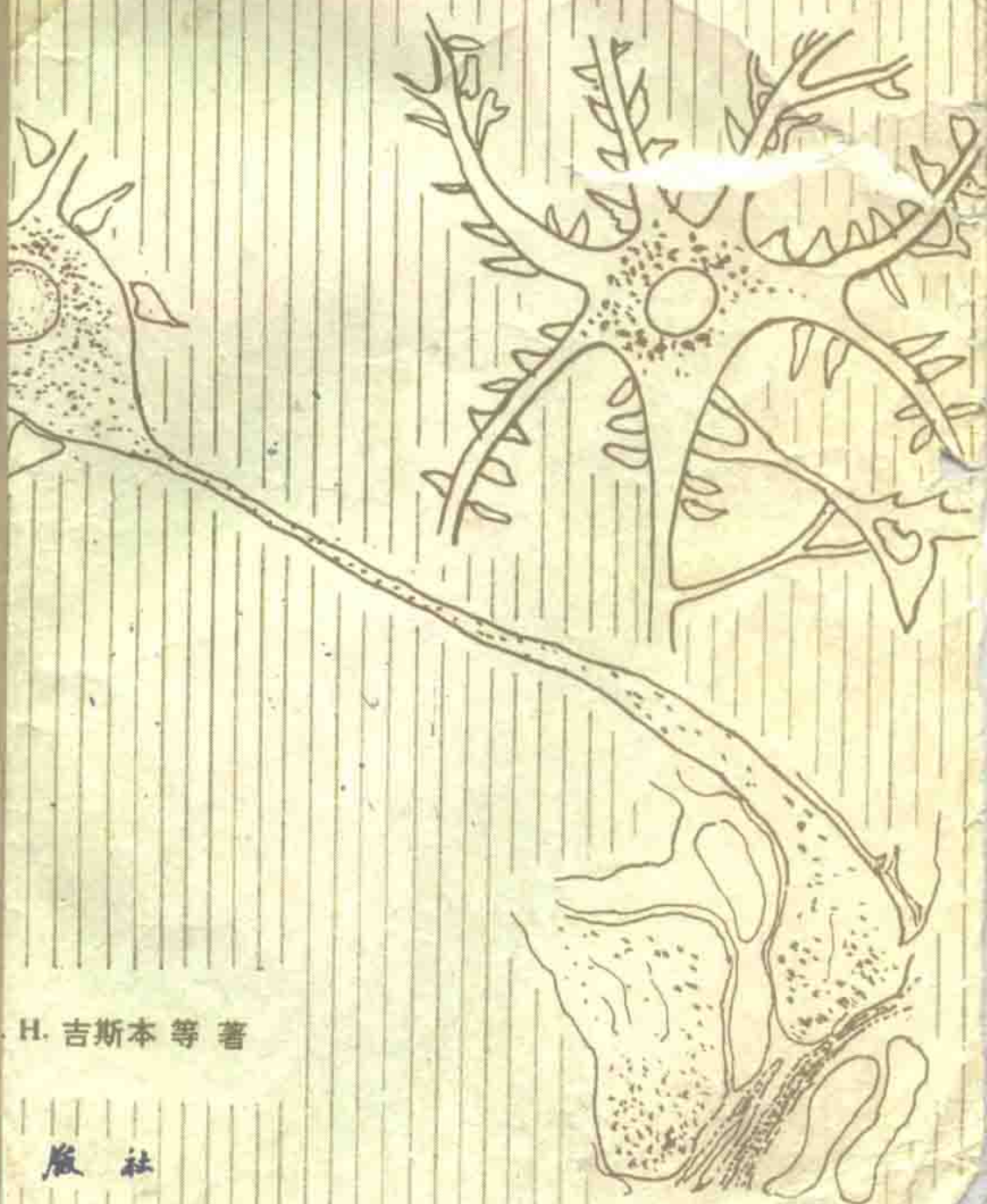


分子和功能神经生物学



H. 吉斯本 等著

版社

分子和功能神经生物学

〔荷兰〕 W. H. 吉斯本 等 著

翟 森 李文彬 译
汪家政 王福庄

科 学 出 版 社

1982

内 容 简 介

本书从分子水平论述了中枢及外周神经系统的功能,内容包括突触、中枢及外周神经联系的可塑性、树突及轴突转运的性质、体外神经元、中枢递质、环核苷酸与神经功能、糖皮质激素与脑和垂体的关系、丘脑下部和垂体肽类激素与中枢神经系统、学习的化学和记忆的形成、同步化脑电节律、代谢的先天性障碍等。这些内容概括了近年来神经生物学的研究成果,特别是七十年代的新进展。作者为荷兰、西德、法国、美国的十三位长期从事这一领域研究工作的专家。

本书可供生理学、生物学、生物化学、药理学、精神病学、神经病学、心理学等方面的科学工作者和临床医生,以及高等院校的师生阅读。

Willem Hendrik Gispen
MOLECULAR AND FUNCTIONAL
NEUROBIOLOGY
Elsevier Scientific Publishing
Company, 1976

分子和功能神经生物学

〔荷兰〕W. H. 吉斯本 等著

翟 森 李文彬 译

汪家政 王福庄

责任编辑 吴爱珍

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982 年 7 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1982 年 7 月第一次印刷 印张: 20

印数: 0001—4,700 字数: 461,000

统一书号: 14031·35

本社书号: 2624·14

定价: 3.10 元

译 者 序

近二、三十年来,随着生物化学和分子生物学方法在神经研究领域的广泛运用,国外一些研究机构以分子与功能神经生物学为课题的研究工作取得了长足进展,导致了大量激动人心的报道,使人们对于神经系统的分子水平的结构和功能状况广开了眼界,掌握了许多前所未知的客观事实。

本书系由荷兰阿姆斯特丹乌得勒支 (Amsterdam Utrecht) 大学分子生物学研究所,鲁道夫·曼格努斯 (Rudolf Magnus) 药理研究所和分子神经生物学科的 W. H. 吉斯本教授主编,由荷兰、德意志联邦共和国、法国和美国的一些著名专家合著,是当今有关分子和功能神经生物学的代表性著作。我国著名生理学家蔡翘教授对本书的翻译工作给予了鼓励并进行了重点审阅。

本书翻译过程中,蒙陈德蕙、刘干中、杨静霞、王湛、陈仁惇等同志对有关章节的译文提出了宝贵意见。高间同志对许多章节作了校阅。谨致谢意。

由于本书为论文集性质,各原作者笔调不一,加之译者水平有限,有不妥和错误之处,请批评指正。

译 者

1979 年 12 月 10 日

前 言

我们一开始就斟酌使用“分子和功能神经生物学”这一相当不严谨的名词来阐明本书旨在讨论的神经组织分子和功能方面的问题。了解了神经生物学是如此复杂之后,我清楚地意识到一本专著是不可能包罗所有课题的。然而,作为编者,由于我的特殊地位,可以根据我的意见选择我认为是神经生物学范畴内最引人入胜的章节;尤其是集中于神经系统中化学过程和行为方面的功能活动之间的关系。

章节的排列分四部分:第一部分是基础部分,主要是强调在神经功能中结构的重要性;第二部分是关于神经元之间相互传递的独特方式,并讨论神经激素,如激素和环核苷酸在神经传递过程中的调节功能;后两部分包括的章节直接谈到神经细胞的生理功能和行为之间的关系,首先是类固醇激素和肽类激素,试图把这些激素对行为的影响和它们作用的神经化学机理联系起来。后一部分包括与动物行为有关的神经化学和电生理方面的两个论文集。结束语是一篇随笔,把分子-行为之间的关系延伸于临床展望。

我要向那些在本书编写过程的不同时期给予慷慨帮助的人们致以谢意;特别要感谢一度是我的论文顾问的 David De Wied,他帮助我们讨论了本书应该取舍的那些内容,还要感谢 Greet Hoekstra,她帮助我们编制了题目索引。

我要向所有为本书执笔的作家致以谢意,他们中许多人已成为我私人的朋友使我深感荣幸。我在小说《神父》中学到一句话:“给些人以私人帮助”,这话并不像所说的那样,因此我相信作者的共同努力不应只是一种“私人帮助”,而应该变成有利于所有的对分子与功能神经生物学有兴趣的研究生和科学家们。

W. H. 吉斯本,乌得勒支,1975

• ▼ •

目 录

译者序.....	iii
前 言.....	v

第一部分 神经元：功能与形态的关系

第一章 突触.....	1
第二章 中枢及外周神经联系的可塑性.....	35
第三章 树突及轴突转运的性质.....	62
第四章 体外神经元.....	79

第二部分 神 经 递 质

第五章 待定的中枢神经递质.....	115
第六章 单胺神经递质的合成和释放：调节机理.....	145
第七章 环核苷酸和神经功能.....	172

第三部分 激 素 和 脑

第八章 糖皮质激素与脑和垂体的相互作用.....	187
第九章 丘脑下部和垂体肽类激素与中枢神经系统.....	224

第四部分 脑 和 行 为

第十章 学习的化学和记忆的形成.....	249
第十一章 同步化脑电图节律：它的性质及其在记忆、信息传递和行为中的 可能的作用.....	278
第十二章 代谢的先天性障碍和脑的生化——试论脑的生物化学、功能和行为.....	304

第一部分 神经元:功能与形态的关系

第一章 突触

K. H. Andres 和 M. von Düring¹⁾

Institut für Anatomie, Lehrstuhl für Anatomie II, Ruhr, Universität, Bochum (G. F. R.)

目 录

I. 引言.....	1
II. 突触性神经支配	3
III. 非突触性神经支配	7
IV. 递质合成的超微结构图象	7
V. 突触前末梢的轴突部位	11
VI. 突触学的命名	11
VII. 突触的超微结构鉴别	12
VIII. 连续的和复合的突触排列	19
IX. 并列的突触排列	21
X. 神经内分泌系统的突触	24
参考文献	30

I. 引 言

基本突触是由形态和功能所限定的神经细胞之间或神经细胞与其靶细胞之间单向传递信息的接触点。

神经系统的突触,由于其形态的多样性,从而提供了控制神经系统内部,如信息的收集、解译、综合和调控等过程的重要基础。中枢神经系统(C. N. S.)能通过突触获取信息和引出行为效应,致使机体不但能适应外界条件,并能征服环境。本章提到的许多生物化学机理,均为突触功能提供了依据。当然,弄清突触的形态也同等重要。

突触这个名词是由 Sherrington (1897)首先提出,用以表示神经细胞间的功能性联结。长期以来,在神经生理学领域中,都沿用突触这一名词作为神经元神经末梢的总连锁装置(图 1-1A)。目前,用这一名词描述突触前和突触后细胞组成的微细结构单位(图 1-1B)。突触在整个神经元互相连接的系统中形成了基本单位。由单个突触构成线样的、分散的、集中的和整合的神经元回路(图 1-1D)。

如文内所示,当前借助一系列形态学的标准,可以在电子显微镜下鉴别各种不同的突

1) 承德国的研究协会重点项目 (SP) “受体生理学”和特殊研究项目 (SFB 114) “生物信息接收和加工”资助。

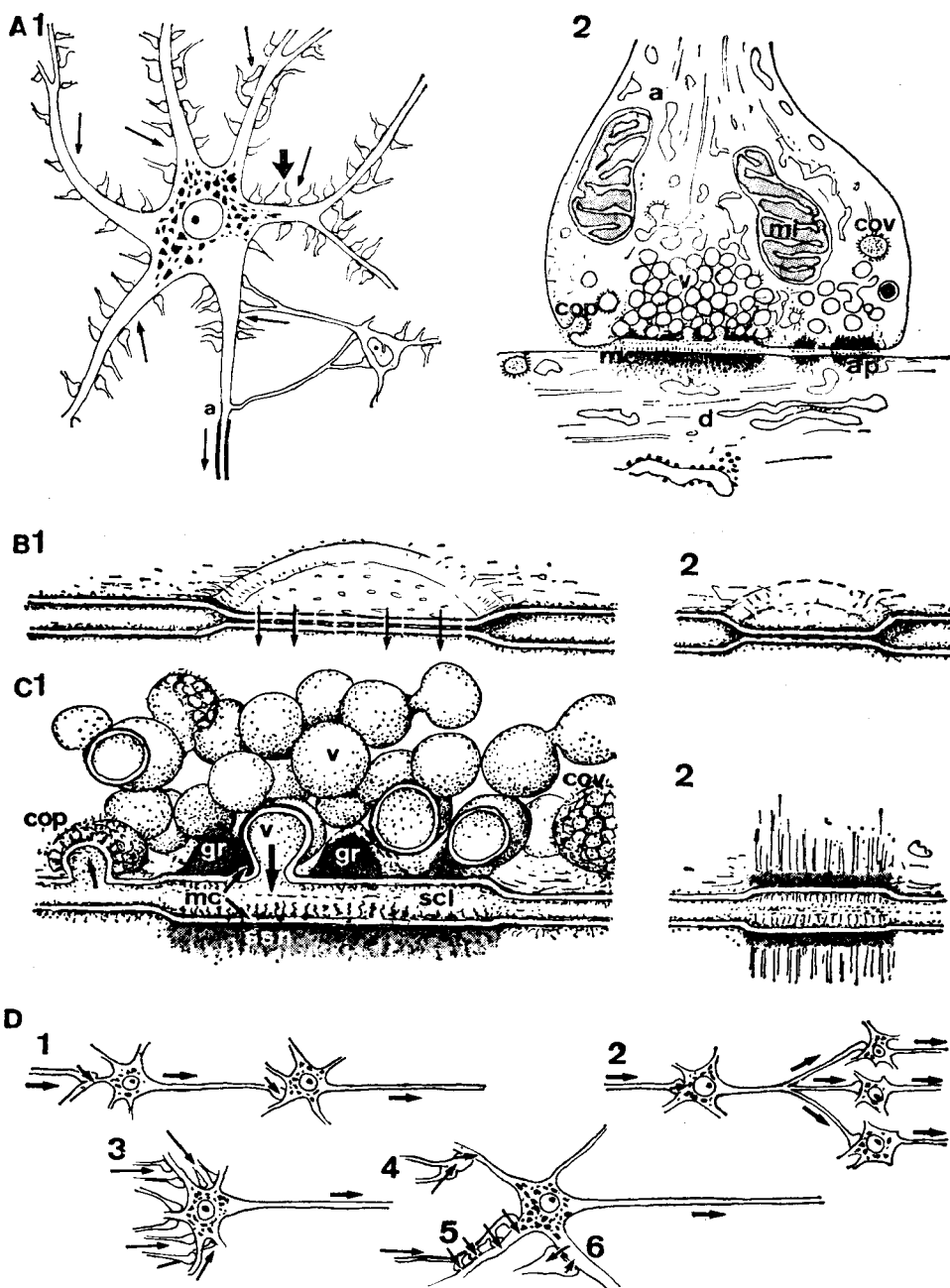


图 1-1 神经系统的突触和接触

A1, 图示突触一词的旧概念。箭头所指为众多的输入和有髓鞘轴突的输出(a)。粗箭头表示 A2 中用高倍放大的树突(d)与轴突终末膨大(a)之间的基本突触。缩写: mc. 膜复合体; v. 突触囊泡; ap. 附着板; mi. 线粒体; cop. 外膜陷窝; cov. 外膜小泡。

B1, 二个神经细胞间电突触的剖面。膜接触间有狭缝, 箭头所指为微孔。B2, 二个胶质细胞间紧密连接的剖面, 无缝隙和微孔。×400,000。C1, 化学突触的详图, 放大倍数同 B, 与图 1-1A2 比较, 膜复合体含有致密栅格突起(gr)的突触前膜、突触间隙和有致密网的突触后膜。C2, 具有机械功能的桥粒或附着板。D1, 突触性连接的方法。

1. 线性连接; 2. 分散连接; 3. 集中连接; 4. 连续连接; 5. 并列连接; 6. 相互连接。

触。某些类型的突触的功能也已得到充分肯定,但多数突触的形态与功能之间的关系仍停留在假说阶段。

II. 突触性神经支配

突触这一名词的字面意义为两个细胞之间的连接。在神经生物学中它只限于直接传递神经信息的细胞之间的连接。因此,必须同和它相似,但主要是机械功能的细胞连接相区别。

电突触是传递冲动的神经细胞之间的最简单的连接(图 1-1B, 1-2A),首先在鱼的发电器官中进行了描述(Hama, 1959, 1961; Robertson, 1961)。近来,在鱼的中枢神经系统和一些高等脊椎动物脑的某些特殊部位(例如动眼运动神经核)也有发现(Bennett 等, 1963, 1967; Robertson, 1963; Pappas 和 Bennett, 1966; Bennett; Pappas, 1967; Hinojosa, 1973; Charlton 和 Gray, 1965, 1966; Sotelo 和 Palay, 1970; Hinrichsen 和 Larramend 1968, 1970; Baker 和 Llinas, 1970)。电突触的功能是使冲动在突触区内毫不延迟地传导。电突触的突触前膜和突触后膜十分接近,可以从正常细胞间隙的 18 毫微米狭窄到 1—1.5 毫微米。生理学研究和形态学发现都表明,电突触区的细胞膜上含有能使冲动从突触前膜传至突触后膜的大孔(Payton 等, 1969)。在心肌细胞之间(Sjöstrand 等, 1958)或平滑肌细胞之间(Dewey 和 Barr, 1962)的冲动传递似乎呈现类似的连接。中枢神经系统(图 1-2B)的神经胶质细胞,感官上皮的支持细胞或成牙质细胞,以及间质细胞等形态相同的细胞之间的接触中存在的孔有多大,以及它们参与离子交换的情况如何尚有待进一步研究。以上列举的非神经细胞之间的连接称为紧密连结,似乎不宜认为它们是纯粹的机械连接,因为通常所谓的机械性细胞连接如桥粒或附着板与它们靠得很近(图 1-2B);在细胞机械连接时,细胞间隙是由一种特殊的粘合物桥接。

哺乳动物神经系统中的电突触或缝隙连接仅见于中枢神经系统的特定部位。在这些部位,仅限于在刺激或抑制的意义上可能对冲动进行调控。在普通类型的突触中,信息从神经细胞向靶细胞传递,是通过定量释放递质而实现的(Del Castillo 和 Katz, 1954; Burnstock 和 Holman, 1962; Martin, 1966, Iwasaki 和 Florey, 1969)。递质的合成、释放和失活均为酶控制下的化学反应。因此,通常突触称之为化学突触。相应的酶可能激活或抑制,使这种突触对调控异常敏感。化学突触,可以通过突触前和突触后部特殊细胞器的形态进行辨别(图 1-6)。

突触前切面在近突触前膜处聚集有一堆囊泡。目前,公认这些囊泡中含有递质(Hebb 和 Whittaker, 1958; Whittaker 等, 1964; Bloom, 1970; Hökfelt, 1970; Hubbard, 1970; Geffen 和 Livett, 1971),并以量子释放形式进入突触间隙。突触前结构的其他成分,如线粒体、内质网、多泡体、外膜陷窝和囊泡等也都有,而且是非特异的,其中囊泡和外膜陷窝的数量都非常多。

在突触膜复合体中,突触前膜与突触后膜相平行,突触间隙的宽度是恒定的。突触间隙中的丝状结构可以视为桥梁,以保证突触前与靶细胞特定部位相连。附着板的存在进一步证实中枢神经系统结构成分的解剖部位(图 1-1B, 1-13, 1-21)。将神经组织进行细胞的分级分离,突触前膜和突触后膜之间的结合可能仍然保存。突触前膜和突触后膜

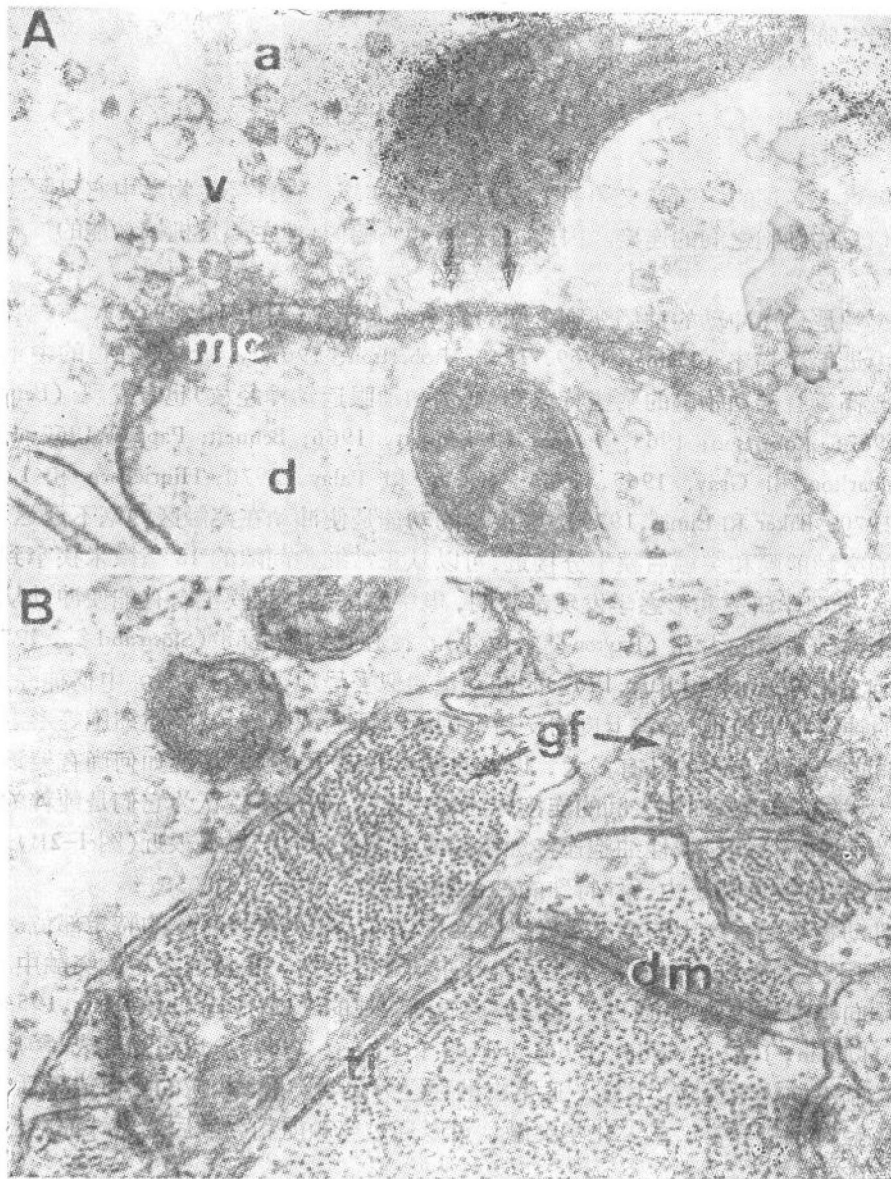


图 1-2 神经系统中突触性和机械性细胞接触

A, 八目鳗延髓。轴突末梢与树突(d)之间的“混合连接”中具有囊泡(v)聚积和膜复合体(mc)的化学突触和电突触(箭头)。×100,000。B, 鲨鱼星形细胞突起间的机械连接。桥粒(dm)、紧密连接(tj)、胶质纤维(gf)。×55,000

与普通细胞膜的区别在于,与胞浆物质相连的突触膜在一定的电子染色条件下产生很强的反差(Pfenninger, 1971a, 1971b, 1973)。

肌细胞上的突触前神经末梢(运动终板)通常因插入基板与突触后膜分开(图 1-3A, 1-4)。骨骼肌运动终板的皱褶与肌腱连结区的皱褶形式相似。这些类似的发现提示,突触后

皱褶是特化的胶性结构。相反,呈明显张力活动的肌纤维,其运动终板没有或很少有皱褶。

从形态上看,化学突触的突触后部未见特殊。在突触后胞浆中常发现有突触后网状结构。与初质管状系统相连的内质网池在棘内呈层状或在突触后膜下呈扁池样(图1-10)。

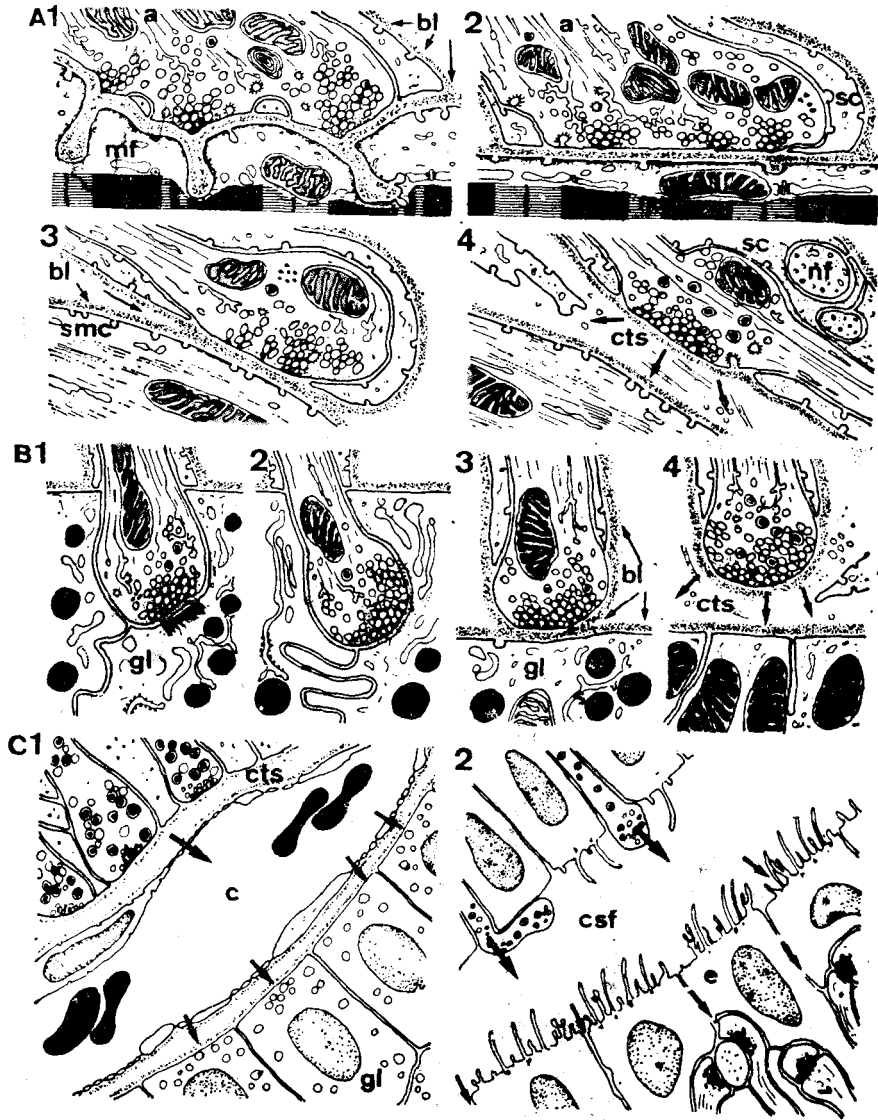


图 1-3 不同类型神经末梢突触性和非突触性神经支配

A, 具有间基板 (bl) 的神经肌接头。A1, 蛙肌纤维上有突触后褶的终板 (en plaque)。A2, 肌梭内肌纤维上的终迹 (en grappe)。A3, 支气管肌细胞上的植物性运动终板。A4, 平滑肌细胞上植物性运动末梢, 为远距离(远距离神经支配), 其间有一狭窄的结缔组织间隙 (cts)。

B, 不同类型的神经腺体突触。B1, 神经终板与腺细胞 (gl) 间非对称性膜复合体。B2, 神经末梢与腺细胞间对称性突触。B3, 有间基板 (bl) 的突触。B4, 远离神经腺体终板(远距离的神经支配)。

C, 内分泌腺末梢的神经支配。C1, 经血管系统的神经血管链或通道。C2, 经脑脊液 (csf) 和室管膜细胞间隙的神经室通道。(仿 Andres, 1975)

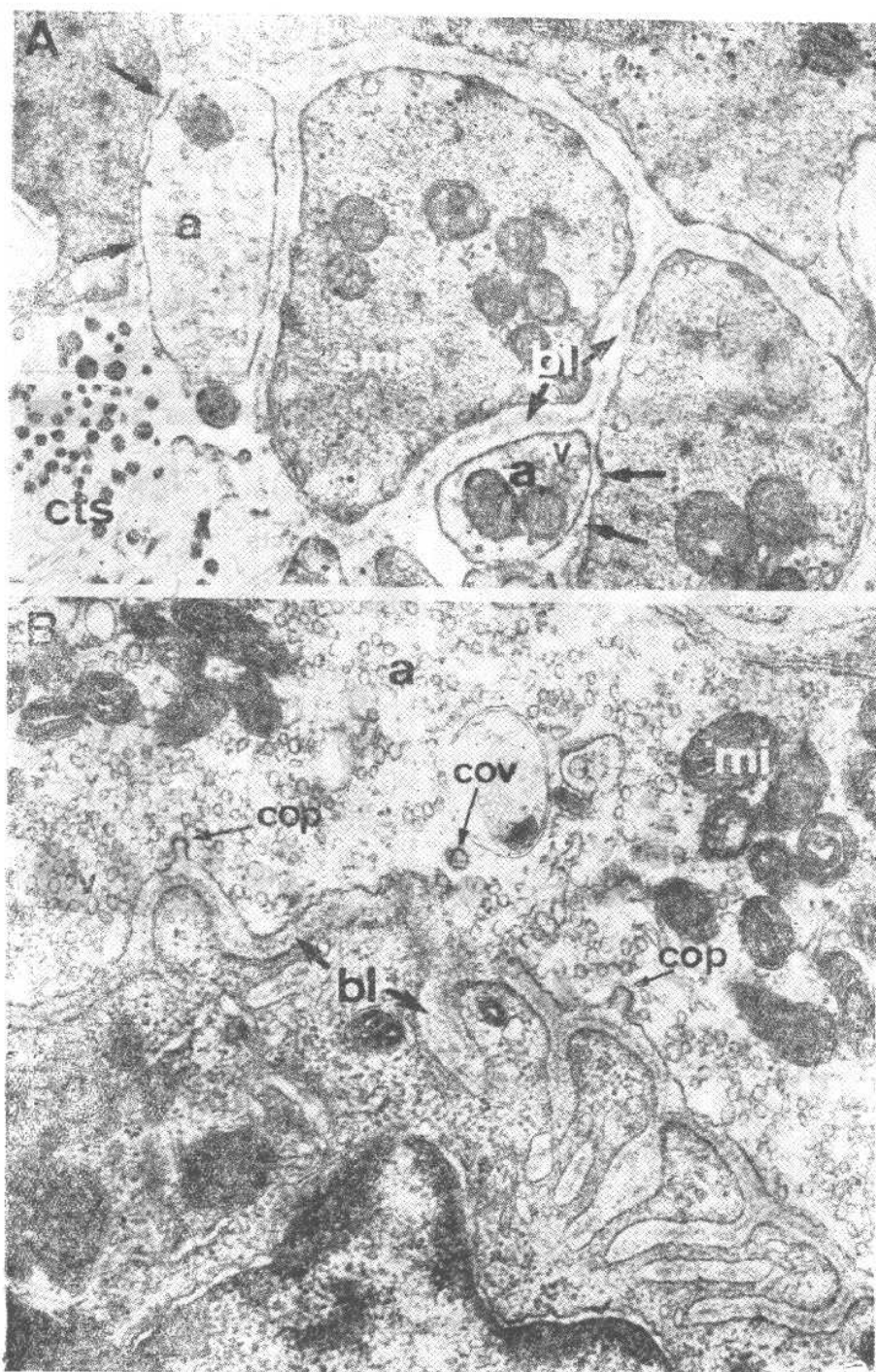


图 1-4 神经肌肉突触

A, 猫虹膜括约肌, 有突触囊泡(v)的神经末梢(a)连接平滑肌细胞(smc)和基板, 结缔组织间隙中有胶原纤维(cts)。×45,000。B, 猫眼球外肌横纹肌纤维上的运动终板剖面。突触前末梢含有线粒体和许多突触囊泡(v)。外膜陷窝(cop)和外膜小泡(cov)表明末梢的吸收过程。突触后折叠含有基板带(bl)。×45,000

III. 非突触性神经支配

从神经细胞到靶细胞的信息传递,除直接传递机理外,还有体液传递,即递质通过体液途径到达靶细胞。这种信息传递形式称之为“远距离神经支配”(Ratzenhofer, 1969),或间接神经支配。以这种方式分泌的物质通常是激素,通过激素控制效应细胞的代谢(见下面)。这种间接神经支配可以发生在植物性神经末梢近距离范围内,它是通过细胞和结缔组织间液体扩散完成(图 1-5);在中枢神经系统是通过脑脊液和细胞间隙;而特殊的神经内分泌系统则通过血液循环。

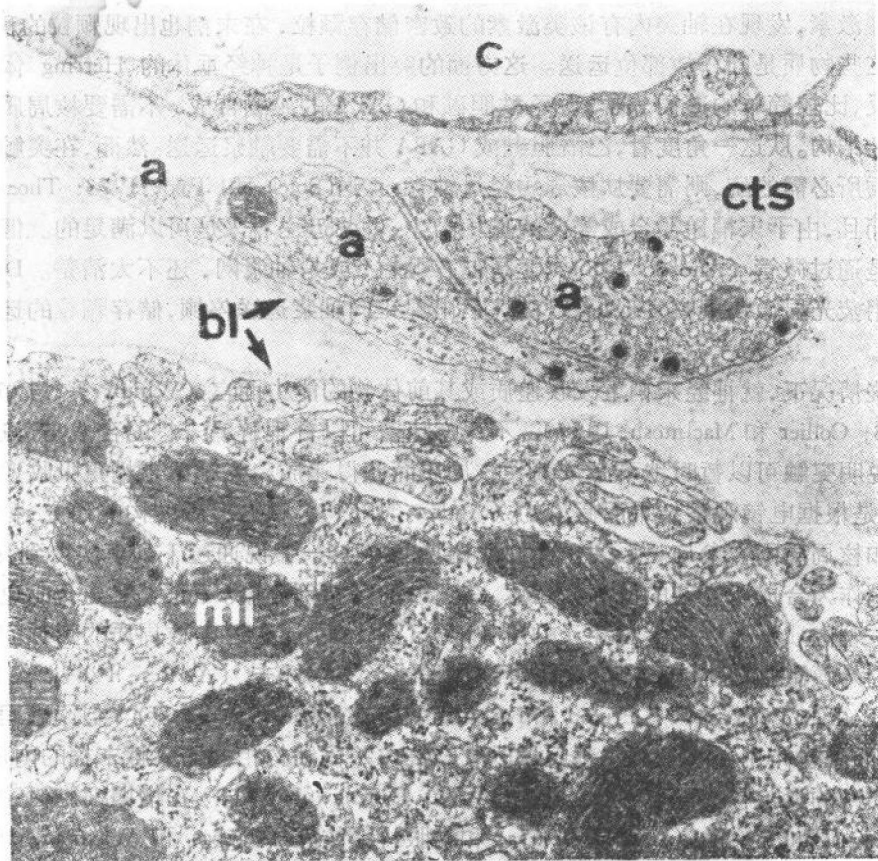


图 1-5 大鼠胃腺的远离神经支配。毛细血管 (c) 与胃壁细胞之间的结缔组织间隙中 (cts) 植物性神经传出纤维末梢 (a)。其中透明的和致密中心囊泡被认为是含递质的结构。×35,000

IV. 递质合成的超微结构图象

本节试图将电镜下可辨认的神经细胞结构成份和细胞器与递质系统联系起来。递质系统是由合成、运送、储存、释放、失活和摄取或再合成递质所需要的神经细胞结构成份组成的。这一分泌系统,不论从形态学上和功能学上都可比拟为分泌细胞。控制递质释放的调节机理取决于神经元的释放频率。

储存在囊泡中的分泌物,以腺体释放分泌物的类似方式,经外排作用释放入突触间隙。(De Robertis, 1964)。因为神经细胞释放递质的部位一般远离胞体,因而产生递质合成部位的问题。

据经典的光学显微镜观察,认为递质的合成不在轴突,而是在有细胞器如核、初质、高尔基氏体和线粒体的核周质。Weiss 和 Hiscoe(1948)所发现的轴浆运送支持这个论据。对这一理论的评论是以定量研究为基础的,例如:一个脊髓前角运动神经元的核周质可以释放到达 10^4 个运动终板的乙酰胆碱;而中枢神经系统某些肾上腺素能神经元的核周质可以释放递质到达 5×10^5 个末梢。把这些数据与核周质及其外周部位超微结构的知识结合起来考虑,有必要重新研究递质的合成部位。递质中有一组在核周质的初质中合成的肽类神经激素,发现在轴突内有该类激素的致密储存颗粒,在末梢也出现颗粒的积聚,从而暗示这些物质是向释放部位运送。这方面的突出例子是神经垂体的 Herring 体。

相反,比较简单的递质分子,如乙酰胆碱和 GABA 的生物合成,不需要核周质中初质样的复杂结构。从这一角度看,乙酰胆碱或 GABA 并不需要轴浆运送。然而,在突触前末梢合成递质所必需的酶,则需要从核周质经过轴浆运送(Sotelo 和 Taxi, 1973; Thoenen 等, 1973)。而且,由于末梢递质合成需要酶量相当少,轴浆运送看来是可以满足的。但这些酶的运送是通过微管(Andres, 1964),还是储存颗粒,或是轴浆网,还不太清楚。Dahlström (1968)用荧光显微镜观察发现,微管破坏后出现正向轴浆运送停顿,储存颗粒的运送也受到抑制。

某些情况下,就神经末梢重吸收递质或其前体物的能力而言(Whitby 等, 1961; Iversen, 1963; Collier 和 MacIntosh, 1969),不仅意味着可以合理解释末梢的合成与运送能力,而且也说明突触可以暂时地不必依赖其核周质而获得递质。突触前末梢重吸收递质的机理,最初是根据电镜观察结果而假设的(Andres, 1964)。根据超微结构的研究,神经细胞突起也和核周质同样参与一系列重要的代谢功能。这一假说通过下列事实得到支持,即在细胞内作为合成所需要的能源线粒体,在突触前区特别丰富。而且,参与合成过程的结构成份——内质网,存在于神经元的所有部分(图 1-6)。在远离核周质的突触前末梢中所查见的外膜微泡饮小泡和陷窝是重吸收过程的形态学标志(Andres, 1964; v. Düring, 1966)(Roth 和 Poter, 1964; Friend 和 Farquhar, 1967; Anderson, 1969)。胞饮过程不仅影响表膜,而且也作用于部分高尔基氏体以及和高尔基体结构相似的突触末梢的内质网。突触前内质网的囊泡样突起已经反复描述过(v. Düring, 1967)。在僧帽细胞树突的较小通过(en passant)突触(Andres, 1965a)和动眼神经核区(Pappas 和 Waxman, 1972)相应的轴突结构的内质网芽生中,可以最清楚地显示这种囊泡样产物。图 1-6 是关于神经元不同部位递质合成的形态学结构模式图。

在突触区比神经细胞其他部分更为常见的结构是外膜陷窝和囊泡(图 1-7, 1-8)。外膜内陷的蜂窝状边缘的功能可能不只限于单纯大分子物质的重吸收和膜的再环化(Heuser 和 Reese, 1973)。膜的再环化已经或可能与蛋白质的重吸收有关,这与在蚊卵母细胞上所观察到的结果相似(Roth 和 Porter, 1964)。已知每个细胞的特殊性或个体性是以其表面糖蛋白外膜的特殊组成为特征的(Cook 和 Stoddart, 1973)。因而就产生了如下的问题,即在多细胞系统的组织中通过何种途径达到了体细胞的集聚与定向。如果表膜可以决定特征,则每个细胞都必须具有膜系统以识别相邻细胞外膜的、复杂的大分子组成及其荷

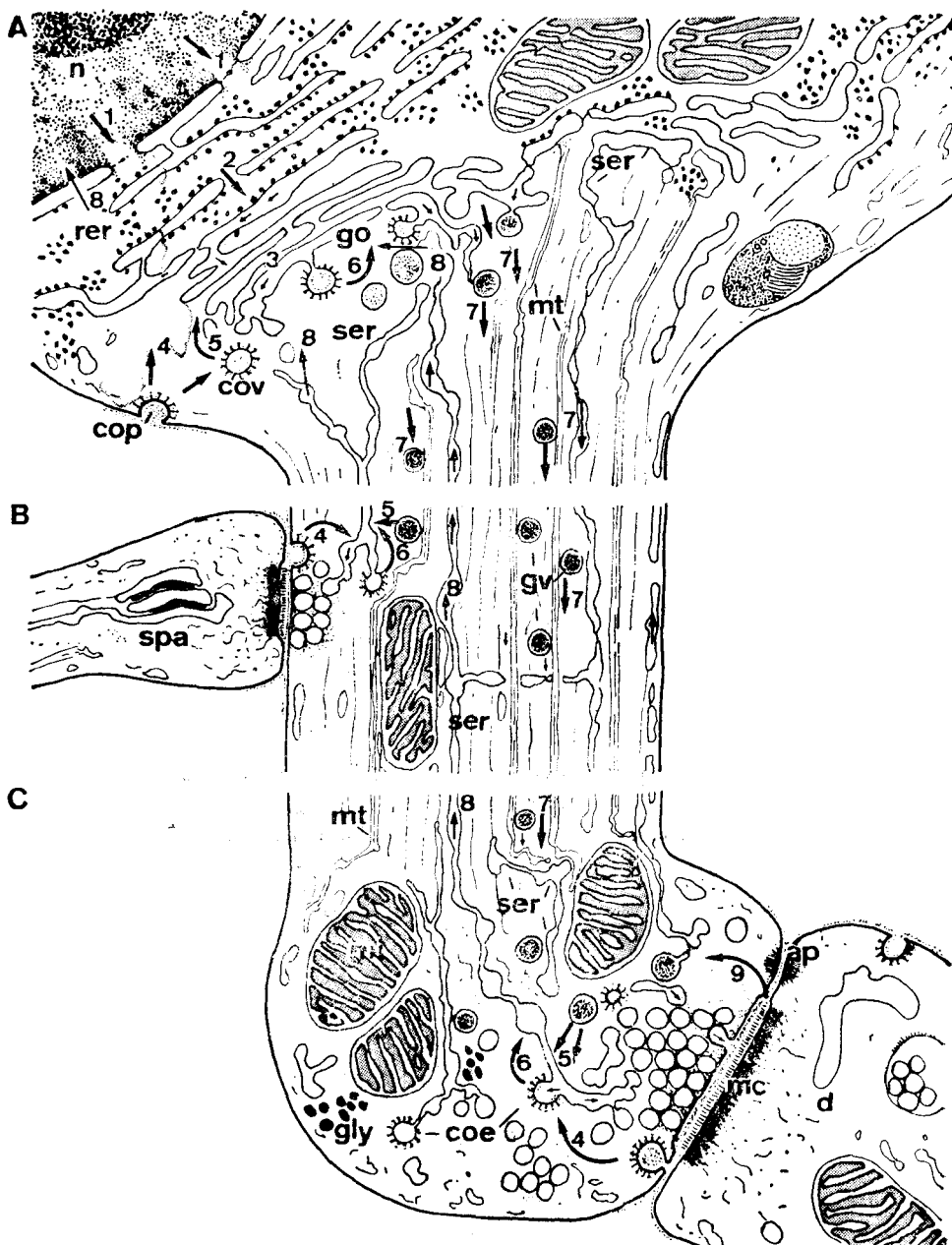


图 1-6 神经递质合成各阶段的模式图

A, 核周质内, 在内质网(rer)中由信息核糖核酸(mRNA)(1)合成酶蛋白(2)。在高尔基氏器内成熟和储存专一酶(3), 来自细胞体外的大分子信息(4)和储存的酶(5)用以控制酶和递质的合成。由外膜微胞饮小泡陷窝(cop)和外膜小泡(cov)进行大分子的重吸收和释放(5)。颗粒样致密核心囊泡(gv)、微管可经轴浆把神经递质酶或物质输送到末梢(7)。8表示经由光面内质网(ser)运行的逆向轴浆运送。

B, 神经突的剖面。树突棘(sp)的突触性接触和大分子信息的化学重吸收(4)可以导致和控制突触前区内神经递质的合成。

C, S-型突触终末膨大与树突(d)之间具有非对称膜复合体(mc)的突触。微管(mt)和光面内质网(ser)与呈现突触囊泡的基质结构相连。具有蜂窝状边缘外膜陷窝(coe)可能运送与控制酶系统(6)以及释放所储存的酶或递质(5)。4表示与控制递质合成的化学信息吸收有关的结构。9表示从突触间隙中重吸收递质及其分解产物的部位;糖原颗粒(gly)。(仿 Andres, 1975)

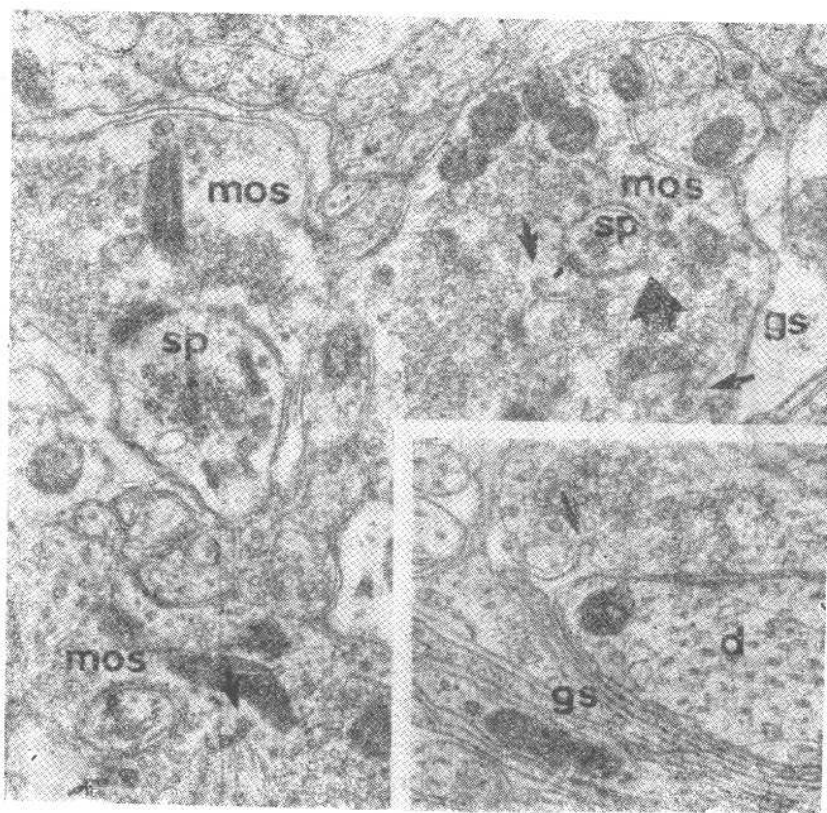


图1-7 狗的海马具有树突棘(sp)的苔状纤维(mos)。查见几个非对称的突触膜复合体,成群的外膜小泡(cov)混杂在苔状纤维末梢的突触囊泡之间。粗箭头表示一个暗棘突反折到突触前结构的外膜陷窝内(cop)。×35,000。插图:层状神经胶质外膜(gs),树突干(d)。×45,000

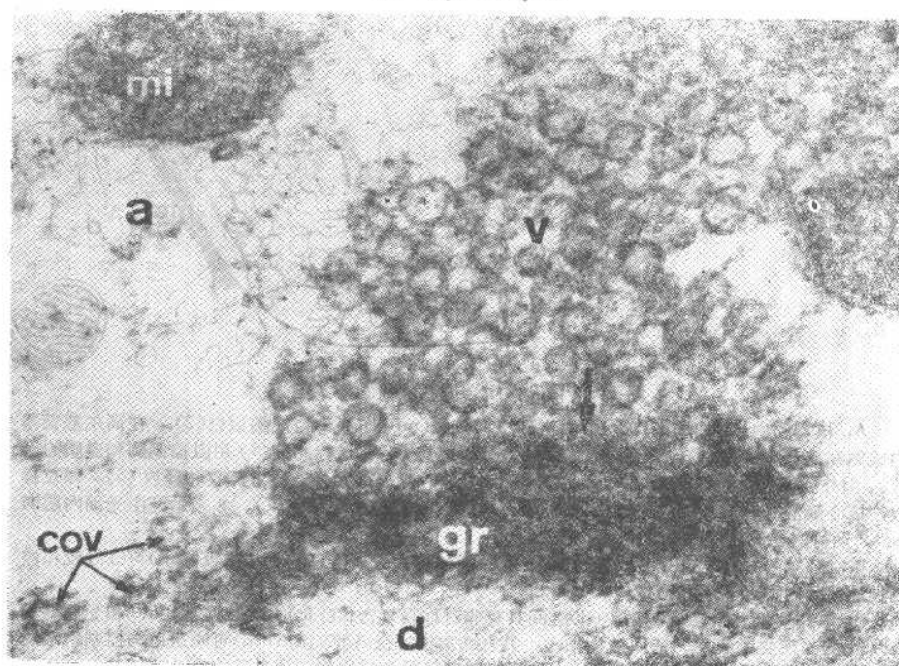


图1-8 通过狗的薄束核轴突末梢(a)与树突(d)之间的神经间突触的膜复合体所作的斜超薄切片。突触前栅格的致密突起(gr)似乎由细丝相连(箭头)。外膜小泡(cov)为正切。×10,000

电类型。蜂窝状边缘被看作是特殊大分子的识别器和吸收器。这种具有识别其他细胞作用的特化的细胞膜或某一部位,在外膜陷窝中必须特别丰富。例如,巨噬细胞就是需要这种机理的细胞免疫成份。至于复杂的突触,除了外膜陷窝而外,深的外膜内陷可能是与突触后膜被突触前突起识别有关的特化结构。此外,突触前膜中带有蜂窝状边缘的微胞饮小泡,也可能与这一机理有关。这些结构很可能是 Cajal(1893)假设的识别系统的形态学相关物或者与 Ariëns Kappers (1908)的实验所创立的“神经细胞序列性”有关。

突触前膜和后膜的特化可能与调节递质合成的反馈控制系统有关 (Andres, 1975)。Kristensson 及其同事们 (1971a, b, c) 和 LaVail (1972)所发现的逆行轴突运送,其意义在于将控制系统引伸到核周质和细胞核。另外, Heuser 和 Reese (1973)指出,运动终板表面的外膜陷窝能摄入辣根过氧化物酶。Sotelo 和 Riche (1974)证明,逆行运送通过内质网进行。

V. 突触前末梢的轴突部位

用银浸法已证实突触前末梢有多种形式。基于这些结果,初步确立了神经突触理论。用光学显微镜所观察到的、在中枢神经系统中由分布很广的轴突分枝终末膨大和所谓轴突小芽枝构成的突触,经电镜研究已得到证实,目前已知,树突棘至少能承受一个或更多的突触前末梢。与通常的概念不同,突触前末梢不仅位于轴突末端,而且更多的是在其他部位,甚至沿轴突全长广泛分布(图 1-9)。

用光学显微镜研究,只有当产生突触前隆起的例外情况下才能查见通过(en passant)突触。而目前应用电镜照相,根据突触前囊泡及突触膜复合物的特点不难识别。终树突具有链珠状排列的突触前膨大,能与每个突触后突起或胞体接触,这种链珠状突触前结构是由小的膨大或由大的膨大所组成,甚至形成棒状末端。小脑皮层苔状纤维的突触前隆起,也显示类似的排列。链珠状突触前结构和苔状纤维终树突被认为是复合的通过(en passant)突触。在有髓鞘终树突的郎飞氏结中已经证实有单一的或复合的通过突触(Andres, 1965b; Khattab, 1966; Pappas 和 Waxman, 1972)。

VI. 突触学的命名

根据突触的功能,生理学家们曾应用兴奋性突触和抑制性突触这一名称。在某些情况下,可以根据形态识别兴奋性突触或抑制性突触。除此而外,人们还可以根据其靶细胞来区别突触。例如,感觉神经突触、神经间突触、神经肌肉突触和神经腺体突触。当然,化学性突触是神经化学和神经药理学领域中最重要的一类突触,可以根据其特殊递质进行分类。例如,乙酰胆碱、去甲肾上腺素、多巴胺、5-羟色胺、 γ -氨基丁酸、谷氨酸、甘氨酸和肽类都是不同类型突触的递质。乙酰胆碱和去甲肾上腺素是最早确认的神经递质,据此将突触分为胆碱能突触和肾上腺素能突触。此外,还提出单胺能、 γ -氨基丁酸能或肽能突触等等。

根据上述生理或生化标准的定义,尚不可能充分描述能控制和调控中枢神经系统的全部突触。在突触前和突触后抑制作用中,可根据突触在神经细胞表面的位置决定其功能(图 1-1A)。其解剖命名也是根据在神经元不同部位发生的接触而决定的。首先是突