



国外优秀生命科学教材译丛



# 神经科学——探索脑

(第2版) 中文版

**Neuroscience: Exploring the Brain**

Second Edition

- [美] Mark F. Bear. Barry W. Connors Michael A. Paradiso
- 王建军 主译



高等教育出版社  
Higher Education Press



国外优秀生命科学教材译丛

# 神经科学——探索脑

(第2版) 中文版

**Neuroscience: Exploring the Brain**  
(Second Edition)

(美) **Mark F. Bear Barry W. Connors Michael A. Paradiso**

主 译 王建军 (南京大学生命科学学院)

译 者 (以姓氏拼音为序)

高 静 (南京大学医学院)

吉永华 (中国科学院上海生理研究所)

梁培基 (上海交通大学生命科学与技术学院)

罗 兰 (南京大学生命科学学院)

梅岩艾 (复旦大学生命科学学院)

彭聿平 (南通医学院)

王建军 (南京大学生命科学学院)

翁旭初 (中国科学院心理研究所)

张月萍 (南京大学生命科学学院)



高等教育出版社  
Higher Education Press

图字:01-2002-0744 号

本书译自

Mark F. Bear, Barry W. Connors, Michael A. Paradiso

Neuroscience: exploring the brain, 2nd ed.

ISBN 0-683-30596-4

Copyright © 2001 Lippincott Williams & Wilkins

All rights reserved. This book is protected by copyright. No part of this book may be reproduced in any form or by any means, including photocopying, or utilized by any information storage and retrieval system without written permission from the copyright owner.

Published by arrangement with Lippincott Williams & Wilkins Inc., U.S.A.

本书提供了有关药物的准确说明、副作用及剂量确定,但是这些可能改变。奉劝读者参考所述药物生产商的包装说明。

#### 图书在版编目(CIP)数据

神经科学:探索脑:第2版:中文版/(美)贝尔(Bear, M.F.), (美)柯勒斯(Connors, B.W.), (美)帕罗蒂斯(Paradiso, M.A.)著;王建军主译.

—北京:高等教育出版社,2004.7

ISBN 7-04-012194-8

I. 神... II. ①贝...②柯...③帕...④王... III. 神经生理学  
IV.R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 051502 号

策划编辑 王 莉 责任编辑 王 莉 版式设计 王 莉 吴雪梅  
封面设计 王凌波 责任印制 宋克学

---

出版发行 高等教育出版社 购书热线 010-64054588  
社 址 北京市西城区德外大街 4 号 免费咨询 800-810-0598  
邮政编码 100011 网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
总 机 010-82028899 <http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所  
印 刷 北京凌奇印刷有限责任公司

开 本 889×1194 1/16 版 次 2004 年 7 月第 1 版  
印 张 51.75 印 次 2004 年 7 月第 1 次印刷  
字 数 1 600 000 定 价 220.00 元

---

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

## 中文版前言

神经科学是研究人和动物神经系统结构和功能的科学，是探索脑的科学。神经科学作为生命科学的一个分支，在 20 世纪的后 20 年里得到了飞速的发展，目前已经成为生命科学领域内最重要和最为活跃的学科之一。许多欧美国家的高等院校，不仅将神经科学（或神经生物学）作为生物类专业和医学专业学生的一门必修课，还将其列为理科和文科学生的公共选修课。我国的高等教育正在逐步地与国际接轨，教育部“高等教育面向 21 世纪的教学内容和课程体系改革计划”已将神经生物学列为综合性大学生物类本科生的必修课或选修课。为配合这一计划，高等教育出版社近年来出版了数本神经科学和神经生物学的“面向 21 世纪课程教材”，这些举措对于我国高等院校的神经科学课程建设和普及神经科学知识起到了极大的推动作用。

为了进一步促进我国生命科学的发展和借鉴国外生命科学教材建设的先进经验，教育部 2001 年制订了“推荐国外生命科学类优秀教学用书（引进版）”计划。由美国布朗大学（Brown University）神经科学教授 Mark F. Bear, Barry W. Connors 和 Michael A. Paradiso 主编的 *Neuroscience: Exploring the Brain*（神经科学——探索脑）是首批被推荐的教材之一。在国外众多的神经科学教科书中，这本书受到广大读者的喜爱。虽然，原书作者在前言中比较详尽地介绍了该书的一些特点，但在阅读和翻译过程中，我们感到除了作者指出的那些特点和国外教科书所共有的图文并茂等一些特点之外，它还表现出另外一些突出的特色。首先，它对不同教学对象具有广泛适用性。由于本书被定位于既可以作为一本生物学和医学专业学生学习神经科学专业课程的教科书，又可以作为一本其他理科专业，乃至文科专业学生学习神经科学公共选修课程的教科书，因而作者既在章节的安排上做到了便于教师针对不同的教学对象进行取舍，又在内容上深入浅出地介绍神经科学的基本原理，便于非生物学和医学专业的学生阅读和理解。其二，神经科学作为一门在欧美国家受到政府和民众广泛关注的新兴科学，必然有其科学性、专业性、前沿性和社会性，作者通过列举大量的与神经科学有关的生活实例和适当地介绍一些神经、精神疾病的发病机制，从而在全书范围内很好地处理了神经科学的科学性与社会性、专业性与通俗性，以及神经科学知识本身的基础性与前沿性之间的矛盾。其三，“发现之路”是本书倍具特色的一类图文框，为这些图文框撰稿的或是著名的神经科学家，或是诺贝尔奖获得者。这些撰稿人都用极为亲切的语言，很平常地道出他们的重大发现和导致这些发现的艰辛研究历程，而我们可以从这些朴实无华的言语中，深刻地感受到他们对事业孜孜不倦的追求、严谨的科学态度、谦虚谨慎的人格魅力和在研究中善于与同仁共事的协作精神。其四，由于本书可以作为一本公共选修课的教材，作者在第 1 章里向读者比较系统地介绍了神经科学的发展历史，神经科学研究的目的、内容和社会意义。另外，作者在介绍神经科学研究者需要遵循的职业准则和道德规范的同时，也从专业的角度讨论了神经科学研究所涉及到的一些伦理学和社会学问题。例如，在神经科学研究中使用实验动物的必要性和防止滥用动物的严肃性，在民众中倡导动物安乐（animal

welfare)的观念,反对所谓动物权利(animal rights)的主张,这些也是值得我们思考和借鉴的问题。

2002年,高等教育出版社向美国 Lippincott Williams & Wilkins 公司买下了这本书第2版的中文翻译版版权和英文影印版版权,可以在国内出版该书的中文翻译版和英文影印版(已于2002年11月先行出版)。我受高等教育出版社之委托,与9位同仁一道有幸承担了该书中文版的翻译工作。原版书的前言、致谢、第1、13、14章和术语表由南京大学生命科学学院王建军教授翻译;第3~6章由中国科学院上海生理研究所吉永华教授翻译;第7章由复旦大学生命科学学院梅岩艾教授翻译;第8~11章由上海交通大学生命科学与技术学院梁培基教授翻译;第12、15章由南通医学院彭聿平教授翻译;第16章由南京大学生命科学学院张月萍副教授翻译;第17、18章由南京大学生命科学学院罗兰副教授翻译;第19~21章由中国科学院心理研究所翁旭初教授翻译;第2、22~24章由南京大学医学院高静副教授翻译。我们期望,本书能够成为适合我国综合性大学和医学院校神经科学或神经生物学课程的教科书,成为我国神经科学工作者和对神经科学感兴趣人士所喜欢的参考书。同时,我们也希望青年学生读了这本书后能加深对脑的了解和兴趣,从而投身于神经科学——探索脑的事业中来。

由于我们翻译的时间较为短促,加之我们英语和专业水平的限制,本书难免会存在一些错误和不当之处,恳请读者予以指正。

王建军

2003年12月20日于南京大学

# 前言

## 神经科学的起源：探索脑

近 20 年来，布朗大学开设了“神经科学 1：神经系统导论”这一课程。这门课程相当成功，布朗大学将近 1/4 的本科生选修了该课程。对少数学生而言，这是他们从事神经科学工作的开端；而对更多的一些学生来说，则是他们在大学里选修的唯一一门自然科学方面的课程。

这门导论性的神经科学课程所获得的成功反映出，每个人对自己怎样产生意识、怎样运动、怎样感觉和怎样思考这些问题都拥有极大的好奇心。然而，我们相信这门课程的成功也源于它独特的教学方法和它所强调的问题。我们的出发点是，学生在上此课程之前只接触过很少的生物学、物理学和化学知识，但一些与神经科学相关的基本知识应随着课程的进展逐渐地被给予。我们确信，使用这种教学方法能够使学生跟上教师的思路，从而逐步地把他们引到神经科学领域的最新概念上去。同时，我们也引用了大量通俗的比喻、生活实例、幽默和轶事，以向学生展示科学迷人、振奋人心和有趣的一面。我们的课程并不覆盖神经生物学的所有问题，而是聚焦于哺乳类动物的脑，尤其是人类的脑。从这个意义上讲，虽然本课程似乎是一门专为医学专业二年级学生开设的课程，但却不需要学生们事先学习其他相关的先行课程。事实上，目前许多美国的学院和大学的心理学系、生物学系和神经科学系也都开设了与此相类似的课程。

本书——《神经科学——探索脑》的第 1 版是为神经科学 1 课程编写的一本教科书，是一本结合了神经科学的基本问题和基本原理的导论性教材，从而在布朗大学取得了巨大的成功。看到本书在世界范围内受到普遍欢迎，甚至作为导论性神经科学新课程的催化剂而发挥作用，我们甚感欣慰，也正是这些热情的反馈信息鼓励我们继续编写了本书的第 2 版。在编写过程中，我们不仅仅用这个飞速发展领域里的最新发现更新了本书的内容，而且根据我们的学生们和同事们的许多建议对第 1 版做了改进。

## 第 2 版中增补的新内容

编写第 2 版使我们有机会回顾过去 5 年里神经科学研究的新成果，这些成果的确是令人吃惊的。比如，最近确定了具有选择性通透作用离子通道的三维结构，这一发现对于理解神经元的信号传递是非常重要的。再比如，瘦素这一激素的发现，对于认识摄食行为的调节机制来说则是一个革命性的进展。本书在修订时力求反映这些内容和许多其他的新发现。同时，除了在内容上与时俱进之外，我们还扩充和增加了以下新特色。

### ■与现实生活的联系更多

第 1 版中的图文框“趣味话题”是一个较为大众化的部分，旨在解释神

经科学知识是怎样被实际应用的。我们在第2版中继续发扬了这一特色，并着眼于使其与现实生活有更紧密地联系，例如，适当地增加一些关于常见神经系统疾病，如阿尔茨海默病和智力迟钝的描述。此外，我们也在各章的正文中加入了更多的关于神经性疾病的讨论，而这些讨论将有助于解释一些重要的神经科学原理(例如，随意运动的控制)。

### ■更多的解剖学内容

多年来，我们的学生不断要求增加神经系统解剖学的篇幅，以更好地理解不同的解剖结构是怎样恰当地组合在一起的。作为对学生们建议的回应，我们在第2版中新增了“人体神经解剖学图解指南”，并将其作为第7章的附录。这个图解性附录可以使学生预先熟悉那些后面章节里描述的某个特定功能所对应的解剖结构。为了帮助学生掌握新的术语，我们在这一部分还安排了标示练习自测题。

### ■更多的行为神经科学

事实上，神经科学中的趣味话题远比本书的章节要多，但本书的章节安排对一本导论性教材而言是合适的。然而，来自其他院校同行们的反馈意见却表明需要增加行为神经科学的内容。基于这一宝贵信息，我们增加了把脑和行为联系起来的3个有趣的章节：动机(第16章)，性与脑(第17章)，以及精神疾病(第21章)。

### ■更多脑的食粮

我们的目的是为所有人(不管他的科学背景怎样)提供一本使他从第1页开始就能够阅读，并能够理解全书内容的书。当然，神经科学是一门严密的、定量的科学学科。在第1版中，我们以图文框“脑的食粮”的形式介绍了细胞神经生物学的最新概念。在第2版中，我们扩充了这个栏目，以较大的篇幅介绍新概念和新技术。我们将这些材料与正文分离开来，以便教师可以根据学生的不同知识背景而灵活地布置阅读作业。

### ■新的发现

本书的作者都是活跃在不同研究领域里的神经科学家，因此我们希望读者们能体会到研究的吸引力。本书的一个特色是图文框“发现之路”。在这个栏目里，著名的科学家为我们讲述发生在他们自己研究工作中的故事。编写这些小品文式图文框的目的在于：给激动人心的科学发现增添风趣；展示艰苦工作、耐心、运气和直觉的重要性；揭示科学的人性侧面以及科学的乐趣。在编写过程中，我们得到了24位德高望重的科学家的支持，使新版本得以继承第1版的这个特色。在这些杰出的人物当中，有3位是诺贝尔奖获得者，他们是：Erwin Neher, Torsten Wiesel 和 Susumu Tonegawa。我们深深感谢“发现之路”的作者们为本栏目的写作付出的时间、努力和热情。

## 本书概要

---

本书纵览人体神经系统的组构和功能。我们力图以一种对学自然科学的和学非自然科学的学生来说都容易接受的方式来提供神经科学的资料，因此本书囊括资料的深度与其他导论性的普通生物学大学教材相类似。

本书分为 4 篇：第 I 篇，基础篇；第 II 篇，感觉和运动系统；第 III 篇，脑和行为；第 IV 篇，脑的变化。在第 I 篇里，我们着重介绍了现代神经科学的研究领域，并追溯了先辈们的历史足迹。接着，我们详细描述了单个神经元的结构和功能，它们之间所进行的化学信号传递，以及神经系统的基本构筑单位是怎样排列从而形成神经系统的。在第 II 篇，我们走进脑，考察了导致感觉和指挥随意运动的系统的结构和功能。在第 III 篇，我们探索了人类行为的神经生物学，这些行为主主要包括动机、性、情绪、情感、睡眠、语言和注意。最后，在第 IV 篇，我们关注了发育过程中和成人学习记忆过程中环境对脑的修饰作用。

我们在几个不同的水平上（即：从决定神经元功能特性的分子水平到构成认知和行为基础的脑的大系统水平）讨论了人类的神经系统。作为本书的一个改进，我们还介绍了许多人类神经系统疾病，这通常穿插于正文对某一特定神经系统的讨论之中。的确，对神经系统许多正常功能的深入了解，来源于对引起这些系统特定功能障碍的疾病的研究。此外，我们讨论了药物和毒素对脑的影响，用这些资料来阐明不同的脑系统怎样对行为发生影响，以及药物怎样改变脑的功能。

### ■ 第 I 篇：基础篇（第 1~7 章）

第 I 篇的目标是为学习神经生物学打下一个坚实的知识基础。虽然跳过第 1 章和第 6 章也不失阅读的连贯性，但最好按照顺序阅读这两个章节。

在第 1 章，我们用回顾历史的方法介绍了神经系统功能的一些基本原理，然后将讨论转到当前怎样进行神经科学研究这个主题上。我们也直接谈到了神经科学研究中的伦理学问题，特别是那些涉及到实验动物的问题。

在第 2 章，我们集中介绍了神经元的细胞生物学。这对于那些没有学过生物学的学生而言是非常重要的，而且我们发现，即使是有较强生物学背景的学生也认为这种复习是有益的。介绍完细胞和细胞器之后，我们讨论了神经元和它们的支持细胞间不同的结构特征，特别强调结构和功能之间的联系。

第 3 章和第 4 章讨论神经细胞膜的生理学。我们介绍了使神经元能够传导电信号的那些基本化学、物理和分子特性，自始至终采用通俗、比喻以及与生活实例进行类比的写作方法，以唤起学生的直觉。

第 5 章和第 6 章论述神经元之间的信息交流，尤其是化学突触的传递。第 5 章给出了化学突触传递的一般原理，第 6 章则对神经递质和它们的作用方式作了十分详细地讨论。我们也描述了许多用来研究化学性突触传递的现代实验方法。但是，由于第 6 章可以根据教师对学生的判断而忽略不讲，因而后面的章节是基于学生对突触传递缺乏深入了解的估计之上展开

的。在介绍了脑的一般组构以及脑的感觉和运动系统之后,我们在第 15 章介绍了精神药理学的内容。之所以这么做,是因为根据我们的经验,学生们除了想知道药物是怎样作用于神经系统和行为以外,还希望了解药物发挥作用的具体部位。

第 7 章介绍了神经系统的大体解剖。我们通过追踪脑的胚胎发育过程,重点介绍了哺乳类动物神经系统的共同组构原则(脑发育的细胞水平内容在第 22 章中介绍)。我们指出,人脑的一些特殊性只是在所有哺乳类动物共有基本组构上的轻微变异而已。

第 7 章的附录“人体神经解剖学图解指南”包括脑的表面和横断面解剖、脊髓、自主神经系统、颅神经和血液供应等内容。自测题将有助于学生记住那些解剖学术语。我们建议学生在开始学习第 II 篇之前,先熟悉图解指南中的解剖学内容。

## ■第 II 篇:感觉和运动系统(第 8~14 章)

第 II 篇讨论了控制感觉和随意运动的脑内系统。一般来说,除了关于视觉的第 9、10 章,关于运动的第 13、14 章以外,其他章节不一定必须按顺序学习。

在第 II 篇,我们从介绍化学性感觉——嗅觉和味觉开始(第 8 章),这是两个讨论感觉信息编码一般原则和问题的极好的系统,而且这两个系统的信号转导机制与其他感觉系统非常类似。

第 9 章和第 10 章讨论了视觉系统,这是所有导论性神经科学课程的一个基本主题。我们详细解说了视觉系统的组构,不仅深入介绍了视觉系统的最新知识,而且介绍了感觉系统的一些共同原理。

第 11 章讨论了听觉系统,第 12 章介绍了躯体感觉系统。听觉和躯体感觉系统在日常生活中非常重要,我们很难想像在讲授这门导论性的神经科学课程时不涉及到它们。平衡的前庭感觉在第 11 章中独立加以讨论,这样可以使教师决定是否在授课中忽略前庭系统。

在第 13 和第 14 章,我们讨论了脑的运动系统。只要想一下脑对运动控制的贡献有多大,就觉得用较大的篇幅来处理这一问题是合适的。然而我们很清楚,运动系统的复杂性往往使学生和教师们都感到畏惧。因此,我们列举了大量与人们实际生活经验有关的实例,以使得我们的讨论能够高度地集中在所讨论问题的焦点上。

## ■第 III 篇:脑和行为(第 15~21 章)

第 III 篇讨论不同的神经系统是怎样控制不同行为的,并且聚焦在那些与行为有最密切联系的脑系统上。我们既讨论了控制内脏功能和自稳态的系统,也讨论了控制简单的动机性行为(如进食和饮水)、性、情绪、情感、睡眠、意识、语言和注意等活动的系统。最后,我们分析了在精神性疾病中这些系统的功能障碍将会导致什么样的后果。

第 15~19 章探讨了那些组织和发起涉及全脑和整个机体广泛反应的神经系统。在第 15 章中,我们集中讨论了 3 个系统,它们均以对机体有广泛影响和拥有有趣的神经递质为特征。这 3 个系统分别是分泌性下丘脑、自主

神经系统和脑的弥散性调制系统。我们还讨论了某些药物对这些系统的干扰作用而引起的一些行为学变化。

在第 16 章,我们讨论了一些激发特定行为的生理因素,主要介绍了关于摄食行为控制的最新研究成果。第 17 章探讨了性别对脑和脑对性行为的影响这样两个问题。第 18 章讨论了被认为是控制情绪经验和情绪表达的神经系统,重点讨论了恐惧和焦虑、愤怒和侵略、强化和奖赏等问题。

在第 19 章,我们探讨了产生脑节律的系统,包括睡眠和觉醒时出现的快速脑电节律,以及控制激素、体温、警醒和代谢的缓慢昼夜节律。第 III 篇,以第 20 章的高级脑功能和第 21 章的精神疾病结尾。

#### ■第 IV 篇:脑的变化(第 22~24 章)

第 IV 篇探讨了脑发育和学习记忆的细胞和分子机制,这两个方面代表了现代神经科学最激动人心的两个前沿问题。

第 22 章讨论了脑发育期间确保神经元之间正确连接的机制。脑发育的细胞机制不在第 I 篇,而在此处论述有以下几个原因:首先,这么做可以使学生们充分认识到正常的脑功能有赖于精确的线路连接。由于我们用视觉系统作为一个具体的例子来说明这一问题,本章必须安排在第 II 篇对视觉通路做了介绍之后。其次,我们在第 III 篇介绍了由脑的弥散性调制系统调节的、经验依赖性的视觉系统发育问题,所以本章应该放在第 III 篇的后面。最后,我们在第 22 章讨论了感觉环境在脑发育中的作用,因此在其后的两章里,进一步讨论脑的经验依赖性修饰作用怎样成为学习和记忆的基础是最合适的。我们看到这些机制的许多方面是相似的,这表明了生物学的统一性。

第 23 和 24 章论述了学习和记忆。第 23 章聚焦在记忆的解剖学上,探讨脑的不同部位如何贮存不同类型的信息。第 24 章深入地分析了学习和记忆的细胞和分子机制,聚焦在突触连接的变化方面。

### 帮助学生学习

---

《神经科学——探索脑》并不是一本详尽无遗的专著,但它试图成为一本可读性强的教材,以便清楚有效地将神经科学的重要原理传授给学生。为了帮助学生学习神经科学,我们设计了一些特色内容以加强学生对所学知识的理解。

**◆章节目录、引言和结语** 这些内容预告了每一章的结构,设定了中心内容,并把提供的材料放置在广阔的知识背景中加以观察。

**◆关键词和术语表** 神经科学有其独特的语言表达方式,要理解它,必须学习它的专业性词汇。在每一章的正文里,重要的术语均使用醒目的黑体字显示出来。为了促进复习,这些术语也列在各章的末尾,按它们在文中出现的顺序排列。这些术语在书最后的术语表中将再次出现,并给出定义和注明它们在文中出现的页码。

**◆复习题** 在每一章的末尾,我们安排了一些复习题。设计这些题目的目的是为了激发学生的思考,帮助学生融会贯通所学的内容。

◆神经解剖学术语的章节内复习 在第 7 章讨论了神经系统的解剖学。为了帮助学生们理解和复习这些解剖学内容,本章的文字阐述常常被一些自测题阶段性地打断,而这些测试题实际上就是一些解剖学名词。在这一章的附录中,我们还以标示练习的方式给出了范围更加广泛的自测题。

◆参考书和建议读物 为了引导学生学习本书范围以外的知识,我们列出了一些选择性读物的目录,以引导学生接触一些与每一章内容相关的研究文献。如果把这些文献列在各章的正文中,势必有损于本书的可读性,所以我们按照章节的顺序将这些参考文献和建议读物集中列于本书的最后。

◆多彩的插图 我们相信插图的威力——因为一幅图不仅能够起到替代千言的作用,而且能够起到说明一个论点的作用。本书第 1 版曾经为神经科学教材制定了新的插图标准,而第 2 版不仅提高了这一标准,还增加了许多极好的新插图。

(王建军 译)

## 致 谢

我们首先要感谢 4 位对本书第 2 版做出了特别贡献的人 :Betsy Dilernia, Caitlin Duckwall, Jim McIlwain 和 Suzanne Meagher。Betsy 是本书的策划编辑,她用她的紫色铅笔再一次地约束了我们的行文规范。我们尤其感谢她为我们制定并监督我们执行了那些优秀的编撰标准。这部书稿文理的清晰性和连贯性都应归功于她的杰出努力。Caitlin 为我们创作了新的插图,而这些插图效果说明了一切。Caitlin 抓得住我们模糊的想法,并把这些想法用插图异常清楚地表现出来。Jim,一位倍受赞誉的神经科学教授,既是我们的同事,更是我们的良师益友。Jim 逐字阅读了我们的初稿并指导我们如何去改进。最后,我们永远感谢 Suzanne,因为我们每前进一步都离不开她的帮助。毫不夸张地说,没有她对我们的帮助,以及她对本书出版计划的忠诚和奉献,就不可能有这本书的圆满完成。Suzanne,你真棒!

我们再次感谢布朗大学本科神经科学课程的建设者和目前的授课者。我们感谢 Mitchell Glickstein, Ford Ebner, James McIlwain, Leon Cooper, James Anderson, Leslie Smith, John Donoghue 和 John Stein, 感谢他们为繁荣布朗大学本科的神经科学课程所做的一切。我们感谢 Lippincott Williams & Wilkins 出版社的员工,感谢他们给予本书的信任并指导它成功地面世。我们特别感谢国家健康研究院、Whitehall 基金、Alfred P. Sloan 基金、Klingensteine 基金、Charles A. Dana 基金、国家科学基金、Keck 基金、人类前沿科学计划(Human Frontiers Science Program)、海军研究办公室和 Howard Hughes 医学院,感谢这些机构多年来为我们的研究工作所提供的基金支持。我们感谢布朗大学神经科学系的同事们,感谢他们对本书的支持和有益的建议。我们还要感谢其他单位那些不知姓名的同仁们,他们也对本书的第一版提出了许多宝贵的建议,并审阅了第二版的初稿。我们非常感谢那些向我们提供他们研究成果插图的科学家们。此外,有许多学生和同事及时告知我们最新的研究动态,指出第一版中的错误,提出更好的阐述和图解概念的方式,从而帮助我们改进了新的版本。我们感谢他们所有的人,包括(但不限于)Yael Amitai, Teresa Audesirk, Michael Beierlein, Steve Chamberlin, Richard Cantin, Z. H. Cho, Geoffrey Gold, Jennifer Hahn, Richard Huganir, David Glanzman, Robert Malenka, John Morrison, Saundra Patrick, Robert Patrick, Erik Sklar, John Stein, Nelson Spruston, J. Michael Walker 和 Wes Wallace。

我们感谢所有与我们一同为本书的出版而牺牲了无数个周末,熬过了无数个夜晚,我们挚爱的朋友们。

最后,相当重要的,我们还要感谢数以千计的学生们。由于他们,才使我们在过去 20 年里有了讲授神经科学的机会。

(王建军 译)

# 目 录

## 第一篇 基础篇

### 第1章 神经科学导论 2

引言 3

神经科学的起源 3

■ 古希腊人对脑的认识 4

■ 罗马帝国时代对脑的认识 4

■ 从文艺复兴到 19 世纪时期对脑的认识 6

■ 19 世纪对脑的认识 7

当今的神经科学 13

■ 分析的层次 13

■ 神经科学家 14

■ 科学研究的步骤 15

■ 神经科学研究中的动物使用问题 16

■ 无知的代价: 神经系统疾病 18

结语 20

复习题 21

### 第2章 神经元和神经胶质细胞 22

引言 23

神经元学说 23

■ 高尔基染色 24

■ Cajal 的贡献 25

典型的神经元 25

■ 胞体 26

■ 神经元膜 32

■ 细胞骨架 32

■ 轴突 33

■ 树突 38

神经元的分类 42

■ 按神经突起数目分类 42

■ 按树突分类 42

■ 按连接分类 42

■ 按轴突长度分类 43

■ 按神经递质分类 43

神经胶质细胞 44

■ 星形胶质细胞 44

■ 成髓鞘胶质细胞 45

■ 其他非神经元细胞 45

结语 46

关键词 47

复习题 47

### 第3章 静息态的神经元膜 48

引言 49

化学特性 50

■ 细胞质和细胞外液 50

■ 磷脂膜 51

■ 蛋白质 52

离子的运动 55

■ 扩散 55

■ 电学 56

静息膜电位产生的离子基础 57

■ 平衡电位 58

■ 离子的跨膜分布 60

■ 膜在静息状态下离子的相对通透性 60

■ 调控细胞外钾浓度的重要性 66

结语 68

关键词 68

复习题 68

### 第4章 动作电位 69

引言 70

动作电位的特性 70

■ 单个动作电位的上升相和下降相 70

■ 单个动作电位的产生 70

■ 多个动作电位的产生 72

理论上的动作电位 74

■ 膜电流和膜电导 74

■ 动作电位过程中离子的进出 75

实际的动作电位 76

■ 电压门控钠通道 76

■ 电压门控钾通道 80

■ 小结 83

动作电位的传导 84

■影响传导速度的因素 86

动作电位、轴突和树突 87

结语 90

关键词 92

复习题 92

## 第5章 突触传递 93

---

引言 94

突触的类型 95

■电突触 95

■化学突触 96

化学突触传递的原理 101

■神经递质 101

■神经递质的合成和储存 102

■神经递质的释放 103

■神经递质的受体和效应器 104

■神经递质的重摄取与降解 111

■神经药理学 112

突触整合的原理 112

■EPSP的整合 112

■树突性质对突触整合的贡献 114

■抑制作用 117

■调制作用 119

结语 121

关键词 122

复习题 122

## 第6章 神经递质系统 123

---

引言 124

神经递质系统的研究 125

■递质和递质合成酶的定位 125

■递质释放的研究 127

■模拟突触的研究 128

■受体的研究 128

神经递质化学 132

■胆碱能神经元 132

■儿茶酚胺能神经元 135

■5-羟色胺能神经元 136

■氨基酸能神经元 137

■其他可能的神经递质和细胞间的信使物质 137

递质门控通道 138

■递质门控通道的基本结构 138

■氨基酸门控通道 140

G蛋白耦联受体和效应器 144

■G蛋白耦联受体的基本结构 144

■广泛分布的G蛋白 145

■G蛋白耦联效应器系统 145

神经递质系统内的辐散和聚合 149

结语 150

关键词 151

复习题 152

## 第7章 神经系统的结构 153

---

引言 154

哺乳动物神经系统的根本结构 154

■解剖学术语 154

■中枢神经系统 156

■外周神经系统 158

■脑神经 159

■脑膜 159

■脑室系统 159

■活体脑成像 162

通过发育来了解中枢神经系统的结构 164

■神经管的形成 165

■3个初级脑泡 167

■前脑的分化 167

■中脑的分化 172

■后脑的分化 173

■脊髓的分化 175

■中枢神经系统的小结 176

■人类中枢神经系统的特征 176

大脑皮层 180

■大脑皮层的类型 180

■新皮层的分区 181

结语 185

关键词 186

复习题 187

第7章附录：人体神经解剖学图解指南 188

## 第Ⅱ篇 感觉和运动系统

### 第8章 化学感觉 240

---

引言 241

味觉 241

- 基本味觉 242
- 味觉器官 242
- 味觉感受器细胞 243
- 味觉转导的机制 244
- 中枢味觉通路 247
- 味觉的神经编码 250
- 嗅觉 251**
- 嗅觉器官 253
- 嗅觉感受器神经元 254
- 中枢嗅觉通路 258
- 嗅觉信息的时空表达 261
- 结语 263**
- 关键词 264**
- 复习题 264**

---

- 第 9 章 眼睛 265**
- 引言 266**
- 光的特性 267**
  - 光 267
  - 光学 267
- 眼睛的结构 268**
  - 眼睛的大体解剖 268
  - 眼睛的横切面解剖 269
- 眼睛中图像的形成 272**
  - 角膜的折射 272
  - 晶状体的适应性调节 273
  - 瞳孔对光反射 274
  - 视野 275
  - 视锐度 276
- 视网膜的显微解剖 276**
  - 视网膜的分层组织 277
  - 光感受器的结构 278
  - 视网膜结构的区域差异 278
- 光转导 280**
  - 视杆中的光转导 280
  - 视锥中的光转导 283
  - 暗适应和明适应 285
- 视网膜的信息处理 286**
  - 外网状层的信息传递 287
- 视网膜的输出 288**
  - 神经节细胞感受野 288
  - 神经节细胞的类型 291
- 并行处理 293
- 结语 294
- 关键词 295
- 复习题 295

---

- 第 10 章 中枢视觉系统 296**
- 引言 297**
- 离视网膜投射 297**
  - 视神经、视交叉和视束 298
  - 左右半视野 299
  - 视束靶区 299
- 外侧膝状体核 303**
  - 眼睛和神经节细胞类型输入的分离 304
  - 感受野 305
  - LGN 中的非视网膜输入 306
- 纹状皮层的解剖 306**
  - 纹状皮层的分层 307
  - LGN 至 IV 层的输入 309
  - 其他皮层层次的神经支配 311
  - 并行通路 312
- 纹状皮层的生理 313**
  - M 通道 314
  - P-IB 通道 315
  - 方位柱 316
  - 斑块区的生理 319
  - 小结 319
- 纹区外视皮层 319**
  - 背侧通路 321
  - 腹侧通路 324
- 从单个神经元到感知 325**
  - 从光感受器到祖母细胞 325
  - 并行处理 328
- 结语 329**
- 关键词 330**
- 复习题 330**

---

- 第 11 章 听觉及前庭系统 331**
- 引言 332**
- 声音的自然属性 332**
- 听觉系统的结构 334**
- 中耳 335**
  - 中耳的组成部分 336

- 听小骨对声压的放大 336
- 减弱反射 337
- 内耳 338
  - 耳蜗的解剖 338
  - 耳蜗的生理 338
- 中枢的听觉处理 347
  - 听觉通路的解剖 348
  - 听觉通路神经元的反应特性 350
- 声音强度和频率的编码 351
  - 刺激强度 351
  - 刺激频率、音调拓扑和锁相 351
- 声音定位的机制 353
  - 水平面中声音的定位 354
  - 垂直平面中声音的定位 357
- 听皮层 359
  - 神经元的反应特性 359
  - 听皮层受损和丧失的效应 362
- 前庭系统 365
  - 前庭迷路 365
  - 耳石器官 365
  - 半规管 368
  - 中枢前庭通路和前庭反射 370
  - 前庭病理 372
- 结语 372
- 关键词 373
- 复习题 373

## 第 12 章 躯体感觉系统 374

---

- 引言 375
- 触觉 375
  - 皮肤的机械感受器 376
  - 第一级传入纤维 380
  - 脊髓 382
  - 背索-内侧丘系通路 385
  - 三叉神经触觉通路 387
  - 躯体感觉皮层 389
- 痛觉 397
  - 痛觉感受器和疼痛刺激的转导 398
  - 第一级传入纤维和脊髓机制 400
  - 痛觉的上行通路 402
  - 痛觉的调制 404
- 温度觉 407

- 温度感受器 408
- 温度觉通路 410
- 结语 410
- 关键词 410
- 复习题 411
- 第 13 章 运动的脊髓控制 412**
- 引言 413
- 躯体运动系统 413
- 下运动神经元 415
  - 下运动神经元的节段性组构 416
  - α 运动神经元 417
  - 运动单位的类型 419
- 兴奋-收缩耦联 420
  - 肌纤维的结构 420
  - 肌肉收缩的分子基础 422
- 运动单位的脊髓控制 427
  - 来自肌梭的本体感觉 427
  - γ 运动神经元 429
  - 来自高尔基腱器官的本体感觉 431
  - 脊髓中间神经元 433
  - 行走时脊髓运动程序的发生 435
- 结语 439
- 关键词 440
- 复习题 440

## 第 14 章 运动的脑控制 441

---

- 引言 442
- 下行脊髓通路 443
  - 外侧通路 444
  - 腹内侧通路 445
- 大脑皮层对运动的计划 448
  - 运动皮层 448
  - 后顶叶皮层和前额叶皮层的贡献 449
  - 运动计划与神经元的关联 451
- 基底神经节 452
  - 基底神经节的解剖 453
  - 运动环路 454
- 初级运动皮层对运动的发起 458
  - M1 的输入-输出组构 459
  - M1 的运动编码 459
- 小脑 463

- 小脑的解剖 466
- 通过小脑外侧区的运动环路 467
- 结语 468
- 关键词 469
- 复习题 469

## 第三篇 脑和行为

### 第 15 章 脑和行为的化学调控 472

- 引言 473
- 具有分泌功能的下丘脑 475
  - 下丘脑概述 475
  - 到达垂体的路径 477
- 自主神经系统 481
  - 自主神经系统环路 482
  - 自主功能的神经递质和药理学 486
- 脑的弥散性调节系统 488
  - 弥散性调节系统的解剖和功能 488
  - 药物和弥散性调节系统 492
- 结语 495
- 关键词 495
- 复习题 496

### 第 16 章 动机 497

- 引言 498
- 下丘脑、自稳态和动机性行为 498
  - 摄食行为的长期调节 499
    - 能量平衡 499
    - 体脂和摄食的体液调节和下丘脑调节 501
  - 摄食行为的短期调节 508
    - 进食、消化和饱 509
  - 我们为什么吃饭? 513
    - 多巴胺在动机形成中的作用 513
    - 5-羟色胺、食物和情绪 514
- 其他动机性行为 516
  - 饮水 516
  - 体温调节 518
- 结语 519
- 关键词 520
- 复习题 520

### 第 17 章 性与脑 521

- 引言 522
- 性和性别 522
  - 性别的遗传 523
  - 有性生殖 524
  - 性别的发育和分化 525
- 性的激素控制 525
  - 主要的雄性和雌性激素 526
  - 垂体和下丘脑对类固醇性激素的控制 527
- 性相关行为的神经基础 530
  - 生殖器官及其支配 530
  - 哺乳动物的交配策略 532
  - 生殖行为的神经化学 533
- 雄性和雌性的脑为何及有何不同 535
  - 中枢神经系统的性别二态性 536
  - 认知的性别二态性 538
  - 性激素、脑和行为 539
  - 雌激素对树突棘的激活作用 542
- 性的取向 546
  - 异性恋和同性恋者的下丘脑核团 547
  - 性取向的遗传学基础? 549
- 结语 549
- 关键词 550
- 复习题 550

### 第 18 章 情绪的脑机制 551

- 引言 552
- 情绪是什么? 552
  - 情绪的学说 552
  - 从学说到实验研究 554
- 边缘系统的概念 555
  - Broca 的边缘叶 555
  - Papez 环 556
  - 单个情绪系统概念的异议 558
- 恐惧和焦虑 558
  - Klüver-Bucy 综合征 559
  - 杏仁核 560
  - 习得性恐惧的神经环路 560
- 愤怒和攻击 562
  - 下丘脑和攻击 563
  - 中脑和攻击 566