

神經系統的电活动

勃雷茲尔著

科学出版社

神經系統的电活动

勃雷茲尔著

王雨若 郑永芳 姜艾琳 譯

张香桐 校

科学出版社

MARY A. B. BRAZIER
THE
ELECTRICAL ACTIVITY
OF THE
NERVOUS SYSTEM

Sir Isaac Pitman & Sons, Ltd.

1951

內 容 簡 介

本书是勃雷兹尔所著,全书共分18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,感觉器官的电反应和分析器的电活动;最后以皮层对周围刺激的反应,脑电活动以及正常、异常人类脑电图为结束。

此书取材恰当,简单明瞭,把电生理学上的基本原理和近年来在这门学科上的重要研究成果都作了扼要的介紹,对初学电生理学的人有很大的帮助。

神 經 系 統 的 电 活 动

勃 雷 兹 尔 著

王雨若 郑永芳 姜艾琳 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街117号)

北京市书刊出版业营业许可出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1959年11月第一版

书号:1947 字数:158,000

1959年11月第一次印刷

开本:850×1168 1/32

(京) 0001—3,200

印张:6

定价: 0.88 元

譯 者 的 話

此书的翻譯是在中国医学科学院何德教授的指导下进行的，并承中国科学院张香桐教授审阅全部譯稿，糾正了許多缺点和錯誤。翻譯过程中，譯者曾屡屡得到北京师范大学汪堃仁教授的鼓励和支持，为此仅向三位教授致以衷心的感謝。

王雨若 鄭永芳 娄艾琳

1959年7月

目 录

一、神經系統生理学之概述·····	1
二、与軸突的神經活动相伴随的电变化·····	11
三、神經的动作电位·····	15
四、神經的兴奋性·····	26
五、神經干的复合动作电位·····	34
六、神經冲动的传播·····	41
七、在导电的基質中动作电位周围的电場·····	58
八、神經的电兴奋·····	66
九、突触中的传递·····	76
十、脊髓的电位·····	87
十一、刺激感官的电反应·····	99
十二、听觉系統的电活动·····	107
十三、与嗅觉及味觉相伴随的电活动·····	120
十四、视觉系統的电位·····	125
十五、皮层对周围刺激的反应·····	139
十六、脑的电活动·····	149
十七、人类脑电图·····	165
十八、异常脑电图·····	181

一、神經系統生理學之概述

了解神經系統電活動需用較本章更多的篇幅來討論有關的解剖學和生理學的知識，而本章僅作為一個複習而概述其主要構造，詳細的內容將在後面章節中根據需要而加以闡述。

組成神經系統結構的單位是神經細胞；胞體直徑常小於 $1/10$ 毫米，此直徑恰在肉眼所能見到的範圍以外。顯微鏡下所見到的典型的神經細胞包括三個主要部份：傳達沖動至細胞體的樹狀突；細胞體——接受樹狀突傳來的沖動；軸突或是纖維——從細胞體將沖動傳達至他處；三者均是細胞的固有部份，且具有一個細胞核。近百年前 Kölliker 已觀察到神經纖維及其複雜的分枝的確都是細胞本身原漿性的突出，因此得知所有纖維均與細胞體直接相連。Ramón y Cajal 的工作給以最後的證明。為了避免細胞體與整個細胞單位（包括它的纖維）概念間的混淆，故將後者通稱之為神經原（圖 1）。

神經細胞和其軸突被一層薄膜所覆蓋，薄膜的作用作為細胞化學成份和周圍媒質間的界限，其構造特性現尚未知，而其介電性（dielectric properties）知道的較多，它具有極恒定的（約為 1 微法拉/平方厘米）電容量，這與許多動物的其他組織細胞膜所具有的相同，神經膜的阻力具有較大的易變性，神經沖動通過時，有明顯的變化，這點的重要性關係到神經組織電活動性的問題，故在後面的章節中將進一步描述。

在人類和其他哺乳動物的本体神經纖維中，可以迅速的將沖動從感覺器官傳達至腦，又從腦下達至肌肉以保證機體與環境能即時協調的纖維有一脂肪性鞘覆蓋，故名之有髓神經纖維或髓鞘神經纖維。髓鞘包含具有規則排列的向心環，它由長鏈的脂類化合物分子的正切方式排列而成，這種構造用偏極光通過超顯微鏡

即可清楚看到。在交感神經系統中，节后纖維沒有明显的髓鞘。传导速度較低的內脏神經的感觉纖維或者仅复盖一层薄的髓鞘或者全无。除了軸索是由細胞体原浆延伸出来的主要突起以外，还有軸突分出許多側枝或纤细的分枝与邻近神經原造成錯綜复杂的网。周围神經的神經纖維上所复盖的有核鞘称为神經膜；此膜上隔一定距离有一紧縮中断称为郎非氏結，此結構在很早以前就被人們認為是周围神經所具有的特性，但近来在中枢神經系統中，也証明有相似于此“結样”的結構。

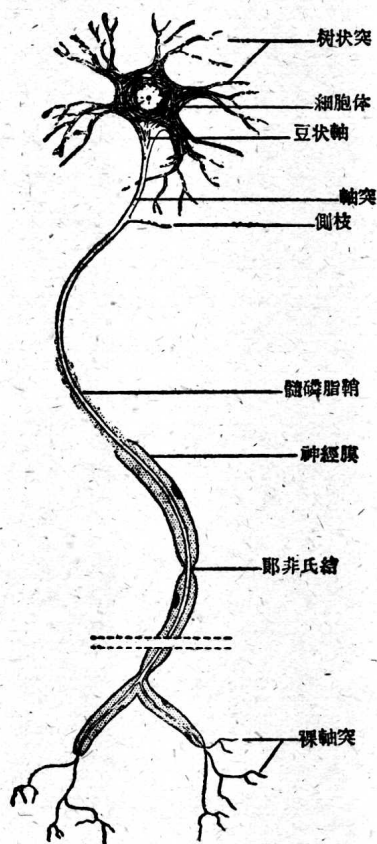


图1 神經細胞簡圖。

本书所描述之結構的图解模式，加以大体地放大。

至于軸漿的化学构造(軸突的原生質)除已知它是一硬性凝胶包含較多量的鉀,少量的鈉,一些蛋白質和很少量的氯以外,其他的成份現尚不明了。至于它的超显微結構已由 Schmitt 用电子显微镜研究發現,在軸突中有很多直径約 $600 \text{ \AA}^*$ 的神經原纖維(neurotubules); 它呈規則而无分枝的条紋状結構,在某种程度上相似于纖維蛋白,而其功能現尚不知。

人脑是由成千成万的神經原所构成,每一神經細胞均以其纖維与成百的其他神經細胞的纖維錯綜交織着。这些細胞大量地集中在脑的皮层,脑干頂端的基底节(basal ganglia)視丘底部諸核,丘脑下部以及丘脑的細胞团中。这些地方由于成百万細胞羣堆积,故至肉眼为灰色,因而名之为灰質。由于多数軸突(但不是所有的)有髓鞘复盖,故呈白色。細胞体和树状突无髓鞘复盖,則相对呈灰色。神經原間的神經胶质有支持組織的作用。有特殊細胞体和纖維径的小脑位于大脑后下方,与大脑有錯綜复杂的联系。

由皮层細胞发出和走向皮层細胞的神經纖維主要路径可分成三个主要部份:由一側脑半球至另一側脑半球的纖維,大半在胼胝体内,此纖維严格的說来是联合纖維,但此名通常应用于同側半球皮层間区的联系纖維;位于皮层較深部或仅在皮层下的纖維在数目上远較大脑任何其他型神經原为多;投射纖維是联系皮层下細胞羣与皮层的。大多数的(但不是所有的)从皮层下向皮层的传入纖維在丘脑均有其細胞站。而皮层細胞的軸突則終止于丘脑、脑干或脊髓內。

从丘脑的特殊細胞站发出的传入纖維呈扇形投射至相应的皮层中(图2)。在皮层上,这些投射区的面积是十分小的,但是其排列与机体的結構在空間模式上有着极大的相似性,例如,在上颞回的听皮层的纖維便是按照所接受的不同音調依音調的順序而排列;在同一空間模式中,靠近距状裂的視皮层邻近部份則接納从网膜邻近部份而来的纖維;又如传达肌肉位置觉和皮肤感觉的纖維

* $1 \text{ \AA} = \text{千万分之一毫米}。$

終止于沿 Ralandio 裂的局限区域内。这些区域在后中央回頂端为腿区、向下为头区、面区和底部的舌区等，这些接受本体感觉的皮层区域可在 Penfield 的图解中表示出(图3)。在这图解中用一个相适应的短人身体各个部份代表出皮层上本体感觉受納区互相間面积大小及位置的关系。

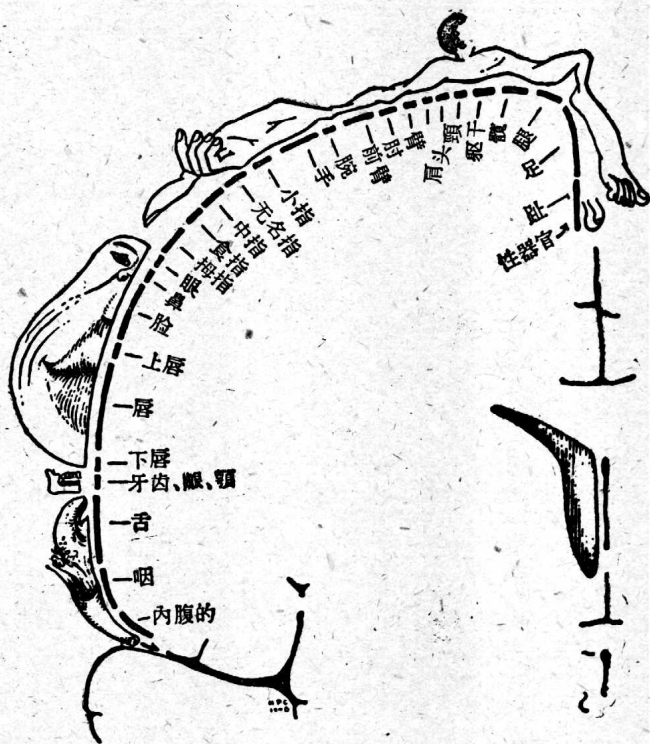


图3 后中央回中体感觉区模式。

此图是 Penfield 所设计的表示各感觉区的矮人，它具体地指出从内侧纵沟至导水管沟的后中央回中，身体各部的相应大小及其顺序。

(仿 Penfield and Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man: a clinical study of localization of function*. Macmillan, 1950)

如上所述，皮层中这些受納区是十分小的，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：听受納区(在动物)与管理竖耳的运动神经原相联系；视受納区

与控制眼球趋向于刺激源的肌肉的运动神经原相联系；后中央区通过 Ralandio 裂沟与支配相应肌肉的运动神经原相联系。Penfield 用一矮人身体各部来表征沿人类皮层前中央回的各运动区，第 4 图是复制图解。

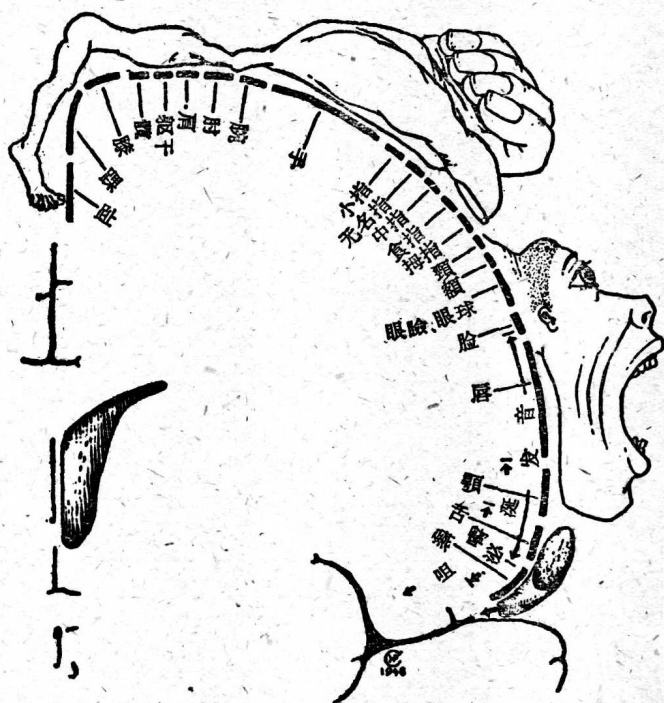


图 4 前中央回中体运动区模式。

此图是 Penfield 所设计的表示各运动区的矮人，它具体化的指示了前中央回中身体各部的运动模式。

(仿 Penfield and Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man: a clinical study of localization of function*. Macmillan, 1950)

无论如何，皮层主受纳区并非传入路径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路径各自形成二或可能三的皮肤代表区，关于这些皮层次受纳区域的位置问题，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

可观察到。至于运动皮层代表区也发现是双重的。

皮层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份，这一系统在皮层内的神经原比输出的要多一百倍。已有计算，在皮层神经原网是如此之多，以致由任何单一纤维传入之冲动都可以直接或间接地传达至各个神经原，但有些过程是由在同一时间内输入大量信号而来，这现象可由一男孩 Gerard's 的故事来说明：在课堂上他被叫起来高声地朗读后，问他已读了些什么，他惊吓地回答“我不知道，我没有听到”。

脊髓中也包含有细胞体和纤维路径，运动神经原的轴突由穿过脊髓的腹侧角支配随意肌，而它的细胞体则在脊髓柱前灰质中，这些周围轴突有的很长，如人类的坐骨神经，可以长到3英尺或更长。感觉神经原的细胞体是在脊髓外的背侧神经节中，其轴突进入背侧角（图5）。整个神经原均存在脊髓中者为不同长度的中间神经原（interneurons）。

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。植物性神经原细胞体多是聚集在脊柱两侧交感链的神经节中，在脑和腰节处由短而呈白色的有髓纤维与中枢（脊髓）联系，这系统是由植物性神经系统的交感神经所构成（图6），从这些神经节而发出之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份是副交感神经，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，故此系统的兴奋呈显著的局限性。一般这两类的植物性神经在其共同支配的器官中具有对抗的作用。

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 及其学派在交感素上以及交感副交感神经冲动的化学介质理论问题上进行了著名的研究。按照 Cannon 的法则，不论外在的作用如何，

植物性神經系統的交感神經的主要機能是維持內在環境的穩定，亦即 Claude Bernard 所謂的“體內環境”，而副交感神經則是保護，恢復和貯存機體的資源。

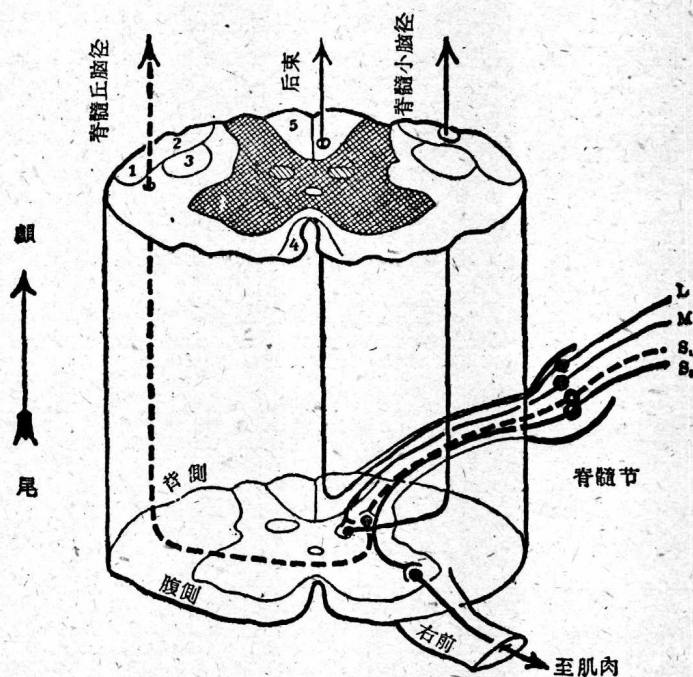


图5 以脊髓切面来图解通过背根之輸入纖維的入口。

短聯合神經原及交感輸出纖維均未被指出。

(仿 Bing and Haymaker, Regional Diagnosis of the Brain and Spinal Cord. Mosby, St. Louis, 1940)

無論何處，細胞間的通路或二個神經原間的聯系是明顯地有一間隙，因此，在脊椎動物中已知從一神經元至另一神經原間無神經組織的連續，這間隙名之為突觸 (synapse)。此名是 Sherrington 在描寫一神經原軸突的最終分支與另一神經原樹狀突間交錯聯絡的解剖構造時第一次應用。由於每一軸突可分成許多纖維，而每一神經細胞又具有許多樹狀突，故任何單一神經原則可與許多其

他的神經原相互錯綜地联系着。

成为脑，脊髓和周围神經原基本构造的相互联系的广大神經原网的机能是将信号从身体一部份传达至另一部份。Vesalius 以后的四百年关于神經冲动的推测，生理学家虽不象以前那样焦急地討論是否它是沿神經某些空的管道传达或是通过神經固体物质传达，但关于它的問題仍一直在爭論着。

当 1840 年时 Du Bois-Reymond 在柏林的工作发表后，使此問題向前大迈一步，他指出神經冲动常伴随有神經电位的改变，而这电效应的特性則是本书討論的主题。

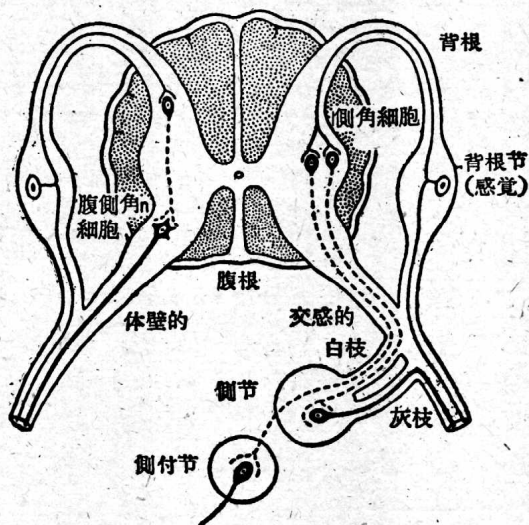


图 6 脊髓中自主神經的联接。

(仿 Gaskell, in Macleod 重引 Physiology and Biochemistry in Modern Medicine. Mosby, St. Louis, 1941)

参 考 文 献

- BING, R., and HAYMAKER, W. *Regional Diagnosis in Lesions of the Brain and Spinal Cord*. Mosby, St. Louis, 1940.
- BUCY, P. D. *The Precentral Cortex*. Univ. Illinois Press, 1949.
- CANNON, W. B., and ROSENBLUETH, A. *Autonomic Neuro-Effector Systems*. Macmillan, 1937.
- DALE, H. H. "Transmission of nervous effects by acetylcholine." *Harvey Lectures*, 1937. 32. 229.
- ELLIOTT, T. R. "On the action of adrenaline." *J. Physiol.* 1904. 31. 20.
- FULTON, J. F. *Physiology of the Nervous System*. Oxford Univ. Press, 1949.
- KRIEG, W. J. S. *Functional Neuroanatomy*. Blakiston, 1942.
- LORENTE DE NÓ, R. *A Study of Nerve Physiology*. Rockefeller Institute, 1947.
- MACLEOD's *Physiology and Biochemistry in Modern Medicine*. Mosby, St. Louis, 1941.
- METTLER, F. A. *Neuroanatomy*. Mosby, St. Louis, 1948.
- PAPEZ, J. W. *Human Growth and Development*. Cornell Co-operative Society, 1948.
- PENFIELD, W., and RASMUSSEN, T. *The Cerebral Cortex of Man. A clinical study of localization of function*. Macmillan, 1950.
- RAMÓN Y CAJAL, S. *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*. Paris. Maloine, 1909.
- RANSON, S. W. *The Anatomy of the Nervous System*. Saunders, 1947.
- RASMUSSEN, A. T. *The Principal Nervous Pathways*. Macmillan, 1932.
- SCHMITT, F. O. "Morphology in muscle and nerve physiology." *Biochim. et. Biophys. Acta*. 1950. 4. 68.
- SHERRINGTON, C. S. *The Integrative Action of the Nervous System*. Cambridge Univ. Press, 1947.
- WRIGHT, S. *Applied Physiology*. Oxford Medical Publications, 1947.

二、与軸突的神經活动相伴随的电变化

神經冲动并不是一股电流，它是沿着神經纖維迅速地运动着的神經活动的波，并且伴随有电位的变化。神經冲动的传播所需要的能量是来自神經本身，而不是来自刺激。神經活动的波往往是通过树突或感觉纖維进入神經細胞体，然后沿着軸突传播；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靜止部位較負。因此，如果放一对記錄电极在悬挂在空气或其他任何不导电的介质中的离体神經上（如图 7），当冲动到达第一个电极（A）时，任何适当的記錄仪器就能从纖維表面記錄出一个突然的負电位变化，因为这时候，它的电位負于第二个电极（B）。当冲动走向电极（B）时，这时它就負于第一个电极，仪器中就通过一个相反方向的电流。极性的显然顛倒是由于电极系連接在記錄仪器的相反的輸入端上。

当負电位变化发生在第一个电极时，在記錄上出現一个向上的曲綫¹⁾，接着，当第二个电极負于第一个电极的时候，就出現一个向下的曲綫，也就是第一个曲綫的倒置的鏡影。負相和正相之間的时间間隔决定于冲动自第一个电极走向第二个电极所需的时间，也就是决定于它們之間的距离以及神經的传导速度。如果两个电极很靠近，双相記錄的两个电波就部份地重迭起来了。

第一个电极的負电位变化是冲动到达神經的这一部位的电信号，它們的記錄就是大家所知道的神經的动作电位。如果将与第二个电极相接触的神經部位夹坏或用其他方式損伤，我們就能够单独研究冲动經過第一个电极时所发生的反应而避免以后經過第

1) 电生理学家通常使用这样的接連記錄仪器的方式：当处于組織的活动部位的电极負于不活动部位的电极的时候，所得的記錄是向上的曲綫。这不过是一种习惯，而且是与物理科学的习惯相反的。

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

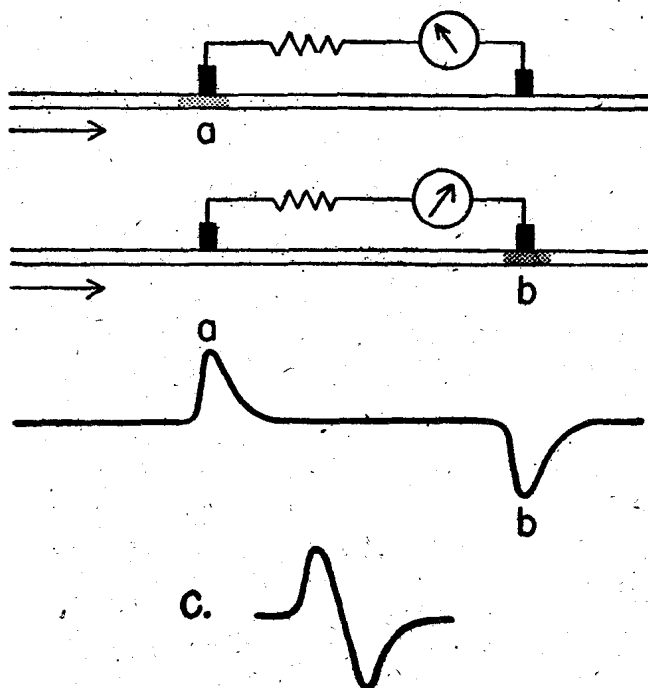


图7 在不导电的介质中神经冲动的通过。

这是神经冲动先后经过一对与神经相接触的记录电极时所得的记录。当两个记录电极互相靠拢的时候，所得记录为C，出现双相波的图形。注意上面两个图的横坐标代表电极间的距离，下面两个图的横坐标则表示时间的经过。

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。

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。薄膜两侧的电位差只不过大约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