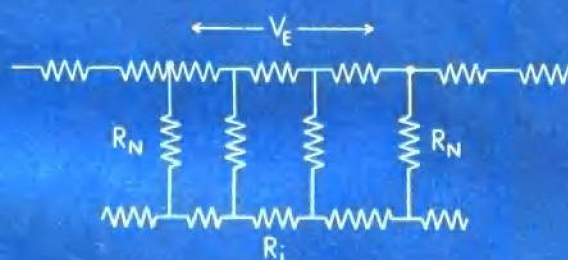


定量生物电学

Bioelectricity

A Quantitative Approach



江志裕 宋如垓 吴震荣 顾凡及 译

顾凡及 校

复旦大学出版社

Q338.8
J2Y

定量生物电学

引X01/23

[美] Robert Plonsey 著
Roger C. Barr

江志裕 宋如垓 译
吴震荣 顾凡及

顾凡及 校



A0037865

复旦大学出版社

(沪)新登字 202 号

**BIOELECTRICITY:
A QUANTITATIVE APPROACH**

Robert Plonsey and Roger C. Barr
Plenum Press, New York and London, 1988

定量生物电学

**【美】 Robert Plonsey 著
Roger C. Barr**

**江志裕 宋如垓 译
吴震荣 顾凡及**

顾凡及 校

复旦大学出版社出版

(上海国权路 579 号)

新华书店上海发行所发行 复旦大学印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 10.5 字数 308,000

1992 年 2 月第 1 版 1992 年 2 月第 1 次印刷

印数 1—2000

ISBN 7-309-00828-6/Q·31

定价: 7.95 元

内 容 提 要

本书是运用定量方法研究电生理学的一本入门书。主要以理论和定量的观点介绍电生理学及其实际研究方法。

本书首先介绍了这一研究所必需的数理基础：向量分析(第1章)、有关电场和电流的普遍原理(第2章)。接着介绍了膜生物物理学的初步知识，如膜电位的建立、Nernst方程和Goldman方程(第3章)；动作电位的机制和Hodgkin-Huxley方程(第4章)；动作电位沿纤维的传播(第5章)；阈下刺激的电缆理论(第6章)；在细胞外空间中由这些主动过程所产生的电压和电流(第7章)。这5章是全书的核心。第8章进一步介绍了膜生物物理学的最新进展。以后各章更详细地介绍了运用这些原理去研究心脏电生理学和神经肌肉接头等。本书可供从事生物物理学、生理学、生物数学、生物医学工程研究和教学的教师、研究生、研究工作者和高年级学生自学和参考。

责任编辑 徐士菊

谨将本书献给我们不出面的贤内助
——我们的妻子们：

Vivian Plonsey

Jean Barr

以及我们不具名的合作者们：

进修生物医学工程学系 101 号课程的学生们

中译本前言

译者选择我们的书供中国学生和其他读者使用,令作者十分高兴。业已证明,生物学中定量方法的应用对生物学家以及从事物理方面的科学家和工程师均富有成效地提供了新的良机。卓越的思想总是国际性的。我们希望这本教材不仅在 Durham, 而且在上海和其他地方将在探讨解决生物学和医学问题时均有所帮助。令我们高兴的是,现在在我们尚未见面的学生中又包括了 中国学生。希望他们能把对本书的评价和意见告诉我们。在此,作者向他们表示深切的谢意。

Robert Plonsey

Roger C. Barr

江志裕译

序

本书是运用定量方法研究电生理学的一本入门书。第1章总结了以后各章所要用到的许多数学工具。第2章简明扼要地介绍了有关电场和电流的一般原理,这些原理绝大部分来自物理科学和工程,但也可用于生物环境。接下来的5章是本书的核心,其中介绍了在膜的两侧是如何会有电压的,这种电压又是如何用Nernst方程和 Goldman 方程来描述的(第3章),也介绍了产生动作电位的膜电压变化的时间过程(第4章),动作电位沿纤维的传播(第5章),纤维对诸如在起搏器所用的一类人工刺激的反应(第6章),以及在周围的细胞外空间中由这些主动过程所产生的电压和电流(第7章)。其后各章更详细地介绍了运用这些原理去研究心脏电生理学和神经电生理学,也有一章介绍了膜生物物理学的最新发展。

由于许多研究者进行了精确的、细致而又精巧的实验研究,使电生理学的研究取得了飞速的进展。也由于这一领域发展起更为精确的理论概念和数学表述,以致把许多实验观察统一了起来,从而取得了很大的进展。对这些基本原理的应用又为解决许多不同的电生理学问题奠定了基础。

在过去的年头里,大多数的电生理学的入门性教科书主要都是描述性的。在这些书里,有关这个领域的较为定量和理论性的方面都已放到脚注、附录和参考文献中去。这样做的结果使初入门的学生很少有机会能定量地研究这一领域。本书的目的是要真正从理论的和定量的观点出发去介绍电生理学,并介绍在许多高级教科书和研究论文中根据这一观点而实际使用的研究这些问题的方法。我们并不想贬低描述

性材料的重要性(本书中也包括了这方面的内容),但是我们感到研究定量关系可以使我們得到更深刻的理解。因为这需要引进基本的科学原理,以使所研究的问题格外加强。

Robert Plonsey

Roger C. Barr

于北卡罗林那州图哈市

顾凡及译

目 录

第一章 矢量分析	1
引言.....	1
矢量和标量.....	1
矢量代数.....	2
和.....	2
矢量乘标量.....	2
单位矢量.....	2
点积.....	2
矢量的分解.....	3
叉积.....	3
梯度.....	5
写成点积的位变.....	5
$\bar{G}$ 的性质.....	6
梯度 ∇	6
关于梯度的评注.....	7
散度.....	7
通过面1和2的外流量.....	8
通过所有六个面的流出量.....	9
散度.....	9
关于散度的评注.....	10
拉普拉斯算子.....	10
关于拉普拉斯算子的评注.....	11
矢量恒等式.....	11

有用的矢量恒等式	11
方程(1.38)的证明	11
源点和场点的梯度	12
$(1/r)$ 的梯度	13
$(1/r')$ 的梯度	13
高斯定理	14
格林定理	14
格林第一恒等式	14
格林第二恒等式	15
格林定理的评注	15
运算小结	16
练习	16
第 2 章 电源和电场	19
基本关系	19
电位, 电场, 电流	19
泊松方程	20
对偶性	21
单极场	22
偶极场	23
用 r 表述 r_1	24
计算 $1/r$ 导数	25
取梯度	25
某些电量单位	26
练习	27
第 3 章 膜生物物理学导论	30
引言	30
膜结构	30
离子成分	32
Nernst-Planck 方程	33
扩散	33
电场	34

爱因斯坦方程	34
总通量	35
摩尔电导	35
迁移数	36
Nernst 电位	37
浓差电池	38
Nernst 平衡	38
生物膜	39
相对电荷缺失	40
静息电位	40
杜南平衡	41
两种离子	41
两种以上离子	42
离子分布	42
生物系统	43
Goldman 方程	44
单离子分析	45
几种离子的组合流动	46
关于膜电压的 Goldman 方程式	47
斜率电导和弦电导	47
静息时氯离子的作用	48
氯跟随钾	48
静息电位的实验研究	48
氯离子的实验影响	50
练习	52
设计题: 交流生物发电机	56
其他信息	57
第 4 章 动作电位	61
动作电位评述	61
蚯蚓的动作电位	61
蚯蚓的细胞外电位	64
膜的非线性行为	65

蟹轴突中的动作电位	65
蟹轴突中的刺激和反应	66
非线性膜测量	67
动作电位的起源、静息电压和峰值电压	68
改变通透性	68
海兔的静息电压和峰值电压	69
有关动作电位起源的粗略的解释	70
离子示踪物的运动	70
电压钳位	70
对动作电位较为详细的解释	71
更为精细的模型	71
跨膜电位所用的记号	71
细胞内电位和细胞外电位所用的记号	72
并联电导模型	72
离子电流	72
电容性电流	73
I_m 和总电流	74
乌贼轴突举例	74
电压钳位	75
电压钳位溯源	75
基本的电压钳位设计	76
电压钳位的记录	77
电流-电压曲线	79
独立原理	80
将离子电流分成各种成分	81
Hodgkin-Huxley 方程	83
钾的模型	83
钠的模型	85
估算 h_∞ 的 HH 方法	88
对膜动作电位的仿真	89
解析算法	89
数值方法	90

计算结果.....	91
动作电位的特性.....	93
不应期.....	93
阳极断电兴奋.....	93
主动运输.....	94
泵的特性.....	95
形式的化学数学方法.....	96
稳态模型中的泵.....	96
练习.....	98
第 5 章 兴奋的传播.....	102
引言.....	102
中心导体模型.....	102
圆柱形纤维中的电阻和电容.....	102
电学模型.....	103
中心导体模型假设.....	105
电缆方程.....	105
电位和纵向电流之间的关系.....	106
纵向细胞内电流和跨膜电流之间的关系.....	106
联系纵向细胞外电流和总跨膜电流(包括外加电流)的表达式.....	106
Φ_i 和 Φ_e 的空间微商.....	107
V_m 与 Φ_i 和 Φ_e 之间的关系.....	108
膜电流与 $\partial^2 V_m / \partial x^2$ 之间的关系.....	109
传播时的局部电路电流.....	109
传播着的动作电位的数学.....	111
扩播动作电位的数值解.....	112
传播速度和半径之间的关系.....	113
有髓鞘神经纤维的传播.....	115
髓鞘.....	115
传播.....	116
练习.....	117
第 6 章 阈下刺激.....	123

阈下线性状态	123
空间和时间常数	125
在 原 点 处 的 刺 激 电 流 (稳 态 解)	125
问 题	126
v_m 方 程	126
刺 激 区 域	127
方 程 的 齐 次 解	127
加 上 原 点 处 的 边 界 条 件	128
稳 态 解	128
原 点 处 的 阶 跃 电 流 。 时 变 的 通 解	129
拉 普 拉 斯 变 换	130
边 界 条 件	130
方 程 的 解	131
空 间 和 时 间 响 应 的 解 释	132
电 缆 输 入 阻 抗	134
有 限 长 度 的 电 缆	135
求 Z_{in} 的 通 式	136
反 射 系 数	137
接 有 终 端 负 载 的 电 缆 的 Z_{in}	138
有 限 长 度 的 电 缆	138
单 个 球 形 细 胞	138
对 阶 跃 电 流 的 反 应	139
基 强 度	140
时 值	141
与 实 验 结 果 比 较	142
练 习	142
第 7 章 细 胞 外 电 场	146
引 言	146
基 本 公 式	146
纤 维 电 源 模 型	146
由 多 个 电 源 元 产 生 的 电 位	147
以 v_m 来 表 示 电 位	148

单极电源密度	149
偶极子电源密度	149
粗纤维情形下的修正	150
纤维电源模型: 偶极子	151
偶极子的去极化和复极化	151
四极电源	152
矩形动作电位	153
纤维电源模型: 单极电源	153
三角形动作电位	155
四极近似	156
练习	157
细胞外检测的设计	159
参考文献	160
第 8 章 膜生物物理学	161
引言	161
电压钳位	162
空间钳位的均一性	162
在 V_m 检测中的误差	163
新的电压钳位法	165
蔗糖间隙法	165
双微电极与三个微电极的电压钳位	167
球形细胞	167
圆柱形细胞	168
单个微电极的电压钳位技术	171
膜片钳位术	173
单通道的形态学	177
单通道电流	179
单通道动力学	180
涨落-耗散原理	181
通道统计学	182
膜电流	184

Hodgkin-Huxley 的钾通道方程式——一般评述·····	188
Hodgkin-Huxley 钾离子通道涨落噪声·····	189
膜噪声的来源·····	191
热噪声·····	191
散粒噪声·····	192
$1/f$ 噪声·····	192
附录:随机变量、自相关函数和功率密度谱·····	193
随机变量·····	193
随机过程·····	194
相关函数·····	195
频谱分析·····	195
练习·····	198
第 9 章 心脏电生理学 ·····	200
概述·····	200
细胞间通讯的电性质·····	202
心肌功能连续性的论据·····	203
心脏的游离室壁激活·····	206
双层电源·····	208
心向量(偶极子)·····	212
导联向量·····	213
标准导联·····	214
导联电场·····	218
电源电场的描述·····	218
互逆性·····	219
导联电场·····	219
多偶极子·····	220
导联系统的设计·····	221
把导联场理论应用于心电图的标准导联 I·····	221
记录·····	222
细胞内记录和细胞外记录的比较·····	222
细胞外记录·····	222

参考电极.....	224
心脏活动的室壁内电极.....	224
波的厚度.....	225
人体横切面解剖.....	230
从分布心电位到体表电位.....	230
应用于身体容积的格林定理.....	231
简化积分.....	232
引入立体角.....	233
从心外膜电位和梯度到体表电位.....	234
简化.....	234
传递系数.....	234
练习.....	235
参考文献.....	239
第10章 神经肌肉接头.....	240
引言.....	240
神经肌肉接头.....	241
递质释放量子性质的证据.....	243
递质释放泊松统计——单次试验.....	244
Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 对递质释放的影响的表达式.....	247
接头后膜对递质的反应.....	249
练习.....	252
参考文献.....	252
第11章 骨骼肌.....	254
肌肉结构.....	254
肌肉收缩.....	255
肌原纤维的结构.....	257
肌丝滑行学说.....	262
兴奋-收缩.....	266
练习.....	268
参考文献.....	268