

鱼类生理学

——全国高等农林专

● 赵维信 主编

● 渔业类专业

● 高等教育出版社



高等教育出版社



全国高等农林专科统编教材

鱼类生理学

渔业类专业

赵维信 主编

高等教育出版社

(京)112号

主 编 赵维信(上海水产大学)
编 者 江兴权(湛江水产学院)
 桂远明(大连水产学院)
 周洪琪(上海水产大学)
审稿人 王义强(主审,上海水产大学)
 何大仁(厦门大学)

全国高等农林专科统编教材

鱼类生理学

渔业类专业

赵维信 主编

高等教育出版社出版

新华书店总店科技发行所发行

四川省金堂新华印刷厂印装

开本 787×1092 1/16 印张 14.5 字数 331 000

1992年10月第1版 1994年8月第3次印刷

印数 3 839—5 862

ISBN 7-04-003998-2/Q·200

定价 6.10 元

出版说明

高等农林专科教育是高等农林教育体系中一个相对独立、不可缺少的层次。

我国高等农林专科教育,自进入80年代以来,有了长足发展,在校人数迅速增加,为适应发展的需要,改变教学多年来一直借用本科教材的局面,建设具有农林专科教育特色的教材体系,经国家教委批准,于1986年7月成立全国高等农林专科基础课程教材委员会,并在全国高等农林专科教育研究协作组制定的农林专科生培养基本要求和部分专业教学计划以及课程教学基本要求的基础上,首批组织统编了49种教材。

本批教材力求体现农林专科生培养基本要求,突出应用性,加强实践性,强调针对性,注意灵活性;遵循教学规律,具有科学性、系统性,由浅入深,循序渐进,理论联系实际;既具有广泛的适应性,又具有先进性和时代特征。

这批教材在适用农林专科教育的修业年限上,兼顾了二、三年制的需要,同时可供电大、函授等专科教育和中等专业学校教师,以及有关科技人员参考。

这批教材的编审出版是在国家教委高教司直接领导下进行的,并得到农业出版社、高等教育出版社、中国林业出版社、四川科学技术出版社、广西科学技术出版社、东北农业大学出版社的通力合作与大力支持,在此深致谢意。

本教材的编审出版,不仅是为了解决部分课程教学所用教材的有无问题,而更重要的是在新的历史条件下,为建设具有高等农林专科教育特色的教材体系探索路子,试图提供一些有益的尝试,故缺点错误在所难免,恳望各校在使用过程中提出宝贵意见,以便再版时作进一步修改。

全国高等农林专科基础课程教材委员会

1990年

前 言

近二三十年来,鱼类生理学发展非常迅速,主要由于鱼类养殖、天然水域鱼类资源增殖及海洋资源的开发利用等生产活动越来越为人们广泛重视,并要求有一定的科学理论指导生产实践。而长期来,大学专科鱼类生理学教学无一本以反映专科教学要求,适合专科教学特点为内容的教材,而是借用大学本科教材进行教学,为此,编写一本适合于我国水产专科教学用的鱼类生理学教材实属一项紧迫的任务。本教材力求在内容的深度和广度上适合专科的培养目标与要求,在叙述基本理论的基础上,注重突出学科的应用性。在编写中把生理学基础与鱼类生理学内容结合在一起,把鱼类生理学理论与其在水产养殖、捕捞业中的应用结合起来。对某些在鱼类方面尚缺乏的内容,结合有关高等动物的生理活动规律予以充实和借鉴,以便为学科的进一步发展提供参考。

本书的绪论、排泄与渗透压、内分泌、生殖诸章由赵维信编写;神经与肌肉的一般生理、中枢神经系统两章由江兴权编写;血液与血液循环、消化与吸收两章由桂远明编写;感觉机能与感觉器官、能量代谢与营养、呼吸诸章由周洪琪编写。本书最后附有实验。

上海水产大学王义强教授和厦门大学何大仁教授为本书审稿人;陈雪怡、丁镇芬同志为本书绘制部分插图,谨在此致以深深的谢意。由于编者水平有限,编写中虽力求尽力,但遗漏及错误之处在所难免,希各位读者惠予指正和提出宝贵意见。

编 者

1990.11

目 录

第一章 绪论 1	八、中枢抑制.....35
一、生理学的任务及其研究对象..... 1	第二节 中枢神经系统的机能37
二、鱼类生理学与水产养殖和捕捞业的关系..... 1	一、脊髓.....37
三、鱼类生理学的发展简况..... 2	二、延脑.....39
四、生理学的研究方法..... 3	三、小脑.....40
第二章 神经与肌肉的一般生理 4	四、中脑.....42
第一节 神经与肌肉的兴奋性 4	五、间脑.....43
一、兴奋性与兴奋..... 4	六、端脑.....43
二、引起兴奋的刺激条件..... 5	第三节 神经系统对内脏机能的调节44
三、兴奋性的变化..... 6	一、植物性神经系统的解剖学与机能特征.....14
第二节 神经冲动的传导与传递 7	二、植物性神经系统的机能.....45
一、细胞的静息电位与动作电位..... 7	三、植物性神经末梢的兴奋传递.....46
二、静息电位与动作电位产生的原理..... 9	第四章 感觉机能与感觉器官43
三、动作电位的传导.....11	第一节 概述43
四、神经传导的一般特性.....12	一、感受器与感受器的分类.....43
五、神经-肌肉接头的兴奋传递.....13	二、感受器的一般生理特征.....48
第三节 肌肉的收缩14	第二节 视觉49
一、骨骼肌的微细结构.....11	一、眼的结构.....49
二、肌肉收缩的原理.....16	二、物象的形成与眼折光的调节.....50
三、骨骼肌的兴奋-收缩耦联.....17	三、视网膜的感光机能.....51
四、肌肉收缩的机械变化.....18	四、颜色视觉.....54
五、肌肉收缩的代谢.....20	五、鱼类的趋光及光诱捕鱼.....55
第四节 鱼类的放电22	第三节 位听侧线觉55
一、电鱼的种类和分布.....22	一、位听侧线感觉器官的结构.....55
二、发电器官的结构及其神经支配.....22	二、听觉.....56
三、发电器官的放电原理.....24	三、位觉.....57
四、电鱼放电功能的生理意义.....25	四、侧线觉.....58
第三章 中枢神经系统28	五、鱼类的趋声及声诱捕鱼.....58
第一节 中枢神经系统总论28	第四节 化学感觉58
一、中枢神经系统的组成.....28	一、嗅觉.....59
二、神经元的结构与分类.....29	二、味觉.....60
三、突触与突触传递.....29	三、一般化学感觉.....62
四、中枢神经递质.....32	四、化学感觉的行为机能.....62
五、反射的概念.....32	第五章 血液与血液循环64
六、中枢神经元的联系方式.....33	第一节 机体内环境及血液机能64
七、兴奋在中枢内传布的特征.....34	一、内环境相对稳定性.....64

二、血液的组成	66	第七章 消化与吸收	103
三、血液的机能	66	第一节 概述	103
第二节 血浆及血细胞生理	67	一、消化机能的进化	103
一、血浆的化学成分	67	二、消化管平滑肌的一般生理特性	103
二、血液的理化特性	69	三、消化管平滑肌的电生理特性	104
三、红细胞生理	70	四、消化管平滑肌的机能合胞体特性	104
四、白细胞生理	73	第二节 口腔与食道消化	105
五、血栓细胞	74	一、咀嚼	105
第三节 血液凝固与纤维蛋白溶解	75	二、吞咽	105
一、血凝的基本过程	75	三、蠕动	105
二、纤维蛋白的溶解	75	四、唾液腺和唾液	105
第四节 心脏生理	76	第三节 胃内消化	106
一、心脏的结构	76	一、胃的运动	106
二、心肌的生物电现象	77	二、胃腺及胃液	107
三、心肌的生理特性	78	三、胃液分泌的调节	108
四、心动周期与心电图	82	第四节 肠内消化	109
第五节 血管生理	84	一、肠的运动	109
一、血管的类型及机能特点	84	二、胰腺和胰液	110
二、血压与血流阻力	85	三、肝和胆汁	112
第六节 心血管活动的调节	85	四、肠腺和肠液	113
一、神经支配与神经调节	85	第五节 吸收	114
二、反射性调节	86	一、吸收部位及吸收机制	114
三、体液性调节	87	二、主要营养物质的吸收	115
第六章 呼吸与鳃	88	三、消化吸收率	116
第一节 鳃的呼吸	88	第八章 能量代谢与营养	122
一、鳃的结构	88	第一节 能量代谢	122
二、呼吸运动	89	一、营养物质的产能代谢	123
三、呼吸频率	90	二、能量的转移、贮存和利用	123
第二节 气体交换与运输	91	三、能量代谢测定的原理和方法	123
一、气体交换	91	四、标准代谢	126
二、气体运输	92	五、影响能量代谢的因素	126
第三节 呼吸运动的调节	96	六、饲料能量在鱼体内的演变	129
一、呼吸中枢	96	第二节 鱼类对营养物质的需要	131
二、呼吸运动的反射性调节	97	一、蛋白质	131
三、化学感受性呼吸反射	97	二、脂肪	133
四、环境理化因素对呼吸机能的影响	93	三、糖	135
第四节 鳃	98	四、维生素	135
一、鳃的结构	93	五、无机盐	138
二、鳃的充气和排气	99	六、鱼用配合饲料配方的介绍	138
三、鳃的机能	100	第九章 排泄与渗透调节	142

第一节 肾的泌尿机能	142
一、肾单位的基本结构与机能特点	142
二、尿的形成	145
三、肾泌尿机能的调节	148
第二节 含氮废物的排泄	149
一、氨(NH ₃)的排泄	150
二、尿素(H ₂ N— $\overset{\text{O}}{\parallel}$ —NH ₂)的排泄	150
三、尿酸的排泄	150
第三节 鱼类的渗透压调节	150
一、渗透压表示方法	152
二、渗透压调节的器官	152
三、海水鱼类的渗透压调节	153
四、淡水鱼类的渗透压调节	155
五、洄游鱼类的渗透压调节	155
第十章 内分泌	157
第一节 概述	157
一、机体的化学信息传递	157
二、鱼类的内分泌腺和激素	157
三、激素作用的一般特征	159
四、激素作用的机制	159
第二节 甲状腺	161
一、甲状腺的形态结构	161
二、甲状腺激素的合成与释放	162
三、甲状腺激素的生理作用	163
四、甲状腺机能的调节	166
第三节 胰岛	166
一、胰岛的形态结构	166
二、胰岛素	167
三、胰高血糖素	169
四、生长抑素与胰多肽	170
第四节 嗜铬组织与肾间组织	170
一、嗜铬组织与肾间组织	170
二、嗜铬组织激素(肾上腺髓质激素)	171
三、肾间组织激素(肾上腺皮质激素)	172
第五节 垂体	175
一、垂体的结构	175
二、神经垂体	176

三、腺垂体	177
四、下丘脑对腺垂体的控制	179
五、腺垂体机能的反馈性调节	180
第十一章 生殖	182
第一节 精巢的机能	182
一、精巢的生精作用	182
二、精子的生理特性	183
三、精巢的内分泌机能	185
第二节 卵巢的机能	188
一、卵巢的生卵作用	188
二、卵巢的内分泌机能	189
三、卵黄发生	192
四、卵母细胞的最终成熟	194
五、排卵	195
第三节 性腺活动的调节	198
一、垂体促性腺激素的作用	198
二、下丘脑促性腺激素释放激素和促性腺激素抑制因子的作用	199
三、性腺类固醇激素对垂体和下丘脑的反馈作用	199
四、环境因子对性腺活动的影响	200
实验部分	203
生理实验常用仪器的认识	203
一、生理实验多用仪	203
二、记纹鼓描记系统	204
三、生理记录仪与换能器	206
实验一 坐骨神经-腓肠肌标本制备	208
实验二 骨骼肌的收缩	210
实验三 反射弧的分析	211
实验四 鱼类的血细胞计数	212
实验五 鱼类血红蛋白量的测定	215
实验六 蟾蜍心搏过程的观察与描记	216
实验七 期前收缩与代偿间隙	218
实验八 离体小肠平滑肌生理特性	219
实验九 鱼类耗氧率的测定	220
实验十 激素的排精作用	221
主要参考书	223

第一章 绪 论

生理学是生物科学的一个分支学科，是研究人和动物机体的各种机能(功能)及其活动规律的科学。生物体的这些机能活动的正常进行就能维持生物体生命的存在和延续，因此，又将这些机能活动称为生命活动，所以生理学也就是研究生物体生命活动规律的一门科学。鱼类生理学是研究鱼类的各种生命活动机能及其活动规律的科学。

一、生理学的任务及其研究对象

生理学的任务:

掌握完整机体生命活动规律,为生产实践服务,这是最终也是最主要的目的。

生理学的发展是与医学实践的发展与需要密切联系的。17世纪,威廉·哈维(William Harvey)对心血管系统的研究,首先奠定了器官生理学的基础,并使生理学成为一门独立的科学。所以,生理学也就首先从研究器官系统的机能开始,对机体各种器官系统机能进行研究,形成了器官生理学。目前器官生理学已从对器官和整体的生理机能和机制的研究发展到细胞水平和分子水平的生理学研究,采用了数、理、化等学科相互渗透的实验方法和原理研究生物体的生命现象。器官生理学中的一些部分已形成专门分支,如神经生理学等。从人类特殊活动与环境有关的生理学分支,有运动生理学、航空生理学、宇宙生理学、高山生理学等,此外,还有家畜生理学、家禽生理学、鱼类生理学、昆虫生理学等。系统地研究各种脊椎动物和无脊椎动物的同类机能,通过比较,揭示其系统发生、演化规律,以达到更全面地认识生理活动,这是比较生理学的任务。但各门分支都是以器官生理学作为共同基础的。

二、鱼类生理学与水产养殖和捕捞业的关系

鱼类生理学是生理学分支中一门年青的学科。近20年来,由于现代科学手段和科学原理应用于鱼类生理研究,加之人们对鱼类生理学知识的渴求,使其研究迅速发展,不断深入。目前,鱼类生理学已是一门从细胞、组织、器官、乃至整体水平来研究鱼体机能的一门学科。研究鱼类生理不仅对了解鱼类各器官系统的机能、活动规律和机理有重要意义,而且是鱼类养殖、增殖和捕捞的理论基础,因此,已越来越为人们所重视。

(鱼类属于低等水栖脊椎动物,高等陆生脊椎动物所具有的各个器官系统,鱼类都已具备,仅结构较简单,但却有相类似的机能和活动机制,当然,鱼类还具有特殊的生理学内容。鱼类的高度游泳能力,水中呼吸的特殊器官及机能,调节渗透压的特殊方式,消化吸收及生殖上的特点,以及鱼类发声、发光、发电等,这些特殊的结构和机能正是广大鱼类生理学家寄予浓厚兴趣的领域。要提高捕捞效率和增加捕获量,就必须掌握鱼类的生物学规律,其中包括鱼类生理学规律。60年代兴起的运用声、光、电等现代技术捕鱼、拦鱼、诱鱼,就是在研究和了解鱼类对不同强度声、光、电刺激的反应或行为基础上提出来的,而这些就离不开对鱼类神经生理、肌

肉生理、感觉生理等知识的综合分析运用。要提高单位水面的鱼产量,要进行人工配合饲料的研究,就必须了解鱼类摄食、消化、吸收的机能,以及鱼类对营养的需求。要进行鱼类人工繁殖和性别控制,就必须了解鱼类生殖生理、内分泌生理。鱼类生理学已经在生产实践中结出硕果,鱼类生理学中尚未为人类所认识的,也终将逐步为人们所认识和掌握。

三、鱼类生理学的发展简况

鱼类生理学这门学科的出现仅有几十年的历史。本世纪 30 年代,德国人翁德(Wunder)编写了“中欧淡水鱼生理”(1936年),可认为是鱼类生理学发展的第一个里程碑。之后,鱼类生理学有较大的发展,苏联人普契科夫(Пучков)编写了较系统的“鱼类生理学”(1941年),日本人川本信之,英国人勃朗(Brown, 1957年)各编写了“鱼类生理学”,在当时都有较大的影响,因此,本世纪 50 年代可认为是鱼类生理学发展的第二个里程碑。60 年代末(1969年)以来,加拿大的霍尔(Hoar)和兰德(Randall)等人编写了内容极为丰富和全面的“鱼类生理学”巨著,至目前为止,已出版 11 卷。特别近十多年来,各国鱼类生理学的研究十分活跃,领域广泛而内容深入。

1958 年以来,我国鱼类生理方面的研究工作随着渔业生产发展的需要而发展起来。50 年代末,为了解决养殖生产中家鱼苗的来源,1958 年春,中国水产科学院珠江水产研究所钟麟先生主持和领导了运用注射鲤鱼垂体的方法,获得家鱼人工繁殖成功;同年秋,中国科学院实验生物研究所(现细胞生物研究所)朱洗先生主持和领导了运用注射人绒毛膜促性腺激素(HCG),获得家鱼人工繁殖成功,从此结束了完全依靠从长江等天然江河中捞取鱼苗的历史。同时,中国科学院实验生物研究所、武汉大学及中国科学院水生生物研究所等单位结合家鱼人工繁殖进行了组织生理研究。70 年代初,由中国科学院生物化学研究所、上海水产大学、中国科学院动物研究所及中国水产科学院长江水产研究所等单位共同协作,运用自行全人工合成的促黄体素释放激素(LRH)及其类似物(LRH-A)进行家鱼催产获得成功。这种新的合成催情剂因其活性高,成本低,迅速在全国推广,同时也进一步促进了我国鱼类生殖生理及内分泌生理的研究。1976 年,上海水产大学与中国科学院生物化学研究所合作在国内率先提取了鲤科鱼类的促性腺激素,并建立了鱼类促性腺激素的放射免疫测定技术。十多年来,上海水产大学和中山大学在我国主要养殖鱼类的生殖生理方面,特别是对鱼类促性腺激素和性激素的研究作了大量深入的工作。同时还进行了鱼类营养生理方面的研究,为发展我国人工配合饲料养鱼提供了理论基础。另外,厦门大学和中国科学院生理研究所在鱼类视觉生理、趋光生理和行为生理方面的研究也已达到一定的水平,积累了大量有理论价值和实践意义的资料,开创了我国鱼类行为学的研究。过去的 30 年中,我国鱼类生理学研究已取得十分可喜的成绩,某些领域的研究已接近国际水平,但某些学科至今仍是空白,与世界水平还有较大差距。目前的研究趋势已发展到多学科相互渗透和新技术不断应用,并逐步,深入到从细胞水平和分子水平分析生理活动的机制,这必将迎来鱼类生理学的迅猛发展。

生理学研究中所遵循的法则:

①结构与机能统一的法则,

②局部与整体统一的法则,

③机体与环境统一的法则

四、生理学的研究方法

生理学是一门实验性科学,需要在机体或是器官组织存活的情况下进行研究。有关的研究方法可以归纳成两大类,一种是分析法,又称急性实验法;另一种为综合法,又称慢性实验法。

分析法经常采用离体器官实验法或活体解剖实验法进行。(前者是从活的动物身上取下所要研究的器官,置于人工环境中,包括适合的培养剂、温度、气体条件等。使之在短时间内保持正常生理机能,以便进行各项实验和观察。后者则是使动物处于麻醉状态,进行活体手术,对所欲研究的器官进行实验观察。由于这两种实验方法的进行过程不能持久,实验后的动物不能生存,故属于急性实验法。)

综合法是以健康完整的有机体为实验对象。要求实验动物处在与外界环境保持比较自然关系的情况下,以进行实验和观察。如做一些消化、营养、生殖等实验,在综合的原则下进行生理活动的分析研究,由于这种方法往往能较长时间地维持动物生命,进行较长时期的实验和观察,所以这种方法也被称为慢性实验法。

两种研究方法各有其优缺点和局限性,急性实验法的实验条件一般能被人为控制,有利于实验结果分析;慢性实验法有利于研究整体内脏活动的规律。因此,生理学研究工作必须根据研究目的,选择相适应的实验方法和手段,并在分析所用方法局限性的基础上对实验结果作出正确的估价和论述。

有机体的生理活动是很复杂的,机体各部分间相互影响,相互促进或制约,而且与环境密切相关,因此,在进行生理、生化活动的研究中,不仅要重视研究方法的选择,还必须遵循一定的原则,即结构与机能统一的原则,局部与整体统一的原则,以及机体与环境统一的原则,这样才能对任何生理机制和生理活动作出正确的分析和结论。

复习思考题

1. 讨论鱼类生理学的任务及其与水产捕捞和水产养殖的关系。
2. 生理学研究的两种基本方法是什么,各有何特点。

性质：机体对刺激发生反应的特性，又称应激性
刺激：解除机体生命引起机体发生一定反应的环境条件。
兴奋：由安静变为活动，或由活动变为活动减弱。
抑制：由活动变为安静或---强---弱
第二章 神经与肌肉的一般生理

有机体生命活动的基本特征之一是兴奋性。机体各种组织中，以神经和肌肉的兴奋性较高，也便于研究，所以首先研究神经与肌肉的一般生理，这样有助于对兴奋性概念的了解。其一般生理主要是指运动神经纤维及其所支配的骨骼肌纤维的生理机能，其基本内容有：神经肌肉的兴奋、兴奋的传导与传递、收缩等一系列生理过程。

第一节 神经与肌肉的兴奋性

一、兴奋性与兴奋

经常用于研究神经肌肉兴奋性的一种较好实验材料是两栖类(蛙、蟾蜍等)的坐骨神经-腓肠肌标本(简称神经-肌肉标本)。因为实验动物易得到，标本易制备，实验条件要求不高又易于控制，所以在17世纪就已经应用了。

应用这种神经-肌肉标本可以研究兴奋性的许多问题。如在神经-肌肉标本上用足够强度电刺激坐骨神经干一端，此时肉眼看不出神经有什么变化，但看到肌肉产生收缩。这表明电刺激必定在神经干内引起了某些变化过程，这种变化过程称为神经冲动，简称冲动。冲动传入肌肉导致肌肉收缩。作用于神经干的刺激，对肌肉来说是间接刺激。如直接刺激没有神经纤维支配的蛙或蟾蜍缝匠肌两端的肌肉纤维，也引起收缩，这种刺激对肌肉来说是直接刺激。直接刺激作用于肌肉所产生的冲动称为肌肉冲动。(然而在整体内，肌肉的收缩通常由神经冲动引起，这种冲动起源于中枢神经系统) 上述情况证明，神经和肌肉各有其独立的兴奋性。

神经冲动的本质就是神经动作电位，可用示波器等电子仪器观察神经冲动时电位的变化，因而神经冲动可以理解为一个个沿着神经纤维传导的动作电位。动作电位就是正在传导着的兴奋，即冲动所表现的生物电变化。因此，随着电生理技术的发展和实验资料的积累，兴奋性和兴奋的概念有了新的涵义。在近代生理学的术语中，(兴奋性被理解为可兴奋细胞在受刺激时产生动作电位的能力或特性)，而“兴奋”一词也就成为产生动作电位的过程或动作电位本身的同义词了。所以生理学上把活的细胞或组织接受刺激能产生兴奋的能力称为兴奋性。在各种动物组织中，一般以神经、肌肉和某些腺体表现出较高的兴奋性，故习惯上将这些具有兴奋性的细胞称为可兴奋细胞。维持兴奋性的物质基础是代谢过程。一般来说，代谢强的细胞其兴奋性高，神经细胞的兴奋性最高，肌肉细胞和腺细胞次之。各种肌肉的兴奋性是骨骼肌大于心肌，心肌大于平滑肌。就同一细胞而言，其兴奋性也随着代谢情况的改变而变化，如体温降低时，代谢迟缓，兴奋性随之降低。

2. 体液调节: 机体某些细胞产生的特殊的化学性原借助血液循环运输到全身各处, 从而引起某些特定器官的反应。

3. 自动调节和反馈:

① 自动调节指机体的生理过程自己调节自己, 这是神经调节过程的特有性的主要标志。

二、引起兴奋的刺激条件

作为刺激的因素多种多样, 按其性质可分为:

物理性刺激(如机械、温度、声、光、电、放射性等)、化学性刺激和生物性刺激等。但在生理学实验中常用电刺激来研究组织和细胞的兴奋性。因为电刺激的强度、刺激的作用时间等因素易于控制和改变, 又能比较方便地施加在组织上, 而且可重复使用, 对组织、细胞的损伤很小。在现代生理学中最常用的电刺激是电子刺激器所发生的矩形脉冲波(方波)。矩形波的振幅(刺激强度)、波宽(一次刺激的作用时间)和频率(单位时间内的刺激次数)是可以调节的, 而且电刺激的波形(强度随时间变化的特性)也可控制。因此, 在实验中, 这类电子刺激器或生理实验多用仪得到广泛使用。

要引起组织或细胞的兴奋, 刺激本身需具备 3 个条件: 一定的刺激强度, 一定的刺激作用时间及一定的强度-时间变化率。同时, 这 3 个条件的参数不是固定不变的, 它们可以互相影响, 如其中一个或两个的值变了, 其余的值也会发生相应改变。

(一) 刺激强度 刺激必须达到一定的强度才能引起细胞的兴奋。例如, 使用矩形波电流刺激神经-肌肉标本游离的神经一侧或直接刺激腓肠肌, 先使刺激作用时间和强度-时间变化率不变, 只逐步增加刺激强度(电压), 达到一定强度水平时才能引起肌肉收缩。刚能引起组织兴奋反应的最小刺激强度称为阈强度或阈值。具有这种临界强度的刺激称阈刺激, 低于阈强度的刺激称阈下刺激, 它不能引起肌肉明显收缩。高于阈强度的刺激称阈上刺激, 它能引起肌肉收缩增强。当肌肉收缩增强到一定水平后, 再增加刺激强度, 肌肉收缩也不会再加大, 这个强度称最大强度。必须指出, 刺激只有作用于包含许多细胞的组织时才有阈强度和最大强度的区别, 对于单个可兴奋细胞则没有阈强度和最大强度的区别。因为单个可兴奋细胞对阈刺激就可引起这个细胞全部可能的反应, 对于阈上刺激其反应也不会增加, 因此, 它的阈强度就是它的最大强度。刺激强度达不到阈值, 就不能引起这个细胞的反应, 如果刺激强度达到阈值, 就会引起这个细胞的最大反应, 这称为“全或无”现象。一块肌肉为什么会随着刺激强度的增加而增大收缩呢? 这是由于一块肌肉包含着许多肌纤维, 阈强度的刺激只是刚刚引起兴奋性较高的极少数肌纤维收缩, 随着刺激强度的增大, 引起收缩的纤维数目也增加。最大强度的刺激已引起全部肌纤维收缩, 所以超过最大强度的刺激也不会引起更大的反应。

阈强度的高低因各组织细胞而异。阈强度越低, 表示兴奋性越高; 反之, 表示兴奋性越低。因此, 阈强度(阈值)常被用来衡量各组织、细胞兴奋性的指标。

(二) 刺激作用时间 在强度-时间变化率不变的情况下, 要引起组织的兴奋反应, 不但需要一定的刺激强度, 而且还要有一定的刺激作用时间。实验中可以观察到: 在一定范围内引起兴奋的刺激强度和作用时间呈相反关系。如用不同的刺激作用时间, 可分别测定在每一个刺激作用时间下相应的阈强度, 便得到一系列数据。以时间为横坐标, 以阈强度为纵坐标, 则可绘出一条类似双曲线的强度-时间曲线(图 2-1)。这一曲线表明阈强度与刺激时间的关系。各种动物可兴奋组织都可以得到类似的曲线。所以强度-时间曲线具有普遍意义, 它代表可兴奋组织兴奋的规律性。

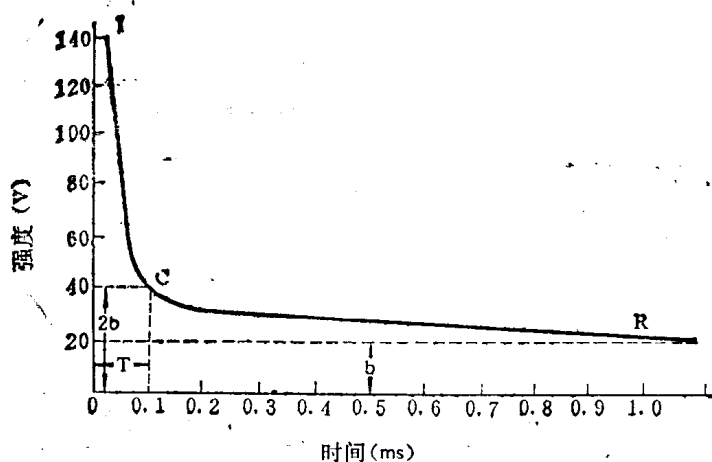


图 2-1 强度-时间曲线

b. 基强度; T. 时值,即在 2 倍基强度的作用下,刚能引起组织反应所需的最短刺激持续时间。ICR 曲线,刚刚可以引起肌肉收缩反应所需最低刺激强度与最短刺激时间的相互关系

曲线上任何一点,代表一个具有一定强度和时间的阈刺激。从曲线可以看出,引起组织发生兴奋的刺激强度与作用时间的关系是:刺激强度较强时,需要的时间较短;刺激强度较弱时,需要的时间较长。曲线还表明,所用的刺激强度有一最低的限值,这个最小的阈强度称为基强度。当刺激强度低于基强度时,无论刺激时间延长多久,也不能引起组织兴奋。同样,刺激作用时间减小到短于一定值时,即使大大增加刺激强度,也不能引起组织兴奋。

(三)强度-时间变化率 除刺激强度和作用时间外,强度-时间变化率是引起组织兴奋的第三个条件。所谓强度-时间变化率是指在单位时间内刺激强度变化速率,简称强度变化率。实验中,一般采用矩形波刺激,这种刺激的作用是电位由 0 立即达到最大强度,作用一定时间后又立即降到 0。如果作用于可兴奋组织的刺激不是骤然升高到一定数值而是缓慢地升高,即使达到用矩形波测出的阈强度也不能引起组织兴奋。出现这种现象的原因可能是组织对缓慢增加的刺激产生了一定的适应,即使达到阈强度也不能引起兴奋。

由此可见,没有一定的强度变化率,即使刺激作用时间和强度达到阈值也不能引起组织兴奋。设 ΔI 为在 Δt 时间内增加的强度,则

$$\left(\text{强度变化率 } rc = \frac{\Delta I}{\Delta t} \right)$$

如 ΔI 不变,若 Δt 很小,则 rc 相当大;反之,若 Δt 增大,则 rc 变小,虽然刺激强度足够,也不能引起兴奋。

三、兴奋性的变化

可兴奋组织、细胞的兴奋性,不是固定不变的。同一组织、细胞在不同状况下,兴奋性也会发生变化。以神经和骨骼肌纤维为例,它们在接受一次有效刺激而出现兴奋的当时和以后一个短时间内,兴奋性将经历一系列有顺序的变化,然后才恢复正常。这种变化总的时程(以

ms 计)很短,而且有一定顺序:在兴奋后的较短时期内,如果再给予刺激,无论强度多大,神经都不能再发生兴奋,即在这一时期内,神经对任何刺激都不发生反应,兴奋性趋于 0,这一时期称为绝对不应期;此后,进入另一个时期,这时如果用阈刺激,神经仍不能发生兴奋,如果用阈上刺激,则有可能产生新的兴奋,可见这时神经的兴奋性正在逐渐恢复,这一时期称为相对不应期;在相对不应期之后,神经的兴奋性又稍高于正常水平,此时只要给予一定的阈下刺激也可能发生新的兴奋,这一时期称为超常期;最后,神经的兴奋性又转入低于正常的时期,则称为低常期。神经在受刺激后兴奋性变化的全过程历时不到 1 秒。

不同细胞在兴奋后兴奋性变化的时期不完全相同,如心肌无低常期。而且各个时期的持续时间也不同,如神经纤维和骨骼肌纤维的绝对不应期为 0.5—2 ms,而心肌细胞的绝对不应期长达 200 ms 以上。

绝对不应期是决定两次有效刺激的最小间隔时间,因此,在单位时间内神经产生和传导兴奋(冲动)的次数就决定于绝对不应期的长短。(神经纤维绝对不应期短,单位时间内产生和传导冲动的次数多;心肌绝对不应期长,则其产生和传导冲动的次数减少)

第二节 神经冲动的传导与传递

一、细胞的静息电位与动作电位

活的细胞、组织在安静或活动时,都具有电的变化,这种生物电现象是普遍存在的一种生命现象。细胞生物电现象有两种基本形式:一是安静(未受刺激)时具有的静息电位;二是受到刺激时产生的动作电位。体内各种器官或多细胞结构所表现的多种形式的生物电现象,大多数可根据细胞水平的这些基本电现象来解释。因此,需要用单根神经纤维或单个细胞进行实验,以便于观察电变化过程、数值及其产生机制。实验常用的标本是一些无脊椎动物(如乌贼、虾、蟹、蚯蚓等)所具有的极粗的神经纤维,特别是枪乌贼的大神经纤维,直径可达 1 mm,称为

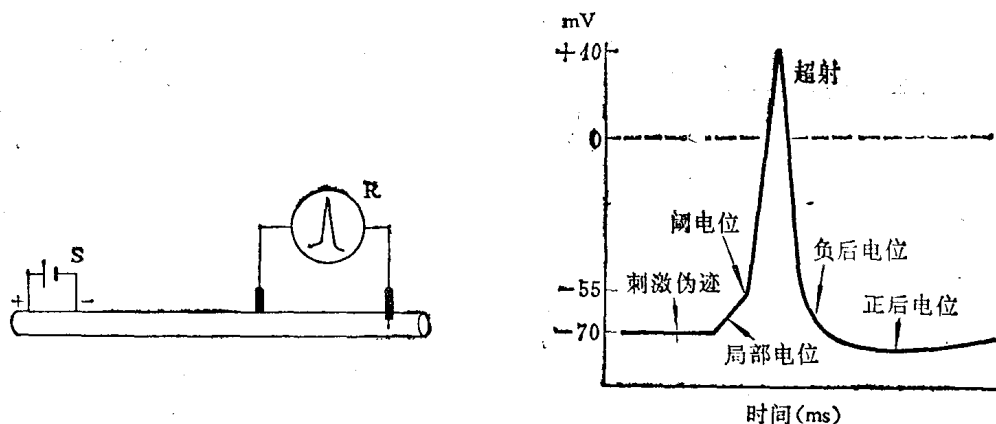


图 2-2 测量单一神经纤维静息电位和动作电位的实验模式图

R. 记录仪器; S. 一个电刺激器。当测量微电极刺入轴突内部时,可发现膜内持续处于较膜外低 70 mV 的负电位状态。当神经受到一次短促的外加刺激时,膜内电位快速上升到 +40 mV 的水平,约经 0.5—1.0 ms 后再逐渐恢复到刺激前的状态。其他说明见正文

巨轴突。实验方法如图 2-2 所示。R 表示测量仪器,如示波器及其相连的一对电极:参考电极(无关电极)放在细胞外表面,另一测量微电极(尖端直径在 $1\mu\text{m}$ 以下)刺入膜内。这样便可测量该细胞在安静时或受刺激时的电位变化。

(一)静息电位 细胞在安静状态时,存在于细胞膜内外两侧的电位差称为跨膜静息电位,简称静息电位。

通过图 2-2 的实验布置,当两个电极置于静息的细胞膜外表面时,记录仪器显示膜外无电位差存在。但将刺激微电极刺入细胞内时,记录仪器上显示一次突然的电位变化,体内所有细胞的静息电位表现为膜内侧带负电,膜外侧带正电。细胞安静时,这种膜内为负、膜外为正的状态称为极化状态。大多数细胞的静息电位都是一种稳定的直流电位(一些有自律性的细胞,如心肌和平滑肌细胞例外)。如果规定膜外电位为 0,则枪乌贼大神经纤维的静息电位值为 -50 至 -70mV ,蟹轴突为 -82mV ,哺乳动物神经和肌肉细胞为 -70 至 -90mV 。

(二)动作电位 (当可兴奋细胞受到刺激引起兴奋时,细胞膜在原来静息电位基础上发生一次迅速而短暂电位波动,这种电位波动可沿着膜向周围扩布,称为动作电位。)动作电位是兴奋时才出现的,哪里有兴奋,哪里就有动作电位,可见它是兴奋的标志。动作电位高低表示细胞的兴奋强度,因此,它是研究细胞兴奋传导的依据。

如果将细胞膜的电位变化引导到示波器观察,从图 2-2 可见,单一神经纤维受到刺激时,膜内、外的电位差迅速减少直至消失,即由静息电位值的 -70mV 减少到 0,而且继续发展,变成膜内带正电,膜外带负电,膜内电位值最高可达 $+40\text{mV}$ 。然而这种膜电位极性倒转的现象只是暂时的,它很快恢复到刺激前静息电位水平的外正内负的极化状态。膜电位这种迅速而短暂的波动即动作电位。枪乌贼大神经纤维动作电位的幅度为 $70\text{mV}+40\text{mV}$,即 110mV ,也就是等于其静息电位绝对值和超射值的总和。可见动作电位的发展过程是:先出现膜内、外电位差减少至消失,称为去极化;进而膜两侧电位倒转,成为膜外带负电,膜内带正电,称为反极化;极性的倒转部分(即由膜电位 0 到 $+40\text{mV}$)称为超射;最后,膜电位恢复到膜外带正电,膜内带负电的静息状态,称为复极化。

如图 2-2 所示,动作电位曲线可分上升相和下降相。上升相又称除极相,包括膜的去极化和反极化两个过程;下降相又称复极相,即膜的复极化过程。各种可兴奋细胞动作电位形状、幅度和持续时间各不相同。(神经纤维的动作电位时程很短,描记图形像一个尖锋,构成动作电位的主要组成部分,特称为锋电位。)锋电位在刺激之后几乎立即出现,持续时间约 $0.5-2.0\text{ms}$,近似绝对不应期和相对不应期的时间。所以锋电位代表了组织的兴奋过程。一个个沿神经纤维传导的可扩布的动作电位或锋电位,就是通常所说的神经冲动。后电位则与兴奋后的恢复过程有关,负后电位与兴奋后的超常期同时出现;正后电位与兴奋后的低常期相符合。由此可见,锋电位与后电位具有不同的生理意义。

二、静息电位与动作电位产生的原理

进入 70 年代以来,对于静息电位、动作电位产生的原理,几乎都是根据膜离子理论来解释的。这个理论的基本要点有三:一是上述各种电位变化都是发生在细胞膜的两侧;二是各种带电离子的浓度,在细胞内液和外液中显著不同;三是细胞膜在不同情况下,对某些离子的通透性有明显改变。由此可见,生物电产生原理的最新见解,都没有离开细胞膜及其内外的离子分布。

细胞膜内外离子分布的情况很不相同(表 2-1)。膜内有较多的 K^+ 和带负电的生物大分子(A^-),膜外有较多的 Na^+ 和 Cl^- 。据测定,各类细胞在膜内的 K^+ 浓度为膜外的 20—50 倍,而 Na^+ 浓度则膜外为膜内的 7—12 倍。

表 2-1 神经和肌肉细胞膜内、外某些离子的浓度(mmol/L)

细 胞	细胞内液浓度			细胞外液浓度		
	Na^+	K^+	Cl^-	Na^+	K^+	Cl^-
枪乌贼轴突	49	410	40	440	22	560
乌贼轴突	43	360	—	450	17	540
蟹轴突	52	410	26	510	12	540
蛙神经	37	110	—	110	2.6	77
蛙缝匠肌	15	125	1.2	110	2.6	77
狗肌肉	12	140	—	150	4	120

静息状态时的细胞膜,对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 的通透性各不相同(1:0.04:0.45),但兴奋时,膜对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 的通透性发生显著变化(1:20:0.45)。

下面根据离子学说,以神经、肌肉为对象,说明静息电位和动作电位产生的原理。

(一)静息电位产生的原理 安静时各种细胞膜内 K^+ 浓度高于膜外, Na^+ 浓度则膜外高于膜内。根据浓度差的存在, K^+ 必然有向膜外、 Na^+ 则有向膜内扩散的趋势。但在安静时,膜上的通道仅对 K^+ 开放,对 Na^+ 的通透性很小,而对 A^- 则完全不通透。因此,只允许 K^+ 带着正电荷向膜外扩散(外流),而 A^- 则停留于膜内,这样,出现膜外带正电,膜内带负电,即产生外正内负的跨膜电位差。由于膜内外浓度差的存在, K^+ 将继续外流,从而使膜两侧电位差逐渐增大,也就使同性电荷相斥和异性电荷相吸的力量或电场力不断增加,即阻止 K^+ 继续外流的力量也不断加大。因此, K^+ 不能无限制地外流。一旦由于浓度梯度而使 K^+ 外流的力量和电位差阻止 K^+ 外流的力量相等时, K^+ 的流动达到动态平衡。于是, K^+ 外流使膜内外形成一个稳定的电位差,这就是静息电位。所以静息电位就是 K^+ 的平衡电位。根据奈恩斯特(Nernst)公式, K^+ 的平衡电位(E_K)在 $27^\circ C$ 时,以膜外电位为 0,膜内电位应为: