

全国医学专科学学校教材

生理学

第二版

- 供医学专业用
- 张光明主编

● 人民卫生出版社

全国医学专科学校教材

(供医学专业用)

生 理 学

第 二 版

张光明 主编

安一鸣 伍慧珠 张光明 应美云 编写
苏惠生 庞立格 韩至元

人 民 卫 生 出 版 社

生 理 学

第 二 版

张光明 主编

人 民 卫 生 出 版 社 出 版

(北京市崇文区天坛西里 10 号)

人 民 卫 生 出 版 社 印 刷 厂 印 刷

新 华 书 店 北 京 发 行 所 发 行

787×1092毫米16开本 17³/₄印张 409千字

1980年11月第1版 1989年10月第2版第11次印刷

印数：245,801—282,820

ISBN 7-117-00075-9/R·76 定价：3.50 元

修订版说明

医学专科教育作为高等医学教育的一个重要层次,将在相当长的时期内存在和发展,以适应为农村培养人才这一卫生工作战略重点的需要。现行的全国医学专科学校试用教材编写出版于八十年代初,总体说已不完全符合形势发展的要求。为此,将通过医专教育改革的实践,着手组织编写一套新教材;而在新教材出版前,约请教材主编对各门教材进行了必要的局部修订,主要是更新过于陈旧的内容和改用法定计量单位,重新排印出版,作为过渡。这次修订,由于时间紧迫,改动范围不大,未能邀请全体编者参与工作,在此致以歉意。

人民卫生出版社
卫生部教材办公室
1988年2月

二 版 前 言

此次修订对全书作了一些修改。力求在文字上阐述得更为清楚贴切,重点更为突出,在理论上能更好地反映生理学当前发展水平。删除了一些陈旧不妥之处,增加了诸如心钠素,前阿片黑素促皮素原,前加压垂素原,中枢神经系统的镇痛功能和突触前受体等内容。本书改绘和增加了34幅插图,这些插图均出自宜昌医学专科学校解剖学教研室吴先国副教授之手,在此表示感谢。

张光明

一九八八年元月

目 录

第一章 绪论1	二、纤维蛋白溶解.....46
第一节 生理学的研究方法	三、止血.....47
基本观点.....2	四、血小板对毛细血管的支持功能.....49
一、生理学的研究方法.....2	第四节 血型49
二、生理学的基本观点.....3	一、ABO血型系统.....49
第二节 细胞膜4	二、Rh血型系统.....51
一、细胞膜的分子结构.....4	第三章 循环53
二、细胞膜的物质转运功能.....6	第一节 心脏生理.....53
三、细胞膜的受体功能.....8	一、心肌的结构.....53
第三节 体液8	二、心肌细胞的生物电活动.....56
一、体液及其分布.....8	三、传导系统细胞的生物电活动.....59
二、体液量的测定.....9	四、心肌细胞的传导性、兴奋性和收缩性.....62
三、内环境的动态相对恒定.....10	五、心动周期.....66
四、各种体液成分的比较.....10	六、心音.....68
第四节 细胞的生物电现象12	七、心电图.....68
一、神经纤维的兴奋与冲动的传导.....12	八、心输出量.....72
二、静息电位.....14	第二节 血管生理74
三、动作电位.....15	一、动脉血压.....76
四、冲动的传导.....17	二、各种血管中的血流直线速度.....79
五、动作电位的触发.....18	三、动脉脉搏.....79
第五节 肌肉的兴奋与收缩19	四、静脉血压与静脉血流.....80
一、骨骼肌.....19	五、微循环.....80
二、平滑肌.....25	六、毛细血管内外的物质交换.....81
第六节 人体功能的调节26	七、淋巴液的生成与淋巴循环.....84
一、反射与反射弧.....27	第三节 血液循环的调节85
二、各种调节方式.....28	一、支配心脏的传出神经.....85
三、非条件反射和条件反射.....29	二、支配血管的传出神经.....86
第二章 血液31	三、心血管中枢.....86
第一节 血浆.....31	四、调节心血管的反射.....87
一、血浆的成分.....31	五、心血管的体液调节.....89
二、血浆的理化特性.....32	六、大脑皮质对血液循环的调节.....92
第二节 血细胞35	第四节 器官的血液供应92
一、红细胞.....35	一、器官血流量.....92
二、白细胞.....37	二、冠脉循环.....94
三、血小板.....40	三、肺循环.....95
第三节 凝血与止血41	四、脑循环.....96
一、血液凝固.....41	五、血-脑脊液屏障与血-脑屏障.....97

第四章 呼吸98	四、基础代谢146
第一节 肺的通气.....98	第二节 体温.....147
一、呼吸道与肺泡.....98	一、人体正常体温及生理变动.....147
二、呼吸时的胸廓运动.....99	二、产热和散热过程.....148
三、呼吸时肺内压与胸内压的变化.....101	三、体温调节.....150
四、肺通气的阻力.....103	第七章 肾脏的排泄153
五、呼吸气量.....104	第一节 概述.....153
第二节 气体的交换和运输.....107	一、肾脏的功能.....153
一、气体的交换.....107	二、尿的理化特性和化学组成.....153
二、气体在血液中的运输.....110	三、肾脏的结构特点.....154
第三节 呼吸运动的调节.....114	四、肾脏血液循环的特点.....157
一、呼吸中枢与呼吸节律.....115	第二节 尿生成过程.....159
二、呼吸的反射性调节.....117	一、肾小球的滤过作用.....159
三、二氧化碳、缺氧和氢离子对呼吸的影响.....117	二、肾小管和集合管的选择性重吸收.....163
第五章 消化和吸收120	三、肾小管和集合管的分泌和排泄.....166
第一节 概述.....120	第三节 尿生成的激素调节.....169
一、机械性消化.....120	一、抗利尿激素.....169
二、化学性消化.....121	二、醛固酮.....171
第二节 口腔内消化.....122	三、心钠素.....172
一、唾液及其分泌.....122	第四节 尿的浓缩与稀释.....173
二、咀嚼和吞咽.....123	一、尿液浓缩和稀释的逆流假说.....173
第三节 胃内消化.....124	二、影响尿液浓缩的因素.....176
一、胃液及其分泌.....124	第五节 肾清除率.....176
二、胃的运动.....129	一、肾清除率概念及其计算方法.....176
第四节 小肠内消化.....131	二、应用肾清除率来测定肾功能.....177
一、胰液及其分泌.....132	第六节 排尿.....178
二、胆汁的分泌和排出.....133	一、输尿管的运动.....178
三、小肠液的分泌.....134	二、膀胱和尿道的神经支配.....178
四、小肠的运动.....134	三、排尿反射.....179
第五节 大肠内消化.....136	第八章 内分泌与生殖180
一、大肠的分泌和细菌的活动.....136	第一节 概述.....180
二、大肠的运动.....136	一、激素的一般特征.....180
第六节 吸收.....137	二、激素作用的机制.....181
一、概述.....137	第二节 甲状腺.....182
二、各种主要营养物质的吸收.....138	一、甲状腺激素.....183
第六章 能量代谢与体温141	二、甲状腺激素的生理作用.....185
第一节 能量代谢.....141	三、甲状腺分泌的调节.....186
一、能量代谢概述.....141	第三节 甲状旁腺、降钙素和维生素D.....187
二、能量代谢的测定.....142	一、甲状旁腺素.....187
三、影响能量代谢的主要因素.....144	

二、维生素 D	189
三、降钙素	189
第四节 胰岛	189
一、胰岛素	190
二、胰高血糖素	192
第五节 肾上腺	192
一、肾上腺皮质	192
二、肾上腺髓质	197
第六节 垂体	198
一、垂体的结构特征	198
二、腺垂体的激素及其生理作用	199
三、神经垂体	203
第七节 生殖	205
一、男性生殖生理	205
二、女性生殖生理	206
第九章 神经系统	216
第一节 神经纤维	216
一、神经纤维的兴奋传导	217
二、神经纤维的轴浆运输与营养性功能	220
第二节 突触生理	221
一、突触及突触传递	221
二、中枢抑制	224
三、突触传递的特征	226
四、神经元间的联接方式	226
第三节 神经系统的感觉功能	228
一、感受器生理	228
二、特异性投射系统和非特异性投射系统	229
三、丘脑和大脑皮质的感觉分析功能	230
四、痛觉	232
第四节 神经系统对躯体运动的调节	235

一、脊髓反射	235
二、高级中枢对牵张反射的调节	237
三、锥体系统和锥体外系统的功能	239
四、基底神经节、小脑和大脑皮质对躯体运动的调节	240
第五节 植物性神经系统	243
一、植物性神经系统的结构特征	243
二、植物性神经系统的功能	243
三、植物性神经末梢的兴奋传递	245
四、植物性神经的各级中枢	248
第六节 脑的高级功能	251
一、条件反射	251
二、人类大脑皮质活动的特征	253
三、脑电图	254
四、觉醒和睡眠	256
第十章 感觉器官	258
第一节 视觉器官	258
一、眼球的结构	258
二、眼的折光功能	260
三、眼的感光功能	263
四、双眼视觉	266
第二节 听觉器官	267
一、中耳	267
二、内耳	268
第三节 前庭器官	272
一、前庭器官的结构	273
二、前庭器官的适宜刺激	273
三、前庭器官的反射	274
第四节 触觉、嗅觉和味觉	276
一、触觉和压觉	276
二、嗅觉	276
三、味觉	276

第一章 绪 论

生理学是研究生物体功能的科学。本书是人体生理学,研究人体的正常功能。

生理学首先研究组成人体的各种细胞、各种组织和各种器官的功能,以及完成这些功能的机制(mechanism);为此,还要深入到细胞的亚微结构和分子水平,来探讨生命活动最基本的物理、化学变化过程。其次,研究人体各个部分的活动通过何种机制而协调一致,以共同完成人体的各种整体性生命活动。最后,还要研究人体又是如何随时适应于不断变化着的外界环境。

人体生理学是医学科学的基础理论学科之一,只有掌握了人体及其各个组成部分的正常功能活动的规律,才能进一步了解疾病的发生、发展的规律,从而为疾病的诊断、治疗和预防,以及增进人类健康提供理论基础。

实践是科学知识的源泉,人们只能通过医疗预防实践和科学实验才能获得各种知识,包括生理学的知识。自从有了人类,随着解除疾病痛苦和救死扶伤的需要,人类在和疾病进行斗争的漫长过程中,逐渐积累起医学的知识,内中就包含有人体生理学知识的萌芽。这些初步的人体生理学知识,见诸文字记载也很早。例如,我国最早的医书《黄帝内经》中,就有不少关于人体解剖和生理方面的论述。我国历代中医中药学著作中,也包含有许多可贵的生理学知识。欧洲也是这样。但是,由于当时一般自然科学知识的贫乏,生理学还不能成为一门独立的有系统的科学。

15 世纪后半和 16 世纪的欧洲,在封建社会制度内部逐渐蕴育着新的资本主义生产方式,社会生产的发展推动自然科学的发展。自然科学的发展不但是为了满足当时生产力发展的需要,而且也是作为一种思想武器,来同当时占统治地位的封建宗教迷信思想体系进行斗争。在这场剧烈的斗争中,许多自然科学的先驱者遭受迫害,甚至献出了生命。例如西班牙医生塞尔维(Servet, 1511~1553)为了研究血液循环和争取思想自由,就被教会用火烧死。可是历史是不会倒退的,就在烧死塞尔维的年代,比利时医生维萨利(Andreas Vesalius, 1514~1564)出版了他的《人体的结构》,这是第一部根据大量尸体解剖材料以客观的描述写成的系统人体解剖学,从而诞生了科学的人体解剖学。1628 年,英国医生哈维(William Harvey, 1578~1657)的《心脏和血液运动的研究》一书问世,他在批判地总结了前人工作的基础上,对于鱼、蛙、狗、猪和人的血液循环作了多年实验,通过大量实验材料,以事实为基础,有说服力地证明了心脏的搏动是血液循环的动力,血液是不断地在心脏和血管中单向循环流动,并指出了体循环和肺循环的途径。哈维的功绩不仅在于证明了血液循环,也在于他确立了正确的研究生理学的方法——动物活体解剖实验法,而且他不顾当时的社会压力,宣称“我自誓为真理的信徒”,毅然推翻了对心脏血管功能的主观臆测,坚持只能用实验的方法来研究生物体功能,从而为科学的生理学的发展开辟了道路。正如恩格斯所说:“哈维由于发现了血液循环,而把生理学确立为科学”。

到了 19 世纪中叶,随着物理学、化学、生物学、组织学等科学的发展,生理学的实验研究也有了进展,积累了大量器官生理学的知识。到了本世纪 50 年代以来,随着

电子学、电子显微镜、微量化学分析、放射性同位素、遗传工程、免疫学及电子计算机等技术的发展和在生理学研究中的广泛应用，促进生理学一方面向细胞、亚微结构和分子生理学等微观领域发展，另一方面在无创伤的条件下，在完整人体上进行生理学的分析观察研究的方法也愈来愈多了。

第一节 生理学的研究方法 with 基本观点

一、生理学的研究方法

生产实践和科学实验是科学知识的源泉，也是检验科学知识正确与否的唯一标准。生理学是一门实验科学，它的资料来自对生理现象的客观观察和科学实验。

客观观察就是如实地把某些生理现象加以测定，对取得的数据进行分析综合和统计处理，进而做出结论。例如要知道各种年龄组不同性别的人的正常血压标准，就需要对大量健康人进行测定，尔后分组统计处理，即可得到不同性别、年龄组的正常血压的平均值和正常变异范围，作为判断血压是否正常的标准。客观观察也包括各种临床观察，例如对某种内分泌腺功能亢进或减退的病人，进行各种观察和测定，从而作为研究此种内分泌腺功能的方法之一。

可是，生理学知识的主要来源是生理学实验，即在一定的人工创造的实验条件下，对在外部不能观察到的生理变化进行直接的细致的观察。许多实验都有一定的损伤性，甚至危及生命，因而只能在实验动物身上进行。从生物进化观点来看，人同各种动物，特别是哺乳动物，有许多结构和功能基本相似，因而在恰当地估计人与实验动物的区别的前提下，许多动物实验的资料可以用来帮助了解人体的生理功能及其机制。

生理学所用的动物实验方法，包括急性实验和慢性实验。

急性动物实验方法又可分为两种：一种是离体实验法，是把要研究的器官、组织或细胞从活的动物身上取出，放在一种人工环境中，设法使它保持它的生理功能，并加以直接观察研究。例如可以把蛙的心脏取出，用接近血浆成分的溶液加以灌注，这样的离体蛙心能在体外继续搏动若干小时，从而可以对它进行各种试验研究。急性实验的另一种方法是活体解剖实验法，即将动物在麻醉下进行手术，暴露出想要观察的器官进行实验。例如将狗麻醉后，切开颈部，分离出迷走神经，再打开腹腔，分离出胰导管，并插进去套管，将胰液引出体外加以测定。此时用电直接刺激迷走神经，来观察迷走神经兴奋对胰脏分泌有何影响。以上两种实验方法，只能在短时期内进行研究，故叫做急性实验。急性实验的优点是可以尽可能地排除无关因素的干扰，在受控制的实验条件下，对研究对象进行直接的细致的观察和测定，便于分析实验结果，为进一步全面了解整体生理功能提供依据。

当然，有些离体实验也可以长期进行。例如从动物或人体取出某种细胞，在体外作组织培养，从而对这些离体的活细胞长期进行各种实验研究。

慢性动物实验是以生活在自然环境中清醒的完整的动物为实验对象，来观察某种生理功能。例如对狗进行无菌手术，把它的胃分出既有血管供应又有神经供应的一部分缝合到腹壁的一个开口上。待伤口愈合后，通过这个腹壁开口，可将这一部分“小胃”中的分泌物取出体外进行分析。用这种方法，可以研究狗在正常生活中进食前、后胃液分泌的

情况，可以长期进行观察研究。慢性动物实验的优点是保存了各器官间的自然联系和相互作用，是在正常生活过程中进行的，所得结果更为符合被研究器官在正常生活过程中的活动规律。

生理学的研究方法是多种多样的，并不局限于上述几种。特别是近三、四十年来，随着科学技术的飞速发展，向微观领域进行科学研究和在人体进行无创伤的探测方法愈来愈多，为生理学的研究开辟了广阔前程。

二、生理学的基本观点

生命活动最基本的变化是新陈代谢 (metabolism)，新陈代谢包括同化作用 (合成代谢) 和异化作用 (分解代谢)。通过同化作用，人体细胞不断利用从外界环境摄取的营养物质来合成人体自己的组织成分；通过异化作用，人体细胞又不断地分解自己的组织成分以得到赖以生存的能量，并把分解后的代谢终产物——废物排出体外。围绕着这个最基本的矛盾运动，人体进行着各种各样复杂的生理活动，以保证新陈代谢的正常进行。

人体是一个统一的整体。人体由各种细胞、各种组织和各种器官所组成，它们各有特殊的结构，而这种特殊的结构就决定了它们各自进行着各种不同的活动。但是，这些活动并不是互不相关、孤立地进行的，而是互相联系，互相制约，互相影响，互相协同，严密地组织起来作为一个完整的人体而活动。

人体生存于外界环境之中，而且依赖于不断地和外界环境进行物质交换而生存。随着外界环境的变化，人体也要发生相应的变化来适应外界环境的变化。不但如此，人还能改造外界环境，使外界环境符合人体的需要。例如，当外界环境温度下降，体温有下降趋势时，人体就发生相应的适应性活动，包括皮下血管收缩，使皮肤的血循环量减少，从身体内部运到皮肤的热量减少，皮肤温度下降，从而使通过皮肤向外界辐射、传导散热的量减少；同时，人体内产热过程增强，产生更多的热量。散热减少，产热增多，体温得以维持恒定。这两种变化就是人体对外界温度下降的适应性变化。但是，如果外界温度过低，人体只靠上述生理性适应就难以维持体温的恒定，于是人类建造了房屋，制做了衣服，而且还用多种方法取暖，从而改造了与皮肤直接接触的室内温度和衣服内层的温度，以改造外界环境的温度来维持体温恒定。动物则没有改造外界环境的能力，因而热带的动物无法在寒带生存。而人类则从赤道到南北极，甚至月球，均可生存。

人体依靠神经调节和体液调节，而使各个器官的活动互相协同、紧密配合。其中通过中枢神经系统而完成的神经调节，在完成人体内部的统一协调和对外界环境进行适应中起着主导作用。

活的组织或整个机体受到刺激后，其活动发生了改变，即发生了反应 (response)。这种能对刺激发生反应的能力称为兴奋性 (excitability)。而各种能引起反应的体内、外变化称为刺激 (stimulus)。如果所发生的反应表现为发生活动或活动增强，称为兴奋 (excitation)；如果所发生的反应表现为活动停止或活动减弱，则称为抑制 (inhibition)。人体有专门感受体内和体外刺激的结构，称为感受器 (receptor)。体内、外的刺激，大多是首先作用于感受器而反映到中枢神经系统，在中枢神经系统参与下完成各种反射 (reflex) 活动，从而使某些组织兴奋，使另一些组织抑制，来统一调节各器官的活动，以保证人体内部的统一协调和对外界环境的适应。

总之,人体是一个统一的整体,它不断地对外界环境进行适应,而中枢神经系统在完成人体内部的统一协调和对外界环境进行适应中起主导作用,这就是认识分析生理活动的基本观点。

第二节 细 胞 膜

人体由细胞和细胞间质组成。据粗略的估计,新生儿约有 2×10^{12} 个细胞,成年人约有 6×10^{13} 个细胞。

细胞是人体和其它生物体的结构单位 and 功能单位。细胞最外层的结构是细胞膜 (cell membrane), 又叫质膜 (plasma membrane 或 plasmalemma)。为了保证细胞内的结构不致流失和维持细胞内部化学成分的相对恒定,需要有层细胞膜把细胞包围起来,把细胞内部的结构及成分和细胞外液加以隔离。因而,细胞膜首先是一个屏障,把细胞内、外隔离起来,这是细胞膜的“保护”功能。但是,细胞不断地进行着新陈代谢和各种生理功能,需要经常和细胞外液进行物质交换,因而,细胞膜又要有运输的功能,使多种物质能够在质和量上严格受控制的条件下选择性地通过。这是细胞膜的“转运”功能。细胞作为人体的一部分,需要经常地和身体的其他部分联系,使细胞的活动受到控制和调节,因而细胞膜有各种受体 (receptor)。各种神经递质、某些激素和一些药物并不需要进入细胞,它们只要和细胞膜上相应的受体相结合,即可在细胞内引起相应的效应。这是细胞膜的“通讯”功能。细胞膜上还有特异性的抗原 (antigen), 它可以和特异性的抗体 (antibody) 相结合,而引起各种免疫反应,从而完成细胞的“识别”功能。细胞膜又是生物电现象的物质基础,神经组织、肌肉组织和腺体等在受到刺激时所发生的兴奋,就是在细胞膜上发生的生物电变化。这是细胞膜的“兴奋”功能。此外,细胞的运动、分裂、相互粘合和增殖控制,无不和细胞膜有关。

一、细胞膜的分子结构

多年来,许多学者一直在积极地研究细胞膜的分子结构。近年来液态镶嵌模型 (fluid mosaic model) 逐渐为人们所接受。这种学说认为液态的脂质双分子层是细胞膜的基架,其中镶嵌着各种各样的球形膜蛋白质 (图 1-1)。

(一) 液态脂质双分子层

对细胞膜分子结构的知识,大多是从研究红细胞的细胞膜得到的。红细胞的细胞膜干重约有 40% 是脂质, 52% 是蛋白质, 还有 8% 为糖类。由于蛋白质的分子量远大于脂质,因而,从分子数目来说,细胞膜中的脂质分子要比蛋白质分子多到 100 倍以上。红细胞细胞膜中的脂质,约有 73% 是磷脂,包括卵磷脂、

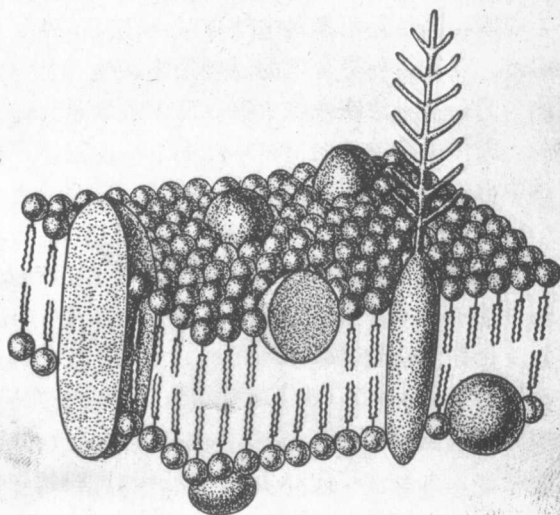


图 1-1 细胞膜的液态镶嵌模型

脑磷脂、丝氨酸磷脂、神经磷脂及肌醇磷脂等。有 25% 左右是胆固醇。还有少量的糖脂。其他细胞的细胞膜的化学组成也与此相仿。

上述磷脂的分子都有一个共同的特点，即它的长杆形分子的一端是由磷酸和碱基构成的亲水性极性基团，另一端是两条约长 2 纳米的脂肪酸烃链构成的疏水性非极性基团。长形的胆固醇分子的两端也分别是亲水性极性基团和疏水性非极性基团。细胞膜的脂质双分子层 (lipid bilayer) 由两个分子层的脂质构成，所有脂质分子的亲水端都在膜的内、外表面，而两层脂质分子的疏水端则面对面地朝向双分子层的中央，借分子引力互相吸引。由于这些磷脂所含的脂肪酸大多是不饱和的，体温高于这些磷脂的熔点，在人体中它们是液态的，具有轻油般的稠度，因而这些飘浮在液面的脂质分子经常在同一分子层中迅速地做着侧向运动，相互交换位置，但却很难从上层翻向下层或从下层翻向上层。因而，这种脂质双分子层是液态的，即流体的，有一定程度的流动性。

水溶性的物质很难通过脂质双分子层，所以这种细胞膜的基架在细胞膜的屏障功能中起主要作用。

(二) 球形膜蛋白质

细胞膜不但有由脂质双分子层构成的基架，在脂质双分子层中还镶嵌着各种各样的球形的膜蛋白质 (membrane protein)。细胞膜的多种功能就是靠这些膜蛋白质来完成的。膜蛋白质有的是长椭圆形，分子较长，贯穿整个脂质双分子层，一端在脂质双分子层外侧，另一端在内侧；有的分子较小，只以一定的深度埋在外层或内层脂质层中；有的只是附着在脂质双分子层的内面 (图 1-1)。

膜蛋白质是多种多样的，各有特殊的功能。有的膜蛋白质是某种物质——如葡萄糖、各种氨基酸、各种离子等的特异性通道 (channel)，也有人认为不是通道，而是载体 (carrier)。这种膜蛋白质贯穿脂质双分子层，它的中央有某种物质的特异性的通道，使这种物质可以通过。有的膜蛋白质是某种物质的“泵”，可将某种物质 (如 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 等) 主动转运过细胞膜，它的活动要消耗能量。有的膜蛋白质是特异性的受体。有的膜蛋白质是特异性的抗原。有的膜蛋白质是细胞膜中的酶 (enzyme)。有的膜蛋白质附着在脂质双分子层的内侧面，在细胞质中，常和贯穿脂质双分子层的膜蛋白质有联系。这种膜蛋白质有收缩能力，可能有的 是用来固定或控制与它相联系的那个膜蛋白质的运动的，有的可能与细胞的变形运动、胞吞作用或胞吐作用有关。有的膜蛋白质是结构蛋白质。

液态脂质双分子层中的脂质活跃地在本分子层中进行侧向运动，而膜蛋白质虽也可移动，但却比较固定。

上述液态镶嵌式的膜，不但构成了细胞膜的主要成分，而且细胞内的各种膜性结构，如线粒体膜、溶酶体膜、内质网膜、高尔基复合体膜和核膜，也都有相似的结构，在电镜下观察也都是约厚 7.5nm 的由暗-亮-暗三层构成的膜，故可统称为单位膜 (unit membrane)。

对细胞膜来说，在单位膜之外还覆盖着一层约厚 10~20nm 的细胞被 (cell coat)，即细胞外衣。电镜下观察是细胞膜外一层绒毛样结构。由于细胞被含有大量寡糖和多糖，故也称多糖被 (glycocalyx)。细胞被中的寡糖和多糖并不是独立的，是糖蛋白和糖脂分子的一部分。由糖蛋白构成的膜蛋白质，其寡糖链几乎全在质膜的外表面，即在细胞被中，而且脂质双分子层中的糖脂，其糖链也是伸展到质膜的外侧。有人把细胞被改称为细胞

表面 (cell surface), 也可以把细胞膜和细胞被合称为细胞表面。不同的细胞, 细胞被的厚度和化学成分也不相同。

应该把细胞被看作是细胞膜的一个组成部分, 它和细胞的多种功能密切相关。它保护细胞, 稳定细胞膜, 促进或控制细胞膜的转运功能, 完成细胞和细胞的粘合; 细胞膜上的抗原、受体、通道或泵的特异性, 在一定程度上也是由细胞被中的糖蛋白和糖脂的特异性决定的。

二、细胞膜的物质转运功能

细胞膜首先是构成一种屏障, 但又要有转运功能, 以便有选择、有控制地使多种物质转运进去或转运出来。物质转运有五种形式, 前三种是以单个的分子或离子形式转运的, 在电镜下也难以观察到; 后两种是较大体积的物质转运, 可在电镜下观察到。

(一) 单纯扩散

扩散 (diffusion) 是一种不耗能量的被动的物理过程, 是分子或离子从浓度高的地方向浓度低的地方的运动。通过细胞膜扩散过去的物质的量, 一方面决定于细胞膜的两侧此物质的浓度差——浓度梯度 (concentration gradient), 浓度梯度愈大, 扩散率愈大; 另一方面也决定于细胞膜的通透性 (permeability)。细胞膜的基架是由脂质双分子层构成的, 因而只有脂溶性强的物质才可借单纯扩散通过细胞膜。在正常人体成分中, 主要只有 O_2 和 CO_2 等脂溶性气体分子是靠单纯扩散而通过细胞膜。

(二) 易化扩散

又称通道扩散或载体扩散。细胞膜中有一些膜蛋白质是特异性的通道膜蛋白质, 可简称为通道。此种膜蛋白质好象是一个厚壁的管道, 它的分子中间有沟通细胞膜内外的专属通道, 允许某一种或某一类物质或离子扩散通过。水溶性的小分子物质, 如糖类、氨基酸等和各种离子都是通过各自专属的通道沿浓度梯度扩散过细胞膜的。有许多实验根据证明确有此种通道存在。例如, 对红细胞的细胞膜来说, 在同样的浓度梯度情况下, 右旋型葡萄糖比左旋型葡萄糖和戊糖更容易通过细胞膜, 由此可见转运葡萄糖的通道膜蛋白质有高度的结构特异性, 只有具有某种特异性的化学结构的物质才容易通过。另一个证据是通道扩散有饱和现象, 即物质扩散量与浓度梯度的大小成正比, 但当浓度梯度增大到一定限度时, 扩散的量就不能再增加, 此时通道已全部饱和了。

各种离子也是通过各自的特异性通道而通过细胞膜。这已被许多实验所证实。例如河豚毒素 (tetrodotoxin) 可以选择性地阻断细胞膜中的 Na^+ 通道, 但不影响 K^+ 通过细胞膜, 而四乙铵 (tetraethyl ammonium) 类化合物可以选择性地阻断 K^+ 通道, 但不影响 Na^+ 通过细胞膜。目前, 钠通道膜蛋白质已被分离纯化, 并可重组到人工膜中而保留其通道功能。

尽管比较起来细胞膜对水分子的通透性要比各种溶质的通透性大得多, 可是, 和细胞膜厚度相同的一层水来比, 细胞膜对水的通透性要小几万倍。可见水分子也是要通过膜蛋白质中间的亲水性氨基酸构成的分子内间隙才能通过细胞膜。

易化扩散究竟是依靠通道还是依靠载体, 是有不同看法的。通常认为离子的易化扩散是通过通道, 而葡萄糖、氨基酸等分子较大的物质的易化扩散是通过载体。载体的假说认为细胞膜中有各种载体, 它首先在膜的一侧与某种特异性物质结合成复合体, 尔后

从膜的这一侧运动或旋转到膜的另一侧,再与此种物质解离,而将此物质转运过细胞膜。膜蛋白质是大分子,它在脂质双分子层中是相对固定的。很难想象载体是如何在细胞膜中来回“摆渡”的。因而近来有人倾向于两者都是通道的看法。

蛋白质的构型是易于改变的,通道膜蛋白质可在某些激素递质的作用下或在膜电位改变的情况下改变构型,而使内中通道开放或关闭,从而影响某种物质的通过。本章第四节及循环章将要讨论细胞膜中的各种离子通道如何随膜电位的改变或激素,递质的作用而改变其通透性。

(三) 主动转运

上述两种扩散都是沿浓度梯度不消耗能量的被动性的转运过程,而主动转运是被称作“泵”的膜蛋白质将某种物质从低浓度的一侧通过细胞膜主动转运到高浓度一侧的过程,这是一种逆浓度梯度消耗能量的转运过程。

细胞内外虽只有一膜之隔,但膜内外各种物质浓度的差别却很大(将在下节详述)。拿正离子来说,细胞内的 K^+ 浓度要比细胞外大 30 倍左右,而细胞外的 Na^+ 浓度要比细胞内大 10 倍左右。尽管细胞膜对 Na^+ 、 K^+ 的通透性不大,但总是经常有些 Na^+ 扩散进入细胞内,经常有些 K^+ 从细胞内扩散出来,这就要靠细胞膜中的钠泵(即钠钾泵)经常活动,才能保持细胞内外 Na^+ 、 K^+ 的不平衡分布。

所谓钠泵(sodium pump),是指各种细胞的细胞膜中都有一种膜蛋白质,它能把 Na^+ 从细胞内泵出到细胞外,同时把 K^+ 从细胞外泵入细胞内。在进行这种 Na^+ - K^+ 交换时,需要消耗 ATP(三磷酸腺苷),即钠泵可以利用 ATP 分解时所释放的能量,来完成逆浓度梯度的主动转运。

钠泵的化学本质是一种叫做 Na^+ - K^+ 依赖式 ATP 酶的膜蛋白质。现已初步提纯,是一种分子量为 25 万左右的糖蛋白大分子。它是一种 ATP 酶,可以分解 ATP 而得到能量,同时它可以被细胞内液中的 Na^+ 和细胞外液中的 K^+ 所激活,因而叫做 Na^+ - K^+ 依赖式 ATP 酶。细胞内液中的 Na^+ 浓度愈高或细胞外液中的 K^+ 浓度愈高,皆可使钠泵的运转更为活跃。根据对红细胞和乌贼巨大神经纤维的研究,钠泵每分解一个分子的 ATP,可以排出三个 Na^+ 移进两个 K^+ 。由此看来,钠泵在这里是一个生电性泵(electrogenic pump),即它的转运可使细胞内正离子减少,因而使细胞内产生不超过 5 毫伏的轻度负电位。

动物所有的细胞膜中皆有钠泵。在不同的细胞中,钠泵所消耗的能量占这种细胞消耗的总能量的百分比不一致。平均来说,人体能量总消耗量中约有 20% 的能量消耗在钠泵的运转上。

除钠泵外,人体还有其它种主动转运。如肌细胞的肌浆网膜中的钙泵,肾小管上皮细胞的氢泵,甲状腺上皮细胞的碘泵等。

(四) 胞吞作用

具有吞噬作用的细胞可以伸出伪足将某种大团块的固体物质——细菌、衰老的红细胞等吞噬进去,叫做吞噬作用(phagocytosis)(图 2-2),将在血液章详述。此外,多种细胞可以在细胞膜上先出现一个凹陷,尔后将胞外一团液体包围起来成为吞饮小泡运进胞内,这叫做吞饮作用(pinocytosis)。毛细血管内皮、肠上皮细胞、甲状腺上皮细胞等细胞,皆可进行吞饮(图 8-4)。吞噬作用和吞饮作用合称胞吞作用(endocytosis),

都是细胞膜的一种特种活动方式。

(五) 胞吐作用

在电镜下可以看到细胞内的大团块物质从细胞排出的过程,称为胞吐作用(exocytosis)。无论是腺细胞分泌分泌颗粒或神经末梢释放神经递质(transmitter),都是胞吐作用,它们有共同的特点。分泌颗粒外面被一层单位膜所包围,递质存在于有单位膜包裹的囊泡(vesicle)之中,当进行胞吐作用时,分泌颗粒或囊泡向细胞膜移动,最后与细胞膜接触和融合,并在融合处开口,使分泌颗粒或递质释放出胞外(图9-31)。

胞吞作用和胞吐作用的机制尚不很清楚。

三、细胞膜的受体功能

前已述及,为了完成细胞间的信息传递,细胞膜上有各种受体。细胞膜上的受体是一种复杂的膜蛋白质,在细胞外表面上。各种神经递质、各种含氮激素和一些药物并不需要进入细胞之内,只要和细胞表面的特异性受体相结合,受体就发生构型的改变,从而激活了另一个膜蛋白质腺苷酸环化酶的活性,后者催化细胞内的ATP变为环一磷酸腺苷(cAMP)。cAMP被叫做第二信使(second messenger),因为它是第一信使——递质、激素或药物的信使。第二信使再催化细胞内一系列的生化反应和生理变化,递质、含氮激素或某些药物借此来完成它的作用(图8-1)。有些受体是激活了鸟苷酸环化酶,使细胞内出现另一种第二信使环一磷酸鸟苷(cGMP)而发挥作用。

也有些递质的受体与上述不同,递质与受体结合后是改变了通道膜蛋白质的构型,从而引起细胞膜对某种离子的通透性发生改变而发挥递质的作用,在本章第五节及以后各章详述。

第三节 体 液

一、体液及其分布

新陈代谢的各种化学反应都是而且也只能在水中进行的。因为参与代谢变化的各种物质和催化代谢变化的各种酶类,只有当它们都以分子或离子状态分散在水中时,新陈代谢的各种化学反应才能够进行。各种亚微结构和分子水平的生理功能也是在水中进行的。体内各种物质的运输也要在水中进行的。水是人体含量最多的成分,约占体重的60%(容量/重量)。水及溶于其中的多种物质,构成了人体的液体部分——体液(body fluid)。

按照体液分布的位置,又可将体液划分为以下几个部分(图1-2):

1. 细胞内液 细胞内液(intracellular fluid)为存在于细胞内的体液。其总容量约占体重的40%。

2. 细胞外液 细胞外液(extracellular fluid)为存在于细胞与细胞之间的体

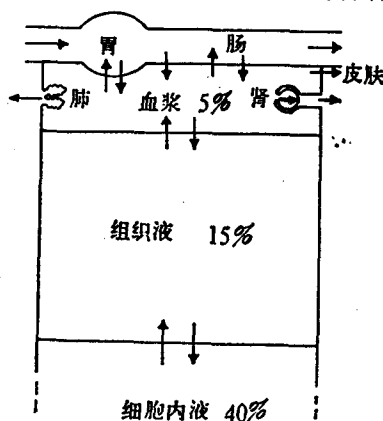


图1-2 体液分布示意图
内中%数表示占体重的容量%

液。其总容量约占体重的 20%。细胞外液又再分为：

(1) 血浆：血浆 (plasma) 为血管中的细胞外液。其总容量约占体重的 5%。

(2) 组织液：组织液，即组织间隙液 (interstitial fluid)，为血管以外细胞间隙中的细胞外液。其总容量约占体重的 15%。

人体含水量占体重的百分比随年龄的增长而逐渐减少。婴幼儿体内的含水量约占体重的 70%，而成年约为 60%。另一方面，人体含水量占体重的百分比也随身体脂肪含量的增加而减少，因为脂肪组织中的含水量是一切组织中最低的。因而，上面所说人体含水量约占体重的 60% 是指一般的成年男性。成年女性的脂肪组织往往较男性多些，因而一般成年女性或肥胖的男性身体含水量往往只占体重的 50~55%。

二、体液量的测定

可以用指示剂稀释原理来测定人体各种体液的量。例如，想要测定一个容器中的水量，而又不能将内中的水全部放出直接测定，则可以将一定量 (Q) 的指示剂加到水中，待此指示剂均匀地分布在水中后，取出一部分水测定内中指示剂的浓度 (C)，就可计算出水量 (V)。由于 $Q = V \cdot C$ ，故：

$$V = Q/C$$

因而，要想测定某种体液的总量，就要选用一种合适的指示剂，它必须符合下述条件：(1)能够均匀地分布在全部被测定的那种体液之中，而不能进入另一种体液之中；(2)无毒，在体内不能被代谢分解；(3)排泄很慢，或者排泄的量可以精确测定；(4)浓度易于测定。

常用一种蓝色染料 T-1824 (即伊文斯蓝, Evans blue) 来测定血浆总量。方法是：将一定量的 T-1824 注射入静脉，它进入血浆后就和血浆白蛋白结合，因而注入的 T-1824 既不易通过毛细血管壁进入组织液，也不能通过血细胞的细胞膜进入血细胞中，且在注入 10 分钟后即均匀地分布在全部血浆之中。此时，从另一静脉抽血，分离出血浆，并测定 T-1824 在血浆中的浓度，即可计算出受测者的血浆总量。

测定细胞外液总量可用硫氰化钾、蔗糖、甘露醇或菊粉等物。将一定量的上述物质注射入静脉，它可以自由通过毛细血管壁，但却不能通过细胞膜，因而过一定时间后，一部分由尿排出，一部分均匀地分布在组织液和血浆中。我们没有办法抽取组织液，只能从另一静脉抽血，分离出血浆，测定它在血浆中的浓度和测定尿中排出的量，即可计算出受测者的细胞外液的总量。

测定体液总量可用氨基比林、重水或氧化氘等物。将一定量的上述物质注射入静脉，它既可自由通过毛细血管壁，又可自由通过细胞膜，因而过一定时间后，一部分由尿排出，一部分均匀地分布在各种体液之中。从另一静脉抽血，测定它在血浆中的浓度和尿中排出的量，即可计算出受测者的体液总量。

组织液的总量无法直接测出，分别测定细胞外液总量和血浆总量，用前者减去后者就是组织液总量。细胞内液总量也无法直接测定，分别测定体液总量和细胞外液总量，用前者减去后者就是细胞内液总量。