



# 医学生理学

陈宜张 臧益民 主编

上海科学技术出版社

## 内 容 简 介

本书是为高等医学院校用的生理学教材。它从分子、细胞、器官、系统各个水平全面论述了人体功能的现象与机制。但内容选择上又紧紧围绕医学基础，并对一些重点、难点问题，作了比较详细与有根有据的阐述。因此，本书除可供医学生学习外，也可供广大教师参考。本书广泛采用了最新美、德、日及我国生理学教科书以及有关专著的精华，特别是近20年来分子生物学在生理学中的深入发展，如离子通道、受体、运载蛋白的结构与功能，乃至学习与记忆的分子机制等。因此，本书内容新颖，赶上时代步伐的特点。由于教材份量适中，将非常适用于实际教学过程。又由于编写人员都是具有丰富教学经验的教师，他们的写作实际上反映了有关院校40多年来的生理教学经验，因此，本书是一本非常实用的高等医学生理学教材。

### 医 学 生 理 学

陈宜张 臧益民 主编

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金路450号)

上海竟成印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 23.25 字数 550,000

1992年9月第1版 1992年9月第1次印刷

印数 1~5,000 定价 11.70元

ISBN 7-5323-2891-0/R·857

(沪)新登字 108号

**主 编** 陈宜张 臧益民  
**副主编** 佟振清 肖家思

**审 阅** 王复周 卢振东

**编 者**(以姓氏笔划排列)

|     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|
| 王复周 | 牛国保 | 卢振东 | 朱运龙 |
| 朱妙章 | 刘祚周 | 李希成 | 佟振清 |
| 陈宜张 | 姜之聪 | 张枫桐 | 袁文俊 |
| 富维骏 | 臧益民 |     |     |

## 序

《医学生理学》是我们四所军医大学生理同行们的一件集体作品。我们这些院校在以往曾合作编写过生理学讲义，但当时主要用于各校内部教学。这次编写本书，实际上是以往历次编写教材的继续。

我们认为一本良好的生理学教科书应主要具备以下几方面的要求：①能够尽量反映当代生理学最新的、确定的、重要的科学事实；对整个医学生理学的知识面有一个合理的覆盖，但对其中重要的基本理论的发展经过，可做必要的十分简洁的描述，以期对读者有所启发。②在内容的深度、章节间比例、总字数上要做到既适于教、又适于学，是一本可以实际使用的教材；避免有骨无肉的提纲式，又不是篇幅过大的参考书；有经过精心选择的图、表。虽然我们在执笔编写时尽量以此为准则，但不一定做到尽如人意，请广大读者多加批评、指正。

在本书编写出版过程中，袁文俊教授曾协助主编做了大量组织工作，何振成、叶阿莉同志做了大量的实际工作，刘秀、扈启宽同志除抄写外，负责索引工作。王继江、陈国友、傅红、方明、陆芳民、严进、夏金辉、朱宝旺等同志参加了校对、抄写及其他工作；本校学报编辑部曹金盛同志提出宝贵建议，促进并配合本书的编印。没有他们的努力，本书将难以顺利出版。对以上同志，我深表感谢！

陈宜张

第二军医大学生理学教研室

1991. 12. 27

# 目 录

|                   |    |                         |     |
|-------------------|----|-------------------------|-----|
| 绪言                | 1  | 三、大脑皮层的运动功能             | 60  |
| 第一章 细胞的基本生理过程     | 3  | 四、基底神经节对运动的调节           | 64  |
| 第一节 细胞膜的生理功能      | 3  | 五、小脑                    | 65  |
| 一、细胞膜的构造与组成       | 3  | 第三节 神经系统对植物性功能的调节       | 68  |
| 二、物质的跨细胞膜转运       | 5  | 一、交感和副交感神经              | 68  |
| 三、细胞膜上受体的结构和功能    | 9  | 二、脊髓及低位脑干对植物性功能的调节      | 76  |
| 第二节 生物电现象和兴奋      | 9  | 三、下丘脑的植物性功能             | 77  |
| 一、静息电位及动作电位       | 9  | 四、前脑对植物性功能的控制           | 80  |
| 二、静息电位及动作电位发生的机制  | 11 | 第四节 神经系统的感觉分析功能及清醒、意识状态 | 80  |
| 三、动作电位时相与兴奋性的关系   | 18 | 一、感觉信息的传入过程             | 80  |
| 四、电刺激引起神经兴奋的过程及条件 | 18 | 二、大脑皮层各感觉区的功能           | 82  |
| 五、神经纤维动作电位的细胞外记录  | 20 | 三、中枢对感受活动的传出性控制         | 84  |
| 六、兴奋在神经纤维上的传导     | 21 | 四、疼痛生理                  | 84  |
| 第三节 细胞间的信息传递      | 23 | 第五节 大脑边缘系统及脑的高级功能       | 87  |
| 一、神经传递过程的一般情况     | 23 | 一、大脑边缘系统的功能             | 87  |
| 二、运动神经—骨骼肌传递      | 25 | 二、语言功能与大脑皮层             | 89  |
| 三、缝隙连接及电突触        | 29 | 三、情绪的生理学基础              | 91  |
| 第四节 骨骼肌的收缩        | 29 | 四、条件反射与学习、记忆            | 93  |
| 一、肌纤维的微细结构        | 29 | 五、大脑的电活动                | 96  |
| 二、粗丝和细丝的化学        | 30 | 六、醒觉与睡眠                 | 101 |
| 三、肌肉收缩的原理         | 31 | 第三章 感觉器官                | 105 |
| 四、单收缩与强直收缩        | 34 | 第一节 感受器及感觉              | 105 |
| 五、肌肉收缩的力学分析       | 35 | 一、感受器的分类                | 105 |
| 第二章 神经系统          | 38 | 二、感受器的一般生理特性            | 105 |
| 第一节 中枢神经活动的基本规律   | 38 | 三、感受器电位                 | 105 |
| 一、突触              | 38 | 四、感觉的产生及感觉阈             | 106 |
| 二、中枢神经递质          | 43 | 第二节 视觉器官                | 106 |
| 三、反射              | 48 | 一、视器官的构成                | 106 |
| 第二节 神经系统对躯体运动的调节  | 54 | 二、眼球的折光系统               | 107 |
| 一、脊髓的躯体运动反射       | 54 |                         |     |
| 二、高级中枢对肌紧张的调节     | 58 |                         |     |

|                           |     |                       |     |
|---------------------------|-----|-----------------------|-----|
| 三、眼的感光功能                  | 109 | 一、血量                  | 146 |
| 四、颜色视觉                    | 115 | 二、血型                  | 147 |
| 五、视网膜电图                   | 117 | 第四节 血凝、抗凝与纤维蛋白溶<br>解  | 151 |
| 六、视觉的传导途径与中枢投射            | 118 | 一、血液凝固                | 151 |
| 第三节 听觉器官                  | 119 | 二、抗凝系统                | 153 |
| 一、外耳及中耳的功能                | 120 | 三、纤维蛋白溶解              | 153 |
| 二、内耳的感音结构与功能—耳蜗与<br>内耳螺旋器 | 121 | 第五章 血液循环              | 155 |
| 三、听信息的产生与传递               | 123 | 第一节 心肌的生物电现象和生理特<br>性 | 155 |
| 四、听传入途径及传入冲动的中枢投射<br>区    | 126 | 一、心肌细胞的生物电现象          | 155 |
| 五、听觉测量                    | 127 | 二、心肌的生理特性             | 159 |
| 第四节 前庭器官                  | 128 | 第二节 心脏的射血与充盈          | 167 |
| 一、椭圆囊与球囊                  | 129 | 一、心动周期与心率             | 167 |
| 二、壶腹嵴的结构与功能               | 130 | 二、心脏射血与充盈过程           | 168 |
| 三、前庭器官的神经支配与中枢联系          | 133 | 三、心动周期中瓣膜的活动          | 170 |
| 第五节 嗅器官与味蕾器官              | 134 | 四、心音                  | 171 |
| 一、嗅感受器的结构与功能              | 134 | 五、心输出量                | 171 |
| 二、嗅觉传入及嗅中枢                | 134 | 第三节 心电图               | 175 |
| 三、味觉受器的结构与功能              | 135 | 一、心脏兴奋过程电中的电变化        | 176 |
| 四、味觉传入途径                  | 135 | 二、记录心电图时的导联方式         | 177 |
| 第六节 皮肤感受器                 | 136 | 三、心电图各波的发生原理及其意义      | 178 |
| 一、触感受器与触觉                 | 136 | 四、心电图和心肌细胞电变化的关系      | 179 |
| 二、压感受器与压觉                 | 137 | 第四节 血管生理              | 181 |
| 三、震动感受器                   | 138 | 一、血管的结构与功能特点          | 181 |
| 四、温热感受器与温热觉               | 138 | 二、血管系统中的血流动力学         | 183 |
| 五、皮肤感觉的传入途径               | 138 | 三、血管系统中的压力与血流         | 185 |
| 第四章 血液                    | 139 | 第五节 微循环、组织液与淋巴循<br>环  | 197 |
| 第一节 血液的组成和一般理化性质          | 139 | 一、微循环                 | 197 |
| 一、体液与内环境                  | 139 | 二、组织液与淋巴循环            | 199 |
| 二、血液的组成和血细胞比容             | 140 | 第六节 循环功能的调节           | 201 |
| 三、血液的一般理化性质               | 141 | 一、循环功能的神经调节           | 202 |
| 四、血液的一般生理功能               | 142 | 二、心血管活动的体液调节          | 215 |
| 第二节 血液的有形成分               | 142 | 第七节 个别器官的循环           | 217 |
| 一、红细胞                     | 142 | 一、冠状循环                | 218 |
| 二、白细胞                     | 144 | 二、肺循环                 | 221 |
| 三、血小板                     | 146 | 三、脑循环                 | 222 |
| 第三节 血量和血型                 | 146 |                       |     |

|                    |     |                   |     |
|--------------------|-----|-------------------|-----|
| 第六章 呼吸             | 225 | 二、无机盐的吸收          | 273 |
| 第一节 肺的通气           | 225 | 三、糖的吸收            | 273 |
| 一、肺通气的动力           | 225 | 四、蛋白质的吸收          | 274 |
| 二、肺通气的阻力           | 229 | 五、脂肪的吸收           | 275 |
| 三、肺的通气             | 231 | 第八章 泌尿            | 277 |
| 第二节 气体交换           | 233 | 第一节 肾脏的功能解剖学      | 277 |
| 一、气体交换的原理          | 233 | 一、肾的结构特点          | 277 |
| 二、影响气体交换的因素        | 235 | 二、肾脏血液供应的特点       | 279 |
| 第三节 气体运输           | 237 | 第二节 尿的生成过程        | 281 |
| 一、氧的运输             | 238 | 一、肾小球的滤过功能        | 281 |
| 二、二氧化碳的运输          | 241 | 二、肾小管和集合管的转运功能    | 285 |
| 第四节 呼吸运动的调节        | 243 | 第三节 尿液的浓缩和稀释      | 293 |
| 一、呼吸中枢和呼吸节律活动      | 244 | 一、尿液浓缩和稀释的概念      | 293 |
| 二、呼吸运动的反射性调节       | 246 | 二、尿的浓缩和稀释机制       | 294 |
| 三、呼吸的化学性调节         | 247 | 三、影响尿浓缩和稀释的因素     | 297 |
| 四、低气压对呼吸的影响        | 249 | 第四节 尿生成的调节        | 298 |
| 第七章 消化             | 252 | 一、交感神经的作用         | 298 |
| 第一节 消化道平滑肌、神经支配及激素 | 252 | 二、抗利尿激素的作用及其分泌的调节 | 298 |
| 一、消化道平滑肌的特性        | 252 | 三、醛固酮的作用及其分泌的调节   | 299 |
| 二、消化腺的分泌功能         | 253 | 四、其他影响尿生成的因素      | 300 |
| 三、消化道的神经支配         | 253 | 第五节 排尿            | 301 |
| 四、胃肠道的激素           | 254 | 一、膀胱和尿道的神经支配      | 302 |
| 第二节 口腔内的消化         | 256 | 二、排尿过程            | 302 |
| 一、咀嚼和吞咽            | 256 | 第九章 能量代谢和体温       | 304 |
| 二、唾液               | 257 | 第一节 能量代谢          | 304 |
| 第三节 胃内的消化          | 257 | 一、能量代谢的概念         | 304 |
| 一、胃的运动             | 258 | 二、能量代谢的测定         | 305 |
| 二、胃腺的分泌            | 259 | 三、影响能量代谢的因素       | 309 |
| 第四节 小肠内的消化         | 265 | 四、基础代谢            | 310 |
| 一、小肠的运动            | 265 | 第二节 体温            | 311 |
| 二、小肠内消化液的分泌        | 267 | 一、人体正常体温及其变动      | 311 |
| 第五节 大肠内的消化         | 271 | 二、产热和散热过程         | 312 |
| 一、大肠的运动            | 271 | 三、体温调节            | 314 |
| 二、大肠的分泌及肠内细菌的作用    | 272 | 第十章 内分泌           | 317 |
| 第六节 吸收             | 272 | 第一节 激素的作用原理       | 318 |
| 一、水分的吸收            | 272 | 一、受体              | 318 |

|                |     |                |     |
|----------------|-----|----------------|-----|
| 二、类固醇和甲状腺激素的效应 | 319 | 四、胰多肽          | 337 |
| 三、肽类激素和儿茶酚胺的效应 | 319 | 第七节 脑垂体        | 337 |
| 四、受体的调节        | 322 | 一、概况           | 337 |
| 第二节 甲状腺        | 322 | 二、垂体前叶激素       | 339 |
| 一、甲状腺激素        | 322 | 三、中间叶激素        | 340 |
| 二、甲状腺激素的作用     | 324 | 四、腺垂体功能的调节     | 341 |
| 三、甲状腺功能的调节     | 325 | 五、神经垂体         | 342 |
| 第三节 甲状腺旁腺      | 326 | 第八节 其他内分泌器官和物质 | 343 |
| 一、甲状旁腺激素       | 326 | 一、松果腺          | 343 |
| 二、调节钙代谢的其他激素   | 327 | 二、胸腺           | 344 |
| 第四节 肾上腺皮质      | 327 | 三、前列腺素         | 344 |
| 一、皮质激素的化学结构和种类 | 327 | 四、心房钠肽         | 344 |
| 二、肾上腺皮质分泌的主要激素 | 328 | 五、生长因子         | 345 |
| 三、糖皮质激素的生理作用   | 329 | 第十一章 生殖        | 347 |
| 四、糖皮质激素分泌的调节   | 330 | 第一节 男性生殖       | 347 |
| 五、盐皮质激素的作用     | 331 | 一、睾丸的生理        | 347 |
| 六、醛固酮分泌的调节     | 332 | 二、睾丸功能的调节      | 348 |
| 第五节 肾上腺髓质      | 333 | 第二节 女性生殖       | 349 |
| 一、髓质激素的化学      | 333 | 一、卵巢的内分泌功能     | 349 |
| 二、髓质激素的生理作用    | 333 | 二、月经周期及其激素调节   | 350 |
| 三、髓质分泌的调节      | 334 | 三、妊娠           | 351 |
| 四、髓质分泌的其他物质    | 334 | 四、避孕的生理学基础     | 353 |
| 第六节 胰岛         | 334 | 索引             | 356 |
| 一、胰岛素          | 334 |                |     |
| 二、胰高血糖素        | 336 |                |     |
| 三、生长抑素         | 337 |                |     |



## 绪 言

生理学是生物学的一个分科，研究生物机体的功能活动的发生原理、活动规律及其变化和发展规律。作为自然科学的一个学科，对生物机体的功能活动要使用一切自然科学的，尤其组织形态学的、物理学的和化学的原理和方法来进行研究。人体生理学是基础医学的一个学科，以阐明人体各项功能活动的原理。人体按形态和功能被分为不同的器官系统，如心血管(血液循环)、胃肠(消化)系统等，而临床疾病也多以器官系统为诊治对象，所以本学科也以器官系统功能的阐明为对象。当然，为了理解器官活动的本质，也需要从细胞水平加以阐明。

一个功能活动及其发生原理的揭示，一般并非仅靠直觉观察就可以获得的，而需对研究对象施以人为设计条件的影响，观察其反应，经逻辑推理而获得，此即科学实验的方法。例如，一条神经，仅靠观察，不会知道它有何种功能。但如果你在它的一端施加以一定条件的电刺激，可见与它远端相连的肌肉发生收缩。你必然会得出，神经具有发生兴奋和传导此一兴奋到肌肉的功能。而兴奋发生的条件则系一定条件的刺激。这不过是一个很简单的生理学实验例子。可以想象，通过实验技术和仪器的改善和精密化，在研究人员创造性的设计和思维控制之下，可以揭示人体更细微和更复杂的功能活动的发生原理和活动规律。事实也是如此，本世纪40~50年代以来，由于现代科学理论、工艺技术和仪器的迅速革新和发展，尤其电子学的、生物化学的、放射免疫学的和计算机的理论和技术的进展，人体生理学的内容不但在广度和深度上有了极大的丰富，而且在观念上不断地得到更新。由于许多实验不适宜于在人体进行，所以现有的人体生理学的知识很多是采用动物实验获得的材料；另外，有些知识还是对离体的器官和细胞的研究所得。在使用这些材料时应注意到人和动物的区别，整体和离体的区别。同时它们也应不断受到生活和临床实践的检验。

在理解人体各器官的功能时应注意它们之间的相互关联。例如，胃肠道消化吸收的营养物质如不通过血液循环功能的运输，将无从完成其营养功能；如无脑、肌肉等组织活动对血液的需要，心血管的活动也将失去其意义。所以体内各器官功能之间是相互依赖、相互适应、相互制约的。同时人体各器官的功能活动又受到环境的影响和制约。例如，空气成分和温度的微小变动便会明显地引起人体许多器官活动的改变。那些致病因子又何尝不是要引起机体许多功能系统的改变。所以机体既不能脱离环境而生存，又在不断地抗衡和调整它和环境的关系。这种人体的各项功能活动和它们相互之间以及和环境之间的相互关联和制约主要是在神经系统和内分泌系统的控制和调节下进行的。

在学习人体生理学时应非常重视体内各器官活动发生的条件和影响它们的因素，因为从这些关系中往往可认出器官的功能。例如，血糖水平升高可刺激胰岛分泌胰岛素，这提示胰岛素的生理作用是降低血糖水平。尤其因为在医学院中学习生理学主要目的是为疾病的诊治和预防服务，知道器官活动发生改变的条件有助于理解疾病的发生原理，

而掌握改变和影响器官活动的条件和因素则有助于控制它们的活动，使之按预期的和正常的方向变化。所以生理学是医学各课程的基础。

(王复周)

# 第一章 细胞的基本生理过程

细胞的生理活动极为丰富。细胞核内主要含有遗传物质，细胞浆内含有多种细胞器，这些都与代谢和遗传密码的传递有关。相应内容已在生物学和生物化学中有所讨论。

细胞膜是外部环境与细胞内容物之间的界面，媒介细胞内、外物质的交换和信息传递。对此本章将予扼要讨论。此外，神经信息的传导与传递、生物电现象、肌肉收缩等都是机体各组织和器官功能在细胞水平的表现，也是这些功能的基础，也在本章介绍。

## 第一节 细胞膜的生理功能

细胞膜的主要功能有：① 细胞内、外的物质交换，如营养物质经过细胞膜进入细胞内，细胞内代谢产物通过它到细胞外液；② 接受来自外界环境或细胞外液的刺激，是最先发生反应的部位；③ 辨认功能。

### 一、细胞膜的构造与组成

(一) 细胞膜的构造模型 细胞膜又称表面膜或质膜 (plasma membrane)，在电镜下可见它由三层结构组成，其内外两侧各有一层致密带，致密带的中间夹有一层透明带。膜的总厚度约为 5~6nm。此种结构不仅见于各种细胞的细胞膜，亦见于各种细胞器，如线粒体、溶酶体等的膜结构。因此它是细胞最基本的膜的结构形式，故称之为单位膜。

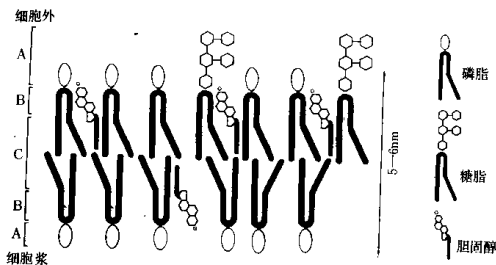


图 1-1 细胞膜的脂双层

A. 极性区; B. 非极性区, 此区膜的流动性受胆固醇的调节; C. 液体非极性区

单位膜的化学成分有脂肪、蛋白质和糖类物质，它们按液态镶嵌模型 (fluid mosaic model) 方式组成细胞膜。这种模型的结构是以液态脂质双分子层为基架，其中镶嵌有不同

生理功能的蛋白质。蛋白质和脂质是膜的主要成分，糖仅占膜重量中的少量(图1-1)。

(二) 细胞膜脂质 脂质分子包括三类：第一类是磷酸脂质，如磷脂酰肌醇(phosphatidylinositol)、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。这两类分子都有两个长的烃链。第三类是胆固醇，它含有一个8碳支链。所有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(hydrophilic)极性基团，另一端两条长烃链则是疏水性(hydrophobic)非极性基团。当脂质分子和水相互混合时，由于水分子是极性分子，脂质的亲水性基团将与水分子相互吸引，而疏水基团则受到排斥，于是脂质会在水表面形成一层单分子层，其亲水性基层朝向水面而疏水性基团朝向空气，整齐排列。同理，如果让脂质的两侧与水溶液相接触，例如让它通过浸在水中的塑料薄板上的小孔时，小孔上会形成一个脂质双分子层，其两侧均有亲水性基团朝向水溶液；而疏水性基团朝向脂双分子层内部，并排斥水分子在膜内部的存在。这种人工形成的脂质双分子层可作为研究膜基本特性的模型，例如把某一种离子通道蛋白嵌入其中，即可观察某种离子通过此人工通道的参数；又如在膜两侧加以不同电压，则可观察电位差对离子通道蛋白活动的影响。如果让脂质分子在水溶液中受到激烈扰动，则脂质可能形成内含水分的小囊，囊壁上的脂质分子排列也呈双分子层。这种小囊称为脂质小体(liposome)，它有点像人造的细胞空壳，也可用于膜的基本特性的研究(图1-2)。

膜上的各类脂质分子在排列上还各有特点，如磷脂酰肌醇主要位于膜的内层，它在细胞的信号转导中有重要作用(见第十章)；糖脂常位于膜的外层(事实上糖基残基基本上均位于外层)；胆固醇位于外层。

(三) 细胞膜蛋白质 细胞膜上的蛋白质可分为五类(图1-3)。I类属于外周蛋白(peripheral protein)，它和脂质的极性头部基团作松散结合，当溶液的离子浓度有改变时，两者极易分离。V类也属外周蛋白，但它与脂质分子作共价键结合，如淋巴细胞上的Thy-1受体即是，当有磷脂酶作用时，此种受体可被移去。III类是整合蛋白(integral protein)它以单条氨基酸链贯穿细胞膜，如胰岛素受体蛋白即属此类。IV类也是整合蛋白，但它以偶数或奇数的多条氨基酸链多次贯穿细胞膜。偶数如Na<sup>+</sup>通道的 $\alpha$ 亚单位，它跨膜6次；奇数如 $\beta$ -肾上腺素受体等，均跨膜7次。在整合蛋白的氨基酸构成方面有一个特点，即一般均含有20~30个疏水性氨基酸，这是上述受体蛋白分子能在膜中通过并存在所必需的。这一特点有助于人们判断某一个新提纯和鉴定的细胞膜蛋白质，如果该蛋白质有规律地出现连续的疏水性氨基酸，则往往提示它有跨膜结构。II类蛋白以疏水肽链与脂质的疏水端结合，某些G-蛋白的亚单位可能属此。

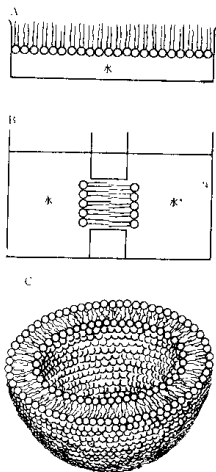


图1-2 人工形成的脂质单分子层(A)、双分子层(B)和脂质小体(C)

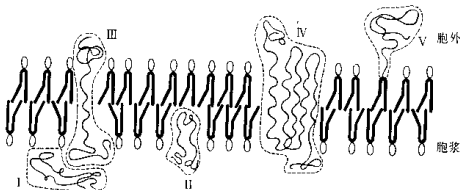


图 1-3 细胞膜蛋白质

- I . 外周蛋白; II . 部分插入脂双层的蛋白; III . 具有一次跨膜段的整合蛋白;  
IV . 具有五个跨膜段的整合蛋白; V . 脂锚泊外周蛋白

(四) 糖类 细胞膜含一些寡糖和多糖链, 都以共价键形式和膜的脂质或蛋白质结合, 形成糖脂或糖蛋白。糖链绝大多数均裸露在膜的外表一侧。这些糖链的意义在于单糖排列顺序上的特异性, 因而可作为细胞或所结合蛋白质的特异性的“标志”。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、物质的跨细胞膜转运

物质的跨细胞膜转运, 大致有三种方式: 一是被动转运, 这是指物质顺其细胞内外的浓度(或电化学)梯度的物理性移动, 其中最单纯的有扩散(diffusion)和渗透(osmosis); 还有可以被门控(gated)的离子通道转运和借助于载体的易化扩散。二是主动转运, 这是指在消耗代谢能量的条件下使物质逆其细胞内外的浓度(或电化学)梯度的转运, 如钠泵对  $\text{Na}^+$  的转运。三是牵涉到更为复杂的一些转运, 如胞饮(pinocytosis)和胞吐(exocytosis)。

### (一) 扩散与渗透

1. 扩散 物质跨膜的纯物理性扩散可由 Fick 方程定量地表达:

$$\frac{ds}{dt} = K(A) \frac{(C_1 - C_2)}{x}$$

$ds/dt$  是物质 S 跨膜的运动速率或扩散通量(mol/s),  $x$  为膜的厚度(cm),  $A$  为膜的面积( $\text{cm}^2$ ),  $(C_1 - C_2)$  为物质的浓度梯度 ( $\text{mol}/\text{cm}^3$ ),  $K$  为一常数。

由 Fick 方程可见, 决定物质的跨膜扩散率的主要因素是该物质的浓度梯度。

但根据膜的结构特点, 决定物质通过膜的速率的还有其他一些因素, 如物质分子的有效直径的大小, 物质的荷电情况以及物质的脂溶性程度等。因为膜的基架结构是脂质双层, 所以水溶性物质不易通透, 而脂溶性物质, 如  $\text{O}_2$ 、 $\text{CO}_2$ 、脂酸等, 可以较容易地透过细胞膜。

2 渗透 在细胞膜两侧溶液浓度不同时, 水分子便由浓度低的一侧向浓度高的一侧移

动, 这叫做渗透, 这是水通过膜的重要方式。

表 1-1 神经元上的电压门控离子通道

| 类型                      | 特征  |
|-------------------------|---|
| Na <sup>+</sup>         | 去极化使之开放, 失活很快, 可被 TTX、ScTx 所阻断                    |
| Ca <sup>2+</sup>        | 去极化使之缓慢开放   |
| K <sup>+</sup> (延迟整流器)  | 去极化使之缓慢开放, 然后失活, 可被 TEA、4AP 阻断                    |
| K <sup>+</sup> (内向整流器)  | 超极化使之开放, 可被 Ca <sup>2+</sup> 、Ba <sup>2+</sup> 阻断 |
| K <sup>+</sup> ("A" 电流) | 去极化使之开放, 失活迅速, 可被 4AP 阻断                          |
| K <sup>+</sup> ("M")    | 去极化使之缓慢开放, 但可被毒蕈样药物阻断                             |
| Cl <sup>-</sup>         | 超极化使之开放   |
| H <sup>+</sup>          | 去极化使之开放, 对 pH 敏感                                  |

TTX: 河豚鱼毒素; ScTx: 蝎毒毒素; 4AP: 4-氨基吡啶

(二) 离子通道的转运 细胞膜上有离子通道蛋白, Na<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、K<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup> 等离子可经离子通道转运。这些通道在未激活时是关闭的, 仅在一定条件下由于“门”被打开, 才允许离子通过。这一过程称为门控过程。门控只决定离子能否流过这一“门”, 但不决定离子流动的方向; 离子流动的方向则取决于离子的浓度(电学)梯度。门控离子通道又可分为两类。一类是电压门控(voltage-gated)通道, 如神经元上的 Na<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup> 通道, 它们在膜去极化时开放(表 1-1)、(图 1-4)。另一类是配基门控(ligand-gated)通道。一般说, 配基来自细胞外液, 如激素、递质等。现知 n 型乙酰胆碱受体本身即包含 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 离子通道, 当乙酰胆碱与受体结合时, 通道开放, Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 同时流动, 导致去极化; GABA<sub>A</sub> 受体复合体包含 Cl<sup>-</sup> 通道, 甘氨酸受体可能也是如此。但是有些配基不一定来自细胞外, 有些细胞内因子也能激活离子通道, 如细胞内 Ca<sup>2+</sup>、cAMP 或一种 G 蛋白等, 可从细胞内面直接与离子通道相结合, 并使之激活。

(三) 易化扩散 细胞膜上还有一些载体蛋白, 它可以促进被运载物质顺其浓度(电学)梯度进行转运。这种转运因为是顺浓度(电学)梯度进行的, 所以也不需要供给能量。葡萄糖顺浓度梯度从细胞外进入细胞内, 就是典型的易化扩散的例子。

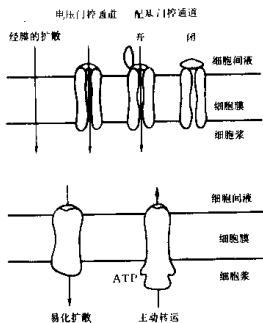


图 1-4 离子及其他小分子跨越细胞膜的运输

上排: 扩散通路, 经过膜的缓慢扩散或越过细胞膜的电压门控或配基门控离子通道的快速转运

下排: 经过运输载体蛋白的转运, 易化扩散顺浓度(电学)梯度进行, 主动转运则逆浓度梯度进行

(四) 主动转运 主动转运的能量几乎无例外地是由 ATP 水解提供的。所以主动转运的载体蛋白就是 ATP 酶是不奇怪的。最重要的 ATP 酶是  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶, 即钠泵或  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  泵。除此之外, 胃粘膜上有  $\text{H}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶, 某些细胞含有转运  $\text{Ca}^{2+}$  的 ATP 酶等。

关于钠、钾离子主动转运的研究已甚为详细。很早就知道, 包括人体各种细胞在内的动物细胞, 其细胞内液和细胞外液中的钠、钾离子浓度有很大的不同。以肌细胞为例, 正常时细胞内液  $\text{K}^+$  浓度为细胞外液的 35 倍, 而细胞外液  $\text{Na}^+$  浓度约为细胞内液的 12 倍。这种明显的浓度差的形成和维持, 要靠细胞正常的新陈代谢。在低温、缺氧情况下或在用一些代谢抑制剂后, 可使细胞膜内外正常  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  浓度差减小, 在细胞代谢恢复正常后, 上述浓度差又可恢复。因此, 很早就有人提出: 各种细胞的细胞膜上普遍存在着一种“钠-钾泵”的结构, 简称“钠泵”(sodium pump)。它的作用就是能够逆着浓度差主动地把细胞内液中的  $\text{Na}^+$  移出膜外, 而将细胞外液的  $\text{K}^+$  移入膜内, 因而形成和保持了这些离子在膜两侧浓度差。我们在以后将会看到, 这种浓度差的维持, 对于保持细胞的正常兴奋性是必不可少的。

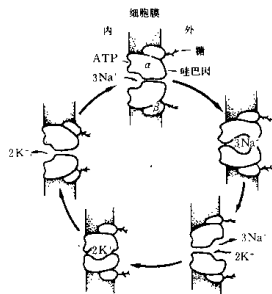


图 1-5  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶的理想构造

此分子包括  $2\alpha$  及  $2\beta$  亚单位, 每个  $\alpha$  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  $\text{Na}^+$  结合位点和 2 个  $\text{K}^+$  结合位点,  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  在一定条件下可以有构象变化, 这可能是它能运载离子的原因。

ATP 酶活性, 使 ATP 分解, 并使它自己转入另一种构象, 这就使得  $\text{Na}^+$  被排出至细胞外液, 而细胞外液一侧就可以接受 2 个  $\text{K}^+$ ,  $\text{K}^+$  的接受触发它又回复到第一种构象, 此时它向细胞内排入 2 个  $\text{K}^+$ 。现认为  $\text{Na}^+$  的结合与此酶的磷酸化有关, 而  $\text{K}^+$  的结合与其去磷酸化有关。由上可见,  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶在转运 3 个  $\text{Na}^+$  出细胞外的同时, 转运 2 个  $\text{K}^+$  入细胞内, 所以这是一个生电钠泵 (electrogenic sodium pump)。也就是说, 它多运送了一个

已知钠泵是嵌在细胞膜上的一种转运蛋白或载体蛋白, 它能与  $\text{Na}^+$  或  $\text{K}^+$  作特异结合, 本身还具有 ATP 酶活性。它的活动需要  $\text{Mg}^{2+}$  的参与, 它可被细胞外侧的  $\text{K}^+$  或细胞内侧的  $\text{Na}^+$  所激活, 此称为  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  激活 ATP 酶或  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶。当此酶催化一分子 ATP 成为一分子 ADP 时, 可将 3 个  $\text{Na}^+$  离子运出细胞外, 同时 2 个  $\text{K}^+$  离子运入细胞内。它的活动可被强心苷洋地黄所抑制。  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶包含有 2 个  $\alpha$  亚单位, 每个  $\alpha$  亚单位的分子量约 95,000; 2 个  $\beta$  亚单位, 每个  $\beta$  亚单位的分子量约 40,000。如将  $\alpha$ 、 $\beta$  亚单位分开, 此酶即丧失活力。  $\alpha$  亚单位上有与 ATP 及哇巴因相结合的位点,  $\beta$  亚单位是糖蛋白。向细胞内注入 ATP, 可增加  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  的转运, 但作用于细胞外侧面则无效; 哇巴因作用于外侧面则抑制  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  转运。  $\alpha$  亚单位一定应该是贯穿细胞膜的。  $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$  酶的结构被设想如图 1-5 所示。这个蛋白可能有两种构象。在一种构象时, 它的细胞内液一侧可以接受 3 个  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Na}^+$  的接受触发了它的

带阳电的离子出细胞外。

(五) 转运的载体蛋白 从上述可知, 许多种物质转运都是通过细胞膜上的载体蛋白进行的, 包括被动的易化扩散及主动转运在内。有些载体蛋白称为单转运子 (uniports) 因为它仅转运某一种物质。在小肠粘膜的肠腔一侧,  $\text{Na}^+$  的转运是与另一种物质葡萄糖的转运由同一载体蛋白完成的, 这称为顺转运子 (symports)。在这里,  $\text{Na}^+$  是依靠易化扩散完成的。另一些转运蛋白称为逆转运子 (antiports), 它能把一种物质运入细胞内而同时把另一种物质运出细胞外, 故又总称为共转运子 (cotransports), 如前述的  $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}$  酶 (图 1-6)。

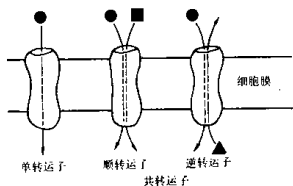


图 1-6 转运蛋白

被转运的物质可以单独被运输 (左), 或与另一物质的同方向转运相耦合 (中), 或与另一物质的相反方向转运相耦合 (右)。

(六) 入胞及出胞 对于大分子物质或物质团块, 细胞还可以通过入胞作用 (endocytosis) 和出胞作用 (exocytosis) 加以转运。

1. 入胞作用 首先是细胞附近的某些物质 (可能是入侵体内的细菌或其他异物) 被细胞膜“辨认”。然后细胞膜和异物接触处的膜内陷, 异物陷入此凹陷中, 然后发生膜的融合和断裂, 于是异物连同包围着它的那一部分已分离的细胞膜进入细胞内。

胞饮作用 (pinocytosis) 一般是指对液体的转运而言。如果被吞并的是固体, 则称为吞噬 (phagocytosis) 两者概称之为入胞作用。

有些入胞作用是由细胞膜受体介导的, 仅当相应配基结合于受体后才被触发; 而另一些入胞作用则不需受体介导。

2. 出胞作用 这是指细胞把其成块的内容物倾泄出细胞外的过程。腺细胞分泌某些酶以及神经末梢在神经冲动到达时把突触前末梢的囊泡内容物排出均是一种出胞作用。此过

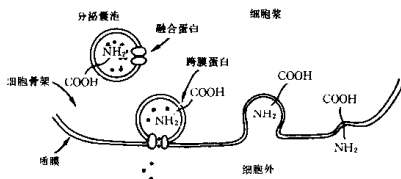


图 1-7 出胞作用

分泌囊泡上有融合蛋白, 囊泡经融合蛋白与质膜融合而后破裂, 分泌物排出到细胞外。



程需要  $\text{Ca}^{2+}$  的参与 (图 1-7)。

### 三、细胞膜上受体的结构和功能

细胞膜的另一个重要功能是接受细胞外液中的诸多物质对它的“刺激”，这个功能是由膜受体来实现的。细胞的一些更为复杂的功能，例如识别，也是以受体的功能为其主要基础的。

必须指出，就整个细胞讲，受体不仅存在于膜上，还有细胞内受体的存在 (详见内分泌章)。

膜受体一般为糖蛋白，是膜蛋白的重要组成部分。一个受体常常含有面向细胞外、跨膜及面向细胞内胞浆三部分 (表 1-2)。

表 1-2 细胞表面受体蛋白的结构

| 功能域   | 特 点   |
|-------|---|
| 面向细胞外 | 含配基结合位点；常常是整个受体蛋白的大部分；含有复杂的甘露糖寡糖；可能含有富半胱氨酸序列；受体族的同源性顺序在此          |
| 跨 膜   | 短 (~ 20 个氨基酸) 而含疏水残基；可以排列成一个或多个跨膜 $\alpha$ -螺旋；在 G-蛋白耦联受体类，此区高度保守 |
| 面向胞浆  | 与信号转导有关；长短变动大；是磷酸化的部位；可能含有内源性磷酸激酶活力                               |

膜受体的功能很多。首先它是许多神经递质或调质 (modulator) 和激素作用的起始点。现已知道，有一类递质受体直接与离子通道相耦合或本身就包含了通道；另一类是受体与配基结合后需通过一系列细胞内活动过程，然后引起效应，这一过程称为转导 (transduction)。转导过程中又需各种酶的参与，如腺苷酸环化酶、磷脂酶 C 等等。另一类受体是转运蛋白，如低密度脂蛋白受体。等等。

## 第二节 生物电现象和兴奋

兴奋 (excitation) 通常是指活组织在刺激作用下发生的一种可以传播的、伴有特殊电现象并能引起某种效应的反应过程。组织能够产生兴奋的能力称为兴奋性 (excitability)。在动物机体，神经和肌肉是典型的具有兴奋性的组织。

兴奋在神经上发生后，可沿神经传导，当传导至与它有突触联系的另一细胞时，将影响后一细胞的活动，或增强它的活动，使它也发生兴奋，或相反，减弱它的活动，使之发生抑制 (inhibition)。肌肉发生兴奋后，兴奋同样可沿肌细胞传导，并将引起肌肉收缩。

兴奋的特征是膜的特征性的电变化，这一电变化叫做动作电位 (action potential)，组织在受刺激时所发生的其他反应，如肌肉的收缩和腺体的分泌，都是由动作电位触发或引起的。所以研究兴奋就需要研究活组织的电现象，即生物电现象。

### 一、静息电位及动作电位

(一) 静息电位 神经和肌肉 (或其他组织) 细胞在静息情况下，细胞膜内侧的电位较