

编 许绍芬
主编 莫浣英 黄登凯

神经生物学



上海医科大学出版社

神 经 生 物 学

主 编 许绍芬

副主编 莫浣英 黄登凯

编 者 曹小定 程介士 张安中 周敬修

张宽仁 张德昌 孙凤艳 陆瑞良

李宽婷 黄显奋 吴根诚 陈伯英

陆文孝 夏 莹 董维强

上海医科大学八子出版社

助理编辑 于伟英

神经生物学

主编 许绍芬

上海医科大学出版社出版

上海市医学院路 138 号

邮政编码 200032

新华书店上海发行所经销

江苏省句容排印厂排版 常熟新华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 22.5 字数 547 000

1990 年 12 月第 1 版 1990 年 12 月第 1 次印刷

印数 1—3 000

ISBN 7-5627-0068-0/R·59

定 价：4.45 元

前 言

神经生物学是一门新兴的多学科综合的生命科学。其任务是研究神经系统内分子水平的、细胞水平的和系统水平的变化过程,以及这些过程的整合作用,直至最复杂的高级功能,如学习、记忆等。其最终目的在于了解人类神经系统的结构与功能,以及行为与心理活动的物质基础,为改善人类感觉与运动的效率,提高对神经系统疾患的防治水平,增进健康服务。

众所周知,高等动物和人类的神经系统是自然界最复杂的系统,揭示脑的奥秘一向是自然科学中最引人注目的课题。据统计,最近25年来,已有15位神经科学家荣获诺贝尔医学或生理学奖。这从一个侧面说明了神经科学在极为迅速地发展着。许多神经科学的研究成果,例如:对神经元、神经细胞膜、神经递质、受体等方面的研究,早已突破原来形态、生理、生化、药理等各学科之间的界限,出现互相渗透,甚至融为一体的新局面。显然,神经科学已经成为生命科学的前沿。近几年,国际上一批知名的科学家还发起了一场90年代是“脑的10年”的科学宣传运动。面对神经科学这种大发展的形势,开设神经生物学课程,编写相应教材,就更显得十分必要。

1982年我校基础医学部在张镜如、曹小定两位教授发起下,组织有关教研室部分教师,第一次为药理专业的学生开设“神经生物学”课程,并编写了讲义。1984年在针刺原理研究室的基础上,正式成立了神经生物学教研室,并扩大了教学范围。为硕士研究生、药理专业、医学基础专业和医学专业的本科学生分别开课。在教学内容上也进行了某些增补和更新,开设了实验课,并两次修订了讲义。本教材是在上述讲义基础上编写而成的。考虑到教学时数和教学条件的限制,教材中未能纳入属于神经生物学领域的某些方面内容,如:发生、发育、视觉系统,以及行为研究等。而是以中枢神经递质和神经肽,以及痛与镇痛机制等作为重点,从神经形态、神经生理、神经生化和神经药理等方面,作较为系统的叙述。期待它能帮助医学专业的学生和研究生了解神经科学领域内的基本知识和某些研究进展,为今后学习和研究神经系统疾病的发病机理、探索诊断和治疗途径,提供基础和思路。

目前,神经生物学尚无统一的教学大纲。本教材的内容又是兼顾硕士研究生及本科生两方面的需要,所以在教学中尚应分别情况,增删内容,掌握适当的广度和深度。为了便于学生查阅中外文献,各章末尾均列出部分参考文献目录。

参加本教材编写的人员除本校神经生物学教研室教师外,尚约请我校客座教授张宽仁博士及在其实验室工作过的张德昌副教授参加个别章节的编写,谨此致谢。

上海医科大学神经生物学教研室

1990年7月

目 次

第一章 神经元	周敬修 陆瑞良	(1)
第一节 神经元的一般结构		(1)
一、细胞体		(1)
二、突起		(4)
第二节 细胞膜		(5)
一、脂类双层结构		(5)
二、膜蛋白		(9)
三、膜糖类		(12)
四、膜对于小分子物质的运输		(13)
五、膜对于大分子和颗粒的胞吐作用和内吞作用		(20)
第二章 神经胶质细胞	周敬修 董维强 程介士	(22)
一、分类		(22)
二、形态特点		(22)
三、电生理特性		(23)
四、神经胶质细胞的功能假说		(24)
第三章 突触与局部神经元回路	董维强 程介士	(26)
第一节 突触		(26)
一、突触的基本结构		(26)
二、突触研究的进展		(27)
第二节 局部神经元回路		(30)
一、局部回路神经元和局部神经元回路		(30)
二、对传统神经生理学观点的影响		(32)
第四章 脑的能量代谢	陈伯英	(34)
第一节 氧和葡萄糖对中枢神经系统功能的重要性		(34)
一、脑组织的高度氧耗量		(34)
二、葡萄糖是维持脑功能的主要能源		(34)
三、血脑屏障与脑的能源		(35)
四、低血糖和缺氧情况下脑功能的改变		(36)
第二节 脑内产能底物的代谢		(37)
一、葡萄糖代谢		(37)
二、酮体代谢		(40)
三、其他可供选择的产能底物的代谢		(41)
第三节 脑内区域性代谢率		(43)
一、区域性氧耗量		(43)

二、区域性葡萄糖消耗·····	(44)
第五章 中枢神经系统中神经递质的通路·····李宽妍 黄登凯	(46)
第一节 概述·····	(46)
第二节 中枢神经系统中胆碱能神经元的通路·····	(47)
一、胆碱能神经元在中枢神经系统中的分布·····	(47)
二、中枢神经系统中胆碱能神经元的通路·····	(49)
第三节 中枢神经系统中单胺能神经元的通路·····	(50)
一、去甲肾上腺素能神经元的通路·····	(52)
二、多巴胺能神经元的通路·····	(55)
三、肾上腺素能神经元的通路·····	(57)
四、5-羟色胺能神经元的通路·····	(57)
第四节 中枢神经系统中 γ -氨基丁酸能神经元的通路·····	(60)
第六章 乙酰胆碱·····陆文孝 许慧芬	(62)
第一节 生物合成·····	(62)
一、乙酰胆碱的生物合成·····	(62)
二、影响乙酰胆碱生物合成的药物·····	(63)
第二节 储存和释放·····	(64)
一、囊泡储存和量子释放·····	(64)
二、两类囊泡·····	(65)
三、乙酰胆碱的储存和释放·····	(65)
四、影响乙酰胆碱储存和释放的药物·····	(66)
第三节 酶解失活·····	(66)
一、乙酰胆碱的酶解失活·····	(66)
二、乙酰胆碱酯酶的化学结构·····	(67)
三、胆碱酯酶抑制剂·····	(68)
第四节 胆碱受体·····	(69)
一、胆碱受体的分型·····	(69)
二、胆碱受体的化学结构·····	(70)
三、胆碱受体的激动剂和拮抗剂·····	(73)
第五节 生理功能·····	(75)
一、镇痛和针刺镇痛·····	(75)
二、学习和记忆·····	(75)
三、觉醒和睡眠·····	(76)
四、体温调节·····	(76)
五、摄食和饮水·····	(76)
六、感觉和运动功能·····	(76)
七、心血管活动的调节·····	(77)
八、重症肌无力中的作用·····	(77)

第七章 去甲肾上腺素	许绍芬	(78)
第一节 生物合成		(78)
一、合成酶		(79)
二、去甲肾上腺素合成酶系的调节		(80)
第二节 储存		(80)
一、囊泡的种类		(81)
二、囊泡的来源		(81)
三、囊泡的组成		(81)
四、去甲肾上腺素在囊泡储存的原理		(82)
第三节 释放		(82)
一、胞裂外排学说		(83)
二、大囊泡和小囊泡的释放		(83)
三、释放的调节		(83)
第四节 消除		(84)
一、重摄取		(84)
二、酶解失活		(85)
第五节 对受体的作用		(86)
一、中枢神经系统中肾上腺素受体亚型		(87)
二、肾上腺素受体的作用原理		(87)
三、肾上腺素受体的本质		(88)
第六节 各种药物的影响		(89)
一、影响去甲肾上腺素合成的药物		(89)
二、影响摄取和储存的药物		(92)
三、影响去甲肾上腺素释放的药物		(95)
四、影响降解酶的药物		(95)
五、神经末梢化学切断剂		(96)
六、受体激动剂和拮抗剂		(97)
第七节 生理功能		(101)
一、调节心血管功能		(101)
二、镇痛中的作用		(102)
三、情感障碍患者脑内单胺类代谢的变化		(103)
四、体温调节		(104)
五、摄食		(104)
六、有助于觉醒的维持		(105)
第八章 多巴胺	夏 莹	(106)
第一节 多巴胺的代谢		(106)
一、合成		(106)
二、储存		(107)
三、释放		(107)

四、失活	(108)
五、更新率	(109)
第二节 多巴胺受体	(109)
一、受体分型	(109)
二、自身受体	(110)
三、受体调节	(110)
四、受体活动的生物化学机制	(110)
五、受体激动剂和拮抗剂	(112)
第三节 多巴胺在中枢神经系统中的功能	(115)
一、对中枢神经系统电活动的影响	(115)
二、调节躯体运动	(115)
三、参与精神情绪活动	(116)
四、调节垂体内分泌功能	(116)
五、调节心血管活动	(117)
六、在痛和镇痛中的作用	(117)
第四节 与其他递质或调质的关系	(118)
一、乙酰胆碱	(118)
二、 γ -氨基丁酸	(118)
三、胆囊收缩素	(118)
四、P 物质	(119)
五、速激肽	(119)
六、脑啡肽	(119)
七、 β -内啡肽	(119)
八、去甲肾上腺素	(119)
第五节 多巴胺和疾病	(120)
一、运动性疾病	(120)
二、精神分裂症	(122)
第九章 5-羟色胺	许绍芬 (124)
第一节 生物合成	(124)
一、前体	(125)
二、合成酶	(126)
三、合成的调节	(126)
第二节 储存和释放	(127)
一、储存	(127)
二、释放	(127)
第三节 消除	(127)
一、重摄取	(127)
二、中枢神经系统中5-羟色胺的降解代谢	(128)
第四节 5-羟色胺受体	(129)

一、5-羟色胺受体亚型·····	(129)
二、5-羟色胺受体亚型的分布和功能·····	(129)
三、第二信使系统·····	(130)
四、受体激动剂和拮抗剂·····	(132)
第五节 作用于5-羟色胺能系统的药物·····	(132)
一、合成酶抑制剂·····	(132)
二、5-羟色胺能神经的化学切断剂·····	(135)
三、影响储存和释放的药物·····	(135)
四、影响消除的药物·····	(136)
第六节 生理功能·····	(137)
一、痛和镇痛·····	(137)
二、焦虑作用·····	(138)
三、睡眠·····	(139)
四、体温调节·····	(139)
五、性活动·····	(140)
六、内分泌功能·····	(140)
七、精神活动和某些精神疾病·····	(140)
八、呕吐·····	(140)
第十章 氨基酸类递质·····许绍芬	(142)
第一节 γ -氨基丁酸·····	(142)
一、中枢神经系统中的分布·····	(142)
二、生物合成·····	(142)
三、储存·····	(145)
四、释放·····	(145)
五、摄取·····	(145)
六、降解·····	(145)
七、受体·····	(146)
八、生理功能·····	(150)
九、 γ -氨基丁酸的病理生理学意义·····	(151)
第二节 甘氨酸·····	(151)
一、甘氨酸在脊髓和脑干中的分布·····	(152)
二、甘氨酸的合成和代谢·····	(152)
三、甘氨酸受体·····	(152)
四、对中枢神经系统的作用·····	(153)
第三节 谷氨酸和门冬氨酸·····	(154)
一、中枢神经系统中的分布·····	(154)
二、合成和储存·····	(154)
三、释放和摄取·····	(155)
四、降解代谢·····	(156)

五、对神经元的作用	(156)
第四节 其他兴奋性氨基酸	(156)
一、兴奋性氨基酸受体	(156)
二、受体拮抗剂	(158)
三、兴奋性氨基酸受体的神经毒作用	(161)
第十一章 组胺和前列腺素	许绍芬 陈伯英 (163)
第一节 组胺	(163)
一、脑内组胺能神经通路	(163)
二、生物合成和降解代谢	(164)
三、储存	(165)
四、释放和摄取	(165)
五、组胺受体	(165)
六、组胺受体的激动剂和拮抗剂	(166)
七、生理功能	(167)
第二节 前列腺素	(168)
一、前列腺素的化学	(168)
二、前列腺素的生物合成	(168)
三、降解和失活	(171)
四、生理功能	(171)
第十二章 神经肽	孙凤艳 张安中 (174)
第一节 总论	(174)
一、分类	(175)
二、生物合成、储存、释放及失活	(177)
三、分布及递质共存	(180)
第二节 神经肽各论	(186)
一、P物质	(186)
二、胆囊收缩素	(191)
三、心钠素	(194)
第十三章 内阿片肽	孙凤艳 张安中 (196)
第一节 分类和生物合成	(197)
一、前阿黑皮原	(197)
二、前脑啡肽原	(197)
三、前强啡肽原	(198)
第二节 分布、释放和失活	(198)
一、分布	(198)
二、释放	(200)
三、失活	(201)
第三节 阿片受体及其亚型	(202)
一、阿片受体亚型及其配体	(202)

二、阿片受体的分布·····	(205)
第四节 生理功能·····	(208)
一、镇痛作用·····	(208)
二、精神活动·····	(209)
三、呼吸作用·····	(209)
四、心血管作用·····	(209)
五、摄食和饮水·····	(210)
六、免疫作用·····	(210)
第十四章 鸟嘌呤核苷酸调节蛋白和跨膜信息传递·····张德昌 张宽仁	(213)
第一节 导言·····	(213)
一、跨膜信息传递的一般机制·····	(213)
二、G蛋白的发现·····	(214)
第二节 G蛋白的种类和功能·····	(215)
一、G蛋白的种类·····	(216)
二、G蛋白参与受体-效应器调节的标准·····	(217)
三、G蛋白的功能·····	(217)
第三节 癌基因和跨膜信息传递系统·····	(224)
一、癌基因·····	(224)
二、ras癌基因和G蛋白·····	(226)
第十五章 下丘脑·····吴根诚 黄登凯	(228)
第一节 下丘脑的形态·····	(228)
一、下丘脑的核团·····	(228)
二、下丘脑的纤维联系·····	(231)
第二节 下丘脑的功能·····	(235)
一、摄食行为调节·····	(235)
二、水平衡调节·····	(237)
三、体温调节·····	(238)
四、情绪反应·····	(240)
五、昼夜节律·····	(241)
六、其他功能·····	(243)
第三节 下丘脑的神经激素·····	(243)
一、概述·····	(243)
二、促甲状腺素释放激素·····	(245)
三、促性腺激素释放激素·····	(246)
四、生长素释放激素·····	(247)
五、生长素释放抑制激素·····	(248)
六、促肾上腺皮质激素释放激素·····	(249)
七、生乳素释放因子及生乳素释放抑制因子·····	(250)
八、促黑激素释放因子及促黑激素释放抑制因子·····	(250)

九、加压素和催产素	(251)
第十六章 边缘系统	莫浣英 黄登凯 (253)
第一节 概述	(253)
一、边缘系统的概念	(253)
二、边缘系统的重要联系通路	(254)
第二节 杏仁复合体	(256)
一、形态	(256)
二、功能	(257)
第三节 隔区	(260)
一、形态	(260)
二、功能	(260)
第四节 海马结构	(262)
一、形态	(262)
二、海马的功能	(264)
第五节 扣带回	(268)
一、形态	(268)
二、功能	(268)
第十七章 痛和镇痛	曹小定 (271)
第一节 痛觉的解剖生理基础	(271)
一、感受器和传入神经纤维	(272)
二、疼痛在中枢神经系统中的传导途径	(273)
三、疼痛在脊髓水平的整合	(278)
四、疼痛在脊髓以上水平的整合	(280)
五、内源性痛觉调制系统	(281)
第二节 痛觉学说	(284)
一、特异学说	(284)
二、型式学说	(285)
三、闸门控制学说	(285)
第三节 针刺镇痛	(286)
一、针刺镇痛规律	(286)
二、针感的外周传入途径	(287)
三、针刺镇痛的中枢机制	(287)
第四节 疼痛的治疗	(291)
一、药物镇痛	(291)
二、外科手术	(292)
三、刺激疗法镇痛	(292)
第十八章 大脑皮质电活动	程介士 (294)
第一节 大脑皮质神经元电活动的一般特点	(294)
第二节 大脑皮质电位变化	(295)

一、“自发”电位	(295)
二、诱发电位	(295)
第三节 脑电图	(295)
一、脑电图波形	(295)
二、脑电图的意义	(297)
三、脑电波的形成及其节律活动的产生机制	(297)
第四节 几种常见的脑诱发电位	(300)
一、诱发电位的基本特点	(300)
二、诱发电位波形的记录及影响因素	(301)
三、研究诱发电位的意义	(301)
四、躯体感觉诱发电位	(302)
五、视觉诱发电位	(304)
六、听觉诱发电位	(304)
第十九章 学习和记忆	黄显奋 (306)
第一节 概述	(306)
一、学习的分类	(306)
二、记忆的过程和分类	(307)
三、遗忘	(308)
第二节 学习和记忆的机制	(309)
一、学习和记忆的脑功能定位	(309)
二、神经生理学机制	(311)
三、神经生物化学机制	(316)
四、神经解剖学机制	(319)
第二十章 觉醒和睡眠	黄显奋 (321)
第一节 觉醒	(321)
一、觉醒的维持	(321)
二、行为觉醒和脑电觉醒	(322)
第二节 睡眠	(322)
一、睡眠的基本现象及生物学意义	(322)
二、睡眠的神经性调节	(325)
三、睡眠的递质调节学说	(327)
四、内源性睡眠物质	(328)
神经生物学名词英汉对照词汇表	(331)

第一章 神 经 元

第一节 神经元的一般结构

神经元是构成神经系统的结构和功能的单位，包括细胞体和突起两部分。细胞体的形状多种多样，细胞大小的差别也很大(图 1-1)。

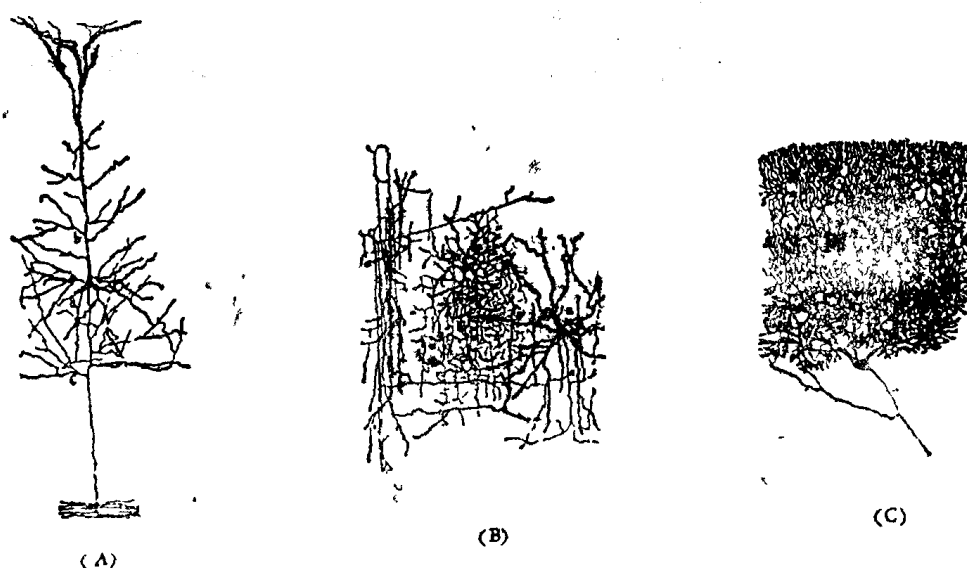


图 1-1 几种神经细胞

- (A) 大脑皮质锥体细胞
- (B) 大脑皮质中短轴突神经元
- (C) 小脑普肯野细胞

一、细 胞 体

包括细胞膜、细胞核和细胞质三部分(图 1-2)。

(一) 细胞膜

狭义的细胞膜是指一层包在细胞外表面的薄膜，又称质膜。细胞内有许多细胞器，如内质网、高尔基复合体、溶酶体和线粒体等也是由膜构成的，它们和质膜一起构成广义的细胞膜，总称单位膜。它的基本结构都是在液体的双层脂质中镶嵌着球形蛋白质。

近年来，关于细胞膜的研究已取得了非常大的进展，将在本章第二节进行专门讨论。

(二) 细胞核

多数神经元，含有一个大而圆的细胞核。神经元胞核的形态学特征是核的染色质少，细

胞核的核仁明显。但在小的神经元中这一特点并不明显。细胞核的表面有核膜,为具有三层结构的膜,实际上也是膜系统的一部分。膜的外层含有核蛋白体,核膜上有许多核孔。有的地方核外膜和粗面内质网相通。两层核膜之间的间隙以及细胞核的核孔数,随细胞的类型而有不同,还与细胞的机能状态及细胞周期有关。一般说来,分化程度低的或合成代谢旺盛的细胞,核孔数就多。核染色质是DNA核蛋白,而核仁则是含RNA的核蛋白,后者是合成rRNA的场所。含DNA的核蛋白在细胞核中构成异染色质和常染色质。异染色质比较致密,是染色体的染色丝未松开的部分,它位于核被膜内侧及核仁外周;而常染色质位于异染色质之间,是染色体的松开部分,也是正在使用和活动的部分。在神经元中,由于常染色质多,故细胞核染色呈空泡状。由于核膜的出现使核物质与胞浆分开,并通过核孔与周围胞质进行物质交换。

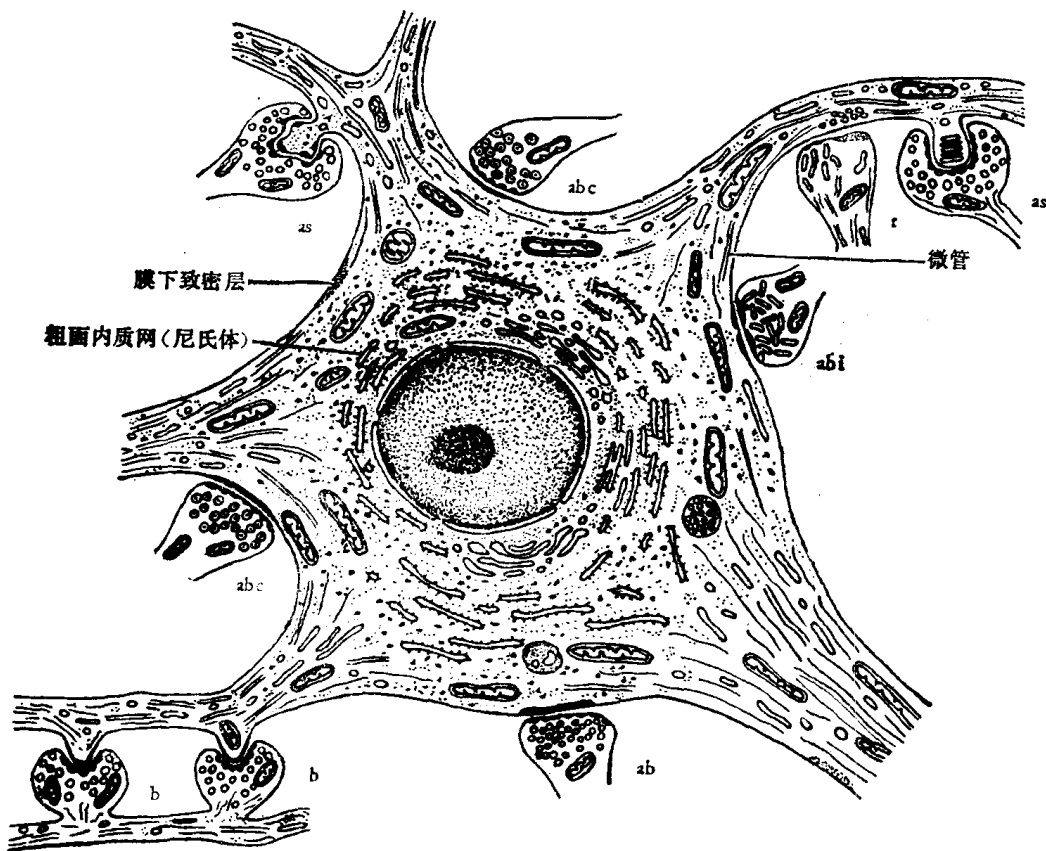


图 1-2 神经元与突触超微结构模式图

as 轴突突触及 ab 轴体突触均含清亮圆形小泡 abc 轴体突触(含致密核心颗粒) abi 轴体突触(含扁平囊泡) b 途中突触 r 交互性突触(两树突间,一侧为兴奋性突触小泡,另一侧为抑制性突触小泡)

此外,在核膜内层和核仁旁,或者核内膜与核仁之间,有时常可见一种染色深的物质,称为巴氏小体,出现于雌性动物中,它可能由两条X性染色体所构成。

(三) 细胞质

神经元细胞核周围的细胞质也称核周质,其内除含有细胞器和包含物之外,尚有特征性结构即尼氏体和神经原纤维。

1. 尼氏体 在光镜下为嗜碱性小块或小颗粒,不同神经元在一定固定液作用下其所含

尼氏体的形态不同。例如在脊髓前角的运动神经元,尼氏小体呈虎斑状,而小脑的普贤野细胞,尼氏小体很细。因此至今还有根据尼氏小体、胞体大小和形状等将神经元进行分类。在正常情况下,经一定固定剂的作用,各种神经元的尼氏体形状各自有其特征;但当代谢机能出现障碍时,尼氏小体可出现形态学上的变化。电镜下,尼氏小体是由粗面内质网、游离核糖体和多核糖体所构成。核糖体或称核蛋白体,由圆锥形的大亚单位和扁的小亚单位共同组成。大亚单位在中轴上有一中央管。单个核糖体是不活动的,只有当核糖体与 mRNA 串起来形成多核糖体时,才有合成蛋白质的作用。胞质中的核糖体由核仁形成,通过核孔释放到胞质。

高度发育的粗面内质网与神经元活跃的蛋白质合成有关,尼氏小体分布于整个胞体和树突,但轴突和轴丘中则没有。

2. 神经原纤维 神经元的胞体和突起中含有神经原纤维。光镜下用重金属染色能很好地观察到,这些神经原纤维如今被认为是银沉淀于神经细丝束所成,神经原纤维不如神经细丝稳定,在光镜中有时不能保存。应用电镜观察,神经原纤维部位,即相当于微管、神经细丝和微丝。微管为伸长的管状结构,其作用可能与神经元细胞质内物质和细胞器的运输有关,特别是由胞体到轴突,以及由轴突到胞体的运输。神经细丝也是长形中空的管状结构,比微管约细一半。曾有介绍说,神经细丝可能是微管的前身,但更可能与维持结构的形状有关。微丝更细,可能是收缩成分,在发育期与神经元的形态改变有关。

神经细丝与其他细胞质细丝不同,它的直径约 10nm,很长。在电镜高倍放大下观察,为微细小管,中央透亮,管壁厚约 3nm。它们与胶质细胞中细丝及其他组织中的中间丝不同,由 3 种分子量为 200 000、150 000 及 70 000 的蛋白质所构成。分子量为 70 000 的蛋白质构成其中心,其他两种分子量的蛋白质呈螺旋状环绕这一中心。

3. 滑面内质网 在多种神经元中很发达,滑面内质网还可能紧贴胞膜形成膜下囊泡,似乎与运输由膜进入的离子有关。

4. 高尔基复合体 存在于细胞核的周围和树突的近端。电镜下其结构和一般细胞内的相似,也是由几层扁平囊泡、大泡和小泡所构成。小泡由滑面内质网出芽更新而来,并携带有粗面内质网合成的多肽和蛋白质等,故又称转移小泡。通过扁平囊泡的加工浓缩,然后脱落成大泡。在不少神经元中,都有一些含致密中心的圆形大囊泡,和高尔基复合体相联系。在不少神经元的神经终末内也常含有数目不等的致密中心囊泡。实验表明,它们可能与某些神经递质(如儿茶酚胺等)有关。此外,乙酰胆碱的合成酶也是在高尔基复合体上聚集后至神经终末的。因而认为神经元内高尔基复合体可能参与突触小泡的形成,与制造多肽激素的神经分泌颗粒等功能有关。高尔基复合体还可形成溶酶体。

5. 溶酶体 为圆形或椭圆形小体,表面有膜包裹,里面呈细小颗粒或均质状,较致密,含有酸性水解酶,称为初级溶酶体。初级溶酶体释放水解酶,消化细胞中退化或衰老的细胞器,神经终末内的突触小泡也可以被溶酶体摄取,运送到胞体。这种含有崩解产物的溶酶体称为次级溶酶体。

6. 多泡体 也是由膜包裹的多泡状小体。可能是溶酶体和吞饮体相结合的一种次级溶酶体。

7. 线粒体 形状、大小和数目都不一致,一般在年幼的细胞内较多。通常呈细丝状,也有呈颗粒状,广泛分布于胞体、突起和终末内,其超微结构与一般细胞中相似,但有两点是特

征性的：①线粒体嵴大多呈纵向排列；②由线粒体内膜所围成的腔室，其致密基质颗粒不常出现或缺如，但意义不明。在组织培养中可见线粒体经常运动，不断地改变其形状和大小。

8. 中心粒和纤毛 有些神经元含有中心粒和纤毛。纤毛可能是退化的结构，但有些纤毛具有感受器的作用。

9. 色素颗粒和脂褐素 有些神经元含有黑色素颗粒，如黑质和蓝斑中的神经元含有黑色素颗粒。脂褐素是一种呈棕黄色的颗粒，有随着年龄的增长而增多的倾向。电镜下是一种具有致密颗粒和空泡的小体，它由溶酶体衍化而来，可能是不被溶酶体所消化的物质。

二、突 起

由胞体发出，可分为树突和轴突两种。

(一) 树突(dendrite)

有一至多个。从细胞体发出后可反复分支，逐渐变细而终止。神经元胞体内多数细胞器也伸入树突中相当距离，因此大神经元树突主干，用普通染色方法也常可见尼氏体。电镜观察，树突近端部分常含有粗面内质网、游离核糖体、多核糖体和高尔基复合体等。当其远离胞体段，细胞器减少，更向周围只有少数粗面内质网和游离核糖体。电镜下，核糖体对于区别树、轴突有重要意义。但最引人注目的乃是含有大量的微管和神经细丝。微管与运输物质有关。应用标记蛋白质追踪，树突的运输速度约3mm/h，类似轴浆的运输速度。许多神经元树突表面发出多种形状的细小突起，称为树突棘，简称小棘(spine)，可分3种类型：细长型或鼓槌形(drum stick shape)，具有一个细长的柄和一个球状的末端，数量最多；芽型(shubby shape)，其柄部和末端大小相近；蘑菇型(mushroom shape)，其柄粗短，末端膨大，数量最少。电镜观察可见小棘中含有数个光壁囊状结构，囊间含有电子致密物质，总称棘器(spine apparatus)。囊似是由滑面内质网伸入而形成的。小棘的形态、数目和分布常有变化。例如眼球被摘除后，动物视皮质中锥体细胞的顶树突中的小棘减少。近年来从小脑的普顶野细胞的研究中发现，小棘部位为兴奋性突触所在，并认为小棘对神经元的兴奋具有积极的调整作用。

(二) 轴突(axon)

除个别神经元外，一般都有一条细而均匀的轴突，轴突从胞体发出时常有一锥形隆起，称为轴丘。轴突也可能发自树突干的基部。从轴丘至髓鞘的开始段，称为轴突起始段，也是轴突的窄段。轴突和轴丘都没有游离核糖体和粗面内质网。轴突起始段有两个特征：一是轴膜下含有电子致密层，该处的兴奋阈最低。值得注意的是类似致密层也可见于有髓神经纤维的郎氏结处；二是微管在此集成小束，束中微管和微丝在一定间隔处有横桥相连。

轴突表面光滑，分支也少，分支自主干呈直角发出，称为侧支(collateral)。有的轴突较长，可有数千倍于胞体的长度，称为长轴突神经元(或称Golgi I型神经元)，有的轴突较短，只伸到胞体附近，称为短轴突神经元(或称Golgi II型神经元)。长的轴突所含的物质较胞体要多几百甚至几千倍，但大部分物质均需由胞体经轴突运至其终末，并从终末运回。轴浆的这种流动，称为轴突流(axonal flow)。轴突流可分为慢速和快速两种。如运输微管蛋白、神经细丝蛋白，以及许多细胞质基质蛋白质，如肌动蛋白(actin)、海绵状蛋白(clathrin)、钙调节蛋白(calmodulin)及各种代谢酶类，均是慢速运输，其速度为0.2~4mm/d。另外，