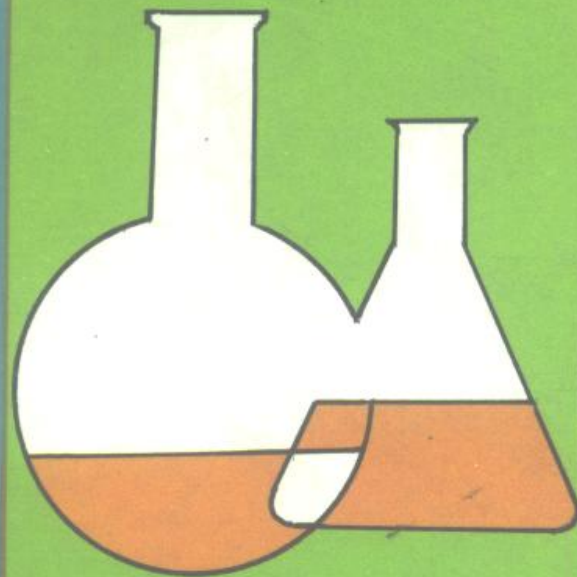
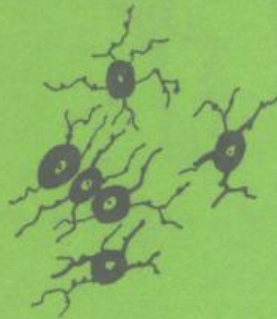




神 经

生物化学与分子生物学

王 尧 杜子威 主编



人 民 卫 生 出 版 社

神 经

生物化学与分子生物学

王 尧 杜子威 主编

人民卫生出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

神经生物化学与分子生物学/王尧等主编. —北京: 人民
卫生出版社, 1997

ISBN 7-117-02650-2

I. 神… I. 王… II. ①人体-神经-生物化学 ②人体-
神经-分子生物学 IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (97) 第 06355 号

209/18

神经生物化学与分子生物学

王尧 杜子威 主编

人民卫生出版社出版发行
(100050 北京市崇文区天坛西里 10 号)

人民卫生出版社印刷厂印刷

新华书店经销

787×1092 16 开本 32 印张 747 千字
1997 年 9 月第 1 版 1997 年 9 月第 1 版第 1 次印刷
印数: 00 001—2 500

ISBN 7-117-02650-2/R·2651 定价: 42.00 元

(凡属质量问题请与本社发行部联系退换)

编 者

(按编写章节为序)

- 刘延祖：苏州医学院（苏州，215007）
印其章：苏州医学院（苏州，215007）
王 尧：上海铁道大学医学院（上海，200070）
奚为乎：苏州医学院附属第一医院（苏州，215006）
田梦玉：西安医科大学（西安，710061）
印文考：中国康复医学研究所（北京，100075）
吕证宝：北京医科大学（北京，100083）
梅 俊：西安医科大学（西安，710061）
程珍凤：西安医科大学（西安，710061）
蒋 滢：苏州医学院（苏州，215007）
陆雪芬：广州医学院（广州，510260）
廖卫平：广州医学院（广州，510260）
朱贻伯：苏州医学院（苏州，215007）
盛树力：首都医科大学宣武医院（北京，100053）
黄治森：镇江医学院（镇江，212001）
卢步峰：镇江医学院（镇江，212001）
梁念慈：广东医学院（湛江，524023）
黄 才：广东医学院（湛江，524023）
王兆钺：苏州医学院（苏州，215007）
王 珏：美国德州大学医学院
杜子威：苏州医学院（苏州，215007）
涂来慧：第二军医大学长海医院（上海，200433）
庞式琪：首都医科大学宣武医院（北京，100053）
王拥军：首都医科大学宣武医院（北京，100053）
徐培锡：苏州医学院附属第一医院（苏州，215006）
董为伟：重庆医科大学（重庆，630042）
张万琴：大连医学院（大连，116023）
陈生弟：上海第二医科大学瑞金医院（上海，200025）
吴彩云：苏州医学院附属第一医院（苏州，215006）

序 言

纵观二十世纪后期生物科学的发展过程，神经科学是起步较晚但进展十分迅速的一个大范畴。尤其是在近15~20年之内，国际上有关分子生物学的知识和技术以迅猛的速度正在不断推陈出新，特别是对于神经系统的基本单位—神经元和胶质细胞等在发生、衍化、成熟、衰老以及死亡的分子生物学研究日益增多，形成了一门独特的新学科—分子神经生物学。试看在近年来国际性大中型神经科学会议上，应用分子生物学手段以探索神经活动（包括生理性活动、心理性活动以及病理生理性改变）的论文不断涌现，几乎可以与传统的生物化学、组织化学、免疫细胞化学等方法并驾齐驱，而且神经生物学所探究的对象，已经不仅仅是大肠杆菌、噬菌体、果蝇、海兔等低等生物，有些已逐渐以高等哺乳动物甚至以人脑本身为对象。因此，从九十年代以后，在发达国家中掀起了‘脑研究十年’的高潮，说明了对神经活动和机体行为的生物学研究不仅有理论方面的贡献，而且还对临床医学（神经病学、精神病学等）具有指导实践的意义。

我国的神经科学也属起步较晚的学科，有关神经科学的书刊很少，因而对于有志于此道的学者常常面临很大的困难。今获悉我们的老友、中国神经科学会神经生化专业委员会主任委员、上海铁道大学医学院王尧教授和苏州医学院名誉院长、著名的神经外科专家杜子威教授主编《神经生物化学与分子生物学》一书，并邀请了全国各地医学院校的三十位知名教授和专家共同执笔，各抒所长，达到了珠联璧合的目的。其中有关‘神经系统蛋白质’、‘脑基因的表达和克隆’、‘神经系统肿瘤的分子生物学’等章节是两位主编的专长，因此在书中有了较深入的阐述。我们相信本书的出版将对我国神经生物化学的进展起到巨大的推动作用，同时也为有志于从事神经科学研究的青年学生、研究生及教师等提供丰富的知识。为此，我们衷心预祝本书将会受到广大读者的欢迎。

薛启冀 首都医科大学北京友谊医院

江德华 天津医科大学附属第一医院

一九九六年

前 言

今日科学技术的突飞猛进，已使人类在宏观世界方面可上九天揽月，在微观世界方面能捕捉基本粒子的踪迹。然而，人类对万物之灵本身的智慧源泉—脑，却知之甚少。人的感觉、意识、感情、思考、学习与记忆等神经活动的详细机理，仍如坠云雾之中。因此，阐明脑的奥秘，已成为科学界志士仁人的迫切愿望。在 80 年代末，一些国家的著名科学家联合倡议：将 90 年代作为“脑研究的十年”，呼吁各国科学家把脑的研究放在重要位置，并希望各国政府及有关团体给予支持。嗣后，这一倡议得到许多国家政府、议会及科研机构的热切响应。在我国，著名科学家曹天钦、冯德培、张香桐等教授早在 1985 年联合编著了《神经科学前沿》一书，并高瞻远瞩地提出了我国神经科学发展的方针和计划。十年后的今天，他们之中有的先辈在为科学事业奋斗一生之后已与世长辞，然而他们规划的事业仍在感召后来人继续奋斗。

神经活动是最复杂的一种生命现象，揭示其奥秘一向是对自然科学的一大挑战。欲攻克这一神秘堡垒，需要多兵种作战，即多学科、多层次的综合研究，包括分子水平、细胞水平、器官水平乃至整体水平。而神经生化正是这支联合兵团中的一个重要方面军，它在分子水平研究脑及整个神经系统的结构、功能以及人类行为与心理活动的物质基础。近年来，分子生物学迅猛发展，利用其先进的研究方法，对神经系统的研究取得了许多瞩目的成果。考虑到这一现实以及国际生物化学会和中国生物化学会均顺应历史潮流，改名为“生物化学与分子生物学会”，本书采用了《神经生物化学与分子生物学》的书名，旨在反映脑及整个神经系统的生物化学以及分子生物学方面的基本理论及近年的研究成果，在“脑研究十年”中起一些推波助澜的作用，为推动我国的神经科学的发展作一些棉薄的贡献。

为了反映神经生物化学与分子生物学各方面的飞速发展，我们联合了国内活跃在这一领域的 30 位同仁，共同编写了此书，以求集思广益。因此，本书是集体智慧的结晶。

此书包括了传统的神经生化学的基础内容，诸如神经系统的化学物质组成（主要介绍生物大分子）、神经递质、调质、神经肽等等，但力求反映在古老领域中的新进展；对神经系统蛋白质、神经营养因子、环核苷酸、前列腺素类物质等问题采用独立的章来讨论。

分子生物学与神经科学的联姻，诞生了分子神经生物学。有关这方面的内容，除在各章节中注意阐述外，还专门编写了‘脑基因的表达和克隆’、‘神经系统遗传疾病的分子生物学’、‘神经系统肿瘤的分子生物学’等章节，以反映这一方面的进展。

神经生物化学不仅是一门重要的基本理论科学，而且与救死扶伤的临床医学密切相

关。一些神经疾病发病机理的阐明，其诊断、治疗和预防的实施，往往是以神经生化学的理论和技术为基础的。另一方面，在病理条件下显示的神经生化学变化，又可作为探索正常状况下脑代谢和功能的一种特殊方法。本书选择了几种近年来在神经生化学方面研究进展较快的疾病，如 Alzheimer 病、基底神经节疾病、癫痫、髓鞘疾病、脑缺血与缺氧等，均以专门章节介绍。

本书是集体劳动的产物，首先感谢各位编者的精诚合作。特别应该说明的是有几位专家，如杜子威教授、印其章教授、梅俊教授和程珍凤教授等，是笔者的师长，他们为了促进我国神经生化学事业的发展，毫不计较个人的名位，鼓励他们的学生担任主编工作，并亲自在百忙之中撰写部分章节加以支持。他们的这种扶掖后进、不惜曲尊的高风亮节，由衷地令人钦佩。在此，笔者对几位师长的栽培，表示最衷心地感激。

本书的编写，得到中华医学会神经生化学组的两位主任委员薛启[△]教授和江德华教授的热情鼓励和始终不渝的支持，他们还为本书写了序言。对此，谨表诚挚地感谢！十分遗憾的是在本书出版之前，江教授不幸因病逝世，未能目睹此书的付梓，但他对本书的贡献，将永志不忘。

本书系集体编写，因而在风格、文字等方面有不够统一之处；另外，由于科学技术发展迅猛，书中错漏之处在所难免，敬请读者批评指正。

王 尧

一九九六年夏 于上海

内 容 提 要

本书由活跃在神经生化学领域的科研及教学岗位的 29 位教授及专家集体编著而成。本书从分子水平详细阐述了神经递质、调质、神经肽、生物大分子、神经系统蛋白质、神经营养因子、环核苷酸、二十碳烯酸等问题；此外，还专章论述了脑基因的表达和克隆、神经系统遗传病的分子生物学、神经系统肿瘤的分子生物学、Alzheimer 病、基底神经节病、癫痫、髓鞘疾病、脑缺血与缺氧等内容。

本书主要供分子神经生物学、神经化学、神经生理学、神经病理学、神经药理学、神经免疫学、神经解剖学等的研究人员和研究生以及神经内、外科医生和医学院的研究生及大学生参考。

目 录

- ✓ 第一章 神经细胞和神经胶质细胞的结构 刘延祖 (1)
- ✓ 第二章 膜转运和离子通道 印其章 (17)
- 第三章 神经系统蛋白质 王 尧 (32)
- 第四章 神经系统脂质及复合糖 田梦玉 (50)
- 第五章 神经营养因子 印文考 (65)
- 第六章 神经系统的发育 吕证宝 (78)
- ✓ 第七章 神经系统的老化 梅 俊、程珍凤 (87)
- 第八章 脑的中间代谢及能量代谢 蒋 滢 (99)
- ✓ 第九章 突触传递和神经递质 印其章 (111)
- 第十章 乙酰胆碱 蒋 滢 (127)
- 第十一章 儿茶酚胺 廖卫平、陆雪芬 (141)
- 第十二章 组胺与 5-羟色胺 朱贻伯 (157)
- 第十三章 神经多肽 盛树力 (171)
- ✓ 第十四章 氨基酸递质 黄诒森、卢步峰 (184)
- ✓ 第十五章 环核苷酸和蛋白质磷酸化 梁念慈、黄 才 (208)
- 第十六章 肌醇磷脂 梁念慈、黄 才 (221)
- 第十七章 廿碳四烯酸 王兆钺 (231)
- 第十八章 脑基因的表达和克隆 王 尧、王 珏 (244)
- 第十九章 神经系统遗传疾病的分子遗传学 王 尧、王 珏 (265)
- 第二十章 神经系统肿瘤的生物化学 王 尧 (293)
- 第二十一章 神经科学领域中单克隆抗体的应用 杜子威、王 尧 (312)
- 第二十二章 肌肉的生物化学与肌病 涂来慧 (325)
- 第二十三章 糖、脂肪酸和线粒体代谢性疾病 庞式琪、王拥军 (338)
- 第二十四章 脂质、糖蛋白及粘多糖代谢性疾病 王拥军、庞式琪 (352)
- 第二十五章 氨基酸及核酸代谢疾病 朱贻伯 (365)
- 第二十六章 代谢性脑病与昏迷 徐培锡 (383)
- ✓ 第二十七章 脑缺血和缺氧 徐培锡 (390)
- 第二十八章 髓鞘与髓鞘疾病的生物化学 董为伟 (400)
- 第二十九章 癫痫 孙艺平、张万琴 (415)
- 第三十章 基底神经节疾病 陈生弟 (426)

第三十一章 阿尔采默病	梅 俊、程珍凤 (437)
第三十二章 精神疾病的生化	吴彩云 (450)
缩写字表.....	(460)
索 引.....	(476)

第一章 神经细胞和神经胶质细胞的结构

一、神经元	1
(一) 神经元的形态	1
(二) 神经元的分类	2
(三) 神经元在神经系统中形成的结构	3
(四) 神经元的结构	4
1. 细胞膜	4
2. 细胞核	4
3. 核周质	5
4. 树突	9
5. 轴突	9
二、神经胶质细胞	10
(一) 星形胶质细胞	11
(二) 少突胶质细胞	12
(三) 小胶质细胞	13
(四) 室管膜细胞	13
(五) 脉络丛上皮细胞	13
(六) 雪旺细胞	14
(七) 被囊细胞	15

神经系统包括中枢神经系统的脑、脊髓和周围神经系统的神经、神经节等，主要由神经组织 (nervous tissue) 构成。神经组织成于神经细胞 (nerve cell) 和神经胶质细胞 (neuroglial cell)，均为有突起的细胞。神经细胞又称神经元 (neuron)，是高度分化的细胞，可接受刺激和传递兴奋，有的神经元还有内分泌功能。神经胶质细胞遍布神经元之间，数量约为神经元的 10~50 倍，参与构成神经元功能活动的微环境，并对神经元有支持、营养、保护和分隔绝缘等作用。这两类细胞在发生、形态和功能上均有所不同，但关系十分密切。

神经系统具有与其功能相适应的结构特征，例如，神经元和神经胶质细胞间特有的构筑形式，神经元间或神经元与非神经元间的突触、神经元长突起周围的髓鞘，血液和神经组织间的血脑屏障和周围神经屏障，中枢神经系统内无淋巴管，以及流动于整个中枢神经系统内外表面的脑脊液等。当讨论神经系统的生理活动和病理过程时，应予考虑。

一、神 经 元

(一) 神经元的形态

神经元是神经组织中的主要成分，形态多样，但都由胞体 (soma)、突起 (neurite) 和终末三部分组构成。胞体包括细胞核和核周的细胞质 (称核周质 perikaryon)，是细胞代谢的中心，也能接受刺激。胞体大小不一，小的直径仅 $5\sim 8\mu\text{m}$ ，大的可达 $100\mu\text{m}$ 以上，一般只占神经元整体的一小部分，如大脑皮质躯体感觉区的锥体细胞的胞体仅占细胞总表面积的 4%，而其树突棘则为 43%。胞体形状各异，为圆形、卵圆形、锥体形、梭形和多边形等。突起自胞体伸出，其数量、形态和长短不同；根据突起形态结构和功能的

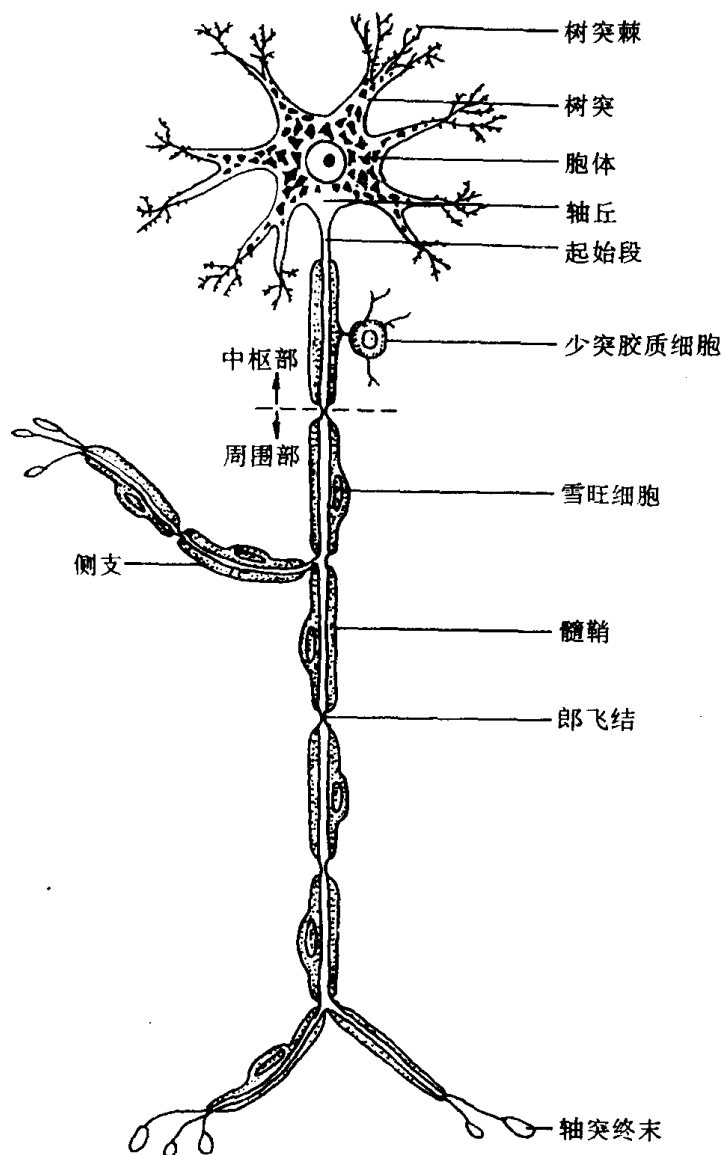


图 1-1 神经元的结构

差异分为树突 (dendrite) 和轴突 (axon)。树突一个至多个，呈树状分支，接受刺激将兴奋传向胞体。轴突一般只有一个，细长且分支少，将兴奋由胞体传出。突起的终末分布于外周器官，形成神经末梢，感受体内外的刺激或支配效应器的活动。

神经元数量巨大，中枢神经系统传出神经元约数十万个，传入神经元约百万以上，中间神经元约一百亿个。人出生后不久，神经元数量达最大值，据估计，尔后每天约有 20 万神经元消失 (图 1-1)。

(二) 神经元的分类

神经元的分类方法很多，常以胞体形态、突起数目、功能以及释放的神经递质进行分类。

根据突起数目可将神经元分为假单极、双极和多极三种。假单极神经元 (pseudounipolar neuron) 从胞体只发出一个突起，该突起在离胞体不远处分为两支，其中进入中枢神经系统的一支，称中枢突 (central process)；到达外周器官的另一支，称周围突 (peripheral process)。就兴奋传导方向而言，中枢突相当于轴突，周围突相当于树突，但形态结构上这两个突起都与一般神经元的轴突一样。

假单极神经元见于脊神经节和某些脑神经的感觉神经节。双极神经元 (bipolar neuron) 自胞体两端各发出一个突起，即一个轴突和一个树突；主要见于嗅粘膜、视网膜及内耳的前庭神经节和螺旋神经节。多极神经元 (multipolar neuron) 有一个轴突和多个树突，是人体内最多的一种神经元，如脊髓前角运动神经元、大脑皮质锥体细胞和小脑皮质蒲肯野细胞 (图 1-2)。

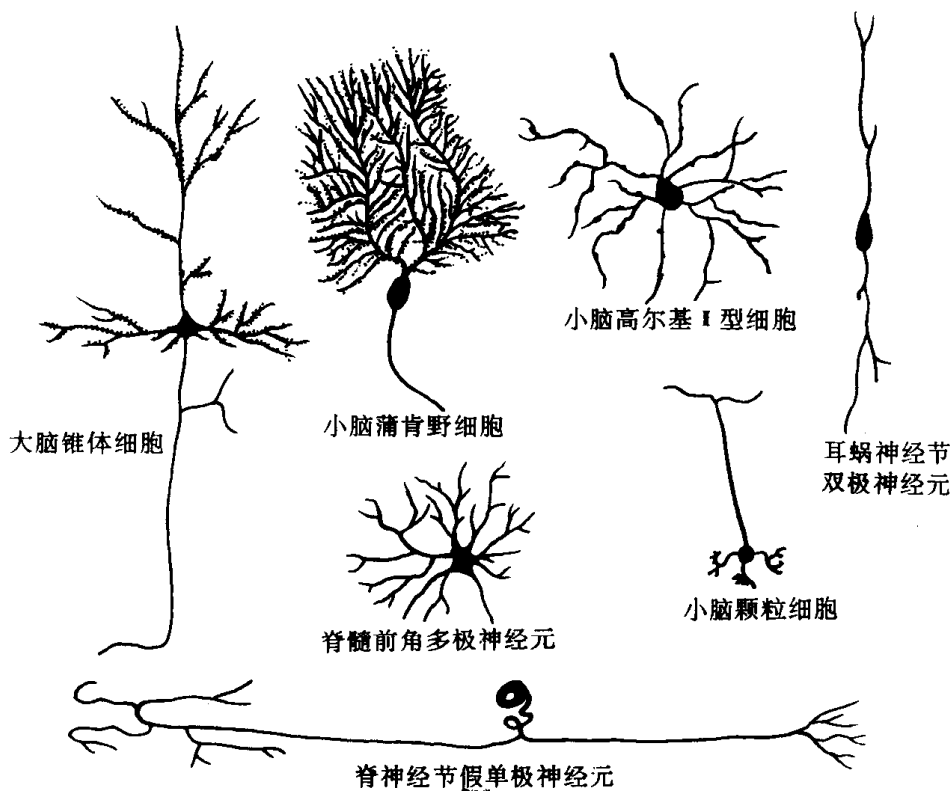


图 1-2 神经元的形态

根据轴突的长短，可分为长轴突的高尔基 I 型神经元 (Golgi type I neuron) 和短轴突的高尔基 I 型神经元 (Golgi type II neuron)。前者的长轴突远伸到白质、其他部位的灰质或外周器官如皮肤和肌肉；后者的短轴突则仅限于胞体所在的局部范围内分支，与邻近神经元形成突触。

根据神经元的功能，可分为感觉、运动和联合三类。感觉神经元 (sensory neuron) 又称传入神经元 (afferent neuron)，多为假单极神经元，胞体位于脑脊神经节内，周围突分布至外周器官，接受刺激经中枢突传向脑和脊髓。运动神经元 (motor neuron) 又称传出神经元 (efferent neuron)，多为多极神经元，胞体位于脑、脊髓和植物性神经节内。轴突将兴奋传至肌肉或腺体产生效应如肌肉收缩或腺体分泌。联合神经元 (connector neuron) 又称中间神经元 (internuron)，介于上述两种神经元之间起联络作用，大都为多极神经元，人神经系统内的联合神经元约占神经元总数的 99%，构成复杂的神经网络。

根据神经元传递信息所释放的神经递质，可分为胆碱能神经元 (cholinergic neuron)、肾上腺素能神经元 (adrenalinergic neuron) 和肽能神经元 (peptidnergic neuron) 等。

另外，尚可按神经元胞体形态，分为锥体细胞 (pyramidal cell)、星形细胞 (stellate cell、星形神经元) 及梭形细胞 (fusiform cell、梭形神经元) 等。按神经元的兴奋或抑制作用分为兴奋性神经元 (excitatory neuron) 和抑制性神经元 (inhibitory neuron)。总之，可从不同角度对神经元进行分类，如脊髓前角的神经元可归类为多极神经元、高尔基 I 型神经元、运动神经元、胆碱能神经元、星形神经元和兴奋性神经元等。

(三) 神经元在神经系统中形成的结构

神经元的不同部分在中枢和周围神经系统以不同的构筑方式形成各种结构，同是胞

体或突起的集聚，因部位和构筑方式的差异而给予不同名称。中枢神经系统内神经元胞体和短突起集聚的地方，在新鲜标本上色泽灰暗，称灰质 (gray matter)；分布在大、小脑表面的灰质称皮质 (cortex)。不含胞体而只有神经纤维 (神经元长突起和包在它外面的神经胶质细胞) 集聚的地方，含髓鞘多，色泽白亮，称白质 (white matter)；分布在大、小脑深部的白质称髓质 (medulla)。脊髓的中央是灰质，白质位于周围。形态和功能相似的神经元的胞体集聚一起，位于中枢神经系统者称神经核 (nucleus)，位于周围神经系统者称神经节 (ganglia)。中枢神经系统内，起止、行程和功能基本相同的神经纤维集聚一起称纤维束 (fasciculus, tractus)；而神经纤维交错成网，神经元胞体散在其中的部位称网状结构 (reticular formation)。周围神经系统的神经纤维集聚一起构成神经 (nerve)。

(四) 神经元的结构

神经元胞体内含细胞核，核周质内含各种细胞器和内含物。细胞突起分树突和轴突。胞体通常位于神经毡 (neuropil) 的背景上，神经毡主要是由无髓鞘包裹的神经元突起、突触和神经胶质细胞突起构成的复合编网。

1. 细胞膜 神经元表面有一层膜性结构称细胞膜 (cell membrane) 或质膜 (plasmalemma, plasma membrane)，厚约 7~10nm，光镜下难以分辨，电镜下清晰可见，呈两暗夹一明的单位膜模式。神经元的细胞膜与其他细胞的相似，也是镶嵌有蛋白质的脂质双层膜性结构，膜内有通道、载体和受体蛋白等。细胞膜在保持神经元相对独立和稳定的内环境，进行物质交换，感受刺激和传导兴奋等方面起重要作用。神经元内也有大量膜性成分包括线粒体、高尔基复合体、内质网、溶酶体等细胞器的膜和细胞核的膜，称细胞器膜和核膜为细胞内膜 (cytomembrane, internal membrane)。细胞内膜将细胞膜包裹的原生质分隔为许多各不干扰又相互联系的微环境，以保证细胞内各种物质代谢和功能活动正常有序地进行。细胞膜和细胞内膜的结构基本相同，二者合称生物膜 (biomembrane, biological membrane)。关于神经元细胞膜的结构和功能将在第二章进行专门讨论。

2. 细胞核 多数神经元只有一个大而圆的细胞核 (nucleus)，植物性神经节内亦可见含二个或三个核的神经元。细胞核内染色质颗粒较少，故着色浅，呈空泡状，核仁 (nucleolus) 明显。但在小的神经元如小脑颗粒细胞这一形态特点不明显，其染色质密集，着色深。有的细胞核有凹陷，如小脑浦肯野细胞的核在朝向主树突根部的一段核膜常形成深凹。电镜下，核膜由内外两层膜即内核膜 (inner nuclear membrane) 和外核膜 (outer nuclear membrane) 构成，两层膜间有宽 20~40nm 的腔隙称核周隙 (perinuclear space)，三者合称核被膜 (nuclear envelope)。核被膜上有核孔 (nuclear pore)，是内、外核膜局部相融合成的环形孔道。在核孔的内缘有核孔复合体 (nuclear pore complex)，它由环列的 8 组亚单位及其中心颗粒和辐条构成。核孔是可调控孔洞，参与核内外的物质交换，是核内 RNA 出核的唯一通道。外核膜的胞质面附有核糖体，类似粗面内质网；有时可见外核膜与内质网膜相延续，核周腔与内质网腔通连。内核膜的核质面有一层网格状的纤维层支持着，称核纤层 (nuclear lamina, fibrous lamina)，其纤维直径约 10nm。核纤层与核内骨架连接，维持核的正常形状。核内染色质的一些部分固定于核纤层上，使染色质排列有序。

核仁大而圆，约为核直径的 $\frac{1}{4} \sim \frac{1}{3}$ 。常见一个核仁，也有2~3个的。核仁结构同其他蛋白质合成活跃的细胞的相似。电镜下，核仁外形不规则，由颗粒部 (pars granulosa) 和纤维部 (pars fibrosa) 组成，颗粒直径15~20nm，纤维直径60~80nm，二部交错排列，埋藏于无定形基质中。纤维部多在核仁中心部分，颗粒部常居核仁外周，以颗粒部为主。核仁周围或一侧有异染色质附着，而伸展到核仁内部的为常染色质即核仁组织者 (nucleolar organizer)。在某些种属的雌性个体常见一个深染的小球状染色质块贴附于核仁上或核膜内侧，称 Barr 小体或核仁卫星 (nucleolar satellite)，通常认为是一条高度集缩的无转录活动的 X 染色体。某些神经元的核内有内含物如膜状结构和棒状小体，后者见于视、听系统的神经元，且随神经元受刺激的增强而加多。

通常认为出生后的神经元分裂能力很低，几乎不见分裂相，但在一定条件下，神经元是可以进行有丝分裂的。

3. 核周质 核周质内富含各种细胞器，但无一种细胞器是神经元特有的，它们的结构与其他细胞的基本相似，也各有一些特点 (图 1-3)。

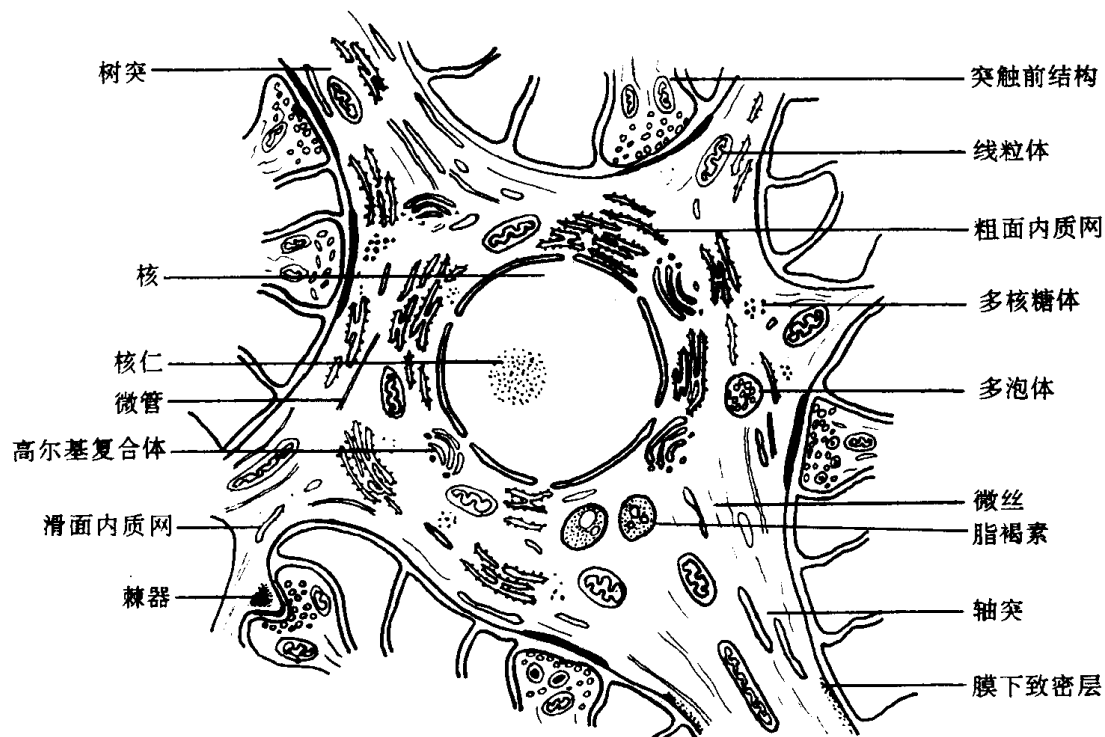


图 1-3 神经元胞体超微结构

(1) 尼氏体：尼氏体 (Nissl body) 在光镜下为嗜碱性颗粒或小块，仅分布于神经元的胞体和树突，而轴突的起始部 (轴丘) 和轴突内无尼氏体。不同神经元尼氏体的大小和形状不一，一般地说，大神经元的尼氏体比小神经元的丰富而分明，运动神经元的尼氏体比感觉神经元的粗大，如脊髓前角运动神经元的尼氏体量多且粗大，呈斑块状，而脊神经节和前庭神经核神经元的尼氏体为细粒状分布均匀。正常情况下，各种神经元的尼氏体皆有其特征性的数量和形态分布。当神经元受损伤如轴突断裂时，可见尼氏体变细呈粉末状，分布改变，最后溶解消失。在强烈的旋转加速和直线加速运动影响下，前庭神经节神经元的尼氏体由条状变成粒状，甚至可部分消失。神经元恢复时，核周质内

首先出现尼氏体，且逐渐呈正常形态和分布。

电镜下，尼氏体无明显边界，由许多平行排列的粗面内质网 (rough endoplasmic reticulum) 和散布其间的游离核蛋白体 (free ribosome) 组成。粗面内质网的囊池宽约 20~40nm，囊间距约 0.2~0.5 μ m。孤立存在的单个核蛋白体是不表现功能活动的，只有形成多核蛋白体 (polysome, polyribosome) 才能合成蛋白质。多个核蛋白体由 mRNA 细丝串连成串珠状、花簇状或螺旋状的多核蛋白体，其核蛋白体的数目一般为 5~6 个，多者可达 32 个，这也是神经元的结构特征之一。游离于胞质的多核蛋白体称游离核蛋白体，通常合成细胞结构蛋白质；附着于内质网膜的称附着核蛋白体或膜旁核蛋白体，主要合分泌性的、膜嵌合的或递质囊泡内的蛋白质。

尼氏体的主要功能是合成蛋白质，包括复制细胞器和与产生神经递质有关的蛋白质和酶。神经元的蛋白质每天约更新 $\frac{1}{3}$ 。这与富含粗面内质网的腺细胞和浆细胞不同，它们合成的蛋白质主要排至细胞外，神经元则主要合成供自身用的蛋白质。

(2) 神经原纤维：光镜下，在还原银法浸染的神经元内，可见细丝状的神经原纤维 (neurofibril) 贯穿于胞体和突起。神经原纤维在胞体内交织成网，并辐射至突起，在突起内则平行排列集成束，纵贯突起全长。大神经元中神经原纤维清楚，小神经元的不明显，分泌神经元的神经原纤维间夹杂有分泌颗粒。神经原纤维和尼氏体一起被认为是神经元的特征性结构。

电镜下，神经原纤维是由神经中丝 (neurofilament) 和微管 (microtubule) 成束分布而成。神经中丝直径约 10nm，中空管状，壁厚约 3nm，长短不一。它是中间丝 (intermediate filament) 的一种，不受解聚微管的秋水仙素和抑制微丝的细胞松弛素 B 所影响，含有分子量不同的 3 种多肽链，称神经中丝蛋白。胞体内相邻神经中丝间通常无横桥相连，故神经中丝可集聚成束。神经中丝参与构成细胞骨架 (cytoskeleton)，亦协助细胞内代谢物质的运输。微管直径约 20~26nm，壁厚约 6nm，腔径约 15nm，呈直线状或稍弯曲，粗细均匀，不分支。长度不一，最长的可与神经元轴突等长。微管随机分布于核周质，纵列于轴突和树突内。微管的化学成分主要是微管蛋白 (tubulin)，它由 α -微管蛋白和 β -微管蛋白组成，二者均为球形酸性蛋白质，大小相似，直径约 5nm。两个单体联结一起形成异二聚体的微管蛋白，许多微管蛋白彼此首尾相连成微管蛋白原丝，再由 13 条原丝围成微管。微管是一种不稳定的细胞器，可不断地解聚和聚合，当达到动态平衡时，微管的一端发生聚合使之延长，而另一端出现解聚使之缩短。秋水仙素可特异性地阻断微管的聚合与形成。微管对神经元有支持和定形作用，它是细胞骨架的主要组成成分，并参与物质运输。此外，核周质内尚有较短而分散的细微丝 (thin filament)，直径约 5~7 μ m，主要由肌动蛋白组成，细胞松弛素 B 可抑制细微丝的活动，并使其解聚 (图 1-4)。

(3) 高尔基复合体：神经元的高尔基复合体 (Golgi complex) 比较发达。光镜下，在硝酸银法或四氧化锇法浸染的神经元内，可见高尔基复合体为一些弯曲的粗线和颗粒，围绕细胞核相连成网，可伸至一级树突，但不进入轴突。电镜下，其结构与一般细胞的相似，是几组扁平囊泡、大泡和小泡。每组成自 3~8 个重叠排列的扁平囊泡，内含中等电子密度物质，扁平囊泡上可有环状孔，孔周的两层膜是连续的；囊泡周边部的囊腔较宽。典型高尔基复合体的扁平囊泡呈盘状，盘底凸出，朝向细胞核，称形成面；凹面向着细

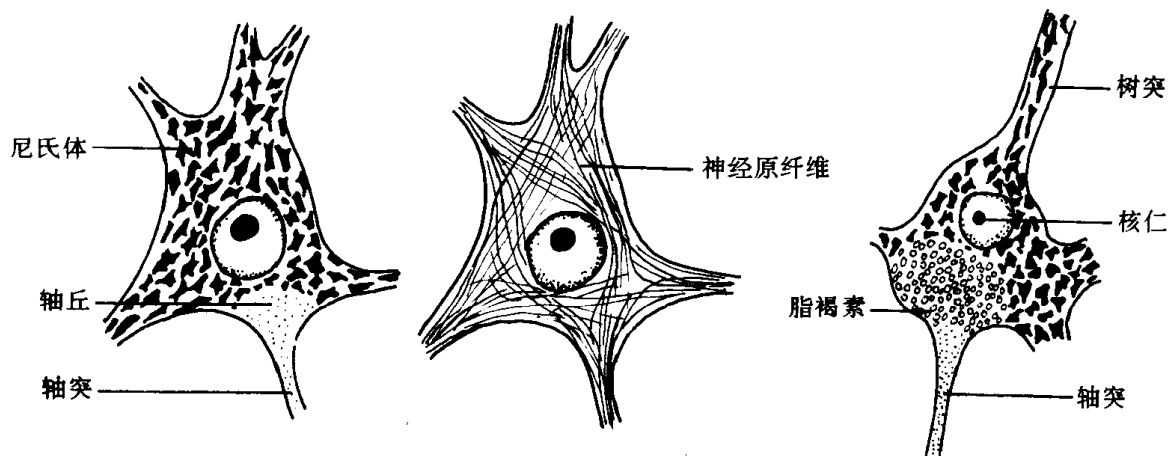


图 1-4 神经元胞体内的尼氏体、神经原纤维和脂褐素

胞膜，称成熟面。小泡呈球形，大小不等，直径约 $40\sim 80\text{nm}$ ，散布在扁平囊泡的周围，尤以形成面为多，其内含物的电子密度低。一般认为小泡是由附近粗面内质网或滑面内质网以“出芽”方式形成，而后脱落、迁徙，与扁平囊泡融合，将内质网合成的物质转运到高尔基复合体内，并不断补充扁平囊泡的膜成分，故又称小泡为转运小泡。大泡直径约 $0.1\sim 0.5\mu\text{m}$ ，常见于成熟面，其内容物的电子密度高低不一，大泡是由扁平囊泡周边部或成熟面膨出脱落形成。但在神经元内，高尔基复合体这种由形成面至成熟面的方向性（极性）较不明显，它们可环绕部分胞质或呈不定向的拱形。其重叠排列的扁平囊泡周围分布有许多直径 $20\sim 60\text{nm}$ 的圆形或椭圆形小泡，以及直径 $80\sim 200\text{nm}$ 的含致密核芯的小颗粒囊泡和大颗粒囊泡。

高尔基复合体参与形成多肽类或其他种类激素的神经分泌颗粒，合成某些神经递质如儿茶酚胺等或与神经递质合成有关的酶如乙酰胆碱合成酶等，然后以囊泡形式将它们输送至轴突终末。高尔基复合体还可形成溶酶体。

(4) 滑面内质网：滑面内质网 (Smooth endoplasmic reticulum) 表面光滑，无核蛋白体贴附，常与粗面内质网相连续。大多数神经元含或多或少的滑面内质网，有的神经元则非常发达如小脑蒲肯野细胞的滑面内质网几乎充满于尼氏体之间。光镜下，因细胞基质和滑面内质网均呈嗜酸性，难以辨认。电镜下，通常为分支小管状或囊泡状，分布于胞体和沿突起纵向延伸，且随突起而分支。还可见滑面内质网贴近细胞膜下方，为宽而扁的有孔膜囊，一般距细胞膜 $10\sim 12\text{nm}$ ，称膜下囊泡 (hypolemmal cistern)，常见于胞体和轴突的质膜下方，亦可位于突触后膜附近。膜下囊泡也是神经元的结构特征之一，根据其所在位置，可能与运输由膜进入细胞内的离子有关，还有人认为膜下囊泡可贮存糖蛋白以供膜糖蛋白的更新。

(5) 线粒体：线粒体 (mitochondria) 通常呈圆、卵圆、杆状或分支状，直径 $0.1\sim 0.5\mu\text{m}$ ，一般较非神经细胞内的小。线粒体广泛分布于胞体、突起和终末内，与尼氏体和神经原纤维相混杂。其数目因不同神经元或同一神经元的不同部位而异，如轴突终末含较多的线粒体。电镜下，每个线粒体均由双层膜包围形成，外膜平滑，内膜向内折叠成隔板状的线粒体嵴 (mitochondrial crista)，嵴高低不一，多与线粒体长轴垂直。内、外膜间的腔隙称周围间隙 (perimitochondrial space)，内膜折叠层中的腔隙称嵴内间隙 (intracristal space)。周围间隙与嵴内间隙相连续，合称外室 (outer chamber)。由内膜包围