

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 动物生理学的研究对象、目的和方法	(1)
一、研究对象	(1)
二、研究目的和任务	(1)
三、研究方法	(1)
第二节 细胞的兴奋性、刺激与反应	(2)
一、兴奋性	(2)
二、细胞对刺激的反应	(2)
三、刺激与反应的关系	(2)
四、兴奋性的变化	(3)
第三节 机体功能的调节	(4)
一、神经调节	(4)
二、体液调节	(4)
三、自身调节	(4)
第四节 细胞的生物电现象	(4)
一、细胞的静息电位	(4)
二、细胞的动作电位	(5)
复习参考题	(7)
第二章 血液生理	(9)
第一节 血液与内环境	(9)
一、内环境及其恒定的意义	(9)
二、血液的组成	(10)
三、血液的主要机能	(10)
四、血液的总量	(11)
五、血液的理化特性	(12)
第二节 血浆的功能	(13)
一、血浆的主要化学成分	(13)
二、血浆蛋白的机能	(13)
三、血浆缓冲物质的作用	(14)
第三节 红细胞与气体运输	(14)
一、红细胞的数量	(14)
二、红细胞的功能与血红蛋白	(17)
三、红细胞的生成和破坏	(18)
第四节 白细胞与防御功能	(19)

一、白细胞的数目	(19)
二、白细胞的防御功能	(19)
三、白细胞的生成与破坏	(21)
第五节 止血机能	(22)
一、血小板的止血功能	(22)
二、血液凝固	(22)
三、血液中的抗凝物质和纤维蛋白溶解	(24)
四、抗凝与促凝	(25)
第六节 血型	(26)
一、红细胞凝集反应和血型	(26)
二、人类 ABO 血型系统和 Rh 血型系统	(26)
三、家畜的血型	(27)
复习参考题	(28)
第三章 循环生理	(30)
第一节 心脏的生理活动	(30)
一、心肌细胞的生物电现象	(30)
二、心肌的生理特点	(33)
三、心动周期及心动周期中的各种变化	(40)
第二节 血管的生理活动	(46)
一、血压的概念	(46)
二、动脉血压与动脉脉搏	(47)
三、静脉血压、静脉回流及静脉脉搏	(48)
第三节 微循环、组织液与淋巴液	(49)
一、微循环	(49)
二、组织液和淋巴液	(52)
第四节 心脏和血管功能的调节	(54)
一、心、血管功能活动的神经调节	(54)
二、心、血管活动的体液调节	(58)
第五节 各器官循环的特点	(59)
一、冠状循环特点	(59)
二、肺循环特点	(60)
三、脑循环特点	(60)
四、肝循环特点	(61)
复习参考题	(61)
第四章 呼吸	(64)
第一节 呼吸道和肺泡	(64)
一、呼吸道	(64)
二、肺泡	(65)
第二节 呼吸运动	(66)

一、呼吸运动的机械原理	(66)
二、呼吸类型和呼吸频率	(67)
三、肺内压和胸内压	(67)
四、肺容量和肺通气	(68)
第三节 气体的交换与运输	(69)
一、气体交换	(69)
二、气体运输	(70)
第四节 呼吸运动的调节	(73)
一、呼吸中枢	(73)
二、呼吸反射	(74)
复习参考题	(76)
第五章 消化和吸收	(78)
第一节 概述	(78)
一、消化方式	(78)
二、消化管平滑肌的特性	(79)
三、消化酶的作用	(79)
第二节 口腔内的消化	(80)
一、咀嚼	(80)
二、唾液	(80)
三、吞咽	(82)
第三节 单胃消化	(82)
一、胃液的生理功能	(83)
二、胃液分泌的调节	(83)
三、胃的运动及排空	(85)
第四节 复胃消化	(86)
一、瘤胃和网胃的消化	(86)
二、瓣胃消化	(91)
三、皱胃消化	(92)
第五节 小肠内的消化	(92)
一、胰液的分泌	(92)
二、胆汁的分泌和排出	(93)
三、小肠液的分泌	(94)
四、小肠的运动	(95)
第六节 大肠内的消化	(96)
一、大肠内微生物的作用	(96)
二、大肠运动和排粪	(98)
第七节 吸收	(99)
一、吸收的原理	(99)
二、各种营养物质的吸收形式和途径	(100)

复习参考题	(101)
第六章 排泄生理	(103)
第一节 尿的理化特性及组成	(103)
一、尿的理化特性	(103)
二、尿的化学组成	(104)
第二节 肾脏特点及尿的形成	(104)
一、肾脏特点	(104)
二、尿的生成过程	(106)
第三节 尿液的浓缩与稀释	(110)
一、尿液浓缩和稀释的原理——逆流倍增	(110)
二、尿液浓缩和稀释的过程	(111)
第四节 影响尿液生成的因素	(112)
一、影响肾小球滤过作用的因素	(112)
二、影响肾小管重吸收的因素	(113)
第五节 肾脏的其他功能	(114)
一、肾素	(114)
二、促红细胞生成素	(115)
三、1,25-二羟钙化醇	(115)
第六节 尿的排出	(115)
一、膀胱、尿道的神经支配	(115)
二、排尿反射	(115)
复习参考题	(116)
第七章 能量代谢及体温调节	(118)
第一节 能量代谢	(118)
一、能量代谢的测定方法	(118)
二、基础代谢与静止能量代谢	(121)
第二节 体温调节	(122)
一、哺乳类动物的体温及其正常变动	(122)
二、机体的产热与散热过程	(123)
三、外界温度对动物体温的影响	(123)
四、体温恒定的调节	(125)
复习参考题	(127)
第八章 肌肉和运动	(129)
第一节 骨骼肌的生理特性	(129)
第二节 骨骼肌的收缩	(129)
一、骨骼肌收缩的基本特征	(129)
二、骨骼肌收缩的机械工作	(131)
三、骨骼肌收缩的能量代谢	(132)
第三节 骨骼肌活动的过程和机理	(133)

一、神经肌肉间的兴奋传递·····	(133)
二、骨骼肌收缩机理·····	(134)
三、骨骼肌的类型·····	(136)
第四节 运动·····	(137)
一、运动时机体的生理变化·····	(137)
二、运动与训练的的关系·····	(138)
三、疲劳·····	(138)
复习参考题·····	(139)
第九章 神经系统·····	(140)
第一节 神经系统机能概述·····	(140)
一、神经系统在机体活动中的主导地位·····	(140)
二、神经系统的机能分类·····	(140)
第二节 神经纤维生理·····	(140)
一、神经细胞或神经元·····	(140)
二、神经纤维的分类·····	(141)
三、神经纤维的兴奋传导·····	(141)
第三节 突触传递·····	(142)
一、突触的类型和结构·····	(142)
二、突触传递的机理·····	(143)
三、突触传递的特征·····	(145)
四、突触传递的递质·····	(146)
第四节 反射活动·····	(146)
一、反射活动与反射中枢·····	(146)
二、反射的分类·····	(147)
三、反射活动的基本特征·····	(148)
四、反射活动的协调·····	(149)
第五节 神经系统的感觉机能·····	(151)
一、感受器·····	(151)
二、传入系统·····	(152)
三、大脑皮层的感觉机能·····	(153)
四、机体的感觉·····	(155)
第六节 神经系统对躯体运动的调节·····	(159)
一、脊髓对躯体运动的调节·····	(159)
二、脑干对躯体运动的调节·····	(160)
三、小脑和基底神经节对躯体运动的调节·····	(162)
四、大脑皮层对躯体运动的调节·····	(162)
第七节 神经系统对内脏活动的调节·····	(163)
一、植物性神经系统的概念和特征·····	(163)
二、植物性神经系统的机能·····	(165)

三、植物性神经系统的机能特点	(166)
四、交感神经与副交感神经系统的相互关系	(166)
五、植物性神经末梢的化学递质及其相应受体	(167)
六、植物性机能的中枢性调节	(167)
第八节 神经系统的高级机能	(169)
一、非条件反射与条件反射	(169)
二、条件反射的建立	(169)
三、条件反射的抑制	(170)
四、动力定型	(171)
五、高级神经活动类型	(171)
第九节 睡眠	(172)
一、睡眠的一般生理变化	(172)
二、睡的生理意义	(172)
复习参考题	(174)
第十章 内分泌	(176)
第一节 概述	(176)
一、概念	(176)
二、分类	(176)
三、一般特征	(177)
四、一般机能	(177)
五、作用机理	(178)
第二节 下丘脑的内分泌功能	(179)
一、下丘脑的神经内分泌系统	(179)
二、下丘脑的促腺垂体激素	(180)
第三节 垂体	(181)
一、腺垂体	(181)
二、神经垂体	(184)
第四节 甲状腺	(185)
一、甲状腺激素的化学	(185)
二、甲状腺激素的储存、释放和转运	(186)
三、甲状腺激素的生理作用	(186)
四、甲状腺激素分泌的调节	(187)
第五节 甲状旁腺素、胆钙化醇和降钙素	(187)
一、甲状旁腺激素	(187)
二、胆钙化醇	(188)
三、降钙素	(189)
第六节 肾上腺	(190)
一、肾上腺皮质	(190)
二、肾上腺髓质	(192)

第七节 胰岛	(193)
一、胰岛素	(193)
二、胰高血糖素	(194)
三、生长抑素和胰多肽	(194)
第八节 性腺和性激素	(195)
一、雄激素	(195)
二、雌激素	(195)
三、孕激素	(195)
四、松弛激素	(196)
第九节 其他内分泌腺和内分泌物质	(196)
一、胸腺	(196)
二、松果腺	(197)
三、胎盘及其激素	(197)
复习参考题	(198)
第十一章 生殖	(199)
第一节 性成熟和繁殖季节	(199)
一、性成熟	(199)
二、繁殖季节	(199)
第二节 雄性生殖生理	(200)
一、雄性生殖器的机能	(200)
二、公畜的性反射	(201)
三、精子的运动和活力	(201)
第三节 雌性生殖生理	(201)
一、雌性生殖器官的机能	(201)
二、发情周期	(202)
三、受精	(204)
四、妊娠	(206)
五、分娩	(208)
六、产后的恢复	(208)
第四节 生殖机能的调节	(209)
一、内分泌系统对生殖机能的调节	(209)
二、神经系统对生殖机能的调节	(212)
复习参考题	(213)
第十二章 泌乳	(214)
第一节 乳腺的结构	(214)
第二节 乳房的发育	(215)
一、胚胎及胎儿期	(215)
二、从出生到初情期乳房的发育	(215)
三、从初情期到妊娠乳房的发育	(215)

四、分娩后乳房的发育	(215)
五、乳腺发育的调节	(215)
第三节 乳的分泌	(216)
一、乳的化学成分	(216)
二、乳的生成过程	(217)
三、乳分泌的调节	(217)
第四节 排乳	(218)
一、排乳过程	(218)
二、排乳的调节	(218)
复习参考题	(219)
第十三章 皮肤	(220)
第一节 毛皮兽的毛皮	(220)
一、皮肤	(220)
二、毛被	(221)
第二节 皮肤和毛被内的色素	(223)
一、色素的生理作用	(223)
二、皮肤和毛被内色素的形成	(223)
第十四章 禽类的生理学特点	(225)
第一节 血液	(225)
一、血液的理化特性	(225)
二、血细胞	(226)
三、血液凝固	(227)
第二节 循环	(227)
一、心脏生理	(228)
二、血管生理	(228)
三、心血管活动的调节	(228)
第三节 呼吸	(228)
一、呼吸运动	(228)
二、气体的交换与运输	(229)
三、呼吸运动的调节	(230)
第四节 消化	(230)
一、口腔消化	(230)
二、嗉囊消化	(231)
三、胃消化	(231)
四、小肠消化	(232)
五、大肠消化	(233)
六、吸收	(233)
第五节 能量代谢及体温	(233)
一、能量代谢	(233)

二、体温.....	(234)
第六节 泌尿.....	(236)
一、尿的理化特性、组成及尿量.....	(236)
二、尿的生成.....	(236)
三、鼻腺的排盐机能.....	(237)
第七节 神经系统.....	(237)
一、外周神经系统.....	(237)
二、中枢神经系统.....	(237)
第八节 内分泌.....	(238)
一、脑垂体.....	(238)
二、甲状腺.....	(238)
三、甲状旁腺.....	(238)
四、腮后腺.....	(239)
五、胰岛.....	(239)
六、肾上腺.....	(239)
七、性腺.....	(239)
八、松果腺.....	(239)
第九节 生殖.....	(239)
一、雌禽生殖.....	(240)
二、雄禽生殖.....	(241)
复习参考题.....	(242)

第一章 绪 论

生理学是生物学的一个分支，它是研究生物体正常机能活动及其活动规律的科学。根据研究对象不同，生理学可分为人体生理学、动物生理学等很多分支学科。本教材以毛皮动物、药用动物、实验动物和家畜等哺乳类动物为主讲解动物生理学。

第一节 动物生理学的研究对象、目的和方法

一、研究对象

动物生理学的内容可在不同水平上进行研究。在细胞或其超微结构水平上，来探讨生命活动最基本的理化机制，叫做细胞生理学或分子生物学；在器官、系统水平上，来研究动物各器官系统的机能及其完成机制，叫做器官或系统生理学；在整体水平上来探讨机体各系统机能活动的协调统一关系和机体对生存环境的适应性，叫做整体或环境生理学。这三方面的研究对认识和掌握动物的生命活动规律，都是必要的。没有对局部机能的认识，就不可能有对整体机能的认识。本教材以器官及系统生理学以及整体和环境生理学作为主要内容。

二、研究目的和任务

动物生理学是经济动物、实验动物、畜牧、兽医等各学科的一门基础学科。因此研究动物生理学的目的，不仅在于揭露动物的生命活动规律，能够解释各种生理现象；更重要的是在于掌握动物生命活动规律后，去能动地控制这些活动，以便有效地预防和治疗动物疾病。运用生理知识，分析畜牧实践中的具体问题，提出解决问题的办法，以便采取适当措施，定向地调节控制动物的生理活动，使动物朝着有利于提高生产性能和保证动物健康的方向发展。

三、研究方法

生理学的基本研究方法是实验。

生理学的科学实验就是人为地创造一定条件，来观察各种因素对某些生理活动的影响，借以分析它的变化规律。生理学所进行的动物实验方法，归纳起来不外乎急性实验和慢性实验。

急性实验方法又分为两种。一是对离体组织器官进行直接观察和研究。即从活体或刚死的动物身上取下所欲观察的组织或器官，置于人工的环境中，研究它的机能和有关因素的作用。例如观察离体肌肉的收缩或离体心脏的跳动。一是在药物麻醉或破坏脑髓的条件下，暴露某部分器官，直接观察其活动。例如观察迷走神经对心脏的作用，研究心脏活动的神经调节。

慢性实验方法是以清醒的、完整动物为实验对象，来观察各部分机能之间的自然联系和相互作用，以及在环境变化中的协调统一机制。这种实验方法是在接近正常生活过程中进行的，获得的结果比较接近正常生理活动规律。

上述两种实验方法都有它的局限性。比如离体器官实验法很难用于研究完整机体内脏活动的规律，慢性实验法又不能用来探讨心肌组织的特殊生理特性。因此动物生理学的研究不仅要根据研究目的和对象选择适宜的实验方法，而且要了解所用方法的限性。只有这样，才

能对实验结果做出正确的估价。

近二、三十年来，由于生物物理、生物化学等学科的迅速发展及新技术在生理学研究中的广泛应用，促使生理学迅速发展。

第二节 细胞的兴奋性、刺激与反应

一、兴奋性

活细胞受到刺激能够发生反应的能力或特性，叫做细胞的兴奋或应激性。兴奋性是一切活细胞共同具有的基本生理特征，也是活细胞对内外环境变化发生适应的基础。

二、细胞对刺激的反应

环境的突然改变叫做刺激。当环境突然改变时，细胞、组织或机体内部的代谢和外在活动表现将发生改变，这种改变叫做反应。反应有两种形式：一种是当细胞受到刺激后，使细胞内的新陈代谢过程增强和加速，表现为细胞的活动由相对静止状态转变为显著活动状态，或者由较弱的活动状态转变为较强的活动状态。然后，各种细胞以其特有的结构和功能为基础，表现出各自特有的反应，这种反应过程叫兴奋。例如，肌细胞收缩，腺体细胞分泌等。另一种形式是当细胞受到刺激后，细胞内的新陈代谢过程减慢和减弱，表现为细胞由显著活动状态转变为相对静息状态，或者由较强的活动状态，转变为较弱的活动状态，并使不同细胞表现出另一类各自特有的反应。这种反应过程叫做抑制。例如，肌细胞收缩减弱，腺体的分泌停止等等。

三、刺激与反应的关系

活细胞受到刺激能否发生反应，由三方面因素所决定：即刺激性质、刺激强度和刺激的作用的时间。

(一) 刺激性质与反应的关系 根据刺激的性质可把刺激分为两类：一为适宜刺激，一为不适宜刺激。凡在自然条件下能够引起某种细胞发生反应的刺激，叫做这种细胞的适宜刺激。相反，凡是在自然条件下不能引起某种细胞发生反应的刺激，叫做这种细胞的不适宜刺激。不同细胞有不同的适宜刺激。例如，光对视觉细胞是适宜刺激，而对听觉细胞则是不适宜刺激。

(二) 刺激强度与反应的关系 适宜刺激要引起细胞发生反应，还必须有一定的强度。能够引起细胞发生反应的最小刺激强度，叫做刺激的阈值。各种不同的细胞或者同一种细胞在不同的功能状态下，兴奋性的高低不同。兴奋性越高，刺激阈就越小。神经细胞的兴奋性最高，所以甚至连灵敏的物理化学仪器都难于检测的微小刺激就足以使神经细胞发生反应。强度没有达到阈值的过弱刺激叫阈下刺激，它不能引起细胞的反应。相反，如果刺激的强度超过了一定的最大限度，常常不再能引起细胞的反应，甚至使细胞受到损伤。例如，微生物感染后产生的毒素、过高或过低的温度等都是极其强烈的刺激，它们常使细胞受到损伤。

(三) 刺激作用时间与反应的关系 为了引起细胞发生反应，除需要一定的刺激强度外，还需要使刺激作用一定的时间。如果刺激作用的时间过短，即使刺激强度达到阈值以上，也不能引起细胞的反应。例如，用高频电流（大于20kHz的正弦电流）进行刺激时，尽管刺激强度明显超过阈值，但由于每个电震的作用时间过短，甚至对兴奋性最高的神经细胞也不会发生反应，而只能引起单纯物理性的电热效应。近代医学对机体深部细胞或组织进行的电热疗法，就是根据这种原理设计的。细胞的兴奋性越低，所需的刺激作用时间就越长。但是，如

果刺激的作用时间过长，细胞就将对刺激发生适应作用而不引起反应。例如，用定电流刺激神经纤维（神经细胞的轴突）时，只有开始通电和切断电流时才引起兴奋，电流持续通过时并不发生反应。细胞对刺激发生适应作用时，它的兴奋性逐渐降低，刺激阈值逐渐升高，因而使原来足够引起反应的刺激逐渐变为阈下刺激而不再引起反应。细胞的兴奋性越高，它对刺激的适应作用就越快。

（四）强度-时间曲线 刺激的强度和刺激的作用时间既然是引起细胞发生反应的两个必要条件，所以只有同时考虑这两个条件，才能全面地衡量细胞兴奋性的高低。大量试验证明，刺激强度和作用时间两个因素之间存在着密切的相互关系。刺激强度越大，引起细胞反应所需的作用时间就越短。相反地，刺激强度越小，所需的作用时间就越长。刺激强度和刺激作用时间呈负相关。如果把这两个因素的依从关系用图解表示，就得到接近于等边双曲线式的强度-时间曲线（图1-1）。神经细胞、骨骼肌细胞、心肌细胞等高兴奋性的细胞，都可以得到类似形状的双曲线。所以强度-时间曲线是具有普遍意义的代表细胞兴奋性的规律之一。曲线上的任何一点都代表具有一定强度和作用时间的刺激阈。

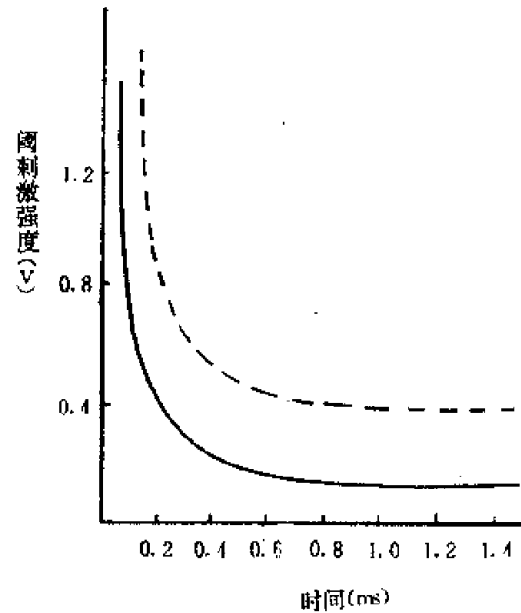


图1-1 两条神经纤维的强度-时间曲线
根纤维的曲线用实线表示；轴纤维的曲线用虚线表示

四、兴奋性的变化

任何细胞的兴奋性都不是固定不变的。细胞每次受到刺激而发生一次兴奋后，它的兴奋性一般将经历绝对不应期、相对不应期、超常期和低常期四个阶段的变化。

（一）绝对不应期 当细胞受到刺激而发生兴奋后，它的兴奋性迅速从正常水平下降为零，此时细胞对任何新刺激都不发生反应。

（二）相对不应期 继绝对不应期之后，细胞的兴奋性开始恢复，但还没有达到正常水平；此时较强的刺激已经可以引起反应，但阈刺激还不能引起反应，而且对刺激的反应强度也低于正常。

（三）超常期 继相对不应期之后，细胞的兴奋性反跳式地上升到稍微高于正常水平的程度，以致原来的阈下刺激也能引起反应，而且反应的强度也有所提高。

（四）低常期 继超常期之后，细胞的兴奋性又重新稍微降低到正常水平以下。低常期后，兴奋性逐渐恢复到正常水平。

第三节 机体功能的调节

机体功能的调节方式，规纳起来有三种：即神经调节、体液调节和自身调节。

一、神经调节

神经调节是指机体通过反射活动，调节各器官的功能。反射活动是神经调节的基本形式。完成反射活动需要完整的反射弧。反射弧包括五个基本部分：即感受器、传入神经、反射中枢、传出神经和效应器。

1. 感受器 是感受刺激的装置，它能把体内各种刺激转化为神经兴奋。
2. 传入神经 是连接感受器和反射中枢的神经纤维。它能把感受器所转化的兴奋传到反射中枢。
3. 反射中枢 是指脑或脊髓内执行某种机能的神经细胞群。它可对传入的兴奋进行分析和综合。不同的反射活动有不同的反射中枢。
4. 传出神经 是连接反射中枢和效应器的神经纤维。它能将中枢发出的兴奋传到效应器。
5. 效应器 是指肌肉和腺体等。它接受传出神经传来的兴奋，引起肌肉的收缩或腺体的分泌。

反射弧的任何部位受到破坏或阻断，反射活动都不能实现。

神经调节的特点是迅速而准确，但作用范围局限，持续时间短暂。

二、体液调节

由于体液中的因素，借助血液或淋巴循环达到特定的靶器官，调节它们的活动过程，叫做体液调节。体液中对机体机能具有兴奋或抑制作用的各种化学物质和理化特性，统称为体液因素。化学物质可分为两类：一为激素，一为组织代谢产物。理化特性是指渗透压、酸碱度和温度等的变化。

体液调节的特点是缓慢而持久，作用部位比较广泛，准确性较差。这种调节对于维持机体内环境的相对恒定以及机体的新陈代谢、生长、发育和繁殖等方面，都起着重要作用。

三、自身调节

自身调节是指内外环境变化时组织、细胞不依赖于神经或体液调节而产生的适应性反应。例如，心肌收缩产生的能量在一定范围内与收缩前心肌纤维的长度成正比，即收缩前心肌纤维愈长，收缩时释放的能量愈多。又如脑血管的血流量在理论上应决定于动脉血压的高度，但平均动脉压在一定范围内升降时，脑血管可相应地收缩或舒张以改变血流阻力，使脑血流量能保持相对恒定。一般来说，自身调节的调节幅度较小，也不十分灵敏，但对于生理功能调节仍有一定意义。

第四节 细胞的生物电现象

活细胞或组织不论是在安静还是在活动时，都伴有电位差的存在，人们把这种存在电位差的现象，叫做生物电现象。心电图就是心脏活动时所记录出的生物电变化，脑电图是大脑皮质活动时所记录出的生物电变化，肌电图是肌肉活动时所记录出的生物电变化。

一、细胞的静息电位

(一) 静息电位的概念 在正常的静息状态下,所有活细胞的细胞膜外表面都具有完全相等的电位,但在细胞膜的内外两侧却保持着电的极化状态,即在细胞内部和细胞外液之间存在着电位差。这种电位差的极性是膜外为正,膜内为负。如果把膜外的电位(单位mV)当作生理上的零位,则膜内电位相对地呈负性。这种在静息时存在于细胞膜内外两侧的电位差,叫做静息电位,或称膜电位。细胞膜保持外正内负的这种电生理状态,叫做极化状态。在各种细胞中,静息电位大约在一10mV到一100mV之间。在神经细胞和各种肌细胞中,静息电位比较高,大约是一65mV到一100mV之间。

(二) 产生静息电位的机理 在正常的活细胞中,细胞内 K^+ 的浓度一般比细胞外液中约高30倍,蛋白质的浓度约比细胞外液中高10倍;而细胞外液中 Na^+ 和 Cl^- 的浓度则都比细胞内约高20倍。所以,细胞外液中的主要正离子是 Na^+ ,主要负离子是 Cl^- ;细胞内液中的主要正离子是 K^+ ,主要负离子是蛋白质。根据细胞膜的结构特点,带负电荷的蛋白质大分子是完全不能透出细胞膜的。带有正负电荷的各种水合离子也都只有极小的通透性。所以膜对 K^+ 和 Na^+ 的通透性总的来说是很小的。它们以被动扩散的方式通过细胞膜上的直径约3-4Å的含水微孔。离子通过微孔被动扩散的速度决定于离子本身的大小以及这种离子在膜两边的浓度差。由于含水的 K^+ (直径3.96Å,几乎等于微孔直径)比含水的 Na^+ (直径5.12Å,大于微孔直径)小,而且 K^+ 在膜两边的浓度差也比 Na^+ 大,所以膜在正常静息状态下对 K^+ 相对地说有中等的通透性,但对 Na^+ 的通透性极低。

在膜对 K^+ 能够通透的情况下,膜内外的 K^+ 的浓度差就推动 K^+ 从膜内向膜外扩散。细胞内的 K^+ 就带着正电荷外流,而细胞内的带着负电荷的蛋白质却不能随着外流,结果就打破膜内外的电中性状态而使膜内电位下降变负和膜外电位上升变正。形成这样的电位差以后,由于膜内外正负离子的互相吸引,随着电位差的增大就将越来越强烈地抵制 K^+ 继续外流。当膜内外的 K^+ 浓度差(化学梯度)及其所形成的电位差(电学梯度)这两种互相颀颀的力量相等而达到电-化学平衡时, K^+ 外流和膜电位就保持相对恒定而形成膜外正和膜内负的极化状态。因此,静息电位实际上是 K^+ 外流所形成的跨膜电位。根据对静息电位的实际测量和对膜内外 K^+ 浓度差的理论计算,发现二者大致相等。这表明静息电位大约相当于 K^+ 的平衡电位。因此,静息电位的大小主要决定于膜对 K^+ 的通透性和膜内外 K^+ 的浓度差。当膜对 K^+ 的通透性降低或者膜内外 K^+ 的浓度差减小时,都将使静息电位下降。如果发生相反的变化,静息电位就增大。

二、细胞的动作电位

(一) 动作电位的变化过程 当细胞接受刺激而发生兴奋时,细胞膜原来的极化状态立即消失,并在膜的两侧发生一系列电位变化。这种在细胞兴奋时所出现的特殊电位变化过程,叫做动作电位。在生理学中,常常把动作电位看作是细胞兴奋的标志。对于神经细胞和肌细胞的动作电位变化,现在已经有了较多的了解。但对机体内其他细胞的动作电位还研究得很少。

神经细胞和肌细胞兴奋时发生的动作电位变化,可以用高度灵敏的电生理学仪器记录下来,描绘成动作电位曲线。这个曲线的第一部分是一个迅速发生和迅速消逝的较大的负电位波动,上升波和下降波都极其陡峭,叫做锋电位。锋电位消逝后,膜两侧的电位差并不立即恢复到原来的静息电位的水平,而是在较长时间内离开原有水平发生微小的升高和降低的波动,构成曲线的第二部分。这个部分总称为后电位。后电位又区分为两部分:先出现的是负后电位,这时膜两侧表现为微小的负后电位波动;接着出现的是正后电位,这时膜两侧表现

出更加微小的正电位波动。负后电位的强度一般小于锋电位的十分之一，但持续时间比锋电位长得多。正后电位的强度比负后电位更小，但持续时间却比负后电位更长。有些神经细胞只有正后电位，没有负后电位。心肌细胞只有负后电位，没有正后电位。

锋电位和后电位反映着细胞兴奋周期的不同时期。锋电位是细胞兴奋活动的表现；后电位是细胞完成兴奋活动后进行恢复过程的反映。

动作电位变化的各个不同时期，与前面提到的细胞兴奋后经历的兴奋性变化过程有十分密切的关系。锋电位出现的绝大部分时间与绝对不应期相当。出现锋电位下降波的最后一段时间与相对不应期相当。负后电位出现的时间相当于超常期。正后电位出现的时间与低常期相当。

必须指出：体内的某些感受器细胞、部分腺细胞和平滑肌细胞、神经细胞的突触后膜和骨骼肌细胞的终板膜，在受到刺激时不产生上述形式的动作电位，而只能使原有的静息电位发生微弱和缓慢的波动。这类电位分别称为感受器电位、慢电位、突触后电位或终板电位。它们的共同特点是电反应的强度与刺激强度有依从关系，不表现不应期，一般只局限在受刺激的局部而不象动作电位那样可以传播。但这类局部电位在一定条件下通过时间和空间总和作用，能够激发产生动作电位。

(二) 动作电位的发生机理 当神经细胞或肌细胞受到阈刺激的作用而兴奋时，细胞膜对 Na^+ 的通透性突然发生瞬间的增大。膜外的 Na^+ 就依靠膜内外原有的 Na^+ 浓度差和外正内负的电位差的推动，迅速向膜内扩散，形成 Na^+ 的内向电流，直到膜内外的 Na^+ 浓度差及其所形成的电位差这两种互相抗衡的力量达到新的电-化学平衡为止。这时膜内外的极化发生反转，即膜内电位变为呈正性，膜外电位变为呈负性。在膜内外极化反转的过程中，首先是由于一部分 Na^+ 带着正电荷内流而使膜内外原有的电位差迅速减小和消除静息时的膜的极化状态。这个过程叫做去极化。以后，随着更多的 Na^+ 继续内流，去极化又迅速进一步发展，不但使膜内外原来的极化状态消失，而且使膜内外的极化状态反转。这个过程叫做反极化。 Na^+ 内流所发生的膜的去极化和反极化的全部过程，构成锋电位的上升相。因此，锋电位的上升波主要是 Na^+ 内流所形成的跨膜电位。它大致与 Na^+ 的平衡电位相接近。这种电位的幅度和形成速度主要决定于膜对 Na^+ 的通透性和膜内外的 Na^+ 浓度差和电位差。在神经细胞和肌细胞中，它的大小约为 $+30\text{mV}$ 到 $+60\text{mV}$ 。

随后，膜对 Na^+ 的通透性迅速回落到正常水平，同时膜对 K^+ 的通透性迅速增大。膜内外的 K^+ 浓度差和反极化所形成的膜内外电位差就推动 K^+ 带着正电荷迅速向膜外扩散，形成 K^+

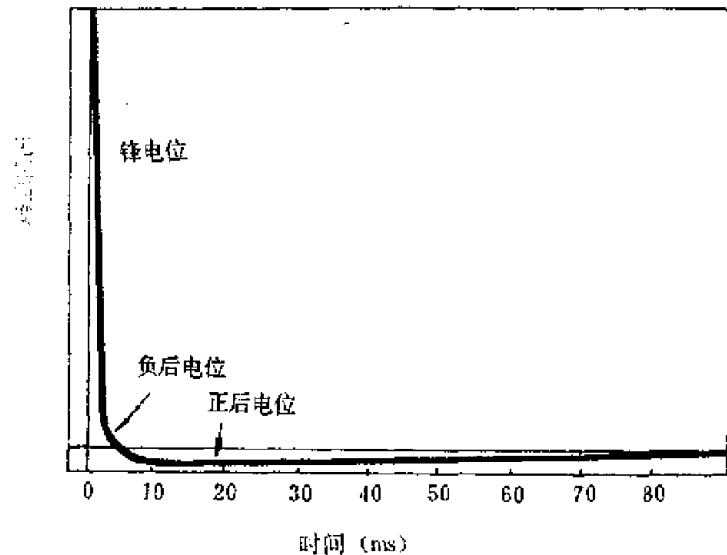


图 1-2 A 类神经纤维的动作电位曲线
“0”处是受刺激的时间，正后电位的幅度特别加以放大

的外向电流,使膜内电位不断下降,直到大致恢复静息电位的水平。这个过程叫做复极化。它构成锋电位的下降相。

由于在锋电位期间发生了 Na^+ 内流和 K^+ 外流的被动性离子转运,所以在锋电位结束时,膜内 Na^+ 和膜外 K^+ 的浓度都比正常时有所增加。锋电位后,在 ATP 分解供能的条件下,通过钠-钾泵的运转,把膜内增多的 Na^+ 压出膜外,同时把膜外增多的 K^+ 吸进膜内,直到膜内外的 Na^+ 和 K^+ 浓度完全恢复静息状态的水平为止。在这个过程中进行的 Na^+ 和 K^+ 的主动性转运,构成后电位时相。

(三) 动作电位的传播 神经细胞和肌细胞的某一部位在兴奋和产生动作电位后,这种动作电位并不停留在局部,而是沿着细胞的表膜以一定的速度传播到同一个细胞的其他各部。在心肌细胞和大多数平滑肌细胞中,动作电位甚至还可以从一个肌细胞传播到另一个肌细胞。

动作电位之所以能够传播,是由于在兴奋部位与邻接的静息部位之间发生电位差而产生局部电流,即动作电流。锋电位一般是 $+40\text{mV}$,静息电位一般是 -70mV ,因此兴奋部位与邻接的静息部位将产生波幅达 110mV 的电位差。这样大的电位差必然会在兴奋部位与邻接的静息部位之间产生相当强的动作电流。由于这种局部性的动作电流显著地大于阈刺激,所以它本身就将作为一个新刺激,引起邻接部位发生兴奋。新进入兴奋状态的部位也发生动作电位,与下一个邻接区又出现局部电位差和动作电流。这样又接着再刺激下一个邻接区,使它进入兴奋状态。这种过程沿着细胞的表膜顺序地、一次又一次地重复着,使动作电位沿着细胞的整个表膜传播和引起整个细胞兴奋。这就是动作电位传播的局部电流学说。神经细胞和肌细胞所以被叫做电兴奋细胞,其原因也在于此。

复习参考题

一、判断题 下列各小题内容叙述正确的,于题后的括号内划“√”号,错误的划“×”号。

1. 细胞的静息电位大约相当于 K^+ 的平衡电位。()
2. Na^+ 内流所发生的膜的去极化和反极化的全部过程,构成动作电位的锋电位上升相。()
3. 细胞的静息电位大约相当于 Na^+ 的平衡电位。()
4. 动作电位变化的不同时期,与细胞兴奋后经历的兴奋性变化过程有密切关系。锋电位出现的绝大部分时间与相对不应期相当。()
5. 体液调节仅指的是激素调节。()

二、填空题

1. 动物生理学研究三个水平是: (1) 分子和细胞水平; (2) ; (3) 整体或环境生理学水平。
2. 动物生理学所进行的动物实验方法,归纳起来不外乎 () 实验和慢性实验两种方法。
3. 细胞每次受到刺激而发生一次兴奋后,它的兴奋性一般经历绝对不应期; (); 超常期和低常期四个阶段的变化。
4. 机体功能的调节方式,规纳起来有三种:即 (); 体液调节和自身调节。
5. 神经调节的特点是迅速而准确,但作用范围 (), 持续时间 ()。

三、单项选择题

1. 细胞处于静息状态时，细胞膜内外的电位呈现（ ）。
- a. 极化状态； b. 去极化状态； c. 反极化状态； d. 超级化状态
2. 神经细胞的静息电位相当于（ ）。
- a. Cl^- 的平衡电位； b. K^+ 的平衡电位； c. Na^+ 的平衡电位； d. Ca^{++} 的平衡电位
3. 神经细胞动作电位中，锋电位的上升支主要是（ ）。
- a. Na^+ 内流形成的； b. Cl^- 内流形成的； c. K^+ 外流形成的； d. Ca^{++} 内流形成的。
4. 神经细胞动作电位复极化波的形成原因是（ ）。
- a. Na^+ 外流； b. Ca^{++} 外流； c. K^+ 外流； d. Cl^- 外流
5. 动作电位中，锋电位下降波的最后一段时间与细胞兴奋性变化过程（ ）相当。
- a. 绝对不应期； b. 相对不应期； c. 超常期； d. 低常期

四、名词解释

1. 兴奋性； 2. 刺激； 3. 反应； 4. 兴奋； 5. 抑制； 6. 适宜刺激； 7. 不适宜刺激； 8. 刺激的阈值； 9. 神经调节； 10. 体液调节； 11. 静息电位； 12. 动作电位

五、简答题

简述神经纤维的强度-时间曲线

（张子成）