

神经电生理学

王伯扬

人民教育出版社

内 容 提 要

本书原为复旦大学生物系生理专业教材,并为一些学校所采用,现又补充了一些新的材料,能较系统而又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、突触和细胞体上的生理电现象、感受器官中的生理电现象和大脑上的生理电现象,最后介绍了神经电生理学发展史。

本书可作为生物系生理专业教材,亦可供有关专业师生参考。

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

王 伯 扬

*

人 民 教 育 出 版 社 出 版

新 华 书 店 北 京 发 行 所 发 行

青 浦 任 屯 印 刷 厂 印 装

*

开本 850×1168 1/32 印张 13.625 字数 328,000

1982年6月第1版 1982年10月第1次印刷

印数 00,001—3,800

书号 13012·0747 定价 1.40 元

序

本书原为我校生物系生理专业神经电生理课的讲义。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。

使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更好的体会。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受到的教益分不开的。在编写与修改过程中,多次蒙受北京大学赵以炳老师与复旦大学卢于道老师的鼓励,并提出许多指导性意见。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、沈锸、沈克飞、徐秉煊、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。对以上各位老师与同志们的有益帮助,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

同志们所提出的有些希望和建议，也许还做得不够完善，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	3
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
神经元(4) 轴突(5) 细胞膜(7)	
第二节 静息神经纤维的电学性质	9
膜电阻(9) 膜电容(10) 膜电位与损伤电位(12)	
小结	16
第二章 电流对神经纤维的作用	18
第一节 电流作用于神经引起膜电位的变化	18
电紧张电位(19) 等效电路(22) 空间常数(23) 时间常数(25)	
第二节 电流作用于神经引起兴奋性的变化	27
极兴奋法则(27) 不同时间的电流作用下神经兴奋性的变化(27)	
不同强度的电流作用下神经兴奋性的变化(32) 强度-时间曲线(32) 时值(34) 标准时值(34)	
第三节 膜电位变化与兴奋性变化之间的关系	37
第四节 电流引起神经产生兴奋冲动的刺激因素	39
小结	40
第三章 神经冲动的产生与传导	42
第一节 局部反应与神经冲动的产生	42
第二节 动作电位	44
峰电位的描记(45) 后电位(47) 动作电位发生期间神经膜的电阻变化(48) 动作电位发生期间神经的兴奋性变化(49) 膜电位变化与兴奋性变化的对照(51)	
第三节 神经冲动的传导机制——局部电流学说	53
第四节 有髓鞘神经纤维的跳跃传导	56
铁丝模型(56) 跳跃传导学说(57) 隧道假说(59) 关于郎飞氏结的问题(60)	
第五节 “全或无”定律与递变学说	62

“全或无”定律(62) 递变学说(63)	
第六节 神经冲动在神经干中传导时的一些生理电现象	66
不同粗细神经纤维性质的比较(67) 绝缘传导法则(70) 神经纤维之间的相互影响(72)	
小结	74
第四章 解释生物电位的学说	76
第一节 离子学说	76
膜学说(76) 平衡电位与电化梯度(78) 离子学说对静息膜电位的解释(81) 离子学说对动作膜电位的解释(86)	
第二节 变质学说	97
小结	100
第二部分 突触与神经细胞体上的生理电现象	102
第五章 突触和传递的一般性质	103
第一节 突触传递的含义与特征	103
第二节 神经元之间突触的形态与机能分型	104
化学作用突触(106) 电作用突触(106)	
第三节 逆转电位	108
小结	111
第六章 神经与骨骼肌之间的突触传递	112
第一节 终板区的结构	112
第二节 终板电位	114
第三节 自发微终板电位	117
第四节 乙酰胆碱的释放过程	119
第五节 兴奋冲动在运动终板处的传递机制	123
小结	129
第七章 神经与神经之间的突触传递	131
第一节 无脊椎动物神经间的突触传递	131
化学作用突触(131) 电作用突触(134)	
第二节 交感神经节中的突触传递	138
交感神经节的结构特点(138) 交感神经节上记录的生理电现象(140)	
在交感神经节细胞中记录的生理电现象(142) 交感神经节中的递质(145)	
第三节 中枢神经系统中的突触传递	147
形态特征(147) 突触连接形式(148) 兴奋传递与传递阻抑(152)	
中枢神经系统中的递质(155)	

小结	163
第八章 神经细胞电生理学	165
第一节 神经细胞体的结构与电学性质	165
结构(165) 静息细胞体膜的电学性质(166)	
第二节 神经细胞的兴奋性反应	169
细胞内记录的兴奋性突触后电位(169) 发生 EPSP 期间的电流(171)	
EPSP 与产生峰电位的关系(171) 逆行冲动对细胞体的影响(173)	
神经冲动起源的位置(175) EPSP 的平衡电位(176) EPSP 与时间易化(177) 峰电位(178) 后超极化(179) 其他神经细胞的兴奋性反应(180)	
第三节 神经细胞的抑制性反应	182
细胞内记录的抑制性突触后电位(182) IPSP 期间流动的电流与 IPSP 的平衡电位(183) 产生 IPSP 的离子机制(185) 其他神经细胞的抑制性反应(186)	
第四节 神经细胞的兴奋性与抑制性反应的相互作用	187
直接抑制的抑制曲线(188) IPSP 与 EPSP 之间的相互作用(188)	
甲壳类动物的牵张感受器细胞上发生的抑制(195)	
第五节 神经胶细胞的电生理特性	195
小结	197
第三部分 感受器官中的生理电现象	199
第九章 机械感受器	201
第一节 柏氏小体	201
结构(201) 感受器电位(201) 神经冲动的发生机制(205) “给” “撤”反应和适应(206)	
第二节 牵张感受器	208
结构(208) 牵张感受器上的感受器电位与冲动的发放(208) 感受器电位的平衡电位(211)	
第三节 肌梭与腱梭	212
两栖类动物肌梭的结构与感受器电位(212) 哺乳类动物的肌梭与腱梭(213)	
第四节 机械感受器的电生理特性	216
感受器电位(216) 刺激强度与反应大小的关系(217) 适应现象(218)	
“给反应”与“撤反应”(219) 离心控制系统(219)	
小结	219
第十章 声感受器	221

第一节 结构	221
第二节 静息电位	223
蜗管内直流电位(224) 细胞内负直流电位(225)	
第三节 耳蜗微音器电位	226
性质(226) 空间分布(227) 起源(229)	
第四节 总合电位	230
第五节 听神经上的冲动发放	233
听神经冲动的产生(233) 听神经冲动的性质(236) 第一级神经元上的 发放冲动与刺激因素之间的关系(237) 各级神经元反应区的 比较(238) 传出性抑制(239)	
小结	242
第十一章 光感受器	244
第一节 视网膜的结构与静息电位	244
结构(244) 视网膜上的静息电位(246)	
第二节 视网膜电图	247
概述(247) 影响视网膜电图的因素(248) 视网膜电图分析(250)	
第三节 感受器电位	253
早感受器电位(254) 晚感受器电位(256)	
第四节 视网膜中其他细胞的电活动	261
水平细胞(261) 双极细胞(262) 无足细胞(264) 视神经节细胞(264) 视网膜内细胞间信息的传递(267) 离心控制(268)	
小结	268
第十二章 其他感受器	272
第一节 味觉感受器	272
结构(272) 生理特性(273) 感受器中产生的传入冲动(273)	
第二节 嗅觉感受器	275
结构(275) 嗅电图(276) 嗅球上记录的神经冲动(277) 嗅觉神经 冲动的产生机制(279) 离心控制(280)	
第三节 温度感受器	281
结构(281) 生理特性(281) 感受器中发生的传入冲动(282)	
小结	283
第四部分 大脑上的生理电现象	285
第十三章 大脑皮层的结构与电活动的一般性质	286
第一节 大脑皮层结构简介	286
传入纤维(286) 传出神经元(287) 皮层内部的中间神经元(287)	

第二节	大脑神经细胞电活动的一般性质	289
第三节	容积导体内的神经活动时所表现的电场	291
	容积导体内的电场(291) 三相动作电位(292)	
第四节	影响容积导体内所记录的神经动作电位的因素	295
	记录电极所放的部位对波形的影响(295) 记录电极与活动组织之间的 距离对幅度的影响(296) 单极引导或双极引导对记录电位的影响 (297) 电极的粗细与部位对记录电位的影响(297) 神经系统的 解剖结构对记录电位的影响(298) 其他(300)	
第五节	从大脑表面上记录的电位变化形式	301
第六节	恒电位	303
小结	305
第十四章	“自发”的节律性脑电波动	307
第一节	正常人的脑电波	307
	δ 波(309) θ 波(310) α 波(310) β 波(311)	
第二节	影响脑电波的因素	311
	兴奋状态(311) 引导电极的部位(312) 年龄(313) 其他(314)	
第三节	睡眠期和麻醉药作用下的脑电波变化	315
	睡眠期的脑电波变化(315) 麻醉药作用下的脑电变化(317)	
第四节	癫痫病人的脑电图	319
	痫样放电的类型(319) 痫样放电的诱导方法(320)	
第五节	脑电图在病灶定位上的应用	321
	单极引导法(322) 双极定位法(322) 位相倒转法(323) 根据脑电 图的对称性诊断(323)	
第六节	“自发”性节律活动的产生机制	324
	产生节律活动的条件(324) 产生节律活动的假说(325)	
第七节	超慢电波	329
小结	331
第十五章	诱发性脑电变化	333
第一节	诱发电位的定义与鉴别方法	333
	定义(333) 鉴别方法(333)	
第二节	刺激感觉器官在大脑皮层表面记录的电位变化	336
	主反应(336) 次反应与中间反应(343) 后发放(345) 恒电位的漂 移与类恒电位(350)	
第三节	直接刺激大脑皮层引起的皮层电位变化	351
	浅反应(351) 深反应(351) 扩布性阻抑(354)	

第四节 诱发性的神经元发放频率变化	357
“给反应”与“撤反应”(357) 柱状结构(359) 周围抑制(360) 感受野的形状与方向(361)	
第五节 在人头皮上记录的诱发电位	362
一般性质(363) 影响头皮上记录的诱发电位的因素(365) 在头皮上记录的诱发电位中发现的一些现象(367)	
小结	377
神经电生理学的发展简史	379
英中术语对照(兼索引)	390
参考文献	402

绪 言

生物体内具有电现象，它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”比较更明了些，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，它亦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。

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。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，亦可以把“电生理学”看成是一种研究的方法，亦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，应用了电生理学的方法，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中，采用电生理方法进行研究的比例愈来愈大了。应用电生理方法，非但解决了生理学中以往无法解决的许多问题，亦开辟了许多新的研究领域。然而，我们认为，电生理方法并不是解决神经生理现象的唯一手段，而只有在在

与其他科学方法的配合下，才能更好地阐明客观现象的本质。并且，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，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，活动时所发生的电变化，以及对于发生这些现象的机制的解释。

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，亦有细胞体、细胞核、细胞质、细胞膜等，但是亦还有它独特的地方。在一个典型的神经元细胞体的周围，有两种突起。一种突起很短，很多，分支更多，好似树枝状，故称树突或树状突。另一种突起只有一个，一般都很长，称为轴突。在外周神经系统中，我们所看到的神经纤维都是轴突。我们在这一章里所讨论的，亦就是以这种轴突为主要对象。

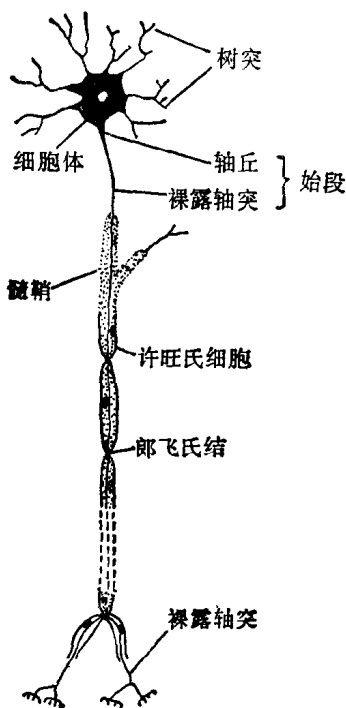


图 1-1 典型的运动神经元模式图
(Davson, 1970)

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。轴突上有髓鞘, 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——髓质所形成的, 髓鞘外有一层神经膜或称许旺氏鞘包围着。近年来, 根据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

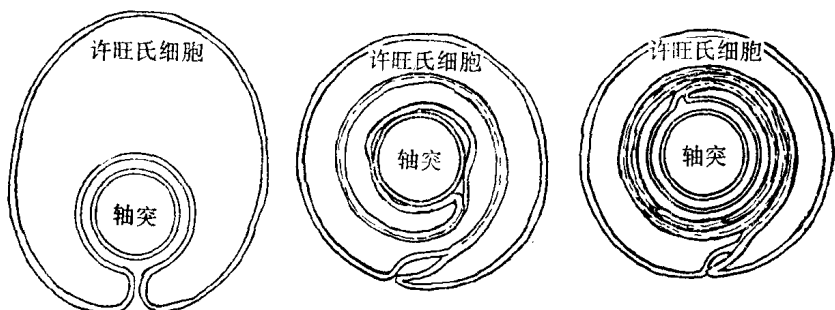


图 1-2 脊椎动物许旺氏细胞形成髓鞘的过程
(Robertson, 1960)

相隔约为 80—100 埃(\AA)。如对虾神经的片层周期为 80 \AA (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。

从轴丘的顶部开始, 并非马上就有髓鞘, 而有一段裸露的轴突, 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, 实际上就是有髓鞘神经纤维的中心。称为轴柱。包在轴柱外面的膜, 称为轴膜。

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，它与神经细胞体内的原生质相连。这种神经纤维经过固定与染色之后，在纤维内会出现一种细小的纤维，过去称它为神经元纤维，它埋藏在轴浆之中。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。将标本用钨酸处理后，就会出现所谓神经元纤维。

在有髓鞘的神经纤维(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。

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短一点 ($1/2$ —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。

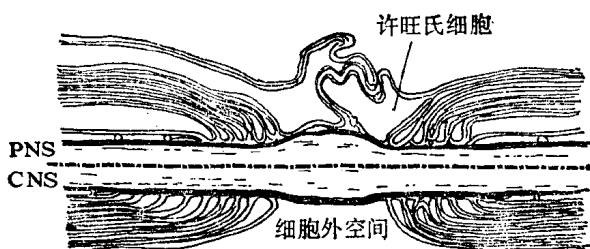


图 1-3 郎飞氏结模式图
上面一半(PNS)代表外周神经系统;下面一半(CNS)代表中枢神经系统
(Bunge, 1968)

无髓鞘神经纤维的轴柱很细，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。交感神经的大多数节后纤维

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而形成神经束。这三层结缔组织,称为神经内膜、神经束膜及神经外膜。神经内膜是一层结缔组织,它包围在一些神经纤维外面而成小束。神经束膜将许多纤维小束包成神经束,神经束又被神经外膜包成神经干。

分离神经单纤维的实验工作者对这些膜曾引起很大的注意。因为目前知道,至少其中有一层膜,成为物质从浸浴液中弥散到轴膜内去的屏障。冯德培、刘育民曾指出:各种阻遏物发挥作用的时间,能够由于去掉神经干的鞘而大大减少。以后 Huxley 与 Stampfli 等许多学者的工作都证明:神经结缔组织鞘确实成为弥散的屏障。它能降低钾离子的有效弥散系数 30 倍以上。用脂溶性物质,如 urethane 处理后,就很少或甚至看不到屏障作用了。唯一有争论之点,是屏障的解剖定位问题。许多人认为是神经外膜。所以,去掉神经外膜而保留神经束膜与神经内膜的神经被称为去鞘神经(desheathed nerve)。

细胞膜

轴膜是从神经细胞体延伸而来的细胞膜。细胞膜主要是由蛋白质、脂质和糖类等物质所组成的。各种物质的分子,特别是蛋白质和脂质的分子,在膜中的存在形式和排列形式对细胞膜的功能将起决定性的作用。过去曾对细胞膜的分子排列提出过种种假说,但根据目前的材料来看,以液态镶嵌式模型能比较满意地说明各种生理现象。这一假说认为:膜的结构是以液态的脂质双分子层为基架,其中镶嵌着具有各种生理功能的蛋白质分子所构成的,如图 1-4。

膜中的脂质主要是磷脂。每一个脂质分子均由一个头部和两条尾巴所组成。头部是可以溶于水的亲水部分,而尾巴是不溶于