

普通高等教育“十二五”规划教材

· 医学教材系列 ·

生理学

SHENGLIXUE

隋洪玉 王丹 齐淑芳◎主编

辽宁大学出版社

中国医科大学 110185 邮编

110004 沈阳

生理学

HENGLIXUE

中国医科大学 110185 邮编

110004 沈阳

普通高等教育“十二五”规划教材

· 医学教材系列 ·

供基础、临床、预防、口腔医学类专业用

生理学

主 编 隋洪玉 王 丹 齐淑芳

副主编 贾秀月 王伟群 孟德欣

编 者 (以姓氏笔画为序)

王 丹(浙江理工大学生命科学院)

王伟群(佳木斯大学基础医学院)

齐淑芳(佳木斯大学基础医学院)

孟凡谋(齐齐哈尔大学基础医学院)

孟德欣(佳木斯大学基础医学院)

姜大力(佳木斯大学第二附属医院)

贾秀月(佳木斯大学基础医学院)

隋洪玉(佳木斯大学基础医学院)

辽宁大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

生理学 / 隋洪玉, 王丹, 齐淑芳主编. —沈阳: 辽宁大学出版社, 2013. 6

普通高等教育“十二五”规划教材. 医学教材系列

ISBN 978—7—5610—7342—1

I. ①生… II. ①隋… ②王… ③齐… III. ①人体生理学—医学院校—教材 IV. ①R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 139383 号

出版者: 辽宁大学出版社有限责任公司

(地址: 沈阳市皇姑区崇山中路 66 号 邮政编码: 110036)

印刷者: 北京明兴印务有限公司

发行者: 辽宁大学出版社有限责任公司

幅面尺寸: 185mm×260mm

印 张: 30.5

字 数: 800 千字

出版时间: 2013 年 6 月第 1 版

印刷时间: 2013 年 8 月第 1 次印刷

责任编辑: 张琢石 黄 铮

封面设计: 可可工作室

责任校对: 齐 悦

书 号: ISBN 978—7—5610—7342—1

定 价: 52.00 元

联系电话: 86864613

邮购热线: 86830665

网 址: <http://www.lnupshop.com>

电子邮件: lnupress@vip.163.com

前 言

生理学是生物科学的一个分支,是以生物体的生命活动现象及其各个组成部分的功能为研究对象的一门科学。其任务是研究机体正常的生命现象、活动规律及其产生机制,以及内、外环境变化对这些活动的影响。生理学是医学教育中的主干基础课程,同时,生理学内容十分丰富且哲理性强,被称为生命的逻辑,对培养学生的科学思维能力和创新精神颇为有益。对于医学生来说,生理学课程是一门十分重要的基础学科课程。医学生必须在学习和掌握生理学知识的基础上,才能进一步学习病理生理学、药理学和临床医学。

本教材共包括十二章,分别为绪论、细胞的基本功能、血液、血液循环、呼吸、消化和吸收、能量代谢和体温、尿的生成和排出、感觉器官的功能、神经系统的功能、内分泌和生殖。编者在保证学科知识系统性的基础上对编写内容进行精选,在内容的选择和取舍上直接面向教学需求,力求重点突出、概念准确、通俗易懂。每章正文后附有参考文献,有利于学生的主动学习、研究性学习。本教材结尾设有汉英名词索引。在内容上,适度地引入前沿知识,反映学科的发展动态,具有一定的先进性和实用性。

本书可供高等医学院校基础、临床、预防、口腔医学类专业使用。

编 者
2013年6月



目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 生理学的任务及研究方法	(1)
第二节 机体的内环境及其稳态	(3)
第三节 机体生理功能的调节	(4)
第四节 体内的控制系统	(5)
第二章 细胞的基本功能	(8)
第一节 细胞膜的结构和物质转运功能	(8)
第二节 细胞的跨膜信号转导	(19)
第三节 细胞的生物电活动	(26)
第四节 肌细胞的收缩功能	(43)
第三章 血液	(59)
第一节 血液的组成与特性	(59)
第二节 血细胞及其功能	(61)
第三节 生理性止血	(72)
第四节 血型与输血原则	(79)
第四章 血液循环	(85)
第一节 心脏的泵血功能	(85)
第二节 心脏的生物电活动和生理特性	(96)
第三节 血管生理	(114)
第四节 心血管活动的调节	(132)
第五节 器官循环	(147)
第五章 呼吸	(153)
第一节 肺通气	(153)
第二节 肺换气和组织换气	(165)
第三节 气体在血液中的运输	(169)



第四节 呼吸运动的调节	(176)
第六章 消化和吸收	(188)
第一节 概述	(188)
第二节 口腔内消化	(195)
第三节 胃内消化	(198)
第四节 小肠内消化	(207)
第五节 大肠内消化	(216)
第六节 吸收	(219)
第七章 能量代谢和体温	(226)
第一节 能量代谢	(226)
第二节 体温及其调节	(236)
第八章 尿的生成和排出	(246)
第一节 肾的功能解剖和肾血流量	(246)
第二节 肾小球的滤过功能	(251)
第三节 肾小管和集合管的物质转运功能	(254)
第四节 尿液的浓缩和稀释	(261)
第五节 尿生成的调节	(266)
第六节 清除率	(271)
第七节 尿的排放	(274)
第九章 感觉器官的功能	(276)
第一节 感受器及其一般生理特性	(276)
第二节 眼的视觉功能	(280)
第三节 听觉器官	(293)
第四节 前庭器官	(300)
第五节 嗅觉和味觉	(304)
第六节 皮肤感受	(306)
第十章 神经系统	(307)
第一节 神经元和神经胶质细胞	(307)
第二节 神经系统功能活动的基本原理	(311)
第三节 神经系统的感觉分析功能	(334)
第四节 神经系统对运动和姿势的调节	(343)
第五节 神经系统对内脏活动、本能行为和情绪的调节	(357)
第六节 脑电活动及睡眠和觉醒	(365)



第七节 脑的高级功能	(371)
第十一章 内分泌	(377)
第一节 内分泌生理学的基本原理	(377)
第二节 下丘脑和垂体	(389)
第三节 甲状腺内分泌	(396)
第四节 调节钙磷代谢的激素	(406)
第五节 胰岛的内分泌	(410)
第六节 肾上腺的内分泌	(415)
第七节 其他器官和组织分泌的激素	(421)
第十二章 生殖系统	(423)
第一节 男性的生殖功能与调节	(423)
第二节 女性的生殖功能与调节	(427)
第三节 妊娠和分娩	(434)
英中文索引	(437)
后记	(476)
参考文献	(477)

第一章 绪论

第一节 生理学的任务及研究方法

一、生理学的任务

生理学(physiology)是生物科学(biological science)的一个分支,是研究机体及其各个组成部分所表现的生命现象及生理功能的一门科学。机体即生物体(organism),是自然界中一切有生命物体的总称,包括微生物、植物、动物和人体。根据研究对象的不同,可将生理学分为微生物生理学、植物生理学、动物生理学和人体生理学。动物和人体生理学又可分为循环生理学、呼吸生理学、神经生理学等分支。生理学的任务就是研究机体生理功能的发生机制及机体对环境变化的反应,从而揭示各种生理功能的活动规律及在维持正常生命活动中的意义。

生理学的发展与医学密切相关。人们在医疗实践和动物实验研究中积累了大量关于人体生理功能的知识,并逐渐形成系统性理论科学。对于医学中疾病问题的理论研究既要以人体生理学基本理论为基础,又要通过医学实践来检验生理学理论的正确性,并不断丰富生理学理论和推动生理学研究。因此,生理学是一门基础医学科学(basic medical sciences)。对于医学生而言,学习生理学是以后学习病理学、药理学等后续课程及各临床医学课程的重要基础。

二、生理学研究的不同水平

构成机体最基本的功能单位是细胞(cell)。许多功能相近的细胞构成组织,不同的细胞和组织按一定形式构成器官(organ)。行使某种生理功能的不同器官相互联系,构成一个器官系统(organ system)。而执行不同生理功能的若干系统相互联系、相互作用、相互协调就构成了完整的人体。因此,对人体生理功能的研究,可从细胞、器官和整体三个不同水平进行。

(一)细胞和分子水平

体内各个器官的功能是由组成该器官的细胞的生理特性决定的,而细胞的生理特性又决定于构成细胞的各个物质的物理化学特性,尤其是生物大分子的物理化学特性。因此,细胞和分子水平的研究即是对细胞及其所含生物大分子活动规律的探索。例如,骨骼肌的收缩是肌细胞内若干种特殊蛋白质分子的排列方式发生变化的结果。这类研究的对象是细胞和它所含的物质分子,所以称其为细胞和分子水平的研究。在这一水平上进行研究所获得的知识 and 理论称为细胞生理学(cell physiology)或普通生理学(general physiology)。

(二)器官和系统水平

人们对生理学的研究最早是从器官和系统水平开始的,这一水平的研究着重于阐明器官和系统在机体中所起的作用,其功能活动的内在机制,以及各种因素对它的影响。例如,对血液循环系统生理功能的研究,需要阐明心脏射血的过程、血管内血液流动的规律、心血管活动的调节等。这类研究的对象是器官和系统,所以称其为器官和系统水平的研究。在这一水平上进行研



究所获得的知识 and 理论称为器官生理学(organ physiology)。

(三)整体水平

细胞和分子水平及器官和系统水平的研究偏重于分析,而整体水平的研究则更偏重于综合。在生理情况下,体内各个器官和系统之间相互联系、相互影响,使各种功能相互协调,得到整合,从而使机体能以一个完整的整体在经常变化着的环境中维持正常的生命活动。总之,整体水平的研究是以完整的机体为研究对象,研究机体内各器官、系统之间的相互联系和相互影响,环境变化对机体生理功能的影响,以及机体对环境变化发生各种反应的规律。例如,机体所处的环境条件发生改变时,如高温、低氧、严寒、高压、失重等,体内各个器官系统的功能都会发生相应的改变,使机体能够适应环境条件的变化。

三、生理学的研究方法

生理学是一门实验性科学(experimental science),它的知识主要是在实验中获得。古代医书上对人体生理功能的描述,多来源于对尸体解剖和动物活体解剖而进行的推测。而生理学真正成为一门实验性科学是从17世纪开始的。17世纪初,生理学的奠基人英国医生 William Harvey 首先将动物实验方法引进这一学科领域,他在动物身上应用活体解剖的方法,研究血液在心脏和血管中的流动,最终推断出血液由心脏射入动脉,再由静脉回流入心,周而复始的循环途径,并指出心脏是循环系统的中心。1628年,Harvey 所著的《心与血的运动》一书出版,是历史上第一部基于实验证据的生理学著作。至1661年,意大利组织学家 M. 马尔皮基应用显微镜发现了毛细血管,这一发现确立了循环生理的基本规律,并证实了 Harvey 对循环系统结构的正确推论。19世纪,生理学开始进入全盛时期。德国的 C. F. W. 路德维希所创造的记纹器,长期以来成为生理学实验室的必备仪器,他对血液循环的神经调节作出重要贡献,对肾脏的泌尿生理提出有价值的设想。1847年 Ludwig 发明记纹鼓,以后又使用了各种杠杆和机械检压装置,使得在动物实验中对各种功能活动的观察能更细致、准确、较易于作客观记录和定量分析。这些实验技术推动了生理学的发展。

生理学实验(physiological experiment)是指在人工创造的条件下,对生命现象进行客观观察和分析,以获取生理学知识的一种研究手段。生理学实验主要在动物身上进行,仅在不损害健康,并得到受试者本人同意的情况下,人体实验才允许有限进行。由于人与动物的机体在结构和功能上具有诸多相似之处,所以,利用动物实验来研究人体生理学是合乎逻辑的。

(一)动物实验

动物实验的方法大体上可分为慢性实验与急性实验两大类。

1. 慢性动物实验:

慢性动物实验(chronic animal experiment)以完整、清醒的动物为研究对象,主要方法是在无菌条件下对健康动物进行预处理,暴露、摘除或破坏待研究的器官、组织或细胞,然后在尽可能接近自然环境的情况下,较长时间地观察和记录某些生理功能的改变。例如,在研究某种内分泌功能时,通常先摘除动物的某个内分泌腺,然后观察这种内分泌腺激素缺乏时或人为替代后的生理功能改变,用来了解这种内分泌激素的生理作用。这种实验方法适用于观察某一器官、组织或细胞在正常情况下的功能活动以及它在整体功能活动中的地位,但不宜用来具体分析这些生理功能发生的详细机制。此外,慢性动物实验的干扰因素较多,实验条件较难控制。

2. 急性动物实验:



急性动物实验(acute animal experiment)可分为在体实验和离体实验两种。在体实验(experiment in vivo)是在动物麻醉条件下,手术暴露待研究的部位,观察并记录人为条件干预下某些生理功能的改变。例如,在脑内某些部位插入玻璃微电极进行细胞外或细胞内记录,观察并记录在接受某些刺激时神经元放电活动的变化,以了解这些神经元的生理功能。离体实验(experiment in vitro)是从活着或刚处死的动物身上取出所需要的器官、组织、细胞或细胞中的某些成分,置于适宜的人工环境中保持其生理功能,以便观察人为干预因素对其功能活动的影响。例如,对离体蛙心进行灌流,可用于研究某些活性物质或药物对心肌收缩力的影响。急性实验与慢性实验相比条件简单,易于控制,便于进行直接的观察和细致的分析。但急性实验也有不足,尤其是急性离体实验,由于被研究对象所处的环境已发生较大的改变,所以实验结果不一定能代表它在正常机体内的真实情况。

(二)人体实验

现代医学伦理学为了防止人体实验的滥用,对人体实验有着严格的限制,因此,目前主要是进行人群资料调查。例如,人体血压、心率、肺通气量及肾小球滤过率等正常值就是通过对大批人群采样,再进行数据的统计学分析而获得的。有些实验研究也可在人体进行,例如,测试人体在高温、低温、低氧和高压等一些特殊环境下某些生理活动的变化。

总之,无论是哪种实验方法都有其优缺点,在对某种生理功能的研究过程中应根据实际情况选择适宜的实验方法,以有效地探索机体功能的活动规律。

第二节 机体的内环境及其稳态

一、机体的内环境

(一)体液

机体内的液体称为体液(body fluid)。正常成年人的体液量约占体重的60%,其中约2/3(约占体重的40%)分布于细胞内,称为细胞内液(intracellular fluid, ICF);余下约1/3(约占体重的20%)分布于细胞外,称为细胞外液(extracellular fluid, ECF)。细胞外液中约1/4(约占体重的5%)分布于心血管系统内,即为血浆(plasma);其余约3/4(约占体重的15%)为分布于组织间隙中的组织间液(interstitial fluid, ISF)和少量存在于某些体腔内的液体,如淋巴、脑脊液、眼内液、关节腔内的滑液等。

(二)内环境

人体内绝大多数细胞直接生存于细胞外液中,并不与外界环境发生接触。细胞新陈代谢所需的养料由细胞外液提供,细胞的代谢产物也排到细胞外液中,而后通过细胞外液再与外界环境发生物质交换。因此,细胞外液成为细胞直接接触和赖以生存的环境,在生理学中称之为内环境(internal environment),以别于整个机体所生存的外环境。这一重要概念是由19世纪法国著名实验生理学家克劳德·伯尔纳(Claude Bernard)于1852年首先提出的。他认为:机体生存在两个环境中,一个是不断变化着的外环境,另一个是比较稳定的内环境,内环境的相对稳定是机体能自由和独立生存的首要条件。



二、内环境的稳态

(一) 稳态的概念和特点

细胞的生存对内环境条件的要求很严格,内环境各项因素的相对稳定是高等动物生命存在的必要条件。内环境的理化性质保持相对稳定的状态,称为稳态(homeostasis)或自稳态。然而,内环境的稳态不是固定不变的静止状态,而是各种物质在不断转换中达到的相对平衡状态,即动态平衡状态,表现为内环境的理化性质只在很小的范围内发生变动,例如,人的正常体温维持在 37°C 左右,血浆pH维持在 $7.35\sim 7.45$,血糖平衡等。稳态是生理学中最重要的基本概念之一,是由美国生理学家Cannon于1929年首次提出的。

(二) 稳态的作用与维持

内环境的稳态是细胞维持正常生理功能的必要条件,也是机体维持正常生命活动的必要条件,内环境稳态失衡可导致疾病的发生。然而,内环境的稳态并不是一成不变的,相反,由于细胞不断地进行着新陈代谢,即不断地与细胞外液发生物质交换,因此也就会不断地扰乱或破坏内环境的稳态;另外,外环境的强烈变动也可影响内环境的稳态。为此,机体的血液循环、呼吸、消化、排泄等生理功能必须不断地进行调节,以纠正内环境的过分变动,使遭受破坏的内环境及时得到恢复,从而维持其相对稳定。例如,通过加强散热或产热可调节体温;通过呼吸系统的活动可调节 O_2 和 CO_2 的平衡;通过泌尿系统的活动可调节体液平衡等。因此,稳态的维持需要全身各系统和器官的共同参与和相互协调。

目前,在生理学中,关于稳态的概念已被大大扩展,它不再局限于内环境的理化性质,而是扩大到泛指机体内从细胞和分子水平、器官和系统水平到整体水平的各种生理功能活动在神经和体液等因素调节下保持相对稳定的状态。而这种稳态主要依靠体内负反馈控制系统的维持。

第三节 机体生理功能的调节

人体由多个器官系统组成,由于各器官系统功能的协调一致,才使内环境的稳态得以维持。而这种功能上的协调主要是通过三种方式实现的,即神经调节(neuroregulation)、体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。

一、神经调节

通过神经系统的活动而影响生理功能的一种调节方式,称为神经调节,是人体生理功能调节中最主要的调节方式。神经系统活动的基本过程是反射(reflex),它是指在中枢神经系统的参与下,机体对内外环境刺激所做出的规律性应答。反射的结构基础是反射弧(reflex arc),包括五个基本环节,即感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器。感受器(receptor)是指接受刺激的特殊装置;效应器(effector)是指产生效应的器官。神经中枢简称中枢(center),是指位于脑和脊髓灰质内的调节某一特定功能的神经元群。传入神经(afferent nerve)是从感受器到中枢的神经通路;而传出神经(efferent nerve)则是从中枢到效应器的神经通路。需要指出的是,反射必须在反射弧的结构和功能完整的基础上才能正常进行,反射弧的任何一个环节被阻断,反射将不能完成。而反射可简单亦可复杂,膝反射在中枢只经过一次突触传递即可完成,但呼吸反射、心血管反射等则需经中枢神经系统的多级整合方可完成。

二、体液调节

体内某些特殊的化学物质通过体液途径而影响生理功能的一种调节方式,称为体液调节。机体内体液调节的方式有多种,如远距分泌、旁分泌及神经分泌等。许多内分泌细胞所分泌的激素(hormone)可经血液运输到达全身各处的靶细胞,产生一定的调节作用,这种方式称为远距分泌(telecrine)。例如,胰岛素分泌后由血液运送到全身组织,促进细胞对葡萄糖的摄取和利用,维持血浆葡萄糖浓度的稳定。有些细胞产生的生物活性物质不经血液运输至全身各组织,而是在组织液中扩散,作用于邻旁细胞,调节邻旁细胞的活动,这种方式称为旁分泌(paracrine)。例如,生长抑素在胰岛内对A细胞分泌胰高血糖素的抑制过程。另外,一些神经元也能将其合成的某些化学物质释放入血,然后经血液运行至靶细胞,调节靶细胞的功能活动,这些化学物质被称为神经激素,这种方式被称为神经分泌(neurosecretion)。例如,下丘脑视上核和室旁核大细胞合成的血管升压素先经轴突运送至神经垂体储存,然后释放入血,作用于血管平滑肌细胞和肾小管上皮细胞。

人体内多数内分泌腺或内分泌细胞接受神经的支配,在这种情况下,体液调节是神经调节的一个传出环节,是反射传出道路的延伸,这种调节方式称为神经-体液调节(neurohumoral regulation)。例如,肾上腺髓质受交感神经节前纤维的支配,交感神经兴奋时,肾上腺髓质分泌肾上腺素和去甲肾上腺素增加,共同参与机体的调节。

三、自身调节

许多组织、细胞在不依赖于神经或体液调节的情况下,自身对环境刺激发生的适应性反应,称为自身调节。例如,肾动脉灌注压在80~180mmHg范围内变动时,肾血流量基本保持稳定,从而保证肾泌尿活动在一定范围内不受动脉血压改变的影响。

机体生理功能的三种调节方式各具特点,一般认为,神经调节比较迅速、精确而短暂,体液调节比较缓慢、持久而弥散,自身调节的幅度和范围都较小,也不十分灵敏,但对生理功能的调节仍有一定意义。三者相互配合可使生理功能活动更趋完善。

第四节 体内的控制系统

本世纪40年代,在研究生命现象时,通过运用数学和物理学的原理和方法,分析研究各种工程技术的控制和人体的各种功能调节,得出了一些有关调节和控制过程的共同规律,产生了一个新的学科,这就是控制论(cybernetics)。从控制论角度来看,人体内存在着数以千计的控制系统(control system),包括细胞和分子水平、器官和系统水平以及整体水平的控制系统,但在生理学中则主要探讨后两级水平的控制系统。任何控制系统都是由控制部分和受控部分组成的,人体内的控制系统可分为非自动控制系统、反馈控制系统和前馈控制系统三类。

一、非自动控制系统

非自动控制系统(non-automatic control system)是一个开环系统(open-loop system),控制部分发出指令控制受控部分的活动,而其自身的活动不受受控部分的影响,即受控部分不能反过来调节控制部分的活动。因此,这种控制方式是单向的。例如,强烈的应激性刺激使下丘脑和垂体对肾上腺皮质激素的敏感性降低,故血液中促肾上腺皮质激素和肾上腺皮质激素



维持在高于正常的水平,肾上腺皮质则会根据应激性刺激的强度作出相应的反应,但此时血中肾上腺皮质激素浓度的升高并不能反过来抑制下丘脑和垂体的活动。在这种情况下,刺激决定着反应,而反应不能改变控制部分的活动。所以,这种控制系统没有自动控制的能力。在人体正常生理功能的调节中,这种方式的控制是极少见的。

二、反馈控制系统

反馈控制系统(feedback control system)是一个闭环系统(closed-loop system),控制部分发出指令控制受控部分的活动,而其自身的活动也接受来自受控部分返回信息的影响,即受控部分可以反过来调节控制部分的活动。因此,这种控制方式是双向的,这种控制系统具有自动控制的能力。由受控部分发出的信息反过来影响控制部分活动的现象,称为反馈(feedback)。根据反馈信息对控制部分活动的影响不同,可将反馈的方式分为两类:负反馈和正反馈。在正常人体内,绝大多数控制系统都是负反馈方式的调节,只有少数是正反馈调节。

(一)负反馈

受控部分发出的反馈信息调整控制部分的活动,最终使受控部分的活动朝着与它原先活动相反的方向改变,称为负反馈(negative feedback)。即,在负反馈控制系统中,若受控部分的活动由于某种原因而增强,使系统原来的平衡状态破坏,可通过相应的感受装置将这个信息反馈给控制部分,抑制控制部分的活动,因此受控部分的活动也就减弱,向原先的平衡状态恢复;反之,若受控部分的活动减弱,反馈信息传至控制部分后,使控制部分的活动增强,结果也是向原先平衡状态的方向恢复。所以,负反馈控制系统的作用就是使系统的活动保持稳定。机体内环境和各种生理活动之所以能够维持稳态,就是因为体内存在许多负反馈控制系统并发挥作用。举例说明,生理情况下,机体动脉血压能够保持在一个相对稳定的水平是通过动脉血压的压力感受性反射实现的,而动脉血压的压力感受性反射则属于一个负反馈的过程。当动脉血压由于某种原因升高时,动脉的压力感受器就会检测到这种信息并反馈到心血管中枢,通过反射抑制心脏和血管的活动,使心脏活动减弱,血管舒张,血压便回降;相反,当动脉血压降低时,也可通过反射增强心脏和血管的活动,使血压回升,从而维持血压的相对稳定。

体内的负反馈控制都有一个“调定点”(set point),负反馈控制对受控部分活动的调节就是以这个调定点为参照而进行的。调定点是指自动控制系统所设定的一个工作点,使受控部分的活动只能在这个设定的工作点附近的一个狭小的范围内变动。例如,正常动脉血压的调定点约为100mmHg,当各种原因使血压偏离这个水平时,即可通过上述反馈控制—压力感受性反射,使血压回到正常水平,从而维持正常血压的相对稳定。调定点并非永恒不变,在不同的条件下,调定点是可以发生变动的,生理学中将调定点发生变动的过程称为重调定(resetting)。例如,原发性高血压患者的血压调定点可变动到较高的水平,因此动脉血压就在一个高于正常血压的水平上保持相对稳定。

(二)正反馈

受控部分发出的反馈信息促进与加强控制部分的活动,最终使受控部分的活动朝着与它原先活动相同的方向改变,称为正反馈(positive feedback)。即,在正反馈情况下,反馈信号加强而不是减弱控制部分的活动,使反馈控制系统处于再生状态(regeneration)。因此,正反馈不是维持系统的稳态或平衡而是打破原先的平衡状态,其意义在于产生“滚雪球”效应,或促进某一生理活动过程很快达到高潮并发挥最大效应。例如,在排尿过程中,排尿中枢一旦发动排尿反



射,尿液就会刺激后尿道的感受器,后者不断发出反馈信息进一步加强排尿中枢的活动,使排尿反射一再加强,直至膀胱内尿液排完为止。正常分娩也是与此相类似的正反馈例子。在正常分娩过程中,子宫收缩导致胎儿头部下降并牵张子宫颈,子宫颈受到牵张后可反射性引起催产素分泌增加,从而进一步加强子宫收缩,转而使子宫颈进一步受到牵张,如此反复,直至胎儿娩出为止。神经细胞产生动作电位的过程中,细胞膜钠通道的开放和钠离子内流相互促进,直至动作电位的爆发;血液凝固的过程中,各种凝血因子相继激活,最后形成血凝块,这些过程也都属于正反馈调节机制。除此以外,在病理情况下出现的恶性循环(vicious circle)也是一种正反馈,如发生心衰时,由于心脏射血能力下降,搏出量减少,残留在心室内的血液量则增多,结果导致心室扩大及心肌耗氧量增加,心脏负担加重,使心脏射血能力进一步减弱,如此反复,最终导致死亡。

三、前馈控制系统

体内对各种生理活动的调节,除了反馈控制系统外,还有前馈控制系统(feed-forward control system)。控制部分在反馈信息尚未到达前已受到纠正信息(前馈信息)的影响,及时纠正其指令可能出现的偏差,这种自动控制形式称为前馈(feed-forward)。即,控制部分向受控部分发出活动指令的同时,又通过另一快捷通路向受控部分发出前馈信息,因此受控部分在接受来自控制部分的指令进行活动时,能及时得到前馈信息的调控,使活动更加准确。例如,在正常人伸手至某一目标物过程中,中枢发出运动指令到肌群引起收缩,同时又通过前馈机制使受控肌群的收缩活动适时地受到一定的制约,因而手不会不及目标物,也不会超越目标物,整个动作准确完成。需要指出的是,在这一动作过程中,除前馈控制外,还有反馈控制,而且二者常常是相互配合的。即肌肉和关节不断发回反馈信息纠正中枢的指令,中枢可依据实际情况调整前馈信号,使前馈信号更加准确、动作完成的效果更接近要求。相反,假设只有反馈而无前馈,肌肉运动时将出现震颤,动作无法快速、准确和协调地进行。因此,反馈具有“滞后”和“波动”的缺点,而前馈则较快速,并具有预见性,因而适应性更大。但前馈也有缺点,即前馈控制有时会发生失误。例如,见到食物后可引起唾液、胃液分泌等消化活动的发生,为进食做好了准备,但有可能因为某种原因,并没有真正吃到食物,那么唾液和胃液的分泌等消化活动就没有发挥作用,即此时的前馈控制就成了一种失误。

除了上述神经系统对肌肉活动调节的例子外,还有许多前馈调节的形式。例如,体温的调节过程,在寒冷环境中,当体温降低到一定水平时,就会立即将这个信息传递到体温调节中枢,使机体的代谢活动加强,产热增加,同时皮肤血管收缩,使体表散热减少,于是体温回升。而实际上,正常人的体温是非常稳定的。那是因为在体温调节过程中,除上述反馈控制外,还有前馈控制的参与,人们可根据气温降低的有关信息,通过视、听等感觉器官传递到体温调节中枢,中枢就立即发出指令增加机体产热活动,减少散热。可见,机体并不是等到寒冷刺激使体温降低之后,而是在体温降低之前就改变了产热和散热活动,所以这种调节属于前馈控制。条件反射也是一种前馈控制。例如,食物的气味、外观等有关信号在食物进入口腔之前就可以引起唾液、胃液分泌等消化活动;运动员在到达运动场而尚未开始运动之前,循环和呼吸等活动就开始发生改变,以适应运动时肌肉对氧的需求。

第二章 细胞的基本功能

细胞(cell)是构成生物机体最基本的结构和功能单位。机体的各种生理功能都是以细胞的基本功能为基础,都是在细胞及其产物的物质基础上进行的。人体的细胞有200多种,形态多样,功能各异。构成人体不同器官、系统的细胞执行特定的功能,但是对于所有细胞而言,一些基本的功能活动却具有共同的特征。因而,在了解整个人体以及各系统、器官功能活动机制之前,首先应掌握细胞基本功能的一般特征。细胞共有的基本功能有许多,本章主要介绍:细胞膜的物质转运功能、细胞的跨膜信号转导功能、细胞的生物电活动和肌细胞的收缩功能。

第一节 细胞膜的结构和物质转运功能

机体的所有细胞都被细胞膜(cell membrane),也称质膜(plasma membrane)所包被。细胞膜把细胞内容物与细胞周围环境分隔开来,使细胞拥有一个相对独立而稳定的内环境(细胞内液的化学成分与细胞外液显著不同,就是由于细胞膜对不同物质的选择性通透和主动转运而形成和维持的),对于维持细胞的各种功能和正常的新陈代谢具有至关重要的作用。而细胞在行使各种功能和进行正常新陈代谢过程中,还必须与外界进行物质、能量和信息的交换。除了屏障作用外,细胞膜还是细胞与外界之间进行物质、能量、信息交换的门户和通道。细胞内部有些细胞器(内质网、高尔基复合体、线粒体、细胞核、溶酶体等)也被膜性结构所包被,它们将细胞器与胞质分隔开来,使其形成稳定、独立、特有的环境,有利于各细胞器行使其特有的功能。这些膜性结构和质膜统称为生物膜。不同的生物膜,功能各不相同,但它们具有相同的基本化学组成和分子结构。

一、细胞膜的化学组成和分子结构

细胞膜主要由脂质(lipid)、蛋白质(protein)和糖类等物质组成。一般以脂质和蛋白质为主,糖类约占2%~10%。但是各种化学组分在细胞膜中所占的比例因细胞种类的不同而不同,且差别很大。一般情况下,功能复杂的膜内所含蛋白质的种类和数量较多,而功能简单的膜内所含蛋白质的种类和数量则较少。例如,线粒体膜内蛋白质组分可高达75%,而神经髓鞘细胞膜内蛋白质含量约18%。目前还没有一种技术可以直接观察各种物质分子在膜中的排列形式,但是1972年由Singer和Nicholson提出的液态镶嵌模型(fluid mosaic model)(图2-1)学说一直得到多方面研究结果的支持,已被公认。这一学说的基本内容是:膜是以液态的脂质双分子层(lipid bilayer)为基架,其中镶嵌着具有不同结构和功能的蛋白质。作为基架的脂质双分子层构成了膜的屏障,限制水溶性分子的跨膜扩散;膜蛋白则行使了物质转运、信号转导等功能。

(一)细胞膜脂质

构成细胞膜的脂质主要有磷脂(phospholipid)、胆固醇(cholesterol)和糖脂(glycolipid)三大类,不同细胞或同一细胞不同部位的膜结构中,脂质的成分和含量不同。大多数细胞膜磷脂的含量最高,约占脂质总量的70%以上。磷脂主要由磷脂酰胆碱(卵磷脂)、鞘磷脂(两者为含

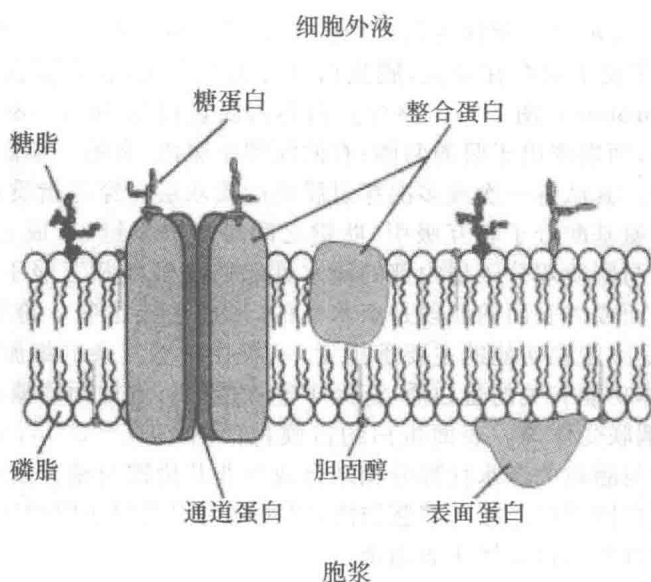


图 2-1 细胞膜的液态镶嵌模型

细胞膜脂质以双分子层形式排列,整合蛋白嵌入脂质双分子层,有些整合蛋白贯穿双分子层形成通道,表面蛋白附着于膜表面

胆碱的磷脂),磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸(两者为含氨基的磷脂)和磷脂酰肌醇组成。胆固醇不超过 30%,糖脂不超过 10%。虽然糖脂的含量很少,但其具有重要的功能。糖类伸出细胞外表面的部分常常起着受体和抗原的作用。

磷脂、胆固醇和糖脂都是双嗜性分子(amphipathic molecule)。磷脂分子中的磷酸和碱基、胆固醇分子中的羟基以及糖脂分子中的糖基等结构形成亲水性基团,这些分子的另一端则是脂肪酸烃链形成的疏水性基团。脂质分子的这种双嗜性就决定了它在水相环境中会自动形成双分子层,两层分子的亲水基团朝向细胞膜的外表面和内表面,与细胞外液和胞质接触,而疏水基团则在膜的内部两两相对,形成疏水区(图 2-1)。脂质双分子层中各种脂质成分的分布是不对称的,磷脂酰胆碱和鞘磷脂主要分布在外层(面向细胞外液),糖脂则全部在外层;磷脂酰丝氨酸和磷脂酰乙醇胺,以及含量很少的磷脂酰肌醇,主要分布在内层(面向胞质)。

细胞膜脂质的熔点较低,在体温条件下呈液态,因而膜具有流动性。膜脂质的流动性使细胞可以承受相当大的张力和外形改变而不致破裂,即使膜有时发生较小的破裂,也可以自动融合修复,从而使细胞膜保持连续的双分子层结构。例如,红细胞通过比自身直径小的毛细血管时,虽然被挤压得变形但不会破裂。同时嵌入细胞膜中的蛋白质也可以在液态的脂质双分子层中移动、聚集和相互作用,使得膜上的受体及信号转导系统分子的移动和组合成为可能。影响膜流动性的主要因素有:①胆固醇的含量。胆固醇分子中的类固醇核与膜磷脂的脂肪酸链平行排列,可稳定细胞膜,降低膜脂质在膜水平的天然流动性,膜胆固醇含量越高,膜的流动性越低,反之则流动性越高。②脂肪酸烃链的长度和饱和度。如果脂肪酸烃链较短,饱和度也较低,则膜的流动性较大;反之,如果烃链较长,饱和度较高,则膜的流动性较小。③膜蛋白的含量。膜内镶嵌的蛋白质越多,膜的流动性越低。

(二) 细胞膜蛋白质

细胞膜蛋白质的种类很多,并且其在细胞膜中的含量和种类与细胞膜的功能密切相关。许