

# 智能科学

## 认知神经科学

史忠植

<http://www.intsci.ac.cn/>

# 内容提要

- 脑系统
- 神经组织
- 突触传递
- 神经递质
- 信号跨膜转导
- 静息膜电位
- 动作电位
- 离子通道
- 神经系统
- 大脑皮层

# 脑系统

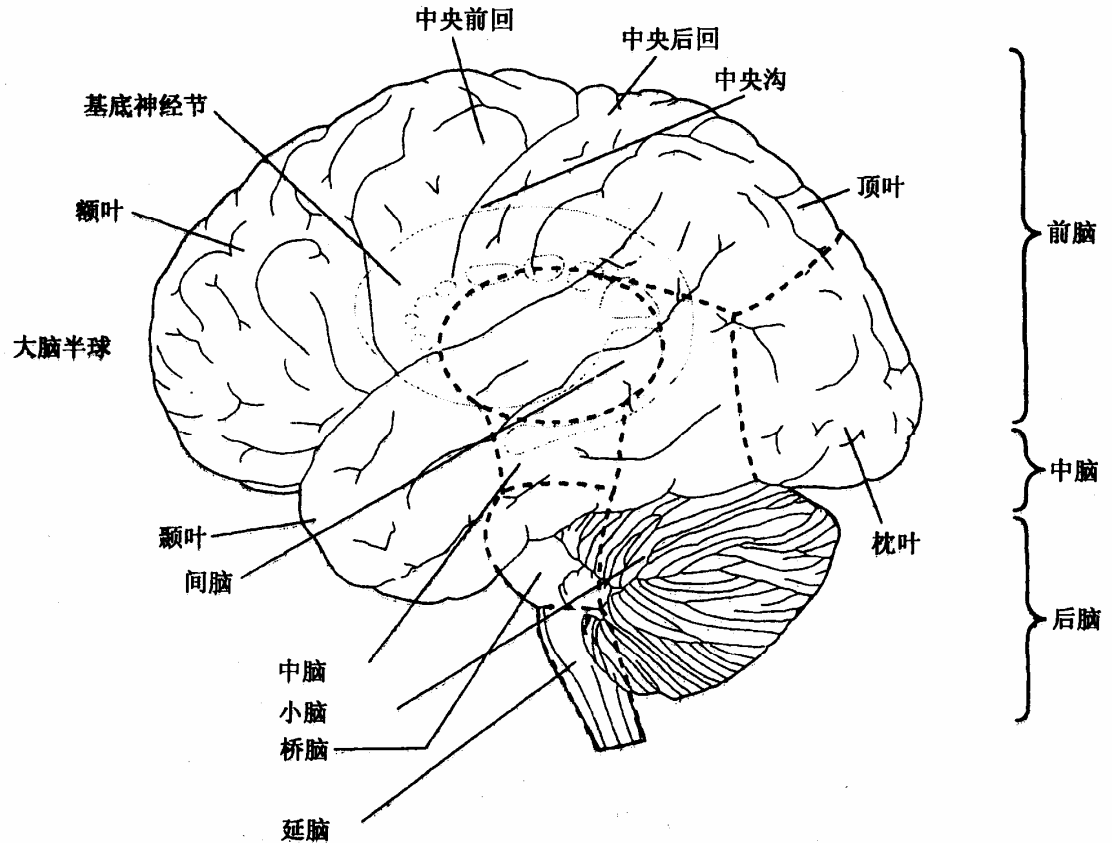
生命活动是自然界中最高级的运动形式。人脑是世界上最复杂的物质，它是人类智能与高级精神活动的生理基础。脑是认识世界的器官，要研究人类的认知过程和智能机理，就必须了解这块高度复杂而有序的物质生理机制。脑科学和神经科学从分子水平、细胞水平、行为水平研究自然智能机理，建立脑模型，揭示人脑的本质，极大地促进智能科学的发展。神经生理及神经解剖是神经科学的两大基石。神经解剖学介绍神经系统的构造，神经生理学则介绍神经系统的功能。

# 神经系统的进化

		神经系统的形态	举例	心理的种系发展
无脊椎动物	单细胞动物		变形虫	刺激的感应性阶段
	多细胞动物	网状神经系统	水母	
	环节动物	链状神经系统	蚯蚓	简单感觉阶段
	节肢动物	节状神经系统	昆虫	感觉阶段
低等脊椎动物	脊椎动物	管状神经系统 (脊髓和脑泡)	鱼、蛙	知觉阶段
高等脊椎动物	脊椎动物	管状神经系统 (有了脑, 且有了髓鞘)	哺乳动物、灵长类动物	思维的萌芽阶段

# 脑系统

人脑由前脑、中脑、后脑所组成。脑的各部分承担着不同的功能，并有层次上的差别。脑的任何部分都与大脑皮层有联系，通过这种联系，把来自各处的信息汇集在大脑皮层进行加工、处理。前脑包括大脑半球和间脑。



# 人脑

(见图2-4)。

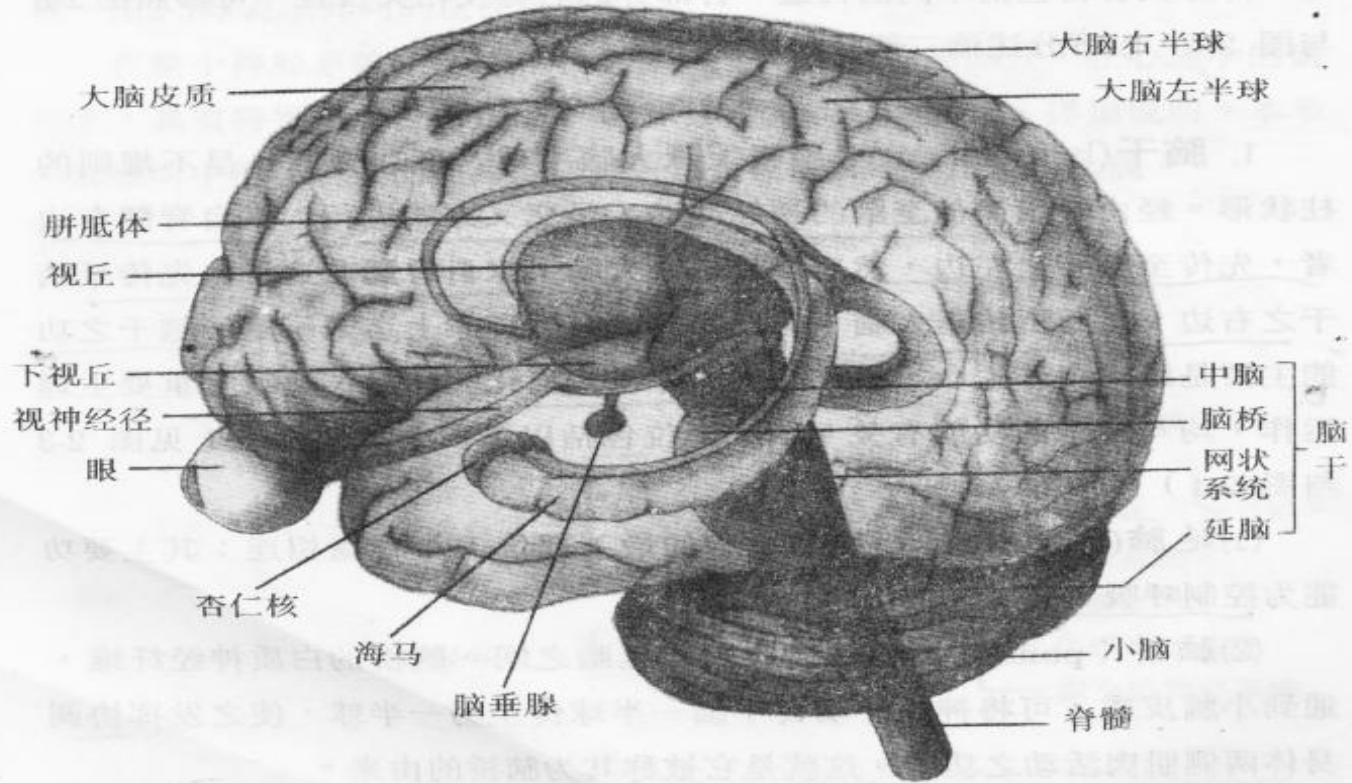
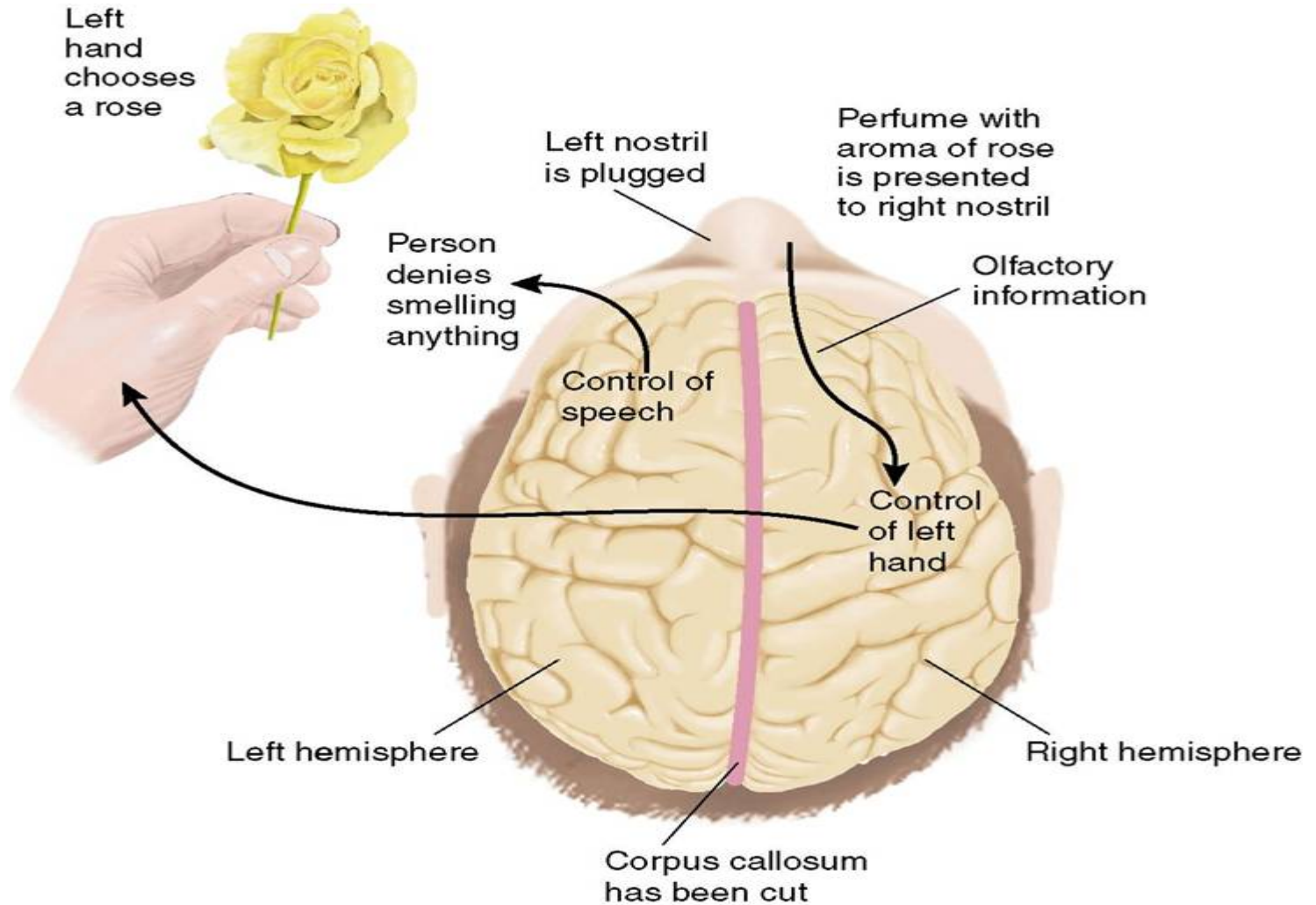
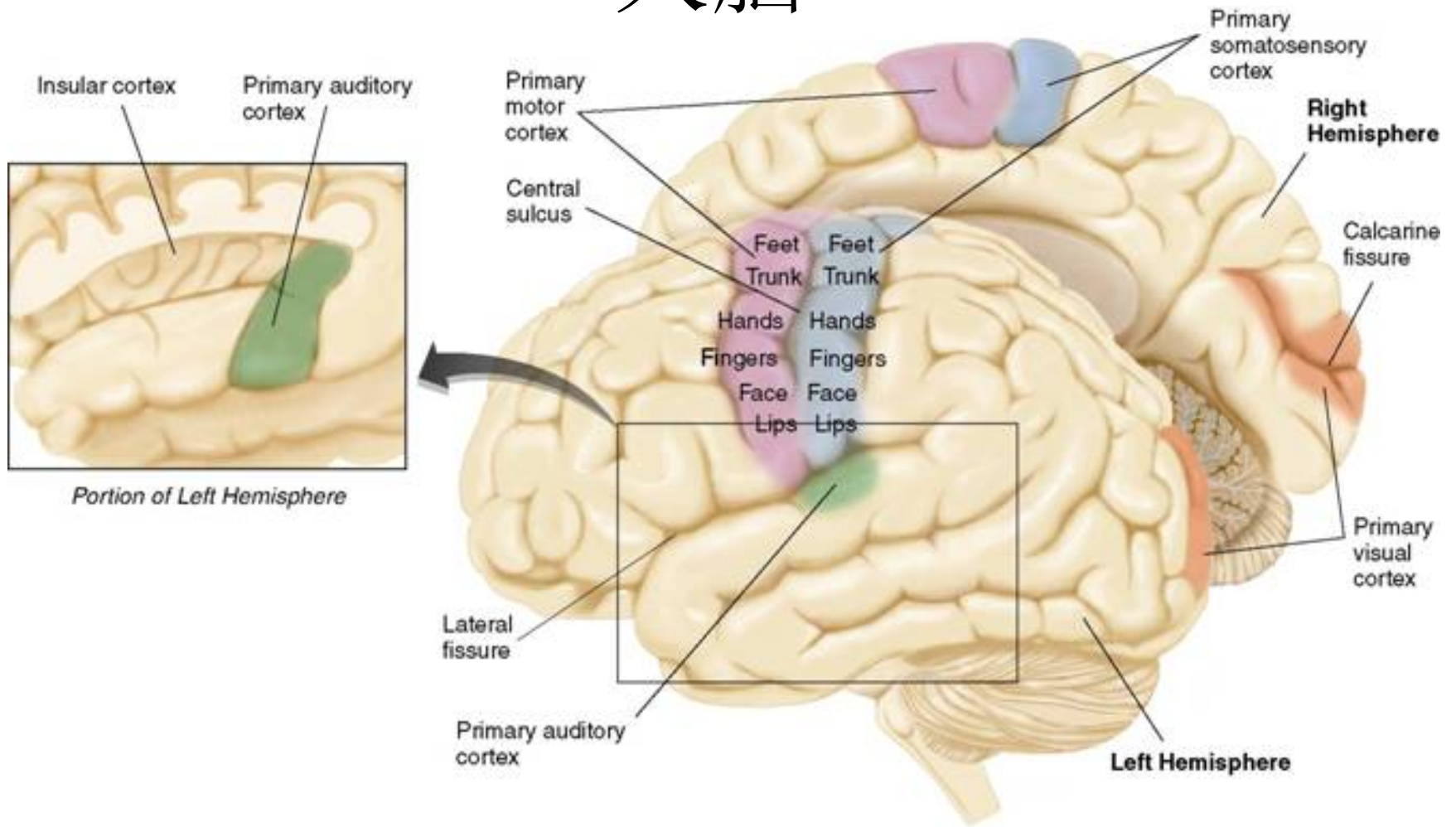


图 2-4 脑部透视略图

# 人脑



# 人脑





# 人脑是巨系统

真正的神经科学起始于上世纪末。1875年意大利解剖学家戈尔吉 (C. Golgi) 用染色法最先识别出单个的神经细胞。1889年卡贾尔 (Cajal) 创立神经元学说，认为整个神经系统是由结构上相对独立的神经细胞构成。近几十年来，神经科学和脑功能研究的发展极为迅速，并取得进展。据估计，整个人脑神经元的数量约为 $10^{11}$  (千亿)。

# 人脑是巨系统

每个神经元由两部分构成：神经细胞体及其突起(树突和轴突)。细胞体的大小从5至100微米的直径不等。各个神经细胞发出突起的数目、长短和分支也各不相同。长的突起可达一米以上，短的突起则不到其千分之一。神经元之间通过突触互相连接。突触的数量是惊人的。据测定，在大脑皮层的一个神经元上，突触的数目可达3万以上。整个脑内突触的数目约在 $10^{14}$ — $10^{15}$ (百万亿~千万亿)之间。突触联系的方式是多种多样的，常见的是一个神经元的纤维末梢与另一个神经元的胞体或树突形成突触联系。但也有轴突与轴突、胞体与胞体以及其它方式的突触联系。不同方式的突触连接，其生理作用是不同的。

# 人脑是巨系统

神经网络复杂多样，不仅在于神经元和突触的数量大、组合方式复杂和联系广泛，还在于突触传递的机制复杂。现在已经发现和阐明的突触传递机制有：突触后兴奋，突触后抑制，突触前抑制，突触前兴奋，以及“远程”抑制等等。在突触传递机制中，释放神经递质是实现突触传递机能的中心环节，而不同的神经递质有着不同的作用性质和特点。

# 人脑是巨系统

神经组织（nerve tissue）是高度分化的组织，构成人体神经系统的主要成分。它广泛分布于人体各组织器官内，具有联系、调节和支配各器官的功能活动，使机体成为协调统一的整体。

# 人脑研究

人脑的研究已成为科学研究的前沿。有的专家估计，继诺贝尔生理学——医学奖获得者沃森(J. D. Watson)和克里克(F. Crick)于50年代提出DNA分子双螺旋结构，成功地解释了遗传学问题，在生物学中掀起分子生物学研究的浪潮以后，脑科学将是下一个浪潮。西方许多从事生物学、物理学研究的第一流科学家在得到诺贝尔奖金后纷纷转入脑科学研究。

# 神经组织

神经系统的主要细胞组成是神经细胞和神经胶质细胞。神经系统表现出来的一切兴奋、传导和整合等机能特性都是神经细胞的机能。胶质细胞占脑容积一半以上，数量大大超过了神经细胞，但在机能上只起辅助作用。

# 神经元的基本组成

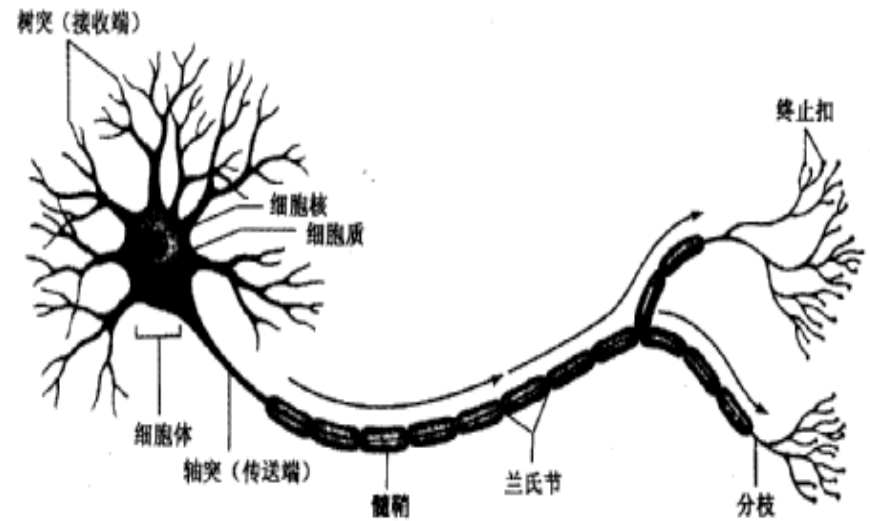
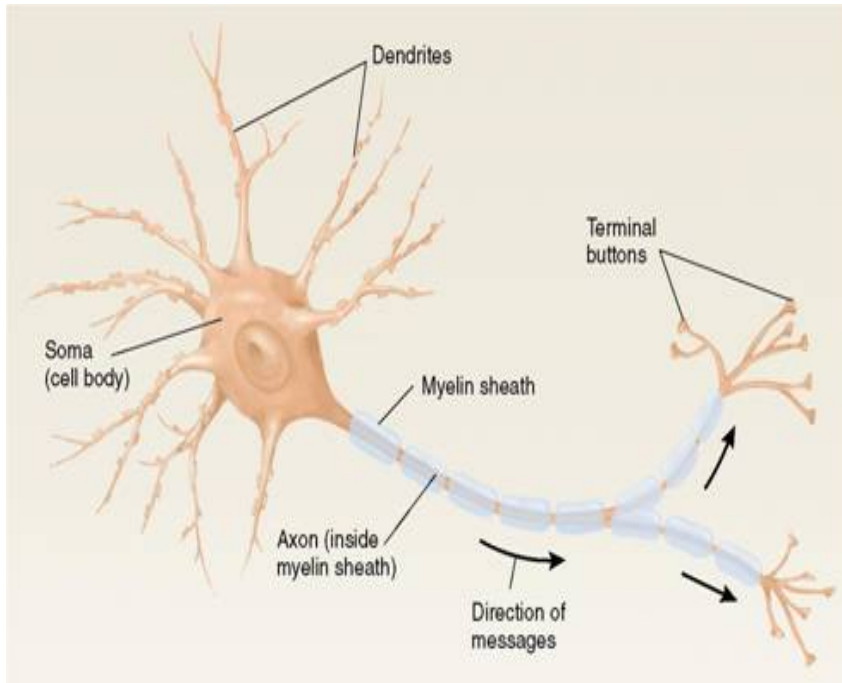


图 2-6 神经元的结构

神经细胞是构成神经系统最基本的单位，故通称为神经元。一般包括神经细胞体 (soma)、轴突 (axon) 和树突 (dendrites) 三部分

# 神经元胞体

神经元的胞体（soma）在于脑和脊髓的灰质及神经节内，其形态各异，常见的形态为星形、锥体形、梨形和圆球形状等。胞体大小不一，直径在 $5\sim 150\mu\text{m}$ 之间。胞体是神经元的代谢和营养中心。胞体的结构与一般细胞相似，有核仁、细胞膜、细胞质和细胞核。



# 细胞膜

胞体的胞膜和突起表面的膜，是连续完整的细胞膜。除突触部位的胞膜有特优的结构外，大部分胞膜为单位膜结构。神经细胞膜的特点是一个敏感而易兴奋的膜。在膜上有各种受体（receptor）和离子通道（ionic channel），二者各由不同的膜蛋白所构成。形成突触部分的细胞膜增厚。膜上受体可与相应的化学物质神经递质结合。当受体与乙酰胆碱递质或  $\gamma$ -氨基丁酸递质结合时，膜的离子通透性及膜内外电位差发生改变，胞膜产生相应的生理活动：兴奋或抑制。

# 细胞核

细胞核多位于神经细胞体中央，大而圆，异染色质少，多位于核膜内侧，常染色质多，散在于核的中部，故着色浅，核仁1~2个，大而明显。细胞变性时，核多移向周边而偏位。

# 细胞质

细胞质位于核的周围，又称核周体（perikaryon）其中含有发达的高尔基复合体、滑面内质网，丰富的线粒体、尼氏体及神经原纤维，还含有溶酶体、脂褐素等结构。具有分泌功能的神经元，胞质内还含有分泌颗粒，如位于下丘脑的一些神经元。

# 尼氏体

尼氏体 (Nissl body) : 又称嗜染质 (chromophil substance), 是胞质内的一种嗜碱性物质, 在一般染色中易被碱性染料所染色, 多呈斑块状或颗粒状。它分布在核周体和树突内, 而轴突起始段的轴丘和轴突内均无。依神经元的类型和不同生理状态, 尼氏体的数量、形状和分布也有所差别。典型的如脊髓前角运动神经元, 尼氏体数量最多, 呈斑块状, 分散于神经原纤维之间, 有如虎皮样花斑, 故又称虎斑小体 (tigroid body)。而在脊神经节神经元的胞质内, 尼氏体呈颗粒状, 散在分布。

# 神经原纤维

神经原纤维 (neurofibril)：在神经细胞质内，存在着直径约为 $2\sim 3\ \mu\text{m}$ 的丝状纤维结构，在银染的切片体本可清晰地显示出呈棕黑色的丝状结构，此即为神经原纤维，在核周体内交织成网，并向树突和轴突延伸，可达到突起的未消部位。在电镜下观察，神经原纤维是由神经丝和神经微管集聚成束所构成。神经丝 (neurofilament) 或称神经细丝，是直径约为 $10\text{nm}$ 细长的管状结构，是中间丝的一种，但与其他细胞内的中间丝有所不同。在电镜高倍放大观察。可见神经细丝是极微细的管状结构，中间透明为管腔，管壁厚为 $3\text{nm}$ ，其长度特长，多集聚成束。分散在胞质内，也延伸到神经元的突起中。神经丝的生理功能是参与神经元内的代谢产物和离子运输流动的通路。

# 神经原纤维

神经微管（neurotubule）是直径约25nm的细而长的圆形细管，管壁厚为5nm，可延伸到神经元的突起中，在胞质内与神经丝配列成束，交织成网。其生理功能主要参与胞质内的物质转运活动，接近微管表面的各种物质流速最大，微管的表面有动力蛋白（dynein），它本身具有ATP酶的作用，在ATP存在状态下，可使微管滑动，从而使微管具有运输功能。此外，还有较短而分散的微丝。微丝（microfilament）是最细的丝状结构，直径约5nm，长短不等，集聚成束，交织成网，广泛的分布在神经元的胞质和突起内，其主要功能具有收缩作用，适应神经元生理活动的形态改变。神经丝、微管、微丝，这三种纤维，构成神经元的细胞骨架（cytoskeleton），参与物质运输，在光镜下所显示仅是神经丝和神经微管形成的神经原纤维。

# 突起

突起 神经元的突起是神经元胞体的延伸部分，由于形态结构和功能的不同，可分为树突和轴突

# 树突

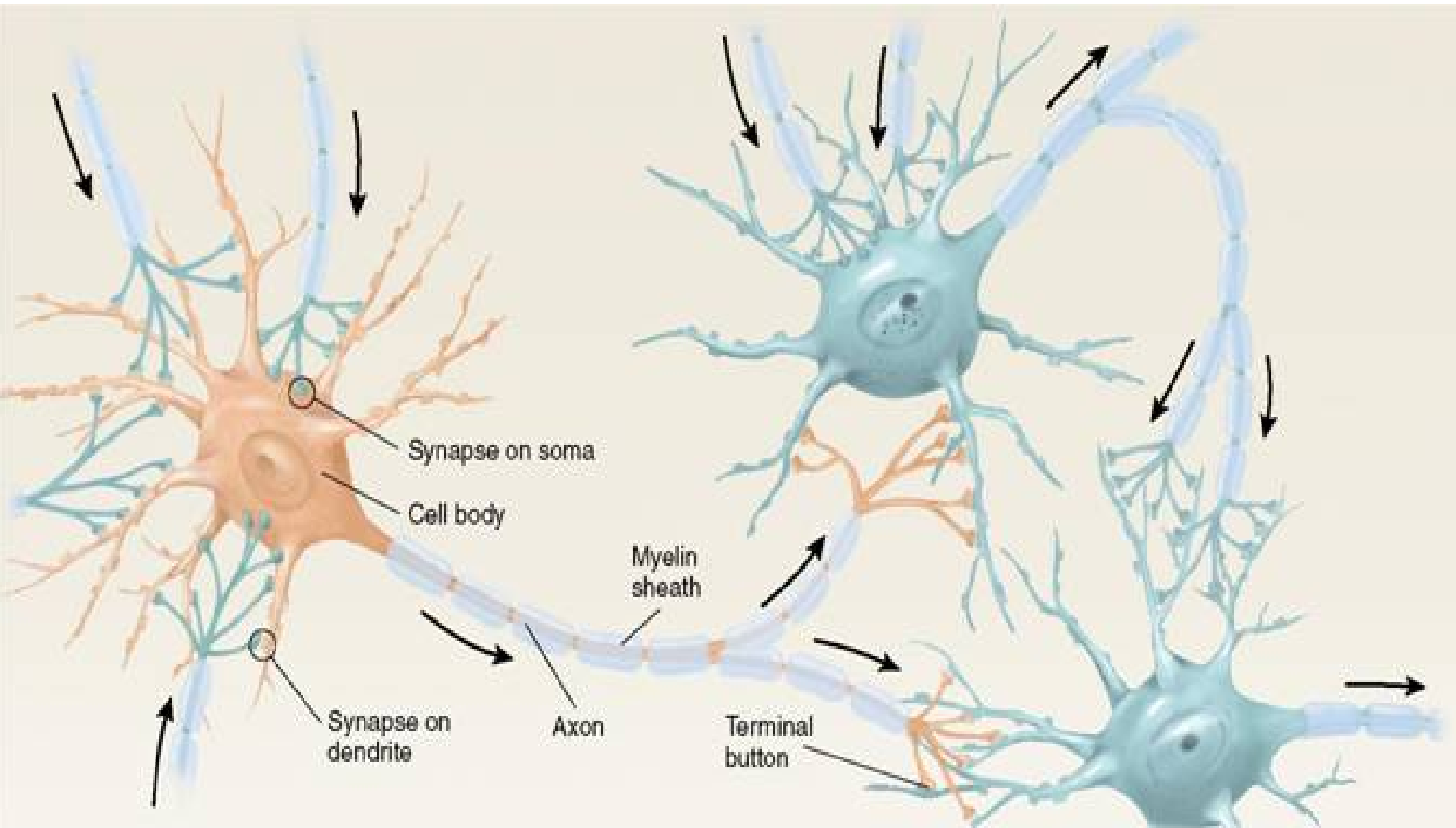
树突（**dendrite**）：是从胞体发出的一至多个突起，呈放射状。胞体起始部分较粗，经反复分支而变细，形如树枝状。树突的结构与胞体相似，胞质内含有尼氏体，线粒体和平行排列的神经原纤维等，但无高尔基复合体。在特殊银染标本上，树突表面可见许多棘状突起，长约**0.5~1.0 μm**，粗约**0.5~2.0 μm**，称树突棘（**dendritic spine**），是形成突触的部位。一般电镜下，树突棘内含有数个扁平的囊泡称棘器（**spine apparatus**）。树突的分支和树突棘可扩大神经元接受刺激的表面积。树突具有接受刺激并将冲动传入细胞体的功能。

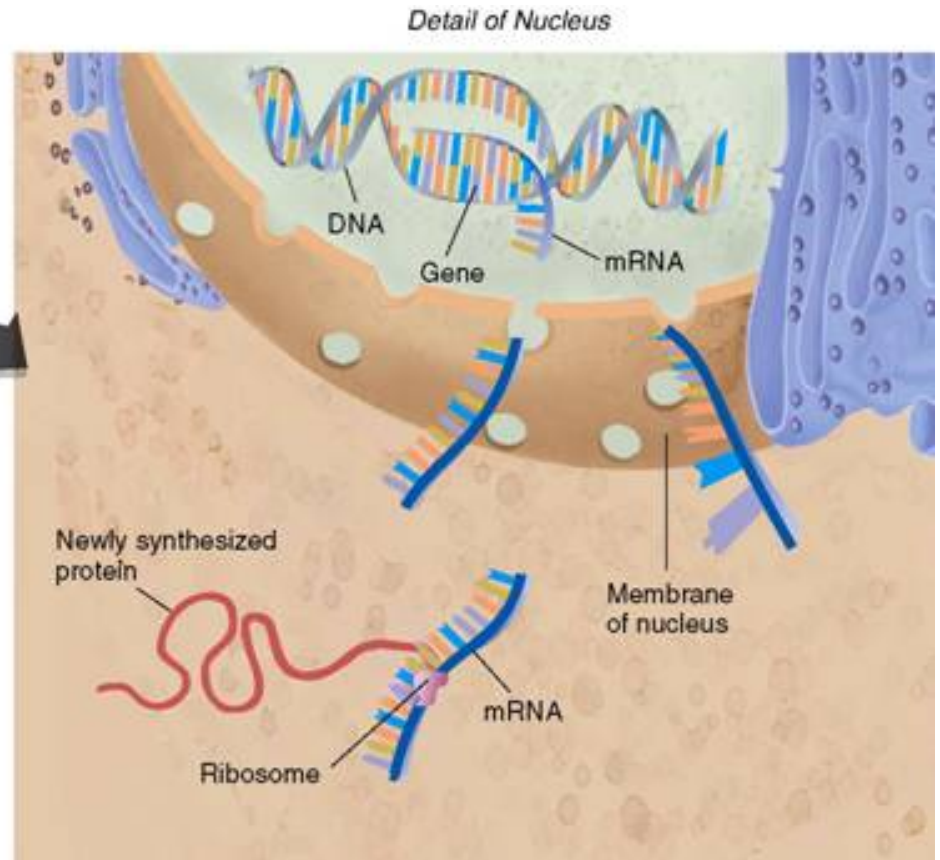
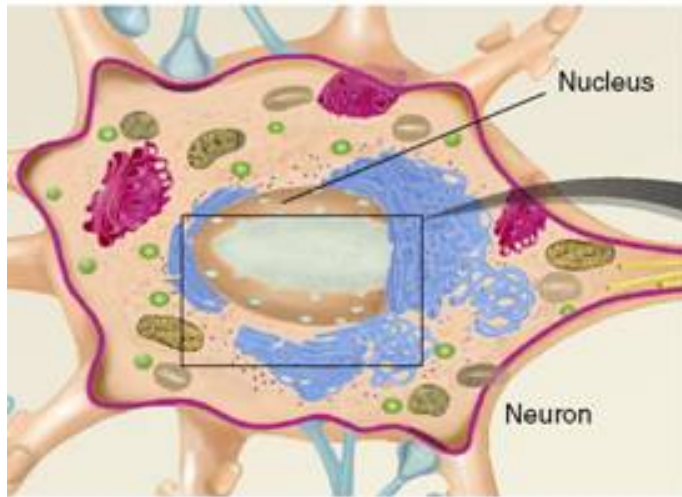


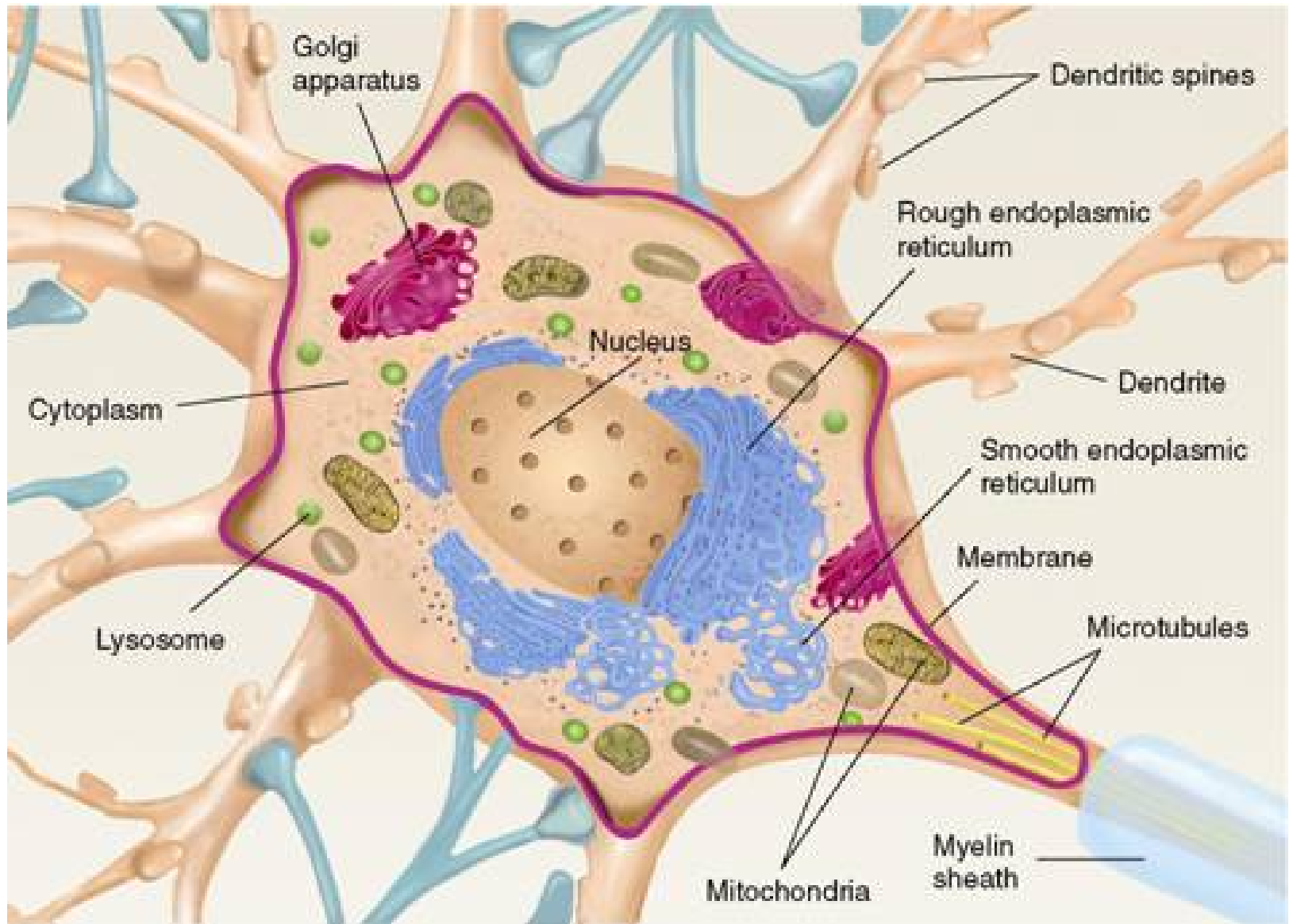
# 轴突

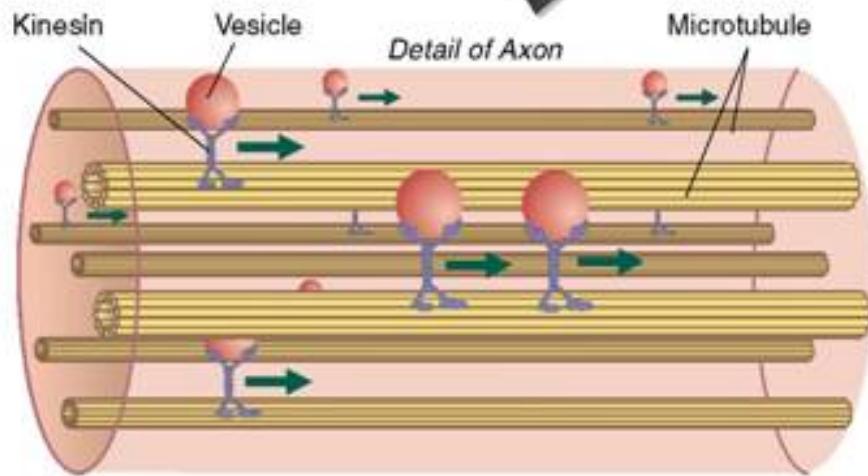
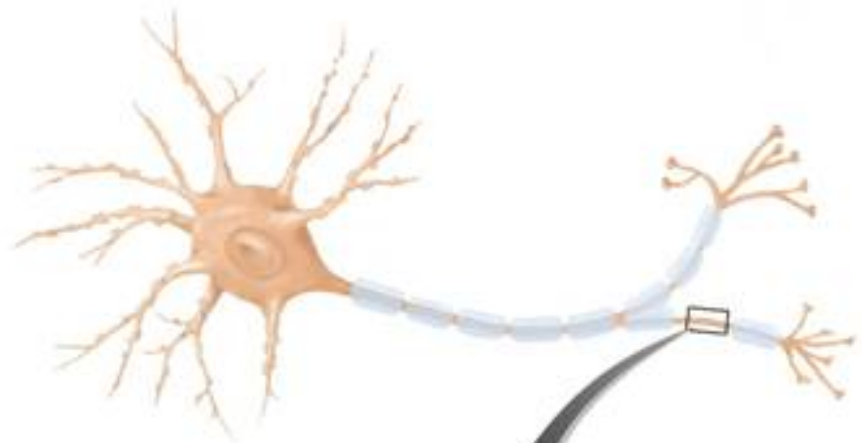
轴突 (**axon**) 每个神经元只有一根胞体发出轴突的细胞质部位多呈贺锥形, 称轴丘 (**axon hillock**), 其中没有尼氏体, 主要有神经原纤维分布。轴突自胞体伸出后, 开始的一段, 称为起始段 (**initial segment**), 长约 **15~25 μm**, 通常较树突细, 粗细均一, 表面光滑, 分支较少, 无髓鞘包卷。离开胞体一定距离后, 有髓鞘包卷, 即为有髓神经纤维。轴突末端多呈纤细分支称轴突终末 (**axon terminal**), 与其他神经元或效应细胞接触。轴突表面的细胞膜, 称轴膜 (**axolemma**), 轴突内的胞质称轴质 (**axoplasm**) 或轴浆。轴质内有许多与轴突长袖平行的神经原纤维和细长的线粒体, 但无尼氏体和高尔基复合体, 因此, 轴突内不能合成蛋白质。轴突成分代谢更新以及突触小泡内神经递质, 均在胞体内合成, 通过轴突内微管、神经丝流向轴突末端。

# 神经元连接

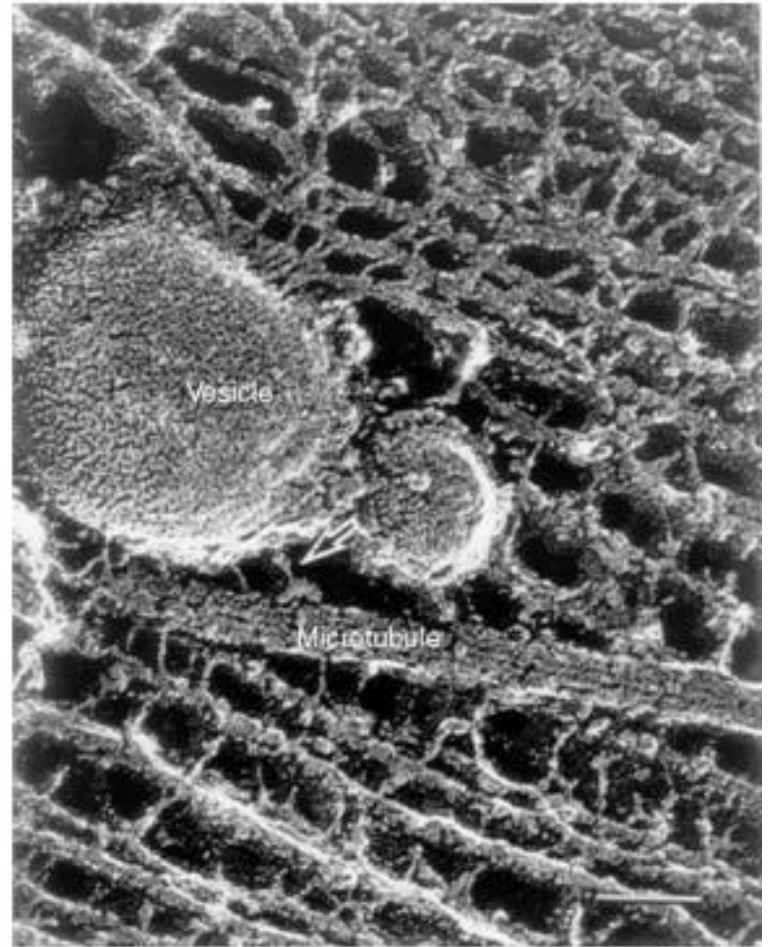




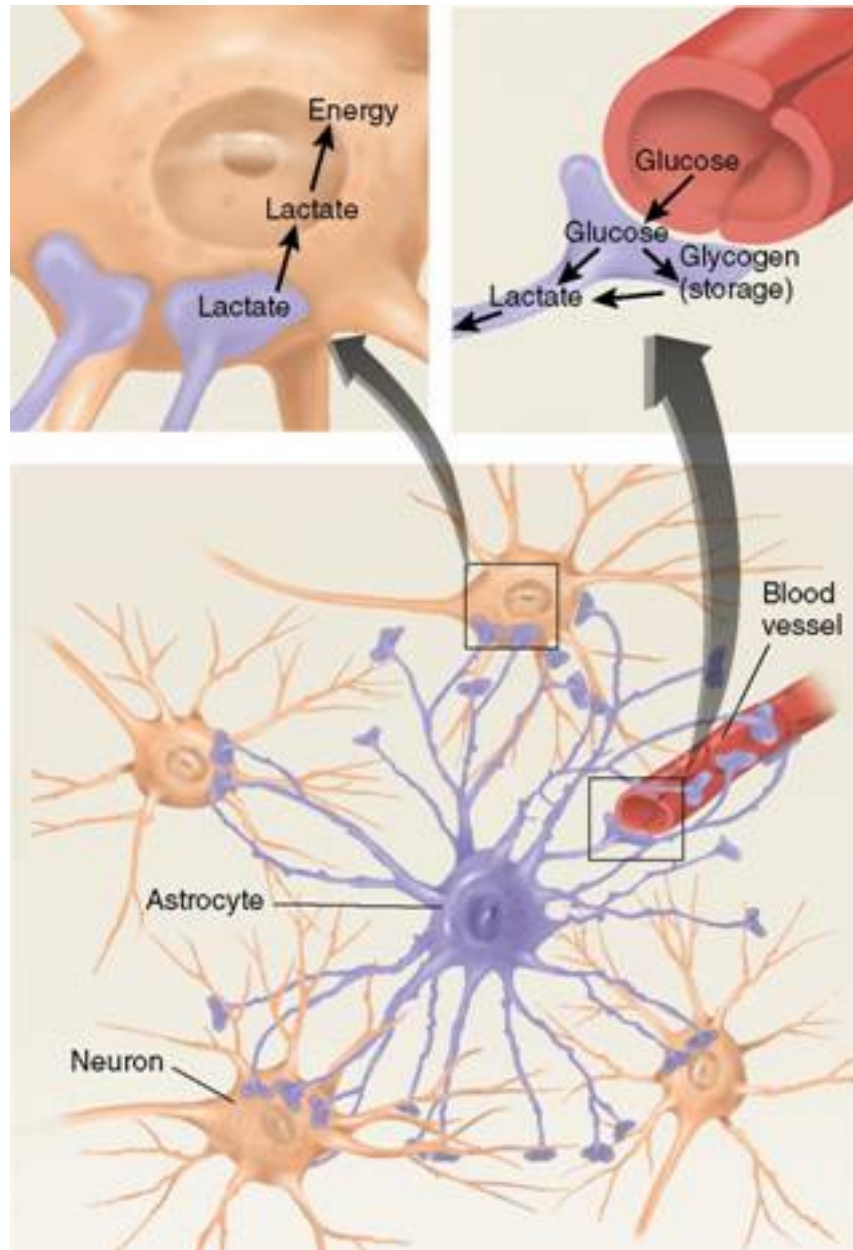




(a)



(b)



# 神经元的分类

## 神经元的分类

神经元的分类有多种方法，常以神经元突起的数目、功能以及所释放的递质进行分类。

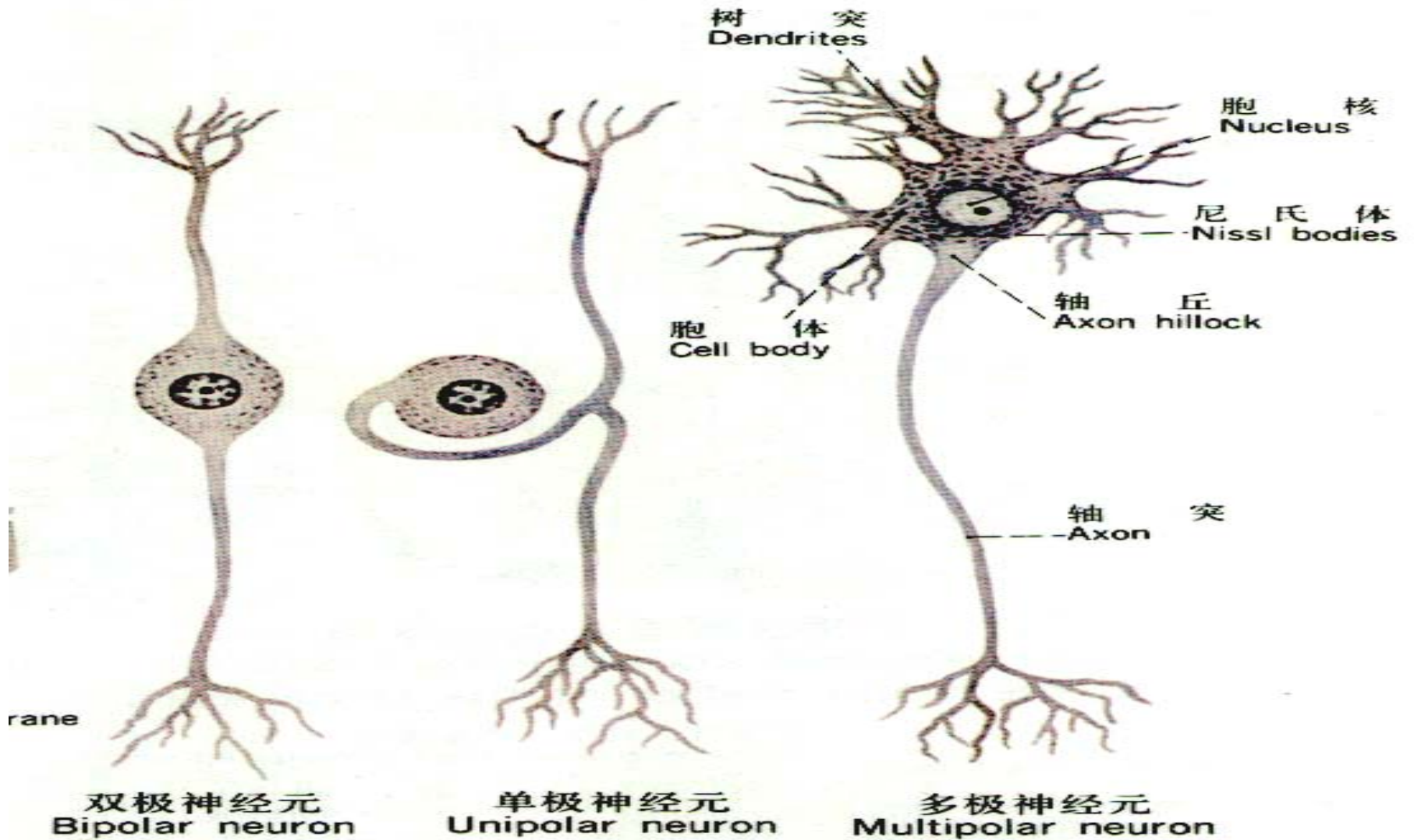
1.根据神经元突起的数目，可将其分为三类：

(1) 假单极神经元 (**pseudounipolar neuron**) :从胞体发出一个突起,在离胞体不远处呈T型分为两支,因此,称假单极神经元。其中一支突起细长,结构与轴突相同,伸向周围,称周围突 (**peripheral process**) , 其功能相当于树突,能感受刺激并将冲动传向胞体;另一分支伸向中枢,称中枢突 (**central process**) , 将冲动传给另一个神经元,相当于轴突。如脊神经节内的感觉神经元等。

(2) 双极神经元 (**bipolar neuron**) : 从胞体两端各发出一个突起,一个是树突,另一个是轴突。如耳蜗神经节内的感觉神经元等。

(3) 多极神经元 (**multipolar neuron**) : 有一个轴突和多个树突,是人体中数量最多的一种神经元,如脊髓前角运动神经元和大脑皮质的锥体细胞等。多极神经元又可依轴突的长短和分支情况分为两型: ①高尔基 I 型神经元,其胞体大,轴突长,在行径途中发出侧支,如脊髓前角运动神经元; ②高尔基 II 型神经元,其胞体小,轴突短,在胞体附近发出侧支,如脊髓后角的小神经元以及大、小脑内的联合神经元。

# 神经元的分类





# 神经元的分类

根据神经元的功能，可将其分为三种：也称

(1) 传入神经元 (afferent neuron)，是传导感觉冲动的，胞体在脑、脊神经节内，多为假单极神经元。其突起构成周围神经的传入神。神经纤维终末在皮肤和肌肉等部位形成感受器。

(2) 运动神经元 (motor neuron)：也称传出神经元 (efferent neuro)，是传导运动冲动的神经元，多为多极神经元。胞体位于中枢神经系统的灰质和植物神经节内，其突起构成传出神经纤维。神经纤维终末，分布在肌组织和腺体，形成效应器

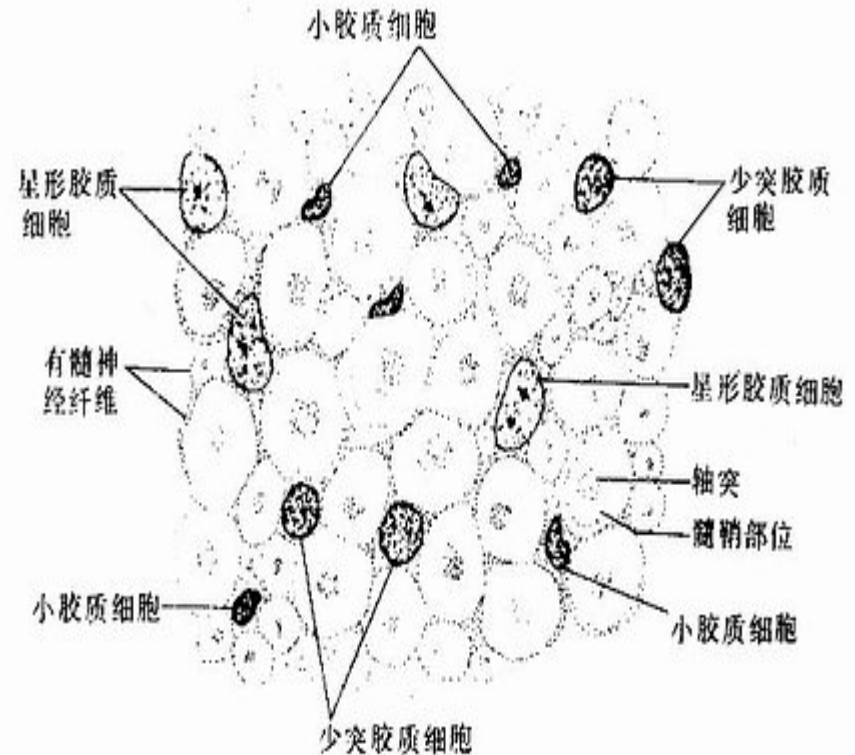
(3) 中间神经元 (interneuron)：也称联合神经元 (association neuron) 是在神经元之间起联络作用的神经元，是多极神经元，人类神经系统中，最多的神经元，构成中枢神经系统内的复杂网络。胞体位于中枢神经系统的灰质内，其突起一般也位于灰质。

# 神经胶质细胞

神经胶质细胞（**neuroglia cell**）简称神经胶质（**neuroglia**），广泛分布于中枢和周围神经系统。普通染色只能显示胞核，用特殊银染方法才能显示神经胶质细胞整体形态。神经胶质细胞一般较神经细胞小，突起多而不规则，数量约为神经细胞的十倍。多分布在神经元胞体、突起以及中枢神经毛细血管的周围。神经胶质细胞具有支持、营养、保护、髓鞘形成及绝缘，并有分裂增殖与再生修复等多种作用。

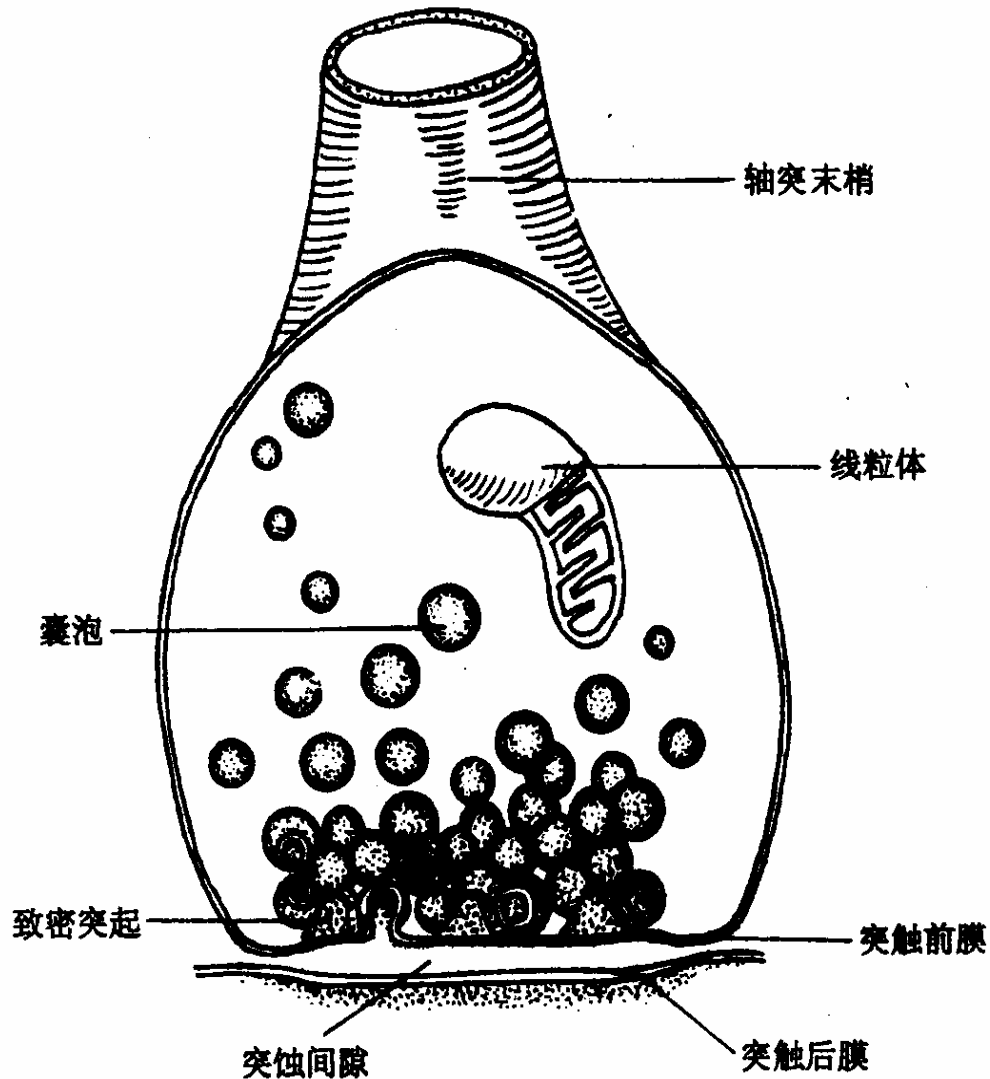
# 神经胶质细胞

- 星形胶质细胞  
(astrocyte) 是胶质细胞中体积最大的一种，与少突胶质细胞合称为大胶质细胞 (macroglia)。细胞呈星形，核圆形或卵圆形，较大，染色较浅
- 少突胶质细胞  
(oligodendrocyte) 的突起较少
- 小胶质细胞  
(microglia) 是胶质细胞中最小的一种



# 突触传递

神经元与神经元之间，或神经元与非神经细胞（肌细胞、腺细胞等）之间的一种特化的细胞连接，称为突触（synapse）。它是神经元之间的联系和进行生理活动的关键性结构。突触可分两类，即化学性突触（chemical synapse）和电突触（electrical synapse）。通常所说的突触是指前者而言。



# 突触分类

**突触：神经元之间相接触所形成的特殊结构。**

根据两个神经元之间所形成的突触部位，则有不同类型的，最多的为轴-体突触（axo-somatic synapse）和轴-树突触（axo-axonal synapse）此外还有轴-棘突触（axo-spinous），轴-轴突触（axo-axonal synapse）和树-树突触（dendrodendritic synapse）等等。通常一个神经元有许多突触，可接受多个神经元传来的信息，如脊髓前角运动神经元有2000个以上的突触。大脑皮质锥体细胞约有30000个突触。小脑浦肯野细胞可多达200 000个突触，突触在神经元的胞体和树突基部分布最密，树突尖部和轴突起始段最少。

# 突触的结构

突触的结构可分突触前成分、突触间隙和突触后成分三部分。突触前、后成分彼此相对的细胞膜分别称为突触前膜和突触后膜，两者之间在宽约**15~30nm**的狭窄间隙为突触间隙，内含糖蛋白和一些细丝。突触前成分通常是神经元的轴突终末，呈球状膨大，附着在另一神经元的胞体或树突上，称突触扣结。

# 突触的微细结构

- 1、突触前膜：有栏栅，能容囊泡通过并能吸引囊泡前移和促进递质释放；突触小体内含有线粒体和大量囊泡。
- 2、突触间隙：约20nm，含有粘多糖和糖蛋白。
- 3、突触后膜：有与递质结合的受体。

# 化学性突触

光镜下，多数突触的形态是轴突终末呈球状或环状膨大，附在另一个神经元的胞体或树突表面，其膨大部分称为突触小体（synaptic corpuscle）或突触结（synaptic bouton）。

电镜下，突触由三部分组成：突触前部、突触间隙和突触后部。突触前部和突触后部相对应的细胞膜较其余部位略增厚，分别称为突触前膜和突触后膜，两膜之间的狭窄间隙称为突触间隙。



# 电突触

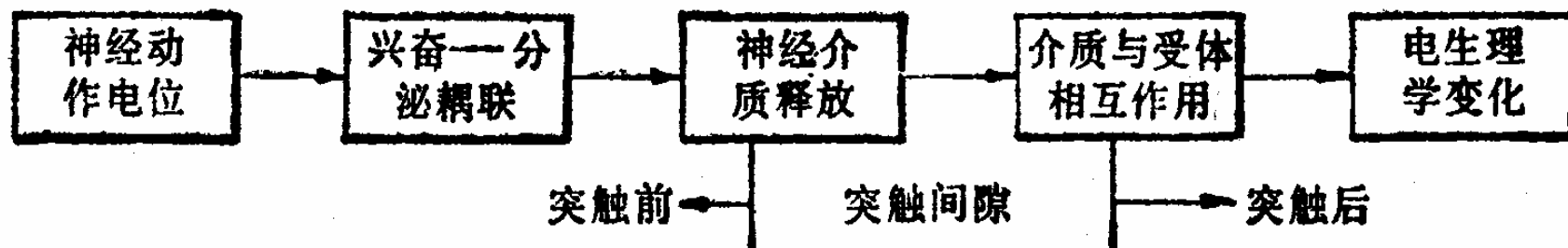
电突触是神经元间传递信息的最简单形式,在两个神经元间的接触部位,存在缝隙连接,接触点的直径约为**0.1~10 μ m**以上。也有突触前、后膜及突触间隙。突触的结构特点,突触间隙仅**1~1.5nm**,前、后膜内均有膜蛋白颗粒,显示呈六角形的结构单位,跨越膜的全层,顶端露于膜外表,其中心形成一微小通道,此小管通道与膜表面相垂直,直径约为**2.5nm**,小于**1nm**的物质可通过,如氨基酸。缝隙连接两侧膜是对称的。相邻两突触膜,膜蛋白颗粒顶端相对应,直接接触,两侧中央小管,由此相通。轴突终末无突触小泡,传导不需要神经递质,是以电流传递信息,传递神经冲动一般均为双向性。神经细胞间电阻小,通透性好,局部电流极易通过。电突触功能有双向快速传递的特点,传递空间减少,传送更有效。

现在已证明,哺乳动物大脑皮质的星形细胞,小脑皮质的篮状细胞、星形细胞,视网膜内水平细胞、双极细胞,以及某些神经核,如动眼神经运动核前、庭神经核、三叉神经脊束核,均有电突触分布。电突触的形式多样,可见有树-树突触、体-体突触、轴-体突触、轴-树突触等。

电突触对内、外环境变化很敏感。在疲劳、乏氧、麻醉或酸中毒情况下,可使兴奋性降低。而在碱中毒时,可使兴奋性增高。

# 电—化学—电的传递过程

突触前神经元兴奋→突触前膜去极化 →细胞外 $\text{Ca}^{2+}$ 进入前膜→递质释放并在突触间隙内扩散→与后膜上的受体结合→ 后膜上某些离子通道开放→ 某些离子进入胞内→突触后膜去极化或超极化。



# 突触后神经元的电活动变化

## 1. 突触后电位

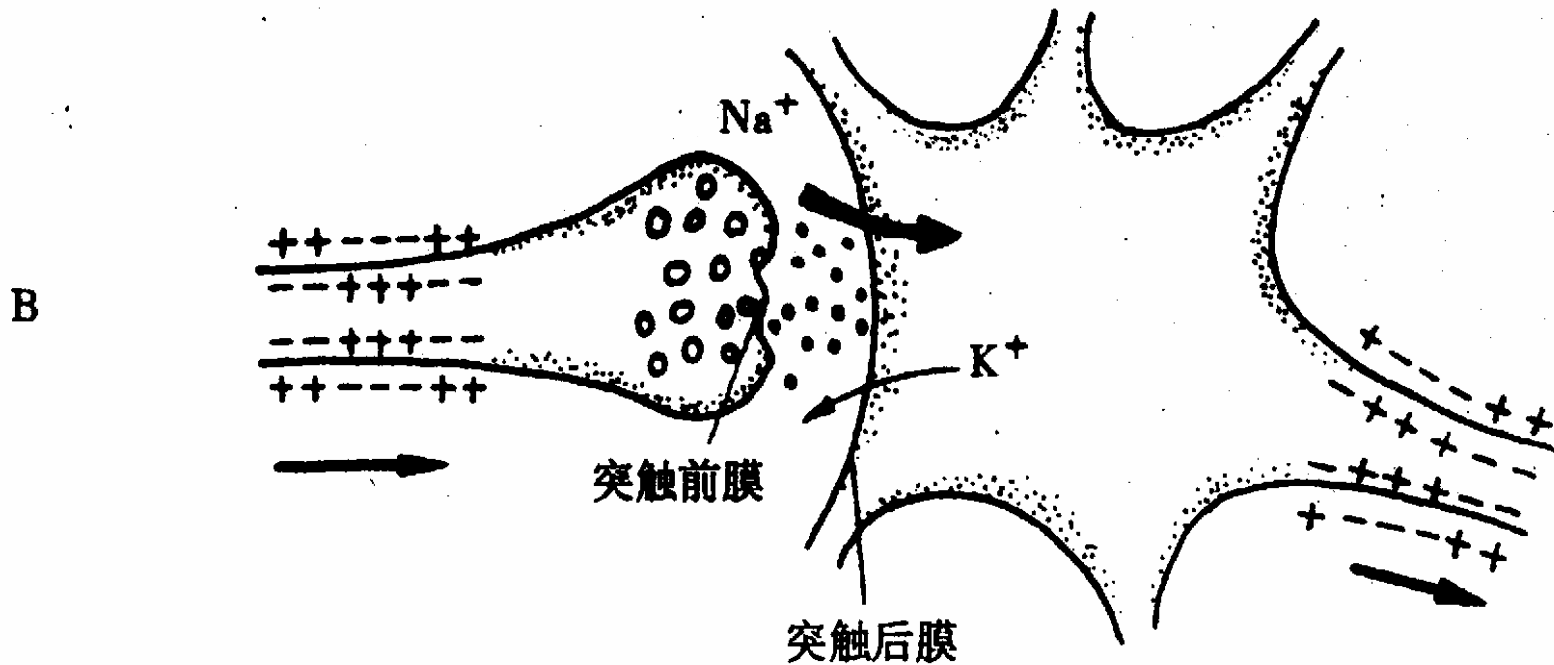
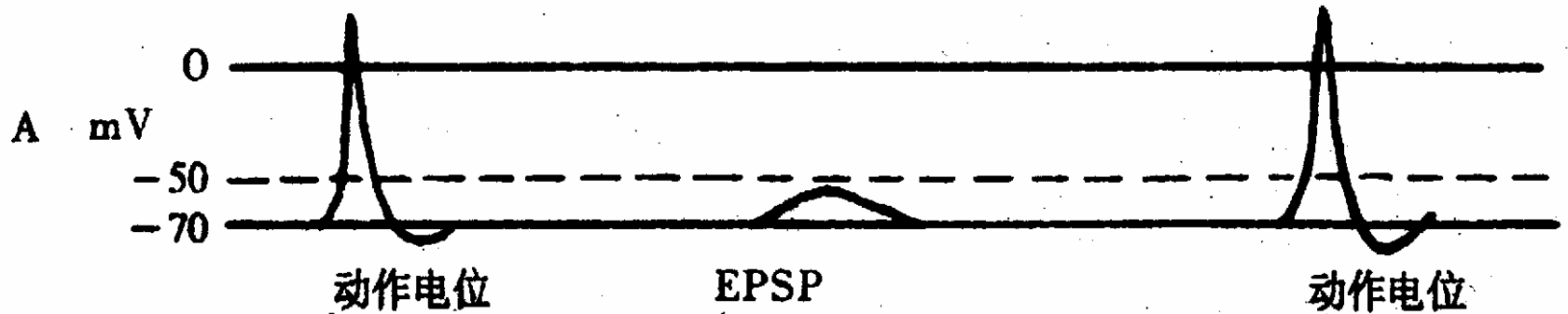
指突触后膜上的电位变化，是局部电位。

### (1) 兴奋性突触后电位(EPSP)

\*概念：后膜的膜电位在递质作用下发生去极化改变，使该突触后神经元对其他刺激的兴奋性升高，这种电位变化称为**EPSP**。

\*形成机制：兴奋性递质作用于突触后膜上受体→增大后膜对 $\text{Na}^+$ 和 $\text{K}^+$ 的通透性，特别是 $\text{Na}^+$ 的通透性→突触后膜去极化。

# 兴奋性突触后电位产生机制



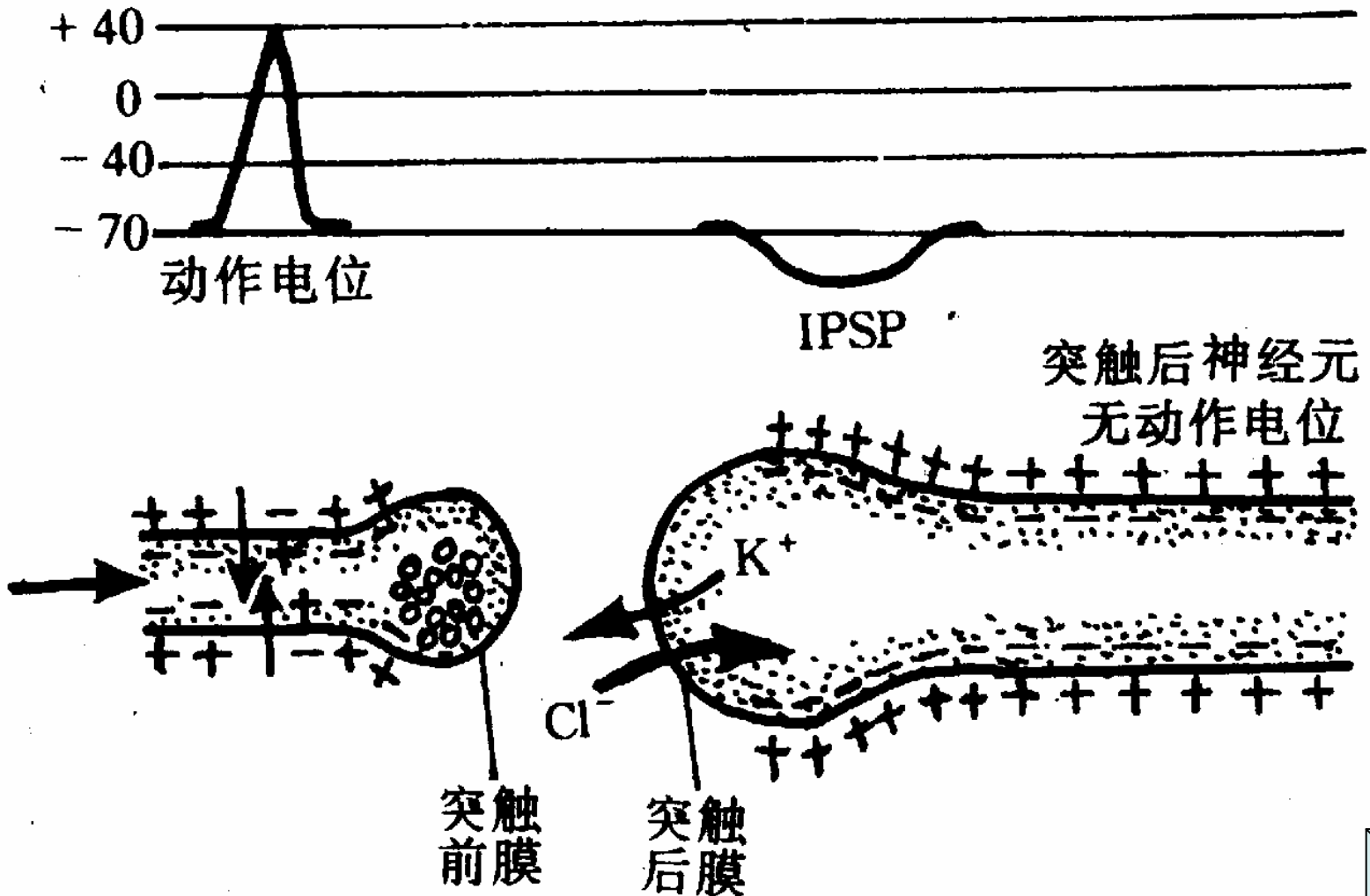
# 抑制性突触后电位

\* 概念：后膜的膜电位在递质作用下产生超极化改变，使该突触后神经元对其他刺激的兴奋性下降，这种后电位变化称为**IPSP**。

\* 产生机制：

抑制性递质作用突触后膜上的受体→后膜上的Cl<sup>-</sup>和K<sup>+</sup>通道开放(以Cl<sup>-</sup>为通道开放主)→ Cl<sup>-</sup>内流↑ →膜电位发生超极化。

# 抑制性突触后电位的产生机制



# 动作电位在突触后神经元的产生

## 1. AP的产生

当EPSP和IPSP的代数和足以达到阈电位，产生可扩布性AP，产生部位在轴突的始段（细小）；

AP可向两方向扩布，沿轴突扩布至末梢和逆向传到胞体，使整个神经元发生一次兴奋。

## 2. 逆向兴奋胞体意义：

在于消除细胞此次兴奋前的去极化或超极化，使其状态得到一次更新。

# 突触的抑制和易化

## 1. 突触后抑制

产生：抑制性中间神经元兴奋，释放抑制性神经递质，使与之发生突触联系的突触后神经元产生IPSP，突触后神经元发生抑制。

分类：根据抑制性中间神经元的功能与联系方式不同

### (1) 传入侧支性抑制

定义：一个传入神经元兴奋一个中枢神经元的同时，经侧支兴奋另一个抑制性中间神经元，进而使另一个神经元抑制。（也称交互抑制）

意义：使不同中枢之间的活动协调。



# 回返性抑制

**定义：**兴奋从一中枢发出后，通过反馈环路，再抑制原先发动兴奋的神经元及邻近的神经细胞，为一典型的反馈抑制。

**意义：**使神经元的活动及时终止，也促使同一中枢神经元之间的活动步调一致。

# 突触前抑制

通过改变突触前膜的活动而使突触后神经元产生抑制的现象。

结构基础：轴突—轴突式突触。

存在部位：中枢神经系统内广泛存在，尤其多见于感觉传入途径。

意义：控制从外周传入中枢的感觉信息，使感觉更加清晰和集中，故对感觉传入调节有重要作用。

# 突触前易化

产生：当到达末梢的**AP**时程延长，**Ca<sup>2+</sup>**通道开放的时间加长时，运动神经元上的**EPSP**变化，产生突触前易化。

结构基础：轴突—轴突式突触。

# 突触传递的特征

1. 单向传布：从突触前膜到突触后膜。但最近研究提出也有双向性（如NO等）。
2. 突触延搁：所需时间为0.3~0.5ms，主要是经过环节多。
3. 总和：时间性总和和空间性总和。

# 突触传递的特征

4. 兴奋节律的改变：反射活动中，传入神经与传出神经的冲动频率不同，因中枢可改变兴奋的节律。

5. 对内环境变化敏感和易疲劳：突触部位易受内环境理化因素变化的影响，也是反射弧中最易发生疲劳的环节。

6. 后发放：刺激停止，传出神经仍然发放冲动，主要原因为神经元之间的环状联系以及中间神经元的作用。

# 突触的可塑性

1. 定义：指突触传递的功能可发生较长时程的增强或减弱。

## 2. 强直后增强

在突触前末梢受到一短串强直性刺激后在突触后神经元上产生的突触后电位增强，其持续时间可延长**60s**。

## 3. 产生机制

强直性刺激，突触前神经元内 $\text{Ca}^{2+}$ 积累，胞内 $\text{Ca}^{2+}$ 的结合位点全占据，突触前末梢持续释放神经递质，突触后电位增强。

# 习惯化与敏感化

习惯化:

较温和刺激反复作用，使突触减小对刺激的反应能力，其时程短。

原因：前膜递质释放↓，而递质释放↓是由于 $\text{Ca}^{2+}$ 通道失活，胞内 $\text{Ca}^{2+}$ ↓。

# 习惯化与敏感化

**敏感化：**

**\*表现：**为突触对刺激的反应性 $\uparrow$ ，传递效能 $\uparrow$ 。

**\*原因：**前膜递质释放 $\uparrow$ ，而递质释放 $\uparrow$ 是由于AC激活，使cAMP $\uparrow\uparrow$ ，故敏感化可能是突触前易化。

海马区域存在长时程增强（LTP）和长时程抑制（LTD）现象，与突触的可塑性有关。



# 兴奋传递的其他方式

(一) 非突触性化学传递特点 (与突触性化学传递相比较)

1. 不存在突触前膜与后膜的特化结构;
2. 不存在一对一的支配关系;
3. 曲张体与效应器间距离大于20nm, 可达几十微米; 递质扩散距离较远, 传递所需时间可在于1s;
4. 释放的递质能否产生效应, 取决于效应器上~~有~~有无相应的受体。

# 电突触传递

## 1. 性质:

不属于化学性传递，而是一种电传递；

## 2. 结构基础：缝隙连接；

## 3. 特点:

a. 两神经元之间的间隙仅为2-3nm；

b. 不存在突触小泡，两膜间靠水相通道蛋白联系；

c. 传递为双向性；

d. 电阻低，传递速度快，无潜伏期；

e. 电突触传递的功能促进不同神经元产生同步性放电。



# 神经递质

神经系统内存在着许多化学物质，但它们不一定是递质。作为神经递质 (Neurotransmitter)，必须具备几个基本条件：

(1) 被认为是递质的物质应特异性地存在于以该物质为递质的神经元中，而且，在这种神经元的末梢有合成该递质的酶系统；

(2) 递质在神经末梢内合成以后，通常是集中贮存在囊泡 (vesicle) 内，这样可以防止被胞浆内的其它酶所破坏；

(3) 当神经冲动到来时，神经末梢内的递质就自突触前膜释放入突触间隙；

# 神经递质

(4)递质通过突触间隙，作用于突触后膜的叫做受体的特殊部位，引起突触后膜离子通透性改变以及电位变化；

(5)神经递质在发挥上述效应后，其作用应该迅速终止，以保证突触传递的高度灵活。作用的终止有几种方式：一是被酶所水解，失去活性；其次是被突触前膜“重摄取”，或是一部分为后膜所摄取；也有的部分进入血循环，在血中一部分被酶所降解破坏。

目前已知的神经递质种类很多，但主要的有乙酰胆碱、儿茶酚胺类(去甲肾上腺素和多巴胺)、5-羟色胺、**GABA**、某些氨基酸和寡肽等。

# 神经递质

## 神经递质：

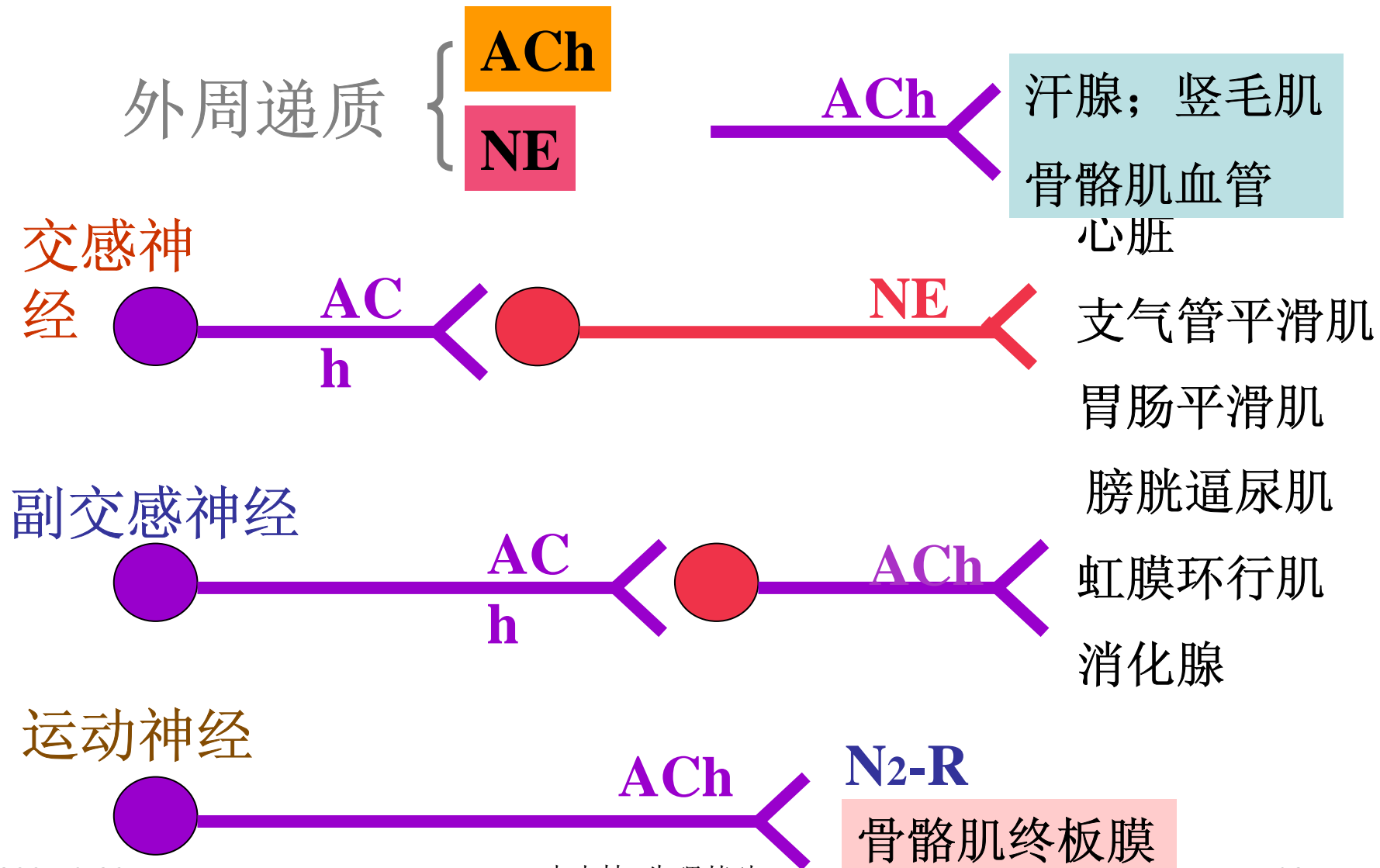
指由突触前末梢释放，作用于突触后神经元或效应器细胞上的特异受体，引致信息从突触前传递到突触后的一些化学物质。

## 神经递质

外周递质：由传出神经末梢所释放的神经递质。

中枢递质：在中枢神经系统内参与突触传递的递质。

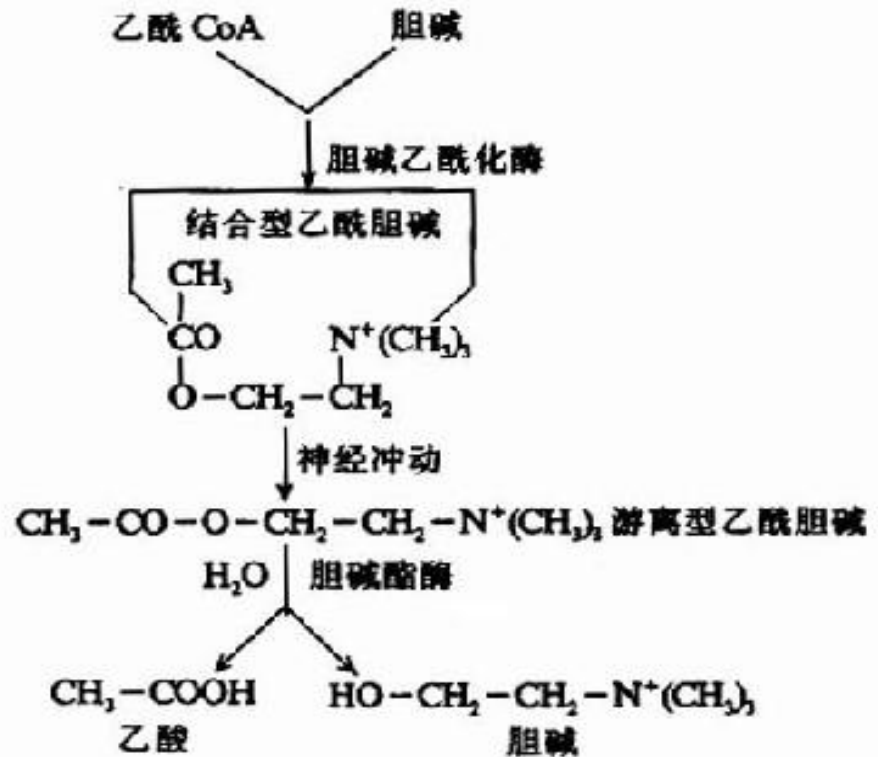
# 外周递质



# 乙酰胆碱 (ACh)

胆碱能纤维：末梢能释放乙酰胆碱作为递质的神经纤维

- 交感神经的节前纤维
- 副交感神经的节前纤维
- 副交感神经的节后纤维
- 支配汗腺；竖毛肌；骨骼肌血管的交感神经的节后纤维
- 躯体运动神经纤维

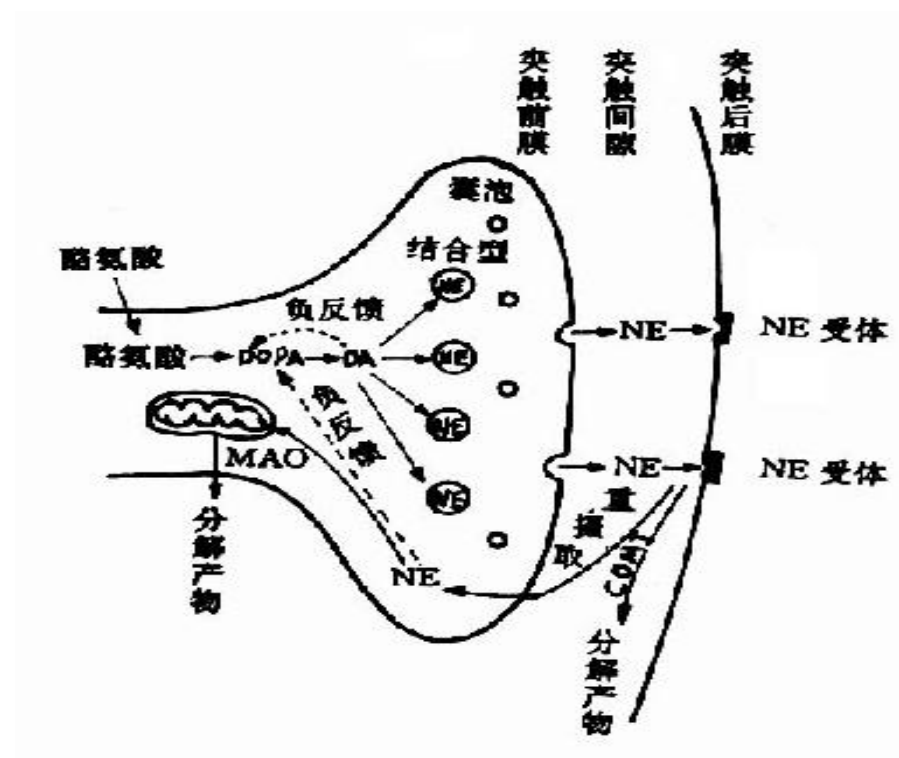


乙酰胆碱的代谢

# 去甲肾上腺素 (NE)

肾上腺素能纤维：  
末梢能释放NE作为递质的神经纤维

肾上腺素能纤维包括：  
大部分交感神经的节后纤维



突触部位NE的动态



# 递质的合成和失活

## ❖ 乙酰胆碱 (ACH)

合成：（在胞浆内）



失活：被突触前膜或效应器细胞膜上的胆碱酯酶分解

## ❖ 去甲肾上腺素 (NA或NE)

合成：酪氨酸 → 多巴 → 多巴胺 → 去甲肾上腺素

失活 { 另

- 大部分被突触前膜摄取
- 小部分被效应器内的酶破坏。
- 小部分随血液循环在肝脏被破坏

# 中枢递质

中枢神经递质约有30多种，大致可分为四类。

- ❖ 乙酰胆碱：绝大多数起兴奋作用。
- ❖ 单氨类：具有兴奋和抑制作用，但以抑制作用为主。
- ❖ 氨基酸类：有兴奋和抑制作用

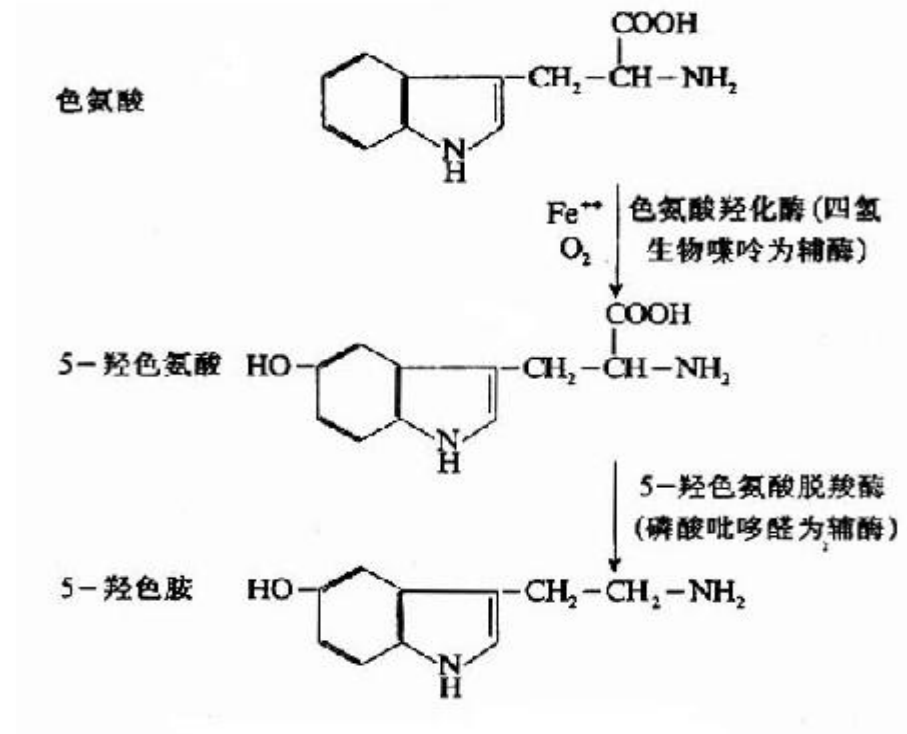
❖ 肽类：  
2007-6-29

# 5-羟色胺

- 5-羟色胺（5-hydroxytryptamine 简写5-HT）又名血清紧张素（serotonin），最早是从血清中发现的。中枢神经系统存在着5-羟色胺能神经元，但在脊椎动物的外周神经系统中至今尚未发现有5-羟色胺能神经元。
- 由于5-羟色胺不能透过血脑屏障，所以中枢的5-羟色胺是脑内合成的，与外周的5-羟色胺不是一个来源。用组织化学的方法证明，5-羟色胺能神经元的胞体在脑内的分布主要集中在脑干的中缝核群，其末梢则广泛分布在脑和脊髓中

# 5-羟色胺

- 5-羟色胺的前体是色氨酸。色氨酸经两步酶促反应，即羟化和脱羧，生成5-羟色胺。此过程在某种程度上和儿茶酚胺的生成相似。



# 氨基酸和寡肽

脑内到处都存在着氨基酸。过去只认为它们是合成蛋白质的原料，或是蛋白质分解的产物。近年来，注意到某些氨基酸在中枢的突触传递中起着递质的作用。而且发现，凡是中性氨基酸，如  $\gamma$  氨基丁酸、甘氨酸、 $\beta$  丙氨酸等对中枢神经元表现抑制作用，而酸性氨基酸如谷氨酸、天门冬氨酸则表现为兴奋作用。

# 受体

受体 (receptor) 的概念最早是由英国药理学家兰格列 (Langley) 于1905年提出的。他观察到箭毒虽可拮抗烟碱引起的肌肉收缩, 但不能阻遏直接电刺激肌肉引起的收缩, 由此他设想这两种试剂都只和细胞中非神经性和非肌肉性的特定物质相结合, 所不同的只是烟碱与该特定物质结合可进一步产生生物效应, 即肌肉收缩, 但箭毒结合所产生的效应则是拮抗烟碱引起的肌肉收缩。他把该特定物质称为接受物质。事实上, 兰格列 (Langley) 当时提出的关于接受物质 (受体) 的概念现在看来仍是正确的, 因为他已指出了受体的二个重要特征, 即识别特定物质和产生生物效应。

# 受体

用生化方法鉴定受体应具备下列3个特性：①饱和性。受体分子的数量是有限的，因此配体与受体结合的剂量效应曲线应具饱和性，并且它们的特异结合应表现为高亲和性和低容量性。细胞往往对配体也可能有非特异性结合，但这种结合既表现为低亲和性和高容量性，又无饱和性。②特异性。特定的受体只与特定配体结合产生生物效应。因此常用比较一系列配体的生物效应的方法来研究受体特性，并对之进行功能分类。③可逆性。在生理活动中配体和受体的结合应是可逆的。配体与受体复合物的解离常数虽有不同，但被解离下来的配体应是原物，而不是其代谢产物。

# 受体

受体的两个主要功能是选择地识别递质和激活效应器，因此便可按所选择识别的递质将它们分为AChR、GluR、GABA受体、GlyR、5-HTR、组胺受体和识别NA和Ad的Ad受体，以及识别各种神经肽的受体等。另一方面，由于已阐明了多种受体分子的一级结构，故又可按它们作用于效应器的分子机制将其分为直接调控离子通道活动的离子通道型受体和间接调控离子通道活动的代谢调节型受体。



# 受体

- 离子通道型受体分子中既有识别递质的受点，又有离子通道，故活动速度快。已知属此类型的有：nAChR、GABAAR (A型GABA受体)、5-HT<sub>3</sub>R和iGluR (离子通道型谷氨酸受体)。
- 代谢调节型受体分子中只含识别递质的位点，并无容许离子通过的微孔道。它们与效应器的功能耦联是经鸟嘌呤核苷酸结合蛋白，即G-蛋白实现的，因此这类受体又被称为G蛋白耦联受体。已知属此类型者又可分为两个基因家族，包括mAChR、GABABR、mGluR (代谢调节型谷氨酸受体)和5-HT<sub>1, 2, 4</sub>R (1, 2, 4型5-HTR)，以及各种神经肽受体等。

# 信号跨膜转导

- 生命信号转导简言之就是：外环境刺激因子和机体、胞间通讯信号分子——激素、神经递质等第一信使、配体，到达并作用于机体细胞表面或胞内受体部位后，跨膜信号转换，形成胞内第二信使，以及经过其后的信息、信号途径组份级联传递（蛋白质可逆磷酸化传递信息），通过胞内信号将信息传递到特定效应部位而起作用，引起细胞生理反应和诱导基因表达的过程。其经典转导途径简示如下：
  - 外、内刺激→配体→受体→跨膜→第二信使→磷酸化传递信息→调节细胞机体

# 转导蛋白

- 1958年苏瑟兰德(Sutherland)发现，胰高血糖素和肾上腺素促使肝细胞糖原分解作用都是通过一种由他发现的新物质，即cAMP(cyclic adenosine monophosphate, 环单磷酸腺苷)实现的。这两种激素与各自的受体结合都激活位于膜中的腺苷酸环化酶(Adcase)，由后者催化ATP生成cAMP。他还发现cAMP是激活cAMP依赖蛋白激酶(cAMP-dependent protein kinase, PAK)所必需，由活化的PAK再激活磷酸酯酶从而催化肝糖原的分解。

# 转导蛋白

- 苏瑟兰德 (Sutherland) 于1965年便提出了激素作用的第二信使理论，即激素不进入脑内，只是作为第一信使将信号带给膜上的特定受体，再由受体激活膜中的ACase系统，将胞内的ATP转化为cAMP。另一方面，cAMP作为第二信使将信号送到效应器分子给出反应。由于这一学说的提出又引导了转导蛋白，即G蛋白 (guanosine nucleotide binding protein) 的发现。

# 转导蛋白

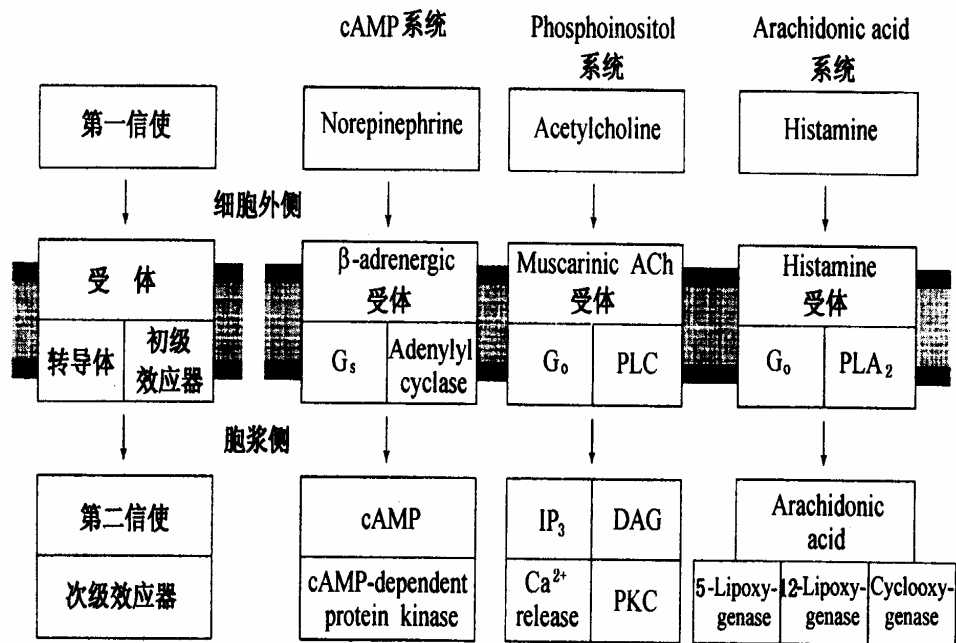
- 参与神经元的信号跨膜传导的G蛋白是一组分子量约10万的可溶性膜内蛋白，按功能作用分为：Gs、Gi、Go和Gt等4种。Gs为激活ACase活性者，其药理特性是可被霍乱毒素（CTX）直接激活，它可开启某些Ca通道。Gi为抑制ACase活性者，对百日咳毒素（PTX）敏感，受其作用后便不再能被受体激活。它可开启某些K通道，给出抑制性反应。Go原初是指不作用于ACase的其他G蛋白而言，但现在则仅代表其中对PTX敏感，激活PKC的G-蛋白，而将其中激活PKC，但对PTX不敏感者称Gpc型，Go和Gpc富含于脑组织中，可开启某些K通道，也可以抑制T和N型电压门控Ca通道。Gt是耦联光感受器中视紫质和被级效应器酶cGMP-PDE的G蛋白，它可使Na通道关闭。

# 第二信使

作为第一信使的递质及内源性活性物质已有近百种，它们的受体总数可达2至3倍之多，其中多数是以某种形式依靠G蛋白与效应器耦联的，即代谢调节型受体。已知膜磷脂水解而生成的第二信使有：三磷酸肌醇 (inositol triphosphate, IP3) 和甘油二酯 (diacylglycerol, DG) 以及花生四烯酸 (arachidonic acid) 等，信号的跨膜转导也相应地被分为：cAMP、磷酸肌醇和花生四烯酸系统。近年来又发现作为第二信使的尚有一氧化氮合成酶催化生成的NO，还可能有CO。

# 第二信使

第二信使通路有共同的转导方式。如图2.13所示，3个系统的活动方式都可分为3个步骤：①从胞外的第一信使；②经膜上的受体、和结合在膜内侧的转导蛋白和膜中的初级效应器（酶）；③到胞内的第二信使和次级效应器。不同的递质分别作用于各自的受体，通过某种G蛋白的转导，激活各自的初级效应器，传至相应的第二信使，再激活次级效应器等。



# 静息膜电位

- 意大利医生和生理学家伽尔凡尼 (Galvani) 在18世纪末进行的所谓“凉台实验”是生物电研究的开端。
- 1827年物理学家依贝利 (Nobili) 改进了电流计，并在肌肉的横切面和完整的纵表面之间记到了电流，其损伤处为负，完整部分为正。这是首次实现了对生物电 (损伤电位) 的直接测量。
- 德国生理学家雷蒙德 (Du Bois Reymond) 一方面改进和设计了许多研究生物电现象的设备和仪器，如电键、乏极化电极、感应线圈和更为灵敏的电流计等；另一方面，又对生物电进行了广泛和深入的研究，如在大脑皮层、腺体、皮肤和眼球等生物组织或器官都发现了生物电，特别是1849他又在神经干上记录到损伤电位和活动时产生的负电变化，即神经的静息电位和动作电位，并且在此基础上首次提出了关于生物电产生机制的学说，即极化分子说。



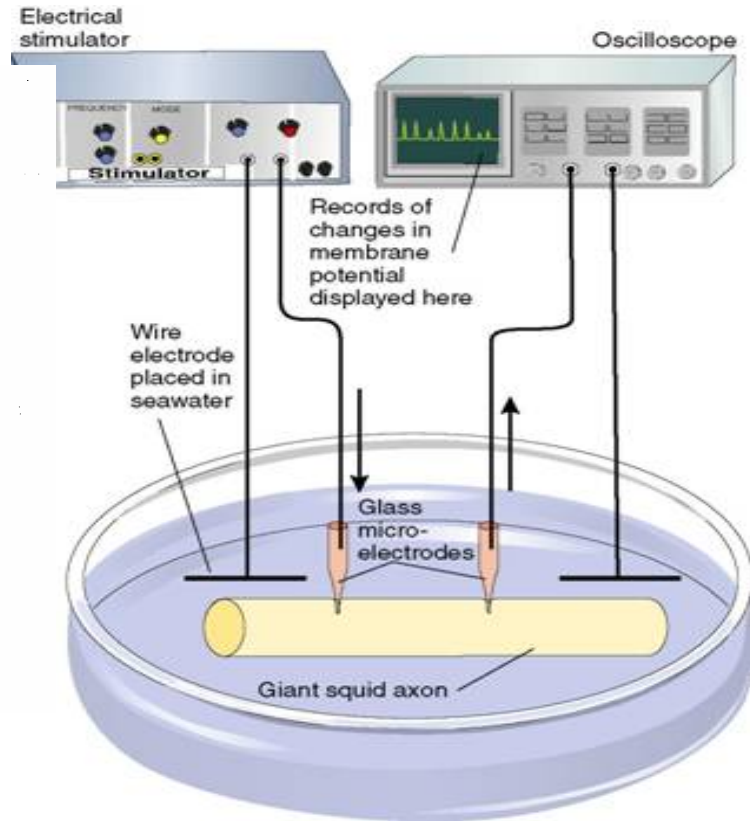
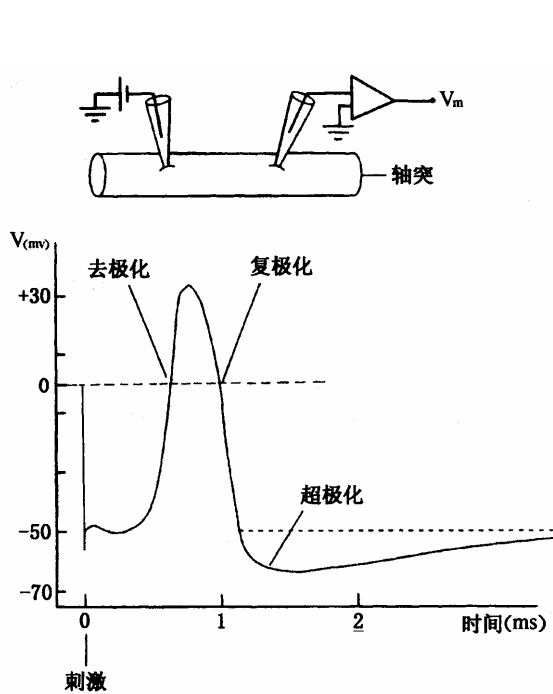
# 静息膜电位

- 20世纪20年代，伽塞 (Gasser) 和铒兰格 (Erlanger) 将阴极射线示波器等近代电子学设备引入神经生理学研究，促进了生物电研究的较快发展。于1944年他们两位由于对神经纤维电活动的分析而共同获得了诺贝尔奖
- 英国生理学家霍奇金 (A. L. Hodgkin) 和胡克列 (Huxley) 将毛细玻璃管电极从切口纵向插入该巨轴突内首次实现了静息电位和动作电位的胞内记录，并在对这两种电位的精确定量分析的基础上，证实并发展了勃斯特恩 (Bernstein) 关于静息电位膜学说的同时，又提出了动作电位的钠学说。接着他们又进一步应用电压钳技术在乌贼巨轴突上记录了动作电流，并证明它可被分成Na与K电流两个成份。在此研究的基础上他们又提出了双离子通道模型，指引了离子通道分子生物学的研究。在微电极记录技术的推动下，神经细胞生理学的研究又步入了新的发展时期。埃克勒斯 (Eccles) 开始应用玻璃微电极对脊髓神经元及其突触的在位的电生理研究，发现了兴奋性和抑制性突触后电位。基于对神经生理学研究的贡献，霍奇金 (A. L. Hodgkin)、胡克列 (Huxley) 和埃克勒斯 (Eccles) 三人分享了1963的生理学或医学诺贝尔奖。

# 静息膜电位

- 珈兹 (Katz) 则开始应用微电极技术开展了神经肌肉接头突触的研究，为此于1970年也获得了诺贝尔奖。在神经系统研究的蓬勃发展的基础上，于20世纪60年代便形成了神经系统研究的综合学科，即神经生物学和神经科学。
- 静息膜电位是神经与肌肉等可兴奋细胞的最基本的电现象，因为它们活动时所发生的各类瞬时电变化，如感受器电位、突触电位和动作电位等都是在此静息膜电位的基础上所发生的瞬时变化。为了描述方便通常把胞膜两侧存在电位差的状态称为极化，并且将静息膜电位绝对值向增加方向的变化称为超极化，以及向减少方向的变化称为去极化

# 胞膜两侧存在的电位差



测量轴突电位  
— 电极

— 微电极

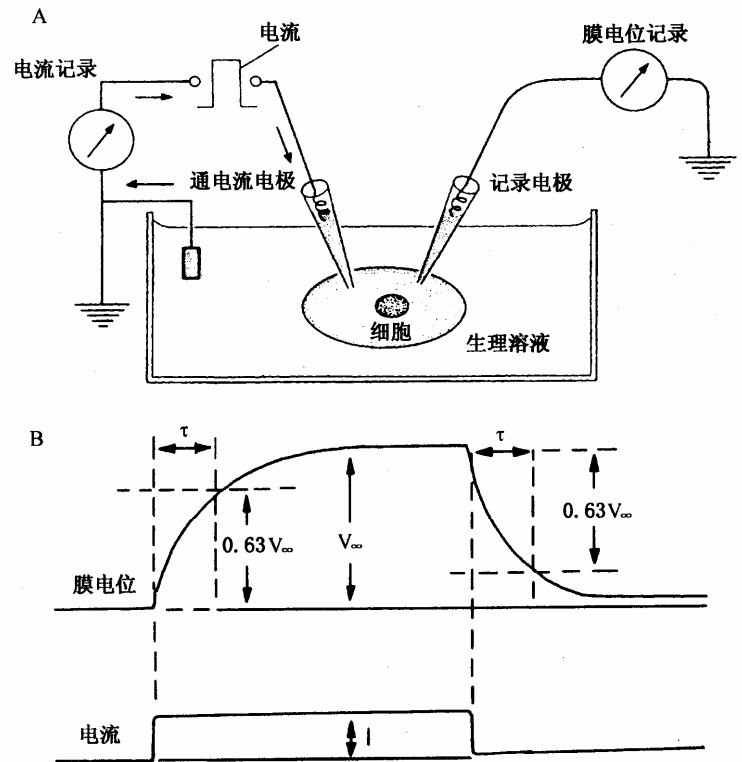
— 膜电位

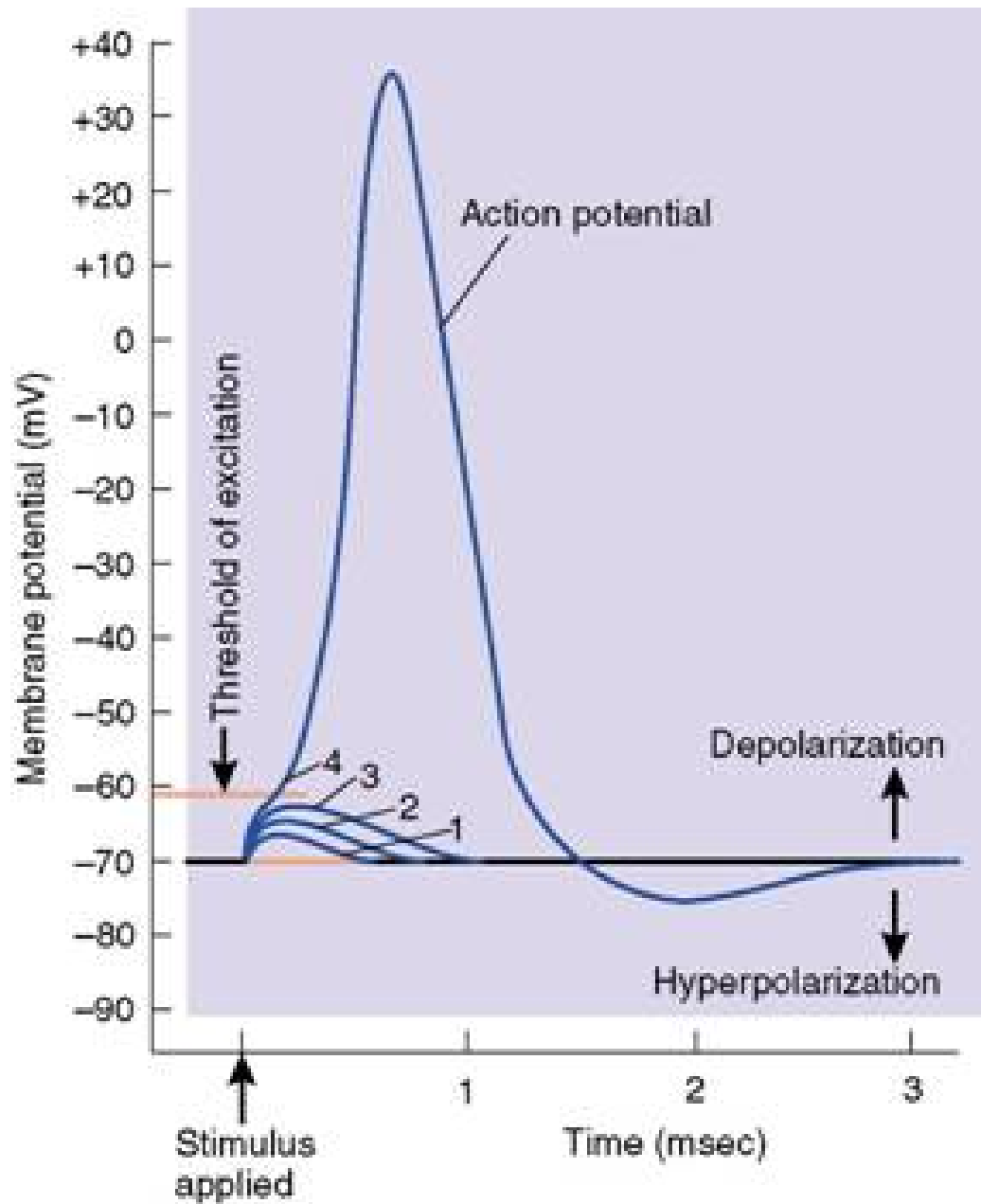
— 示波器

# 胞膜两侧存在的电位差

- 神经元胞膜对电流起着电阻作用。这种电阻称膜电阻。除电阻作用外，胞膜尚起着电容器作用。这种电容称膜电容。可以采用图2.16的连接，测量膜电位的变化。当向胞膜通电流或断去电流时都要分别地先经电容器的充电或放电过程，从而使得电紧张电位的上升和下降时均以指数曲线变化。如在  $t=0$  将电流注射入胞内，经任意时间  $t$  所记录到的电位为  $V_t$

$$V_t = V_{\infty} (1 - e^{-t/\tau})$$





# 动作电位

- 神经元具有两种基本特性：兴奋和传导。当神经元的某一部分受到某种刺激时，在受刺激的部位就产生兴奋。这种兴奋会沿着神经元散布开来，并在适当的条件下通过突触传达到与之相联的神经细胞，或传达到其它细胞，从而使最后传达到的器官的活动或状态发生变化。
- 细胞受刺激后在静息电位基础上发生的一次膜两侧电位快速倒转和复原，称动作电位(见图2.15)。一定强度的阈下刺激所诱发的局部电位是随刺激的增强而变大，但动作电位则不同，在阈下刺激时根本不出现。当刺激一旦达到阈值以及超过阈值，便在局部电位的基础上出现，并且自我再生地快速达到固定的最大值，旋即恢复到原初的静息膜电位水平。这种反应方式称全或无反应。

# 动作电位

- 动作电位另一个特性是不衰减传导。动作电位作为电脉冲，它一旦在神经元的一处发生，则该处的膜电位便爆发式变为内正外负，于是该处便成为电池，对仍处于静息膜电位（内负外正）的相邻部位形成刺激，并且其强度明显超过阈值。因此相邻部位随因受到阈上刺激而进入兴奋状态，并且也随之产生全或无式动作电位。

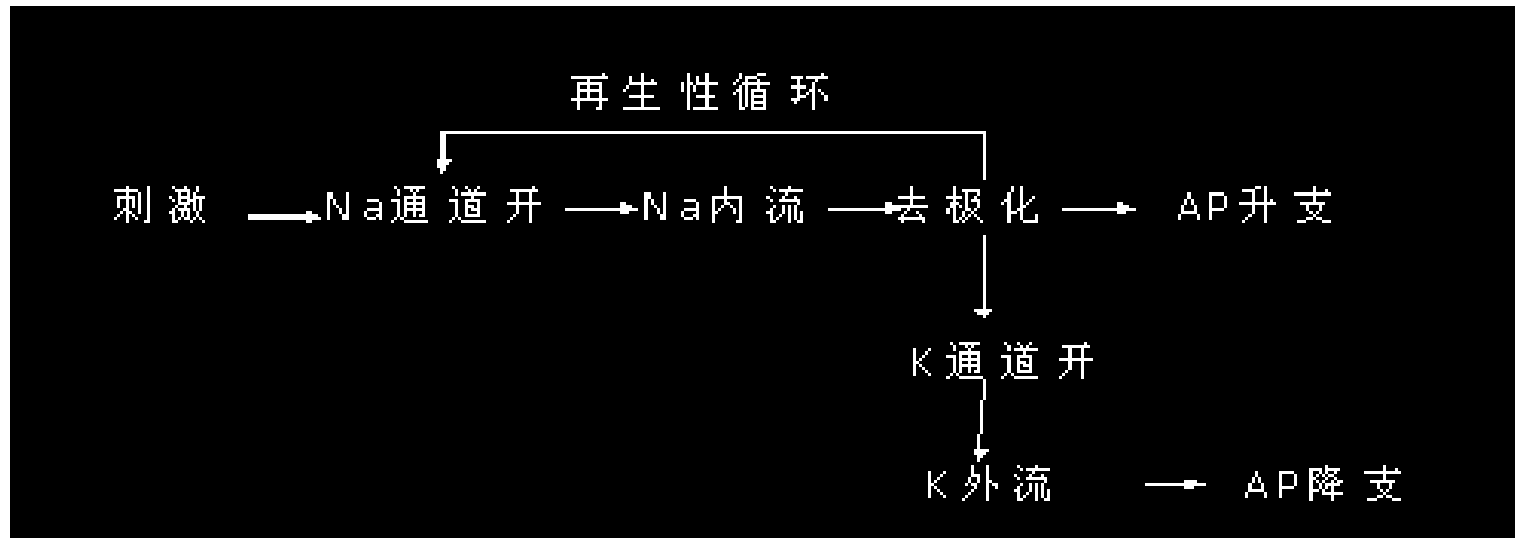
# 动作电位

- 动作电位主要生理功能为：
  - (1) 作为快速而长距离地传导的电信号；
  - (2) 调控神经递质的释放、肌肉的收缩和腺体的分泌等。
- 各种可兴奋细胞的动作电位虽有共同性，但它们的振幅、形状和甚至产生的离子基础也有一定程度的差异。



# 动作电位

- 动作电位的形成如图2.18所示。当膜电位超过阈电位，能引起Na通道大量开放而爆发动作电位的临界膜电位水平。有效刺激本身可以引起膜部分去极化，当去极化水平达到阈电位时，便通过再生性循环机制而正反馈地使Na<sup>+</sup>通道大量开放。



# 动作电位

- 神经冲动是指沿神经纤维传导着的兴奋。实质是膜的去极化过程，以很快速度在神经纤维上的传播，即动作电位的传导。感受性冲动的传导，按神经纤维的不同，有两种情况：一种是无髓纤维的冲动传导，当神经纤维的某一段受到刺激而兴奋时，立即出现锋电位，即该处的膜电位暂时倒转而去极化（内正外负），因此在兴奋部位与邻近未兴奋部位之间出现了电位差，并发生电荷移动，称为局部电流，这个局部电流刺激邻近的安静部位，使之兴奋，即产生动作电位，这个新的兴奋部位又通过局部电流再刺激其邻近的部位，依次推进，使膜的锋电位沿整个神经纤维传导；另一种是有髓神经纤维的冲动传导，其传递是跳跃性的。

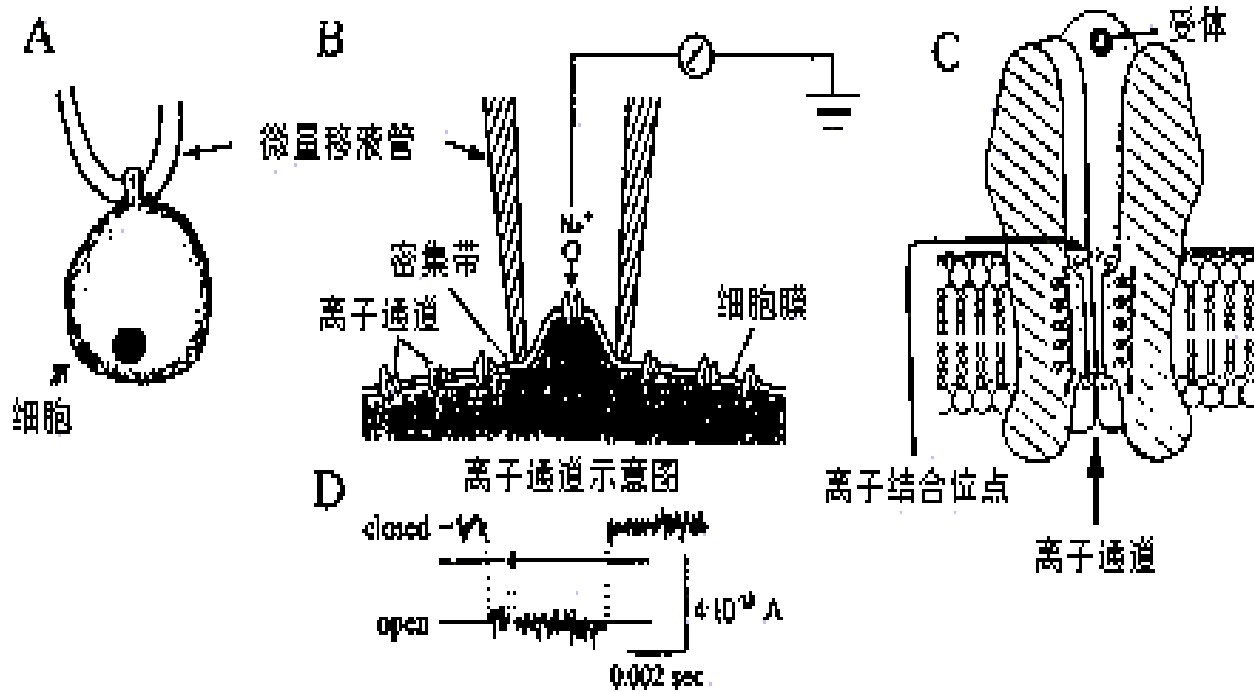
# 离子通道

- 1991年10月7日年诺贝尔奖金颁奖大会上，诺贝尔生理学奖授予给了尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)，因为他们的重大成就——细胞膜上单离子通道的发现。细胞是通过细胞膜与外界隔离的，在细胞膜上有很多通道，细胞就是通过这些通道与外界进行物质交换的。这些通道由单个分子或多个分子组成，允许一些离子通过。通道的调节影响到细胞的生命和功能。1976年尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)合作，用新建立的膜片钳技术成功地记录了nAChR单离子通道电流，开创了直接实验研究离子通道功能的先河。结果发现当离子通过细胞膜上的离子通道的时候，产生十分微弱的电流。尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)在实验中，利用与离子通道直径近似的钠离子或氯离子，最后达成共识：离子通道是存在的，以及它们如何发挥功能的。

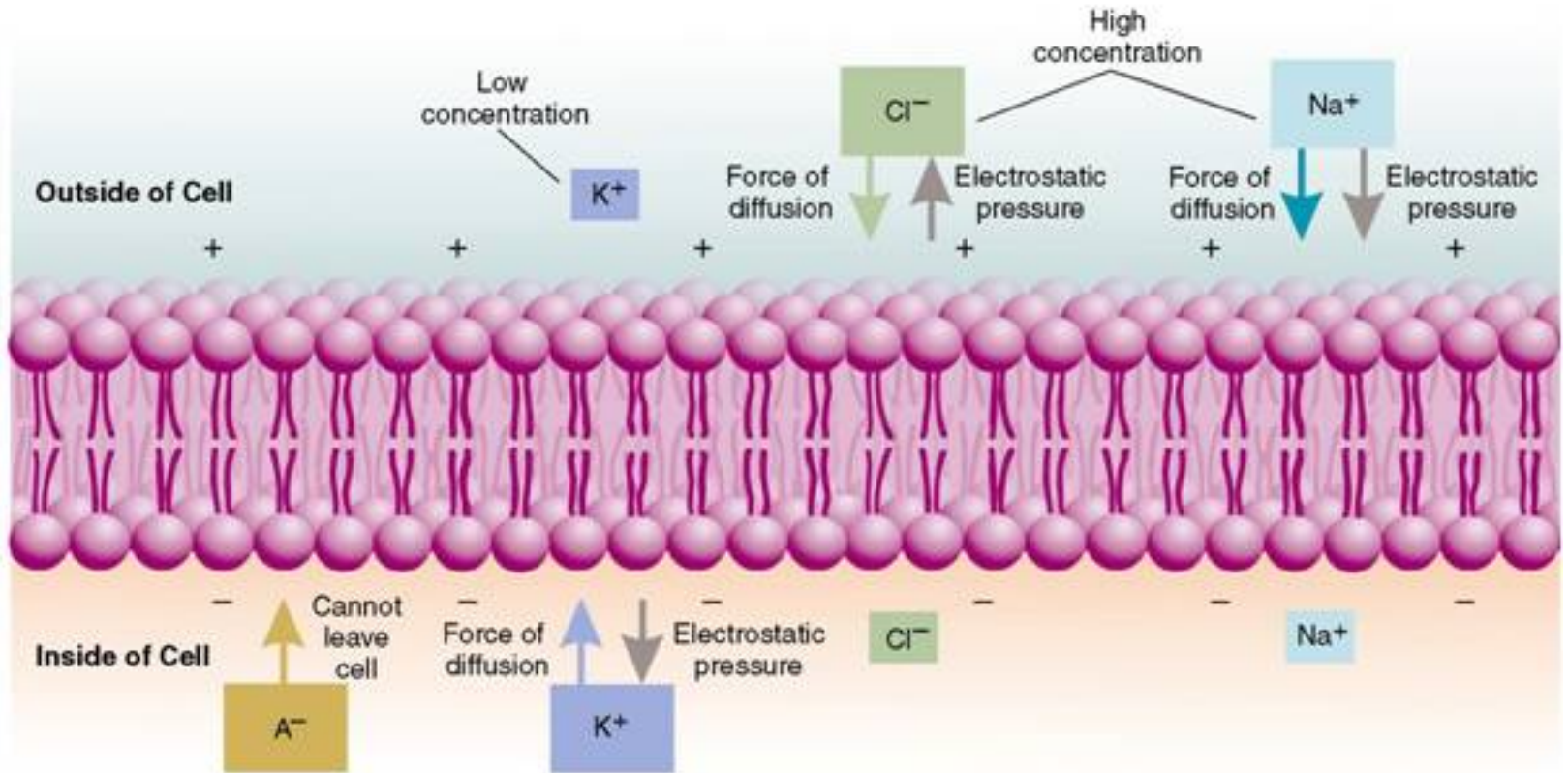
# 离子通道

- 1991年10月7日年诺贝尔奖金颁奖大会上，诺贝尔生理学奖授予给了尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)，因为他们的重大成就——细胞膜上单离子通道的发现。细胞是通过细胞膜与外界隔离的，在细胞膜上有很多通道，细胞就是通过这些通道与外界进行物质交换的。这些通道由单个分子或多个分子组成，允许一些离子通过。通道的调节影响到细胞的生命和功能。1976年尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)合作，用新建立的膜片钳技术成功地记录了nAChR单离子通道电流，开创了直接实验研究离子通道功能的先河。结果发现当离子通过细胞膜上的离子通道的时候，产生十分微弱的电流。尼赫(Erwin Neher) 和萨克曼(Bert Sakman)在实验中，利用与离子通道直径近似的钠离子或氯离子，最后达成共识：离子通道是存在的，以及它们如何发挥功能的。

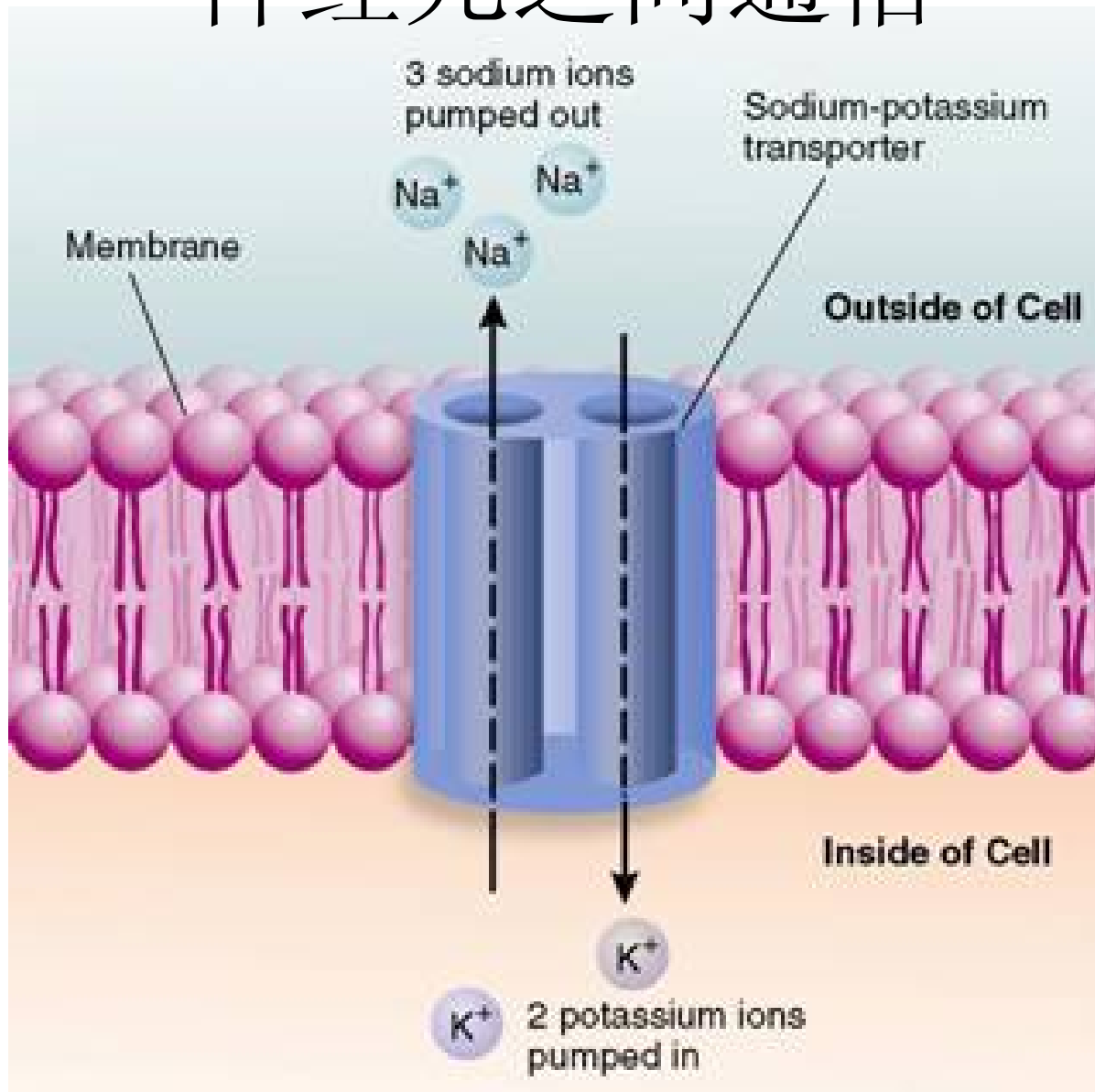
# 离子通道

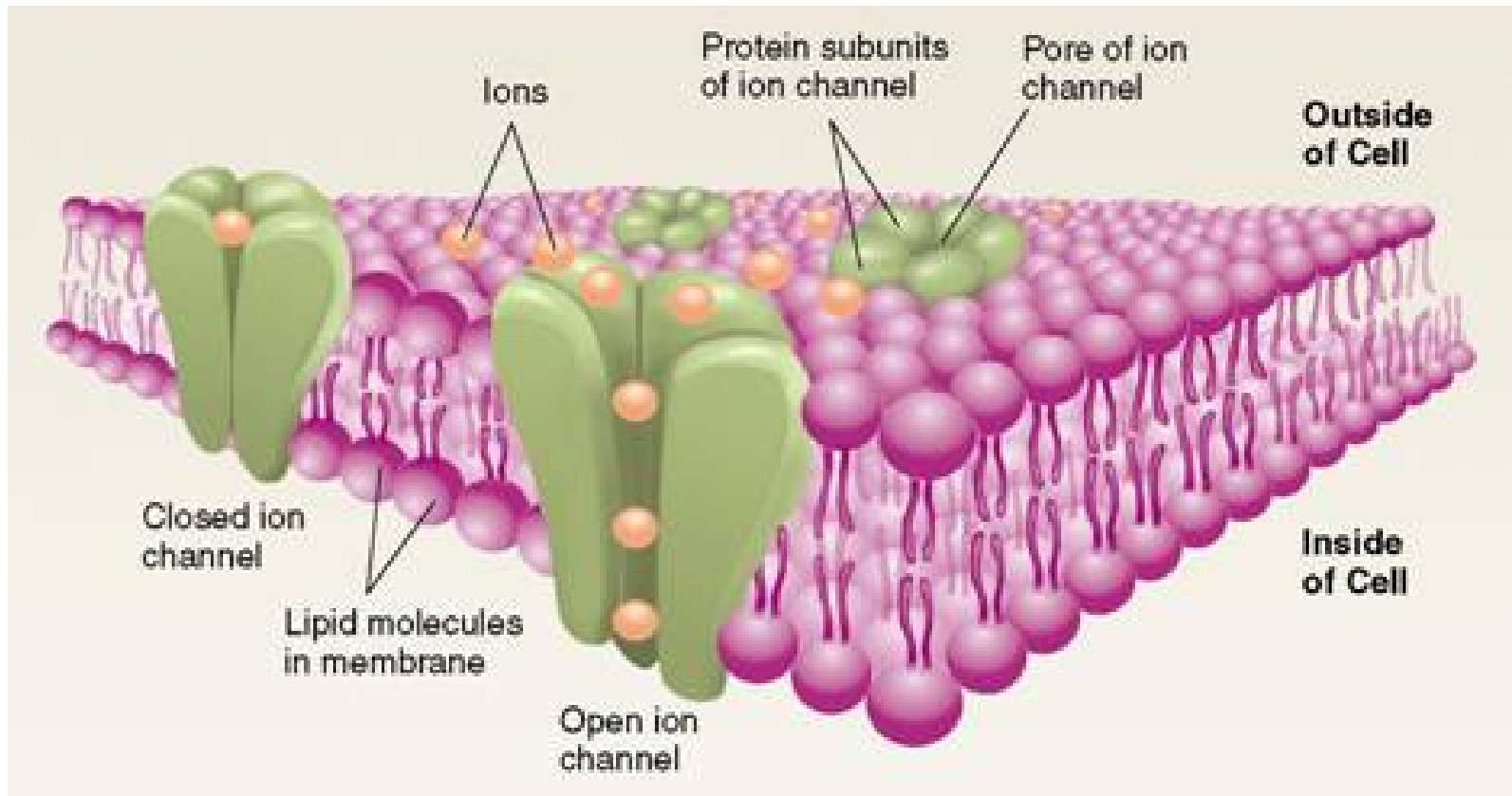


# 神经元之间通信

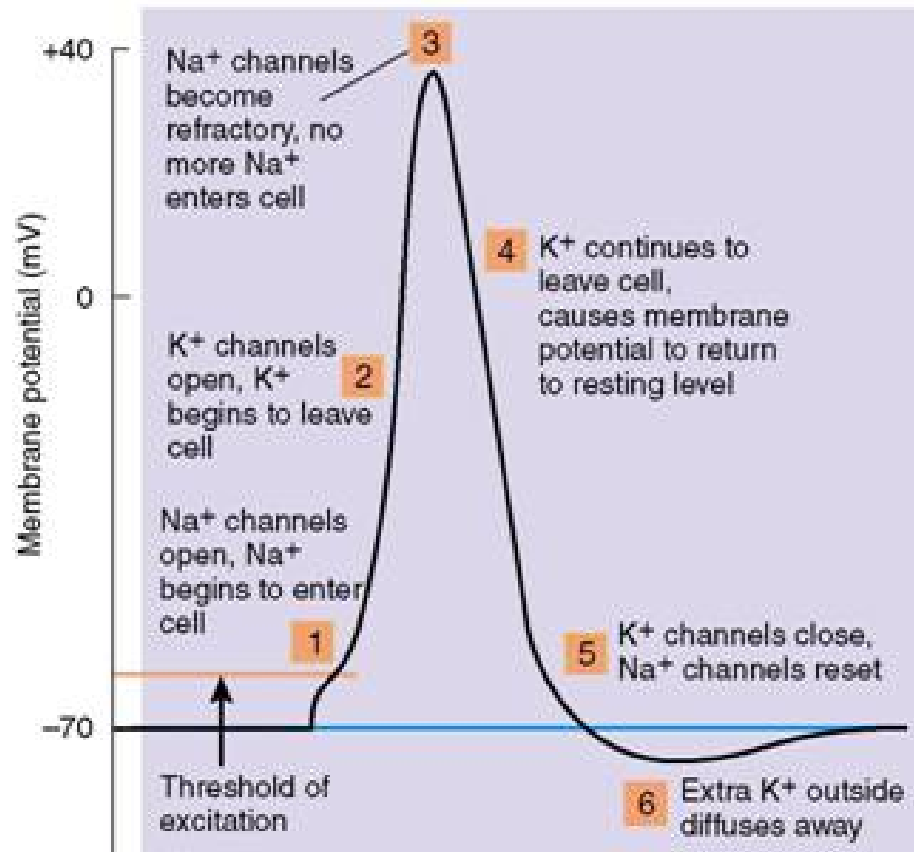
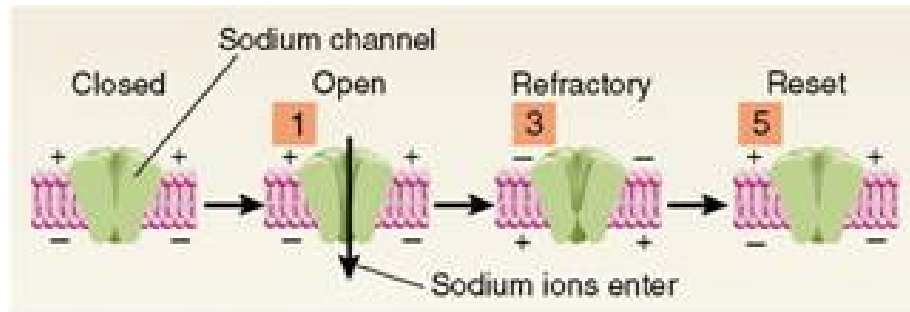


# 神经元之间通信





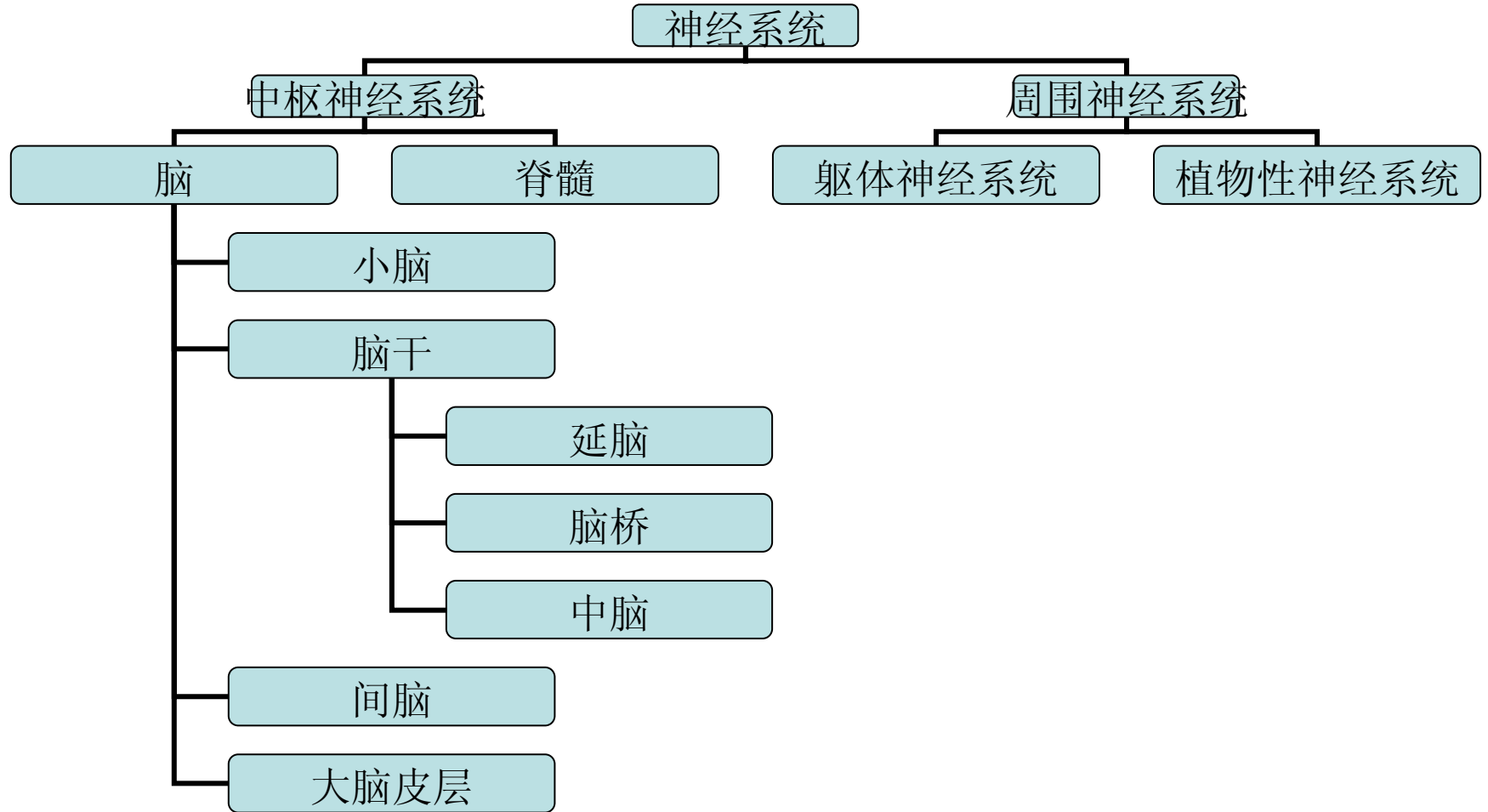




# 离子通道

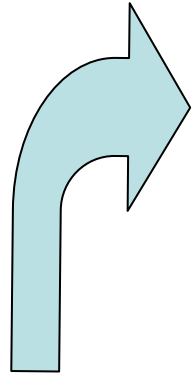
- 关于闸控的机制尚不十分清楚，曾设想三种方式：
  - 孔道内的一处被闸住（如电压门控Na通道和K通道）；
  - 全孔道发生结构变化封住孔道（如缝隙连接通道）；
  - 由特殊的抑制粒子将通道口塞住（如电压门控K通道）。
- 已知有电压、机械牵拉和化学配基这三类动因可调控通道闸门的活动，相应的离子通道便被分别称为电压门控，机械门控和配基门控离子通道。

# 神经通路

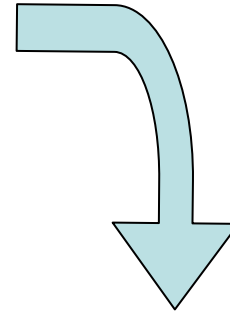


# 神经通路

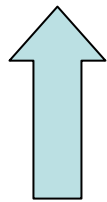
大脑皮质



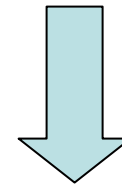
传入神经元



传出神经元



周围感受器



躯体和内脏  
效应器

# 神经系统

\*神经系统使人体成为一个有机的整体  
\*神经系统在人体内居于主导地位

## 一、神经系统的区分

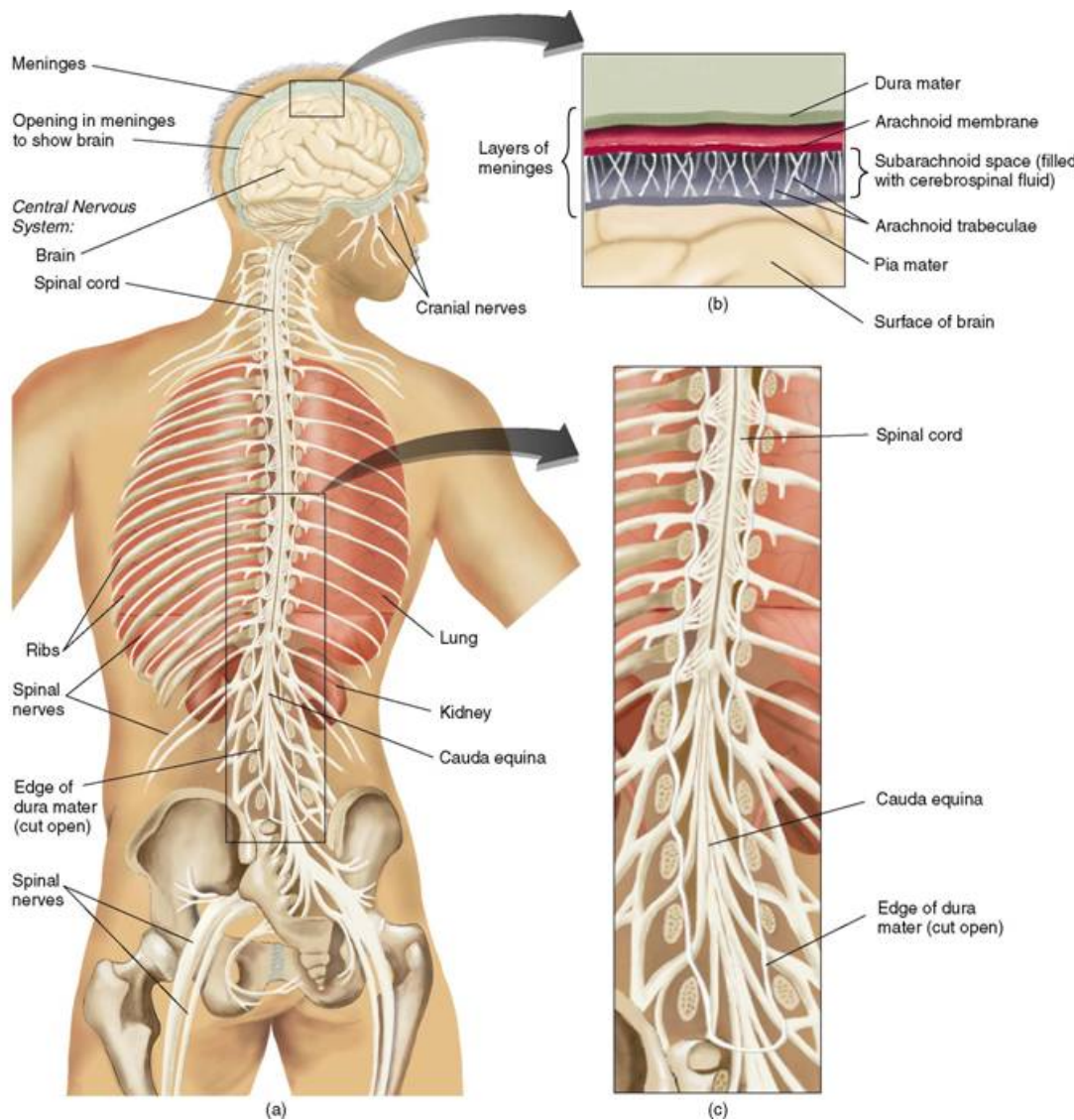
中枢神经系统: 脑

脊髓

周围神经系统: 脑神经(12对)

脊神经(31对)

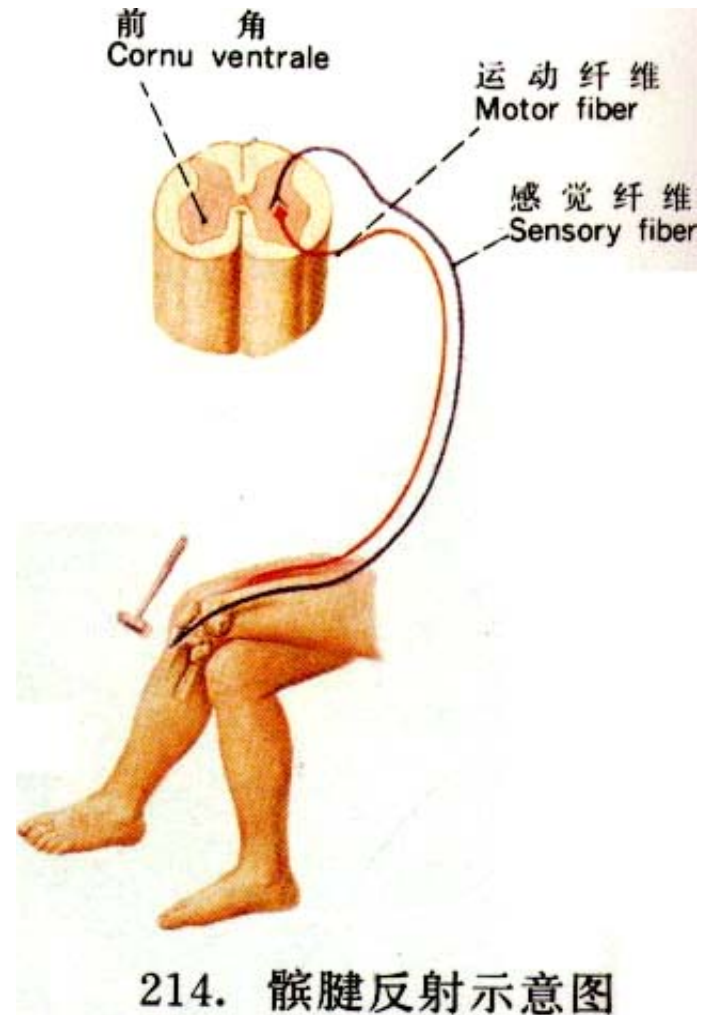
内脏神经



# 神经系统活动方式

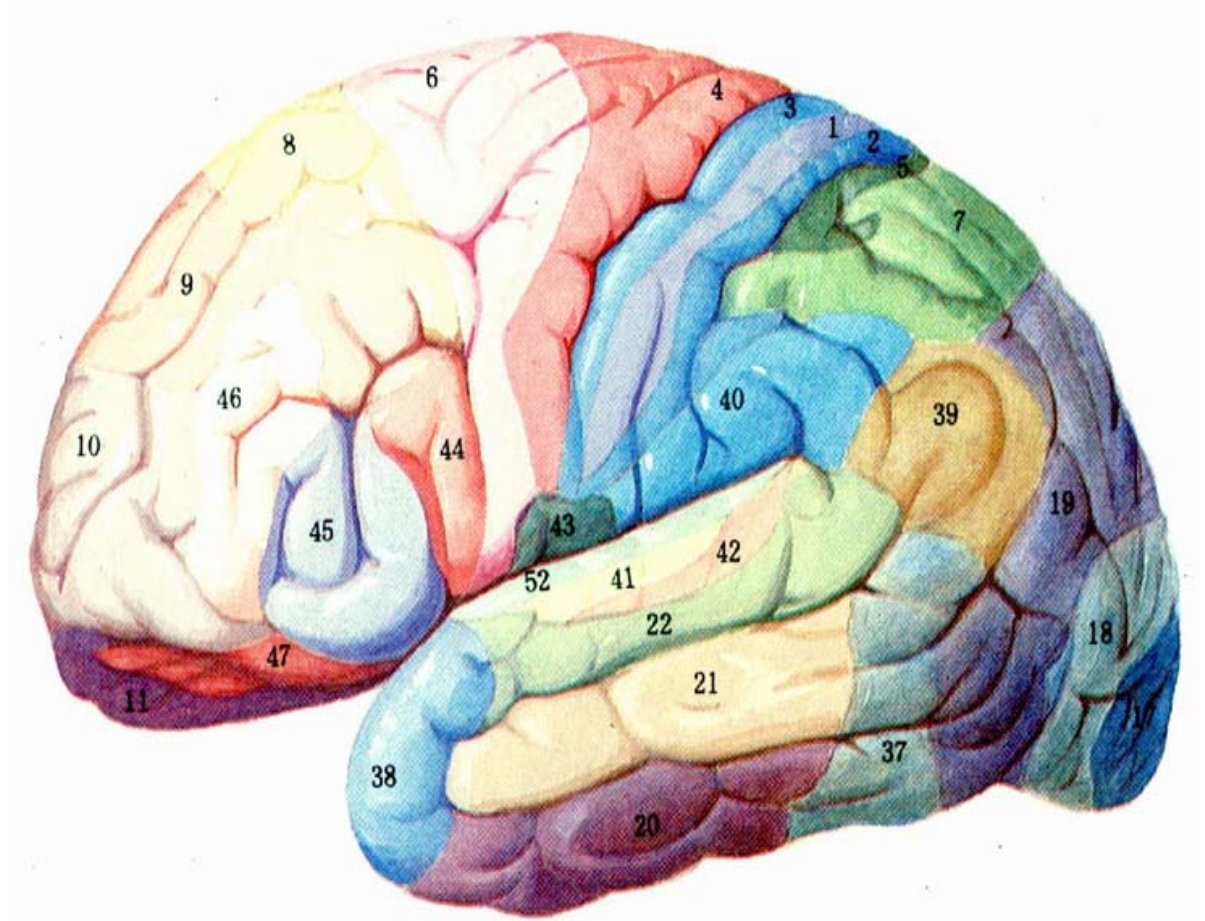
反射：从感受器感受内、外环境的刺激到机体作出适宜的反应活动。

反射弧：感受器→传入N元→中枢(中间N元)→传出N元→效应器

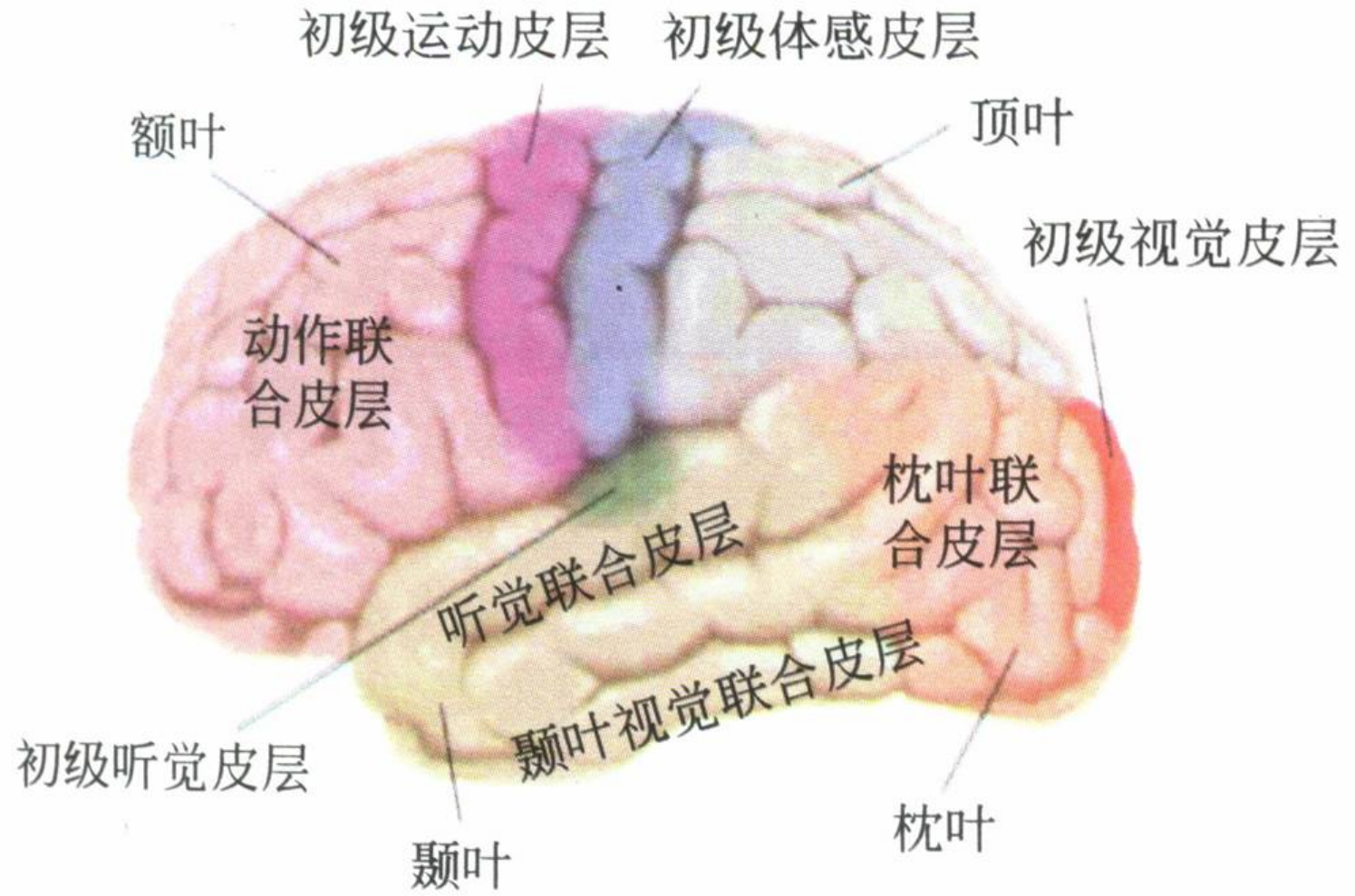


# 大脑组成

- 大脑皮质
- 大脑髓质
- 基底核
- 侧脑室



# 大脑组成





# 大脑皮质

## (一)分区

按进化

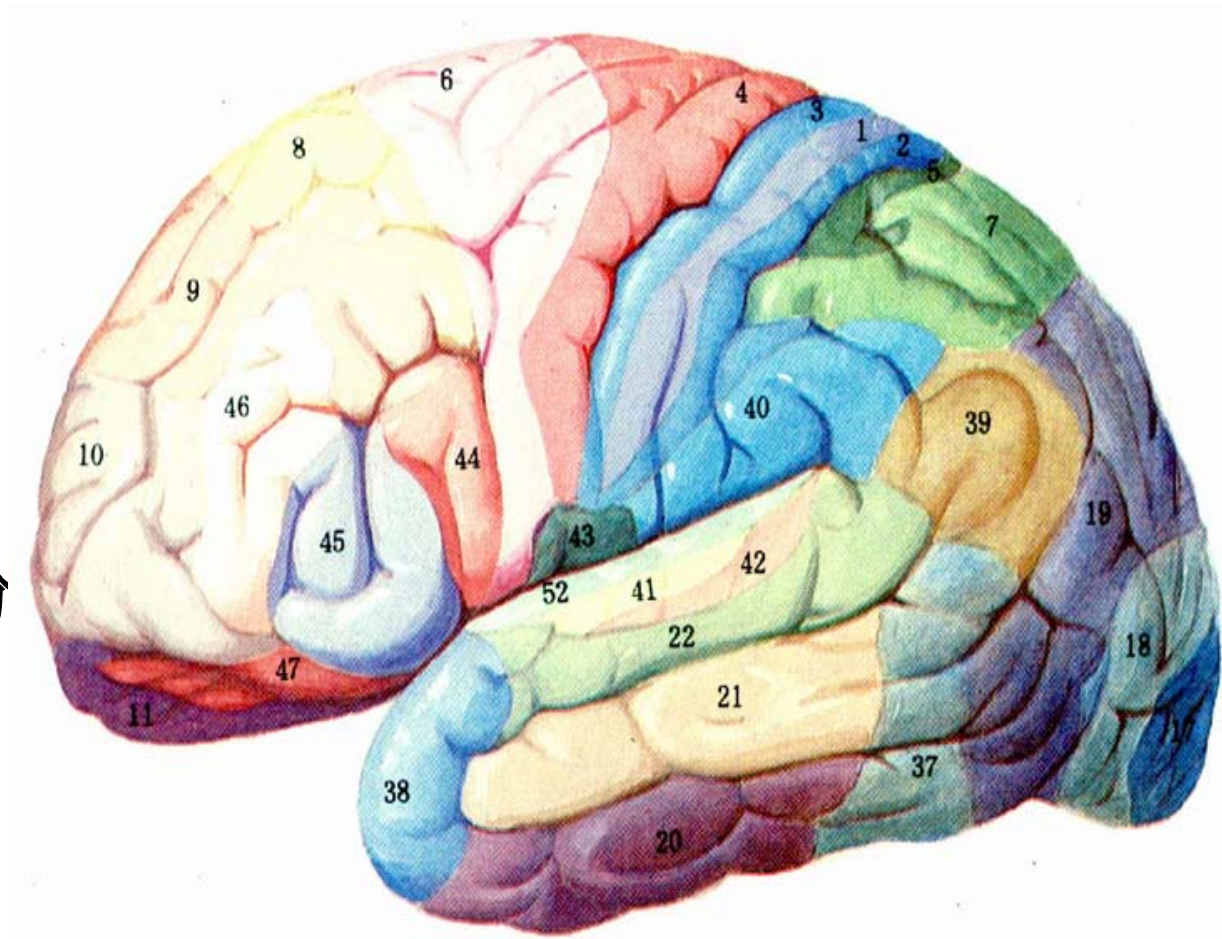
原皮质：海马、  
齿状回

旧皮质：嗅脑、

新皮质：绝大部分

**Brodmann分区：**

按细胞构筑和  
神经纤维的分布



# 皮质的功能定位

## 功能区

### 1、第I躯体运动区

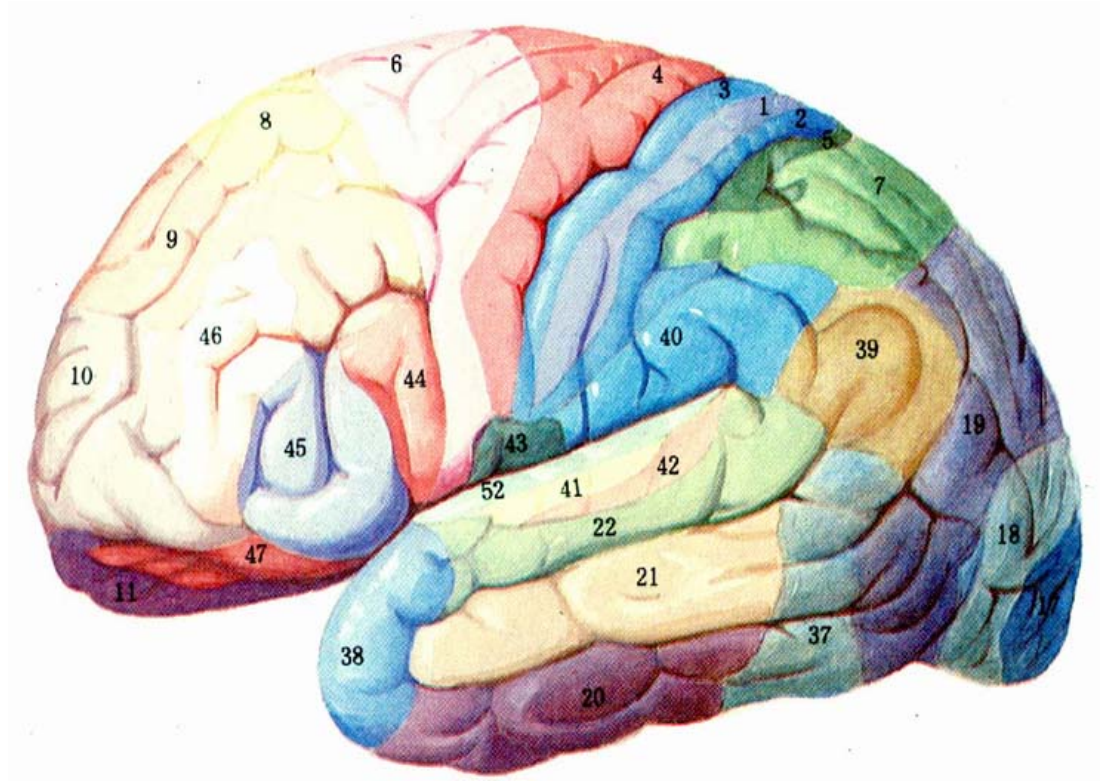
位置：中央前回、  
中央旁小叶前部

(4、6)

### 2、第I躯体感觉区：

位置：中央后回、  
中央旁小叶后部

(3、1、2)



# 皮质的功能定位

## 3、视区

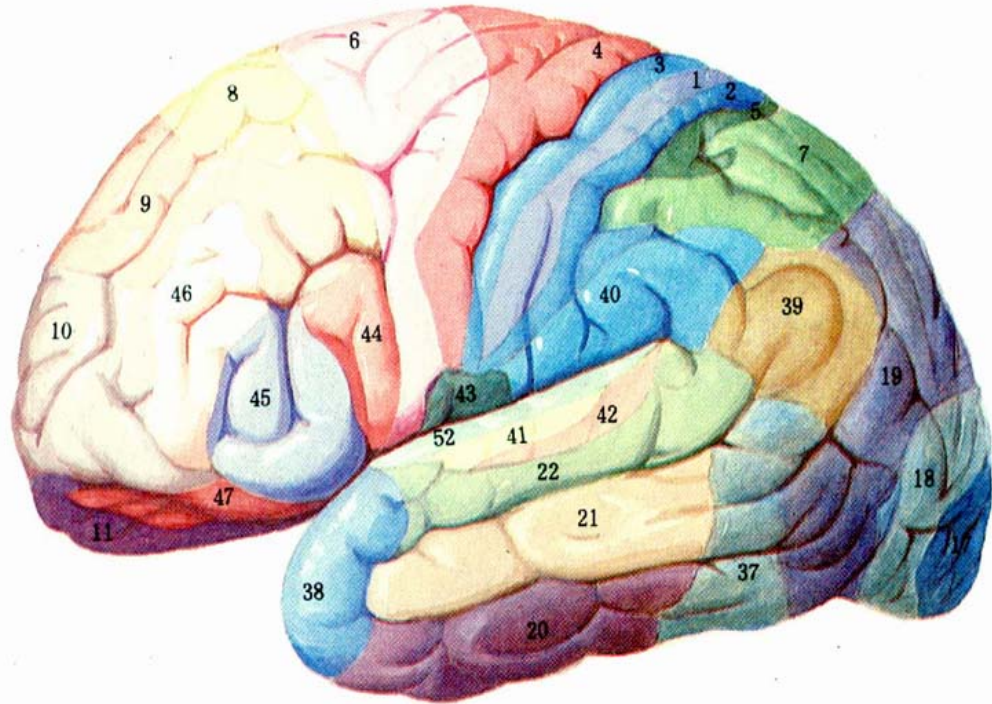
①位置：枕叶距状沟二侧皮质**(17)**

②联系与功能：接受外侧膝状体的纤维

## 4、听区

位置：颞叶颞横回**(41.42)**

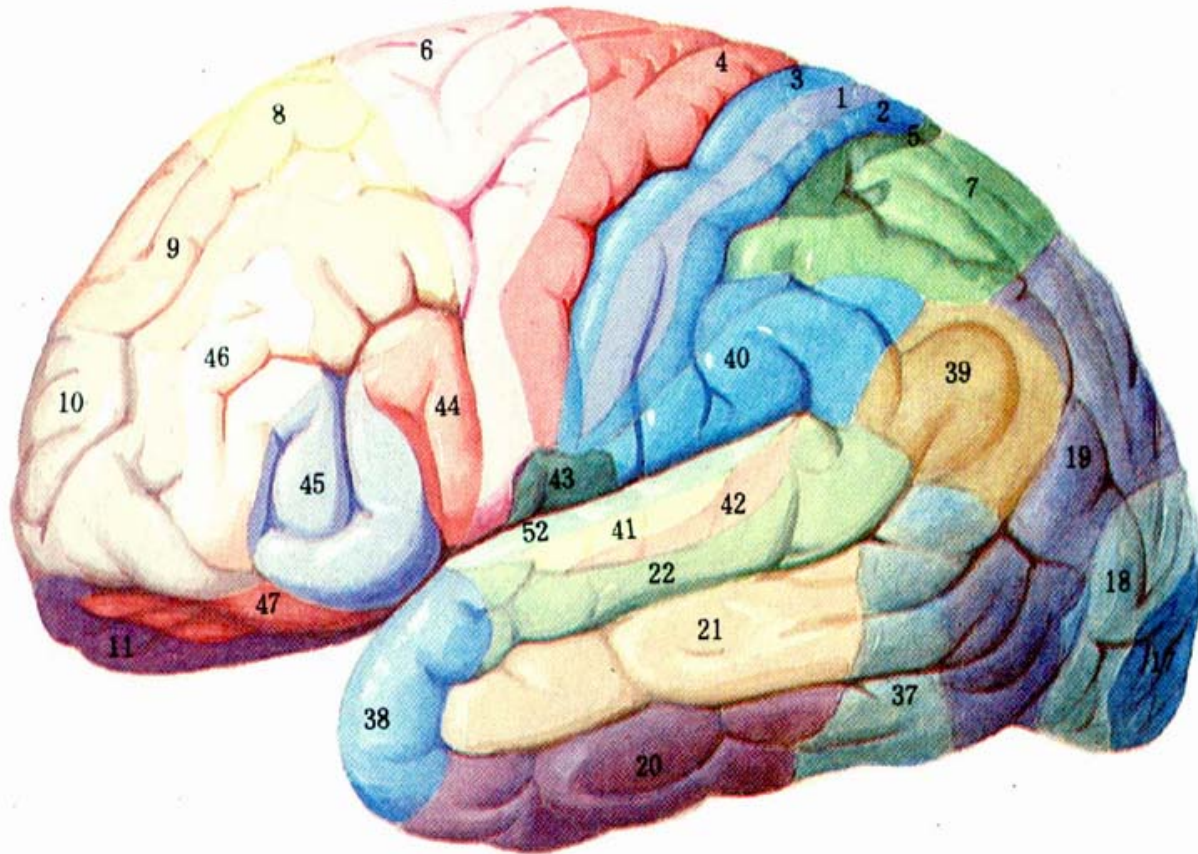
接受：内侧膝状体的纤维，双耳听觉信息



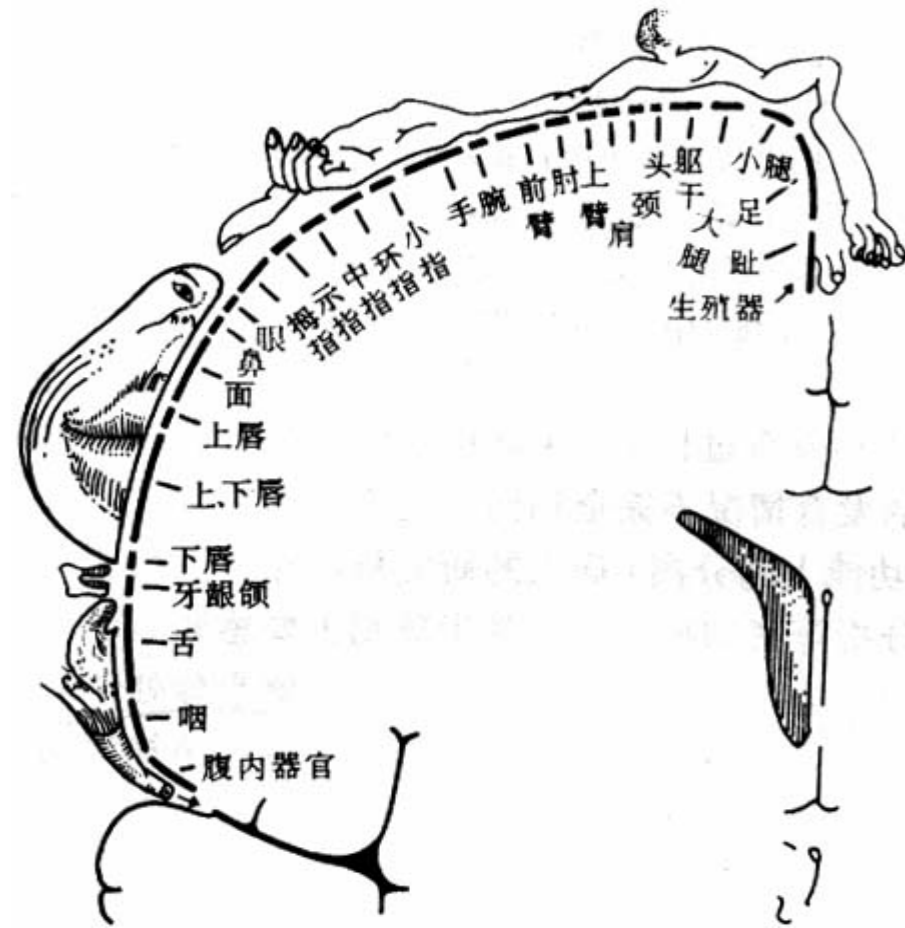
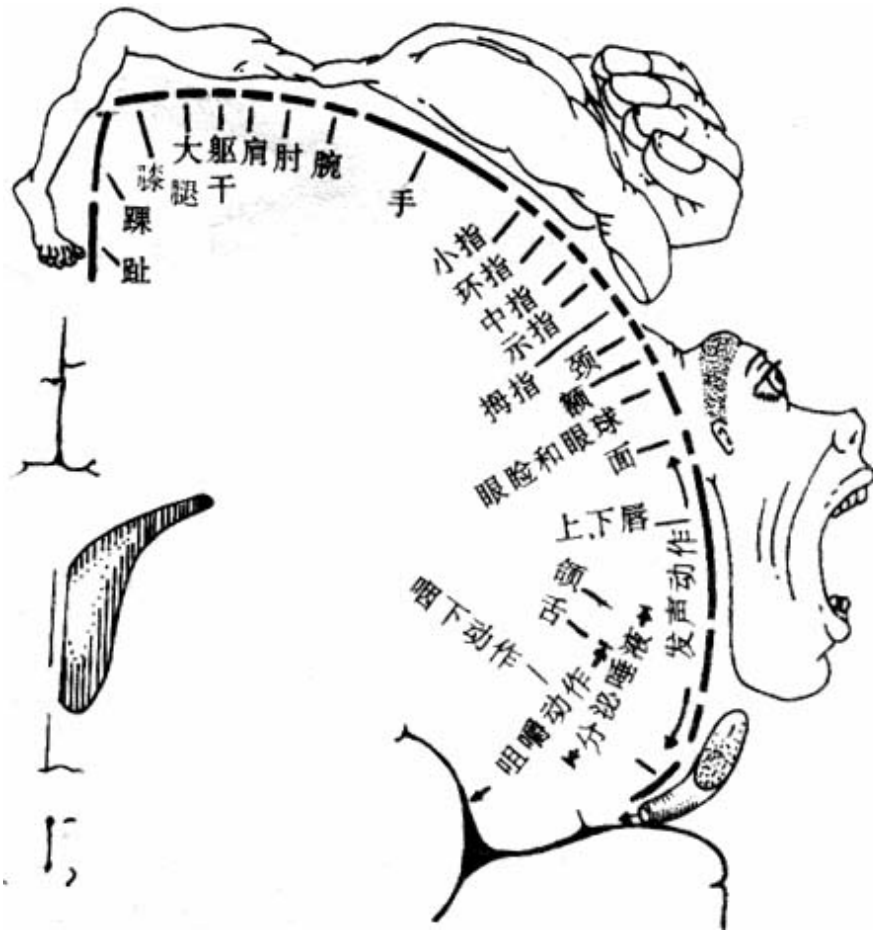
# 皮质的功能定位

## 5、语言区

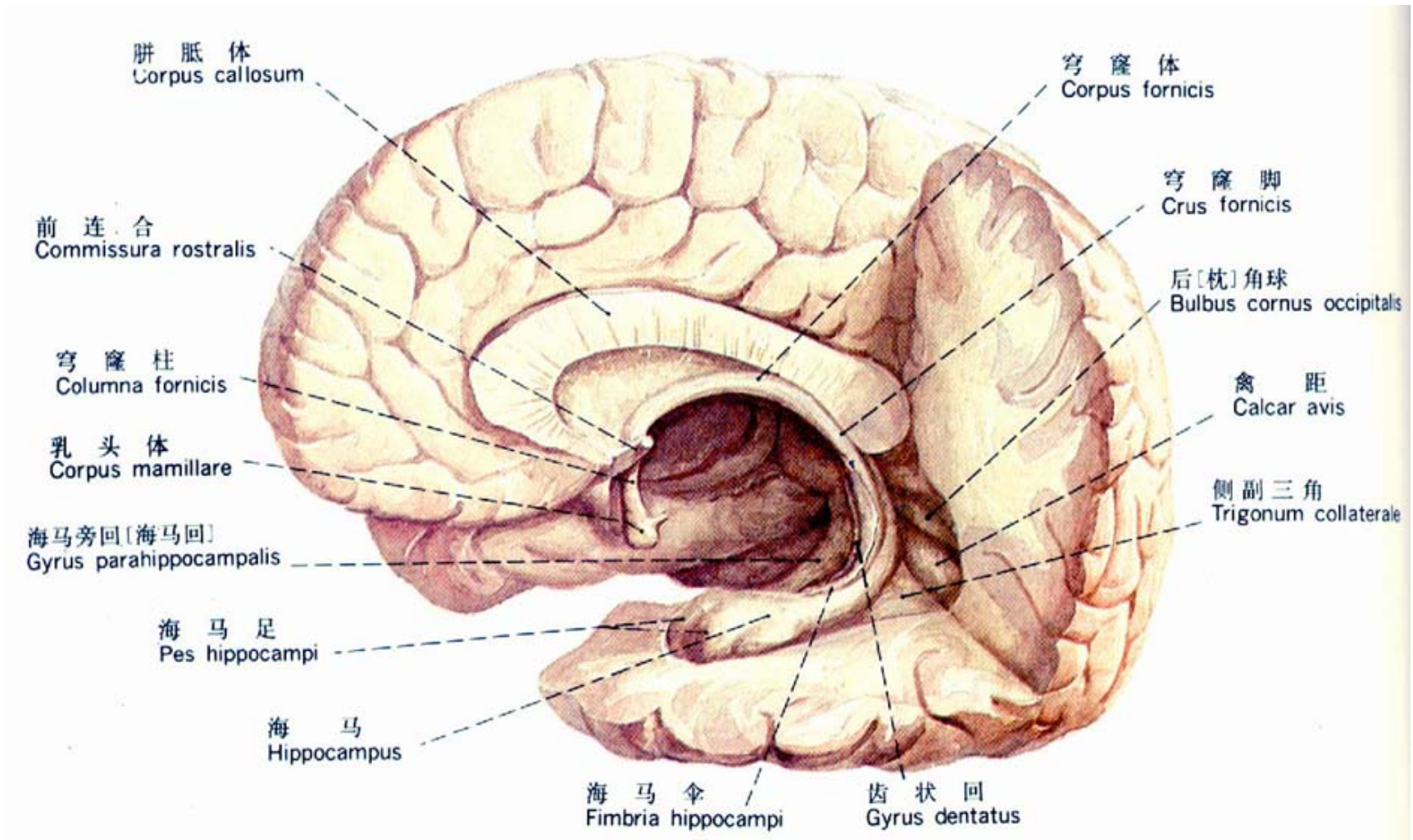
- ①运动性语言中枢：  
额下回后部  
**(44.45)**
- ②听觉性语言中枢  
颞上回后部**(22)**
- ③书写中枢：  
额中回后部**(8)**
- ④视觉性语言中枢：  
角回**(39)**



# 定位特点



# 连合系：胼胝体 前连合 穹窿



# 大脑皮质

人的大脑皮质（**cerebral cortex**）表面有许多沟回，皮质厚度依部位而异，平均厚度为 2 ~ 3 mm, 大脑皮质由无数神经元、[神经纤维](#)、[神经胶质细胞](#)等所构成。人类大脑皮质的神经元在大脑皮质内分层排列，一般有 6 层结构。神经元的数量为**140**亿，而神经胶质细胞数胜其**10**倍配到分布。

1. 大脑皮质内的神经元 皮质的神经元都是多极神经元。按细胞体的形态可分为锥体细胞、颗粒细胞和梭形细胞三大类。

(1) [锥体细胞](#)（**pyramidal cell**）: 脑体呈锥体形，尖端向皮质表面，底向髓质，大小不等，可分为大、中、小三型锥体细胞，大锥体细胞可达**80~100**  $\mu\text{m}$ 。锥体细胞尖端发出一条较粗的顶树突，伸向皮质表面，沿途发出许多分支。在近脑体的基部，发出一些水平走向的基树突，每个树突均有丰富的树突棘，每个锥体细胞平均约有**400**个树突棘，其总表面积约占神经元总表面积的**40%**，增加了神经元接受神经冲动刺激的表面积。一个锥体细胞表面的突触可达 6 万。从胞体发出一条细的轴突，长轴突离开皮质进入髓质，形成投射纤维下行到脑干或脊髓或形成同侧、对侧的联合纤维。锥体细胞的轴突上，有侧支返行向上，锥体细胞是皮质的主要投射（传出）神经元。

# 大脑皮质

## 颗粒细胞（granular cell）

胞体较锥体细胞小，直径 $4\sim 18\mu\text{m}$ ，虽颗粒状，细胞的形态多样，有星形细胞、篮细胞都水平细胞，以星形细胞最多。一些星形细胞的轴突较长而倒行，走向皮质表面，称此种细胞为上行轮突细胞或马替诺（**Martinotti**）细胞。水平细胞位于皮质表面，其树突和树突都与表面平行走向。

## 梭形细胞（fusiform cell）

数量较少，主要分布在皮质深层，胞体呈梭形，树突自胞体的上、下两端发出，分别与皮质表面垂直，达皮质表层及深部。轴突起于胞体下端，树突主干进入髓质，形成投射纤维或联合纤维。



# 大脑皮质的分层

大脑皮质的细胞构筑基本上是6层结构。在不同区域，略有差异和特点，如中央前回的第4层不明显，第5层内有巨大锥体细胞；视皮质第4层发达，而第5层细胞较小。皮质从表向里的6层结构如下：

(1) 分子层 (**molecular layer**) :神经细胞较少，胞体小。有水平细胞和星形细胞。此层神经纤维丰富，形成切线纤维丛、是来自深层的锥体细胞和梭形细胞的树突以及上行轴突细胞的轴突。

(2) 外颗粒层 (**external granular layer**) :此层较厚主要由许多颗粒细胞和少量小锥体细胞所组成。小锥体细胞的顶树突进入分子层，轴突下行可达各层，此层在感觉区明显。

(3) 锥体细胞层 (**pyramidal layer**) :此层较厚，主要由中、小型锥体细胞所组成。锥体细胞顶树突伸入分子层，轴突下达皮质深层。

# 大脑皮质的分层

(4) **内颗粒层** (internal granular layer) : 此层细胞密集, 多为直径 $8\sim 10\mu\text{m}$ 的小型颗粒细胞, 轴突较短, 多在本层分支。从丘脑传入的纤维, 在此层水平分支, 形成密集的横行纤维丛, 称柏氏 (Baillarger) 外线。

(5) **节细胞层** (ganglionic layer) : 此层神经细胞分布疏散, 主要由大、中型锥体细胞所组成。在中央前回的运动区, 有直径 $80\sim 120\mu\text{m}$ 的力巨大锥体细胞。这些细胞的顶树突终止于分子层, 轴突在皮质发出侧支后下行进入髓质, 形成投射纤维或联合纤维, 在此层有一明显的横行纤维丛, 是来自多方面的纤维所构成的, 称柏氏内线。

(6) **多形细胞层** (multiform layer) : 此层以梭形细胞为主, 尚有少量锥体细胞和颗粒细胞、梭形细胞轴突伸入髓质, 形成投射纤维或联合纤维。

# 小脑皮质

小脑皮质（cerebellar cortex）表面有许多平行的浅沟，两沟之间的薄片为小脑叶片或小脑回。叶片表层为皮质，深部为髓质。

小脑皮质厚约1mm，皮质内含有许多神经元、神经胶质细胞及血管等。皮质可从外向内分为分子层、浦肯野细胞层和颗粒层。在皮质内有5种神经元：星形细胞、篮状细胞、浦肯野细胞、颗粒细胞以及高尔基细胞。浦肯野细胞是传出神经元，颗粒细胞是兴奋性神经元，其他三种是中间神经元起抑制性作用。

1. **分子层**（molecular layer）此层较厚，神经细胞小，分散存在，着色浅。有两种神经细胞：①星形细胞（satellite cell）是小形的多突细胞，主要分布在分子层的浅层，轴突短，与浦肯野细胞的树突形成突触，起抑制作用；②篮状细胞（basket cell）位于分子层的深层，胞体大，直径为10~20 μm。树突短而分支多、轴突比较长、与小脑回长轴呈直角方向，沿小脑表面平行走行，以一定距离向10~12个浦肯野细胞发出侧支，末端分支包围浦肯野细胞体并与之形成突触，起抑制性作用。

# 小脑皮质

2. **浦肯野细胞层** (Purkinji cell layer) 它是由一层浦肯野细胞所组成。胞体大，呈梨状，长径约 $50\sim 70\ \mu\text{m}$ ，粗径约 $30\sim 35\ \mu\text{m}$ ，是小脑皮质中最大的神经元，人小脑皮质内约有1500万个。由胞体顶端发出1~2个树突，反复分支，伸向分子层，形如侧柏叶状或扇形。在分支上有大量的树突棘，一个浦肯野细胞的树突棘，可多达万个以上，树突及其分支的平面与小脑回的长轴成直角。整个树突高度约 $350\ \mu\text{m}$ ，前后径为 $350\ \mu\text{m}$ ，左右宽度为 $30\ \mu\text{m}$ ，呈立方体形平行纤维呈90度角贯通其中。由胞体底部发出一条轴突是小脑皮质中惟一的传出纤维，途中发出侧支返回胞体。轴突经颗粒层入髓质，终止于小脑髓质内核群，是抑制性神经元。

# 小脑皮质

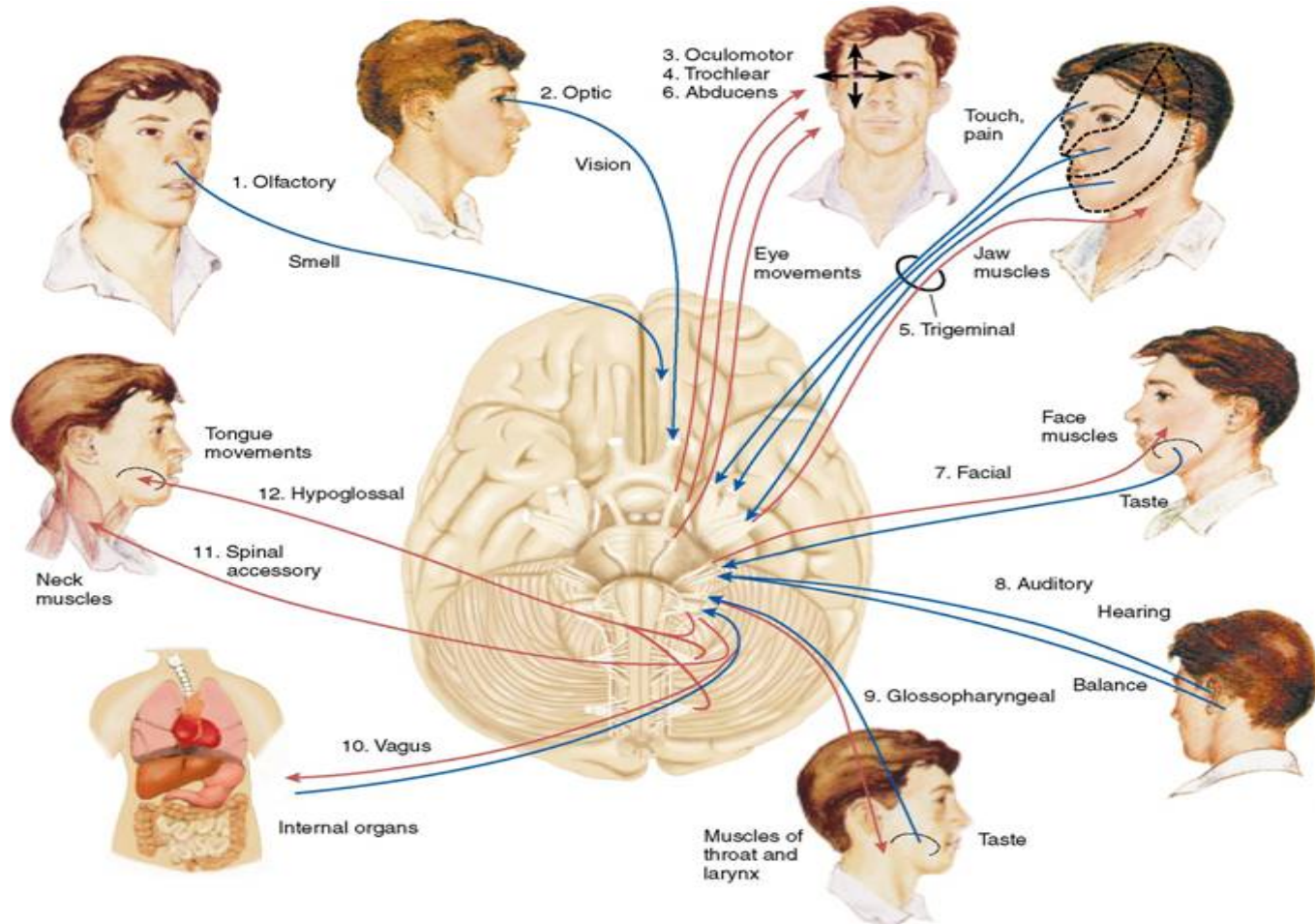
3. **颗粒层** (granular layer) 它是小脑皮质的最内层，此层有密集的颗粒细胞和高尔基细胞：①颗粒细胞 (granular cell) 的胞体小，直径约 $5\sim 8\mu\text{m}$ ，由胞体发出 $3\sim 5$ 个树突，末端呈爪状，分布在颗粒层内与苔藓纤维形成突触，颗粒细胞的轴突为无髓纤维，上行入分子层呈T形分支，与小脑回的长轴平行，称平行纤维 (parallel fiber)，每个平行纤维穿行于浦肯野细胞树突之间，并与树突棘形成突触。一个平行纤维约可与450个浦肯野细胞形成突触联系；一条平行纤维与每个浦肯野细胞间，仅有一个突触连接，而一个浦肯野细胞的树突间可有20万 $\sim$ 30万条平行纤维通过。所以一个浦肯野细胞的树突上可有20万 $\sim$ 30万个突触；颗粒细胞是兴奋性神经元，它的轴突尚与外星形细胞、篮状细胞、高尔基细胞形成突触。②高尔基细胞 (Golgi cell) 的胞体较大，分布于颗粒层表面，树突分支复杂，伸入分子层与平行纤维形成突触。轴突于颗粒层内分支并与颗粒细胞的树突形成突触。

小脑皮质的五种神经元中浦肯野细胞是惟一的传出神经元，可接受所有传入小脑的神经冲动，其轴突构成了皮质的传出纤维。其余四种神经元，均为中间神经元，其中颗粒细胞为兴奋性神经元，余下的是抑制性神经元。

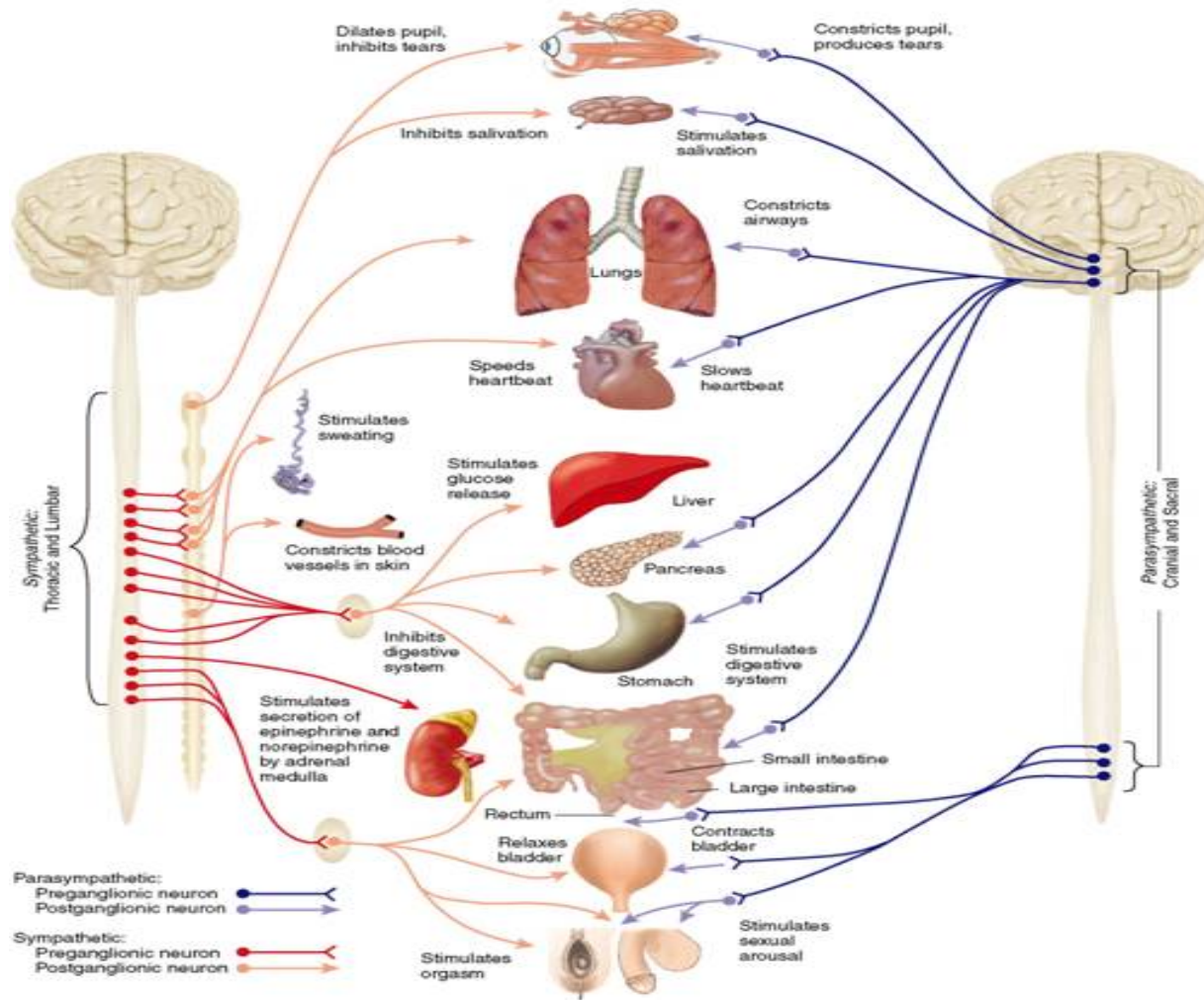
# 周围神经系统

- (1) 脊神经:与脊髓相连, 主要分布于躯干和四肢**
- (2) 脑神经:与脑相连, 主要分布于头面部**
- (3) 内脏神经: 与脊髓和脑相连, 主要分布于内脏、心脏和腺体**

# 周围神经系统



# 周围神经系统





# 脑功能的各种学说

## 一、定位说

脑功能的定位说（开始于加尔和斯柏兹姆）提出的颅相说。加尔检查了颅骨的外部特征，并将这些特征与行为的某些方面联系起来。

颅骨突出表示下面的皮层发育完好，有很好的能力；而颅骨凹陷表示下面的皮层发育不足，能力下降。

加尔进行了上千次的观察；提出了27种重要的官能 (faculties)，如聪明、探究精神、忠实、竞争性、自爱、好色等。

每种官能都有对应的颅骨特征和位置(下图)。

# 脑功能的各种学说

## 二、整体说

在定位说风行的时候，另一些学者提出了脑功能的整体说(wholistic theory)。

19世纪中叶，弗罗伦斯用鸡和鸽子等动物进行了一系列实验。

20世纪中叶，整体说重新引起人们的注意。最著名的代表人物是拉什利。

20世纪初，拉什利采取脑毁损技术用白鼠进行了一系列走迷宫的实验。结果发现，在大脑损伤之后，动物习惯形成出现很大障碍，这种障碍与脑损伤的部位无关，而与损伤面积的大小有密切关系。

# 脑功能的各种学说

## 三、机能系统学说

第二次世界大战期间，鲁利亚及其同事们对因战争而造成大脑损伤的病人，进行了机能恢复的工作。

根据大量的临床观察和对病人的训练，鲁利亚批评了关于大脑机能狭隘定位的错误理论，指出传统的理论把人的心理活动分析为某些分割的机能，并且把这些机能与大脑某一严格限定的部位联系起来。

鲁利亚从脑损伤的病人身上看到，脑的一定部位的损伤，往往不是导致某一孤立的心理机能的丧失，而是引起某种综合症，即引起一系列过程的障碍。可见，某种心理机能的障碍，除受脑的损伤部位的直接影响外，还受其他脑区的影响。

# 脑功能的各种学说

## 四、模块说

模块说(module theory)是20世纪80年代中期在认知科学和认知神经科学中出现的一种重要理论。

这种学说认为，人脑在结构和功能上是由高度专门化并相对独立的模块组成的。这些模块复杂而巧妙的结合，是实现复杂而精细的认知功能的基础。

认知神经科学的许多新的研究成果，都支持了模块学说。

# 课程报告主题

- 字数10000~15000之间，内容应包括现有相关论点与未解决议题的论述，有五篇以上的参考文献或资料。
  1. 神经元的**信息处理**
  2. 突触的**可塑性**
  3. 心智**模型**
  4. 神经网络**模型**
  5. 知觉**表达**

# 课程报告主题

6. 学习的神经机制
7. 记忆的神经机制
8. 语言文字与大脑的关系
9. 思维
10. 意识
11. 智能系统
12. 社会认知