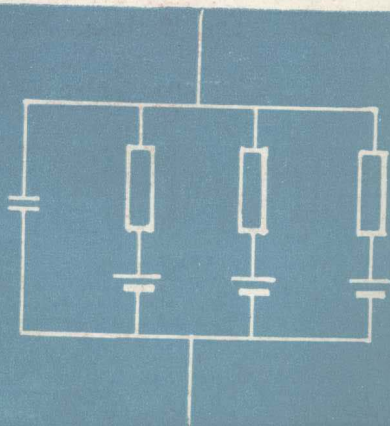
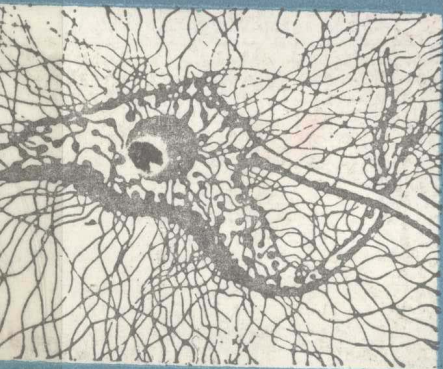


神经电生理学

王伯扬

(第二版)

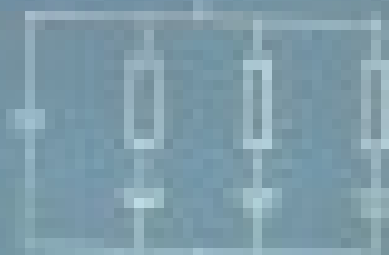


高等教育出版社

神经电生理学

第 2 版

【第二版】



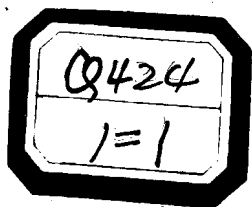
神经电生理学

神经电生理学

(第二版)

王伯扬

Q424
1



高等教育出版社

内 容 提 要

本书(第一版)于1982年出版,为许多学校作为教材或教学参考书使用。1987年获国家教委高等学校优秀教材一等奖。现在补充了一些新材料,有些章节作了编排方面的调整,使能更系统、更全面地阐明神经电生理现象。主要内容包括:神经纤维上的生理电现象,突触与神经细胞体上的生理电现象、感受器官中的生理电现象、以及中枢神经系统中的生理电现象。最后介绍了神经电生理学的发展简史。

本书可作为生理学专业、神经生物学专业的教材,亦可供有关专业的师生参考。

本教材经生物学科教材编审委员会有关编委审阅。

责任编辑:刘阜民

神经电生理学

(第二版)

王 伯 扬

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

四川省金堂新华印刷厂印装

开本 850×1168 1/32 印张 14.375 字数 345 000

1982年6月第1版

1991年4月第2版 1991年4月第1次印刷

印数 00 001—1 140

ISBN 7-04-002612-0/Q·176

定价 6.15 元

第二版序

本书第一版自1982年出版至今已有7年了。在这期间，我收到老师、朋友们以及全国各地的读者来信共35封。在这些信件中，除了对本书作出较肯定的评价之外，也提出了许多积极性的建议与意见。特别值得提到的是：上海医科大学的饶毅同志、北京第二医科大学的张肃同志、以及常州市人民路257号的陈文同志等，都是我原来不相识的青年学者，但他们能坦率、真诚地向我指出书中的缺点、错误，提出建设性的意见，使我深受感动。在此，我对以上一些同志深表谢意。

本书经过多年教学实践，在认真总结的基础上，并根据同志们所提的建设性意见作了较为全面的修改与补充。由于本人知识水平有限，错误与不妥之处仍然难免，深望读者批评指正。

王伯扬

1989年5月于复旦大学

第一版序

本书原为我校生物系生理专业《神经电生理学》课的讲义。主要内容分四部分。它是从单根神经纤维的电学特性开始，逐步深入，阐述电流作用于神经所引起的变化、神经冲动的产生与传导、两个细胞单位之间的信息传递、神经细胞体上的生理电现象、感受器官接受外界刺激后将信息转变为神经冲动的过程中所发生的生理电现象，以及大量神经细胞活动时所表现的脑电变化。

让学生知道一些科学发展史是有益的。我们认为：当学生对学科的基本内容有所了解之后再了解历史将会有较深的体会。因此，我们在后面附了一段简史。

书后附有参考文献与英中术语对照，供学生进一步自学参考。

本书能编写完成，是与中国科学院上海生理研究所冯德培、张香桐、刘育民等老师在复旦大学讲学时给我的教益分不开的。在编写与修改过程中，承蒙北京大学赵以炳老师与复旦大学卢于道老师的多次鼓励和指导。在最后的一次修改过程中，又承蒙中国科学院上海生理研究所徐科、范世藩、吴建屏、沈锴、沈克飞、徐乘煊、梁之安等同志，华东师范大学周绍慈同志，重庆医学院黄仲荪同志，以及中国科技大学孙玉温同志等审阅，指出许多缺点和错误，并提出许多建设性意见。中国科学院上海生理研究所陈国治同志，对书后的英中术语对照表进行了审阅与指正。对以上各位老师和同志的有益帮助，在此谨表衷心的感谢。

由于本人的学术水平和教学经验都极有限，因此对于老师与同志们提出的某些希望和建议，还没有完全做到，但我愿将这些有益的建议作为努力的方向，争取今后有机会时再作补充。书中难免

还有许多原则性或偶然性的错误，恳切地希望读者来函指出，以便有机会时予以订正。

王伯扬

1982年2月于复旦大学

目 录

绪言	1
第一部分 神经纤维上的生理电现象	
第一章 神经纤维的结构与静息时的电学性质	4
第一节 神经纤维的结构	4
第二节 静息神经纤维的电学性质	8
第三节 解释静息膜电位的学说	16
小结	35
第二章 电流对神经纤维的作用	37
第一节 电流作用于神经引起膜电位的变化	37
第二节 电流作用于神经引起兴奋性的变化	45
第三节 膜电位变化与兴奋性变化之间的关系	55
第四节 电流引起神经产生兴奋冲动的刺激因素	56
小结	59
第三章 神经冲动的产生与传导	61
第一节 局部反应与神经冲动的产生	61
第二节 动作电位	63
第三节 离子学说对动作膜电位的解释	71
第四节 神经冲动的传导机制——局部电流学说	80
第五节 有髓神经纤维上神经冲动的跳跃传导	85
第六节 神经冲动的传导速度	92
第七节 “全或无”定律与递变学说	94
第八节 神经冲动在神经干中传导时的一些生理电现象	98
小结	105

第三部分 突触与神经细胞体上的生理电现象

第四章 突触和传递的一般性质	108
第一节 突触传递的含义与特征	108
第二节 神经元之间突触的形态与机能分型	109
第三节 突触膜发生兴奋时的离子流	113
小结	118
第五章 神经与骨骼肌之间的突触传递	119
第一节 终板区的结构	119
第二节 终板电位	120
第三节 自发微终板电位	124
第四节 乙酰胆碱的释放过程	125
第五节 兴奋冲动在运动终板处的传递机制	129
小结	135
第六章 神经元与神经元之间的突触传递	137
第一节 无脊椎动物神经元间的突触传递	137
第二节 交感神经节中的突触传递	145
第三节 中枢神经系统中的突触传递	154
小结	170
第七章 神经细胞电生理学	172
第一节 神经细胞体的结构与电学性质	172
第二节 神经细胞的兴奋性反应	176
第三节 神经细胞的抑制性反应	189
第四节 神经细胞的兴奋性与抑制性反应的相互作用	193
第五节 神经细胞的整合活动	201
第六节 神经胶质(细胞)的电生理特性	208
小结	205

第三部分 感受器官中的生理电现象

第八章 机械感受器	208
-----------------	-----

第一节	柏氏小体	205
第二节	牵张感受器	215
第三节	肌梭与腱梭	220
第四节	机械感受器的电生理概述	225
小结	228
第九章	声感受器	230
第一节	耳蜗的结构与静息电位	230
第二节	耳蜗微音器电位	235
第三节	总和电位	239
第四节	听神经上的冲动发放	242
小结	251
第十章	光感受器	253
第一节	视网膜的结构与静息电位	253
第二节	视网膜电图	256
第三节	感受器电位	264
第四节	视网膜中其他细胞的电活动	271
小结	280
第十一章	其他感受器	282
第一节	味觉感受器	282
第二节	嗅觉感受器	285
第三节	温度感受器	290
小结	293
第四部分 中枢神经系统中的生理电现象		
第十二章	中枢神经系统电活动的一般性质	296
第一节	中枢神经系统中单个神经元活动时所表现的电现象	297
第二节	场电位	300
第三节	恒电位	313
第四节	中枢神经系统中电变化的表现形式	315
小结	317

第十三章	“自发”的节律性脑电波动	318
第一节	正常人的脑电波	318
第二节	影响脑电波的因素	322
第三节	睡眠期和麻醉药作用下的脑电波变化	326
第四节	癫痫病人的脑电图	330
第五节	脑电图在病灶定位上的应用	332
第六节	“自发”性节律活动的产生机制	335
第七节	超慢电波	340
小结	342
第十四章	诱发性脑电变化	344
第一节	诱发性的神经元发放频率变化	344
第二节	诱发电位的定义与鉴别方法	349
第三节	刺激感觉器官或神经在大脑皮层表面记录的电位变化	352
第四节	直接刺激大脑皮层引起的皮层电位变化	372
第五节	在人头皮上记录的平均诱发电位	377
小结	392
	电生理学的发展简史和近代趋向	395
	参考文献	415
	英中术语对照(兼索引)	438

绪 言

生物体内具有电现象是一种生理活动的表现。“电生理学”就是研究生物体内生理电现象的一门学科。其实称这门学科为“生理活动中的电现象”更明了些，不过目前生理学家已习惯于这样的称呼，所以我们也称它为“电生理学”。

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，它又是生物物理学研究对象的一部分。因此，“电生理学”是生理学与生物物理学之间的一门边缘学科。

生理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，统称为生物电(bioelectricity)。可以说，生物电是生命现象的基本特征之一。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。本书所讲的亦仅限于与神经系统有关的生理电现象，为明确起见，我们称它为“神经电生理学”。

从神经生理学的角度来说，可以把“电生理学”看成是一种研究的方法，也就是利用神经系统活动时所发生的电变化作为指标，来分析研究神经系统的活动规律以及神经冲动的传导途径等问题。近几十年来，应用电生理学的方法，有力地推进了神经生理学的发展。在神经生理学的研究领域，采用电生理学方法进行研究的比例愈来愈大了。用这个方法，非但解决了生理学中以往无法解决的许多问题，而且开辟了许多新的研究领域。然而，我们认为，电生理学方法并不是解决神经生理现象的唯一手段，只有与其他

科学方法密切配合才能更好地阐明客观现象的本质。

各门科学之间往往是相辅相成的。例如，应用引导大脑皮层诱发电位的方法，可以解决以往神经解剖学上难以阐明的感受冲动在皮层上的投射部位问题。相应地，如果没有解剖知识，也就很难阐明这些电现象的本质。

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，而且与药理学、神经化学、超微结构等密切相关。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，都是众所周知的例子。这些部分，已分别成为应用科学（心电图学、脑电图学、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。

以上这些就是电生理学与其他学科之间的关系。

所谓神经科学(neuroscience)，是包括关于脑、神经、神经肌肉器官与感觉器官的科学(Windle, 1975)。因此，我们将在下面分别讲述有关神经、突触、感觉器官以及脑中所发生的生理电现象。

第一部分 神经纤维上的生理电现象

神经系统中的生理电现象是复杂多变的。在这部分，我们将从最简单的结构上，即在神经系统的结构单位（神经元）的一部分——轴突上所发生的现象开始，叙述它在静息状态下的电学性质和活动时所发生的电变化，以及发生这些现象的机制。

第一章 神经纤维的结构与静息时的电学性质

本章将叙述神经纤维的结构与静息状态下的电学性质，为进一步了解神经系统中发生的生理电现象打下基础。

第一节 神经纤维的结构

神经元

神经元 (neuron) 是神经系统中的结构单位，亦可以说就是机能单位(图1-1)。神经元的结构，在许多方面与其他细胞相似，有细胞体、细胞核、细胞质、细胞膜等，但亦有它独特的地方。在一个典型的神经元细胞体 (soma) 的周围有两种突起。一种突起很短，很多，分支更多，很似树枝状，故称树突或树状突 (dendrite)；另一种突起只有一个，一般都很长，称为轴突 (axon)。在外周神经系统中，我们所看到的神经纤维都是轴突。这一章所讨论的主要对象就是这种轴突。

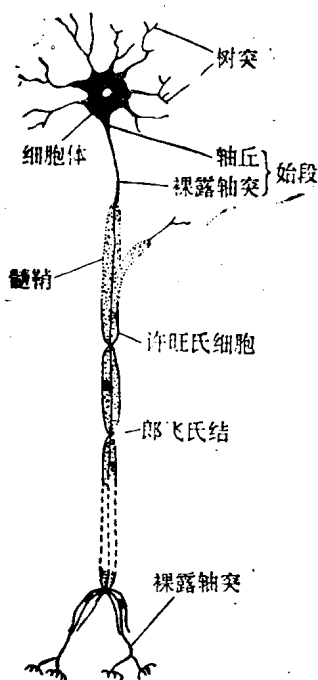


图 1-1 典型的运动神经元模式图 (Davson, 1970)

轴突

在轴突离开细胞体(简称胞体)的地方，形成一个圆锥形的突起，称为轴丘 (axon hillock)。轴突

上有髓鞘 (myeline sheath), 有些轴突的髓鞘很厚, 有的却很薄, 因此, 通常把神经纤维分为有髓鞘与无髓鞘两大类。

过去认为髓鞘是由一层类脂物质——髓质形成的。髓鞘外有一层神经膜或称许旺氏鞘 (Schwann's sheath) 包围着。近年来, 电子显微镜观察结果表明, 髓鞘是呈片层状的。从髓鞘的形成过程来看 (图1-2), 实际上, 轴突是在后期才包埋在许旺氏细胞 (Schwann's cell) 之中的。由于一边生长一边旋转, 因而形成层次。每一层, 都是由同一个许旺氏细胞与间隙相间而成的。这种间隙一直向内延伸到轴突 (轴柱) 的周围。各层相隔约为 8—10 纳米。如对虾神经的片层周期为 8 纳米 (黄世楷等, 1963)。所以, 假定有一层髓鞘厚 2 微米, 那么, 它将是大约 100—250 层相叠而成的。

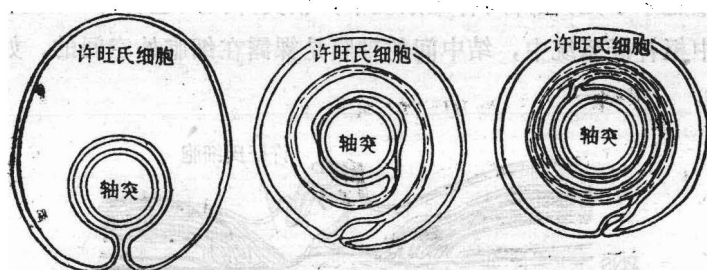


图 1-2 脊椎动物许旺氏细胞形成髓鞘的过程 (Robertson, 1960)

从轴丘的顶部开始, 有一段裸露的轴突, 它与轴丘一起总称为始段 (initial segment)。下面将会讲到, 神经元兴奋时所产生的动作电位正是从这里开始的。在始段上看到的, 除轴丘部分外, 是有髓鞘神经纤维的中心, 称为轴柱 (axon cylinder)。包在轴柱外面的膜, 称为轴膜 (axolemma)。

在新鲜的神经纤维中, 轴柱内是一种很均匀的液体, 称为轴浆 (axoplasm), 它与神经细胞体内的原生质相连。这种神经纤

纤维经固定与染色之后，在纤维内会出现一种细小的纤维，过去称它为神经元纤维(neurofibril)，它埋藏在髓鞘之中。但近年来有人用相差显微镜与电子显微镜观察，认为这种所谓的神经元纤维可能是标本固定时造成的假象，实际上是不存在的。将标本用碳酸处理，就会出现所谓神经元纤维。

在有髓鞘的神经纤维(myelinated nerve fiber) (轴突)上，每隔0.5—2毫米的地方，髓鞘有一个间断，这就是郎飞氏结(nodes of Ranvier)。

在郎飞氏结处没有髓鞘，这是两个许旺氏细胞接界的地方。所以，一个许旺氏细胞是包在郎飞氏结间一段上。包在里面的一层要比包在外面的一层厚一点(0.5—1微米)。在郎飞氏结处，即许旺氏细胞末了处，在外周神经系统中，轴突外面只包着许旺氏细胞。在中枢神经系统中，结中间的轴膜是裸露在细胞外空间的，如图1-3。



图1-3 郎飞氏结模式图

上面一半(PNS)代表外周神经系统；下面一半(CNS)代表中枢神经系统。

(Runge, 1963)

无髓鞘神经纤维(non-myelinated nerve fiber)的轴柱很细，外面也包着一层很薄的许旺氏细胞。

运动神经纤维大都是有髓鞘的。交感神经绝大多数节后纤维是无髓鞘的，在感觉神经纤维中，有一部分亦是无髓鞘的。

一条神经干中有许多神经纤维，它们被三种结缔组织所包围。