

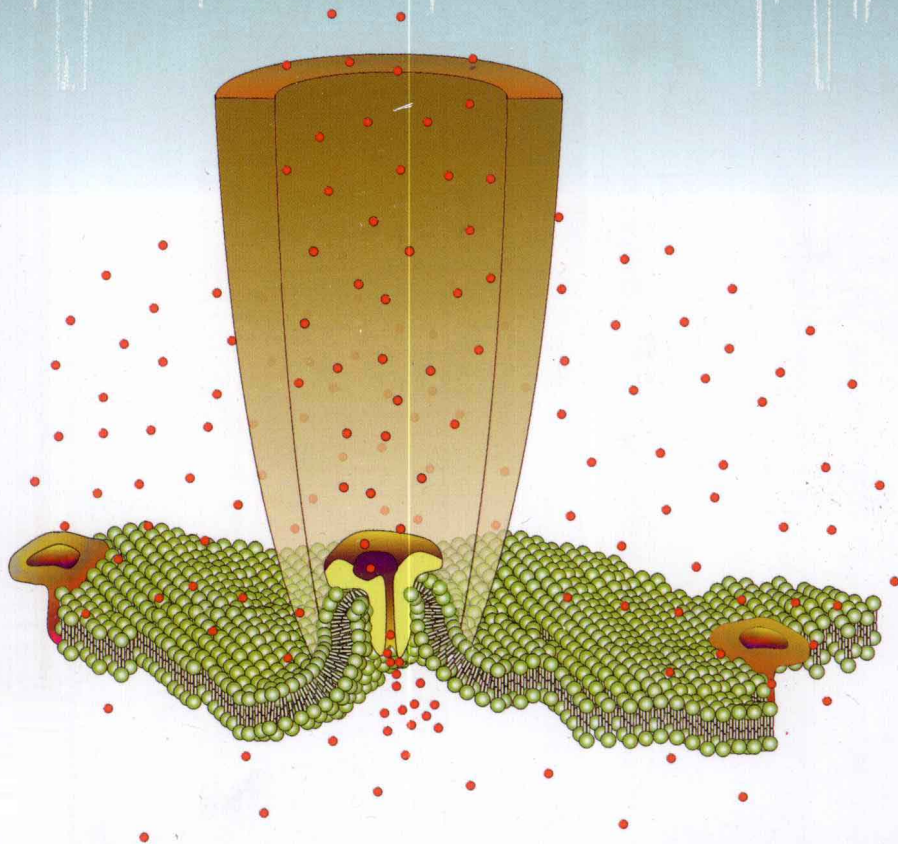


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

生理学原理

Principles of Physiology

主编 梅岩艾 王建军 王世强



 高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

生理学原理

Shenglixue Yuanli

主 编 梅岩艾 王建军 王世强

编 者 (按姓氏拼音排序)

柴 真 陈其才 陈 强
李东风 梅岩艾 彭聿平
孙 刚 王建军 王世强
邹 伟



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

内容提要

本书分为“细胞生理学”、“器官和系统生理学”及“生理活动的调控”三篇。书中结合生理学发展史及当前有争议的重要生理学问题，在系统介绍生理学基本理论知识的同时，适度地引入一些最新发现和进展，并启发性地提出科学问题，培养学生科学思维能力和主动学习能力。此外，该书的每个章节中体现一定的与医学、疾病有关的内容或比较生理学知识，必要的章节中增加部分解剖内容，以适合非医学专业学生的需求。

本书参编者均是活跃在生理学教学和科研第一线的学者，在编写中充分考虑到研究型人才的培养要求，体现了生理学传统性与先进性相互有机融合的特点，同时兼顾不同类型学校的教学需求，强化了细胞生理学知识。适合作为大学本科理科专业生理学课程教材。

图书在版编目(CIP)数据

生理学原理 / 梅岩艾, 王建军, 王世强主编. —北京: 高等教育出版社, 2011. 4

ISBN 978 - 7 - 04 - 031406 - 9

I. ①生… II. ①梅… ②王… ③王… III. 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 (2011) 第 043917 号

策划编辑 王 莉 责任编辑 王 莉 封面设计 张志奇 封面插图 吴昊迪
责任绘图 宗小梅 责任印制 刘思涵

出版发行	高等教育出版社	网 址	http://www.hep.edu.cn
社 址	北京市西城区德外大街 4 号		http://www.hep.com.cn
邮政编码	100120	网上订购	http://www.landrac.com
印 刷	北京中科印刷有限公司		http://www.landrac.com.cn
开 本	889 × 1194 1/16	版 次	2011 年 4 月第 1 版
印 张	25.75	印 次	2011 年 4 月第 1 次印刷
字 数	740 000	定 价	43.80 元
购书热线	010 - 58581118		
咨询电话	400 - 810 - 0598		

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 31406 - 00

前 言

生命科学是研究生物体结构与功能的科学。作为生命科学的一个分支，生理学以人和动物为对象，研究生命活动现象及其发生机制，以及人和动物为适应各种内、外环境变化而发生的旨在维持个体生存和种系繁衍的功能反应和调节过程。生理学与其他生命科学课程一道，构成了大学本科生命科学课程体系的重要方面和支撑点；同时，生理学因其在生命科学中的重要性和不可或缺性，不仅是医学专业的一门基础课程，也是综合性大学生命科学类专业的基础课。虽然国内面向医学专业的各种版本的生理学教材已经很多，但面向综合性大学的生理学教材却相对较少。由于综合性大学生命科学类专业的课程体系与医学院课程体系之间的差异，以及生命科学类专业学生的基础知识背景和他们的培养方向与医学生之间存在较大的差异，编写一本适合于综合性大学生命科学类专业学生使用的生理学教材显得尤为重要。基于这一认识，我们十位同仁走到一起，齐心协力完成了本教材的编写工作。

为了使本教材符合研究型人才的培养要求，体现生理学教材的传统性与先进性相互有机融合的新特点，同时兼顾不同类型学校的教学需求，本书在生理学知识的框架基础上，分为“细胞生理学”、“器官和系统生理学”和“生理活动的调控”三篇，并且强化了细胞生理学知识。在内容上，我们注意了如下各点：①增加了重要生理学事件发现的历史回顾及启示、一些分子和进化水平上的最新发现和深入扩展、目前有争议的重大生理学问题等，以体现生理学的历史沿革、前沿性和先进性；②每个章节中体现一定的与医学、疾病有关的内容或比较生理学知识，必要的章节中增加部分解剖内容，以适合非医学专业学生的需求；③设计了适时出现的可拓展知识广度和深度的提问，培养学生科学思维的能力和解决问题的能力，推动学生的主动学习和研究性学习；④重点名词配有英语，便于学生掌握有关的专业英语词汇。

参加本书编写工作的作者都是活跃在生理学教学和科研第一线的学者，他们是：北京大学王世强教授和柴真教授、辽宁师范大学邹伟教授、复旦大学梅岩艾教授和孙刚教授、华南师范大学李东风教授、兰州大学陈强教授、华中师范大学陈其才教授、南京大学王建军教授、南通大学彭聿平教授。他们将自己长期积累的教学经验和理念凝聚和诠释在本书中，使得本书在格式、内容编排以及知识面的覆盖和拓展上都显示了一些特点。另外，华中师范大学廖晓梅副教授也参与了第三篇的部分编写工作。我们还要感谢郭力恒同学，他为本书绘制了插图，使得本书实现了插图风格和格式的统一，这是本书的一个显著特点且在国内同类教科书中是不多见的。

虽然各位编者编写好这本书做出了许多努力，但由于专业水平和知识的局限性，书中难免存在一些不妥之处乃至错误，恳请读者予以指正（请发邮件至 slxyl2011@qq.com）。

梅岩艾 王建军 王世强

2010年9月28日

目 录

绪 论

- 一、认识生理学的学科内涵····· 1
- 二、了解生理学的发展历程····· 2
- 三、把握生理学的基本概念····· 3
- 四、学习生理学的研究思路····· 5

第一篇 细胞生理学

第一章 生物膜对物质的通透和转运····· 8	2. 质膜钙泵····· 22
第一节 溶质和水的跨膜扩散····· 9	3. 肌(内)质网钙泵····· 23
一、扩散的基本原理····· 9	三、主动转运的一般规律····· 23
1. 穿过脂双层的单纯扩散····· 9	1. 原发性主动转运····· 23
2. 易化扩散····· 10	2. 继发性主动转运····· 24
二、渗透:水的跨膜扩散····· 11	小结····· 24
1. 水的跨膜扩散途径····· 11	思考题····· 25
2. 渗透与渗透压····· 12	推荐阅读材料····· 25
第二节 离子的跨膜流动与细胞膜电位····· 13	第二章 细胞的兴奋····· 26
一、离子通道及其一般性质····· 13	第一节 刺激与动作电位的发生····· 26
1. 钾通道····· 13	一、刺激与兴奋的概念····· 26
2. 离子通道的离子选择性····· 14	1. 什么是刺激····· 26
3. 离子通道的随机活动····· 15	2. 什么是兴奋····· 26
4. 离子通道的激活及其能量转换功能····· 16	二、可兴奋细胞和非可兴奋细胞对电刺激
二、跨膜离子平衡与细胞膜电位····· 17	的反应对比····· 27
1. 离子的跨膜电化学位与离子的平衡	1. 非可兴奋细胞的被动反应····· 27
电位····· 17	2. 可兴奋细胞的被动和主动反应····· 28
2. 离子通道的逆转电位····· 18	三、引发兴奋的条件····· 29
3. 细胞的静息膜电位····· 18	1. 刺激的要素····· 29
第三节 主动转运····· 20	2. 兴奋性····· 29
一、钠钾离子的主动转运····· 20	3. 兴奋后兴奋性的变化····· 30
1. 钠钾泵的基本概念····· 20	4. 刺激后兴奋性的变化····· 31
2. 钠钾泵的功能····· 21	第二节 兴奋在神经纤维上传导····· 31
3. 钠钾泵活动的调节····· 21	一、动作电位在神经信息传导中的意义····· 31
二、钙离子的主动转运····· 21	1. 神经纤维的电缆性质····· 32
1. 钠钙交换····· 21	

2. 动作电位传导的非衰减性	33
二、影响动作电位传导的因素	34
1. 动作电位的传导速度与长度常数的关系	34
2. 有髓鞘神经纤维的跳跃传导	34
三、胞外记录的动作电位	35
第三节 兴奋的离子机制	36
一、兴奋机制的近代探索	36
1. 对生物电的认识	36
2. 兴奋的膜学说	37
二、离子学说	37
1. 离子学说的提出	37
2. 电压钳实验对离子学说的证明	38
三、钠电导和钾电导的激活与失活	39
1. 激活曲线	39
2. 失活曲线与失活机制	40
3. 激活与失活的动力学: Hodgkin-Huxley 模型	41
第四节 多种离子通道参与下的动作电位	42
一、离子通道的研究方法	42
1. 膜片钳电生理技术	42
2. 其他离子通道研究技术	44
二、参与动作电位的主要离子通道	44
1. 动作电位去极化相的离子通道	44
2. 动作电位复极化相的离子通道	45
3. 超极化激活的离子通道	46
三、心脏细胞动作电位的离子机制	46
1. 心肌细胞动作电位	46
2. 起搏细胞动作电位	47
四、细胞动作电位的多态性	47
小结	48
思考题	49
推荐阅读材料	49
第三章 细胞间信息传递	50
第一节 间隙连接与电传递	51
一、间隙连接	51
1. 间隙连接的结构	51
2. 间隙连接的通透性	52
3. 间隙连接的生理功能	52
二、电传递	52
第二节 化学传递的一般规律	53
一、认识化学传递的历史	53
二、化学突触传递的基本机制	54
1. 化学突触的结构与分类	54
2. 化学突触传递的基本原理	56
3. 突触整合与神经回路	57
三、化学突触传递的信使分子——神经递质	58
1. 神经递质的概念	58
2. 神经递质的合成与释放	60
3. 神经递质的量子释放	62
4. 神经递质的灭活与突触囊泡的再生性循环	62
四、受体	63
1. 离子通道型受体	63
2. G蛋白耦联受体	64
3. 酶耦联受体	64
第三节 离子通道型受体介导的突触传递	65
一、N型乙酰胆碱受体介导的突触传递	65
1. N型乙酰胆碱受体的发现	65
2. N型乙酰胆碱受体与神经肌肉接头的兴奋传递	67
二、离子通道型谷氨酸受体介导的兴奋性突触传递	69
1. AMPA受体	70
2. NMDA受体	70
三、离子通道型受体介导的抑制性突触传递	70
1. 离子通道型 γ -氨基丁酸受体	70
2. 离子通道型甘氨酸受体	71
第四节 G蛋白耦联受体介导的突触传递	71
一、G蛋白耦联受体及信号转导	71
1. G蛋白耦联受体	71
2. G蛋白	72
3. G蛋白效应器	72
二、肾上腺素受体的信号转导	74
1. 肾上腺素受体的分类	74
2. 肾上腺素受体与交感神经信号传递	74
三、M型乙酰胆碱受体与副交感神经信号传递	75
1. M受体的分类	75
2. M受体的信号传递	75

四、其他G蛋白耦联受体介导的神经递质 信号传递·····	76	四、横桥活动与化学能转化为机械能的 过程·····	89
1. 代谢型谷氨酸受体·····	76	第二节 兴奋-收缩耦联 ·····	90
2. B型 γ -氨基丁酸受体(GABA _B 受体)·····	77	一、兴奋-收缩耦联的结构和分子基础·····	90
3. 多巴胺受体·····	77	1. 细胞膜与横管·····	90
小结·····	78	2. 肌质网·····	90
思考题·····	78	二、兴奋-收缩耦联过程·····	91
推荐阅读材料·····	78	1. 骨骼肌的兴奋-收缩耦联·····	91
第四章 肌细胞的收缩功能 ·····	80	2. 心肌的兴奋-收缩耦联·····	92
第一节 肌细胞收缩的结构和分子基础 ·····	80	3. 平滑肌的兴奋-收缩耦联·····	93
一、肌细胞的结构·····	80	第三节 肌细胞收缩的生物力学 ·····	93
1. 横纹肌·····	80	一、影响收缩力的因素·····	94
2. 平滑肌·····	83	二、等长收缩和等张收缩·····	94
二、参与收缩的蛋白质分子·····	84	1. 等长收缩·····	94
1. 肌动蛋白·····	84	2. 等张收缩与张力-速度曲线·····	95
2. 肌球蛋白·····	85	三、不同类型的肌纤维·····	95
3. 调节蛋白·····	85	四、骨骼肌收缩强度的调节·····	96
三、肌丝滑行学说·····	87	1. 收缩的总和与强直收缩·····	96
1. 肌丝滑行学说·····	87	2. 运动单位募集反应·····	97
2. 长度-张力曲线·····	88	小结·····	97
		思考题·····	98
		推荐阅读材料·····	98
第二篇 器官和系统生理学			
第五章 血液与血液循环 ·····	100	5. 血浆pH·····	106
第一节 血液与循环系统的进化 ·····	100	三、血液的生理机能·····	106
一、体液和血液的形成·····	100	1. 运输功能·····	106
二、循环系统的进化·····	101	2. 防御功能·····	106
1. 开放式和封闭式循环系统·····	101	3. 缓冲功能·····	107
2. 心脏的进化·····	101	4. 生理性止血功能·····	108
三、血液循环的发现·····	103	四、血液凝固与纤维蛋白溶解·····	108
第二节 血液生理 ·····	103	1. 凝血因子·····	108
一、血液的组成·····	104	2. 凝血机制·····	110
1. 血浆·····	104	3. 血液抗凝系统和纤维蛋白溶解·····	113
2. 血细胞·····	104	五、红细胞凝集与血型·····	115
二、血液的理化特性·····	105	1. ABO血型系统·····	115
1. 血液的颜色·····	105	2. Rh血型系统·····	117
2. 血液的比重·····	106	3. 输血的原则·····	118
3. 血液的黏度·····	106	第三节 心脏生理 ·····	119
4. 血浆渗透压·····	106	一、心脏的泵血功能·····	119
		1. 心动周期·····	119

2. 心脏泵血的动力学	119	推荐阅读材料	159
3. 心输出量与心率	121		
4. 心功能储备	125		
二、心脏的节律性兴奋	125	第六章 呼吸	160
1. 心脏节律活动的发生	125	第一节 动物的呼吸器官及呼吸方式的进化	160
2. 心脏节律性兴奋的传导	127	一、呼吸的意义与进化	160
3. 期前收缩和代偿间歇	129	二、非哺乳动物的通气器官结构及呼吸方式	161
三、心脏功能的检测	129	1. 鱼类的鳃	161
1. 心电图	129	2. 两栖及爬行类的肺通气活动	161
2. 心音	132	3. 鸟类的肺与气囊通气活动	162
3. 超声心动图	133	4. 昆虫的气管	162
第四节 血管生理	134	三、哺乳动物肺的结构与功能	162
一、血管的结构和功能特点	134	1. 呼吸道的功能	163
1. 血管的组织结构	134	2. 肺泡	164
2. 血管分段的结构特征	134	第二节 肺通气	165
二、血流动力学	135	一、肺通气的动力	165
1. 血流与血流量	135	1. 呼吸运动	165
2. 血流阻力	136	2. 肺内压	167
三、血压	136	3. 胸内压	167
1. 动脉血压	137	二、肺通气的阻力	168
2. 静脉血压	140	1. 弹性阻力	168
四、微循环与淋巴系统	141	2. 非弹性阻力	169
1. 微循环结构和功能	141	3. 呼吸功	169
2. 组织液生成与回流	142	三、肺通气功能评价	169
3. 淋巴系统和淋巴回流	144	1. 肺容量	169
第五节 心血管活动的调节	145	2. 肺通气量	170
一、心血管活动的自身调节	145	第三节 气体与血液交换	171
1. 心搏功能的自身调节	145	一、气体交换的原理	171
2. 血管活动的自身调节	147	1. 气体的分压差	172
二、心血管活动的反射性调节	148	2. 气体的溶解度	172
1. 血管和心脏的神经支配	148	3. 气体的扩散系数	172
2. 心血管中枢	150	二、气体在肺和组织的交换	173
3. 压力感受性反射	152	三、肺泡通气与血流量的相互关系	175
4. 心肺容量感受器反射	154	第四节 血液中O_2和CO_2的运输	175
5. 颈动脉体和主动脉体化学感受性 反射	154	一、呼吸色素	175
三、心血管活动的体液调节	155	二、血液中 O_2 的运输	175
1. 全身性体液调节因素	155	1. O_2 的化学结合	176
2. 局部性体液调节因素	156	2. O_2 解离曲线	177
四、动脉血压的长期调节	157	三、血液中 CO_2 的运输	178
小结	158	1. CO_2 的运输形式	178
思考题	159	2. CO_2 解离曲线	179
		3. 血液 CO_2 运输与酸碱平衡	180

第五节 呼吸的调节	180	4. 呕吐	195
一、呼吸中枢和呼吸节律的形成.....	180	三、小肠的运动.....	195
1. 各级呼吸中枢	181	1. 小肠运动的形式	195
2. 呼吸节律的形成	182	2. 小肠运动的调节	196
二、呼吸的反射性调节.....	183	3. 小肠内容物向大肠的推进	196
1. 肺牵张反射	183	四、大肠的运动和排便.....	197
2. 呼吸肌本体感受性反射	184	1. 大肠的运动	197
三、化学因素对呼吸运动的调节.....	184	2. 粪便的形成和排出	197
1. 化学感受器	184	第三节 消化液的分泌及其调节	197
2. CO ₂ 对呼吸的影响	184	一、唾液.....	198
3. 缺O ₂ 对呼吸的影响	185	1. 唾液的成分与作用	198
4. H ⁺ 对呼吸的影响	186	2. 唾液分泌的调节	198
四、运动及特殊环境的呼吸调节.....	186	二、胃液.....	198
1. 运动时呼吸机能的调节	186	1. 胃黏膜和胃腺的结构要点	198
2. 潜水高压的适应	186	2. 胃液的成分与作用	198
3. 高山适应	187	3. 胃液分泌的调节	200
小结.....	187	三、胰液.....	202
思考题.....	187	1. 胰液的成分和作用	202
推荐阅读材料.....	187	2. 胰液分泌的调节	202
第七章 消化、吸收与能量代谢	188	四、胆汁.....	203
第一节 消化系统的组成和一般功能	188	1. 胆汁的成分和作用	203
一、动物的消化系统.....	188	2. 胆囊与胆汁的排放	204
二、消化道结构和神经支配.....	189	3. 胆汁分泌和排放的调节	205
1. 消化道的基本结构	189	五、小肠液.....	205
2. 消化道神经支配	189	1. 小肠液的成分和作用	205
三、胃肠激素.....	191	2. 小肠液分泌的调节	206
1. 胃肠激素的概念	191	六、大肠液.....	206
2. 几种重要的胃肠激素	191	第四节 食物的消化和吸收	206
3. 胃肠激素的生理作用	192	一、糖类的消化和吸收.....	207
四、消化道平滑肌的生理特性.....	192	1. 糖类的消化	207
1. 一般生理特性	192	2. 糖类的吸收	207
2. 电生理特性	192	二、蛋白质的消化与吸收.....	208
第二节 消化道的运动及其调节	193	1. 蛋白质的消化	208
一、咀嚼和吞咽.....	193	2. 肽和氨基酸的吸收	208
1. 咀嚼	193	三、脂质的消化和吸收.....	209
2. 吞咽	193	1. 脂质的消化	209
二、胃的运动.....	194	2. 脂质水解产物的吸收	209
1. 胃运动的形式	194	四、水和电解质的吸收.....	210
2. 胃运动的调节	194	1. 水的吸收	210
3. 胃排空及其控制	195	2. 钠的吸收	211
		3. 钙的吸收	211
		4. 铁的吸收	211

五、维生素的吸收	211	3. 肾小球滤过作用的动力	228
第五节 能量代谢	212	4. 影响滤过率的因素	229
一、能量的来源、转化和储存	212	二、肾小管与集合管的重吸收作用	230
1. 能量的来源	212	1. 重吸收的方式	230
2. 能量的转化	213	2. 肾小管对水和几种物质的重吸收	230
二、能量的消耗及影响因素	213	三、肾小管和集合管的分泌作用	234
1. 体内能量的主要去路	213	1. H^+ 的分泌与 H^+-Na^+ 交换	235
2. 影响能量消耗的因素	214	2. K^+ 的分泌与 K^+-Na^+ 交换	235
3. 能量的平衡	214	3. NH_3 的分泌	236
三、能量代谢率的测定	215	4. 其他物质的分泌	236
1. 直接测热法	215	四、尿生成的调节	237
2. 间接测热法	215	1. 肾血流量的调节	237
小结	216	2. 肾小管活动的调节	238
思考题	216	五、尿的排放	241
推荐阅读材料	217	1. 膀胱与尿道括约肌的神经支配	241
		2. 排尿反射	241
第八章 渗透调节与排泄	218	第四节 尿的稀释和浓缩	242
第一节 离子与渗透平衡	218	一、水的重吸收与尿的稀释或浓缩	243
一、水、离子及渗透压调节	218	二、尿的稀释与浓缩的机制	244
二、不同环境中动物的渗透压调节	219	1. 肾髓质渗透压梯度的形成——逆流倍增作用	244
第二节 脊椎动物的肾与排泄	220	2. 肾髓质渗透压梯度的维持——逆流交换作用	246
一、肾结构的特点	221	3. 髓袢升支粗段内低渗液体的形成——对水的不通透	246
1. 肾单位和集合管	222	4. 稀释尿或浓缩尿的最后形成——抗利尿激素的作用	246
2. 皮质肾单位与髓旁肾单位	223	5. 影响尿稀释和浓缩的因素	246
3. 近球小体	224	小结	247
二、肾血液循环的特征	225	思考题	247
三、肾的神经支配	225	推荐阅读材料	247
第三节 尿的生成与排放	226		
一、肾小球的滤过作用	226		
1. 滤液的形成	226		
2. 滤过膜及其通透性	227		

第三篇 生理活动的调控

第九章 神经系统的感觉功能	250	3. 温度觉感受器	251
第一节 概述	250	4. 机械感受器	251
一、感受器的类型	250	5. 光感受器	251
1. 化学感受器	250	二、感受器的生理特性	251
2. 痛觉感受器和痒觉感受器	250	1. 感受器的适宜刺激	251
		2. 感受器的换能作用	251

3. 感受器对刺激的适应	252	六、与视觉相关的生理现象	271
4. 感受野大小和侧抑制对感觉精度的影响	253	1. 视力	271
三、感觉信息编码和处理	253	2. 视野	272
1. 感觉信息编码的基本方式	253	3. 暗适应和明适应	272
2. 感觉信息处理的基本方式	254	4. 双眼视觉和立体视觉	273
第二节 躯体感觉	254	第五节 听觉	273
一、脊髓与低位脑干的感觉传导与功能机制	254	一、声刺激、听阈和听域	274
1. 浅感觉传导通路	255	1. 声刺激	274
2. 深感觉传导通路	256	2. 听阈和听域	274
二、丘脑的感觉投射与功能	256	二、声音在耳内的传导	276
1. 丘脑核团和类型	256	三、耳蜗对声音的感受和分析	276
2. 丘脑的感觉投射系统	258	1. 耳蜗的结构和柯蒂氏器	276
三、大脑皮质的感觉分析功能及机制	258	2. 耳蜗对声频率的分析及其机制	277
1. 感觉皮质的组构特点	258	3. 毛细胞的换能和耳蜗的生物电现象	280
2. 特异性感觉皮质的分区与功能拓扑表征	259	四、听觉中枢生理	282
第三节 内脏感觉	260	1. 听觉传导通路	282
一、内脏感觉的基本特点	260	2. 听觉中枢生理	282
二、内脏痛与牵涉性痛	260	第六节 其他特殊感觉	283
三、内脏感觉传入及其在皮质的表征	261	一、平衡感觉	283
第四节 视觉	261	1. 前庭器官的结构	283
一、眼的结构	262	2. 前庭器官的功能	284
1. 眼球壁	262	二、嗅觉	285
2. 眼球的内容物	263	三、味觉	286
二、眼的成像与折光调节	264	小结	287
1. 简化眼和眼的成像	264	思考题	288
2. 眼的折光力调节	264	推荐阅读材料	288
3. 眼的折光异常	265	第十章 神经系统对机体运动的控制和调节	289
三、眼的感光换能系统	266	第一节 控制和调节躯体运动的神经结构及神经通路	289
1. 视网膜的结构特点	266	一、脊髓运动神经元和运动单位	290
2. 视网膜的两种感光换能系统	266	1. 脊髓运动神经元	290
3. 感光物质	267	2. 运动单位	291
4. 视杆细胞的感光换能	268	二、脑干及其下行运动通路	291
5. 视锥细胞的感光换能和颜色视觉	268	三、大脑皮层运动区及其下行运动通路	292
6. 色觉障碍	269	四、小脑和基底神经节	294
四、视觉信息处理	270	五、锥体系及锥体外系	294
1. 视网膜	270	第二节 反射性运动和节律性运动	295
2. 外侧膝状体	271	一、反射性运动	295
3. 视皮层	271	1. 牵张反射	295
五、视觉传导通路	271		

2. 腱器官反射	298	1. 交感神经的免疫调节作用	322
3. 屈反射和交叉伸反射	301	2. 副交感神经的免疫调节作用	322
二、节律性运动	301	小结	323
1. 搔抓	301	思考题	323
2. 行走	302	推荐阅读材料	324
第三节 随意运动的发起和控制	302		
一、初级运动皮层	302	第十一章 神经系统的高级功能和其他功能 ..	325
1. 初级运动皮层与随意运动的发起和 控制	302	第一节 研究人类大脑皮层功能的一些方法 ..	325
2. 初级运动皮层对随意运动力量和速 度的编码	304	一、功能磁共振成像	325
3. 初级运动皮层对随意运动方向的 编码	304	二、正电子发射断层成像	326
二、辅助运动皮层和前运动皮层	305	三、脑电图	326
1. 辅助运动皮层在复杂运动编程中的 作用	305	1. 自发脑电活动	327
2. 前运动皮层在上肢目标定向性运动 和运动准备中的作用	305	2. 皮层诱发电位	328
三、小脑	306	第二节 学习和记忆	329
1. 小脑的结构及功能分区	306	一、学习和记忆的现象	329
2. 小脑各功能区在运动调节中的作用 ..	308	1. 学习的形式	329
3. 小脑的运动学习功能	310	2. 条件反射	330
四、基底神经节	310	3. 记忆的形式	331
1. 基底神经节的组成	310	4. 人类的记忆过程和遗忘	331
2. 基底神经节的传入和传出联系	310	二、学习和记忆的机制	333
3. 基底神经节病变所引起的疾病	312	1. 学习和记忆在脑内的功能定位	333
五、去大脑僵直	314	2. 神经生理学机制	333
第四节 神经系统对内脏活动的调节	315	3. 神经生物化学机制	333
一、自主神经系统	315	4. 神经解剖学机制	334
1. 自主神经系统的结构特征	315	第三节 语言和其他认知功能	334
2. 自主神经系统的功能	317	一、大脑皮层的语言中枢	334
3. 自主神经系统的功能特征	317	二、语言加工的 Wernicke - Geschwind 模型	334
二、中枢对内脏活动的调节	318	1. 口语单词复述的语言加工	334
1. 脊髓的内脏调节功能	318	2. 书面内容复述的语言加工	335
2. 脑干的内脏调节功能	318	三、语言功能障碍	335
3. 下丘脑的内脏调节功能	318	1. 失读症	335
4. 大脑皮层的内脏调节功能	320	2. 失写症	335
第五节 神经系统对免疫功能的调节	321	3. 感觉性失语症	335
一、中枢神经系统对免疫功能的调节 作用	322	4. 运动性失语症	335
二、自主神经系统对免疫功能的调节 作用	322	5. 流畅性失语症和传导性失语症	335
		四、大脑皮层语言功能的一侧优势	336
		五、大脑皮层的其他认知功能	336
		第四节 觉醒与睡眠	337
		一、觉醒	337
		1. 觉醒状态维持的机制	337

2. 行为觉醒和脑电觉醒	337	2. 合成	355
二、睡眠	337	3. 功能	356
1. 睡眠的时相	337	4. 分泌调控	357
2. 睡眠的脑电特征和功能表现	338	二、降钙素	358
3. 睡眠发生的机制	339	1. 结构	358
小结	340	2. 作用	358
思考题	341	3. 分泌调节	358
推荐阅读材料	341	第四节 甲状腺	359
第十二章 内分泌	342	一、结构	359
第一节 内分泌的形式与激素	343	二、作用	360
一、内分泌的形式	343	三、分泌调节	360
1. 远距分泌	343	第五节 皮肤来源的1,25 - 二羟维生	
2. 旁分泌和自分泌	343	素D ₃	360
3. 内在分泌	343	一、来源与结构	360
4. 外散分泌	343	二、作用	360
二、激素的化学性质	343	三、合成调节	361
1. 肽类激素	344	第六节 胰岛	362
2. 胺类激素	344	一、胰岛素	362
3. 类固醇类激素	344	1. 结构	362
4. 脂肪酸类激素	344	2. 作用	362
三、激素的作用特点	345	3. 分泌调控	364
1. 激素的信息传递作用	345	二、胰高血糖素	365
2. 激素作用的放大	346	1. 来源与结构	365
3. 激素作用的相对特异性	347	2. 作用	365
4. 激素作用的相对广泛性和持久性	347	3. 分泌调节	365
5. 激素之间的相互作用	347	三、胰岛分泌的其他激素	366
6. 激素分泌的节律性	347	1. 生长抑素	366
第二节 下丘脑-垂体的内分泌功能	347	2. 胰多肽	366
一、垂体前叶激素	348	第七节 肾上腺皮质	366
1. 生长激素	349	一、肾上腺皮质结构与分泌的激素	366
2. 催乳素	350	1. 盐皮质激素	367
3. 阿黑皮素原来源的激素	351	2. 糖皮质激素	367
4. 促甲状腺激素	352	3. 性激素	368
5. 卵泡刺激素和黄体生成素	353	二、肾上腺皮质激素的运输与代谢	368
二、下丘脑与垂体后叶激素	353	三、肾上腺皮质激素的作用	368
1. 催产素	353	1. 盐皮质激素的作用	368
2. 血管升压素	354	2. 糖皮质激素的作用	368
第三节 甲状腺	354	四、肾上腺皮质激素的分泌调控	370
一、甲状腺激素	355	1. 盐皮质激素的分泌调控	370
1. 结构	355	2. 糖皮质激素的分泌调控	370
		第八节 肾上腺髓质	371
		一、肾上腺髓质结构	371

二、肾上腺髓质激素·····	371	4. 睾酮分泌的调节·····	378
三、肾上腺髓质激素的作用·····	372	二、卵巢与女性生殖·····	378
1. 对心血管的作用·····	372	1. 卵巢的结构·····	378
2. 代谢作用·····	372	2. 卵泡的发育与排卵·····	379
3. 应急反应·····	373	3. 卵巢合成的激素·····	380
四、肾上腺髓质激素的分泌调控·····	373	4. 卵巢功能的调节·····	382
第九节 松果腺 ·····	373	5. 月经形成的机制·····	382
一、松果腺分泌的激素·····	373	三、妊娠·····	383
二、褪黑素的作用·····	373	1. 受精·····	383
三、褪黑素分泌的调控·····	374	2. 受精卵的植入·····	384
第十节 胸腺 ·····	374	四、具有繁殖季节的动物·····	384
第十一节 性腺对生殖的调控 ·····	375	第十二节 无脊椎动物的内分泌系统 ·····	385
一、睾丸与男性生殖·····	375	小结·····	386
1. 睾丸的结构·····	375	思考题·····	386
2. 精子的发生过程·····	375	推荐阅读材料·····	386
3. 睾丸分泌的激素·····	377		
参考书目·····	388		
索 引·····	389		

绪 论

在开始学习生理学知识之前，我们需要明确什么是生理学，了解生理学在近代医学推动下产生并且发展成为现代生理学的历程，正确把握生理学的基本概念和研究方法。

一、认识生理学的学科内涵

如果将生物学 (biology) 定义为研究生命现象及其活动规律的科学，生理学作为生物学的一个分支，就是研究生命体功能 (function) 及其机制或机理 (mechanism) 的科学。

生命体以遗传为基础，通过生长发育产生严整的结构；而其基本功能便是新陈代谢、对于不断变化的内外环境变化做出的反应和生殖。在这三大功能中，前两者是为了生命体个体的保存，第三者则是为了实现种系的延续。生理学的任务是在分子、细胞、组织、器官、整体甚至群体的水平上研究这些生理功能的运行和调控机制，例如生物电信号的产生机制、肌肉收缩的发生机制、神经系统和内分泌系统调控机体活动的机制，以及生殖功能及其调控机制等。

根据研究对象的不同，生理学有一系列分支。如果讨论动物的功能及其机制，就叫动物生理学；如果讨论植物的功能及其机制，就是植物生理学；而讨论心脏或肾的功能和机制，就称为心脏生理学或肾生理学等。通常所说的生理学，指的是以人和高等动物为研究对象的生理学，因为生理学是在人类健康需求的推动下，结合人体生理观察和动物实验，产生并发展起来的一门实验科学。

生理学阐述机体的功能问题也必然涉及不同的研究层次。在学科产生和发展的过程中，生理学始终注重对器官和系统功能的阐述。生命体是一个非平衡的开放系统，其内部及其与外环境之间必须不断进行物质、能量和信息的交换，以维持生命体相对有序的低熵状态。消化、呼吸、血液循环、排泄系统等各个系统的功能便是协同完成这种必需的物质和能量的代谢过程。例如，呼吸系统和循环系统共同配合，使内环境和外环境相互联系而实现供氧和排出二氧化碳的功能。同样，消化系统、排泄系统和循环系统共同配合以实现细胞和整个机体有效地取得营养成分和排出废物的功能。本书的第二篇“器官和系统生理学”将阐述这些器官系统各种生理活动的过程和规律以及它们之间的相互关系。

内环境的稳态和各器官系统间的协调是机体维持正常生命活动的基本条件。神经系统和内分泌系统通过遍及全身各处的感受器、神经纤维和循环于血管中的各种激素，形成一个庞大的调控网络，它们不断从外周收集各种功能状态的信息，也将调控信号以生物电和化学信使的形式传送到机体的细胞，从而使各器官系统的功能保持协调，使内环境保持稳定和对内外环境的变化做出适应性反应。本书的第三篇“生理活动的调控”将阐述神经系统和内分泌系统调控机体功能的基本原理。

构成机体的最基本结构和功能单位是细胞，每一器官系统的功能及其调控都与相应细胞的生理特性密切相关。在细胞学说提出之后，随着微观研究技术和分子生物学技术的发展，人类对机体功能及其调

控机理的阐述进入细胞和分子水平。作为现代生理学阐述机体功能及其调控机制的微观基础，本书将“细胞生理学”作为第一篇，从物质跨膜通透和转运这一生命体的普遍功能开始，逐步引伸到兴奋（神经信号的产生）、细胞间通讯（信号的传递和信号的转导）和肌细胞的收缩机制（信号转导和从分子水平分析生命活动的一个完整实例）等细胞功能的分化。为避免教学内容相互重复，本书并未覆盖和深入讨论细胞生理学的全部内容，例如：关于细胞代谢活动及其机理的内容需在生物化学课程中学习，关于细胞内信号转导的内容一直是细胞生物学的重点。因此，通过本书以及生物化学、细胞生物学和其他学科相关内容的学习，才可能对细胞的基本功能活动及有关分子机理有全面的认识，从而在认识器官和系统功能及其调控机理时，能够全面理解基本生命活动如何整合成复杂多样、动态和稳态相统一的整体功能，又如何在个体甚至群体水平升华为物种的生存能力。

二、了解生理学的发展历程

在生物学发展的早期，研究的内容和方式主要是观察生物的大体形态和结构。古希腊思想家亚里士多德（S. O. Aristotle）在公元前4世纪就观察描述了500多种动物，并且解剖了其中的50多种。他著有《动物志》、《动物的结构》、《动物的繁殖》等书，开创性地阐述了动物的分类、形态结构、胚胎发育等方面的知识，被公认为生物学的创始人。公元2世纪，古罗马名医盖仑（C. Galen）根据对猴、猪的解剖，著有《论人体各部位的用途》等书。他提出，消化管吸收的食物在肝变为血液，血液在心脏中穿越室中隔，与来自肺的空气和上帝所赐的热混合后充满生命精气，在心脏的推动下如涨潮和落潮一样，一阵一阵地涌向身体四周。由于盖仑是当时医学界最高权威，并且他的学说与宗教信条有吻合之处，因此盖仑的解剖学及其中的大量错误被奉为不容置疑的教条，统治西方医学达1400年之久。直到16世纪中叶，比利时人维萨里（A. Vesalius）通过细致地解剖人类尸体，建立了近代解剖学，人类对自身的认识才重新得以发展。

以实验研究为特征的生理学成为一门独立的科学，是从17世纪初叶开始的。1628年，英国医生哈维（W. Harvey）首次把实验方法应用于生物学，发现了血液从心脏通过动脉流向各种组织，再经静脉流回心脏的闭路循环（详见本书第二篇）。他发表了有关血液循环的名著《心与血的运动》一书，阐明血液在体内不断循环的新概念，是文艺复兴时期生物学上最重要的成就。哈维首先把物理学的思路和数学方法引入生物学中，并坚持用观察和实验代替主观的推测，成为用实验方法解决生物学和医学问题的典范。因此，哈维被公认为生理学、实验医学和实验生物学的创始人。

哈维逝世后四年的1661年，意大利解剖学家马尔比基（M. Malpighi）将伽利略发明的望远镜改制成显微镜发现了毛细血管，进一步证实和发展了血液循环的理论。此后，随着生物学和其他自然科学的发展，许多新的技术应用于生理学实验研究，使生理学的知识和理论不断得到发展。17世纪，法国哲学家和科学家笛卡儿（R. Descartes）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，并将这一连串的活动称为反射。18世纪，法国化学家拉瓦锡（A. L. Lavoisier）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。同年代，意大利生理学家伽伐尼（L. Galvani）在用青蛙的腿做实验时，发现两种不同金属相接触可产生电流致蛙腿肌肉收缩，这一发现不仅促使意大利物理学家伏打（A. Volta）发明了电池，也开创了生物电学研究领域（见第二章）。

19世纪时，生理学进入了全盛时期。1847年，德国生理学家路德维希（C. F. W. Ludwig）发明了记纹器。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，可把血压波动以及心肌和骨骼肌的收缩曲线完整地记录在转动着的记纹鼓的贴纸上。在随后的一个多世纪里，记纹鼓成为生理学实验室的必备仪器，对生命科学的研究发展起到了十分重要的推动作用。与路德维希同时代的德国生理学

家海登 (R. P. Heidenhain) 首次运用慢性外科手术实验研究胃液分泌的机制, 他设计制备的海登小胃后来经俄国著名生理学家巴甫洛夫 (I. P. Pavlov) 改进为巴甫洛夫小胃。后来的生理学工作者利用这两种小胃获得的实验数据分别证实了胃液分泌存在着体液和神经双重调节机制, 对消化生理学的发展做出了不朽的贡献。法国著名生理学家伯尔纳 (C. Bernard) 在生理学的许多方面进行了广泛的实验研究, 并做出了卓越的理论贡献。他提出的内环境概念已成为现代生理学中的核心内容。Bernard 认为机体生存在两个环境中, 一个是不断变化的外环境, 另一个是比较稳定的内环境。内环境是围绕在多细胞动物的细胞周围的细胞外液。内环境的特点是其理化特性及其组成成分的数量和性质处于相对恒定状态, 为细胞提供适宜的生活环境, 也是维持生命的必要条件。

进入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。具有代表性的是1906年英国著名生理学家谢灵顿 (C. S. Sherrington), 他写的经典名著《神经系统的整合作用》, 为神经系统的现代生理学研究奠定了基础, 标志着现代神经生理学研究的开始。与此同时, 俄国生理学家巴甫洛夫以唾液分泌为客观指标对大脑皮层的生理活动规律进行研究后, 提出了著名的条件反射概念和高级神经活动理论。最值得一提的是美国生理学家坎农 (W. B. Cannon) 在长期研究自主神经系统的基础上, 于1929年提出了著名的稳态概念, 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内分泌激素的经常性调节, 这些调节机制都具有负反馈作用。此后, 控制论、系统分析和电子计算机等一系列新观念、新技术的引进, 使得生理学从现象观察向定量研究方面迈出了一大步。

我国近代生理学的研究始于20世纪20年代。在北京协和医学院生理系主任林可胜先生的倡导下, 于1926年成立了中国生理学会, 翌年创刊《中国生理学杂志》(新中国成立后, 改称为《生理学报》)。学会的成立和专业杂志的出版, 对促进我国生理学的发展起到了强劲的推动作用。当时我国比较集中的研究工作是关于胃液分泌、物质代谢、神经肌肉和心血管运动的神经调节等问题, 并在学术上做出了贡献, 受到国际生理学界的重视。

近半个世纪以来, 由于基础科学和新技术的迅速发展、相关学科间的交叉渗透, 生理学的研究更是日新月异。同时, 由于研究层次的拓展、研究对象的细化和研究技术的发展, 生理学也不断产生分支学科。有些分支学科逐渐发展壮大并从生理学中分离出来, 例如生物化学、生物物理学、药理学、免疫学、内分泌学、神经生物学等都相继成为新的专门学科。这些学科与生理学研究相互交叉和相互渗透, 也推动生理学研究不断取得突破性进展。当前, 随着分子生物学技术在生理学和其他生命科学领域内的广泛应用和后基因组时代的到来, 很多生理学研究以基因变异和表达调控为基础, 深入阐述机体正常功能、异常病变的机理, 使生理学从微观的分子到宏观的系统, 将实验室研究与临床问题紧密结合, 成为现代生命科学中最具整合意义的支柱学科。

三、把握生理学的基本概念

稳态 (homeostasis) 是现代生理学最基本的概念。生命体是由各个器官系统相互联系, 相互作用而构成的一个复杂的整体。生物体不断的代谢、外环境不断的变动都趋于引起内环境的改变。为此, 神经系统和内分泌系统必须不断地对机体的血液循环、呼吸、消化、排泄等生理功能进行调节, 以纠正体温、渗透压、酸碱平衡、物质运输和交换的过分变动, 从而使内环境的各种理化因素的变化都保持在一个较小范围, 即维持稳态。内环境稳态是细胞维持正常功能的必要条件, 也是机体维持正常生命活动的基本条件。

调节 (regulation) 是实现稳态的基本途径, 包括神经调节、体液调节和自身调节三种形式。其中, **神经调节** 是通过中枢的整合以及神经信号在神经纤维上的传导、神经细胞和神经细胞之间的传递来实现