



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材
中国高等教育学会医学教育专业委员会规划教材

全国高等医学院校教材
供基础、临床、预防、口腔医学类专业用

医学生理学

(第3版)

主编 管又飞 刘传勇

Medical Physiology



北京大学医学出版社



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

中国高等教育学会医学教育专业委员会规划教材
全国高等医学院校教材

供基础、临床、预防、口腔医学类专业用

医学生理学

Medical Physiology

(第3版)

主 编 管又飞 刘传勇

副主编 王卫国 朱进霞 高 峰 马春蕾 薛明明

编 者 (按姓名汉语拼音排序)

傅小锁 (首都医科大学)

高 峰 (第四军医大学)

管又飞 (北京大学医学部)

李 晨 (长治医学院)

李建秀 (河北工程大学医学院)

蔺美玲 (兰州大学基础医学院)

刘传勇 (山东大学医学院)

刘云霞 (承德医学院)

马春蕾 (滨州医学院)

马晓松 (深圳大学医学院)

邱一华 (南通大学医学院)

曲丽辉 (哈尔滨医科大学大庆校区)

宋德懋 (北京大学医学部)

王 滨 (齐齐哈尔医学院)

王卫国 (天津医科大学)

薛明明 (内蒙古医科大学)

杨 英 (内蒙古医科大学)

杨秀红 (河北联合大学基础医学院)

张小郁 (兰州大学基础医学院)

赵春玲 (泸州医学院)

朱进霞 (首都医科大学)

北京大学医学出版社

YIXUE SHENGLIXUE

图书在版编目 (CIP) 数据

医学生理学 / 管又飞, 刘传勇主编. —3 版. —北京: 北京大学医学出版社, 2013.12

ISBN 978-7-5659-0708-1

I . 医… II . ①管…②刘… III . 人体生理学—高等学校—教材
IV . R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 275813 号

医学生理学 (第 3 版)

主 编: 管又飞 刘传勇

出版发行: 北京大学医学出版社 (电话: 010-82802230)

地 址: (100191) 北京市海淀区学院路 38 号 北京大学医学部院内

网 址: <http://www.pumpress.com.cn>

E-mail: booksale@bjmu.edu.cn

印 刷: 北京圣彩虹制版印刷技术有限公司

经 销: 新华书店

责任编辑: 罗德刚 责任校对: 金彤文 责任印制: 苗旺

开 本: 850mm × 1168mm 1/16 印张: 25 字数: 718 千字

版 次: 2013 年 12 月第 3 版 2013 年 12 月第 1 次印刷

书 号: ISBN 978-7-5659-0708-1

定 价: 55.00 元

版权所有, 违者必究

(凡属质量问题请与本社发行部联系退换)

全国高等医学院校临床专业本科教材评审委员会

主任委员 王德炳 柯 杨

副主任委员 吕兆丰 程伯基

秘书长 陆银道 王凤廷

委员 (按姓名汉语拼音排序)

白咸勇 曹德品 陈育民 崔慧先 董 志

郭志坤 韩 松 黄爱民 井西学 黎孟枫

刘传勇 刘志跃 宋焱峰 宋印利 宋远航

孙 莉 唐世英 王 宪 王维民 温小军

文民刚 线福华 袁聚祥 曾晓荣 张 宁

张建中 张金钟 张培功 张向阳 张晓杰

周增桓

序

北京大学医学出版社组织编写的全国高等医学院校临床医学专业本科教材（第2套）于2008年出版，共32种，获得了广大医学院校师生的欢迎，并被评为教育部“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材。这是在教育部教育改革、提倡教材多元化的精神指导下，我国高等医学教材建设的一个重要成果。为配合《国家中长期教育改革和发展纲要（2010—2020年）》，培养符合时代要求的医学专业人才，并配合教育部“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材建设，北京大学医学出版社于2013年正式启动全国高等医学院校临床医学专业（本科）第3套教材的修订及编写工作。本套教材近六十种，其中新启动教材二十余种。

本套教材的编写以“符合人才培养需求，体现教育改革成果，确保教材质量，形式新颖创新”为指导思想，配合教育部、国家卫生和计划生育委员会在医药卫生体制改革意见中指出的，要逐步建立“5 + 3”（五年医学院校本科教育加三年住院医师规范化培训）为主体的临床医学人才培养体系。我们广泛收集了对上版教材的反馈意见。同时，在教材编写过程中，我们将与更多的院校合作，尤其是新启动的二十余种教材，吸收了更多富有一线教学经验的老师参加编写，为本套教材注入了新鲜的活力。

新版教材在继承和发扬原教材结构优点的基础上，修改不足之处，从而更加层次分明、逻辑性强、结构严谨、文字简洁流畅。除了内容新颖、严谨以外，在版式、印刷和装帧方面，我们做了一些新的尝试，力求做到既有启发性又引起学生的兴趣，使本套教材的内容和形式再次跃上一个新的台阶。为此，我们还建立了数字化平台，在这个平台上，为适应我国数字化教学、为教材立体化建设作出尝试。

在编写第3套教材时，一些曾担任第2套教材的主编由于年事已高，此次不再担任主编，但他们对改版工作提出了很多宝贵的意见。前两套教材的作者为本套教材的日臻完善打下了坚实的基础。对他们所作出的贡献，我们表示衷心的感谢。

尽管本套教材的编者都是多年工作在教学第一线的教师，但基于现有的水平，书中难免存在不当之处，欢迎广大师生和读者批评指正。

王德炳 柯杨

2013年11月

第3版前言

1628年英国医生威廉·哈维(William Harvey)在前人工作的基础上发现了血液循环,把实验方法引入生物学研究,奠定了生理学学科发展的基石和起点。生理学既是阐明生命现象最重要的基础科学,也是生物学和临床医学的重要基础学科,是医学生培养最基本的课程之一。无论何专业(临床、基础、预防、护理和药学)都离不开生理学。生理学的基本理论和基本方法更是医学科学思维方式形成和科学实验研究实施的重要保证。一本好的生理学教材对医学生培养至关重要。

目前生理学科面临着前所未有的机遇和挑战。微观生物学的发展,新兴学科如生物信息学和系统生物学的出现给传统生理学带来了挑战。我们现有教学“三基”(基础理论、基本知识和基本技能)如何与现代生理学的发展有机结合,如何将传统生理学基本知识和前沿学科(如整合生理学)融合是当前广大生理科学工作者和教师面临的重要问题。新的第3版教材在这方面作了大胆尝试。

众所周知,我国的医学教育处于快速变革时期,医学教育的学制经历了三年、四年、五年、六年、七年和八年的不断变动。在这种多层次、多轨道的教学中,以五年制医学教育推行和实施的时间最长、覆盖范围最广;在众多的教材中以5年制的教材最为成熟。本教材又是五年制医学生理学教材中的佼佼者,曾被评为普通高等教育“十五”、“十一五”国家级规划教材。

《医学生理学》前两版由北京大学医学部学术造诣高深、教学经验丰富的朱文玉教授主编,以内容严谨著称。第3版由我国年轻的生理学者、教育部长江学者特聘教授和国家杰出青年基金获得者、科技部973项目首席科学家管又飞教授和山东大学医学院副院长刘传勇教授主编,一批生理学科科研和教学一线的优秀青年教师加盟编著。本教材在传承前2版优良特色的基础上,更树新风。期望新版《医学生理学》教材为广大师生所喜爱!

唐朝枢

2013年11月

目 录

第一章 绪 论.....1	第六章 消化和吸收.....151
第一节 生理学简介1	第一节 概 述151
第二节 生命活动的基本特征2	第二节 口腔内消化158
第三节 内环境及其稳态4	第三节 胃内消化161
第四节 机体功能的调节6	第四节 小肠内消化169
第二章 细胞的基本功能.....9	第五节 大肠内消化175
第一节 细胞膜的基本结构和功能 ...9	第六节 吸 收178
第二节 物质跨细胞膜转运11	第七章 能量代谢和体温184
第三节 细胞的生物电活动18	第一节 能量代谢184
第四节 细胞通讯30	第二节 体温及其调节193
第五节 肌肉收缩活动40	第八章 肾的排泄功能.....203
第三章 血 液.....52	第一节 概 述203
第一节 概 述52	第二节 肾小球的滤过功能207
第二节 血 浆53	第三节 肾小管与集合管的重吸收 和分泌功能211
第三节 血细胞55	第四节 尿液的浓缩和稀释218
第四节 生理性止血61	第五节 尿生成的调节224
第五节 血液凝固61	第六节 血浆清除率228
第六节 血型和输血66	第七节 尿的排放230
第四章 血液循环.....70	第九章 神经系统232
第一节 心脏的生物电活动70	第一节 神经细胞和神经胶质细胞 ...232
第二节 心脏的泵血功能83	第二节 神经元之间的信息传递238
第三节 血管生理91	第三节 神经递质与受体245
第四节 心血管活动的调节102	第四节 神经反射253
第五节 器官循环110	第五节 神经系统的感觉分析功能 ...256
第五章 呼 吸116	第六节 神经系统对躯体运动的调节 ...263
第一节 呼吸器官的功能结构117	第七节 神经系统对内脏功能的调节 ...274
第二节 肺通气原理119	第八节 脑的高级整合功能279
第三节 气体交换129	第十章 感觉器官.....291
第四节 气体在血液中的运输135	第一节 感受器生理291
第五节 呼吸运动的调节142	

第二节	视觉器官	293	第五节	胰腺内分泌	343
第三节	听觉器官	302	第六节	肾上腺皮质内分泌	351
第四节	前庭器官	307	第七节	肾上腺髓质内分泌	358
第五节	嗅觉和味觉	310	第八节	其他器官与组织内分泌	360
第十一章	内分泌系统.....	312	第十二章	生殖.....	363
第一节	内分泌活动的一般原理	312	第一节	男性生殖	363
第二节	下丘脑、垂体与松果体 内分泌	321	第二节	女性生殖	368
第三节	甲状腺内分泌	330	主要参考书目.....		379
第四节	甲状旁腺激素、钙三醇 及降钙素	338	中英文专业词汇索引.....		380

充分考虑到这些差异,必须在人体进行验证,不能简单地把动物实验中观察到的现象直接用来推论人体的生理功能。

生理学作为一门古老的实验性生命科学,其研究方法多种多样,包括生物学技术、化学技术、物理学技术等。随着现代科学技术的迅猛发展,生理学研究方法更加丰富,分子生物学技术、组织学技术、影像技术和模式动物等方法 and 平台的建立和应用,极大地推动了现代生理学研究的发展。

动物实验通常可分为离体 (in vitro) 实验和在体 (in vivo) 实验两类。离体实验是将动物的某种细胞或器官从体内分离出来,在特定的实验条件下进行研究。如将兔的一段小肠游离出来,放置在 37℃ 有氧的营养液中,观察各种刺激作用下小肠运动的变化。由于细胞或器官已从体内取出,实验条件较易控制,结果也易于分析。在体实验则是在完整的动物身上进行的,动物可以是在清醒状态下,也可以是在麻醉状态下。如在麻醉后做兔颈动脉插管,观察各种刺激对血压的影响;又如在麻醉条件下给狗做胃瘘手术,待其清醒后观察胃液分泌的调节。前者又称急性实验,后者则称为慢性实验。慢性实验可在较长时间内对该动物重复多次观察。在体实验由于所观察的器官在整体内,可观察各器官间的相互作用,较离体实验的结果更接近于生理状态,但因体内因素错综复杂,不易控制,对个别因素的作用及其机制的深入了解往往受到一定的限制。

人体的基本结构和功能单位是细胞,不同细胞构成了不同的器官,各种器官又相互联系组成了不同的功能系统,各系统相互协调构成了一个统一的整体。因此,生理学的研究又常被划分为数个水平,如细胞及分子水平、器官及系统水平、整体水平。细胞和分子水平的研究是以细胞和构成细胞的分子为研究对象,如细胞受刺激时细胞膜离子通道的变化、细胞内信息的转导、基因的表达改变等。器官和系统水平的研究主要研究各器官和系统的功能活动及各种因素对其功能的影响,如心脏的射血功能、肺的通气功能等。整体水平的研究是以完整的机体为对象,研究不同生理条件下机体各部分的协调活动以及与外界环境相适应的规律和机制,如运动时循环、呼吸、能量代谢、体温调节等多系统、多器官的协调活动及其机制。

不难看出,要阐明某一生理功能的机制,揭开生命活动的奥秘,我们必须采用多种实验方法,在不同水平上全面的深入的研究。

第二节 生命活动的基本特征

人体生命活动的基本特征主要有 4 个方面,即新陈代谢、兴奋性、适应性和生殖。

一、新陈代谢

机体不断地从环境中摄取营养物质以合成为自身的物质(合成代谢),同时又不断地分解自身的物质(分解代谢),并将其分解产物排出体外。机体这种不断破坏和清除衰老的结构,重建新的结构的吐故纳新过程称为**新陈代谢**(metabolism)。

物质的合成需要摄取和利用能量,而物质在分解过程中又会将蕴藏在化学键内的能量释放出来,作为机体各种生理活动的能量来源并维持体温。因此,新陈代谢包含着物质转变(物质代谢)和能量转换(能量代谢)两个密不可分的过程。

一切生命活动都是建立在新陈代谢的基础上的,新陈代谢一旦停止,生命也将随之终结。

二、兴奋性

机体所处的环境是经常在发生变化的,正常情况下,机体会对环境的变化作出适当的反应。生理学中常将能引起机体发生一定反应的内、外环境条件的变化称为**刺激**(stimulus),而将刺

激引起机体的变化称为**反应** (reaction)。

刺激的种类很多,按其性质可分为物理性刺激(如声、光、电、机械、温度、射线等)、化学性刺激(如酸、碱、药物等)、生物性刺激(如细菌、病毒及其毒素等)。就人类而言,社会因素和心理活动构成的刺激,对人体的生理功能和疾病的发生、发展也具有十分重要的作用。

并非所有的刺激都能引起机体发生反应。刺激引起反应必须具备三个条件,即足够的刺激强度、足够的刺激作用时间和适宜的强度-时间变化率(单位时间内刺激强度的变化幅度)。如果将刺激作用时间和强度-时间变化率固定不变,只改变刺激强度,则刚能引起组织细胞产生反应的最小刺激强度称为**阈强度**,简称**阈值** (threshold)。刺激强度低于阈值的刺激称为**阈下刺激**,刺激强度大于阈值的刺激称为**阈上刺激**。

反应是细胞、组织、器官乃至整个机体对各种刺激所产生的特异性的表现。反应可概括为两种类型,即兴奋(excitation)和抑制(inhibition)。兴奋是指细胞或组织在受到刺激后,由相对静止的状态转变为活动状态,或由较弱的活动状态转变为较强活动的状态;抑制是指接受刺激后由较强的活动转变为较弱的活动状态,或由活动状态转变为相对静止的状态。如电刺激家兔颈部交感神经引起心跳加快、加强,即为兴奋;若刺激其颈部迷走神经,心跳减慢、减弱,甚至停止,即为抑制。抑制并不是无反应,而是与兴奋过程相对立的另一种主动过程。人体正常的活动表现都是兴奋和抑制相互协调的结果。

不同的细胞或组织兴奋时的表现各不相同,如肌细胞兴奋时表现为收缩,腺细胞兴奋时表现为分泌,神经细胞表现为产生和传导冲动。但它们在上述表现之前都会产生一种共同的生物电反应,即产生动作电位(将在第二章中介绍),近代生理学将组织细胞对刺激产生动作电位的能力称为**兴奋性** (excitability);将能对刺激产生动作电位的组织称为**可兴奋组织**;将组织细胞受刺激后产生动作电位称为**兴奋** (excitation)。

兴奋性是机体生命活动的基本特征之一,但不同组织细胞,或同一组织细胞在不同情况下,对刺激反应的能力并不相同,即组织细胞的兴奋性是一个变数。用什么来衡量组织细胞的兴奋性?最常用的指标就是上面提到的刺激的阈值。兴奋性高的组织细胞,对弱的刺激便能产生兴奋,即其刺激阈值较低;只对很强的刺激才产生兴奋的组织,表示其兴奋性较低,其刺激阈值也高。简言之,组织细胞兴奋性的高低与阈值的大小呈反变关系,即

$$\text{兴奋性} \propto \frac{1}{\text{阈值}}$$

三、适应性

机体根据内、外环境的变化而调整体内各部分活动和相互关系的功能称为**适应性** (adaptability)。适应可分为行为性适应和生理性适应两种。

行为性适应常有躯体活动的改变。如在低温环境中机体会出现趋热活动;遇到伤害性刺激时会出现躲避活动。行为性适应在生物界普遍存在,属于本能性行为。

生理性适应是指身体内部的协调性反应。如在高原低氧环境中生活的人,血液中红细胞和血红蛋白会增加,以增强运输氧的能力;在强光照射下,瞳孔缩小以减少光线进入眼内对视网膜的损伤。

四、生殖

人体生长发育到一定阶段时,男性和女性两种个体中发育成熟的生殖细胞相结合时,可形成与自己相似的子代个体,这种功能称为**生殖** (reproduction)。生殖是人类得以繁衍后代,延续种系的基本生命特征(详见第十二章)。

第三节 内环境及其稳态

人类和一切生物都生活在地球表面的广阔空间中，我们通常将这个空间称为**外环境**（external environment）。外环境包括自然环境和社会环境，它们对人体的各种功能活动具有重要意义。

内环境是相对于人体所处的外界环境而言的。人是一种多细胞生物体，人体内绝大多数细胞与外界环境没有直接的接触，而是浸浴和生存在细胞外面的液体——细胞外液中。在生理学（乃至整个医学）中，通常将细胞外液称为**内环境**（internal environment）。

人体内的液体统称为体液，约占成年人体重的 60%，其中 2/3 分布于细胞内，即细胞内液；其余 1/3 分布于细胞外，即细胞外液。细胞膜将细胞外液和细胞内液分隔。细胞外液主要由组织液、血浆、淋巴液和脑脊液等组成，构成了人体生命活动的内环境（表 1-1）。为了维持细胞功能，细胞外液和细胞内液的组成有很大不同，其主要组成成分的差别见表 1-2。

表 1-1 人体内液体的分布

	成年男性	成年女性	新生儿
总体液	60	50	75
细胞内液	40	30	40
细胞外液	20	20	35
血浆	4	4	5
组织液	16	16	30

所有数值均以体重的百分数表示

表 1-2 细胞内液和细胞外液的组成成分

成分	细胞外液	细胞内液
Na ⁺	145	12
K ⁺	4	120
Ca ²⁺	2.5	0.0001
Mg ²⁺	1	0.5
Cl ⁻	110	15
HCO ₃ ⁻	24	12
磷酸盐	0.8	0.7
葡萄糖	5	<1
蛋白质 (g/dl)	1	30
pH	7.4	7.2

表中数值代表近似于在正常代谢情况下的浓度，所有数值（蛋白质浓度和 pH 除外）的单位是 mmol/L

内环境与外环境明显的不同是，外环境常变幻无常，如气温可低至零下几十度，高至零上几十度，但内环境的理化性质如温度、渗透压、酸碱度及各种离子浓度等则总是保持着相对恒定。内环境理化性质相对稳定的状态称为**稳态**（homeostasis）。内环境稳态是细胞乃至整个机体维持正常生命活动的必要条件。

内环境的理化性质不是静止不变的。由于细胞新陈代谢不断地与细胞外液进行物质交换，如不断地从细胞外液中摄取氧和营养物质，并排出代谢尾产物，因此不断地扰乱或破坏内环境的稳态。外界环境因素的改变也会扰乱内环境，如气温的升高或降低可影响内环境的温度。

内环境的理化性质如何保持相对稳定?实际情况是,机体各细胞、器官虽然不断地在扰乱和破坏内环境,但同时又不断地利用各种机制来维持内环境的稳态,例如呼吸器官通过呼吸运动补充 O_2 和排出 CO_2 、消化器官通过消化和吸收摄入营养成分、泌尿器官通过生成和排尿,排出各种代谢尾产物,参与水、电解质及酸碱平衡的调节等。因此,内环境稳态的保持是一个复杂的生理过程,是一个不断破坏和不断恢复的过程,是一个动态的、相对的稳定状态。

当环境剧烈变化或疾病时,如果器官组织的代偿活动不能维持内环境稳态时,内环境的理化性质可发生较大的变化,整个机体的功能也将发生障碍,严重时可危及生命。例如肾衰竭时,由于代谢产物不能通过尿排出体外,可引起尿毒症。在人的一生中,稳态机制的效能是不同的,新生儿体内许多调节机制未完全发育,如尿浓缩的机制不如成人,因此不能很好耐受缺水;老年人稳态机制逐渐减退,他们对应激或温度变化的耐受弱于年轻人。

内环境及稳态概念的由来与发展

早在 1775 年,英国的一个实验生理学家 C. Blagden 曾以自己的身体进行试验,观察到在空气干燥的条件下,人在 $120^{\circ}C$ 室温下停留 15min,体温仍可保持稳定,而在此温度下,只需 13min 就可烤熟一盘牛肉。此后不久,另一名英国著名科学家 J. Hunter 也报告了他在不同情况下测量了鼠、鸡、蛇、鱼、蛙等动物的体温与外界温度变化的关系,指出高等动物在外界温度变动的情况下,具有完善的保持体温恒定的能力。这些研究正是内环境稳定思想的萌芽。

内环境 (*milieu interieur*) 概念的正式提出当推法国生理学家 C. Bernard。1857 年,他在一次讲座中指出:“有机体所表现的对外环境的独立性乃成于下述事实:在生物体内,组织实际上并不直接接受外界环境的作用,而是被一种真正的内环境所防护着,这个内环境主要由在体内循环的体液所组成”。Bernard 在他最后的著作《普通生理学教程;动植物共同的生命现象》中进一步指出,“内环境的稳定是自由和独立生活的首要条件。”“所有的生命机制尽管多种多样,但只有一个目标,就是保持内环境中生活条件的稳定。”Bernard 的这些精辟论述,一直被生理学界所传颂。

进入 20 世纪,随着实验生理学的发展,人们对内环境稳定的认识更趋明确。1929 年,英国生理学家 W. B. Cannon 在其著名论文《生理稳态的组织》中指出:“外界环境的变化使生物体内部产生扰乱,正常情况下这种扰乱保持在很狭窄的范围内,因为系统内的自动调整装置表现出作用,防止了大的波动,保持身体内大部分稳定状态协调的生理反应很复杂、很特殊,我建议用一个特殊的词来指出这种状态,这个词就是稳态 (homeostasis)”。后来 Cannon 在其名著《身体的智慧》中再次明确了稳态的含义:“稳态概念指的是一种状态,一种可变的,但又是相对恒定的一种状态。”

对于内环境稳态是怎样实现的解释,19 世纪中叶,控制论的创始人、著名数学家 N. Wiener 与生理学家 A. S. Rosenbluth 等合作作出了确切的回答,他们指出:“负反馈是稳态得以保持的基本要素。”从而深化了人们对稳态的认识。

在现代生物学和医学中,稳态概念已被大大扩展,它不仅仅指血液、组织液等内环境的稳定状态。1963 年在英国剑桥大学召开的一次关于稳态与反馈机制的生理学会议中,学者们一致认为“在广义上,稳态包括了使有机体大多数稳定状态得以保持的那些协调的生理过程。”“这一概念也能应用于细胞、器官系统、个体以及社会群体水平等不同的组织层次。稳态可以从几毫秒到几百万年。稳态的根本特性在于一些因素的相互作用,使在特定的时间内保持特定的状态。”“稳态并不意味着没有变化,因为稳态是调节机制的作用所向,

可随时间的推移而变动。然而通过这种变化却仍保持在某种紧密的控制之下。”

由上述材料可见,稳态概念已不仅是生理学中的概念,也是在控制论、细胞生物学、遗传学、生态学、临床医学等许多不同学科中广泛应用的重要概念。可以说,稳态是贯穿于生命科学的、具有普遍意义的一个基本概念,它揭示了生命活动的一个重要规律。

第四节 机体功能的调节

当机体内、外环境发生变化时,体内各器官组织的功能及相互关系将发生相应的变化,使机体适应环境的变化,并维持内环境的稳态。人体各器官功能的这种适应性反应称为调节(regulation)。

一、机体功能调节的方式

人体功能存在精确的调节机制,其调节方式主要有三种,即神经调节、体液调节和自身调节。

(一) 神经调节

通过神经系统进行的调节方式称为**神经调节**(nervous regulation)。神经调节的基本方式是反射。**反射**(reflex)是指在中枢神经系统参与下,机体对刺激产生的规律性反应。完成反射的结构基础称为反射弧(reflex arc)(图 1-1),它包括 5 个部分,即感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器。感受器的作用是感受内、外环境变化的刺激,感受器可将各种刺激的能量转换为电信号(神经冲动),沿传入神经传至神经中枢。神经中枢包括脑和脊髓,神经中枢对传入信号进行处理,分析综合后将指示由传出神经传到效应器,改变效应器的活动。例如当强光刺激人眼感受器后,通过传入神经到中枢,再由传出神经至瞳孔括约肌,引起瞳孔缩小,就是一种反射活动(瞳孔对光反射)。反射活动的完成有赖于反射弧结构和功能的完整。反射弧的五个部分中任何一个部分结构或功能遭受破坏,反射活动将不能完成。

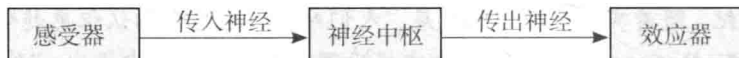


图 1-1 反射弧的基本组成

反射分为非条件反射和条件反射两种。**非条件反射**(unconditioned reflex)是天生具有的,多是人维持生命的本能活动,其反射弧和反应都是比较固定的,如食物入口后对口腔内感受器的刺激引起的唾液分泌。**条件反射**(conditioned reflex)则是后天获得的,是个体在生活过程中建立起来的,例如人们在谈论美味食品时,虽然没有食物的具体刺激,也会引起唾液分泌。条件反射是在非条件反射的基础上建立起来的一种高级神经活动,它大大地扩展了机体适应环境的能力(详见第九章神经系统)。

神经调节的特点是反应迅速、准确,作用持续时间短暂。

(二) 体液调节

体液调节(humoral regulation)是指体内产生的一些化学物质通过体液途径,对某些细胞或组织器官的活动进行调节的过程。这类化学物质主要有:①由内分泌细胞或内分泌腺分泌的激素(hormone),如胰岛素、甲状腺素、肾上腺素等;②由一些组织细胞产生的特殊化学物质,如组胺、5-羟色胺、细胞因子等;③细胞代谢的某些产物如 CO_2 、乳酸等。化学物质到达被调节的组织或器官,主要是通过血液循环运输,但有一些化学物质并不通过血液循环运送,而是

直接进入周围的组织液，通过扩散作用于其邻近的组织细胞。

与神经调节相比较，体液调节的特点是反应较缓慢，作用持续的时间较长，作用面较广泛。一般来讲，体液调节是一个独立的调节系统，但人体内很多内分泌腺的活动直接或间接地受神经的支配和调节，在这种情况下，内分泌腺往往是神经反射传出通路上一个分支（图 1-2）。例如交感神经中枢兴奋时，除可通过神经纤维直接作用于心脏外，同时交感神经纤维还作用于肾上腺髓质，使肾上腺素的分泌增加，通过血液循环加强心脏的活动。这种神经和体液复合调节的作用方式被称为**神经-体液调节**（neurohumoral regulation），神经在其中起主导作用。



图 1-2 神经-体液调节

（三）自身调节

自身调节（autoregulation）是指细胞或组织器官不依赖于神经和体液调节，而是由其自身特性决定对内、外环境变化产生适应性反应的过程。这种调节方式只存在于少数组织和器官。例如在一定范围内，心脏纤维被伸展得愈长，其收缩力将随之增加。由于这种现象在没有神经和体液因素影响下的离体灌流心脏中也同样存在，说明它完全是由心肌自身的特性决定的。

自身调节的特点是影响范围小、调节幅度小、灵敏度较低。自身调节在维持某些器官功能的稳定中具有一定意义。

二、反馈控制

在生理学中，通常将神经中枢或内分泌腺看作是控制部分，而将效应器或靶细胞看成是受控部分。多数情况下，控制部分与受控部分之间往往并不是一种单向信息联系，即控制部分除发出信息改变受控部分的活动外，受控部分也不断有信息返回到控制部分，纠正和调整控制部分的活动。因此，在控制部分和受控部分之间形成一个闭环式的控制回路（图 1-3）。



图 1-3 反馈控制

生理学上通常将受控部分的信息返回作用于控制部分的过程称为**反馈**（feedback）。不难看出，由于反馈的存在，使机体功能的调节达到极其精确的程度。

根据受控部分对控制部分发生的作用效果不同，可将反馈分为两种：负反馈和正反馈。

（一）负反馈

受控部分发出的反馈信息对控制部分的活动产生抑制作用，使控制部分的活动减弱，这种反馈称为**负反馈**（negative feedback）。例如，餐后血糖水平升高，刺激胰岛素分泌，胰岛素使血糖水平降低。当血糖降低后，通过反馈信息反过来又抑制胰岛素的分泌，从而使血糖不致过度降低。

负反馈普遍存在于机体各种功能的调节过程中，它是维持机体内环境稳态的重要控制机制。

(二) 正反馈

受控部分发出的反馈信息加强控制部分的活动,使其活动进一步加强,称为正反馈(positive feedback)。在正反馈情况下,反馈作用与原来的效应一致,促进或加强原效应,使该效应迅速达到预期顶点。例如在排尿过程中,尿液通过尿道时,对尿道感受器的刺激信息返回到排尿中枢可加强膀胱逼尿肌的收缩,使膀胱进一步收缩,直到尿液排尽。此外,分娩时子宫肌肉收缩和血管破损后的凝血过程也都属于正反馈调控,体内的正反馈控制为数不多。

三、前馈控制

前馈控制(feed-forward control)是机体对各种生理活动调控的另一种形式,它是指在控制部分向受控部分发出活动指令的同时或稍前,又通过另一快捷的通路向受控部分发出指令,这一提前到达的指令使受控部分的活动更具有预见性和适应性。例如,人们在进餐时,进餐环境和进食动作(如咀嚼、胃蠕动等)在血糖升高之前即已引起胰岛素分泌,以及时、快速地防止营养物质吸收引起的血糖过度升高。机体各种条件反射都属于前馈控制活动。

与反馈控制相比,前馈控制更为快捷。在机体生理活动的调控中,前馈控制与反馈控制常互相联系、互相配合。

(管又飞 朱文玉)

第二章 细胞的基本功能

生物体从单细胞进化到多细胞，为维持自身的生存，细胞分工组成具有特定功能的组织、器官和系统。人体的细胞总数可达 $10^{14} \sim 10^{15}$ 之多，可分为 200 余种。虽然构成器官系统的各类型细胞在维持内环境稳态中发挥各自独特作用，但又都表现一些共有的基本活动规律。本章即在已有生物学与形态学知识的基础上，从生理学科的角度，进一步阐明细胞工作的基本原理。

第一节 细胞膜的基本结构和功能

一、细胞膜的分子组成与结构

机体所有细胞都由薄膜包被，形成独立的单元结构，这层膜即**细胞膜** (cell membrane)，或称**质膜** (plasma membrane)。不仅是细胞的整体，细胞内的各种细胞器也具有相似的结构，可统称为**生物膜** (biomembrane)。细胞膜分隔细胞整体与周围的环境，构成一道屏障，不仅维护细胞内的微环境，还可选择性地转运某些物质，进行物质交换，维持新陈代谢；接转内、外环境变化的信息，调整细胞活动状态等。各种细胞器的膜结构也是它们在细胞内独立存在和发挥特定作用的基本保障。

Overton 早在 1890 年就发现细胞膜对脂溶性物质高度通透，据此推测细胞膜由脂质分子组成。1925 年，Gorter 和 Grendel 在提取红细胞所有脂质后，以单分子形式铺于水溶液表面，发现其面积约为红细胞膜表面积的 2 倍，以此推断细胞膜脂质分子以双层形式排列。20 世纪 30 年代以来，学者们曾提出过多种细胞膜结构的假说。其中，得到较多证据支持，目前依然被广泛认可的是 1972 年 Singer 和 Nicholson 提出的**液态镶嵌模型** (fluid mosaic model)。该学说认为，生物膜的共同结构是以液态的脂质双分子层为基本构架，其中镶嵌着具有不同生理功能的蛋白质 (图 2-1)。

从低等生物至高等哺乳动物，生物膜的分子组成与结构基本相同，主要由脂质、蛋白质和

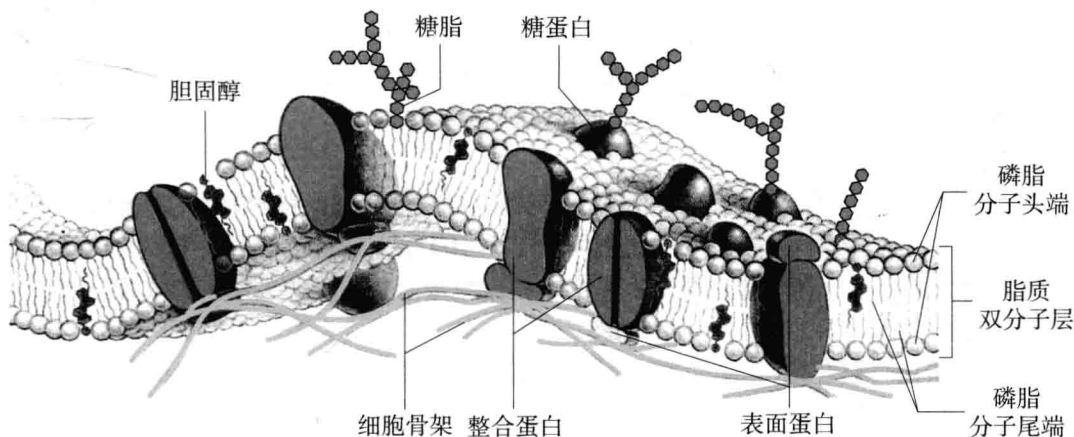


图 2-1 细胞膜的基本构造——液态镶嵌模型

糖类等组成。不同膜中各种物质组成比例不同,一般都以脂质和蛋白质分子为主,糖仅占极少量。膜蛋白质与脂质的比例与膜的功能活动水平有关,功能活跃的细胞膜所含蛋白质比例高,如红细胞膜所含蛋白质与脂质分别为49%与43%;线粒体内膜蛋白质占膜化学组分总量的76%;而功能简单的膜,如神经纤维髓鞘脂质占79%,蛋白质仅18%。此外,细胞膜还含有微量的核酸及离子等。生物膜具有多种功能,除作为细胞或细胞器的屏障起到保护作用外,与物质跨膜转运、信号传递、兴奋传导等功能都有关。膜结构与功能异常可导致多种疾病发生。

(一) 膜脂质

脂质分子是质膜的基本成分。膜脂质主要有磷脂(phospholipide)和胆固醇(cholesterol),通常磷脂占70%以上,胆固醇不足30%,尚有少量糖脂。磷脂分子的理化性质决定了其只有以疏水性尾端相对的双分子层形式排列才能较稳定地存在于水溶液,即体液中,形成具有分隔细胞内、外液作用的生物膜(图2-1)。

1. 磷脂 磷脂可分为甘油磷脂与鞘磷脂两大类。甘油磷脂以甘油为分子骨架,在甘油分子上有3个羟基,其中2个羟基各与1分子脂肪酸相结合,构成磷脂的两条尾部,另一羟基与1分子磷酸相结合,磷酸再与1分子碱基结合,构成磷脂的头部。由于所含碱基的差异,甘油磷脂包含磷脂酰胆碱(卵磷脂)、磷脂酰乙醇胺(脑磷脂)、磷脂酰丝氨酸和磷脂酰肌醇等多种。鞘磷脂以鞘氨醇为分子骨架组成,不含甘油,由1分子鞘氨醇类物质和1分子脂肪酸结合而成。

磷脂为双嗜性分子,头端为亲水性的极性基团,尾端为疏水性的非极性基团。在水溶液中,磷脂分子的极性头端与水分子相互吸引,而非极性尾端则受到水分子排斥。结果造成磷脂疏水的尾端朝内两两相互吸引,而亲水的头端朝外排列,形成脂质双分子层。在电子显微镜下,细胞膜呈相当稳定的“三夹板”构造:靠近细胞质侧和靠近细胞外液侧均为电子致密层,而中间层密度小、较透明,分别厚约2.5nm,总厚度约7.5nm。脂质的熔点较低,体温条件下的膜结构呈液态,具有某种程度的流动性。

脂质双分子层的稳定性和流动性决定了细胞可以承受相当大的张力和外形改变而不致破裂,即使膜结构有时发生一些较小的损伤与破裂,也可自动融合修复,仍能保持连续的双分子层形式。例如,血液中的吞噬细胞能以阿米巴运动变形,从毛细血管内皮的缝隙“挤”入被微生物侵扰的组织;红细胞在随血流穿过比自身直径还窄的毛细血管时,虽然被挤压得变形但不致破裂。

2. 胆固醇 胆固醇分子具有刚性结构,由一个环戊烷多氢菲内核与一个八碳饱和烃链组成。其羟基具有亲水性,而疏水部分埋没于质膜中。胆固醇具有调节膜流动性的作用,其含量愈多,膜流动性愈差。

不同细胞或同一细胞不同部位的膜结构中,脂质的成分和含量可表现不同。如神经元的胞体和树突膜所含蛋白质比例较高,而轴突膜脂质含量比例较高。此外,脂质双分子层构架内、外层所含的脂质分子种类也并非完全对称。体内各种细胞膜的脂类含量均相当稳定,不会因身体的胖瘦而变化。

(二) 膜蛋白质

膜蛋白质多以 α -螺旋的形式分散镶嵌在脂质双分子层中。一般来说,膜蛋白的质量为脂质的4倍左右,但脂质分子的数目为蛋白质的10~100倍。二者比例取决于膜的功能及活动水平,功能越活跃的膜,所含蛋白质比例越高。根据膜蛋白与质膜的关系,大致可分为整合蛋白和表面蛋白两大类(图2-1)。

1. 整合蛋白 整合蛋白(integral protein)或称内在蛋白(intrinsic protein)占膜蛋白质的70%~80%,其肽链结构一次或反复多次穿越脂质双分子层,很难与脂质膜分离。穿越脂膜的次数取决于膜蛋白肽链所含疏水性氨基酸片段的数量。每一疏水性片段长度为20~30个氨基酸残基,相当于膜的厚度,而且分子间相互吸引形成 α -螺旋。疏水性片段与脂质双分子层内