



第一章

绪 论

第一节 动物生理学的研究对象和内容

一、动物生理学的研究对象

生理学 (physiology) 是生物科学 (biological science) 的一个分支, 是以正常机体的基本生命活动、机体各个组成部分的功能以及这些功能表现的物理和化学本质为研究对象的一门学科。根据其研究对象不同可分为植物生理学、动物生理学及人体生理学。通常情况下, 人们习惯将人体生理学简称为生理学, 而根据被研究动物种类的不同又将动物生理学分为家畜生理学、家禽生理学、鱼类生理学、昆虫生理学和比较生理学等。本书主要介绍动物生理学, 并着重于畜禽生理学部分。

动物生理学 (animal physiology) 是专门研究健康动物正常生命活动规律的一门科学。动物体的正常生命活动, 首先建立在自身结构与功能完整统一的基础上, 其具体表现为机体各部分的活动密切联系、相互协调, 使机体内部的功能保持相对恒定; 其次, 机体和环境之间也保持着密切的联系。周围环境的变化, 必然导致动物体各系统的机能发生与之相适应的变化, 这样, 动物才能正常生活和繁殖后代。这就要求动物生理学的研究需要从整体的观点出发, 既要阐明各器官和系统的机能, 以及各部分活动之间的相互关系, 又要阐明当机体与环境相互作用时, 各器官和系统活动的变化规律。如血液循环、呼吸、消化、排泄、生殖、肌肉运动和神经活动等生理现象产生的过程和机制 (mechanism), 以及机体内外环境因素对这些生理机能产生的影响等。

只有存活的动物机体才表现出各种复杂的生理活动, 所以动物生理学研究的基本原则是以活体作为研究对象, 着重于研究动物完成各种生命活动的方式, 如动物是如何摄取、消化和吸收营养物质的? 又是如何排泄其代谢产物和进行气体交换的? 血液循环系统是如何执行运输和防御功能的? 机体是如何运动的? 如何适应改变的环境? 如何繁育子代等等? 动物生理学的任务就是要研究动物机体这些生理功能的发生机制、条件以及各种内外环境变化对这些功能的影响, 从而掌握动物机体各种生理变化的规律。动物生理学涉及的领域非常广泛, 涵盖了生命的整个过程。动物机体是一部复杂而精密的仪器, 其运行遵从物理和化学规律。尽管大部分生理过程在生物中是类似的 (如遗传信息的复制等), 但还有部分过程却是某一类生物所特有的。

为了更好地研究畜禽的生理机制，首先要了解它们的组织结构特点。因此，对畜禽生理过程的全面了解一定要建立在认识和掌握其解剖结构的基础上。为了达到准确控制实验条件的要求，动物生理学的知识更多地来源于对其他动物（如蛙、兔、猫和犬等）的研究。当已清楚地知道一个特定的生理学过程在多种动物之间有着共同的基础时，就可以合理地假设同样的规则也适用于其他种类动物。通过这种方法获得的知识使我们可以更深入地了解动物的生理特征，为我们有效地饲养动物和治疗多种畜禽疾病奠定坚实的理论基础。

二、动物生理学的研究内容

（一）动物机体的组成

细胞是动物体的基本结构与功能单位，细胞结合在一起形成组织。典型的组织可分为上皮组织、结缔组织、神经组织和肌肉组织等四种基本类型，每一种组织都有其各自的结构特征。例如，上皮组织细胞数量众多，相互之间紧密结合，细胞外基质少。结缔组织的结构特点是细胞数量相对较少，细胞间质发达，但细胞的种类多且含有大量的细胞外基质和各种纤维；与此相反，平滑肌组织则由多层平滑肌细胞通过特定的细胞连接构成；神经组织由神经细胞和神经胶质细胞构成。大部分组织包含多种不同的细胞类型且执行不同的功能。例如，血液含有红细胞、白细胞和血小板，红细胞在机体内运输氧，白细胞在抵抗感染方面发挥重要作用，血小板是血液凝固过程中的重要组分。

动物体是由执行不同生理功能的若干系统组成，而系统又是由功能相关联的器官构成。例如，心脏和各级血管构成心血管系统；肺、气管、支气管、胸壁和隔膜等构成呼吸系统；骨骼和骨骼肌构成运动系统；脑、脊髓、神经节和外周神经等构成神经系统等。

无论从系统发育还是从个体发育角度来看，动物体都是由一个单细胞，即受精卵（合子）经过一系列的变化发育而来。因此，细胞是动物体形态结构、生理功能和生长发育最基本的功能单位。动物体内的细胞有200余种，每种细胞都分布于特定的部位，执行特殊的功能。尽管生命现象在不同种属生物体或同一生物体的不同组织、器官和系统的表现各异，但在细胞和分子水平上的许多功能却具有共同的特征。首先，各种细胞都由膜结构即质膜构成；其次，它们都能将大分子物质分解为小分子，可以不断地进行细胞间的物质转化，可以分解葡萄糖和脂肪为其活动供能；第三，在它们生命的某一时期，都拥有以DNA形式存储遗传信息的细胞核。

在进化过程中，细胞不断分化并执行不同的功能。例如，肌细胞具备收缩能力，神经细胞可以传导电信号，各种内分泌细胞可以分泌不同的激素，唾液腺的腺上皮细胞可以分泌唾液淀粉酶等。在胚胎发育过程中，这个分化过程得到重演，由一个受精卵又形成了不同类型的细胞。



(二) 动物机体的主要器官和系统

1. 循环系统

循环系统 (circulatory system) 是一个封闭的管道系统, 包括心血管系统 (cardiovascular system) 和淋巴系统 (lymphatic system)。心血管系统由心脏、血管和相关组织以及存在于心腔和血管腔内的血液组成, 是完成血液循环的主要系统。其中, 血管部分包括动脉、毛细血管和静脉。血液 (blood) 是存在于心血管系统内的流体组分, 血液在心脏的推动下沿血管在体内循环流动, 行使运输物质和沟通各部分组织液的作用。心脏节律性的收缩和舒张活动是血液循环的动力, 心脏将心腔内的血液泵入动脉, 动脉内的血液依靠心脏射血传递给血流的动能、血管内液体的静压力势能以及动静脉的压力差共同推动血液流动。淋巴管系统由淋巴管和淋巴器官组成, 是循环系统的辅助系统, 外周淋巴管收集部分组织液后沿淋巴管向心流动, 最后汇入左右锁骨下静脉, 故淋巴管可视为静脉的辅助管道。

2. 呼吸系统

呼吸 (respiration) 是机体与外界环境之间进行气体交换的过程。机体在新陈代谢过程中, 需要不断地从外界环境中摄取氧气 (O_2), 用以氧化营养物质获得能量, 同时又必须将机体在代谢过程中产生的过多二氧化碳 (CO_2) 排出体外, 从而维持内环境的相对稳定和保证新陈代谢的正常进行。因此, 呼吸是维持机体新陈代谢和生命活动所必需的基本生理过程之一, 呼吸一旦停止, 生命活动即将结束。在高等动物, 呼吸的全过程由外呼吸、气体在血液中的运输和内呼吸三个相互衔接并同时进行的环节组成。

3. 消化系统

高等动物的消化系统由消化道和消化腺组成, 其主要生理功能是对食物进行消化和吸收, 为机体的新陈代谢提供营养物质、能量、水和电解质等。此外, 消化器官还具有重要的内分泌和免疫功能。

动物需要的营养物质有六类, 即蛋白质、脂肪、碳水化合物、维生素、无机盐和水。其中, 前三类是天然的大分子物质, 不能被机体直接利用, 需要通过消化道的消化才能被吸收, 后三类为小分子物质, 不需要消化就可以被机体直接吸收和利用。

营养物质在动物消化道内被分解为可吸收的小分子物质的过程, 称为消化 (digestion)。脊椎动物消化道对营养物质的消化有机械性消化、化学性消化和微生物消化三种形式, 三种消化方式同时进行, 相互配合, 共同作用, 为机体的新陈代谢源源不断地提供营养物质和能量。经消化后的营养成分透过消化道黏膜进入血液或淋巴液的过程, 称为吸收 (absorption)。消化产物在肠壁被吸收后进入血液, 经门静脉被转运至肝脏, 肝脏再将营养物质转化为可被组织利用的形式, 为机体的生长发育和修复供能。未被消化吸收的食物残渣, 最后以粪便的形式排出体外。因此, 消化和吸收是两个相辅相成、紧密联系的过程。

4. 泌尿系统

肾脏是机体的主要排泄器官, 通过尿的生成和排出, 参与和维持机体内环境的稳

定。肾脏能排出机体代谢终产物以及进入机体的过剩物质和异物,调节水和电解质的平衡,维持体液渗透压、体液量以及酸碱平衡等。血液经肾小球滤过后生成原尿,原尿进入输尿管和膀胱后形成终尿。

肾脏又是一个内分泌器官,可合成和释放肾素,参与动脉血压的调节;合成和释放促红细胞生成素,调节骨髓红细胞的生成;肾脏中的1,25-二羟胆钙化醇,参与调节钙的吸收和血钙水平;肾脏还能生成激肽和前列腺素,参与局部或全身血管活动的调节。

5. 肌肉系统

高等动物在生命活动过程中,利用多种不同形式的运动来维持正常的生命活动。例如,肢体运动、泵血和肠蠕动等,它们都是由不同的肌细胞利用ATP中的能量来完成各种生命活动。肌细胞最本质的功能是将化学能转化成机械能,所以肌细胞是高度特化的细胞,由其构成的肌肉组织可分为三大类,即骨骼肌、心肌和平滑肌。骨骼肌直接接受躯体运动神经的支配,骨骼肌的微小收缩都可以引起机体特定部位较大幅度的运动,平滑肌可以产生缓慢而轻微的运动,心肌可以使心脏搏动,后二者都不需要骨骼的协助,均受自主神经直接支配。不同肌肉组织在功能和结构上各具特点,但从分子水平而言,各种收缩活动都与细胞内所含的收缩蛋白质(肌动蛋白与肌球蛋白)有关。

6. 神经系统

不同器官和系统的活动需要相互协调才能满足机体的需求。动物体各种机能的实现受神经-体液的调节。神经系统(nervous system)是动物体内最重要的调节系统,通常分为中枢神经系统(central nervous system)和外周神经系统(peripheral nervous system)两部分,前者是指脑和脊髓部分,后者则为脑和脊髓以外的神经部分。神经系统调节机体活动的基本方式是反射(reflex),反射弧(reflex arc)是实现反射活动的结构基础,神经元之间主要依靠突触传递信息。在神经系统的调节下,体内各系统和器官能对内外环境的变化做出迅速、准确、规律性且较完善的适应性反应,调整其功能状态,以满足当时生理活动的需要和维持整个机体的正常生命活动。由于高等动物具有发达的大脑皮质,因此,可以形成条件反射这种高级神经活动,从而极大地提高了动物适应外界环境变化的能力。

7. 内分泌系统

内分泌系统是除神经系统外机体又一重要的调控系统,它是通过机体内各种内分泌腺和内分泌细胞分泌的生物活性物质,即激素(hormone)来发挥生物学效应,全面调控与个体生存密切相关的基本功能。目前,已发现200多种激素及激素样物质。

内分泌系统组织结构庞大,分泌的激素种类繁多,作用广泛,涉及生命进程中的所有组织器官。它既能独立地完成信息传递,又能在功能上与神经系统紧密联系,相互配合,共同调节机体的多种功能活动,维持内环境的相对稳定,以适应机体内外环境的变化。机体的内分泌系统主要调节机体的新陈代谢、生长发育、水及电解质平衡、生殖与行为等基本生命活动,同时还参与个体情绪与智力、学习与记忆、免疫与应激反应等过程。

8. 生殖系统

在高等动物中,生殖是通过两性动物生殖器官的活动实现的。生殖器官按功能可分为主性器官和附性器官。雄性的主性器官为睾丸,雌性的主性器官为卵巢。睾丸和卵巢是高等哺乳动物生殖系统所具有的高度特化的性腺器官,动物的性腺主要具有产生生殖细胞(精子和卵子)和分泌性激素的功能。性激素主要包括睾丸产生的睾酮以及卵巢产生的雌二醇和孕酮。性激素调节生殖细胞的生成并调控第二性征的出现。妊娠是新个体的孕育和产生的过程,包括受精、着床、妊娠的维持、胎儿的生长和发育,直至胎儿分娩等过程。

当前,动物生理学的理论教学多以系统为单位独立授课,尽管这种教学模式便于学生对相应各个系统知识点的理解与掌握,但容易忽略各系统间的相互联系。而动物体是一个统一的整体,某个系统和(或)重要脏器的变化,必然会影响到机体的其他系统。例如,在肾脏功能衰竭时,肾脏对内环境稳态的调节功能就会大大削弱,反过来会使其他系统的功能发生紊乱。因此,在学习动物生理学时,一定要建立整体观念,注意各系统功能间的相互影响。

第二节 生理学的发展和研究方法

一、生理学是一门实验性科学

回顾生理学发展的历史不难发现,生理学的发展依赖于其他学科的发展,同时也依赖于各种科学研究方法的进步和实验设备的不断改进。在生理学的各个发展阶段,每一种新的研究方法的应用,都推动和促进了生理学的新发现和理论的突破。最初的生理学知识来自于对一些生命现象的观察、描述、比较以及简单的逻辑推理,实际上这些对生命现象的直观描述还没有真正上升为科学。当人们开始用实验的方法来研究生命现象和机体的各种功能时,生理学才真正成为一门科学。从研究方法和获得知识的过程来看,生理学是一门实验性科学,生理学发展过程中许多具有里程碑式意义的研究成果都与动物实验密切相关。也就是说,生理学的知识主要是通过动物实验获得的。

人类很早就知道使用动物进行实验。世界上最早有文字记载的动物实验可追溯到公元前4—前3世纪,亚里士多德(Aristotle,公元前384—前322)通过解剖技术展示了动物的内在差别。埃拉西斯特拉塔(Erasistratus,公元前304—前258)被认为是进行活体动物解剖的创始人,他通过对猪的解剖观察,确定了肺是呼吸器官。盖伦(Galen, 129—199)解剖了猪和猴等多种动物,通过观察动物活体损伤、毁坏或切除某一器官后产生的后果,来推断相应器官的功能。

Physiology一词是由Jean Fernel在16世纪提出的,当时是用来称呼研究人体结构与功能的医学部分。到17世纪,生理学仅是医学中的一章,而真正使生理学作为一门

独立的学科是在英国医生威廉·哈维(William Harvey, 1578—1657)发现了血液循环之后。哈维利用犬、蛙、蛇、鱼和其他动物进行了一系列的实验,根据实验研究结果,他发现了血液循环,并阐明了心脏在此过程中泵的作用。他于1628年出版了《心血运动论》一书,这是历史上首次以确凿证据予以论述的生理学著作,就此奠定了现代实验生理学的理论基础。在17世纪,显微镜的发明和化学、物理学的迅速进步都给生理学的发展创造了良好条件。

法国哲学家勒内·笛卡尔(René Descartes, 1596—1650)根据异物碰到角膜即引起眨眼等现象,首次提出了反射的概念,即反射是动物对于外界一定刺激的反应。这为以后神经生理学的发展指明了研究方向。

意大利组织学家马尔切罗·马尔皮基(Marcello Malpighi, 1628—1694)于1661年发现了动脉与静脉之间的毛细血管,并应用显微镜发现了毛细血管的结构,使人类真正明确了血液循环的路线。

俄国学者罗蒙诺索夫(Михаил Васи́льевич Ломоно́сов, 1711—1765)首次提出物质与能量守恒及转化定律,以及后来法国化学家拉瓦锡(Lavoisier, 1743—1794)关于燃烧和呼吸原理的阐述,都为机体新陈代谢的研究奠定了理论基础。

到了19世纪,随着其他自然科学的迅速发展,生理学家已获得大量有关器官生理学的知识,如德国学者T. Müller关于器官的研究, E. Du. Bois Reymond关于肌肉的研究, K. Ludwig关于循环和排泄的研究,法国学者关于代谢和机体内环境的研究等。

1921年,奥地利药理学家洛伊(Otto Loewi, 1879—1961)发现了副交感神经的神经递质为乙酰胆碱。洛伊在做蛙心灌流实验时观察到,刺激迷走神经,蛙心活动受到抑制,若将此灌流液再灌流到另一个去除迷走神经支配的蛙心时,也能抑制该蛙心的活动,因而推测迷走神经兴奋时会释放某种化学物质,使蛙心活动受到抑制,这种物质被称为“迷走素”。1926年,他初步把迷走神经递质确定为乙酰胆碱(acetylcholine, ACh)。

19世纪末至20世纪初,在分析生理学理论与实验方面影响最大的是英国学者谢灵顿(C.S. Sherrington, 1857—1952)关于脊髓反射机制的研究。他在1906年出版的《神经系统的整合动作》一书中,为反射理论提供了丰富的客观实验证据,阐明了神经系统活动的一些基本规律。

19世纪以来,俄国生理学家巴甫洛夫(Иван Петрович Павлов, 1849—1936)一生中做了大量的动物实验,在心脏生理、消化生理和高级神经活动三个方面做出了重大的贡献。在心脏生理的研究过程中,他发现温血动物心脏有特殊的营养性神经,能使心跳增强或减弱;在消化腺的研究过程中,他在犬身上创造了许多外科手术术式,改进了实验方法,以慢性实验代替了急性实验,从而能够长期观察整体动物的正常生理过程;在消化生理的研究过程中,他提出了条件反射的概念;在20世纪初,他集中地研究了大脑皮质生理学,提出了高级神经活动学说,总结出一系列关于高级神经活动的基本理论。

与其他各门学科一样,生理学的发展依赖于其他学科,特别是物理学、化学和生



物学等学科的发展,同时也依赖于各种科学研究方法的进步。由于科学技术的进步及化学、物理学、生物学和数学的发展,20世纪形成了许多新的学科分支,如在20世纪20年代初形成了生物化学,50年代建立了生物物理学,60年代出现了生物数学。目前,生理学的发展趋势,一方面向分子生理学发展,另一方面逐渐打破学科界限,对机体的机能进行全面综合性的研究并形成许多边缘学科,如研究神经系统结构和功能的神经生物学。近代自然科学发展的趋势表明,神经生物学的研究内容非常丰富,研究进展很快。毋庸置疑,21世纪的自然科学重心将是生命科学,而神经生物学和分子生物学将是20世纪生命科学研究中的两个最重要的领域。神经生物学是一门在各个水平上研究人体神经系统的结构、功能、发生、发育、衰老和遗传等规律,以及疾病状态下神经系统的变化过程和机制的科学。它涉及神经解剖学、神经生理学、发育神经生物学、分子神经生物学、神经药理学、神经内科学、神经外科学和精神病学等领域。

二、生理学的研究方法

生理学的知识大致可以分为两大类:一类是关于各种具体的生理现象的描述和对其发生机理的解释;另一类则是对机体生理活动中许多带有普遍性规律的认识。随着时间的推移,第一类知识将不断得到补充、更新和深化。第二类知识则是对机体生理功能的一些基本规律的认识,是生理学的核心和精华。因此,在学习动物生理学的过程中,无论是哪类知识的获得都必须来自对生命现象的客观观察和实验。

所谓观察,就是如实地把客观现象记录下来,加以概括和统计,并得出结论。如欲知某品种健康成年牛的呼吸频率,可以在一大群健康成年牛中进行观察,计数每头牛在安静状态下每分钟的呼吸次数,然后对数千头牛的观察记录加以统计分析,得出平均值,即为该品种健康成年牛每分钟的呼吸频率。

所谓实验,就是人为地创造一定条件,使平时不能观察到的某种生理变化能够被发现,或某种生理变化的因果关系能够被认识。生理学所采用的实验方法主要包括慢性实验和急性实验两大类。

(一) 慢性实验

慢性实验方法主要是在无菌条件下对健康动物进行手术,暴露要研究的器官或摘除和破坏某一器官,然后在尽可能接近正常的生活条件下,观察所暴露器官的某些功能,以及摘除或破坏某器官后所产生的功能紊乱等。由于这种动物可以在较长时间内用于实验,故此方法被称为慢性实验(chronic experiment)。

在进行慢性实验前,一般需对动物做某些预处理,待动物康复后再进行观察。例如,1894年巴甫洛夫设计的在狗的胃上隔离出一部分胃以制成带有神经支配的小胃,用来研究神经系统对胃液分泌调节。这种小胃被称为巴甫洛夫小胃,简称巴氏小胃。该实验后来成为生理学史上一个经典的手术模式。又如,研究唾液的分泌调节时,可预先将唾液腺导管开口移至颊部体表,实验时就能方便地从体表收集到唾液腺分泌的

纯净唾液。再如，研究某个内分泌腺的功能时，常先摘除动物的某个内分泌腺，以便观察这种内分泌激素缺乏时以及人为替代后动物生理功能的改变，借此了解这种内分泌激素的生理作用。

慢性实验方法由于以完整动物为实验对象，保存了各器官的自然联系和相互作用，可以在动物清醒条件下长期观察某一活动，使所获得的结果更接近正常生理状态。因此，慢性实验适用于观察某一器官或组织在正常情况下的功能状态，以及在整体中的作用地位和与整体的关系，但不适用于分析某一器官或组织生理功能的详细机制。慢性实验的缺点是整体条件复杂，实验的干扰因素较多，实验条件较难控制，以及结果不易分析等。

（二）急性实验

急性实验（acute experiment）可分为在体实验与离体实验两种方法。

1. 在体实验

在体实验（in vivo）一般是指在麻醉状态下，对动物施行手术，暴露所要观察或实验的器官，也称活体解剖实验。此方法的优点是实验条件简单，易于控制，有利于观察器官间的相互关系和分析某一器官活动的过程和特点。例如，通过在家兔或大鼠的动脉中插入导管来直接测定动物的血压；刺激中枢神经系统的不同部位，用来观察中枢神经系统与血压变化的关系等。但在体实验还是与动物正常情况下的功能活动存在一定差别。

2. 离体实验

离体实验（in vitro）是指从活着的或刚处死的动物身上取出所需要的器官、组织、细胞或细胞中的某些成分，置于一个能保持其正常功能活动的人工环境中，观察某些人为的干预因素对其功能活动的影响。例如，对离体蛙心或动物血管进行灌流，可用于研究某些生物活性物质或药物对心肌或血管平滑肌收缩力的影响；应用膜片钳技术可研究细胞膜上单个离子通道的电流特性；观察离体肌肉的收缩或离体心脏的活动特性；观察家兔离体小肠运动情况等。

急性实验由于器官、组织或细胞已经从动物体内分离出来，排除了无关因素的影响，因此，便于观察离体器官、组织或细胞的基本生理特性，实验条件易于控制，结果也易于分析。离体实验一般都深入到细胞和分子水平，有助于揭示生命现象中最为本质的基本规律。但需要注意的是，急性实验的结果可能与生理条件下完整机体的功能活动有所不同，因为此时被研究的对象，如器官、组织、细胞或细胞中的某些成分已经脱离整体，它们所处的环境已发生很大的改变，实验结果与在整体中的真实情况相比，可能会有很大的差异。因此，通过这种方法获得的实验结果不一定完全代表它们在整体条件下的活动情况。

（三）虚拟仿真实验

虚拟仿真技术是在人机交互、网络技术等信息技术不断发展的基础上，以计算机



为平台,将仿真技术与虚拟现实等技术相结合而产生的一种高级的仿真技术。在动物生理学实验中运用虚拟仿真技术,将现实中难度大、有毒性和抽象的实验,利用虚拟技术系统实现简单、安全和具体地展示,具有传统实验达不到的效果和意义。实践表明,虚拟仿真实验技术与动物生理学实验的有机结合,可以在实际操作之前感知实验场景,充分认识实验中可能产生的预期结果,将有效地推动传统实验模式向信息化、智能化方向的变革。

动物生理学虚拟仿真实验也存在一定的局限性。首先,虚拟仿真实验无法完全模拟出真实实验中的复杂情况。例如,在研究神经系统的生理功能和病理机制时,真实实验需要考虑神经元之间的复杂相互作用、细胞内信号传递等复杂过程,而虚拟仿真实验可能无法完全模拟这些过程。其次,虚拟仿真实验可能无法完全代替真实实验的实际操作体验。虽然规避了不利因素,但容易导致学生在实际中缺少应对困难的经验。另外,虚拟仿真实验可能无法解决某些特殊情况下的实验问题。例如,在研究肿瘤的生长和转移机制时,真实实验需要考虑肿瘤细胞与周围组织的相互作用和局部免疫反应等问题,而虚拟仿真实验无法完全模拟这些情况。因此,在运用虚拟仿真实验时,需要根据实际情况进行评估和选择,尽可能克服其局限性。

总之,所有这些实验方法各有其优缺点。在进行生理学研究时,应根据其研究的任务和课题的性质,选择最适当的方法。无论采取哪种实验方法,在解释研究结果时,都必须坚持实事求是的态度,既不能把局限于某种特定条件下所获得的数据引申为普遍性规律,更不能把一种动物实验的结果,不加区别地移用于所有的动物。只有这样才能正确、客观地反映事物的本质。当然,生理学的研究方法是多种多样的,并不局限于上述几种。作为一门实验性科学,生理学的发展总是与生产、医学实践及其他自然科学的发展密切相关,并相互促进。随着科技的发展,以及新技术不断被运用于生理学实验,生理学的研究必将日益深入,生理学理论和实验技术也必将不断地得到新的发展。

三、动物生理学研究的不同水平

动物生理学通常用物理和化学的方法与技术,对生命现象、细胞和器官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理,再通过数学和统计学的方法对生理活动进行定性和定量的研究。近年来,由于基础科学和新技术的迅速发展,以及相关学科间的交叉渗透,使生理学的研究得到迅速发展。例如,许多新的物理、化学方法和精密仪器的出现,微量化学分析、免疫学、组织培养、电子显微镜、放射性同位素、PCR、电生理和电子计算机技术的应用,使现代生理学的研究水平不断提高,使生理学从器官和系统机能活动的描述,深入到细胞分子水平的研究。细胞是构成动物体的基本单位。每个细胞又有许多细胞器(organelle),细胞器又由许多特殊的分子组成。不同的细胞构成组织(tissue)和器官(organ),行使某一类生理功能的不同器官相互联系,构成系统(system)。整个动物体是由各个系统构成的一个互相联系

的复杂生物体。因此,生理学的研究是在细胞和分子、器官和系统以及整体和环境三个水平上进行的。细胞和分子水平的研究,可用于分析某种细胞、构成细胞的分子或基因的生理特性、功能及其调节机制;器官和系统水平的研究,可用于了解一个器官或系统的功能,及其在机体中所起的作用和内在机制,以及各种因素对其活动的影响;整体和环境水平的研究是以完整的机体为研究对象,观察和分析在各种生理条件下,不同器官和系统之间互相联系、互相协调的规律。值得指出的是,这三个水平的研究之间不是相互孤立的,而是互相联系、互相补充的。要阐明某一生理功能的机制,一般需要对细胞和分子、器官和系统,以及整体和环境三个水平的研究结果进行分析和综合,才能得出比较全面的结论。事实上,不同的研究人员需要对复杂的生命现象分别进行不同层次的研究,即从不同的角度,用不同的方法或技术,在不同的水平上对机体的功能进行观察,进而得到各种具体的知识,并提出各种相应的理论。

(一) 器官和系统水平的研究

生理学中大量的基本知识首先是通过在器官水平上的研究获得的,因为整体的生命活动是以各器官的生理活动相互协调为基础,要认识整体生命活动规律,首先要在器官和系统的水平上进行,即观察和研究各个器官和系统的功能,它们在机体生命过程中所起的作用,它们功能活动的内在机制,各种因素对它们活动的影响,以及在整体生命活动中的作用。这类研究都是以器官为对象,因此,这个研究范畴属于器官和系统水平的研究。

(二) 细胞和分子水平的研究

对机体功能的认识必须深入到细胞和分子水平,因为各个器官的功能都是由构成该器官的不同生理特性的细胞来完成的,而细胞的不同生理特性又取决于组成这些细胞的物质的物理、化学和生物化学的变化过程。细胞和分子水平的研究主要包括细胞内亚微结构的机能,以及各种生物分子的理化变化。例如,肌肉的收缩功能和腺体的分泌功能分别由肌细胞和腺细胞的生理特性所决定。细胞水平的研究方法是将细胞从机体上分离出来,置于适宜的体外环境中观察其功能活动的特点。需要注意的是,在分析这类实验结果时,不能简单地将在离体实验中观察到的结果直接用来推论或解释这些细胞在完整机体中的功能和活动,因为在完整机体内细胞所处的环境远比在离体实验条件下复杂得多。另外,各种细胞的生理特性还取决于它们所表达的各种基因,而在不同的环境条件下,基因的表达又可能发生改变,因此,生理学的研究必须要深入到分子水平。

(三) 整体和环境水平的研究

关于环境对机体功能影响的认识必须提高到整体水平,也就是从整体与环境之间,以及从体内各器官和系统生理活动之间的相互关系去研究整体对环境变化的反应与适应。在整体中,各个器官和系统之间发生相互联系和相互影响,各器官和系统的功能

互相协调,从而使机体能够在不断变化的环境中维持正常的生命活动,以及机体各系统生理活动是如何通过复杂的调节系统进行相互配合以适应不断变化的外界环境的。因此,生理学必须以完整的机体为研究对象,进行整体水平上的研究,观察和分析在各种环境条件和生理情况下不同器官和系统之间的相互联系、互相协调,以及完整机体对环境变化时发生的各种反应规律。

(四) 当前应更重视整合生理学的发展

当动物进行运动时,通过神经和体液调节来协调肌肉以完成各种运动,此时肌肉的代谢活动明显加强。同时,各种器官和系统的功能发生相应的改变,例如中枢神经系统兴奋性增加、心率加快、血压升高、呼吸加强、血糖升高以及体内激素发生相应的变化等。同时,其他内脏器官的活动也发生相应的改变,使机体各部分之间的活动相互配合、互相协调,从而保证肌肉活动的顺利进行。那么,发生上述变化时,机体内各器官和系统是如何协调的?这就需要从器官和系统水平去研究。如果进一步分析和解释肌肉收缩的机制,还必须研究肌肉细胞的结构特点,以及在某些离子浓度改变及酶的作用下,肌细胞内若干种特殊蛋白质分子的构型和排列方式如何变化等内容,这些就涉及分子和细胞水平的研究。当机体所处的环境条件发生改变时,如高温、严寒或低氧等,体内各个器官和系统的功能都会发生相应的改变,使机体能及时适应环境条件的变化,这些又涉及整体和环境水平的研究内容。因为整个机体是由各个器官和系统互相联系、互相作用构成的一个复杂的生物体,所以,整体和环境水平的研究要比细胞水平以及器官和系统水平的研究复杂得多。在实际工作中,仅仅有细胞和器官水平的研究,不可能对整体中各器官和系统之间的相互联系和协调获得完整的认识,因此,动物生理学者十分重视知识间的整合(integration),即把不同水平的研究成果相互关联和结合起来,进行充分融合,以得到对生命现象和各种功能活动更加全面、整体的认识。目前,人们将属于不同学科和不同研究水平上的知识和技术联系起来,从而对机体的各种功能得到完整和整体的认识,将承担这一任务和实施相应研究工作的学术领域称为整合生理学(integrative physiology)。在今后的一个时期内,生理学研究不仅应该继续向细胞和分子水平的纵深方向发展,而且更应该注意加强整合生理学的研究。

第三节 生命的基本特征

生命与非生命之间存在着本质的区别。但从生物基本化学结构的角度观察,不同生物之间又有很大的同一性。无论从生物的基本结构还是生命的基本功能来看,生命都表现出严密的组织性和高度的秩序性;从进化论观点出发,生物又表现出明确的、不断演变和进化的趋势。从机体生理学的角度出发,各种生命都有一些基本的特征,如新陈代谢、兴奋性、生殖和适应性等。

一、新陈代谢

生物系统是一个开放的系统，机体不断进行自我更新，破坏和清除已经衰老的结构。将生物体和周围环境之间不断地进行着物质和能量交换，以及机体内部物质和能量的转移过程称为新陈代谢（metabolism）。新陈代谢包括两个基本方面：一方面是机体从环境中摄取营养物质，合成自身物质的过程称为合成代谢（anabolism）；另一方面是机体分解其自身成分并将分解产物排出体外的过程称为分解代谢（catabolism）。物质合成过程需要摄取和利用能量，而物质分解过程又需要将蕴藏在物质化学键内的能量释放出来，用以维持体温和机体各种生理活动的需要。因此，新陈代谢又可以从运动形式上分为物质代谢与能量代谢两个方面，物质代谢和能量代谢是新陈代谢中两个密不可分的生物过程，物质的变化必定伴有能量的转移。新陈代谢是生命的最基本特征，新陈代谢一旦停止，生命也就终止。其他形式的各种生命特征都是建立在新陈代谢的基础之上。

二、兴奋性

兴奋性（excitability）是指一切活组织或细胞，当其周围环境条件迅速改变时，具有产生动作电位并发生反应的能力或特性。将能够引起机体发生一定反应的内外环境条件的迅速变化称为刺激（stimulus），而将刺激引起机体的变化称为反应（reaction）。按照刺激性质的不同，可将刺激分为物理性刺激、化学性刺激、生物性刺激和社会心理性刺激等几种形式。机体的反应有两种表现形式，即兴奋（excitation）和抑制（inhibition）。组织和细胞由相对静止状态转化为活动状态或活动状态加强称为兴奋。由于大多数组织、细胞接受足够大的刺激时，可在细胞膜上产生动作电位，因此，在近代生理学中，将组织或细胞受到刺激产生动作电位的能力称为该组织或细胞的兴奋性。兴奋就是指产生了动作电位，产生动作电位是组织或细胞兴奋表现的共同特征，并且是表现其他功能（如肌细胞收缩和腺细胞分泌）的前提或触发因素。因此，兴奋性又被理解为细胞在接受刺激时产生动作电位的能力，而兴奋一词就成为产生动作电位的过程或动作电位本身了。可以说，兴奋是兴奋性的表现，兴奋性则是兴奋的前提。兴奋性这一概念是在应激性基础上发展起来的，比应激性要窄一些，是更为常用的术语。在许多情况下，由于刺激的作用可使活组织丧失兴奋性而保留应激性。抑制是指组织和细胞由活动状态转化为相对静止状态或活动状态减弱的过程。所谓抑制，并不是无反应，抑制是与兴奋相对立的一种主动过程，并且抑制必须以兴奋为前提。兴奋和抑制是生理学中一对重要概念，二者是相互联系和相互制约的，它们都是活组织兴奋性的表现形式。

三、生殖

生殖（reproduction）是指个体生长发育到一定阶段后，雄性和雌性个体发育成熟



的生殖细胞相互结合，并产生与自己相似的子代个体的功能。有性繁殖的核心就是雌、雄配子的产生和融合，所产生的后代携带两个亲代随机组合的遗传密码。通过生殖，新的个体得以产生，遗传密码得以代代相传。因此，生殖是生物体繁殖自身和生物种群延续种族的重要生命活动，是生命最基本的特征之一。

生命是一个能记载和表达信息、积累信息、保持和传递信息的信息系统。正因为生命具有自我复制的特性，才保持了种群的延续和进化成果的积累。以往认为高等动物只能通过两性生殖细胞结合的方式形成子代个体，但随着胚胎工程研究的发展，特别是体细胞克隆（clone）个体（绵羊“多莉”等）的出现，使生殖正在突破这一传统观念。生殖是动物繁衍后代和种族延续的基本生命过程，但并非每一个生物体都会留下后代，但对于每个生物体而言都是其亲本生命的延续。每一个生命个体终究都会死亡，但是生命永存。

四、适应性

根据内外环境变化，机体不断地调整各部分的功能活动和相互关系的特性被称为适应性（adaptability）。正常生理功能条件下，机体的适应分为行为性适应和生理性适应两种情况。行为性适应是生物界普遍存在的本能，生理性适应是指身体内部的协调性反应，以体内各器官、系统的协调活动和功能变化为主。动物越高等，其适应性越强。到了人类，不仅能适应环境，而且能改造环境。长期适应的结果是进化，所以在进化过程中，机能的分化与专门化是机体对外界环境长期适应的结果。适应性是建立在细胞或组织兴奋性的基础上，是若干细胞或组织兴奋性的有机组合和集中体现。

概括地讲，新陈代谢、兴奋性、生殖和适应性是生命的基本特征。但这是从生命的普遍现象和种群角度出发得出的结论，事实上，并不是每个生物个体都具有上述特征，也不是在个体生活史的每一个阶段都表现出上述特征。例如，处于休眠状态的孢子几乎停止了代谢，老年个体和某些不育个体就不具备繁殖特征，但却无法否认它们是生命。

第四节 机体的内环境及其稳态

一、内环境

动物体内的液体被称为体液（body fluid），按其分布不同可分为细胞内液（约占体液的2/3）和细胞外液（约占体液的1/3）两部分。细胞外液包括血浆、淋巴液、脑脊液及一切组织间液，约1/4的细胞外液（即血浆）分布在心血管系统的管腔内，其余3/4分布在全身的组织间隙中，被称为组织液（interstitial fluid）。机体的绝大多数细胞生活在细胞外液中，并不直接与外界环境发生接触，因此，细胞外液是细胞直接

接触的环境，是高等动物机体的内环境。内环境这一概念是1878年由法国生理学家贝尔纳（Claude Bernard）首先提出，即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），并用以区别于整个机体所处的外环境（external environment）。他认为高等生物的细胞，生活在一个与体外环境不同的内部环境之中，多种动物的细胞外液，不仅在成分上与身体周围的水或空气不同，而且在外环境成分发生变化时，或食物等物质进入体内后，仍能保持内环境的相对稳定性。需要注意的是，动物体内的有些液体，如胃肠道内、汗腺导管内和肾小管内的液体，都是和外环境连通的，所以不属于内环境。

二、稳态

稳态是生理学中一个重要的基本概念。贝尔纳在提出内环境概念时还指出，机体内环境的成分和理化性质是保持相对稳定的，而内环境的稳定又是细胞维持正常生理功能的基础，也是整个机体维持正常生命活动的必要条件。在高等动物中更是如此，这一点已被证明是动物体生命活动的一个非常重要的基本规律。20世纪初，美国生理学家坎农（Walter Cannon）用homeostasis一词来表述内环境恒定现象及其中的调节过程。homeostasis是由希腊文homoios（类同之意）和stasis（稳定之意）两词组成，中文一般将其译作“稳态”。内环境的稳态就是指在神经系统和体液因素的调节下，通过各个器官和系统的协调活动，共同维持内环境的相对稳定状态。稳态的保持涉及全身每一器官、组织和细胞活动的调节，表现在从细胞到整体的生物系统的各级水平之中。内环境的稳态指标（即理化性质）包括细胞外液的pH、CO₂和O₂分压、渗透压、温度和各种液体成分等。

细胞膜将细胞与其周围环境隔开，使细胞内部与细胞周围液体存在很大差别，细胞不断地与周围液体进行物质交换并保持其内部的恒定性，这是细胞的稳态。高等动物依靠激素和神经系统的整合作用来保持整个动物体的稳态。内分泌系统具有迅速分泌和停止分泌激素的能力，这是激素分泌的稳态。中枢神经系统在保持机体稳态中发挥重要作用，而其本身也需要保持稳态，中枢神经系统的稳态依赖于其所接触的内环境的稳定性。生理学中的稳态是把生命放在一个大的宇宙系统中进行考察，同时认为动物体又由许多子系统组成，每个子系统之间以确定的关系相联系，共同处于一种动态的物质交换过程中，使机体趋向于一种最佳稳定状态。稳态是动物进化发展过程中形成的一种更进步的机制，它或多或少地减少了动物对外界条件的依赖性，具有稳态机制的生物借助于内环境的稳定而相对独立于外界条件，因而大大提高了生物对生态因子的耐受范围。

三、内环境稳态是一种动态平衡

在高等动物中，内环境稳态包含两方面的含义：一方面是指内环境理化性质总是

在一定水平上保持相对恒定,不随外界环境的变化而出现明显的变动;另一方面内环境的理化因素并不是静止不变的,在正常生理状态下有一定的波动性,但其变动范围很小。因此,内环境稳态是一个动态的、相对稳定的状态,这是因为细胞不断地进行代谢活动,需要与细胞外液发生物质交换,导致细胞外液(内环境)的成分不断发生改变,同时,外界环境因素的改变也会影响内环境的稳态。但在另一方面,体内各个器官和组织的正常功能活动,又都能维持内环境的稳态。可见,稳态的维持是一种动态平衡,内环境稳态的维持是各种细胞、器官和系统的正常生理活动的结果。反过来,内环境的稳态又是体内细胞、器官和系统维持正常生理活动和功能的必要条件。例如,心脏的跳动依赖于心肌细胞的节律性收缩,而心肌细胞的节律性收缩又依赖于细胞内液和细胞外液间因 Na^+ 和 K^+ 的浓度差异而产生的电信号,如果细胞外液 K^+ 浓度适度增加,心肌细胞会异常兴奋,并在不适当的时间收缩,使心脏的自动节律性遭到破坏,因此,心脏如果保持正常跳动,细胞外液 K^+ 浓度必须维持在狭窄的生理范围内。

稳态的生理意义是保证和维持机体正常的新陈代谢,保证细胞的兴奋性,维持机体正常的生理功能和免疫功能。如果内环境的各种理化性质的变动超出一定的范围且持续时间较长,就会引起细胞代谢紊乱,导致动物罹患疾病,甚至死亡。例如,当血液中钙、磷的含量降低时,会影响骨组织钙化,这在成年动物表现为骨软化病,在幼龄动物则表现为佝偻病。

需要指出的是,生理学中关于稳态的概念现已被大大拓展,即不仅仅指内环境理化性质的相对稳定,而且已泛指体内从分子、细胞、器官、系统以及整体各个水平上的正常生理活动的稳定。例如,在细胞水平上,细胞的容积、细胞内液中各种离子的浓度、细胞各种功能活动的程度都应保持一定的稳态。

第五节 生理功能的调节方式

动物机体生理功能的调节是指机体对内外环境变化所做出的适应性反应的过程。通过机体各部分功能活动的相互协调和配合,可使机体适应各种不同的生理状态和外界环境的变化,也可使被扰乱的内环境重新得到恢复。机体对各种功能活动进行调节的方式主要有三种,即神经调节(nervous regulation)、体液调节(humoral regulation)和自身调节(autoregulation)。值得注意的是,身体的许多功能活动都可能同时接受多个系统的调控,一旦某一个调控系统发生故障,其他系统仍然可以继续对该功能活动进行调节,以维持生命活动的稳态。

一、神经调节

通过神经系统的活动对机体功能进行的调节被称为神经调节(nervous regulation)。

神经调节在机体的所有调节方式中占主导地位,神经调节是通过神经系统的活动实现的。神经系统活动时,能够传导其兴奋过程中所产生的动作电位(神经冲动)。神经调节的基本方式是反射(reflex),反射是指在中枢神经系统的参与下,机体对刺激产生的规律性应答。反射活动的结构基础是反射弧(reflex arc),由感受器(receptor)、传入神经(afferent nerve)、反射中枢(reflex center)、传出神经(efferent nerve)和效应器(effector)五个基本部分组成。身体的各种感受器相当于不同的换能器,它们的功能是将所接受的刺激转变为一定形式的体内可传导的神经信号(神经冲动),后者通过传入神经纤维传至相应的神经中枢,中枢对传入信号进行分析、处理或整合后,发出指令,通过传出神经纤维到达效应器,使效应器完成反射动作。例如,在生理情况下动脉血压是保持相对稳定的,当动脉血压高于正常时,分布在主动脉弓和颈动脉窦的动脉压力感受器能感受血压的变化,并将血压变化转变为神经冲动,后者通过传入神经纤维到达延髓的心血管中枢,心血管中枢对传入的神经信号进行分析,然后通过迷走神经和交感神经的传出纤维,改变心脏和血管的活动,最后使动脉血压下降,这个反射被称为动脉压力感受性反射,其对维持动脉血压的稳态发挥着重要作用。

反射的完成有赖于反射弧的结构完整和功能正常,其五个组成部分中任何一部分的结构被破坏或功能发生故障均可导致反射不能完成。神经调节的特点是产生效应迅速、调节作用精准、作用时间短暂、规律性应答和表现自动化。这与神经传导速度快、传出纤维与效应器呈对应性联系有关。另外,感受器接受刺激具有特异性,只要某一种特异性刺激的强度和变化速率达到一定程度,就能刺激相应的感受器,进而引起相关效应器的规律性反应。

反射可分为非条件反射和条件反射两大类。非条件反射(unconditioned reflex)是指生来就具有的反射,是生物体在长期的进化发展过程中形成的。非条件反射的形式相对固定,数量有限,它维持着生命的本能活动。条件反射(conditioned reflex)是在非条件反射的基础上建立起来的一种高级神经活动,即大脑皮层参与条件反射的形成,它不是生来就具有的,而是在后天经过学习获得的,其刺激与反应相对不固定,且数量相对无限,它可以使机体对环境的适应能力大大增强。

二、体液调节

体液调节(humoral regulation)是指由内分泌细胞或某些组织细胞生成并分泌的特殊化学物质,经过局部扩散或血液运输到达局部或全身的组织细胞,对其活动进行调节。体液调节的特点是传导较慢、作用广泛而持久。体液调节的化学物质主要是指内分泌腺和散在分布的内分泌细胞所分泌的激素,例如,生长激素、肾上腺皮质激素和性激素等。另外,还包括机体某些组织细胞产生的特殊化学物质或代谢产物,例如,组胺、细胞因子和5-羟色胺等。随着现代生物技术的发展,现已发现某些激素可由非内分泌细胞合成和分泌,如下丘脑和心血管系统的某些细胞也能合成与分泌激素。

体液调节方式已由经血液循环的远距分泌扩展到旁分泌、自分泌和神经分泌等形式。激素(hormone)随血液运至全身或某些特殊的组织细胞,通过细胞上相应受体,调节这些组织细胞的活动。例如,胰岛B细胞分泌的胰岛素能调节细胞的糖代谢,促进细胞对葡萄糖的摄取和利用,在维持血糖浓度稳定中发挥重要作用。还有一些激素可不经血液运输,而是经组织液的扩散,作用于邻近的细胞并调节这些细胞的功能和活动,这种局部性的体液调节方式称为旁分泌(paracrine)。下丘脑内有些神经元也能将其合成的某些化学物质释放入血,然后经血液循环运行至远处,作用于靶细胞,这些化学物质被称为神经激素(neurohormone)。例如,血管升压素由下丘脑视上核和室旁核的大细胞合成,先沿轴突运抵神经垂体并储存,然后释放入血,作用于肾小管上皮细胞和血管平滑肌细胞,将这种神经激素的分泌方式称为神经分泌(neurosecretion)。有的激素被分泌后只作用于分泌该激素的细胞本身,通常将这种调节方式称为自分泌(autocrine)。除激素外,体内某些代谢产物对有些细胞和器官的功能也能起到一定的调节作用。

需要指出的是,在体液调节过程中,许多激素的分泌都直接或间接地接受神经系统的控制。换言之,激素的分泌实际上是神经调节的一部分,是反射弧传出通路上的一个分支和延伸,即神经活动是通过影响激素的分泌,再由激素对机体功能进行调节。如交感神经兴奋时,既通过传出神经直接作用于心血管和胃肠道,同时又引起肾上腺髓质激素的分泌,后者通过血液循环又作用于心血管和胃肠道,这种复合调节方式被称为神经-体液调节(neurohumoral regulation)(图1-1)。显然,神经调节在此过程中起主导作用。

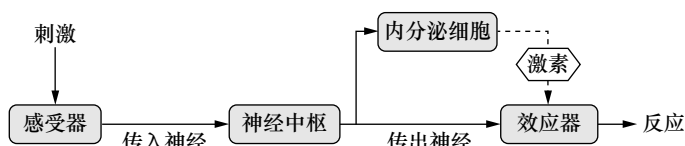


图1-1 神经-体液调节示意图(陈义)

三、自身调节

机体除了神经和体液调节外,许多组织细胞自身也能对周围环境变化产生适应性反应,这种反应来自于组织细胞本身的生理特性,并不依靠外来神经或体液因素的作用,将这种调节方式称为自身调节(autoregulation)。自身调节是一种局部调节,其特点是调节幅度较小、灵敏度较低,但在某些器官和组织的功能调节中,仍具有重要的生理意义。例如,在离体肾血流量与肾动脉灌注压的关系实验中,当肾动脉灌注压在10.7~24 kPa范围内变动时,肾血流量一直保持不变。因为升高的肾动脉压对血管壁的牵张刺激增加,小动脉的血管平滑肌收缩,使小动脉的口径缩小,所以其血流量不致增大。这种自身调节对于维持组织局部血流量的相对恒定发挥一定的作用。

在上述三种调节方式中，一般认为神经调节比较迅速、精准而短暂，而体液调节则相对缓慢、持久而弥散。但并非绝对，有些神经调节活动，若经过中枢神经元的环状联系或发生突触可塑性改变时，也可产生较持久的效应。自身调节的幅度和范围都较小，但在生理功能调节中仍具有一定意义。上述三种调节方式相互配合，可使生理功能活动更趋完善。

第六节 动物生理功能调节的控制系统

在利用工程技术的控制论原理来研究和分析动物机体功能调节的过程中，生理学家发现从细胞和分子水平到系统和整体水平的功能调节都存在各种各样的“控制系统”。因此，可以借用工程技术中控制论的术语来解释机体功能调节的控制系统，可见功能调节过程和控制过程有着共同的规律。在一个细胞内也存在着许多极其精细、复杂的控制系统，从细胞和分子水平对细胞的各种功能进行调节。目前，动物生理学教科书多侧重于讲授器官和整体水平的各种控制系统，即器官内各个部分之间以及不同器官之间的功能调控。例如，神经系统对呼吸系统功能活动的调控，可使机体内环境中 O_2 和 CO_2 分压保持稳态；神经系统和多种体液因素对心血管系统功能活动的调控，可以使动脉血压保持稳定等。

任何控制系统（control system）都由控制部分和受控部分组成。从控制论（cybernetics）的观点来分析，控制系统可分为非自动控制系统、自动控制系统和前馈控制系统三大类。

一、非自动控制系统

控制部分发出的信息影响受控部分，而受控部分的活动不会反过来影响控制部分，控制方式是单向的“开环”系统（open-loop system），即非自动控制系统（nonautomatic control system）。非自动控制系统没有自动控制的特征，在机体功能调节中一般比较少见。

二、自动控制系统

自动控制系统又称反馈控制系统（feedback control system），是指在控制部分发出指令管理受控部分的同时，受控部分又反过来影响控制部分的活动（图1-2）。这种控制方式是一种双向的“闭环”系统（closed-loop system）。在控制系统中，由受控部分发出并能影响控制部分的信息称为反馈信息（feedback information）。受控部分的活动反过来影响控制部分活动的过程称为反馈（feedback）。反馈包括负反馈（negative feedback）和正反馈（positive feedback）调节两种形式。

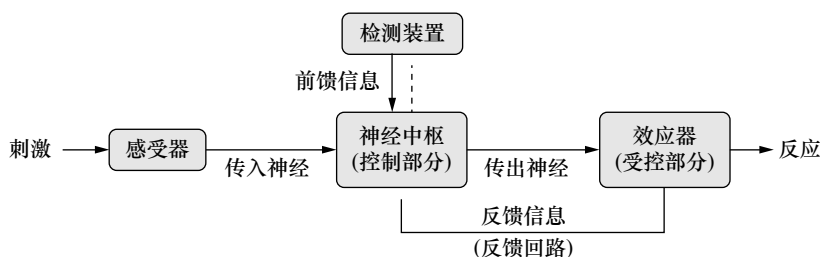


图 1-2 自动控制系统示意图（陈义）

（一）负反馈调节

受控部分发出的反馈信息对控制部分的活动产生抑制作用，使控制部分的活动减弱，这种方式的调节称为负反馈调节。

在一个负反馈控制机制中，负反馈控制都有一个调定点（set point）。调定点即是自动控制系统所设定的一个工作点，它的作用是使受控部分的活动只能在这个工作点附近的一个狭小范围内变动。例如，体温的调定点设置在 37°C ；体液 pH 的调定点设置在 7.4；全身血量、动脉血压、血液中的气体分压和各种成分等都有各自的调定点。需要指出的是，在一些情况下，调定点并非永恒不变，而是在一定情况下发生变动。

负反馈调节机制需要一个感受器特异性地感受某种变量发生的改变，而与其他变量无关，即渗透压感受器应该特异性地反映体液渗透压的变化，而不是机体体温或血压的变化。来自感受器的信息一定要以某种形式与可接受水平进行比较，如果二者不相匹配，错误信号被传至效应器，系统可以进一步地调整控制信息使变量恢复到可接受水平。负反馈的特点可以通过简单的加热系统试验来加深理解。控制变量是室温，恒温器作为感受器，效应器是某种加热设备，当室温降到临界点时，温度的变化被恒温器检测到，恒温器启动加热设备，加热设备使室温升高至预设水平，此时加热设备被关闭。

机体内的负反馈调节过程极为多见，其在维持机体生理功能的稳态中具有重要意义。当一个系统的活动处于某种平衡或稳定状态时，若某种外界因素使该系统的受控部分活动增强，则该系统原先的平衡或稳态将遭受破坏。在存在负反馈控制机制的情况下，活动增强的受控部分可通过反馈机制将反馈信息传递至控制部分，控制部分经分析后，发出指令使受控部分活动减弱，使反应向平衡状态方向发展；反之，如果受控部分活动偏低，可通过反馈机制使其活动增强，结果也向平衡状态方向转变。所以，负反馈控制系统的作用是使机体内环境维持稳定的重要原因（图 1-3）。

例如，细胞外液中的 O_2 和 CO_2 通过呼吸作用与外界气体发生气体交换，呼吸运动是由中枢神经系统内的呼吸中枢控制。组织、细胞的新陈代谢需要从细胞外液中摄取 O_2 ，并将代谢产物释放入细胞外液。如果组织、细胞的代谢明显增强，细胞外液就可能发生 O_2 的减少和 CO_2 的积聚。然而，当细胞外液中 O_2 分压稍有降低或 CO_2 分压稍有升高时，这些信息就能很快反馈到呼吸中枢，使呼吸运动加深加快，从而增加肺部气

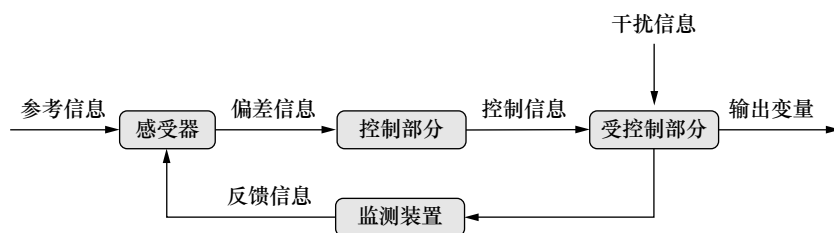


图 1-3 反馈控制系统示意图（陈义）

体的交换，使细胞外液中的 O_2 和 CO_2 分压向正常水平恢复。又如动脉血压的维持是一个典型负反馈控制的例子。动脉血压是由心脏和血管的活动共同形成的，而心脏和血管的活动又受脑内心血管活动中枢的控制。当动物由卧位转变为立位时，使体内部分血液滞留在下肢，导致回心血量减少，动脉血压降低，此时主动脉弓和颈动脉窦的压力感受器可立即将信息通过传入神经反馈到心血管中枢，使心血管中枢的活动发生改变，从而调节心脏和血管的活动，使动脉血压向正常水平恢复。

需指出的是，负反馈调节是一种控制机制，在受到干扰时发挥作用，用以维持变量达到正常水平。正常机体内大多数功能活动都是通过神经调节、体液调节和自身调节过程中的负反馈调节实现的。例如，减压反射、肺牵张反射和体温与血浆渗透压调节等。

尽管负反馈调节是维持内环境稳态的主要机制，但也存在一些缺点。首先，负反馈控制只能发生在可控变量被打破后；其次，改正的幅度取决于错误信号的丰度，即期望值与偏离值间的差异大小，这意味着负反馈系统无法完全改正偏差；第三，修正过度可以使可控变量发生震荡。但这些缺点可以通过生理系统的多种调节机制进行克服。例如，血液葡萄糖（简称血糖）能够维持在一个狭窄范围内，是通过体内两种不同机制实现的，即胰岛素促进机体合成代谢，使血糖含量降低，而胰高血糖素则通过促进糖原分解和糖异生而使血糖升高。

（二）正反馈调节

正反馈调节是指受控部分发出的反馈信息加强控制部分的活动，即反馈作用和原来的效应一致，起到加强或促进作用。也就是说，在正反馈情况下，受控部分的活动如果增强，通过感受装置将此信息反馈至控制部分，控制部分再发出指令，使受控部分的活动进一步加强，如此循环往复，使整个系统处于再生状态（regeneration）。可见，正反馈控制的特性不是维持系统的稳态或平衡，而是失去原先的稳态。通过正反馈，一些生理活动可以很快地进行并最后完成，使细胞或器官从一种状态很快地转换到另一种状态。在正常机体功能调节过程中正反馈远不如负反馈多见。例如，在排尿反射过程中，当排尿中枢发动排尿后，由于尿液刺激了后尿道的感受器，后者不断发出反馈信息进一步加强排尿中枢的活动，使排尿反射一再加强，直至尿液排完为止。又如，血管发生破裂时，各种凝血因子相继激活，最后形成血凝块，将血管破口封住。

再如，动物正常分娩过程中，子宫收缩导致胎儿头部下降并牵张子宫颈，宫颈部受牵张后可进一步加强子宫收缩，再使胎儿头部进一步牵张宫颈，宫颈牵张再加强子宫收缩，如此反复，直至胎儿娩出。

有些学者认为，正常机体中的一些正反馈过程同样是维持整个机体稳态的一个组成部分。例如，在血液凝固过程中，出血部位发生血液凝固的正反馈过程，其结果是血凝块形成，使出血停止，全身血量的稳态得以维持；排尿反射同样是正反馈控制的结果，通过将膀胱中的尿液排尽，是使体内水分、电解质和内环境其他成分间保持稳态的一个重要环节；在神经纤维去极化达到阈电位时的 Na^+ 通道开放也是一种正反馈调节，该调节使神经元动作电位快速形成，保证了各种神经调节过程的正常进行，维持了身体各种功能的稳态。另外，机体内典型的正反馈调节还有射精和胰蛋白酶原激活等过程。

三、前馈控制系统

在神经系统的调节控制过程中，除反馈控制外，还有一种称为前馈（feed forward）控制的调节方式。在受控部分的状态尚未发生改变之前，机体通过某种监测装置得到信息，以更快捷的方式调整控制部分的活动，用以对抗干扰信号对受控部分稳态的破坏，这种调控系统称为前馈控制系统（feed-forward control system）（图 1-4）。一般来说，负反馈调节虽然可以纠正刺激引起的过度反应，但它总是在过度反应出现以后才进行，过度反应的纠正总要滞后一段时间，而且易出现矫枉过正和引起波动。

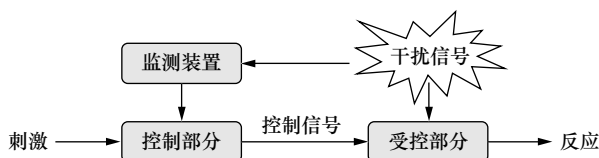


图 1-4 前馈控制系统（陈义）

前馈控制系统可以使机体的反应具有一定的超前性和预见性。总的来说，反馈控制需要的时间要长些，而前馈控制则更为迅速。例如，神经冲动从外周感受器传入中枢，再从中枢传至外周，调节控制外周器官的活动，而前馈机制则可以更快地对中枢的上述活动进行控制。当要完成某一动作时，中枢神经系统发出神经冲动来指令一定的肌肉收缩，同时又通过前馈机制，使这些肌肉的收缩受到制约，不致收缩过度，从而使整个动作完成得更准确。

条件反射就是一种前馈控制系统的活动，它使机体的反应具有超前性。例如，动物见到食物后就会出现唾液和胃酸分泌，这种分泌比食物进入口中后引起的唾液分泌来得快，且富有预见性，因而更具有适应意义。但前馈控制有时也会发生失误，这是前馈控制的一个缺点，如在见到食物后引起唾液和胃酸分泌的例子中，如果因为某种原因，最后并没有真正吃到食物，则唾液和胃酸的分泌就成为一种失误。

从上面这些例子可以看出，前馈控制对受控部分活动的控制比较快速、更加准确、

适时和适度。控制部分可以在受控部分活动明显偏离正常范围之前就发出前馈信号,及时对受控部分的活动进行调整,因此,受控部分活动的波动幅度比较小。

第七节 动物生理学的学习目的和方法

一、动物生理学的学习目的

动物生理学是动物科学、动物医学、水产养殖、野生动物资源保护和食品及卫生检验等学科的一门专业基础课。它以动物解剖学、组织学为基础,同时又是药理学、病理学等后续课程和动物临床医学各课程的基础,起着承前启后的作用。动物生理学的基本理论和方法也是科学的思维方式和重要的研究手段,其理论和研究方法均源于实践,又转过来为实践服务。研究动物生理学的目的,不仅要揭示动物体的正常生命活动规律,阐明机体活动的过程、发生的原理和条件以及体内外环境对它们的影响,解释各种生命活动和生理现象,更主要的还在于运用这些规律,更有效地预防和治疗动物疾病,保护动物健康和动物资源,促进畜牧业、动物医学和人类医学的发展。

随着21世纪分子生物学技术、基因工程技术、细胞生物学技术、转基因技术、胚胎移植技术、克隆技术和信息技术互联网+等生物高新技术的飞速发展,这些革命性的生物工程技术都需要包括生理学在内的众多生命科学学科的基础理论和基础知识作为支撑。下面从几个不同的角度进一步阐明学习动物生理学的目的与重要性。

配子与胚胎生物工程是近年来发展起来的新兴学科,也是近几十年来生物科学研究的热点。它从细胞水平揭示了配子和胚胎的一些生物特性以及精卵结合和核质关系等理论问题,为受精生物学、发育生物学和胚胎学的发展产生了巨大的推动作用。配子与胚胎生物工程的最终目的就是在实验室制造人类所需的动物早期胚胎,移植给受体母畜,从而获得良种后代,如生产性控后代、良种克隆动物和转基因动物等。这些方面的理论研究需要应用到动物生理学中生殖生理方面的知识。动物生殖生理是生命科学的重要组成部分,是开展动物生物技术的理论基础,是研究动物的发生、发育及其繁殖规律的基础科学,其研究目的在于揭示动物生殖过程中的各种生理现象,分析其调控规律,探索其发生与发育机理。动物生殖是一个非常复杂的生理过程,是机体内各种调控因素综合作用的结果,发挥主要作用的则是内源性调控因子,它们受下丘脑-垂体-性腺轴的调控,并且其反馈调节在生殖过程中也起着重要作用,通过调节激素的水平,进而达到调节生殖的作用。这些都说明了动物生理学的实用价值和在学科发展中的重要地位。

兽医学是畜牧业迅速发展的重要保证。因此,在发展畜牧业的同时,应迅速消灭和控制各种动物传染病,制定“防重于治”的方针,全面开展兽医防治工作。动物生理学在这方面也承担着十分重要的任务,只有深入揭示动物体正常生理活动的规律性,才能以新的生理学理论,去促进兽医科学的发展。只有这样,兽医科学工作者才能在

更高的理论基础上,正确认识疾病,分析致病原因和制定各种防治措施,进而确保畜牧业的健康发展。

近年来,动物营养饲料方面的研究取得了突破性进展,已基本清楚畜禽营养物质的利用机理和畜禽营养素需要量等各项指标,研究的焦点逐渐转向营养物质之间的相互关系。在几十种营养成分中,如何充分发挥每一种营养素的最佳功能,处理好彼此之间的相互关系和在生产中如何使用等问题已是近代饲料营养学研究、推广和应用的焦点;通过对饲料调控与功能性畜产品生产方向的研究,可以开发出安全高效的饲料添加剂和环保型安全饲料,为生产安全和优质的畜产品提供了良好的物质条件,上述科研攻关和生产实践无疑都需要应用动物生理学的消化和代谢生理方面的理论知识。总之,动物生理学及其相关学科对于促进我国社会主义市场经济的繁荣和发展,有着深远的意义。

二、动物生理学的学习方法

动物生理学是关于动物生命活动规律的科学。为描述和学习动物生命活动的基本规律,动物生理学建立了一些重要的基本概念。这些基本规律和概念的获得,部分来源于生活和临床观察,更多的则来自于科学的动物实验,并从获得的大量实验数据中总结出生理学的普遍规律。那么,如何学习好动物生理学呢?

首先,需要掌握动物生理学的基本概念、基本规律和基本数据,同时还要掌握获得这些知识的基本实验技能。对于动物生理学中的理论,应注重在深入理解的基础上进行记忆。动物生理学的理论和知识都是从实验观察中获得的,是经过严密论证,反复逻辑推理得到的结论,因此,学习它们要有一个辩证的观点和正确的逻辑思维方法。例如,在学习呼吸生理时,应该了解和掌握 O_2 是细胞代谢所需要的重要物质, CO_2 是细胞物质代谢的产物,机体通过呼吸运动摄取 O_2 排出 CO_2 ;呼吸肌的有序运动是呼吸的原动力,肺内压与大气压的压力差是气体出入肺的直接动力,而胸膜腔负压是原动力转化为直接动力的关键;肺泡表面张力是构成肺通气阻力的主要成分,肺泡表面活性物质是降低肺泡表面张力的重要物质;肺通气/血流比值是影响肺换气效率的重要因素; O_2 在血液中的运输有物理溶解和化学结合两种形式,只有溶解状态的 O_2 才能被细胞摄取和利用,化学结合的 O_2 量决定了体内 O_2 的含量,氧离曲线是描述血液中氧饱和度变化规律的曲线;呼吸运动在机体调节系统的作用下协调而有序地进行;延髓是呼吸运动的基本中枢,产生基本呼吸节律,脑桥是呼吸调整中枢;化学感受器反射是呼吸运动调节的重要反射等。

其次,要注重理论联系实际。通过动物生理学的学习,不仅为后续课程打好基础,还要利用健康动物生命活动规律以指导畜牧生产。例如,在配合饲料时应考虑仔猪一般在出生后20天左右,胃液中才出现少量盐酸。此时,胃内仅有凝乳酶,胃蛋白酶含量很少,不能消化植物蛋白质。因此,仔猪应以哺乳为主而不能过早地投喂植物性饲料。又如,在兽医临床上,掌握健康动物的血压、心率和血液的一些正常值,对疾

病诊断具有重要意义。再如，只有在掌握泌尿生理的基础上，才能理解和更好地应用利尿药，达到抑制NaCl在肾小管和集合管内的重吸收以及增加水的排出（利尿）的目的。

最后，学习动物生理学的理论是为了运用这些理论，因此，要注意与生产实际相结合，利用这些理论去解释各种生命现象，探索动物机体的未知生命现象和本质。

（金天明）

复习思考题

1. 动物生理学研究的对象和目的是什么？
2. 为什么生理学要从三个水平上开展研究？
3. 动物生命活动具有哪些基本特征？
4. 何谓内环境和稳态？内环境稳态有何生理意义？
5. 试述神经调节、体液调节和自身调节的特点。
6. 比较正反馈、负反馈与前馈调节之间的异同及其生理意义。
7. 从生理学发展的历程中，你能够得到哪些启示？



PPT（第一章 绪论）



习题及答案（第一章 绪论）