

神经生物学

Neurobiology

〔美〕Gordon M. Shepherd 著

蔡南山 戴鸿佐 张淑赋 缪明 韩勾茹 钱彦 编译

复旦大学出版社

神 经 生 物 学

(美) Gordon M. Shepherd 著

蔡南山 戴鸿佐 张淑赋 编译
缪 明 韩匀茹 钱 彦

复 旦 大 学 出 版 社

1) 新登字202号

神经生物学

蔡南山 戴鸿佐 张淑斌 编译
缪明 韩匀茹 钱彦

复旦大学出版社出版

(上海国权路 579 号)

新华书店上海发行所发行 复旦大学印刷厂印刷

开本787×1092 1/16 印张30.5 字数753,000

1992年5月第1版 1992年5月第1次印刷

印数1—3,000

ISBN7-309-00774-3/Q·29

定价: 8.25元

内 容 提 要

本书根据 Gordon M. Shepherd 的 Neurobiology (第二版, 1988 年) 编译而成, 从分子水平到整体行为水平, 系统地介绍整个神经生物学领域的基础知识和最新进展, 内容丰富, 生物学观点突出, 附图 400 幅左右, 参考文献 570 多篇。适合各类读者的需要, 可作普通高校神经生物学课程的教材, 也可供医学院校和科研机构等有关人员参考。

责任编辑 徐士菊

2003/17

编译者的话

神经生物学是近年来迅速发展的一门新兴边缘学科。它突破原来神经科学各学科之间的分工和界限,对神经系统的发生、发育、衰老、遗传、结构和功能,从整体、系统水平到细胞、亚细胞以及分子水平进行相互渗透、相互联系的综合研究。

目前,神经生物学已成为生命科学中十分重要的前沿学科。在国外,已获得引人注目的研究成果。在我国也开始重视起来,列为国家自然科学基金二级学科资助项目,高等院校和科研机构为适应神经生物学的发展趋势,纷纷准备或已开设神经生物学课,但迄今尚未有一本合适的教材。

美国耶鲁大学心理学系神经科学教授 Gordon M. Shepherd 根据全美高校神经生物学方面大约12门课程的大纲,有关课程指导者的意见,以及多位专家的建议和鼓励,结合自己的教学经验和心得,于1983年出版了 *Neurobiology* 一书,系统地介绍整个神经生物学领域的内容。书中以行为的神经基础为中心内容(也是神经生物学的中心内容),但不是孤立地描述各种行为的神经回路和神经机制,而是将解剖结构,比较生理学,以及各种社会性行为综合起来进行阐述,试图将同一区域内的不同水平连贯起来,并尽可能将不同区域内的相应组构层次进行联系,具有生物学观点突出、内容丰富精要等特点,并兼有深度和广度,不仅符合第一次接触神经生物学的大学生需要,也为研究人员提供许多最新的方法 and 材料。

该书在国外是一本受欢迎并具有特色的好书。由于我国尚无这类教材,自行编著一时也有困难,所以在1988年上半年我们决定编译这本书,以适应需要。在着手编译的过程中,我们又获得 Shepherd 教授经过修改于1988年出的第二版,其中增加了许多分子水平的内容和有关各方面的新进展(参考文献到1987年),更体现出神经生物学的发展方向,因此,我们的编译本最终是依据 Shepherd 教授的 *Neurobiology* (第二版)进行编译的。

本书共分30章。除第1章绪论外,其余29章归属于分子和细胞机制,感觉系统,运动系统及中枢系统等4篇。书一开始就介绍分子生物学方法及其在突触模型上的应用,这是原作者以分子神经生物学作为研究神经系统基础想法的反映,以后各章中也多处强调蛋白质对神经作用的重要性。书中对每种功能都从分子水平讲到细胞及其回路,最后构成行为,并且对每种功能都有无脊椎动物和脊椎动物的典型事例,从而说明人脑的神经组构是怎样从其他的动物类群进化而来。

本书编译者为蔡南山、戴鸿佐、张淑赋、缪明、韩匀茹和钱彦。编译时,由各人负责取舍自己所编译的章节,并经相互校对。由于我们的水平有限,加之经验不足,错误和疏漏在所难免,竭诚希望有关学科的前辈、同行和广大读者给予批评指正。

蔡 南 山

1990.3.

目 录

第1章 绪论	1
一、为什么研究神经生物学	1
二、什么是神经生物学	1
三、神经系统功能组合的层次	2

第1篇 分子和细胞机制

第2章 分子神经生物学	5
一、神经元的分子生物学	5
(一) 四种基本的生物分子	5
(二) 核酸编码分子信息	6
(三) 分子生物学研究方法	7
(四) 分子神经生物学研究方法	11
二、受体的分子机制	13
(一) 神经肌接头概论	13
(二) 乙酰胆碱受体分子的氨基酸顺序	13
(三) 乙酰胆碱受体分子的功能组构	15
(四) 乙酰胆碱受体的单通道研究	17
(五) 神经肌接头中的传递机制	18
第3章 神经元	21
一、神经生物学的细胞学基础: 简史	21
二、质膜	22
(一) 膜脂质	24
(二) 膜蛋白	25
三、核	26
四、核糖体和糙面内质网	27
五、分泌作用和高尔基复合体	28
六、溶酶体	30
七、线粒体	31
八、细胞骨架	33
(一) 微管和神经细丝	33
(二) 微丝	35
九、神经胶质和神经鞘	36
(一) 神经胶质	37
(二) 神经鞘	38

0	十、神经元术语	39
第4章	突触	41
✓	一、简史	41
	二、神经元间远距离关系	42
	三、并列膜	43
	四、连接膜	44
	五、化学突触	46
	六、突触的分子成分	46
	七、突触的分子机制	48
	八、突触的两种类型	50
	九、突触小泡	51
	十、突触和末梢	52
	十一、突触连接型式	53
	十二、突触连接的鉴定	54
	十三、从突触到回路	55
第5章	膜电位	58
	一、神经细胞及其离子	58
	二、董南平衡	59
	三、Nernst 电位	60
	四、膜电位	62
	(一) 细胞内记录	62
	(二) 离子电导的鉴别	63
	(三) 等效电路	64
	五、膜电位和代谢	65
	六、膜泵	66
	七、膜转运机制	68
第6章	动作电位	70
	一、神经冲动: 简史	70
	二、 Na^+ 冲动	70
	(一) Na^+ 通道的分子结构	72
	(二) 单通道的功能	73
	(三) Na^+ 通道; Hodgkin-Huxley 模型	74
	三、离子通道的协同活动	76
	(一) Na^+ 通道	78
	(二) Ca^{2+} 通道	78
	(三) K^+ 电导	79
	(四) 通道密度和局部兴奋性	81
	(五) 电压依赖性和神经递质敏感性	81
	四、动作电位的传导	83

(一) 局部电流	83
(二) 跳跃传导	83
五、冲动的多种功能	84
第7章 √突触电位与突触整合	86
一、突触电位: 简史	86
二、电场	86
三、电突触	87
四、化学突触	89
(一) 兴奋性突触后电位	89
(二) 兴奋性逆转(平衡) 电位	91
(三) 抑制性突触后电位	92
五、突触整合	93
六、离子电流	94
七、电导降低性突触	95
八、神经细胞的整合组构	96
九、无冲动性神经元	100
十、研究突触回路的离体标本	103
第8章 神经递质与神经调质	105
一、突触生化研究的简单历史回顾	105
二、第二信使系统	105
(一) Ca^{2+} 作为第二信使	106
(二) 环核苷酸系统	106
(三) G 蛋白系统	109
(四) 膜脂系统	109
(五) 第二信使和蛋白质磷酸化	110
三、主要的突触类型	111
(一) 乙酰胆碱类	112
(二) 生物胺类	113
(三) 氨基酸类	116
(四) 嘌呤类	118
四、Dale 原则	118
五、神经肽	119
(一) 合成	121
(二) 受体	122
(三) 多信使机制	123
六、突触如同一个多细胞的细胞器	124
七、作用的时程	125
八、物质的运输	125
九、能量代谢与2-脱氧葡萄糖图谱	127

第9章 发育神经生物学	129
一、概述.....	129
二、神经元的产生与基因表达.....	130
三、细胞迁移.....	131
四、细胞生长与生长因子.....	134
(一) 神经生长因子.....	134
(二) 致癌基因与神经元生长.....	135
五、细胞分化.....	136
(一) 细胞的命运及先驱纤维.....	136
(二) 可兴奋特性.....	137
(三) 递质的确定.....	139
六、突触的发育.....	139
(一) 突触前因素.....	139
(二) 突触后因素.....	139
(三) 轴突末梢间的竞争.....	140
七、突触连接的建立.....	140
(一) 视网膜顶盖通路.....	141
(二) 遗传突变.....	141
八、成熟.....	143
九、细胞死亡.....	143
? 十、旧脑中的新神经元?	145
0 { 十一、再生与可塑性.....	146
\ 十二、脑移植.....	148

第2篇 感觉系统

第10章 引论：从感受器到知觉	149
一、感觉类型.....	149
二、感受器.....	150
(一) 换能作用.....	151
(二) 感受器电位.....	151
(三) 电紧张电位.....	153
(四) 冲动的产生.....	153
三、感觉回路.....	154
(一) 基本原则.....	154
(二) 感受野.....	155
(三) 微回路和局部回路组构.....	155
(四) 侧抑制.....	156
四、感觉.....	157

(一) 觉察	157
(二) 大小估计	158
(三) 空间辨别	158
(四) 特征抽取作用	158
(五) 性质分辨	159
(六) 图像识别	159
第11章 化学感觉	160
一、一般的化学感觉	161
二、内部的化学感受器	161
三、无脊椎动物的化学感觉	162
(一) 味觉系统	162
(二) 嗅觉系统	164
四、脊椎动物的化学感觉	169
(一) 味觉系统	169
(二) 嗅觉系统	171
第12章 躯体感觉	178
一、无脊椎动物的躯体感觉	179
(一) 水蛭的感觉神经元	179
(二) 节肢动物的感受器	180
二、脊椎动物的躯体感觉	181
(一) 感受器	183
(二) 脊髓回路	189
(三) 上行通路	190
(四) 躯体感觉皮层	190
第13章 肌肉感觉和运动觉	194
一、无脊椎动物的本体感受作用	194
(一) 螭蛄腹部的牵张感受器	195
(二) 蟹的胸-基节感受器	195
二、脊椎动物的本体感受作用	197
(一) 肌肉感受器的进化	197
(二) 蛙的肌梭	199
(三) 哺乳类动物的肌肉感受器	200
(四) 关节感受器	200
(五) 上行通路	202
(六) 大脑皮层和运动觉	202
第14章 平衡觉	204
一、无脊椎动物的平衡觉	205
(一) 感受器的作用机制	205
二、脊椎动物的平衡觉	208

(一) 感受器结构.....	209
(二) 换能机制.....	210
(三) 感觉信号的产生.....	212
(四) 中枢前庭通路.....	212
(五) 前庭系统和失重.....	216
第15章 听觉	218
一、无脊椎动物的听觉.....	218
(一) 听觉感受器.....	218
(二) 调音曲线.....	219
(三) 中枢听觉通路.....	220
二、脊椎动物的听觉.....	221
(一) 侧线器官和电感受.....	221
(二) 哺乳类动物的耳.....	222
(三) 听神经纤维.....	227
(四) 脑干听觉通路.....	228
(五) 听皮层.....	229
第16章 视觉	232
一、光感受作用的机制.....	233
二、无脊椎动物的视觉.....	235
(一) 眼的类型.....	235
(二) 单眼.....	237
(三) 复眼.....	237
三、脊椎动物的视觉.....	241
(一) 视网膜.....	241
(二) 中枢视通路.....	249
(三) 视皮层.....	249

第3篇 运动系统

第17章 引论：运动功能的特性	254
一、效应器官.....	255
二、腺体.....	256
(一) 腺体的类型.....	256
(二) 兴奋-分泌耦联.....	257
三、骨骼肌.....	257
(一) 肌丝滑动模型.....	257
(二) 兴奋-收缩耦联.....	258
(三) 肌肉的特性.....	259
(四) 肌肉收缩总和.....	259
四、平滑肌.....	261

	(一) 膜的特性	261
	(二) 兴奋-收缩耦联	262
	(三) 慢的收缩特性	263
	(四) 节律活动	263
	五、无脊椎动物的肌肉	263
	六、肌肉、接头和神经的多样性	263
	(一) 肌肉特性	764
	(二) 神经支配的型式	264
	(三) 功能的型式	265
	七、运动单位	266
	八、运动的多级控制	267
第18章	植物性功能	269
	一、无脊椎动物的植物性功能	269
	(一) 唾液腺	269
	(二) 心脏活动	270
	二、脊椎动物的植物性功能	272
	(一) 交感神经节	274
	(二) 靶器官	276
第19章	反射与固定的运动反应	283
	一、反射: 简史	283
	二、固定的运动型式: 简史	283
	三、无脊椎动物的反射类型	284
	(一) 水蛭的皮肤反射	284
	(二) 蝌蚪的逃避反应	285
	(三) 龙虾运动反应的神经调制	288
	四、脊椎动物的反射类型	289
	(一) Mauthner细胞	289
	(二) 运动神经元和脊反射	290
第20章	运动	295
	一、运动功能的进化	295
	二、神经系统对运动的控制	295
	(一) 半中枢模型	296
	(二) 闭环模型	296
	(三) 起搏器模型	296
	三、无脊椎动物的运动功能	295
	(一) 游泳	297
	(二) 行走	297
	(三) 飞行	299
	四、脊椎动物的运动功能	300

(一) 游泳.....	300
(二) 行走.....	300
(三) 猫的运动控制.....	302
第21章 运动的多层控制系统.....	305
一、无脊椎动物的运动控制.....	305
二、脊椎动物的运动控制系统.....	305
(一) 脑干中枢.....	305
(二) 小脑.....	307
(三) 运动皮层.....	309
(四) 基底神经节.....	313
第22章 操作.....	317
一、无脊椎动物的特殊运动器官.....	318
(一) 章鱼的腕.....	318
(二) 蝇的喙.....	320
二、脊椎动物的操作功能.....	322
(一) 手.....	322
(二) 随意运动.....	329
第23章 通讯与言语.....	331
一、昆虫的鸣叫声.....	331
(一) 声音的产生.....	331
(二) 神经机制.....	332
(三) 多层系统的控制.....	332
(四) 遗传控制.....	334
二、鸟鸣.....	335
(一) 鸣管.....	335
(二) 鸟鸣声的发展.....	336
(三) 激素与鸟鸣的回路.....	336
三、哺乳类的发音.....	338
四、人类的言语.....	339
(一) 发音器官.....	339
(二) 言语的产生.....	340
(三) 压力的控制.....	340
(四) 发音的神经回路.....	342

第4篇 中枢系统

第24章 中枢系统的性质.....	343
一、中枢系统的定义.....	343
二、神经内分泌回路.....	344

(一) 无脊椎动物的神经内分泌系统	344
(二) 脊椎动物的下丘脑-垂体系统	346
三、神经免疫回路	348
(一) 免疫调节回路	348
(二) 膜机制	351
(三) 免疫系统像一个“游动的脑”	352
四、中枢系统：方法的概述	352
五、中枢状态回路	352
(一) 去甲肾上腺素(NE或NA)	353
(二) 肾上腺素(E或A)	353
(三) 5-羟色胺(5-HT)	354
六、特定的特殊递质系统	354
(一) 神经递质	354
(二) 肽类	356
七、各种门类动物的递质	358
第25章 生物节律	360
一、简史	360
二、无脊椎动物的昼夜节律	361
(一) 昼夜节律的起步者	361
(二) 昼夜节律的传出控制	362
(三) 昼夜钟的遗传学	364
三、脊椎动物的昼夜节律	364
(一) 视交叉上核	364
(二) 松果体	366
(三) 复合的昼夜振荡器	367
四、睡眠和觉醒	368
(一) 脑电图	368
(二) 睡眠和觉醒的早期研究	372
(三) 控制睡眠和觉醒的神经元系统	373
(四) 神经机制：综述	374
第26章 内脏脑：摄食	377
一、无脊椎动物的摄食行为	377
(一) 龙虾的口胃神经系统	378
(二) 蝇类的摄食	381
二、脊椎动物的摄食行为	381
(一) 仔鼠的摄食	382
(二) 成年大鼠的摄食	385
(三) 饮水	391
第27章 内脏脑：交配	393

一、生殖方式	393
二、无脊椎动物的交配行为	394
(一) 求偶	395
(二) 反应链	395
(三) 嗅觉系统的作用	396
(四) 神经内分泌变化的作用	397
三、脊椎动物的交配行为	398
(一) 性别的分化	398
(二) 雌雄二态	401
(三) 交配的脑机制	402
(四) 神经控制的可变性和适应性	406
第28章 情绪	409
一、简史	409
二、无脊椎动物和低等脊椎动物的情绪问题	410
三、哺乳类动物的情绪	410
(一) 下丘脑机制	411
(二) 边缘系统	412
四、皮肤	417
五、情绪和动机	418
第29章 学习和记忆	420
一、学习和记忆的性质	420
(一) 学习的定义	420
(二) 记忆的定义	420
(三) 学习和记忆的类型	421
二、简单学习	421
(一) 习惯化	422
(二) 敏感化	424
三、结合学习	424
(一) 经典式条件反射	424
(二) 操作性条件化	428
(三) 厌恶学习	430
四、复合学习	432
(一) 铭记	432
(二) 潜伏学习	432
(三) 替代学习	433
五、记忆	433
(一) 无脊椎动物章鱼的记忆能力	433
(二) 脊椎动物的记忆部位: 海马	433
(三) 学习和记忆: 综述	436

第30章 大脑皮层和人类行为	437
一、人类的特点.....	437
二、大脑皮层的种系发生.....	438
三、大脑皮层的个体发生.....	439
(一) 神经元的迁移.....	439
(二) 神经元的成熟.....	440
(三) 突触的成熟.....	440
四、皮层组构的层次.....	441
(一) 分子和通道.....	442
(二) 突触和棘.....	442
(三) 多棘单位.....	443
(四) 局部回路.....	444
(五) 皮层的区和叶.....	446
五、皮层分布系统.....	447
(一) 高级视觉加工.....	447
(二) 内部表象和额叶.....	448
(三) 性格和额叶.....	449
(四) 大脑半球的一侧优势.....	449
(五) 语言.....	451
参考文献	45

第1章 绪 论

一、为什么研究神经生物学

为什么要研究神经生物学？理由很多：

第一，我们从小到大依靠神经系统学习各种行为，逐渐有了思考和探索以及记忆和创造的能力。但同时也越来越想知道，脑怎样会使我们具有这些能力，并作出种种行为。

“这些都是怎么发生的？”这正是神经生物学所要研究的主要问题。

第二，脑是所有生物器官中最复杂的一种结构。如果能了解脑是怎样工作的，一定会对整个生物科学产生最强大的鞭策作用。

第三，脑是思想的器官。如果弄清楚脑是怎样使我们能了解它自身的，则必将对唯心主义哲学是一个最大的挑战。

第四，脑是使我们成为人的器官。可是，人是社会的人，社会上的关系虽然极为错综复杂，但都是由人脑所支配，通过研究神经生物学，可以对人类自身有更清楚的了解，从而可以提高人的素质，也可对缓解人类的矛盾有所裨益。

除了上述这些特殊的理由外，神经生物学还是生物医学中一个重要的方面。从最原始的蠕虫到人类的神经系统，神经生物学所告诉我们的每一点，都使我们更接近于能够预防或缓解像癫痫、帕金森氏病或老年痴呆症这样的神经性疾病，以及抑郁症或精神分裂症这样的精神病。

二、什么是神经生物学

什么是神经生物学？在给神经生物学一个明确的定义之前，先了解一下人们对神经系统进行的历史。

公元前500年左右，古希腊的哲学家提出人有理智和灵魂，并对人类怎样产生感觉，认识是怎样来的，以及脑具有什么功能等等进行了分析研究。虽然2500多年来，许多知识渊博的学者都在探讨有关人类行为的问题。但直到最近，我们才开始对脑的真实性质有了一点确切的看法。

100年前，人们才知道神经细胞也是独立的细胞，知道脑由细胞组成，细胞连在一起形成回路。30年前，才直接记录到神经细胞的主要活动类型，并认识到突触是神经细胞相互联络的场所，然而仅仅在10年前才有方法可以对控制神经细胞分化及其功能性质表达的分子机制进行直接分析。因此，对神经系统进行科学研究的历史是很短的，但取得新成就的速度却是非常快的（简史见表1-1）。目前已有许多有关神经系统的知识可以学习。但是，学习那么大量的新知识是否就理解了？是否对神经系统是怎样媒介行为的能有一种条理清楚的观点呢？

要真正理解，单单学习事实是不够的，必须将事实相互联系起来使它们具有意义，并