

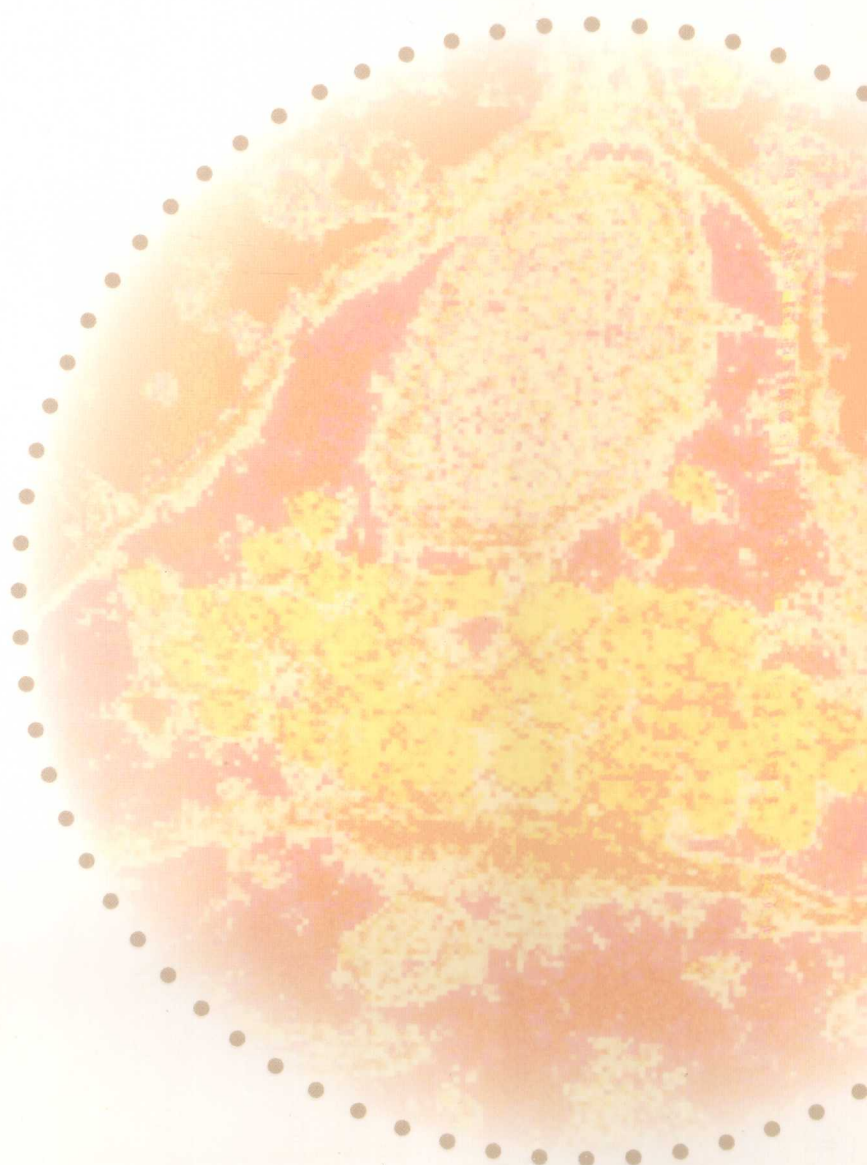


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

人体及动物生理学

(第3版)

主编 王 玢 左明雪



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

人体及动物生理学

(第3版)

主编 王玢 左明雪

编者:

王 玢(北京师范大学)

左明雪(北京师范大学)

孙颖郁(北京师范大学)

彭卫民(北京师范大学)

李东风(华南师范大学)

陈其才(华中师范大学)

吴飞健(华中师范大学)

邹 伟(辽宁师范大学)

毛伟平(南京师范大学)

胡 建(东北师范大学)

艾洪滨(山东师范大学)

孙海基(山东师范大学)

刘燕强(南开大学)

周绍慈(华东师范大学)

翁恩琪(华东师范大学)



高等教育出版社
Higher Education Press



内容简介

本教材在保持上一版科学性、先进性和系统性的基础上,又根据教学需求对内容结构进行了调整。全书共分16章,前5章为细胞生理学部分,按细胞功能重新进行编排。其中“细胞膜动力学”、“神经元的兴奋和传导”、“突触传递和调节”、“肌细胞生理”均分别独立成章;后11章为系统生理学部分,按神经系统、感觉系统、循环系统等编排。

第3版主要具有以下特点:全书结构编排科学合理,以细胞功能为基础,使分子—细胞—系统不同水平间的相互联系概念贯穿全书,简明易学;增加了较多的新图,补充了生理学中的最新进展,删除和精简了部分不适合的内容,使本书内容更加充实、新颖,更具可读性。

本书适合作为全国高等院校生物专业专业的本科生教材。

图书在版编目(CIP)数据

人体及动物生理学/王玠,左明雪主编.—3版.—北京:高等教育出版社,2009.1

ISBN 978-7-04-024939-2

I. 人… II. ①王…②左… III. ①人体生理学—高等学校—教材②动物学:生理学—高等学校—教材 IV. Q4

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第170677号

策划编辑 赵晓媛 责任编辑 张晓晶 封面设计 张楠 责任绘图 尹莉
版式设计 王艳红 责任校对 金辉 责任印制 韩刚

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社址	北京市西城区德外大街4号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100120	网址	http://www.hep.edu.cn
总机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
经销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
印刷	中原出版传媒投资控股集团 北京汇林印务有限公司	畅想教育	http://www.widedu.com
开本	889×1194 1/16	版次	1989年4月第1版
印张	30.5		2009年1月第3版
字数	860 000	印次	2009年1月第1次印刷
		定 价	36.50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 24939-00

第3版前言

本次修订的《人体及动物生理学》(第3版)教材为教育部“十一五”规划的普通高校重点建设教材。

第3版教材的最大变化是全书在结构上做了较大的调整。在第3版教材的细胞生理学部分,由原来的一章分为新的四章,即“细胞膜动力学和跨膜信号通讯”,“神经元的兴奋和传导”,“突触传递和突触活动的调节”以及“肌肉生理”。原来属神经系统中的某些内容,也放在前四章中讲授。这种结构安排首先突出了细胞和分子水平的研究在推动现代生理学发展中的重要作用。由于分子生物学技术的迅速发展,现代生理学已经能将分子和基因水平的研究与整体机能结合起来,许多生理功能的改变和调节能够在基因水平获得新的解释,细胞生理学内容必然成为深入理解本书后面各部分系统生理学内容的基础。其次,通过章节的细分,这种安排使全书层次更为简洁、清楚,我们的目标是使每章的内容集中于一个主题,我们希望这有利于教师的讲授和学生自学。此次再版还对一些较为繁琐和不适当的内容进行了删改,补充了近年生理学方面取得的一些新的进展,适当增加了一些比较生理学的内容。此外,第3版更新、增加了一些新的插图,使本书图的质量有了明显的提高。由于生理学的教学时数在全国多数院校中均被压缩,因此各校在选用本教材时,可根据具体情况对各章的内容进行取舍。

本教材自第1版、第2版发行20多年来,被全国许多高校所采用,产生了较大的社会影响。本次第3版教材的编写,除了邀请部分老编委外,多数由活跃在教学和科研一线的年轻教师担任编者。值此第3版教材发行之际,我们对多年致力于本教材编写工作的退居二线的老编委致以诚挚的敬意和衷心的感谢。特别感谢自始至终参与本教材建设的周绍慈教授、翁恩琪教授、张启元教授、魏开元教授、蓝书成教授和陈汝艳教授等,正是由于他们的科学严谨、精益求精的敬业奉献,才使本教材在全国高校中产生了较大的影响。

由于我们的能力和水平所限,第3版教材难免存在某些不足甚至错误,恳切希望读者在使用本教材时提出批评和建议,以便此书再版时再作进一步改正。

左明雪

2008年8月于北京

第 2 版前言

王 玉

由北京师范大学、华东师范大学及东北师范大学三校生理学教师编写的《人体及动物生理学》教材,自 1986 年问世以来,被许多高等师范院校所采用,至今已重印 17 次,累计发行 11 万余册。为培养高等师范院校生物学系和中学教师队伍贡献了绵薄之力,因而于 1992 年荣获国家教委颁发的普通高等学校优秀教材二等奖。这是国内第一本为高等师范院校生理学教学编写的教材,经十余年的实践,使用单位认为本教材基本上能满足教学大纲的要求,是一本较适用的教材。由于生理科学是生命科学的基础之一,涉及面广,发展很快,近十余年来,生理学各分支学科有了很大进展,特别是在细胞水平和分子水平方面尤为迅速,因此,教材必须进行较大程度的修订。此外,考虑到本教材为高等师范院校基础课教材,必须重视生理学的基础理论与基本知识,同时要考虑到课程的学时有限,篇幅不能太多,所以此次修订只能适当增加某些重要的新进展。

本次修订的教材为教育部确立的“九五”期间重点建设教材。

为了更好地完成本教材的修订任务,在国家教委生物学教学指导委员会的领导下,在高等教育出版社的大力支持下,于 1997 年 5 月 11—12 日在北京师范大学召开了《人体及动物生理学》教材研讨会。原教材的编写单位北京师范大学、华东师范大学及东北师范大学的编写者、部分生理学教师出席了会议,并邀请陕西师范大学、华中师范大学、辽宁师范大学及首都师范大学的生理学教师参加了会议。在会上对本教材过去的使用情况及存在的问题进行了热烈讨论,并提出了具体的修订意见。

关于师范院校《人体及动物生理学》教材的特点,代表们一致认为:①原教材定位在器官生理学水平,侧重人体及哺乳动物生理学,在部分章节中简要地涉及一些比较生理学的内容是适当的,但修订本要增加一些细胞生理学的新进展;②结合师范院校学生毕业后从事中学教师工作、面对青少年的实际,在原教材中除编有“人体的生长发育”一章外,还在有关章节编入青少年的生理特征及生长发育方面的基本知识,是本教材一大特色。但在修订本中还要在有关章节中增加一些青少年卫生保健方面的知识。

此外,与会代表一致认为修订本在保持原教材的编写体系基本不变的原则下,在内容上需进行较大幅度的更新和调整。教材修订后应更加体现科学性、先进性和系统性。教材基本内容应有不同深度层次,要面向全国大多数师范院校。最后与会代表对各个章节如何修订的主要内容,提出建议。

在讨论教材使用及修订意见的过程中,也涉及某些有关本课程教学的问题。关于本门课程的教学学时数,建议一般平均控制在 140~150 学时(包括实验课),理论课与实验课的比例为 1:1。

会后,根据“教材研讨会”的修订意见,编写者对各章节均作了必要的修改、充实和更新,其中感觉器官、血液、血液循环、呼吸、内分泌和生殖等 6 章为重新编写。

同时,在第 2 版教材附录中增加了人体正常生理数值表,便于读者查阅,这应感谢华东师范大学周绍慈教授及曹晓华讲师的辛勤劳动。

参加本教材修订编写的教师有:华东师范大学周绍慈教授、陈汝艳教授、翁恩琪教授、封茂滋副教授、杨莉副教授、刘赞讲师和曹晓华讲师;华北师范大学蓝书成教授、李东风教授;北京师范大学王玢

第1版前言

长期以来,高等师范院校生物学系所开生理学课程大多借用高等医药院校教材。由于培养目标及前、后期课程不同,深感不适师范院校使用。自北京大学赵以炳教授主编的《基础生理学》出版以来,被多数师范院校选为主要教材,基本上解决了缺少教材的问题,但还不能完全适应教育部1980年审定出版的“高等师范院校生物专业人体及动物生理学教学大纲”规定的内容和要求。因此,1980年在武汉召开的高等学校理科生物学教材编审委员会扩大会议上,决定编写师范院校生物学系用的《人体及动物生理学》教材。由北京师范大学(主编单位)、华东师范大学和东北师范大学三校承担编写任务。

本教材的基本内容是讲述机体各器官、系统的功能,侧重人体及哺乳动物生理学。在部分章节还简要地涉及一些比较生理学内容。此外,结合师范院校学生毕业后从事中学教师工作的实际,除编有“人体的生长和发育”一章外,并在有关章节编入青少年的生理特征及生长发育方面的基本知识。

1984年8月22—26日在北京召开本书审稿会议,参加的单位有山东师范大学、湖南师范大学、华南师范大学、西南师范学院、华中师范学院、福建师范大学、上海师范大学、南京师范大学、包头师范专科学校、华东师范大学、东北师范大学及北京师范大学等校。与会代表认真地审阅初稿,对初稿内容及章节编排提出了许多宝贵的意见。认为本书基本上是按教学大纲内容与要求编写的,可作为高等师范院校生物专业的试用教材。

参加编写的同志有华东师范大学陈汝艳副教授、周绍慈副教授、翁恩琪讲师;东北师范大学蓝书成副教授、叶家明讲师;北京师范大学王玠教授、魏开元副教授、张启元副教授。此外,又外请张继耀副教授编写内分泌一章。

审稿会后,参加编写的同志又按照审稿会上提出的意见进行了修改,最后由主编单位王玠教授统稿。

本书的结语一章承蒙刘曾复教授审阅,并提出宝贵修改意见,特此表示衷心感谢。本书部分插图由东北师范大学绘图室于振洲等同志绘制,深表谢意。

由于水平所限,本书一定会有缺点和错误,恳切希望读者在使用过程中多提意见,以便今后作进一步修改。

主编 王玠

1985年5月于北京

目 录	
第一章 绪论	1
第二章 细胞膜动力学和跨膜信号通讯	9
第一节 细胞膜超微结构及物质跨膜转运	10
第二节 细胞间通讯和信号转导	19
第三章 神经元的兴奋和传导	25
第一节 细胞膜的电生理	26
第二节 神经冲动的传导	38
第四章 突触传递和突触活动的调节	42
第一节 神经肌肉接头	43
第二节 神经元突触	47
第三节 神经递质和神经调质	55
第五章 骨骼肌、心肌和平滑肌细胞生理	62
第一节 骨骼肌生理	63
第二节 平滑肌生理	75
第三节 心肌生理	79
第六章 神经系统	84
第一节 神经系统的细胞结构和功能	86
第二节 中枢神经系统对运动的控制和调节	93
第三节 自主神经系统	111
第四节 中枢神经系统的感觉功能	117
第五节 神经系统的高级功能	122
第七章 感觉器官	134
第一节 概述	136
第二节 眼和视觉	138

第三节 耳和听觉	156
第四节 前庭器官和平衡感觉	167
第五节 嗅觉与味觉器官	170
第六节 皮肤感觉	172
第八章 血液	176
第一节 概述	178
第二节 血液的组成及理化特性	179
第三节 血细胞生理	182
第四节 血液凝固	188
第五节 机体防御	194
第六节 血型与输血原则	203
第九章 血液循环	207
第一节 心脏生理	209
第二节 血管生理	224
第三节 心血管系统的调节	237
第四节 器官循环	251
第十章 呼吸	257
第一节 呼吸道与肺泡	259
第二节 呼吸运动与肺通气	262
第三节 呼吸气体的交换	268
第四节 气体在血液中的运输	272
第五节 呼吸的调节	277
第六节 肺的非呼吸功能	284
第十一章 能量代谢与体温调节	286
第一节 能量代谢	287
第二节 体温及其调节	295
第十二章 消化	302
第一节 概述	304
第二节 口腔内的消化	312
第三节 胃内的消化	317
第四节 小肠内的消化	328
第五节 大肠内的消化	337

第六节 吸收	338
第十三章 排泄	347
第一节 肾的结构与基本功能	349
第二节 尿的生成	353
第三节 尿的浓缩和稀释	365
第四节 肾泌尿功能的调节	371
第五节 排尿活动及其调节	375
第十四章 内分泌	380
第一节 概述	383
第二节 下丘脑与垂体的功能	
联系	394
第三节 垂体的内分泌	396
第四节 甲状腺	400
第五节 肾上腺	404
第六节 胰岛	409
第七节 调节钙磷代谢的主要	
激素	412
第八节 其他内分泌腺和激素	415
第十五章 生殖	419
第一节 雄性的生殖功能	421
第二节 雌性的生殖功能	428
第三节 受精、妊娠与授乳	439
第十六章 生长发育	448
第一节 概述	449
第二节 胚胎期发育	450
第三节 青春期生长发育的	
特点	453
参考文献	463
索引	466

激素	412
第八节 其他内分泌腺和激素	415
第十五章 生殖	419
第一节 雄性的生殖功能	421
第二节 雌性的生殖功能	428
第三节 受精、妊娠与授乳	439
第十六章 生长发育	448
第一节 概述	449
第二节 胚胎期发育	450
第三节 青春期生长发育的	
特点	453
参考文献	463
索引	466

第一章

绪论

一、生理学的研究内容

- (一) 细胞和分子水平
- (二) 组织和器官水平
- (三) 系统水平
- (四) 整体水平

二、内环境稳定是细胞功能活动的基本条件

- (一) 内环境和稳态
- (二) 细胞内自稳态是细胞实现功能的基本条件

三、生命活动的调节

- (一) 生理活动的主要调节方式
- (二) 机体稳态的反馈调节

一、生理学的研究内容

生理学是研究活的有机体生命过程和功能的科学。生理学所描述的是有机体“活”的组织或器官、细胞和分子的生命活动现象或生理活动,如机体的循环、呼吸、消化和生殖等活动。

生理学家常常用自然界中的物理和化学定律的概念来解释机体的活动过程。例如,用热动力学术语来描述离子的跨膜运动,用物理学中的力和速率来解释肌肉的收缩,用控制论理论来解释机体的生理功能调节。因为生命活动过程是在具体的物质结构上进行的,所以功能和结构是互相密切联系的。结构是功能的物质基础,功能是物质的运动形式,因此对生命功能本质的理解不但需要了解机体的整体结构,而且还要了解在细胞和分子层次上发生的变化。

在对生命现象的研究中,一般存在两种方法:一种侧重研究生理活动发生的过程,而另一种侧重研究的是这个过程发生的机制。例如,当一个人感到寒冷时肢体肌肉会颤抖,这是由于肌肉的颤抖会使肢体产生热量抵抗寒冷。生理学家关心的并不是肢体肌肉颤抖的目的,而是关心肌肉颤抖过程中产生热量的机制。生理学研究的是生命活动发生和随之引起机体各种反应的整个过程中涉及的各种生理调控机制,也就是说,它描述的是这些事件是如何发生的。对于上述例子,生理学家的研究指出,当机体的体温敏感神经细胞检测到机体体温下降时,它们向脑中调节体温的中枢发放信号,使脑中的体温调节中枢通过激活的神经通路及时对这种变化做出反应,机体的肌肉会自然地按一定频率发生收缩(即颤抖)。

我们所说的生理活动应是一个大的范畴,它必然包括从每个分子的功能活动到细胞水平,然后到机体与外部世界的相互作用的全部过程。近年来,生理学研究在细胞和分子水平获得了很大的进展,人们对生命功能活动的过程有了更深刻的理解。在较高进化水平的有机体中,细胞功能的变化会发生在机体的任何一个水平,这表明不同的组织和器官是相互影响和作用的。一个器官和系统的独立活动需要从分子和细胞,然后到整体的所有水平才能完成生理功能的协调。生理学中的一个重要研究方面是:机体中的不同部分是如何被控制的,它们是怎样相互作用和整合的,它们又是如何适应环境的变化。

一般来讲,生理学主要在四个不同水平展开研究,这四个水平有着各自独立的特点,但在整体上它们又是相互联系的。

(一) 细胞和分子水平

细胞是生命活动赖以进行的最小结构单位,细胞内存在和合成各种不同的维持细胞生存、生长和执行特殊功能的蛋白质和其他细胞内成分。细胞的质膜将细胞内成分与其他细胞分隔开,使它成为一个相对独立的功能单位,控制着细胞与周围环境的物质交换和能量代谢。细胞除了具有这些普遍功能外,许多细胞在进化中还形成了许多特异能力,如腺细胞能分泌各种酶或激素类物质,感觉细胞和神经细胞能传导电的、化学的和机械的各种不同信号,肌肉细胞能完成收缩功能等,没有单个细胞相对独立的生理活动,机体就不可能完成整体功能的调节。

在大多数情况下,细胞和细胞之间必须进行信息的共享和交换,它们往往发生在原子和分子水平。细胞和细胞间的联系可能涉及如 H^+ 、 K^+ 或 Ca^{2+} 这样的原子,或一些复杂的化学分子。细胞可能释放一些分子,作用到周围的细胞或进入血液中,通过血液循环到达机体的不同部分发挥作用。现代生理学的理论认为,控制所有这些活动的最重要的组织者,是基因在不同空间和时间有规律地顺序表达。过去传统生理学的研究水平只停留在细胞和细胞的亚细胞器水平,而现在由于分子生物学的迅速发展,我们可以在分子水平研究执行特定功能的蛋白是由何种基因编码并发挥其作用的。例如,可以通过基因敲除等分子生物学和分子遗传学手段有针对性地筛选一些候选基因,研究哪些基因是直接或间接参与了机体的发育及特殊功能的控制,这表明在基因水平研究机体的生理功能已经成为

现实。生理学基因组 (physiological genomics), 又称功能基因组 (functional genomics), 已经形成了生理学的一门新的分支, 它的发展为我们勾勒出一幅生理学发展的诱人前景。功能基因组研究的全面展开, 标志着从器官到细胞, 从细胞再到分子的生理学研究, 几乎已经形成了一个完整的环路, 现在我们真正可以将器官生理与分子生理直接联系起来进行机体生理功能的研究了。

(二) 组织和器官水平

组织是由结构和功能相同的细胞有序组合形成的集合。细胞只有被特异性地组织在一起, 才能共同完成功能。这就好比一台由许多零件组成的机器, 只有将每个分散的零件有序地装配在一起, 机器才能运转。由不同细胞构成的组织, 按功能可分为肌肉组织、神经组织、上皮组织和结缔组织等。

器官是由两种或多种类型的基本组织组成的联合体, 共同完成一些特殊的或普遍的功能。例如, 胃是一种器官, 它的组成包括所有的四种基本组织。胃的上皮组织将未被消化的粗糙的食物分离, 使它们不能进入血液; 上皮组织中存在的腺细胞可将消化蛋白质的酶分泌到胃腔中; 内分泌细胞分泌的激素可调节外分泌和胃的肌肉收缩; 胃壁的平滑肌通过收缩可将与消化液混合的食物送进消化道。所有这些组织都通过结缔组织连接在一起。当然, 胃的收缩和腺细胞的分泌活动, 是在神经系统的控制下完成的。

(三) 系统水平

由一些功能相关的器官连接在一起形成系统。每个系统都由不同的器官连接起来, 完成相关的功能并经过整合完成共同的生理活动, 这些活动一般对整个机体的存活都是至关重要的。例如消化系统由口、唾液腺、食管、胃、胰腺、肝、胆囊、小肠和大肠等器官组成。这些消化器官联合在一起, 共同完成对食物的消化和吸收, 使机体中每一个细胞都能获得生存所必需的营养。机体存在许多系统, 如循环、消化、呼吸、神经、免疫、内分泌和生殖系统等。本书将在后面分别介绍这些系统的生理调节机制。

(四) 整体水平

不同系统联合起来在整体水平完成同一功能。机体是一个由多种不同类型细胞有机结合在一起形成的生命维系系统。实际上, 机体中的各个不同系统并非相对独立地完成某一功能, 许多复杂的生理活动需要多种系统的相互配合。例如, 血压的调节就需要循环系统、泌尿系统、内分泌系统和神经系统的共同协调才能完成。尽管有时我们在科学研究中可能仅从细胞到器官的某一水平去研究某些生理功能, 我们得到的仅是关于相关组织或细胞, 甚至在分子表达方面的信息, 这些在某一水平或某一点上获得的结果是重要的, 但它们对理解整体水平的功能调控机制仍然是片面的。对于一个完整的有机体来说, 体内的各种器官和系统间的相互联系和协调, 使机体形成一个完整的整体, 才能共同维持正常的生命活动。我们最终的目标还是综合所有这些研究成果, 在整体水平对某一功能的调控机制做出科学的预测和判断。

二、内环境稳定是细胞功能活动的基本条件

(一) 内环境和稳态

19世纪法国生理学家克劳德·伯尔纳 (Claude Bernard) 第一次提出了内环境 (internal environment) 的概念。他指出, 多细胞生物是在空气或水的外环境包围中生存, 而活细胞绝大部分都不直接暴露在外界中, 而是生活在一个充满液体的内环境中。机体中所有的细胞都需要进行代谢活动, 吸取氧, 排出 CO_2 和代谢废物, 这些交换活动不可能通过机体周围的外环境来进行, 而必须通过细胞生存的“水样”的内环境来完成。

在机体中存在大量的液体, 这些液体的 2/3 分布在细胞内, 称为细胞内液 (intracellular fluid); 其余的 1/3 分布在细胞外, 称为细胞外液 (extracellular fluid)。细胞外液由心血管中流动的血浆、组织

间隙液、淋巴液和脑脊液组成。机体中的活细胞就是通过血液循环系统不断更新细胞外液,并通过细胞外液彼此相互作用。

细胞膜将细胞外液和细胞内液分隔开。细胞通过细胞膜与细胞外液进行物质交换,从细胞外液中摄取氧及营养物质,同时将二氧化碳和自身的代谢产物排到细胞外液中,通过血液循环,使细胞外液中的成分不断更新循环。在生理学中,我们将细胞生活的这种细胞外液称为内环境。Bernard 提出,“内环境的稳定是动物自由和独立生存的最基本条件”。他指出,一种动物独立于外环境变化的条件主要取决于其内环境保持相对稳定状态的能力。最好的例子就是恒温动物可以生存在不同气候条件下而保持其体温恒定不变,这种生理和行为调节的机制对于动物的生存具有极为重要的意义。对于处于理想状态的细胞、组织和器官来说,机体内环境必须在一个相对窄的范围内变动。这些内环境的状态主要包括:①氧和二氧化碳的浓度,②葡萄糖和其他代谢产物的浓度,③渗透压,④ H^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的浓度,⑤温度。机体如果偏离了最适状态将引起功能性疾病。

机体能够维持内环境稳定的重要因素是机体中存在一系列高效的调节机制。在 20 世纪前半叶,美国生理学家坎农(Walter B. Cannon)提出了生理自我调节能力的概念:稳态(homeostasis)。细胞的生存对于内环境条件的要求十分严格,内环境各种理化因素的相对稳定是高等动物生存的必要条件。然而,内环境的理化性质不是绝对静止的,而是各种物质在不断变化中达到相对平衡状态,即处于一个动态平衡状态,这种平衡状态即为稳态。稳态可以发生在单个细胞水平。机体稳定状态的维持是在不同生理机制的协调下完成的。例如,机体在运动过程中和静息状态时的代谢程度是不同的,细胞代谢需要的氧气和营养物质以及代谢产物数量也会有较大的波动,但这些波动通过呼吸系统、循环系统和泌尿系统的共同协调,会维持在一个较小范围内变化,并在运动结束后很快恢复到静息状态水平,这就保证了机体内环境处于一个相对稳定的状态。显然,稳态是一个稳定的动力变化过程,这种变化会随机体相应生理反应的补偿减小到最低程度。

为使机体内环境达到一个理想的状态,机体必须能感觉到内环境中生理参数值的偏离并使其恢复到正常值的范围。例如,如果血糖浓度太低,则胰岛 A 细胞分泌胰高血糖素,并动员肾上腺髓质分泌肾上腺素激素类物质提高血糖浓度;如果血糖浓度太高,则胰岛 B 细胞分泌的胰岛素将加强细胞对葡萄糖的吸收、贮存和代谢来降低血糖的浓度。动物行为也会对稳态的维持发挥作用,如低血糖将会刺激脑的摄食中枢,驱使动物寻找食物。

生理参数稳态的调节常常包括几种不同机制的相互协调,依靠同时或连续调节来完成。疾病的产生常常是稳态机制发生紊乱的结果。人的一生中稳态维持的程度是会发生变化的。出生早期时,机体稳态机制的发育还不健全。例如,初生儿不具备成人具有的浓缩尿的功能,因此必须保证水的充足供应。随着衰老,机体稳态维持的能力也逐渐下降,如老年人对强度较大的体育锻炼和天气变化的适应程度将逐渐降低。

(二) 细胞内自稳态是细胞实现功能的基本条件

传统稳态的概念是指机体的内环境——细胞外液,但实际上将其运用在细胞内可能更为准确。事实上,维持内环境恒定的最终目标是细胞内的稳态,即胞液恒定状态的调节。在细胞内,时刻发生着大量的生物化学反应,同时代谢产生的能量、控制合成的速率和细胞成分的分解都在不断的变化中。细胞内的代谢反应是在各种酶的催化下完成的,而这些酶的活性又受各种不同因子的调节和影响。首先,催化酶的活性将通过反应最终产物而受到抑制,这种现象称为“终产物抑制”(end-product inhibition),它是一种负反馈控制过程;其次,酶的活性还要受细胞内调节蛋白的控制,如钙调蛋白等;第三,酶还可能受到共价调节,如磷酸化和去磷酸化;第四,酶的结构和活性还受细胞内离子环境的影响。例如,pH 能影响蛋白分子的电荷,改变它们的空间构型与结合特性,影响酶的活性。细胞能够通过改变细胞内缓冲离子的浓度水平,来改变细胞内液的 pH。细胞内蛋白分子的结构和活性还受

离子强度的影响。胞液离子强度依赖于细胞内单位体积水分子中全部离子的数量和所携带的电荷数量,细胞能够通过调节各种离子和中性分子的比例来调节离子强度。

许多细胞中的 Ca^{2+} 具有激活生理反应的细胞内信号传导功能,因此细胞必须具有调节胞液 Ca^{2+} 浓度的机制,如肌肉收缩,神经递质、激素以及各种消化酶的分泌,离子通道的启闭等,都是通过胞液中 Ca^{2+} 浓度的瞬时变化来调节的。静息状态下,胞液中的 Ca^{2+} 的浓度是相当低的,大约为 10^{-7} mol/L ,这个值远远低于胞外 Ca^{2+} 的浓度(约为 2.5 mmol/L)。胞液中的 Ca^{2+} 与钙调蛋白结合后,通过 ATP 依赖的钙泵作用被转运进线粒体和其他的细胞器(如肌肉中的肌质网)中,发挥生理功能,然后在细胞膜 $\text{Na}^+ / \text{Ca}^{2+}$ 交换的作用下被排到膜外。毒素或减少 ATP 产物会导致胞液 Ca^{2+} 浓度的非正常提高,胞液中高浓度的 Ca^{2+} 能激活多条酶通路,其中有些可能会导致细胞死亡或产生其他有害的生理效应。

三、生命活动的调节

机体内各器官、系统各自进行着复杂的生理活动,同时机体内、外环境又经常处于不断的变化之中,因此,机体中必然存在精确的调节机制,通过对体内各器官、系统活动的持续调节,使它们相互密切协调配合,最终使机体在整体水平对这种变化产生合适的反应。机体的这种调节存在于从分子到细胞、组织、器官、系统和整体的任何一个水平。

(一) 生理活动的主要调节方式

我们可以将生理活动的神经调节和体液调节看作机体的外源性调节,这种调节方式是指机体的器官或组织的活动是在外来信息(如神经冲动或激素)的作用下完成生理功能的(图 1-1)。

1. 神经调节

机体不同部位之间的信号传递,可通过神经系统的快速传递完成,它可能仅需要几毫秒的时间。神经系统建立了一种相互独立活动的组构形式,它能够将信息从一个部位传到另一部位而相互独立,互不干扰。信息以动作电位的形式在神经纤维上传导,经过神经元之间或神经元与效应器之间的突触,将信息传递到靶细胞。神经细胞间的传递是通过神经终末释放的神经递质(neurotransmitter)来实现的。在靶细胞膜上存在特异的受体(receptor)可选择性与神经递质结合。在今后有关章节中我们将详细介绍各种神经递质与受体的作用、细胞间的信号传递,以及神经系统在协调和控制机体活动中的调节作用。

通过神经系统实现的调节机制,不仅使机体内部联系起来,而且使机体与外部环境联系起来。神经调节主要是通过反射(reflex)来实现的。反射是指在中枢神经系统参与下,机体对内、外环境刺激所发生的反应。反射的结构基础称为反射弧(reflex arc)。反射弧由感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器五个基本成分组成。感受器接受内、外环境的刺激,通过传入神经将刺激信息传到位于脑或脊髓内的神经中枢,再通过传出神经将中枢指令传递给效应器,使机体对发生的刺激做出相应的反应。

2. 体液调节

机体的某些细胞能产生某些特异性化学物质,如内分泌腺(endocrine gland)细胞所分泌的激素(hormone),可通过血液循环输送到全身各处,调节机体的新陈代谢、生长、发育、生殖等功能活动,这种调节称为体液调节(humoral regulation)。

与神经系统不同的是,在体液调节中激素激起的反应常常是相当缓慢的(数秒到几小时),而且持续的时间很长。激素可以通过血液循环流经身体的所有部位,但仅具有特异受体的细胞才能对特异的激素发生反应。激素的作用具有选择性,例如,抗利尿激素能增加肾集合管细胞对水的通透性,却不能改变其他细胞对水的通透性。激素的作用又可能是弥散的,不具体针对一种类型的细胞,如甲

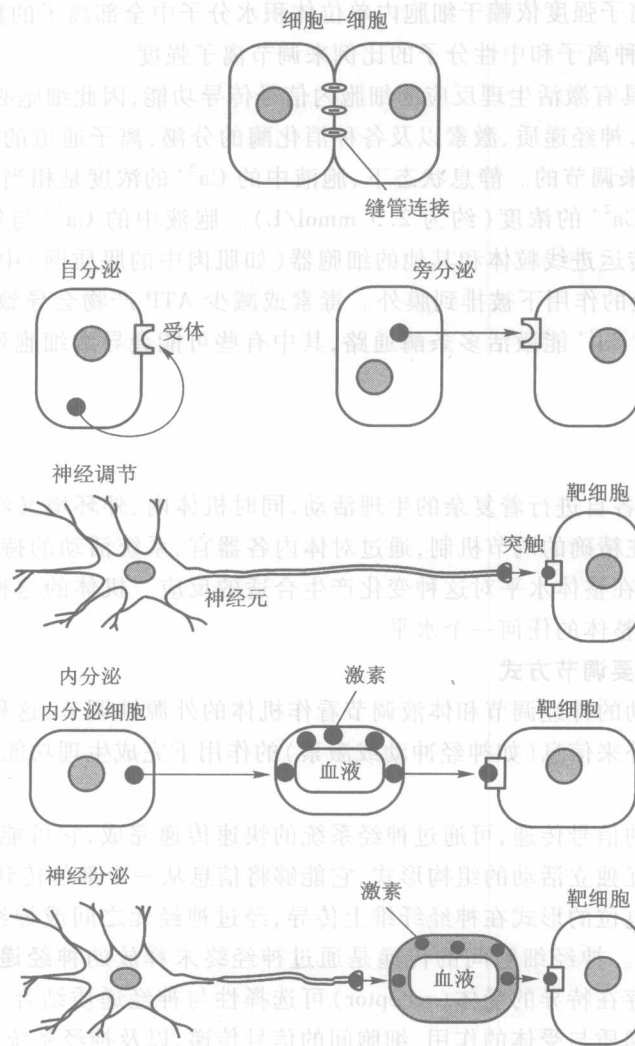


图 1-1 机体生理调节的方式 (Rhoades R A, 1995)

甲状腺素能刺激机体总的代谢水平的改变。有一些激素可不经血液循环而直接由组织液扩散至周围的细胞,调节这些细胞的活动,这是一种局部体液调节形式,称为旁分泌(paracrine)。此外,下丘脑内有一些神经细胞也能合成激素,这些激素通过轴突末梢释放后进入血液循环,这种方式称为神经分泌(neurosecretion)。激素在控制机体代谢、生长和生殖功能中发挥着至关重要的作用。

3. 自身调节

许多组织、细胞自身也能对周围环境的变化产生适应性反应,这种反应是组织、细胞本身的生理特性,不依赖于外来神经和体液因素的作用,是一种内源性调节,因此称为自身调节(autoregulation)。例如,当组织细胞的一些代谢产物含量在组织中增加时,能引起局部血管的舒张,使局部血流量增加,从而使积蓄的代谢产物能迅速被运走,这种现象又可称为局部体液因素调节。

上述三种调节方式,各具有其重要性和特点:神经调节的特点是迅速而精确,作用部位较局限,持续时间较短;体液调节的特点是效应出现缓慢,作用部位较广泛,持续时间较长;自身调节是作用精确的局部调节,对维持机体细胞自稳态具有重要意义。

从系统发生上看,体液调节形式出现得较早。单细胞动物和无神经系统的低等动物只存在体液调节形式。多细胞动物在进化过程中,神经系统的结构和功能不断发展、进化,突出了其在机体功能调节中的主导地位,同时内分泌腺的结构和功能也更加复杂和多样,使体液调节也更加完善。机体中大多数内分泌腺都直接受中枢神经系统的控制,使体液调节成为神经调节的一环,相当于反射弧传出通路中的效应器,这种调节方式又称为神经-体液调节。

(二) 机体稳态的反馈调节

20世纪40年代,在研究各种工程技术的控制过程中,产生了一个新的学科,这就是控制论(cybernetics)。人们发现稳定状态的实现和维持是通过负反馈控制系统来实现的。反馈是信息沿着一个封闭环路(closed loop)的流动。最简单的反馈系统由输出变量(regulated variable)、感受器(或监测器,detector)、控制器(或比较器,comparator)和效应器环节组成(图1-2)。输出变量的部分信息经监测装置检测后转变为反馈信息,回输到比较器,构成一个闭合回路。环路中的每一个成分都控制下一个成分,系统内外的各种干扰能引起输出变量的变化。控制论原理可以用来分析人体的调节活动。反馈表示的即是生理变化过程中产生的终产物或结果,反过来影响这一过程的发展速度。如果反馈信息(终产物或结果)的作用与控制信息的作用相反,使输出变量(效应器)向与原来相反的方向变化,降低这一过程的进展速度,返回预定的值(正常值),则称之为负反馈(negative feedback)。

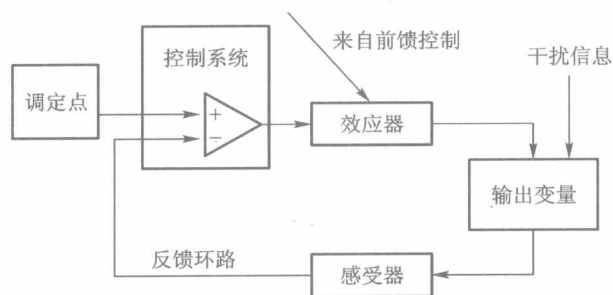


图1-2 负反馈和前馈控制系统组成示意图(Stuart, 1996)

在负反馈控制系统中,信息沿一个封闭的环流动。输入变量被感受器监测,信息被反馈送回控制系统中,并与调定值进行比较。如果存在偏差,偏差信号将驱动受控部分(效应器)产生一个接近调定值的输入变量。

负反馈的作用是使系统处于一个稳定的状态。机体在分子、细胞、组织、器官和系统的不同水平均存在极其复杂的类似工程上的控制系统。例如,人的体温经常可稳定在 37°C 左右,就是负反馈调控的结果。现在认为在下丘脑存在决定体温水平的调定点神经元,这些神经元发出参考信息使体温调节中枢发出控制信息来调节机体的产热和散热过程,使体温维持在 37°C 左右。当人体剧烈运动时,产热突然增加(产生的干扰信息使输出变量增加),体温也随着增加,则下丘脑中的温感神经元(监测装置)就发出反馈信息与参考信息进行比较,由此产生的偏差信息作用于体温调节中枢,通过各种调节作用,使散热增加,产热受到抑制,降低体温。当体温低于 37°C 时,又可通过各种调节作用,使散热降低,产热增加,体温回升。通过这种负反馈调节使体温维持在正常水平。正常体温是这一负反馈调节的调定点(set point)。人体的稳态是通过大量各种不同的负反馈作用实现的。

反馈系统中的另一种调节方式为正反馈(positive feedback)。如果生理过程中的终产物或结果加速或加强某一反应的进程,使其到达反应过程的极端或结束这一进程,这种现象则称为正反馈。例如当膀胱内的尿液达到一定量时,可以刺激膀胱的牵张感受器,冲动经盆神经传入脊髓,由脊髓发出的传出冲动引起膀胱平滑肌的收缩,使尿液排出体外。当尿液经过尿道时又刺激尿道的感受器,由尿道

感受器传入的冲动,到达脊髓后可进一步加强排尿反射的作用,使膀胱进一步持续收缩,形成正反馈,直到将膀胱中的尿液全部排尽。

除正、负反馈控制系统外,机体还存在前馈控制(feedforward control)机制。前馈系统可预先对机体产生的变化做出反应。前馈控制系统一方面发出指令到控制系统中,同时又向效应器发出前馈信号,调整受控部分的活动。例如,当消化管中还存在未被吸收的食物时,前馈机制就已提前启动增加了激素的分泌,这有助于促进消化后营养物质的及时贮存和吸收,这种提前反应对吸收后血中营养物质浓度的升高起到一定的限制作用。一般来说,前馈系统的启动需要通过反馈系统才能正常进行。

复 习 题

1. 机体存在哪些生命活动的调节方式,它们之间有何联系?
2. 何为反馈? 举例说明机体中存在的正反馈和负反馈例子,并解释其工作原理。

(北京师范大学 左明霄)

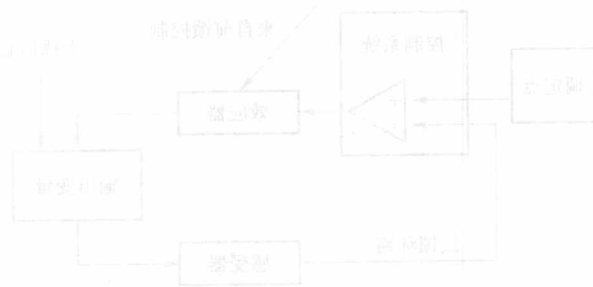


图 1-1 反馈控制系统的基本组成示意图