

فصل ۳۶. گروه‌های خونی؛ انتقال خون؛ پیوند بافت‌ها	۶۲۳
و اعضاء	۶۳۳
فصل ۳۷. هموستاز و انعقاد خون	۶۴۹
بخش ۷. تنفس	۶۵۱
فصل ۳۸. تهویه ریوی	۶۶۷
فصل ۳۹. گردش خون ریوی، ادم ریوی، مایع جنب	۶۷۷
فصل ۴۰. اصول جابجایی گاز؛ انتشار اکسیژن و دی‌اکسید کربن	
از طریق غشاء تنفسی	۶۹۱
فصل ۴۱. انتقال اکسیژن و دی‌اکسید کربن در خون و	
مایعات بافتی	۷۰۷
فصل ۴۲. تنظیم تنفس	۷۲۱
فصل ۴۳. نارسایی تنفسی – پاتوفیزیولوژی، تشخیص،	
اکسیژن‌درمانی	۷۳۳
نمایه	

فصل ۲۷. فیلتراسیون گلومرولی، جریان خون کلیوی و	۴۳۱
کنترل آنها	۴۴۷
فصل ۲۸. بازجذب و ترشح در توپول‌های کلیه	۴۷۷
فصل ۲۹. تغلیظ و رقیق‌سازی ادرار؛ تنظیم اسمولاریته و غلظت	
سدیم مایع خارج سلولی	۵۰۱
فصل ۳۰. تنظیم کلیوی پتاسیم، کلسیم، فسفات و منیزیم؛	
همکاری مکانیسم‌های کلیوی برای کنترل حجم خون و	
حجم مایع خارج سلولی	۵۲۷
فصل ۳۱. تنظیم تعادل اسید - باز	۵۵۳
فصل ۳۲. بیماری‌های کلیه و دیورتیک‌ها	
بخش ۶. سلول‌های خون، ایمنی، و انعقاد خون . ۵۷۵	
فصل ۳۳. گلبول‌های قرمز خون، کم‌خونی، و پلی‌سیتمی ..	۵۷۷
فصل ۳۴. مقاومت بدن در برابر عفونت: I. لکوسیت‌ها،	
گرانولوسیت‌ها، سیستم مونوسیت - ماکروفاژ، و التهاب	
۵۹۱	
فصل ۳۵. مقاومت بدن در برابر عفونت: II. ایمنی و آلرژی	۶۰۵

جلد دوم

فصل ۵۰. چشم: I. اپتیک بینایی	۱۱۱
فصل ۵۱. چشم: II. اعمال گیرنده‌ای و عصبی شبکه	۱۲۹
فصل ۵۲. چشم: III. فیزیولوژی بینایی در سیستم عصبی	
مرکزی	۱۴۹
فصل ۵۳. حس شنوایی	۱۶۵
فصل ۵۴. حواس شیمیایی - چشایی و بویایی	۱۸۱
بخش ۱۱. نوروفیزیولوژی جامعیت‌دهنده و سیستم	
اعصاب حرکتی	۱۹۳
فصل ۵۵. اعمال حرکتی طناب نخاعی؛ رفلکس‌های	
نخاعی	۱۹۵
فصل ۵۶. کنترل عملکرد حرکتی توسط قشر مغز و ساقه	
مغز	۲۱۳
فصل ۵۷. مشارکت مخچه و عقده‌های قاعده‌ای در کنترل کلی	
حرکت	۲۳۳
فصل ۵۸. قشر مغز، اعمال فکری مغز، یادگیری و حافظه .	۲۵۷

فصل ۴۴. فیزیولوژی هوانوردی، ارتفاعات و فضانوردی	۱۵
فصل ۴۵. فیزیولوژی غواصی در اعماق دریا و سایر شرایط	
پرفشار	۲۷
بخش ۹. سیستم عصبی: اصول کلی و فیزیولوژی	
حسی	۳۵
فصل ۴۶. سازماندهی سیستم عصبی، عملکرد اصلی سیناپس‌ها،	
و «میانجی‌های عصبی»	۳۷
فصل ۴۷. گیرنده‌های حسی، مدارهای نورونی پردازش	
اطلاعات	۵۹
فصل ۴۸. حواس پیکری: I. سازماندهی کلی، حس‌های لامسه و	
موقعیت	۷۵
فصل ۴۹. حس‌های پیکری: II. درد، سردرد و حس‌های	
حرارتی	۹۳

فصل ۷۳. تولید انرژی و میزان متابولیسم	۴۹۷	فصل ۵۹. مکانیسم‌های رفتاری و انگیزشی مغز - سیستم	۲۷۷
فصل ۷۴. تنظیم درجه حرارت بدن و تب	۵۰۹	لیمبیک و هیپوتالاموس	۲۷۷
بخش ۱۴. غددشناسی و تولیدمثل	۵۲۵	فصل ۶۰. حالات فعالیت مغز - خواب، امواج مغزی، صرع،	۲۹۳
فصل ۷۵. مقدمه‌ای بر غدد درون‌ریز	۵۲۷	روان‌پریشی	۲۹۳
فصل ۷۶. هورمون‌های هیپوفیزی و کنترل آنها توسط		فصل ۶۱. سیستم عصبی خودکار و قسمت مرکزی غده	۳۰۹
هیپوتالاموس	۵۴۵	فوق کلیه	۳۰۹
فصل ۷۷. هورمون‌های متابولیک تیروئید	۵۶۱	فصل ۶۲. جریان خون مغز، مایع مغزی - نخاعی، و متابولیسم	۳۲۹
فصل ۷۸. هورمون‌های قشر آدرنال	۵۷۹	مغزی	۳۲۹
فصل ۷۹. انسولین، گلوکاگون، و دیابت شیرین	۶۰۵	بخش ۱۲. فیزیولوژی دستگاه گوارش	۳۴۱
فصل ۸۰. هورمون پاراتیروئید، کلسی‌تونین، متابولیسم کلسیم و		فصل ۶۳. اصول کلی عملکرد دستگاه گوارش (حرکات، تنظیم	
فسفات، ویتامین D، استخوان و دندان	۶۲۹	عصبی و گردش خون)	۳۴۳
فصل ۸۱. تولیدمثل و عملکردهای هورمونی مذکر (و عملکرد غده		فصل ۶۴. جلورانندن و مخلوط کردن غذا در دستگاه گوارش.	۳۵۷
پینه‌آل)	۶۵۵	فصل ۶۵. عملکردهای ترشحاتی دستگاه گوارش	۳۷۱
فصل ۸۲. فیزیولوژی زنان پیش از بارداری و هورمون‌های		فصل ۶۶. هضم و جذب در دستگاه گوارش	۳۹۳
زنان	۶۷۵	فصل ۶۷. فیزیولوژی اختلالات گوارشی	۴۰۷
فصل ۸۳. بارداری و شیردهی	۶۹۹	بخش ۱۳. متابولیسم و تنظیم درجه حرارت	۴۱۷
فصل ۸۴. فیزیولوژی جنین و نوزاد	۷۱۹	فصل ۶۸. متابولیسم کربوهیدرات‌ها و تولید ATP	۴۱۹
بخش ۱۵. فیزیولوژی ورزش	۷۳۵	فصل ۶۹. متابولیسم چربی‌ها	۴۳۵
فصل ۸۵. فیزیولوژی ورزش	۷۳۷	فصل ۷۰. متابولیسم پروتئین‌ها	۴۵۳
نمایه	۷۵۵	فصل ۷۱. کبد به عنوان یک ارگان	۴۶۳
		فصل ۷۲. تعادل در رژیم غذایی؛ تنظیم غذا خوردن؛ چاقی و	
		گرسنگی؛ ویتامین‌ها و مواد معدنی	۴۷۳

مقدمه

با توجه به همت و تلاش مترجمین و ناشر محترم جناب آقای دکتر ارجمند در به ثمر رسیدن این کتاب امید است همچون ویرایش قبلی که عنوان کتاب برگزیده سال ۱۳۹۰ را به خود اختصاص داد، اثری قابل دفاع و ارزشمند مقبول سلیقه و ذوق مخاطبین و کاربران رشته‌های متفاوت علوم زیستی علی‌الخصوص پزشکی قرارگیرد.

در خاتمه از زحمات همکاران مترجم و ویراستار که از اساتید فیزیولوژی با سابقه درخشان در امر آموزش و پژوهش رشته فیزیولوژی می‌باشند و نیز جناب آقای دکتر ارجمند و همکارانشان در تلاش برای ارتقای سطح دانش پزشکی کشور کمال تشکر و سپاس را دارم.

دکتر پروین بابایی

استاد فیزیولوژی دانشگاه علوم پزشکی گیلان

۱۳۹۴ دی ۲۱

امروزه با پیشرفت سریع تکنولوژی ابعاد بیشتری از ناشناخته‌های عملکرد بدن انسان کشف می‌گردد و به تبع آن علم فیزیولوژی با سرعتی چشمگیر در حال دگرگونی است. در میان انبوه کتاب‌ها و درسنامه‌های فیزیولوژی یافتن منبع جامع و کامل در چهارچوب محتوای آموزشی مورد نیاز فراگیران رشته پزشکی و به دور از جزئیات سلولی و مولکولی غیرضروری بسیار سخت است.

در این زمینه مرحوم پروفیسور آرتور گایتون کتاب فیزیولوژی پزشکی را به عنوان میراث ارزشمند و غیرقابل قیاس از خود به یادگار گذاشته و این منبع همچنان به عنوان یکی از منابع مهم و معتبر مورد تأکید دانشگاه‌های متفاوت خارج و داخل کشور می‌باشد. سادگی و روانی مطلب با رعایت ملزومات و مفاهیم اصلی در کنار توضیحات بالینی مرتبط به گونه‌ای است که رشته‌های متفاوت علوم بهزیستی همانند پزشکی، دندان پزشکی، زیست‌شناسی، تربیت بدنی، داروسازی و پیراپزشکی به راحتی می‌توانند از آن بهره‌مند شوند.

پیشگفتار

ما قادریم اصول فیزیولوژی را هر چه بیشتر در قالب اصطلاحات ملکولی و علوم فیزیکی بیان کنیم تا صرفاً مجموعه‌ای از پدیده‌های زیستی مجزا و توجیه‌ناپذیر به نظر نرسند.

درسنامه فیزیولوژی پزشکی مسلماً یک کتاب مرجع فیزیولوژی برای ارائه جدیدترین پیشرفت‌ها در فیزیولوژی نیست. این کتاب اساساً برای استفاده دانشجویان تدوین شده است و تأکید آن بر آموزش اصول پایه فیزیولوژی برای دانشجویان پزشکی، دندان پزشکی و پرستاری و فارغ‌التحصیلان علوم زیستی یا بهداشتی است. البته این کتاب برای پزشکان و حرفه‌های درمانی دیگر که می‌خواهند اصول پایه موردنیاز برای فهم پاتوفیزیولوژی بیماری‌های انسانی را درک کنند هم مفید است.

سعی کردم ساختار منسجم کتاب را که در گذشته برای دانشجویان مفید بود حفظ کنم. همچنین تلاش شد کتاب به قدر کافی جامع باشد تا دانشجویان علاقه‌مند هم بتوانند در آینده به عنوان مبنایی برای کار حرفه‌ای خود از آن استفاده کنند.

امیدوارم این درسنامه بتواند عظمت بدن انسان و عملکردهای متعدد آن را به دانشجویان انتقال دهد و آنان را ترغیب کند در بقیه زندگی کاری خود از مطالعه فیزیولوژی دست بردارند. فیزیولوژی نقطه پیوند علوم پایه و پزشکی است. زیبایی با شکوه فیزیولوژی در این است که عملکرد تک تک سلول‌ها، بافت‌ها و اعضای بدن را در قالب کلیت منسجمی به نام بدن انسان تلفیق می‌کند. در واقع بدن انسان چیزی فراتر از

نخستین ویراست درسنامه فیزیولوژی پزشکی تقریباً ۶۰ سال پیش توسط آرتور سی. گایتون نگاشته شد. برخلاف بسیاری از درسنامه‌های حجیم پزشکی که اغلب بیش از ۲۰ مؤلف دارند، هشت ویراست نخست درسنامه فیزیولوژی پزشکی تماماً توسط دکتر گایتون نوشته شد و در طول ۴۰ سال در هر ویرایش جدید، بازنگری شد. این کتاب که نخستین بار در سال ۱۹۵۶ منتشر شد. دکتر گایتون از این موهبت برخوردار بود که می‌توانست به شیوه‌ای ساده و جذاب، مفاهیم پیچیده فیزیولوژی را منتقل کند و مطالعه فیزیولوژی را به فعالیتی نشاط‌انگیز تبدیل کند. هدف اصلی او در هر ویراست، کمک به دانشجویان برای یادگیری فیزیولوژی بود، و مخاطب کتاب را همکاران حرفه‌ای‌اش در نظر نمی‌گرفت.

من از این موهبت برخوردار بودم که نزدیک به ۳۰ سال همکاری نزدیکی با دکتر گایتون داشتم، و این افتخار را داشتم که در ویرایش‌های نهم و دهم به ایشان کمک کردم. پس از فوت دردناک دکتر گایتون در تصادف اتومبیل در سال ۲۰۰۳، مسئولیت اتمام ویرایش‌های بعدی بر عهده من قرار گرفت.

در ویرایش سیزدهم هم تلاش کرده‌ام همان هدف ویراست‌های پیشین را پی بگیرم، یعنی شرح نحوه کارکرد سلول‌ها، بافت‌ها و اعضای بدن و همکاری آنها برای حفظ حیات، به زبانی قابل فهم برای دانشجویان. این تکلیف هم دشوار و هم هیجان‌انگیز است. زیرا دانش فیزیولوژی به سرعت رشد کرده و رازهای جدیدی از عملکرد بدن را برملا ساخته است. امروزه

جمع بخش‌های آن است و زندگی متکی بر عملکرد کلی آن است، نه صرفاً عملکرد مجزای هر یک از بخش‌های بدن به تنهایی.

در اینجا به پرسش مهمی می‌رسیم: چگونه اعضا و سیستم‌های جداگانه بدن با هم هماهنگ می‌شوند تا عملکرد صحیح تمامی بدن حفظ شود؟ خوشبختانه بدن ما به شبکه وسیعی از کنترل‌های فیدبک مجهز شده که تعادل لازم را کسب می‌کند، تعادلی که بدون آن نمی‌توانستیم به زندگی ادامه دهیم. فیزیولوژیست‌ها به این سطح عالی کنترل داخلی بدن، هومئوستاز (اعتدال حیاتی) می‌گویند. در حالت‌های مرضی، تعادل‌های عملکردی اغلب با اشکالات جدی مواجه شده و هومئوستاز مختل می‌شود. و حتی اگر یک اختلال منفرد به حد معینی برسد، کل بدن دیگر قادر به زندگی نخواهد بود. پس، یکی از اهداف این درسنامه تأکید بر کارایی و زیبایی مکانیسم‌های هومئوستاز بدن و نیز معرفی عملکرد غیرطبیعی در هنگام بیماری است. هدف دیگر آن بود که تا حد امکان مطالب کتاب صحیح و دقیق باشند. پیشنهادها و نقدهای بسیاری از فیزیولوژیست‌ها، دانشجویان و بالینگران سرتاسر جهان خوانده شد و برای بررسی صحت مطالب و تطابق با حقیقت و نیز تعادل آنها مورد استفاده قرار گرفت. با این حال، به دلیل احتمال خطا در مرتب کردن هزاران هزار نکته، باز هم از همه خوانندگان تمناً دارم نظرات خود را در باب خطاها و بی‌دقتی‌ها ارسال دارند. فیزیولوژیست‌ها می‌دانند فیدبک تا چه حد برای عملکرد صحیح بدن انسان ضروری است، بنابراین برای پیشرفت مداوم یک درسنامه فیزیولوژی هم فیدبک اهمیت دارد. از افراد زیادی که قبلاً به من یاری رسانده‌اند صمیمانه سپاسگزارم.

توضیح مختصری درباره چندین ویژگی ویراست سیزدهم ضروری است. هرچند بسیاری از فصل‌ها بازنگری شده‌اند تا اصول نوین فیزیولوژی در آنها گنجانده شود اما به دقت کوشیده‌ایم حجم کتاب محدود بماند تا به طور مؤثری برای درس فیزیولوژی دانشجویان پزشکی و رشته‌های بهداشتی قابل استفاده باشد. بسیاری از تصاویر هم دوباره طراحی

شده‌اند و به صورت تمام رنگی درآمده‌اند. منابع بر مبنای کیفیت ارائه اصول فیزیولوژی، مأخذ اصلی، و قابل دسترس بودن آنها انتخاب شده‌اند. بیشتر منابع پیشنهادی برای مطالعه که در پایان فصل‌ها آمده شامل مقاله‌هایی است که عمدتاً از مجلات علمی جدید که به رایگان از طریق PubMed قابل دسترسی‌اند انتخاب شده‌اند (آدرس

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=PubMed>) استفاده از این منابع و مأخذ اصلی آنها می‌تواند تقریباً تمامی حیطه فیزیولوژی را به طور کامل در اختیار دانشجو قرار دهد.

تلاش شده است تا حد امکان مطالب با بیانی خلاصه شرح داده شوند. متأسفانه در بسیاری از اصول فیزیولوژی بیش از آنچه میل شخصی خودم ایجاد می‌کرد، مطالب ساده‌تر و کلی‌تر بیان شده‌اند. اما با این وجود کتاب‌شناسی می‌تواند برای کسب اطلاعات بیشتر در مورد اختلاف‌نظرها و نیز سؤالاتی که هنوز پاسخ داده نشده‌اند ولی در فهم عملکرد پیچیده بدن انسان در حالت سلامت و بیماری دخیل می‌باشند، مورد استفاده قرار گیرد.

ویژگی دیگر، تایپ متن با دو اندازه قلم است. مطالبی که با قلم بزرگتر تایپ شده‌اند بدنه اصلی اطلاعات فیزیولوژی را تشکیل می‌دهند که برای تمام فعالیت‌ها و مطالعات پزشکی ضروری است. مطالبی که با قلم کوچک تایپ شده‌اند شامل چند دسته گوناگون‌اند: نخست اطلاعات آناتومی، شیمی و سایر اطلاعاتی که برای زمینه‌چینی بحث لازم‌اند اما اکثر دانشجویان در درس‌های دیگر به طور مفصل‌تر خواهند خواند؛ دوم، اطلاعات فیزیولوژی که اهمیت خاصی برای حوزه‌های معینی از طب بالینی دارند، سوم اطلاعاتی که برای دانشجویان علاقه‌مند به مطالعه عمیق‌تر مکانیسم‌های خاص فیزیولوژی، ارزشمند است.

مایلم از افراد زیادی که در آماده‌سازی این کتاب کمک کردند تشکر کنم: همکارانم در دپارتمان فیزیولوژی و بیوفیزیک مرکز پزشکی دانشگاه می‌سی‌سی‌پی که پیشنهادهای ارزشمندی به من دادند و اسامی آنها همراه با توضیح مختصری درباره

سرانجام خود را بی‌نهایت مدیون آرتور گایتون می‌دانم، به خاطر کارهای بی‌نظیری که در فیزیولوژی انجام داد، به خاطر دوستی‌اش و سهم بزرگی که در تألیف درسیه فیزیولوژی پزشکی در ۲۵ سال گذشته داشت و اینکه الهام‌بخش همه کسانی بود که او را می‌شناختند.

جان ای. هال

فعالیت‌های آموزشی و پژوهشی دپارتمان در سایت <http://physiology.umc.edu> آمده است. همچنین از استفانی لوکاس بابت خدمات منشی‌گری عالی و از جیمز پرکینز به خاطر خلق تصاویر بسیار عالی سپاسگزارم. مایکل شنک و والتر (کایل) کانینگهام نیز در ابداع بسیاری از تصاویر کمک کرده‌اند. همچنین از آلیس، اوگردي، ریکا گرولیو، کری استتز و تمامی افراد تیم Elsevier جهت ادامه ویرایش کتاب و عملکرد عالی آنها تشکر می‌کنم.



مقدمه فیزیولوژی: سلول و فیزیولوژی عمومی

رئوس مطالب
۱ سازماندهی عملکردی بدن انسان و تنظیم «محیط داخلی»
۲ سلول و اعمال آن
۳ کنترل ژنتیکی ساخت پروتئین، عمل سلول، و تولیدمثل سلول

تقریباً ثابت در محیط داخلی ابداع کرد. الزاماً تمام اندام‌ها و بافت‌های بدن عملکردهایی را انجام می‌دهند که به حفظ این شرایط تقریباً ثابت و پایدار کمک می‌کند. برای مثال، ریه‌ها اکسیژن را برای مایع خارج سلولی فراهم می‌کنند تا اکسیژن مصرف شده توسط سلول‌ها را جایگزین کند، کلیه‌ها غلظت‌های یونی را به صورت ثابت نگه می‌دارند و سیستم گوارش مواد غذایی را فراهم می‌کند.

یون‌های مختلف، مواد غذایی، فرآورده‌های زائد و سایر ترکیبات بدن به‌طور طبیعی در یک محدوده‌ای از اعداد حفظ می‌شوند نه اینکه یک مقدار ثابت داشته باشند. برای بعضی از ترکیبات بدن، این محدوده بسیار کوچک است. برای مثال، تغییرات در غلظت یون هیدروژن خون، به‌طور طبیعی کمتر از ۵ نانومول در هر لیتر است (۵/۰۰۰۰۰۰۰۰۰۰۰ مول در هر لیتر). غلظت سدیم خون نیز به شدت تنظیم می‌گردد و حتی زمانی که مقدار دریافت سدیم به شدت تغییر یابد، تغییرات آن به‌طور طبیعی فقط چند میلی‌مول در لیتر خواهد بود. اما این تغییرات غلظت سدیم حداقل ۱ میلیون برابر بیشتر از تغییرات یون هیدروژن است.

سیستم‌های کنترلی قدرتمندی وجود دارند که علیرغم تغییرات گسترده محیطی و مقابله با بیماری‌ها و آسیب‌ها، غلظت یون‌های سدیم، هیدروژن، و نیز اکثر یون‌های دیگر و مواد غذایی را در سطحی حفظ می‌کنند که به سلول‌ها، بافت‌ها و اندام‌ها اجازه انجام عملکردهای طبیعی را بدهند. بخش عظیمی از این کتاب به این مسئله می‌پردازد که چگونه هر اندام یا بافتی در هم‌مستازیس مشارکت می‌کند. عملکردهای طبیعی بدن نیاز به فعالیت‌های جامع سلول‌ها، بافت‌ها، اندام‌ها و چندین سیستم کنترل موضعی، هورمونی و عصبی دارد که با یکدیگر در حفظ سلامت بدن و هم‌مستازیس مشارکت می‌کنند.

بیماری معمولاً به عنوان شرایطی در نظر گرفته می‌شود که هم‌مستاز مختل شده است. با این وجود حتی در زمان بروز بیماری مکانیسم‌های هم‌مستازیس به عملکرد خود ادامه می‌دهند و عملکردهای حیاتی را از طریق مکانیسم‌های جبرانی متعدد حفظ می‌کنند. در بعضی موارد، این روندهای جبرانی خودشان ممکن است منجر به

داخل سلولی^۱ نامیده می‌شود، در حدود یک‌سوم آن در فضاهای خارج سلولی قرار دارد و «مایع خارج سلولی^۲» نامیده می‌شود. این مایع خارج سلولی در سراسر بدن، پیوسته در حرکت است. مایع خارج سلولی به سرعت به خون در حال گردش انتقال می‌یابد و سپس توسط انتشار از طریق دیواره مویرگ‌ها، بین خون و مایعات بافتی مخلوط می‌گردد.

یون‌ها و مواد غذایی مورد نیاز سلول‌ها برای حفظ حیات آنها در مایع خارج سلولی وجود دارند. لذا تمام سلول‌های بدن، در محیط یکسان - مایع خارج سلولی - زندگی می‌کنند. بر این اساس، کلود برنارد فیزیولوژیست بزرگ فرانسوی قرن نوزدهم (۱۸۷۸-۱۸۱۳)، بیش از ۱۵۰ سال پیش، مایع خارج سلولی را «محیط داخلی» یا milieu intérieur نامید.

تا زمانی که غلظت اکسیژن، گلوکز، یون‌های مختلف، اسیدهای آمینه، چربی‌ها و سایر مواد در این محیط داخلی در محدوده مناسبی قرار دارد، سلول‌ها به حیات، رشد و انجام وظایف اختصاصی خود ادامه می‌دهند.

تفاوت‌های بین مایع خارج سلولی و مایع

داخل سلولی. مایع خارج سلولی مقدار زیادی یون‌های سدیم، کلر و یوکرینات به همراه مواد غذایی مورد نیاز سلول‌ها نظیر اکسیژن، گلوکز، اسیدهای چرب و اسیدهای آمینه دارد. به علاوه، مایع خارج سلولی حاوی دی‌اکسید کربن است که برای دفع از سلول‌ها به ریه‌ها حمل می‌شود؛ و نیز سایر مواد زائد سلولی در داخل این مایع وجود دارند که برای دفع به کلیه‌ها می‌روند.

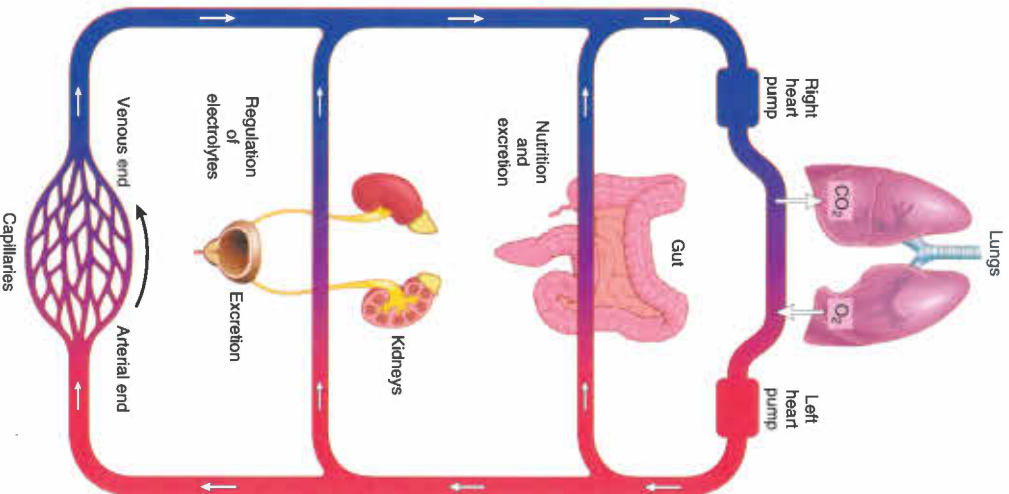
مایع داخل سلولی نسبت به مایع خارج سلولی تفاوت‌های عمده‌ای دارد. به عنوان مثال مایع داخل سلولی مقدار زیادی یون‌های پتاسیم، منیزیم و فسفات دارد. مکانیسم‌های اختصاصی برای انتقال یون‌ها از خلال غشاء سلولی، تفاوت غلظت یون‌ها را بین مایع داخل و خارج سلولی حفظ می‌کنند. این مکانیسم‌ها در فصل ۴ شرح داده می‌شوند.

هم‌مستاز - حفظ یک محیط داخلی تقریباً پایدار

در سال ۱۹۲۹، والتر کانن (۱۹۴۵-۱۸۷۱) یک فیزیولوژیست آمریکایی واژه هم‌مستازیس را جهت توصیف حفظ شرایط

1. intracellular fluid

2. extracellular fluid



شکل ۱-۱. سازماندهی کلی دستگاه گردش خون.

مویک‌ها نسبت به اکثر مولکول‌های موجود در پلاسما (به جز پروتئین‌های بزرگ) نفوذپذیر می‌باشد. به این ترتیب، مقدار زیادی مایع و مواد محلول در آن، بین خون و فضاهای بافتی (در هر دو جهت) انتشار می‌یابند (همان‌طور که به وسیله پیکان‌ها نشان داده شده‌اند). این فرآیند انتشار توسط حرکت جنبشی مولکول‌ها در پلاسما و مایع میان بافتی ایجاد می‌کند. مایع و مولکول‌های محلول در آن در تمام جهات در داخل پلاسما و مایع موجود در فضای بین سلولی و نیز در منافذ

انحرافات جدی عملکردهای بدن از محدوده طبیعی شوند و

تشخیص علت اولیه (اصلی) بیماری را از پاسخ‌های جبرانی با مشکل روبرو کنند برای مثال، بیماری‌هایی که توانایی کلیه‌ها را در دفع نمک و آب مختل می‌کنند می‌توانند منجر به افزایش فشارخون شوند که در ابتدا به بازگشت تعادل آب و نمک به سطح طبیعی کمک می‌کنند. بنابراین تعادل بین دریافت و دفع کلیوی حفظ می‌گردد. این تعادل برای حفظ حیات ضروری است اما در درازمدت، فشارخون بالا می‌تواند به اندام‌های مختلف از جمله کلیه آسیب وارد کند که این خود می‌تواند باعث افزایش بیشتری در فشارخون شود و آسیب کلیوی را بیشتر کند. بنابراین جبران‌های هومئوستازی که به دنبال ایجاد می‌شوند ممکن است بیانگر یک بالا و پایین کردن^۱ باشد که برای حفظ عملکردهای حیاتی بدن لازمند ولی در درازمدت ممکن است ناهنجاری‌های دیگری را در عملکردهای بدن ایجاد کنند. نظام پاتوفیزیولوژی به دنبال این است که توضیح دهد چگونه فرآیندهای مختلفی فیزیولوژیکی در بیماری‌ها یا آسیب‌ها تغییر می‌کنند.

این فصل به تشریح سیستم‌های عملکردی مختلف بدن و مشارکت آنها در هومئوستاز می‌پردازد. سپس به صورت خلاصه در مورد تئوری پایه سیستم‌های کنترلی بدن، بحث خواهیم کرد که اجازه می‌دهند سیستم‌های عملکردی در حمایت از یکدیگر عمل کنند.

سیستم انتقال‌دهنده و مخلوط‌کننده مایع خارج سلولی — سیستم گردش خون

مایع خارج سلولی در دو مرحله در سراسر بدن انتقال می‌یابد. مرحله نخست حرکت خون در عروق خونی سراسر بدن و مرحله دوم حرکت مایع بین مویک‌های خونی و فضاهای بین سلولی^۲ است.

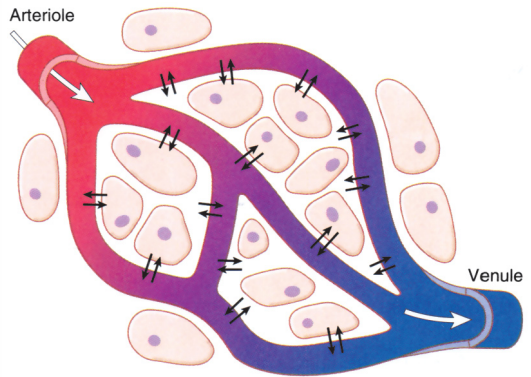
شکل ۱-۱ نگاه کلی به گردش خون است، همه خون کل مدار گردش خون را در حالت استراحت یکبار در دقیقه و در حالت فعالیت سنگین شش بار در دقیقه طی می‌کند.

وقتی خون از خلال مویک‌ها عبور می‌کند، تبادل پیوسته مایع خارج سلولی بین بخش پلاسمای خون و مایع میان بافتی که فضاهای بین سلولی را پر کرده است، روی می‌دهد. زاین فرآیند در شکل ۱-۲ نشان داده شده است. دیواره

1. trade-off

2. intercellular space

کبد و سایر اعضای که عمدتاً عملکردهای متابولیکی انجام می‌دهند. گروهی از موادی که از دستگاه گوارش جذب می‌شوند، به همان شکل جذب شده توسط سلول‌ها، قابل مصرف نیستند. کبد ترکیب شیمیایی بسیاری از این مواد را به گونه‌ای تغییر می‌دهد که مصرف آنها راحت‌تر باشد. سایر بافت‌های بدن - سلول‌های چربی، مخاط دستگاه گوارش، کلیه‌ها و غدد درون ریز - به تغییر این مواد کمک کرده یا آنها را تا زمان مورد نیاز ذخیره می‌کنند. همچنین کبد برخی فرآورده‌های زائد تولید شده در بدن و مواد سمی بلعیده شده را دفع می‌کند.



شکل ۱-۲. انتشار مایع و مواد محلول در آن از خلال دیواره مویرگ‌ها و فضاهای بینایی.

سیستم عضلانی - اسکلتی. به نظر شما سیستم عضلانی - اسکلتی چگونه در هومئوستاز شرکت می‌کند؟ پاسخ واضح و ساده است: اگر عضلات وجود نداشتند، بدن نمی‌توانست حرکت کند تا غذای مورد نیاز برای تغذیه خود را به دست آورد. به علاوه، دستگاه عضلانی - اسکلتی حرکاتی را ایجاد می‌کند تا از بدن در برابر عوامل نامساعد محیطی حفاظت کند، که قطعاً بدون وجود آن، کل بدن (همراه با مکانیسم‌های هومئوستاتیک آن) از بین می‌رفت.

مویرگی پیوسته حرکت می‌کنند. تعداد کمی از سلول‌ها به فاصله بیش از ۵۰ میکرون از یک مویرگ قرار دارند و این واقعیت، انتشار تمام مواد را از مویرگ به سلول در عرض چند ثانیه تضمین می‌کند. لذا مایع خارج سلولی در هر قسمتی از بدن (هم در پلاسما و هم در مایع میان‌بافتی) پیوسته در حال مخلوط شدن است و به این ترتیب همگنی مایع خارج سلولی سراسر بدن حفظ می‌شود.

حذف محصولات نهایی متابولیسم

حذف دی‌اکسیدکربن توسط ریه‌ها. همزمان با ورود اکسیژن از ریه‌ها به خون، دی‌اکسید کربن از خون وارد حبابچه‌های ریوی می‌شود؛ بازدم دی‌اکسید کربن را به جو منتقل می‌کند. دی‌اکسید کربن فراوان‌ترین ماده حاصل از متابولیسم است.

منشأ مواد غذایی در مایع خارج سلولی

سیستم تنفس. براساس شکل ۱-۱، هر بار که خون از بدن عبور می‌کند، درون ریه‌ها نیز جریان می‌یابد. اکسیژن مورد نیاز سلول‌ها توسط خون از حبابچه‌ها دریافت می‌شود. ضخامت غشاء بین حبابچه‌ها و مجرای مویرگ‌های ریوی - غشاء حبابچه‌ای^۱ - ۰/۴ تا ۲ میکرون است و اکسیژن به دلیل حرکت مولکولی، به سرعت از خلال این غشا به درون خون انتشار می‌یابد (همان گونه که آب و یون‌ها از خلال دیواره مویرگ‌های بافتی عبور می‌کنند).

کلیه‌ها. عبور خون از کلیه‌ها، غیر از دی‌اکسید کربن اکثر مواد دیگری که مورد نیاز سلول‌ها نیستند، از پلاسما حذف می‌کند. این مواد عبارتند از فرآورده‌های مختلف متابولیسم سلولی نظیر اوره و اسید اوریک؛ به علاوه، آب و یون‌های اضافی که ممکن است در مایع خارج سلولی تجمع پیدا کرده باشند نیز دفع می‌گردند.

سیستم گوارش. بخش قابل توجهی از خون پمپ شده توسط قلب، از دیواره سیستم گوارش عبور می‌کند. در اینجه، مواد غذایی محلول، از جمله کربوهیدرات‌ها، اسیدهای چرب و اسیدهای آمینه، از غذای خورده شده به مایع خارج سلولی خون جذب می‌شوند.

عملکرد کلیه‌ها به این شکل است که ابتدا حجم زیادی از پلاسما را از طریق مویرگ‌های گلومرولی به درون توپول‌ها

1. alveolar membrane

ارگان و بافت در بدن قرار دارند که مواد شیمیایی موسوم به هورمون را ترشح می‌کنند. هورمون‌ها در مایع خارج سلولی به بخش‌های دیگر بدن منتقل می‌شوند تا به تنظیم عملکرد سلول‌ها کمک کنند. به عنوان مثال، هورمون تیروئید سرعت اکثر واکنش‌های شیمیایی را در تمام سلول‌های بدن افزایش می‌دهد و به تنظیم سرعت فعالیت‌های بدن کمک می‌کند. انسولین متابولیسم گلوکز را تنظیم می‌کند. هورمون‌های قشر آدرنال متابولیسم یون‌های سدیم، پتاسیم و پروتئین‌ها را تنظیم می‌کنند. هورمون پاراتیروئید کلسیم و فسفات استخوان را تنظیم می‌کند. لذا هورمون‌ها یک سیستم تنظیم‌کننده هستند که مکمل سیستم عصبی هستند. سیستم عصبی بسیاری از فعالیت‌های عضلانی و ترشحی بدن را تنظیم می‌کند، در حالی که سیستم هورمونی بسیاری از عملکردهای متابولیکی را کنترل می‌کند. سیستم‌های هورمونی و عصبی به‌طور طبیعی در یک الگوی هماهنگ با یکدیگر عمل می‌کنند تا تمام سیستم‌های ارگانی بدن را کنترل کنند.

محافظت از بدن

سیستم ایمنی. سیستم ایمنی مشتمل است بر گلبول‌های سفید خون، سلول‌های بافتی مشتق از گلبول‌های سفید خون، تیموس، عقده‌های لنفاوی، و عروق لنفاوی که بدن را در برابر عوامل بیماری‌زا نظیر باکتری‌ها، ویروس‌ها، انگل‌ها، و قارچ‌ها محافظت می‌کنند. دستگاه ایمنی مکانیسمی را برای بدن تأمین می‌کند تا (۱) سلول‌های خودی را از سلول‌ها و مواد بیگانه تشخیص دهد، و (۲) عامل مهاجم را به وسیله فاگوسیتوز یا تولید لئوسیت‌های حساس شده یا پروتئین‌های اختصاصی (نظیر آنتی‌بادی‌ها) که عامل مهاجم را خواه نابود یا خنثی می‌کنند، از بین ببرد.

سیستم پوششی. پوست و ضمایم مختلف آن (شامل مو، ناخن، غدد، و ساختارهای دیگر) بافت‌های عمقی و اعضای بدن را می‌پوشانند و محافظت می‌کنند و مرزی را بین محیط داخلی بدن و جهان خارج تشکیل می‌دهند. به علاوه، سیستم پوششی در تنظیم درجه حرارت و دفع مواد زاید اهمیت دارد و

پالایش می‌کنند؛ سپس مواد مورد نیاز بدن (از جمله گلوکز، اسیدهای آمینه، میزان مناسب آب، و بسیاری از یون‌ها) را بازجذب می‌کنند. اکثر مواد دیگر که مورد نیاز بدن نیستند (به ویژه فرآورده‌های زائد متابولیسم نظیر اوره)، به میزان ناچیزی بازجذب می‌شوند و پس از عبور از توبول‌های کلیوی به درون ادرار می‌ریزند.

دستگاه گوارش. مواد هضم نشده‌ای که وارد دستگاه گوارش می‌شوند و برخی فرآورده‌های زاید متابولیسم از طریق مدفوع حذف می‌شوند.

کبد. یکی از وظایف کبد، سم‌زدایی یا حذف بسیاری از داروها و مواد شیمیایی بلعیده شده است. کبد بسیاری از این فرآورده‌های زائد را به درون صفر ترشح می‌کند که در نهایت، از راه مدفوع حذف می‌شوند.

تنظیم اعمال بدن

سیستم عصبی. سیستم عصبی شامل سه بخش اصلی می‌باشد: بخش ورودی حسی، سیستم عصبی مرکزی (یا بخش یکپارچه کننده^۱)، و بخش خروجی حرکتی. گیرنده‌های حسی وضعیت بدن یا وضعیت محیط اطراف را حس می‌کنند. به عنوان مثال، گیرنده‌های پوست، انسان را از تماس شیئی با هر نقطه از پوست آگاه می‌کنند. چشم‌ها اجزاء حسی هستند که تصویری از محیط را در اختیار می‌گذارند. گوش‌ها نیز اجزاء حسی هستند. سیستم عصبی مرکزی شامل مغز و نخاع می‌باشد. ذخیره‌سازی اطلاعات، تولید فکر، تمایلات و آرزوها، و واکنش‌هایی که بدن در مواجهه با احساسات بروز می‌دهد، از وظایف مغز است. سپس سیگنال‌های مناسب از بخش حرکتی دستگاه عصبی ارسال می‌شوند تا تمایلات انسان عملی شوند.

سیستم اتونوم^۲ بخش مهمی از دستگاه عصبی می‌باشد. عملکرد آن ناخودآگاه است. دستگاه اتونوم بسیاری از عملکردهای اجزاء داخلی، از جمله سطح فعالیت پمپ قلب، حرکات دستگاه گوارش، و ترشح بسیاری از غدد بدن را کنترل می‌کند.

سیستم هورمونی. هشت غده درون‌ریز اصلی و چندین

1. integrative portion

2. autonomic system

گلبول‌های قرمز خون وجود دارد. وقتی خون از درون ریه‌ها عبور می‌کند، هموگلوبین با اکسیژن ترکیب می‌شود. سپس وقتی خون از درون مویرگ‌های بافتی عبور می‌کند، در صورتی که اکسیژن زیادی در بافت وجود داشته باشد، هموگلوبین به دلیل میل ترکیبی زیاد با اکسیژن، اکسیژن را به مایع بافتی تحویل نمی‌دهد. اگر غلظت اکسیژن در مایع بافتی پایین باشد، اکسیژن کافی آزاد می‌شود تا غلظت مناسب را برقرار کند. لذا تنظیم غلظت اکسیژن در بافت‌ها، به ویژگی‌های شیمیایی خود هموگلوبین بستگی دارد. این نوع تنظیم «عملکرد بافری‌کننده هموگلوبین برای اکسیژن^۱» نامیده می‌شود.

روش‌های مختلفی برای تنظیم غلظت دی‌اکسید کربن در مایع خارج سلولی وجود دارد. دی‌اکسید کربن یک محصول نهایی اصلی واکنش‌های اکسیداتیو در سلول‌ها می‌باشد. اگر کل دی‌اکسید کربن پس از تولید در سلول‌ها، در مایع بافتی تجمع یابد، تمام واکنش‌های انرژی‌زای سلول‌ها خیلی زود متوقف می‌شوند. خوشبختانه وقتی غلظت دی‌اکسید کربن خون از حد طبیعی فراتر رود، مرکز تنفس را تحریک و انسان سریع‌تر و عمیق‌تر تنفس می‌کند. در نتیجه، دفع دی‌اکسید کربن در هوای بازدم افزایش می‌یابد و دی‌اکسید کربن اضافی از خون و مایعات بافتی حذف می‌شود. این فرآیند تا رسیدن غلظت به سطح طبیعی ادامه می‌یابد.

تنظیم فشار خون شریانی. دستگاه‌های مختلفی در تنظیم فشارخون شریانی نقش دارند. یکی از اینها - سیستم بارورسپتور یا گیرنده فشاری است که یک نمونه ساده و عالی از مکانیسم‌های تنظیم‌کننده با سرعت عمل زیاد می‌باشد (شکل ۳-۱). در دیواره محل دوشاخه شدن شریان‌های کاروتید در گردن و نیز در قوس آئورت در قفسه‌سینه، تعداد زیادی گیرنده عصبی موسوم به گیرنده‌های فشار^۲ وجود دارند که در اثر کشش دیواره شریان تحریک می‌شوند. هرگاه فشار شریانی به نحو قابل توجهی افزایش یابد، گیرنده‌های فشاری ایмпالس‌های عصبی را به بصل‌النخاع در مغز می‌فرستند. این ایмпالس‌ها در اینجا مرکز وازوموتور را مهار

یک سطح تماس حسی را بین بدن و محیط خارج فراهم می‌کند. پوست حدود ۱۵-۱۲ درصد از وزن بدن را به خود اختصاص می‌دهد.

تولید مثل

تولید مثل ممکن است به عنوان یک عملکرد هومئوستاتیک در نظر گرفته نشود. با این حال، تولید مثل با ایجاد یک نسل جدید به جای نسل در حال مرگ، به حفظ هومئوستاز کمک می‌کند. این ممکن است استدلالی باشد برای استفاده مجاز از واژه هومئوستاز در این مورد، اما نشان می‌دهد که در تحلیل نهایی، الزاماً کل ساختارهای بدن به گونه‌ای طراحی شده‌اند که به حفظ و تداوم حیات کمک کنند.

سیستم‌های کنترلی بدن

بدن انسان هزاران سیستم کنترل‌کننده در خود دارد. مهم‌ترین آنها سیستم‌های کنترل ژنتیکی هستند که در تمام سلول‌ها عمل می‌کنند تا به کنترل عملکردهای داخل سلولی و خارج سلولی کمک کنند. نقش آنها در فصل ۳ شرح داده می‌شود.

بسیاری از دستگاه‌های کنترل‌کننده دیگر در داخل اعضاء عمل می‌کنند تا عملکردهای تک‌تک قسمت‌های یک عضو را کنترل کنند؛ بقیه در کل بدن عمل می‌کنند تا روابط متقابل بین اعضاء مختلف را کنترل کنند. به عنوان مثال، دستگاه تنفس - به همراه دستگاه عصبی - غلظت دی‌اکسید کربن را در مایع خارج سلولی تنظیم می‌کند. کبد و پانکراس غلظت گلوکز را در مایع خارج سلولی تنظیم می‌کنند. کلیه‌ها غلظت هیدروژن، سدیم، پتاسیم، فسفات و سایر یون‌ها را در مایع خارج سلولی تنظیم می‌کنند.

نمونه‌هایی از مکانیسم‌های کنترلی

تنظیم غلظت اکسیژن و دی‌اکسید کربن در مایع خارج سلولی. از آن جایی که اکسیژن یکی از مواد اصلی مورد نیاز در واکنش‌های شیمیایی سلول‌ها است، بدن برای حفظ غلظت اکسیژن مایع خارج سلولی در یک سطح ثابت و دقیق، یک مکانیسم کنترلی ویژه دارد. این مکانیسم به ویژگی‌های شیمیایی هموگلوبین وابسته است که در تمام

1. oxygen-buffering function of hemoglobin

2. baroreceptor

محدوده‌های طبیعی و ویژگی‌های فیزیکی اجزاء مهم مایع خارج سلولی

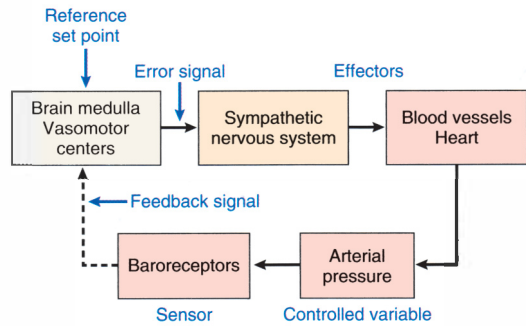
جدول ۱-۱ ویژگی‌های فیزیکی مایع خارج سلولی، اجزاء مهم این مایع و مقادیر طبیعی آنها، دامنه طبیعی و محدوده‌های حداکثر و حداقل بدون ایجاد مرگ را نشان می‌دهد. به طیف باریک دامنه طبیعی هر یک از این مقادیر توجه کنید. ارقام خارج از این محدوده معمولاً به وسیله بیماری، یا مقابله با عوامل محیطی عمده ایجاد می‌شوند.

مهمترین موارد محدوده‌هایی است که تجاوز از آنها، به مرگ بیمار می‌انجامد. به عنوان مثال، افزایش درجه حرارت بدن تنها به میزان ۱۱ درجه فارنهایت (۷ درجه سانتیگراد) بیش از مقدار طبیعی، یک حلقه معیوب افزایش متابولیسم سلولی ایجاد می‌کند که به ناپودی سلول‌ها منجر می‌گردد. توجه کنید که دامنه طبیعی تعادل اسید-باز در بدن بسیار محدود است؛ pH طبیعی ۷/۴ و pH مرگبار در حدود ۰/۵ واحد بیشتر یا کمتر از آن می‌باشد. غلظت یون پتاسیم یک پارامتر مهم دیگر است، زیرا هرگاه به کمتر از یک سوم مقدار طبیعی برسد، بیمار به دلیل ناتوانی در ارسال سیگنال‌های عصبی فلج می‌شود. اگر غلظت پتاسیم به دو برابر مقدار طبیعی برسد، عضله قلبی به شدت سرکوب می‌شود. همچنین هرگاه غلظت یون کلسیم به کمتر از نصف مقدار طبیعی برسد، بیمار به دلیل تولید خودبخودی ایمپالس‌های عصبی بیش از اندازه، در اعصاب محیطی به انقباضات کزازی کل عضلات بدن دچار می‌شود. وقتی غلظت گلوکز به کمتر از نصف مقدار طبیعی برسد، بیمار اغلب به تحریک‌پذیری ذهنی شدید و گاه حتی تشنج دچار می‌شود.

با توجه به نمونه‌های فوق می‌توان دریافت که دستگاه‌های تنظیم‌کننده تا چه حد برای حفظ سلامت بدن ضروری هستند. اگر یکی از این دستگاه‌ها مختل شود، اختلال عملکرد جدی یا مرگ ممکن است حاصل شود.

ویژگی‌های سیستم‌های کنترلی

نمونه‌های فوق‌الذکر تنها چند نمونه از هزاران مکانیسم کنترل هومئوستاز در بدن هستند که تمام آنها برخی ویژگی‌های مشترک دارند. این ویژگی‌ها در ادامه شرح داده می‌شوند.



شکل ۱-۳ کنترل پس‌نورد منفی فشار شریانی توسط بارورسپتورهای شریانی (گیرنده‌های فشار در شریان‌ها). پیام از حسگرها (بارورسپتورها) به بصل‌النخاع در مغز فرستاده می‌شود، در این مکان این پیام‌ها با نقطه تنظیم شده مرجع مقایسه می‌شوند. هنگامی که فشار شریانی به بالاتر از سطح طبیعی افزایش پیدا کند، این افزایش فشار غیرطبیعی، پیام‌های عصبی که از بارورسپتورها به بصل‌النخاع فرستاده می‌شوند را افزایش می‌دهد، در بصل‌النخاع سیگنال‌های ورودی با نقطه تنظیمی مرجع مقایسه می‌شوند و یک سیگنال خطا تولید می‌شود که منجر به کاهش فعالیت سیستم عصبی سمپاتیک می‌گردد. کاهش فعالیت سمپاتیک باعث گشادی عروق خونی و کاهش فعالیت پمپی قلب می‌گردد که فشار شریانی را به سطح طبیعی برمی‌گرداند.

می‌کنند که در نتیجه، سبب کاهش تعداد ایمپالس‌هایی می‌شود که از مرکز وازوموتور از طریق دستگاه عصبی سمپاتیک به قلب و عروق خونی انتقال می‌یابند. کاهش این ایمپالس‌ها، فعالیت پمپی قلب را کاهش می‌دهد و عروق خونی محیطی را گشاد می‌کند تا جریان خون در عروق افزایش یابد. هر دو اثر فوق، فشار شریانی را کاهش داده و به سطح طبیعی باز می‌گردانند.

در مقابل، هرگاه فشار شریانی به کمتر از سطح طبیعی برسد، گیرنده‌های کششی شل می‌شوند و مرکز وازوموتور فعال‌تر از حالت معمول می‌شود. در نتیجه، عروق منقبض می‌شوند و فعالیت پمپ قلبی افزایش می‌یابد تا فشار شریانی را افزایش داده و به سطح طبیعی برگرداند.

جدول ۱-۱. اجزاء مهم و ویژگی‌های فیزیکی مایع خارج سلولی

واحد	مقدار طبیعی	دامنه طبیعی	کوتاه مدت	محدوده تقریبی غیرمرگبار در
اکسیژن	۴۰	۳۵-۴۵	۱۰-۱۰۰۰	mmHg
دی‌اکسید کربن	۴۰	۳۵-۴۵	۵-۸۰	mmHg
یون سدیم	۱۴۲	۱۳۸-۱۴۶	۱۱۵-۱۷۵	mmol/L
یون پتاسیم	۴/۲	۳/۸-۵	۱/۵-۹	mmol/L
یون کلسیم	۱/۲	۱-۱/۴	۰/۵-۲	mmol/L
یون کلر	۱۰۸	۱۰۳-۱۱۲	۷۰-۱۳۰	mmol/L
یون بیکربنات	۲۸	۲۴-۳۲	۸-۴۵	mmol/L
گلوکز	۸۵	۷۵-۹۵	۲۰-۱۵۰۰	mg/dL
درجه حرارت بدن	۹۸/۴ (۳۷)	۹۸-۹۸/۸ (۳۷)	۶۵-۱۱۰ (۱۸/۳-۴۳/۳)	(درجه سانتیگراد) درجه فارنهایت
اسید - باز	۷/۴	۷/۳-۷/۵	۶/۹-۸	pH

که بر اثر آن، مجموعه‌ای از تغییرات، آن عامل را به طرف مقدار مطلوب (میانگین خاص برای آن عامل) باز می‌گرداند و در نتیجه، هومئوستاز حفظ می‌شود.

بهره یک سیستم کنترلی. منظور از بهره^۲ پس‌نورد منفی، مقدار کارایی یک دستگاه تنظیم‌کننده در جهت حفظ شرایط مطلوب است. به عنوان مثال، فرض کنید مقدار زیادی خون به فردی تجویز شده که گیرنده‌های فشار وی عمل نمی‌کنند و فشار شریانی از سطح طبیعی ۱۰۰ mmHg به ۱۷۵ mmHg افزایش یافته است. اگر گیرنده‌های فشار سالم باشند و همین مقدار خون به همین فرد تجویز شود، فشار شریانی فقط ۲۵ mmHg افزایش می‌یابد. لذا سیستم کنترل پس‌نورد فشار را به میزان ۵۰ mmHg «اصلاح» کرده است (یعنی از ۱۷۵ mmHg به ۱۲۵ mmHg). می‌بینیم که دستگاه تنظیم‌کننده نتوانسته به میزان ۱۰۰٪ از تغییر فشار پیشگیری کند و افزایش به میزان ۲۵ mmHg+ باقی مانده است که «خطا» نامیده می‌شود. بهره سیستم را براساس فرمول زیر می‌توان محاسبه کرد:

$$\text{بهره} = \frac{\text{اصلاح}}{\text{خطا}}$$

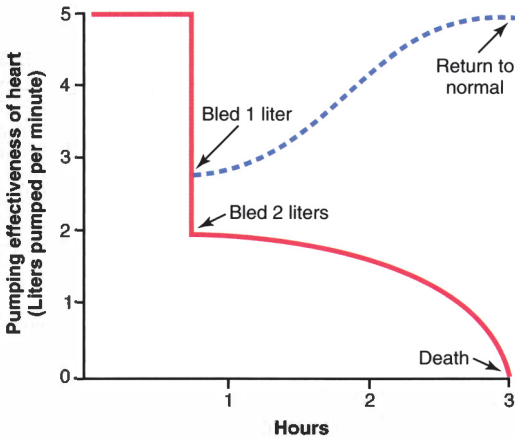
در مثال فوق، میزان اصلاح ۵۰ mmHg- و میزان خطا

ماهیت پس‌نورد منفی^۱ اکثر سیستم‌های کنترلی

سیستم‌های کنترلی بدن از طریق پس‌نورد منفی عمل می‌کنند، که با مرور برخی از سیستم‌های کنترلی هومئوستاتیک ذکر شده قبلی به بهترین وجه می‌تواند توضیح داده شود. در تنظیم غلظت دی‌اکسید کربن، افزایش غلظت دی‌اکسید کربن در مایع خارج سلولی، تهویه ریوی را افزایش می‌دهد. در نتیجه، غلظت دی‌اکسید کربن مایع خارج سلولی کاهش می‌یابد، زیرا ریه‌ها دی‌اکسید کربن بیشتری را از راه بازدم به خارج از بدن می‌فرستند. به بیان دیگر، افزایش غلظت دی‌اکسید کربن وقایعی را آغاز می‌کند که به کاهش غلظت آن به طرف مقدار طبیعی می‌انجامد و این نسبت به محرک اولیه در جهت منفی می‌باشد. در مقابل، اگر غلظت دی‌اکسید کربن خیلی کاهش یابد، پس‌نورد به طرف افزایش غلظت حرکت می‌کند. این پاسخ هم نسبت به محرک اولیه در جهت منفی می‌باشد.

در مکانیسم‌های تنظیم‌کننده فشار شریانی، هرگاه فشار افزایش یابد، مجموعه‌ای از واکنش‌ها را برمی‌انگیزد که فشار را پایین می‌آورند. افت فشار مجموعه‌ای از واکنش‌ها را برمی‌انگیزد که فشار را افزایش می‌دهند. در هر دو مورد، این اثرات نسبت به محرک اولیه در جهت منفی هستند.

به این ترتیب، هرگاه یکی از پارامترها افزایش یا کاهش یابد، یک دستگاه کنترل‌کننده، پس‌نورد منفی را آغاز می‌کند



شکل ۴-۱. اگر خونریزی به میزان ۱ لیتر باشد، پس‌نورد منفی عملکرد پمپ قلبی را بهبود می‌بخشد. اگر حجم خون به میزان ۲ لیتر کاهش یابد، پس‌نورد مثبت به مرگ می‌انجامد.

مثال، اگر فرد ۱ لیتر (نه ۲ لیتر) خونریزی کند، مکانیسم‌های طبیعی پس‌نورد منفی، برون‌ده قلبی و فشار شریانی را تنظیم می‌کنند و با غلبه بر پس‌نورد مثبت، بیمار بهبود می‌یابد (خط چین در شکل ۴-۱).

پس‌نورد مثبت در برخی موارد مفید است. بدن در برخی موارد از پس‌نورد مثبت بهره می‌برد. انعقاد خون نمونه‌ای از یک پس‌نورد مثبت با ارزش است. وقتی یکی از عروق خونی پاره می‌شود و تشکیل لخته آغاز می‌گردد، آنزیم‌های متعدد موسوم به «فاکتورهای انعقادی» در داخل لخته فعال می‌شوند. برخی از این آنزیم‌ها بر سایر آنزیم‌های فعال نشده در خون مجاور اثر می‌کنند تا لخته بیشتری تشکیل شود. این فرآیند تا زمانی ادامه می‌یابد که شکاف رگ پر و خونریزی متوقف شود. گاه این مکانیسم از مسیر طبیعی خود خارج می‌شود و به تشکیل لخته‌های ناخواسته منجر می‌گردد. چنین واقعه‌ای اکثر حملات حاد قلبی را آغاز می‌کند؛ تشکیل لخته در سطح داخلی یک شریان کرونر بر روی یک پلاک آترواسکلروز آغاز می‌شود و رشد آن تا انسداد کامل شریان ادامه می‌یابد.

زایمان نمونه دیگری از یک پس‌نورد مثبت با ارزش

۲۵mmHg است. بنابراین بهره‌گیرنده فشار در این فرد در جهت تنظیم فشار شریانی $\frac{-5}{+25}$ یا ۲- است. به بیان دیگر، فشار شریانی به اندازه یک‌سوم زمانی افزایش یافته که چنین دستگاه کنترل‌کننده‌ای وجود نمی‌داشت.

مطالعات نشان می‌دهد که بهره‌برخی از دستگاه‌های کنترل‌کننده دیگر، بسیار بیشتر از بهره سیستم گیرنده فشار (بارورستور) می‌باشد. به‌عنوان مثال، بهره دستگاه کنترل‌کننده درجه حرارت داخلی بدن، وقتی فرد در محیط سرد قرار می‌گیرد، حدود ۳۳- است. لذا می‌توان دریافت که دستگاه کنترل‌کننده درجه حرارت بسیار کارآمدتر از دستگاه کنترل فشار می‌باشد.

پس‌نورد مثبت در برخی موارد، به ایجاد حلقه معیوب و مرگ منجر می‌گردد

این سؤال مطرح می‌شود که چرا تمام دستگاه‌های تنظیم‌کننده بدن به شکل پس‌نورد منفی عمل می‌کنند، نه پس‌نورد مثبت؟ اگر به ماهیت پس‌نورد مثبت توجه کنیم، درمی‌یابیم که پس‌نورد مثبت به جای ثبات، به بی‌ثباتی و اغلب مرگ می‌انجامد.

شکل ۴-۱ مثالی را نشان می‌دهد که در آن، پس‌نورد مثبت به مرگ می‌انجامد. براساس این شکل که کارایی پمپ قلبی را نشان می‌دهد، قلب یک انسان سالم در حدود ۵ لیتر خون در هر دقیقه پمپ می‌کند. اگر انسان ناگهان ۲ لیتر خون از دست بدهد، مقدار خون در بدن چنان کاهش می‌یابد که خون کافی برای فعالیت مناسب پمپ قلبی در دسترس نمی‌باشد. در نتیجه، فشار شریانی پایین می‌افتد و خون به میزان مورد نیاز از طریق عروق کرونر به میوکارد نمی‌رسد. لذا قلب تضعیف می‌شود، فعالیت پمپ کاهش می‌یابد، جریان خون کرونر افت بیشتری پیدا می‌کند، و به تضعیف بیشتر قلب می‌انجامد؛ این حلقه معیوب بارها تکرار می‌شود تا زمانی که بیمار فوت کند. توجه کنید که هر حلقه در این پس‌نورد، به تضعیف بیشتر قلب می‌انجامد. به بیان دیگر، محرک آغازین، موجب تشدید خودش می‌شود که همین پس‌نورد مثبت^۱ است.

پس‌نورد مثبت را بهتر است که «حلقه معیوب» بدانیم اما باید آگاهی داشت که یک مکانیسم پس‌نورد منفی ممکن است بر درجات خفیف پس‌نورد مثبت غلبه کند. به‌عنوان

1. positive feedback

می‌باشد. وقتی انقباضات رجمی، تا آن حد قوی می‌شود که برای شروع جلو راندن سر نوزاد از خلال گردن رجم کافی باشد، کشش گردن رجم سیگنال‌هایی را از طریق عضله رجمی به طرف جسم رجم ارسال می‌کند تا قدرت انقباضات افزایش یابد. انقباضات رجمی گردن را می‌کنند و کشش گردن انقباضات قویتری ایجاد می‌کند. وقتی این فرآیند به اندازه کافی قوی شود، نوزاد متولد می‌شود. اگر قدرت انقباضات کافی نباشد، آنها معمولاً از بین می‌روند و چند روز بعد، بار دیگر ظاهر خواهند شد.

یکی دیگر از کاربردهای مفید پس‌نورد مثبت، تولید سیگنال‌های عصبی است. غشای وقتی، غشای یک سلول عصبی تحریک می‌شود، مقدار کمی یون‌های سدیم از خلال کانال‌های سدیم به داخل سلول نشت می‌کند. یون‌های سدیمی که وارد سلول می‌شوند، پتانسیل غشاء را تغییر می‌دهند و در نتیجه، کانال‌های بیشتری باز می‌شوند و این فرآیند ادامه می‌یابد. می‌بینیم که یک نشت اندک، به هجوم یون‌های سدیم به داخل سلول و ظهور پتانسیل عمل عصبی می‌انجامد. این پتانسیل عمل یک جریان الکتریکی را در طول قسمت داخلی و خارجی عصب می‌فرستد و پتانسیل‌های عمل بیشتری را ایجاد می‌کند. این فرآیند تا زمانی ادامه می‌یابد که سیگنال عصبی کل مسیر را تا انتهای سلول طی کند.

باید بدانیم که هر پس‌نورد مثبت مفید، در واقع بخشی از یک فرآیند کلی پس‌نورد منفی می‌باشد. به عنوان مثال، فرآیند پس‌نورد مثبت انعقاد، یک فرآیند پس‌نورد منفی برای حفظ حجم خون می‌باشد. همچنین پس‌نورد مثبتی که سیگنال‌های عصبی را ایجاد می‌کند، به اعصاب اجازه می‌دهد تا در هزاران پس‌نورد منفی دستگاه عصبی شرکت کنند.

انواع پیچیده‌تر سیستم‌های کنترل‌کننده — سیستم‌های تطابق‌یابنده

در ادامه مطالب همین کتاب، در بحث پیرامون دستگاه عصبی در می‌یابیم که این دستگاه، تعداد زیادی مکانیسم کنترل‌کننده مرتبط با هم دارد. برخی از آنها به شکل دستگاه‌های پس‌نورد ساده هستند که قبلاً شرح داده شدند. بسیاری از آنها چنین نیستند. به عنوان مثال، برخی حرکات

بدن چنان سریع رخ می‌دهد که فرصت کافی برای سیگنال‌های عصبی وجود ندارد تا از قسمت‌های محیطی بدن به مغز بروند و سپس، بار دیگر به محیط بازگردند و حرکت را تنظیم کنند. بنابراین مغز از مکانیسمی موسوم به «کنترل پیش‌گستر»^۱ برای ایجاد انقباضات عضلانی مناسب استفاده می‌کند. سیگنال‌های حسی که از قسمت‌های حرکتی به مغز می‌رسند، مغز را نسبت به انجام صحیح حرکت آگاه می‌کنند. اگر حرکت صحیح نباشد، مغز سیگنال‌های پیش‌گستر را که به عضلات می‌فرستد، در دسته بعد اصلاح می‌کند. اگر هنوز اصلاح بیشتر لازم باشد، این کار در حرکات بعدی تکرار می‌شود. این فرآیند را «کنترل سازگار شونده»^۲ می‌نامند. این یک پس‌نورد منفی تأخیری است.

لذا می‌توان دریافت که مکانیسم‌های تنظیم‌کننده تا چه حد ممکن است پیچیده باشند. حیات انسان به عملکرد صحیح تمام این مکانیسم‌ها بستگی دارد. بنابراین، بخش عمده‌ای از این کتاب به بحث درباره این مکانیسم‌های حیات بخش اختصاص یافته است.

خلاصه — خودکاری بدن

دو هدف اصلی مدنظر این فصل بوده است: (۱) سازماندهی کلی بدن و (۲) مسیرهای هماهنگی قسمت‌های مختلف بدن. در حقیقت، بدن یک «نظم اجتماعی» بین ۱۰۰ تریلیون سلول است که در اعضاء مختلف جای گرفته‌اند. هر یک از این اعضاء سهم خویش را در حفظ هومئوستاز و تثبیت محیط داخلی ایفا می‌کند. تا زمانی که شرایط عادی در محیط داخلی حفظ شده، سلول‌های بدن به حیات و عملکرد مناسب خود ادامه می‌دهند. هر سلول، علاوه بر این که از هومئوستاز بهره می‌برد، در حفظ هومئوستاز به اندازه توان خود تلاش می‌کند. این همکاری متقابل، خودکاری بدن را تضمین می‌کند تا این که یک یا چند دستگاه بدن به مشکلی در ایفای نقش خود دچار شود. در چنین حالتی، تمام سلول‌های بدن متضرر می‌شوند. اگر اختلال عملکرد شدید باشد، مرگ روی می‌دهد؛ اگر این اختلال شدید نباشد، به بیماری می‌انجامد.

1. feed-forward control
2. adaptive control

- Adolph EF: Physiological adaptations: hypertrophies and superfunctions. *Am Sci* 60:608, 1972.
- Bernard C: Lectures on the Phenomena of Life Common to Animals and Plants. Springfield, IL: Charles C Thomas, 1974.
- Cannon WB: Organization for physiological homeostasis. *Physiol Rev* 9(3):399, 1929.
- Chien S: Mechanotransduction and endothelial cell homeostasis: the wisdom of the cell. *Am J Physiol Heart Circ Physiol* 292:H1209, 2007.
- Csete ME, Doyle JC: Reverse engineering of biological complexity. *Science* 295:1664, 2002.
- DiBona GF: Physiology in perspective: the wisdom of the body. Neural control of the kidney. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 289:R633, 2005.
- Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, et al: How animals move: an integrative view. *Science* 288:100, 2000.
- Eckel-Mahan K, Sassone-Corsi P: Metabolism and the circadian clock converge. *Physiol Rev* 93:107, 2013.
- Gao Q, Horvath TL: Neuronal control of energy homeostasis. *FEBS Lett* 582:132, 2008.
- Guyton AC: Arterial Pressure and Hypertension. Philadelphia: WB Saunders, 1980.
- Herman MA, Kahn BB: Glucose transport and sensing in the maintenance of glucose homeostasis and metabolic harmony. *J Clin Invest* 116:1767, 2006.
- Krahe R, Gabbiani F: Burst firing in sensory systems. *Nat Rev Neurosci* 5:13, 2004.
- Orgel LE: The origin of life on the earth. *Sci Am* 271:76, 1994.
- Sekirov I, Russell SL, Antunes LC, Finlay BB: Gut microbiota in health and disease. *Physiol Rev* 90:859, 2010.
- Smith HW: From Fish to Philosopher. New York: Doubleday, 1961.
- Srinivasan MV: Honeybees as a model for the study of visually guided flight, navigation, and biologically inspired robotics. *Physiol Rev* 91:413, 2011.
- Tjian R: Molecular machines that control genes. *Sci Am* 272:54, 1995.