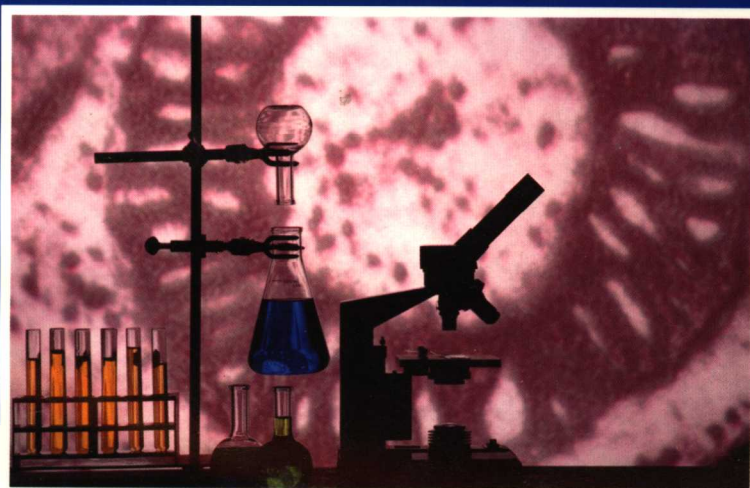


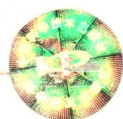


21世纪全国成人高等医药院校规划教材



生理学

许堂林 主编



中国科学技术出版社

21 世纪全国成人高等医药院校规划教材

生 理 学

主 编	许堂林				
编 委	攀长苗	杨树梅	吴海燕	李冰洁	
	魏美丽	闫淑玲	马庆海	张秀玲	
	谷长华	刘传雷	邱凤玲		

中国科学技术出版社
· 北京 ·

21 世纪全国成人高等医药院校规划教材 丛书编委会

专 家 组：刘家权 郑伟清 杨绍珍 魏 玲 龚启梅 蔡 珍
梁观林 陈莉延 李明华 文 忠 宋燕丰 郭 祝
李 立 廖少玲 颜文贞 李春燕 邱锡坚 姜文平
韩晓杰 修 霞 于铁夫 聂亚玲 许堂林 万桃香

秘 书 处：陈露晓 许 慧

责任编辑：周晓慧 许 慧

封面设计：张 磊

责任校对：刘红岩

责任印制：王 沛

图书在版编目 (CIP) 数据

生理学/许堂林主编. —北京：中国科学技术出版社，
2007. 7

21 世纪全国成人高等医药院校规划教材

ISBN 978 - 7 - 5046 - 4694 - 1

I. 生... II. 许... III. 人体生理学—成人教育：高等教育—
教材 IV. R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 088273 号

自 2006 年 4 月起本社图书封面均贴有防伪标志，未贴防伪标志的为盗版图书。

出版发行：中国科学技术出版社

社 址：北京市海淀区中关村南大街 16 号

邮 编：100081

电 话：010 - 62103210 传真：010 - 62183872

印 刷：广州市锐先印刷有限公司

开 本：787mm × 1092mm 1/16

印 张：19.75 字数：360 千字

版 次：2007 年 7 月第 1 版

印 次：2007 年 7 月第 1 次印刷

书 号：ISBN 978 - 7 - 5046 - 4694 - 1/R · 1250

定 价：29.80 元

前 言

为了适应 21 世纪卫生事业的发展需要,贯彻和落实卫生部召开的全国成人高等医学院校规划教材会议精神,面向农村、面向社区,培养实用型高等医学专门人才。我们组织了一批专家和一线骨干教师编写了本教材。

教材作为教学内容和教学方法的知识载体,是进行教学的基本工具,教材建设也是教学改革的基础。为了加强本教材的实用性,我们紧扣成人教育和专科教育的特点,严格遵循“三基”(基本理论、基本知识、基本技能)和“五性”(思想性、科学性、先进性、启发性、适应性)的编写指导原则。本书从生理学的研究任务、内容和方法切入,讲述了生命活动的基本特征、机体的内环境稳态及生理功能的调节等。本书共分十二章,其内容涉及到细胞的结构和基本功能、血液的概述、血液循环、呼吸、消化和吸收、能量代谢和体温、肾脏的排泄功能、感觉器官的功能、神经系统、内分泌、生殖等。该书内容翔实,层次结构科学合理,行文通畅。

本教材可以作为全国高等医药院校专科、成人教育及相关人员学习用书。

由于时间仓促和我们的学术水平、编写能力有限,书中难免有一些疏漏之处,恳请广大师生朋友多批评指正。

编 者

2007 年 5 月

目 录

第一章 绪 论	1
第一节 生理学的研究任务、内容和方法	1
第二节 生命活动的基本特征	3
第三节 机体的内环境及稳态	4
第四节 机体生理功能的调节	5
第二章 细胞的基本功能	9
第一节 细胞膜的结构	9
第二节 细胞膜的物质转运功能	10
第三节 细胞的跨膜信号转导	15
第四节 细胞的生物电现象	16
第五节 肌细胞的收缩功能	24
第三章 血 液	34
第一节 概 述	34
第二节 血细胞生理	39
第三节 生理性止血	48
第四节 血型与输血	53
第四章 血液循环	57
第一节 心脏的生物电活动	57
第二节 心脏的泵血功能	69
第三节 血管生理	76
第四节 心血管活动的调节	89
第五节 器官循环	98
第五章 呼 吸	105
第一节 肺通气	105
第二节 呼吸气体的交换	113
第三节 气体在血液中的运输	117
第四节 呼吸运动的调节	121
第六章 消化和吸收	127
第一节 概 述	127
第二节 口腔内消化	132
第三节 胃内消化	133

第四节 小肠内消化·····	139
第五节 大肠的功能·····	146
第六节 吸 收·····	147
第七章 能量代谢和体温·····	150
第一节 能量代谢·····	150
第二节 体测及其调节·····	157
第八章 肾脏的排泄功能·····	166
第一节 肾脏的结构与血液循环特点·····	166
第二节 尿生成过程·····	169
第三节 尿生成的调节·····	183
第四节 肾功能的评价·····	188
第五节 尿液及其排放·····	189
第九章 感觉器官的功能·····	193
第一节 概 述·····	193
第二节 视觉器官·····	195
第三节 听觉器官·····	206
第四节 前庭器官·····	213
第五节 其他感受器官的功能·····	215
第十章 神经系统·····	217
第一节 神经元与神经胶质细胞活动的一般规律·····	217
第二节 神经元的信息传递·····	220
第三节 神经系统的感觉功能·····	231
第四节 神经系统对躯体运动调节·····	240
第五节 神经系统对内脏活动的调节·····	250
第六节 脑的高级功能·····	260
第十一章 内分泌·····	271
第一节 概 述·····	271
第二节 下丘脑与垂体的内分泌·····	276
第三节 甲状腺的内分泌·····	282
第四节 甲状旁腺的内分泌与调节钙、磷代谢的激素·····	288
第五节 肾上腺分泌·····	291
第六节 胰岛的分泌·····	295
第七节 其他腺体或组织的内分泌·····	297
第十二章 生 殖·····	299
第一节 男性生殖·····	299
第二节 女性生殖·····	301
第三节 妊 娠·····	306

第一章 绪 论

生理学(physiology)是生物学的一个分支,是研究生物机体生命活动规律的科学。根据研究对象不同,生理学相应地分化为许多分支学科,如动物生理学、植物生理学,以及细菌生理学和病毒生理学等。人体生理学(human physiology)以人体的正常生命活动为研究目标,而且与医学实践密切地联系着,故通常将人体生理学简称为生理学。

人体生理学的任务就是研究构成人体各个系统的器官和细胞的正常活动过程,特别是各个器官、细胞功能表现的内部机制,不同细胞、器官、系统之间的相互联系和相互作用,并阐明人体作为一个整体,其各部分的功能活动是如何互相协调、互相制约,从而能在复杂多变的环境中维持正常的生命活动过程的。

从研究方法和知识的获得来说,生理学是一门实验性科学,也就是说,生理学的知识主要是通过实验获得的。生理学真正成为一门实验性科学是从17世纪开始的。在此之前,我国和其他国家都有一些经典医学著作对人体器官的生理功能进行描述。但这些描述只是通过尸体解剖和动物活体解剖对身体器官功能的推测。17世纪初,英国的Harvey首先在动物身上用活体解剖和科学实验的方法研究了血液循环,证明心脏是循环系统的中心,血液由心脏射入动脉,再由静脉回流入心,不断循环。1628年,Harvey的著作《心与血的运动》出版,是历史上第一部基于实验证据的生理学著作。

第一节 生理学的研究任务、内容和方法

一、生理学的研究任务

生命活动即指机体的生理功能,是指整个机体及其组成的各器官、系统在正常情况下所表现出的形式和作用。具体地说,就是血液循环、呼吸、消化吸收、排泄等功能活动。生理学的研究任务就是要阐明这些生命活动的过程、产生的机制和条件以及内外环境变化对它们的影响,从而掌握正常机体生命活动的规律,为卫生保健、增进健康、预防和治疗疾病提供理论依据,并为学习其他学科打下必要的理论基础。

生理学的形成和发展与临床医学及其他科学技术的发展密切相关,相互推动,相互促进,使生理学的理论不断得到更新和提高,使人们对生理功能的认识日趋深化和完整,进而推动了医学基础科学和临床医学的迅速前进。例如,生理学有关生物电的研究成果,使临床的疾病诊断技术发生了重大的变革;微循环理论的提出,对休克的发生和发展有了新的认识,改善了休克的抢救措施;受体研究的发展为临床治疗提供了许多有效手段等等。可见,对机体正常生理功能的认识越正确,对疾病的认识就越正确,对预防和治疗疾病所采取的措施也就越正确。因此,生理学是重要的基础理论学科之一。

二、生理学研究内容

人体是一个统一的整体,其功能活动是以整个机体作出适应性反应的。人体的功能活动与结构有着密切的相依关系,在结构上,人体是由器官系统组成的,器官系统是由组织细胞所

构成,细胞主要是由生物分子(糖、脂肪、蛋白质和核酸)构成。人体的各种功能活动即是以相应结构为基础的,因此,对机体功能活动的研究也就是在这几个层次上进行的。

(一)整体水平

整体水平的研究属于宏观的研究,是以完整机体为对象,研究其功能活动规律,以及机体与环境之间的相互联系和相互影响。在整体中,体内各个器官、系统之间发生相互联系和相互影响。在生理情况下,各个器官和系统的功能互相协调,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命活动。

现代生理学在整体水平进行了广泛的研究,获取了丰富的信息和资料。采用整体无创性检测方法,系统研究了不同时间(觉醒、睡眠、运动等)和空间(高原、潜水、航空等)条件下,人体生理功能的变化规律,获得了不同时空条件下机体的生理指标。

(二)器官、系统水平

长期以来,生理学研究基本是器官、系统水平,其主要任务是研究各器官、系统的功能活动规律,以及各器官、系统在整体生命活动中的作用。生理学器官、系统水平的研究,作出了奠基性的贡献,揭示了人体各个系统和各种器官功能活动的基本规律,为药理学、病理生理学,乃至临床学科的发展奠定了理论基础。

(三)细胞、分子水平

各个器官的功能都是由构成该器官的各个细胞的特性决定的。细胞是人体基本的结构和功能单位,而生物分子是细胞的基本组成成分,故细胞的生理特性是由构成细胞的各种分子,特别是生物分子的理化特性决定的。细胞、分子水平的研究属于微观水平的研究,其主要任务是研究细胞内各亚微结构的功能和生物分子的理化变化过程,探讨各种细胞、生物分子在器官、系统,以及整体生命活动中的作用。因此,细胞、分子水平的研究可分属于细胞生理学和分子生理学(或分子生物学)范畴。

客观地说,由于细胞和分子水平的研究是离体的实验研究,严格地设定实验条件,尽可能地消除多因素的影响,这样固然便于分析,但也正由于此,绝对不能把所得实验结果简单地直接用来推断在整体中的具体作用。

三、方法

生理学是一门实验性科学。现代生理学的研究已大量地采用了各学科发展起来的新技术,从不同的水平、不同的侧面去揭示生命活动的规律。研究生命活动的规律必然要以活着的机体、器官或组织细胞进行实验。生理学研究可在人体上直接进行观察,而利用动物实验来探讨人体的某些生理功能及其产生机制也是不可缺少的手段。

动物实验可分为慢性实验与急性实验两大类。

1. 慢性实验

在无菌条件下对健康动物进行手术,并在不损害动物机体完整性的前提下暴露、摘除、破坏及移植所要研究的器官,然后尽可能在接近正常的生活条件下,观察它们的功能或功能紊乱等。由于这种动物可以在较长时间内用于实验,故此方法称为慢性实验。慢性实验方法的特点是保存了各器官的自然联系和相互作用,便于观察某一器官在正常情况下的生理功能及其与整体的关系。例如,巴甫洛夫创造的巴氏小胃,用来研究神经系统对胃液的调节。

慢性实验法的优点是可以在清醒条件下,长期观察某一功能活动,所获实验结果接近于自然整体状态;缺点是整体条件下影响因素较多,结果不易分析。

2. 急性实验

可分为在体实验与离体实验。

(1)在体实验:是在麻醉状态下,对动物施行手术暴露器官进行观察或实验,也称活体解剖实验方法。此方法的优点是实验简单,条件易于控制,有利于观察器官间的相互关系和分析某一器官活动的过程和特点。

(2)离体实验:是从动物体内取出某一器官、组织或分离某种细胞,置于适宜的人工环境下使其在短时间内保持生理功能,观察它们的功能活动及影响因素。这种方法有利于排除无关因素的影响,在特定的条件下,观察离体器官、组织或细胞的基本生理特性,但这些特性不一定完全代表它们在整体条件下的活动情况。

急性实验法的优点是实验条件易于控制,可对研究对象进行直接的观察和细致的分析;但其缺点是实验结果未必能如实反映正常完整机体功能活动的规律。

随着现代科学技术的飞速发展,遥控检测技术、无创伤检测技术、脑电图、心电图、心电向量图、超声多普勒技术、磁共振技术等应用于生理学研究,使生理学研究可以在受试者任意活动条件下,同步观测整体内各器官系统的功能状态,以及环境变化时机体功能状态和生理指标的相应变化。

应当注意,急性实验、慢性实验和无创伤性实验等所得的结果是有差别的。在解释实验结果时,不能将特定条件下所获得的资料推论为普遍规律;同时应充分考虑人与动物之间的差异,不可简单地将动物实验结果完全应用于人体。

机体的各种生理功能之间是相互影响,相互制约的;各种生理功能都是机体整体活动的一部分,并且与内外环境保持着密切的联系,同时还受心理和社会因素的影响。因此,在学习生理学的过程中,要用辩证唯物主义的理论来指导观察问题、分析问题和解决问题,这样才能更好地掌握生理学的基本知识和基本理论,才能正确地、客观地认识机体生命活动的本质和规律。

第二节 生命活动的基本特征

在整个生命自然发展过程中,生长、发育、成熟、衰老与死亡是所有生物共同的特征,而新陈代谢、兴奋性和适应性等基本特征是这些生命现象共同的基础。

一、新陈代谢

新陈代谢是指机体与周围环境之间进行的物质交换和能量交换,以实现自我更新的过程。新陈代谢包括合成代谢和分解代谢两个方面:一方面,机体要从环境中摄取各种营养物质,以提供构成自身结构所需要的原料和能量;另一方面,体内的物质也要分解释放能量,并将其代谢终产物排出体外。这一切过程都是在水溶液中进行的酶促生物化学反应。机体只有在与环境进行物质和能量交换的基础上才能实现自我更新、自我完善的过程。新陈代谢是一切生物体的最基本特性。机体的一切生命现象和功能活动,都是在新陈代谢的基础之上实现的。新陈代谢一旦停止,生命也将结束。

二、兴奋性

人体生活在不断变化的自然环境和社会环境之中,其中某些内、外环境变化的因素可被机体感受,并引起新陈代谢和功能活动的改变,说明机体发生了反应。一般来说,内、外环境的变化并非都能被机体所感受,只有那些能够被机体所感受,并引起反应的环境变化才称为刺激。

(一)兴奋与抑制

机体对刺激发生的反应有两种形式:一种是由相对静止状态转变为活动状态,或者由活动较弱转变为活动较强,称为兴奋;另一种是由活动状态转变为相对静止状态,或者由活动较强转变为活动较弱,称为抑制。抑制并不是无反应,而是与兴奋相反的一种主动活动,它意味着兴奋趋势减弱或不易发生兴奋。例如心跳和呼吸的加快、加强,消化液的分泌增多,属于兴奋;相反,心跳和呼吸的减慢、减弱,消化液的分泌减少,则属于抑制。整个生命活动是由无限多样的兴奋与抑制表现出来,并通过兴奋和抑制过程互相配合、协调,以适应环境因素的各种变化。应指出,上述兴奋与抑制表述的是整体条件下的概念,若以单个细胞而言,则兴奋的唯一标志便是动作电位。

(二)兴奋性

机体接受刺激发生反应的能力和特性称为兴奋性。通常,以阈值大小反映兴奋性的高低,反谓阈值是指能够引起机体发生反应的最小刺激(强度或时间)。阈值与兴奋性成反比关系,阈值越小,则兴奋性越高。

机体各种组织、细胞都有不同程度的兴奋性,其中以神经、肌肉和腺体等组织(细胞)的兴奋性较高,统称为可兴奋组织、细胞。可兴奋组织(细胞)构成了人体最主要的器官和系统,例如调控系统(神经细胞、内分泌细胞)、内脏器官(心肌细胞、平滑肌细胞),以及运动系统(骨骼肌细胞)。可兴奋组织、细胞,及其构成的器官系统的高度兴奋性,是保证机体能够进行快捷有效的调控和功能活动的物质基础,是一切生物体所具有的特性和功能,它使生物体能对环境的变化产生反应,是生物能够生存的必要条件。

三、适应性

机体长期生存在某一特定的生活环境中,在环境的影响下可以逐渐形成一种与环境相适应的适合自身生存的反应模式。机体对环境变化产生反应而适应环境的能力称为适应性。

自然环境的变化对人和动物都会成为刺激而影响机体的生理活动。正常的机体能够对这种变化产生适应性反应。例如外界环境温度升高,可使皮肤温度升高,血管扩张,血流量增加,汗腺活动加强,机体通过加快散热过程而使体温保持相对稳定,以适应外界环境温度的这种改变。

人类不仅受自然环境的影响,还受社会环境的影响。由于社会环境影响而致疾病的情况明显增多。自然界中的生物、物理、化学因素以及语言、文字、思维、情绪等社会因素的改变在一定条件下,都可构成对人体的刺激而影响生命活动。而人体也能随着环境的变化,不断调整心理活动和机体的生理功能,使之与环境保持协调。但是,机体的适应性还是有一定限度的,超过此限度,机体就会产生适应不全,甚至导致病理损害。

四、生殖

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(reproduction)。人体的生殖活动经历着从男性和女性个体发育成熟、生殖细胞结合、子宫内孕育、乃至分娩等一系列过程,可产生子代个体。人类生殖的生物学意义是繁衍后代,延续种族。因此,生殖也是人体生命活动的基本特征之一。

第三节 机体的内环境及稳态

成人身体重量约60%由液体构成。体内的所有液体称为体液(body fluid),按其分布可以

分为两大类:2/3 的体液(约占体重的 40%)分布在细胞内,称为细胞内液(intracellular fluid);其余 1/3 的体液(约占体重的 20%)分布在细胞外,称为细胞外液(extracellular fluid)。细胞外液主要包括组织液和血浆。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)。此外,淋巴液、脑脊液、关节腔液等也属于细胞外液,但所占比例甚少。人体的绝大多数细胞并不直接与外界环境发生接触,而是浸浴在细胞外液之中,因此细胞外液是细胞直接接触的环境。法国生理学家 Claude Bernard 首先提出了一个重要的概念,即细胞外液是细胞在体内直接所处的环境,故称之为内环境(internal environment),以区别于整个机体所处的外环境。

细胞外液和细胞内液的成分有很大的差别。细胞膜的结构以及细胞膜上的一些特殊的蛋白质分子的功能对于维持细胞外液和细胞内液成分的差别起着重要的作用。细胞外液中含有较多的钠、氯、碳酸根离子以及细胞所需的养分,如氧、葡萄糖、氨基酸、脂肪酸等,还含有二氧化碳及其他细胞代谢产物。细胞通过细胞膜与细胞外液之间发生物质交换:从细胞外液摄取氧和其他营养物质,同时将二氧化碳和其他代谢产物排入细胞外液。细胞外液在体内不断地流动:血浆与血细胞一起构成血液,在心血管系统内不停在循环;组织液则通过毛细血管壁以扩散等方式与血浆发生物质交换。内环境的各种物理、化学性质是保持相对稳定的,称为内环境的稳态(homeostasis)。保持相对稳定或稳态,是指在正常生理情况下内环境的各种理化性质只在很小的范围内发生变动。例如体温维持在 37℃ 左右,血浆 pH 维持在 7.4 左右。细胞外液的各种成分,例如 O₂ 和 CO₂ 的分压、pH、各种离子和葡萄糖浓度等,在正常生理状态下都保持在一定的水平,其变动范围很小。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。临床上给病人作各种实验室检查,也就是检测有关的生理指标是否在正常变动范围之内,或者偏离正常范围有多远。在高等动物中,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。体内各个器官、组织的功能都是从某个方面参与维持内环境的稳态的。例如肺的呼吸活动可从外界环境摄取细胞代谢所需的 O₂,排出代谢产生的 CO₂,维持细胞外液中 O₂ 和 CO₂ 分压的稳态;胃肠道的消化、吸收可补充细胞代谢所消耗的各种营养物质;肾脏的排泄功能可将多种代谢产物排出体外;血液循环则能保证体内各种营养物质和代谢产物的运输。身体各个器官系统正常功能活动的综合,使内环境的各种理化性质维持相对稳定。

第四节 机体生理功能的调节

机体各种细胞、组织和器官虽然各有其不同的功能活动,但这些活动并不是彼此孤立和互不相关的,而是通过它们特定的结构或方式,相互联系成为具有特定功能的统一整体,使机体各种生理功能能够相互影响、相互配合。在机体处于不同的生理情况时,或当外界环境发生改变时,体内一些器官、组织的功能活动会发生相应的改变,最后使机体能适应各种不同的生理情况和外界环境的变化,也可使被扰乱的内环境重新得到恢复。这种过程称为生理功能的调节(regulation)。机体对各种功能活动进行调节的方式主要有三种。即神经调节(nervous regulation),体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。

一、神经调节

神经调节(neuroregulation)是指中枢神经系统的活动,通过神经纤维的联系,对机体各部分的功能活动发生调节作用。在全身各种调节机制中,神经调节是主导调控机制,其他调节机制都直接或间接地与神经调节发生着联系。神经调节的基本方式是反射,反射的结构基础是反射弧,包括感受器、传入神经、神经中枢、传出神经、效应器等五个基本环节。反射弧的任何一个环节遭受损害和发生故障,反射就不能实现。

反射分为条件反射(conditioned reflex)和非条件反射(unconditioned reflex)两种类型。非条件反射是生来就有的,同种属个体所共有,反射弧固定的一种初级神经反射活动。相对来说,其数量是有限的;条件反射是建立在非条件反射的基础上,通过后天训练而获得的,因此所形成的条件反射是无限多样的。条件反射必须有神经系统的高级部位参与,因此是一种高级神经活动。

一般来说,神经调节发生效应迅速,而且产生的效应精确,但效应持续时间较为短暂。

二、体液调节

体液调节(humoral regulation)是指体内的一些化学物质通过细胞外液或血液循环,作用于机体的某些组织或器官,对其活动起促进或抑制作用。根据作用途径的远近和相互关系,体液调节有全身性与局部性体液调节等。参与体液调节的化学物质基本可分为两大类:一类是由各种内分泌细胞(endocrine cell)所分泌的激素(hormone);另一类是各种组织的代谢产物,包括 CO_2 、乳酸、 H^+ 、组胺、5-羟色胺(5-hydroxytryptamine, 5-HT)等。通常,绝大多数激素是通过血液循环,选择性地作用于靶细胞;而组织细胞产生的某些化学物质、代谢产物往往是在局部组织液内扩散,改变附近组织细胞的功能活动。这种调节作用可看作是局部性体液调节,或称为旁分泌(paracrine)调节。

体液调节的特点是效应发生缓慢,但效应持续时间较为长久,而且作用范围广泛。

三、免疫调节

免疫调节(immune regulation)是指免疫细胞及其释放的细胞因子、免疫激素,通过血液循环或细胞外液,作用于机体的某些组织或器官,对其活动起促进或抑制作用。社会环境的精神和心理的刺激,自然环境的光、声、气味、味道,以及触、温、痛、压等躯体刺激,都可以由神经系统和相应的感受器所接收,通过神经系统和内分泌系统的调控作用,促使各功能系统作出适应性反应;但是,细菌、病毒、毒素、肿瘤和异体蛋白等刺激是神经系统无法感受的,而免疫系统对此则非常敏感。免疫细胞接受这些刺激后,释放免疫调节物,促使组织或器官作出适应性反应,以便及时清除病因,恢复和维持稳态。可见,免疫系统不仅是一种防卫系统,而且是机体的感受和调节系统。

四、自身调节

自身调节(autoregulation)是指不依赖于神经、体液和免疫调节,机体组织、细胞自身对刺激所发生的一种适应性反应。例如在一定范围内,心肌收缩强度与初长度成正比;在一定的动脉血压范围内,脑血流量、肾血流量保持相对稳定等,均属自身调节。一般来说,自身调节的幅度较小,也不十分灵敏,但对于生理功能的调节仍有一定的意义。

自身调节是低等动物比较主要的调节形式,但是对高等动物来说,自身调节是生物理化过程中的一种残留,因而对于神经系统特别是大脑非常发达的人类来说,自身调节所占比例极少。

五、反馈控制系统

反馈控制系统(feedback control system)是一个闭环系统(closed-loop system),其控制部分不断接受受控部分的影响,即受控部分不断有反馈信息回输给控制部分,改变着它的活动。这种控制系统具有自动控制(automatic control)的能力。如图 1-1 所示,反馈控制系统具有比较器、控制系统和受控系统三个环节;输出变量的部分信息经监测装置检测反转变为反馈信息,并回输给比较器,由此构成闭合回路。其控制部分不断接受受控部分的影响,即受控部分不断有反馈信息回输给控制部分,改变着它的活动。在不同的反馈控制系统中,传递信息的方式是多种多样的,如电信号、化学信号或机械信号等。但最重要的是在这些信号的数量和强度的变化中所包含的准确和足够的信息。参考信息即输入信息(S_i),它和反馈信息(S_f)比较后,即得出偏差信息(S_e)。这三者的关系为: $S_e = S_i + S_f$ 。负反馈时, S_f 为负值;正反馈时, S_f 为正值。

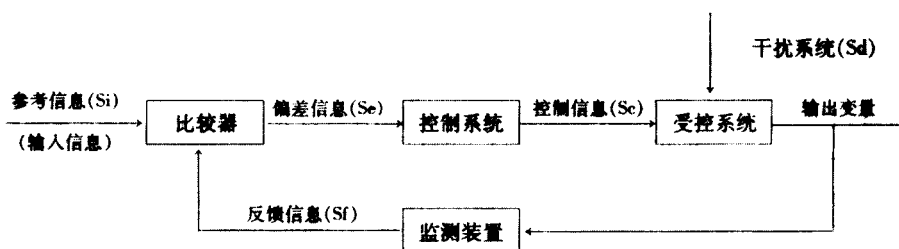


图 1-1 反馈控制系统示意图

根据控制论的原理,将受控系统的信息回授给控制系统的过程称为反馈(feedback),根据反馈信息作用效果可将反馈分为负反馈和正反馈两种类型。

(一)负反馈

负反馈(negative feedback)是经过反馈调节,受控部分的活动向和它原先活动相反的方向发生改变(图 1-2),其意义是维持机体功能活动的稳态。

负反馈时,反馈控制系统平时处于稳定状态。如出现一个干扰信号作用于受控系统,则输出变量发生改变,导致反馈控制系统发生扰乱,这时反馈信息与参考信息发生偏差,偏差信息作用于控制系统使控制信息发生改变,以对抗干扰信息的干扰作用,使输出变量尽可能恢复到扰动前的水平。生理条件下,人体动脉血压能够维持相对稳定,就是借助于具有负反馈特点的“降压反射”实现的。如图 1-2 所示,当动脉血压升高时,对动脉内压力感受器的刺激加强,经传入神经至心血管中枢,降低其活动,从而抑制心血管活动,使动脉血压回降;反之,动脉血压降低时,则以相反的机制,促使动脉血压回升。

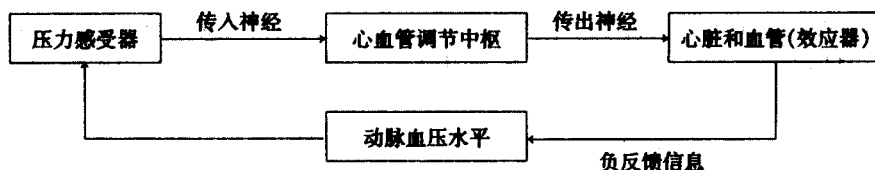


图 1-2 负反馈控制系统示意图

负反馈调节机制是在机体受外界环境刺激,导致内环境扰动后才发生的校正性调控反应,因此有“反应滞后”的缺陷。而且负反馈调节在纠正偏差的过程中,会因“矫枉过正”而产生一

系列波动。负反馈机制对偏差的敏感程度越高,波动愈大;敏感程度越差,则反应滞后愈持久。

(二)正反馈

正反馈(positive feedback)是指反馈调节使受控部分继续加强向原来方向的活动。其功能是促使机体某些生理过程逐步加强直至完成,如分娩过程、血液凝固过程、排便反射及排尿反射等均属于正反馈。

在正反馈的情况下,受控部分的活动如果增强,通过感受装置将此信息反馈至控制部分,控制部分再发出指令,使受控部分的活动更加加强,如此循环往复,使整个系统处于再生状态。正反馈时,反馈控制系统平时处于再生状态。正反馈控制系统一般不需要干扰信息就可进入再生状态,但有时也可因出现干扰信息而触发再生状态。如图 1-3 所示,当膀胱内尿液充盈达 400~500mL,而使膀胱内压升高达一定限度(大于 10cmH₂O)时,膀胱壁上的牵张感受器受刺激而兴奋,其信息经传入神经至排尿中枢,排尿中枢发出排尿指令,经传出神经促使膀胱平滑肌收缩和尿道括约肌舒张,迫使尿液由膀胱进入尿道而排出。而尿液流经尿道时,刺激尿道后壁感受器,再次经传入神经将信息传至排尿中枢,进一步加强排尿活动。如此反复循环再生,正反馈地促使排尿活动不断加强,直至尿液排净为止。

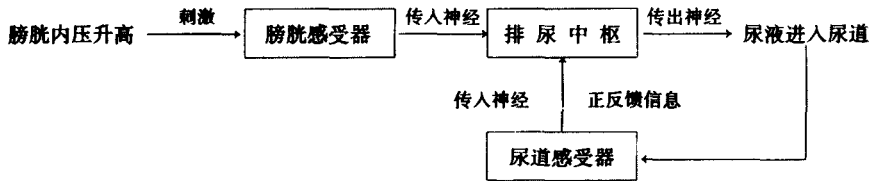


图 1-3 正反馈控制系统示意图

六、前馈控制系统

前馈控制系统是一开放回路控制系统,输出变量不发出反馈信息,监视装置在检测到干扰信息后发出前馈(feed forward)信息,作用于控制系统调整控制信息,以对抗干扰信息对受控系统的作用(图 1-4)。

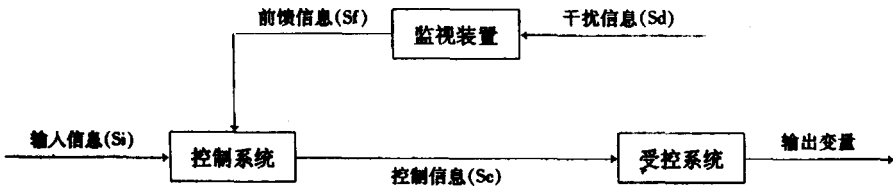


图 1-4 前馈控制系统示意图

前馈调控系统可在预期发生的环境变化到来之前,就预先调整生理系统的调定点,以最大效率启动稳态调控机制。因此,其功能是预先监视干扰,超前洞察动因,及时作出调节反应,从而使输出变量保持稳定。因而前馈调控可以避免负反馈调节“反应滞后”和产生被动的缺陷。某些条件反射活动可以认为是一种前馈控制系统活动。例如,动物见到食物就引起唾液分泌,而且比食物进入口腔引起的唾液分泌来得快,具有适应性意义。前馈控制对受控部分活动的调控比较快速,控制部分可以在受控部分活动偏离正常范围之前就发出前馈信号,及时地对受控部分的活动进行控制,因此受控部分活动的波动幅度比较小。前馈控制往往与负反馈调节互相联系和配合,构成复合调控系统。

第二章 细胞的基本功能

细胞是人体的基本结构和功能单位,体内所有的生理活动都是在细胞及其产物的基础上进行的。根据结构和功能,人体的细胞有二百余种,每种细胞都分布于特定的部位,执行特定的功能,但对于所有细胞而言,许多基本的功能活动是共同的。

第一节 细胞膜的结构

细胞膜和细胞器膜主要由脂质(lipid)和蛋白质(protein)组成,此外还有极少量的糖类物质。以物质的重量计算,蛋白质与脂质在膜内的比例大约在 4:1~1:4 之间,该比例的大小取决于膜的种类和功能活动水平。功能活跃的膜,蛋白质比例较高,如线粒体膜,蛋白质与脂质之比约为 3:1;功能简单的膜,蛋白质比例较低,如神经纤维的髓鞘膜,二者之比约为 1:4 (图 2-1)。

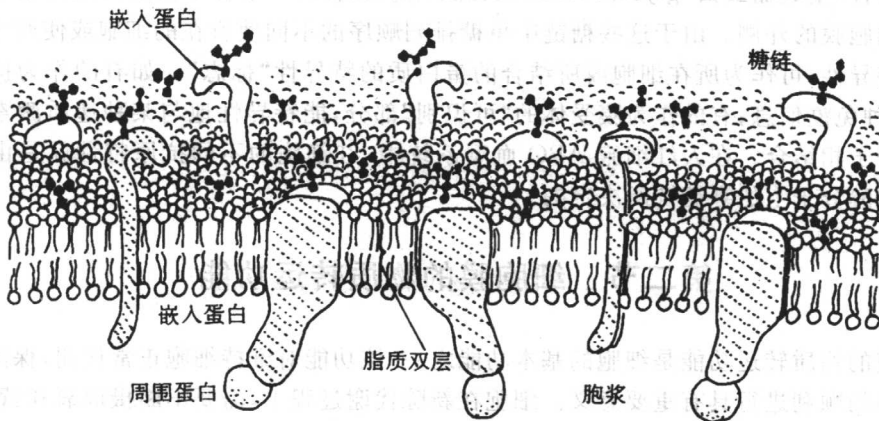


图 2-1 细胞膜的液态镶嵌式模型示意图

一、脂质双分子层

膜的脂质有三类,磷脂类占脂质总量的 70% 以上。其次是胆固醇,含量低于 30%,此外,还有少量的鞘脂(sphingolipid)。脂质是以双分子层的形式包被在细胞表面。所有的膜脂质都是一些双嗜性分子,磷脂一端的磷酸和碱基是亲水性极性基团,都朝向膜的外表面或内表面,另一端是酯酰基烃链则属疏水性非极性基团,在膜的内部两两相对。脂质分子的这种定向而整齐的排列,是由脂质分子本身的理化特性所决定的。不同细胞或同一细胞内不同部位的膜结构中,脂质成分的含量各有不同。而且,双分子层内外两层所含的脂质成分也不尽相同,含氨基酸的磷脂(磷脂酰丝氨酸、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰肌酸)几乎全部分布在膜的靠近胞质的内层,而磷脂酰胆碱和鞘脂主要分布在膜的外层;胆固醇含量在两层脂质中无大差别,胆固醇的量与磷脂有一定比例,可通过测定胆固醇/磷脂的比值来鉴定膜是否有病变。

二、细胞膜的蛋白

膜结构中的蛋白质分子以 α -螺旋或球形结构镶嵌在膜的脂质双分子层中,根据在膜上存在的形式可分为表面蛋白和整合蛋白两类。表面蛋白(peripheral protein)分布在脂质双分子层的内外侧表面(主要在内侧表面);整合蛋白(integral protein)的肽链一次或多次反复贯穿整个脂质双分子层,两端露出在膜的两侧。由于脂质双分子层是液态的,故镶嵌在脂质双分子层中的膜蛋白也可作横向移动。与细胞膜的物质转运功能有关的功能蛋白,如载体、通道、离子泵等,都属于整合蛋白。不同的膜蛋白质具有不同的分子结构和功能。

生物膜具有的种种功能在很大程度上同上述的镶嵌蛋白质的功能密切相关。功能越复杂的细胞,细胞膜上蛋白质的种类及含量越多。细胞膜蛋白质大致有以下功能:①参与物质的跨膜转运,如转运蛋白、载体蛋白、通道蛋白、离子泵等。②参与信息传递,如分布在膜外表面的受体蛋白,能将环境中的特异性化学物质或信号传递到细胞内,引起细胞功能的相应改变。③与能量转化有着,如 ATP 酶能分解 ATP 而提供生理活动所需的能量;而膜内侧存在的腺苷酸环化酶,既起信号传递的作用,又与能量转化有关。

三、细胞膜的糖类

质膜中糖类的含量约为 2%~10%,主要是一些寡糖和多糖链以共价键的形式与膜蛋白或膜脂质结合,生成糖蛋白(glycoprotein)或糖脂(glycolipid)。结合于糖蛋白或糖脂上的糖链仅存在于细胞膜的外侧。由于这些糖链中单糖排列顺序的不同使所在的细胞或使所结合的蛋白质具有特异性,可作为所在细胞或所结合的蛋白质的特异性“标志”。如有的作为抗原决定簇,表示某种免疫信息;有的作为膜受体的“可识别”部分,能特异性地与某种递质激素或其他化学信号分子相结合。在人红细胞 ABO 血型系统中,红细胞的不同抗原特性就是由结合在脂质的鞘氨醇分子上的寡糖链所决定的。

第二节 细胞膜的物质转运功能

细胞膜的物质转运功能是细胞的基本功能之一,该功能对维持细胞正常代谢,保障细胞各项功能活动的顺利进行具有重要意义。细胞在新陈代谢过程中,需要不断摄取氧和营养物质,同时排出代谢产物,这些代谢物质的进出都必须通过细胞膜转运。而且具有调控作用的细胞(神经细胞、内分泌细胞、免疫细胞)分泌和释放信息物质(神经递质、激素、细胞因子)也必须通过细胞膜转运。可见,跨膜转运的物质种类繁多,理化性质各异。由于细胞膜主要由液态脂质双分子层构成,脂溶性小分子物质可以通过单纯扩散透过细胞膜,水溶性小分子物质需要膜蛋白的帮忙才能完成转运;大分子物质或颗粒性物质则通过细胞膜的整装转运而进出细胞。根据转运过程中是否有额外能量消耗,可大致分为被动转运和主动转运两大类(图 2-2);而某些大分子物质或物质团块的跨膜转运,则与更为复杂的生物学过程有关,包括胞纳和胞吐两种。

一、被运转运

被运转运(passive transport)是指顺电-化学梯度的跨膜转运形式,其主要特点是不需要额外供能。根据是否需要膜蛋白的帮助,被动转运分为单纯扩散和易化扩散两种形式。

(一)单纯扩散

单纯扩散(simple diffusion)是脂肪溶性小分子物质从高浓度一侧向低浓度一侧(顺浓度

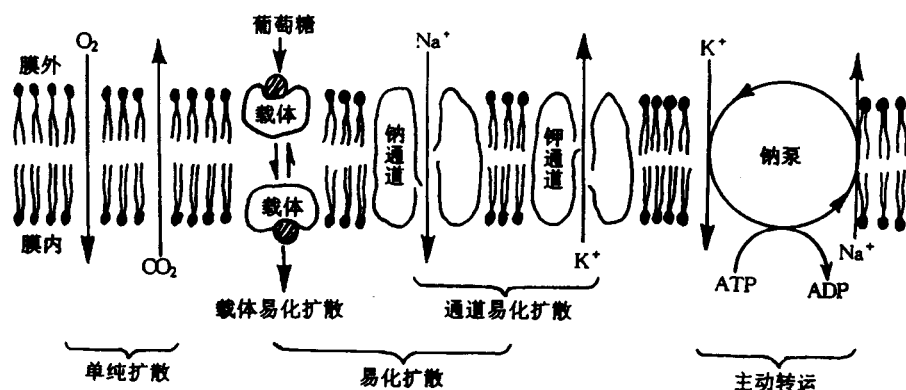


图 2-2 细胞膜物质转运的三种形式示意图

差)跨细胞膜转运的过程,它是一种简单的物理扩散。溶液的溶质和溶剂分子都在不断地运动,它们总是从高浓度部位向低浓度部位移动,直到两个部位的浓度达到平衡。细胞膜的基本组成是脂质双分子层,所以只有脂溶性物质才能以单纯扩散的形式通过细胞膜。在人体内,以单纯扩散方式进出细胞的物质很少,比较肯定的有 O_2 和 CO_2 等气体分子,氨、尿素和类固醇激素。单纯扩散的特点是物质顺浓度差转运,不需要细胞代谢提供能量,没有膜蛋白的参与。不同物质单纯扩散的多少可用扩散通量(简称通量)来表示。扩散通量是指物质每秒通过每平方厘米面积的摩尔数[$\text{mol}/(\text{s} \cdot \text{cm}^2)$ 或 $\text{mmol}/(\text{s} \cdot \text{cm}^2)$]。影响通量的主要因素有两个:①浓度差,它是物质扩散的动力,细胞膜两侧物质的浓度差愈大,通量也愈大;②通透性,通透性是指物质通过细胞膜的难易程度,物质的脂溶性越强,细胞膜对物质的通透性愈大,通量也愈大。

(二) 易化扩散

体内不溶于脂质或难溶于脂质的物质,在细胞膜上的某些特殊蛋白质的帮助下,由膜的高浓度一侧向低浓度一侧的转运形式称为易化扩散。葡萄糖由高浓度的细胞外液进入低浓度的细胞内液, K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 等顺浓度差通过细胞膜,均属于易化扩散。易化扩散与单纯扩散相同之处是其物质移动的动力都来自于物质的浓度差即势能贮备,而不消耗细胞本身的能量;不同之处是易化扩散需要细胞膜上的特殊蛋白质协助才能进行。易化扩散根据参与膜蛋白的不同可分为两类。

1. 载体介导的易化扩散

载体是一些贯穿细胞膜全层的整合蛋白质,它们具有一至数个与某种被转运物质相结合的位点,在被转运物质浓度较高的一侧结合,随之载体蛋白构象改变,搬运被结合的物质至膜的另一侧并发生解离。载体转运的物质主要是一些小分子有机物如葡萄糖、氨基酸等。

以载体介导的易化扩散具有以下特点:①高度特异性,即载体蛋白与被转运物质之间具有高度的结构特异性,如某些葡萄糖载体只能转运右旋葡萄糖,而不能或不易转运左旋葡萄糖。②饱和现象,由于转运某一物质的载体蛋白和载体蛋白上的结合位点都是有一定数目的,因此,载体蛋白的转运能力是有一定限度的。当被转运物质浓度增加到载体蛋白的转运能力的限度时,即使再增加转运物质的浓度,也不能再增加转运数量,即达到饱和。③竞争性抑制,若某一载体蛋白对 A 和 B 两种结构相似的物质都有转运能力时,当提高 B 物质浓度将会减少载体蛋白对 A 物质的转运数量,这是因为 B 物质占据了一定数量的结合位点的缘故(图 2-3)。

2. 通道介导的易化扩散