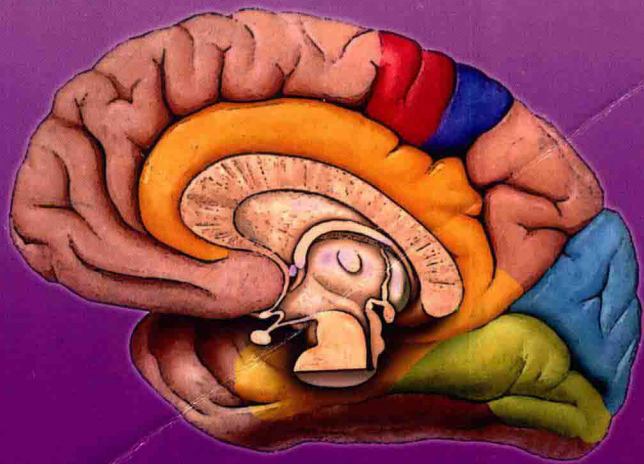
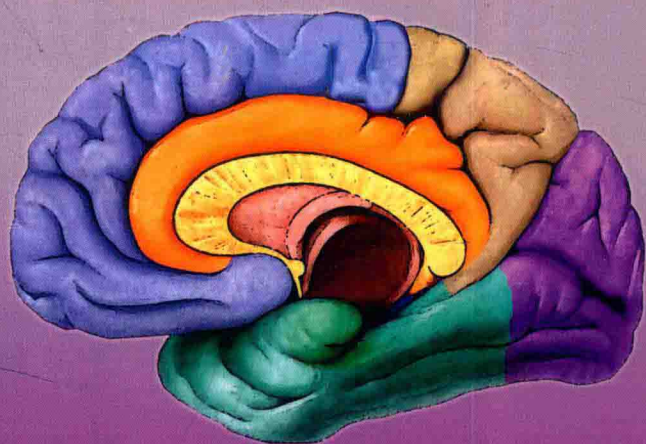
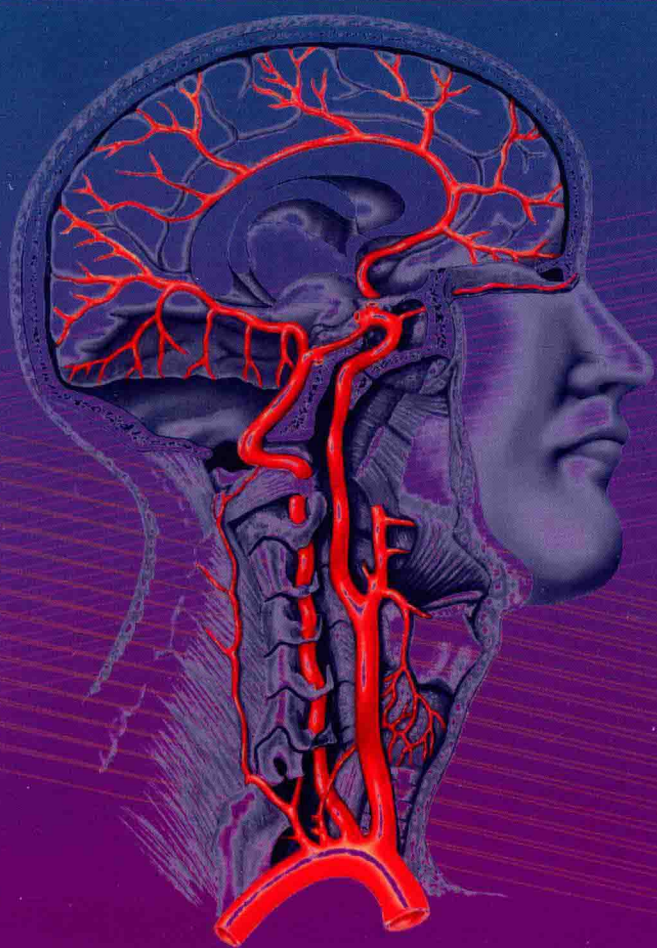


中枢神经功能解剖学

第2版

谨以此书献给福建医科大学80周年校庆 (1937~2017)

主编 王玮 赵小贞



科学出版社

中枢神经功能解剖学

谨以此书献给福建医科大学 80 周年校庆 (1937 ~ 2017)

第 2 版

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 叶祖承 宋 斌

范小兰 林如英 林 清 罗道枢

周琳瑛 赵小贞 柯荔宁 徐剑文

郭 玮 黄海辉

绘 图 叶祥光

秘 书 林 清

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书以中枢神经解剖学为主线,融入于形态结构相对应的生理学知识,分14章系统地对脊髓和脑进行全面的叙述,尤其简要回顾神经科学的发展史,和有实用意义的神经递质及其相关受体、脑内主要核团定位等内容。

本书参阅了 *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* 等国际一流杂志近年发表的具有科学性和先进性的论文。

本书对象主要是以神经科学为方向的研究生学习,和临床神经科、影像学等相关学科的医师学习使用,也可供医学院校师生参考。

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, —2版. —北京: 科学出版社, 2017.3

ISBN 978-7-03-052280-1

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

中国版本图书馆CIP数据核字(2017)第053106号

责任编辑: 赵炜炜 胡治国 / 责任校对: 郭瑞芝

责任印制: 张 伟 / 封面设计: 范 唯

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>

北京京华虎彩印刷有限公司 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: 850×1168 1/16

2017年3月第 二 版 印张: 13 1/2

2017年3月第二次印刷 字数: 440 000

定价: 128.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

序

时隔三年，淡逸墨香、内蕴深厚的医学教材《中枢神经功能解剖学》（第2版）面世。以王玮教授为学科带头人的福建医科大学人体解剖学与组织胚胎学系的教学团队，教学理念先进，特色鲜明，成绩斐然。王玮教授三十余年来致力于解剖学教育，重视中青年教师人文、科学素质的综合培养，在繁忙的教学、科研工作之余，精心主持本书的编写，将执教中积累的经验融入教材中，并在硕、博研究生中进行了十余载的教学实践。

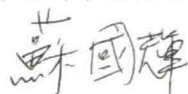
墨线交织，徜徉其间，领略神经科学的复杂与简约，收益颇丰。本书内容新颖，覆盖面广，条理清晰，语言简明，深入浅出。以中枢神经解剖学为主线，结合与形态相对应的生理、生化和分子生物学的知识；注重基础与临床相结合，适当涵盖了神经组织学的要点。在原版基础上，进一步参考了国内外著名的神经解剖学专著，结合近年科学研究新进展，并增加若干精美插图，由专业人士统一绘制，保证了全书风格的一致。在神经科学迅猛发展的今天，力求集“五性”——思想性、科学性、先进性、启发性和适用性为一体。

我希望，该书的再版，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有很好的教学和临床参考价值。

愿读者书山拾阶、智海扬帆！

谨为序。

中国科学院院士



2016年10月

前 言

大脑高级功能与物质结构、宇宙演化、生命起源并称人类面临的四大科学难题。自本书初版面世短短的四年，神经科学发展迅猛，风起云涌，如火如荼。2013年欧盟和2014年美国分别宣布再次启动脑科学研究计划，我国也将脑研究计划列入“十三五”规划。其中，美国的“大脑活动谱计划”着眼于大脑活动中的神经元，绘制神经回路图谱，探索神经元、神经回路与大脑功能间的关系。

时光如河，厚积万物。《中枢神经功能解剖学》于2012年完稿，2013年出版，深受国内医学院校相关专业的教师及科研人员、研究生和广大读者的欢迎和好评，他们也提出许多宝贵建议和期盼再版。同时，我们在教学过程与学生教和学互动中，也发现不少问题和不足。短短四年，脑基础研究又有好些新进展和长足的突破。因此，编者深感作为一本神经科学研究基础的教科书，必须与时俱进，更新相关内容，以期给以最新资讯，有助于读者的科研工作更上一层楼。抚案展望，2017年适逢福建医科大学诞辰80周年，母校第一任校长侯宗濂教授更是国内神经生理学的先驱之一，前人在神经科学道路上孜孜不倦地追求，更是激励着后人不断勇往直前。有鉴于此，我们决定对本书进行修订再版。

《中枢神经功能解剖学》（第2版）的编辑体例与第1版完全一致，根据追踪世界神经科学最新进展、融入编者相关科研成果、和拓宽知识面的编写原则，更新修改部分知识点，进一步凝练文字，并对全书的插图重新绘画和更改。第一章增加当今对脑意识的简要认识；第二章强调生物活动方式的改变对神经系统进化，特别是对人脑的影响；第三章编者结合自身科研成果，对神经干细胞、神经元，特别是胶质细胞的形态功能特点做了较大的变动；第四章重新编写“脊髓的功能”；第五章重新撰写延髓对呼吸和心血管调控的部位和方式，以及迷走神经的功能；第七章提炼改动下丘脑核团的功能和位置；第八章依据新进展，再次编写大脑的不对称性和性别差异，并引述我校附属协和医院邹松副教授影像学研究资料；第九章增添“第二嗅觉”犁鼻器的内容；第十一章编者凝练“脑动脉”的描述和条理；第十二章编者应用自己科研成果描述脉络丛的形态学特点，指出与室管膜上皮的不同点，并增加脑屏障的胶质淋巴系统新概念。此外，第六、十、十三和十四章除了个别文字修改外，基本与第1版一致。全书插图由福建省美术家协会会员叶祥光高级工艺美术师重新绘制，增色不少。

本书再版凝聚着各位编者齐心协力和辛劳笔耕，有幸邀请到美国华盛顿大学叶祖承教授参加编写，也为本书增添更多光彩；《中枢神经功能解剖学》的策划和第2版的修订自始至终得到福建医科大学原校长、国内知名神经解剖学专家康仲涵教授的鼓励，真诚地感谢科学出版社鼎力支持和帮助。

新知识新信息浩如烟海。囿于学术水平有限，虽是再版本书仍然会存在疏漏和欠妥之处，恳请本学科和相关学科领域的前辈和同道帮助指正，再次期待读者在使用后提出宝贵意见，以便不断修改日趋完善。

编 者

2016年10月于福州

目 录

| | |
|--------------------------|--------------------------------------|
| 第一章 人类对脑的认识.....1 | 第二节 嗅脑.....121 |
| 第一节 思维器官从心到脑.....1 | 第三节 隔区.....124 |
| 第二节 脑的功能定位.....2 | 第四节 杏仁复合体.....126 |
| 第三节 中神经系统的线性反射.....4 | 第五节 海马结构.....128 |
| 第四节 中神经系统的“整体关联论”.....4 | 第六节 基底前脑.....130 |
| 第五节 对脑意识的初步认识.....5 | 第七节 边缘系统的功能.....133 |
| 第六节 现代中国神经科学的发展.....6 | 第十章 传导通路.....136 |
| 第二章 神经系统的发生.....8 | 第一节 感觉传导通路.....136 |
| 第一节 种系发生.....8 | 第二节 运动传导通路.....141 |
| 第二节 个体发生.....11 | 第三节 递质传导通路.....144 |
| 第三章 中枢神经系统基本结构和功能.....18 | 第十一章 脑和脊髓的血管.....154 |
| 第一节 中枢神经系统细胞学.....18 | 第一节 脑血管概述.....154 |
| 第二节 中枢神经系统的常用术语.....26 | 第二节 脑动脉.....154 |
| 第四章 脊髓.....28 | 第三节 脑静脉.....162 |
| 第一节 脊髓的位置和外形.....28 | 第四节 部分脑结构的血液供应.....163 |
| 第二节 脊髓的内部结构.....29 | 第五节 脑血液循环的调节.....166 |
| 第三节 脊髓的功能.....37 | 第六节 脊髓的血管.....167 |
| 第五章 脑干.....42 | 第十二章 脑和脊髓的被膜、脑室、脑脊液和 脑的屏障.....169 |
| 第一节 脑干的外形.....42 | 第一节 脑和脊髓的被膜.....169 |
| 第二节 脑干的内部结构.....43 | 第二节 脑室系统.....173 |
| 第三节 脑干代表性平面.....61 | 第三节 脑脊液.....175 |
| 第六章 小脑.....64 | 第四节 脑屏障.....176 |
| 第一节 小脑概观.....64 | 第五节 室周器官.....178 |
| 第二节 小脑内部结构.....69 | 第十三章 颅脑横断层解剖.....182 |
| 第三节 小脑的功能.....74 | 第一节 颅脑断层的常用基线.....182 |
| 第四节 小脑的功能障碍.....77 | 第二节 颅脑的连续横断层解剖.....182 |
| 第七章 间脑.....79 | 第十四章 脑内主要核团的立体定位.....189 |
| 第一节 丘脑和后丘脑.....80 | 第一节 脑内结构的立体定位方法.....189 |
| 第二节 上丘脑.....87 | 第二节 脑立体定位的三维坐标及脑内结构的 立体定位.....191 |
| 第三节 底丘脑.....89 | 第三节 脑内主要核团中心的坐标.....193 |
| 第四节 下丘脑.....90 | 第四节 脑内神经核团定位在立体定向手术 中的意义.....193 |
| 第八章 端脑.....97 | 中英文对照.....197 |
| 第一节 端脑的外形.....97 | |
| 第二节 端脑皮质.....100 | |
| 第三节 端脑髓质.....110 | |
| 第四节 大脑的不对称性和性别差异.....117 | |
| 第九章 边缘系统.....120 | |
| 第一节 概述.....120 | |

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 Shakespeare（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”。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器官。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。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；他把脑看作为冷却血流的器官。英文中的“heart”也含有情绪的含义，“heart ache”意为心痛，实指情绪不佳。

古埃及人（约公元前3000年）注意到脑部外伤可影响到眼和下肢的功能。在头部和颈部外伤病变的记录中，他们提到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，行走时与脑外伤对侧的脚拽步而行。Alcmaeon（公元前5世纪）从解剖尸体的实践中获得知识，其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认识的出发点是：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。解剖学之父 Herophilus 相信脑室是人类智慧所在。大约在公元前5世纪后期，毕达哥拉斯学派的非罗劳斯认为人体具有三种灵魂：①生长灵魂，为人、动物和植物共有，在人体它位于脐部；②动物灵魂，为人和动物共有，它位于心，主管感觉和运动；③理性灵性灵魂，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中（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 Hippocrates 对脑的认识，作为一位角斗士医师，他目睹了角斗士脊髓和脑损伤带来的严重后果。公元2世纪创立了脑（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，并注意到大脑很软，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，另一方面在脑底“奇异血管网” rete mirabile 的蒸馏升华下，产生“灵气液” anima spirit 储立于脑室。“灵气”再由中空的神经管道支配感官、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，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“精神-心脏”理论。此学说统治西方医学界约1000余年，直到欧洲文艺复兴时代才逐渐被修正。

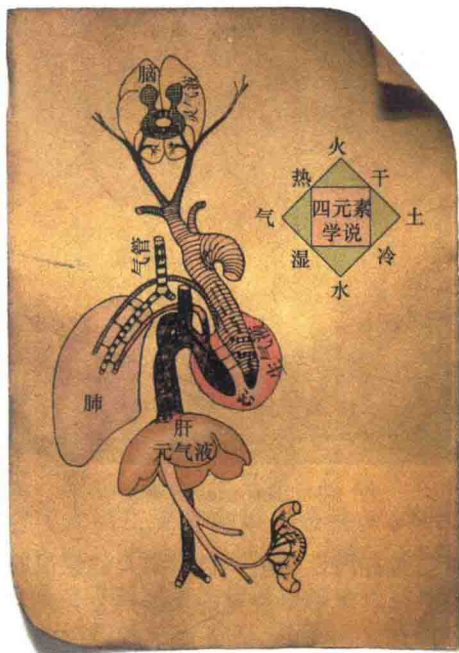


图1-1 四体液学说

欧洲文艺复兴带来科学蓬勃发展。近代解剖学先驱 Vesalius 在 1543 年发表的《人体的构造》中，对脑做了比较仔细的描述（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，并且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，但其并没有实验依据，但是他似乎已经意识到脑与思维等功能密不可分（图 1-3）。

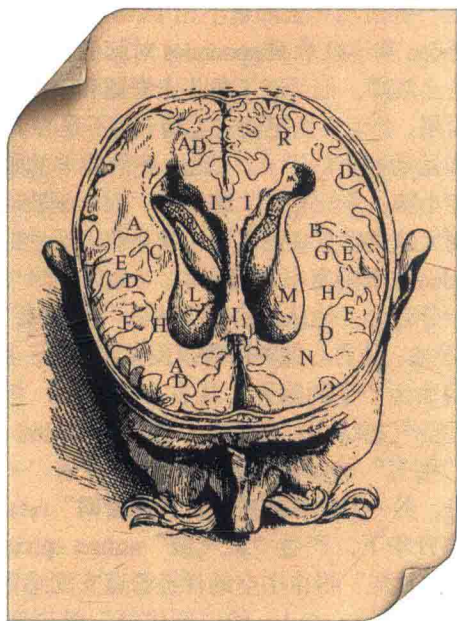


图 1-2 Vesalius 绘画的脑

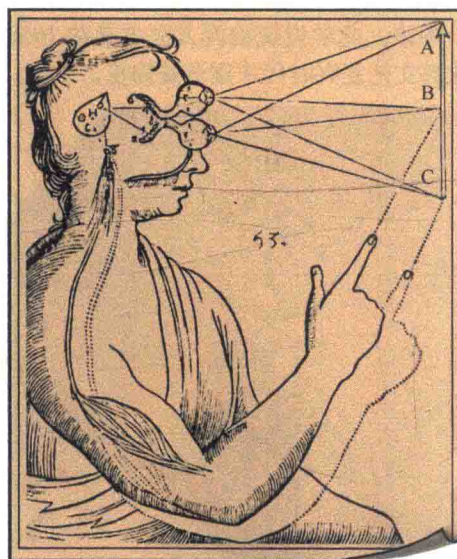


图 1-3 Descartes 的脑反射图

在我国古代哲学中“心”指人的意识和情绪。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“心主神明”，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的功能。但是“思”字（图 1-4）则体现功能和结构结合，“思”的上部为囟，囟是脑；下部为心。许慎（公元 30 ~ 公元 124 年）的《说文解字》认为：“思”为“自囟至心如丝相贯不绝”；显然在更早的年代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”的提法。李时珍在《本草纲目》中提出“脑为元神之府”，李挺的《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，昂思今人每记忆往事，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“心”有“贮记性，生灵机”的功能；提出“灵机记性在脑”的主张和脑对感觉器官的支配作用。他通过对中风患者半身不遂和口眼喎斜症状的观察，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”。虽然对脑的认识我国古代医家学者早已提出，但是漫长的两千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 脑的功能定位

17 ~ 18 世纪，科学家发现脑组织分为灰质和白质两部分。白质与体内的神经相连，因而认为白质含有神经纤维，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。组织学奠基人 Marcello Malpighi（1628 ~ 1694 年）是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，树根分布于脑，树枝则是遍布全

身的神经。法国神经解剖学家 Vioussens 在 1685 年叙述了结构与功能在脑、脊髓和神经中的相互关系；他在大脑表面发现了沟 sulci 和回 gyri，沟回的分布有不同模式，因此推测大脑的不同区域有不同的功能。18 世纪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，奥地利医师 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脑回的形状；脑回代表个人的品德，反映为颅骨隆起的程度。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 28 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有不同的功能，由此产生大脑定位的概念。Gall 在神经解剖学上有系列简述：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。

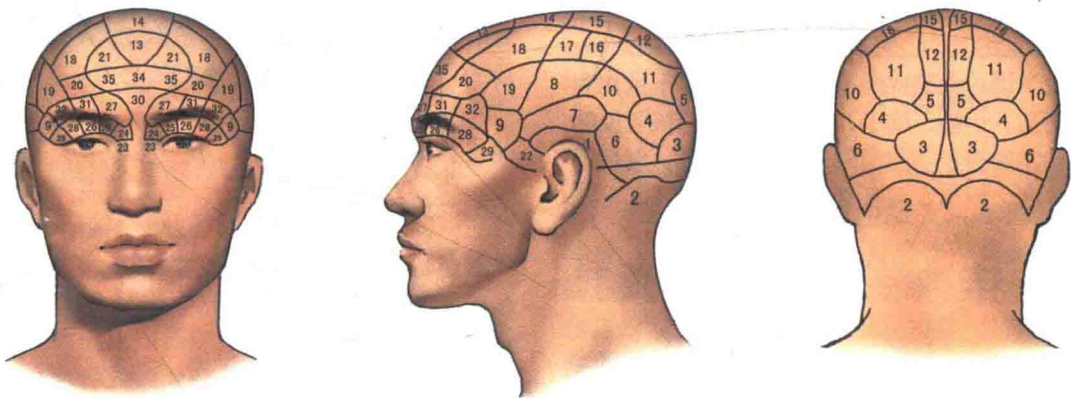


图 1-5 颅相学说

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，切除鸟类不同的脑部区域，然后观察有哪些功能保留下来。通过精确的手术部分摘除大脑半球、小脑、四叠体、延髓等结构，他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。于是他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区，从而创立“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，损伤后存留的脑组织就能代偿失去的脑组织的功能。这种理论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，原先功能部分恢复。但是当时，人们对机体、脑的各部分的功能还未弄清，仍然热衷于探讨功能定位，因此忽视了 Flourence 的“脑功能整体论”学说。

1831 年在法国巴黎 Bicêtre 医院里，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”。

他总共住院 30 年，直至 1861 年 4 月 12 日因患压疮求诊于外科医师 Broca (1824 ~ 1880 年)。Broca 仔细检查了患者，并没有发现显著的异常；患者喉肌和发音器官都正常，也没有其他瘫痪的征候阻碍发音；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部脑组织有病变（图 1-6）。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病变，由此他得出结论：大脑额下回后部是与语言相关的神经中枢。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《大脑皮层的电可兴奋性》。Brodman (1868 ~ 1918 年) 在光学显微镜下观察了 19 只狐猴，对它们大脑皮质细胞构筑分区详细描述，至今仍然是神经科学的基础。20 世纪 30 年代，美国神经外

科医师 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 (图 8-12 和图 8-13)。

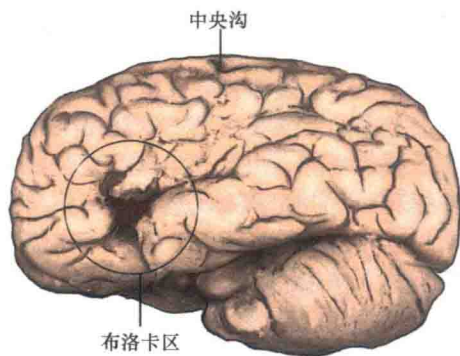


图 1-6 布洛卡区

18 ~ 19 世纪基本上完成脑“等级递阶”hierarchy 的功能定位学说: 大脑皮质是最高领导, 以下依次为基底核、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 中神经系统的线性反射

线性反射论 lineary reflex theory 提出神经元、突触、反射和反射弧等概念, 是在中枢功能定位基础上加以线性反射的补充和深化。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和其他神经组织学方法, Waldeyer 在 1891 年给神经细胞命名为“neuron”, 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: 神经细胞通过突起相互接触, 是神经系统和脑的结构与功能单元。S. R. Cajal 成功地应用 Golgi 染色法奠定“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. Sherrington 将神经元之间或神经元与其他细胞间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。Sherrington 发现突触抑制作用对运动平衡的重要性, 在 1932 年 Sherrington 获得诺贝尔生理学或医学奖时, 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。他通过实验证明, 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。Pavlov 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, 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。

反射论仍然没有打破孤立的“中枢”概念, 没有认识到神经元间非线性的联系。

第四节 中神经系统的“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“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、加工和整合而实现的。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。这就是著名的 Papez 回路, 第一次明确神经细胞回路是大脑高级功能的基础, 而不是将脑的高级功能局限于某一脑区或核团。

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; 而且在集中注意等功能中也起重要作用。当脑干上行激活作用受损伤时, 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 年代溃变轴突选择性镀染的 Nauta 法和 70 年代辣根过氧化物酶 (HRP) 轴浆转运追踪法对神经元之间联系的追踪研究发现, 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 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。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

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。

2014年，美国政府启动“大脑计划”，着力研究大脑活动中的神经元，绘制神经回路图谱，探索神经元、神经回路与大脑功能间的关系。

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-胞体和轴-轴突触，几乎神经细胞的各部分（轴、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（GMI）介导高效入胞的霍乱原B亚单位结合HRP（CB-HRP）方法，显示传统高尔基镀银法不能显示的树突。

神经元和突起的可塑性是脑功能实现和改变的基础。视觉缺如的动物，听觉皮质代表区扩大。冬眠时动物海马锥体细胞的树突缩短，冬眠期一过数小时内，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，由此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、轴突末端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相互作用。神经元仍然是脑功能的主角，原来认为只有辅助作用的胶质细胞，被逐渐发现并认识到其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，人们明确星形胶质细胞对脑细胞外 K^+ 的“空间缓冲作用”**spatial 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。80年代明确星形胶质细胞在神经传导中不仅仅只对突触结构绝缘、防止突触“串联交谈”（cross talk），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。星形胶质细胞受体的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的配布。

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

普通的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**ependymin**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。

四、肠-脑轴

肠道神经是肠道自身的神经系统。迷走神经-孤束核是将肠道信息传导大脑的主要通道，实际上肠道发到大脑的信息要比大脑发送到肠道的信息更多。肠道菌群失调很可能是导致抑郁、焦虑和认知功能下降等精神心理疾病的重要原因。鼠李糖乳杆菌在大脑脑区可以显著影响GABA的作用，降低压力引起的皮质酮激素，从而减少焦虑和抑郁相关的行为。

五、脑的不对称性

美国神经生理学家R.W. Sperry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。60年代，他同神经外科医师合作，观察切断胼胝体的癫痫患者时发现：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。

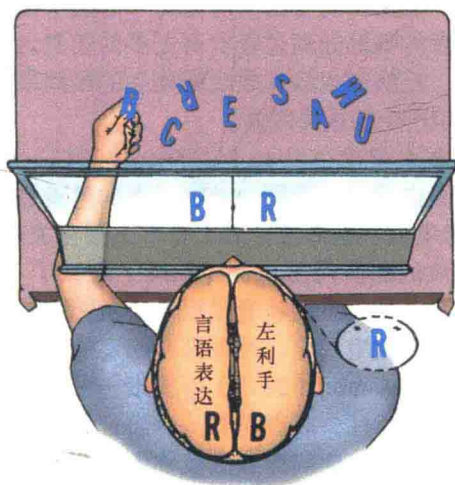


图1-7 分裂脑的实验图

第五节 对脑意识的初步认识

人脑有别于其他动物的特点是创造意识。人脑能自行合成外在世界的信息，进一步创造出个人在世界中的认识。什么是意识？根据《辞海》（第6版）释义：意识是客观世界在人脑中的主观映像；在心

理学上，意识一般是指自觉的心理活动，即人对客观现实的自觉反映。

意识的物理基础是神经元和神经元的结构成分 elements，通过特定的相互作用所产生的突现性质。语言能力是人与其他所有动物根本不同之处，所以哲学家和语言学家相信没有语言就不可能有意识。精神事件和神经相关物之间，必然存在着某种外显 explicit 的对应关系；换句话说，主观状态的变化必将反映在神经状态的变化上。但是，反过来说就不一定对。探索和阐明意识的神经基础，必须能够解释脑的物理基础如何帮助形成情绪、心情和价值观。

神经心理学认为意识有三种状态构成：①感觉 sentence；②知觉 feeling；③觉知 awareness。神经元是知觉、记忆、思想和动作的源泉。目前的研究认为，神经元集群的动态活动过程产生的电生理现象是意识知觉的基础。在有意识的大脑中，每个不同的神经元群都在起着其自身的特定的计算作用，但它们也仍然能够与其他神经元群进行沟通。换句话说，它们会互动并计算。当大脑失去这种复杂性时，神经元或是会变得更为均一（从而导致信息的丧失）或者它们的沟通能力受到损害（从而导致整合能力的丧失）。例如，如果你睡着了并听到狗叫声，大脑会以听觉皮质的活动作为回应。但是，当你醒着，同样的叫声除了诱发听觉皮质的活动之外，还会诱发你想到自己的狗以及对叫声之响感到讨厌——这些反应与脑子的记忆和情感中枢是挂钩的。后者的脑部处理过程含有更多的信息。当前学者认为，丘脑和大脑皮质之间建立的回路联系，是导致意识产生的重要因素。

加拿大学者 Adrian M. Owen (2013) 曾用功能磁共振成像与被诊断为植物状态的患者进行“交流”，患者成功地回应了五个日常生活有关的问题。而后，他的团队用脑电图 (EEG) 测试了 16 位植物人，其中有 3 位能够通过想象夹紧脚趾或握紧拳头，对指令做出回应，表现具有一定的意识活动。Marcello Massimini (2013) 等提出一种新方法检测大脑的复杂性，或者说有多少整合及信息流动正在大脑中发生。他们的方法被称为扰动复杂性指数 (PCI)，它涉及用一个强力的磁刺激对大脑进行一次轻微的“震动”并记录神经元的反应。PCI 反映了在每一种状态下参与者的意识水平。这些结果提示，不同的意识水平与大脑反应的复杂性有着紧密的联系。这些数据可被用来计算大脑作为一个整体能够产生的信息量，如评估“植物人”丧失意识的程度。

但是，意识是怎样产生的？像脑这样的物理生物学系统，怎么会有主观体验？这些问题仍然是当今神经科学的超级难题和热点。

第六节 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) 是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，和杂志英文版 *The 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 Vane 本人因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. 蔡翘 (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，是 20 世纪国际药理学大师，也是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。他首先发现麻黄碱的药理作用，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；首次报道了以不同频率的强直刺激作用于神经肌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。他

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“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”；发现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）

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。当动物进化到多细胞时，有了不同的细胞分工，从而也产生细胞形态的分化。但是单胚层动物尚无特殊分化的感觉细胞，如海绵动物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，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。

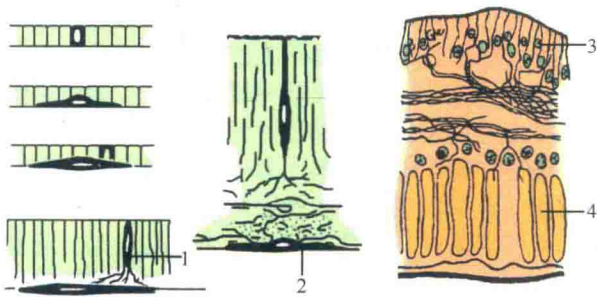


图 2-1 神经肌肉机制分化的不同时期

1 感觉细胞 sensory cell; 2 肌细胞 muscle cells; 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，在两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：①神经细胞体位于上皮层和肌细胞之间；②神经细胞伸出纤维相互连接（突触），形成神经网；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

细胞分散分布；⑤网状神经系统受刺激产生的反应是弥散、无方向性的。

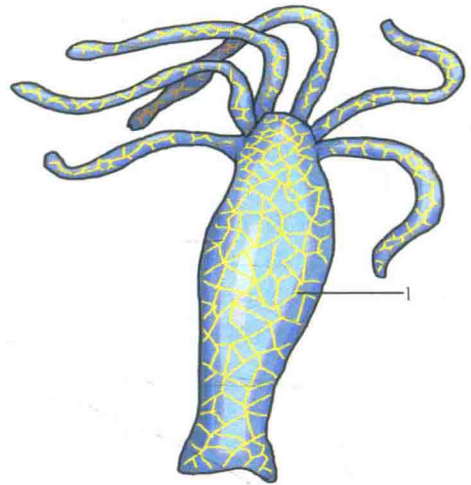


图 2-2 水蛭的网状神经系统

1 神经网 neural network

二、梯状神经系统

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显著进化，主要表现为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连，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通过脑传入神经索，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。

梯状神经系统特点：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，具有脑和 3~4 对神经索及一个上皮下神经网，神经索之

间也有横行纤维相连。

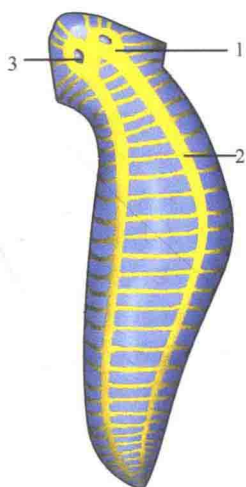


图 2-3 涡虫的梯形神经系统

1 脑 brain; 2 神经干 nerve stem; 3 眼 eye

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。

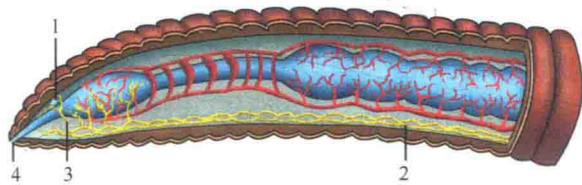


图 2-4 蚯蚓的链状神经系统

1 脑 brain; 2 腹神经索 ventral nerve cord; 3 环食管神经 esophageal nerve ring; 4 口 mouth

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。脑神经节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，使得环形动物具有定向运动。

链状神经系统初步具备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包括：①产生记忆；②脑对于腹神经链已处优势控制地位。

四、索状神经系统

节肢动物（如昆虫）的索状神经系统（图 2-5）比链状神经系统更趋于集中：前三对神经节合为脑，食管下神经节也由头部后三对神经节愈合而成，各环的神经节分段归并。索状神经系统的神经节向前部集中，提高“头化”程度，脑开始分化分为：前脑、中脑、后脑。

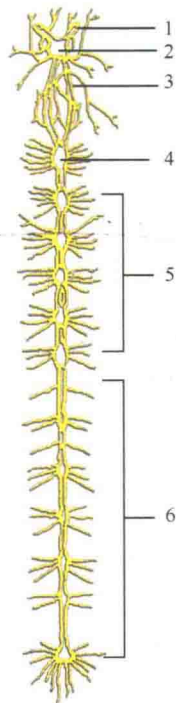


图 2-5 螯虾的腹神经索——索状神经系统

1 视神经 optic nerve; 2 食管上神经节 oesophageal ganglion; 3 围食管连合 perioperative tee joint; 4 食管下神经节 suboesophageal ganglion; 5 胸神经节 thoracic ganglion; 6 腹神经节 abdominal ganglion

五、管状神经系统

脊椎动物 *vertebrates* 的中枢神经系统由外胚层的神经管发育形成，称为管状神经系统。感觉细胞离开上皮，胞体位于中枢神经附近，构成感觉神经节；仅少数感觉细胞仍保持原始状态，如嗅觉上皮。神经管喙端膨大发展为脑，感觉器官向头端集中形成脑化，高级中枢向头端转移形成端脑化。脊椎动物的中枢神经由原始鱼类的简单神经组构到复杂人脑的种系进化过程产生了一系列变化。

（一）脑化

脑的发展与头端感觉器的集中与发展密切相关：前脑 *prosencephalon* 与嗅器有关，中脑 *mid-brain* 与视器有关，菱脑 *rhombencephalon* 与位听

器有关。在进化过程中,脑的后部先发生,高级中枢逐步向喙端转移,形成端脑化的趋势。

1. 鱼类 鱼类的脑开始分为端脑 **telencephalon**、间脑 **diencephalon**、中脑、小脑 **cerebellum**、延髓 **medulla oblongata** 五部分。端脑包括大脑和嗅叶,中脑背面有两个隆起的视叶,间脑背面有松果体,腹面有垂体。与视器有关的中脑占主要地位,视叶(称为二叠体,即哺乳动物的上叠体)发达,端脑逐渐发达。

2. 两栖类 两栖类的脑分为大脑、间脑、中脑、小脑、延髓五部分。两栖类的脑和鱼类相似,但是两栖类大脑半球分化较为明显,顶壁出现一些零散的神细胞,称为原脑皮。

3. 爬行动物 爬行动物的脑与两栖类一样仍分为五部分。大脑半球显著,表层形成新脑皮;间脑的松果体发达;中脑和小脑均比两栖类发达;中脑视叶仍为高级中枢,仍占主要地位。但随着有的视觉纤维向上投射到丘脑,丘脑也同时接受机体各部投射的感觉纤维,因此间脑已开始发达。

4. 鸟类 鸟类的脑与爬行动物较为相似。大脑皮质不发达,大脑和小脑表面平滑;嗅叶退化,大脑顶壁很薄,但是底部发展出纹状体;间脑可分为上丘脑、丘脑、下丘脑;中脑充满视神经,构成发达的视叶;小脑比爬行类发达得多。

5. 哺乳类动物 大脑和小脑的体积增大,大脑皮质增厚,出现了褶皱(沟和回),左右大脑半球神经纤维通过胼胝体联络。间脑腹面有视交叉,中脑和小脑相对不发达,小脑皮质为新小脑。脑干中部向腹侧隆起形成脑桥,脑桥腹侧半内有大量横行神经纤维连接大脑和小脑。

总而言之,脑量增加是动物进化的一个重要特点。美国科学家研究证实脑体积相对越大,动物越聪明。在人类进化史中,人脑智力的发展体现在制造和使用工具逐渐复杂,从而带动脑的构筑和形态发生变化。古人类学家发现从公元 260 万年前到 25 万年前,即旧石器时代进入新石器时代,人类头部体积扩大 3 倍,脑的体积也随之扩大。而这一期,人类从打制石器正进入使用磨制石器,从依靠天然取火进入人工取火;从能人和直立人进入早期智人。能人脑量为 510 ~ 752ml,直立人脑量为 600 ~ 1251ml,早期智人脑量为 1100 ~ 1500ml,现代人脑量为 1300 ~ 1750ml (图 2-6)。

(二) 皮质化

低等脊椎动物脑的灰质与白质的配布基本与脊髓相似。灰质在近脑室腔处,白质在外层,灰质和白质可视为脊髓相应部分的延续。在鱼类,端脑部分主要是基底核(纹状体),大脑皮质为薄薄的上皮板,基本无神经组织或有少许与嗅觉相关的神经

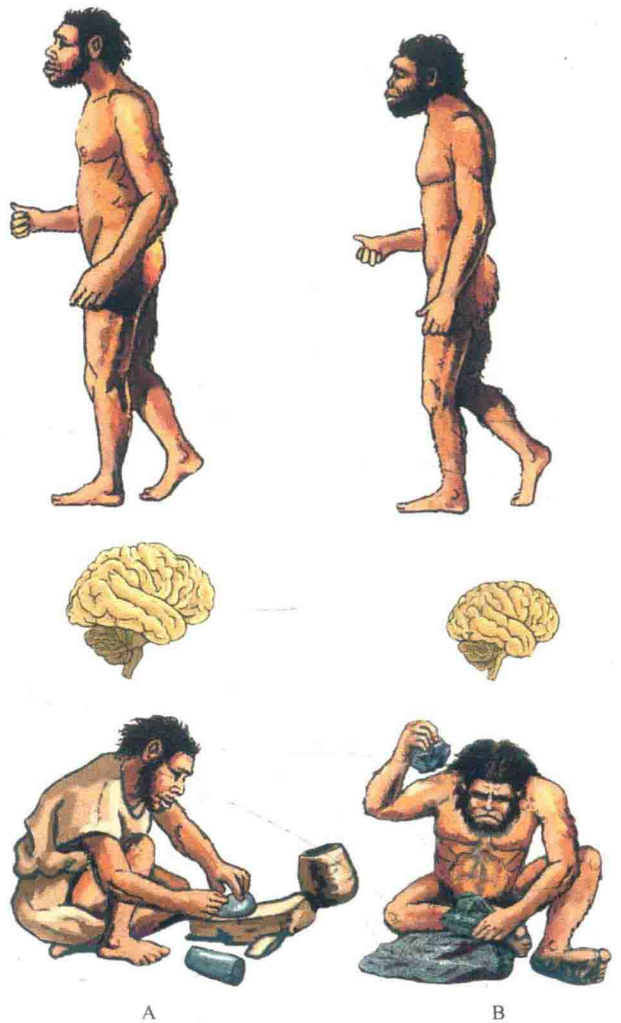


图 2-6 直立人和早期智人的脑量

A. 早期智人; B. 直立人

细胞,称为旧皮质 **paleopallium**;在两栖类和爬行类中,旧皮质仍保留,位于端脑的腹侧;而在某些哺乳动物中与嗅觉有关的梨状叶(嗅叶)即为其遗留的代表区。在两栖类,中央灰质向外转移,初步形成大脑皮质基础,称为古皮质 **archipallium**,位于端脑的背面;在原始爬行类,也以旧皮质为主。在高等爬行类,由于起自丘脑的上行纤维投射到大脑皮质,在旧皮质与古皮质之间形成新皮质 **neopallium**,成为联系与整合机体的最高中枢。在哺乳动物,新皮质极为发达,成为大脑半球的主要结构,并将古皮质推入大脑半球内侧面,形成海马结构,将旧皮质推到大脑半球的腹侧面嗅沟附近。在人类,大脑皮质得到极大发展,形成许多皱褶构成大脑半球沟回,使大脑半球的发展远远超过脑的其他部分。在新皮质发展的同时,纹状体也有相应的分化,被由丘脑投射到新皮质的上行神经纤维分成两部分,即位于背部仍居于脑室底部的尾状核和位于腹侧已与脑室分开的豆状核。这些上行投射纤维和由大脑皮质下行纤维一起构成内囊。

单细胞生物借助细胞质的流动对刺激产生反应，腔肠动物以网状神经系统完成应激反应功能，此后神经系统的发育进化经过链状神经系统发展到脊椎动物的管状神经系统。中枢神经系统是神经组织最集中的部位，把不同空间和时间的传入冲动进行整合；神经细胞之间在功能形态上发生突触联系，使得中枢神经系统的活动表现为兴奋的扩散、抑制和反馈。突触在结构和功能上的特性，决定了兴奋传递的单向性，从而使机体对内外界刺激的反应更加协调准确。在种系发生过程中，脊椎动物的大脑皮质高度发育，成为神经系统最重要、最高级的部分；同时，保留了网状和链状神经系统作为神经系统的低级部位，即周围神经系统。周围神经系统是中枢神经系统以外的神经组织的总称，一端同中枢神经系统的脑和脊髓相连，另一端通过各种末梢装置与机体其他器官和系统联系，包括脑神经、脊神经和自主神经，主要有神经干、神经丛和神经节。

神经系统在进化过程中的特点：①从无到有、从简单到复杂、从分散到集中、从低级到高级；②感觉器官向头部集中而出现脑化，高级中枢向头端转移而出现端脑化，脑对机体各部联系和整合加强而出现皮质化；③不是新结构代替旧的低级中枢，而是新旧并存，只是新结构处于主导地位，旧结构处于从属地位。

第二节 个体发生

在个体发育中，神经系统最早开始，最晚完成，形成的结构最复杂。人类神经系统的形态和功能是经过漫长的进化过程获得的，它既有与脊椎动物神经系统相似之处，也有自己的特点。神经系统是人体结构和功能最复杂的系统，由数以亿万计的高度相互联系的神经细胞组成，在体内起主导作用；功能是控制和调节其他系统的活动，使人体成为一个有机的整体；维持机体与外环境间的统一。

神经系统个体发育过程分为五个阶段：①神经诱导，脊索诱导其背侧的外胚层演变为神经板；②神经发生，神经前体细胞经过分裂增殖和分化产生神经系统组织结构的材料；③神经迁移，新产生的神经元从发生地按神经系统总的发育计划迁移到合适的地点；④突起生长，细胞体必须生长树突来接受其他细胞传来的信号，并发出轴突与特定的靶细胞发生联系；⑤突触形成，轴突到达特定靶区后，识别有关的靶细胞并与之形成突触连接。

神经系统个体发育过程有三大特点：①中枢神经系统源自排列紧密、缺少间质的神经上皮；②在发育过程中，神经系统的细胞相互作用导致细胞和它的突起重新配布；③神经系统发育时，精密的时空整合程序反映基因和基因外因素的相互作用。

试读结束，需要全本请在线购买：

一、神经发育的诱导因素

神经系统由胚胎时期的神经管和神经嵴演化而成。神经管演化成脑和脊髓，神经嵴演化成脑神经节、脊神经节、自主性神经节、周围神经、肾上腺嗜铬细胞、部分内分泌细胞和黑色素细胞等。

在神经系统发育过程中，神经诱导起着重要作用。神经诱导有两种方式：①**接触性诱导 contact induction**，通过细胞间直接接触而实现诱导；②**非接触性诱导 noncontact induction**，借助细胞分泌的化学物质发挥作用。神经诱导本质上都是通过信号分子起诱导作用的。通过对基因表达起调控作用，信号分子可导致细胞的决定性分化。通过对非洲蟾蜍和小鸡的研究，科学家进一步认识了神经诱导的机制，确认多个信号与神经诱导分化有关。在胚胎早期，起诱导作用的是源于中胚层的**脊索 notochord**。同时，**骨形成蛋白 bone morphogenetic protein (BMP)** 被抑制和失活是神经诱导发生的起始。非洲爪蟾胚胎脊索分泌 Chordin、Noggin 和 Cerberus 等 BMP 拮抗剂，抑制 BMP 与受体结合，诱导神经外胚层的发生。其次，Wnt、FGF 和 IGF 等家族的成员可产生正向信号指导神经形成。

二、神经管的形成

神经管是中枢神经系统的原基。胚胎第3周初，位于**原条 primitive streak** 前方的神经外胚层受脊索诱导增厚形成细长的**神经板 neural plate**。神经板随着脊索的增长而延长，同时两侧向上卷曲形成**神经沟 neural groove**。神经沟在枕部体节水平上先愈合成管，然后向喙、尾两端延伸，最后在两端分别形成**前神经孔 anterior neuropore** 和**后神经孔 posterior neuropore**。胚胎约第25天，前神经孔闭合；约第27天，后神经孔闭合，完整的神经管形成。神经管前段膨大，衍变为脑，后段演化为脊髓(图2-7)。

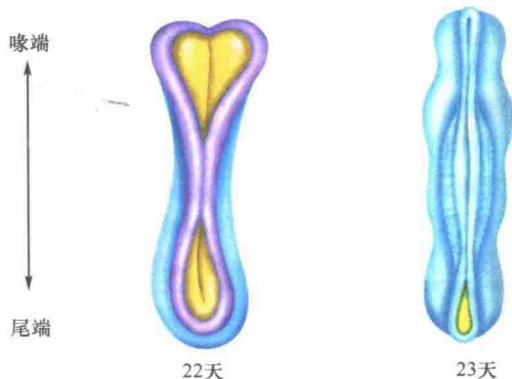


图 2-7 神经管的形成

神经板由**单层柱状神经上皮 neuroepithelium** 组成，有很强的分化能力。在神经管形成后，www.ertongbook.com