



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLISHING FOUNDATION

“十三五”
国家重点图书
出版规划项目

Dale Purves



Brains
How They Seem to Work

大脑如何工作


—— 大脑研究中的那些人和事

[美] 戴尔·珀维 著 孙雅峰 译

脑科学新知译丛

02


Pearson

 知识产权出版社
全国百佳图书出版单位



“十三五”国家重点图书出版规划项目

大脑如何工作

——大脑研究中的那些人和事

[美] 戴尔·珀维斯 著

孙雅峰 译



知识产权出版社

全国百佳图书出版单位

图书在版编目 (CIP) 数据

大脑如何工作：大脑研究中的那些人和事/(美) 戴尔·珀维斯 (Dale Purves) 著；孙雅峰译。—北京：知识产权出版社，2017.4

(脑科学新知译丛)

书名原文：Brains: How They Seem to Work

ISBN 978-7-5130-4848-4

I. ①大… II. ①戴… ②孙… III. ①脑科学—研究 IV. ①Q983

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 069296 号

Authorized translation from the English language edition, entitled BRAINS: HOW THEY SEEM TO WORK, 1E, by DALE PURVES, published by Pearson Education, Inc., Copyright © 2010 by Pearson Education, Inc.

All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

CHINESE SIMPLIFIED language edition published by PEARSON EDUCATION ASIA LTD., and INTELLECTUAL PROPERTY PUBLISHING HOUSE CO., LTD. Copyright © 2017.

本书中文简体字版由知识产权出版社有限责任公司和 Pearson Education, Inc. 合作出版。

未经出版者预先书面许可，不得以任何方式复制或发行本书的任何部分。

责任编辑：常玉轩

责任校对：谷洋

装帧设计：陶建胜

责任出版：刘译文

大脑如何工作——大脑研究中的那些人和事

[美] 戴尔·珀维斯 著

孙雅峰 译

出版发行：知识产权出版社有限责任公司

社址：北京市海淀区西外太平庄 55 号

责编电话：010-82000860 转 8572

发行电话：010-82000860 转 8101/8102

印刷：三河市国英印务有限公司

开本：880mm×1230mm 1/32

版次：2017 年 4 月第 1 版

字数：180 千字

ISBN 978-7-5130-4848-4

版权登记号：01-2016-6804

网 址：<http://www.ipph.cn>

邮 编：100081

责编邮箱：changyuxuan08@163.com

发行传真：010-82000893/82005070

经 销：各大网上书店、新华书店及相关专业书店

印 张：7.375

印 次：2017 年 4 月第 1 次印刷

定 价：48.00 元

出版权专有 侵权必究

如有印装质量问题，本社负责调换。

对《大脑如何工作》这本书的赞誉

戴尔·珀维斯这本书聚焦于他自己的研究和在其卓越的职业生涯中曾与之共事过的科学巨人们。一方面，本书是一本吸引人的自传；另一方面，它又是对神经科学 50 年来发展的生动描述。本书也对主流观点提出了挑战。主流观点认为，神经细胞简单、系列的分析及其反应可以解释那些明显不可能的任务，即个体根据无限模棱两可的网络视像来知觉世界。无论是帮助我们了解科学家还是了解脑科学，这都是一本让人欣喜的著作。

——科林·布莱克莫，牛津大学和华威大学

40 年来戴尔·珀维斯一直是脑科学领域的领军人物：他有过许多科学发现，成立院系并且还编写教科书。在本书中，他回顾了自己的科学生涯，并将其和另外两方面联系起来：过去半个世纪脑科学的不均衡发展以及有关脑功能的新观点。有些神经科学家可能不同意珀维斯的理论，但是却没人能忽视珀维斯的理论。

——约书亚·R. 萨内，哈佛大学

20 世纪 60~70 年代，生理学、解剖学和神经学的一些分支逐渐演化，诞生了神经科学这个全新的学科领域，戴尔·珀维斯

运气不错，整个演化过程中都有他的身影。这本著作的前半部分，珀维斯主要通过对神经科学这一新学科的两个系（分别隶属于哈佛医学院和伦敦大学学院）的追忆，描述了自己的实习生涯，并向非专业人士介绍了神经科学的基本理论。后半部分则介绍了珀维斯在神经科学领域的主要贡献，特别是视觉神经科学方面。可能是因为珀维斯接受过哲学教育，他敏锐地意识到视觉方式进化的重要性：大脑不会报告客观实体，取而代之的则是根据手边的碎片化信息对该实体做出最好的猜测。大脑可能会受不常见或不自然的视觉输入（视错觉的基础）影响做出错误判断，但这并不代表是一种缺陷：大脑根据最为合理的自然刺激识别出亮度、黑暗以及颜色的图像，《大脑如何工作》给我们提供了一把钥匙，让我们像神经科学家一样思考问题。

——詹姆斯·赫兹佩思，洛克菲勒大学

这是一部简单易读的学术著作，那些对大脑工作已知和未知机理感兴趣的人对它一定会爱不释手。珀维斯把自己独有的专业知识与有趣的个人观点相结合，活灵活现地展现出大脑研究领域的几个分支以及过去 50 年里那些改变人类现有认知的科学家。

——帕斯科·拉基奇，耶鲁大学医学院

序 言

本书介绍的研究旨在探究大脑的工作方式。由于科学家所思、所行受到一些事件的影响，所以本书的介绍不可避免带有个人色彩（并且或多或少存在一些偏见）。在我看来，下面的观点是对过去 50 年来的困境的贴切描述。尽管这本书本身是有关大脑的，但是我觉得它也涉及很多人，他们明显影响了神经科学家如何思考大脑。因而，书名的模棱两可性是我有意而为之。

虽然书中所述是我自己的职业轨迹，但是它也反映了与我同时代的许多神经科学家的经历。科学哲学家托马斯·库恩把人们对其称之为“常规科学”的追求和对周期性发生的更为本质的进程的修正区分开来，并因此而为人所知。在常规科学中，库恩指出，科学家在广泛认同的一个大概框架内针对自然的某方面展开研究。然而，在某种程度上，框架也是有缺陷的。当框架的缺陷无法得到修正时，一些感兴趣的研究者开始找寻其他办法用以解决问题。在我看来，库恩的这个观点正是对过去几十年有关脑科学研究的恰当描述；在库恩看来，这可能是初期范式转移时期。是否真的如此还有待后继历史学家来判断，但是毫无疑问的是，我们这些对大脑及其工作方式有兴趣的人一直致力于与 20 世纪中、后期的传统观点作斗争。我们艰难地去找寻一个有关大脑做什么及如何做得更好的观点。

幸运的是，在 1960 年时，我成为哈佛医学院的一名学生，当时美国第一个神经生物学系正初具雏形。虽然当时的我对此一无所知，但是这个神经科学家团队，他们的导师、他们与之合作的同事以及他们的研究成果都极大地推动了过去这段时间神经科学的发展。他们提出的有关大脑的许多重要观点现在仍在争论中。作为一名菜鸟医生，我与这些人的交流使我确信研究神经系统比研究临床医学更适合我。和跟我同时代的其他神经科学家一样，我开始学习神经科学领域内一些既成事实和了解一些重要人物，最终在公认的框架内以一种适度的方法来扩展自己对于神经系统的理解。当然了，上述这些对找工作、获得基金支持、发表文章以及在学术组织里获得认可都是必需的。但是随着时间的流逝，我之前学到的那些有关大脑工作方式的观点和理论有些过时了，所以我开始重新进行探索。

尽管这本书是写给普通读者看的，但是本书介绍的仍然是一个复杂的主题，想读懂这本书要费些工夫。神经科学家做这些研究的理由在于，通过了解大脑的工作方式可以了解我们自身。研究者正在解决的问题以及逐渐涌现的答案，应该是那些想要思考我们在自然秩序中所处位的人所感兴趣的。

戴尔·珀维斯

达勒姆，北卡罗来纳州

2010 年 1 月

目 录

第一章	1960 年左右的神经科学	(1)
第二章	哈佛大学的神经生物学	(17)
第三章	伦敦大学学院时期的生物物理学	(35)
第四章	神经细胞和大脑系统	(51)
第五章	神经发育	(67)
第六章	探索大脑系统	(86)
第七章	视觉系统：胡贝尔和威塞尔归来	(105)
第八章	视知觉	(122)
第九章	感知颜色	(140)
第十章	知觉属性的组织	(156)
第十一章	知觉几何因子	(173)
第十二章	知觉运动	(193)
第十三章	大脑如何工作	(210)

第一章 1960 年左右的神经科学

我对大脑的研究始于 1960 年，当时我刚到波士顿不久，在哈佛医学院开始第一年的学习。几个月内，从一群出色的研究者那里，我开始了解脑科学的基础（按当时的理解）。这些研究者也是刚到哈佛工作不久，他们并不比我大多少。

这群研究者中的资深成员是史蒂芬·库夫勒，当时他刚 50 出头，已然是 20 世纪神经科学领域的核心人物。奥托·克莱尔，医学院药理学系负责人，一年前刚把库夫勒从约翰·霍普金斯大学招聘过来。库夫勒的任务是在药理学系建立一个新的团队，团队成员的研究兴趣涉及生理学、分子学和神经系统的生物化学。在此之前，在哈佛大学，神经系统的功能只是作为生理学的一部分来讲授，大脑结构作为传统分子学的一部分，大脑化学则作为药理学和生物化学的一部分。

库夫勒有先见之明地扩充了师资队伍，招揽了曾与他一起在霍普金斯大学工作过的两位博士后，他们分别是 34 岁的胡贝尔和 36 岁的威塞尔。他还聘用了大卫·波特和埃德·福士潘这两位更年轻的神经科学家。他们刚结束在伦敦大学学院伯纳德·卡茨实验室的工作。库夫勒最后招聘的是埃德·克拉维茨，他当时 31 岁，刚从密歇根大学获得生物化学博士学位。1966 年，库夫勒的这个团队（图 1.1）成立了神经生物学系。很快，随着研究

领域的迅速发展及不断获得研究基金，神经生物学系成了美国医学院院校院系的标配。在我作为医学生的第一年所学习的神经科学课程中，福士潘和波特讲授神经元细胞信号传导，胡贝尔和威塞尔讲授大脑的结构（至少是作为大脑一部分的视觉系统的结构，这是他们两位的专长）。库夫勒负责过一次或两次讲座，不过讲座并非他的强项，他更擅长让团队的其他优秀成员挑起授课、讲座这些重担。

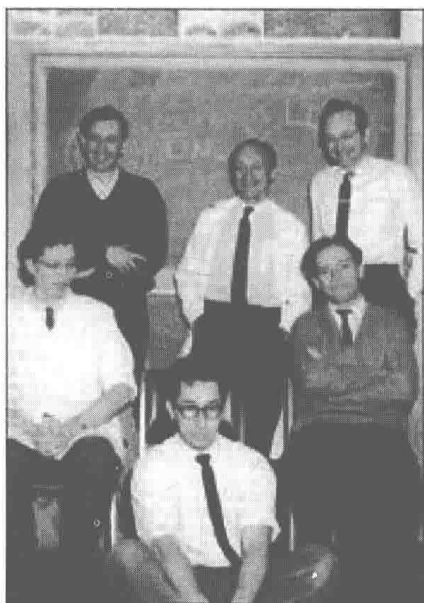


图 1.1 1959 年史蒂芬·库夫勒来到哈佛大学后聘入的成员。从左上顺时针方向依次是：埃德·福士潘、史蒂芬·库夫勒、大卫·胡贝尔、托尔斯腾·威塞尔、埃德·克拉维茨和大卫·波特。这张照片拍摄于 1966 年，当时，药理学团队在库夫勒的领导下成立了神经生物学系。（Courtesy of Jack McMahan）

对我和大部分一年级医学新生来说，我们之前对研究者要讲的内容一无所知。1959 年 6 月我从耶鲁大学作为医学预科生毕

业，专业是哲学。我在自然科学上的基础相当薄弱。而现在，医学预科生需要学习基础化学、有机化学、生物学和物理学。1957 年我在耶鲁大学学习的生物学知识是陈旧的，第一学期学习植物学，思考掌状和羽状树叶的区别，第二学期学习的是更有用但比较通俗的动物生理学。虽然詹姆斯·沃森和弗朗西斯·克里克早在几年前已发现了 DNA 的结构，并且分子生物学领域的革命正进行得如火如荼，但是我们对现代基因学所知甚少。耶鲁大学年轻的胚胎学家约翰·特林考斯在给我们上课时，通过讲黄色笑话来确保他在清一色男生课堂上的知名度，这种行为在今天足可以成为教师被解雇的理由。

从十四五岁开始，我就立志成为一名医生。我认为大学的精神病学是把医学和我的兴趣——心灵哲学相结合的专业（在我的想法里，脑生物学的具体细节和精神病学并没有关系）。在耶鲁大学大四那年，我成为学者计划奖学金获得者之一，这个项目允许我们放弃正规课程的要求，根据自己选定的主题写一篇成熟的论文（几个成员中，有两个成员是有抱负的小说家，一个是诗人）。有点难以启齿，我的论文是关于作为存在主义者的弗洛伊德。虽然我喜欢这个项目的额外津贴，但我获得的教训是，在写这篇哲学论文时，我对心理功能的思考缺乏工具和方法，仅仅建立在猜测与思索的基础上，由此使得这一切有些让人沮丧和浪费时间。因此，在 1961 年早春，我对从医学院一年级神经系统课上能学到什么很感兴趣。我认为这是我以严谨的方式了解大脑的一个崭新开始，而在本科阶段我并没有这么做，事实也确实如此。

在过去的几十年里，库夫勒的年轻同事们就神经系统进行了很好的思考，只是我们对此很少关注。他们关注的主题涉及神经系统的分子结构、神经细胞长距离传递信息的电化学机制、神经

细胞彼此间传递信息的方式、作为这种信息传递方式基础的神经递质的生物化学机制、大脑的整体结构及其功能特性。科学教育中老生常谈的一点是，我们现在学到的知识在不久的将来会发生彻底的变化。事实上，在 1961 年春天我们所学到的神经科学的基础，尽管后来在重要方面有所更新，但是并没有发生根本性的变化。

在我学习的这些课程中，比较容易理解的是关于大脑及神经系统其余部分的细胞结构。19 世纪晚期一个存在已久的争论是，构成神经系统的细胞究竟是独立存在体还是多核体。和其他器官的细胞不同，原生质直接连接这些成分以形成一个连续的网络。根据大脑活动的特殊性，原生质网络这一观点听起来更为合理。那个时代的显微镜不能很好地直接观察大脑细胞，直到 20 世纪 50 年代初电子显微镜出现后，神经元的成分才被最终确定下来（神经元和神经细胞指同一个概念）。

上述争论中对立的两方是西班牙神经解剖学家圣地亚哥·拉蒙-卡哈尔和意大利内科医生、科学家卡米洛·高尔基。卡哈尔认为单个细胞通过突触上的特殊方式进行信号传递，高尔基则认为细胞以网络的方式来工作。讽刺的是，卡哈尔使用高尔基发明的染色法赢得了争论的胜利。他发现神经元作为独立成分吸收染色（图 1.2A）。他们二人一起为神经结构的确立做出了巨大贡献。1906 年卡哈尔和高尔基分享了诺贝尔生理或医学奖。这一工作使得随后众多神经解剖学家们对神经细胞结构的多样性和细节有了更深入的理解。

除了神经细胞的个体特征，神经解剖学的另一个关键问题是结构性极化（图 1.2B）。通常，神经元信息传递的单一过程是从细胞体（又称为轴突）开始，向其他神经元（或者向非神经细

胞，比如肌肉纤维、格兰氏细胞）传递信息，第二组更复杂的细胞称为树突，它接受来自其他神经元轴突末梢的信息。结合新近用电子显微镜得到的关于神经元结构的证据，它们共同构成 1961 年我们课上所学的基本内容。

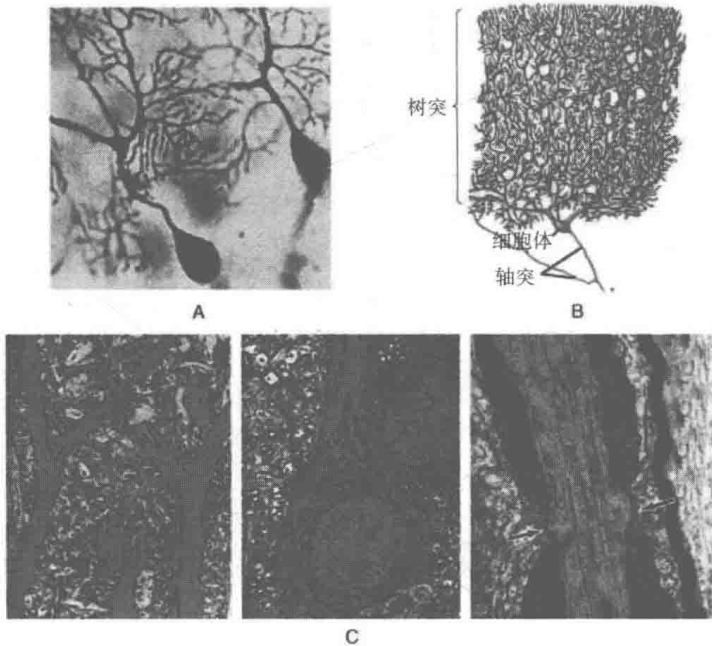


图 1.2 神经细胞的基本特征。A. 通过高尔基银染色法揭示的神经细胞典型外观，卡哈尔使用该方法说明了神经元的个体特征。B. 神经元的图示，图示说明了细胞体、树突和轴突的关系。C. 来自桑福德·帕莱的电子显微图。桑福德 1961 年加入哈佛医学院解剖学系。电子显微图所示成分与 B 相同，只是电子显微法有更高的放大倍数。左边图显示的是树突，中间图显示的是两个细胞体和它们的细胞核，右边的图则是轴突的一部分。(*The Fine Structure of the Nervous System: Neurons and Their Supporting Cells*, 3e, by Alan Peters, Sanford L. Palay, Henry Webster; © Oxford University Press, 1991. Reprinted by permission of Oxford University Press, Inc.)

我们学习的另一部分内容是神经细胞怎样传导电信号和它们之间如何互相交流。20 世纪的前半段，神经科学家试图通过轴突加工来理解神经元如何传导信号，轴突携带的信息如何传递到和它接触的神经细胞（或其他细胞类型）。直到 1960 年，研究者才很好地理解了上述过程。波特和福士潘在伦敦经过三年博士后训练之后，共同承担了一门课程，向我们讲授轴突如何进行电信号传导——即通过所谓的动作电位（图 1.3）。对动作电位的理解可以追溯到 18 世纪末期路易吉·贾法尼和亚历桑德罗·伏特对生物电的研究。1952 年，英国生理学家艾伦·霍奇金和安德鲁·赫胥黎发表的文章就动作电位提供了一个明确的认识。尽管贾法尼误解了基本的事实，但是他仍然发现作用于神经的电荷引

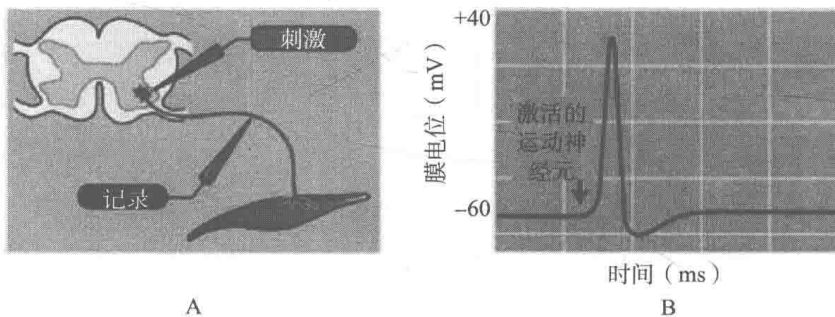


图 1.3 电信号（动作电位或冲动）沿着神经元轴突传导，把信息从神经系统的—个地方传到另一个地方。A. 脊髓横截面，刺激脊髓运动神经元（红色），它的轴突延伸到了肌肉。用另一个电极记录电子干扰的传导。B. 用这种方式引起的干扰可用示波器监测，灵敏的电压表可以测量出随着时间推移神经细胞膜电位的变化。动作电位在记录点只持续 1 毫秒或 2 毫秒，之后以每秒 50 米的速度沿着轴突传导到肌肉。如图所示，动作电位通过置于轴突内的电极来记录。动作电位需要膜电位迅速变化，这是轴突第一次去极化（轨迹的上部），然后迅速让神经元膜电位恢复到静息水平（轨迹的下部，回复到基线）。(After Purves, Augustine, et al., 2008)

起肌肉抽搐；伏特发现由电池产生的电流导致了这一效应。到 19 世纪中期，德国内科医生、生理学家埃米尔·杜波依斯雷蒙和其他研究者发现，电子干扰沿着轴突逐渐进行。20 世纪初，研究者发现动作电位和神经元及其细胞膜内、外的钠离子和钾离子有关。尽管在认识上有了这样的进步，但是研究者对于动作电位的运作方式仍然不清楚。到了 20 世纪 30 年代，最迫切需要解决的问题就是动作电位的机制及电信号是如何沿着轴突传导的。毕竟，这种信号传导过程是所有大脑功能的基础。

霍奇金在 1937 年开始研究动作电位，当时他是洛克菲勒大学和科德角伍兹霍尔海军生物实验室的研究员。1938 年，他回到剑桥大学，和他的一名学生赫胥黎一起对轴突采用银染色法，他们发现动作电位的机制与离子通道或者“孔隙”电压依赖性开放有关。神经元细胞膜上的钠离子进入轴突，引起膜电压突增，如图 1.3 所示（使用银染色法可让轴突显得更大，这也是研究者在伍兹霍尔和英国普利茅斯海军实验室使用该方法的原因）。他们发现神经元膜电位下降使得钠离子涌入细胞内，这是动作电位的基础。通过轴突一小段一小段地去极化，电子干扰逐渐从一个轴突的末梢传向下一个轴突。把这个过程可视化，好比西部电影里火沿着引线在燃烧。燃烧点的热度使得引线下一小段被点燃，从而使得火一直燃烧下去。霍奇金和赫胥黎发现动作电位的机制是一个重要进步，10 年后他们发表了论文，并因该发现获得了 1963 年的诺贝尔生理或医学奖。

20 世纪 40 年代末、50 年代初对动作电位机制的深入理解使得解决另一个同样重要的问题变得迫切起来：信号何时到达轴突末梢，信息怎样传到靶细胞？比如，图 1.3A 中，动作神经元轴突携带的信息如何使得跟它接触的肌肉收缩。波特和福士潘也负

责向我们讲解这部分内容。我们一个班有 110 名学生，他们两人在一周内就可以叫出所有人的名字。他俩刚结束卡茨实验室的工作，卡茨正是解决神经信号传导机制的科学家。20 世纪 30 年代初卡茨在莱比锡大学学习药学，他是犹太人，1935 年移民到英格兰。阿奇博尔德·奇尔是伦敦大学学院生物物理学系主任，也是能量和代谢领域的杰出人物，他将卡茨招入门下。在卡茨还是个医学院学生的时候就研究相关问题，两人步调如此一致，奇尔招他做研究生也是顺理成章的事，不过他这种赞助的政治重要性让卡茨麻烦不断（标有“A. V.”的铜质奖章挂在卡茨办公室显眼的位置，办公室的前主人正是奇尔）。

卡茨和奇尔一起研究肌肉能量，这引起了他对神经和肌肉间信号传导问题的兴趣。1938 年他结束了医生的工作，去往澳大利亚和约翰·艾克斯一起工作，直接研究信号传导。约翰是研究突触传导的主要神经生理学家。在澳大利亚时，卡茨成为英国公民，以雷达官的身份服役于皇家空军，随后结婚，后又于 1946 年作为奇尔的助理回到了伦敦大学学院。回到英国后，他暂时和霍奇金、赫胥黎一起工作，研究动作电位，并于 1948 年作为共同作者发表了他们的一项主要发现。卡茨是在霍奇金和赫胥黎合作接近尾声时加入进来，他有先见之明地针对另一个相关但全然不同的问题展开了研究：动作电位怎样通过突触把这种效应传递到靶细胞。在 1959 年受库夫勒之邀进入哈佛大学之前，作为卡茨实验室的研究员，福士潘和波特已经就这个问题的某方面展开研究了。

突触概念来自于卡哈尔，他发现神经细胞是彼此联系的独立个体，而不是连续体。1897 年，英国生理学家查尔斯·谢林顿创造了“synapse”这个词（希腊语“synapsis”意思是“扣住”），

很快学术界认可了这个词，不过直到 20 世纪 50 年代才通过电子显微镜直接看到了突触。波特和福士潘在课上介绍的就是卡茨在第一个 10 年就神经—肌肉联合研究得到的成果。图 1.4 所示正是突触传导过程。

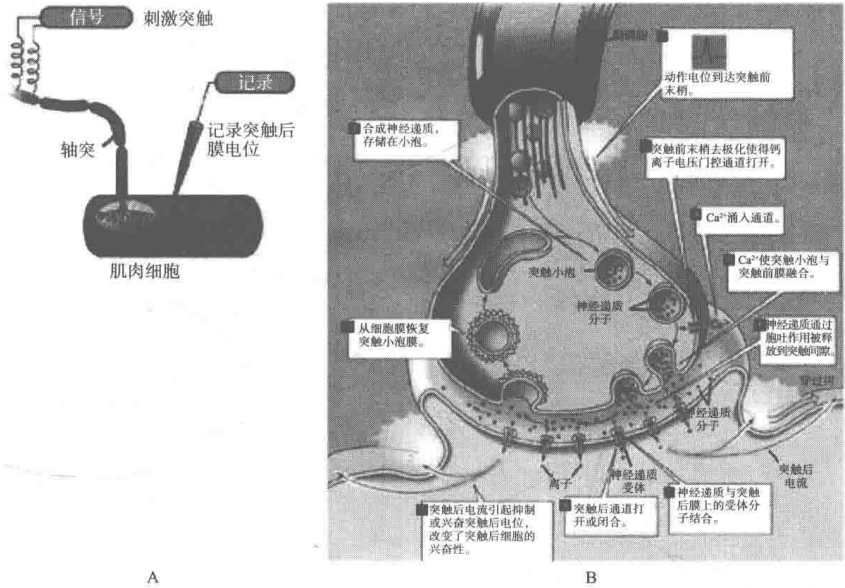


图 1.4 突触和突触传导。A. 神经肌肉联合，卡茨和他的合作者研究原型突触解开了化学突触传导过程所依赖的基本机制。B. 突触图示，说明动作电位到达突触末梢，刺激突触小泡释放突触递质。递质分子和嵌入突触后膜的受体结合，使信号向前传递到达靶细胞膜，膜兴奋产生另一个动作电位，或者膜抑制不产生动作电位。

20 世纪 30 年代末，卡茨在悉尼艾克斯的实验室就开始研究突触。艾克斯是澳大利亚人，曾在牛津作为罗德学者在谢灵顿那里进修，并于 1929 年获得博士学位。1938 年卡茨到澳大利亚时，艾克斯正研究突触递质，这是早在他与谢灵顿一起工作时就产生了兴趣的一项研究。就在此时，库夫勒也刚到悉尼不