



普通高等教育“十二五”规划教材
全国普通高等教育基础医学类系列教材

胡志安 王莎莉 主编

生理学

PHYSIOLOGY

供基础、临床、预防、口腔、护理等
医学类专业使用



科学出版社



014040767

普通高等教育“十二五”规划教材

R33-43
26

全国普通高等教育基础医学类系列教材

供基础、临床、预防、口腔、护理等医学类专业使用



生理学

胡志安 王莎莉 主编

科学出版社
北京



北航

C1728136

R33-43
26

内 容 简 介

生理学是研究生物体正常生命的各种功能活动及其内在机制的一门科学,是医学院校各专业的必修课程。本教材共分十二章,分别论述了生理学的概念、生理学发展简史、生理学对机体生命活动的基本认识以及细胞生理、血液生理、循环生理、呼吸生理、消化生理、能量与体温生理、泌尿生理、特殊感官生理、神经生理、内分泌生理和生殖生理的各部分内容。

本教材不仅适用于临床医学专业使用,同时适用于药学、护理、中医、卫生管理等医学相关专业学生使用。

图书在版编目(CIP)数据

生理学 / 胡志安,王莎莉主编. —北京: 科学出版社, 2014. 4

普通高等教育“十二五”规划教材 全国普通高等教育基础医学类系列教材

ISBN 978 - 7 - 03 - 039964 - 9

I. ①生… II. ①胡… ②王… 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(2014)第 040434 号

责任编辑: 潘志坚 黄金花

责任印制: 刘 学 / 封面设计: 殷 靓

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

南京展望文化发展有限公司排版

上海叶大印务发展有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2014 年 4 月第 一 版 开本: 889×1194 1/16

2014 年 4 月第一次印刷 印张: 20 3/4

字数: 647 000

定价: 56.00 元

专家指导委员会

主任委员

侯一平

副主任委员

孙 俊 王应雄 胡华强

委 员

(以姓氏笔画为序)

王应雄(重庆医科大学)

王建伟(重庆医科大学)

左 丽(贵阳医学院)

龙汉安(泸州医学院)

阮永华(昆明医科大学)

孙 俊(昆明医科大学)

李 华(四川大学华西基础医学与法医学院)

吴玉章(第三军医大学)

张 波(川北医学院)

张 晓(成都医学院)

欧刚卫(遵义医学院)

胡华强(中国科技出版传媒股份有限公司)

侯一平(四川大学华西基础医学与法医学院)

高永翔(成都中医药大学)

《生理学》 编辑委员会

主 编

胡志安 王莎莉

副主编

王旭东 韩 毅 赵春玲 周 华

编 委

(以姓氏笔画为序)

王旭东(贵阳医学院)

王莎莉(重庆医科大学)

冉 兵(泸州医学院)

刘爱东(遵义医学院)

杨 戎(重庆医科大学)

张春来(泸州医学院)

陈 芳(第三军医大学)

陈远寿(遵义医学院)

陈腾祥(贵阳医学院)

苗维纳(成都中医药大学)

呼海燕(成都医学院)

周 华(四川大学)

周 萍(大理学院)

赵春玲(泸州医学院)

胡志安(第三军医大学)

姚忠祥(第三军医大学)

敬华娥(川北医学院)

蒋 斌(中山大学医学院)

韩 毅(昆明医科大学)

熊加祥(第三军医大学)

审 校

蒋 斌(中山大学医学院)

罗自强(中南大学湘雅医学院)

主制图

乔啟城(第三军医大学)

制 图

杨念(第三军医大学)

闫洁(第三军医大学)

前 言

生理学是研究生物体正常生命的各种功能活动及其内在机制的一门科学,是医学院校各专业的必修课程。本教材不仅适用于临床医学专业使用,同时适用于药学、护理、中医、卫生管理等医学相关专业学生使用。

在本次教材的编写过程中,我们秉承了生理学教材的优良传统:①“突出基础”。注重突出基础概念、基本理论和基本方法;②紧密结合人才培养目标。参考国家执业医师考试和研究生入学考试等对生理学的要求,合理把握教材内容广度和深度;③尽量体现学科发展。将本学科领域相关的最新研究进展以插入文本框等方式介绍给读者。

此外,我们在本教材的编写过程中,力图使其更具有逻辑性和可读性。首先,生理学经历了从最初的仅观察生命现象(整体水平),逐渐发展到将一个生物体还原到细胞以及分子(微观水平)的过程。这使传统生理学知识体系的构建多倾向于按生理学研究优秀成果发现先后过程的逻辑框架强调概念、特点(特征)和某功能活动的细节机制,但在一定程度上忽略了整体中生理活动发生和发展的完整过程。为此,本教材以生理过程的发生和发展顺序组织相关知识的编写,注重生理过程发生的逻辑性和系统完整性。希望由此增加学生对生理知识整体框架的认识和对学生逻辑思维的训练。另为了避免学生因对相关结构知识的遗忘而导致对功能理解困难的内容,在生理过程的叙述中予以适当的说明。涉及部分基础知识和重要知识点无法在生理过程中叙述的,本教材则以文本框的形式予以补充。

其次,鉴于对人体生命活动及其规律了解尚在不断探索中,本教材在尽力对已知知识进行较为完整阐述的同时,增加了对基础知识体系存在的问题和可能发展方向的讲述。避免学生对教材知识的僵化理解,以期引导学生对教材知识体系外大量未知领域的积极探索。

再次,鉴于生理学是一门实验性科学,生理学的知识大部分来自实验研究,在本教材的编写中,我们以文本框的形式适当呈现了正文中获得知识的实验研究过程,力图通过还原知识的获取过程,培养学生学习和研究的兴趣,提高创新意识和能力。

最后,本教材还注意将传统生理学中的某些陈旧基础知识体系更新为能被相关的临床和科学研究领域工作者公认的知识体系,避免了长期以来部分基础知识与其他相关领域知识脱节的现象,从而防止读者从基础学习进入临床学习工作或走入科学研究领域过程中,

前 言

因不同知识体系间的不一致而产生的困惑。

为完成本教材编写的工作,全体编者付出了辛勤的劳动。在本教材完成之际,谨对所有参与教材编写工作的各位同仁致以衷心的感谢。另外,赵春玲老师为本教材编写大纲的创新性落实作了突出贡献,在此特别致谢。本书编写过程中参考了国内外有关教材的内容,在此谨向原著者表示感谢。由于参考文献篇幅所限未能一一列出,还望谅解。

由于本教材不少内容与传统生理学教材的编写方式有显著不同,又因编者均为工作在教学一线的教师而承担着繁重的教学和科研任务,编写时间仓促。故尽管编者已竭力从科学的角度诠释自己对生理学的理解,但也基于自身的水平和时间关系,书中疏漏和不当之处,在所难免,敬请广大使用师生和读者批评指正。

主 编

2013年12月

目 录

前言

第一章 绪论

第一节 生理学的概念	001
第二节 生理学发展简史	002
一、现代生理学启蒙发展期(17~18世纪)	002
二、现代生理学快速发展期(19~20世纪)	002
三、当代生理学	003

第二章 细胞生理

第一节 细胞膜物质转运	010
一、小分子物质跨膜转运	011
二、大分子物质或物质团块转运	015
第二节 细胞的信息感受与信号转导	016
一、细胞的信息感受	017
二、细胞膜及细胞内的信号转导	019

第三章 血液生理

第一节 概述	041
一、血液的组成	041

第三节 生理学对机体生命活动的基本认识	004
一、机体正常运转依赖于不同层次结构的功能整合	004
二、正常生理是机体内环境和功能活动的相对稳定状态	005
三、机体内环境和功能活动受统一调节系统控制	006

第三节 细胞的生物电	023
一、静息生物电	024
二、诱发生物电	027
第四节 肌细胞的收缩	033
一、骨骼肌的收缩	033
二、平滑肌的收缩	038

二、血液的理化特性	042
第二节 血细胞生理	044

一、血细胞发生与寿命	044
二、红细胞生理	045
三、白细胞生理	050
四、血小板的生理特性与功能	052

第三节 生理止血、抗凝与纤维蛋白溶解	053
一、生理止血	053
二、抗凝和纤维蛋白溶解	057

第四章 循环生理

060

第一节 心脏生理	060
一、心脏电活动的起源与传导	061
二、心脏工作细胞动作电位的产生与收缩	065
三、心脏的周期性收缩与舒张	070
四、心电图	077
第二节 血管生理	080
一、血管生理概述	080
二、动脉血管生理	082
三、微循环	084

四、静脉血管生理	087
第三节 循环功能的调节	089
一、神经对心脏和血管的调节作用	089
二、心血管活动的体液调节	095
三、心血管活动的自身调节	098
第四节 特殊器官循环	099
一、冠脉循环	099
二、肺循环	101
三、脑循环	101

第五章 呼吸生理

104

第一节 肺通气	104
一、肺通气过程	105
二、肺通气功能评价	112
第二节 气体交换	114
一、肺泡与外界大气的气体交换	114

二、肺换气	115
三、组织换气	122
第三节 呼吸运动的调节	125
一、高位中枢对呼吸运动的直接调节	125
二、呼吸运动的反射性调节	125

第六章 消化生理

131

第一节 概述	131
一、消化和吸收的基本过程	131
二、消化活动的调节	134
第二节 口腔内消化与吸收	136
一、口腔内消化	136
二、口腔内吸收	137
第三节 胃内消化与吸收	137
一、胃内消化	138
二、胃内吸收	143

第四节 小肠内消化与吸收	143
一、小肠内化学性消化	143
二、小肠内机械性消化	147
三、小肠内吸收	149
第五节 大肠内消化和吸收	151
一、大肠内消化	152
二、大肠内吸收	152
三、排便	153

第七章 能量与体温生理

155

第一节 能量代谢 155

一、机体能量的来源和利用 155

二、能量代谢的测定 156

三、影响能量代谢的因素与基础代谢 158

第二节 机体产热与散热 159

一、机体的产热 160

二、机体的散热 160

第三节 体温及其调节 161

一、体温 161

二、体温调节 162

第八章 泌尿生理

166

第一节 尿的生成 166

一、肾小球滤过——原尿的生成 167

二、肾小管和集合管的重吸收和分泌 171

第二节 尿生成的调节 182

一、神经调节 182

二、体液调节 182

第三节 尿液的储存和排放 186

一、尿液在膀胱的储存 186

二、排尿反射 187

第九章 特殊感官生理

189

第一节 眼的视觉功能 189

一、光线在眼内的传导 189

二、视网膜的感光功能 192

三、视敏度与典型的视觉相关现象 196

第二节 耳的听觉功能 197

一、听觉形成的机械活动传递过程 198

二、耳蜗的感音功能 201

第三节 前庭器官的运动觉和位置觉功能 204

一、前庭器官感受细胞的换能 204

二、前庭器官的功能 205

三、前庭反应 206

第四节 鼻的嗅觉功能 207

第五节 舌和口腔的味觉功能 208

第十章 神经生理

210

第一节 神经元和胶质细胞生理 210

一、神经元与胶质细胞的基本功能 211

二、神经元间的信息传递 216

第二节 神经系统的感觉功能 228

一、感觉的一般规律 228

二、躯体感觉 229

三、内脏感觉 233

四、特殊感觉 235

第三节 躯体运动神经生理 237

一、神经系统对反射性运动的调节 237

二、神经系统对随意性运动的调节 242

第四节 内脏活动神经生理 247

一、自主神经系统结构和功能特征 247

二、脊髓及低位脑干对内脏活动的调节 251

三、下丘脑对内脏活动的调节 251

四、大脑皮层对内脏活动的调节 252

第五节 学习记忆及其他行为神经生理	252	第六节 觉醒睡眠	260
一、学习记忆	252	一、大脑皮层电活动	260
二、语言	257	二、觉醒-睡眠周期	261
三、情绪	258	三、觉醒-睡眠周期的产生机制	263
四、本能行为	259		

第十一章 内分泌生理 267

第一节 概述	267	一、甲状腺内分泌	277
一、激素的分类	268	二、甲状腺 C 细胞的内分泌	282
二、激素的作用及其特征	269	三、甲状旁腺的内分泌	283
三、激素作用的信号机制	271	第五节 肾上腺内分泌	284
四、激素分泌调节的一般模式	271	一、肾上腺皮质内分泌	284
第二节 下丘脑内分泌	272	二、肾上腺髓质内分泌	287
一、下丘脑大细胞内分泌	272	第六节 胰岛内分泌	288
二、下丘脑小细胞内分泌	273	一、胰岛素的生物学作用及其调节	289
第三节 垂体内分泌	274	二、胰高血糖素的作用及分泌调节	291
一、腺垂体内分泌	275	第七节 其他组织和器官的内分泌	292
二、神经垂体内分泌	277	一、松果体激素	292
第四节 甲状腺、甲状腺 C 细胞及甲状旁腺		二、前列腺素	292
内分泌	277	三、瘦素	293

第十二章 生殖生理 295

第一节 女性生殖	295	一、性兴奋的反应	303
一、女性的性发育与性成熟	295	二、人类的性反应周期	304
二、卵巢的功能	296	三、性激素对性行为的影响	305
三、卵巢功能的周期性变化及调节	297	第四节 妊娠和分娩	305
第二节 男性生殖	300	一、妊娠	305
一、男性的性发育与性成熟	300	二、分娩	309
二、睾丸的功能	300	三、泌乳	309
第三节 性兴奋与性行为	303		

索引 311

主要参考文献 320

第一章

绪 论

学习要点

掌握: ① 生理学概念;② 内环境和稳态学说;③ 生理功能调节方式。

熟悉: ① 生理学研究任务;② 生理学的研究方法及研究水平。

了解: ① 生理学发展简史;② 体内控制系统。

第一节 生理学的概念

生理学 (physiology) 是研究生物体正常生命的各种功能活动及其内在机制的一门科学,是生物学 (biology) 或生命科学 (life science) 的一个重要分支。

生物体也称机体,泛指一切有生命特征的物体。从简单的细菌到复杂的人类。它们既可以单细胞的形态存在,也可以多细胞形态存在。根据研究对象的不同,生理学又可进一步分类为细菌生理学、植物生理学和动物生理学等。以人体为研究对象的生理学称为人体生理学 (human physiology) 或医学生理学 (medical physiology), 它属于动物生理学的分支。人体生理学在医学领域一般又习惯简称为生理学,故本书以后所提及的生理学均主要指人体生理学。由于生理学研究范围是全部人体活动规律,按照研究对象的不同,又可分为心脏生理学、肾脏生理学、神经生理学等,故通常又将生理学称作一般生理学或普通生理学。

生理学的任务主要是阐明机体所表现的各种正常的生命现象、活动规律及其产生机制,以及机体内、外环境变化对这些功能性活动的影响和机体所进行的相应调节,并揭示各种生理功能在整体生命活动中的意义。比如心脏为什么能够自主搏动? 心脏跳动过程中血液如何流动? 神经体液如何调节心跳和血压? 再如,人体的体温为什么能保持恒定? 肌肉收缩、血管扩缩、汗腺分泌和保持体温的关系以及神经体液因素如何调节体温变化?

生理学是一门实验科学。尽管生理学理论性很强,但其知识体系来自实践观察和科学实验验证,而非单纯理论推测和逻辑论证。如血液循环中关于血流方向的知识来自 17 世纪初英国生理学家哈维活体动物实验 (见下述)。实践观察和实验验证有时可在短时间完成 (急性实验),有时需较长时间如数天或数月 (慢性实验)。由于涉及伦理问题,生理学实践观察或实验的对象一般不是人体本身,而是其他动物。

生理学与医学有着极为密切的关系。所谓的疾病其本质不外乎就是机体生理功能异常改变而导致内环境 (详见下述) 发生自身不能恢复的变化,认识到这一点,我们才能进一步探究一个器官的功能异常如何影响其他器官的功能等,即病理学 (pathology) 和病理生理学 (pathophysiology), 同时也才能理解各种药物治疗疾病的基本原理,即药理学 (pharmacology) 的理论和知识。临床上所谓的治疗其根本目的不外是帮助生物体恢复或重建机体的相对稳定的内环境功能。由此不难看出,理解和掌握正常生命活动发生规律是学习医学的重要前提。不掌握机体正常生理功能过程,医学病理过程和治疗策略也就无从谈起。因此,生理学是药理

学、病理生理学和各临床医学课程的先导课程,同时也一直被视为医学教育课程体系中的核心或骨干课程。

第二节 生理学发展简史

人类自古至今从未停止探讨人体自身奥妙。在古代,人们通过观察和简单解剖,已大致了解了人体基本生命活动规律。但是,受思想观念和科学技术水平等因素制约,人们对人体基本生命活动规律的了解非常粗浅,甚至包含谬误。人类社会进入到16世纪后,自然科学如现代物理学、化学等快速发展,为人类了解自身提供了理论和技术基础,现代生理学伴随解剖学应运而生。以后,随着许多新的技术应用于生理学实验研究,使生理学的研究日益深入,生理学的知识和理论不断得到发展,生理学在生命科学中占有举足轻重的地位,19世纪末设立的有关生命科学和医学的诺贝尔“生理学或医学奖”就是生理学地位的反映。由于研究对象和研究方法的分化,生理学产生了很多分支学科,这些分支学科逐渐发展成为独立的学科,从生理学科分离出来,例如生物化学、生物物理学、细胞生物学、遗传学、免疫学等。目前,生理学仅保留了过去大生理学的经典部分,即有关机体整体的不同行为功能表现、发生过程、分工协同和变化调节机制。

根据发展水平不同,现代生理学发展可大致划分为启蒙发展期、快速发展期和当代生理学3个阶段。

一、现代生理学启蒙发展期(17~18世纪)

以科学实验为特征的近代生理学始于17世纪。1628年,英国医生威廉·哈维(William Harvey, 1578~1657)发表了有关血液循环的名著即《心与血的运动》。在该本历史性著作中,他首次通过实验的方法证实了人和高级动物的血液循环的方向,即血液从左心室射出,通过体循环的动脉血管流向全身组织,然后汇集于静脉血管回到右心房,再经过肺循环进入左心房。由于受研究手段的限制,尚无法知晓动脉与静脉之间是如何连接的,哈维曾经推测动脉血是穿过组织的孔隙通往静脉的。在哈维逝世后第四年(1661年),意大利解剖学家马尔比基(Marcello Malpighi, 1628~1694)利用改制的显微镜证实了动脉与静脉之间存在毛细血管,至此循环生理的结构基础得以阐明。

法国哲学家和科学家笛卡儿(René Descartes, 1596~1650)最早将反射的概念应用于生理学,他认为动物的每一活动都是对外界刺激的必要反应,刺激与反应之间有固定的神经联系,他称这一连串的活动为反射。19世纪初由于脊髓背根负责感觉和腹根负责运动现象的发现,反射概念才最终获得结构与功能的依据。

在18世纪,法国化学家拉瓦锡(Antoine Laurent Lavoisier, 1743~1794)首先发现氧气和燃烧原理,指出呼吸过程同燃烧一样,都要消耗 O_2 和产生 CO_2 ,从而为机体新陈代谢的研究奠定了基础。意大利生理学家伽伐尼(Luigi Galvani, 1737~1798)在用青蛙的腿做实验时,他以铜丝拴着蛙腿悬挂在一根铁制的杠杆上,当风吹动蛙腿使之偶然碰到铁杠杆时,蛙腿肌肉就发生抽缩,这一现象起先被认为是生物组织的生物电刺激了肌肉而引起肌收缩,而实际上是两种不同金属相接触可产生电流,蛙腿肌肉收缩正是由这种电流刺激所致。这一发现一方面促使意大利物理学家伏特(Alessandro Volta, 1745~1827)发明了电池,另一方面促使生物电学这一新的生理研究领域的开始。

二、现代生理学快速发展期(19~20世纪)

19世纪,生理学开始进入全盛时期。首先应提到法国的著名生理学家克劳德·伯尔纳(Claude Bernard, 1813~1878),他在生理学的许多方面进行了广泛的实验研究,并做出了卓越的贡献,特别重要的是他提出的内环境概念(Milieu intérieur)已成为生理学中的一个指导性理论。他指出血浆和其他细胞外液乃是动物机体的内环境,是全身细胞直接生活的环境,内环境的理化性质,如温度、酸碱度和渗透压等的恒定是保持生命活动的必要条件。伯尔纳曾总结道:“The stability of the internal environment [the milieu

intérieur] is the condition for the free and independent life.”即内环境的相对稳定是机体能自由和独立生存的首要条件。这句话被认为是 Bernard 对生命现象高度概括的具有丰富内涵的一句名言。

1847 年,德国生理学家路德维希(Carl Friedrich Wilhelm Ludwig, 1816~1895)发明了记纹器(Kymograph),这是生物科学史上具有划时代意义的重大事件。利用这套装置,配合当时已经创造的水银检压计以及电计时信号器,便可把血压及心肌等肌肉收缩完整地记录在贴于转动的记纹鼓上的烟熏纸上。这等于让心、肺、胃、肠等器官用各自的语言描绘出自己的活动。因此,在随后的一个多世纪里,记纹鼓便成为生理学实验室的必备仪器,对生命科学的发展起了十分重要的推动作用。此外,路德维希还对血液循环的神经调节做出了重要贡献,对肾脏的泌尿生理也提出了有价值的设想。

与路德维希同时代的德国生理学家海登海因(Rudolf Peter Heidenhain, 1834~1897)除了对肾脏泌尿生理提出不同的设想外,还首次运用慢性的小胃制备法来研究胃液分泌的机制,他设计制备的小胃被称为海登海因小胃(Heidenhain pouch);这一小胃制备法后来经俄国著名生理学家巴甫洛夫(Ivan Petrovich Pavlov, 1849~1936)改进为巴甫洛夫小胃(Pavlov pouch),分别证实了胃液分泌的调节既有体液机制又有神经机制,因而他们都对消化生理做出了不朽的贡献。

德国物理学家和生理学家亥姆霍兹(Hermann Ludwig Ferdinand von Helmholtz, 1821~1894)除运用他丰厚的物理学知识对视觉和听觉生理做出了杰出的贡献外,还创造了测量神经传导速度的简易而相当精确的方法,为后人所称道。

20 世纪前半叶,生理学研究在各个领域都取得了丰硕的成果。1906 年英国著名生理学家谢灵顿(Charles Scott Sherrington, 1857~1952)出版了他的经典著作《神经系统的整合作用》,他对脊髓反射的规律进行了长期而精细的研究,为神经系统的生理学奠定了坚实的基础。与此同时,俄国生理学家巴甫洛夫从消化液分泌机制的研究转到以唾液分泌为客观指标对大脑皮层的生理活动规律进行了详尽的研究,提出著名的条件反射概念和高级神经活动学说。

美国生理学家坎农(Walter Bradford Cannon, 1871~1945)在长期研究自主神经系统生理的基础上,于 1929 年提出了著名内部环境稳定或称自稳态的概念(Homeostasis),进一步发展了伯尔纳的内环境恒定的理论,认为内环境理化因素之所以可以在狭小范围内波动而始终保持相对稳定状态,主要依赖于自主神经系统和某些有关的内分泌激素的经常性调节。

三、当代生理学

对人体生理功能的研究,首先是在器官和系统的水平上进行的。对机体功能的认识目前已经深入到细胞和分子水平,从分子水平揭示生理学的现象和细胞活动的本质,不仅对于理解生命现象和各种生理功能的规律十分重要,而且对于治疗疾病和促进人类健康有着非常重要的意义。目前认为,对机体功能的认识还必须提高到整体水平。在生理情况下,各个器官和系统的功能相互协调,从而使机体能够成为一个完整的整体,并在不断变化着的环境中维持正常的生理功能。仅仅由细胞和器官水平上的研究,不可能对整体中各器官、系统之间的联系、协调得到深入的认识。因此还必须从整体水平进行研究,即以完整的机体为研究对象,观察和分析在各种环境和生理情况下不同的器官、系统之间的相互联系、相互协调,以及完整机体对环境变化发生各种反应的规律。所以整体水平的研究比细胞水平和器官系统水平的研究更加复杂。

近年来,生理学研究越来越强调不同研究水平之间的配合、交叉和转化,即把分子、细胞水平的研究成果更快的用于解决生理学的问题,同时把在生理学研究中发现的问题从分子、细胞等水平上进行深入的研究。目前已经可以用基因转移和基因剔除的方法建立各种特殊的转基因动物和基因剔除动物,这对于在整体中观察和研究各种基因的功能提供了新的方法和途径。在目前的“后基因时代”,生理学的发展要求从基因组、蛋白质组、代谢组进入功能研究,并且提出了“系统生物学”的概念,要求用计算生物学的方法对从分子、细胞、器官和整体各个水平研究所取得的大量数据进行分析 and 整合,从而使人们能够从整体上认识分子、细胞、器官和整体之间的相互作用以及完整机体中复杂的生理活动过程,在此基础上,还可以进一步预测生物体的功能和行为。

中国生理学发展简史

中国近代生理学的研究自 20 世纪 20 年代才开始发展。1926 年在生理学家林可胜的倡导下,于 1926 年成立中国生理学会,翌年创刊《中国生理学杂志》,中华人民共和国成立后,改称为《生理学报》。中国生理学家如吴宪、冯德培、张香桐等在这个刊物上发表了不少具有世界影响价值的研究论文,受到国际同行的重视。

第三节 生理学对机体生命活动的基本认识

生理学作为一门研究机体功能的独立学科,已经逐步形成相对成熟的具有生理学学科特色的学术思想。这些学术思想的精髓所在是如何认识机体正常运转的基本模式,即机体正常运转如何依赖不同层次结构的功能整合?机体正常生理状态的本质是什么?复杂的功能活动如何统一协调?

一、机体正常运转依赖于不同层次结构的功能整合

机体是由很多结构相对独立的器官(organ)组成的,机体器官大小、形态和结构组成千差万别。由于器官肉眼可见,人们通常不自觉地将其作为解析复杂机体功能的基点。并将器官承担的功能定义为器官功能(role of organ),也可视为是器官行为(behavior of organ)。由于器官的肉眼可视,故描述和定义大多数器官的功能相对容易。如心脏通过节律性收缩和舒张,承担泵血功能;肾脏通过滤过和重吸收,承担尿生成功能等。生理学认为器官功能了解之后,认识机体整体运转机制需向以下两个方向推进:一是追问器官功能是如何完成的,二是思考单一器官功能能否满足机体整体运转需要。

器官功能是如何实现的呢?器官是由数量不等的不同类型组织细胞组成的,器官中每一类细胞也有自己的不同功能,这里也将细胞承担的功能定义为细胞功能(role of cell)。那么器官中单个细胞的细胞功能与器官功能是什么关系呢?生理学的观点倾向认为,器官功能并非单个细胞的细胞功能代数总和。器官功能是以单个细胞的细胞功能为基础,以扮演着不同角色、参与数量不等的多细胞间依时空顺序分工、协作而完成的。后者实际上是存在于多细胞之间的功能表现,可以将它定义为群细胞行为(behavior of cell mass)。换言之,器官功能是单个细胞功能和群细胞行为的总和。以心脏为例,理解心脏实现泵血功能固然需要理解窦房结细胞、特殊心肌和普通心肌细胞等单个细胞的细胞功能,但若仅限于此,肯定不能清楚理解心脏泵血功能,这是因为,心脏泵血功能还需上述细胞功能按一定时空顺序、特定频率和强度等方面的有机整合才能实现。总之,认为弄清器官功能只需弄清细胞功能的还原论不是生理学思想。同样的道理,要了解细胞功能也必须了解参与细胞这一功能的各分子功能,但不能简单地将细胞功能理解为单个分子功能代数和。

单一器官功能能否满足机体整体运转需要呢?从整体水平上进行研究的生理学思想,就是要以完整的机体为研究对象,观察和分析在各种环境条件和生理情况下不同的器官、系统之间相互联系、相互协调,以及完整机体对环境变化发生各种反应的规律。所以整体水平上的研究比细胞水平和器官、系统水平上的研究更加复杂。

上述细胞分子水平,器官、系统水平和整体水平的 3 个水平的研究,它们之间不是相互孤立的,而是相互联系、相互补充的。要阐明某一个生理功能的机制,一般都需要从细胞和分子,器官和系统,以及整体 3 个水平进行研究,对在不同水平上的研究结果进行分析和综合,然后得出比较全面的结论。目前已经可以用基因敲除(knock-out)和基因敲入(knock-in)的基因打靶技术建立各种特殊的基因剔除动物和转基因动物,甚至可以运用 RNA 干扰(RNA interference, RNAi)的方法对生命体的某一重要蛋白的表达水平进行人为的调节,这对于在整体中观察和研究各种基因的功能起了很大的推动作用。另外还必须指出,随着科学技术的不断发展,人们对机体各种生理现象及其机制的认识今后必定会不断更新、拓展。

人体生理学的研究最先是在器官和系统水平上进行,通过观察和研究器官、系统的活动状况,阐明在机

体生命过程中的作用以及功能活动规律,进而研究多种因素对器官、系统活动的影响。因此,医学生学习的生理学的主要内容就是器官生理学的知识。但仅在器官水平上研究又往往不能更为细致的阐明器官的功能,因为器官功能是由构成该器官的细胞特性所决定。比如肌肉收缩,就必须研究肌肉细胞内部的生理特征来说明整块肌肉为什么会收缩和舒张?再如研究消化功能就必须研究消化道细胞的消化液的分泌、吸收功能;研究视觉功能就必须研究从视网膜到皮层的各级神经信息的传递过程和各级神经元对视觉信息的处理特征的不同等。但最终理解人体的机体功能要上升到整体水平的认识。把机体作为一个整体来看就能比较全面地观察和分析在各种环境条件和生理状态下不同的器官、系统之间相互联系、相互协调的功能特征,也能更好地理解整个机体各个器官、系统对外部环境改变后如何做出的精确地适应性调整,最终维持内环境的相对稳定。比如人在森林里突然遇到了一只凶猛的老虎,人的反应是立刻逃离,而逃离的反应首先由眼看到老虎开始,信息从眼球传到大脑的视皮层(经外侧膝状体),然后视觉信息在大脑皮层上和运动皮层相互作用、相互协调,运动皮层发出指令到脊髓,再支配我们的四肢肌肉,加快肌肉运动而逃离;同时神经系统又调节呼吸系统和循环系统做出相应的改变,神经系统还触发内分泌系统的活动,心跳加快、呼吸加快,同时皮肤血管以及内脏活动都做出相应的调整,以保证肌肉活动。因此可以看出当人体要完成某项任务,机体很多器官和系统都参与其中,身体各个部分之间的活动能够相互配合和协调,保证人体准确完成某种任务。再如大学生要记住某个英语单词,视、听、说、读、写同时协调工作,往往能够很快记住这个单词,这就是因为,在人的大脑皮层上,视皮层、听皮层、语言皮层以及运动皮层之间不是孤立存在的,它们之间的相互作用和协调可以保证人体的功能更为有效。

医学生在学习生理学时,应该注意到生理学的知识有两大类:一类知识是对机体生理活动的基本原则或规律的认识,如组织细胞存在生物电,生物电是组织细胞信息传递的载体;心脏具有周期性收缩舒张的功能,周期性收缩舒张维持血液循环等。此类生理学知识是对机体生理功能的一些基本规律的认识,是定律、核心和精华,大家一定要尽力掌握这些基本知识。另一类生理学知识是关于各种具体的生理现象的描述和对它们的机制的解释,如生物电产生机制和心脏周期性收缩舒张产生机制等。此类生理学知识虽然目前有一定科学性,但尚不完善,随着研究的深入,将会不断得到补充、更新和深化。也希望同学们在这些知识的更新上有所作为,为生理学的发展贡献力量。

二、正常生理是机体内环境和功能活动的相对稳定状态

如前所述,生理学研究的是机体正常生命活动运行规律。那么,人们自然会问机体在什么状态下才是正常?以什么标准衡量正常?如果不回答这类基本问题,生理学就会失去自己的立足点。目前,对这一问题回答仍沿用法国生理学家 Claude Bernard 和美国生理学家 Walter Cannon 的思想。Claude Bernard 认为,生物体基本组成单位是细胞,因而机体的正常可以用细胞是否正常来衡量。细胞是否正常主要取决于细胞生活的环境即细胞外液(extracellular fluid)。细胞外液的 $1/4$ (约占体重的 5%)分布在心血管系统的管腔内,也就是血浆;其余 $3/4$ (约占体重的 15%)分布在全身的组织间隙中,称为组织液(interstitial fluid)(图 1-1)。在 Claude Bernard 看来,细胞外液对细胞能否正常生存与发挥功能如此重要,他于 1878 年特别提出了内环境(internal environment)概念。内环境的提出有效地将细胞所处的环境与机体所在的外环境进行了区分。其后人们进一步从内环境的理化性质角度定性定量认识评价内环境,习惯于评价内环境理化性质的具体指标包括:温度、渗透压、酸碱度、气体组成与分压、溶质(如电解质、葡萄糖、氨基酸、代谢产物等)成分与浓度等。

由于机体时刻都存在着新陈代谢,因此,内环境理化性质的具体指标并非一成不变,常会出现定的波动变化。大量观察发现,即使某部位内环境理化性质的具体指标出现较大幅度的波动变化,相应部位的机体功能也不受显著影响。只有当某部位内环境理化指标变动超出一定范围,相应部位的机体功能才受损害,此时的内环境不再是生理状态而是病理生理学(pathophysiology)状态。1929 年, Walter Cannon 创造性地将内环境理化的狭小范围内波动而又始终保持相对稳定状态概括为稳态(homeostasis)。内环境稳态概念的提出为回答生理学面对的什么是正常生理状态这一抽象而复杂的问题提供了简单明了的答案,从对象到标准, Walter Cannon 帮助人们清晰划分了生理学与病理生理学二者间的界限。根据 Claude Bernard 和 Walter

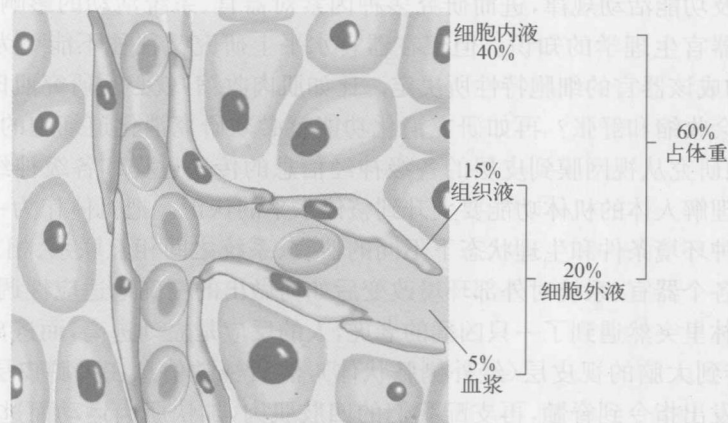


图 1-1 体液组成示意图

Cannon 观点,我们很容易了解到:在正常生理状态下内环境理化性质能保持在一定的水平,其变动范围很小,也就是保持相对的稳定状态。内环境的各种理化性质的变动如果超出一定的范围,就可能引起疾病;反过来,在疾病情况下,细胞、器官的活动发生异常,内环境的稳态就会受到破坏,细胞外液的某些成分就会发生变化,超出正常的变动范围。简言之,如果机体内环境处在稳态,意味着机体处在正常生理状态。如果机体内环境稳态被破坏,机体则处在病理生理状态。

细胞内环境稳态:理化性质、细胞内活性分子功能活动的小幅波动,但又相对稳定。**组织、器官、系统局部环境稳态:**理化性质、细胞内活性分子功能活动、细胞数量与功能活动的小幅波动,但又相对稳定。生理学中关于稳态的概念已经被用于泛指体内各个水平上的生理活动在神经、体液等因素调节下保持相对稳定和相互协调的状况。身体各个器官、系统功能活动的综合结果就是要保持内环境的相对稳定。内环境稳态的维持是各种细胞、器官的正常生理活动的结果,反过来,内环境的稳态又是体内细胞、器官维持正常生理活动和功能的必要条件。尽管几乎所有的器官和系统都参与内环境的稳态维持,但在维持内环境稳态发挥重要作用的系统是呼吸、消化和泌尿等系统。呼吸系统摄取氧气。身体外环境的氧进入肺泡,再自由扩散到血液里,从而补充内环境中的氧;同时内环境中过多的 CO_2 可扩散到肺泡内,经呼吸运动排出体外。消化系统提供营养物质。食物中的营养物质经胃肠道吸收后进入血液,再经过肝脏改变营养物质的化学结构,进入内环境,供细胞有效利用。肾脏排出内环境(血液)的代谢产物,血浆成分由肾小球滤过到肾小管,有用的成分如葡萄糖、氨基酸、各种离子被重吸收,而对身体无用的物质如尿素、尿素和多余的水分、离子最后经尿液排出体外,最终达到维持内环境的自稳态。

三、机体内环境和功能活动受统一调节系统控制

生命有机体时刻探测着相对于自身内环境的外部环境的改变,当外部环境发生改变,如光、声、温度、气味、物体的相对运动等发生改变,人本身的头、躯干和内部的器官等就会发生变化,一旦这些变化被人体探测到,人体本身必须作出相应的调整来适应外部环境的改变。地球上外部环境的改变往往很剧烈,生命体能否生存完全取决于能否快速和精准地适应外部环境的改变,在生物进化过程中,鸟类和哺乳动物,特别是人类由于有了精确调节内环境的自稳态的控制机制,才能很好地适应外部环境的变化。内环境的自稳态主要靠神经调节、体液调节和自身调节系统来实现。神经调节可以快速、精准维持内环境稳定,但持续时间短,而体液调节是全身的、比较弥散的一种调节,持续时间长;自身调节系统是组织、细胞自身对刺激发生的适应性反应过程,既不依赖神经,也不依赖体液,为基因表达调节的一种形式,是一种局部的调节,持续时间也比较长。

(一) 机体调节系统

生理功能的调节(regulation)。机体对各种功能活动进行调节的系统有神经调节系统、体液调节系统和自身调节系统。相应地,存在 3 种调节方式:神经调节(nervous regulation)、体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。