

580

巴甫洛夫

高級神經活動雜誌

譯叢



8 輯

第七專輯

人民衛生出版社

巴甫洛夫高級神經活動雜誌編輯委員會

主 編 庫帕洛夫 (П. С. Купалов)

副主編 沃洛霍夫 (А. А. Волохов)

委 員 阿斯拉羌 (Э. А. Асратян)

貝柯夫 (К. М. Быков)

沃羅寧 (Л. Г. Воронин)

卡薩特金 (Н. П. Касаткин)

魯希諾夫 (В. С. Русинов)

薩爾基索夫 (С. А. Саркисов)

(根據“巴甫洛夫高級神經活動雜誌”1956年第1期的編輯委員會名單)

巴甫洛夫高級神經活動雜誌譯叢編輯委員會

主 任 趙以炳

副主任 丁 瓚 張錫鈞

常務委員 季鍾樸 徐誦明 劉思職 劉 永 王志均 周金黃

委 員 丁 瓚 王志均 伍正誼 朱漢生 沈霽春 沈雋淇 汪堃仁 季鍾樸

易見龍 林樹樸 吳 襄 周金黃 胡正詳 徐誦明 徐豐彥 侯宗濂

孫國華 陳應謙 馮德培 張錫鈞 張昌紹 楊思孚 趙以炳 閻德潤

劉思職 劉 永 劉士豪 劉載生 諸相堯 蔡 翹 龍叔修

(委員姓名以筆畫爲序)

巴甫洛夫
高級神經活動雜誌
譯 叢

第七專輯

書號: 1273 開本: 787×1092/16

印張: 17 $\frac{3}{4}$ 字數: 420 千字

1957年9月第1版-第1次印刷

• 編輯者 •

巴甫洛夫高級神經活動雜誌譯叢
編 輯 委 員 會
北京崇文區綏子胡同36號

• 出版者 •

人 民 衛 生 出 版 社
(北京書刊出版業營業許可證出字第〇四六號)
北京崇文區綏子胡同36號

• 發行者 •

新 華 書 店

• 印刷者 •

北 京 市 印 刷 二 廠
北京佟麟閣路71號

印數: 1—1,300

定價(9) 1.30 元

目 录

人类大腦皮層神經元早期胚胎發生的某些新材料·····	波利亞科夫著	徐 鈴譯(1)
✓ 大腦兩半球皮層对称部位神經元間機能联系的电生理学性質·····	拉賓諾維奇著	徐光堯譯(9)
在人的視分析器中兴奋过程的扩散和集中·····	邱普里柯娃著	張湘濤譯(17)
两个信号系統間的誘導性相关机制·····	特羅費莫夫著	侯慧存譯(22)
誘導現象在两个信号系統相互作用中的意义·····	加克爾著	叶智修譯(29)
誘導机制对于人类运动条件反应恢复的意义·····	斯比林、方塔洛娃著	凌治鏞譯(33)
从第一和第二信号系統相互作用問題看人类形成精細声音分化的某些特征·····	阿列克先柯著	盧仲衡譯(45)
✓ 論低等猿猴复杂运动条件反射的抑制·····	諾爾金娜著	文 凡譯(55)
狗的鏈鎖性运动条件反射·····	罗科托娃著	張春雷譯(61)
狗对鏈鎖刺激的運動条件反射·····	費爾索夫著 何瑞榮、鈕 正譯(76)	傅紹菴譯(68)
小狗在个体發生中血液內溴含量的变化·····	克雷洛夫著	鈕 正譯(76)
• 鴿子的电防禦性条件反射形成的速度·····	波科夫著	徐端椿譯(82)
• 豚鼠在个体發生中的条件反射的研究·····	潘謙柯娃著	徐湯奉譯(87)
• 非条件刺激应用于条件刺激之前时小白鼠运动性防禦条件反射的形成·····	叶尔申娜等著	陈国楨譯(93)
实验性神經官能症对小白鼠回归热傳染过程的影响·····	弗羅洛娃、沃羅帕耶娃著	徐樹林譯(101)
关于“頑固性”病理反射及其治疗問題·····	高爾保夫著	沈漁邨譯(106)
顱內腦創伤时言語运动障碍的进化生理学研究·····	馬堯洛夫、拉 烏著	谷梅英譯(110)
✓ 应用瞳孔反射和腦电描記术研究人的条件反射活动的实验·····	阿塔耶夫著	徐端椿譯(116)
• 动物条件反射研究法·····	霍辽內著 何瑞榮、傅紹菴譯(121)	鄧宗崙譯(131)
• 研究鼠的条件反射活动的方法·····	費道洛夫著	楊汝菴譯(138)
• 研究某些小动物(大白鼠和豚鼠)的运动条件反射的方法·····	科特里亞列甫斯基著	胥 彬譯(145)
✓ 在动物身上应用体积描記法的问题·····	克拉斯諾夫著	馬志远譯(148)
在慢性实验条件下記錄狗腦电位变化的方法·····	薩希烏林娜著	方芸秋譯(152)
• 运动反应的墨水記錄器·····	斯比林、方塔洛娃著	何瑞榮譯(153)
研究条件反射时借助于电动仪器的唾液分泌自动記錄·····	拉依策斯、維特里庫什著	李美格譯(155)
动物高級神經活动的比較生理学研究法·····	格列波夫斯基、費道洛夫著	高姝賢譯(159)
用数量計算狗的運動反射的方法·····	斯基平、沙罗夫著	徐學崢譯(162)
研究魚类运动-食物条件反射的方法·····	普拉茲德尼科娃著	赫葆源譯(166)
用新的記錄仪器研究皮膚电反射的方法·····	施坦加尔特著	唐恢玲譯(168)
眼瞼运动的光电記錄法·····	別洛果爾斯基著	周培愛譯(172)
發音肌肉电位波动的描記方法·····	克拉金著	李 德譯(175)
✓ 研究腦电活动的器械·····	米列里揚著	黃倩霞譯(179)
关于用动作描記法研究人的睡眠問題·····	波波夫著	万傳文譯(182)
用动作描記法研究人的正常睡眠的动力过程·····	安得列耶夫著	黃倩霞譯(186)
用动作描記器自动記錄患者运动性活动的方法·····	庫沙柯夫斯基著	張立藩譯(190)
研究人的运动条件反应的輕便仪器·····	查別克著	

人类大腦皮層神經元早期胚胎發生的某些新材料

原載“巴甫洛夫高級神經活動雜誌”1954年第1期

波利亞科夫 (Г. И. Поляков)

巴甫洛夫的分析器學說給神經組織學者們提出一個任務，就是要研究分析器在人和各種動物的個體生活過程中是如何進行着發育和複雜化的；在出生前後的各個階段各分析器的結構是如何變化着的。分析器的腦端構成了大腦兩半球的皮層，所以研究它們的發育有着特別重大的意義。

巴甫洛夫認為，大腦兩半球皮層的複雜接通活動和綜合活動是和神經元互相間的联系和聯結的結構機制有關的。

按照巴甫洛夫的這些意見，研究神經細胞及其所有突起（包括樹突和軸突的最細微的末梢分枝以及它們的接觸結構在內）的重要性是顯而易見的。

本文討論我們研究人類大腦皮層神經元早期胚胎發生所得的某些結果。這個階段的研究還是十分不夠的。我們的任務是研究皮層細胞及其所有突起的發育的最早期，確定神經元的形成和進一步分化的特征以及神經元互相間的聯結的形成。

我們用鉻銀浸染法（拉甫多夫斯基-高爾基氏法）作為基本方法。對我們的工作說來，這個方法比較其他方法具有更多的優點，因為用這種方法能顯示出神經元的完整形像。這種情況對於有系統地追蹤神經突起的出現和生長，它們進一步的分枝，以及在不同發育階段中神經細胞體的形態改變等，都是極為重要的。

在文獻中幾乎看不到妊娠期間皮層神經元發育的最微細特征的研究。不過我們知道一篇關於這方面的論文，這就是別赫切列夫在1899年題為“論人類大腦皮層細胞發育”的文章。這個唯一的工作是用鉻銀浸染法進行的。國外文獻僅在 Ramon y Cajal, Lorente de No 的論文中有些關於人類和某些動物的大腦皮層神經元發育問題的片斷且貧乏的報導。在斯切范諾夫斯卡婭 (М. Стефановская) 的論文中有關於小鼠在妊娠後期大腦皮層神經元發育的某些材料。在現代蘇聯文獻中僅有個別的論文（包羅夫斯基 М. Л. Боровский, 古特涅爾 Гутнер）涉及在產前個體發生中大腦皮層某些區域的神經元發育。這些研究主要都用較晚階段（5—10個太陰月）的材料進行的。

別赫切列夫, Ramon y Cajal, W. His 以及其他某些學者的陳舊論文就已經清楚地指出：人類和動物的大腦皮層從它在個體發生中開始出現的瞬間起，就是由成神經細胞組成的，這些成神經細胞在它們發育的最早期就是皮層的神經元。

高等動物和人類的中樞神經系統，其分化達到了最大的複雜和精微程度，中樞神經系統內最高度反應性的部分——大腦兩半球皮層更是如此；由於有了大腦皮層才實現了機體與外界環境的最完善的平衡。甚至在胚胎生活的早期階段，從腦的相應結構的始基開始出現的瞬間起，在中樞神經系統中，特別是在大腦皮層中，就已經開始出現各別神經元的分化了。

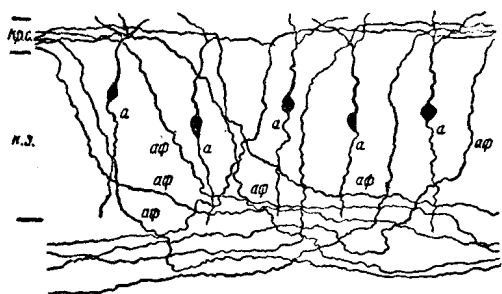


圖 1 人類胚胎 (10 星期) 皮層始基的神經元結構：
Кр. С—邊緣層；К. 3—皮層始基；М. С—間層；аф—來自皮層下區的傳入纖維；а—皮層成神經細胞的軸突。

在成神經細胞中存在着結構清晰的細胞核，這無疑證明，大腦皮層的胚胎發育是在皮層已被區分為組成成年機體皮層的各种細胞成分的基础上進行的。

大家都知道，無論在種族發生或在個體發生中，大腦兩半球皮層是由細胞成分從大腦兩半球壁的深處遷徙到表面而形成的。

在種族發生中，這個過程是由下述影響所引起的，這就是向不斷發育的大腦兩半球表面生長的傳入纖維對於位於終腦壁深部的細胞羣的影響。

無論在種族發生或個體發生中，大腦半球壁的邊緣層後來發育成大腦皮層的帶狀層，邊緣層出現得很早，是和皮層始基的形成同時的。

在皮層進化發育的較低級階段 (按費利蒙諾夫 И. Н. Филмонов 的分類：形成古皮層和旧皮層)，帶狀層是進入這些層中的傳入纖維的主要集中地點。

我們的研究證明，甚至在皮層始基的胚胎發育的早期階段，用鉻銀浸染法就已可能在皮層中發現許多傳入纖維了 (圖 1)。這與以前 His 的觀察是相符合的，發現在早期就有神經纖維束從視丘長入大腦半球中去。在我們的早期標本中，我們也曾看見來自間腦區並沿着大腦半球壁分佈的很發達的傳入纖維束；費利蒙諾夫記載的所謂大腦半球壁的弓狀結構 (арциформная структура) 主要就起源於這些從大腦半球的外壁呈弧形彎向內壁的傳入纖維束。我們也考查了進入皮層始基的那些傳入纖維是如何達到邊緣層並如何形成具有細長而水平的纖維形狀的末梢分枝。這些和表面平行的神經纖維是出現在邊緣層中的第一種纖維。

通過大腦半球壁遷徙的成神經細胞向表面發出長的原漿突，通常直達半球壁的邊緣層 (圖 2)。還在皮層始基本身中的神經細胞出現樹突以前，這些遷徙的成神經細胞的上行突起就早已開始在邊緣層中生出了末梢分枝。

這樣，在邊緣層中一方面有傳入纖維的末梢出現和發育，另一方面，遷徙的成神經細胞的上行原漿突的末枝也與之同時出現和發育。這二者發育成為一個統一的、而且是在個體發生中形成得最早的體系的一部分；進入皮層的傳入纖維借助於這個體系與皮層始基本身的神經元相連。

神經膠質在營養和維持神經元的生命活動的環境中是最重要的組成部分，它構成神經元的直接外圍。因此，闡明神經成分和神經膠質成分的發育的起源和相互關係是有相當大的意義的。

不論是產生神經成分的，或是產生神經膠質 (星形神經膠質，少突神經膠質) 的胚細胞，都位於神經管壁的最深處，即所謂壁的母層 (материнский слой)。

年幼的神經膠質細胞在一定的結構特征上不同於年幼的神經細胞，由於這些特征就能把它們辨認出來。神經膠質細胞與神經成分的最主要的區別就在於它的所有突起都有着原漿突的特征 (圖 3)；這些突起比起年幼的神經細胞的樹突來，它們的分枝要廣佈得多，而且要密得

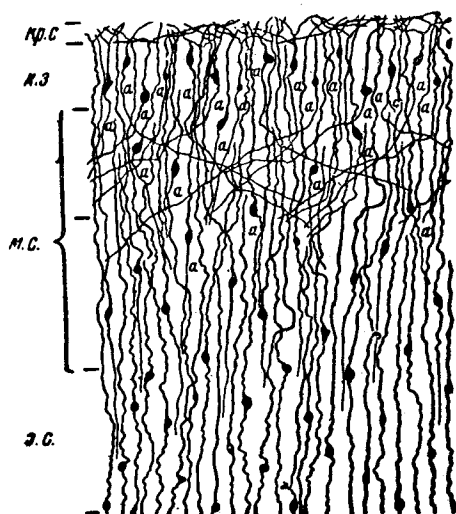


圖 2 人类胚胎(8星期)的大脑半球壁的神經元結構: Kp. C—邊緣層; K. 3—皮層始基; M. C—間層; 3. C—胚胎層; a—成神經細胞的軸突。

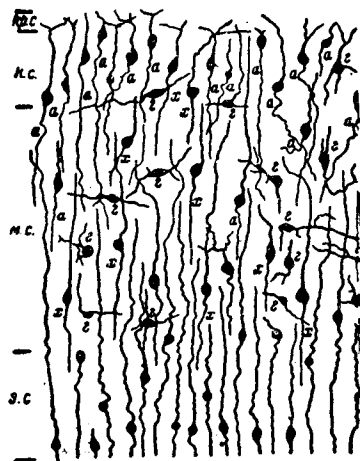


圖 3 人类胚胎(10星期)的大脑半球壁的神經元結構: x—成膠質細胞和成神經細胞的过渡成分及后者的下行突起; z—神經膠質細胞。其他標記同圖 2。

多;突起的形狀也較粗(圖 4, 5)。在發育的早期,年幼的星形細胞就已和大腦的血管密切相關了:常常可以看見星形細胞的個別分枝借助于末梢的足(ножка)附着在毛細血管壁上,而我們在神經成分中从未观察到这种現象。

某些作者認為(例如 Lorento de No):与成神經細胞在很早就开始迁徙不同,神經膠質細胞的迁徙較晚,仅在妊娠后半期才开始,且在出生前的最后数月中达到最高峯。但我們对星形神經膠質的發育的研究却和这种說法相反。

在妊娠早期阶段,从皮層始基开始出现起,在大腦半球壁的各層和在皮層始基中,我們就已經看到年幼的星形細胞;在皮層始基中,年幼的星形細胞与成神經細胞同时出現。这样說来,二者的迁徙是在产前的个体發生全部过程中进行着的。

星形神經膠質的發育是和皮層神經元的發育相並进行的。这种相互联系有着一定的生物学意义,証明了神經膠質成分的存在对于神經元形成过程的正常进行是不可少的。

皮層神經元發育的最普遍的形式可以認為是它們不斷向前分化的过程。从成神經細胞的早期原始形态,通过不断的分化,發育成为成熟皮層最終状态的各种各样的神經元羣。

皮層神經元的不断向前分化,从成神經細胞阶段开始,到成人的成熟細胞成分为止,經過結構發育和复杂化的一系列連續阶段。同时,按其机能意义和按其結構特征来看,大腦皮層的各种各样的神經元在其發育的特点上是有一定区别的。



圖 4 人类胚胎(16星期)的大脑半球壁的神經膠質細胞: a—成神經細胞的軸突。

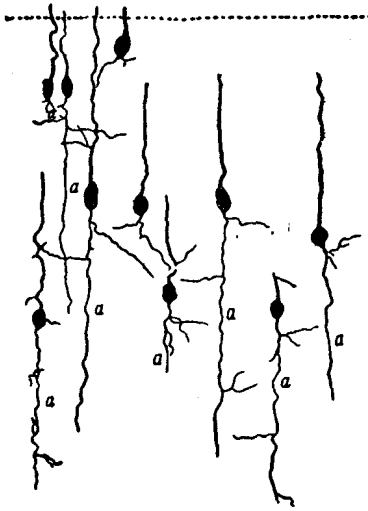


圖 5 人類胚胎(16星期)的皮層始基深部中的年幼的神經細胞(錐體細胞和梭形細胞)。

大腦皮層的所有神經元可以按它們軸突結構的特點分為兩個主要的類型:長軸神經元和短軸神經元。軸突結構上的這些基本區別也和該類型神經元的細胞體和樹突的形態上的一定區別相符合。大腦皮層中的長軸神經元是錐體細胞和梭形細胞。除了長的軸突以外,決定二者屬於同一類型神經元的特征的,是它們有着主要的頂端樹突,這個樹突直到皮層的帶狀層,在那裡形成它的末梢分枝。皮層的星形細胞屬於短軸神經元類型。

大腦皮層中長軸神經元像中樞神經系統其他各處的長軸神經元一樣,組成了基本的細胞成分羣;而短軸神經元乃是分析器腦端的神經組成的主要補充部分。短軸神經元的機制是協調長軸神經元在功能上的相互作用。作為成年人大腦皮層特征的一切神經元的多樣性,都是在這兩種主要神經元類型的不斷進行分化的基礎上產生的。

我們觀察到,已經發育的上述兩種基本類型的神經元起源于不同形態的成神經細胞而且不是在同一時期出現的。成神經細胞還在不久發育的時候就已具有它的相應的成熟神經元所固有的那些結構特征了。

發育成為長軸神經元(錐體細胞和梭形細胞)的成神經細胞具有兩個主要的特征——具有長的下行軸突和長的上行樹突,這個樹突在邊緣層內形成末梢分枝(圖6)。發育成為長軸神經元的成神經細胞在個體發生中出現得最早,並組成向大腦半球表面遷徙的細胞成分的基本部分。這種細胞就是如以前的作者們所記載的普通的兩極成神經細胞。

除了這些“典型的”、形成各種形態的錐體細胞和梭形細胞的成神經細胞以外,在妊娠較晚期(接近中期),我們還發現了另一類型的細胞成分,我們認為這些就是發育成為短軸神經元(皮層各種星形細胞)的成神經細胞。這些成神經細胞與發育成為長軸神經元的普通成神經細胞的區別,在於前者缺乏長的上行的頂端樹突(圖7)。

長軸成神經細胞的方向主要是垂直的,而短軸成神經細胞與此不同,它的方向是極不一致的。開始是很短的樹突首先從成神經細胞體的兩極生長出來。

與大腦半球壁的母層的胚細胞轉變為某一類型的成神經細胞直接有關的那些過程,還很少研究。

半球壁的母層(母組織 matrix)由兩種細胞成分組成,一種是分裂而繁殖的無數的胚細胞,另一種是支持成分(成膠質細胞),後者於半球壁的內界上排成一致密的復層。

成膠質細胞的特征是具有伸長的梭形細胞體,在外形上頗似在遷徙過程中的成神經細胞體的外形。成膠質細胞(圖2, 3—3. C.)有兩個原漿突。長的上行突起進入半球壁位於較外表的數層中,並且某些這類突起似乎能直達邊緣層;短的下行突起在末端形成小的膨大部——足,此足緊附在面向側腦室的大腦半球壁的內板上。

長軸成神經細胞在其發育最初階段,具有和成膠質細胞相類似的結構,而不同的是,成神



圖 6 在妊娠的各个不同阶段長軸神經元（人类大腦皮層的錐体細胞）的發育：

a—軸突； c—軸突的側突。

經細胞並不停留在原处，而向着半球的面迁徙。

在个体發生早期阶段，我們發現大腦半球壁的各層內都有許多这一类的細胞成分。和形成皮層始基的典型的成神經細胞相类似，这些細胞成分也有伸得很長的細胞体和長的上行到邊緣層的頂端突起。然而，它們的下行突起虽可能很長，也像成膠質細胞一样有显著的原漿性，但与皮層始基中典型的成神經細胞不同，它們沒有軸突的結構。

在穿過大腦半球壁的迁徙过程中，可以想像得出，下行的原漿突逐漸改变成为長的下行軸突。在大腦半球壁的某些一定的層中常常可以見到一些細胞成分，它們的長的下行突起具有既不完全是原漿突，又不完全是真正的軸突所特有的結構（圖 3，X）。它具有介在原漿突和細而平滑的、好像輪廓被磨光了的軸突之間的移行型結構。

此外，發育成星形細胞的成神經細胞也能形成軸突。在这些細胞成分中可以見到軸突开始形成及以后的逐漸生長。

最重要的問題是：在大腦發育的各个不同阶段，是哪些因素影响了神經元分化过程的进行？在迁徙的成神經細胞的最早阶段，在个体發生的以后阶段，甚至在成神經細胞已經固定在皮層始基的内部之后，神經元結構的發育特征是由什么条件来决定的？

如已指出，任何一种类型的神經元都在比較早的时期就定型了。两种类型神經元之間具有这种最早呈現出来的区别的原因是：長軸神經元从皮層刚开始形成时起，就和邊緣層的水平



圖 7 在妊娠各个阶段中短軸神經元（人类大腦皮層的星形細胞）的發育。

纖維有着緊密的联系。恰恰相反，發育得較晚的短軸神經元与邊緣層的纖維系統並沒有这样直接的关連。这是因为短軸神經元仅是补充地加入到皮層長軸神經元的基本羣中。

在个体發生的早期，皮層始基几乎完全由成神經細胞所組成，此时在皮層始基中可見各个成神經細胞体的大小与外形有很大的不同。除了中等大小的細胞成分以外，还有較大和較小的細胞；某些成神經細胞与其他細胞比較起来是这样小，使人感到好像是个“縮形”。我們也記載过極大的巨型成神經細胞，其大小大大地超过了其他一切成神經細胞。我們也無疑地發現，就是这些巨型成神經細胞將發育成为成年人大腦皮層第Ⅴ層中的大錐体細胞和特大錐体細胞。

由大型成神經細胞發育而成的神經元具有相当大的細胞体、树突和軸突；而由小型成神經細胞發育而成的神經元的特征是細胞体及突起較小，結構也較精細。按照成神經細胞的大小，我們可以判断該成神經細胞在今后的發育中將向那一个一般方向發展——將長成一个整体都很粗大的神經元呢，还是相反地，增加它的精細性，保持比較不大的神經細胞体和不太長的主要树突。

可以想像得出，在妊娠各个不同阶段中，皮層神經元結構分化的进一步过程主要关系于从母体和胚体的其他部分来的刺激对于皮層始基的机能影响。

卓越的俄国神經組織学家苏哈諾夫（С. А. Суханов）在上世紀末和本世紀初所进行的研究工作对于理解神經元和它們之間的联系的形成机制的本質有着最重要的意义。苏哈諾夫提

出了不論在个体生活过程中,或是在进化过程中,神經元和神經元間联系的發育的一般理論。苏哈諾夫的这些有益的观点在很長時間內,被不适当地忘却了。

苏哈諾夫在 1896 年發表的題为“解釋某些心理現象的神經元学說”的著作中,以下列形式确定了在神經元的进一步生長和發育过程中,各种神經元的軸突分枝和树突分枝之間的相互关系。某些神經元的軸突和軸突分枝的生長刺激了另一些神經元的树突和树突分枝的發育,反之亦然。軸突及其末梢分枝向着一定的方向生長,与一定神經元的感受兴奋的部分相連接,也就是同神經細胞体及其树突相連接。另一方面,树突及其分枝是向着这样的方向生長的,即生長的結果能与一定神經元的軸突分枝建立連接,兴奋就从那些神經元上傳導到这些树突上来。这样一来,在發育过程中,在进入大腦的各种刺激的影响下,組成中樞神經系統的許多神經元就产生了反射性联合。

拉甫連齐也夫(Б. И. Лаврентьев)也証明了在胚胎發生中神經細胞突起發育的一定的連續性:軸突首先开始發育,然后是树突。神經元之間的联系是由于屬於不同神經細胞的軸突与树突迎面生長的結果而建立起来的。

我們所获得的皮層神經元的早期个体發生的材料,可以在苏哈諾夫和拉甫連齐也夫的概

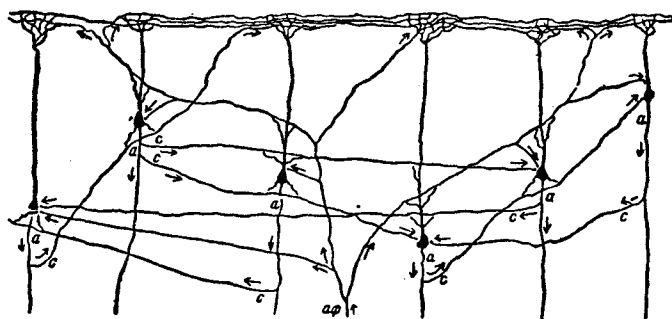


圖 8 在人类胚胎(三个太陰月)腦皮層始基中,神經元間的联系开始形成的半模式圖。箭头表示軸突和它們的分枝生長的方向。aφ—来自皮層下区並分枝到皮層始基中去的傳入纖維; a—幼年的皮層錐体細胞的下行軸突; c—下行軸突的側突。

念的基础上来加以解釋。

值得注意的是,还在皮層始基分化出来的最早阶段,組成皮層始基的成神經細胞就已經在結構上明显地区分为几个部分,这些部分具有大腦皮層錐体細胞在完全發育状态时的特征——在一面是細胞体及其頂端树突,在另一面是長的下行軸突。因此,这些神經元在成神經細胞时期就已經在結構上分化成为成年人大腦神經元机能上各不相同的部分了。这种情况証明,大腦皮層神經元(像腦的其它部分一样),在它們發育的初期,就已經具有一定的机能上的分化,分为感受兴奋的部分和傳遞兴奋的部分了。

基于我們的研究,在个体發生早期,神經元及它們之間的联系的結構發育的連續过程,可能是像以下所述的。

如已指出,在皮層始基發育的最早阶段,它是由帶有上行至邊緣層的頂端树突的成神經

胞羣所組成的。還在從成神經細胞的基本頂端樹突和細胞體上長出第一批樹突的分枝以前，腦皮層的成神經細胞就早已開始產生長的下行軸突的側突了。

因此，軸突側突的發育顯然是是在樹突出現之前。這些軸突側突和進入皮層始基的傳入纖維一起，逐漸越來越多地填滿了成神經細胞體之間的空隙（圖8）。在皮層始基內部的軸突側

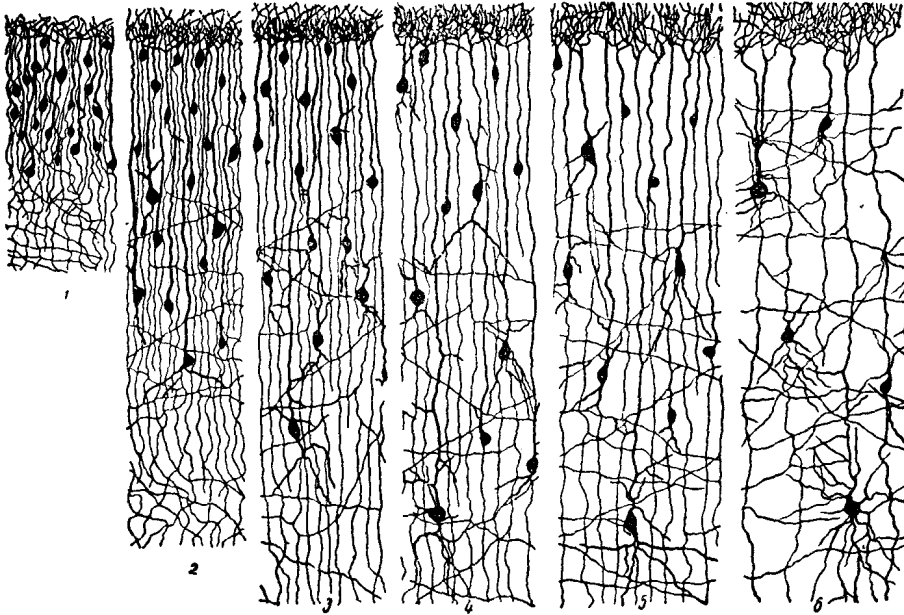


圖9 在個體發生早期，人類大腦皮層始基神經元的發育：1—11週的胚胎；2—12週的胚胎；3—13週的胚胎；4—14週的胚胎；5—15週的胚胎；6—16週的胚胎。可以看到神經細胞的軸突側突和樹突分枝的量隨成長而增多。

突的生長帶從皮層始基的深處逐漸擴延到表面來，這與在皮層始基內的神經元的發育也是從深部到表面的一般次序性相符合（圖9）。最初的樹突也是首先出現在位於皮層始基深部的成神經細胞上；其後，隨著軸突側突帶在皮層內部的擴延，位於比較表層的成神經細胞也開始長出樹突來了。這時，清楚可見樹突分枝的生長和軸突側突的生長有緊密的關係。隨著樹突的生長，原先是圓形的成神經細胞體也起了相應的變化。發育着的成神經細胞體的形態變化，決定於在發育的各個不同階段，從細胞體發出的各種樹突的生長的力量和方向的相互關係。

于此顯然可見，在一些成神經細胞的軸突和軸突側突及另一些成神經細胞表面的感受部分（細胞體和樹突）之間，發生了複雜的、機能上的相互作用的過程。看起來，這些相互關係決定着任何一個神經元的結構上的一切發育特點——軸突側突和樹突分枝生長的特點，及隨之而來的神經元細胞體形態上的改變——這點可以稱之為每一個神經元發育的特點。

研究個體發生，使我們能夠將中樞神經系統中進行着的一切過程的因果性原理和反射性制約原理（謝切諾夫和巴甫洛夫）也推廣到個體生活過程中的中樞神經系統的發育方面。

（徐 鈴譯 王之烈校 張作干串）

大腦兩半球皮層对称部位神經元間 机能联系的电生理学性質

原載“巴甫洛夫高級神經活动杂志”1955年第3期

拉賓諾維奇 (М.Я. Рабинович)

苏联医学科学院腦研究所电生理学實驗室

維金斯基[3]最先証明了,神經組織中的兴奋不仅仅限于早已熟知的、比較研究得透徹的疾馳兴奋波。除了疾馳兴奋波以外——这只是兴奋的一部分情况,在神經系統中还發生另一种更一般的兴奋形式。这种兴奋即牢固而持久的局部过程,它以电緊張性远隔作用的型式,經常地影响神經組織的鄰近部分。

后来为烏赫托姆斯基[12]所詳細研究的維金斯基的局部兴奋学說,是关于兴奋本質及其不同形式的現代概念的基础。神經元間的机能联系就是借助于这些兴奋形式而实现的。这一些研究的結果,使得有关稳定兴奋灶电緊張性影响的概念复杂化了,並成为一种在中樞神經系統中广泛扩佈的而且是重要的神經元間信号化的形式。

格林捷尔与魯希諾夫[6]关于疾馳兴奋波与局部兴奋灶之間的复杂相互关系的研究,是对于神經元間相互联系的机能信号化形式的进一步探討。这些研究証明了当疾馳兴奋波在奔跑道路上遇到局部兴奋灶时,將轉变为特殊的活动形式,轉变为新的兴奋形式,作者們称这一形式为扩佈的局部兴奋。

除疾馳兴奋波和局部活动灶的电緊張性远隔作用外,正如魯希諾夫所証实的,扩佈的局部兴奋亦是兴奋表現的基本形式之一。兴奋的这些形式联系着中樞神經系統的各个神經元,並反映在腦电圖的节律之中。

我們工作的基本任务是用电生理学的方法,研究联系大腦兩半球皮層对称部位神經元間的机能信号化的形式。我們認為研究大腦皮層中机能联系的形式对于进一步研究为巴甫洛夫学說所提出的一些重要問題,即关于皮層接通和暫時联系建立的机制問題,是有意义的。

通过胼胝体纖維而在結構上与机能上相互紧密联系着的皮層对称点,对于我們研究兴奋形式(借此而实现神經元間的信号化)來說,是特別方便的。胼胝体系統較長的联合纖維,使我們不仅有可能追踪观察神經元本身的兴奋变化,而且可以在联系皮層对称部位神經細胞的整个軸突上追踪观察兴奋的变化。

方 法

用急性实验在家兔身上进行研究。在乙醚麻醉下作顳骨环鑽术,打开硬腦膜並暴露腦髓表面。在整个实验进程中,腦髓表面以溫热的林格氏液潤之。

电极插到皮層横断面对称部位一定的深度,即插入紧靠皮層下面的腦白質纖維和胼胝体纖維中。

我們是用計算家兔皮層各層本身的厚度以及文献中述及有关这一問題的材料,来确定电极插入皮層横

断面中的深度的。

在部分實驗中,于實驗以後,用顯微鏡檢查皮層切片中的電極痕跡,借以檢驗電極在皮層各細胞層中的位置。

所用电極的直徑為 50 與 100 微米,除尖端外,均小心地用漆使之絕緣。

由于这样的電極引起的創傷不大明显,因而正如对照實驗所証明的,它很少影响到皮層電學活動的一般性質。

在四管墨筆描記示波器上用單極和雙極導程進行描記。當用單極法引導時,所謂的無關電極(銀板)放置在動物頭顱的鼻骨上。

研究結果

在以前發表的文章中[10]我們曾經指出過,可以按照電學活動的電位性質,有條件地區分家兔大腦皮層橫断面為兩個層次——上面的(I、II、III、IV層),下面的(V、VI層)。從皮層表面記錄下來的電流圖,則主要是反映皮層上面各層的電學活動。

因此,在開始研究皮層對稱點神經元間機能信號化的形式時,我們不僅在皮層表面,而且還按皮層橫断面的不同層次,來研究對稱部位電位的節律。我們同時記錄了上面層次和下面層次的電位。

在圖 1 的電流圖中可以看到,一個半球皮層兩個層次的電學活動的電位,按照頻律和振

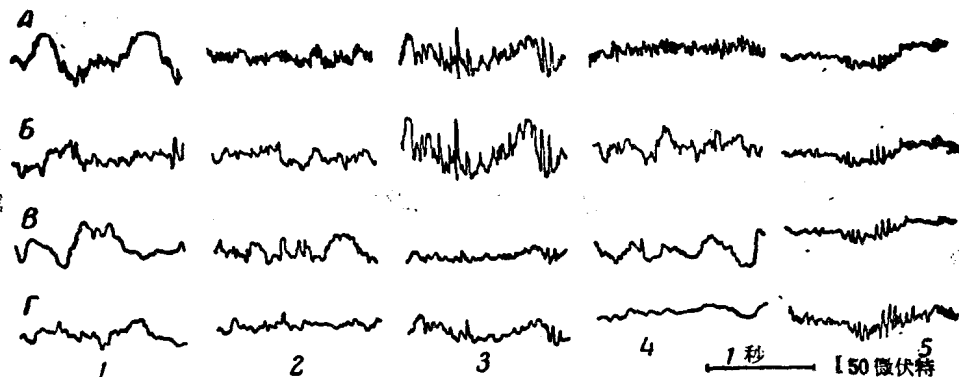


圖 1 兩半球皮層對稱部位上面層次和下面層次的電學活動。電極(直徑 50 微米)深入右面和左面半球皮層橫断面 0.5 毫米(上面層次)和 2.1 毫米(下面層次)。雙極描記;兩電極的距離為 2 毫米。動物在覺醒狀態。A—左頂區,上面層次;B—下面層次;B—右頂區,上面層次;Γ—下面層次。

幅,可以與另一半球對稱部位的活动電位相似,亦可以不同。應注意在較短時間(數分鐘)內記錄的這些腦電圖中節律的頻率和振幅的極度易變性。在電流圖中,清楚地顯示出交互的關係。這種活動電位的交互關係,可從左右半球上下層次的節律間的活动電位中看出來。

左半球兩個層次的活動間的交互關係明顯地表現在電流圖 1 和 4 上;而在右半球中,它們的交互關係則可從電流圖 2 和 3 看出。活動電位的交互關係又與頻率和振幅相似的節律相交替(電流圖 3—左頂區,電流圖 5)。

活動電位的交互關係,還可從皮層對稱部位中看出來。例如,左頂區上層次的活動振幅有

某些下降时,就可在右頂区上層次中記錄出振幅相对增大的活。

3 中,則此关系相反;与左頂区上層次活动电位振幅增大的同时,下降。

兩半球皮層对称部位电学活动电位的交互关系,在某种程度上,上下層次間的相互关系有关。例如,如果一个半球的上面数層活动波在球上層次的节律性振幅交互地降低,則此时下面几層电学活动电位的振幅就

此外,还常常可以發現頻律和振幅相似的电位节律(电流圖 5)。这种近似之...層次的电学活动电位或是在皮層下層次的电位,均可达到頻律与振幅的完全相同。

交互关系的这种性質,可借一些葯物(乙酰胆鹼、腎上腺素和樟腦等)作用于皮層而加强,並持續較長的时间。

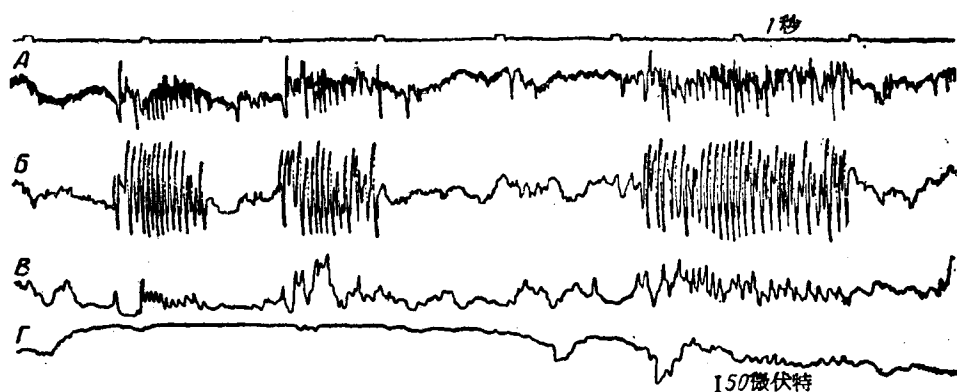


圖 2 右半球皮層为 1% 乙酰胆鹼溶液致变后,兩半球皮層对称部位上下層次的电学活动。标记同圖 1。

圖 2 引証同一实验中記錄对称点上下層次各細胞層的腦电图。描記是在右半球皮層上,除了引导电极外,还放上浸有新配的 1% 乙酰胆鹼溶液的小濾紙塊(1×1 毫米大小);經一分鐘后进行的。

首先需要指出,高振幅的、所謂“痙攣性”的放电,最早出現在左頂区的上下層次,亦即出現在放置小濾紙塊(用乙酰胆鹼溶液潤湿)的皮層部位的对称点上。此时,从下層次各細胞層記錄出来的曲綫中,“痙攣性”放电就特別明显。在此种情况下,它們的振幅要比几乎在同时产生的同一半球皮層上層次“痙攣性”放电的振幅高一倍以上。这样的“痙攣性”放电,如腦电圖中所示,开始时是成羣地出現,以后这些爆發的持續时间增加,更晚,他們就融合成不間断的一片了。

此时在右半球,直接为乙酰胆鹼中毒的那个皮層部位的下層次細胞电位,却受到明显的抑制。在腦电圖中就表现为持久的、繼續 4 秒以上的緩慢电位。从右頂区上層次細胞中記錄下来的电位振幅,要比同一皮層部位下層次的电位振幅稍大。

这些电位振幅的相对增高,按时间上來說,是与左頂区皮層对称部位各細胞層“痙攣性”高振幅放电的周期相符合的。我們曾不止一次地觀察到,直接受乙酰胆鹼致变(альтерирование)



圖 3 皮層上下層次、白質和胼胝體纖維的電學活動。電極插入：皮層橫斷面，深度為 0.5 毫米（上面層次），2.0 毫米（下面層次）；皮層白質（深 2.4 毫米）和胼胝體纖維。單極描記。A—上面層次；B—下面層次；Γ—白質；Γ—胼胝體。

的皮層各細胞層，以及按層次與皮層致變部位相對稱的各細胞層的反應的這種特性。

為了追蹤觀察興奮沿連合纖維的擴散，我們在以後的研究中，還分析了緊靠皮層下面的白質纖維和聯繫皮層對稱部位神經元的胼胝體纖維的電位。

圖 3 的腦電圖證明，從緊靠皮層下面的白質纖維和胼胝體纖維引導的電位，按照電流描記曲綫的一般性質，與皮層各細胞層的電位相似。可以看到胼胝體纖維電位振幅有某些增大，但這些差別是不顯著的。

圖 4 是引証同一實驗中，在右半球頂區和安插電極位置的對稱皮層部位，放置浸有 1% 乙酰胆鹼溶液的小濾紙塊，經一分鐘以後記錄的電流圖。

當電極對稱的皮層部位受乙酰胆鹼致變後經過 25 秒，下層次各細胞層的電流圖中就出現高振幅的尖形波動，其振幅逐漸增大（電流描記圖 1）。在電流圖上還能看到同樣性質但振幅較小的波，這是從白質和胼胝體纖維上記錄下來的。在上層次電流圖中，尖形的高振幅波此時還缺如。

電流圖 2 提供的曲綫是在皮層受乙酰胆鹼致變後經過 2 分 20 秒描記的。上層次電學活動電位的振幅，與其先前記錄的電流圖中的電位相比，以及與下層次細胞的電學活動電位相比，現在已有某些增加。

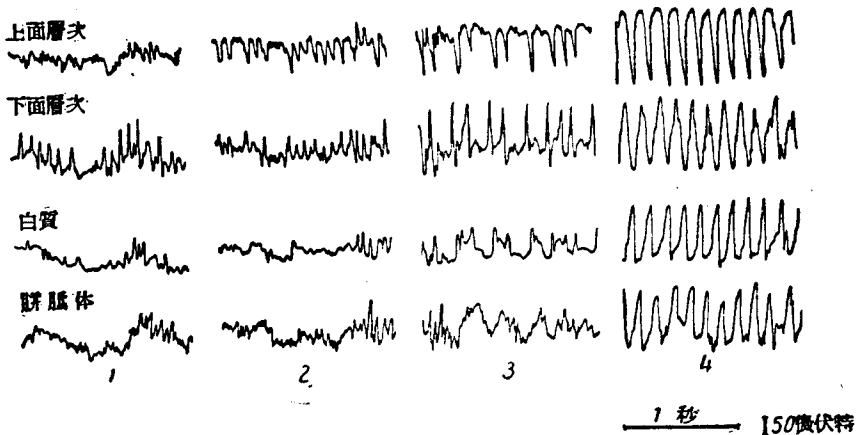


圖 4 另一半球皮層對稱部位為乙酰胆鹼致變後，皮層上下層次、白質和胼胝體纖維的電學活動。

電流圖 3 是上一記錄後 18 秒，即在皮層受乙酰胆鹼致變後經過 2 分 38 秒記錄的曲綫。從這些曲綫上可以看出，在皮層的上下層次中，均出現高振幅的尖形電位，且這些電位的頻率相等，振幅則稍有不同，下層次電學活動電位的振幅較高。從皮層白質纖維記錄下來的電位，與下層次細胞活動的節律相等，但振幅卻顯著地減小。從胼胝體纖維描記的電流圖中，還可看出個別尖形波。

電流圖 4 是皮層受乙酰胆鹼致變後經過 2 分 53 秒描記的。從這些曲線上可以看到，此时的曲線在節律上呈同一的性質，振幅則稍有差別。

以後，當皮層受乙酰胆鹼致變後經過 10—15 分，在皮層兩個層次的電流圖中，在白質和胼胝體纖維的電流圖中所出現的節律，與皮層受乙酰胆鹼致變前所描記的電位節律相似。

在某些實驗中，當另一半球的皮層對稱部位已發生致變，並按着從皮層兩個層次以及從白質和胼胝體纖維記錄電學活動電位以後，就用刮臉刀將胼胝體切斷。在此種情況下，與致變灶對稱的皮層部位各細胞層的增大的電學活動電位立刻消失，並且於較短的時間內，電學活動還大大地下降。再以後，就可以研究的各皮層部位記錄出兩半球這些層次的典型活動電位，它們的節律相似，但按照振幅，則稍有差異。

因此，從我們所有的實驗中，可清晰地得到這樣的事實：當動物處於相對安靜狀態時，從白質和胼胝體纖維中引導出來的波動頻率，與皮層各細胞層活動電位的頻率相近似。

在兩半球皮層遭受到各種藥物作用而致變的那些情況下，從白質和胼胝體纖維的電流圖中就可發現電位振幅的增大，或者相反地發現活動的下降。此時，白質纖維和胼胝體纖維相互間的電活動性質，及其與皮層各細胞層次所記錄的電位性質，常呈交互的關係。

為了消除一個半球的神經細胞對於從另一半球傳至此處的白質聯合纖維電位特性的影響，我們就用乙醚麻醉以去除另一半球皮層的對稱區，而僅剩留下白質纖維作為經胼胝體而與前一半球皮層神經元的聯繫。此時，電極位於皮層各細胞層、白質和胼胝體纖維、以及從另一半球分出的白質纖維中。

這樣的實驗方式對於研究興奮從皮層細胞向緊靠皮層下面的白質纖維的擴散，研究興奮向胼胝體纖維和另一半球分出的白質纖維的擴散，無論在皮層各細胞層致變以前和致變以後來說，均是很方便的。

在這種標本上的實驗，證明從分出的白質纖維上所記錄的電位，按節律與振幅來說，是和皮層細胞電學活動的節律與振幅相似，而當皮層細胞致變後，就立即影響從另一半球分出的白質所記錄出來的電位性質。

相應的電流圖載於圖 5 中。在乙醚麻醉下，以三次切割（二次橫的，一次縱的）分出 8 平方

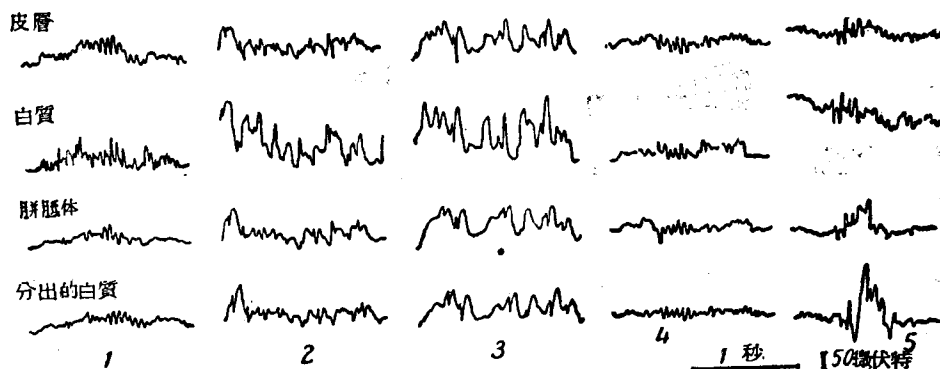


圖 5 靜脈注射 1% 腎上腺素前(1)后(2—5)，皮層神經元、白質和胼胝體纖維以及另一半球分出的白質纖維的電學活動。電極插入皮層(深度為 0.8 毫米)、白質(深度為 2.3 毫米)，胼胝體纖維和分出的白質纖維。單極描記。

毫米大小的右半球頂区的皮層部分，它借胼胝体与左半球相連。分出的皮層部分再用刮臉刀切至紧靠皮層下面的白質纖維。分出的白質放置在小盖玻片上，因而与半球的其余部分隔开。電極插的位置是：左頂区皮層，紧靠皮層下面的白質，胼胝体纖維，另一半球分出的白質纖維。

電流圖 1 是皮層、白質和胼胝体纖維、以及对側半球分出的白質纖維在手术后 10 分鐘的電学活动电位的記錄。在電流圖上可見連合系統所有部分的波动頻率是相等的。这些电位的振幅在白質纖維活动的電流圖中最高，在皮層電流圖中稍低，而在胼胝体和另一半球分出的白質的電流圖中則更低。

電流圖 2、3、4、5，是在同一實驗，在动物耳壳靜脉注射 1% 腎上腺素溶液 1 毫升后的記錄。血液內注射腎上腺素 1 分鐘后，可看到所有研究部分的活动电位的振幅均增大，但从白質纖維中依然能記錄出最高的振幅（電流圖 2）。再經几秒鐘后，電学活动波动振幅的增大就不仅可从皮層和胼胝体纖維中观察到，而且还可从分出的白質纖維中观察到。此时，在皮層神經元和所有兩半球間纖維系統的其余部分，电位頻率均降低（電流圖 3）。2 分鐘以后（電流圖 4），在所有的研究部分，均出現頻率和振幅相同的電学活动。最后，再經過 1 分 30 秒，在電流圖 5 上，就可看見电位振幅显著增大的部位。此时，电位振幅的加大在分出的白質纖維中出現得最为明显。

在最后的記錄中，分出的白質纖維活动电位振幅的显著加大，絕不應該用兴奋自皮層的細胞向分出的白質纖維的簡單扩散来解釋。很清楚，在这种兴奋沿着联系皮層对称部位的整个系統分配时，皮層細胞电緊張性远隔作用的附加因素，是有其意义的。可以認為，在皮層致变部位的細胞中，稳定的兴奋灶为兴奋沿着走向另一半球皮層对称部位的全部軸突的扩散，建立起不同的条件。

当然，不是在标本上，而是在整个未触动的腦髓中，連合徑的活动將是由兩半球諸神經元相互影响所形成，这是很自然的。

研究結果的討論

正如圖 1—5 所示，在一种情况下，皮層細胞、紧靠皮層下面的白質纖維和胼胝体纖維的活动电位，按节律及振幅來說，都是同一型的。在另一种情况下，这一系統的个别环节的电位却呈現交互的关系，波动振幅加大的部分与活动降低的部分相交替。此时，在電流圖中常有这样的情况：兩半球間联系系統最終环节的电位振幅，远远超过中間环节和活动开始环节的电位振幅（圖 5，5）。

如果考虑到，当皮層致变时，尖形高振幅波首先發生在远离皮層致变部位的諸細胞層中正如上面引証的腦電圖（圖 2）所能証实的，並且在皮層致变区的本身和兩半球間的纖維系統中，此时我們一点也不能看見这种呈“痙攣性”波动的性質（圖 4），那末，就可以想像中樞神經系統活动时，局部兴奋灶电緊張性远隔作用的事实，是完全真实的。

从維金斯基学派〔4〕所积累的大量事实和維金斯基的直接指示出發，就必須考虑上述的可能性。

維金斯基認為：“这一系統（指中樞神經系統——拉賓諾維奇）的一个成分兴奋时，可規律