

# 神经生理学

阮迪云 寿天德 编著



中国科学技术大学出版社

Y

229 3

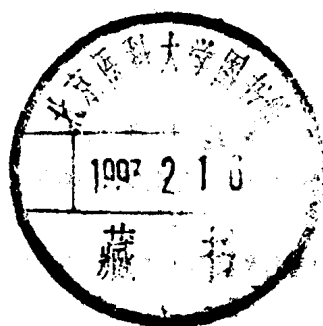
229 3

DE 96/1.8

122913

# 神经生理学

阮迪云 寿天德 编著



中国科学技术大学出版社

1992·合肥



A1C00638460

## 内 容 简 介

本书分为外周、中枢和感觉神经生理三大部分。另外增加了神经系统的发育和神经元连结的可塑性一章。阐述了神经电信号的产生、传递和加工过程,阐述了神经系统的电作用和化学作用机制,有机地结合了神经电生理学、神经生物物理、神经生物化学和神经发育学的内容。

本书可作为综合性大学、医学院校和师范院校的生理学、生物物理、生物化学、心理学、生物学及医疗、药理专业的本科生和研究生的教材或参考书,也可供有一定基础的临床医师及有关专业人员参考。

## 神 经 生 理 学

阮迪云 寿天德 编著

\*

中国科学技术大学出版社出版  
(安徽省合肥市金寨路96号,邮政编码:230026)

中国科学技术大学印刷厂印刷  
安徽省新华书店发行

\*

开本:787×1092/16 印张:22.5 字数:560千

1992年2月第1版 1992年2月第1次印刷

印数:1—2500册

ISBN 7-312-00293-5/Q·5

[皖]第08号 定价:7.30元

## 前 言

本书为中国科学技术大学生物系生物物理专业本科生和有关专业研究生的教材。全书分为外周、中枢和感觉神经生理三大部分。另外增加了“神经系统的发育和神经元连结的可塑性”一章。在叙述神经电信号的产生、传递和加工过程中,较系统地阐述了神经系统的电作用和化学作用机制,有机地融合了神经电生理学、神经生物物理、神经生物化学和神经发育学的有关内容。在阐述基本原理的同时,注意介绍了各个领域的最新研究成果。针对高年级学生和研究生的需要,书中注意到一些有启示性的新思想和提出一些尚待进一步研究的问题。

从1981年开设神经生理学课程以来,教材经过两次大的修订。1985年修订的“神经生理学”被列入高校内部交流讲义,陆续被一些单位所采用。经过五年的教学实践,广泛地征求了读者的意见,根据神经生理学近年来的最新发展,这次又作了全面的修订。在课程的开设和教材编写的最初阶段,我们得到了上海生理所和脑研究所的杨雄里、刘育民、孙以安、梅镇彤、江振裕、吴建平、沈钙、沈克飞、李朝义、鲍璿、荣丰未、毋望远、梁之安、徐科等老师的热情帮助,在此谨表衷心的感谢。

本书的第一章至第三章,即外周神经生理学,第四章至第九章,中枢神经系统生理学以及第十六章,神经系统的发育和神经元连结的可塑性,是由阮迪云同志编写的。第十章至第十五章,感觉神经生理学是由寿天德同志编写的。由于神经生理学研究的领域很广,近年来又发展很快,限于编者的水平,书中难免有遗漏和错误之处,恳切地希望读者指出,以便有机会时予以订正。

阮迪云 寿天德

1990年6月于中国科学技术大学

# 目 录

前言  
绪论

## 第一部分 外周神经生理学

### 第一章 神经元的结构

|                     |       |
|---------------------|-------|
| 第一节 细胞膜 .....       | ( 3 ) |
| 第二节 微管微丝和轴浆运输 ..... | ( 6 ) |
| 一、微管微丝 .....        | ( 6 ) |
| 二、轴浆运输 .....        | ( 7 ) |
| 三、神经元的分类 .....      | ( 9 ) |

### 第二章 生物电信号产生的机制

|                             |      |
|-----------------------------|------|
| 第一节 静息神经纤维的电学性质 .....       | (10) |
| 一、膜电阻 .....                 | (10) |
| 二、空间常数 .....                | (11) |
| 三、膜电容 .....                 | (12) |
| 四、时间常数 .....                | (12) |
| 第二节 膜静息电位 .....             | (13) |
| 一、产生膜电位的离子基础 .....          | (13) |
| 二、G-H-K 恒场方程 .....          | (16) |
| 三、离子学说及其实验证据 .....          | (19) |
| 四、静息电位的功能 .....             | (23) |
| 第三节 动作电位产生的离子基础 .....       | (23) |
| 一、几个基本概念 .....              | (23) |
| 二、动作电位的研究简况 .....           | (24) |
| 三、动作电位产生的离子机制 .....         | (26) |
| 第四节 可兴奋膜的通透性机制 .....        | (27) |
| 一、膜通透性的定量研究——电压箝位 .....     | (27) |
| 二、离子电流的分离方法 .....           | (28) |
| 三、离子电流的分析 .....             | (34) |
| 四、离子电导 .....                | (35) |
| 五、Hodgkin-Huxley 方程 .....   | (40) |
| 六、兴奋过程中的其它变化 .....          | (41) |
| 第五节 离子通道-离子通透性改变的结构基础 ..... | (42) |
| 一、离子通道的基本特性 .....           | (42) |

|                             |      |
|-----------------------------|------|
| 二、门控电流 .....                | (44) |
| 三、片膜箝位(Patch Clamp)技术 ..... | (46) |
| 四、钠通道 .....                 | (50) |
| 五、钾通道 .....                 | (52) |
| 六、钙通道 .....                 | (53) |
| 第六节 可兴奋膜兴奋机制的其它模型 .....     | (54) |
| 一、Hoyt 模型 .....             | (54) |
| 二、Goldman 模型 .....          | (55) |
| 三、分子运动和双稳态模型 .....          | (55) |
| <b>第三章 神经肌肉突触传递</b>         |      |
| 第一节 突触传递的基本特性 .....         | (57) |
| 一、突触的概念 .....               | (57) |
| 二、突触分类 .....                | (60) |
| 三、突触传递的特征 .....             | (63) |
| 第二节 神经肌肉接头 .....            | (63) |
| 一、终板区 .....                 | (63) |
| 二、终板电位 .....                | (64) |
| 三、自发微终板电位 .....             | (67) |
| 第三节 神经肌肉接头的传递机制 .....       | (68) |
| 一、ACh 的量子释放学说 .....         | (68) |
| 二、小泡假说 .....                | (71) |
| 三、 $Ca^{2+}$ 的作用 .....      | (73) |
| 四、递质释放的其它学说 .....           | (75) |
| 五、突触后过程 .....               | (76) |

## 第二部分 中枢神经系统生理学

### 第四章 中枢神经系统的化学传递

|                               |      |
|-------------------------------|------|
| 第一节 中枢神经系统中神经元之间的突触传递特征 ..... | (78) |
| 一、形态特征 .....                  | (78) |
| 二、突触电位 .....                  | (81) |
| 三、中枢突触传递的特点 .....             | (82) |
| 第二节 中枢神经系统内化学传递机制 .....       | (82) |
| 一、递质的合成、贮存和运输 .....           | (83) |
| 二、递质的释放 .....                 | (84) |
| 三、递质与受体的结合 .....              | (86) |
| 四、递质的灭活 .....                 | (89) |
| 第三节 几种主要的中枢神经递质 .....         | (91) |
| 一、递质、神经调节物和内源性调节物 .....       | (91) |

|                                            |       |
|--------------------------------------------|-------|
| 二、神经递质分类 .....                             | (92)  |
| 三、几种递质概述 .....                             | (92)  |
| 四、活性神经多肽 .....                             | (97)  |
| 第四节 神经递质的生理功能 .....                        | (100) |
| 一、传递神经信息 .....                             | (100) |
| 二、递质、疼痛和镇痛 .....                           | (100) |
| 三、神经递质与精神病患及其药理学 .....                     | (101) |
| 四、睡眠、觉醒与递质的关系 .....                        | (102) |
| <b>第五章 脊髓运动神经元</b>                         |       |
| 第一节 $\alpha$ 运动神经元 .....                   | (105) |
| 一、运动单位 .....                               | (105) |
| 二、 $\alpha$ 运动神经元的内在特性 .....               | (105) |
| 三、 $\alpha$ 运动神经元的突触输入 .....               | (110) |
| 第二节 $\gamma$ 运动神经元 .....                   | (119) |
| 一、 $\gamma$ 运动神经元的内在特性 .....               | (119) |
| 二、 $\gamma$ 运动神经元与 $\alpha$ 运动神经元的区别 ..... | (120) |
| <b>第六章 脑的运动机制</b>                          |       |
| 第一节 运动系统的通路及分类 .....                       | (121) |
| 一、运动系统概述 .....                             | (121) |
| 二、运动传导通路 .....                             | (123) |
| 三、运动系统分类 .....                             | (125) |
| 第二节 运动皮层功能定位和功能柱 .....                     | (127) |
| 一、大脑皮层运动区支配运动机能的特征 .....                   | (127) |
| 二、大脑皮层运动区的功能定位 .....                       | (127) |
| 三、运动皮层功能柱 .....                            | (130) |
| 第三节 运动的控制 .....                            | (131) |
| 一、中枢程序和反应反馈 .....                          | (131) |
| 二、运动程序的结构和贮存 .....                         | (132) |
| 三、运动的中枢控制 .....                            | (136) |
| <b>第七章 内环境和内脏的神经调节</b>                     |       |
| 第一节 自主神经系统的特点 .....                        | (140) |
| 一、解剖特点 .....                               | (140) |
| 二、递质特点 .....                               | (141) |
| 三、功能特点 .....                               | (142) |
| 第二节 自主神经系统对内脏的控制 .....                     | (143) |
| 一、胃肠功能的调节 .....                            | (143) |
| 二、呼吸的神经控制 .....                            | (145) |
| 第三节 中枢神经系统内环境的稳定 .....                     | (147) |
| 一、神经胶质细胞 .....                             | (147) |

|                             |       |
|-----------------------------|-------|
| 二、血脑屏障 .....                | (151) |
| <b>第八章 大脑皮层的功能筑构和电活动</b>    |       |
| 第一节 大脑皮层电活动的一般特性 .....      | (154) |
| 一、单个皮层神经元的电活动 .....         | (154) |
| 二、大脑皮层神经元电活动的特性 .....       | (154) |
| 第二节 大脑皮层的功能筑构 .....         | (156) |
| 一、大脑皮层的结构 .....             | (156) |
| 二、皮层功能柱 .....               | (158) |
| 三、大脑专门化 .....               | (159) |
| 四、Sperry 的工作 .....          | (162) |
| 第三节 中枢神经系统内兴奋和抑制的相互作用 ..... | (163) |
| 一、突触后兴奋 .....               | (163) |
| 二、突触后抑制 .....               | (164) |
| 三、突触前抑制 .....               | (166) |
| 四、交互性抑制 .....               | (166) |
| 五、侧抑制 .....                 | (167) |
| 六、抑制过程的生理功能 .....           | (167) |
| 第四节 容积导体 .....              | (168) |
| 一、容积导体内的电场分布 .....          | (168) |
| 二、神经细胞在容积导体内的电场分析 .....     | (169) |
| 第五节 脑诱发电位 .....             | (170) |
| 一、诱发电位的定义 .....             | (171) |
| 二、诱发电位的特性 .....             | (171) |
| 三、诱发电位的用途 .....             | (172) |
| 四、诱发电位产生的可能机制 .....         | (172) |
| 五、诱发电位的分析 .....             | (175) |
| 第六节 自发脑电波 .....             | (176) |
| 一、正常人脑电图 .....              | (177) |
| 二、影响脑电图的因素 .....            | (177) |
| 三、构成脑电图的基本块料 .....          | (179) |
| 四、自发脑电波产生的神经元机制 .....       | (180) |
| 五、脑电的去同步化机制 .....           | (184) |
| <b>第九章 脑的高级功能</b>           |       |
| 第一节 条件反射活动 .....            | (185) |
| 一、几个概念 .....                | (185) |
| 二、条件反射的活动规律 .....           | (187) |
| 三、条件反射的接通机制 .....           | (189) |
| 第二节 学习和记忆 .....             | (190) |
| 一、学习和记忆的定义 .....            | (190) |

|                             |       |
|-----------------------------|-------|
| 二、学习和记忆的神经机制 .....          | (191) |
| 三、学习和记忆的神经化学基础 .....        | (196) |
| 四、仿生记忆与记忆的亚分子机制——物理机制 ..... | (199) |

## 第三部分 感觉神经生理学

### 第十章 视觉系统的基本结构与功能

|                      |       |
|----------------------|-------|
| 第一节 视觉系统的形态解剖学 ..... | (204) |
| 一、视觉通路的概貌 .....      | (204) |
| 二、眼睛 .....           | (204) |
| 三、视网膜 .....          | (205) |
| 四、外膝体 .....          | (209) |
| 五、视皮层 .....          | (211) |
| 第二节 视觉系统的基本功能 .....  | (213) |
| 一、视觉调节 .....         | (213) |
| 二、眼睛运动及其控制 .....     | (215) |
| 三、视锐度 .....          | (217) |
| 四、暗视功能和明视功能 .....    | (218) |
| 五、颜色视觉 .....         | (225) |

### 第十一章 视觉的光化学和综合电位

|                        |       |
|------------------------|-------|
| 第一节 光感受细胞的精细结构 .....   | (239) |
| 第二节 视色素的种类及其结构 .....   | (240) |
| 一、一般的化学结构、分类 .....     | (240) |
| 二、视色素的光谱 .....         | (242) |
| 三、视黄醛与视蛋白的结合 .....     | (242) |
| 第三节 视色素的光化学性质 .....    | (243) |
| 一、视杆视色素 .....          | (243) |
| 二、视锥视色素 .....          | (245) |
| 第四节 视色素的光谱特性 .....     | (245) |
| 一、视杆的视色素 .....         | (245) |
| 二、视锥的视色素 .....         | (245) |
| 第五节 视色素的复生 .....       | (246) |
| 一、复生的动力学 .....         | (246) |
| 二、暗适应的光化学过程和神经过程 ..... | (248) |
| 第六节 视觉系统的综合电活动 .....   | (249) |
| 一、视网膜电图(ERG) .....     | (249) |
| 二、视觉诱发电位(VEP) .....    | (250) |

### 第十二章 视觉信息在视网膜内的接收、传递和处理

|                            |       |
|----------------------------|-------|
| 第一节 视觉信息在视网膜内传递的基本形式 ..... | (252) |
|----------------------------|-------|

|                                      |       |
|--------------------------------------|-------|
| 第二节 感受细胞(Rcceptor cells, RC)         | (253) |
| 一、细胞内记录的电位                           | (253) |
| 二、感受野                                | (254) |
| 三、感受器电位的机制                           | (256) |
| 第三节 水平细胞(Horizontail cells, HC)的电反应  | (259) |
| 一、综合域与合体结构                           | (260) |
| 二、L-型和C-型反应                          | (260) |
| 三、水平细胞的输入                            | (260) |
| 四、对感受细胞的负反馈作用                        | (261) |
| 五、水平细胞反应型的形成                         | (262) |
| 六、水平细胞在视觉中的作用                        | (262) |
| 第四节 双极细胞(Bijpolar cells, BC)的电反应     | (263) |
| 一、感受野                                | (263) |
| 二、突触和离子机制                            | (264) |
| 第五节 无足细胞(Amacrine cells, AC)的电反应     | (265) |
| 第六节 视网膜神经节细胞(Ganglion cells, GC)的电活动 | (266) |
| 一、同心圆颞颞式感受野                          | (266) |
| 二、空间分辨和对马赫带现象的解释                     | (267) |
| 三、神经节细胞的X/Y分类和W细胞                    | (269) |
| 四、非同心圆式的感受野及色编码GC                    | (272) |
| 第七节 网间细胞(Interplexiform cells)       | (274) |
| 第八节 视网膜神经元回路及其相互作用                   | (275) |
| <b>第十三章 视觉的中枢机制</b>                  |       |
| 第一节 视觉中枢通路                           | (276) |
| 第二节 外膝体神经元的感受野                       | (277) |
| 第三节 视皮层细胞的感受野                        | (278) |
| 一、简单细胞的感受野及其特点                       | (278) |
| 二、复杂细胞的感受野及其特点                       | (279) |
| 三、超复杂细胞                              | (279) |
| 四、视皮层细胞的双眼会聚                         | (281) |
| 五、视皮层细胞的空间频率调谐                       | (283) |
| 第四节 视皮层细胞的功能筑构                       | (285) |
| 一、视皮层细胞感受野组织的等级假说                    | (285) |
| 二、方位功能柱                              | (286) |
| 三、眼优势柱                               | (288) |
| 四、空间频率柱                              | (289) |
| 五、视皮层的基本单位——超柱                       | (290) |
| 第五节 既平行又分级的视觉信息处理中枢机制                | (290) |
| 一、初级视皮层(17区)和皮层下的平行处理                | (291) |

|                                                        |       |
|--------------------------------------------------------|-------|
| 二、皮层 17 区 $V_1$ 、18 区 $V_2$ 内的形状、颜色、运动和深度视觉的平行处理 ..... | (293) |
| 三、更高级的视皮层区域 .....                                      | (295) |
| <b>第十四章 听觉生理</b>                                       |       |
| 第一节 声音的特性 .....                                        | (299) |
| 一、声音的物理参量 .....                                        | (299) |
| 二、听觉研究中常用的几种声音 .....                                   | (301) |
| 三、声音物理量与听觉主观属性的关系 .....                                | (301) |
| 四、声音的时间特性 .....                                        | (302) |
| 第二节 听觉系统的结构 .....                                      | (302) |
| 一、听觉器官 .....                                           | (302) |
| 二、听中枢和通路 .....                                         | (303) |
| 第三节 听觉的过程和机理 .....                                     | (306) |
| 一、听觉的声学和生理学过程 .....                                    | (306) |
| 二、频率分析机理 .....                                         | (307) |
| 三、强度分析机理 .....                                         | (310) |
| 四、声源定位和双耳听觉 .....                                      | (311) |
| 五、对复杂声的分析 .....                                        | (311) |
| 第四节 人听觉的基本特性及听觉功能的检查方法 .....                           | (311) |
| 一、听力和听阈 .....                                          | (311) |
| 二、听觉的辨别功能和辨别阈 .....                                    | (313) |
| 三、耳的声阻抗及阻抗测听术 .....                                    | (314) |
| 第五节 听觉电生理 .....                                        | (315) |
| 一、耳蜗电位 .....                                           | (315) |
| 二、听觉中枢的声音诱发电位 .....                                    | (317) |
| 第六节 听觉生理的研究领域 .....                                    | (319) |
| <b>第十五章 嗅觉和味觉生理</b>                                    |       |
| 第一节 嗅觉生理 .....                                         | (320) |
| 一、嗅觉感受器 .....                                          | (320) |
| 二、嗅球 .....                                             | (321) |
| 三、嗅球对前脑的输出 .....                                       | (323) |
| 第二节 味觉生理 .....                                         | (324) |
| <b>第十六章 神经系统的发育和神经元连结的可塑性</b>                          |       |
| 第一节 神经系统的发育分化和定向迁移 .....                               | (326) |
| 一、神经系统的发育和分化 .....                                     | (326) |
| 二、中枢神经元连结的特异性 .....                                    | (328) |
| 三、神经和肌肉间连结的选择性 .....                                   | (330) |
| 第二节 神经元连结的可塑性 .....                                    | (331) |
| 一、神经末梢的重新分布 .....                                      | (331) |
| 二、神经的侧枝发芽 .....                                        | (332) |



# 绪 论

## 一、什么是神经生理学

神经科学是为了了解神经系统内分子水平的、细胞水平的和细胞与细胞之间的变化过程,以及这些过程中在中枢功能控制系统内的整合作用而进行的研究。

神经科学研究的范围非常广泛,从分子水平的神经机制到人类高级的行为活动,从最简单的遗传密码的揭露到医学临床的许多病理现象,都包括在神经科学范围内。它包括使用各种方法、各种学科对神经系统的结构和功能的各个方面的研究。仅从生物学角度来研究神经系统的结构和功能的学科称神经生物学。它包括神经生理学、神经生物化学、神经组织学、神经药理学、神经发育学、神经毒理学、神经行为学、神经心理学等,但不包括医学临床的内容。

神经生理学是研究神经系统的结构和生理功能的学科,它包括外周神经生理学、中枢神经系统生理学和感觉器官神经生理学三部分。神经生理学的主要内容是研究神经信号如何产生、如何传递,以及信息在中枢神经系统里如何加工、如何整合,以达到对机体的精确的、完整的调节和控制。

## 二、神经生理学的发展简况

随着医学和生理学的发展,早在17世纪时“人体生理学”已成为一门独立的学科。其中神经系统的结构和功能的研究也逐渐增多。但在本世纪20年代以前,主要是通过神经解剖学的方法,采用手术切除、刺激的方法在整体、器官、系统水平上进行了一些研究。对各种特异的感覺通路和运动通路等有了认识。到本世纪30年代,在中枢神经系统领域出现了两大学派:一个是英国的 Sherrington,他成为中枢神经生理学的奠基者。他提出了“反射”、“反射弧”的概念,提出了“突触”、“整合”的概念。“反射”和“整合”是中枢神经系统最基本的功能。另一个是俄国的巴甫洛夫,他对大脑高级活动的条件反射的研究有杰出的贡献,把原属于“心理”领域的脑的高级功能纳入生理学的研究范畴。

40年代以后,随着微电极的发明和应用,电生理技术蓬勃发展,开展了对单个神经元细胞内电活动的研究,进入了细胞水平的神经生理学发展时期。在1949~1952年,Katz、Hodgkin、Huxley 提出了膜的离子学说,建立了一整套的可兴奋性膜理论,尽管不完善,但直到今天仍得到了公认。1957年 Eccles 用微电极对中枢神经元及突触传递的机制进行了研究,为阐明中枢神经系统的功能作出了杰出的贡献。

60年代以后,随着各种新技术的应用,如电子显微镜、无线电技术、自动控制技术、电子计算机与组织化学、放射自显影技术、药理学方法、用辣根过氧化物酶等特种染色技术、2-脱氧葡萄糖法、脑神经元的体外培养方法等等,使得神经生理学发展到精确的定量分析的阶段。

另外采用生物控制论方法、心理物理方法、脑和行为的研究等从整体水平上揭露生物体的奥秘,尤其是对大脑的研究起了很大的推动作用,最近一段时期发展得很快。

70年代以后,随着分子生物学的发展,大量工作从分子水平来研究神经系统的结构和功

能的关系,进入了分子和功能神经生理学时期。从分子水平上研究神经系统的主要领域有:①中枢神经递质的研究,除 Ach、胺类以外,神经肽的研究十分活跃;②环磷酸核苷的研究,即 cAMP 和 cGMP 作为第二信使的理论,对神经信息的传递和加工的研究起了很大推动作用;③突触结构以及突触小泡及递质释放机制的研究;④高级神经活动的研究,在分子水平上对学习和记忆的神经机制、睡眠和觉醒及梦的研究,脑与行为的研究,一些精神病患者及其药理学的研究等等。

80 年代以后,神经科学经历着蓬勃发展的时期。正电子发射断层扫描术(PET)和磁共振成像技术的应用,可以无损伤地研究活动状态下的脑,从而了解大脑在正常活动状态下的脑的功能,也可以诊断脑的疾患,以及研究复杂行为和记忆的神经基础;霍普菲尔德(J·Hopfield)等提出的神经网络集合运算性质,使神经网络和神经计算机的研究出现新的高潮,这将推动新的技术革命;分子神经生物学和分子遗传学的研究,可以揭示更多的神经递质和神经调质的生化回路,以便生产出副作用小、疗效高的药物,用以治疗如帕金森氏症、精神分裂症和阿尔兹海默病有关的神经化学缺陷等;神经免疫学的研究,可提供攻克诸如艾滋病、癌症等与免疫系统有关的疾病的新的途径,等等。

90 年代将是神经科学发展的辉煌时期。美国国会和政府宣布了从 1990 年 1 月 1 日起开始的十年为“脑的十年”。国际脑研究组织力促“脑的十年”成为全球性行动,这将大大推动脑科学和神经科学的发展,一切有识之士将投身到这场全球性的攻坚战去,为揭露脑的奥秘作出自己的贡献。

5

# 第一部分 外周神经生理学

神经生理学的外周部分,先简单地介绍一下神经元的结构,着重讨论生物电信号(静息电位和动作电位)产生的机制以及神经与肌肉接头的突触传递。

## 第一章 神经元的结构

神经元,即神经细胞,是脑的建筑块料,是神经系统的最基本的结构和功能单位。人脑大约有  $10^{11}$  个神经元,与银河系中星星数大致相同,但没有任何两个神经元形状完全一样,然而神经细胞和别的细胞一样,具有相同的基因,相同的一般结构和相同的生物化学装置。但神经细胞有其独特的地方,即有一个独特的细胞外形:有细长的轴突和丛状的树突;一个能产生神经冲动的细胞外膜和一个能将信息从一个神经元传给另一个神经元的特殊结构——突触。

### 第一节 细胞膜

神经元的基本结构分细胞体、树突和轴突三部分(见图 1.1,2,3)。它们的外面都有一层具有重要生理功能的特化的细胞膜。

细胞膜不仅是细胞结构的组织形式,而且也是生命活动的主要结构基础。许多基本的生命过程,如能量转换、物质运输、信息的识别和传递、细胞发育和分化、神经信号的产生、传导和传递、激素和药物作用、肿瘤发生等等,这些功能都和细胞膜有密切关系,这些重要问题的解决,都有赖于生物膜结构的深入研究。特化了的神经细胞膜除了能进行能量转换、物质运输、信息识别和传递、细胞发育和分化之外,主要是通过膜的通透性的改变产生神经信号,传导和传递神经信号,参与完成复杂的信息加工。

关于细胞膜结构的研究,从 1925 年 Gorter 和 Grendel 提出类脂双分子膜结构以来,到 1972 年 Singer 和 Nicolson 提出了“流动镶嵌”模型,比较完满地解释了膜的各种功能。这一模型认为:膜的结构是以液态的脂质双分子层为基架,具有各种生理功能的内在蛋白质分子镶嵌在双层脂分子中间,不断的流动,如图 1.4 所示。

神经元膜厚约  $50\sim 80\text{\AA}$ ,构成双分子层的脂质主要是磷脂。每一个脂质分子由一个头部和两条尾巴组成,头部是可以溶于水的亲水基,尾巴是不溶于水的疏水基。膜的脂质结构是两个脂质分子的疏水部分尾尾相接,而亲水的两头形成膜的内侧和外侧。一般脂质所含的脂肪酸为 18 碳酸,脂肪酸链长约  $21\text{\AA}$ ,两个脂肪酸分子的非极化基构成的疏水层约  $42\text{\AA}$ ,疏水层与亲水层合在一起的膜的总厚度约  $70\text{\AA}$ 。脂质双分子层构成膜的骨架,而各种功能的膜蛋白

镶嵌在脂质分子的骨架上,而且是流动的。

包埋在类脂双分子层中的膜蛋白质称为内在蛋白质。由于有不同的生理功能,它们有着不

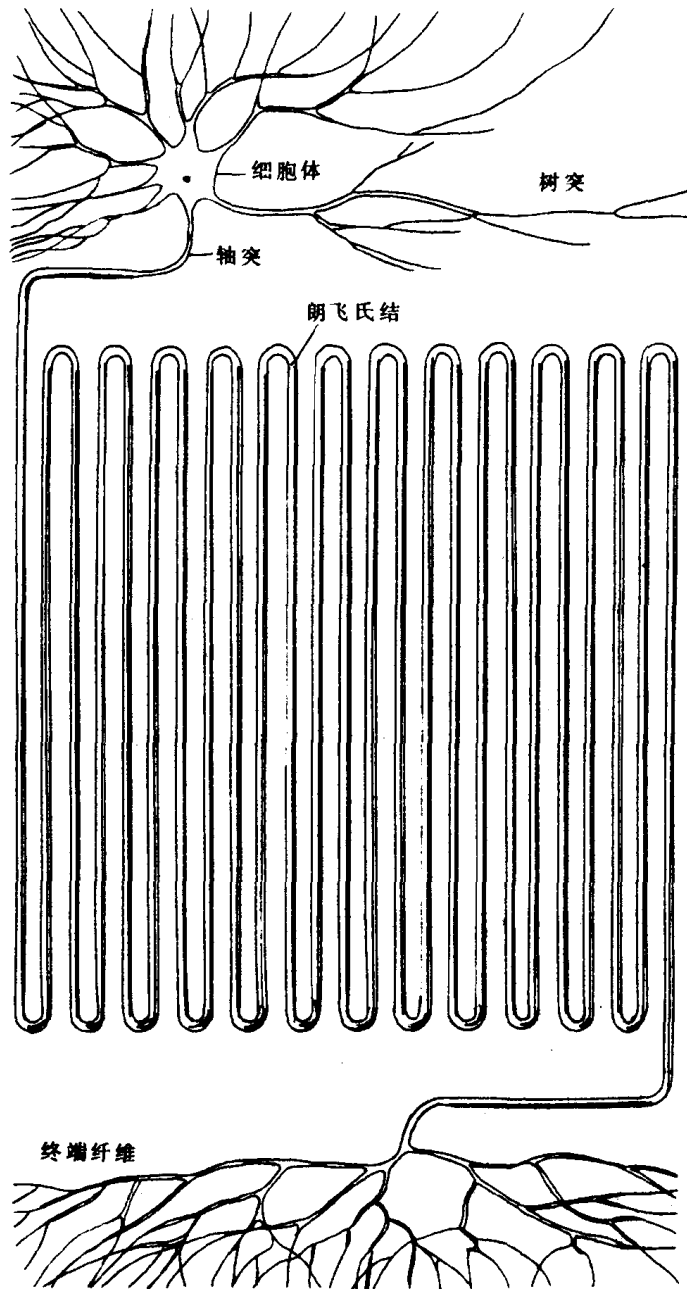


图 1.1 脊椎动物的典型神经元

脊椎动物的典型神经元能把神经冲动传递相当长的距离。在此描绘的神经元以及按比例描绘的该神经元的各部分皆被放大 250 倍。神经冲动起源于细胞体并沿着可能有一个或更多个分枝的轴突传布。为了绘图的目的而把轴突摺叠了起来,此轴突实际为 1cm 长。有些轴突长于 1m。轴突终端分枝可与 1000 多个其它神经元形成突触。大多数突触将一个神经元的轴突终端和在另一个神经元细胞体周围形成“树丛”的树突连接起来。这样图中围绕神经元的树突可接收来自几十、几百甚至几千个其它神经元的传入信号。有许多轴突,例如这个轴突,均被髓鞘所绝缘,髓鞘每隔一定距离被称为朗飞氏结的区域所中断。

同的结构。有的蛋白质贯穿整个脂质双分子层,两端露在膜的两侧;有的镶入膜内较浅,靠近膜的内侧或外侧。所有细胞的膜蛋白可以归纳成五类:泵蛋白、通道蛋白、受体蛋白、酶和结构蛋白

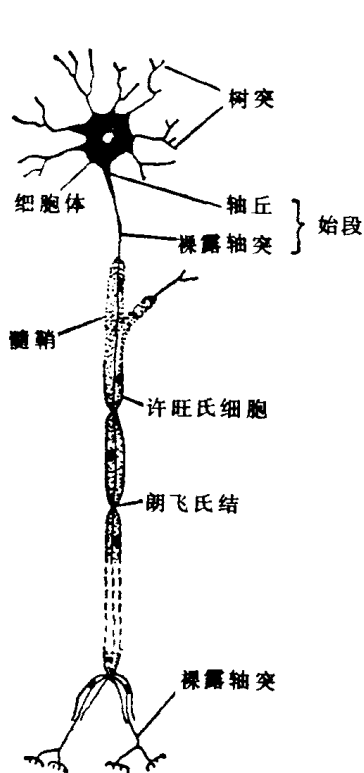


图 1.2 典型的运动神经元模式图(Davson, 1970)

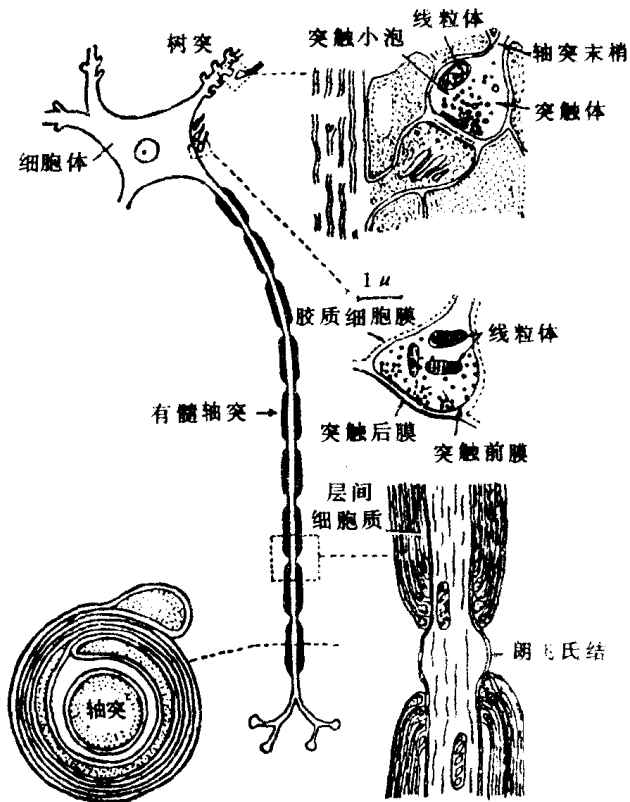


图 1.3 神经元的微细结构

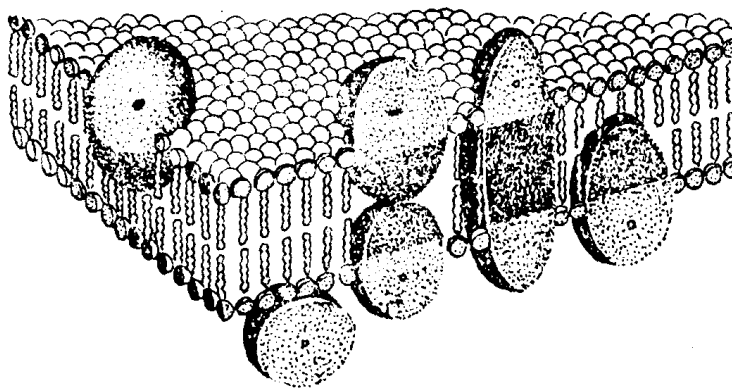


图 1.4 细胞膜的结构模式图(Capaldi, 1974)

白质。泵是靠消耗能量来作逆浓度梯度移动离子和别的分子,以维持膜的静息状态;通道蛋白提供特殊离子能通过膜的选择性通道,由于这种通道特性而决定了膜的兴奋状态;受体蛋白通过提供高度专一性和亲合力的结合位置来实现膜识别和结合许多类型的分子,完成信号传递和加工的功能;酶位于膜内或膜上来催化膜上的许多反应,完成信息传递和加工功能;结构蛋白质既居间连接细胞来组成组织器官,又有助于维持亚细胞结构。总之,这些膜蛋白质结构和构形的变化是神经信号的产生、传导、传递和加工的结构基础,因此对膜蛋白的研究是了解