



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

全国高等学校医学规划教材

(供临床、基础、预防、护理、口腔、法医、药学、检验、影像、卫生法学等专业用)

生理学

主编 郑 煜



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

全国高等学校医学规划教材

(供临床、基础、预防、护理、口腔、法医、药学、检验、影像、卫生法学等专业用)

生 理 学

Shengli Xue



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

内容简介

本书是普通高等教育“十一五”国家级规划教材。本书以医学类本科人才培养目标为编写依据、以适教适学为编写目标,力求文字精练规范、逻辑条理清晰、内容深入浅出。参照医学类专业执业考试大纲,本书共分为十二章,分别为绪论、细胞的基本功能、血液的功能、血液循环、呼吸、消化与吸收、能量代谢与体温、尿的生成与排出、感觉器官的功能、神经系统的功能、内分泌和生殖。以器官系统层面为重点,从细胞分子、器官系统和整体等三个层面阐述了人体生命活动的基本过程和原理。本书设置了脚注,内容包括前沿知识、最新进展、历史事件、与实践的联系、容易误解的概念和常识,以及人文知识等,极大地增强了本书的可读性和实用性。

本书适合用作临床、基础、预防、护理、口腔、法医、药学、检验、影像、卫生法学等专业医学本科生教材,也可供生物科学类相关专业本科生参考。

图书在版编目(CIP)数据

生理学/郑煜主编. —北京:高等教育出版社,2010.7

供临床、基础、预防、护理、口腔、法医、药学、检验、影像、卫生法学等专业用

ISBN 978-7-04-029740-9

I. ①生… II. ①郑… III. ①人体生理学-高等学校-教材 IV. ①R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 091409 号

策划编辑	席 雁	责任编辑	张 好	封面设计	张 楠
版式设计	张 岚	责任校对	金 辉	责任印制	陈伟光

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100120

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 北京人卫印刷厂

开 本 787×1092 1/16
印 张 25
字 数 580 000

购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landraco.com>
<http://www.landraco.com.cn>
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2010 年 7 月第 1 版
印 次 2010 年 7 月第 1 次印刷
定 价 41.30 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 29740-00

前言

PREFACE

生理学是研究正常机体生命活动规律的科学。根据研究对象的不同,生理学可分为植物生理学、动物生理学和人体生理学。本教材主要介绍人体生理学知识,适合临床、基础、预防、护理、口腔、法医、药学、检验、影像、卫生法学等专业医学本科生使用,也可供生物科学类相关专业本科生参考。

作为生理学教材,本书以医学类本科人才培养目标为编写依据、以适教适学为编写目标,力求文字精练规范、逻辑条理清晰、内容深入浅出。参照医学类专业执业考试大纲,本书共分为十二章,分别为绪论、细胞的基本功能、血液的功能、血液循环、呼吸、消化与吸收、能量代谢与体温、尿的生成与排出、感觉器官的功能、神经系统的功能、内分泌和生殖。以器官系统层面为重点,从细胞分子、器官系统和整体等三个层面阐述了人体生命活动的基本过程和原理。在本教材编写过程中,我们既注重内容的思想性和科学性,又注重其适用性和可读性;既注重对知识本身的论述,又注重对知识发展过程的适当介绍;既注重对基本知识的论述,又注重对前沿知识的适当引入;既注重对生理学知识的描述,又适当联系医学实践;既注重与基础医学相关课程内容的联系,又注意避免不必要的重复。为了尽量增强本书的可读性和实用性,同时避免影响正文内容的连续性,本书设置了脚注,内容包括前沿知识、最新进展、历史事件、与实践的联系、容易混淆的概念和常识,以及人文知识等。

在本教材编写过程中,编委们表现出极大的热情 and 高度负责的精神;高等教育出版社和编委所在单位给予了大力支持和帮助;陈丽、陈华华等老师承担了大量的插图校对、修改等工作;曾经学习过生理学的一些学生对本书的编写提出过宝贵的建议;通过互联网,一些热心的网友也对本书的编写提出了有益的思路和原则,在此一并表示衷心的感谢。

由于我们的编写经验和水平有限,本教材难免存在不当之处,我们恳请读者给予批评指正,以便我们更好地完善这本教材。

郑 煜
2010年1月

目 CONTENTS 录

第一章 绪论 1

第一节 生理学的基本内容 1

一、生理学的任务 1

二、生理学的研究方法 1

三、生理学研究的层次 2

第二节 机体的内环境与稳态 3

一、内环境 3

二、稳态 4

三、稳态概念的延伸 4

第三节 刺激与反应 5

一、刺激 5

二、反应 5

三、兴奋和兴奋性概念的变迁 5

第四节 机体生理功能的调节 6

一、生理功能的调节方式 6

二、生理功能调节的控制论原理 7

参考文献 9

第二章 细胞的基本功能 10

第一节 细胞的跨膜物质转运

功能 10

一、细胞膜的化学组成和排列

形式 10

二、细胞跨膜物质转运的方式 11

第二节 细胞的跨膜信号转导

功能 17

一、G 蛋白耦联受体介导的跨膜信号

转导 17

二、酶耦联受体介导的跨膜信号

转导 20

三、离子通道耦联受体介导的跨膜

信号转导 21

第三节 细胞的生物电活动 21

一、静息电位 22

二、动作电位 25

三、电紧张电位和局部电位 34

第四节 肌细胞的收缩功能 37

一、骨骼肌细胞的收缩功能 38

二、平滑肌细胞的结构和功能

特点 45

参考文献 47

第三章 血液的功能 49

第一节 概述 49

一、体液和血液的基本组成 49

二、血液的基本功能 50

三、血液的理化特性 51

第二节 血细胞生理 53

一、血细胞生成的一般过程和

调控因素 53

二、红细胞生理 54

三、白细胞生理 57

四、血小板生理 59

第三节 生理止血 60

一、生理性止血的基本过程 60

二、血液凝固 61

三、抗凝和纤维蛋白溶解 65

第四节 血型与输血	66	第五章 呼吸	130
一、血型	66	第一节 肺通气	131
二、输血	69	一、肺通气的基本原理	131
参考文献	71	二、肺通气功能的评价	139
第四章 血液循环	72	第二节 肺换气和组织换气	142
第一节 心肌细胞的生物电现象和 电生理特性	72	一、肺换气和组织换气的基 本原理	142
一、心肌细胞的生物电现象	73	二、肺换气	143
二、心肌细胞的电生理特性	77	三、组织换气	146
三、心电图	82	第三节 气体运输	146
第二节 心脏的泵血功能	84	一、氧的运输	146
一、心肌细胞收缩的特点	85	二、二氧化碳的运输	150
二、心脏的泵血机制	85	第四节 呼吸运动的调节	152
三、心脏泵血功能的评定	89	一、呼吸中枢与呼吸节律的 产生	153
四、影响心排血量的因素	90	二、呼吸运动的反射性调节	155
五、心泵血功能的贮备	92	三、特殊条件下呼吸运动的 变化和 调节	160
第三节 血管生理	93	参考文献	163
一、各类血管的结构和功能 特点	93	第六章 消化与吸收	164
二、血流动力学及其研究的 内容	94	第一节 概述	164
三、动脉血压与动脉脉搏	96	一、消化道平滑肌细胞的 生理特性	164
四、微循环	100	二、消化腺的分泌功能	166
五、组织液的生成与回流及其 影响因素	103	三、消化道的内分泌功能	166
六、淋巴液的生成与回流及其 意义	106	四、消化道活动的神经调节	167
七、静脉血压与静脉回流	106	第二节 口腔和食管内消化	169
第四节 心血管活动的调节	108	一、口腔和食管的分泌功能	169
一、心血管活动的神经调节	108	二、咀嚼和吞咽	169
二、心血管活动的体液调节	116	第三节 胃内消化	170
三、心血管活动的自身调节	120	一、胃液的分泌	170
四、动脉血压的短期调节和 长期调节	120	二、胃的运动	176
第五节 器官循环	121	第四节 小肠内消化	179
一、冠脉循环	121	一、胰液的分泌	179
二、肺循环	124	二、胆汁的分泌	181
三、脑循环	125	三、小肠液的分泌	183
参考文献	128	四、小肠的运动	184

第五节 大肠的功能	185	三、肾内自身调节	232
一、大肠液的分泌和大肠内细菌的 活动	185	第五节 清除率	233
二、大肠的运动和排便	186	一、清除率的概念	233
第六节 吸收	187	二、清除率的应用	233
一、吸收的部位和途径	187	第六节 尿的排放	234
二、主要物质在小肠内的吸收	188	一、膀胱和尿道的神经支配	234
参考文献	192	二、排尿反射	235
参考文献	192	参考文献	236
第七章 能量代谢与体温	193	第九章 感觉器官的功能	238
第一节 能量代谢	193	第一节 感受器和感觉器官概述	238
一、机体的能量来源与利用	193	一、感受器的定义和分类	238
二、能量代谢的测定	195	二、感觉器官的定义	239
三、影响能量代谢的因素	198	三、感受器的一般生理特性	239
四、基础代谢	199	第二节 眼的视觉功能	241
第二节 体温	201	一、眼的折光系统及其功能	241
一、体温的定义和正常值	201	二、眼的感光换能系统及其功能	245
二、产热和散热	203	三、其他视觉现象	249
三、体温调节	206	第三节 耳的听觉功能	251
四、温度习服	208	一、人耳的听阈和听域	251
参考文献	209	二、外耳和中耳的功能	251
第八章 尿的生成与排出	210	三、内耳的功能	253
第一节 概述	210	四、听神经动作电位	256
一、肾的结构特点	210	第四节 前庭器官的功能	256
二、肾血液循环的特点	212	一、前庭器官的感受细胞	256
第二节 尿的生成过程	214	二、前庭器官的适宜刺激和 生理功能	257
一、肾小球的滤过功能	214	三、前庭反应	258
二、肾小管和集合管的重吸收和 分泌功能	218	第五节 其他感觉功能	260
第三节 尿液的浓缩和稀释	224	一、嗅觉	260
一、肾髓质内的渗透压梯度	225	二、味觉	260
二、肾髓质渗透压梯度的形成	225	三、皮肤的感觉功能	261
三、肾髓质渗透压梯度的维持	227	参考文献	262
四、尿液的浓缩和稀释过程	227	第十章 神经系统的功能	264
第四节 尿生成的调节	228	第一节 神经元和神经胶质细胞的 功能	264
一、神经调节	228	一、神经元和神经胶质细胞的	
二、体液调节	228		

基本活动	264
二、神经元的通讯功能	267
第二节 神经系统的感觉分析	
功能	280
一、感觉的一般规律	280
二、感觉信息的传导	281
三、大脑皮层的感觉代表区及其 功能	284
四、痛觉	286
第三节 神经系统对姿势和运动的 调节	289
一、脊髓对姿势和运动的调节	289
二、脑干对姿势和运动的调节	292
三、基底神经节对姿势和运动的 调节	294
四、小脑对姿势和运动的调节	296
五、大脑皮层对姿势和运动的 调节	297
第四节 神经系统对内脏活动、 本能行为和情绪的调节	299
一、自主神经系统的结构特征和 功能特征	299
二、内脏活动的中枢调控	302
三、本能行为和情绪的调节	303
第五节 脑电活动和觉醒与睡眠	305
一、脑电活动	305
二、觉醒与睡眠	307
第六节 脑的高级功能	309
一、学习和记忆	309
二、两侧大脑半球的认知功能 优势	312
三、大脑皮层的语言功能区	312
参考文献	315

第十一章 内分泌316

第一节 概述	316
一、内分泌和内分泌系统	316
二、激素的分类	317

三、激素的作用机制	319
四、激素作用的特点	321
五、激素分泌的调节	322
第二节 下丘脑和垂体的 内分泌	323
一、下丘脑的内分泌	324
二、垂体的内分泌	326
第三节 甲状腺的内分泌	331
一、甲状腺激素的代谢	331
二、甲状腺激素的生理作用	334
三、甲状腺功能的调节	336
第四节 甲状旁腺和甲状腺 C 细胞的内分泌	338
一、甲状旁腺的内分泌	338
二、甲状腺 C 细胞的内分泌	340
第五节 肾上腺的内分泌	341
一、肾上腺皮质的内分泌	341
二、肾上腺髓质的内分泌	345
第六节 胰腺的内分泌	346
一、胰岛素	346
二、胰高血糖素	349
三、生长抑素	350
四、胰多肽	350
第七节 其他内分泌腺和内分泌 细胞的内分泌	350
一、褪黑素	351
二、前列腺素	351
三、瘦素	352
参考文献	353

第十二章 生殖354

第一节 男性生殖	354
一、男性一生各阶段的生殖生理 特点	354
二、睾丸的功能	355
三、睾丸功能的调节	357
第二节 女性生殖	358
一、女性一生各阶段的生殖生理	

特点	358	三、泌乳	369
二、卵巢的功能及其调节	360	第四节 性兴奋和性行为	370
三、月经和月经周期	364	一、男性的性兴奋和性行为	370
第三节 妊娠、分娩与泌乳	366	二、女性的性兴奋和性行为	370
一、妊娠	366	参考文献	371
二、分娩	369		
专业术语汉英对照与索引	372		

第一章 绪论

第一节 生理学的基本内容

一、生理学的任务

生理学(physiology)是生物学的一门分支学科,是研究生物机体正常生命活动规律的科学。根据研究对象的不同,生理学可以分为微生物生理学、植物生理学、动物生理学、人体生理学等。

人体生理学(human physiology)是研究人体正常生命活动规律的科学,其任务是研究组成人体的细胞、器官、系统的生理功能,如腺体细胞的分泌、肌细胞的收缩、血液循环、呼吸、消化等,揭示各项生理功能的表现形式、活动过程、发生条件、发生机制以及影响因素等,并将人体作为一个整体,研究其各组成部分功能活动的相互联系和协调以及对复杂多变的外界环境的适应过程及其机制。动物生理学特别是哺乳动物生理学与人体生理学之间有许多共同点,因此通常所谓生理学主要是指人体和高等脊椎动物的生理学。

生理学也是一门重要的基础医学科学^[注1-1]。例如,人们只有在了解人体及其组成部分的正常功能的基础上,才能理解在各种疾病情况下机体功能的变化以及一个器官功能的变化对其他器官功能的影响。医学生只有掌握了生理学知识,才能进一步学习后续学科知识,如病理生理学、药理学等,因此,对于医学生而言,生理学也是一门十分重要的基本理论课程。

二、生理学的研究方法

生理学知识来源于生理学的科学研究,生理学研究方法包括客观观察和实验研究。

(一) 客观观察

客观观察是对某些生理功能进行测定,对获得的数据进行分析、综合和统计处理,进而

【注1-1】 诺贝尔基金会设立“诺贝尔生理学或医学奖”充分说明生理学在医学中的地位。诺贝尔奖以瑞典化学家和实业家 A. B. Nobel (1833—1896) 的名字命名,创立于 1901 年,分设物理学、化学、生理学或医学、文学及和平奖,1968 年增设经济学奖。

得出结论的研究方法。例如,要知道各年龄组不同性别的人的正常动脉血压值,就需要对大量健康人进行动脉血压的测定,对数据进行分组和统计学处理,进而得到不同年龄组不同性别的人的正常平均动脉血压值及其变动范围,作为判断动脉血压是否正常的标准。有关心率、呼吸频率、体温、尿量等生理活动的正常值及其生理变异都是通过客观观察获得的。

(二) 实验研究

更多的生理学知识是通过实验研究来获取的。实验(experiment)是在一定条件下,对不能直接观察到的生理功能进行的科学研究,包括人体实验和动物实验。

1. 人体实验 随着科学技术的发展,人们可以应用遥控和遥测技术、成像技术、体表无创性检测技术等对人体的一些生理功能进行实验研究,例如心电、脑电、脑血流量测定技术,断层摄影技术,功能性磁共振技术等。对人体无损伤是人体实验研究必须遵循的基本原则。

2. 动物实验 动物尤其是哺乳动物与人的结构和生理功能在很大程度上具有相似性,所以实验研究大多以哺乳动物为对象。在充分考虑到人体和动物的差别的前提下,可以从动物实验资料中获取有关人体的生理学知识。动物实验可分为急性实验和慢性实验两大类。

(1) 急性实验 急性实验(acute experiment)又可分为离体实验和在体实验两种。

离体实验(experiment in vitro)是把要研究的器官、组织或细胞从活着的或刚被处死的动物体内取出,置于类似于体内环境的人工环境中进行的研究。例如,将蛙心取出,用接近血浆成分的溶液灌流,这种离体的蛙心能继续搏动数小时,从而可以对其进行研究。离体实验方法的优点是容易控制实验条件,可以排除无关因素的干扰,便于观察有关因素对研究对象的影响。但是,由于这类研究是在离体条件下进行的,所以不能简单地将所得结果应用到整体情况。

在体实验(experiment in vivo)是对麻醉动物进行手术,暴露出要观察的器官或组织,严格控制实验条件,在保持其他多种因素不变的情况下,观察某一因素的改变对某种功能活动的影响。例如,将家兔麻醉后,行一侧颈总动脉或股动脉插管记录动脉血压,分离并切断另一侧颈迷走神经,这样便可观察刺激颈迷走神经外周端对心率和动脉血压的影响。在体实验方法便于分析某一器官在整体情况下的活动规律以及与其他器官活动之间的关系,但与正常自然生活条件下的情况可能有区别。

(2) 慢性实验 慢性实验(chronic experiment)是以清醒、完整的动物为实验对象,对机体某一功能活动进行的研究。慢性实验中,常常需要事先对动物进行无菌外科手术,暴露要研究的器官(如制备小胃),破坏或摘除某一器官(如破坏内耳迷路、摘除某一内分泌腺),然后在动物恢复自然生活的情况下,研究该器官的生理功能。慢性实验方法便于观察某一器官在正常情况下的功能活动及其与整体的关系,但不便于分析该器官的生理特性及其活动机制。

三、生理学研究的层次

生理学研究可以从细胞和分子、器官和系统以及整体三个层次进行。

(一) 细胞和分子层次

细胞和分子层次的研究主要揭示细胞和组成细胞的分子(特别是生物大分子)的生物学

特性和功能,有助于认识由这些细胞构成的组织、器官的生理功能的产生机制。例如,肌肉的收缩功能是由肌细胞收缩决定的;肌细胞之所以具有收缩功能,是因为细胞中按一定规律排列的蛋白质分子在一定条件下可发生相互作用;各种蛋白质分子的表达又受基因的调控,这些方面的研究都属于细胞和分子层次的研究。针对细胞和分子进行研究所获得的生理学知识称为**细胞生理学 (cell physiology)**或**普通生理学 (general physiology)**。细胞和分子层次的研究常常是在离体实验情况下进行的,在完整的机体内,细胞所处环境远比离体实验时复杂得多,因此,在分析和应用所获得的研究结果时,必须充分考虑到这一点。

(二) 器官和系统层次

器官和系统层次的研究以器官或系统为对象,揭示其功能活动的规律、机制、影响因素以及在整个机体生命活动中的作用。例如,心脏如何射血,肾如何产生尿液,呼吸系统如何完成肺通气,这些器官、系统的功能活动在维持机体生命活动中有何作用和意义,神经、体液等因素对这些功能有什么影响等,都属于器官和系统层次的研究内容。通过这一层次的研究所获得的生理学知识称为某一器官或系统的生理学,例如**胃肠生理学 (gastrointestinal physiology)**、**呼吸生理学 (respiratory physiology)**等。在医疗实践中,人们对各种疾病的认识常常是以器官和系统的生理学知识为基础的。

(三) 整体层次

整体层次的研究以完整的机体为对象,揭示在各种生理条件下各器官、系统之间的相互联系和相互影响,以及外界环境因素对机体功能的影响。例如,循环系统功能发生变化时呼吸系统、神经系统、泌尿系统等功能活动有什么变化,在高温和低温、高原和潜水、运动等情况下,机体各器官、系统功能变化的规律是什么等。因为难以控制多方面复杂因素的影响以及人体实验无创性原则的限制,所以整体层次的生理学研究难度较大。随着生物电子学和电子计算机技术的发展和运用,现在已经可以用遥控和遥测技术、成像技术、体表无创性检测技术等对人体的一些生理功能进行研究,使得整体层次的生理学研究有了较大进展。

上述三个层次的研究相互之间不是孤立的,而是相互联系和相互补充的,要全面揭示某一生理功能及其产生机制和影响因素,通常需要从每个层次进行研究。

第二节 机体的内环境与稳态

一、内环境

在多细胞生物,大多数细胞并不直接与外环境接触,因此不能直接与外环境进行物质交换。成人体的液体约占体重的60%,其中大约2/3存在于细胞内,称为**细胞内液 (intracellular fluid)**;其余1/3分布于细胞外,称为**细胞外液 (extracellular fluid)**。细胞外液中,约1/4为分布于心血管系统内的**血浆 (plasma)**;约3/4主要分布于组织间隙中,称为**组织液 (interstitial fluid)**;少量分布于一些体腔内,如关节腔、胸膜腔、腹膜腔、心包腔内的液体以及房水、脑脊液等。由于血浆与组织液之间可以通过毛细血管不断地进行物质交换,而血浆又在全身不断地循环流动,所以机体大多数细胞实际上都生活于细胞外液这样一个相同的

环境中,细胞与外环境之间的物质交换只能通过细胞外液间接进行。例如,细胞通过细胞膜从细胞外液中获取 O_2 和营养物质,同时将代谢过程中所产生的 CO_2 和其他代谢产物排出到细胞外液中。因此,细胞外液是细胞直接生活的环境。1857 年,法国生理学家 Bernard^[注 1-2] 将细胞外液称为机体的内环境(internal environment),并认为内环境的稳定性是机体生存的必要条件。

整个机体所处的外界自然环境称为外环境(external environment)。对人类而言,外环境还包括社会环境。社会环境的变化对人体生理功能的影响越来越受到重视。

二、稳态

细胞对内环境的要求是非常严格的,内环境中的各种理化特性(如温度、pH、渗透压、各种物质浓度等)必须保持相对稳定,否则就会干扰细胞的正常生理功能。1929 年,美国生理学家 Cannon^[注 1-3] 将内环境各种理化特性保持相对稳定的状态称为内环境稳态(homeostasis)。

内环境的稳态是相对的,不是静止不变的。实际上,由于细胞不断进行代谢,所以会不断与细胞外液发生物质交换,也就会不断地扰乱内环境的稳态;外环境因素的变化也会影响内环境的稳态。在正常情况下,机体可以通过调节使被扰乱的内环境稳态恢复。因此,内环境的稳态是在不断变化的过程中达到的一种动态平衡状态。如果内、外环境的变化过于激烈,机体的内环境稳态便不能维持,就会导致疾病,严重时甚至危及生命。可见,内环境的稳态具有非常重要的生理意义,它是细胞、器官、系统乃至整个机体进行正常生命活动的必要条件。

三、稳态概念的延伸

当内环境稳态因代谢、外环境变化或疾病等原因被扰乱时,在机体调节机制的作用下,体内细胞、器官、系统的功能活动发生适应性变化,使内环境稳态得以恢复。例如,当细胞外液中 Na^+ 、 K^+ 浓度发生变化时,细胞膜上 Na^+-K^+ 泵的活动会发生相应改变;当机体缺 O_2 或 CO_2 增多时,呼吸运动会加深、加快,摄取更多的 O_2 ,排出更多的 CO_2 ;当体内水过剩时,肾会增加尿液的生成,排出过多的水。体内各种细胞、器官、系统的功能活动,如细胞膜的通透性、神经细胞的电活动、心肌细胞的收缩活动、腺体的分泌活动等以及这些功能活动的调节过程,也需要维持相对稳定,否则内环境的稳态将难以维持。可见,内环境稳态是维持细胞正常功能和机体正常生命活动的必要条件,而细胞、器官、系统的正常、稳定的功能活动及其调整过程又是维持内环境稳态的根本保证。因此,可以认为稳态应该是一个广义的生理学概

【注 1-2】 C. Bernard(1813—1878),法国科学院院士,曾任法国科学院院长,实验医学的奠基人之一,被誉为“生理学之父”,逝世后法国为他举行了国葬。除提出“内环境”概念外,他还发现胰腺在消化中的作用,肝的生糖功能,血管运动神经对血液供应的调节等。

【注 1-3】 W. B. Cannon(1871—1945)曾任美国卫生局局长,1935 年曾来华在协和医学院工作半年。除提出著名的稳态概念外,他还首创了钡或钡餐与 X 射线在消化道的造影法,曾以其自身为对象,观察了 X 射线钡餐造影食物通过消化道的全过程,测定了胃肠蠕动的频率和不同食物在消化道内的停留时间。

念,它不仅适用于描述内环境理化特性的相对稳定状态,也适用于描述某一细胞、器官、系统以及整体的功能活动及其调节过程的相对稳定状态。事实上,稳态的概念已经延伸到生命科学的其他许多领域,如遗传学、生物化学、生态学、临床医学、预防医学等。

第三节 刺激与反应

一、刺激

生理学上,将凡能引起机体发生反应的内、外环境变化统称为**刺激(stimulus)**。刺激的种类很多,按其性质可分为物理(如电、光、声、机械、温度等)、化学(如酸、碱、各种化学物质等)以及生物(如细菌、病毒等)等刺激。对于人类而言,社会、精神、心理因素的变化也可构成刺激,对人体正常生理功能产生影响,在疾病的发生、发展、预防和治疗中也起着非常重要的作用。

各种刺激通常由机体相应的各种**感受器(receptor)**所接受。不同的感受器可接受不同形式的刺激,而每一种感受器都具有最容易接受(或最敏感)的刺激,这种刺激称为该感受器的**适宜刺激(adequate stimulus)**。例如,视网膜感光细胞的适宜刺激是可见光,耳蜗毛细胞的适宜刺激是一定频率的声波等。此外,刺激必须达到一定的量才能引起反应。刺激的量包括强度、持续时间和强度对应时间的变化率三个参数(见第二章)。

二、反应

机体接受刺激后,某种功能活动状态发生的变化称为**反应(response)**。反应包括兴奋和抑制两种形式。功能活动由相对静止转变为活动状态或原先的活动状态增强的现象称为**兴奋(excitation)**;相反,功能由活动状态转变为相对静止或原先的活动状态减弱的现象称为**抑制(inhibition)**。例如,刺激交感神经引起心肌活动增强的反应为兴奋;刺激副交感神经引起心肌活动减弱的反应为抑制。兴奋和抑制互为前提、对立统一,机体的许多功能活动正是在兴奋和抑制的过程中达到稳态的。机体接受刺激产生反应的能力称为**兴奋性(excitability)**。

三、兴奋和兴奋性概念的变迁

在细胞水平,不同的细胞在接受刺激而发生反应时,其反应形式可能有所不同,例如,肌细胞表现为机械收缩,腺细胞表现为分泌,这些反应都属于兴奋反应。20世纪中叶,随着电生理技术的发展和研究的深入,人们发现,虽然肌细胞和腺细胞兴奋时有不同的外部表现,但它们最先出现的反应都是细胞膜的动作电位(见第二章),后者触发肌细胞收缩或腺细胞分泌;神经细胞兴奋时,并无肉眼可见的外部反应,但能产生用电子仪器测得的动作电位。这些现象说明,动作电位是一些细胞受到刺激时共同的兴奋反应。因此,从细胞水平来讲,兴奋就是细胞产生了动作电位或产生动作电位的过程;相应地,细胞接受刺激产生动作电位的能力称为兴奋性,受到刺激时能够产生动作电位的细胞(如肌细胞、腺细胞和神经细胞)称为**可兴奋细胞(excitable cell)**。



第四节 机体生理功能的调节

当机体内环境稳态因内、外环境的影响而发生变化时,细胞、器官、系统乃至整个机体的功能活动会发生适应性变化,以恢复内环境的稳态。机体功能活动的这种适应性反应过程称为生理功能的调节。

一、生理功能的调节方式

机体生理功能的调节方式有三种,即神经调节、体液调节和自身调节。在整体情况下,三种调节方式相互配合、密切联系,共同维持内环境的稳态。

(一) 神经调节

神经系统对机体生理功能的调节称为**神经调节(neural regulation)**。神经调节的基本方式是反射。在中枢神经系统的参与下,机体对内、外环境变化做出的规律性应答反应的过程称为**反射(reflex)**。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,包括感受器、传入神经、反射中枢、传出神经和效应器。感受器接受刺激;传入神经将感受器接受的刺激信息传向反射中枢;反射中枢对传入信息进行整合,并发出传出信号;中枢的传出信息经传出神经到达效应器,引起效应器产生规律性应答反应。

一般而言,神经调节的特点是反应迅速、准确,作用部位较局限,作用时间较短暂。

(二) 体液调节

由机体的某些细胞生成和分泌或释放的特殊化学物质,经体液途径,对组织、细胞的功能活动产生的调节称为**体液调节(humoral regulation)**。这些特殊化学物质中,有的是由内分泌腺的内分泌细胞(或存在于其他组织中的一些散在的内分泌细胞)分泌的**激素(hormone)**,有的是由局部的组织细胞释放的体液调节物质。许多激素,如甲状腺激素、肾上腺素等,需要进入血液,由血液运输到相应的靶细胞,发挥其调节作用,这种体液调节方式称为**全身性体液调节(systemic humoral regulation)**。有些激素,如由胃肠道D细胞分泌的生长抑素等,不通过血液运输,而是经组织液扩散作用于相邻的细胞,发挥调节作用;另外,一些化学物质,如 CO_2 、 NO 、 H^+ 等,也是通过扩散而发挥对局部细胞生理功能的调节作用的,这种体液调节方式称为**局部性体液调节(local humoral regulation)**。

相对于神经调节而言,体液调节的特点是作用较缓慢而持久,全身性体液调节作用的范围通常比较广泛。

需要指出,体内的内分泌腺和内分泌细胞也直接或间接受到神经系统的调节,神经系统活动的改变会影响内分泌细胞的功能。例如,当交感神经兴奋时,肾上腺分泌的肾上腺素和去甲肾上腺素增加。在这种情况下,体液调节便构成了神经调节的延伸,因此常常结合起来称为**神经-体液调节(neuro-humoral regulation)**。

(三) 自身调节

某些细胞、组织或器官在不依赖于神经或体液调节的情况下,其自身能够对刺激产生适应性反应,这种现象称为**自身调节(autoregulation)**。例如,在一定范围内,心肌或骨骼肌的收缩力量与肌小节的初长度成正比;小动脉的口径随血管壁受到的牵张刺激的程度而发生

变化等。自身调节对维持某些组织或器官生理功能的稳定也有一定意义,但一般而言,其作用较小,灵敏度较低。

二、生理功能调节的控制论原理

20 世纪 40 年代,美国科学家、控制论创始人 Wiener^{【注 1-4】} 将控制论(cybernetics)的概念、原理和方法用于分析和认识人体生理功能的调节原理,并将生理学稳态概念作为控制论的例证之一。从控制论角度看,人体内存在许多非常复杂、精细的控制系统,有的存在于器官、系统或整体内,有的存在于器官或系统之间,有的存在于单个细胞内。控制论将控制系统分为非自动控制系统、反馈控制系统和前馈控制系统三大类,人体内几乎不存在非自动控制系统。这里仅从器官、系统和整体角度简述反馈控制系统和前馈控制系统在人体生理功能调节中的作用。

(一) 反馈控制原理

反馈控制系统(feedback control system)是一个闭环系统(closed loop system),其基本组成包括控制部分(在人体相当于神经中枢或内分泌细胞)、受控部分(相当于效应器细胞或靶细胞)和监测装置(相当于感受器),其基本特点是控制部分和受控部分之间存在着双向联系。控制部分发出控制信息作用于受控部分,受控部分的输出变量(相当于效应或活动状况)通过监测装置检测,并由监测装置发出反馈信息返回控制部分,以调整控制部分的活动,从而自动调节输出变量(图 1-1)。这种由受控部分发出的信息反过来调节控制部分的活动的自动控制形式称为反馈(feedback)。根据其调节效应的不同,反馈可分为负反馈和正反馈。

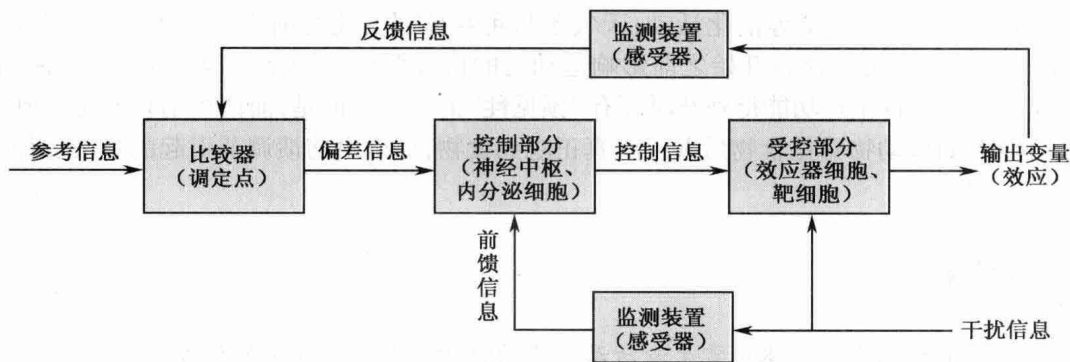


图 1-1 反馈和前馈示意图

1. 负反馈 受控部分输出变量的变化被监测装置检测后,转化为反馈信息,调整控制部分的活动,进而使受控部分的活动向着与原来活动相反的方向变化,这种反馈调节方式称为负反馈(negative feedback)。例如,体温的相对恒定主要就是在负反馈调节作用下实现的。下丘脑的体温调节中枢(控制部分)设定了体温的调定点(set point)(37℃),当体温偏离了调

【注 1-4】 N. Wiener(1894—1964),数学家,美国科学院院士,控制论创始人,也是信息论创始人之一,1948 年发表划时代著作《控制论》,1934—1935 年曾来华任清华大学客座教授。

定点时,温度感受器(监测装置)感受到温度的变化,发出传入冲动(反馈信息)到体温调节中枢,改变其活动并使之发出传出冲动(控制信息),调整产热装置和散热装置(受控部分)的活动,使体温向着调定点恢复。当体温高于 37°C 时,通过调节,使产热减少,散热增加,体温回降;而当体温低于 37°C 时,通过调节,使产热增加,散热减少,体温回升(见第七章)。负反馈调节的意义在于使某种生理活动过程保持稳定。机体内绝大多数反馈属于负反馈。

2. 正反馈 受控部分输出变量的变化被监测装置检测后,转化为反馈信息,调整控制部分的活动,进而使受控部分的活动向着与原来活动相同的方向变化,这种反馈调节方式称为正反馈(positive feedback)。例如,在排尿反射过程中,当膀胱内尿液充盈到一定量时,可刺激膀胱壁的牵张感受器,传入冲动经盆神经到达脊髓,由脊髓发出传出冲动,引起膀胱逼尿肌收缩,尿道括约肌舒张,尿液进入尿道,再排出体外;当尿液流经尿道时可刺激尿道壁的感受器(监测装置),传入冲动(反馈信息)到达脊髓(控制部分)后可进一步加强排尿反射过程,使膀胱逼尿肌(受控部分)进一步收缩,尿道括约肌(受控部分)进一步舒张,直到排尿反射完成为止(见第八章)。正反馈调节的意义在于使某种生理活动过程不断加强而迅速顺利完成。机体内正反馈较少。

(二) 前馈控制原理

在前馈控制系统(feed-forward control system)中,干扰信息作用于受控部分的同时,可作用于监测装置,使其发出前馈信息,后者作用于控制部分,及时调整控制信息,以对抗干扰信息对受控部分的影响,从而保持输出变量的稳定(图 1-1)。在反馈信息尚未到达之前,控制部分的活动已经受到影响,进而调整受控部分的活动,以避免出现偏差,这种自动调节方式称为前馈(feed-forward)。例如,食物的外观、气味或相关声音等信号在食物进入口腔之前,就能引起唾液、胃液分泌等消化活动;天气预报可在体温变化之前影响机体产热和散热过程;运动场的氛围可在比赛开始之前影响运动员的血液循环、呼吸活动等。可见,前馈调节的意义在于使某种生理功能得到及时而有“预见性”的调节。但是,前馈控制有可能出现“失误”。例如,如果动物看见食物后并没有真正吃到食物,那么由前馈调节引起的唾液、胃液分泌就是一种失误。

本章小结

生理学是研究生物机体正常生命活动规律的科学。人体生理学的任务是研究组成人体的细胞、器官和系统以及整体的生理功能的表现形式、活动过程、发生条件、发生机制以及影响因素等。

生理学研究包括三个层次,即细胞和分子层次、器官和系统层次和整体层次。

多细胞生物赖以生存的环境有两种,即内环境和外环境。内环境指细胞生存的环境,即细胞外液;外环境指整个机体生存的环境,即外界自然环境。对人类而言,外环境还包括社会环境。

内环境各种理化特性保持相对稳定的状态称为内环境稳态。内环境稳态是细胞实现正常功能的基础。稳态不仅适用于描述内环境理化特性的相对稳定状态,也适用于描述某一细胞、器官、系统乃至整体的功能活动及其调节过程的相对稳定状态。