



神经系统的 电活动

• (美) Mary, A. B. 勃雷兹尔 著

32
科学出版社

59.59-2
-20

神经系统的电活动

[美] Mary A. B. 勃雷兹尔 著

郑永芳 姜艾琳 译

张香桐 审



科学出版社

1984

111141

DS75 112
内 容 简 介

本书是当代美国著名的神经生理学家勃雷兹尔所著。自1951年第一版（中译本，1959年科学出版社出版）问世以来，25年间随着神经科学的迅速发展，作者以其丰富的经验和高深的造诣将本书作了多次修订，于1975年出版了第四版。本书是译者按第四版重译的。

此版内容较之以往数版更为丰富，并收集了新近的神经系统电生理学等方面的研究成果。全书共分16章。先将神经系统生理学作了简单的概述；然后介绍神经系统各部分活动时的电变化及其基本规律，其中包括神经纤维的兴奋性及动作电位，神经干的复合动作电位及神经冲动的传播，突触中的传递以及脊髓的电位，皮层对躯体感受器的周围刺激的反应以及感觉器官的电反应；最后以脑电活动的内在神经元机理，脑干和丘脑网状系统及小脑的电活动，以及正常人脑电图为结束。

此书取材新颖恰当，简单明了，把神经系统电活动的基本原理和近年来在这一领域的重要研究成果都作了扼要的介绍。对生理学、药理学工作者以及临床医学工作者均有很大帮助。

Mary A.B. Brazier

ELECTRICAL ACTIVITY OF
THE NERVOUS SYSTEM

The Williams and Wilkins Company Baltimore

Fourth Edition 1977

神经系统的电活动

【美】Mary A. B. 勃雷兹尔 著

郑永芳 姜艾琳 译

张香桐 审

责任编辑 吴爱珍

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1984年5月第一版

1984年5月第一次印刷

印数：0001—4,100

开本：787×1092 1/32

印张：9

字数：204,000

统一书号：14031·57

本社书号：3374·14

定价：1.40元

前 言

自从1959年本书的初版译成中文以来，神经系统电活动的实验和知识的发展十分迅速，以致每一新版都得作根本的修订，使本书的内容几乎完全改观。自从1951年英文原著的初版脱稿以来，神经生理学中的突出的进展有赖于一些新技术的发展，例如微电极技术(尤其是细胞内记录法)，电子显微镜的应用以及电子计算机分析的引用。所有这些技术帮助我们获得了当代关于突触传递以及那些引起皮层诱发电位的高度特异过程的知识，后者标志着感觉系统的活动并与不断进行的脑电活动有关。

承蒙卓越的神经理理学家张香桐博士的赞助，此书第四版的中译本即与中国学人见面，为此著者深感荣幸。

Mary A. B. Brazier

(王雨若 译)

第三版前言

在神经系统电活动的知识的发展过程中，有若干显著的路标。其中，如在19世纪就发现的神经冲动的电特征以及本世纪初阐明的神经冲动传播的全或无性质，已成为神经系统赖以沟通联系的基本原理。其他的进展，诸如本世纪中期所弄清楚的脑干非特异性上行系统的作用，便进一步的了解对高级部位的脑功能的相互作用。与此同时，还成功地探索到，在神经细胞内部发生的细致的极化状态的变化。因而，使全面地认识神经系统中的递增反应（graded response）的种种机理便有了可能。

在20世纪后半期，由于极其精湛的技术成就——电子计算机的发展，生物科学获益不浅。自从 Loewenhoeck 以其发明的显微镜为生物学家观察事物提供了有力的工具以来，还没有为生物学家的分析技能——在计算的速度和复杂性两方面——提供像计算机这样的工具。

有志学习神经系统知识的学者需要熟悉本门科学先辈们的工作以及当今的动态。让我们不要忘记 Santayana 的警句：“责令那些忘记过去的人们重温历史。”

Mary A.B. 勃雷兹尔

1966年于洛杉矶加利福尼亚大学脑研究所

（郑永芳 译）

第四版前言

最近10年以来，神经科学的迅速发展令人印象最深者莫过于神经系统电活动方面知识的增长。在此发展中，电生理学家与其他学科（如电子学、电子计算机和电子显微镜）的科学技术专家共同合作取得了成功。这种合作使从上述领域中获得的知识得以结合，从而增长了当今我们对神经系统的认识。诚然，神经科学家们极欲知晓：在本世纪的最后25年间，将会带给这个在一个半世纪以前由 Galvani 开拓的领域一个怎样的崭新的说明。

Mary A.B. 勃雷兹尔

1975于洛杉矶加利福尼亚大学脑研究所

提 要

这是一本学生用书，其目的在于将神经系统电活动各个方面的知识在一个标题下作一通盘介绍。学者欲进一步了解其中某一问题可按每章末列出的文献目录查阅原始文献。由于本教科书主要面向使用英语文种的学生，故引用其他文种的文献甚少。

本书并非技术讲义。随着仪器设计的不断发展，技术方法亦日新月异，诚非写作所迅及接替。即使情况并非如此，那么学习技术的唯一场所也是在实验室里。

Mary A.B. 勃雷兹尔

（郑永芳 译）

目 录

第 一 章	神经系统生理学概述·····	(1)
第 二 章	与轴突内神经活动相伴随的电变化·····	(15)
第 三 章	从外部记录的外周神经动作电位·····	(30)
第 四 章	外周神经的兴奋性·····	(50)
第 五 章	神经冲动的传播·····	(59)
第 六 章	在导电的基质中动作电位周围的电场···	(76)
第 七 章	突触传递·····	(86)
第 八 章	脊髓电位·····	(106)
第 九 章	刺激外周的躯体感受器的皮层反应·····	(127)
第 十 章	听觉系统的电活动·····	(140)
第十一章	与嗅觉及味觉相伴随的电活动·····	(162)
第十二章	视觉系统的电活动·····	(175)
第十三章	脑电活动的神经元机理·····	(197)
第十四章	脑干和丘脑网状系统的电活动·····	(210)
第十五章	小脑·····	(236)
第十六章	正常人的脑电图·····	(245)

第一章 神经系统生理学概述

了解神经系统电活动需用较本章更多的篇幅来讨论有关的解剖学和生理学的知识，而本章仅作为一个复习而概述其主要构造，详细的内容将在后面章节中根据需要而加以阐述。

组成神经系统结构的单位是神经细胞；胞体直径常小于1/10毫米，此直径恰在肉眼所能见到的范围以外。显微镜下所见到的典型的神经细胞包括三个主要部分：传达冲动至细胞体的树状突；细胞体——接受树状突传来的冲动；轴突或是纤维——从细胞体将冲动传达至他处；三者均是细胞的固有部分，且具有一个细胞核。近百年前 Kölliker 已观察到神经纤维及其复杂的分枝的确都是细胞本身原浆性的突出，因此得知所有纤维均与细胞体直接相连。Ramón y Cajal 的工作给了最后的证明。为了避免细胞体与整个细胞单位（包括它的纤维）概念间的混淆，故将后者通称为神经元（图1.1）。

神经元的各部分被一层薄膜所覆盖，薄膜的作用作为细胞化学成分和周围媒质间的界限。在哺乳类的大运动神经元上首次直接测量膜的电学特性，发现其电阻为1000欧姆/平方厘米，电容量约为3微法拉/平方厘米。冷血动物膜的以上数值略有不同。

研究者们使用胞内微电极等较现代的技术已能测量猫大脑新皮层 Betz 细胞膜的电容量。其电容量为2微法拉/平方厘米左右，而电阻约为4,000欧姆/平方厘米。

在人类和其他哺乳动物的躯体神经纤维中，可以迅速的

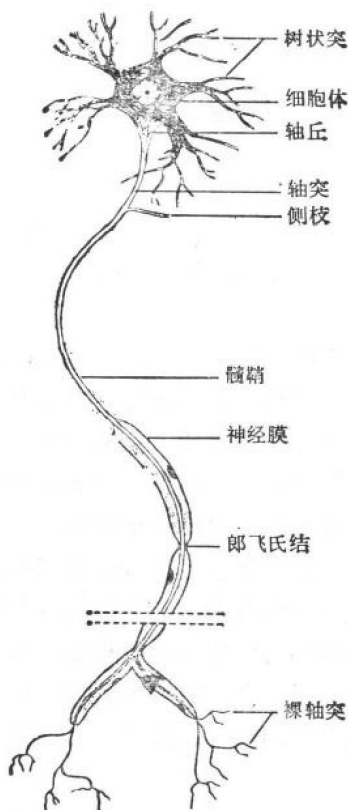


图1.1 神经细胞简图

本书所描述之结构的图解模式，加以大体地放大。

将冲动从感觉器官传达至脑，又从脑下达至肌肉以保证机体与环境能即时协调的纤维有一层脂肪性鞘覆盖，称为有髓鞘神经纤维或髓鞘神经纤维。髓鞘包含具有规则排列的向心环，它由长链的脂类化合物分子构成。脂类化合物来自许旺氏细胞（如图1.2所示）。

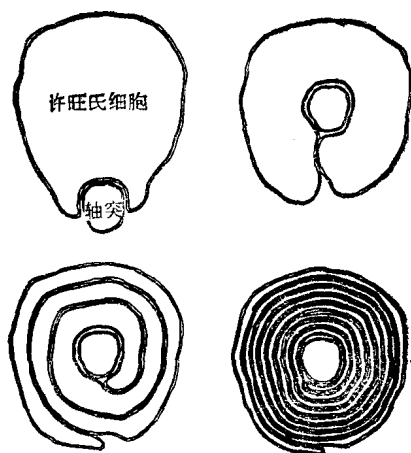


图1.2 围绕神经轴突的髓鞘的发生

左上图表示许旺氏细胞 (Schwann cell) 刚包围轴突时的最初阶段。后来 (右上图)，轴突被连接的双层许旺氏细胞膜所吞没形成 mesaxon。mesaxon 逐渐层层包裹轴突而形成多层的髓鞘。最后阶段时 (右下图所示) 形成比通常轴突直径厚得多的髓鞘 (自 Geren(1954) *Exptl. Cell. Res.*, 7, 558—562)

轴突内含有胶状物样的轴浆，它不断地在胞体内合成并缓慢地移至纤维内。轴浆运输的特性的许多研究在神经化学的教科书中有所介绍。

在交感神经系统中，节后纤维没有明显的髓鞘。传导速度较低的内脏神经的感觉纤维仅覆盖一层薄的髓鞘。除了轴索 (Axis cylinder) 是由细胞体原浆延伸出来的主要突起以外，还有轴突分出许多侧枝或纤细的分枝与邻近神经元构成错综复杂的网络。外周神经的神经纤维上所覆盖的有核鞘称为神经膜；此膜上隔一定距离有一紧缩中断称为郎飞氏结 (图1.3)，此结构在很久以来就被认为是外周神经所具有的特性，但现在在中枢神经系统中，也证明有相似于此“结样”的结构。

图 1.1 所示神经细胞的概括性图解更接近于脊髓的运动神经元，与神经系统内其他神经元比较尚略有出入。根据 Bodian's 图谱（复制如图 1.4），神经细胞的类型多种多样。图谱中按神经细胞与其他细胞联系的复杂程度而图解式区分为不同的神经元类型。含有最丰富的相互联系者绘在图的上端。

至于轴浆（轴突内的原生质）的化学构造已有不少研究。已知它是一种硬性凝胶包含较多量的钾，少量的钠，氯和一些蛋白质。电子显微镜研究发现神经元胞浆的超微结构

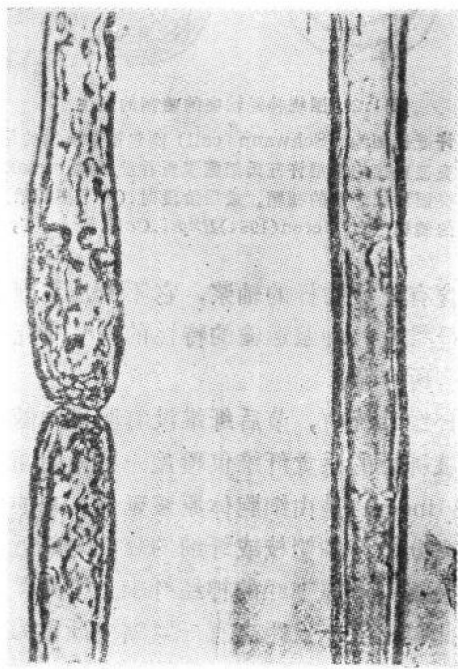


图 1.3 郎飞氏结及有髓鞘轴突

光学显微镜照片（自 Tasaki (1953) *Nervous Transmission*. C. C. Thomas, Springfield)

包含尼氏小体和线粒体以及夹杂在它们之中的细丝。

人脑是由成千成万的这样的神经元所构成，每一神经细胞均以其纤维与成百的其他神经细胞形成突触沟通着。这些细胞大量地集中在脑的表层（即称为皮层的折叠表层内），脑干顶端的基底节，丘脑底部诸核，丘脑下部以及丘脑的细胞团中。这些部位由于成百万细胞群堆积，肉眼视之呈灰色，因而称为灰质。由于多数轴突（但不是所有的）有髓鞘覆盖，故呈白色。细胞体和树状突无髓鞘覆盖，则相对呈灰色。神经元间的神经胶质有支持组织的作用。在中枢神经系统中，这些细胞如同许旺氏细胞在外周轴突中所起的作用那样，具有形成髓鞘的作用。

小脑位于大脑后下方，具有特化的细胞体和纤维束，借

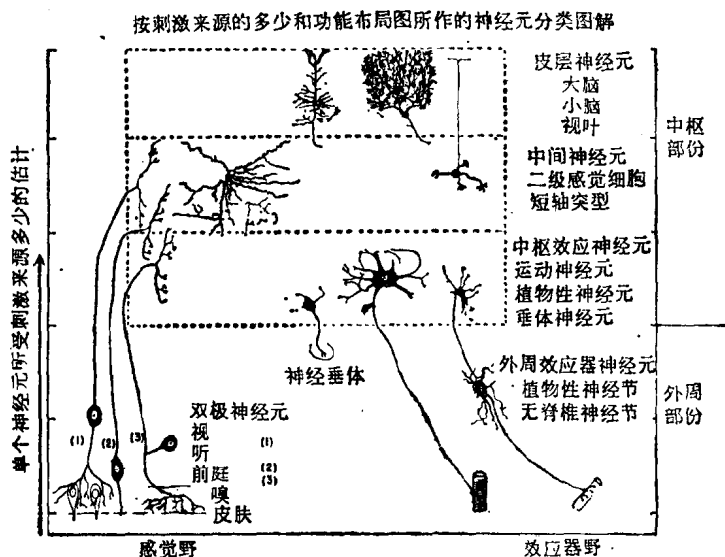


图1.4 哺乳类神经系统大小不同类型的神经元

图中按刺激来源的多少来划分神经元的大小。（自Bodian (1952) *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 17, 1）

此与大脑错综复杂地联系着(图 1.5)。小脑的电活动特征在第十五章叙述。

由皮层细胞发出和走向皮层细胞的神经纤维主要路径可分成三个主要部分：由一侧脑半球至另一侧脑半球的纤维，大半在胼胝体内，此纤维严格的说来是联合纤维，但此名通常应用于同侧半球皮层区间的联系纤维；位于皮层较深部位或仅在皮层下的纤维在数目上远较大脑任何其他型神经元为多；投射纤维是联系皮层下细胞群与皮层的。大多数(但不是所有的)从皮层下向皮层传入的纤维在丘脑均有其细胞站。而皮层细胞的下行轴突则终止于丘脑、脑干或脊髓内。

从丘脑的特殊细胞站发出的传入纤维呈扇形投射至相应的皮层中(图 1.6)。在皮层上，这些投射区是十分小的，但是其排列与机体发出信息至皮层的区域在空间模式上有着

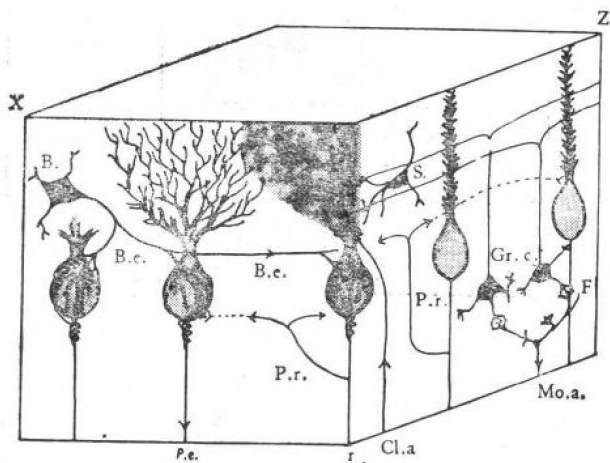


图1.5 小脑皮层细胞间相互联系的图解

来自浦肯野氏细胞的传出通路(p.e.)具有回返侧枝(p.r.)。到浦金野氏细胞去的传入通路来自蕈苔纤维(Mo.a.)(经颗粒细胞(Gr.C.))和攀缘纤维(Cl.a.)。与篮状细胞(B)和星状细胞(S.)的相互联系构成皮层内网络成分。(自 Granit 和 Phillips(1956) *J.physiol.*(Lond.), 133, 520)

极大的相似性。例如，在上颞回的听皮层的纤维便是按照所接受的不同音调的顺序而排列；在同一空间模式中，靠近距状裂的视皮层邻近部分则接纳从视网膜周边部分来的纤维。又如传达肌肉位置觉和皮肤感觉的纤维终止于沿中央沟的区

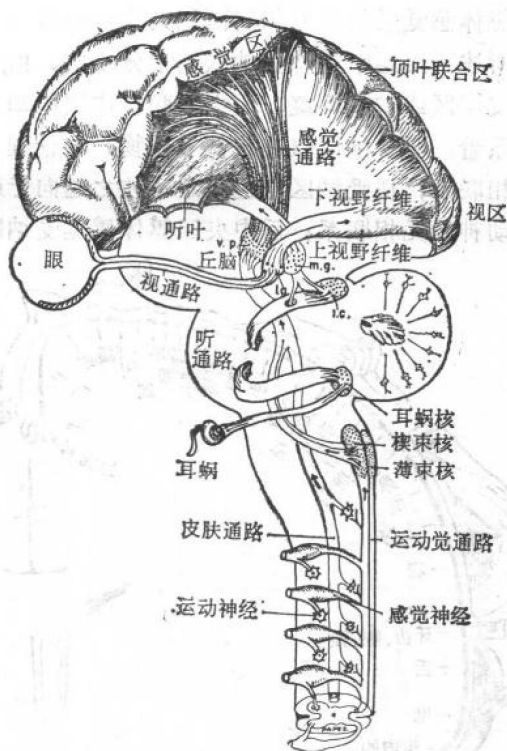


图1.6 四条至皮层的主要感觉道

从皮肤发出之皮肤通路及从肌肉发出之运动觉通路两者上行通过丘脑（丘脑下核）而到达后中央皮层的感觉区。从耳蜗发出的听通路，通过耳蜗核及下丘到达丘脑内侧膝状体，然后至颞叶听皮层。从视网膜发出的视通路在视神经中通行至外侧膝状体，然后至枕叶皮层中的视区。

（仿 Papez, *Human Growth and Development*. Cornell Co-operative Society, 1948）

m.g. 内侧膝状体
l.c. 下丘

L.g. 外侧膝状体
v.p. 丘脑下核

域内。这些区域是躯体许多部位的代表区，在后中央回顶端为腿区、向下为头区、面区和底部的舌区等。这些接受躯体感觉的皮层区域可在现已为经典的Penfield的图解中表示出（图 1.7）。在这图解中用一个相应的矮人身体各部分代表出皮层上躯体感觉受纳区互相间面积大小及位置的关系。

如上所述，皮层中这些受纳区是十分小的，但它们靠近主要联合皮层区或被其环绕，而主要联合皮层区却与很多联合纤维联系着。听受纳区（在较低等动物）与管理竖耳的运动神经元相联系；视受纳区与控制眼球使之趋向于刺激源的肌肉的运动神经元相联系；后中央回躯体感觉受纳区跨过中

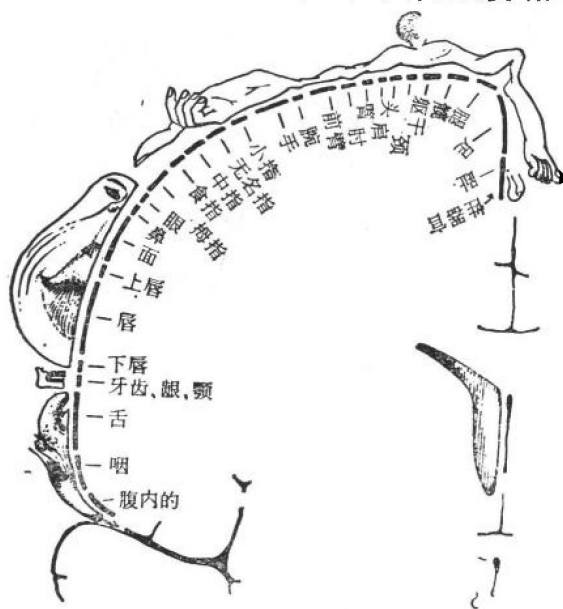


图1.7 后中央回体感觉代表区模式

此图是 Penfield 所设计的表示各感觉区的矮人，它具体化地指出从内侧纵沟至雪氏沟的后中央回中，身体各部分代表区的相应大小及其顺序。（自 Penfield 和 Rasmussen(1950) *The Cerebral Cortex of Man, a Clinical Study of localisation of function*. MacMillan)

央沟与支配躯体相应肌肉的运动神经元相联系。Penfield 用一矮人身体各部来表示人类皮层前中央回的各运动区，图 1.8 是复制的图解。

但是，皮层主受纳区并非传入通路到达皮层的唯一终点站。听、视、触觉在每侧脑半球中均以不同的投射通路各自形成二个或可能三个皮层代表区，其模式在这些附属区域是倒置的。关于皮层这些次受纳区的位置问题，在许多动物体内已有详细说明。在人类进行手术时用刺激的方法也观察到。至于运动皮层代表区也发现是双重的。

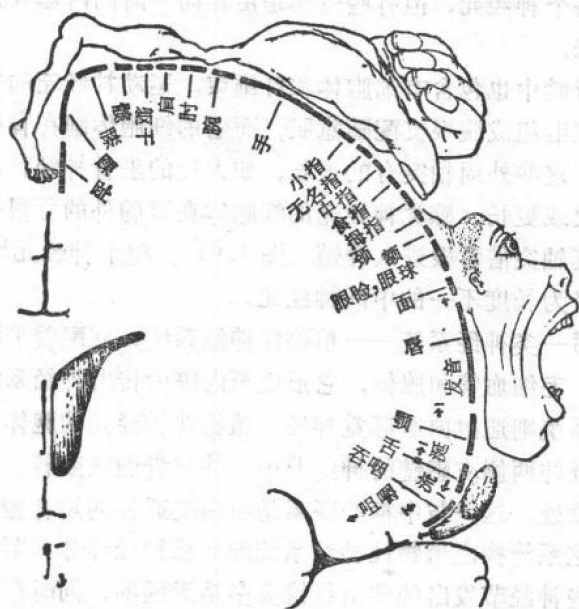


图1.8 前中央回体运动代表区模式

此图是 Penfield 所设计的表示各运动区的矮人，指出前中央回上身体各部分运动代表区的模式。(自 Penfield 和 Rasmussen (1950) *The Cerebral Cortex of Man; a Clinical Study of Localisation of function*, Mac Millan)

经过中脑至皮层的上行通路，十九世纪的解剖学家们已作了大量研究。到了本世纪中叶，由于 Dempsey 和 Morison 对间脑以及 Moruzzi 和 Magoun 对脑干的延脑部分所作的电生理学研究使这一问题又一次受到重视。这些研究结果（主要是电生理学方面的）将在第十四章详细讨论。

皮层内那些更弥散的联合区与受纳区直接联系较少，它是脑一般联络系统的一部分，这一系统在皮层内的神经元比输出的要多100倍。已有计算，皮层内神经元网络是如此之多，以致由任何单一纤维传入的冲动都可以直接或间接地传达至各个神经元，但有些过程是由在同一时间内输入大量信号而来。

脊髓中也包含有细胞体和纤维束。运动神经元的轴突从脊髓现出组成腹根支配随意肌，而它的细胞体则在脊柱前灰质中，这些外周轴突有的很长，如人类的坐骨神经，可长达3英尺或更长。感觉神经元的细胞体在脊髓外的背根神经节中，其轴突借背根进入脊髓（图1.9）。整个神经元均在脊髓中者为长度不一的中间神经元。

另一类神经系统——植物性神经系统，支配着平滑肌、心肌、毛细血管和腺体，它形成至内脏的传出神经系统。其传入系统则通过内脏感觉神经。植物性神经元的胞体多是群集在脊柱两侧交感链的神经节中，并与脊髓联系着。在胸段和腰段处，这一与中枢的联系是由白交通枝的短有髓纤维完成。这系统构成植物性神经系统的交感神经部分（图1.10）。从这些神经节发出的传出纤维大多是无髓的，同时在数目上多于节前纤维，故冲动通过神经节（此处是它们的唯一突触）后，其兴奋则得以广泛地向外扩散。植物性神经系统的另一部分是副交感神经，它发自颅内和脊髓骶区；来自骶区的节前纤维从脊髓腹根出来，它的突触存在于或紧靠于它所