



中国医学百科全书

生 理 学



上海科学技术出版社

中国医学百科全书

中国医学百科全书编辑委员会

上海科学技术出版社

中国医学百科全书

⑭ 生理学

侯宗濂 主编

上海科学技术出版社出版、发行

(上海瑞金二路 450 号)

发行所 上海发行所经销 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 17 字数 655,000

1985 年 2 月第 1 版 1993 年 12 月第 2 次印刷

印数 19,601—22,300

ISBN 7-5323-1799-4/R·492

定价: 10.80 元

(沪)新登字 108 号

《中国医学百科全书》编辑委员会

主任委员 钱信忠

副主任委员 黄家驷 季钟朴 郭子恒 吴阶平 涂通今 石美鑫 赵锡武

秘书长 陈海峰

副秘书长 施奠邦 冯光 朱克文 戴自英

委员 (以姓氏笔划为序)

丁季峰	王世真	王用楫
王永贵	王雪苔	王淑贞(女)
王鹏程	邓家栋	石茂年
石美鑫	史玉泉	白清云
邱贺龄	吕炳奎	曲绵域
朱潮	朱既明	朱霖青
任应秋	孙忠亮	孙瑞宗
苏德隆	杨铭鼎	杨藻宸
李昆	李肇特	李聪甫
吴之理	吴绍青	吴咸中
吴贻谷	迟复元	张祥
张世显	张学庸	张涤生
张源昌	陈国桢	陈海峰
陈灏珠	尚天裕	罗元恺
罗致诚	周敏君(女)	郑麟蕃
赵炳南	钟学礼	孟继懋
侯宗濂	夏镇夷	钟惠澜
顾绥岳	郭迪	顾学箕
郭子恒	唐由之	郭乃春
诸福棠	黄家驷	涂通今
黄绳武	董承琅	黄桢祥
韩光	谢荣	蒋豫图
裘法祖		谢少文
土登次仁	王懿(女)	王玉川
王光清	王季午	王冠良
王德鉴	毛文书(女)	毛守白
卢惠霖	叶恭绍(女)	由崑
冯光(女)	司徒亮	毕涉
兰锡纯	朱育惠	朱洪荫
刘育京	刘毓谷	米伯让
杨医亚	杨国亮	杨树勤
李宝实	李经纬	李振志
吴阶平	吴英恺	吴征鉴
吴蔚然	余澹	宋今丹
张孝骞	张昌颖	张泽生
陈信	陈中伟	陈明进
林克椿	林雅谷	郁知非
依沙克江	周金黄	周敏君(女)
荣独山	胡传揆	胡熙明
施奠邦	姜春华	洪子云
钱信忠	徐丰彦	凌惠扬
郭泉清	郭振球	郭景元
黄量(女)	黄文东	黄耀燊
梁植权	董郡	董承琅
童尔昌	曾宪九	戴自英
傅丰永	蔡翹	
蔡荣		

序

《中国医学百科全书》的出版是我国医学发展史上的一件大事，也是对全人类医学事业的重大贡献。六十年代初，毛泽东同志曾讲过：可在《医学卫生普及全书》的基础上编写一部中国医学百科全书。我们深感这是一项重大而艰巨的任务，因此积极进行筹备工作，收集研究各种有关医学百科全书的资料。但由于十年动乱，工作被迫中断。粉碎“四人帮”后，在党和政府的重视和支持下，医学百科全书的编写出版工作又重新开始。一九七八年四月，在北京正式召开筹备会议，拟订了编写出版方案和组织领导原则。同年十一月，在武汉举行了第一次编委会，落实了三十多个主编单位，全国医学界的著名专家、教授和中青骨干都参加了编写工作。

祖国医学发展史中，历代王朝就有学者编纂各类“集成”和“全书”的科学传统，但系统、全面地编写符合我国国情和医学科学发展史实的大型的医学百科全书还是第一次。这是时代的需要，人民的需要，是提高全民族科学文化水平，加速实现社会主义现代化建设的需要。从长远来看，这是发展我国医药卫生事业和医学科学的一项基本建设，也是建设社会主义精神文明的重要组成部分。因此，编写出版《中国医学百科全书》是我国医学界的一项重大历史使命。

我国既有源远流长的祖国医学，又有丰富多彩的现代医学。解放以来，在党的卫生方针指导下，还积累了群众性卫生工作

和保健强身的宝贵经验，涌现了许多中西医结合防治疾病的科研成果。在我们广大的医药卫生队伍中，有一大批具有真才实学，又善于写作的专家，他们都愿意为我国科学文化事业竭尽全力，把自己的经验总结出来，编写出具有我国特点的医学百科全书。

《中国医学百科全书》是一部专科性的医学参考工具书，主要读者对象是医药院校毕业及具有同等水平的医药卫生人员，但实际需要查阅这部全书的读者将远远超过这一范围。全书内容包括祖国医学、基础医学、临床医学、预防医学和特种医学等各个学科和专业，用条目形式撰写，以疾病防治为主体，全面而精确地概述中西医药科学的重要内容和最新成就。在编写上要求具有高度的思想性和科学性，文字叙述力求言简意明，浅出深入，主要介绍基本概念、重要事实、科学论据、技术要点和肯定结论，使读者便于检索，易于理解，少化时间，开卷得益。一般说来，条目内容比词典详尽，比教材深入，比专著精炼。

为适应各方面的需要，《中国医学百科全书》的编写出版工作准备分两步走：先按学科或专业撰写分卷单行本，然后在此基础上加以综合，按字顺编排出版合订本。这两种版本将长期并存。随着学科发展的日新月异，我们并将定期出版补新活页。由于涉及面广，工作量大，经验不足，缺点错误在所难免，希望读者批评指正。

钱信忠

1982年11月

中国医学百科全书

生 理 学

主 编：侯宗濂（西安医学院）

副 主 编：（以姓氏笔画为序）

王志均（北京医学院）

乔健天（山西医学院）

吴 襄（大连医学院）

周衍椒（湖南医学院）

徐丰彦（上海第一医学院）

编 委：（以姓氏笔画为序）

王复周（中国人民解放军第四军医大学）

卢振东（中国人民解放军第二军医大学）

刘曾复（北京第二医学院）

李茂之（浙江医科大学）

陈婉梅（西安医学院）

周保和（重庆医学院）

姚承禹（中国医科大学）

程治平（哈尔滨医科大学）

学术秘书：陈婉梅（西安医学院）

编写说明

- 一、本分卷选收与医学有关的正常人体生理学基本概念、理论、实验方法及有关名词共202条，病理生理学另有分卷，本分卷一般不再选收。
- 二、本分卷的度、量、衡是采用中国国际单位制推行委员会制订的《计量单位名称与符号方案》(试行)(1981)的单位名称与符号。
- 三、本分卷条目按人体功能系统分类顺序排列。
- 四、本分卷正文前有与正文条目排列顺序一致的目录；书末附有汉英生理学词汇及英汉生理学词汇，英文略语检索，度、量、衡单位名称与符号和中文索引。
- 五、本分卷撰稿人共68人。因人数较多，各作者的写作风格、用词习惯各不相同，虽经几番校订，仍不免有文风不一、内容重复，甚至错误之处，请读者批评指正。

生理学分卷编辑委员会

一九八三年一月

中国医学百科全书

生理学

目 录

人体生理学	1
-------	---

普通生理学

刺激与兴奋	1
刺激三要素及其相互关系	2
应激性和兴奋性	3
生物电现象	4
生物电测量和记录	5
静息电位、动作电位和后电位	6
动作电位的引起和局部兴奋	7
生物电产生原理	8
电压固定实验	9
兴奋膜特性的数学模拟	10
膜通道和闸门的概念	11
钠泵	12
神经冲动的传导	13
神经纤维的电缆性质	14
神经纤维的分类	16
骨骼肌兴奋-收缩耦联	17
骨骼肌收缩原理——滑行学说	18
骨骼肌收缩的机械变化	18
骨骼肌收缩的产热	19
神经-肌肉接头传递	20
神经肌肉间营养关系	21
平滑肌生理特性	22
细胞分泌原理	23

中枢神经系统生理

神经系统功能	24
神经元学说	24
神经元间联系方式	25
神经胶质细胞功能	26
轴浆运输	26
突触	27
突触传递	27
突触传递的抑制	29
中枢神经系统递质	30
反射与反射中枢	31
脊髓功能	31
脊髓的感觉传导	32
脊髓休克和脊髓反射	33

脑干功能	35
姿势反射	36
网状结构上行激动系统	36
植物性神经系统功能	37
小脑功能	38
丘脑功能	40
丘脑-皮质投射	41
下丘脑功能	41
大脑皮质功能分区和柱状结构	43
大脑皮质感觉区	44
大脑皮质运动区	45
锥体系和锥体外系功能	46
大脑边缘叶与边缘系统功能	47
基底神经节功能	48
正常脑电图	48
大脑皮质的诱发电位	49
大脑皮质的语言功能	50
觉醒与睡眠	50
条件反射	52
学习和记忆	53
控制论在生理学中的应用	54

感觉器官生理

感觉生理	60
深部感觉	61
内脏感觉	61
皮肤感觉	61
痛觉	62
视觉	65
眼的折光功能	66
视网膜的感光功能	67
视野	68
视敏度	68
颜色视觉	69
视网膜的生物电现象	70
视神经冲动的传入途径及视觉中枢	71
瞳孔对光反射	71
眼球运动	72
双眼视觉	72
眼内压与房水	72
听觉	72

外耳功能	72
中耳的传音功能	73
声音传入内耳的骨导途径	74
内耳(耳蜗)的感音功能	74
内耳生物电现象	75
耳蜗换能机理	76
听觉传导通路	77
听觉中枢	77
声源的空间定位	78
前庭迷路感觉	78
嗅觉	80
味觉	80

血液生理

内环境	81
血液的组成与功能	81
血量测定	82
血量调节	83
红细胞生理	84
白细胞生理	87
血小板生理	89
脾脏功能	91
血液凝固与纤维蛋白溶解	92
血型	95
生理性止血	100

血液循环生理

血液循环	100
心肌细胞的生物电现象	101
心肌的生理特性	103
钾、钙、钠离子对心肌的影响	105
乙酰胆碱、去甲肾上腺素对心肌的影响	106
心动周期与心脏射血	107
心脏力学	109
心输出量	110
心脏作功	113
心音	114
心电图	114
各类血管的功能	115
血液动力学	115
血液流量与流速	115
血压	116
脉搏	118
微循环	119
组织液与淋巴	120
心血管活动的调节	121
心血管神经调节	121
心血管体液调节	125
心血管自身调节	126
冠脉循环	126

脑循环	127
肺循环	128
内脏循环	129
皮肤循环	130
骨骼肌循环	130

呼吸生理

呼吸的全过程	131
呼吸运动	131
肺内压与胸内压	131
肺泡表面活性物质	132
肺通气阻力	133
呼吸功	135
静态肺容积	135
肺通气量	136
呼吸气体的肺内交换	137
呼吸气体的组织内交换	139
氧在血液中的运输	139
二氧化碳在血液中的运输	141
血液气体运输和酸碱平衡	142
呼吸中枢	142
呼吸节律的形成	143
呼吸运动的调节	144
周期性呼吸	146
肺的非呼吸功能	146

消化生理

消化	147
咀嚼	148
唾液	148
吞咽	149
胃的运动	150
胃液	151
小肠运动	153
小肠液	155
胰液	155
胆汁	156
胆囊功能	157
肝脏功能	158
大肠功能和排便	159
摄食和饮水调节	160
吸收	161

能量代谢

能量代谢	164
能量代谢测定	165
基础代谢	167

体 温

体温	168
----	-----

体温调节.....	170
不感蒸发和发汗.....	172

排泄生理

排泄.....	173
尿的生成.....	174
肾小球的滤过作用.....	174
肾小管和集合管的重吸收作用.....	175
肾小管和集合管的分泌作用.....	177
肾清除率.....	178
肾血流量.....	180
尿的浓缩和稀释.....	181
肾与水、电解质平衡.....	182
肾与酸碱平衡.....	185
输尿管功能.....	187
膀胱功能和排尿动作.....	187

内分泌生理

激素.....	188
激素作用原理.....	190
腺垂体的激素.....	192
腺垂体分泌的调节.....	194
神经垂体的激素.....	196
甲状腺激素.....	197
甲状腺分泌的调节.....	199

降钙素.....	200
甲状旁腺素.....	201
胰岛素.....	202
胰高血糖素.....	203
肾上腺皮质激素.....	203
肾上腺皮质分泌的调节.....	205
消化道激素.....	206
前列腺素.....	207
胸腺.....	209
松果体.....	209

生殖器官生理

生殖功能.....	209
睾丸功能及其调节.....	210
男性附属生殖器官功能.....	211
卵巢功能.....	212
卵巢功能的调节.....	213
女性附性器官功能.....	214
胎盘功能.....	217
汉英生理学词汇.....	219
英汉生理学词汇.....	234
英文略语检索.....	249
度、量、衡单位名称与符号.....	251
索引.....	252

人体生理学

人体生理学是基础医学的一个组成部分,是生物学的-一个分科,也是用物理学、化学的概念和方法研究生命现象的科学。它通过观察和实验研究了解人体在正常情况下所表现的生命现象,进而探讨它们发生、发展和变化的原理和规律性,以及它们的内在联系和因果关系。人体生理学的目的在于从功能上为防病治病、为提高人民体质提供理论基础。

生理学和形态学在十九世纪后半期划分开来,不久又从生理学分化出生物化学,之后又划分出生物物理学,后者和生理学之间很难划分明确界限;一般来说,用古典物理学理论和方法进行研究所得结果属于生理学,但这种概念并不完全正确。形态与功能密切相关,因此形态与功能也很难截然分开,例如神经生理很难离开神经解剖来加以叙述。生理与生化之间、生理与生物物理之间也有类似情况。还有,虽然是人体生理学,但也必然要涉及到一些生理上的一般规律,也就是无论低等生物或高等生物,皆有其共同具有的基本规律。讲述这些基本规律并企图由此认识生命实质的科学,叫做普通生理学,而讲述各器官的生理学叫做器官生理学,后者是人体生理学特别是医用生理学研究的主要对象。研究疾病中的生理现象的病态变化的是病理生理学。但是在人体生理学中讲到内分泌腺的时候,常涉及到它的功能亢进或缺陷,讲到言语中枢就会涉及到失语症等等。有些疾病现象还可作为研究生理功能的途径之一,它对生理学的发展很重要。人体生理学本来应以人体为对象加以观察和研究,然而在人体进行实验研究有许多不便,因而很多情况下只能借用动物作实验,观察探讨细胞、组织乃至器官所表现的生命现象,进而了解它的发生、发展过程,探索它的因果关系,用以补充用人体实验的不足,但必须注意到人与动物的差别,不应毫无保留地将动物实验的结果应用于人体。

生理学史中常把 Harvey (1578~1657) 所著的《动物心血运动解剖论》(1628)作为现代生理学开端的代表作,因为他在这项工作中正式采用了实验方法和数学分析。祖国医学在《内经》中就记载了穴位这一感觉点,比 Blix (1882)发现感觉点早两千多年,而 Blix 曾作为感觉点的最早发现者记录于专书。在《内经》中还记载着“按其处,应在中而痛解,乃其腧也。”用现代语言来解释,就是按压背部腧穴,通过经络传到有关脏器,使之产生反应,从而解除病痛,提出了皮肤内脏相关的学说。创立经络学说和记载了几百个穴位,这是我国古代医学对生理学的重大贡献,它大约相当于 Hippocrates 所处时代,更显出它在世界生理学史上居于突出地位。在十九世纪中叶 Johannes Müller, Claude Bernard 和他们的第一代学生以及 Carl Ludwig 在生理学中采用了当时精密的定量的物理学和化学的技术及其概念,生理学才被公认为是一门完全独立的专门科学。十九世纪末在英国由于 Foster, Sherrington, Langley, Starling 等的成就,生

理学得到迅速发展,其他欧美各国也有许多重要贡献。本世纪初,Max Verworn 以单细胞生物、神经与肌肉为对象研究生命现象而创立了普通生理学,几乎同时 Bayliss 从生物物理化学角度创立了另一种普通生理学。本世纪四十年代以来生理学又有很大进步。这与现代工艺技术和仪器的高度迅速革新有直接关系。在新技术和仪器的应用下可以对单个细胞、细胞的各个部分、大分子等进行分离、观察、鉴定和实验,这样就可以在更可靠的基础上对一些基本生理活动原理进行严格的描述,远远超过过去采用间接方法所取得的成就。近二十年来生理学开始应用系统理论的观点和方法来研究生理系统的整体性,这一理论和方法可以普遍用于生理系统的各级水平,它在一定级别的组织水平进行生理活动原理的分析,把这种原理结合在更高级水平的特征来认识这些特征。另一方面,生理学正在向分子水平、量子水平发展的同时,也有转向研究生物体整体的趋势,这实质上是宏观微观相结合,分析综合相结合的研究方法,对发展生理学是很重要的。人体生理学主要是为医学服务的,一直在医学应用中得到促进和发展,因此强调在医学实践中发展生理学是重要的,同时必须理论实践相结合,理论还要走在前边,因而深入探讨一般规律的普通生理学应该得到应有的重视,这就要从研究各类动物的多种生命现象中抽出制约和决定生命现象的最一般的原理和定律。人们对事物的认识就是要从个别到一般,一般到个别,反复循环,一步一步地得到更加正确的理论。现代生理学的研究还必须运用现代的科学理论和技术,例如应用系统理论、电子计算机等,这将促使生理学迅速发展;更重要的是必须运用自然辩证法用以提高和端正生理学工作中的认识论和方法论。

本世纪二十年代初期,在我国国内才开始有了生理学论文的发表,特别在消化生理学、肌肉神经普通生理学、中枢神经生理学等方面,在世界上占有一定地位。1926年成立了生理学会,1927年发行了中国生理学杂志。在中央号召本世纪内实现四个现代化的精神鼓舞下,在理论要走在前边的号召下,作为基础医学的一个部门的人体生理学,将在不远的将来在我国发出灿烂的光辉。

(刘曾复 侯宗濂)

刺激与兴奋

刺激、兴奋的概念由于研究方法的演变而有所变化。在用记纹鼓记录、以肌肉收缩高度为指标的时代,引起可兴奋组织产生各自固有的活动如神经传导、肌肉收缩以及腺体分泌就叫做兴奋。可引起上述反应的动因叫做刺激。由于现代电生理的产生,发展到以电现象为指标,乃使刺激、兴奋的概念从动作电位的产生和发展过程来加以考虑,结果认为刺激达到一定程度,动作电位迅速上升而产生锋电位,这就是兴奋。使细胞膜去极化而引起兴奋的动因就叫做刺激。神经、肌肉、腺细胞等可兴奋组织在接受刺激后能产生兴奋的特性(或能力)称兴奋性。生理学讲的就是刺激与兴奋的关系。就机体整体来说,在神经

系统的调控和体内一些化学调节等因素的影响下可引起一系列从简单到复杂的生命现象。

刺激有种类、性质、强弱等等之分，而兴奋的大小又与个体、器官、组织乃至细胞等接受刺激对象的功能状态有关。刺激可分为电刺激、机械刺激、化学刺激、温度刺激等种类。在生理实验中多用电刺激，因它易于选择刺激强度、刺激持续时间等。而且多次反复应用也不致使接受刺激的神经肌肉等组织受到损伤。

刺激强弱与兴奋大小 为了引起兴奋所需要的最小刺激强度，叫做刺激阈(或强度阈)。在神经干或肌肉上随着刺激强度的增强其兴奋加大，表现为动作电位的振幅加大或肌肉收缩增高，但刺激达到一定强度后，再加强刺激强度兴奋也不再加大，这个刺激强度称为最大刺激。在单一神经或肌肉纤维则达到刺激阈后虽再加强刺激，兴奋也不加大，叫做全或无定律。

极兴奋及电紧张 应用电刺激时，通电时在阴极处，断电时在阳极处产生兴奋，叫做极兴奋法则。通电期间阴极及其附近兴奋性升高，阳极及其附近兴奋性降低，这叫做电紧张变化，阴极及阳极处的兴奋性变化分别叫做：阴极电紧张变化和阳极电紧张变化。通电时间较长则阴极处兴奋性反而降低，叫做阴极抑制。神经通电时，不仅产生兴奋性变化，而且在电极两侧产生电流，它的方向和通过该部分的电流相反，叫做电紧张电流。在通电的两电极间放上一对电极可以记录到电位差，叫做电紧张电位。如果通电是矩形波则在通电时指数上升，断电时指数下降，离通电电极越近电紧张电位也越大。电紧张电位的幅度和细胞膜电阻 r_m 成正比。它的指数上升坡度特别在刚开始上升时只是由于细胞膜电容 C_m 所决定。 $r_m \times C_m = \tau$ ， τ 是膜时间常数，这个时间常数正相当于电紧张电位上升到它的幅度的 63% 的时间。

不应期及恢复曲线 刺激神经使之兴奋，以后在各种间隔的情况下给以第二个刺激，可以观察到兴奋开始后兴奋性降低，第二个刺激间隔太短就不产生兴奋，稍稍延长则可产生兴奋，但兴奋较小，这一时期叫做不应期。第二个刺激如何强也不能引起兴奋的时期叫做绝对不应期，比正常时强的刺激可以引起兴奋的时期叫做相对不应期。前者约为 2~3ms，后者要再长几个毫秒(蛙)。在此以后还有一个兴奋性超过正常的时期叫做超常期，然后恢复正常。描记接受刺激产生兴奋后，从兴奋性降低到恢复这一过程的曲线，叫做恢复曲线。绝对不应期大体上落在发放锋电位的时期，在相对不应期时第二个刺激引起的锋电位较低，在超常期时第二个刺激的锋电位如常。

(侯宗谦)

刺激三要素及其相互关系

每一刺激都包含有三种要素，即强度、持续时间以及强度变化率(即坡度或梯度)。把三者间的关系绘制成三维空间的六面立方体，叫做刺激阈立体，可以全面地表达刺激三要素之间的各种关系。

强度-时间曲线及 Weiss 式 以电刺激为例，当电流强度变化率固定时，把引起兴奋所需要的电流强度 i 和它所需要的持续时间 t 的关系，绘成曲线，叫做强度-时间曲线。刺激强度越小，越需要延长持续

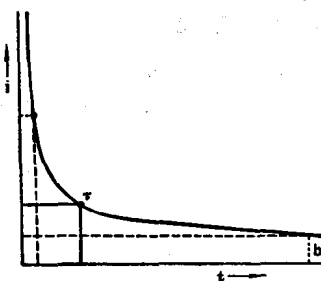


图1 强度-时间曲线

时间才能产生兴奋，二者的关系形成一条双曲线(图1)。

Hoorweg(1892)、Weiss(1901)把这一曲线制成实验式，一般叫做 Weiss 式。

$$i = \frac{a}{t} + b \quad (1)$$

i 为电流强度； t 为持续时间； a 及 b 是常数。

$$\text{移项} \quad i - b = \frac{a}{t} \quad (2)$$

两项应有一个共同数，假设它为 I ，则

$$i - b = \frac{a}{t} = I \quad (3)$$

$$\text{再分解成为} \quad i - b = I \quad (4)$$

$$a/t = I \quad (5)$$

式4确定了 i 可以分成 I 及 b 。为了证明二者确实可分，而且可以各自反映不同的物质变化，这里借用 Lucké 等(1936)就实物所做的工作，加以类比。Lucké 等曾作过与某种海生动物卵的渗透压有关的工作，得出的公式 $v - b = \frac{K}{P}$ ，恰好在形式上和 Weiss 式(2)完全一致，并

可仿式(4)假设 $v - b = V$ 。

K 是常数， P 是压力， v 是总容积， b 是渗透迟钝物质， V 是从总容积减去渗透迟钝物质所余的物质，说明总容积 v 可分为两种不同物质 b 及 V 。以 Lucké 等的工作为类比，可以说明两个问题。其一，可以说明我们提出的 i 可分为 I 及 b 不是人为的，它和 v 可分为 V 及 b 一样是确实可分的；另一方面也应当推论，Weiss 式中的 I 及 b 也和 Lucké 工作中的 V 及 b 一样，应该是反映被刺激的对象在反应过程中产生了两种不同的物质变化，或者是同一物质的不同形式的变化。

时值 Lapicque(1909)提出：用无限长的持续时间，刺激神经肌肉等可兴奋组织时，为了引起兴奋所需要的最小电流强度，叫做基强度。用二倍基强度的电流强度，为了引起兴奋所需要的最短持续时间，叫做时值，用 τ 来表示。他并认为时值是用时间因素来反映兴奋性的指标。

在 Weiss 式上他假定 $i = 2b$ ，代入式中则为：

$$2b = \frac{a}{t} + b \quad (6)$$

$$\text{两侧 } b \text{ 对消：} \quad b = \frac{a}{t} \quad (7)$$

$$\text{移项而为：} \quad a/b = t(\tau) \quad (8)$$

利用时与刺激阈的关系 在某一强度情况下,为引起组织兴奋所需要的最短持续时间称利用时 (Gildemeister, 1908); 时值实质上是在二倍基强度情况下求得的利用时。在用基强度的刺激强度情况下,为了引起组织兴奋所需要的最短持续时间,叫做主利用时。利用时和强度阈(刺激阈)之间的关系:根据“在同一平面上两个坐标规定一个点”的定理来看,在强度-时间曲线上二者是同一个点,只是由于用不同坐标来观测,乃提出了两个不同的名称。亦即从横坐标看是利用时的那个点,从纵坐标上看就是强度阈值(用强度所表达的刺激阈值)。这一点过去常被人们所忽视。所以 Lapicque 特别强调时值是用时间因素来反映组织兴奋性的论点,是不够正确的。

适应曲线及强度-坡度曲线 当用电流刺激组织时,刺激电流的坡度(即上升速度)越小,刺激阈越高,这种现象就叫做适应。当坡度过小时,则完全不能引起组织兴奋,这种现象叫做潜入。也就是坡度越小,越需要加强刺激强度才能引起兴奋。坡度小到刚好用任何强大的电流也不能引起兴奋时,称最小坡度。Solandt (1936 年,在 Hill 指导下)用二倍基强度的电流强度刺激神经,观察刚好不能引起兴奋所需要的坡度上升时间 $R \cdot C$,用以反映坡度(R 是电阻, C 是电容, $1/R \cdot C$ 是坡度, $R \cdot C$ 越大,坡度越小),用 λ 来表示它,并命名为适应常数。用同样的方法,在三倍、四倍、五倍基强度时测定这一坡度上升的时间,连接成线,叫做适应曲线(图 2)。为了建立刺激阈立体,我们提出强度-坡度曲线,用以反映强度与坡度之间的关系。它与适应曲线的区别在于适应曲线是在分别用二倍、三倍、四倍、五倍基强度情况下求得各自刚好不能引起兴奋所需要的用 $R \cdot C$ 所表达的坡度,而强度-坡度曲线则是在与上述相同条件下求得几个刚好引起兴奋所需要的用 $R \cdot C$ 所表达的坡度所连成的曲线。

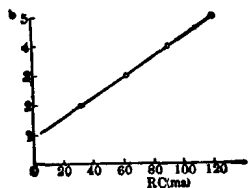


图 2 适应曲线

坡度-时间曲线 在一定的电流强度下(当时作者用的是二倍基强度)为了引起兴奋,电流持续时间和坡度之间有一定关系,绘成曲线叫做坡度-时间曲线,形状很近似滴定曲线(图 3)。因为是在二倍基强度的电流强度下求得的曲线,所以在时间坐标上曲线起始于 τ , 在坡度坐标上曲线终止于 λ 。充分说明 λ 是用 $R \cdot C$ 反映坡度的,

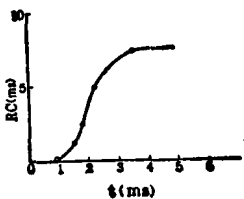


图 3 坡度-时间曲线

而不是时间因素。还可看出 τ 、 λ 不在同一坐标上。其次,在这一曲线上还可看到一个临界时间,在这一时间的以前和以后的坡度变化极为显著。犹似在滴定曲线上稍加一些指示剂,颜色就起骤变的情况,也很象 Hodgkin 所

叙述的那样:缓慢上升的电流引起的去极化是逐渐增加的,这时会使钠运载系统失活。这一时间的生理学意义有待于进一步研究。

刺激阈立体 是反映刺激三要素相互之间的关系,由上述三条曲线所构成(图 4)。

从刺激阈立体可以清楚地看到强度-时间曲线是在用直角电流情况下求得的强度与时间的关系。强度-坡度曲线是在持续时间为无限长的情况下求得的强度与坡度关系(因为基强度是在持续时间为无限长的情况下求得的)。

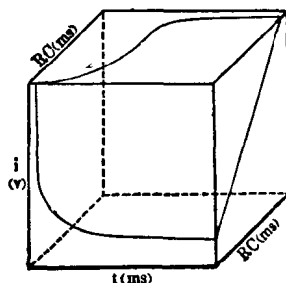


图 4 刺激阈立体

坡度-时间曲线是在固定

一定强度情况下求得的时间与坡度的关系,不是没有电流强度,在刺激中三要素少一个也不行。时值 τ 是在用直角电流二倍基强度情况下求得的时间,而 λ 虽然是用时间来表达,但实质上它是在持续时间为无限长,二倍基强度情况下求得的刚好不引起组织兴奋所需要的用时间 $R \cdot C$ 所表达的坡度。

(侯宗濂)

应激性和兴奋性

自从 Glisson 十七世纪提出应激性, Brown 十八世纪提出兴奋性概念以来,二者是同一的或是各自有其独立的特性,到目前为止还有不同看法。我们认为,可以接受刺激的特性就是应激性;接受刺激后能产生兴奋的特性称兴奋性。

兴奋过程发展阶段论 Mongold (1926) 为了论证应激性、兴奋性的可分,曾从理论上将从接受刺激到产生兴奋这一过程分成接受刺激及领受刺激阶段。Hodgkin (1938) 及 Grundfest (1954) 根据电现象把它分成电紧张变化、局部反应及锋电位三个阶段。锋电位可以肯定是兴奋过程,但前两阶段是应激是兴奋,只从电现象来看是难以得出结论的。作者(1963)分析 Weiss 式之后,又把刺激发展过程同兴奋发展过程结合起来考虑,把从刺激开始到产生兴奋这一过程分成 b 阶段及 I 阶段。在 I 阶段,强度 I 同持续时间 t 结合起来形成 It 才产生刺激作用,只有强度没有持续时间不能成刺激。所以在这个阶段中,应把 I 和 t 结合起来考虑,作者观察到 I 阶段又分为 $It < a$ 以及 $It = a$ 两个阶段。这样刺激过程就可分成 b , $It < a$ 以及 $It = a$ 三个阶段,要把它们同兴奋过程结合起来加以考虑。实验证明, Nernst 公式 $i = a/\sqrt{t}$ 是在刺激持续时间很短的情况下,由于不受 b 的影响才好用; Nasonov 用 i 大到可以忽视 b 的电流强度作为指标,才能较为正确地反映兴奋性。作者提出的标准时值也是由于去掉了 b 才好用。上述三项工作都说明只要从 i 中去掉 b ,剩下的 I 才是正确反应兴奋性的,而 b 不是。从这一论证来看,从 i 中去掉 b 所余的 I 所反映的阶段是兴

奋阶段, b 是反映产生兴奋之前的阶段, 可以叫做应激阶段 (就是 Hodgkin 所说的被动过程阶段)。I 所反映的兴奋阶段又可分为 $It < a$ 和 $It = a$ 两个阶段。实验证明刺激达到 $It = a$ 时就产生锋电位, 作者认为它属于狭义的兴奋阶段, 曾命名为兴奋过程的本质阶段。由于 I 是反映兴奋阶段的, 因而 $It < a$ 也应是反映兴奋过程的一部分, 可以命名 $It < a$ 阶段为兴奋过程发展阶段, 因为在这一阶段兴奋过程正随着刺激过程的发展而发展, 它相当于局部反应阶段, 称做阈下兴奋很恰当。从来人们考虑刺激同兴奋关系的时候, 总是习惯于刺激之后有个短暂的潜伏期之后才产生兴奋 (当然这个兴奋指的是锋电位), 忽视了兴奋是个过程, 它随着刺激的发展而由一个阶段向另一个阶段发展着的事实。刺激从弱到强发展过程中, 反应也是从应激阶段 (b 阶段) 向兴奋阶段 ($It < a$) 发展, 最后到 $It = a$ 时才发放锋电位。刺激过程和兴奋过程, 二者的关系是如影随形。也就是说刺激同兴奋是相对地发展着。这就是把刺激过程同兴奋过程结合起来而提出的兴奋过程发展阶段论。因此, 把刺激过程和兴奋过程结合起来考虑分阶段才是恰当的。

应激性和兴奋性 如上所述, 从刺激到兴奋可以分为应激阶段和兴奋阶段, 所以有充分理由承认应激性和兴奋性是可分的, 也就是应激性是反映应激阶段性质的, 而兴奋性是反映兴奋阶段性质的。应激阶段即所谓接受刺激阶段, 是由于电位 b 所引起的电紧张电位的作用 (被动过程), 开始为钠通道开放作好准备。电刺激达到 I 阶段, 就进入兴奋发展阶段, 在 It 不断增长中引起越来越多的钠孔道开放, 局部反应不断增大。刺激电流强度一旦达到 $It = a$ 后还要经过一个暂短时间 (延搁时间), 之后钠电流才激增而产生锋电位。延搁时间等于从潜伏期减去利用时的时间, 约为 1ms。在此期间钾电流和钠电流斗争, 钠电流胜, 则产生锋电位。这就是狭义的兴奋, 即兴奋过程的本质阶段。

正确反映兴奋性的指标 电量达到 $It = a$ 时就产生锋电位。说明电量 a 是引起兴奋的动力, 它的大小是从数量上反映兴奋性高低的。兴奋性越高, a 越小。命名为标准电量。实验证明, 它是正确地反映兴奋性的指标, 作者 (1957) 曾提出用标准时值 Ti 作兴奋性指标, 现在从 Weiss 式分析来看, 它是从 $It = a$ 移项而演变出来的, 从式中可以看出, a 既然是常数, 时间 t 必然要随 I 的大小而变化的, 因此必须记入这个 T 是在什么强度 I 下测定的。所以用 Ti 表示标准时值。T 是测得的时间, i 是测得 T 时所用的电流强度 I, 二者相乘等于 a 。从这种记录办法看, 说是测标准时值, 实际上还是测 $It = a$ 。既然确定了 a 反映兴奋性, b 反映应激性, 所以 Lapicque 提出的时值是 $a/b = \tau$ 由于受 b 的影响 (侯宗濂, Nasonov, Schriever), 不会正确反映兴奋性; 例如在神经受到麻醉时或在阴极抑制情况下, 由于兴奋性降低而 a 增大, 但 b 增大得更显著, 结果应该延长的时值反而缩短。此时不但没有正确地反映兴奋性的降低, 反而表达着兴奋性是在升高。所以时值是不好用的。从 Weiss 式的分

析来看, Lapicque 假定 $i = 2b$, 得出 $a/b = \tau$; 作者则并不采取任何假定, 而是按照平常用的数学演算来分析该式, 求得 $i = I + b$ 及 $It = a$, 二者对比可以看出, 用后一办法所得结果反映着该式的一般规律, 而 Lapicque 则是假定 $i = 2b$ 时的特殊情况, 所以有时就不好用。从数量上看求得时值时所用的电流强度确实是 $i = 2b$, 但从强度-时间曲线 (参见“刺激三要素”的图 1) 上看, 实质上不是 $2b$ 而是 $I + b$, 因为此时从数量上 $b = I$, 但从性质上看 I 反映兴奋而 b 不是, 所以 $a/b = \tau$ 不能代替 $a/I = t$, 也就是 b 的变化不能代替 I 的变化。这就是说时值受 b 的影响, 不能正确反映兴奋性的实质。

自从 Lapicque 提出时值可作为兴奋性指标以来 (1909), 流行于世几十年, 三十年代以后由于它不能正确反映组织的兴奋性及其变化情况而受到严厉批判, 渐渐很少为人们所应用。但是近年来, 好多教科书中还记载了时值, 又有复兴之势。这是因为在受到各种影响时, 有时 a 变而 b 不变, 在这种情况下, 它就会正确地反映兴奋性的变化, 也还有时 a 变化的程度大于 b 变化的情况; 以及 a 增大而 b 反而减小的情况, 在这两种情况下它都可以反映兴奋性变化的方向。但 a 不但从方向上而且从数量上可以反映兴奋性变化, 所以它应当受到重视。刺激电量达到 a 时, 局部反应迅即发展成为锋电位。亦即电量 a 决定锋电位——兴奋本质阶段的产生, 它的大小决定兴奋阈的高低, 所以用电量 a 的大小判断兴奋性的高低是极为恰当的。

(侯宗濂)

生物电现象

生物电现象是指生物机体在进行生理活动时所显示出的电现象。人类对于与生物体有关的电现象的注意, 可以追溯到很久以前, 例如在埃及残存的史前古文字中, 就有关于电鱼击人的记载; 但对生物电现象的深入研究, 只能是在人类对于一般电现象的规律和本质有所认识以后。随着电学知识的积累和电测量仪器的精密化, 生物电现象的研究也获得了更有力的理论基础和实验手段。18 世纪末叶, 在 Galvani 和 Volta 之间进行的一次著名争论, 可以看作是真正生物电现象研究的开始。Galvani 用铜制的钩子钩了一条新剥制的蛙的下肢, 又将铜钩子挂到铁栏杆上, 他发现每当蛙的肢体也和铁栏杆接触时, 蛙肢肌肉就发生收缩, 于是他认为他发现了“动物电流”。他的解释是肌肉也和莱顿瓶一样, 内外两侧带有不同电荷, 接通时就会放电, 于是后者刺激神经而引起肌肉收缩。Volta 不同意这个意见, 他认为电不是来自动物组织, 而是由于不同金属和溶液相接触时产生了电位差, 后者刺激肌肉收缩。在这里, Volta 显然是对的, 著名的 Volta 电池, 就是根据这个原理构成的; 但在争论中, Galvani 又提出了另外的证明动物电流存在的事实。从此以后, 生物组织可被外加电流所兴奋, 而组织兴奋时又有电变化产生, 就成了生理学和临床医学中长期引人注目的课题。十九世纪的科学家们用粗糙的电流计做实验,

发现肌肉和神经在其完好部分和损伤部分之间存在着电位差,以损伤处较负,当时称为损伤电流 (Matteucci, 1838); 另外也发现,如果使肌肉进入活动状态,原有的损伤电流可暂时减小,甚至可能消失,待肌肉恢复安静状态时再出现,这称为损伤电流的负性偏转 (du Bois—Reymond, 1943),实际就相当于现在的单相动作电位。用这些仪器,包括后来又使用的弦线电流计和毛细管静电计, Holmgren 在 1865 年记录到网膜电图, Einthoven 在 1901 年记录到心电图; Berger 在 1929 年记录到脑电图,等等。

1924 年 Erlanger 和 Gasser 用阴极射线示波器来观察生物电现象,这是电生理研究在方法学上的一次突破。由于电子束几乎没有惯性,再结合电子学放大技术和其他性能的电子学线路,用示波器可以灵敏而不失真地观察生物体各种组织和细胞的微弱而迅速的电变化,因而至今仍然是生物电研究中的主要工具。此外,凌宁和 Gerard (1949) 创立的微电极技术,对于电生理研究也有重大意义。他们把直径约 1~2mm 的硬质玻璃管烧热拉制成尖端直径只有 1.0μ 或更小的毛细管微电极,管中盛以适当的导电溶液,就可将此电极放置在在体或离体的单一细胞附近,或直接将电极刺穿细胞膜进入胞浆,引导和测量单一细胞的电变化。

在整体情况下记录某一器官或组织的电变化,如心电图、脑电图和肌电图等,在临床医学中有重要意义,但在生理学研究,从细胞或亚细胞水平阐明生物电的产生机理,搞清楚电变化和细胞其他基本功能之间的联系,始终是电生理研究中的一个重要领域,构成了细胞生理学的主要内容。在这一方面, Bernstein 在 1902 年提出的膜学说,从带电离子在细胞膜两侧的不均匀分布和跨膜移动来说明细胞电变化的产生,为理解生物电的产生原理开创了正确的途径,但限于当时的技术条件,这个学说长期没有得到实验证明。一直到本世纪三十年代至五十年代,主要有英国的 Hodgkin 和 Huxley, 以及美国的 Curtis 和 Cole, 他们利用枪乌贼 (Squid) 的巨大神经轴突进行了一系列研究,不仅对经典的膜学说给予了实验检验,而且增加了理论内容,使之完善化。由 Hodgkin 等提出的一些有关兴奋膜的电学特性的实验方法、概念、理论和数学-物理模拟,至今仍然是研究和描述各种生物电现象的基础。六十年代以来,随着分子生物学和膜的超微结构研究的进展,人们更试图从膜结构中某些特殊蛋白和其他物质的分子构型的改变,来理解膜的通透性能的改变和生物电的产生,这将把生物电现象的研究推进到一个新阶段。

(乔健天)

生物电测量和记录

对生物电现象进行定量研究时,通常是测定生物体两个测量点之间存在的电位差或电流,一般以电位测定为主。生理电测量仪器都有两个探测电极,把这两个电极和待测的部位相接触,就可通过仪器指针或示波器光

点的移动,显示出相应的电变化强度和它们随时间变化的过程。在人体表面间接测量由于体内某一器官活动(心脏、脑等)所产生的电变化,或测定在体或离体的某一组织(如肌肉、神经干等)的电变化时,探测电极通常都放置在体表或组织表面,这样的测量方法称为细胞外记录法。此外,在生物电的理论研究中,常常需要测定存在于单一细胞的细胞膜两侧的电位差,这就必须使一个探测电极进入膜内,一个仍留在膜外;膜外的电极通常接地,使之保持零电位,成为所谓无关电极或参考电极。这样的记录方法,称为细胞内记录法。

生物电细胞外记录 实验中常以蟾蜍的离体坐骨神经为例,来分析神经在受刺激而兴奋时的电变化及其记录波形。通常用细胞外记录法。当两个探测电极都和完好而处于安静状态的神经表面接触时,电位计指针将不显示波动,说明这时神经表面各点是等电位的。这时如果在神经的一端给予一次适当的外加刺激,使它产生一次兴奋,则可以看到电位计指针将在短时间内连续发生两次方向相反的偏转,把这个变化过程以时间为横坐标画成曲线,就如图 1 上方右侧曲线所示。这个现象的解释只能是:当神经在图中左侧端受到刺激时,刺激引起组织产生一次可传导的兴奋冲动,它传到那里,就使那里组织表面的电位变得较尚未兴奋的部位为负;于是当冲动先传到 A 电极下方时,该处电位暂时较 B 电极下方为负,引起指针发生第一次偏转,而当冲动传到 B 电极下方时,如果 A 处已恢复兴奋前的状态,那么 B 处电位又较 A 处为负,于是指针又发生一次偏转,方向正好与前次相反。这样记录到的与组织兴奋有关的电变化,叫做双相动作电位。在实验时如果两个电极安放的距离较近,则

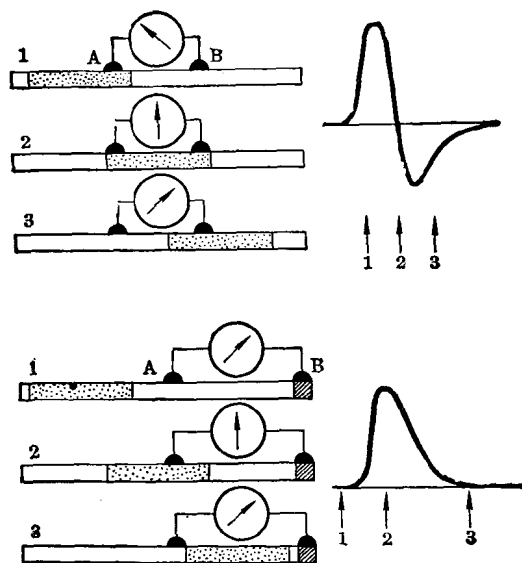


图 1 双相动作电位(上)和单相动作电位(下)的产生,细点部位为兴奋区域,该处表面电位较尚未处于安静状态的区域为负;斜线部分为受损伤区域,该处存在着持续的负电位,兴奋波不能到达

当兴奋冲动传到 **B** 电极下方时, **A** 处组织的兴奋可能尚未完全恢复, 这时双相动作电位的第二相可能与第一相部分融合, 使第二相波形受到影响。此外, 把上述实验方法稍作改变, 还可以记录到所谓单相动作电位, 这就是预先在 **A**、**B** 两电极之间将组织用药物(如普罗卡因)阻断, 使兴奋冲动只能到达 **A** 而不能到达 **B**, 或者用类似的方法使 **B** 处组织丧失产生兴奋的能力, 这样在神经再受到同样刺激时, 电位计指针就只表现一次偏转, 如图 1 下方曲线所示。不论是双相或单相动作电位, 实验时两个探测电极都是放置在神经或组织表面的, 曲线所表示的也只是组织表面已兴奋部位和其他部位之间的电位差。

生物电细胞内记录 细胞外记录的方法不可能测出一个细胞的细胞膜两侧存在的电位差, 这使它在研究细胞水平的生物电产生机理时受到很大限制。事实上早在上世纪末时, 人们就推测细胞即使在安静时它的膜两侧也是存在着电位差的, 而动作电位是由于膜对带电离子的通透性的暂时改变而造成膜两侧的电位变化。但要测量膜两侧的电位差, 就必须把探测电极中的一个放在膜内, 一个放在膜外, 这就是所谓细胞内记录法, 这样记录到的电变化称跨膜电位。但由于一般细胞体积比较纤小, 进行细胞内记录在技术上有很大困难, 因而这个问题一直到本世纪 30~40 年代才得到解决。解决办法之一是发现某些无脊椎动物常有体积较大的神经轴突、神经细胞或肌细胞, 可以插入一般大小的探测电极而不致影响细胞的正常功能; 一是制成一些尖端特别微细的玻璃微电极或金属(通常用钨)微电极, 可以刺入一般细胞的膜内而不致严重伤害细胞。图 2 是目前常用的几种细胞内生物电记录方法示意图。A 表示一个普通的金属丝探测电极由一个枪乌贼巨大轴突的断端插入轴突内部; B 表示一个玻璃微电极刺穿膜进入膜内。对于一些非常纤细的细胞或神经纤维, 即使玻璃微电极所造成的损伤也可能是相当明显的, 使用时较为困难, 这时可用 C 表示的方法进行代替, 即电极 1 和 2 实际上都放在膜外, 但 2 处的膜用人工损伤或施用高钾溶液使之处于去极化状态, 另外再在 1 和 2 之间的细胞周围, 利用不导电的蔗糖溶液或空气造成一段高电阻区, 消除膜外分流, 这样由 1 和 2 之间测出的电位差, 几乎就相当于 1 和 3 之间的电位差, 即膜两侧的电位差。因此, 这种方法也相当于细胞内记录法, 分别称之为蔗糖隔离法和空气隔离法。

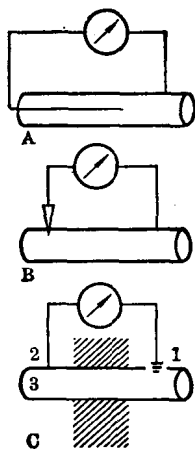


图 2 不同形式的生物电细胞内记录法示意图。说明见正文

(乔健天)

静息电位、动作电位和后电位

在人体的各种组织中, 神经、肌肉和腺细胞有较高的兴奋性, 被称为可兴奋组织; 它们在受到相对微弱的刺激时, 就可以产生兴奋, 表现一系列可逆性的电变化。这些电变化不仅可以看作是兴奋的指征, 而且是兴奋在整个细胞传播的媒介; 刺激所引起的其他细胞功能的改变, 如肌肉的收缩和腺细胞的分泌等, 也都是通过电变化才进一步引起的。用细胞内记录法作实验, 可发现这些细胞的跨膜电位表现主要有静息电位、动作电位和后电位等几种形式。

静息电位 静息电位是指活细胞处于安静状态时, 存在于细胞膜两侧之间的电位差。实验表明, 安静细胞表面是等电位的, 因此当两个探测电极都放置在膜外时, 一般测不出电位差。但如果将其中一个电极换成微电极, 并用一个微操纵器将它缓缓向细胞内推进, 那么在电极刚刚刺穿膜的瞬间, 在测量仪器上将出现一个电位跃变, 如图 1 所示; 它的电场方向由膜外指向膜内, 说明膜外电位较正而膜内较负。由于这个电位差是存在于膜的两侧之间的, 故应称为跨膜静息电位, 但也可简称为膜电位。

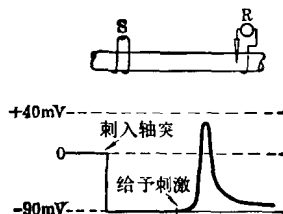


图 1 测量单一神经纤维静息电位和动作电位示意图

R 表示记录仪器, **S** 是刺激器。当探测电极中的一个微电极刺入轴突内部时, 可见膜内持续保持较膜外电位负 90mV 的状态。如果这时神经受到一次短促的外加刺激, 则可见膜内电位迅速上升到 +40mV 的水平, 约经 0.5~1.0ms 后再恢复到刺激前的状态

除少数具有自动兴奋能力的细胞(如心脏的起搏细胞和某些平滑肌细胞)外, 一般细胞的静息电位是一种稳定的直流电位, 即只要细胞未受刺激而处于安静状态, 静息电位就保持在一定数值, 维持不变。表示静息电位大小时, 习惯上规定膜外电位为零(即测量时将膜外电极接地), 然后以膜内电位的读数表示静息电位。如枪乌贼巨大神经轴突的静息电位为 -50~-70mV; 哺乳动物的神经和肌肉细胞为 -70~-90mV; 而人的红细胞正常时也保持 -6~-10mV 的静息电位。总之, 在迄今研究过的生物细胞中, 除少数植物细胞外, 静息电位都表现为不同数值的外正内负状态。

在生理学术语中, 常把细胞安静时保持一定数值的静息电位的状态, 称作极化状态; 原意是指不同极性的电荷分别在膜两侧的积聚; 当静息电位向膜内负值加大的方向变化时, 称作超极化; 相反地, 如果静息电位是向膜内负值减小的方向变化, 称作去极化; 细胞先发生去极化, 然后又向原初的极化状态恢复, 则称作复极化。

动作电位 以神经和肌肉细胞为代表的可兴奋细胞, 当它们受到外来的适当刺激时, 跨膜电位会在原有的静息电位的基础上发生一次短促而可逆的电位波动, 这称