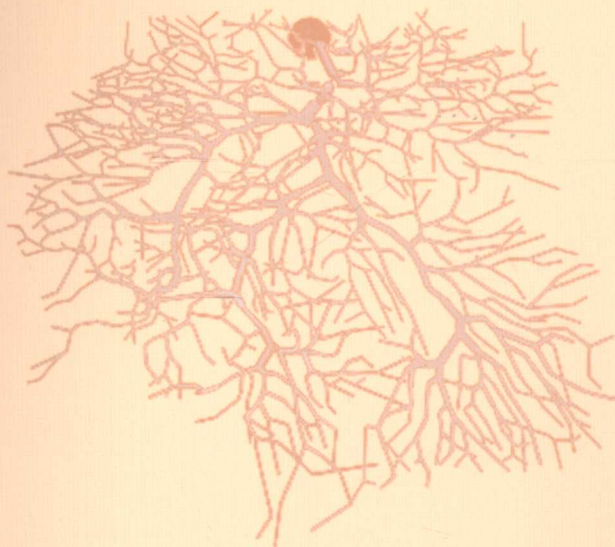


“十一五”国家重点图书 中国科学技术大学 **精品** 教材

神经生物学

► 阮迪云 主编



中国科学技术大学出版社



中国科学技术大学精品教材

神经生物学

SHENJING SHENGWUXUE

阮迪云 主编



中国科学技术大学出版社

内 容 简 介

本书是为庆祝中国科学技术大学五十周年校庆而出版的精品教材。全书分为神经信号的产生和传递、神经系统的发育、感觉神经和运动系统、脑的高级功能和行为四大部分,还增加了神经生物学研究技术与方法一章。本书从分子和细胞水平到认知神经科学和行为,比较系统地介绍了神经生物学的基本内容及最新进展,并着重介绍了一些新的研究技术和方法。

本书内容丰富,重点突出。可供高等院校神经生物学和生物物理专业本科生或研究生教材,也可供生物学、医学和药学专业学生或临床医生参考。

图书在版编目(CIP)数据

神经生物学/阮迪云主编. —合肥:中国科学技术大学出版社,2008.10
(中国科学技术大学精品教材)
“十一五”国家重点图书
安徽省高等学校“十一五”省级规划教材
ISBN 978-7-312-02311-8

I. 神… II. 阮… III. 人体生理学:神经生物学—高等学校—教材
IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 1151611 号

中国科学技术大学出版社出版发行

安徽省合肥市金寨路 96 号,230026

网址 <http://press.ustc.edu.cn>

中国科学技术大学印刷厂印刷

全国新华书店经销

开本:710×960 1/16 印张:30 插页:4 字数:554千

2008年10月第1版 2008年10月第1次印刷

印数:1-4000册

定价:52.00元

总 序

2008年是中国科学技术大学建校五十周年。为了反映五十年来办学理念和特色,集中展示教材建设的成果,学校决定组织编写出版代表中国科学技术大学教学水平的精品教材系列。在各方的共同努力下,共组织选题281种,经过多轮、严格的评审,最后确定50种入选精品教材系列。

1958年学校成立之时,教员大部分都来自中国科学院的各个研究所。作为各个研究所的科研人员,他们到学校后保持了教学的同时又作研究的传统。同时,根据“全院办校,所系结合”的原则,科学院各个研究所在科研第一线工作的杰出科学家也参与学校的教学,为本科生授课,将最新的科研成果融入到教学中。五十年来,外界环境和内在条件都发生了很大变化,但学校以教学为主、教学与科研相结合的方针没有变。正因为坚持了科学与技术相结合、理论与实践相结合、教学与科研相结合的方针,并形成了优良的传统,才培养出了一批又一批高质量的人才。

学校非常重视基础课和专业基础课教学的传统,也是她特别成功的原因之一。当今社会,科技发展突飞猛进、科技成果日新月异,没有扎实的基础知识,很难在科学技术研究中作出重大贡献。建校之初,华罗庚、吴有训、严济慈等老一辈科学家、教育家就身体力行,亲自为本科生讲授基础课。他们以渊博的学识、精湛的讲课艺术、高尚的师德,带出一批又一批杰出的年轻教员,培养了一届又一届优秀学生。这次入选校庆精品教材的绝大部分是本科生基础课或专业基础课的教材,其作者大多直接或间接受到过这些老一辈科学家、教育家的教诲和影响,因此在教材中也贯穿着这些先辈的教育教学理念与科学探索精神。

改革开放之初,学校最先选派青年骨干教师赴西方国家交流、学习,他们在带回先进科学技术的同时,也把西方先进的教育理念、教学方法、教学内容等带回到中国科学技术大学,并以极大的热情进行教学实践,使“科学与技术相结

合、理论与实践相结合、教学与科研相结合”的方针得到进一步深化，取得了非常好的效果，培养的学生得到全社会的认可。这些教学改革影响深远，直到今天仍然受到学生的欢迎，并辐射到其他高校。在入选的精品教材中，这种理念与尝试也都有充分的体现。

中国科学技术大学自建校以来就形成的又一传统是根据学生的特点，用创新的精神编写教材。五十年来，进入我校学习的都是基础扎实、学业优秀、求知欲强、勇于探索和追求的学生，针对他们的具体情况编写教材，才能更加有利于培养他们的创新精神。教师们坚持教学与科研的结合，根据自己的科研体会，借鉴目前国外相关专业有关课程的经验，注意理论与实际应用的结合，基础知识与最新发展的结合，课堂教学与课外实践的结合，精心组织材料、认真编写教材，使学生在掌握扎实的理论基础的同时，了解最新的研究方法，掌握实际应用的技术。

这次入选的 50 种精品教材，既是教学一线教师长期教学积累的成果，也是学校五十年教学传统的体现，反映了中国科学技术大学的教学理念、教学特色和教学改革成果。该系列精品教材的出版，既是向学校 50 周年校庆的献礼，也是对那些在学校发展历史中留下宝贵财富的老一代科学家、教育家的最好纪念。

侯建国

2008 年 8 月

神经生物学编写组

主 编 阮迪云

副主编 周江宁 陈 林

编写组成员

(按姓氏拼音为序)

毕国强	陈 林	陈聚涛
陈向涛	胡 兵	阮迪云
王光辉	汪 铭	汪惠丽
杨煜鹏	张达人	周江宁

前 言

正值中国科学技术大学五十周年大庆之际,我们编写了这本神经生物学教材作为五十周年校庆的献礼。五十年风风雨雨,中国科学技术大学经历了三次大的发展,现已取得了辉煌的成果。作为一门课程,一本教材,也经历了几十年的实践,慢慢成熟起来了。从1981年起,本校在国内较早地为本科生开设了神经生理学(后改为神经生物学)课程,陆续出版了神经生理学讲义(1985)、神经生理学教材(1992,1996)和神经生物学教材(2001)。随着神经生物学本身的发展和教学实践,教材虽经过了几次大的修订,但仍不能满足教学的需要。尤其神经科学在近几年来有了突飞猛进的发展,特别是各种新技术的应用,如膜片钳技术与分子生物学技术的结合,各种影像技术的发展和运用,结构和功能的结合等,在神经生物学基本原理的探索,一些长期困扰人们的重大疾病的发现、早期诊断和治疗等方面,均取得了长足的进步。因此,迫切需要编写一本新的神经生物学教材。

本书的出版是中国科学技术大学生命科学学院生物物理和神经生物学系全体师生共同努力的结果。全书共分四篇18章,第2,3,4,5章由阮迪云编写;第1,6章和第18章第1节由陈聚涛编写;第7章由汪惠丽编写;第8章由王光辉、费尔康编写;第9章由胡兵、杨昱鹏编写;第10,11,12章由陈林编写;第13章由汪铭、毕国强编写;第14章和第18章第3节由张达人编写;第15章由陈向涛编写;第16,17章由周江宁、刘雅静编写;第18章第2节由毕国强、徐程编写。在编辑和绘图过程中,邢泰然、汪惠丽、陈亮、刘雅静、牛磊、陆云刚、张继川等给予了许多帮助,在此,对他们的辛勤劳动表示由衷的感谢。

由于时间短促,水平所限和经验不足,错误和疏漏之处在所难免,恳切希望广大读者予以指正。

阮迪云

2008年5月于中国科学技术大学

目 次

总序	i
前言	iii

第 1 篇 神经信号的产生和传递

第 1 章 神经元	3
1.1 神经元的结构	3
1.1.1 神经元结构	6
1.1.2 神经元分类	16
1.2 神经胶质细胞	18
1.2.1 简介	18
1.2.2 星形胶质细胞(Astrocyte)	19
1.2.3 少突胶质细胞(Oligodendrocyte)	21
1.2.4 小胶质细胞(Microglia)	22
1.2.5 室管膜细胞(Ependymal cell)	22
1.2.6 施旺细胞(Schwann cell)	22
1.2.7 有髓纤维(myelinated fiber)	22
第 2 章 静息电位	25
2.1 静息神经纤维的电学性质	25
2.1.1 膜电阻	25
2.1.2 空间常数	27
2.1.3 膜电容	27
2.1.4 时间常数	28
2.2 静息电位	29
2.2.1 产生膜电位的离子基础	30

2.2.2	离子运动和驱动力	33
2.2.3	Nernst 公式和 G-H-K 恒场方程	36
2.2.4	静息电位的功能	37
第3章	动作电位	39
3.1	动作电位产生的离子机制	39
3.1.1	局部电位电紧张电位	39
3.1.2	离子学说及其实验证据	41
3.1.3	动作电位产生的离子机制	42
3.2	离子电流的分离方法	43
3.2.1	电压钳原理	43
3.2.2	离子电流钠分离方法	44
3.3	离子电导和 Hodgkin-Huxley 模型	48
3.3.1	离子电导	48
3.3.2	钾电导	49
3.3.3	钠电导	51
3.3.4	Hodgkin-Huxley 方程	52
3.3.5	钙依赖性动作电位	54
第4章	离子通道	56
4.1	离子通道的基本特性	57
4.1.1	不同的离子通道是互相独立的	57
4.1.2	通道是孔洞而不是载体	57
4.1.3	离子通道的化学本质是蛋白质	58
4.1.4	孔洞大小、形成氢键的能力及通道内位点相互作用的强度与通道的通透性有关	58
4.2	离子通道的分类	59
4.2.1	按通道门控的方式可分为三类	59
4.2.2	按编码基因分三个家族	60
4.3	门控电流	60
4.3.1	门控电流原理	60
4.3.2	门控电流的记录	61
4.4	膜片钳技术	63
4.4.1	膜片钳技术的记录模式	63
4.4.2	实验装置	64

4.5	几种重要的离子通道	65
4.5.1	钠通道、钙通道和钾通道的分子结构	65
4.5.2	钠通道(sodium channel)	70
4.5.3	钾通道(potassium channel)	74
4.5.4	钙通道(calcium channel)	76
4.5.5	氯离子通道(chloride ion channel)	78
4.5.6	酸敏感性离子通道(ASICs)	80
第5章 受体和细胞信号转导		84
5.1	受体	84
5.1.1	受体的基本概念	84
5.1.2	ACh受体	86
5.1.3	谷氨酸受体	87
5.1.4	甘氨酸受体	89
5.2	神经信号传导中的G蛋白	92
5.2.1	受体通过GTP催化激活G蛋白	93
5.2.2	G蛋白偶联受体	93
5.2.3	G蛋白参与的调节功能	94
5.3	钙作为第二信使系统	95
5.3.1	细胞内钙浓度的测定	96
5.3.2	胞内Ca ²⁺ 的稳定和胞质Ca ²⁺ 的调控	96
5.3.3	内质网钙库与胞质钙浓度调控	97
5.3.4	CaM激酶II-Ca ²⁺ /钙调蛋白	99
5.4	环核苷酸系统	100
5.4.1	cAMP系统	100
5.4.2	cGMP系统	101
5.4.3	鸟苷酸环化酶	102
5.5	其他第二信使	103
5.5.1	膜脂系统	103
5.5.2	蛋白磷酸酶	104
5.5.3	一氧化氮(NO)和一氧化氮合成酶(NOS)	104
5.6	细胞核内信号转导和基因转录调控	106
5.6.1	转录因子	106
5.6.2	转录激活蛋白(AP-1)	107

5.6.3 即早基因 *c-fos* 和 *c-jun* 107

5.6.4 丝裂原激活蛋白激酶(MAPK) 107

5.6.5 cAMP 反应元件结合蛋白(CREB) 108

第6章 突触和突触传递 110

6.1 突触结构 110

 6.1.1 突触分类 110

 6.1.2 化学突触 112

 6.1.3 电突触 115

6.2 突触传递机理 118

 6.2.1 突触传递机理 118

 6.2.2 影响突触传递的因素 122

 6.2.3 神经递质的量子释放 125

 6.2.4 突触后电位 126

 6.2.5 突触整合 129

 6.2.6 突触的抑制与易化 133

 6.2.7 突触可塑性 136

第7章 神经递质和神经调质 139

7.1 神经递质、神经调质概述 139

 7.1.1 神经递质与神经调质 139

 7.1.2 神经递质的确定标准 140

 7.1.3 神经递质的分类 141

 7.1.4 神经信息的传递步骤 141

7.2 神经递质合成、释放和失活 143

 7.2.1 神经递质的合成 143

 7.2.2 神经递质的释放 143

 7.2.3 神经递质的失活 147

7.3 神经递质系统 149

 7.3.1 乙酰胆碱(ACh) 149

 7.3.2 儿茶酚胺类 151

 7.3.3 5-羟色胺(5-HT) 151

 7.3.4 氨基酸类 152

 7.3.5 嘌呤类 153

 7.3.6 一氧化氮(NO) 153

9.3	视觉系统的综合电活动	213
9.3.1	视网膜电图(electroretinogram, ERG)	213
9.3.2	视觉诱发电位(visual evoked potential, VEP)	214
9.4	离视网膜投射	216
9.4.1	视神经、视束和视交叉	216
9.4.2	视神经投射的靶区	217
9.5	外侧膝状体	218
9.5.1	外膝体的分层与投射	218
9.5.2	外膝体神经元及其感受野性质	219
9.5.3	外膝体对视觉信息的加工与调节	220
9.6	视觉皮层	222
9.6.1	视皮层的分层结构	222
9.6.2	视皮层细胞的分类和感受野性质	223
9.6.3	皮层方位选择性产生的机制	226
9.6.4	视皮层的功能组构	228
9.7	视觉信息的平行处理机制	232
9.7.1	猴的 M/P/K 通道和形状、颜色和运动信息的平行处理机制	232
9.7.2	猫的 X/Y/W 通道和双眼视差	233
9.7.3	on-通道和 off-通道	234
9.7.4	空间频率通道	234
9.8	高级视皮层的功能组构	235
9.8.1	更高级视皮层的两条信息功能流向	235
9.8.2	更高级视觉皮层对较低级皮层的下行反馈调节作用	236
9.8.3	展望	238
第 10 章	听觉系统	240
10.1	耳的结构	240
10.1.1	外耳	240
10.1.2	中耳	241
10.1.3	内耳	241
10.2	耳蜗	242
10.2.1	耳蜗的机械学	243
10.2.2	耳蜗信号转导	246
10.2.3	耳蜗场电位和耳声发射	247

10.3	听觉神经的电生理	248
第 11 章	其他感觉系统	253
11.1	触觉	253
11.1.1	皮肤触压觉机械感受器的分型以及功能	254
11.1.2	初级传入纤维	255
11.1.3	脊髓	256
11.1.4	背柱-内侧丘系通路	257
11.1.5	三叉神经触觉通路	257
11.1.6	躯体感觉皮层	258
11.2	痛觉	261
11.2.1	痛觉感受器	261
11.2.2	初级传入纤维和脊髓	263
11.2.3	痛觉的上行通路	265
11.2.4	痛觉的调制	266
11.3	温度觉	267
11.3.1	温度感受器	268
11.3.2	温度觉通路	268
11.4	味觉	269
11.4.1	基本味觉	269
11.4.2	味觉器官	270
11.4.3	味觉感受器细胞	271
11.4.4	味觉转导机制	271
11.4.5	中枢味觉通路	273
11.4.6	味觉的神经编码	274
11.5	嗅觉	275
11.5.1	嗅觉器官	276
11.5.2	嗅觉感受器神经元	276
11.5.3	中枢嗅觉通路	278
11.5.4	嗅觉信息的时空表达	279
	小结	281
第 12 章	运动系统	283
12.1	运动的脊髓控制	284
12.1.1	脊髓运动神经元和运动单位	284

12.1.2	骨骼肌的收缩原理和兴奋-收缩耦联	287
12.1.3	运动单位的脊髓控制	290
12.1.4	小结	297
12.2	运动的脑控制	297
12.2.1	大脑皮层的运动功能	298
12.2.2	小脑对躯体运动的调节	303
12.2.3	基底神经节对运动的调节	306
12.2.4	小结	308
第13章 学习和记忆		310
13.1	学习和记忆	310
13.1.1	学习和记忆的心理学定义与分类	310
13.1.2	学习和记忆的行为学研究	312
13.2	学习和记忆的神经基础	314
13.3	学习和记忆的细胞分子机制	316
13.3.1	简单的学习行为——习惯化和敏感化的机制	316
13.3.2	经典条件反射的机制	319
13.3.3	经典长时程突触可塑性	320
13.4	强化学习	327
13.4.1	强化学习理论的历史渊源	327
13.4.2	强化学习的神经机制	328
第14章 认知神经科学和行为		331
14.1	基本认知功能	332
14.1.1	视觉	332
14.1.2	选择性注意	337
14.1.3	记忆	346
14.2	高级认知功能	354
14.2.1	语言	354
14.2.2	视觉意识	355
14.2.3	通用智力	357
14.3	以人脑为中心的设计原则	360
14.3.1	设计中的问题	360
14.3.2	“以人和人脑为中心”的设计原则	361
14.4	社会认知神经科学与心理健康	363

14.4.1	幸福感与幸福观——如何使自己快乐	363
14.4.2	网络游戏问题——认知神经科学的思考与探索	368
第 15 章 神经内分泌免疫调节		374
15.1	神经内分泌免疫学的历史和发展	374
15.2	神经内分泌系统对免疫功能的调节	375
15.2.1	中枢神经系统影响免疫系统的证据	377
15.2.2	神经内分泌的免疫调节通路	380
15.3	免疫系统对中枢神经系统的影响	391
15.3.1	免疫信息向脑的传递途径	392
15.3.2	细胞因子对 CNS 的作用	394
15.3.3	免疫细胞产生的神经肽和激素	400
第 16 章 神经系统疾病		403
16.1	阿尔茨海默病	403
16.1.1	AD 的发病假说	405
16.1.2	AD 的治疗	410
16.2	帕金森病	410
16.2.1	PD 的发病假说	411
16.2.2	PD 的治疗	413
第 17 章 精神性疾病		415
17.1	抑郁症发病机制	415
17.1.1	抑郁症的发病假说	415
17.2	抑郁症的治疗	418
第 18 章 神经生物学研究技术与方法		420
18.1	电生理技术	420
18.1.1	生物电现象	420
18.1.2	神经电生理设备	421
18.1.3	电生理记录技术	431
18.1.4	实验仪器配置	445
18.2	生物显微成像技术	446
18.2.1	光学显微技术(optical microscopy)	446
18.2.2	电子显微技术(electron microscopy)	447
18.2.3	扫描探针技术(scanning probe microscopy)	448

18.2.4	共聚焦激光扫描显微技术(confocal laser scanning microscopy)	
	448
18.2.5	双光子激光扫描显微技术(two-photon laser scanning microscopy)	
	449
18.2.6	超高分辨率荧光成像技术(super-resolution optical imaging)	
	450
18.3	脑功能成像技术	452
18.3.1	脑功能成像主要技术	452
18.3.2	脑功能成像的医学应用与前景	452
18.3.3	实验设计与方法	456
18.3.4	动物实验、高磁场 fMRI 技术与分子影像	459
18.3.5	脑电、脑磁和穿颅磁刺激(TMS)	460