

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

家畜生殖内分泌学

*Reproductive Endocrinology
in Domestic Animals*

张家骅 主编



高等教育出版社

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

家畜生殖内分泌学

Reproductive Endocrinology in Domestic Animals

张家骅 主编



高等教育出版社

内容提要

本书从激素、内分泌的基本概念、作用方式及机制,内分泌系统、神经系统和免疫系统之间的相互关系,下丘脑-垂体-性腺轴系的内在联系等方面,对家畜生殖生理过程进行了深入的讨论,系统地阐述了家畜生殖内分泌学的基础知识、基本原理、试验研究方法、家畜生殖内分泌疾病及临床治疗、生殖调控技术和相关的重大研究成果。全书试图反映国内外当前学科发展的前沿水平,强调学科的融合、学科间方法学上的互补和理论上的彼此借鉴。

本书可作为高等农业院校研究生和本科生的教材或教学参考书,也可供从事相关领域研究的科研人员和生产现场工作的畜牧兽医技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

家畜生殖内分泌学/张家骅主编. —北京:高等教育出版社, 2007.9

ISBN 978 - 7 - 04 - 022457 - 3

I . 家… II . 张… III . 家畜 - 生殖 - 内分泌学
IV . S814.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 135968 号

策划编辑 高景新	责任编辑 田军	封面设计 李卫青
责任绘图 尹莉	版式设计 余杨	责任校对 俞声佳
责任印制 陈伟光		

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	100011	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.landraco.com
印 刷	北京印刷一厂		http://www.landraco.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com

开 本	787 × 960 1/16	版 次	2007 年 9 月第 1 版
印 张	31.25	印 次	2007 年 9 月第 1 次印刷
字 数	530 000	定 价	48.00 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 22457-00

《家畜生殖内分泌学》编写人员

主 编 张家骅 西南大学

副主编 王鲜忠 西南大学

孙 燕 西南大学

参编人员 (以姓氏拼音为序)

黄群山 华南农业大学

靳亚平 西北农林科技大学

芮 荣 南京农业大学

王 锋 南京农业大学

薛立群 湖南农业大学

余四九 甘肃农业大学

章孝荣 安徽农业大学

赵兴绪 甘肃农业大学

前　　言

王建辰先生主编的《家畜生殖内分泌学》于1990年由农业出版社出版。该书是我国第一部系统论述家畜生殖内分泌生理及病理的著作，出版后受到广大畜牧兽医科学工作者的欢迎，特别是受到有关专业教师、研究生和本科生的喜爱。

随着分子生物学的发展和分子生物学技术在生殖和内分泌领域的广泛运用，以及细胞和胚胎工程领域的飞速进展，人们对激素和内分泌的概念，激素作用的方式，各种激素受体的结构和功能，信号在细胞内和细胞间的传递，受激素调控靶基因的分离、鉴定与表达，内分泌系统、神经系统和免疫系统之间的关系，激素、生长因子与原癌基因的关系，以及发现新激素和人工合成新的药物等方面都有了更深的认识。王建辰先生由于年事已高，嘱我牵头，组织畜牧兽医界内同行重新编写了《家畜生殖内分泌学》。该书于2004年1月由全国高协组织教材研究与编写委员会部分资助，中国教育文化出版社出版。该书出版后受到业内同行的欢迎。教育部学位与研究生教育发展中心组织专家评审，推荐该书为研究生教学用书。

三年来，参与本书编写的作者通过教学和科研的实践，并广泛征集意见，在原书的基础上对内容做了修正和补充，对本书的系统也做了重大调整。新版书更加强调学科的融合，学科间方法学上的互补和理论上的彼此借鉴。作为一门畜牧兽医领域的基础学科，作者还强调了研究内容与临床应用的结合。希望本书能对从事本学科和相关领域学科教学和科研的同行具有参考价值，能对从事兽医产科和家畜繁殖的畜牧兽医工作者提供理论指导和操作方法，特别希望本书能作为相关专业研究生和本科生的教材或教学参考书。

感谢王建辰先生对本书的各次修订给予的关注和指导，感谢编写人员的通力合作。作为西南大学第一本入选教育部学位与研究生教育发展中心推荐研究生教学用书，特别感谢学校研究生部对本书改版所给予的支持和资助。本书知识涉及面广，而在本领域知识的更新速度又快。作为主编和编写人员虽已尽力，但水平有限，疏漏之处，诚望读者指正。

张家骅

2007年5月于西南大学

目 录

第一章 内分泌学概述	1
第一节 内分泌概念的建立与发展	1
一、内分泌的概念	1
二、内分泌概念的建立和发展	3
三、内分泌学的研究范畴	6
四、内分泌学与其他学科的相互关系	7
第二节 家畜生殖内分泌学的发展	8
一、生殖内分泌学概述	8
二、家畜生殖内分泌学的建立和发展	9
三、神经内分泌学	10
四、神经 - 内分泌 - 免疫调节网络	11
第二章 家畜生殖内分泌学研究方法	18
第一节 传统的生殖内分泌学研究方法	18
一、外科学方法	18
二、临床观察	18
三、生物学测定	19
四、体外研究	19
五、生物化学和化学方法	20
第二节 电生理学研究方法	21
一、体内电生理研究法	21
二、体外电生理研究法	21
三、电压钳和膜片钳技术	22
第三节 组织学与组织化学研究方法	22
一、电镜技术	22
二、免疫组织化学技术	23
三、免疫电镜技术	24
四、原位杂交技术	24
第四节 与核技术相关的方法	25
一、同位素示踪	25
二、放射自显影	25
三、放射免疫分析	25

四、放射性受体结合分析法	27
第五节 激素免疫的研究方法	28
一、用激素或抗体进行免疫	28
二、基因免疫	29
第六节 分子生物学方法在内分泌研究中的运用	31
一、免疫印迹在内分泌研究中的应用	31
二、定量 PCR 在内分泌研究中的应用	32
三、基因敲除技术在内分泌学上的应用	34
四、生物芯片在内分泌学上的应用	36
五、基因治疗在内分泌疾病治疗中的作用	37
第三章 激素的生化基础及作用机制	39
 第一节 激素概述	39
一、激素概念的建立与发展	39
二、经典激素与现代激素观点的差异	40
三、激素的生理特点	41
四、激素的分类	44
 第二节 蛋白类激素的生化基础及作用原理	45
一、蛋白类激素的生物合成	45
二、蛋白类激素的分泌、转运和代谢	46
三、蛋白类激素分泌的调节	47
四、蛋白类激素的受体	49
五、激素作用的机制	52
 第三节 类固醇激素的作用机制	60
一、类固醇激素概述	60
二、类固醇激素生物合成	61
三、类固醇激素的转运特点	64
四、类固醇激素的代谢	64
五、类固醇激素合成的调节	65
六、类固醇激素受体	66
七、类固醇激素作用的机制	67
 第四节 一氧化氮(NO)及其作用机制	71
一、NO 的性质	71
二、NO 的生物合成及 NO 合成酶	72
第四章 下丘脑 - 垂体 - 性腺轴生殖激素	78
 第一节 下丘脑 - 垂体 - 性腺轴系统解剖学	78

一、下丘脑的解剖构造与神经核群	79
二、下丘脑 - 垂体门脉循环系统	82
三、垂体的解剖组织学	83
四、卵巢的解剖组织学	89
五、睾丸的解剖组织学	104
第二节 下丘脑分泌的激素	106
一、下丘脑促垂体激素的种类	107
二、下丘脑促垂体激素到达垂体的途径	107
三、下丘脑促垂体激素分泌的调控	109
四、促性腺激素释放激素	112
五、催乳素释放因子和催乳素释放抑制因子	118
六、其他下丘脑激素	119
第三节 垂体分泌的激素	119
一、促性腺激素	120
二、催乳素	132
三、催产素	138
第四节 性腺激素	144
一、孕酮	144
二、雌激素	148
三、多肽激素	150
四、卵巢组织分泌的因子	153
五、雄激素	158
第五节 性腺功能的内分泌调节	160
一、下丘脑 - 垂体 - 卵巢轴的建立和调节	161
二、下丘脑 - 垂体 - 睾丸轴的建立和调节	163
第六节 中枢神经递质和神经肽	166
一、多巴胺	167
二、去甲肾上腺素	168
三、5 - 羟色胺	169
四、 γ -氨基丁酸	169
五、阿片样肽	170
六、P 物质	172
七、神经肽 Y	173
八、内皮素	174
第五章 与生殖密切相关的其他激素	177
第一节 胎盘激素	177

一、胎盘的解剖组织学	177
二、孕马血清促性腺激素	184
三、人绒毛膜促性腺激素	196
四、胎盘催乳素	206
五、其他胎盘激素	210
第二节 前列腺素及其类似物	211
一、前列腺素概述	211
二、前列腺素的合成与代谢	215
三、前列腺素合成与释放的调节	221
四、前列腺素的生理作用	230
五、前列腺素在家畜繁殖上的应用	239
第三节 松果腺激素	244
一、松果腺激素的种类	244
二、褪黑素	245
第六章 家畜生殖功能的发生和发育	259
第一节 性腺发育和性别分化	259
一、性腺发育	259
二、性别分化	265
第二节 初情期和性成熟	269
一、初情期和性成熟的指标	269
二、初情期和性成熟的内分泌调控	271
三、性行为	272
第三节 精子发生	275
一、精子发生	275
二、睾丸生殖细胞的凋亡及其调控	292
三、附睾内精子的储存和成熟	293
第四节 卵子发生	294
一、卵泡发生和卵子早期发育	294
二、卵子早期发育的调控	301
三、卵泡闭锁的调控	308
四、卵泡发育成熟及排卵的调节	311
第七章 发情周期和受精	322
第一节 发情周期	322
一、家畜发情周期的类型	322
二、发情周期的分期	323

三、发情周期中母畜机体的变化	324
四、各种家畜发情周期的特点	325
五、发情周期的调节	335
第二节 受精	339
一、精子在受精前的准备	339
二、卵子在受精前的准备	345
三、受精过程	349
第八章 妊娠、分娩及产后期	359
第一节 妊娠识别	359
一、动物的妊娠识别现象	359
二、黄体保护因子	361
三、干扰素 τ 与妊娠识别	362
第二节 胚胎附植	367
一、胚泡的植入过程	367
二、子宫内膜的特征变化	368
三、滋养层的侵入及其调控	370
四、胚泡植入的分子机制	372
第三节 妊娠期的生殖内分泌特点	380
一、牛妊娠期的生殖内分泌变化	380
二、绵羊妊娠期的内分泌变化	383
三、山羊妊娠期的生殖内分泌变化	385
四、猪妊娠期的生殖内分泌变化	385
五、马妊娠期的生殖内分泌变化	387
六、驴妊娠期的生殖内分泌变化	392
第四节 分娩的内分泌调控	393
一、启动分娩的机制	394
二、动物分娩期的生殖内分泌特点	405
第五节 产后期生殖活动的恢复	415
一、影响产后期生殖活动恢复的主要因素	415
二、牛产后生殖活动的恢复	418
三、羊产后生殖活动的恢复	421
四、马、驴产后生殖活动的恢复	425
第六节 泌乳与诱导泌乳	426
一、泌乳的内分泌调控	426
二、诱导泌乳	434

第九章 家畜临床生殖内分泌学	439
 第一节 家畜生殖内分泌疾病	439
一、母畜不育性疾病	439
二、公畜不育性疾病	459
三、产科疾病	465
 第二节 家畜生殖内分泌疾病的诊断和防治	477
一、家畜生殖内分泌疾病的诊断	477
二、内分泌疾病的防治	484

第一章 内分泌学概述

内分泌学汇集了多学科知识,近年来取得了飞速发展。随着生物化学尤其是分子生物学的迅速发展,人们对激素、内分泌的认识以及对激素作用机制、细胞内信号转导的了解更加接近事物的本质。在内分泌学快速发展的同时,家畜生殖内分泌学的内容也不断得到丰富,在指导人们对家畜生殖活动进行调控的工作中发挥着越来越重要的作用。

第一节 内分泌概念的建立与发展

动物体的各种生理活动如何互相配合,协调一致,以及动物体作为一个整体如何适应外部环境的变化,是保证动物生存和物种繁衍的必要条件。神经系统在体内各部分活动的配合、协调以及机体对外界环境的适应中起着很重要的作用,内分泌系统(endocrine system)也起着重要的、不可缺少的作用。内分泌系统像神经系统一样具有整合机能,它与神经系统、免疫系统配合,调节机体的各种生命活动,维持内环境相对稳定。人们对内分泌的认识与对其他事物的认识一样,经历了一个由简单到复杂,由肤浅到深刻的过程。随着分子生物学、细胞生物学及其他生物学科的发展及其广泛深入内分泌领域,人们对内分泌的认识远远超过了传统内分泌学的范畴。

一、内分泌的概念

(一) 传统的内分泌概念

传统的观点认为,动物体内有许多腺体或组织细胞,它们能够分泌一种或多种生物活性物质,这些物质并不直接被排出体外或进入体内的排泄管道中,而是直接进入血液,随着血液循环分布全身,达到对某一激素敏感的靶器官、组织或细胞,调节其代谢与功能,这种现象称为内分泌(endocrine)。动物体内这种具有内分泌功能的腺体,称为内分泌腺(endocrine gland),如睾丸、卵巢、甲状腺等。各种内分泌腺体分泌的生物活性物质,称为激素(hormone),如雄激素、雌激素、甲状腺素等。

传统的内分泌概念强调了具有以下特点:① 具有内分泌功能的结构在机体内是特化的,不具有广泛性;② 运输生物活性物质的途径是血液

循环;③ 对某一激素敏感的靶器官、组织或细胞是专一的,不具有广泛性;④ 生物活性物质的作用主要是调节新陈代谢。

(二) 现代的内分泌概念

随着对内分泌学研究的不断深入,人们发现不仅是内分泌腺体具有分泌生物活性物质的功能,在动物体内的非典型腺体结构的某些组织细胞中也存在内分泌现象。如胎盘能分泌促性腺激素与性激素,胃肠道黏膜能分泌多种胃肠道激素,肾小球的旁细胞能分泌肾素(renin),球旁体的其他细胞能分泌红细胞生成素(erythropoietin),而它们均不是独立的内分泌腺。

对激素传递方式的认识也在不断深入。传统的激素通过血液循环运输至远距离的靶细胞而发挥作用,这种方式称为远距分泌(telecrine),即传统的内分泌;某些激素不经血液运输,仅由组织液扩散而作用于邻近细胞,这种方式称为旁分泌(paracrine);如果内分泌细胞所分泌的激素局部扩散而又返回作用于该内分泌细胞而发挥反馈作用,这种方式称为自分泌(autocrine)。还有一些动物,它们的分泌腺体(或细胞)所分泌的生物活性物质经皮肤排出体外,经空气传播,其他动物通过嗅觉器官感知这种生物活性物质的存在而发生相应的反应,这种方式称为外分泌(ectocrine)。另外,下丘脑有许多具有内分泌功能的神经细胞,这类细胞既能产生和传导神经冲动,又能合成和释放激素,称为神经内分泌细胞,它们产生的激素称为神经激素(neurohormone)。神经激素可沿神经细胞轴突借轴浆流动运送至末梢而释放,这种方式称为神经内分泌(neuroendocrine)(图 1-1)。

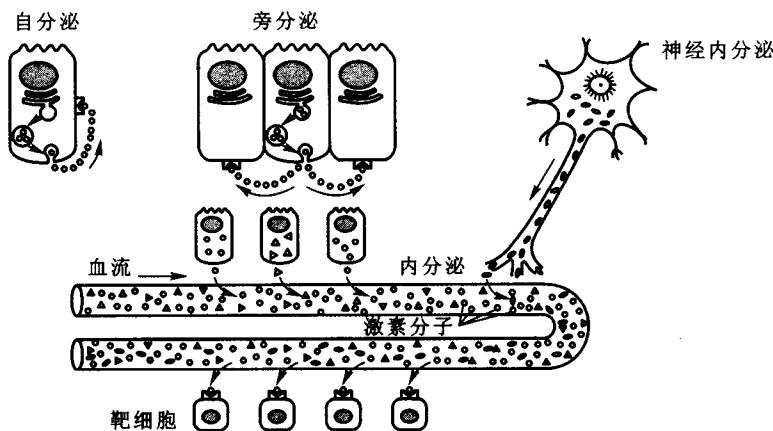


图 1-1 各种分泌方式的模式图

(摘自 Stocoo, 2001)

现代内分泌的概念扩大了传统内分泌的范畴,与传统的内分泌相比,具有以下特点:

(1) 扩大了分泌细胞的类型 除了内分泌腺的分泌细胞,许多具有内分泌功能的细胞分散在下丘脑、胃、肠、肝、肺及肾等器官以及其他部位。

(2) 激素运输的方式不仅局限于血液循环 激素也可以通过各种组织液、神经纤维轴浆甚至气体的扩散运输到靶细胞。

(3) 激素的作用不仅局限于调节细胞的新陈代谢和功能,也可以调节细胞的生长、分化、凋亡。因此,现代的观点实质是把内分泌看做是细胞与细胞之间传递信息的方式之一,即细胞间的一种通讯方式。

二、内分泌概念的建立和发展

(一) 内分泌学诞生前的有关史料

远在古代,人们就知道吃了敌人或动物的心脏、性腺或脑等器官,可以激发兴奋和促进健康。这个古老的信念被带入早期的医学实践,发展到用健康器官的提取物治疗疾病,这应该算得上是内分泌学上替代治疗的萌芽。在历史上,我国和西方对内分泌学的认识几乎完全是独立的。从时间上看,我国对于内分泌学的认识和运用早于西方;但对于内分泌现象的深入研究,尤其是对于内分泌机制的研究,则落后于西方。

1. 我国古代对于内分泌现象的认识

早在公元前11世纪,我国人民就对动物和人的阉割有了认识,尽管当时不了解阉割的作用机制,但从经验认识到了睾丸与第二性征的关系,为认识性腺与人体的关系奠定了基础。公元前2世纪末,道家甘饴、东郭延年和封君达就知道饮用人尿可以强壮身体;公元7世纪(唐朝)的孙思邈推荐用尿沉渣来治疗某些小儿疾病;8世纪(唐朝)就用紫河车(胎盘组织)治病。11世纪(北宋时代)从人尿中炼出的“秋石还原丹”光滑洁白,没有臭味,具有良好的疗效。现在我们知道,尿液中含有性腺激素,胎盘组织中含有大量的雌激素和前列腺素,只是当时还没认识到发挥药效的这些物质与内分泌腺的关系。这些事实表明,早在古代我国人民对于内分泌就有感性的认识,并已运用于临床实践。从时间上看,比西方对内分泌的认识要早得多。

2. 西方对于内分泌的认识

从史书记载上看,西方对内分泌的认识比我国要晚得多。公元前4世纪,古希腊哲学家 Aristotle 详细阐述了阉割对鸟类的影响,并把阉割产生的退化现象同人阉割后所产生的变化进行了比较。Aschheim Zondek

(1927)关于孕妇尿内含有大量类固醇激素的发现,虽然比我国落后了近1 000年,但是他探明了尿中的有效物质,在当时是十分先进的。著名英国胚胎生物化学家 Joseph Needham 在20世纪60年代发表的论文中承认,西方对人类和哺乳动物的生殖内分泌知识,是相当晚才获得的。

(二) 内分泌概念的建立

1. Berthold 进行的第一个内分泌实验

1848年,Berthold将小公鸡的两个睾丸去除,小公鸡的鸡冠和肉垂变小,对母鸡没有兴趣,啼叫较弱,好斗性减弱。但只要植入一个没有神经联系的睾丸就能使小公鸡的鸡冠恢复正常(图1-2)。他认为睾丸向血液中释放了某些物质,这些物质具有维持雄性行为和第二性征的作用。这一解释提出了两个有用的概念:身体的某些部位释放特异物质;并通过血液循环运输到特殊的部位,满足机体的特殊需要。

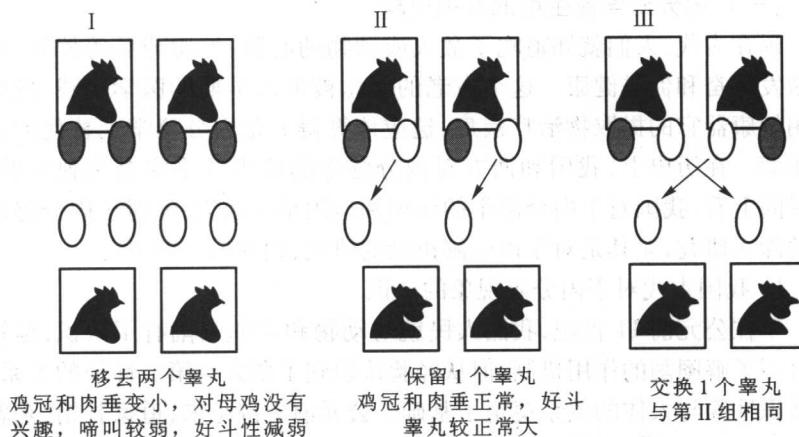


图1-2 Berthold的公鸡睾丸摘除实验—第一个内分泌实验

(摘自 Washington D, 2003)

2. Bernard 提出了内分泌学的概念

1855年,德国生理学家 Bernard 用化学方法证明肝除具有分泌胆汁的功能外,还能直接向血液释放葡萄糖,并把这一功能看成“内分泌”,首先提出了内分泌的概念。但当时的内分泌概念是指肝直接向血液释放葡萄糖,与现在的内分泌腺分泌激素并不是同一回事。同年,Addison 报道了一种人的综合征(Addison 病)。该病是由于肾上腺皮质萎缩引起的,主要表现为消化不良,低血压,肌肉极度无力,肠道不适,皮肤变黑,最终死亡。尽管当时对于甲状腺功能不足和亢进方面的知识已有一定了解,但 Addison 却是第一个对内分泌器官缺陷进行描述的人。

3. 1905 年 Albel 第一次纯化激素

1884 年, Liver 和 Schafer 发现肾上腺髓质提取物对血管有加压作用; 1905 年 Albel 从肾上腺髓质中提取纯化肾上腺素, 使肾上腺素成为第一种被纯化的激素。1929 年, Doisy 和 Butenandt 从孕妇尿中分别结晶出雌激素物质, 使其成为第一种被分离的类固醇激素。1957 年, Sune Bergstrom 及其同事用质谱法及气相色谱法分离出了两种前列腺素, 这是第一种被分离的脂肪酸激素。

4. Starling 首先把激素的概念引入内分泌

1902 年, Bayliss 和 Starling 发现当酸性食物从胃进入十二指肠时, 肠黏膜细胞释放出一种分泌物, 通过血液循环到达胰, 并刺激胰经胰管分泌胰液, 因此提出了分泌素的存在和作用方式。这一新的发现具有划时代意义, 它第一次证明在没有神经系统参与下可出现化学调节, 从而肯定了某些特异腺体产生化学因子, 这些因子进入血液循环, 并对远距离的靶器官和组织有调节作用的观点。1905 年, Starling 在此基础上将“激素”这个名词(来源于希腊语 hormone, 表示振奋和调节运动的含义)用于分泌素。Starling 当时的激素概念有其局限性, 他认为激素只有激发作用, 而现在的研究发现激素不但有激发作用, 也具有抑制作用; 另外, 激素作为一种生物催化剂, 像其他催化剂一样, 只能改变化学反应的速度, 而不能改变其平衡, 也不可能产生新的产物, 这也是当时 Starling 没有认识到的。1909 年, Pende 创用了“内分泌学”这个术语。

(三) 内分泌学与诺贝尔生理学医学奖

诺贝尔生理学医学奖是生物科学的最高荣誉, 内分泌学上的许多重大发现都得到了诺贝尔生理学医学奖的肯定。

内分泌学研究的成就与生物科学的发展密切相关, 尤其与生物技术的发展密切相关。早期诺贝尔生理学医学奖得主的成就主要集中在纯化和鉴定某一激素。如布特南德因首次分离出睾酮, 并首次获得孕酮结晶而获得了 1939 年诺贝尔生理学医学奖。各种激素的纯化, 为内分泌研究的深入提供了物质保障, 但如何确定这些微量物质在机体内的含量一直困扰着内分泌学家。美国女科学家 Yalow 创造性地建立了胰岛素测定的放射性免疫分析法, 为定量检测微量物质打开了大门。此后各种蛋白质、类固醇及细胞因子的放射性免疫分析法相继建立。从灵敏度看, 目前还没有哪一种分析方法超过放射性免疫分析法。因为在微量分析上的突出贡献, Yalow 成为 1977 年诺贝尔生理学医学奖得主。

20 世纪 50 年代以来, 内分泌学研究手段的不断更新, 激素的作用机制成为研究的热点。Earl W. Jr. Sutherland 因为发现蛋白激素作用的机制

(第二信使学说),获得了1971年诺贝尔生理学医学奖。

近20年来,随着细胞与分子生物学技术的发展,学科交叉越来越明显,不仅内分泌学的概念发生了变化,而且内分泌学的研究也越来越体现了学科交叉的特点,如Robert F. Furchtgott等因发现NO在心血管系统中能作为信号分子而获得1998年诺贝尔生理学医学奖。

与内分泌研究有关的诺贝尔奖有:

(1) 1909年,Emil Theodor Kocher发现甲状腺在生理、病理和外科中的重要作用。这一发现将内分泌现象与机体的某一器官相连,为研究、治疗内分泌疾病提供了新的方法。

(2) 1923年,Frederick Grant Banting和John J. R. Macleod提纯胰岛素,用于治疗糖尿病。

(3) 1950年,Philip Showalter Hench、Edward Calvin Kendall和Tadeus Reichstein发现肾上腺皮质激素的结构和生物活性。

(4) 1970年,Ulf Von Euler、Bernard Katz、Julius Axelrod发现神经末梢释放的体液神经递质贮存、释放和失活的机制。

(5) 1971年,Earl W. Jr. Sutherland发现蛋白激素作用的机制,使人们更加深入地认识内分泌现象,同时也为内分泌疾病的治疗提供了新的思路。

(6) 1977年,Roger Guillemin、Andrew V. Schally发现脑内能产生肽类激素。

(7) 1982年,Bengt I. Samuelsson、Sune K. Bergstrom和John Robert Vane发现了前列腺素及有生物活性的相关底物。

(8) 1986年,Stanley Cohen和Rita Levi-Montalcini发现生长因子。

(9) 1994年,Alfred G. Gilman和Martin Rodbell发现在激素作用中起信息传递的G蛋白。

(10) 1998年,Robert F. Furchtgott、Louis J. Ignarro和Ferid Murad发现NO在心血管系统中能作为信号分子。

(11) 1999年,Gunter Blobel发现控制细胞运输和定位的内在信号蛋白质。

三、内分泌学的研究范畴

内分泌学主要是临床医生通过直接观察和实验而发展起来的一门科学。长期以来,主要是局限于从病症和治疗的观点来研究激素。即使到了20世纪20年代,许多研究者还认为只要能够区别激素亢进与不足的症状,就算对激素有所了解。但是,单纯从临床观点进行研究,很难正确