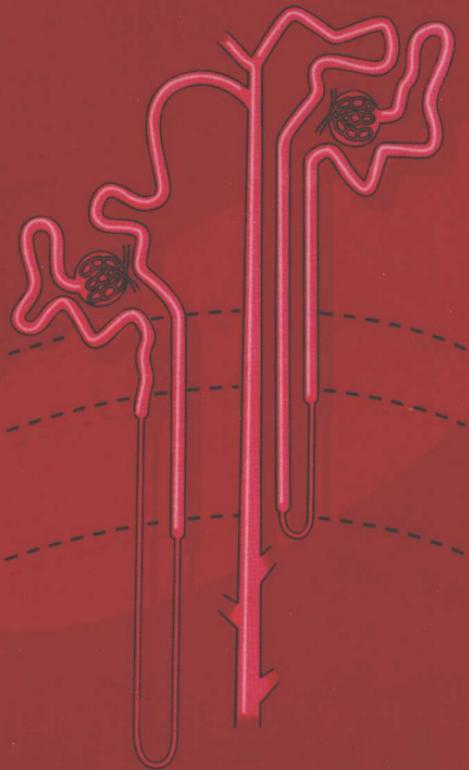


医学速览系列

生理学

原著 Uwe Ackermann

主译 郭益民 韩丽萍 刘重斌



人民卫生出版社

医学进阶系列

生理学

主编：王长利、王立新

作者：王长利、王立新、周春雷、胡敬东



主编 王长利、王立新

医学速览系列

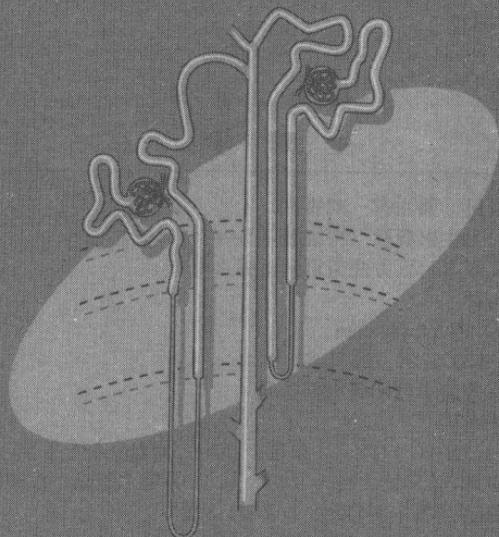
生理学

原著 Uwe Ackermann

主译 郭益民 韩丽萍 刘重斌

译者(按章节顺序排序)

刘重斌 余立群 韩丽萍 陈然
郭益民 李旭 王颖 袁琳波
卢波 金芃芃



人民卫生出版社

Translation of PDQ Physiology by Uwe Ackermann

The original English language work has been published by BC Decker Inc.
Hamilton, Ontario, Canada

©2001 BC Decker Inc

Now distributed and published by
People's Medical Publishing House-USA, Ltd.
2 Enterprise Drive, Suite 509
Shelton, CT 06484, USA
Tel: (203) 402-0646
E-mail: info@pmph-usa.com

Translated into Chinese by People's Medical Publishing House
©2009 People's Medical Publishing House
Beijing, China

图书在版编目 (CIP) 数据

生理学/郭益民等主译. —北京: 人民卫生出版社, 2009. 11

ISBN 978-7-117-11595-7

I. 生… II. 郭… III. 生理学 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 129103 号

门户网: www.pmph.com 出版物查询、网上书店

卫人网: www.ipmph.com 护士、医师、药师、中医
师、卫生资格考试培训

图字: 01-2009-4527

医学速览系列 生 理 学

主 译: 郭益民 韩丽萍 刘重斌

出版发行: 人民卫生出版社 (中继线 010-67616688)

地 址: 北京市丰台区方庄芳群园 3 区 3 号楼

邮 编: 100078

E - mail: pmph@pmph.com

购书热线: 010-67605754 010-65264830

印 刷: 北京蓝迪彩色印务有限公司

经 销: 新华书店

开 本: 889×1194 1/32 印张: 16 字数: 437 千字

版 次: 2009 年 11 月第 1 版 2009 年 11 月第 1 版第 1 次印刷

标准书号: ISBN 978-7-117-11595-7/R · 11596

定 价: 60.00 元

版权所有, 侵权必究, 打击盗版举报电话: 010-87613394

(凡属印装质量问题请与本社销售部联系退换)

医学速览系列

该书是本系列丛书之一,其他图书如下,敬请关注。

生物化学

组织学

药理学

流行病学

统计学

血液病学

医学遗传学

循证学原理与实践

口腔疾病诊断与治疗

简明肿瘤学

外耳道炎

前 言

作为 PDQ 系列丛书之一,本书同样以简明的语言为读者提供最新的信息。本书的对象是那些高级生理学者以及卫生事业的专职人员,以方便他们快速获取相关信息,而不是为一般的读者提供入门性介绍。

本书以整体的视角,阐述了在过去的 20 年里,分子生理学和细胞生理学取得的最新进展。其目的是说明那些令研究者们困惑不已的调节机制,这些机制都是建立在一小套基本的细胞作用基础之上的。书架上和网络上的各类综合型或精炼型生理学书籍并无不足,它们大多都涵盖了所有标准的生理学内容。而本书的优点是在标准内容基础上,增加了肌肉、最新抗凝治疗方法的理论基础、血管和血管再生生理、血压和血容量的中枢神经调节、乘飞机旅客自我服用褪黑素的依据、脂蛋白代谢生理以及母婴单位生理等内容。网络的最大好处之一就是有人创作了精彩的动画用以阐明那些难懂的概念,并慷慨地与大家共享。然而,搜索这些动画通常比较困难,因此,本书的每一章节都列出了在写作当时所存在的优秀的相关动画。

为了做到简明扼要,本书也省略了很多内容,其中最重要的就是神经生理。神经生理的内容很多,因此很多教材都将其视为独立的课程单独编写。但本书还是包含了自主神经系统这一章节,自主神经系统作为中枢神经功能的一部分,负责调控内环境的活动。

目前还有很多理论尚未确定,细心的读者可能会注意到书中具有类似“……被认为……”,“……尚不明确”或“……还需进一步的研究”等表达。

生理学是一门有生命的科学,正是那些对事物的运作原理

具有强烈好奇心的研究者们维持了她的生命。幸运的是,我周围有很多像这样不断提出问题的研究者们,使得我们必须做进一步的研究。更幸运的是,在关键时期,我身边有一位知道如何鼓励我提出问题的导师。

希望本书能有利于在教与学之间建立广泛的联系,而这正是进行更多探索的关键。

Uwe Ackermann

牛津

2002年3月

赠给将我带入生理学这一美妙世界的 James Pearce;

赠给 Emm, 是他引人入胜的问题引领我想得更多并找到正确的答案。

目 录

第 1 章 普通生理学	1
第 2 章 肌肉	34
第 3 章 血液	67
第 4 章 自主神经系统	97
第 5 章 呼吸系统	121
第 6 章 心血管生理学	150
第 7 章 体液与电解质	215
第 8 章 消化系统	277
第 9 章 内分泌系统	323
第 10 章 能量代谢和营养	402
第 11 章 生殖与性功能	426
第 12 章 受精、怀孕和哺乳	455
第 13 章 钙磷物质代谢、骨及相关组织	470
索引	489

普通生理学

细胞的结构和功能

人类真核细胞(图 1-1)的三种结构特征是：

1. 有一层明显的膜包被着一个中央核。
2. 一些膜内衬的胞内结构和细胞器。

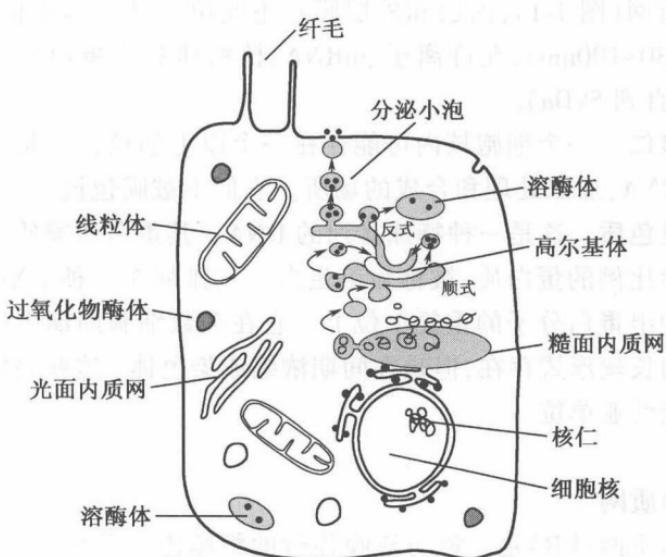


图 1-1 一个典型的人类细胞的成分。也显示了从糙面内质网到顺式高尔基体、中间高尔基体、反式高尔基体及其最终目标蛋白质合成途径，这些最终目标可能是溶酶体、细胞膜，或是一种胞吐囊泡。这些转移通过连续的生成、传递和转移泡的接收发生。

3. 细胞内膜的特性使细胞内部构建成许多更为精细的结构，以便细胞内的一些化学反应能在细胞的最适环境中同步发生。

细胞液的膜系统、细胞器和细胞核

细胞核

细胞核是人类基因组的片段，即“富有意义的”脱氧核糖核酸(DNA)通过一个受调控的聚合过程转录成核糖核酸(RNA)的部位。转录的 RNA 大多数是核异质 RNA，它们被破坏或者进一步以成帽、多腺苷酸化或剪接的形式被修饰。一小部分信使 RNA(mRNA)在细胞核时保持原来的形式，到达胞质溶胶和核糖体时被翻译成蛋白质。

细胞核是最大的胞内细胞器。它被核膜包被，包含染色质(浓密地填充着 DNA)和一个或两个核仁。

核被膜 这是一种双磷脂分子层。两层之间的间隙连通糙面内质网(图 1-1)，内层和外层膜在不同位点融合形成核孔，其直径(30~100nm)，允许离子、mRNA、核糖体和小蛋白质的自由交换(直到 5kDa)。

核仁 一个细胞核内可能存在一个以上的核仁，是包括核糖体 RNA，加工处理和合成的场所。它们不被膜包被。

染色质 这是一种特殊排列的 DNA，其蛋白质家族是以近似相等比例的蛋白质，被称为组蛋白。它排列在一种 DNA 分子和八种组蛋白分子的重复单位上。它在多数细胞周期中以松弛卷曲的长丝形式存在，但是在间期浓缩成染色体。这些是染色质的功能性亚单位。

内质网

内质网(ER)是一种与核膜伴行的细胞内膜系统，它由封闭的膜系统及其围成的腔形成相互沟通的网状结构。两个不同的区域被称为：糙面内质网和光面内质网。

糙面内质网 内质网的这个区域之所以被称为“粗糙的”，是因为它的膜外镶嵌着核糖体。蛋白质的合成通常从氨基末端

开始，并且核糖体不附着在内质网上。然后氨基末端序列和核糖体通过与一种特异的内质网膜受体结合；氨基酸在每个核糖体上装配，多肽链被转移到内质网内部以进行进一步的加工处理。内质网通过转移泡在一部分内质网膜上封装局部容积、夹紧出口和向高尔基体移动的时候输出合成的蛋白质。

核糖体 遗传信息储存在细胞核内，然而蛋白质却是在核糖体的帮助下在细胞质中合成的。核糖体大小约为 $20\text{nm} \times 30\text{nm}$ 。它们分为 65% 的核糖体 RNA 和 35% 的蛋白质，包括两个亚基 (40S 和 60S)。它们是蛋白质装配(翻译)的位点，与 mRNA 从核 DNA 转运出的路径一致(图 1-2)。核糖体可附着在糙面内质网的一侧细胞质膜上，或者游离于细胞质中。附着核糖体合成的蛋白最终由细胞、溶酶体蛋白质和细胞膜蛋白质分泌。游离核糖体合成线粒体、过氧化物或胞质蛋白(如血红蛋白)。当一个蛋白质分子被装配时，核糖体的两个亚基解离。

光面内质网 光面内质网合成膜脂质。不同器官的细胞间光面内质网的数量相差很大，这依赖于那些器官所需要的内质网的特定工作。例如，光面内质网在一些细胞内合成类固醇激素，在胃肠道细胞内参与脂肪代谢，在肝脏和骨骼肌细胞内合成和储存糖原，在肝脏和肾脏细胞内解毒药物，以及在横纹肌细胞内储存和释放钙离子(Ca^{2+})。横纹肌的纵向肌质网是光面内质网。

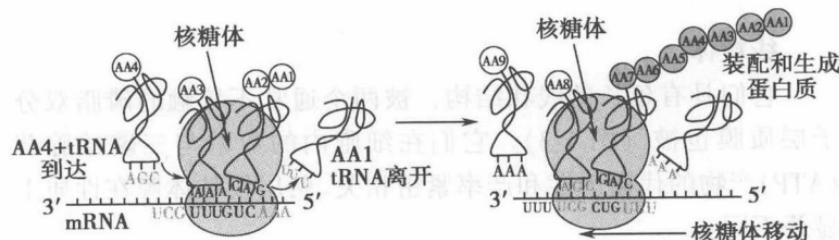


图 1-2 核糖体是与通过 mRNA 从核 DNA 转运出的遗传信息一致的蛋白质装配(翻译)的部位。蛋白质的氨基酸组分被携带基本编码的 RNA(tRNA)选择。当每个氨基酸结合后，核糖体向 mRNA 的 3' 端增加一个密码子。当一个蛋白质分子装配后，核糖体的两个亚基解离。

高尔基体

高尔基体是糙面内质网上合成蛋白质和多肽链进行修饰的下一个场所。它接近却不附着于核膜上，并且包括一个膜内衬囊泡体系结构。它也是一种极化结构，其顺面接近于内质网（图 1-1），反面位于糙面内质网的远端。位于顺式和反式囊之间的囊被称为中间高尔基体。顺式高尔基体从糙面内质网接受转移泡，反式高尔基体向它们的最终目标释放其他小囊泡（图 1-1）。高尔基体是膜形成的一个主要部位。它是以细胞膜、溶酶体或胞吐储藏粒为最终目标的不同囊泡内蛋白质进行修饰、分类和蓄积的场所。

溶酶体

溶酶体是膜内衬囊泡状的结构，有许多形状。初期的溶酶体是由高尔基体发育而来的，近似于球状。它们充满能够消化蛋白质、糖类、脂质、核酸和其他生物学物质的酶类。它们的消化功能伴随着对包被物质的囊泡的融合作用。

过氧化物酶体

过氧化物酶体在结构上类似于溶酶体（单磷脂双层膜），但在原点上不同（它们由光面内质网发育而来），它们包含大部分氧自由基代谢或脂质、氨基酸和乙醇等氧化所必需的过氧化物酶和水解酶。

线粒体

它们具有延长的线状结构，被两个通常不接触的磷脂双分子层质膜包被（图 1-3）。它们在细胞内的数量与三磷酸腺苷（ATP）产物的代谢活性和产率紧密相关。两层线粒体膜在性质上显著不同：

1. 内膜由于形成了伸入线粒体基质的嵴，因此有一个较大的表面积。
- 它包含能被 β 氧化生成三羧酸循环底物乙酰辅酶 A (Co-A) 的游离脂肪酸的肉毒碱往返载体。

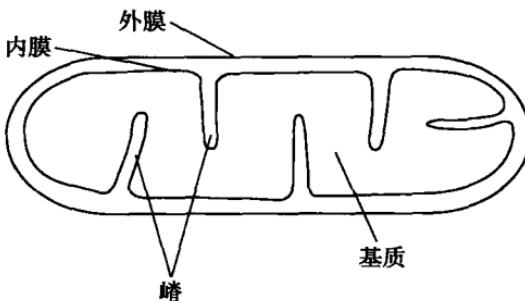


图 1-3 线粒体的结构

- 它包含与电子传递链有关的载体，能将氢离子(H^+)从线粒体基质泵入内层和外层线粒体膜之间的空隙，从而产生 H^+ 、电荷(基质=−150mV)和自由能梯度。 H^+ 梯度一部分用于内膜上丙酮酸盐和磷酸盐与 H^+ 进入基质的协同转运，一部分用于 Ca^{2+} 进入基质的蓄积。

2. 外膜比内膜有更多离子和小分子的间隙。

除了合成 ATP，线粒体也能合成尿素和血红素。

线粒体包含它们特有的 DNA，但是这些 DNA 只编码有限数量的蛋白质。其他蛋白质必须通过有活性的载体从细胞质输入。这要求内外膜之间紧密的相互作用。

细胞质基质

细胞质基质是一种离子和蛋白质的水溶液。它被细胞膜包围，并被细胞骨架稳定。尽管只有很短的胞内扩散距离，但是整个细胞质基质内至少有一些离子的活动是不同的，而且它们重要的正常功能尚不完全清楚。

细胞骨架

细胞骨架是一种胞内结构元件的排列形式，①它有助于维持细胞形状；②允许细胞的一部分向其他部分的相对移动；③为整个细胞的运动提供装备。主要的骨架元件按由大到小排列如下：微管、中间丝和肌动蛋白(或微丝)。

微管、中心粒和纤毛 微管是空心的圆柱状结构，排列着 α -

和 β -微管蛋白, 直径为 20~30nm, 长度为 10~25 μm 。它们通过微管蛋白的聚合作用由一端(阳性端)发展而来, 然而阴性端如果不稳定, 就会被水解作用分解。微管存在于几乎所有的哺乳动物细胞中, 并具备三种主要功能: ①控制有丝分裂过程; ②纤毛和鞭毛的运动; ③蛋白质和囊泡引导的胞内转运。

1. 有丝分裂过程的控制 除了特别例外的神经细胞, 大多数细胞内微管的阴性端在中心体^{*}被固定和稳定。中心体的中心粒周围物质会沿着任意一条途径发展成游离的阳性端。细胞复制周期的 DNA 合成期, 当 DNA 复制时, 中心体复制并分成两个相同的部分, 每个部分包含一对中心粒。当有丝分裂开始时, 两个中心体向细胞核相反的方向移动, 形成两极的有丝分裂纺锤体, 微管的排列使染色体处于一条直线上, 并使它们保持原位, 为下一步的细胞分裂作准备。这些现象将在下文更加完整地进行描述(见细胞周期)。

在有丝分裂之前很长的一段时期里, 附着于中心体上的微管构型不断变化, 新的微管通过微管蛋白的聚合作用在阳性端生成, 旧的微管则通过微管蛋白的水解作用在阴性端分解。许多化学性因素能够抑制微管的生成, 进而抑制细胞分裂, 例如秋水仙碱、长春碱和长春新碱, 都能限制 α -和 β -微管蛋白。

2. 纤毛和鞭毛的运动 纤毛和鞭毛是细胞表面的毛发状突起物。它们的内壁由 9 个成对排列的管状结构形成, 与中心粒由 9 个三联体排列方式相似(图 1-4)。它们生长并固定在一种称为基粒的结构上, 这种结构装配每个中心粒对。一种动力蛋白引起这些突起物的弯曲和扫除运动。这种分子的头部从一对中心粒的一个管状结构伸到其他纤维, 在那里结合, 水解 ATP, 并利用释放的能量沿着纤维“步行”, 从而引起局部弯曲。

3. 胞内运输 微管作为动力蛋白的结合位点, 能够水解 ATP, 并利用释放的能量引起运动和做机械功。

* 中心体在细胞核附近, 它的结构包含中心粒周围物质和两个中心粒, 见图 1-4, 每一对中心粒彼此呈直角方向。

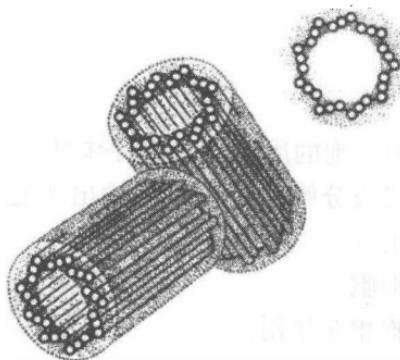


图 1-4 中心粒的示意图,9 组三微管在每个中心粒内壁纵向排列

- 驱动蛋白移动并能向微管的阳性端运送负荷物。
- 动力蛋白移动并向相反的方向,即微管的阴性端运送负荷物。

中间丝 这些细胞骨架的元件直径为 12~15nm, 并包括许多聚合的、机械构造的多肽链, 例如角蛋白、结蛋白、弹性蛋白、核纤层蛋白和其他蛋白。不同丝状蛋白存在的相对比率在不同细胞间不同:

- 角蛋白在上皮细胞、毛发和指甲内被发现。
- 结蛋白丝与横纹肌细胞内的肌原纤维共同连接。
- 弹性蛋白在大多数成纤维细胞内被发现。
- 核纤层蛋白是覆盖核膜内表面(核纤层)的中间丝网状物的主要成分。
- 锚蛋白和血影蛋白固定在所有细胞膜内都能发现的 $3\text{Na}^+/\text{2K}^+$ 泵的部位。

中间丝可为细胞提供结构强度, 并有助于它们抵抗机械应力。

肌动蛋白丝 肌动蛋白是一种丰富的细胞质蛋白。它以聚合的纤维形式即纤维型肌动蛋白存在, 呈现一种单体 G-肌动蛋白链的螺旋状排列形式。它们遍及细胞各处, 并集中在细胞膜下方的一条窄带内。许多蛋白质在这条带和细胞膜元件之间形成锚定连接。肌动蛋白在细胞内有很多另外的功能, 包括: ①聚集成束以形成微丝; ②参与细胞表面的运动, 包括吞

噬作用。

细胞膜

细胞膜定义为细胞的周边。它的特殊组分允许

1. 对细胞合成或分解物质的输入/输出功能。
2. 控制胞内组分。
3. 识别其他细胞。
4. 与邻近细胞相互作用。

细胞膜的结构

膜的主要成分是脂质和蛋白质，其比例在不同组织间不同。脂质能在膜内旋转和横向移动；蛋白质则由于细胞骨架的锚定而相对固定(表 1-1)。

脂质 细胞膜内超过一半的脂质是磷脂，它们的理化性质与许多细胞膜的特性有关。细胞膜也包含高比例的胆固醇。存在两类磷脂：甘油磷脂和鞘脂。它们都包含一种磷酸纤维素、带电荷的极性头和一对不带电的脂肪酸烃尾(图 1-5)。

在一种水性介质中，磷脂以一种双分子层形式排列，其脂肪酸尾端面对着另外一个脂肪酸的尾端，以至于带电荷的头端面

表 1-1 细胞膜成分

组分	分类	亚类	功能
脂质	磷脂	甘油磷脂	两个脂肪酸尾与一个包含甘油的头连接
		鞘脂	头端与一个脂肪酸尾端连接到鞘脂上
	胆固醇		甾环使膜更具硬度
蛋白质	膜表面蛋白质		酶类或信号转导蛋白
	膜整合蛋白质	通道蛋白 转运蛋白	选择性离子通道 选择性载体
糖类			细胞被膜 (多糖-蛋白质复合物)

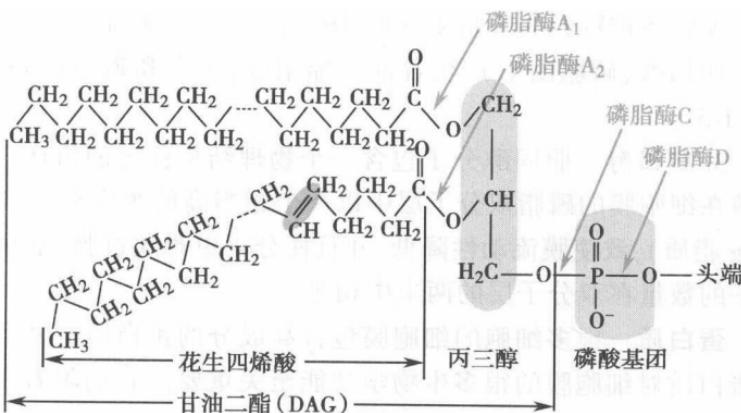


图 1-5 不同磷脂酶的特异作用位点。也显示了一个脂肪酸尾端上双键的扭结效应

对着水性介质。这种排列形式是因水是一种带电分子引起的*。

形成细胞膜的双分子层的两半组分不同。例如，外侧的一半包含大多数糖脂(有糖基附着的脂质)。这特别适合于膜的保护作用、细胞间识别、 Ca^{2+} 结合、电荷绝缘和胞外基质的相互作用。

1. 甘油磷脂 甘油磷脂的两个烃尾是一端被甘油结合的脂肪酸。一个代表结构甘油二酯(DAG)(图 1-5)。一个磷酸盐基团将一个带电头端连接到二酰甘油上。

尾端可能是扭结或笔直的，这依赖于一个或多个碳对之间是否存在一个顺式双键。每个顺式双键产生一个小的扭结。如果尾端是笔直的，那么这个分子就被认为是圆锥形的；它们的聚集反应将会产生一个球状物，例如一个溶酶体。如果尾端是扭结的，那么这个分子在外形上就呈现圆柱状，并且一些分子将聚集形成一个扁平层。细胞膜包含相当数量尾部是扭结的磷脂。

2. 鞘脂 鞘脂类似于甘油磷脂，也有一个带电的磷酸纤维素头部基团和两个烃尾。只有一个尾端是一个脂肪酸；另外一个是鞘氨醇形成的。最常见的鞘脂是鞘磷脂，它在包围着很多轴突的髓鞘内含量丰富。

* 两个 H 原子带部分正电，而 O 原子带部分负电。一个水分子上 H 原子与另一水分子上的 O 原子相互吸引，使一个水分子能与另一水分子之间相互作用。