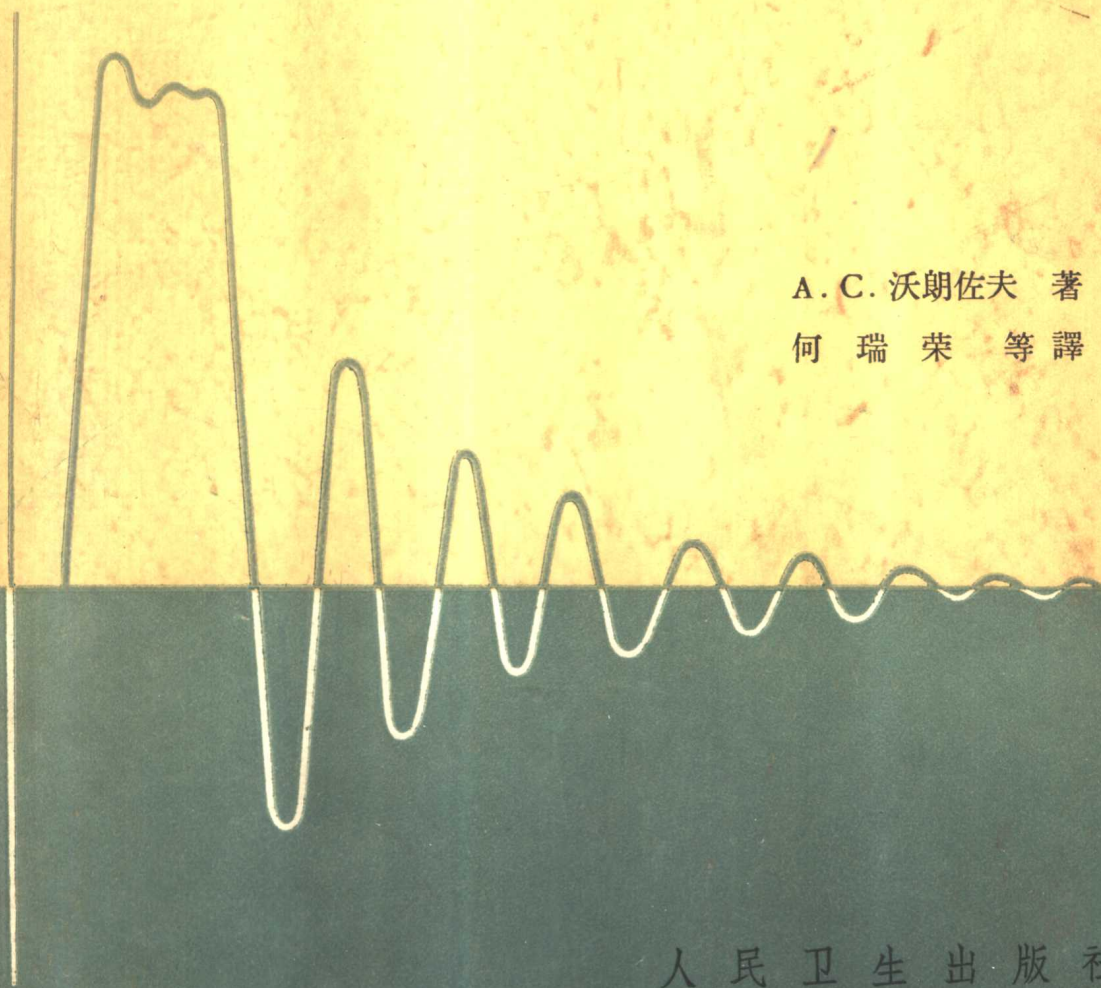


普通电生理学

A. C. 沃朗佐夫 著
何 瑞 荣 等 译

人 民 卫 生 出 版 社



普通电生理学

編者

Д. С. Воронцов

譯者

何瑞榮	譚德培	吳定宗
喬健天	王子棟	趙榮瑞
徐學崢	馮稼荪	張榮寶
	黃行健	

校者

何瑞榮	譚德培	吳定宗
-----	-----	-----

人民卫生出版社

一九六四年·北京

内 容 提 要

本书全面和系统地论述了机体内可兴奋组织的生物电现象,着重讨论了肌肉和神经、中枢神经细胞、感受器以及腺细胞的电活动,分析了兴奋过程产生的机制、兴奋过程的传布和传递的现代概念,对于电流的刺激作用也有较为详尽的阐述。此外,根据最近由微电极技术所获得的丰富的电生理学资料,着重介绍了生理电位本质的现代学说及其前景。本书作者还根据其本人多年从事电生理学研究工作的经验,对某些重大问题提出了独到的看法。本书可作为生理学研究者、教师以及生理专业学生的参考书。

Д. С. ВОРОНЦОВ

ОБЩАЯ

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

МЕДГИЗ—1961—МОСКВА

普通电生理学

开本: 787×1092/16 印张: 23⁴/8 插页: 4 字数: 545 千字

何 瑞 荣 等 译

人 民 卫 生 出 版 社 出 版

(北京书刊出版业营业登记证出字第〇四六号)

• 北京崇文门内大街三十五号 •

人 民 卫 生 出 版 社 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 • 各地新华书店经售

统一书号: 14048·2898

1964年2月第1版—第1次印刷

定 价: (科八) 3.80 元

印 数: 1—2,800

序 言

电生理学成为生理科学的独立分支,不仅决定于其研究对象和目的的特殊性,而且也在于其方法的独特性。早在电生理学诞生的初期,在确定了组织和器官的电位与组织的生命状态有不可分割的联系之后,当时即已认识到这些电位对认识生命状态的本质和理解神经系统的协调活动必定具有重大意义。因此,活机体内的电现象激发了人们的广泛兴趣,并唤起了生理学家和医学家的集中注意。但在最初的年代里,问题还只限于描述活机体内的电现象和确定生物电位及其所引起的生物电流的发生与发展的外在规律性。电生理学还不能深入到这些电位的实质,认识它们的本质以及与各种生命过程的内在联系,因为当时的物理学即使对伏特电池这样比较简单的系统内的电位发生机制,尚无多少明确的概念。所以,对电生理学家来说,为了解释活组织内的电现象,不得不提出一些不以物理学规律为论据的假说,如 DuBois-Reymond 关于两端电极化分子^①的假说。

直到十九世纪末期,在 Vant-Hoff 创立了溶液学说和 Arrhenius 创立了电离学说之后,才为从根本上解释活组织内电位的发生提供了可能性。B. Ю. Чаровев 首先采用 Arrhenius 学说来解释肌肉和神经的静息电位以及阐述电流对活组织作用的一般机制,特别是其刺激作用的机制。

继 B. Ю. Чаровев 之后,有许多学者 (Nernst, Bernstein, Höber, Loeb, Cremer, Ebbecke 等)曾从上述理论立场出发,探讨有关生物电位本质和电流对活组织作用机制的问题。由于这些学者的研究,业已明了:离子过程是生物电位的基础,这些电位是服从于物理化学、特别是电化学中决定着电解质系统内产生弥散电位的那些规律的。

这个事实一经确定以后,一些新问题接着就发生了:在活细胞或组织内电解质的浓度差是怎样造成的;这些电解质同细胞内的生命过程有何关系;这些电位和引起电位的电解质浓度差同组织的代谢和特殊活动有何联系。对这些最关重要的问题,只有在发明了具有放大作用的电子管和创造了对微小电位几乎能放大任何倍数的方法以后,才算开始了有成效的研究。这种发明创造为在电生理学研究中应用非常快速的描记仪器 (Braun 管——阴极射线管——译、校者)提供了可能性;用此仪器得以毫无畸变地观察和描记快速进行的过程,如神经和肌肉兴奋时发生的电位。

电生理学家所获得的知识,使人毋庸置疑地相信:活细胞是生物电位的来源,而包含于细胞中的活物质以自己的活动造成这些电位;当细胞的生命受到遏制或细胞死亡时,其电位也就立即消失。所以理所当然,人们力求尽可能近地接触到细胞,以研究细胞内发生和发展的电位。在本世纪三十年代之末,已可能在当时所发现的头足纲软体动物枪乌贼的大神经纤维(直径达 1 毫米)上进行这类研究。在这种纤维上,可以把电极插至纤维内部,引导纤维内外的电位。还在研究这些纤维的初期,用这种方法即已揭示,这类纤维在兴奋时发生的电位具有全新的和完全出乎意料之外的特性。通过对这些特性的实验分析,深化了我们关于生物电位本质的知识,扩大了研究生命过程本质的可能性。不久,细胞内电位引导法就被改进到这样的程度,以致几乎可应用它来研究处于自然条件下的任

^① 详见 [1], 生物电位的本质——译、校者。

何一种机体细胞。

借助于这种方法已经确定,以细胞内引导法在枪乌贼神经纤维的电位方面所揭示的那些规律,是各种细胞所共同的,但同时也发现了某种细胞或甚至同一细胞的不同部分特有的某些特征。

电位的细胞内引导法,为通过细胞所发生的电位,去认识其生命活动的机制,提供了极其广泛的可能性。

上世纪末,И. П. 巴甫洛夫(1897)曾说道:“现代生理学几乎唯独是器官生理学,它最主要地是由有关各器官的机能和它们之间的联系的资料构成的;不待说,这是科学和生活的巨大成就。生理学家有充分了解及有把握地可以任意剖析机体的各个部分,正如可以剖析机器的各个部件一样。要知道,机体是由细胞发生和发展起来的,机体內所有的一切,原先都是在细胞里面的。在机体的广大范围内,微细的细胞给我们泄露了它的方式、方法和机制,但这些在目前还是不能从细胞本身內直接看出来和接触到的。现代生理学的道路,是直接了当和清楚明了的,我们距充分认识作为器官联合体的生命已经为时不远了。但器官是细胞的集居体,器官的特性和活动取决于组成器官的各细胞的特性和活动。因此可以说,器官生理学是从生命的核心方面开始自己的研究的,因为生命的始末是在细胞內”^①。稍后,即1912~1913年,И. П. 巴甫洛夫在自己的演讲^②里又重新提起类似的想法,曾说道:“总之,我们现在已经知道唾液的产生部位。但是进一步又发生了一个问题,目前对它还没有答案,今后大概也不会很迅速地得出答案。这问题是:唾液的制造是怎样完成的,依靠什么力量,用了哪些原料。要知道,这个问题正是事情的实质所在,解决了这个问题,才有完全的知识……。您们已经看到,从整个腺体中获得纯净的唾液、切断神经等,并没有何种困难。请您们想一想,应该怎么办,应该拥有哪些方法,以便深入到细胞本身,去回答它是怎样工作的问题”。进而,巴甫洛夫拟定了研究细胞的计划,并指出:“为此,需要巨大的聪明才智,非凡的、天才的计谋”。

И. П. 巴甫洛夫所指出的认识细胞活动的重要性,促使人们对深入细胞内部的新的电生理学方法发生了巨大的兴趣。这也就是电生理学深入到细胞內,深入到“生命的始末”,并在自己面前展示了认识生命机制的动人前景。我们现在已拥有以细胞内引导法研究唾液腺细胞的材料,它已阐明唾液腺细胞活动的重要特性。电位的细胞内引导法给我们提供了有关神经细胞抑制的本质,神经原之间联系的机制,传向神经细胞的神经冲动的刺激作用,刺激感受器及在感受器內激发起神经冲动的机制,代谢在维持细胞兴奋性、在细胞兴奋过程的进程中以及在兴奋后细胞的恢复中所参与的作用等方面的重要知识。

最近廿年內,电生理学已经积累了有关活细胞生理特性的很多新的、重要的知识,但是在我们国内尚未系统地论述这些成就;而且一般来说,现在还没有一本比较全面的电生理学参考书。不仅在我国生理学里有这样的空白点,而且在世界生理学文献中,目前也还没有一本能反映电生理学领域內最新成就的参考书。1940~1942年间,在维也纳曾以德文出版过 Schäfer 所著的“电生理学”,该书相当全面地介绍了1940年以前的电生理学文献。但是,该书当然不会包括在1940年以后电生理学所取得的那些成就的知识。

正如基辅大学电生理学的教学经验所证明的,电生理学参考书的缺乏,使得学生学习

① И. П. 巴甫洛夫全集(俄文版),第5卷,160页,苏联科学院出版,1949年

② И. П. 巴甫洛夫:生理学讲义,60页,苏联医学科学院出版,1952年

这门课程大为困难。采用电生理学方法从事研究的医师们,以及生理学的研究生们,特别是他们的实验工作在一定程度上与电生理学有联系的,都深感缺乏必要的参考文献资料。有鉴于此,我承担了编写这本书的任务。在这书中,要在事实材料方面以及有关生物电位的本质和电流对活组织及细胞的作用机制的理论概念方面,反映出电生理学的最重要的成就。当然,在本书中主要集中注意于我们认为是最重要的那些问题,如作为细胞生命活动表现的细胞生物电位。书中对电生理学的研究方法未作论述,因为这些方法在电子学教本里,“苏联生理学杂志”,“生物物理学杂志”的许多论文中以及我国出版的个别书籍内都有详细的描述。

诸如心电图描记术、脑电描记术、肌肉和神经系统的实用电生理学、皮肤电位、心理电反射、各种电学治疗和电学诊断等电生理学章节,在本书内主要论述一下普通的知识,未作详述。这一方面是因为作者并不认为自己对这些章节是内行,另一方面则因为在临床教本(诊断学、内科学、神经病理学)和我国已出版的专著(Фогельсон, Чугунов, 等等)中已有这些章节的资料。因此本书定名为“普通电生理学”。

电生理学的发展是以如此高的速度在进行着,以致在本书原稿交去出版的这段时间里,已出现了许多新的重要资料,对某些基本的电生理学问题产生了一些新的观点。这些资料自然不可能列入所提的这本书内。

作者将对所有指出本书的遗漏、错误和其他缺点的同志们致以深切的谢意。

Д. 伏龙佐夫

目 录

序言	3
电生理学的对象	(何瑞荣译 譚德培校) 1
I. 静息电流	2
骨骼肌的静息电流	2
平滑肌的静息电流	(張荣宝译 何瑞荣校) 10
神经的静息电流	11
缺氧和氧对神经静息电流的作用	15
两价阳离子的作用	17
麻醉剂及其它物质的作用	(徐学崢译 何瑞荣校) 19
单一神经纤维的静息电流	23
其它一些活结构的电动性质	(黄行健译 何瑞荣校) 26
未受损伤的活器官在生理静息状态下的电动势	29
腺器官	30
皮肤	34
眼电位	(馮稼荪译 何瑞荣校) 37
II. 活的组织与器官在活动状态时的电现象	40
概述	40
神经组织兴奋时的电现象	46
神经的快速动作电流(峯形电位)	(吳定宗译 何瑞荣校) 49
神经的缓慢后电位	66
负后电位	66
正后电位	74
神经细胞的动作电流	77
大脑皮层的电反应	88
电位在容积导体内的分布	91
皮层电位的分析	95
视网膜的电活动	104
其它感受器	(譚德培译 何瑞荣校) 124
肌肉感受器	133
运动神经末梢	142
中枢神经系统的突触	162
肌肉的动作电流	166
骨骼肌的峯电位	166
肌肉动作电流的缓慢部分	(何瑞荣译 譚德培校) 170
心肌	178

平滑肌·····	(王子棟譯 譚德培校)·····	187
鱼类发电器官·····		201
腺的动作电流·····	(何瑞榮譯 譚德培校)·····	203
Ⅲ. 生物电位的本质 ·····		211
·生物电位的学说·····		211
·大神经纤维电位的研究·····	(何瑞榮譯 吳定宗校)·····	217
IV. 各种细胞的电位细胞内引导法的研究结果 ·····		236
·电位的细胞内引导·····		236
·骨骼肌·····		236
·心肌·····		240
·平滑肌纤维·····		246
·神经组织·····		250
·腺细胞·····		271
·鱼类发电器官的电板·····		276
·原生动动物夜光虫·····		279
·其他细胞结构的膜电位·····	(何瑞榮譯 吳定宗校)·····	280
V. 电流对活结构的作用 ·····		283
·生理电紧张·····		283
·物理电紧张·····		293
·生理电紧张和物理电紧张的相互关系·····	(乔健天譯 何瑞榮校)·····	298
·电刺激时神经冲动的产生·····		318
·断电时阳极的刺激作用·····		334
·神经冲动的传布·····		337
·关于突触传递的机制·····		349
·中枢神经系统的突触传递·····	(趙榮瑞譯 何瑞榮校)·····	359
参考文献 ·····		365

各种活结构(动物和植物组织,单细胞机体),在其静息状态时和进行各种活动时,都显示有规律的电动现象。由于这些电动现象是与生命状态紧密联系,在死后不再出现,因此很自然,它们对认识生命状态的本质具有重大意义。另一方面,所有活结构对电流的作用都有很高的敏感性,这也表明电现象与生命状态的机制的密切联系。所以,研究活结构的电动现象和电流对活结构的作用,是具有重大生物学意义的;因为这种研究给我们揭示了生命状态的本质,或者使我们在认识这一本质上更进一步。

此外,伴随活结构各种活动而发生的那些电现象,在方法学上有极其重要的意义,因为当以其他观察方法无能为力或遇到巨大困难的条件下,用此方法便能方便和容易地观察到各种组织和器官生命活动的表现。

我们有关活结构的电动现象和特性以及电流或电场对活结构作用的全部知识,都是电生理学的对象。但是,电生理学的对象在日益扩大,因为现已阐明的电现象也是以化学过程和大量物理过程为基础的。所以,电生理学在解决生理学的一般理论问题,特别是活物质的生理学问题方面,具有愈来愈重要的意义。

十八世纪末期, Galvani^① 首先提出了电现象与生命状态联系的问题; 但到十九世纪上半期, Matteucci 才提供了活组织(肌肉)内有电动势存在的确实证据。DuBois-Reymond 曾对这种电动势进行过详细的研究。关于动物电问题的历史,在 DuBois-Reymond 所著“动物电”(Tierische Elektrizität, 1848)一书中已有论述。

电生理学所赖以诞生和发展起来的一个基本事实,首先就是活肌肉在遭到部分损伤后,其完整部分与损伤部分之间显示恒定和明显的电位差,而损伤部分对未损伤部分来说呈负电性。电生理学的第二个基本事实,就是如果使部分损伤的肌肉进入活动状态,则肌肉损伤部分与未损伤部分之间的电位差减小,甚至可能完全消失;在肌肉转入静息状态以后,这电位差便重新恢复过来。电动现象仅见于活肌肉,肌肉死亡后此现象便无影无踪地消失了。进一步的研究已表明,在活肌肉上所发现的电动现象,具有普遍的生物学意义,是动物界和植物界一切活结构所固有的,这就使它具有一般生物学的价值。

我们现在从活结构静息状态下出现的电现象,即所谓的静息电流开始来论述我们的对象。

① Galvani 和 Volta: 动物电研究选集。生物学-医学出版社, 1937 年

I. 靜息电流

一切电流都是电子的运动。正象液体一样，只有在该导体内各部分的电位不同时才能有电子的移动。因而，电位或更正确地说，电位差是产生电子运动或电流的基本动力。所以，将此称之为生活组织的电位而不称之为电流，似乎更为合理。但因为活组织以及一般活结构都是导体，在其中所产生的电位几乎经常引起电流，并且活组织的电现象最先就是以电流的形式被发现的。所以也可称之为电流。因此由电生理学奠基者 DuBois-Reymond 引用于科学的“靜息电流”一词是具有科学术语的意义的，在以后的叙述中我们将采用它。

电流强度决定于两个因素，即电位与电流所循行的该电路中的电阻： $I = \frac{V}{R}$ （V-电位，以伏特计，R-电阻，以欧姆计，I-电流强度，以安培计）。因此借电流计测量活组织的电流，不能给我们提供关于引起电流的那种电压强度（即电位）的确实情况。为了精确地测知电位，还必需测量所研究组织的电阻；或者采用很灵敏的静电计，因为活组织中的电位是比较微弱的。但亦可应用电流计以测量电位，如果我们将所研究的电位与电流计联接，并在电流计的回路中串联一个与该电位相等而方向相反的电位与之相对抗，这样，电流计当然就不再指示电流，因为所研究组织的电位被我们所采用的反向电位所补偿。Poggendorf 所建议的这个方法被称为补偿法，它在测定活组织的电位中获得了广泛的应用。

也可直接测量电位。但当电位值很小，更主要在其电源电容很小时，则这种测量将遇到困难。此时，必需应用那些其本身不消耗电流的灵敏仪器。现代的电子管静电计满足了这种要求。

骨骼肌的靜息电流

所谓动物电首先是在骨骼肌上发现的。Galvani(1791)曾经用导体将肌肉与其神经联接起来，获得了肌肉的收缩，并作出结论说：这种收缩是由于从肌肉内部流出并沿着神经到达肌肉表面的电流刺激了神经所引起。他认为活肌肉犹如一个电容器（莱顿瓶）——其内部带阳电荷，外面带阴电荷，而神经仅是此电荷的导体。但是 Volta 在重复了 Galvani 的实验时，观察到了如果连接神经与肌肉的是不同种类的导体（例如锌与铜），则肌肉的收缩较为强烈；而当用同种导体时，则收缩很弱甚至完全没有收缩。他作出这样的结论：神经并非被来自肌肉的电流所刺激，而是被不同种类金属导体产生的电流所刺激，这样就反驳了 Galvani 关于动物电的概念。Galvani 逝世后，Matteucci 曾于 1837 年应用当时业已发明的电流计，清楚地证明了活肌肉确实存在电流。如果横切肌肉，并将电流计的一极联至横断面和另一极联至肌肉的纵表面，则这种电流就经常从纵表面通过电流计流向横断面，所以横断面对肌肉纵表面来说呈负电位。Matteucci 所确定的这个基本事实，以后得到 Du Bois-Reymond 及许多其他研究家们（Hermann, Bernstein, Garten 等）更为详细的研究、证实和扩充。

如果小心地不使肌肉受到任何损伤,从机体内制备出任何肌肉,如腓肠肌,并将其与灵敏的电流计联接起来,则电流计通常指示出电流,此电流大部分从肌肉的近侧端通过电流计流向其远侧端。电流的大小极不一致,有时这种电流完全看不到,有时呈相反方向。在其他一些肌肉上也可观察到同样的情况。但是,如果制备肌肉时愈小心,肌肉受到损伤愈小,则此电流就愈弱。由于未损伤肌肉的电流数值与方向是不恒定的,以及制备肌肉时愈小心而电流就愈小等事实, Hermann 据此得出如下的结论:这种电流是由制备肌肉时几乎经常不可避免的损伤所引起的。为了验证他的论点,他研究了可不加接触而进行制备的肌肉(例如心脏),或用无需从机体内制备出而能进行研究的肌肉(例如鱼的肌肉)。他发现在这些场合下,肌肉就不呈现出电流。但在别的动物身上要研究完整动物体上的未加制备的肌肉电流是不可能的,正如我们以后将看到的,因为皮肤在没有任何损伤时也有它本身的电动势,从而掩盖了肌肉的电动性质。近来许多研究家们采用了极细微的方法来研究骨骼肌的电动性质,得出了这样的结论:即使非常细心地处理肌肉,它仍然呈现出电动势,但其数值很小,方向也不恒定。暴露肌肉即对它有损伤作用。

如果横切活的肌肉,则肌肉立即出现显著而经常有一定方向的电动势,即未受损伤的纵表面对其横断面来说呈正电位。此电动势的大小,在同一动物的不同肌肉是不相同的,在同种动物不同个体的同名肌肉,其电动势的大小也有所不同。表 1 列举了不同作者关于各种肌肉电动势(Э. Д. С.) 数值的资料。从这个表可以看出:无论在不同的肌肉或是在同一肌肉,电动势都有显著的变动。

表 1 ①

动 物	肌 肉	电 动 势 (毫伏)	研 究 者
家兔	大腿内收肌	42	Hoffmann
鼠	大腿内收肌	42	
鸽	胸部和腿部肌肉	76	
龟	胸部肌肉	29	
河八目鳗	躯干侧部肌肉	27	DuBois-Reymond, Hermann, В. Ю. Чаровец, Schäfer, Galeotti Di Christina
蛙	腓肠肌	40—80	
蛙	缝匠肌	25—50	
蛙	心脏	13	
虾	足肌	40—90	Чихотин
节足动物	翼肌	80—90	

① 依 Schäfer。

肌肉纵表面的正电位,在其不同部位是不同的。在距离横断面大约 1.5~2 厘米处,纵表面的正电位就开始显著地降低。在愈来愈接近横断面时,正电位的降低就愈来愈大,在距离断面 1 厘米处,降低显得特别急剧,所以在横断面与纵表面的交界处,其电位几乎与横断面本身的电位一样。以后我们将较深入地了解在靠近横断面处这种电位降低的原因。

即使在横断面本身的各个部位上,其负电位也各不相同。在横断面的中间部位,负电位达到最大数值;在横断面的边缘部分,则有某些下降。如果切口与肌肉的纵轴不是呈垂

直方向,而是斜切的,那末,在切面上接近钝角的那一部分,其负电位要比靠近锐角的部分为小。

在肌肉上作两个与其长轴垂直的横切面,一个切面靠近肌肉的一端,另一个切面靠近肌肉的另一端,则肌肉表面上最大的正电位沿着赤道方向分布着,亦即沿着与肌长轴垂直并通过两断面之间中央部分的假想肌肉平面的横切线分布。在赤道的两侧正电位减小。如果在近肌肉的两端作二个倾斜而彼此平行的横切,则其赤道系通过两横断面的中间,但与横断面不成平行而呈倾斜的方向,亦即通过与横断平面几乎垂直的假想肌肉平面的切断线。此时,赤道在离开一端横断面钝角不远处的肌肉表面通过,沿着肌肉的一侧斜行至另一端横断面的钝角处,然后转至肌肉的另一侧并返回原先的钝角处。因此,在肌肉的纵表面上,最大的正电位分布于钝角端,而最小的正电位在锐角端。由这样分布的电位所形成的电流称为“倾斜电流”。

在肌肉切断后,纵表面与横断面之间的电位差为什么能迅速地出现以及何以能长久地维持着这一电位差,乃是十分重要的问题。在研究肌肉静息电流的最初阶段,关于此电流的来源问题就已经提出了两个论点。Du Bois-Reymond 曾主张静息电流的电动势在横断前就已经存在于活的肌肉中,而切断仅使此电动势表现出来而已。这个论点曾被称为预存学说。Hermann 曾提出这样的看法,认为静息电流的电动势是由于断面上肌肉活质的变性而产生的。这个概念被称为变质学说。十分明显,如果电动势确是预先存在于肌肉中,而横切仅使其表现出来,则在进行横切时静息电流应立即达到其最大值。反之,如果静息电流的电动势是由于活质变性而发展起来的,则静息电流应随着活质变性的发展而逐渐地发生。

Bernstein 和 Tschermak(1904)为解决上述问题曾进行过一些实验。在这些实验中,用来横切的骨制小刀同时作为横断面的引导电极。用毛细管静电计记录静息电流。这种仪器虽对加于它的电动势不能很迅速地反应,但根据其弯液面的偏转曲线可算出加于其上的电动势增长所经历的时间。将与毛细管静电计一个极相联的骨制小刀,同准备作横切的肌肉部位相接触。将静电计的另一极与放在肌肉其他部分纵表面的另一个引导电极相联。用迅速打击骨制小刀来横切肌肉,即在此瞬间描记静电计的偏转。

实验发现,在进行横切后 0.0003 秒时,静息电流即已达其最大值。因此他们曾作出结论说,静息电流的电动势是预先存在的。Hermann 的学生和拥护者 Garten(1904)重复了 Bernstein 和 Tschermak 的实验,采用了他们所应用的同样仪器以横切肌肉,但用比毛细管静电计更加灵敏的弦线电流计描记静息电流。Garten 获得了同样的结果,即在其实验中横切后经过 0.0003 秒静息电流也达到其最大值。虽然如此,他仍然保留自己的意见,即静息电流是由于活质的变性所造成的。

骨骼肌静息电流在进行横切的当时达到其最大值,然后逐渐减小。而骨骼肌静息电流的这种减小,进行得很缓慢:在离断的肌肉上,其静息电流要经过若干天才完全消失。蛙缝匠肌静息电流的变化就是这样逐步地进行的(45 次实验的平均材料)。在横切后经过 1 小时,静息电流减小到其原初值的 81.1%,经 24 小时达 43.6%,经 48 小时达 30.8%。在这段时间内,始终防止肌肉的干燥并有空气中的氧进入。如果在静息电流降低以后,作一个与前次切面平行的新横切,则由此产生的静息电流可以不变,或有少许增高,这取决于实验所采用的是何肌肉。当静息电流逐步地完全消失时,则可发现肌肉也不再呈现

有生命的象征,即它已死亡。因此必须认为:在离断的肌肉上,静息电流的逐渐减小是其逐渐变性的结果。

如果在与机体保持自然联系的体内肌肉上作一切口,则肌肉同样表现出静息电流。这种电流也逐渐减小,然其进程是与创口的愈合平行地进行的;当创口愈合时,静息电流也就消失。在对这种肌肉重新作一切口时,又出现最大数值的静息电流。

在心肌上则呈现另一种情况。对离体的蛙心作横切后,静息电流颇迅速地减小,两小时后就完全消失。但当作一新的横切时,静息电流又立即几乎达到其原初的数值。经1~2小时静息电流又消失,在重作横切时又重新出现。在同一个标本上可重复多次切断,直到只留下一小块心肌时,仍然能获得同样的结果。心肌的这个特性是这样造成的:与骨骼肌纤维不同,心肌的细胞很短,因此其迅速发展的变性过程扩散到邻近细胞的交界处就停止,不越过与其邻接的细胞。而骨骼肌的变性过程则从横切面一直发展到纤维的末端。

骨骼肌静息电流的强度,或更确切地说,静息电流的电动势数值,同各种外界条件以及肌肉本身的内部状态有很大关系。在生命范围内的温度变动,就可以使静息电流发生显著变化。温度升高到35~40°C时,可使静息电流增高;而温度降到自然水平以下时,则使其降低。更高的温度使肌肉损伤,同时引起其作用的肌肉部位产生负电位。Bernstein和Tschermak对肌肉静息电流与温度的相互关系曾进行了专门的研究,并作出结论说,静息电流是与绝对温度成正比地变化的。正如我们以后将会看到的,这种情况对于阐明静息电流电动势的本质问题具有十分重要的意义。

肌肉缺氧将相当迅速地导致其静息电流急剧降低,但只要肌肉得到氧,静息电流就又增大(А. Гинецинский 和 Лейбсон)。

由0.6%氯化钠、0.02%氯化钾、0.025%氯化钙和0.01%重碳酸钠所组成的任氏液(蛙用),甚至在很长久地作用于肌肉时也不致改变肌肉的电动性质。Höber曾研究了在等张溶液中各种盐类对骨骼肌电动势的影响。他所研究的盐类中,有些引起肌肉的负电化,亦即使盐溶液作用的肌肉部位产生负电位;有些使肌肉正电化,而另一些则不改变肌肉的电动势。在表2中引证了Höber的研究资料。“-”代表负电化作用。作用愈强则“-”数愈多。“+”代表正电化作用。“+”和“-”同用则代表该种盐类并不改变肌肉的电动性质。

表 2①

	K	Rb	NH ₄	Cs	Na	Li	Ba	Sr	Ca	Mg
酒石酸盐.....	- - -		-		-	-				
SO ₄	- - -	- -	-	-	-	-				±
HPO ₄					-					
CH ₃ COO					-	-				
Cl	- - -	-	-	±	+	+	±	±	±	±
Br			-	±	+	+				
I	- - -	- -	-	+	+	+	±	±		干
NO ₃			-		+	+	±	±		+
SCN	- -		±		++	++	±			++

① 依 Höber

其他各种物质,特别是毒物,也有负电化的作用。在表2中所提出的盐类,在作用于肌肉时可引起可逆性变化,即在洗去该物质后肌肉可恢复其原状。但也有许多物质的作用是不可逆的,即引起肌肉的死亡。所有这些物质都具有负电化的作用。

从表2所列举的 Höber 的资料中可看出,Cs 的负电化作用比 Rb 弱,而 NH_4 的作用比 Cs 为强。但由于盐类对肌肉以及对其他各种活结构电位的作用具有重大理论意义,因此必须详细地研究 K 与其他硷金属的负电化作用。Sandow 和 Mandel(1951)曾发现,如果用等张和低张浓度的 KCl 溶液,则由此 KCl 溶液所引起的负电性是与 KCl 浓度的对数成正比关系。负电位发展得相当快,经过 15~40 分钟它就达到了该浓度的最终数值。在被研究的溶液中,KCl 的作用是完全可逆的,如将肌肉从 KCl 溶液中移至任氏液内经一个小时,负电位就已完全消失。如果使肌肉的同一部位第二次受到 KCl 溶液的作用,则负电性又会象第一次一样地重新发展起来,并达到相同的数值。在同一块肌肉上可这样重复若干次。由等张 KCl 溶液(0.1 克分子量)作用而发展起来的最大电位值,平均为 41.4 毫伏。

Rb 的作用则有某些不同:由 RbCl 等张溶液所引起的负电位,要比 KCl 作用时所获得的小得多,0.1 克分子量 RbCl 在不同标本所引起的电位值是从 -16.6 到 -31.6 毫伏,平均为 -22.8 毫伏,这个平均值为 KCl 所引起的电位的 61.1%。此外,RbCl 的负电化作用的发展要比 KCl 的慢得多。为了达到最大的数值,RbCl 的作用平均需要 2 个小时;在 60 分钟时达到最大值的 90%。在 RbCl 作用后肌肉电位的恢复,比在 KCl 作用后的恢复时间为长,即在任氏液中约需 3 小时才能恢复。

有兴趣的是,由 RbCl 处理然后又以任氏液使之恢复的肌肉部分,其在 KCl 的影响下所发展起来的负电位,不能达到预先未经 RbCl 处理的肌肉所能达到的那样大的数值。所以,用 RbCl 溶液预先处理肌肉,能抑制 KCl 的负电化作用,由此使 KCl 产生的电位值平均仅达肌肉本身所能产生的电位值的 35%。如果在 RbCl 处理后将肌肉放在任氏液中 2 个小时,则 KCl 就能发展到其负电化作用的 76%。因此,如果将肌肉经 RbCl 作用后而移置于任氏液内,则 RbCl 对 KCl 引起肌肉负电化作用的抑制性影响是逐步地减弱的。

Straub(1910)曾研究了各种药物对心肌电动性质的影响。他曾发现,药物的作用愈强,其负电化作用也愈强。

很有兴趣的是,如果将活的或死亡的肌肉中所挤出的液汁从外面加于肌肉上,则此种液体对活肌肉也有负电化影响。酸和硷对肌肉同样具有负电化作用,虽然它们的作用较氯化钾为弱,但后者的作用要比酸或硷易被冲洗所消除。

Ranke(1867)早就注意到,在麻醉剂(乙醚、氯仿、戊烯)作用于肌肉时,其对肌肉兴奋性和收缩性的遏制作用,早于其对电动性质的遏制作用。嗣后,研究麻醉剂对肌肉静息电流影响的许多研究家们也曾指出,低浓度的麻醉剂基本上不减低静息电流,但在能引起不可逆变化的较高浓度时,麻醉剂对肌肉有负电化作用,同时使其静息电流减低。但无论在低浓度或较高浓度时,麻醉剂以及其他引起可逆的类似麻醉状态的一些物质,在其作用的最初阶段甚至能使肌肉正电化。

这样,我们可以看到,使骨骼肌部分损伤甚或使其部分死亡的各种影响因素,不论其本质如何,都能引起肌肉的电动势,这个电动势表现为经常在外回路中有一定方向(即从肌肉的不损伤部流向损伤或死亡部分)的静息电流。

肌肉这种电动势的来源位于何处呢？业已知道这一情况，即在整块肌肉完全变性以后，就不能在该肌肉中发现任何电动势，这个事实表明了，电动势的来源是在肌肉纤维、肌肉细胞及活的原浆中。实际上，如果我们细心地按纤维纵行方向分开肌肉而获得纤维小束，则当我们将小束中的每一条纤维作横切时，即呈现出与整块肌肉相同的、甚至比其更强的静息电流。

近年来提出了从整块骨骼肌中分离出活肌纤维的方法，并研究了这些分离肌纤维的应激性和收缩性。同时研究并比较了蛙的分离肌纤维和整块肌肉的电动势。Ф. Н. Серков (1948) 曾测量 15 条分离的半腱肌纤维的电动势，获得了不同的数值，它们变动于 18.3~62.2 毫伏之间。分离纤维的电动势平均为 40.4 毫伏。但必须注意到，这种研究是有相当大的困难的。这些困难不仅在制作的本身，而且还包括对用以制备肌纤维的那块肌肉中其他纤维的几乎不可避免的损伤。因为我们清楚的知道，肌纤维的内含物对肌肉，也就是对完整肌纤维具有负电化作用。很可能，Ф. Н. Серков 在其某些实验中所获得的肌纤维电动势数值较低，是由于这些情况引起的。因此，应该重视的并不是分离纤维电动势的最小值，而是其最大值；因为可以认为，与肌纤维实际电位相比较，这些数值不是增高而是较快地减低的。Ф. Н. Серков 曾比较了分离的肌纤维与用以制备此纤维的完整肌肉两者的电动势。完整肌肉的电动势变动于 23.1 与 41 毫伏之间，平均为 32.8 毫伏，即仅为分离纤维电动势的 81%。

前辈生理学家们就曾提出了关于单一肌纤维电动势的大小问题。当然，他们没有怀疑过肌纤维就是完整肌肉这种电动势的来源。但他们完全正确地推想到，在从完整肌肉表面引导静息电流时，肌纤维静息电流的电动势很大一部分将降落于纤维与引导电极之间的阻抗上。这个阻抗包括纤维间液体、肌纤维膜以及特别是在肌肉表面上较厚的一层肌束膜，此外还包括血管和淋巴管。当我们引导完整肌肉的静息电流时，将一个引导电极接触横断面，另一个接触肌肉的纵表面，则此时纵表面电极将引导出由全部肌纤维电位投射在肌肉表面该点上所形成的电位。在全部横断纤维的纵表面上，对其横断面来说是呈正电位。但我们不知道，这个电位值在全部肌纤维是相同的，还是有些较大而另一些较小。但是毫无疑问，不同纤维以不同程度将其电位投射于肌肉表面的该点上。

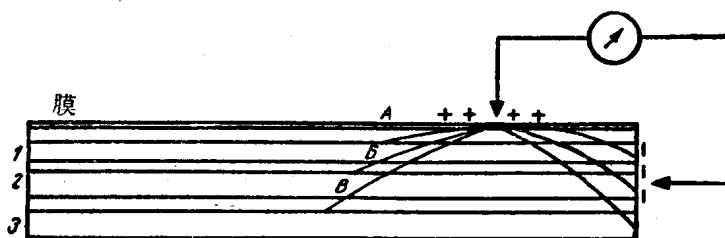


图 1 肌肉或神经纤维电位在引导电极下肌肉或神经表面的投射。

图 1 所示的是纤维电位在肌肉表面投射的模式图。该肌肉的每一条纤维是电动势的来源，将产生从肌肉纵表面流向其横断面的电流。这些电流从纤维表面上不同点出发，在不同的平面上流向它自己的横断面，但我们在插图上所画出的电流仅是在一个平面上（即在插图的平面上），并只是表示出通过纵表面电极与肌肉表面接触点上的电力线。由第一条肌纤维所产生的电流，在达到电极与肌肉的接触点之前要经过一定距离，这个电流在电

极下形成的电位,等于该纤维表面的电位减去电路中的电压降。而这个电压降,等于所观察的分路上的电流强度同电路中电阻的乘积。

第二条纤维的分路电流也有同样的情况,但此时在引导电极下仅显示出第二条纤维电位更少的一部分,因为此条纤维的电路比第一条纤维的电路要长,因而其阻抗也较大。较远隔的纤维的电位,传递至引导电极的将更小。因此,纤维离引导电极下的肌肉表面愈近,则此纤维电位传递到肌肉纵表面电极上的电位就愈大。但是,正象并联电池其电位不能相加一样,各个不同纤维的电位在这里也不能相加起来。然从所有个别纤维的投射中我们可以得到某一最大的电位值。但是我们可看到,这个电位仍然小于最靠近引导电极的纤维的实际电位。我们不能测量出纤维的实际电位,因为我们仍然不知道在通过电极与肌肉接触点回路上的电流强度以及电流从纤维到接触点所经回路上的阻抗。所以我们只能有把握地说,在最接近于引导电极下肌肉表面的肌纤维表面电位,大于从电极下肌肉表面上所直接测出的电位。

A. Ф. Самойлов (1899) 以下述的方法测量了肌纤维的电位值。他用一层醮过生理溶液的滤纸复盖肌肉,然后测量滤纸表面相对于肌肉横断面的电位。在比较了盖有滤纸与未盖滤纸的该肌肉表面上的电位后,他得知了在这层滤纸上产生多少电压降。他假定醮过生理溶液的滤纸的阻抗与肌束膜的阻抗相等,如果一方面测量出纸张的厚度,另一方面测量出肌束膜的厚度,据此他曾计算出在肌束膜上应有的电压降。这样,他发现了纤维电位在肌束膜上产生约 20% 的电压降。

某些研究者(Gerard 及其同事们,1946)曾用纤维内微电极引导法测量了肌肉内未分离纤维的电动势。另一电极接触该肌肉的表面,这样来测量纤维外表面与纤维内含物之间的电位差。微电极由玻璃制成,末端开口小于 1 微米。微电极内灌有等张的氯化钾溶液,借助于微操纵器将其插入纤维内部。另一电极放在浸浴肌肉的任氏液中。这样引导电位对肌肉并无可见的损伤。只要任氏溶液不断地更换,即用新鲜任氏溶液以每分钟 10~100 毫升的速度流过肌肉附近以达此目的,则在此条件下纤维电位在很长时间内(7 小时以上)是保持恒定的。

这些研究也证明了,肌纤维的电位比从完整肌肉引导出的电位要大得多。在某些场合,肌纤维的电位可达 100 毫伏。我们可将肌肉从机体内制备出来而置于任氏液中来研究,也可让其留在机体内在保持着与血管和神经系统联系的情况下进行研究。与离体肌肉比较,在体肌肉的静息电位(即肌纤维内含物与其外表面之间的电位差)显得较大且更稳定。

在纤维内含物与其外表面之间的平均电位(148 只蛙中 183 块肌肉的 1350 条纤维)为 78.4 ± 5.3 毫伏(温度在 $18 \sim 30^{\circ}\text{C}$ 之间)。在改善了任氏液的成分后,从 46 只蛙 206 条纤维所得的平均电位在 $20 \sim 22^{\circ}\text{C}$ 时达 97.6 ± 5.7 毫伏。在破坏脊髓后的整体蛙身上,缝匠肌纤维在 22°C 时的电位如下:

1 号蛙(共研究 26 条纤维): 85 ± 3.2 毫伏

2 号蛙(共研究 7 条纤维): 86.5 ± 2.4 毫伏

3 号蛙(共研究 13 条纤维): 85.6 ± 2.4 毫伏

4 号蛙(共研究 10 条纤维): 81.0 ± 2.4 毫伏

平均: 84.5 ± 3.2 毫伏

该动物同一块肌肉或其他肌肉的不同纤维,具有大致相同的电位。

温度对纤维电位有以下的影响:在 $+30^{\circ}\text{C}$ 时电位最大(87毫伏),当温度增高时,每增加 7°C 电位降低约5毫伏,在温度降低时每下降 10°C 电位降低5毫伏。

Nastuk 和 Hodgkin(1950)对纤维外和纤维内引导单一肌纤维静息电流的方法作了若干改进。他们采用了尖端直径达0.2微米的极细的玻璃电极。将这样的电极向肌肉纤维内插入时,电极尖端刚一进入纤维肌浆内,便跳跃式地显示出静息电流。当电极从肌浆拔出时,静息电流立即完全消失。这表明了纤维外表面与其内含物之间存在着电位差。通常以3克分子量的KCl溶液灌满电极,如与用0.118克分子量KCl溶液灌满电极时相比较,则前一情况下的静息电位约大10毫伏。图2所示的是在电极插入纤维内以及将其从纤维内拔出时电位变化的曲线。在将微电极缓慢地插入纤维内部时,用摄影法将阴极示波器的图象描记于慢速运动的胶片上。光束急剧地向上偏转,并示出约为100毫伏的电位差。在若干分之一毫秒内,此电位差达到最大值。在电极留在纤维内的全部时间内,电位差始终保持恒定。将电极缓慢地从纤维内拔出时,只要电极的尖端一出纤维,电位也就迅速地消失。在温度 $+13\sim 22^{\circ}\text{C}$ 时,各个不同纤维(从21块肌肉161条纤维)的外表与其内含物之间的电位值变动于82~99毫伏(平均88毫伏)。在 $+6\sim 8^{\circ}\text{C}$ 时,此电位值为84毫伏(5块肌肉的31条纤维)。在降低肌肉外部介质中的NaCl浓度时,纤维外表面与其内含物之间的电位略有增高。

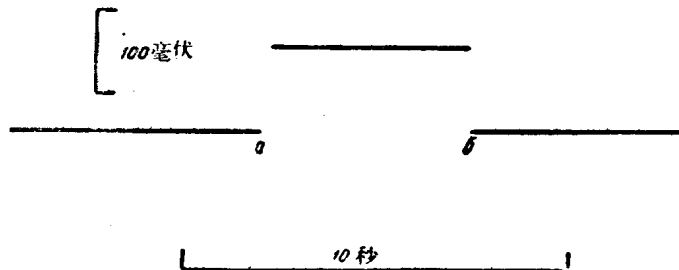


图2 在插入与拔出微电极时肌纤维电位的变化

a—插入的瞬间; b—微电极从纤维内拔出的瞬间。向上的偏转表示微电极的电位为负(Nastuk 与 Hodgkin)。

关于牵引肌纤维对电位的影响问题,有各种不同的意见。有些人认为在牵引纤维时静息电位增高(Einthoven, Rademaker, 1916; de Meyer, 1921; Katz, 1934);另一些人认为会使电位降低(DuBois-Reymond, 1849; Schenk, 1896; Einthoven, Buchthal 和 Peterfi, 1934; Jacobs, 1942),而又有一些人则认为适度的牵引并不改变静息电位(Bernstein, 1897; Schäfer, 1936)。所有这些作者都研究了整块肌肉在受牵拉时的静息电位。用微电极从纤维中部以及从其外表面引导单一肌纤维电位的研究(凌宁, Gerard, 1948)表明了,将肌肉牵张到其初长度的170%时,对纤维电位未见有规律性的明显影响。此时电位的波动不超过1~2毫伏。

纤维周围介质的反应在pH 5~10的范围内变动时,对电位没有规律性的影响,实际上电位是保持不变的。

碳酸使电位可逆地降低。5% CO_2 溶液在一小时以上的时间内使电位降低10~15