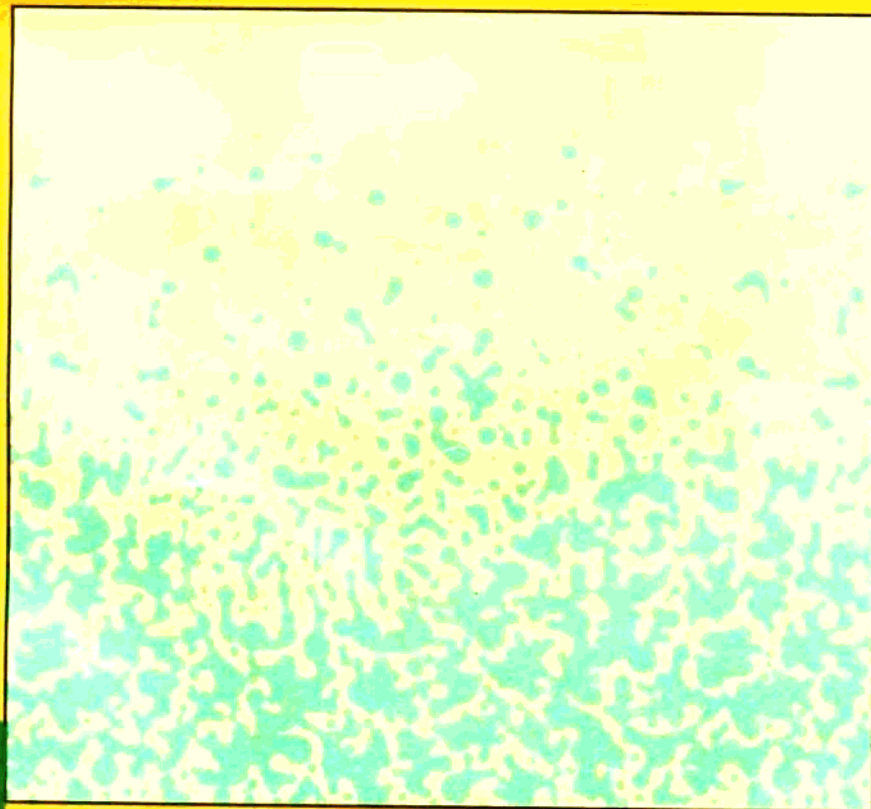


高等医学专科协编教材
(供医学专业用)

医用生理学

孙庆伟 胡尚嘉 郑惠珍 主编



人民卫生出版社

编写说明

本教材第一版和第二版分别于 1992 年 12 月和 1994 年 12 月在江西高校出版社出版后, 得到各参编单位及许多非参编单位同行的好评, 普遍反映本教材内容简明, 适当而简要地反映了生理学比较肯定的新进展, 论述深入浅出, 文字通顺易懂, 图表较多; 教材内容既从专科生的实用出发, 也考虑到他们参加工作后再提高的需要。为了使本教材进一步完善, 现根据读者的需要, 决定修订出版第三版。

参加本版教材编写的单位有赣南医学院、吉林医学院、广东医学院、镇江医学院、张家口医学院、云南大理医学院、衡阳医学院、右江民族医学院、承德医学院、江西医学院上饶分院和井冈山医专共 10 所高等医学院校。编作者绝大多数是长期从事生理学教学、教学经验丰富的教授和副教授。

由于参编人员较多, 修订时间仓促和编作者水平有限, 本版教材虽经再次修订, 书中错误和疏漏在所难免, 敬请读者指正。

孙庆伟

1996 年 12 月

目 录

第一章 绪论	1
第一节 生理学的研究内容.....	1
第二节 生命的基本表现.....	2
第三节 机体的内环境、稳态和人体功能活动的调节.....	3
第二章 细胞的基本功能	8
第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能.....	8
第二节 细胞的生物电活动与兴奋的本质.....	13
第三节 细胞之间的相互联系和信息传递.....	21
第四节 肌细胞的收缩功能.....	24
第三章 血液	32
第一节 概述.....	32
第二节 血浆.....	33
第三节 血细胞.....	36
第四节 血液凝固与纤维蛋白溶解.....	43
第五节 血量、输血与血型.....	47
第四章 血液循环	51
第一节 心脏的泵血功能.....	51
第二节 心肌的生物电活动和生理特性.....	58
第三节 血管生理.....	70
第四节 心血管活动的调节.....	81
第五节 器官循环.....	89
第五章 呼吸	94
第一节 肺通气.....	94
第二节 肺换气与组织换气.....	101
第三节 气体在血液中的运输.....	104
第四节 呼吸运动的调节.....	108
第六章 消化与吸收	114
第一节 概述.....	114
第二节 口腔内消化.....	117
第三节 胃内消化.....	119
第四节 小肠内消化.....	125
第五节 大肠内消化.....	131
第六节 吸收.....	132
第七章 能量代谢与体温	138

第一节	能量代谢·····	138
第二节	体温及其调节·····	144
第八章	肾脏的排泄功能·····	151
第一节	肾脏的结构特点与机能概述·····	151
第二节	肾小球的滤过功能·····	155
第三节	肾小管与集合管的泌尿功能·····	159
第四节	尿的浓缩和稀释·····	165
第五节	肾脏泌尿功能的调节·····	169
第六节	血浆清除率·····	172
第七节	尿的排放·····	173
第九章	感觉器官·····	176
第一节	概述·····	176
第二节	视觉器官·····	177
第三节	听觉器官·····	186
第四节	前庭器官·····	191
第五节	嗅觉和味觉·····	193
第十章	神经系统·····	194
第一节	神经元活动的一般规律·····	194
第二节	反射活动的一般规律·····	202
第三节	神经系统的感觉功能·····	207
第四节	神经系统对躯体运动的调节·····	212
第五节	神经系统对内脏活动的调节·····	221
第六节	脑的高级功能及脑电图·····	229
第十一章	内分泌·····	237
第一节	概述·····	237
第二节	下丘脑的神经内分泌功能·····	242
第三节	垂体·····	245
第四节	甲状腺·····	249
第五节	肾上腺·····	254
第六节	胰岛·····	259
第七节	甲状旁腺、甲状腺滤泡旁细胞和维生素 D ·····	262
第八节	其它激素·····	265
第十二章	生殖·····	269
第一节	男性生殖·····	269
第二节	女性生殖·····	271
第三节	妊娠·····	275

第一章 绪 论

第一节 生理学的内容

一、生理学的内容

生理学(physiology)是生物学的一个分支,是研究生命活动规律的科学。人体生理学是研究人体各种生命活动规律的科学,医用生理学即着重研究与医学有关的各种生命活动的规律和机制。生命活动即生命现象,如呼吸、心跳、血液循环、胃肠运动和分泌、泌尿、出汗、生殖、行为表现和思维活动等等。生理学研究的就是这些生命活动产生的原理和条件,正常活动规律,以及体内外环境变化对它们的影响。由于在整体中每种生命活动都起一定的作用,即实现一定的生理功能,所以生理学也可以说是研究机体各个部分及整个机体功能的科学。根据研究对象的不同,生理学有许多分支,如细菌生理学、植物生理学、动物生理学、人体生理学等等。由于人体生理学主要研究正常人体的各种生命活动,即正常的生理活动,所以也叫正常人体生理学(通常简称生理学)。而研究人体各种异常即患病机体的生命活动的科学就叫病理生理学。由于人体正常的功能与异常活动,在一定条件下,可以互相转化,了解异常活动有助于从反面加深理解正常的功能,所以本书也适当介绍患病时生理功能改变。

由于人体的功能十分复杂,而人体的结构又可以分为许多层次(细胞→组织→器官→系统→整体),因此,研究人体的生理功能时可以从不同的结构水平出发。目前生理学的研究内容大致可以分为三个不同的水平,即器官、系统水平,细胞、分子水平和整体水平。

(一) 器官、系统水平

研究体内各个器官、各个系统活动的规律即特殊性、影响因素及其调节,以及它在整体生命活动中的意义和作用。例如,心脏是一个器官,它的功能就是有规律的舒缩即跳动(心跳),并把血液推动到动脉里去,起“泵”的作用。我们就要研究心跳从心脏的什么部位开始,心脏收缩与舒张的规律,心脏舒缩过程中心腔内容积、压力、瓣膜启闭,血流方向的变化,心脏活动时产生的声音和电的变化,以及这些变化在体内受哪些因素的影响等等。有关这方面的研究内容称为器官生理学(organ physiology),例如心脏生理学、胃肠生理学、肾脏生理学等。

(二) 细胞、分子水平

细胞是构成人体的最基本的结构功能单位。因此,整个机体的生命活动或器官、系统的功能活动都与其结构单位细胞的功能活动有关,而细胞的功能活动归根到底又决定于构成细胞的各个物质的物理—化学特性。为了研究各器官活动的本质和产生的机制,还要深入到细胞的亚微结构和分子水平,来探讨生命活动的最基本的物理化学过程。例如,心脏主要是由心肌细胞所构成的,心肌细胞为什么能有规律地舒缩呢?通过细胞、分子水平的研究,了解到心肌细胞中含有特殊的蛋白质,其分子有一定的组合排列方式,在某些离子变化和酶的作用下排列方式发生变化,发生收缩或舒张活动。有关这方面的研

究内容称为细胞生理学或普通生理学(general physiology)。

(三) 整体水平

机体的正常生命活动,首先是机体本身作为一个完整的统一体而存在的,同时机体的生命活动与周围环境也是密切联系的。环境的变化会影响机体的生命活动,机体的生命活动则必须与环境变化相适应。整体水平的研究就是研究完整机体各个系统功能活动之间的相互关系,以及完整机体与环境之间的对立统一关系,例如,从整体水平研究自然环境的变化(如温度、湿度、气压、氧含量的变化以及加速运动或失重等)对人体功能活动的影响,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及各系统功能活动的影响(注:社会条件对人体的影响已形成一门科学,叫社会医学);研究在整体活动中各系统功能活动的调节机制与互相配合的规律。近年来由于电子计算机遥控、遥测技术、体表无创伤检测,如核磁共振成像、正电子发射成像、彩色多普勒等技术的应用,使整体生理学研究水平有了很大发展。

本书主要介绍器官生理学和整体水平研究的生理学知识,对一些基本的生命现象适当地介绍细胞或分子水平的知识。

二、生理学与医学的关系

生理学是一门重要的医学基础理论课,它与医学有密切的关系。因为只有了解和掌握机体正常的生命活动规律,才能理解和掌握机体异常的生命活动规律,对患病时所发生的一切病理现象才能理解,并通过医务人员和患者的主观努力,使异常向正常方面转化。这样我们才能在防病治病中掌握主动权,不会盲从,不但知其然,而且知其所以然,提高医疗水平。例如,只有了解和掌握正常体温维持相对恒定的原理,才能了解和认识发热的机制。而且,认识和掌握了机体的正常生命活动规律,就能更好地维持它的正常进行,防止它发生异常,从而达到预防疾病和延年益寿的目的。再则,生理学本身的发展可促进临床医学和预防医学的发展。例如,对生殖生理的深入研究,促进了计划生育及妇产科疾病的防治和发展。而临床医学的长期实践又为生理学发展提供了许多宝贵资料,促进生理学发展。此外,一些基础医学,如病理学、病理生理学、微生物学、药理学等,均需要生理学作基础,要学好这些学科,必先学好生理学。

第二节 生命的基本表现

既然生理学是研究生命活动的,那么什么是生命呢?生命的基本表现或特征是什么呢?

一、新陈代谢

恩格斯在《自然辩证法》中指出:“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不断的新陈代谢,而且这种新陈代谢一停止,生命随之停止,结果便是蛋白体的分解。”这里所谓的蛋白体主要是指核酸和蛋白质。从病毒这样简单的生物体到复杂的人体,都需要不断地从周围环境中摄取营养物质,并将这些物质转变为自身的组成物质(同化作用,anabolism);同时,自身的组成物质又不断地分解,所分解的最终产物又不断地排泄到周围环境中去(异化作用,catabolism)。物质分解时释放能

量,物质合成时要吸收能量,因此,新陈代谢过程中既有物质变化,又有能量变化,前者叫物质代谢(substance metabolism),后者叫能量代谢(energy metabolism)。新陈代谢是生命活动的基础和最基本的特征,机体的一切生命现象都是以新陈代谢为基础的,新陈代谢一旦停止,生命活动立即停止,机体也就死亡。

二、兴奋性

生命活动的另一个基本特征或表现是兴奋性(excitability),即机体或其组成部分细胞、组织具有对其周围环境的变化产生反应的能力或特性。当环境发生改变时,常常引起生命活动的改变,包括体内代谢过程及内脏、躯体活动的变化。能被机体感受并引起机体产生某种反应的体内外环境变化称为刺激(stimulus),包括物理的(声、光、电、机械、温度、放射性的)、化学的和精神性的因素等。刺激与反应是生理学常用的一对密切联系的术语。一般地说,机体的反应都是由某种刺激所引起的。机体对刺激产生反应的能力或特性称为兴奋性。人及动物的神经、肌肉、腺体对刺激发生反应的能力比其它组织较大,发生反应较明显较迅速,即兴奋性较高,这些组织称为可兴奋组织(excitabile tissue)。

从外部表现来看,机体对刺激发生反应有两种形式:一种是由相对静止转变为活动,或由活动弱变为活动强,称之为兴奋(excitation);另一种是由活动状态转变为相对静止,或由活动强变为活动弱,称为抑制(inhibition),它意味着兴奋的减弱或不易发生兴奋。例如刺激交感神经使心跳加快加强即为兴奋,刺激迷走神经使心跳减慢变弱即为抑制。体内各组织兴奋的“外部”表现虽然各异,例如肌肉表现为收缩,腺体表现为分泌,纤毛上皮表现为纤毛摆动等,但其“内部”共同的表现是生物电变化(详见第二章)。一个刺激究竟引起机体兴奋还是抑制,与刺激的性质、强度和作用的持续时间有关,也与机体当时所处的功能状态有关。例如,肾上腺素使未孕子宫舒张(抑制),而使有孕子宫收缩(兴奋)。机体对环境变化(刺激),有的产生兴奋反应,有的产生抑制反应,这样才能更好的适应环境。

三、适应性

机体对环境的变化不仅能产生反应,而且能使机体自身或某个部分在功能与结构上产生适应于环境条件的变化,使机体在环境的变化中仍然保持自己的生存,机体的这种能力或特性叫适应性(adaptability)。它是以兴奋性为基础的。例如,人体在炎热环境中,汗腺分泌汗液,汗的蒸发能降低体温,从而保持体温的恒定;高山缺氧,刺激造血器官的造血功能,加速红细胞增殖,使血液运输氧能力加强,以适应高山缺氧的环境条件。

适应性是在动物进化过程中发展起来的,动物越高等,机体对环境的适应越完善,到了人类,不仅是被动地适应环境,而且还能主动地改造自然环境以适应自己的生理需要。

第三节 机体的内环境、稳态和人体功能活动的调节

一、机体的内环境与稳态

人体的结构很复杂,大约由100万亿个结构和功能不同的细胞组成各种组织、器官和系统,因此,除了少数细胞外,人体绝大部分细胞并不直接与经常变化的大气环境即

外环境接触，而是浸溶在细胞外液之中。这样，细胞外液就成为细胞生活的直接液体环境。细胞新陈代谢所需要的养料由细胞外液提供，细胞的代谢产物也排到细胞外液之中。法国著名生理学家克劳德·伯尔纳(Claude Bernard, 1813—1878)称之为机体的内环境(internal enviroment)，以区别于整个机体所生存的外环境。

内环境本身的一个很大的特点是它的物理—化学特性，如温度、渗透压、酸碱度、各种化学成分变动得非常小，比较恒定。也正是由于内环境变动得非常小，才使得机体在外环境不断变化的情况下，仍能维持正常的生命活动。伯尔纳说过：“内环境恒定是机体自由和独立生存的首要条件。”但内环境理化性质的恒定是相对的，是在不断变化中所达到的相对平衡状态，即动态平衡，所谓稳态(homeostasis)。这是因为一方面细胞不断进行着新陈代谢，不断消耗细胞外液中的养料和 O_2 ，并不断向细胞外液排出代谢产物、 CO_2 和释放热量，所以新陈代谢本身不断破坏着内环境的稳定；另一方面，外环境的强烈变化也直接或间接通过机体活动的改变而影响内环境的稳定，例如，大气压的迅速下降可以使机体很快减少 O_2 的供应，从而使细胞外液中 O_2 含量下降。但内环境的变化，机体通过对血液循环、呼吸、消化、排泄等功能的协调活动，又能使之恢复。例如，呼吸系统摄入 O_2 与排出 CO_2 ，消化系统提供营养物质、水和电解质，肾脏排泄代谢终产物、水和电解质，心血管系统即产生动力，推动血液在全身周流不息(图 1-1)。

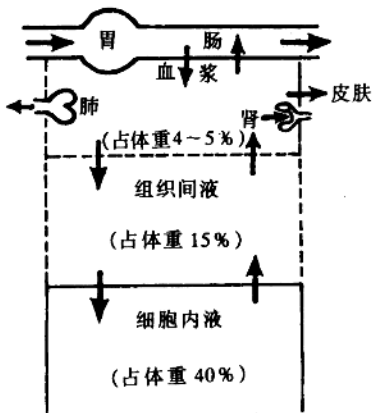


图 1-1 体液分布及其物质交换示意图
其中%表示占体重的%

因此，内环境的任何变化都必将引起限制这种变化的反应。但机体对内环境稳定的协调和调节能力总是有一定限度的，当内外环境的变化过于剧烈而超过机体的调节能力时，就可能导致内环境发生大幅度变动，以致稳态不能维持——失稳态，这就是病理状态，严重时可危及生命。例如，血浆中的钾浓度过高或过低时可引起心律失常；氢离子浓度过高时会导致酸中毒，过低时会导致碱中毒；体温过高会影响中枢神经系统和内脏活动。

现在，稳态的概念已经不仅指细胞外液理化性质保持相对稳定的状态，已发展到机体各种生理功能保持协调、稳定的生理过程。这种广义的稳态也是通过机体的调节机制即稳态机制实现的。

二、人体功能活动的调节

如前所述，机体的内环境经常受到体内组织细胞代谢和外环境变化的影响。另外，机体各器官、系统的功能活动不但非常精确、稳定，而且密切配合、协调、互相制约，有机地组合成一个完整的统一体而存在和活动的。机体内环境的稳定以及机体功能活动的这种整体性与适应性是通过调节实现的。机体的调节功能主要有神经调节、体液调节和自身调节。

(一) 神经调节

神经调节(neural regulation)的基本方式是反射(reflex)。反射就是机体在中枢神经系

统的参与下对体内外环境变化的刺激发生规律性的反应。反射活动的结构基础是反射弧(reflex arc)，它由感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器五个部分组成(图 1-2)。感受器是专门接受各种刺激的结构，是一种能量转换器，可把各种能量形式的刺激转化为生物电讯号——神经冲动。

效应器是产生反应的器官。神经中枢是指位于脑和脊髓内参与某一反射活动的神经细胞群，它能综合分析来自传入神经的传入冲动，并发出冲动经传出神经到达所支配的效应器。传入和传出神经是将中枢与感受器和效应器联系起来的通路。当感受器受到刺激时，即把刺激的信息转变为神经冲动，经传入神经传至中枢，经中枢加工、处理(所谓整合)后，产生新的冲动，再经传出神经传至一定的效应器，使之产生

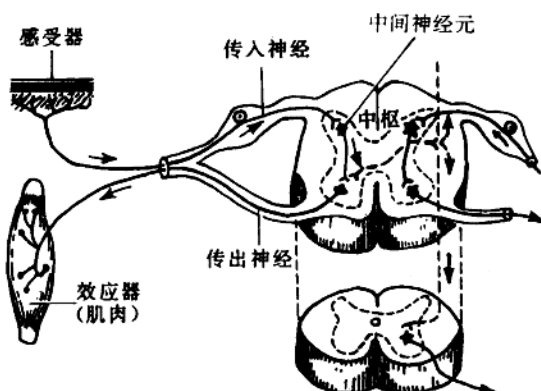


图 1-2 反射弧及其组成示意图

适应性反应。例如，伤害性刺激作用于肢体皮肤引起该肢体屈曲；强光作用于视网膜引起瞳孔缩小；食物入口引起唾液分泌等都是反射的例子。反射弧任何环节如发生障碍或被破坏，这一反射活动就发生紊乱或不出现。

反射又可分为非条件反射和条件反射两类。非条件反射是先天遗传的同一种族所共有的反射，有固定的反射弧，所以当某种刺激作用于某一感受器时，就规律地呈现相应的反射。其反射中枢在中枢神经系统的较低级部位，但正常在高级中枢大脑皮层存在下，要受到高级中枢的控制，使之能更好地与环境相适应。上面例举的反射都是较简单的非条件反射。条件反射是后天获得的，是个体在生活过程中按照所处的生活条件，在非条件反射的基础上建立起来的，因此是个体所特有的，是一种高级神经活动(详见第十章脑的高级功能及脑电图一节)。

(二) 体液调节

体液调节(humoral regulation)主要是指内分泌细胞所分泌的激素，经血液或淋巴循环到全身各处，以影响和调节对激素敏感的器官、组织和细胞的活动。例如，甲状腺分泌的甲状腺素经血液运输到骨组织，使骨钙释放入血，血钙升高。受激素作用的器官、组织和细胞分别称为靶器官、靶组织和靶细胞。此外，组织细胞可产生一些化学物质(如组织胺、缓激肽、5-羟色胺等)或代谢产物(如 CO_2 、乳酸等)，对局部的细胞或血管的活动进行调节，这叫局部体液调节。这种调节的作用可使局部与全身的功能活动相互配合、协调一致。

神经调节和体液调节各有其特点：神经调节作用迅速而准确，作用部位比较局限，作用时间比较短暂；体液调节则作用缓慢，受影响部位广泛，作用时间持久，它主要调节新陈代谢、生长、发育、生殖等较为缓慢的生理过程。对大多数器官，两种调节是密切联系、相辅相成的。一般地，神经调节起主导作用。由于一些内分泌腺或内分泌细胞本身也直接或间接地接受中枢神经系统的控制，这样，体液调节就成为神经调节的传出径

路的延伸部分，这称为神经—体液调节(neurohumoral regulation)。例如，运动时由于交感神经兴奋，肾上腺素分泌增加，引起心跳加快加强，使心输出量增加，血压升高，血液循环加快等反应，就属于神经—体液调节。

（三）自身调节

自身调节(autoregulation)指内外环境变化时，组织、细胞可不依赖于神经或体液的调节而产生的适应性反应。例如，脑血流量的调节，血压变动于 8.0~18.7kPa(60~140 mmHg)范围内，脑血流量仍可维持恒定，因为血压升高，脑血管自发收缩，使脑血流量不致因血压升高而过多；血压下降，脑血管舒张，使脑血流量不致因血压降低而过少。自身调节的调节幅度和范围虽较小，也不十分灵敏，但对生理功能的调节仍有一定的重要意义。

（四）生理功能调节的自动控制原理

神经或体液对效应器或靶器官进行了调节，调节的效果如何？究竟是过度或是不足，即是否符合神经中枢或内分泌腺预定的“指令”，往往还要由效应器或靶器官发出信息（即由效应器上或邻近的感受器发出神经冲动，或效应器、靶器官本身的活动）返回到神经中枢或内分泌腺，以便随时纠正和调整神经调节或体液调节，如调节过度便抑制之，调节不足则加强之，使调节更为精确。这种联系叫反馈(feed back)联系。因此，神经调节和体液调节都是一个闭合回路(closed loop)，而不是开放回路(open loop)，犹如工程学中的自动控制系统。一个自动控制系统包括：(1)接受装置(相当于感受器的功能)，专门接受输入信息；(2)控制系统(相当于神经中枢或内分泌腺)，根据接受装置送来的信息进行处理，并发出“指令”(控制信息)，从而决定受控系统应如何动作；(3)执行装置即受控系统(相当于效应器、靶器官)，按控制系统的指令作出反应。此时其处的状态或所产生的效应称为输出变量。(4)监视装置，将受控系统活动的结果(输出变量)不断地“汇报”给控制系统，控制系统据此进行分析比较，为控制系统进一步发放“指令”做参考，它相当于存在效应器附近的内感受器。其与控制系统的联结线路称为反馈联系。从它发出的反映输出变量的信息称为反馈信息(图 1-3)。

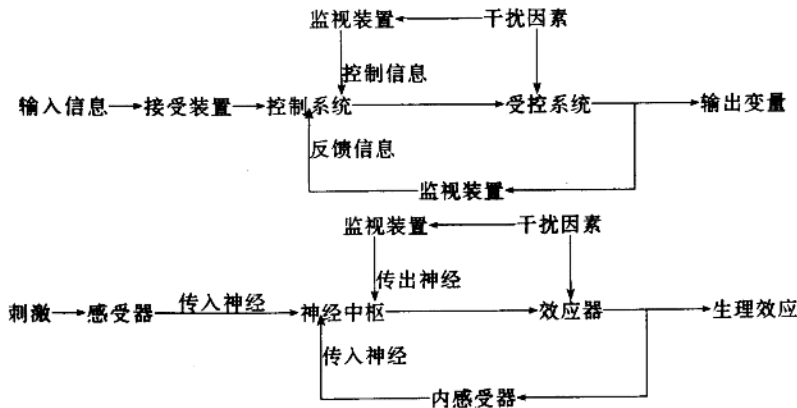


图 1-3 反馈与前馈自动控制系统示意图

在自动控制系统中，反馈信息具有特别重要的意义。因为受控系统的活动不但是在控制系统的预定“指令”下进行工作的，而且会受到体内外多种因素的干扰，从而改变

受控系统的活动状态, 这种情况下一次调节不可能就很精确。由于受控系统不断把其活动的实际情况返回控制部分, 控制系统则按照监视装置送回的反馈信息与根据输入信息处理后发出的预定指令(控制信息)进行比较, 不断纠正与调整控制系统对受控系统的影响, 从而达到自动精确的调节作用。如果反馈信息的作用是促进输出变量向原来变化相反的方向变化, 因而可以制约控制信息的效应, 称为负反馈(negative feedback); 反之, 如反馈信息的作用是使输出变量向原来变化的方向变化, 即促进与加强控制系统的作用, 就称为正反馈(positive feedback)。例如, 人的动脉血压在一定水平上维持相对恒定, 就是一种负反馈调节。在中枢神经系统内有心血管中枢, 它可根据输入信息发出控制信息, 以神经冲动形式送到心脏和血管, 维持一定的血压; 在动脉壁上又有压力感受器, 可感受动脉血压变化并发出反馈信息通过传入神经送回心血管中枢。当某种干扰因素(如体位突然由直立位到平卧)使动脉血压升高时, 血管壁上的压力感受器受到的刺激增强, 就发送回相应的反馈信息到心血管中枢, 心血管中枢调整控制“指令”(即发出纠正指令), 使动脉血压回降到原来的水平。正常时血钙浓度能保持相对恒定也是一种负反馈调节。血钙降低时, 刺激甲状旁腺分泌甲状旁腺素, 使血钙升高; 而当血钙浓度过高时, 又可反过来作用于甲状旁腺, 抑制其分泌甲状旁腺素。又如排尿反射, 膀胱储尿达到一定程度时, 刺激膀胱壁内的牵张感受器, 反射地引起逼尿肌收缩(排尿)。尿液流经尿道又刺激尿道的感受器, 传入冲动到达排尿中枢, 排尿中枢进一步发出传出冲动, 使逼尿肌收缩进一步增强, 直至尿液排完为止, 这是一种正反馈。正常情况下, 体内发生的正反馈过程较少。

在机体功能的调节中负反馈作用较多见, 它是机体维持稳态最重要的调节方式。由于它是在输出变量出现偏差以后, 通过反馈来加以纠正, 因此总要滞后一定时间才能纠正偏差, 并且纠正偏差的过程中会产生忽强忽弱的波动(出现矫枉过正的现象), 经过一系列波动后才能调整到规定的目标。此外, 当干扰信号作用于受控系统, 将引起输出变量改变时, 还可直接通过感受装置(sensor)作用于控制系统, 控制系统可根据当时的干扰信号的实际情况发出纠正信号, 这就有可能在输出变量出现偏差引起反馈信息之前, 控制系统就可对可能出现的偏差预先发出纠正指令。这就避免了因干扰信号而引起输出变量的偏差。干扰信号对控制系统的直接作用称为前馈(feed-forward)(图 1-3)。显然, 前馈可以避免负反馈所具有的滞后和波动现象。在上述体位改变(干扰因素)引起血压变动的例子中, 当机体通过视、听等感受器“事先”得知体位改变时, 体位改变就可能不会引起那么明显的血压波动。

(赣南医学院 孙庆伟)

第二章 细胞的基本功能

细胞是构成人体及其它生物体的基本结构和功能单位。据估计,整个人体约有 100 万亿个细胞。细胞的种类虽然繁多、功能各异,但都具有某些共同的结构与功能。体内的各种功能和生化反应,都是在细胞及其产物(如细胞间隙中的胶原和蛋白聚糖等)的基础上进行的。因此,在了解整个人体、各系统和各器官的功能(生命活动)之前,首先应掌握细胞的基本结构和功能的一般特征(关于细胞的基本结构在生物学和组织学中已学过)。

细胞的基本功能有许多,本章仅介绍几个主要的功能:细胞膜的物质转运功能,细胞的生物电现象、肌细胞的收缩功能以及细胞间的信息传递。

第一节 细胞膜的基本结构和物质转运功能

一、细胞膜的基本结构

细胞膜又称质膜(plasm membrane),约厚为 6~10nm,在电镜下可见它由三层组成,其内外两侧各有一层致密带,致密带的中间有一层透明带。细胞膜主要由脂类、蛋白质和少量糖类组成。它们在细胞膜中的排列方式,目前用液态镶嵌模型(fluid mosaic model)来说明的。该模型的基本内容是:膜结构是以液晶态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌着具有不同生理功能的蛋白质(图 2-1)。

膜的脂类中,主要为磷脂,它包括三类:第一类是磷脂类,如磷脂酰肌醇、磷脂酰胆碱、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸等;第二类是糖脂分子;第三类是胆固醇。所有膜脂质都是一些双嗜性

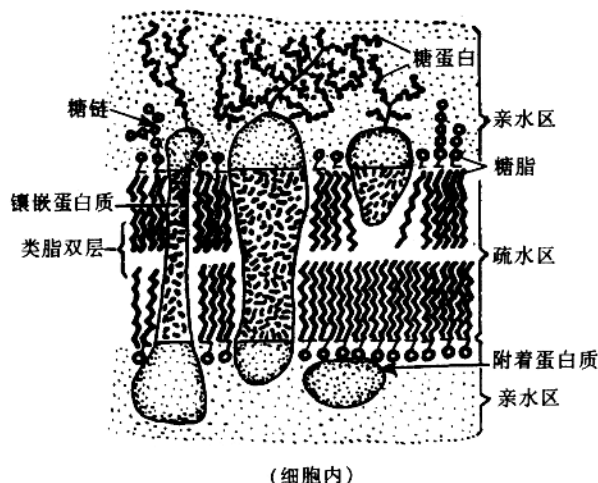


图 2-1 细胞膜分子结构模型

膜脂质都是一些双嗜性(amphiphilic)分子。以磷脂为例,它一端的磷酸和碱基是亲水性基团(朝向细胞膜的内外表面,与细胞外和胞浆液体中的极性水分子接触),另一端两条长链脂肪酸,则是疏水的极性基团(朝向脂双分子层内部)。由于磷脂彼此之间没有化学键连结,因此每个分子能独立地作平行于膜表面的侧向移动,而且长链脂肪酸能弯曲和向外扭动,因此使膜脂双层具有液态的特点。

脂双层中的蛋白质有两

类：镶嵌蛋白(integral protein)和外周蛋白(periphral protein)。镶嵌蛋白与膜脂质紧密结合在一起，也是双嗜性分子，其排列方向与膜脂质分子相同：极性端朝向内外表面，与水分子接触，膜内部的非极性端与非极性的脂肪酸链结合(图 2-1)。许多镶嵌蛋白也能在膜内作侧向移动。大多数镶嵌蛋白贯穿整个细胞，因此被称为跨膜蛋白。一些跨膜蛋白形成允许某些物质通过的通道(channel)。有些镶嵌蛋白不贯穿细胞膜，只存在于膜的外半部或内半部。外周蛋白不是双嗜性的，它们结合于镶嵌蛋白的极性端，大多数附着于细胞膜的内表面。

膜蛋白的功能多种多样，有的有物质转运功能(转运蛋白)；有的有受体功能(受体蛋白，能与信息传递物质，如激素、神经递质等结合，继而引起细胞反应)；还有的有识别功能(存在于免疫细胞膜上，能识别癌细胞及异体细胞)，此外，还有连接功能(连接蛋白，使邻近细胞连接在一起)、酶(催化)功能(酶蛋白，能催化某些特异性化学反应)等。

细胞膜含有少量糖类，它们以共价键的形式连结于某些膜脂质和蛋白上，形成糖脂或糖蛋白；这些糖链大多数附着于膜的外表面。

二、细胞膜的物质转运功能

细胞膜的物质转运功能是细胞膜多种功能中最重要的一种功能。细胞膜介于细胞内液与细胞外液之间，它维持着细胞内液与外液各自成分和性质的相对稳定性，即成为物质分子和离子在细胞内与细胞外液之间移动的屏障(细胞内液与细胞外液主要成分见表 2-1)。细胞内和细胞外成分的差别是由膜的特性所决定的，即细胞膜具有选择通透性，允许某些物质通过，而不允许另一些物质通过；而且细胞膜对物质的通透性是可以改变的(增大或减小)。物质通过细胞膜的机制有以下几种。

表 2-1 细胞外液与细胞内液主要成分

成 分	细胞外液浓度(mmol/L)	细胞内液浓度*(mmol/L)
Na ⁺	145	15
K ⁺	4	140
Ca ²⁺	1	1.5(游离 Ca ²⁺ -0.0001)
Mg ²⁺	1.5	12
Cl ⁻	110	10
HPO ₄ ²⁻	24	10
Pi	2	40
氨基酸	2	8
葡萄糖	5.6	1
蛋白质	0.2	4
ATP	0	4

※ 不是物质在胞浆的游离浓度

(一) 简单扩散

简单扩散(simple diffusion)简称扩散，是指分子在液体或气体中作随机的热运动，最终使它们均匀地重新分布于整个容器的过程。分子运动的平均速度则取决于温度和分子大小。由于细胞膜是一脂质双层膜，一些脂溶性非极性分子，例如，O₂、CO₂、脂肪酸、

酒精等可作跨膜的从高浓度向低浓度的扩散。而大多数极性分子或离子,由于不溶或难溶于膜的非极性区(膜磷脂的脂肪酸链所在部位),因此不能或很难通过扩散通过细胞膜。单位时间物质通过单位界面(cm^2)的量叫扩散通量。它一方面取决于细胞膜两侧的浓度差(梯度)和电位差(梯度);另一方面取决于细胞膜对该物质的通透性(细胞膜对某种物质通过的难易程度)。

(二) 经蛋白通道扩散

一些离子,例如, Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 尽管它们在脂质中的溶解性很低,但能作迅速的跨膜运动,而且不同细胞对这些离子具有不同的通透性。这些离子是经细胞膜上的通道扩散通过细胞膜的。

通道是一种镶嵌蛋白,因此又叫通道蛋白(转运蛋白的一种),它贯穿脂质双层。有的通道蛋白形如管状,中间有一微孔,给离子移动提供一个通道;有的通道由若干透蛋白聚集形成通道的壁。通道的直径很小,仅稍大于能通过它的离子的直径。细胞膜蛋白通道的直径、数量及其构型都是影响细胞膜对离子通透性的因素。

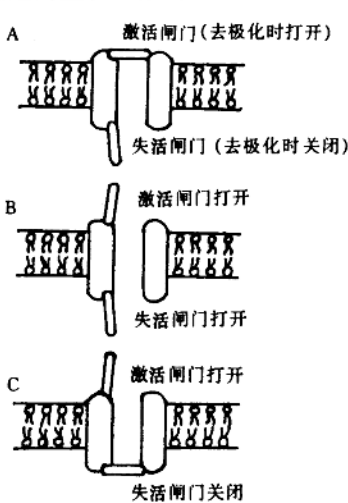


图 2-2 Na^+ 通道的三种功能状态

A: 备用 B: 激活 C: 失活

通道蛋白质的最重要特征之一是其功能状态是可变的,即在不同的条件下,可表现为激活、失活或备用三种状态(图 2-2)。激活就是指通道蛋白质的构型发生变化,出现了允许某种离子顺浓度差移动的由水充满的“孔隙”,相当于通道开放,此时膜对该种离子的通透性增大(激活闸门和失活闸门均打开)。失活是指通道蛋白构型变成不允许某种离子通透,这时,通道不仅关闭,而且在适当刺激作用下也不能被激活(开放)(激活闸门打开,失活闸门关闭)。备用(休息)状态时,通道处于关闭状态,对离子也是不通透的,但当受到适当刺激时,关闭的通道可以打开(激活闸门关闭,失活闸门打开)。这是它与失活所不同之处。

根据引起通道开放的条件不同,一般可将通道区分为电压依从性(控制的)和化学依从性(控制的)通道两大类,前者的开闭是由通道蛋白质所在的膜两侧的电位差控制的,后者是由膜的环境中存在的化学物质(如神经递质、激素、药物)控制的。此外,离子通道还有时间依赖性,即通道的功能状态随着时间而改变。通道蛋白质对被转运物质虽然也有结构特异性,但不象载体蛋白质那样严格。

(三) 载体介导转运(carrier-mediated transport)

在细胞膜上存在一种称为载体(carrier)或转运体(transporters)的蛋白质,这种蛋白质也是一种镶嵌蛋白,它具有能与被转运物质(分子或离子)相结合的位点(结合部位)。当被转运物质与位点相结合时,引起载体蛋白构型改变,使结合的位点移到膜的对侧,然后物质脱离位点,完成转运过程(图 2-3)。载体分子可在膜上作跨膜的双向转运。当载体分子顺着被转运物质的浓度差和电位差方向转运时,无需供给能量,这个过程叫易化扩散(facilitated diffusion)。当载体分子逆着被转运物质的浓度差和电位差转运时,需要供给

能量，这叫主动转运(active transport)。

1. 易化扩散 易化扩散具有以下一些特点：

(1) 高度结构特异性：即一种载体只能转运某种具有特定化学结构的物质(分子或离子)。例如，在同样浓度情况下，右旋葡萄糖(人体内的葡萄糖几乎都是右旋的)的跨膜转运比左旋葡萄糖快得多。

(2) 有饱和现象：即载运扩散的扩散通量在较低浓度时，随着浓度的增大而增加；但当浓度增大到某一限度时，扩散通量就不随膜两侧浓度差的增大而增加。这是因为膜上有关载体的数量或载体上与被转运物结合的位点的数目是一定的，如无限制地增加被转运物质的浓度，也不会有更多的载体或位点与其结合，而使扩散通量增加。

(3) 竞争性抑制：如果某一载体对甲和乙两种结构类似的物质都有转运能力，那么在环境中加入乙物质将会减弱它对甲物质的转运，反之亦然。这是因为有一定数量的结合位点竞争性地被乙所占据的结果。

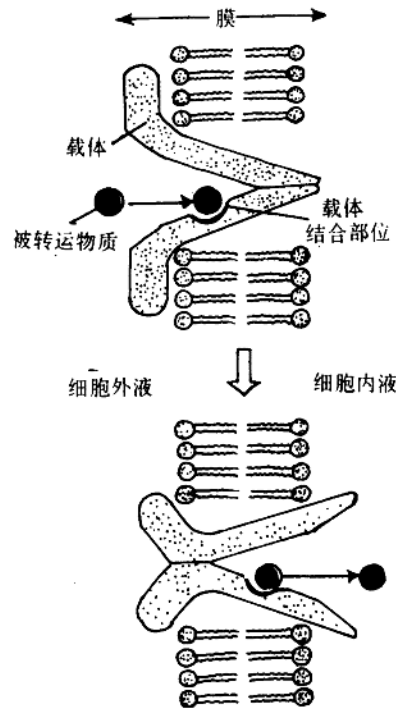


图 2-3 载体介导的转运

通过易化扩散作跨膜转运最重要的物质之一是葡萄糖，因为葡萄糖是一个相当大的极性分子，如果没有葡萄糖载体，细胞膜对葡萄糖不通透。

简单扩散、经离子通道扩散和易化扩散都不消耗膜本身的能量，其所需能量来自高浓度溶质本身所包含的势能，就像位于斜坡高处的物体可以靠势能自动下滑(“下坡”)不需另行供能，它们都属于被动转运。

2. 主动转运 主动转运(active transport)与上述三种转运不同，是指细胞膜将物质分子或离子逆浓度差和电位差的转运过程，亦即物质分子或离子由膜的低浓度侧移向高浓度侧的过程，就像物体沿斜坡上移一样需要消耗能量。主动转运的能量由细胞代谢提供。由于这种逆梯度而发生的转运过程，犹如从低处往高处泵水必须有水泵一样，故将这种转运体喻为泵(pump)。能转运某物质(主要是离子)的泵就叫某泵，例如，钠泵、钙泵、氢泵、碘泵等。现以钠泵为例说明主动转运过程。

正常情况下细胞内液和细胞外液中 Na^+ 、 K^+ 分布不均，膜内 K^+ 浓度为膜外的35倍(分别为140和4mmol/L)，膜外 Na^+ 浓度为膜内的10倍左右(分别为145和15mmol/L)(表2-1)。这种浓度差的维持与细胞膜上普遍存在的钠泵(sodium pump)(又称钠-钾泵)有关。钠泵是一种分子量约为30万的糖蛋白，它具有ATP酶活性，可以分解ATP释放能量，并用此能量进行 Na^+ 、 K^+ 的逆电化学梯度转运；这种ATP酶可被细胞内的 Na^+ 和

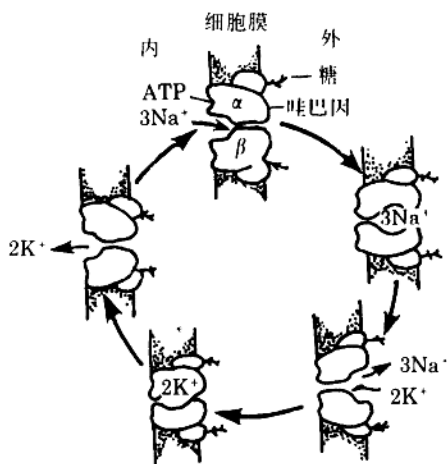


图 2-4 $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}$ 酶的设计结构及其转运机制

此分子包括 2α 及 2β 亚单位。每个 α 亚单位有一个细胞内的酶解 ATP 的位点和一个可与强心苷如哇巴因相结合的细胞外结合位点。 $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}$ 酶有 3 个 Na^+ 结合位点和 2 个 K^+ 结合位点

能结合 Na^+ 和 ATP, ATP 水解, 使 Na^+ 泵磷酸化, 并释放能量, 此能量使 Na^+ 泵构型改变, 泵腔朝膜外开放, Na^+ 被转运到膜外, 并暴露 K^+ 的结合部位。 K^+ 与 Na^+ 泵结合, Na^+ 泵去磷酸化, 又恢复到其原来的构型, K^+ 被泵入膜内(图 2-4)。

钠泵广泛存在于各种细胞膜上。据估计, 一般细胞大约把它代谢所获得的能量的 20~30% 用于钠泵的转运。如此多的能量用于钠泵活动的生理意义是: (1) 通过钠泵活动形成和保持细胞内外 Na^+ 、 K^+ 的不均匀分布, 从而建立一种浓度势能贮备, 这既是可兴奋细胞产生生物电活动的基础, 也是某些营养物质如葡萄糖、氨基酸等逆浓度梯度转运的能量来源。即一种物质“下坡”运动的跨膜能量用作另一种物质“上坡”运动的能量来源。这样的物质逆浓度梯度转运是靠消耗另一种物质的浓度势能而实现的主动转运, 又叫继发性主动转运(图 2-5)或联合转运。(2) 钠泵通过阻止 Na^+ 和伴随 Na^+ 的水从细胞外进入细胞, 具有维持细胞正常体积和防止水肿的作用。(3) 钠泵活动造成细胞内高 K^+ 是许多代谢反应进行的必需条件, 而防止细胞内 K^+ 过量地移出细胞又避免高血钾的形成。

细胞外的 K^+ 所激活, 并需要 Mg^{2+} 的参与; 并且, 泵出 Na^+ 与泵入 K^+ 的过程是相偶联的, 因此称之为 Na^+-K^+ 激活的 ATP 酶或 Na^+-K^+ 依赖性 ATP 酶。膜内缺 Na^+ 和膜外缺 K^+ , 都可使钠泵的活动减弱。在一般情况下, 分解一分子 ATP, 可以使 3 个 Na^+ 移出膜外, 同时有 2 个 K^+ 移入膜内, 其结果使膜外正电荷增加, 使膜两侧产生电位差, 此时的钠泵叫生电泵(electrogenic pump)。如果泵入和泵出的正离子数是相等的, 则叫中性泵。这种 ATP 酶直接水解 ATP 产生能量供离子作跨膜运动又叫原发性主动转运。

在 Na^+ 泵的膜内侧端有 3 个 Na^+ 和 ATP 的结合部位, 而在膜的外侧端有 2 个 K^+ 和哇巴因(ouabain, 一种细胞毒素, 可特异性抑制 Na^+ 泵的活动)的结合部位。 Na^+ 泵存在两种构型, 在去磷酸化状态时, “泵腔”向胞浆开放,

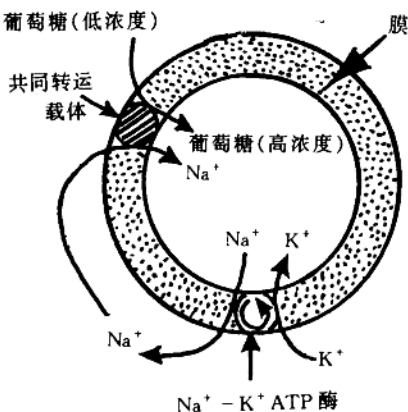


图 2-5 原发性主动转运(下)与继发性转运(左上)示意图

(四) 出胞和入胞

上述三种转运形式主要涉及到小分子物质或离子的跨膜转运,而大分子物质或物质团块则是通过细胞膜更为复杂的结构和功能的变化而进出细胞膜的。也就是说,细胞可以以出胞和入胞的方式,直接和其所在环境发生物质交换。

出胞(exocytosis)是指物质由细胞内排出的过程。各种腺细胞的分泌活动,神经递质的释放,就是以出胞的形式进行的。有关分泌颗粒的释放,在生物学和组织胚胎学中学过。神经递质的释放参看本章第三节及神经系统一章。

入胞(endocytosis)是指细胞外某些物质团块(如侵入体内的细菌、病毒、异物或血浆中脂蛋白颗粒、大分子营养物质等)进入细胞的过程。在入胞作用中,如果进入的物质是固态物质则称为吞噬作用(phagocytosis),如中性粒细胞和巨噬细胞对细菌、组织碎片和异物等的吞噬;如果进入的物质是液态物,则称为吞饮(pinocytosis),常见于毛细血管内皮细胞、小肠、肝上皮细胞等。入胞进行时,首先是细胞环境中的某些物质(如侵入体内的细菌或异物)与细胞膜接触,引起该处的质膜内陷,形成突出的伪足并包围异物,然后伪足接触并发生膜的融合和断裂,于是异物连同包被它的那一部分质膜一起进入细胞浆中,形成吞噬小体。胞浆中的吞噬小体与溶酶体融合,小体中的异物将被溶酶体内的酶降解(见图3-4)。入胞作用在许多情况下是由细胞膜上的受体介导的,即被转运的物质(配体)首先要与细胞膜上的相应受体相结合,形成配体-受体复合物后而入胞。

第二节 细胞的生物电活动与兴奋的本质

恩格斯在一百多年前就指出:“地球上几乎没有一种变化发生而不同时显示出电的现象。”生物体也一样。活的细胞或组织不论安静时还是活动时都有电现象出现,这叫生物电现象。临床上广泛应用的心电图、脑电图、肌电图、胃电图、视网膜电图等就是心脏、大脑皮层、骨骼肌、胃肌、视网膜器官活动时所记录到的生物电变化。这些电变化是构成该器官的细胞电变化的综合反映。在这节我们先讨论单个细胞(以神经细胞为例)的电变化的一般规律,在以后有关章节还要讨论心脏、大脑皮层等器官的电活动。

活的细胞当受到适当刺激后都能产生兴奋,兴奋的“外部”表现虽然在不同的细胞有所不同,但其最先产生的“内部”表现或共同表现均为产生电位变化(生物电),并可用灵敏的仪器记录下来,这种生物电变化在肌肉即可引起其收缩,在腺细胞即可使其分泌,在神经细胞即为神经冲动,在巨噬细胞即可产生吞噬作用等等。这种电位变化就是我们后面将要详细讨论的动作电位,它是受刺激后最先出现的反应,是细胞表现其它功能的前提或触发因素。总之,机体的反应无论是外部表现还是“内部”表现(生物电)都需由刺激产生。因此,在介绍生物电之前先介绍生理学中常用的刺激,以及刺激与反应之间的定量关系。

一、刺激与反应

任何刺激要引起组织产生反应(组织兴奋)必须具备三个条件:即一定的强度、一定的作用持续时间和一定的强度变化率(刺激强度对时间的变化率)。就是说,每一种刺激必须对组织细胞作用一段时间并达到一定的强度时,才能引起它发生兴奋;若刺激强度变化率加快时,虽然较小的刺激强度也可引起兴奋。生理学实验中,人们最常采用矩形