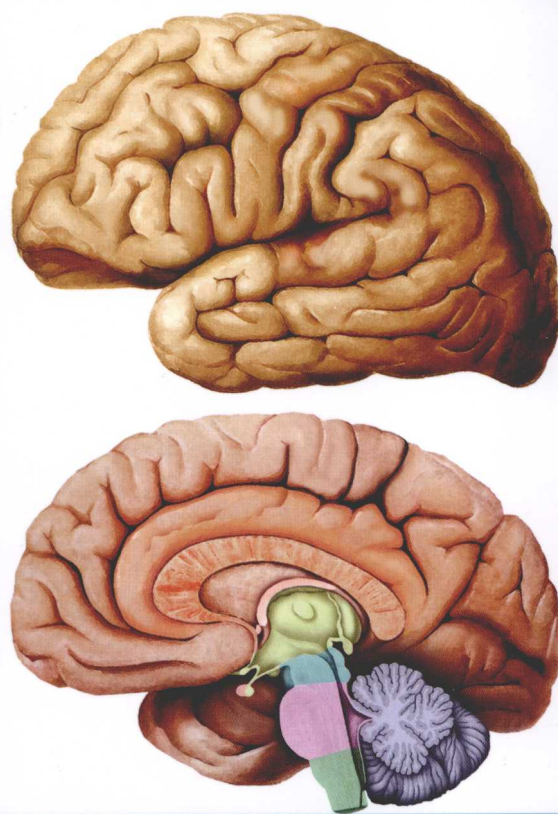


中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等医学院校规划教材

中枢神经功能解剖学

——谨以此书献给福建医科大学 75 周年校庆 (1937~2012)

主 编 王 玮 赵小贞



科学出版社

013030626

R322. 81
02

中国科学院教材建设专家委员会规划教材
全国高等医学院校规划教材

中枢神经功能解剖学

——谨以此书献给福建医科大学 75 周年校庆(1937~2012)

主 编 王 玮 赵小贞
 副主编 黄海辉 徐剑文
 编 委 (按姓氏笔画排序)
 王 玮 王 锋 叶祥光 冯俊生
 吴云霞 范小兰 林 清 林如英
 林杨元 罗道枢 赵小贞 柯荔宁
 徐剑文 郭 玮 黄海辉 宋 斌
 绘 图 叶祥光



科 学 出 版 社
北 京

R322,81
02



北航 C1638861

· 版权所有 侵权必究 ·

举报电话:010-64030229;010-64034315;13501151303(打假办)

内 容 简 介

本书以中枢神经功能解剖学为主线,融入与形态相对应的生理功能知识。分14章对脊髓和脑进行系统全面的介绍,并增加了神经科学的简要发展史、颅脑横断解剖学、神经递质及其相关受体和主要核团定位等内容。

本书借鉴了 *Gray's Anatomy* (40th ed)、*Functional Neuroanatomy* 和《神经解剖学》(第2版)等国、内外著名论著和教科书,参考了 *Nature*、*Science* 等一流杂志近年发表的论文,具有科学性和先进性。

本书供神经科学方向的研究生教学使用,也可供临床神经科、影像学医师以及医学院校师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

中枢神经功能解剖学 / 王玮,赵小贞主编. —北京:科学出版社,2013
中国科学院教材建设专家委员会规划教材·全国高等医学院校规划教材
ISBN 978-7-03-037158-4

I. 中… II. ①王… ②赵… III. 中枢神经系统-人体解剖学 IV
. R322.81

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第050376号

责任编辑:周万灏 / 责任校对:鲁素
责任印制:肖兴 / 封面设计:范璧合

版权所有,违者必究。未经本社许可,数字图书馆不得使用

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>

北京天时彩色印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013年4月第一版 开本:787×1092 1/16

2013年4月第一次印刷 印张:17 1/2

字数:416 000

定价:88.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

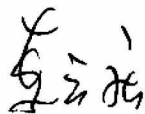
春寒料峭时,受王玮教授的热情邀请为其主编的《中枢神经功能解剖学》作序,我在仔细了解该书的编写思路和特点之后,欣然允诺。盛暑时节终于喜获样稿,掩卷之余更感收获颇丰。系主任王玮教授率领的福建医科大学人体解剖学团队,数十载聚焦于神经科学前沿,执着于教学科研一线,耕耘不止,奉献不息,令人敬佩。此次凝聚全体人员心血与智慧编写的《中枢神经功能解剖学》,全面地反映了21世纪中枢神经解剖学理论的现状与进展,该书以中枢神经解剖学为主线,功能与形态相融,基础与前沿兼收,特别是与影像医学息息相关的颅内核团的横断层立体定位等相关知识,极大拓展了该书的覆盖面。

庞大复杂的神经网络控制着机体。纵观近几十年来,世界科研强国均投入了大量的人力和财力进行专门研究。美国把20世纪90年代最后十年定为“脑的十年”,欧洲确定了“脑的二十年研究计划”,日本将21世纪视为“脑科学世纪”,与脑相关的科学研究热潮遍布全球。人们相信脑科学的研究成果将为人类更好地了解自己、保护自己、防治脑疾病和开发大脑潜能等方面做出重要的贡献,“了解大脑、认识自身”已经成为21世纪生命科学面临的最大挑战。

该书以“人类对脑的认识”作为开篇章,笔触生动、娓娓道来,展现了百年来神经科学发展史,令人趣味盎然。随后以进化论的观点阐述神经系统的发生、基本结构和功能;进而逐一就脊髓、脑干、小脑、间脑、端脑和边缘系统,依形态位置、化学解剖学、纤维联系、生理功能等层面进行描述;此外,还展示了基本的神经系统传导通路、脑和脊髓血管等;特别增加了颅脑断层解剖学和脑内主要核团的立体定位。本书编写风格独特,立足经典的中枢神经解剖学知识框架,展示神经科学的最新研究成果,难能可贵的是该书还反映了神经科学发展过程中的人文背景。全书内容丰富,插图精美,融科学性、知识性和实用性为一体。

我相信,本书的出版,对于神经科学的研究生和临床神经科、影像学医师以及医学院校师生都将有很好的教学和参考价值。

中国解剖学会理事长



2012年8月于西安

前 言

神经科学在经历了 20 世纪“脑十年”令人瞩目的成就之后,迄今发展势头仍然是其他学科无法比拟的。神经解剖学知识是学习和探索神经科学必须具备的基础知识。

我们自 2000 年始为研究生开设了“中枢神经解剖学”课程,在老一辈神经解剖学专家康仲涵教授指导下,编写了相应的教材。通过十余年的教学实践,根据神经科学研究的发展,我们以中枢神经解剖学为主线,融入与形态相对应的生理功能方面的知识,并将书名定为《中枢神经功能解剖学》。全书分为 14 章。与国内相关教材比较,本书增加神经科学的简要发展史、颅脑横断解剖学和主要核团的定位等内容。本书可供神经科学的研究生和临床神经科学、影像学医师以及医学院校师生教学和参考使用。

本书作为研究生教材,不能拘泥于教学时数,必须引入神经科学最新的进展,拓宽知识面。因此,我们借鉴国内外相关论著和教科书,如 *Gray's Anatomy 40th ed*、*Functional Neuroanatomy* 和《神经解剖学》(第 2 版)等;参考 *Nature*、*Science* 等一流杂志 2000 年以来发表的论文。

本书的出版得到福建省重点学科建设基金的资助,凝聚着各位编者辛劳的笔耕和通力合作,并得到科学出版社周万灏编辑的鼎力帮助。全书插图由福建省美术家协会会员叶祥光老师绘制完成。

由于我们学术水平有限,本书的疏漏和不足之处在所难免,恳请本学科和相关学科领域的前辈和同道不吝珠玉,并期待读者在使用后提出宝贵意见,以便我们不断修改渐臻完善。

编 者

2012 年 6 月于福州

目 录

第一章 人类对脑的认识	(1)
第一节 思维器官从心到脑	(1)
第二节 脑的机能定位	(3)
第三节 中枢神经系统的线性反射	(5)
第四节 中枢神经系统的“整体关联论”	(6)
第五节 现代中国神经科学的发展	(7)
第二章 神经系统的发生	(9)
第一节 种系发生	(9)
第二节 个体发生	(12)
第三章 中枢神经系统基本结构和功能	(21)
第一节 中枢神经系统细胞学	(21)
第二节 中枢神经系统的常用术语	(30)
第四章 脊髓	(31)
第一节 脊髓的位置和外形	(31)
第二节 脊髓的内部结构	(33)
第三节 脊髓的功能	(44)
第五章 脑干	(49)
第一节 脑干的外形	(49)
第二节 脑干的内部结构	(51)
第三节 脑干代表性平面	(74)
第六章 小脑	(77)
第一节 小脑概观	(77)
第二节 小脑内部结构	(83)
第三节 小脑的功能	(91)
第七章 间脑	(96)
第一节 丘脑和后丘脑	(96)
第二节 上丘脑	(110)
第三节 底丘脑	(112)
第四节 下丘脑	(114)
第八章 端脑	(124)
第一节 端脑的外形	(124)
第二节 端脑皮质	(128)
第九章 边缘系统	(154)
第一节 概述	(154)

第二节 嗅脑	(156)
第三节 隔区	(160)
第四节 杏仁复合体	(163)
第五节 海马结构	(166)
第六节 基底前脑	(170)
第七节 边缘系统的功能	(173)
第十章 传导通路	(177)
第一节 感觉传导通路	(177)
第二节 运动传导通路	(185)
第三节 递质传导通路	(189)
第十一章 脑和脊髓的血管	(202)
第一节 脑血管概述	(202)
第二节 脑动脉	(202)
第三节 脑静脉	(214)
第四节 部分脑结构的血液供应	(216)
第五节 脑血液循环的调节	(221)
第六节 脊髓的血管	(223)
第十二章 脑和脊髓的被膜、脑室、脑脊液和脑的屏障	(225)
第一节 脑和脊髓的被膜	(225)
第二节 脑室系统	(231)
第三节 脑脊液	(234)
第四节 脑屏障	(235)
第五节 室周器官	(238)
第十三章 颅脑横断层解剖	(243)
第一节 颅脑断层的常用基线	(243)
第二节 颅脑的连续横断层解剖	(243)
第十四章 脑内主要核团的立体定位	(253)
第一节 脑内结构的立体定位方法	(253)
第二节 脑立体定位的三维坐标及脑内结构的立体定位	(256)
第三节 脑内主要核团中心的坐标	(257)
第四节 脑内神经核团定位在立体定向手术中的意义	(258)
主要参考文献	(259)
汉英对照	(262)

第一章 人类对脑的认识

告诉我想象力来自何处,是脑还是心? ——William Shakesbeare (威廉·莎士比亚, 1564—1616年)。

第一节 思维器官从心到脑

脑是思维情感和调控人类生理活动的器官。在古代,人们无法主观感受脑的生理活动,而情感伴有的“心”活动常常被感觉到,所以早期中外学者都将情感思维活动主要定位在“心”。古巴比伦人、古印度人和古埃及人等都认为心是感觉和思考的地方。古希腊人对心灵驻所的认识有“三级”的特色:脑司理性思想,心司意气感性,肝司食色情欲。Democritus(公元前470—公元前374年)认为物质原子(火)是灵魂的基础,它流动以遍布全身,而特别集中于脑、心、肝。Plato(公元前427—公元前374年)提出超物质的灵魂存在于“理念世界”,进入人体后为免受低级肉体的玷污,故理性位于头脑,意气位于心胸,低级性欲才位于膈以下的肝。Aristotle(公元前384—公元前322年)明确以心脏为人体的中心,认为心是综合、比较各种感觉的“公共感官”,思维、意识、想象和记忆均源于心;他把脑看作冷却血流的器官。英文中的“heart”也含有情绪的意思,“heart ache”指情绪不佳。

古埃及人(约公元前3000年)在头部和颈部外伤病变的记录中,提到1例脑损伤与功能障碍的关系。该男子的颅骨破碎处有肿胀向外突出,与外伤同侧的眼斜视,行走时与外伤同侧的脚拽步而行,说明古埃及人已经注意到脑部外伤可影响到眼和下肢。Alcmaeon(公元前5世纪)从解剖尸体的实践获得知识,大概是最早提出脑是认知和感觉部位的人。Hippocrates(公元前460—公元前370年)在《论圣病》中论述他对脑功能的理解:“是由于脑,我们思维、理解、看见、听见……知道美和丑、善和恶……”。Hippocrates的认识是从这样的事实出发:即使人闭上眼睛、塞住耳朵、堵上鼻子,仍能感知外部环境,但是希波克拉底学派一直认为脑是一个腺体,是聚集从身体来的过多液体的地方。大约在公元前5世纪后期,解剖学之父 Herophilus 相信脑室是人类智慧所在,认为人体具有三种灵魂:①生长灵魂,这是人、动物和植物共有,在人体它位于脐部;②动物灵魂,这是人和动物共有,它位于心、主管感觉和运动;③理性灵性灵魂,这是只有人才具备,位于脑部,主管智慧。古希腊人由此归纳出,脑是灵魂的所在;然而灵魂是不灭的,和思想毫无关系。事实上,目前被我们归因于脑部的所有能力,都被古希腊人安放在心或肺(但他们对明确的位置从来没有定论)。在古希腊人的推论中,正常的心智活动和脑部毫不相干。

Galen 基本继承了 Hippocrates 对脑的认识,作为一位角斗士医生,他目睹了角斗士脊髓和脑损伤带来的后果,并且于2世纪创立脑(而不是心)是治理、感觉和运动器官的论点。Galen 解剖绵羊的脑发现有大脑和小脑,他注意到大脑很软,而小脑较硬;因此他推测大脑是感觉接受区,小脑是肌肉运动的命令中枢。Galen 发现脑室中充满液体,与他信奉的四体液学说十分吻合。他认为由肝生成的“元气液 nature spirit”经血,从右心的静脉管道系而营养全身;富于“元气”的血经“室间隔孔”从右心至左心,与来自肺静脉的空气相结合,而产生“生气液 vital spirit”。携有“生气”的动脉血经左心动脉管道,一方面分布全身,另一方面

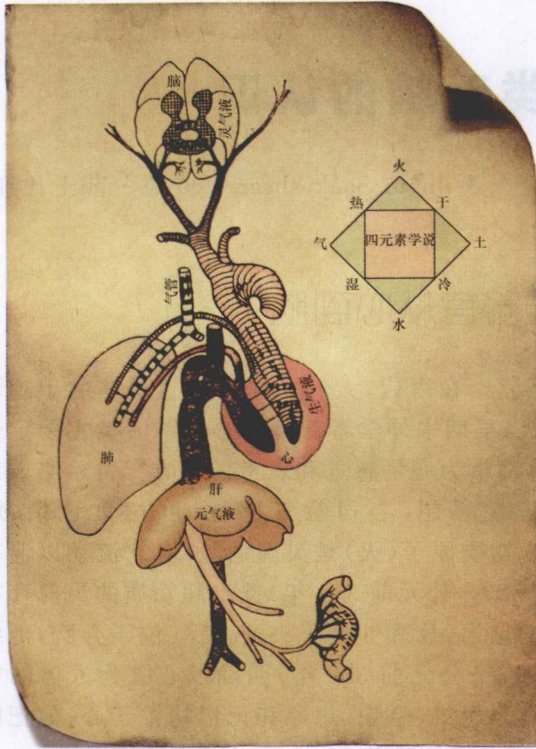


图 1-1 四体液学说

在脑底“奇异血管网 rete miracle”的蒸馏升华下,产生“灵气液 anima spirit”储立于脑室。“灵气”再由中空的神管道支配感官、肌肉等处(图 1-1)。Galen 的四体液学说暗示脑可能与智力有关,并将智力定位于脑实质,初步将脑与神经联系起来。但是,中世纪的经院哲学一直保留了“精神-心脏”理论。此学说在西方医学界统治约 1000 年,直到欧洲文艺复兴时代才逐渐被修正。

欧洲文艺复兴带来了科学的蓬勃发展。近代解剖学先驱 Vesalius 在 1543 年发表的《人体的构造》中,对脑作了详细的描述(图 1-2),确定神经是一条“由许多线扭起来的厚带”。法国哲学家、解析几何奠基人 René Descartes 认为感知存在于脑,并将松果体作为灵魂所在地。Descartes 将松果体作为主宰精神的结构,主要是因为松果体与其他脑部结构不同,独一无二,并没有多少实验依据,但他似乎已意识到脑与思维等功能密不可分(图 1-3)。



图 1-2 Vesalius 绘画

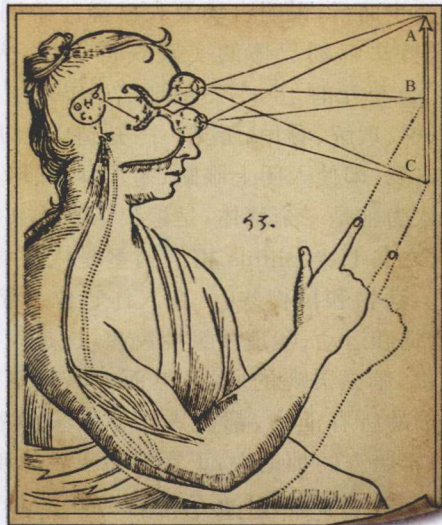


图 1-3 笛卡尔的脑反射图

在我国古代哲学中,“心”指人的意识和情绪。古代著名的思想家孟子(公元前 385—公元前 304 年)提出“心之官则思”,在功能上把思维同心脏活动联系在一起。中国医学经典著作《黄帝内经》指出“心主思”、“心藏神”,认为心是“君主之官,神明出焉”;还认为“心包”具有精神和感觉的功能。在汉字里凡是与思维情绪活动有关的表述,都带有“心”字。

中国传统医学很少论及到脑。但是“思”(图 1-4)字则体现了功能和结构结合,思的上面为囟,下部为心;许慎(30—124 年)所著的《说文解字》中:“思”字为“自囟至心如丝相贯不绝”;囟为脑,显然在更早的年代我们古人应该已经认识到脑与思维有关。但是由于受到《黄帝内经》的影响,直到明代医书上,才见到“神不在心而在脑”、“脑为元神之府”的提法,并认为“诸脉皆归于脑”。明代李时珍在《本草纲目》中提出“脑为元神之府”,李梴的《医学入门》明确认定脊柱中的髓与脑相通;清代王广庵在《本草备要》中表明“凡人见外物必有一形影留于脑,昂思令人每记忆往事,必闭目上瞪而思索之,此即凝视于脑之意也。”王清任根据自己解剖实践,在《医林改错》一书中提出“脑髓说”,明确否定了“心”有“贮记性,生灵机”的机能,提出“灵机记性在脑”的主张和脑对感觉器官的支配作用。他通过对脑卒中患者半身不遂和口眼歪斜症状的观察,假设大脑左、右两半球具有对称交叉功能,“人左半身经络,上头面从右行,右半身经络,上头面从左行,由左右交互之义”。虽然我国古代医家学者早已提出对脑的认识,但是漫长的 2000 多年里却一直没有在中国传统医学中形成主流认识。



图 1-4 汉字“思”

第二节 脑的机能定位

17~18 世纪的科学家发现脑组织分为灰质和白质两部分。由于白质与体内的神经相连,因而人们认为白质含有神经纤维,其主要作用是传出灰质的命令和将身体所接受的信号传入灰质。现代组织学奠基人 Marcello Malpighi(1628—1694 年)是使用显微镜观察大脑皮质的第一人;他认为神经系统像一棵上下颠倒的树,脊髓是树干,树根分布脑,树枝则是遍布全身的神经。法国神经解剖学家 Vieussens 在 1685 年叙述了结构与机能在脑、脊髓和神经中的相互关系;在大脑表面发现了沟 sulcus 和回 gyrus,沟和回的分布有不同的模式,因此推测大脑的不同区域有不同的功能。18 世纪人们对大脑的重要性有了比较明确的认识:大脑是调控感觉和思维的器官,通过神经与全身各部分发生联系,在脑的不同区域功能也不完全相同。

19 世纪初,奥地利医生 Franz Joseph Gall(1758—1828 年)认为颅骨表面的隆起与大脑的回有相对应的关系;颅骨的外形结构反映下面相应的脑回的形状;脑回代表个人的品德,反映在颅骨隆起的程度。于是他提出“**颅相学 Phrenology**”,意思是“研究心智的学问”。Gall 在颅骨上划分出大大小小的 27 个功能区(他称之为器官)(图 1-5),并绘制成图。后来他的学生施普尔茨海姆又增补为 35 个功能区。他们认为只需观察人的头颅,按图索骥就可以判断这人的智力和道德品质。颅相学兴盛达一个世纪之久,随着脑生理学的发展而告终。虽然 Gall 的做法并不正确,但是它的意义在于第一次提出大脑不同区域可能各有不同的功能,就此产生了大脑定位的概念。Gall 在神经解剖学上系列简述:①灰质与白质相连,灰质是有功能的神经组织。②第一次描述出生后神经的髓鞘化。③证明了延髓锥体纤维的交叉。④明确大脑两半球的联合。⑤证明脑神经是从脑的底部发出。⑥脑的沟回可增

加面积,减少体积。

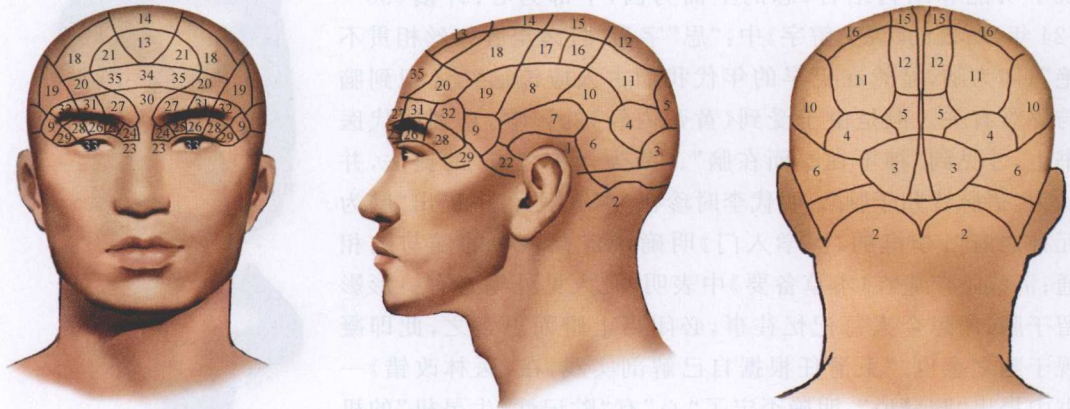


图 1-5 颅相学说

C. Bell(1774—1842 年)和 F. Magendie (1783—1855 年)分别证实了脊髓前根与运动有关,后根与感觉有关。脑生理学的创始者 Marie-Jean-Pierre Flourence(1794—1867 年)为了推翻颅相学说,把鸟类不同的脑部区域切除,然后观察有哪些功能会保留下来。Flourence 通过精确的手术部分摘除脑的半球、小脑、四叠体、延髓等结构,发现脑的所有功能都会因部分切除而减弱,而非只有特定功能变得残缺不全。于是 Flourence 认定脑是一个整体而不具有特定区域,不同的功能不可能位于不同的脑部区域,从而创立了“脑功能整体论”学说。Flourence 认为所有脑的组织都是等势的,只要有足够的脑组织存留,损伤后剩下的脑组织就能取代失去的脑组织的功能。这种概念可以解释经常发生的现象:脑的某部分损伤(如脑卒中)后,经过一段时间,其他部分似乎可以取而代之,原先功能可以部分恢复。但是在当时,人们对机体、脑的各部分的功能还未弄清,仍然热衷于探讨机能定位,因此忽视了 Flourence 的“脑功能整体论”学说。

1831 年在法国巴黎俾舍特尔精神病院里,有位患者无其他病症,就是不能正常说话,只会发出“Tan”的音,并以左手手势沟通,所以被称为“坦恩”。在那里他总共住了 30 年,到了 1861 年 4 月 12 日因患疽症求诊于外科医生 Broca(1824—1880 年),Broca 仔细地检查了患者,结果没有发现显著的异常;患者喉肌和发音器官都正常,也没有其他瘫痪的症状阻碍发

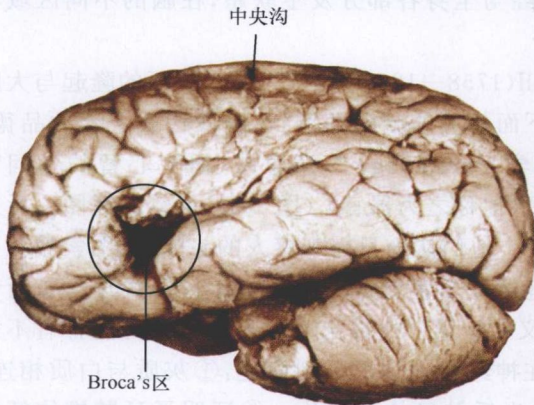


图 1-6 Broca's 区

音;而且他还很聪明,看样子不应当不会说话的。说来也巧,患者 5 天后不幸死亡。Broca 当天就对患者做了尸检,发现患者左侧大脑额下回后方脑组织有病变(图 1-6)。于是 Broca 据此提出假设,大脑的这个部位可能与人的说话功能有关。Broca 先后积累了 20 多个这样的病例,其中有 19 例都在上述相同的部位发生了病变,由此他得出结论:大脑额下回后部是与人的语言有关的神经中枢。后来人们就把这个部位称为**布洛卡区 Broca's area**,因为该

区与“发动”语言动作有关,所以又称为运动性语言中枢。

1870年,德国神经生理学家 Gustav Fritsch 和 Eduard Hitzig 用灌满生理盐水、尖端为 1.5mm 的玻璃毛细管,给狗大脑皮质施加中等强度的直流电刺激,发现刺激大脑皮质的特定部位可以引起相应肌肉收缩,而且反应都在对侧,以此发表了历史性的论著《大脑皮质的电可兴奋性》。Brodman(1868—1918年)在光学显微镜下观察了 19 只狐猴,并对它们的大脑皮质细胞构筑分区进行了详细的描述,至今仍然是神经科学的基础。20 世纪 30 年代,美国神经外科医生 W. Penfield(1891—1976 年)在活体状态下用电刺激人大脑各部位,诱发不同的反应,从而获得大脑的躯体功能投射图。

人们在 18~19 世纪基本上完成了脑的“**等级递阶 hierarchy**”的机能定位学说:大脑皮质是最高领导,以下依次为基底节、间脑、小脑、脑干,最后是脊髓。该学说的缺陷是将特定的神经功能局限于特定的脑区,忽视了神经系统各区之间相互联系又相互制约的关系。

第三节 中枢神经系统的线性反射

线性反射论 lineary reflex theory 提出了神经元、突触、反射和反射弧等概念,是在机能定位中枢基础上加以线性反射的深化和补充。19 世纪 30 年代 Hall. M 切除蛙、龟等低等动物的大脑,虽然它们失去自发和随意运动,但是刺激它们,骨骼肌还可以发生收缩。据此, Hall 在《延髓和脊髓的反射功能》中确认脊髓反射中枢并提出“反射弧”的概念,描述脊髓反射通路的各个环节。1873 年,意大利学者 C. Golgi 建立显示神经细胞全貌的镀银染色法,以及其他神经组织学方法的系列观察和研究,使 Waldeyer 在 1891 年给**神经细胞**命名为“**neuron**”,并确认神经纤维是神经细胞的轴突,而树突和轴突都是神经细胞的一部分。西班牙学者 S. Ramony Cajal(1852—1934 年)等神经解剖学家在 20 世纪初建立“**神经元学说 Neuron doctrine**”;他们在形态学上确认神经细胞通过突起相互接触,是神经系统和脑的结构和功能单元。S. R. Cajal 成功地应用 Golgi 方法奠定了“神经元学说”的结构基础,杰出的贡献使他们两人一起赢得 1906 年的诺贝尔生理学或医学奖。

英国神经生理学家 C. S. Scerrington 提出神经元之间或神经元与其他细胞发生接触的结构和功能界面称为“**突触 synapse**”,并发表了一系列关于脊髓反射的论文,建立了神经元和突触活动的基本概念。Scerrington 发现了突触抑制作用对运动平衡的重要性,1932 年, Scerrington 获得诺贝尔生理学或医学奖时的演讲题目是“抑制是一个协调因子”。Ivan Petrovich Pavlov(1849—1936 年)在研究消化生理时,发现狗见到食物甚至听到饲养员的脚步声,就会分泌唾液。通过实验证明,食物或脚步声都能在大脑的不同部位形成刺激,经过多次重复,动物清楚脚步声预示着食物出现,即便只有脚步声也会引起狗的唾液分泌。巴甫洛夫把外在环境动因组成的“**第一信号系统**”及社会交往中言语、文字组成的“**第二信号系统**”所发生的“**条件刺激**”与引起先天固有反射的“**非条件刺激**”结合起来,在大脑皮质内导致“**暂时联系**”的条件反射,由此解释了人的高级神经活动。非条件刺激与条件刺激兴奋灶的暂时性联系的线性反应是 Pavlov 学说的基础。

Pavlov 和 Sherrington 两个学派的工作和理论使“反射论”理论模式达到了光辉顶点。但线性反射论仍没有打破孤立“中枢”的概念,没有认识到神经元间非线性的联系。

第四节 中枢神经系统的“整体关联论”

20 世纪中叶以来,脑研究突飞猛进,从根本上突破了“线性反射论”模式。

一、对神经细胞“回路”的认识

在 20 世纪 30~40 年代,神经解剖学和生理学已提出脑的功能活动是在**神经细胞回路 circuits** 进行分析、加工和整合而实现。1937 年,美国神经解剖学家 Papez 提出高级的情绪活动是“医源性皮质”活动的结果。这就是有名的 Papez 回路,第一次明确大脑的神经细胞回路建立了高级功能。

在 1949~1952 年, Magoun 和 Moruzzi 的电生理研究发现脑干网状结构有“上行激活”大脑皮质广泛区域的作用,使动物保持清醒的意识;同时,在集中注意力等功能中也起重要作用。当脑干的上行激活作用受损时,即使大脑皮质保持完好,动物或人也会失去清醒意识,陷入昏迷。这表明位于“等级递阶”最高级的大脑皮质的清醒状态,必须有古老、低级的非特异性激活背景才能得以实现。

20 世纪 50 年代对溃变轴突选择性镀染的 Nauta 方法,和 70 年代辣根过氧化物酶(HRP)轴浆转运追踪方法,方便了对神经元联系的追踪研究;人们发现不仅大脑皮质接受丘脑核团的投射,丘脑也得到大脑皮质的投射,这种双向联系在脑内很常见。总之,各级中枢结构之间的“**大回路 macro-circuits**”联系相互交接,每一结构内部各种神经元组成复杂的“**微回路 micro-circuits 或 local circuits**”。

获得 1981 年诺贝尔生理学或医学奖的美国神经生理学家 Hubel 和 Wiesel 在视皮质研究中发现,神经细胞在皮质柱中有序排列,每个皮质柱约有 $2\text{cm} \times 2\text{cm}$ 的面积,以对来自眼的图像进行比对分析。他们对视皮质神经元微回路——皮质柱的精细分析深化了人们对大脑皮质的认识。

二、神经细胞的多元关系和动态可塑性

在中枢许多部位都发现树-树、树-胞体、胞体-胞体,以及轴-轴突触,几乎神经细胞的部分(轴突、树突及胞体)均可形成突触前结构或突触后结构,这使得微回路的多样性远超出线性联系。在 20 世纪 80 年代建立的经过神经膜上单涎酸神经节苷脂 GM1 介导高效入胞的霍乱原 B 亚单位结合 HRP(CB-HRP)方法,显示出传统高尔基镀银法不能显示的树突。这些新发现的树突称为**嫌高尔基树突 Golgi-phobic dendrites, GBD**,能被高尔基法显示的称为**亲高尔基树突 Golgi-philic dendrites, GLD**。用 CB-HRP 发现的运动神经元 GBD 大量位于传统认为仅有神经纤维传导束通过的白质中。实验资料表明,树突不仅是神经元的被动接受传入面,而且是神经元信息加工、整合的主要场所(运动神经元胞体可形成突触联系的膜面积只是树突加胞体的总面积的 9%)。

神经元和突起的可塑性是脑功能实现和改变的基础。在视觉缺如的动物,听觉皮质代表区扩大。冬眠动物海马锥体细胞的树突缩短,冬眠期一过数小时之内,这些树突又大大伸长。肾上腺髓质功能亢进的自发高血压大鼠,支配肾上腺髓质的交感神经节前神经元树突比同系正常大鼠缩小甚多,而灰质树突参数在两种大鼠无显著差异;结果提示:交感节前

运动神经细胞的旁侧回路有抑制交感节前神经元及肾上腺髓质活动的作用。树突的伸缩、轴突终末的消长可以在生理功能条件下发生动态可塑性变化。

三、细胞-细胞间的相互作用

当代神经生物学对脑研究的一个侧重点是脑细胞间的相互作用。神经元仍是脑功能的主角,原来认为只有辅助作用的胶质细胞,被逐渐发现并认识到在中枢神经系统中的重要性。在脑和脊髓内神经胶质细胞和神经元比是(10~50):1。20世纪70年代,人们明确了星形胶质细胞对脑细胞外 K^+ 的“空间缓冲作用 spetial buffer mechanism”,神经元活动外流的 K^+ ,经星形胶质细胞及其间的**缝隙连接小管 gap junction connexon**转运至远处。20世纪80年代,人们明确星形胶质细胞在神经传导中不仅只对突触结构绝缘、防止突触“串联交谈”,而且能把谷氨酸转变为谷氨酰胺,对谷氨酸的兴奋毒性有保护作用。星形胶质细胞受体多样性是近年的重要进展,不同脑部的星形胶质细胞有不同受体配布。

脑内非神经元成分与血-脑屏障、血-脑脊液屏障和脑脊液-脑屏障关系密切。血-脑屏障(BBB)的结构特点是微血管内皮细胞以紧密连接相连,微血管内皮基底膜周围环绕着星形胶质细胞的突起。在体外,星形胶质细胞可诱导普通微血管内皮细胞形成具有紧密连接、不带胞质窗的脑型微血管内皮。室管膜上皮细胞及伸展细胞有**活性物质** **ependynin** 等释放入脑脊液,或经内皮细胞释放入脑微血管,其靶细胞可能是神经元。

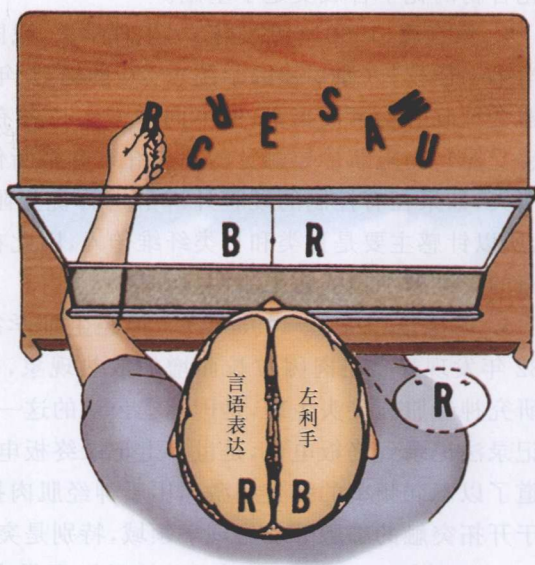


图 1-7 分裂脑的实验图

四、脑的不对称性

美国神经生理学家 R. W. 斯佩里从 20 世纪 40 年代就开始通过猫和猴实验,切断大脑两半球间的连接。20 世纪 60 年代,他同神经外科医生合作,观察胼胝体切断的癫痫患者时发现:大脑两半球分工不同,各自具有相当的独立性;语言主要在左侧;当外界视像进入左半球时,可用语言表达;当外界视像进入右半球时,则不能用语言而只能以手势来表达(图 1-7)。以此,他获得 1981 年诺贝尔生理学或医学奖。

第五节 现代中国神经科学的发展

在当代世界神经科学迅速发展之际,回顾中国神经科学家的史实,可以认识中国具有继承和扩展神经科学研究的基础和传统,这是中国神经科学发展的希望。

1. 林可胜(Robert K. S. Lim, 1897—1969 年) 中国神经科学和生理学鼻祖,祖籍福建省海澄县(今龙海县),1924 年任北京协和医学院生理系主任,创办中国生理学会,创立英

文 *Chinese Journal of Physiology*。他是生命科学界第一位华裔的美国科学院院士。在痛觉方面他首度有效地区分外周和中枢镇痛的实验,并证明阿司匹林是在外周发挥镇痛作用的。他的实验被英国科学家 John Vane 称为镇痛研究的经典工作,而维恩本人是因为研究阿司匹林镇痛机制获得 1982 年的诺贝尔生理学或医学奖。林可胜的研究小组系统地研究猫延髓血压调节的相关中枢,发现并命名了加压区和减压区。这是血压中枢调节的里程碑性工作。

2. 蔡翹(1897—1990 年) 中国科学院生物学部委员,中国生理学会名誉理事长。在 20 世纪 20 年代,他首先发现了中脑黑质内侧的网状结构,国际生理学界把这一脑区命名为“蔡氏腹侧被盖区”。半个世纪后,人们认识到由此区发出的含多巴胺的投射纤维是调节高等动物认知和情感的重要神经成分。

3. 陈克恢(1898—1988 年) 药理学家,20 世纪国际药理学大师,现代中药药理学研究的创始人,曾任美国药理毒理学会理事长。他首先发现麻黄素的药理作用,为推动交感胺类化合物的化学合成奠定了基础。

4. 侯宗濂(1900—1992 年) 生理学家,我国外周神经生理研究的开拓者,是福建医科大学第一任校长(原福建医学院)。20 世纪 70 年代,他探讨针刺镇痛的原理,发现各种深感受器在针刺时均可被兴奋,但不同类型穴位各有其为主的感受器(肌梭、腱器官、慢适应关节感受器),当阻断传导触觉的 II 类纤维和阻断传导快痛的 III 类纤维时,针感明显减弱但不会消失,如果在有控制的硬膜外麻醉选择优先阻断细纤维传导时,针感和快痛几乎同时消失,所以针感主要是 IV 类和 III 类纤维传入,因此在针刺镇痛中激活细纤维是主要手段,针刺兴奋的纤维越细镇痛效果越明显。

5. 冯德培(1907—1995 年) 神经生理学家,中国科学院副院长兼生物学部主任,于 1932 年发现静息肌肉因拉长而增加放热现象,被命名为“冯氏效应”。1936~1941 年他独立研究神经肌肉接头生理,是国际上公认的这一生理学领域的先驱者。他于 1939 年用细胞外记录法记录到终板电位,是世界上记录终板电位最早的神经生理学家之一。冯德培首次报道了以不同频率的强直刺激作用于神经肌肉接头传递的易化和强直后增强。晚年,他致力于开拓突触的细胞分子生理学领域,特别是突触可塑性的研究。

6. 张香桐(1907—2007 年) 神经生理学家,中国科学院院士(学部委员)。张香桐是研究大脑皮质中树突功能的先驱者,首次发现树突电位;根据视觉皮质诱发电位的分析,提出视觉通路中三色传导学说,发现了“光强化”现象,即背景光可以提高中枢神经系统的兴奋性,生理学界把这种现象命名为“张氏效应”。张香桐发现了由不同传导速度的神经纤维从视网膜向中枢的传导兴奋。他从事针刺镇痛机制的长期研究,认为针刺镇痛是两种感觉传入在中枢神经系统相互作用的结果。

(王 玮 叶祥光)

第二章 神经系统的发生

第一节 种系发生

单细胞动物无特殊分化的神经结构,如阿米巴原虫受刺激后借细胞质以整个细胞进行反应。动物进化到多细胞时,出现不同的细胞分工,从而也产生细胞形态的分化。但是在单胚层动物尚无特殊分化的感觉细胞,如海绵动物即使在排水口出现具有接受刺激产生收缩的肌细胞,也无将冲动传导至其他细胞的构造。只有在动物进化到二胚层、机体由简单变为复杂时,才由外胚层分化出神经组织,具有接受刺激并把冲动传到效应器的功能(图 2-1)。随着动物由低级到高级,机体由简单细胞种类发展到多器官系统时,神经系统也由分散到集中,由网状、链状到管状,由脑化到皮质化不断地发展。

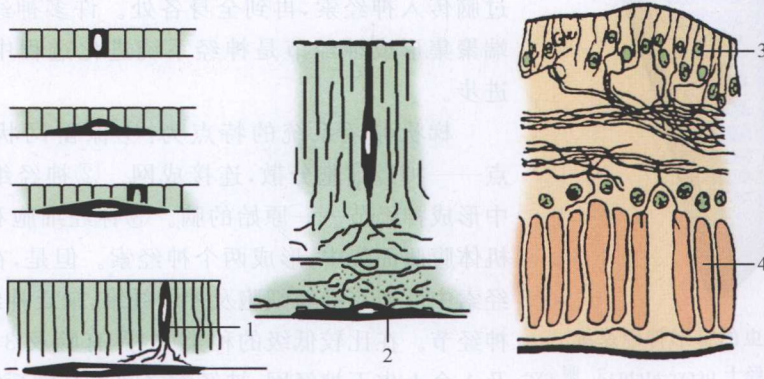


图 2-1 神经肌肉机制分化的不同时期

1. 感觉细胞 sensory cell; 2. 肌细胞 muscle cell; 3. 上皮层 epithelial layer; 4. 肌层 muscle layer

一、网状神经系统

腔肠动物 coelenterata 如**海葵 sea anemones** 外胚层表面有角质化的构造以保护机体,一些外胚层细胞分化成感觉细胞,接受外界刺激;另一些细胞则分化成肌细胞(图 2-2)。较高级的腔肠动物,如**水母 jellyfish** 有上皮层和肌层,在二者之间出现了神经层。神经层由神经纤维构成网状结构,中间散在分布着神经细胞。网状神经系统可以将感觉冲动传到机体各部,引起机体广泛反应。

网状神经系统的特点为:①神经细胞体位于上皮层或外层的基部。②神经细胞伸出纤维相互连接(突触),形成神经网络。③口咽部神经细胞略多,但未集中,无中枢作用。④无中枢和周围之分,即神经细胞

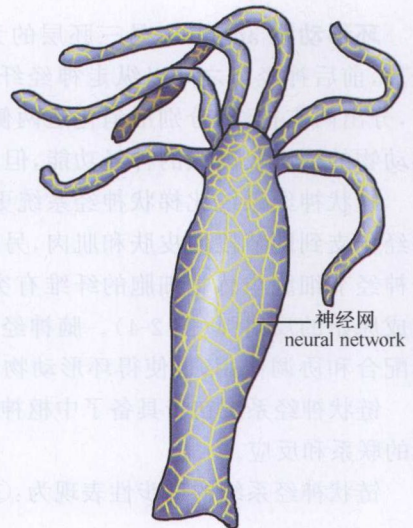


图 2-2 水蛭的网状神经系统

分散排列。⑤网状神经系统接受刺激产生的反应是弥散性、无方向性的。

二、梯状神经系统

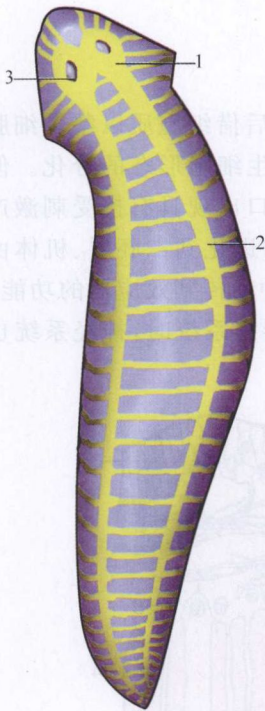


图 2-3 涡虫的梯形神经系统

1. 脑 brain; 2. 神经干 nerve stem; 3. 眼 eye

扁形动物 *platyhelminthes* 如涡虫 *planaria* (图 2-3) 的神经系统较腔肠动物的神经系统有了显著的进化,主要表现在神经系统比较集中和发达,出现原始的中枢神经系统。在喙端神经细胞集中形成神经节——原始的脑,自此向后有若干纵行的神经索;各神经索之间借横行的神经相联,形成梯状结构。在喙端原始的脑(即中枢神经系统里),神经细胞和神经纤维与机体的各部分相联系,并有眼点、平衡囊等感觉器官。原始的脑没有明显的分析、协调作用,只是一个传送信息的中转站,还不是神经系统的主导部分。感觉器官接受的刺激要经过脑传入神经索,再到全身各处。许多神经细胞体在喙端聚集形成神经节是神经系统进化过程中一个重要的进步。

梯状神经系统的特点为:①保留网状神经系统特点——神经细胞分散,连接成网。②神经细胞在喙端集中形成神经节——原始的脑。③神经细胞和神经纤维在机体腹侧面集中,形成两个神经索。但是,在原始脑与神经索中散布有神经细胞及神经纤维,缺乏神经细胞集中的神经节。在比较低级的种类中,具有脑及 3~4 对神经索及 1 个上皮下神经网,神经索之间也有横行纤维相连。

三、链状神经系统

环形动物 *annelida* 是三胚层的无脊椎动物,如蚯蚓 *earthworm*;每一体节腹面有一神经节,前后神经节之间以纵走神经纤维相连,形成腹神经链。腹神经链终止于食管下神经节,分出两支神经,分别沿消化道两侧走向背面,连到另一对脑神经节(即脑)(图 2-4)。环形动物的脑有较高级的神经功能,但是脑和腹神经链分工未明确。

链状神经系统比梯状神经系统更集中,两条纵行神经链合二为一。每个腹神经节发出神经分支到同节段的皮肤和肌肉,另外通过节间纤维将各个体节内的神经节联系起来。每个神经节细胞与感觉细胞的纤维有突触连接,也发出纤维(运动纤维)到同节的肌肉,从而构成原始的反射弧(图 2-4)。脑神经节较发达,发挥较高级的神经作用,从而使机体获得整体配合和协调作用,也使得环形动物具有了定向运动。

链状神经系统初步具备了中枢神经的基本特征:①定向活动。②节内反应。③节间及整体的联系和反应。

链状神经系统的进步性表现为:①产生记忆。②脑对于腹神经链已处优势控制地位。