



面向21世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

Animal physiology

动物生理学

第2版

杨秀平 肖向红 主编



高等教育出版社
Higher Education Press



面向 21 世纪 课 程 教 材
Textbook Series for 21st Century

Animal physiology

动物生理学

第 2 版

杨秀平 肖向红 主编

编 者 (按拼音顺序排列)

杜 荣 (山西农业大学)

柳风祥 (山东农业大学)

王丙云 (广州佛山科学技术学院)

伍晓雄 (华中农业大学)

杨秀平 (华中农业大学)

李大鹏 (华中农业大学)

曲宪成 (上海水产大学)

魏 华 (上海水产大学)

肖向红 (东北林业大学)



高 等 教 育 出 版 社
Higher Education Press

内容简介

《动物生理学》主要面向全国高等农林、水产院校的动物生产类(含畜牧、水产养殖、名贵经济动物养殖)、动物医学、野生动物保护与自然保护区管理、生物科学及生物技术等专业的本科学生。本书以哺乳动物为主要对象,论述生理学的基本理论,在此基础上对家畜、禽(鸟)类、鱼类及其他名贵、经济类动物生理的特异性加以比较和融合。本书在某种程度上讲,既是“基础生理学”,又是“比较生理学”。书中采用了大量图、表,图文并茂,直观地论述了生理学深奥的理论;反映了生理学不同研究领域的新理论、新发现、发展趋势及前沿性、交叉性学科的新成果。此外,还介绍了这些理论发现的过程和方法的建立以及生理学家们对人类和科学发展的卓越贡献。本教材分纸质和光盘资料两部分,其内容互为引导和补充。

本书也可作为综合性大学、师范院校生物专业本科生、研究生教学用书和科技工作者进行科学研究的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

动物生理学/杨秀平,肖向红主编. —2版. —北京:
高等教育出版社,2009.2

ISBN 978-7-04-025528-7

I. 动… II. ①杨…②肖… III. 动物学:生理学
IV. Q4

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第209812号

策划编辑 潘 超 责任编辑 张晓晶 封面设计 张 楠 责任绘图 尹 莉
版式设计 王 莹 责任校对 俞声佳 责任印制 尤 静

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	100120	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.landaco.com
印 刷	潮河印业有限公司		http://www.landaco.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	850×1168 1/16	版 次	2002年9月第1版
印 张	24.5		2009年2月第2版
字 数	610 000	印 次	2009年2月第1次印刷
		定 价	39.50元(含光盘)

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 25528-00

第2版前言

《动物生理学》第1版出版以来,我们陆续完成了《动物生理学实验》、《动物生理学学习指南》、《动物生理学教学资源库》的编写(编制)和出版,《动物生理学》立体化教材体系基本形成。这套教材在推动“动物生理学”教学改革和课程建设方面起到了极为积极和重要的作用,在社会上引起了良好的反响。其中主编和参编单位——华中农业大学、东北林业大学的“动物生理学”课程分别于2004年和2005年获得教育部“国家精品课程”称号;主教材《动物生理学》获得高等教育出版社的“高等教育百门精品课程教材”(自选)称号,并被列为国家“十一五规划教材”计划。

《动物生理学》第2版与第1版相比有以下主要特色:

1. 这是一部名副其实的“动物生理学”教材。本版在以脊椎动物生理为主的基础上,适当增加了其他动物门类的生理功能特征的论述,以适当的篇幅展现了生理功能进化论的观点。

2. 仍然保持了第1版《动物生理学》的适应性、实用性、新颖性特征。进一步淡化了专业界限,强调共性,突出个性,加强了基础生理学的论述;对第1版中的一些内容注意其新的提法,及时加以补充和更新。

为了适应不同类型学校、不同专业的培养目标要求,有重点、有针对性地选择适合的内容学习的需要,本教材注重了基础理论、基础知识、基本概念的论述,力求做到既有深度,又有广度,使其具有很好的适应性和可塑性。

3. 为了激发学生学习动物生理学的兴趣并提高他们的主动自学能力,第2版在每章前都设计了少量经典的、趣味的设问;每章中间或之后都有一两个案例分析或整体性的综合性论述,以帮助学生明确学习生理学理论(机制)的意义,培养综合分析能力,学会应用生理学知识解决生产实践中、兽医临床及野生动物资源保护与利用中的实际问题。在具体论述生命活动的过程中,顺势向学生简要地介绍生理学上发生的重大事件及其理论的发现,包括诺贝尔生理学或医学奖获得者主要成果,以此激励学生树立远大志向,激发其学习兴趣。

4. 为了不占用更多的纸质篇幅,体现现代多媒体技术在教学中的先进作用和我们已建立起来的立体化教材体系的优势,第2版采用了纸质与光盘资料相结合的方式。纸质教材主要讲解高等农林、水产院校的动物生产类(含畜牧、水产养殖、名贵经济动物养殖)、动物医学、野生动物保护与自然保护区管理、生物科学及生物技术等专业的本科学生必须学习和掌握的生理学知识,光盘资料是对纸质内容加以扩充和扩展,包括一些表格、数字资料以及重要的生理学事件和名人轶事。无论是纸质还是光盘资料,其中的插图来自我们的《动物生理学教学资源库》,并全部重新绘制,有些还作了创新性的修改。如果有一本《动物生理学》第2版教材,又有一张《动物生理学教学资源库》的光盘,对读者学习的帮助是再好不过了。

参加《动物生理学》第2版编写的教师都是长期工作在动物生理学教学第一线的教授和副教授,大部分具有博士学位,有多人、多次获得国家、省级及学校的教学改革和教学质量奖,有丰富的教学经验和科学研究成就。他们对各自编写章节的内容都作了认真思考并参考了国内外生理学和动物生理学教材的最新版本。《动物生理学》教材连同绪论共有12章,其中杨秀平编写

了第1章和第8章,肖向红编写了绪论和第3章,杜荣编写了第2章和第10章,柳风祥编写了第4章和第6章,伍晓雄编写了第5章和第8章,李大鹏编写了第6章和第7章,魏华编写了第9章,曲宪成编写了第10章。王丙云编写了第1章和第11章。限于我们水平有限,书中难免有些错误和不足,诚恳希望读者能对本书提出批评和改进意见。

2008年8月于武汉

第 1 版序

生理学是研究机体基本生命活动及其规律的科学,是生命科学的核心。早在古代人们为了生存,在渔猎、驯化野生动物及畜牧等日常生产活动中,特别是在与疾病作斗争的过程中,开始认识到人体与动物机体的若干生命现象,但直至 19 世纪应用实验方法研究机体的生命现象规律后,生理学才开始成为一门科学。因此可以说,现代生理学主要是伴随医学发展起来的一门实验科学。

在生理学研究,早年主要以狗、猫、兔等哺乳动物作为实验材料,揭示了大量的器官和整体的生理规律;与人体进行比较,推动了医学的发展。机体的生理错综复杂,为了研究方便起见,选择了比较低等的动物,如蛙、鱼等,不但它们的机体结构比较简单,容易揭示某一特殊的生命规则,而且取材方便,也为比较生理学和进化生理学奠定了基础。因此,动物生理学基本上来源于医学和生物学的需求和发展。

早期生理学的研究多采取活体解剖法,由于机体的结构与机能紧密联系,从而累积了大量机体各器官功能的资料;慢性实验方法的建立,为进一步阐明器官生理和整体生理作出了重要贡献。为了学习的方便,生理学教材一般都以各主要生理系统为主线,介绍各器官系统(包括血液、循环、呼吸、消化、代谢、排泄、神经系统、内分泌、生殖及泌乳等)的主要生理功能、活动规律、调节及有关机制,还不同程度地反映了整体生理。本书作为主要面向高等农林院校动物生产类、动物医学等专业的教材,亦按上述原则编写,并在论述哺乳动物的生理学基本理论的基础上,对畜禽、鱼类及其他经济动物的生理特性加以比较叙述;同时,在有关章节中,介绍了环境与生态生理、个体发育的生理材料。为了初学者便于了解动物生理学的基础理论,专辟“细胞的基本功能”一章;另有“绪论”简要介绍了动物生理学的基本要点。本书涵盖了动物生理学的基本内容。

从 20 世纪八九十年代以来,神经内分泌学发展迅速,已成为一门独立的分支学科。神经内分泌学的一些内容,也在本书内分泌及其他章节予以叙述,还专辟第 11 章重点介绍了其在免疫领域内的发展,为本书增加了一大亮点。

代谢是动物生命的基础,20 世纪代谢的生物化学迅猛发展,而代谢生理学发展相对滞后。不过近年随着内分泌学,尤其是神经内分泌广泛而深入的研究,不论在医学还是动物生产领域,对代谢生理研究,特别是在其调节和控制方面都有突破性的进展(例如,神经内分泌生长轴对动物生长的调控; β 受体和瘦素对肌肉和脂肪的调控等),因此,代谢生理及其调节应是现代动物生理学研究的增长点之一,希望本书在再版时能进一步充实这方面的内容。

本书由华中农业大学杨秀平教授主编,其他著名农、林、渔院校有关专业的主讲教师参编。杨秀平教授早年毕业于北京农业大学(现中国农业大学)动物生理生化专业,长期主讲家畜生理、鱼类生理和从事科学研究,并在教学研究和教材建设上作出了优秀成绩。

本书面向动物生产类、动物医学、野生动物资源保护、生物科学及生物技术各专业,既系统介绍了基本理论,也涉及应用基础知识,为本科学生提供一本新颖的教材和参考书。

韩正康

2002 年 5 月于南京

第1版前言

《动物生理学》一书是教育部“高等教育面向21世纪教学内容和课程体系改革”项目的研究成果,是“面向21世纪课程教材”。

本书主要面向全国高等农林、水产院校的动物生产类(含畜牧、水产养殖、经济动物养殖)、动物医学、野生动物资源保护、生物科学及生物技术等专业的本科学生,他们已具备了动物学、动物形态和组织学及其相关前期课程的基础知识。

为了适应当前教育、教学改革,提倡学生自主学习的要求,适应课堂教学学时压缩、现代化教学手段的利用及课堂信息量剧增的特点,该书在编写过程中力求做到:①具有广泛的适用性。该书以哺乳动物为主要对象,论述生理学的基本理论,在此基础上对家畜、禽(鸟)类、鱼类及其他名贵、经济类动物生理的特异性加以比较和融合。因此,该书既是基础生理学,又是比较生理学,各类专业学生可根据需要选择相关部分学习。②强调生理学的基本理论在动物生产、动物医学、动物资源保护中的应用和意义,因此在保持生理学系统性、科学性、先进性方面做了有意义的尝试:本书以论述机体机能特征、机制为主,特别强调机制、调节及其规律的论述,对一些形态、组织结构、静态生理、经典生理学等内容根据需要进行了删减或简化。书中还以一定的篇幅,用小字介绍了生理学不同研究领域的新理论、新发现、发展趋势及前沿、交叉性学科新进展,以拓宽学生的知识面。③增强生理学理论的直观性、可读性。本书采用了大量图、表,图文并茂;在书中还穿插了一些有关生理学理论的发现及其实验方法建立的过程;生理学家们对人类和科学发展作出贡献的事例,可使学生在理论学习中得到一些做人与治学方面的启迪。

参加本书编写的编者共7位,他们都是目前活跃在教学、教改第一线的教授、副教授,有丰富的教学经验和现代教育、教学思想素质。其中杨秀平(华中农业大学)编写了第1、7、11章,肖向红(东北林业大学)编写了第2、3、11章,周洪琪(上海水产大学)编写了第5章,王秋芳、张森涛(西北农林科技大学)编写了第9章,柳风祥(山东农业大学)编写了第4、10章,伍晓雄(华中农业大学)编写了绪论和第6、8章。在编写过程中,编者对各自编写章节内容都作了认真思考,并参考了国内外生理学和动物生理学教材的最新版本。

本书在编写过程中得到各参编单位教学主管部门,特别是华中农业大学教务处和水产学院领导的大力支持。教育部“高等农林院校本科生物系列课程教学内容和课程体系改革的研究与实践”课题组长李合生教授对本书的编写给予了极大的关怀。南京农业大学韩正康教授、大连水产学院桂远明教授以极大的热情为本书审稿,韩正康教授还为此书写了序。各位编者的研究生们对老师的编写工作也给予了大力的支持,在此一并表示深切的谢意。限于编者水平,书中难免有错误,诚恳希望读者能对本书提出批评和改进的意见。

编者

2002年4月于武汉

目 录

绪论	1	耦联	42
0.1 动物生理学的研究内容和任务	1	1.5.3 影响肌肉收缩的因素	46
0.1.1 动物生理学的研究内容和任务	1	1.5.4 骨骼肌的种类	48
0.1.2 动物生理学的三个研究水平	2	1.5.5 平滑肌的收缩	48
0.1.3 学习动物生理学的目的和方法	4	1.6 案例	49
0.2 生理功能的调节及其调控	5	1.7 动物的发光和变色	49
0.2.1 生命现象的基本特征	5	1.8 细胞周期和程序性死亡	49
0.2.2 机体的内环境和内环境稳态	6	1.8.1 细胞周期及其调控	49
0.2.3 生理功能的调节方式	7	1.8.2 细胞程序性死亡	51
0.2.4 动物生理功能的控制系统	9	第2章 血液	53
第1章 细胞的基本功能	11	2.1 血液的组成和理化特性	54
1.1 细胞膜物质转运功能	12	2.1.1 血液的组成和血量	54
1.1.1 细胞膜的结构	12	2.1.2 血液的理化特性	54
1.1.2 细胞膜的跨膜物质转运功能	12	2.1.3 血液的功能	55
1.2 细胞的跨膜信号转导	18	2.2 血细胞及其功能	56
1.2.1 由离子通道介导的跨膜信号转导	19	2.2.1 血细胞的生成和造血微环境	56
1.2.2 由G蛋白耦联受体介导的跨膜信号转导	21	2.2.2 红细胞生理	56
1.2.3 由酶耦联受体介导的跨膜信号转导	24	2.2.3 白细胞生理	60
1.3 细胞的兴奋性和生物电现象	25	2.2.4 血小板生理	62
1.3.1 细胞的兴奋性和刺激引起兴奋的条件	25	2.3 血液凝固与纤维蛋白溶解	64
1.3.2 细胞的生物电现象及其产生机制	27	2.3.1 血液凝固	64
1.3.3 动作电位的引起和它在同一个细胞上的传导	32	2.3.2 纤维蛋白溶解	67
1.4 兴奋在细胞间的传递	34	2.4 血型	68
1.4.1 经典的突触传递	34	2.4.1 红细胞凝集与人类的血型	68
1.4.2 接头传递	36	2.4.2 输血原则	69
1.4.3 电突触	39	2.4.3 动物的血型	70
1.5 肌肉的收缩	39	第3章 血液循环	72
1.5.1 与收缩功能有关的骨骼肌细胞微细结构	40	3.1 心脏的泵血功能	73
1.5.2 骨骼肌的收缩原理和兴奋收缩		3.1.1 心肌收缩的特性	73
		3.1.2 心脏泵血功能的周期性活动	74
		3.1.3 心脏泵血功能的评定	77
		3.1.4 心脏泵血功能的储备	78
		3.1.5 心脏泵血功能的调节	79
		3.2 心肌的生物电现象和生理特性	81

3.2.1 心肌细胞的生物电现象	81	5.1.3 消化管的神经支配	146
3.2.2 心肌的电生理学特性	86	5.1.4 胃肠激素	147
3.3 血管生理	92	5.1.5 胃肠激素的生理功能	148
3.3.1 血管的种类与功能	92	5.2 动物的摄食方式与摄食习性	148
3.3.2 血流动力学——血流量、血流阻 力和血压	94	5.3 机械消化	148
3.3.3 动脉血压和动脉脉搏	96	5.3.1 口腔的咀嚼与吞咽	149
3.3.4 静脉血压和静脉回心血量	98	5.3.2 胃肠道的运动	149
3.3.5 微循环	99	5.4 化学消化	156
3.3.6 组织液与淋巴液的生成	101	5.4.1 唾液的分泌	156
3.4 心血管活动的调节	102	5.4.2 胃液的分泌	158
3.4.1 神经调节	103	5.4.3 胰液的分泌	162
3.4.2 体液调节	110	5.4.4 胆汁的分泌	165
3.4.3 局部血流调节	111	5.4.5 小肠液的分泌	166
3.4.4 动脉血压的长期调节	112	5.4.6 大肠液的分泌	167
3.5 器官循环	113	5.5 微生物消化	167
第4章 呼吸	114	5.5.1 瘤胃的微生物消化	167
4.1 呼吸器官的通气活动	116	5.5.2 大肠内的微生物消化	170
4.1.1 哺乳类的肺通气活动	116	5.6 禽类与鱼类消化的特点	170
4.1.2 禽类的肺与气囊的通气活动	123	5.7 吸收	170
4.1.3 两栖及爬行类的肺通气活动	123	5.7.1 概述	170
4.1.4 鱼类的鳃通气活动	123	5.7.2 小肠内主要营养物质的吸收	171
4.1.5 昆虫的气管换气特征	123	5.8 消化功能的整体性	176
4.2 气体交换	123	第6章 能量代谢及体温	177
4.2.1 气体交换原理	123	6.1 机体的能量代谢	178
4.2.2 气体交换过程	123	6.1.1 能量的来源与消耗	178
4.2.3 细胞的呼吸	128	6.1.2 能量代谢的测定	179
4.3 气体在血液中的运输	128	6.1.3 影响能量代谢的因素	181
4.3.1 氧及二氧化碳在血液中的存在 形式	128	6.1.4 基础代谢和静止能量代谢	182
4.3.2 氧的运输	128	6.1.5 家畜的生产代谢	184
4.3.3 二氧化碳的运输	134	6.1.6 能量平衡的调节	184
4.4 呼吸运动的调节	136	6.2 动物的体温及其调节	186
4.4.1 神经调节	136	6.2.1 动物的体温	186
4.4.2 化学因素对呼吸的调节	139	6.2.2 动物的产热和散热过程	187
4.5 特殊环境中的呼吸运动	141	6.2.3 体温调节	192
第5章 消化与吸收	143	6.2.4 动物的休眠	194
5.1 概述	144	第7章 排泄与渗透压调节	196
5.1.1 消化管平滑肌的一般特性	144	7.1 尿的生成	197
5.1.2 消化管平滑肌的电生理特性	145	7.1.1 肾的功能解剖特征	197
		7.1.2 尿的生成	198
		7.2 尿生成的调节	208

7.2.1 影响肾小球滤过作用的因素	208	8.5.3 自主神经的中枢调节	273
7.2.2 影响肾小管和集合管重吸收及分泌作用的因素	209	8.6 脑的高级功能	275
7.3 尿的排放	214	8.6.1 脑电活动与觉醒和睡眠	275
7.3.1 膀胱与尿道的神经支配	214	8.6.2 学习与记忆	277
7.3.2 排尿反射	214	第9章 内分泌	281
7.4 动物机体的水盐平衡和渗透压调节	216	9.1 概述	283
7.4.1 脊椎动物的其他渗透调节器官	217	9.1.1 脊椎动物的内分泌系统	283
7.4.2 尿液的浓缩与稀释	219	9.1.2 激素	283
7.4.3 鱼类渗透压调节	221	9.1.3 激素作用的细胞学机制	285
7.5 动物体内的酸碱平衡	224	9.2 下丘脑	289
7.6 脊椎动物含氮废物的排泄	224	9.2.1 下丘脑与垂体的关系	289
第8章 神经系统	226	9.2.2 下丘脑激素的种类及生理作用	290
8.1 神经元和神经胶质细胞的结构和一般功能特征	227	9.2.3 下丘脑激素分泌的调节	290
8.1.1 神经元和神经胶质细胞	227	9.3 垂体	291
8.1.2 中枢神经元的联系方式及其生理意义	229	9.3.1 神经垂体	291
8.1.3 神经递质、调质及其受体	232	9.3.2 腺垂体	292
8.2 反射活动的一般规律	235	9.4 甲状腺	296
8.2.1 反射及反射弧	235	9.4.1 甲状腺激素的合成	296
8.2.2 反射中枢内兴奋的传递	235	9.4.2 甲状腺激素的储存、分泌、转运和代谢	297
8.2.3 中枢抑制	236	9.4.3 甲状腺激素的生理作用	298
8.2.4 反射活动的一般特征	240	9.4.4 甲状腺激素分泌的调节	300
8.3 感觉器官及神经系统的感觉功能	241	9.5 甲状旁腺、甲状腺C细胞与调节钙、磷的激素	301
8.3.1 感受器与感觉器官	241	9.5.1 甲状旁腺和甲状旁腺激素	301
8.3.2 躯体感觉	243	9.5.2 甲状腺C细胞和降钙素	302
8.3.3 内脏感觉	247	9.5.3 甲状旁腺激素、降钙素和1,25-二羟维生素D ₃ 分泌的调节	303
8.3.4 眼的视觉功能	248	9.6 肾上腺	304
8.3.5 耳的听觉功能	253	9.6.1 肾上腺皮质激素	304
8.3.6 机械性感觉	256	9.6.2 肾上腺髓质激素	307
8.3.7 化学性感觉	259	9.7 胰岛	309
8.4 神经系统对躯体运动的调节	261	9.7.1 胰岛分泌的激素	309
8.4.1 躯体运动神经元和运动单位	262	9.7.2 胰岛激素分泌的调节	311
8.4.2 姿势的中枢调节	263	9.8 松果体	312
8.4.3 躯体运动的中枢调控	267	9.8.1 松果体激素的生理功能	312
8.5 神经系统对内脏活动的调节	271	9.8.2 松果体激素分泌的调节	313
8.5.1 自主神经系统的结构特征	271	9.9 功能器官的内分泌	313
8.5.2 自主神经系统的功能	271	9.9.1 胸腺	314
		9.9.2 心脏和血管的内分泌	314

9.9.3 胃肠道系统内的内分泌	314		
9.9.4 肾的内分泌	314		
9.9.5 性腺	315		
9.9.6 尾下垂体和斯氏小体	315		
9.10 组织激素	315		
9.10.1 前列腺素	315		
9.10.2 瘦素	316		
9.11 信息素(外激素)	316		
9.11.1 昆虫的外激素	316		
9.11.2 甲壳动物的外激素	316		
9.11.3 鱼类的外激素	317		
9.11.4 哺乳动物的外激素	317		
第10章 生殖与泌乳	318		
10.1 概述	319		
10.1.1 关于性分化	319		
10.1.2 关于性成熟与体成熟	319		
10.1.3 关于性周期和生殖季节	320		
10.2 性腺的功能	321		
10.2.1 睾丸	321		
10.2.2 卵巢	324		
10.3 哺乳动物的生殖活动	329		
10.3.1 哺乳动物的性周期及其调节	329		
10.3.2 排卵和排卵后黄体	330		
10.3.3 受精与授精	332		
10.3.4 妊娠与分娩	334		
10.4 鱼类的生殖活动	336		
10.4.1 鱼类的促性腺激素及其分泌 调节	336		
10.4.2 卵泡的生长和最终成熟	340		
10.4.3 排卵与产卵	345		
10.4.4 人工诱导排卵	345		
10.4.5 鱼类的生殖周期	346		
10.5 泌乳	347		
10.5.1 乳腺的发育及其调节	347		
10.5.2 乳汁的分泌	348		
10.5.3 乳汁的排出	349		
		第11章 神经内分泌免疫调节	352
		11.1 概述	353
		11.2 神经内分泌系统对免疫系统的 调节	354
		11.2.1 中枢神经系统对免疫系统的 调节	354
		11.2.2 周围神经系统对免疫功能的 调节	355
		11.2.3 条件性免疫反应	357
		11.3 激素对免疫系统的调节	357
		11.3.1 肾上腺皮质激素	357
		11.3.2 生长素	358
		11.3.3 性激素	358
		11.3.4 促甲状腺素(TSH)和甲状腺素 (T_3 、 T_4)	358
		11.4 神经和内分泌系统对辅助性 T 细胞平衡的调节	359
		11.4.1 下丘脑-垂体-肾上腺皮质 作用轴	359
		11.4.2 某些激素原	359
		11.4.3 25-羟基维生素 D_3	359
		11.5 免疫系统对神经内分泌系统的 调节	359
		11.5.1 免疫细胞中产生的激素	359
		11.5.2 免疫细胞产生的细胞因子	360
		11.6 神经内分泌与免疫系统之间相 互作用的网络机制	361
		11.6.1 通过共同的信息分子及相应受体 构成神经-内分泌-免疫网络	361
		11.6.2 通过信息分子的多功能位点与 不同受体相结合介导多样性 功能	362
		索引	365
		参考文献	377

绪 论

0.1 动物生理学的研究内容和任务

0.1.1 动物生理学的研究内容和任务

生理学(physiology)是生物科学(biological sciences)的一个分支,是研究生物机体的各种生命活动现象(机能)和机体各个组成部分的功能及其规律的一门科学。根据其研究对象不同,生理学可分为微生物生理学(microbial physiology)、植物生理学(plant physiology)、动物生理学(animal physiology)和人体生理学(human physiology)。其中动物生理学又可根据其研究的动物种类不同分为家畜生理学、禽类(鸟类)生理学、鱼类生理学、昆虫生理学等。根据比较各门类动物在进化中的生理活动特征、动物各物种之间的亲缘关系和进化过程,以及动物个体发育的特点又可分为比较生理学(comparative physiology)、生态生理学(ecological physiology)、进化生理学(evolution physiology)和发育生理学(developmental physiology)等。

随着人类生产实践、社会活动和科学研究的深入发展,又产生了各种特殊环境条件下的生理学,如研究各种异常状态下机体生命活动变异的病理生理学(pathophysiology)。此外,还有航空生理学(aviation physiology)、潜水生理学(diving physiology)、行为生理学(ethophysiology)等。随着科学的发展,生理学研究也不断汲取和应用各种新的科学理论和方法,使研究不断向纵深发展;同时,生理学研究还与其他学科的研究相结合,由此不断产生新的分支,其中许多分支已逐渐形成新的独立的学科,例如生物化学(biochemistry)、生物物理学(biophysics)、药理学(pharmacology)和营养学(nutriology)等。

从低等动物到高等动物,生命的基本活动包括支持、保护、运动、营养、呼吸、运输、排泄、生殖以及协调机体活动使其适应外部环境变化的整合作用等。因此,动物生理学的任务就是研究构成机体各个系统的器官、细胞的正常活动过程和规律,各个器官、细胞的功能表现的内部机制,特别是不同细胞、器官、系统之间的相互联系和相互作用,并阐明动物机体作为一个整体,其各部分的功能活动是如何互相协调、互相制约,从而在复杂多变的环境中能维持正常的生命活动。如动物是如何摄取、消化、吸收营养物质,又如何排泄其代谢产物的;气体是如何吸入体内,又如何排出的;血液及循环系统是如何执行运输、防御功能的;机体是如何繁衍后代,如何与外环境进行信息的交流,协调各组成部分的生理功能,使其成为一个整体而更好地适应外部环境的变化。

因为只有活着的机体、器官及细胞才具有功能活动,因此生理学研究的对象是活的动物机体。而动物机体的生命活动与它的形态结构有着密切的关系,而研究生物机体的生命活动离不开与其相应的结构的研究,动物生理学发展的早期就是依据动物形态学特征来推断或分析动物机体的生理功能的,因此,动物生理学是在动物形态学的基础上发展起来的一门科学。

动物生理学除了描述上述各种功能现象,还要研究这些功能是怎样进行的,以及这些功能活

动的规律和作用机制。例如,肌肉收缩的机制、神经传导的机制、胃液分泌的机制等。所谓“机制”(mechanism)原是指机器的构造和工作原理,生理学借用这个名词来表示功能的内在活动方式,包括有关功能与结构的相互关系、功能的变化过程以及这些变化过程的理化性质等,即对生命活动的现象给出一个较为本质的诠释。

0.1.2 动物生理学的三个研究水平

生理学的发展和其他各门科学一样依赖于科学研究方法的发展和进步。纵观近代生理学发展史,在其发展的各个阶段,人们对生命活动规律的了解和认识都是以科学的研究方法作为基础,从对生命现象的观察和科学实验中总结出来的。每一种新的研究方法的应用和发展,都极大地推动和促进了生理学的重大发现和理论突破。例如,17世纪初,英国的威廉·哈维(William Harvey)首先用大量活体动物解剖和科学实验证明了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。他于1628年发表了历史上第一部基于实验证据的著名生理学著作——《心血运动论》,提出心泵功能及肺循环理论,否定了当时统治了西方学术界1500年之久的加伦(Galen)学说中“血液从右心通过心室中隔流入左心”和“心脏受灵气推动被动舒张产生血液流动”的错误观点。哈维的贡献还在于用实验的方法来解决生物学的问题,这是使生理学真正成为实验科学的里程碑。恩格斯曾给予极高评价:哈维发现血液循环,而将生理学确立为科学。(见图3-2 动物血液循环的发现及其研究)

从研究方法和知识的获得而言,生理学是一门实验性科学,一切生理学中的理论知识均来自对生命现象的客观观察和实验。所谓观察,主要是指在不损害机体健康的自然生活条件下,如实地观察、记录和分析功能活动的客观表现。所谓实验,就是人为地创造一定条件,使通常不易被观察到的某种隐蔽的或细微的生理变化变得能够被观察,或某种生理变化的因果关系能够被认识。生理学的知识和理论的建立,通常是借助于数学、物理学、化学的基本原则、思维方法和研究技术或依据生物学界前人的研究成果对整体水平的生命现象、细胞和器官系统的功能活动进行观察,从而对各种生理活动的机制进行分析和推测。如果实验结果能被自己或他人重复,就可以对所观察的现象以及对现象背后的机制问题加以探讨、推测,提出一个假设(hypothesis)或学说;如果这个假设能被自己和他人反复证实并得到发展,就可成为被学术界所公认的知识或理论。所以在生理学的后来发展中,许多曾经被确认为正确的理论又会得到补充、完善、修订,甚至被推翻,为新的理论所替代。生理学的知识就是这样在一代一代学者的研究中得到积累和发展。

根据实验对象的不同,生理学实验可分为人体实验和动物实验两大类。常用的动物实验有急性实验(acute experiment)和慢性实验(chronic experiment),前者又可分为在体(*in vivo*)实验和离体(*in vitro*)实验。在体实验是指在完整的动物身上进行的观察或实验。离体实验是将器官或细胞从体内分离出来,在一定实验条件下进行的研究。

动物机体是由各器官系统相互联系、相互作用而构成的一个复杂的整体,而器官系统又是由结构和功能相似的细胞或细胞群体构成,细胞才是构成动物机体的最基本单位,构成细胞及其细胞器的生物大分子,如脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, DNA)、核糖核酸(ribonucleic acid, RNA)和蛋白质(protein)等又决定着细胞的功能特性。然而在现实中,往往很难在一个实验中同时观察到分子、细胞、器官、系统,乃至整体的各个水平上的生命活动,我们往往是从不同的角度、用不同的方法与技术,在不同的水平上对机体的某一功能进行观察和研究的。一般说来,动物生理学的研究是通过三个不同的层次、水平进行的。

0.1.2.1 整体和环境水平的研究

动物机体通常是以整体的形式存在,其中有两层含义:一是动物机体以整体的形式与外环境保持密切联系。当外界环境变化时,可以引起动物机体生命活动的改变,包括行为变化,例如,当动物遇到食物时的捕获行为;遇到敌害时表现的激怒或逃离行为。二是动物机体各器官系统的活动是围绕生命活动而进行的。动物机体通过不断改变和协调各器官系统活动来适应环境的变化,例如,剧烈运动时,在神经内分泌系统调节下,肌肉运动增强,心率、呼吸频率与强度也随之增加,而血管系统中的血流量发生重新分配,骨骼肌血流量增多,以保证肌肉活动的进行,同时消化、排泄系统功能相对减少,尿量减少,从而保证机体生命活动的正常进行。

整体水平的研究强调的是各器官、系统之间的相互影响和配合。研究机体在不同生理条件下各器官系统的功能活动规律及其调节、整合过程,以及机体与生活环境之间的相互作用,阐明当内外环境变化时机体功能活动的变化规律及机体在整体状况下的功能整合机制。这一水平的研究有比较生理学、环境生理学、生态生理学和进化生理学等。

0.1.2.2 器官和系统水平的研究

器官和系统水平的研究,主要阐明各个器官和系统的功能及其机制,在机体中所起的作用,影响和调控其功能的各种因素。例如,心脏如何射血,血管如何调配血液供应,血液在血管系统内流动的规律,以及神经、体液因素对心血管活动调节等规律。这些都是在器官和系统水平上进行的研究,因此又称为**器官生理学**(organ physiology),**分循环生理学**(cardiovascular physiology)、**消化生理学**(gastrointestinal physiology)、**肾生理学**(kidney physiology)等。

0.1.2.3 细胞和分子水平的研究

细胞和分子水平的研究主要揭示生命活动现象的细胞和分子生物学机制。从细胞、亚细胞及分子水平上研究细胞及其组成(特别是生物大分子)的理化特性、生命活动的最基本的物理、化学变化过程,生物学特性,及其在器官系统活动中的作用。回答类似于骨骼肌之所以能够收缩,是由于肌细胞内的各种特殊蛋白质分子具有一定的结合和空间排列方式,在某些离子浓度变化的影响下发生滑行的结果(见第1章)的问题。而细胞的活动又取决于它们所表达的基因和环境变化时对基因表达水平的影响,这也是细胞生理学研究的内容。

细胞和分子水平的研究多采用离体方法。在现代生理学中人们可以利用细胞分离与培养技术、细胞内微电极记录与膜片钳技术等手段研究细胞膜片上单个或几个离子通道、受体、离子泵等的结构与功能关系,揭示微观生理现象的奥秘。在细胞分子水平上的研究称为**细胞生理学**(cell physiology)或**普通生理学**(general physiology)。十几年来,随着细胞生物学和分子生物学的飞快发展,生理科学的研究也愈来愈深入到分子水平。人类基因组学研究成果的取得,使我们进入了“**后基因组时代**”(post genomic era)。已经可以用基因转移技术和基因剔除的方法建立各种特殊的转基因动物和基因剔除动物,来研究基因和蛋白质的功能及其对整体生命活动的影响。

生理学的发展史告诉我们,人类对于生命活动的本质是可以认识的。生命现象是一个高度组织起来的物质,它具有物质的属性,既遵循一般物质运动的规律(包括物理、化学和数学规律),但又不完全一致。从细胞和分子水平到器官系统水平,再到整体和环境水平,生命活动会丢失一些物质的属性,又会产生一些新的物质属性。因此在研究动物机体生命活动时,既要承认生命现象的物质属性,又要注意到生命物质的特点和它的运动规律。应该指出,不同水平上的研究,往往因出发点不同,研究方法与工具不同,思维方法和所要回答的问题与所得的结果也不相同,因此不能简单地说哪一个水平上的研究或用哪一种方法或技术的研究最准确或最重要,只有

将在不同水平上的研究所得到的知识综合起来进行分析,才能对动物机体的功能有全面和完整的认识。不可将无机物运动的规律或分子、细胞等水平研究中所得到的结果直接用来推测或解释其在整体水平中所起的作用。

过去,生理学的研究是按照还原论的思路发展的,即从宏观到微观,从整体到器官、细胞、亚细胞,直到分子和基因水平。现在人们已经意识到,单纯依靠还原论的研究对于生物体的认识是很局限的;认识生物体这样一个极其庞大、复杂的系统,不仅需要分析性研究,还需要整合性研究。所以,近年来学术界越来越强调多学科、不同研究水平之间的配合、交叉、整合和转化。即一个生命活动问题往往需要从分子生物学、细胞生物学、形态与组织学、生物化学、生理学和生物物理学等多个学科的角度上、运用不同研究技术,进行多水平的观察研究,并将所得的知识和技术进行沟通、整合,达到对动物机体各种功能有一个完整的或整体的认识,这就是**整合生理学**(integrative physiology)。同时,希望将分子、细胞水平的研究成果用来解决动物医学、动物生产和资源保护实践中的问题,或将动物医学和动物养殖及包括野生动物在内的资源保护过程中出现的问题能从分子、细胞水平进行深入的基础性研究,以促进动物健康养殖,为人类提供更多的绿色环保动物产品,这样的研究称为**转化性研究**(translational research)。动物生理学的任务就是要在分子生物学、细胞生物学等基础性学科和动物临床医学和动物养殖、野生动物资源保护与利用等学科之间建立起一座沟通、整合的大桥。

另外,随着基因组学、蛋白质组学、代谢组学等,以及生物信息学、转基因、功能影像、组织工程和纳米技术等新的研究技术的出现,生理学也形成了一个新的分支学科,即**生理基因组学**(physiological genomics)。生理基因组学的任务就是在细胞、器官、系统以至整体各个水平上对各个基因的功能进行整合的研究,从而对生命活动的本质得到整合的认识。

0.1.3 学习动物生理学的目的和方法

动物生理学是生命科学领域中诸多相关专业的一门十分重要的专业基础课,动物生理学知识在动物生产和动物医学实践中得到了广泛的应用。它为畜、禽、鱼类、珍稀及经济类动物等的正确饲养、科学管理提供了理论依据。通过利用生理学原理和技术对动物生理活动的调节控制提高动物的生产性能、加速优质品种的繁育和对濒危动物的保护。例如,我们利用了动物的生殖内分泌学原理,创造和推行了家畜的人工授精、精液低温长期保存新技术和四大家鱼的人工繁殖技术,有力地推动了近代畜牧业和水产养殖业的发展。通过畜类与鱼类的人工授精实践又加深了我们对动物生殖生理规律的认识,不但使家畜、鱼类的人工授精技术本身不断继续发展,而且还广泛运用于稀有、濒危动物的繁殖与放养;发展了家畜的人工同步发情、超数排卵和胚胎移植等一系列新技术。现在我们又可利用转基因技术手段,培育出性状优良、遗传稳定、经济价值高的转基因动物,如生长激素(GH)转基因猪体型大、瘦肉率高、体重增长快、饲料利用率高,为养猪业带来了丰厚的经济效益;我们还可利用基因工程生产出的GH促进动物生长发育和泌乳;利用 β -肾上腺素能受体激动剂促进体内脂肪分解,通过调控脂肪代谢过程改善胴体的组成,提高肉用畜禽瘦肉率。动物生理学也是动物医学中重要的理论学科之一,在临床医学中,能为正确认识疾病、分析病因、提出合理治疗方案和有效预防措施提供理论根据。可利用基因工程技术或分子克隆技术分离出病原的保护性抗原基因,制成基因工程疫苗,以增强动物的抗病性,提高畜禽的生产性能。

以上实例说明,学习动物生理学的目的不仅在于认识、了解动物机体的生命活动规律,解释

各种生理现象;更重要的是在于掌握、运用这些规律更有效地改善动物的生产性能,预防和治疗动物疾病,保障动物健康和动物资源,特别是濒危珍稀野生动物资源的保护,促进农林畜牧业和水产业的发展,建立起人类-动物-环境和谐的生态关系。

如前所述,生理学新知识的获得和新理论的建立,都来自于各个时期研究工作者的创新性工作,依靠人类的创新精神和创新能力。而创新精神和创新能力的培养反映在学习生理学的过程中,不仅应该学习和掌握生理学的基本知识,还应该知道这些知识是怎样获得的,学习前人那种敏锐的观察力和严密、科学的逻辑思维方法与推理的能力。对于动物生理学中的理论,要注重在深入理解的基础上进行记忆。在学习过程中要经常反问自己:该器官系统有什么功能,这些功能活动具体过程是怎样进行的?其产生机制是什么?影响其功能正常发挥的因素有哪些?在完整动物体内,该器官系统的功能活动与其他器官系统是如何配合、协调的(功能活动的调节)?对任何生命现象,不仅要知其然,还要知其所以然。此外,还需要有相关课程(如动物解剖与组织学)知识的储备。可以利用生理学中的图表帮助理解和记忆。一幅好的生理学图解可将复杂的生理机制直观化;几条简单的线条可以将几个相关联的生命过程联系起来,起到知识升华的作用。

最后,要十分重视动物生理学实验课,因为如果不亲自实践,就无法理解生理学中的某些理论、概念,就不可能了解它们是如何得来的。单凭对生理学概念的简单记忆,而不会动手做实验的人是不可能真正掌握动物生理学基本理论的。学习的目的是为了运用,因此要注意与日常生活、生产实际结合,并利用生理学理论去解释生命现象。

0.2 生理功能的调节及其调控

0.2.1 生命现象的基本特征

新陈代谢、兴奋性、生殖和适应性是动物机体生命现象的基本特征。

0.2.1.1 新陈代谢

新陈代谢是指生物体与环境之间总是不断进行物质和能量的交换,以实现自我更新的过程。新陈代谢包括同化作用和异化作用。

① **同化作用**:是指机体从外界环境中摄取各种营养物质和氧气,经过改造或转化成为构建自身的组成成分和能量储存的过程。

② **异化作用**:是指机体将自身的物质进行分解,同时释放能量,以供机体生命活动的需要,同时把分解的终产物排出体外的过程。

新陈代谢是生命活动的最基本特征,它一旦停止,生命也就停止了。

0.2.1.2 兴奋性

兴奋性是指一切活的组织或细胞在环境条件发生变化时,能产生动作电位或发生反应的能力或特性。

0.2.1.3 生殖

生殖是指当动物机体发育到一定阶段时可以产生与之相似的另一个新个体的过程。

0.2.1.4 适应性

适应性是指机体及其部分组织、器官的结构和功能可随环境的变化而发生某种程度的变化,以求与所处的环境保持动态平衡的能力。

0.2.2 机体的内环境和内环境稳态

动物体内的液体称为**体液**(body fluid),包括分布在细胞内的液体和分布在细胞外的液体。分布在细胞内的液体,称为**细胞内液**(intracellular fluid);分布在细胞外的液体,称为**细胞外液**(extracellular fluid)。细胞外液又分为分布在心血管系统管腔内的**血浆**(blood plasma)和分布在全身组织间隙中的**组织液**(tissue fluid)(图0-1)。

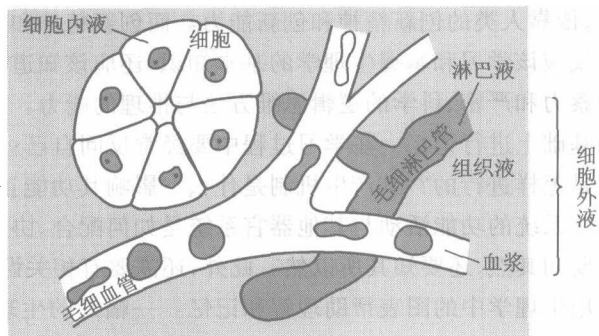


图0-1 体液的分布
(自 Bell et al, 1980)

19世纪中叶,法国生理学家克劳德·伯尔纳(Claude Bernard, 1813—1878)认为,机体生存在两个环境之中,一个是不断变化着的外环境——自然和社会环境,一个是相对稳定的体液环境——内环境。他首先提出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**(external environment)。他还指出,内环境的理化性质是保持相对稳定的,内环境的相对稳定是维持正常生命活动的必要条件。20世纪40年代,美国生理学家坎农(W. B. Cannon, 1871—1945)提出用**稳态**(homeostasis)一词来表示这种状态,指出所谓的稳态是指在正常的生理情况下,内环境的理化性质只在很小的范围内发生变动。内环境稳态,并不是说内环境的理化性质是静止不变的。事实上,细胞不断进行着的新陈代谢就在不断地扰乱内环境的稳态,外环境的强烈变动也影响着内环境的稳态。动物机体的各器官系统必须不断地调整自己的生理功能,才能纠正内环境的过度变动,动物机体在此也参与维持内环境的稳态。例如,通过血液循环保证营养物质和代谢产物在体内各部分之间的运输以及血液和组织液之间的物质交换;通过肺的呼吸活动可从外环境摄取细胞代谢所需的 O_2 ,排出代谢产生的 CO_2 ,维持细胞外液中 P_{O_2} 和 P_{CO_2} 及pH的稳态;通过消化管的消化、吸收可补充细胞代谢所消耗的各种营养物质和能量;通过肾的功能维持体内水和各种电解质及酸碱的平衡。总而言之,内环境稳态是各种细胞、器官正常生理活动的综合结果,内环境稳态又是各种细胞、器官正常生理活动的必要条件。

这种动态平衡不同于可逆的化学反应中的正反应与逆反应的平衡,而是在机体整体水平上,内环境中的各种理化因子(如血糖的浓度)的总输入与总输出之间达到的动态平衡(图0-2)。

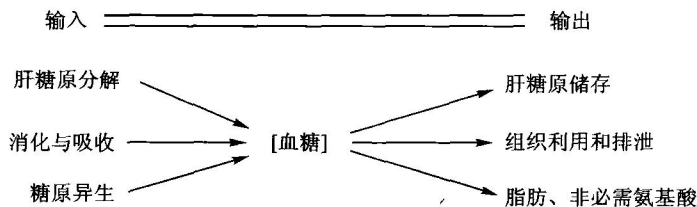


图0-2 环境中血糖浓度的动态平衡