

# 大鼠边缘系统的解剖

中国人民解放军第二军医大学



# 大鼠边缘系统的解剖

L. W. Hamilton 著

陈宜张 钱国桢 宋朝佑 译  
邢宝仁 王春安

## 译者说明

1. 本书根据 Hamilton, L. W. : Basic Limbic System Anatomy of the Rat, Plenum Press. N, Y, 1976 版翻译。书后原有文献以及著者及结构索引则未予译出。

2. 书中许多线条框图,用以表示边缘系统各脑区间的相互关系,颇有参考价值,全部印出。书中所用许多脑切面照相图,因复制原件不够清楚,不便制版。故另从 Krieg, J. F. R. & Klippel, R. A.: The Rat Brain: A Stereotaxic Atlas of the Forebrain and Lower Parts of the Brain Stem. Baltimore, Williams & Wilkins. 1963 年版中选出相应切片照相图代用,列于131—152页。在选图时虽曾对图中每个名词所指部位逐个反复核对,但个别部位仍可能与原图稍有出入。另外,有几张插图因所说明问题不多,未予印入,但仍保留图号。

3. 书中的图经绘图室及照相室的殷克军、刘萍、崔月郎等同志加工,谨致谢意。

4. 我们各方面水平很低,文中可能有不少缺点、错误。盼读者多加指正。

译者 1979 年 8 月

# 目 录

<b>第一章 神经解剖学研究简史</b> .....	1
一 早期的解剖学家 .....	1
二 廿世纪的进展 .....	4
三 理论的发展 .....	5
四 本书范围 .....	6
<b>第二章 神经解剖学的方法和名词学</b> .....	8
一 引言 .....	8
二 神经解剖学的方法 .....	9
三 大体观察 .....	11
四 显微观察 .....	11
(一) 细胞体的染色 .....	11
1. 高尔基氏染色 .....	11
2. 结晶紫染色 .....	12
(二) 纤维染色 .....	14
1. Luxol 兰 .....	14
2. 铁苏木素 .....	14
3. 银染色 .....	14
(三) 选择性纤维染色 .....	14
1. 溃变纤维的染色 .....	15
2. 组织化学方法 .....	19
3. 轴浆传送方法 .....	19
4. 电生理方法 .....	20
五 解剖学名词摘要 .....	22

<b>第三章 边缘系统的范围</b> .....	27
一 引言 .....	27
二 个体发生及种系发生 .....	30
(一)种系发生 .....	30
(二)个体发生 .....	32
三 结束语 .....	35
<b>第四章 边缘系统解剖的概貌</b> .....	37
一 引言 .....	37
二 海马 .....	38
三 下丘脑 .....	41
四 杏仁复合体 .....	43
五 嗅系统 .....	44
六 皮层结构 .....	46
七 与边缘系统有关的脑区 .....	47
(一)丘脑 .....	47
(二)被盖 .....	48
<b>第五章 穹窿系统及有关的海马连结</b> .....	50
一 引言 .....	50
二 组构准则 .....	51
三 背侧穹窿系统 .....	51
四 海马伞系统 .....	53
五 其他海马连结 .....	55
(一)与内嗅皮层的连结 .....	55
(二)海马内的联络性连结 .....	55
(三)海马连合 .....	56
1.腹侧海马连合 .....	56
2.背侧海马连合 .....	57
六 摘要 .....	58

<b>第六章 髓纹的连结及继</b>	60
一 引言	60
二 隔区成分	60
三 视前区成分	61
四 丘脑成分	63
五 杏仁成分	64
六 脚间核成分	64
七 继内侧部发出的投射	65
八 继外侧部发出的投射	65
九 摘要	67
<b>第七章 终纹、杏仁腹通路及有关杏仁连结</b>	69
一 引言	69
二 终纹的背侧成分	69
三 终纹的腹侧成分	71
四 腹侧离杏仁通路	71
五 嗅连结	72
六 摘要	73
<b>第八章 内侧前脑束及有关下丘脑连结</b>	75
一 引言	75
二 内侧前脑束中的下降纤维	75
三 内侧前脑束中的上升成分	77
四 摘要	78
<b>第九章 外侧嗅束、前连合和其他嗅连合</b>	80
一 引言	80
二 嗅觉感受	80
三 中枢嗅连结	82
(一) 前连合	83
(二) 外侧嗅束	83

(三)犁鼻系统 .....	85
三 摘要 .....	86
<b>第十章 边缘系统的皮层部分</b> .....	89
一 引言 .....	89
二 扣带皮层 .....	89
(一)局部解剖 .....	89
(二)扣带皮层的神经连结 .....	90
三 额皮层 .....	91
(一)局部解剖 .....	91
(二)额皮层的神经连结 .....	93
四 内嗅皮层 .....	95
(一)局部解剖 .....	95
(二)内嗅皮层的连结 .....	97
五 梨状皮层 .....	98
六 摘要 .....	98
<b>第十一章 边缘系统的组织化学定位</b> .....	100
一 引言 .....	100
二 单胺类 .....	101
(一)去甲肾上腺素能系统 .....	103
(二)5-羟色胺能系统 .....	106
(三)多巴胺能系统 .....	107
三 胆硷能系统 .....	108
四 摘要 .....	112
<b>第十二章 分析边缘系统功能的某些基本方法</b> .....	114
一 引言 .....	114
二 结构——功能问题 .....	117
(一)解剖特异性 .....	118
(二)行为特异性 .....	120

(三)解剖与行为特异性相结合 .....	122
三 药理学方法 .....	123
(一)模仿或加强神经递质作用的药物 .....	124
(二)阻断或耗竭某种递质的药物 .....	124
(三)作用的特异性 .....	125
四 种系发生方法 .....	126
五 个体发展方法 .....	128
六 结论 .....	129



# 第一章 神经解剖学研究简史

## 一、早期的解剖学家

有人说过，在人或许甚至在动物有一个解剖学上的本性 (Singer 1957)。解剖学的实践知识对有足动物可能非常有用，事实上，有些很早洞穴的壁画在描绘动物的粗糙图象时，用箭头指向心脏的部位。並不惊奇，心脏和脑是最常受到关心的两个器官——这两个器官代表被攻击时最易受伤的目标。或许因为这个共同的因素，象 Aristotle 这样的学者倾向于把这些器官看为是功能的对子，Aristotle 认为脑是冷却血液的冷却器。

正式有记载的解剖学研究至少要在公元前三世纪。第一个解剖人和动物的解剖学家(至少公开的)是 Herophilus (公元前 300~250)，他被称为解剖学之父。在他的解剖基础上，他将神经分成运动和感觉部分，並区别了小脑和大脑。最有影响的早期解剖学家大约在 450 年后出现，当 Galen (129—199) 写了两篇关于解剖学的论文，几个世纪以来成为不可辩驳的(或至少曾是不可辩驳的)依据。在这些重要出版物以后接着有一千多年，那时解剖学停止不前，甚至在衰退。这种不幸的情况存在整个黑暗时代，主要由于基督教观点认为精神是最重要的，而人体是不值得研究的结果。

解剖学研究方面的长期沉寂最后被 Vesalius (1514—1564) 打破，他被普遍认为是这个领域中历史上最重要的解剖学家。Vesalius 将 Galen 早期工作与新技术结合，强调正确和详细。虽然他重复了许多被 Galen 提出的错误的以及不正确的观点，但他的图画是卓越的，並且包含许多新贡献。

他对神经系统的处理一般说是有些粗糙，但是他对脑的处理是极好的：他的图画清楚地显示尾核、丘脑、终纹、穹窿、海马、四叠体以及上、中大脑脚。这样详细的程度，当考虑到他仅做过几个尸体，而且其中有几个已严重分解，或为了法律上的原因而急忙解剖的时候，特别使人感动。即使没有对人体解剖的限制，这些详细描述也使人感动，因为脑是非常柔软、血管特别丰富的组织，除非死后或不久即利用防腐技术保存，很快便要分解。

Vesalius 的工作揭开了解剖学继续发展的时期。当对人体解剖的态度开始完善，以及 Galen 的著作开始补充近代记录，脑的大体解剖描述成为十分详细。但是早期神经解剖学家体会到他们缺少许多知识，因为没有详细研究这复杂器官的结构。R. Hooke 早在 1665 年利用简单显微镜描述细胞结构。在下一个世纪初这显微镜被 Leeuwenhook 改进了，到 1850 年，细胞的重要性被认识，所谓细胞学说被普遍接受。虽然显微镜担负了在确定许多器官系统的详细解剖上的重大发展，但脑组织似乎特别难研究——脑组织薄片只显示均匀、透明、灰色小点，而实际上并未得到任何脑的显微结构知识。

在神经解剖研究中最重要里程碑之一是组织学技术的发展，它使有可能研究组织的显微结构。所有染色技术都被试过，并借较粗糙的显微镜的帮助，使神经系统基本特征之一清楚了，即它是由较长的原生质纤维组成。这个观察有时引起很剧烈的争论，究竟这些纤维代表部分连续的原生质块，还是彼此相间隔的分离的细胞单位。争论中主要的手是 S. Ramón y Cajal 和 C. Golgi。Golgi 主张神经系统是原生质合胞体。这个看来简单的结构问题一直不能回答，直到更好的染色技术建立。适相反，Golgi 在 19 世纪 70 年代发展

了一个重大改进的染色技术，让 Cajal 显示神经系统是由分离的单位即神经元组成。1906 年这两人分享了因创立神经元学说贡献的奖金。这样不到 100 年前关于中枢神经系统单位的基本知识成为有用了。从这个发展中可以看到，我们现在的关于神经系统的知识是 20 世纪神经解剖学家推论和辛勤劳动的贡献。

企图将脑的大体解剖特征系统化，也是在显微水平进展的同时。1878 年法国医生 P. P. Broca 描述一组位置在皮层外套内侧面、解剖上相关的结构。这些结构——胼胝下区、穹窿回(包括扣带回和钩回)和旁海马回——形成一环状(边缘)围着脑皮层外套内缘，这一观察使 Broca 总称这些结构为边缘叶(图 1—1)。

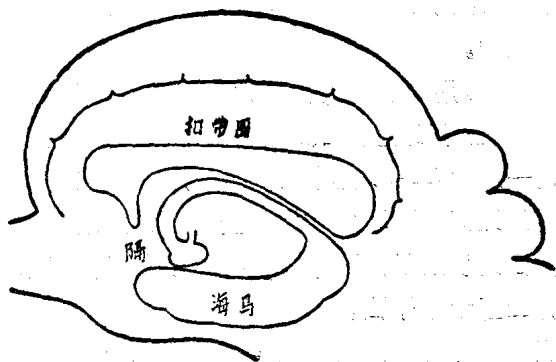


图 1—1 图中显示一组环状结构 Broca 称为边缘叶(扣带回，隔，海马)

必须指出 Kölliker 在 1870 年已经描述过这些相同结构称之 rhincephalon。“rhincephalon”这名词意思嗅的脑，因看到这些结构是在嗅结构邻近部位。这样有两个通常使用的名词，一个表示结构，另一个表示其推想的功能。

## 二、廿世纪的进展

在世纪交替时，两个美国神经解剖学家做了显微镜发明以来研究脑的最重要的技术进展。Horsely 和 Clark (1908) 发展了一种在机体整体上进行脑结构定位的精确方法。这种方法限定使用一个立体的装置，将机体的脑放在一组三向座标中。这仪器固定机体的头，通常用非常合适的钢杆插入耳的骨性管道，并用通常设计切合于上门齿背部的牙床夹（参看 1—2 图）。颅骨的大小及脑在颅内位置的范围，在某种成年动物中近乎不变，因此有可能在这组座标中对任何结构定位。这种定位方法利用下述有关三个平面。

1. 水平面(H)用来确定某结构的高度。标准地，零点是耳中线（即直接经过两耳之间的线），所有在这平面上的距离是正号，在其下面的是负号。这平面的角度可根据所插杆的高度而变动。

2. 侧面(L)用以确定结构离开脑中线（或正中矢状面）的距离，当然一组平面包括脑的左半侧，而另一组包括右半侧。

3. 前一后面(A-P)也称冠状面，用以确定结构到耳中线的前或后的距离，这耳中线便典型的作为这组平面的零点。耳中线前面给以正号，耳中线之后给以负号。不论侧面和前一后面都垂直于水平面。

这组座标能精确地对任何一点作正确定位，例如  $H = +1.5\text{mm}$ ， $L = 0.8\text{mm}$ ， $AP = -2.0\text{mm}$  确定一点在两耳之中点上方 1.5mm；外侧 0.8mm；后面 2.0mm。在这座标系统中根据实验定位的脑染色切片，可以建立立体图谱，便于在脑特定区域做外科手术损坏或刺激。

随着立体定位仪建立后约 30 年间神经解剖学家用这方法研究大动物的解剖（如狗、猫和猴），而心理学家用较小

的和变异较少的（由于选择性繁殖）大鼠研究行为变化。直到1939年这些方法结合起来，Clark (1939) 改进 Horsely-Clark 装置，用于大鼠。差不多立即 Hetherington 和 Ranson (1940) 用这立体定位方法，在下丘脑内达到高度定位损伤，而证实了损伤脑的基部引起的增生和肥大是由于损伤下丘脑的一小部分—腹内侧核。将立体定位仪用于大鼠和差不多立即发表一篇文章表示了利用这种技术对行为——解剖研究的能力，为我们今后迅速增进关于行为和解剖之间关系的知识铺平道路。

### 三、理论的发展

为了说明本书的方向，我们必须追溯历史发展的另一条在行为—解剖研究领域利用切除方法的路线。切除方法的理论是损伤神经系统的特定区域，然后确定所失去的功能。沿着这条线的卓越的努力之一是 K. Lashley (如1905) 一系列经典研究。他花费30多年，企图确定记忆的位置。这些实验包含了较为粗糙的技术，在测验动物对特定工作的记忆之前将大块皮层切除。这些实验结果比较令人信服的显示没有一个大脑皮层区对学习和记忆是特别重要的。这一发现起了双重作用，减少了对皮层重要性的推测，而认为（由于忽视）皮层下的结构可能比以前想象的更重要。

大约在 Lashley 进行他的一系列实验的同时，其他方面的发展更增加了对研究皮层下结构的兴趣。从解剖学的研究逐渐清楚了这些皮层下结构与嗅球的关系，不象以前认为的显著(如 Herrick 1933; Pribram 和 Kruger 1954)。此外临床观察表明，它们包含在情绪行为中，比以前认为的更明显了，这种发现使 Papez 推测“…下丘脑、丘脑前核、扣带回、海马以及它们之间的联系组成协调机制，可以产生中枢情绪的

机能……” (1937, 744 页)。差不多在 Papez 发表大批关于皮层下结构在情绪行为方面的重要的推论文章时, Klüver 和 Bucy (1938) 描述一系列实验。在猴作广泛前额叶切除术, 损伤皮层下结构, 随着这种损伤在行为上引起极大的变化, 包括显著的情绪方式, 怕和进攻反应都消失或大为减弱。这些实验性和理论性的文章引起了对皮层下结构与情绪行为之间相互关系的关心高潮。嗅脑这个名词逐渐被边缘叶这个描述的名词所替代。

然后在 19 世纪 30 年代后期发生了关于研究脑与行为之间相互关系的观念的集中。结合解剖技术的进展, 将这些技术应用到行为研究, 体现所谓高级行为可以在皮层下, 而不是皮层结构的控制下。揭开了生理心理学新领域的发展时期, 去详细研究控制行为的神经机制。

#### 四、本书范围

本书在对解剖学的论述上与经典的论述不同, 由于这是直接针对心理学的学生, 而不是医学院的学生。因此脊髓和小脑与感觉和运动系统有关的明确的解剖将不叙述。脑干与生命机能(如呼吸、心律等)之间的相互关系也不叙述。皮层的直接感觉投射区和运动区以及丘脑的解剖仅是根据需要广泛总结, 所有这些通路已有其他方面予以详述, 特别是人体解剖学(见 Crosby、Humphrey 和 Lauer 1962; Ranson 和 Clark 1959; Truex 1969)。

本书的论述将是生理心理学家最经常考虑的这些区域之间解剖上的相互关系, 也就是这些区域包含在控制调节行为、生殖行为、情绪行为以及学习和记忆中的。特别将叙述的是经典确定的边缘系统结构、嗅觉系统、下丘脑、一部分丘脑和一部分中脑之间的相互关系。

解剖的描述将根据大鼠脑，因为大鼠是生理心理学家进行大多数实验最常选择的对象。不幸的是它不是神经解剖学家选择的传统的对象（因为脑子小），但近年来利用大鼠做研究已在增加，以致本书对这些区域的详细叙述有利于实验文献。

本书中所用照片是以结晶紫染色切片为照相负片，因此这个方法的结果，没有染出的纤维在最后显示暗的。

（钱国桢 译）

## 第二章 神经解剖学的方法和名词学

### 一、引言

神经解剖学的研究既是分类中的描述系统，同时又是科学研究的动力领域。可能有很多理由给脑组织的(起始)精细的变异以适当的名称和描述，这不只是人们的古老的嗜好，给他环境中的事物命名和分类。但在人们环境中较少有如脑那样广泛命名和分类。因此可以提问这样注重的理由。

当从历史角度(参看第一章)来看，从事这样冗长的描述脑结构工作的主要动力，在于体现这器官控制通常十分复杂的行为。由于这个目的，脑的研究与研究其任何复杂和奇怪的机器略有不同。观察者不得不问：它做什么和它如何合在一起。

对第一个问题的回答，需了解自然界最广宽的实验的动力——将自由安排的机体放在一个经常变化和潜伏着危险的环境中。对第二个问题的回答，需了解几十亿单位的错综关系，每一个与数千之多的其他单位相互连接的复杂状态。十分明显，这些问题不能详细回答，即使一般回答，便给科学研究领域提供最有兴趣的题目。

几乎每一个神经学家都曾怀着希望可将脑区分为独立的单位，每个单位控制一种特殊机能。这种错误概念的努力在定位工具改进后用于大鼠(Clark, 1939)以前的那些年代差不多达到流程度。新技术似乎对这并无特殊性的问题供提了一个回答，它曾使早期用切除方法的研究感到为难。但这方法所能进行的小范围电损伤并未解决这问题。也不是对中枢神经系统用药物化合物或用假刺激和记录技术所能达到。



研究者仍然面对两个长期的问题：似乎没有一种个别行为被脑的一个简单的区域完全控制和没有一个脑的个别的区域只包含在一种行为内。虽然这一对问题起保证在神经科学中存在着研究题目的作用，它使企图描述行为与被认为控制这行为的器官之间相互关系导致失败。

对这两个问题有两种系统的方法，用来确定行与为脑之间相互关系。其一是造成特殊形式的脑损伤和估计这损伤在所有可能的行为方式、生理机能和感觉能力上的影响。完成这实验后可选择脑的一个新的地点，将这过程重复。第二种方法选择一特殊行为，和分析使各可能的脑区损伤时对它的影响。完成这实验后，可选择一新的行为将试验再重复。这两种方法将测验大多数从事研究者的耐性，并且两者的效率都不高。因此方法曾被调整，任何研究者常对几个不同的行为或不同的脑区感兴趣。

虽将提出一完整的结构与机能的论文，但在解剖和行为两方面都有很多空隙，不允许达到这目的。所以本书目的主要提供一解剖联系的总结，稍稍涉及一些机能。完善地了解和评价解剖联系是神经解剖方法和被研究者应用于这领域的名词学的知识。

## 二、神经解剖学的方法

近代的神经解剖的研究是一非常复杂和多方面的科学，它依赖于定理、名词学、技术、有时还有一点想象等的结合。详细讨论这些方法和仪器以及说明其应用，将超出本书的范围和作者的专长，但一般地评述一下有效方法的范围和理论，将是有益的。随后将看到有一些变更的方法，特别适用于可能产生的特定的研究题目。标准方法的经验可以从不同来源获得，包括 Drury 和 Wallington (1967) 和 Wolf (1971)。