

畜牧、兽医专业基本教材

家畜生理学

李鉴轩 主编

青海人民出版社

畜牧、兽医专业基本教材

家畜生理学

李鉴轩 主编

黄河人民出版社

1988年·第1版

畜牧、兽医专业基本教材

家畜生理学

李鉴轩 主编

*

青海人民出版社出版

(西宁市西关大街86号)

青海省新华书店发行 青海新华印刷厂印刷

*

开本: 787×1092毫米 1/16 印张: 21 插页: 2 字数: 468,000

1988年8月第1版 1988年8月第1次印刷

印数: 0,001—4,120

ISBN 7-225-00160-4/S·7

定 价 3.80元

编写说明

这本基本教材及所附的实验指导是西北五省(区)农(牧)业高校的同志共同完成的。编写这本书的缘由是大学深感教学中迫切需要有一本基本符合专业要求、能在70学时讲完和适合大二学生学习的基本教材。

从这一愿望和要求出发,经过认真地讨论研究,一致认为,编写这本教材必须努力运用辩证唯物主义的观点,从实际出发,在整体构思上想办法,在结构体系上找突破,在内容选择上下工夫,努力做到少而精。

根据这一共同认识,首先讨论确定编写提纲。这个提纲详细规定了全书章节的数目、名称、顺序、课时和字数,以及对各章节内容深度和广度的原则要求。此外,还对专业术语、名称、编写体例和计量单位等商定了统一规范。

在整体构思上,取消了传统的绪论一章,将其必要保留的内容进行分散安排,而代之以细胞的兴奋性作为开头,使学生先有一些细胞水平的概念,特别是生物电现象的概念,为进一步学习以后各章中电生理的内容打下初步基础。以后的各章实际包括三大片块:从第二到第七章是按照新陈代谢的概念,介绍机体由外界环境摄入各种营养物质到将代谢产物排出的全过程;第八、九章是介绍机体机能调节;第十、十一章是介绍延续后代问题。在结构体系上,试图突破按照系统生理学叙述的格局,进而改变对一些章节名称的提法和内容的组合方式,以引导学生能较多地从功能方位认识家畜生理过程。在与先行课的联系上,采用离联于用的原则,较大程度地消除了重复或重叠现象。为了使插图紧扣内容,简洁实用,风格一致,对所选定的部分插图,从标题到内容都进行了必要的修改。为便于学生学习专业外文,在全书生理专业名词第一次出现时都附以英文,以便直接进行中英文对照,而不需另行查阅外文索引或词典。此外,全书从整体、深度和某些科学内容上,都尽量注意结合西北地区的生产实际。

本书所附的实验指导,只选留了52个项目。这些项目是根据当前的教学条件和学时选定的,并留有适当的余地。在文字表达和编写方法上,力求符合培养学生独立思考和实际操作能力,以及减轻学生负担的原则精神。

本书承甘肃农业大学张祥珍教授审阅,西北农业大学魏琦同志绘制插图,特别是青海省教育厅、青海畜牧兽医学院给予指导和支持,在此,我们一并深表谢意。

由于我们水平有限,编写时间较短,内容上可能有失误之处,敬希惠予指正。

编者

一九八七年九月

目 录

第一章 细胞的兴奋性	(1)
第一节 兴奋性	(1)
一、兴奋性的概念.....	(1)
二、刺激与反应.....	(2)
三、兴奋性的变化.....	(4)
第二节 生物电现象	(5)
一、静息电位.....	(5)
二、动作电位.....	(7)
第三节 生物信息传递	(9)
一、神经信息传递.....	(9)
二、激素信息传递.....	(11)
第二章 消化	(12)
第一节 机械性消化	(12)
一、采食、咀嚼和吞咽.....	(12)
二、胃肠运动.....	(13)
第二节 化学性消化	(18)
一、唾液.....	(18)
二、胃液.....	(19)
三、胰液.....	(21)
四、胆汁.....	(22)
五、肠液.....	(22)
第三节 微生物消化	(23)
一、瘤胃的微生物消化.....	(23)
二、盲肠的微生物消化.....	(27)
第四节 消化活动的调节	(27)
一、神经性调节.....	(28)
二、体液性调节.....	(33)
第五节 吸收	(35)

一、吸收的部位.....	(35)
二、吸收的机理.....	(35)
三、各类物质的吸收.....	(36)
第三章 呼吸	(39)
第一节 肺通气	(39)
一、呼吸器官的功能.....	(40)
二、肺容量和肺通气量.....	(41)
三、肺通气的动力.....	(43)
四、肺通气的阻力.....	(45)
五、呼吸类型和呼吸音.....	(46)
第二节 气体的交换和运输	(47)
一、气体的交换.....	(47)
二、气体的运输.....	(49)
第三节 呼吸运动的调节	(54)
一、各级呼吸中枢.....	(54)
二、呼吸运动的反射性调节.....	(56)
三、呼吸运动的化学感受性调节.....	(57)
四、运动时呼吸的变化及调节.....	(58)
五、高原地区动物呼吸的特点.....	(58)
第四章 体液	(60)
第一节 体液与血液	(60)
一、体液和内环境.....	(60)
二、血量.....	(61)
三、血液的组成及性状.....	(61)
第二节 血浆	(62)
一、血浆的成分和功能.....	(62)
二、血浆的理化特性.....	(64)
第三节 血细胞	(65)
一、红细胞.....	(65)
二、白细胞.....	(69)
三、血小板.....	(73)
第四节 血液凝固与纤维蛋白溶解	(75)
一、血液凝固.....	(75)
二、纤维蛋白溶解.....	(79)
第五节 血型	(80)
一、红细胞的凝集反应和血型.....	(80)
二、ABO血型系统和Rh血型系统.....	(81)

三、家畜的血型.....	(82)
第五章 循环	(84)
第一节 心脏生理	(84)
一、心肌的生物电现象.....	(84)
二、心肌的生理特性.....	(86)
三、心脏的活动.....	(90)
四、心电图.....	(94)
第二节 血管生理	(97)
一、血流.....	(97)
二、血压.....	(98)
三、脉搏.....	(101)
四、微循环.....	(102)
五、组织液的生成.....	(104)
第三节 心血管活动的调节	(106)
一、神经调节.....	(108)
二、体液调节.....	(110)
三、自身调节.....	(111)
附：淋巴循环.....	(112)
一、毛细淋巴管的组织学特点.....	(112)
二、影响淋巴循环的因素.....	(112)
三、淋巴循环的生理意义.....	(113)
第六章 能量代谢和体温	(114)
第一节 能量代谢	(114)
一、能量的来源和去路.....	(114)
二、能量代谢的测定.....	(115)
三、能量代谢计算.....	(116)
四、影响能量代谢的因素.....	(118)
五、静止能量代谢.....	(119)
第二节 体温	(120)
一、家畜的体温.....	(120)
二、产热与散热.....	(121)
三、体温的调节.....	(122)
第七章 肾脏的排泄	(124)
第一节 尿的生成及其影响因素	(124)
一、肾脏的组织学特点.....	(124)
二、尿生成的过程.....	(127)
三、影响尿生成的因素.....	(131)

第二节 尿的浓缩与稀释	(133)
一、尿液浓缩和稀释的机理	(134)
二、尿液浓缩和稀释的过程	(137)
第三节 尿生成的调节	(137)
一、肾血流量的调节	(137)
二、肾小管活动的调节	(138)
第四节 尿的排出	(140)
一、膀胱和尿道的神经支配及其作用	(140)
二、排尿反射	(141)
第五节 肾脏的其它功能	(141)
一、调节酸碱平衡	(142)
二、活化维生素D ₃	(143)
三、促进红细胞生成	(144)
四、调节动脉血压	(144)
第八章 神经的调节	(145)
第一节 神经调节的基本方式	(145)
一、反射	(146)
二、神经纤维	(145)
三、突触与突触传递	(149)
四、反射中枢	(153)
五、反射活动的协调	(157)
第二节 神经系统的感觉功能	(158)
一、感受器	(158)
二、传入系统	(159)
三、大脑皮层的感觉分析功能	(161)
第三节 神经系统对躯体运动的调节	(163)
一、各级中枢对躯体运动的调节	(163)
二、骨骼肌的收缩	(171)
第四节 神经系统对内脏活动的调节	(178)
一、植物性神经系统	(178)
二、各级中枢对内脏活动的调节	(182)
第五节 脑的高级功能	(184)
一、条件反射	(184)
二、动力定型	(186)
三、神经活动的类型	(186)
四、睡眠	(187)
第九章 激素的调节	(190)

第一节 激素的概念	(190)
一、激素.....	(190)
二、激素的分类.....	(191)
三、激素作用的特点.....	(194)
四、激素作用的原理.....	(194)
五、激素分泌的调节.....	(196)
六、关于激素的几个共同概念.....	(196)
第二节 下丘脑的内分泌机能	(197)
一、下丘脑与垂体的机能联系.....	(197)
二、下丘脑激素的特征及作用.....	(198)
第三节 垂体	(199)
一、垂体的结构特征.....	(199)
二、腺垂体.....	(201)
三、神经垂体.....	(204)
第四节 甲状腺	(205)
一、甲状腺素的合成、贮存与转运.....	(206)
二、甲状腺激素的生理功能.....	(208)
三、甲状腺机能的调节.....	(209)
第五节 甲状旁腺和甲状腺C细胞	(211)
一、甲状旁腺.....	(211)
二、甲状腺C细胞和降钙素.....	(212)
第六节 胰岛	(213)
一、胰岛素.....	(213)
二、胰高血糖素.....	(215)
第七节 肾上腺	(216)
一、形态结构.....	(216)
二、肾上腺皮质激素.....	(217)
三、肾上腺髓质激素.....	(221)
第八节 其它内分泌激素	(223)
一、前列腺素.....	(223)
二、胸腺.....	(224)
三、松果体.....	(225)
第十章 生殖	(227)
第一节 概述	(227)
一、初情期和性成熟.....	(227)
二、性季节.....	(228)
第二节 性细胞的生成	(228)

一、卵子的生成.....	(238)
二、精子的生成.....	(231)
第三节 性周期.....	(234)
第四节 受精、妊娠.....	(235)
一、受精.....	(235)
二、妊娠.....	(238)
第十一章 泌乳	(240)
第一节 乳腺的结构和发育.....	(240)
一、乳腺的结构特点.....	(240)
二、乳腺的发育及其调节.....	(241)
第二节 乳的生成.....	(242)
一、乳的生成过程.....	(242)
二、乳生成的调节.....	(243)
第三节 排乳.....	(243)
附一 家禽生理特点	(245)
附二 家畜生理学实验指导	(271)

这本教材旨在介绍正常家畜的生命活动及其活动规律的基本内容,这些内容是畜牧、兽医专业学生应该掌握和经过努力能够掌握的。

家畜生命活动的发生、发展或终止都是按照一定的客观规律进行的,我们将从分子和细胞的水平、器官和系统的水平,以及机体的整体水平加以适当的综合介绍。

认识这些客观规律,除了便于学习后续课程以外,主要的还在于运用这些客观规律去分析、研究和解决畜牧业生产中遇到的问题,以促进畜牧业的发展。

第一章 细胞的兴奋性

在讲述家畜的各种生命活动及其规律性之前,有必要先对细胞的兴奋性加以简介。这是由于家畜机体是由极多不同的细胞构成的,一切活细胞都具有兴奋性,它们的兴奋性是各种生命活动发生的基础,也是细胞间进行通讯联系的先决条件。因此,先对细胞的兴奋性有所了解是十分必要的。

第一节 兴奋性

一、兴奋性的概念

细胞的兴奋性(excitability)是指细胞对于刺激能够发生反应的能力或特性。这种特性只存在于活的细胞,它是细胞能够表现活动的基础。但是机体内各种不同的细胞,它们兴奋性的高低却是不同的。在各种细胞中以神经细胞、肌细胞和腺细胞的兴奋性较高。因此,将这些细胞称为可兴奋细胞(excitable cell)。可兴奋细胞只是生理学中的一个特定概念,用以表述上边所说的兴奋性较高的三种细胞,但不意味其它的细胞不存在兴奋性。

在可兴奋细胞中,又以神经细胞的兴奋性最高。神经细胞的这一特性对于神经系统能够对机体发挥重要的调节作用关系极大。在本章的以后部分中,将侧重讲述神经细胞有关这方面的内容。

各种细胞的兴奋性并不都是固定不变的。在一定条件下,可以引起其发生一定程度的改变,如在体内温度降低时,细胞的代谢速度变慢,其兴奋性就随之降低。临床上所应用的“低温麻醉”就是这个道理。此外,在细胞受到刺激后,其兴奋性即发生规律性

的变化(详见本节兴奋性的变化)。

细胞兴奋性的存在、维持和改变,都是由细胞的新陈代谢过程决定的。当细胞的新陈代谢过程改变时,其兴奋性即随之改变;如果新陈代谢停止,其兴奋性也就随之消失。

二、刺激与反应

上述细胞的兴奋性只是细胞的一种属性,它的存在只有在细胞受到刺激时才能表现出来。换言之,细胞具有兴奋性是细胞受到刺激能够产生反应的先决条件,同时,兴奋性又需通过刺激与反应才能得以认识。

(一)刺激的意义和种类 刺激(stimulus)是指能被细胞感受并产生反应的各种环境因素的变化。这里不提环境因素而提环境因素的变化,乃是由于一切环境因素都是变化着的事物。这些变化着的环境因素对细胞的刺激作用,实质上是以不同的能量形式对细胞的作用。按照刺激的性质或刺激的能量形式,可将刺激分为三类:(1)物理性刺激,包括机械的、温度的、电的、声的、光的和放射性的刺激;(2)化学性刺激:包括各种溶液、气体、氢离子浓度和激素等刺激;(3)生物性刺激,包括微生物和寄生虫等刺激。在生理研究中,特别是对肌肉和神经的研究中,最多采用的是电刺激。因为电刺激最方便,并可对刺激强度、时间和频率等加以有效而精确的控制。

(二)引起细胞反应的条件 细胞能否对刺激产生反应,并不单纯由刺激条件决定,还需有细胞方面的条件存在。即细胞产生反应是由细胞和刺激两方面的情况共同决定的。

从细胞方面讲,又包括:(1)细胞的机能状态。细胞在某些情况下,如在绝对不应期中,任何强度的刺激都不能使之反应。(2)细胞对刺激性质的要求。感觉细胞往往只能接受某一特定性质的刺激,如视网膜细胞只能接受一定波长的光波刺激,内耳听细胞只能接受一定频率的声波刺激,等等。这些刺激就称为这些细胞的适宜刺激。相反,这些细胞不能接受的其它性质的刺激,称为这些细胞的非适宜刺激。(3)细胞对刺激强度和刺激作用时间的要求。过强或过弱的刺激都不能引起细胞产生反应。

从刺激方面讲,欲引起细胞产生反应,必须具有一定的强度和刺激作用时间。但须指出,刺激引起细胞产生的反应方式,为肌细胞的收缩和腺细胞的分泌等,是由不同的细胞决定的,它与刺激的种类和性质无关。

1.刺激强度 根据刺激引起细胞反应的情况,可将刺激分为阈刺激、阈上刺激和阈下刺激。

阈刺激 阈刺激是指刚能引起细胞产生反应的最小刺激强度。这一强度值,称为阈值(threshold)。各种细胞的阈值是不同的。兴奋性较高的细胞,其阈值较低;而兴奋性较低的细胞,则阈值较高。也就是说,对兴奋性较高的细胞,只需用较小强度的刺激,即可引起其反应;而对兴奋性较低的细胞,则需用较大强度的刺激才能引起其反应。

阈上刺激 阈上刺激 (suprathreshold stimulus) 是指刺激强度大于阈刺激, 而又不是强度过大的刺激。人们通常说的刺激, 一般都是这种刺激。这种刺激的强度并不只是一个, 而是一个范围。在此范围内的任何强度, 都可引起细胞产生反应。应当说明, 这里和以下所说的细胞的反应是有特定含义的, 即它是指能引起细胞产生可传导的动作电位或锋电位。由于任何强度的阈上刺激引起细胞产生的动作电位的大小都是一样的 (详见第二节动作电位), 所以对细胞而言, 任何阈上刺激的效果都是相同的。但对组织而言, 则随阈上刺激强度的增大, 其反应程度则随之增加。

如果刺激强度过大, 则非但不能引起细胞或组织的反应, 甚至会造成它们的损伤, 如以过高温度刺激时, 就会出现这种结果。

阈下刺激 阈下刺激 (subthreshold stimulus) 是指刺激强度低于阈刺激的刺激。这种刺激不能引起细胞产生反应。但这不是说细胞对阈下刺激毫无反应, 只是反应比较微弱, 并局限在受刺激的较小部位内, 而且不能形成动作电位向远处传导。因此, 称为局部反应 (local response), 以区别于细胞的“真正的”反应。

由于局部反应不能向远处传导, 所以它不能成为一种生物信息传递手段。但事物不是绝对的, 如果在第一个阈下刺激所引起的局部反应消失之前, 迅速给予第二个阈下刺激, 则先后出现的两个局部反应可以叠加起来, 而形成一个可传导的动作电位, 这一现象, 称为时间性总和。此外, 机体内相邻细胞同时出现的局部反应, 也可叠加起来, 引起一次可传导的动作电位, 称为空间性总和 (详见第八章)。由此可见, 阈下刺激虽不能直接引起细胞发生反应, 但可通过总和间接地引起细胞发生反应。体内的总和现象在神经系统中极为多见, 其中时间性总和多见于神经系统的外周部分, 空间性总和多见于中枢突触部位。

2. 刺激作用时间 除刺激强度外, 欲引起细胞产生反应, 还需使刺激作用一定的时间。如果刺激作用时间过短, 即使刺激强度达到阈值以上, 也不能引起细胞产生反应。例如, 使用高频电流 (大于20KHZ的正弦电流) 刺激时, 由于单个电震的作用时间过短, 而不能引起细胞产生反应。此外, 如果刺激作用时间过长, 由于细胞可对刺激产生适应, 其兴奋性逐渐降低, 阈值却逐渐升高, 以致原来可以引起细胞产生反应的刺激, 也不再能使细胞产生反应。兴奋性越高的细胞, 越易发生适应。至于适应产生的机理, 目前认为, 它与细胞膜上决定动作电位产生的钠通道处于失活状态有关。

3. 强度-时间曲线 这一曲线是根据研究结果制成的, 可以表现刺激强度与刺激作用时间之间的关系的曲线 (图1-1)。从中可以看出它们之间存在三种主要关系。

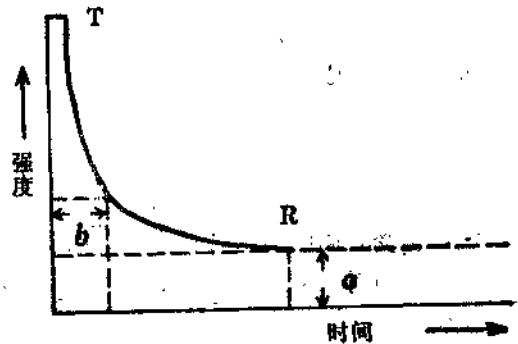


图1-1 强度-时间曲线
a. 基强度 b. 时值

(1) 曲线上的任一点，都表示欲用该点纵坐标所示的刺激强度引起细胞反应时，其刺激作用时间必须达到该点横坐标所示的时间长度；反之，如果欲用该点横坐标所示刺激作用时间引起细胞反应时，则其刺激强度必须达到该点纵坐标所示强度。

曲线上各点共同表明，刺激强度与刺激作用时间之间呈负相关。即刺激强度越大，引起细胞反应所需的刺激作用时间越短；反之，刺激强度越小，则引起细胞反应所需的刺激作用时间越长。

(2) 如果将刺激强度减弱到曲线右侧R点所示的强度以下，则无论将刺激作用时间怎样延长，都不能引起细胞的反应。因而，R点所示的强度，乃是引起细胞反应所需的最小强度，称为基强度(rheobase)。用基强度引起细胞反应时，所需的刺激作用时间最长。

有人主张，将用2倍基强度对细胞进行刺激时，所需的刺激作用时间，称为时值(chronaxie)。利用这一特定时间，作为衡量细胞兴奋性高低的尺度。

(3) 如果将刺激作用时间减小到曲线左侧T点所示的长度以下，则无论将刺激强度怎样增大，也都不能引起细胞的反应。因而，T点所示的刺激作用时间，乃是引起细胞反应所需的最小长度。

各种细胞的强度-时间曲线虽不尽同，但却十分近似。因此，这一曲线对显示细胞的兴奋与刺激和反应之间的各种关系具有普遍意义。

(三) 刺激引起细胞的反应 细胞受到刺激后产生的反应，共有两种表现形式：兴奋和抑制。

1. 兴奋 细胞的兴奋(excitation)表现为细胞由相对静止状态转变为活动状态，或由较弱的活动状态转变为较强的活动状态。例如，肌细胞由不收缩到收缩，由微弱收缩到强烈收缩；腺细胞由不分泌到分泌，由少量分泌到大量分泌。细胞兴奋的出现，是细胞在刺激条件下，其新陈代谢过程增强和加速的结果。

2. 抑制 细胞的抑制(inhibition)表现为细胞由活动状态转变为相对静止状态，或由较强的活动状态转变为较弱的活动状态。例如，肌细胞由收缩到不收缩，由强烈收缩到微弱收缩；腺细胞由分泌到不分泌，由大量分泌到少量分泌。细胞抑制的出现，则是细胞在刺激条件下，其新陈代谢过程减弱和减缓的结果。

应当指出，不论兴奋还是抑制，都是细胞对环境因素变化作出的适应性反应，它们都有重大的生物学意义。

三、兴奋性的变化

在细胞受到刺激的同时和随后的极短时间内，其兴奋性可连续发生四个阶段的规律性变化，即绝对不应期、相对不应期、超常期和低常期。而后细胞的兴奋性又恢复到原来的正常水平。

在绝对不应期内，细胞的兴奋性由正常水平下降至零，故在此时期内，无论给予怎样强大的另一刺激，都不能使细胞产生新的反应。各种细胞绝对不应期的长短并不相同，其中以神经细胞的最短，骨骼肌的次之，心肌细胞的特长，可达200—400毫秒(ms)。

根据绝对不应期的长短，可以判定某细胞在单位时间内能够接受连续刺激并产生反应的最高数额。例如，蛙的坐骨神经在10℃时的绝对不应期为2ms，就意味着它在一秒钟内，最多只能接受500次刺激，产生500次反应。

相对不应期的出现，标志了细胞兴奋性开始并逐渐恢复，但还未能恢复到原来的正常水平。如果在此期间给予原能引起反应的阈刺激，却不再能够使之反应，但给予强度更大的刺激，则可能使之反应。

超常期和低常期是细胞兴奋性恢复过程中发生的微高或微低于正常兴奋水平的波动性变化阶段。

总之，细胞受到刺激后所发生的细胞兴奋性变化，虽然非常短暂，但就不同细胞而言，仍有长短不同。兴奋性较高的细胞，其兴奋性变化历时较短，反之，历时就较长。

第二节 生物电现象

上节提到的细胞的兴奋性，它的本质是什么？目前认为，细胞的兴奋性是与细胞膜处存在的生物电现象有关。

生物电广泛地存在于一切活细胞。它有两种表现形式：一是细胞安静时的静息电位，另一是细胞受到刺激时产生的动作电位。静息电位是动作电位产生的基础，而动作电位则是细胞兴奋的标志。

一、静息电位

(一) 静息电位的概念 在用电生理学方法对安静状态下的神经纤维进行测量时，如将微电极和参考电极都放在细胞膜的外表面，无论置于何处，电位差均为零，这表明膜的外表面各点都存在相等的电位。如将微电极刺入膜内，就立即出现-70毫伏(mV)的电位差，这表明膜内外存在不相等的电位，其极化都是膜外为正，膜内为负。对于这种膜两侧所维持的外正内负的状态，称为极化(polarization)(图1-2A)；而将这种安静状态下，细胞膜内侧所呈现的电位差，称为静息电位(resting potential)，又称膜电位(membrane potential)。

如果规定膜外电位为零，则膜内电

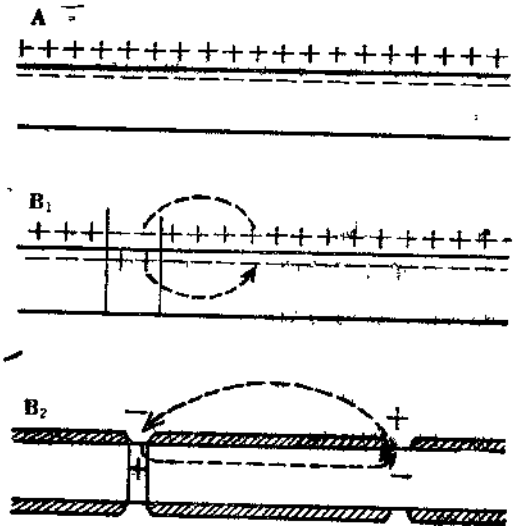


图1-2 静息电位和动作电位

A 静息电位 B₁ 无髓神经纤维上的传导 B₂ 有髓神经纤维上的跳跃传导

位均为负值。

各种细胞只要处于正常的新陈代谢状态，它们的静息电位就分别维持在一个相对稳定的水平。但可由于某种原因，使其静息电位增大或减小。不论增大或减小，均指其绝对值的增减。例如，静息电位由 -90mV 改变为 -70mV 时，就是静息电位减小；反之，就是增大。静息电位的减小，称为去极化（depolarization）；静息电位的增大，称为超极化（hyperpolarization）。

（二）静息电位的成因 静息电位是由于细胞内外各种离子的不均匀分布和安静状态下细胞膜对各种离子通透性的差异造成的。

在正常情况下，细胞内液中的 K^+ 浓度和带负电荷的蛋白质浓度，分别比细胞外液中的约高30倍和10倍；而细胞外液中的 Na^+ 浓度和 Cl^- 浓度却又都比细胞内液中的高约20倍。这就形成了细胞膜内外两侧各离子的浓度差，也称浓度梯度。由于这种浓度梯度的存在，就使膜两侧的上述离子都有可能从浓度高的一侧，向浓度低的一侧扩散。但由于 Na^+ 、 K^+ 等都是亲水性物质，它们都不能通过细胞膜的疏水的类脂层，所以，它们的扩散需要细胞膜上一定物质的帮助。这种物质，称为载体（carrier）。依靠载体进行的扩散，称为易化扩散（facilitated diffusion）。

载体是一种贯通膜内外的嵌入蛋白质（也有一小部分是蛋白质物质）。一种载体一般只与某一种离子或分子具有特异的亲和力，它们结合后可使其化学空间结构发生改变（变构现象），于是形成一条专属该离子或分子通过的通道，称为通道蛋白质，简称通道（channel）。通道蛋白质可因某些原因，如在电场力改变的情况下，其构型发生改变，于是引起通道的开放或关闭，以控制膜内外有关分子或离子的进出。

在了解以上情况的基础上，下边就讲述静息电位生成的具体过程。

实验证明，在细胞安静情况下，其膜上的 Na^+ 通道多数处于关闭状态，而 K^+ 通道则多数处于开放状态。膜对 K^+ 的通透性约为 Na^+ 的50—100倍。于是细胞内带有正电荷的 K^+ 便凭借上述膜两侧的浓度势差，由膜内向膜外较大量的进行易化扩散。与此同时，细胞外带正荷的 Na^+ 虽也可微量内移，但它只能部分的抵消 K^+ 外移所造成的膜内负电位。此外，细胞外带负电荷的 Cl^- 虽也有内移趋势，但这种趋势却被大量外移的 K^+ 所带的正电荷所抵消，实际上几乎不出现 Cl^- 的跨膜净移动。

由于各通道开放情况的差异所造成的离子通透量的差异，就逐渐形成了静息电位时的膜外为正，膜内为负的状态。

不过， K^+ 外移的增多是有限度的。这是由于随着 K^+ 外移的增多，一方面膜内外原来存在的 K^+ 浓度梯度不断减小，凭借 K^+ 浓度势差引起的 K^+ 的外移速度相应减缓；另一方面，由于电场的作用，在膜外的 K^+ 和正电荷增多后，使膜外越来越排斥 K^+ 的外移。此外，在膜内 K^+ 和正电荷减少，以及负电荷的相对增多后，又使膜内越来越吸引和牵制 K^+ 的外移。

最后，当膜内外 K^+ 浓度梯度和电位梯度两种互相拮抗的力量达到相等状态时， K^+ 就不再发生跨膜净移动。这时膜两侧的电位差，就是静息电位。由于静息电位主要是由 K^+ 的外移造成的，所以静息电位基本上就是 K^+ 的平衡电位。

二、动作电位

(一) 动作电位的概念 当细胞受到刺激时, 其静息电位可迅速发生改变, 膜两侧出现一系列新的电位变化, 对此电位变化过程, 称为动作电位 (action potential)。动作电位由锋电位 (spike potential) 和后电位 (afterpotential) 组成。后电位又包括负后电位和正后电位 (图1—3)。锋电位是动作电位的主要组成部分, 它是细胞兴奋的标志; 而后电位只是细胞兴奋后恢复过程的电反映。

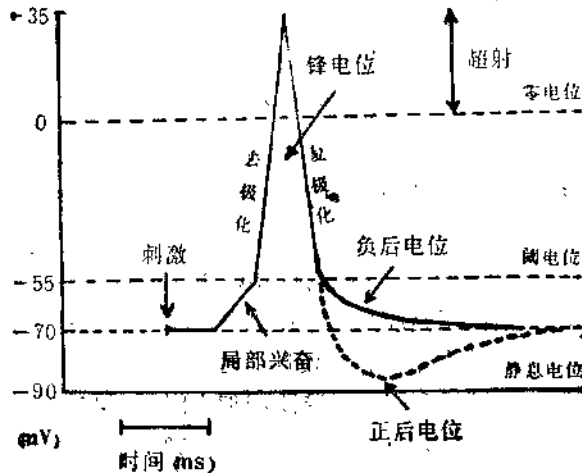


图1—3 动作电位的组成

锋电位包括一个上升相和一个下降相。上升相是细胞受到刺激后发生的。它先由静息水平的 -70mV 减少到 -55mV ,再由 -55mV 迅速减小到 0mV 。在此两个小的阶段,膜处连续发生不同程度的去极化 (depolarization), 直至完全去极化。然后,膜电位又由 0mV 继续迅速发展为正值 ($+35\text{mV}$), 称为超射 (over shoot)。超射出现后,膜电位的极性发生反转,即膜电位由细胞静息状态时的外正内负,改变为外负内正,对此现象,称为反极化 (reversal polarization)。

锋电位的下降相是膜电位向细胞静息状态时的水平恢复的过程,称为复极化 (repolarization)。但在完全恢复到静息水平以前,膜两侧的电位差还要经历一些微小而缓慢的波动,这些波动就是后电位。骨骼肌纤维的后电位就是负后电位,即直接地恢复到静息电位;然而神经细胞则要经过一段超极化后才恢复至静息电位,这段超极化部分称为正后电位。

锋电位出现的全过程仅 1ms 左右,其中绝大部分时间,细胞都不能接受另一刺激而兴奋,与前述细胞兴奋性的变化中的绝对不应期相当。锋电位下降相的最后阶段,约与相对不应期相当。负后电位和正后电位分别与超常期和低常期相当。

(二) 动作电位的成因 实验布置如图1—4。使刺激装置的膜外电极为负,刺入膜