

神经系统的电活动

031

THE HISTORY OF THE

ROYAL SOCIETY OF LONDON

FROM ITS INSTITUTION IN 1660

TO THE PRESENT TIME

BY

JOHN VAN DER HAEGHE

F.R.S.

LONDON

PRINTED BY

H. K. LEITCH

1906

[I]

神经系统生理学之概述

了解神经系统电活动要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，但此处仅概述其主要构造，更多的内容将在后面章节中根据需要而加以阐述。

神经系统组成结构的单位是神经细胞；胞体直径常小于 $1/10$ mm，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，且具有一单个的核。近百年前已由 Kolliker 观察关于神经纤维及其多数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连接，而 Ramon y Cajal 的工作给以最后的证明。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，故将后者通称之为神经元。

神经细胞和其轴突被一膜所复盖，此膜的作用恰如细胞化学成分和周围媒质间的界限，而其构造特性现尚不知，而其双电位特性知道的较多。它具有极恒定的（约为 $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ ）电容量，这与许多种类的很多其他组织细胞膜所具有的相同。神经膜的阻力具有较大的易变性，当神经冲动通过时，具有明显的变化，此点的重要性是关系到神经组织电活动性的问题，故在后面的章节中将进一步描述。

在人类和其他哺乳动物的肌体神经纤维中，它可以迅速的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间即时的协调，这种纤维被一脂肪性鞘所复盖，故名之有髓

或髓鞘神经纤维。髓鞘色含具规则排列的向心环，它由长链的脂类化合物分子的正切方排列而成，这种构造可用偏极光通过超显微镜即可清楚看到。在交感神经系统中，节后纤维没有明显的髓鞘。传达速度较低的内脏神经的感觉纤维或仅被一薄的髓鞘复盖，或全无之。轴索是细胞体原浆延伸出来的主要突起，它分出许多侧枝或纤细的分枝与邻近神经元造成错综复杂的网。周围神经的神经纤维被有核的鞘所复盖，此鞘称为神经膜，此膜间隔一定距离紧缩中断称为 Ranvier 氏结，此结构在很早以前就被人们认为是周围神经所具有的独特性质，但近来在中枢神经系统的神经中，也证明有相似于此结样之结构。

图 1

至于轴浆的化学构造（轴突内的原生质）除知它是一硬性凝胶色含较多量的钾，少量的钠，一些蛋白质和很少量的氯，此外其他的成分则尚不明了，至于它的超显微结构已由 Schmitt 用电子显微镜研究而显示出在轴突中发现有很多直径约 600 \AA 单位的神经元纤维（ 1 \AA 单位 = 千万分之一厘米）；它呈规则而无分枝的条纹状结构，在某种程度上相似于纤维蛋白，而其功能现尚不知。

人脑是由成千成万之神经元所构成，每一细胞均以其纤维与成百的其他细胞之纤维错综交织着，这些细胞大量地集中在脑的皮层，脑干顶端的基底节（*basal ganglia*），视丘底部诸核，丘脑下部以及丘脑大的细胞团中。这些地方由于成百万细胞群堆积，以至肉眼均可见之，且以呈现之色而名之为灰质。由于多数轴突（但不是所有的）被髓鞘所复盖，故而显示白色，细胞体和树状突无髓鞘复盖，则相对的呈灰色。神经元间的神经胶质具有支持组织的作用。具有特殊细胞体和纤维途径的小

脑位于大脑后下方，与大脑有错综复杂的联系。

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间区的联系纤维；位于皮层较深部或仅在皮层下的纤维，它们颇多于脑中任何其他型神经元。投射纤维是联系皮层下细胞站与皮层的，大多数的（但不是所有的）从皮层下向皮层的输入纤维在丘脑中具有其细胞站。而皮层细胞的轴突则终止于丘脑，脑干和脊髓内。 图 2

从丘脑的特殊细胞站发出的输入纤维呈扇形投射至相应的皮层区中（图 2），在皮层中，这些投射区是十分小的，但是被如此排列，即体内输送信号区与皮层接纳信号区尚在空间模式上有着极度的相似性。例如，在上颞叶迴中的主要听皮层则只接纳它的纤维；在同一空间模式中，近距状裂的视皮层邻近部分，则接纳从网膜邻近部分而来的纤维，传达肌肉姿态和皮肤感觉的纤维终止于沿 Rolando 裂的后中央迴顶端的腿区，向下为头区，面区和底部的舌区等。这些肌体感觉接受区域，在 Penfield 的图示中 图 3 以表示之，可由一相适应的矮子身体各个区域明显地代表出皮层中肌体感觉接受区互相间大小及位置的关系。 图 3

如上所述，皮层中之受纳区是十分小的，但它们相互关联，或相互环绕，且由很多联合纤维与初级联合区联系；听受纳区（在动物）与其算耳的运动神经元相联系；视受纳区与控制眼球趋向于刺激源的肌肉的运动神经元相联系；后中央区通过裂沟与支配相应肌肉的运动神经元相联系。Penfield 用一矮人身体各部来表徵沿人类皮层前中央迴的各运动区，第 4 图即是

复制图解。 图 4

无论如何，初级受纳区不仅是去向皮层之输入路径的终点站，且听，视，触觉在各侧脑半球中以分离的投射路径各自双重地和可能三重地显示出来。在这些区域中所呈现形样是倒置的。关于这些次级区域的位置问题，已在动物体上做了详细工作，在人类，则当在行脑的手术时用刺激的方法做过观察。

皮层一些更弥散的联合区与受纳区直接地联系较少，而是脑一般联络系统的一部分，这一系统包括在皮层内比输出的要多一百倍的神经。已有计标，在皮层（氈织似的 felt-work）神经元网是如此之多，以致由任何单一纤维传入之冲动都可以直接地或间接地传达至各个神经元，但有些过程的存在是由在同一时间内输入信号物质而来的。这种现象可由一小男孩

Gerard's 的故事来说明；他在课堂上高声地朗读后，问他已读了些什么，他惊吓地回答“我不知道，我没有听到”一样。

脊髓中也含有细胞体和纤维径路，运动神经元的轴突由脊髓的腹侧角出来支配随意肌，而其大的细胞体则在脊髓柱前灰质中。某些周围轴突，如人类的坐骨神经，可长至 3 英尺或更长。感觉神经元的细胞体是在脊髓外之背侧神经节中，其轴突进入背侧角（图 5）。整个神经元均存在脊髓中者为不同长度的中间神经元（interneurons）。 图 5

另一类神经系统——自主神经系统，分配在平滑肌，心肌，毛细血管，和腺体中，它形成至内脏的输出神经系统。其输入系统则通过内脏感觉神经。自主神经元细胞体很多是群集在脊柱两侧交感干的神经节中，在胸和腰节处由短而呈白色的有髓纤维与中枢联系，这系统是由自主神经系统的交感神经所构成（图 6），从这些神经节而发出之输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（此处它们遇到它们的唯一突触）后，其兴奋则得以广泛地向外扩散。自主神经系统的另一部分是副交感神经，它发自颅内及脊髓荐区；发自荐区之节前纤维是从脊髓腹根出来。它的突触存在于或紧靠于它所支配的器官，故此系统中的兴奋呈显著的局限性。一般这两类的自主神经在其共同支配的器官中具有对抗的作用。

图 6

Elliott 指出肾上腺素有拟交感神经活动的现象，Dale 发现乙酰胆碱有拟副交感神经作用的现象，这些现象促使 Cannon 和他的同事在交感素上以及交感副交感神经冲动的化学中间物的理论问题上进行了著名的研究，按照 Cannon 的法则，不论外在的作用怎样，自主神经系统的交感神经部分的主要机能是维持内在环境的稳定，亦即 Claude Bernard 的“体内环境”，而副交感神经则是保护，恢复，和贮存器官的资源。

无论何处，细胞间的通路或两种神经元间之终末联络明显地有一间隙，因此，在脊椎动物中则知从一细胞至另一细胞的神经元组织具有不连续性，这间隙名之为突触（synapse）。此名是 Sherrington 在描写一神经元轴突的最终分支与另一神经元树状突间交错联络的解剖学上的装置时第一次应用的，由于每一轴突可分成许多纤维，而每一神经细胞又具有许多树状突，故任何单一神经元则可与许多其他的神经元相互错综地联系着。

成为脑，脊髓，和周围神经元基本构造的相互联系的广大神经元网的机能是将消息从身体一部分传达至另部分。Vesalins 以后的四百年关于神经冲动的推测，生理学家虽不象以前那样焦急地讨论是否它是沿神经一定空的管道传达的或者是通过

神经固体物质传达的，但关于它的问题仍一直是在争论着。

当1840年时 Du Bois-Reymond 在柏林的工作发表后，使此问题向前大迈一步，他指出神经冲动常伴随有神经电位的改变，而这电效应的特性则是本书讨论的主题。

[II]

与轴突的神经活动相伴随的电变化

神经冲动并不是一股电流，它是沿着神经纤维迅速地运动着的神经活动的波，并且伴随有电位的变化。神经冲动的传播所需要的能量是来自神经本身，而不是来自刺激。神经活动的波往往是通过对树突或感觉纤维进入神经细胞体，然后沿着轴突传播；这样，每当冲动到达一点的时候，这一点的电位就变得比它的邻近静止部位较负。因此，如果放一对记录电极在悬挂在空气或其他任何不导电的介质中的离体神经上（如图7），当冲动到达第一个电极（A）时，任何适当的记录仪器就能从纤维表面记录出一个突然的负电变化，因为这时候，它的电位负于第二个电极（B）。当冲动走向电极（B）时，这时它就负于第一个电极，仪器中就通过一个相反方向的电流。极性的显然颠倒是由于电极系连接在记录仪器的相反的输入端上。

图 7

当负电变化发生在第一个电极时，在记录上出现一个向上的曲线^{*}，接着，当第二个电极负于第一个电极的时候，就出

* 电生理学家通常使用这样的接连记录仪器的方式：

一个向下的曲线，也就是第一个曲线的倒置的镜影。负相和正相之间的时间间隔决定于冲动自第一个电极走向第二个电极所需的时间，也就是决定于它们之间的距离以及神经的传导速度。如果两个电极很靠近的话，双相记录的两个波就部份地重叠起来了。

电极的负电变化是冲动到达神经的这一部位的电信号，它们的记录就是大家所知道的神经的动作电位。如果将与第二个电极相接触的神经部位夹坏或用其他方式损伤，我们就能够单独研究冲动经过第一个电极时所发生的反应而避免以后经过第二个电极时所引起的反应的干扰。用更精密的记录仪器研究这种单相的动作电位，可以看出它们具有几个组成成分。这些以后将详细叙述。不伴随电变化的神经传导是没有的。同时，无论是来自单根神经纤维或是神经干，来自感觉神经或运动神经，电变化的基本特征是一样的。图8是一个典型的单个神经纤维的单相动作电位图。图8

神经冲动不仅产生电的效应，而且还产生少量的热。二者都是极微弱的。膜的两侧的电位差只不过大约 $\frac{1}{10}$ 伏特，延续千分之几秒；一个神经冲动只提高了摄氏四百万分之一度，但是神经传导的速度是很快的（人的某些神经大约是每小时200英里），实际的速度取决于神经纤维的粗细。

关于产生电位变化的物理化学过程，至今还没有一致的看法，但整个神经系统，冲动只有一种，这一点几乎是无可怀疑的了。神经冲动的传导是神经纤维的主要机能。

当处于组织的活动部位的电极负于不活动部位的电极的时候，所得的记录是向上的曲线。这不过是一种习惯，而且是与物理科学的习惯相反的。

静止神经的代谢是一种氧化过程，需要氧和能源物质，同时产生二氧化碳和少量的热。基本的能源物质是葡萄糖，它和磷脂供给神经在静止状态所需要的能量。但是没有事实足以说明二者中的任何一种是神经传导的能源。神经传导只是间接地需要氧的供应。神经冲动的传导从神经纤维中取得能量，这些能量被认为不是来自葡萄糖而是来自含有高能磷酸键的磷酸肌酸的分解。神经代谢中乙酰胆碱所起的作用是一个争论中的问题，这将在以后讨论。

这些有关的化学反应是如此之细微，对它们的测定需要极仔细和精密的测定方法。从长时期的一系列的研究当中，Hill 曾经测定了神经冲动所伴随的热量的释放大约是每克神经组织 10^{-7} 小卡。产热的主要部份显然是与恢复过程有关，因为在恢复期产热达到顶点，只有一小部份的热是释放于动作电位的初期；Hill 解释为是由于纤维表面的双电层部份的放电的缘故。活动的神经比静止的神经多消耗约 $\frac{1}{3}$ 的氧，但是这部份的氧主要不是在产生峰形电位时吸收的，而是在恢复到静止状态的过程中，当热的释放达到顶点的时候。与此同时也有相应的二氧化碳排出的增加。

有关神经的化学过程的细节不属于这本书的讨论范围。简言之，维持静止电位以及在冲动过去后的恢复似乎是与葡萄糖代谢有关的氧化过程，而传导冲动所需要的能量则来自不同的化学反应。在有关神经冲动的传导一节中，将讨论到钾的作用。

神经冲动的意义不在于它们的能量的特征，而在于在机体的联系系统中所起的信号作用。这种联系系统保证了机体为提高机能效率而建立的工作秩序。

[III]

神经的动作电位

在人体上记录神经的动作电位显然是有困难的。因此，我们的大部份的知识是得自动物的神经。

当任何一种刺激（机械的，热的，化学的，或是电的）作用在神经上时，神经，作为可兴奋的组织，就发生反应。兴奋性是神经的最重要的特性。有关它的机制的知识，由于 *Adrian* 和 *Brunk* 在研究离体神经时所使用的技术的发展，已经有了很大的增长。但是，大量的基本工作是在研究包括一块肌肉以及和它相连的神经干这一古典的神经肌肉标本时所完成的。描记技术的每一发展，对电生理学都作出了贡献，尤其是电子管的应用更是如此。曾经使用过的描记仪器有 *Einthoven* 弦线电流计，毛细管电流计，电磁记录器，直到阴极射线示波器。阴极射线示波器的电子流的不具有惰性，因此是记录神经的非常短促和微弱的电流的最好的仪器。

1871年，美国人 *Bonditch* 发现了神经传导的基本条件之一：全或无法则。这一重要的定律认为：如果冲动已有足够的强度引起传播，则冲动的大小和传导的速度与刺激强弱无关。反应的大小是在当时神经所能达到的最大程度。*Bonditch* 是在研究心脏时发现这一规律的。但是根据 *Lucas* 和 *Adrian* 的工作，我们现在知道它不仅用于运动神经，而且能用于一切神经和肌肉纤维。这一定律只限于用在传播着的反应，而不适用于接受刺激部位的固定的局部反应。后一形式的反应将在以后讨论（见70页）。

因此，在刺激作用部位的神经纤维的状态对于决定反应的

大小起着非常重要的作用。如果神经纤维被刚通过的冲动所耗竭，或是由于不适当的氧的供应，或是被某种药物所麻醉，反应的大小都可能减弱。这并不足以令人惊讶，如果还记得传播冲动所需要的能量是来自神经本身而不是来自刺激。

从上述第一种情况来看，每一次冲动从神经上通过之后，整条神经就进入一个不应期，在这期间，任何强度的刺激都不能引起反应。Forbes 将它描写为“佔线”（line-busy）作用。因为在大约 $1/1000$ 秒的时间内，神经纤维不可能传导另一个冲动。在这绝对不应期之后，就有一相对不应期，神经处于兴奋性的恢复过程中，因此只有强于正常强度的刺激才能引起反应，但是如果强度达到了新的阈值，反应将是“全或无”的。

同样，如果神经被麻醉剂所损害，它的兴奋性就要降低。如果只有神经的某一段被麻醉，这一段的反应将是低于正常的，神经的其他部份的反应仍是完全的。

在一定限度内，当神经具有正常的能量供给的时候，神经的局部损伤，只是这一部份的反应受到损害，其他部份的传导仍是正常的。神经某一部份的反应的大小只取决于这一部份的纤维的状态，而与前此通过神经的损伤部位无关。Davis 和 Forbes 以及他们的同事们曾经用麻醉区中的神经的实验清楚地证实了这一点。他们发现，神经在麻醉区内的部份其反应降低，但在这一部份，冲动也并不是递减的，没有损伤的迭积作用。神经在麻醉区外的部份仍有完全的反应。加滕的工作获得类似的结果，证明老的“递减传导”的假说不能成立。

由于在完整的神经上，传导的反应的大小与刺激强度无关，则区别弱刺激与强刺激一定另有一些特征与它有关。在神经干上，受刺激的纤维数目随刺激强度的增强而加多，但在单个神经纤维上，刺激强度唯一的等级是由于纤维内间隙发作冲动的

频率所决定。单一神经冲动能引起一个肌肉单位的单收缩，但是神经干中许多纤维的一连串的冲动能使肌肉发生持续的收缩；频率愈高则收缩愈大。通常认为使人的二头肌维持在收缩状态估计需要每秒 50 次的神经冲动。维持直立姿势的肌紧张所需要的神经冲动大约是每秒 10 次。但是，对于强有力的随意收缩来说，动员更多纤维参加，看来是更为重要的因素。

与刺激强度无关的神经的另一个特性是神经冲动的传导速度。一个强的刺激所引起的冲动的传导速度并不比一个弱的刺激所引起的要快（虽然在不同类型的纤维上，冲动的传导速度是不同的）。

自从 1850 年 Helmholtz 的实验之后，神经传导速度的测量就成了一项研究的课题。在那个时候，他是普鲁士的一个外科军医，但是他的兴趣却远远超越了他的业务范围。他发明了一种“肌动描记器”（myograph），用它来测定了青蛙神经的传导速度。这以后又作了许多观察，大部份是根据测量运动或感觉的反应时间，但是只有在 Erlanger 和 Gasser 以及 Bishop 和 Heinbecker 发现了组成神经的不同类型的纤维之后，才可能对神经的传导速度有了明确的了解。三种类型的纤维是以头三个字母来命名的：A 纤维最大（肌体神经的有髓鞘纤维），B 纤维是细的有髓鞘纤维（内脏神经的纤维），C 纤维最小，看不到有髓鞘，它们传导痛觉和温觉。A 和 C 纤维同时存在于运动和感觉神经内，B 纤维在自主神经中。A 纤维的冲动传导速度最快，B 其次，C 最慢。在哺乳动物的 A 纤维中，传导速度与轴突的直径有关：轴突愈粗则传导愈快。

Gasser 和 Erlanger 根据他们的研究，最初认为传导速度随直径的平方而变化，根据后来的实验，又认为速度与直径成直线关系。近来某些研究又兴起了另一种看法，认为下

列公式更为准确，即 $V = KD^{0.5}$ ，其中 $V =$ 速度， K 是一个常数， $D =$ 直径。轴突在末梢分枝的时候，分枝上的传导速度减慢。

人的 A 型有髓鞘纤维的直径在 $1/1000$ 到 $1/50$ 毫米之间。如果直径和传导速度的关系在动物和人身上是相同的，这就表示上述纤维的传导速度将在每秒 8 — 160 米之间。这类纤维传导触觉，压觉，和肌肉中的位置感觉，并且构成运动纤维中的主干。

人的痛觉纤维传导较慢（每秒 4 — 20 米），但是传导痛觉的纤维类型仍然是一个争论的问题：对于 C 纤维来说，痛觉的传导是太快了。因此可能小的 A 型有髓鞘纤维也包括在内。

人的交感神经系统节后纤维的传导速度更慢（大约每秒 2 米）。这些无疑是无髓鞘纤维，多半属于 C 型，因此传导最慢。但是，应该了解，根据最近对神经的超显微结构的研究，即使这些纤维也许事实上也有一层薄的髓鞘。神经纤维的兴奋性和它的传导速度之间也有相互关系：传导速度愈快则兴奋性愈高。

单个“A”纤维中的动作电位

我们的关于神经的动作电位的许多详细的知识是来自 Gasser, Erlanger 的及他们的同事和学生的工作，但是有关单个纤维的研究的技术却是 Adrian 和 Bronk 的贡献。由于必须，这些工作都是在动物身上做的。但是已经发现，这种电的特性在各种哺乳动物中是极其相似的，因此很难有理由想象人是例外。

直径在 $20\mu - 1\mu$ 之间的 A 纤维是哺乳动物神经中传导最快的纤维。这种纤维的动作电位总是包含同样的三种成分：峰形电位，负后电位和正后电位。

峰形电位：

峰形电位在强度上远远超过其他两个成分，并且延续时间最短（约 $\frac{1}{2}$ 毫秒）。无论刺激有多强，无论在纤维上传播了多长一段距离，峰形电位的大小是不变的。换句话说，它按全或无定律活动。从外部记录下来的峰形电位的大小只取决于纤维的种类以及当时纤维所处的状态。由于峰形电位的大小随纤维直径的大小而改变，因此也与传导速度有关。直径大，传导快的A纤维比小的纤维有较大的峰形电位。在一定的温度下，所有哺乳动物A纤维的峰形电位的延续时间是恒定的，而与纤维的大小无关。在体温条件下，峰形电位的升支佔全部时间的约 $\frac{1}{3}$ ，降支佔 $\frac{2}{3}$ 。具有非常恒定的特性的峰形电位是动作电位的基本部份，也就是与神经冲动的通过有关的这一部份。在A纤维上，当单个冲动通过的时，在任何一个瞬间，大约有5厘米的神经是处于活动状态的（在较小的纤维中，这一距离较短）。 图 9

图9是动作电位的一张正确的记录图（自Rosen bluth）。在已经发表的一些峰形电位的记录中，许多都受仪器扩大部分的影响，使图形发生歪曲，这张图受这方面的影响很小。如果将图8和图9加以比较，就可以看出Rosen bluth从哺乳动物A纤维上记录下来的峰形电位的图形与Hodgkin从甲壳类动物的无髓鞘神经上得到的是一样的。Rosen bluth和Wiener曾经推测过这一曲线的数学公式，从这些计算中，推想到有三种接连发生的生理变化与形成动作电位有关。这些变化的性质将在第6和第8章中阐明。

哺乳动物A纤维在体温情况下达到最高的冲动传导速度

约每秒 100—140 米，也就是音速的 $\frac{1}{3}$ 弱。冷血动物的神经传导速度较慢（蛙神经在 20°C 时约为每秒 30 米）。但是在具有两种神经的各种动物中，有髓鞘纤维的传导速度总比无髓鞘的快。温度对神经传导速度的影响很大，对峰形电位的大小（温度降低时变小）和延续时间（降低时延长）也一样。图 10 说明这一作用。

图 10

负后电位。

这一时相开始于峰形电位恢复到零电位之前。它代表去极化的残余。它开始于峰形电位急骤下降的中断，即下降速度开始变慢的时候。在哺乳动物的 A 纤维中这一电位到达的最大强度只不过是峰形电位的 $\frac{1}{20}$ ，但是它的延续时间却要长得多（15 毫秒）。在使用强直刺激之后，它的延续时间将更长，频率愈高则延续时间愈长。

与峰形电位不同，负后电位很容易发生变化，容易受代谢和环境条件的影响，例如缺氧或过酸，而这些并不影响峰形电位。即使由于严重的窒息而使后电位消失，峰形电位仍然存在。

正后电位。

当负后电位终止之后，电位并不保持在基础水平上，而是偏到正的一面。这一正电位的电压极低（大约相当于峰形电位的五百分之一），但是相对地说来，它的延续时间是很长的，约 70 毫秒或更长。象负后电位一样，它受代谢或环境变化的影响，但是它和峰形电位的时间关系是较恒定的。一个长时间的强直刺激后的和一个阳极电流的正电作用所引起的效果是不能区别的。（所谓阳极电流即直流电的阳极放置在神经上，阴极在远处的不活动的组织上）。这两种过程都与膜

的两侧进行的荷电体的替换有关。

稍一研究动作电位的三个组成部份的强度和时间的关系就能看出研究动作电位的困难之处。阴极射线示波器可以采用为研究动作电位的仪器，因为它对于峰形电位的迅速变化能够毫不迟缓地进行记录，同时在萤光屏的模座标上可以标出时间的对数，但是对动作电位的各个组成成份的强度的扩大仍然是一个问题。因此各个组成成份常常是单独来研究的。对这些研究结果的描绘也存在着同样的困难。必须有这样一种时间尺度，它足以显示峰形电位的升支的延续时间（0.12毫秒）而同时又能描下100毫秒后的正后电位的终了。Erlanger 常常用一个对数的时间尺度去描绘这些变化的时间关系，但是显示强度变化的困难是仍然存在的，因为正后电位当它发表到最高点的时候也只不过是峰形电位强度的0.2%。因此形成这样一种习惯，峰形电位的高度不在记录上全部描出，而是在图表的说明中加以注释。图11是根据 Gasser 的原图重新描绘的，它表示 A 纤维动作电位的各个组成部份。座标的尺度能使峰形电位全部描入，因此正后电位就几乎看不到了。这就是为什么在图8, 9, 10中，看不到后电位的原因。

象这样研究了神经动作电位的各个组成部份的性质之后，每一部份对保证身体各部份具有精密调节的联系系统中所起的作用也就清楚了。峰形电位是严格地按照全或无定律与神经冲动的通过相伴随的，而后电位则表示神经纤维对接受刺激已经作好准备，或者，象 Gasser 所说：“如果峰形电位可以称为神经系统的消息传递者，则后电位相反可以认为是一种准备好能够接受消息的指标”。

图 11