

Neuromodulation of Skeletal Muscle and
Technology Application of Surface EMG

骨骼肌神经调控与 表面肌电图技术应用

王国祥 马 胜 著

北京体育大学出版社

江苏省优势学科建设经费资助出版

江苏省重点序列学科（体育学）建设经费资助出版

骨骼肌神经调控与 表面肌电图技术应用

王国祥 马 胜 著

北京体育大学出版社

策划编辑 力 歌
责任编辑 张 力
审稿编辑 李 飞
责任校对 罗乔欣
版式设计 博文宏图

图书在版编目 (CIP) 数据

骨骼肌神经调控与表面肌电图技术应用/王国祥著. - 北京:
北京体育大学出版社, 2015. 12
ISBN 978 - 7 - 5644 - 2189 - 2

I. ①骨… II. ①王… III. ①肌肉骨骼系统 - 神经肌肉 - 研究 IV. ①R322. 7

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 011543 号

骨骼肌神经调控与表面肌电图技术应用

王国祥 马 胜 著

出 版	北京体育大学出版社
地 址	北京海淀区信息路 48 号
邮 编	100084
邮 购 部	北京体育大学出版社读者服务部 010 - 62989432
发 行 部	010 - 62989320
网 址	http://cbs.bsue.edu.cn
印 刷	北京京华虎彩印刷有限公司
开 本	710 × 1000 毫米 1/16
成品尺寸	240 × 170 毫米
印 张	17.25
字 数	274 千字

2016 年 9 月第 1 版第 1 次印刷

定 价 45.00 元

(本书因装订质量不合格本社发行部负责调换)

目 录

CONTENTS

第一章 骨骼肌感觉及其神经调控	(1)
第一节 腱器官的感觉与传导	(2)
第二节 肌梭的感觉与传导	(15)
第二章 骨骼肌运动及其神经调控	(27)
第一节 细胞生物电活动与骨骼肌收缩	(27)
第二节 骨骼肌收缩活动的神经控制	(41)
第三节 脊髓对肌肉收缩活动的调节	(49)
第四节 大脑皮层的运动功能	(57)
第五节 脑干的运动功能	(62)
第三章 应用表面肌电图技术对骨骼肌代谢水平的研究	(67)
第一节 表面肌电图中位频率与血乳酸浓度变化关系	(67)
第二节 等速运动过程中肌放电量与肌肉氧含量变化	(76)
第三节 自行车运动时骨骼肌氧代谢和肌肉放电量相关性 ...	(82)
第四章 应用表面肌电图技术对人体动作反应能力的评价	(90)
第一节 人体动作反应时的神经生理学基础	(90)
第二节 正常人膝关节角度变化与股四头肌收缩的反应时 ...	(98)

第三节	应用表面肌电图技术对髌腱末端病运动员反应时研究	(115)
第四节	骨骼肌不同负荷等长收缩过程中的反应时变化特征	(122)
第五章	应用表面肌电图技术对本体感觉的评估	(135)
第一节	本体感觉的生理学基础及研究概况	(136)
第二节	下肢关节不同蹬伸距离下本体感觉中位置觉的变化	(148)
第三节	本体感觉在姿势平衡维持过程中所起的交互作用	(160)
第六章	应用表面肌电图技术对步行能力的评估	(176)
第一节	跑台运动过程中下肢肌表面肌电图变化	(177)
第二节	不同运动形式步行运动的足底压力的肌电图特征	(196)
第七章	诱发肌电图技术的应用研究	(210)
第一节	主动肌疲劳状态下拮抗肌脊髓运动神经元兴奋性	(211)
第二节	肌肉疲劳时表面肌电图和诱发肌电图应答	(219)
第三节	肌疲劳时诱发肌电图 M 波和 H 波的变化特点	(227)
第四节	电刺激诱发肌疲劳过程中诱发肌电图的特征	(235)
第八章	表面肌电图技术对运动系统疾病的评价研究 ...	(243)
第一节	髌腱末端病运动员膝关节表面肌电图的特征	(243)
第二节	偏瘫患者脊髓诱发肌电图特点与针刺干预	(250)
第三节	慢性非特异性下腰痛患者躯干运动学特征的研究	(255)

第一章 骨骼肌感觉及其神经调控

人类骨骼肌感受器包括肌肉筋膜感受器、肌梭外感受器和肌梭内感受器三种类型（表 1-1）。这些感受器，不断地将肌肉的张力、长度、姿势的信息传入中枢神经系统，以便精确地调节机体的运动。

表 1-1 骨骼肌内感受器的种类和神经支配

感受器支配神经	神经种类 (群)	神经直径 (μm)	神经冲动传导速度 (m/s)	比例 (%)
筋膜膜感受器				15
游离神经末梢	Ⅲ、Ⅳ	1~4, 0.1~1	10~24, 1~10	1
帕氏小体	Ⅱ	4~12	25~70	
肌梭外感受器				
血管周围(游离)	Ⅲ、Ⅳ	1~4, 0.1~1	10~24, 1~10	7
卢氏小体	Ⅱ	4~12	25~70	1
栅栏状神经终末	Ⅲ	1~4	10~24	1
肌梭内感受器				
肌梭第一感觉终末	I a	12~20	70	30
肌梭第二感觉终末	Ⅱ	4~12	25~70	30
腱器官	I b	12~20	70	15

在筋膜膜感受器中，游离神经末梢（free nerve ending）结构较简单。较细的有髓或无髓神经纤维的终末部分失去雪旺细胞，裸露的轴突末段分成细支，分布在表皮、角膜和毛囊的上皮细胞间，或分布在各型结缔组织内，除了分布于筋膜（包裹于每块肌肉表面的结缔组织膜）外，还广泛分

布于骨膜、脑膜、血管外膜、关节囊、肌腱、韧带和牙髓等处。此类末梢感受冷、热、轻触和痛的等多种化学性刺激和机械性刺激，当这些刺激对人体构成伤害时，则可引起防御反应（defence reaction）和逃避反射（escape reflex）。帕氏小体（pacinian corpuscles）又称环层小体，为多个同心排列的结缔组织膜的终末结构，为深部压力感受器，能够感知体内的深部触觉。

肌梭外感受器包括血管周围（游离）终末、卢氏小体（ruffini corpuscle）和栅栏状神经终末（palisade ending）等感受器，它们均为游离神经组织的末端结构。目前认为这类感受器主要接受的不是化学性刺激，而是类似于肌肉、肌腱以及韧带一样，这类感受器对变形刺激（肌肉收缩或舒张）或震动刺激产生应答反应。目前，在肌梭外感受器中对栅栏状神经终末的研究较为广泛。从神经终末的分支与分布来看，肌梭等感受器仅限于沿着纵轴牵伸或者对牵伸的速度产生应答反应，而栅栏状神经终末广泛分布肌肉、关节、肌腱以及韧带等器官的表层，对包括振动在内的各类机械变形刺激都能够产生应答反应。从应答反应的结果来看，栅栏状神经终末引起的反射为多突触反射电位，具有兴奋和抑制两方面的作用，而肌肉、肌腱等感觉反应则为单突触发射电位。本章节主要介绍肌梭内的感受器及其信号传导。

第一节 腱器官的感觉与传导

腱器官又称高尔基腱器官（Golgi tendon organ），它位于肌肉与肌腱的接合处，即梭外肌的肌腱中，是感受肌肉张力变化的感受器。其结构与肌梭相似，亦呈梭形，表面被结缔组织的被囊所包裹，囊内有数根腱纤维束，也有1-2条感觉神经末梢分布于腱纤维束上。一般认为当肌肉受到牵拉时，首先兴奋肌梭而发动牵张反射，导致受牵拉的肌肉收缩；当牵拉进一步加大时，兴奋腱器官，使牵张反射受到抑制，这样可避免牵拉的肌肉受到损伤。

1 腱器官的形态与信号产生

1.1 腱器官的形态结构

腱器官存在于所有哺乳动物，主要集中在四肢的骨骼肌与肌腱的接合部位，即使是非常小的肌肉，如细薄肌（*tenuissimus muscle*）也有腱器官点存在。哺乳动物腱器官连接的肌纤维的数量一般为5~50条之间，人类腱器官连接的肌纤维的数量一般集中在10~20条。60%腱器官以上呈纺锤形，除此之外还有两列或者三列的纵行的楔状排列，其长短、粗细存在很大的差异。例如，猫的四肢肌腱器官长度约242~1045 μm （平均长度251.4 μm ），直径约60~220 μm （平均直径125.5 μm ）；不同肌肉长度和直径也不同，趾短伸肌平均长度1110 μm 、直径56 μm ，侧头肌和咬肌平均长度分别是100~310 μm 和200~600 μm 、直径均30~80 μm 。人类腱器官长度约约为1500 μm 、直径约为122 μm 。

在位置结构方面，腱器官排列与肌腱走行方向基本一致，它一端直接连接于由胶原纤维肌腱，另一端连接着骨骼肌纤维，外周包裹着3~12 μm 的层状囊（*lamellar capsule*）。一般认为，层状囊细胞是Ib类神经轴索的神经周围髓鞘的延续。Ib类感觉神经为有髓神经，它有独自的神经区域（*neural compartment*），并与2~3根胶原纤维同行。一般情况下，一根Ib神经纤维支配一个腱器官，支配多个腱器官的比例则不足10%；另一方面，一个腱器官也直接受一根Ib神经纤维支配，而同时受2根或2根以上神经Ib神经纤维也极为少见。

在腱器官组织周围有很多其他类型的感受器，其中最多的是帕氏小体，帕氏小体一般存在于腱器官的表面或者囊内，能够感知机体内部的深部触觉。一个腱器官大约与1~5个帕氏小体相连接。而且，一根Ib类神经纤维可以分支，分别对腱器官和帕氏小体进行支配（Stacey MJ, 1969）。

帕西尼氏小体是一个较大的容易游离出来的感受器，因此，便于研究刺激使它发生兴奋的机理。当用一个轻微的触压刺激作用于帕西尼氏小体的表面时，在靠近环形小体囊外的神经纤维上可记录到刺激所引起的类似终板电位的局部电位变化，即感受器电位或发生器电位。共同特征是：感

受器电位不具有“全或无”的性质，没有不应期。可以发生总和现象，不能发生传导，只能以电紧张的形式在膜上扩布一个很短的距离，但感受器电位的这种影响可以使邻近的具有通常特性的膜产生去极化，而当这种去极化达到该处膜的阈电位时，就会在感觉神经上引起一次传向中枢的动作电位。除此之外，还有大量的游离神经末梢分布在腱器官的周围，这些游离末梢极其微细，直径大约在 $2 \sim 3 \mu\text{m}$ ，伴随 Ib 类神经纤维进入囊内，肌腱、肌纤维以及血管表面均存在这类感受器。

1.2 腱器官信号的发生

从腱器官记录发生器电位的研究资料目前仍然较少相对，至今较为完整的研究应属日本学者 Fukami 和 Wilkinson RS) 等研究小组，他们研究发现腱器官的电位发生，具体可分以下三个环节。

1.2.1 腱器官变形过程

在外力作用下腱器官内 Golgi 腱被伸展时，使腱器官的囊左右两侧受到挤压以及腱器官两端的神经终末受到牵拉，机械牵拉刺激能够使腱器官的囊及其两端的神经终末发生变形，即所谓腱器官的刺激-变形关系。这种机械刺激的应答与牵拉的形式有关，一般静止状态的牵拉呈线性比例关系，活动状态的牵拉呈非线性关系。由于腱器官囊内存在帕氏小体等感受装置，这种机械刺激能使腱器官因此可能会产生感受器电位，但感度因器官不同差异非常大。腱器官受到牵拉而发生变形时的受力强度（即刺激-变形的阈值），一般压力单位：达因每平方米 (dyn/cm^2) 表示。例如，Fukami 从猫尾部分离出的单一腱器官变形时的受力强度大约为 $1.9 \sim 35 \times 10^7 \text{ dyn}/\text{cm}^2$ 。在室温条件下，以一定的速度牵张达一定长度后停止本张。用这样的机械刺激刺激肌腱时，产生感受器电位的阈值是 $8 \sim 170 \text{ dyn}$ ，在此阈值以上牵张时，感受器电位的振幅变化与张力成比例，在动相牵张中，感受器电位的振幅同传入冲动的频率之间未必成比例，但在静相牵张个，感受器电位的振幅同传入冲动的频率之间成直线关系。

腱器官感受器的灵敏度受到多种因素的影响，其中骨骼肌收缩活动是影响其感度的最主要因素。

1.2.2 腱器官细胞膜通道与动作电位的发生

在动物界，除了一些特殊的鱼类，一般没有专门感受外界电刺激或电

场改变的器官或感受细胞,但在体内有很多细胞,如神经细胞和各种肌细胞,在它们的细胞膜中却具有多种电压门控通道蛋白质,它们可由于同一细胞相邻的膜两侧出现的电位改变而再现通道的开放,并由于随之出现的跨膜离子流而出现这些通道所在膜的特有的跨膜电位改变。例如,骨骼肌的终板膜由 Ach 门控通道开放而出现终板电位时,这个电位改变可使相邻的肌细胞膜中存在的电压门控式 Na^+ 通道和 K^+ 通道相继激活,出现肌细胞的所谓动作电位。当动作电位在神经纤维膜和肌细胞膜上传导时,也是由于一些电压门控通道被邻近已兴奋的膜的电变化所激活,结果使这些通道所在的膜也相继出现特有的电变化。

在人体内除了腱器官对于机械牵张刺激发生反应应答的感受器外,还存在不少能感受机械性刺激并引致细胞功能改变的细胞。与目前对腱器官感受器电位研究较少相反,关于其他类牵张感受器研究已经取得了相当多的实验数据。例如,内耳毛细胞顶部的听毛在受到切和力的作用产生弯曲时,毛细胞会出现暂短的感受器电位,这也是一种跨膜信号转换,即外来机械性信号通过某种结构内的过程,引起细胞的跨膜电位变化。据精细观察,从听毛受力而致听毛根部所在膜的变形,到该处膜出现跨膜离子移动之间,只有极短的潜伏期,因而推测可能是膜的局部变形或牵引,直接激活了附近膜中的机械门控通道。

根据从猫尾部分离出的单一腱器官在牵拉伸缩变形时产生的动作电位观察可知,在囊内 Ib 类神经纤维进行 1~2 次的分支,一般认为,其终末无髓部分只存在起动电位,而从有髓部分才开始产生神经冲动 (nerve impulse),但也有人认为由于有髓分支聚集在一起,对于各种各样刺激而产生的起动电位的非线性的叠加募集,从而产生了神经冲动 (Fukami, 1981)。

因此,神经冲动产生部位则是起动电位相互活化结果。上述研究还发现,25mg 以下的收缩张力就能引起单一的神经冲动电位,腱器官受到快速牵拉时,比较缓慢牵拉起动电位上升曲线表现为更加急速。

通过从支配两个腱器官的 Ib 类神经纤维上记录的放电情况观察,发现具有以下特征:①两个腱器官均为低频率活动时,记录到的神经冲动频率为两腱器官的加算频率;②两个腱器官放电低频率差异较大时,高频放电活动优先;③两个腱器官放电低频率相当而呈中间频率时,记录到的神

经冲动频率为两腱器官的混合频率。

1.2.3 Ib类神经纤维识别方法

鉴定与区分神经纤维类型是研究感受器与效应器机制的前提,如何鉴别Ib类神经纤维是研究腱器官的关键技术。对Ib类神经纤维进行选择性电刺激,在肌肉舒缩活动中能够发生肌肉伸长的场合,可以判定为Ib类神经纤维(Lundberg A, 1960)。特别是在肌肉进行单收缩上升时相,如果产生脉冲式伸长运动时,可以认为是Ib类神经纤维的同期放电活动而引起的。第二种方法就是沿着肌肉纵轴方向,对肌梭进行20min的200Hz、振幅为100 μ m振动刺激后,可以引起Ia类神经纤维对电刺激的敏感性下降,然后再采用I类神经纤维阈刺激强度的1.2~1.3倍的刺激强度,这样就可以优先诱发Ib类神经纤维兴奋(Grska AT, 1986)。

2 腱器官信号及其在脊髓中枢传递

2.1 脊髓细胞功能分层

Ib类神经纤维的中枢端到达脊髓后广泛分布在脊髓灰质和白质之间的中间带部分,并不到达脊髓前角的运动神经元。脊髓中间带部分具有相对独立的功能结构,主要包括中间外侧核、中间内侧核、内侧副交感核和中间散在细胞。如果给Ib类神经纤维给予一定的电刺激,就能在脊髓中间带部位记录到相应的诱发电位,电位幅值一般相当于20%焦点电位(focal potential,在细胞外记录到的局部电反应电位)。Ib类神经纤维的中枢端到达脊髓后大约有5.1~9.9mm距离的延续,并进行2次分支。Ib类神经纤维除了分布在中间带外,还进入并分布脊髓IV层和V层灰质细胞,灰质I—VI层组成脊髓后角

脊髓灰质细胞分层依据Rexed细胞构筑学分层方法,根据20世纪50年代Rexed的研究,全部脊髓灰质可以分成10个板层,这些板层从后向前分别用罗马数字I到X命名。Rexed分层模式已被广泛用作对脊髓灰质细胞构筑的描述,但某些传统的脊髓核团名称目前也还在使用,了解二者之间的关系,有重要的实用意义。

I层:又称边缘层,很薄,罩在后角的背侧缘,接受后根的传入纤维,

层内含有后角边缘核。此核贯穿脊髓全长，由大量密集的小型细胞组成。此核接受直径较细、髓鞘较薄的后根传入纤维侧支及其它从脑干下行的纤维，其轴突（一般为无髓纤维）在周围白质中上、下行若干节段，与邻近节段的 I ~ IV 层神经元构成突触。I 层灰质对分析加工传入脊髓的感觉信息特别是疼痛起重要作用。所以，有人认为此层的神经元是中继痛、温觉冲动的中继站。

II 层：相当于 Rolando 胶状质，由密集的小型神经元组成。胶状质层脊髓全长均存在，细胞多呈圆形或梭形。后根传入纤维中大量的无髓纤维和细有髓纤维（A δ ）终止于此层。此层细胞主要为 Golgi II 型细胞，发出的纤维通过灰质表面的固有束和 Lissauer 束跨 1 ~ 2 个节段又返回至胶状质层，形成痛信息传递的闭锁回路。胶状质的另一特点是合突触小球存在。

III 层：III 层与第 II 层结构类似，曾有人将此层与 II 层共称为胶状质。但 Rolando 用电镜观察发现此层内有较多的有髓纤维，且此层的细胞较 II 层稍大，密度较稀疏，因而，Rexed 将此层单列为第 III 层。此层细胞的轴突大部分终于灰质内，可能多为中间神经元。

IV 层：IV 层较第 III 层宽厚，大体上相当于固有核的范围。IV 层细胞大小不一，层内大、中、小细胞混在但排列稀疏，其中稍大的细胞群又称为后角固有核，此核界线不清。II 层和 IV 层都接受大量的后根传入纤维。I ~ IV 层的头端与脑干的三叉神经脊束核的尾端相延续。后根传入纤维中，除上述的通过后索的粗纤维及终止于 I、II 层的无髓纤维和细有髓纤维（A δ ）外，其余纤维有一部分沿后角内侧缘进入 IV 层，并向腹侧行进。

V 层：V 层主要位于后角颈部，分为内外二部分。外侧部细胞较大，并与纤维交错排列而导致此层外侧与白质的边界不甚明显，形成所谓网状结构，这在颈部更为明显。V 层灰质除接受一定后根传入纤维外，大量来自脑部特别是大脑皮质的下行纤维止于此部。此部许多细胞发出纤维越边至对侧白质上行，是组成脊髓丘脑束的主要成分。

VI 层：VI 层占据后角的基底部，一般仅见于颈、腰膨大部。此部接受后根传入纤维，但纤维相对较粗。此层可区分为内侧 1/3 部和外侧 2/3 两部。内侧部由较密集且深染的小细胞组成，外侧部由较稀疏的大细胞组成。有来自肌梭的 Ia 类纤维投射于内侧部；下行的一些传导路投射于外侧部，外侧部有些神经元轴突行向固有束及侧索。

VII层：VII面积最大，占据灰质中间带。在膨大部诸节段，VII层的范围还伸入前角。此层内有一些易于分辨的核团：中间外侧核占有 T1 至 L2（或 L3）节段的侧角，是交感神经的节前神经元胞体所在的部位。此核团中的神经元发出纤维经前根进入脊神经，再经白交通支入交感干；中间内侧核在 VII 层最内侧，紧靠 X 层的外侧。此核占脊髓全长，接受来自后根的传入纤维，与内脏感觉有关；胸核也称背核或 Clarke 柱，仅见于 C8 至 L3 节段。此核境界明显，靠近后角基部内侧，发出纤维在同侧白质侧索上行止于小脑；此外，在 S₂ 至 S₄ 节段 VII 层的外侧部，还可见骶副交感核，是至盆腔脏器的副交感节前神经元胞体所在的地方。

VIII层：VIII层位于前角，是大量来自各级脑部的下行纤维终止的部位。此层以小、中型的三角形、多角形细胞为主。有些下行传导路的纤维投射第VIII层。

IX层：此层位于前角的最腹端，在颈、腰膨大部，前角运动神经元可分内、外两大群。内群位于前角腹内侧部，支配躯干部的固有肌；外群又由若干亚群组成，支配四肢肌。前角运动神经元有两种，其中大型细胞为 α 运动神经元，其纤维支配跨关节的肌梭外骨骼肌，直接引起关节运动；小型细胞为 γ 运动神经元，支配肌梭内的骨骼肌，其作用与肌张力调节有关。

X层：X层包括中央管周围灰质及前、后灰质连合部分，某些后根传入纤维也止于此。

2.2 脊髓中间神经元种类与功能

在诸多的脊髓中间神经元（interneurons）中，了解最为详细的是 Renshaw 细胞、Ia 中间神经元和 Ib 中间神经元。中间神经元在来自感觉器的传入神经元与去向效应器的传出神经元两者之间，由传出神经元和一部分传入神经元共同构成中枢神经系统。其简单者是由于传入神经元与传出神经元之间构成一个至数个直列伸入相接的反射弧，但一般情况是中间神经元上由多数传入神经元或其他中间神经元的突触相接集中；另一方面则是传出神经元或其他中间神经元相连向复数的神经元分散，而形成复杂的神经循环网整体。

位于初级传入纤维和运动神经元之间的中间神经元是脊髓灰质中数量最多的神经元。只有部分初级传入纤维和下行通路的纤维直接终止于运动

神经元,其他绝大部分的神经元都是首先到达中间神经元,经过中间神经元的整合后才影响运动神经元。因此,中间神经元在脊髓的信息传导和加工整合或控制中起着特别重要的作用。

一般认为脊髓背角中大量存在的中间神经元对感觉信息(尤其痛觉)的加工处理过程起着重要作用。在脊髓背角,除了高度特化的直接上行与下行神经元外,还有辐射的、回返和会聚的神经元环路。即使在同一个脊髓节段中,中间神经元也是多种多样的。有的将传入纤维与运动神经元联系起来,有的将传入纤维与上行或下行投射系统联系起来。

用足够敏感的技术可以测知中间神经元受许多不同来源输入的影响,即所谓存在神经信息的会聚现象(convergent phenomena)。会聚输入的另一形式是同一中间神经元可接受各种不同的肌肉、肌腱、皮肤和关节传入的作用。这种会聚提示,不同输入模式很可能相互影响,以致不同来源的阈下输入的会聚可以同步地使中间神经元发放冲动。因此,在某种意义上,中间神经元可以看作是不同来源冲动的共同通路。

(1) Renshaw 细胞

依据电生理的研究,认为 Renshaw 细胞属于一种具有短轴突的抑制性神经元,位于灰质前角的腹内侧部(也有认为位于前角的中央),相当于灰质板层的Ⅷ和Ⅸ之间。

Renshaw 细胞参与构成反馈抑制 α 运动神经元的环路,它接受 α 运动神经元轴突返支的突触终末(胆碱能,兴奋性),发出的轴突终末(甘氨酸能,抑制性)又终止于发出返支的同一 α 运动神经元胞体上,形成抑制性突触,构成一个环路。当 α 运动神经元兴奋而激发骨骼肌活动的同时,也兴奋了 Renshaw 细胞,后者通过对其反馈抑制作用,作用于 α 运动神经元,从而保证肌肉运动的稳定性和准确性。近年来采用细胞内注射辣根过氧化物酶(HRP)或荧光素示踪技术,已确证了 α 运动神经元轴突返支的终止部位。

(2) Ia 中间神经元

Ia 中间神经元为抑制性中间神经元,又称交互抑制(reciprocal inhibition)神经元。Ia 肌梭传入只单突触地激动支配该肌肉运动的神经元,而且还抑制该肌的拮抗肌。这个抑制经证明是双突触的,即有一个中间神经元通畅于 Ia 传入与运动神经元之间。用上述技术可证明,该中间神经元与运

动神经元之间是单突触抑制联系，可引起 IPSP，是 Ia 抑制性中间神经元或传递 Ia 交互抑制的中间神经系统。Ia 中间神经元还是许多下行神经通路的一个节点，包括前庭脑干脊髓束、红核脊髓束和皮层脊髓束等。

(3) Ib 中间神经元

Ib 中间神经元为抑制性中间神经元，又称自源性抑制（autogenetic inhibition）神经元。它主要集中于脊髓的 V ~ VI 层，兴奋后释放甘氨酸，甘氨酸为一种抑制性递质。Golgi 腱器官来的传入信息使 Ib 中间神经元产生兴奋，可引起支配其起源肌的运动神经元的双突触性抑制。

除此之外，Ib 中间神经元还可以接受来自皮肤、关节等处的感觉信息。皮肤、关节等处的感觉信息对 Ib 中间神经元的兴奋作用，除了通过 Ib 感觉神经纤维传入信息以外，更主要的途径就是通过屈肌感觉反射系统（flexor reflex system）来实现的。

2.3 Ib 类感觉信息相关的脊髓反射

Ib 类感觉神经信息传入脊髓后，不但能够对同名肌或协同肌群产生多突触性抑制活动，而且还能够对拮抗肌群产生兴奋作用。但是，在脊髓中枢内实现中枢抑制作用，是 Ib 类感觉神经信息的主要功能。

脊髓中枢与上位高级中枢一样，在脊髓水平既有兴奋活动又有抑制活动的神经元。其中，抑制性中间神经元在整合与调控 Ib 类感觉神经信息具有非常重要的意义。一般机体反射活动所以能协调，就是因为中枢兴奋与抑制活动神经元的协调活动。如果中枢抑制受到破坏，则反射活动就不可能协调。例如，用土的宁破坏脊髓抑制活动后，任何一个微弱刺激会导致四肢出现强烈的痉挛性收缩，失去了反射活动的协调性。根据中枢抑制产生机制的不同，抑制可分为突触后抑制和突触前抑制两类。Ib 类感觉神经信息在脊髓中枢引起的抑制属于突触后抑制范围。

在哺乳类动物中，所有的突触后抑制都是由抑制性中间神经元活动引起的。由这一抑制性神经元发出的轴突末梢释放的递质，能使所有与其发生突触联系的其他神经元都发生抑制，都会发生抑制性突触后电位。按此观点，一个兴奋性神经元通过突触联系能引起其他神经元产生兴奋，但不能直接引起其他神经元产生突触后抑制；它必须首先兴奋一个抑制性神经元，转而抑制其他神经元。

(1) 抑制性突触后电位发生机制

抑制性突触后电位脊髓前角运动神经元有的支配伸肌, 有的支配屈肌。来自伸肌肌梭的传入神经冲动, 能兴奋伸肌运动神经元, 也能同时通过抑制性中间神经元转而抑制屈肌运动神经元。如用微电极插入屈肌运动神经元细胞体内, 并刺激伸肌肌梭的传入神经使屈肌运动神经元发生抑制, 可见到其细胞体的突触后膜出现超极化现象。这时膜电位的数值向 -80mV 水平靠近。这种超极化膜电位变化称为抑制性突触后电位 (inhibitory postsynaptic potential, IPSP)。

抑制性突触后电位的变化与兴奋性突触后电位变化在时程上极相似, 但前者为超极化, 后者为去极化, 变化方向恰相反。可以设想突触后膜在超极化状态下。轴突始段部位将出现内向电流, 造成该处不易爆发动作电位, 也就表现为抑制。由于这种抑制是突触后膜出现抑制性突触后电位所造成的, 因此称为突触后抑制 (postsynaptic inhibition)。抑制性突触后电位是突触后膜对 Cl^- 通透性增加而形成的。

(2) 突触后抑制的分类

根据抑制性神经元的功能和联系方式的不同, 突触后抑制可分为传入侧支性抑制 (afferent collateral inhibition) 和回返性抑制 (recurrent inhibition)。

①传入侧支性抑制: 传入侧支性抑制是指在一个感觉传入纤维进入脊髓后, 一方面直接兴奋某一中枢的神经元, 另一方面发出其侧支兴奋另一抑制性中间神经元; 然后通过抑制性神经元的活动转而抑制另一中枢的神经元。例如, 伸肌的肌梭传入纤维进入中枢后, 直接兴奋伸肌的 α 运动神经元, 同时发出侧支兴奋一个抑制性神经元, 转而抑制屈肌的 α 运动神经元, 导致伸肌收缩而屈肌舒张; 这种抑制曾被称为交互抑制。这种形式的抑制不是脊髓独有的, 脑内也有。这种抑制能使不同中枢之间的活动协调起来。

②回返性抑制: 回返性抑制又称自源性抑制 (autogenetic inhibition), 是指某一中枢的神经元兴奋时, 其传出冲动沿轴突外传, 同时又经轴突侧支去兴奋另一抑制性中间神经元; 该抑制性神经元兴奋后, 其活动经轴突反过来作用于同一中枢的神经元, 抑制原先发动兴奋的神经元及同一中枢的其他神经元。脊髓前角运动神经元与闰绍细胞之间的联系, 就是这种抑

制的典型。前角运动神经元发出轴突支配外周的骨骼肌，同时也在脊髓内发出侧支兴奋闰绍细胞；闰绍细胞是抑制性神经元，其活动经轴突回返作用于脊髓前角运动神经元，抑制原先发动兴奋的神经元和其他神经元。

2.4 I b 类感觉信息与回返性抑制

实验研究证实，Golgi 腱器官来的传入信息使 Ib 中间神经元产生兴奋，并可引起支配其同名肌和协同肌抑制和拮抗肌肉兴奋的效应。在猫的低位脊髓中枢中，屈肌群和伸肌群的 Ib 类感觉信号引起的抑制效果明显不对称。也就是说，来自伸肌群的 Ib 类感觉信号能够引起伸肌运动神经元的抑制的同时，也能对屈肌的运动神经元产生兴奋作用，但来自屈肌肌群的 Ib 类感觉信号，却不能对伸肌运动神经元的产生兴奋作用。

实验还发现，从猫的腓肠肌内侧头分离出来的 21 条 Ib 类感觉神经纤维受到刺激时，能够引起脊髓内的 86 个同名肌以及协同肌的脊髓运动神经元产生抑制性突触后电位（IPSP），IPSP 振幅范围在 $1.4 \sim 16.9 \mu\text{V}$ （平均为 $5.2 \mu\text{V}$ ），从潜伏期推断约经过 2~3 个突触结合。另一方面，对拮抗肌脊髓运动神经元能够引起兴奋性突触后电位（EPSP），潜伏期与 IPSP 基本相同，但 EPSP 振幅却略低于 IPSP 幅值。

Ib 类感觉信号引起的回返性抑制活动，还受到大脑皮层的调控作用。如，对戊巴比妥轻度麻醉状态下猫进行实验研究发现，如果诱发引起它的长趾伸肌产生的单突触反射，长趾屈肌就会被伸张，从肌腱传来的 Ib 类感觉信号就会增加。此时，如果同时给予大脑皮质后“S”状回进行刺激，则会发现对支配长趾屈肌的运动神经元的抑制效果明显加强。即，Ib 类感觉信号和大脑皮层的同时刺激，能够使 Ib 神经元的 IPSP 增加。

2.5 Ib 类感觉信息与突触行前抑制

突触前抑制是通过改变突触前膜的活动，最终使突触后神经元兴奋性降低，从而引起抑制的现象。也就是说，当突触后膜受到突触前轴突末梢的影响，使后膜上的兴奋性突触后电位减小，导致突触后神经元不易或不能兴奋而呈现抑制。这种抑制的发生不在突触后膜而在突触前的轴突末梢，因为此时的突触后膜并不产生抑制性突触后电位。突触前抑制是通过轴—轴突触的活动而发生的。当轴突 I 与运动神经元构成轴—体突触；轴突 II