



中国科学院研究生教学丛书



神经生物学纲要

徐 科 主编

科学出版社

中国科学院研究生教学丛书

神经生物学纲要

徐 科 主编

科学出版社

2000

内 容 简 介

本书由 10 余位神经生物学各领域的专家和学科带头人共同编写, 是一部既有较系统的神经生物学基础知识, 又能反映当代最新进展, 文字简洁、图文并茂的教材。全书共 14 部分, 内容包括神经系统结构、突触传递和信号传导、神经系统的发育、递质在脑内的分布及其功能通路、感觉器官、运动系统、脑的高级功能与行为、神经-内分泌-免疫系统的相互调节等。另外还介绍了分子生物学技术、影像技术在神经生物学中的应用。

本书可作为神经生物学硕士、博士研究生的教材, 对从事生理学及生物学其他相关专业的科研人员、大学师生等也有重要参考价值。

图书在版编目 (CIP) 数据

神经生物学纲要/徐科主编.-北京: 科学出版社, 2000. 1

(中国科学院研究生教学丛书)

ISBN 7-03-007397-5

I. 神… II. 徐… III. 神经-生物学 IV. R322.8

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (1999) 第 27363 号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

科地亚印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

2000 年 1 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2000 年 1 月第一次印刷 印张: 28

印数: 1—2 000 字数: 639 000

定价: 48.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈新欣〉)

《中国科学院研究生教学丛书》总编委员会名单

主 任 白春礼

副主任 余翔林 师昌绪 杨 乐 汪尔康
沈允钢 黄荣辉 叶朝辉 李 佩

委 员 朱清时 匡廷云 叶大年 冯克勤
冯玉琳 刘政凯 龚 立 侯建勤

《中国科学院研究生教学丛书》生物学科编委会成员名单

主 编 沈允钢

副主编 匡廷云

编 委 龚岳亭 施蕴瑜 王亚辉
林克椿 周培瑾

《神经生物学纲要》编写人员名单

主 编 徐 科

编 委 (以姓氏笔画为序)

吴建屏	李朝义	李葆明	陈宜张
周长福	贺 林	徐 科	梁之安
梅镇彤	董新文	蒋春雷	

《中国科学院研究生教学丛书》序

在 21 世纪曙光初露，中国科技、教育面临重大改革和蓬勃发展之际，《中国科学院研究生教学丛书》——这套凝聚了中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血的研究生教材面世了。相信这套丛书的出版，会在一定程度上缓解研究生教材不足的困难，对提高研究生教育质量将起到积极的推动作用。

21 世纪将是科学技术日新月异、迅猛发展的新世纪，科学技术将成为经济发展的最重要的资源和不竭的动力，成为经济和社会发展的首要推动力量。世界各国之间综合国力的竞争，实质上是科技实力的竞争。而一个国家科技实力的决定因素是它所拥有的科技人才的数量和质量。我国要想在 21 世纪顺利地实施“科教兴国”和“可持续发展”战略，实现邓小平同志规划的第三步战略目标——把我国建设成中等发达国家，关键在于培养造就一支数量宏大、素质优良、结构合理、有能力参与国际竞争与合作的科技大军。这是摆在我国高等教育面前的一项十分繁重而光荣的战略任务。

中国科学院作为我国自然科学与高新技术的综合研究与发展中心，在建院之初就明确了出成果出人才并举的办院宗旨，长期坚持走科研与教育相结合的道路，发挥了高级科技专家多、科研条件好、科研水平高的优势，结合科研工作，积极培养研究生；在出成果的同时，为国家培养了数以万计的研究生。当前，中国科学院正在按照江泽民同志关于中国科学院要努力建设好“三个基地”的指示，在建设具有国际先进水平的科学研究基地和促进高新技术产业发展基地的同时，加强研究生教育，努力建设好高级人才培养基地，在肩负起发展我国科学技术及促进高新技术产业发展重任的同时，为国家源源不断地培养、输送大批高级科技人才。

质量是研究生教育的生命，全面提高研究生培养质量是当前我国研究生教育的首要任务。研究生教材建设是提高研究生培养质量的一项重要基础性工作。由于各种原因，目前我国研究生教材的建设滞后于研究生教育的发展。为了改变这种情况，中国科学院组织了一批在科学前沿工作，同时又具有相当教学经验的科学家撰写研究生教材，并以专项资金资助优秀的研究生教材的出版。希望通过数年努力，出版一套面向 21 世纪科技发展，体现中国科学院特色的高水平的研究生教学丛书。本丛书内容力求具有科学性、系统性和基础性，同时也兼顾前沿性，使阅读者不仅能获得相关学科的比较系统的科学基础知识，也能被引导进入当代科学研究的前沿。这套研究生教学

丛书，不仅适合于在校研究生学习使用，而且也可以作为高校教师和专业研究人员工作和学习的参考书。

“桃李不言，下自成蹊。”我相信，通过中国科学院一批科学家的辛勤耕耘，《中国科学院研究生教学丛书》将成为我国研究生教育园地的一丛鲜花，也将似润物春雨，滋养莘莘学子的心田，把他们引向科学的殿堂，不仅为科学院，而且也为全国研究生教育的发展作出重要贡献。

杨国祥

序

神经生物学（或神经科学）是近年来发展得极为迅速的一门学科，按照美国神经科学会所下的较有代表性的定义：“神经科学是为了了解神经系统内分子水平、细胞水平及细胞间的变化过程，以及这些过程在中枢功能控制系统内的整合作用而进行的研究。”这一定义一方面清楚地反映了这门学科正在向细胞和分子水平发展的重要趋势，另一方面也点明了神经系统活动的本质——整合性。一般来说，人们多半是在广泛的交叉学科的意义上来论述神经生物学的，它涵覆了所有层次（自分子生物学上达行为科学）与认识脑和神经系统有关的科学。

对脑和神经系统的研究源远流长。早在 2000 多年前，在古代中国和希腊，当时人们虽然并不认为精神和思维是脑的产物，但哲学家们已经开始思考精神的本质，以及精神、灵魂和肉体的关系。到了中世纪，许多人都同意精神来自大脑，但对它如何产生仍然一无所知。至 18 世纪末，人们认识到，脑可以区分为不同的部位，它们可能行使不同的功能；脑与躯体通过神经进行通讯。从 19 世纪起，对脑的研究逐渐开始从理性的推测转入实证。19 世纪中叶，实验心理学方法曾主导过对脑的研究。这种方法的特点是，把脑视为“黑箱”（blackbox），通过研究黑箱输入和输出的关系，演绎出黑箱内部的结构和运转过程。这种研究途径对神经系统功能的分析曾经起到重要的作用，色觉的三色性就是通过心理物理方法推断而得的。但是其基本困难在于，脑的复杂特性常常会使研究在某一阶段陷入困窘的境地：几种对立的假设都可以同样完好地解释所获得的研究结果，很难判断何者是正确的。因此，就总体而言，这类研究只能对脑的活动和工作方式提供粗线条的推测。

几乎与此同时，脑研究的一些先驱者们已经尝试插入脑这个黑箱。他们利用脑的某一特定部位因疾病和损伤受到破坏的病例观察其行为上的明显缺陷，从而获得了关于脑功能的重要信息。大脑中涉及语言的专门化区域（Broca 区和 Wernicke 区）的阐明是其中突出的例子。

对脑和神经系统的真正的实验性探索始于 19 世纪末叶。经过几个世纪漫长的历程，人们认识到，认识脑的主要途径应该是描绘神经系统的各种组件，搞清楚组件之间的相互联系，然后分析各部分如何工作，以及如何协同实现各种功能。这些内容构成了神经系统研究中两个最有传统的分支——神经解剖学和神经生理学。

20 世纪前期，在神经解剖学和神经生理学两方面都出现了一些划时代的进展。在神经解剖学方面，S. R. Cajal 提出了著名的神经元学说，确认神经元是神经系统构建的基本单元和信号单位。此外，他还提出了动态极化原理（电信号在神经元内自树突或胞体的接收部位流向轴突的触发区）和连接特异性原理（神经元间的连接是高度有序而特异的），在神经系统的研究历程中均有深远的意义。在 Cajal 研究的基础上，C. S. Sherrington 提出了神经元间突触的概念，在神经生理学方面，揭示了神经元传递信息的电信号和化学信号的双重信号系统。E. Adrian 发现了动作电位后，在神经冲动的发生

和传导机制以及突触的化学传递的理论的确立和完善方面，都出现了重要的进展。

自本世纪 50 年代起，神经解剖学和生理学的协同和交叉表现得日益明显，这两门学科在传统意义上的壁垒逐渐被打破。之后，随着化学传递成为研究的中心问题，神经化学和神经药理学开始崛起；其他学科也逐渐介入了对神经系统的研究。其中细胞生物学和分子生物学的急速发展对神经系统的研究产生了深远的影响，使人们对神经活动的了解逐渐进入到细胞和分子水平。围绕着同一主题（神经系统）的不同学科的交叉最终在 60 年代末导致一门统一的综合性学科——神经生物学（神经科学）的诞生。

如果以美国神经科学会的成立（1970 年）作为这门新学科诞生的标志，这近 30 年来其发展可以说是爆炸性的，新成果、新进展以令人眩目的速度不断涌现。按极粗略的估计，最近 30 年来关于神经系统的知识至少已有 70% ~ 80% 已得到更新，而新的分支又不断派生，神经生物学成了一个日益膨胀的庞大的信息库。

随着细胞生物学和分子生物学的崛起，神经科学家们正努力把对神经活动机制的研究迅速推向细胞和分子水平，这是神经生物学发展的主要趋势。我们已经看到，微电极细胞内记录和染色技术在单个神经元上把功能和结构紧密地联系了起来，同时也大大推动了对神经元之间联系模式的了解。由于免疫组织化学方法的应用，又有可能把神经元的功能与其神经递质的分析溶为一体。组织培养、细胞培养，以及组织薄片方法，使人们能把复杂的神经元回路还原成简单的单元进行分析。新的电生理技术（膜片钳位技术）和分子生物学方法（重组 DNA 技术等）使我们对神经信号发生、传递的基本单元——离子通道的结构、功能特性及运转方式的认知完全改观。对突触部位所发生的细胞和分子事件，如神经递质的合成、维持、释放及与受体的相互作用的研究，都取得了令人瞩目的进展。在脑的高级功能方面，研究也已深入到细胞和分子水平。对记忆的分子基础的了解已非往昔可同日而语。在基因水平上的新技术的发展（如基因转移、剔除技术）大大扩展了研究手段，拓展了研究思路，已经渗透到神经生物学的许多领域。对困扰人们已久的神经系统疾病的基因定位已经成功，在分子水平对某些疾病的致病原因的认识已大大深化。这 20 年来，大量细胞生物学家、分子生物学家，如 S. Brenner, F. Crick, G. S. Stent, M. Nirenberry 等进入了这一领域，而神经科学家也正在广泛地应用细胞、分子生物学技术。这两方面的力量汇合起来，卓有成效地把对脑的研究深入到了细胞和分子水平。

与上述趋势相呼应，从另一侧面人们又日益深刻地认识到脑活动的整合性。近年来，一些有远见的神经科学家特别强调要用整合的观点来研究脑。整合观点的涵义是多方面的。首先，神经活动是多侧面的，要认识这些不同的侧面，就需要多学科的研究途径。目前，许多实验室都装备有多种技术，不少科学家一身数任，熟悉多种方法，因而往往是几个不同侧面的工作同时在一个实验室里进行，甚至由同一个人完成。神经生物学家们已经清楚地认识到，任何单一方面的研究所能提供的资料在广度和深度上都有明显的局限性，只有多方面研究的配合，才能在更深的层次上揭示神经活动的本质。整合观点的另一层涵义是，对脑的活动的研究必须是多层次的。神经系统活动，不论是感觉、运动，还是脑的高级功能（如学习、记忆、情绪等）都有整体上的表现，而对这种表现的神经基础和机理的分析不可避免会涉及各种层次。这些不同层次的研究互相启示，互相推动。在低层次（细胞、分子水平）上的工作为较高层次的观察提供分析的基

础，而较高层次的观察又有助于引导低层次工作的方向和体现其功能意义。

神经生物学这些发展趋势反映了人们对这门学科的一个基本认识：对神经活动本质的了解需要还原到最基础的细胞和分子事件；与此同时，在研究中必须强调整合观点，这是由神经活动的内涵所决定的。这就是说，在脑研究中，必须把还原论的分析和综合性分析紧密地结合起来，才有可能使我们逐渐形成更深入、更全面的认识。

在神经生物学发展历程中，中国科学家在若干领域中作出了卓越的贡献。中国科学院上海生理研究所的研究人员在从事研究的同时，与上海脑研究所、第二军医大学等单位的同仁一起，从 80 年代起就为研究生开设了神经生物学的有关课程和讲座，最初内容集中于神经解剖学和神经生理学，之后逐渐扩展到其他领域，目的是为已经具备有关神经系统基本知识的研究生们提供神经生物学的一幅较全面的图景。在这些课程和讲座的基础上，各位专家在本书中努力按神经生物学发展的脉络，介绍了各主要领域的现代进展，以及必需的基础知识，因此本书适合广大的读者群。作者们在有关领域具有丰富的研究经验，对素材的组织、处理以及近年的发展趋势均有良好的把握，这是本书的特色。

近年来，国际上神经生物学的教程和专著接踵问世，国内也已有不少力作。本书希望以其特色在繁花似锦的神经生物学著作的百花园中能聊备一格，为推进中国的神经生物学研究略尽绵薄。

现在我们把这一共同劳动的结晶贡献给读者，并衷心期待来自各个方面的评论和指教。

杨雄里

1998 年 1 月戊寅春节

于中国科学院上海生理研究所

目 录

《中国科学院研究生教学丛书》序	路甬祥 (i)
序	杨雄里 (iii)
第一章 绪论	徐科、董新文 (1)
§ 1.1 神经系统的进化及其结构与功能概述	(1)
§ 1.2 神经组织	(16)
第二章 电信号在神经元的产生和传导	徐科 (50)
§ 2.1 生物电研究简史	(50)
§ 2.2 静息膜电位	(53)
§ 2.3 神经元膜的电学性质	(61)
§ 2.4 动作电位	(65)
§ 2.5 离子通道	(72)
§ 2.6 几种电压门控通道	(78)
§ 2.7 转运体	(83)
第三章 神经元间的信号传递——突触传递	徐科 (86)
§ 3.1 电突触和化学突触	(87)
§ 3.2 电突触的结构与功能	(87)
§ 3.3 化学突触——神经肌肉接头	(90)
§ 3.4 化学突触——乌贼巨突触	(99)
§ 3.5 中枢化学突触的整合功能	(104)
§ 3.6 递质及内源性活性物质	(109)
§ 3.7 受体	(113)
§ 3.8 信号跨膜转导	(117)
第四章 神经系统的发育	周长福 (123)
§ 4.1 脑的早期发育	(123)
§ 4.2 神经回路的构建	(135)
§ 4.3 神经回路的修饰	(147)
第五章 递质在脑内的分布及其功能通路	董新文 (154)
§ 5.1 递质及其化学通路的研究方法	(154)
§ 5.2 脑和脊髓中的胆碱能神经元系统	(173)
§ 5.3 脑内的单胺能神经元系统	(179)
§ 5.4 脑内的氨基酸能神经元系统	(194)
§ 5.5 一氧化氮 (NO) 神经元在脑内的分布	(202)
第六章 视觉	李朝义 (209)
§ 6.1 视觉神经科学的发展阶段	(209)

§ 6.2	视网膜	(211)
§ 6.3	视觉传入通路	(217)
§ 6.4	视网膜和外膝体神经元对视觉信息的加工	(219)
§ 6.5	视皮层	(223)
第七章	听觉	梁之安 (237)
§ 7.1	引言	(237)
§ 7.2	听觉系统的结构	(238)
§ 7.3	听觉的基本特性	(241)
§ 7.4	耳蜗的听觉过程和机理	(246)
§ 7.5	听觉信息的中枢处理	(252)
§ 7.6	听觉电生理	(254)
第八章	平衡体位感觉、嗅觉、味觉概要	梁之安 (261)
§ 8.1	平衡体位感觉	(261)
§ 8.2	嗅觉	(264)
§ 8.3	味觉	(266)
第九章	运动系统	吴建屏 (270)
§ 9.1	脑的运动系统	(270)
§ 9.2	肌肉、外周感受器、脊髓反射和行走运动	(275)
§ 9.3	大脑皮层的运动功能	(280)
第十章	基因、本能和情绪	梅镇彤 (288)
§ 10.1	基因与行为	(288)
§ 10.2	动机	(297)
§ 10.3	情绪的神经基础	(304)
第十一章	脑的高级功能	梅镇彤、李葆明 (312)
§ 11.1	学习和记忆	(312)
§ 11.2	大脑联合皮层与认知	(330)
§ 11.3	语言与语言障碍	(350)
第十二章	神经、内分泌与免疫系统的相互调节	蒋春雷、陈宜张 (363)
§ 12.1	引言	(363)
§ 12.2	神经、内分泌系统对免疫系统的调节作用	(365)
§ 12.3	免疫系统对神经、内分泌系统的调节作用	(374)
§ 12.4	神经、内分泌与免疫系统间相互调节的结构基础及其作用机制	(382)
附录 1	分子生物学技术在神经生物学研究中的应用	贺林 (393)
§ 1	原位杂交法及其应用	(393)
§ 2	用遗传工程法(克隆技术)研究离子通道	(394)
§ 3	转基因动物技术原理	(396)
§ 4	神经与精神性遗传疾病的基因定位、分离克隆与突变检测	(399)
§ 5	中枢神经系统肿瘤的基因治疗	(403)

附录 2 影像技术在神经生物学研究中的应用 李葆明 (407)

 § 1 计算机断层扫描术揭示大脑结构解剖..... (407)

 § 2 正电子发射断层扫描术揭示大脑活动的生物化学过程..... (409)

 § 3 磁共振成像技术揭示大脑结构与功能状态..... (411)

编后记..... 徐科 (414)

索引 (415)

第一章 绪 论

- § 1.1 神经系统的进化及其结构与功能概述
 - 1.1.1 神经系统是进化的产物
 - 1.1.2 神经元是神经系统的结构与功能单元
 - 1.1.3 神经系统活动的基本过程是反射
 - 1.1.4 脑的高级功能
 - 1.1.5 人的神经系统概述
 - 1.1.6 几种无脊椎动物的神经标本
- § 1.2 神经组织
 - 1.2.1 神经元
 - 1.2.2 神经胶质细胞

神经生物学 (Neurobiology) 是一门对神经系统进行生物学研究的综合性学科。对神经系统的研究原本是分散在生物学和医学的各有关分支学科内进行的。随着研究资料的大量积累和人们越加清楚地认识到神经系统在动物和人体活动中的特殊重要性, 各分支学科中先后分离出并形成了从不同角度、以不同的方法、在不同的水平研究神经系统的许多独立学科。如历史长一些的有神经解剖学、神经生理学、神经药理学和临床神经病学 (Clinical Neurology) 及精神病学等, 近些年来又出现了如神经遗传学、神经内分泌学、分子神经生物学和细胞神经生物学等新的学科。随着新研究技术的涌现和普及以及研究内容的相互交叉和渗透, 神经系统的研究正不断进入新的阶段。大致从 20 世纪 60 年代起, 开始了形成将研究神经系统的各领域学科综合起来的神经科学 (Neuroscience) 或神经生物学 (Neurobiology) 的进程, 人们制定共同研究纲领和成立神经科学会, 以推动神经系统的多学科的综合研究。在我国刊载神经科学研究的数种专门杂志也先后创刊, 并于 1997 年成立了全国性神经科学会。这些都显示着神经科学研究在我国的发展。

作为一门科学, 神经科学和神经生物学的定义在学者中间未必一致。但一般说来, 前者的范围要比后者的更广些, 即一般认为在神经科学中应包括临床神经学研究的有关内容, 但在神经生物学中则不一定如此。

§ 1.1 神经系统的进化及其结构与功能概述

细胞是动物和人体的结构单元。单细胞动物直接由周围环境摄取 O_2 和营养物质, 并将代谢废弃物排到环境中去以维持生存。但构成多细胞动物体的细胞则在进化中随数量的增加, 出现了结构分化和功能分工, 如腺细胞可分泌化学活性物质, 肌细胞获得了收缩能力, 神经细胞有了传导兴奋的功能等。这样一来, 机体中的每种细胞都对维持整个机体的生存有不可或缺的重要性, 而每种细胞则又只有在整个机体中方能得到维持自身生存的必要条件。在机体内由那些执行共同功能的细胞集成组织 (tissue), 如上皮组织、结缔组织、肌肉组织和神经组织。由多种组织形成具有特定功能的器官 (organ),

如司泵血的心脏、摄取 O_2 和排放 CO_2 的肺脏、消化食物与吸收营养物质的胃肠道、承担繁衍后代的生殖器官和排除可溶性代谢废弃物的肾脏等。一些器官为实现广泛和复杂的活动又在功能上或结构上联系起来结成器官系统 (organ system), 如心血管系统、呼吸系统、消化系统、内分泌系统、免疫系统、生殖系统、肌肉系统和神经系统等。这样一来, 体细胞 (除少数位于体表的细胞) 便不再与外环境直接接触和进行物质交换, 而是置身于较少变化的细胞外液, 即体液 (在高等动物可分为位于细胞间隙中的组织液, 流动在淋巴管中的淋巴液和流动在血管中的血液) 之中, 通过体液的中转进行物质交换。

通常把体液称为机体的内环境 (internal medium), 以区别于整个机体所处的外环境。于 1865 年首先将内环境概念引入生理学并指出内环境稳态 (homeostasis) 对动物和人体自由活动具有重要意义的是法国生理学家 Bernard。所谓内环境稳态即指内环境始终维持着动的平衡状态, 因为内环境必须将从外环境摄取的 O_2 和营养物质分送到位于机体各处的体细胞, 再将由各处体细胞送来的 CO_2 和代谢废弃物排放到外环境中去。还有, 外环境条件 (如温度、气压和大气成分等) 的不断变化也影响着内环境的稳态。随着进化水平的逐步提高, 机体对内环境稳态的需求也越加严格。这不仅表现在需维持稳态的范围的扩大 (如从变温动物进化到恒温动物), 也表现在容许波动范围的缩小 (如从冬眠动物到不冬眠的恒温动物)。这种内环境稳态的演化在人体发展到了顶点, 即人体的内环境稳态调节最为精密。

为了维持内环境的动态平衡, 机体必须随内与外环境的不断变化及时地协调体内各器官的功能活动, 将内环境持续地稳定在应有的水平上, 以保证所有体细胞的正常活动。机体内环境稳态的调节与维持首先是由内分泌系统和免疫系统通过体液实现的。但这两个系统的体液性调节又是在神经系统的协调下完成的。

很显然, 这种调节能力是有限度的。当内外环境发生剧烈变化而超出其调节能力时, 机体会受到损伤或导致死亡。于是动物在进化中又获得了认识、利用直至改造外部环境的能力, 如通过穴居、迁徙、洄游、造巢等行为活动 (behavioral activity), 以维持自身的生存和发展。行为活动也是在人类发展到了顶点。人在深入认识内与外部环境的基础上大规模改造着环境, 使世界变了样。如果说机体的体液性稳态调节是在神经系统的主导下通过内分泌系统和免疫系统实现的, 那么动物和人的行为活动便是由神经系统, 特别是脑的活动所主宰的。由此不难看出神经系统在维持动物和人的生存与发展中的重要性, 因为它们的功能是维持内环境稳定和主宰机体对外环境的适应。

1.1.1 神经系统是进化的产物

通常将动物界 (Animal Kingdom) 分成原生 (单细胞) 动物亚界 (Subkingdom Protozoa)。和后生 (多细胞) 动物亚界 (Subkingdom Metazoa)。在多细胞动物中最低等的海绵动物 (sponges) 体中尚无典型的神经细胞出现。

弥散神经系统

一般认为, 原始神经元 (protoneuron), 即具有能对刺激给出兴奋反应的细胞, 最早

出现在比海绵动物稍高等的腔肠动物（Coelenterata）。在它们（如海葵）体内分化出来的少数原始神经元分散在体壁各处，由突起相互交叉连接成网状，故称弥散神经系统（diffuse nervous system）。原始神经元的功能是将受到刺激而产生的兴奋通过神经网络弥散地传送到肌细胞引起收缩。这种神经系统的兴奋传导通常是衰减式的，突触传递是双向的。

水母和水螅等属腔肠动物，它们的身体呈袋状，由内与外层细胞构成。相邻细胞间由缝隙连接紧密地连在一起，形成上皮组织。在内与外层上皮间夹着非细胞的中胶质层。体腔内无脏器。在体壁的上皮细胞中已有带突起的神经细胞和具有收缩功能的肌细胞分化出来。神经细胞分散在体内各处，交织成网，因此这种神经系统也称网状神经系统（图 1-1A）。

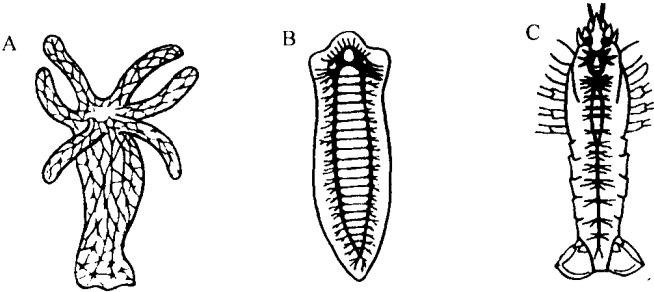


图 1-1
水螅的弥散神经系统（A）；涡虫的梯状神经系统（B）；螯虾的节状神经系统（C）示意图

在高等腔肠动物的神经系统中已有由双极神经细胞构成的快传导神经网络和由多种神经细胞构成的慢传导神经网络的出现，这是因为双极神经细胞较大和突起较长。

神经细胞的进化过程可形象地示于图 1-2，即首先在上皮性细胞中出现了对外刺激较为敏感又能给出机械反应的细胞，这是一种感受和反应尚未分化的细胞（A）。此细胞的一部分进而获得了收缩特性，形成了未分化的肌细胞（B，见于海绵动物）。接着又

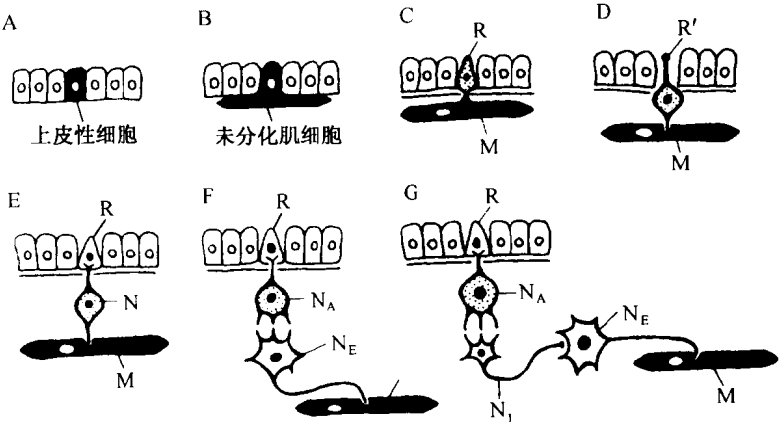


图 1-2 神经细胞进化过程示意图（说明见正文）

出现了感受细胞 (R) 与肌细胞 (M) 的分化 (C, 见于低等腔肠动物), 而后在感受细胞形成了具有传导性部分 (D), 进而又出现了感受细胞 (R) 与传导细胞的分离, 后者即神经细胞 (N) (E, 见于高等腔肠动物); 进一步又分化出了向中传导的感觉神经细胞 (N_A) 和支配肌细胞的运动神经细胞 (N_E) (F); 最后, 在感觉与运动神经元细胞出现了数量不等的中间神经细胞 (N_I), 即有神经中枢的出现 (G)。

集中神经系统

在进化过程中随着体细胞数的增加和分化的加速, 原始神经元在发展成可发生和传导全或无式电信号的神经元 (neuron) 的同时, 数目也逐渐增多。无脊椎动物体中的神经元数由数百增至数千, 多至 10 万左右, 并集合起来形成神经节 (ganglion)。节内神经元伸到节外的突起也集成束, 即形成神经干, 分布到机体各处。这种神经元集中化了的神经系统称集中神经系统 (concentrated nervous system)。

(1) 节状神经系统 在集中神经系统中, 神经元只集成若干神经节的称节状神经系统 (ganglionic nervous system)。因为多种无脊椎动物的节状神经系统都位于腹侧和呈链状而被称为腹神经索 (abdominal nerve cord)。随着动物的头与尾部的分化, 增大了的头神经节又被特称为脑神经节或脑 (图 1-1C)。在节状神经系统的集合中又出现了构成神经系统的另一种细胞成分, 即神经胶质细胞 (glial cell), 通常认为它们是一类不直接参与信号传递和信号处理活动, 只对神经元起支持、隔离和营养等作用的细胞。

(2) 管状神经系统 这是集中神经系统的更高级类型。这是在个体发生中由外胚叶的神经板封闭围成的神经管 (neural tube) 发育而成的神经系统, 首见于低等的脊索动物 (如文昌鱼)。管状神经系统 (tubular nervous system) 位于机体背侧中线。文昌鱼的神经管的前端只是略有膨大, 称脑泡 (cerebral vesicle), 接在其后的神经管段比较均匀, 在每体节只发出 1 条背根。最低等的脊椎动物 (如圆口类的七鳃鳗) 的神经系统已在脑泡的基础上分化出端脑 (telencephalon)、间脑 (diencephalon)、中脑 (mesencephalon)、小脑 (cerebellum) 和菱脑 (rhombencephalon) 五个部分。鱼类的神经系统又进一步完善, 分化出端脑、间脑、中脑、小脑和延髓 (medulla oblongata), 并且脑轴开始在中脑与其以上部分之间形成屈曲。这种屈曲在人脑最为显著, 达 90° 。脑轴屈曲的出现是进化的表现。两栖类 (如蛙) 端脑的表层更加发展, 特别是形成了原始皮层, 即有了古、旧和新皮层结构的萌芽。爬行类动物的端脑上形成了皮层结构和出现了视觉、体感觉和听觉系统投射区, 其基底神经核也有了进一步分化。鸟类开始有恒定的体温, 脑的体积进一步增大, 出现了较发达的大脑两半球, 特别是发达的视叶和小脑。哺乳动物具有高度发达的神经系统, 不只脑容积进一步增大, 特别是大脑皮层中的新皮层面积的扩大和加厚, 出现了沟和回的结构, 其基底神经核也更加分化与发展。至于神经管的管腔, 则在进化中形成了脑室和脊髓中央管, 其中有脑脊液循环。这又进一步地保证了神经系统内环境的稳态。

在管状神经系统的脑部进化中, 端脑、间脑、中脑、小脑和延脑虽都有逐步集中和增大, 但更为重要的是覆盖在大脑两半球表面的大脑皮层的出现和发展。高等哺乳动物的大脑皮层虽已有了相当程度的发展, 但人的大脑皮层不但面积大而厚, 其分化程度也远超过动物脑的。具有最为发达的大脑皮层的人脑是自然界在地球上创造出的功能最高