

# 神经科学原理

PRINCIPLES IN NEUROSCIENCE

主 编 韩 济 生



北京医科大学出版社

# 神经科学原理

第二版

(下册)

主编 韩济生

编委(按姓氏笔划):

吕国蔚	任麟孙	吴建屏
陈宜张	杨雄里	周绍慈
韩济生	薛启莫	

可X31133



北京医科大学出版社

# 目 录

## 上 册

1. 绪论 .....	韩济生(1)
<hr/>	
<b>I. 神经系统现代研究方法 .....</b>	<b>韩济生(7)</b>
2. 形态学方法 .....	鞠躬、饶志仁(8)
3. 生理学方法 .....	卢光启、潘敬运、陈汝筑(27)
4. 电生理学方法 .....	王绍、徐涛(46)
5. 生物化学方法 .....	徐仁宝、吴德林、宋亮年(69)
6. 分子生物学方法 .....	韩松平、王兆一(93)
7. 脑成像 .....	李坤成(121)
<hr/>	
<b>II. 神经元的结构与功能 .....</b>	<b>吕国蔚(137)</b>
8. 神经元与神经胶质细胞及其生存环境 .....	关新民、邓云平(139)
9. 神经元膜的分子构造 .....	吕国蔚(170)
10. 神经元膜的静态特性 .....	吕国蔚(185)
11. 神经元膜的动态特性 .....	吕国蔚(200)
12. 神经元膜转运与轴突转运 .....	吕国蔚(211)
13. 细胞内钙和钙通道 .....	张均田、郑永芳(222)
14. 钾、氯离子通道与水通道 .....	王克威(241)
<hr/>	
<b>III. 神经元通讯 .....</b>	<b>乔健天、韩济生(265)</b>
15. 神经元之间的相互联系和信息传递 .....	乔健天(268)
16. 神经递质和神经肽及其共存现象 .....	任民锋(284)
17. 神经递质的释放及其控制 .....	乔健天(294)
18. 神经递质转运体 .....	万有、徐国恒(306)
19. 受体 .....	徐国恒、万有(316)
20. 兴奋性突触后电位和抑制性突触后电位 .....	梅俊、程珍凤(333)
21. 跨膜信息转导机理概说 .....	张德昌(348)
22. 胞浆内第二信使 .....	张放、刘景生(375)

23. 原癌基因与信号转导..... 郭惠夫、王晓民、王强(401)  
24. 多种递质调质之间的相互作用..... 任民锋(419)

---

IV. 经典神经递质和神经肽及其受体 .....	韩济生(429)
25. 乙酰胆碱.....	孙蔓霁、罗质璞(431)
26. 去甲肾上腺素和肾上腺素.....	许绍芬(455)
27. 多巴胺.....	金国章(481)
28. 5-羟色胺.....	韩济生、许伟(504)
29. 兴奋性氨基酸.....	胡国渊(524)
30. 抑制性氨基酸.....	朱丽霞(539)
31. 其它可能的神经递质.....	印其章(555)
32. 神经肽及其受体.....	邹冈(591)
33. 阿片受体与阿片样物质.....	韩济生、罗非(615)

---

## 下 册

V. 感觉系统 .....	杨雄里(637)
34. 感觉系统总论.....	杨雄里(638)
35. 视觉.....	杨雄里(648)
36. 听觉.....	曾兆麟(677)
37. 触压觉.....	于英心(693)
38. 痛觉及其调制.....	赵志奇(706)
39. 嗅味觉.....	杨雄里(728)
40. 内脏感觉.....	滕国玺(736)

---

VI. 运动系统 .....	吴建屏(749)
41. 运动系统总论.....	吴建屏(750)
42. 肌肉、外周感受器和脊髓对运动的调节.....	奚明初(757)
43. 脑干和运动控制.....	张义声(774)
44. 大脑皮层的运动功能.....	吴建屏(789)
45. 小脑.....	王建军、余启祥(804)
46. 基底神经节对运动的调节.....	王佰杨、李云庆(823)

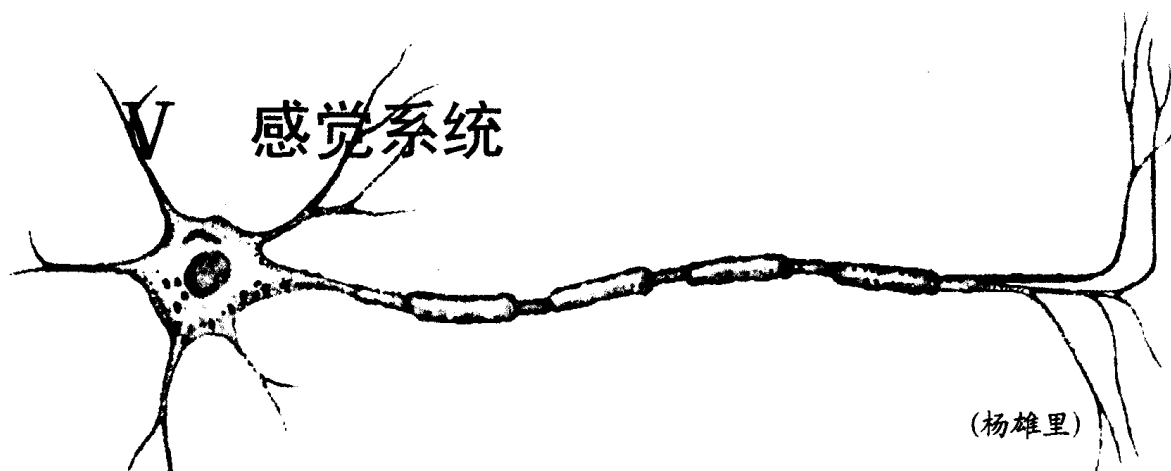
---

VII. 自主神经和神经内分泌调节 .....	陈宜张(835)
47. 交感神经系统及其中枢调节.....	姚泰(836)
48. 内环境恒定与神经内分泌功能.....	陈宜张(857)
49. 神经内分泌与免疫系统之间的相互作用: 神经免疫调节.....	范少光(878)

VIII. 中枢神经系统的高级整合功能 .....	周绍慈、韩济生(891)
50. 边缘系统与动机及情绪活动 .....	周绍慈(892)
51. 睡眠与觉醒 .....	翁恩琪(903)
52. 学习与记忆 .....	梅镇彤(916)
53. 语言和思维 .....	郭念锋(936)
54. 大脑联合皮层与功能一侧化 .....	李葆明(947)
55. 计算神经科学 .....	汪云九、潘晓川、齐翔林(959)
<hr/>	
IX. 中枢神经系统的发育与可塑性 .....	任麟孙(971)
56. 中枢神经系统的发生与分化 .....	郑德枢(972)
57. 神经系统之老化 .....	姚大卫、张亮(991)
58. 再生与移植 .....	任麟孙、苏国辉、肖悦梅(1006)
59. 神经细胞营养因子 .....	周明华(1020)
<hr/>	
X. 神经系统疾病的基础研究 .....	薛启冀(1039)
60. 神经肌肉疾病 .....	陈清棠(1041)
61. 脱髓鞘性疾病 .....	秦新月、董为伟(1050)
62. 脑血管疾病 .....	吴建中(1061)
63. 脑外伤脑水肿与脑缺血脑水肿 .....	张天锡(1073)
64. 癫痫 .....	吴希如、朱乃欣(1085)
65. 神经系统变性病 .....	薛启冀(1104)
66. 神经系统遗传性疾病 .....	薛启冀(1120)
67. 精神分裂症和情感性精神病 .....	沈渔邨、王祖忻(1132)
68. 药物依赖性 .....	蔡志基(1144)
69. 中枢神经系统疾病的细胞治疗与基因治疗 .....	王晓民(1151)

专业词汇索引

中英文专业词汇对照表



34. 感觉系统总论 .....	杨雄里
35. 视觉 .....	杨雄里
36. 听觉 .....	曾兆麟
37. 触压觉 .....	于英心
38. 痛觉及其调制 .....	赵志奇
39. 嗅味觉 .....	杨雄里
40. 内脏感觉 .....	滕国玺

所有感觉(视、听、触、痛、嗅、味觉等)均源于感觉系统的活动; 各种类型的刺激兴奋不同的感受器, 产生感觉信号。这些信号在感觉通路中经受复杂的加工处理后传至中枢, 最终引起感知(perception)。

在相当长一段时间内, 对感觉的研究主要是应用心理物理学方法, 这种方法把物理刺激与所引起的感觉定量地相关起来, 对于我们了解各种刺激怎样产生特异的感知, 以及确定感知与刺激参数的定量关系方面起了重大的作用。但最近几十年来感觉神经生物学的研究已经在整体、系统、细胞、分子等多层次上展开, 并广泛应用多学科的研究方法。研究的重点集中于阐明感觉的神经机制, 包括在感受器中信号的转导, 信息在感觉通路和回路中的传递和调控, 中枢对感觉信息的分析、整合等。不同感觉系统对感觉信息的分析、处理有共同的规律, 但也各有其特点。例如, 不同感觉对感受器的特异性或感觉通路活动模式的依赖程度很不相同: 味觉主要由被兴奋的特异感受器所决定, 而某种听觉刺激的音调相当大程度上取决于信号编码的模式。

在本篇中, 我们将首先论述感觉、感受器、感觉信息编码处理以及感知觉的一般特点和规律(感觉系统总论), 然后分章论述视觉、听觉、触压觉、痛觉、嗅味觉和内脏感觉等各种主要的感觉(其他化学感觉和肌肉感觉等将穿插在有关章节中, 不作分章论述)。各章通常从介绍感受器换能机制入手, 之后论述感觉信息在外周和中枢的传递和调控及其细胞和分子基础, 特别注意到不同感觉的特点以及近几年的最新进展。

## 感觉系统总论

(杨雄里)

感觉和感觉器官 .....	(638)	● 感受野 .....	(644)
感受器信号及感觉信息的编码 .....	(639)	感知觉的一般规律 .....	(644)
● 感受器换能和感受器电活动 .....	(639)	● 刺激强度和感觉的关系 .....	(644)
● 感受器的兴奋和感觉纤维的脉冲活动	(641)	● 感觉的空间辨别和对比 .....	(645)
感觉通路中的信号编码和处理 .....	(643)	● 感觉通路中的侧向抑制 .....	(645)
● 特异神经能量定律 .....	(643)	● 感觉的时间特性 .....	(645)
● 感觉回路组织方式的共同特点 .....	(643)		

### 感觉和感觉器官

人和动物体通过感觉器官感受内、外环境的变化,这种变化刺激相应感觉器官的感受器。感受器是一种换能装置,把各种形式的刺激能量(机械能、热能、光能和化学能)转换为电信号,并以神经冲动的形式经传入神经纤维到达中枢神经系统。感受器的结构形式众多,既可以是简单的感觉神经末梢(如痛觉感受器),或包有结缔组织被囊的神经末梢(如环层小体及触觉小体);也可以是高度分化的感受细胞,如视网膜中的视杆(细胞)和视锥(细胞)、内耳的毛细胞、味蕾中的味觉细胞等。这些感受细胞连同它们的附属结构(如眼的屈光系统、耳的集音与传音装置)构成感觉器官。附属结构的功能是将刺激有效地传送到感受器。大多数感受器包含特殊的细胞器,它们对某些刺激极为敏感,例如视杆外段中的光敏色素在受到一个光量子照射后就会发生立体构型的变化,使视杆兴奋。对每一种感受器都有相应的适宜刺激,即其最敏感的能量形式,但感受器并不只是对适宜刺激有反应,例如,所有感受器均能为电流所兴奋。此外,大多数感受器也对突发的压力和化学环境的变化有反应。内脏和其他内部器官中的感受器常称为内感受器(interoceptor)或内脏感受器(visceroceptor),以区别于嗅、听、视这样一些感受体外信号的外感受器(exteroceptor)。提供任一时刻身体在空间中位置的信息的感受器称为本体感受器(proprioceptor);而化学感受器则是一个总称,指的是对所处环境中的化学成分的变化起反应的所有感受器,其中包括嗅、味感受器以及随血浆中氧、pH 和渗透压的变化敏感的内脏感受器。

每个感觉器官传递一组性质上相似的感觉印象或模态(modality)。经典的五种感觉模态是

视、听、触、嗅、味。此外，机体对温度、振动、痛等模态也是敏感的；平衡感觉则又是另一种模态。在每一种感觉模态中，通常可以进一步按其性质加以分类。例如‘视觉’模态可以进一步区分为不同的质：亮度、红、绿、蓝等；味觉的质为甜、酸、咸、苦等；听觉的质为不同的音调等。一般来说，对于每一种模态都存在一种特殊的感受器官，而对应于某一种质的刺激可以存在一种特化的感受器，也可以由几种感受器介导。以视觉为例，其感受器官是眼，而相应于不同的质存在着不同的光感受器(视杆及具有不同光谱敏感性的各种视锥)。感觉模态的主要类型归纳于表 34-1。

表 34-1 感觉模态的主要类型

感觉模态	能量形式	感觉器官	感受器
化学性			
一般化学性	分子	各种类型	游离神经末梢
动脉氧	氧分压	颈动脉体	细胞和神经末梢
渗透压	渗透压	下丘脑	渗透压感受器
葡萄糖	葡萄糖	下丘脑	葡萄糖感受器
pH(脑脊液)	离子	延髓	脑室细胞
味觉	离子和分子	舌和咽	味感受器
嗅觉	分子	鼻	嗅感受器
体感觉			
触觉	机械性	皮肤	神经末梢
压觉	机械性	皮肤和深部组织	神经末梢
温度觉	温度	皮肤、下丘脑	神经末梢和中枢神经元
痛觉	各种形式	皮肤和各种器官	神经末梢
肌肉感觉			
血管压力	机械能	血管	神经末梢
肌肉牵张	机械能	肌梭	神经末梢
肌肉张力	机械能	腱器官	神经末梢
关节位置	机械能	关节囊和韧带	神经末梢
平衡感觉			
线加速(重力)	机械能	前庭器官	毛细胞
角加速	机械能	前庭器官	毛细胞
听觉	机械能	内耳(耳蜗)	毛细胞
视觉	电磁能	眼	光感受器

(引自 Shepherd GM. *Neurobiology*, 3rd ed. New York:Oxford University Press, 1994.)

## 感受器信号及感觉信息的编码

### 感受器换能和感受器电活动

各种刺激最初在感受器中转换为电信号(换能)。在某些化学感受器(如对血中氧分压敏感的感受器)，整个细胞可以是一个换能器，但是在大多数情况下，换能发生在感受器的某一特化部位。特化部位呈现许多不同的形式，可能是微绒毛(如在味觉)，也可以是纤毛(嗅觉)；在大多数皮肤、内脏和肌肉的感受器，换能部位是神经纤维的终端，这些终端可以是游离、裸露的神经末梢(如在皮肤中)，或埋在特殊的结构中(如在肌梭中)。此外，特化部位也可以在特殊的细胞内膜或细胞器，如在光感受器中。



尽管感受器种类繁多，但它们的运转机制有某些共同的原理。图 34-1 显示化学感受器和光感受器换能机制的模式图。在化学感受器(图 34-1A)，嗅分子与位于嗅感受器纤毛中的受体蛋白(R)相结合，从而激活 G 蛋白(G)。G 蛋白激活腺嘌呤环化酶(AC)，促进环化 AMP(cAMP)的合成，cAMP 作为第二信使增加离子通道的电导，使感受器膜去极化，产生感受器电位。G 蛋白也可激活磷酸二酯酶(PDE)，从而激活磷酸肌醇(IP<sub>3</sub>)和二酰甘油酯(DG)。嗅分子也可以直接与离子通道蛋白相结合；脂溶性分子可以扩散过膜作用于胞液中感受器。在光感受器(图 34-1B)，光子作用于视紫红质(R)，激活 G 蛋白，转而又激活 PDE。PDE 使 cGMP 水解，从而使 Na<sup>+</sup>通道关闭，产生超极化的感受器电位。对于光感受器换能机制，在第 35 章中还要详加讨论。很明显，这些机制的一个共同特点是，换能最终均影响离子的运动，从而改变跨膜的电荷分布，导致膜电位的变化，即感受器电位(receptor potential)，其基本机制与突触电位的机制相似。

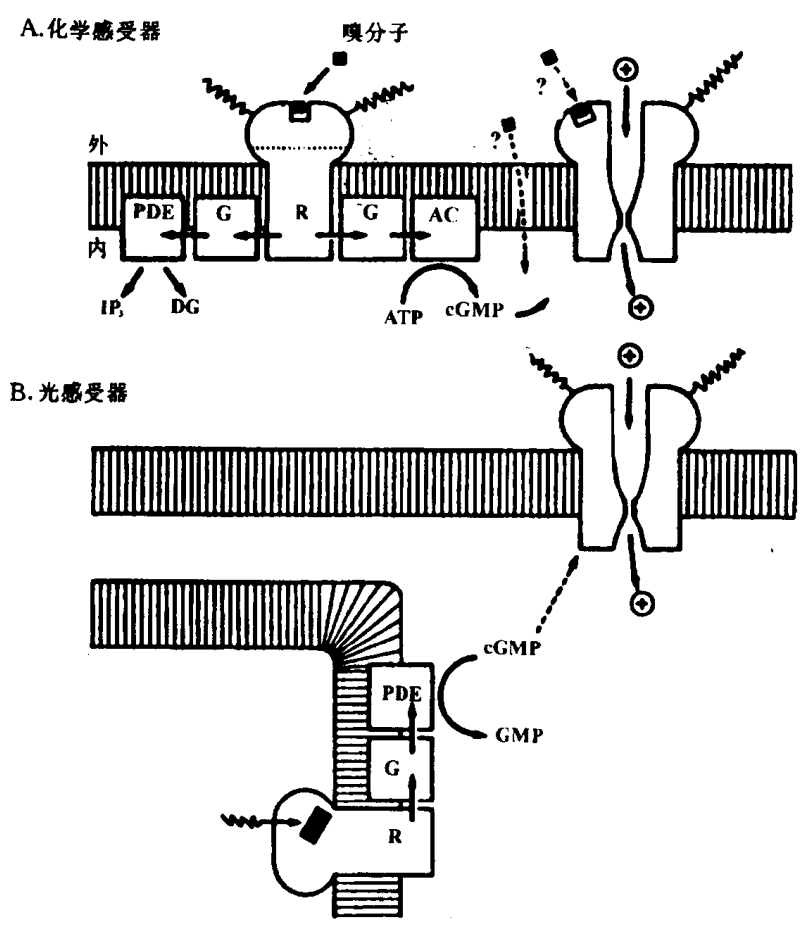


图 34-1 两类感受器换能机制的模式图

A. 化学感受器。R: 受体蛋白, G: G 蛋白, AC: 腺嘌呤环化酶, IP<sub>3</sub>: 磷酸肌醇, DG: 二酰甘油酯; B. 光感受器。详见正文。(引自 Shepherd GM. *Neurobiology*, 3rd ed. New York:Oxford University Press, 1994, 有修改.)

### 感受器的兴奋和感觉纤维的脉冲活动

感受器电位最终转换为神经脉冲。感觉换能的部位和脉冲发生的部位通常是分开的；在某些情况下两者处于一个细胞或一条神经纤维之中，但也有可能有突触介于其中，在视网膜中，换能的部位——光感受器和脉冲发生的部位——神经节细胞之间甚至有两个突触。

在以神经末梢为感受器的情况下，感受器电位本身直接引起神经纤维中动作电位的产生；而在特化的感受器，感受器电位与突触电位一样以电紧张的方式进行扩布，然后引起动作电位。在牵张感受器，牵张使跨神经终端膜的内向正电流增加，在终端产生感受器电位。电位借助电紧张电流扩布，经过细胞到达轴突中脉冲发生的部位。在光感受器，光子对外段中膜盘的作用导致暗中自内段流入外段的电流的阻遏，所引起的膜电位的变化(感受器电位)经细胞扩布至感受器终端的突触输出处。无论在哪一种情况，实际上引起动作电流发生的电位称为发生器电位(generator potential)。对于神经末梢感受器来说，发生器电位就是感受器电位；但对于特化的感受器来说，发生器电位只是感受器电位传递至神经末梢的那一部分。

以电紧张形式扩布的感受器电位在传入神经纤维中编码为神经脉冲，并由传入神经传至神经系统的其他部分。试以蛙牵张感受器为例加以说明(图 34-2)。在肌肉的牵拉先逐渐增强

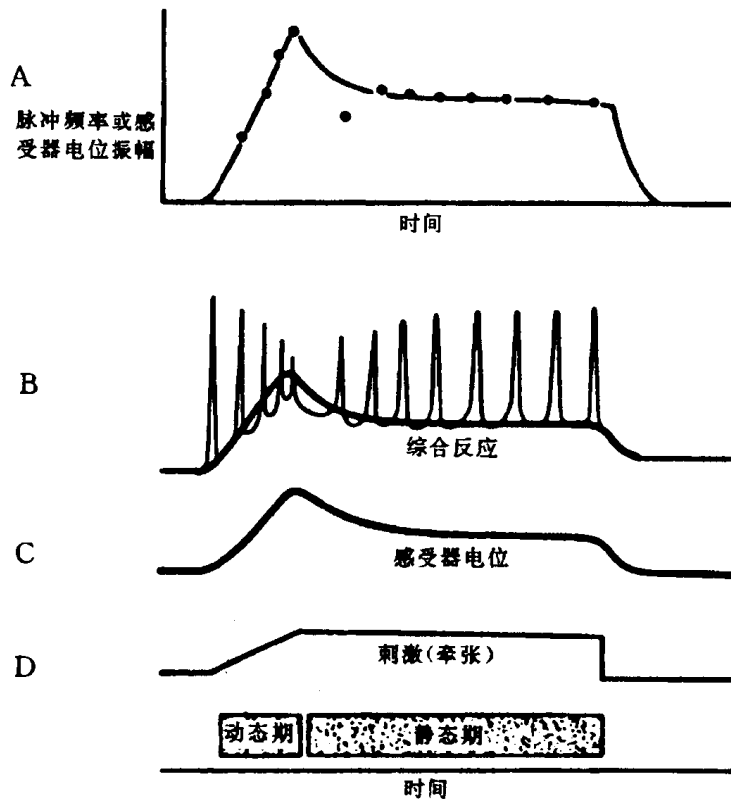


图 34-2 在蛙肌梭中牵拉刺激与感受器电位和神经脉冲

图中显示施加的牵拉刺激(包括动态期和静态期)与分级的感受器电位、脉冲放电及频率的关系。A 中曲线为感受器电位振幅，黑点为脉冲频率，均已按极大值归一。(据 Shepherd GM. *Neurobiology*, 3rd ed. New York:Oxford University Press, 1994.)

(动态期), 尔后保持恒定(静态期)的刺激情况下(图 34-2D), 若用河豚毒素阻遏脉冲的发生, 可清楚地观察到感受器电位振幅在动态期内先随牵拉的增强而增大, 在动态牵拉终了时达到峰值, 然后缓慢下降; 在静态牵拉期内降至一个更低的稳定水平(图 34-2C)。在自然的情况下, 将同时记录到脉冲放电(图 34-2B), 脉冲频率与感受器电位的幅度有良好的平行关系: 当感受器电位的幅度随刺激强度平稳地增大时, 脉冲频率逐渐增高; 感受器电位幅度降低时, 脉冲频率随之减小(图 34-2A)。虽然刺激是连续变化的, 但在感受器中转换为不同频率的全或无的神经脉冲, 这相似于电子学上模拟信号转换为数字信号。

脉冲频率( $R$ )与刺激强度( $S$ )密切相关, 两者的关系可以用幂函数描述, 即

$$R = K \cdot (S - S_0)^n$$

其中  $S_0$  为阈值,  $K$  和  $n$  为常数。指数  $n$  可以有不同的数值, 对有些细胞刺激和反应间成比例, 即  $n=1$ , 但对大多数细胞  $n$  小于 1。图 34-3 显示触刺激( $S$ )的大小与感觉神经纤维中脉冲的频率( $R$ )间的关系, 虚线系按  $R=9.4S^{0.52}$  关系式画出。

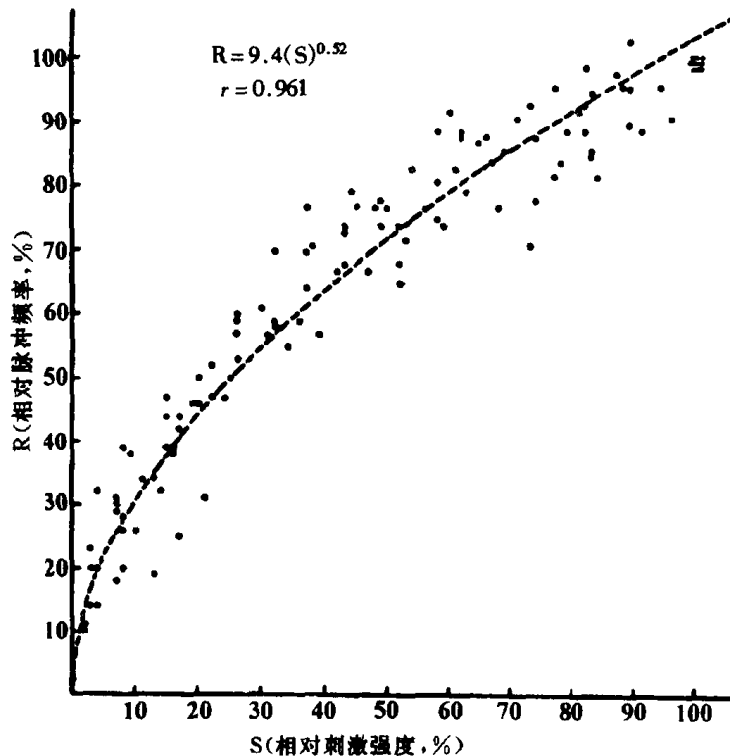


图 34-3 触觉刺激强度( $S$ )和感觉神经纤维的脉冲频率( $R$ )间的关系

系在猫上的测定结果, 点为测定值, 虚线按方程  $R=9.4S^{0.52}$  绘出,  $r$  为相关系数。(据 Werner G, Mountcastle VB. *J Neurophysiol*, 1965, 28:359-397.)

感觉适应是一种重要的生理现象: 在感觉刺激长期作用下, 感觉强度发生变化(通常是减退)。这可以发生在不同的水平上。在感受器水平, 当一个恒定强度的刺激施加于感受器时, 其感觉传入神经中的脉冲频率随时间逐渐下降。适应的程度因感受器的类型而异。触觉适应很快, 如果对环层小体施加恒定的压力, 感受器电位衰减得十分迅速。这种感受器显然不能用于传递持续性信号, 但对刺激的变化却十分灵敏, 且所产生的脉冲频率与变化发生的

速率直接相关,因此常称为瞬变感受器,它适于传递快速变化的信息。另一方面,颈动脉窦、肌梭、关节囊感受器、痛感受器的适应很慢,且不完全,即长时间刺激后感受器电位及脉冲频率仍然维持在相当高的水平。这种缓慢而不完全的适应过程对动物的生命活动具有一定的意义。例如,肌肉牵张在持续的姿势调节中起作用;引起痛和冷的感觉的往往可能是潜在的伤害性刺激,如果其感受器显示明显的适应,在一定程度上就会失去其报警的意义。颈动脉窦和主动脉弓感受器在血压的调节中连续地执行其功能,这些感受器出现适应显然会限制调节系统运转的精度。

## 感觉通路中的信号编码和处理

### 特异神经能量定律

感觉信息在中枢神经系统的不同水平得到加工和整合。对于每一种感觉模态来说,感觉通路由一系列以突触相连接的特殊的神经元所组成,并由所有与该通路有关的神经回路一起形成相应的感觉系统。

不同的感受器所产生的脉冲在形式上十分相似,它引起何种感觉取决于它们最终所激活的是脑的哪一解剖部位。由于从感觉器官到皮层的各条特异的感觉通路是互相独立的,因此当刺激发生在一个特定感觉的神经通路时,不管该通路的活动是如何引起的,或者是在通路中的哪一部分所产生的,所引起的感觉总是该感受器在生理情况下兴奋时所引起的感觉。例如,无论是压迫刺激手上的环层小体,还是因臂丛的肿瘤刺激了神经,所引起的感觉都是触觉。同样,如果把一根纤细的电极插入脊髓背柱、丘脑或大脑皮层后中央回的相应的纤维之中,并施加刺激,所引起的感觉均是触觉。这一原理最初由德国生理学家 Müller 在 19 世纪 30 年代所提出,称为特异神经能量定律(doctrine of specific nerve energies),是感觉生理学的基础之一。

### 感觉回路组织方式的共同特点

不同感觉系统的神经回路的组织方式具有一些共同的特性。在感觉通路中神经纤维分叉向几个神经元提供输入,这称为辐散。一个神经元又可以接收来自几根轴突的输入,谓之聚合。这既可以发生在一个中枢之内,也可以发生在不同的中枢之间。从一条通路来说,连接是串联形式,在不同的水平神经过程按前后的次序发生。但是因为在相继的水平上神经元连接的辐散和聚合,因此也存在着信息传输的并联型通路,即对不同类型的信息同时进行传递和整合。

某些中枢通路主要传递一种感受器的输入,称为特异感觉通路。另一些通路,在感觉信息传递过程中,因其纤维的辐散及与其他输入的聚合,其特异性变得越低,成为多模态通路。一般来说,特异的感觉通路实现感觉信息的精细的传递,而非特异通路用于感觉的整合及整个机体行为的调节。对于机体的分析和综合功能来说,两者都是必不可少的。此外,在不同的感觉通路中,除了通常的信息向中性传递外,还存在离中性的连接进行信息的反馈。

## 感受野

感受野是感觉生理中的一个重要概念。对于感觉通路中的任一神经元来说，感受野系指由所有能影响其活动的感受器所组成的空间范围，这种影响可以是兴奋性的，也可以是抑制性的；可以是直接来自感受器的，也可能经由中间神经元或来自不同的水平。以触觉为例，记录丘脑中某一个对触觉敏感的神经元的反应，并用细杆轻触皮肤的不同点，可发现只有当刺激点落在身体的某一区域内时该神经元的脉冲频率才发生变化，这个区域就是该神经元的感受野。

感觉神经元的感受野大小不一。某些神经元的感受野很小，例如，视皮层的某些神经元仅对照射  $0.02\text{mm}^2$  视网膜区域的光有反应。但另一些神经元有极大的感受野，例如中枢神经系统中某些细胞对很大区域的皮肤刺激均有反应，而相邻的感受野往往互相重叠。

感受野通常是非均质的，可以进一步区分为兴奋区和抑制区。例如，视网膜神经节细胞具有中心-周围拮抗型的感受野，即在感受野中心的兴奋区的周围有一个环形的抑制区；或者感受野中心是抑制区，而周围是兴奋区(详见第 35 章)。

从原理上说，感受野的特性——其位置、大小、兴奋区和抑制区的划分等，对于感觉系统中的每一个细胞都是能够确定的。在各中枢，相邻的细胞一般具有相似特性的感受野。通过对处于不同水平通过突触相联系的感觉神经元的研究，能够发现感受野变化的方式，从而阐明各个中枢的功能原理。在不同的水平，感受野的大小、形式以及有效刺激的性质都会变化。

## 感知觉的一般规律

感觉信号由传入神经向中枢传递，在中枢内经过信息的整合，形成感知觉。感知觉包括对刺激的检查、辨认以及对不同刺激的辨别能力。研究感知觉使用的主要手段是心理物理学方法，这种方法把刺激的物理参数和感觉的各种特性联系起来，对感觉现象做出定量的描述，而感觉神经生物学研究的主要目的之一，就是在不同层次上阐明这些定量关系的神经机制。尽管感觉的模态各不相同，但存在着以下一些重要的共同规律。

### 刺激强度和感觉的关系

单个感受器的兴奋通常并不引起感知，即感知要比感受器的阈值更高。如一个光量子能使一个视杆兴奋，但必须要有 5~7 个视杆同时活动才能使人感知。当刺激高于感知阈值后，在刺激强度( $S$ )和感觉强度( $I$ )之间的关系可以用 Stevens 幂函数来描述，即

$$I=K \cdot (S-S_0)^n$$

其中  $K$  为常数， $S_0$  为刺激的阈强度。

若对上式两侧取对数，则

$$\log I=n\log(S-S_0)+K'$$

其中  $K'=\log K$ ，仍为常数，即两者的对数是线性关系。

与此有关的是感觉辨差阈，即刚能检查的刺激参量的最小变化( $\Delta S$ )。在一定范围的刺激强度内，辨差阈是刺激强度的一个恒定的分数，即  $\Delta S/S=K$ ，对压力刺激为 3%，对光刺激为

1%~2%，对味觉刺激为 10%。如果将此式在整个刺激范围( $S$ )内加以积分，就可以推导出描述感觉强度和刺激强度关系的 Weber-Fechner 定律，即：

$$I=K' \cdot \log S$$

这个关系长期以来被尊奉为心理物理学的基本定律。但是近年的研究已经清楚地表明，虽然在一定范围内 Weber-Fechner 定律和前述的 Stevens 幂函数对刺激强度和感觉强度间关系的描述都有良好的近似，但前者的适用范围要比后者小得多。以视觉为例，Stevens 幂函数适用的亮度范围至少为  $10^4$ ，但 Weber-Fechner 定律仅在  $10^2$  的范围内给出较好的近似。

辨差阈并不限于对刺激强度，也可相对于刺激的其他参数，如在视觉中颜色的辨别，在听觉中音调的辨别等。

### 感觉的空间辨别和对比

在若干感觉系统，对感受器的自然刺激通常呈现一定的空间模式。这些感觉系统具有空间上的辨别能力。体感觉系统和视觉系统的空间辨别是人们所熟知的。研究体感觉系统空间辨别特性常用的是两点辨别法，即测试皮肤上的两点接近到什么程度，在刺激时仍能感觉到是两点而不是一点。在视觉系统中相似的测试则采用两个光点(测定视锐度的一种方法)。这些实验所获得的一个普遍规律是：当刺激强度低时，空间辨别能力很差；随着刺激的增强，空间分辨能力提高。

对比是和空间辨别密切相关的一个特性。在视觉中对比是指所观察的图像相邻部分的亮度比。对于其他感觉，对比也可以作相似的定义。例如在听觉，对比指某一声源的响度与其背景噪声之比。只有当对比足够大时，才能使刺激与其背景相区别。如果一个视觉图像的不同部分之间亮度比太小，图像就会变得模糊不清。

### 感觉通路中的侧向抑制

在感知觉中一个普遍的特征是存在着对比增强效应。当看一个亮背景上暗区时，会发现暗区的边缘看起来要比中央更暗，而亮背景与暗区相毗邻的区域看起来比背景的其他部分更亮一些。这种对比增强的现象不限于视觉，在听觉、皮肤感觉、味觉均有发现。这种现象的神经生理基础在于感觉器官和感觉通路中存在着侧向抑制。早在 40 年代，在对蟹(马蹄蟹)的复眼的研究中，Hartline 和 Ratliff 发现，在各小眼之间存在侧向抑制现象——一个小眼的活动会由于近旁小眼的活动而抑制。之后的研究已证明，这在许多动物的感觉系统中是一种共同的机制。在脊椎动物感觉系统中，侧向抑制常常是通过抑制性的中间神经元实现的。

图 34-4 显示侧向抑制可能具有的生理功能。图 34-4A 显示，不存在侧向抑制时触觉信号在感觉通路不同水平(第一级、第二级中继神经元)的空间分布情况。由于投射的幅散，一个局部的刺激可以激活一大群中枢神经元。如果这个过程不受限制，在通路的更高水平被激活的神经元群将越来越大，这显然将导致分辨能力的降低。图 34-4B 显示，有抑制性中间神经元介导的侧向抑制的存在，不仅使这种信号的幅散受到限制，还将因抑制而提高空间对比度，这自然就增强了感觉系统的分辨能力。

### 感觉的时间特性

感觉反应的频率响应特性一般不高，刺激间的时间间隔太短，就会产生融合的感觉。当

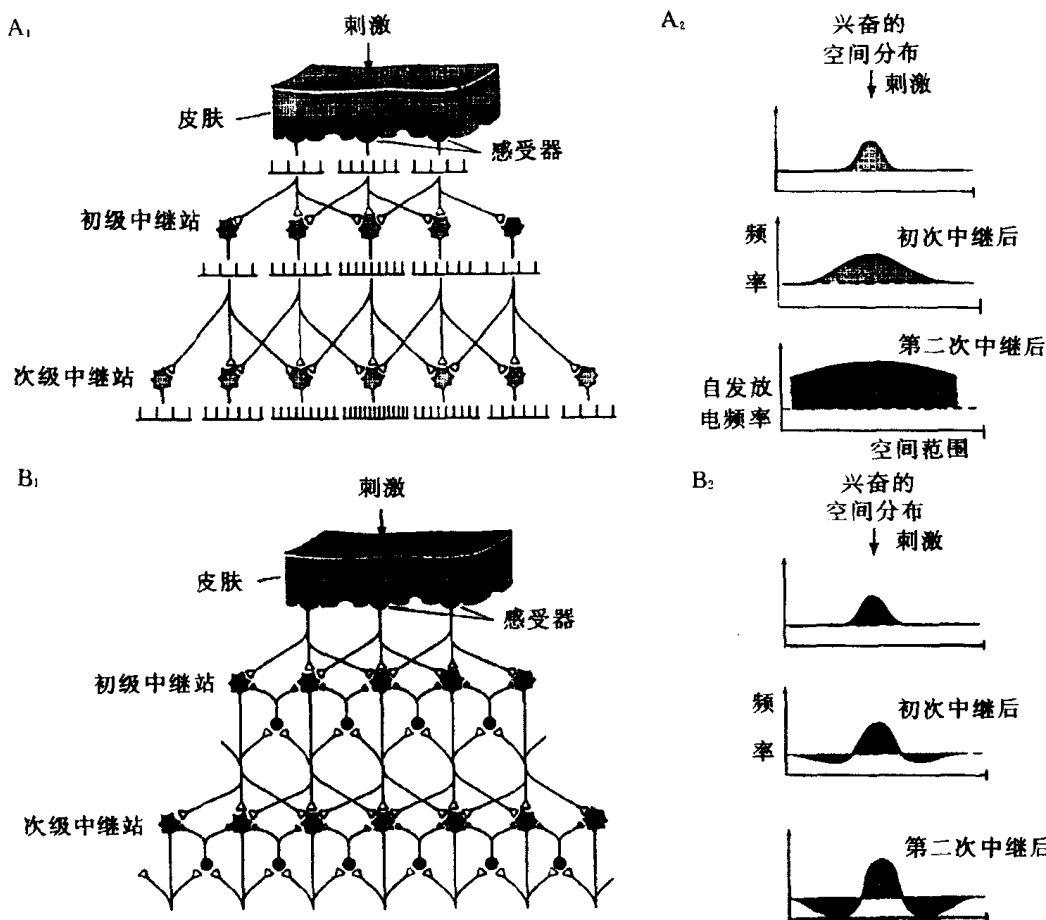


图 34-4 侧向抑制在感觉通路中的作用

A1 显示感受器逐级投射的模式图。细胞下方显示刺激时该细胞的放电频率。A2 在不同水平兴奋的空间分布。横轴为神经元群的空间分布，纵轴为放电频率。B 为存在侧向抑制时的情况。B1 为感受器投射的模式图，B2 为兴奋的空间分布。(据 Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. eds. *Essentials of Neuroscience and Behavior*. Norwalk: Appleton & Large, 1995.)

周期闪光的频率超过几十周时便融合起来，即无闪烁的感觉，这是人们熟知的现象。听觉的融合频率则要高得多。

刺激的时程对感觉强度有显著的影响。在阈值附近，在一定的时间内刺激时程与感觉强度成正比，也即存在着时间上的线性总和。例如在视觉中，当刺激时程小于 0.1s 时，阈值光强度( $I$ )随刺激时程( $t$ )按反比降低，即  $I \cdot t = \text{常数}$ 。如果时程超过 0.1s，总和即不再呈线性。对于其他的感受模态也存在类似的关系。

很短暂的刺激在感觉中能总和起来，相反，长时间的刺激却导致抑制，即适应。视觉系统的明适应和暗适应在视觉功能中起着重要的作用，研究得最深入。感觉适应实际上是感受器以及感觉的神经系统适应的主观表现。大多数感觉都有这种现象，但痛觉是例外，它几乎不存在着适应，这和其感受器及传入纤维的生理特性也是一致的。

※

※

※

不同的感受器把各种不同类型的刺激转换成电信号(感受器电位),这种换能或者通过第二信使,或者直接作用于感受器的离子通道而实现。感受器电位在感觉纤维中编码为神经脉冲,其频率与刺激强度呈幂函数关系。感觉信息在沿感觉通路传递的过程中由不同水平的神经网络(神经元回路)进行处理和整合。在阐明感觉系统的工作原理中,感受野是一个重要概念。

尽管感觉的模态不一,但存在一些重要的共同规律:刺激强度和感觉强度间的关系可用Stevens 幂函数描述;感觉的空间、时间辨别以及对比有相似的特性;存在着侧向抑制。

### 参 考 文 献

1. Finger TE, Silver WL, eds. *Neurobiology of Taste and Smell*. New York: Wiley, 1987.
2. Ganong WF. *Review of Medical Physiology*. 11th ed. Los Atlos:Lange Medical Publication, 1983: 84-90.
3. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. *Essentials of Neuroscience and Behavior*. Norwalk: Appleton & Large, 1995.
4. Schmidt RF. *Grundriss der Sinnerphysiologie*. 4 Auflage, Berlin: Springer Verlag, 1980:1-94.
5. Shepherd GM. *Neurobiology*. 3rd ed. New York:Oxford University Press, 1994.
6. Werner G, Mountcastle VB. Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents, stimulus response relations, Weber function, and information transmission. *J Neurophysiol*, 1965, 28: 359-397.



# 视 觉

(杨雄里)

- |                             |                                     |
|-----------------------------|-------------------------------------|
| 光感受器及光转导机制 .....(649)       | ● 高级视皮层的功能特征 .....(667)             |
| ● 光感受器和视色素 .....(649)       | ● 感受野组构的等级假设和信息的平行处<br>理 .....(669) |
| ● 光感受器的电反应及光转导机制 .....(650) | 色觉信息的编码和处理 .....(670)               |
| 视网膜的神经回路及其信息处理 .....(652)   | ● 色觉理论 .....(670)                   |
| ● 视网膜的细胞和突触组构 .....(652)    | ● 三种视锥和视色素 .....(670)               |
| ● 视网膜神经元的反应和感受野 .....(655)  | ● 色觉的神经机制 .....(671)                |
| ● 视网膜的神经元回路 .....(657)      | 视系统的发育和可塑性 .....(672)               |
| ● 视网膜的突触机制 .....(658)       | ● 视系统胚胎发育中神经元活动的重要性<br>.....(672)   |
| ● 视网膜递质 .....(659)          | ● 新生哺乳动物的视系统 .....(673)             |
| 视觉中枢的神经机制 .....(661)        | 异常视觉经验的影响: 行为和临床研究<br>.....(673)    |
| ● 中枢视通路的解剖学 .....(661)      |                                     |
| ● 视中枢神经元的感受野 .....(662)     |                                     |
| ● 神经元在视皮层中的组构 .....(665)    |                                     |

在所有的感觉中,视觉具有最重要的意义。至少有70%以上的外界信息是由视觉系统接收、处理和感知的。视觉系统实施各种功能,使我们能够分辨万物,感知它们的大小、形状、颜色、亮暗、动静、远近。

视觉系统所感受的能量形式是电磁波。人和大多数哺乳动物所能感受的只是电磁波中波长为380~760nm的部分,这一区域的电磁波通常称为可见光。但其他一些动物情况有所不同,例如昆虫能感受紫外光。光源或自各种物体表面反射的光进入我们的视觉器官——眼睛,由眼的屈光系统成象在视网膜上。在视网膜的光感受器中光能首先转换为电信号,这种信号经视网膜神经元所组成的复杂网络编码、处理,由视神经传向中枢作进一步分析,最后形成视知觉。