

神经系统的微细结构和传递功能(一)

翟 森 鲁 柱

(北京 59176 部队) (上海第二军医大学)

革命导师恩格斯科学地指出：“神经系统在发展到一定程度时(由于蠕虫的头节向后延伸)，便占有整个身体，并且按照自己的需要来组成整个身体。”多细胞生物在亿万年的进化过程中，为着适应和改造自然界，逐步发生和发展了神经系统。神经系统分为中枢神经系统和周围神经系统两部分，前者包括脑和脊髓，后者包括躯体神经和内脏神经两部分，内脏神经的传出纤维，又称为植物性神经。

对于神经系统结构与功能的研究，早在 18 世纪就已开始。近 30 年来，已经飞跃到了新水平。本文以中枢神经系统为重点，略论其微细结构和功能的进展概况。

神经系统主要由神经元和神经胶质细胞构成，神经元是神经系统的基本结构和功能单位，具有感受刺激和传导兴奋的功能。神经胶质细胞是对神经元起保护、支持和营养作用的单位。此外，脑膜、血管也是完成神经系统功能不可缺少的组成部分。

一、神 经 元

神经元是由细胞体和突起两部分组成的，神经元的突起部分又根据其功能不同而区分为两种：第一种是接受从另一神经元传来的冲动并传向细胞体的称为树突；第二种是把神经冲动从细胞体传向外周的突起称为轴突。神经系统的兴奋传递功能是通过神经元之间的突触联系、严密分工协作完成的。

1. 神经元的形态和数量

神经元的形态多种多样，但它们具有一个共同特征，即每个神经元都从细胞体上发出突起，根据突起的数目分为单极、双极和多极神经元。中枢神经系统和植物性神经节中绝大多数是多极神经元。多极神经元的突起从几个到十几个，其中一个为轴突，其余是树突。树突的长度从几个微米到几个毫米，轴突的长度可以从几微米到 1 米左右。轴突纤维可分为有髓纤维和无髓纤维，有髓纤维即轴突离开细胞体以后，包围一层髓鞘，它的功能与神经冲动的跳跃传导有关，有防止神经冲动传递时相互干扰的作用。髓鞘每隔一定距离

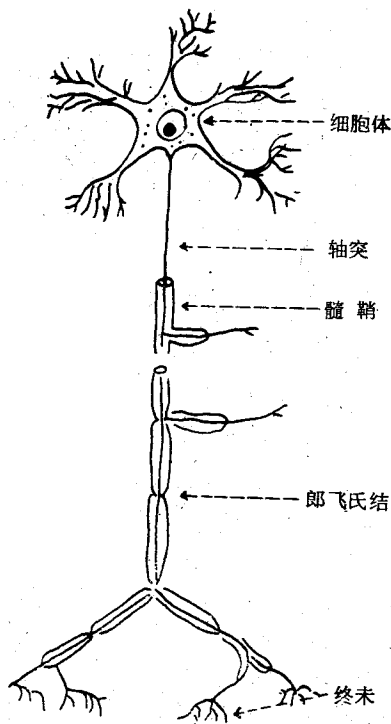


图 1 神经元

即中断，这部位称郎飞氏结。周围神经系统中髓鞘的外面包一层神经膜，是由雪旺细胞构成的。神经元的微细结构如图 2。

大脑皮质中有多少神经元？从 19 世纪末叶就已经着手研究，常用的方法有脑组织切片法、测定 DNA 方法和生物化学方法。新的资料提出，人的大脑皮质神经元总数在 100 亿以上，一般认为是 140 亿^[1]。对神经元在脑组织中占有的表面积也进行了研究，其中细胞体表面积为 25,000 [微米]²，而树突的表面积为 76,000 [微米]²，约占神经元总表面积的 80%。树突最长者为 1,000 微米，最多为 13 个。人脊髓个别大型的神经元占的总面积为 11,000—97,000 [微米]²，其中树突占神经元总面积的 80%。有的实验室测量

猫脑干网状结构大型神经元,其体积为 180 微米³,表面积为 80,000 微米²,这是由于突起多的缘故。这样大的表面积与接受神经冲动和物质代谢的关系极为密切。

2. 细胞体

在中枢神经系统中,细胞体主要集中于脑和脊髓的灰质;周围神经系统的细胞体主要位于植物性神经节和脊神经节。细胞体的直径约 20—100 微米,多数呈星芒状、椎体形和圆形等。细胞核比较大,位于中

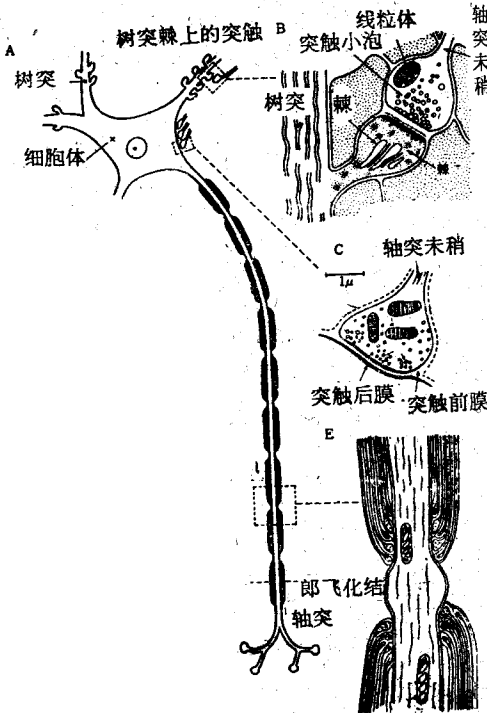


图 2 神经元的微细结构

央。细胞质中的微细结构,除线粒体、高尔基氏体和内质网外,还有细纤维丝、细纤维管、蛋白质、核酸、酶等物质^[2]。细胞体的主要功能是进行合成代谢,它以能量输送方式或扩散方式从细胞外液向细胞内摄取葡萄糖、氨基酸、无机离子等,以它们做原料和能源合成神经传递介质和酶类,并将合成的传递介质和酶在高尔基氏体进行浓缩,成为有一定形态的分泌颗粒,尔后由轴突运向神经末梢^[3]。

3. 轴突

高等动物的神经系统,除特殊无轴突和短轴突的神经元外,多数神经元的轴突都很长,脊髓运动神经元的轴突最长。电子显微镜下可以看到在轴突的起始部和郎氏结处有种小颗粒,与神经冲动的跳跃传递有关系。

轴突内有物质不断传递流动,称轴浆流,其作用是:(1)保持细胞体和轴突末端长距离的功能联系;

(2)输送神经传递介质以及介质的合成酶与分解酶;(3)输送其它物质。轴浆流的方向有向心性轴浆流(如狂犬病病毒、脊髓前角灰质炎病毒及其它嗜神经毒等)和离心性轴浆流(如细胞质内合成的神经传递介质及它们的合成酶和分解酶等)。轴浆流的速度分快、中、慢三种^[4],快速流动的多为低分子量的物质,如神经传递介质等;慢速流动的多为高分子可溶性蛋白质。用电子显微镜研究轴浆流的机制,发现在轴突中有种直径 250 埃左右的中空微小管,它是由 13 个亚基,即 13 个直径 50—80 埃的小管互相纵行结合而成的四级结构蛋白质,每个亚基又由直径 30—40 埃的球状蛋白质以静电键结合而成。微小管是在细胞有丝分裂的纺锤体阶段形成的^[5]。一般认为,神经传递介质以及它们的合成酶和分解酶,都呈颗粒状态在轴突内流动,流动的机制是颗粒上的齿状结构和微小管上的齿状结构相互嵌合滑动的结果^[6],如图 3 所示。微小管还有一个重要

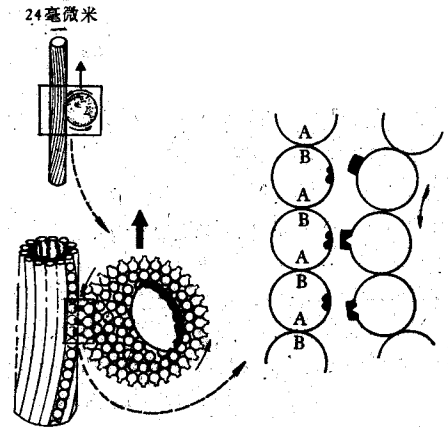


图 3 微小管和轴浆流的关系

功能是做为神经元的“骨骼系统”维持神经元的形态。此外,微小管中还有一种类似肌凝蛋白的收缩成分。

4. 神经末端

轴突末端分成许多小分枝,末端膨大呈球形、小杯形,构成了一个神经元的轴突末端突触小体并和另一个神经元的细胞体或树突相接触,形成细胞体和轴树突触,此外还有轴轴突触、树轴突触、树胞体突触、树树突触等形式。以最常见的轴树、轴胞体突触为例,相接处有 200 埃的间隙叫做突触间隙,突触小体靠近突触间隙的膜叫突触前膜,靠近另一细胞体或树突的膜叫突触后膜,突触前膜和后膜的厚度约为 50—60 埃。突触小体内有线粒体、细纤维管、细纤维丝和很多直径约 300—600 埃的突触小泡,在靠近突触前膜部位尤其密集,其中含有神经传递介质。

神经兴奋的传递过程,在少数无脊椎动物属于电讯号传递^[7],当动作电位沿轴突传递到末端时,促使突触小体释放传递介质进入突触间隙,并作用于突触后

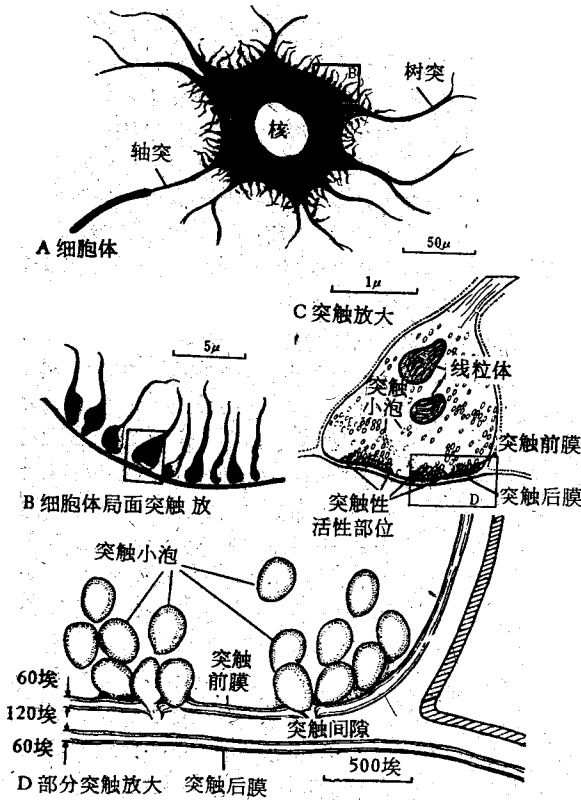


图4 突触的微细结构

膜的受体,使相接的神经元或靶细胞发生兴奋或抑制。高等动物的中枢神经系统主要是化学突触传递,大脑皮质的突触有两种储存传递介质的微细结构,一种是含乙酰胆碱及有关酶的突触小泡;另一种是含儿茶酚

胺等的实心突触小泡,这些小泡除储存传递介质以外,尚能利用葡萄糖,产生 ATP,合成门冬氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺,和 γ -氨基丁酸等,突触小泡的膜有摄入 K^+ 、排出 Na^+ 的功能,有催化 cAMP 合成的环化酶。

5. 髓鞘

早在 19 世纪初就有人描述了髓鞘的形态,五十年代后随着电子显微镜的发展,已经弄清了髓鞘的形成过程。明确了中枢神经系统轴突的髓鞘由少突胶质细胞构成。周围神经系统的髓鞘由雪旺细胞构成。髓鞘中 25% 是蛋白质、75% 为脂类,各种脂类的比例为胆固醇:糖脂:磷脂:缩醛磷脂 = 4:2:3:1^[4]。髓鞘本身的能量供给,主要是己糖旁路代谢,也不排除糖酵解的可能性。

6. 树突

树突占神经元体积的 40%, 占神经元表面积的 80% 以上,其功能主要为接受相接神经元的冲动。小脑浦倾野氏细胞和大脑皮质锥体细胞的树突形态如图 5。

二、神经胶质细胞

1836 年在显微镜下研究神经元结构时发现,1858 年定名为神经胶质细胞。1911 年明确肯定了中枢神经系统中比神经元为数更多的起支持营养作用的神经胶质细胞。

神经胶质细胞有大、小两种,大胶质细胞起源于神经板,又分为星状胶质细胞和少突胶质细胞,这两型尚可进一步分成两种,如图 6 所示。

在立体显微镜下牵拉神经元,发现一个神经元表面附有 7—8 个神经胶质细胞,毛细血管周围也充满着神经胶质细胞,其中 70—90% 是少突胶质细胞,其主

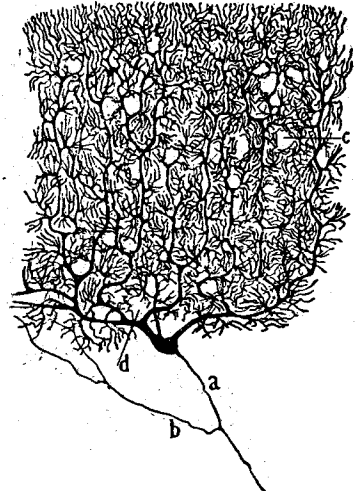
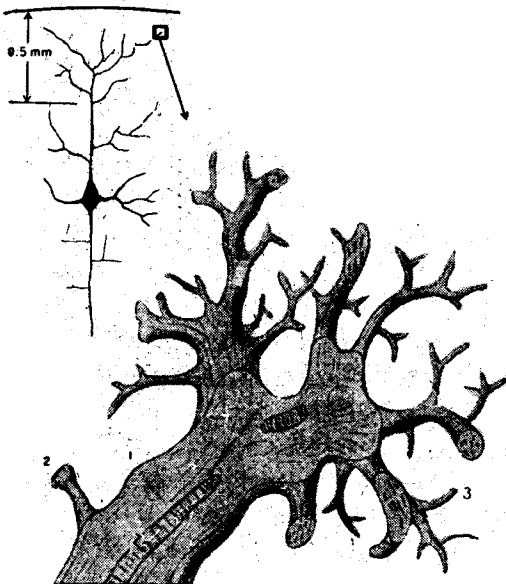


图5 树突

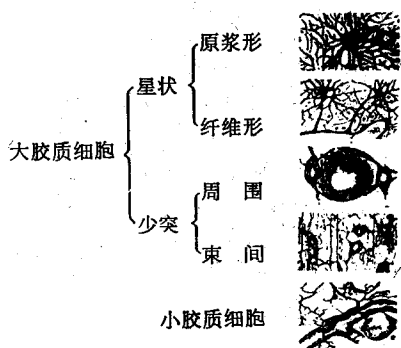


图6 神经胶质细胞的分类

要功能是在中枢神经系统形成髓鞘；10—30%是星状胶质细胞，它和血脑屏障的形成有关；小胶质细胞分布广泛，有吞噬异物和吸收疾病代谢产物的作用。神经胶质细胞还有一些功能，如给神经元提供代谢原料、调节神经元周围的生物化学环境，在神经元和血管之间形成间隙起支持缓冲作用和固定毛细血管的作用，此外，有人认为它与蓄积记忆以及神经冲动传递过程中的绝缘作用有关。

三、血脑屏障

中枢神经系统是具有复杂结构与功能的高度发达的系统。为使其发挥正常的功能，血脑屏障起着重要的作用，它是保障脑内代谢物质畅行输送并避免异物进入脑内的重要关卡。早在1885年就有人发现，把苯胺类物质静脉注射后，除脑组织外全身都有分布，后来用染料做实验也得到同样结果。从而考虑到中枢神经系统可能有一种影响物质通过的屏障物。后来用新生儿及死亡动物实验，都没有这种屏障，说明屏障物是在诞生以后逐步形成的，并于30年代定名为血脑屏障。

关于血脑屏障的形成，综合各方面的研究认为是：当小动脉进入脑实质，经毛细血管动脉端和毛细血管静脉端、再经小静脉离开脑实质这一过程中，由毛细血管内皮细胞、软脑膜和神经胶质细胞之间一种特殊的结构功能关系所造成的（见图7）。进入脑的小动脉，穿过硬脑膜和蛛网膜到达蛛网膜下腔，在脑脊液中沿着软脑膜的外表面行走。在软脑膜下，脑的表面又有一层密集分布的神经胶质细胞，主要是星状胶质细胞，这些神经胶质细胞的突起互相交织成网状，称为神经胶质细胞膜。当血管进入脑实质时，软脑膜和神经胶质细胞膜则包围

血管成鞘状随同血管进入脑实质，这两层膜就构成了鞘壁，在血管周围形成一个和脑脊液相交通的腔叫血管周围腔。腔的直径大约在400微米以上，腔中充满脑脊液。至于在脑实质深部的毛细血管是否存在同样的血管周围腔，则有两种见解：第一种意见认为，血管周围腔不但一直延续到深部脑实质毛细血管周围，而且连续到神经元的周围形成神经元周围腔（见图8）。持这种意见的人认为，构成血脑屏障的物质基础是血管和神经元之间的软脑膜和神经胶质细胞膜，使脑脊液中的物质不能随机扩散到达神经元。另一种意见认为，当脑实质中毛细血管的细度达到100微米以下时，构成毛细血管周围腔外壁的软脑膜就急速地和毛细血管壁靠紧，从而血管周围腔迅速变小而消失。这时，腔的末端成漏斗形，称为软脑膜漏斗或称终末轮，于是脑脊液也达到了尽头。此后，毛细血管的基底膜就直接和神经胶质细胞层接触。持这种意见的人认为，在深部脑实质构成血脑屏障的物质基础只有神经胶质细胞一层。然而，不论根据哪种见解来考虑血脑屏障，都可以归纳出以下两点：

其一，从微细结构而论，可把屏障分为三种。（1）血液-脑脊液屏障。脑脊液中走行的血管壁是屏障的物质基础。（2）脑-脑脊液屏障。软脑膜和神经胶质细胞膜是这一屏障的物质基础。（3）血-脑屏障。根据第一种意见，软脑膜、神经胶质细胞膜和毛细血管内皮细胞是屏障的物质基础；根据第二种意见，在漏斗以下，神经胶质细胞膜和毛细血管内皮细胞是屏障的物质基础。

其二，从功能方面看，血脑屏障的重要性在于保障

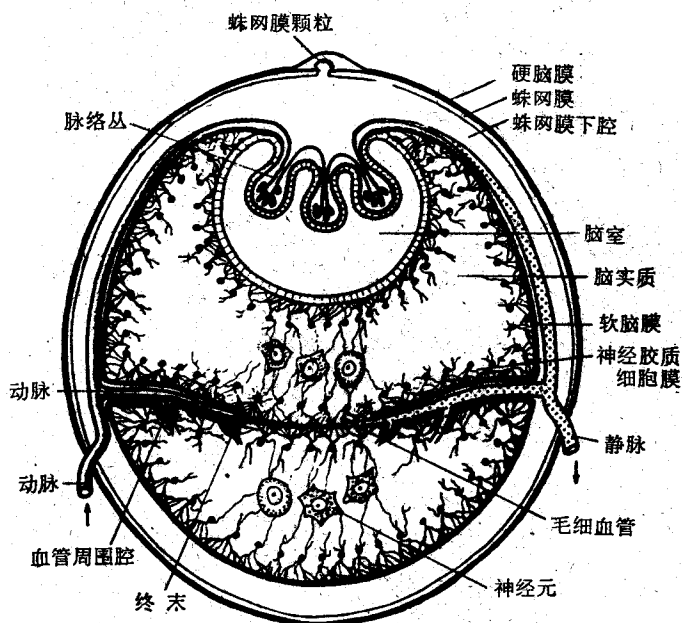


图7 脑血管、软脑膜、神经胶质细胞的关系

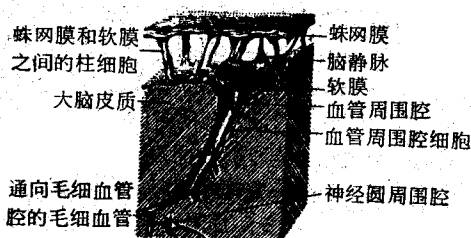


图8 血管周围腔和神经元周围腔

血液和脑组织之间正常代谢物质的交换,避免异物进入脑组织,从而维持脑的生理生化功能。

到目前为止,虽然已对血脑屏障的结构和功能积累了大量知识,但是关于结构和功能的相互关系尚未彻底弄清。根据目前的知识仅仅可以说,不论毛细血管壁或是神经胶质细胞都只是结构的基础,只提供一个舞台,真正的血脑屏障是分子水平上的复杂功能在这一舞台上活动的结果。

血脑屏障对物资通过的选择性分三种^[9]: (1)自由通过的物质。正常代谢物质像 O_2 、 CO_2 、葡萄糖等等; (2)容易通过的物质。像 CO 、脂溶性物质、乙醇等; (3)

不能通过的物质。像不能透过膜的高分子物质;很多药物以及神经传递介质如去甲肾上腺素、多巴胺、5-羟色胺, γ -氨基丁酸、谷氨酸等都不能通过血脑屏障。但它们的前身,如5-羟色氨酸、谷氨酰胺等则可通过^[10]。

主要参考文献

- [1] 高木博司:《化学と生物》, 12, 148, 1974。
- [2] Orten, J. M. et al.: Biochemistry, p. 10, 1974, Eighth Edition, The C. V. Mosby Company.
- [3] 菅野富夫:《神经研究の进步》, 18, 345, 1974。
- [4] Karlsson, J. O. et al.: J. Neurochem., 18, 2209, 1971。
- [5] Erickson, H. P.: J. Cell. Biol., 60, 153, 1974。
- [6] 内园耕二:《神经研究の进步》, 18, 322, 1974。
- [7] Hubard, J. I.: Physiol. Rev., 53, 674, 1973。
- [8] Norton, W. T.: Ann. N. Y. Acad. Sci., 122, 77, 1965。
- [9] Shade, J. D. et al.: Basic Neurology., 2nd, p. 78, 1973, Amsterdam Elsevier.
- [10] 甲斐睦兴:《最新医学》, 28, 165, 1973。

(待续)

(上接第39页)

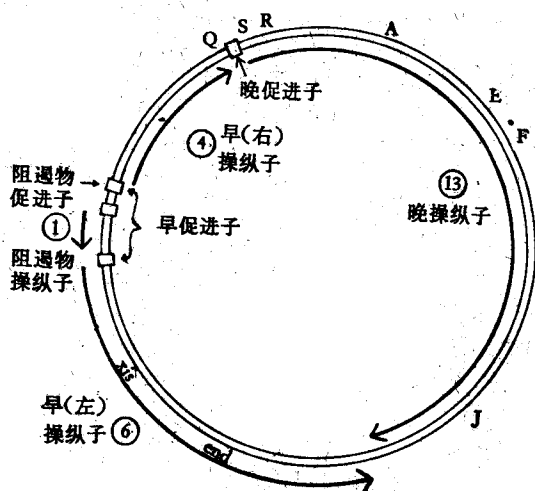


图18 λ 生活周期中基因表达的时程
图内数字为各操纵子表达所需时间

因)是编码晚蛋白的,其中大多数是编码 λ 头部和尾部的组份。所有这些晚基因都属于一个操纵子,在 S 基因之前开始,而在 J 基因之后结束。这个操纵子只有在早期基因 Q 产生的蛋白存在时才表现出功能。Q 的蛋白质产物类似于 σ 因子,为读出晚期促进子所必需。

Q 基因位于距离其促进子 4 分钟的转录时间的地方。因此, Q 的蛋白质只能在感染后 5 分钟才开始出现,感染 10 分钟之后才有足够的 Q 产物来进行晚期 mRNA 的转录。所有的晚基因凑成一个操纵子也进一步控制住了 λ 的生活周期。例如,主要的头部蛋白的基因跟尾部蛋白基因相距约 10,000 碱基对,这就意味着头部装成之后 5 分钟才开始最后的尾部装配。

(待续)