



普通高等教育“十二五”规划教材  
全国普通高等教育基础医学类系列教材



熊鹰 齐建国 主编



# 神经生物学

NEUROBIOLOGY

供基础、临床、预防、口腔、护理等  
医学类专业使用



科学出版社



普通高等教育“十二五”规划教材

## 全国普通高等教育基础医学类系列教材

供基础、临床、预防、口腔、护理等医学类专业使用

# 神经生物学



熊 鹰 齐建国 主编

科学出版社  
北京

## 内 容 简 介

神经生物学是当今生命科学最重要以及发展最快的前沿学科之一。本书在全面、系统介绍神经生物学的基本概念、基本原理、基本知识之上,着重整合神经解剖、神经生理等相关内容,对中枢包括感觉和运动信息在内的各种神经信息的传递、处理的过程和机制进行了细致的介绍,同时对其他教材较少涉及的一些脑的高级功能如决策、动机、节律的神经机制也进行了相关的介绍。另外,对于快速发展的神经信息学以及脑机接口等热点问题本书也有专门的描写。

本书的特点是一方面充分保留神经生物学的核心知识和经典内容,另一方面又紧跟神经生物学的发展,对最新的研究热点和研究进展进行了深入的介绍。本书可作为基础、临床、预防、口腔、护理等医学类专业本科生及研究生的必修课、选修课教材,也可供从事神经生物学研究的科研人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

---

神经生物学/熊鹰,齐建国主编. —北京:科学出版社,2013.8  
全国普通高等教育基础医学类教材  
ISBN 978-7-03-038127-9

I. 神… II. ①熊… ②齐… III. ①人体生理学—神经生理学—高等学校—教材 IV. ①R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 150284 号

---

责任编辑:潘志坚 朱 灵  
责任印制:刘 学

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>

南京展望文化发展有限公司排版

上海叶大印务发展有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

2013 年 8 月第 一 版 开本:889×1194 1/16

2013 年 8 月第一次印刷 印张:20 ¼

字数:627 000

定价:60.00 元

## 专家指导委员会

主任委员

侯一平

副主任委员

孙俊 王应雄 胡华强

委员

(以姓氏笔画为序)

王应雄(重庆医科大学)

王建伟(重庆医科大学)

左丽(贵阳医学院)

龙汉安(泸州医学院)

阮永华(昆明医科大学)

孙俊(昆明医科大学)

李华(四川大学华西基础医学与法医学院)

吴玉章(第三军医大学)

张波(川北医学院)

张晓(成都医学院)

欧刚卫(遵义医学院)

胡华强(中国科技出版传媒股份有限公司)

侯一平(四川大学华西基础医学与法医学院)

高永翔(成都中医药大学)

# 《神经生物学》 编辑委员会

主 编  
熊 鹰 齐建国

副主编  
阮怀珍 苏炳银

---

编 委  
(以姓氏笔画为序)

王 蕾(四川大学)  
刘广益(泸州医学院)  
刘铁军(电子科技大学)  
李 昱(重庆医科大学)  
李淑蓉(成都医学院)  
张吉强(第三军医大学)  
陈鹏慧(第三军医大学)

夏 阳(电子科技大学)  
唐 勇(重庆医科大学)  
熊 鹰(第三军医大学)  
齐建国(四川大学)  
阮怀珍(第三军医大学)  
苏炳银(成都医学院)

# 前 言

神经生物学是一门覆盖面广、发展迅猛的综合学科,从分子、细胞、神经回路以及整体水平上研究神经系统的结构、功能及相互关系,是生命科学最重要的前沿学科之一。在 20 世纪初,由西班牙解剖学家卡哈尔(Santiago Cajal)、英国生理学家谢灵顿(Charles Sherrington)以及俄国生理学家巴甫诺夫(Ivan Pavlov)等奠定基础,并确立了脑功能是由神经细胞及其神经回路所形成的基本指导思想。20 世纪 50 年代英国生理学家霍奇金(Alan Hodgkin)、赫胥黎(Andrew Huxley)以及澳大利亚生理学家埃克尔斯(John Eccles)发现神经细胞电活动的离子机制,极大地推动了神经生理学的研究。1976 年德国生物物理学家内尔(Erwin Neher)和萨克曼(Bert Sakmann)发明了膜片钳技术,将神经生物学的研究工作推进到分子和通道水平。鉴于神经生物学的快速发展,美国在 20 世纪 90 年代实施“脑的十年”(decade of the brain)研究计划。2013 年 4 月美国又宣布了一项可与基因测序计划媲美的“脑活动图谱计划”(Brain Activity Map Project, BAM),每年投资 3 亿美元,连续 10 年。其主要目的是通过发展新的技术同步测量和检测包含几百万个神经元的大脑神经回路中单个神经元的活动情况。这一计划的实施将极大地推动世界范围内神经生物学的更快发展。

由于神经生物学的快速发展,神经生物学的权威著作和教科书如 *Principle of Neuroscience* 和 *From Neuron to Brain* 等近年不断更新出版。西方几乎所有综合大学与医学院或研究所均设有神经生物学系和相关课程,对本科生加强神经生物学的教学已成为当今世界生命科学发展的必然趋势。近年来我国高校神经生物学的教学发展较快,绝大多数重点高等医学院校均已给研究生和长学制学生开设了神经生物学课程,给五年制及更短学制学生开设神经生物学必修课的学校也越来越多。如何将神经生物学基本原理和相关进展教授给医学本科生,从而使他们对这门重要的新兴学科形成完整系统的认识,是目前国内神经生物学教学的一项重要任务。

当前我国从事神经生物学相关研究的人员非常多,每年科技部和国家自然科学基金委在神经科学领域资助的项目也很多,不少大学和科研院所从国外招聘和引进了很多神经生物学领域的优秀人才,中国神经科学研究与世界高水平研究的差距也越来越小。但相比之下,神经生物学的教学情况与国外则有较大的差距。目前国内神经生物学教学尚无统一的

课程体系、大纲、教学内容和教材,对于在本科生中究竟该讲授神经生物学的哪些内容众说纷纭,教材也是五花八门。各校讲授的内容侧重点各不相同,有的偏重神经解剖学,有的偏重神经生理学,有的偏重神经分子生物学,有的偏重神经药理学等。这样带来的结果对整个神经生物学这门学科的发展是不利的。我们在神经生物学教学工作中深感处于这样尴尬的境地:一方面,中国生命科学研究需要源源不断的神经生物学后备人才;但另一方面,神经生物学这门课程目前在我国生物医学人才培养体系中定位不清、重视不够、核心内容不明确。鉴于神经生物学相比解剖学、生理学等传统学科是一门新兴的前沿学科,在开始阶段需要优先考虑在研究规模和水平上紧追国际先进国家是可以理解的,但是现在其教学是到了应该引起我国高等院校、科研院所相关行政部门以及神经生物学领域的权威专家高度重视的时候了。否则的话,很多学校会对在本科生开设神经生物学课程持否定的态度,滞后的教学水平必然使神经生物学研究后继乏人,深受损害的将是整个国家的神经生物学事业,而这一领域在发达国家正在掀起新的研究高潮。

有鉴于此,我们利用这次教材编写的机会,对于目前国内神经生物学教材中存在的一些问题进行了充分的探索和改革,由此形成了这本神经生物学教材。对于如何编写好本教材,我们除了学习国内外高水平教材的先进经验并结合我们过去给本科生讲授神经生物学的经验之外,还进行了几个方面的思考,努力使这本神经生物学教材具有以下几个特点。

1. 体现前沿学科的特点: DNA 双螺旋发现者沃森认为 21 世纪是脑的世纪,神经生物学是 21 世纪生命科学最重要的支柱之一。全世界从事神经生物学研究的人员在生命科学研究人员中占了很大的比重。每天新的进展和发现源源不断地涌现。因此,我们的教材除突出基本概念、基本原理之外,不能停留在几十年前的传统知识体系,一定要对当前神经生物学的新发展有所体现和介绍,包括还原论(reductionism)和整合论(integration)等多层次、多途径的介绍,从而体现前沿学科的特点。

2. 体现神经生物学学科的特点: 神经生物学既是一门前沿学科,又是一门综合性学科,涵盖了神经解剖、神经生理、神经药理、临床神经生物学等不同专业课程,可以说突破了传统学科的分工和界限,在编写中如何有机的把各个学科整合在一起,但又不是重复其他

学科的内容是应重点关注的问题。在教材编写过程中,我们尤其注意与基础医学相关课程如神经解剖和神经生理等内容的衔接和重复问题,在这些学科已经讲述的基本问题,在这本教材将不再进行重点阐述,而是进行高度压缩或仅为了保持一定的连续性而简要介绍。

3. 体现基础与临床之间桥梁学科的特点:神经生物学是介于基础医学和临床医学之间的一门桥梁学科,与临床神经内科、神经外科、眼科、耳鼻喉科、麻醉科、精神科以及心理卫生等学科联系非常紧密,因此在本教材的编写中我们结合神经生物学的基本原理对重要疾病的神经机制进行了一定的阐述,以便为医学生将来从事临床及其相关工作奠定好基础。而且针对临床医学本科生的特点,内容结合临床,有利于激发同学们的学习积极性、主动性。

4. 突出基础知识、精选内容:神经生物学的发展非常迅猛,新知识、新进展层出不穷,由于本科生学时所限,不可能把所有的内容都编进教科书,因此,我们在本书编写中强调首先突出神经生物学的基本知识、基本概念、基本原理,在此基础上再介绍相关的重要研究进展。因为是教材,因此不能按照神经生物学专著的方式进行编写。对相关的新技术方法、实验步骤、重要进展、历史典故等以小字方式作为扩充内容,目的是提高学生的学习兴趣、加深对基础知识的理解、启发创造性思维。

本书共分为五篇 20 章,包括神经细胞活动的基本机制、中枢神经系统的发育和再生、感觉与运动、神经系统的高级功能以及主要神经疾病的神经生物学基础共五篇。内容涵盖非常广泛,除神经生物学传统的内容之外,我们新增加了神经信息学以及脑机接口等热点内容,扩展了脑高级功能例如情绪、动机、决策和生物节律等以往教材较少涉及的内容。第一篇简要介绍神经生物学的基本概念和基本知识,重点介绍神经细胞结构、神经递质、离子通道、电活动以及突触信号传递等。第二篇阐述中枢神经系统的发育和再生,涉及神经干细胞的基本知识和进展。第三篇系统介绍感觉和运动的神经机制,包括视觉、听觉和痛觉等重要感觉信息以及运动的神经调控机制。第四篇着重介绍神经系统的高级功能,包括学习记忆、情绪、动机和决策、生物节律以及神经信息处理、脑机接口等。第五篇结合临床疾病介绍几种主要神经系统疾病的神经生物学机制。



衷心感谢各位编委的辛勤努力和通力合作,衷心感谢所有参与本书编写工作的青年教师和研究生。第三军医大学神经生物学教研室邓其跃博士、泸州医学院组织胚胎学教研室韩艺老师参与了部分章节的撰写工作,第三军医大学神经生物学教研室博士研究生张光伟参与了部分图片绘制和修改工作。第三军医大学神经生物学教研室陈鹏慧副教授除担任编委之外,还负责本书多项行政事务和组织、编辑工作,付出了大量心血和时间。张吉强副教授也承担了部分章节的审稿工作,对他们的辛勤劳动表示衷心的感谢。

由于我们水平所限和经验不足,本书错误和疏漏之处在所难免,恳请专家、同行以及广大读者批评指正。

**主 编**

2013年7月

# 目 录

前言

## 第一篇 神经细胞活动的基本机制

<b>第一章 神经元和神经胶质细胞</b>	<b>002</b>		
第一节 神经元的形态结构与分类	002	四、非突触传递	010
一、神经元的结构与特性	002	<b>第三节 神经胶质细胞</b>	010
二、神经元的分类	006	一、星形胶质细胞	011
第二节 突触	006	二、少突胶质细胞	013
一、化学突触	006	三、小胶质细胞	013
二、电突触	010	四、其他胶质细胞	014
三、混合性突触	010		
<b>第二章 神经递质</b>	<b>016</b>		
第一节 神经递质概述	016	第二节 几种重要的神经递质	022
一、神经递质的概念和分类	016	一、乙酰胆碱	022
二、经典神经递质	017	二、儿茶酚胺	024
三、神经肽	019	三、氨基酸类神经递质	028
四、神经调质	021	四、其他神经递质	031
<b>第三章 神经营养因子</b>	<b>040</b>		
第一节 神经营养素家族	041	二、脑源性神经营养因子	042
一、神经生长因子	041	三、其他神经营养素	043

四、神经营养素受体及其信号转导	043	二、胶质细胞源性神经营养因子	053
五、神经营养素的作用	046	三、成纤维细胞生长因子	056
六、神经营养素与神经系统变性病	049	四、胰岛素样生长因子	059
第二节 其他神经营养因子	051	五、表皮生长因子家族	060
一、睫状神经营养因子	051		
<b>第四章 离子通道和神经电信号的产生与传递</b>			<b>063</b>
第一节 神经电信号产生的离子基础	063	第二节 神经电信号的产生和传递	072
一、离子的不均匀分布与静息电位	063	一、神经电信号的产生	072
二、离子通道与电信号	064	二、神经电信号的传递	073
<b>第五章 神经元化学信号转导</b>			<b>077</b>
第一节 神经元信息的跨膜转导	077	第三节 细胞核受体与信息转导	084
一、G 蛋白偶联受体与跨膜信息转导	078	一、CREB	085
二、酶偶联受体与跨膜信息转导	083	二、NF- $\kappa$ B	085
第二节 胞质内受体与信号转导	084	三、AP-1	086
<b>第二篇 中枢神经系统的发育和再生</b>			
<b>第六章 神经干细胞</b>			<b>088</b>
第一节 神经干细胞的生物学特性	088	第三节 成体神经干细胞	097
一、干细胞的一般特性	088	一、成体神经干细胞的分布	098
二、神经干细胞的生物学特性	089	二、成体神经干细胞的形态与分类	098
三、影响神经干细胞增殖和分化的因素	090	三、神经干细胞小生境	099
第二节 胚胎神经干细胞	092	四、成体神经干细胞和神经祖细胞的调节	100
一、神经干细胞的鉴定	092	五、新生神经元的迁移	101
二、胚胎神经干细胞的来源、分布和发育模式	093	六、新生神经元的存活、成熟和整合	102
三、神经干细胞的体外扩增与永生化	094	七、成体神经干细胞的功能	103
四、胚胎神经干细胞移植	095	八、成体神经干细胞与疾病	104
<b>第七章 中枢神经系统的发育与分化</b>			<b>106</b>
第一节 中枢神经系统发育	106	三、脊髓的发育	108
一、神经管的形成和早期分化	106	四、脑的发育	109
二、神经嵴的发生与分化	108	第二节 神经元的迁移和分化	111

一、神经元迁移及调控	111	一、突触的发育与调控	115
二、神经元的分化	111	二、突触的可塑性及机制	116
第三节 神经元突起的发育	112	第五节 神经元的程序性死亡及调控	117
一、轴突的发育	112	一、神经元程序性死亡特点	117
二、树突的发育	114	二、神经元程序性死亡的调控	117
第四节 突触的发育与可塑性	115		

## 第八章 神经系统的损伤与再生 119

第一节 周围神经损伤与再生	119	第三节 促进中枢神经损伤后再生的临床策略和研究进展	129
一、周围神经损伤的分类	120	一、神经营养因子与中枢神经损伤修复	129
二、周围神经损伤的特点	120	二、轴突生长抑制因子与中枢神经损伤修复	131
三、周围神经损伤后的再生	121	三、组织工程在神经损伤修复中的作用	131
第二节 中枢神经损伤与再生	125	四、神经保护剂及生物材料在损伤修复中的应用	132
一、中枢神经损伤的类型	125		
二、中枢神经损伤的特点	125		
三、中枢神经损伤后的再生修复	128		

## 第三篇 感觉与运动

### 第九章 视觉信息处理的神经机制 136

第一节 视网膜	136	第三节 视皮质	143
一、视网膜的结构	136	一、视皮质的结构	143
二、视网膜对视觉信息的初步处理	138	二、视皮质的感受野	144
三、视网膜的感受野	140	三、初级视皮质的功能柱	146
第二节 外膝核	142	第四节 中枢视通路及应用	148
一、外膝核的结构	142	一、中枢视通路	148
二、外膝核的神经回路	142	二、视觉信息的综合处理	150
三、外膝核神经元的感受野	142	三、视觉假体	152

### 第十章 听觉信息处理及其神经机制 156

第一节 耳的结构和功能	156	第三节 中枢听觉信息处理和调控机制	162
一、外耳和中耳的结构及传音功能	156	一、中枢听觉神经元活动的基本特性	162
二、内耳的结构和感音功能	157	二、听觉信息处理的中枢调控	164
第二节 中枢听觉通路	160	第四节 中枢听觉功能发育及可塑性	164
一、上行听觉通路	160	一、听神经元功能的发育变化	164
二、下行听觉通路	161	二、听觉功能可塑性	164

## 第十一章 痛觉及镇痛

166

第一节 疼痛的定义及分类	166	一、躯体痛觉的初级整合中枢	
一、疼痛的定义	166	——脊髓背角	170
二、疼痛的分类及特征	167	二、伤害性信息的上行传导路径	172
第二节 痛觉产生的神经机制	167	三、脑高级中枢对痛觉的调制	173
一、伤害性感受器和传入神经纤维	167	第四节 镇痛及其机制	174
二、生理性与病理性疼痛机制	168	一、药物镇痛	174
三、胶质细胞与疼痛	169	二、外科手术止痛	174
四、P <sub>2</sub> X 嘌呤受体与痛觉调制	170	三、刺激镇痛	175
第三节 痛觉传递及其调控	170		

## 第十二章 运动的中枢调控

177

第一节 概述	177	二、前庭核复合体	183
一、躯体运动的类型	177	第四节 大脑皮层对随意运动的控制	183
二、感觉信息在运动控制中的作用	178	一、皮层运动区的定位和感觉传入	184
第二节 脊髓对躯体运动的调节	178	二、初级运动皮层对简单运动的控制	185
一、脊髓运动神经元	179	三、次级运动区在运动计划中的作用	185
二、脊髓中间神经元	180	第五节 小脑和基底神经节对运动的调节	186
三、脊髓对躯体运动的控制	180	一、小脑对运动的调节	186
第三节 脑干对躯体运动的控制	181	二、基底神经节对运动的调节	187
一、脑干网状结构	182		

## 第四篇 神经系统的高级功能

### 第十三章 脑的认知功能

192

第一节 学习与记忆	192	第二节 语言和思维	204
一、学习与记忆的类型	192	一、脑功能一侧化概念的形成与发展	204
二、学习记忆的解剖基础	194	二、脑功能一侧化的电生理学研究	205
三、学习记忆的神经机制	196	三、右脑和语言思维活动	205
四、学习记忆与突触可塑性	199	四、脑功能一侧化和第二语言的获得	206

### 第十四章 情绪、动机和决策的神经机制

207

第一节 情绪的神经机制	207	二、情绪相关的脑结构	208
一、情绪的构成	207	三、主要的情绪理论	210

四、几种主要的情绪活动	211	第三节 决策的神经机制	221
第二节 动机与行为的神经机制	215	一、决策的特征与基本过程	221
一、人类动机的多样性与广泛性	215	二、决策相关的脑结构	222
二、摄食与动机	215	三、决策与奖赏系统	223
三、成瘾与动机	218	四、决策与情绪	223
<b>第十五章 生物节律的神经机制</b>			<b>226</b>
第一节 生物节律的概念	226	结构	227
一、生物节律的定义和分类	226	二、视交叉上核的纤维联系	228
二、生物节律的形成	226	第三节 生物节律的神经调控机制	229
三、生物节律的起搏点	227	一、内源性节律的产生机制	229
第二节 生物节律的神经解剖学基础	227	二、节律与环境同步的机制	231
一、近日节律起搏点——视交叉上核的			
<b>第十六章 神经信息处理与应用</b>			<b>233</b>
第一节 神经信息处理概述	233	第三节 脑机接口技术	242
一、人类脑计划	233	一、脑机接口的主要用途	242
二、脑连接组计划	234	二、BCI 的基本结构	243
三、大脑活动图谱项目	235	三、BCI 的研究现状	243
第二节 脑信号采集技术	235	四、BCI 的主要范式	244
一、头表脑电信号采集技术	236	第四节 BCI 的应用	249
二、神经元峰电位采集技术	239	一、以“脑”为主的系统	249
三、脑功能磁共振成像技术	239	二、以“器”为主的系统	250
四、其他脑功能成像技术	240		

## 第五篇 主要神经疾病的神经生物学基础

<b>第十七章 阿尔茨海默病</b>			<b>252</b>
一、概述	252	三、中枢神经递质代谢的神经生化改变	255
二、AD 患者大脑的特征性病理改变	253	四、病因以及相关发病机制	256
<b>第十八章 帕金森病</b>			<b>264</b>
第一节 帕金森病的病理学过程	264	第二节 帕金森病的病因与分子病理机制	265
一、Lewy 小体	265	一、代谢性损害的分子机制	266
二、选择性多巴胺能神经元死亡	265	二、免疫功能异常性损害及其分子机制	267

三、环境毒素性损害及其机制	267	第四节 帕金森病的治疗进展	269
四、蛋白质异常修饰和错误折叠	267	一、治疗原则	269
第三节 帕金森病的分子遗传学研究	268	二、药物治疗	270
一、 $\alpha$ -突触核蛋白	268	三、手术治疗	271
二、 <i>parkin</i> 基因	268		

## 第十九章 癫痫 273

第一节 癫痫的病因及临床表现	273	二、癫痫发生的功能基础	277
一、癫痫的病因	273	第三节 癫痫发病机制的神经生物学基础	277
二、癫痫的分类	274	一、离子通道与癫痫	277
三、癫痫的临床表现及脑电改变	274	二、突触传递与癫痫	278
第二节 癫痫的神经病理改变	276	三、胶质细胞与癫痫	281
一、癫痫发生的形态结构基础	276		

## 第二十章 神经免疫内分泌调节 284

第一节 神经系统、免疫系统和内分泌系统的共同特性	284	一、神经系统对免疫系统的调节	291
第二节 神经系统对内分泌系统的调节作用	286	二、内分泌系统对免疫功能的调控	293
一、神经内分泌	286	三、神经递质、神经调质与激素对免疫功能调节	294
二、下丘脑对神经内分泌系统的调节	286	四、神经和内分泌系统调节免疫功能的机制	296
三、脑垂体对神经内分泌的调节	287	第五节 免疫系统对神经内分泌的调控	297
第三节 内分泌系统对神经系统功能调节	288	一、免疫功能在神经及内分泌组织中的体现	297
一、激素对脑的作用机制	288	二、免疫应答对神经-内分泌的影响	299
二、甲状腺素与神经系统	288	三、细胞因子对神经-内分泌的影响	300
三、类固醇激素与神经系统	288		
第四节 神经-内分泌系统对免疫系统的调节	291		

## 索引 303

## 主要参考文献 307

# 神经元和神经胶质细胞

## 学习要点

**掌握：**① 神经元胞体和突起的主要结构特征及其与功能之间的关系；② 化学性突触的超微结构；③ 各种神经胶质细胞的功能。

**熟悉：**① 神经元的分类；② 突触的分类。

**了解：**神经元与胶质细胞之间的相互作用对维持神经系统结构和功能的重要性。

神经系统的基础是神经组织内各种类型的神经元(neuron)和神经胶质细胞(neuroglial cell),它们都是具有突起的高度分化的细胞,功能结构十分复杂。本章主要学习这两类细胞的结构与功能。

## 第一节 神经元的形态结构与分类

神经元是神经系统结构和功能的基本单位,其数量庞大,越是高等的动物其神经元的数量越多,人的整个神经系统大约有  $10^{11}$  个神经元,它们具有接受刺激和迅速传导神经冲动的能力。神经元之间以及神经元与非神经元靶细胞之间通过特殊连接结构——突触彼此连接,从而形成复杂的神经通路和网络,构成实现神经系统的各种功能包括高级神经活动的结构基础。

### 一、神经元的结构与特性

神经元的形态多种多样,但都可分为胞体(soma)和突起(neurite)两部分。胞体位于脑和脊髓的灰质以及神经节内,其形态各异,有星形、锥体形、梨形和颗粒形(圆球形)等,其大小不一,小的直径仅为  $5\ \mu\text{m}$ ,大的可达  $100\ \mu\text{m}$  以上。胞体内含细胞核和细胞质,外被神经元膜。细胞质内含各种细胞器和内含物。突起又分树突(dendrite)和轴突(axon)。树突多呈树枝状分支,它可接受刺激并将冲动传向胞体;轴突呈细索状,末端常有分支。通常一个神经元有多个树突,但轴突只有一个。神经元的胞体越大,其轴突越长(图 1-1,图 1-2)。

#### (一) 神经元膜

神经元膜是可兴奋膜,是神经元的屏障结构,内有通道、载体和受体蛋白,在接受刺激、传播神经冲动和信息处理中起重要作用。神经元膜的厚度约为  $5\ \mu\text{m}$ ,其化学组成为糖蛋白、脂质和糖等,糖蛋白的糖链可能与细胞识别和连接有关,糖脂的糖链可伸入细胞外基质协助细胞的识别活动。不同部位神经元膜的结构与生物电特性可能有差异。

神经元膜的脂质以磷脂为主,主要有磷酸甘油二脂和鞘磷脂。蛋白质成分部分镶嵌于膜内,构成受体、



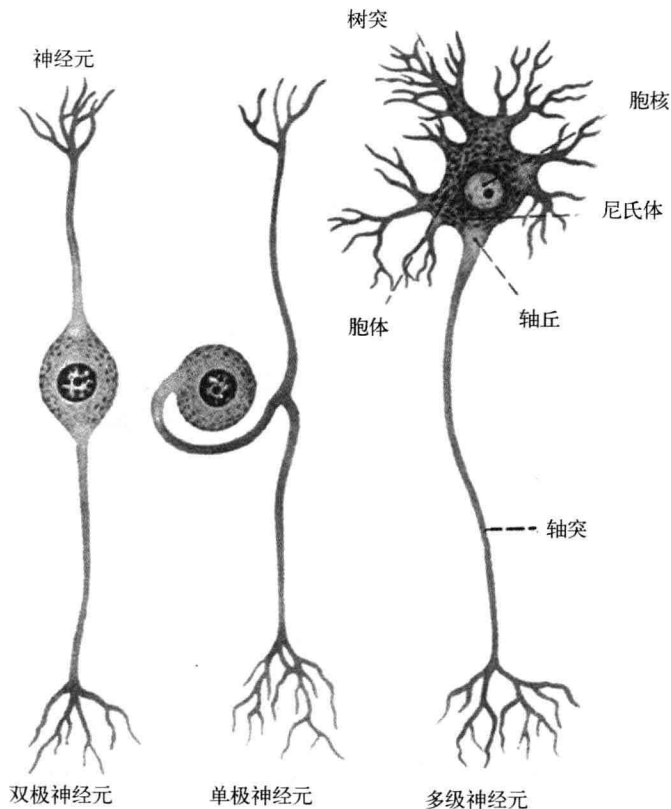


图 1-1 神经元模式图

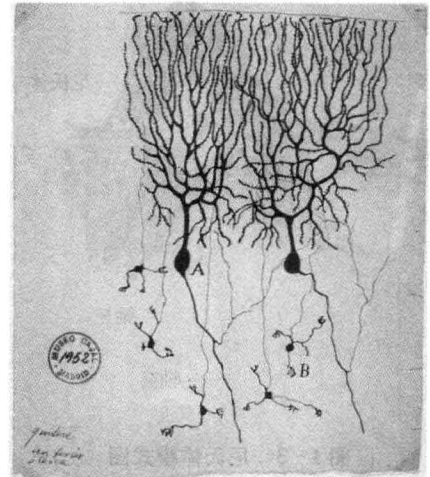


图 1-2 Cajal 手绘的小脑浦肯野细胞(A)和颗粒细胞(B),均为多极神经元

通道、酶和离子泵等结构,另一部分分布在脂质双分子层内外的表面,如分布在其外表面的神经细胞黏附分子(neuronal cell adhesion molecule, NCAM)和其内表面的肌动蛋白(actin)、锚定蛋白(anchoring protein)、血影蛋白(spectrin)及胞衬蛋白(fodrin)等。

神经元的细胞膜上有离子通道供离子进出。神经元在静止时,膜的内外维持一定的电位差,称静息电位。当膜受到刺激后,离子通道开放, $\text{Na}^+$ 大量进入细胞,膜内外电位差由原来的内负外正的状态变为内正外负,称为去极化,然后细胞复极化,恢复静息状态,这就是动作电位的产生过程。只有在受刺激后能产生动作电位的细胞,才是具有兴奋性的细胞(详见第4章)。

## (二) 细胞质与细胞器

一般所说的细胞质是指细胞浆,核周体则是特指细胞核周围的胞质。神经元的细胞质与其他细胞的细胞质一样富含各种细胞器,但又具有其自身的特点,树突和轴突内的细胞质组成则有所不同。

1. 线粒体 线粒体是细胞的能量代谢的主要场所,几乎分布于整个神经元,但同一神经元或不同神经元中线粒体的形状和大小变化很大,其超微结构有两个典型特征:①线粒体嵴大都呈纵向排列;②由线粒体内膜围成的腔室其致密基质颗粒不常出现。此外,线粒体还是细胞内的钙库,对细胞内钙浓度的调节具有非常重要的作用。

2. 糙面内质网与核糖体 神经元内的糙面内质网非常发达,核糖体的含量也非常丰富,远远超过其他类型的细胞,是蛋白质合成与转运的重要场所。许多平行排列的糙面内质网及其间的游离核糖体共同组成神经元的特征性结构——尼氏体(Nissl body),在光镜下呈嗜碱性小体或细粒。不同神经元的尼氏体的形状和大小不一,如脊髓前角运动神经元的尼氏体较大、较多,呈现虎斑样;而小脑浦肯野细胞等的尼氏体多呈细粒状。尼氏体的数量和形态与神经元的功能状态密切相关,当神经元受损伤或代谢机能发生故障时尼氏体即出现形态变化甚至溶解,去除损伤因素后其数量与形态有可能得以恢复,因此尼氏体的数量和形态可以反映神经元的功能状态。另外,尼氏体只存在于胞体和树突中,而在轴突和轴丘中并无分布(图1-3,图1-4)。