

精编生理学

王志宏 刘慧敏 主编



山东科学技术出版社

精编生理学

(供中药学、药学、制药工程等专业用)

主 编 王志宏 刘慧敏

副主编 张发艳 吴 江 姚 建 宋英华 吴智春

编 委 王桂美 李文超 杨实华 周生余 庞小刚

赵启韬 赵 静 董军奎



山东科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

精编生理学/王志宏,刘慧敏主编. —济南: 山东科学技术出版社, 2016.6

ISBN 978 - 7 - 5331 - 8277 - 9

I. ①精… II. ①王… ②刘… III. ①人体生理学—医学院校—教材 IV. ①R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016) 第 128727 号

精编生理学

主编 王志宏 刘慧敏

主管单位: 山东出版传媒股份有限公司

出 版 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市玉函路 16 号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098088

网址: www.lkj.com.cn

电子邮件: sdkj@sdpress.com.cn

发 行 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市玉函路 16 号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098071

印 刷 者: 山东金坐标印务有限公司

地址: 莱芜市嬴牟西大街 28 号

邮编: 271100 电话: (0634) 6276023

开本: 787mm × 1092mm 1/16

印张: 9.5

版次: 2016 年 6 月第 1 版 2016 年 6 月第 1 次印刷

ISBN 978 - 7 - 5331 - 8277 - 9

定价: 18.50 元

前 言

生理学是一门研究机体正常生命活动规律的科学,是医学教育中一门重要的基础学科。为了适应我国高等中医药教育发展的需要,使学生更系统、更全面了解生理学的基本概念和基本理论,根据教学实际情况,我们编写了这本适合药学及非医类专业学生学习的生理学教材。

本教材编写过程中,力求做到:①加强教材的针对性,使教材内容更贴近所需专业教学大纲及教学特点的要求;②坚持教材的科学性和先进性,力求用简洁的语言准确描述每一个生理学概念,并适当介绍一些新的研究进展;③教材始终贯彻辩证的科学思维方法,在强调人体功能整体性的同时,更加注重各章节内及章节之间的逻辑联系。

本教材的编写在内容的选择、章节安排及叙述方法等方面作了一些新的尝试,限于编者认识水平、学识水平的限制,难免会存在不足之处,望得到广大师生的批评指正。

《精编生理学》编写组

2016.6

目 录

前 言	1
第一章 绪论	1
第一节 生理学的研究内容和任务	1
第二节 生命活动的基本特征	2
第三节 机体功能的调节	3
第二章 细胞的基本功能	6
第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能	6
第二节 细胞的跨膜信号转导	9
第三节 细胞的生物电现象	10
第四节 骨骼肌细胞的收缩功能	15
第三章 血液	18
第一节 概述	18
第二节 血细胞生理	21
第三节 血液凝固和纤维蛋白溶解	27
第四节 血型与输血	31
第四章 血液循环	34
第一节 心脏生理	34
第二节 血管生理	44
第三节 心血管活动的调节	50
第五章 呼吸	55
第一节 肺通气	55
第二节 呼吸气体的交换	61
第三节 气体在血液中的运输	63
第四节 呼吸运动的调节	65
第六章 消化和吸收	68
第一节 概述	68
第二节 口腔内消化	70
第三节 胃内消化	71

第四节 小肠内消化	73
第五节 大肠内消化	75
第六节 吸收	76
第七章 能量代谢和体温	79
第一节 能量代谢	79
第二节 体温及其调节	81
第八章 尿液的生成与排出	88
第一节 肾脏的结构和血液循环特点	88
第二节 尿液生成的过程	89
第三节 尿液生成的调节	96
第四节 尿液的浓缩与稀释	98
第五节 尿液及其排出	99
第九章 内分泌	101
第一节 概述	101
第二节 下丘脑与垂体	102
第三节 甲状腺	105
第四节 甲状旁腺激素、降钙素及维生素 D ₃	107
第五节 肾上腺	109
第六节 胰岛	111
第十章 神经系统	113
第一节 神经系统的基本结构与功能	113
第二节 神经元间的信息传递	115
第三节 反射中枢活动的基本规律	120
第四节 神经系统的感觉分析功能	123
第五节 神经系统对姿势和运动的调节	127
第六节 神经系统对内脏活动的调节	133
第十一章 视觉、听觉与前庭感觉	137
第一节 概述	137
第二节 视觉器官	138
第三节 听觉器官	141
第四节 前庭感觉	143
参考文献	144

第一节 生理学的研究内容和任务

一、生理学的研究对象与任务

生理学(physiology)是以生物体的生命活动现象和机体功能为研究对象的一门学科。根据研究对象的不同,分为动物生理学、植物生理学、人体生理学等。**人体生理学(human physiology)**是研究正常人体生命活动及其规律的学科。

生理学的任务是研究机体各部分正常生命现象、功能活动规律及其产生机制、内外环境变化对机体功能活动的影响以及机体对功能活动的调节。中医院校的医学生掌握必要的生理学知识,可为学习其他基础医学和进行科学研究、研究中医药理论、继承和发扬中医学、加速中医药现代化奠定基础。

二、生理学的研究方法与内容

(一) 生理学的研究方法

生理学是一门实验性学科,其知识主要是在实验中获得的。根据实验对象的不同,分为动物实验与人体观察。一般生理学研究皆以动物实验为主,只有在不影响机体健康的情况下,才允许对人体进行无创伤性实验观察。传统上,动物实验方法分为急性实验和慢性实验两大类。

1. 急性实验 可分为离体实验和在体实验两种:①离体实验是指从活的或是刚被处死的动物体中摘取出所要研究的器官、组织或细胞等,放置于人工控制的实验环境中进行观察,分析其功能活动规律及原理。②在体实验是指用药物麻醉或破坏脑和脊髓等方法处理实验动物后,施行手术暴露所需要进行实验的器官,施加各种因素进行各种预定的观察、记录等。急性实验的实验条件易于控制、观察直接、无关因素的影响少,结果易于分析。

2. 慢性实验 通常是在无菌无痛条件下,对动物施行手术,暴露、摘除、破坏、切除或移植某些器官,待手术创伤恢复后,动物在清醒或接近正常生活状态下,观察其功能缺损、功能紊乱表现等,以分析各器官、组织在正常状态下的功能活动规律的实验。慢性实验最大的优点在于实验动物处在清醒状态,各器官间保持了自然关系,其各种功能接近常态。由于此类实验可使实验动物较长时间存活下去,所以可多次、重复进行预定的同一个指标的观察、分析,获得的结果更接近于整体自然状态。但慢性实验方法复杂,影响因素较多。

(二) 生理学的研究内容

人体的各种功能活动是以相应的结构为基础的。在结构上,人体是由器官、系统组成的,器官、系统由组织细胞构成,细胞又由生物大分子所构成。所以,对机体功能活动的研究通常是在三个水平——细胞和分子水平、器官和系统水平、整体水平上进行的。

1. 细胞和分子水平 主要是研究细胞内各亚微结构的功能和生物大分子的理化变化过程。如腺细胞的分泌、神经细胞的传导与传递、肌细胞收缩的分子机制等研究。细胞、分子水平的研究有助于加深对器官、系统功能的认识以揭示生命活动的本质。

2. 器官和系统水平 主要是研究机体各器官或系统的活动规律、调节机制和内外环境变化的影响等。如心脏的射血,动脉血压的形成和影响因素,神经和体液因素对心血管活动的调节等就是以心脏、血管及整个循环系统作为研究对象所获得的知识。

3. 整体水平 以完整的机体作为研究对象,研究机体内各器官、系统之间功能活动的内在联系与规律,以及内外环境因素变化对整体功能活动的影响等。整体功能活动并非是各个器官、系统功能活动的简单总和,而是机体通过对各器官、系统结构和功能的协调与整合,产生更复杂、更高级、适应能力更强的功能活动。因此,细胞和分子水平的研究虽然能更深入地了解机体活动规律的机制,但整体水平的研究却比细胞和分子水平的研究更为复杂。

第二节 生命活动的基本特征

一、新陈代谢

新陈代谢 (metabolism) 是指机体与环境之间不断地进行物质和能量交换,实现自我更新的过程。包括物质代谢和能量代谢两个方面,物质代谢又分为合成代谢与分解代谢两种。

在生命活动进行过程中,机体从外界环境中获取营养物质并转变成自身的组成物质,同时储存能量;另一方面,机体又不断地将自己原有物质分解为代谢产物并排出体外,同时释放出能量供给机体生命活动的需要。前一过程称为合成代谢或同化作用,后一过程称为分解代谢或异化作用。物质的合成代谢是贮存能量的过程,其分解代谢是释放能量的过程。新陈代谢一旦停止,生命也将结束。

二、兴奋性

活的组织、细胞或机体对于内外环境变化发生反应的能力或特性,称为**兴奋性 (excitability)**。而这种能够引起机体产生反应的内外环境变化,称为刺激。生理学将由刺激引起机体内部代谢过程及外部活动发生相应的改变称为**反应 (reaction)**。反应有两种表现形式:一种是由相对静止变为活动状态,或由活动较弱变为活动较强的过程,称为**兴奋 (excitation)**;另一种反应与兴奋相反,在接受刺激后由活动转为静止状态,或由活动较强转为活动较弱的过程,称为**抑制 (inhibition)**。

不同组织和细胞的兴奋性是不一样的,在机体中神经细胞、肌细胞和腺体细胞的兴奋性

最高,在生理学中将此类细胞称为**可兴奋细胞(excitable cell)**。兴奋的表现形式多种多样,如腺细胞的分泌、肌细胞的收缩、神经细胞的神经冲动等。三种可兴奋细胞虽然在兴奋时有不同的外部表现,但是它们在发生兴奋时均有一个共同的变化,即产生可传导的跨膜电位变化——动作电位,故动作电位通常被认为是可兴奋性细胞发生兴奋的标志。

三、适应性

适者生存是生物进化过程中的基本规律之一。机体会根据内外环境的变化,调整体内各部分的功能及相互关系,以保持内环境和机体生理功能的稳定,保证生命活动的正常进行,机体的这种生命活动特性称为**适应性(adaptability)**。

机体的适应性是有一定限度的,如果超过限度,就会产生适应不全,甚至导致病理性损害。

四、生殖

生物体生长发育到一定阶段后,具有产生与自己相似的子代个体的功能称为**生殖(reproduction)**。由于人类及其他高等动物在进化过程中已经分化为雄性与雌性两种个体,两种性别的个体分别分化出了雄性和雌性生殖细胞,通过两性生殖细胞的结合才能产生子代个体。通过个体的生殖功能实现了种族的不断繁衍和生命活动的延续,所以生殖也是生命活动的基本特征。

第三节 机体功能的调节

一、机体功能的调节方式

人体由多个系统、器官、组织和细胞按一定的形式组织起来,机体内部各组成部分之间相互协调、密切配合,形成一个有序的整体;作为一个整体,人体又与外界环境相接触,并能对环境变化做出适应性反应。这是由于人体内存在着重要的调节装置,并能对各种生理功能进行有效的调节。

机体的调节方式归纳起来主要有三种,即神经调节、体液调节和自身调节。

(一) 神经调节

神经调节(nervous regulation)是指通过中枢神经系统的活动,对人体功能发挥的调节作用。神经调节的基本方式是**反射(reflex)**。反射是指机体在中枢神经系统参与下,对内外环境变化做出有规律性的适应性反应。反射活动的结构基础称为**反射弧(reflex arc)**。反射弧由五个部分组成:感受器、传入神经、神经中枢(中枢神经系统)、传出神经和效应器。感受器能够感受内外环境的某种特定的变化,并将这种变化转变成神经信号,通过传入神经纤维传至相应的神经中枢,中枢对传入信号进行分析,并做出反应,通过传出神经纤维改变相应效应器官的活动,即完成一次反射活动。反射分为非条件反射与条件反射两类。

神经调节是人体中最重要的调节形式,其特点是:反应迅速、精确,作用短暂而影响范围局限。

(二) 体液调节

体液调节(humoral regulation)是指体内一些细胞产生并分泌的特殊化学物质(如激素等)通过体液到达靶组织,从而影响靶组织生理功能的一种调节方式。通常将激素通过血液循环到全身各处发挥作用,称为全身性体液调节;而组织、细胞产生的乳酸、组胺等化学物质及代谢产物经过局部体液扩散所发挥的作用,称为局部性体液调节。参与体液调节的激素分泌多数直接或间接受神经系统控制,这类调节又称为神经-体液调节。

体液调节的特点是:反应缓慢、作用广泛而持久。

(三) 自身调节

自身调节(autoregulation)是指某些组织、细胞不依赖于神经或体液因素,自身对周围环境变化所发生的适应性反应。

自身调节的特点是:范围和幅度都比较小。其生理意义不及神经与体液调节,但是对于局部器官、组织的生理功能调节仍有重要意义。

二、机体功能活动的自动控制原理

从控制论角度看,人体内存在数以万计的各种控制系统,任何控制系统都由控制部分与受控部分组成,这些控制系统可分为非自动控制系统和自动控制系统两种形式。而自动控制系统又分为反馈控制系统和前馈控制系统。

(一) 反馈控制系统

每一个自动控制系统都是一个闭合回路,即控制部分-受控部分-比较器-监测装置-控制部分,此闭合回路联系又称为反馈联系(图1-1)。由控制部分发出的控制信息到达受控部分,同时受控部分也会不断地有反馈信息回输至控制部分。反馈信息在不同的控制系统中,其传递信息的形式可以不同,但主要是电信号(神经冲动)及化学信号(激素或生物活性物质)等。由受控部分将信息传回到控制部分的过程称为**反馈(feedback)**。反馈又分为负反馈与正反馈。

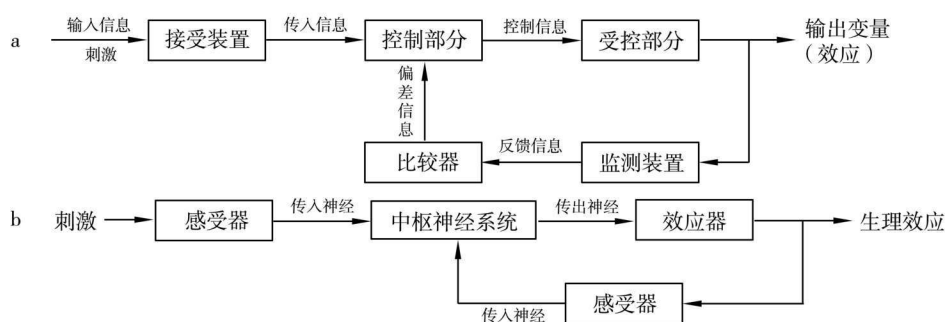


图1-1 机体反馈控制系统与工程上反馈控制系统比较

a. 工程上反馈控制系统; b. 机体反馈控制系统

1. 负反馈(**negative feedback**) 是指受控部分发出的反馈信息,通过反馈联系到达控制部分后,使控制部分的活动向其相反方向变化。

负反馈控制都有一个**调定点(set point)**。调定点是指自动控制系统所设定的一个工作点,使受控部分的活动只能在这个设定的工作点附近的一个狭小范围内变动。

负反馈控制系统在机体内各种调节活动中最常见,由于负反馈调节对系统、器官功能活动具有双向调节的特点,因此,它的重要作用在于维持机体内环境和生理功能的稳态。

2. 正反馈(**positive feedback**) 是指受控部分发出的反馈信息,通过反馈联系到达控制部分后,促进或上调了控制部分的活动。因此,正反馈不是维持系统的稳态或平衡,而是打破原先的平衡状态,使整个调控系统处于一种不断地重复与加强的状态。如排尿反射、血液凝固、分娩过程都属正反馈调控。但这种反馈在机体功能活动调控系统中较为少见。

(二) 前馈控制系统

前馈控制(feed – forward control) 干扰信号通过一快捷途径向控制部分发出前馈信号,使控制部分及时地调控受控部分的活动,使人体在内外环境因素的不断变化中与负反馈调节一起维持各种功能的稳定。如上所述,负反馈调节中的反馈信息回输到控制部分,只有在输出变量与调定点发生较大偏差后,才能够启动负反馈控制系统,所以其调节总是出现滞后现象,并且在纠正偏差时又常常由于矫枉过正而出现波动。通常负反馈调节越敏感,则出现的波动越大;敏感性越低,则滞后越久。因此负反馈控制往往与前馈相结合发挥调节作用,以达到互补。前馈调节由于临时环境条件变化也会出现失误。

前馈控制的主要意义在于在输出变量尚未出现偏差启动负反馈调节之前,已经对受控部分提前发出预见性信息,避免负反馈调节将出现的较大波动与滞后反应。

第二章

细胞的基本功能

细胞是人体最基本的结构和功能单位。组成人体的细胞有 200 多种,形态各异,执行不同的功能。本章主要介绍细胞膜的基本结构与功能,即跨膜物质转运和跨膜信号转导功能、细胞的生物电现象和骨骼肌细胞的收缩功能。

第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能

机体每个细胞都被一层薄膜所包被,称为**细胞膜 (cell membrane)**。它把细胞内容物与周围的环境分隔开,使细胞能相对独立于环境而存在,对维持细胞正常功能有重要作用。此外,细胞内的各种细胞器也被类似的膜性结构包被,因此,将细胞膜和细胞器膜统称为**生物膜 (biological membrane)**。

一、细胞膜的基本结构

细胞膜主要由脂质和蛋白质组成。关于细胞膜中各种物质的排列形式,目前仍采用 1972 年 Singer 和 Nicholson 提出的**液态镶嵌模型 (fluid mosaic model)**。其主要内容为细胞膜是以液态脂质双分子层为基架,其中镶嵌有不同结构和功能的蛋白质(图 2-1)。

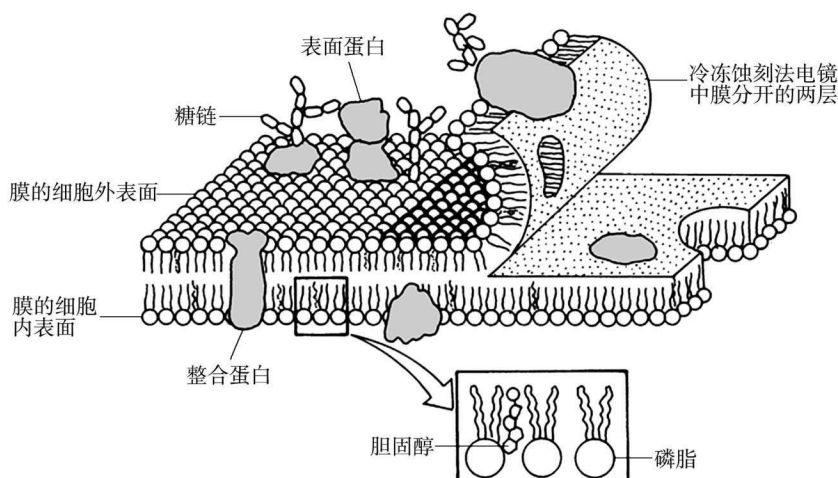


图 2-1 细胞膜的液态镶嵌模型

(一) 脂质双分子层

膜脂质中磷脂占 70% 以上,其次是胆固醇。磷脂和胆固醇都是双嗜性分子,一端是磷酸

和碱基或羟基形成亲水性基团,另一端是脂肪酸烃链形成疏水性基团。在膜中,亲水性基团都朝向膜的表面,而疏水性基团则在膜内两两相对。

膜脂质的熔点较低,在体温条件下呈液态,因而膜具有流动性,故细胞能进行变形运动。胆固醇含量增高可引起膜流动性降低。

(二) 细胞膜蛋白质

膜结构中的蛋白质分子是以 α 螺旋或球形结构分散镶嵌在脂质双分子层中,主要以**表面蛋白(peripheral protein)**和**整合蛋白(integral protein)**两种形式与膜脂质结合,前者占膜蛋白的 20% ~ 30%; 后者占 70% ~ 80%。

细胞膜的功能同镶嵌蛋白质的功能密切相关。如物质的跨膜转运与载体蛋白、通道蛋白、离子泵等相关; 信息传递与受体蛋白相关; 能量转化与 ATP 酶相关等。

(三) 细胞膜上的糖类

细胞膜上糖类的含量在 2% ~ 10%, 主要是一些寡糖和多糖链。它们与膜的脂质或蛋白质结合,形成糖脂和糖蛋白。由于这些糖链中单糖排列顺序的不同,使所在的细胞或所结合的蛋白质具有特异性,可作为所在细胞或所结合蛋白质的特异性“标志”,表示某种免疫信息或作为膜受体的“可识别”部分。在人红细胞 ABO 血型系统中,红细胞的不同抗原特性就是由结合在脂质的鞘氨醇分子上的寡糖链所决定的。

二、细胞膜的物质转运功能

细胞在新陈代谢过程中不断有各种物质进出细胞,不同理化性质的物质其转运机制不同。

(一) 被动转运

物质顺浓度差或电位差,无须代谢耗能通过细胞膜进出细胞的过程,称为**被动转运(passive transport)**。根据其是否需要膜蛋白的帮助,又分为单纯扩散和易化扩散两种形式。

1. 单纯扩散 **单纯扩散(simple diffusion)**是指脂溶性小分子物质从细胞膜高浓度一侧向低浓度一侧移动的过程。如人体内 O_2 、 CO_2 、 NO 、尿素等都是以单纯扩散方式进行跨膜转运的。

2. 易化扩散 体内不溶于脂质或低脂溶性的物质在细胞膜蛋白质的协助下,从膜的高浓度一侧向低浓度一侧移动扩散,称为**易化扩散(facilitated diffusion)**。如葡萄糖、氨基酸及 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 等离子从膜高浓度一侧向低浓度一侧的跨膜转运等。根据参与蛋白质种类不同,易化扩散可分为由载体介导和通道介导两种类型。

(1) 载体介导的易化扩散: 介导葡萄糖、氨基酸等脂溶性较小的小分子物质顺浓度差跨膜转运过程的膜蛋白称为**载体(carrier)**。一般认为,载体与溶质的结合位点随构象的改变而交替暴露于膜的两侧,当它在溶质浓度较高的一侧与溶质结合后,即发生构象的改变,并在其浓度较低的一侧与溶质解离。以载体为中介的易化扩散有以下特点: ①结构特异性高,即每一种载体蛋白只能转运具有某种特定结构的物质; ②具有饱和现象,在浓度差较小的范

围内载体转运某一物质的量与该物质的浓度差成正比,但当浓度差增加到某一限度时,载体转运该物质的能力不再增加,即出现饱和现象;③竞争性抑制,如某一载体对 A 和 B 两种结构相似的物质都有转运能力,当提高 B 物质浓度将会减弱载体蛋白对 A 物质的转运数量,这是因为 B 物质占据了一定数量的结合位点。

(2) 通道介导的易化扩散:细胞内外的带电离子,如 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等必须借助细胞膜上特殊蛋白质的帮助才能实现跨膜转运。这种顺势能差使离子跨膜转运的蛋白质称为离子通道(ion channel),是一类贯穿脂质双分子层,中央带有亲水性孔道的膜蛋白。当孔道开放时,使离子能跨越细胞膜。

离子通道的活动表现出明显的离子选择性(ionic selectivity),即每种通道都对一种或几种离子有较高的通透能力,其他离子则不易或不能通过。依据离子的选择性可将通道分为 Na^+ 通道、 K^+ 通道、 Ca^{2+} 通道、 Cl^- 通道、非选择性阳离子通道等相应离子通道。

离子通道还具有门控(gating)特性,每一个通道蛋白分子有两种或三种相对稳定的分子构象。不同分子构象的转换决定离子通道是处于开放(激活)状态,还是关闭(备用或失活)状态。离子通道在未激活时是关闭的,在一定条件下“门”被打开,允许离子通过,这一过程称为门控过程,时间一般都很短。门控离子通道分为三类:①电压门控通道,它们在膜去极化到一定电位时开放,因此也称为电压依从性通道。②配体门控通道或化学门控通道,受膜内外某些化学物质的影响而开放。③机械门控通道,感受细胞膜表面的应力变化,如摩擦力、压力、牵张力等,将细胞机械刺激的信号转化为电化学信号,引起细胞的反应。

(二) 主动转运

物质逆浓度差或电位差,消耗能量通过细胞膜进出细胞的过程,称为主动转运(active transport)。根据能量利用的形式不同,主动转运分为原发性主动转运和继发性主动转运。

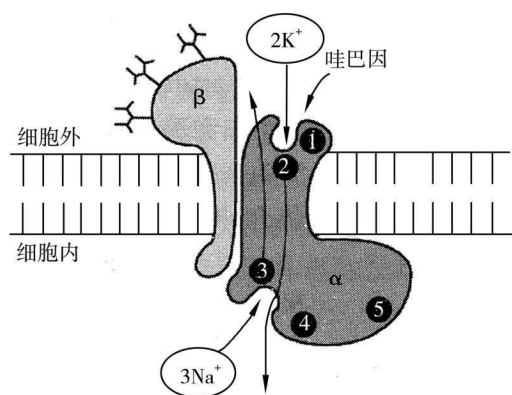


图 2-2 钠泵主动转运示意图

①哇巴因结合位点和②钾结合位点位于 α 亚单位细胞外侧;③钠结合位点、④ATP 磷酸化位点及⑤ATP 结合位点位于 α 亚单位细胞内侧

1. 原发性主动转运 细胞直接利用分解 ATP 产生的能量将离子逆电化学梯度进行跨膜转运的过程,称为原发性主动转运(primary active transport)。在哺乳动物的细胞膜上普遍存在的离子泵是钠-钾泵(sodium potassium pump),简称钠泵(sodium pump),也称 $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ 酶。当细胞内 Na^+ 浓度升高或细胞外 K^+ 浓度升高时,都可激活钠泵,分解 ATP 产生能量,逆浓度梯度将细胞内的 Na^+ 移至细胞外和将细胞外的 K^+ 移入细胞内,从而维持细胞膜内外 Na^+ 和 K^+ 的浓度差。由于钠泵的活动,使细胞内液 K^+ 的浓度为细胞外液中的 30 倍左右,而细胞外液中 Na^+ 的浓度为细胞内液的 10 倍左右。

在一般情况下,每分解 1 分子 ATP,可泵出 3 个 Na^+ ,同时泵入 2 个 K^+ 。由于钠泵的这种活动使细胞外正离子净增而致电位升高,因此也将钠泵称为生电钠泵(electrogenic sodium

pump)。钠泵的这种作用可被其特异性抑制剂哇巴因所阻断(图 2-2)。

细胞代谢能量的 1/3 以上用于维持钠泵的活动,钠泵的活动具有重要的生理意义:①钠泵活动造成的胞内高 K^+ 浓度,是胞质内许多代谢反应所必需的;②维持胞质渗透压和细胞容积的相对稳定;③ Na^+ 在膜两侧的浓度差也是其他许多物质继发性主动转运(如葡萄糖、氨基酸的主动吸收等)的动力;④钠泵活动造成的膜内外 Na^+ 和 K^+ 的浓度差,是细胞生物电活动产生的前提条件。

主动转运是人体最重要的物质转运形式,除钠泵外,还有钙泵,也称 $Ca^{2+} - Mg^{2+} - ATP$ 酶,广泛分布于细胞膜、内质网膜和肌质网膜上;质子泵,有 $H^+ - K^+ - ATP$ 酶和 $H^+ - ATP$ 酶两种。这些泵蛋白都以直接分解 ATP 为能量来源,将有关离子进行逆浓度差的转运。

2. 继发性主动转运 物质在进行逆电化学梯度的跨膜转运时,所需的能量并不直接来自 ATP 的分解,而是来自 Na^+ 在膜两侧的浓度势能差。这种间接利用 ATP 能量的主动转运过程称为继发性主动转运(secondary active transport)。

葡萄糖在小肠黏膜和肾小管上皮细胞的吸收是通过 $Na^+ -$ 葡萄糖同向转运体(Na^+ glucose symporter)完成的。

(三) 囊泡转运

大分子物质或物质团块不能直接穿越胞膜,需要在细胞膜产生的囊泡帮助才能进出细胞,称为囊泡转运(vesicular transport)。大分子物质由细胞内转运到细胞外的过程称为出胞(exocytosis)。而大分子物质进入细胞的过程称为入胞(endocytosis)。

1. 出胞 是指胞质内的大分子物质以分泌囊泡的形式排出细胞的过程。如外分泌腺细胞将酶原颗粒和黏液排放到腺导管、内分泌腺细胞将激素分泌到组织液,以及神经末梢神经递质的释放等均属于出胞过程。

2. 入胞 入胞是大分子物质进入细胞内的一种方式,在入胞过程中,细胞膜内陷形成囊泡,将大分子物质包裹其中使之进入细胞。

第二节 细胞的跨膜信号转导

细胞具有感受并转导环境刺激信号,调节细胞代谢、增殖、分化以及凋亡等各种功能活动。这一调节过程是通过体内细胞产生的神经递质、激素、细胞因子、气体分子等信号分子作用于相应的受体进行的。这些能与受体发生特异性结合的活性物质称为配体(ligand)。大多数信号分子是通过作用于细胞膜表面的受体引发靶细胞相应的功能改变,这一过程被称为跨膜信号转导(transmembrane signal transduction)。根据细胞膜上感受信号物质的蛋白质分子的结构和功能的不同,跨膜信号转导的路径大致可分为 G 蛋白耦联受体介导的信号转导、酶耦联受体介导的信号转导和离子通道受体介导的信号转导三类。

一、G 蛋白耦联受体介导的信号转导

G 蛋白耦联受体(G protein-linked receptor)介导的信号转导是由膜受体、G 蛋白、G

蛋白效应器、第二信使、蛋白激酶(**protein kinase, PK**) 等存在于细胞膜、细胞质及细胞核中一系列信号分子的连锁活动来完成的信号转导。由于这类膜受体都要通过 G 蛋白才能发挥作用,故称 G 蛋白耦联受体介导的信号转导。

二、酶耦联受体介导的信号转导

细胞膜的酶耦联受体通常具有两个组成部分,即膜外与配体结合的受体部分和膜内具有酶功能的部分。当配体与受体结合后能够激活酶实现信号转导功能。酶耦联受体中较重要的有酪氨酸激酶受体、酪氨酸激酶结合型受体和鸟苷酸环化酶受体。这类受体包括了促红细胞生成素受体、生长素受体等。

三、离子通道受体介导的信号转导

离子通道受体也称促离子型受体(**ionotropic receptor**),这些受体由多个跨膜亚单位组成,这些亚单位围绕形成“孔道”结构。当受体激活后,蛋白质构象发生改变,使通道开放,引起跨膜离子流动,从而实现信号的跨膜转导。典型的例子就是骨骼肌的 N_2 型胆碱能受体。

第三节 细胞的生物电现象

机体活的细胞不论在安静状态还是在活动状态下,都具有电的变化,这种现象称为**生物电现象(bioelectricity phenomenon)**。机体细胞的多种活动,如腺细胞的分泌、肌细胞的收缩等都是以生物电活动为基础。在体表记录到的心电、脑电、肌电、胃肠电活动等都是生物电现象的表现。细胞生物电是细胞膜内外两侧带电离子的不均匀分布和一定形式的跨膜移动的结果。在正常情况下,细胞膜两侧存在一定的电位差,称为**膜电位(membrane potential)**。细胞的膜电位主要有两种表现形式:一种是细胞在安静状态下相对稳定的静息电位;另一种是细胞受到刺激时一过性迅速变化的动作电位。本节将重点讨论静息电位和动作电位及其产生的离子机制。

一、静息电位及其产生原理

(一) 细胞的静息电位

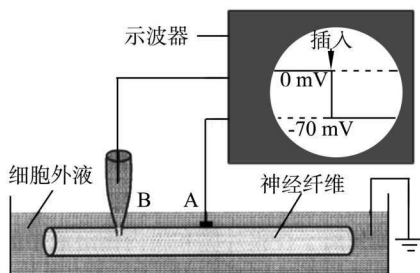


图 2-3 神经纤维静息电位测定示意图

A. 参考电极 B. 测量电极

静息电位(resting potential, RP) 是指细胞在静息状态下存在于细胞膜两侧的电位差。如图 2-3 所示,细胞膜两侧的电位差是以细胞外为零电位的膜内电位。各种细胞的膜内电位在静息状态下是稳定的、分布均匀的负电位,范围在 $-100 \sim -10$ mV 之间,例如骨骼肌细胞的静息电位约为 -90 mV,红细胞约为 -10 mV。

人们通常把静息电位存在时细胞膜电位内负外

正的状态称为极化(**polarization**);若膜电位增大称为超极化(**hyperpolarization**);膜电位减小称为去极化(**depolarization**);去极化至零电位后膜电位如进一步变为正值(内正外负), 则称为反极化或超射(**overshoot**);细胞膜去极化后再向静息电位方向恢复的过程称为复极化(**repolarization**)。

(二) 静息电位产生原理

静息电位的产生与细胞膜内外两侧的离子不均衡分布及膜在不同生理条件下对各种离子的通透性不同有关。细胞膜内外离子分布差异很大,膜外有较多的 Na^+ 和 Cl^- ,膜内则是 K^+ 和带负电的大分子有机物较多。据测定,各类细胞膜外 Na^+ 浓度为膜内的 7 ~ 12 倍,而膜内的 K^+ 浓度为膜外的 20 ~ 40 倍。膜内外各种离子的不均衡分布为离子被动跨膜移动提供了势能贮备。安静状态下,膜对 K^+ 的通透性最大,对 Cl^- 次之,对 Na^+ 的通透性很小,仅为 K^+ 的 1/100 ~ 1/50,而对带负电的大分子有机物则几乎不通透。因此, K^+ 可顺浓度差向膜外扩散,而膜内带负电的大分子有机物则被留在细胞内。这样,随着 K^+ 的外移,膜外正电荷数增多,电位升高,膜的两侧就产生了电位差,即膜外带正电,膜内带负电。但 K^+ 外流并不能无限制地进行下去,因为 K^+ 外流形成的外正内负的电场力会阻止 K^+ 继续外流。当浓度差(即促使 K^+ 外流的动力) 和电位差(即 K^+ 外流的阻力) 使 K^+ 移动的效应达到平衡时, K^+ 的跨膜净通量为零。这时, K^+ 外流所造成的膜两侧的电位差也稳定于某一数值不变,称为 K^+ 的平衡电位(**K^+ equilibrium potential, E_K**), 也就是静息电位。

二、动作电位及其产生原理

(一) 细胞的动作电位

细胞受到刺激时,膜电位在静息电位的基础上发生一次迅速的、短暂的、可向远端传播的电位波动,称为动作电位(**action potential, AP**)。动作电位是可兴奋细胞发生兴奋时所具有的特征性表现,常作为兴奋的标志。实验发现:哺乳动物的神经纤维和肌细胞在安静时,膜外带正电,膜内带负电,其静息电位值为 $-90 \sim -70 \text{ mV}$,当细胞受到适宜的刺激而发生兴奋时,膜内外的电位差迅速减小直至消失,进而出现膜两侧电位极性倒转的现象,即膜外带负电,膜内带正电,膜内电位值可达 $+20 \sim +40 \text{ mV}$ (图 2-4)。然而,这种膜电位极性倒转现象只是暂时的,很快就恢复到受刺激前膜外为正、膜内为负的极化状态。动作电位可分为上升支和下降支。上升支

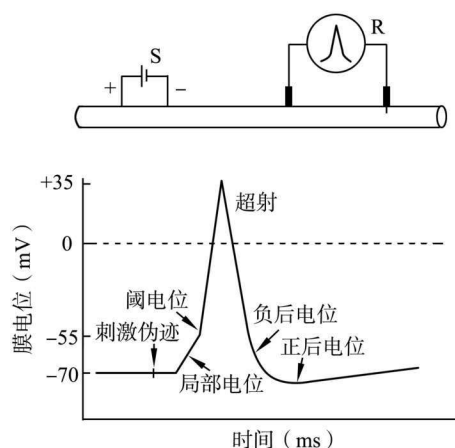


图 2-4 测量单一神经纤维膜电位的实验模式图

R: 记录仪器; S: 电刺激器

当测量电极中的一个微电极刺入轴突内部时,可发现膜内较膜外电位低 70 mV。当受到一次短促的阈上刺激时,膜内电位迅速上升到 $+35 \text{ mV}$,经 0.5 ~ 2.0 ms 后又恢复到刺激前的状态