

运动生理学

(第三版)

邓树勋 王健 乔德才 郝选明 主编

王健 乔德才 郝选明 主编

《《》》



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材  
国家级精品资源共享课配套教材  
普通高等学校体育教育专业主干课教材  
全国高等学校体育教学指导委员会审定

# 运动生理学

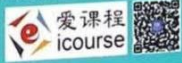
(第三版)

邓树勋 王健 乔德才 郝选明 主编



# SPORTS

国家级精品资源共享课“运动生理学”



高等教育出版社

### 第3章 神经系统的调节功能

#### 本章提要:

神经系统是机体的主导系统,通常分为中枢神经系统和周围神经系统。在体情况下,躯体的活动以及各器官系统的功能都是在神经系统的直接或间接调控下协调完成的。本章主要介绍神经元、突触、神经递质、受体、神经胶质细胞和神经营养因子和突触可塑性等生理学知识,简要介绍神经系统的感觉分析机能,重点阐述脊髓、脑干以及高位中枢对躯体运动的神经调控。

#### 重点术语:

神经元、突触传递、运动单位、牵张反射、状态反射、运动神经元池、长时程增强、前庭功能稳定性、中枢延搁、条件反射

神经系统是人体最重要的调节系统。在整体情况下,躯体的活动以及各器官系统的功能都是在神经系统的直接或间接调控下协调完成的。神经系统通常分为中枢神经系统和周围神经系统,前者是指位于颅腔内的脑和位于脊柱椎管内的脊髓,后者则是联络于中枢神经与各器官之间的神经。

#### 第一节 组成神经系统的细胞及其一般功能

神经系统主要由神经细胞和神经胶质细胞所组成。神经细胞又称神经元 (neuron),神经系统功能活动主要由神经元完成;而神经胶质细胞则是起辅助作用,主要对神经元起支持、营养和保护等作用。

##### 一、神经元

人类中枢神经系统内约含有  $10^{11}$  个神经元,神经元大小和形态多种多样(图 3-1),但从结构上大致都包括胞体和突起两部分。

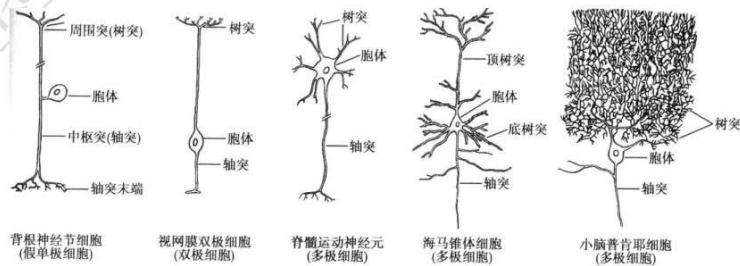


图 3-1 哺乳运动神经系统中几种不同类型的神经元模式图(引自姚泰生理学)

---

### **(一) 神经元是构成神经系统结构和功能的基本单位**

胞体是神经元的主体部分，是细胞代谢和信息整合的中心，其形状和大小差异很大，有圆形、星形、梭形和锥形等，直径4~150 $\mu\text{m}$ 不等。胞体是由细胞膜、细胞质和细胞核3部分组成。细胞膜具有调节神经元与周围环境间进行物质交换的作用；细胞质中含有许多亚微结构，如尼氏体、Golgi复合体、线粒体、中心体和内涵物等；细胞核一般位于胞体的中央，它是遗传信息储存、复制和表达的主要场所，又是将DNA转录成RNA的部位。

突起可看作是胞体的延伸部，有树突和轴突之分。一个神经元具有多个树突，其作用是接收其它神经元传来的冲动，并将之传至胞体；一个神经元轴突只有一条，从胞体发出的部分膨大形成锥形叫做轴丘，它是轴突的始段。在轴突主干上，轴突的末端分成许多分支，每个分支末端的膨大部分称为突触小体(synaptic knob)，它与另一个神经元或效应器细胞相接触形成突触。轴突的功能主要是将胞体发生的冲动传递给其它神经元，或传递给肌细胞和腺细胞等效应器。

### **(二) 神经元的主要功能是接受、整合、传导和传递信息**

神经元按其在反射弧中位置的不同可分为传入神经元(或感觉神经元)、传出神经元(或运动神经元)和中间神经元(或联络神经元)三种类型。

#### **1. 一个神经元可区分为若干功能区域**

一个神经元从功能学的角度看可区分出不同的功能区域。神经元的质膜在接受信息中发挥着重要作用；神经元的细胞核与细胞质内存在蛋白质合成体系，神经元所需的各种功能蛋白质均在此处合成，在维持神经元生长、发育、存活以及完成正常功能活动中具有不可替代的作用。

胞体和树突是接受和整合信息的区域，轴突始段是产生动作电位的区域，轴突是传导信息的区域，而突触末梢则是将信息从一个神经元传递给另一个神经元或效应器细胞的区域。神经元的主要功能是接受刺激和传递信息。神经元既能产生冲动和传导冲动，又能合成和释放多种信息分子(如神经递质、神经调质等)以及其它维持细胞生命所需的活性物质，有些神经元还能分泌激素，将神经信号转变为体液信号。

中枢神经系统可通过传入神经接受来自体内外环境变化的刺激信息，通过中间神经对这些信息加以分析、综合和储存，再经过传出神经把指令传到所支配的器官和组织，产生调节和控制效应。

---

## 2. 神经纤维具有兴奋传导和轴浆运输功能

神经元的轴突和包裹轴突的髓鞘总称为神经纤维 (nerve fiber)。在中枢神经系统, 神经纤维主要构成白质, 在周围神经系统神经纤维构成神经干。神经纤维的主要功能是传导兴奋, 亦即传导动作电位或神经冲动。不同类型的神经纤维传导兴奋的速度与神经纤维直径的大小、有无髓鞘、髓鞘的厚度以及温度的高低等因素有关。神经纤维直径越大, 传导速度越快; 有髓鞘神经纤维传导速度比无髓鞘神经纤维快; 在一定范围内, 温度升高也可加快传导速度。

神经纤维传导兴奋具有以下特征: ①完整性: 神经纤维只有在其结构和功能都完整时才能传导兴奋, 如果神经纤维受损, 兴奋传导将受阻; ②绝缘性: 一根神经干内含有许多神经纤维, 它们同时传导兴奋时基本上互不干扰; ③双向性: 人为刺激神经纤维上任何一点, 所引起的兴奋可沿纤维同时向两端传播; ④相对不疲劳性: 与突触传递比较而言, 神经纤维传导兴奋是相对不容易产生疲劳的。

神经纤维内的轴浆经常处于流动状态, 轴浆流动具有运输物质的作用, 故称为轴浆运输。轴浆从胞体向轴突末梢的运输称为顺向轴浆运输, 轴浆自末梢到胞体的运输则称为逆向轴浆运输。轴浆运输对维持神经元的解剖和功能的完整性具有重要意义。

### (三) 神经元生长和存活必需有神经营养因子的存在

神经对所支配的组织除发挥调节作用外, 神经末梢还经常释放一些营养性因子, 可持续调节所支配组织的代谢活动, 影响其结构、生化和生理功能, 神经的这种作用称为营养性作用。神经的营养性作用在正常情况下不易觉察, 但当神经元发生病变或被切断后便能明显地表现出来。

神经元既能生成营养性因子, 维持所支配组织的正常代谢与功能, 同时也接受神经营养因子 (neurotrophin, NT) 的支持, 以维持其正常的形态和功能。NT 也可产生于神经所支配的组织 (如肌肉) 和星形胶质细胞, 它们在神经末梢经由受体进入末梢, 再经逆向轴浆运输抵达胞体, 促进胞体生成有关的蛋白质, 从而发挥其支持神经元生长、发育和功能完整性的作用。也有一些 NT 由神经元产生, 经顺向轴浆运输到达神经末梢, 发挥其对突触后神经元形态和功能完整性的支持作用。目前已发现并分离出的 NT 主要有: 神经生长因子、脑源性神经营养因子、神经营养因子 3、神经营养因子 4/5 和神经营养因子 6 等。

## 二、神经胶质细胞

---

神经胶质细胞(neuroglia)广泛分布于中枢和周围神经系统,在人类的中枢神经系统中,胶质细胞的总数达 $(1\sim 5)\times 10^{12}$ 个,约为神经元的10~50倍。

### (一) 胶质细胞具有不同于神经元的类型和特征

胶质细胞在中枢神经系统中主要包含有星形胶质细胞、少突胶质细胞和小胶质细胞三类,在周围神经系统中主要有形成髓鞘的施万细胞和位于神经节内的卫星细胞等。

胶质细胞与神经元相比,在形态和功能上都有很大差异。胶质细胞形态多样、胞体较小、突起多无极性、胞浆内没有尼氏小体,不与神经元形成突触(有人认为有突触联系,尚无定论),但普遍存在缝隙连接,在应激时不能产生动作电位。在某些胶质细胞膜上还存在多种神经递质的受体。胶质细胞终身具有分裂增殖的能力。

### (二) 不同胶质细胞具有不同的功能

不同神经胶质细胞有着不同的生理功能,依据目前的研究发现,主要可归纳为以下几个方面。

#### 1. 星形胶质细胞是脑内功能最复杂的胶质细胞

在脑内星形胶质细胞是数量最多的一种胶质细胞,参与实现的功能活动也很多,主要有:①支持作用。中枢内除神经元和血管外,其余空间主要由星形胶质细胞充填,它们以其长突起在脑和脊髓内交织成网,形成支持神经元胞体和纤维的支架;②引导迁移作用。在大脑和小脑皮层发育过程中,可使发育中的神经元沿胶质细胞突起的方向迁移到它们最终的定居部位;③营养作用。星形胶质细胞一方面对神经元起运输营养物质和排除代谢产物的作用,另一方面还能产生神经营养因子,对神经元的生长、发育、存活和维持其功能完整性具有十分重要的作用;④隔离作用。胶质细胞具有隔离中枢神经系统内各个区域的作用,可防止神经元之间功能活动的相互影响。此外,还参与血-脑屏障的形成和某些神经递质及活性物质的代谢,对于免疫应答和维持细胞外液中 $K^+$ 浓度的稳态也具有一定的作用。

#### 2. 少突胶质细胞和施万细胞的主要功能是形成髓鞘

少突胶质细胞和施万细胞可分别在中枢和外周形成神经纤维髓鞘,髓鞘具有提高神经传导速度和绝缘作用。

#### 3. 小胶质细胞和卫星细胞的功能

小胶质细胞是中枢神经系统中的吞噬细胞,当脑组织在各种病理情况下发生变性时,可与来自血液中的单核细胞共同清除变性的神经组织碎片;存在于周围神经系统

---

中的卫星细胞的作用可能是为神经元提供营养及形态支持，调节神经元外部的化学环境。

## 第二节 神经系统功能活动的基本原理

在神经系统功能活动中，神经元实现其功能的最基本方式就是产生动作电位，神经元所产生的动作电位也可称为神经冲动。在神经细胞任何一个部位所产生的神经冲动，均可传播到整个细胞，使细胞未兴奋部位依次经历一次膜电位的倒转，这一过程被称之为神经冲动的传导，简称神经传导，其传导有局部电流方式传导（无髓鞘纤维）和跳跃式传导（有髓鞘纤维）两种方式。

在人类中枢神经系统中约有  $10^{11}$  神经元，神经冲动作为信息单位，不只限于一个神经元范围内的传导，必然要经过两个或两个以上神经元之间的信息传递。生理学中将相互连结的两个神经元之间或神经元与效应器之间的接触部称之为突触，在中枢约有  $2 \times 10^{14}$  个左右的突触。每个神经元可接受 2000 个左右的神经元传来的信息，同时，它也可将其信息传递给同等数量的神经元。为此，神经元之间的通讯过程是极其复杂的。

### 一、突触传递

信息从前一个神经元传递给后一个神经元，这一信息传递过程被称为突触传递（synaptic transmission）。根据信息传递媒介物性质的不同可将突触分为化学性突触和电突触两种类型。信息传递媒介物是神经递质的突触称为化学性突触，信息传递媒介为局部电流的突触称为电突触。

#### （一）化学性突触传递是神经系统信息传递的主要形式

在神经系统中，化学性突触传递是最常见的，也是最重要的。一般情况下，轴突末梢通常被视为突触前的部分，目标神经元或效应器细胞则被视为突触后的部分，两者之间的狭小区间称为突触间隙。经典的突触最常发生于突触前末梢与突触后神经元的树突、胞体和轴突处，从而形成轴突-树突突触、轴突-胞体突触和轴突-轴突突触（图 3-2）。

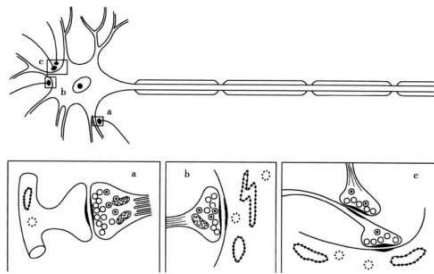


图 3-2 突触的基本类型模式图（引自：姚泰生理学）

### 1. 突触的微细结构

化学突触是由相互对应的突触前膜和突触后膜结构构成，突触前膜和突触后膜较一般神经元膜厚，约 7.5nm，它们之间的缝隙被称为突触间隙，宽约 20-40nm，其间有黏多糖和糖蛋白。在突触前膜内侧的轴浆内，含有较多的线粒体和大量直径为 20-80nm 的突触囊泡，内含高浓度的神经递质，可从突触前末梢膜的所有部位释放。在电子显微镜下可看到突触前膜内侧有致密的突起和网络样结构的活化区，具有引导突触小泡与突触前膜融合的作用。在活化区相对应的突触后膜上则存在着相应的特异性受体或递质门控通道（图 3-3）。

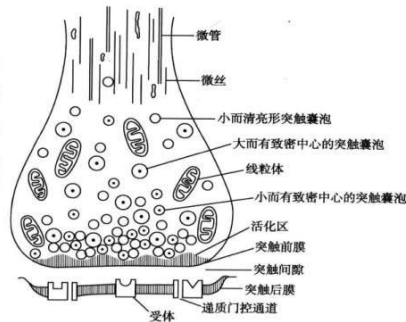


图 3-3 突触的微细结构模式图（引自姚泰生理学）

### 2. 突触的传递过程

当突触前神经元的兴奋传到末梢时，突触前膜去极化，当去极化达到一定水平时，前膜上电压门控  $Ca^{2+}$  通道开放，细胞外  $Ca^{2+}$  通过突触前膜进入突触前末梢内，与轴浆中的钙调蛋白结合为复合物，通过激活蛋白激酶 II，使结合于突触囊泡外表面的突触

---

蛋白 I 发生磷酸化，并使之从突触囊泡表面解离，从而解除突触蛋白 I 对突触囊泡与前膜融合和释放递质的阻碍作用，结果引起突触囊泡与突触前膜相接触并融合，将囊泡内贮藏的神经递质通过“出胞”作用，量子式的释放入突触间隙。由轴浆内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度瞬时升高触发突触囊泡递质释放的机制十分复杂，需经历动员、摆渡、着位、融合、和出胞等过程。递质进入突触间隙后，经扩散抵达突触后膜，作用于后膜上特异性受体或化学门控通道，引起后膜对某些离子通透性的改变，使某些带电离子进出后膜，突触后膜即发生一定程度的去极化或超极化。这种发生在突触后膜上的电位变化称为突触后电位。

信息在化学突触的传递过程主要包括神经递质在突触前的合成和释放、递质与突触后膜受体的结合、递质的分解或重吸收等环节。

### 3. 突触后电位

根据突触后膜发生去极化或超极化的不同，可将突触后电位分为兴奋性突触后电位和抑制性突触后电位两种。如果突触后膜在递质作用下发生去极化，使该突触后神经元的兴奋性升高，这种电位变化称为兴奋性突触后电位 (excitatory postsynaptic potential, EPSP)。EPSP 是由于突触后膜对  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  尤其是对  $\text{Na}^+$  通透性升高产生去极化所致，当电位升高到一定水平 (阈电位) 时，则在轴突始段部位产生冲动，沿神经轴突传出。如果突触前膜释放的是抑制性递质，它可引起后膜对  $\text{K}^+$  和  $\text{Cl}^-$  尤其是  $\text{Cl}^-$  的通透性升高，导致突触后膜产生超极化，这一电位变化称之为抑制性突触后电位 (inhibitory postsynaptic potential, IPSP)。IPSP 的幅度因神经元膜电位的水平的不同而改变，持续时间比 EPSP 的稍短一些，平衡电位约为  $-80\text{mV}$ 。

由于一个突触后神经元常与多个突触前神经末梢构成突触，而产生的突触后电位既有 EPSP，也有 IPSP，因此，突触后神经元胞体就好比是个整合器，突触后膜上电位改变的总趋势决定于同时产生的 EPSP 和 IPSP 的代数和。当总趋势为超极化时，突触后神经元表现为抑制；而当突触后膜去极化并达到阈电位水平时表现为兴奋，即可在轴突始段产生一次动作电位。

### (二) 电突触传递在神经元同步化活动中发挥重要作用

在电突触处，两个神经元紧密接触的部位约间隔  $2\sim 4\text{nm}$ ，连接部位的细胞膜并不增厚，膜两侧近旁胞质内不存在突触囊泡，两侧膜上有沟通细胞胞质的通道蛋白，这种结构又称为缝隙连接 (gap junction)。孔道允许带电小离子和直径小于  $1.0\text{nm}$  的小分子



---

物质通过。局部电流和 EPSP 可通过电紧张扩布的形式从一个细胞传递给另一个细胞。电突触无突触前膜和后膜之分，一般为双向性传递，其传递速度快，几乎不存在潜伏期。电突触传递在中枢神经系统内和视网膜上广泛存在，主要发生在同类神经元之间，具有促进神经元同步化活动的功能。电突触传递的生理意义在于，可使很多神经元产生同步化的活动，能够耐受阻断化学传导的药物，对温度变化也不敏感。

## 二、反射活动的基本规律

机体的许多生理功能是通过神经系统的活动进行调节的。神经系统活动的基本形式是反射，反射活动的结构基础是反射弧（反射弧由感受器、传入神经纤维、反射中枢、传出神经纤维和效应器组成）。

### （一）反射活动形式和整合的中枢水平

#### 1. 反射可分为非条件反射和条件反射

身体的各种感受器相当于不同的换能器，它们的功能是将所感受的刺激转变为一定形式的神经放电信号，后者通过传入神经纤维传至相应的神经中枢，中枢对传入信号进行分析并做出反应后，再通过传出神经纤维将中枢的指令传达到相应的效应器官，发动或改变其活动，这样一个过程就称为反射。

巴甫洛夫将人和高等动物的反射分为非条件反射和条件反射两类。非条件反射是指人和动物生来就有、数量有限、种系所有、比较固定和形式低级的反射活动（如防御反射、食物反射、性反射等）。非条件反射的建立无需大脑皮层的参与，通过皮层下各级中枢就能形成。它使人和动物能够初步适应环境，对于个体生存和种系生存具有重要意义。条件反射是反射活动的高级形式，是指人和动物在个体生活过程中，按照所处的生活环境，在非条件反射的基础上，通过后天学习和训练不断建立而形成的一种反射活动。条件反射的数量是无限的，可以建立也可以消退。

#### 2. 反射一般都在中枢神经系统的多级水平上进行整合

反射的基本过程是刺激信息经感受器、传入神经、中枢、传出神经和效应器依次传递的过程，中枢是反射弧中最复杂的部位。在整体情况下，无论是简单的还是复杂的反射，传入冲动进入脊髓或脑干后，除在同一水平与传出部分发生联系并发出传出冲动外，还有上行冲动传到更高级的中枢部位进一步整合，再由高级中枢发出冲动来调整反射的传出冲动。因此，完成一个反射，往往既有初级水平的整合活动，也有高级水平的整合活动，在通过多级水平的整合后，反射活动将更具复杂性和适应性。

## （二）中枢神经元的联系方式

在中枢神经系统，神经元之间有多种联系方式（图 3-4），不同的联系方式会产生不同的传递效应。

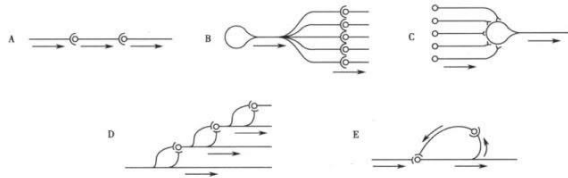


图 3-4 中枢神经元的联系方式模式图（引自姚泰生理学）

### 1. 单线式联系

单线式联系是指一个突触前神经元仅与一个突触后神经元发生突触联系。其实，真正的单线式联系很少见，会聚程度较低的突触联系通常视为单线式联系（图 3-4A）。

### 2. 辐散式联系

辐散式联系是指一个神经元可通过其轴突末梢与多个神经元形成突触联系（图 3-4B），从而使与之相联系的许多神经元同时兴奋或抑制。在脊髓，传入神经元与其他神经元发生突触联系中主要是通过这种方式联系的。

### 3. 聚合式联系

聚合式联系是指一个神经元接受来自许多神经元的轴突末梢而建立突触联系（图 3-4C），因而有可能使来源于不同神经元的兴奋和抑制在同一神经元上发生整合，导致后者兴奋或抑制。这种联系方式在传出通路中较为多见，如脊髓前角运动神经元接受不同轴突来源的信息，主要表现为聚合式联系。

### 4. 链锁式和环式联系

在中间神经元之间，由于辐散与聚合式联系同时存在而形成链锁式联系（图 3-4D）或环式联系（图 3-4E）。神经冲动通过链锁式联系，在空间上可扩大其作用范围；兴奋冲动通过环式联系，可因负反馈而使活动及时终止，或因正反馈而使兴奋增强和延续。

## （三）中枢兴奋在化学性突触传递的特征

在多突触反射中，化学性突触传递明显不同于神经纤维上的冲动传导，其特征主要表现为以下几个方面。

### 1. 单向传播

---

在反射活动中，兴奋经化学性突触传递，只能从突触前末梢传向突触后神经元，这一现象称为单向传播。这是因为神经递质通常贮存于突触前末梢，并由突触前膜释放，受体则通常位于突触后膜。这种传递方式的意义在于限制了神经兴奋传导携带的信息只能沿着指定的路线运行。

## 2. 中枢延搁

兴奋经中枢化学性突触传递所需时间与在相同距离的神经纤维上传导相比要长得多，这一现象称为中枢延搁 (central delay)。这是由于化学性突触传递须经历递质释放、递质在突触间隙内扩散、递质与后膜受体结合以及后膜离子通道开放等多个环节。兴奋通过一个化学性突触通常需要 0.3-0.5ms，反射通路上跨越的突触数目越多，兴奋传递所需的时间就越长。

## 3. 兴奋的总和

在反射活动中，单根神经纤维传入冲动一般不能引起传出效应，如若干神经纤维的传入冲动同时到达同一中枢才可能产生传出效应，这一现象称为兴奋的总和。因为单根纤维传入冲动引起的 EPSP 具有局部兴奋的性质，不足以引发外传性动作电位。但若干传入纤维引起的多个 EPSP 可发生空间性和时间性总和，只要总和达到阈电位即可爆发动作电位；如果总和未达到阈电位，亦可使膜电位与阈电位水平之间的差距缩小，表现出易化现象。

## 4. 兴奋节律的改变

在同一反射弧中，传入神经（突触前神经元）中兴奋传递的放电频率往往与传出神经（突触后神经元）不同，这一现象称为兴奋节律的改变。这是因为突触后神经元常常同时接受多个突触传递，而且自身功能状态也可能不同，所以最后传出冲动的频率取决于各种因素的综合效应。

## 5. 后发放

在中枢神经系统，兴奋冲动通过环式联系即使最初的刺激已经停止，传出通路上冲动发放仍能继续一段时间，这种现象称为后发放或后放电。这种现象也常见于各种神经反馈活动中。例如，当随意运动发动后，中枢将不断收到由肌梭返回的关于肌肉运动的反馈信息，用以纠正和维持原先的反射活动。

## 6. 对内环境变化敏感和易疲劳

内环境理化因素的变化（如缺氧、二氧化碳过多、某些药物等），均可影响化学性

突触的传递，这是因为突触间隙与细胞外液是相通的。此外，突触传递与神经纤维相比，相对容易发生疲劳，这可能与神经递质的耗竭有关。

#### （四）中枢活动总的抑制和易化

中枢在任何反射活动中，总是既有抑制又有易化。抑制和易化的多重复杂组合是中枢神经系统具有各种调节功能的重要基础。中枢抑制和中枢易化均为主动过程，都可发生于突触前和突触后，具有同样重要的生理意义。

##### 1. 突触后抑制产生 IPSP，而突触前抑制则使 EPSP 幅度降低

（1）突触后抑制由抑制性中间神经元释放抑制性神经递质，使突触后神经元产生 IPSP 而引起的抑制，称为突触后抑制 (postsynaptic inhibition)。突触后抑制有传入侧支性抑制和回返性抑制两种形式。

传入神经进入中枢后，一方面通过突触联系兴奋一个中枢神经元，另一方面通过侧支兴奋一个抑制性中间神经元，通过后者的活动再抑制另一个中枢神经元，这种抑制称为传入侧支性抑制或交互抑制，其意义在于能使不同中枢之间的活动协调起来。例如，伸肌肌梭的传入纤维进入脊髓后，直接兴奋伸肌运动神经元，同时发出侧支兴奋一个抑制性中间神经元，转而抑制屈肌运动神经元（图 3-5 左半侧），导致伸肌收缩而屈肌舒张。

中枢神经元兴奋时，传出冲动沿轴突外传，同时又经轴突侧支兴奋一个抑制性中间神经元，后者释放抑制性神经递质，反过来抑制原先兴奋的神经元及同一个中枢的其他神经元，这种抑制称为回返性抑制。例如，脊髓前角运动神经元的传出冲动沿轴突到达骨骼肌发动运动，同时，冲动经轴突发出的侧支兴奋与之构成突触的闰绍细胞，后者兴奋时释放甘氨酸，回返性抑制原先发动运动的神经元和其他同类神经元（图 3-5 右半侧）。这种抑制的意义在于能够及时终止运动神经元的活动，或者使同一中枢内许多神经元的活动同步化。

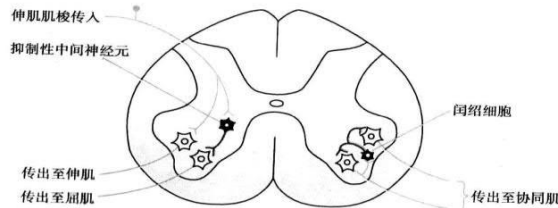


图 3-5 传入侧支性抑制和回返性抑制示意图（引自朱大年生理学）

(2) 突触前抑制 在突触前膜产生的抑制称为突触前抑制 (presynaptic inhibition)。这种抑制在中枢内广泛存在, 尤其多见于感觉传入通路中, 对调节感觉传入活动具有重要意义。如图 3-6 所示, 轴突末梢 A 与运动神经元构成轴突-胞体式突触; 轴突末梢 B 与末梢 A 构成轴突-轴突式突触, 与运动神经元不直接形成突触。若仅兴奋末梢 A, 则引起运动神经元产生一定大小的 EPSP; 若仅兴奋末梢 B, 则运动神经元不发生反应; 若末梢 B 先兴奋, 其后末梢 A 兴奋, 则运动神经元产生的 EPSP 将明显减小。

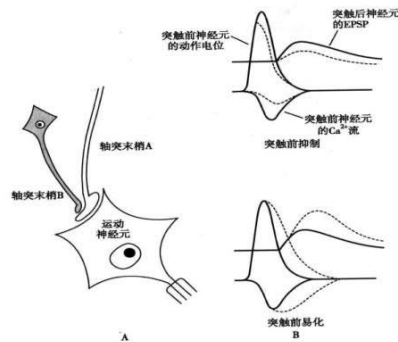


图 3-6 突触前抑制和突触前易化的神经元联系方式及机制示意图 (引自 Ganong 第 22 版医学生理学概论) A: 神经元联系方式; B: 机制解释

## 2. 突触后易化与突触前易化都使 EPSP 幅度增大

由于突触后膜的去极化, 而使膜电位靠近阈电位水平, 这一现象称为突触后易化 (postsynaptic facilitation)。如果在突触后易化的基础上再出现一个刺激, 就比较容易达到阈电位水平而爆发动作电位, 表现为 EPSP 的总和。

由于突触前轴突末梢的动作电位时程延长, 使末梢释放的神经递质增多, 最终使突触后膜神经元的 EPSP 增大, 即产生突触前易化 (presynaptic facilitation)。突触前易化与突触前抑制具有同样的结构基础 (图 3-6B)。

### 第三节 神经系统的感觉分析功能

神经系统对躯体运动的调节活动主要是以反射形式进行的, 反射中枢可通过传入神经接受来自体内外环境变化的刺激信息, 并对这些信息加以分析、综合和储存。任何一种刺激作用于感受器到引起感觉需要经过感受器、特定的传入神经和相应中枢三个相互联系的组构水平才能引起清晰的感觉。

---

## 一、感觉概述

### (一) 感受器及一般生理特性

#### 1. 感受器的种类

在人和动物的体表或组织内部存在着一些专门感受机体内、外环境变化刺激所形成的结构装置，称为感受器 (receptor)。感受器实质上是一种换能装置，它能将接受到的各种不同刺激转换成电能，以神经冲动的形式经传入神经纤维到达中枢神经系统。感受器的结构形式是多种多样的，最简单的感受器就是感觉神经末梢，如体表和组织内部与痛觉有关的游离神经末梢；有些感受器是在裸露的神经末梢周围包绕一些由结缔组织构成的被膜样结构，如环层小体、触觉小体和肌梭等。

机体感受器种类繁多，依据其属性的不同可划分为不同的种类。如按其所接受刺激性质的不同，可将感受器分为光感受器、机械感受器、温度感受器、化学感受器和伤害性感受器等；如根据接受刺激来源的不同，将感受器分为内感受器和外感受器。内感受器感受机体内部的环境变化，而外感受器则感受外界的环境变化。其实这两种分类方法都存在有一些缺陷和不足。目前常用的方法是结合刺激源及其引起的感觉类型来分类，这样可将感觉类型分为 20 种。其中有 11 种感觉类型是可被主观感知的，即：触-压觉、温度觉、痛觉、痒觉、关节位置和运动、视觉、听觉、平衡觉（直线、旋转）、嗅觉和味觉；其余 9 种感觉类型，感受器只是向中枢神经系统提供内、外环境中某些因素改变的信息，引起各种调节性反射，但在主观上并不产生特定的感觉，不能被意识到，即：肌长度、肌张力、动脉血压、中心静脉压、肺扩张、动脉血氧分压、脑脊液 pH、血浆渗透压和动-静脉血糖浓度差等。

在生物进化过程中，一些与机体生存密切相关的感觉功能得到了充分发展，感受装置逐渐由简单向复杂演化，有些神经细胞高度分化为感受细胞，如视网膜中的感光细胞，耳蜗中的毛细胞等。这些感受细胞连同它们的附属结构，就构成了复杂的感觉器官 (sense organ)。高等动物最主要的感觉器官有眼、耳、前庭、鼻和舌等，这些感觉器官都分布在头部，为此又称为特殊感觉器官。

#### 2. 感受器的一般生理特性

(1) 适宜刺激 一种感受器通常只对某种特定形式的能量变化最敏感，这种形式的刺激就称为该感受器的适宜刺激。例如，一定波长的电磁波是视网膜感光细胞的适宜刺激，一定频率的机械振动是耳蜗毛细胞的适宜刺激等。适宜刺激作用于感受器，

---

必须达到一定的刺激强度和持续时间，才能引起某种相应的感觉。

(2) 换能作用 各种感受器都能把作用于它们的各种形式的刺激能量转换为传入神经的动作电位，这种能量转换称为感受器的换能作用。其实感受器就是一种生物换能器，在换能过程中，所有感觉神经末梢或感受器细胞都是通过跨膜信号转导，把不同能量形式的外界刺激再转换成一种过渡性的电位变化（在感受细胞的称为感受器电位，在感觉神经末梢的称为发生器电位）。当这些过渡性电变化使感受器的传入神经纤维发生去极化，并产生“全或无”式的动作电位后，感受器的功能即已完成。

(3) 编码功能 感受器在把外界刺激转换为神经动作电位时，不仅发生了能量的转换，而且把刺激所包含的环境变化的信息也转移到了动作电位的序列之中，起到了信息的转移作用，这就是感受器的编码功能。在同一感觉系统或感觉类型的范围内，外界刺激的量或强度不仅可通过单一神经纤维上的动作电位的频率高低来编码，还可通过参与电信息传输的神经纤维数目的多少来编码；此外，不同性质感觉的引起，不但决定于刺激的性质和被刺激的感受器种类，还决定于传入冲动所到达的大脑皮层的特定部位。

(4) 适应现象 当某一恒定强度的刺激持续作用于一个感受器时，感觉神经纤维上的动作电位的频率会逐渐降低，这一现象称为感受器的适应现象。感受器发生适应的机制比较复杂，它可发生在感觉信息转换的不同阶段，感受器的换能过程、离子通道的功能状态以及感受器细胞与感觉神经纤维之间的突触传递特性等，均可影响感受器的适应。

## (二) 感觉信息的编码和分析处理

### 1. 特定的感觉类型通过特定的感觉传入通路到达大脑皮层的特定部位

不同类型感觉的引起，除与不同的刺激形式及其相对应的感受器有关外，还决定于传入冲动所经过的神经通路以及它最终到达的大脑皮层的特定部位。所以，当刺激发生在一个特定感觉的神经通路时，无论该通路的活动是如何引起的，或者是由该通路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所引起的感觉，这一原理称之为特异神经能量定律。

### 2. 刺激强度的编码与感觉神经中动作电位频率和参与活动的纤维数目有关

在同一感觉类型的范围内，感觉系统对刺激强度的编码除发生在感受器外，也发生在传入通路和中枢水平。当刺激较弱时，阈值较低的感受器首先兴奋；当刺激强度

---

增加时，阈值较高的感受器也参与反应，感受野（是指由所有能影响神经元活动的感受器所组成的空间范围）扩大。通过这种方式，将有更多的传入通路被激活。例如在听神经，当某一频率的声音强度增大时，不仅听神经单个纤维动作电位频率增加，而且有更多的听神经纤维兴奋，共同向听觉中枢传递这一声频的信息，使感觉得到增强。

## 二、躯体和内脏的感觉功能

躯体感觉包括来自骨骼肌、肌腱和关节等处的深感觉和来自皮肤的浅感觉两大类。深感觉也就是本体感觉，主要包括位置觉和运动觉；浅感觉包括触-压觉、温度觉和痛觉。在运动技能形成过程中，这些感觉都发挥着特殊重要的作用。内脏感觉主要是痛觉。

### （一）躯体和内脏感觉

#### 1. 躯体感觉

躯体感觉是指来自躯体深部肌肉、肌腱和关节等处的组织结构，对躯体的空间位置、姿势、运动状态和运动方向的感觉。躯体感觉的传入对躯体平衡感觉的形成也具有一定的作用。

位于肌肉、肌腱和关节等处的肌梭、腱器官和关节感受器称为本体感受器。对单纯的肌肉、肌腱和关节的感觉，人们平时并不能意识到。但在肢体运动时，本体感受器和皮肤感受器一起产生作用，可使人体产生有意识的运动感觉。脊椎动物的肌肉内有肌梭和腱器官两种感受器。

（1）肌梭 肌梭（muscle spindle）是骨骼肌中一种特殊的感受装置，位于肌肉的深部。主要由梭内肌、神经末梢、梭囊与微小血管构成（图 3-7）。肌梭是感知骨骼肌的长度、运动方向、运动速度和速度变化率的一种本体感受器。肌梭的功能是将肌肉受牵拉而被动伸展的长度信息编码为神经冲动传入到中枢，一方面产生相应的本体感觉，另一方面反射性地产生和维持肌紧张，并参与对随意运动的精细调节。



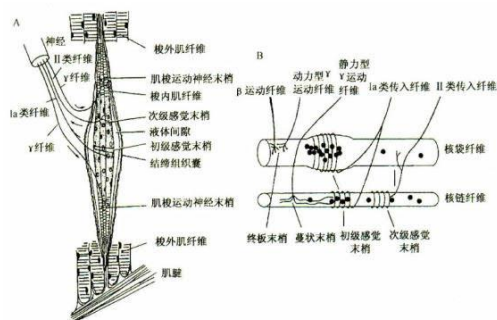


图 3-7 肌梭的结构及其神经支配 (A.肌梭的结构; B.肌梭的神经支配)

(2) 腱器官 腱器官(tendon organ)是长约 1 mm，直径 0.1 mm 的囊状结构，位于骨骼肌和肌腱的连接部位，与骨骼肌呈串联式排列。腱器官是检知骨骼肌张力变化的一种本体感受器。腱器官的功能是将肌肉主动收缩的信息编码为神经冲动传入到中枢，产生相应的本体感觉。它们对被动牵拉刺激并不敏感。

此外，在关节囊、关节韧带及骨膜处还存在几种由皮肤相应的感受器变形而来的感受器，如鲁菲尼小体和环层小体等。鲁菲尼小体可感知关节的屈曲和伸展；环层小体可感知关节的活动程度等。本体感受器的一个共同特点是对机械刺激比较敏感。

## 2. 触-压觉

给皮肤施以触、压等机械刺激所引起的感觉，分别称为触觉和压觉，由于两者在性质上类似，可统称为触-压觉。如果将两个点状刺激同时或相继触及皮肤时，人体能分辨出这两个刺激点的最小距离，称为两点辨别阈。引起触-压觉的最小压陷深度，称为触觉阈。该阈值可随受试者的不同和身体部位的不同而不同。这与触觉感受器皮肤感受野的大小以及皮肤中触觉感受器的密度有关，一般来说，手指和舌触觉阈值最低，背部的触觉阈值最高。在运动训练中可以采用两点辨别阈来判断人体的疲劳程度和训练水平；合理的应用触觉阈对于运动技能的形成也具有一定的促进作用。

触-压觉感受器可有游离神经末梢、毛囊感受器或带有附属结构的环层小体、麦斯纳小体等。不同的附属结构可决定它们对触、压刺激的敏感性或适应性出现的快慢。触-压觉感受器的适宜刺激是机械刺激。机械刺激引起感觉神经末梢变形，导致机械门控钠通道开放和  $\text{Na}^+$  内流，产生感受器电位。当感受器电位使神经纤维膜去极化并达到阈电位水平时，即产生动作电位，传入冲动到达大脑皮层感觉区，产生触-压觉。

### 3. 温度觉

在人类的皮肤上有专门的“热点”和“冷点”，刺激这些点能分别引起热觉和冷觉，两者合称为温度感觉。在这些“热点”和“冷点”部位存在热感受器和冷感受器，分别感受施加于皮肤上的热刺激和冷刺激。当皮肤温度升高到 32~45°C 时，热感受器被激活，开始放电，皮肤温度一旦超过 45°C，热感觉突然消失，代之出现的是热痛觉。引起冷感受器放电的皮肤温度范围在 10~40°C 之间，如果将皮肤温度逐步降低到 30°C 以下，冷感受器放电增加，冷感觉也逐渐增强。人体在不同环境温度条件下运动，会对机体产生不同的影响。

热感受器是游离神经末梢，分布于皮肤表面下 0.3~0.6mm 处，感受野很小、呈点状，由无髓的 C 类纤维传导热感觉信号；冷感受器也是游离神经末梢，分布于皮肤表面下 0.15~0.17mm 处，感受野也很小、也呈点状，由有髓鞘的 A<sub>δ</sub> 类纤维传导冷感觉信号。

### 4. 痛觉

痛觉是由体内外伤害性刺激所引起的一种主观感觉，常伴有情绪活动和防卫反应。痛觉不是一个独立的单一感觉，而是一种与其他感觉混杂在一起的复合感觉。痛的主观体验既有生理成分也有心理成分。痛觉既发生于躯体也发生于内脏。

引起痛觉的感受器称为伤害性感受器，是由游离的神经末梢构成。伤害性感受器有两个重要特征：第一，没有一定的适宜刺激，也就是说，任何刺激只要达到伤害程度均可使其兴奋；第二，不易出现适应，属于慢适应感受器。伤害性刺激总是先在感觉神经末梢引起跨膜内向电流，造成膜的去极化，然后才有可能在传入神经纤维上诱发动作电位。机体在运动中出现组织损伤或发生炎症时，由受损细胞释出的引起痛觉的物质（包括 K<sup>+</sup>、H<sup>+</sup>、5-羟色胺、缓激肽前列腺素和 P 物质等）称为内源性致痛物质，可对伤害性感受器造成一定的刺激，引起人体产生疼痛的感觉，并对运动产生一定的影响。

#### （二）躯体感觉和内脏感觉信息的传入通路

躯体感觉的传入通路一般由三级神经元连接组成。初级传入神经元的胞体位于脊髓后根神经节或脑神经节中，其周围突与感受器相连，中枢突进入脊髓和脑干后发出两类分支，一类在不同水平直接或间接通过中间神经元与运动神经元相连而形成反射弧，完成各种反射活动；另一类由脊髓上行到延髓后更换为二级神经元，然后交叉至

---

对侧组成内侧丘系，后者再继续上传抵达丘脑的特异感觉接替核后再更换为第三级神经元，形成感觉传入通路继续上传到达大脑皮层特定的投射区，产生各种不同感觉。

丘脑是通过特异和非特异两条投射系统向大脑皮层投射感觉信息的。丘脑特异感觉接替核及其投射至大脑皮层的神经通路称为特异投射系统，它们投向大脑皮层的特定区域，具有点对点的投射关系，引起特定感觉；丘脑非特异投射核及其投至大脑皮层的神经通路称为非特异投射系统，该系统的上行纤维进入大脑皮层后分布于各层内，以游离末梢的形式与皮层神经元的树突构成突触联系，没有专一的感觉传导功能，因而不能引起各种特定感觉，只起维持和改变大脑皮层兴奋状态的作用。

内脏感觉的传入神经为自主神经，包括交感神经和副交感神经。它们的细胞体主要位于脊髓胸<sub>7</sub>~腰<sub>2</sub>和骶<sub>2-4</sub>后根神经节，以及第VII、IX、X对脑神经节内。内脏感觉的传入冲动进入中枢后，沿着躯体感觉的同一通路上行，即沿着脊髓丘脑束和感觉投射系统到达大脑皮层。

### （三）躯体感觉与内脏感觉的皮层代表区

从丘脑携带的躯体感觉信息经特异投射系统投射到大脑皮层的特定区域，该区域称为躯体感觉代表区（somatic sensory area），主要包括体表感觉区和本体感觉区。内脏感觉的皮层代表区与躯体代表区部分重叠。

#### 1. 体表感觉代表区有第一和第二感觉区

（1）体表感觉代表区 在皮层有第一和第二两个感觉区。第一感觉区位于中央后回，相当于 Brodmann 分区的 3-1-2 区（图 3-8）。其感觉投射规律为：①躯干四肢部分的感觉为交叉性投射，即躯体一侧的传入冲动向对侧皮层投射（头面部感觉的投射是双侧性的）；②投射区域的大小与感觉分辨精细程度有关，分辨愈精细的部位，代表区愈大；③投射区域具有一定的分野规律，总体安排是倒置的（头面部的代表区在内部，是正立的），下肢的代表区在中央后回的顶部、上肢在中间、头面部在底部，膝以下在内侧面。第二感觉区位于大脑外侧沟的上壁，由中央后回底部延伸到脑岛的区域。其面积远较第一感觉区小，身体各部分的定位不如中央后回那么完善和具体。

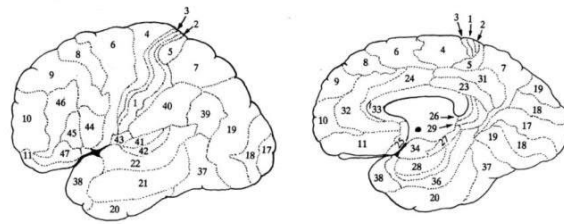


图 3-8 人类大脑皮层分区示意图（引自生理学第 5 版）  
上：大脑半球外侧部；下：大脑半球内侧面

(2) 躯体感觉代表区 中央前回（4 区）是运动区，也是躯体感觉代表区。在较低等的哺乳动物，体表感觉区与运动区基本重合在一起，称为感觉运动区。在灵长类动物，体表感觉和运动区逐渐分离，前者位于中央后回，后者位于中央前回。运动区主要接受小脑和基底神经节传来的反馈投射，这可能与随意运动的形成有关。

### 2. 内脏感觉代表区

内脏感觉的皮层代表区混杂在体表第一感觉区中，人脑的第二感觉区和运动辅助区也与内脏感觉有关。此外，边缘系统皮层也接受内脏感觉的投射。

## 三、眼的视觉功能

视觉是人们从外界获得信息最主要的来源，外界信息总量中至少 70% 来自于视觉，通过视觉系统我们能够感知外界物体的大小、形状、颜色、明暗、动静和远近等。眼是引起视觉的外周感觉器官（图 3-9），人眼的刺激是波长为 380-760nm 电磁波，眼内与产生视觉直接有关的结构是眼的折光系统和感光换能系统。

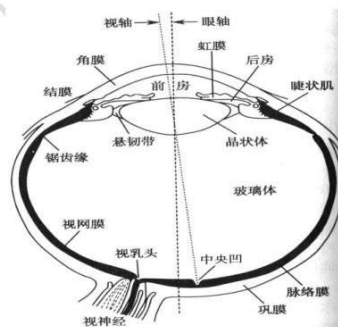


图 3-9 右眼的水平切面示意图（引自姚泰生理学）

### (一) 眼的折光系统及其调节

---

人眼的折光系统是一个复杂的光学系统。射入眼内的光线，通过角膜、房水、晶状体和玻璃体四种折射率不同的介质，并通过角膜前后表面、晶状体前后表面四个屈光度不同的折射面，才能在视网膜上形成物像。正常成年人的眼在安静不进行调节时，来自 6m 以外物体的光线均可在视网膜上形成清晰的图像。当人眼看 6m 以内的近物时，通过晶状体的折光力、瞳孔和双眼会聚的调节，才能使物像成像于视网膜上，引起清晰的视觉。由于眼球前后径过长或折光系统的折光能力过强，远处物体发出的光线被聚焦在视网膜的前方，形成模糊的图像，称为近视；由于眼球前后径过短或折光系统的折光能力太弱，远处物体发出的光线被聚焦在视网膜的后方，形成模糊的图像，称为远视。近视或远视均会对人体运动的精确性造成一定的影响。

### （二）视网膜的感光换能系统

视网膜是位于眼球最内层的神经组织，视网膜上含有对光高度敏感的视杆细胞和视锥细胞，以及与之相联系的双极细胞和视神经节细胞，构成了眼的两种感光换能系统，即视杆系统和视锥系统。视杆系统又称晚光觉或暗视觉系统，由视杆细胞和与它们相联系的双极细胞以及神经节细胞等组成，它们对光的敏感度较高，能在昏暗环境中感受弱光刺激而引起暗视觉，但无色觉，对被视物细节的分辨能力较差。视锥系统又称昼光觉或明视觉系统，由视锥细胞和与它们相联系的双极细胞以及神经节细胞等组成，它们对光的敏感性较差，只有在强光条件下才能被激活，但视物时可辨别颜色，且对被视物的细节具有较高的分辨能力。视杆和视锥两种细胞的外段均含有整齐排列的由双层脂膜组成的小膜盘，光感受器外段膜盘含有对光敏感的视色素，这些色素在光作用下发生的一系列光化学变化将光能转换为神经纤维上的电活动。

### （三）视觉信息在视觉通路与视皮层中的分析处理

视网膜最后以动作电位作为输出信号，通过其轴突纤维先投射到外膝体细胞层，从这里直接投射到初级视皮质（17 区），然后通过次级视皮质（18 区）投射到高级视皮质（19 区）。在中枢视通路的各转换站与视网膜之间存在着点对点的关系，因而视网膜神经节细胞层兴奋的空间模式相应地被“绘制”在外膝体、上丘和视皮层，就像一个地理区域与该区域的地图的关系一样。利用脑功能成像技术，已在人脑鉴定出十多个视觉功能区域，其中位于腹侧的枕、额区主要负责颜色、形状、纹理等特征的知觉和物体的识别，而空间和运动知觉则主要依赖于枕叶的背侧和顶叶皮层。

## 四、耳的听觉功能

耳是听觉的外周感受器官，它由外耳、中耳和内耳的耳蜗组成。人耳最敏感的声波频率在 1000-3000Hz，由声源振动引起空气产生的疏密波，通过外耳和中耳组成的传音系统传递到内耳，经内耳的换能作用将声波的机械能转变为听神经纤维上的神经冲动，后者传送到大脑皮层的听觉中枢，产生听觉（图 3-10）。听觉对人类适应环境、认识自然具有重要的意义。

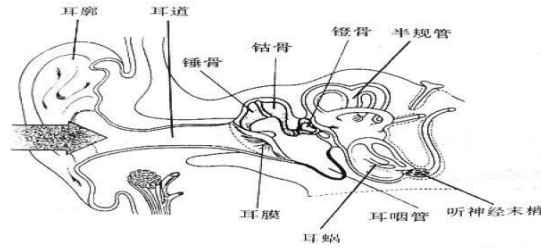


图 3-10 内耳结构示意图

### （一）声音信息的感受与传递

外耳由耳廓和外耳道组成。耳廓起采音和协助判断声源方向的作用，外耳道一端开口于耳廓，另一端终止于鼓膜，是声波传导的通路。外耳具有集音、共鸣和辨向功能；中耳由鼓膜、听骨链、鼓室和咽鼓管结构组成。中耳的主要功能是将空气中的声波振动能量高效地传递到内耳淋巴，其中鼓膜和听骨链在声音传递过程中起着重要作用；内耳又称迷路，由耳蜗和前庭器官组成，耳蜗具有感音换能作用，其换能装置是存在于耳蜗基底膜上的毛细胞。耳蜗对声音刺激通过换能和编码等一系列反应后，在听神经上产生了动作电位，即可向听觉中枢传递声音信息。

### （二）听觉信息的传入通路及中枢分析

听神经传入纤维，首先在同侧脑干的耳蜗神经核换元，换元后的纤维大部分交叉到对侧的上橄榄核，再换元后形成外侧丘系直接或经下丘换元后抵达丘脑的内侧膝状体，内侧膝状体再发出纤维最后投射至大脑的颞横回和颞上回初级听皮层（41 区和 42 区）。

根据对声音反应的不同形式，把听觉各级中枢的细胞可以分为三类。第一类是以传递声音信息为主要功能的接替（中继）神经元；第二类是能对声音信息的鉴别、整合作用的神经元；第三类是具有专门检查某种特殊形式的声音信息的神经元，这些神经细胞只对某种特殊声音或声音中某种参量反应敏感。随着动物的进化，神经系统的

---

许多功能越来越多地集中在大脑皮层，复杂声音信息的精确分辨、处理和加工最后要在皮层进行。

## 五、内耳的平衡觉功能

人和动物在生活中必须保持正常姿势，这是进行各种活动的必要条件。机体正常姿势的维持有赖于皮层对前庭器官、视觉器官、本体感觉和触压觉感受器传入信息的综合分析，其中前庭器官的作用最为重要。前庭器官是由内耳的椭圆囊、球囊和三个半规管组成（图 3-10），是人体对自身姿势、运动状态以及头部在空间的位置感知的感受器，在保持身体的平衡中起重要作用。

### （一）前庭器官的感受装置与功能

前庭器官的感受细胞称为毛细胞，这些毛细胞有两种纤毛，其中有一条最长，位于细胞顶端的一侧边缘处，称为动纤毛；其余的纤毛较短，数量较多，每个细胞有 60-100 条，呈阶梯状排列，称为静纤毛，在毛细胞的底部有感觉神经纤维末梢分布。各类毛细胞的适宜刺激都是与纤毛的生长面呈平行方向的机械力作用。

椭圆囊和球囊的毛细胞位于囊斑上，毛细胞的纤毛埋植于位砂膜中。椭圆囊和球囊囊斑的适宜刺激是直线加速度运动；半规管壶腹嵴的适宜刺激是正、负角加速度，人体三个半规管所在的平面相互垂直，因此可以感受空间任何方向的角加速度（旋转运动）。在正常情况下，机体的运动状态和头部的空间位置的改变都能以特定的方式改变毛细胞纤毛的倒向，使相应的神经纤维的冲动发放频率发生改变，把这些信息传输到大脑皮层的顶叶，引起特殊的运动觉和位置觉，并出现相应的躯体和内脏的反射性变化。该投射区不仅包括前庭，还包括视觉、躯体感觉代表区，这些区域都与空间定向知觉和运动相关。

### （二）前庭反应和前庭稳定性

当人体前庭感受器受到过度刺激时，反射性地引起骨骼肌紧张性的改变、眼震颤以及自主功能反应，如心率加快、血压下降、恶心呕吐、眩晕和出冷汗等现象，这些改变统称为前庭反应。过度刺激前庭感受器而引起机体各种前庭反应的程度，则称为前庭功能稳定性。在竞技运动中有许多项目对人体前庭功能有较高的要求，如果前庭功能稳定性差者，就会影响到运动水平的发挥。经常从事于某些运动项目的锻炼，如赛艇、划船、跳水、跳伞、滑雪、体操、武术和投掷以及各种球类项目，均有助于提高前庭功能的稳定性。

---

#### 第四节 神经系统对姿势和运动的调节

运动是人和高等动物最基本的功能性活动之一，姿势则为运动时的背景或基础。躯体的各种姿势和运动都是在神经系统的控制下进行的。生理学中依据运动时主观意识参与的程度可将躯体运动分为反射性运动、形式化运动和意向性运动三类。反射性运动是指不受主观意识控制，运动形式固定，反应快捷的运动。如伤害性刺激所引起的肢体快速回缩反射，肌腱反射和眼球注视等；形式化运动是指主观意识只控制运动的起始与终止，而运动期间多可自动完成，此类运动型式固定，具有节律性与连续性。如步行、跑步、咀嚼和呼吸等；意向性运动是指运动具有明确的目的性，运动全过程均受主观意识支配，运动形式较为复杂，一般是通过后天的学习而获得，随着实践经验的积累运动技巧日渐完善。例如跳高，需要决定方向、选择高度、运动的轨迹以及跑动的速度和节奏。

##### 一、运动传出的最后公路

人的脊髓前角内存在有约 300 万个运动神经元直接与骨骼肌相连，它们既接受来自皮肤、肌肉和关节等外周传入的信息，同时也接受各级高位中枢下达的有关调控运动的指令，最后发出适宜的传出冲动引起所支配的肌肉收缩，从而实现各种反射运动和随意运动。因此有人把位于脊髓前角的运动神经元称之为到达肌肉的“最后公路”。脊髓运动神经元分为  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$  三类，一个  $\alpha$  运动神经元与它所支配的那些肌纤维，组成一个运动单位 (motor unit)。运动单位的大小不等，支配比越小，神经对肌肉的调控越精细，支配比越大，其调控的精细度越低，但产生的力量效率则越大。一块骨骼肌通常接受许多运动神经元支配，这些神经元比较集中位于脑干内几个毫米或脊髓相邻节段的前角，因此将支配一块肌肉的那一组运动神经元相对集中的区域称为运动神经元池 (pool of neurons)，它的主要功能是使其所支配的肌肉收缩和舒张的程度能精确地符合所需要的运动参数。

$\gamma$  运动神经元支配梭内肌纤维，当  $\alpha$  运动神经元活动时， $\gamma$  运动神经元也被激活，这种在运动时两者同时兴奋的模式称为  $\alpha$ - $\gamma$  共同激活。这种调节机制可以保证当肌肉收缩时，无论肌肉处于何种长度，肌梭都能有较高的敏感性。从  $\alpha$  运动神经元发出的侧支也支配梭内肌纤维，这些侧支被称为骨骼肌梭动纤维或  $\beta$  传出纤维，当  $\beta$  运动神经元被激活时，这些传出纤维能提供与  $\alpha$ - $\gamma$  共同激活机制一样的等效作用。



---

## 二、中枢对姿势的调节功能

神经系统对姿势的调节不仅可保持人体的直立姿势和躯体平衡，而且对躯体运动的平稳进行提供了必要的基础。从脊髓、脑干到大脑皮层存在着一个完整的姿势调节系统。

### （一）脊髓对姿势的调节

中枢神经系统可通过调节骨骼肌的紧张度或产生相应的运动，以保持或改变躯体在空间的姿势，这种反射称为姿势反射（postural reflex）。脊髓是中枢神经的初级部位，它不但能将外周感受器的传入信息进行初步整合，向上传至各级脑中枢，以辅助各种复杂的随意运动能精确而顺利地执行，而且它本身也能完成一些反射性运动，如牵张反射、屈肌反射和对侧伸肌反射等，在维持正常的姿势方面起着重要的作用。

#### 1. 牵张反射

在脊髓完整的情况下，一块骨骼肌如受到外力牵拉使其伸长时，能反射性地引起受牵拉的同一肌肉收缩，这种反射活动称为牵张反射（stretch reflex）。牵张反射表现为动态牵张反射和静态牵张反射两种形式。动态牵张反射也称为腱反射，是由快速牵拉肌肉引起，它的作用是对抗肌肉的拉长，其特点是时程较短和产生较大的肌力，并发生一次位相性收缩。静态牵张反射也称为肌紧张，是由缓慢持续牵拉肌肉时而形成的，主要调节肌肉的紧张度，不表现出明显的动作，但对维持躯体姿势是非常重要的。

牵张反射的主要生理意义在于维持站立姿势，如果肌肉在收缩前适当受到牵拉亦可以增强其收缩的力量。例如掷标枪时的引臂和跳高起跳前的膝屈动作，都是通过牵拉主动肌，刺激其中的肌梭，通过肌梭的传入纤维，把兴奋冲动传到中枢，加强支配该肌的 $\alpha$ 运动神经元的兴奋，使其收缩更加有力。因此，对于任何需要较大力量的运动来说，在一定范围内尽可能快速牵拉肌肉是必要的，但在牵拉与随后的收缩之间的延搁时间应尽可能短，否则牵拉引起的增力效应就将消失。

#### 2. 屈肌反射和对侧伸肌反射

脊椎动物在受到伤害性刺激时，受刺激的一侧肢体关节的屈肌快速收缩而伸肌弛缓，肢体屈曲，称为屈肌反射（flexor reflex）。该反射具有保护意义。若加大刺激强度，则可在同侧肢体屈曲的基础上出现对侧肢体伸展，这一反射称为对侧伸肌反射（crossed extensor reflex），在维持躯体平衡中具有重要意义。

### （二）脑干对肌紧张和姿势的调节

---

脑干包括中脑、脑桥和延髓。在脑干中轴部位内许多形状和大小各异的神经元组成的脑区，其间穿行着各类不同的神经纤维呈网状，因此也称为脑干网状结构。在这一脑区有许多神经核团，它们既获得来自脊髓各节段的传入信息，同时也发出下行纤维组成传导束，调节和控制脊髓运动神经元的活动。

#### 1. 脑干对肌紧张的调节

肌紧张是维持姿势的基础，反射活动的初级中枢在脊髓，但也受到脑干网状结构的抑制区和易化区的调控。抑制区范围较小，位于延髓网状结构的腹内侧部，该区兴奋可减弱肌紧张的活动；易化区分布的范围广泛，贯穿于整个脑干中央区域，该区域活动增强时，起着易化肌紧张的作用。在肌紧张的平衡调节中易化区活动略占优势。

正常情况下，脑干网状结构也接受来自大脑皮层、小脑、纹状体和丘脑的下行影响，这些区域对网状结构的易化区具有一定的抑制作用，因此，通过调节最终可使肌肉表现出正常的紧张度。

#### 2. 脑干对姿势的调节

由脑干整合而完成的姿势反射有状态反射，翻正反射，直线和旋转加速运动反射等。这类反射活动基本上是由脑干来执行的，但也包括与认知有关的系统。

(1) 状态反射 头部空间位置的改变以及头部与躯干的相对位置发生改变时，将反射性地引起躯干和四肢肌肉紧张性的改变，这种反射称为状态反射(attitudinal reflex)，包括迷路紧张反射和颈紧张反射。迷路紧张反射是指头部空间位置发生改变时，内耳迷路耳石器官（椭圆囊和球囊）的传入冲动对躯体伸肌紧张性的调节反射。由于不同头部位置会造成对耳石器官的不同刺激，使传入冲动沿前庭神经进入延髓的前庭神经核，再通过前庭脊髓束到达脊髓前角，与 $\alpha$ 运动神经元构成突触联系，并发生传出冲动引起有关伸肌紧张性增强。颈紧张反射是指颈部扭曲时，颈椎关节韧带和颈部肌肉受到刺激后，对四肢肌肉紧张性的调节反射。

肌电研究结果发现，人体状态反射的规律是：头部后仰引起上下肢及背部伸肌紧张性加强，使四肢伸直，背部挺直；头部前倾引起上下肢及背部伸肌紧张性减弱，屈肌及腹肌的紧张相对加强，四肢弯曲；头部侧倾或扭转时，引起同侧上下肢伸肌紧张性加强，异侧上下肢伸肌紧张性减弱。在正常人体，由于高位中枢的存在，这类反射被抑制而表现不明显。

状态反射在完成一些运动技能时起着重要的作用。例如，体操运动员进行后手翻、

---

后空翻或在平衡木上做动作时，如果头部位置不正，就会使两臂伸肌力量不一致，身体随之失去平衡，常常导致动作的失误或无法完成动作。又如举重时，提杠铃至胸前瞬间头后仰，可借以提高肩背肌群的力量，更好地完成动作。但任何运动技能都是在 大脑皮层参与下实现的，在某些动作中，甚至可以表现出相反于状态反射的规律。

(2) 翻正反射 当人和动物处于不正常体位时，通过一系列协调运动将体位恢复常态的反射活动称为翻正反射(righting reflex)。翻正反射比状态反射复杂，它有赖于中脑的协调。如将中脑动物(如猫)四足朝天从高处落下，可观察到动物在下坠过程中，首先是头部扭转，继而是前肢和躯干也随之扭转，最后后肢才扭转过来，当下坠到地面时先由四足着地。视觉在翻正反射中的作用是很重要的。在体育运动中，有许多动作就是在翻正反射的基础上形成的。例如跳水中的许多空翻动作。

### (三) 脑干以上高位中枢对姿势的调节

除脑干外，大脑皮层运动区、基底神经节的纹状体、小脑前叶蚓部等区域也有抑制肌紧张的作用；小脑前叶两侧部的后叶中间部则有易化肌紧张的作用。这些区域可能都是通过脑干网状结构内的抑制区和易化区对姿势反射实现一定的调节。

## 三、中枢对躯体运动的调节

目前认为，中枢运动控制系统是以三个等级的方式组构的。最高水平以大脑皮层的联合区和基底神经节为代表，负责运动的战略，即确定运动的目标和达到目标的最佳运动策略；中间水平以大脑皮层的运动区和小脑为代表，负责运动的战术，即肌肉收缩的顺序、运动的空间和时间安排以及如何使运动协调而准确地达到预定的目标；最低水平以脑干和脊髓为代表，负责运动的执行，即激活那些发起目标定向性运动的运动神经元和中间神经元池，并对姿势进行必要的调整。

### (一) 大脑皮层对运动的调节功能

#### 1. 大脑皮层的运动区

大脑皮层运动区包括运动皮层、运动前区、辅助运动区和后顶叶皮层等(图 3-11)。

(1) 主要运动区 主要运动区包括运动皮层(4 区)和运动前区(6 区)，这两个区是控制躯体运动最重要的区域。它们接受本体感觉冲动，感受躯体的姿势和躯体各部分在空间的位置及运动状态，并调整和控制躯体运动，其功能特征为：①对躯体运动调节为交叉性支配，即一侧皮层支配对侧躯体的肌肉(头面部大部分是双侧性支配)；②具有精细的功能定位，运动愈精细愈复杂的肌肉，其皮层代表区的面积愈大；

③运动区定位从上到下的安排是倒置的。即下肢肌肉的代表区在皮层顶部，膝关节以下肌肉的代表区在内侧面，上肢肌肉的代表区在中间部，而头面部肌肉的代表区在底部。

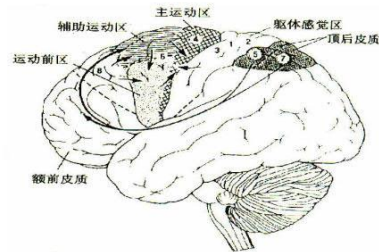


图 3-11 大脑皮层运动区及其联系

(2) 其他运动区 辅助运动区位于两半球的内侧面，扣带回沟以上、4 区之前的区域。在编排复杂运动程序时和执行运动前的准备状态中，辅助运动区起着重要的作用，如此区受损，就会导致手与指的定位不准确，复杂动作变得笨拙，两手配合功能严重受损；后顶叶皮层位于 5 区和 7 区，在解码并用于指导肢体运动的感觉信息方面起着重要的作用；此外，在大脑皮层第一、第二感觉区，8、18、19 区也都与运动有关。

在大脑皮层运动区也可见到类似感觉区的纵向柱状排列，从而组成运动皮层的基本功能单位，即运动柱。一个运动柱可控制同一关节几块肌肉的活动，而一块肌肉可接受几个运动柱的控制。

## 2. 大脑皮层的运动传出通路

大脑皮层对躯体运动的调控是通过皮层脊髓束和皮层脑干束两条传导通路而实现的。由皮层发出，经内囊、脑干下行，到达脊髓前角运动神经元的传导束，称为皮层脊髓束，其功能是控制躯干和四肢肌肉，与姿势的维持、精细的、技巧性运动有关；而由皮层发出，经内囊到达脑干内各脑区运动神经元的传导束，称为皮层脑干束，其功能是控制脑干运动神经元的活动。

此外，皮层脊髓束和皮层脑干束也发出侧支和一些直接起源于运动皮层的纤维，经脑干某些核团接替后形成顶盖脊髓束、网状脊髓束和前庭脊髓束，其功能与皮层脊髓束相似，参与对近端肌肉粗略运动和姿势的调节；而红核脊髓束则参与四肢远端肌肉精细运动的调节。

## (二) 基底神经节对躯体运动的调节

大脑皮层下的基底神经节属于古老的前脑结构，包括尾核、壳核、苍白球、丘脑底核和黑质等（图 3-12），一般将尾核、壳核称为新纹状体，而将苍白球称为旧纹状体。在鸟类和爬行类动物基底神经节已得到充分的发展，是中枢神经系统的高级部位，与条件反射和复杂的非条件反射功能有关。而在哺乳类动物，由于大脑皮层的高度发达，基底神经节退居皮层下中枢的地位，具有控制肌肉运动的功能，与丘脑、下丘脑联合成为本能反射的调节中枢。但在人与猿猴，单有纹状体及其以下的神经结构并不能保持运动功能的协调，还必须有大脑皮层的参与。

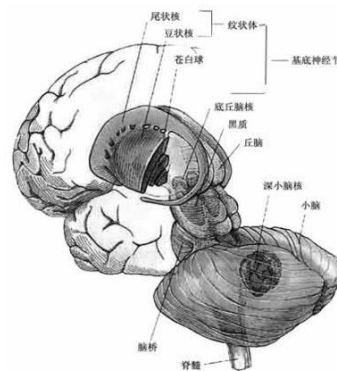


图 3-12 基底神经节结构图

### 1. 基底神经节与大脑皮层之间的纤维联系

基底神经节接受大脑皮层的纤维投射，其传出纤维经丘脑接替后，又回到大脑皮层，从而构成基底神经节与大脑皮层之间的直接和间接两条通路。直接通路是指新纹状体直接向苍白球内侧投射的路径；间接通路则为先后经过苍白球外侧部和丘脑底核两次中继核后到达苍白球内侧部的多突触路径。直接通路的活动能易化大脑皮层的活动，间接通路的活动则具有抑制皮层发动运动的作用。两条通路中平时以直接通路活动为主，而当间接通路活动时，则可部分抵消直接通路对大脑皮层的易化作用。

### 2. 基底神经节的功能

迄今为止，人们认为基底神经节的功能可能有：参与运动的设计和程序编制，将一个抽象的设计转换为一个随意运动；对随意运动的产生和稳定、肌紧张的调节、本体感受传入冲动信息的处理等可能也都有关系；此外，基底神经节中某些核团还参与自主神经活动的调节、感觉传入、行为和学习记忆等功能活动。

### (三) 小脑对躯体运动的调节

小脑与基底神经节都参与运动的设计和程序编制、运动的协调、肌紧张的调节，以及本体感受传入冲动信息的处理等活动。但二者在功能上有一定的差异。基底神经节可能主要参与运动的设计，而小脑除参与运动的设计外，还参与运动的执行。

#### 1. 小脑的分区与纤维投射

小脑由皮层、白质和深部三对小脑核组成。皮层部分按横向可分为前叶、后叶和绒球小结叶，也可按正中及外侧纵向分为蚓部和半球部。小脑接受来自脊髓、脑干和大脑皮层的传入投射，经过小脑深部核发出传出纤维向脑干有关核团及大脑皮层投射。依据小脑的传入、传出纤维联系，可将小脑分为前庭小脑、脊髓小脑和皮层小脑三个功能部分（图 3-13）。

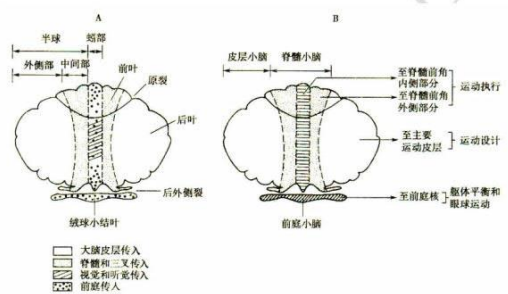


图 3-13 小脑的分区与传入、传出纤维联系示意图（引自朱大年生理学）

#### 2. 小脑的运动调节功能

小脑对肌紧张、维持姿势、协调和形成随意运动的调节均起着重要作用。由于小脑皮层没有像大脑皮层中的连合纤维和联络纤维，小脑内外侧各部之间并不相互联系，因此小脑的功能可从三个功能部分别陈述。

(1) 前庭小脑 前庭小脑的主要功能是控制躯体和平衡眼球运动。由于前庭小脑主要接受前庭器官传入的有关位置改变和直线或旋转加速度运动情况的平衡感觉信息，而传出冲动主要影响躯干和四肢近端肌肉的活动，因而具有控制躯体平衡的作用。此外，前庭小脑也接受经脑桥核中转的来自外侧膝状体、上丘和视皮层等处的视觉信息传入，并通过对眼外肌的调节而控制眼球的运动，从而协调头部运动时眼的凝视运动。

(2) 脊髓小脑 脊髓小脑的功能是调节正在进行过程中的运动，协助大脑皮层对

---

随意运动进行适时的控制。目前认为，当运动皮层向脊髓发出运动指令时，还通过皮层脊髓束的侧支向脊髓小脑传递有关运动指令的“副本”。另外，运动过程中来自肌肉与关节等处的本体感觉传入以及视、听觉传入等也到达脊髓小脑。脊髓小脑将来自这两方面的信息加以比较和整合，察觉运动执行情况和运动指令之间的误差，一方面向大脑皮层发出矫正信号，修正运动皮层的活动，使其符合当时运动的实际情况；另一方面通过脑干-脊髓下传途径调节肌肉的活动，纠正运动的偏差，使运动能按运动皮层预定的目标和轨道准确进行。此外，脊髓小脑还具有调节肌紧张的功能。小脑对肌紧张的调节具有抑制和易化双重作用，分别通过脑干网状结构抑制区和易化区而发挥作用。在进化过程中，小脑抑制肌紧张的作用逐渐减退，而易化作用逐渐增强。

(3) 皮层小脑 皮层小脑的主要功能是参与随意运动的设计和程序的编制。完成一个随意运动，通常需要组织多个不同关节同时执行相应的动作，这种协调性动作需要脑的设计，需要脑在设计 and 执行之间进行反复的比较，并经过反复训练才能使动作完成的协调流畅。例如，在学习某一体操动作的开始阶段，动作不协调，在反复的练习过程中，大脑皮层与小脑之间不断进行联合活动，同时脊髓小脑不断接受感觉传入信息，不断纠正运动过程中发生的偏差，使运动逐步协调起来。当运动技能熟练之后，皮层小脑内就储存了一整套运动程序。当大脑皮层发动精细运动时，首先通过大脑-小脑回路从皮层小脑提取程序，并将它回输到运动皮层，再通过皮层脊髓束发动运动。这样，动作就变得非常协调、精巧和快速。

综上所述，随意运动的发动是一个非常复杂的过程，至今尚不十分清楚。目前认为，随意运动的设想起源于皮层联络区。运动的设计在大脑皮层和皮层下的基底神经节和小脑皮层中进行，设计好的运动信息被传送到运动皮层（运动皮层和运动前区），再由运动皮层发出指令经由运动传出通路到达脊髓和脑干运动神经元。在此过程中，运动的设计需在大脑皮层和皮层下的两个运动脑区之间不断进行信息交流；而运动的执行需要小脑半球中间部（脊髓小脑）的参与，后者利用其与脊髓、脑干和大脑皮层之间的纤维联系，将来自肌肉、关节等处的感觉传入信息与大脑皮层发出的运动指令反复进行比较，并修正大脑皮层的活动。外周感觉反馈信息也可直接传入运动皮层，经过对运动偏差的不断纠正，使动作变得平稳而精确（图 3-14）。

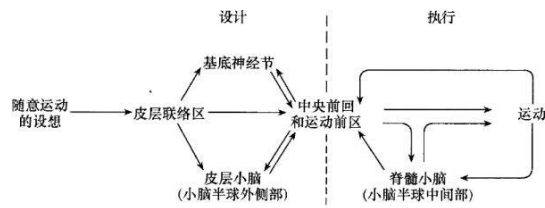


图 3-14 产生和调节随意运动的示意图（引自：Ganong 第 22 版医学生理学概论）

### 推荐读物

1. 姚泰主编. 生理学. 第 2 版. 北京. 普通高等教育“十一五”国家级规划教材. 人民卫生出版社 2010.8
2. Boron WF, Boulpaep EL. Medical physiology: A cellular and Molecular Approach. 2<sup>nd</sup> edition. Philadelphia: Elsevier Saunders, 2009

### 思考题

1. 神经冲动在神经肌肉接点处的传递与突触传递有何异同点？
2. 大脑、基底神经节和小脑在调控躯体运动过程中各有何功能？它们之间是如何协调进行的？
3. 在人类中枢神经系统为什么既有化学性突触，又有电突触？从功能进化的角度考虑它有何积极的意义？
4. 中枢神经元有哪些联系方式？它们在实现人体功能活动中各有何生理意义？
5. 人体主要有哪几种感受器，每种感受器结构、装置和功能有哪些共同点和区别。
6. 请分析反射运动、节律运动和随意运动有何区别？在运动技能的学习过程中各有何作用和意义？
7. 在运动实践中如何应用状态反射规律促进运动技能的学习。

（北京师范大学 乔德才）