

诺贝尔奖获得者坎德尔领衔主编，多位神经科学泰斗级人物共同编著
国际上最权威神经科学教科书，被称为“**神经科学圣经**”
全面更新至第5版

国际著名神经生物学家蒲慕明、北京市神经再生及修复研究重点实验室主任徐群渊、北京
大学心理学系主任周晓林 隆重推荐



PRINCIPLES OF NEURAL SCIENCE

神经科学原理

英文版·原书 **第5版** 上册
5th Edition

埃里克 R. 坎德尔 (Eric R. Kandel)

哥伦比亚大学

詹姆斯 H. 施瓦茨 (James H. Schwartz)

哥伦比亚大学

(美)

托马斯 M. 杰塞尔 (Thomas M. Jessell)

哥伦比亚大学

编著

史蒂文 A. 西格尔鲍姆 (Steven A. Siegelbaum)

哥伦比亚大学

A. J. 赫兹佩思 (A. J. Hudspeth)

洛克菲勒大学



随书赠送光盘，包含
书中全部近千张彩图

徐群渊导读



机械工业出版社
China Machine Press

PRINCIPLES OF NEURAL SCIENCE
神经科学原理

英文版·原书 **第5版** 上册
5th Edition

埃里克 R. 坎德尔 (Eric R. Kandel)

哥伦比亚大学

詹姆斯 H. 施瓦茨 (James H. Schwartz)

哥伦比亚大学

(美) 托马斯 M. 杰塞尔 (Thomas M. Jessell)

哥伦比亚大学

编著

史蒂文 A. 西格尔鲍姆 (Steven A. Siegelbaum)

哥伦比亚大学

A. J. 赫兹佩思 (A. J. Hudspeth)

洛克菲勒大学

徐群渊导读



机械工业出版社
China Machine Press

图书在版编目 (CIP) 数据

神经科学原理 (英文版 · 原书第 5 版, 上下册) / (美) 坎德尔 (Kandel, E. R.) 等编著 ; 徐群渊导读 . —北京 : 机械工业出版社, 2013.7

书名原文: Principles of Neural Science

ISBN 978-7-111-43081-0

I. 神… II. ①坎… ②徐… III. 神经科学—英文 IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 137031 号

版权所有 · 侵权必究

封底无防伪标均为盗版

本书法律顾问 北京市展达律师事务所

本书版权登记号: 图字: 01-2013-3233

Eric R. Kandel, James H. Schwartz, Thomas M. Jessell, Steven A. Siegelbaum, A. J. Hudspeth. Principles of Neural Science, 5th Edition.

ISBN 978-0-07-139011-8

Copyright © 2013 by The McGraw-Hill Education.

This authorized English reprint edition is jointly published by McGraw-Hill Education (Asia) and China Machine Press. This edition is authorized for sale in the People's Republic of China only, excluding Hong Kong, Macao SAR and Taiwan.

Copyright © 2013 by The McGraw-Hill Education (Asia) and China Machine Press.

No part of this publication may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including without limitation photocopying, recording, taping, or any database, information or retrieval system, without the prior written permission of the publisher.

All rights reserved.

本书中文简体字翻译版由机械工业出版社和麦格劳 - 希尔 (亚洲) 教育出版公司合作出版。

版权 © 2013 由麦格劳 - 希尔 (亚洲) 教育出版公司与机械工业出版社所有。

此版本经授权仅限在中华人民共和国境内 (不包括中国香港、澳门特别行政区及中国台湾地区) 销售。未经出版人事先书面许可, 对本出版物的任何部分不得以任何方式或途径复制或传播, 包括但不限于复印、录制、录音, 或通过任何数据库、信息或可检索的系统。

本书封底贴有 McGraw-Hill Education 公司防伪标签, 无标签者不得销售。

本书被誉为“神经科学圣经”, 凝聚了众多权威神经科学家的主要、最新的研究, 从神经系统的分子、细胞、解剖结构一直到感觉、运动、认知功能, 系统、全面地诠释了脑是如何控制全身各器官系统功能以及适应环境的行为的, 并展示了人们对各种神经精神疾病生物科学基础的新认识。本书为各领域神经科学工作者和学生提供了一个极有价值的“指南”。如果你想要不断深化对脑、精神意识及行为的理解或想要长期从事“探索脑”的工作, 本书就是你的权威指导。就此而言, 迄今还没有一本同类书籍能与之比拟。

机械工业出版社 (北京市西城区百万庄大街 22 号 邮政编码 100037)

责任编辑: 赵艳君

藁城市京瑞印刷有限公司印刷

2013 年 9 月第 1 版第 1 次印刷

214mm × 275mm · 49 印张 (含彩插 0.5 印张)

标准书号: ISBN 978-7-111-43081-0

ISBN 978-7-89405-009-0 (光盘)

定价: 299.00 元 (附光盘, 上下册)

凡购本书, 如有缺页、倒页、脱页, 由本社发行部调换

客服热线: (010) 88379210 88361066


投稿热线: (010) 88379007

购书热线: (010) 68326294 88379649 68995259

读者信箱: hzjg@hzbook.com



Columns II (left) and IV (right) of the Edwin Smith Surgical Papyrus

This papyrus, transcribed in the Seventeenth Century B.C., is a medical treatise that contains the earliest reference to the brain anywhere in human records. According to James Breasted, who translated and published the document in 1930, the word brain  occurs only 8 times in ancient Egyptian, 6 of them on these pages. The papyrus describes here the symptoms, diagnosis, and prognosis of two patients with compound fractures of the skull, and compares the surface of the brain to "those ripples that happen in copper through smelting, with a thing in it that throbs and flutters under your fingers like the weak spot of the crown of a boy before it becomes whole for him." The red ink highlights the patients' ailments and their prognoses. (Reproduced, with permission, from the New York Academy of Medicine Library.)

Handwritten text in Arabic script on aged paper, featuring red ink for headings and black ink for the main body of text. The text is arranged in approximately 20 horizontal lines. The paper shows signs of wear, including discoloration and some loss of material at the edges.



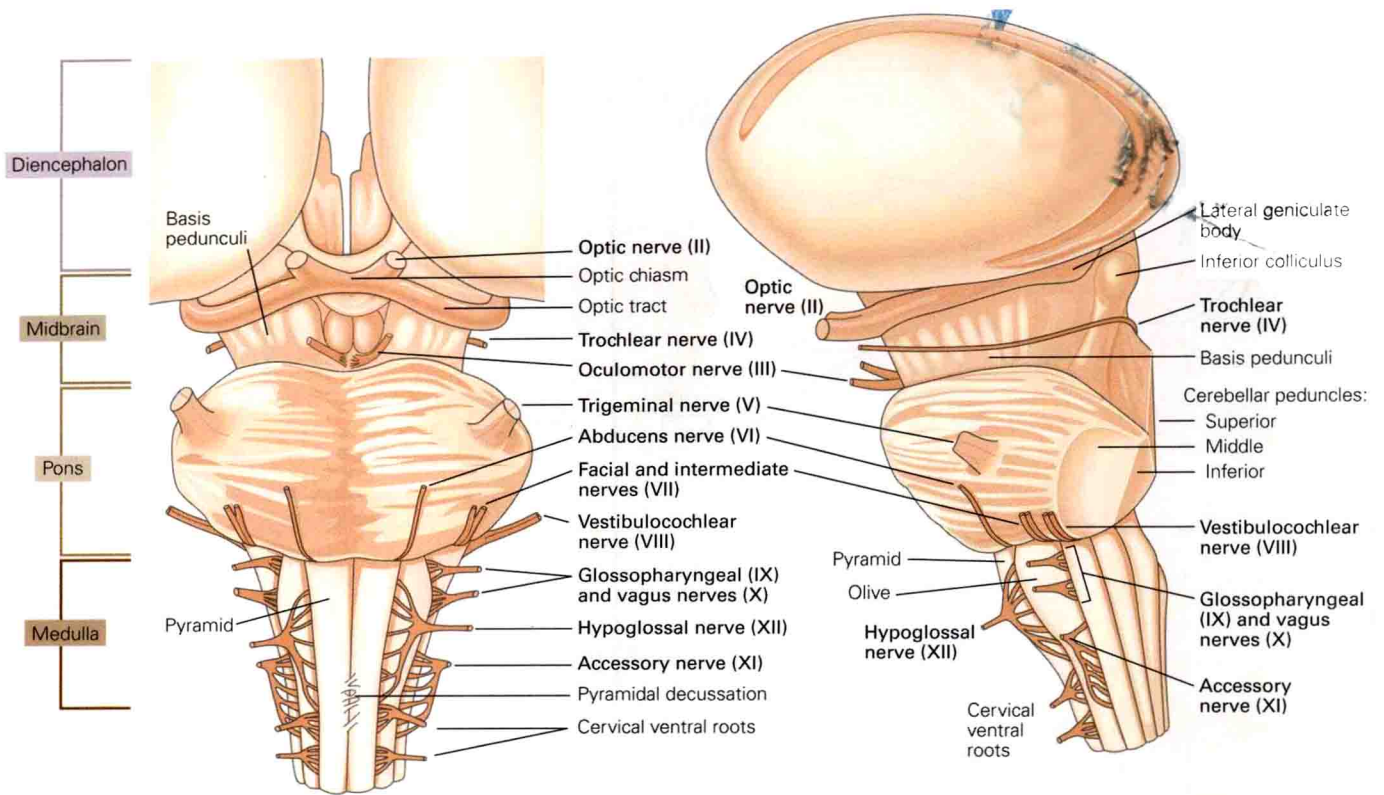


Figure 45-1 (见正文第 1020 页)

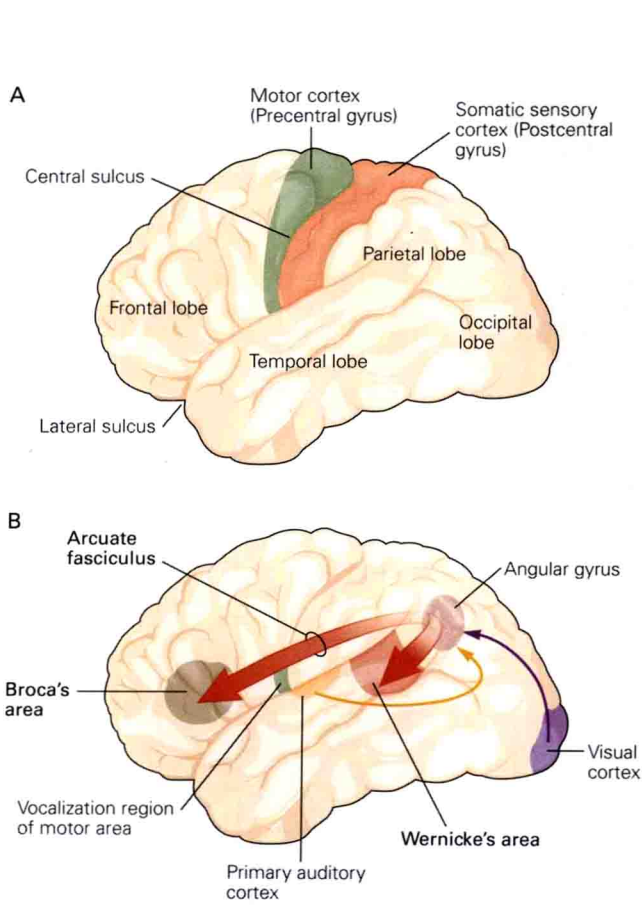


Figure 1-4 (见正文第 11 页)

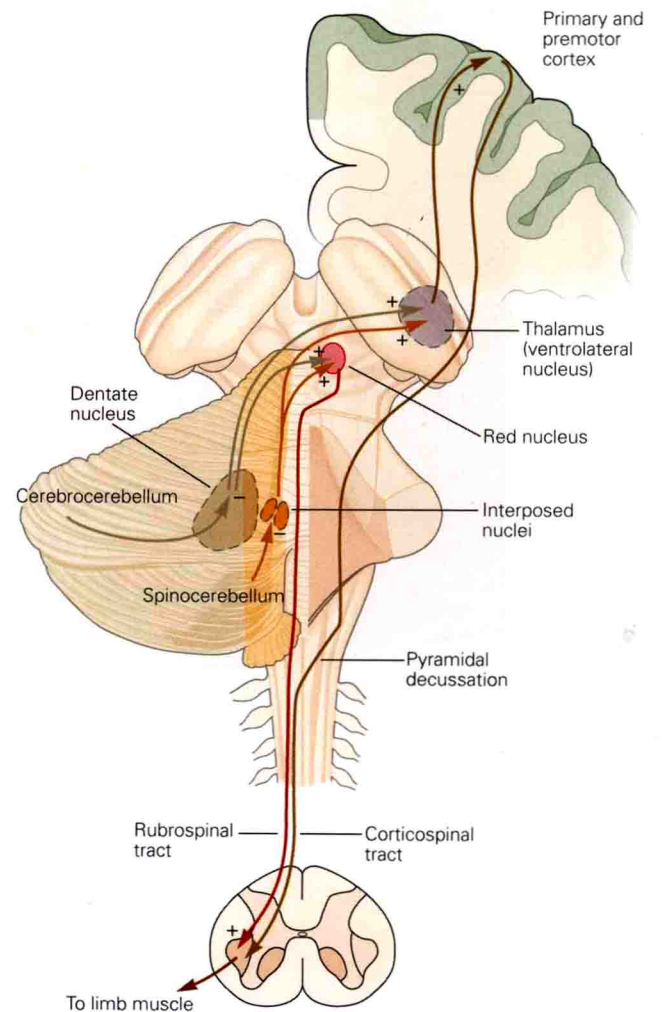


Figure 42-9 (见正文第 971 页)

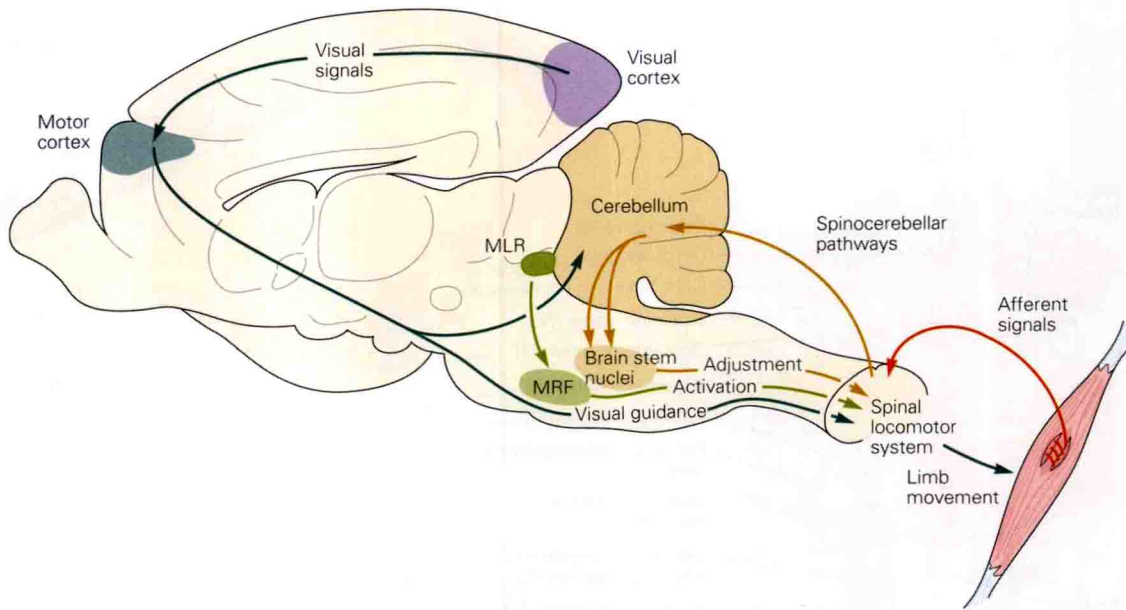


Figure 36-10 (见正文第 826 页)

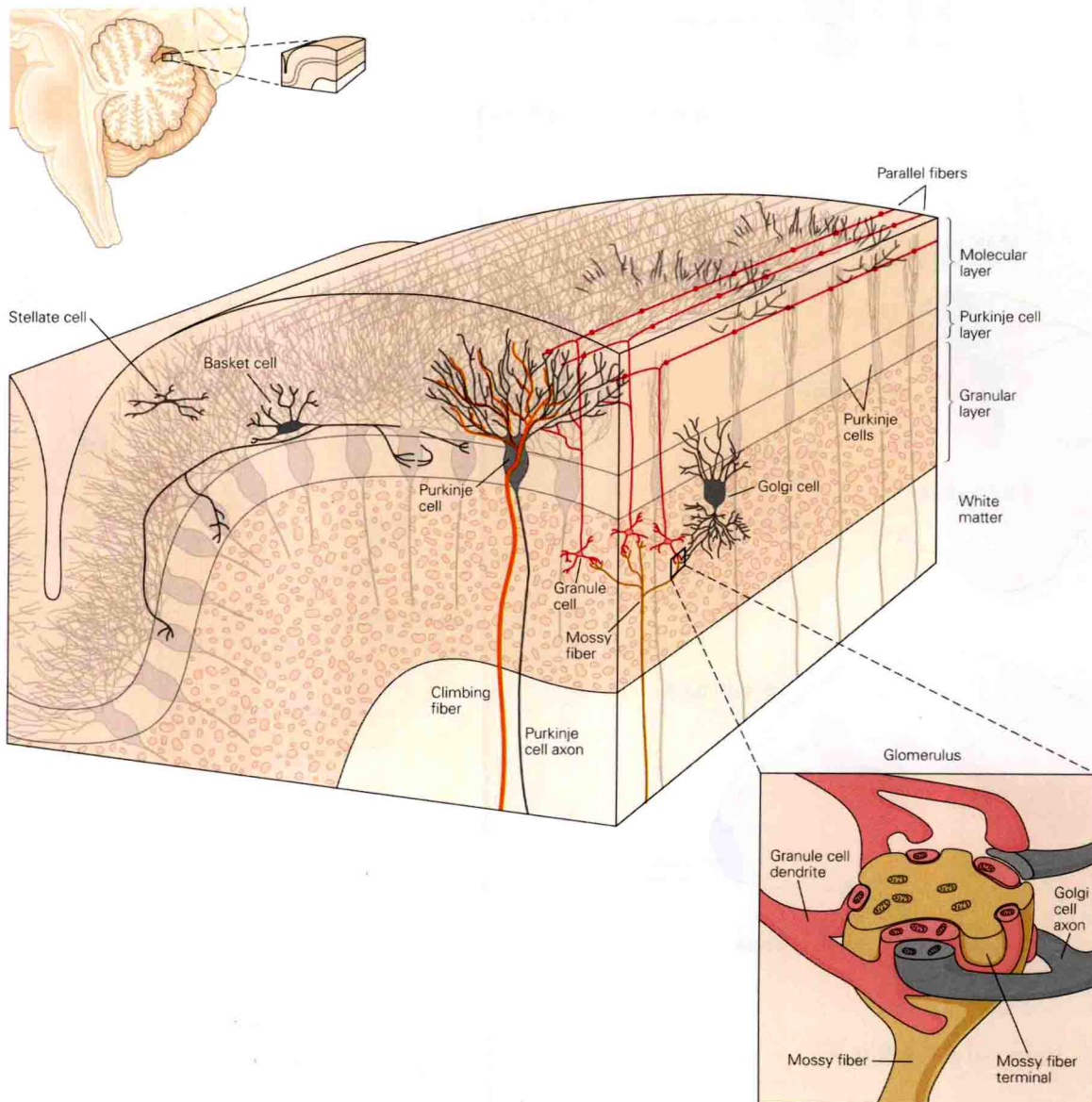


Figure 42-4 (见正文第 965 页)

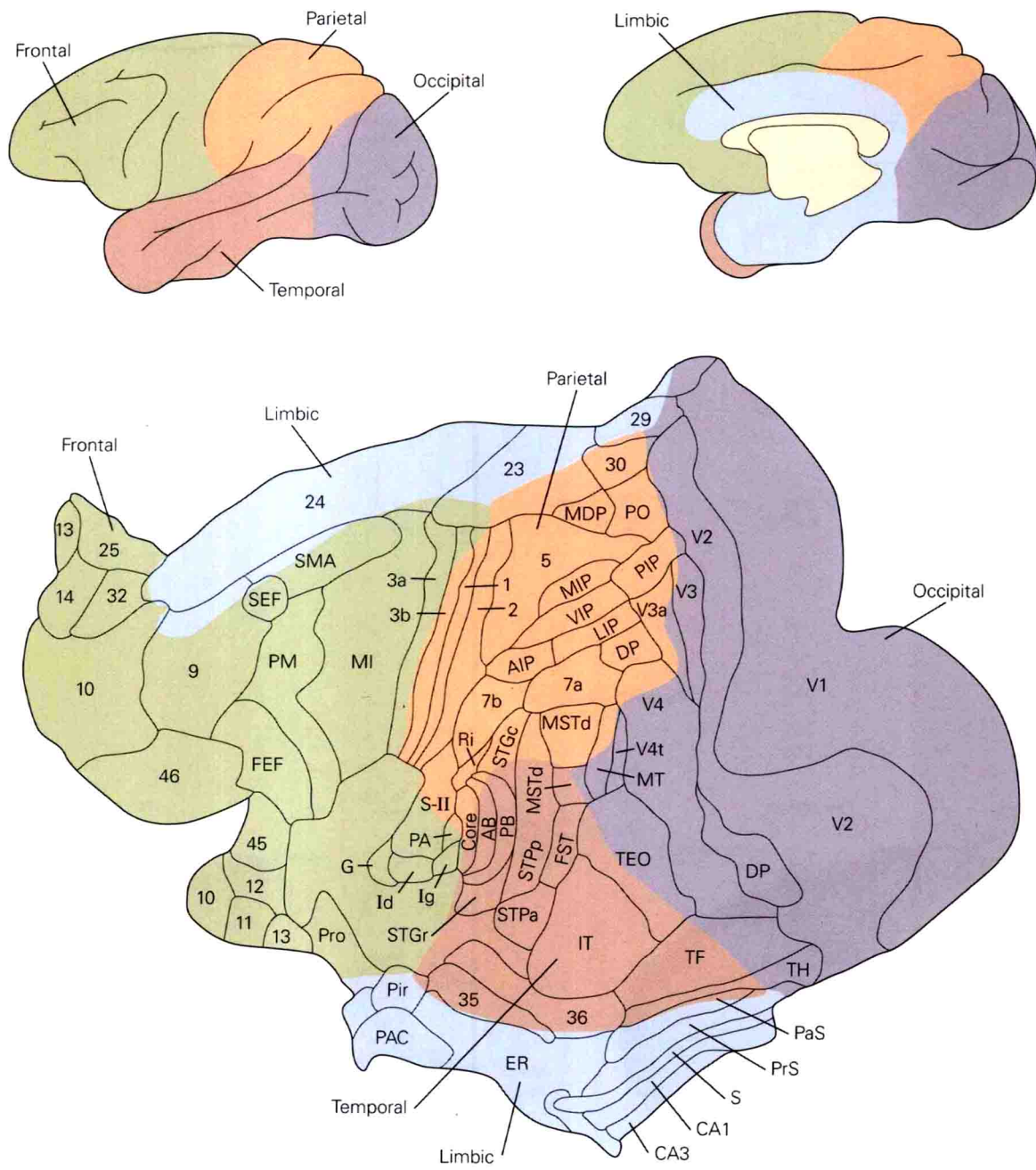
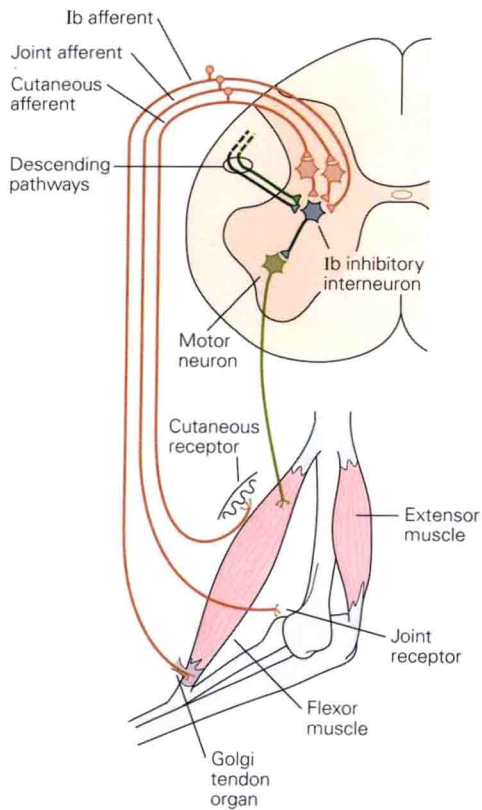


Figure 18-1 (见正文第 394 页)

A Convergence onto Ib interneurons



B Reversal of action of Ib afferents

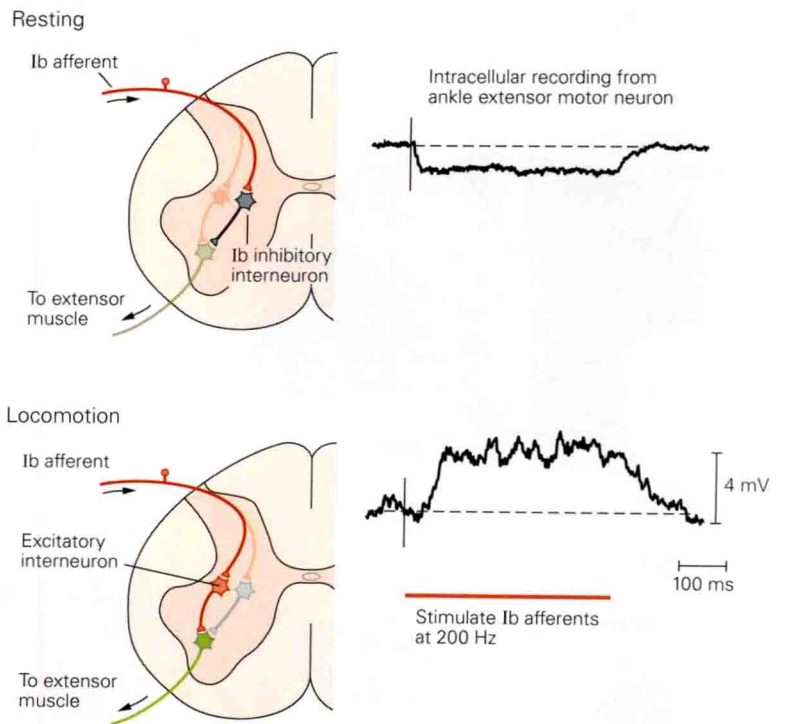


Figure 35-7 (见正文第 801 页)

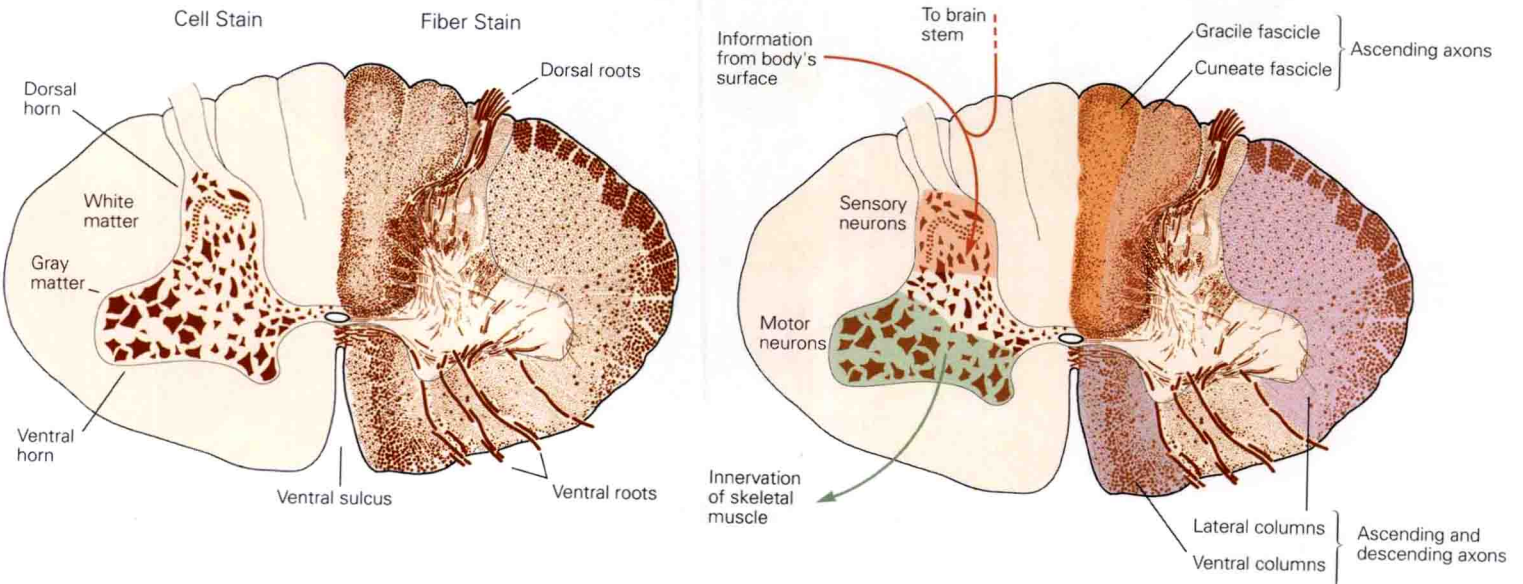


Figure 16-1 (见正文第 357 页)

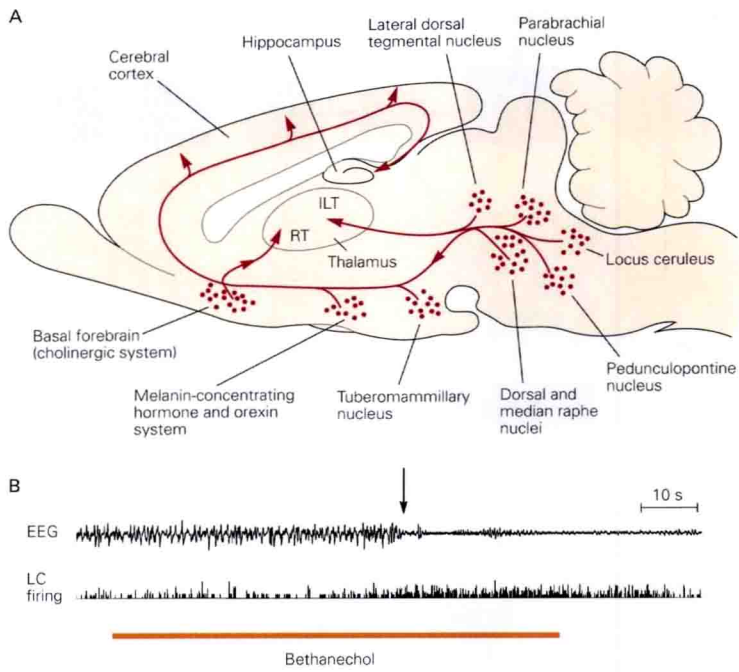


Figure 46-3 (见正文第 1044 页)

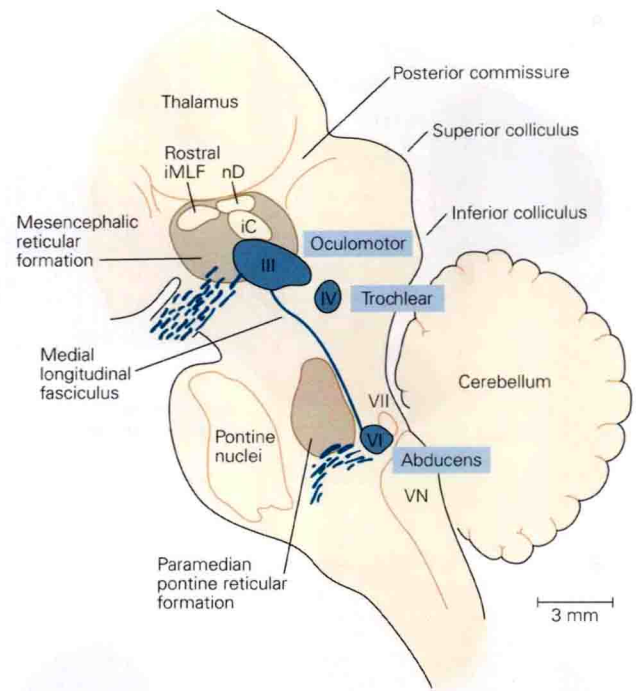


Figure 39-6 (见正文第 901 页)

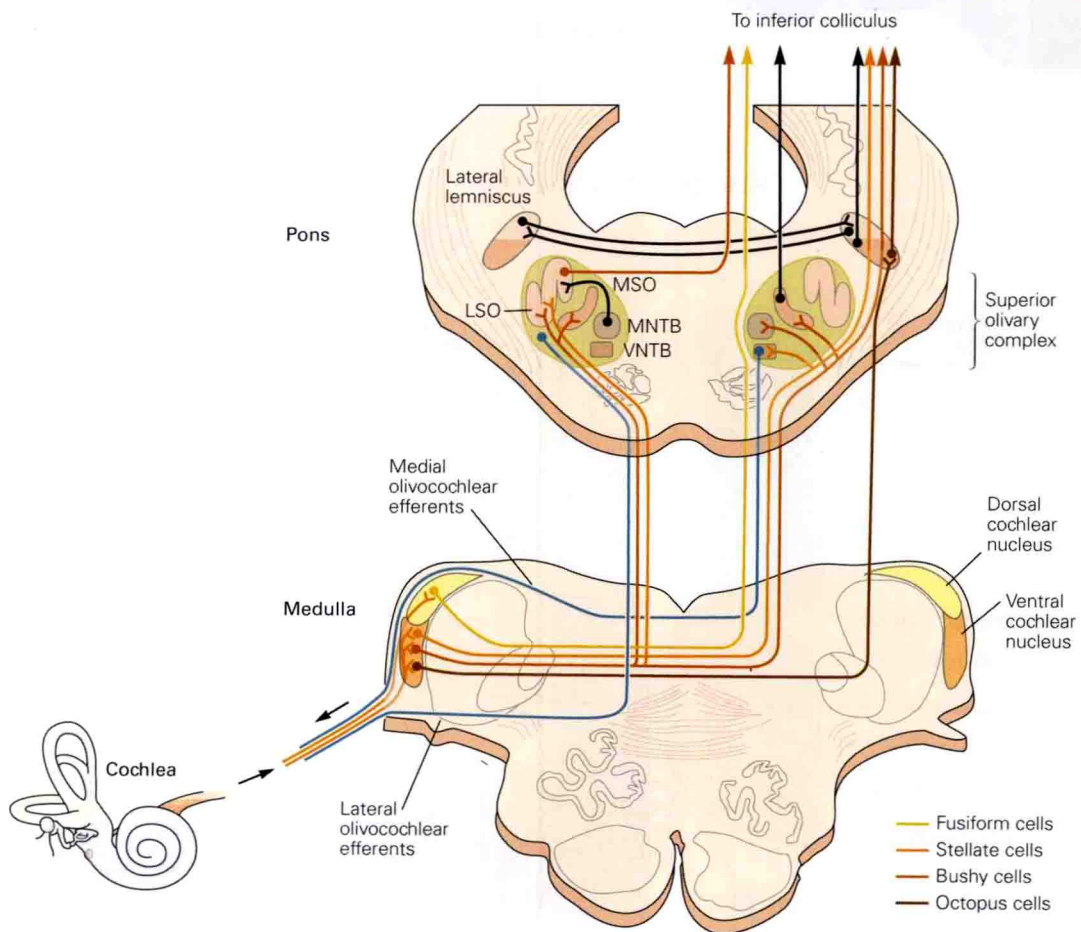


Figure 31-7 (见正文第 695 页)

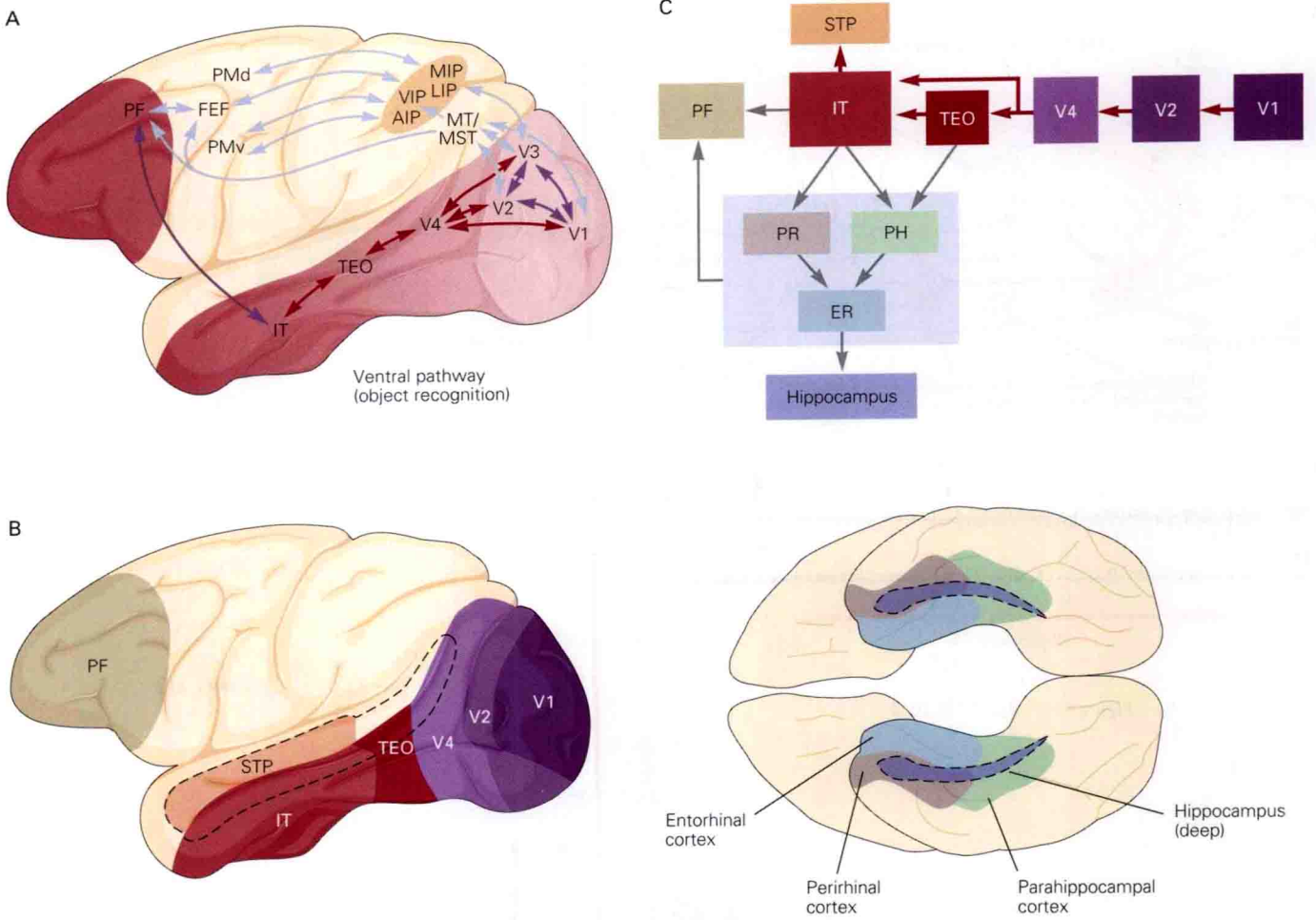


Figure 28-2 (见正文第 623 页)

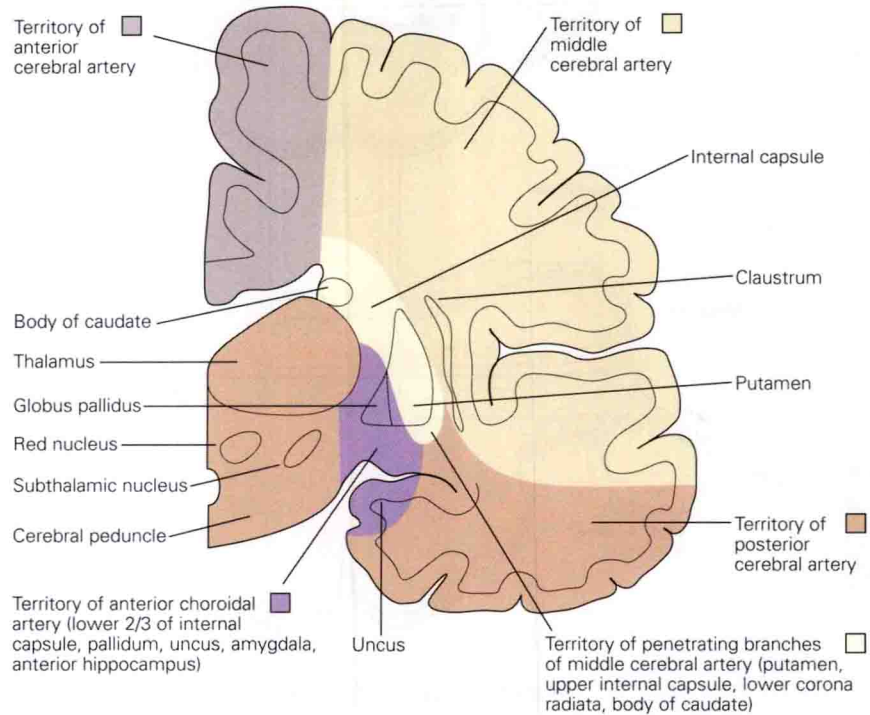
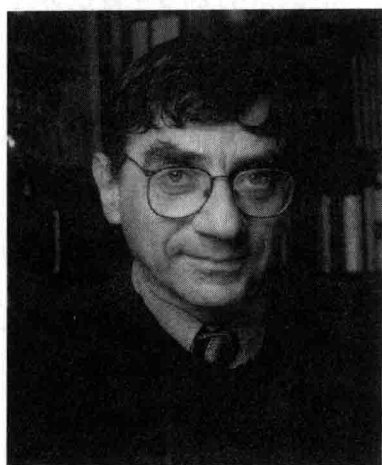


Figure C-2 (见正文第 1552 页)

献词



詹姆斯 H. 施瓦茨
(1933—2006)

我们希望把这本《神经科学原理》第5版献给我们的朋友及同事詹姆斯 H. 施瓦茨，他是本书的创始作者之一，在2006年3月12日去世。詹姆斯是一名非常出色的神经科学家及学者。他的科学天赋及博学多识从他在纽约大学当医学学生开始就显现了。在纽约大学时他与微生物学系的维尔纳·马斯 (Werner Maas) 共同取得了一系列重要的有关细菌代谢反馈抑制的研究。由于这项工作太过瞩目，在詹姆斯完成医学院学习时被提名到德特勒夫·布朗克 (Detlev Bronk) 创建的洛克菲勒大学刚刚建立的高标准选择研究生项目中去。1964年，詹姆斯从弗里茨·利普曼 (Fritz Lippman) 的实验室获得哲学博士学位并从洛克菲勒大学毕业，他那时已经成了一名非常出色的生物化学家。因此，1965年，他被纽约大学热情地邀请回微生物系做助教。在那里詹姆斯开始研究海蜗牛的神经细胞，因为这些细胞很大很独特、易区分，它们似乎可以作为神经生物化学特性研究的候选者。一开始的研究获得的成功促使他全力投入到神经系统中。很快，他就成为神经系统生物化学

学家领军人物中的一员，并且也是关于大脑与行为关系的思考先驱者之一。

从分子到行为的观念是在与詹姆斯共同编辑的第1版《神经科学原理》中的统领主题。他就是很简单地热爱在“原理”上下工夫。作为一个卓越的作者，他同时要求自己 and 别人做到语言的精准。这使他成了一个优秀的编辑。他会读每一章并热心地编辑每一章。另外，詹姆斯同时贡献了他的历史学感悟。他提议用埃及莎草纸上的象形文字图像作为“原理”的开篇，这是人类有记载以来关于大脑的最早文献。我们把这些图像也作为此版的开篇。但也许最重要的是，詹姆斯捍卫了这本书应该描画出基础原理而不是作为摆事实的百科全书的理念。因此，詹姆斯的视角和编辑才能极大地丰富了5个版本中的每一个。失去他，我们极尽所能地做出了这一版的最终成果并希冀维持他已经设定下的可读性及学术性的高标准。

说 明

医药是一门不断变化的学科。当研究和临床经验拓宽我们的知识时，处理和药物治疗的变化就是必须的。这部作品的作者和出版商已经与可信赖的渠道核查过以便竭诚提供完整以及符合出版时公认标准的信息。然而，鉴于人工错误的可能性以及医药科学的变化，无论作者、出版商，还是介入到准备和出版这部作品的其他方都无法保证收录在此的信息是在任何方面都准确或完整的。他们拒绝为本书中的任何错误、遗漏，以及因使用本书中的信息所获结果承担任何责任。在此鼓励读者将本书中的信息与其他渠道进行核对。例如，特别鼓励读者核查每一种药物包装中所含的产品信息页以保证本书中所含信息的准确性，以及本书并未改变建议剂量或与服药指导相悖。此建议对于新药或非常用药尤其重要。

推 荐 序

神经科学研究单个神经元、神经元群和神经系统的工作方式，以及它们如何产生人和其他动物的行为、意识和情感，并最终服务于那个古老的神谕“认识你自己”。在“脑科学时代”的 21 世纪，神经科学与心理学、计算机科学和数学等学科充分交融，力图实现神经科学的终极目标，即揭示神经环路中的信号流如何产生人的心智。按本书编者的理解，这一宏大目标可以分解成 5 个基本问题：大脑如何发育？大脑内的神经细胞如何相互通信？不同的连接模式如何导致不同的感知和运动？神经元间的通信如何受到经验的调节？这种通信如何被疾病改变？对这些问题，近年来发达国家纷纷投巨资发展神经科学和脑科学。2013 年，欧盟和美国相继提出了“脑计划”，这是继 20 世纪 90 年代各国提出“脑十年”计划以后，官方再次将目光投向神经科学。欧盟提出在巨型计算机上完成对人脑的精细建模；而美国的“脑计划”则希望对大脑神经回路进行实验性测量，研发和推广神经科学研究中的新技术和新工具，最终实现对大脑各种功能及其紊乱的理解。

以诺贝尔奖获得者埃里克 R. 坎德尔为首的 5 位神经科学家合作主编的《神经科学原理》一书，经过 30 余年的历练和琢磨，已成为神经科学领域的权威经典。本书涵盖了从基因到意识的整个神经科学领域，成为培养新一代本科生和研究生的重要助手。自 1981 年第 1 版问世至今，本书已相继推出 4 个版本，每次再版都吸收了当时最前沿的技术和理论革新，现在呈现在读者面前的是 2012 年出版的第 5 版。特别值得一提的是，这一版距第 4 版已过去了十余个年头。这十余年间，神经科学的各个领域都出现了翻天覆地的变化：新的研究技术层出不穷（如功能性磁共振成像、光遗传学），新的研究课题异军突起（如认知神经科学）。正如编者在新版前言中提到的，新技术“使得我们能够直接研究更为复杂的认知过程”。这种技术革命引发了研究主题和研究方式的转变，神经科学从重点关注神经元、神经环路的生理特性，转变为关注复杂行为、认知和情绪等心理过程的生理、生化和脑机制。将神经科学与行为和心理学研究手段结合起来，研究心理与行为的神经机制已成为脑科学发展的根本趋势。这些变化在新版中都有体现。粗略比较一下当前这个版本和上一个版本，我们就会发现，书中增加了更多关于复杂神经系统功能的章节，如自主运动（第 37 章、第 38 章）、情绪（第 48 章）和动机（第 49 章）。那些从上一版中保留下来的章节，也由作者进行了更新，增加了近些年出现的新的观点和实证证据。这一点从参考文献的更新上也可可见一斑。除此之外，这一版本对配图进行了重新润色和修饰，使得读者更容易理解复杂、抽象但又极其重要的过程和结构。

本书的目标读者是脑科学研究领域的学生和研究者。如上所述，脑科学是一门高度交叉融合的新兴学科，在这一领域中研究和学习的人可能来自生命科学、心理学、医学、计算机科学、数学等领域。因此，本书各章节皆以介绍相应子领域中的主要原理和重要机制为目的，而避免冗余和琐碎。对于具有相当的学习能力而无相

关领域的专业知识的读者来说，本书能够提供很好的导论。

近年来，我国神经科学研究和教学取得了长足的进步。在不少高校和研究所，来自脑科学不同领域的研究人员和学生正在开展实质性的合作，如联合承担科研项目、开放课堂等。本书以其包罗万象和深入浅出的特点，正好能适应和推动这种交叉融合，让更多的学生和研究者在了解和学习其他领域时能得到权威的指导。我们希望并相信，本书在国内的出版能够提高我国脑科学研究和教学的水平。

周晓林

北京大学心理学系主任

教育部心理学教学指导委员会主任委员

2013年8月6日

主编简介

埃里克 R. 坎德尔 (Eric R. Kandel)

2000 年诺贝尔生理学或医学奖获得者，是美国著名的哥伦比亚大学生物化学、分子生物物理学、生理学、细胞生物物理学和精神病学教授，是霍华德·休斯医学研究所高级研究员，曾被授予美国国家科学勋章。

他于 1929 年出生于奥地利的维也纳，1956 年毕业于美国纽约大学，获医学博士学位，1983 年至今任哥伦比亚大学生物化学、分子生物物理学、生理学、细胞生物物理学和精神病学教授、霍华德·休斯医学研究中心高级研究员，他也是美国国家科学院的成员。

2000 年，坎德尔博士因其对神经科学领域的开创性贡献与保罗·格林加德共同获得诺贝尔生理学 and 医学奖。值得一提的是，他因在神经细胞记忆存储的生理学基础方面的研究获得这份殊荣。坎德尔博士还获得其他多个奖项，包括美国国家科学勋章、艾伯特·拉斯克医学研究奖 (Albert Lasker Basic Medical Research Award)、盖尔德纳国际医学科学杰出成就奖 (Gairdner International Award for Outstanding Achievement in Medical Science)、沃尔夫奖，等等。他还获得 18 个荣誉学位。

坎德尔博士因主编《神经科学原理》而备受赞誉。他的自传《追寻记忆的痕迹》(*In Search of Memory: The Emergence of a New Science of Mind*) 叙述了他非凡的生活和职业成就，曾荣获《洛杉矶时报》图书奖。他的其他著作包括 *Cellular Basis of Behavior: An Introduction to Behavioral Neurobiology*, *Behavioral Biology of Aplysia: A Contribution to the Comparative Study of Opisthobranch Molluscs*, *Molecular Neurobiology in Neurology and Psychiatry* 和 *Memory: From Mind to Molecules* (与 Larry R. Squire 合著)。

导 读

人们期待已久、由麦格劳－希尔公司 (McGraw-Hill Companies, Inc.) 出版的神经科学巨著《神经科学原理》(*Principles of Neural Science*) 第 5 版于 2012 年终于与大家见面了, 这不啻是世界神经科学界一件相当大的事情。因为该书自从问世以来, 已经被广大业内人士认为是“杰出”的“经典”著作, 甚至是神经科学的“圣经”, 对各国神经科学人才的培养, 起到了无可比拟的重要作用。

众所周知, 神经科学是探索“人脑奥秘”的科学, 它从分子、细胞、网络、发育、结构、功能、认知、进化、计算、医学临床等各个角度来研究人和动物无比复杂的神经系统。因此可以说, 神经科学是带动当前生命科学发生“革命性”进步的关键动力之一, 也是当代生命科学中发展最快、最具活力的学科。可以说, 一个国家的神经科学发展水平, 在一定程度上代表了个国家生命科学的整体水平。美国今年又由总统出面, 提出实施“推进创新神经技术脑研究计划”(*Brain Research through Advancing Innovative Neurotechnologies Initiative*) 这一影响世界的重大举措, 充分说明了发展神经科学对国家科技进步的重要性。

正是在这样一个发展潮流中, 本书凝聚了众多权威神经科学家的主要、最新的研究, 从神经系统的分子、细胞、解剖结构一直到感觉、运动、认知功能, 系统、全面地诠释了脑是如何控制全身各器官系统功能以及适应环境的行为的; 展示了人们对各种神经精神疾病生物科学基础的新认识。因此, 本书为各领域神经科学工作者和学生提供了一个极有价值的“指南”。也就是说, 你如果想要不断深化对脑、精神意识及行为的理解或想要长期从事“探索脑”的工作, 这本书就是你的权威指导。就此而言, 迄今还没有一本同类书籍能与之比拟。

鉴于神经科学的飞速发展和本书在这个发展过程中的重要性, 《神经科学原理》自从 1981 年第 1 版问世以来, 到 2000 年第 4 版, 平均每 5 年大幅度更新一次。由于在神经科学发展中大量引入分子生物学技术, 使得这一次再版等待了 11 年, 著作也因此才有了“跨越式”的进步。这本由大量作者参与、长达 1 709 页、重达 4 公斤、超过 900 张精美插图[⊖]、有 67 章的巨著共分 9 个部分。第一部分 (Part I) 提供了本书总的视角, 明确了脑对行为的决定性作用, 概括了神经细胞及其功能, 提出了基因、脑和行为之间的关联; 第二部分 (Part II) 检视了神经元的细胞和分子生物学特性, 涉及神经元和神经胶质的结构和功能, 特别是神经元的电特性; 第三部分 (Part III) 关注了决定神经元之间交流的突触活动特点以及神经递质的作用, 也提及了相关的疾病; 第四部分 (Part IV) 谈的是大脑皮质以及其他脑结构对认知功能的决定性影响, 包括大脑皮质的结构特点和神经影像技术的应用; 第五部分 (Part V) 和第六部分 (Part VI) 分别介绍了神经系统对感觉和运动功能的管理;

⊖ 由于本书的黑白印刷效果不能完整体现原书彩色图片的细节, 为了方便读者阅读, 我们已将原书所有彩色插图都收录在附属光盘当中, 请读者参阅。——编辑注