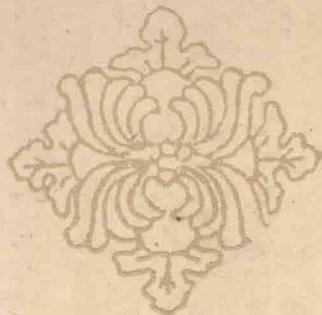


医疗卫生系讲义

生理学



中国农村智力开发函授学院编

生 理 学

王毓钟 编写
王友京

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 概述.....	(1)
第二节 生命的基本特征.....	(3)
复习题.....	(4)
第二章 细胞生理	(4)
第一节 细胞的基本结构和机能.....	(4)
第二节 细胞的生物电现象和兴奋性.....	(8)
第三节 肌肉细胞的收缩机能.....	(10)
复习题.....	(13)
第三章 血液	(13)
第一节 概述.....	(13)
第二节 血浆.....	(16)
第三节 红细胞、白细胞和血小板生理.....	(18)
第四节 血液凝固和纤维蛋白溶解.....	(22)
第五节 血量、输血和血型.....	(24)
复习题.....	(27)
第四章 血液循环	(27)
第一节 心脏生理.....	(27)
第二节 血管生理.....	(35)
第三节 心血管活动的调节.....	(39)
第四节 器官循环.....	(42)
第五节 祖国医学的循环概念.....	(44)
复习题.....	(44)
第五章 呼吸	(45)
第一节 肺通气.....	(45)
第二节 呼吸气体的交换和运输.....	(49)
第三节 呼吸的调节.....	(52)
第四节 特殊环境对呼吸的影响.....	(55)
复习题.....	(55)

第六章 消化与吸收	(56)
第一节 概述	(56)
第二节 口腔内的消化	(57)
第三节 胃内的消化	(58)
第四节 小肠的机能	(61)
第五节 大肠的机能	(63)
第六节 吸收	(64)
第七节 胃肠道激素	(66)
第八节 祖国医学的脾胃概念	(67)
复习题	(68)
第七章 能量代谢和体温调节	(68)
第一条 能量代谢	(68)
第二节 体温调节	(73)
复习题	(77)
第八章 尿的排泄	(77)
第一节 肾脏的结构与机能	(78)
第二节 尿生成过程	(79)
第三节 尿液的浓缩和稀释	(82)
第四节 血浆清除率	(84)
第五节 肾功能的调节	(84)
第六节 尿的排放	(86)
复习题	(87)
第九章 感觉器官	(87)
第一节 概述	(87)
第二节 皮肤感觉	(88)
第三节 内感受器	(89)
第四节 视觉	(91)
第五节 听觉	(94)
第六节 嗅觉和味觉	(96)
复习题	(97)
第十章 神经系统	(97)
第一节 神经系统结构和功能的进化	(98)
第二节 神经元的一般活动规律	(98)
第三节 神经纤维	(103)
第四节 神经反射活动	(105)
第五节 神经系统的感受机能	(106)
第六节 神经系统对躯体运动的调节	(110)

第七节	植物神经系统对内脏机能的调节	(114)
第八节	脑的高级机能	(118)
第九节	针刺镇痛的神经生理学基础	(121)
复习题		(122)
第十一章	内分泌系统	(123)
第一节	概述	(123)
第二节	甲状腺	(125)
第三节	甲状旁腺	(127)
第四节	胰岛	(128)
第五节	肾上腺	(129)
第六节	腺垂体	(132)
第七节	神经垂体	(134)
第八节	其它内分泌物质	(135)
复习题		(136)
第十二章	生殖	(136)
第一节	男性生殖器官的生理	(137)
第二节	女性生殖器官的生理	(138)
第三节	受精、妊娠和授乳	(140)
第四节	计划生育	(141)
复习题		(142)

第一章 絮 论

第一节 概述

一、生理学的任务

生理学是重要的医学基础理论学科之一，它是研究机体生命活动及其规律的科学。按照研究对象的不同可分为很多分支，如普通生理学、比较生理学、动物生理学、植物生理学、以及人体生理学等。本讲义按教学计划的要求，主要论述人体生理学。

人体生理学的任务就是阐明人体及其各个组成部分所表现的各种生命现象或生理活动。例如呼吸、血液循环、消化吸收、排泄、生殖、肌肉运动等等生理活动机理、发生条件以及各种内部环境对这些生理功能的影响，从而认识人的整体及其各部分机能活动的规律。掌握和运用这些规律，可以对疾病的发生、发展过程和疾病的治疗等研究提供理论基础，最终为生产实践和医学实践服务。另一方面生产实践和医学实践也在不断地给生理学提出新的理论课题，促进生理学理论研究的不断扩大和深入。

二、生理学的研究对象

人体的结构和功能十分复杂，生理学的研究内容非常广泛，并且日益深入。为了深入地、完整地、全面地认识机体的生理功能，需要从不同的角度、不同的层次或不同水平进行研究。现代生理学的研究大致可以分为三个不同的水平。

(一) 整体水平的研究 整体水平的研究是研究人体生理学十分重要的一个方面。主要是研究人体整体情况下，各系统机能活动之间的相互关系及完整人体与环境之间的相互作用。例如气温变化、高压、缺氧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；生产劳动、体育运动及思想、情绪变化对人体及各系统机能活动的影响；针灸时对人体机能活动影响；整体活动中各机能系统活动的调节机制与规律等等都是整体水平的研究的课题。在整体水平研究方面，应当重视研究思想情绪等高级神经活动对内脏生理功能的影响，必须重视社会条件对人体的生理功能，如循环、呼吸、消化及大脑生理功能的影响。现代生理学已充分注意到了神经系统在调节整体生理功能活动中的重要性。

(二) 器官、系统水平的研究 它是以器官和系统为对象，研究器官及系统是怎样进行活动的，机能活动有何特殊性，是怎样发生的，受哪些因素的影响，在整体生命活动中起什么作用等。例如心脏搏动的变化可以是整体水平的研究，但是进一步分析研究心脏是怎样射血的，心搏的快慢强弱受哪些因素的影响等，就需要对心脏这一脏器进行观察或实验研究才能阐明。

(三) 细胞、分子水平的研究 主要是研究细胞、细胞内各亚显微结构的机能以及各生物分子如蛋白质、脂类、糖、核酸等的特殊理化过程。研究它们的生命活动的基本过程或规律。例如，心脏收缩是由于心肌细胞中含有特殊的蛋白质，这些蛋白质分子具有一定的排列方式，在一定离子浓度的变化和酶的作用下，其排列方式发生变化，就引起收缩和舒张的活动。

对生物分子、细胞、器官及系统的研究都是为了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。但是整体的生理功能绝不等于局部的生理功能在量

上的相加。所以，上述三个水平的研究，既有联系又有区别，在应用这些研究结果时，必须注意不能随意的套用。

三、生理学的研究方法

生理学知识来自实践，生产实践，尤其是医学实践是生理学知识的来源之一，而较为深入的生理学知识必须来自对生命现象的客观观察和科学实践。在进行生理实验时往往会给机体带来一定的损害，甚至危及生命，因此生理实验材料主要用动物，只有在不影响健康的情况下，才允许在人体进行验证。

生理学应用实验方法主要分为急性和慢性两种。急性实验又可分为离体组织、器官实验法和在体活体解剖实验法。

离体组织、器官实验是从活着或刚死的动物身体上取下所需研究的器官或组织，置于人工的环境中，并保持它的生理功能，以进行研究。

在体活体解剖实验法，是对动物在麻醉或毁坏其大脑的条件下进行手术，暴露所观察的器官进行实验研究。

慢性实验是在正常完整的动物身上或是在适当手术恢复健康后的动物身上，在一定的条件下对某一生理现象进行观察研究。

不同的实验方法各有其优缺点，在进行实验时，应根据研究目的和内容选择适当的方法。此外，要注意不要从动物实验取得的实验结果，无区别地移用于人体。

四、生理学与医学的关系

生理学与医学的关系十分密切。生理学的知识本身就是人们长期与疾病斗争过程中，不断累积和总结出来的。医生为了防病治病，保证人体健康首先必须熟悉正常的人体机能。因此生理学一向被认为是医学的基础科学。生理学的每一重要成就，都直接或间接有助于医学的发展，生理学作为理论依据，可以指导临床实践；而医学实践提出的问题和发展又反过来启发、促进和丰富生理学研究的内容。

五、生理学发展简史

关于人体生理的知识，是随着医疗实践逐渐积累和发展起来的。

从早在公元前二世纪出现的“黄帝内经”一书中可以看到我国古代医学家对人体生理、病理、疾病成因和防治等各方面就具有一定完整的理论体系。1628年英国著名医生威廉·哈维（William Harvey, 1578~1657）所著的“心与血的运动”一书出版，是历史上第一次有明确实验论证的生理学著作。哈维证明了血液循环的正确途径，并指出心脏是循环系中心。伟大的生理学家巴甫洛夫（1849~1936）研究循环系统和消化腺机能的神经调节问题，获得了杰出的成就，后来又集中地研究大脑皮层的生理学，创造了著名的高级神经活动学说。

现代生理学在我国已有数十年的历史，它的发展过程与我国经济基础的变化密切联系着。1926年中国生理学会在北京协和医院诞生，1927年创刊出版了中国生理学杂志，对生理科学在我国的发展起了一定的推动作用。在其后的研究工作中曾涉及生理学的许多方面，如关于胃液分泌、神经肌肉活动、中枢神经系统化学传递、肝脏物质代谢等的研究都是较著名的。新中国成立后，在党和政府的领导和支持下，生理学同其它科学一样，开始蓬勃地发展起来。随着我国四个现代化建设的进程，生理学作为一门医学的基础理论科学，肯定会得到更迅速的发展，为祖国社会主义建设作出更大的贡献。

第二节 生命的基本特征

一切有生命的结构，无论是一个简单的细胞或是复杂的整体，都有生命的基本特征。在系统地学习生理学之前首先简略地指出基本的生理特征。

一、新陈代谢

伟大的革命导师恩格斯曾经指出“生命是蛋白质的存在方式，这个存在方式的重要因素是在于与其周围的外部自然界不断的新陈代谢，而且这些新陈代谢如果停止，生命也就随之停止，结果便是蛋白质的解体”。近代研究生命物质基础的新成就已反复证明了这个科学的论断。所谓新陈代谢就是机体或生命结构与周围环境之间所进行的物质交换过程。机体不断地从周围环境中摄取适当的物质并将这些物质转变为自身的化学组成，同时又将自身上较老的部分分解并排泄到周围环境中去。一切生物都是在与周围环境的不断新陈代谢中实现自我更新。

机体从外界环境中摄取营养物质，并把它们制造成为自身物质的过程叫作同化作用或组成代谢；机体分解自身的物质，把分解产物排出体外，并在物质分解时释放能量，供给机体生命活动的需要，叫做异化作用或分解代谢。两者总称为新陈代谢。物质的合成与分解称为物质的代谢。伴随物质代谢而出现的能量的释放、转化和利用的过程称为能量代谢。

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，这是生命的基本因素，也是生物机体与周围环境之间最基本的关系。机体的生长、发育、繁殖、进化等一切生命现象，无不以新陈代谢为基础；新陈代谢一旦停止，生命也即告终。

二、刺激与反应

刺激就是指引起组织或机体发生反应的环境条件的变化，如机械、化学、温度、电流、声、光等变化都可成为刺激。反应是指组织或机体接受刺激后出现的内部理化过程和外部特征的改变。

一切有生命的物质在受到周围环境条件的刺激时，都有发生反应的能力。我们把活组织或细胞对周围环境改变起反应的能力或特性，称为兴奋性。机体或组织在接受刺激而发生反应时，有两种表现形式。一种是由相对静止转为活动状态，或由弱活动变为强活动状态，这叫兴奋。另一种是由活动状态转入相对静止，或由强活动变为弱活动状态，这叫抑制。刺激必须有一定的持续时间和达到一定的强度，才能引起兴奋。保持一定刺激时间不变，引起组织发生兴奋的最小刺激强度称为刺激阈或阈值。

三、机体活动的完整性及其调节

生物机体，尤其是人体不仅结构复杂，而且功能上也高度分化，不同细胞、组织、器官和系统都有专门的功能，但它们进行活动时却并不彼此孤立，而是密切配合，相互协调。人体的机能活动总是作为一个完整统一的整体来进行的。此外，生物机体和人类生活在周围的环境之中，环境经常地发生变化，随时作用于机体，影响着机体，机体必须发生相应的反应和改变，保持与环境的统一，这样才能维持其正常的生命活动。所以，人体机能活动的变化总是要与环境变化相适应的。

生物机体内部的完整性与统一性以及机体与环境之间的适应性与统一性是怎样得以维持和取得的呢？这主要是机体通过复杂的生理调节过程来实现的。主要的调节方式有神经调节、体液调节和器官、组织及细胞的自身调节三种。

神经调节是机体内最主要的调节方式，它是由神经系统的活动来完成的。神经调节的特点就是迅速而精确。神经调节的基本方式是反射，就是体内外的刺激先作用于有关的感受器，通过传入神经而引起中枢神经系统相应部位的兴奋，然后，后者再沿着传出神经向外周传出，以影响所支配的器官的活动。

机体的各种内分泌腺能分泌多种多样的激素，可以通过血液循环，运往机体各部分，作用于各效应器从而影响机体的代谢、生长、发育、生殖等各种重要生理过程。因激素是通过血液运送的，所以这种方式称为体液调节。

在完整的机体内，神经调节与体液调节是相辅相成的。由于多种器官都有神经支配，内分泌腺的分泌活动也都直接或间接地受着神经的调节。因此在完整的机体内，体液机制和神经机制已结合起来，形成了神经体液机制，或神经体液调节。

所谓自身调节，就是在内外环境改变时，器官组织和细胞不依赖于神经体液调节而产生的适应性反应。例如，脑血管的血流量在很大程度上决定于动脉压的高低。在一定范围内动脉压降低，脑血管即舒张，以减少血流阻力，使脑血流量不致过少；相反，动脉压升高时，脑血管收缩，脑血流阻力增加，使脑血流量不致过多。

上述的三种机体调节方式，虽然它们的调节的具体内容和过程有所不同，但其结果都把许多不同的生理反应统一起来，组成完整的相互配合的生理过程，使机体内部保持相对稳定，成为统一整体，并与环境取得平衡。

复习题

1. 生理学是怎样一门科学？与医学有何关系？
2. 生理学三个不同研究水平之间有何关系？
3. 何谓新陈代谢？试述组成代谢、分解代谢、物质代谢和能量代谢以及它们之间的相互关系。
4. 如何理解机体活动的完整统一性？试举例说明之。
5. 解释名词：刺激阈值、兴奋与抑制。
6. 什么是神经调节与体液调节？各有何特点？两者之间有何关系？

第二章 细胞生理

细胞是机体的形态结构和生命活动的基本单位。体内各种生理活动都是在细胞的基础上进行的，一百多年前，当光学显微镜出现而发现细胞之后，革命导师恩格斯对此给以很高的评价，把它列为十九世纪自然科学的三大发现之一。由于光学显微镜，电子显微镜及其它研究技术的发展，人们对细胞的结构及机能的认识也逐渐加深，在生物学及医学的领域内已占有重要的地位。本章将重点讨论细胞膜的基本结构和机能，细胞的生物电现象和细胞的运动等。

第一节 细胞的基本结构和机能

一、概述

细胞是人体和其他生物的基本结构单位，各种生物体的细胞大小、形态和结构有区别，但他们的基本结构是一致的。一般细胞都由细胞膜、细胞质（细胞器）和细胞核组成。

细胞质又称胞浆。细胞膜内，细胞核外的原生质称为细胞质。其中透明的匀质部分为基质。此外还有各种不同的特殊结构和功能的细胞物质称为细胞器，如线粒体、高尔基复合体、内质网、核蛋白体、溶酶体、中心粒（体）、过氧化酶体、微管、微丝等。（图2—1）。

线粒体 是由内外两层膜构成的囊，内部有双层的隔膜，叫做脊。线粒体膜上分布着与生物氧化相关的三羧酸循环和电子传递系统的各种酶类，是细胞内生物氧化和氧化磷酸化的主要场所。它是细胞主要能量供应站，线粒体中还有一些蛋白质可与钙离子结合，因此它也是细胞内贮存 Ca^{++} 的装置。

高尔基复合体 它位于细胞核附近，在光镜下，它一般呈网状，故又称内网器。高尔基复合体也是膜性结构，它的膜可与内质网的膜连通，但它的膜上没有核蛋白质附着。它在一些分泌细胞和神经细胞内较为发达，它的功能和细胞内一些物质的积聚、加工和分泌颗粒的形成有关。

内质网 它是广泛分布在细胞基质中的膜性管道系统。靠近细胞核的内质网可与核膜连通，靠近细胞膜的地方，可与细胞膜连通。所以内质网是细胞质中互相连通的片层性管网结构，似乎内质网的膜性管道使整个细胞的膜状结构连结成一个整体。

内质网有两种，一种叫粗面内质网，它的表面附着有许多核蛋白体。另一种叫滑面内质网，它的表面没有核蛋白体附着。粗面内质网的主要功能是作为核蛋白的附着支架，和新合成蛋白质的运输通道。光面内质网除了作为细胞内物质运输的通道外，还参与了糖元的合成与分解，脂类的合成、类固醇激素的合成与分泌、 Ca^{++} 浓度的调节等功能。

核蛋白体 是一种核糖核酸和蛋白质组成的小颗粒。核蛋白体是细胞内合成蛋白质的重要基地。它们由两个亚单位组成，可以附着在由内质网的外面，主要是合成某些分泌物。它们也可以游离于细胞质中。多个核蛋白体可以由信使核糖核酸连接起来形成串状多聚核蛋白体。

此外，细胞质中还有中心体、过氧化酶体、溶酶体、微管、微丝等结构。

细胞核是由核膜、核浆和核仁等部分构成。

二、细胞膜的基本结构

一切动物细胞都被一层薄膜所包围，这层薄膜称之为细胞膜。它是一具复杂结构和机能的半透性膜，它允许某些物质有选择地通过，但又能严格地保持细胞内物质和离子成份的稳定。细胞膜对某些离子主动转运能力和膜对不同离子通透性能的改变是细胞的生物电

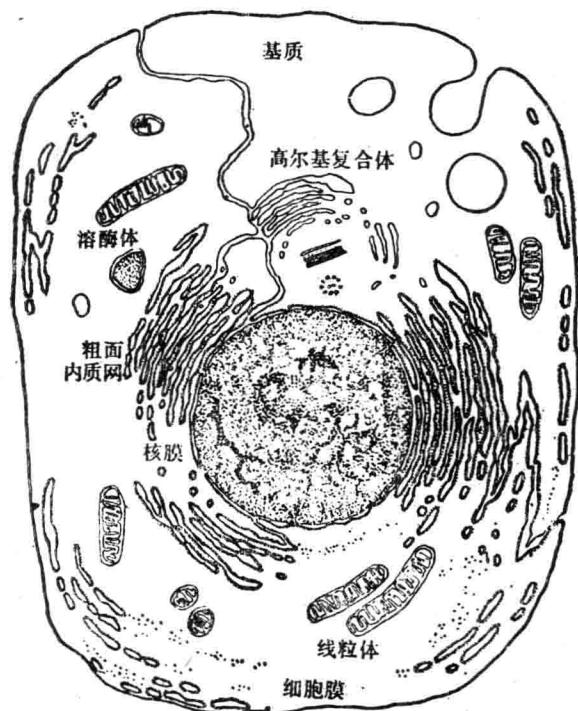


图2—1 动物细胞的结构模式图（根据电子显微镜观察）

现象，是细胞兴奋、抑制、传导的基础，与细胞的运动、细胞的分泌有密切关系，与细胞分裂、繁殖分化以及免疫机能也有关。因此细胞膜结构和机能的研究与医学基础和临床研究中的许多重要问题密切相关。

在电子显微镜下，细胞膜由三层结构组成，在膜的内外两侧各有一条厚约 $25\sim40\text{\AA}$ 的深色致密带，中间一层为一条厚约 25\AA 的浅色透明带，研究表明，这种结构不仅见于各种细胞的细胞膜，亦见于细胞器的膜结构，故现在统称为生物膜或膜性结构。现在把这种细胞共有的三层的基本结构形式作为一种单位，称之为单位膜。

生物化学的研究表明，细胞膜主要由蛋白质、脂质和糖类构成，其中蛋白质和脂类是主要的，糖类占少量。

单位膜的分子结构目前仍是研究课题，较多的实验支持、并为多数人所承认的是所谓“液态镶嵌模型”。这一模型的基本点是：膜的基本骨架是脂质分子层，其中镶嵌着具有各种生理作用的球形蛋白质，糖类联接在脂质或蛋白质上，伸出于膜外（图2—2）。

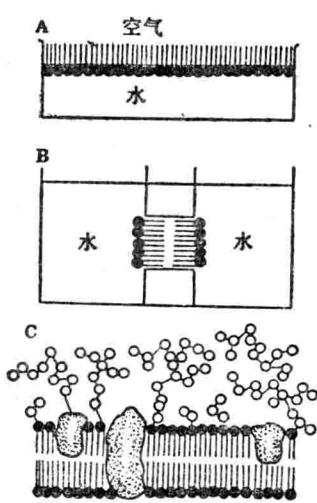


图2—2 两种人工脂质膜（A和B）和单位膜的液态镶嵌式模型（C）

图中黑圆点代表磷脂分子中的亲水基团，和它相连的是两条疏水的脂肪酸烃链。成串的圆圈代表结合在膜外侧脂质和蛋白质分子上的糖链

脂质双分子层由两排相对排列的脂质分子所组成。脂质中以磷脂为主，其次是胆固醇。磷脂分子一端是由磷酸和碱基构成亲水性极性基团，另一端是脂肪酸链，构成疏水性非极性基团。亲水基将和水分子结合，而疏水基则排斥水分子。因此，磷脂分子彼此靠拢，可排列成整齐的单分子层。各分子的亲水基都朝向水的一侧，疏水基则朝另一侧。

膜内的蛋白质主要是球形蛋白质，它们镶嵌在膜的双脂质层中。它们与细胞膜的物质转运、膜的受体机能及细胞的变形与运动等有关。

细胞膜含糖量较多，与蛋白质或脂结合成为糖蛋白或糖脂参与细胞膜的受体机能或免疫机能。

三、细胞膜的物质转运机能

细胞在新陈代谢过程中，不断有各种各样的物质进出细胞，需要不断取得氧和各种营养物质，转运和排出各种代谢产物，都必须经过细胞膜才能进行。现将几种常见的细胞膜对物质转运的方式讨论如下。

单纯扩散 是指一些脂溶性的物质，由膜的高浓度一侧经过脂质双层向低浓度一侧移动。物质分子移动量的程度，可以用通量来表示。膜对物质通过的阻力或难易程度，称为通透性。影响单纯扩散的因素主要决定于膜两侧的溶质分子的浓度差或浓度梯度和膜对该物质的通透性。

易化扩散是指一些非脂溶性的物质或亲水性强的物质，在细胞膜蛋白质的帮助下，由膜的高浓度向低浓度一侧扩散或转运的过程。这种扩散需要“载体”参加，故又称之为载体扩散。这种载体体现的一般认为就是镶嵌在脂层中的特殊蛋白质，又称之为“通道蛋白”。易化扩散的特点是：具有高度的结构特异性，即每一种蛋白质只能转运具有某种特定化学结构的物质；具有所谓饱和现象，即扩散通量一般与浓度梯度的大小成正比，当浓度梯度增加到一定限度时，扩散通量就不再增加。这是由于载体数量或载体上结合点数量有一定限度的缘故。

故；具有竞争抑制现象，即一种载体有转运两种或两种以上物质的能力时，两种物质中的一种浓度增加，可竞争地占据一定数量的结合点，则将减弱对另一种物质的转运。

主动转运 前述的单纯扩散和易化扩散，物质都是随浓度梯度或电位梯度进行扩散，此两种物质转运方式均称为被动转运。主动转运是指物质由膜的低浓度一侧向高浓度一侧转运，在此转运过程中，细胞需消耗能量。在细胞膜的主动转运中最主要、研究最多的是关于钠、钾离子的主动转运。神经细胞正常时对膜内 K^+ 浓度约为膜外的30倍，膜外的 Na^+ 浓度为膜内的12倍。而维持这样的浓度差，必须靠细胞新陈代谢的正常进行。于是人们提出了“泵”的概念来解释主动转运过程。认为细胞膜上普遍存在着一种“钠-钾泵”，简称“钠泵”，它们的作用就是逆着浓度差，主动地把细胞外液中的 K^+ 转移入膜内，同时不断地把细胞内的 Na^+ 移出膜外，而形成细胞正常生活状态时，离子在膜两侧的正常的浓度差。

大量的研究现在已经表明，钠泵实际上是一种镶嵌在脂质双层中具有酶活性的特殊蛋白质，或者说，钠泵是一种称 $Na^+、K^+$ 依赖式ATP酶的蛋白质，它可被 Na^+ 、 K^+ 和 Mg^{++} 等离子所激活，分解ATP以获得能量，同时将膜外 K^+ 移入膜内，将膜内 Na^+ 移出膜外。

主动转运是人体最重要的物质转运形式，除上述钠泵这种普遍存在于各种细胞的主动转运系统外，体内还有不少的其它物质或离子的主动转运系统，如目前已了解的肌细胞的“钙泵”，甲状腺细胞膜上的“碘泵”等。肾小管的上皮细胞会吸收各种物质，小肠上皮细胞吸收物质的过程中均与主动转运有密切的关系。

入胞作用和出胞作用 细胞与周围环境中的一些大分子物质或物质团块的转运，是通过入胞作用和出胞作用进行的。

入胞作用是指物质通过细胞膜的运动从细胞外进入细胞内的过程，又称内吞作用。如果进入细胞的物质是固体，则称之为吞噬作用，如果是液体，则称之为吞饮作用。

出胞作用是指物质通过细胞的运动从细胞内排出到细胞外的过程，又称为外吐。细胞通过出胞作用把新陈代谢的最终产物或腺细胞内排出的分泌物排出到胞外。神经末稍在神经冲动到达时释放的神经递质也属于出胞作用。

四、细胞膜的受体机能

生物有机体是一个统一整体，在高等动物体内出现了复杂的体液调节系统和神经调节系统。体液调节是体内激素通过血液或其它体液的输送，到达特定的细胞，也就是激素发生作用的效应器细胞，或称为该激素的靶细胞，来改变其生理效应。神经调节是神经细胞的兴奋，在末稍引起化学物质的释放，这种物质称为神经递质，然后再作用于另一神经元或效应器细胞。那么激素、神经递质或其它的化学物质是怎样发挥它们的作用的呢？现有的研究表明，体内大多数激素和神经递质在影响它们的靶细胞机能活动时，并不直接进入细胞，而是与细胞表面的一些特殊结构即称为细胞膜受体结合，然后再影响到细胞内的机能活动。受体就是细胞膜或细胞内的一些特殊的分子，它们能选择性地和激素或其它化学物质相结合而产生生物效应。受体的化学性质是特殊的蛋白质，这些蛋白质都有不同的结构和功能，因而受体也就有许多种。受体又可分为细胞膜和细胞质或核受体。

激素和靶细胞上的受体结合后，是怎样引起细胞内部某些生理机能和代谢反应的改变呢？一般认为，当激素作用于靶细胞时，首先与其受体结合，这种结合引起受体蛋白质构型的改变，此改变使细胞膜上的腺苷酸环化酶被激活，在此活化酶和 Mg^{++} 的催化下，细胞内的ATP转化为环一磷酸腺苷(cAMP)，结果使细胞内cAMP含量增加，后者可影响许多酶的

活性，引起细胞内的物质代谢和生理功能的改变，起到调节作用。

有人提出，激素发挥作用是通过一次信息转换，激素本身是第一信使，它把信息由内分泌腺带到靶细胞，即激素作用的效应器官细胞，而cAMP则起着第二信使的作用，把信息由靶细胞传给细胞内的酶系统，从而引起某些生理效应。除cAMP以外，环-磷酸鸟苷(cGMP)也可作为第二信使。对于各种神经递质，目前亦已证明在相应的突触后膜上，或效应器细胞上，有特殊的蛋白质受体存在，但递质和受体结合后，很可能通过某种方式改变附近的离子通道蛋白质的构形，引起膜对某些离子的通透性发生改变，因而影响突触后膜的兴奋性和电生理状态。

第二节 细胞的生物电现象和兴奋性

生物电现象是有生命活动的细胞器官和组织在活动时伴有的电现象。它是一切有生命活动的细胞组织或器官所特有的现象，也是共同的一种特性。如人体的心电图，脑电图、肌电图等技术已在临床实践中广泛的应用。细胞水平电现象的研究则是近几十年来的事。生物电现象的研究为阐明许多基本生理过程提供了大量的有价值的实验资料。随着近代电生理研究技术的发展，生物电现象的研究也在不断深入。

一、细胞的静息电位和可兴奋细胞的动作电位

细胞的跨膜电位包括安静状态下的静息电位和活动时的动作电位两种。

静息电位是指细胞在安静状态、未受到刺激时存在于细胞膜内外两侧的电位差。测量细胞静息电位的方法如图 2~3 所示。R 代表测量仪器，与它相联的为记录用的微电极。当微电极尖端刺入细胞内后，记录仪器上立刻显示电位的突然跳跃，表明细胞膜两侧存在着电位差，因为这一电位差是存在于安静细胞膜的两侧，故称为跨膜静息电位，又称静息电位或膜电位。静息电位都表示出膜内为负，膜外为正，只要细胞维持正常的新陈代谢而未受到刺激，静息电位就固定在一定的稳定水平，这种状态称作极化状态。如规定膜外电位为零，则膜内电位约在 -10~-100 毫伏，随细胞类型的不同，膜电位的数值也不相同。例如哺乳动物肌肉和神经细胞膜电位约 -70~-90 毫伏，胰腺腺泡细胞膜电位约 -24~-40 毫伏，人的红细胞约为 -6~-10 毫伏。

当可兴奋的细胞在受刺激而兴奋时，在细胞静息电位的基础上，细胞膜发生了一次短暂的电位变化，这种变化能沿膜扩布，涉及整个细胞膜，这种电位变化称为动作电位。神经细胞或神经纤维在受到刺激时，产生兴奋，也就产生动作电位，也是神经细胞传递信息的基本形式。肌细胞或腺细胞在受刺激时，通常表现为肉眼可见的机械收缩或分泌活动，但是在这些反应出现之前，也产生电反应，并通过某种复杂的偶联过程，表现出收缩或分泌反应。

如图 2—3 所示，S 表示为电刺激器和相联的刺激电极。当神经受到电刺激时，膜内原来存在的负电位发生迅速的变化，并且变为正电位，即由原来的 -70~-90 毫伏变为 +20~+40 毫伏的水平，膜电位出现倒转，由原来的内负外正转变为内正外负。电位的变化幅度达 90~130 毫伏，组成了动作电位的上升相，也称为除极相，也即动作电位的振幅。由零电位到 +40 毫伏，这一部分称之为动作电位的超射。动作电位上升到顶后即开始下降，最后恢复到刺激前的静息膜电位的水平，这就是动作电位的下降相，又称复极相。通常所说的神经冲动，就是指一个沿着神经纤维传导的动作电位或峰电位而言的，不同细胞的动作电位在基本过程和特点上是相似的，但电位的幅度和持续时间及形状都各有不同。

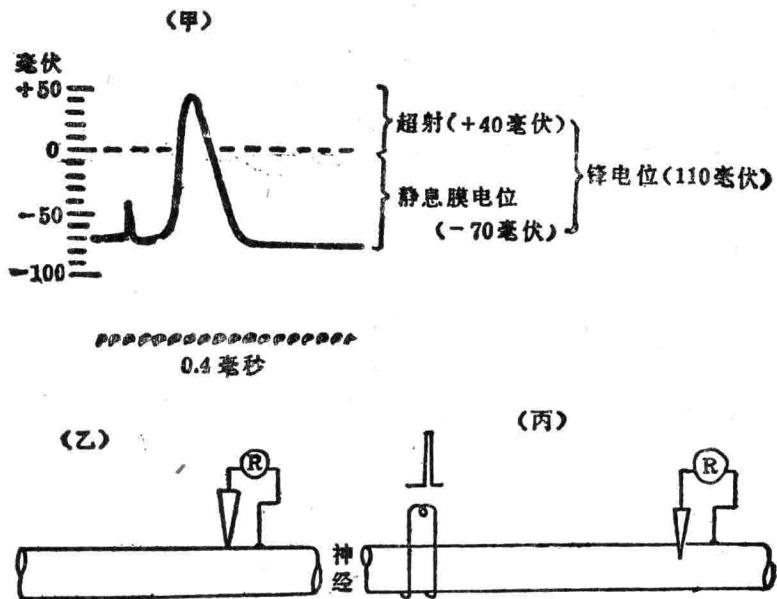


图 2—3 (甲) 枪乌鲗的在体轴索的膜电位 时间标记 0.4毫秒 记录温度 8.5℃
 (乙) 微电极在轴索外
 (丙) 微电极在轴索内

二、膜电位产生的原理

关于膜电位产生的原理，有多种的学说。目前最为公认并有较多实验支持的是“离子学说”。离子学说认为：细胞膜的内外离子分布和浓度是不同的，其特点是， K^+ 的浓度膜内高于膜外约20~40倍，而 Na^+ 浓度膜外高于膜内约7~12倍。负离子膜外以 Cl^- 为主，膜内以蛋白质大分子为主；细胞膜在不同情况下，对不同离子具有选择性的通透性。

在静息状态下，膜对 K^+ 通透性较大，对 Na^+ 的通透性很小，对膜外大分子有机负离子无通透性。由于在静息状态下，膜内外 K^+ 存在浓度差，对 K^+ 又有较大的通透性，因而一部分 K^+ 顺着浓度差向膜外扩散，增加了膜外正电荷。由于 K^+ 的不断外流，膜外的正电荷渐渐增长，膜外电位上升为正。同时膜内由于正电荷减少而负电荷相应增多，电位变负，造成了膜内外之间的电位差。膜内带负电的离子或大分子，随 K^+ 外流的同时也有外流的倾向，但因它们没有通透性，结果被阻止在膜内表面，使膜内为负同时也对 K^+ 的外流起着一定的阻止作用。由于电位差的存在， K^+ 的外出要受到正电的排斥，受到膜内负电的吸引，因而阻止 K^+ 的外流。随着电位差的增大， K^+ 外流的阻力也随之增大。最后为 K^+ 的浓度差或化学梯度及其所形成的电位差或电位梯度力量相等，达到电化学平衡时 K^+ 外流停止，膜电位保持在内负外正的稳定的极化状态，即为膜电位。因此膜电位基本上 K^+ 外流所形的跨膜电位，即相当于 K^+ 的浓差电位或 K^+ 的平衡电位。静息电位的大小主要决定于膜对 K^+ 的通透性和膜内外 K^+ 的浓度差。当膜对 K^+ 的通透性降低，或膜内外 K^+ 的浓度差减小时，均可使膜电位减少。反之，当膜对 K^+ 通透性增加或膜内外 K^+ 的浓度差增大时，可使静息电位增大。

动作电位和静息电位产生的原理是一样的。当细胞受到刺激时，受刺激的部位膜发生

去极化现象，静息电位降低。当膜电位下降，局部的去极化达到一定的临界水平时，膜上的钠离子通道被激活，膜对 Na^+ 的通透性突然增加。上述临界水平的膜电位值称为 Na^+ 电位。由于膜外 Na^+ 浓度高，膜外电位较正，所以 Na^+ 就可能快速地进入膜内。膜外 Na^+ 大量内流，使膜电位增高，不仅使原来的负电位（即极化状态）消失（即去极化），而且可以进一步使膜内电位比膜外高，形成膜内为正，膜外为负的反极化状态或超射。当 Na^+ 内流的浓度梯度和阻止 Na^+ 内流的电位梯度这两种拮抗力量相等时， Na^+ 内流停止，形成动作电位的上升相。所以动作电位的上升相相当于 Na^+ 内流所形成的电化学平衡电位（图2—4）。动作电位的上升相主要是 Na^+ 内流所形成的跨膜电位，因此其幅度和速度主要决定于膜的 Na^+ 通透性以及膜内外的 Na^+ 浓度差和电位差。减少膜外 Na^+ 浓度或静息电位，均可使去极化的幅度和速度降低。反之，膜的 Na^+ 通透性增高或膜外钠离子浓度升高或静息膜电位增大，均可使去极化的幅度和速度增高。

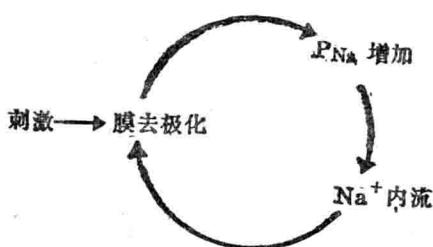


图 2—4 钠离子通透性 (P_{Na}) 的再生性增加过程

由钠通道激活所引起的膜对 Na^+ 通透性增加是暂时的，很快钠通道失活，膜对 Na^+ 的通透性迅速回降，而对 K^+ 的通透性大增， K^+ 就迅速外流，于是膜内电位下降，膜外电位上升。最后膜内外电位又恢复到原来静息电位水平，这就形成动作电位的下降相。所以，动作电位的下降相是 K^+ 外流所形成的。

第三节 肌肉细胞的收缩机能

细胞在体内外的各种因素刺激下，会表现出各种运动形式，最常见的有膜细胞的收缩运动，白细胞的吞噬变形运动，气管和输卵管上皮细胞的纤毛运动及精子的鞭毛运动等。人体各种变形运动，主要是靠一些肌细胞的收缩活动来完成的。本节以骨骼肌为例来说明肌细胞的收缩机能及原理。

一、骨骼肌的微细结构

骨骼肌是由大量的成束的肌纤维（即肌细胞）所组成。每条肌纤维表面有一层薄的肌膜（即细胞膜），肌纤维内有肌浆即是细胞质，在肌浆内有各种细胞器，此外还含有大量的肌原纤维，在肌原纤维之间还有复杂的肌管系统。在肌膜下还散在有细胞核。

肌原纤维是具有收缩功能的结构单位。每一肌原纤维由若干肌节构成，这是骨骼肌细胞功能和形态的基本单位。光学显微镜的观察发现，每条肌纤维沿长轴有明暗交替的带称为明带和暗带（又称I带和A带）。在暗带中间有一条浅带称为H区，在H区的中间又有一深沟称之为M线。在明带中间有一暗线，称为Z线。在肌原纤维上位于相邻的两条Z线之间，即由中间的暗带和两侧各 $1/2$ 的明带所组成的部分，即称为肌节。

电子显微镜的进一步观察发现，肌节中的明带和暗带含有粗细不同的呈纵向排列的细丝，分别称为粗肌丝和细肌丝。粗肌丝存在于暗带，暗带的长度实际就是粗肌丝的长度，M线是将粗肌丝在中央部分固定在一起的某种结构，细肌丝存在于明带。并且游离端伸入暗带越多，H带将变得越短。肌节中肌丝的排列有严格的几何位置。在通过明带的横断面上可见到细丝，它们构成整齐的六边形图案。在通过H带的横断面上只见到粗细丝，它们构成三边形。在通过H带两侧暗带的横断面上可看到粗细肌丝交错存在，每一粗肌丝正位

于六条细肌丝构成的六边形的中央，同时每一条细肌丝又为三条粗肌丝所围绕（图 2—5）。

肌管系统是由两个不走同行方向的小管网组成。和肌原纤维垂直的横行管道系统，由肌细胞膜内凹形成的称为横管系统，又称T管。和肌原纤维平行的管道系统称作为纵管又称L管，它们互相吻合成网，包围肌节，称为肌质网，肌质网在Z线附近，部分管腔膨大，称为终池。终池中存有大量的 Ca^{++} 。横管和两侧终池合称为三联管结构。

二、骨骼肌的收缩原理

骨骼肌的收缩原理可以用肌丝滑行理论来解释。滑行理论认为，肌肉收缩时肌丝或其它有形结构并无卷曲或缩短，而是发生了细肌丝向粗肌丝之间滑行，而由Z线发生的细肌丝向暗带中央移动，结果相邻的各Z线都互相靠近，肌小节长度变短，出现了整个肌细胞和整个肌肉的收缩。实验观察发现肌肉收缩时，暗带的长度仍与收缩前一样，明带的长度缩短，与此同时，暗带中央的H带也相应地缩短。这说明细肌丝长度也没有缩短，只是更向暗带中央移动了。这是对滑行理论的最直接的证明。近年来的肌肉生化学及其它新技术的发展，肌丝滑行的原理已从组成肌丝的各种蛋白质分子结构水平加以阐明。此外，对于滑行发生过程及其有关电变化、离子变化也得到了较为深入的了解。

两种肌丝相互滑行并引起肌纤维的收缩，与组成肌丝的蛋白质的分子结构及其特性有直接关系。粗肌丝主要由肌凝蛋白（又称肌球蛋白）组成。一条粗肌丝大约包括200~300个肌凝蛋白分子，呈长杆状，而在一端有球状膨大部。球状是有规则地伸出在粗肌丝主干的表面，与主干方向垂直，这些横突即形成所谓的“横桥”。横桥的特性对肌丝滑行有重要意义。横桥特性主要是：横桥具有ATP酶的作用，能使结合的ATP分解释放能量，供肌肉收缩时的能量消耗；在一定条件下，横桥可以和细肌丝上的肌纤蛋白分子呈可逆性结合，并出现横桥向M线方向的扭动，使横桥和粗肌丝主干之间的角变小，拖动细肌丝向暗带中央滑行。

细肌丝主要由三种蛋白质组成，其中60%为肌纤蛋白（又称肌动蛋白），它与肌丝滑行有直接关系，和肌凝蛋白一起称为收缩蛋白质。原肌凝蛋白和肌钙蛋白又称为调节蛋白质。

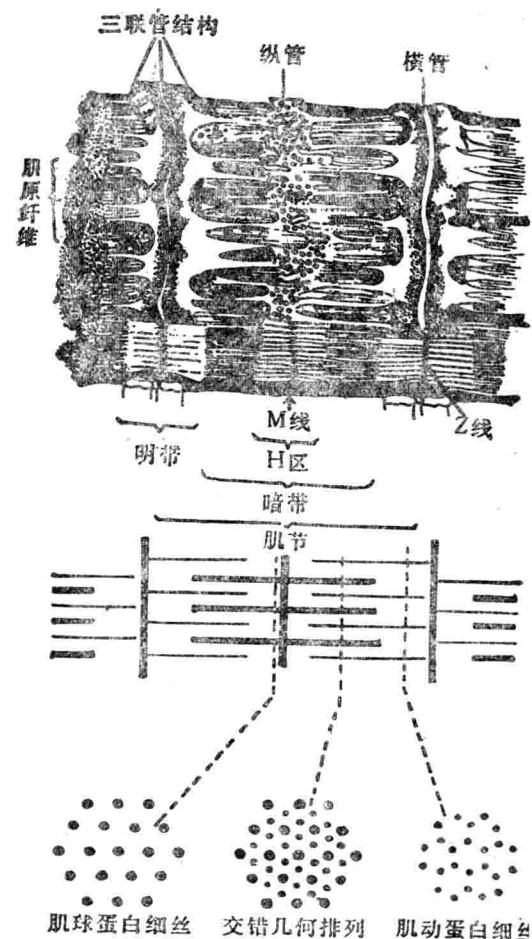


图2—5 骨骼肌细胞的肌原纤维和肌管系统

目前一般认为肌丝滑行的基本过程是：安静状态时，粗肌丝及其横桥与细肌丝并不相结合，在肌组织兴奋时，肌浆中 Ca^{++} 浓度升高，并与肌钙蛋白迅速结合，这就是肌肉收缩的起步。 Ca^{++} 与肌钙蛋白结合后，引起肌钙蛋白的构型变化使原肌凝蛋白发生位移，暴露出了肌纤蛋白上的结合部位，这样横桥与肌纤蛋白相结合，并且由于横桥的扭动，拉动细肌丝向暗带内滑行，肌节缩短，出现肌肉收缩（图 2—6）。在横桥与肌纤蛋白结合时，横桥ATP酶活性迅速增加，加速ATP分解，释放能量以供肌肉收缩时的能量消耗。当肌浆中 Ca^{++} 浓度下降后肌钙蛋白和 Ca^{++} 解离，肌钙蛋白恢复原来构型，原肌凝蛋白回到静息时位置，又掩盖了肌纤蛋白上与横桥相结合部位，肌纤蛋白和肌凝蛋白横桥之间的相互作用被抑制。这时，肌纤蛋白和肌凝蛋白分解开，细肌丝就从暗带中滑出，肌节恢复原长，出现肌肉的舒张。

在整体内，骨骼肌收缩是受运动神经支配的。当神经冲动传到肌肉组织发生兴奋时，肌细胞膜电位发生变化，这一电位变化沿着横桥管系统迅速传到细胞内部，直到三联管区和肌节附近，使终池的膜蛋白构型发生变化，引起 Ca^{++} 通透性的大大增高，因而 Ca^{++} 从终池释放出来，于是肌浆中 Ca^{++} 浓度升高并与肌钙蛋白结合，解除了抑制效应引起肌丝滑行，出现肌收缩。上述的这种从肌肉兴奋的电位变化导致肌肉收缩的机械变化的过程，称为兴奋-收缩偶联。当神经冲动停止，随着肌膜和横管系膜的电位复原，终池的膜蛋白结构也恢复原状，对 Ca^{++} 的通透性降低。肌浆中的 Ca^{++} 又重新回到终池内。

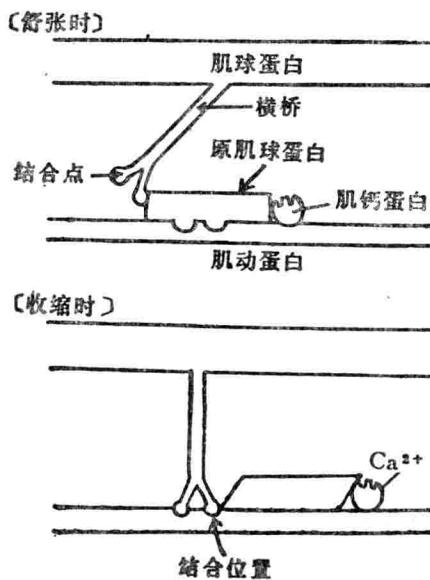


图 2—6 肌肉收缩的分子模型
(或产生张力) 的收缩期和被动伸长(或张力消失) 的舒张期。

肌肉收缩与刺激强度和频率有密切关系。

肌肉是否产生收缩反应以及收缩的大小取决于刺激的强度。若强度过低，没有反应，刺激强度达到一定的阈限，则可引起肌肉的最小收缩反应。这种刚刚可引起反应的最低强度称为阈强度或强度阈值，这种阈强度刺激称为阈刺激。增加刺激的强度，肌肉的收缩也随之增大。可引起最大反应的刺激称为最大刺激。比最大刺激更强的单刺激可称为特大

三、肌肉收缩机械变化

肌肉兴奋后可引起收缩，但因情况不同而有不同的收缩形式，主要是发生长度和张力的变化。

肌肉在收缩时，因遇阻力而不能缩短长度，只是增加张力，称为等长收缩。肌肉收缩时长度缩短，而张力在肌肉开始缩短后不再增加称为等张收缩。在整体内总的来说，骨骼的收缩往往既改变长度，又增加张力，不过由于不同部位的肌肉附着或机能特性不同而有差别，经常是两种收缩不同程度的复合。

整块肌肉或单个肌细胞在受到一次短促的刺激时，被刺激的细胞出现一次收缩过程，称为单收缩。单收缩可以是等长的收缩，可以是等张的收缩。单收缩的过程包括三个时期即：短时间的，外部无表现的潜伏期；主动收缩