

精要速览系列——先锋版

神经科学 (中译本)

A. 朗斯塔夫 著

韩济生 主译

科学出版社

北京

图字：01-2000-2682

内 容 简 介

本书是国外优秀教材畅销榜的上榜教材，面向大学本科生，由著名的神经科学撰稿人 A. Longstaff 编写，英国著名大学具有丰富教学经验的一流教授审阅，韩济生院士主持翻译。译文文笔流畅、概念准确，完整体现了原著编写风格。本书力图以最简洁、通俗易懂的语言和鲜明的编排结构形式，使读者易于理解复杂的科学问题和概念。全书共分 A~R 18 个部分，系统地概括了神经科学的核心内容和前沿动态，是一本简明且富有特色的神经科学基础教材。

本书适合于医学、生命科学相关专业高年级本科生和研究生参考使用。

A. Longstaff

Instant Notes in Neuroscience

Original edition published in the United Kingdom under the title of Instant Notes in Neuroscience

©BIOS Scientific Publishers Limited, 2000

图书在版编目 (CIP) 数据

神经科学/ (英) 朗斯塔夫 (A. Longstaff) 著; 韩济生主译. —北京: 科学出版社, 2006

(精要速览系列: 先锋版)

书名原文: Instant Notes Neuroscience

ISBN 7-03-018093-3

I. 神… II. ①朗…②韩… III. 神经生理学-高等学校-教材 IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 115353 号

责任编辑: 单冉东 彭克里 席慧/责任校对: 刘亚琦

责任印制: 张克忠/封面设计: 陈敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006 年 12 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2006 年 12 月第一次印刷 印张: 31

印数: 1—3 000

字数: 588 000

定价: 42.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈明辉〉)

译者名单

主译：韩济生

译者：（按工作量排序）

王 韵 王晓民 于英心

万 有 罗 非 崔彩莲

译审：左明雪

前 言

神经科学是进展最快的科学领域之一，相关的文章如雨后春笋般急剧增多。它试图在一个层面上给已知的宇宙中最复杂的“工具”——人脑，提供概念上的描述。此外，神经科学融汇了多个学科，涉及生物化学、分子生物学、生理学、解剖学、心理学和临床医学等。基于这些原因，教师和教科书的编者很难以一种全面的、新式的、易于理解的方式去展示神经科学，而同时又相当严格地要求学生自己成功地领会著作。精要速览系列并不是要成为讲课或标准教科书的替代品，而是作为它们的补充，有着易于掌控的范围和辅助学习的格式。

本书以 18 个部分展示学科的核心，共包括 93 个主题。当学习一门新的学科时，我的经验是学生们通常会关注两方面：第一，怎样从大量的叙述中去筛选出重要的观点和事实；第二，怎样去掌握陌生的术语。教师希望学生（特别是在学习的后期），能够在学科之间整合他们的知识。精要速览系列《神经科学》试图去解决这些问题。每一个主题有一个“关键注释”部分，提供了重要观点的具体概述。在主题之间提供了广泛且交叉的参考书目，便于学生整合知识。

比起多数大的让人望而却步的神经科学教材，本书更为精简，有以下特点。第一，我试图把叙述的内容最小化，却没有舍弃进一步学习使用资料库的需要。第二，在包含了许多神经科学家所使用的方法的同时，我只是在认为必须去阐明一个观点或在某些需要证明以使人确信的事情时，才会加入独立的实验或证据。第三，除了个别情况，我把例子限定为那些最符合人体条件的。这样做的结果是我经常限定了物种，因为物种导致实质的不同。如果不是这样的话，那么老鼠和猫的举动将像人类一样，很明显它们不会的！

A 部分介绍神经系统的细胞，展示它们如何依功能而特化。接下的三个部分本质上是细胞神经科学。B 部分主要涉及动作电位，C 部分是突触，D 部分探讨了神经细胞如何作为信息处理器。这些部分介绍了研究神经细胞的电生理学技术，并阐述了控制它们行为的离子通道和受体的分子生物学。E 部分纵览了神经解剖学并总结了技术，如脑成像被用于观察神经系统的结构。F 部分讲述了激发后信息的编码和神经元的联系。所有的资料都可以在第一年的课程中遇到。

接下的 7 个部分（G~M）构成了系统神经科学的核心。G 部分回顾了躯体感觉、触觉、痛觉和平衡觉。H 和 I 部分分别涉及视觉和听觉，J 部分是关于化学感觉、嗅觉和味觉。关于骨骼肌、运动反射和随意运动的皮层控制的特性是 K 部分的主题；在 L 部分阐述了小脑（包括本体感觉）和基底神经节在运动中的作用。神经内分泌学，以及自主神经系统中的外周和中枢方面的内容在 M 部分。而且（与标准神经科学教材不同）也包含平滑肌、心肌和肠神经系统。简短的 N

部分描述了胺传递的基本性质、神经药理学的基础，并为理解涉及行为方面铺平了道路，如动机和睡眠在 O 部分。P 部分综述了胚胎神经系统的发育，包括从遗传上确定了基本的计划，到男性和女性大脑的区别是如何产生的。Q 部分叙述了神经系统如何在经历的基础上重新连接（即学习和记忆）。最后，在书中恰当的位置涉及了一些神经系统障碍，R 部分阐述了四种最常见的神经疾病病理学（卒中、癫痫、帕金森病和阿尔茨海默病），并探讨了致病的细节和当前及未来的治疗手段。由于空间有限，所以本书省略了关于两种主要的心理障碍（精神分裂症和抑郁）的文章；这些主题可以通过 BIOS 的互联网站免费得到。本书的末尾给想继续学习的读者提供了阅读书目。

作为一名学生，你想如何使用本书？请根据你现阶段的课程所涉及的部分和主题限定你的阅读。也就是说，A~F 部分在任何神经科学教程中是有可能出现的，或者说是必需的知识；你可能需要首先阅读这些章节。后面的部分可以随机阅读。学习时，先仔细阅读主要的部分，确信你明白其中的观点，并使用“相关主题”来建立联系，就像你在互联网上那样做。可参考同系列书中更详细篇幅的描述，如精要速览系列《生物化学》（第二版）和《分子生物学》（第二版）。在现阶段你可以在主题末尾的空白处写上从讲座或其他教材得到的资料，或者标出那些看来对你的课程非常重要的东西。学习本书遵循“少量多次”是个好的策略。教材的信息密度高，许多都很简短、浓缩，如果能反复多次地阅读一个章节要比在 8 个小时阅读多个章节获得的知识更多。你越多地通读一个主题，你就会更好地理解，并且清楚地记忆它。复习时，用“关键注释”作为提示。另外你应该能够根据记忆去写出在正文中以**粗体字**出现的每个项目的几个句子。能够在脑海中画出图表是使你在考试中得分的有效方法。神经科学是一门特殊的学科，因为它致力于揭示人的本质：比如说我们怎样行为、思考和感觉。目前我们还不能够给其中的任何方面一个条理分明的解释，还有许多问题值得去探讨，因而这门科学才会如此令人有兴趣。本书描绘了到目前为止所取得的令人瞩目的进展。我希望它能够成为你的好帮手，并希望你像我一样会逐渐喜欢探索神经科学。

致 谢

首先，感谢我的同事——赫特福德郡大学的 Barry Hunt、Vasanta Raman 和 John Wilkinson，感谢他们阅读了相关的主题，并提出了建设性意见。此外，感谢英国里兹大学的 David Hames、美国宾夕法尼亚州立大学的 Kevin Alloway 及英国伦敦大学 Queen and Westfield 学院的 Patrica Revest，他们每个人都勇气十足地通读全书，他们发人思考的评论对最后定稿非常重要。我非常感谢所有付出时间和专业才华的同仁们。最后，我要感谢 BIOS 出版社的 Jonathan Ray、Rachel Offord、Will Sansom 和 Fran Kingston，谢谢他们的鼓励和耐心。

缩 略 词

ACh	acetylcholine	乙酰胆碱
AChE	acetylcholinesterase	乙酰胆碱酯酶
ACTH	adrenocorticotrophic hormone	促肾上腺皮质激素
AD	Alzheimer's disease	阿尔茨海默病
Ang II	angiotensin II	血管紧张素 II
AMPA	α -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazole-propionic acid	α -氨基-3-羟基-5-甲基-4-异恶唑啉丙酸
ANS	autonomic nervous system	自主神经系统
AP	action potential	动作电位
apoE	apolipoprotein E	载脂蛋白 E
APP	amyloid precursor protein	淀粉样前蛋白
APV	D-2-amino-5-phosphonovalerate	D-2-氨基-5-磷酸基戊酸
ATN	anterior thalamic nuclei	丘脑前核
ATP	adenosine 5'-triphosphate	腺苷-5'-三磷酸
AVP	arginine vasopressin	精氨酸血管加压素
β A	β -amyloid	β -淀粉样蛋白
β AR	β adrenoceptors	β 肾上腺素受体
BAT	brown adipose tissue	褐色脂肪组织
BDNF	brain derived neurotrophic factor	脑源性神经营养因子
bl	basal lamina	基底层
BMP	bone morphogenetic protein	骨形态发生蛋白
α -BTX	α -bungarotoxin	α -银环蛇毒蛋白
CA	cornu ammonis	阿蒙氏角
CaM	calmodulin	钙调蛋白
CAM	cell adhesion molecule	细胞黏附分子
CaMK II	calcium-calmodulin-dependent protein kinase II	依赖钙/钙调蛋白的蛋白激酶 II
cAMP	cyclic adenosine monophosphate	环磷酸腺苷
CAT	computer assisted tomography	计算机辅助断层摄影术
cbf	cerebral blood flow	脑血流量
CC	cingulate cortex	扣带皮质
CCK	cholecystokinin	胆囊收缩素
CF	characteristic frequency	特征频率
cGMP	3', 5'-cyclic guanosine monophosphate	环磷酸鸟苷
ChAT	choline acetyltransferase	胆碱乙酰转移酶
CL	central laminar nucleus (of thalamus)	丘脑板内核
CNG	cyclic-nucleotide-gated channel	环核苷酸门控制通道
CNS	central nervous system	中枢神经系统

CoA	coenzyme A	辅酶 A
CPG	central pattern generators	中枢模式发生器
CRH	corticotrophin releasing hormone	促肾上腺皮质激素释放激素
CRO	cathode ray oscilloscope	阴极射线示波器
CVLM	caudal ventrolateral medulla	腹外侧延髓
CVO	circumventricular organ	室周器
DAG	diacylglycerol	二酯酰甘油
DBL	dorsal blastopore lip	胚孔背唇
DCML	dorsal column-medial lemniscal system	背柱-内侧纵束系统
DCN	dorsal column nuclei	背索核
2-DG	2-deoxyglucose	2-脱氧葡萄糖
DHC	dorsal horn cell	背角细胞
DI	diabetes insipidus	尿崩症
DLPN	dorsolateral pontine nucleus	背外侧脑桥核
DOPAC	dihydroxyphenyl acetic acid	二羟苯乙酸
DRG	dorsal root ganglion	背根神经节
DYN	dynorphin	强啡肽
ECT	electroconvulsive therapy	电痉挛治疗
EEG	electroencephalography	脑电图描记法
EGF	epidermal growth factor	表皮生长因子
EGL	external granular layer	外颗粒层
EMG	electromyography	肌电图描记法
ENK	encephalin	脑啡肽
ENS	enteric nervous system	肠神经系统
epp	endplate potential	终板电位
epsp	excitatory postsynaptic potential	头奋性突触后电位
ER	endoplasmic reticulum	内质网
F-actin	filamentous actin	丝状肌动蛋白
FEF	frontal eye field	前视野
FF	fast fatiguing	快速疲劳
FM	frequency modulation	调频
fMRI	functional magnetic resonance imaging	功能核磁共振
FR	fatigue resistant	抗疲劳
FRA	flexor reflex afferents	屈肌反射传入
FSH	follicle stimulating hormone	卵泡刺激素
G _i	inhibitory G protein	抑制性 G 蛋白
G _q	G protein coupled to phospholipase	G 蛋白偶联受体
G _s	stimulatory G protein	刺激性 G 蛋白
GABA	γ-aminobutyrate	γ-氨基丁酸
GC	guanylyl cyclase	鸟苷酸环化酶
GDP	guanosine 5'-diphosphate	鸟苷-5'-二磷酸

GFAP	glial fibrillary acidic protein	胶质细胞原纤维酸性蛋白
GH	growth hormone	生长激素
GHRH	growth hormone releasing hormone	生长激素释放激素
CS	conditioned stimulus	条件刺激
CSF	cerebrospinal fluid	脑脊液
CVA	cerebrovascular accident	脑血管意外
GR	glucocorticoid receptor	糖皮质激素受体
GTO	Golgi tendon organs	高尔基腱器官
GTP	guanosine 5'-triphosphate	鸟苷-5'-三磷酸
5-HIAA	5-hydroxyindoleacetic acid	5-羟吲哚乙酸
HPA	hypothalamic-pituitary-adrenal (axis)	下丘脑-垂体-肾上腺轴
HPG	hypothalamic-pituitary-gonadal (axis)	下丘脑-垂体-性腺轴
HPT	hypothalamic-pituitary-thyroid (axis)	下丘脑-垂体-甲状腺轴
HRP	horseradish peroxidase	辣根过氧化物酶
5-HT	5-hydroxytryptamine (serotonin)	5-羟色胺
5-HTP	5-hydroxytryptophan	5-羟色氨酸
HVA	high voltage activated	高电压激活
IaIN	Ia inhibitory interneurons	Ia 抑制
IbIN	Ib inhibitory neurons	Ib 抑制
IC	inferior colliculus	下丘
ICSS	intracranial self-stimulation	颅内自身刺激
Ig	immunoglobulin	免疫球蛋白
IGF-1	insulin-like growth factor 1	胰岛素样生长因子
IGL	internal granular layer	内颗粒层
iGluR	ionotropic glutamate receptor	离子型谷氨酸受体
ILD	interaural level differences	两耳间水平差
IP ₃	inositol 1, 4, 5-trisphosphate	1, 4, 5-三磷酸肌醇
ipsps	inhibitory postsynaptic potential	抑制性突触后电位
IT	inferotemporal cortex	颞下皮质
JGA	juxtglomerular apparatus	近球小体
L-DOPA	L-3, 4-dihydroxyphenylalanine	L-3, 4-二羟苯丙氨酸
LC	locus cerulus	蓝斑
LCN	lateral cervical nucleus	颈外侧核
LDCV	large dense-core vesicle	致密核心大泡
LGN	lateral geniculate nucleus	外侧膝状体核
LH	luteinizing hormone	黄体生成素
LSO	lateral superior olivary nucleus	外侧上橄榄核
LTD	long-term depression	长时程抑制
LTM	long-term memory	长时记忆
LTN	lateral tegmental nucleus	背外侧被盖核
LTP	long-term potentiation	长时程增强

LVA	low voltage activated	低电压激活
M	magnocellular pathway	大细胞通路
M/T	mitral/tufted cells	僧帽/丛状细胞
mAChR	muscarinic cholinergic receptor	毒蕈碱性胆碱能受体
MAO	monoamine oxidase	单胺氧化酶
MAP	mean arterial (blood) pressure	平均动脉血压
MB	mammillary bodies	乳头体
mepp	miniature end-plate potential	微终板电位
MFB	medial forebrain bundle	前脑内侧束
MFS	mossy fiber sprouting	苔藓纤维发芽
mGluR1	type 1 metabotropic glutamate receptor	代谢型谷氨酸受体 1 亚型
GnRH	gonadotrophin releasing hormone	促性腺激素释放激素
GPe	globus pallidus pars externa	外苍白球
GPi	globus pallidus pars interna	内苍白球
M I	primary motor cortex	初级运动皮层
M II	secondary motor cortex	次级运动皮层
MLCK	myosin light chain kinase	肌球蛋白轻链激酶
MLR	mesencephalic locomotor region	中脑运动区
MOPEG	3-methoxy, 4-hydroxy phenylglycol	3-甲氧基-4-羟基苯乙二醇
MPOA	medial preoptic area	视前内侧区
MPP ⁺	1-methyl-4-phenyl pyridinium	1-甲基-4-苯基-吡啶盐
mpsp	miniature postsynaptic potential	微突触后电位
MPTP	1-methyl-4-phenyl-1, 2, 3, 6-tetrahydropyridin	1-甲基-4-苯基-1, 2, 3, 6-四羟基吡啶
MR	mineralocorticoid receptor	盐皮质激素受体
MRI	magnetic resonance imaging	核磁共振成像
MSO	medial superior olivary complex	内侧上橄榄核复合体
MST	medial superior temporal cortex	内侧颞上皮层
NA	noradrenaline	去甲肾上腺素
nAChR	nicotinic cholinergic receptor	烟碱性胆碱能受体
NGF	nerve growth factor	神经生长因子
NMDA	<i>N</i> -methyl-D-aspartate	<i>N</i> -甲基-D-天冬氨酸
NMDAR	<i>N</i> -methyl-D-aspartate receptor	<i>N</i> -甲基-D-天冬氨酸受体
nmj	neuromuscular junction	神经肌肉接头
NMR	nuclear magnetic resonance	核磁共振
NPY	neuropeptide Y	神经肽 Y
NREM	nonrapid eye movement sleep	非快速眼动睡眠
NRM	nucleus raphe magnus	中缝大核
NST	nucleus of the solitary tract	孤束核
NT3-6	neurotrophins3-6	神经营养素 3-6
OC	olivocochlear	橄榄耳蜗

OCD	obsessive-compulsive disorder	强迫性障碍
OHC	outer hair cells	外毛细胞
6-OHDA	6-hydroxydopamine	6-羟多巴胺
ORN	olfactory receptor neurons	嗅感受器神经
OVLTL	vascular organ of the lamina terminalis	终板血管器
P	parvocellular pathway	小细胞通路
PAD	primary afferent depolarization	初级传入去极化
PAG	periaqueductal gray matter	导水管周围灰质
Pc	Purkinje cells	浦肯野细胞
PD	Parkinson's disease	帕金森病
PDE	phosphodiesterase	磷酸二酯酶
PDS	paroxysmal depolarizing shifts	阵发性去极化改变
PET	positron emission tomography	正电子发射扫描
pf	parallel fibers	平行纤维
PFC	prefrontal cortex	前额叶皮层
PGO	pontine-geniculate-occipital spikes	脑桥-膝状体-枕叶波
PHF	paired helical filaments	双螺旋丝
PIP ₂	phosphatidylinositol-4, 5-bisphosphate	磷脂酰肌醇 4, 5-二磷酸
PKA	protein kinase A	蛋白激酶 A
MGN	medial geniculate nucleus	内侧膝状体核
PNS	peripheral nervous system	周围神经系统
POA	preoptic area	视前区
POMC	pro-opiomelanocortin	阿黑皮素原
PP	posterior parietal complex	后顶叶复合体
PRL	prolactin	催乳素
PSNS	parasympathetic nervous system	副交感神经系统
psp	postsynaptic potential	突触后电位
PVN	paraventricular nucleus	室旁核
RA	retinoic acid	视黄酸
REM	rapid eye movement sleep	快速眼动睡眠
RF	receptive field	感受野
RHT	retinohypothalamic tract	网膜下丘脑束
S	slow twitch fiber	慢收缩纤维
SCG	superior cervical ganglion	颈上神经节
SCN	suprachiasmatic nucleus	视交叉上核
Sc	Schaffer collateral	Schaffer 侧支
SDN-POA	sexually dimorphic nucleus of the preoptic area	视前区性别差异区
SER	smooth endoplasmic reticulum	滑面内质网
SH2	src homology domain 2	src 同源结构域 2
SHH	sonic hedgehog protein	SHH 蛋白
SMA	supplementary motor area	辅助运动区

SNpc	substantia nigra pars compacta	黑质致密部
SNzc	substantia nigra zona compacta	黑质致密带
SNS	sympathetic nervous system	交感神经系统
SON	supraoptic nucleus	视上核
SP	substance P	P 物质
SPL	sound pressure level	声压幅度
SR	sarcoplasmic reticulum	肌浆网
SSRI	selective serotonin reuptake inhibitors	选择性 5-羟色胺再摄取抑制剂
SSV	small clear synaptic vesicle	小清亮突触囊泡
STM	short-term memory	短时程记忆
PM	premotor cortex	前运动皮层
STN	subthalamic nucleus	底丘脑核
STT	spinothalamic tract	脊髓丘脑索
TB	trapezoid body	斜方体
TCA	tricyclic antidepressants	三环类抗抑郁药
TEA	tetraethylammonium	四乙铵
TENS	transcutaneous electrical nerve stimulation	经皮神经电刺激
TH	tyrosine hydroxylase	酪氨酸羟化酶
TM	transmembrane	跨膜
TRH	thyrotropin releasing hormone	促甲状腺激素释放激素
trk	tyrosine kinase receptors	酪氨酸激酶受体
TSH	thyroid releasing hormone	促甲状腺激素释放激素
TTX	tetrodotoxin	河豚毒素
UR	unconditioned response	非条件反射
US	unconditioned stimulus	非条件刺激
VDCC	voltage-dependent calcium channel	电压依赖性钙通道
VDKC	voltage-dependent potassium channel	电压依赖性钾通道
VDSC	voltage-dependent sodium channel	电压依赖性钠通道
VIP	vasoactive intestinal peptide	血管活性肠肽
VLH	ventrolateral hypothalamus	腹外侧下丘脑
VLPO	ventrolateral preoptic area	腹外侧视前区
VMAT	vesicular monoamine transporter	囊泡单胺类转运体
VMH	ventromedial hypothalamus	腹内侧下丘脑
VOR	vestibulo-ocular reflexes	前庭-眼反射
VPL	ventroposterolateral nucleus (of thalamus)	腹后外侧丘脑
VPM	ventroposteromedial nucleus (of thalamus)	腹后内侧核
VRG	ventral respiratory group	腹侧呼吸组
VST	ventral spinocerebellar tract	脊髓小脑前束
VZ	ventricular zone	脑室层

目 录

前 言

缩略词

A 脑细胞	(1)
A1 神经元的结构	(1)
A2 神经元的分类和数量	(4)
A3 化学性突触的形态学	(7)
A4 胶质细胞和髓鞘形成	(10)
A5 血脑屏障	(13)
B 电生理学基础	(16)
B1 静息电位	(16)
B2 动作电位	(20)
B3 电压门控离子通道	(23)
B4 钠通道和钾通道的分子生物学	(27)
B5 动作电位的传导	(32)
C 突触的功能	(35)
C1 突触功能概述	(35)
C2 快神经传递	(39)
C3 慢神经传递	(44)
C4 受体的分子生物学	(49)
C5 神经递质的释放	(55)
C6 电压门控钙通道	(61)
C7 神经递质的失活	(64)
C8 自身受体	(67)
D 神经整合	(69)
D1 神经突起的特性	(69)
D2 空间和时间总和	(75)
E 神经解剖学	(78)
E1 周围神经系统的组成	(78)
E2 中枢神经系统的组成	(84)

E3	神经解剖学技术	(91)
E4	脑成像	(94)
E5	脑膜与脑脊液	(98)
F	神经编码	(103)
F1	神经元的信息表达	(103)
F2	强度和时间的编码	(105)
F3	刺激的定位	(108)
F4	刺激的性质	(111)
G	躯体感觉	(114)
G1	皮肤感觉感受器	(114)
G2	触觉的背柱通路	(119)
G3	前外侧系统和痛觉的下行控制	(124)
G4	平衡感觉	(131)
H	视觉	(137)
H1	视觉的特性	(137)
H2	眼与视觉通路	(142)
H3	视网膜	(148)
H4	光信号换能	(154)
H5	视网膜的信息处理	(158)
H6	初级视觉的信息处理	(164)
H7	视觉系统的平行信息处理	(170)
I	听觉	(176)
I1	声学和听力	(176)
I2	耳的解剖与生理	(179)
I3	听觉的外周信息处理	(184)
I4	听觉的中枢信息处理	(187)
J	化学感觉：嗅觉和味觉	(193)
J1	嗅觉感受器神经元	(193)
J2	嗅觉通路	(196)
J3	味觉	(200)
J4	味觉通路	(204)
K	运动功能：肌肉和皮层	(206)
K1	骨骼肌和兴奋-收缩偶联	(206)
K2	运动单位和运动池	(213)
K3	基本运动反射	(218)

K4	脊髓的运动功能	(227)
K5	脑干姿势反射	(234)
K6	大脑皮层对随意运动的调节	(241)
K7	运动紊乱	(250)
L	小脑和基底神经节	(255)
L1	小脑的解剖	(255)
L2	小脑皮层环路	(260)
L3	小脑的功能性亚区	(264)
L4	小脑的功能	(270)
L5	基底神经节的解剖	(275)
L6	基底神经节的功能	(280)
L7	眼球运动的调节	(284)
M	神经内分泌和自主功能	(292)
M1	下丘脑的解剖和联系	(292)
M2	垂体后叶的功能	(297)
M3	代谢和生长的神经内分泌调节	(301)
M4	生殖的神经内分泌调节	(311)
M5	平滑肌和心肌	(317)
M6	自主神经系统的功能	(322)
M7	中枢对自主神经系统功能的调节	(330)
N	扩散的单胺类传递	(337)
N1	多巴胺的神经传递	(337)
N2	去甲肾上腺素的神经传递	(341)
N3	5-羟色胺的神经传递	(345)
N4	乙酰胆碱的神经传递	(348)
O	脑和行为	(351)
O1	动机	(351)
O2	摄食的调控	(356)
O3	脑生物钟	(362)
O4	睡眠	(366)
P	发育神经生物学	(373)
P1	神经系统的早期模式	(373)
P2	细胞的确定	(380)
P3	皮层的发育	(386)
P4	轴突的定向生长	(391)

P5	突触的起源与发育中的可塑性	(397)
P6	神经营养因子	(402)
P7	脑的性别分化	(408)
Q	学习和记忆	(413)
Q1	学习和记忆的分类	(413)
Q2	无脊椎动物的程序性学习	(419)
Q3	哺乳类动物的记忆环路	(423)
Q4	海马在学习中的作用	(430)
Q5	小脑的运动学习	(439)
R	神经病理学	(442)
R1	卒中和兴奋性毒性	(442)
R2	癲	(446)
R3	帕金森病	(451)
R4	阿尔茨海默病	(456)
	拓展阅读	(463)
	英汉专业词汇对照表	(468)

A 脑 细 胞

A1 神经元的结构

要 点

胞体

神经元的胞体含有一个典型动物细胞所能看到的所有细胞器，特点是保持高速率的蛋白质合成。神经元的尼氏体内聚集着大量核糖体足以证明这一点。

突起

是从神经元胞体伸出的长突起，分轴突和树突两种类型。树突接受大部分突触冲动，将其传入胞体。一个神经元可以有一个或多个树突，但只有一个从轴丘伸出的轴突，其末端形成突触前成分。

轴突与树突 的差别

神经元的两种突起可按其结构区分。树突含有许多能合成蛋白质的细胞器，而轴突则没有，因此轴突不能合成蛋白质，轴突的蛋白质来源于胞体。轴突和树突都含有线粒体。所有细胞器都经微管运输到突起中。

相关主题

化学性突触的形态学 (A3)

胞体

神经元 (图 A1.1) 的胞体 (也称核周体, perikaryon) 含有细胞核、高尔基体、核糖体和其他细胞器, 承担大部分常规代谢功能。神经元胞体在结构上与非神经细胞并没有很大区别, 在功能上可维持高水平的生物合成。例如, 密集的粗面内质网及丰富的核糖体所形成的独特结构——尼氏体, 反映了神经元高速度合成蛋白质的能力。

神经元的种类很多, 胞体的大小也有很大变化。直径最小的约 $5\sim 8\mu\text{m}$, 最大的可超过 $120\mu\text{m}$ 。

突起

神经元的独特之处是具有两种不同的长圆柱形的胞质突起, 即树突和轴突。树突是从胞体伸出的多分支的突起, 其长度最长可达 1mm 。在许多神经元, 树突的表面积可占神经元总表面积的 90% 。一些神经元的树突上分布着上百个微小的突起, 即树突棘, 突触就在此形成 (见后述)。有时将有棘突的神经细胞叫**多棘神经元** (spiny

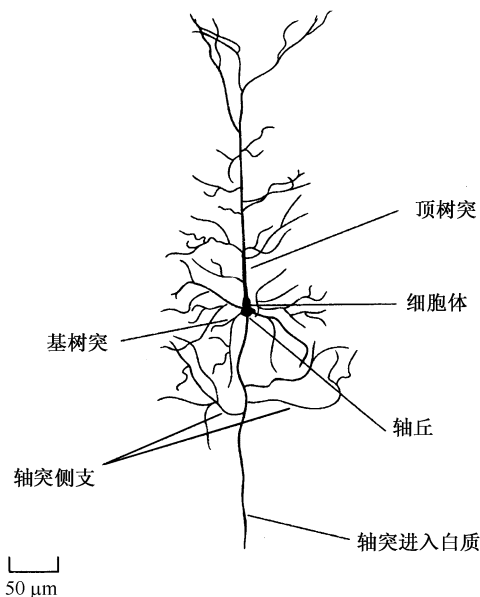


图 A1.1 神经元主要特征。锥体细胞神经突起（树突和轴突）分布示意图

neuron)，而无棘突者叫**无棘神经元** (aspiny neuron)。一个神经元可以有一个或多个树突，排列方式因神经元不同而异，总称为树突树。来自其他神经元的大多数突触传入都在树突上形成。

神经元通常只有一个轴突，典型的轴突从胞体伸出，但也可从一个树突近端（树突靠近胞体端）伸出。这两种情况下，轴突的起始处都叫做轴丘。人类轴突的直径约为 $0.2 \sim 20 \mu\text{m}$ （无脊椎动物的轴突可达 1mm ），其长度可从几个微米到 1m 多。轴突可被髓鞘包裹。轴突通常在其远端（距离胞体最远处）有分支，这些分支叫做轴突侧支。轴突的末端膨大称**轴突小结**（或**终钮**，bouton），通常含有线粒体和囊泡。一些轴突在末端有一丛分支（**终端丛**，terminal arbor），每一个分支都有其终钮，有一些分支的全长均有终钮，称**曲张体**（varicosity）。轴突的末端形成化学性突触的突触前成分。

轴突与树突的差别

轴突与树突可根据突起的结构来区分。轴突长，粗细较均匀，分支非常少，没有棘突，具有髓鞘；树突较短，逐渐变细，分支多，有棘突。树突是胞体的延伸，含有高尔基体、粗面内质网和核糖体，

而轴突不含有这些细胞器。但树突和轴突都含有线粒体。因为轴突没有合成蛋白质的细胞器，轴突中的蛋白质必须在胞体内合成后经轴浆运至轴突，这种运输机制称轴浆运输。轴突末端往往富含线粒体，这表明它需要大量的代谢能量。

两种突起中细胞器成分的不同被认为是微管排列不同所致。微管是长链蛋白质分子多聚体，它是细胞骨架的一部分。微管是细胞器在细胞内运行的轨道。一条微管的两端是不同的，分正极和负极，因此微管有明确的极性，使细胞器沿特定的方向而运行。线粒体由负极移向正极，而其他细胞器则由正极移向负极。树突和轴突均含有微管，树突中的微管两种方向都有，而轴突中微管的正极总是位于远离胞体端。所以轴突内微管可将线粒体从胞体运至轴突，但不能转运其他细胞器。由于树突中的微管双向排列，因而所有的细胞器都可以转运至树突。

一个神经元发育时，起初长出的突起无法分辨是轴突或树突。目前还不清楚这些突起中哪些会分化为轴突。将发育成轴突的那个突起的第一个标志是生长速度会比那些将发育成树突的突起快许多。

A2 神经元的分类和数量

要 点

神经元的分类

神经元可以按其形态、功能或所分泌的神经递质分类。具有一个、两个或三个及更多突起的神经元分别被定义为单极、双极和多极神经元。树突树的形状或树突是否带有树突棘以及轴突的长度都可用于神经元的分类。神经元按功能分为感觉神经元（直接对生理性刺激做出反应）和运动神经元（与效应器形成突触）。

神经元的数量

人类神经系统包含 3000 亿~5000 亿个神经元。大脑皮层的不同区域或不同种类哺乳动物的大脑皮层内，神经元的密度都十分恒定。较小体积的脑，所含的神经元一般也较少。

相关主题

周围神经系统的组成 (E1) 中枢神经系统的组成 (E2)

神经元的 分类

神经细胞的形状和大小各异，其数目以及突触的方式和突触传递所需的神经递质都有很大不同。因此很难定出一个“典型”的神经元的模式。神经元可按其形态、功能或神经递质来分类，一般认为同一类的神经元具有相似的功能。

假如根据结构进行神经元分类，要考虑到胞体的大小、突起的数量、树突树的形状及轴突的长度和它所构建的突触的性质。有一个突起的神经元称**单极神经元** (unipolar)，有两个突起的神经元称**双极神经元** (biopolar)，有三个或三个以上突起的神经元称**多极神经元** (multipolar) (图 A2.1)。大部分脊椎动物神经系统的神经元属多极神经元，但也有许多例外。例如，视网膜内与光感受器形成突触的一群神经元属双极神经元，背根神经节的感觉神经元被描述为**假单极神经元** (pseudounipolar)，原则上讲，它们是双极神经元，因为它们开始长出的是两条突起，后来才逐渐融合的。无脊椎动物神经系统以单极神经元占优势。

根据树突来分类神经元，就要看其是否带有树突棘及其树突树的形状。任何树突树的形状都有助于决定其突触连接功效和细胞功能。

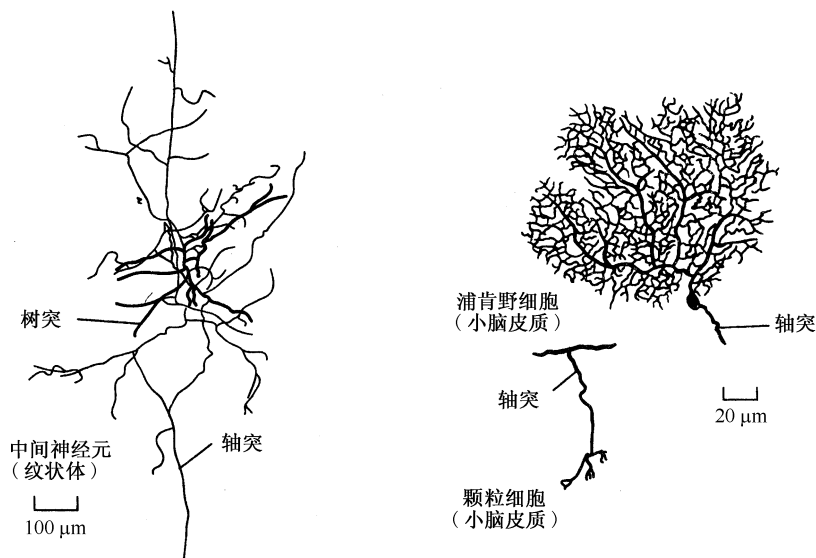


图 A2.1 三种常见神经元的形态特征。轴突全长未示出。颗粒细胞的分支状轴突沿特定方向延伸数微米。注意中间神经元轴突的分支广泛

锥体细胞 (pyramidal cell, 因其胞体形态得名) 占大脑皮层神经元的 60%，其树突分支广泛并充满一个锥形空间。皮层的另一群细胞叫星形细胞，因其树突树的星形外观而命名。小脑皮层**浦肯野** (purkinje) 细胞的独特之处在于它们的树突分支网形成了一种二维排列。

神经元也可以根据其轴突长度来分类。**投射神经元** (projection neuron, 外周神经元, 接替神经元或高尔基 I 型神经元) 的长轴突一直伸展到它们胞体所在的神经系统区域以外的部分。锥体细胞和浦肯野细胞属于这一类型。与其相反, **中间神经元** (interneuron, 内部神经元或高尔基 II 型神经元) 的轴突短。这些是局部回路神经元, 如星形神经细胞, 仅在其邻近产生直接效应。

通过研究一个神经元所形成的联系, 可以对其进行大致的功能分类。神经系统的任何特定区域都接受来自**传入神经元** (afferent neuron) 的输入, 并通过**传出神经元** (efferent neuron) 投射到神经系统的其他区域或效应器 (如肌肉或腺体)。传入神经能与感受器形成突触联系, 或自身能对生理刺激做出直接反应, 称**感觉神经元** (sensory neuron)。与骨骼肌建立突触联系的传出神经元称**运动神经元** (motor neuron)。有时运动神经元这个术语适用于运动通路中的投射

神经元，即使它们没有直接与肌肉建立突触联系。

最后，神经元还可以根据其分泌的神经递质来分类，而且，在神经元的形态和神经递质之间常有明显的相关性。换言之，可根据神经元的形态推测其分泌何种递质。例如，锥体细胞分泌谷氨酸，而星形细胞和浦肯野细胞分泌 γ -氨基丁酸，这也反过来为推测其功能提供了依据。可见这些形式上互不相同的分类方法其实是重叠的。

神经元的数量

神经系统中神经元的数量，可以通过在光镜下对组织切片进行细胞计数的统计分析来估算。分析结果表明，人类大脑皮层中每单位面积积的神经元数量是非常一致的，大约 $80\,000$ 个/ mm^2 。哺乳动物的各个种属也如此。初级视皮层是个例外，此处神经元密度高达 $200\,000$ 个/ mm^2 。假设人类大脑皮层的总表面积是 2000mm^2 ，仅在大脑皮层就有 1.6×10^{11} 个神经元。哺乳动物神经系统中最密集的细胞是小脑的小颗粒细胞，人类这种细胞的数量共计可达 10^{11} 个。因此，人类神经系统至少含有 2.5×10^{11} 个神经元，总数可能在 3000 亿~5000 亿！较小的哺乳动物的脑较小，是因为所含神经元数量较少，而不是因为神经元体积较小。

A3 化学性突触的形态学

要 点

突触的位置

突触可分为电突触和化学性突触。化学性突触可以根据突触后神经元的位置进行分类：轴-树突触在树突表面形成；轴-体突触在细胞体上形成；轴-轴突触在轴突表面形成。大部分突触是轴-树突触。

突触的结构

一个轴-树突触在一个轴突终末（突触前成分）和一个树突（突触后成分）之间形成。前、后突触成分之间有30nm宽的突触间隙。轴突终末含有线粒体、球形的突触囊泡和突触前膜上的致密投射物。突触间隙含有连接突触前后膜的蛋白质。突触后膜增厚而形成突触后致密物。

突触的多样性

突触有两种主要类型。I型突触是前面描述过的轴-树突触，通常属兴奋性突触。II型突触为轴-体突触，其致密投射物、间隙物质及突触后致密体不发达，含有卵圆形囊泡，通常是抑制性突触。分泌儿茶酚胺或肽类物质的突触含有大的、具有致密核心的囊泡，其中一些很难辨认突触前或突触后的特点，有较宽的突触间隙。许多突触既含有小的清亮囊泡又有大的致密囊泡，这是许多神经元分泌一种以上神经递质的证据。

相关主题

快神经传递 (C2)

嗅觉通路 (J2)

慢神经传递 (C3)

去甲肾上腺素的神经传递 (N2)

视网膜的信息处理 (H5)

突触的位置

神经元之间的信号传递是通过突触完成的。突触分**电突触** (electrical synapse) 和**化学性突触** (chemical synapse)。但化学性突触的数量远远多于电突触。一个化学性突触是由一个轴突终末（突触前成分）和突触后细胞的某一部分组成。突触前末端和突触后细胞之间的缝隙叫**突触间隙** (synapse cleft)，其宽度依突触的性质在20~500nm变动。一个接受神经元的整个外表面均可形成突触，并可根据其位置进行分类。大部分突触在树突上形成。在有棘的树突上每一个棘突都

可以是轴突终末形成突触的靶位，从而构成突触后成分。轴突和树突之间形成的突触称为**轴-树突触** (axodendritic)。轴突和一个突触后细胞的胞体之间形成的突触被称为**轴-体突触** (axosomatic)，其传递效率最高。轴突末端和突触后神经元的轴突之间形成的突触称为**轴-轴突触** (axoaxonal)。

突触的结构

因为突触极小，必须在电子显微镜下才能辨认。从形态学上已显示，突触有许多不同类型，但所有类型都具有一些共同的特征。图 A3.1 显示了一个典型的轴-树突触的电镜结构。储存神经递质的小**清亮囊泡** (small clear synaptic vesicle, SSV) 呈球形，直径约 50nm，散在分布于整个轴突末端，并明显与微管分布密切相关；微管可能参与将囊泡转运至突触前膜。突触前膜增厚，其中有一些凹陷区，可供突触囊泡附着，该区有**致密投射物** (dense projection)，正是神经递质释放的活性部位 (active zone)。轴突终末含有一些线粒体。

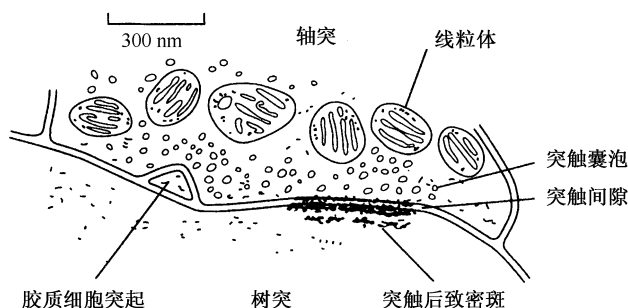


图 A3.1 化学性突触(轴突-树突型)的结构

轴-树突触的突触间隙宽 30nm，含有从突触前膜向突触后膜伸展的蛋白质微丝，它可使两层膜保持紧密并列的位置。

形成突触的树突区域的细胞膜增厚，形成**突触后致密物** (postsynaptic density)，这是由于蛋白质、受体、酶以及参与突触后细胞对递质反应的物质积聚所致。

突触的多样性

对大脑皮层和小脑皮层的研究发现，大部分突触归于两种类型。I 型即上面描述过的。II 型没有或有少量突触前致密投射物，突触间隙仅有 20nm 宽，间隙内有形物质很少，突触后致密物也很薄。这些突触通常是轴-体突触。II 型突触含有卵圆形囊泡。对这两类突触的生理学研究表明，I 型多为兴奋性突触，而 II 型通常是抑制性的。

尽管多数突触含有小清亮突触囊泡，但有一些（图 A3.2）突触含有致密电子核心的球形囊泡，称为大致密核心囊泡（large dense-core vesicle, LDCVs）。这种囊泡根据其大小可分为两种，40~60nm 囊泡存在于释放儿茶酚胺递质的神经元中；120~200nm 囊泡与垂体后叶释放肽类激素的神经内分泌神经元相关。还有一些突触前、后膜都缺乏明显特化的接触区，而且其突触间隙特别宽（100~500nm）。它们通常是儿茶酚胺能突触（即它们分泌一种或几种儿茶酚胺），含有致密核心囊泡，在中枢神经系统和周围神经系统都有存在。

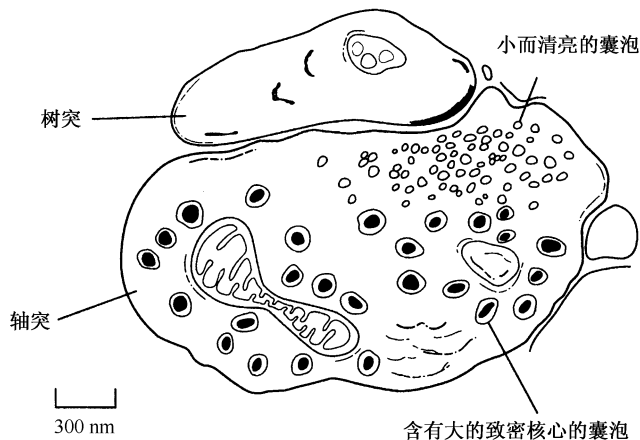


图 A3.2 I型突触，由小而清亮的囊泡和含有大的致密核心的囊泡构成。参见 *Revest. P. A. and Longstaff, A. (1998) Molecular Neuroscience © BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford*

许多突触含有不止一种囊泡。通常小清亮囊泡和大致密核心囊泡同时存在。这是神经元分泌一种以上递质的形态学依据。

突触的多样性远比以上提到得多。在神经系统的某些特定区域，可见与典型突触相距甚远的突触，例如，视网膜的三带型突触（triad ribbon synapse，参考 H5），嗅球的交互突触（参考 J2），都具有一些分泌单胺类物质的终末（参考 N2）。这些例子将在后文予以适当描述。

A4 胶质细胞和髓鞘形成

要 点

神经胶质 细胞分类

胶质细胞行使支持神经元的许多功能。它的数量比神经元多许多。胶质细胞可分为三大类：星形胶质细胞、少突胶质细胞（包括外周施旺细胞）和小胶质细胞。

星形胶质细胞

星形胶质细胞较大，数量多，向四周伸出多个放射状的突起，突起末端具有终足。终足覆盖突触，并与毛细血管内皮和软脑膜构成联系，在以上部位形成界限性神经胶质膜。星形胶质细胞的功能包括调节细胞外 K^+ 浓度的平衡、清除突触间隙的神经递质、调节神经元的葡萄糖供给及形成血脑屏障等。

少突胶质细胞 和施旺细胞

中枢神经系统的少突胶质细胞和周围神经系统的施旺细胞能够形成包绕轴突的绝缘性的髓鞘。髓鞘是由神经胶质细胞的轴系膜螺旋形包绕轴突多次而形成的。间隔一定的距离，髓鞘中断，形成一个轴膜裸露的小间隙，称为郎飞氏结。

小胶质细胞

小胶质细胞是来源于巨噬细胞的小噬菌免疫细胞，在神经系统炎症情况下有增生和修复功能。

相关主题

血脑屏障（A5）

动作电位的传导（B5）

静息电位（B1）

神经递质的失活（C7）

神经胶质 细胞分类

除神经元外，神经系统还含有神经胶质细胞（glial cell）。胶质细胞虽不直接参与信息传递，但它是神经元行使其功能不可缺少的支持成分。据估算，神经胶质细胞的数量可达神经元的 10 倍之多。这就不难理解神经组织的细胞密度非常大，脑是体内所有器官中细胞外间隙最小的。神经胶质细胞分为大胶质细胞和小胶质细胞。大胶质细胞又分为星形胶质细胞（astrocyte）、少突胶质细胞（oligodendrocyte）和施旺细胞（schwann cell）。

星形胶质细胞

星形胶质细胞是体积最大、数量最多的神经胶质细胞。它们的胞体形状不规则，许多细胞有类似神经元树突样的长突起。星形胶质细胞很容易与神经元区分，它们不含尼氏体，可用特殊的星形胶质细胞标记物——**胶原纤维酸性蛋白**（glial fibrillary acidic protein, GFAP），通过免疫组化染色显示。星形胶质细胞填充神经元之间的大部分空间，使神经元之间的间隙仅为 20nm 左右。星形胶质细胞的突起可围绕突触周围，其中一些形成终足，贴附于毛细血管和软脑膜（E5），形成一层覆盖在周围神经和中枢神经系统外表面的**胶质膜**（glial membrane）。

星形胶质细胞有多种功能：

- 当神经元高度活跃时，大量的 K^+ 在细胞外间隙聚集。星形胶质细胞能摄取过量的 K^+ ，并把它排放到低 K^+ 的区域。由于邻近的星形胶质细胞通过缝隙连接相互偶联，形成交错的网状结构，因此能把 K^+ 输送到相当远的去处。大部分多余的 K^+ 从终足通过胶质膜被运输进入毛细血管，这种 K^+ 的空间缓冲维持了神经元附近 K^+ 的合适浓度。
- 围绕突触的星形胶质细胞可以从两个方面影响神经传递。首先，它们构成一道屏障，避免递质从突触间隙弥散出去。第二，星形胶质细胞质膜上有特殊的转运蛋白，它能与递质高度亲和，使其从突触间隙重摄取入星形胶质细胞。这两种过程可从两个相反的方向调节递质分子在突触间隙的停留时间。
- 星形胶质细胞可能具有调节神经元葡萄糖供应的作用。它们含有葡萄糖转运体，可允许葡萄糖易化扩散进入星形胶质细胞，并在其中以糖原形式储存。当神经元高度活跃时，葡萄糖的需求量大增，通过血脑屏障而提供的血糖已不能满足需要，此时星形胶质细胞可释放葡萄糖以满足神经元的需要。
- 位于毛细血管上的星形胶质细胞终足与内皮细胞形成非常紧密的连接，这便是血脑屏障的结构特征（A5）。

少突胶质细胞和施旺细胞

中枢神经系统的少突胶质细胞和外周神经系统的施旺细胞具有共同的形成**髓鞘**（myelin sheath）的功能。髓鞘即包裹在轴突周围的电绝缘物质。有髓鞘的轴突称为**有髓轴突**，没有髓鞘的称为**无髓轴突**。周围神经系统髓鞘系按下列方式形成：施旺细胞沿轴突排列，并以伪足样结构（**轴系膜**，mesaxon）环绕轴突。对于无髓鞘轴突，此过程在此就停止了。而有髓轴突的轴系膜环绕轴突约 8~12 次。在形成髓

鞘的过程中，施旺细胞的大部分胞浆被挤在后面（除最内层外），所以大多数层仅由两层胞膜构成（图 A4.1）。每个施旺细胞形成 $0.15\sim 1.5\text{mm}$ 长的轴突髓鞘。一般来讲，轴突越粗，由单个胶质细胞形成的髓鞘就越长。在两个相邻的有髓鞘区域之间，有微小的间隙（ $0.5\mu\text{m}$ ）称作郎飞结（node of Ranvier），此处轴突是裸露的，轴膜直接暴露于细胞外间隙。因为一条外周神经可以很长，所以也许需要几百个施旺细胞来形成髓鞘。有髓轴突形成的整条神经纤维的直径粗细不同，约为 $3\sim 15\mu\text{m}$ ，但髓鞘在神经纤维直径中所占的比例是大致恒定的。

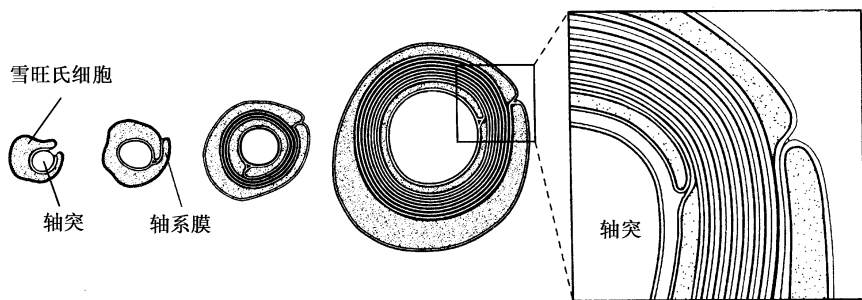


图 A4.1 外周轴突的髓鞘形成。髓鞘由包绕轴突的轴系膜生长而成

中枢神经系统的髓鞘形成过程与周围神经相似，不同的是一个少突胶质细胞可伸出几条突起，分别包绕邻近几根轴突形成髓鞘。这就保证了中枢神经系统髓鞘形成仅需很少的胶质细胞，因而节约了空间。

多发性硬化症（multiple sclerosis）是一种渐进性疾病，患者中枢和外周神经的髓鞘发生周期性的损害。一般认为这是一种自身免疫性疾病，即免疫系统功能异常，以致对髓鞘蛋白的某些成分发生攻击，从而造成动作电位不能正常传导。另一种疾病，**格林巴里症**（Guillain-Barre syndrome），有相似的病因，病变累及外周感觉神经和运动神经。幸运的是此病有自愈倾向。

小胶质细胞

小胶质细胞是最小的神经胶质细胞，它来源于巨噬细胞（microglia），属于免疫系统的组成成分。小胶质细胞属于噬菌性细胞，在多种引起神经系统炎症的情况下（包括感染、损伤和肿瘤等）可以增生。在中枢神经系统，因小胶质细胞活动引起的瘢痕组织形成称**神经胶质增殖症**（gliosis）。

A5 血脑屏障

要 点

血脑屏障 的结构

血脑屏障主要由毛细血管内皮细胞构成，毛细血管内皮细胞之间具有极高电阻的紧密连接。星形胶质细胞也参与血脑屏障的形成。有少数脑区，称室周结构，没有血脑屏障，脑内物质可由此直接分泌到血液中，也可从这些区域监测血液中的物质浓度。这些区域由**室管膜长突细胞** (tanycyte) 与其余脑区隔离开，长突细胞之间有紧密连接。

血脑屏障 的功能

血脑屏障是具有高度选择性的通透屏障。它允许水、某些气体通过，脂溶性分子以被动扩散的方式通过。屏障含有特殊的载体介导的转运体，可选择性运输某些对神经行使功能至关重要的分子（如葡萄糖和氨基酸）。血脑屏障还可阻止血液循环中的神经活性物质进入脑内，并可通过由P-糖蛋白介导的主动转运机制将亲脂性的潜在神经毒素排出脑外。脑水肿的形成，是因组织缺氧引起血脑屏障开放、脑细胞外间隙多余水分聚集所致。

相关主题

中枢神经系统的组成 (E2) 垂体后叶的功能 (M2)
脑膜与脑脊液 (E5)

血脑屏障 的结构

血脑屏障严格控制从血液进入脑细胞外液的物质。物理性屏障由**脑毛细血管内皮细胞** (endothelial cell) 构成，内皮细胞之间通过具有高电阻的紧密连接（至少 $10\,000\Omega/\text{cm}^2$ ，比其他毛细血管内皮细胞间的典型紧密连接高 100 倍以上）相互结合。这意味着即使很小的离子也不能从毛细血管内皮细胞间透过。此外相对于其他毛细血管内皮细胞，脑毛细血管内皮细胞缺乏两种主要转运机制：一种是**胞饮小泡** (pinocytotic vesicle)，通常介导跨细胞的大量液体转运；另一种是**受体介导的内吞作用** (receptor-mediated endocytosis)，通常许多酶的作用底物（如脂蛋白）即通过这种方式被转运。脑毛细血管内皮基膜整体被邻近的星形胶质细胞的终足覆盖，星形胶质细胞可分泌一种迄

今尚不明确的因子，促进内皮细胞间紧密连接的形成（图 A5.1）。

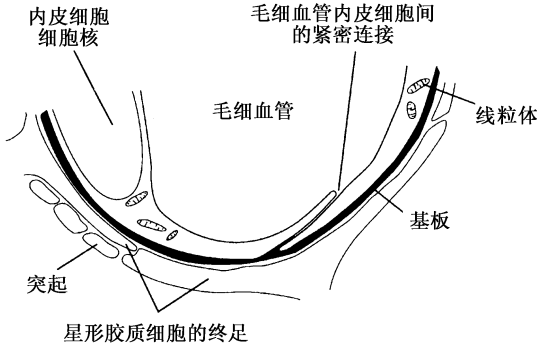


图 A5.1 血脑屏障的结构特征。内皮细胞间形成的紧密连接

在脑内的少数区域，其毛细血管是有孔的，因而没有血脑屏障。这些区域包括位于脑室周围的室周结构（circumventricular organs, CVOs, 包括垂体后叶和脉络丛）。室周结构的位置见图 A5.1 及本书 M2 节。这些区域被特殊的室管膜细胞（ependymal cell, 位于脑室的腔面上皮细胞）与其余脑区隔开。这些室管膜细胞称为长突起细胞（tanycyte），通过紧密连接结合在一起，把室周结构与脑的其余部分有效隔离。垂体后叶没有血脑屏障，因此催产素和血管加压素可直接分泌至体循环。在其他缺乏血脑屏障的部位，脑可监测到水、离子及选择性分子的浓度，从而发挥调节内环境的功能。脉络膜将在其他章节叙述（E5）。

血脑屏障的功能

毛细血管内皮细胞的质膜，像其他任何细胞的一样，都由双层磷脂及嵌入其内的多种蛋白质构成。这种脂类成分可将离子或带电分子以及所有极性分子（极小分子除外）排除在外。仅有水、水溶性或脂溶性的气体（例如， O_2 或个别常用的挥发性麻醉剂）和亲脂性分子（如类固醇）可任意通透。离子、带电的或极性分子，必须通过载体介导机制进行转运。内皮细胞质膜内的许多蛋白质具有转运体或离子通道的功能。

血脑屏障依靠它的选择通透性，保护神经元免受血液中神经活性分子（如循环的儿茶酚胺或谷氨酸）的作用，并保证重要分子（如葡萄糖和氨基酸）进入脑内。血脑屏障能够主动排斥多种有潜在神经毒性的亲脂性复合物，其中许多复合物是作为自然饮食的一部分摄入

的。这种排斥作用是通过一种转运蛋白——**P-糖蛋白**（P-glycoprotein）实现的，这种蛋白质在内皮细胞的质膜内高水平表达。弥散入内皮细胞的亲脂性毒素可被 P-糖蛋白迅速地泵回血液中。但是，许多脑肿瘤也表达 P-糖蛋白，因此血脑屏障也可以排斥许多种化学结构各异的化疗药使之难以进入脑内，这种现象称为**多药抵抗**（multi-drug resistance）。这就解释了为什么对脑瘤进行化疗经常不成功。

在脑缺血时，血脑屏障开放，导致**细胞毒性脑水肿**（cytotoxic cerebral edeme），这是一种医疗急症。缺氧引起内皮细胞内 ATP 下降，从而影响了钠/钾 ATP 酶（ Na^+/K^+ -ATPase，参见精要速览系列《生物化学》（第二版））的功能，继而细胞内 Na^+ 潴留，水渗透性进入细胞内，使细胞肿胀，导致紧密连接开放，使离子内流，水进入脑细胞外的间隙。