

## Basic Mechanism for Generation of Brain Rhythms

Wei-Hung Chen

---

**Abstract-** Study of the basic mechanism of brain rhythms adds to our understanding of the underlying processes of neuronal network within the human brain. Electroencephalography (EEG) records summated extracellular field potentials from large pyramidal neurons in the cerebral cortex. The characteristic rhythmic oscillation of brain rhythms are best studied by sleep spindles, which are generated within the thalamus through a network of thalamic reticular cells, thalamocortical projection cells and cortical pyramidal cells. Fast rhythms including beta and gamma are present during arousal and focused attention. Besides a reflection of activation from the brainstem reticular activating system, fast rhythms also represent an activated state of the underlying neuronal network. Alpha waves are readily recognized brain waves during relaxed wakefulness; however, the origins of alpha rhythm are not well understood. It is presumed that alpha rhythms are generated by contingent pyramidal cell, and by intracortical connections, spread in the cortical layers. Rhythmic alpha spindles probably represent a de-activated state.

**Key Words:** Electroencephalogram, Post-synaptic potentials, Cortical pyramidal cells, Thalamus, Reticular activating system, Sleep spindles

---

From the Department of Neurology, Shin-Kong Wu Ho-Su Memorial Hospital, Taiwan.

Received October 22, 2004. Revised and Accepted November 30, 2004.

Reprint requests and correspondence to: Wei-Hung Chen, MD. Department of Neurology, Shin-Kong Wu Ho-Su Memorial Hospital, No. 95, Wen-Chang Rd., Shin-Lin, Taipei, Taiwan.

# 腦波發生的基本原理與機轉

陳威宏

## 摘要

腦波反映大腦皮質於不同狀態下的電生理變化，提供我們作為探索大腦功能與神經網路運作的解讀工具。為了能掌握腦波提供的訊息與內含的意義，我們有必要認識與了解腦波的基本原理與發生機轉。腦波來自大腦皮質內大型錐體神經細胞的突觸後電位變化，由於大型錐體神經細胞及突觸的方向性，會產生雙極子，集合大腦表層一定範圍內有足夠數目的神經細胞能同一時間共振，才能由頭皮紀錄到腦波。腦波呈現規律性的律動，其發生機轉以睡眠紡錘波作研究對象，顯示視丘網狀細胞自發性規律放電，抑制視丘皮質投射細胞，因反彈放電而成周期性放電，透過回饋控制，產生紡錘波。Beta 與 gamma 波被視為是覺醒與專注的代表腦波，在大腦活動增加或執行特定工作時，相關的局部大腦皮質之 beta 與 gamma 波會有增強的現象。Alpha 波主要由大腦皮質產生，為鄰近皮質錐體細胞的連動，擴散與分布於皮質間。Alpha 波代表大腦皮質細胞暫時休息，處於蓄勢待發的狀態，是待命與準備的腦波。

**關鍵字：**腦電圖，突觸後電位，大腦皮質細胞，視丘，網狀賦活系統，紡錘波

*Acta Neurol Taiwan 2004;13:204-210*

## 前言

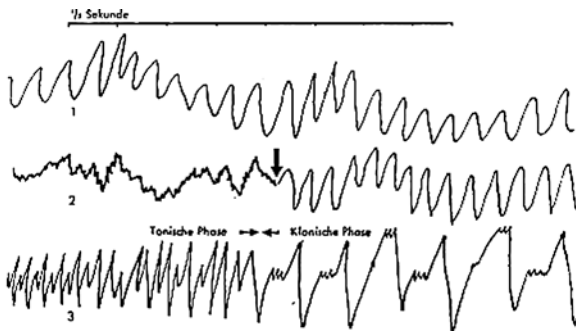
### 從 Berger 的第一次腦波紀錄說起

1926 年 7 月 6 日，德國耶拿 (Jena) 大學的精神科教授 Hans Berger 在經過無數次的實驗失敗後，終於成功地從一位頭骨有缺陷的病人頭上，以簡陋的電氣設備紀錄到從腦部發生的電位變化，他很興奮的將這新發現稱為“elektroenkephalogramm”，也就

是“Electroencephalogram (EEG)” (圖一)。這一天的歷史紀錄為人類腦波的發現日，Hans Berger 也被公推為人類腦波之父。其實在 Berger 之前，英國的 Richard Caton 與波蘭的 Adolf Beck 也已開始腦波的實驗，分別在兔子與其他小動物身上紀錄到類似的腦波圖。但是 Berger 是最先開始人類的實驗，他也紀錄自己與他兒子的腦波，詳細描述 alpha 波與 beta 波的特徵，並第一次紀錄到一個病人癲癇發作時的

新光吳火獅紀念醫院神經科  
受文日期：2004年10月22日。  
修改及接受日期：2004年11月30日。

通訊作者：陳威宏醫師。新光吳火獅醫院神經科，台北市士林區文昌路95號。



圖一. Hans Berger 早期紀錄到的腦波。

腦波。1929 年他發表關於人類的腦波的論文，已經成功了 73 次的紀錄。隨後的數年，他一共紀錄了 76 個人總計 1,133 次的腦波。Berger 生性拘謹害羞、卻又一絲不苟、沉默嚴肅，他擔心遭受異樣的眼光，白天從事精神科臨床工作，下班後就在大學醫院的地下室進行實驗，他一直不讓人接近他的實驗室，也不讓人知道他在進行的研究，即令他在 1926 年已經成功紀錄人類的腦波，也遲至 1929 年才正式發表。他在德國一向不為同儕所喜，抑鬱不得志，他的貢獻一直到 1937 年被邀請到法國巴黎，主持心理學大會的神經系統電氣研究的研討會時，受到滿場與會者的如雷掌聲時才受肯定。他很感慨，淚眼盈眶說道「在德國，我並不是那麼有名」。回到德國一年後，因為不肯屈服於希特勒政權，他就在納粹的脅迫下退休，1941 年 6 月 1 日，Berger 最後一次走進自己工作一輩子的醫院，上吊自殺，結束自己的生命。

### 腦波的地位日漸式微？

早期的神經科醫師，非常仰賴腦波的檢查做診斷，所有的神經與精神疾病都必定施行腦波的檢查，但是腦波的判讀非常艱難，對一般人來說，無異是無字天書，而且報告與敘述，又常極為隱晦不明、模擬含糊，令人敬而遠之。隨著科技的進步，尤其影像醫學的發達，像電腦斷層、磁共振影及正子攝影等，功能強大而且影像清晰，很快就擷取所有人的目光，迅速取代腦波，成為當紅的診斷工

具。雖然有些疾病如癲癇、代謝性腦病變或睡眠障礙等，還是只有依賴腦波做診斷，但是腦波作為診斷工具的角色，其光環似乎已逐漸退色，年輕一代的醫師，也不再對腦波抱持興趣，腦波曾經輝煌耀眼的時光，也有昨日黃花之虞。但是時來運轉，拜電腦與數位化科技之賜，腦波的類比訊號，可以轉化成為數位訊號，再透過訊號分析、資料處理與數學運算，突然腦波的分析變得炙手可熱，吸引眾多數理與醫學工程的人才投入，開發出頻譜分析、腦圖譜、趨勢分析、共諧性分析及非線性分析等新穎迷人的分析方法，地位日漸式微的腦波又開始第二春，成為醫學新興科技的寵兒。

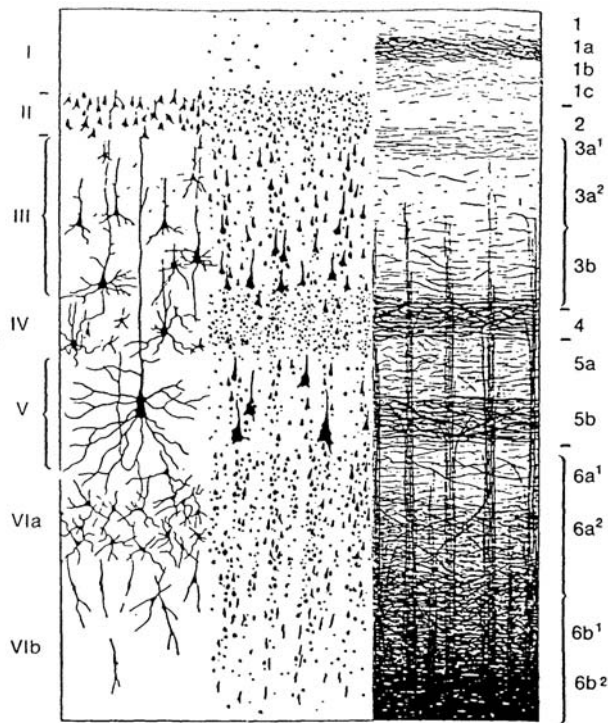
### 探索腦功能與運作的研究工具

腦波已經逐漸退下神秘的面紗，也不再扮演診斷神經系統疾病的救世主角色；相對的，腦波反應出大腦皮質於不同狀態下的電生理變化，提供我們作為探索大腦功能與神經網路運作的解讀工具。為了能掌握腦波提供的訊息與內含的意義，我們需進一步認識與了解腦波的基本原理與發生機轉。

## 腦波電位來源

### 大腦皮質 (Cerebral cortex) 的構造

解剖上習慣將大腦依其構造分為大腦皮質（灰質）與大腦髓質（白質），大腦皮質為神經細胞聚集所在，而大腦髓質則佈滿神經纖維。大腦皮質為層狀構造，分為一至六層（圖二）。第一層稱為分子層，主要為錐體神經細胞尖端樹突與衛星細胞的軸索，接受來自視丘的非特異性的聯結。第二層稱為外顆粒層，主要由衛星細胞組成，第三層稱為外錐體層，顧名思義為錐體神經細胞組成，第二與第三層負責大腦內各區域，如腦葉與腦葉、或腦半球與腦半球之間的聯繫。第四層稱為內顆粒層，也是由衛星細胞組成，接受來自視丘具特異性功能的聯繫，是主要訊息的接受地，並將訊息轉接至大腦皮質其他部位。第五層稱為內錐體層，由大型錐體神經細胞組成，是將大腦功能表現，下傳至腦幹及脊髓的細胞，等於將訊息輸出。第六層稱為多形體



圖二. 大腦皮質為層狀構造，分為一至六層。

層，由不同形狀的神經細胞組成，負責腦皮質與視丘的訊息交換。大腦皮質內滿佈錯綜複雜的網路，包括輸入、輸出與合縱連橫的成分，這之間的訊息傳遞，事實上即來自神經細胞的電位變化，腦波的目的，也在紀錄這些電位變化，從而得知，腦神經的功能與病理。

### 錐體神經細胞 (Pyramidal neuron)

位於大腦皮質第五層的大型錐體神經細胞，是主要負責大腦功能運作的神經細胞，其尖端樹突，往腦皮質表面延伸，沿途接受來自不同神經細胞的突觸，較深部的第四層是，來自視丘的具特異性功能的中繼神經細胞，第二和第三層則是，與大腦其他不同部位的連接，第一層則是，來自視丘的不具特異性功能的中繼神經細胞，這些細胞藉由突觸與大型錐體神經細胞聯繫，發出興奮性或抑制性的訊息，改變錐體神經細胞的膜電位，大型錐體神經細胞是腦波電位主要的來源，換句話說，腦波基本上

反應出大型錐體神經細胞的功能與聯結狀態。

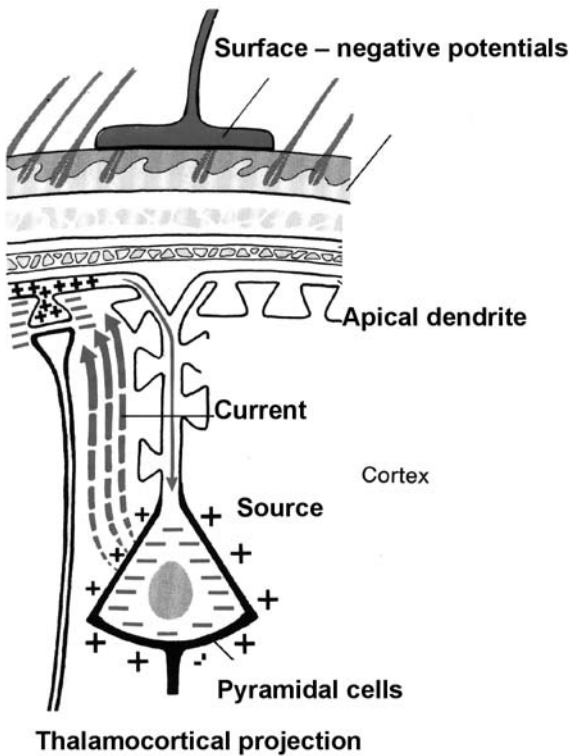
### 細胞內與細胞外之電位變化

腦波是於大腦皮質外紀錄的電位變化，因此不同於細胞內紀錄的電位變化，若以微電極穿入細胞內紀錄靜止狀態的細胞膜電位，紀錄到的是負 60 至負 70 mV，神經細胞的膜電位，受來自其他神經細胞突觸的影響而變動，此變動稱之為突觸後電位 (postsynaptic potential, PSP)。如果是來自興奮性的突觸，則細胞膜電位上升，即 EPSP (excitatory postsynaptic potential)，處於較興奮的狀態，若同時或連續的 EPSP 產生，細胞膜電位上升超過一定的閾值，發生去極化現象 (depolarization)，便會有動作電位 (action potentials) 的產生；如果是來自抑制性的突觸，即 IPSP (inhibitory postsynaptic potential)，則細胞膜電位下降，呈現過極化現象 (hyperpolarization)，細胞即處於相對受抑制的狀態。由於大腦神經細胞的活動頻繁，膜電位一直是處於變動的現象，從細胞外紀錄到的電位變化事實上便是來自突觸後電位的變化 (圖三)。

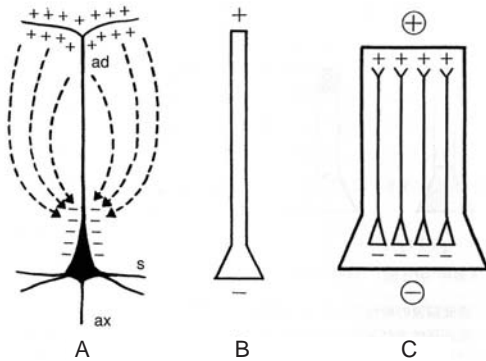
### 腦波電位為集合電場 (Field potentials)

#### 1. 雙極子 Dipole

大型錐體神經細胞的尖端樹突，往腦皮質表面延伸，走向恰與大腦皮質垂直，若在深層接近細胞體附近產生 EPSP，此時細胞內的電位上升，細胞膜外電位相對於靜止狀態為陰性電位，而位於尖端樹突的膜外電位仍維持原狀，故相對為陽性，一陰一陽，形成一個深層陰極、表層陽極具方向性的雙極子 (dipole)。局部的 EPSP 產生，會導致陽離子的流動，將膜電位回復至靜止電位，若週而復始則形成電位的波動。大型錐體神經細胞，不只接受興奮性的刺激產生 EPSP，若是在深層附近產生 IPSP，則相反地形成一個深層陽極、表層陰極的雙極子。另一方面，若 EPSP 在表層產生，則雙極子便為深層陽極、表層陰極；而 IPSP 在表層產生，則雙極子便為深層陰極、表層陽極 (圖四)。簡單地說，由於大型錐體神經細胞及突觸的方向性，當膜電位不穩定時便會產生雙極



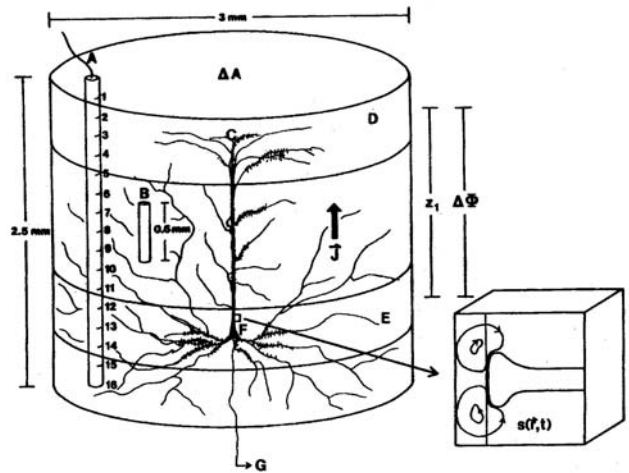
圖三. 腦波紀錄到的電位來自突觸後電位的變化。



圖四. 雙極子 (dipole) 的形成。大腦皮質錐體神經細胞的尖端樹突往腦皮質表面延伸，在深層接近細胞體附近細胞膜外電位相對於靜止狀態為陰性電位，而位於尖端樹突的膜外電位相對於陽性 (A)，形成一個深層陰極、表層陽極具方向性的雙極子 (B)。多個錐體細胞若同步產生突觸後電位的變化，便可形成一個大型的雙極子 (C)。

子，而雙極子的極性，則會因 EPSP 或 IPSP 在錐體神經細胞的深層或表層產生而改變。

2. 巨圓柱 Macro-column



圖五. 巨圓柱 (macro-column) 的單位，截面積為 3 mm<sup>2</sup> 高度為 2.5 mm 的圓柱體，產生 116 uV 的電位，其內部包括 10<sup>5</sup>-10<sup>6</sup> 數目的神經細胞。

即令突觸後電位存在於大腦皮質，並發生雙極子，但單一個錐體神經細胞產生的電位變化微乎其微，要能從頭皮紀錄到腦波，仍需取決於某些條件，包括大腦表層一定範圍內，有足夠數目的神經細胞，能同一時間共振，並且位於腦波電極所能接收的距離與角度。Nunez 嘗試以數學的方法，計算大腦皮質的電位來源與頭皮所能紀錄到腦波的相互關係，最後得到所謂 macro-column 的單位，截面積為 3 mm<sup>2</sup>，高度為 2.5 mm 的圓柱體，產生 116 uV 的電位，其內部包括 10<sup>5</sup> - 10<sup>6</sup> 數目的神經細胞 (圖五)。以 macro-column 作計算基礎，如果要能從頭皮上紀錄到一般 alpha 波 20-60 uV 的電位，約需至少 30 至 40 個 macro-column 能同步活動，亦即相當 1 cm<sup>2</sup> 面積的腦皮質。

腦波規律性的機轉

以睡眠紡錘波為例

腦波的特徵之一是，具規律性的節奏，而不是散漫無章法的。因此，觀察腦波會發現有潮起潮落，波浪起伏的現象。這種現象，尤其以淺睡期紀錄到的睡眠紡錘波最具代表性。睡眠紡錘波為，紡

錘狀頻率 7-14 Hz，振幅有漸增與遞減的起伏，為時 1-2 秒，每 2 到 5 秒反覆出現。為了了解腦波規律性的發生機轉，許多的研究都以睡眠紡錘波作對象。紡錘波的來源由視丘產生，但其形狀與同步性，卻受大腦皮質的影響。因此，紡錘波可以說是，由視丘與大腦皮質細胞互動的結果。

### 視丘內的兩種細胞

視丘是所有大腦皮質產生運動與接受感覺的中繼中心 (relay center)，視丘與腦波的發生有密切的關係。視丘內可分成兩種細胞，視丘網狀細胞 (thalamic reticular cell, RE) 與視丘皮質投射細胞 (thalamo-cortical projection cell, TC)。視丘網狀細胞為，覆蓋於視丘核前端、外側與腹側表層的細胞，主要發出信號至視丘背核的中繼細胞，並接受來自視丘其他細胞、大腦皮質、腦幹上端與前腦底部的連結。視丘網狀細胞肩負著節律器 (pacemaker) 的角色，若將視丘網狀細胞與其他視丘內細胞的連結切斷，則不會有紡錘波出現；若保留視丘網狀細胞與其他視丘內細胞的連結，而切斷視丘與大腦皮質的連結，仍可在視丘核內紀錄到紡錘波。視丘皮質投射細胞，也是視丘內負責與大腦交通的中繼細胞，其軸索延伸至腦皮質與大型錐體細胞連結，發出興奮性或抑制性的信號，亦即 EPSP 或 IPSP，也就是前述腦波的來源。

### 視丘與大腦的連結

視丘網狀細胞的信號輸出，往前至視丘皮質投射細胞，視丘皮質投射細胞的輸出，則往前至大腦皮質細胞，並有側枝往回至視丘網狀細胞，大腦皮質細胞接受來自視丘皮質投射細胞的信號輸入，其突觸則回送信號至視丘網狀細胞與視丘皮質投射細胞，形成一個迴路。視丘網狀細胞本身又接受腦幹網狀細胞與前腦底部 Myerert 氏基底核細胞的調節。

### 回饋抑制與規律性的產生

視丘皮質投射細胞本身，可以產生兩種放電狀態，週期性 (periodic) 與張力性 (tonic)。當週期性放電時，腦波即呈現紡錘波的信號。進入睡眠時，

視丘網狀細胞藉由神經傳導物質 (gabanergic acid, GABA)，調節視丘皮質投射細胞，產生 IPSP，使得視丘皮質投射細胞的膜電位成過極化的現象。視丘皮質投射細胞的激發具特性，當在靜止電位或去極化電位時，膜電位 -55 至 -60 mV，相對穩定，但在過極化時，膜電位接近 -65 至 -70 mV，反而被激發出活動電位，活動電位會往前傳至大腦皮質細胞，另一部份側枝會回傳至視丘網狀細胞，激發更多的視丘網狀細胞對視丘皮質投射細胞產生 IPSP；被激發的大腦皮質細胞也會回饋激發視丘網狀細胞，擴大視丘網狀細胞的抑制能力，造成更廣泛的紡錘波產生。由於視丘皮質投射細胞過極化至產生活動電位的時間不一，較長時間的過極化出現頻率 7 Hz 的波，較短時間的過極化便出現頻率 14 Hz 的波。

簡單地說，紡錘波的產生來自三方面的互動：(1) 視丘網狀細胞自發性規律地放電，(2) 視丘皮質投射細胞對來自視丘網狀細胞的抑制反彈放電，(3) 腦皮質錐體細胞回饋，刺激更多的視丘網狀細胞繼續放電 (圖六)。當進入睡眠時，視丘皮質投射細胞只處理來自視丘網狀細胞的 IPSP，幾乎無暇接受其他種種的感覺信號，等於關閉感覺的閘門，除了紡錘波外，不再對大腦皮質傳遞複雜的訊息，大腦皮質細胞可以完全休息，這是睡眠紡錘波的生理功能。

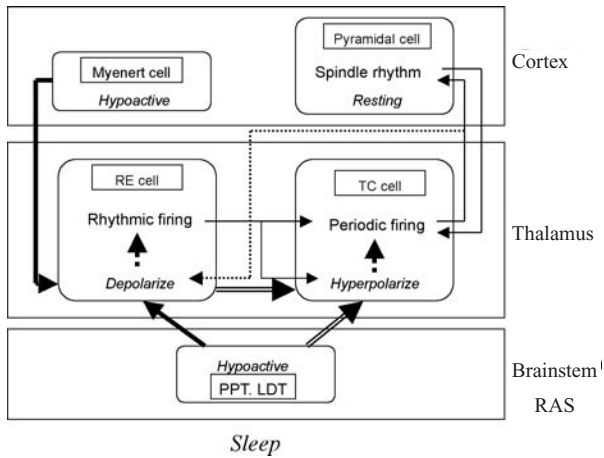
## 快波 (Beta 與 Gamma 波) 的來源

### 覺醒與專注的代表波

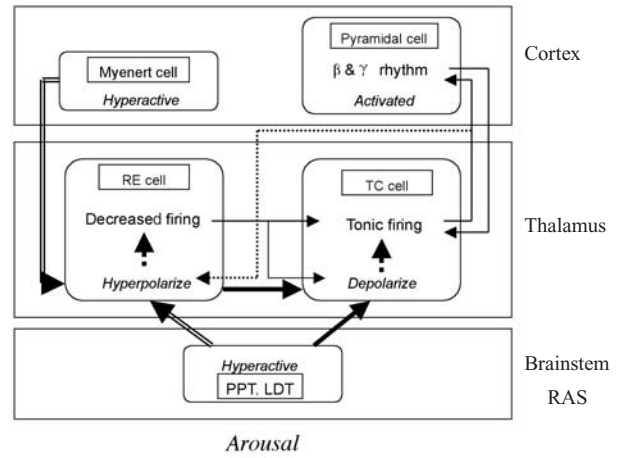
相對於 alpha 波代表休息狀態的腦波，beta 與 gamma 波則被視為是覺醒與專注的代表腦波。透過早期的動物實驗，如讓狗專注於視覺刺激，可在枕葉紀錄到 20-40 Hz 的腦波；或讓猴子專心做手部精細動作，或將貓束縛住而讓它注視眼前竄動的老鼠，都可以紀錄到快波的增強。另外有些研究顯示，特定的感官刺激，如嗅覺或視覺刺激，也可以在相對應的腦葉，紀錄到 25-45 Hz 的腦波。

### 視丘—皮質細胞的活動增加

Beta 與 gamma 波在清醒的狀態存在，可以知道



圖六. 睡眠紡錘波的產生機轉。PPT : pedunculopontine tegmental nucleus ; LDT : laterodorsal tegmental nucleus ; RE : thalamic reticular cells ; TC : thalamocortical projection cell ; RAS: reticular activating system;   
 → : 興奮活動 ; ⇨ : 抑制活動 ; ⇨ : 腦波互動。



圖七. Beta 與 gamma 波的產生機轉。

腦幹網狀賦活系統 (reticular activating system) 在腦波之快波的產生扮演很重要的角色。當清醒時，腦幹的網狀賦活系統興奮度增加，訊號往前傳至視丘，一邊抑制視丘網狀細胞，另一邊同時活化視丘皮質投射細胞。抑制視丘網狀細胞的結果，周期性放電與對視丘皮質投射細胞的抑制便消失；而活化視丘皮質投射細胞的結果，張力性放電便持續送到大腦皮質的錐體細胞，產生高頻的快波 (圖七)。這時候也代表視丘與皮質細胞的活動增加，彼此的聯繫更為頻繁。

### 大腦皮質內神經細胞的聯繫

Beta 與 gamma 波與大腦的皮質活動有密切的關係，在大腦活動增加或執行特定工作時，相關的局部大腦皮質之 beta 與 gamma 波，會有增強的現象，稱為同步化 (synchronization)。同步化不只代表大腦皮質的大型錐體細胞活動增強，也代表錐體細胞之間橫向的聯繫也增加，反應出當時大腦正執行功能。

## Alpha 波的來源

### 謎樣的波—最早觀察到卻也最不瞭解的波

Alpha 波是 Berger 最早觀察到並描述的腦波頻率。因此，他以希臘字母順序稱為 alpha 波。雖然 alpha 波是腦波裡最早也最容易被觀察到的波動，但是它的來源與發生機轉仍不清楚。Alpha 波的特色是，只存在於閉眼、安靜與清醒的狀態，如果張眼、進行心智活動、情緒緊張或昏昏欲睡等狀態，alpha 波都會銳減，甚至消失。這也是為甚麼早期 alpha 波的人體與動物實驗難以進行，以至於最少被研究與認識。

### 大腦皮質間的活動

Alpha 波的律動，也類似睡眠紡錘波，呈現潮起潮落的現象，所謂 alpha 波調變 (alpha modulation)，但是兩者出現的狀態、出現的部位、與頻率有所差異，發生機轉也有所不同。根據研究，alpha 波形成的雙極子，主要集中於腦皮質第四層與第五層錐體細胞，而且鄰近大腦皮質間的 alpha 波的共諧性，遠大於視丘與大腦皮質間的共諧性。目前的看法，alpha 波主要於大腦皮質產生，為鄰近皮質錐體細胞的連動，進而擴散與分布於皮質間。

### 待命準備中的腦波

眾所週知，alpha 波會因張眼而受抑制，取而代之的是振幅較小、頻率較快的 beta 與 gamma 波；類似的狀態也存在於 mu 波，mu 波是接近 alpha 波頻率約 10 到 11 Hz，通常位於中央皮質區，約在初級感覺運動區（primary sensorimotor area）位置。當受檢者握拳時，對側大腦運動皮質區的 mu 波便會受抑制。這種腦波現象，稱為去同步化（desynchronization）。Alpha 波似乎代表一種類似休息狀態的腦波，當大腦皮質從事活動時，首先便要解除 alpha 波的桎梏，才有機會進行訊息的交換與執行。當然，alpha 波不是無意義的存在，或只是阻撓活動的進行，它的功能類似睡眠紡錘波，暫時關閉訊息的閘門，讓大腦皮質細胞，暫時休息處於蓄勢待發的狀態，也是大腦運作時，節省能源的一種生理功能。

### 結語

從 Berger 首先描述人類的腦波迄今，已接近八十年，期間經過無數學者的努力，逐漸發掘腦波的發生原理與運作機轉，雖然仍有許多不清楚的細節與未解的謎，有待更多的研究投入。但是了解腦波產生的基本原理、腦波的來源與腦波律動的機轉，有助於我們進一步探討大腦功能執行與神經網路運

作的模式。腦波研究是未來人工智慧的基礎，也可能是未來人機介面操控的樞紐。

### 參考文獻

1. Speckmann E, Christian E. Introduction to the neurophysiological basis of the EEG and DC potentials. In: Niedermeyer E, Lopes Da Silva FH, eds. *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1999:15-27.
2. Nunez PL. Localization of brain activity with electroencephalography. *Adv Neurol* 1990;53:39-65.
3. Steriade M. Cellular substrates of brain rhythms. In: Niedermeyer E, Lopes Da Silva FH, eds. *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1999:28-75.
4. Lopes da Silva FH, Pfurtscheller G. Basic concepts on EEG synchronization and desynchronization. In: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, eds. *Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, vol. 6. Amsterdam: Elsevier, 1999:3-11.
5. 加藤元博。腦波律動の發現機構。臨床腦波 1998;40:399-405.