关细胞膜分子结构的学说。直到 1972 年，Singer 和 Nicolson 提出“液态镶嵌模型”学说才为众多的人们接受。也是有关膜结构现代概念的代表。这学说认为膜的类脂双层中镶嵌着可以移动的球形蛋白质。

液态脂质双层 膜的脂质主要是磷脂（约占 70%），其它为胆固醇（占 30%）。磷脂分子的一端是由磷酸和碱基构成的亲水极性基团；另一端是由长脂肪酸的烃链构成的疏水性非极性基团。由于这一特性，亲水基团将与水分子结合，而疏水基团则排斥水分子。细胞膜内的磷脂分子将依其亲水和疏水的特性，排列成两层：一层磷脂分子的亲水基团朝向膜的外侧，一层疏水的基团朝向膜的内侧。内外两层膜的疏水基团彼此相同且

朝向膜的中央（图 1-3）。因此，细胞的内外是由一脂质膜隔开的。事实已证明某些水溶性物质不如脂溶性物质容易透过细胞膜。因脂质溶点较低，在37℃下呈液态，故具有某种程度的流动性。其流动性仅表现在同一分子层内的分子移动，膜的流动性随膜脂质中不饱和脂肪酸含量的增加而增大。

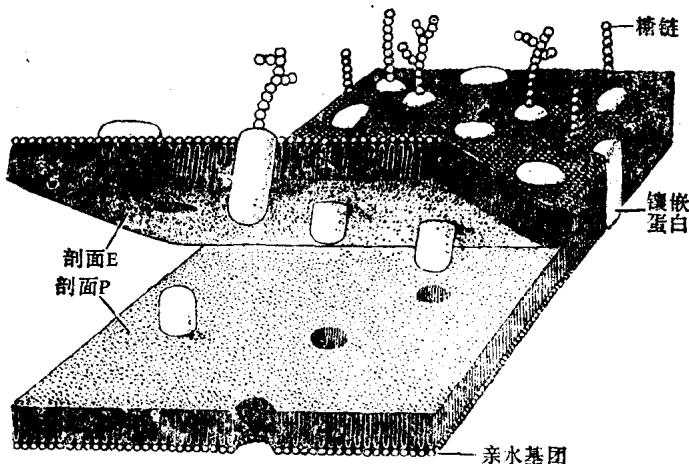


图 1-3 单位膜的液态镶嵌式模型

细胞膜蛋白质 在液态脂类分子中镶嵌有多种蛋白质分子，贯穿膜内外表面。在膜表面的蛋白质叫膜表面蛋白。这些不同的蛋白质各具有其特殊功能。膜的功能主要决定于蛋白质。

糖类 多糖一般在膜的外表面，多糖链与蛋白质形成糖蛋白，再与脂类分子结合形成糖脂，它总是位于膜的外表面，这就更增加了膜结构的不对称性。它们暴露在细胞的外表面，可作为机体激素和病毒等的特异性受体，参与细胞和周围环境的相互作用。

（四）细胞膜的转运机能

细胞膜是高度选择性的可通透屏障。它能精确地调节细胞与其周围环境之间的物质转运。将细胞新陈代谢过程中所需的氧和营养物质不断摄入，并排出代谢产物。为了说明细胞膜物质转运的功能，近年研究认为镶嵌在膜的脂质双层中的蛋白质结构各不相同，每一种蛋白质构成一种离子的专用通道，这种蛋白质称为“离子通道蛋白”或称为“离子载体”（简称“通道”）。由于某些因素可改变蛋白质的化学构型，故可表现为某种离子通透性的变化。

（五）细胞膜物质转运的形式

1. 单纯扩散 溶液中的一切分子包括溶质和溶剂，都在不停地运动着，互相碰撞着，分子运动的平均动能与绝对温度成正比。在物质浓度不均匀的溶液中，高浓度区域的溶质分子向低浓度区运动，低浓度区的溶质分子也向高浓度区运动，但前者多于后者。溶质分子由高浓度区向低浓度区“净移动”的现象，称为“扩散”。溶质分子移动量的大小，用“通量”这一概念来表示。通量是指种物质在每秒钟内通过每平方厘米平面的克分子数。在一般情况下，扩散通量与平面两侧溶质分子的浓度差或浓度梯度成正比。

但电解质溶液，离子的移动不仅决定于浓度梯度，还决定于离子所受的电场力—电位梯度。

细胞膜是介于细胞内、外液体之间的脂质膜。因此，只有脂溶性物质分子，才可能从高浓度一侧向低浓度一侧扩散。扩散通量不仅决定于膜两侧该物质的浓度梯度，也决定于膜对该物质通过的阻力或难易程度即通透性。

体内单纯借物理性扩散而通过细胞膜的物质很少，只有 O_2 和 CO_2 等气体分子。它们进出细胞很少受膜生物学因素的影响。此外，近年来也认为即使是脂溶性物质进入细胞，也需要有膜上某种蛋白质的帮助。这样，不仅使转运加快，还可使转运受某些生理因素的调节。因此，膜的通透性对大多数物质来说，不是固定不变的。通透性增大，表示离子通道的开放，通透性减小则是通道不同程度关闭的结果。

单纯物理扩散不是物质通过细胞膜转运的主要形式，但以上提出的浓度梯度、通量、通透性等概念，在物质转运的复杂形式中仍有其重要性。

2. 易化扩散 是指一些不溶于脂质的物质，在细胞膜蛋白质的帮助下，由膜的高浓度一侧向低浓度一侧扩散或转运的过程。又称载运扩散。与单纯扩散相比，具有以下特点：

特异性——每一种蛋白质只能转运具有某种特定化学结构的物质。实验中发现，在同样浓度梯度的情况下，右旋型葡萄糖比左旋型葡萄糖更容易通过细胞膜。

饱和现象——扩散通量一般与浓度梯度的大小成正比，但当浓度梯度增加到一定限度时，扩散通量就不再增加。饱和现象的合理解释是：膜内与某种物质的易化扩散有关的蛋白质的数量，或它们与某物质转运能力的上限，此时，再增加浓度也不再增大其扩散通量。

竞争性抑制——如果某一转运蛋白质对 A 和 B 两种结构类似的物质都有转运能力，环境中加入 B 物质就会削弱对 A 物质的转运，这是由于一定数量的结合位点竞争性地被 B 所占据的结果。

非竞争性抑制——某种物质 I 与载运蛋白结合后，阻止了载运蛋白与其本来载运物质 A 相结合。这样，即使物质 I 不被转运，也抑制了物质 A 的转运。

以上这些特点，说明易化扩散不是单纯的物理扩散，而是有某种化学过程参与。大量事实证明，与这些反应有关的物质属于膜内蛋白质，但由膜内提取和纯化与某一物质的易化扩散有关的特殊蛋白质，尚未获得满意的结果。

3. 主动转运 主动转运是指某种物质分子由膜的低浓度一侧移向高浓度一侧的转运过程。这种逆运转，需要由物质所通过的膜或膜所属的细胞供给能量。前面叙述的单纯扩散与易化扩散都属于被动转运，其特点是物质分子作顺浓度梯度的移动，而与转运有关的膜或细胞并无能量消耗。

在细胞膜的主动转运中最重要而且研究最充分的是钠、钾离子的主动转运。以神经细胞为例，正常时膜内 K^+ 浓度约为膜外的 30 倍，膜外 Na^+ 浓度约为膜内的 12 倍。要形成并维持这样大的浓度差，靠细胞新陈代谢的正常进行，不断将细胞外的 K^+ 主动转运到细胞内，并将细胞内的 Na^+ 主动转运到细胞外。很早就有人提出“钠钾泵”的概念，认为各种细胞的细胞膜上普遍存在着一种称为“钠钾泵”的结构，简称“钠泵”，它的作用是能够逆着浓度差主动地把细胞外液中的 K^+ 移入膜内，同时不断地把进入细胞

的 Na^+ 移出膜外，因而形成和保持了膜内 K^+ 的高浓度和膜内 Na^+ 的低浓度，此种膜两侧正常浓度差的维持，对于保持细胞的正常兴奋性及其它机能是非常必要的。

近年来对“钠泵”的化学本质和作用原理又有进一步了解。“钠泵”是一种镶嵌在膜的脂质双层中的具有 ATP 酶活性的特殊蛋白质，也就是 Na^+-K^+ 依赖式 ATP 酶的蛋白质，它可被 Na^+ 、 K^+ 、 Mg^{2+} 等激活，分解 ATP 释放能量，供给逆浓度差主动转运 Na^+ 、 K^+ 之用，将膜外 K^+ 移入膜内，膜内 Na^+ 移入膜外，保持各种离子在膜两侧的正常浓度差。

用化学方法从几种不同动物组织的细胞膜所分离出来的钠泵蛋白质，看来属于同一种大分子蛋白质，分子量在 25 万左右。它们均由两个亚单位组成，一个较小的亚单位是糖蛋白，另一个较大的亚单位被称为催化亚单位，含有一个在 ATP 水解过程中可依次被磷酸化和脱磷酸化的反应位点。当钠泵蛋白质处于磷酸化状态时，其上的离子结合点转向膜外，同时它对 Na^+ 的亲和力减弱而对 K^+ 的亲和力增加，于是把所结合的 Na^+ 解离而与膜外侧的 K^+ 结合；当钠泵蛋白质处于脱磷酸化状态时，离子结合点转向膜内侧，同时对 K^+ 的亲和力下降而对 Na^+ 的亲和力增加，于是把所结合的 K^+ 解离而与膜内的 Na^+ 相结合，完成 Na^+ 和 K^+ 的双向性主动转运。目前已能把提纯的钠泵蛋白质即 Na^+-K^+ 依赖式 ATP 酶参入到人工制成的脂质双层或其它形式的人工膜模型中，在 ATP 存在的条件下，供原来不具有 Na^+ 、 K^+ 转运能力的人工膜，也具有类似天然细胞膜那样的 Na^+ 、 K^+ 主动转运能力。这是通过科学实验使人们预想的理论得到证实的事例之一。

主动转运是人体内最重要的物质转运形式。除上述 Na^+ 、 K^+ 的主动转运系统外，体内还存在着其它转运系统，如肌细胞内的肌质网膜上存在“钙泵”蛋白质，甲状腺细胞膜上存在“碘泵”蛋白质等。肾小管上皮细胞膜，小肠上皮细胞膜对其它物质及离子的吸收过程中，主动转运也起着重要作用。

4. 入胞作用 大分子物质和物质团块，还可通过膜的更为复杂的结构和机能变化而进入细胞，称为入胞作用。如果进入的物质为固体物（大颗粒物质如细菌、细胞或蜕变组织的碎片），称为吞噬作用。如果进入的物质为液体，称为“胞饮”。胞饮作用是蛋白质分子进入细胞的唯一方式。入胞作用的引起或细胞对被吞食物的辨认，据认为与细胞表面存在的特殊受体、以及被吞物所带的电荷和粗糙程度有关。

5. 出胞作用 指物质由细胞排出的过程，又称“胞泄”。如腺细胞分泌的某些酶及神经末梢释放递质，都属于出胞作用。

（六）细胞膜受体

受体是细胞的一种特殊蛋白质成分。对于内源性或外源性化学信号具有高度分辨能力。近年生物化学和免疫学方法证明，受体分为两类：一类是镶嵌在细胞膜脂质双层中的受体，叫细胞膜受体（或膜受体）；另一类是存在于胞浆或核内的受体，叫胞浆受体。目前已知的激素除固醇类激素在发生作用时，必须先通过细胞膜而后和胞浆内受体结合外，其它激素几乎都是通过膜受体起作用的。此外，神经末梢递质及不少药物也是通过膜受体而发挥其作用的。因此，受体机能成为细胞膜生理机能的一个重要方面。

了解受体的化学结构和性质，是研究受体生理机能的基础。到目前为止，乙酰胆碱

受体是研究较多的一种神经递质受体，并且第一个从同源物质中被分离出来，得到纯化。研究证明乙酰胆碱的N型受体是一种糖蛋白的多聚分子，受体的分子量约为4万～40万道尔顿。由于受体本身的化学特性和结构特点，只能和细胞环境中具有相应结构的激素或类似物相结合，乙酰胆碱受体也只有一个与乙酰胆碱分子相结合的功能基团，表现了受体作用的高度特异性。

体内激素或神经递质与效应器细胞膜上的受体结合后，如何启动细胞内的生物学连锁反应，引起生理机能和代谢反应的改变，其机理尚不清楚。现在一般认为，多数激素的作用过程包含所谓第二信使的作用。不少事实证明肾上腺素、去甲肾上腺素、胰高血糖素、促肾上腺皮质激素等作用于靶细胞时，首先和相应的受体结合，这种结合引起受体蛋白质构型的改变，这一改变又通过膜内的某种中介过程，使细胞膜上的腺苷酸环化酶被激活，催化ATP转变为环一磷酸腺苷(cAMP)，胞浆内cAMP含量增加，再通过一系列酶系的链锁反应，最后使细胞发生某种机能改变，起到调节作用(图1-4)。必须指出，上述各种激素在不同细胞引起的最终反应可能各不相同，但在激素与膜受体结合后，都是首先引起细胞内cAMP含量的变化而发挥调节作用的。因此，有人把cAMP称为第二信使，激素是

把调节信息带给靶细胞的第一信使，它并不进入细胞，而是通过受体使膜内的腺苷酸环化酶活性改变，间接地改变细胞内cAMP的含量，影响其后一系列性质各不相同的反应，这样，cAMP可认为是调节信息传递入细胞内部的第二信使。

对于各种神经递质，目前已证明在相应的突触后膜外表面上有特殊的蛋白质受体存在，递质和受体结合后，可能通过改变膜上离子通道蛋白的构型，引起膜对某些离子的通透性发生改变，从而影响突触后膜的兴奋性和电生理状态。有些实验证明，突触前膜上也有受体存在，它们也可能与递质释放的调节有关。

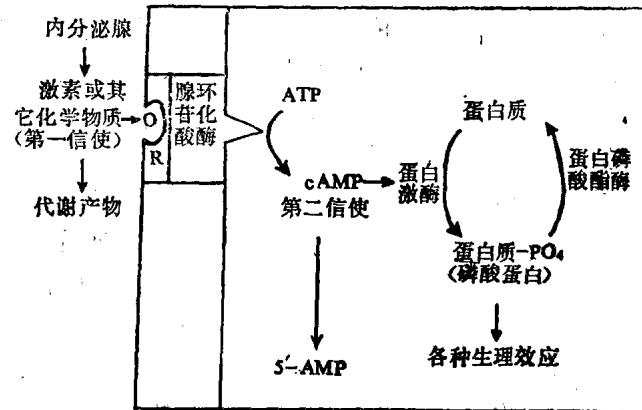


图1-4 cAMP的第二信使作用 R是第一信使的受体

(七) 细胞膜与免疫

机体内所有的细胞，在其膜上还有一类具有个体特异性的蛋白质，叫组织相溶性抗原。这类抗原的表位因人而异，所以具有其个体特异性。当一个细胞进入另一个体时（单卵双生子除外），能被这一个体的淋巴细胞所识别和破坏，引起所谓移植物的排斥反应。人类的组织相容性抗原主要是HL-A抗原（在小鼠是H₂抗原），都是镶嵌在细胞膜类脂质双层上的蛋白质。

近年来认识到正常细胞与肿瘤细胞表面的性质有很大的差异，其中之一是肿瘤细胞表面出现有肿瘤特异性抗原。肿瘤细胞是体内正常细胞受某种物理、化学或生物学的影响而变质的细胞，其膜上出现的肿瘤特异性抗原的表位，与正常细胞组织相容性抗原的