



生命科学史话

刘曾荣 文铁桥 姚晓东 编著

脑与非线性动力学

The Brain and
Nonlinear Dynamics



科学出版社

www.sciencep.com

§ 生命科学交叉研究丛书

脑与非线性动力学

刘曾荣 文铁桥 姚晓东 编著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书把大脑活动看成一个复杂系统的演化,提出了以复杂系统理论中的复杂性和非线性为研究工具开展大脑活动研究的新方法。主要包括四方面的内容:从生物学角度介绍了神经系统的相关知识;复杂系统的一些主要结果和常用分析方法;脑电的相关知识和基本技术方法;介绍并探讨了进行相关交叉研究的有关问题以及研究成果和发展方向。注意基础理论和实际应用的结合,实用性比较强。

本书可供以脑科学和非线性科学、复杂性理论交叉方式进行脑科学研究的高年级本科生、研究生以及对该研究领域感兴趣的研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

脑与非线性动力学/刘曾荣,文铁桥,姚晓东编著. —北京:科学出版社, 2006

(生命科学交叉研究丛书)

ISBN 7-03-015935-7

I. 脑… II. ①刘… ②文… ③姚… III. ①脑科学-研究 ②非线性力学-动力学-生物力学-研究 IV. ①Q983 ②Q66

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 079322 号

丛书策划: 马学海 庞在堂/责任编辑: 庞在堂/文案编辑: 卜 新

责任校对: 宋玲玲/责任印制: 钱玉芬/封面设计: 王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006年1月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2006年1月第一次印刷 印张: 17

印数: 1—2 500 字数: 326 000

定价: 45.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈环伟〉)

《生命科学交叉研究丛书》

编委会

编委会主任

吴家睿

编委会副主任 (按姓氏笔画排列)

丁建东 马学海 李逸平 胡 钧 贺 林

编委会委员 (按姓氏笔画排列)

丁建东 复旦大学高分子科学系

马大为 中国科学院上海有机化学研究所

马红儒 上海交通大学物理系、Bio-X 生命科学研究中心

马学海 科学出版社

王 炜 南京大学物理系

古宏晨 上海交通大学纳米中心

刘曾荣 上海大学非线性研究中心

江晓原 上海交通大学科学技术史与科学哲学系

李逸平 上海市科学技术委员会, 中国科学院上海生命科学研究院

吴家睿 中国科学院上海生命科学研究院

何建华 上海原子核所应用物理研究所

陈宜张 第二军医大学

胡 钧 上海交通大学 Bio-X 生命科学研究中心

赵国屏 中国科学院国家基因研究中心, 中国科学院上海生命科学研究院

赵建龙 中国科学院上海微系统与信息研究所

贺 林 上海交通大学 Bio-X 生命科学研究中心

徐宇虹 上海交通大学药学院、Bio-X 生命科学研究中心

徐学敏 上海交大学生命科学技术学院、Bio-X 生命科学研究中心

韩 斌 中国科学院植物生理生态研究所, 中国科学院国家基因研究中心

傅继梁 第二军医大学, 同济大学医学与生命科学部

臧敬五 第二医科大学, 中国科学院上海生命科学研究院, 上海交通大学医学院健康科学中心研究所

丛 书 序

20 世纪初叶，生命科学研究领域涌入了一批物理学家、化学家和数学家等非生物学者，兴起了第一次数理化与生命科学交叉研究的潮流。这次学科交叉的结果使得生命科学出现了质的飞跃，从对生物个体的形态描述和分类等传统生物学研究进入到以物理和化学手段研究生物分子为核心的实验生物科学阶段。

在这个现代生命科学的形成期中，许多重要的生物学观点、理论和研究方法都是源于非生物学的研究者。例如，美国理论化学家鲍林利用量子力学方法，揭示了氢键和离子键等“弱键”的本质，提出了弱键在蛋白质空间结构中起着重要的作用，并由此发现了蛋白质的基本结构单元—— α 螺旋和 β 折叠结构。此外，鲍林还通过研究镰刀形贫血首次提出了“分子病”的概念，这一概念随后成为生物医学领域的基石。最值得一提的是奥地利物理学家薛定谔，这位量子力学理论的重要人物在 20 世纪 40 年代写下了《生命是什么》一书，从物理学的角度对生命现象进行了阐述，提出了“遗传密码”这一分子生物学的基本概念。随后，英国物理学家克里克和美国生物学家沃森一起揭示了遗传物质的基本物理结构——DNA 双螺旋，并提出了分子生物学的核心理论——遗传信息流动的“中心法则”。《生命是什么》一书不仅吸引了众多的物理学和化学研究者进入生命科学领域，而且使生物学家意识到生命与非生命没有本质上的不同，它们都遵循着统一的物理和化学规律，可以通过物理或化学的方法进行研究，从而为分子生物学奠定了理论基础。

在 21 世纪之交，随着人类基因组计划的实施和各门学科的发展，生命科学领域又一次迎来了生命科学与数理化、计算机科学、信息科学等多学科交叉的潮流。当前，在生命科学的研究领域，正涌现出许多新兴的交叉学科，如生物信息学、计算生物学、化学生物学和系统生物学等。这些新兴的交叉学科为深入和完整地认识复杂生物系统和生命现象提供了更为有力的研究工具，开辟了更为广阔的研究领域。

在这风起云涌之际，科学出版社联合了国内一批有志于推进生命科学交叉研究的学者和专家，计划在近几年内系统地推出一系列有关生命科学交叉研究方面的论著，有介绍新兴交叉学科的高级科普读物、有探索新方法和新技术的专著、有在多学科交叉领域自成一家之言的文章。该丛书的内容和体裁不拘一格，但求有助于传播和促进国内生命科学领域的多学科交叉研究。

吴家睿

中国科学院上海生命科学研究院

2005 年 11 月 21 日

前 言

大约 20 年前, 我研究生毕业不久, 开始选择非线性动力学作为我的研究方向。一个偶然的机, 我国非线性科学的前辈、中国科学院院士郝柏林研究员介绍我认识了中国科学院上海生物化学研究所^①徐京华研究员。徐先生是我国生物物理界的一位资深老前辈, 我认识他时他正在从事用非线性动力学方法研究脑电图记录。不久我就参加了他的工作, 在工作中不仅从徐先生身上学到他的许多优秀品质, 而且也让我开始接触了生物学, 尤其是大脑的活动。随着研究的逐步深入, 我也越来越对这个问题有了兴趣。20 世纪末以来, 生命科学受到了科学家们更多关注, 尤其是近十年来大量关于大脑活动的实验结果使我越来越相信徐先生当时的想法是对的, 最终促使我想把用非线性动力学理论和复杂系统理论研究大脑活动的内容写出来。当然我知道由于这两个方法本身还在发展之中, 尤其是复杂系统理论更处于起步阶段, 它本身就属于 21 世纪的科学, 因而这条研究道路的理论工具本身还有待于逐步成熟, 加上对大脑活动许多问题的认识还受到生物学上实验的限制, 从而使得这项研究工作将是异常艰难的。但我相信这种交叉式的研究方法是符合 21 世纪生命科学应该走的方向的, 所以尽管我在工作中碰到非常大的困难, 加上条件限制使我在这方面仅做了少量工作, 我仍觉得有必要在继续从事此工作的同时把这些想法写出来。

本书只是起到抛砖引玉的作用。在写作中注意到深入浅出, 尽可能避免用很高深的数学理论, 以便让更多读者看懂本书的主要内容。同时也注意完整性, 以求读者在阅读本书后对这个交叉式的研究方向有一个比较完整的概念。总之, 希望有更多的年轻人在阅读本书之后对本书所提的研究方向和交叉研究的方法产生兴趣, 并能以积极态度投入这项工作。但我也想向有兴趣的读者讲三句心里话。第一句是研究方向是极有生命力的, 研究方法符合当代科学发展的现实; 第二句是研究中困难是巨大的; 第三句是要想取得好成绩需要进行长期的努力。希望本书能在推动用交叉方式进行生命科学的研究中起到一些有益作用, 这是我的心愿。

本书第 1~7 章由上海大学生命科学学院文铁桥教授等执笔, 主要介绍了大脑的有关基本知识以及各方面进展(余涛参与了第 1、4 章的编写, 赵翠萍参与了第 2、3 章的编写, 陈付学参与了第 5 章的编写, 宋红生参与了第 6 章的编

① 现名中国科学院上海生命科学研究院生物化学与细胞生物学研究所

写);第8、9章由华东理工大学模式识别和智能系统研究室姚晓东副教授和王蓓老师共同执笔,主要介绍当前研究脑活动的主要工具——脑电波的测量以及有关的基础知识;第10~12章主要由我执笔(我曾就其中的钙波内容与上海大学生命科学学院施小民博士进行了讨论),这一部分主要介绍了与大脑活动有关的复杂系统理论和非线性科学理论方面的知识。初稿完成后,全书由上海大学生命科学学院赵翠萍老师和华东理工大学王蓓老师共同加以编排,最后由我审阅定稿。

在此,我要感谢郝柏林院士、北京大学朱照宣教授和钱敏教授,是他们在20年前把我引进非线性科学这门在当时属于最前沿的科学,如果没有他们的帮助,我不可能有写作本书所需的数学物理基础。同时,我特别要感谢徐京华先生,正是他把我领进生命科学这个领域。如果徐先生在九泉下有知,他一定会非常高兴地看到本书的出版。我想以本书表达我对徐先生的思念之情。最后,我也要感谢中国科学院上海神经科学研究所郭爱克院士和上海大学生命科学学院副院长吴家睿研究员对我工作的一贯有力的支持,正是他们鼓励我努力写好本书。

刘曾荣

2005年11月

目 录

丛书序

前言

1 神经元与神经胶质细胞	1
1.1 神经元.....	1
1.2 神经胶质细胞.....	13
2 神经系统中的信号传递	22
2.1 离子通道和信号传递.....	22
2.2 离子通道的结构.....	25
2.3 跨细胞膜转运.....	28
2.4 静息膜电位和动作电位的离子基础.....	32
2.5 直接性突触传递的原理.....	34
2.6 突触传递的细胞和分子生化机制.....	36
2.7 中枢神经系统递质.....	39
3 整合机制	41
3.1 神经系统的感觉分析功能.....	41
3.2 神经系统对姿势和运动的调节.....	45
4 脑的电活动与觉醒、睡眠机制	52
4.1 皮层诱发电位.....	52
4.2 脑电图.....	54
4.3 觉醒与睡眠的产生机制.....	56
5 学习和记忆的神经基础	62
5.1 学习和记忆的分类.....	63
5.2 遗忘症和记忆痕迹.....	66
5.3 学习和记忆相关的脑区.....	69
5.4 神经系统突触的可塑性及学习和记忆的突触机制.....	72
6 神经系统的发育和再生	80
6.1 神经系统的组织发生.....	80
6.2 突触连接的去神经支配和再生	111
7 发展与展望	124
7.1 神经干细胞研究进展及其应用前景	124

7.2	基因沉默技术	134
7.3	老年痴呆疾病的分子研究	144
8	脑电波及其采集	152
8.1	脑电的发展	152
8.2	脑电波的采集	155
8.3	脑电波的特点和分类	161
8.4	脑电图中的伪差	164
8.5	影响脑电波的各种因素	168
8.6	正常和异常脑电图	170
9	脑电信号处理技术	176
9.1	脑电信号处理的特点	176
9.2	常用脑电信号处理技术	177
9.3	脑电信号研究的内容	183
10	复杂系统和非线性动力学的基本理论	188
10.1	复杂系统理论剖析	188
10.2	耗散结构理论与协同理论简介	191
10.3	复杂系统中的自适应性	196
10.4	混沌的基本理论	200
10.5	混沌控制、混沌同步与混沌边缘	207
10.6	网络结构的拓扑特征及其对动力学的影响	211
11	大脑活动具有复杂系统特征的实验	217
11.1	脑电波的斑图实验	217
11.2	神经元电活动中的同步实验	222
11.3	胶质细胞中的钙信号	226
11.4	小结	230
12	用复杂系统和非线性方法研究脑活动的探讨	234
12.1	脑电波的分形特征分析	234
12.2	脑电波的信息传输	237
12.3	蛙交感神经细胞内的钙波	245
12.4	大脑抽取信息特征可能机制的分析	252
12.5	小结	257

神经元与神经胶质细胞

1.1 神经元

神经系统的基本结构和功能单位是神经细胞，即神经元。神经系统内有大量神经元 (neuron)，据估计，人类中枢神经系统内大约有 10^{11} 个神经元。神经元是一种高度分化的细胞，其形态多种多样，可分为一千多种不同的细胞类型，但所有的神经元都有相似的结构特征，可分为胞体和突起两部分。胞体的大小差异很大，小的直径仅 $5\sim 6\mu\text{m}$ ，大的可达 $100\mu\text{m}$ 以上，突起的形态、数量和长短也很不相同。树突多呈树状分支，它可接受刺激并将冲动传向胞体；轴突呈细索状，末端常有分支，称轴突终末，轴突将冲动从胞体传向终末。通常一个神经元有一个至多个树突，但轴突只有一条。

1.1.1 神经元的结构与分类

从神经元的形态上看，典型的神经元的结构由四部分组成：包括细胞体，树突、轴突和突触前终末 (图 1.1)。每一部分在神经元间信号的产生和传递中都具有独特的作用。细胞体除细胞膜、细胞质和细胞核外，还有线粒体、高尔基体、溶酶体、尼氏体等细胞器组成。尼氏体呈颗粒状，是粗面内质网和游离核糖体的复合物，神经元在这里合成其生命活动所必需的各种蛋白质。细胞质中还有不同走向的微管、微丝和密布的中间纤维，即神经元纤维。它们构成神经元的骨架，有保持神经元形态的作用。微管还有运输物质的功能。

神经元细胞体的形状和突起的长短、数量是多种多样的。一般根据从神经元的胞体发出的突起的数目将神经元分为单

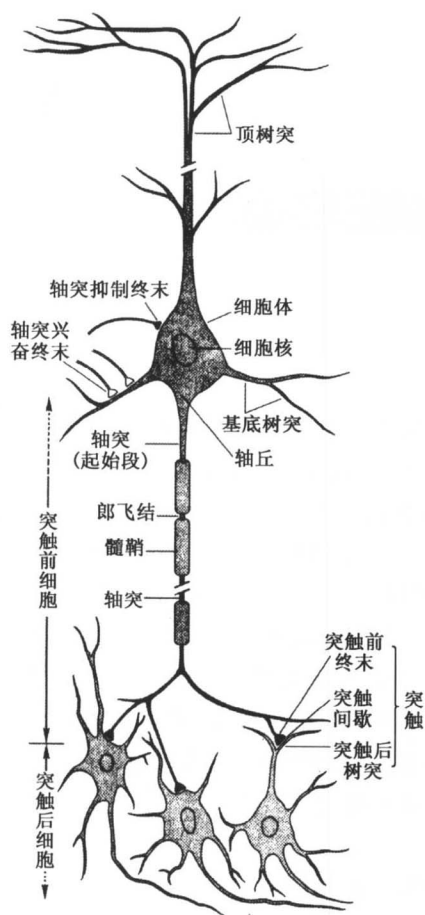


图 1.1 神经元的结构图
(Kandel et al., 2001)

极神经元、双极神经元和多极神经元三种 (图 1.2)。

单极神经元只有一个单一的突起, 带有信号接受表面和释放终末。单极神经元是无脊椎动物神经系统的特征。

双极神经元有两个功能性突起, 树突接受外界的刺激信号并将信号传递到细胞体, 而轴突则将信号传递给其他神经元。某些传递感觉信号的神经元, 如传递触摸感、压力感和痛觉到脊髓的神经元是双极神经元的一个亚类, 被称为假单极神经元。假单极神经元在发育的早期是双极形, 后来两根突起融合形成一根由细胞体发出的轴突。这根突起又一分为二: 一个分支伸向外周系统皮肤关节及肌肉中的感觉器; 另一个分支伸到脊髓, 如脊髓背根神经节中的细胞。双极神经元多为梭形, 从胞体的两端各发出一根突起, 如视网膜双极神经元。

多极神经元在中枢神经系统中占绝大多数, 多极神经元只有一根长而细的轴突, 但有许多伸向细胞体周围不同方向的树突。多极神经元形态多样, 特别是其轴突的长度和树突分支的数量、长度和复杂性。通常来说多极神经元树突的数量和分支度是与其他

神经元在它上面的突触位点相关的。一个脊髓运动神经元大约接受 10 000 个突触传入, 其中有 2000 个在细胞体上, 8000 个在树突上。小脑内的浦肯野细胞的树突大且浓密, 大约有 150 000 个突触位点。

按照神经元轴突的长短, 可分为高尔基 I 型和高尔基 II 型。前者是轴突细长、连接范围较广的神经元, 最长的轴突达 1m 以上; 后者轴突较短, 仅与邻近的神经元连接, 轴突短的仅数微米。此外, 还有一些特殊的神经元, 如存在于视网膜等处的无足细胞, 因其没有明显的轴突而得名。

神经元又可按照功能分为感觉神经元、运动神经元和中间神经元。感觉神经

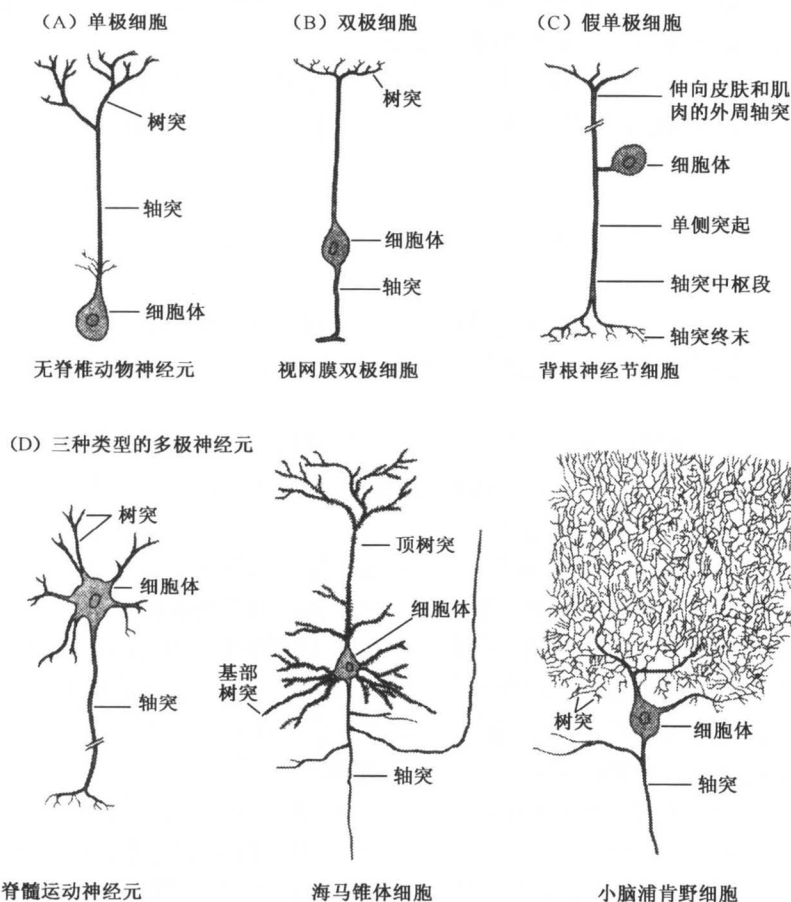


图 1.2 神经元的分类 (Kandel et al., 2001)

根据神经元细胞体所发出的突起的数量, 可将神经元分为单极神经元、双极神经元和多极神经元

元又称传入神经元, 将机体外周的信号传递到神经系统, 达到感觉和运动协调的目的, 胞体主要位于脑脊神经节内, 其周围突的末梢分布在皮肤和肌肉等处。运动神经元将脑和脊髓来源的命令传递到肌肉和腺体, 胞体主要位于脑、脊髓和植物神经节内。中间神经元包含最大量的神经元, 由除感觉神经元和运动神经元外的所有神经细胞组成, 脑内大多数的神经元为体积较小的中间神经元, 如丘脑、脊髓后柱的一些神经元。动物越进化, 中间神经元越多, 人神经系统中的中间神经元约占神经元总数的 99%, 构成中枢神经系统的复杂网络。

根据神经元的作用, 可将神经元分为兴奋性神经元和抑制性神经元。如脊髓前角内的躯体运动神经元为兴奋性神经元; 闰绍细胞为抑制性神经元。

此外, 根据神经元释放的神经递质不同, 可将神经元分为胆碱能神经元、胺能神经元、肽能神经元和氨基酸能神经元等。

神经系统内细胞的差异性大于机体其他部分的细胞。但所有的神经元都具有区别于其他组织细胞的共性。那就是神经元具有可兴奋性和细胞极性, 是神经系统信号传递的结构基础。

1.1.2 细胞体——细胞代谢的中心

神经元是由上皮细胞发育而来的, 因而保留有上皮细胞的基本特性。神经元细胞体的体积虽然不到神经元体积的十分之一, 但其基本功能与上皮细胞的基本功能相似。

神经细胞的细胞膜也是不对称的脂质双分子层结构, 表现出疏水性屏障, 使多数水溶性物质不可穿透。神经细胞的细胞质有两大组成部分, 即细胞溶质 (包括细胞骨架基质) 和膜性细胞器。

细胞溶质是细胞质的液相部分。只有极少数的可催化不同代谢反应的蛋白质酶类可自由溶解于细胞溶质中。许多细胞溶质蛋白质充当着管家的作用, 并且在所有神经元中是相同的。其他一些蛋白质在特定的神经元中有特殊的功能, 如涉及神经递质相关的特定物质的合成和降解的酶。并且某些细胞溶质蛋白质的分布是不均匀的, 因为它们相互作用形成聚集体、颗粒或基质。许多参与信号传导的细胞溶质蛋白质多聚集在紧邻细胞膜的细胞体边缘位置。

细胞质中的膜性细胞器包括线粒体、过氧化物酶体、粗面内质网、滑面内质网、高尔基复合体、分泌小泡、核内体 (来源于细胞膜的囊泡, 能与溶酶体融合)、溶酶体以及大量将这些结构连接起来的转运小泡等 (图 1.3)。线粒体和过氧化物酶体利用氧分子。线粒体产生 ATP, ATP 是细胞内的主要能量来源。过

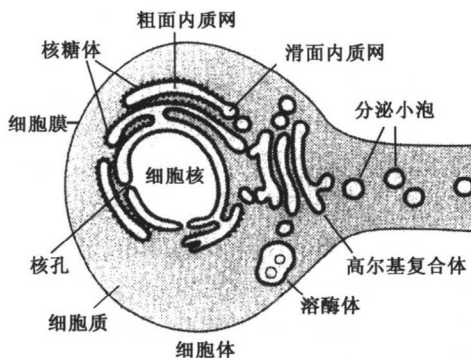


图 1.3 神经元细胞体的结构模式图 (Kandel et al. 2001)

氧化物酶体通过过氧化反应起到解毒作用,并且阻止强氧化剂过氧化氢的积累。粗面内质网常呈规则的平行排列,游离核糖体分布于其间,它们在光镜下呈嗜碱性颗粒或小块,称尼氏体(Nissl body)。大神经元尤其是运动神经元的尼氏体丰富而粗大,呈斑块状;小神经元的尼氏体则较小且少。大神经元胞体内含大量尼氏体和发达的高尔基复合体,表明细胞具有合成蛋白质的旺盛功能,合成的蛋白质包括复制细胞器所需蛋白质和产生神经递质有关的酶等。

细胞体的细胞质在没有任何功能性边界的情况下延伸到树突中。理论上而言,所有细胞质中的细胞器均可出现在树突中。虽然一些细胞器的浓度随着树突离细胞体的距离的增加而逐渐消失,如粗面内质网、高尔基复合体和溶酶体。相反,在轴突的起始部分,轴丘处一道明显的功能性边界,使代表神经元合成蛋白质的主要细胞器如核糖体、粗面内质网和高尔基复合体等被排除在轴突外。轴突则富含突触小泡、突触小泡的前体膜和与突触小泡转运相关的内吞中间物。

神经元的细胞器主要分布在细胞体内,树突中只有少量的细胞器,轴突仅含有与信号传递有关的细胞器,所以我们说细胞体是神经元细胞代谢的中心。

1.1.3 树突——接受信号的传入

神经元伸出的突起分两种,即树突和轴突。树突(dendrite)短而多分支,每支可再分支,尼氏体可深入树突中,树突和细胞体的表膜都有接受刺激的功能。它们的表面富有小棘状突起,是与其他神经元的轴突相连(突触)之处。树突内的结构与核周质基本相似。在树突分支上常见许多棘状的小突起,称树突棘(dendritic spine)。树突棘是神经元之间形成突触的主要部位,电子显微镜下可见树突棘内有2~3层滑面内质网形成的板层,板层间有少量致密物质,称此为棘器(spine apparatus)。树突棘的数量及分布因不同神经元而异,并可随功能而改变。在大脑皮质锥体细胞和小脑皮质浦肯野细胞的树突上,树突棘数量最多而明显,一个浦肯野细胞的树突棘可多达10万个以上。树突的功能主要是接受刺激,是传入纤维,树突棘和树突使神经元的接受面大为扩大。

1.1.4 轴突——信号的传导和物质的运输

轴突和树突在形态和功能上都不相同。每一神经元一般只有一个轴突,轴突通常自胞体发出,但也有从主树突干的基部发出。胞体发出轴突的部位常呈圆锥形,称轴丘(axon hillock),光镜下此区无尼氏体,染色淡。轴突表面也无棘状突起。轴突的长短不一,轴突一般都比树突长,短者仅数微米,长者可达1m以上。轴突一般比树突细,全长直径较均一,有侧支呈直角分出。轴突表面的细胞

膜称轴膜(axolemma),内含的胞质称轴浆(axoplasm)。轴浆内有大量微管和神经丝,此外还有微丝、线粒体、滑面内质网和一些小泡等。微管与神经丝均很长,沿轴突长轴平行排列。微丝较短,主要分布于轴膜下,常与轴膜相连。电子显微镜观察轴突冷冻蚀刻标本,可见微丝、微管和神经丝之间均有横桥连接,构成轴质中的网架结构。轴突内无尼氏体和高尔基复合体,故不能合成蛋白质,轴突成分的更新及神经递质合成所需的蛋白质和酶,是在细胞体内合成后输送到轴突及其终末的。

轴突的功能是把从树突和细胞表面传入细胞体的神经冲动传出到其他神经元或效应器,是传出纤维。神经冲动的传导是在轴膜上进行的,轴突起始段轴膜的电兴奋性阈较胞体或树突低得多,故此处常是神经元发生冲动的起始部位。轴突起始段长约 $15\sim 25\mu\text{m}$,电子显微镜下见轴膜较厚,膜下有电子密度高的致密层。

轴突内的物质运输称轴浆运输。神经元胞体内新合成的微管、微丝和神经丝组成的网架缓慢地移向轴突终末($0.1\sim 0.4\text{mm/d}$),称此为慢速运输。另外还有一种快速双向的轴突运输($100\sim 400\text{mm/d}$)。轴膜更新所需的蛋白质、含神经递质的小泡及合成递质所需的酶等,由胞体输向终末,称快速顺向轴突运输。轴突终末内的代谢产物或由轴突终末摄取的物质(蛋白质、小分子物质或由邻近细胞产生的神经营养因子等)逆行输向胞体,称快速逆向轴突运输。某些微生物或毒素(如破伤风毒素、狂犬病毒)进入轴突终末,也可通过逆行性运输迅速侵犯神经元胞体。新近的研究表明,微管在轴突运输中起重要作用,微管与轴质中的动力蛋白(dynein)或激蛋白(kinesin)相互作用,可推动小泡向一定方向移动。此外微丝也与轴浆运输作用有关。

1.1.5 神经纤维的兴奋传导与纤维类型

神经元是神经系统的结构与功能单位。虽然神经元形态与功能多种多样,但结构上大致都可分成细胞体和突起两部分,突起又分树突和轴突两种。轴突往往很长,由细胞的轴丘分出,其直径均匀,开始一段称为始段,离开细胞体若干距离后始获得髓鞘,成为神经纤维。习惯上把神经纤维分为有髓纤维与无髓纤维两种,实际上所谓无髓纤维也有一薄层髓鞘,并非完全无髓鞘。神经纤维除存在于中枢神经系统外,主要构成周围神经。神经纤维的髓鞘由磷脂和蛋白质组成,有绝缘作用。中枢神经纤维的髓鞘主要由少突胶质细胞组成,外周神经纤维的髓鞘由外周神经胶质细胞-雪旺氏细胞构成,呈薄膜状,包在神经纤维外面,具有保护和绝缘的作用。神经纤维分布到人体所有器官和组织间隙中,其主要功能是传导神经冲动。传导的过程是以生物电的形式进行,所以传导的速度很快,可达

2~120m/s。

1.1.5.1 神经纤维的兴奋传导

在反射活动中,传入神经纤维把感受器的兴奋传导到神经中枢,传出神经纤维则把神经中枢的兴奋传导到效应器。

神经纤维的兴奋传导具有生理完整性的特征。即神经纤维要实现其传导功能,必须具有结构上和生理功能上的完整性。若用机械压迫、冷冻、电流或药物作用于神经纤维某一局部,破坏其生理功能的完整性时,也能阻断兴奋的传导。局部麻醉药普鲁卡因可以降低神经纤维膜对 Na^+ 的通透性,破坏其生理完整性,以致不能产生去极化而发生传导阻滞。

神经纤维的兴奋传导具有绝缘性的特征。即在一条神经干中,有许多条神经纤维,在神经纤维的外面包有髓鞘使彼此隔开,具有绝缘功能,因而各条纤维所传导的信息基本上互不干扰。神经纤维这一特性称为绝缘性,它保证了神经传导的精确性。

神经纤维的兴奋传导具有双向传导性的特征。即神经纤维上任何一点发生兴奋时,冲动可沿神经纤维同时向两端传导。但在整体情况下,神经冲动是按一定方向传导的。

神经纤维的兴奋传导具有相对不疲劳性的特征。即神经纤维对兴奋的传导不容易发生疲劳,神经冲动的传导以局部电流的方式进行,耗能远小于突触传递。

神经纤维的兴奋传导具有不衰减性的特征。这是动作电位传导的特征。

1.1.5.2 神经纤维的传导速度

应用电生理学方法,可以精确测定各类神经纤维的传导速度。神经纤维的传导速度与纤维的粗细、有无髓鞘及髓鞘的厚薄和温度等影响因素有密切关系。一般而言,有髓纤维的传导速度与直径成正比,神经纤维直径越大,其传导速度越快。因为轴突直径大,膜电阻减小,局部电流强度增大,可以使传导速度加快;有髓纤维跳跃传导比无髓纤维传导快,并且髓鞘的厚度对传导速度也有影响,因为髓鞘具有很高的阻抗,故有髓神经纤维,其兴奋传导只能从一个郎飞结传到另一个郎飞结(跳跃式传导),因而传导速度大大加快;降低温度可使神经纤维的传导速度减慢,故临床上可运用局部降温法,以暂时阻断神经纤维传导,产生短期局部麻醉的效果。另外神经纤维的传导速度有种属差异,直径相同的恒温动物和变温动物的有髓纤维,其传导速度也不同。

1.1.5.3 神经纤维的分类

许多神经纤维常集成束叫神经束。按神经纤维外面有无髓鞘而分为有髓神

经纤维和无髓神经纤维两类。有髓神经纤维外面包有圆筒状的髓鞘，髓鞘由磷脂和蛋白质组成，有绝缘作用。绝大多数神经纤维都是有髓鞘的。无髓神经纤维外面包有一层鞘膜，如嗅神经等。根据功能不同分为运动（传出）神经纤维、感觉（传入）神经纤维和自主神经纤维等。把兴奋从外周传向脑、脊髓叫做传入神经纤维（也叫感觉神经纤维）；把兴奋从脑、脊髓传向外周，叫传出神经纤维（也叫运动神经纤维）。

根据电生理学特征分类，即根据神经纤维动作电位的传导速度、锋电位持续时间及后电位等不同分为 A、B、C 三类，它们的动作电位的传导速度、锋电位持续时间及后电位等参数情况详见表 1.1。A 类包括有髓鞘的躯体传入和传出纤维，传导速度为 12~120m/s。根据其平均传导速度的快慢，又可将 A 类纤维分为 α 、 β 、 γ 、 δ 4 种。B 类是有髓鞘的自主神经节前纤维，其传导速度 < 15m/s。C 类包括无髓鞘的躯体传入纤维和自主神经的节后纤维，其传导速度 < 2.3m/s。根据纤维直径及来源分类，可将传入纤维分为 I、II、III、IV 4 类。I 类纤维相当于 A_α 类，II 类纤维相当于 A_β 类，III 类纤维相当于 A_δ 类，IV 类纤维相当于 C 类纤维。它们的来源直径和传导速度详见表 1.2。

表 1.1 神经纤维的分类(一)

纤维分类	A 类(有髓纤维)				B 类 (有髓纤维)	C 类(无髓纤维)	
	A_α	A_β	A_γ	A_δ		SC	drC
来源	初级肌梭传入纤维和支配梭外肌的传出纤维	皮肤的触觉传入纤维	支配梭内肌的传出纤维	皮肤痛温觉传入纤维	自主神经节前纤维	自主神经节后纤维	后根中传导痛觉的传入纤维
纤维直径/ μm	13~22	8~13	4~8	1~4	1~3	0.3~1.3	0.4~1.2
传导速度/(m/s)	70~120	30~70	15~30	12~30	3~15	0.7~2.3	0.6~2.0
锋电位持续时间/ms	0.4~0.5				1.2	2.0	
负后电位	锋电位高度	3~5				3~5	无
	持续时间/ms	12~30			—	50~80	—
正后电位	锋电位高度	0.2			1.5~4.0	1.5	10~30
	持续时间/ms	40~60			100~300	300~1000	75~100

表 1.2 神经纤维的分类(二)

纤维类别	来源	直径/ μm	传导速度/(m/s)	电生理学上的分类
I	肌梭及腱器官的传入纤维	12~22	70~120	A_α