



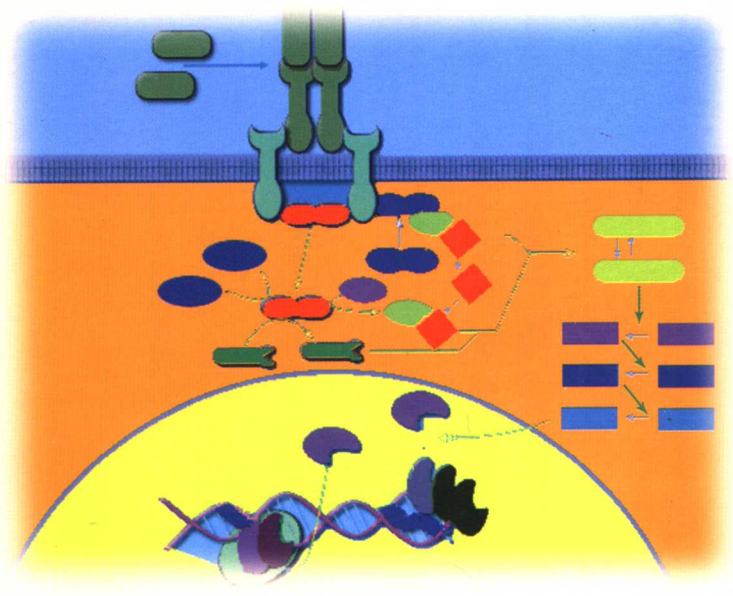
中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等中医药院校教材

供中医学各专业使用



生理学

李国彰 主编



中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等中医药院校教材

案例版TM

供中医药学各专业使用

生 理 学

主 编 李国彰

科学出版社

北 京

郑 重 声 明

为顺应教育部教学改革潮流和改进现有的教学模式,适应目前高等中医药院校的教育现状,提高教学质量,培养具有创新精神和创新能力的中医学人才,科学出版社在充分调研的基础上,引进国外先进的教学模式,独创案例与教学内容相结合的编写形式,组织编写了国内首套引领医学教育发展趋势的案例版教材。案例教学在中医药学教育中,是培养高素质、创新型和实用型人才的有效途径。

案例版教材版权所有,其内容和引用案例的编写模式受法律保护,一切抄袭、模仿和盗版等侵权行为及不正当竞争行为,将被追究法律责任。

图书在版编目(CIP)数据

生理学 / 李国彰主编. —北京:科学出版社,2008
中国科学院教材建设专家委员会教材·全国高等中医药院校教材
ISBN 978-7-03-021743-1

I. 生… II. 李… III. 人体生理学-医学院校-教材 IV. R33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 056818 号

责任编辑:方 霞 / 责任校对:包志虹

责任印制:刘士平 / 封面设计:黄 超

版权所有,违者必究。未经本社许可,数字图书馆不得使用

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双 青 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008年6月第 一 版 开本:850×1168 1/16

2008年6月第一次印刷 印张:15

印数:1—5 000 字数:403 000

定价:29.80 元

(如有印装质量问题,我社负责调换<长虹>)

前 言

科学出版社为推进和深化教育改革,提高我国高等中医药教育的教学质量,组织出版了一套中国科学院教材建设专家委员会规划教材、全国高等中医药院校案例版教材。

《生理学》教材由北京中医药大学牵头,以全国 15 所高等中医药院校的教授为主体组成编委会。在 2006 年成都会议上,编委会成员对照编写大纲,认真讨论了编写教改教材的背景、编写目的和特色,统一了编写的基本原则、内容和体例。

本教材力求坚持科学性和先进性的原则。教材的生命力首先在于科学性,必须坚持科学性第一的原则。注意理论观点和概念的科学性,立论客观公允,避免牵强附会的、偏颇主观的观点和某些不当的内容写进教材。与此同时,本教材注意把近年来生理学的新理论、新观点和新方法吸收进教材,使《生理学》教材与生理学领域的最新科技进展同步。否则,失去先进性的教材,将使学生落后于时代。

本教材以本科《生理学教学大纲》为准绳,以“三基”(即基本理论、基本知识和基本技能)为基本原则,系统介绍了人体功能活动的基本规律。生理学理论和概念的阐述力求简明、扼要、准确。

本教材的特色是选取了一些常见疾病和综合征,以案例、临床联系等形式,简明介绍其生理学基础,在阐明生理学理论和概念的同时强化了与临床的联系,使学生能进一步学习理论知识在实践中的运用。

在本教材的编写过程中,得到参编院校领导的大力支持,为今后本课程教改工作的深入开展奠定了基础。北京中医药大学王勇博士生在稿件校对和制图中做了一定工作,在此一并表示感谢。

由于水平和时间的限制,不足之处在所难免,恳请读者在使用过程中提出宝贵意见,以便再版时修正。

《生理学》编委会

2007 年 12 月

常用生理学名词英文缩写

- AC**,adenylate cyclase 腺苷酸环化酶
ACh,acetylcholine 乙酰胆碱
ACTH,adrenocorticotrophic hormone 促肾上腺皮质激素
Ad,adrenaline 肾上腺素
ADH, antidiuretic hormone 抗利尿激素
ADM, adrenomedullin 肾上腺髓质素
ADP,adenosine diphosphate 二磷酸腺苷
ANP,atrial natriuretic peptide 心房钠尿肽
APA,action potential amplitude 动作电位振幅
APD,action potential duration 动作电位时程
AQP,aquaporin 水孔蛋白
ARP,absolute refractory period 绝对不应期
ATP,adenosine triphosphate 三磷酸腺苷
BMR,basal metabolic rate 基础代谢率
BNP,brain natriuretic peptide 脑钠尿肽
CaM,calmodulin 钙调蛋白
cAMP,cyclic adenosine monophosphate 环磷酸腺苷
CCK,cholecystokinin 缩胆囊素
cGMP,cyclic guanosine monophosphate 环磷酸鸟苷
CI,cardiac index CI 心指数
CO,cardiac output 心输出量
CP,creatine phosphate 磷酸肌酸
CRH,corticotropin-releasing hormone 促肾上腺皮质激素释放激素
CT,calcitonin 降钙素
DA,dopamine 多巴胺
DIT,diiodotyrosine 二碘酪氨酸
E₂,estradiol 雌二醇
ECG,electrocardiogram 心电图
EDCF, endothelium-derived contracting factor 内皮缩血管因子
EDRF, endothelium-derived relaxing factor 内皮舒张因子
EEG,electroencephalogram 脑电图
EF,ejection fraction 射血分数
EFP,effective filtration pressure 有效滤过压
EPO,erythropoietin 红细胞生成素
EPP,end-plate potential 终板电位
EPSP,excitatory postsynaptic potential 兴奋性突触后电位
ERP,effective refractory period 有效不应期
ESR,erythrocyte sedimentation rate 红细胞沉降率(血沉)
ET,endothelin 内皮素
FF, filtration fraction 滤过分数
FSH,follicle stimulating hormone 促卵泡激素
FWS,fast wave sleep 快波睡眠
GC,guanylyl cyclase 鸟苷酸环化酶
GC, glucocorticoid 糖皮质激素
GFR,glomerular filtration rate 肾小球滤过率
GH,growth hormone 生长激素
GHRH,growth hormone releasing hormone 生长激素释放激素
GHRIH,growth hormone release -inhibiting hormone 生长激素释放抑制激素
Gly,glycine 甘氨酸
GnRH,gonadotropin-releasing hormone 促性腺激素释放激素
GTH,gonadotropic hormone 促性腺激素
HbO₂,oxyhemoglobin 氧合血红蛋白
hCG, human chorionic gonadotropin 人绒毛膜促性腺激素
hCS, human chorionic somatomammotropin 人绒毛膜生长素
HR,heart rate 心率
HRP,hypothalamic regulatory peptides 下丘脑调节肽
I_k,delayed rectifier potassium current 延迟整流K⁺电流
IPSP, inhibitory postsynaptic potential 抑制性突触后电位
I_o,transien outward current 一过性外向电流
LH,luteinizing hormone 黄体生成素
MIF,melanocyte-stimulating hormone release inhibiting factor 促黑(素细胞)激素释放抑制

因子

MIT, monoiodotyrosine 一碘酪氨酸

MOT, motilin 促胃动素

MRF, melanocyte-stimulating hormone releasing factor 促黑(素细胞)激素释放因子

NA, noradrenaline 去甲肾上腺素

NE, norepinephrine 去甲肾上腺素

OT, oxytocin 缩宫素

PCG, phonocardiogram 心音图

PGI₂, prostacyclin 前列环素

PIF, prolactin release inhibiting factor 催乳素释放抑制因子

PO/AH, preoptic-anterior hypothalamus 视前区-下丘脑前部

PRF, prolactin releasing factor 催乳素释放因子

PRL, prolactin 催乳素

PTH, parathyroid hormone 甲状旁腺激素

RAAS, renin-angiotensin -aldosterone system 肾素-血管紧张素-醛固酮系统

sGC, soluble guanylyl cyclase 可溶性鸟苷酸环化酶

SM, somatomedin 生长激素介质

RPF, renal plasma flow 肾血浆流量(生长介素)

RTK, receptor tyrosine kinase 受体酪氨酸激酶

RQ, respiratory quotient 呼吸商

RRP, relative refractory period 相对不应期

RYR, ryanodine receptor, ryanodine 受体(利若丁受体)

SR, sarcoplasmic reticulum 肌质网

SS, somatostatin 生长抑素

SWS, slow wave sleep 慢波睡眠

T₃, 3,5,3'-triiodothyronine 三碘甲腺原氨酸

T₄, 3,5,3',5'-tetraiodothyronine 四碘甲腺原氨酸

TEA, tetraethylammonium 四乙胺

TH, thyroid hormone 甲状腺激素

TKR, tyrosine kinase receptor 酪氨酸激酶受体

TRH, thyrotropin-releasing hormone 促甲状腺激素释放激素

TSH, thyroid-stimulating hormone 促甲状腺激素

TTX, tetrodotoxin 河豚毒素

VD₃, Vitamin D₃ 维生素 D₃

VEDP, ventricular end-diastolic pressure 心室舒张末期压力

VEDV, ventricular end-diastolic volume 心室舒张末期容积

VP, vasopressin 血管升压素

《生理学》编写人员

主 编 李国彰

副主编 许 红 苗维纳 高治平 刘志敏

编 委 (以姓氏笔画为序)

尤行宏 湖北中医学院
邓冰湘 湖南中医药大学
刘志敏 北京中医药大学
刘建鸿 甘肃中医学院
许 红 贵阳中医学院
苏 文 广州中医药大学
杨午鸣 浙江中医药大学
李国彰 北京中医药大学
张 胜 北京中医药大学
陈凤江 黑龙江中医药大学
陈 懿 湖南中医药大学

苗 戎 天津中医药大学
苗维纳 成都中医药大学
周乐全 广州中医药大学
郑 梅 云南中医学院
赵铁建 广西中医学院
饶 芳 浙江中医药大学
钱佳利 长春中医药大学
高治平 山西中医学院
郭 健 北京中医药大学
程 薇 北京中医药大学
蔡圣荣 安徽中医学院

目 录

前言

常用生理学名词英文缩写

第1章 绪论 (1)

第一节 生理学研究的内容和方法 (1)

第二节 生命活动的基本特征 (2)

第三节 人体功能活动的调节方式 (4)

第四节 生理功能的调节控制 (5)

第五节 稳态与生物节律 (6)

第2章 细胞的基本功能 (8)

第一节 细胞的基本结构和功能特点 (8)

第二节 细胞的跨膜物质转运功能 (10)

第三节 细胞的跨膜信号转导功能 (14)

第四节 细胞的生物电现象 (17)

第五节 肌细胞的收缩功能 (23)

第3章 血液 (32)

第一节 概述 (32)

第二节 血浆 (33)

第三节 血细胞 (35)

第四节 血液凝固和纤维蛋白溶解 (42)

第五节 血型 (45)

第4章 血液循环 (48)

第一节 心肌细胞的生物电现象 (48)

第二节 心肌的生理特性 (51)

第三节 心脏的泵血功能 (56)

第四节 心音与心电图 (61)

第五节 血管生理 (62)

第六节 心血管活动的调节 (73)

第七节 器官循环 (80)

第5章 呼吸 (85)

第一节 肺通气 (85)

第二节 呼吸气体的交换 (92)

第三节 气体在血液中的运输 (95)

第四节 呼吸运动的调节 (99)

第6章 消化与吸收 (105)

第一节 概述 (105)

第二节 口腔内消化 (107)

第三节 胃内消化 (108)

第四节 小肠内消化 (113)

第五节 大肠内消化 (118)

第六节 吸收 (119)

第7章 能量代谢与体温 (123)

第一节 能量代谢 (123)

第二节 体温 (127)

第8章 肾脏的排泄功能 (132)

第一节 概述 (132)

第二节 肾小球的滤过功能 (135)

第三节 肾小管和集合管的重吸收功能 (138)

第四节 肾小管和集合管的分泌功能 (141)

第五节 肾小管和集合管功能的调节 (143)

第六节 尿液的浓缩与稀释 (145)

第七节 清除率 (148)

第八节 尿液的排放 (149)

第9章 内分泌 (151)

第一节 概述 (151)

第二节 下丘脑与垂体的内分泌功能 (155)

第三节 甲状腺 (158)

第四节 调节钙、磷代谢的激素 (162)

第五节 胰岛 (163)

第六节 肾上腺 (165)

第七节 性腺与生殖 (167)

第10章 神经系统 (172)

第一节 神经元与神经胶质细胞 (172)

第二节 突触的信息传递 (173)

第三节 神经递质和受体 (177)

第四节 神经中枢活动的一般规律 (181)

第五节 神经系统的感觉功能 (184)

第六节 神经系统对姿势和运动的调节 (187)

第七节 神经系统对内脏活动的调节 (193)

第八节 脑的高级功能 (197)

第11章 感觉器官 (202)

第一节 概述 (202)

第二节 视觉器官 (203)

第三节 听觉器官 (208)

第四节 前庭器官功能 (211)

主要参考文献 (214)

附一 《生理学》课程教学大纲 (215)

附二 汉英名词索引 (218)

第1章 绪论

生理学(physiology)是生物学的一个分支,是研究生物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和病毒生理学等)。人体生理学(human physiology)以人体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。人体生理学的任务是研究人体正常功能活动的发生过程 and 变化规律,并揭示其发生原理,从而为后继基础医学和临床医学学科的学习奠定必要的理论基础。

医学(mediology)的任务是防治疾病和促进健康,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,通过医学实践还可以验证生理学理论是否正确。因此,生理学是医学的基础学科之一。任何一个医学科学工作者都必须学习和熟悉生理学,充分了解人体正常功能活动规律,为临床医学的学习和实践奠定必要的理论基础。对于中医院校的学生来说,学习并掌握坚实的生理学理论和熟练的生理学实验技能,有利于日后进行中医药和中西医结合的研究。本书在阐明正常人体功能活动规律的同时,着意向临床医学作必要的延伸和联系,以利于医学生日后临床学科的学习和实践。

第一节 生理学研究的内容和方法

一、生理学研究的内容

人体是一个统一的整体,在不同的时空条件下,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研究,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。

以“整体观念”和“天人相应”为基本理论的中国古代生理学是典型的整体水平研究。在“整体观念”下,采用内揣法(“黑箱”方法),以“藏象”学说和“阴阳五行”学说为理论基础,对机体功能活动规律进行了整体性阐释。在“天人相应”理论指导下,系统阐释了在不断变化的外界环境影响下,人体的适应性变化。

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,系统研究了不同状态(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、系统水平的,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、系统水平研究,作出了奠基性贡献,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

细胞是人体最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。

20 世纪后叶,细胞分子水平的研究成果如雨后春笋,使寻找和诠释机体各种生命活动的“细胞、分子,以及基因”的基础成为可能。然而,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,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其在整体中的具体作用。

二、生理学研究的方法

生理学研究是以动物为主要实验材料,只有在不影响健康的前提下,才允许在人体进行无创性实验观察。通常动物实验都是在特定条件下进行的,因此不能把实验结果简单地引申为普遍性规律,也不能把动物实验的资料不加区别地移用于人体。根据实验进程,可将生理学研究的方法分为两类:

(一) 急性实验法

急性实验法(*acute experiment*)实验周期比较短,根据实验设计又可分为在体实验和离体实验两种。

1. 在体实验(*in vivo experiment*) 指在动物失去知觉(麻醉或损毁大脑)的条件下,通过手术观察某一器官或几个器官的功能活动,故称之为活体解剖法。例如家兔麻醉后,手术暴露迷走神经和心脏,然后电刺激迷走神经,观察心脏收缩频率和收缩强度的变化。

2. 离体实验(*in vitro experiment*) 是将动物的某一器官、组织或细胞游离出来,置于适宜的人工环境条件下进行实验。例如家兔麻醉后,手术摘除心脏并置入心脏营养液中,通过改变心脏营养液温度和酸碱度的方法,观察心脏收缩频率和收缩强度的变化。

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。

(二) 慢性实验法

慢性实验法(*chronic experiment*)是以完整健康的机体为研究对象,并使其与外界环境

保持比较自然的关系条件下,观察机体功能活动的变化。实验需在无菌条件下,通过手术制备各种瘘管,破坏或摘除某些器官,或将刺激电极与引导电极埋置在体内,待手术创伤恢复后,在清醒条件下进行实验观察。例如,观察胃液分泌调节的实验,需先行在狗上进行无菌手术制备“食管瘘”和“胃瘘”,待恢复健康后,即可进行胃液分泌的研究。

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。

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(如潜水、航空等特殊环境)时机体功能状态和生理指标的相应变化。

第二节 生命活动的基本特征

在整个生命自然发展过程中,生长与发育、成熟与生殖、衰老与死亡等是所有生物共同的特征,但是,新陈代谢、兴奋性和适应性等基本特征是生命现象共同的基础。

一、新陈代谢

在生命活动中,生物体与环境之间不断地进行物质和能量交换,自我更新的过程称为**新陈代谢(metabolism)**,它包括同化作用和异化作用两个方面。新陈代谢是生命现象的本质特征,贯穿在生命的全过程,新陈代谢一旦停止,生命也就完结了。

(一) 同化作用和异化作用

在新陈代谢过程中,机体从外界摄取各种营养物质,经过改造、转化而成为机体自身所固有的成分,称为**同化作用(assimilation)**。在同化过程中,包括物质和能量的合成与储存;机体的固有成分经过分解,释放能量,并形成代谢产物的过程称为**异化作用(dissimilation)**。在异化过程中,包括物质和能量的分

解与转化。

(二) 物质代谢和能量代谢

物质代谢(material metabolism)包括合成代谢和分解代谢,这一切过程都是在水溶液中进行的酶促生物化学反应。在物质代谢过程中,所伴随的能量的合成、储存、释放、转移和利用,称为能量代谢(energy metabolism)。物质代谢和能量代谢两者具有密不可分的关系,在物质进行合成代谢时,是吸能耗能的过程;而在物质进行分解代谢时,则伴随着能量的释放与转化。

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(response)。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(stimulus)。

(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(excitation);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(inhibition)。

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,则兴奋的惟一的标志是动作电位。

(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(excitability)。通常,以阈值大小反

映兴奋性的高低,所谓阈值(threshold)是指能够引起机体发生反应的最小刺激(强度或时间)。阈值与兴奋性成反变关系,阈值越小(很小的刺激就能引起反应),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(excitable tissue, excitable cell)。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)。可兴奋组织细胞以及由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。

三、适应性

机体对内、外环境变化所发生的各种各样的反应,都具有一种特性,即调整机体与环境之间的关系,以保护机体不受损害,并保持机体正常生存和种族绵延,这种特性称为适应性(adaptability)。

适应性是生物进化过程中,逐渐发展和完善起来的。高等动物,特别是人类,由于神经系统和内分泌系统的高度进化,适应性明显增强,机体的适应性调节反应既迅速,又广泛而持久。人体的高度适应性,使机体在遇到各种突然而强烈的环境变化时,产生大量适应性代偿反应,以保护机体免受损害。

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。人类是恒温动物,能够对外界环境温度的变化及时作出相应的适应性调节反应,以维持体温的稳定。

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)。人类的生殖活动经历着从男性和女性个体发育成熟的生殖细胞结合、子宫内孕育、乃至分娩等一系列过程,可产生与父母相似的子代个体。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 人体功能活动的调节方式

人体是由各器官系统有机组合而构成的结构和功能性整体,这些系统可大致分为两类:一类是基本功能系统,如血液循环、呼吸、消化及泌尿、生殖系统;一类是调控系统,如神经系统、内分泌系统、免疫系统,参与对各基本功能系统的调节。人体对内外环境变化所产生的适应性反应,都是以一个统一、协调的整体来进行的。这是由于人体具有完整而极其复杂的调节机制,通过信息联系,调节着各器官、系统的功能。使它们的活动在时间上和空间上严密组织起来,互相配合,互相制约,从而达到稳态。这种整体性的调节作用称为**整合(integration)**。在整合调控中,包括多种调节机制,分述如下。

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5个基本环节。感受器是接受刺激的器官,效应器是产生效应的器官,神经中枢包括脑和脊髓,传入神经和传出神经是将中枢神经与感受器和效应器联系起来的通路。反射弧的任何一个环节遭受损害和发生障碍,反射就不能实现。

19世纪俄国生理学家巴甫洛夫(Pavlov)提出了条件反射学说,将反射分为**非条件反射(uncondition reflex)**和**条件反射(condition reflex)**两种类型。非条件反射是先天的、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;而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。由于可任意设定训练条件,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。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-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。

某些内分泌腺直接或间接受神经系统的控制和调节,如交感神经直接支配肾上腺髓质,促使其分泌激素,经血液循环运送至全身各处,调节其功能活动。因而体液调节便成为神经调节的一个传出环节,这种调节方式称为**神经-体液调节(neurohumoral regulation)**,神经-体液调节可发挥两种调节的优点,优势互补,从而使产生的效应既迅速,又广泛而持久。

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,而免疫系统则非常敏感。免疫细胞接受这些刺激后,释放免疫调节物——“细胞因子”和“免疫激素”,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。由于免疫细胞可以随血液循环运行全身,因而免疫系统起到了“游动脑”的作用。

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。

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, 自身调节是生物进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, 在总体调节机制中, 自身调节所占比例极少, 自身调节的幅度较小, 但对于生理功能的调节仍有一定的意义。

第四节 生理功能的调节控制

20 世纪 50 年代以来, 应用工程学中控制论 (cybernetics) 原理的广泛运用, 推动了

人体生理功能调控机制的研究。人体功能活动的调节过程与工程技术中的控制过程有许多共同的运行规律和特点。人体功能活动的调节中, 存在着各种各样的程序化控制系统, 从而使机体的适应性反应迅速而准确。控制系统由控制部分和受控部分组成, 控制系统主要有反馈控制系统和前馈控制系统。

一、反馈控制系统

反馈控制系统 (feedback control system) 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后转变为反馈信息, 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 (图 1-1)。

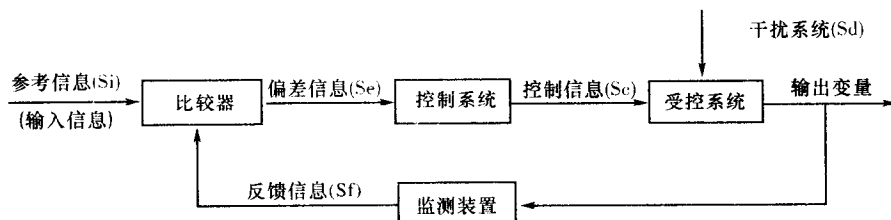


图 1-1 反馈控制系统示意图

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) 是指反馈的结果制约了输入对输出的影响, 即反馈信息的作用制约了控制信息, 其意义是维持机体功能活动的稳态。

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。

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; 敏感程度越低, 则反应滞后愈持久。

(二) 正反馈

正反馈 (positive feedback) 是指反馈的结果增强了输入对输出的影响, 即反馈信息的作用促进或加强了控制信息。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。

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。

二、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 to ward)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 1-2)。

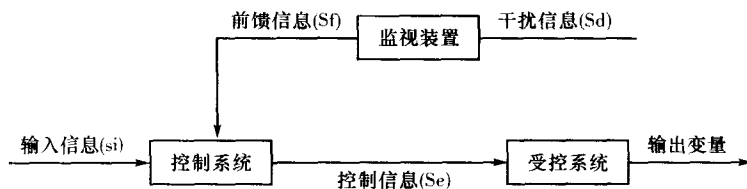


图 1-2 前馈控制系统示意图

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”和产生波动的缺陷。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。前馈控制往往与负反馈调节互相联系和配合,构成复合调控系统。

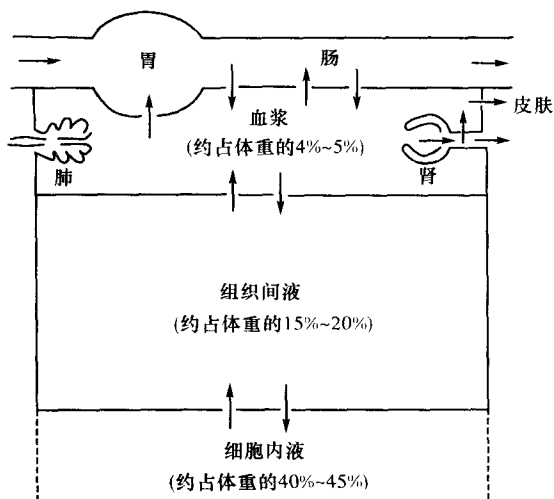


图 1-3 体液的分布与其相互关系示意图

第五节 稳态与生物节律

一、体液与内环境

人体内的所有液体总称为**体液**(body fluid),体液是人的重要组成部分,约占体重的60%左右(图 1-3),其中2/3为细胞内液(约占体重的40%左右),1/3为细胞外液(约占体重的20%左右)。细胞外液主要包括组织间液和血浆,前者约占体重的15%,后者约占体重的5%。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。

细胞是进行新陈代谢的基本单位,细胞浸浴在细胞外液中。细胞内液为细胞新陈代谢提供了进行各种生物化学反应的场所;而细胞外液则是细胞直接接触的液体环境,细胞外液即为机体的**内环境**(internal environment),以区别个体生存的自然外环境。

在细胞外液,血浆是重要的媒介,它既可以通过毛细血管壁与组织液进行物质交换,又

可通过周而复始地循环,成为沟通内环境与外环境、进行物质交换的中间环节。可见,血浆是内环境中最为活跃的部分。

二、稳态

19世纪中叶,法国生理学家伯尔纳(C. Bernard)首先提出内环境恒定性的概念。内环境是细胞赖以生存的环境。各种细胞内液在进行新陈代谢过程中所需要的各种物质及氧气,必须直接从细胞外液中摄取,而细胞内生成的多种产物及代谢废物也要排放到细胞外液中去。因此,细胞外液是细胞获得营养物质、排放代谢产物的公共环境。由于组织细胞与内环境之间不停地进行着多种物质交换,因而内环境各种物质的量、组成成分及理化特性等将不断发生改变。因此,机体将通过多种调节机制,使内环境的各种化学成分(如水、各种营养物质、电解质等)和理化特性(酸碱度、温

度、渗透压等)保持相对稳定,即保持内环境稳态。内环境稳态是机体通过各系统、器官和细胞的活动,以及机体与环境相互作用的结果。

20 世纪 20 年代美国生理学家坎农(B. Cannon)提出稳态(homeostasis)的概念。稳态是指机体在一定的时空范围内,通过有序协调的功能活动,使机体的各种频率、节律和水平,在相对狭窄的范围内保持稳定状态。广义上说,稳态不仅是机体某些参数的稳定,而且包括稳定状态建立和维持的那些协调的生理过程。稳态是整合调控机制的作用目标。

稳态有不同的层次和水平,整体稳态、各器官系统稳态、细胞稳态和内环境稳态等。机体在感知外界环境因素变化的同时,通过整合与调控,作出整体性的适应性反应,以维持整体稳态。整个生命活动即是在稳态不断遭受破坏,而又得到恢复的过程中维持和进行的。

1953 年控制论创始人维纳(N. Wiener)在“医学中的稳态概念”的讲演中,进一步扩展了稳态概念。至今稳态已成为生理学乃至整个生命科学中具有普遍意义的基本概念,稳态已扩展到机体的各级水平,凡是能保持协调、有序和相对稳定的各种生理过程均属稳态。

在稳态的整合与调控中,神经系统(主要是中枢神经系统)为主导整合调控单元,内分泌系统和免疫系统是辅助调控单元。近来实验研究提供的大量证据表明中枢神经系统(CNS)、神经内分泌系统(NES)和免疫系统(IMS)三者构成复合调控系统(图 1-4),CNS、NES 和 IMS 三者之间相互调节、制约,并由三角功能系统的复合调控,调节整体内各功能系统的功能活动,以维持整体稳态。

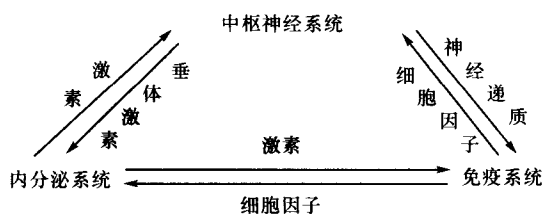


图 1-4 神经-内分泌-免疫复合调控系统示意图

三、生物节律

生物体内各种生理功能活动按照一定的时间顺序周而复始地发生周期性变化,这种节律性变化,称为生物节律(biorhythm)。生物节律存在于机体各级水平,按频率可分为高频、中频和低频等三种生物节律;按时间可具体分为近年(circannual)节律、近月(circalunar)节律、近周(circaseptin)节律、昼夜或近日(circadian)节律以及近小时(circhoral)节律等。其中近日节律(中频)是机体最常见、也是最重要的生物节律。人体内各种生理功能几乎都有昼夜节律性的变化,例如体温、脉搏、动脉血压、激素水平、血细胞数目等指标,以及睡眠-觉醒的更替、感觉/感知、精神、记忆、运动等功能的波动。

生物节律是长期的生物进化过程中逐渐形成的,是机体内部遗传性周期和人对环境的高度适应性反应结合而成。既往的研究结果表明,日节律是由生物节律控制中心——所谓“生物钟”控制的,而下丘脑视交叉上核可能起着日节律控制中心的作用。生物钟长期处于紊乱状态,就容易产生各种不适或疾病。

(李国彰 郑 梅)

第2章 细胞的基本功能

细胞是人体最基本的结构和功能单位,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。人体有 200 多种高度分化的细胞,每种细胞分布于机体的特定部位,执行特定的功能。例如神经细胞有接受、整合和传导信息的功能,腺细胞有分泌功能,肌细胞有收缩功能,红细胞有运输 O_2 和 CO_2 功能,中性粒细胞和巨噬细胞有吞噬功能,淋巴细胞有特异性免疫功能等等。

第一节 细胞的基本结构和功能特点

一、细胞的结构和化学组成

虽然细胞的形态和功能千差万别,但细胞都是由细胞膜、细胞质以及其内的细胞器、细胞核等结构组成。

(一) 细胞膜

细胞被细胞膜 (cell membrane) 或质膜 (plasma membrane) 所包被,构成细胞独立于

其生存环境的屏障。在透射电镜下,细胞膜厚约 7.5nm,影像呈三层结构,即内外两侧各有一层致密带,中间夹着一层透明带,每层厚约 2.5nm。此种结构不仅见于质膜,亦见于细胞内各种细胞器膜(包括核膜)。因此,这种膜结构又被统称为单位膜 (unit membrane),或称生物膜。

细胞膜主要由蛋白质、脂类和糖类等组成。蛋白质与脂质的比例约在 1:4~4:1 之间,比例大小与膜的种类和功能活动有关。一般功能活跃的膜比例高(如线粒体膜可达 3:1),功能简单的膜比例低(如神经纤维的髓鞘膜为 1:4)。

各种物质分子在膜中的排列形式是决定膜生物学特性的关键因素。Singer 和 Nicholson 在上世纪 70 年代初期提出的“液态镶嵌模型”(fluid mosaic model)得到许多研究结果的支持而被公认。该模型的基本内容:细胞膜是以液态脂质双分子层为基架,其中镶嵌着许许多多结构和功能不同的蛋白质(图 2-1)。

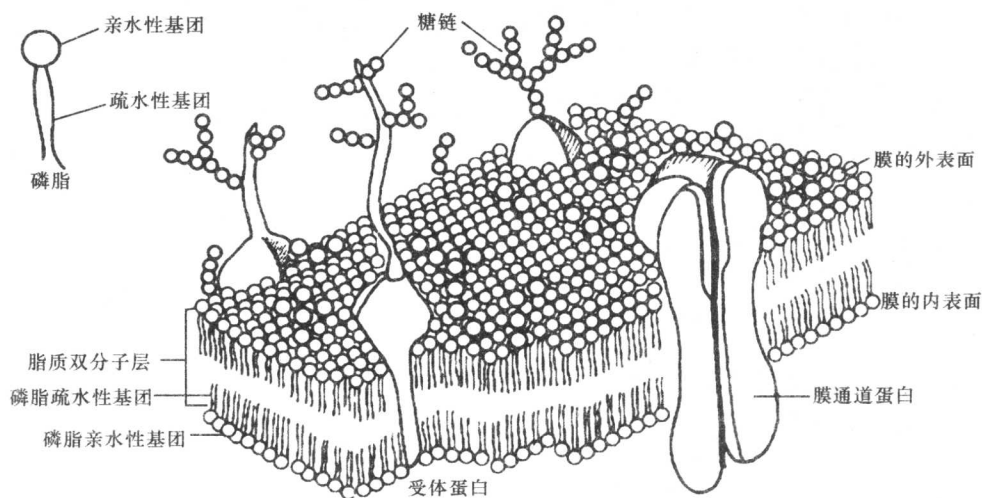


图 2-1 细胞膜的液态镶嵌模型

1. 脂质双分子层 膜的脂质有三类,即磷脂、胆固醇和鞘脂。其中磷脂占脂质总量的

70%以上,其次是胆固醇(不超过总量的 30%),此外还有少量的鞘脂。脂质以双分子

层的形式存在于细胞膜。磷脂和胆固醇都是双嗜性分子,磷脂分子的磷酸和碱基以及胆固醇分子中的羟基是亲水性基团,而分子中的酯酰基链形成疏水性基团。在膜中,疏水性基团两两相对,形成膜内部的疏水区,而亲水性基团朝向膜的内表面或外表面。脂质双分子中的脂质成分分布不对称,如膜的外层主要含磷脂酰胆碱和含胆碱的鞘脂,而膜的内层则有较多的磷脂酰乙醇胺、磷脂酰丝氨酸和少量的磷脂酰肌醇。胆固醇含量在两层脂质中无大差别。

脂质的熔点较低,这决定了膜中脂质分子在体温条件下是液态的,即膜具有某种程度的流动性。但这种流动性仅限于脂质分子做横向运动,而不能掉头。膜脂质的流动性使细胞能进行变形运动;使嵌入膜中的蛋白质也可移动。膜结构即使发生一些较小的断裂,也可因脂质的流动性而自动融合修复,保持膜的完整性。水和溶质不能自由跨过,因此脂质双分子层既是细胞膜的基架,也是物质通过细胞膜的主要屏障。

2. 细胞膜的蛋白质 细胞膜的主要功能是通过膜蛋白来完成的。根据膜蛋白在细胞膜上存在的形式,可分为表面蛋白(peripheral protein)和整合蛋白(integral protein)两种。表面蛋白以其肽链中带电的氨基酸残基与膜两侧的脂质亲水性基团相互吸引,或以离子键与膜中的整合蛋白结合,附着在膜的表面。整合蛋白约占膜蛋白的70%~80%,其肽链一次或多次穿过脂质双分子层。肽链中的跨膜段含有由20~30个疏水性氨基酸残基形成的 α -螺旋片段。疏水性片段以外的亲水性肽链部分则构成胞内环和胞外环,分别与细胞内液或细胞外液接触。

膜蛋白的功能包括:①参与物质跨膜转运。如载体、通道、离子泵和转运体等转运蛋白。②参与信息传递。如受体蛋白、G蛋白。③与能量转化有关的酶蛋白,如ATP酶。

3. 细胞膜的糖类 细胞膜含有少量的糖类,主要是一些寡糖和多糖链。它们以共价键形式与膜的脂质或蛋白质结合,形成糖脂和糖蛋白。膜上的糖链仅裸露于细胞膜的外侧,糖链中单糖分子的排列顺序起着“分子语言”的功能,使其所在的细胞或所结合的蛋白质具有某种特异性,极大地丰富了细胞膜表面的信

息。有些作为所在细胞或所结合的蛋白质的抗原,表示某种免疫信息,为机体免疫系统所识别(如红细胞表面抗原);有的则作为膜受体的“可识别”部分,能特异性地识别环境中的化学信号分子(如递质、激素等),并特异性地结合而发挥生物效应;有些则参与细胞的黏附、分化、老化、吞噬等过程。

(二) 细胞器

细胞器是体现细胞功能的重要部分,其种类因细胞而异。每个细胞器都是相对封闭的区室,区室之间为细胞质溶胶。由于细胞器在结构、功能及发生上有一定联系,相对质膜而言,将细胞器称为细胞的内膜系统(图2-2)。

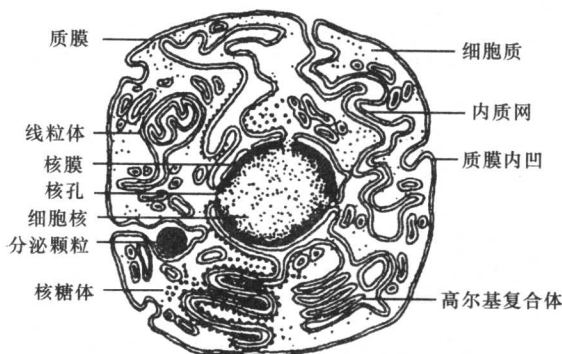


图2-2 电镜下细胞膜相结构相互联系示意图

1. 线粒体 线粒体为0.5~1.0 μm 粗细的杆状小体,被外膜和内膜分隔成内外两个封闭的腔隙。线粒体内含有许多与物质氧化有关的酶体系,如电子传递呼吸链酶体系、氧化磷酸化酶体系、三羧酸循环及脂肪酸氧化酶体系等。线粒体能摄取氧和氧化各种能源物质,并把氧化产生的能量转换成ATP。因此,它是细胞呼吸和产生能量的场所。细胞生命活动所需能量的80%是由线粒体合成的ATP提供的。线粒体也是细胞的一个 Ca^{2+} 库,可以从胞质中摄入或向胞质释放 Ca^{2+} ,调节胞质的 Ca^{2+} 浓度。

2. 溶酶体 是由一层单位膜包围而成的圆形或卵圆形囊状结构,直径在0.2~0.8 μm 之间。溶酶体是细胞内的消化器,内含多种酸性水解酶,能将蛋白质、多糖、脂类和核酸等物质水解成能被细胞重新利用的小分子物质,从而为细胞代谢提供原料。当异物被细胞吞噬后,则与溶酶体融合并被溶酶体酶分解。