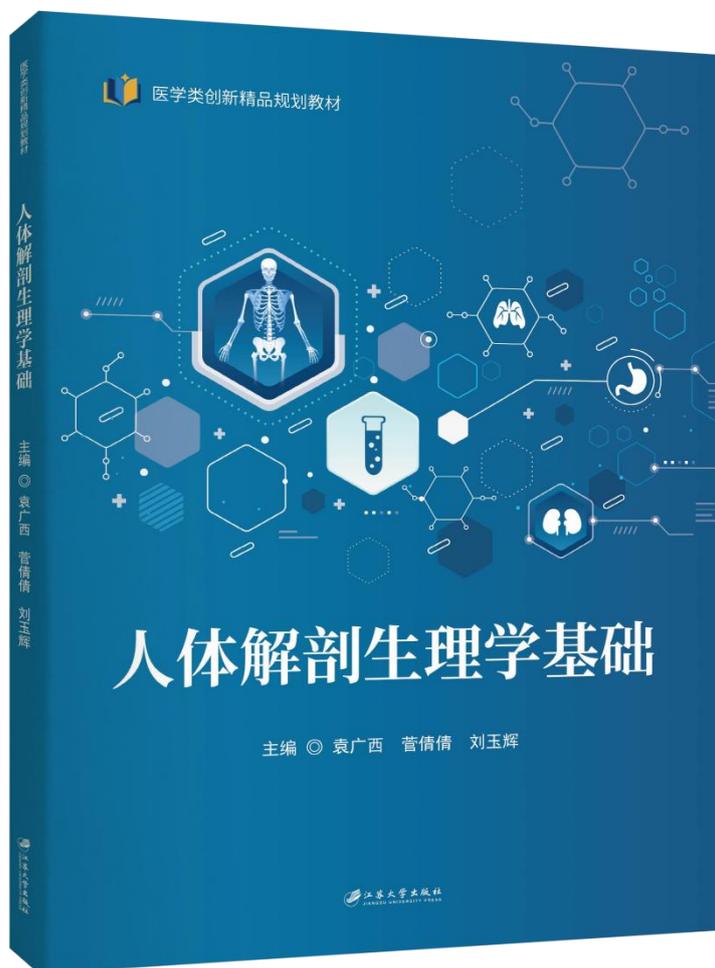


# 人体解剖生理学基础



类目：医学类

书名：人体解剖生理学基础

主编：袁广西 菅倩倩 刘玉辉

出版社：江苏大学出版社

开本：大 16 开

书号：978-7-5684-2482-0

使用层次：通用

出版时间：2025 年 6 月

定价：48.00 元

印刷方式：双色

是否有资源：有

责任编辑：王 晶  
封面设计：旗语书装



# 人体解剖生理学基础



医学类创新精品规划教材

医学类创新精品规划教材

人体解剖生理学基础

主编 © 袁广西 菅倩倩 刘玉辉

江苏大学出版社



# 人体解剖生理学基础

主编 © 袁广西 菅倩倩 刘玉辉

江苏大学出版社  
JIANGSU UNIVERSITY PRESS



医学类创新精品规划教材



# 人体解剖生理学基础

主 编 ◎ 袁广西    菅倩倩    刘玉辉  
副主编 ◎ 张晓晓    冀小敏    罗永涛  
              王立便    陈彦锋    杜晓明  
              班兆圆    陈怡好    申 鹏  
              马江伟    熊中原    曹 红  
              骆 园    徐 敏

 江苏大学出版社  
JIANGSU UNIVERSITY PRESS

镇 江

### 图书在版编目 (CIP) 数据

人体解剖生理学基础 / 袁广西, 菅倩倩, 刘玉辉主编. -- 镇江: 江苏大学出版社, 2025. 6. -- ISBN 978-7-5684-2482-0

I. R324

中国国家版本馆 CIP 数据核字第 2025CR2023 号

### 人体解剖生理学基础

Renti Jiepou Shenglixue Jichu

---

主 编 / 袁广西 菅倩倩 刘玉辉

责任编辑 / 王 晶

出版发行 / 江苏大学出版社

地 址 / 江苏省镇江市京口区学府路 301 号 (邮编: 212013)

电 话 / 0511-84446464 (传真)

网 址 / <http://press.ujs.edu.cn>

印 刷 / 唐山唐文印刷有限公司

开 本 / 880 mm×1230 mm 1/16

印 张 / 14

字 数 / 385 千字

版 次 / 2025 年 6 月第 1 版

印 次 / 2025 年 6 月第 1 次印刷

书 号 / ISBN 978-7-5684-2482-0

定 价 / 48.00 元

---

如有印装质量问题请与本社营销部联系 (电话: 0511-84440882)

# — 前 言 —

## QIANYAN

《人体解剖生理学基础》以阐述正常人体结构和生命活动及其规律为基础，力求帮助学生掌握人体组成、各重要器官的形态结构和主要功能，从而理解对应课程的基本概念、基本理论、基本的专业描述语言和基本的思维方式方法；通过“写实”而“写意”，帮助学生“会”人体解剖生理学之“意”，为其将来的学习和发展做好准备。

在内容选择和组织上，本书以构建人体解剖生理学知识体系总体框架和医学专业后期课程所需基础知识体系为主要依据，关注知识点之间的联系和承启，通过前后呼应、上下联系等方式，帮助学生掌握正常人体结构和生命活动调节的基本知识，为其将来学习其他专业知识打下基础。

本书在编写过程中，以基本理论和基础知识为重点，体现“适用、实用、够用”的特点，加强人文素质、临床实践能力的培养，既突出专业教材的特色和教学特点，又兼顾趣味性和实用性。本着“质量第一，实用为主”的原则，本书既注重学生技能培养，体现教材建设与改革的要求，又符合当前绝大多数医学类专业教育教学实际，充分体现先进性与适用性的统一。

由于编者水平有限，所以书中难免有遗漏与不足，恳请广大读者予以指正，使本书在框架和内容方面日趋完善。

编 者  
2025 年 1 月



# — 目 录 —

## MULU

<b>第一章 绪论</b> .....	1
思考题 .....	6
<b>第二章 细胞与基本组织</b> .....	7
第一节 细胞 .....	7
第二节 基本组织 .....	10
思考题 .....	23
<b>第三章 细胞的基本功能</b> .....	24
第一节 细胞膜的物质转运 .....	24
第二节 神经、肌肉细胞上冲动信号的产生与传导 .....	28
第三节 神经-肌肉接头的信号传递 .....	32
第四节 肌细胞的收缩 .....	33
思考题 .....	34
<b>第四章 骨骼与骨骼肌</b> .....	35
第一节 骨骼 .....	35
第二节 骨骼肌 .....	41
思考题 .....	45
<b>第五章 神经系统</b> .....	46
第一节 概述 .....	46
第二节 神经系统的结构 .....	47
第三节 神经系统活动的一般规律 .....	60
第四节 神经系统的感觉功能 .....	65
第五节 神经系统对躯体运动的调节 .....	69
第六节 神经系统对内脏活动的调节 .....	75
第七节 脑的高级功能 .....	78
思考题 .....	83
<b>第六章 感觉器</b> .....	84
第一节 视觉器 .....	84
第二节 耳 .....	92
思考题 .....	97

<b>第七章 血液</b> .....	98
第一节 血量和血液的理化特性 .....	98
第二节 血浆 .....	99
第三节 血细胞 .....	100
第四节 血液凝固与纤维蛋白溶解 .....	103
第五节 血型 .....	106
思考题 .....	108
<b>第八章 血液循环</b> .....	109
第一节 心脏生理 .....	109
第二节 血管生理 .....	119
第三节 心血管活动的调节 .....	124
第四节 心、肺、脑的血流特点 .....	126
思考题 .....	127
<b>第九章 呼吸系统</b> .....	128
第一节 呼吸道 .....	128
第二节 肺 .....	134
第三节 胸膜与纵隔 .....	141
思考题 .....	143
<b>第十章 消化系统</b> .....	144
第一节 总论 .....	144
第二节 消化管 .....	146
第三节 消化腺 .....	159
思考题 .....	164
<b>第十一章 泌尿系统</b> .....	165
第一节 肾 .....	165
第二节 输尿管 .....	172
第三节 膀胱 .....	172
第四节 尿道 .....	174
思考题 .....	174
<b>第十二章 生殖系统</b> .....	175
第一节 男性生殖系统 .....	175
第二节 女性生殖系统 .....	181
第三节 腹膜 .....	188
思考题 .....	191
<b>第十三章 能量代谢和体温</b> .....	192
第一节 能量代谢 .....	192

第二节 体温 .....	194
思考题 .....	197
<b>第十四章 内分泌系统 .....</b>	<b>198</b>
第一节 概述 .....	198
第二节 下丘脑和垂体 .....	200
第三节 甲状腺 .....	203
第四节 肾上腺 .....	205
第五节 胰岛 .....	207
思考题 .....	209
<b>第十五章 衰老 .....</b>	<b>210</b>
第一节 人的寿命 .....	210
第二节 衰老 .....	211
思考题 .....	215
<b>参考文献 .....</b>	<b>216</b>



## 一、人体解剖生理学的研究内容

人体解剖生理学是研究正常人体形态结构和生理功能的科学，它由人体解剖学、组织学和生理学三部分内容组成。解剖学与组织学属于形态学范畴，均以人体形态结构为研究对象。解剖学是借助解剖器械和透视仪器，以肉眼观察的方法研究人体各系统组成与各器官形态、位置、结构以及各器官在结构上的联系的科学。组织学则是借助显微仪器研究人体器官、组织、细胞微观结构的科学。生理学是以解剖学、组织学为基础，从细胞、组织、器官、系统以及整体水平，研究人体各种生理功能及其活动规律的科学。

结构决定功能，功能活动又会引起结构的变化，结构与功能是生命活动中互相联系、不可分割的两个方面。人体解剖生理学是将人体结构与功能综合起来，阐述人体生命活动的一门综合学科。

人体生理学的研究是在细胞与分子水平、器官与系统水平以及整体水平等层次上展开的。在细胞与分子水平上，研究细胞的生理特性和细胞生理活动的生化机制；在器官与系统水平上，研究器官的生理活动过程、生理活动的机制，各种因素对其生理活动的影响以及各器官间的功能联系；在整体水平上，研究各系统间的功能联系以及它们如何协调活动使机体适应环境的变化。上述三个水平上的研究是互相联系、互相补充的，要阐明某一生理功能的机制，一般要对细胞和分子、器官和系统以及整体三个水平上的研究结果进行分析和综合。

随着人体形态学研究范围的扩大和研究方法的增多，解剖学和组织学的分科也越来越多，如按功能系统描述人体形态结构的科学称系统解剖学；研究人体各局部结构层次和器官之间位置关系的科学称局部解剖学；结合体育运动研究人体形态结构的科学称运动解剖学；运用 X 射线研究人体形态结构的科学称 X 线解剖学；联系临床应用，特别是外科应用研究人体形态结构的科学称应用解剖学；从细胞水平研究人体的微观结构的科学称细胞学；以器官微细结构为对象研究器官组织结构和功能联系的科学称器官组织学。同样，生理学也有许多分科，如研究人体适应各种特殊环境生理活动规律的学科有航空生理学、高山生理学、劳动生理学等；从不同研究水平研究生理活动规律的学科有细胞生理学、神经生理学、呼吸生理学、消化生理学、泌尿生理学、生殖生理学、代谢生理学、内分泌生理学等；从应用实践出发研究生理活动规律的学科有医用生理学、运动生理学、病理生理学等。

## 二、人体解剖生理学的研究方法

虽然解剖学、组织学和生理学是相互联系、不可分割的整体，但因为它们研究的具体内容不同，所以研究方法也有本质的区别。

## （一）解剖学研究方法

一般分为尸体研究、活体研究和动物实验等方法。

### 1. 尸体研究

常用的方法有以下几种。

(1) 剖查法：即用解剖器械对尸体进行剖割，在此基础上观察器官的形态、结构及其位置关系。

(2) 铸型法：为了便于观察器官深部的腔隙和管道的形态与走行，常将各种铸型填充剂充入器官腔隙和管道，如将溶解的塑料填充剂、熔化的合金填充剂注入器官腔隙或管道，待凝固后，用化学药品腐蚀掉其周围的软组织，留下铸型以供观察。

(3) 透明法：这种方法是指用透明剂处理器官和胚胎，使组织透明，以便观察其深部的结构，可在保持器官或胚胎外形完整的情况下，显示出器官深部的某些结构或骨骼的发育情况。如在肢体或器官血管中注入填充剂，而后经过固定、漂白、脱水等处理后，加上透明剂（如甘油、冬青油等）使组织透明。如果用 KOH 溶液作透明剂，则不必脱水处理。

(4) 灌注法：将一些带有色料的填充剂灌注到血管和其他腔隙内，再通过解剖法、透明法等显示血管的走行与腔隙的形态。

### 2. 活体研究

活体研究主要有活体测量法和使用现代透视仪器研究法，如 X 线透视、计算机断层扫描（CT）、核磁共振（MRI）等。

### 3. 动物实验法

动物实验法即利用动物实验研究动物器官组织的发育或在某种条件下的变化。

## （二）组织学研究方法

组织学研究方法有很多，根据使用的显微仪器不同，可分为一般光学显微镜技术、特殊光学显微镜技术和电子显微镜技术。

### 1. 一般光学显微镜技术

一般光学显微镜技术即借助普通光学显微镜，用一定的组织处理方法观察器官、组织、细胞的微观结构，常用方法有以下几种。

(1) 一般切片染色法：这是传统的显微方法，首先将组织切成薄片，用染料对组织染色，使组织的不同成分染成不同颜色，而后在光镜下观察组织或细胞的结构。常用的切片方法有石蜡包埋切片、火棉胶包埋切片、冰冻切片等。

石蜡包埋切片是最常用的切片方法，制作过程主要为：用固定剂固定组织→用脱水剂（如梯度酒精）使组织块脱水→用透明剂（如二甲苯）使组织块透明→将组织块浸入石蜡，并将组织块包埋于石蜡中→用切片机将组织切成薄片。火棉胶包埋切片与石蜡包埋切片方法相似，区别在于使用的包埋剂不同。冰冻切片是将组织快速冰冻，而后用冰冻切片机将组织块切成薄片。

组织切片后经过脱蜡（冰冻切片与火棉胶包埋切片不经此步）、复水后才能进行染色。能将组织切片染色的染料很多，染色的方法也很多，最常用的染色方法是苏木精-伊红染色法，简称 HE 染色。染色后的切片再经过脱水、透明、封片，才能便于观察和保存。

一般在切片染色过程中，组织切片制作是切片染色的基础。另外，有些组织可不进行组织切片步骤，而是将组织涂或铺到玻璃片上，或将组织中细胞用药品分离后涂到玻璃片上，经染色、脱水、

透明及封片后在显微镜下观察。

(2) 组织化学技术：即利用化学呈色原理，用化学物质处理组织切片，使切片中某些成分与化学物质发生化学反应，生成有色物质而显色。其他步骤同一般切片染色法。

(3) 免疫组织化学技术：这是利用抗原、抗体特异性结合原理设计的定位组织细胞内某种大分子物质（抗原）的一种组织染色方法。先要在要观察的某抗原物质的相应抗体上加上标记物，形成抗体-标记物复合物（多有商品出售），再使抗体-标记物复合物与组织切片中的相应抗原结合。常用的标记物有酶、荧光素、重金属胶粒、放射性核素等。若标记物为酶，可催化显色反应而在抗原处显色，在光镜下可观察到抗原的存在；若标记物是荧光素，则可直接在荧光显微镜下观察到抗原的存在；若标记物是金属胶粒，则可直接在光镜下或电镜下检测到抗原的存在。免疫组织化学技术中组织切片一般采用石蜡包埋切片法。

(4) 原位杂交术：这是用来检测基因存在与否的一种方法。原理是用带标记物（如放射性核素、地辛高等）的已知碱基顺序的核酸探针处理组织切片，核酸探针与细胞内待测核酸按碱基配对的原则进行特异性结合（即杂交），通过标记物的显示可获知待测核酸的存在及相对量。

除上述方法外，还有细胞培养术、图像分析术、放射自显影术等。

## 2. 特殊光学显微镜技术

特殊光学显微镜技术即用特殊光学显微镜观察一般光学显微镜不易观察的物质与结构，主要有荧光显微镜技术、倒置相差显微镜技术、暗视野显微镜技术、激光共聚焦扫描显微镜技术等。

## 3. 电子显微镜技术

电子显微镜技术是用电子束替代可见光，用电磁透镜替代光学透镜，用荧光屏显示电子束成像的技术。电子显微镜分透射电子显微镜和扫描电子显微镜。

(1) 透射电镜术：是使电子束穿透样品在荧光屏上成像的技术。组织块用戊二醛与锇酸两次固定，脱水后用树脂包埋，超薄切片，再经醋酸铀、柠檬酸铅染色。电子枪将电子束射到切片时，细胞构成成分密度大、吸收金属多的结构电子被散射得多，透过组织射落到荧光屏上的电子就少，而成暗像。

(2) 扫描电镜术：是一种利用聚焦电子束扫描样品表面，通过收集电子与样品相互作用产生的信号成像的显微技术。组织块用戊二醛和锇酸固定，经脱水、干燥后，再于组织表面喷镀碳和金属膜。电子枪发射电子束扫描样品，样品表面散射的电子（称二次电子）被探测器收集，并转变成电信号传送到显像管，最终在荧光屏上显示标本表面的立体构象。

## （三）生理学研究方法

生理学是一门实验科学，一切生理学知识必须来自实验，或必须经过实验验证。生理学实验分为人体实验和动物实验，对人体有害的实验大多用动物代替人体进行实验，但必须明确，经动物实验获得的理论是否适用于人，还要以不损伤人体为原则进行人体实验加以验证。生理学实验的方法很多，可根据持续时间的长短分为急性实验法和慢性实验法。

### 1. 急性实验法

急性实验法分为离体组织、器官实验法和活体解剖实验法。这类方法一般只能在几分钟至几个小时内完成，否则会因组织、器官的生理功能减弱或丧失，而不能持久获得理想的实验结果。

(1) 离体组织、器官实验法：从动物体上取出有正常生理功能的组织或器官，在人工环境中进

行实验，观察、研究其生理活动。

(2) 活体解剖实验法：将动物麻醉或去大脑后，进行解剖，暴露出要研究的器官，利用动物机体提供的接近正常的生理环境，观察、研究器官的生理活动。

## 2. 慢性实验法

慢性实验法是指在无菌麻醉条件下，对动物进行手术，或破坏、或摘除、或移植、或埋藏电极等处理，然后缝合伤口，让动物生活在正常环境下一定时间，观察、记录动物的生理变化。

随着生理学研究的不断发展，特别是在细胞水平上研究的逐步深入，生理学实验方法越来越多，也越来越先进，甚至能从分子水平记录到生理变化。

# 三、生理功能调节

## (一) 人体的调节系统和调节方式

机体内系统、器官、细胞的生理活动经常保持在相对稳定的状态，又能随机体需要而发生变化，各系统、器官、细胞的生理活动又是协调的，这种生理活动的相对稳定性、协调性是机体通过特有的调节系统和调节机制实现的。机体存在着两个调节系统，即神经系统和内分泌系统；机体的生理活动的调节方式分三种，即神经调节、体液调节和自身调节。



神经调节的基本方式

### 1. 神经调节

神经调节即由神经系统的活动完成的调节。神经调节的基本活动方式是反射，即在神经中枢的参与下，机体对内、外环境变化产生规律性的反应。反射活动的过程是：感受器接受体内、外环境变化信息，并以神经冲动的形式沿传入神经将感受的信息传入中枢，中枢对感受的信息进行分析整合，而后发出冲动由传出神经到达效应器官，引起效应器官产生适应性的反应。神经调节快速而准确，通过对行为和内脏活动的调节，最终使机体内各器官相互联系起来，也使机体与外界环境联系起来。

### 2. 体液调节

体液调节指某器官（或组织、细胞）分泌某种生物活性物质（激素），借助血液循环到达全身各部，作用于特定的组织，通过调节细胞代谢或改变细胞生理特征提高机体适应环境变化的能力，维持体内环境的相对稳定以及实现对机体生长、发育、繁殖等功能活动的调控。

另外，某些组织细胞也可分泌一些生物活性物质，通过弥散的方式作用于邻近的细胞，调节生理活动。细胞的代谢产物在组织中积聚时，也能引起局部血管扩张等变化，这称为局部体液调节。

### 3. 自身调节

某些器官或组织可直接对某些体内、外环境变化产生反应，改变自身的生理活动，这种不依赖于神经、体液作用，而由自身完成的调节称自身调节。如某些动脉受到血压升高的刺激时，自动收缩，血管口径变小，使通过此段血管的血流量不因血压升高而增加。

## (二) 机体生理功能的自动控制

机体功能活动的大多数调节过程与工程技术中的自动控制过程有着极其相似的规律。机体的功能活动均受人体调节系统（如神经系统、内分泌系统）的调节控制，调节系统作为控制部分发出调控信息，通过一定的结构或信息物质传递到受控部分（即受控的组织或细胞），调控其生理活动，受

控部分生理活动的变化又可作为反馈信号,通过一定的结构、一定的机制,作用于控制部分。控制部分对传来的反馈信息和接受的其他信息进行分析整合,调整自身活动,重新发送调控信息到达受控部分,受控部分的活动发生新的改变,其生理活动的变化再次作为反馈信息作用于控制部分,这样循环往复的活动,使得受控部分的生理活动既能保持相对稳定,又能依据机体的需要而发生相应的变化。控制部分与受控部分以及它们之间相互联系的结构或信息物质共同组成的闭合环路,称反馈调节环路,调节过程称反馈调节。

控制部分不仅接受受控部分传来的反馈信息,还接受机体内、外环境变化的信息,或机体其他结构传来的信息,因此反馈活动的强弱,受反馈信息和其他信息的双重决定。

反馈信息对控制部分的作用有两种情况:一是反馈信息使控制部分活动减弱,此称为负反馈;二是反馈信息使控制部分活动加强,此称为正反馈。负反馈调节是机体普遍存在的一种反馈调节方式,它是使机体的许多生理活动保持相对稳定的基础。

## 四、常用解剖学术语

为了能正确认识机体各部的形态、结构和位置关系,解剖学规定了一些统一标准和描述术语,主要包括解剖学姿势和一些轴、面、方位的概念,以避免不必要的误解。

### 1. 解剖学姿势

人体解剖学姿势规定:身体直立,面向前,两眼平视向前,上肢下垂于躯干两侧,掌心向前,两足并拢,足尖向前。在描述人体结构时,不论是标本还是模型,均应以解剖学姿势为依据。

### 2. 方位术语

方位术语是以解剖学姿势为依据描述人体各结构相互位置关系的术语,常见的有以下几种。

- (1) 上和下:是描述位置高低的术语。近头(颅)侧者为上,近足侧者为下。
- (2) 前和后:近腹面者为前,近背面者为后。
- (3) 内侧和外侧:近身体正中矢状面者为内侧,远离正中矢状面者为外侧。
- (4) 内和外:是描述空腔器官的各部分相互位置关系的术语,近腔面或在腔内者为内,远腔面者为外。
- (5) 深和浅:是描述与皮肤相对距离关系的术语,也用于实质性器官,近体表(或器官表面)者为浅,远离体表(或器官表面)者为深。

### 3. 轴与面

(1) 轴:按解剖学姿势,人体有三个互相垂直的轴。

- ① 垂直轴。与身体长轴平行,垂直于地面。
- ② 冠状轴。即左右方向的水平线。
- ③ 矢状轴。即前后方向的水平线。

(2) 面:上述三种轴构成了三种互相垂直的面。

- ① 矢状面。由相交的矢状轴和垂直轴确定的平面,将身体分成左、右两半。
- ② 冠状面。由相交的冠状轴和垂直轴确定的平面,将身体分成前、后两半。
- ③ 水平面。或称横切面,由相交的冠状轴和矢状轴所确定的平面,将身体分成上、下两部。

### 思考题

1. 解剖学、组织学、生理学的研究内容是什么？
2. 人体的两大调节系统是什么？人体生理功能有哪些调节方式？
3. 生理学实验有哪些实验方法？

多细胞生物均由细胞和细胞间质构成，细胞是生命活动的基本单位。高等动物的细胞在形态结构上，既保持着相对独立性，又有机地结合在一起；在功能上既具有精细的分工，又相互联系、协调活动。功能相同的细胞通过其细胞间质结合在一起协同执行某种特定的功能，这样的细胞群体称为组织。机体的细胞共构成4类基本组织，即上皮组织、结缔组织、肌肉组织和神经组织。几种组织有机地结合在一起，构成具有一定形态、能完成一定功能的结构称为器官。

## 第一节 细胞



细胞的基本结构

刚出生的婴儿机体约有  $2 \times 10^{12}$  个细胞，成人机体约有  $10^{14}$  个细胞，在发育过程中几乎所有的细胞都高度分化，而表现出特定的形态结构和功能。细胞的大小是细胞形态的一个方面。人体细胞直径一般在几微米至几十微米，有些细胞个体特别大，如部分神经细胞胞体直径可达  $120 \mu\text{m}$ ，突起长度达  $1\text{m}$ ；部分骨骼肌细胞直径达  $100 \mu\text{m}$ ，长度达  $12\text{cm}$ 。有些细胞个体特别小，如小淋巴细胞直径只有  $4 \sim 5 \mu\text{m}$ 。

### 一、细胞的一般结构

在光镜下可见，细胞由细胞膜、细胞质和细胞核三部分组成（图 2-1）。细胞质由细胞器与细胞基质组成。细胞核由核膜、染色质、核基质和核仁组成。电子显微镜下可见，细胞结构可分为三大基本结构体系，即生物膜系统、遗传信息表达结构系统和细胞骨架系统。细胞以生物膜系统为基础形成了细胞膜和各种相对独立的细胞器；遗传信息表达结构系统是由 DNA-蛋白质与 RNA-蛋白质复合体形成的遗传信息载体与表达系统，包括染色质、染色体、核仁、核糖体等结构；细胞骨架系统是由一系列特异性结构蛋白装配而成的网架系统。

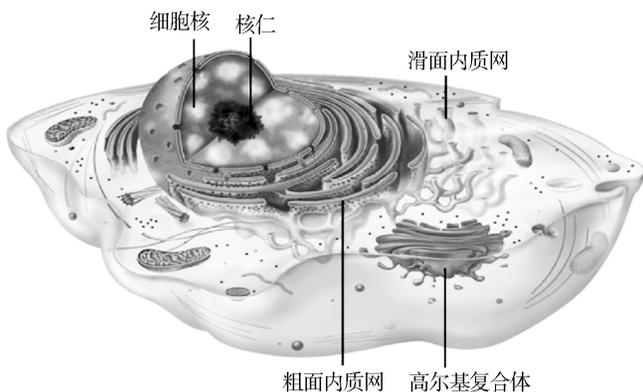


图 2-1 细胞结构模式图

## 1. 细胞膜

细胞膜是围在细胞外表面的一层薄膜，厚 6~9nm，它在维持细胞形态、构成细胞屏障、进行细胞内外物质交换方面起着决定性作用。此外，细胞膜还与细胞粘连、细胞识别和细胞运动等有关。细胞膜与细胞内的膜系统有着共同的结构与化学组成，统称为生物膜或单位膜。生物膜的化学成分主要是脂类（磷脂是其主要成分）、蛋白质及糖类。

对生物膜结构的认识现在比较公认的理论是 S. L. Singer 和 G. Nicolson 于 1972 年提出的流动镶嵌模型，该理论认为磷脂分子排成脂质双层，构成生物膜的基架，亲水性的磷脂头端朝向膜的内外两侧，疏水性的尾部相对（图 2-2）。膜蛋白主要为球蛋白，有的深埋于膜内，有的部分埋于膜内，一端或两端露出膜外；有的附着在细胞膜内表面。膜蛋白是细胞功能的主要承担者，有些是酶，有些是参与物质转运的载体或通道，有些是参与信息感受与传递的受体，有些是在相邻细胞间或细胞与细胞外基质间起粘接作用的连接蛋白。膜糖类主要以糖蛋白和糖脂形式存于细胞膜外表面，对细胞膜起保护作用，还与细胞粘连、细胞识别有密切关系。流动镶嵌模型提出细胞膜具有流动性，膜蛋白与膜脂均可侧向运动。在流动镶嵌模型基础上发展起来的“晶格镶嵌模型”和“板块镶嵌模型”理论，进一步提出膜各部分流动性是不均匀的，生物膜中的脂质等可进行可逆的无序（液态）和有序（晶态）的相变。膜的流动性为细胞膜的物质转运和传递信号提供了结构基础，并使膜能够承受较大的张力，利于膜损伤处的自动融合与修复，还使细胞个体具有变形能力。

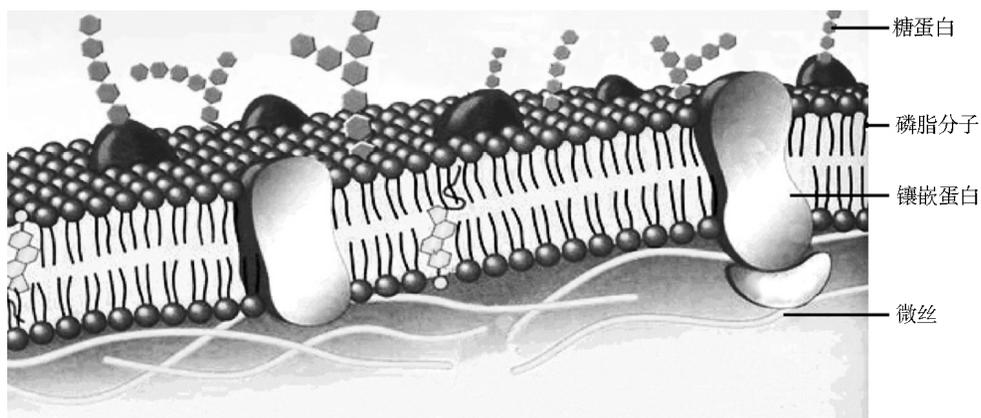


图 2-2 细胞膜流动镶嵌模型

## 2. 细胞器

(1) 内质网：是由一层单位膜围成的内腔相通的管状、泡状和囊状膜性管道系统。根据内质网膜表面有无核糖体，可将内质网分为粗面内质网和滑面内质网两类。前者表面呈扁平囊状，排列较整齐，膜外表面附着大量的核糖体，其功能主要是合成蛋白质，包括蛋白类或多肽类激素、分泌酶、细胞外基质蛋白、细胞内酶、各种膜蛋白等；后者是相通的小泡和小管，并与高尔基复合体相连，功能主要是合成类固醇激素，参与糖原、脂质的分解代谢与贮存，转运某些离子，合成膜脂并转运到其他部位的生物膜上等。

(2) 高尔基复合体：是由单位膜构成的囊泡系统，由扁平囊、小泡、大泡组成。扁平囊平行排列并整齐地堆叠在一起，构成高尔基复合体的主体结构。其主要功能有两个方面：一是对粗面内质网合成的蛋白质进行加工（如糖基化），使其成为功能蛋白质；二是对内质网合成的蛋白、脂类及内吞物进行分类、包装并运输至细胞内特定部位或分泌到细胞外。

(3) 线粒体：光镜下线粒体呈线状、粒状或杆状。电镜下可见线粒体是两层单位膜套叠而成的封闭性囊状结构。内膜向内室突起折叠形成嵴，内膜的内室面上有许多排列规则的带柄的球形小体，称基粒。线粒体内有 140 多种酶分布，是糖类、脂肪和氨基酸最终氧化释放能量并合成 ATP 的场所。

(4) 溶酶体与过氧化物酶体：溶酶体是由一层单位膜围成的内含多种水解酶的囊泡结构，在清除细胞内无用的生物大分子、衰老的细胞器以及吞噬体、胞饮体等方面起关键作用。过氧化物酶体是富含过氧化物酶、过氧化氢酶和多种氧化酶的膜性小体，能氧化酚、甲酸、乙醛、己醇等有毒物质。

(5) 核糖体：核糖体是非膜性细胞器，它是由 rRNA 和蛋白质共同构成的多酶复合体，是蛋白质合成的场所。有的核糖体分布于细胞基质中，称游离核糖体；有的附着在粗面内质网膜表面，称附着核糖体。

### 3. 细胞核

细胞核由核膜、染色质、核仁等组成。它贮存遗传信息，进行 DNA 复制和 RNA 转录，是细胞遗传与代谢的调控中心。核膜位于核最外层，由两层单位膜构成；染色质由 DNA、组蛋白、非组蛋白及少量 RNA 组成，在细胞分裂间期为线性结构，当细胞进入有丝分裂或减数分裂时染色质高度折叠盘曲而凝缩成条状、棒状结构，此时称染色体；核仁是细胞核中的匀质球形小体，化学组分主要是核酸和蛋白质，是细胞内合成 rRNA、组装核糖体亚基的部位。

### 4. 细胞骨架

细胞骨架的狭义概念是指细胞质骨架，包括微丝、微管、中间纤维。微丝又称肌动蛋白纤维，由肌动蛋白组成，直径为 5~7nm。如上皮细胞绒毛中的轴心微丝、肌细胞中的细肌丝等，起着维持细胞形态、加强细胞间黏着以及参与细胞收缩等作用。微管是中空的圆筒状结构，直径约为 25nm，它是鞭毛、纤毛等运动器官和中心粒、基体的重要结构。微管有单管、二联管、三联管三种存在形式。中间纤维是由不同蛋白质成分构成的一类细丝结构，直径为 10nm 左右，如神经元中的神经原纤维。一般认为中间纤维除起支架作用外，还参与物质的定向运输。

## 二、细胞表面的特殊结构

在生物进化中，某些细胞的细胞膜产生了不同的特殊结构，以适应其功能。典型的特殊结构有微绒毛、纤毛、质膜内褶、基膜、细胞连接等。

### 1. 微绒毛

微绒毛存在于上皮细胞的游离面和某些游离细胞的表面，是一些指状的细胞质突起。每条微绒毛直径 0.1 $\mu\text{m}$ ，长 0.5~1.5 $\mu\text{m}$ 。光镜下看不清单个的微绒毛，小肠上皮细胞游离面的纹状缘、肾小管上皮细胞游离面的刷状缘，都是由密集排列的微绒毛形成的。微绒毛表面是细胞膜，中轴含有纵行微丝，微丝向下延伸，汇入细胞顶部由微丝平行排列形成的终末网。

### 2. 纤毛

纤毛是上皮细胞游离面伸出的细长细胞质突起，长 5~10 $\mu\text{m}$ ，直径 0.3~0.5 $\mu\text{m}$ ，纤毛的根部都有一个基体。纤毛表面是细胞膜，细胞质内有纵向排列并连于基体的微管，9 条二联管环形排列，圆心处有两条单管。纤毛内微管的相互滑动使纤毛朝向一个方向摆动。有的细胞有静纤毛，如睾丸输出管上皮细胞和听觉感受器毛细胞，静纤毛结构类似于微绒毛。

### 3. 质膜内褶

质膜内褶多存在于上皮细胞基底面，是细胞膜向细胞质凹陷形成的褶状结构，有效地扩大了细胞的表面积。

### 4. 基膜

基膜主要存在于上皮细胞与深部结缔组织之间，还存在于肌细胞、脂肪细胞、外周神经纤维、某些外周神经元（如螺旋神经节神经元）表面等。基膜是一层以糖蛋白为主要成分的薄膜，厚度一般在 50~300nm，有人把基膜归为细胞外基质部分。基膜对大分子物质和有形成分有屏障作用。

### 5. 细胞连接

细胞连接是广泛存在于细胞与细胞之间或细胞与基膜之间的连接结构，有以下几种形式。

(1) 紧密连接：紧密连接是指相邻细胞膜的外层呈间断融合所形成的细胞连接，融合处相邻两细胞膜对应排列的镶嵌蛋白颗粒连接成网状焊接线，非融合处有 10~15nm 的窄隙。紧密连接能有效封闭细胞间隙，主要存在于上皮细胞的浅部和心肌细胞间。

(2) 中间连接：相邻细胞膜之间有 15~20nm 的间隙，间隙内有黏着蛋白连接相邻的两细胞膜，在细胞膜胞质侧有薄层的致密物质，致密物上附着伸入细胞各处的微丝。中间连接主要存在于上皮细胞浅部和心肌细胞间。

(3) 桥粒：桥粒是斑状的细胞连接，电镜下可见桥粒呈圆盘状，直径 1 $\mu$ m 左右，相邻细胞膜间有 20~30nm 的间隙，间隙内有低密度的丝状物和丝状物交织成的致密中间线，一些连于中间线的中间纤维跨过细胞膜进入两细胞内，细胞膜的胞质侧有电子密度较高的附着板，一些中间纤维附着在附着板上并伸入细胞质各处。桥粒是一种较牢固的细胞连接，广泛存在于各类细胞之间。在某些上皮细胞与基膜的相邻面上还可见半个桥粒的结构，称“半桥粒”。半桥粒将上皮细胞铆定在基膜上。

(4) 缝隙连接：缝隙连接是一种平板状连接，连接处相邻细胞膜之间的间隙有 2~3nm，间隙内规律分布着连接点，连接点是相邻细胞膜的镶嵌蛋白相互结合而成的连接小体，由 6 个亚单位构成，围成直径 2nm 跨越两细胞膜的亲水小管。亲水小管在 Ca<sup>2+</sup> 或其他因素的作用下，可以开放与关闭，开放时可使相邻细胞交换某些小分子物质和离子。

(5) 化学突触：化学突触是神经元之间或神经元与其他细胞之间能通过化学物质传递信号的细胞连接。

## 第二节 基本组织

功能相同或相似的细胞通过它们之间的细胞间质结合在一起共同形成组织，这是组织的传统概念，实际上肌肉组织、某些上皮组织、神经组织中除了有相应的细胞和细胞间质外，还有其他成分，如肌肉组织中有少量的结缔组织成分和血管、神经等结构，在神经组织中也有结缔组织成分和血管等结构。

### 一、上皮组织

上皮组织简称上皮，由排列紧密、形态规则的上皮细胞和少量细胞间质组成。根据上皮的位置

和功能的不同将上皮分为四种类型，即被覆上皮、腺上皮、感觉上皮、生殖上皮。感觉上皮是具有接受体内外物理或化学刺激功能的上皮，如螺旋器的感觉上皮；生殖上皮是产生生殖细胞的上皮，如生精小管的生精上皮。这里主要讨论被覆上皮与腺上皮。

### （一）被覆上皮

被覆上皮广泛分布于体表和体内管、腔、囊状器官或结构的内表面，具有保护、吸收、分泌、排泄等功能。其结构特点主要有：①细胞排列紧密，细胞间质少；②上皮组织的细胞多呈明显的极性，朝向身体表面或体内管、腔、囊状器官或结构腔的一面称游离面，游离面常有纤毛、微绒毛等结构，与游离面相对的一面朝向结缔组织，称基底面，基底面常有质膜内褶和基底膜等结构；③上皮组织内一般无血管、淋巴管分布，而多富有感觉神经末梢，上皮的营养来自其深部的结缔组织。依据上皮细胞的形状与层数可将被覆上皮分为多种类型。

#### 1. 单层扁平上皮

单层扁平上皮由单层扁平的上皮细胞组成。从表面观察，细胞呈多边形或不规则形，边缘多呈锯齿状或波浪形，与相邻细胞相互嵌合，细胞核呈椭圆形，位于中央（图 2-3）。从垂直切面看，细胞核呈长椭圆形，胞质很少。形态学上常把分布于胸膜、腹膜（包括鞘膜）和浆膜性心包处的单层扁平上皮称为间皮，间皮与其深部的薄层结缔组织构成浆膜。衬于心、血管、淋巴管道腔面的单层扁平上皮称为内皮。单层扁平上皮还见于肺泡、肾小囊壁层、肾小管细段、鼓膜等处。

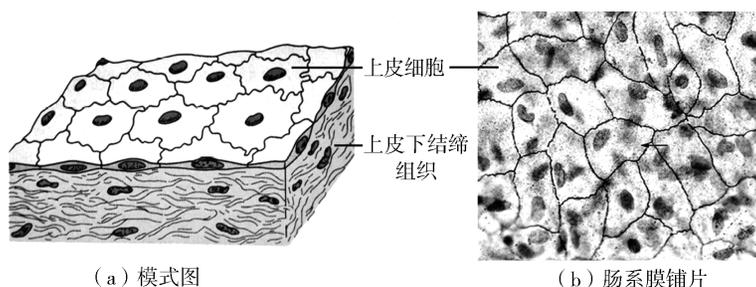


图 2-3 单层扁平上皮

#### 2. 单层立方上皮

单层立方上皮由单层近似立方形的上皮细胞组成。从表面看，细胞多呈六边形；从垂直切面上看，细胞近似方形，细胞核呈圆形，位于中央（图 2-4）。单层立方上皮细胞的游离面常有微绒毛，基底面常有质膜内褶等。这种上皮见于肾泌尿小管、视网膜色素细胞层、卵巢表面等。

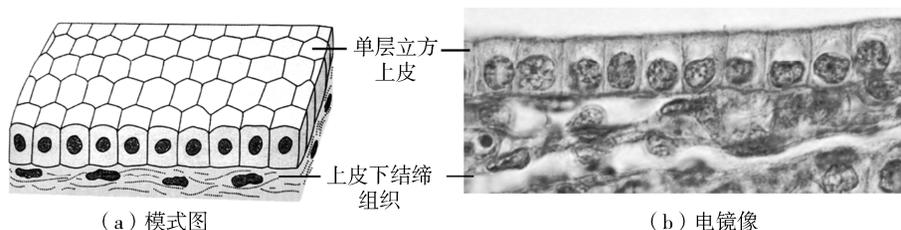


图 2-4 单层立方上皮

#### 3. 单层柱状上皮

单层柱状上皮由单层棱柱状细胞组成。从表面看，细胞多呈六边形；从垂直切面上看，细胞呈

柱状，核呈椭圆形，位于近基部（图 2-5）。柱状上皮细胞的游离面常有微绒毛、纤毛等结构，细胞间常常夹有杯状细胞（见腺上皮）。这种上皮主要分布于胃、肠、胆囊、鼻旁窦、输卵管、子宫、细支气管等处。

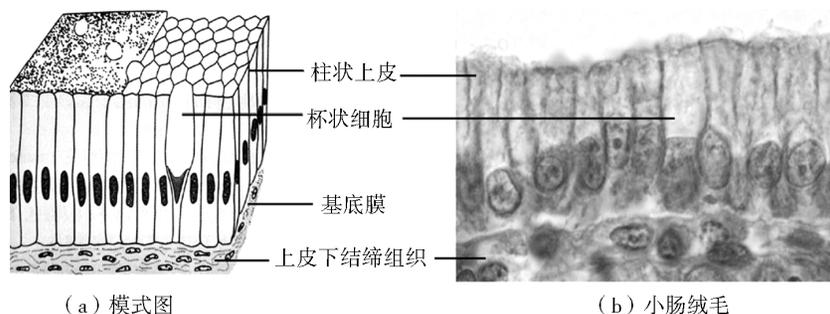


图 2-5 单层柱状上皮

#### 4. 假复层纤毛柱状上皮

假复层纤毛柱状上皮由一层不同形状和高度的细胞组成。从垂直切面上看，锥体形细胞紧贴基膜，柱状细胞从基膜伸到表面，游离面常有微绒毛或纤毛，梭形细胞夹在柱状细胞与锥体形细胞之间（图 2-6），上皮内还常有杯状细胞。假复层纤毛柱状上皮主要分布于呼吸道，上皮内杯状细胞分泌的黏液能黏附空气中的灰尘，柱状细胞通过纤毛的摆动将黏液送向咽部。这种上皮还见于附睾、输精管等处，这些部位的假复层纤毛柱状上皮内没有杯状细胞，纤毛为静纤毛。

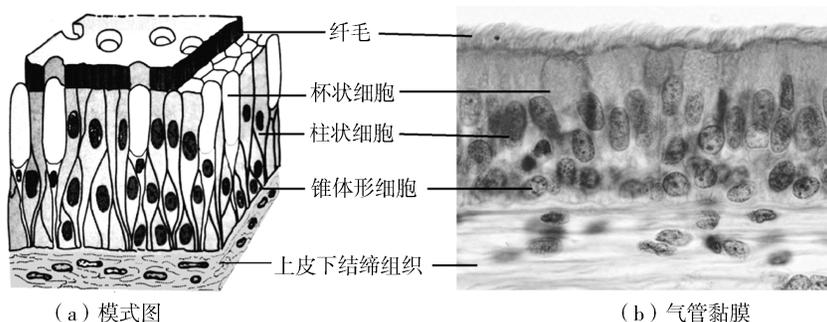


图 2-6 假复层纤毛柱状上皮

#### 5. 变移上皮

变移上皮分布于泌尿系统器官，上皮的厚度和上皮细胞的形态随着器官收缩与扩张而变化。器官扩张时，细胞层数较少（2~3层），收缩时细胞层数增多（5~8层）（图 2-7）。电镜下可见，变移上皮的细胞均附着在基膜上，因此属于单层上皮。伸至表面的细胞称盖细胞，该细胞胞体较大，常见双核，胞质丰富而浓缩，游离面细胞膜增厚，细胞间连接紧密。盖细胞具有防止水分渗透和尿素、无机盐扩散的作用。

#### 6. 复层扁平上皮

这种上皮由多层细胞组成，主要分布于常受摩擦的部位，如体表、口腔、咽、食管、肛门、阴道等部位。位于表层的细胞为扁平状，不断脱落；位于中层的细胞呈多边形，常见棘状胞质小突；位于基底部的细胞呈立方或矮柱状，固定于基膜，胞质丰富，分裂性强（图 2-8）。新生的细胞向浅层推进，在

此过程中细胞器逐渐退化，胞质减少，而角蛋白（非角化上皮例外）逐渐增多，称为角质化。

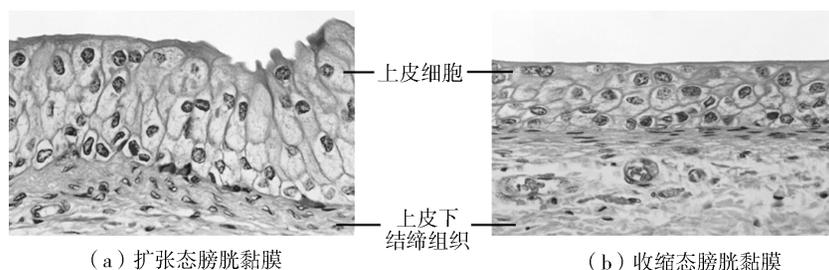


图 2-7 变移上皮

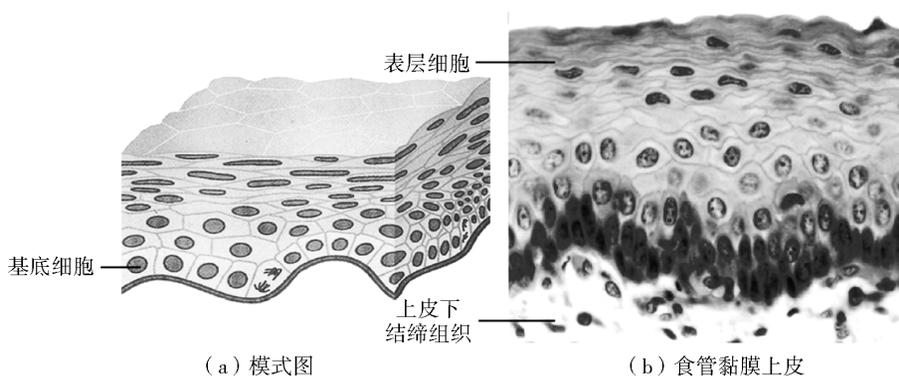


图 2-8 复层扁平上皮

### 7. 复层柱状上皮

这种上皮也由多层细胞组成，见于眼结膜和尿道海绵体部。表层细胞呈柱状，中层细胞呈多边形，基底层细胞呈矮柱状。

### (二) 腺上皮

以分泌功能为主的细胞称腺细胞，以腺细胞为主组成的上皮组织称腺上皮。某些器官内的腺上皮、分散存在的腺细胞和以腺上皮为主构成的腺器官统称为腺。有的腺其分泌物直接或经导管排到体外（体表），这种腺称为外分泌腺；有的腺其分泌物释放入细胞间质并随血液到达全身，这种腺称为内分泌腺（见内分泌系统）。外分泌腺的分泌物有黏液和浆液两种，黏液的主要成分是糖蛋白，呈黏稠状，具有润滑和保护作用。分泌黏液的腺称黏液腺，黏液腺细胞内含有嗜碱性黏原颗粒，在一般切片制作中，因黏原颗粒被溶解而呈泡沫状。浆液为稀薄而透明的液体，常富含酶蛋白。分泌浆液的腺称浆液腺，浆液腺细胞内含有丰富的嗜酸性酶原颗粒。有的腺由黏液腺细胞与浆液腺细胞组成，称混合腺。

## 二、结缔组织

结缔组织起源于胚胎时期中胚层的间充质，由少量细胞和大量细胞间质构成。结缔组织细胞种类多，形态多样，无极性地分散于细胞间质中。细胞间质分为基质和纤维两种成分。光镜下基质为无定形物质，纤维为细丝样结构。狭义的结缔组织即固有结缔组织，分为疏松结缔组织、致密结缔组织、网状结缔组织和脂肪组织。广义的结缔组织还包括液态的血液、淋巴，固态的软骨组织和骨组织。

## （一）疏松结缔组织

疏松结缔组织是一种柔软而有弹性和韧性的结缔组织。其结构特点是细胞少、种类多、基质多、纤维排列疏松，组织内多有丰富的血管、淋巴管道和神经。这种结缔组织分布最为广泛，存在于器官之间、组织之间以及细胞之间，具有连接、支持、营养、防御、保护和修复等功能。

### 1. 细胞

（1）成纤维细胞：这种细胞是合成基质与纤维的细胞。功能活跃时胞体多突起，呈星状，胞质丰富呈弱嗜碱性，核呈椭圆形，较大，核仁明显。电镜下胞质富含粗面内质网、游离的多核糖体和发达的高尔基复合体。功能不活跃时，胞体变小，呈长梭形，核小，细胞器退化。

（2）巨噬细胞：这种细胞由血液中的单核细胞进一步发育而来，胞体较大，一般为圆形或椭圆形，并有短突起，核小，胞质呈嗜酸性，功能活跃时常伸出较长的伪足。给机体注射台盼蓝染料或墨汁时，巨噬细胞吞噬染料或墨汁后胞质内出现蓝色或黑色颗粒，在光镜下易于辨认。电镜下可见巨噬细胞内有发达的高尔基复合体和大量的溶酶体、吞噬体和胞饮体等。

巨噬细胞具有趋化性定向移动和吞噬特性，能聚集到释放趋化因子部位，通过伸出伪足吞噬病原微生物、异物或衰老、伤亡的细胞。巨噬细胞还具有提呈抗原作用，其吞噬的抗原性物质在溶酶体内分解时，抗原特征性分子基团（称抗原决定基，为短肽）被保留下来，抗原提呈分子（即 MHC-II 类分子）与之结合形成抗原肽-MHC 分子复合物后，被运输到细胞表面。T 淋巴细胞接触抗原肽后便被激活。

（3）浆细胞：这种细胞是 B 淋巴细胞被抗原激活后，分裂增殖生成的，功能是产生免疫球蛋白（抗体）。浆细胞呈圆形或卵圆形，核较大（圆形），多偏居细胞一侧，染色质常为粗块状，呈车轮状排列，胞质呈嗜碱性，核旁有一浅染色区。电镜下可见浆细胞有大量的粗面内质网、分散的核糖体和多核糖体，浅染色区有发达的高尔基复合体和中心粒。

（4）肥大细胞：是参与过敏反应的一种细胞，常成群地沿着小血管或小淋巴管分布，胞体较大，呈圆形或椭圆形，核较小而圆，胞质丰富，充满嗜碱性颗粒。颗粒内含有肝素、组胺、嗜酸性粒细胞趋化因子，细胞质还可合成白三烯等。组胺、白三烯能使支气管平滑肌收缩，微血管扩张而通透性增加。肝素具抗凝血作用。肥大细胞受过敏原刺激时释放出颗粒内的物质，可引起荨麻疹、支气管痉挛和黏膜水肿等过敏反应。

（5）脂肪细胞：为单泡脂肪细胞，见脂肪组织。

### 2. 纤维

纤维有三种，即胶原纤维、弹性纤维和网状纤维。

（1）胶原纤维：纤维粗细差别较大，多分叉并交织成网。新鲜时呈白色，有光泽，HE 染色呈带状嗜酸性，生化成分为 I 型、II 型胶原蛋白。胶原纤维抗拉力强，使组织具有韧性。

（2）弹性纤维：数量较少，有弹性，排列散乱，交织成网。新鲜时呈黄色，HE 染色呈嗜酸性，生化成分为弹性蛋白。弹性纤维使组织具有弹性。

（3）网状纤维：纤维细，交织成网，HE 染色不易着色，生化成分主要为 III 型胶原蛋白，因表面被覆有蛋白多糖和糖蛋白而具有嗜银性。网状纤维除分布于结缔组织外，还分布于脂肪细胞、肌细胞、神经纤维、毛细血管的周围及基膜等处，起固定和连接作用。

### 3. 基质

基质是由生物大分子构成的无定形胶状物，有黏性，其成分主要为蛋白多糖和糖蛋白等。

(1) 蛋白多糖：由蛋白质和大量多糖结合形成的生物大分子。透明质酸是蛋白多糖的主干，一些硫酸化多糖如硫酸软骨素、硫酸角质素等，与蛋白质结合成蛋白多糖亚单位，并结合于透明质酸长链上（图 2-9）。大量的蛋白多糖聚合物形成有微小孔隙的分子筛，晶体物质可以通过，而大分子物质、细菌等则不能通过。某些细菌、癌细胞等能产生透明质酸酶，破坏基质的防御屏障，因而能在疏松结缔组织中扩散。

(2) 糖蛋白：是以蛋白质为主要成分，附有多糖的生物大分子。糖蛋白使细胞之间、细胞与细胞间质之间相互黏附，并在细胞识别、迁移、增殖和伤口愈合中起重要作用。

(3) 组织液：由毛细血管滤出的血浆小分子成分和细胞代谢产物等组成，如葡萄糖、氨基酸、激素、无机盐、尿素、水分等。组织液是细胞生存的环境。

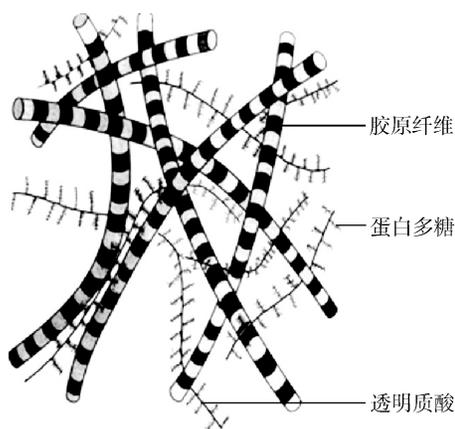


图 2-9 细胞外基质模式图

## (二) 致密结缔组织

致密结缔组织是一种以纤维为主要成分的结缔组织，纤维排列紧密，基质和细胞较少，细胞主要为成纤维细胞。致密结缔组织主要分为两类。

### 1. 规则致密结缔组织

规则致密结缔组织是肌腱的主要成分。纤维成分主要是胶原纤维，纤维平行排列成束。成纤维细胞在纤维间成行排列。规则致密结缔组织在纤维长轴方向上有很强的抗拉性。

### 2. 不规则致密结缔组织

不规则致密结缔组织是真皮、硬脑膜、巩膜、某些器官被膜的主要成分。纤维成分主要是胶原纤维，它们交织成致密的板层结构。不规则致密结缔组织在各个方向上均有很强的韧性。

## (三) 网状结缔组织

网状结缔组织主要分布于骨髓和淋巴组织，由网状细胞和网状纤维及其间基质构成。基质是流动的淋巴或组织液。网状纤维有分支并交织成网。网状细胞多突起并相互连接成网。网状结缔组织构成造血组织和淋巴组织的支架，为血细胞增殖、发育提供微环境。

## (四) 脂肪组织

脂肪组织是以脂肪细胞为主构成的组织。脂肪细胞群被疏松结缔组织分隔成许多小叶，脂肪细胞间也有少量的疏松结缔组织成分。依据脂肪细胞的结构和功能特征将脂肪组织分为黄（白）色脂肪组织和棕色脂肪组织。黄（白）色脂肪组织呈淡黄色（或白色），脂肪细胞胞体较大，呈球形或因相互挤压而呈多边形，细胞质内有一个大脂滴，细胞质与细胞核被脂滴挤到细胞的周缘，此称单泡性脂肪细胞。这种脂肪组织广泛分布于皮下、网膜、肾脂肪囊、黄骨髓、乳房等，具有贮存脂肪功能，并有保温、缓冲、支持等功能。棕色脂肪组织呈棕黄色，有丰富的毛细血管。脂肪细胞内有多个小脂滴，线粒体丰富，核位于中央，此称多泡性脂肪细胞。这种脂肪组织在新生儿和冬眠动物体内较多，能迅速氧化脂肪，为机体快速提供热量。

## (五) 软骨组织

软骨组织由软骨细胞、基质和纤维组成。基质呈凝胶状态，软骨细胞包埋在基质中。成熟软骨

细胞位于软骨深部，核小而圆，有1~2个核仁，胞质呈弱嗜碱性。软骨组织内无血管、淋巴管。软骨组织分为三类。

### 1. 透明软骨

透明软骨呈半透明状，较脆，纤维为胶原纤维，较细，HE染色切片上不能分辨。见于关节软骨、肋软骨、气管软骨等。

### 2. 纤维软骨

纤维软骨呈不透明的乳白色，韧性强，纤维为胶原纤维，纤维束平行排列，软骨细胞夹在纤维束之间。见于椎间盘、关节盘等。

### 3. 弹性软骨

弹性软骨呈不透明的黄色，具有较强的弹性，软骨内纤维为弹性纤维。见于耳郭软骨、喉软骨等。

## (六) 骨组织

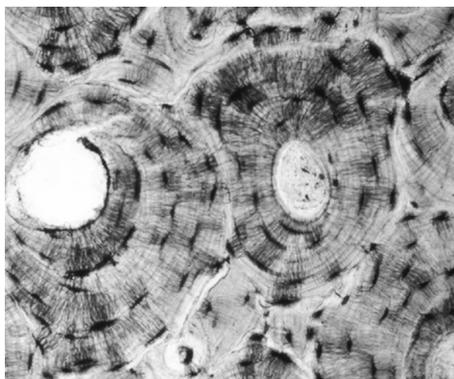
骨组织由数种细胞和钙化的细胞间质（骨基质）构成，其细胞主要是成骨细胞、骨细胞和破骨细胞等。

### 1. 细胞间质

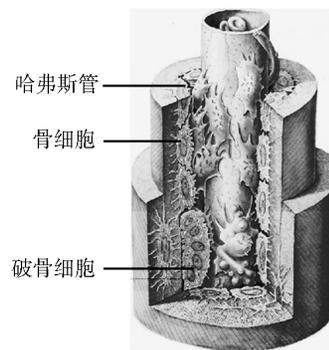
细胞间质分有机成分和无机成分，有机成分包括纤维和无定形基质。基质呈凝胶状，主要成分是蛋白多糖及其复合物，具有黏合作用，纤维为胶原纤维。无机成分是羟磷灰石结晶 $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$ 。细胞间质各种成分共同组成板状结构，称骨板。在长骨的骨干和其他骨的表层，骨板排列规则紧密，称骨密质；而在长骨骨干的内表层和两端骨骺的深部、短骨与不规则骨的深部、扁骨的板障，骨板排列不规则，形成针状、片状的骨小梁，骨小梁交错排列成海绵样结构，称骨松质。

### 2. 骨细胞

由位于骨表面骨膜内的成骨细胞发育而来，分散存在于骨板之间，是具有多突起的细胞，胞体所在的腔隙称骨陷窝，突起所在的腔隙称骨小管，相近骨细胞的突起以缝隙连接相连（图2-10）。新生成的骨细胞能分泌骨的有机成分和使骨基质钙化，成熟骨细胞体积变小，细胞器减少。



(a) 长骨骨干切片



(b) 骨单位模式图

图 2-10 骨细胞

### 3. 长骨的骨组织

(1) 骨干的骨组织：骨密质是长骨骨干的主要成分，长骨骨髓腔面有薄层骨松质。骨密质的骨

板分环骨板、骨单位和间骨板。环骨板分布于骨干的外表面和近腔面。骨单位位于内、外环骨板之间，呈圆筒状，与骨干长轴方向一致。每个骨单位长3~5mm，粗细不等，中央有管称中央管（或哈弗斯管），数层骨板以中央管为中心呈同心圆排列。间骨板位于骨单位与骨单位之间，是骨改建过程中骨单位或环骨板未被吸收的残余部分。骨密质中还有横向穿行的管道称穿通管，穿通管与中央管相通，二者均含血管、神经和少量结缔组织。

(2) 骨骺处的骨组织：骨松质是骨骺的主要结构成分，骨松质仅表面有骨密质。骨松质内骨小梁的排布完全符合机械力学原理，如股骨头中的骨小梁排列方向与承受的压力和张力的曲线方向大体一致。

#### 4. 骨的发生

骨来源于胚胎时期的间充质，骨的发生有两种方式，即膜内成骨与软骨内成骨。膜内成骨是先由间充质分化成胚性结缔组织膜，而后膜内间充质细胞依次分化为骨祖细胞和成骨细胞，而成为骨膜。成骨细胞分泌类骨质，并被包埋其中，形成骨组织，本身成为骨细胞。新生成的骨组织表面仍不断有成骨细胞产生，骨组织则不断增生。大部分扁骨和不规则骨是以膜内成骨方式生成的。

软骨内成骨过程首先是在将发生骨的部位间充质依次分化出骨祖细胞、软骨细胞而成为软骨膜，软骨细胞分泌软骨基质，形成与长骨形状相似的软骨雏形。其次，软骨雏形中段软骨膜分化形成骨膜，以膜内成骨方式产生骨组织，与此同时软骨组织深部崩溃溶解，骨膜中的血管和含有破骨细胞、成骨细胞的结缔组织进入其中，分解软骨组织，产生骨髓腔，建立骨组织。软骨组织不断生长、溶解，骨组织不断增加，使骨增长。胎儿出生后骨干与骨骺之间仍留有一定的软骨，称骺板，骺板的继续增生和骨化使骨继续加长，直到成年。由此可见，软骨内成骨方式也包含着膜内成骨的过程。四肢骨、躯干骨和颅底骨主要是以软骨内成骨方式生成的。

#### (七) 血液

详见第七章。

### 三、肌肉组织

肌肉组织主要由肌细胞组成。肌细胞呈纤维形，故又称肌纤维，其胞膜称肌膜，胞质称肌浆。肌肉组织内还有血管、淋巴管、神经等结构。依据肌纤维形态、功能和分布特征，可将肌肉组织分为骨骼肌、心肌、平滑肌三类。

#### 1. 骨骼肌

骨骼肌一般靠两端的肌腱附着在骨上，肌纤维与基膜间常见多突起的肌卫星细胞，基膜外有薄层结缔组织成分，称肌内膜。数条或数十条肌纤维聚集成束，外包较厚的结缔组织膜，称肌束膜，几条肌束聚集成更大的肌束，其表面有更厚的肌束膜，每块肌表面的结缔组织属深筋膜，又称肌外膜（图2-11）。这些结缔组织对肌细胞有连接、支持、营养和保护作用。

(1) 骨骼肌纤维的光镜结构：骨骼肌纤维呈长圆柱状，大小差别很大，有明暗相间的环纹，故骨

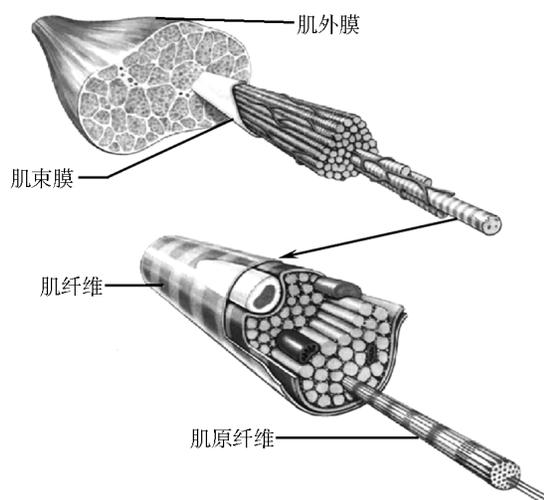


图 2-11 肌的结构模式图

骨骼肌又称横纹肌。多核，一般有几十至几百个，扁圆形，贴近肌膜。肌浆内含有大量与肌纤维长轴一致的细丝样结构，称肌原纤维。肌原纤维间还有大量的线粒体、糖原颗粒、肌红蛋白和特化的滑面内质网（肌质网）。每条肌原纤维上有明暗相间的环纹，分别称明带（I带）与暗带（A带）。在暗带中间有相对明亮的区域称H带，在H带中央有着色深的中线，称M线，在明带中央有一条着色较深的细线称Z线，两条Z线之间的区域称一个肌节。肌纤维的环纹是肌原纤维整齐排列的表现。

## （2）骨骼肌纤维的超微结构

① 肌原纤维。由粗、细两种肌丝构成，两种肌丝沿肌原纤维的长轴相互平行穿插排列。这种排列造成肌原纤维相间部位物质密度不同，而表现为明带、暗带及H带，M线与Z线是分别固定粗、细肌丝的大分子膜。粗、细肌丝的排列是有规律的，从肌原纤维横断面上看，每条粗肌丝周围有6条细肌丝，每条细肌丝周围有3条粗肌丝。

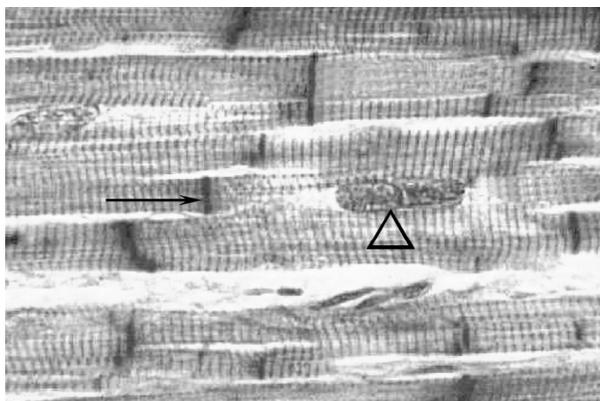
② 横小管。电镜下可见，哺乳动物骨骼肌纤维的I带与A带交界处，肌膜向肌浆凹陷形成一些管状结构，其走行方向与肌原纤维长轴垂直，并且相互吻合环绕在每条肌原纤维表面，称横小管。横小管能将细胞膜上的冲动传入肌纤维深部。

③ 肌质网。它是滑面内质网特化而成的微管网状结构，包绕在肌原纤维的表面，管的长径与肌原纤维一致，故又称纵小管。纵小管在靠近横小管处融合膨大成囊状，称终池，其内贮存着大量 $Ca^{2+}$ 。横小管与其两侧的终池有功能上的联系，合称三联体。纵小管膜上有 $Ca^{2+}$ 泵，能将肌浆中的 $Ca^{2+}$ 转运到终池内贮存。终池膜上有 $Ca^{2+}$ 通道，当横小管的冲动信息传递到终池后，终池 $Ca^{2+}$ 通道开放并释放 $Ca^{2+}$ 进入肌浆。

## 2. 心肌

心肌分布于心壁和临近心脏的大血管壁上。

心肌细胞呈短柱状，分叉有不明显的环纹，并相互吻合成网状。单核，少数双核，核呈卵圆形。在HE染色的切片中，心肌细胞连接处有阶梯状粗线，称闰盘（图2-12）。电镜下可见，肌原纤维粗细不等，肌浆中有更丰富的线粒体、糖原颗粒；横小管较粗，位于Z线处；肌质网较稀疏，在横小管处并不形成终池，而是单管贴于横小管一侧，与横小管合称二联体（图2-13）。闰盘是两肌纤维膜接触处，两细胞膜彼此凹凸嵌合，具有紧密连接、中间连接、桥粒和缝隙连接。有一部分心肌细胞特化为自律细胞，包括窦房结、房室结、节间束、房室束及其分支的细胞，这些心肌细胞内很少或没有肌原纤维，细胞失去了收缩能力，主要功能是自动产生冲动和传导冲动。



→—闰盘；△—细胞核。

图 2-12 心肌切片图

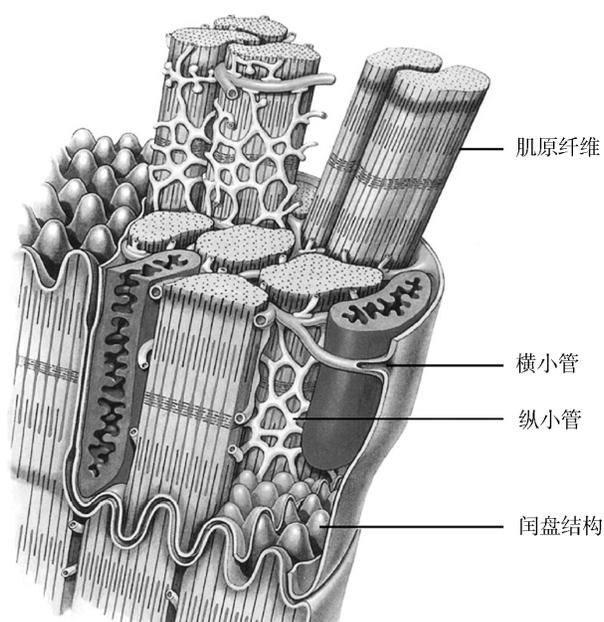


图 2-13 心肌肌管系统模式图

### 3. 平滑肌

平滑肌广泛存在于消化道、呼吸道、泌尿道、生殖道、心脏、血管、淋巴管等中空性器官的管壁。

平滑肌纤维呈长梭形，无横纹，大小差别很大。单核，位于中央，呈椭圆形或杆状。肌浆丰富，细胞质内无肌原纤维，但有能使细胞收缩的粗、细肌丝。

## 四、神经组织

神经组织主要由神经细胞和神经胶质细胞组成。神经细胞是神经系统结构和功能的基本单位，故称神经元，它们具有接受刺激、整合信息和传导信息的功能。机体内神经元数量至少有  $10^{11}$  个，其中大脑皮质内约有  $1.4 \times 10^{10}$  个。神经胶质细胞数量是神经元的 10 倍以上，它们具有对神经元支持、保护、营养、修复、绝缘等功能。在外周神经系统的神经和神经节内还有少量的结缔组织成分和血管等，脑和脊髓内也有血管和脑膜等结构。

### (一) 神经元

#### 1. 神经元的形态结构

神经元由胞体和突起组成，突起分为轴突与树突两类。

(1) 胞体：胞体形态多种多样，大小差异较大。一般细胞核较大，核仁明显，染色质丰富，胞质除含高尔基复合体、线粒体、滑面内质网等常规细胞器外，还有尼氏体和神经原纤维两种结构。尼氏体是一种嗜碱性颗粒状或块状物质，它由粗面内质网与游离核糖体共同形成。神经原纤维是具有嗜银性的网状细丝，构成细胞的骨架，并参与神经元内物质的运输。

(2) 轴突：轴突一条，一般细长，始末直径较均一，中段若有分支也较少，且垂直发出。轴突从胞体发出部位呈圆锥形，称轴丘。轴突的终末与其他神经元或其他组织细胞的接触处常特化为足状膨大或串珠状节段性膨大。轴突的功能主要是将胞体的神经信息传递给其他神经元，或传递给肌肉

细胞、腺细胞。

(3) 树突：树突一条或多条，中枢神经元的树突起始部短而粗，反复分支而逐渐变细，表面常有許多棘状突起，称树突棘，是与其他神经元形成突触连接的部位。外周感觉神经元的树突较细长，仅末端分支存在特化，并常有结缔组织形成的被囊，是接受体内外环境变化的装置，称感受器。树突的功能是接受体内外环境变化信息或其他神经元传来的信息，并整合成神经信息传向胞体。

## 2. 神经元的分类

(1) 依据神经元的功能分类

① 感觉神经元。又称传入神经元，胞体位于外周神经节，树突分布于其他组织中，树突终末形成感受器，其轴突进入中枢神经系统。

② 运动神经元。又称传出神经元，胞体位于中枢和外周神经节内，其轴突终末与肌细胞、腺细胞接触形成效应器。这类神经元将中枢信息整合成冲动传向肌肉、腺体，支配、调节它们的活动。

③ 中间神经元。又称联络神经元，主要分布于中枢，位于感觉神经元与运动神经元之间，起到传递、整合信息的作用。

(2) 依据神经元的突起数量分类

① 多极神经元。有一条轴突和两条或两条以上的树突。这类神经元大部分存在于中枢神经内，少量存在于外周自主神经节。

② 双极神经元。有一条轴突和一条树突。主要存在于脑神经节和视网膜、嗅黏膜等处，多属于感觉神经元。

③ 假单极神经元。胞体上发出一条突起，在不远处呈“T”形分出两支，一支进入中枢神经（脊髓或脑干），为轴突；另一支分布到其他组织，为树突。主要存在于外周神经节，属于感觉神经元。

## (二) 神经胶质细胞

### 1. 中枢神经胶质细胞

中枢的神经胶质细胞多是有突起的细胞，共有 4 种。

(1) 星形胶质细胞：细胞较大，突起多，核呈圆形。胞突向四周呈放射状伸展，并反复分支，突起末端膨大，称脚板，脚板在脑和脊髓表面彼此连接贴在软脑（或脊）膜内表面，形成一层胶质界面；脚板贴在毛细血管的表面，形成血-脑屏障的关键结构基础。在脑和脊髓白质的星形胶质细胞，突起细长，表面光滑，分支少，称为纤维性星形胶质细胞；而分布于脑和脊髓灰质的星形胶质细胞，胞突粗短，分支多，表面粗糙，称原浆性星形胶质细胞。星形胶质细胞可能参与神经元营养物质和代谢废物的转运。近年来研究表明，星形胶质细胞能合成与分泌神经营养因子，维持神经元的生存和正常生理活动。

(2) 少突胶质细胞：胞体较小，核呈圆形。胞突少且扩展呈扁平膜状包卷神经元轴突而形成髓鞘（见有髓神经纤维）。

(3) 小胶质细胞：细胞最小，细长或椭圆。胞质内有大量的溶酶体。胞突细长，表面可形成许多小棘。小胶质细胞具吞噬功能，一般认为它来源于单核细胞，当中枢神经系统损伤时，它变为巨噬细胞，吞噬细胞碎屑及变性的髓鞘等。

(4) 室管膜细胞：细胞呈立方或柱状，单层覆盖于脑室和脊髓中央管腔面，形成室管膜，是脑脊液与脑、脊髓组织间屏障的结构基础。

## 2. 周围神经系统的神经胶质细胞

周围神经系统的神经胶质细胞有两种，即神经膜细胞和卫星细胞，分别位于神经元胞突和胞体的表面。

(1) 神经膜细胞：细胞包围在神经元胞突的表面，构成髓鞘（见有髓神经纤维）。这种胶质细胞也能合成与分泌神经营养因子，在神经纤维再生中起诱导作用。

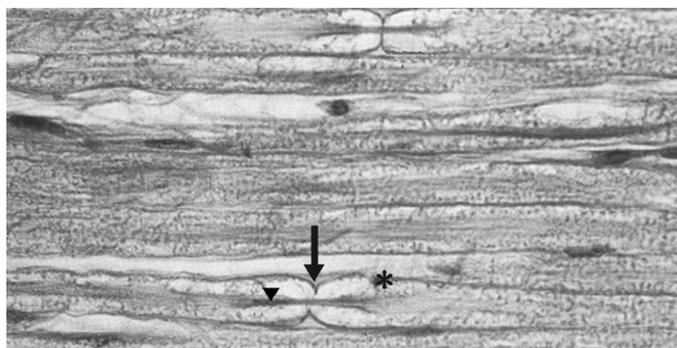
(2) 卫星细胞：细胞位于外周神经节内，包裹在神经元胞体表面，单层排列，细胞扁平或呈立方形，核呈圆形或卵圆形。细胞外有基膜。

### (三) 突触

详见后面章节。

### (四) 神经纤维

神经纤维是神经元的长突起与包被其外表面的神经胶质细胞共同构成的细丝样结构。在光镜下可见，有的神经纤维在神经元突起的外面有较厚的鞘膜结构，这称为有髓神经纤维；而突起的外面没有鞘膜结构的，称为无髓神经纤维（图 2-14）。



\*—髓鞘；↓—郎飞结；▼—神经元突起。

图 2-14 神经干

#### 1. 有髓神经纤维

在 HE 染色切片中，周围神经系统的有髓神经纤维，细而着色深，由三种结构成分组成，自内向外依次是神经元胞突、髓鞘和神经膜。髓鞘是呈节段性的絮状结构，节段之间缩窄的部位称郎飞结，相邻郎飞结之间的神经纤维段称结间体。电镜下可见，髓鞘是神经膜细胞的膜状胞突卷绕神经元胞突形成的呈同心圆排列的板层结构。神经膜细胞的细胞核位于髓鞘的外缘，核周有少量的胞质，外层的细胞膜与附着其外面的基膜共同构成神经膜。

中枢内形成髓鞘的细胞是少突胶质细胞，少突胶质细胞的每个扁平突起包卷一段神经元轴突，形成一个结间体。

#### 2. 无髓神经纤维

电镜下可见，周围神经系统的无髓神经纤维由神经元胞突和包在其表面的神经膜构成。神经膜由神经膜细胞构成，神经膜细胞表面有许多凹沟，这些凹沟内完全或不完全包埋着多条神经元胞突，因此一个神经膜细胞参与形成多条无髓神经纤维的神经膜（图 2-15）。中枢的无髓神经纤维是裸露走行的。

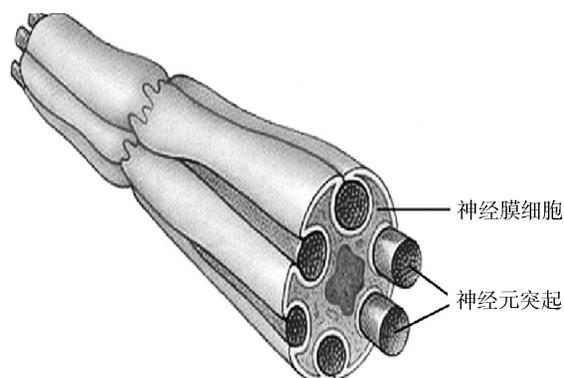


图 2-15 外周无髓神经纤维

## （五）神经末梢

感觉神经元的树突终末和运动神经元的轴突终末，分布于各种组织或器官内，分别称感觉神经末梢和运动神经末梢。

### 1. 感觉神经末梢

感觉神经元的树突终末或游离或与其他组织共同构成一定的装置，接受机体内外环境变化信息，统称感受器。依据感觉神经末梢是否包被结缔组织囊可分为以下两类。

(1) 游离神经末梢：神经纤维终末处反复分支，并最后失去髓鞘和神经膜，分布于表皮、角膜、黏膜、浆膜和各类固有结缔组织，感受痛、冷、热、轻触和压觉等刺激。

(2) 被囊神经末梢：神经纤维终末处包被一个结缔组织囊。神经纤维终末失去髓鞘后进入结缔组织被囊内，分支或不分支穿行于一些特化细胞间。常见的被囊神经末梢有以下几种。

① 环层小体。多呈卵圆形，被囊内有许多层呈同心圆状排列的扁平细胞，中央为一均质状的圆柱体，神经末梢不分支穿行于圆柱体内。环层小体广泛分布于皮下组织、腹膜、韧带、关节囊、骨膜处，是感受较强应力刺激产生压觉或振动觉的感受器。

② 触觉小体。又称 Missner 小体，分布于皮肤真皮乳头处，呈卵圆形，被囊内有许多横列的扁平细胞，神经末梢盘曲在扁平细胞之间。触觉小体是感受应力刺激产生触觉的感受器。

③ 肌梭。位于骨骼肌内，呈细长梭形，表面有结缔组织被囊，被囊两端连于肌肉两端的肌腱，内有数条细小的肌纤维，称梭内肌纤维。梭内肌纤维的肌原纤维较少，胞核集中在梭内肌纤维的中段。有两种感觉神经纤维失去髓鞘后进入肌梭，一种较粗，末梢呈螺旋状缠绕在梭内肌纤维的中段；另一种较细，呈花枝状附在近中段处。梭内肌纤维上还有躯体运动神经末梢分布。肌梭主要感受肌肉长度的变化。

### 2. 运动神经末梢

运动神经元的轴突终末与其所支配的肌肉或腺构成效应器。依据其分布差别分为躯体运动神经末梢和内脏运动神经末梢。

(1) 躯体运动神经末梢：指分布于骨骼肌内的运动神经末梢，支配骨骼肌收缩而完成躯体运动。脊髓或脑干处的躯体运动神经元，其轴突随脊神经或脑神经到达骨骼肌，近终末处呈爪样分支，并失去髓鞘，每一分支末端膨大镶嵌在肌纤维表面的凹槽内，表面覆盖一层神经胶质细胞，表现为板状隆起，此称为运动终板。电镜下可见运动终板是化学突触连接结构，被认为是神经元与骨骼肌之间的突触连接。

(2) 内脏运动神经末梢：是指自主神经节后神经元的轴突终末，分布于心、血管、内脏器官的平滑肌、心肌和腺上皮组织等。神经末梢处有串珠状膨大，称膨体，并穿行在平滑肌纤维、心肌纤维或腺细胞之间，与心肌、平滑肌或腺细胞形成非典型化学突触连接。近年来研究表明，膨体和效应细胞之间的间隙在 20nm 以上，甚至可达数微米，相对应的部位没有突触后膜的特化结构，故称此种形式的突触为远距离突触或非向性突触。

### 思考题

1. 简述内质网、高尔基复合体、线粒体、溶酶体和过氧化物酶体的结构与功能。
2. 各类被覆上皮如何分布？
3. 简述结缔组织的结构特点及各类固有结缔组织的分布。
4. 疏松结缔组织中各种细胞的特征和功能如何？
5. 疏松结缔组织的基质与纤维各有何结构特征？
6. 简述骨松质与骨密质的结构与分布特点。
7. 神经细胞有哪些形态结构特征？
8. 神经细胞是如何分类的？各类神经细胞的分布如何？

## 第一节 细胞膜的物质转运



细胞膜的物质转运

细胞是生物体结构和功能的基本单位，机体所有的生理功能都以细胞及其代谢为基础。细胞与其生活环境之间的屏障是细胞膜，细胞膜把细胞内容物与其环境隔开，使细胞内化学组成保持相对稳定。细胞在新陈代谢过程中，要从细胞外摄取所需物质，同时又要将某些物质排向细胞外。各种物质进出细胞都要经过细胞膜，因此细胞膜必须有一定的通透性。细胞膜的基架是脂质双分子层，脂溶性的小分子物质可以通过细胞膜，而水溶性物质则不能直接通过细胞膜，它们必须借助细胞膜上某些物质的帮助才能通过，其中细胞膜结构中具有特殊功能的蛋白质起着关键作用。进出细胞的物质种类繁多，理化性质各异，它们进出细胞的方式也不同。细胞膜转运物质的方式可归纳为以下几种。

## 一、自由扩散

所谓自由扩散是指脂溶性物质分子遵循单纯的物理学原理，从浓度高的细胞膜一侧向浓度低的一侧扩散，也称为单纯扩散。能够通过细胞膜进行单纯扩散的物质并不多，主要是脂溶性的小分子物质，如氧气、二氧化碳、一氧化氮等，不带电荷的极性小分子，如水、尿素、甘油、酒精，在实验中也能通过人工脂质双分子层，但速度较慢，现发现水、尿素、类固醇激素等物质的跨膜转运都有膜蛋白协助形式，这大大提高了扩散的速度。

扩散量可用通量表示，指某物质在每秒钟内通过每平方厘米假想平面的物质的量（mol 或 mmol），决定扩散量的因素是膜两侧该物质的浓度梯度和细胞膜对该物质的通透性。

自由扩散消耗的能量来自细胞膜两侧物质浓度梯度（即扩散势能），并不消耗细胞本身的能量。

## 二、易化扩散

带电离子和分子量稍大的水溶性分子，如葡萄糖、氨基酸、核苷酸、 $K^+$ 、 $Na^+$ 、 $Ca^{2+}$ 等，在膜蛋白的介导下顺浓度梯度通过细胞膜，称为易化扩散。易化扩散有两个显著特点：①物质顺浓度梯度或电位梯度移动，扩散的动力来自膜两侧该物质的浓度梯度或电位梯度（电势能），细胞本身不消耗能量；②物质转运必须在膜蛋白的协助下进行。

根据易化扩散中参与的膜蛋白的不同，易化扩散至少可分为两种类型。

### 1. 以载体介导的易化扩散

葡萄糖、氨基酸、核苷酸顺浓度梯度进入腺细胞、肌细胞、结缔组织的细胞、神经组织的细胞等就属于这种形式。载体是细胞膜上的镶嵌蛋白质，在这种蛋白质分子上，有与被转运物质结合的特异位点，在膜的被转运物质高浓度侧，载体与被转运物质结合，而后通过分子构型改变将被转运物质移向膜的低浓度侧，在低浓度侧载体与被转运物质分离，如此反复进行（图 3-1）。

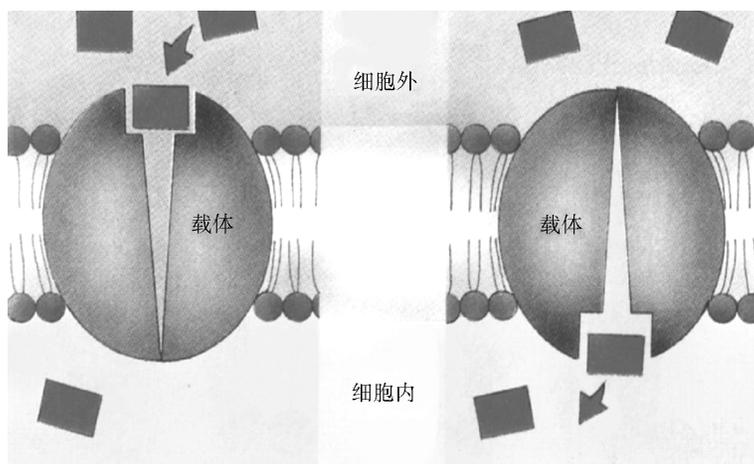


图 3-1 载体介导的易化扩散示意图

以载体介导的易化扩散具有以下特性：①结构特异性，即一种载体只选择性地与某种具有特定结构的分子结合。以葡萄糖为例，右旋葡萄糖的跨膜通量超过左旋葡萄糖，木糖不能被运载。②饱和现象。被转运物质浓度超过一定限度时，扩散量不再增加，保持恒定。这是由于载体蛋白质分子的数目和/或与物质结合位点的数目是有限的。③竞争性抑制。一个载体可以运载 A 和 B 两种物质，而且物质通过细胞膜的总量是一定的，那么 A 物质扩散量增加时，B 物质的扩散量必然会减少，这是因为量多的 A 物质占据了更多的载体。

### 2. 以通道介导的易化扩散

一些离子，如  $K^+$ 、 $Na^+$ 、 $Ca^{2+}$  等，顺着浓度梯度通过细胞膜，即属于这种类型。通道是镶嵌在细胞膜内的一种蛋白，称通道蛋白，简称通道。通道蛋白具有不同的功能状态，如在一定条件下通道蛋白内部结构发生变化，使通道出现了允许某种离子顺浓度梯度移动的水孔道，称为通道“开放”，也可称膜对该种离子的通透性增加。反之，当通道内部结构无水孔道时，则不允许该种离子通过，即通道“关闭”，也可称膜对该种离子的通透性降低或不通透。根据引起通道开关的条件不同，将通道分为化学门控通道、电压门控通道和机械门控通道三类。

(1) 化学门控通道：该通道是受体耦联的离子通道，由特定化学物质控制通道的开闭。主要分布在神经-肌肉接头处的肌细胞终板膜和神经细胞突触连接处的突触后膜。通道蛋白的分子中存在能与某化学信号物质（配体）特异性结合的受体，当受体结合相应的配体后，就会引起通道蛋白构型发生改变，通道开放，允许带电离子通过，带电离子的移动会改变细胞的跨膜电位，进而引起细胞功能状态发生改变。例如，在神经-肌肉接头信息传递中，当神经冲动到达神经末梢处时，神经末梢释放一定数量的乙酰胆碱分子，后者同肌细胞的终板膜处的受体结合，引起终板膜受体耦联的离子通道开放，造成相应的离子跨膜扩散，从而产生跨膜电位变化，最后引起整个肌细胞的兴奋和收缩。

化学门控通道接受配体后造成的离子扩散实际上是一种跨膜的信号转导形式，即将配体携带的生物信息转导至细胞内。神经递质都是通过这种方式调节细胞活动的。

(2) 电压门控通道：是指由细胞膜跨膜电位差控制开闭的通道，主要分布在神经和肌肉细胞。通道蛋白分子中存在着对跨膜电位改变敏感的结构或亚单位。目前发现有 3 种  $\text{Na}^+$  通道、5 种  $\text{K}^+$  通道和 3 种  $\text{Ca}^{2+}$  通道属于电压门控通道。当跨膜电位达到一定状态时，通道开放，造成相应离子跨膜扩散，引起细胞跨膜电位变化，最终细胞功能状态发生改变。

电压门控通道有三种功能状态，即激活状态、失活状态和备用状态。激活状态即在膜两侧电位差达一定数值时，通道被激活而呈开放状态，此时允许离子通过；失活状态由激活状态变化而来，离子通道关闭，此时细胞即使受到刺激，离子通道也不能被激活，且不同的通道其失活原因也有所不同，有的是膜电位变化到一定程度造成的，有的是开放一定时间后自动关闭的；备用状态由失活状态转变而来，离子通道呈关闭状态，但在膜两侧电位差达一定数值时，可以被激活而转变为激活状态。

激活状态—失活状态—备用状态—激活状态依次转化形成循环。有的电压门控通道只有激活状态和备用状态，如神经、肌肉细胞膜上的一种  $\text{K}^+$  通道。

(3) 机械门控通道：这种通道的开关取决于机械刺激，如内耳听觉感受器毛细胞膜上的某些离子通道。

单纯扩散和易化扩散的共同特点是：物质分子或离子都是顺浓度梯度和/或顺电位梯度移动的；物质转运所需能量来自细胞膜两侧被转运物质所具有的势能，不消耗细胞能量，这样的转运方式又统称为被动转运。

### 三、主动转运

主动转运是指通过细胞代谢供给能量，细胞膜将物质分子或离子从浓度低的一侧向浓度高的一侧转运的过程。可通过细胞膜主动转运的物质有  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{H}^+$ 、 $\text{I}^-$ 、 $\text{Cl}^-$  等。其中最重要而且研究较充分的是  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  的主动转运。

人们在很早以前就知道，所有动物和人体细胞内、外液中的各种离子浓度是不同的，例如哺乳动物的神经细胞和骨骼肌细胞，正常时细胞内  $\text{K}^+$  浓度大约为细胞外的 30 倍，细胞外  $\text{Na}^+$  浓度大约为细胞内的 12 倍。这种浓度梯度是由细胞膜上普遍存在的一种被称为钠钾泵（简称钠泵）的膜蛋白活动造成的。钠泵的作用是：在细胞代谢供能的情况下逆浓度梯度将细胞内的  $\text{Na}^+$  移出膜外，同时将细胞外的  $\text{K}^+$  移入膜内，以形成和保持  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  在膜两侧的不均衡分布。

现已证明，钠泵就是镶嵌在膜脂质双分子层中的一种膜蛋白质。这种蛋白质不仅有转运物质的载体，而且具有三磷酸腺苷酶的活性，当它被激活时可以分解三磷酸腺苷（ATP）释放能量，并利用释放的能量进行  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  的主动转运。它的酶活性可被细胞内  $\text{Na}^+$  的增加和细胞外  $\text{K}^+$  的增加所激活，并受  $\text{Mg}^{2+}$  浓度的调控，泵出  $\text{Na}^+$  和泵入  $\text{K}^+$  两个过程是“耦联”在一起的。因此，钠泵又被称为  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$  依赖式 ATP 酶，在一般生理情况下，分解 1 分子 ATP，可以使 3 个  $\text{Na}^+$  移出膜外，同时有 2 个  $\text{K}^+$  移入膜内。

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能量的 20%~30% 用于钠泵的转运活动。钠泵活动的重要意义在于它建立起一种势能贮备，供细胞的其他耗能过程利用，维持细胞正常的渗透压与形态以及正常生理活动，例如  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  在膜两侧的不均匀分布，是神经、肌

肉等组织产生兴奋性的基础。

主动转运是人体最重要的物质转运形式，除上述的钠泵以外，还有钙泵、氢泵、氯泵、碘泵等，分别与  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{H}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  和  $\text{I}^-$  转运有关。

消化道和肾小管的吸收细胞对葡萄糖、氨基酸的吸收也是消耗细胞能量的主动过程，可逆浓度差进行，但它们在主动吸收过程中所需要的能量并不是由其载体直接分解 ATP 而获得的，而是由钠泵活动形成  $\text{Na}^+$  扩散势能贮备的。如肠吸收细胞的基底面存在着钠泵，钠泵消耗 ATP 将细胞内的  $\text{Na}^+$  主动转运到细胞间隙，使细胞内  $\text{Na}^+$  浓度低于肠腔，即形成  $\text{Na}^+$  由肠腔向细胞内扩散的势能贮备。在肠吸收细胞的肠腔面存在着能同时转运  $\text{Na}^+$  和葡萄糖的载体，载体在肠腔面结合  $\text{Na}^+$  和葡萄糖后，顺着  $\text{Na}^+$  浓度梯度将  $\text{Na}^+$  和葡萄糖转运到细胞内。可见肠吸收细胞吸收葡萄糖的过程是钠泵活动后继发性的转运活动，葡萄糖跨膜转运需要的能量最终来自细胞的代谢能量，生理学上称为继发性主动转运（图 3-2）。

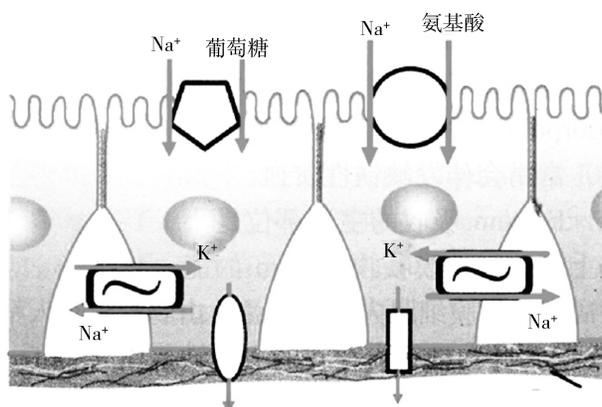


图 3-2 继发性主动转运机制示意图

## 四、入胞与出胞

膜蛋白可以介导水溶性小分子通过细胞膜，但它不能转运大分子，如蛋白质、多聚核苷酸等。这些大分子物质乃至物质团块需要借助于细胞膜的“运动”，以入胞或出胞的方式完成跨膜转运。入胞与出胞需要细胞提供能量，故也是一种主动转运形式。

### 1. 入胞

入胞是指细胞外大分子物质或物质团块（可能是细菌、病毒、异物或大分子营养物质）进入细胞的过程。首先细胞膜对细胞外的某物质进行“辨认”，接着与该物质相接触的细胞膜内陷，包围该物质，形成膜泡结构；或者伸出伪足包围该物质，然后伪足互相接触、融合并内陷，形成膜泡结构。膜泡最后与细胞膜连接处断裂而进入细胞内。如物质是固体，上述过程叫吞噬或胞吞；如物质是液体，上述过程叫胞饮或吞饮。吞噬的作用主要是消灭进入体内的异物，清除入侵的病菌和体内衰老细胞残体（如巨噬细胞、单核细胞等的吞噬活动）；胞饮主要发生在小肠上皮细胞、黏液细胞、毛细血管内皮细胞、肾血管上皮细胞等处。一些特殊物质进入细胞，还要通过被转运物质与膜表面的特殊受体蛋白质相互作用才能进行，称为受体介导入胞。

### 2. 出胞

出胞又称胞吐，是指某些大分子物质由细胞排出的过程，主要见于细胞的分泌活动。如内分泌

细胞分泌激素，外分泌腺分泌酶原颗粒或黏液以及轴突末梢释放神经递质等。其分泌过程大致是：细胞内包含分泌物的囊泡向细胞膜移动，然后囊泡膜与细胞膜接触，继而互相融合，最后在融合处破裂，囊泡内的分泌物被吐出细胞外。一些未能消化的残渣也是以胞吐形式排出细胞的。

## 第二节 神经、肌肉细胞上冲动信号的产生与传导

### 一、刺激与兴奋

当环境变化时，机体内细胞、组织、器官或整体的活动状态将发生相应的变化，这种变化称反应。引起反应的环境理化因素变化称为刺激。反应有两种情况：一是慢反应，如骨髓造血组织受到某种化学刺激后，某种血细胞生成加快，但这种加快是相对缓慢的过程；二是快反应，如神经、肌肉细胞受到刺激时发生的反应很迅速，从刺激到出现效应以毫秒计。

神经、肌肉组织受到刺激而发生反应时，细胞膜上会产生一种快速的、可沿细胞膜不衰减传导的电位波动，这种电位波动被形象地称为冲动。生理学上将神经、肌肉细胞因刺激而产生冲动的反应称为神经、肌肉细胞的兴奋，并相应地将神经、肌肉组织称为可兴奋组织，将可兴奋细胞产生冲动的容易程度称为神经、肌肉细胞的兴奋性。兴奋性低表示细胞相对不容易产生冲动（兴奋），即需要受到较强刺激才能产生兴奋，相反，兴奋性高表示细胞相对容易产生冲动（兴奋）。生理学上还把细胞兴奋性降低的变化称为细胞的抑制。

### 二、神经、肌肉细胞的跨膜电位

19世纪中叶，Du Bois-Reymond 等用灵敏电位计记录到神经或肌肉完整部位与损伤面存在着电位差，当时形象地称其为损伤电位，自此进入了电生理学研究的实质性阶段。1939年 A. E. Hodgkin 和 A. T. Huxley 发明了玻璃微电极，H. J. Kartis 和 K. S. Cole 发明了金属微电极后，可将探测电极插入细胞内部记录细胞内电位及其变化。

图 3-3 所示是一个记录细胞生物电现象的示意图，当示波器的两个探测电极均放在安静可兴奋细胞表面时，两电极间没有电位差。一探测电极放在细胞表面，并对地保持零电位作为参考电极，另一个探测电极连接一个微电极，由细胞表面刺穿细胞膜插入细胞内。当微电极进入细胞内的瞬间，示波器上将显示一个突然的电位跃变，这表明细胞内外存在着电位差。膜内电位比膜外电位低，即膜内带负电，膜外带正电。枪乌贼巨大神经纤维静息时膜内外电位差为  $70\text{mV}$ ，记为  $-70\text{mV}$ ，此值表示以细胞外电位为参考零电位时，细胞内的电位值。这种在细胞未受到刺激时（即静息状态），存在于细胞内外的电位差称静息电位（RP），哺乳动物神经、肌肉细胞的静息电位一般为  $-90\sim-70\text{mV}$ 。生理学将细胞静息时膜两侧的内负外正状态称为膜的极化状态；当静息电位的数值向膜内负值加大的方向变化时，称为膜的超极化；相反，如果膜内电位向负值减少的方向变化，称为去极化或除极；细胞发生去极化后再恢复到静息电位水平的变化，则称为复极化。

当神经纤维或肌细胞受刺激而产生冲动时，还可在静息电位的基础上记录到一个具有“全或无”性质并能沿细胞膜不衰减传播的跨膜电位波动，称为动作电位（AP）。当神经纤维或肌细胞受到一次刺激而兴奋时，原来存在的膜内负电位迅速消失，继而变为正电位（即高于膜外电位），达  $+20\sim$

+40mV，即跨膜电位由原来的-90~-70mV迅速变到+20~+40mV，在示波器上呈现一个上升的陡直曲线。而后膜内电位又迅速回降，恢复到原来的静息电位水平，即由+20~+40mV回位到-90~-70mV，在示波器上呈现一个下降的曲线。由此可见，细胞受到刺激而兴奋时，表现为在静息电位的基础上发生膜两侧电位的快速倒转和复原的电位波动，这就是动作电位，在示波器上表现为一尖锋的曲线，故又称锋电位。锋电位的下降相终末处还有一些小的缓慢电位波动，统称为后电位，分为负后电位与正后电位两部分，而后才真正恢复到静息电位。

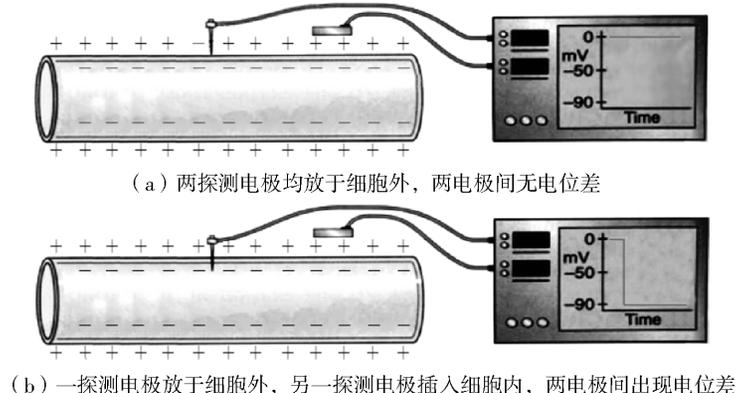


图 3-3 膜电位记录示意图

### 三、神经、肌肉细胞跨膜电位产生的机理

1949年Hodgkin和Katz根据微电极记录跨膜电位的研究结果创建了离子学说，解释跨膜电位产生的机理。该学说认为跨膜电位的产生决定于细胞膜半透性特征和细胞内外存在的离子分布不平衡。

#### 1. 静息状态下细胞内外离子分布

哺乳动物神经、肌肉细胞静息时细胞内外离子的分布特点是：细胞内 $K^+$ 浓度一般是细胞外液的30倍左右；细胞内带负电荷的生物大分子 $A^-$ （主要是蛋白质）的浓度是细胞外液的10倍左右；细胞外液中 $Na^+$ 浓度是细胞内液的12倍左右；细胞外液中 $Cl^-$ 浓度是细胞内液的30倍左右。在这种情况下， $K^+$ 和 $A^-$ 有向膜外扩散的趋势，而 $Na^+$ 和 $Cl^-$ 有向膜内扩散的趋势。

#### 2. 静息电位产生机制

细胞静息状态是细胞动作电位复极化转化而来的，静息电位产生的机制包含动作电位下降相形成的机制。当细胞膜处于动作电位下降相时，细胞膜上的电压门控式 $K^+$ 通道呈开放状态，对 $K^+$ 有很大的通透性，而对 $Na^+$ 和 $Cl^-$ 的通透性很小，对生物大分子 $A^-$ 几乎没有通透性。 $K^+$ 在浓度梯度造成的扩散力作用下，顺着浓度梯度由细胞内扩散到细胞外。这就造成了膜外电位升高、膜内电位降低，最终达内负外正的极化状态。这种内负外正极化状态的电场力，是阻止 $K^+$ 外移的力量，随着 $K^+$ 外移的增加，阻止 $K^+$ 外移的电场力也增大。当促使 $K^+$ 外移的扩散力和阻止 $K^+$ 外移的电场力达到平衡时，经膜的 $K^+$ 净通量为零。此时，膜两侧的电位差就稳定于某一数值不变，这时的膜内外电位差就是静息电位。可见静息电位是 $K^+$ 的平衡电位。细胞静息期电压门控式 $K^+$ 通道关闭，而另一种非门控式 $K^+$ 通道维持开放状态，这种通道的开放是维持静息电位的基础。非门控式 $K^+$ 通道与动作电位复极化过程中开放的电压门控式通道不同，前者是持续开放的，它维持细胞膜具有中等程度的 $K^+$ 通透性。

### 3. 动作电位产生机制

当细胞受到刺激而兴奋时，首先是细胞受刺激部位的一些  $\text{Na}^+$  通道开放，一部分  $\text{Na}^+$  顺着浓度梯度扩散到细胞内，这使细胞内电位升高，即细胞去极化，当去极化达一定界限时（一般是达  $-70 \sim -50\text{mV}$ ），受刺激部位细胞膜上的全部  $\text{Na}^+$  电压门控通道被激活同时开放，使大量的  $\text{Na}^+$  顺着浓度梯度（开始也顺着电位梯度）由细胞外向细胞内扩散，造成细胞快速去极化，当膜内电位超过膜外时，内正外负电位梯度形成的电场力则成为  $\text{Na}^+$  进一步扩散的阻力。当  $\text{Na}^+$  向细胞内扩散形成的跨膜电位接近  $\text{Na}^+$  的平衡电位时， $\text{Na}^+$  通道关闭，这个过程形成锋电位的上升相。而几乎同时细胞膜的电压门控式  $\text{K}^+$  通道全面开放，结果大量  $\text{K}^+$  顺着浓度梯度（开始也顺着电位梯度）向细胞外迅速扩散，将正电荷带到细胞外，使细胞内电位降低，即形成复极化，直至达到原静息电位水平，这个过程形成锋电位的下降相。

每次动作电位的发生，由细胞外扩散进入细胞内的  $\text{Na}^+$  量很少，由细胞内扩散到细胞外的  $\text{K}^+$  量也很少，也就是说，即使细胞连续兴奋多次，也不可能明显改变细胞内外的离子分布状态，因此细胞可以连续地发生动作电位。细胞膜两侧  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$  浓度不均衡分布是靠钠泵活动维持的。

动作电位具“全或无”现象。动作电位的幅度与刺激强度无关，增加刺激强度，动作电位的幅度并不增加，只要产生动作电位，动作电位幅度就达到最大。

### 4. 兴奋的引起与阈电位

(1) 阈电位：当细胞受刺激时，首先会引起受刺激部位出现一次小幅度的去极化，这称为局部反应或局部电位。局部电位是因为受刺激部位少量  $\text{Na}^+$  通道开放，少量  $\text{Na}^+$  顺着浓度梯度和电位梯度由细胞外向细胞内扩散而造成的。局部电位有三个特征：①等级性，其去极化幅度与刺激强度呈正相关，刺激强度越大，局部电位就越大。②衰减性，其去极化幅度随传播距离延长而下降，把局部电位随传播距离延长而衰减的现象称电紧张性扩布。③总和现象，在同一细胞的相近部位，因同时受到刺激而引起的多个局部电位可叠加在一起，形成一个更大程度的去极化，这称为空间性总和。在细胞膜同一部位先后受到刺激而引起的多个局部电位也可叠加在一起，形成一个更大幅度的去极化，这称为时间性总和。

当去极化达到某一临界值时，引起细胞膜上大量  $\text{Na}^+$  电压门控通道开放，触发动作电位的产生。这种能触发动作电位的临界跨膜电位称为阈电位。从静息电位去极化达到阈电位是产生动作电位的必要条件。阈电位的数值一般比静息电位的绝对值小  $10 \sim 20\text{mV}$ （图 3-4）。

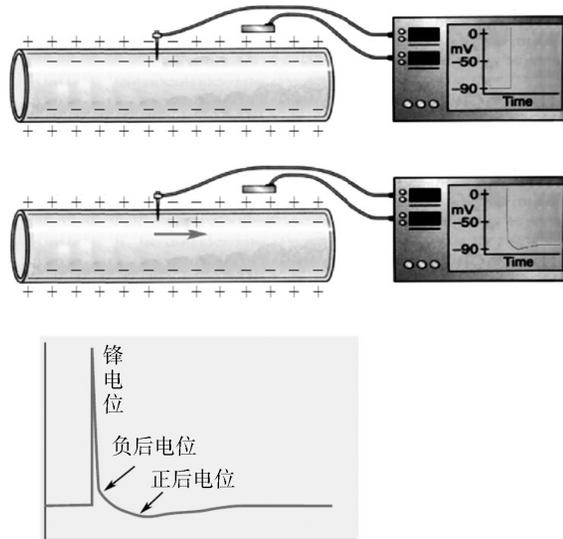


图 3-4 动作电位的记录

决定细胞兴奋性高低的因素有两个方面：一是细胞静息电位和阈电位的差值，差值愈大，细胞愈不容易产生动作电位，兴奋性愈低；差值愈小，细胞愈容易产生动作电位，兴奋性愈高。二是  $\text{Na}^+$  通道所处的功能状态，只有处于备用状态时，细胞才有兴奋性。

(2) 阈强度：在实验中常用的刺激是电刺激，实验证明，使用的电刺激必须在三个方面达到一

定数值才能引起组织兴奋，即刺激强度、刺激时间和刺激强度相对时间的变化率。由于实际应用中绝大多数应用直流电刺激，因此不用考虑刺激强度相对时间的变化率。引起兴奋的最小时间与最小强度之间存在着反向关系，即刺激强度越小，则引起兴奋的最小时间越长，刺激时间越短，引起兴奋的最小强度越大。固定刺激时间，引起兴奋的最小刺激强度称阈强度，生理学上常用阈强度作为细胞兴奋性的指标。在同一刺激时间下，阈强度越大，则表示细胞的兴奋性越低，相反，阈强度越小，则表明细胞的兴奋性越高。完全可以理解，所谓的阈强度实际上是固定刺激时间情况下，引起细胞去极化达阈电位的刺激强度。达阈强度的刺激（阈刺激）和大于阈强度的刺激（阈上刺激）均可使细胞膜产生的局部电位达阈电位而引起细胞兴奋。低于阈强度的刺激（阈下刺激）只能引起细胞产生较小的局部电位。

#### 四、细胞兴奋性的变化规律

不同组织兴奋性不同，同一组织在不同生理情况下兴奋性也不同，细胞在产生兴奋的当时和以后的短时间内，细胞的兴奋性将经历一系列有序的变化，然后恢复正常，这个过程分为以下几个阶段。

① 绝对不应期。细胞在接受一次阈上刺激而兴奋的同时或短时间内，任何强大的刺激都不能使其再次兴奋，这段时间叫绝对不应期。在绝对不应期内， $\text{Na}^+$ 通道处于失活状态，兴奋性缺失，无论给予多强的刺激通道都不能开放。

② 相对不应期。绝对不应期后的一段时间内，只有阈上刺激才能引起细胞产生兴奋，这一时期叫相对不应期。相对不应期内 $\text{Na}^+$ 通道正在复活，只有一部分 $\text{Na}^+$ 通道处于备用状态，细胞兴奋性逐渐恢复。

③ 超常期。在相对不应期之后的一段时间内，阈下刺激就可引起细胞产生兴奋，这一时期叫超常期，这一时期 $\text{Na}^+$ 通道已处于备用状态，并且跨膜电位水平接近阈电位。

④ 低常期。在超常期之后的较长时间内，只有阈上刺激才能引起细胞兴奋，这一时期叫低常期，这一时期 $\text{Na}^+$ 通道处于备用状态，但跨膜电位远离阈电位。

低常期后， $\text{Na}^+$ 通道处于备用状态，跨膜电位恢复到正常静息电位水平，兴奋性恢复正常。

#### 五、兴奋在同一细胞上的传导

动作电位一旦在细胞膜的某一点产生，就会迅速沿着细胞膜向周围传播，使整个神经纤维或整个肌细胞的细胞膜都产生一次动作电位。这种动作电位在同一细胞上的传播称为兴奋传导。

##### 1. 无髓神经纤维的动作电位传播

无髓神经纤维某处产生动作电位时，兴奋部与其邻近未兴奋部之间产生电位差，从而造成兴奋部与其邻近部之间电荷移动，即形成局部电流，局部电流使兴奋部的邻近部去极化（局部反应），去极化达到阈电位时便引发动作电位。这一过程依次循环下去，便形成动作电位依次向周围传播，直到全部细胞膜都产生一次动作电位，此称为局部电流式传导。

##### 2. 有髓神经纤维的动作电位传播

有髓神经纤维的传导速度远远大于无髓神经纤维。有髓神经纤维的神经元胞突外包有节段性的髓鞘，髓鞘的电阻大，基本不导电。郎飞结处髓鞘中断，神经元胞突膜与细胞外液接触，具有产生动作电位的能力，当一处郎飞结产生动作电位时，该郎飞结便与其邻近的郎飞结间产生局部电流，

使其邻近的郎飞结去极化达阈电位而兴奋。因此有髓神经纤维上的动作电位传播，是兴奋郎飞结与未兴奋郎飞结之间的局部电流传导，此称为跳跃式传导。

## 第三节 神经-肌肉接头的信号传递

人体各种形式的运动，主要是靠肌细胞的收缩活动来完成的。骨骼肌是体内最多的组织，约占体重的40%。在骨和关节的配合下，通过骨骼肌的收缩和舒张，能够完成人和高等动物的各种躯体运动。每条骨骼肌纤维都只能接受一个运动神经元轴突末梢的支配，并且只有在支配它们的神经纤维有神经冲动传来时，才能进行收缩。因此，人体所有的骨骼肌活动，是在中枢神经系统的控制下完成的。运动神经纤维的冲动信号传递给骨骼肌纤维是通过神经-肌肉接头完成的。

### 一、神经-肌肉接头的结构

电镜下可见神经-肌肉接头的结构很相似于化学突触结构，故被认为是神经元与骨骼肌之间的突触连接。其结构分为突触前部、突触间隙、突触后部三部分。突触前部为膨大的轴突终末，内有约30万个直径约50nm的突触小泡，每个小泡内含有5000~10000个乙酰胆碱(ACh)分子，与肌膜相对的膜称突触前膜，较厚，有 $Ca^{2+}$ 通道；突触后部主要是与突触前膜相对的特化肌膜，称突触后膜，又称终板膜，突触后膜表面凹陷成浅槽，将突触前部嵌入浅槽内。突触后膜有很多质膜内褶，使其表面积增大。突触后膜上有带ACh受体的化学门控通道和分解ACh的胆碱酯酶；突触前膜与突触后膜之间有窄隙，一般20~50nm，称突触间隙，这是一个特殊的微环境，内含高浓度的 $Ca^{2+}$ 。

### 二、信号在神经-肌肉接头处传递的过程

当躯体运动神经纤维有动作电位传到突触前部时，引起突触前膜上的电压依赖性钙离子通道开放， $Ca^{2+}$ 从突触间隙扩散进入突触前部，促使突触前部内含有ACh的突触小泡向突触前膜移动，当突触小泡到达突触前膜后，突触小泡膜与突触前膜融合，继而破裂，将ACh释放到突触间隙。据推算，一次动作电位到达，能使200~300个突触小泡的内容物排放到突触间隙。ACh与突触后膜上的特异性的ACh受体结合，引起突触后膜上的化学门控式 $Na^{+}$ 通道开放，使 $Na^{+}$ 内流，结果使突触后膜去极化。这一电位变化称为终板电位。终板电位的产生，造成突触后膜与其两侧一般肌膜间产生局部电流，使其两侧一般肌膜去极化，当去极化达到肌细胞的阈电位时，引发肌膜产生动作电位，而后动作电位沿肌膜传播到整条肌纤维，最终引起肌纤维收缩。

研究表明，突触后膜上的胆碱酯酶能在2ms内将前膜释放的ACh全部水解而失去作用，使它不至于持续作用于终板膜而使骨骼肌细胞连续兴奋。神经与肌纤维动作电位的发生比例为1:1。

### 三、神经-肌肉接头处信号传递的特点

#### 1. 单向传递

神经-肌肉接头处的信号传递是单向的，信号只能由运动神经末梢传向肌细胞，这是由神经-肌肉接头的特殊结构决定的。