



○ 杨雄里



神经科学



当代学科前沿文库



中国科学技术出版社

R 338

86177



神经科学

○ 杨雄里

NEUROSCIENCE

● YANG XIONGLI



C0153772

CHINA SCIENCE AND TECHNOLOGY PRESS

中国科学技术出版社

(京)新登字 175 号

神 经 科 学

当代学科前沿文库

杨雄里 著

中国科学技术出版社出版(北京海淀区白石桥路 32 号)

责任编辑:高 建

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

中国科学院印刷厂印刷

封面设计:胡焕然

开本:850×1168毫米 1/32 印张:4.625 字数:123千字

技术设计:赵丽英

1991年 10 月第 1 版 1991年 10 月第 1 次印刷

印数:1—2,000 册

ISBN 7-5046-0577-8/Q·16

定价:3.70 元

活跃学术思想
发展科学技术

王汉斌

出版前言

一百多年以前，马克思“把科学首先看成是历史的有力杠杆，看成是最高意义上的革命力量”（《马克思恩格斯全集》第19卷，第375页），高度评价了科学技术在人类历史上的伟大作用。这一远见卓识已为20世纪的历史性进步所证实。众所周知，20世纪以来，尤其是第二次世界大战之后，科学技术的突飞猛进如此深刻地改变了整个世界的面貌；不仅全球的自然环境和社会环境发生了天翻地覆的巨大变化，而且连包括当代科学技术在内的整个人类文化体系本身（从细节到整体、从形式到内容）也都处于日新月异的发展之中。正是在这样一种深广的历史背景之下，近30年来狂飙突起的新科学技术革命的浪潮，日益强烈地震荡和冲击着世界的每一个角落。当今世界，无论是发达国家，还是发展中国家，都同样面临着这一新科技革命的严峻挑战。

基于对上述形势的分析与总结，邓小平同志于1988年提出了“科学技术是生产力，而且是第一生产力”。这一科学论断，本质地揭示了科学技术对当代生产力发展和社会经济发展的第一位的变革作用，这对于指导我国的社会主义现代化建设，显然具有十分紧迫而又深远的意义。应该看到，依靠科学技术的进步来推动经济政治的发展和综合国力的提高，已经成为目前国际社会的共识，越来越多的国家都以此作为自己的基本国策或长期发展战略。因

349/04

此,面对世界新科技革命的挑战,我们的紧迫任务是必须努力增强全民族的科技意识,必须大力发展我国的科学技术事业。

如果说,上个世纪末,一些站在科技发展前沿的有识之士曾经从不同的角度分别对现代科技作出过总结,深刻地揭示了有关学科乃至整个科技体系的发展特征和态势,并因此而有力地影响了20世纪科技发展;那末,在行将跨入21世纪的今天,我们不仅应该清醒地认识到当代科学技术的发展已经并将继续强烈地改变人类社会生活的各个方面(其中包括生产方式、生活方式以至经济、政治、军事、文化等诸多领域),而且更必须增加紧迫感和危机感,自觉地思考与总结近百年来有关科学技术发展的方方面面,抓住机遇,争取时间,努力使我们的伟大事业在世界新科技革命的大潮中蓬勃向前,兴旺发达。推进我国的社会主义现代化建设和改革开放,必须高度重视和充分依靠科学技术;因此,大力发展科学技术已经成为实现我国“八五”计划和十年规划的关键。有鉴于此,我们决定组织力量编辑《当代学科前沿文库》,并于今年起陆续出版。

《当代学科前沿文库》是一套综合性的学术文库,特邀请海内外各方面的学者就其实际工作的专业领域进行回顾与展望,旨在及时反映活跃于当代各门学科、各个研究领域前沿的专家或学科带头人的有关思考和总结,及时反映他们对当今科学技术发展所进行的科学分析,从而为发展科学技术作出积极的贡献。一些科技界的老前辈十分关心和支持《当代学科前沿文库》的编辑出版工作,他们再三指出,面临21世纪世界新科技革命的挑战,我国科技界亟需审时度势,认真分析国情,认真分析当今世界科技发展的历史、现状和趋势,努力跟踪和赶超世界先进水平。他们或亲自执笔,或推荐有关专家,或牵头组织班子,积极撰写书稿,并充分强调这是一项既有现实意义、更有历史意义的基础性工作,表示有责任从历史的高度积极写出中国学者的答卷,不仅造福子孙后代,而且还贡献于世界人民。社会各界的许多有识之士也纷纷呼吁,认真写好并及时出版这一套综合性学术文库,对于我国决策和领导的

科学化,对于建设我国高水准的研究队伍,对于全国人民增强科技意识、掌握科技知识、参与科技实践,对于提高我国的综合国力以及促进国际科技-文化的交流,无疑是大有裨益的,大家应该努力把这项工作做好,并把它提到战略高度来加以认识。

“一个民族想要站在科学的最高峰,就一刻也不能没有理论思维。”(《马克思恩格斯选集》,第3卷,第467页)我们相信,在各方面专家学者的大力支持下,通过社会各界的共同努力,《当代学科前沿文库》一定能够以一系列多彩多姿的力作,进一步活跃学术思想、推动学科建设、增加文化积累、发展科学技术,从而为振兴中华民族、为建设社会主义现代化,谱写出无愧于时代、无愧于历史、无愧于人民的灿烂篇章!

主编 吴之静

一九九一年六月

序

揭示脑的奥秘是自然科学面临的最重大的挑战之一。最初，迎接这一挑战的曾经只限于几个分支的科学家；而今天，来自自然科学各个分支的科学家们已经在“神经科学”这面大旗下聚集起来，形成了浩浩荡荡的大军。人类对脑的探索已经历了漫长的历史，从某种意义上来说，神经科学的研究早在“神经科学”这门学科形成之前很久就已经开始了，但是当各个分支的科学家都还只是限于以自己所熟悉的专门领域的手段从某一侧面去提出和阐明问题时，对脑的研究还很难说已经形成了一个统一的学科。从60年代中期起，随着自然科学各领域的互相渗透，随着人们对神经活动认识的深化，“神经科学”（Neuroscience）便开始成为一门统一的学科，其研究对象包括从分子到行为的所有领域。

近20余年来，神经科学出现了爆炸性的发展，层出不穷的新技术、接踵而至的新发现使这一领域的面貌日新月异，从而深刻地改写着人们对神经活动本质的认识。今天，神经科学正处在发展的一个关键时刻。我们完全有理由期待在不久的将来人们对脑的认识会出现某些重要的突破。唯其如此，回顾神经科学所走过的道路，展望其未来的发展是一个吸引人的、富有挑战性的课题。在本书中我努力试图在一个有限的尺度上去评述这门学科的去、现在和将来。

之所以只能在“有限的尺度”上，是因为神经科学涉及的面是如此之广、发展是如此之快，全面的评述已经远非作者个人能力所及了。虽然我已经尽可能注意从总体上去把握问题，为读者刻画

神经科学的概貌,努力避免“只见树木,不见森林”;但是,无论是在评论学科的现状或者前瞻其发展趋势时,都不可避免地会留下由作者的学术背景、研究领域所规定的若干缺憾。

如果说对于这门学科现状的描述较多地决定于整体的学术水平,那末对其发展态势的评述则基本上只是作者个人的观点,而这一观点主要基于作者对所占有材料的分析、思考。神经科学正处于一场革命性变化的前夜,在许多问题上,仁者见仁,智者见智,自然会有分歧和争议,作者的观点只是提供了一家之言。

为了适合更广大读者群的需要,我在本书的第一章提供了一些简明的背景材料,这些基础材料对于了解现代神经科学是必不可少的。在全书的行文中,我尽可能用深入浅出的方式去精确地表达严格的科学内容,许多新概念和新内容的介绍,也将力求与论述有机地结合起来。我希望本书不仅能为神经科学的各方面专家提供一位同行的管见,而且对于广大读者在了解神经科学时也有所裨益。

在本书写作的过程中,作者参考了许多文献和著作(已择要列于书后,在正文的论述中不再一一标明,但引文一般均注明出处,以供查考),有兴趣的读者可进一步阅读。

我的神经科学研究工作是在中国科学院上海生理研究所起步进行的。我谨以此书献给我们的研究所,献给前辈、老师和同事,感谢他们多年来的指导、关心、支持和友情。

作者的研究活动几乎是与神经科学的形成同时起步的。作为一名神经科学发展的目击者与参与者,我在多大程度上驾驭了对本书这一主题的评述,只能留待读者们去评论了。我衷心期待着对于本书各个方面的批评。

杨雄里

1991年5月

于中国科学院上海生理研究所

目 录

序	杨雄里
第一章	神经元、脑和行为 (1)
第二章	脑研究的发展及神经科学的目标 (11)
第三章	神经元的通讯 (26)
第四章	感觉和知觉 (35)
第五章	脑的发育 (51)
第六章	学习和记忆 (63)
第七章	中枢神经系统的移植 (76)
第八章	神经系统的疾患 (86)
√ 第九章	现代神经科学的发展趋势 (94)
√ 第十章	神经科学的未来 (104)
√ 第十一章	中国的神经科学 (115)
第十二章	关于脑的思考 (120)
参考文献	(132)
附录	
1. 命名自 1990 年 1 月 1 日开始的今后 10 年为“脑的 10 年”(美国国会关于“脑的 10 年”的联合决议)···	(134)
2. 美国主要的脑和神经系统疾患的发病率和医疗费用	(137)

第一章

神经元、脑和行为

1. 神经元

神经元,即神经细胞,是脑和神经系统的基本组成单元。虽然它们具有和别的细胞相同的基因、相同的一般结构和生物化学机构,但它们也具有与众不同的特征。这些特征包括其独特的细胞外形、能产生神经冲动的细胞膜,以及把信息从一个神经元传递给另一个神经元的特异结构——突触。

典型的神经元可以区分为4个形态上不同的区域:细胞体、树突、轴突、轴突终末(图1)。神经元的胞体呈球形或锥形,其直径约5~100微米,包含核和重要的生化机构,以合成细胞生命所必需的酶及其它分子。细胞体伸出若干纤细的突起,即树突,它们在胞体附近重复地分枝。同时,胞体还产生一支细长的纤维,称为轴突。这种管形突起可伸展很长距离(在人体可长达1米),是神经元的传导单元。轴突缺乏核糖体,因此不能合成蛋白;新合成的大分子在胞体的细胞器中组装后转运至轴突终末。一般来说,树突和细胞体接受传入信号;胞体整合传入信号并发出传出信号,这种信号沿轴突传输至终末,通过突触把信息传送给一组新的神经元。

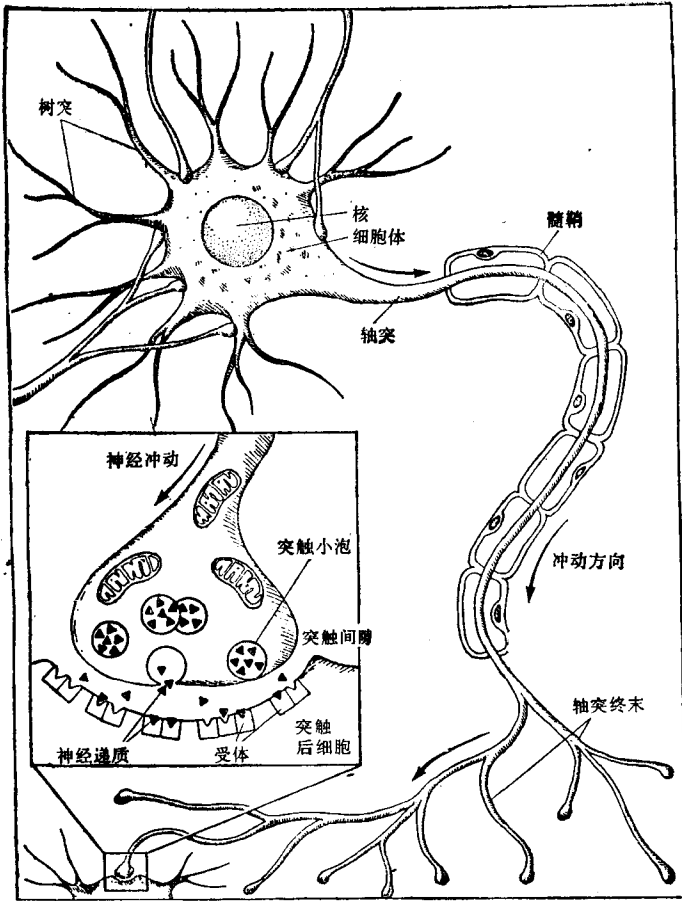


图1 神经元。由胞体、树突、轴突和轴突终末组成。神经元产生的电信号沿其轴突传递。当电信号到达轴突终末时，触发储存在突触小泡中的递质释放。神经递质越过突触间隙与位于突触后神经元表面的受体分子相结合，把信息传送至另一神经元。插入图是突触的模式图⁽¹⁾

一个神经元的轴突终末与另一个神经元的接受表面形成突触(图1的插入图)。一个典型的神经元可能有1000~10000个突

触,能接收来自约 1000 个其它神经元的信息。轴突终末含有称为突触小泡的小球形结构,每个小泡拥有几千个化学递质的分子。当神经冲动到达终末时突触小泡迅即将其内容物释放到突触间隙中,这些物质与受体相结合,促进、或抑制突触后神经元的神经冲动的产生。通过这一过程,神经信息从一个神经元传递至另一个神经元。

神经系统的外周感受器所接受的外界信息在神经系统的各个水平进行分析处理,最后产生感知。同时,脑也发出指令来控制肌肉的协调活动。神经系统的这些功能是由神经细胞及其之间的联系实现的。人脑包含约 10^{12} 个神经元,这些细胞虽然可分成几千种不同的类型,当它们以不同的方式相互连接起来时可以产生迥然不同的作用,但它们具有许多共同的特征。这些特征包括:

- 1) 神经元产生信号的机制;
- 2) 神经元连接的方式;
- 3) 神经元的各种连接与不同行为的关系;
- 4) 神经元及其连接为经验所修饰的机制;

通过对这些一般性特征的研究有可能对神经系统的工作方式提供许多重要的见解。

神经信息主要以电的形式传递。神经元不论其大小和形状如何,均使用同样的两种电信号:分级电位和动作电位。这些信号的基础是静息电位,即神经元在未兴奋时的膜电位。整个神经元——胞体及其轴突和树突在“静息”时处于极化状态,胞内相对胞外负70毫伏。静息电位的产生与细胞膜的两种特性有关。首先,膜对钠离子和钾离子的通透性有很大差异。其次,膜能主动转运离子,将钠离子泵至胞外,而把钾离子带入胞内,从而在胞内外造成这两种离子明显的浓度差。这种离子浓度差导致了跨膜的电位差。

正是静息电位的变化构成了神经的电信号。不论在神经元的胞体还是其突起的任何地方,一旦跨膜电位发生变化,这种变化就会沿着膜在所有方向迅速传布,并逐渐衰减。这种电位的特征是

其幅度随刺激强度的增强而增大，并无阈值，这就是第一类电信号——分级电位。分级电位产生于感觉感受器（如视网膜中的光感受器）和树突，其主要功能是在短距离内传输信号。

第二类信号——动作电位（或称冲动和锋电位）在更远的距离内传输信号。假如因为刺激或其它因素膜“去极化”（即膜电位降低）到一个临界水平（阈值），则产生瞬时的动作电位，并沿轴突传导。动作电位的一个重要特征是，它以‘全或无’的方式产生，即膜电位的变化未达到阈值时不会产生动作电位；一旦达到阈值，就产生幅度不变的动作电位。动作电位以改变频率的方式传递刺激强度的信息，在传导的过程中并不出现衰减。在神经系统中距离超过1毫米以上的所有信号均以这种方式来传播。不管神经纤维类型如何，不管它是与运动还是与视觉或与思维有关，神经冲动都是一样的。对于给定的神经纤维，在不同情况下表现出来的差异仅仅是冲动的频率。

特别需要提到的是有一类特化的神经元——感受器，它们能将外部世界作用其上的各种形式的信息转换为电信号。例如，视网膜中的光感受器对光产生反应，另一些感受器对化学物质产生反应（味觉和嗅觉），还有一些感受器对机械形变产生反应（触觉和听觉）。这些感受器是机体感受外界刺激的“窗户”。

除了神经元之外，在神经系统中还有大量神经胶质细胞。这些细胞的数量约为神经元的10~50倍，一般很小，并不产生主动的电信号。它们散布于神经元胞体间或轴突间，为神经元的精致网络提供结构上的支持，也实施某些别的功能。

2. 脑

在神经科学中，“脑”这个词通常在两种意义上被使用。狭义地说，脑即指中枢神经系统，但在许多情况下也可泛指整个神经系统。在本书中，我们不作严格的限定。

中枢神经系统的基本结构见图2，它由4个主要部分组成。

1) 脊髓 中枢神经系统最尾端的部分，接受来自躯干和四肢

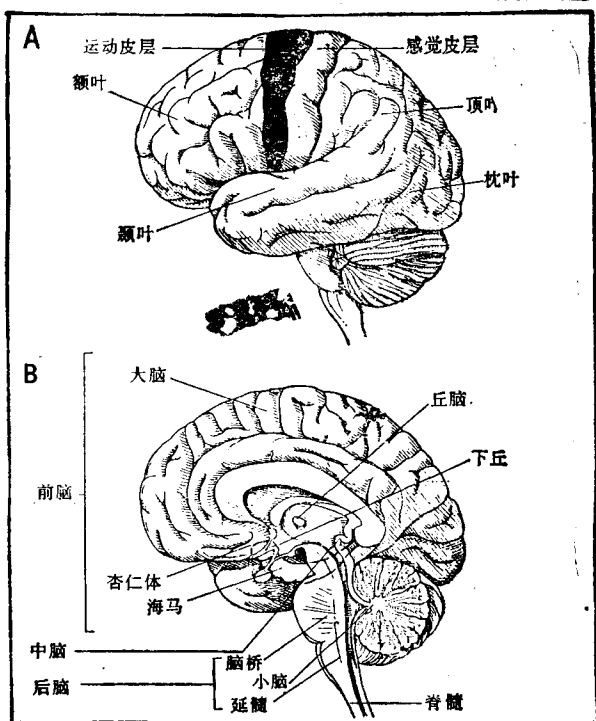


图2 脑。A. 大脑皮层,分为4个部分:枕叶、颞叶、顶叶、额叶。视觉、听觉、语言等功能分布于不同的脑区;有些区域则与多种功能有关。B. 主要的内部结构。前脑与最高级的智力功能——思维、计划、解题有关。边缘系统——杏仁体、海马和中隔(未显示)和皮层的一些部分调节情绪,并与记忆和运动的某些方面有关。丘脑是所有进入脑的信息的中继站。下丘脑的神经元是内调节系统的中继站,监视来自自主神经系统的信息,并通过那些神经和垂体控制机体。中脑的上表面是二对小丘(上丘),把来自感觉器官的特殊感觉信息转递至脑。后脑由脑桥和延髓组成,协助控制呼吸和心律。小脑协助控制运动^[16]

的皮肤、关节和肌肉的信息，并发出指令控制反射性运动和随意运动；

2) 脑干 包括延髓、脑桥、小脑和中脑，它实施各种不同的功能，其中的脑神经核有些是接受各种感觉信息，另一些则控制运动信号；同时，小脑与调节运动的力度和范围有关，中脑和延髓也是许多重要的生命功能(如呼吸、循环等)的控制中枢；

3) 间脑 包括两个关键的中继结构，即丘脑(处理来自中枢神经系统其它部分到达大脑皮层的信息)和下丘脑(调节自主、内分泌和内脏功能的整合)；

4) 大脑半球 由基底神经节(杏仁体、海马)和大脑皮层组成，均与高级感知、认知和运动功能有关。

脑的一个重要特征是，它的不同区域特化为实施不同的功能。这些功能中有一些是所有动物的神经系统共有的，最明显的是对运动的控制和对感觉的分析。例如，对视觉信息的分析集中于大脑皮层的枕叶，对听觉信息的分析主要在颞叶进行，而对运动的控制则由大脑皮层中的另一部分——运动区来实现。此外，人脑具有其特有的高级功能，最突出的例子是语言。这些高级功能中至少有一部分也是由特化的神经元网络所控制的。例如，大脑皮层的两个区(Broca 区和 Wernicke 区)对于语言能力是必不可少的；大脑皮层两侧各有一个区域主要是与识别人的面貌有关，音乐才能和美术才能似乎也依赖于大脑中某些专门化系统。

人脑的另一个特点是两侧大脑半球的功能并不完全对称，例如语言能力主要在左侧，而右侧皮层占优势的功能包括音乐才能和对复杂图形的目视识别能力。这种功能上的不对称性与解剖上的不对称性在相当程度上是吻合的。

外周神经系统由躯体神经系统和自主神经系统组成。躯体神经系统把随意骨骼肌与对感觉刺激(如触、痛刺激)起反应的特化细胞联结起来。自主神经系统由联结中枢神经系统与内脏器官的神经元构成，又可分为交感和副交感神经系统，前者在应激时把能量和储备动员起来，后者在松弛状态时保存能量和储备。

3. 感觉和知觉

我们通过感觉系统感知世界。主要的感觉有视觉、听觉、化学感觉(嗅觉、味觉)、躯体感觉、平衡觉等,这些感觉有其分别的感觉器官和感觉系统,感知外环境或内环境的变化。这些感觉虽然性质迥异,但均有共同的特点。

首先,为了检测或辨别环境中的不同刺激,刺激必须从其不同形式的能量转换为神经电信号,这种转换称为换能,换能的过程发生在感受器中。视觉的感受器是视网膜中的视杆和视锥细胞,把光能转换为电信号。听觉感受器是耳蜗的毛细胞,把声波的机械能转换为电能,如此等等。

其次,感受器所产生的电信号经一系列由突触联结的神经元组成的通路传送至中枢神经系统。以视觉为例(图3),光感受器的电信号经视神经传向丘脑的外侧膝状体,然后再传向大脑皮层枕叶的视皮层。在传送的过程中,信息经受了复杂的处理。有些通路主要是传递来自一种感受器的输入,称为特异感觉通路;另一些通路,由于其神经纤维的发散以及与别的输入相汇聚,有可能传递多种输入,则称为非特异的。此外,还有所谓离心通路,把信息从一个水平反馈回另一水平。一般来说,特异感觉通路精细地传送感觉信息,而非特异通路则为整个机体提供感觉的整合和行为状态的调节。对于机体的分析和综合功能来说两者都是必需的。

刺激感觉系统的最终效应是产生机体的行为反应。在动物实验中,我们能测量的唯一最终效应是可观察的反射反应;而在人,刺激所产生的将是一种内部表象,即感知(或知觉),这包含两层涵义——确认刺激已经发生以及分辨刺激的各个侧面。

对刺激和感知间定量关系的研究属于心理物理的范畴,心理物理方法是研究知觉的主要手段之一,而现代感觉神经生物学的一个重要目的就是揭示这些关系的神经机制。不同的感知觉往往遵循相同的规律,例如在许多感知觉中反应和刺激的关系通常可以用幂函数来描述。