

神经生理学基础



神经生理学基础

〔西德〕 R. F. 施密特 J. 杜德尔 著
W. 耶尼格 M. 齐默尔曼

赵铨千 李之望 刘祚延 吴新蔚 译

科学出版社

1983

内 容 简 介

本书以近年来在神经系统各研究领域内所取得的重要成果为资料,对神经生理学的基本内容进行了全面的介绍,译文是按照1979年出版的第四版译出的,此版本各章都加入了不少新的内容,确能反映当前神经生理学上的新进展,特别是用控制技术概念阐述身体的一些运动功能及植物性神经系的调节作用,这对于沟通生物科学与工程技术,发展边缘学科都有裨益。

本书原文浅显易懂,附有模式简图多幅,仅有高中毕业或同等程度的读者无需具有特别的生理学及解剖学知识也可通畅阅读。

本书对于从事医学、生理学、心理学、生物学、药学的科研教学人员及攻读有关自然科学的学生及工作人员在学习神经生理学时,都不失为一本重要的参考书。

R. F. Schmidt, J. Dudel, W. Jänig und M. Zimmermann

GRUNDRISS DER NEUROPHYSIOLOGIE

Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 1979

神经生理学基础

R. F. 施密特 J. 杜 德 尔 著
〔西德〕 W. 耶尼格 M. 齐默尔曼

赵轶千 李之望 刘祚延 吴新蔚 译
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

1983年9月第 一 版 开本: 787×1094 1/32
1983年9月第一次印刷 印张: 11 1/4
印数: 0001—7,900 字数: 255,000

统一书号: 14031·54

本社书号: 3217·14

定 价: 1.75 元

第四版前言

虽然自本书第一版出版迄今才只有 5 年,可是神经生理学上的突飞猛进,已使本书许多章节需要重订,特别是有关突触传递、运动系统以及植物性神经系统等章节,有的需要重新订正,有的则需要部分或整章改写。基于上述想法,就增加了神经系统整合机能一章。这一章里的整合机能概念是指那些在觉醒、睡眠、梦、意识、语言、学习、记忆、回忆时神经系统的分别活动及机能状态。目前对此还缺乏更好的高一级的概念。此章也写入了大脑皮层的普通生理学,包括脑电图的基本论述。

另一新加入的章节是从控制技术观点来看中枢神经的活动。因为特别是运动及植物性神经系统有许多活动过程用控制论的观点加以描述颇为恰当,而以前的第七章,感觉系统,则移入本丛书 136 卷《感觉生理学基础》一书中。

应读者的要求,最后列出总的以及各章所引用的文献,所有这些文献均为新近的,并且尽力切合原始论文作出结论。

本书的目的同以前一样,使所有从事生理学专业学习的学生、医生、心理学者、动物学者、生物学者、药剂师、或所有以生理学为副科的自然科学工作者,在他们的专业领域内,能在适当的时间内获得有关脑研究的新的成果,并奠定牢固的基础。阅读本书无需先行具备一定的解剖学或生理学的知识。在引入每一新的概念时,总是先下定义,然后进行必要的解释。所以每一高中毕业生或具有同等学历的人在学习本书内容上都不会有困难。若能结合已出版的、可独立作为动物

性生理引论的《感觉生理学基础》阅读,不仅能获得稳固的基础知识,而且正如我们所期望的那样还可涉及到一些脑研究中还未解决的问题。

每一节后所附的复习题仍然保留,不过需要重订。

本书所用插图尽量切合实用而模式化。我们要感谢 L. H. Schnellbacher, 他按作者的设想而细心的绘制插图。

我愉快地以本书所有作者的名义衷心感谢在本书编写、出版中曾帮助过我们的人,特别要感谢那些在技术方面、秘书事务方面辛勤参与工作的同事。我感谢我的太太她在内容索引编排上所给予的帮助。我还要感谢 Springer 出版社,特别是 H. Matthies 先生,在本书出版上的良好合作与对本书的精致的装帧。

R. F. 施密特

1976 年于 Galveston, Texas

(赵铁千译)

05-77147-84/2/21-1.75元

目 录

第一章 神经系统的结构	1
第一节 神经细胞.....	1
第二节 神经元的支持及营养组织.....	6
第三节 神经纤维.....	9
第四节 脊髓的结构.....	13
第二章 神经、肌肉的兴奋	19
第一节 静息电位.....	19
第二节 静息电位与 Na^+ 流入细胞.....	27
第三节 钠泵.....	32
第四节 动作电位.....	38
第五节 兴奋的动力学.....	44
第六节 电紧张与刺激.....	54
第七节 动作电位的传导.....	62
第三章 突触传递	72
第一节 神经肌肉终板：化学性突触实例.....	72
第二节 化学传递的量子特征.....	84
第三节 中枢的兴奋性突触.....	89
第四节 中枢的抑制性突触.....	94
第五节 化学性突触的递质.....	104
第四章 少数神经元连结的生理功能及反射	108
第一节 典型的神经元连结.....	108
第二节 单突触反射弧.....	119
第三节 多突触运动性反射.....	126

第五章 肌肉	132
第一节 肌肉的收缩	132
第二节 肌肉收缩与纤维长度及缩短速度的依从关系	142
第三节 电-机械偶联	150
第四节 肌肉收缩的调节	157
第六章 运动系统	163
第一节 脊髓的运动机能 I: 肌梭与腱器的作用	164
第二节 脊髓的运动机能 II: 多突触反射; 屈反射	173
第三节 延髓以上运动中枢的机能解剖学	180
第四节 身体在空间位置的反射性控制	192
第五节 基底神经节、小脑、运动皮质的功能	201
第七章 神经系统的控制作用——以脊髓运动机能为例	212
第一节 牵张反射对肌长度的控制	212
第二节 控制回路的动态和静态特性	219
第八章 植物性神经系统	229
第一节 植物性神经系统的外周部分及其脊髓反射中枢的机能解剖学	229
第二节 平滑肌的肌原性活动, 对牵张、乙酰胆碱及肾上腺素的反应	237
第三节 交感和副交感神经对植物性效应器的颉颃作用	244
第四节 脊髓与脑干对植物性效应器的中枢神经性调节	249
第五节 下丘脑: 体温、细胞外间隙液摩尔渗透度及内分泌腺的调节	259

第六节 下丘脑、边缘系统的整合机能·····	269
第九章 中枢神经系统的整合机能 ·····	277
第一节 大脑皮质的结构和一般生理; 脑电图·····	279
第二节 觉醒、睡眠、梦·····	289
第三节 意识与语言: 结构和机能的设想·····	300
第四节 学习、记忆、回忆·····	310
第五节 额叶·····	316
习题答案 ·····	320
译后记 ·····	324
参考文献 ·····	325
词汇索引 ·····	330

第一章 神经系统的结构

R. F. Schmidt

第一节 神经细胞

神经元 神经系统的基本结构是神经细胞，神经细胞也叫神经节细胞，更为普遍的叫神经元。据估计，人脑约有 2.5×10^{10} (即 250 亿) 个神经元。神经元与所有动物细胞一样，都有细胞膜将细胞的内容物即细胞质(细胞液)及细胞核等结构包围起来。

神经元的大小及形状差异很大，但基本结构相同(图 1-1)：有一个胞体 (Zellkörper 或 Soma) 及从胞体发出的多个突起，即一个轴突 (Axon 或 Neurit) 及多个树突 (Dendriten)。

神经元突起分为一个轴突与多个树突，从胞体伸出的轴突或树突通常又分出多少不等的分枝(图 1-1)。

轴突的分枝称为侧枝，轴突与其侧枝长短不一，差异很大，通常可以短到几微米，大多数情况下，如人或大型哺乳类动物，有些神经元的突触也可超过一米(详见第一章第三节)。

神经元的式样颇多，主要是由于树突的外形所造成的(图 1-2)。有些神经元(如图 1-2 中的 C) 具有规则的树枝状的树突，有的如图 1-2 中的 A 及 B，胞体表面与树突表面面积大致相等。还有些神经元没有树突(如 D、E)。神经元胞体直径

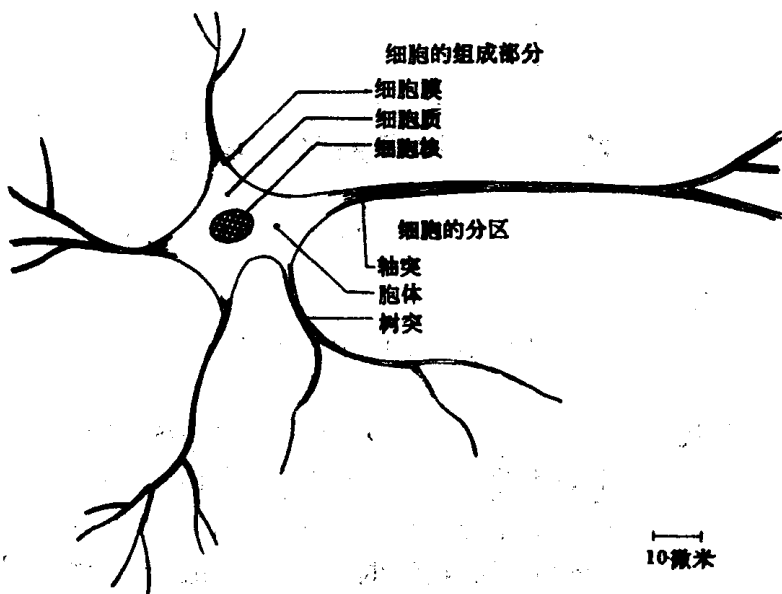


图 1-1 一个神经元的模式轮廓同细胞不同组成及典型分区 (胞体、轴突、树突) 的名称。标尺只是判定其大小的一个大致依据

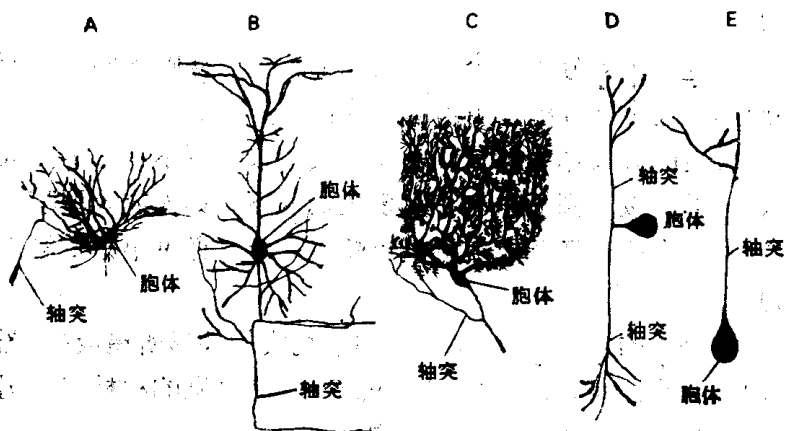


图 1-2 神经元的多样性举例 (引自 Ramon y Cajal)

差异也颇大,从5微米到100微米(1毫米=1,000微米),树突可以有几百微米长。

突触 (Synapse) 如上所述,轴突及其所有侧枝,可以将一个神经细胞与另外的细胞连接起来,这些细胞可以是另外的神经细胞,也可以是肌肉或腺体细胞。一个轴突末梢与另外一个细胞相连接的部位,称为突触。图1-3表示神经元之间的连接部位。一个轴突或一个侧枝终止于另一个神经元的胞体上,称为轴-体性突触。相应地,轴突与树突之间的突触叫做轴-树性突触,两个轴突之间的突触称为轴-轴性突触。一轴突终止于骨骼肌纤维上,则这样的突触称为神经肌肉终板。至于出现在内脏平滑肌纤维及腺体细胞上的突触则无特别名称。

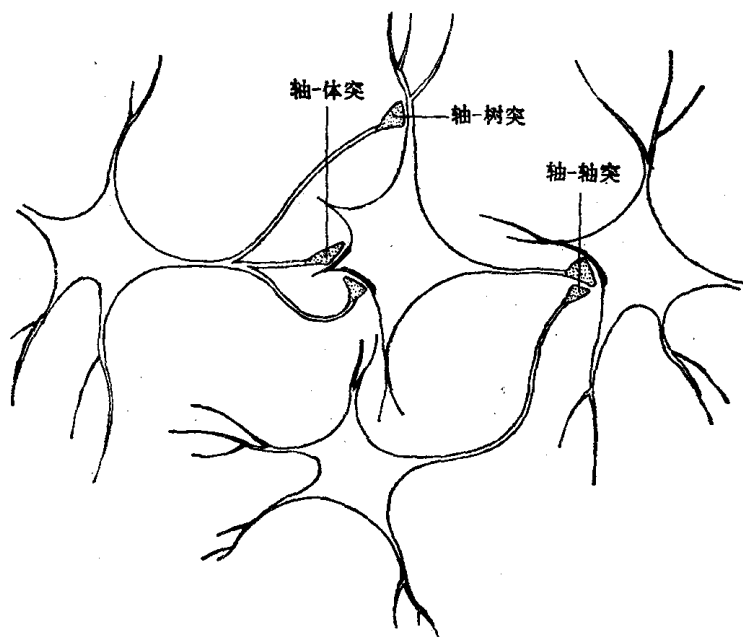


图1-3 突触的模式位置及名称,叙述见正文

效应器 绝大多数神经元是通过突触与其他神经元相联系的,并且通过突触构成神经回路。有一小部分神经元其轴突不与另外的神经元接触而与肌肉或腺体细胞相接触,这些具有横纹肌的骨骼肌、血管、内脏的平滑肌以及腺体(如唾液腺、汗腺、肾上腺等)都是命令的接受者,是执行器官,或叫神经系统的效应器。关于效应器的结构,在需要时将在相应的章节中叙述。

感受器 机体为了对外界环境进行恰当的分析及监视效应器的活动,神经系统还需要有感受装置,对周围环境及机体内的变化进行反应,并把此反应传给中枢神经系统。机体有特殊的神经细胞执行此功能,此即感受器。感受器通俗的定义是:一些特殊分化了的神经细胞,能对体内、外环境一定的变化起反应,并把此反应传给神经系统,这样的结构为感受器。

每类或每种感受器实际上只对特定的刺激方式发生反应。例如眼的感受器只对具有波长为400—800微米(从紫光到红光)的电磁波才发生反应,表明这些刺激对这些感受器是特异性的,或适宜的刺激。就机体大多数感受器而言,可以说它对哪一种刺激特别敏感,这种刺激就是它的适宜性刺激。频率在16—16,000赫(赫为每秒钟震动的次数)的声波(空气的纵向压力波)为内耳感受器的适宜性刺激。对高频声波只感到刺耳尖响,对低频声波只感到沉闷的声音。感受器实际上也对一些不适宜性刺激发生反应。这些不适宜性刺激必须有较高的物理能量才可以,例如打击眼睛可以感到眼“冒金星”。

神经系统可以通过感受器感受体内、外环境的变化过程。从功能上看,感受器通报下列信息

- a. 来自远处环境的信息(眼、耳远距离感受器)。

- b. 来自近处环境的信息(皮肤感受器;外感受器)。
- c. 有关机体在空间所处的位置与状态的信息(平衡器官的迷路感受器及肌肉、肌腱、关节的所谓本体感受器)。
- d. 来自内脏在变化过程中的信息(内感受器或内脏感受器)。

通过下列习题检查你所获得的知识

(在解答习题时,尽可能不看前边学过的课文,全书答案从 320 页起按顺序列于本书之后)

习题 1.1 下述哪种说法是正确的(可能有一个或一个以上是对的)。

注意将答案记于一本子内,最后查看本书末尾答案。

- a. 感受器对周围环境的一切刺激均起反应。
- b. 每种感受器有一种适宜刺激。
- c. 感受器是特殊分化了的神经细胞。
- d. 感受器对非适宜刺激较对适宜性刺激为敏感。
- e. 肌肉与腺体都是神经系统的效应器。

习题 1.2 神经肌肉终板是指轴突与下述哪种结构的连接。

- a. 平滑肌纤维。
- b. 腺体细胞。
- c. 骨骼肌纤维。
- d. 神经细胞。
- e. a—d 均不对。

习题 1.3 请你模式地画出并标注一个神经元的各部名称。

习题 1.4 请你模式地画出并标注两个神经元之间三种典型的可能连接方式。

习题 1.5 神经细胞的胞体直径范围是:

- a. 400—800 纳米* (Nanometer nm = 10^{-9} 米)。

*《英汉医学辞汇》将“Nano”译为纳诺,并认为通常以“毫微”表示欠妥,故本书将 nm, nanometer 译为纳米。——译者注

b. 5—100 微米(微米 Micrometer $\mu\text{m} = 10^{-6}$ 米)。

c. 0.1—1.0 毫米。

d. 16—1,600 赫。

e. 超过 1 米。

第二节 神经元的支持及营养组织

神经元的确是神经系统功能上最重要的基本结构，但它不是构成脑、脊髓的唯一细胞，更确切的说，神经细胞是被一些特殊的支持组织——神经胶质细胞（也叫胶质细胞）所包围。此外，整个神经系统尚被密织的血管网所贯穿。胶质细胞比神经细胞还多，但平均体积较小，所以神经细胞与胶质细胞差不多各占脑及脊髓体积的将近一半，尚有 10—20% 的脑体积是由细胞外间隔及血管所占据。

胶质细胞的功能 胶质细胞有多种，一方面它在神经系统内所起的作用与结缔组织在其他器官中所起的作用一样，但从发生学上来看，它又不是来源于结缔组织，而是源于神经元。胶质细胞除有这种一般支持作用外，尚能形成神经纤维的髓鞘（见下节），另一方面胶质细胞也许还参于对神经元的营养作用，有人认为还参于神经兴奋的某种过程，但对此尚有争论。由于胶质细胞不同于神经元，终生保存有细胞分裂的能力，所以可用来填补神经元性细胞缺损。这种胶质细胞增生（胶质疤痕），常是脑痉挛性放电的起始点，表现为癫痫发作。

间隙 (Interstitium) 在光学显微镜下，神经系统中的神经元与胶质细胞之间似乎严密无缝，细胞像墙壁上的砖一样，砖与砖之间似未加灰泥粘合。在电子显微镜下则不难看出，细胞之间常有一狭窄的缝隙（平均宽 200 埃 = 20 纳米 =

2×10^{-5} 毫米)。所有这些缝隙,都是互相沟通的,这就形成了神经元与胶质细胞之间充满有液体的细胞间隔 (也叫细胞外间隙)。在脑的某些部位,间隔变宽,形成大的空腔,称为脑室,脑室内充满脑脊液,脑脊液的成分与细胞外间隔中液体的成分实际上是一样的 (两种液体的细微差别及其来源在此不谈)。

必须着重指出,在机能上极为重要的一点是神经元间的每一种物质交换,必须通过细胞外间隙才能完成,而不是从一神经元到另一神经元或者直接从神经元到胶质细胞。细胞外间隙有足够的宽度能让离子、分子在间隙内通畅弥散。

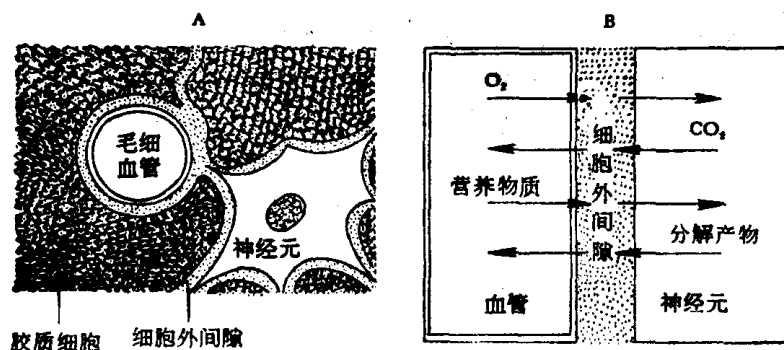


图 1-4 神经元的物质供应径路

A. 毛细血管、神经元、胶质细胞同其周围间隙 (细胞外间隙) 之间的关系, 简单模式示意图。

B. 神经元的营养及分解产物包括 O_2 及 CO_2 , 进、出细胞的弥散方向 (箭头)。

脑血管的微细分枝(毛细血管)周围也有间隙,同样也有物质交换作用。图 1-4 A 粗略标明细胞间隙与胶质细胞、神经元、毛细血管相互之间的位置。图 1-4B 模式说明,氧 (O_2) 及营养物质从血液到神经元;二氧化碳 (CO_2) 同其他代谢产物,从神经元入血液的径路。从静脉注入的药物要能作用于神经元,必须先通过毛细血管壁,才能越过细胞膜到细胞内

(有许多药物只作用于细胞膜的外侧面)。脑毛细血管壁对许多物质是不能通过的,在药理学上说,机体对这些物质是有血脑屏障作用的。

已经证明,中枢神经系统内的神经元需要保持不断的氧供应,中断大脑血流供应 8—12 秒(如心跳骤停或颈部受剧烈的绞压)即可令神智丧失,超过 8—12 分钟即可造成大脑不可逆性损伤。若由于呼吸停止造成脑供血不足,则此时间可能延长,这是因为脑尚可能利用循环着的血液中的余氧(如溺水时)。

通过下列问题,可检查你对本节所学内容的理解程度

习题 1.6 下述哪种或哪些说法是正确的。

- a. 胶质细胞在中枢神经内有普遍的支持作用。
- b. 在间隙及脑室内的液体是血浆。
- c. 完全缺氧数小时后,才造成脑不可逆性损伤。
- d. 间隙是围绕所有神经元而不围绕胶质细胞。
- e. 胶质细胞充满脑脊液。

习题 1.7 如果神经组织由于疾病或损伤而解体,产生的器质性缺损。

- a. 将由脑脊液填补。
- b. 由血管填补所缺空腔。
- c. 由邻近的神经细胞分裂而增生的神经元填补。
- d. 此器质性缺损由胶质细胞使之闭合。
- e. 在器质性缺损部位成为充有空气的空腔。

习题 1.8 下述哪种途径为氧进入神经细胞的最重量径路。

- a. 由毛细血管直接到神经元。
- b. 由毛细血管经胶质细胞到神经元。
- c. 由毛细血管经胶质细胞到细胞外间隙然后到神经元。
- d. 由毛细血管经细胞外间隙到胶质细胞。然后进入神经元。
- e. 由毛细血管经细胞外间隙进入神经元。

第三节 神经纤维

脑与脊髓统称为中枢神经系统（可参考图 1-8），其余所有神经组织称为外周神经系统。机体的外周神经都是由组织包膜（Gewebehülle）隔开的神经轴突束。下面从形态及功能上对神经纤维的结构、来源、分类进行讨论。

神经纤维 在外周神经，每一轴突均被特殊的胶质细胞——即施旺（Schwann）氏细胞包围得像一个橡皮管子一样（图 1-5）。轴突与围绕轴突的施旺氏细胞合称为神经纤维。一条神经是由数目不等的神经纤维组成的纤维束。如果神经粗到可以用肉眼看见，则一条神经内含有的神经纤维可由几十根到几百根，更粗的可以有成千上万根。

所有神经纤维约有 $1/3$ 的轴突，在生成过程中被施旺氏细胞缠裹，因此轴突与施旺氏细胞之间出现一厚的磷脂-蛋白混合包膜，即髓磷脂（Myelin）（图 1-5，1-6）。从纤维的横切面上来看，这种神经纤维，就像一根电线一样，外面包有一个绝缘层，这种“绝缘了的”神经纤维称为髓鞘化或有髓鞘神

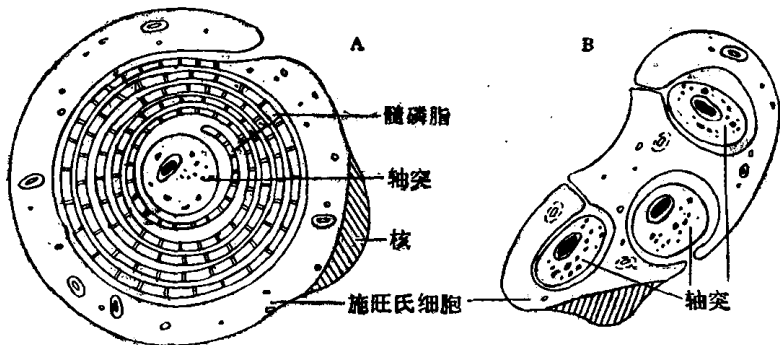


图 1-5 一根有髓鞘(A)及三根无髓鞘神经纤维(B)的横切面。并在图中标明包膜名称(髓磷脂、施旺氏细胞)。