

21

世纪

高等医学院校教材

张守信
金连弘 主编

神经生物学



科学出版社

21 世纪高等医学院校教材

神经生物学

张守信 金连弘 主编

科学出版社

2002

内 容 简 介

神经生物学是近年来发展十分迅速的新兴的边缘学科,已成为生命科学中十分重要的前沿学科。本书是一本专著性教材,分绪论、细胞分子生物学、运动控制系统、感觉系统、中枢系统、神经元的可塑性 6 篇,共 28 章,从分子水平到整体水平,系统介绍了神经生物学领域的基础知识和最新进展,内容丰富翔实,书中有近 400 幅图,图文并茂。

本书可作为高等医学院校研究生教材、七年制学生教材及本科生教材,也可供相关科研工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

神经生物学/张守信,金连弘主编. —北京:科学出版社,2002. 6
(21 世纪高等医学院校教材)

ISBN 7-03-009773-4

I. 神… II. ①张… ②金… III. 人体生理学:神经生理学-
医学院校-教材 IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 063365 号

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>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2002 年 6 月第 一 版 开本:850×1168 1/16

2002 年 6 月第一次印刷 印张:38 1/2

印数:1—4 000 字数:806 000

定价:49.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

《神经生物学》编写人员

主 编 张守信 金连弘

副主编 方秀斌 徐群渊 黎昭洪 章静波

编 者 (按姓氏笔画排序)

马 春 哈尔滨医科大学神经生物学教研室(哈尔滨,150086)

方秀斌 中国医科大学神经生物学教研室(沈阳,110001)

王 惠 中国协和医科大学基础医学研究所(北京,100005)

王德生 哈尔滨医科大学第一临床医学院神经病学教研室(哈尔滨,150040)

孙 伟 哈尔滨医科大学第一临床医学院神经病学教研室(哈尔滨,150040)

汤 颖 哈尔滨医科大学第一临床医学院神经病学教研室(哈尔滨,150040)

汤凤彩 哈尔滨医科大学神经生物学教研室(哈尔滨,150086)

初国良 中山医科大学解剖学教研室(广州,510080)

吴树亮 哈尔滨医科大学神经生物学教研室(哈尔滨,150086)

张卫光 北京医科大学解剖学教研室(北京,100083)

张凤蕴 哈尔滨医科大学免疫学教研室(哈尔滨,150086)

张守信 哈尔滨医科大学神经生物学教研室(哈尔滨,150086)

李 峰 中山医科大学解剖学教研室(广州,510080)

李玉荣 哈尔滨医科大学生理学教研室(哈尔滨,150086)

李菊香 北京医科大学解剖学教研室(北京,100083)

杜韵璜 暨南大学医学院解剖学教研室(广州,510632)

金连弘 哈尔滨医科大学组织胚胎学教研室(哈尔滨,150086)

姜延平 哈尔滨医科大学病理生理学教研室(哈尔滨,150086)

姜传涛 首都医科大学神经科学研究所(北京,100054)
姜重健 首都医科大学神经科学研究所(北京,100054)
赵 纲 哈尔滨医科大学病理学教研室(哈尔滨,150086)
徐满英 哈尔滨医科大学生理学教研室(哈尔滨,150086)
徐群渊 首都医科大学神经科学研究所(北京,100054)
宿宝贵 暨南大学医学院解剖学教研室(广州,510632)
章静波 中国协和医科大学基础医学研究所(北京,100005)
谭会兵 中国协和医科大学基础医学研究所(北京,100005)
黎昭洪 暨南大学医学院解剖学教研室(广州,510632)

前言

神经生物学是近年来迅速崛起的一门新兴的边缘科学,已成为生命科学中十分重要的前沿学科。它的真正兴起始于 20 世纪 80 年代,随着分子生物学在生命科学所有领域的广泛应用,神经生物学已完全冲破了以往各学科的分工和界限,正以空前的速度对神经系统的发生、发育、结构和功能,从分子、细胞、系统及整体的不同水平进行深入的综合研究。

20 世纪应该说是生物学时代,而 21 世纪则是信息时代和知识经济时代,而且也是生命科学时代。信息和知识经济的发展源于计算机技术的进展,而计算机技术又源于脑研究的进展。目前使用的二进制计算机就是模拟神经电传导的“全”或“无”的方式设计的。计算机的每一个 CPU 相当于一个神经元,CPU 和 CPU 之间构成复杂的网络,相互影响,相互作用,而实现高速复杂的运算和求解。这正如同神经元和神经元通过突触联系构成复杂的神经网络,通过多种局部神经回路和整体回路的相互作用,以实现对复杂的机体行为的调节。正是由于脑科学的发展和数理方法的应用以及人工神经网络的产生使得计算机计算处理能力显著提高,因而极大地促进了人工智能、自动化技术、机器人等技术的发展。因此可以说脑科学的基础研究直接或间接地对社会经济、生活、文化、医学、军事乃至政治都产生了深刻而巨大的影响。

作为神经生物学的核心部分的脑科学的发展仅是近几十年的事情。它的发源地在欧洲。但在第二次世界大战以后,美国急起直追,迅速赶上并超过了欧洲,无论在基础研究还是应用研究方面都居世界领先地位。美国几乎所有大学都设有神经生物学系,都有某些方面领先的项目和学术带头人。由于美国有大批高水平的乃至世界顶尖人才从事系统的神经科学研究,加上国家大量的经费投入,突破性的成果源源不断,日新月异。因而使得美国计算机技术(软件和硬件)、经济、军事以及其他的科学技术都获得了突飞猛进的发展。日本在 20 世纪 60 年代输送大量留学人员去美国学习和从事脑研究。这批人员回国后在 80 年代成为脑研究的骨干力量和带头人。政府也十分重视,投入大量的人力和财力,因此脑研究发展亦十分迅速,于 90 年代超过欧洲而跃居世界第二位。欧洲虽然被美国和日本超过,但毕竟是脑科学的发源地,研究基础十分雄厚,云集了大量的优秀或顶尖人才,在脑科学领域仍占有重要地位。

近 10 年来,虽然我国神经科学也获得了较大的发展。但与美国、日本和欧洲相比,差距很大,表现在人才缺乏和经费不足。可喜的是政府有关部门正在逐渐重视起来,增加了该领域的经费投入。一些高等院校或科研机构已成立神经生物学系、教研室或研究所,已经开设或准备开设神经生物学课程。但目前国内尚缺乏较为系统的神经生物学教材。为适应神经生物学的发展趋势,我校联合国内几所已开设神

经生物学课程的学校编写了这本专著型教材。目前世界最具代表性的神经生物学著作当推美国耶鲁大学心理学系神经科学教授 Gordon M. Shepherd 的“Neurobiology”(1983, 1988, 1994) 和美国纽约大学神经生物学及行为学系教授 Gary G. Matthews 的“Neurobiology-Molecules, Cells and System”(1988)。两本书的共同特点,都是以行为的神经基础为中心内容,全面系统地对机体的多种行为,从分子、细胞、神经回路的不同水平,对解剖组构和生理机能进行有机的综合性阐述。兼具广度和深度。此外,两本书亦各有特点。本书在编写过程中主要参考了这两本书,采长补短、兼容并蓄,并根据近几年的神经科学研究的新成果,对某些章节的内容做了适当的补充、延伸和拓宽。同时亦参考了最近几年国内出版的几本有关专著。

本书共分六篇 28 章,约 80 万字,插图 400 余幅。第一篇为绪论,包括神经生物学概论和神经系统的组构两章;第二篇为神经细胞分子生物学,共 8 章,主要叙述离子的跨膜流动,神经冲动传布及突触传递的分子生物学机制;第三篇为运动控制系统,共 5 章,主要介绍肌肉收缩的神经控制、脊髓和脑的运动控制机制、感觉和运动整合以及内脏的运动调控;第四篇感觉系统,共 6 章,重点阐述躯体感觉、视觉、听觉以及某些化学感觉传递和形成的分子生物学机制;第五篇中枢系统,包括中枢神经系统特征、摄食、交配、情绪、学习和记忆等 5 章;第六篇神经元可塑性,分两章,重点介绍神经元的发生和迁移,神经突起的生长和连接,以及同学习记忆有关的神经系统可塑性。本书可供高等学校医学专业、生物专业的学生、研究生作为教材使用,亦可作为神经科学工作者的参考书。

神经科学在经历了“脑的十年”之后,其发展势头是任何学科无与伦比的,新知识新信息浩如烟海。作为一个神经科学工作者,必须不断地学习,更新知识,以跟上时代发展的步伐。由于编者的知识水平所限,本书的编写难免出现错误和疏漏,恳请本学科及相关学科领域的前辈、同道及广大读者批评指正。

张守信

2002 年 1 月

目 录

第一篇 绪 论

第一章 神经生物学概论..... 3	五、膝腱反射的神经元是神经系统的一部分..... 7
一、膝腱反射的解剖..... 4	第二章 神经系统的组构..... 9
二、动作电位..... 4	一、神经系统的进化..... 9
三、突触传递..... 6	二、神经系统的发生..... 14
四、膝腱反射的分子生物学..... 6	

第二篇 细胞分子生物学

第三章 渗透平衡和细胞容积的维持..... 23	一、突触的分类..... 75
一、细胞内液和细胞外液..... 23	二、神经递质的释放和重摄取..... 81
二、细胞容积的维持..... 27	三、突触传递的调节..... 82
第四章 膜电位的起源..... 34	第八章 受体和突触后效应..... 83
一、膜电位:离子平衡..... 34	一、受体的分类..... 83
二、膜电位:离子稳态..... 42	二、直接门控的突触传递..... 85
第五章 动作电位的产生..... 54	三、间接门控的突触传递..... 85
一、动作电位..... 54	第九章 神经肌肉接点的突触传递..... 99
二、动作电位的引起..... 56	一、化学突触及电突触..... 99
三、动作电位的传导..... 57	二、化学突触的传递..... 99
四、影响动作电位传导速度的因素..... 58	第十章 中枢神经系统的突触传递..... 113
第六章 动作电位的离子学说..... 61	一、兴奋性突触与抑制性突触..... 113
一、动作电位钠学说的由来..... 61	二、兴奋性突触传递..... 113
二、电压钳实验..... 62	三、抑制性突触传递..... 120
三、膜片钳实验..... 64	四、Dale 原则..... 125
四、电压门控性通道及其分子生物学特性..... 67	五、神经肽类..... 125
第七章 突触的结构和功能..... 74	六、突触前抑制和易化..... 130
	七、神经整合..... 131

第三篇 运动控制系统

第十一章 肌肉收缩的神经控制..... 135	二、骨骼肌的结构..... 135
一、骨骼肌的兴奋——收缩偶联..... 135	三、收缩的控制..... 141

四、兴奋-收缩偶联的小结	144	二、脑干运动区	182
五、整块肌肉的收缩	144	三、皮质运动区	185
六、运动单位	145	四、基底节	191
七、收缩的机制	146	五、小脑	193
八、神经系统对肌张力的控制	148	六、脊髓下行运动传导束的组织结构	194
第十二章 脊髓运动机制	153	第十四章 感觉运动整合	198
一、分级结构运动支配的优势	153	一、反射性眼运动:前庭-眼反射	198
二、脊髓的结构	155	二、反射性眼运动:视动反射	207
三、支配肌肉长度和张力的反射	162	三、随意眼运动:眼跳	209
四、回缩反射:复杂的反射环路	171	第十五章 内脏神经系统	218
五、支配四肢运动的脊髓环路	174	一、内脏神经的中枢部	220
第十三章 脑的运动调控机制	181	二、内脏神经的周围部	240
一、位于脑干、中脑和前脑中的运动 调控中枢	181		

第四篇 感觉系统

第十六章 概述	265	一、视网膜节细胞在脑中的靶	323
一、感受器	265	二、视网膜传出在外侧膝状体的构筑	324
二、初级感觉神经元的感受野	266	三、外侧膝状体中的突触环路	326
三、侧向抑制	267	四、不同类型的节细胞投射脑的不同 部位	329
四、适应	271	五、第一视皮质的构筑	330
五、感受器的分类	271	六、视皮质神经元的感受野	332
第十七章 躯体感觉	273	七、第一视皮质中的颜色敏感神经元	335
一、躯体感觉感受器	273	八、高级视皮质区	338
二、脊髓躯体感觉传导束	276	九、非纹视皮质区的解剖学排列	339
三、脑中中继站	279	十、从第一视皮质区到第二视皮质区 的机能联系	340
四、丘脑	281	十一、视刺激运动的感知和分析	342
五、皮层躯体感觉区	281	第二十章 听觉和其他振动觉	346
六、皮层躯体感觉神经元的感受野	283	一、振动觉感受器:毛细胞	346
第十八章 视觉系统:视网膜	289	二、哺乳动物的耳	350
一、脊椎动物眼的构造	289	三、脑内的听觉系统	359
二、感光细胞的光反应	291	第二十一章 化学感觉	364
三、视网膜第二级细胞的光反应	303	一、嗅觉和味觉之间的差别	364
四、无长突细胞的光反应	309	二、嗅觉感受器细胞的化学转导	365
五、网间细胞	310	三、味觉感受器细胞的化学转导	377
六、视网膜节细胞的光反应	311		
七、颜色视觉	315		
第十九章 视觉系统:高级视觉加工	323		

四、味觉信息在脑中的加工 383

五、嗅觉信息在脑中的加工 386

第五篇 中枢系统

第二十二章 中枢系统的特征 397

一、神经内分泌环路 397

二、神经免疫环路 400

三、特异的递质系统 405

四、中枢状态环路 408

五、跨门类递质 412

六、递质及其受体的检测方法 412

第二十三章 生物节律 415

一、昼夜节律 415

二、无脊椎动物的昼夜节律 417

三、脊椎动物的昼夜节律 418

四、睡眠-觉醒 420

第二十四章 内脏脑 426

一、摄食 426

二、交配 445

第二十五章 情绪 461

一、简史 462

二、无脊椎动物和低等脊椎动物的情绪 462

三、哺乳动物的情绪 464

四、皮肤 471

五、情绪和动机 472

第二十六章 学习和记忆 474

一、学习和记忆的基本概念 474

二、学习和记忆的重要脑区 489

三、学习和记忆的神经机制 508

第六篇 神经元的可塑性

第二十七章 神经元发育 537

一、神经元的发生 537

二、神经元的迁移 546

三、突起长出 549

四、突触形成 563

第二十八章 突触可塑性 571

一、突触增强的短时程变化 571

二、突触增强的长时程变化 577

三、反射环路中的突触效能的修饰 586

四、灵长类动物中枢神经系统的反射可塑性 591

中英名词对照 599

第一篇 绪 论

第一章

神经生物学概论

本书是关于神经系统的一本专著。神经系统是协调机体其他器官的控制系统,为理解神经系统如何行使这一职能,学生们在学习神经生物学时必须掌握神经系统的解剖学、细胞生物学及生物化学等诸多方面的知识,为理解神经系统如何作为一个整体进行工作打下良好的基础。

学生们不仅要学习神经生物学家如何从事神经系统的研究,而且要学习他如何收集新的信息。虽然我们对神经系统已积累了很多新的知识,但未知的部分仍占很大比重。了解神经生物学家在研究过程中使用的科学工具有助于学生们跟上人类对人脑认识的前进步伐。我们不仅要了解神经系统的研究方法,同时要了解神经系统的组成以及神经元的结构和功能等许多重要知识。

作为一个分支学科和前沿学科,神经生物学不同于生物科学王国的其他大部分学科。以分子生物学为例,它是采用一套特殊的技术和方法,从分子水平来认识细胞的功能活动的一个生物学领域。一个从事酵母细胞研究的分子生物学家可以完全理解一个从事哺乳动物细胞研究的同事所做的工作。尽管二人所从事的研究在细节方面有所不同,但却应用相同的知识和方法。而神经生物学家却不同。一个神经生物学家可以是一个生物化学家、一个心理学家、一个解剖学家、一个行为学家或是一个分子生物学家,原因是他们从事的是神经系统这一最复杂、最神秘的器官系统的研究。一个学生或神经生物学工作者,在掌握神经系统的研究手段和方法后,还要掌握神经细胞及其相互作用的大量的相关知识。

与体内其他器官一样,神经系统由细胞组成,包括神经细胞(神经元)和支持细胞(胶质细胞)。大部分的神经生物学研究集中于神经系统的细胞如何分化并传递和加工信息。本书将在第二篇细胞神经生物学中叙述这方面的知识。

神经系统的两大主要功能是使机体在特定环境下产生运动应答(第三篇 运动系统)并收集环境中的信息(第四篇 感觉系统),位于二者之间的是神经系统的中枢部分(第五篇 中枢系统)。除了神经元的特性外,运动和感觉信息的加工还依靠细胞间联系的特异性。了解特定神经细胞释放产物的位置及摄取物质的来源对理解神经信息加工过程中各细胞的作用至关重要。因此,神经解剖学是神经生物学

的一个重要方面。本书对神经系统各部分进行描述时,将涉及相关的解剖知识。

最后,在第六篇叙述神经系统的可塑性。神经元的可塑性表现在胚胎的神经发育以及成年动物的学习和记忆等方面。

与其继续抽象地谈论神经生物学各种研究方法,不如举一个简单的例子,从不同的侧面对神经生物学进行说明。我们要分析的是一个众所周知的神经反射——髌腱反射。做髌腱反射时,被检查者采取坐位,将一条腿交叉放在另一条腿上,令大腿肌肉放松,检查者一只手放在位于上面的大腿上,用另一只手的掌缘迅速叩击髌腱。如果成功了,会引起小腿前伸,与此同时,放在大腿上的手可以感受到股四头肌的收缩。

髌腱反射是广为人知的反射,也是神经元联系最简单的反射之一(图 1-1-1)。叩击髌腱向下牵拉股四头肌,引发神经系统的工作。股四头肌的感觉神经元感受牵张的刺激,传入脊髓,位于脊髓的运动神经元接受信号后,发出冲动引起股四头肌的收缩,产生膝关节的反射性伸直。这个简单的反射弧体现了神经系统功能的普遍特性。

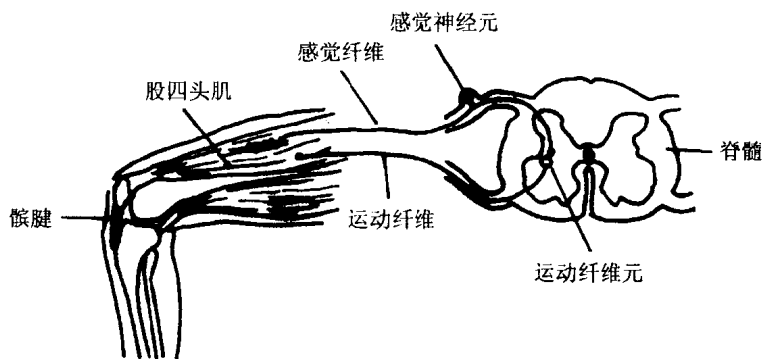


图 1-1-1 髌腱反射

一、髌腱反射的解剖

髌腱反射是最简单的反射,只包括两个神经元,即感觉神经元和运动神经元。感觉神经元在形态上属假单极神经元,其胞体位于脊神经节内,周围突组成脊神经的感觉纤维,分布于股四头肌,中枢突进入脊髓灰质与前角的运动神经元形成突触。运动神经元为多极神经元,其轴突经前根加入脊神经,分布至股四头肌(图 1-1-1)。

二、动作电位

神经系统必须能快速长距离地传递信息。如信息必须能从大象的脚趾传到脊

髓或由长颈鹿的大脑传到脊髓末端。为满足这一需要,神经元利用跨膜电梯度变化产生电信号,沿周围神经系统和中枢神经系统的传导通路传导。与其他细胞类似,神经元质膜内外存在电压差,细胞内较细胞外为负,这种电压差即为膜电位(见第四章)。虽然跨膜电压还不足 0.1V ,但它是神经系统功能的核心。信息正是以膜电位变化的形式进行传递和加工的。

膝腱反射中沿感觉神经纤维传递信息的电信号是什么呢?为回答这一问题,我们必须测量感觉神经元的膜电位。如图 1-1-2 所示:将一个极细的微电极置入感觉神经纤维内,把一电压表连接在细胞内微电极和细胞外相关点之间(图中 a 点和 b 点之间)。将微电极置于感觉神经元胞体外时,因 a、b 两点都在细胞外,不显示电压差(图 1-1-2),而将微电极插入感觉神经元内时,则显示 a、b 两点间的电压差,细胞外定为 0,细胞内为负,这也就是神经元的膜电位,约 -70mV 。

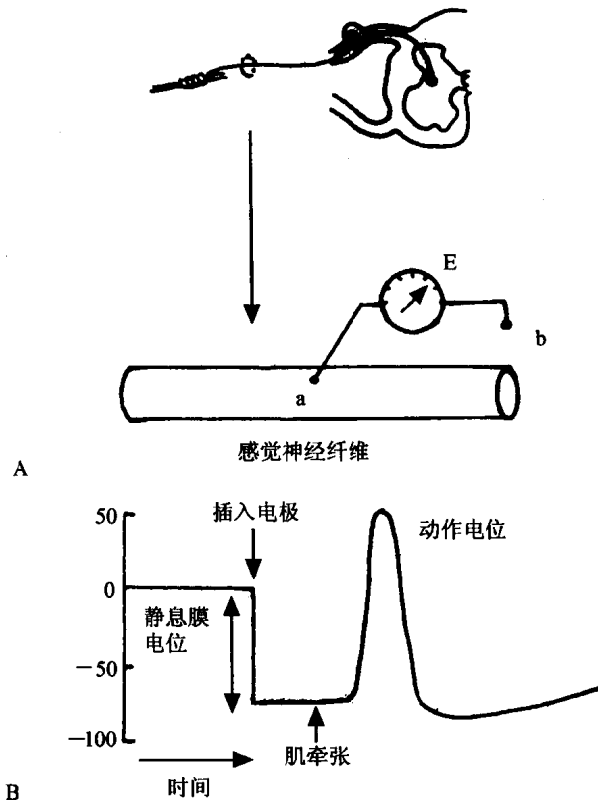


图 1-1-2 神经元的膜电位

只要感觉神经元不受肌肉牵拉的刺激,膜电位就保持在静息状态的水平。因此,未受到任何刺激的膜电位被称作细胞的静息电位。但当肌肉受到牵拉时,感觉神经元的膜电位就会经历一次动态变化,如图 1-1-2 所示:一段潜伏期后(长短取决于 a 点到肌肉的距离),膜电位发生一次迅速而短暂的变化,电压向正的方向移动,膜电位短时间逆转后又恢复到静息电位水平。这种膜电位短暂的跳跃称为动作电

位,它代表了神经系统内运载信息的长距离信号。

如果记录感觉神经纤维上各点的膜电位,我们会发现,从肌肉内的感觉神经纤维到脊髓中感觉神经元的突触前终末都存在动作电位。虽然与导线中的电流速度相比,动作电位的传导速度并不快,但作为生物过程而言,速度已相当可观了。以髌腱反射中受肌肉牵张刺激的感觉神经元为例,动作电位沿神经纤维传导的速度是 $50\sim 100\text{m/s}$ 。这样,信号到达脊髓大约需要 $10\sim 20\text{ms}$ 。当脊髓沿髌腱反射弧传出通路向股四头肌发出收缩命令时,在运动神经元轴突上也能观察到类似的动作电位。本书将从第二篇第五章开始叙述动作电位产生的电及化学原理。

三、突触传递

如前所述,动作电位是髌腱反射中沿感觉纤维和运动纤维传导的电信号。当信号至神经元末端而必须传递至下一个神经元时,信号有一中继过程,即通过一特殊结构——突触。突触可分为两类,即电突触和化学突触。两种突触的输入细胞(突触前细胞)与接受细胞(突触后细胞)的接触处都有特殊的膜结构。髌腱反射中感觉神经元和运动神经元间及运动神经元和肌细胞间的突触都是化学突触。

这类突触在信息传递时,突触前细胞产生动作电位,使其自身释放一种化学物质,即神经递质,弥散至突触间隙,改变突触后细胞的膜电位。电突触的信息传递比较简单,突触前细胞在动作电位期间产生膜电压变化,直接传递给突触后细胞,没有中间化学信号的活动。有关突触传递的机制将在第二篇叙述。

四、髌腱反射的分子生物学

与其他细胞一样,神经元的分子结构十分复杂。神经生物学的一个重要方面是了解这些分子成分是如何行使其机能的。以髌腱反射为例,许多不同的分子影响着信号传递的各个环节。为说明神经功能的分子生物学基础,我们将着重描述运动神经元和肌细胞间的突触——神经肌肉接头的信息传递。

一个动作电位到达突触终末,引起化学神经递质的释放,继而改变了突触后细胞的电活动。神经系统内任何突触处释放的神经递质都是重要的分子信息。事实上,大量的神经生物学研究都是致力于弄清神经环路中释放的神经递质,以解释环路工作的机制。在神经肌肉接头,运动神经元突触终末释放的神经递质是一种简单的有机分子——乙酰胆碱(ACh)。在突触后膜有识别这种递质的受体及离子通道,与其结合后,离子通道开放,离子流动,产生电位的变化。

特定神经元使用特定的神经递质,其证据是神经元内特定的神经递质合成酶的存在。可用免疫组化方法显示胆碱乙酰基转移酶(ChAT),从而证实哪些神经元可能释放ACh作为神经递质。这样的神经元称为胆碱能神经元,脊椎动物运动神经元就是此类神经元的代表。

化学递质从突触终末释放后,它的活动必须通过某种方式终止,否则,神经递

质的作用将持续存在,以致随后到达突触终末的动作电位引起释放的神经递质无法影响突触后细胞的活动。神经递质的活动一般以两种方式终止:①递质分子被周围的胶质细胞或突触前神经元清除;②神经递质经过化学降解变成无活性物质。在神经肌肉接头是利用第二种方式使运动神经元突触末端释放的 ACh 失活,即通过乙酰胆碱酯酶使 ACh 水解为乙酸和胆碱。

五、髌腱反射的神经元是神经系统的一部分

让我们再次回到髌腱反射上来。再把一条腿架到另一条腿上准备叩击髌腱引出反射。这一次令你的大腿肌肉紧张,把膝关节固定在屈的位置。此时叩击髌腱,股四头肌无反射性收缩,也无反射性伸膝。说明髌腱反射神经元受到神经系统其他部分的控制。从神经生物学的观点来看,运动功能的随意控制所涉及的神经环路是十分复杂的,许多机制目前尚未阐明。系统神经生物学的最终目的并非了解神经系统中单个神经元的功能(尽管分析单个神经元的行为在系统神经生物学中占有很重要的地位),而是了解神经元是如何组成一个更大的神经元环路。这些神经元环路间的相互作用是大脑行使复杂的感觉和运动功能的基础。

在图 1-1-2 中,我们看到髌腱反射是一种最简单的神经元环路,包括两种神经元,即感觉神经元和运动神经元,由一个简单突触连接起来。与特定肌肉相联系的运动神经元(在髌腱反射是股四头肌)也是许多其他脊髓环路的一部分,它们代表了神经系统控制肌肉收缩的惟一方式。因此,一块肌肉的任何活动,都是通过会聚于支配该肌肉的运动神经元的各种神经环路的协调来实现的。以股四头肌为例,运动神经元受到与运动有关的反射弧、与姿势和平衡控制有关的反射弧及任何与膝关节活动有关的反射弧的协同作用。

许多影响运动神经元的神经环路涉及脊髓的其他类型神经元,包括各种感觉神经元(含已提及的牵张感觉性神经元)和大量的脊髓中间神经元。中间神经元从其他神经元接受传入信号,再把信号传递给另外的神经元,感觉神经元接受外界刺激(如肌肉牵拉),而运动神经元则把信号传给非神经元性靶细胞(如肌细胞)。在中枢神经系统,绝大部分神经环路都包括中间神经元。

值得注意的是,运动神经元不仅把信息传递给肌肉,同时也传递给脊髓神经元,构成脊髓内环路。这种一个神经元接受信息传递给一个细胞,又从这个细胞接受信息的反馈现象在神经系统的神经环路中十分普遍。

脊髓的神经环路协调各种反射性运动,脊髓的反射活动又在大脑皮质等高级中枢的控制之下。随意控制运动的命令来自大脑皮质运动区,发出信号直接到达脊髓和脑干运动神经核。脑干神经元也发出信息到达脊髓环路。来自大脑皮质和脑干的命令又受到小脑和基底神经核的调节。

在本章中,我们运用简单的神经环路——髌腱反射概述了神经生物学家提出的神经系统如何工作的问题。即使是一个十分简单的神经环路,我们也需要了解关于环路中的细胞和分子等方面的知识,以及简单环路如何与神经系统整体配合等