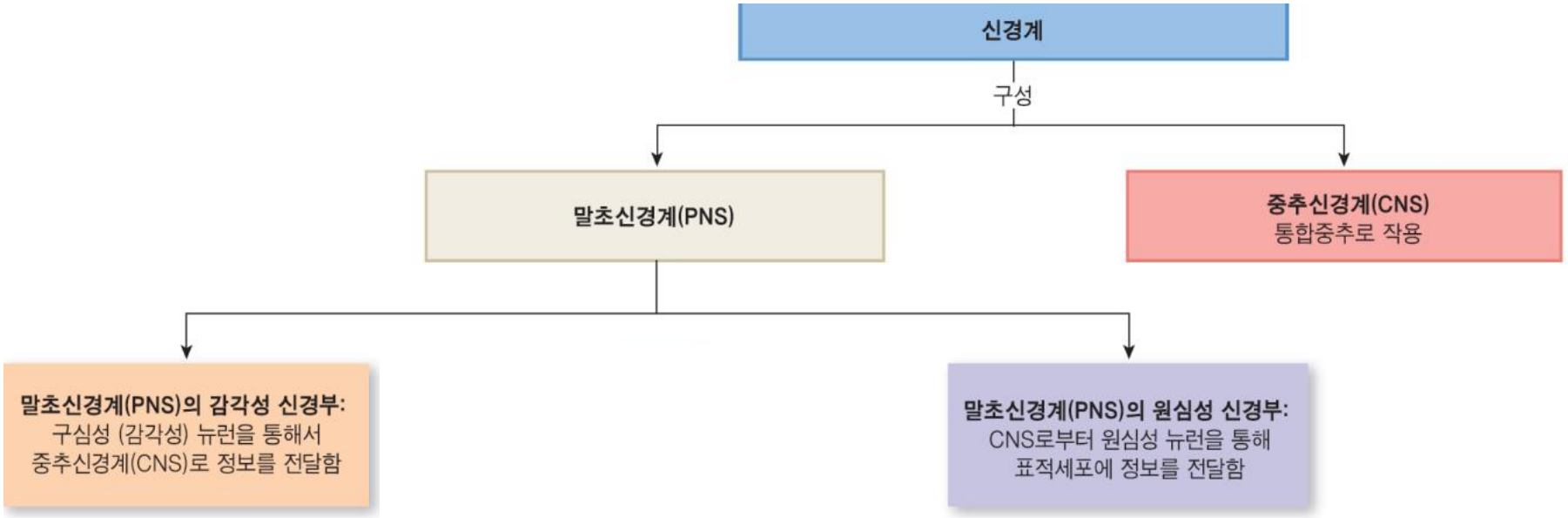
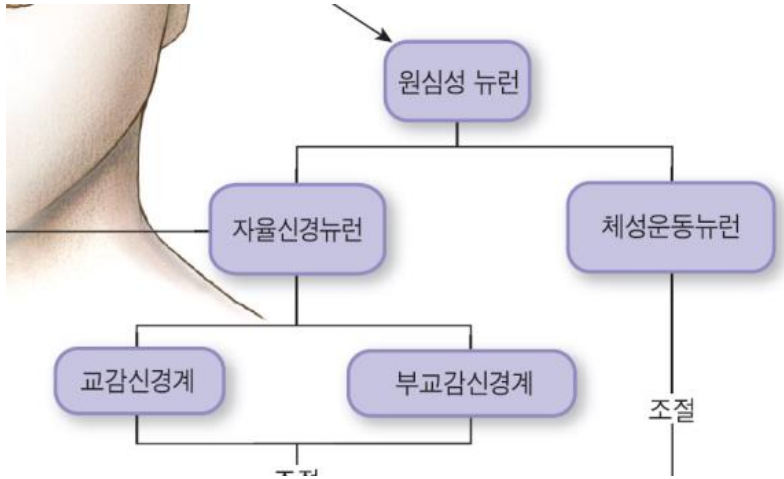
8장 뉴런: 세포와 네트워크의 특성

- 신경계의 구성
- 신경계의 세포
- 뉴런에서의 전기신호
- 신경계에서 세포 간의 신호전달
- 신경 정보전달의 통합

신경계의 구성



- 신경계: 중추신경계(뇌+척수) + 말초신경계 (감각성 뉴런+원심성 뉴런)
- 자극 → 자극감지 → 신호 입력 → 통합중추 → 출력 신호 → 표적-반응



뉴런은 전기신호들을 전달한다

신경계의 세포

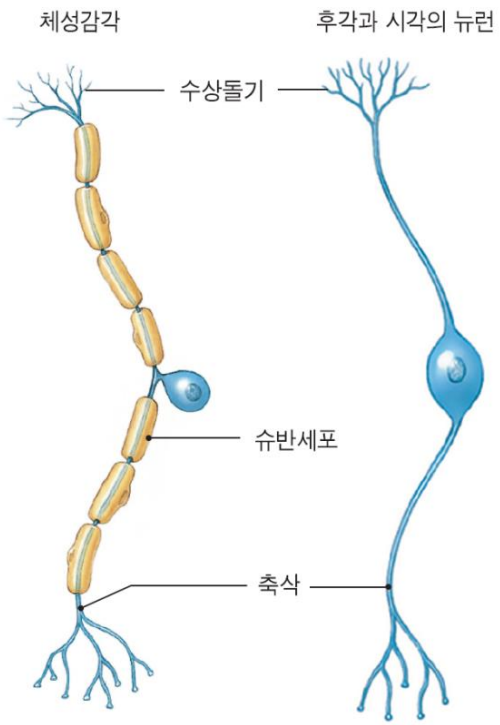
- 뉴런: 신경계의 기본적인 신호전달 단위
- 신경교세포: 신경조직을 지탱하는 세포

- 뉴런: 수상돌기(들어오는 신호를 받음)와 축삭(내보내는 정보를 전달함)으로 이루어짐
- 수상돌기와 축삭의 모양과 수, 길이는 다양
- 구조와 기능에 따라 분류

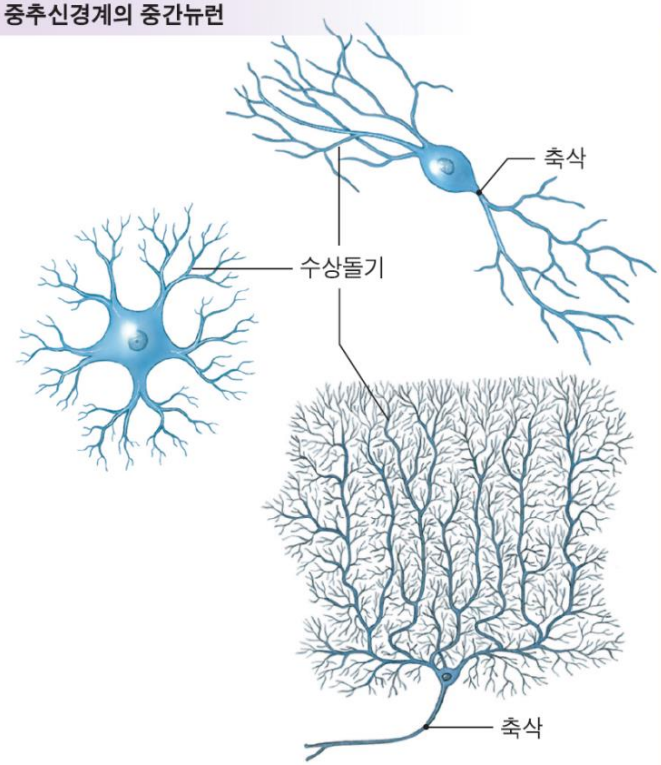
뉴런은 전기신호들을 전달한다

기능적 분류

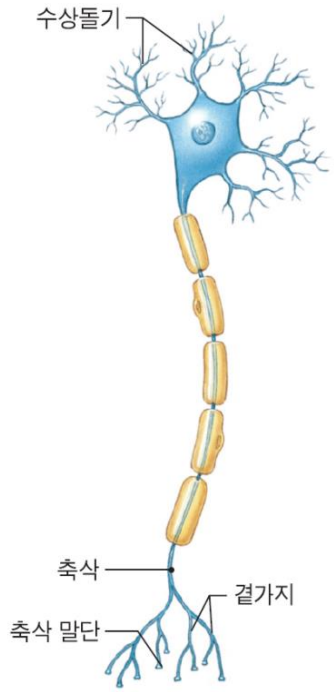
감각성 뉴런



중추신경계의 중간뉴런



원심성 뉴런



구조적 분류

거짓단극성 뉴런

(a) 거짓단극성 뉴런은 축삭이라 불리는 하나의 돌기를 가진다. 발생 과정 동안 수상돌기와 뉴런은 융합된다.

양극성 뉴런

(b) 양극성 뉴런은 상대적으로 중앙의 세포체로부터 뻗어나간 같은 수의 돌기를 가진다.

무극성 뉴런

(c) 중추신경계의 중간뉴런인 무극성 뉴런은 축삭이 없다.

다극성 뉴런

(d) 중추신경계의 중간뉴런에 속하는 다극성 뉴런은 많은 가지 모양으로 뻗어나가지만 긴 확장은 없다.

(e) 전형적인 다극성 원심 뉴런은 5~7개의 수상돌기를 가지며, 각각의 수상돌기는 4~6배로 뻗어나간다. 하나의 긴 축삭은 몇 배의 가지 모양으로 뻗어나갈 것이고 넓혀진 축삭 말단에 축삭이 종료된다.

뉴런은 전기신호들을 전달한다

- 신경세포체(cell body, cell soma): 뉴런의 조절중추
- 세포내 활동을 조절하는데 필요한 핵과 모든 기관이 있음

- 수상돌기(dendrite): 들어오는 정보를 받는 얇은 가지 형태로 뻗어 나간 돌기
- 뉴런의 표면적을 증가시켜 다른 뉴런과 상호작용을 함
- 정보를 받아 정보를 통합하는 부분으로 전달
- 외부 자극에 의해 크기와 모양이 변화

뉴런은 전기신호들을 전달한다

- 축삭(axon): 세포체에서 뻗어 나오는 돌기
- 뉴런의 정보를 통합하는 중추에서 축삭 말단까지 전기 신호를 전달
- 화학적 조절 물질을 분비, 전기 신호 전달
- 길이가 매우 다양하며 곁가지를 형성
- 단백질은 조면소포체에서 합성되어 축삭수송에 의해 운반

뉴런은 전기신호들을 전달한다

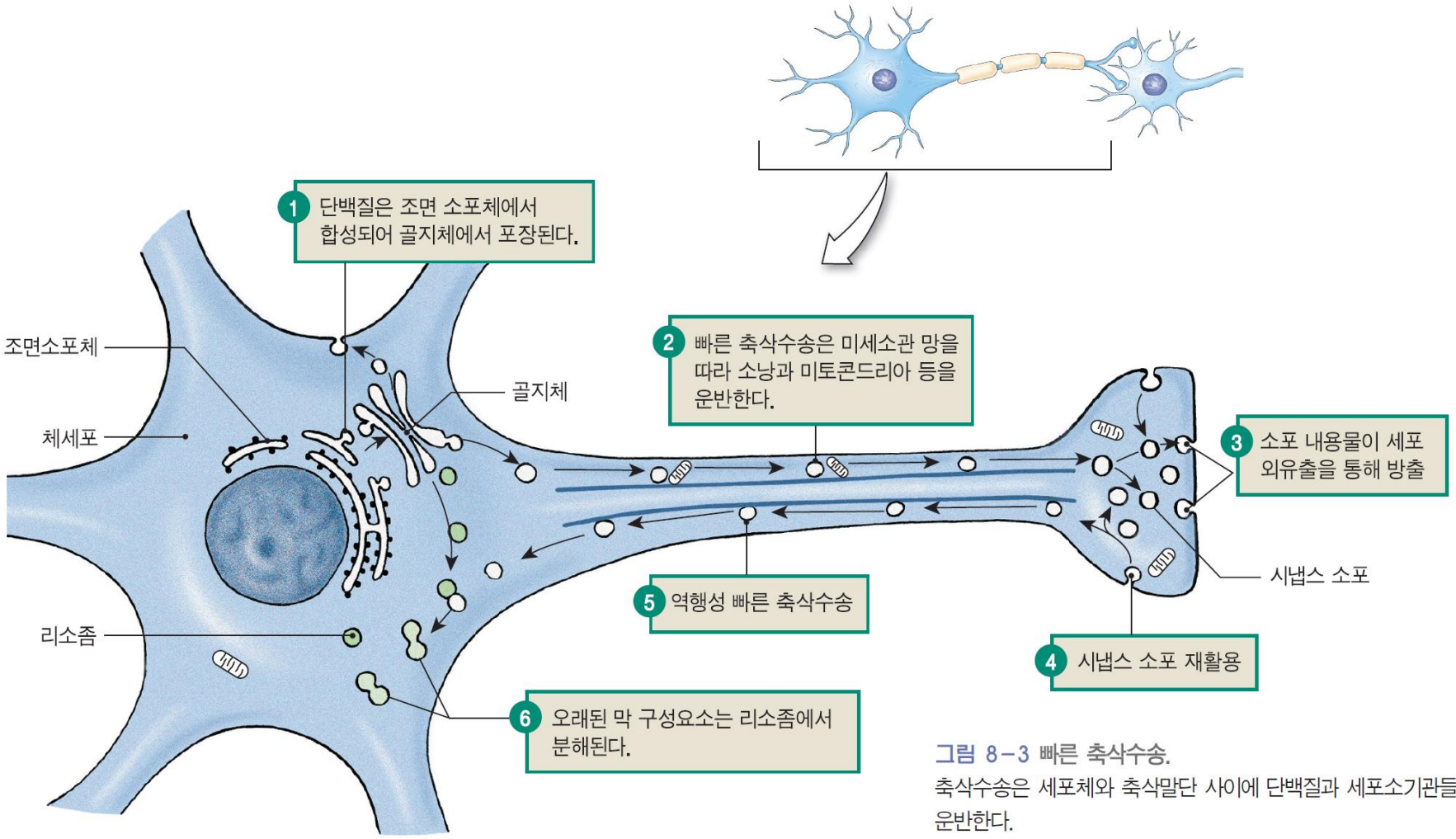
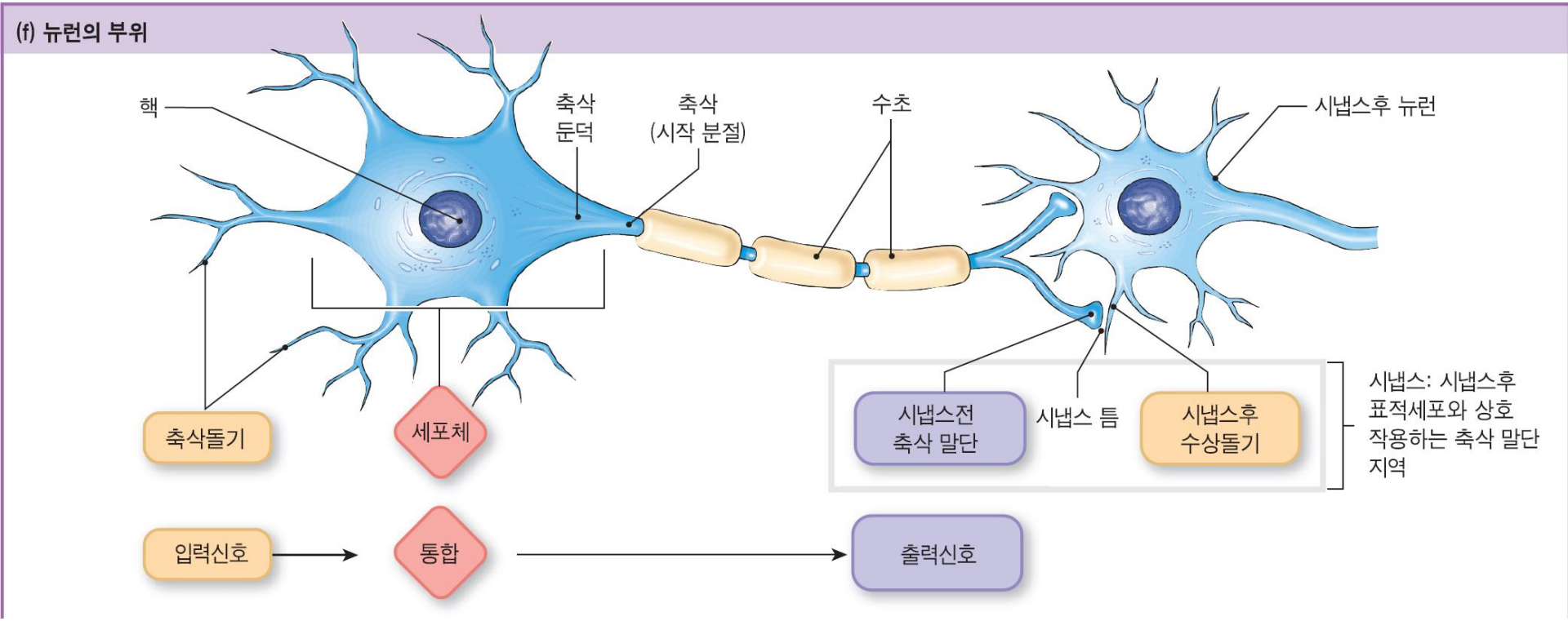


그림 8-3 빠른 축삭수송.
축삭수송은 세포체와 축삭말단 사이에 단백질과 세포소기관들을 운반한다.

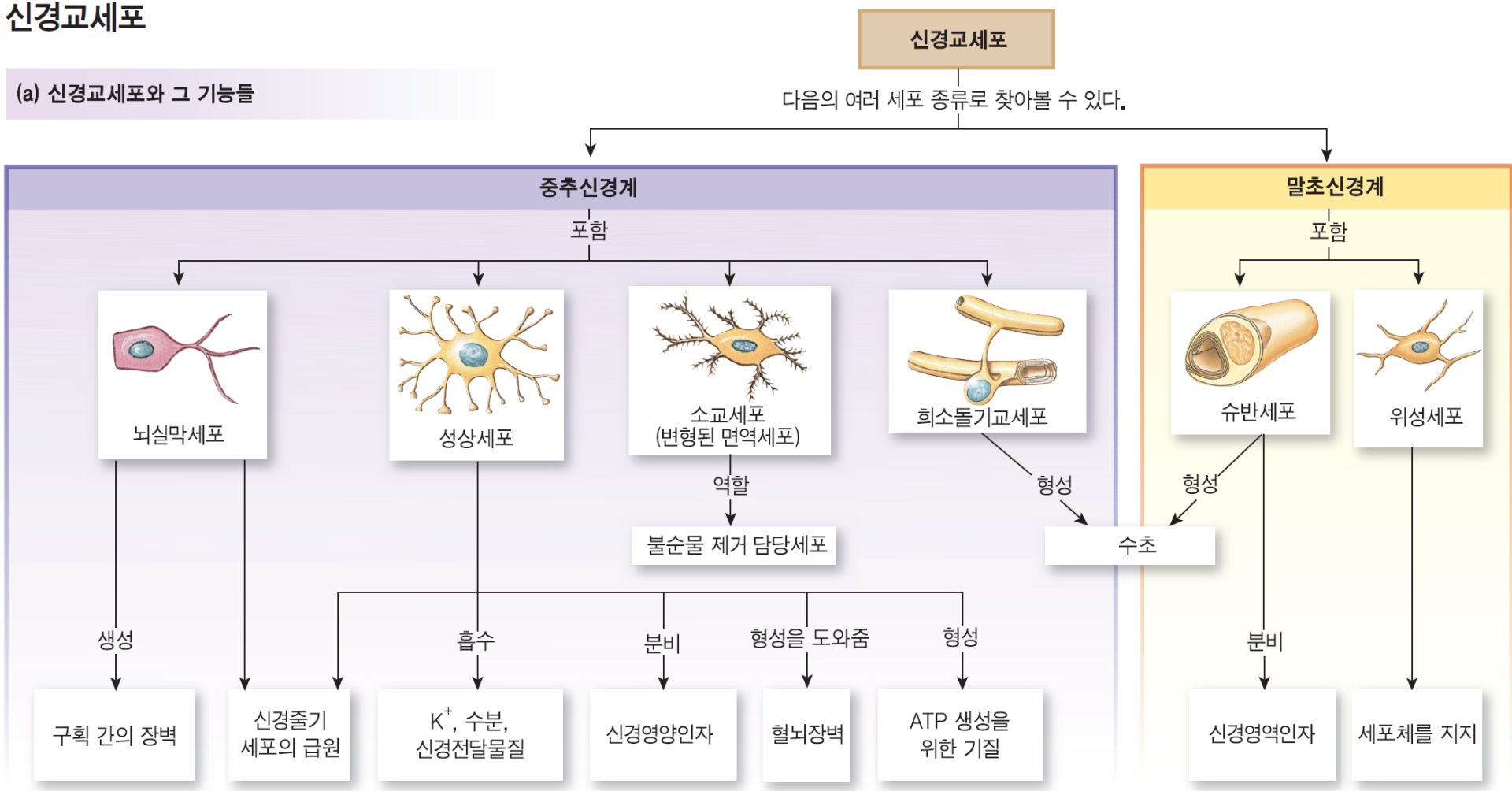
시냅스 형성은 화학적 신호에 의존한다



신경교세포는 뉴런들을 지지하는 역할을 한다

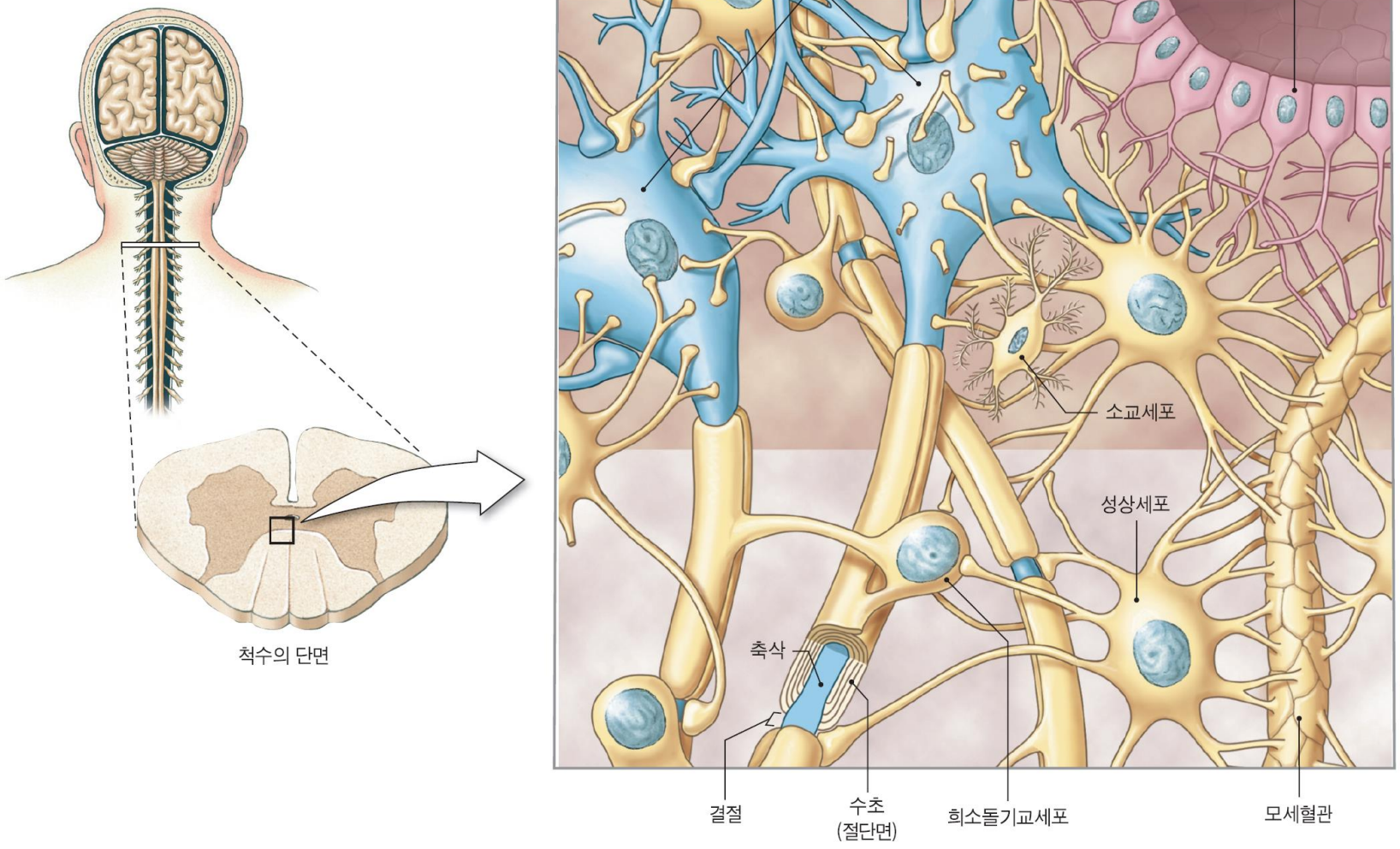
신경교세포

(a) 신경교세포와 그 기능들



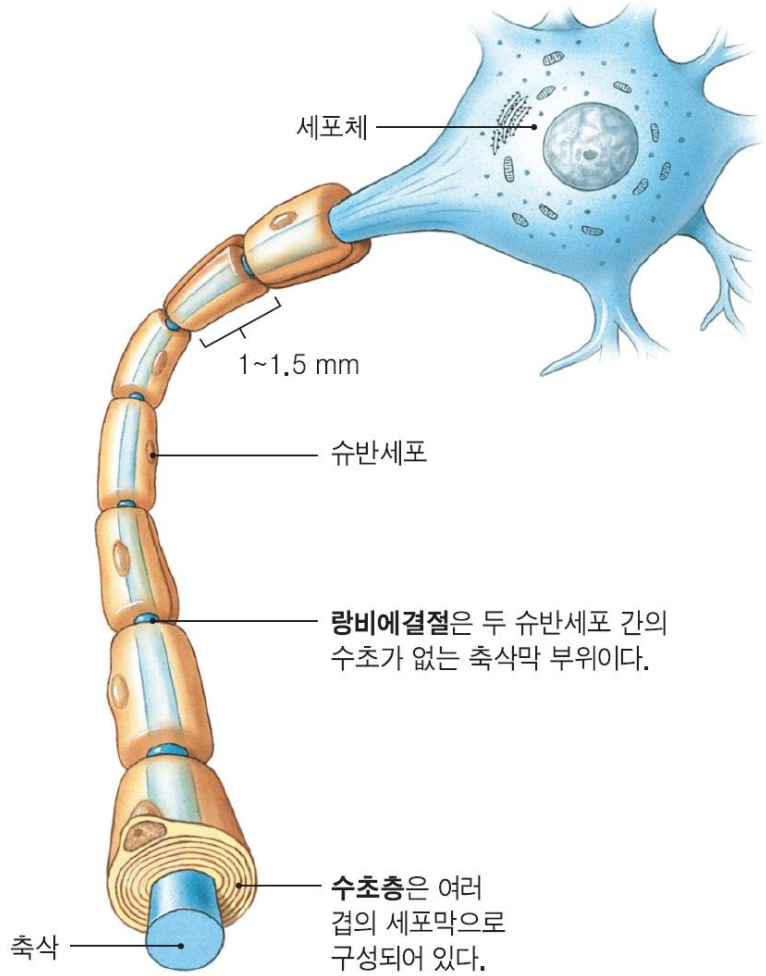
신경교세포는 뉴런들을 지지하는 역할을 한다

(b) 중추신경계의 신경교세포

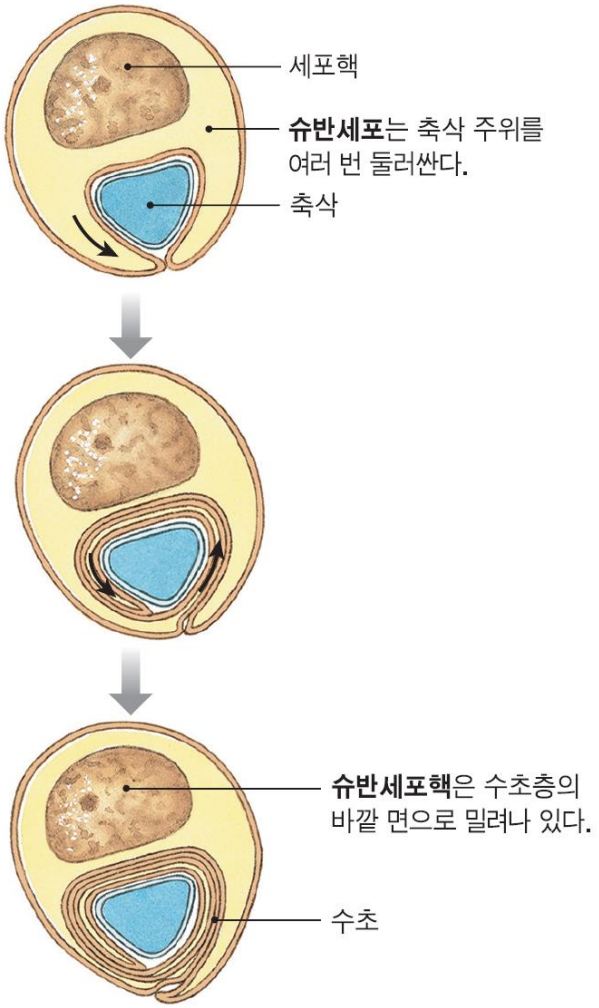


신경교세포는 뉴런들을 지지하는 역할을 한다

(c) 각각의 슈반세포는 축삭의 작은 한 분절 주위에 수초를 형성한다.



(d) 말초신경에서의 수초 형성



뉴런의 전기 신호

- 신경과 근육세포는 흥분성 조직
- 어떠한 자극에 대해 빠르게 전기신호를 전파

표 8-2 이온 농도와 평형전위

이 온	세포외액(mM)	세포내액(mM)	37℃에서의 E_{ion}(mV)
K^+	5 (정상 범위 3.5~5)	150	-90
Na^+	145 (정상 범위 135~145)	15	+60
Cl^-	108 (정상 범위 100~108)	10 (정상 범위 5~15)	-63
Ca^{2+}	1	0.0001	개념 점검 7번 문제 참조

- 세포막 안팎에 걸쳐 있는 이온들이 세포막 전위에 영향을 줌
- K^+의 투과성이 Ca^{2+}의 투과성보다 ↑ → 영향력 ↑

작동채널은 뉴런의 이온 투과도를 조절한다

- 세포막의 이온 채널을 열고 닫아서 이온 투과도 조절
- 세포막에 새 채널 삽입, 이온 채널 제거 → 느린 방법
- 네 가지 주요 선택적 이온채널: Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^- 채널

- 전도성: 이온채널을 통해 이온이 쉽게 통과하는 정도
- 어떤 채널은 대부분 시기에 열린 상태로 존재 (K^+ 누출 채널)
- 일반적으로는 특정 자극이 있을 때 열리거나 닫히는 관문이 존재

작동채널은 뉴런의 이온 투과도를 조절한다

- ① 기계적 작동 이온 채널: 감각성 뉴런, 압력이나 긴장 같은 물리적 자극이 있을 경우 열림
- ② 화학적 작동 이온 채널: 대부분의 뉴런, 세포 밖 신경전달물질, 신경조절물질, 세포내 신호물질 과 같은 다양한 리간드에 반응
- ③ 전압작동 이온채널: 세포막 전위의 변화에 반응

- 채널이 열리고 닫히는 속도는 각 채널마다 다름
- Na^+채널 빨리 열리고 K^+채널은 천천히 열림
- 탈분극에 의해 열리고, 재분극 때 닫힘

전류의 흐름은 옴의 법칙을 따른다

이온의 이동 방향: 이온의 전기화학적 기울기에 따라 결정

표 8-2 이온 농도와 평형전위

이 온	세포외액(mM)	세포내액(mM)	37℃에서의 E_{ion}(mV)
K^+	5 (정상 범위 3.5~5)	150	-90
Na^+	145 (정상 범위 135~145)	15	+60
Cl^-	108 (정상 범위 100~108)	10 (정상 범위 5~15)	-63
Ca^{2+}	1	0.0001	개념 점검 7번 문제 참조

- 고농도에서 저농도 방향으로 이동
- K^+: 안에서 밖으로
- Na^+, Cl^-, Ca^{2+}: 밖에서 안으로
- 이온의 이동은 세포를 과분극시키거나 탈분극 시키면서 전기 신호 형성

전류의 흐름은 옴의 법칙을 따른다

전압의 변화는 두 가지 형태의 전기 신호

표 8-3 차등전위와 활동전위의 비교

	차등전위	활동전위
신호의 형태	입력신호	재생성 전도신호
일어나는 장소	일반적으로 수상돌기나 세포체	축삭을 통한 유발 영역
관여하는 이온채널의 형태	기계적, 화학적 또는 전압작동채널	전압작동채널
관여하는 이온들	일반적으로 Na^+, K^+, Ca^{2+}	Na^+와 K^+
신호의 형태	탈분극성(Na^+의 경우) 또는 과분극성(Cl^-의 경우)	탈분극성
신호의 강도	초기 자극에 의존; 합해질 수 있다.	항상 같다(실무율); 합해질 수 없다.
신호를 유발하는 것	이온들이 채널을 통해 들어온다.	유발 영역에서 역치보다 높은 차등전위
특성	시작을 위해 최소 수준의 자극이 필요하지는 않다.	시작을 위해 역치 자극이 필요하다.
	같은 시간대에 근접해서 오는 신호는 합해진다.	불응기: 시간적으로 두 신호들이 너무 가까워서 합해질 수 없다.
	일련의 활동전위의 빈도가 초기 자극의 강도를 나타낸다.	

차등전위는 자극의 강도를 반영한다

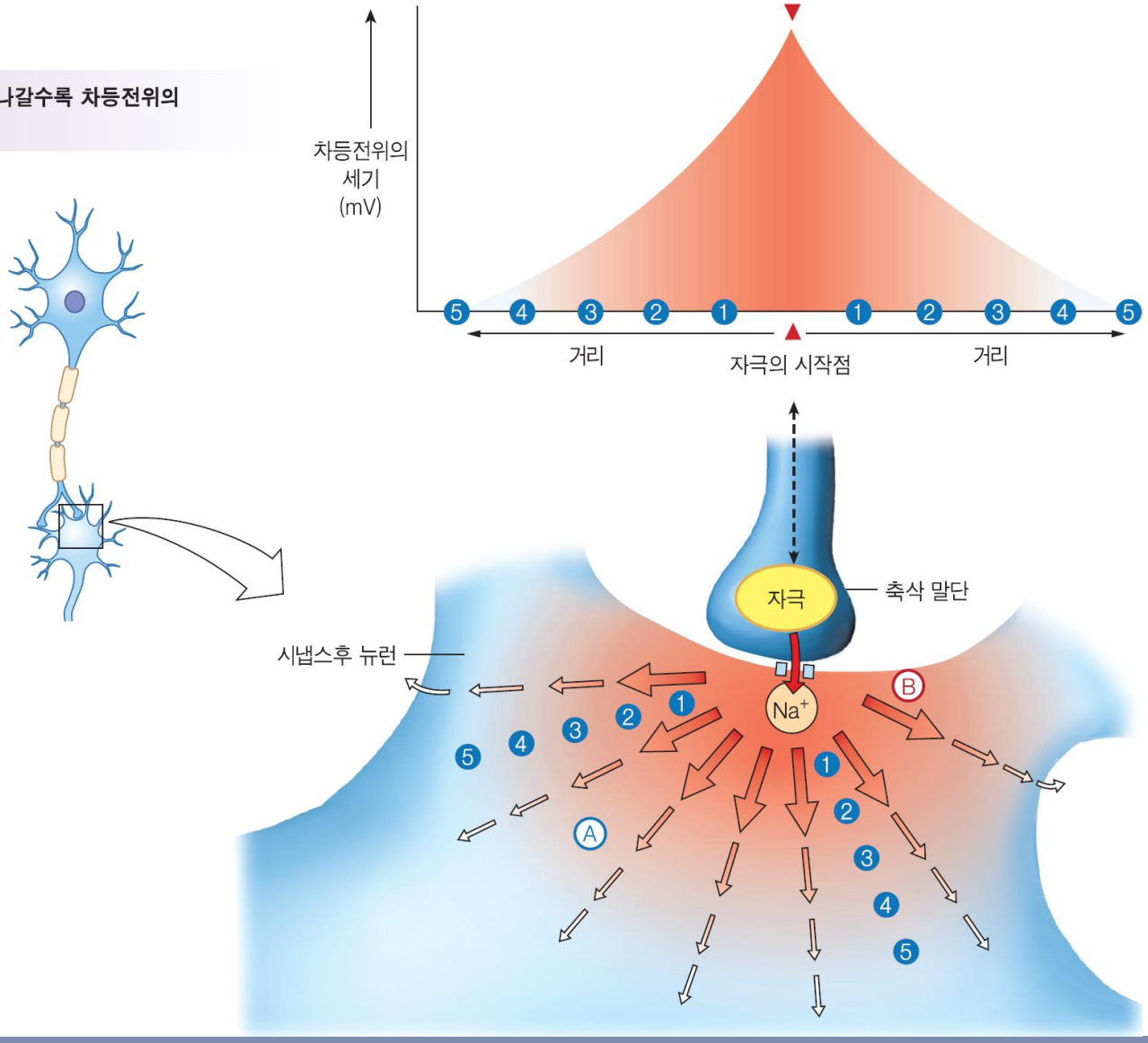
차등 전위

- 수상돌기나 세포체 또는 덜 빈번하지만 축삭 말단에서 일어나는 탈분극이거나 과분극
- 자극의 강도와 막전위 변화가 직접적으로 비례
- 중추신경계, 원심성 신경계: 다른 뉴런에서 온 화학적 신호가 화학적으로 조절되는 이온채널을 열어 이온이 뉴런속으로 들어가거나 나올 때 차등전위가 형성
- 열린 채널이 닫히면서 세포막을 통한 이온들의 통과가 죽어들 때도 생성

차등전위는 자극의 강도를 반영한다

차등전위

(a) 시작점에서부터 퍼져나갈수록 차등전위의 강도는 감소한다.



차등전위는 자극의 강도를 반영한다

시작점에서부터 퍼져 나갈수록 차등전위는 감소

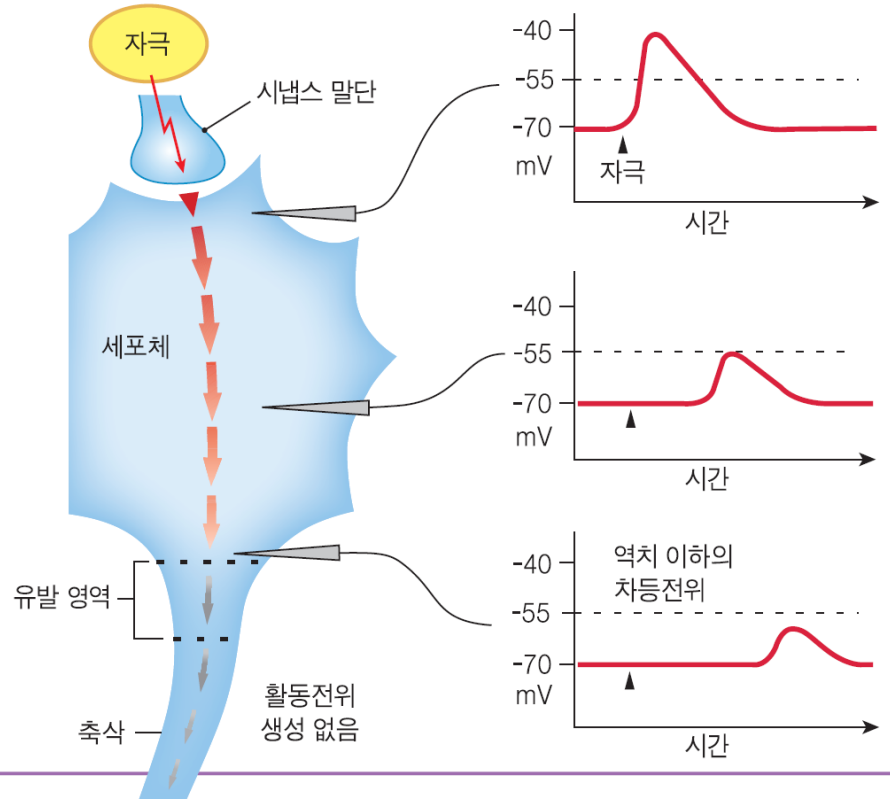
- 전류 누출: 뉴런 세포체의 세포막에는 세포외액으로 양전하가 나가도록 하는 누출 채널이 존재, 탈분극 파동이 세포질을 통해 이동할 때 양전하가 세포막을 거쳐 유실되어 신호의 강도를 감소
- 세포질 저항: 세포질은 전기 흐름에 대한 저항성을 있음

  → 세포 내 신호의 강도는 먼 거리를 이동하면서 감소

차등전위는 자극의 강도를 반영한다

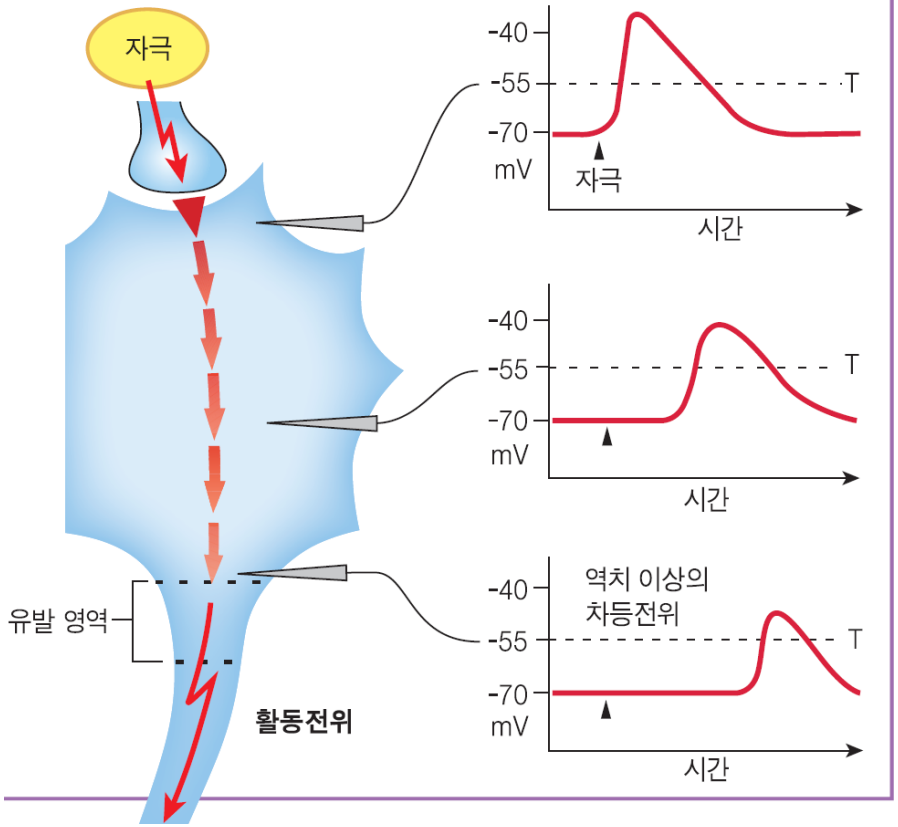
(b) 역치 이하의 차등전위

차등전위는 시작 부위에서 역치(T) 이상으로 시작되나 세포체를 이동하는 동안 세기가 줄어든다. 유발 영역에서 역치 이하가 돼서 활동전위를 일으키지 못한다.



(c) 역치 이상의 차등전위

세포체의 같은 부위에서의 좀더 강한 자극은 유발 영역에 도달할 때까지 역치 이상을 유지하는 차등전위를 생성하며 따라서 활동전위가 발생된다.



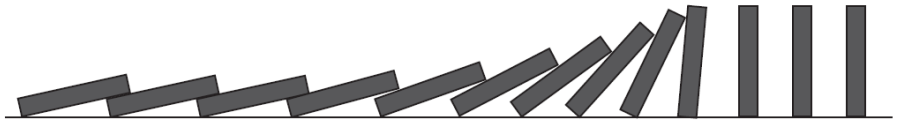
활동전위는 먼 거리까지 이동할 수 있다

- 활동전위: 일정한 강도를 가지고 뉴런의 유발영역에서부터 축삭 말단까지 이동하는 전기 신호
- 축삭을 따라 이동함에 따라 축삭의 전압작동 이온채널이 순간적으로 열림 → 추가적으로 세포에 유입되는 Na^+ 탈분극 → 활동전위는 감소하지 않음

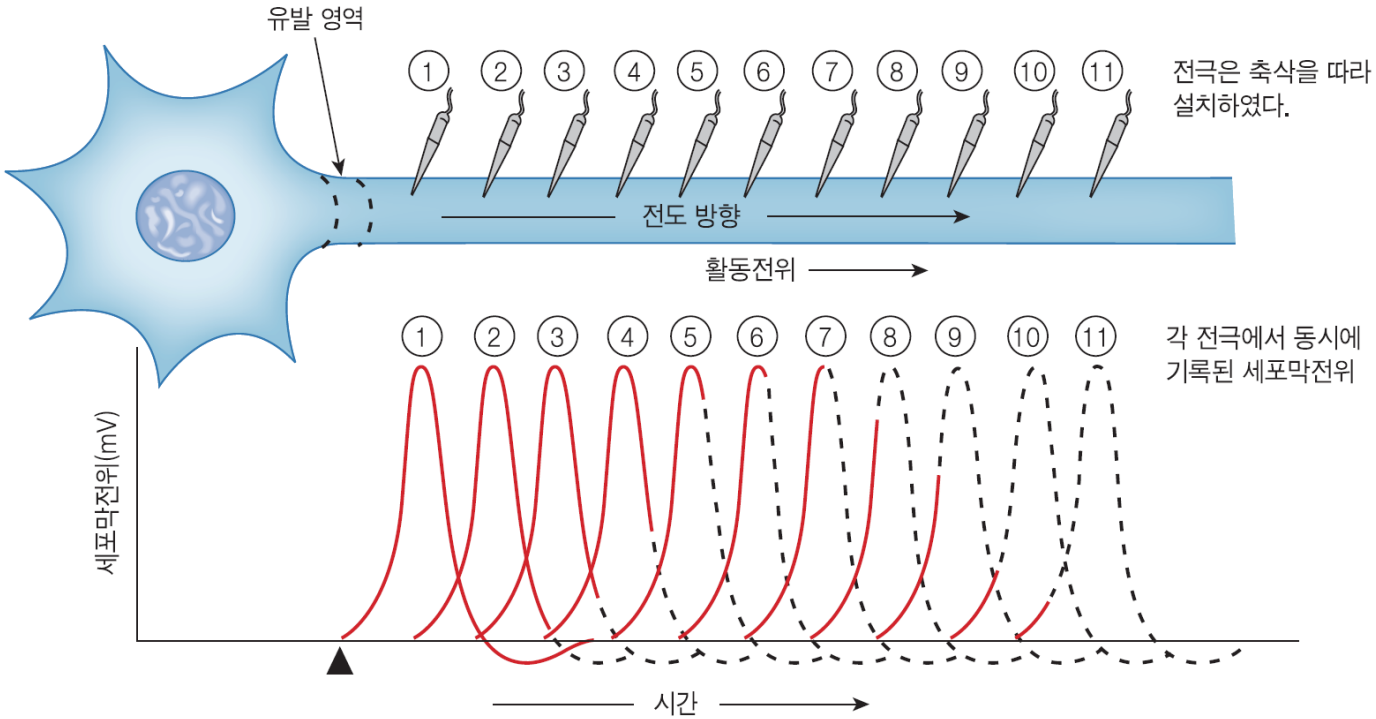
- 실무율(all-or-none): 자극이 역치에 도달하면 활동전위가 최대의 탈분극화를 일으키지만, 역치에 도달하지 않으면 전혀 발생하지 않음

활동전위는 먼 거리까지 이동할 수 있다

(a) 축삭을 따라 이동하는 활동전위의 전도는 일련의 쓰러지는 도미노를 따라 전달되는 에너지와 같다. 이 스냅샷에서 각 도미노는 각각 쓰러지는 단계가 다른 모습을 보이고 있다. 축삭에서 세포막의 각 부위는 활동전위의 서로 다른 단계에 해당한다고 볼 수 있다.

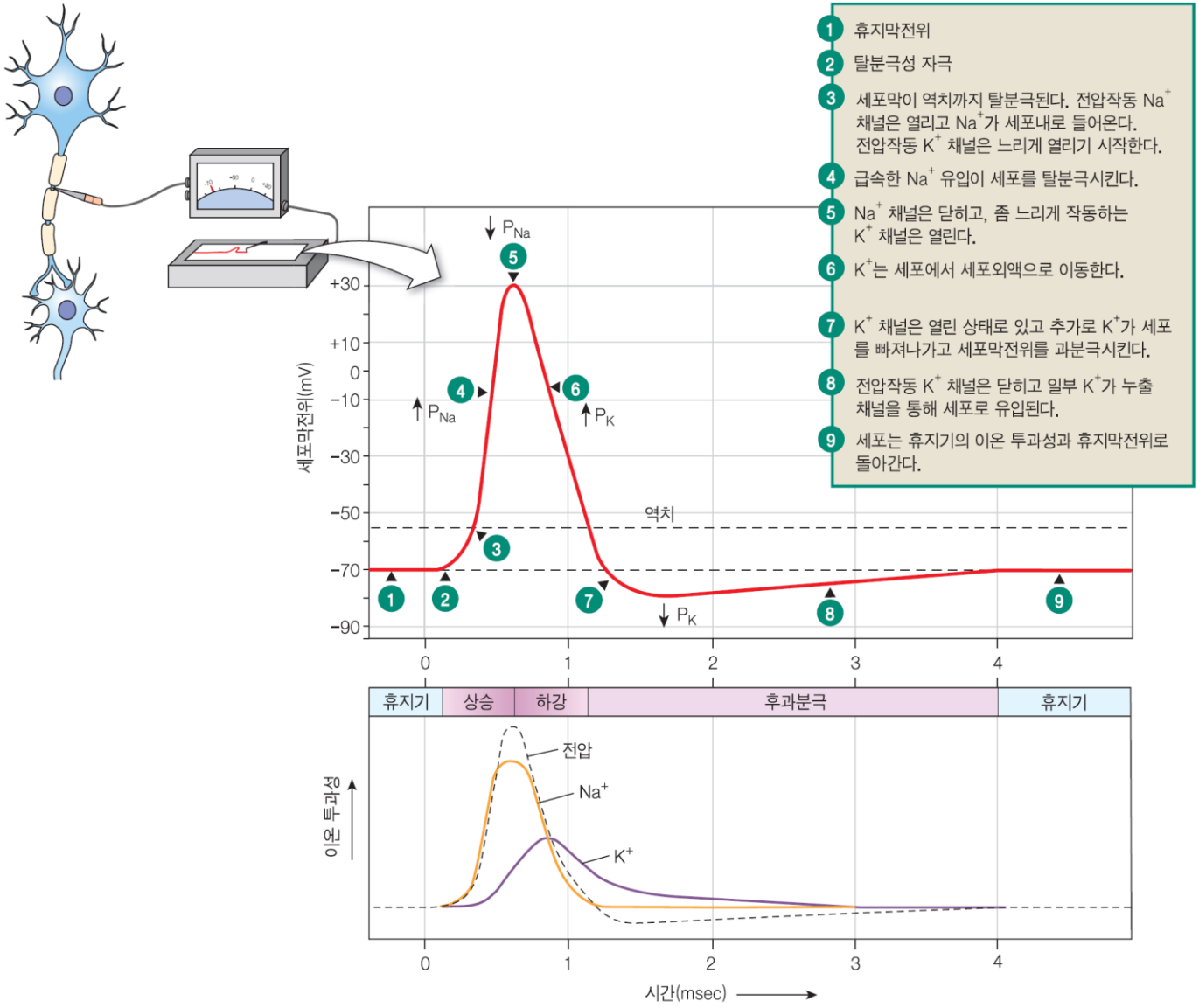


(b) 축삭을 따라 전달되는 전류의 파동



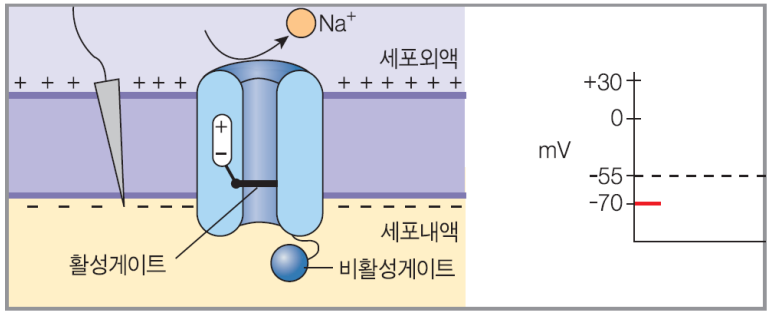
동시에 측정하면 축삭의 각 부위가 활동전위의 서로 다른 단계에 도달한 것을 볼 수 있다.

활동전위 동안 Na^+와 K^+는 세포막을 통과한다

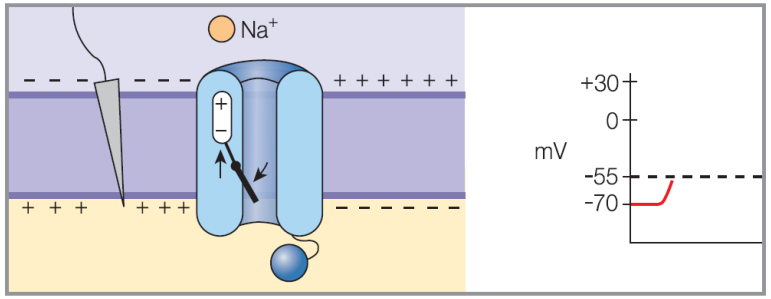


축삭의 Na^+ 채널에는 2개의 게이트가 있다

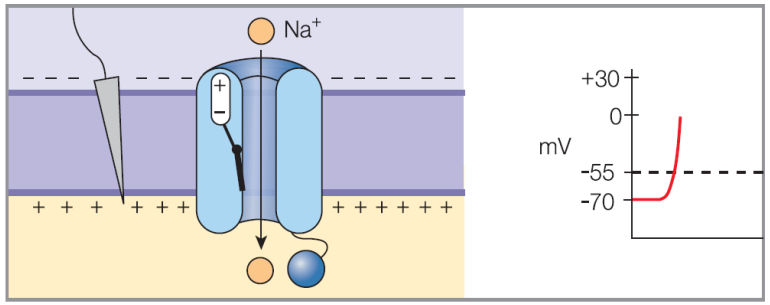
(a) 휴지막전위 시 활성게이트는 채널을 닫는다.



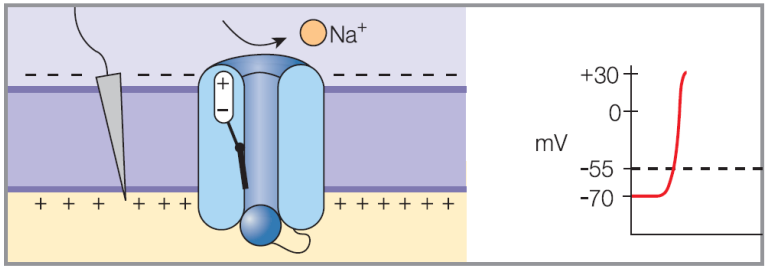
(b) 탈분극성 자극이 채널에 도착한다. 활성게이트가 열린다.



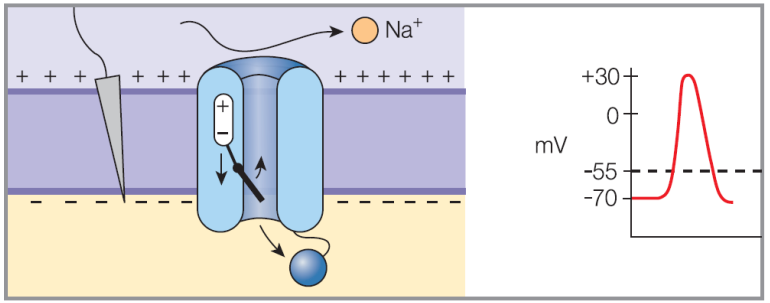
(c) 활성게이트가 열리면서 Na^+가 세포로 유입된다.



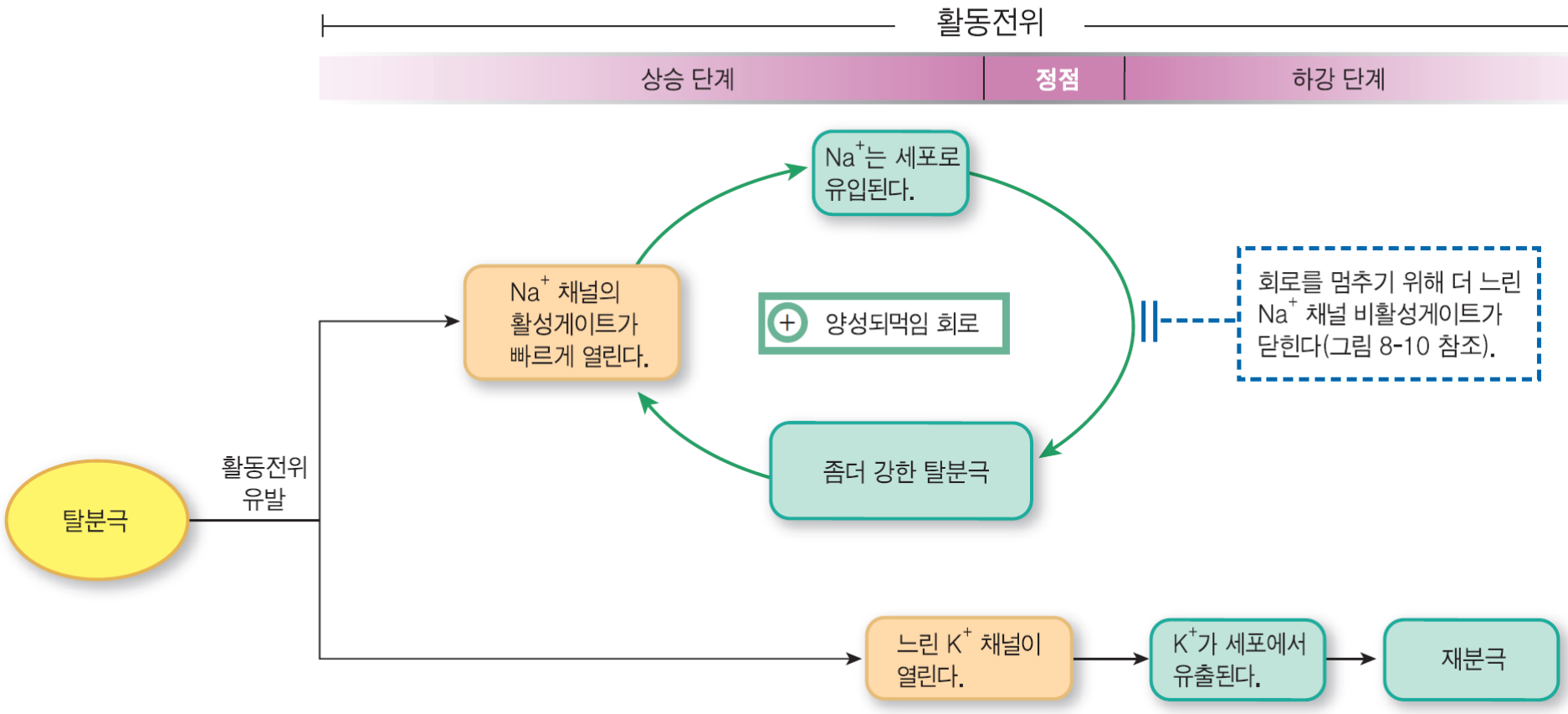
(d) 비활성게이트는 닫히고 Na^+ 유입은 중단된다.



(e) 세포에서 유출되는 K^+ 이온에 의해 생기는 재분극 동안 두 게이트들은 원래 상태로 돌아간다.



축삭의 Na^+ 채널에는 2개의 게이트가 있다

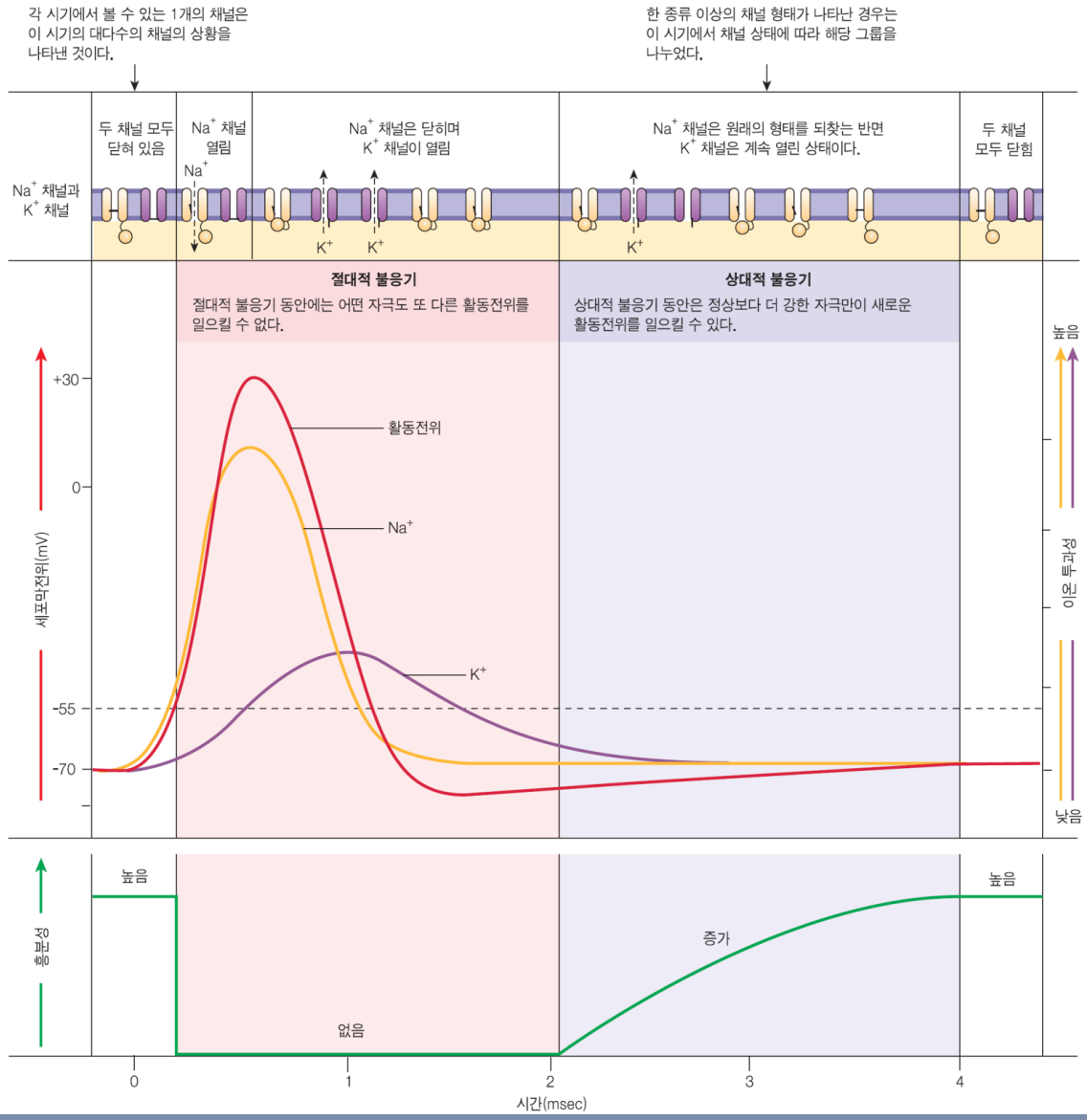


활동전위는 절대적 불응기 동안에는 생성되지 않는다

불응기: 활동전위가 시작되면 약 1-2msec 동안은 아무리 큰 자극이 가해져도 두 번째 활동전위가 만들어지지 않는 기간

- 절대적 불응기: Na^+채널이 휴지기 상태로 재정비되는 데 필요한 시간
- 상대적 불응기: 절대적 불응기에 이어지는 기간, 일부 Na^+채널 게이트가 원래대로 돌아와있음

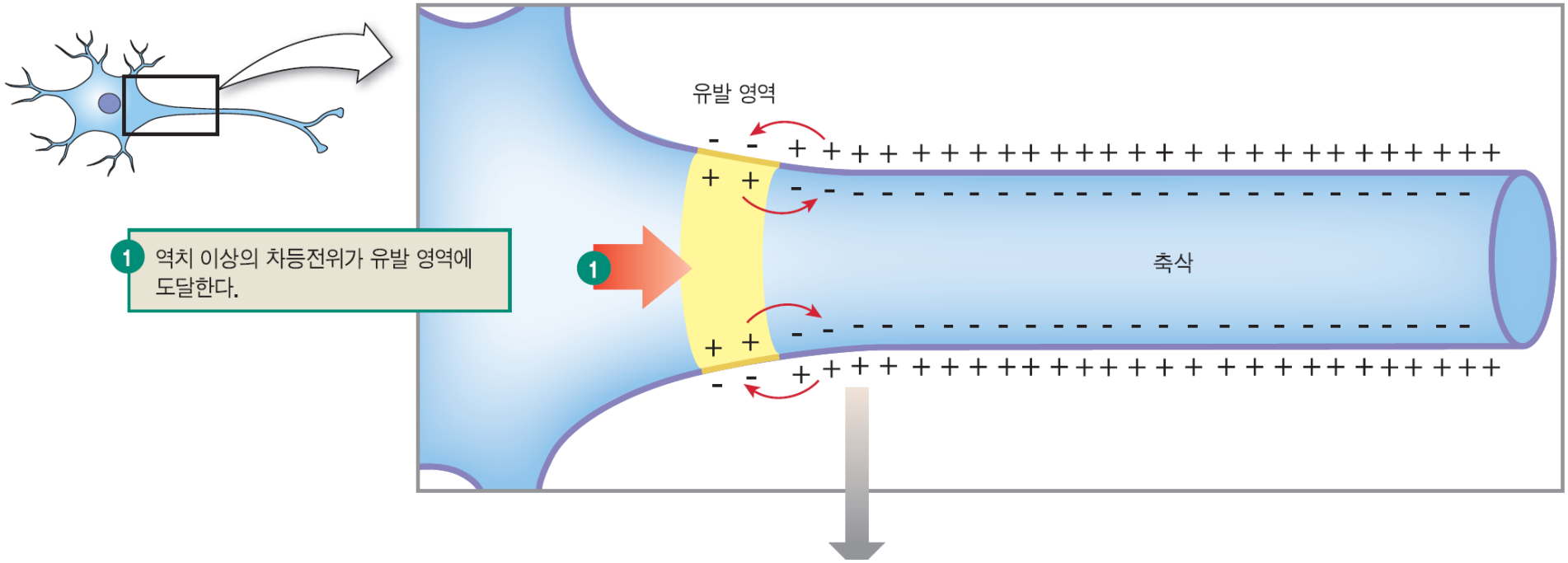
활동전위는 절대적 불응기 동안에는 생성되지 않는다



활동전위는 전도된다

활동전위의 특징: 전도

전도: 유발 영역에서 시작된 활동전위가 축삭 말단에 도달할 때 까지 에너지 손실 없이 전달되는 것



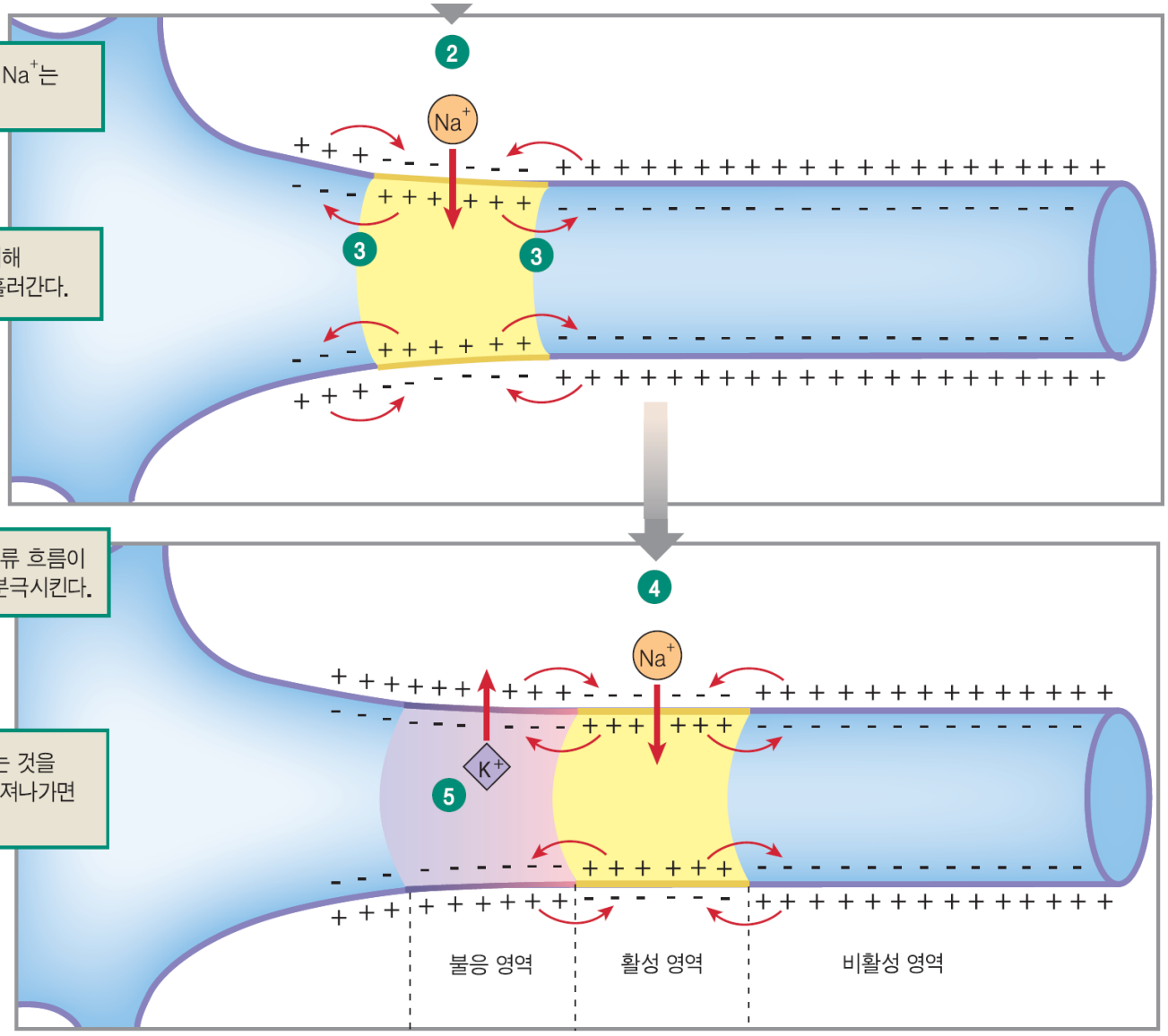
활동전위는 전도된다

2 전압작동 Na^+ 채널은 열리고 Na^+는 축삭으로 들어간다.

3 양전하가 국소전류 흐름에 의해 축삭의 인접한 절편 부위로 흘러간다.

4 활성 영역으로부터의 국소전류 흐름이 세포막의 새로운 지역을 탈분극시킨다.

5 불응기는 전도가 거꾸로 되는 것을 막는다. 세포질에서 K^+가 빠져나가면 세포막은 재분극된다.



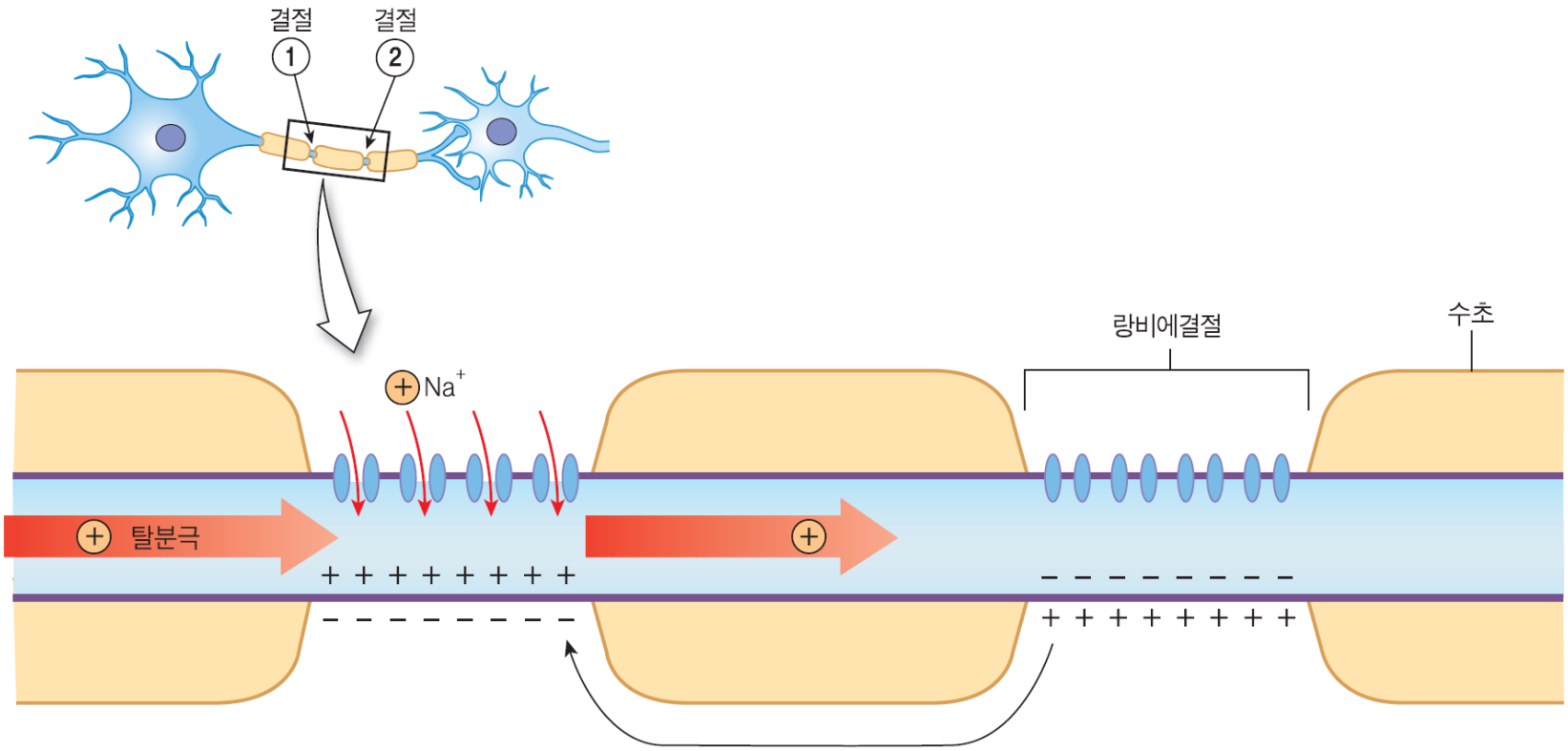
제

네모틀 안에 그려져 있는 각 부위와 맞는 문구를 연결하라.

유수축삭에서 신호의 전도가 더 빠르다

- 뉴런의 크기가 클수록 활동전위가 빠르게 전달
- 수초로 둘러싸인 유수축삭 > 무수축삭: 도약전도

(a) 활동전위는 한 랑비에결절에서 다음 결절로 점프한다. 결절에서만 Na^+ 전압작동채널이 분포한다.

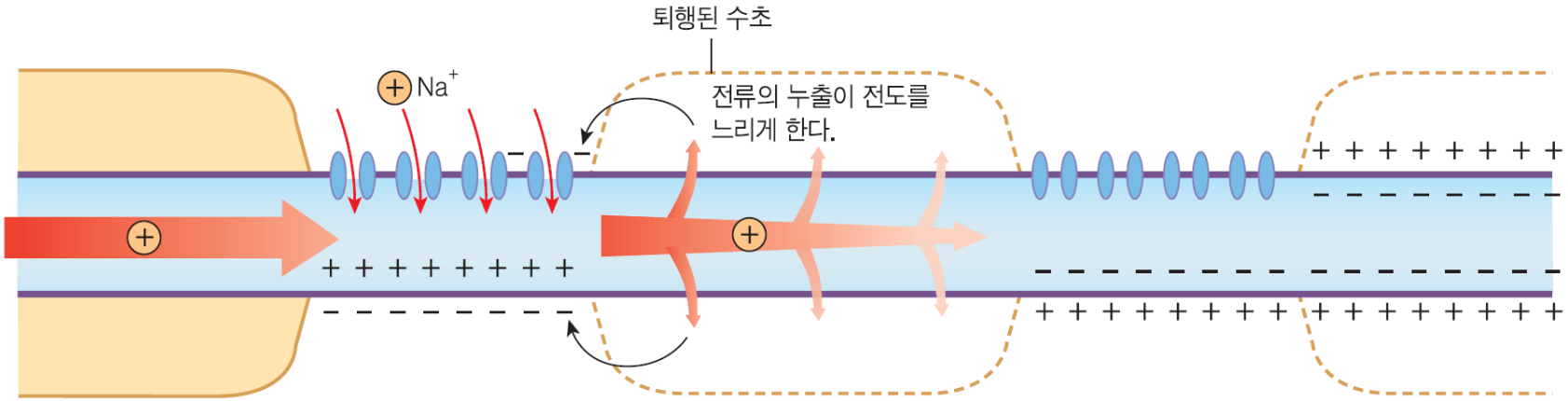


유수축삭에서 신호의 전도가 더 빠르다

탈수초성 질환

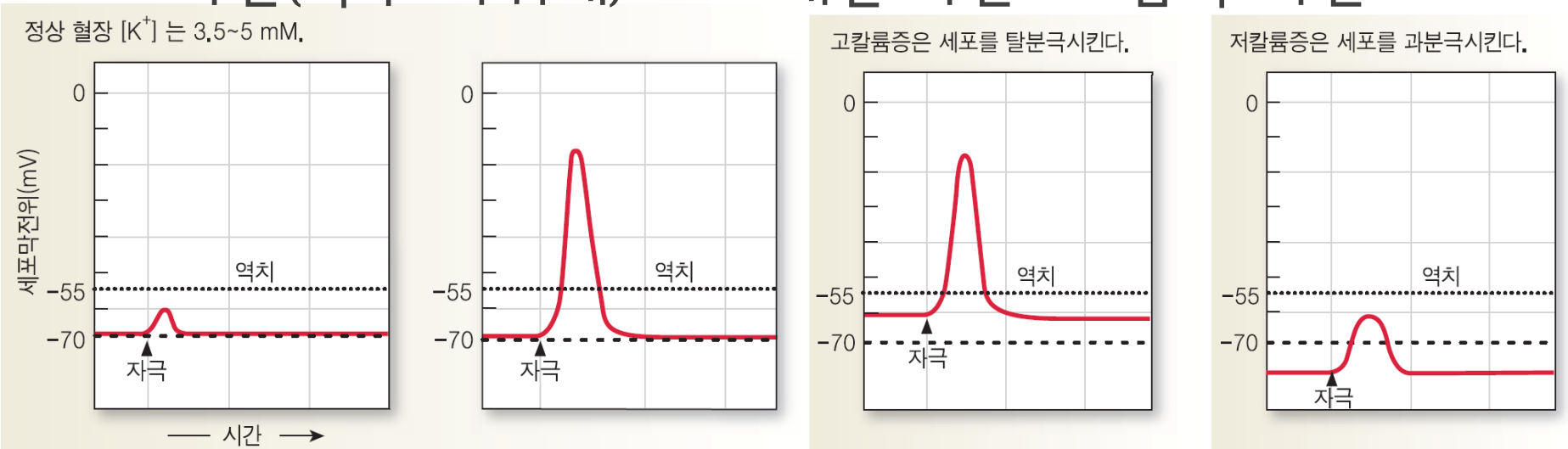
- 다발성 경화증(multiple sclerosis): 피로, 근 쇠약, 걸음 장애, 시력 상실 등의 여러가지 신경질환
- 길랑-바레 증후군: 수초가 파괴되는 질환

(b) 탈수초성 질환에서는 원래 절연이 되었던 결절 사이의 부위에서 전류가 누출되어 전도가 느려진다.



화학적 인자들은 전기 활성도를 변화시킨다

- 다양한 종류의 화학물질은 뉴런의 세포막에 있는 이온 채널에 결합하여 활동전위의 전도를 변화시킴
- 신경독소: 특정 이온 채널에 결합하여 채널을 차단
- 프로카인(국부 마취제): Na^+채널 차단 → 감각 차단



(a) 혈액 내의 K^+ 농도가 정상적인 범위에 있으면, 역치 이하에 있는 차등전위는 활동전위를 일으키지 못한다.

(b) 혈액 내 K^+ 농도가 정상적인 경우 역치 이상의 자극은 활동전위를 일으킬 것이다.

(c) 증가된 혈액 내 K^+ 농도의 증가인 고칼륨혈증은 세포막전위를 역치 값에 더 가깝게 한다. 이제 원래는 역치 이하의 자극인 자극도 활동전위를 일으킬 수 있다.

(d) 감소된 혈액 내 K^+ 농도의 감소인 저칼륨혈증은 세포막을 과분극화시켜 원래는 역치 이상인 자극에 대해서 활동전위를 일으키기 힘들게 한다.

뉴런은 시냅스에서 서로 신호를 주고받는다

- 정보는 신호전달물질과 수용체 등에 의해 전달
- 시냅스전 세포의 축색 말단 → 시냅스후 세포막
- 시냅스후 세포는 뉴런이거나 뉴런이 아닐 수도 있음

- 전기적 시냅스: 틈새이음 단백질을 가공하여 전기 신호를 직접 전달
- 중추신경계에 많이 존재, 심근, 평활근, 췌장의 베타세포
- 신호를 빠르게 전달, 세포 활성화를 동시에

- 화학적 시냅스: 신경전달물질을 사용해 세포로 전달, 대부분의 세포, 신경전달물질 분비 → 수용체에 결합

뉴런은 화학적 신호물질들을 분비한다

- 신경분비성 신호물질: 신경전달물질, 신경조절인자, 신경호르몬 등
- 신경전달물질, 신경조절인자: 주변분비물질 신호 역할
- 신경호르몬: 혈액 내로 분비되어 신체 전반에 전달

- 화학적 시냅스에서 찾아볼 수 잇는 신경분비인자 수용체: 리간드 작동 이온채널, G단백질 연결 수용체
- 이온채널 조절성 수용체: 세포막내외 이온의 이동을 변화시켜 빠르게 반응을 조절
- 대사조절성 수용체: 2차 전령체계를 통하여 작용, 느린 반응 매개

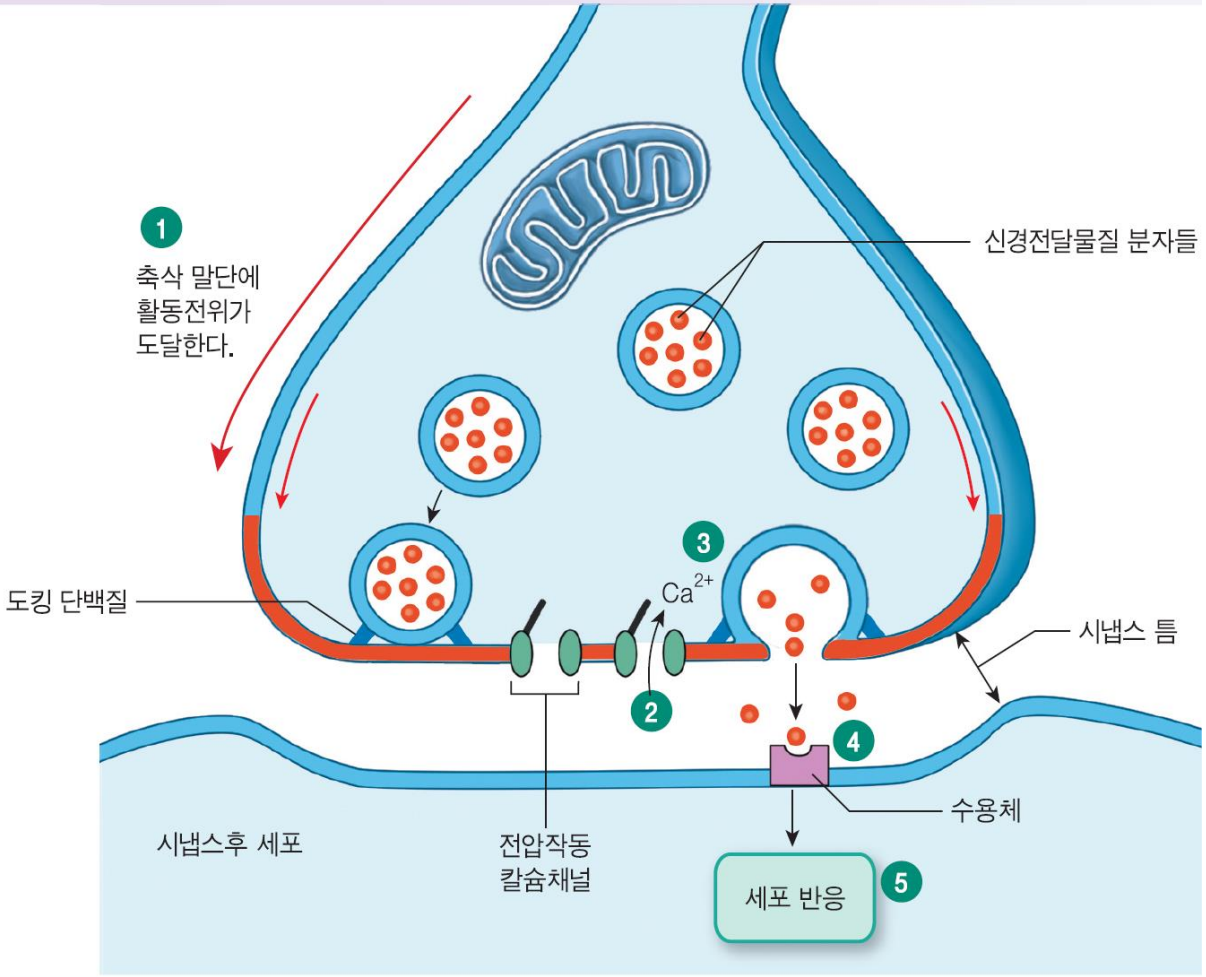
신경전달물질들은 매우 다양하다

표 8-4 주요한 신경분비물질*

화학물질	수용체	종 류	수용체 위치	주요 수용체 작용제와 길항제**
아세틸콜린(ACh)	콜린성			
	니코틴성	이온채널 수용체‡ (Na^+, K^+)	골격근, 자율신경 뉴런, 중추신경계	**작용제:** 니코틴 **길항제:** 큐라레, α-붕가로톡신
	무스카린성	GPCR	평활근과 심근, 내분비와 외분비샘, 중추신경계	**작용제:** 무스카린 **길항제:** 아트로핀
아 민				
노르에피네프린(NE) 에피네프린(E)	아드레날린성(α, β)	GPCR	평활근과 심근, 샘, 중추신경계	**길항제:** α-수용체: 에르고타민, 펜톨아민 β-수용체: 프로프라놀롤
도파민(DA)	도파민(D)	GPCR	중추신경계	**작용제:** 부로모크립틴 **길항제:** 항정신성 약물
세로토닌(5-hydroxy-tryptamine, 5-HT)	세로토닌성(5-HT)	이온채널 수용체(Na^+, K^+), GPCR	중추신경계	**작용제:** 수마트립탄 **길항제:** LSD
히스타민	히스타민(H)	GPCR	중추신경계	**길항제:** 라니티딘(Zantac®), 시메티딘(Tagamet®)
아미노산				
글루탐산	글루타민성 이온채널 조절성(iGluR)			
	AMPA	이온채널 수용체(Na^+, K^+)	중추신경계	**작용제:** 퀴스칼레이트
	NMDA	이온채널 수용체(Na^+, K^+, Ca^{2+})	중추신경계	**강화제:** 세린
	글루타민성 대사조절성(mGluR)	GPCR	중추신경계	**강화제:** 글리신
가바(γ-aminobutyric acid)	가바	이온채널 수용체(Cl^-), GPCR	중추신경계	**길항제:** 피크로톡신 **강화제:** 알코올, 바르비투르산염
글리신	글리신(GlyR)	이온채널 수용체(Cl^-)	중추신경계	**길항제:** 스트리키닌
퓨 린				
아데노신	퓨린(P)	GPCR	중추신경계	
기 체				
산화질소(NO)	없음	해당사항 없음	해당사항 없음	

신경전달물질들은 시냅스 소포에서 분비된다

(a) 신경전달물질 분비

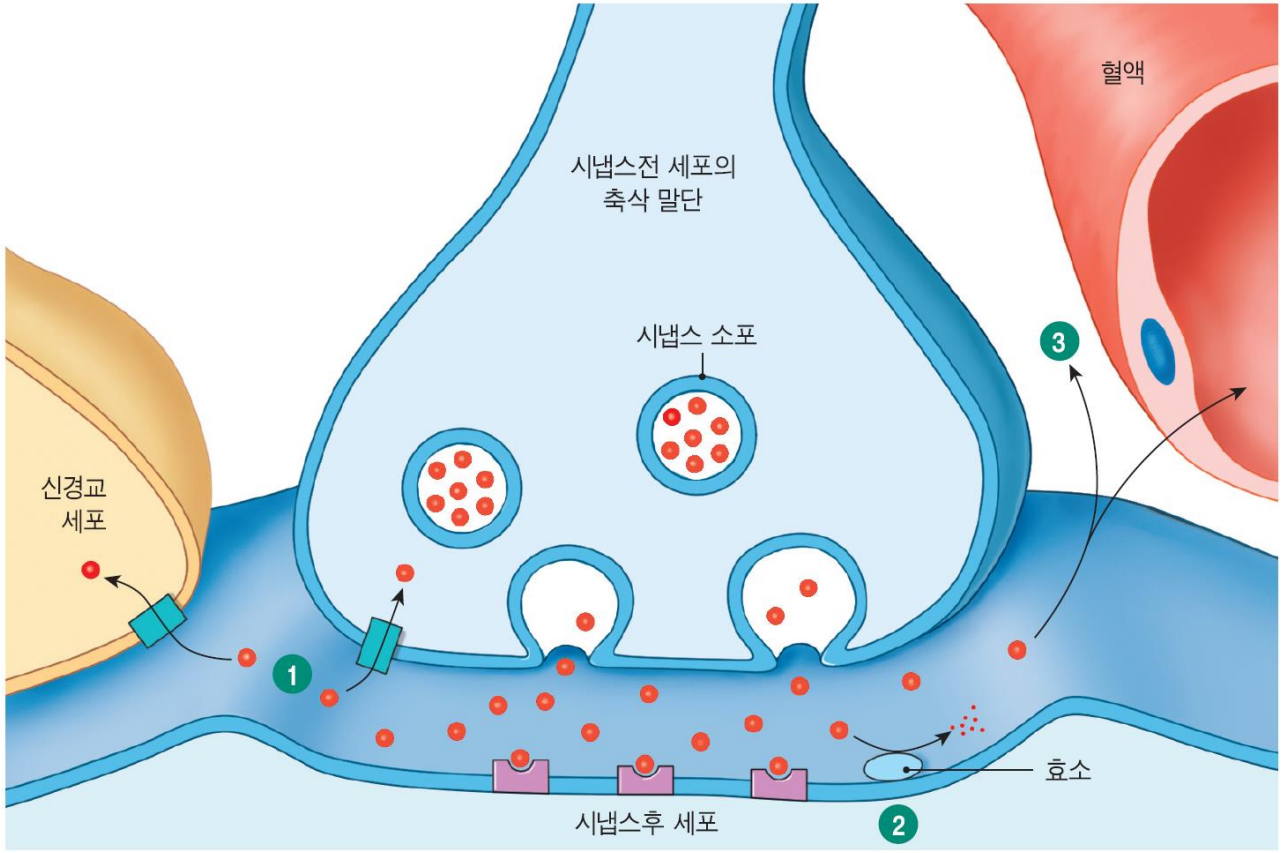


1. 활동전위는 축삭 말단을 탈분극시킨다.
2. 탈분극은 전압작동 칼슘채널을 열어서 칼슘이 세포내로 들어가게 한다.
3. 칼슘이 들어가게 되면 시냅스 소포 내용물이 세포외유출된다.
4. 신경전달물질은 시냅스 틈을 가로질러서 확산되며 시냅스후 세포의 수용체에 결합한다.
5. 신경전달물질이 결합하면 시냅스후 세포에 반응이 시작된다.

신경전달물질들은 시냅스 소포에서 분비된다

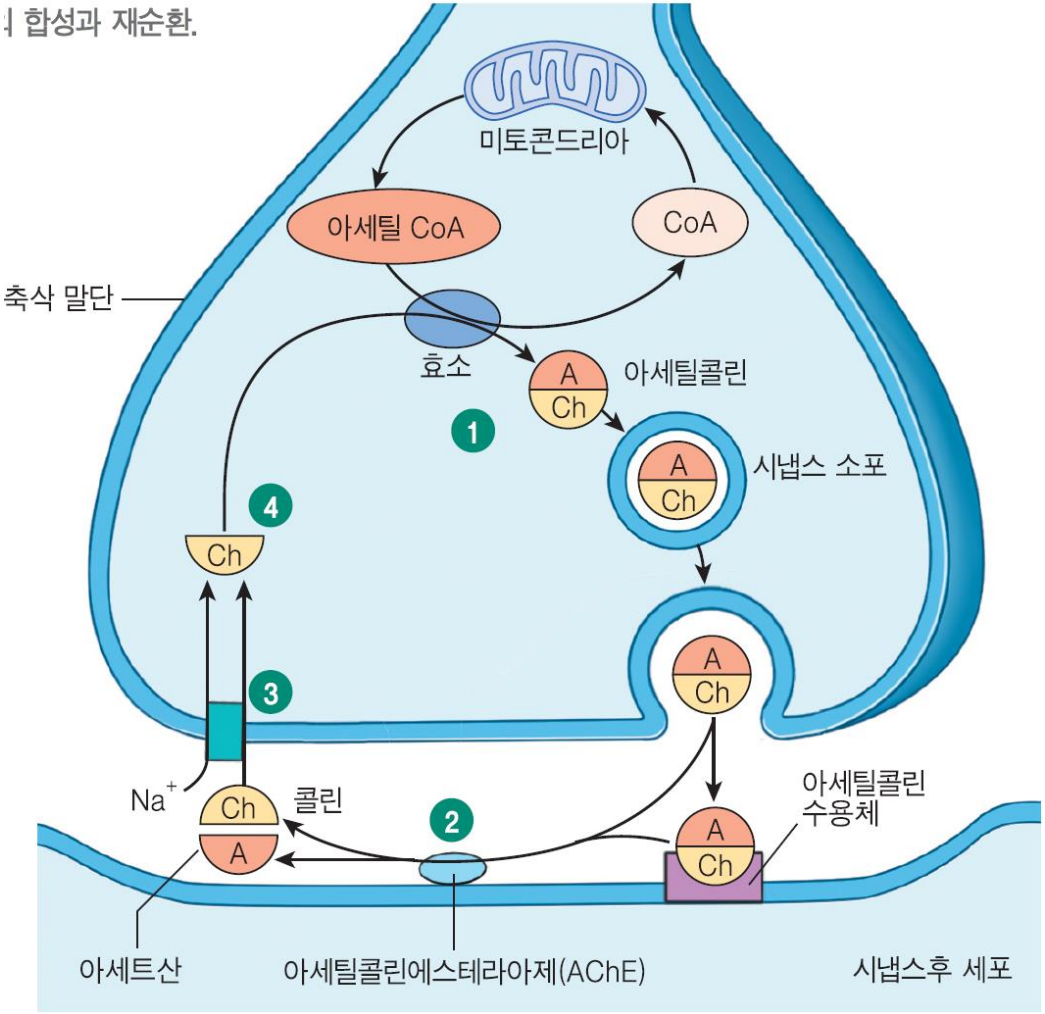
(b) 신경전달물질 활성화 종료

신경전달물질은 구성 화학물질들이 분해되거나 세포에 재흡수되거나 혹은 시냅스로부터 확산되어 사라지게 될 때 활성



1. 신경전달물질은 축삭 말단으로 다시 돌아와 재차 활용되거나 신경교세포로 수송된다.
2. 효소는 신경전달물질을 비활성화시킨다.
3. 신경전달물질은 시냅스 틈 외부로 확산될 수 있다.

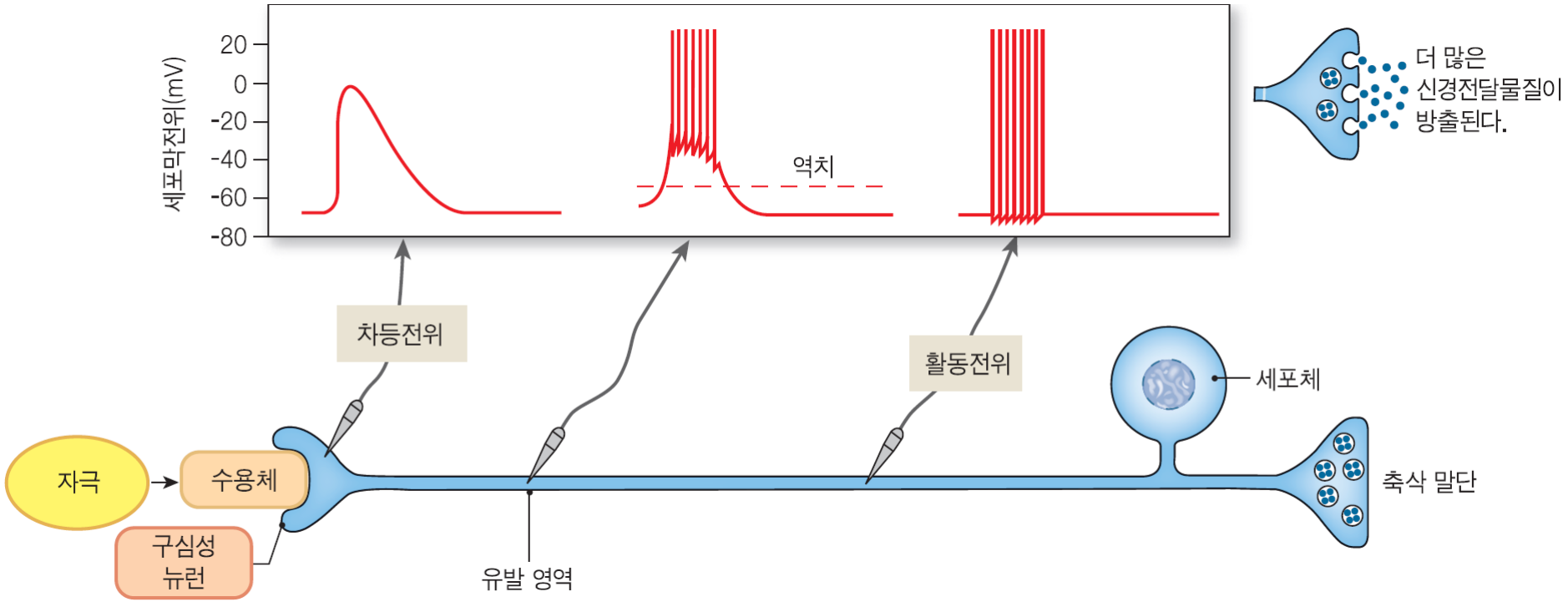
신경전달물질들은 시냅스 소포에서 분비된다



1. **아세틸콜린**(ACh)은 콜린과 아세틸 CoA로부터 만들어진다.
2. 시냅스 틈에서는 아세틸콜린이 **아세틸콜린에스테라아제** 효소에 의해서 빠르게 분해된다.
3. 콜린은 축삭 말단으로 다시 전송되고 더 많은 아세틸콜린을 만드는 데 사용된다.
4. 재순환된 콜린은 더 많은 아세틸콜린을 합성하기 위해 사용된다.

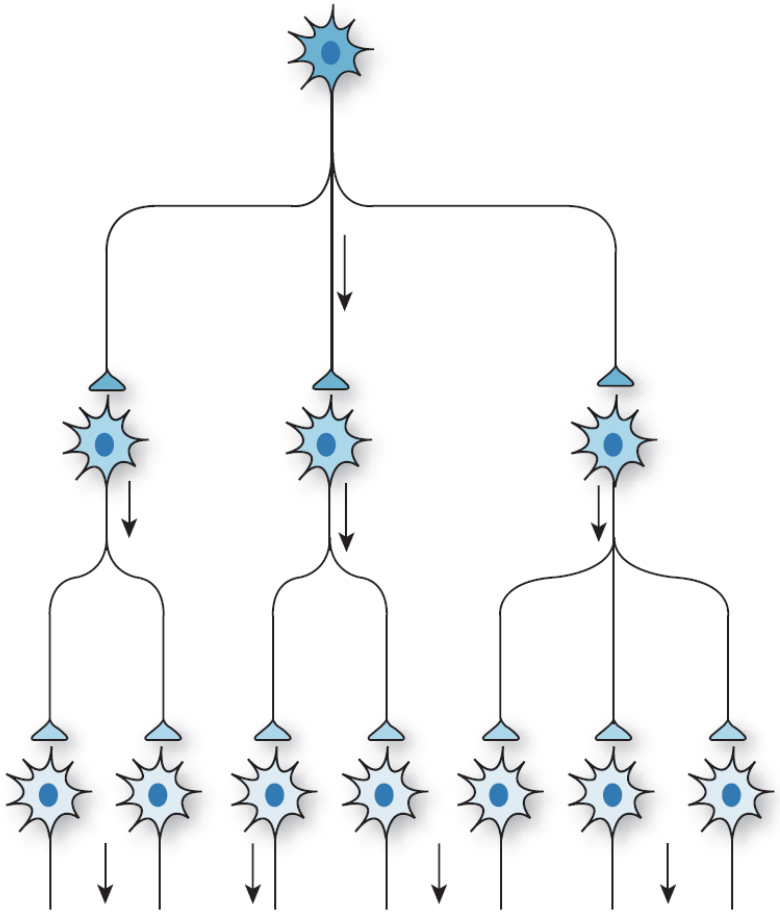
강한 자극일수록 많은 양의 신경전달물질을 분비시킨다

- 축삭 말단에 도달한 활동전위는 활성화 시킨 자극의 강도와 길이에 비례해 신경전달물질을 분비
- 자극이 강할수록 더 많은 신경전달물질이 분비

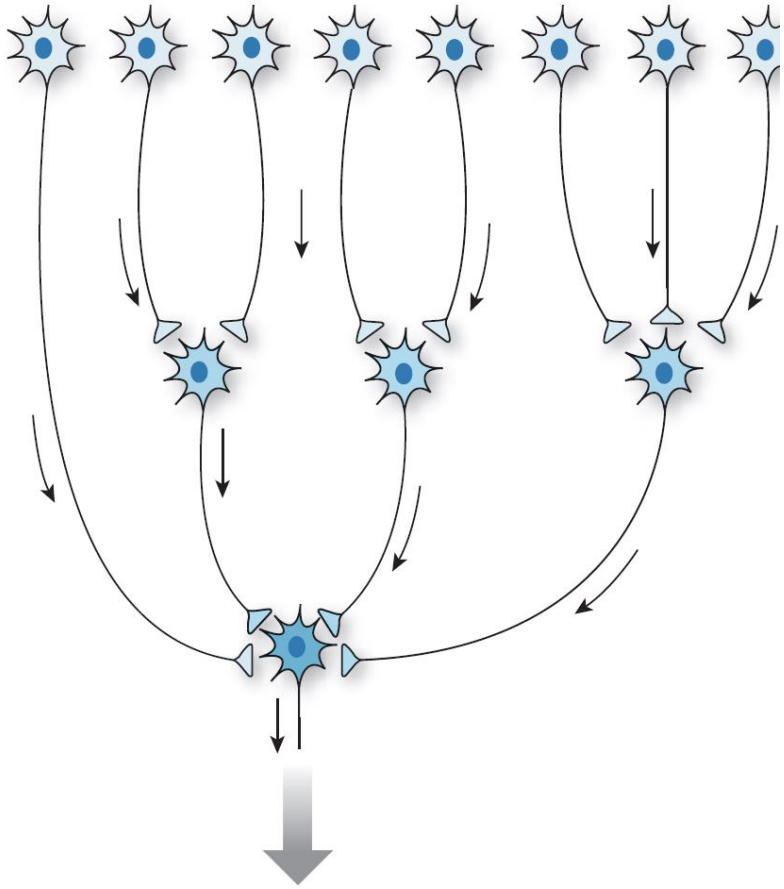


신경 정보전달의 통합

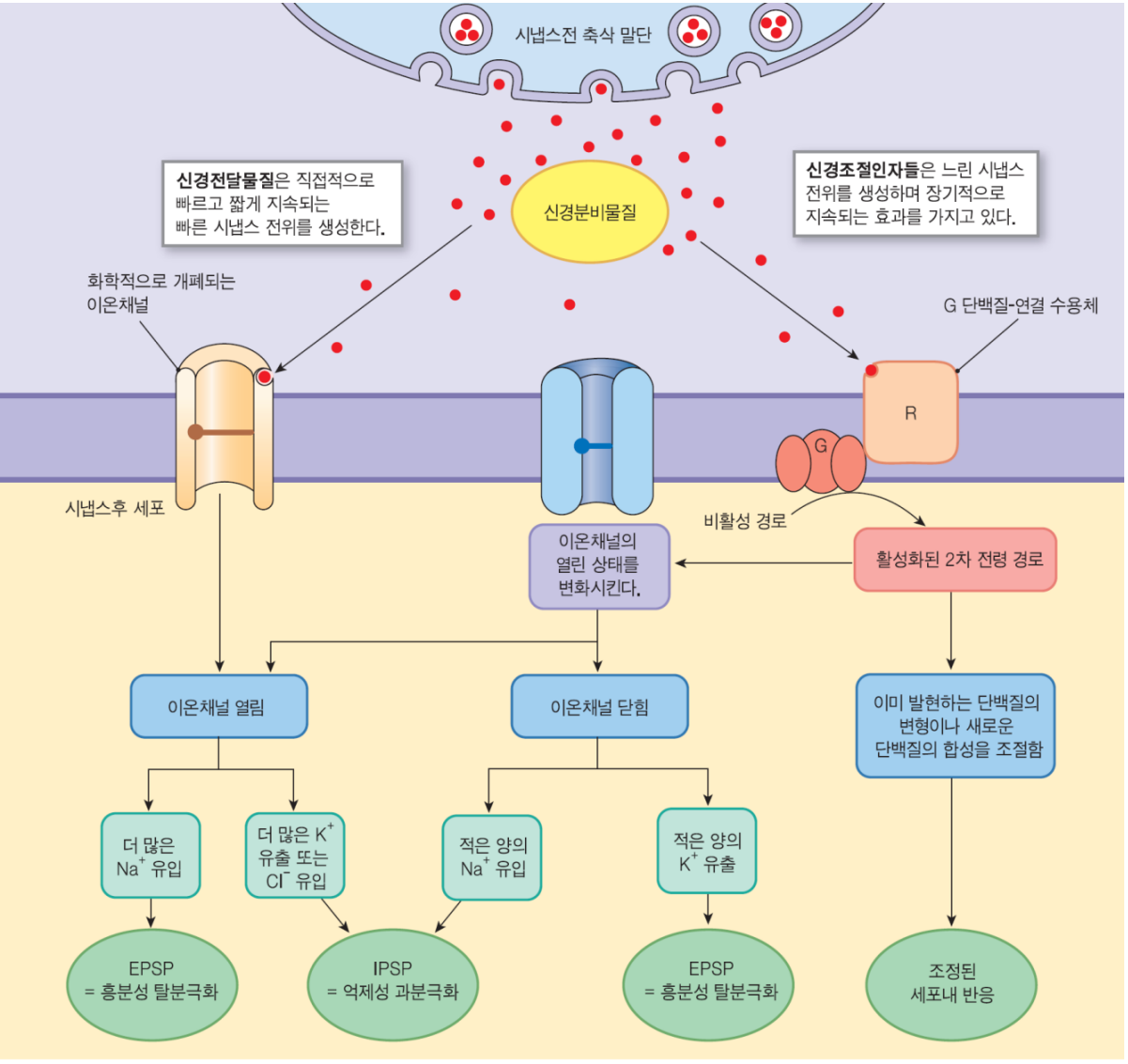
(a) **발산 경로**에서는 하나의 시냅스전 뉴런이 다수의 시냅스후 뉴런으로 가지를 뻗어 영향을 준다.



(b) **수렴 경로**에서는 다수의 시냅스전 뉴런이 정보를 보내어 보다 소수의 시냅스후 뉴런들에게 영향을 미친다.



뉴런의 시냅스후 반응은 느릴 수도 또한 빠를 수도 있다



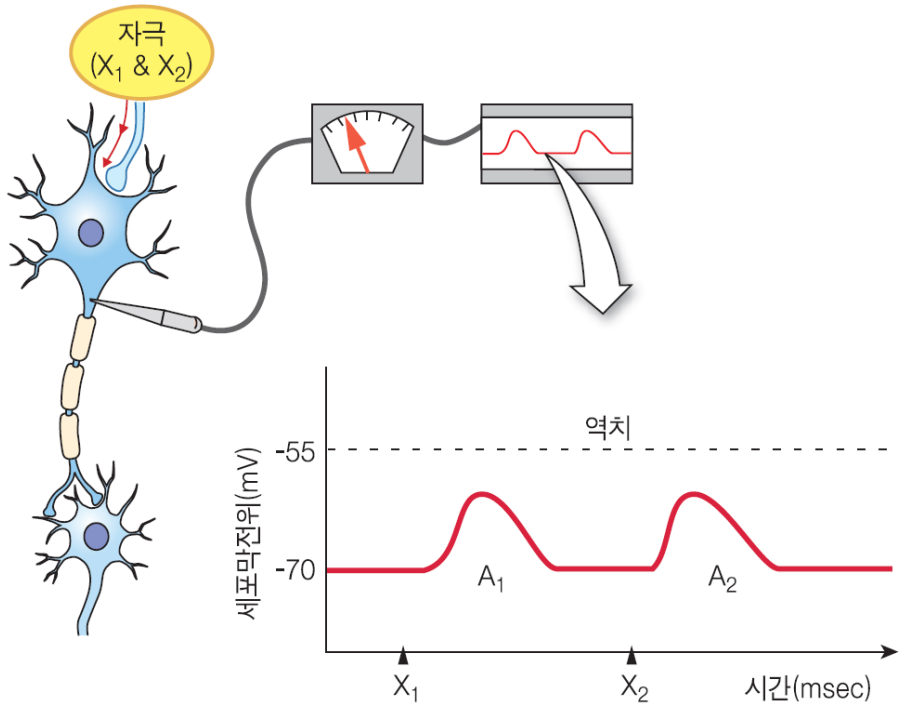
- 빠른 시냅스 반응은 이온 채널들에 의해 매개
- 느린 시냅스 반응은 G 단백질 연결-수용체들에 의해 매개

신경 경로는 많은 뉴런으로부터의 정보를 통합한다

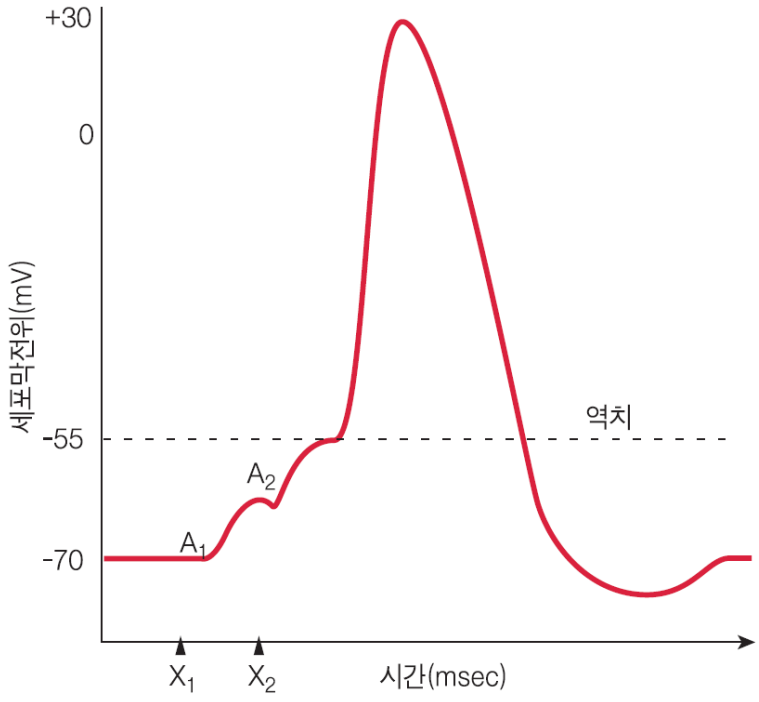
시간적 가중

시간적 가중은 한 시냅스전 뉴런으로부터 두 차등전위가 가까운 시간 내에 함께 일어날 때 일어난다.

(a) 가중 없음. 2개의 차등전위가 이들 간의 시간 간격이 크다면, 이 2개의 역치 이하의 차등전위는 활동전위를 유발하지 못할 것이다.



(b) 활동전위를 유발하는 가중. 2개의 역치 이하의 전위가 짧은 시간 내에 같이 유발 영역으로 도달한다면, 이들이 가중되어 활동전위를 유발할 수 있다.

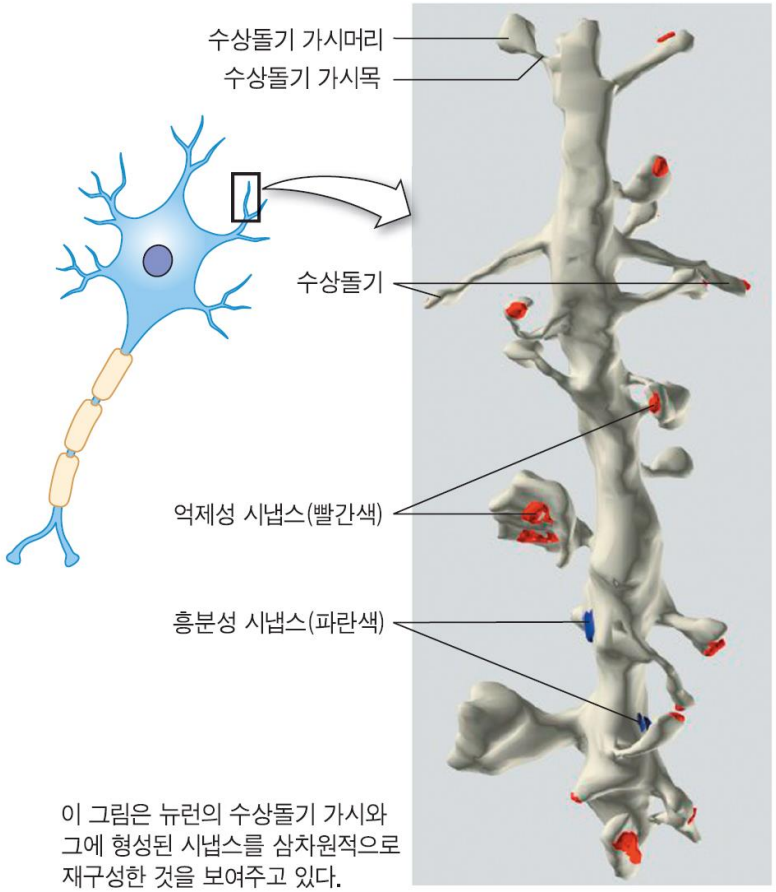


신경 경로는 많은 뉴런으로부터의 정보를 통합한다

공간적 가중

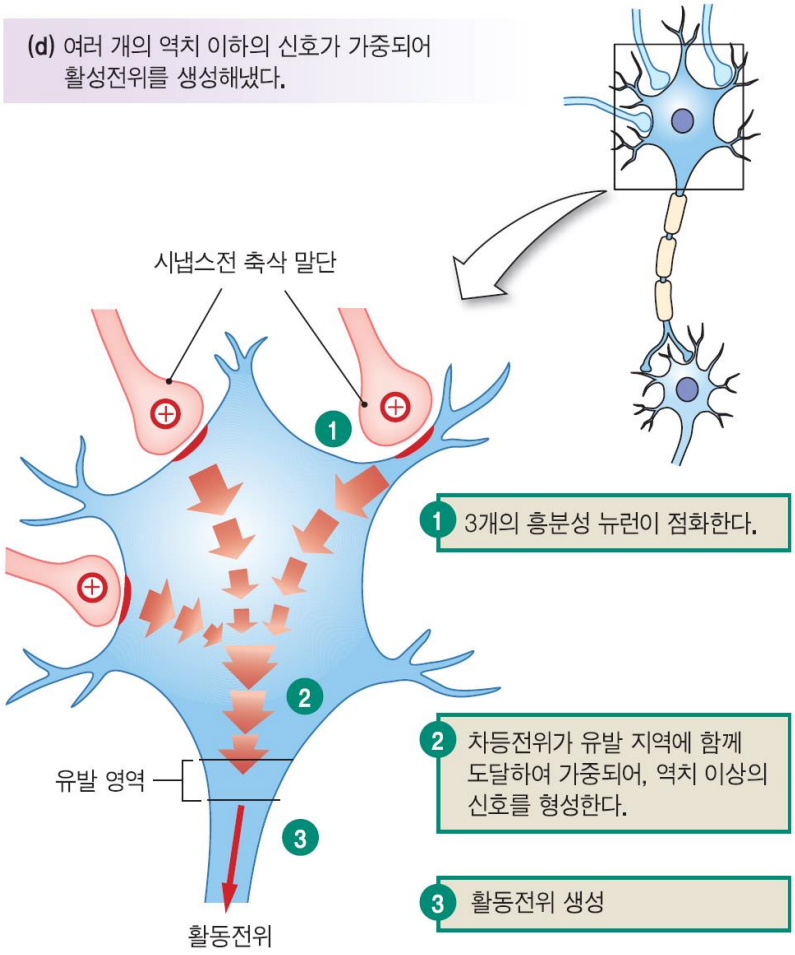
공간적 가중은 거의 동시에 일어나는 차등전위의 전류가 조합되어 일어난다.

(c) 여러 개의 시냅스전 뉴런이 시냅스후 뉴런의 수상돌기와 세포체에 시냅스를 이뤄 정보를 입력하도록 한다.



이 그림은 뉴런의 수상돌기 가시와 그에 형성된 시냅스를 삼차원적으로 재구성한 것을 보여주고 있다.

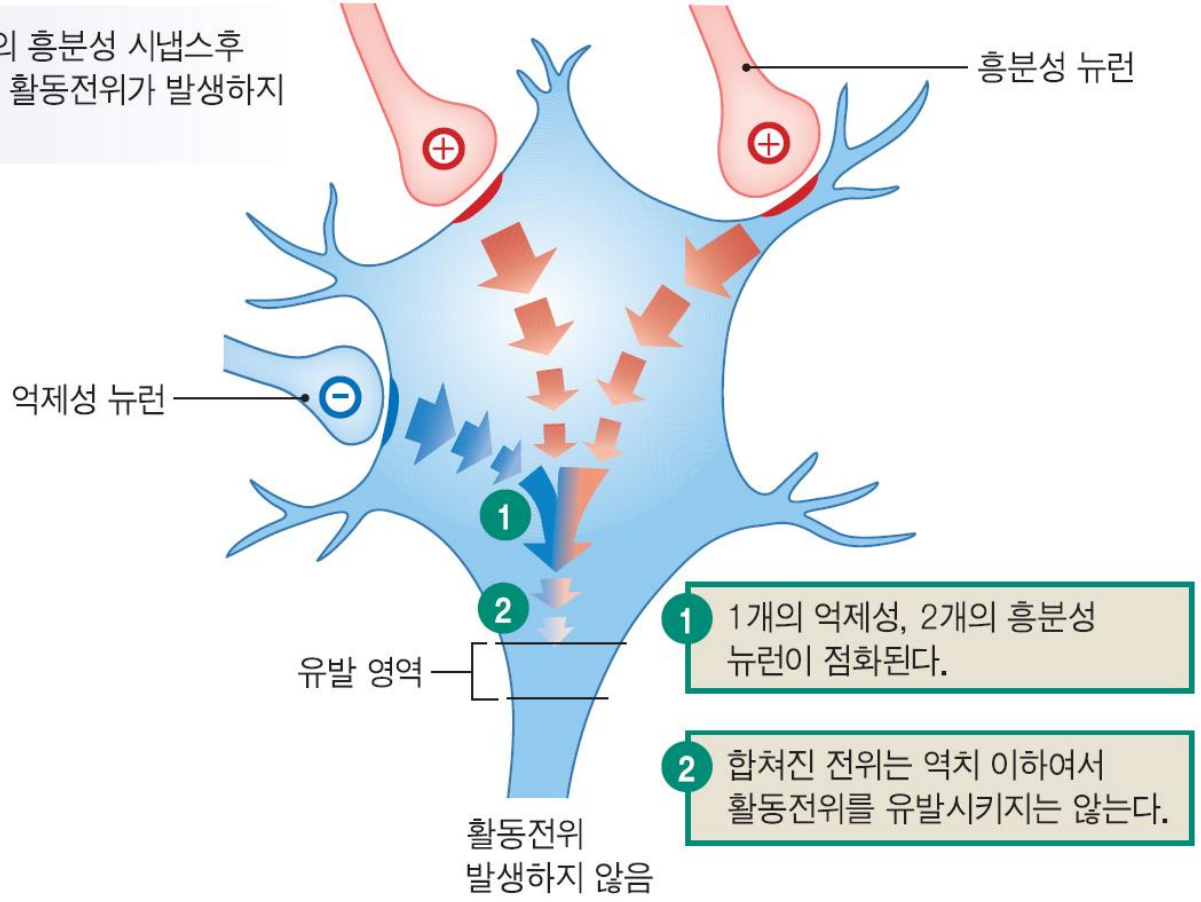
(d) 여러 개의 역치 이하의 신호가 가중되어 활성전위를 생성해냈다.



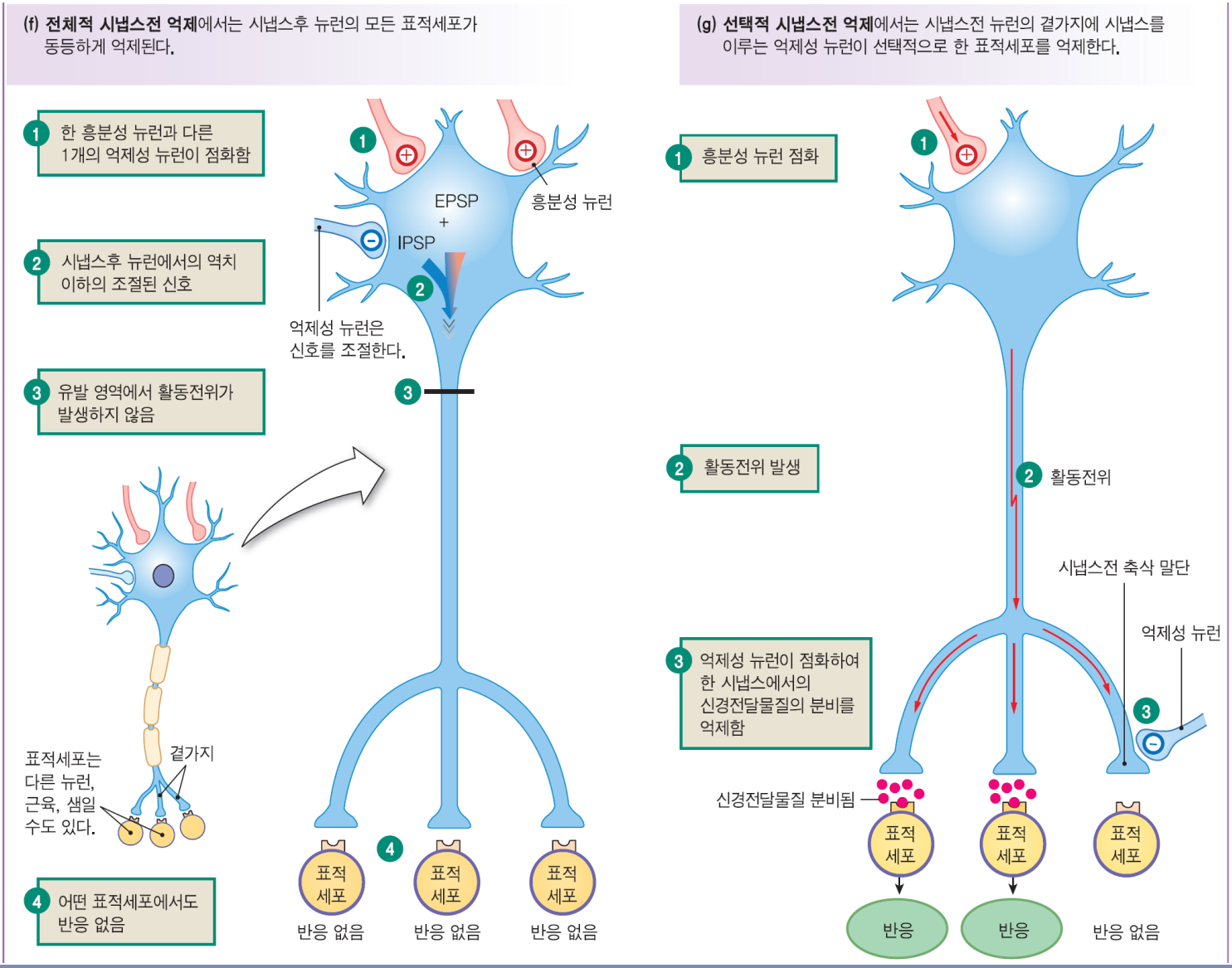
신경 경로는 많은 뉴런으로부터의 정보를 통합한다

시냅스 억제

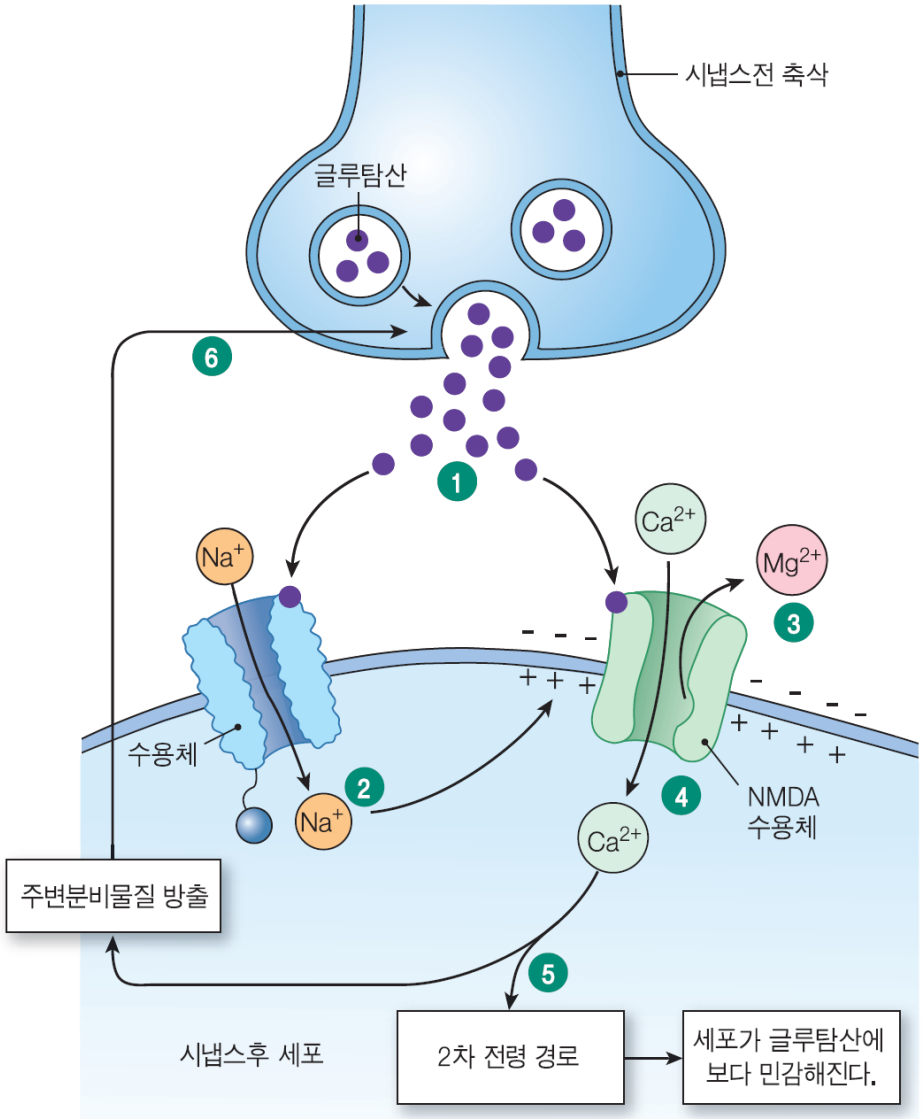
(e) 하나의 억제성 시냅스후 전위(IPSP)와 2개의 흥분성 시냅스후 전위(EPSP)가 가중되어 시냅스후 뉴런에서 활동전위가 발생하지 않게 된다.



시냅스 활성도는 조절될 수 있다



장기 강화는 시냅스를 변화시킨다



1. 글루탐산은 AMPA 채널과 NMDA 채널에 결합한다.
2. AMPA 채널을 통한 순 Na^+ 유입은 시냅스후 세포를 탈분극화시킨다.
3. 탈분극은 NMDA 수용체-채널로부터 Mg^{2+}를 빼내도록 하고 채널을 연다.
4. Ca^{2+} 이온은 NMDA 채널을 통해 세포질로 유입된다.
5. Ca^{2+} 이온은 2차 전령 경로를 활성화시킨다.
6. 시냅스후 세포로부터의 주변분비 작용은 글루탐산 분비를 촉진한다.

시냅스 전달 장애는 많은 질환의 원인이 된다

- 파킨슨병, 정신분열증, 우울증 등이 시냅스 전달과 연관
- 신경근육이음부 관련 질환: 중증근육무력증

- 시냅스 활성에 작용하는 약물: 카페인, 니코틴, 알코올 등
- 정신분열증, 불안장애, 간질 등 약물: 시냅스 발생 기능에 영향