

- 二十一世纪创新立体化医学教材
- 普通高等教育“十二五”国家级规划教材
- 供医学专业使用

生理学

SHENG LI XUE

主编◎王烈成 梅仁彪 王玉良



中国协和医科大学出版社
Peking Union Medical College Press

- 二十一世纪创新立体化医学教材
- 普通高等教育“十二五”国家级规划教材
- 供医学专业使用

生理学

主 编 王烈成 梅仁彪 王玉良

副主编 赵蜀军 钟明奎 朱洁平

编 者 (以姓氏笔画为序)

邓 云 安徽理工大学医学院

王玉良 潍坊医学院

王烈成 安徽医科大学

王 瑜 安徽理工大学医学院

付计锋 安徽理工大学医学院

甘贤兵 安徽中医学院

朱洁平 皖西卫生职业学院

刘 涌 安徽中医学院

赵乐章 安徽医科大学

胡金兰 安徽医科大学

钟明奎 安徽医科大学

赵蜀军 安徽中医学院

梅仁彪 安徽理工大学医学院

黄宏平 皖南医学院



中国协和医科大学出版社
Peking Union Medical College Press

图书在版编目(CIP)数据

生理学/王烈成,梅仁彪,王玉良主编. —北京:中国协和医科大学出版社,2013. 1
二十一世纪创新立体化医学教材

ISBN 978-7-81136-794-2

I. ①生… II. ①王… ②梅… ③王… 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 003999 号

二十一世纪创新立体化医学教材 生理学

主 编 王烈成 梅仁彪 王玉良

责任编辑 邓明俊

出版发行 中国协和医科大学出版社

社 址 北京东单三条 9 号

网 址 www.pumcp.com

印 刷 成都市海翔印务有限公司

开 本 1/16 787×1092

印 张 26

字 数 600 千字

版 次 2013 年 8 月第 1 版

印 次 2013 年 8 月第 1 次

书 号 ISBN 978-7-81136-794-2/R·794

定 价 54.00 元



前言

本教材按照教育部推荐教材的标准要求，面向医学本科相关专业，内容的深度和广度按照五年制教学要求，以适合医学院校学生学习和掌握。在医学基础学科范围内，生理学是研究正常人体生命活动及其规律的重要基础理论学科之一。其任务是揭示生命活动的过程及其发生的原理，以及人体内外环境对它的影响。为学习药理学、病理学、微生物学及免疫学等后续医学基础课奠定基础，并为进一步学习临床课程和参加防治疾病的医疗实践奠定基础。

本教材的编写者均为长期工作在教学一线的教师，具有丰富的教学经验。在教材编写过程中，教材编写组多次召开讨论会，对教材的内容进行细致地讨论和修订。根据培养目标和教学大纲的要求，突出了“三基五性”，即注重基础理论、基本知识和基本技能的教學，注意教学内容的思想性、科学性、先进性、启迪性和实用性，尽可能做到突出重点、照顾全面。在编写过程中力求概念清楚、表达准确、语言精练、内容易懂，便于学生学习、理解与记忆。在编写形式上，为了使學生明确目标、把握重点，我们在每一章节前将教学大纲的熟悉、掌握和了解内容列出，帮助学生能够合理分配学习时间以及便于学生复习和自学；在每一章节之后给出一些思考题，引导学生如何利用所学知识解决实际问题。教材注意基础理论与临床的结合，适当提及案例并分析其生理变化的机制。本教材在能够达到教学目标和学生能够掌握理论知识的前提下，删减了一些理论性较强而实用性较小的内容，如细胞膜电导；增加了知识间的横向联系，如神经、内分泌和免疫系统的相互关系。

本教材由中国协和医科大学和安徽医科大学共同主持编写，参编的人员有（按姓氏笔画为序）：王烈成（第一章，第十章），王瑜、胡金兰（第三章，第四章），邓云、甘贤兵（第六章，第八章），付计锋（第四章，第六章，第八章），朱洁平（第七章，第九章），刘涌（第五章，第十一章，第十二章），赵乐章（第七章，第九章），钟明奎（第五章，第十一章，第十二章），赵蜀军（第二章，第十章），王玉良（第五章，第十章），梅仁彪（第一章，第三章，第四章），黄宏平（第二章，第十章）。由王烈成、梅仁彪、赵蜀军、钟明奎、朱洁平对全书进行了最后统稿。

本教材在编写过程中得到了安徽医科大学、安徽理工大学、安徽中医学院、皖南医学院和皖西卫生职业学院等参编单位的专家、教授及有关人员的大力支持，在此表示衷心的感谢。对教材中尚有不当和错误之处，敬请批评指正。

编者

2013年6月

目 录

第一章 绪论	1
第一节 生理学的研究水平和研究方法	1
第二节 生命活动的基本特征	3
第三节 机体的内环境与稳态	5
第四节 生理功能的调节及其控制系统	6
第二章 细胞的生理功能	11
第一节 细胞膜的物质转运功能	11
第二节 细胞膜电位和细胞的兴奋功能	21
第三节 细胞的信号转导功能	31
第四节 肌细胞的收缩功能	36
第三章 血液	49
第一节 血液的组成与理化特性	49
第二节 血细胞生理	51
第三节 生理性止血	59
第四节 血型和输血原则	65
第四章 血液循环	70
第一节 心脏的生物电活动和心肌的生理特性	70
第二节 心脏的泵血功能	87
第三节 血管生理	99
第四节 心血管活动的调节	118
第五节 器官循环	133
第五章 呼吸	140
第一节 肺通气	141
第二节 肺换气和组织换气	149
第三节 气体在血液中的运输	152
第四节 呼吸运动的调节	158
第六章 消化和吸收	165
第一节 概述	165
第二节 口腔内消化	170
第三节 胃内消化	172
第四节 小肠内消化	179
第五节 大肠内消化	184

第六节 吸收	186
第七章 能量代谢与体温	191
第一节 能量代谢	191
第二节 体温及其调节	203
第八章 尿的生成与排出	217
第一节 肾的功能解剖和肾血流量	218
第二节 肾小球的滤过功能	223
第三节 肾小管和集合管的物质转运功能	227
第四节 尿液的浓缩与稀释	237
第五节 尿生成的调节	243
第六节 清除率	248
第七节 尿的排放	250
第九章 感觉器官的功能	254
第一节 感受器及其一般生理特性	254
第二节 眼的视觉功能	257
第三节 耳的听觉功能	272
第四节 前庭器官的平衡感觉功能	280
第五节 嗅觉和味觉	285
第十章 神经系统	288
第一节 神经系统功能活动的基本原理	288
第二节 神经系统的感觉分析功能	307
第三节 神经系统对姿势和运动的调节	315
第四节 神经系统对内脏活动、本能行为和情绪的调节	327
第五节 脑电活动与觉醒、睡眠	333
第六节 脑的高级功能	338
第七节 神经、内分泌和免疫系统的相互关系	342
第十一章 内分泌	346
第一节 概述	346
第二节 下丘脑与垂体内分泌	356
第三节 甲状腺内分泌	364
第四节 钙磷代谢的内分泌调节	373
第五节 肾上腺内分泌	376
第六节 胰岛内分泌	382
第七节 其他器官和组织分泌的激素	387
第十二章 生殖	391
第一节 男性生殖	391
第二节 女性生殖	395
第三节 妊娠	401
参考文献	405

第一章 绪论

学习目标:

掌握 内环境和稳态的概念;人体功能调节的三种方式及特点;负反馈、正反馈的概念及原理。

熟悉 生命活动的基本特征、前馈控制系统。

了解 人体生理学的任务、研究内容、研究水平和研究方法。

生理学 (physiology) 是生物科学中的一个分支,是研究生物体及其各组成部分正常功能活动规律的一门科学。生物体 (organism) 是自然界中有生命的物体的总称,包括一切动物、植物和微生物。生物体的功能就是整个生物及其各组成部分所表现的各种生命现象或生理作用。大量的研究证明,生命活动是有规律的,其中有些规律符合物理学和化学的一般原理,如气体在肺部和组织的扩散原理;有些规律则是生命活动所特有的,如神经和体液的调节等。人体生理学 (human physiology) 是研究人体各系统、器官和细胞的正常活动过程,特别是各器官、细胞功能活动的机制,不同细胞、器官、系统间的相互联系和相互作用,阐明人体作为一个整体,在复杂多变的环境中各部分的功能活动是如何通过相互协调、相互制约而维持正常的生命活动过程。

生理学的发展与医学的发展是密切联系的。人们在医疗实践和对人体的观察中积累了许多人体生理功能的知识,并通过对于人体和动物的实验研究,进一步探索这些生理功能的内在联系及作用机制,逐渐发展成关于人和动物机体功能的系统性理论科学。医学中关于疾病问题的理论研究是以人体生理学的基本理论为基础的;同时,通过医学实践检验生理学理论是否正确,并不断以新的内容和新的问题丰富生理学理论和推动生理学研究。在现代医学课程体系中,人体生理学是一门重要的基础医学理论课程,它以人体解剖学、组织学为基础,同时又是药理学、病理学等后续课程和临床各课程的基础,起着承前启后的作用。

第一节 生理学的研究水平和研究方法

一、生理学的研究水平

细胞 (cell) 是组成人体结构和功能的基本单位,由不同的组织和细胞构成人体的器官和系统。因此要了解正常人体的生理功能,需要从以下三个不同水平进行研究。

（一）细胞和分子水平的研究

各器官的功能都是由构成该器官的各个细胞特性决定的。例如，心肌细胞的收缩和传导特性，保证心肌不会发生强直性收缩以及心房和心室不会同时发生收缩。细胞水平的研究主要是探索细胞内各超微结构及其功能以及细胞内各种生物分子的特殊的物理化学变化过程，如细胞膜的离子跨膜运动与细胞膜电位的关系；肌丝运动与肌肉收缩的关系等。各种细胞的功能特性取决于何种基因表达，而在不同环境条件下，基因的表达又会发生改变。因此，对于细胞功能的研究需要在细胞和生物大分子的水平上进行，这类研究的对象是细胞和它所含的物质分子，可称为细胞和分子水平的研究。

细胞和分子水平上的研究，一般是将被研究的细胞从整体中分离出来，放在适当的环境中培养，在保持良好状态的前提下再进行研究。然而，正常机体内的细胞并非孤立的，它们相互之间存在密切的联系，故孤立的细胞研究所获得的结果并非完全适用于体内的环境。因此，为了更科学地分析细胞在体内的生理功能，可采用器官和系统水平的研究。

（二）器官和系统水平的研究

这方面的研究着重于阐明某器官和（或）系统对于机体的功能作用，即该器官是怎样进行活动的、它的活动受到哪些因素的控制、该系统内各器官如何协调一致等。例如，关于心脏和血管组成的血液循环系统的生理功能研究，需要阐明在心动周期过程中心脏各部分如何协同活动完成心脏射血；对于维持血压以及组织血液供应，需了解血管内血液流动的动力学特征、心血管活动如何调节等规律。这类研究需要对完整的心脏、血管以及包括相关组织构成的血流动力学进行观察，由于它是以器官和（或）系统作为研究对象，故称为器官和系统水平的研究。

器官和系统水平的研究虽已接近于揭示机体生理功能的发生过程，但是人体作为有机的统一体，生理活动并不等于心、肺、肾等器官生理功能的简单总和，而是在各器官、系统生理功能之间体现着彼此相互联系、相互制约的完整而协调的过程，以服从于整体生理功能的需要。

（三）整体水平的研究

生物体内、外环境无时无刻不在发生变化，机体为适应这些变化，不仅单一器官和系统随之发生相应的调节，而且各器官和系统之间在功能上也不断相互协调，从而使机体在不断变化着的环境中维持正常的生命活动。以完整机体为研究对象，研究其体内各器官、系统之间的相互联系和影响，以及完整机体对环境变化的各种反应规律，称为整体水平的研究，如宇航员在进入太空前需进行失重实验，检测在失重条件下身体心、脑、肺、肾、骨骼肌等各项功能运行指标是否适合机体的生理需求。

上述三个水平的研究既有区别又紧密相关。对细胞和分子水平的研究，有助于揭示生命现象的最为本质的基本规律，并对理解其他水平的生理活动过程具有普遍的指导意义。对器官和系统水平的研究，有利于把复杂的整体生命活动过程化整为零地分别进行研究，从而更加准确地把握机体的生命活动规律。对于细胞和分子水平的研究以及器官和系统水平的研究结果最终需要在整体中进行验证，这样才能全面提示人体功能活动及其规律。

二、生理学的研究方法

生理学是一门实验性科学，其知识来自对生命现象的客观观察和实验研究即生理学实验 (physiological experiment)。早期的一些人体生理知识多来源于对尸体解剖和动物活体解剖，以及对人体器官功能所作的推测。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，英国医生 Harvey 首先通过活体动物解剖研究了血液循环，证明心脏是循环系统的中心，首次阐明了血液循环的途径和规律。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。

(一) 观察

观察 (observation) 是指在不损害人体健康的自然生活条件下，实时观察、记录和分析人体功能活动的客观表现，如测量人体运动前后的呼吸频率和幅度、心率、血压、心电图等变化，这一部分生理学实验为人体实验。随着磁共振等影像技术的进步，可观察的指标逐渐增多，但是由于医学伦理限制其机制研究，因此生理学绝大部分的知识来自于动物实验。

(二) 动物实验

动物实验是以动物为研究对象，根据结果获得的快与慢将动物实验分为急性实验 (acute experiment) 和慢性实验 (chronic experiment)。

急性实验是在实验的当时或不久能够观察到实验结果。急性实验又可分为在体实验 (*in vivo* experiment) 和离体实验 (*in vitro* experiment)。在体实验是动物在麻醉状态下，用手术的方法将所要研究的部位暴露出来，以便进行观察和记录，也称活体解剖实验方法，如将家兔麻醉后行颈动脉插管术，记录其动脉血压，观察静脉注射某些药物或电刺激某些神经对血压的影响。离体实验是将要研究的器官、组织或细胞从体内分离出来，置于一个类似于体内的人工环境中，观察和研究其生理功能，如分离蛙的坐骨神经-腓肠肌标本，观察骨骼肌收缩特性。急性动物实验的优点是可以较严格地控制实验条件，排除非观察因素的干扰，直接、细致地研究细胞、器官或系统的生理功能。但是实验所获结果与正常条件下完整机体的生理功能相比，仍可能有差别。

慢性实验是对动物进行一定处理后，保持外界环境尽可能接近于自然状态，以便能在较长时间内连续观察完整、清醒动物的某项 (些) 生理功能。慢性实验一般在无菌条件下将实验动物所需研究的器官暴露或摘除，破坏某组织或器官，待手术创口愈合后，再观察其暴露器官的某些功能或摘除、破坏某一器官后动物整体功能活动产生的一系列变化。例如将狗麻醉后造成食管漏和胃漏用于研究消化液的分泌，又如破坏某一特定脑区或沉默特定脑区的某一功能基因观察动物的生理功能变化。慢性实验的优点是动物处于清醒状态，可较长时间用于实验，所获实验结果较接近于自然整体状态。与急性实验相比，慢性实验的干扰因素较多，实验条件较难控制。

第二节 生命活动的基本特征

生命活动是指生物体在生命过程中所表现的一切功能活动，如呼吸、血液循环、消化、肌肉运动、排泄和生殖等，以及学习与记忆、语言、思维等脑的高级功能活动。

虽然人体的生命活动是多种多样,但其基本特征是新陈代谢、兴奋性、适应性和生殖。

一、新陈代谢

新陈代谢 (metabolism) 是机体与外界环境之间进行的物质和能量的交换,以及机体内部所实现的物质和能量的转变、转移,以实现自我更新的过程,包括合成代谢和分解代谢两个方面。一方面机体从环境中摄取各种营养物质,经过转化来合成自身成分和储存能量,这个过程称之为合成代谢 (同化作用);另一方面机体又在不断地把自身衰老的组织结构加以破坏和分解,并将废物排出体外,同时释放能量,这个过程称之为分解代谢 (异化作用)。

新陈代谢是生物体生命活动的最基本特征,机体的一切生命活动都是在新陈代谢的基础上实现的,新陈代谢一旦停止,生命活动也就停止,机体随之死亡。

二、兴奋性

机体生活在一定的环境中,当环境发生变化时,机体能主动对环境变化做出相应性的反应,如手被尖锐物刺痛后会立即产生缩手反应,这种反应是兴奋性的一种表现形式。兴奋性 (excitability) 是指可兴奋组织或细胞对刺激产生兴奋的能力或特性。随着电生理学研究内容的不断深入,现代生理学将兴奋性定义为组织细胞接受刺激后产生动作电位的能力或特性。对于那些能够产生动作电位的组织或细胞称为可兴奋组织或细胞,如肌肉、腺体、神经组织等。

反应 (reaction) 是指机体对刺激所产生的一切变化。反应有两种表现形式,一种是组织或细胞某种功能活动由相对静止变为活跃、或由弱变强,即表现为兴奋 (excitation);另一种是组织或细胞某种功能活动由活跃变为相对静止、或由强变弱,即表现为抑制 (inhibition)。兴奋与抑制之间相互联系、相互制约,都是活细胞具有兴奋性的表现。

刺激 (stimulus) 是引起机体反应的内外环境变化的总称。刺激的种类很多,有物理性刺激 (如电、声、光、温度等)、化学性刺激 (如药物、酸、碱等) 和生物性刺激 (如细菌、病毒等)。引起组织细胞发生兴奋的刺激必须在下列参数达到某一临界值:刺激的强度、持续时间及强度-时间变化率。这三项参数对于引起某一组织或细胞的兴奋并不是一个固定值,它们之间存在着相互影响的关系。为了便于比较,通常将刺激持续时间及强度-时间变化率固定不变,则刺激强度的大小作为衡量组织或细胞兴奋性高低的指标。能引起组织或细胞产生兴奋的最小刺激强度,即引起组织或细胞去极化达到某个临界值而引发动作电位的最小刺激强度,称为阈强度 (threshold intensity) 或阈值 (threshold)。阈值低的组织或细胞,易于兴奋,则其兴奋性高;反之,其兴奋性低,说明兴奋性与阈值之间存在着反变关系。凡是刺激强度等于阈值的刺激称为阈刺激 (threshold stimulus);高于阈值的刺激,称为阈上刺激 (suprathreshold stimulus);低于阈值的刺激,称为阈下刺激 (subthreshold stimulation)。正常组织或细胞只有在阈刺激及阈上刺激情况下才表现兴奋。

三、适应性

生物体长期生存在某一特定的生活环境中,包括大气、气压、温度、湿度等,在

客观环境的影响下逐渐形成一种与环境相适应的、适合自身生存的反应模式，称为适应 (adaptation)。生物体所具有的这种适应环境的能力，称之为适应性 (adaptability)。适应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，属于本能性行为适应。生理性适应是指身体内部的协调性反应。长期在高原低氧环境中生活的人，血液中红细胞数量和血红蛋白含量比居住在平原地区的人要高，以增强运输氧的能力；又如在强光照射下，瞳孔缩小以减少光线进入眼内，使视网膜免遭损伤；再如，运动员经过长期的力量训练可使肌肉收缩力量和体积增加；长期经过耐力训练的运动员肌肉耐力、心肺功能得到改善等，这些都是人体对环境变化产生适应的结果。

四、生殖

任何生物体的生命都是有限的，必须通过生殖 (reproduction) 过程进行自我复制和繁殖，使种系得以延续，所以生殖也是生命活动的基本特征之一。生物体生长发育到一定阶段后，能够产生与自己相似的子代个体，这种功能称为生殖或自我复制 (self-replication)。正常人体生长发育到成熟阶段，通过两性交配实现男性生殖细胞和女性生殖细胞相结合，形成新的子代个体。但是，由于近几年生物技术的发展，可以通过克隆技术使生命得到复制，传统的生殖理论和观念受到挑战。

第三节 机体的内环境与稳态

一、体液和内环境

机体的体外生存环境称为外环境，包括自然环境和社会环境。有生命活动的生物体体内含有大量的液体，机体内的液体统称为体液 (body fluid)。成人的体液约占体重的 60%，其中约 2/3 (约占体重的 40%) 的体液分布在细胞内，称为细胞内液；其余约 1/3 (约占体重的 20%) 的体液分布在细胞外，称为细胞外液。根据人体细胞外液分布的部位不同，分别被称作血浆、组织液、淋巴液和脑脊液等。

细胞外液是细胞直接赖以生存的环境，即内环境 (internal environment)。细胞外液与细胞内液的成分有很大差别，如各种离子浓度和蛋白质成分等都有不同。这种差别是维持细胞正常形态、功能以及新陈代谢活动的重要基础。然而，细胞外液和细胞内液并非是完全隔绝的，可通过细胞膜进行物质交换，细胞从细胞外液摄取氧气以及其他营养物质，将产生的二氧化碳和其他代谢废物排放到细胞外液，并随血液循环带走。

二、稳态

细胞正常生命活动的维持需要一个相对稳定的环境条件。机体内的细胞绝大多数生活在内环境中，因此内环境中的各种理化因素，包括水、电解质、渗透压、温度和营养成分等，都必须保持在一个适宜的、相对稳定的水平。这种内环境的理化性质保

持相对稳定的状态称为稳态 (homeostasis), 也称自稳态。美国生理学家 Cannon 于 1929 年首次提出稳态的概念。

内环境的稳态并不是一种固定不变的状态, 而是处于一种相对的动态平衡状态, 表现为内环境的理化性质随机体的功能活动在一定的范围内发生波动, 如人体口腔平均温度维持在 $36.7\sim 37.7^{\circ}\text{C}$, 血浆 pH 值维持在 $7.35\sim 7.45$ 之间等。机体稳态的维持需要全身各系统的共同参与和相互协调来实现, 如血液循环给细胞运送营养物质的同时还将代谢废物运送到相应的排泄器官, 机体内的营养物质主要通过消化器官摄入, 神经和内分泌系统协调各系统间的功能活动等。

随着控制论和其他生命科学的发展, 稳态概念现已被扩展。稳态不仅指内环境理化性质的相对稳定, 而且扩展至机体体内分子、细胞、器官和系统乃至整体各个水平上的生理活动功能在各种调节机制的作用下保持相对的稳定状态。它对控制论、遗传学 (基因的稳态调节)、心理学 (情绪稳态等)、病理学、临床医学等多种学科都有重要意义。

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。如果内环境稳态失衡将会导致疾病, 甚至危及生命, 临床治疗疾病的目的就是维持和恢复机体内环境的稳态。维持机体内环境的稳态主要依靠机体内的反馈控制系统。

第四节 生理功能的调节及其控制系统

人体是由多系统、器官、组织和细胞以一定形式组织起来的, 并且各组成部分之间相互协调、密切配合, 形成一个有序的统一体。机体作为一个整体, 通过体内的调节系统和控制系统对体内、外环境变化做出适应性反应, 以应对外界环境所发生的改变和维持内环境的稳态。

一、生理功能的调节方式

当机体所处的外界环境发生改变, 以及由此导致内环境发生变化时, 体内一些器官、组织和细胞的功能活动会相应地发生改变, 使机体适应外界环境的变化, 并使被扰乱的内环境维持稳定。这种使内环境维持稳定的过程称为生理功能的调节。人体生理功能的调节方式主要有神经调节 (neuro regulation)、体液调节 (humoral regulation) 和自身调节 (auto regulation)。

(一) 神经调节

机体的许多生理功能是通过神经系统的活动来进行调节的, 神经系统活动的基本形式是反射 (reflex)。反射是指在中枢神经系统的参与下, 机体对内、外环境变化产生的规律性应答, 如手被尖锐物刺痛后会立即产生缩手反应, 就是通过反射来完成的。反射的结构基础是反射弧 (reflex arc)。反射弧由五个基本成分组成, 即感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器。感受器能将所感受的各种刺激转变为一定形式的神经电活动, 然后通过传入神经纤维传至相应的神经中枢; 神经中枢对传入信息进行分析 and 综合, 并发出信息 (指令), 通过传出神经纤维将中枢的指令传达到相应的效

应器,发动或改变效应器官的活动。上述是反射的一个基本过程,在以后的各章节中将会介绍神经系统对某种生理功能的具体调节过程。例如,在生理状态下机体的体温始终保持相对稳定,当某种原因使机体产热多于散热时,体温升高,感受温度变化的温度感觉器可通过有关传导通路把温度信息传达到体温调节中枢,经过中枢整合后,再通过自主神经系统调节皮肤血流量、竖毛肌和汗腺活动等,将多余的热量散发出去;反之,当机体散热量超过产热量时,体温调节中枢通过躯体神经调节骨骼肌的活动如寒战等,以及通过内分泌系统改变机体的代谢率,来增加产热。

反射弧在结构和功能上的完整性对于完成反射活动至关重要,反射弧结构上任何一个环节被阻断,都将使该反射不能进行。一般地说,神经反射的特点是反应发生较快,持续时间相对较短,作用局限而精确。

反射可分为非条件反射和条件反射两大类。非条件反射是先天遗传的,是一种初级神经活动,其反射弧比较固定,多与维持生命的本能活动有关,如婴儿的吸吮反射。条件反射是建立在非条件反射基础上,通过后天学习获得的,是一种高级的神经活动。条件反射是在非条件反射的基础上建立起来。条件反射比非条件反射更具有适应性意义。

(二) 体液调节

体液调节是指体内某些细胞合成并分泌的特殊化学物质,借助于体液运输至全身组织细胞或某些特殊的组织细胞,通过作用于组织细胞上相应的受体,对组织细胞的功能活动进行调节。人体内的体液调节主要由内分泌细胞分泌各种激素来实现的。激素(hormone)是由内分泌腺或内分泌细胞分泌的高效能生物活性物质,它是由血液或组织液携带,并在细胞之间传递信息。

腺垂体分泌的生长激素通过血液循环作用于全身组织细胞上的生长激素受体,促进机体的物质代谢和生长发育过程,这种作用方式称为全身性体液调节,也称为远距分泌调节。有些细胞分泌的生物活性物质或代谢产物,如腺苷、组胺、激肽、前列腺素、 H^+ 、CO和 CO_2 等,通过组织液扩散至邻近的细胞,调节邻近细胞的功能活动,这种作用方式称为局部性体液调节,也称为旁分泌调节。

人体内有相当一部分内分泌腺或内分泌细胞直接或间接地受神经系统的调节。在这种情况下,体液调节成为神经调节反射弧上传出神经纤维的一个延长部分,这种调节称为神经-体液调节(neurohumoral regulation),如寒冷刺激通过神经系统引起甲状腺激素的分泌,从而使神经与体液因素共同参与机体体温的调节。

体液调节是一种较为原始的调节方式,其特点是作用缓慢、持久,作用范围较广泛。体液调节对机体生命活动的调节和内环境稳态的维持起重要作用。

(三) 自身调节

自身调节是指组织、细胞不依赖于神经或体液因素,自身对刺激发生的一种适应性反应。例如,正常心肌细胞的初长度增加可增强心肌细胞的收缩力,进而增加心脏每搏量;肾动脉血压在一定范围内变动时,肾血流量基本保持稳定。一般来说,自身调节的幅度较小,也不十分灵敏。

机体的自身调节、体液调节和神经调节三种方式既有各自特点,又密切联系,它们相互配合、共同协调来维持内环境的稳态,保证机体生理功能活动得以正常进行。

二、机体生理功能的自动控制系统

人体内存在许多不同类型的控制系统，精密地对机体各种活动进行调节，甚至在一个细胞内也存在许多精细复杂的控制系统，调节细胞各种功能活动。按传统学科分工，有关细胞、分子水平上的各种控制系统知识在生物化学、分子生物学和细胞生物学等课程中进行讨论，器官水平和整体水平上的各种控制论则主要在生理学课程中讨论。例如神经系统和体液因素对肌肉活动、心血管、呼吸、泌尿、消化，以及能量代谢等功能活动的调控等。

控制系统主要由控制部分和受控部分组成。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。非自动控制系统中的控制部分的活动不受控制部分活动的影响，是一个“开环系统”，在人体内极少见。

(一) 反馈控制系统

反馈控制系统是一种“闭环控制系统”，即由控制部分发出信号（指令），指示受控部分活动，而受控部分活动的信息可被感受器（监测装置）感受，感受器再将受控部分的活动情况作为反馈信号回输到比较器（有稳态值调定点），经比较器比较后，及时改变控制部分的活动，即调整控制部分对受控部分的指令，因而达到对受控部分的精细调控（图 1-1）。由此可见，这种反馈控制系统中的控制部分和受控部分之间形成一个闭环系统，受控部分回输的反馈信号对控制部分的活动可发生不同影响，从而实现受对受控部分活动的调节。若经过反馈调节，受控部分的活动向它原先活动相反的方向发生改变，这种调节方式称为负反馈调节；若经过反馈调节，受控部分活动被进一步加强，这种调节方式称为正反馈调节。

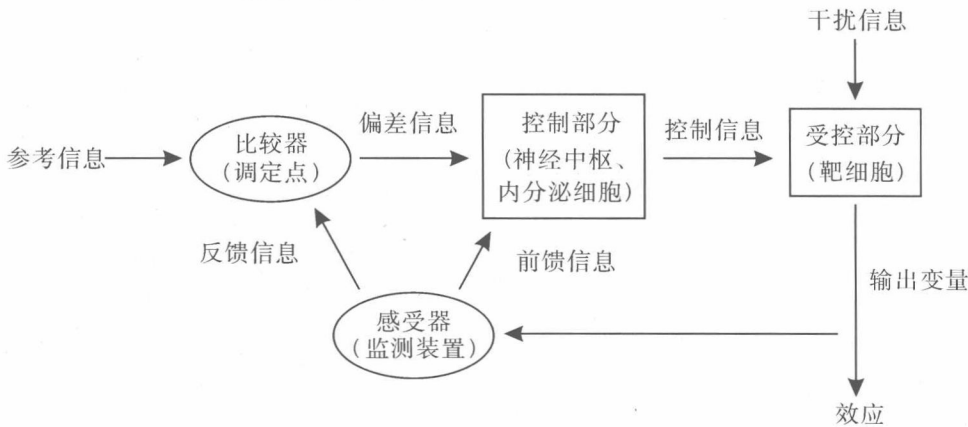


图 1-1 生理功能的自动控制系统示意图

1. 负反馈控制系统 当一个系统的活动处于某种平衡或稳定状态时，若外界或体内某种因素使该系统的受控部分活动减弱或增强，则该系统原先的平衡或稳定状态遭受破坏。由于机体存在有负反馈控制系统，当受控部分的活动减弱时，此信息可通过相应的感受装置反馈给控制部分，控制部分经分析后，发生指令使受控部分的活动增强，从而使原先的平衡状态得以恢复。反之，若受控部分的活动过强，则通过负反馈机制使其活动减弱，其结果也是向原先平衡状态的方向恢复。因此，负反馈控制系统

的作用是使系统的功能活动保持稳定。

在正常生理情况下，体内的控制系统绝大多数是负反馈控制系统，它们对内环境稳态的维持起重要作用。例如，生理情况下，当人体动脉血压由于某种原因高出正常时，分布在主动脉弓和颈动脉窦等部位的压力感受器就能感受到这一变化，将这一信息通过传入神经反馈到心血管中枢，经分析比较后，心血管中枢发出指令调节心脏和血管的活动，使血压回降，从而维持血压的相对稳定。在人体生理活动中有很多这样的例子，在后面的章节中会提及许多负反馈调节的例子。

2. 正反馈控制系统 在正反馈的情况下，控制部分与受控部分是相互促进的，即受控部分活动如果增强，通过感受装置将此信息反馈至控制部分，控制部分经分析后，发出指令使受控部分的活动进一步加强，从而使某一生理过程发挥最大效益或加速完成。与负反馈不同，正反馈不可能维持系统的平衡或稳态，而是失去原先的稳态。在正常人体内，正反馈系统很少。比较典型的正反馈调控有排尿过程、排便过程、分娩过程和血液凝固等。当膀胱内尿液充盈到一定程度时，感受器将此信息通过传入神经传到排尿中枢，排尿中枢经分析后，将指令信息经传出神经传到相应的效应器，引起逼尿肌收缩、内括约肌舒张，尿液进入后尿道；尿液对尿道的刺激可进一步加强排尿中枢的活动，加强排尿反射活动，直至尿液排完为止。再如，当血管某处破裂后，各种凝血因子被相继激活，形成血凝块，使血液凝固，将血管破裂口封住。在病理情况下的恶性循环是通过正反馈调控产生的。例如，在大量失血时，回心血量减少，心脏射出的血量也随之减少，血压明显降低，冠状动脉的血流量减少，这样心肌收缩力减弱，心脏射出的血量就进一步降低，如此反复，最后可导致死亡。

（二）前馈控制系统

前馈控制系统是前馈控制的一种形式，是控制部分发出指令信息使受控部分进行某种活动，同时又通过另一快捷途径向受控部分发出前馈信号（图 1-1），即受控部分在接受控制部分的指令进行活动时，又及时地受到前馈信号的调控，使活动具有预判性和更加准确性，更具有适应性意义。机体的条件反射就是前馈调节。例如，运动员在跑道上听到裁判员喊“预备”时，全身肌肉开始轻度收缩，呼吸加深，心肌收缩力增强和心率加快等。所有的这些活动为即将进行的跑步运动提前做好准备，使机体能够尽快进入剧烈运动状态。再如，在进食前的食物感官刺激（食物的外观和气味等），使食物在未进入口腔之前就可以引起消化液的分泌和消化管的运动加强等消化活动。

与负反馈控制相比，前馈控制需要的时间较短，因为控制部分可以在受控部分活动明显偏离正常之前就发出前馈信号，及时调整受控部分的活动。但前馈控制引起的反应，有可能失误。例如动物见到食物后并没有吃到食物，则唾液分泌就是一种失误。在机体的调控过程中，前馈控制和反馈控制常常是相互配合的，如体操运动员在学习某项动作过程中，大脑运动中枢给相应肌肉发出指令信息，而肌肉在运动过程中，可通过其感受器将肌肉活动的信息反馈到脑，脑对肌肉的实际运动情况与原先设计的动作要求之间的偏差进行分析，再通过前馈信号进行调整；如此经过多次训练后，使中枢发出的前馈信号就更加准确。这实际上就是训练和学习的过程。

（王烈成 梅仁彪）

思考题

1. 机体生理功能的研究一般包括哪些研究水平？
2. 机体基本生命活动有哪些？各有何生理意义？
3. 机体功能活动的调节方式有哪些？各有何特点？
4. 机体内环境稳态是如何维持的？

第二章 细胞的生理功能

学习目标:

掌握 细胞膜的物质转运方式和影响因素; 静息电位和动作电位的概念、特点及其产生的离子机制; 阈强度; 阈电位; 骨骼肌兴奋-收缩耦联。

熟悉 局部电位; 细胞兴奋后兴奋性的周期性改变; 骨骼肌细胞收缩的机制; 肌肉收缩的外部表现和力学分析; 影响肌肉收缩的因素。

了解 细胞膜的基本结构; 钠、钾、钙离子通道对静息电位和动作电位的影响; 细胞的跨膜信号转导功能; 心肌的兴奋-收缩耦联; 平滑肌的收缩功能。

细胞 (cell) 是组成人体和其他生物体的基本结构和功能单位。体内所有的生理功能和生化反应都是在细胞及其产物的物质基础上进行的。只有了解细胞的结构组成和功能, 才能阐明各器官、系统以及整个人体的功能活动机制。

体内的细胞种类众多, 数量巨大, 都是受精卵经过分裂、分化而来的, 如上皮细胞、神经细胞、肌细胞、内分泌细胞、血细胞等。不同的细胞发挥不同的生理功能。人体内除了成熟的红细胞没有细胞核外, 体内的其他细胞结构大致相同, 都是由细胞膜、细胞质和细胞核三部分构成, 细胞质中还含有大量的细胞器, 如线粒体、内质网、溶酶体、高尔基体、核糖体等。活的细胞具有多种生理功能, 每种功能都是与细胞的生理结构密切相关, 如细胞膜具有跨膜转运物质的功能, 溶酶体可以消化部分从细胞外进入细胞内的物质, 线粒体是完成能量代谢的场所, 还有细胞内的微丝、微管系统参与细胞的运动、游走、变形等功能。

第一节 细胞膜的物质转运功能

细胞内是完成物质代谢和能量代谢的主要场所, 而细胞膜则是把细胞生活的外部环境与细胞内成分分隔开的一道天然屏障, 因此, 了解细胞膜的基本结构, 对于掌握细胞膜的物质转运功能具有重要的作用。

一、细胞膜的结构

细胞膜 (cell membrane) 又称质膜 (plasma membrane) 或浆膜, 包被整个细胞, 厚度为 $7.5 \sim 10\text{nm}$, 主要由脂质、蛋白质和少量糖类组成, 其中蛋白质含量约为 55% , 磷脂 25% , 胆固醇 13% , 糖类的含量为 $2\% \sim 10\%$ 。膜中脂质的分子数超过蛋白质分子数 100 倍以上, 主要是磷脂 (phospholipid)、胆固醇 (cholesterol) 和少量糖脂