

脑科学 的现代进展

杨雄里 著



脑 科 学 丛 书

Recent
Progress in
Brain
Science



上海科技教育出版社

99
R338.2
31
2

X4103/17



脑 科 学 丛 书

脑科学 的现代进展

杨雄里 著

(中国科学院上海生理研究所)

*Recent Progress
in Brain
Science*



上海科技教育出版社



3 0037 8825 8

内 容 提 要

从古到今,人们对自己的大脑一直十分关注,尤其是进入本世纪 80 年代以后,脑的研究成为最富有挑战性的科学研究课题之一,世界各国相继制订了脑科学的研究发展计划。1987 年,美国国会参众两院通过决议将 90 年代定为“脑的十年”,以促进美国的脑科学研究;之后,欧共体成立了“欧洲脑的十年”委员会,推进欧洲各国的脑科学研究,1996 年,日本又提出了“脑科学时代”的庞大的脑科学研究计划;我们在“攀登计划”中也列入了脑科学的有关课题。本书是以“全景式”地介绍脑科学的各分支学科的现代进展,阐述脑科学的发展特点和趋势,展望脑科学的发展前景,并对脑科学的发展作理论上的思考。

责任编辑:王福康

封面设计:桑吉芳

脑科学丛书

脑科学的现代进展

杨雄里 著

上海科技教育出版社出版发行

(上海冠生园路 393 号 邮编 200233)

各地新华书店经销 上海市印刷六厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张:7.125 字数:190000

1998 年 12 月第 1 版 1998 年 12 月第 1 次印刷

印数 1—1500

ISBN7-5428-1699-3/R.104

定价:19.00 元

脑科学丛书编委会

顾 问:张香桐

主 编:杨雄里

副主编:吴智仁、吴建屏

编 委:(按姓氏笔画为序)

刁云程	万选才	王福康	甘思德
印其章	池志强	吕国蔚	朱培闵
乔健天	孙复川	寿天德	杜雨苍
李继硕	吴希如	吴建屏	吴智仁
何瑞荣	余启祥	陈宜张	杨雄里
金国章	周长福	周绍慈	赵志奇
胡国渊	郭爱克	曹小定	徐 科
梁之安	梅镇彤	韩济生	舒斯云
鞠 躬	濮紫兰		

序

人类被誉为“万物之灵”，这是因为人类具有高度发达的大脑。我们为什么能看到千姿百态、色彩缤纷的世界？为什么能听到悦耳动听的鸟的啼啭和动人心弦的音乐旋律？为什么有智力、能思维？为什么有喜怒哀乐？这些既是普通人十分关心的自然之谜，又是科学家们殚思极虑研究着的重大问题。探索和揭示脑的奥秘是当代自然科学面临的最重大的挑战之一。

人类对脑的探索已经有了漫长的历史，而在近三十年来取得了突飞猛进的进步。新发现、新成果接踵出现，使人目不暇接。脑科学在人类社会进步中正在起着越来越重要的作用，受到越来越广泛的支持。自本世纪90年代被命名为“脑的十年”以来，脑科学的面貌更是日新月异，已经成为一门自分子水平扩展至行为水平的统一的学科。而在脑科学发展的巨大洪流中，中国科学家们也作出了重要的贡献，在若干领域已经取得了具有国际先进水平的研究成果。

与脑科学这种飞速发展的情况相应，在国际上已有大量的论著问世。在我国，近年来脑科学研究已从各方面得到了有力的支持，1992年“脑功能及其细胞和分子基础”项目列入国家科委组织的“攀登计划”是一个重要标

志。但是,反映国内脑科学研究成果的学术专著却寥若晨星。本世纪80年代中期,中国的脑科学家曾有组织出版脑研究专著的设想,但最终因经济原因而中途夭折。上海科技教育出版社怀着支持、推进我国脑科学研究的满腔热情,在1995年卓有远见地主动提出在“九五”期间出版一套“脑科学丛书”,从而实现了大家的夙愿。

我衔命担任了这套丛书的主编,深感责任重大。我国著名脑科学家、中国科学院院士张香桐教授不顾耄耋之年高兴地应邀担任了“脑科学丛书”的顾问,对“脑科学丛书”的编纂提出了许多指导性意见。1995年10月在上海召开了第一次由我国许多脑科学专家参加的编委会会议,对“脑科学丛书”的出版宗旨、选题、读者对象等问题进行了深入的讨论,取得了共识。

“脑科学丛书”出版的主要目的是充分反映中国脑科学各个领域的研究成果,推进我国脑科学研究;其读者对象是生命科学领域的学生、教师、科研人员,以及临床医生。按照这一宗旨,我们已经请“脑科学丛书”的作者们对其所论述的主题提供必需的背景知识,在概述该领域的总体及最新进展的前提下,自然地把自己所领导的研究集体的研究成果融入其中,而避免过细地、繁琐地描述某人的研究工作。我们的意图是向读者展示脑科学的若干领域的“一片森林”,以及林中由我们自己培植的奇葩异草。

在“脑科学丛书”的选题上,我们既考虑到在脑科学中的重要性,也注意到该领域在中国的总体水平,内容涉及脑科学的许多重要领域,包括脑科学的总体进展,视觉、听觉、痛觉的神经机制,神经递质与脑功能的关系,针刺镇痛原理,脑功能的形态学基础,学习记忆的神经基

础,脑发育异常和损伤以及计算神经科学等。对于某些重要领域,由于有关专家工作过于繁忙,不克在近期内为“脑科学丛书”撰稿,不免有遗珠之憾。

“脑科学丛书”将在近期陆续出版,撰稿者均是相应领域的专家,他们中既有在脑科学领域中耕耘多年的资深专家,也有在国际上已崭露头角的青年学者。他们精心撰写,在繁忙的工作日程中如期完稿,上海科技教育出版社的王福康先生及有关编辑高质量地进行编辑加工,使书稿在短时间内及时付梓。他们的工作热情和效率令人感奋。此外,李葆明教授、陆丽芳小姐、林新小姐先后协助编委会在处理书稿方面做了大量卓有成效的工作,在此一并致谢。

现在,我们把这一集体劳动的结晶奉献给社会和读者,并热切期待着来自各方面的指正和评论。

杨雄里

于中国科学院上海生理研究所

1997年国庆

前 言

“脑科学丛书”的编纂发端以后,上海科技教育出版社的同仁与我商量,是否能有一本介绍脑科学近年进展的专集作为先导,向读者提供一幅“全景式”的画面,也许会起到提纲挈领的作用;他们建议由我来执笔。我为此踌躇不已。虽然,我也认为对“脑科学丛书”作这样的安排确实是合适的,但自己的精力和时间本来就捉襟见肘,整日处于穷于应付的状态,更重要的是,脑科学就像是浩瀚的沧海,撷其一粟即非易事,更何况新发现接踵而来,层出不穷,这一重任实非我之能力所及。我参加神经科学研究已有30余年,对自己从事的狭窄的专业领域是熟悉的,但对于领域之外的进展多年来一直只是浮光掠影式的了解。只是近10年来,由于脑研究中的学科交叉日甚,也由于我目前所处的位置要求我尽可能去把握脑科学发展的脉络,才有意地涉猎了某些重要的领域,读了一些书。但是,时间和精力都很有限,我一直犹豫着未敢应允下来。

1996年夏天,我像前十几年一样,照例是在美国休斯顿的Baylor College of Medicine(贝勒医学院)度过的。我有比较充裕的时间选择性地阅读了近年出版的有关脑科学的专著,利用那里丰富的藏书,浏览了不少近时的文献,并且有机会与美国同行们广泛地就脑科学的发展交换了意见。我逐渐对这门学科的发展有了比以前更深入的了解,也开始对其内在的特点有些感想。我想,把自己所掌握的信息加以梳理和融会贯通后介绍给读者,并就自己思

考的问题略陈管见,也许能为“脑科学丛书”的出版起到抛砖引玉的作用,同时,也表示我为中国脑科学事业略尽绵薄的一点心意。

本书的主题是评述近年来脑科学主要研究领域所取得的重要进展。这里所谓的“主要领域”,既考虑到其重要性,也指在笔者看来对这门学科的发展有着全局意义的领域,这包括:神经活动的基本过程、神经系统的发育、感觉信息的处理和调控、运动的控制、脑的高级功能、神经和行为、神经性和精神性疾患、计算神经科学等。我给自己设定的标准是一种“有限的尺度”。之所以如此,是因为这些领域涉及的面是如此之广,发展是如此之快,全面的评述已远非作者个人能力所及。虽然我尽可能注意从主流和总体上去把握问题,但不可避免地会留下由作者的学术背景、研究领域所规定的许多缺憾。

我也试图对脑科学的发展态势加以评述。近年来,关于这门学科的发展有过许多讨论,我仔细阅读过不少名家的论述,参考了他们的观点,也基于我对材料的分析、思考,不揣冒昧向读者提供一名中国脑科学家的一家之言。脑科学正处于一场革命化的变化之中,在许多问题上,见仁见智,自然会有分歧和争议。但正如一句英国谚语所说:“When everyone agrees around here, something must be wrong”(如若众口一词,必有错讹)。学术上的百花纷呈,正是所期望的。如果在一些重要的问题上,有可能取得共识,我们也许能更好地驾驭中国脑科学的发展进程。

为了适合更广大读者的阅读,我在本书的起始提供了一些简明的背景材料,这些知识对于了解现代脑科学是必不可少的,同时也试图以此为整套丛书的阅读作一点基础的铺垫。在全书的行文中,我尽可能用简洁的行文去精确地表达严格的科学内容,也注意在论述的展开中,自然、有机地介绍新的概念和内容。如果在阅读本书后,读者能对脑科学的现状和发展留下一幅与这门学科自身相应的、印象比较深刻的总体图景,作者也就实现了撰写本书的

初衷。

在本书的写作过程中,作者参考了许多书籍和文献,我已择要列于书后,主要是专著和综述,通常不列出原始论文,以免文献的篇幅过于庞大。但在科学发展的进程中,凸显其重要意义的研究成果,以及直接引述的原文,我均在正文中标明原始文献。近年来,在脑科学方面出版了不少杰出的专著,在“*Trends in Neuroscience*”(《神经科学趋势》)和“*Current Opinions in Neurobiology*”(神经生物学现代评论)中,每期均有论文对脑科学若干分支作十分精当的评述,作者均受益匪浅。

本书初稿完成后,有几位前辈和朋友提出了不少中肯的意见,纠正了若干错误,作者深表感谢。此外,林新小姐、赵玉玲女士协助处理了大量的文字资料,陈冰小姐、赵经纬先生协助编纂了索引,在此一并致谢。

作者的研究生涯开始于1963年,那正是神经科学作为独立学科的草创期,因此,在相当程度上作者是这门学科发展的目击者,而在某几个侧面,作者又以自己的研究活动参与其中,努力起一点推波助澜的作用。如果我多少驾驭了本书主题的评述,显然是因为我浸浴其中时久;而任何舛误和不当则应归咎于我在学术上的疏漏。

我恳切地期待着来自同行和读者的批评。

杨雄里

1997年除夕于中国科学院
上海生理研究所

目 录

第 1 章 脑科学概述.....	1
§ 1.1 脑	2
§ 1.2 神经元和神经胶质细胞	4
§ 1.3 神经元、神经元回路和行为.....	9
§ 1.4 脑和精神活动.....	10
第 2 章 脑科学研究及其目标	15
§ 2.1 脑研究的现代发展.....	16
§ 2.2 脑科学的基本目标.....	20
第 3 章 神经活动的基本过程	23
§ 3.1 离子通道.....	23
§ 3.2 突触传递.....	29
第 4 章 神经系统的发育	39
§ 4.1 神经细胞的分化.....	39
§ 4.2 轴突的生长、引导和突触的形成	41
§ 4.3 脑发育中遗传因子和经验的相互作用.....	48
第 5 章 感觉和知觉	53
§ 5.1 光感受器的信号转导和视觉兴奋.....	54
§ 5.2 视网膜的信息处理.....	56
§ 5.3 色觉的分子机制.....	62

§ 5.4	视觉的脑机制·····	64
第 6 章	运动的控制 ·····	69
§ 6.1	运动系统的组构特征·····	70
§ 6.2	细胞活动和运动的控制·····	71
§ 6.3	大脑皮层不同运动区对运动的控制·····	75
§ 6.4	运动的调制及其机制·····	77
第 7 章	学习和记忆 ·····	79
§ 7.1	记忆的类型及其相关·····	80
§ 7.2	学习和记忆的神经机制·····	82
§ 7.3	高等动物的工作记忆及其机制·····	88
第 8 章	基因和行为 ·····	91
§ 8.1	行为和遗传的关系·····	92
§ 8.2	行为的分子遗传学研究·····	93
第 9 章	语言及其神经机制 ·····	99
§ 9.1	语言功能的大脑定位和侧化·····	99
§ 9.2	语言的进化和发育 ·····	101
§ 9.3	语言信息的处理 ·····	104
第 10 章	情绪、意识、认知的脑机制 ·····	107
§ 10.1	情绪的神经基础·····	107
§ 10.2	意识问题·····	110
§ 10.3	联合皮层和认知功能·····	113
第 11 章	大脑的老化及对智力的影响 ·····	117
§ 11.1	脑老化过程中在细胞和分子水平发生的 变化·····	117
§ 11.2	脑的老化和精神活动·····	120
§ 11.3	老年痴呆症研究的进展·····	121
第 12 章	中枢神经系统再生和脑移植 ·····	125
§ 12.1	中枢神经系统的再生·····	126

§ 12.2	胚胎脑组织的移植·····	127
§ 12.3	脑移植和脑功能的恢复·····	129
§ 12.4	脑移植的前景·····	132
第 13 章	神经性和精神性疾患 ·····	135
§ 13.1	应用活体脑成象技术对脑疾患的研究·····	135
§ 13.2	脑疾患的分子遗传学研究·····	137
§ 13.3	精神性疾患的药物治疗·····	139
§ 13.4	神经系统疾病的基因疗法·····	142
第 14 章	计算神经科学的发展 ·····	145
§ 14.1	脑的建模·····	146
§ 14.2	视觉的计算理论·····	150
§ 14.3	具有学习功能的神经网络·····	152
第 15 章	脑科学发展的特点和趋势 ·····	155
§ 15.1	现代脑科学发展的特点·····	155
§ 15.2	脑科学的发展趋势·····	158
§ 15.3	脑科学中的还原论分析和综合性分析·····	161
第 16 章	脑科学前景展望 ·····	165
§ 16.1	本世纪 90 年代——脑的十年 ·····	165
§ 16.2	脑科学的前景·····	169
第 17 章	关于脑的理论思考 ·····	177
§ 17.1	关于脑的哲学性思考·····	178
§ 17.2	关于脑总体理论框架的思考·····	183
§ 17.3	结语·····	188
参考文献 ·····		191
附 录	日本“脑科学时代”规划第一个 10 年计划的	
	重点研究项目(47 项) ·····	199
索 引 ·····		202

第 1 章 脑科学概述

人被誉为“万物之灵”，这是因为人具有高度发达的大脑，以及在大脑支配下的各种复杂行为。“脑和行为”构成了脑科学或神经科学的主题。脑科学的主要任务是，用脑的活动来为行为提供解释，了解脑中成千上万个神经细胞如何运作产生行为，以及环境（包括他人的行为）又如何影响神经细胞的活动。

我们是在广义上使用“行为”这个词的，指的是生物体以其外部和内部活动为中介，与周围环境的各种相互作用，即包括通常意义上的动作、运动，也包括复杂、高级的认知行为，如感知、语言、思维、情绪等。

人类对精神、思维的探索已经走过了漫长的历程。早在两千多年前，古代中国和古希腊的哲学家，已经开始思考精神的本质，以及精神、灵魂和肉体的关系。在很长的一段时间内，人们并不认为精神和思维是脑的产物。柏拉图(Plato)认为精神一定是处于头颅之中，只是因为头颅呈圆形，而圆在柏拉图看来是最高的几何形式。亚里士多德(Aristotle)坚持说，精神位于心脏之中，其理由是：温热意味着活力；血液是温热的，心脏泵出血液，因此，它是精神、思想之源。虽然，到了中世纪已有相当多的人都同意精神来自大脑，但对它如何产生仍然是一无所知。17 世纪伟大的法国哲学家笛卡儿(René Descartes)宣称，精神可能居于脑中，但它是一种非

物质性的东西,与头颅中的任何组织毫无干系。他在其巨著《*Cogito, ergo sum*》(我思故我在)中明确地表示了他的观点:意识是我们实际存在的唯一确凿的证据。

很难确切地判定,从什么时候起人们真正地从科学的意义上把精神和脑联系起来,但奥地利医生和神经解剖学家 F. J. Gall 可能是较早的一位。在 19 世纪 20 年代, Gall 推测精神过程是由脑实现的,他被誉为是“大脑生理学的创始人”。之后,来自解剖学、生理学、胚胎学、药理学的大量实验证据令人信服地表明,脑和精神之间存在着密切的、不可分割的关系。争论不再是精神和行为是不是由脑产生和实现的,而是某种高级行为是由整个脑,还是脑的某一部分产生的。我们将在本章稍后处较详细地论述这一问题。^①

§ 1.1 脑

在脑科学中,“脑”这个词通常有两层涵义。狭义地说,脑即指中枢神经系统,有时特指大脑;但广义地说,它可泛指整个神经系统。因此,脑研究不仅包括对中枢神经系统的研究,而且在更多的情况下,还包括对整个神经系统的研究。脑科学即等同于神经科学。在本书中,我们通常不作严格的限定,但会指明所论述的神经系统的具体区域。

神经系统包括中枢神经系统和周围神经系统两部分。中枢神经系统主要由 4 个部分组成,其基本结构如图 1-1 所示。

1. 脊髓:中枢神经系统最尾端的部分,它在上端延续为脑干。脊髓接收和处理来自皮肤、关节、肢体、躯干的信息,并控制肢体和躯干的运动。它的信息处理具有明显的节段性(颈区、胸区、腰区、

^① 有一些神经科学家仍然对精神和脑的不可分割的联系表示异议,例如 1963 年诺贝尔奖得主、著名的神经生理学家 J. C. Eccles (1903~1997) 就认为灵魂与肉体是分离的。

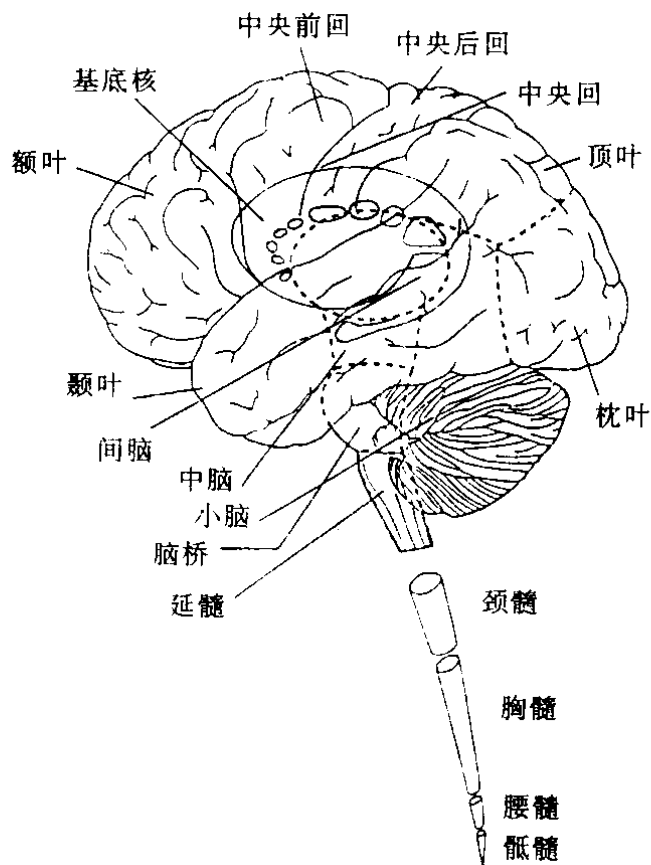


图 1-1 中枢神经系统的基本结构^[20]

骶区)。

2. 脑干：在脊髓和位于颅内的脑的主体之间传递信息。它包含若干神经核团，有些接收头部皮肤和肌肉的信息，另一些控制脸、颈、眼部的肌肉，还有一些专门处理特殊感觉(听觉、平衡觉、味觉等)的信息。脑干也通过网状结构来调节唤醒(arousal)和觉察(awareness)的水平。脑干由 4 部分组成：延髓、脑桥、小脑和中脑。延髓是重要的生命中枢，控制呼吸、心率等。脑桥在中脑和延髓之间传递运动信息中起桥梁作用。中脑控制许多感觉功能和运动功能，包括眼球运动及视觉、听觉反射间的协调。小脑调制运动的力度和范围，参与运动技能的学习。

3. 间脑：包括两个关键的中继性结构，即丘脑和下丘脑。前者处理自中枢神经系统其他部分到达大脑皮层(皮质)的信息，后者调节自主功能、内分泌和内脏功能的整合。

4. 大脑半球:由大脑皮层和 3 个位于深部的结构——基底核、海马、杏仁体组成。大脑皮层是覆盖于半球表面的布满皱折的分层性结构,分成 4 叶:额叶、顶叶、颞叶、枕叶,是实施脑的高级功能的关键部位,这些功能包括感知、学习、记忆、思维、认知、运动以及情绪等。基底核参与运动的调节;海马参与记忆储存;杏仁体协调不同情绪状态的自主反应和内分泌反应。

大脑皮层有两个重要的结构特征。首先,每一半球主要是和机体对侧的感觉、运动过程有关。从机体左侧进入脊髓的感觉信息越至右侧神经系统,然后传入大脑皮层。同样,一侧半球的运动区控制对侧机体运动。其次,大脑左右半球看起来很相似,但在结构上并不完全对称,在功能上也不等同。我们将在以后的有关部分中再作详细的论述。

周围神经系统由躯体神经系统和自主神经系统组成。躯体神经系统的感觉纤维向中枢神经系统提供肌肉状态、肢体位置的信息,以及外环境的信息。其运动纤维控制肌肉的收缩。自主神经系统则由连接中枢神经系统与内脏器官的神经元构成,控制内脏、平滑肌和外分泌腺的活动,其感觉纤维把内脏功能的信息传送至中枢神经系统,其运动纤维则控制平滑肌的收缩。它又可分为交感神经系统和副交感神经系统,前者在应激状态时把能量储备动员起来,后者在松弛状态下保存能量储备。

§ 1.2 神经元和神经胶质细胞

1.2.1 神经元

神经细胞或神经元,是脑的基本组成单元和工作单元。典型的神经元可以区分为 4 个形态上各有特点的区域:胞体、树突、轴突、轴突终末(图 1-2)。神经元的胞体通常呈球形或锥形,其直径因神