

# 鱿鱼巨大神经与神经信号的秘密

吴建永<sup>†</sup>

(美国乔治城大学医学院神经科学系 美国华盛顿特区 DC 20007)

2013-04-20收到

<sup>†</sup> email: jianwu2nd@gmail.com

DOI: 10.7693/wl20130808

鱿鱼不但可以用来炒，而且还是生物物理学的一大功臣，这是因为它有几根巨大神经轴突，帮助神经科学家揭开了神经信号的秘密。

按中学教科书的说法，每个神经细胞由胞体、树突和轴突几个部分组成(图 1(a)和(d))。中枢神经系统(脑，脊髓)中神经细胞紧密排列(图 1(b))，以便相互联系进行数据处理和决策。中枢的决策通过亿万万个神经细胞的轴突输出给肌肉，以便支配身体的行动。脊髓的运动神经细胞虽然直径只有近百微米，但其

轴突要一直延伸到腿上的肌肉，有一米多远。一米长的距离对于只有几十微米大的神经细胞来说简直就是十万八千里。这些远距离传输的轴突像一根根又细又长的电线，聚在一起组成电缆那样的“神经索”。图 1(c)是一条鱿鱼神经索的截面，里面有许多大大小小的圆圈，每个都是一根神经轴突的截面。中间那个

大圆圈就是巨大神经轴突，可以看到其截面积远远超过其他普通的轴突。直径大约有 1 mm 左右。

## 1 加伐尼主义

搞清神经细胞的秘密，要从 18 世纪说起。当年在意大利，生理学家加伐尼(Luigi Galvani, 1737—1798 年)首先发现生命与电有关系。据传说，一天上午他踱出书房，看到厨师把从市场上买回的新鲜青蛙肉挂在铁架上，准备晾晾做午饭。加伐尼来了兴趣，就上去摆弄那剥了皮的青蛙。突然他发现当铜筷子一端碰在铁架上，另一端接触青蛙的神经索时，蛙腿居然动了一下<sup>1)</sup>。这在当时是个大发现，挑战了生物神圣的概念。即生命过程是需要灵魂和“灵气”(vitality)来指挥的。加伐尼认为使蛙腿收缩的灵气实际就是电，由神经产生。加伐尼的解释开辟了生物电学，当时叫“加伐尼主义”(galvanism)，进化到今天叫“电生理学”(electro-

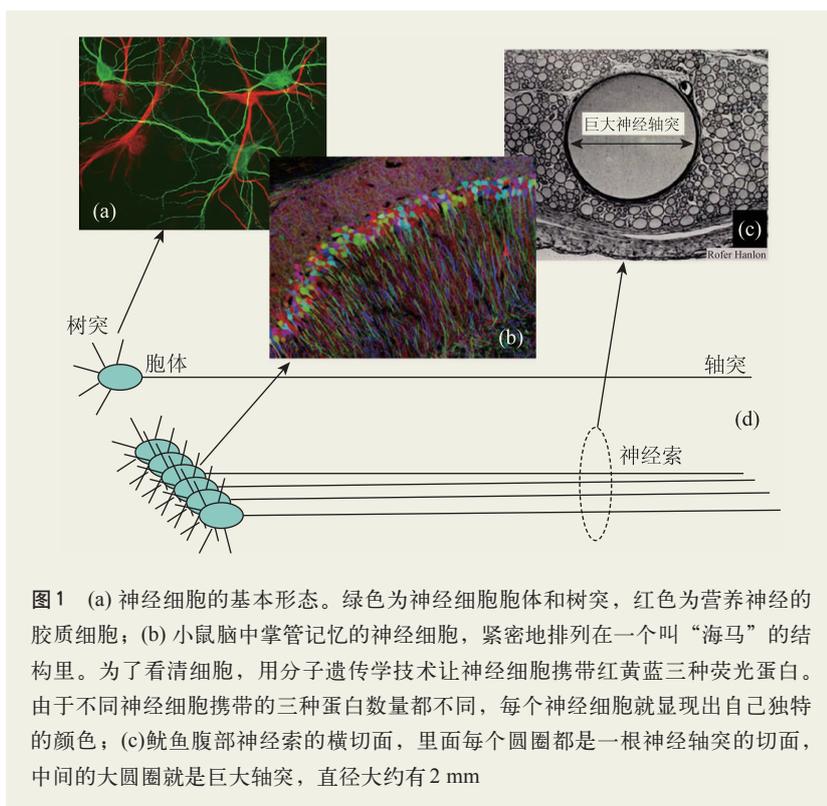


图 1 (a) 神经细胞的基本形态。绿色为神经细胞胞体和树突，红色为营养神经的胶质细胞；(b) 小鼠脑中掌管记忆的神经细胞，紧密地排列在一个叫“海马”的结构里。为了看清细胞，用分子遗传学技术让神经细胞携带红黄蓝三种荧光蛋白。由于不同神经细胞携带的三种蛋白数量都不同，每个神经细胞就显现出自己独特的颜色；(c) 鱿鱼腹部神经索的横切面，里面每个圆圈都是一根神经轴突的切面，中间的大圆圈就是巨大轴突，直径大约有 2 mm

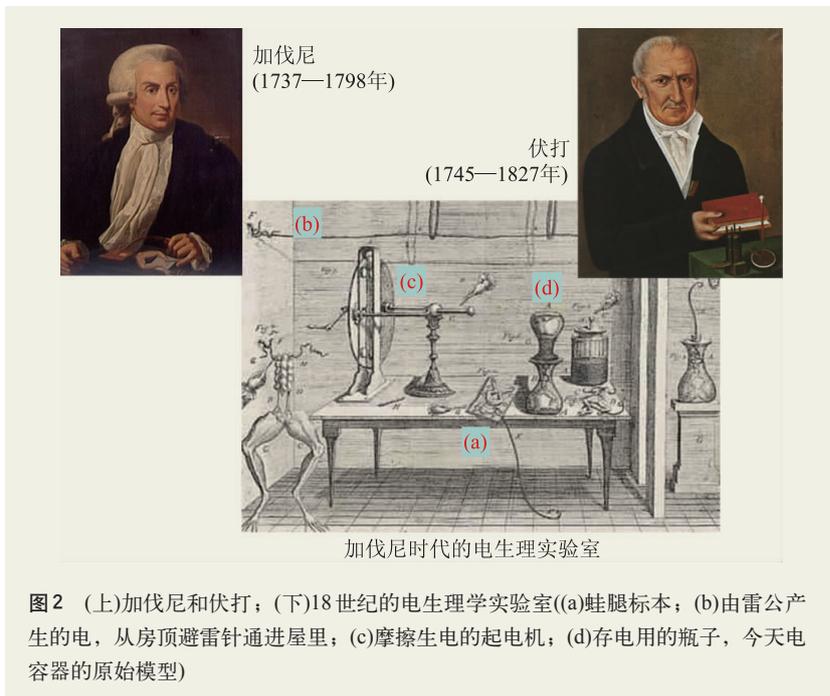
1) 加伐尼实验的动机已经无法考证。另外一个比较靠谱的传说是，加伐尼在研究静电时发现蛙腿抽动。当时大家都用各种皮毛的摩擦来产生静电，加伐尼用青蛙皮摩擦生电时发现静电会使肌肉抽动。

physiology)。

可是物理学家和生物学家就是不一样。当时的物理学家伏打 (Alessandro Volta, 1745—1827年), 对加伐尼的说法不以为然, 他重复了加伐尼实验, 却认为加伐尼的解释不对。他认为加伐尼实验中用了铜筷子和铁架, 是两种不同的金属在接触青蛙体液的时候产生了电。金属在盐溶液中产生的电和灵气没啥关系。为了证明他的说法, 他把一百多片铜片和锌片, 交叠垒起来, 中间放上盐水浸湿的布(图2右, 伏打桌上)。这个“伏打堆”(Volta's pile)可以堆得很高, 能产生100多伏的电压, 让摸上的人手臂肌肉不由自主地抽搐一下。据此他证明电可以代替人的“灵气”, 使肌肉收缩。伏打电堆导致电池的发明, 有了电池才使电学脱离了雷公, 后来才有了可以研究的电子元件和电路, 才有了后来的电子学、无线电和半导体科学。

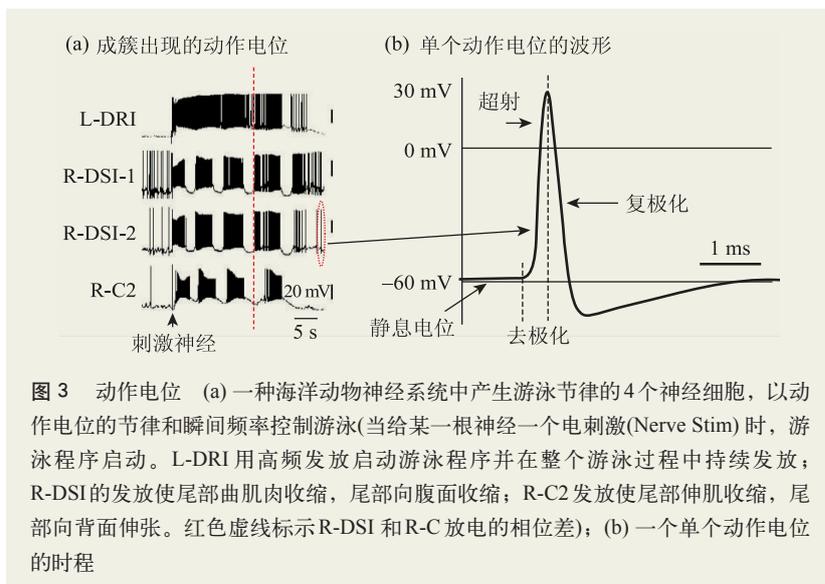
## 2 神经的密码——动作电位

从加伐尼和伏打开始, 神经科学和物理学就绑在一起。加伐尼后不久, 意大利物理学家马图西(Carlo Matteucci 1811—1868年)发现神经细胞竟然像小电池一样能产生电流。当时生理学和物理学不分家, 马图西不但发现了神经电池, 还发明了空气电池。不久德国生理学家瑞曼(Emil du Bois-Reymond)发现了更神奇的现象: 神经细胞竟然用一个个非常短促的脉冲电位来传导信号。瑞曼把这种短脉冲称为“动作电位”(Action potential), 动作电位是神经系统传递信息和命令的密码(图3)。



我们今天在大学里讲清楚神经的动作电位的产生原理只需要一个学时, 但是历史上实际的发现过程却历时百年。这是因为有几方面的困难: 首先是技术难点。动作电位发生在神经细胞里。要想纪录直径只有几十微米的神经细胞内的动作电位, 就必须把一根“微电极”插到细胞里面且不毁损细胞膜。尖端直径在1 μm以下的玻璃微电极是

1948年中国留美学生凌宁(Gilbert Ling)发明的, 只有在发明玻璃微电极之后人们才真正纪录到了完整的动作电位。第二个难点是动作电位的过程非常短促, 只有不到1 ms的时间, 虽然在此之前已经知道生物电的产生是一个化学过程, 但在这么短的时间发生的化学过程就很难用化学方法研究。第三个困难是动作电位的动态过程很让人迷惑。在



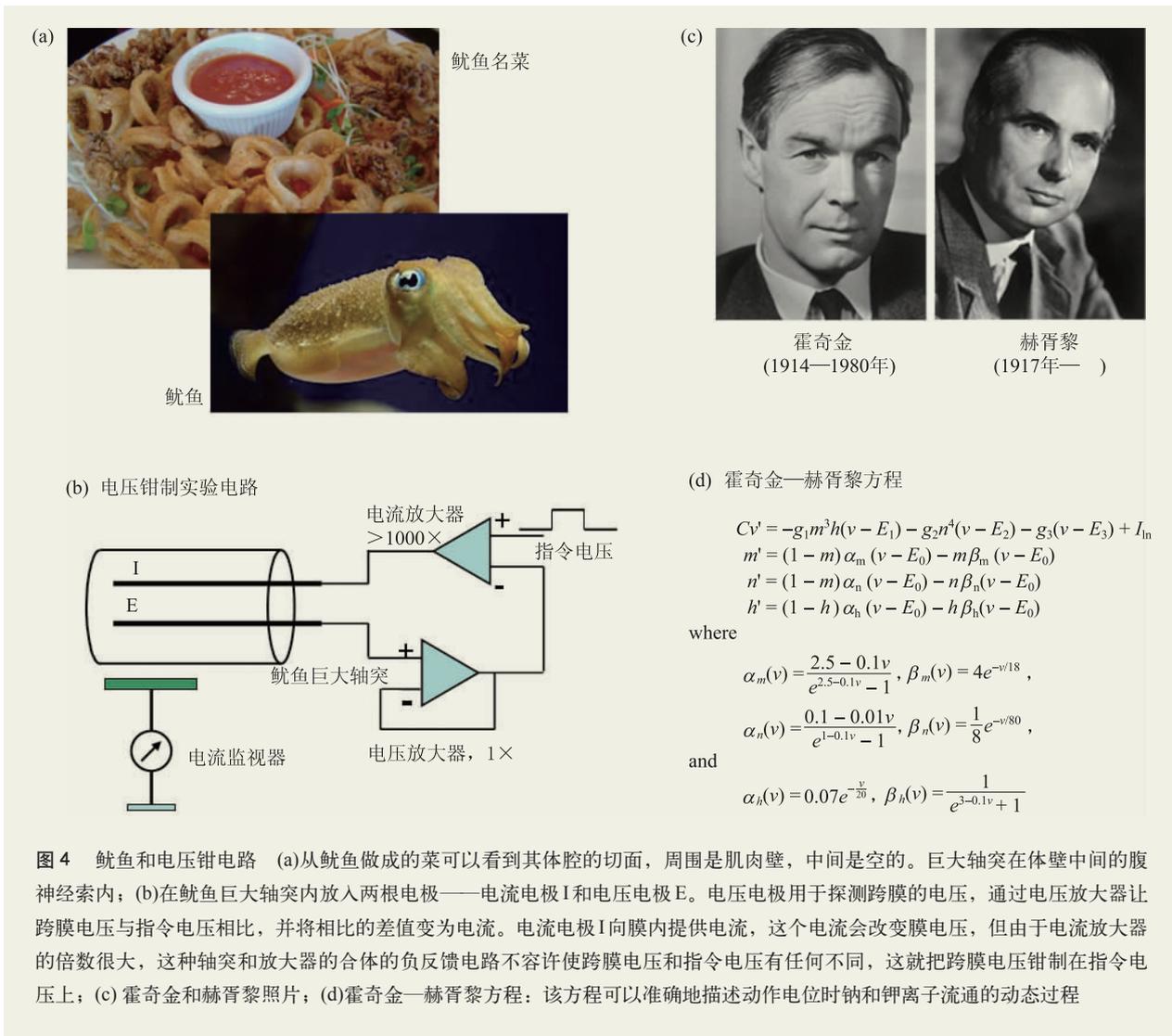


图4 鱿鱼和电压钳电路 (a)从鱿鱼做成的菜可以看到其体腔的切面,周围是肌肉壁,中间是空的。巨大轴突在体壁中间的腹神经索内;(b)在鱿鱼巨大轴突内放入两根电极——电流电极I和电压电极E。电压电极用于探测跨膜的电压,通过电压放大器让跨膜电压与指令电压相比,并将相比的差值变为电流。电流电极I向膜内提供电流,这个电流会改变膜电压,但由于电流放大器的倍数很大,这种轴突和放大器的合体的负反馈电路不容许使跨膜电压和指令电压有任何不同,这就把跨膜电压钳制在指令电压上;(c)霍奇金和赫胥黎照片;(d)霍奇金—赫胥黎方程:该方程可以准确地描述动作电位时钠和钾离子流通的动态过程

动作电位出现之前,在静息时细胞内是“极化”(polarized)的,有个 $-60\text{ mV}$ 左右的“静息电位”(resting potential)。但在动作电位出现时细胞内电位突然出现“去极化”(de-polarize),然后在 $1\text{ ms}$ 左右的时间内又“复极化”(re-polarize),回到静息状态。而这个非常短的去极化过程更令人困扰,因为膜电位不但去极化到 $0\text{ mV}$ ,而且会超过 $0\text{ mV}$ 跳到正 $30\text{ mV}$ ,这个从 $0$ 到 $30\text{ mV}$ 的过程叫“超射”(overshoot)(图3右)。如果动作电位没有超射,其原理就相对容易理解些,

用一个电池、两个电阻和一个开关的线性电路就能模拟。但有了超射就可能需要两个电池。这个超射现象困扰了科学家几十年,有人甚至发文章说超射是由于当时电子管放大器的性能不好引起的。实际上,现在我们知道,动作电位的发生需要细胞膜上的两个分子开关顺序地开启和关闭。如果只有一种分子开关,问题就会简单得多,超射也就不会出现。但是物种的存在需要又大又快的动作电位。就进化出了有两个作用相反的分子开关快速交替地运动。这种缠绕令人大为费解,

必须有一种研究方法能把两种开关的作用分离开来,才能把问题分析清楚。

### 3 天上掉下个林妹妹

几百年来人们绞尽脑汁想搞清楚神经的秘密,但却苦于不能钻进那些直径只有几到几十微米的神经细胞里面去探个究竟。1936年,英国动物学家约翰杨(John Young)发现了鱿鱼的巨大神经,对神经科学家来讲真是天上掉下个林妹妹。鱿鱼的巨大神经轴突直径能达到 $1\text{ mm}$ ,

足以放进两根细电极。神经科学家利用鱿鱼的巨大神经轴突终于在1950年代完善了神经细胞产生动作电位的理论。

鱿鱼的大神经足以在细胞内放进两根电极，用以抵销两种分子开关开启产生的电流，以把两个开关的作用分离开来。这种在细胞内放两根电极的方法叫做“电压钳”(voltage clamp)，由美国科学家库尔(Kenneth S. Cole)和马蒙特(George Marmont)于1940年代发明。库尔是个传奇性人物，而电压钳的概念也源于当时电子工程学中前沿的“负反馈”概念，巧妙地让电子电路与神经细胞合为一体(见图4)，精确互动，以测量两种分子开关的动态特性。在电压钳的两根电极中，一根用于测量电压，提供反馈信号，而另一根则根据反馈信号向细胞内提供电流。这样，当动作电位出现时，细胞膜上的第一个分子开关先开，膜外的钠离子会大量涌入细胞而产生一个电流。这时电流电极会根据第一根电极提供的信号注入一个符号相反而流量相当的电流，完全抵消钠离子涌入而产生的电流。二战后的1950年代，自然科学高速发展，英国科学家霍奇金(AI-

an Hodgkin)和赫胥黎(Andrew Huxley)用电压钳方法仔细地研究了动作电位的动态过程，最后用一组数学方程清楚地阐明了动作电位的机制，从此玄秘变成顺理成章。这一工作是神经科学中的一个里程碑，于1963年获诺贝尔奖。

说了鱿鱼巨大轴突对神经科学的贡献，再说说那鱿鱼为什么会有巨大神经轴突。原来鱿鱼没多少骨头，而且肉质鲜美，同时它游泳速度又非常慢，在弱肉强食的海洋里绝对是理想的食物。那么，它们在海里为什么没有被吃光呢？原来鱿鱼有它的绝技。鱿鱼的身体像一个女士们炫富用的豪华包，平时里面鼓鼓囊囊装满海水(图4)。当它看见扑食它的鱼张开血盆大口时，身体周围的肌肉一齐收缩，海水就会急速喷出，像火箭一样使鱿鱼飞快地逃出鱼口。有了这种“神龙钻天”逃身术，吃鱿鱼的鱼就要饿死了。可是鱼是会突变的，慢的鱼会被饿死，只有发展出更快的“恶虎扑食”技术的快鱼能吃到鱿鱼而存活下来。最后海里到处都是快鱼，鱿鱼就要被吃光了。可是鱿鱼也会突变，使喷射速度更快。这样，快的鱿鱼就会活下来，慢的则都被吃

掉了。年复一年，鱿鱼和吃鱿鱼的鱼共同进化，恶虎扑食和神龙钻天技术都不断提高。最后都达到了生物的极限，共同存在下来。鱿鱼怎样来提高喷射的速度呢？原来轴突越粗，传导速度就越快，肌肉就能在更短的时间内同时收缩，喷射的速度就越快。哪个鱿鱼由于突变产生了比较粗的神经，哪个就活下来，子孙繁盛。就这样，鱿鱼在与捕食者共同进化的过程中，巨大神经轴突不断地变粗。到了今天，所有能活下来的鱿鱼就都必须有接近1 mm粗的巨大轴突。

巨大轴突不光是鱿鱼有，很多动物支配逃逸反应都靠巨大神经。比如你家厨房里的“小强”(蟑螂)，在你伸出脚来踩它的时候，它尾巴上的毛会感觉到您的飞毛腿带来的风，通过巨大神经的支配向前一跳，保证让您踩个空。蟑螂不认识鱿鱼，为什么也会学会同样技术？因为没有进化出巨大神经的蟑螂早就让您的祖先都踩死了。

## 4 静息电位和动作电位

静息电位和动作电位究竟是怎样产生的，又是怎样用来传导神经

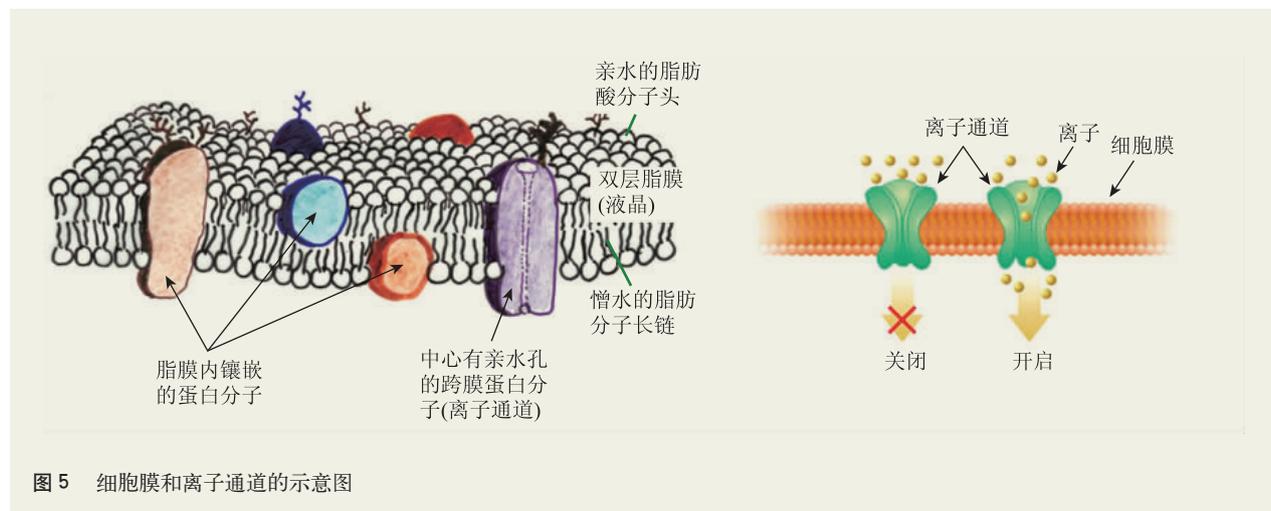


图5 细胞膜和离子通道的示意图

信号的? 说起来并不难懂,也不需要完全理解图4中描述的Hodgkin—Huxley方程。如果您对此细节不感兴趣,尽管一目十行地跳过这一节,后面还有精采压轴故事。

我想本文的读者多半有点物理学或电子线路的基础,咱们就用点电路的概念,如导体、绝缘体、电阻(或者电导)、电容、电压、电流,等等,并把这些概念带进生物学的“肉汤”里。生物学的“汤”,就是盐溶液啦。盐在溶液中是完全电离的,所以就有带正电荷的离子(钠、钾、钙等)和带负电的离子(氯、碳酸根等)。溶液中的电流就是离子的流动。

#### 4.1 细胞膜和跨膜通道

世上的动植物都是由千百万细胞组装成的,每个细胞都被自己的细胞膜严实包裹。细胞膜是由双层

脂肪酸分子构成的二维液晶(图5(a)),像肥皂泡一样没有一点缝隙(小洞自愈,大洞崩溃)。这脂肪酸膜基本不容许溶在水里的分子通过,这样把膜内外分成两个世界,膜内叫生命,膜外面叫世界。但是细胞膜内外是有非常繁忙的物质交流的。这些物质交流均由专职的分子机器来完成。这些分子机器由横跨细胞膜两端的蛋白分子构建(图5(a))。控制离子通过细胞膜的分子机器也叫“离子通道”(图5(b))。离子通道可以有很强的选择性,比如“钠通道”,只容许钠离子通过,不容许其他离子如钾、钙或氯等通过。同样“钾通道”,“氯通道”等也是只选择性地容许钾离子或氯离子通过。离子通道的一个共性是,它们只是构建细胞膜上的城门,只容许特定的离子通过而不控制离子的流向。离子流的方向由其他因素决定的,比如膜内钾离子浓度高,

钾离子就会通过钾通道由膜内流向膜外。从这个意义上讲,离子通道是一种被动的运输工具,辅助离子进行跨膜化学扩散。

细胞膜上还有另一种主动运输的分子机器,它们可以逆浓度差把离子转运过膜。这种逆扩散浓度差的转运机器也叫做离子“泵”,其运转是要消耗化学能量的。在所有神经和肌肉细胞膜上都有一种“钠钾泵”,每运转一次消耗一个ATP分子上的高能磷酸键,同时把三个钠离子泵出细胞膜外,并把两个钾离子泵进细胞。高能磷酸键的水解使钠钾泵不停地运转,使细胞内的钾浓度远远高于细胞外;同理,细胞内钠离子浓度也远远低于细胞外。

#### 4.2 跨膜电位

我们现在知道,由于钠钾泵的运转,细胞内的钾离子浓度会很

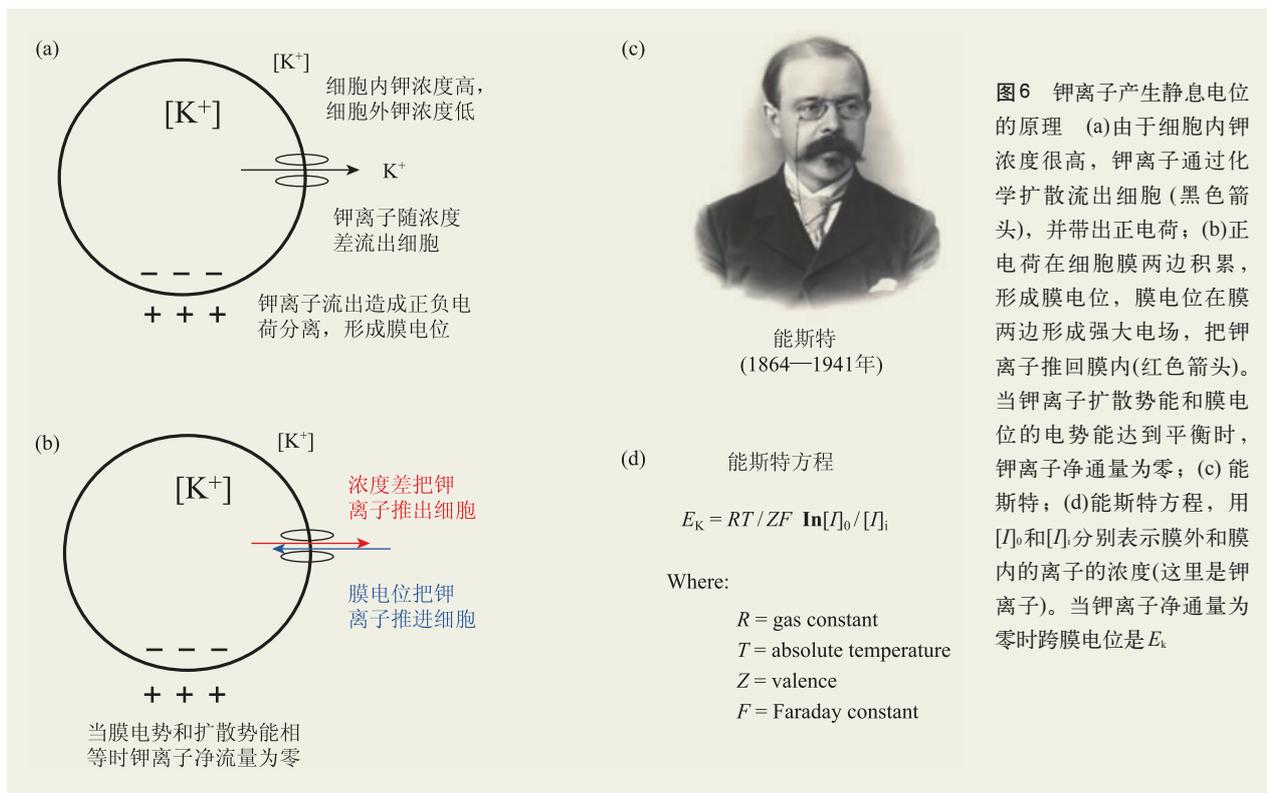


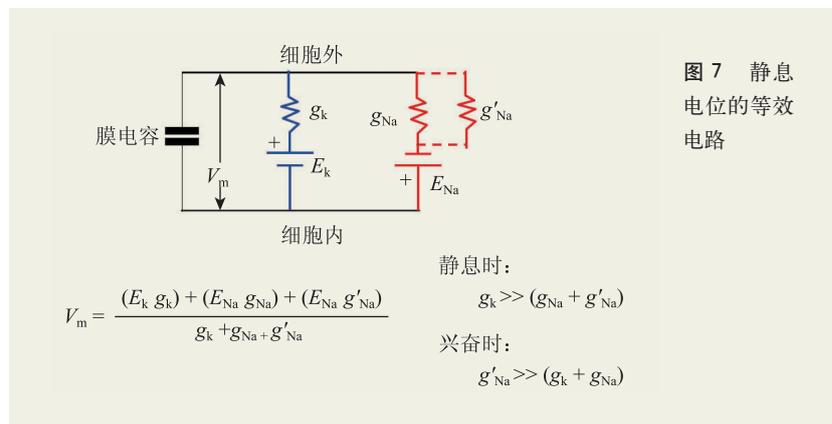
图6 钾离子产生静息电位的原理 (a)由于细胞内钾浓度很高,钾离子通过化学扩散流出细胞(黑色箭头),并带出正电荷;(b)正电荷在细胞膜两边积累,形成膜电位,膜电位在膜两边形成强大电场,把钾离子推回膜内(红色箭头)。当钾离子扩散势能和膜电位的电势能达到平衡时,钾离子净通量为零;(c)能斯特;(d)能斯特方程,用 $[I]_o$ 和 $[I]_i$ 分别表示膜外和膜内的离子的浓度(这里是钾离子)。当钾离子净通量为零时跨膜电位是 $E_K$ 。

高。我们还知道，横跨细胞膜的钾离子通道可以自由地让钾离子流出细胞(图6(a))。我讲课时讲到这里往往会停下来问学生：如果细胞内的钾离子浓度永远高，而且钾通道永远开放，那么钾离子会永远不停地流出细胞吗？99%的学生的回答是肯定的(你的答案是什么？)。但是实际上这种钾离子流会在很短的一瞬间停下来，为什么呢？原因很简单：因为每个钾离子携带一个正电荷，当钾离子通过通道离开细胞时，同时带出了正电荷，把与其配对的负电荷留在膜内。正负电荷在空间上分离，不就会产生电场吗？电荷是同性相斥，异性相吸。这个横跨细胞膜的电场会形成一种阻止钾离子外流的力场。随着钾离子不断流出，电荷在细胞膜两侧不断积累。阻止钾离子外流的力场也不断增加，很快达到与驱动离子外流的扩散力势均力敌，钾离子外流就会停止。由钾离子外流产生不断把正电荷带出膜外，就是神经细胞产生静息电位的主要原因(图6(b))。

这一段知识是我当年在图书馆里自学的，记得读到此处不禁喜不自胜，欣然忘记去食堂打饭，抓耳挠腮地惊叹自然的格物致知之妙。这横跨细胞膜的电位，不是跟半导体p-n结的势垒很相似吗？是的，物理、化学的定律就那么几条，可是世间万物精密运转都要受这些定律的支配。

上面所述跨膜电位的形成是一个电与化学扩散力的平衡。可以由一个叫“能斯特方程”的公式来定量地描述(图6(d))。

能斯特(Walther H. Nernst, 见图6(c))由于阐述热力学第三定律而荣获1920年诺贝尔奖。那年头得诺贝尔的也不全是那种bigwigs(带假



发穿燕尾服的院士)。能斯特就是个爱动手的工匠，发明过电灯、电吉他和远红外源。能斯特方程也是关于平衡的，阐述当分子热运动和电场力平衡时所需的电压。因此，温度越高，分子热运动的势能越大，膜两边浓度差别越大，则所需的平衡电位越高。把温度 $T$ 写进公式就需要气体常数 $R$ 。同样，把浓度(单位是克分子)和电压(单位是伏)放在等式两边需要引入法拉第常数 $F$ 。当然你也可以从微观考虑，把能斯特方程用玻尔兹曼常数、电子电荷和阿伏加德罗常数来表述，就像考虑半导体p-n结的电位那样。

从能斯特方程可知，如果知道了一种离子在细胞膜两边的浓度差，就可以计算出使这种离子流量等于零的跨膜电压。前面讲过，由于钠钾泵的存在，细胞里面钾浓度很高，钠浓度很低。按此计算，钾和钠的平衡电位分别在-90 mV和60 mV左右，而测出来的细胞静息膜电位则在-60 mV左右，即不是钾也不是钠的平衡电位。这是为什么呢？听我课的护士班妹妹们经常会搞糊涂的。但我想您是有深厚的物理学基础的，心有灵犀，一看图7的等效电路肯定会一下就明白了。

20世纪的科学家常喜欢把生物物理事件用等效电路来描述。比如

细胞膜上的电荷积累可以用一个电容来描述，跨膜的离子通道可以用一个电导(电阻)来代表。而驱动离子跨膜的化学势能则可以通过能斯特方程转换成一个电池(图7)。这样，细胞膜静息电位就有两个电池，一个是钾的平衡电位，-90 mV(图7,  $E_k$ )；另一个是钠的平衡电位，+60 mV(图7  $E_{Na}$ )。这两个电池分别通过自己的离子通道接在膜电容上。先考虑一种简单情况，即细胞膜上只有钾通道，没有钠通道(图7蓝色线路)：当电路接上时，钾电池就会通过钾电导向膜电容充电；当达到平衡时，膜电容的电压就会和钾电池电压相等，通过电阻的电流趋近零。这就是前面说的钾离子跨膜的净通量等于零的平衡状态。现在再考虑加上一个很小的跨膜钠通道(图7红色实线的线路)的情况：这时电容两端的电压就要考虑两个电池和两个电导了(读者可以根据图7的下面的公式自己算算)。有了这个钠电导，静息膜电位就会停在-90 mV和+60 mV之间。一般静息的钠电导很小，所以静息膜电位在-60 mV左右。

神经系统可以用调整静息时钠钾通量的办法来调节静息膜电位，进而调整其兴奋性。越接近-40 mV，则兴奋性越高。比如你

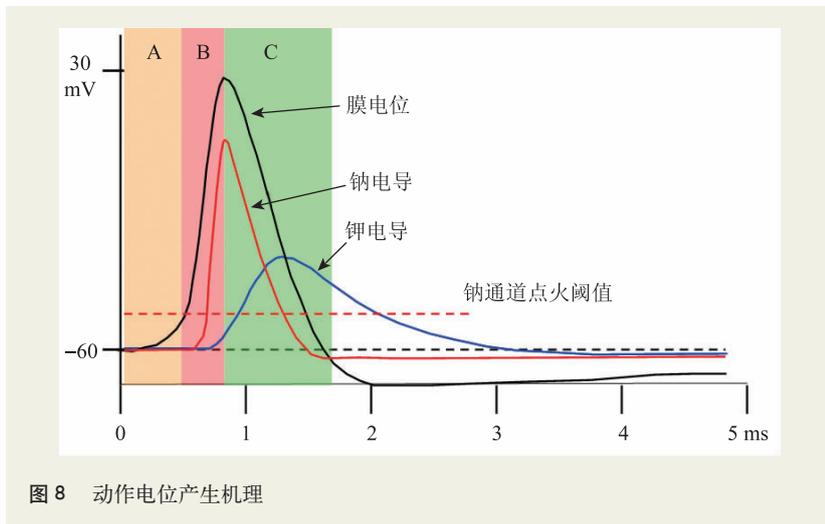


图8 动作电位产生机理

清醒的时候脑细胞的静息电位就能升到 $-50\text{ mV}$ ；而深睡时则在 $-70$ 和 $-40\text{ mV}$ 之间缓慢地振荡，这时脑子就不能思考了。有一种常用局部麻醉的方法可以把钠通道阻断。当麻醉药涂到皮肤上时，就阻断了感觉神经的钠通道，这时其静息电位降到 $-90\text{ mV}$ ，这样即使受到刀切那样的强刺激也不会兴奋，也就使人没有痛感了。

### 4.3 动作电位的雪崩

前面讲过，动作电位的时间非常短，膜电位会在不到 $1\text{ ms}$ 的时间内从静息的 $-60\text{ mV}$ “去极化”，并“超射”到 $+30\text{ mV}$ 左右，然后又很快“复极化”回到静息水平(图3)。这么快的突变，看起来似乎很难用热力学平衡这样的概念来解释，但如果用图7的等效电路来理解是很容易明白的。因为只要在图7电路中增加一个瞬时的额外钠电导( $g'_{\text{Na}}$ 红色虚线电路)，膜电位就会向钠的平衡电位偏移，并超射达到 $+30\text{ mV}$ 。这个瞬时的额外钠电导来自另一种钠离子通道，即“电控钠通道”(voltage gated sodium chan-

nel)。电控钠通道平时是关闭的，对膜电位没有影响(图8中的A区)。当膜电位达到电控钠通道的点火阈值(约 $-40\text{ mV}$ 左右，图8中的红色虚线)时，就会有一部分电控钠通道打开，使跨膜钠电导增加。钠电导增加会使膜电位进一步升高，使更多的电控钠通道打开，导致膜电位进一步升高。如此正反馈，像雪崩

一样，在很短的时间内，细胞膜上钠电导急剧增加(图8B区中的红色曲线)。所有电控钠通道都会打开，产生一个尖尖的峰电位(图8B区中的黑色曲线)，这就是动作电位。动作电位被神经细胞用来传输信号。为了经济和快速，动作电位要非常快地回复到静息的水平。这个快速的复极化是由两个因素来决定的，一个是电控钠通道在打开后会立刻自动关闭，另一个是细胞膜上还有一种“电控钾通道”，它也在膜电位上升时打开，但是会比电控钠通道慢一些。这样，当电控钠通道自行关闭时，电控钾通道正好全开，这个超大的钾电导会把膜电位很快拉回静息水平(图8C区中的蓝色曲线)。

任何细胞有了电控钠通道，就会变得像一个鞭炮一样，平常安静地蓄而不发。但当膜电位达到点火阈值时，电位就出现瞬间突跳。这

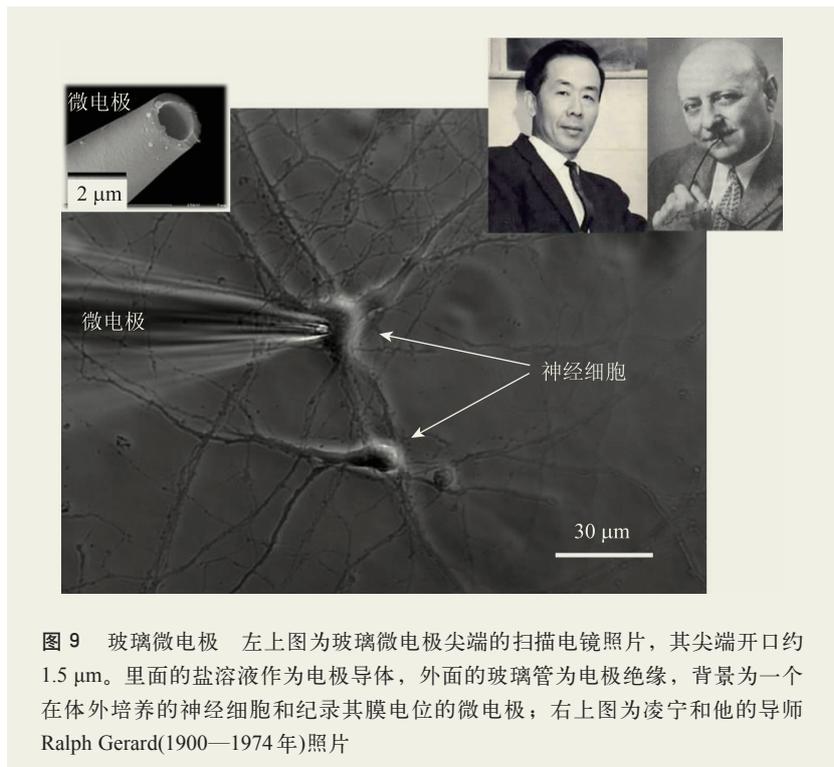


图9 玻璃微电极 左上图为玻璃微电极尖端的扫描电镜照片，其尖端开口约 $1.5\text{ }\mu\text{m}$ 。里面的盐溶液作为电极导体，外面的玻璃管为电极绝缘，背景为一个在体外培养的神经细胞和纪录其膜电位的微电极；右上图为凌宁和他的导师Ralph Gerard(1900—1974年)照片

类膜上含有电控钠通道的细胞又叫“可兴奋细胞”(excitable cells)。在身体中的可兴奋细胞还有心肌、骨骼肌细胞等，它们利用动作电位来实现大批细胞的同步收缩。

前面提到用电压钳实验来解释两种互相缠绕的分子开关，就是指电控钠通道和电控钾通道。这两种电控离子通道的开关与膜电位的动态关系见图8。讲到这里我经常提醒学生：我们讲了四种离子通道，静息电位是靠两种常开不关的钠和钾通道产生。动作电位则靠两种电控通道产生——快开快关的钠通道决定了动作电位的去极化的上升时段，而慢开慢关的钾通道则决定了动作电位的复极化时段。

## 5 题外话：浪花淘尽英雄

这里我讲的几个故事实际是从研究生课程中改编来的。我教了十几年课，听课者有研究生、医学生、护士生，每每讲完鱿鱼大神经和电压钳实验，总要停顿，任由课堂里大把大把的帅哥美女在幽暗中忽闪忽闪着眼睛盯着我。而我也总是像唱京剧老生那样，卖足了关子，然后摇头晃脑地感叹说：科学发展几百年的伟大成果，到课堂上却只要几学时。讲课就是发现过程的山寨版(reverse engineering)。多少英雄事迹可以一句带过，而又有多少豪杰最后变得默默无闻。

前面提到的凌宁，于抗战最艰苦的1943年在重庆的西南联大毕业后留美。发明玻璃微电极的时候(1948年)不过是芝加哥大学的博士研究生(图9)。但如此才华横溢的他并没有像他的振宁同学那样获得“萝卜儿”奖，而只是默默无闻地

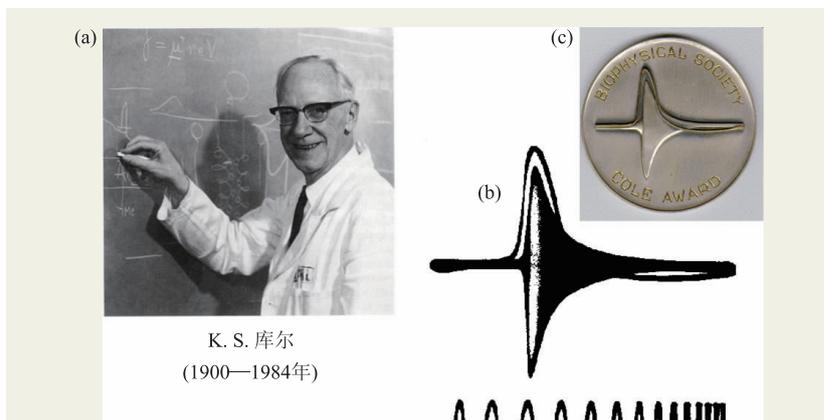


图10 (a)K.S.库尔；(b)库尔实验，上面一根曲线为动作电位。中间的曲线为高频交流电，用于测量跨膜的阻抗。这个经典实验在霍奇金—赫胥黎理论之前就说明动作电位时跨膜电导突然增加，现在我们知道这个电导增加是由于电控钠和钾通道引起；(c)美国生物物理学会的库尔奖奖牌

成了一名普通教授(University of Illinois School of Medicine)。为什么呢？据说主要的原因是他不相信霍奇金—赫胥黎理论。

证实钠钾泵和离子通道的存在是1970年代后的事，所以在当时不信离子通道学说也情有可原。凌宁提出另外一套“分子吸附”理论，也能完美地解释静息电位和动作电位。学物理的同学都知道，究竟是地球围太阳转还是太阳围地球转，只不过是个简单和美的问题，理论上都是能自圆其说的。科学上从来是对者王侯错者寇，凌宁向主流科学“叫板”(挑战)，最后落得个无声无息。我刚出道的时候，还真听过凌宁学派的一次发言，地点就在鱿鱼大神经和电压钳实验的发祥地，美国麻省乌尔霍兹(Woods Hole)海洋生物研究所。当时报告人一开讲幻灯机就坏了，15分钟的报告耽误了一大半，修好后时间只剩下两三分钟时间。本来遇到这种事故会议主席会酌情推迟会议进程，至少给人几分钟讲个大概。可是这次主席却黑着脸不客气

地打断了报告，好像报告人是在浪费大家的时间。

多年以后，2012年的9月10日我突然收到一份电邮，是俄国科学院圣彼得堡细胞研究所的弗拉基米尔·马替夫教授写来的。他希望我向中国学者推荐凌宁的文集，并附来了美国波拉克教授为文集写的序言，竟然已经被译成了工整的中文。我回电邮说，在我开的电生理课中每次都要提到凌宁的贡献，是指他发明微电极的故事。马替夫教授在回邮中说不久还会接着与我联系。虽然我受过正统学说的洗脑，并不同意凌宁否定钠钾泵的存在学说，但我还是借此文摘录波拉克教授的一小段话，用以刻画一下一个科学家的执着：

“……要知道整个，或者几乎整个科学世界都统一了观点，几乎对那些与极大多数人背道而驰的足够鲁莽之辈怒目而视。然而，正如在所有时代，今天对“尽人皆知的真理”进行怀疑就意味着用前程来冒险。

在此意义上，吉尔伯特·凌宁是



Messe München  
International

中国光学行业完美展示平台  
China's Platform for the Photonics Community

## 慕尼黑上海光博会

### LASER World of PHOTONICS CHINA

SOLUTIONS in LIGHT

**2014年展会亮点:**  
Show Highlights in 2014:

- 600 家国内外参展企业  
Exhibitors from home and abroad
- 34,500 平米展示面积  
Exhibit space
- 38,000 名专业观众  
Trade visitors

**抢位热线**  
Hotline: 021-2020 5587

激光加工与生产技术 Laser Systems for Production Engineering	激光器与光电子 Lasers and Optoelectronics	光学与光学制造 Optics and Manufacturing Technology for Optics	成像、检测和质量管理 Imaging, Optical Metrology and Quality Assurance
--	---------------------------------------	--	---

2014年3月18-20日  
March 18-20, 2014  
www.photonicschina.cn  
www.photonicschina.net

上海新国际博览中心  
Shanghai New International  
Expo Centre



立即扫描二维码观看展会视频

科学的英雄。他得以在半个多世纪中与官方科学对抗，年复一年地继续坚定地捍卫自己的立场，甚至巩固它们。在来自科学首领，特别是在决定科学活动拨款的那些首领一方的盛怒的抵抗的条件下，为维持自己的实验室他一度不得不卑躬屈膝。现在凌宁断绝了正常的科学生活，权力的暴政终究摧毁了他的抵抗，但现在他思想的意义不比四分之一一个世纪前小。”

在阐明动作电位理论的进程中，凌宁只是很多很多的落魄者之一。前面提到的电压钳发明者K.S. 库尔，也与“萝卜儿”奖无缘。这么聪明的发明，又有这么关键的作用，为啥没他份呢？据说是因为他脾气不好，和几个人闹崩了，自己离开了那个热点。可是他的贡献还是大大的，乌尔霍兹海洋生物所用他的名字命名了一个奖金，奖牌上面铭刻着他的一个关键实验的波形(图10)。

1970年代，库尔已垂垂老矣。在一次大会报告中他讲了一个笑话：说一个科学家的成熟有四个标志性阶段：第一阶段是你去参加一个国际会议，见人握手寒暄，脸很熟却想不起名字；第二阶段是你去参加一个国际会议，见人握手寒暄却想不起来是否以前认识过；第三阶段是你去参加一个国际会议，休息时上完厕所会忘记把拉链拉上；而第四阶段呢？是你去参加一个国际会议，休息时上厕所却忘了把拉链拉下来。他讲完满堂大笑，竟有不肖小子提问他自己处于那个阶段，库尔说他大概在第三到第四之间吧。

月落更深，搁笔叹曰：巍巍科学大业，英雄也不过如此。正所谓“是非成败转头空，青山依旧在，几度夕阳红”。