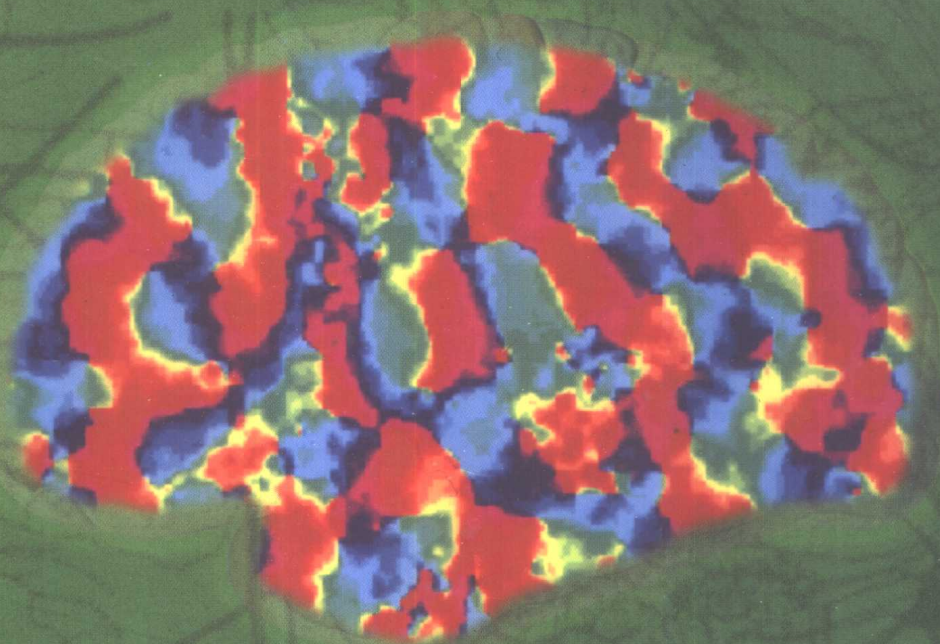




面向 21 世纪课程教材  
Textbook Series for 21st Century

# 神经生物学

寿天德 主编



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS



面向 21 世纪课程教材



普通高等教育“九五”

国家教委重点教材

发展脑科学

造福全人类

張香桐題

# 前 言

---

神经科学(或脑科学)的迅速崛起是 20 世纪末 30 年内自然科学发展中的重大事件。作为神经科学主体的神经生物学已成为生命科学中发展最迅速的前沿科学之一。人脑是宇宙中已知的最复杂的结构。今天,人们探索神经系统特别是人脑的奥秘已经成为现实。人类之所以成为万物之灵,就是因为人类具有根本区别于动物的、高度发达的脑。因此,从某种意义上说,认识了人脑便是认识了人类自己。越来越多的事实表明,神经生物学可能引发 21 世纪生命科学迅猛发展的又一高潮。

神经生物学是研究人和动物的神经系统的科学,它从分子、细胞水平到神经网络乃至整体系统水平上研究神经系统,特别是脑的结构与功能及其相互关系,研究神经系统的生长和发育,其最终目的是阐明行为和心理活动的神经机制;同时为阐明物质运动如何产生精神活动这一重大哲学问题提供科学依据。神经生物学的发展,必然为人类战胜各种神经和精神疾病提供科学原理和可能途径,为开发和利用人类智力创造条件。同时,还会有力地促进人工神经网络、人工智能科学和信息产业的发展。神经生物学的发展无疑有助于解决 21 世纪人类社会老龄化和社会信息化面临的种种问题。

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”研究项目研究中将《神经生物学》列为大学生物类专业本科必修或选修课,乃是十分明智之举,这将使大学生迅速地了解这一迅猛发展的新兴学科。本书力求以较小的篇幅,把神经生物学的主要方面向学生做一介绍,使学生掌握这门学科的梗概以及与其他学科,如分子生物学、细胞生物学、心理学等的关系,了解进一步深入钻研的途径。对于越来越多的对神经生物学产生兴趣的其他专业的教师、研究生和本科生,学习本书将有利于进行跨学科交叉,形成新的研究方向。

本书共分 5 篇 25 章。第一、二、四、五章由中国科学技术大学徐耀忠编写;第三、六、七章由中国科学技术大学阮迪云编写;第八、九、十章由兰州大学王子仁编写;第十一、十三、十四、十五章由复旦大学寿天德编写;第十二章由复旦大学章惠明编写;第十六章由南京大学王建军编写;第十七章和附录由复旦大学梅岩艾编写;第十八—二十五章由中国科学院上海生理研究所李葆明编写。

我们衷心感谢中国科学院上海生理研究所梅镇彤、徐科、周长福教授在完成本书过程中所给予的热情支持和帮助;十分感谢著名神经科学家、我国脑科学奠基人、中国科学院上海神经科学研究所名誉所长张香桐教授为本书出版所赐墨宝。

由于我们的水平所限和经验不足,本书的错误和疏漏在所难免,恳切希望有关专家、同行和广大读者予以指正。

寿天德  
2000 年 1 月

# 目 录

## 第一篇 神经元的基本结构和活动过程

第一章 神经元 .....	3	参考文献 .....	25
第一节 神经元的结构 .....	3	第四章 突触和突触传递 .....	26
一、神经元的胞体 .....	4	第一节 化学突触 .....	27
二、神经元的突起 .....	5	一、突触前膜 .....	28
三、神经元的分类 .....	6	二、突触间隙 .....	29
第二节 神经胶质细胞 .....	7	三、突触后膜 .....	30
一、神经胶质细胞的几种类型 .....	8	第二节 缝隙连接 .....	30
二、神经胶质细胞的功能 .....	9	第三节 突触电位和突触整合 .....	31
复习题 .....	10	一、兴奋性突触后电位 .....	31
参考文献 .....	10	二、抑制性突触后电位 .....	32
第二章 静息电位 .....	11	三、突触整合 .....	32
第一节 神经细胞的静息电位和记录 ..	11	复习题 .....	34
第二节 静息膜电位的离子学说 .....	11	参考文献 .....	34
复习题 .....	13	第五章 神经递质和神经调质 .....	35
参考文献 .....	13	第一节 神经递质及其分类 .....	35
第三章 动作电位 .....	14	一、乙酰胆碱 .....	36
第一节 动作电位产生的离子机制 .....	14	二、生物胺类 .....	36
一、离子学说及其实验证据 .....	14	三、氨基酸类 .....	36
二、动作电位产生的离子机制 .....	15	四、嘌呤类 .....	37
第二节 离子电流的分离方法 .....	15	五、神经肽 .....	37
一、电压钳原理 .....	16	六、其他一些可能的神经递质 .....	37
二、离子电流的分离方法 .....	17	第二节 神经递质合成、释放和失活 .....	37
第三节 离子电导和 Hodgkin-Huxley		一、神经递质的合成 .....	37
模型 .....	20	二、神经递质的释放 .....	37
一、离子电导 .....	20	三、神经递质的失活 .....	38
二、钾电导 .....	20	第三节 神经调质和递质共存 .....	39
三、钠电导 .....	22	复习题 .....	39
四、Hodgkin-Huxley 方程 .....	23	参考文献 .....	39
复习题 .....	25	第六章 离子通道 .....	40

第一节 离子通道的基本特性 .....	40	一、受体 .....	53
一、不同的离子通道是互相独立的 .....	40	二、ACh 受体的分子结构 .....	54
二、通道是孔洞而不是载体 .....	40	三、谷氨酸受体 .....	54
三、离子通道的化学本质是蛋白质 结构 .....	41	第二节 神经信号传导中的 G 蛋白 .....	55
四、通道对离子通透的特异性依赖 于孔洞大小、离子形成氢键的 能力及通道内位点相互作用的 强度 .....	41	一、受体通过 GTP 催化激活 G 蛋白 .....	55
第二节 门控电流 .....	42	二、G 蛋白偶联受体 .....	56
一、门控电流的理论根据 .....	42	三、效应蛋白:酶、通道或转运蛋白 .....	57
二、门控电流的记录 .....	42	第三节 钙作为第二信使系统 .....	57
第三节 膜片钳技术 .....	43	一、细胞内钙浓度的测定 .....	57
第四节 电压依赖性离子通道 .....	45	二、胞质钙离子的调控 .....	58
一、钠通道、钙通道和钾通道的分子 结构 .....	45	三、内质网钙库与胞质钙浓度调控 .....	59
二、钠通道 .....	48	四、CaM 激酶 II - Ca <sup>2+</sup> / 钙调蛋白 .....	60
三、钾通道 .....	50	第四节 环核苷酸系统 .....	60
四、钙通道 .....	51	一、cAMP 系统 .....	60
复习题 .....	52	二、cGMP 系统 .....	61
参考文献 .....	52	三、鸟苷酸环化酶 .....	61
第七章 受体和第二信使 .....	53	第五节 其他第二信使 .....	61
第一节 受体的分子机制 .....	53	一、膜脂系统 .....	61
		二、蛋白磷酸酶 .....	62
		三、一氧化氮 .....	62
		复习题 .....	63
		参考文献 .....	63

## 第二篇 神经系统的发育和再生

第八章 神经系统的组织发生 .....	67	二、影响神经嵴细胞多能性的因素 .....	93
第一节 神经胚的发育 .....	67	第四节 外胚层板 .....	94
一、神经胚的发育 .....	67	一、嗅基板 .....	94
二、神经诱导 .....	73	二、听基板 .....	95
第二节 神经管的形成和分化 .....	76	第五节 在神经系统发育中的细胞 凋亡 .....	95
一、神经管的形成机制 .....	76	一、靶组织 .....	95
二、神经管细胞的增殖、迁移和 分化 .....	79	二、神经生长因子和神经营养因子 .....	97
三、神经管的分化 .....	82	三、传入神经的调节 .....	100
四、皮层和核团的形成 .....	83	四、功能活动的影响 .....	100
第三节 神经嵴及其衍生物 .....	88	复习题 .....	101
一、神经嵴细胞的迁移 .....	90	参考文献 .....	101

第九章 神经回路的形成 .....	103	四、环境对突触连接的影响 .....	132
第一节 神经突起的发育 .....	103	第七节 突触连接的构筑 .....	134
一、轴突和树突的形成 .....	103	复习题 .....	136
二、神经突起的伸长 .....	104	参考文献 .....	136
三、轴突的生长锥 .....	105	第十章 神经的损伤与再生 .....	137
四、先驱神经纤维 .....	107	第一节 神经损伤的实质 .....	137
第二节 轴突生长的引导 .....	107	一、神经元的丧失 .....	137
一、触向性 .....	107	二、轴突的中断 .....	137
二、基质的粘连性 .....	107	第二节 损伤后的退化现象 .....	138
三、向电性 .....	110	一、部分损伤神经元的后果 .....	138
四、向化性 .....	110	二、跨神经元的变性 .....	140
五、生长路线的标记 .....	112	三、跨神经元的萎缩 .....	140
六、多重引导的线索 .....	112	第三节 轴突和突触损伤后的反应性	
七、轴突生长的负调节 .....	116	生长 .....	143
第三节 轴突的过度增生和撤消 .....	117	一、轴突的再生 .....	143
第四节 树突的发育和分化 .....	120	二、再生的出芽生长 .....	148
一、树突的发育 .....	120	三、神经生长因子、神经营养因子	
二、树突的分化 .....	121	与神经再生 .....	152
第五节 局部地域有序投射形成的		四、与神经再生有关的其他因素 .....	152
特异性 .....	123	第四节 神经移植 .....	153
一、化学亲和性假说 .....	124	一、周围神经移植段促进再生 .....	153
二、体积不同的实验 .....	125	二、用胚胎神经组织代替受损伤的	
第六节 发育期间突触连接的重排		神经组织 .....	154
——神经发育的可塑性 .....	129	三、用成体神经组织代替受损伤的	
一、突触的消失和稳定 .....	129	神经组织 .....	155
二、回路的重排 .....	129	复习题 .....	155
三、突触竞争 .....	131	参考文献 .....	155

### 第三篇 感觉系统

第十一章 视觉 .....	159	复习题 .....	185
第一节 视网膜——“外周脑” .....	159	参考文献 .....	186
一、眼和视网膜的结构 .....	159	第十二章 听觉 .....	187
二、光感受器及其换能机制 .....	163	第一节 声音的基本特性和听觉系统	
三、视网膜内的信息处理 .....	166	的基本功能 .....	187
第二节 视觉的中枢机制 .....	173	一、声音的基本物理特性 .....	187
一、外膝体的功能 .....	174	二、声音的感觉特性及其与物理	
二、视觉皮层 .....	176	特性的关系 .....	188

三、听觉系统的基本功能 .....	188	一、嗅觉感受器 .....	208
第二节 听觉通路的基本结构 .....	189	二、嗅信号的转导机制 .....	209
一、无脊椎动物的听觉通路 .....	189	三、嗅球 .....	210
二、脊椎动物的听觉通路 .....	189	复习题 .....	213
第三节 外周听觉系统中的生理过程		参考文献 .....	213
和信息处理 .....	193	第十四章 躯体感觉 .....	214
一、基底膜的行波振动 .....	193	第一节 躯体感受器 .....	214
二、毛细胞和换能过程 .....	193	第二节 躯体感觉的中枢通路 .....	216
三、耳蜗电位 .....	195	一、传入通路 .....	217
四、听神经纤维发放的频率和时间		二、躯体感觉皮层 .....	217
特性 .....	195	第三节 痛觉 .....	220
第四节 听觉中枢的信息处理 .....	197	一、痛感受器和传入通路 .....	220
一、听觉上行通路中与声音模式		二、痛的中枢整合 .....	220
有关的处理 .....	198	三、痛觉的中枢调制 .....	221
二、听觉上行通路中的声源方向		复习题 .....	222
信息处理 .....	200	参考文献 .....	222
三、听觉皮层 .....	200	第十五章 平衡觉和本体感觉 .....	223
四、听觉上行通路中的串行和并行		第一节 前庭器官——平衡觉的感	
处理 .....	201	受器官 .....	223
五、传出神经纤维对传入神经信号		一、大体结构 .....	223
的调制作用 .....	202	二、毛细胞的换能机制 .....	224
复习题 .....	202	三、中枢通路 .....	225
参考文献 .....	202	第二节 本体感觉——对身体运动	
第十三章 味觉与嗅觉 .....	204	的感觉 .....	227
第一节 味觉 .....	204	一、肌梭、腱器官和关节感受器 .....	227
一、味觉感受器 .....	204	二、本体感觉的中枢通路 .....	227
二、味觉转导的膜机制 .....	205	复习题 .....	229
三、味觉通道和功能 .....	206	参考文献 .....	229
第二节 嗅觉 .....	208		

## 第四篇 运动系统

第十六章 运动及其中枢控制 .....	233	二、感觉信息在运动控制中的	
第一节 概述 .....	233	作用 .....	235
一、反射运动、随意运动和节律		三、控制运动的神经结构 .....	236
运动 .....	234	四、小结 .....	240



第二节 脊髓运动神经元和肌肉感受器 .....	242	二、交感神经和副交感神经的结构及机能特征 .....	303
一、脊髓运动神经元和运动单位 .....	242	三、内脏的感觉传入 .....	304
二、肌肉收缩张力的调节 .....	246	第二节 自主神经系统的递质和受体 .....	305
三、肌肉长度和张力变化的感受装置——肌梭和高尔基腱器官 .....	249	一、自主神经系统的递质 .....	305
四、小结 .....	255	二、自主神经系统递质的受体 .....	306
第三节 反射性运动和节律性运动 .....	259	第三节 自主神经对主要内脏系统活动的调控 .....	307
一、牵张反射 .....	260	一、自主神经系统对心血管活动的调控 .....	308
二、反射活动的协调 .....	263	二、自主神经系统对胃肠功能的调节 .....	310
三、屈反射 .....	265	三、自主神经系统对呼吸运动的调节 .....	312
四、节律性运动 .....	265	四、自主神经系统对瞳孔活动的调节 .....	313
五、行走 .....	267	第四节 高级中枢对自主神经系统活动的影响 .....	315
六、小结 .....	270	一、脊髓和低位脑干对内脏活动的调节 .....	315
第四节 随意运动的发起和管理 .....	270	二、下丘脑对自主神经活动的调节 .....	315
一、初级运动皮层与运动参数的编码 .....	271	三、边缘系统 .....	318
二、辅助运动皮层和前运动皮层与运动的准备过程 .....	275	四、下丘脑和脑干的孤束核在自主神经系统调控中的整合作用 .....	319
三、小脑对运动的调节 .....	278	复习题 .....	319
四、基底神经节对运动的调节 .....	289	参考文献 .....	320
五、小结 .....	300		
复习题 .....	300		
参考文献 .....	301		
第十七章 自主神经系统 .....	302		
第一节 自主神经系统的结构和功能特性 .....	303		
一、自主神经与躯体运动神经的主要区别 .....	303		

## 第五篇 脑的高级功能

第十八章 弥散性调制系统与行为 .....	323	第五节 弥散性调制系统和药物依赖 .....	327
第一节 去甲肾上腺素能系统 .....	323	一、致幻剂 .....	327
第二节 5-羟色胺能系统 .....	324	二、兴奋剂 .....	327
第三节 多巴胺能系统 .....	325	第六节 弥散性调制系统和精神疾病 .....	328
第四节 乙酰胆碱能系统 .....	326		

一、抑郁症.....	329	第一节 学习和记忆的分类 .....	353
二、精神分裂症 .....	329	一、非联合型学习和联合型学习 .....	353
复习题 .....	331	二、陈述性记忆和非陈述性记忆 .....	354
第十九章 情绪的脑机制 .....	332	三、短时记忆和长时记忆 .....	356
第一节 什么是情绪 .....	332	第二节 遗忘症和记忆痕迹 .....	357
一、情绪学说 .....	332	一、遗忘症.....	357
二、情绪机制的实验研究 .....	333	二、记忆痕迹 .....	358
第二节 边缘系统 .....	334	第三节 学习和记忆相关的脑区 .....	362
一、Broca 边缘叶 .....	334	一、颞叶和陈述性记忆 .....	362
二、Papez 回路 .....	335	二、间脑和陈述性记忆 .....	365
三、脑内存在单一情绪系统吗 .....	336	三、海马和空间记忆 .....	367
第三节 恐惧与焦虑 .....	336	四、新皮层和工作记忆 .....	371
一、Klüver-Bucy 综合征 .....	336	第四节 学习和记忆的突触机制 .....	374
二、杏仁核.....	337	一、无脊椎动物学习和记忆的突触	
三、习得性恐惧 .....	338	机制 .....	374
第四节 愤怒与攻击 .....	339	二、脊椎动物学习和记忆的突触	
一、下丘脑与攻击行为 .....	340	机制 .....	378
二、中脑与攻击行为 .....	340	第五节 学习和记忆的分子机制 .....	390
三、杏仁核与攻击行为 .....	341	一、蛋白激酶 C 的持续活化 .....	390
四、5-羟色胺与攻击行为 .....	341	二、基因转录的启动 .....	391
第五节 强化与奖赏 .....	342	三、新蛋白质合成和新突触的	
一、自我电刺激与强化 .....	342	形成 .....	392
二、人的脑刺激 .....	343	复习题 .....	395
三、多巴胺和强化 .....	344	第二十二章 大脑联合皮层和功能	
复习题 .....	344	一、侧化 .....	396
第二十章 睡眠与觉醒的脑机制 .....	346	第一节 顶叶联合皮层 .....	398
第一节 REM 睡眠和非 REM 睡眠 .....	346	一、人顶叶联合皮层功能的神经	
一、非 REM 睡眠的特征 .....	347	心理学研究 .....	398
二、REM 睡眠的特征 .....	347	二、猴顶叶联合皮层功能的切除损毁	
第二节 睡眠周期 .....	347	研究 .....	398
第三节 睡眠与觉醒的机制 .....	348	三、猴顶叶联合皮层功能的神经生理	
一、上行网状激活系统与觉醒 .....	349	学研究 .....	399
二、入睡与非 REM 睡眠 .....	349	第二节 颞叶联合皮层 .....	401
三、REM 睡眠 .....	349	一、人颞下回功能的神经心理学	
四、促睡因子 .....	350	研究 .....	401
第四节 REM 睡眠和梦.....	351	二、猴颞下回功能的切除损毁	
复习题 .....	351	研究 .....	402
第二十一章 学习和记忆的神经基础 .....	353	三、猴颞下回功能的神经生理学	

研究 .....	402	七、皮层下失语 .....	424
第三节 前额叶联合皮层 .....	404	第五节 右半球的语言功能 .....	424
一、人前额叶皮层功能的神经		第六节 某些阅读和书写障碍的	
心理学研究 .....	404	解剖学定位 .....	425
二、猴前额叶皮层功能的切除损毁		一、获得性阅读和书写障碍:失读	
研究 .....	406	症和失写症 .....	425
三、猴前额叶皮层功能的神经生理学		二、语音符号和表意文字在大脑	
研究 .....	407	皮层不同区域进行处理 .....	425
第四节 脑功能一侧化 .....	411	复习题 .....	426
一、大脑两半球功能对称性 .....	411	第二十四章 注意的神经基础 .....	427
二、大脑两半球功能不对称性 .....	412	第一节 注意的行为学效应 .....	427
三、功能一侧化的生物学意义 .....	414	一、注意增强信号检测 .....	428
复习题 .....	414	二、注意加速行为反应 .....	429
第二十三章 语言和语言障碍 .....	415	第二节 注意的神经生理学效应 .....	429
第一节 人类语言的特征 .....	415	一、注意的 PET 成像研究 .....	430
一、语言的创造性、形式、内容和		二、注意增强顶叶神经元的反应 .....	430
使用 .....	415	三、注意改变 V4 区神经元的感受野	
二、语言起源的两种假说 .....	416	反应 .....	431
三、语言能力是先天决定的 .....	416	第三节 注意是如何控制的 .....	433
第二节 语言功能的优势半球 .....	417	一、视觉朝向神经网络 .....	434
第三节 语言信息的处理模型 .....	418	二、注意实施神经网络 .....	437
一、Wernicke-Geschwind 模型 .....	418	三、警觉维持神经网络 .....	438
二、Wernicke-Geschwind 模型的		复习题 .....	438
不足之处 .....	420	第二十五章 脑成像技术的基本原理 .....	439
第四节 语言障碍的表现形式 .....	421	第一节 计算机断层成像术 .....	439
一、Wernicke 失语 .....	422	第二节 正电子发射断层成像术 .....	441
二、Broca 失语 .....	423	第三节 磁共振成像术 .....	443
三、传导性失语 .....	423	复习题 .....	445
四、命名性失语 .....	423	附录 1 神经系统的组构 .....	446
五、完全性失语 .....	423	附录 2 英汉名词索引 .....	455
六、跨皮层失语 .....	424		

# 第一篇

## 神经元的基本结构和活动过程



# 第一章

## 神 经 元

地球上的动物通过长期的进化发展过程而具有了神经系统。从低等动物到高等动物再到人类,其神经系统都由神经细胞和神经胶质细胞构成。神经系统的结构和机能单位是神经细胞。神经细胞也称为神经元(neuron)。较低等的动物,如海兔的神经系统只有2 000多个神经元,而人的大脑有 $10^{11}$ 个神经元。一般来说,越是高等的动物,其神经元的数量越多。

神经元的大小和形状千差万别(图1-1)。从细胞体的大小来说,其范围大约为 $3 \sim 155 \mu\text{m}$ 左右。其细胞体的形状有圆球状、椭球状、锥体状等;如果加上突起,则形状更为特殊。有的神经元没有突起或突起很短,有的神经元的突起则很长,可达1 m多。

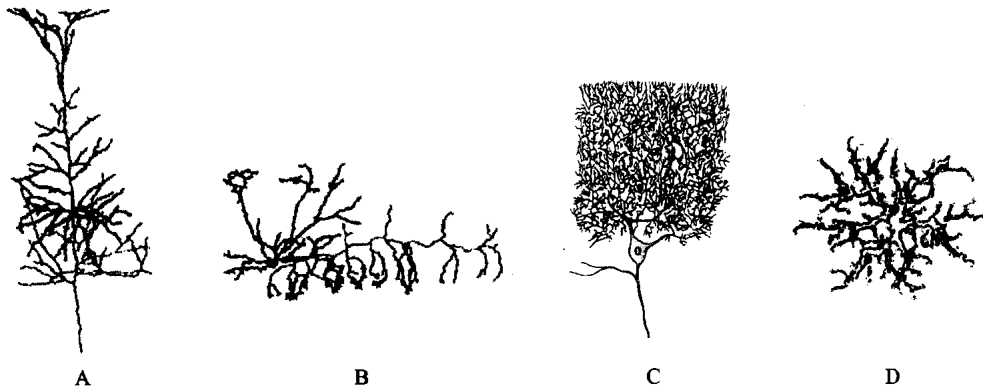


图1-1 神经元的形状(自Becker等,1991)

- A. 端脑皮层的锥体细胞 B. 端脑皮层的短轴突细胞  
C. 小脑皮层中的浦肯野细胞 D. 视网膜中无轴突的水平细胞

### 第一节 神经元的结构

神经元的结构一般可分为两部分:一部分称为胞体,另一部分称为突起。突起又分为树突和轴突。

## 一、神经元的胞体

和所有的细胞体一样,神经元的胞体由细胞膜、细胞质、细胞器和细胞核等组成。

### (一) 细胞膜

神经元的胞体由质膜包裹而成。质膜的结构符合“脂质双层液态镶嵌模型”,即其基本的构成是双脂层(图 1-2)。双层磷脂的外层是亲水性的基团,向细胞外的头部基团大都含有胆碱,而向细胞内的基团大都含有氨基酸。双层磷脂的中间是疏水性基团。脂质的熔点较低,在室温下是液态,并且可以流动。组成脂质的一般是磷脂。每个磷脂分子由磷酸和碱基组成亲水性基团。两条长的脂肪烃链处在双层质膜的中间,两两相对。按照热力学公式的计算,这样的脂质双层处于最稳定的状态。神经膜的构成使得水分子容易通过,而各种离子如  $K^+$ ,  $Na^+$  等就不能自由地通过。

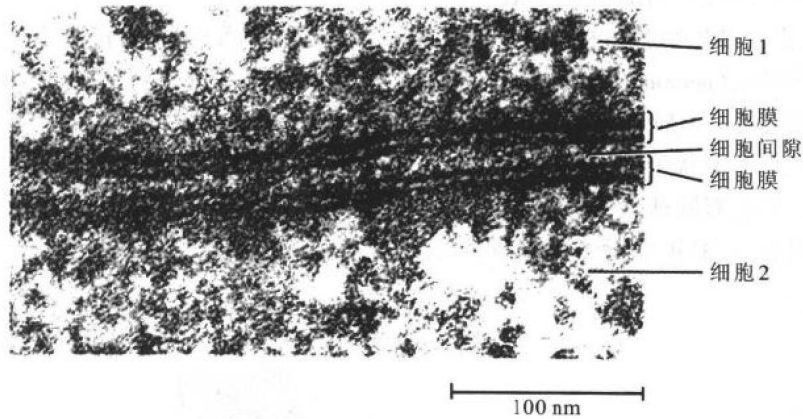


图 1-2 电镜下的细胞膜结构(自 Becker 等,1991)

在电镜下可以看到相邻的两个细胞被各自的双层膜所围绕,其疏水性基团在膜的中央,而亲水性基团对着细胞质和细胞外液

在脂质双层中镶嵌有蛋白质。这些蛋白质在膜中的位置有三种情况:一种是贯穿于膜内外两侧的蛋白质;另一种是蛋白质的一半露在膜的外面,而另一半则埋在膜中;还有一种是蛋白质全部埋在膜中。镶嵌在细胞膜中不同位置的蛋白质具有各种不同的生理功能,它们构成了离子通道、载体、受体和各种酶。

由于质膜是液态的,所以镶嵌在其中的蛋白质也具有流动性。好像是漂浮在海面上的冰山。在一些实验中,对膜上的蛋白质做荧光标记,然后在显微镜下观察,发现这些标记物不断地移动。蛋白质的这种流动性不是无序的、随机的,而是受到一定的生理性的调控。例如,神经肌肉接头处的乙酰胆碱受体通常聚集在肌膜终板处,但是当切断支配该肌肉的神经后,乙酰胆碱受体就会漂浮在整个肌肉的表面。

细胞膜上所含的糖类有寡糖和多糖。这些糖类和质膜的脂类或蛋白质相结合形成糖脂或糖蛋白。这些糖可能具有的一种功能是表示某种免疫信息和作为膜受体的可识别部分。

总之,神经元的细胞膜和其他细胞一样,即以脂质双层作为膜的基本骨架,而镶嵌在其中的蛋白质和连结在其外表面的糖类分子一起完成许多重要的生理功能(图 1-3)。

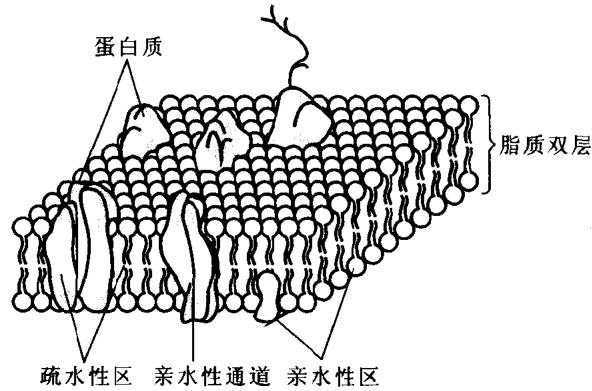


图 1-3 细胞膜结构模式图(自 Becker 等,1991)

## (二) 细胞质

细胞质内含有许多细胞器,包括线粒体、高尔基体、溶酶体等,但较为特殊的是尼氏体(Nissel's body)和神经原纤维(neurofibril)。尼氏体只存在于胞体和树突中,而在轴突和轴丘中没有观察到。尼氏体由糙面内质网和核糖核蛋白体所组成,是神经元内合成蛋白质的主要部位。

神经原纤维为成束排列的细束,由直径不等的神经微管和微丝组成。有的在胞体中交织成网,有的在轴突中和树突中彼此平行,密集成束。神经原纤维的功能可能是起细胞骨架的作用和协助轴浆运输物质。

## (三) 细胞核

细胞核一般位于神经细胞的中央。每个神经细胞有一个核,核内含有由 DNA 和有关蛋白质组成的遗传物质。细胞核的大小与神经元的大小有关。细胞核核膜的组成和质膜的组成基本是一样的。在核膜上有许多孔洞,称为核孔。一方面,在细胞核内转录成的 mRNA, rRNA 等要离开核,转移到胞质,另一方面,合成这些物质的原材料来自胞质。所以核孔内有双路运输的穿梭。核内也有一些受体,协助类固醇类激素起生理作用。核内的 DNA 有两种作用:一是可复制自身,进行细胞分裂;另一个作用是作为模板,制造神经元所需要的各种不同的功能蛋白质。

## 二、神经元的突起

神经元的突起分为两种类型:一种是树突(dendrite),另一种是轴突(axon)。

### (一) 树突

树突是胞体向外生长的树状突起,其内容物和胞体大致相同。树突的基部较宽,向外生长时反复分支和不断变细,一般较短。在树突的小分支上有大量的细刺状突起,称为“棘”,是和其他神经元具有机能性连接的部位。一个神经元的胞体可发出许多根树突。

树突接受其他神经元来的信息,在胞体综合后,从轴突传向下一级神经元。信息也可以在树突这一层次进行传递,即由树突接受信息,然后从树突传出,而不必从轴突或胞体传出。作为接受信息的树突终末,在许多感觉器官中会和特化的结构相结合,组成感受器。

### (二) 轴突

神经元的胞体只发出一根轴突,胞体发出轴突的部位称为轴丘。轴丘是动作电位产生的部位。



刚从胞体发出的轴突无髓鞘包裹,随后整个轴突都由髓鞘所包裹(图 1-4)。在中枢神经系统中,髓鞘是由无突胶质细胞形成。在周围神经系统中,髓鞘是由施万细胞(Schwann cell)形成。轴突的粗细在全长是均匀一致的。在轴突的主干上,常可向直角方向发出侧支。轴突内的胞浆称为轴浆,它与胞体的神经浆相连,存在着双向流动,称为轴浆流,起着物质运输的作用。由于轴突中不存在尼氏体,所以不能合成蛋白质。新的蛋白质由胞体合成,再向轴突方向运输。而轴突的代谢产物,则由轴突向胞体方向运送。

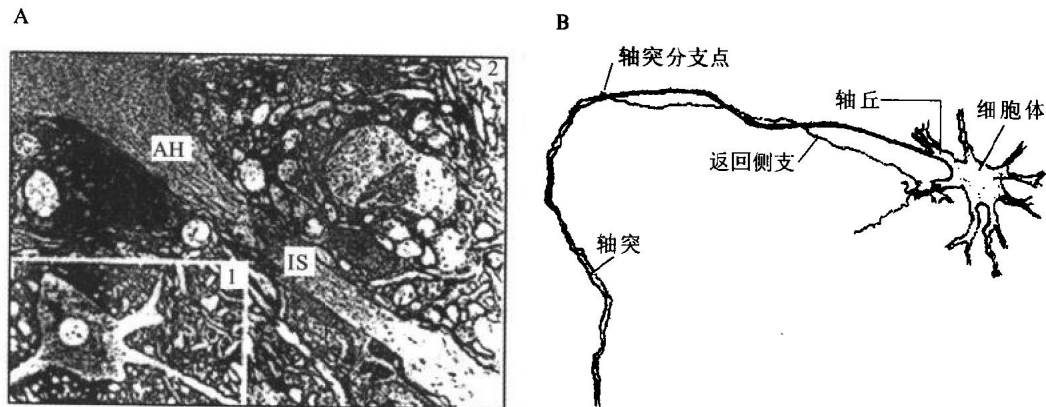


图 1-4 神经元的电镜照片(自 Kandel 等,1991)

- A. 猫脊髓运动神经元的细胞体、轴丘(AH)、轴突的初始段(IS)和轴突上部分的髓鞘  
B. 运动神经元的细胞体、轴丘、轴突的初始段、轴突的模式图

轴突的末端脱去髓鞘后反复分支。每一个分支的末端膨大,称为突触前终末。这是神经元之间传递信息的装置。突触前终末和另一个细胞的树突或胞体等相接触的部位,称为突触。发出信息的神经元称为突触前细胞,而接受信息的神经元称为突触后细胞。

### 三、神经元的分类

神经元胞体的形状和突起的长短、数量是多种多样的。一般根据神经元突起的数目将神经元分为单极神经元、双极神经元和多极神经元三种(图 1-5)。单极神经元或称假单极神经元,从胞体只伸出一根突起,突起离开胞体后不久再分为轴突(中枢突)和树突(周围突)。例如,脊神经节中的细胞均属此类。树突接受外界的刺激信号,向胞体传送信息,经胞体整合后由轴突传向下一级神经元。双极神经元多为梭形,从胞体的两端各发出一根突起。如视网膜中的双极神经细胞属于此类。多极神经元是由胞体发出两根以上的突起,其中一根为轴突,长而细;其余的为树突,而且一根树突又有许多分支,中枢神经系统内的神经元多属此类。

另一种形态分类是按照轴突的长短,把神经元分为高尔基 I 型和高尔基 II 型。前者是轴突细长、连接范围较广的神经元;后者轴突甚短,仅与邻近的神经元连接。此外还有一些特殊的神经元,如无足细胞没有明显的轴突,存在于视网膜等处。

神经元又可按照功能分为感觉神经元、中间神经元和运动神经元。脑、脊神经节、脊髓和脑干感觉核中的神经元为感觉神经元;大脑皮层的锥体细胞、脑干运动核和脊髓前柱等处的神经元为运动神经元;而脑内大多数的神经元为体积较小的中间神经元,如丘脑、脊髓后柱的一些神经元。