

生理学

(试用本)

上册

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

合 编

编写说明

本书是由卫生部组织上海中医学院、广州中医学院、辽宁中医学院、云南中医学院、北京中医学院和成都中医学院编写的教材，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。

考虑到学习上的连贯性以及使学生对某些问题能有较全面地了解，为此在本教材中编写了部分参考性质的内容（以★符号标志），不作教学要求。

由于我们水平不高，经验不足，时间也较仓促，教材中会有不少缺点和错误，请在使用过程中不断总结经验，提出宝贵意见，以便进一步修订。

一九七八年十一月

目 录

第一章 绪 论

- 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)
- 第三节 细胞的生物电现象..... (6)
- 第四节 人体机能的调节..... (15)

第二章 血 液

- 第一节 概 述..... (19)
- 第二节 血浆的化学成分及其理化特征..... (21)
- 第三节 红细胞生理..... (25)
- 第四节 白细胞生理..... (30)
- 第五节 血小板生理..... (34)
- 第六节 血液凝固和纤维蛋白溶解..... (35)
- 第七节 血量、输血和血型..... (41)

第三章 血液循环

- 第一节 心脏的机能..... (47)
- 第二节 血管的机能..... (69)
- 第三节 心血管机能的调节..... (87)
- 第四节 心、脑循环的特点..... (100)

第四章 呼 吸

- 第一节 呼吸道和肺泡..... (105)
- 第二节 呼吸运动和肺通气..... (107)
- 第三节 呼吸气体的交换..... (114)
- 第四节 气体在血液中的运输..... (118)
- 第五节 呼吸的调节..... (126)

第一章 绪 论

第一节 生理学的研究对象和任务

显示生物体所特有的现象称为生命现象, 生理学就是研究生命现象机理的自然科学, 是生物科学中的一个部门。生物界种属繁多, 故生理学涉及的范围非常广泛。最初人们是以人体的正常机能为研究对象, 随着人们社会实践的需要和科学技术的进展, 生理学的研究对象和研究领域不断增加和扩展。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, 有待于对器官和细胞的机能认识的深度如何。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和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(molecularbiology)。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，就需排出其他因素的干扰，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内用于实验。★

人体生理学的发生与发展和人们的医学实践密切相关，和社会生产力、科学技术的发展有密切联系。在临床医学是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,却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,所以对于防治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。祖国医学至今已有三千余年的悠久历史。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宝贵经验,并不断地进行总结和提高,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了较高的水平,两千多年来在保障人民的健康上起到了很大的作用。今天仍然在医疗实践中发挥其重要的作用。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。全国解放后,党和毛主席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,做了许多宝贵的指示,指出“中国医药学是一个伟大的宝库,应当努力发掘,加以提高。”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。

进行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索化学反应。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)

一切事物都是在不停的运动着，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，例如手误触及灼热的物体上立即回缩；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；相反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故可反复使用，对其强度、作用时间和频率等都能精确的控制，便于操纵。人与其他动物不同，除生活在自然环境中，还生活在社会环境中，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，在此基础上把将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

和腺体稍次之，其他组织则更次之。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发生升高或降低的变化。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。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，驱使做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。纵坐标表示电位的变化，横坐标表示时间。

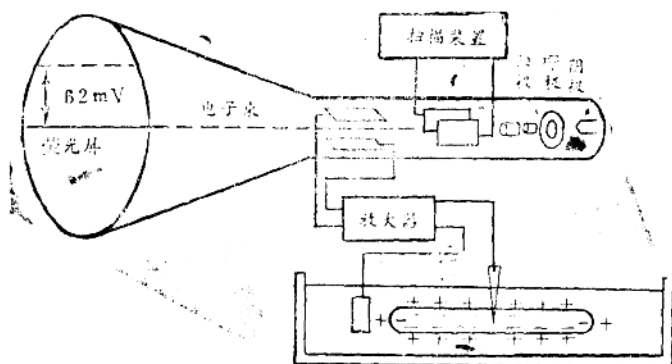


图 1—1 阴极射线示波器及观测生物电现象的实验布置示意图

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的多，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。称此法为微电极细胞内记录法（参照图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。这种电位是轴突处于静息时测得的，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），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	-91	+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

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，膜电位立即发生一迅速的变化(见图1—3)，称此电位变化为动作电位(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测量电极处时，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，称此过程为除极化或去极化(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，称此过程为复极化(repolarization)，这就是动作电位的下降相。全过程在神经纤维只持续0.5~1.0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，称这段变化为后电位(after-potential)。

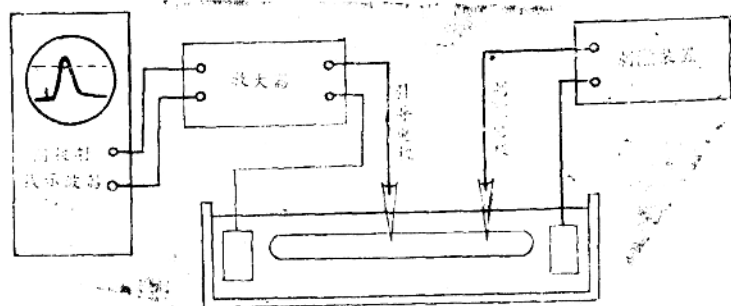


图1—2 以微电极细胞内记录法引导动作电位的示意图

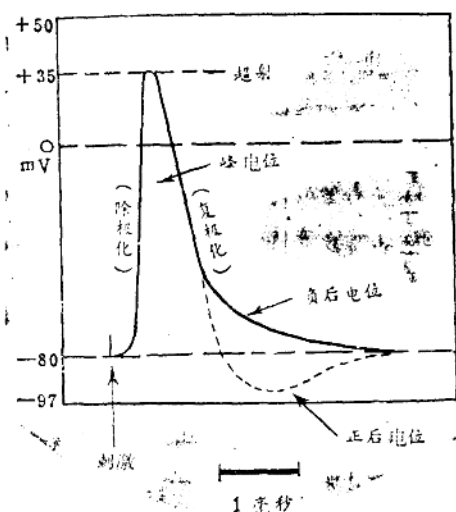


图1—3 动作电位

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，也能很好地传导神经冲动，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) 细胞膜的结构与机能概要

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；同时它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，细胞膜或细胞内其它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。

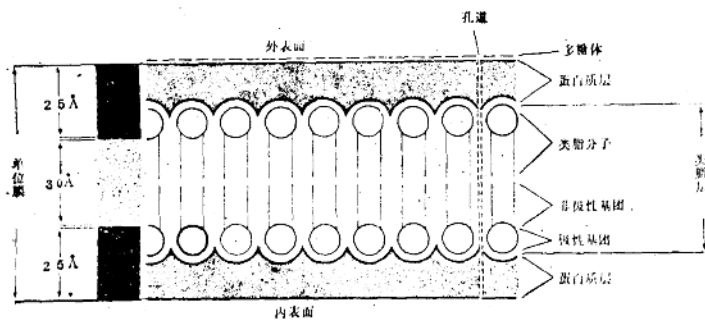


图 1—4 单位膜模式图

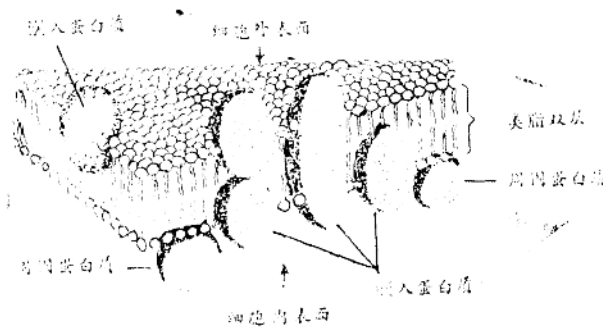


图 1—5 液态镶嵌模型示意图

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，蛋白质像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，还有一些不嵌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，有的是具有个体特异性的抗原，有的是换

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,

缩写 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

能器等等。暴露于膜外侧的蛋白质分子上，还有时带有糖类物质。膜的生物功能主要是由蛋白质和糖类物质决定的。膜的双分子层大部分为液状体，作为整体的细胞膜具有轻油般的稠度。膜内的蛋白质分子和类脂分子可以在薄板样的结构内自由横向移动，这样可保持膜的不对称构型的稳定性。★

★ 2、细胞膜与细胞内外物质交换 细胞不断地进行新陈代谢，所需的物质要由细胞周围环境中取得，细胞代谢的产物需排出细胞。这些过程都是关系到通过膜进行物质交换的问题。而这一问题却是很复杂的。各种细胞的膜都有一种特性，可以有选择地使某种物质通过，膜的内外环境间的分子和离子能够受膜上一种特殊体系准确地控制着，调节细胞的容量并维持细胞内液的pH和离子成分在一个比较小的幅度内变动，形成酶活动的适当环境条件；产生离子梯度，供神经、肌肉的兴奋活动。

细胞内外物质交换的方式是多种多样的。在一般情况下，一种物质的通透情况，是和它在细胞内外的浓度有关的。分子总是从浓度高的地方向浓度低的地方扩散（细胞内外液中物质浓度的不同称为浓度梯度）。根据“液态镶嵌”的模型，细胞膜的基质是类脂双层，所以只有一些脂溶性物质才能扩散，例如 O_2 、 CO_2 等，而亲水性物质如葡萄糖、氨基酸、钠、钾等离子，都不能通过疏水的类脂层。有一些脂肪的溶剂，如乙醚和氯仿等，都很容易透过细胞膜。这是因为它们是通过作为细胞膜的类脂部分而进入的。这些物质的进入不是取决于浓度差的大小而是取决于其脂溶程度的大小。凡脂溶程度大的物质，其通透性比较大；反之，其通透性则较小。

目前认为，一些非脂溶性的物质或亲水性的物质，如 Na^+ 、 K^+ 等离子，葡萄糖、氨基酸等小分子物质，由浓度高处经过细胞膜向低浓度处移动的过程，并不像过去认为的那样是通过细胞膜上亲水的“孔道”出入细胞的，而是借于细胞膜上一定的物质的帮助而进行的，称此种扩散为易化扩散。这些帮助扩散的物质叫作载体，是贯穿膜内外的入蛋白质（也有一部分是非蛋白质物质）。由于蛋白质结构的特点，每一种蛋白质只与某一种离子或分子有特异亲和力，与其结合后改变它本身的化学空间构型（称变构现象），形成或出现专属该离子或分子通过的通道，故也称通道蛋白质，简称通道（channel）。通道蛋白质可因某些原因（如作用于膜上的某些化学基团、电场力的作用等）改变其构型，因此膜对该特定离子或分子的通透性也将随之而发生改变，有时可以增强，有时可以减弱，甚至使通道完全封闭。由于构型变化极为迅速，通道可以在数毫秒或数十毫秒之间的极短时间内形成，而后又迅速封闭。现在已有一些通道蛋白质被分离和提纯。这种依赖通道进行的扩散，是顺浓度梯度进行的，因而不需要能量。总称这种借物理化学作用不需能量运送物质的过程为被动转运（passive transport）。

还有，水和油质是不相容的。水也是依赖一定的通道通过细胞膜的。在这种通道蛋白质的分子结构中具有亲水性的氨基酸构成的间隙，水是通过这一间隙透过细胞膜的。★

3、主动转运与钠泵 另外有许多事实说明，某些物质是逆浓度梯度透入细胞，即由低浓度向高浓度处移动，这和细胞内的代谢情况有关，例如在常温下红细胞内的 K^+ 浓度较血浆中高， Na^+ 浓度则较血浆中低；若将红细胞贮存于低温下，细胞内外的 K^+ 、 Na^+ 浓度差逐渐消失，再置于常温下，则浓度差又逐渐恢复。若在保存红细胞的溶液中去葡萄糖或添加抑制能量代谢的药物时， K^+ 、 Na^+ 的浓度差亦渐消失。了解到这

种逆浓度梯度的物质交换现象是细胞代谢的结果,是需要消耗能量的,故称为主动转运(active transport)。一般将这种转运 Na^+ 、 K^+ 的能力,被描述在膜上存在“钠泵”。所以用“泵”这个词,表明能克服细胞内外 Na^+ 和 K^+ 的浓度差别,由低浓度处向高浓度处转运,并消耗能量。现在已发现在细胞膜上存在一种可以被 Na^+ 、 K^+ 和 Mg^{++} 等激活的三磷酸腺苷酶(简写ATP酶),被激活后分解ATP以获得能量,同时将膜外的 K^+ 移入膜内,将膜内的 Na^+ 移出膜外。所以现称钠泵为“ Na^+-K^+ 依赖式ATP酶”。可见,钠泵实际上就是一种镶嵌在细胞膜的一类脂双层中具有ATP酶活性的特殊蛋白质。一般认为,钠泵每分解一个ATP分子,可以排出三个 Na^+ 而运进两个 K^+ 。钠泵普遍存在于动物细胞膜上,在一些细胞上还存在有其它一些“离子泵”,如“钙泵”、“碘泵”等。

目前已能把提纯的 Na^+-K^+ 依赖式ATP酶植入到人工制成的类脂双层或其它形式的人工膜模型中,结果是使这种原来不具有 Na^+ 、 K^+ 转运能力的人工膜,在有ATP存在的条件下,变成具有类似细胞膜那样的对 Na^+ 、 K^+ 主动转运能力。这是通过科学实验使人们予想的理论得到证实的一个出色的例子。

(二) 生物电产生的原理

由于细胞膜具有选择的通透性,其结果使细胞内液和细胞外液所含的物质有显著的不同(见表1—2),其中以 Na^+ 、 K^+ 在膜两侧的不均匀分布与生物电的产生有密切的关系。膜两侧 Na^+ 、 K^+ 不均匀分布是钠泵作用所造成的,是一般生物电现象产生的基础。既然造成了膜两侧存在着 Na^+ 与 K^+ 的浓度梯度,它们就有顺浓度扩散的趋势,如 K^+ 有向膜外扩散的趋势,而 Na^+ 则有向膜内扩散的趋势。至于能否扩散或扩散的速度和量怎样,则取决于膜上有关的离子通道是否开放或开放的程度。

表1—2 哺乳动物骨骼肌细胞内外主要离子分布浓度

离 子	细 胞 外 液 (毫克分子/升)	细 胞 内 液 (毫克分子/升)	浓 度 比 (外液/内液)	平 衡 电 位 (毫伏)
Na^+	145	12	12.1	+66
K^+	4	155	1/39	-97
H^+	3.8×10^{-8}	13×10^{-8}	1/3.4	-32
Cl^-	120	4	30	-90
HCO_3^-	27	8	3.4	-32
A^-	—	155	—	—
电位差	0	-90mV		

1、静息电位的成因 在静息状态下,由于各种离子通道的开放程度不同,所以通透量是不同的。因此 K^+ 在浓度梯度的推动下带着正电荷流向膜外,而 A^- (有机负离子)因不能透过细胞膜则不能随之外流,致使膜内电位下降变负而膜外电位上升变正;并由于电场的作用,膜外排斥 K^+ 外流,膜内则吸引牵制 K^+ 向外流动。当膜内外的 K^+ 浓度

梯度及其所形成的电位梯度两种相互拮抗的力量相等时, K^+ 的流动达到动的平衡。此外, 静电吸引力也使已经外流的 K^+ 不能远离, 只能停留在膜的表面。在上述过程中, Na^+ 和 Cl^- 等其它离子, 也按着浓度梯度和电位梯度运动, 但因其通透系数很小对总的电位变化影响不大, 所以静息电位主要是 K^+ 外流所形成的跨膜电位, 造成外正内负的极化状态, 持续维持着一定的电位差。此电位差相当于 K^+ 浓差电位或 K^+ 平衡电位。实验结果也证明, 静息电位的大小, 主要决定于膜对 K^+ 的通透性和浓度梯度, 当膜的通透性降低或浓度梯度减小时, 均可使静息电位减小, 反之则可使静息电位增大, 如增加细胞外液中的 K^+ 浓度时, 静息电位减小。

2、动作电位的成因 当细胞膜受到各种刺激达到阈值时, 可以引起 Na^+ 通道蛋白质的构型改变, 使 Na^+ 通道突然完全开放而 K^+ 通道则趋向封闭, Na^+ 的通透性比静息时增加500倍。此时由于膜外 Na^+ 浓度远比膜内为高 (约为10 : 1), 并且膜电位比膜外为负, 这两方面的条件都有助于 Na^+ 带着正电荷向膜内流动, 膜内电位急剧上升, 直到它所形成的膜内正电位足以阻止带正电荷的 Na^+ 流入为止, 即膜内外 Na^+ 浓度梯度及其所形成的电位梯度两种相互拮抗的力量相等。这时膜两侧的电位差相当于 Na^+ 的平衡电位。所以动作电位的上升相 (亦称除极相), 虽亦有其他离子参与, 但主要是由 Na^+ 快速内流所形成的跨膜电位, 因此其幅度和速度主要决定于膜对 Na^+ 的通透性和浓度梯度。实验证明, 当减少细胞外液中的 Na^+ 浓度时, 上升相的高度减小而对静息电位的数值无影响。 Na^+ 、 K^+ 通道的变构是短暂的, 所以紧接着膜对 Na^+ 的通透性降低, 对 K^+ 的通透性复又增高, 于是 K^+ 因膜外为负和膜内 K^+ 浓度高, 驱使 K^+ 外流, 使膜内电位不断下降, 重新达到 K^+ 平衡电位, 形成动作电位的下降相 (亦称复极相)。在复极后的静息时期, 钠泵活动增强, 将兴奋时进入细胞内的 Na^+ 排出, 并将逸出的 K^+ 移入, 以恢复兴奋前的离子分布状态, 为下次兴奋作好准备。可见动作电位是由于细胞膜受刺激后对离子的通透性发生改变而产生的。

五、动作电位的引起和传播

(一) 电流的刺激作用

如图1—6所示, 将微电极刺入肌细胞内, 联接直流刺激装置给予电流刺激, 再用一微电极作为引导电极, 尽量地靠近刺激电极刺入细胞内, 观察刺激电流与膜电位之间有何关系, 试图了解刺激和膜的通透性变化之间存在着何种内在联系。若将刺激电极与刺激装置的阳极相连, 则在接通电源时将有一个由膜内向外的电流穿过膜流动, 此时观察到膜电位的绝对值减少, 即引起除极化 (图1—6中的实线); 相反, 若改为阴极通以内向电流时则引起超极化 (图1—6之虚线)。刺激强度小于阈值时, 除极化或超极化均伴随刺激强度的增强而增大 (图1—6·A、B)。若再增强刺激电流, 除极化达到一定水平时, 会突然间进行再生性活动而出现动作电位, 称此临界水平为阈电位 (threshold membrane potential) 亦称临界除极化 (图1—7·C)。通过上述实验例不难看出, 兴奋是静息电位除极到临界水平 (阈电位) 时产生的。阈值是使静息电位 (—90

mV)减小到阈电位(-56mV)所需要的电流强度,大约是34mV。只有对细胞膜通以外向电流才能引起兴奋,因此,用细胞内电极刺激时为阳极,而用细胞外电极时则为阴极。

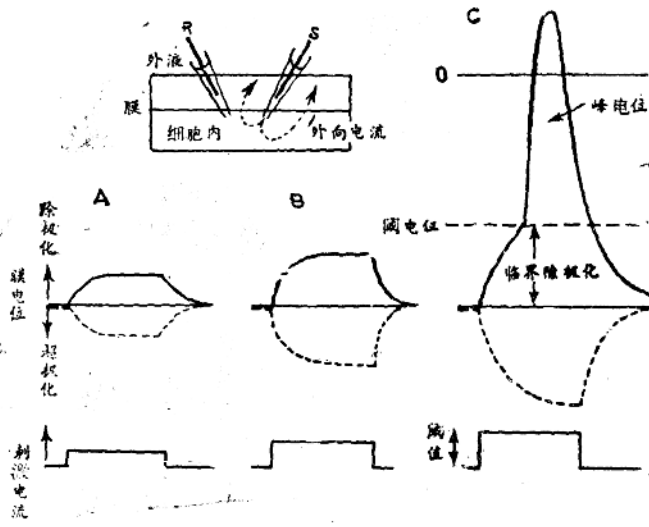


图1—6 电刺激引起的膜电位变化
S为刺激电极, R为引导电极

这是因为当膜有外向电流通过时,由于膜具有一定的电阻,于是在膜两侧会产生一个内正外负的电位降,这个电压降则使膜两侧原有的内负外正的静息电位数值减小,因此作用于膜上的电场力的改变,可能引起 Na^+ 通道蛋白质内部某些带电基团的位置移动或转动产生变构现象,当达到临界水平时 Na^+ 通道全部开放,从而呈现动作电位。

上述实验还说明,阈下刺激虽不引起动作电位,但对细胞膜并不是没有作用,可使静息电位轻度减小,并随着刺激强度的增加而加大,这种电变化称为局部反应或局部电位。局部反应的特点是它不向外扩布但可以进行空间性和时间性总和,即在细胞膜相邻近的部位同时施予两个以上的阈下刺激时,能引起一次动作电位的产生,或在细胞膜上的一点连续施予两个以上的阈下刺激,如果两个阈下刺激的时间间隔够短,即在第一个阈下刺激引起的局部反应尚未消失时给予第二个阈下刺激,这两个局部反应可以叠加起来,如达到临界除极化水平便可引起动作电位。空间性总和多见于中枢突触部分,时间性总和多见于神经系统的外周部分。

(二) 动作电位在同一细胞内的传播

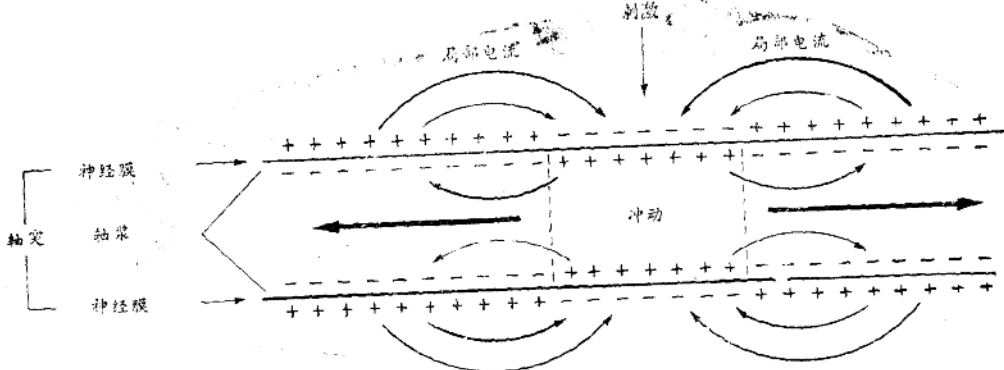


图1—7 动作电位传播原理示意图

如前所述,当用细胞内电极刺激肌细胞时,在阳极下产生动作电位,其振幅可达125mV(静息电位-90mV,动作电位的超射部分为+35mV)。因膜两侧的液体都是导电的,所以兴奋部与其相邻近的未兴奋部之间因存在有电位差故有电荷移动,必然会产生局部电流(图1—7)。而使静息电位达到临界除极化只需34mV,所以这个较强的局部电流起到外加电流刺激的作用,足以使锋电位前沿处于静息状态的部分发生除极化等变化,并且使锋电位不停地向前推移,因此可以迅速地扩布到整个细胞(图1—7)。

(三) 动作电位的波形

★动作电位的波形可因记录的方法不同而有所差异。这与引导电极所放置的部位密切相关。以微电极细胞内记录法所侧得的波形已如前述,现就细胞外电极记录法加以简单地说明。

将神经自体内取出放于空气中,其上置一对引导电极和一对刺激电极。将刺激电极联接于刺激器上给予脉冲刺激时,在阴极下产生动作电位并以一定速度沿神经向外传导,当传至引导电极时,即可通过放大器导入示波器得以观察(图1—8)。此法是借微量的生理盐溶液将神经和电极相连接使之通电。可以认为,这种情况和把神经置于生理盐溶液中引导电极放在离膜非常近处的情况是一样的。

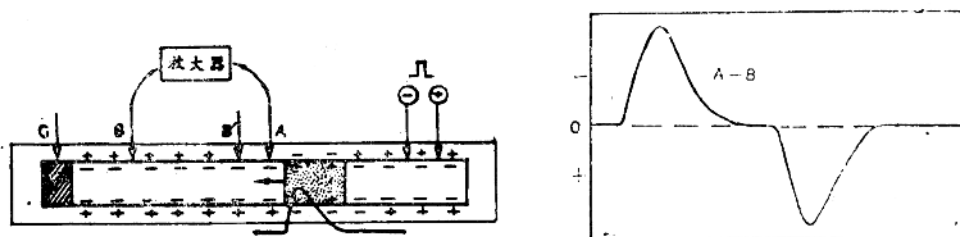


图1—8 动作电位引导法

如图1—8所示,如二引导电极A、B间距大于动作电位的波长时,动作电位通过电极A下时,A点除极较B点电位低,当动作电位通过电极B下时,则出现相反情况,B点的电位比A点低,可观测到图1—9中A—B那样的动作电位。若将电极B移至B'位置靠近A进行观测,此时A点的电位变化虽与上同,但由于B'点的变化在A点的变化尚未终止之前即已开始,所以可得图1—9·A—B'那样的二者代数和的波形。称此为双相动作电位(biphasic action potential)。

将神经的末端C用可卡因等麻醉使其不能兴奋后,将B电极移至C处,此时因C点不再兴奋只能观测到A点的电位变化(图1—9·A—C),称此为单相动作电位(monophasic action potential)。双相动作电位只不过是用电极所得到的两个单相动作电位的差。如二电极相距够远则可得到两个单相动作电位。

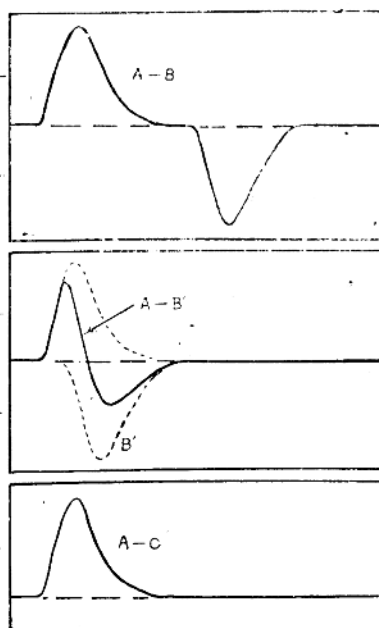


图1—9 动作电位的波形