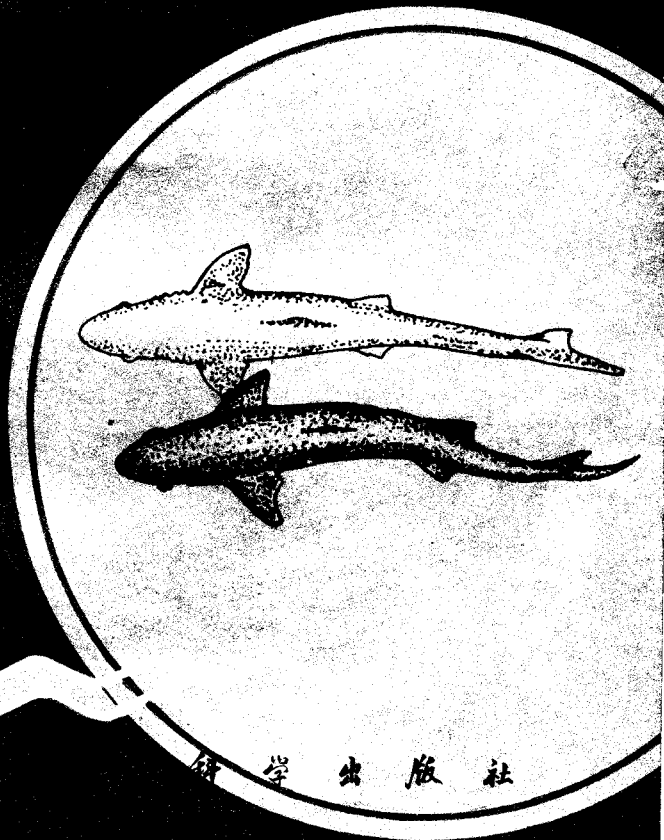


脊椎动物 比较内分泌学



内 容 简 介

本书从比较内分泌学的观点,较全面而系统的介绍整个脊椎动物各种内分泌腺的形态构造,它们所分泌的激素的化学结构、多形性及其演化;论述了激素在体内的释放、激活与失活过程;同时,从分子水平上阐明激素的作用机理,以及它对机体营养、代谢、皮肤、渗透调节和在生殖过程中的作用。本书可供高等院校生物系、医学院校有关专业师生和从事动物生理学、内分泌学与生态学、畜牧和水产教学与研究工作人员参考。

P. J. Bentley

COMPARATIVE VERTEBRATE ENDOCRINOLOGY

Cambridge University Press, 1976

脊椎动物比较内分泌学

[美] P. J. 本特利 著

方永强 汪 敏 周宗澄 译

方永强 校

责任编辑 吴爱珍

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984 年 4 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1984 年 4 月 第一次印刷 印张: 13 5/8

印数: 0001—3,600 字数: 309,000

统一书号: 13031·2548

本社书号: 3498·13—10

定 价: 2.10 元

序 言

本书主要是为研究生以及大学生编写的教科书。作者希望它可作为比较内分泌学的基础教程和讲授比较动物生理学的辅助教材。要全面领会本书内容,读者必须具有动物学和动物生理学的基本知识。不过,作者力求使内分泌学与动物生理学、生态学与进化基础联系起来,从而把本书描述的内分泌学引入较广泛的生物学基础理论的领域中。在此,作者不遵循以前在这一范畴内,教科书通常所采用的形式,原因之一就在于此。过去一般是逐章连续介绍每种内分泌腺。本书致力于论述若干主要的和基本的生物学过程,这些生物学过程的功能通常受各种内分泌腺所分泌的激素的协调。

本书不准备介绍无脊椎动物的内分泌学,因为这一领域的迅速发展,确实为专门撰写这一教科书提供了依据,例如, K.G. Highnam* 和 L. Hill 合著的无脊椎动物的比较内分泌学(阿姆斯特丹: Elsevier 出版社, 1970 年版), 就是一部很好的例证。

本书的性质决定了它不可能将所有的原始参考文献全部列出。因为实在有很多的参考文献以及许多的早期观察, 都已经成为“经典文献”的一部分。为此, 本书力求向读者介绍最近的论文和评论, 这些文献包括许多述及专题的参考资料, 这对于进一步进行专题研究的人们, 将是一个有益的“起点”。为了使本书论述的各专题能同该专题的发展齐头并进, 读者

* 1977 年发行第二版。——译者注

应经常查阅最新的文献资料。有关本书各专题的论文发表于：普通与比较内分泌学，内分泌学杂志，内分泌学和比较生物化学和生理学。此外，有些论文引自普通生理学杂志，尤其是生理学杂志和美国生理学杂志。

P. J. 本特利

1974年9月

内分泌学常用的术语缩写

ACTH 促肾上腺皮质激素
ADH 加压素
AMP 3',5'-二磷酸腺苷
AVP 精氨酸-加压素
CBG 皮质醇结合球蛋白
COMT 儿茶酚-O-甲基转移酶
CRH 促皮质激素释放素(=CRF)
CT 降钙素
FSH 促滤泡素
GH 促生长素
Gn-RH 促性腺激素释放素(=LH/FSH-RH)
HCG 绒毛膜促性腺激素
HCS 绒毛膜促乳素(=HPL)
HIOMT 羟(基)吲哚-O-甲基转移酶
HPL 绒毛膜促乳素
HTF 异促甲状腺因子
ICSH 促间质细胞激素(=LH)
-IF -抑制因子
-IH -抑制激素
LH 促黄体素(=ICSH)
LTH 促黄体激素(=促乳素)
LVP 赖氨酸-加压素
MAO 单胺氧化酶

MI 促黑素细胞指数
MSH 促黑激素
MRH 促黑激素释放素
PNMT 苯乙醇胺-N-甲基转移酶
P- 促乳素
PTH 甲状旁腺素
-RF-释放因子
-RH-释放激素
-R-IH-释放抑制激素
SHBG 性激素结合球蛋白
T₃ 三碘甲腺原氨酸
T₄ 四碘甲腺原氨酸
TBG 甲状腺素结合球蛋白
TRH 促甲状腺素释放素
TSH 促甲状腺素(=促甲状腺激素)

目 录

序言.....	v
内分泌学常用的术语缩写.....	vii
第一章 绪论.....	1
1. 动物的信息传递.....	1
2. 神经对体液的协调.....	2
3. 什么是比较内分泌学?	4
4. 比较内分泌学的应用.....	6
5. 内分泌腺的变化与脊椎动物的多样性.....	7
6. 结论.....	13
第二章 内分泌组织比较形态学.....	14
1. 脑垂体.....	15
2. 垂体的比较形态学.....	17
3. 咽的内分泌腺: 甲状腺、甲状旁腺和后鳃体	23
4. 肾上腺.....	29
5. 胃肠道内分泌激素.....	38
6. 性腺.....	43
7. 未定论的内分泌腺.....	47
8. 结论.....	59
第三章 激素的化学结构、多形性及其进化	60
1. 类固醇激素.....	64
2. 由酪氨酸制造的激素.....	71
3. 神经垂体的肽激素.....	76
4. 正中隆起的神经激素.....	85
5. 肾素-血管紧张素系统	88
6. 甲状旁腺素和降钙素.....	90

7. 郎格罕氏小岛和胃肠道激素.....	94
8. 促肾上腺皮质激素(ACTH),促黑激素(MSH) 和 β -促脂解激素	103
9. 垂体糖蛋白激素: 促黄体素(LH),促滤泡素 (FSH)和促甲状腺素(TSH)	105
10. 促生长素、促乳素和绒膜促乳素.....	111
11. 激素的进化: 一般评论	121
12. 结论	123
第四章 激素的生活史	125
1. 激素的生成.....	125
2. 内分泌腺释放的激素.....	134
3. 激素在血液中的浓度.....	154
4. 激素在血液中的运输.....	156
5. 激素在外周的激活.....	159
6. 激素作用的终止.....	160
7. 激素作用的机理.....	162
8. 关于细胞内激素作用演化的某些推测.....	175
9. 结论.....	177
第五章 激素和营养	178
1. 内分泌和消化.....	179
2. 代谢基质的转换: 激素的作用.....	182
3. 结论.....	220
第六章 激素和钙代谢	222
1. 关于发现甲状旁腺素和降钙素的历史记述.....	226
2. 维生素D和钙质动用素.....	229
3. 甲状旁腺素、降钙素和维生素D对钙代谢的机 理及其相互作用.....	230
4. 钙代谢中激素作用的种系差异.....	233

5. 结论·····	246
第七章 激素和皮肤 ·····	248
1. 激素和脱毛·····	250
2. 激素和皮肤腺·····	253
3. 表皮增殖的控制——一种值得注意的抑素·····	255
4. 激素和色素·····	256
5. 生理色变·····	261
6. 脊椎动物色变机理的演化·····	274
7. 形态色变·····	275
8. 激素调节皮肤黑色素分布变化的机理·····	279
9. MSH 的作用有进化吗? ·····	281
10. 结论 ·····	282
第八章 激素和渗透调节 ·····	283
1. 在陆生环境中的渗透调节·····	284
2. 在淡水中的渗透调节·····	285
3. 在海水中的渗透调节·····	287
4. 激素在渗透调节中的作用·····	292
5. 结论·····	316
第九章 激素和生殖 ·····	318
1. 脊椎动物的生殖器官·····	321
2. 脊椎动物的第二性征·····	323
3. 产卵季节的周期性: 性活动的节律·····	326
4. 生殖细胞的成熟——性腺周期·····	333
5. 激素在幼仔的发育和成熟中的作用·····	377
6. 变态的控制·····	382
7. 结论·····	387
参考文献 ·····	389
索引 ·····	418

第一章 绪 论

本书描述脊椎动物信息的通信方式。为协调彼此的生理过程以及应答在外界环境中所发生的事件，这种通信是必不可少的。即使在单细胞生物它们各种内在的生命过程都是同步的。然而，这种微小生物是靠局部代谢产物的积累来直接控制本身的生化反应，而外界的刺激引起它相当广泛的效应，以致不需要有特殊的通信线路。短距离的物理过程，像传导、对流和扩散，已足够把各种生理过程进行整合。然而，单细胞生物仍有特殊的协调系统，例如，原生动物 *Tetrahymena* (Blum, 1967) 具有肾上腺素。这种激素对原生动物的代谢作用与脊椎动物相似。

通信与协调问题，多细胞生物比单细胞更复杂。这是因为它们有更大的体积。例如，动物各个部分直线距离的增加，使简单的物理通信变得十分低效，也失去精确性，甚至无效。在多细胞生物，各种细胞通常已有分工，共同执行不同的功能，这对于动物的生存是必需的。例如，有些组织与产生生殖细胞有关，有些组织适合于营养物质的制造及其他建造机体的形态结构。这些过程最终的完成还决定于它们本身的组织与外界环境之间有效的通信。

1. 动物的信息传递

在多细胞生物，各种细胞彼此通信主要有三种方式：第一，紧密相连细胞，仅被狭窄的充满液体的空间所分开，在此

直接地发生电的和化学的相互影响。各种细胞保持彼此某种结构联系，以此进行通信。第二，远距离的细胞之间的联系，靠特化的组织——神经细胞的纤维束保持这种信息交换。第三，内分泌腺释放某些化学物质，经血液循环带到按物理化学编程序的各个特殊部位，在此对各种化学物质(激素)发生反应和应答。

内分泌腺是一种组织，不像外分泌腺，没有导管，它们释放的分泌物叫做“激素”(hormones)，直接入血液流遍全身。激素控制过程的多样性，是本书所要介绍的主要内容。然而，必须想到，内分泌腺只是代表动物通信网的一个侧面，神经的通信联系也是重要的。内分泌学家和神经生理学家常常只是集中在他们本身特殊的研究领域，而排除了动物生理学的其他方面，这是很令人遗憾的，因为完整的动物在学术上和艺术上，无论是看起来或想起来都是令人喜欢的，如果只从整体上取出一部分，它就失去意义；在生理学上也是荒谬的。但是，神经和各种内分泌腺的关系，从更直接的观点来看，很明显，每种功能是彼此相关的，它们相互依赖，共同配合，控制某个生理过程。因此，神经细胞对激素的应答，在某种意义上是影响行为，而内分泌腺则常是接受脑的信息和指令。激素和神经两者共同控制某种鱼类的色素。有些激素，包括肾上腺素，加压素和催产素都是神经细胞制造的。

2. 神经对体液的协调

神经或体液，谁先出现，未定。为什么动物两者都有呢？倘若我们比较它们各自在体内的性能及作用，可能有助于我们对激素的了解。

信息的神经传递沿着特殊的形态路线进行的，它是由神

经细胞链与长的轴突所组成的。沿这条通路的传导十分迅速(约 100 米/秒左右),并向着精确方向到达体内的特殊部位。神经传递包括一系列间断性的电活动,使接近效应器的组织不时局部释放化学物质(传递物),主要是乙酰胆碱或儿茶酚胺(如去甲肾上腺素),这一活动就告终止。随后传递物在它作用部位的附近被迅速地破坏。下次刺激将决定于随后的神经传递。因此,此作用的特点是:启动迅速,持续时间短,可以十分精确的定位。

另一方面,各种激素被释放入血液,然后携带到效应器。在大多数情况下,激素存在于心血管系统的外面,所以它必须透过微血管,通过细胞间隙扩散至作用的部位。该部位对激素的应答比神经调节更加缓慢。激素十分广泛地分散在体内,与各种细胞接触,并发生相互作用,但大多数是无效的。由于激素化学结构的多样性(已知哺乳类有 40 种以上的激素),很好地解决了它们仅作用在特殊部位的问题。补偿这种变化是使激素同“受体”或靶(“效应器”)细胞相互作用部位的化学结构,有同样的差异。

一种激素与不同的效应器(例如,雌激素作用于子宫、乳腺、肝和脑等等)的相互作用有广泛的效应。每种受体的特征不同,应答也会有变化。因此,一种激素在体内各种部位的作用十分特殊(专一性),然而,却行使许多不同的作用。

神经和体液通信之间在生理学上的显著差异,必须包括传递物作用的持续时间。因为神经传递物被迅速地破坏,如果要延长它们的效应,神经必须重复受刺激,而激素的寿命也是有限的,它们的效应持续时间,从小于一分钟到几天。有的激素,一旦被释放进入体循环,就可生存几个小时。它们到达受体部位时,始动的应答十分持久而不易停止。因此,如果摘除内分泌腺,在缺乏它的生理信号几天之前,可能仍表现出激

素的效应。激素有时像上述那样行使它们缓慢而有持久的影响,这一情况与神经十分迅速的传导效果相反,但对这种普遍性也有些例外。

3. 什么是比较内分泌学?

比较内分泌学是研究不同种类动物(脊椎动物和无脊椎动物)的各种内分泌腺的关系。它的目的同古老和经典的比较解剖学和比较生理学的学科相类似。主要的研究对象是通过研究现存种类重新确立演化的路线。图 1.1, 指出, 脊椎动物系统发育的相互关系, 同时强调现存种类在此项研究中的特殊意义。仅是研究某些稀奇的和外来的脊椎动物的内分泌系统, 不能构成“比较内分泌学”(它可称为“动物内分泌学”), 除非这种资料认为是与种系有关的种类。因为这种资料可证明、完善甚至扩大我们有关脊椎动物随内分泌机理的进化之间种系发生的相互关系的知识。肺鱼可提供我们一个实例。根据形态学资料, 这种鱼类长期被认为是接近于联系硬骨鱼类和两栖类演化的起源线。像我们将在下面所见到, 脊椎动物相似的激素在化学结构上常表现有显著差异。鱼类和四足类的各种激素之间有许多差异。但是, 在肺鱼具有某些激素的结构要比其他鱼类更类似于四足类。例如, 有一种神经垂体激素叫做鸟催产素(mesotocin)存在于两栖类、爬行类和鸟类, 但在硬骨鱼, 相似的激素是硬骨鱼催产素(这种激素与鸟催产素不同, 仅有一个氨基酸被取代), 而肺鱼则例外。它具有鸟催产素。有人发现, 存在于肺鱼中的促生长素和促乳素比其他鱼类更类似于四足类。

比较内分泌学家除对脊椎动物种系发生予以全面研究之外, 他们还希望从内分泌系统本身重建一条演化的路线。这

就必须对不同种类，从免疫学和药理学的角度检查和比较内分泌组织的形态、结构及其分泌激素的活动，以及它们的不同生理作用。

4. 比较内分泌学的应用

上面介绍了比较内分泌学经典的研究目的。对整个生物学来说，这些知识还是不够的。其实，还有许多对生物学有贡献的研究，下面介绍一些有关这方面的例子。

脊椎动物的生殖过程依赖于各种内分泌腺的分泌，而了解彼此相互关系可提供有益的应用资料，由于观赏或经济上的原因，我们可依据需要来增进或减少种的生育力。因此，这种类型的研究成为“生物学控制”领域的一个贡献（Bern, 1972）。

人内分泌系统的知识大多数是由其他动物的实验得来的。主要的哺乳动物有：大鼠、家兔和猴子，还有些是外来的和稀奇的生物。促性腺激素和促黑激素（MSH）的定量测定最初是用有爪蟾的反应，而促乳素的值可通过对鸽腺囊的效应，或蝶螈的活动来测定。催产素的测定是利用它降低鸡的血压的能力，水透过蟾蜍膀胱移动的速度，常用于区别两种化学上不同的哺乳类加压素（ADHs）。

蟾蜍膀胱对 ADH 和醛固酮的反应，用于研究这类激素对膜通透性的“作用机理”。这种制备也是提供研究激素对哺乳类肾脏效应的很好“模式”。

激素分子结构同它的生物学活性的相互关系，是许多生物学家关注的领域。脊椎动物各种激素结构的多样性或多形性，在不同种类对不同组织发生不同的效应，对上述研究提供一个天然的“实验室”。在自然界，已有漫长时间和广泛的机

会来实验分子结构的变化对其活性的影响。目前,十分清楚,脊椎动物的神经垂体激素已知至少有九种化学异构体。这些激素含有 8 个氨基酸的多肽,通常只有在一个化学位置上相互取代,它们是活性很高的分子,并且在许多不同的部位,从子宫、乳腺到血管、肾脏以及两栖类皮肤和膀胱,行使其作用。在不同种系的种类中,类似的效应器对每种激素的反应显示不同的能力,这些激素是天然的,或化学家在实验室合成的类似物。目前得到了 20 多种不同的效应器制备 (effector-preparation),它们被用于研究激素化学结构被改变时,对它的生物学活性的影响。以某种方式改变了生物学活性的激素天然异构体,可应用于人类。例如,从鲑鱼后鳃体得到降钙素(与机体内钙的调节有关的激素)比人本身的天然激素更有效。

5. 内分泌腺的变化与脊椎动物的多样性

现存的脊椎动物有 42,000 种。它们约起源于 4 亿年前,当时它们明显地生活在海洋,或可能在淡水中。后来发展并几乎占据可栖息的海洋、淡水河流和湖泊以及陆地。它们居住范围从寒冷的北极到热带赤道,从沙漠到沼泽、从高山到深海。脊椎动物在形态上和生理上的多样性,反映它们对各种环境条件的适应。因此发现内分泌系统出现的种间差异,是毫不奇怪的,反映对不同的环境适应。然而,还有点使人预料不到的,像八目鳗(圆口类)和人,这种远缘关系的种类,其内分泌系统十分类似。

脊椎动物的内分泌腺在调节多种类型的生理过程中,起着特殊的作用,这些过程是:生殖、渗透调节、中间体和矿物质的代谢以及生长和发育(表 1.1)。根据不同组织对各种激素的不同反应,可分为以下几种主要类型: 激素对膜通透性

的作用,肌肉收缩,参与中间代谢底物的转换,生长以及对其他内分泌腺的控制(或促激素)作用(图 1.2)。

许多(不是全部)内分泌腺对生命活动、生殖以及种的延续是必需的。但是,在其他情况下,它们对生存的直接重要性,仍不清楚。倘若动物性腺的内分泌功能受损害,它就不能繁殖。随着肾上腺皮质的全部破坏,动物很快死亡。如果郎格罕氏小岛不能产生足够的胰岛素,动物的生命可能是短暂的;如果垂体生长激素或甲状腺激素不足,则年幼动物就不能正常生长、发育和成熟。另一方面,神经垂体加压素对生存不是必须的,但当它缺乏时,大量的尿就从肾脏排泄。在人则是一种讨厌的情况,以致长时间的睡眠是不可能的,甚至在苏醒几个小时,它都可能造成社交方面的困难,但它不是致命的。如果限制饮水,脱水将是潜在的问题,缺乏此激素可能会影响寿命。还必须记住,某种激素太少会出毛病,过多也引起生理的缺陷。激素失去平衡起因于遗传的异常,造成肿瘤的发生以及控制激素分泌活动的失调。上述内分泌功能失调的几个实例及它们的影响,见表 1.2。

所有脊椎动物各种内分泌腺或组织,都做了鉴定。大多数种类(从圆口类到哺乳类)都有垂体、甲状腺,胰岛、肾上腺髓质(嗜铬组织)和皮质组织以及性腺。四足类有甲状旁腺,而鱼类则否。后鳃体或它们类似组织,甲状腺“C”细胞已在所有种类得到证实(圆口类除外)。在哺乳类,这些组织可分泌 40 多种不同的激素。在脊椎动物中,倘若我们把所有这些激素及其类似物算在一起,计算起来至少有二倍于此类激素的数量,并且无疑地会更多一些。

除这些腺体外,其他组织也具有内分泌的功能(假定的内分泌腺),也在大多数脊椎动物中得到肯定。如果某种组织释放的产物进入循环,对远离的效应器官(腺体)或组织具有刺