

# 可兴奋细胞的生理学

[英] D.J. AIDLEY 著 周培爱 等译

北京大学出版社

# 可兴奋细胞的生理学

D·J·AIDLEY 著

周培爱等 译

北京大学出版社

## 内 容 简 介

本书主要讨论神经、肌肉、感觉细胞等可兴奋细胞的工作原理。全书共十七章。第一章序论。第二章介绍研究可兴奋细胞的主要方法，生物电测量的一般原理。第三、四、五章讨论可兴奋细胞膜的结构与性质，特别是与产生静息电位、动作电位有关的性质，着重介绍冲动传导的离子学说及近年来的进展。第六、七、八章讨论突触传递：神经肌肉接头的传递和神经元之间的传递以及药物对突触传递的影响。第九章简要介绍在神经细胞水平上的整合活动。第十章讨论神经胶质细胞的电学性质。第十一、十二、十三章讨论肌肉细胞的结构与功能以及肌肉的比较生理学。第十四章讨论电鱼的电器官一种特殊化的肌肉细胞。第十五、十六、十七章讨论感觉细胞的生理学，重点讨论感觉的感受器过程，即从外界刺激转化为感觉神经冲动的过程，在此基础上介绍某些特殊感觉器官中感受器细胞的工作原理。

本书可供大专院校动物学、生理学、生物物理学以及基础医学各专业高年级学生及研究生使用；可供有关教师及研究工作者参考。对神经、肌肉以及感受器细胞的工作原理感兴趣的非生物学科技工作者也有参考价值。

### 可 兴 奋 细 胞 的 生 理 学

---

北京大学出版社出版  
(北京大学校内)

北京大学印刷厂印刷  
新华书店北京发行所发行

850×1168毫米 32开本 16.25印张 400千字  
1983年9月第一版 1983年9月第一次印刷  
印数1—32,000册

---

统一书号：13209·83 定价：2.00元

## 译 序

可兴奋细胞（在本书中主要指神经、肌肉和感受器细胞）的生理学和生物物理学涉及到生命活动的基本表现形式，兴奋、传导、收缩、信息传递等等过程的基本特征。有关这方面的知识近三十年来取得了很大进展，已经深入到分子的水平，这不仅对生命科学有深远影响，甚至引起了工程技术界的广泛兴趣。本书作者引用了大量实验证据，以阐明得到大多数学者承认的有关可兴奋细胞工作原理的一些基本学说，对于一些重要问题还概括地介绍了历史发展过程，主要的实验研究技术，说明目前发展水平并指出有待进一步研究的课题。作者的主要目的是为正在学习本课程的生理学、生物物理学、动物学的高年级学生和研究生提供一本参考书籍，因此本书具有教科书的性质。本书第一版发行于1971年，出版后得到评论家的广泛好评，认为写得很好，内容丰富而且组织得比较严密，不仅达到了作者原来的目的，而且对于教师、研究工作者都有参考价值。第二版在1978年出版，它保留了第一版的特色，增加了许多新进展。鉴于这方面的中文书籍很少，我们决定翻译出版以供生理学、生物物理学、动物学等有关专业的大学高年级学生及研究生学习使用。

在翻译过程中得到赵以炳教授的关怀和指导，并在百忙中亲自审阅了译稿的第一章到第六章，在此我们表示衷心感谢。我们还得到顾孝诚同志的大力帮助并校阅了第十一章部分内容，为此我们向她表示衷心感谢。在翻译过程中发现原书的一些错误，除了个别地方用译者注加以说明外，对于一般性的错误直接作了改正，不再一一说明。由于我们水平有限，错误在所难免，恳请读者批评指正。参加本书翻译的有周培爱、罗林儿、吴才宏、程会文、来树民、吴建永、张烈、吕以乔。

## 原 序

象对生物科学中其他领域一样，我们对神经、肌肉和感觉细胞生理学的认识比起三十多年前要丰富得多。本书的目的是想对那些奠定现有知识基础的实验证据给予说明。原来主要打算给正在学习本课程的生理学、动物学或者生物物理学 的学生使用，但对那些刚开始从事研究工作的人以及对这一课题感兴趣的其他学科的科学家们，可能也会有所帮助。

我非常感谢允许我在这里复制图表的那些作者以及曾发表这些图表的出版者。每个图表的来源可在本书最后的参考文献中找到。另外，我要特别感谢 H. E. Huxley 博士和 R. Miledi 教授，他们把原始的照片借给我复制成图版 11.1, 11.2, 图 11.24 和图版 6.1。

我非常愉快地感谢我的一些同事们，他们在本书写作过程的各个阶段阅读了原文，并提出了批评意见。我因此愿意再次感谢爵士 Alan Hodgkin 教授、P. L. Miller 博士和 G. Shelton 博士，他们对第一版的全部内容从总体上提出了许多宝贵意见，再次感谢 M. C. Brown 博士、G. Duncan 博士、R. T. Tregear 博士和 D. C. S. White 博士，他们对第一版的部分章节提出了许多宝贵意见。在准备第二版时，关于某些新材料的处理问题，我从 Brown 博士、Duncan 博士、E. Rojas 教授和 Shelton 博士那儿得到许多教益。无需多说，对于本书仍然存在的一些缺点完全由我自己负责。

# 目 录

译序.....	(1)
原序.....	(2)
<b>第一章 序论</b> .....	(1)
生物材料.....	(2)
电.....	(4)
科学研究.....	(5)
<b>第二章 电生理学方法</b> .....	(7)
记录电极.....	(7)
电子放大.....	(8)
阴极射线示波器.....	(10)
电刺激.....	(11)
<b>第三章 静息细胞膜</b> .....	(13)
细胞膜的结构.....	(13)
浓差电池.....	(15)
胞浆中离子的浓度.....	(18)
肌肉的Donnan平衡系统.....	(20)
离子的主动转运.....	(23)
静息电位.....	(27)
<b>第四章 神经轴突的电学性质</b> .....	(36)
单根轴突的动作电位.....	(36)
阈下电位.....	(40)

活动期间阻抗变化 .....	(42)
轴突膜的被动电学性质 .....	(43)
局部电流学说 .....	(48)
有髓神经的跳跃传导 .....	(52)
电刺激参数 .....	(57)
复合动作电位 .....	(60)
<b>第五章 神经传导的离子学说 .....</b>	<b>(62)</b>
动作电位的钠学说 .....	(63)
活动期间离子的移动 .....	(64)
电压箝制实验 .....	(67)
固定电荷和钙离子介入 .....	(80)
巨轴突灌流实验 .....	(82)
药物的作用 .....	(86)
闸门电流 .....	(88)
通道的计数 .....	(90)
<b>第六章 神经肌肉接头 .....</b>	<b>(93)</b>
突触传递的问题 .....	(93)
神经肌肉接头的结构 .....	(95)
运动神经末梢释放乙酰胆碱 .....	(97)
终板电位 .....	(99)
乙酰胆碱对终板膜的作用 .....	(107)
递质释放的量子性质 .....	(117)
易化、阻抑和强直后增强 .....	(124)
产生递质释放的突触前事件 .....	(126)
乙酰胆碱酯酶 .....	(130)
<b>第七章 神经元间的突触 .....</b>	<b>(132)</b>
哺乳动物脊髓运动神经元的突触兴奋 .....	(132)
哺乳动物脊髓运动神经元的抑制 .....	(140)

软体动物的突触.....	(149)
电传递突触.....	(151)
<b>第八章 突触的药理学</b> .....	<b>(157)</b>
药物对神经肌肉传递的作用.....	(158)
其他胆碱能突触.....	(162)
儿茶酚胺.....	(167)
脊椎动物的中枢抑制性突触.....	(174)
$\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) .....	(176)
兴奋性氨基酸.....	(176)
5-羟色胺 .....	(177)
三磷酸腺苷 (ATP) .....	(177)
<b>第九章 神经元的整合活动</b> .....	<b>(178)</b>
电激活和非电激活的反应.....	(178)
神经元的机能区域和解剖区域.....	(179)
神经元的输入-输出关系 .....	(183)
自发活动.....	(185)
<b>第十章 神经胶质细胞的电学性质</b> .....	<b>(186)</b>
<b>第十一章 肌肉细胞的组织方式</b> .....	<b>(191)</b>
等长收缩.....	(191)
肌肉收缩的生化概述.....	(194)
肌原纤维的结构.....	(199)
肌丝滑行学说.....	(214)
在交联桥周期时的生化变化.....	(227)
兴奋-收缩的耦联过程 .....	(228)
<b>第十二章 肌肉收缩的动力学</b> .....	<b>(240)</b>
对抗不同负荷类型的收缩.....	(240)



肌肉的产热.....	(243)
肌肉收缩的动力学分析.....	(246)
Hill 分析的局限性.....	(253)
收缩动力学的结构基础.....	(256)
颤搐的分析.....	(264)
收缩的化学能力学.....	(269)
<b>第十三章 肌肉的比较生理学</b> .....	<b>(273)</b>
兴奋过程.....	(273)
骨骼肌收缩的分级.....	(287)
兴奋-收缩的偶联过程.....	(288)
收缩装置的组织方式.....	(289)
力学性质.....	(294)
<b>第十四章 鱼的电器官</b> .....	<b>(305)</b>
电鳗的电板.....	(306)
一些其它电鱼的电板.....	(309)
电器官的机能和进化.....	(313)
<b>第十五章 感受器的组织方式</b> .....	<b>(315)</b>
感觉信息的编码.....	(318)
感觉神经冲动的起始.....	(320)
感觉编码的进一步讨论.....	(326)
发射器-接收器系统.....	(335)
感受器的中枢控制.....	(336)
<b>第十六章 一些特殊感觉器官</b> .....	<b>(338)</b>
脊椎动物的听觉-侧线系统.....	(338)
哺乳动物的肌梭.....	(359)
昆虫的化学感受性.....	(366)
电感受器.....	(371)

<b>第十七章 脊椎动物的眼睛</b> .....	(376)
<b>眼睛的结构</b> .....	(377)
二元学说 .....	(382)
体外视色素 .....	(384)
在位视色素 .....	(394)
绝对阈值 .....	(401)
视网膜的电活动 .....	(407)
暗适应 .....	(422)
色视觉 .....	(423)
<b>参考文献</b> .....	(425)

# 第一章 序 论

假定有个西红柿扔向某人头部，而该人又能采取适当的逃避行动，那么他的反应就会涉及体内大量细胞活动的改变。首先，由视觉感受细胞记录到红色物体的出现，而后引起神经细胞的兴奋，并通过视神经传到大脑。然后，大脑各种不同的神经细胞就会发出大量活动，经过一个非常短促的时间之后，神经冲动就从大脑传到面部的一些肌肉，并间接地传到颈肌、腿肌和臂肌。传来的神经冲动使这些肌肉兴奋并产生收缩以移动身体，从而避免西红柿的预期效果。这些运动又会引起肌肉、关节以及内耳平衡器官中许多感觉末梢的兴奋。在感觉神经中产生的冲动又会使大脑和脊髓发生进一步的活动，可能引起更多的肌肉活动。

这种型式的一系列事件涉及到一组细胞类型的活动，这类细胞可称之为‘可兴奋细胞’：这是一种不太严格的分类，包括神经细胞、肌肉细胞、感觉细胞和其他一些细胞。因而，一个可兴奋细胞是对适宜刺激很容易而又很迅速地作出反应的一种细胞，这类细胞的反应包含细胞膜上相当快速的电变化。

对可兴奋细胞的研究具有强烈的吸引力，是有很多理由的。可兴奋细胞主要是一些与动物行为活动有关的细胞：也就是我们用以运动和思考的细胞。到目前为止，正是由于必须在细胞和亚细胞的水平上考察可兴奋细胞的功能，所以在研究工作中出现的复杂性还不至于大到难以解决的程度。通常有可能对可兴奋细胞的一些性质提出一些特殊问题，并且通过适当的实验对这些问题引出一些解答。也许正是这个原因，这一课题已经吸引了本世纪的某些第一流的生理学家。其结果，有关奠定可兴奋细胞生理学基础的实验证据常常是漂亮的，明确的，智慧高超的，并且常

常对科学研究应该进行的方式提供生动的实例。然而，在这个领域里仍然有许多工作有待去做，还有很多问题有待回答，无疑有更多问题还没有提出来。如果本书能恰当地表达研究可兴奋细胞的某种乐趣，那就算达到了写作本书的目的。

本书的大多数读者想必掌握了相当多的生物科学和物理科学的基本概念。但在这一章里不妨回顾一下，对进一步研究所必需的某些基本原理用定理的方式：也就是，用公式来表示。

## 生物材料

### 细胞

所有大的有机体可以分成许多叫做细胞的小单位，而每一个细胞是另一个细胞的后代。这就是所谓细胞学说。每一个细胞有一层细胞膜包围，内含细胞核，在细胞核里发现有遗传物质。细胞的生命物质的主要部分是细胞质，它是具有高度组织的系统，同细胞日夜不停地活动有关。细胞膜把内部这一有高度组织的系统同细胞外部相对比较混乱部分隔离开来。为了维持和增加其高度的组织方式，为了对环境发生反应并改变它的环境，细胞需要连续不断的能量供应。这种能量最终必定来自环境，通常是以化学能形式，例如细胞可以从葡萄糖分子吸收能量。因此，从热力学角度来讲，细胞是一个开放系统，通过连续不断的能量消耗维持一个不太象是真的稳定状态。细胞的生存是不断地对抗热力学第二定律（此定律可以叙述为“一切事物趋向于混乱”，这样说没有大错）。

神经系统的细胞称为**神经元**。它们的主要功能是以跨细胞膜的电位变化的形式传递信息，特别是表现为许多单位事件，叫做**神经冲动**或者**动作电位**。神经元学说认为神经系统是由离散的细胞所组成。这种学说只不过是细胞学说的特殊应用，在十九世纪得到了发展，并且现在已被普遍地接受。另一种学说，网状学说则认

为神经系统不是分成个别的被膜包围的实体，这种学说同光学显微镜的观察很难协调一致，并且被电子显微镜的证据完全否定。

## 动物

每种动物都有一部历史：每种动物所以能生存下来 依赖 它的祖先在严酷的生存斗争中得以成功，也就是说，在自然选择的严峻考验下生存下来。因此每种动物能适应它的生活方式，它的器官，它的组织以及它的细胞适应于有效地执行其功能。动物的形式和功能有巨大的多样性，这与它们的生活方式有同样大的多样性相联系的。然而，似乎在很多情况下许多动物只有有限的几种方式可以用来解决一些特殊的生理问题。例如，只有有限的几种呼吸色素，对于听觉器官只有有限几种设计方式等等。因此，我们就可能发现不同的动物在解决一些特殊的生理问题时所采用方式的某些基本原理并对此作出某种概括。

一个动物是一个非常稳定的实体。它能够在各种不同环境的冲击下生存，它的细胞和组织有能力适应各种不同的需要而生存，这主要是因为动物是一个复杂的自我调节的（稳态）系统。这些系统本身是协调的并且不断地调整的，因而动物的行为和生理形成一个完整的整体。

## 神经系统

神经系统是动物的一部分，这一部分是涉及到以电信号的形式在体内迅速传递信息。神经系统的活动，一部分是由输入成分——感觉器官引起的，另一部分是由系统的某些细胞产生的内生性活动引起的。神经系统的输出最终是通过效应器官——肌肉、腺体、色素细胞等等表现出来。

原始的神经系统是由分散的，但通常又是互相联接的神经细胞组成的，形成一个神经网络，像腔肠动物那样。反应复杂性的增加是同神经细胞体聚集在一起形成神经节相联系的，当神经节本

身聚集和联接在一起时，就形成一个中枢神经系统。外周神经系统主要是由起源于中枢神经系统的神经纤维组成的。外周神经包括把信息输入中枢神经系统的传入（感觉）神经元和把信息输出的传出（运动）神经元。局限在中枢神经系统内部的神经元是中间神经元。在中枢神经系统以外出现的神经节，以及通向这些神经节的神经纤维和从神经节发出的支配动物内脏的神经纤维通常组成自主神经系统。

神经系统活动的最简单的方式是反射，但也许不是最原始的一种方式，在反射活动中对一个简单输入的反应产生一个相对固定的输出型式。哺乳动物肢体肌肉的牵张反射提供一个众所周知的例子（图7.2）。牵引肌肉刺激了与某些特化的肌纤维（肌梭）相连接的感觉神经末梢。神经冲动通过感觉纤维传入脊髓，传递到运动神经细胞（接头区域叫做突触），并且刺激了它们。因而在运动神经纤维中诱发出神经冲动，然后冲动离开脊髓沿外周神经到达肌肉，引起肌肉收缩。在分析复杂的感觉输入时出现更复杂的相互作用，动作的协调、感情的表达、本能反应、学习和其他的高级机能。理解这些更复杂的相互作用是如何发生的，我们现在还差得很远。

## 电

物质是由原子组成，而原子由带正电荷的原子核和带负电荷的电子组成。静电是电荷在某些区域的积累，是使电子从其所属的原子中分离出来而产生的。电流是电荷在导体中的流动。如果两点之间有电位差，用一根导线把这两点连起来，就有电流流动，正好像热量从热的物体传到与之相接触的冷物体上一样。电位差的单位是伏特。电流，即是电荷流动的速率，是用安培量度，电荷移动的数量用库仑量度。因此，一秒钟流过一安培电流就是移动了1库仑电荷。

在很多情况下，可以发现通过导体的电流（ $I$ ）与导体两端之间的电位差（ $V$ ）成正比。这是欧姆定律。因此，如果比例常数，电阻（用欧姆量度）是  $R$ ：那么有

$$V = I \cdot R$$

物质的电阻率是一立方厘米这种物质的电阻。具有恒定电阻率的导线的电阻与它的长度成正比而与它的横截面积成反比。电阻的倒数称为电导。若干电阻串联的总电阻值等于各个电阻值之和；而若干电阻并联的总电导值等于各个电导之和。

用绝缘体隔开的两块金属板形成一个电容器。如果一个电位差  $V$  加在电容器两边金属板上，在电容器极板上建立的电荷量  $Q$  与电位差成正比。因此

$$Q = V \cdot C$$

式中比例常数  $C$  是电容器的电容量。当电位变化时，电荷从一块金属板流向另一块金属板，因此我们可以说通过电容器的电流  $I$ ，由下式给出

$$I = C \cdot dV/dt$$

式中的  $dV/dt$  是电压对时间的变化率。电容器的电容量与两块金属板的面积和两极板之间绝缘介质的介电常数（绝缘介质分子能够极化的容易程度的量度）成正比，与两块金属板之间的距离成反比。电容器并联的总电容量是各个电容量的总和，而电容器串联的总电容量的倒数是各个电容器的电容量倒数之和。

## 科学 研 究

科学是从事对自然界一切现象的研究和解释。任何特定的研究通常是从一种观点——假说——开始的，这一假说是有关所要研究的体系中某些因素之间的相互关系。然后，假说必须通过适当的观察或实验来检验。检验假说这种工作正是把科学方法同其他企图获得知识的方法区别开来的工作。由此可见，一个科学假

说必须是能够进行检验的。因此，我们必须懂得检验一个假说是意味着什么。

在数学和逻辑推理中，通常在给定一组公理的情况下，是可以证明处于特定情况下的某一观点是正确的还是不正确的。例如在欧几里得几何学体系中，我们可以绝对正确地证明一个等边三角形的三个角相等。但是对一种观点正确性的绝对证明在科学上是不可能的。例如，对于“今天没有活着的恐龙”，这一假设被生物学家普遍地接受，这种说法肯定是正确的。可是，有一些活着的恐龙从来没有被人看见过，当然也是可能的。几年前“今天没有活着的空棘鱼 (coelacanth)”这种说法几乎也当作肯定正确而被人们所接受。

然而，在许多情况下，有可能证明一种假说是错误的。已经证明“今天没有活着的空棘鱼”这一假说确实是错误的。假如我们恰好找到一只活着的恐龙，那末也就证明“今天没有活着的恐龙”这一假说是错误的。由此可见，为了验证一个假说，有必要力图来反证它。当一个假说在经过多次企图驳倒它之后，仍然成功地保存下来，这就似乎更象对此假说所适用的情况提供了一个正确的描述。

如果我们只能通过试图反证它来检验一个假说，那么由此可见，对于一个科学的假设必定可以总结成这样一个公式，它是可以接受反证的——因而我们可以想出一个实验或观察，其中的一个可能结果可以对假设进行反证。任意一个观点，我们不知道如何来反证它，这不是一个科学的假说。

(张 烈译，周培爱校)



## 第二章 电生理学方法

用来研究一般细胞的各种各样的技术都可以用来研究可兴奋细胞。这些技术包括光学显微镜和电子显微镜技术、X-射线衍射测量、放射性示踪、细胞分级分离技术以及生物化学方法等等。所有这些方法目前正在用来研究可兴奋细胞，但本书将不讨论上述这些方法，只讨论研究可兴奋细胞的特殊技术，即有关快速电变化的测量。因此，为了理解可兴奋细胞的性质有必要知道这些测量是如何进行的。

### 记录电极

如果我们希望记录两点之间的电位差，必须在这两点上安放电极，并把它们连接到用来测量电压的适当仪器上。最好在有小电流通过这些电极时对电极没有影响，即应该用乏极化电极。对许多实验来说，细的银丝是非常适用的。稍好的电极是用铂丝或是用银通过电解镀了一层氯化银制成的。要非常精确地测量稳定电位，就必须使用甘汞电极（汞/氯化亚汞电极）。

如果我们想要记录的地方非常小（例如对中枢神经系统的细胞作细胞外记录），电极必须有一个很细的尖端，并且除了尖端之外其它部分是绝缘的。这种类型的电极比较好一些的是用钨丝制作的。将钨丝浸入硝酸钠溶液中通电，电流从电极进入溶液，使钨丝尖端变细，除了尖端以外电极的其它地方都涂上适当的清漆使之绝缘，经过这样处理电极就制成了。

制作用来记录细胞内电位的电极要困难一些。除了少数几个大细胞如枪乌鲈的巨轴突之外，就需要用很细的电极，可以穿透