



探索大脑的终极秘密

——学习、记忆、梦和意识

谢 平 著



科学出版社

探索大脑的终极秘密
——学习、记忆、梦和意识

谢 平 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书简述了大脑、神经系统及其演化，特别是视觉的原理及视觉系统的演化，重点论述了大脑的核心过程——学习、记忆、梦和意识，以及人的由来等问题。很多人相信视觉信息需要编码，提出的各种假说令人眼花缭乱——发放频率编码假说、同步振荡假说、时间编码假说、神经细胞集群假说、基本图形假设、稀疏和粗编码假说，等等，但作者认为，视觉过程并不需要任何编码与解码，也不存在压缩与解压缩，因此提出了视觉信息的非编码二步式并行传输模型，还提出了记忆模块学说，可以很好地诠释人类的记忆特征、我们为何做梦以及梦的特征，亦与记忆分子的标记、记忆归档、心理加工等证据相吻合。从进化上来看，记忆模块可满足对动态环境的适应需要，亦可满足快速决策的需要。

本书兼顾专业性与科普性，可供对此感兴趣的社会大众参考，在专业领域，可供医学、脑科学、神经生物学、人工智能、心理学、教育学、人类学、社会科学、考古学、基础生物学、生理学、动物行为学、进化生物学、生物化学、生物物理学、哲学等领域的科研人员及师生参考。

图书在版编目 (CIP) 数据

探索大脑的终极秘密：学习、记忆、梦和意识/谢平著. —北京：科学出版社，2018. 1

ISBN 978-7-03-054771-2

I. ①探… II. ①谢… III. ①大脑—研究 IV. ①Q954.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 246905 号

责任编辑：韩学哲 孙 青 / 责任校对：郑金红

责任印制：张 伟 / 封面设计：刘新新

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 1 月第 一 版 开本：720×1000 B5

2018 年 1 月第一次印刷 印张：15

字数：300 000

定价：108.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

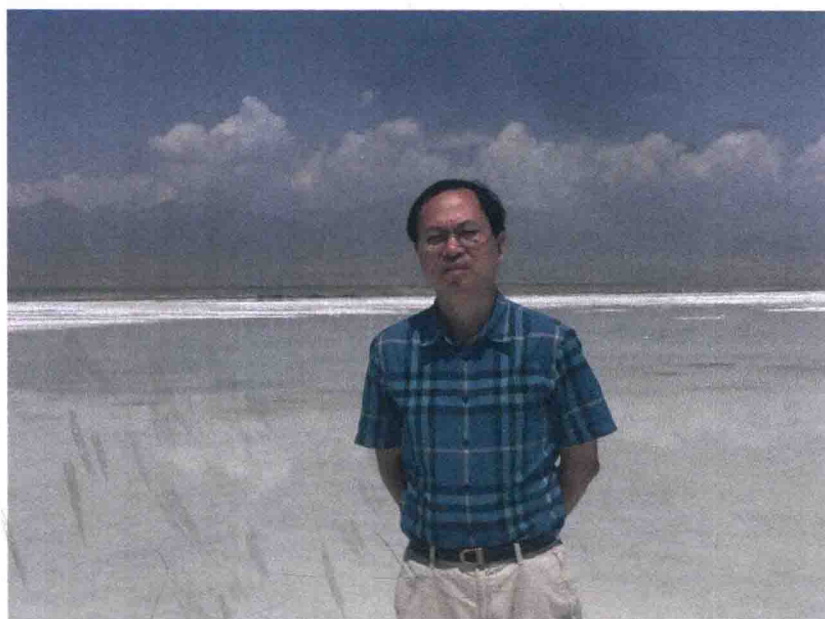
Exploring Brain's Ultimate Mysteries
—Learning, Memory, Dreams and
Consciousness

by
XIE Ping

Science Press
Beijing

作者简介

谢平 (xieping@ihb.ac.cn), 中国科学院大学教授, 青海大学教授。在科学出版社出版的相关专著有: 从生态学透视生命系统的设计、运作与演化——生态、遗传和进化通过生殖的融合 (2013), 生命的起源-进化理论之扬弃与革新 (2014), 进化理论之审读与重塑 (2016)。



(作者摄于2017年7月19日, 青海盐湖)

前 言

我们的存在就是用一个主观的虚拟世界来感受一个客观的现实世界。一方面，我们能感知身边的大自然，看到颜色、听到声音、闻到芬芳、品尝美味、感触肌肤……另一方面，我们能感知自我，体验自身的冷热、快乐、惆怅、妒忌、痛苦或恐惧……其实，我们每个人都会体验（直接或间接）自身或他人的喜怒哀乐。

我们又能在虚拟世界中重演现实世界。在睡梦中，我们的大脑虽然是无意识的，却一幕一幕的浮现——缥缈无定的姿影、毛骨悚然的幽灵、飘飘荡荡的欢悦……它既可以是现实，又可以超越现实。

人类的神奇被归结为我们具有的一种特殊能力——意识，它被誉为大自然最大的神奇之一，也是人们渴望知晓的心理谜题。我们拥有意识，但并不是每时每刻。例如，在癫痫发作、使用镇静剂或睡眠时会进入无意识状态，但在梦中，似乎又与现实的意识若即若离，沉浸在一种无意识的漫游之中。精神分裂症患者失去了清醒时的意识，好像游荡在无拘无束的梦境之中，虽然活着，其精神却被禁锢在一个无视他人的自我世界之中。

我们很轻松地欣赏着大自然的色彩斑斓与瞬息万状，却不清楚是如何实现这种视觉过程的。美国心理学家迈尔斯（David G. Myers）猜测说，“当你注意某人时，视觉信息是以几百万神经冲动的形式发送到大脑，然后构造出其成分特征，最后，以某种神秘的方式，组成一个有意义的知觉图像，之后与大脑先前储存的图像进行比较并加以识别。例如，认出你的祖母。整个过程比把汽车拆卸成一块一块的零件，并把它们放在不同的位置，然后让专业工人把它重新装起来更复杂。所有这些的发生是迅速而毫不费力的连续过程，这确实很神奇”（Myers 2004）。

从有历史记载时起，人们就开始思考和争论人的本性。身体和精神是如何联系的？我们的大部分知识是与生俱来的，还是我们生来就像“白板”以供经验在上面书写（Myers 2004）？迈尔斯说道：人脑最大的挑战是什么？就是理解人脑本身。我们的大脑如何进行自我组织和信息交流？我们的遗传如何预设大脑？我们的经验又如何修改大脑（Myers 2004）？

一、我们并不了解自己的内心

英国文学家斯威夫特（Jonathan Swift, 1667~1745年）在《礼仪对话》中留有

这样一句名言：“你并不了解你的内心。”从古至今，人类对自身认知和心理——感知、记忆、思维、梦、心灵、意识、精神等的思索与探求从未歇息，包括无数的思想家、哲学家、文学家、政治家、科学家……早在古希腊时代，哲学家柏拉图就认为脑是心理的场所。但我们并不真正了解自己的内心，它既神秘，又脆弱，还有惰性！

我们内心的复杂与神秘绝不亚于浩瀚的宇宙。古罗马帝国的思想家奥古斯丁（Saint Aurelius Augustinus, 354~430年）曾在《忏悔录》中说道，“我考察的不是天空的广阔，丈量的不是星星的远近，也不是试图发现地球是如何挂在空中，我要探究的是我自己，我的记忆，我的心灵”。英国散文家刘易斯（Clive Staples Lewis, 1898~1963年）曾说，在整个宇宙中有且只有一种事物，我们对它的了解比从外部观察所获得的要多得多，这种事物就是我们自己，可以说，我们拥有内在的信息。

在大多数情况下，内心似乎是一种自洽的过程。正如法国数学家和思想家帕斯卡尔（Blaise Pascal, 1623~1662年）在《沉思》中所说，“心有自己的逻辑，而这是理性所无法知晓的”。但人性有时是脆弱的，因为，并不是所有人都能有效地管控自己的内心。英国哲学家培根（Francis Bacon, 1561~1626年）在《新工具论》一书中说道，“所有的迷信大抵都是相同的，不管是占星术、释梦、预言，还是惩罚性的判决等，被欺骗的人们总是看到这些事件中实现的部分，而将那些未实现的部分都忽略掉，尽管被忽略的部分更常见”。

思维安逸于现状——这是一种惰性，是人类理性的一个缺陷。英国哲学家罗素（Bertrand Russell, 1872~1970年）无情地讽刺道，“绝大多数人还没来得及思考就死了；而实际上，他们根本就没有思考过”。

二、关于内心的科学——认知心理学

人具有认知能力，这也是一种心理现象，也被认为是哺乳动物的本质特征。学习、记忆、梦和意识等问题属于认知心理学的范畴。根据维基百科的定义，所谓认知心理学主要研究像注意、语言使用、记忆、知觉、问题解决、创造、思维等精神过程（cognitive psychology is the study of mental processes such as attention, language use, memory, perception, problem solving, creativity, and thinking）。亚里士多德曾问：感觉和感知是什么？这种属性为什么会在动物中出现？遗憾的是，即使是今天，我们也依然难以回答清楚这些问题。

心理在本质上是一种生物现象，这是不言而喻的，即你所有的想法、心情、冲动都可归结为生物过程，无论它是多么的复杂！难道你不是用你的身体来思考、感受和行动吗？你可以不通过自己的身体与外部世界进行联系吗？试试看，如果

不通过身体，你能笑、能哭、能爱别人吗？没有身体——基因、大脑、身体中的化学过程、外貌，你谁都不是（Myers 2004）。

另外，认知问题并不是孤立的，而是相互偶联的。有了感觉经历之后，才能留下记忆；没有记忆，就不可能有学习。从感觉到知觉就出现了意识现象，它是大脑的一种复杂的生理和心理现象。人的生理活动大多不是有意识的，甚至有些心理现象（如梦）都不受人的主观意识的控制。

目前对大脑认知过程的探索主要是沿着两条主要的路径——传统的心理学分析和神经生物学研究。心理学仿佛到了穷途末路的境地，而认知神经生物学研究则是生机盎然，人们倾情于从各种层次（如分子、细胞或整体等）并利用各种手段（物理、化学、分子生物学、遗传学、大数据分析等）对大脑功能模块和网络连接进行深度解析，特别是脑成像、电生理、神经递质等的飞速发展仿佛让我们如鱼得水、如虎添翼。

一些科学还原论者，如美国生物学家威尔逊（Edward O. Wilson），乐观地认为，一旦我们了解了大脑形成和运作的后天规则，我们就能应用这些规则来理解人类行为，包括标准行为，甚至伦理学和美学也能这样还原分析，他称之为协调（consilience）（Wilson 1998）。

美国生物化学家、1972年的诺贝尔生理学或医学奖得主埃德尔曼（Gerald Maurice Edelman）指出，“神经科学有坚实证据表明，我们的认知能力是自然界中进化的产物。显然，这种能力不是来自逻辑或计算，而是随着感知、记忆、运动控制、情感和意识本身等各种大脑功能的出现而涌现出来的”（Edelman 2006）。

但遗憾的是，关于意识，现在基本停留在心理学家的抽象定义或生物学家的过程勾画上，偶尔也会出现量子意识这样的物理学猜测。但可以肯定的是，我们离识别、量化、模仿和理解意识还差得很远！

三、为什么做梦？

梦，一种沉睡心灵的幻想，既生动又情绪化，有时还具有奇异的色彩。一个晚上会有那么几次，你创作着超现实的心灵电影，这些事件经常以混乱的顺序出现，突然进行场景的切换，有人出现又会消失，而且可能经常违背类似重力这样的物理定律。然而，梦是如此生动以至于我们可能会将其与现实混淆（Myers 2004）。

在整个人类史上，人们一直在寻找梦的意义，梦是灵魂的脱离，还是现实的预兆？奥地利精神病医师、心理学家弗洛伊德（Sigmund Freud）指出，梦是梦者的镜子，不是神的显圣，也不是现实的预兆（卢斯和西格尔 1991）。美国精神分析心理学家弗洛姆（Erich Fromm）问道：“梦是低级自我的声音，抑或是高级自

我的声音”（弗洛姆 1991）？1900 年，弗洛伊德在《释梦》中指出，梦表现了被压抑的内驱动力和梦者潜意识中的情感冲突，这些东西在睡眠时表现为可见的象征（戴明 1991）。

弗洛伊德将梦比作可以理解我们内部心理冲突的钥匙。但批评者认为，弗洛伊德的理论本身实际上就是一个科学噩梦，到了该从其梦论中觉醒的时候了。美国心理学家霍伯森（John Allan Hobson）批评道，“人们将（梦境）解释为有意义的，并且随后会兜售一解释，这是骗子行径”。早在 18 世纪，英国文学家斯威夫特（Jonathan Swift, 1667~1745 年）在《论梦》中就说，“那些在宁静的夜晚闯入并迷惑我们心灵，而且经过转化伪装的梦只是大脑的一种产物。只有傻瓜才会考虑那些无谓的梦”（Myers 2004）。

其实人们对梦的生理学机制依然知之甚少，基本停留于心理学的猜测。虽然有些人认为梦可能有利于大脑的信息加工，即梦可以帮助我们对进入我们记忆的白天的经历进行筛选、分类和巩固，但具体为何如此则无人知晓。

四、记忆是什么？

人们给“记忆”下了十分“洋气”的定义——“信息的编码、储存与提取”，但人们既不知道记忆如何编码，也不知道记忆如何储存，更不知道记忆如何提取。人们发现了一些破坏记忆的蛋白质，如一种称为 CPEB3 的肌蛋白（Pavlopoulos et al. 2011, Fioriti et al. 2015）、一种名为 DNMT3A2 的蛋白质，以及一种叫做 PKMzeta 的蛋白质（Shema et al. 2007, Sacktor 2010）等，但这能告诉我们记忆是如何形成或储存的吗？这与人人熟知的“睡眠不足导致记忆力减退”的说法基本是异曲同工。

当你合上双眼，可以回忆刚才、几天前甚至几十年前的往事，这就是记忆。记忆是我们在童年就开始形成的能力，它将伴你终身，幼年的、成年的、老年的……记忆可谓大自然的奇迹，但无人知道物质世界为何演变出这种不可思议的能力？

记忆渗透入生活的方方面面，如你可以凭借记忆旅行到曾经去过的地方。你可以和接触的人分享记忆，美好的记忆你想珍藏，而痛苦的记忆你想遗忘。记忆丢弃生活中的大多数细节，但勾勒出生活的脉络与原则，并使人憧憬未来。记忆提供行为的决策，也形成对自我的约束……记忆既塑造人生，也定义了自己……因此，你的记忆代表了你自己，就是你自己。如果一个人的记忆能力丧失，后果将不堪设想，当然，随着人的衰老，曾经的大部分记忆也将会慢慢逝去，甚至会彻底丧失对自我的感知。

人们对自身的记忆充满困惑，很多问题都是未解之谜：人的大脑是如何对一个有形并具有色彩的物体进行记忆的呢？是存放在单一的脑区还是拆分成不同的特性分别存放在不同的脑区？如何对时空场景中所发生的系列事件进行记忆？记

忆的对象是完整的事件还是随机的单元？如果是随机的单元，它们为何以及如何得以组合成一个工作网络呢？迄今为止，我们并不知道大脑对感觉信息（视觉、听觉、嗅觉、味觉、触觉）是否进行了编码以及如果是，那是如何编码的，因此也就谈不上它们是如何被准确储存以及如何被快速提取的。我们对记忆的认识都还只停留在表象上，对本质几乎是一无所知。我们对记忆机制的解读还得依赖传统的办法，即主要根据伴随着患者或动物模型中特定区域的损伤出现的记忆缺陷来构建逻辑。

从生物学上来说，记忆就是细胞本身。人生的春天会渐渐逝去，花蕾会凋萎，叶子会干枯，生命的血液会凝固……当我们虚弱的躯体被光阴焚毁时，还剩下什么呢？什么也没有，这当然包括印刻在那些神经细胞之中的我们曾经拥有的一切记忆。当弥留之际，记忆或许填满了自我的经历——神秘与梦想……在死亡的刹那，记忆随意识的静静消失而坍塌，它们与累赘的躯体一道挣脱了光焰，返归了昏冥。

五、意识可被认识吗？

20世纪80年代之前，意识曾是自然科学的禁忌之地，随着脑科学特别是脑成像技术的发展以及临床医学证据的积累，意识之火开始在自然科学家眼前燃烧，对此，一些知名科学家，如克里克（Francis Crick）、埃德尔曼和坎德尔（Eric R. Kandel）等诺贝尔奖得主的添材加油功不可没（顾凡及2012）。

意识是第一人称事物，而科学的客观方法论是第三人称立场，信念、主观性之类的东西不被科学实验所承认。科学是辅以可验证真理的想象，而想象实际上是依赖于意识的，因此，科学本身也必须依赖于意识，然而我们的意识却长期被排除在科学之外（Edelman 2006）。

笛卡儿早就将思维从自然中完全除去了，认为只存在两种物质：①广延之物——可被物理学研究的事物；②思维之物——既没有实体也不能被物理学研究的思想之物。正是受到这种二元论观念的影响，意识长期无法成为科学研究的合法对象。

奥地利物理学家、1933年的诺贝尔物理学奖得主薛定谔（Erwin Schrödinger）曾说，物理学的所有理论都不包括感官知觉，因此要发展就必须认定这些现象超出了科学所能理解的范围（Schrödinger 1958）。澳大利亚神经生物学家、1962年的诺贝尔生理学或医学奖得主埃克尔斯（John Eccles）宣称，“我的使命是专注于我们经验世界里最卓越的事件，即我们每个人是怎样成为有自我意识的、独一无二的存在的。这是超越科学之所及的一个奇迹”（Eccles 1989）。

美国哲学家塞尔（John Searle）认为，意识在本体上是主观的，而科学研究

的对象在本体上是客观的，因此将意识作为科学研究的对象是不可能的。他批评道，“科学还原论宣称，唯物主义最终能以神经活动模式来解释精神世界里所发生的一切。我坚持认为，科学还原论（简化法）极度贬低了人类的奥妙。这种信念肯定会被归类为迷信那一类”（Searle 1997）。

我们知道很多物理定律，但却不知道它是如何构建出大脑这样一个物理系统中的意识的。我们知道自己的身体由大约 10^{29} 个夸克和电子组成，它们的运动都得遵守基本的物理定律。因此，意识发生在特定的物理系统中，但为何有些物质实体有，而另一些物质实体又没有呢？

Edelman 和 Tononi（2000）认为，意识在一般物质的组合中浮现。意识肯定是生命系统复杂到一定程度之后涌现出来的客观属性，然而，意识的生物学机制依然是个未解之谜。譬如，我们并不清楚在神经系统中运行的意识需不需要重新编码，如果需要，是如何被编码的？此外，我们也不知晓意识是否像一台计算机那样进行运算，如果是，那它是如何根据输入进行运算并产生输出的？可否进行这样的物理学比喻，即大脑像一个线圈，外部世界的信息如同磁场，意识恰似所产生的感应电流？还有，我们也不知道意识是否是生命复杂化造就的一个副产物？为何神经细胞能从相互作用中涌现出意识？其实，我们也不知道如何去实证这些问题的真伪。

六、脑科学的两个伟大发现——两个“死胡同”？

1. 脑电波的发现

1924年，德国医生汉斯·贝格尔（Hans Berger，1873~1941年）从一个颅骨受损的患者头部检测出极为微弱的电流，后来他确认了这种电流来自于脑部活动，并发明了脑电图（electroencephalogram, EEG）。现在认为，大脑在活动时，大量神经元同步发生突触后电位，经总和后形成所谓的脑电波，它是脑神经细胞的电生理活动在大脑皮层的总体反映。脑电波来源于锥体细胞顶端树突的突触后电位，根据频率高低区分为4种主要类型： α 波（8~13Hz）、 β 波（14Hz以上）、 θ 波（4~8Hz）和 δ 波（0.5~3Hz）。其实，直到今天，人们都还不清楚这些波意味着什么（Crick 1994）。



Hans Berger（1873~1941年）

但是，这一伟大发现引来了如潮水般的跟踪研究，导致了一种将大脑的活动局限于一种电化学信号的根深蒂固的偏见。美国神经科学家斯奈德（Solomon H. Snyder）说，“在大脑里加工的所有信

息都涉及神经元在突触间隙彼此‘交谈’”。美国神经解剖学家布卢姆（Floyd Bloom）也说，“当我们谈到大脑时，如果你想了解大脑的活动，跟随神经递质即可”。Myers（2004）宣称，“神经元是神经系统的基本成分，是我们身体的一种快速的电化学信息系统”。可是，神经冲动的传递比计算机的内部信息慢 100 万倍，虽然我们已经设计出装有识别面孔软件的安全相机，但是我们的大脑即刻识别一个熟悉面孔的能力却超过任何一台计算机（Myers 2004）。我的问题是，如果视觉需要通过编码转变为电信号，那我们瞬间的视觉辨识何以可能？

这种偏见淋漓尽致地体现在我们所发明的研究大脑的许多所谓的“先进”技术上，几乎都聚焦于神经元的电化学（或能量）过程，借助它们生产了无数“宝贵”的数据。像很多其他领域的科学家一样，不少神经科学家对获取这样的数据可谓欲壑难填，试图从这种海量信息中找出一些规律性，但我们却依然是雾里看花。脑电图被用来检测大脑表面由几十亿神经元的电活动产生的电波，这被誉为就像通过听马达的轰鸣声来研究汽车引擎的活动一样（Myers 2004）。类似的技术还有通过 X 射线的 CT 扫描（computed tomography scan）；通过各个脑区的“化学燃料”——葡萄糖的消耗来描述脑活动的 PET 扫描（positron emission tomography scan）；利用结合在神经细胞脂膜上的染料将膜电位转化为荧光或光吸收信号，并用光学成像方法对神经电活动进行多点测量的电压敏感染料成像（voltage sensitive dye imaging, VSDI）技术；采用静磁场和射频磁场获得高对比度的大脑清晰图像成像（既不用电离辐射，也不用造影剂）的核磁共振成像（magnetic resonance imaging, MRI）以及在 MRI 基础上发展出的弥散张量成像（diffusion tensor imaging）；等等。还有一些衍生的多通道技术，如多通道脑电图、胞外多通道微电极记录、微电极阵列等。

这些所谓的新技术创造出了海量的电生理数据，对此一些人信誓旦旦地宣称我们拥有大数据运算能力，但问题是，有谁知道什么是我们试图检验的关键性科学假说吗？还有，请不要忘记，神经细胞有数百亿之多！虽然不能否认这些新技术带来了些许进步，但还远未达到揭秘大脑工作原理的地步。笔者认为，这些所谓的脑成像新工具绝不可能像 Myers（2004）宣称的那样如显微镜之于生物学、望远镜之于天文学。试问，何以能从马达的响声中窥视出汽车引擎的工作原理？

海量的数据并不一定意味着科学探索就能尘埃落定。譬如，人们曾经予以厚望的人类基因组计划早已曲终人散，但人们并未能实现当初的期许，面对癌症、衰老这样的医学难题，我们依然还是一筹莫展。收集数据是一回事，揭示匿藏其中的逻各斯（Logos）——事物运行的法则又是另一回事。从浩如烟海的脑电数据中寻求顿悟可能是不切实际的期待，无奈的困局或许还会延续下去。

2016 年 1 月 17 日，结构生物学家施一公院士在“未来论坛”年会上发表的

题为《生命科学认知的极限》的演讲中感叹道，“对大脑这样一个神秘的器官我们也知之甚少，我们基本上可以说什么都不知道。尽管我们有很好的学习记忆模型，我们可以模拟出学习记忆的过程，但究竟是不是这样？我们真的不知道。我甚至认为包括我们的电信号记录的神经冲动电位，只是一个表象，不一定是学习记忆的本质”。

2. 视觉功能柱的发现

在所有的感觉信息中，视觉机制可能是最复杂的了（图 1）。我们每个人都能轻而易举地欣赏大自然的美景——青翠的草木、飞舞的蝴蝶、苍茫的白雪……但我们并不知晓大脑是如何浮现曾经目睹过的外部世界的各种图像的。

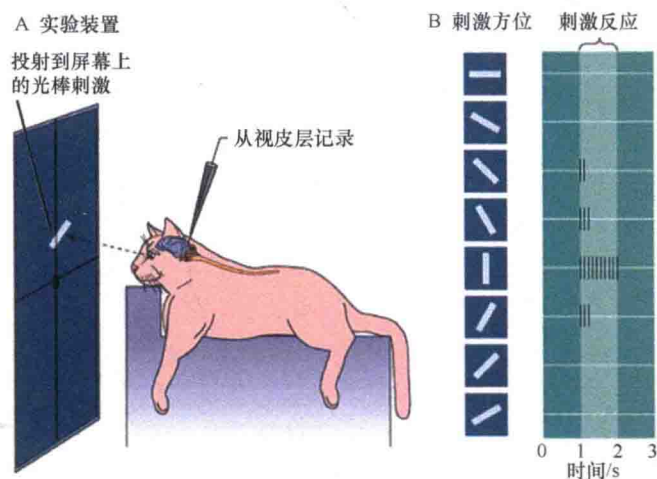


图 1 Hubel 和 Wiesel 的实验示意图（引自 Purves et al. 2004）



David Hunter Hubel
(1926~2013 年)

美国哈佛大学的两位神经生物学家——美裔加拿大人休伯尔（David Hunter Hubel）与瑞典人维泽尔（Torsten Nils Wiesel）自 1958 年开始对视觉机制进行了长达 25 年的合作研究，共同获得了 1981 年诺贝尔生理学或医学奖。他们首次用微电极研究外侧膝状体和视皮层神经细胞感受野，并提出视觉信息是通过三条独立的通道进行加工的。

他们将动物（猫）麻醉，将头固定于立体定向头架中，将一个细金属电极插入到视皮层（visual cortex）中，并尽量靠近（不损伤细胞膜）单个神经细胞或纤维以检测由神经冲动产生的电流。同时使猫的眼睛保持张开并阻止眼球转动。将猫面向几米外的屏幕，使用幻灯机在屏幕上投射

与背景不同几何性质的图形（如线条等）（图 1）。通过利用这样的装置来研究动物神经细胞对不同类型光刺激的反应（电信号）。

他们在反复多次的实验中发现，视皮层中的神经细胞对光点或大面积弥散光刺激并无反应，但却在一次偶然中惊喜地观察到，这些细胞对一定朝向（或方位）的亮暗对比边、光棒或暗棒反应强烈（产生密集的电信号），但若偏离该细胞“偏爱”的最优方位，细胞反应停止或骤减。他们发现，绝大多数视皮层细胞都具有强烈的方位选择性，各个细胞的感受野位置连续地发生漂移（图 2），即最优方位大致以 $10^\circ/50\mu\text{m}$ 的变化率按顺时针或逆时针方向发生连续变化，有时在旋转 $90^\circ\sim 270^\circ$ 以后，旋转方向发生逆转。

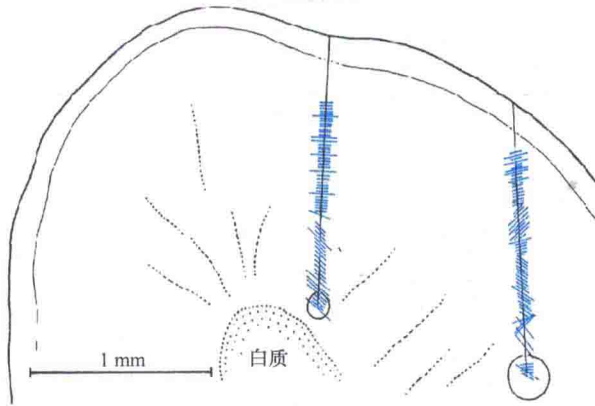


图 2 1958 年发现功能柱的实验。垂直和倾斜穿刺连续记录得到的细胞最优方位分布，短线的长度代表该细胞反应的强弱，短线的朝向代表每一记录到细胞的最优方位（引自 Hubel and Wiesel 1962）

他们注意到，视觉信息在经由视网膜感受野（receptive field）→外侧膝状体感受野→视皮层的传递过程中，视神经细胞的感受野发生了质的变化。其实，感受野并不神秘，如视觉感受野就是指影响视觉神经元的刺激区。他们发现视网膜上神经节细胞的感受野与外侧膝状体神经元上的感受野是一一对应的，两种神经元对光点照射均呈现中心与周边相互拮抗式的响应模式（同心圆状的感受野），但是，视皮层神经元的感受野对应视网膜上的一个更大的区域，因为它是由若干个外侧膝状体细胞的感受野共同汇聚到一个视皮层细胞的感受野上的（图 3）。他们宣称，简单细胞的感受野再汇聚成复杂细胞的感受野，后者再进一步汇聚成超复杂细胞的感受野。但笔者认为，感受野充其量只是一种电生理响应（发放），只能反映神经活动的一个有限的侧面。

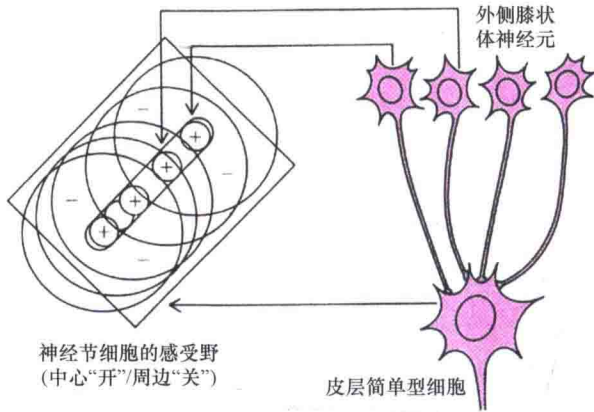


图3 简单细胞感受野与外侧膝状体神经元和神经节细胞感受野的关系
(引自 Hubel and Wiesel 1962)

之后，感受野的研究开始疯狂，因为 Hubel 和 Wiesel (1962) 的这篇文章（发表在 *The Journal of Physiology*）的 google 引用已超过 12 000 次！人们对类似实验重复的热情使笔者感到震惊。尤其令笔者惊讶的是，迄今为止，无人能够回答为何感受野会发生这样的变化！在生命科学领域中，类似的不可思议的事情司空见惯。譬如，人们对遗传密码子、光合作用和生化循环等的工作原理描绘得栩栩如生，但却一点都不知道它们是怎么来的。

20 多年之后，休伯尔与其学生在 *Science* 杂志上的一篇综述论文 (Livingstone and Hubel 1988) 中指出，我们的大脑会把一个视觉场景划分为各个子维度，如颜色、深度、运动和形状，然后对各个维度同时加工 (图 4)。Hubel (1988) 深信在视觉过程中，信息是先被分解后被整合起来的，这被称为视觉信息的加工。但他又无奈地感叹道，像形状、颜色与运动等特征由不同的脑部位所负责，这就产生了一个问题，即不同的信息是如何组合在一起而形成如跳跃的红球这样的知觉的呢？除了负责捕捉球的运动神经之外，它们显然地要在脑中某个地方进行组合，但关于在哪里组合以及如何组合，我们则一无所知。

自休伯尔和维泽尔于 1958 年开始进行的开拓性的研究之后，已经过去了半个多世纪。最近，在 *Nature Reviews Neuroscience* 杂志的一篇综述论文中，Nassi 和 Callaway (2009) 指出，“并行处理是视觉系统的一个独有的特征，十几种类型的神经节细胞将射入的视觉信号解析与导入到在功能和解剖上特化的通道中，再平行地投射到外侧膝状体 (LGN)，再到 V1。覆盖在视网膜上的这些神经节细胞提供一个可以传递到大脑的整个特征性视野的完整表征。一旦到了 V1，这些平行的输入通道被整合成模块，这些模块具有空间定义及局域连接，因此，形成一些新的平行信息通道，传送到大脑的其他区域。从 V1 和 V2 输出进入了纹外皮层中的

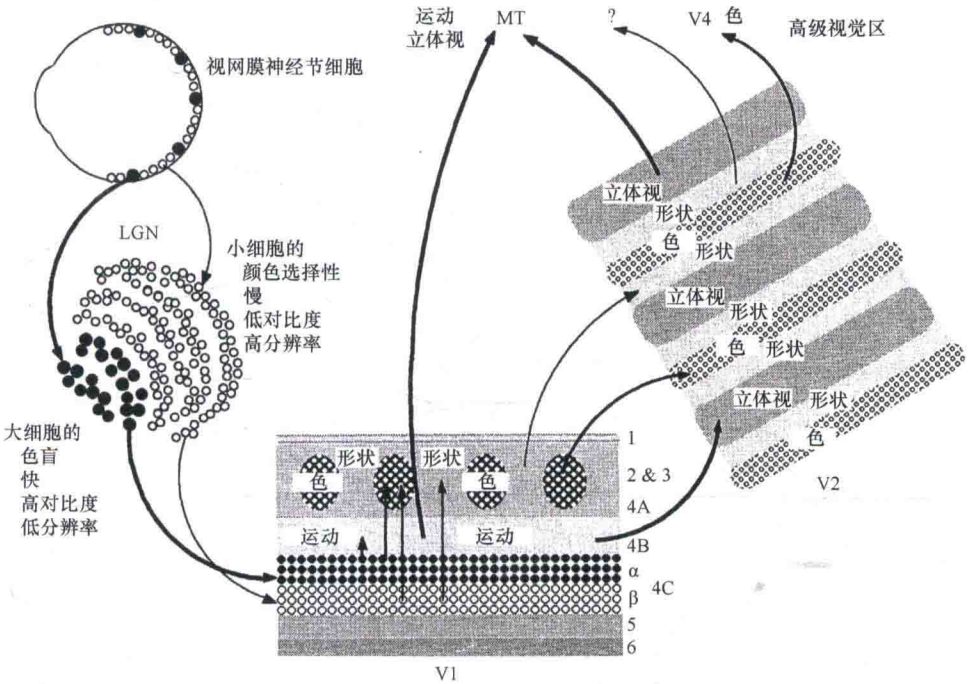


图4 猴子的 V1 视区和 V2 视区内加工形状、颜色、运动和深度知觉信息的分离处理通路。
LGN——外侧膝状体；MT——颞中区（引自 Livingstone and Hubel 1988）

两个相互分离但相互关联的加工路径——外背侧通路和腹侧通路。这两个通路使用了一套相似的视觉属性，但进行了不同的计算，以介导非重叠的行为目的。但在每个通道中，每个纹外皮层区域可能使用了在 V1 中使用的同样的策略去重组与整合多端输入（multiple input），形成输送到下游的新的输出”。然而，依笔者之见，对视觉机制，并未见到革命性进展，虽然人们添加了若干新的视觉通道（图 5），并还在继续挖掘中，但对视觉信息在这些通道中的具体传输机制依然是一无所知。

沿着 Hubel 和 Wiesel 指引的方向，有人将视觉场景的加工进一步细分为三个层次：低水平加工是简单特征（如方位、颜色、对比度、视差、运动方向等）的分析；中等水平的加工用低水平特征解析视觉场景，包括轮廓整合、表面特征、形状区分、对象运动等；高水平加工就是运用表面和轮廓来辨识对象（Kandel et al. 2013）。

迈尔斯说，“要在头脑中表征这个世界，我们必须识别环境中的物理能量，并且将其编码为神经信号，这个过程通常被称为感觉（sensation）。同时我们必须选择、组织并且解释我们的感觉，而这个过程通常被称为知觉（perception）”（Myers 2004）。但笔者认为，即便在感觉过程中存在神经元产生电活动现象，也难以认定像视觉这样的感觉信息都被编码成了电信号。

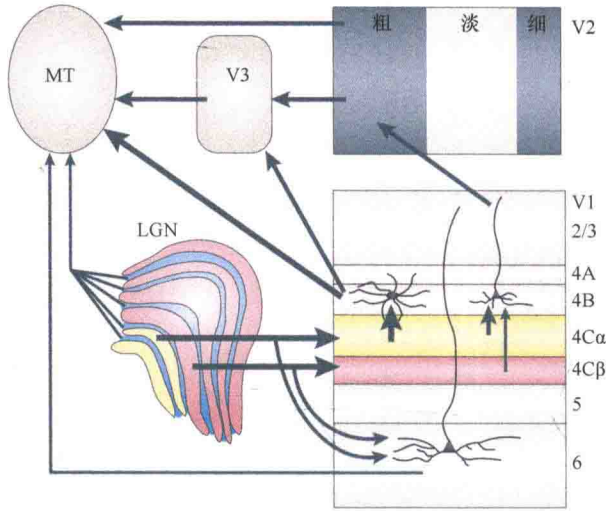


图5 视觉信息从丘脑外侧膝状体 (LGN) 到颞中区 (MT) 的多端传输。粗——粗条纹区；淡——浅条纹区；细——细条纹区 (引自 Nassi and Callaway 2009)

3. 视觉信息真的需要重新编码吗？

很多人相信视觉信息需要编码，提出的各种假说令人眼花缭乱：发放频率编码 (firing rate coding) 假说 (Barlow 1972)、同步振荡 (synchronization oscillation) 假说 (Gray and Singer 1989)、时间编码 (temporal coding) 假说 (Hopfield 1995)、神经细胞集群 (cell assembly) 假说 (Hebb 1949)、基本图形 (icon alphabet) 假说 (Tanaka et al. 1991)、稀疏和粗编码 (sparse and coarse coding) 假说 (Rolls and Treves 1990) 等。

在 *Nature Reviews Neuroscience* 杂志的一篇论文中，Harris (2005) 指出，近年围绕神经编码 (neural code) 的争论集中在脉冲发放频率编码 (rate coding) 和时间编码 (temporal coding)。主张频率编码的人认为，神经元用于传递信息的唯一变量就是瞬时发放率 (instantaneous firing rate)，一般用一定“编码时间窗口”中的脉冲发放率 (spike rate) 来表征。简单地说，脉冲频率是神经信息的携带者。而主张时间编码的人认为，脉冲发放系列的精确时序在信息传输过程中也起到了部分作用。从理论上来说，时间编码似乎更具有优势，因为所有发放序列的组合比瞬时脉冲发放频率的组合要大得多，因此，能传递更大量的可能信号。但是时间编码是怎样被下游神经元“读取”的却并不清楚。

Hubel 和 Wiesel (1962) 结果的真实性毋庸置疑。但依笔者之见，不能排除它被错误地解读为视觉信息需要重新编码的可能性，因为在视路中神经细胞感受野的变化并不一定就意味着视觉信息进行了编码。这是否说明，视觉信息并不像人们想象的那样都转变成了电信号了呢？因为，如果我们只是为了传输电信号，