

肌肉和神经系统 普通生理学

И. С. БЕРИТОВ 著

人民卫生出版社

肌肉和神經系統 普通生理學

И. С. БЕРИТОВ 著

何瑞榮	谷先陽	周衍椒	譯
徐有恆	陳拱詒	喬健天	
徐 鈐	劉鍾毅	王子棟	
何瑞榮	陳拱詒	徐 鈐	校
喬健天	劉鍾毅	谷先陽	
何 瑞 榮	審 校		

人 民 衛 生 出 版 社

一九六三年·北京

內 容 提 要

“肌肉和神經系統普通生理学”卷1是由俄文1959年版譯成。編者別里托夫院士在文中对肌肉和神經的生理学問題作了全面而深入的闡述,并收集了广泛的文献資料,用自己的研究成果对肌肉系統、外周神經系統、植物神經系統的生理学中某些爭論的問題,提出了独特的見解。另外,有关电生理学問題、肌肉和神經系統生理学的新进展問題在文內也得到了充分的反映。生理学方法也在日益广泛应用于临床实践,因此本书对生理学的教学、科研人員以及各科临床医师、医学院学生都是一本有价值的参考书。

И. С. БЕРИТОВ

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЕЧНОЙ И НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Том I

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА
ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА
(СОМАТИЧЕСКАЯ И ВЕГЕТАТИВНАЯ)

ТРЕТЬЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ ИЗДАНИЕ

МЕДГИЗ—1959—МОСКВА

肌肉和神經系統普通生理学

开本: 787×1092/16 印張: 29⁶/₈ 插頁: 4 字数: 1694 千字

何 瑞 榮 等 譯

人 民 卫 生 出 版 社 出 版

(北京書刊出版業營業許可証出字第〇四六號)

• 北京崇文區綏子胡同三十六號 •

人 民 卫 生 出 版 社 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 • 各地新华书店經售

統一書号: 14048·2728

1963年7月第1版—第1次印刷

定 价: 4.60 元

印 数: 1—3,800

前 言

此次“肌肉和神经系统普通生理学”的新版，距第二版已有十年之久了。在这段时间内，苏联和国外的许多实验室已对普通生理学的许多问题作了极其深入和全面的研究。我所指的是肌肉收缩的起因、肌肉的弹性和可塑性、突触部位兴奋的传递、兴奋在神经纤维上的传布、植物性神经系统的生理特征、无脊椎动物的运动协调、中枢抑制和易化、中枢神经系统的自发活动、脑干和大脑皮层的生物电流以及建立条件反射时所形成的暂时性神经联系的形态学和生理学基础。上述诸问题大多数是以全新的方法研究的，特别是显微生理学和示波描记分析的方法获得了广泛应用，从而得以研究由单一肌纤维和神经纤维或神经细胞所导出的生物电流。因此，“肌肉和神经系统普通生理学”的这一新版是经全部重新修订后出版的。许多章节几乎都重新写过，并增添了一些新章节。

早在1937年出版的本书第一版内，我就力图将各种器官或组织的机能性质同它们的结构联系起来。在新版内，对结构方面的资料作了较为广泛的介绍。补充资料的增添，是同肌肉和神经细胞及纤维的微细结构方面的很多发现有关的。在中枢神经系统微细结构的研究方面，作的特别多。这些新资料尚未反映在现代组织学的教本和参考书内，因此在新版中我不得不引用许多新的组织学插图。

生物化学和生物物理过程的研究，在最近十年内也有长足的进步。这些研究特别涉及活的原生质内部所进行的那些过程。新的事实材料，导致对活细胞内的生物过程有新的理解，对收缩过程和生物电现象有新的理解。当然，在叙述这些问题时，我也不得不作许多改动。

脊椎动物的胚胎发生和胎后发育的研究，以及无脊椎动物比较生理学的研究，为肌肉和神经系统的普通生理学提供了许多新颖而有意义的资料。在本版内，这方面的报导已有所增多，并且从机能的系统发生和个体发生的观点加以概括。

在不同实验室内很难找到一个问题是在同一观点下从事研究的。不仅在所获得的事实结果方面，而且在对它们的理论解释方面，都往往有重大的分歧。我不能不考虑到这种情况，并且不能满足于仅仅阐述某一实验室的资料。在新版中，我也不限于描述各个研究者的观点及其所获得的事实；而且，在各个原则性问题上，我还申述了能反映我多年工作经验的我自己的观点。象前二版一样，我力图公正地报导每一实验室的重大成就，然后试图以我所搜集的全部资料为依据，对它们作出我深信是科学的解释。

由于本书的新版有重大的修改和补充，所以篇幅有显著增加，参考文献也大为增多。但本书的一般特征，全书的指导思想和目的性，基本上依然未变。本书的宗旨是在使年轻的生理学专家熟悉肌肉和神经生理学基本问题的现状，并使之习惯于批判地对待无论那个实验室所提供的全部事实材料以及无论何人所发表的理论解释。

方法学的知识和实验布置的描述，将有专书出版，这是不同于前二版的。

插图资料在新版中也有显著更动。许多肌动图和电描记图已由另一些能更精确地反映神经-肌肉过程的插图所替代。这些肌动图和电描记图(示波图)中有很大部分，是我们在专为本书的新版而布置的实验中所获得的。在这个繁重的工作中，蒙我的同事们，特

别是 М. Гогава 和 А. Ройтбак 给予了很多帮助。

修订过程中，曾考虑了 Д. С. Воронцов 教授和 Д. Г. Квасов 教授在对本书前一版卷 1 的书评中所提出的许多宝贵的批评性意见。修订以后，承 П. А. Кометиани 和 А. Ройтбак 教授予以审阅，提出了许多宝贵的指示。

我谨对上述诸同事的大力协助，致以谢忱；并感谢绘图员 А. Ф. Гветадзе 在制备插图方面的卓越工作。

伊·别里托夫

1956 年 3 月 1 日

(何瑞荣译)

目 录

前言

第一篇 肌肉系统普通生理学 1

第一章 骨骼肌结构的一般知识 1

横纹肌纤维的显微结构 1

肌原纤维 2

肌肉的结构 5

肌纤维内的运动神经末梢和运动终板 5

神经-运动单位的分类 7

温血动物骨骼肌的个体发育 8

第二章 兴奋性——肌肉组织的基

本特性 10

活的兴奋系统、兴奋性、兴奋和刺激的

一般概念 10

应激性 11

兴奋性 11

杜薄-雷蒙刺激法则 13

利用时 13

强度-时间曲线 14

侯魏格和努斯脱电刺激法则 14

肌组织的刺激物 16

兴奋性大小的测定 17

时值是兴奋性的尺度 18

肌肉的固有兴奋性 19

第三章 肌肉的收缩机能 22

肌肉收缩时形状的变化 22

收缩时肌原纤维的变化 22

肌原纤维的本态 24

乳酸和磷酸的来源以及它们在收缩过

程中的作用 25

三磷酸腺苷和肌动球蛋白以及它们在

收缩过程中的作用 27

肌肉收缩后舒张的起因 30

与化学过程有关的肌肉容积的变化 31

肌肉收缩的理论 32

单收缩 35

肌肉收缩的潜伏期 37

强直收缩 38

强直收缩的起因 39

肌杂音和肌纯音 41

机械效应的分级渐进性 42

同一动物各肌肉的不同收缩能力 43

同一肌肉的不同区域的收缩能力 43

第四章 肌纤维的弹性、可塑性及

收缩性 47

肌纤维的结构特点 47

骨骼肌的可塑性和伸展性 48

肌肉各组成部分的弹性 49

横向的弹性 51

无收缩的主动紧张 51

伸展引起的收缩能力的改变 52

肌肉各部分之间相互的机械作用 53

骨骼肌的可塑性 54

肌肉的固有紧张 56

攀缩 59

攀缩的起因 61

冷血动物的紧张性或类紧张性收缩 64

哺乳动物肌肉的紧张性收缩 69

紧张性和强直性肌肉与乙酰胆碱的关

系 71

胚胎期内温血动物收缩机能的发展 74

类紧张性收缩的起因 75

强直性纤维的类紧张性收缩 77

第五章 活的兴奋系统的结构 80

肌浆的结构 80

活系统结构的事实资料 81

活系统的物理-化学特征 82

胶粒相与胶粒间相的相互作用 83

第六章 基本生物学过程 85

关于基本生物学过程的概念 85

基本生物学过程的特征 86

基本生物电流及其起因 89

基本生物电位的大小 91

兴奋系统的微电位 91

损伤电流 92

Насонов 关于损伤电流起因的看法 93

活组织电动势起因的膜学说 95

Bernstein 的膜学說	95	阶梯現象	144
外界因素对基本生物学过程的影响	96	强直刺激后兴奋性的升高	145
环境和基本生物学过程	97	单收缩的强直后加强的起因	149
第七章 兴奋的类型	99	兴奋性与生理性静止	151
兴奋的一般概念	99	第十章 疲劳	152
肌肉的非递减的传布性兴奋	99	一般概念	152
肌肉的递减的传布性兴奋	101	疲劳期間肌肉中的理化过程	153
不应期的概念	101	疲劳的基本因素	154
“全或无”定律	102	疲劳期間兴奋性的变化	156
引起兴奋的外界条件	103	疲劳时收缩的变化	157
引起兴奋的内部条件	103	机械效应特殊变化的起因	158
兴奋电流的一般概念	104	用单一感应电震刺激运动神經时肌肉	
传布性兴奋电流的起因	105	的疲劳	160
从生物电的薄膜学說来看兴奋电流	106	运动神經受强直刺激时的肌肉疲劳	162
最近修正的兴奋电位起因的薄膜学說	108	肌肉的无疲劳活动	162
兴奋电流的生物学意义	109	长期刺激运动神經时紧张肌的疲劳	164
传布性兴奋的特征	109	第十一章 肌肉的作功	165
兴奋系统的局部变化和局部收缩	112	一般概念	165
强直肌纖維中的局部兴奋	113	肌肉和机器	167
兴奋过程的系統发生	116	肌肉机械功的大小	167
肌肉上的传布性兴奋的研究方法	117	肌肉的绝对力量	168
第八章 肌肉的传布性兴奋过程	119	锻炼对肌肉作功的影响	169
肌肉的电效应	119	劳动中的机械功	170
节律性效应	122	肌肉活动的生物化学	170
兴奋电流和收缩	123	肌肉的神經区和无神經区中的生化过	
收缩电流和攀缩电流	126	程	173
兴奋过程的持續時間	129	第十二章 肌肉的热效应	175
兴奋过程的强度	129	一般概念	175
兴奋的临界节律和良性节律	129	初期产热	176
灵活性	130	初期产热的起因	176
绝对不应期和相对不应期的持續時間	132	恢复期产热	177
不应期和兴奋周期的节律性	132	肌肉被动伸展和縮短时的产热	178
不应期和机械效应	133	不同条件下的肌肉收缩的产热	179
兴奋在肌纖維內的传导	135	研究产热的方法	180
兴奋传导速度的測定	135	第十三章 心肌的普通生理学	181
兴奋沿肌纖維传导的速度	135	心肌的解剖和生理特点	181
兴奋的传导与收缩过程的传布	137	心脏的电活动	183
兴奋系统的数量、兴奋性、兴奋与传导		心肌的传布性兴奋定律	184
之間的相互关系	138	心肌兴奋性的增高	186
无脊椎动物橫紋肌的兴奋	138	心肌的强直收缩	186
第九章 刺激时兴奋性的升高	141	心肌的自动性活动	187
兴奋性升高的概念	141	心脏自动性活动的起因	188
閾下刺激时兴奋性的升高	143	心脏激素	189

第十四章 平滑肌的普通生理学···	191	时值作为神经兴奋性的尺度·····	243
平滑肌組織的結構·····	191	神经的从属时值·····	245
平滑肌的兴奋和兴奋性·····	194	适应现象或调节现象·····	246
兴奋的传导·····	197	第三章 局部兴奋·····	250
肌纤维之间的兴奋传递·····	198	基本生物学过程期间和兴奋时神经纤	
平滑肌的机械效应·····	198	维兴奋系统的状态·····	250
收缩的潜伏期·····	202	神经基本生物学过程的局部变化或局	
兴奋定律和不应期·····	202	部兴奋的一般概念·····	251
可塑性和固有紧张·····	203	无脊椎动物的局部兴奋·····	251
平滑肌的“掣子”作用·····	206	有髓神经纤维的局部兴奋·····	253
平滑肌的自动性活动·····	208	有髓神经的自发性局部过程·····	255
自动性活动的起因·····	208	局部电位与传布性兴奋电位的关系···	255
第十五章 肌肉组织的死亡·····	213	第四章 传布性兴奋·····	258
一般概念·····	213	传布性兴奋时神经兴奋系统的状态···	258
三磷酸腺苷在肌肉僵硬中的作用·····	213	兴奋的潜伏期·····	258
乳酸和磷酸在僵硬现象中的作用·····	213	传布性兴奋过程的强度和持续时间···	258
肌僵硬产生的条件·····	214	传布性兴奋的分级渐进性·····	255
兴奋性和僵硬·····	215	非波动的连续信号作用的假说·····	257
濒死时肌浆中的生物化学变化·····	216	兴奋的传导·····	257
肌肉僵硬的终止·····	216	兴奋传导的机制·····	258
人为的肌僵硬·····	217	郎飞氏结在兴奋传布中的作用·····	259
第二篇 脑脊髓外周神经系统普通生		从薄膜学说的观点看神经兴奋的发生	
理学·····	219	和传布·····	270
第一章 神经系统的结构·····	219	最近修正的神经兴奋的薄膜学说·····	272
神经系统的成分·····	219	传导速度·····	274
神经原纤维·····	221	神经兴奋传导速度的测定·····	276
低等无脊椎动物的神经突起·····	223	对单一刺激的多次兴奋·····	276
突触·····	224	不递减的兴奋传导·····	277
神经元学说的概念·····	226	兴奋的递减传导·····	279
神经元学说的解剖学与生理学的论证···	228	神经纤维兴奋的绝缘传导法则·····	281
神经毡学说·····	230	神经原纤维在兴奋传导中的作用·····	282
神经毡学说的批判·····	232	兴奋的节律性本态·····	285
脊椎动物神经丛的胚胎发育·····	235	兴奋的最高或临界节律和良性节律···	285
外周神经系统与中枢神经系统的划分···	235	绝对和相对不应期·····	287
第二章 神经干的兴奋性·····	238	关于不应期内的局部兴奋·····	289
神经的兴奋性·····	238	兴奋节律转变的起因·····	290
神经的自然兴奋·····	241	相对不应期内的时值·····	291
定电流刺激·····	241	递减地传导兴奋的神經的绝对不应期	
化学刺激·····	242	和相对不应期·····	291
钠离子的作用·····	242	神经的超常兴奋性·····	292
温度刺激·····	243	痕迹负电位或兴奋的负后电位·····	294
机械刺激·····	243	阈下刺激时的兴奋性增高·····	296
感应电震刺激·····	243	神经的阶梯现象·····	297

强直性单收缩·····	298
神經干內各神經纖維的相互作用·····	299
第五章 神经在长时期活动时的生	
理学和物理化学变化·····	307
神經疲勞的一般条件·····	307
神經的相对疲勞·····	307
在兴奋时和靜止时神經的物質代謝·····	309
神經的产热·····	311
兴奋是一个氧化过程·····	313
神經干的彈性和可塑性·····	313
神經干的机能状态对其伸展性的影响·····	314
长期强直刺激对神經的伸展和今后的	
縮短的影响·····	315
神經外膜在神經干的彈性中的作用·····	316
拉长对神經的生理学性质的影响·····	316
长时期兴奋对神經的物理性质的影响·····	318
长时期刺激对神經纖維結構的影响·····	319
第六章 神经肌肉接头的普通生理	
学·····	321
骨骼肌的神經区的特征·····	321
运动終板的兴奋·····	322
神經末梢的兴奋·····	326
終板的不应期和兴奋性升高·····	327
运动終板的疲勞·····	327
运动終板的时值·····	329
等时性·····	329
脊椎动物体内兴奋自神經传递至肌肉	
的机制·····	330
神經肌肉接头的机能灵活性·····	331
无脊椎动物体内兴奋自神經传递至肌	
肉的机制·····	333
脊椎动物骨骼肌中神經兴奋的化学传	
递学說·····	336
第七章 不应期在神经肌肉标本活	
动中的意义·····	344
神經肌肉标本的良性和劣性效应·····	344
刺激頻率加快时劣性收缩的起因·····	346
神經在劣性状态时的物質代謝·····	349
刺激强度增加时劣性收缩的产生·····	349
劣性期間肌肉收缩的产生·····	351
运动終板的劣性状态·····	353
終板在神經肌肉标本劣性效应中的作	
用·····	354

神經和肌肉同时发生的劣性状态·····	354
緊張肌的良性和劣性效应·····	356
螯虾的神經肌肉标本的良性和劣性效	
应·····	357
Введенский 关于劣性状态产生起因的	
看法·····	358
第八章 間生态·····	359
死亡过程的特征·····	359
間生态的发展時間·····	362
間生性神經的基本机能改变·····	364
神經干間生区域内的兴奋递减現象·····	365
間生态区域的疲勞·····	366
致間生动因影响下的兴奋性增高·····	367
間生态区域的电活动·····	367
間生态的結構(物質)基础·····	369
間生态各期內特殊效应的起因·····	371
Введенский 对死亡过程或間生态的看	
法·····	372
間生态是一种抑制和劣性状态·····	373
神經的間生区域对邻接的非間生区域	
的影响·····	374
运动終板的生理性間生态·····	375
肌肉的間生态·····	376
单一刺激时的反常期·····	379
第九章 电流对神经肌肉系统的作用	
·····	382
定电流的极性作用·····	382
生理的电緊張·····	383
物理的电緊張·····	385
生理性电緊張現象的起因·····	386
Вериго 关于生理电緊張起因的看法·····	387
Шеминский 現象·····	388
Введенский 的周圍电緊張·····	389
Pflüger 收缩法則·····	391
感应电震的电緊張作用·····	392

第三篇 植物性神经系统普通生理

学·····	395
第一章 植物性神经系统的解剖特	
征·····	395
一般概念·····	395
交感与副交感植物神經系統·····	399
研究植物性神經系統的烟硷法·····	400
第二章 植物性神经系统的生理特	

征	401
节前纖維的生理特征	401
节后纖維的生理特征	402
交感神經节的生理特征	404
交感神經节的化学刺激	408
交感神經节中的兴奋传递	408
关于交感神經节内持續性負波动的起 因	409
关于交感神經节内正波动和兴奋性降 低的起因	409
交感神經节内兴奋节律转变的原因	410
关于交感神經节内兴奋的化学传递	411
植物神經系統效应器中的总和現象	415
关于植物性神經系統的良好与劣性效 应	416
物質代謝	416
第三章 交感系统与副交感系统的	
拮抗作用	418
一般概念	418
肾上腺在交感神經支配中的作用	420
植物性器官对某些毒物的拮抗关系	421
植物性器官兴奋和抑制活动的化学本 質	422
植物神經系統活性物質作用的特征	426
活性物質通过血液的扩布	426
活性物質的作用机制	427
植物性神經系統效应器中兴奋的化学 传递學說的探討	428
第四章 交感神经系统的营养机 能	434
营养机能的一般概念	434
内环境的概念	435

植物神經系統对成年动物物質代謝的 影响	435
摘除交感神經系統对成年动物的影响	436
摘除交感神經系統对幼年动物的影响	437
交感神經系統对神經組織再生的影响	437
植物神經系統对組織的营养性作用的 机制	437
調节組織物質代謝的介質	438
Л. А. Орбели 关于交感神經系統的 适应性营养机能的學說	439
Кибяков 关于交感神經系統营养机能 的看法	441
第五章 交感神经系统对骨骼肌的 紧张运动性作用和营养性作 用	443
骨骼肌的交感神經支配	443
交感神經系統对疲劳肌肉的作用	445
对疲劳肌肉的交感效应的体液机制	446
第六章 关于植物性神经系统的 特殊机能	452
一般概念	452
关于交感神經节在植物性器官中的作 用	452
交感神經节的基本机能	453
节前性假反射	453
节后纖維的假反射	454
传入神經的軸突反射	454
植物神經系統的緊張性活动	454
交感神經系統对保持內环境恒定的作 用	455
植物神經系統副交感部分的基本机能	456

第一篇 肌肉系統普通生理学

第一章 骨骼肌結構的一般知識

横纹肌纤维的显微结构 肌细胞或肌纤维是横纹肌的基本形态学成分。人类的肌纤维呈程度不等的细长絲状，粗10~100微米，长达5.3~12厘米。纤维的两端较尖。但也有些纤维是一端较粗而另一端较尖的。这种粗大的末端在肌肉的腱端特別多。每一肌纤维均被包在称为肌纤维膜(图1, A)的极薄而透明的弹性膜内。当肌纤维收缩时，肌纤维膜完全随着肌纤维的形状而改变。按照一些学者的意见，肌纤维膜是肌肉原生质的产物，而按另一些学者的意见则认为它是把肌纤维联合起来的结缔组织的产物。

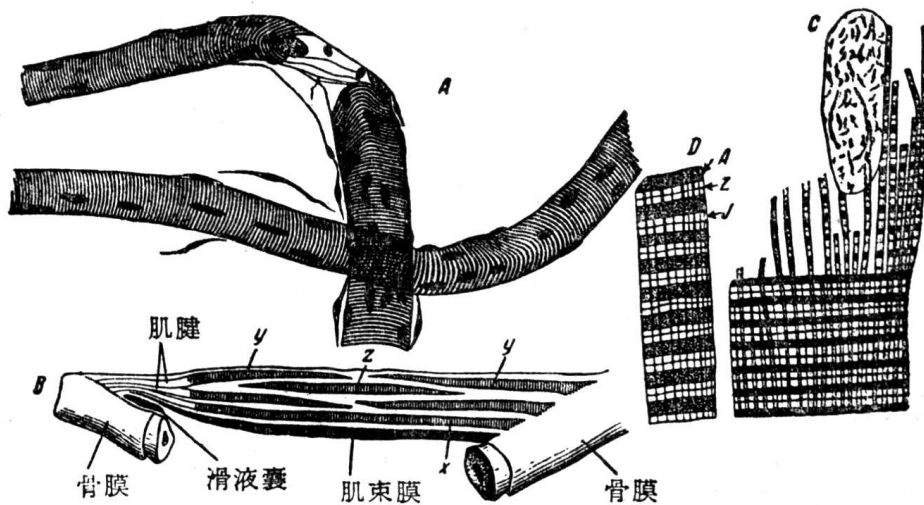


图1 横纹肌的组织学标本

A—两条核已染色的人类肌纤维；上条肌纤维的中部受到压挤，在这里可看到肌纤维膜；在肌纤维之间可看到结缔组织细胞。放大250倍。B—表示肌肉同骨骼之间的联系的模式图；x一起始和终止于腱的肌纤维，由腱附着于骨骼；y—仅以一端终止于骨骼的肌纤维；在这种肌纤维之间，有二端终止于肌肉本身内的肌纤维。C—人类肌纤维的肌原纤维；D—肌原纤维束；这里有暗宽的带(A)—各向异性物质；明带(I)—各向同性物质；把各向同性物质分成二半的细黑带(Z)，是两个相邻的肌原纤维节之间的交界线。放大2,100倍。在肌原纤维交界处的纵行暗带，形成纵纹。

(依 Levy, 引自 Maximow)

肌细胞内部，含有原生质性物质，即肌浆；此外，还有细的肌原纤维。在生活的肌纤维内，肌浆在显微镜下是同质性的；但在固定和染色的标本上，肌浆内有网状结构。肌浆的原生质网极为稠密，特别是在它同神经末梢的纤维网相汇合处最为明显。原生质网的终末分支同肌原纤维的各向异性物质紧密毗连。距离神经纤维穿入肌肉处愈远，肌浆网也愈稀疏，而其轮廓也愈不明显(图2)，但甚至在肌原纤维之间还能看到它。这种肌浆网首先由荷兰组织学家 Boeke(1)加以描述，并称之为终末外网(перитерминальная сеть)。嗣后，其他一些组织学家，如 Лаврентьев(2)也曾描述过它。

以后，在肌浆内发现由糖原、类脂质和蛋白质所构成的各种性质的颗粒状包含体。

在高等脊椎动物的肌纤维中，核通常位于肌纤维膜下。每一个核均被肌浆所包围。这些核被认为是营养中心。在两栖类、鸟类和昆虫类，肌细胞核通常均沿着肌纤维的轴心排列而位于肌原纤维之间。在运动神经末梢部，有雪旺氏细胞核的积聚，它与肌细胞核略有不同(图2)。

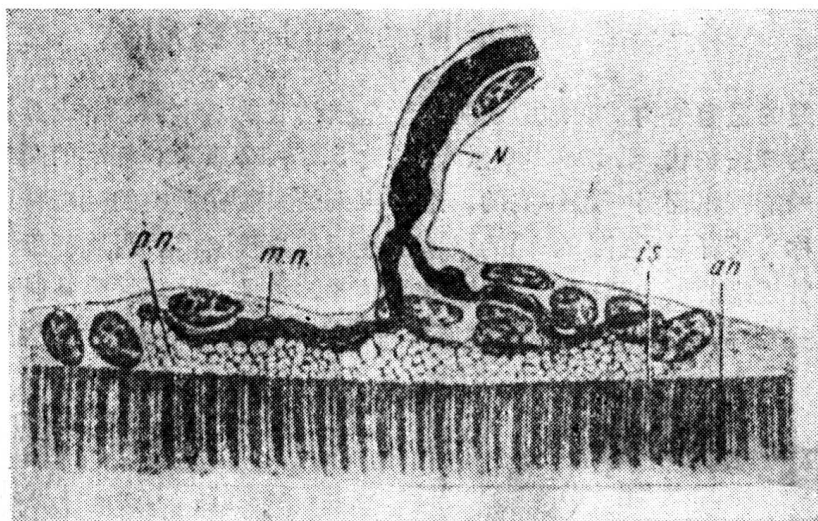


图2 蝙蝠肌纤维内的运动神经末梢

N—神经纤维，它的分支形成神经原纤维网(m.n.)。这个网的染色较深，并同染色较浅的终末外网(p.n.)相连接；an—各向异性物质；is—各向同性物质(依 Boeke)。

肌原纤维 肌原纤维沿着纵行的肌纤维的一端延伸至另一端。它们极细，为1.0~1.7微米；而位于肌原纤维之间的肌浆层则更细，约0.5微米，这就形成了肌纤维的纵纹。但在活的肌纤维内，这种纵纹并不能象横纹那样清楚地看到，而后者则是由肌原纤维的复杂结构所造成的(图1, D和C)。每一肌原纤维都是由无数彼此相接的、完全同样的短的小柱所组成的圆柱。肌原纤维的每一个小柱节都是一个三棱体。每一节的中央盘较其边缘盘为暗，且折光性较强。中央层呈各向异性(A)，具有重折光的特性；外周层则是各向同性的(J)——具有单折光性。在明盘(或称明带)同其相邻的节的明带相接触的部位，还看到一条将二个明带隔开的细线，叫做Z带(或称Z盘，图1, D)。据推想这带是由胶原物质组成的；它对二个相交接的小柱来说，显然起着支架和隔离器的作用(Höggquist, 3)。位于一条肌纤维内所有肌原纤维同一水平上的小盘，把肌纤维分成许多高约2.0~2.5微米的小柱；在一条长50毫米的肌纤维上，这种小柱数达25,000个。在显微镜下所看到的横纹肌肌原纤维特有的横纹(图1, D和C)，是由暗带和明带交替存在所引起的。无论在已死亡的染色的肌肉上，或是在活的肌肉上，均能清楚地看到肌原纤维的这些组成部分(Buchthal 和 Lindhard, 4)(图3)。

在某些动物，中央暗带又被具有各向同性物质的明盘分成均等的两半(Eugelmann, 5)。通常，肌原纤维在肌纤维内的分布是这样的，各个肌原纤维的明盘位于同一水平上。明盘与暗盘交替存在，造成了整个肌纤维的横纹。只有在所谓的红肌中，才不是全部明盘和暗盘均位于同一水平上，因此红肌无完整的横纹。

各向异性盘和各向同性盘的高度，在各种动物是不同的。至今所研究过的脊椎动物中，两盘总高约3微米；蛙肌各向同性物质和各向异性物质之比等于1左右。在昆虫类牙

虫的肌肉内,这两盘总高度为5~12微米,而各向同性物质与各向异性物质之比小于0.2 (Hürthle,*6)。

许多实验室近年来对横纹作了详尽的研究。Szent-Györgyi(7)试图证明肌原纤维的节状结构系一种错视。但这种观点看来是错误的。电子显微镜、位相显微镜和偏振光显微镜的资料表明,肌肉的横纹既不是错视,也不是伪迹,而是由收缩性蛋白质不均匀分布引

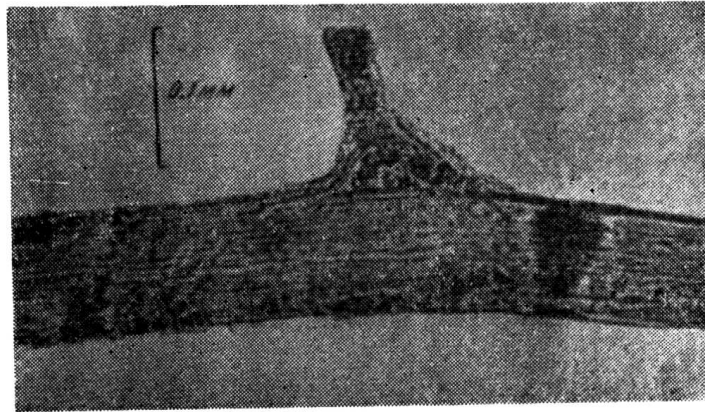


图3 带有运动终板的离体活肌纤维的显微摄影图

取自蛙的白肌,内收大肌(m. adductor magnus)。纤维直径80微米。

运动终板右方的黑斑,系由空气泡引起(依 Kuffler)。

起的(Перри, 42)。在所研究过的肌原纤维中,各向异性盘主要由肌球蛋白组成,而各向同性盘则主要由肌动蛋白组成 (Bailey, 43)。各个肌球蛋白性、肌动蛋白性和胶原性细丝——肌丝——在肌原纤维内有一定的空间分布(Hanson 和 Huxley, 44)。

用电子显微镜研究肌原纤维表明,每一肌节由宽50~250埃(Å)的极细的丝组成,这些细丝同肌原纤维轴平行,贯通各向异性物质和各向同性物质而无中断。各向异性盘与各向同性盘的主要差别是,前者由比较致密的物质组成。在肌节之间的境界区,呈致密的无定形物质的外观。有根据确信,钙、镁和钾主要位于各向异性盘内。基于肌原纤维内蛋白质浓度极高,因此设想肌原纤维内的细丝主要是由肌动蛋白和肌球蛋白构成的,并把它称之为肌动球蛋白细丝(Schmitt 及其同事们, 8)。

胚胎期的肌细胞——成肌细胞,缺乏肌原纤维。肌细胞内的肌原纤维是作为肌浆的生命活动的产物而逐渐产生的,最初表现为排列不规则的、无横纹的短丝。随着时间的过去,它们的数量增加,纤维延长起来,并出现有规则的小束,和具有横纹(图4)。值得指出的是,在组织培养的条件下,肌纤维起初变形成为分化很低的原浆细带,具有大量的核;此时肌原纤维消失。随后肌原纤维又重新出现。在肌合体细胞(миосимпласт)的同质性的细胞浆内,开始出现软弱而不太明显的原纤维,后者再逐步成为极粗的原纤维。原先光滑无纹的肌原纤维,较晚才获得具有各向异性盘A和各向同性盘J的横纹。以后在各向同性带的中段出现一小横带,即Z盘(Хлопин, 9)。

横纹肌含有两类纤维。其中一种纤维通常较细、富于肌浆、核大而肌原纤维少;肌原纤维以3~10根在一起而成组地分布,在各组之间有比较厚的肌浆层。在横断面上,这些肌原纤维组称为康海姆氏(Cohnheim)区(或称肉柱——译者)。在肌浆较少而通常较粗的另一类纤维中,肌原纤维较粗大;它们沿着肌纤维的整个直径均匀地分布(Cameron, 10;

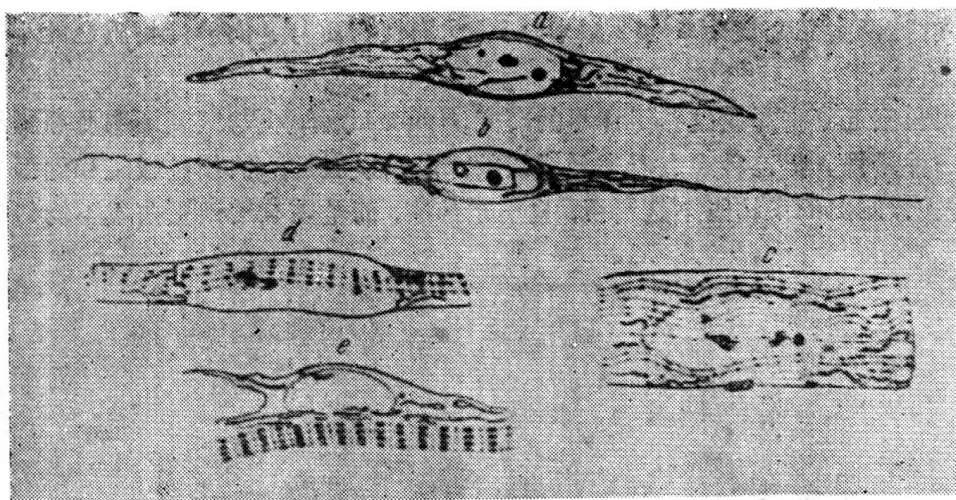


图4 鸡胚成肌细胞内肌原纤维的发育

a—60小时鸡胚的成肌细胞；b—70小时鸡胚的成肌细胞；c—124小时鸡胚的成肌细胞，此时开始出现肌原纤维的分节；d和e—后期发育阶段（依 Dusberg, 引自 Maximow）。

Fürlinger, 11)。富于肌浆的第一类肌纤维呈红色。含有大量这类纤维的肌肉也呈红色，故有红肌之称。第二类肌纤维无色，发亮；缺乏红肌纤维或含红肌纤维极少的肌肉，以呈白色为其特征，有白肌之称（图5）。肌肉内红肌纤维通常是不多的，且它们最常位于肌肉的内侧面。红肌纤维通常并不集成单独的肌束，而是与白肌纤维并列在一起。蛙的腹直肌、胸肌的腹部、髂胫肌、半腱肌和腓肠肌，家兔的半腱肌，家兔和猫的比目鱼肌，均属于红肌。但是这些肌肉内的红肌纤维数量有很大差异。蛙腹直肌内红肌纤维含量特别多

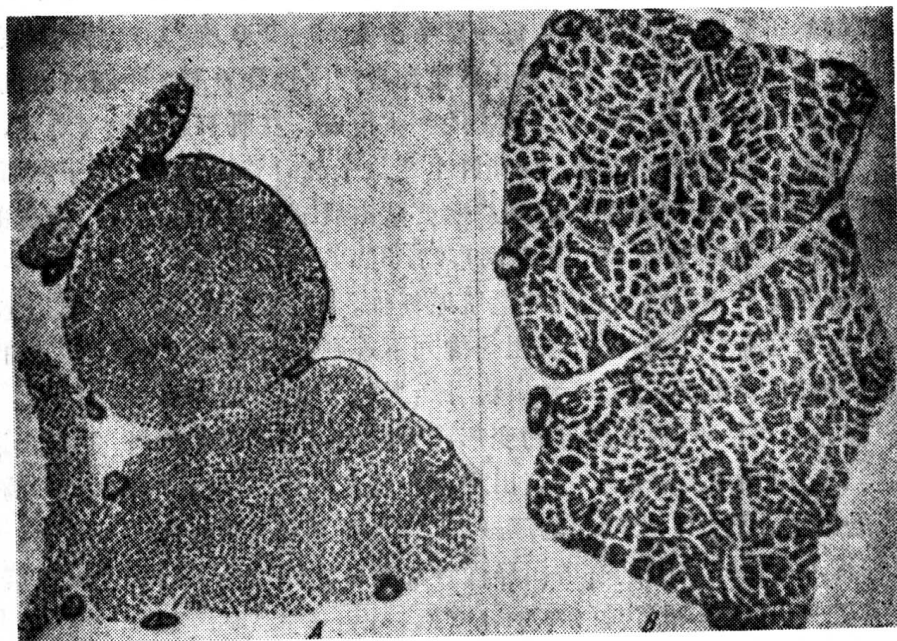


图5 肌纤维的显微结构

A—家兔前胫肌(m. tibialis anticus)二条白肌纤维的横断面；每一点相当于一根肌原纤维；从图中可看到肌原纤维在肌浆内均匀分布。B—家兔的比目鱼肌二条红肌纤维的横断面，从图中可见到肌原纤维束。在各束的周围，分布有较宽的肌浆带——即所谓康海姆氏区（依 Paucul）。

(达 30%)。这一肌肉的外周部分主要由红肌纤维组成,但在红肌纤维之间还有白肌纤维存在。在腹直肌的中央;白肌纤维数目反而占多数。蟾蜍腹直肌内红肌纤维数目达 14%。在蛙髂腓肌的近侧部分,红肌纤维占 8.8%,而在腓肠肌的近侧部分仅达 3.3%(Fürlinger, 11)。在蛙的缝匠肌和半膜肌以及家兔和猫的腓肠肌这样一些白肌内,通常找不到红肌纤维。

肌肉的结构 某些肌肉的肌纤维,是同肌轴平行地排列着。但它们很少能从肌肉的一端一直达到另一端。以蛙的缝匠肌为例,其一端始自肌腱,而另一端则位于结缔组织间层(肌束膜)内(图 1, B)。肌纤维的长度通常为肌肉全长的 $\frac{1}{2} \sim \frac{3}{4}$ (Lindhard, 12)。但也有极短的纤维。例如在长 26 毫米的蛙缝匠肌内,可以有 5.2 到 24 毫米长的肌纤维。

肌纤维的粗细也有显著差异。它变动于数微米到 100 微米以上(Buchthal 和 Lindhard, 4)。肌纤维的粗细随动物的生长而增大,细纤维的数目则随动物生长而减少。业已确定,在蛙的胸肌腹部和缝匠肌上,随着动物的生长,肌纤维的总数也有改变。但这出现于一定发育阶段以前,即蛙体重达 20 克左右时止。在动物继续生长达 100 克和更重时,肌纤维数不再改变,而只有长度和粗细的改变。这里值得注意的是,仅被皮肤复盖着的外层肌纤维往往是最细的(Меписашвили, 13)。

蛙的缝匠肌、半膜肌、股薄大肌和股薄小肌、胸肌腹部、内收长肌以及其他肌肉,温血动物的缝匠肌、半腱肌以及腹肌和其他一些肌肉,均属于平行纤维的肌肉(Беритов, 14; Цхакая, 15)。

在大多数场合,特别是在大肌肉中,肌纤维并不与肌肉纵轴相平行排列。从肌肉的每一端都有腱索或小板走向肌肉深处或沿着表面伸展。而肌纤维则是在腱索之间与纵轴倾斜地分布着的,因而与纵轴形成各种不同的角度。只有这些腱部的末端才能以直接的肌纤维与肌肉附着处相连接。在这些肌肉中,肌束的长度为肌肉全长的 $\frac{1}{4}$ 或 $\frac{1}{2}$ 。这些肌肉称为羽状肌。例如蛙的股三头肌、髂腓肌、半腱肌、腓肠肌、前胫肌、腓骨肌和其他一些肌肉,均属于羽状肌。温血动物的股直肌、内直肌和外直肌、腓肠肌、腓骨肌和某些其他肌肉,属于羽状肌。

图 6 为蛙的许多肌肉中肌束排列的精确图解。

肌纤维内的运动神经末梢和运动终板 每一运动神经纤维均在肌肉内多次分支,而每一肌纤维至少获得一根这样的分支。通常在白肌纤维内,如果它们较短,则仅有一根运动神经末梢。这末梢刚好分布于肌纤维的中段。但在较长的白肌纤维内,就有好几根这样的末梢。如在蛙缝匠肌的长纤维内,有 2~3 根神经末梢(Лежава, 16)。在红肌纤维内,神经末梢往往较多,它们彼此之间相隔 2~3 毫米。在大多数肌纤维中,这些神经末梢均属于同一运动神经根。但在某些肌纤维中,它们属于不同的运动神经根;也就是相应的运动神经纤维由不同的脑节段发出。这就是所谓肌纤维的多节段性神经支配。在蛙肌内,这种纤维的数量变动很大,但不超过 20%(Agduhr, 17; Беритов, 18; Лаврентьев, 19)。每一神经纤维都在肌肉内或在与肌肉相隔很近处的神经干内分支,再以其神经末梢分布于某些肌纤维。如人类的眼肌内,一根神经纤维可支配三条肌纤维。在另一些肌肉内,一根神经纤维所支配的肌纤维数目还要多得多。某些学者曾算出温血动物的一根神经纤维支配 160 条肌纤维之多(Clark, 20)。

运动神经细胞的轴突和这根轴突的神经末梢所支配的所有肌纤维,从机能方面来看,

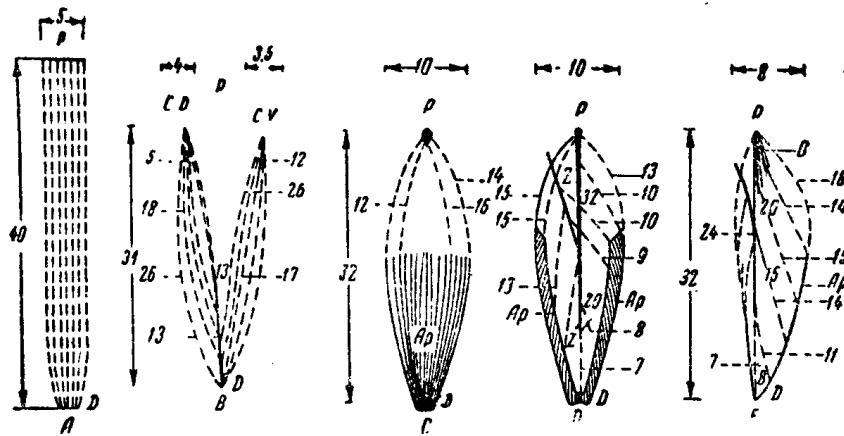


图6 蛙肌的结构

A—缝匠肌；B—半缝匠肌；C.D.—背侧头；C.V.—腹侧头；C—腓肠肌的背侧；D—腓肠肌的腹侧；E—腓肠肌的纵断面。

虚线表示肌束的排列，实线表示肌腱的位置。外面的数字表示肌纤维和肌腱的长度（毫米）；里面在肌腱旁边的数字，表示在羽状肌内肌纤维附着于肌腱的部位所形成的角度大小（度）；P—近侧端；D—远侧端。

是一个基本单位，称为神经-运动单位或运动单位(Sherrington, 21)。骨骼肌的整个中枢神经支配，是借这些基本单位来实现的。一切脊椎动物的每一肌肉均包含有无数的那种神经-运动单位。

某些无脊椎动物的许多肌肉，仅由一根运动神经纤维所支配，也就是每一肌纤维获得一根神经纤维的一个分支。因此，这些肌肉是一个神经-运动单位。例如螯虾的闭锁肌和开张肌及甲壳类的一般肌肉就是这样的(Mangold, 22)。

运动神经纤维在走入肌纤维时，丧失髓鞘。结缔组织性的亨利氏鞘与其核移行于肌纤维膜的表面，并在此处象雪旺氏鞘一样消失。进入肌纤维内的仅是神经纤维的轴索；后者在肌纤维内大量分支并形成神经原纤维网。在神经末梢周围，聚积着含有大量核的肌浆(图2)。这种结构称为运动终板。某些学者认为，终板部分的肌浆是由神经纤维的雪旺氏鞘的细胞所形成的(Maximow, 23)。

如图3所示，在活的神经-肌肉接头部，可看到其复杂的结构：膜、肌浆、核和甚至神经原纤维。但是神经肌肉接头部的精细结构，是借研究组织学或组织化学处理过的标本而确定的。研究表明，轴索分支成为无数终末小纤维，而后者的神经原纤维则形成致密的网。根据 Boeke 的资料，这网同肌浆的原浆网直接会合，并通过它而与肌原纤维相联系(图2)(Boeke, 24)。但另一些学者(Лавдовский, Арнштейн, Лавров, Колосов, 25)则否认神经原纤维网与肌原纤维存在有上述联系。Boeke 的资料实际上是否定了作为独立结构部分的运动终板的特殊作用(Buchthal 和 Lindhard, 4)。现代在利用组织化学研究法时发现，神经末梢或运动小脚以特殊的界膜与终板相分开(Couteaux, 26; Португалов, 27)。

集中于神经末梢部位的核，与肌纤维的其他核大有不同。看来，这种核装置具有重大的机能意义，因为它对各种动因发生剧烈的反应。例如在切断神经纤维时，核的数量便增多。这些核含有高度活性的酶；按照 Португалов(27)的意见，单磷酸酯酶和胆硷酯酶绝大部分位于神经-肌肉接头部的核内。在运动终板区域，毛细血管系统也要比肌肉的其他

部位发达得多(Всеке, 28; Dunning 和 Wolff, 29; Лаврентьев, 30; Лежава, 31)。

在红肌纤维内, 还能遇到另一类型的运动神经末梢。这些末梢通常由细的有髓神经纤维发出, 并在肌纤维膜下形成很小的团状分支。在这种分支的周围积聚着的肌浆和核, 要比非强直性肌的运动终板部分的少得多。这些末梢结构被称为终团。这些结构首先由 Чириев 在蝾螈和黄颌蛇的肌肉中描述过 (32)。以后又在所有脊椎动物的凡能持久收缩的强直性肌中, 发现了这类结构。

现特援引图 7, 以便对二种类型的末梢结构作对比, 图中所示的是同一眼肌内的非强直的肌纤维和强直的肌纤维的终末性神经-肌肉接头。

神经-运动单位的分类 根据肌纤维的特性及其神经支配, 可将神经运动单位分成二

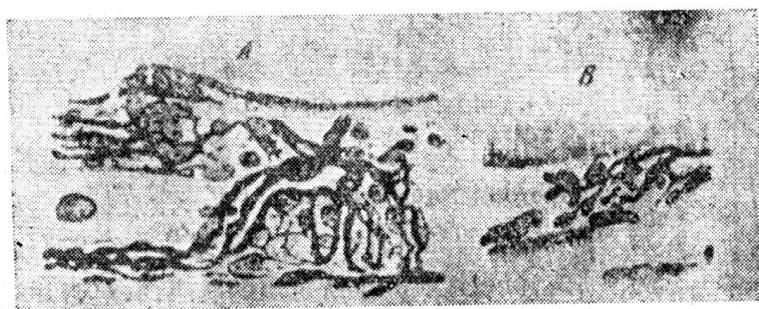


图 7 终末性神经-肌肉接头

A—非强直的肌纤维; B—强直的肌纤维。均取自猿的上斜肌(依 Höggquist)。

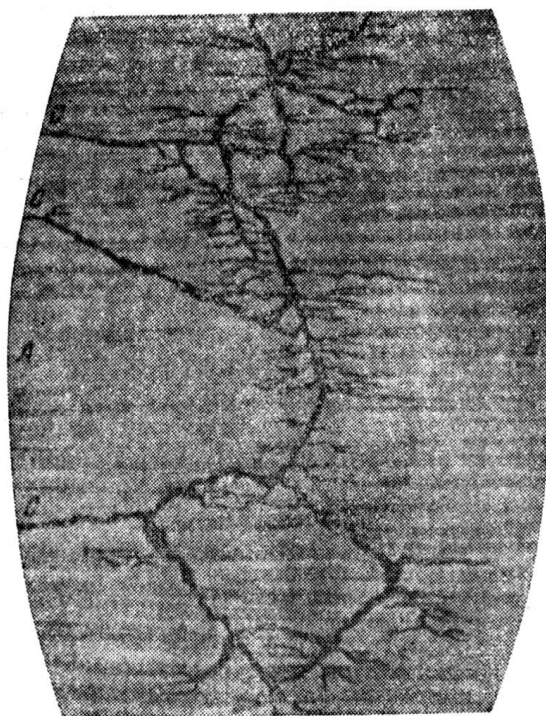


图 8 蛙缝匠肌(重 1.6 克)内终末性神经-肌肉接头的分布

用美蓝活体染色。图示肌肉整个横径上的近侧端神经支配区。几乎每一肌纤维都从这里获得神经末梢。A—肌肉的近侧面; B—远侧面; C—进入这一区的神经干(依 Лежава)。