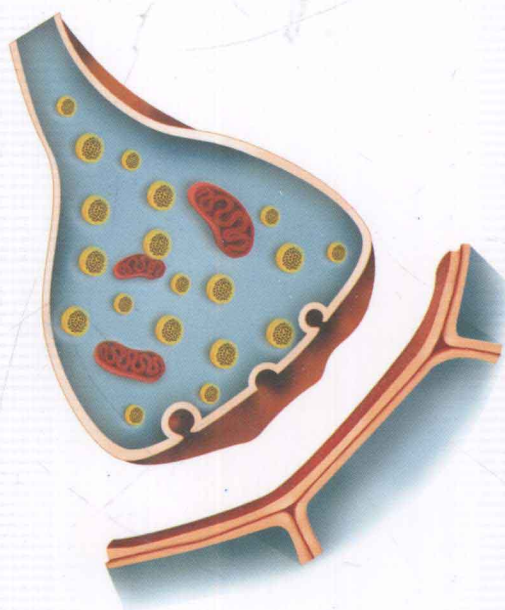


● 主编 杨利敏

电生理学

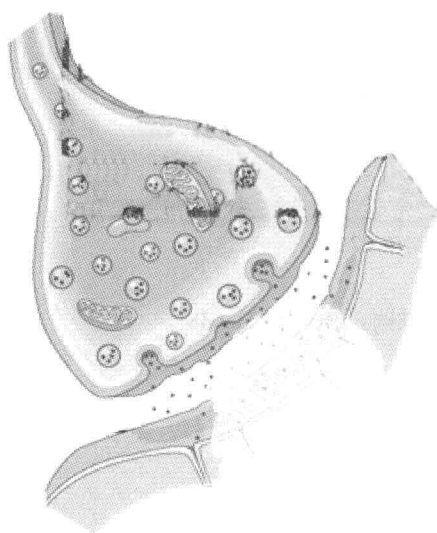
DIAN SHENG LI XUE



中国医药科技出版社

电生理学

主编 杨利敏



中国医药科技出版社

内 容 提 要

本书共分五章，分别为绪论、神经电生理、心脏电生理、视觉电生理、电生理学方法，着重介绍了神经系统、心脏和视觉系统生物电的产生原理和记录方法，简要介绍了当前主要应用的电生理学研究方法。

本书可作为本科生、研究生学习电生理学知识、进行电生理学方面的研究工作之用。

图书在版编目 (CIP) 数据

电生理学/杨利敏主编. —北京: 中国医药科技出版社, 2013. 10

ISBN 978 - 7 - 5067 - 6347 - 9

I. ①电… II. ①杨… III. ①电生理学

IV. ①Q424

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 203955 号

美术编辑 陈君杞

版式设计 郭小平

出版 中国医药科技出版社

地址 北京市海淀区文慧园北路甲 22 号

邮编 100082

电话 发行: 010 - 62227427 邮购: 010 - 62236938

网址 www.cmstp.com

规格 787 × 1092mm^{1/16}

印张 14^{3/4}

字数 320 千字

版次 2013 年 10 月第 1 版

印次 2013 年 10 月第 1 次印刷

印刷 北京印刷一厂

经销 全国各地新华书店

书号 ISBN 978 - 7 - 5067 - 6347 - 9

定价 36.00 元

本社图书如存在印装质量问题请与本社联系调换

编委会

《电生理学》

主 编 杨利敏

副主编 王柏欣 杨笑天 孟德欣

编 委 (以姓氏笔画为序)

王伟群 王柏欣 杨利敏

杨笑天 孟德欣 贾琳琳

韩 雪

第一章 绪论 / 1

第一节 电生理学概述	(1)
一、生物电的发现	(1)
二、生物电的产生机制	(2)
三、生物电的研究现状	(3)
四、电生理学与各科之间的关系	(3)
第二节 细胞膜的被动电学特性和离子通道	(4)
一、细胞膜的结构	(4)
二、细胞膜的被动电学特性与电紧张电位	(5)

第二章 神经电生理 / 14

第一节 神经元的静息电位	(14)
一、静息电位的概念	(14)
二、静息电位的离子学说	(14)
第二节 神经元动作电位	(17)
一、动作电位的离子学说	(17)
二、动作电位的离子机制	(19)
三、动作电位研究方法	(20)
四、兴奋性、动作电位与电压门控离子通道的内在联系	(22)
五、动作电位的传导	(23)
六、局部电位	(24)
第三节 突触电位和突触整合	(25)
一、突触电位	(26)
二、突触整合	(27)
第四节 脑电图	(28)
一、脑电图的发展史	(28)
二、正常脑电图的基本特征	(29)
三、脑电图的形成机制	(33)

四、诱发试验	(35)
第五节 脑电图的记录技术	(39)
一、脑电图仪和记录电极	(39)
二、记录电极的放置方法	(42)
三、脑电图的导联方式与定位方法	(43)
第六节 正常脑电图	(45)
一、正常脑电图的含义及其与脑功能的关系	(45)
二、脑电图活动的主要内容	(46)
第七节 异常脑电图	(48)
一、癫痫样放电	(49)
二、慢波活动异常	(57)
三、波幅的异常	(60)
四、偏离正常类型的异常	(61)

第三章 心脏电生理 / 66

第一节 心肌细胞的静息电位与动作电位	(66)
一、静息电位	(66)
二、动作电位	(67)
第二节 心肌细胞的电生理特性	(69)
一、兴奋性	(69)
二、自律性	(71)
三、传导性	(72)
四、心脏各部位心肌细胞的电生理特点	(73)
第三节 神经递质和离子对心肌电生理活动的影响	(73)
一、交感神经	(73)
二、副交感神经	(74)
第四节 心电图	(75)
一、心电图的组成	(75)
二、容积导体	(76)
三、心电图的导联	(77)
第五节 心电向量	(85)
一、心电向量的概念	(85)
二、心电向量的综合	(86)
三、心电向量的形成	(88)
四、心向量图的记录与分析	(91)
五、正常心向量图	(93)

第六节 心向量图与心电图的联系	(96)
一、额面向量环与肢体导联的联系	(96)
二、横面向量环与胸导联的联系	(98)
第七节 异常心电图	(100)
一、心房扩大与心室肥厚	(100)
二、冠状动脉供血不足	(103)
三、心肌梗死	(105)
四、先天性心脏病	(109)
五、后天性心脏病	(111)

第四章 | 视觉电生理 / 115

第一节 视网膜的细胞电生理	(115)
一、视网膜的组织结构	(115)
二、光感受器细胞的电生理	(117)
三、水平细胞电生理	(119)
四、双极细胞电生理	(120)
五、无长突细胞电生理	(120)
六、神经节细胞电生理	(120)
第二节 视网膜电图及其记录技术	(121)
一、视网膜电图发展史	(121)
二、视网膜电图的生理学基础	(124)
三、视网膜电图的分类	(128)
四、正常视网膜电图的基本特征	(129)
五、影响正常视网膜电图的因素	(132)
六、视网膜电图的记录技术	(135)
七、ERG 的临床应用	(137)
第三节 视诱发电位及其记录技术	(140)
一、视诱发电位发展史	(140)
二、视诱发电位的解剖生理基础	(140)
三、视诱发电位的分类	(144)
四、视诱发电位的记录技术	(144)
五、正常视觉诱发电位的特征及其影响因素	(145)
六、VEP 的临床应用	(147)
第四节 眼电图及其记录技术	(149)
一、眼电图发展史	(149)
二、眼电图的生理基础	(149)

三、眼电图的记录技术	(152)
四、EOG 的临床应用	(152)

第五章 电生理学方法 / 155

第一节 细胞内、外记录法	(155)
一、细胞外记录法	(155)
二、常用仪器	(157)
三、细胞内记录法	(191)
第二节 电压钳	(192)
一、电压钳技术原理	(192)
二、电压钳技术的应用	(194)
第三节 膜片钳	(195)
一、膜片钳的基本工作原理	(196)
二、膜片钳的基本记录模式	(197)
三、膜片钳实验的仪器设备	(199)
四、膜片钳实验的准备工作	(199)
五、分散细胞膜片钳技术	(200)
第四节 穿孔膜片钳记录技术	(203)
一、穿孔全细胞记录模式	(203)
二、穿孔囊泡记录模式	(207)
三、穿孔膜片钳记录模式的实验方法及注意事项	(208)
第五节 巨膜片记录技术的概念	(208)
一、肌细胞标本制备	(209)
二、玻璃微电极制备	(209)
三、封接的形成	(210)
四、巨膜片电容的测定	(211)
五、巨膜片记录技术的局限	(211)
第六节 脑片膜片钳技术	(212)
一、系统组建	(212)
二、脑片制作过程	(213)
三、脑片的观察	(214)
四、脑片中的膜片钳记录	(215)
五、脑片膜片钳的应用	(217)
第七节 神经元单位放电多通道同步记录技术	(218)
一、多通道记录技术的基本原理	(218)
二、多通道记录所需的硬件设备	(218)

三、多通道记录系统的软件系统	(220)
四、多通道记录数据的分析	(221)
五、多通道记录技术的广泛应用	(222)
第八节 其他细胞水平的电生理检测方法	(222)
一、单细胞分泌活动的膜电容检测	(222)
二、采用碳纤电极检测单个囊泡的释放	(223)
三、单个神经元膜片钳与体外扩增分析的结合方法	(223)
四、动态钳	(224)

生物体内具有电现象，这种电现象是生理活动的表现。电生理学就是研究生物体内生理电现象的一门学科。生物体内所发生的电现象作为一种生理现象来说，它是生理学研究对象的一部分，而作为生物体所发生的物理现象来说，它也是生物物理学研究对象的一部分。因此，电生理学是生理学与物理学之间的一门边缘学科。

电生理研究已经有 100 多年的历史，早在 19 世纪从记录蛙心的动作电位（action potential, AP）开始，随着电测量仪器的研制、精密化而日趋深入。目前，对健康人和患者进行心电图、脑电图、肌电图，甚至视网膜电图、胃肠电图的检查，已经成为发现、诊断和预测疾病进程的重要手段。人体各组织、器官的电现象的产生，是以细胞水平的生物电现象为基础的。生理学中，在细胞水平研究这种生物电现象的方法称作电生理研究。我们可以通过各种手段记录几个细胞、单个细胞、细胞的某个区域以及单个离子通道的变化；可以在细胞外记录，也可以在细胞内记录；可以记录动作电位的变化，也可以记录放电频率的变化。

第一节 电生理学概述

一、生物电的发现

生物电的发现要追溯到公元前三百多年，当时并没有意识到电鱼放电是一种生物体内电荷的释放过程，直到 1773 年，Walsh 才真正发现电鱼体带电，并发表了题为《On the electric property of the torpedo》的文章，这是第一次证明生物体内具有内在电荷的科学论文。1786 年，著名的意大利医师兼生理学家 Galvani 发现当蛙腿肌肉触及到铁栅栏时，就会猛烈收缩，于是他认定是因为蛙腿“带电”所致，他把蛙腿所带的这种电称为“生物电”。1791 年，Galvani 根据前人的观察与自己的大量实验结果，发表了有名的著作《肌肉运动的电效应》。指出生物电是客观存在的并且对生物电进行了初步的解释。1837 年，意大利的物理学教授 Matteucci 利用意大利物理学者 Nobili 发明的电流计，对生物组织进行了较精确的测量。测量结果表明：在肌肉的横断面与未受损伤部分之间，确实有电流的流动，这种电流是从未损伤部位通过电流计流向横断

面的。与此同时，法国的 Claude Bernard 与瑞士的 du Bois - Reymond，瑞典的 Holm - gren A. F.，德国的 Müller J.，Von Helmholtz, H. 等也都做了大量的工作，结果都证明无论在肌肉上，神经上，甚至感官（眼球）上都有生物电的存在，也即在 19 世纪中期，生物电（准确地说是动物电）的存在已被确认了。一般地，生物电位被分成三类：一种是损伤电位，所谓损伤电位是指生物组织的完整部分与损伤部位之间存在的电位差；第二种是所谓膜电位，是指生物组织或细胞膜的内外电位差；第三种是动作电位，这是指当生物体受到刺激而兴奋时，会产生一种可传播的电位变化，也就是在原来膜电位的基础上，发生一次短促而又可逆的电位变化，这种电位变化，就是所谓的动作电位。

二、生物电的产生机制

1879 年，德国生物学家 Hermann 提出一种理论即所谓“变质学说”。这个学说认为，生物组织可以由于受到损伤或刺激而发生局部性的变质或变性。这个变质的部分，对未变质的部分来说，表现为负电性质。也就是说，变质部分带负电，未变质部分带正电，因此，它们之间就可以产生电位差。

到了 1902 年，另一位德国学者 Bernstein，由于受到著名的化学家 Ostwald 关于膜的通透性理论的影响，提出了与 Hermann 的“变质学说”理论相反的所谓“薄膜学说”。Bernstein 认为，在活的组织或细胞膜表面，有一层非常薄的“特殊临界膜”。这层膜具有两个特点：一是它有一层类似人工半透膜的物质，另一是它上面带有负电性质。由于上述两个特点，使得膜对不同大小和带有不同电荷的离子，具有一种选择性的通透性。具体地说，它对比较小的带正电离子允许通过，而对带负电离子或较大的带正电的离子不予透过。另外“薄膜学说”认为生物电现象与组织或细胞膜上的离子分布状况很有关系，在一定条件下，离子的分布发生变化，就会造成带有不同电荷的离子浓度差和电位差。显然，如果生物电位确实预先存在于组织之中，而损伤仅仅是使它表现出来的话，则在损伤时，损伤电位应该立即表现出它的最大值。相反，如果损伤电位是由于活组织变质而发展起来，则它应该是随着活组织变质的程度变化而逐渐地产生。这个问题成为当时论证的焦点。为了证明自己的理论，Bernstein 在 1904 年利用毛细管静电计进行了实验，结果他再次得出结论，生物电位是预先存在的，在切断的肌肉上，损伤电位的逐步减小，正是逐渐变质的结果。薄膜学说确立了。然而到了 20 世纪 30 年代末，英国 Cambridge 大学的 Hodgkin 与 Huxley 利用微电极技术，却发现了一种利用 Bernstein 的“薄膜论”不能解释的现象，即当神经纤维受到刺激时，应答刺激所产生的动作电位数，几乎较该纤维的静态电位大一倍，膜电位的方向在短时间内倒转了，变成膜外的电位较膜内更低，这显然是不符合 Bernstein 的“膜学说”理论的。一时间，薄膜学说受到动摇，甚至有人宣布这是薄膜学说的致命危机。不过很快地，Hodgkin 等人 1949 年又以雄辩的实验事实证明并发展了“薄膜学说”。他们认为，在兴奋时，膜的通透性较静息时大，由于膜外的 Na^+ 浓度比膜内高得多，就可能

导致 Na^+ 从外部进入膜内，一旦进入，就会把它的正电荷带至膜内，所以膜电位的符号便会发生改变。这就是现在称之为“钠离子学说”的理论。Hodgkin 等人还建立了定量描述生物电的两个微分方程，即：膜电流密度 I 满足的方程和跨膜电位 V_m 满足的方程。

由于 Hodgkin 在神经细胞电生理学方面作出的卓越贡献，1963 年，Hodgkin 与 Eccles, Huxley 共同获得了诺贝尔医学生理学奖。进入 20 世纪 70 年代，钠离子学说又得到了新的补充，并发展所谓“膜离子理论”，这个理论的基本要点有三点：①静息电位、动作电位的变化都发生在膜的两侧。②各种带电离子的浓度，在细胞内液和外液中有显著不同。③膜在不同情况下，对某些离子的通透性有明显改变。实际上，不管是钠离子说，或是膜离子说，还是新近提出的闸门理论都是在膜学说的基础上发展起来的。换句话说，经过近一个世纪，关于生物电成因的两种理论——变质说与薄膜学说的争论基本告一段落。其结果是变质学说被摒弃，薄膜学说被继承与发扬。

三、生物电的研究现状

经历了一个漫长的发展过程，生物电的研究已较深入了。关于动物电已有一门较完整的学科——神经电生理学。目前，人们在继续深入研究生物电机制的同时，也很重视生物电的应用研究工作。人们现在已发展起了利用脑电位、肌电位、心电位来诊断病情的脑电图技术、肌电图技术、心电图技术等。也制造出了利用肌电控制的智能化机械手。甚至有人着手研究人工给高等动物受损部位施加合适的电位，以加速其愈合。目前，已有些令人鼓舞的结果。在生物电的另一分支——植物电方面，人们在研究出植物电的分布，外加刺激的影响下植物电变化情况的基础上，开始对外加电刺激对植物生长的影响进行研究，已经有一些初步的结果，结果表明给一些植物的根部与茎部间外加负电位会加速植物生长，而加正电位则会抑制其生长。总的来说，目前生物电的研究是日益深入与广泛的，日本政府科学技术委员会甚至把生物电的内容列入由国际 1000 名著名科学家论证产生的“二十一世纪人类前沿科学计划”（The Human Frontier Science Program）内。可以预见生物电将会在探索生命的基本过程及相关领域中产生重大作用。

四、电生理学与各科之间的关系

生物电就是一种电信号，它是通过生物体的生理或生化过程产生的。简单地说，生物通过它的生命活动所产生的电就叫生物电。例如：我在与你交谈的过程中，我的嘴在动，嘴里面的肌肉在进行收缩和舒张运动，而肌肉的收缩 - 舒张运动是在肌细胞膜离子通道状态的改变及离子流动的基础上产生的，离子在细胞膜内外的流动导致膜电位发生改变，这个膜电位变化就是生物电。如果没有肌细胞膜上离子通透性的改变，没有肌细胞膜电位的发生，我们就无法进行任何活动，包括说话和吃饭。生物电是生命功能的本质，也是人体生命活动的基础，人体的任何一种生命活动无不和生物电密

切相关。医学对生物电的基础研究主要集中在细胞水平，在临床上也主要用于诊断。

生物电现象，不仅在动物体内有，而且在某些植物体内亦有许多发现，所以广义的电生理学，应该包括动物体内的与植物体内的电现象。但是，事实上到目前为止绝大多数的电生理学资料都是从动物体内，特别是从神经系统中得来的。电生理学不仅与解剖学、生理学、物理学、物理化学等基础学科有关，目前，在电生理的研究中，更广泛地与药理学、神经化学、超微结构等发生密切的联系。例如：在研究中枢突触的传递机制中，这些学科已成为不可缺少的“伙伴”。电生理学技术，作为一种方法，也被广泛地应用于心理学等其他学科之中。

电生理学与临床医学也有密切的联系，如心电图、脑电图、肌电图等，就是众所皆知的例子。这些部分，已分别成为应用科学（心电图学、脑电科学、肌电图学等）而迅速地发展着。临床实践的知识促进了电生理学基础理论的发展，电生理学基础理论的发展，又充实了应用科学的理论基础。掌握电生理学理论和检测方法对医学生来说，可以帮助他们全面、深入理解各系统、器官和细胞的功能；有助于医学生掌握系统、器官和细胞发挥生理作用的作用机制。从而更好地理解疾病的发病机制，从发病机制着手制定诊疗方案。

第二节 细胞膜的被动电学特性和离子通道

一、细胞膜的结构

细胞膜也称生物膜或质膜。是由脂质、蛋白质和糖类组成。细胞膜中的脂质也称膜脂，是细胞膜的基本骨架，膜蛋白质是细胞膜功能的主要体现者。细胞膜中的糖类较脂质和蛋白质少，主要与蛋白质或脂质结合形成糖蛋白或糖脂，是细胞膜上的标记物，与细胞的识别有关，如红细胞膜上的凝集原即为糖蛋白。

脂质种类很多，但最主要的是磷脂，超过细胞膜脂质总量的 50%。有些磷脂分子中的两条脂肪酸链，一条链是饱和的，另一条链是不饱和的。不饱和的脂肪酸链对于维持细胞膜的流动性是非常重要的。细胞膜的流动性对细胞正常的生命活动是至关重要的。细胞膜流动性的大小与温度有一定的关系，一般而言，温度高流动性大，温度低流动性小，如果流动性下降过多，细胞膜黏度增加，附着在其上的酶将会失去活性，细胞膜的各种活动如主动运输、协助扩散等过程将难以进行。而细胞膜中的不饱和脂肪酸对维持细胞膜流动性的稳定，特别是低温下的流动性是非常重要的。在动物细胞的细胞膜中还含有胆固醇，但在原核生物和植物细胞中没有。胆固醇是一种极性分子，在动物细胞的细胞膜中占有一定的比例，它可以稳定膜的流动性，使膜的流动性不会因温度的变化而发生较大的波动，以维持细胞正常的生理功能。

细胞膜中的蛋白质是细胞膜功能的主要体现者，其中有的与物质的运输有关，如载体，在主动运输过程中，载体还兼有 ATP 水解酶的作用；有的是酶，能催化与膜有

关的生化反应；有的是激素或其他有生物活性物质的受体。不同膜上蛋白质的具体种类是不同的，所以其生理功能也不同，如线粒体膜、内质网膜等。细胞膜对物质的运输具有选择性是由膜上的蛋白质——载体决定的，载体蛋白具有专一性。

在细胞膜的运输方式中，自由扩散与协助扩散的动力来自于膜内外物质的浓度差，分子通过膜的扩散速度与膜内外物质的浓度差有关。但自由扩散与协助扩散有所不同，分子以自由扩散方式通过细胞膜的速度与物质的浓度呈正比例关系；分子以协助扩散方式通过细胞膜的速度与分子的浓度呈正相关，但不是正比例关系，其原因是由于载体数量的限制造成的。主动运输对物质的运输速度与细胞提供能量的多少呈正相关，其主要原因也是受细胞膜上载体数量的限制造成的。

磷脂双分子层在电子显微镜下观察，其厚度约为 4.5 nm，细胞膜在电子显微镜下观察其厚度约为 7~8 nm；为什么磷脂双分子层的厚度与细胞膜的厚度有此差异呢？这与膜蛋白有关，在磷脂双分子层的两侧覆盖着许多膜蛋白，因此，在电子显微镜下观察到的细胞膜的结构是三合板式的结构。细胞膜结构如图 1-1 所示。

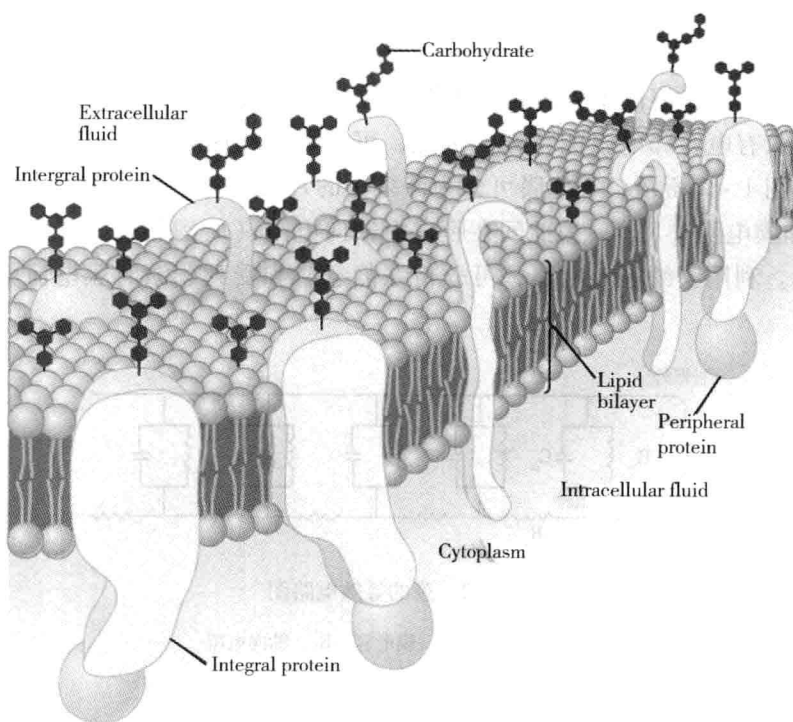


图 1-1 细胞膜结构示意图

二、细胞膜的被动电学特性与电紧张电位

细胞膜的结构决定了细胞膜的特性。细胞膜作为一个静态的电学元件所表现的电学特性，称为膜的被动电学特性，它包括静息状态下的电容和轴向电阻等。

(一) 膜电容、膜电位和膜电阻的概念

细胞膜的脂质双分子层构成的绝缘层把含有电解质的细胞内液和细胞外液分隔开，其形式类似于一个平行板电容器，因此细胞膜具有电容特性。以脂质双层为基质的细胞膜具有较高的介电常数，为3~5，膜的厚度仅为6 nm，故膜电容（membrane capacitance, C_m ）较大，约 $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ 。当膜上的离子通道开放而引起带电离子跨膜流动时，就相当于在电容器上充电或放电，从而在膜两侧产生电位差，即跨膜电位（transmembrane potential）简称膜电位（membrane potential）。

细胞膜虽然很薄，却具有很高的电阻。单纯的脂质双分子层几乎是绝缘的，在 1cm^2 的面积上，其电阻高达 $10^6 \sim 10^9 \Omega$ ；但细胞膜的电阻却要比脂质双分子层的电阻小得多，只有 $10^3 \Omega$ 左右。这主要是由于细胞膜的脂质双分子层中嵌入了许多离子通道和转运体，犹如嵌入了许多小的导体，离子通道和转运体的数量越多，膜电阻就越小。膜电阻（membrane resistance, R_m ）通常用它的倒数膜电导（membrane conductance） G 来表示。对带电离子而言，膜电导是膜对离子通透性的观测指标。绝大多数有关膜对离子通透性的研究都是利用电学方法进行的。

细胞膜除具有膜电容和膜电阻的特性外，沿细胞的长轴还存在轴向电阻（ R_i ）。它的数值决定于胞质溶液本身的电阻和细胞的直径；细胞直径越大，轴向电阻越小。由于细胞膜兼有电容和电阻的特性，因此，可用并联的阻容耦合电路来描述它的电学特性。如图1-2所示，细胞膜可分为许多小的片段，每一小片膜都有各自的膜电容（ C_m ）和膜电阻（ R_m ），彼此间在膜内由轴向电阻（ R_i ）相连，在膜外由细胞外液短路连接。利用膜的等效电路，可分析在静息时和受到刺激时膜电流与膜电位的变化规律。

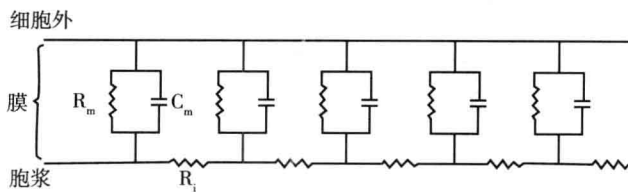


图1-2 膜的等效电路图

R_m ，膜电阻； C_m ，膜电容； R_i ，轴向电阻

(二) 电紧张电位

实验证明，如果在神经纤维的某一点向轴浆内注入电流，该电流将沿轴浆向该点的两侧流动（轴向电流），由于轴向电阻的存在及沿途不断有电流跨膜流出（跨膜电流），不论是轴向电流还是跨膜电流，都将随着距原电流注入点距离的增加而逐渐衰减。膜本身的电学特性相当于并联的阻容耦合电路，跨膜电流流过时必然产生膜电位的变化，随着跨膜电流的逐渐衰减，膜电位也逐渐衰减，并形成规律的膜电位分

布,如图 1-3 所示,注入电流处的膜电位最大,其周围一定距离外的膜电位将作为距离的指数函数衰减,这种由膜的被动电学特性决定其空间分布的膜电位称为电紧张电位 (electrotonic potential)。用正负两个电极从膜外侧施加电刺激也会出现类似的效应,只是在正电极和负电极下发生的电紧张电位的极性不同。胞质内的正电荷会流向负电极的下方,相当于上述经插入胞内的电极注入电流,因而在负电极下方产生去极化电紧张电位(图 1-3);胞内的负电荷则流向正电极下方,相当于从细胞膜接触电极的部位向膜内注入了负电荷,因而在正电极下方会产生与图 1-3 方向相反的超极化电紧张电位。这样,当用细胞外电极刺激组织时,只有在出现去极化电紧张电位的负电极下方才可能产生动作电位。

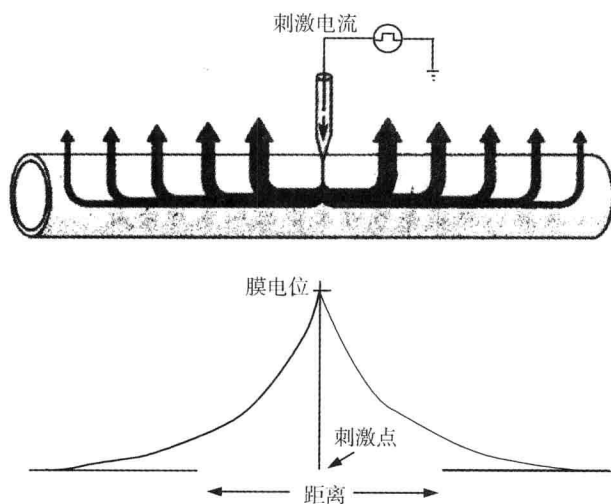


图 1-3 膜的电紧张电位模式图

电紧张电位完全是由膜固有的静息电学特性所决定的。其产生过程中如果幅度较小,一般也不会引起膜自身所包含的离子通道的激活和膜电导的改变。但它与动作电位的产生和传播有着密切关系。一个去极化电紧张电位,如果其幅度达到一定水平,就会引起相当多的钠通道或钙通道激活,从而引发动作电位;细胞膜电紧张电位发生的速度和扩布的范围也是影响动作电位产生和传播速度的重要因素。

经微电极向神经纤维胞浆内注入的电流沿轴浆纵向流动并跨膜流出胞外,由于轴向电阻的存在和沿途不断跨膜漏出,电流密度随流动距离的延长而逐渐衰减(图 1-3 上)。随着距离逐渐衰减的跨膜电流引起的膜电位变化——电紧张电位(图 1-3 下)。

(三) 时间常数和空间常数

1. 时间常数 所谓时间常数,是指膜电压随时间而改变的过程,用一常数来表示。

如果有一恒定电流突然通过电阻,则电阻两端电压也同样地突然出现变化。但是,如果电阻 r_m 两端并联一个电容 (C_m) (这情况相当于一膜),则电阻两端的电压变化 ($\Delta \varepsilon_m$) 将是缓慢地上升的。因为,通电后电流就流入电容 C_m 中,随着时间而逐步充

电，因而改变其两端的电压。在刚开始通电时，电源所供的电流，几乎全部都流入电容（因此时其容抗极小）。相比之下，电阻上几乎没有电流流过。随着电流的很快流入电容，电容中电荷很快增加，电压很快上升即 $\Delta\varepsilon_m$ 很快增高。但此时容抗也增高，就有一部分电流流经电阻，因而充电的速度也相应地逐渐减低，电压的改变也就减慢。这样继续下去，则流过电阻的电流逐渐增加，流过电容的电流逐渐减少，最后，当电容两端的电压等于 ε_m 时，所有的电流将全部流经电阻（电位变化情况如图 1-4 右）。

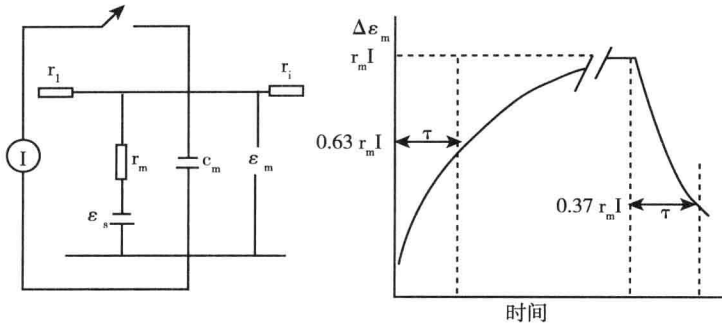


图 1-4 说明膜时间常数的等效电路（左）与电位变化（右）

ε_m 是某一点的电紧张电位能达到的最高值，它是内电流 (I) 与膜电阻 (r_m) 的乘积 ($I r_m$) 来决定的。即 $\varepsilon_m = I r_m$ 。

当外加电压以后，神经上的电位变化达到最高值 (ε_m) 的 $1 - 1/e$ (约等于 0.63) 时所需要的时间，称为时间常数，常用 τ 表示。它与膜电阻 (r_m) 及膜电容 (C_m) 有关可以用下式计算：

$$\tau = r_m \times C_m$$

若 r_m 以欧姆为单位， C_m 以法拉 (F) 为单位，则 τ 的单位为秒 (s)。

例如，Carcinus (一种蟹) 的轴突，膜电阻约为 $7500 \Omega/\text{cm}^2$ ，膜电容约为 $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ ，所以时间常数为 $7500 \times 10^{-6} = 7.5 \times 10^{-3} = 7.5 \text{ ms}$ 。

膜的电阻与电容，与膜的面积有关。但是实际上，只要是同一性质的膜，时间常数与膜的长度 (面积) 是无关系的。举例来说，设 1 cm 长的神经纤维的电阻乘电容为 $r_m \cdot C_m$ ，则 2 mm 长的一段神经，它的膜电阻将比 1 mm 长的神经小一半 ($1/2 r_m$)。因为膜面积增加，则通过膜的离子数也将加倍，即膜电导加倍，则膜电阻减半。另一方面，电容是与膜面积成正比的。2 mm 长的纤维的膜电容，将为 1 mm 长的神经的膜电容的一倍 ($2C_m$)，因此 $2C_m \times r_m/2 = r_m C_m$ ，同样的道理，可以推定，时间常数决定于膜的性质，而与细胞的大小及形状无关。

2. 空间常数 所谓空间常数，是度量电压的空间衰减，即标志电压依距离而衰减程度的一个常数。

正如上述，膜电位的改变将随记录电极离通电电极之间的距离的增大而减小。这是膜电阻 (r_m) 与轴浆内的轴向电阻 (r_i) 及细胞外纵向电阻 (r_o) 串联 - 并联关系的