

21

世纪

岳利民 主编

高等医学院校教材

# 生理学

供护理、预防、口腔、药学本科及临床医学专科使用



科学出版社

21世纪高等院校教材  
(供护理、预防、口腔、药学本科及临床医学专科使用)

# 生 理 学

岳利民 主编

郑 煜 主审

科学出版社

2002

## 内 容 简 介

生理学是研究生物机体生命活动规律的科学。本书从细胞分子、器官系统、整体三个层面阐明人体生理功能，重点突出器官系统的功能及相互联系，并针对护理专业等非临床医学专业学生的特点，重点阐明各种人体生命活动的现象、规律、发生机制及其在整体活动中的意义。

本书主要适用于高等医学院校护理、预防、口腔、药学等非临床医学专业本科生及临床医学专科生使用。

### 图书在版编目(CIP)数据

生理学/岳利民主编.-北京:科学出版社,2002.2

21世纪高等医学院校教材

ISBN 7-03-009570-7

I. 生… II. 岳… III. 生理学-医学院校教材 IV. R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 002251 号

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

科 学 出 版 社 印 刷

科 学 出 版 社 发 行 各 地 新 华 书 店 经 销

\*

2002年2月第 一 版 开本: 850×1168 1/16

2002年2月第一次印刷 印张: 23

印数: 1—4 000 字数: 475 000

定 价: 35.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

# 《生理学》编委会

主 编 岳利民

主 审 郑 煜

编 者 (以姓氏笔画为序)

王莎莉 重庆医科大学

吕广能 四川大学华西医学中心

李红宇 四川大学华西医学中心

陆利民 复旦大学医学院

邵 黎 北京大学医学院

周玉琴 山东大学医学院

周 华 四川大学华西医学中心

周祖玉 四川大学华西医学中心

岳利民 四川大学华西医学中心

赵红艳 中国医科大学

高建新 山东大学医学院

徐淑梅 天津医科大学

曹 宇 中国医科大学

# 前　　言

---

近年来,随着社会对护理专业高级人才需求的增加,各地院校纷纷开设了护理学专业本科及专科。护理学作为一门独立的学科,虽然与医学有着密切的联系,但是仍有其相对独立的知识内容和实践范畴。因此,护理专业学生对相关基础理论知识的需求与一般医学专业学生的需求相比也应有所侧重。但是就生理学的教学而言,到目前为止,护理专业学生使用的大都是一般医学专业学生使用的教材,不能满足社会对护理专业高级人才培养的需要。为了填补这一空白,科学出版社组织了供护理专业学生使用的基础理论教材的编写。这本生理学教材是这套教材其中的一本,由四川大学华西基础医学与法医学院生理学教研室(原华西医科大学基础医学院生理学教研室)牵头,共有七所医学院校的十二位作者参加了编写。参编的作者大都是由各校推荐的副教授以上的中青年教学、科研骨干。他们长期工作在教学、科研第一线,有着丰富的教学实践经验及专业知识。在教材编写过程中,他们认真地查阅资料,虚心向有经验的专家、学者请教,除了全面反映和阐明生理学的基本原理、基础知识以外,也适当反映生理学研究的进展,并尽可能地针对护理专业学生学习后续基础课程及临床课程的需要,突出护理专业的特点。因此该教材既适合护理专业专科及本科学生在校学习使用,也适合各级护理专业工作人员自学及进一步提高使用,同时也可供护理专业人员高教自考考前复习使用。此外,预防、口腔、药学等本科、大专及临床医学大专生也可选用。各院校在使用时可以针对各层次、各专业学生的情况对教材内容加以适当取舍、增减。

本教材的编写得到了复旦大学医学院生理教研室、北京大学医学部生理系、中国医科大学学生理教研室、山东大学医学院生理教研室、天津医科大学学生理教研室、重庆医科大学学生理教研室的大力支持。四川大学华西基础医学与法医学院生理教研室郑煜教授在编写过程中给予了很大的帮助,尤其是在初稿完成后又认真审阅了全书并提出了许多具体、宝贵的修改意见。四川大学华西基础医学与法医学院生理教研室张金虎同志对后期书稿的编辑、整理、打印以及部分插图的完善作了大量的工作。正是由于这些同志的帮助才使得这本教材能顺利完成。在此谨向他们表示衷心的感谢。

这本书虽然是在全体参编人员的努力下完成的,但是限于作者的水平,肯定存在不少缺点,甚至错误,欢迎大家在使用过程中不吝批评指正。

岳利民  
2001年10月

• i •

# 目 录

<b>第一章 绪论</b> .....	1
第一节 生理学的研究对象和任务 .....	1
第二节 机体的内环境和稳态 .....	3
第三节 生理功能的调节 .....	4
第四节 体内的控制系统 .....	5
<b>第二章 细胞的基本功能</b> .....	8
第一节 细胞膜的基本结构与机能 .....	8
第二节 细胞的兴奋性与生物电现象 .....	19
第三节 骨骼肌的兴奋和收缩 .....	32
<b>第三章 血液</b> .....	44
第一节 血液的组成与特性 .....	44
第二节 血细胞生理 .....	47
第三节 生理止血、血液凝固与纤维蛋白溶解 .....	53
第四节 血型与输血原则 .....	61
<b>第四章 血液循环</b> .....	67
第一节 心脏的生物电现象和生理特性 .....	67
第二节 心脏的泵血功能 .....	83
第三节 血管生理 .....	93
第四节 心血管活动的调节 .....	108
第五节 器官循环 .....	118
<b>第五章 呼吸</b> .....	124
第一节 肺通气 .....	124
第二节 呼吸气体交换 .....	138
第三节 呼吸气体在血液中的运输 .....	143
第四节 呼吸运动的调节 .....	150
<b>第六章 消化和吸收</b> .....	159
第一节 概述 .....	159
第二节 口腔内消化 .....	165
第三节 胃内消化 .....	169
第四节 小肠内消化 .....	179
第五节 大肠的功能 .....	188

第六节 吸收	190
<b>第七章 能量代谢和体温</b>	194
第一节 能量代谢	194
第二节 体温及其调节	203
<b>第八章 肾脏的排泄</b>	213
第一节 肾的功能解剖和肾血流量	213
第二节 尿生成过程	216
第三节 尿液的浓缩和稀释	225
第四节 尿生成的调节	231
第五节 肾功能的评价	235
第六节 排尿	238
<b>第九章 感觉器官</b>	243
第一节 概述	243
第二节 视觉器官	245
第三节 听觉器官	255
第四节 前庭器官	261
第五节 其他感觉器官	264
<b>第十章 神经系统</b>	267
第一节 神经系统的基本结构和功能活动	267
第二节 神经系统活动一般规律	283
第三节 神经系统的感受功能	287
第四节 神经系统的运动调控功能	292
第五节 自主神经系统	299
第六节 神经系统的高级功能	307
第七节 脑电图与睡眠	308
<b>第十一章 内分泌</b>	310
第一节 概述	310
第二节 下丘脑内分泌功能	316
第三节 垂体	318
第四节 甲状腺激素	322
第五节 甲状旁腺激素、维生素 D <sub>3</sub> 和降钙素	328
第六节 肾上腺	331
第七节 胰岛	336
第八节 松果体的激素与前列腺素	339
<b>第十二章 生殖</b>	341
第一节 男性生殖	341
第二节 女性生殖	345
<b>中文索引</b>	353

# 第一章

## 绪 论

### 第一节 生理学的研究对象和任务

#### 一、什么是生理学

生理学(physiology)是研究生物机体生命活动规律的科学。生理学研究的目的是解释与生命的发生、发展及进程有关的各种生命现象。地球上的生物林林种种，无论是简单微小的病毒、细菌，还是复杂多样的植物、动物，以及我们人类都有各自的功能特点，因而生理学又可分为病毒生理学、细菌生理学、植物生理学、人体生理学等多种分支。

人体生理学(human physiology)是研究人体生命活动规律的科学，即呼吸、消化、循环、肌肉运动等生命活动的发生机制、相互关系以及内外环境的各种变化对这些生命活动的影响。一个健康的机体能够对内外环境的各种变化做出相应的反应，从而使人体的生理功能总是处于适当的水平以保证人体的生命活动的正常进程。如果内外环境变化过于剧烈，机体的这些生理功能不能维持恒定就会产生疾病或损伤，而医疗和护理的目的就是要创造各种条件恢复人体正常的生理功能。因此，人体生理学又是有关健康及医学的科学，是护理专业学生一门重要的基础理论课程。

#### 二、生理学的发展与研究

生理学是一门实验性的科学，这门科学是在解剖学的基础上发展起来的，并且与医学有着密切的联系。17世纪的一些医生希望通过解剖学的系统研究理解人体各个部分是如何工作的，然而他们发现仅有解剖学的知识不足以解释人体各部的功能，必须将人体各部结构的知识同对这些结构的功能进行观察和实验所获得的

知识结合才能加以解释。正是他们迈出了现代生理学的第一步。1628年,英国医生William Harvey应用已有的心脏和血管结构的知识,并结合对人体的观察及动物活体所进行的实验首次正确描述了心脏泵血和血液循环的功能,出版了《心和血的运动》一书,这是历史上第一本基于生理学实验的著作。从对胃的解剖描述到理解其功能经过了一个漫长的过程,直到十九世纪初一个美国医生通过对一个因枪伤形成胃与腹壁之间瘘管的加拿大捕猎者长达几年的观察研究,收集胃液进行化学分析,才知道了胃液中包含了盐酸。我国近代的生理学工作者如林可胜、冯德培等对人体生理学的理论也做出了重要贡献,尤其在消化生理、中枢神经系统生理等领域做了很多卓有成效的工作。显然,对人体功能的直接观察、测定是获取生理学知识的一个重要途径,例如,测定人体的血压、呼吸、脉搏、体温,以及观察在不同的条件下这些人体功能的变化。上述生理学研究的基本方法也是临床护理工作的重要手段。然而,由于医疗实践提供给我们直接观察人体生理功能的机会毕竟很有限,并且对人体生理功能直接的观察和研究必须以不伤害人体为前提,而动物尤其是哺乳动物与人体生理功能在很大程度上具有相似性,因此人体生理学的知识很多来自于动物尤其是哺乳动物实验。

人体像一部巨大而复杂的机器,它的组成为三个不同的层次。最基本的结构和功能单位是细胞,细胞的生理特性是由构成其中的生物分子理化性质决定的。许多功能相近的细胞构成组织、器官。由功能上密切联系的一些器官构成系统。各个器官系统相互联系、相互影响构成了人体这样一个复杂的整体。因此,生理学研究从以下三个层次进行:

### 1. 细胞和分子水平

研究细胞和构成细胞的生物大分子的理化性质和功能,从而帮助理解这些细胞构成的组织、器官的功能。例如肌肉的收缩功能是由肌细胞的生理功能决定的。肌细胞之所以具有收缩功能又是因为其中特殊的蛋白质分子按一定规律排列,并且在一定条件下这些蛋白质分子相互作用的结果。各种蛋白质分子的表达又受基因的控制。因此,这一水平的研究往往需要借助于分子生物学的技术手段和方法。很多情况下,还需要在离体的情况下进行研究,但是在分析结果时需要考虑到整体情况下较之离体环境更为复杂的因素。针对细胞和生物大分子的功能进行研究所获得的知识称为细胞生理学(cell physiology)或普通生理学(general physiology)。

### 2. 器官和系统水平

研究各器官和系统的功能,这些功能在机体整个生命活动中所起的作用及其产生的机制以及内外环境因素对它们的影响。例如心脏如何射血、肾脏如何产生尿液、消化系统如何从食物中获取营养物质;这些器官系统的功能活动在维持生命活动中的作用;各种神经、体液因素对这些功能活动的影响就属于器官和系统水平的研究。

### 3. 整体水平

研究整体情况下,各器官、系统间的相互联系和影响。人体是一个有机的整体,构成这一整体的各器官系统表现出高度的相互依赖性。各器官系统功能的正常是

人体健康的保证,如果某一器官功能障碍会很快累及其他脏器。例如,当循环系统功能衰竭时,肾脏尿的生成,肺内的气体交换也会受到影响。

以上三个水平的研究不应孤立地进行,而是应该相互联系,相互补充。只有将三个层次的研究结合起来才能真正揭示人体生理功能的真谛。

## 第二节 机体的内环境和稳态

内环境的概念是一百多年前由法国生理学家 Claude Bernard 提出的。人体重量的~~60%~~<sup>约70%</sup>是液体。其中大多数存在于细胞内叫做细胞内液(intracellular fluid)。其余大约三分之一分布在细胞外,叫做细胞外液(extracellular fluid)。<sup>约40%</sup>细胞外液包括分布在心血管系统内的血浆(plasma)和组织间隙中的组织间液(interstitial fluid)。由于血浆和组织间液不断地通过毛细血管进行物质交换,<sup>50%</sup>血浆又在全身不断的循环流动,机体所有的细胞实际上都生存于细胞外液这样一个相同的环境中,因而将细胞外液称为机体的内环境(internal environment)。

与单细胞生物不同,由于包括人类在内的多细胞动物绝大多数细胞都不能直接与其生存的外环境接触。细胞和外环境之间的物质交换需借助于细胞外液这样一个内环境作为中介。细胞外液包含了细胞生存所需的氧气、营养物质和无机离子。细胞通过细胞膜从细胞外液中获取氧气和营养物质,将产生的二氧化碳和其他代谢产物排入细胞外液。机体循环、呼吸、消化、泌尿等各个系统密切配合,不断从外环境摄取补充细胞外液中的氧气及各种营养物质,同时将细胞外液中的代谢产物不断排出体外。因此在正常情况下,细胞外液的理化性质,如  $O_2$  和  $CO_2$  分压、渗透压、pH 值等是处在一种相对稳定的状态,也就是说,在不断地变化中求得平衡,这正是内环境的特征。此外,内、外环境的变化随时可能打破这种平衡,在这种情况下,各器官系统的功能往往做出相应的反应以恢复内环境的平衡。例如,当机体因所处环境、代谢或疾病的原因,体内  $CO_2$  增多或缺氧时,呼吸运动会加强,排出更多的  $CO_2$ ,摄取更多的  $O_2$ 。体内水过剩时,肾脏会增加尿的生成,排出过多的水。机体的内环境的各种理化性质保持相对稳定的状态称为稳态(homeostasis)。稳态是细胞行使正常生理功能和机体维持正常生命活动的必要条件。而细胞、组织、器官和系统的正常功能又是内环境稳态的重要保证。如果因为疾病的原因使器官、系统的功能活动不能适应内、外环境的变化,或内、外环境的变化过于剧烈,而机体器官、系统的功能活动不足以做出适当的反应,内环境的各项理化因素就会偏离正常水平。例如,呼吸系统的疾病会导致机体缺氧和二氧化碳潴留;肾脏的疾病会导致体内代谢产物聚积,严重时甚至危及生命。细胞需要稳态,器官系统维持稳态,而细胞构成了器官系统,机体就是这样一个由细胞、器官、系统构成的相互依存的有机的整体。正因为如此,目前稳态的概念已扩展到泛指机体各项生理功能保持协调、稳定的状态。机体为什么需要稳态,机体怎样维持稳态正是生理学研究的核心,也是我们学习生理学要把握的关键。

## 第三节 生理功能的调节

机体内环境的相对稳定是因为各器官、系统的功能活动能随内、外环境的改变及时调整。当内、外环境发生改变时，机体能使各种功能活动发生相应变化的过程叫做生理功能的调节(regulation)。生理功能的调节形式有三种，神经调节(nervous regulation)、体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。

### 一、神经调节

由神经系统对生理功能所进行的调节即为神经调节。神经调节是机体内最为普遍的一种调节形式。神经调节的基本过程是反射(reflex)。反射是指在中枢神经系统的参与下，机体对内、外环境的变化所作出的规律性反应。反射活动的结构基础是反射弧(reflex arc)。反射弧由五个部分组成，即感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器。感受器和传入神经是感觉传入部分，感受内、外环境的各种变化，并将这种变化的刺激转变成神经冲动传向中枢。中枢是整合部分，对传入信号进行分析，并发出传出信号。中枢传出的信号经传出神经到达效应器，改变效应器的活动。例如，在生理情况下，机体的体温总是处于相对稳定的水平。当内、外环境变化引起体温升高时，体内的温度感受器接受温度变化的刺激，并将刺激信号转化为神经冲动；神经冲动经传入神经到达下丘脑体温调节中枢，体温调节中枢对传入信号进行分析，调整原来发出的信号；中枢发出的信号经传出神经改变产热器官和散热器官的活动，减少产热，增加散热，使体温恢复到正常水平。神经系统对机体所有的器官、系统功能的调节都是通过这样的反射方式进行的。

由于神经调节是以神经冲动这种电的活动形式传递信息，并且效应器限于传出神经支配的器官，因而这种调节形式具有快而精确的特点。

### 二、体液调节

体液调节指机体的某些细胞生成并分泌的某些特殊的化学物质，经体液运输到达全身的组织细胞或体内某些特殊的组织细胞，通过作用于细胞上相应的受体，调节这些组织细胞的功能。这些特殊的化学物质有的是由内分泌腺的细胞分泌的，有的是由一些散在的内分泌细胞分泌的。这些由内分泌细胞分泌，充当信使的作用，携带了某种生物信号，调节组织细胞功能的化学物质称为激素(hormone)。激素作用的细胞称为靶细胞。很多激素都需要通过血液运输至全身，调节靶细胞的功能，这是体液调节的主要形式。如甲状腺分泌的甲状腺激素就是通过这种形式调节机体的代谢活动。

也有一些激素不通过血液运输，而是经组织液扩散作用于邻近的细胞，调节这

些细胞的功能活动。如一些消化道激素对消化道运动和分泌的调节就是这种形式。除激素外，体内还有一些化学物质，如  $\text{NO}$ 、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{H}^+$  等也参与某些局部的生理功能的调节。这些体液因素由于仅仅影响邻近细胞的功能，在局部发挥调节作用，因而称为旁分泌(paracrine)调节。

与神经调节相比，体液调节具有作用缓慢、广泛、持久的特点。

### 三、自身调节

自身调节指机体的一些组织细胞能在不依赖于神经、体液因素的作用下，自身对周围环境的变化产生的适应性反应。例如，心肌、骨骼肌的收缩力会因肌肉收缩前的长度发生变化。肾入球微动脉的口径会因血管壁所受到的牵张刺激程度而发生变化。这种调节形式也具有一定的生理意义，但是相对来说其调节幅度小，灵敏度低。

## 第四节 体内的控制系统

在正常情况下，人体的各种生理功能在各种调节形式的作用下总是处于一个适当的水平。体内的各种调节机制之所以能够如此精确，可以用工程技术领域的自动控制理论加以解释。20世纪40年代，人们用数学和物理学原理和方法研究工程技术领域的控制时，也用这些原理方法研究人体功能的调节，发现工程技术领域的控制与人体功能的调控都遵循着共同的规律。在人体这部巨大而复杂的机器中存在着成千上万的控制系统，有的存在于细胞内，有的存在于同一器官的各部分之间，有的存在于不同的器官之间。控制系统的基本组成包括控制部分、受控部分和监测装置。根据控制部分、受控部分的相互关系，控制系统分为反馈控制系统、非反馈控制系统和前馈控制系统。

### 一、反馈控制系统

反馈控制系统的特点是在控制部分和受控部分之间存在着双向信息联系，即控制部分发出控制信号支配受控部分的活动，同时受控部分的功能状态经监测装置检测后发出反馈信号改变控制部分的活动，因而反馈控制系统是一个闭环系统(图 1-1)。受控部分发出反馈信号影响控制部分活动的过程称为反馈(feedback)。根据反馈信号对控制部分作用的结果分为负反馈(negative feedback)和正反馈(positive feedback)。当干扰信号引起某一输出变量变化时，通过反馈作用使输出变量向原来变化相反的方向变化，以维持其功能状态的稳定为负反馈。如果反馈作用的结果进一步增大了输出变量的变化则为正反馈。

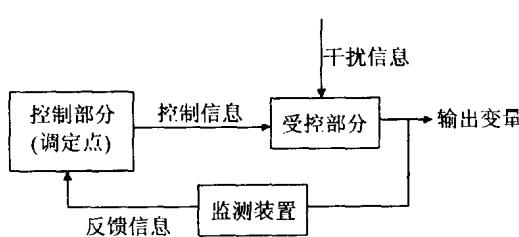


图 1-1 反馈控制系统模式图

负反馈是机体内最为重要的一种反馈控制形式。体内大多数控制系统都属于这种形式。负反馈的意义在于使机体的某项生理功能保持恒定。当这种平衡因内、外环境因素的干扰被打破时,反映受控部分功能活动改变的反馈信号将影响控制部分的活动。控制部分有一个调定点,将某种生理功能设定在一个适当的水平,当反馈

信号与调定点比较出现差异时,就会调整其原来发出的信号。如果受控部分活动增强,则控制部分调整后的信号将使受控部分的活动减弱;反之,如果受控部分活动过低,通过反馈机制使其活动增强,最终结果是受控部分的活动向原来设定的平衡点方向转变以恢复原有的平衡。

负反馈控制的过程有的发生在器官内部。例如,锻炼的时候,参与收缩的肌肉会摄取更多的  $O_2$ ,产生更多的  $CO_2$ ,使这些肌肉组织内  $O_2$  浓度降低,  $CO_2$  浓度增高。 $O_2$  和  $CO_2$  浓度的这种变化会直接作用于供应这些肌肉的血管平滑肌,使其舒张,增加肌肉的血流量。这样就保持了肌肉内环境中  $O_2$  和  $CO_2$  含量的相对稳定。

更多的负反馈控制机制发生在器官、系统之间,并且往往需要神经、体液因素参与,在这种情况下,中枢神经系统与内分泌腺分别为控制部分,而效应器与靶器官分别为受控部分。例如,动脉血压是由心脏和血管的活动形成的。心脏和血管作为受控系统,其活动受控制系统即心、血管中枢的调控。当动脉血压升高时,由于血管壁所受的牵张刺激程度增强,通过监测装置,即位于颈动脉窦、主动脉弓的压力感受器,将血压增高的信息以神经冲动的形式通过传入神经传至心、血管中枢,使心血管中枢的活动发生改变,再通过传出神经减弱心脏的活动,并使血管舒张,使动脉血压向正常水平恢复。相反,当动脉血压降低时,压力感受器产生的传入冲动的频率减少,心血管中枢的活动发生相应改变,加强心脏的活动,而使血管收缩,血压回到正常水平。

体内正反馈控制系统较少,在正常情况下,正反馈的意义在于使机体的某项生理功能在同一方向上不断加强,以便使这一功能得以迅速完成。例如,在止血过程中,由于血管的破裂,各种凝血因子相继激活,形成凝血块,将血管破口封住。在分娩的时候,神经垂体缩宫素的释放引起子宫的收缩,子宫收缩促使胎头下降压迫子宫颈,通过一定的传入途径引起更多的缩宫素的释放,进一步促进子宫收缩,该反馈不断进行直到胎儿娩出。

## 二、非反馈控制系统

非反馈控制系统的特点是在控制部分和受控部分之间只存在单向联系,即只有控制部分向受控部分发出控制信息,而受控部分不能影响控制部分的活动,因而

是一个开环系统。在人体功能的调节中,这种非反馈控制系统的形式很少见。

### 三、前馈控制系统

干扰信号在作用于受控部分,引起输出变量变化之前,可作用于监测装置,使其提前发出前馈信号作用于控制部分,及时调整控制部分发出的信号以对抗干扰信号对受控部分的影响,从而保持受控部分功能状态的稳定,避免了因干扰因素作用而导致的功能改变,这就是前馈。在某些情况下,干扰因素也可直接作用于控制系统,改变其功能状态,进而影响受控系统的活动。

例如,冬泳者进入泳场还没有开始游泳之前,机体温度并没有下降,但是因特殊环境对相应感受器的刺激,使感受器发出信号至体温调节中枢,中枢对传来的信号进行整合后,改变原来的指令,增加机体产热,减少散热,这就尽可能地避免了体温的下降。

(岳利民)

### 参 考 文 献

- 范少光,汤浩,潘伟丰主编. 2000. 人体生理学. 第2版. 北京:北京医科大学出版社  
吴襄主编. 1996. 近代生理学发展简史. 北京:高等教育出版社  
姚泰主编. 2000. 生理学. 第5版. 北京:人民卫生出版社  
Charles Schauf, David Mofett, Stacia Mofett. 1990. Human Physiology: Foundations and Frontiers. St. Louis. Times Mirror/Mosby College Publishing  
Guyton AC, Hall JE. 1996. Textbook of Medical Physiology. 9th edition. Philadelphia: Saunders

## 第二章

# 细胞的基本功能

细胞是人体和其他生物体的基本结构与功能单位。体内所有的生理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蛋白和蛋白聚糖)的物质基础上进行的。对生物体结构和功能的研究,分别从细胞水平、亚细胞水平、分子水平和基因水平等不同层次,揭示出众多基本生命过程的原理。尽管生命现象在不同种属生物体或同一生物体的不同组织、器官、系统表现千差万别,但在细胞和分子水平实现的基本生命过程及其原理,却具有高度的一致性或共性。因此,要了解有机体生命活动的规律,就必须从它的基本单位——细胞的研究开始。

细胞生理学是研究细胞生命活动的科学。本章重点讨论:细胞膜的基本结构,细胞膜的物质转运功能和跨膜信号转导功能;以不同带电离子跨膜转运为基础的细胞膜生物电和有关现象;最后讨论兴奋在不同细胞的传递以及骨骼肌的收缩活动。

### 第一节 细胞膜的基本结构与机能

细胞膜(cell membrane)又称质膜(plasma membrane),它不仅是细胞与外环境之间的界膜,把细胞内容物和细胞周围环境分隔开来,使细胞能相对独立于环境而存在。而且,细胞可以通过细胞膜与所在环境进行物质交换、信息传递和能量转换。此外,细胞膜还与细胞识别、细胞分化、细胞增殖与细胞运动等功能密切相关。因此,细胞膜是细胞生命活动的结构基础。细胞内细胞器的膜统称为细胞内膜,包括线粒体、高尔基体、内质网、溶酶体膜与核膜等。细胞膜与细胞内膜不仅在结构上相似,同时也互相连通(或有联系),因而,两者又被统称为细胞膜系统或细胞的膜性结构。

## 一、细胞膜的基本结构

### (一) 细胞膜的化学组成和分子结构

细胞膜主要由蛋白质和脂类组成,此外还含有糖类、水、无机盐和金属离子。细胞膜成分中蛋白质和脂类的含量比例一般为1:1,但不同细胞或同一细胞的不同部位其含量比例也常有较大差别。功能复杂的生物膜蛋白质含量比例大,其含量可以是脂质的4倍,蛋白质类型也较多,常称高蛋白质膜;相反,功能简单的膜其蛋白质含量较少,种类也较简单,脂类相对较多,属高脂膜。

细胞膜的脂类以磷脂为主,此外还有胆固醇和糖脂。细胞膜中的磷脂主要有四种:磷脂酰胆碱(卵磷脂),磷脂酰乙醇胺(脑磷脂),磷脂酰丝氨酸和磷脂酰肌醇,其中以磷脂酰胆碱含量最多。约有20%~30%的磷脂与蛋白质结合形成不流动的界面脂。胆固醇在功能活跃且流动性大的膜中含量较少,可增强膜的稳定性。膜脂都是兼性分子,以磷脂酰胆碱为例,分子的一端为亲水基团,是极性头,具有亲水性;另一端是两条几乎平行的脂肪酸链,是疏水端,为非极性尾部。极性头的静电引力及其氢键对水有亲和力,且有自动闭合趋势,而疏水端则完全避开水相。两层膜脂分子平行排列,以分子尾部彼此相聚。脂类分子的这种双亲媒性是决定它构成双层排列膜性结构的分子基础。

膜蛋白的类型很多,而且与膜的一定功能相关联,所有膜的功能差异主要由膜蛋白决定。膜蛋白构成膜受体、载体、酶、抗原、离子通道等。一般认为膜内不存在单纯的结构蛋白。膜蛋白有单体,也有聚合体,大多不溶于水。膜蛋白的疏水性氨基酸及亲水性氨基酸在膜蛋白的大分子内的分布不同,致使膜蛋白的分子有一端亲水一端疏水,有的两端亲水中间疏水,还有整个蛋白分子为亲水性或疏水性。凡疏水性氨基酸组成的肽链,都与膜脂分子的疏水端结合;而亲水性氨基酸组成的肽链则通过静电作用、离子键或氢键与膜脂分子亲水端结合。膜蛋白的分子的这种特性决定了它与膜脂分子的结合形式,也决定了它在生物膜中的分布位置。膜蛋白有的全部嵌入膜内,有的附在膜表面,有的贯穿全膜两端外露,也有的半嵌入即一端嵌入,一端外露。与糖或脂类结合的蛋白质,分别称糖蛋白与脂蛋白。

生物膜含糖少,仅占膜重量的2%~3%。膜糖大多为与蛋白或脂类分子相结合的寡聚糖链,分布在质膜的外表面形成细胞衣(cell coat)。糖链有直链也有分支状链,组成它的单糖有葡萄糖、半乳糖、甘露糖、岩藻糖、氨基糖、神经氨酸、唾液酸等,糖链与蛋白多肽链的氨基端共价结合为糖蛋白,与脂类分子的亲水端共价结合则为糖脂。细胞的一切表面行为与糖链的特异性有关。

从分子水平阐述膜的结构,对揭示生物膜功能本质有重要意义。近几十年众多学者对细胞膜的结构提出多种模型设想,其中以Singer和Nicholson提出的液态镶嵌模型(fluid mosaic model)最引人注意并被广泛接受。液态镶嵌模型是把生物膜看成由脂质双分子层与球形蛋白二维排列的液态膜(图2-1)。脂类分子构成膜的连续主体,它既有类似固体分子排列的有序性(晶态),又有液态的流动性。球形蛋

白分子则以各种镶嵌形式与膜脂双分子层相结合,其极性部分暴露于膜表面,非极性部分则嵌入脂质分子层的疏水区。根据蛋白质分子的分布位置,将附于亲水端表面的膜蛋白颗粒称表在蛋白(extrinsic protein)或周围蛋白(peripheral protein),其数量较少;将嵌入膜内及跨膜的蛋白质称内在蛋白(intrinsic protein)或嵌入蛋白(mosaic protein),大部分膜蛋白都属于此类,约占膜蛋白的总量的20%~50%。现认为红细胞的血影蛋白(spectrin)、锚蛋白(ankyrin)、蒂蛋白(band protein)以及线粒体膜的细胞色素C等为表在蛋白,而血型蛋白、膜旁酶、组织相容性抗原、载体蛋白、部分药物及激素的受体蛋白等均为内在蛋白(图2-2)。

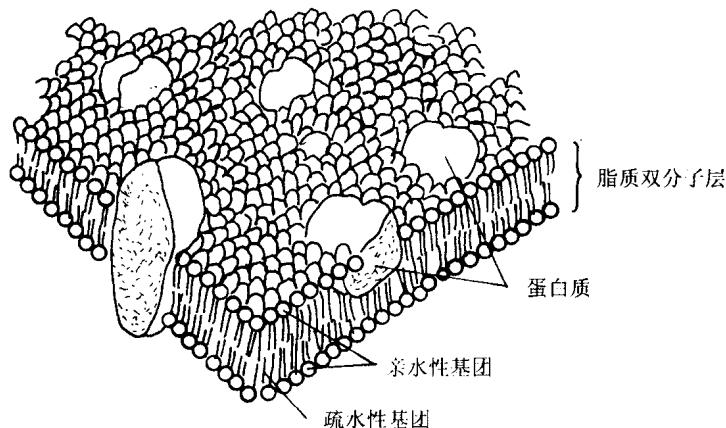


图 2-1 单位膜的液态镶嵌式模型

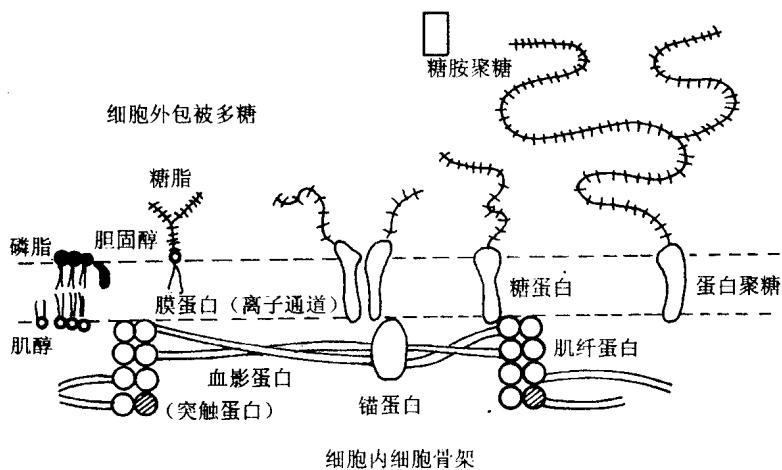


图 2-2 神经元膜构造模式图

## (二) 细胞膜的生物学特性

生物膜有不对称性、流动性、双亲媒性和区域性等共同特征,前两者是最基本