

大脑简史

生物经过四十亿年的进化，
大脑是否已经超脱自私基因的掌控？

脑科学家

谢伯让 著

生命的终止是否就是
进化的宿命？

献给你，渴望突破桎梏、
向往自由的大脑！

“自私”的大脑如何战胜
“自私的基因”？



化学工业出版社

大脑简史

谢伯让 著



化学工业出版社

· 北 京 ·

版权信息

书名：大脑简史

作者：谢伯让

书号：978-7-122-31259-4

出版：化学工业出版社

如果你不知道读什么书，或者想看新书，好书

就关注这个微信公众号。

微信公众号：死磕读书杂志会

提供不同类型的书单以及时时更新新书、好书

目录

推荐序

- “自私的大脑”如何战胜“自私的基因”

致谢

前言

序章『结党营私』的大脑

- “自私”只是拟人化的描述法？
- 心灵是自私的，因此大脑也是自私的？
- 进化过程中大脑的自私征兆：类自私、准自私与真自私
- 大脑自私的生理证据
- 心灵自私的各种现象

第一章 一代王者的诞生

- 第一项神器：金罩铁衫（脂质双分子层）
- 第二项神器：钢锁铜门（受器与闸门）
- 信息战登场
- 第三项神器：雷神律令（离子通道与电位传递能力）
- 信息革命
- 第四项神器：奴役之刃（突触）

- [神经细胞的诞生：操控，操控，再操控](#)

[第二章 世纪帝国的形成](#)

- [多细胞生物的崛起](#)
- [令人又爱又恨的分工](#)
- [神经系统的现身](#)
- [身后士卒、以邻为壑](#)
- [第一项生存困境：细胞之间缺乏整合](#)
- [第二项生存困境：重复出现的刺激](#)
- [第三项生存困境：多重选择](#)
- [高筑墙、广积粮、缓称王](#)
- [脊索动物登场](#)

[第三章 穷兵黩武的竞赛](#)

- [注意前方](#)
- [化学侦测](#)
- [机械感知](#)
- [光感知能力](#)

[第四章 掌控一切的基因](#)

- [阿尔塔米拉洞的壁画](#)
- [哺乳类的诞生与其大脑的进化](#)
- [限制大脑发展的六道难关](#)
- [自私的大脑](#)
- [文化进化](#)

第五章 跳脱轮回的反叛

- [人类已停止进化？](#)
- [基因才是幕后黑手？](#)
- [大脑对抗基因掌控？](#)
- [反驳“大脑对抗基因论”？](#)
- [真有自由意志？](#)
- [究竟有无自由意志？](#)

终章 摆脱束缚的未来

- [上传心灵](#)
- [“神经元置换上传”思想实验](#)
- [逐步取代大脑](#)
- [开放的未来](#)

哲学界×科学界 顶尖意见领袖跨界批判评论集

推荐序



copyright © Po-Jang Hsieh

图一：狄更逊水母（*Dickinsonia*）是斯布瑞格在澳洲发现的一种化石生物，生活在约5.5亿年前的埃迪卡拉纪。它是以斯布瑞格的上司、南澳政府采矿总监狄更逊（Ben Dickinson）的名字所命名。此生

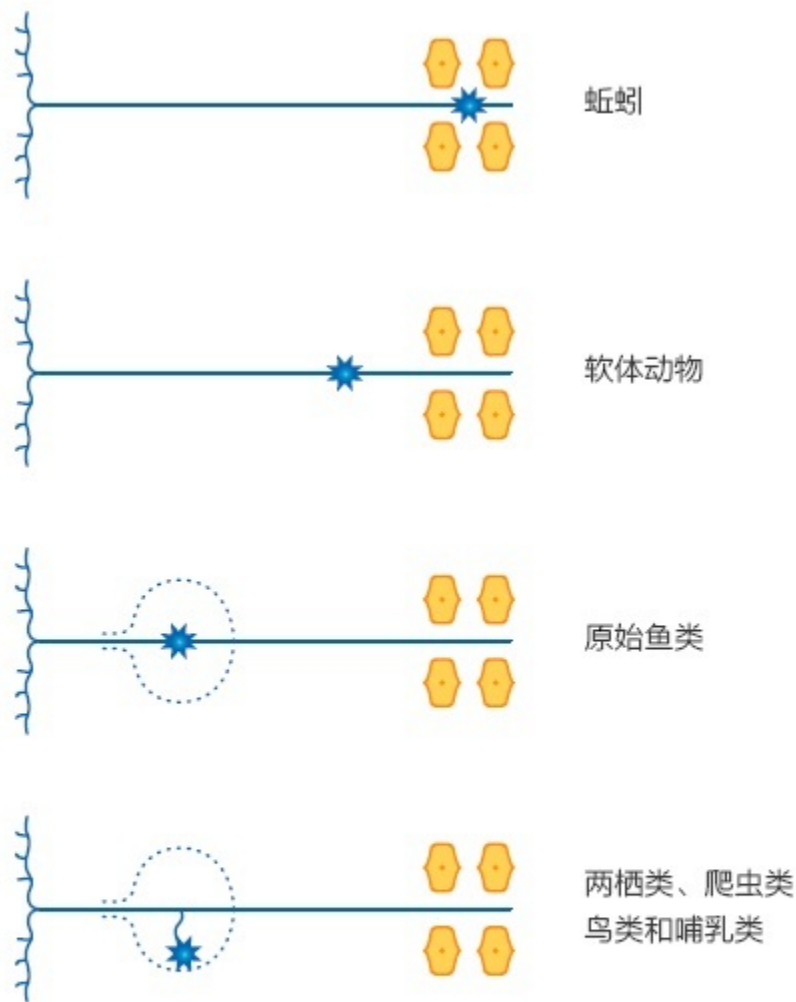
物是早期的多细胞生物，两侧的体节呈现出类似两侧对称但稍有错位的“滑移对称”（Glide reection）。具推测，狄更逊水母大多数的时间都附着于海底沉积物上，它在分类学上究竟是属于动物、真菌、还是自成一属，目前仍有争议。狄更逊水母化石痕迹只会出现在砂岩层中，也就是印痕化石或铸模化石的形式，其尺寸小则数毫米，大可至1米。图中的标本长度约为3厘米。（图片摄于日本大阪自然史博物馆脊椎动物特展。）



copyright © Po-Jang Hsieh

—

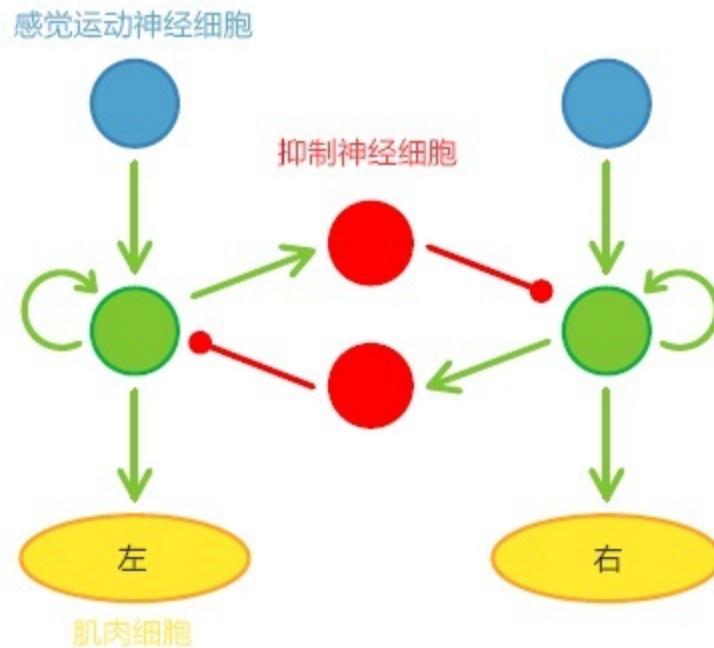
图二：同样来自埃迪卡拉纪的查恩盘虫（Charniodiscus），这种早期的多细胞生物是根据英格兰查恩伍德森林所命名。它的形状看似一根连在圆盘上的羽毛，可能是在海床上固定不动的一种滤食性生物。（图片摄于日本大阪自然史博物馆脊椎动物特展。）



copyright © Po-Jang Hsieh

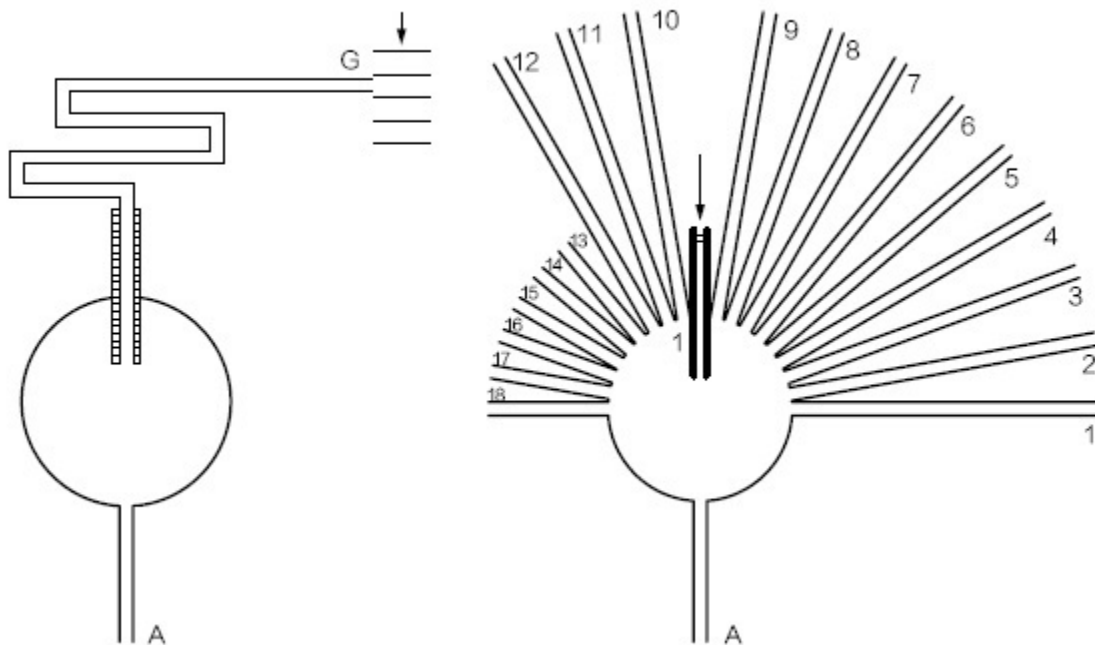
图三：蚯蚓（Earthworm）的主要感觉神经细胞（蓝色细胞）坐落在表皮细胞（黄色细胞）之中。软体动物（Mollusk）的主要感觉神经细胞则已经潜入表皮细胞之下。原始鱼类的主要感觉神经细胞（两极细胞）已经躲入背根神经节之中，而且靠近脊髓。高等脊椎动物（如

两栖类、爬虫类、鸟类和哺乳类)的背根神经节细胞(伪单极细胞)不但躲入背根神经节,而且还聚集紧贴在脊椎骨旁。



图四：蓝色细胞为“感觉运动神经细胞”，绿色细胞为“中间神经细胞”，红色细胞为“抑制神经细胞”，黄色细胞是肌肉细胞。绿色箭头显示出神经细胞之间的“兴奋型”联结，红色线段显示出“抑制型”联结。当左侧感觉运动神经细胞刺激中间神经细胞时，中间神经细胞可以一直不断自我刺激，然后让左侧肌肉细胞持续收缩。这种“在外界刺激消失后仍能持续做出反应”的能力就是短期记忆的原型，只需要两个神经细胞就能做到。至于决策行为，也只需要图中的六个神经细胞就能做到。比方说，当左侧的蓝色感觉运动神经细胞发出讯号后，会刺激绿色的中间神经细胞，接下来它会同时进行两件事，第一，是刺激左侧的黄色肌肉细胞产生收缩，第二，是刺激中央红色的“抑制神经细胞”来抑制右侧的回路。通过这个机制，该回路就能做出简单的“决

策”，例如当两侧感觉运动细胞的刺激一大一小时，就只有刺激较大一侧的肌肉会收缩。当两侧的感觉运动细胞同时输出大小相同的刺激时，中央的两个“抑制神经细胞”会同时活跃，并同时抑制两侧绿色的“中间神经细胞”，结果就是没有任何肌肉会收缩。这种简单的决策可以让能量的运用较有效率。



图五：托尔曼让老鼠在左图的迷宫中学会由A走到G，接着他把老鼠放入右图迷宫中，并封闭它们熟悉的垂直往前道路。结果老鼠并不会选择走紧邻于熟悉之路两旁的道路（9和10号道路），而是只接选择6号道路。托尔曼因此认为，老鼠应该不是依靠路标在找路，而是通过脑中的空间地图来判别应该行进的正确方位。[图片重制自：Tolman B.F. et al. (1946) Studies in spatial learning. I. Orientation and shirt-cut. J exp Psychol36, p.17.]



copyright © Po-Jang Hsieh

—

图六：2009年首度公开亮相就名震天下的达尔文猴化石“伊达”（Ida）。达尔文猴（*Darwinius Masillae*）可能是由哺乳类演化成灵长类的关键生物。它的外形类似狐猴，身长约58厘米，其中尾巴就占了约34厘米。（摄于日本大阪自然史博物馆脊椎动物特展，全世界仅此一块化石，现保存于挪威奥斯陆大学国家历史博物馆。）



copyright © Po-Jang Hsieh

—

图七：最左侧是非洲南方古猿（*Australopithecus africanus*）的头骨，南方古猿生存于200万～300万年前，是早期人科中已灭绝的一属，脑容量只有400～500毫升。中央是能人（*Homo Habilis*）的头骨，能人是人科人属中的一种，生存于约180万年前，脑容量约有680

毫升。最右侧是现代智人（Homo sapiens）的头骨，脑容量约1400毫升。（图片摄于日本大阪自然史博物馆脊椎动物特展。）

“自私的大脑”如何战胜“自私的基因”

致谢

这本书的诞生，最要感谢台湾猫头鹰出版社前社长“老猫”陈颖青。

2014年年底，我在网络上发表了一篇关于松果体和笛卡儿的文章，随后便收到来自老猫的一条信息。他希望我能针对人类大脑不同的功能，然后以进化的观点来介绍各个不同脑区的演变历史。

一条简单的信息，就这样在我的脑中植入了一颗种子，经过数个月的蛰伏、酝酿以及后续的讨论，明确的故事与想法终于在2016年年初逐渐成形。在成书的草稿时期，老猫不时为此书调整方向、更改结构以及注入养分，并在草稿出现分支时帮忙修剪，在遇到了阻碍时帮忙除障，在失去方向时点起明灯，因此老猫不但可以说是本书的播种者，更可以说是这本书的催生者以及培育者，在此特别由衷感激。

我还要特别感谢熟悉生物进化、敢于直言的颜圣纮教授，还有博览群书、博学多闻的生物进化专家黄贞祥教授，熟悉哲学与伦理学的周伟航教授（人渣文本）以及对心理学、哲学和生物学都有深刻掌握的意见领袖刘敬文（妖西），因为他们愿意对这本书提出自己的独到见解与评论，读者们才有眼福可以在书末见到诸方不同的多元想法。同时还要感谢神经科学家焦传金、认知心理学家曾志朗、生物人类学

家王道环、民族学家胡台丽、人类学家谢世忠、哲学家洪裕宏、生物学家徐百川和分子神经科学家高阆仙等的推荐。

另外，哲学鸡蛋糕老板朱家安，哲学家王一奇，和我在杜克 - 新加坡大学医学院的同事孙俊祥（Chun Siong Soon）、吴世焕（Sei Hwan Oh）以及学生陈渝芳（Joo Huang Tan）、洪绍闵（Shao Min Hung）、庸子鑫（ZixinYong）、安南耶夫（Egor Ananyev）等在成书早期都提供了各种建议、批评以及不少关于“基因阴谋论”与“随机错误论”的观点和论述，还有法国地质学家阿尔巴尼（A. El Albani）提供了图片，都要在此诚心致谢。

特别要感谢的还包括我的家人，蕙涵，尤其是小儿子定颐。在撰写这本书时，这个两岁的小家伙每天缠着我，耗尽了我下班后大部分的私人时间，但正因为时间流逝而产生的罪恶感，使得我更加珍惜剩余的私人时间并用于写作，而这本书也才得以完成。

最后，我要把这本书献给你以及每一个渴望突破桎梏、向往自由的大脑。

前言

数十亿年前，原始的地球上存在着许多有机分子。其中有些分子称为“复制子”，这些分子可以自我复制和聚合，它们也就是我们体内遗传物质的前身。

在残酷无情的自然环境中，有一些“复制子”奋力地踩着同伴杀出重围。每一次的苟延残喘，都让它们有机会取得另一项有助于生存的神兵利器。而无奈的是，每次短暂的胜利却也同时毫无喘息地将它们推入下一场血腥狰狞的资源与权力争夺战。亿万年过后，这些“复制子”终于修成正果，进化出了神经细胞、神经系统以及大脑。

由神经细胞所构成的大脑，享受了大多数的身体资源，而身体其他部位的细胞，都可以说只是神经细胞的共生俘虏。然而就在大脑成为王者、并且进化出心灵想要进一步迈向永垂不朽的同时，一直躲藏在背后的“影武者”却设下了一道进化极限，并对大脑发出警告。

这位“影武者”究竟是谁？大脑有没有机会力挽狂澜？这本书，描述了数十亿年来神经细胞如何在艰困的进化压力下不断演变，最后得以号令人体的一场精彩大戏。登峰造极的大脑，究竟能不能摆脱“影武者”的累世操控以及被动的轮回宿命？就让我们一起来经历这次大脑进化之旅，共同揭晓答案！

献给

每一个渴望自由的大脑

序章 『结党营私』的大脑

自私永远存在——伏尔泰

1976年，英国进化生物学家道金斯出版了生物学的科普名著《自私的基因》。他认为，在进化的过程中，互相竞争的主角虽然看起来是一个个独立的生物个体，但是真正的进化单位，其实应该是基因。生物个体虽然看似进化的主角，但是小至单细胞生物的细胞本体、大到多细胞生物的躯体，都只是基因所创造出的一种载体、工具、武器或是“生存机器”而已。它们的功能，就是用来保护基因，帮助基因移动繁衍，并借此来增强基因的竞争力。尽管在自然选择与生存竞争舞台上亮相的都是这些载体或是“生存机器”，但是到头来，遗传的主角其实还是背后的基因。

大家可能会觉得，这不过就是一种哗众取宠的“观点”罢了。观点人人会提，而道金斯的想法，不就是诸多观点中的其中一种而已，它到底出名在什么地方呢？原来，道金斯的新观点，有着过人的解释力。这种以基因为中心的进化观点，可以解释许多传统进化观点下令人费解的“利他行为”。

传统进化观点认为，进化的单位是生物个体，也就是说，“进化会选择出最能够生存繁衍的生物个体”。但是这种传统观点在面对“利他行为”时，就手足无措了。例如“舍己救人”这种利他行为，就不符

合“进化会选择出最能够生存繁衍的生物个体”的传统进化原则。大家可以想一想，愿意舍己救人者，应该具有较高的概率会牺牲自己而死去；相较之下，不愿意舍己救人者则具有较高的生存繁衍概率，久而久之，所有愿意“舍己救人”的个体应该都会被进化淘汰才对。但是很明显的，“舍己救人”的行为却仍然屡见不鲜，完全没有被淘汰掉的迹象。

这种不利于自己的奇特利他行为，究竟为什么没有被进化淘汰？是不是有其他的原则可以解释此现象呢？如果我们从“自私基因”的角度来看，就会恍然大悟，原来这种行为之所以存在，可能是因为此行为可以让“和自己身上所拥有的相同基因”更有机会繁衍下去。

比方说，如果你见到自己的亲人落水时能够舍己救亲人，那么即使自己不幸牺牲，你亲人身上和你相同的基因仍有机会繁衍下去。而且，如果这位亲人比自己年轻，而你却较年长且已过了黄金繁殖期，那么当你救了这位年轻的亲人之后，由于他在未来有较高的生殖繁衍概率，你们身上的共同基因能够继续繁衍的概率也会更高。这种观点，也可以解释为什么人们多半比较愿意舍身救亲人，但不愿意牺牲自己去救陌生人。这其中的缘由，就在于陌生人和你身上的相同基因数量，可能比亲人和你之间的相同基因数量要少得多，因此牺牲自己救陌生人的“基因繁衍总效益”恐怕不高。

从这个角度来看，我们应该把“进化会选择出最能够生存繁衍的生物个体”的原则，修改成“进化会选择出最能够生存繁衍的基因”才对。这个新的概念，也就是《自私的基因》的主旨。

“自私”只是拟人化的描述法？

道金斯在《自私的基因》中，通过拟人化的方式来描写基因，并把基因描述成一种带有“自私性”或“目的性”的进化单位。而在你手上的这本《大脑简史》中，笔者也将通过类似的拟人化方式来描述神经细胞。在介绍神经细胞的进化竞争过程时，笔者将会强调神经细胞所经历的难关与挣扎，并赋予它某种“自私”且带有“目的”的斗争性格。神经细胞的这种拟人化的“虚拟性格”，正好和自私的基因一脉相传，毕竟神经细胞是基因所创，因此它似乎理所当然地传承了基因的“自私性”或“目的性”，而且神经细胞身为“生存机器”之首，似乎还把基因的“自私性”发挥得更加淋漓尽致。

不过，各位读者在阅读时请切记，这样的描述方式只是为了让故事可以更顺利地呈现。事实上，无论是基因还是神经细胞，它们本质上可能都不带有任何的“自私性”“目的性”，或是任何的“心灵属性”，它们都只不过是遵循着某种机械式的运作模式，然后在自然选择的压力下被动地进化而已。通过拟人化的描述方式，只是为了让大家更清楚地看见进化过程中的残酷竞争，以及生物如何历经千辛万苦才能从中脱颖而出。

然而，拟人化的描述方式，将会在本书的后半部出现重大转折而变得名正言顺。当神经细胞一路进化成神经系统、形成大脑，并且产生复杂的心灵之后，生命的本质就全然丕变！当大脑演化出心灵之后，便产生了“自私性”“目的性”以及各式各样的“心灵属性”，此时，

拟人化的描述方式就不再只是一种修辞，因为心灵的确带有这些性质。换言之，当心灵出现之后，这种拟人化的描述方式，就从原本只是方便叙述的比喻技巧，变成了名副其实的真切描绘。

大脑进化出心灵之后，原本只能在自然选择压力下被动进化的生物体，似乎找到了某种自由，并从基因的桎梏中获得解放。基因世代代生存繁衍的不朽宿命，也终于开始出现动摇。

心灵是自私的，因此大脑也是自私的？

只不过，大脑真的是自私的吗？说心灵是自私的，大家或许不会反对，但是有受过生物学训练的人一听到“大脑是自私的”这句话，可能会马上嗤之以鼻，因为进化论告诉我们，生物的进化是盲目而不带目的性的。此外，我们也不应该把进化中的事物拟人化，例如道金斯在《自私的基因》中把基因拟人化并赋予自私的性格，似乎很容易就会变成一种容易误导他人的不正确描述。同样的，大脑身为一个处于进化中的事物，似乎也不应该以拟人的方式视之。更何况，如果说拥有心灵的生物个体自私，还算情有可原，但是大脑只是生物个体中的一个器官而已，何来自私之有？

然而，这种看法正是这本书所要挑战的目标。下面就让笔者把整本书的内容和概念进行浓缩，告诉大家为什么“大脑是自私的”。

首先，如果想要在理论上论证大脑是自私的，我们其实可以逆向地从“自私的心灵”反推出“自私的大脑”。虽然很多人拥有无私的心灵，愿意牺牲奉献，但是心灵在本质上仍然是一个“可以选择做出自私

行为”的主体。也就是说，当我们“想要”自私时，原则上我们就“可以”做出自私的行为。从这个角度来看，心灵是自私的，或者说心灵拥有自私的潜力。

接下来，如果我们采取“心物同一”的立场，也就是“心灵等同于大脑”的立场，那么我们就可以得出一个结论，就是大脑也是自私的。换句话说，从心物同一的立场来看，心灵就是大脑，大脑就是心灵，因此如果我们承认心灵是自私的，那么等同于心灵的大脑，当然也是自私的。

进化过程中大脑的自私征兆：类自私、准自私与真自私

只是在理论上宣称“大脑是自私的”，显然说服力不足。有鉴于此，笔者将在本书中通过大脑进化的各种历史背景和证据，来论述大脑发展出自私特质的来龙去脉。在第一章和第二章之中，我们可以见到基因在进化的过程中，不断从环境中攫取并发展出各种神兵利器，来帮助自己复制繁衍，而其中最大的助益，就是来自所谓的“基因载体”或是“生存机器”，它们是基因所制造出来的贴身帮手，能够帮助基因传播、生存以及繁衍。而在种类众多的生存机器以及机器部件中，能够帮助基因生存繁衍的头号战将，就是神经细胞和神经系统。

神经细胞和神经系统打从一开始，就继承了基因“不断复制繁衍”的“伪自私”本质。什么叫作“类自私”（Pseudo-selfishness）呢？笔者之所以称基因是“类自私”，是因为基因是一种物理分子，既然是物

理分子，我们就不应该拟人化地赋予它“自私”的心灵特质。但是基因的确拥有一种相当特殊的性质，就是一种会“不断自我复制、繁衍与成长”的物理本质和倾向，由于这种特质在自然界中相当独特，我们姑且就把它称为是“类自私”的物理特质。

拥有“类自私”特质的基因所进化出的神经系统，当然也继承了相似的“类自私”特质。神经系统甚至更进一步发展出“准自私”（Quasi-selfishness）的特质。和基因不同的地方在于，基因只是“被动”地自我复制，然后只能“被动”地在自然选择的进化机制下被“选择”出来。神经系统则不然，身为“生存机器”之首，其首要的工作就是“主动”搜集环境信息，并通过分析和预测来趋吉避凶，以做出最适合让自己与基因生存繁衍的决策和行为。这种“主动”求生的行为表现，已经不再只是“类自私”，而可以称得上是“准自私”了。而我们之所以暂时称之为“准自私”而不是“真自私”，是因为我们仍无法完全确定是否每一种神经系统（特别是进化早期出现的神经系统）都带有心灵状态。

大脑自私的生理证据

拥有“准自私”特质的大脑，不但在对外的个体生存竞争中表现强势，它在对内和身体中其他细胞与系统斗争时，也充分展现出自私的霸者之姿。在第三章与第四章中，笔者将为大家介绍大脑在对外的个体生存竞争中，如何为了自私求生而肆无忌惮地发展出包括视觉、听觉、嗅觉、味觉、触觉、记忆力、注意力等强大的感知与认知能力。同时笔者也将介绍大脑在面对身体内的资源竞争时，如何蛮横地掠夺

各式资源来帮助个体发展出最适合生存的生理状态，例如神经系统以邻为壑地躲在身体内部安全之处，以及大脑与身体争夺养分与血液，并导致身体成长变慢，甚至导致早产等现象，都是大脑对内的典型“准自私”行径。

心灵自私的各种现象

当神经系统进化出心灵状态后，就拥有了“真自私”（True-selfishness）的特质。在《大脑简史》的第五章和终章，我将通过各种心灵现象的实例，以及反复辩证的方式，告诉大家拥有“真自私”特质的大脑和心灵，其实正在走向一条试图摆脱基因束缚的自由之路。

通过这本书，你将会亲身经历到“你”（神经细胞）一路以来所经历的各种进化关卡、生存竞争以及未来的挑战。基因所制造出来的大脑与心灵，为何会反过头来挑战基因？源自于基因的大脑与心灵，能否成功反抗基因的生存繁衍宿命？现在，就让我们一起来揭晓答案！

第一章 一代王者的诞生

我走得很慢,但我从不后退。——林肯

35亿年前，地球的原始环境中存在着许多有机分子。其中有些分子可以自我复制和聚合，称为复制子，也就是遗传物质的前身。此时，正是生命诞生的一刻，但是暗潮之中，却同时隐藏着某种风雨欲来的肃杀气息。

复制子面对的最严苛挑战，就是大自然的无情摧残。根据热力学第二定律，孤立系统会朝向最大乱度的方向进化。也就是说，系统中任何拥有复杂结构的事物，最后都应该会崩解而恢复成独立的分子状态。复制子身为一种复杂分子，当然也逃不开热力学第二定律的控制范畴。更何况，复制子通过不断自我复制来抵抗分解灭亡的行为，俨然就是忤逆热力学第二定律的一种逆天举动，它也因此注定要面对来自于自然环境的朝攀暮折。

最初的复制子，可以说是完全裸露在极度恶劣的环境之中，来自太阳的紫外线、极端酸碱值的侵蚀，以及各种化学物质的轰炸，都让复制子尝尽苦头。一有疏忽，复制子就会立刻魂断气绝、灰飞烟灭。但是为什么复制子最终不但没有被消灭，还进化出各式各样的生物呢？原因就在于，其中有一些复制子偶然间获得了某些独特的“装备”，让它们得以和残酷的大自然抗衡。

复制子最早的幸运际遇，就是无意间和一种看似毫不起眼的分子——“脂质双分子层”（Lipid Bilayer）结合。说白了，脂质双分子层就是水中的浮油。为什么浮油会和复制子结合呢？原因就在于脂质分子的独特性质：脂质分子很容易形成双分子层，并会无意地把各种其他分子包覆在其中。在历经无数次的偶然与试误之后，复制子终于被脂质双分子层所包覆。脂质双分子层看似累赘黏人，但是它们竟然歪打正着地给复制子带来了巨大的生存优势，因为被脂质分子包覆的复制子，就等于是获得了某种屏障，并可以进入一种相对稳定的安全状态。从此之后，复制子便踏上了生命进化之路。

只不过，这条生命进化之路并不好走。随着脂质双分子层的现身，复制子的生命形态虽然逐渐稳定，但接踵而来的竞争却越来越变本加厉，复制子也被迫展开了永无止境的生存竞争之旅。一场非生即死的资源争夺大战，自此正式拉开序幕。远古细胞进化史中的四大神器，也成了兵家必争之物。

第一项神器：金罩铁衫（脂质双分子层）

脂质双分子层，是一种由两层脂质分子所构成的薄膜。以磷脂这种脂质为例，它一端的磷酸和碱基具有会吸引水分子的亲水性，另一端的长烃链则具有排斥水分子的厌水性。当一大堆的磷脂分子聚集在水中时，就会自然形成一种双层的薄膜。

为什么水中的磷脂会形成双层薄膜呢？这是因为磷脂的独特化学性质所致。磷脂分子具有一个“厌水端”和一个“亲水端”。当水中聚集

许多磷脂时，磷脂们的亲水端会两两相接，亲水端则会朝外与水分子相接，双层薄膜就自然成型。水中的磷脂分子之所以会自然形成这种双层的薄膜，是因为这种排列方式最为稳定。这种薄膜通常会在水中自然围绕成球形，形成含水的小囊泡，非常类似细胞的空壳。

早期的复制子，可能是在无意间被脂质双分子层所形成的囊泡包覆起来。脂质双分子层看似赘物，但是它的一些特殊物理化学性质，却在无意间与复制子形成了完美的搭配。脂质双分子层所形成的囊泡具有极高的稳定性和可流动性，因此即使囊泡受到张力而改变外形时，也不会轻易破裂。而且即使囊泡上的膜状结构发生些许的断裂，也可以自动修复并保持连续的双分子层。这种稳定且可自动修复的囊泡，为复制子提供了绝佳的庇护。

换言之，脂质双分子层就像是金钟罩、铁布衫般的保护膜，可以把复制子包覆在内，成为细胞的原型。取得脂质双分子层的复制子，就像是获得房子一样，瞬间由无壳蜗牛升级为有房阶级。从此之后，它们拥有了相对恒定的生理环境，不用担心风吹日晒。而在稳定安全的环境中，这些复制子的子孙们也就一个接着一个不断复制出来！

取得脂质双分子层之后，这些复制子的优势即刻显现，其命运也因此彻底改变，这些细胞原型，立刻击败了其他没有细胞膜的复制子，从进化中脱颖而出。

在某种意义上，这些复制子可以说是获得了永生的机会，因为它们得以在相对安定的保护伞中自我复制。但是同时，它们却也堕入了不断相互竞争、争夺资源与支配权力的无间空间。毕竟如果没有资

源，就不可能进行复制，即使有安定的保护伞，也无法顺利地繁衍下去。

因此复制子的下一步，理所当然就是要抢夺一切资源！

此时的复制子已经具有原始细胞的原型，也准备开始大肆搜刮资源并进行繁衍。但是它们面临另一个严重的问题：细胞膜虽然提供了绝佳的隔离效果，但是隔离效果太好的时候，却也会导致细胞膜内的复制子无法有效取得细胞膜外的信息与资源，比方说，细胞膜外的养分和重要化学物质可能会因为细胞膜的阻挡而无法通行无阻地为复制子所用。

这就像是使用铜墙铁壁把自己和外面的洪水猛兽隔绝开的同时，却也把食物和水都排除在外。此一时期的复制子，就宛如坐困愁城一般，虽然拥有安全的城堡，却也因为滴水不漏的城墙而让自己吃尽苦头。在拥有细胞膜后却反而因此撒手归天者，所在多有。

而就在此时，成也萧何、败也萧何的脂质双分子层，竟然因为自身的独特物理化学特质，再次误打误撞地救了某些复制子一命。我们刚刚提过，脂质双分子层具有极高的稳定性和可流动性，这样的稳定性和可流动性产生了相当程度的“包容性”，让各式各样的大型蛋白质分子可以安稳地镶嵌在脂质双分子层中。换言之，脂质双分子就好像是战国四公子一般，广纳蛋白质分子食客三千，虽然这些食客大多是滥竽充数的冗员，但是其中却出了两名不可多得的能人异士。这两位无意间得来的重要帮手，就是让重要物资得以穿越细胞膜的感应器和出入口：“受器”与“闸门”！

第二项神器：钢锁铜门（受器与闸门）

所谓的受器（Receptor），就是位于细胞膜上的化学分子，这些分子在与细胞膜内或外的化学物质结合后，会经由物理或化学变化来影响各种闸门的开关。而这些闸门，就是让各种分子得以进出细胞膜的通道。受器除了可以控制闸门，也可以直接或间接地通过诱发细胞膜内的化学反应来影响细胞的活动。

换言之，受器就有如是一道钢锁，闸门就像是一扇铜门。而外来分子就好比是钥匙一样，只要把正确的钥匙插入钢锁的锁头，铜门就会应声而开。

取得了受器与闸门的细胞膜，就像是在房子装上了门锁一样。当有人拿了正确的钥匙前来，铜门就会自动开启。例如当糖分出现时，就应该打开通道尽情吸收。反之，如果危险的化学物质出现时，就要启动防御机制，就像是仇家上门时，不但得抵死不开，同时还要抄家伙全面戒备才行。

细胞膜加装受器之后，其实不只像是房子装上门锁而已，更像是加装了电铃、电视、监视器以及网络的现代住宅。拥有受器，就等于获得了宝贵的信息接收管道。

信息战登场

信息，是战场上的关键。如果要用一句话来说明大脑是什么，最佳的定义，应该就是“信息攫取分析大师”。大脑与神经系统，就是攫取信息、分析信息的顶尖高手。检视人类的各种行为，就会发现大脑每时每刻都在攫取分析信息，使用五官接触外在环境、与他人交谈、近乎成瘾的网络使用习惯等，都是渴求信息的表现。

为什么信息如此重要呢？因为在资源的争夺战之中，谁掌握了信息，谁就是赢家。在进化初期，单细胞生物们很早就展开了信息战。快速有效地取得并传递信息，是成功生存繁衍的不二法门。也因此，谁能让信息得以快速传递，谁就会成为生物在奋力求生时的佐国良相。

即将出场的下一位主角，正是让信息能够快速传递的重要推手，而它也是让细胞转变成为神经细胞的关键。

第三项神器：雷神律令（离子通道与电位传递能力）

在漫长的一亿年间，复制子已经接连取得细胞膜与受器闸门这两项生存利器，并彻底淘汰了其他处于游离状态的裸复制子。在距今约三十四亿年前的时候，原始的地球环境中已经到处可见这类简单的单细胞生物。

而此时这些原始的细胞正面临另一个难题：无法快速传递信息。

当时细胞传递信息的方式，主要是通过物理接触和扩散。这种反应方式，很难快速地把信息传递开来。一个普通细胞的大小约是一般小分子的数千倍大，因此如果单要靠分子扩散的方式来把信息从细胞

头传到细胞尾，其速度就像是老牛拉车。例如在25摄氏度的水中，低浓度的氧气分子如果想要通过扩散作用来移动10厘米的距离，那得要花上大约27天才行！

在分秒必争的生存战场中，如此缓慢的信息传递速度简直就是一场笑话，也因此，细胞便开始进化出快速传递信息的能力。在这个关键的时刻，一种特殊的通道被推上了前线，细胞准确地利用这种通道的特性，建造出一种可以积蓄能量和快速释放能量的机制。通过这种快速释放能量的机制，细胞就可以快速地传递信息。而取得这项机制的细胞，也逐渐进变成神经细胞，从此与一般细胞分道扬镳。这种特殊的通道，就是离子通道（Ion Channel）。

顾名思义，离子通道就是可以让带电离子通过的通道。离子通道的种类很多，如果以通过的离子种类来区别，我们可以把它们分成钠离子通道、钾离子通道、钙离子通道以及钙钠交换离子通道等。如果以通道调控方式来区别，则可以分成“配体门控性离子通道”（Ligand-gated Ion Channel）和“电压门控性离子通道”（Voltage-gated Ion Channel）。

离子通道最早的用途，是用来调整细胞内外的离子浓度。不过，离子通道真正神奇之处在于，细胞可以通过消耗能量把带电离子主动运送到离子通道的另一端，然后让细胞膜内外的带电离子浓度出现差异以形成“电位差”，这个过程也被称作“极化”（Polarization）。电位差就形同是一种蓄积的能量，只要适当的时机一到，就可以通过“去极化”（Depolarization）来瞬间释放能量以做出快速的大规模反应。

大家可以把电位差想象成水位差。水会由高处往低处流，电亦然。通过离子通道主动在细胞膜内外创造出带电离子浓度差异的过程，就宛如是用水泵把水送到楼顶的水塔之中。等到要用水时，只要打开水龙头或打破水塔，水就会瞬间快速涌出。

这种信息传递方式，完全可以用神速两字来形容。一旦通过离子通道主动在细胞膜内外创造出带电离子的浓度差异（电位差异）之后，只要适时地打开离子通道，电位变化就可以瞬间传遍整个细胞膜，这种可以快速行动的电位变化，我们称为“行动电位”。神经细胞通过行动电位来传递信息的速度，可以达到每秒5米，也就是说，移动10厘米只需要0.02秒！与扩散移动10厘米需要花27天的氧气分子相比，电子传递信号整整快了1亿倍以上。

有一些神经细胞甚至进化出了髓鞘，使得行动电位的传递速度又翻了好几倍。髓鞘是由施旺细胞（Schwann's Cell）和髓磷脂所构成，它们包绕在神经细胞向外传递信息的轴突上，每隔一段距离髓鞘就会中断，形成一节一节的形状。节状结构之间的中断位置叫做兰氏结（Ranvier's Node），行动电位只会在兰氏结的位置出现，然后“跳跃”到下一个兰氏结，使得行动电位的传递速度大幅增加。包有髓鞘的神经细胞在传递行动电位时，速度高达每秒100米。也就是说，移动10厘米只需要0.001秒^{[注1](#)}，比扩散的速度快上20亿倍！

a. Atkins, P. W. (1994) Physical Chemistry. 5th Edition. W. H. Freeman, New York. Hille, B. (2001) Ion Channels of Excitable Membranes. 3rd Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.

b. Robinson, R.A., Stokes, R.H. (1968) Electrolyte Solutions. Revised 2nd Edition. Butterworths, London.

c. Sperelakis, N., Editor. (2001) Cell Physiology Sourcebook: A Molecular Approach. 3rd Edition. Academic Press, San Diego.

d. Van Winkle, L. J. (1999) Biomembrane Transport. Academic Press, San Diego.

e. Weiss, T. F. (1996) Cellular Biophysics: Transport (Vol. 1). MIT Press, Cambridge.

行动电位还有一项相当优秀的特点，就是它的信息强度不会在传递过程中因为耗损而递减。比起一般的电力传送方式，行动电位简直就是近乎完美。一般电力公司使用电线传送电力时，电线中的电阻会发热消耗电力，因此会不断地耗损。有鉴于此，电力公司才会使用高压电来让传递所需的电流变小以减少消耗。但是即使已经使用高压电，一般电力公司每年在传递过程中所耗损的电力仍高达5%至10%。

对于生物来说，传送过程中的能量成本耗损还算小事，因为生物可以通过各种方式来补充能量，但是如果“信息”也跟着在传送过程中耗损，那就可就事关重大了。试想，如果信息因为在传送过程中耗损而造成内容变异、信息失真，无法成功到达目的地或者信息消失，那么生物体将会无法对信息做出正确反应。失真的信息传送，可以说是完全丧失了信息传送的本意。因此，自然选择的过程将很难容忍生物进化出这种失真的错误信息传递方式。

行动电位，则是一种让生物可以在信息强度不会递减的情况下顺利传递信息的完美进化结果。一旦神经细胞接受到足够的化学信号，“配体门控性离子通道”就会启动，并在轴突上产生行动电位，行动电位会沿着轴突传递到下一个相邻位置，然后此电位差就会启动下一个位置的“电压门控性离子通道”，让电位以同样的强度持续传递下去。这种传递方式，就好像是一连串头尾相连的老鼠夹，只要第一个老鼠夹被启动之后，接下来整串的老鼠夹就会接二连三地被启动，而由于每个老鼠夹的“力道”都相同，所以信息传递的内容不会出现耗损或失真的现象。

在人类和许多生物身上，行动电位有时候也可以通过“外力”来启动。如果你想体验一下通过外力启动行动电位的话，可以试着让左手臂弯曲约九十度，大概像是在公交车上拉着吊环时的姿势，然后寻找左手手肘骨内侧的一条“筋”。寻找的方法，就是先保持此姿势找到左手手肘骨，也就是泰拳中用来肘击的那块最硬的骨头。用右手指尖摸到左手手肘骨头后，指尖继续往腋下的方向前进约两厘米，再往身体中线内侧前进一厘米，应该就可以摸到手骨之间的一道凹槽，凹槽中有一根筋，这就是“尺神经”，内有由左手无名指和小指区域传回大脑的神经轴突。用食指拨动尺神经，或者用手指弹一弹尺神经，就可以诱发行动电位，大脑就会感觉到左手无名指和小指区域出现麻麻的感觉。

信息革命

通过电位传递信息的方式，完全就是一种信息革命。原本的扩散作用，就好比是中古世纪的驿马传书，而电位传递，则像是使用电报和电话。取得离子通道与电位传递能力的细胞，宛若取得了雷神律令，得以使用电来传递信息。这些获得神助的细胞，终于逐渐崭露头角，并开始进化成神经细胞，挟着可以高速信息传递的秘密武器，这些细胞从此不再平凡。

这些细胞取得离子通道之后，大概又过了十多亿年，才逐渐能够精确使用电位差来传递信息。到了大约二十亿年前，真核生物（Eukaryote）终于完全掌握了电位差的精髓，开始可以巧妙地使用电位差来进行各种活动。

比方说，这种通过电位变化在细胞内快速传递信息的方式，在单细胞生物草履虫（Paramecium）身上就可以看到。当草履虫的细胞体前端撞到东西时，电位变化会迅速从细胞前端传向后端，让尾部的鞭毛改变运动方向，使得草履虫可以转身。

在细胞内快速传递信息的能力，除了让细胞可以实时做出反应，也让细胞有机会可以长得更大。体型大、反应快，就意味着不同的竞争适应力，所以这些电位差运用高手可以从进化中脱颖而出，一点都不意外。

第四项神器：奴役之刃（突触）

以上几项先后获得的神兵利器，都可以说是战力升级的好物。通过它们，单细胞生物得以提高自己的生存竞争力，以便在进化过程中淘汰其他对手。不过，就算战力升级也只是单打独斗，再怎么厉害，也不

一定比得过团队合作。如果单一细胞或单细胞生物之间能够互相沟通合作，必然会获得不同的生存竞争能力。就在此时，另一项神器横空出世。这第四项神器，和先前三者完全不在同一个档次。它是一种可以用来与其他细胞合作，但也可以用来“奴役”其他细胞的双面刃：突触（Synapse）。

突触是神经细胞向外接触其他细胞的接触点。通过突触，神经细胞可以把信息传给别的细胞，达成彼此传递信息的合作关系。突触大致可以分为两种，第一种是“电突触”：电位差的变化会直接通过突触传递到另一个神经细胞上。第二种则是“化学突触”：电位差的变化会让突触释出化学物质，然后扩散并经由受器影响另一个细胞。这种细胞与细胞间以物理或化学方式相互影响的机制，究竟是怎么进化出来的呢？

突触的进化：先有神经传导素，还是先有受器？

最早出现的突触形式，可能是两个相邻细胞之间的细胞膜上的互通通道，这种通道可以让离子和其他分子通过扩散的方式自由穿越。电突触就是使用这种形式来让带电离子从一个细胞扩散至另一个细胞。在现今几乎所有生物的大脑中，都还看得到这种突触的踪迹。

至于化学突触的出现，则相对复杂许多。化学突触的运作方式，是由行动电位先诱发突触一端释出化学物质神经传导素，接着这些神经传导素扩散到突触另一端被受器接收后，才能影响或操控下一个细胞，才能激起新一波的行动电位继续把信息传递下去。

现在问题来了，在进化的过程中，是先有神经传导素，还是先有受器呢？如果原本没有受器，那细胞怎么会进化出神经传导素？如果

原本没有神经传导素，细胞又为什么会进化出受器来感应神经传导素？

近年来的研究发现，突触的进化初期，应该是先有受器才对，而这些受器最原始的功能，是用来侦测环境中的某些营养物质，而不是用来侦测神经传导素。科学家发现，单细胞生物（例如某些细菌）的细胞膜上已经有可以和谷氨酸（Glutamate）结合的蛋白质^{[注2](#)}。在分析DNA序列后发现，这些蛋白质存在的时间早于植物和动物分家之前，而且可能是在多细胞生物出现之前就已经存在。

科学家猜测，早期的单细胞生物可能就是利用这些蛋白质作为受器来侦测谷氨酸（谷氨酸是许多生物代谢过程中的一个重要物质），后来发展出多细胞生物后，生物才进化出分泌谷氨酸作为神经传导素的能力，这些原本就已经存在的受器也因此发挥出新的功能。之后经过无数次的基因复制、突变和优胜劣汰，神经传导素和受器的种类也才不断地增加和日趋复杂。

突触的发现历史

说起突触，就不得不稍微岔题，跟大家分享一下发现突触的有趣历史。在十九世纪的生物与电生理学界中，神经细胞之间如何传递信息一直是众人热议的一个主题。由于神经细胞之内的电子活动在当时早已为人所熟知，因此许多人都认为，细胞之间的信息传递也应该是通过电子信号。

虽然早在1846年，被称为电生理学之父的德国生理学家、行动电位的发现者雷蒙德（Emil DuBois-Reymond）就曾经提出一个主张，认

为神经细胞之间可能存在着空隙，而且除了电子传递方式外，也有可能以化学传递的方式来越过神经细胞之间的空隙。但当时他并没有拿出任何证据，因此他的化学传递主张很快就被大家遗忘。毕竟，以当时大家对神经电生理学的知识掌握和理解，电子的传递方式仍然比较直接，也比较简单。

但是有几项重要的事实，却一直和主流的“电传递假说”格格不入。这些重要的发现主要都是来自当时的英国生理学家谢灵顿^{注3}的实验室^{注4}。

比方说，当时已经知道行动电位只能往单一的方向前进，也就是说，行动电位总是由一个细胞的轴突往下一个细胞的方向前进，而不会往反方向逆行。如果细胞之间真的是用电子信号来影响，那么本身不具方向性的电子活动，应该也会导致反方向的动作电位，但为什么人们从来没有观察到这个现象呢？

其次，当时已知存在着“兴奋型”和“抑制型”两种神经细胞作用。如果神经细胞之间真的是使用电子信号作为传递方式，那么由于电位改变和传递的方式在每个细胞上都一样，其造成的效果应该只会有兴奋型或抑制型的其中一种才对。为什么会产生两种不同的神经传递效果呢？

再者，神经生理学家观察到信息在细胞之间传递时，会出现明显的延迟现象。如果真的是以电子信号作为细胞间的传递方式，应该不会出现明显的延迟才对。

有鉴于此，谢灵顿便正式提出了“突触”这个名词与概念，认为突触是神经细胞之间相互传递信息的一个调控关键，而且很有可能是通过化学方式进行调控。

到了1921年，生理学家勒维（Otto Loewi）终于在睡觉时梦到一个想法，并通过实验证实了化学突触的存在。一天晚上，勒维在梦中想到了一个验证化学突触的绝妙实验，他在半睡半醒之间，迷迷糊糊地在笔记本上写下实验的想法，然后就倒头继续呼呼大睡。隔天起床，他兴高采烈地准备动手做实验，却发现自己看不懂昨晚胡乱记下的笔记内容。懊悔不已的勒维，仰天直呼那是他生命中最漫长难熬的一日^{[注5](#)}。没想到，当天晚上，他竟然又做了一模一样的梦。这一次，他没有再错失良机，趁着梦中的想法依然清晰，勒维直接冲到实验室里进行实验。

他的实验方法非常简单明确，就是挖出两只青蛙的心脏，然后把依然跳动的心脏放在生理盐水中。其中一颗心脏，依然带有迷走神经（Vagus Nerve），另一颗心脏则没有。勒维通过电流刺激带有迷走神经的心脏，使其心跳变慢，然后取出该心脏周围的液体并施加在另外一颗心脏上。结果发现，另一颗心脏的心跳也变慢了。由此可知，应该是第一颗心脏受刺激后产生了某种化学物质，由于这些化学物质流入了周围的生理盐水中，因此当这些生理盐水接触到第二颗心脏时，第二颗心脏的心跳才会变慢。这项实验让勒维获得了1936年的诺贝尔生理学或医学奖，也证实了化学突触的存在。不过一直到1954年，突触才真正第一次被人们在显微镜下观察到。

神经细胞的诞生：操控，操控，再操控

言归正传，让我们继续回来看看神经细胞的艰困发迹史。

通过突触，跨细胞的快速信息传递得以遂行。虽然说这是一种细胞间的合作关系，但从另一个角度来看，突触也可以说是神经细胞用来“操控”其他细胞的工具。

在获得突触这项神器之后，这些具备电位变化传递技能的细胞正式成为“神经细胞”。这些神经细胞，开始拥有操控其他细胞的能力。它们操控的对象，可以是另外一个神经细胞，也可以是非神经细胞。例如大脑初始运动皮质中的“上运动神经元”（Upper Motor Neuron）的轴突会联结到脊髓中的“下运动神经元”（Lower Motor Neuron），这就是神经细胞操控另外一个神经细胞的典型案例。下运动神经元联结到末梢肌肉并支配四肢运动，则是神经细胞操控非神经细胞的实例。

由于这种具有主从性质的操控关系，资源争夺战更是提升至另一个前所未见的新境界。先前的资源争夺，存在于不同的单细胞生物体之间。但是现在，细胞有机会彼此相连形成多细胞生物，竞争也开始在生物体之内出现。

身为一个多细胞生物体，除了在“个体间”要与其他生物体拼个你死我活外，在“个体内”的细胞们也要相互竞争。在这样的环境下，神经细胞们彼此相连，形成中枢神经系统，这个中枢神经系统开始掌控，并且使用大多数的生存资源，而其他肌肉、骨骼等非神经系统，

就逐渐变成了中枢神经系统的跑腿和保镖。说穿了，这些非神经细胞，似乎就只是神经细胞的共生俘虏。

进化至此，神经细胞已然成为各类细胞中最特殊的第一号人物，其存在的本质，就是利用电生理的方式来传递信息，并借此操控其他细胞。在三十五亿年前，它虽仍只是一个默默无闻、可以自我复制的基因片段，但是在因缘际会之下，它先后夺得了金罩铁衫、钢锁铜门、雷神律令以及奴役之刃这四大神器，并借此在残酷无情的环境中杀出重围，准备迈向新的发展之路。

但是，新的道路总是艰困崎岖。接下来，我们将会看到野心勃勃的中枢神经系统如何在进化的生死逼迫之下，不断叠层架屋、自我壮大，为了生存，它不得不尽其所能地搜刮资源，并奴役身体中的其他细胞和系统。一场精彩绝伦的权力争夺战，才正要拉开序幕！

第二章 世纪帝国的形成

没有分工与异化，就没有政治与操弄。——米勒

1942 ~ 1946年间，美国制造核武器的曼哈顿计划进行得如火如荼，铀矿也犹如洛阳纸贵，需求与日俱增。澳洲的地理学家斯布里格（Reg Sprigg）在此时参与了南澳洲地质勘探计划，并在1946年被南澳州政府派遣到埃迪卡拉山地（Ediacara Hills），检视当地废弃的铀矿场是否有重新开采的价值。

有一天的午餐时间，斯布里格在地上无意间瞥见一块化石，几经研究后，他认为这块化石可能是来自前寒武纪（约五亿四千两百万年前）^{[注6](#)}。斯布里格把这项发现投稿到《自然》杂志，但却因年份证据不足而惨遭回绝。在1948年的国际地理会议上，由于多数人都相信这种化石可能只是来自寒武纪而非前寒武纪，他的发现也因此一直没有受到重视（图一）。

一直到了1957年，地质与古生物学家格莱斯纳（Martin Glaessner）在英格兰查恩伍德森林（Charnwood Forest）发现了看似一样古老的化石，由于英国的地质图谱十分精细健全，人们才终于可以确认这些化石真的是来自前寒武纪（图二）。这项发现，让地质年代中多了一个新的时期：埃迪卡拉纪（Ediacaran Period）。百年以来，这是首度额外新增的一个地质时期，由此可知其重要性。而此类化石

以及在中国贵州发现的叶藻化石^{[注7](#)}，也成了公认最早的多细胞生物化石，其年份就是约六亿年前的前寒武纪时期。

就在众人以为多细胞生物化石最早的年代争议已经尘埃落定之时，2008年法国的地质学家阿尔巴尼在非洲西部加蓬（Gabon）的弗朗斯维尔（Franceville）发现了另一块不起眼的生物化石，这块化石上的生物形态，像极了六亿年前左右的多细胞生物。阿尔巴尼不以为意地将化石进行年份确定，以为他会得到类似的年份，没想到，年份鉴定出炉时，竟是二十一亿年前。这种圆盘状生物化石，直径高达10~12厘米，算是十分巨大的化石^{[注8](#)}。由于这些化石在形态上出现清楚且规律的纤维状组织，因此很有可能就是多细胞组织的遗迹^{[注9](#)}，多细胞生物最早出现的可能年代，也因此更大幅往前推进至二十一亿年前。

无论确切的时间点究竟为何，多细胞生物开始成型之时，就在五亿~二十一亿年前。真正令人费解的是，多细胞生物为什么会出现？这些多细胞生物，究竟是如何从单细胞生物进化而来的？它们是否拥有神经系统？神经系统，又是如何从多细胞之中崛起的呢？

多细胞生物的崛起

多细胞生物为什么会出现？想要明白这个问题，我们就必须设身处地地想一想：单细胞生物当时所面对的生存困境是什么？

身为一个单细胞生物，其所面临的最大挑战，就是猎食与逃生。

如果无法有效地猎食及顺利地逃生，那一切都是枉然。而对单细胞生物来说，想要顺利完成猎食与逃生行为的最简单方式之一，应该就是发展出巨大的体型。因为，早期的生存环境是一个弱肉强食的世界，单细胞生物除了觅食浮游物质（Abioseston）之外，也会彼此互相吞食。这个时候，体型就成了能否存活的关键之一。体型越大，越容易吞食别人，也越不容易被别人吞食。

群聚的好处

想要有大体型，可以依靠两种方式，第一种方式，是单细胞生物让自己的个头越长越大。不过，这种方式有一个致命的缺点，就是当单细胞生物越长越大时，体内的养分和信息会无法实时扩散或传递至细胞各处，形成尾大不掉的局面。因此第二种方式就出现了进化上的优势：同种的单细胞生物可以彼此靠近结合，通过群体来“膨胀”并保护自己。

当一群单细胞生物聚在一起时，整体的群聚体积会变大，它们也就不容易被掠食者吞食。此外，当生存环境中出现急遽物理变化（例如温度或紫外线强度改变）或破坏性的化学物质时（例如强酸或强碱），群聚并紧密黏合在一起的单细胞生物们可能只有身处外层者才会死亡，而被包覆在中央的就比较有机会可以生存下来。

还有，当环境中的养分不足时，群聚的单细胞生物可能也有机会通过共享来提升资源的使用效率。例如两个细胞相黏结处不需要有两层细胞膜，它们可以共享一层细胞膜，省下的资源就可以作其他用途。当整个群体都因为养分不足即将灭亡时，它们甚至还可以把仅存

的资源保留给特定的少数几个细胞。如此一来，即使牺牲了大部分的细胞，也仍会有少数几个细胞存活，不至于让物种整个灭绝，这种细胞我们称为“黏菌”例如当黏菌（Myxomycetes）生活在食物充足的地方时，它们会以单细胞的形态独自生存；但是当食物匮乏时，黏菌们就会结合在一起，形成黏菌团块并且开始四处移动，寻找食物充足的适合生存之地。找到食物充足之地后，这些黏菌团块会产生子实体（Fruiting Body）并散播孢子，产生新的单细胞黏菌。

多细胞生物的起源：集群理论

现在我们知道了多细胞生物的可能优势，接下来我们就不得不继续追问，多细胞生物究竟是如何在进化的过程中源起的呢？

关于多细胞生物起源的最知名理论，应该是德国生物学家海克尔（Ernst Haeckel）在1874年提出的集群理论（Colonial Theory）。海克尔认为，最早的多细胞生物可能是由许多“同种”的单细胞生物群聚而成^{[注10](#)}。例如海绵可能就是由类似领鞭毛虫（Choanoflagellate）的单细胞生物群聚进化而来。

这个理论的早期证据，是来自于海绵与领鞭毛虫的形态相似性。如果我们观察海绵的细胞形态，的确可以发现它和领鞭毛虫极为类似。不过，形态相似并不能说明两者之间的进化先后顺序，虽然海绵有可能是类似领鞭毛虫的生物群聚而成，但是真实的情况却有可能完全相反，也就是说，领鞭毛虫也有可能是海绵细胞分离出去后才形成的单细胞生物。

有鉴于此，科学家便通过基因定序来排出领鞭毛虫以及邻近物种的种系发生树（Phylogenetic Tree）。结果发现，领鞭毛虫在种系发生的顺序上，的确早于海绵等后生动物^{[注11](#)}。因此海绵确实较有可能是由类似领鞭毛虫的单细胞生物（原始领鞭毛虫）群聚而成，而不是海绵细胞分离出去后才变成领鞭毛虫。

如果原始的多细胞生物是由类似领鞭毛虫的单细胞生物群聚而成，那我们接下来就要问，由“群聚”转变成“融合”的关键要素是什么？毕竟，一堆单细胞生物“群聚”在一起很容易，只要有食物来源，一群单细胞生物就会聚在一起。但是一群单细胞生物要“融合”成一个完整的多细胞生物，可就不是这么简单了。

想要融合成多细胞生物，至少有两种方式。第一种方式，是通过细胞膜上的蛋白质来彼此黏结，也就是说，个体和个体之间可以通过某些物质彼此黏合。第二种方式，是直接通过“不完全的细胞分裂”来形成多细胞结合体，换句话说，就是在生小孩时不要完全把彼此切断。

我们先来看看第一种方式以及相关证据。在多细胞动物的细胞膜上，通常都可以发现能够帮助细胞彼此黏结的蛋白质，也就是靠着这些蛋白质，细胞才能形成彼此联结的稳定结构。如果领鞭毛虫的祖先真的群聚成海绵，那么领鞭毛虫是不是带有这些可以帮助彼此黏合的蛋白质呢？

科学家在彻查了基因定序的结果后发现，领鞭毛虫身上还真的带有许多原本以为只会出现在后生动物身上的“细胞黏附蛋白质结构

域”（Cell Adhesion Protein Domain）。科学家猜测，原始领鞭毛虫（领鞭毛虫和海绵的共同祖先）可能也带有这些细胞黏附蛋白，在进化的过程中，有一些原始领鞭毛虫利用这些蛋白质来附着于外在环境或捕捉食物，并形成了现在的单细胞领鞭毛虫；另一些原始领鞭毛虫则利用黏附蛋白彼此群聚联结，形成了海绵这样的多细胞生物。

第二种方式，是直接由“不完全的细胞分裂”来形成多细胞生物。这种方式在现存的领鞭毛虫身上也可以发现。美国加州大学伯克利分校的生物学家金恩（Nicole King）在一种鞭毛虫（*Salpingoeca Rosetta*）的生存环境中，加入一种会猎杀鞭毛虫的细菌，结果发现鞭毛虫会通过“不完全的细胞分裂”来形成大型多细胞群体^{[注12](#)}。换言之，就是在细胞分裂的最后阶段让细胞膜仍然彼此相连而不完全分裂。借着这种方式，鞭毛虫就可以形成彼此相连的巨大体型以对抗细菌的猎杀。

类似的现象也曾经在其他单细胞物种身上被观察到。例如美国威斯康星州立大学密尔沃基分校的生物学家波拉斯（Martin E. Boraas）在绿藻的培养皿中加入会猎食绿藻的鞭毛虫后，也发现绿藻同样会通过不完全的细胞分裂来形成大型多细胞群体，以抵御鞭毛虫的猎食^{[注13](#)}。

多细胞生物起源的其他理论

除了集群理论之外，较为人知的多细胞生物源起理论还有共生理论（Symbiotic Theory）以及合胞理论（Syncytial Theory）。共生理论主张，最原始的多细胞生物并非由“单一一种”单细胞生物所形成^{[注14](#)}，

而是由“不同种”的单细胞生物共生后所形成。比方说我们的细胞中带有线粒体，就是一种共生的例子。合胞理论则主张，最原始的多细胞生物可能是由拥有复数细胞核的单细胞原生动物进化而来（例如有些纤毛虫和黏菌都拥有复数细胞核），这些单细胞原生动物体内的复数细胞核可能会发展出各自的细胞膜，并形成多细胞生物[注15](#)。

总而言之，虽然我们目前仍不完全清楚由单细胞生物进化成多细胞生物的真正历史，但是显而易见的是，多细胞生物的确拥有许多不同于单细胞生物的生存竞争优势。单细胞生物其中一支朝向多细胞生物发展的进化趋势，也从此一去不返[注16](#)。

此外，多细胞生物由于体形庞大复杂，因此在生殖策略上只能采取精兵政策（每次生殖时可能产生一个到数万个卵），而无法像单细胞生物那样随时不断地通过细胞分裂来进行等比级数式的数量增长。多细胞生物这样的精兵生殖策略，可能会在环境出现灾难性巨变时因为存活的个体数量不足而尝到苦果。

从这样的角度来看，单细胞生物的“适应力”和“生存力”其实远高于多细胞生物。事实上，单细胞生物在地球上的总个体数量、总生物质量和分布广度，也都远高于多细胞生物。因此严格说起来，由单细胞生物走向多细胞生物，然后再一路走向人类的进化途径，并不能说是适应力变强的“进化”，而只能说是一条因为“偶然”而走上的不归进化分支。

如果我们更进一步检视生物不断进化后的适应力，我们甚至可以发现，较晚进化出的复杂物种，其适应力和生存力似乎是一路递减。在自由学者王东岳的《物演通论》一书中，就曾经指出生物（万物）

进化日渐复杂但生存力却越来越弱的趋势：由于个体结构越来越复杂，其稳定度和生存度便会越来越低，而为了弥补稳定度和生存度上的弱化，个体就必须通过各种补偿性的方式来强化自己的能力，这就是所谓的“递弱代偿”现象。

有鉴于此，我们必须留意一点，就是多细胞生物并没有比单细胞生物更“优越”，我们在此所描述的，只是单细胞生物的其中一支如何“偶然”地形成多细胞生物，并在形成多细胞生物后“不得不”设法通过各种补偿性的方式来弥补自身的缺点。神经细胞、神经系统、大脑及其认知能力的出现，或许正是为了弥补复杂生物体递弱的稳定度和生存力才进化而来。

令人又爱又恨的分工

群聚的多细胞生物还有另一个巨大的优点，就是可以通过“细胞分工”来提升效率。当群聚在一起的单细胞生物仍无法顺利存活时，就可能会出现分化的现象。通过分化，群体中不同部位的单细胞可以发展出独特的形态与功能，提升整个群体的生存能力。例如位于表面的细胞可以强化细胞膜，位于运动枢纽区域的细胞则可以强化纤维和收缩能力。

在亚当·斯密的《国富论》中，就曾大篇幅地探讨过“分工”的现象、成因和好处。比方说，在一个原本每个人都是猎人的原始部落中，如果其中某一个人可以比其他人更能够快速熟稔地制作弓箭，那他就可以用弓箭来和同伴交换猎物。他最后会发现，由于自己精于制作弓箭而不擅长打猎，因此通过制作弓箭来和其他猎人交换他们所打

到的猎物，远比他自己去打猎时能打到的还要多。所以，考虑到自己的利益，制造弓箭就变成了他的主要工作，他也因此变成一个制造武器专家。同样，另外一个人擅长建造房屋，也可以采用上述的方式和邻居进行交易，通过帮邻居盖房子，他能够从擅长打猎的邻居那边换得猎物。最后他也会发现，投入所有的时间专职建造房屋，才能够把利益最大化。以此类推，有人成为了厨师，有人则变成了制鞋师傅。这种交易方式鼓励每一个人去从事一个专门的职业，这种各司其职、各尽其能的分工方式，形成了一个更有效率和产能的社会。

亚当·斯密精准地洞见了分工的好处，但是他唯一忽略的事，就是分工并不是如他所说的那样只是人类独有的行为。分工的现象其实普遍存在于生物界，虽然此现象不一定会外显于人类以外的动物行为上，但是分工的原则却是深植于各种生物体内。比方说，多细胞生物的存在，就是分工的最佳写照。

失去自由

分工虽然好处很多，但也可能会带来一种危机，就是丧失独立运作的自由。也因此，有人把“分化”称作是一种“残化”。例如在上述的情境中，当社群中的某个人成为专职的弓箭制作专家后，久而久之，他便会丧失狩猎的技能，此时他也就丧失了独立生存的能力和自由。同样的，分工一旦促成了建筑师、厨师、制鞋师傅等各种“专家”，这些专家也就丧失了能让自己独立存活的“通才”能力，他们不再拥有自我独立生存的自由，只有仰赖交易，他们才能存活。

此外，过度依赖交易，还会使得社群中的个体容易受到控制。如果有人可以宏观地对供给、需求和交易过程进行操控，那么无法独立生存的不自由个体，就会轻易沦为变相的奴隶。换言之，只要存在分工，自由就可能会因此消失，虽然少数人可能会因此受益，但多数人都将因此受难。

比方说，分工后形成的农业革命，可能就是导致多数人类失去幸福的祸首之一。以色列的历史学家哈拉瑞（Yuval Noah Harari）在《人类大历史》中，就曾经提出过“分工与农业革命造成人类悲剧”的看法^{注17}。农业革命使得多数人失去幸福并导致悲剧？大家可能会怀疑自己听错了。农业革命不是创造出大量粮食，使得人口和经济得以持续快速增长吗？事实上，人口与经济快速增长并没有保证会带来幸福感。农业革命早期所产出的大量粮食的确造成人口和经济快速增长，但是灾难也可能随之而来。

第一个灾难就是，这些快速增长的人口，可能全都得依赖农业革命所产生的单一或少数种类粮食才能存活，而且人口增长的总数量，则总是处于新增粮食能够喂饱的人口数量的边缘。换句话说，粮食增加后，人口随之上升，然后他们会在吃不饱也饿不死的“足以存活”的边缘消耗掉这些增加的粮食，接着新增的人口又投入粮食生产，最后产出更多的粮食以及更多仅能勉强糊口生存的人口，并一直无限循环下去。

与农业革命之前的采猎生活相比，这种农耕生活并没有比较快活。先前的采猎生活，可以说是轻松惬意，采猎后饱食一顿即可休息，而且多样化的采猎食材也让人们可以保持健康。但是进入农耕生

活后，为了维持越来越多的人口，农民投入了巨额的时间。单一化的食物种类和重复性的身体动作也让人们的健康出现问题。天灾更是容易对农耕形式的生活形态造成重大打击，因为一次天灾，就可能足以毁灭大规模的粮食作物而造成饥荒。

第二个灾难，就是大规模农业生产会自然产生商业交易行为，并容易让财富累积于少数掌有权力的人手中，如此一来，大多数人民的受益程度，就可能会仅处于得以生存的边缘而已。而且，和采猎生活相比，农耕生活形态的人们对于土地的固着度大幅提升。为了农耕，农民必须固守于一块土地之上，不像采猎族群那样可以四处改变栖地，一旦和其他族群发生冲突，农耕族群也无法像采猎族群一样轻易地一走了之。相反地，他们可能得拼死捍卫土地才行，因为只要他们离开耕地，可能就唯有饿死一途。由此可知，分工所产生的农业革命，可能会让掌权者以及所属的农民为了捍卫自己的土地资产和外族发生死亡冲突的概率大幅提高。

如此看来，分工虽然能够促进生存繁衍，但是却不必然会为个体带来幸福。虽然分工可以提升产能、增加效率，并造成人口和经济成长，但是这种成长往往都是非常残酷冷血的“数字成长”与分配不均。分工后的农业革命虽然带来了资源成长，但是资源却落入了少数人手中，剩下的资源则在“仅能温饱”的边缘不断地推升人口数量。随之而来的辛劳、疾病与战争，可以说是完全剥夺了个体的幸福感。

不过，在多细胞生物进化的早期过程中，没有人会考虑“幸福”这件事，而“分配不均”也不会有人在意。的确，在多细胞生物进化的过程中，分工为生物体带来极大的效率，但也正是因为分工，才让神经

细胞有了“控制”其他细胞的机会。身体中其他各种细胞在分工的美名之下逐渐丧失了自由，最后全部变成了神经细胞的共生囚犯。神经细胞和神经系统，可以说是这场早期分工游戏中的掌权者与最大赢家。

神经系统的现身

在分工出现之前，多细胞生物的最大优势，就是能够较有效率地使用资源以及拥有较大的体型。不过，和单细胞生物相比，这种优势只能说是一种“量”的优势，而不是“质”的优势。

但是在分工出现后，多细胞生物就出现了质变，不仅在数量上击败了单细胞生物，更在本质上出现了变化。更重要的是，分工的现象一出现，神经细胞就马上逮住了这个千载难逢的机会，开始“宰制”其他细胞。

分工与宰制的发生史

一旦细胞出现形态上的分工，神经细胞就开始一步步通过它的特殊能力来夺取权力。我们之前说过，神经细胞本来就是细胞中的胜利组，它们能够使用电位变化在细胞内快速传递信息。更重要的一点是，电位变化不只可以被用来在细胞内快速传递信息，更可以通过突触来影响或“操控”其他细胞。

但是，最早的细胞分工如何开始？最早的神经细胞和神经系统如何出现？细胞之间的“操控”又是如何发生的？因为没有化石可以告诉我们这个过程，所以没有人知道真相。不过，科学家提出了一些可能的假说。

派克假说

1919年，哈佛大学的动物学家派克（George Parker）在研究了各种刺细胞动物（例如水母、水螅、珊瑚和海葵）后，首次提出了神经细胞可能经历的四个进化阶段。1970年，美国维多利亚大学的生物学家麦基（George Mackie）更进一步修正了这个理论。

根据麦基的理论，神经细胞进化的第一阶段，就是刺细胞动物身上开始出现特殊的原始表皮细胞。这些细胞会对外来刺激做出收缩反应，而且这些表皮细胞彼此之间也可以通过电突触传递电信号相互影响，就和海绵体细胞之间相互传递信息的方式一样。

在进化的第二阶段时，这些会收缩的细胞退到第二线，躲到了第一线表皮细胞之下。这些可以收缩的第二线动器细胞仍然通过电突触和不会收缩的第一线表皮受器细胞相连。这种“受器动器相连系统”（Receptoreffector System），就是最早的神经系统原型。

到了第三阶段，第一线的表皮细胞和第二线的收缩细胞之间出现了“原型神经细胞”（Proto Neuron），这种原型神经细胞是一种“感觉运动神经细胞”，负责从第一线的表皮细胞接受信息，同时把信息传达给第二线专司收缩的肌肉细胞。

第四阶段时，原型神经细胞开始分化成“感觉神经细胞”和“运动神经细胞”，化学突触也在这个阶段开始出现。到了水母以及软体动物身上，更进一步进化出“中间神经细胞”（Intermediate Neuron）以及更复杂的神经网络。

潘亭假说、帕萨诺假说与其他理论

在神经系统源起的学术争辩中，派克假说长时间占据了主流学说之位。但是由于众人一直无法在化石或现存生物身上找到“受器动器相连系统”的实存证据，因此在二十世纪后期，质疑声浪四起。

1956年，剑桥大学的动物学家潘廷（C. F. A. Pantin）提出了另一个假说，他认为最早的神经系统可能不是由连接表皮细胞和动器之间的神经细胞进化而成，而是由负责协调多细胞生物运动的某种“神经网络”进化而成^{注18}。这种神经网络可能很类似海葵（Sea Anemones）体内的神经网络，其主要的功能之一就是负责产生并整合身体各部位的运动。潘廷认为，这种形态和功能的神经网络才是最原始的神经系统，至于受器与动器之间的联结和反射式反应，应该是在神经网络出现后才进化出来的功能。

1963年，耶鲁大学的生物学家帕萨诺（L. M. Passano）也提出了不同的理论。他认为最早的神经系统可能是用来控制肌肉集体收缩的一种“起搏器”^{注19}（Pacemaker）。当许多原型肌细胞刚开始聚集在一起时，其中的某些原型肌细胞可能会因为拥有较不稳定的细胞膜而开始出现自发性且规律的去极化（Depolarization）现象，这种类似“起搏器”的活动可以影响并协调周围其他原型肌细胞的收缩，让生物体可以产生较有效率的节律性动作，例如某些运动和进食行为。根据这个理论，神经细胞的最原始功能是可以产生节律的“起搏器”，至于接收外来信息和远距离传递的功能，则是较晚才进化出来的。

也有其他理论认为，神经细胞的原型可能是可以分泌化学物质的细胞。这些细胞所分泌的化学物质可以经由细胞膜上的离子通道来影响周遭细胞，当稍晚进化出电位传递能力后，才得以利用这些早已存在的化学通道。因此，用化学信息传递来操控其他细胞的能力，可能早于电位传递能力^{[注20](#)}，或者至少两者可能是同时进化出来的^{[注21](#)}。

总而言之，关于神经细胞的原型目前仍是众说纷纭。但是无论如何，这些原型神经细胞在不断分化、分工、联结与扩张后，终于形成神经网络，它们一边从表皮和各种感官细胞接收信息，一边控制着肌肉细胞，俨然成了雄霸一方的地方老大。

两次神经系统的独立源起？

除了上述的细胞发生学角度，我们也可以从种系发生的观点，来看看神经系统最初的进化历程。同时，我们也可以检视一下“神经系统只有过一次源起”这个说法是否正确。

一般认为，在现存的多细胞动物中，海绵刚好就是进化出神经细胞前的关键生物。海绵属于多孔动物门，是最原始的后生动物之一。海绵拥有不同形态的细胞，例如外层细胞、内层细胞、造骨细胞和生殖细胞等，就是独缺神经细胞。不过，海绵受到刺激时，体内的细胞已经可以使用电子方式，通过电突触快速把信息传递给附近的其他细胞，因此海绵其实已经具备了形成神经细胞的条件与环境。

到了较晚才分支出来的栉水母动物以及刺细胞动物身上，我们终于可以看到真正的神经系统。栉水母动物和刺细胞动物身上都有简单

的分散式神经网络（Diffuse Nerve Net），可以负责感知、收缩、运动以及捕食^{[注22](#)}。

好了，以上就是传统的生物学看法。原本大家以为栉水母动物和刺细胞动物在进化上出现的时间很接近，且都比多孔动物要晚，其神经系统也系出同源，没想到最近的几项研究却发现了惊人的相反结果：栉水母在进化上出现的时间似乎远远早于刺细胞动物，甚至比多孔动物还早；而且栉水母的神经系统似乎也不同于刺细胞动物及其以降，包括人类的神经系统，甚至有可能是完全独立进化出来的不同系统！

此结果一出，众皆哗然。

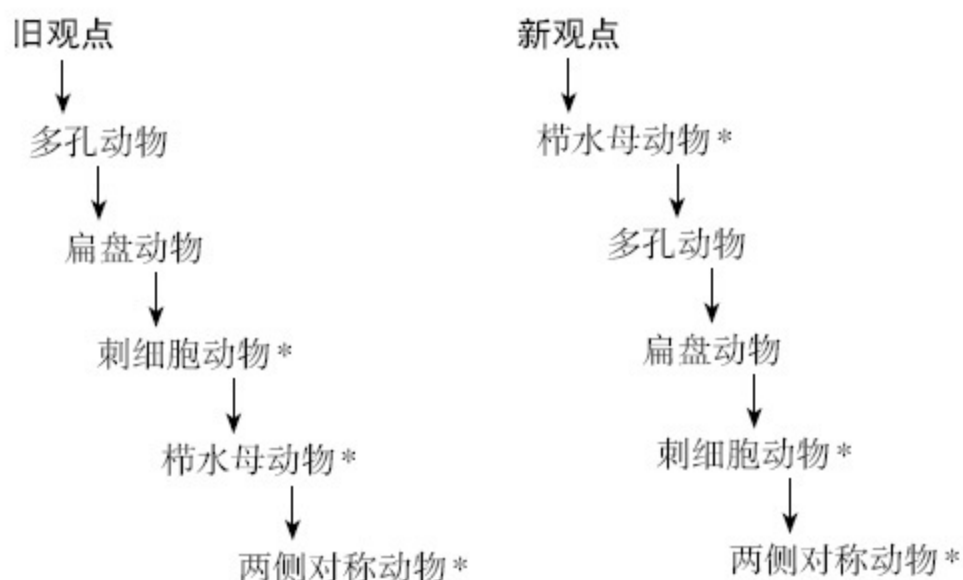
第一项惊人之处，就是栉水母在进化上出现的时间竟然早于多孔动物。原本大家根据形态分析，以为栉水母在进化上出现的时间应该晚于多孔动物，大约和刺细胞动物出现的时间相当。但是佛罗里达大学的神经生物学家莫罗兹（Leonid Moroz）和美国国家基因体研究所的拜克萨维尼斯（Andreas D. Baxevanis）各自通过基因定序分析了两种栉水母的基因，发现进化上应该是先分支出栉水母动物

（Ctenophora），然后再分支出多孔动物（Porifera），接着是扁盘动物（Placozoa）、刺细胞动物（Cnidaria），最后才是两侧对称动物（Bilateria）^{[注23](#) [注24](#)}。

第二项惊人之处，就是栉水母的神经系统有可能是完全独立进化出来的不同系统！在上述五种生物身上，共有三种生物拥有神经系

统，就是最早出现的栉水母，以及最后出现的刺细胞动物和两侧对称动物。而介于中间的多孔动物和扁盘动物则没有神经系统。

现在问题来了，为什么最早分支出来的栉水母有神经系统，但是接下来的多孔动物和扁盘动物却没有，而更后面才分支出来的刺细胞动物和两侧对称动物却又有神经系统呢？



*代表拥有神经系统。

其中不外乎两种可能性，第一种就是在栉水母动物分支之前，生物的远祖就已经有神经系统，而接下来分支出来的五种生物也都有神经系统，但是多孔动物和扁盘动物的神经系统可能因为某些因素退化掉了。第二种可能性，是生物的远祖没有神经系统，而且前三种分支也都没有神经系统。一直到要分支出刺细胞动物之前，神经系统才出现。而栉水母现在身上的神经系统，则是它们在分支后才独立进化出来的。

那么有没有办法可以检验这两种可能性何者为真呢？有的，方法就是检视栉水母和最后两种生物的神经系统相似性。如果第一种说法为真（如果生物的远祖在栉水母动物分支之前就已经有神经系统），那么由于各种生物的神经系统系出同源，栉水母的神经系统应该和最后两种生物的神经系统有相当程度的相似性才对。结果发现，两者似乎有着不小的差异。

通过基因和生理分析，科学家发现栉水母神经系统的运作方式相当独特。比方说，各种动物身上都拥有发育神经系统所必需的关键“HOX基因”，但是栉水母却没有。让两侧对称动物的突触可以正常运作的“Neurologin蛋白”“CASK蛋白”和“Erbin蛋白”，在栉水母身上也找不到。其他生物用来合成“儿茶酚胺类”神经传导素（例如多巴胺、肾上腺素与正肾上腺素）所需的重要酵素，栉水母也没有。有鉴于此，莫罗兹便大力提倡“神经系统在进化中有两次独立源起”的说法。

不过，“神经系统在进化中有两次独立源起”这个充满争议的说法，目前仍未有定论。毕竟，虽然栉水母缺少某些在一般神经系统中必需的关键基因和蛋白质，但是它和其他神经系统重叠的基因和蛋白质仍然不少^{[注25](#)}。目前看来，可能还需要不少的研究才能确定这项充满争议的说法是否正确。

身后士卒、以邻为壑

无论如何，虽然神经细胞和神经系统最初的进化历史真相仍不明朗，但我们可以确定的是，这些原型神经系统在不断地分工和自然选择之

后，已然成了杖节把钺的显赫权贵。它们一边把持感官细胞以获得信息，一边操弄着肌肉细胞以控制身体运动。

分工的过程让神经细胞变成鱼肉乡民的地方霸主，但是神经细胞似乎并没有因此而感到满足。在进化的压力逼迫之下，神经细胞就像是野心勃勃的狼一般，想要“入主中原”——进入身体的中央。毕竟，入主中原才能脱离边疆，也才能拥有更多的资源以及更安全的周边屏障。于是我们可以看见，神经细胞开始逐渐躲到各种体细胞的身后，成了以邻为壑、身“后”士卒的最佳表率。

这个现象在进化过程中屡见不鲜。在进化时，有些神经细胞不断地从前线往后方撤退，这些神经细胞除了把许多体细胞推往前线，更把一些同类也留在前线。那些被遗留在前线的神经细胞，无奈地变成了主要感觉神经细胞（例如视网膜上的感光细胞和耳蜗里的毛细胞），至于撤退到后方的神经细胞，最终则进化成为得以号令群雄的总司令——中枢神经系统中的神经细胞。

为什么这些神经细胞要往后方撤退呢？因为这样做可以为物种带来进化上的优势。或者反过来说，神经细胞没有撤退到后方的物种，都在进化的过程中被淘汰了。因为如果把中枢神经细胞暴露在外，那么一旦受损，就会出现严重的功能障碍；相对的，如果把容易修补和重生的体细胞摆在外侧，它们就可以为中枢神经细胞提供周全的防护，该物种就更有机会可以不受干扰地发展出强大的神经网络来为物种生存提供助益。

此外，当我们比较各种物种的进化历史时，我们也会看到神经细胞在进化过程中不断地往身体中央靠拢。例如在环节动物蚯蚓身上，

感觉神经细胞是坐落在表皮之中。到了软体动物蜗牛身上，感觉神经细胞就已经移动到表皮底下，以避免来自体外刺激的直接损害。到了脊椎动物原始鱼类身上，感觉神经细胞已经非常靠近脊椎。至于两栖类、爬虫类、鸟类和哺乳类，感觉神经细胞则是已经聚集在脊椎旁的背神经节之中（图三）。

神经细胞不断地往身体中央靠拢的原因无他，就是因为这样做可以为物种带来生存优势。毕竟，体细胞小兵（例如皮肤细胞）可以推出去当炮灰、担伤害，如果它们真的扛不住伤害而不幸阵亡，还可以再生出更多的体细胞重新补上，相较之下，神经细胞司令一旦死亡了就很难再生，整个身体立刻就会群龙无首。

就这样，神经细胞一边操控着体细胞，一边安稳地躲入后方身体之中。

分工导致多功能神经网络的出现

分工除了让细胞们各司其职以提升生存效率，也让神经细胞获得了首领的位置。其中有一些神经细胞甚至还躲到了后方堡垒之中，成了防卫周全的大头目。不过，虽然守卫固若金汤，这些中枢神经细胞毕竟还是面临着进化的压力，它们仍然必须对生物体做出贡献，因为如果只是尸位素餐，它们终将会成为累赘而被进化淘汰。

在这样的压力下，这些退居后方的中枢神经细胞聚集联结在一起，继续不断地分化、联结，并开始彼此操控，最后终于形成了神经网络。在面对原始自然环境中最棘手的三大生存问题时，神经网络奇妙地进化出生物世界中前所未见的特殊应对能力。

以下我们就来看看原始多细胞生物所面临的三大生存困境：细胞之间缺乏整合、面对重复出现的刺激、面临多重选择。同时我们也来看看神经网络针对这些困境所进化出的应对方式：系统性运动、记忆和决策。

第一项生存困境：细胞之间缺乏整合

在早期的自然环境中，许多多细胞生物都面临着一个艰苦的困境：细胞之间缺乏整合。尤其是在个体需要运动的时候。大家可以回想一下，以前在运动会上常常会出现的“齐心协力”游戏：一整排人的脚都和旁人的脚绑在一起，然后必须协力移动脚步才能顺利前进。在这个游戏中，通常大家必须一齐喊着“一、二、一、二”才能保持脚步一致。同样的，早期的多细胞生物在运动时也面临着同样的问题。

没有神经系统的多细胞动物如海绵，受到刺激时也会收缩运动，但是这种反应是非常局部的。如果想要有跨越多细胞的整合协调运动，那就必须依靠神经系统来让大家行动一致才行。在刺细胞动物身上，例如水螅、水母和海葵，都拥有简单的分散式网状神经网络，当身体的其中一部分受到刺激时，信息就会沿着神经网络传递到全身其他部位的神经细胞。

而这就是原始神经网络最重要的功能之一：整合协调运动。神经细胞可以传送信息给负责收缩的肌肉细胞来执行运动功能。这种信息的传递模式非常简单，可以说是反射式的动作，这样的动作只需要单一个神经细胞把信息传给众多肌肉细胞就能够完成。但是大家可别

小看这个简单的功能，这种不起眼的反射运动，可是让生物的应变能力出现了巨大的提升。

以海葵（Sea Anemone）为例。当海葵的身体受到刺激时，神经细胞就会发出信息让纤维细胞收缩，身体就可以暂时远离可能造成危害的刺激物。此外，当海葵的触手受到刺激时，则会反射性地射出含有毒液的“鱼叉”，麻痹触手旁的小鱼。由此可见，小小的神经反射运动，就足以帮助生物更有效率地趋吉避凶。

这种简单的神经反射运动，在拥有分散式网状神经网络的水螅、水母和海葵等刺细胞动物身上都很常见。但是如果想要更进一步地发展出较高阶的能力，单靠分散式神经网络是不够的，还必须要发展出集中式的神经网络以及“中间神经细胞”才行。

事实上，在水螅身上的几个特定位置，例如脚、嘴和触手根部，都已经可以见到简单的神经聚集，我们称之为“神经环”（Nerve Ring）。在水母等比较复杂的刺细胞动物身上，神经环更是明显。这些拥有中间神经细胞的神经环有什么特殊功能呢？

第二项生存困境：重复出现的刺激

如果只懂得通过动作来趋吉避凶，但是却没有记忆、记不住教训，这种生物肯定很难生存下去。尤其是当环境之中的相同刺激总是一而再、再而三地出现时，无法通过记忆来应对的生物，就显得非常没有效率。而神经网络能够提供的另一项重要生存能力，正是记忆。大家

或许以为记忆能力需要很复杂的神经网络才能做到。但事实上，只需要两个神经细胞和一个突触，就可以产生简单的短期记忆。

比方说，假设有一个简单的反射式神经回路，其中只有一个感觉运动神经细胞和一个肌肉细胞。现在，我们只要在感觉运动神经细胞和肌肉细胞之间再加入一个可以接收感觉运动神经细胞刺激，并且可以同时自我刺激的“中间神经细胞”，那么由感觉运动神经细胞传给中间神经细胞的信息，就可以在中间神经细胞刺激下一个肌肉细胞的同时，一直不断地自我刺激，然后让肌肉细胞持续收缩。这种“在外界刺激消失后仍能持续做出反应”的能力，就是短期记忆的原型。

第三项生存困境：多重选择

生物面临的另一个重大问题，就是环境中常常会出现多重选择。面对这个难题，神经网络也巧妙地进化出“决策能力”来应对。事实上，简单的决策能力只需要非常少的神经细胞——六个——就可以完成。

决策能力是如何通过只有六个神经细胞的神经网络来达成的呢？大家可以先想象一下，有一只简单的生物拥有两组上述的记忆型神经回路，每一组回路中都有一个感觉运动神经细胞、一个中间神经细胞以及一个肌肉细胞。其中一组位于身体左侧，负责让左侧的肌肉细胞收缩；另一组位于身体右侧，负责让右侧的肌肉细胞收缩。

现在问题来了，如果两侧的神经细胞同时受到刺激，那两侧的肌肉该同时收缩吗？如果左右的刺激一大一小，肌肉细胞又该如何反应？如果同时收缩，那这种生物似乎就不够聪明，因为这样明显会浪费能量。

要解决这个问题很简单，只需要再加入两个“抑制性神经细胞”就可以了。当任何一个中间神经细胞受到刺激时，它除了会自我刺激，也会刺激一个抑制性神经细胞，然后把抑制信息传给身体另外一侧的另一个中间神经细胞。在这样的设计之下，如果两侧的感觉运动神经细胞都受到刺激，那最后两个中间神经细胞就都会被抑制，结果就是没有任何肌肉细胞会收缩。

如果两侧的刺激一大一小，刺激较强的一侧就会完全抑制另外一侧，导致只有刺激较强一侧的肌肉细胞会收缩。由此可见，简单的六个神经细胞，就可以做出简单而有效率的决策行为（图四）！

通过不断的进化，这种简单的短期记忆和决策能力，就会变得越来越复杂，能够解决的问题也越来越多，各种复杂的认知能力也开始从进化中逐渐浮现。

高筑墙、广积粮、缓称王

大家看到这里，应该可以发现，早期神经系统的其中一种进化方向，完全就是奉行着明太祖朱元璋的开国三策：高筑墙、广积粮、缓称王。

高筑墙，就是把体细胞们推往前线，然后自己找到一个安全的地点保命优先。命保住了，才有发展的机会。广积粮，就是要不断地囤积实力、招兵买马、广纳智者贤良，有足够的神经细胞聚集在一起，才能有机会进化出不同的认知能力。缓称王，就是不要太出风头，不

要急着把体细胞的资源尽数剥夺，通过持续地共生来累积实力，才是上策。

换个现代一点的方式来说，神经系统的“进化方向”之一，就是“身后士卒、集权中央”。因此在早期的进化过程中，我们可以看到某些生物的神系统逐渐由地方自治的分散式神经网络，转变成中央集权的集中式神经网络。而且集中式的神经网络，也越来越往身体中央较安全的地方靠拢。

体细胞揭竿起义

然而，体细胞毕竟也不是省油的灯。在原始的生存环境中，生物的行为仍然非常简单，因此决策和记忆这种高阶能力并没有明显的竞争优势，甚至连系统化的运动能力都已经称得上相当奢华。一般来说，基本的反射式神经动作就足以趋吉避凶，就可以让生物体繁衍存活。

也正因为此时神经细胞的贡献仍嫌不足，体细胞在这个进化时期揭竿起义、推翻神经细胞的现象，时有发生。

比方说海鞘（*Ascidacea*）。海鞘是一种海洋原始脊索动物，其化石最早可追溯至寒武纪。海鞘的幼虫拥有简单的脑与神经索，但是，当它找到适当的地点后，它就会固定生根并消化掉自己的神经索。为什么海鞘要这么做呢？科学家猜测，中枢神经系统的最初功能可能是用来行动以及提供行动所需的各种信息。当海鞘通过中枢神经系统找到适当的位置并生根后，就不需要再靠中枢神经系统来进行系统化的行动，因此体细胞就揭竿起义，推翻了神经细胞的控制，结果就是神经索被消化掉，把资源腾出来给其他的体细胞和生理系统使用。

不过在进化的竞赛更加白热化之后，许多生物的复杂度逐渐上升，生物间的尔虞我诈也导致生存越来越不容易。此时，在某些较难攻克生物栖位之中，各种仰赖神经系统才能展现的高阶认知能力也就显得更加重要，虽然偶尔还是会见到有些生物进化出头部退化的生存策略（例如许多贝类），但是整体来说，这种体细胞推翻神经细胞统治的例子已是愈益罕见。

在熬过了体细胞揭竿起义的时日之后，中枢神经系统总算可以说是安坐后方，彻底掌握了对体细胞的控制权。在不断“以邻为壑”“身后士卒”以及“集权中央”之后，分散式神经网络逐渐转变成集中式神经网络，并且开始聚集在身体中央较安全的地方。

在这样的进化氛围下，脊索动物终于粉墨登场。

脊索动物登场

第三章 穷兵黩武的竞赛

武器就像金钱，永不嫌少。——英国小说家阿米斯

在“身后士卒、集权中央”的进化要领之下，神经细胞很快就聚集成神经系统，并由地方自治的分散式神经网络，转变成中央集权的集中式神经网络，而且它们也越来越往身体中央较安全的地方靠拢，并形成脊索。于是，最早的脊索动物就出现了。

原始脊索动物的神经索，其实还看不到“脑”的踪迹。也就是说，整条神经索从头到尾的粗细都差不多，头部的神经索并没有特别大。在这个进化阶段中的生物面临了一个困境：无法把大部分的资源集中用于信息最丰富之处，换言之，就是不能物尽其用。

要了解其中缘由，我们就必须先来分析一下当时生物的运动模式。看看到底是什么样的进化因素，导致现今生物的许多重要感官和神经细胞都往头部集中。

注意前方

由于生物在运动时，通常会以身体的某一端作为前进端。因此前进端的信息对于运动、猎食、躲避、寻找配偶等行为就显得格外重要。在仅拥有原始神经索的生物身上，前进端的神经索并没有特别发达，它

们也因此陷入了无法物尽其用的窘境。不过在进化的压力下，这个状态迅速出现改变，在身体前进端有较强感官能力的生物很快脱颖而出。

想要让身体的前进端出现较强的感官能力，就必须拥有两个要素。第一个要素，就是要把感觉受器放在身体的前进端，例如置于前端的感光系统、嗅觉系统等。另一个要素，就是要拥有专门用来处理这些感官信息的特化神经网络。

当感觉器官和前端特化的神经区域都出现之后，身体的前进端才称得上是真正的“头部”，此时生物也开始进化出内在定位系统，如此才能随时知道头与身体的相对位置，以利于运动和转向。于是神经索前端的“脑”终于有了雏形！

最原始的脑，就只是神经索前端的三个特别发达的区域：前脑（Forebrain）、中脑（Midbrain）和后脑（Hindbrain）。前脑负责处理嗅觉和视觉，后脑负责处理来自头部的感觉（触觉和味觉）、内脏感觉、平衡感以及听觉。至于中脑，则负责整合感觉信息以进行转向和逃跑等运动控制。

在人脑中，前脑进变成了大脑皮质、边缘系统、视丘和下视丘。后脑进变成小脑、脑桥和延髓。中脑则包括了上丘与下丘，分别和视觉与听觉信息处理有关。

先安内：集权，集权，再集权

在第二章的最后，我们曾经看到体细胞的最后反扑。现在，在由简单生物逐渐进化成复杂人类的这条路上，神经系统已经进变成中枢神经

系统，而体细胞也已经完全丧失了反抗能力，只能乖乖服从神经系统的领导。除此之外，体细胞和其他生理系统的某些“权力”，也正在被中枢神经系统一步步地蚕食鲸吞。

比方说，在神经系统出现之前，生物体对环境刺激做出的运动反应必须依靠地方自治：局部的神经和肌肉活动。当一个部位被刺激时，只有该部位的肌肉能够做出回应。但是在神经系统介入接管之后，局部的刺激就会被传导回中枢神经系统，帮助生物体做出更全面且灵活的反应，成为中央集权的模式。

在生存竞争的过程中，这种“中央集权型生物”的可塑性和应变弹性远远超过了“地方自治型生物”[注26](#)。以海绵为例，由于缺乏中枢神经系统，它们在受到刺激时，身体只有在受刺激的部位会出现反射式的局部收缩。相较之下，具有复杂中枢神经系统的生物如人类，在受到刺激时，则会根据周遭的其他信息做出多样化且充满弹性的回应，例如肩膀受到触碰时，我们可能会根据当时的环境而选择无视刺激、热情回应，或做出防卫性的反应。

同样地，神经系统出现前的内分泌机制，也是宛如军阀一般四处割据为王。例如在海绵以及扁盘动物门中的丝盘虫等没有中枢神经系统的生物身上，可以观察到各种能够分泌激素的表皮细胞[注27](#)。在这些生物的身体中，有许多部位的细胞都有内分泌的能力，这些部位彼此协调不易，而且各种激素都必须通过缓慢的扩散，才能影响到身体其他部位。

中枢神经系统发展出来后，很快就把内分泌系统的主导权收回手中。前脑中的下视丘和脑下垂体，变成了内分泌系统的首脑，强力主

宰了身体的内分泌系统。至于体内的各种消化、循环、呼吸等系统，也在交感神经和副交感神经的支配下，全面俯首称臣。

后攘外：军备竞赛正式开始

中枢神经系统大权在握之后，内部始称安定。但是，巨大的进化压力仍然不断来自个体之间的竞争。当各种生物都开始出现神经系统之后，同类个体之间的生存竞争，以及不同种类生物之间的掠食与逃生竞赛，也变得越来越白热化。此时神经系统一方面强化自身对于内部资源的掌控，同时也积极把取得的资源用于大脑的军备竞赛，以便和其他个体竞争。而这场大脑军备竞赛，可能正是知名的“寒武纪生命大爆发”（Cambrian Explosion）的始作俑者。

寒武纪生命大爆发

寒武纪时期（Cambrian Period）距今约五百四十二亿年前。根据世界各地的化石群证据，在寒武纪短短的前后两千万年之内，物种化石出现爆炸性的增长，动物界大多数的“门”几乎全部都出现在这一个时期。

最早的寒武纪化石记录，是1689年牛津博物馆的三叶虫化石。在1859年查尔斯·罗伯特·达尔文（Charles Rokert Darwin）写下《物种起源》（感谢王道还教授指出，本书最早的中译本译者是马君武，书名为《物种原始论》）前，各种关于寒武纪生命大爆发的化石证据就已经相当明确。达尔文对于寒武纪大爆发的现象，一直感到头痛不已，他认为这个现象可能是对进化论学说的最大挑战。在《物种起源》中

他也坦言：“为何寒武纪之前没有丰富的化石，我找不出令人满意的答案。”

甚至到了今日，寒武纪大爆发的原因依然成谜。

有些人完全否定寒武纪生物大爆发。他们认为，生物物种其实一直以持续稳定的速度在进化，但因地球在寒武纪之前没有稳定的岩层，所以不容易形成化石。另一种类似的想法认为，生物可能在寒武纪时才进化出坚硬躯壳，因此才能形成化石。换言之，寒武纪大爆发并不是物种大爆发，而只是化石大爆发。

也有人认为，寒武纪大爆发真的是物种上的大爆发。他们认为寒武纪时期的地球大气中，可能已经出现臭氧层，并且累积了足够的氧气，因此当时的环境或许极有利于生物生长，而导致新物种爆发。另外也有理论认为，当时可能出现了物种入侵而导致进化波动，例如某些掠食性动物可能无意间侵入了原本稳定的生态系统之中，导致进化压力上升，并因此促进了生态系统中的物种歧异度。

还有一些理论认为，上述其中几种因素可能同时都成立。例如生物学家派克（Andrew Parker）在2003年提出了“光开关”理论（Light Switch Theory）[注28](#)，他认为当寒武纪的三叶虫进化出第一只眼睛时，生存环境立刻出现了剧变。拥有视觉的三叶虫，摇身一变成为最顶尖的掠食者。为了抵抗视觉生物的袭击，各种生物们开始进化出坚硬的外壳，因此它们才有机会形成化石保留下来。

换言之，“光开关”理论认为寒武纪大爆发的最初进化驱动力之一，就是因为眼睛的诞生。眼睛的诞生，让视觉首次成为掠食武器，掠食

者也因此得到升级。为了对抗这种2.0版的掠食者，其他生物必须各出奇招，设法对抗或逃脱掠食者的攻击。是故物种才会大量进化而生，而且其中的一项“硬壳抵御”方式，刚好让它们得以留下化石证据。

不过，眼睛其实只是大脑各种感知军备中的其中一项而已！生物的感知能力，可以根据受器的本质而区分成化学感知

（ Chemoreception ）、机械感知（ Mechanoreception ）、热感知（ Thermoreception ）以及光感知（ Photoreception ）四大类。

顾名思义，“化学感知”就是通过受器来侦测某些化学物质，例如味觉系统侦测食物中的化学分子，嗅觉系统侦测空气中的气味分子，自主神经系统无意识地侦测二氧化碳和葡萄糖等化学物质的能力。“机械感知”则是通过受器来侦测机械式的能量变化，例如身体中的本体感觉系统侦测身体的位置，皮肤上的触觉系统侦测接触到的压力变化，听觉系统侦测空气中的振动能量等。“光感知”是通过视觉系统侦测光线变化，“热感知”则是通过热能受器侦测温度。

接着我们就来看看，大脑这几项关键感知能力的军备竞赛内幕究竟为何？它们又为生物带来了怎样的生存繁衍优势？

化学侦测

早期生物面临到的基本生存挑战，就是觅食、逃命与繁衍。在神经系统尚未找到有效方法来完成这三项困难的活动之前，可以说是吃尽了苦头，因此而命丧黄泉者，多如过江之鲫。所幸在经过不断的试误之

后，大脑很快就掌握到一种可以用来同时处理这三项作业的能力：化学侦测能力！

化学侦测能力为何重要？其理由就在于生物本身就是由化学分子所组成的，因此无论是想要侦测环境中是否有可食用的猎物、是否有掠食者，或者有无同种的异性伴侣，都可以通过侦测这些猎物、掠食者或伴侣身上必然存在的化学分子来完成。由此可知，化学侦测能力可以算是最基本且最关键的一项重要能力。而这也是单细胞生物以降，所有的生物都有化学感知能力的原因。

现在我们就先来看看三种最根本的化学侦测能力：无意识的化学侦测能力，以及有意识的味觉和嗅觉。

化学侦测能力之一：无意识的化学侦测能力

有些化学侦测能力会产生味觉，有些会产生嗅觉，但是并非所有的化学侦测能力都会伴随着知觉意识。有一些化学侦测能力，其实会通过自主神经系统，以无意识的方式去调节生理状态。

很多人以为无意识的化学侦测能力就比较不重要，但事实上有好几种不会产生任何意识知觉的化学侦测能力，都扮进着非常“要命”的维生角色。例如在脊椎动物身上，就有颈动脉体（Carotid Body）负责侦测血液中二氧化碳，并据此来反射性地调节呼吸。下视丘和肠胃道中则有受器可以侦测葡萄糖以调节血糖浓度^{[注29](#)}。在脑极后区（Area Postrema）也有受器可以侦测毒物并诱发反射性的呕吐，好让我们在中毒时可以实时把毒物排出体外。

至于为什么这些“攸关生死”的化学侦测能力会是无意识的，目前没有人晓得原因，或许它们是较早进化出来的能力但意识则较晚出现，又或许正因为它们是“攸关生死”的能力，因此才被进化塑造成一种类似反射的无意识反应。关于这个问题我们现在暂且搁下，先来看看其他有意识的化学侦测能力。

化学侦测能力之二：味觉

在会产生意识知觉的化学侦测能力之中，最让大家痴心向往的应该就是味觉。对我们这些每天追求口腹之欲不遗余力的食客来说，当然都知道主观的味觉感受是什么，但是你知道味觉的客观生物学定义是什么吗？事实上，味觉的客观生物学定义到现在都一直还在争议之中。

争议中的味觉定义

生物学家目前对于味觉的定义，主要是来自于我们对脊椎动物味觉系统的了解。一般来说，我们把味觉定义为“通过口中味蕾来侦测食物中化学物质的能力”[注30](#)。而其中的两个要素，就是“口”和“味蕾”。

聪明的大家一看到这两个要素，应该就知道大事不妙，因为在没有嘴巴的单细胞生物，以及没有味蕾结构的无脊椎动物身上，这个定义明显不适用。

比方说，许多单细胞生物都具有“趋化性”（Chemotaxis），也就是在侦测到葡萄糖时会往该方向趋近。但是由于单细胞生物并没有味蕾这样特化的化学感觉终端器官，因此我们不把他们对葡萄糖的侦测

能力称作是味觉，不然此例一开，许多植物对环境中营养化学物质的侦测能力也得称作是味觉了^{[注31](#)}。

不过，有许多较复杂的无脊椎动物（例如果蝇）的确具有嘴巴，也有类似味蕾的化学感觉终端器官，这些生物算不算拥有味觉呢？虽然目前大多数研究人员在研究无脊椎动物与觅食有关的化学感觉能力时，为了方便描述以及方便和脊椎动物进行比较，大多仍是以味觉称之。但是究竟无脊椎动物的这种化学感知能力能否称为味觉，其实仍有争议。

例如美国科罗拉多大学的生物学家芬格（Thomas E. Finger）就主张，只有拥有真正味蕾的脊椎动物，才真的拥有味觉，其他生物与觅食相关的化学侦测能力则不能称为味觉^{[注32](#)}。因为如果我们仔细检视无脊椎动物身上类似味蕾的化学感觉终端器官时，就会发现其中的分子与细胞结构其实和我们的味蕾大相径庭。比方说果蝇的“感觉唇瓣”（Labellar Sensilla）内的细胞是双极神经元（Bipolar Neuron），其轴突会延伸到中枢神经系统中。但是人类味蕾中的细胞则是不具有轴突的特化表皮细胞。因此，这两种化学感觉终端器官虽然相似，但却可能是各自独立进化出来的器官。是故，无脊椎动物的这种化学感知能力与脊椎动物的味觉可能并不相同。

不过，在此为了方便比较和描述，我们先不理睬这项定义上的争议，仍然暂时以“侦测食物中化学物质的能力”来定义味觉，而不以“是否拥有真的味蕾”来定义味觉。接下来，我们就以这个较宽松的定义，来看看各种不同生物身上有哪些相似却又迥异的味觉系统。

不同生物的味觉系统

首先登场的，是进化上较早分支出来的栉水母动物、多孔动物、扁盘动物和刺细胞动物。在这些生物身上，可以见到许多化学受器，但或许是因为这些化学受器仍然没有完全分化，也或许是因为研究仍然不足，因此目前很难对这些化学受器进行区分。相较之下，在稍晚才分支出来的两侧对称动物身上，我们就可以明确见到与觅食行为有关的味觉化学受器。

以两侧对称动物中的蜕皮动物（Ecdysozoa）为例，多数的蜕皮动物通常都具有坚硬的表皮（线虫动物和节肢动物都属于蜕皮动物），由于表皮的功能本来就是用来保护生物的，因此神经细胞当然不会错过这个“以邻为壑”的大好机会。在这些生物身上，我们通常可以看到味觉感觉细胞躲在表皮之下，然后使用树突穿透或靠近表皮来接收化学信号。在果蝇身上，这些化学受器不只出现在口器附近，也分布在可能会触及食物的脚和翅膀边缘^{[注33](#)}。

在两侧对称动物中的冠轮动物（Lophotrochozoa）身上，也可以清楚地见到使用味觉化学受器的觅食行为。比方说，医疗水蛭（*Hirudo Medicinalis*）的吸血行为就是通过味觉所触发的。当水蛭位于背唇中的味觉受器接触到血液或血浆中的盐和精氨酸（Arginine）时，进食反应就会启动^{[注34](#)}。专门猎杀蚯蚓的肉食性水蛭（*Haemopis Marmorata*）也是通过类似的机制来追踪蚯蚓的足迹味道^{[注35](#)}。

到了脊椎动物身上，味蕾终于现身。所有脊椎动物的味蕾都有以下几个同样的特点：第一，每个味蕾中都有许多特化的表皮细胞，其中包括了感觉细胞以及支持细胞；第二，味蕾中有些细胞会延伸至味蕾的开口处以利侦测化学物质；第三，味蕾中可以发现颜面神经、舌咽神经或迷走神经的末梢，化学信息就是通过味蕾中的这些神经末梢传入大脑的。

为了处理庞杂的味觉信息，大脑更是进化出专司味觉的脑区：原始脑的后脑。在许多依赖味觉的鱼类脑中，时常可以见到专门用来处理味觉的膨大后脑。例如北美水牛鱼（Buffalofish）的后脑就有一对膨大的“迷走脑叶”（Vagal Lobe），此脑区专门处理由上颌的味觉受器所传入的信息，可以帮助水牛鱼在混浊的河底寻找食物。

同样地，在鲶鱼的后脑中，也可以发现相似的结构。鲶鱼的后脑中除了有类似水牛鱼的“迷走脑叶”之外，还有一对“脸脑叶”（Facial Lobe）负责接收来自颜面神经的信息。奇特的是，鲶鱼的味蕾和颜面神经竟然遍布全身，而不是只局限在口部和脸部而已。这种特化的颜面神经和“脸脑叶”也可以帮助鲶鱼通过颜面神经以味觉来侦测水中的食物和化学物质。

原始脑的后脑最后进化成人类的延髓。人类延髓中的孤束核（Nucleus of the Solitary Tract）接收了来自颜面神经（舌头感觉）、舌咽神经（舌咽感觉）和迷走神经（内脏感觉）的信息，这些信息也会传送至其他的脑区，形成自主神经的调控回路。

人类的味蕾与味觉

在人类的舌头上，布满了成千上万个味蕾，甚至连咽喉上也有，不过我们其实看不到这些味蕾。此时你一定会好奇：那我们伸出舌头时看到的白色突起物是什么呢？事实上，这些突起物叫做舌乳头

（Fungiform Papillae），许许多多更微小的味蕾则是被埋在这些舌乳头中。

通过味蕾，我们可以产生至少五种主要的味觉：酸、甜、苦、咸、鲜。

很多人到现在都还以为，这五种味觉分布在不同的舌头部位。但事实上，这乃是流传已久的错误信息。1901年，哈佛大学的心理学家波林（Edwing G. Boring）翻译了一篇德国论文^{[注36](#)}，错误地描绘了一张舌头上的味觉地图，此论文广为流传之后甚至也写进了教科书，很多人便误以为这五种味道分布在舌头的不同位置。但是目前的研究已经证实这是一个错误的说法，舌头上每一个位置都可以感受到上述的五种味道^{[注37](#)}。

鲜味的由来

在人类的五种主要味觉中，大家也许会对其中较不常听闻的鲜味

（Umami）感到特别好奇。事实上，鲜味的确是很晚才被正式列入味觉的行列。1908年，东京帝国大学的池田菊苗（Kikunae Ikeda）发现海带汤中让人感到可口的关键元素是谷氨酸，而且它的味道不同于酸、甜、苦和咸，因此便取名为“鲜”。他随后成立“味之素”公司，开

始生产谷氨酸钠（Monosodium Glutamate）作为食物的增味剂，这便是我们所熟知的味精。1913年和1957年，池田菊苗的学生小玉新太郎（Shintaro Kodama）以及国中明（Akira Kuninaka）又分别在鲣鱼片和香菇中发现了另外两种可以诱发鲜味的物质：核苷酸IMP和核苷酸GMP。此外国中明还发现，当把核苷酸GMP与谷氨酸混合时，可以产生协同作用而出现更强的鲜味^{注38}，高鲜味精也就因此诞生。不过，鲜味一直到1985年才正式被科学界承认为第五种味觉。那一年，第一届的鲜味国际会议在美国夏威夷召开，许多研究以严谨的心理物理学方式证实了鲜味的确不同于其他四种味觉^{注39}，鲜味也才终于被列入味觉的行列。

除了上述五种主要味觉外，很多人以为由许多食物所产生的辣、凉、麻等感觉也是味觉，但是其实这些感觉并不是味蕾所产生，而是舌头表面的其他感觉细胞所产生。比方说，辣椒中的辣椒素

（Capsaicin）就不是刺激味蕾，而是直接刺激与痛觉和温度感觉有关的神经纤维，而由于身体其他部位例如鼻腔、眼睛表面等，也有这些与痛觉和温度感觉有关的神经，因此把辣椒涂在这些部位也会感到辣。另外薄荷、薄荷醇和樟脑等物质则会刺激和冷觉有关的神经。至于四川花椒产生的麻感，则是因为其中的山椒素（Sanshool）会刺激触觉受器以及痛觉神经^{注40}，其产生的感觉与五十赫兹振动频率的物体放在舌头上的感觉非常接近^{注41}。

仍在持续进化的味觉

由于在进化的过程中，生物的栖息地和觅食行为不断地改变，因此味觉的种类也会随之改变。比方说，鱼类等生长在海水里的脊椎动物并

没有很强的钠离子侦测能力（咸味）[注42](#)，因为在海水中钠离子根本不虞匮乏。但是当脊椎动物脱离海水进军陆地之后，钠离子就成了主要欠缺的养分而必须从食物中来补足[注43](#)。也因此，陆生脊椎动物便进化出某些机制来增强钠离子的侦测，例如通过激素来改变味蕾中钠离子侦测器的敏锐度[注44 注45](#)。

类似的味觉演变也曾出现在各种陆生动物身上。例如纯肉食的猫科动物就没有品尝甜味的能力。猫科动物丧失甜味觉，可能是因为纯肉饮食习性导致它们不需要摄取糖分，因此即使甜味受器出现基因变异也不会对其造成影响（或者也有可能是先因为基因变异导致甜味觉丧失，然后才让猫科动物进化成纯肉食动物）[注46](#)。

超级味觉者

在人类身上似乎也可以看到正在改变中的味觉。比方说有些人似乎就是“超级味觉者”（Supertaster）。1931年，美国杜邦化工公司的化学家福克斯（Arthur L. Fox）发现，有些人对于某些物质会感觉到苦味，但有些人却毫无感觉。福克斯的这项发现，其实完全是一个无心插柳的意外。有一天，他在装放一种叫作苯硫脲（Phenylthiocarbamide）的化学物质时不小心撒出了一些，结果他的同事抱怨怎么好像尝到某种苦味，但是福克斯自己却一点感觉都没有[注47](#)。在同一年在美国科学推广协会年会上，福克斯和当时知名的遗传学家艾伯特·斯利（Albert F. Blakeslee）测试了超过2500名受试者对苯硫脲的感受，结果发现有65.5%的人会有苦觉，但有28%的人则没有任何感觉[注48 注49](#)。

后来的研究发现，除了苯硫脲之外，丙基硫氧嘧啶（Propylthiouracil）也会让这些超级味觉者感受到苦味。原本大家都以为这些超级味觉者的敏锐度是来自于他们舌头上较多的舌乳头，但是

最近的研究发现，他们对苦味的敏锐度其实是来自于基因的变异。美国丹佛自然科学博物馆的科学家加诺（Nicole L. Garneau）对394位受试者进行了基因和味觉检测，结果发现苦味的敏锐度和舌乳头的密度无关^{注50}，苦味敏锐度其实是部分取决于TAS2R38基因的形态^{注51}。

那为什么人类会在苦味的基因形态上有变异呢？一个可能的原因就是，对于苦味有较强的敏锐度时，或许有助于避开可能有毒的食物。不过对苦味敏感，也有可能反而会造成小孩的挑食，例如花椰菜中类似苯硫脲的硫脲（Thiourea），可能就是某些超级味觉小孩不喜欢吃它们的原因。

化学侦测能力之三：嗅觉

另一种有意识的古老化学感知能力，就是嗅觉。大脑的这项能力也对生存繁衍极为重要。对人类来说，嗅觉和味觉的差异很明显。比方说，两者的媒介方式就完全不同：人类的嗅觉主要是用来侦测空气中的化学分子，而味觉则是用来侦测食物或溶解在水中的化学分子。不过对于进化早期的水中生物来说，嗅觉和味觉受器接收的都是水中的化学分子，因此若以媒介方式来区分的话，这两种感觉在当时并没有非常明显的本质差异。不过若是以功能来区分的话，相较于主要用来觅食与判断食物的味觉，嗅觉的功能似乎比较多元，例如侦测环境变化、导航，以及感知周遭是否有同伴等，都可以通过嗅觉来完成。

早期的脊索动物如文昌鱼，尚没有类似人类鼻子这样的嗅觉“器官”，它们的嗅觉是直接通过身体上散布的嗅觉受器来侦测溶解在水中的气味分子。虽然文昌鱼早在七亿年前就已经从进化树上分支出去了，可以说是人类非常非常遥远的远亲，但是由于嗅觉一直在生存进

化的过程中扮演着基本且重要的角色，因此即使是在七亿年后，我们也仍可以在它们和人类身上找到相同的嗅觉受器基因[注52](#)。

在鱼类以降的脊椎动物身上，我们就可以见到明显的嗅觉“器官”。例如鱼的头部前端有两个小的鼻孔。鱼的鼻孔是纯粹的嗅觉器官，不具呼吸功能。在两栖类身上，嗅觉基因更是出现了重大变化。除了原本可以侦测水溶性气味分子的嗅觉受器基因，还出现了可以侦测挥发性气味分子的嗅觉受器基因。不过，这些可以侦测挥发性气味分子的嗅觉受器和人类的嗅觉受器一样，虽然说是可以侦测“挥发性气味分子”，但气味分子还是必须要先溶解在鼻腔内的液体中，然后才能和嗅觉受器结合。

你知道自己有几套嗅觉系统吗？

很多人都不知道，如果仔细分析嗅觉系统的结构和功能的话，其实可以发现我们的嗅觉系统数量并不止一套，也不是两套，而是有三套！这三套嗅觉系统分别是主要嗅觉系统（Main Olfactory System）、副嗅觉系统（Vomeronasal / Accessory Olfactory System）以及终末神经（Terminal Nerve）。

第一套嗅觉系统：主要嗅觉系统

所有的脊椎动物都拥有“主要嗅觉系统”。这套嗅觉系统的运作方式最为大家所熟知，就是通过鼻腔中特化上皮组织内的嗅觉受器来侦测气味分子，再把信息传入脑部前方的一对嗅球。

通过嗅觉来分析环境中化学物质的浓度，有时还能帮助判断某些事物的距离与出现的时间点（离自己越远，或出现的时间点越久远，侦测到的物质浓度越低），甚至也能用来定位与导航^{注53}。由此可知，嗅觉越发达，进化竞争力当然也就越强大。也由于嗅觉极度重要，它对神经索与大脑的初期进化必定造成了很大的影响。在现今很多生物中，我们都可以在脑部前方看到一对嗅球，那里就是大脑进化出来专门处理嗅觉信息的第一站。

事实上，早期神经索前方膨大形成前脑的主要原因，就是为了要处理嗅觉。进化初期，嗅觉的角色极为重要，在七鳃鳗（Seam Lampreys，又名八目鳗）和盲鳗（Hagfish）等古老的无颌类脊椎鱼脑中，我们可以看到脑部前端几乎都有一半以上的区域和嗅球相连，直到进化较后期，其他非嗅觉的信息才开始“侵入”并开始使用这些脑区。

嗅觉信息进入嗅球后的下一站，叫做梨状皮层（Piriform Cortex）。在小型哺乳类的脑中，这个皮层从腹面看来，就像是一个梨子的形状，故得此名。梨状皮层位于大脑的中央内侧，是属于较原始、进化早期就已经出现的脑部结构。梨状皮层旁边就是与记忆有关的海马回，以及与情绪有关的杏仁核。这也是为什么当我们闻到某些味道时，很容易就会勾起特定的情绪与记忆的原因。在哺乳类动物身上，嗅球中的嗅觉信息甚至会直接传入杏仁核，进而影响情绪、社交与求偶行为。

如同其他感官知觉一样，进化的力量不断在对它们进行塑造。在不少鱼类、狗、仓鼠和老鼠等依赖嗅觉寻找食物的生物身上，嗅球占

大脑的比率比我们人类高出许多。例如狗的嗅球就占了其大脑的0.31%，而人类的嗅球只占了大脑的0.01%[注54](#)。此外，由于嗅觉十分重要，嗅球中的信息也在进化的过程中开始逐渐传送到其他脑区，例如运动神经系统和负责内分泌的下视丘，如此才能有效通过嗅觉来直接影响觅食、求偶、逃生、社交、育儿等行为。在大脑较复杂的生物身上如人类，有些嗅觉信息也会先传入视丘，之后再回传到新皮质中，以进行更复杂的分析，帮助生物进行预测和计划等行为。

第二套嗅觉系统：副嗅觉系统

在脊椎动物中的许多四足动物身上，我们也可以见到第二套嗅觉系统：“副嗅觉系统”。这套嗅觉系统不同于“主要嗅觉系统”，它会通过特化的犁鼻器（Jacobson's / Vomeronasal organ）来侦测气味分子，然后把信息传入脑中的腹嗅球。

如果大家有养猫，应该就会发现，猫咪有时候会用鼻子到处闻来闻去，闻到如痴如醉时，嘴巴还会张开。我第一次养猫并看见猫咪做出这个举动时，着实吓了一跳，当时还以为它是下巴脱臼了。事实上，猫咪的这个行为就是在使用它的副嗅觉系统侦测气味。这个行为的正式名称叫作“裂唇嗅反应”（Flehmen Response），通过微微张开嘴巴，就可以利用上颚与鼻腔之间的犁鼻器来侦测气味分子。犁鼻器收集到的气味信息会传入副嗅球，然后直接传入杏仁核。因此下次再看到这一幕，不要太紧张，猫咪只是发现了特殊的气味，想要好好闻一闻究竟是什么味道而已。

副嗅觉系统的功能？

但脊椎动物都已经有一套“主要嗅觉系统”了，为什么还需要第二套“副嗅觉系统”？难道说这两套系统的功能有所不同？

目前的主流理论认为，这套“副嗅觉系统”的功能就是专门用来侦测费洛蒙（Pheromone）[注55](#)。费洛蒙是一种特殊的气味分子，它与一般气味分子不同的地方在于：费洛蒙是由生物所释放出来的一种气味分子，它会影响同一物种中其他个体的各种社会行为，例如警示行为、食物追踪定位行为，以及性行为等[注56](#)。

费洛蒙的出现，有着非常重要的进化意义，因为它象征着生物已经可以把原本被动的嗅觉系统转变成主动的沟通工具。或许是因为费洛蒙有着独特的沟通作用，才导致脊椎动物进化出这第二套的“副嗅觉系统”。

不过最近也有许多新证据在挑战这个主流理论[注57](#)。基本上，如果想要证明“副嗅觉系统就是费洛蒙侦测系统”这个理论，我们就得证明：（一）副嗅觉系统只能侦测费洛蒙；（二）费洛蒙只能被副嗅觉系统侦测到。但是许多证据都显示不然：“副嗅觉系统”侦测的对象并不仅限于费洛蒙，许多普通的气味分子也可以被副嗅觉系统侦测到；同时，费洛蒙也可以被主要嗅觉系统侦测到。

以爬虫类为例，许多关于蛇的行为研究都发现，蛇的副嗅觉系统和觅食时的一般气味（非费洛蒙）侦测行为息息相关[注58](#)。当蛇吐信时，气味分子会通过舌头带进犁鼻器中[注59](#)，而蛇在捕食猎物时频繁地吐信，也显示出它们可能正在使用犁鼻器侦测猎物的气味[注60](#)。当

蛇^{[注61](#)}^{[注62](#)}、蜥蜴^{[注63](#)}、两栖类的蝾螈^{[注64](#)}或有袋类的北美负鼠^{[注65](#)}的犁鼻器被破坏，或者副嗅觉神经被切断后，它们追踪猎物的能力也会大打折扣。

在哺乳类身上，同样也有证据显示副嗅觉系统能够侦测一般的气味分子。哈佛大学医学院的神经科学家巴克^{[注66](#)}与同事们发现，小鼠的副嗅觉系统中的神经细胞至少对十八种非费洛蒙的气味分子有反应^{[注67](#)}。在另一项实验中，华盛顿大学的分子生物学家史多尔摩（Daniel R. Storm）使用基因剔除的方式移除了小鼠的第三型环化酶（Type-3 Adenylyl Cyclase），这种酶是气味分子信息传递链中的一个关键要素，它只会出现在正常小鼠的主要嗅觉系统中，而不存在于副嗅觉系统中。因此，移除了小鼠的第三型环化酶，就等于是破坏了主要嗅觉系统，但同时保留了副嗅觉系统的完整性。结果发现，只剩下副嗅觉系统的小鼠依然可以侦测到某些挥发性的气味分子^{[注68](#)}。

由以上的证据，我们可以知道副嗅觉系统侦测的对象除了费洛蒙，还包括一般的气味分子。再加上其他证据也显示费洛蒙可以被“主要嗅觉系统”侦测到，因此“副嗅觉系统就是费洛蒙侦测系统”这样的说法，目前似乎已是备受质疑。

如果“副嗅觉系统”的独特功能并不是用来侦测费洛蒙，那么这第二套嗅觉系统到底独特在哪儿呢？有一个很有潜力的假说认为，副嗅觉系统可能可以通过气味分子来启动某些本能行为，然后再通过经验和学习逐渐把这个启动的过程移交给主要嗅觉系统。这个假说的证据来自于几项以小鼠、仓鼠以及田鼠的实验^{[注69](#)}^{[注70](#)}^{[注71](#)}。研究人员发现，如果没有性经验的雄鼠的副嗅觉系统受到破坏，那它们在闻到性

激素后应该要产生的本能行为，例如激素浓度上升、求偶鸣叫，以及交配行为等就不会出现；但是如果副嗅觉系统受到破坏的是已经有过性经验的雄鼠，那么这些行为就不会受到影响。因此推测，副嗅觉系统的功能可能是以气味来诱发某些本能行为，然后再通过经验把这些行为的诱发机制移交给主要嗅觉系统负责。

另外还有一个假说认为，主要嗅觉系统侦测的是小分子的易挥发气味分子，副嗅觉系统侦测的则是较不易挥发的大分子气味分子（大部分的费洛蒙都是大分子气味分子）[注72](#) [注73](#)。这个假说看似相当合理，只可惜目前仍缺乏足够的证据。

鲜为人知的第三套嗅觉系统：终末神经

第三套嗅觉系统非常特别，而更令人惊讶的是，几乎没有人知道它的存在。不只是一般人对它毫无所知，甚至连很多医生或脑科学家都没有听过的这样一套系统。这套系统叫作“终末神经”。

为什么第三套嗅觉系统会被叫作“终末神经”呢？其实这个名字，正透露出这个系统有多么不为人所知。

有学过生物学的人应该都背过十二对脑神经的口诀：一嗅二视三动眼，滑车三叉五外旋，颜面八听九舌咽，迷走十一副舌下。

解剖人脑时，如果把已经从头颅取出的脑面对着我们，然后朝上翻转九十度，我们就可以看到由上而下依序排列的十二对脑神经。其中最上方的第一对脑神经，就是嗅神经，最下面的最后一对则是舌下神经。由于所有的人类感官知觉几乎都被这十二对脑神经给囊括解释

了，所以数百年来，学者们也都自以为这十二对脑神经就是全部的脑神经。

没想到，到了十九世纪末，人类引以为傲的脑神经知识体系却让一只鲨鱼无意间撞出了一个大破洞，我们对大脑的无知也终于原形毕露。

1878年，德国大学的生理与解剖学家佛里奇（Gustav Fritsch）检视了鲨鱼的大脑，结果发现在十二对脑神经的前方，竟然还有另一对脑神经^{[注74](#)}。这个发现让解剖学家们伤透脑筋，因为按照位置来说，这一对新发现的脑神经应该要叫作第一对脑神经才对，然后嗅神经应该要改称为第二对脑神经，而且后面每一对脑神经编号都应该往后顺移，但是如果真的把十二对神经的编号全部改变，那数百年来文献中的使用名称就会和新的名称完全不一致而导致全面混乱。由于全面改动的代价实在是太大了，而且解剖学家也不确定人类究竟有没有这一对神经，所以命名和改名的事也就一直没有定论。

只是这一对脑神经也在1905年时于人类胚胎中发现^{[注75](#)}（稍后在1914年也于成人脑中发现^{[注76](#)}）。由于人类脑中也发现了这对脑神经，学界对命名的问题终于避无可避，同一年，生物学家洛西（William A. Lacy）才正式把它叫作“第零对脑神经”或是“终末神经”^{[注77](#)}。由于罗马字母中没有零的符号，这对神经有时也被称为“第N对脑神经”（Cranial Nerve N）^{[注78](#)}。但是不知为何，至今为止许多教科书中仍然看不到这对脑神经的踪影。

终末神经（第零对脑神经）的功能

这套默默无闻的嗅觉系统，到底扮演着什么角色呢？目前有些许证据显示，这一套系统可能才是真正与性行为有关的激素侦测系统。比方说，从解剖学的结构来看，终末神经的末梢也在鼻腔，但是其接收到的信息并没有传到嗅球，而是连接到大脑里面与性行为密切相关的“中枢核”（Septal Nuclei）。行为神经科学的研究也显示，当雄金鱼的终末神经被刺激时，就会立刻释放精子^{[注79](#)}；而当终末神经被破坏时，雄仓鼠的交配行为则会消失^{[注80](#)}。

美国国家卫生院的神经生物学家菲斯（Douglas Fields）还发现，终末神经除了侦测激素，甚至可能还有释放激素的功能。他观察到终末神经的轴突中有许多激素，这些激素会在神经末梢处释放出来，并进入血液之中以调节生殖行为^{[注81](#)}。

此外菲斯还有另一项发现，也大大凸显出终末神经的重要性。他在解剖鲸鱼的大脑时发现，鲸鱼竟然仍保有终末神经。鲸鱼在进化的过程中因为重新回到海中，它们的鼻孔，也就是喷气孔，为了方便呼吸已经移至头部的上侧后方，而它们也因为长期生活在水中，不常接触到气味分子，所以主要嗅觉系统和副嗅觉系统都已经丧失。有趣的是，它们却仍然保有终末神经。这项发现可能显示出终末神经有着极为重要的生存繁衍功能，因为鲸鱼在进化的过程牺牲了前两套嗅觉系统，但是却没有放弃这第三套嗅觉系统，其重要性可想而知。至于终末神经的重要功能究竟是不是通过侦测与释放激素来调节性行为，未来的研究很快就会为我们揭晓。

机械感知

在通过化学侦测能力一次解决了觅食、逃命与求偶这三项问题之后，神经系统立刻又面临了更艰难的一道关卡。虽然化学侦测能力可以让神经系统知道附近哪里有食物、周遭是否有掠食者，以及是否存在可能的异性配偶，但是神经系统能不能更快速地侦测到猎物、掠食者与配偶，还有能否更有效率地驱动身体去快速抓到猎物、逃离掠食者，以及趋近配偶，那就另当别论了。换句话说，侦测到目标其实只是基本要求，能不能快速地侦测到目标，以及侦测到目标之后能不能快速地趋近或逃离目标，才是能否在进化中脱颖而出的关键。

这一道进化关卡，又是折煞了无数的生命。直到一种能够增进身体运动功能，并同时能够侦测远端信息的能力出现之后，才终于突破难关。这种侦测能力，就是“机械感知能力”。

机械感知，是通过受器来侦测机械式的能量变化，例如身体中的本体感觉系统可以侦测身体的位置，皮肤上的触觉系统可以侦测接触到的压力变化，内耳前庭的平衡系统可以侦测重力与身体的移动方式。这些机械感知能力多半与身体的知觉与运动协调有关，有利于神经系统更有效率地感知并调节身体的运动。

多数的机械感知能力中，仍然属于近距离感知能力，因为各种机械式的变化大都必须要与身体上的受器近距离直接接触才行。但是其中有一种机械感知能力却因为能“感知到远方事物”而与众不同，这项能力可以侦测空气中的振动能量，并为生物带来极大的生存繁衍优势，此能力就是“听觉”。

听觉

在原始的生存环境中，生物与环境之间的互动，大多是经由肉体直接触碰或是化学物质传递的。在这种近距离接触的互动中，触觉、嗅觉和味觉就足以应付绝大多数的情境。虽然嗅觉和味觉也可以侦测到较远一点的事物以及稍早之前遗留下的味道，但是这两种方式主要还是在应付周遭的当下变化，而无法快速针对远方或未来的情境提前做出反应，如果想要快速对远距离信息做出判断和反应，上述这些感官知觉就会出现黔驴技穷的局面。

面对着无法取得远距离信息的困境，神经系统也逐渐进化出听觉以及稍后会介绍的视觉这两种“远距离感知能力”，以弥补其他感官知觉的不足。

早期的听觉功能

在进化早期，听觉信息主要是通过毛细胞（Hair Cells）来侦测周遭物质的波动，再把信息传入后脑。此时的听觉信息，主要是用来帮助生物体找出外在掠食者、猎物或其他物体的位置。这种毛细胞后来在两栖类、爬虫类与鸟类身上进化成基底乳头（Basilar Papilla），在人类身上则进化成耳蜗中的柯蒂氏体（Corti）。

早期的听觉信息，主要是用来帮助生物快速逃离危险。在现今的各种生物身上，我们都还可以看到由听觉所诱发的各种反射式逃跑行为。例如有些蛾类在飞行中听到蝙蝠的叫声时，会突然向下坠落以躲避蝙蝠的捕食。有些鱼类和蝌蚪，也会在侦测到水中声波振动时迅速

逃开。这些由声音所启动的逃生行为，主要都是通过后脑以及脊索的反射式反应来完成的。

但是，这种由听觉所诱发的反射式反应，显然过于僵化。如果掠食者知道猎物每次听到声音后都只会向下急坠，久而久之，掠食者就会直接往下方进行追击而成功捕获猎物。因此，只靠听觉诱发反射式的反应显然太过死板。

面对这样的生存压力，听觉生物不得不把配备升级，于是乎，听觉信息也开始传入中脑、视丘和大脑皮质，除了通过听觉快速启动逃生行为之外，生物也逐渐发展出利用声音来“听音辨位”以及“分辨声源物”的能力。

作为可能被猎食的对象，听音辨位和分辨声源物是两项非常重要的求生能力。如果可以正确地辨别声音的方位，就可以顺利地往反方向逃离，这样才不会因为盲目逃窜而不小心把自己送入虎口。同样的，正确地分辨声源物，也可以帮助生物分辨声音的来源到底是否真的具有威胁性，如此一来，才不会稍有风声鸟鸣就以为是大敌来袭，也才不至于浪费能量去逃避根本没有危险的声音。

掠食者也同样可以受益于听音辨位和分辨声源物，如果可以通过分析方位和声源物来辨识猎物，就可以更准确地判断猎物的方向，并且事先评估发出声音之猎物值不值得花力气去捕捉。

如何听音辨位？

在描述头颅周围的三度空间位置时，主要涉及了三个不同的轴，第一个是地平经度（Azimuth），第二个是垂直高度（Elevation），第三个是距离（Distance）。地平经度可以用来描述和头部位于同一个水平面上的各种不同方位角。比方说如果我们的头颅面对正北方，那正前方的方位角就是零度，而右手边的正东方就是九十度。垂直高度是用来描述不同高度的水平面。距离则是用来描述在同一个水平面上声源至头颅中央的物理长度。

人类的大脑在辨别声源的方位时，会使用不同的计算方式来推测不同轴上的声源位置。

比方说在计算声源的地平经度时，大脑主要会分析“双耳时间差”以及“双耳强度差”。之所以会有“双耳时间差”以及“双耳强度差”，是因为双耳在空间中的位置约有17厘米的差距，此差异会导致不同地平经度上的声音传到双耳时出现短暂的“时间差”，较靠近声源的耳朵会先接收到声音，而且由于双耳中间有着一个会吸收声波的头颅，因此不同地平经度上的声音传到双耳时也会出现“强度差”，即较靠近声源的耳朵会接收到比较强的声音。大脑在接收到“双耳时间差”以及“双耳强度差”后，就可以据此来反推出声源的位置。

在人类身上，“双耳时间差”以及“双耳强度差”只能用来判断声源的地平经度，但不能用来判断声源的垂直高度，因为声源的垂直高度变化并不会产生明显的“双耳时间差”以及“双耳强度差”。因此，如果想要判断音源的垂直高度，就得依靠不同的计算方法。

那么人类是怎么计算音源的垂直高度呢？人类判断声源垂直高度的方法，其实是通过一个大家意想不到的特殊设计来完成。大家知道

自己的耳朵上为什么会有奇形怪状的皱褶吗？我们通常都会说那是因为可以方便收集声音。但是事实上，耳廓上奇怪皱褶的主要功能之一，就是用来判断音源的垂直高度。不同垂直高度的音源，会因为耳廓皱褶的反射而出现不同的变化，大脑就可以借此来判定音源的垂直高度。实验发现，如果我们通过人为的方式改变受试者的耳廓皱褶，他们对音源的垂直高度判断就会出现错误。大家如果有兴趣亲自尝试的话，可以闭上眼睛，并用手扭曲自己的耳廓，然后请朋友在你的头颅上方或下方拍手或弹指，此时你将会发现音源的垂直高度变得很难判断（幸好我们的大脑有很强的认知弹性和学习力，因此只要经过几次试误学习后，我们很快就又能够正确辨别音源的垂直高度）。

虽然人类无法使用“双耳时间差”以及“双耳强度差”来判断音源的垂直高度，但是猫头鹰却可以，因为猫头鹰的两耳高度差异非常的巨大。对猫头鹰来说，判断音源的垂直高度是一项攸关生死的狩猎能力，因此在进化的过程中，它们的双耳在脸上的高低差异已经变得非常明显，这个双耳高低差异，使得不同垂直高度的音源也会产生“双耳时间差”以及“双耳强度差”。例如当猫头鹰的左耳比较低时，下方的音源就会因为比较靠近左耳而比较早到达左耳，而且到达左耳时的音量也会比较强。

关于音源的距离，则是通过声音的大小和声音中含有的高低音频率多寡来判断。比方说，同一个音源距离我们越远时，我们接收到的音量就会越小，而且其中的高频声音也会越少（因为低音频的能量在传递时比较不容易耗损）。

通过这三种简单的听觉定位方式，我们就可建构出一张三维的空间地图。大脑这项强大的认知能力，可以帮助生物快速辨别出远方同类、猎物或掠食者的方位，对于生存繁衍极度重要。

沟通和语言能力

在拥有了基本的听觉感知能力后，听觉生物们很快就面临到一项自我挑战：能否主动使用听觉来进行沟通。如果生物可以主动发出声音让同类听见，那么求偶等沟通信息就会迅速地传递到远方，与嗅觉相比，听觉的信息传递效率可以说是完胜。相反的，如果无法主动发出声音来把信息传递给同类，那么不但不利于求偶，当掠食者出现时，也将会因为无法有效地警告同类而导致全族覆没的下场。

在这样不进则退的进化压力之下，几乎所有拥有听觉的生物都发展出了通过声音来沟通的能力。

比方说节肢动物常使用摩擦鸣声（Stridulation）来彼此沟通，例如蟋蟀可以摩擦翅膀，雄蝉可以摩擦腹部的发音膜，一些甲虫（如独角仙）可以摩擦翅膀和腹部来发声，一些多毛的大蜘蛛也可以通过摩擦脚上的刺毛来发出声音。

在脊椎动物身上，更是可以见到多元的发声沟通方式。比方说，大家可能知道硬骨鱼身上的鱼鳔能用来帮助鱼儿沉浮，而且鱼鳔也很好吃。但是大家可能不晓得，有很多种鱼都可以通过快速收缩鱼鳔来发出声响。还有响尾蛇可以振动尾巴上累积的脱壳来发声，有一些鹤和猫头鹰可以通过快速夹动鸟喙以制造节律（Bill Clacking），而大猩猩则也可以通过击胸来发出巨大声响。

除了以上的特殊发声方式之外，最为人所熟知的应该就是口器发声（Vocalization）。鸟类、蝙蝠、海豹、鲸鱼、猴子等几乎所有的动物，都能够使用口器发声来进行各式各样的沟通，包括求偶、警示、食物定位以及社交学习等。

在使用听觉与口器发声的各种沟通方式中，最令人赞叹的进化极致，应该就是人类的语言能力。人类总共有七千种以上的语言，而更令人震惊的是，只要在适当的时间点让婴儿接触到足够的语言信息，任何一个婴儿都有学会任何一种语言的潜力。语言学家乔姆斯基（Noam Chomsky）认为，这是因为婴儿的大脑天生就内建了一套“普遍语法”（Universal Grammar），根据这套“普遍语法”，婴儿就可以捕捉到或发展出所有人类自然语言中的普遍特质，例如语词内的主词、动词和名词之分。

但是，即使我们承认婴儿的大脑中有普遍语法的存在，但这些普遍语法究竟是怎么帮助婴儿学会语言的呢？我们在第一次听到陌生外语时，听到的感觉就只是一连串字词的无意义声音，婴儿在第一次听到大人说话时，必然也是一样的感觉。究竟婴儿的大脑是如何从这些看似毫无头绪的语音信息中捕捉到规则的呢？

婴儿如何学习语言

最近的研究发现，婴儿大脑的语言学习过程，可能和母语信息中的统计规律息息相关^{[注82](#)}。比方说，婴儿的大脑似乎会根据母语中各种“音素”（Phoneme）出现的频率来决定哪些音素比较重要，并借此决定该投入多少大脑资源来加以学习。

所谓的“音素”，就是人类可以发出和听到的基本语音元素。婴儿在刚出生时，就已经可以分辨全世界现存的将近八百种音素。但是到了大约六个月和九个月大时，婴儿对元音音素及子音因素的区辨能力就会分别开始“窄化”或“专化”。换言之，婴儿会对自己母语中常听见的音素变得更敏锐，但是对其他不曾听过的语言中的音素就会变得较不敏锐。

而这其中的关键要素，就在于这些音素的出现次数，当某个音素出现的次数越频繁，大脑就越有机会学习和分析该音素，而之后对于该音素的区辨力也就会越强。

同样的，婴儿可能也是通过类似的“统计规律”方法来辨识出一连串语音中每个字词的分隔点。如果大家有机会听到陌生外语，一定会发现一个现象，就是除了完全听不懂意思之外，我们甚至连一连串语音中每个字词的分隔点都抓不到。那为什么在母语中的婴儿，久而久之就会知道每个字词的分隔点在哪呢？

目前的研究显示，婴儿可能就是根据每个音素的“相连概率”来作为判断的标准。

在二十世纪九十年代中期，威斯康星大学麦迪逊分校的语言心理学家萨弗瑞（Jenny Saffran）的团队发现，八个月大婴儿可以通过音节相连的概率来学会类似语言的信息。以“happy baby”这一串语音为例，“hap”这个音节和“py”这个音节很容易在各种说话内容中被连续听到，例如在“happy girl”或“happy dog”这两串语音中也会听到“hap”和“py”这两个音节相连。但相较之下，“hap”和“py”和“ba”这三

个音节被连续听到的概率就小很多。久而久之，大脑就会把“hap”和“py”这两个连续语音组合成一个字词：“happy”，而不会把“hap”、“py”和“ba”三个连续语音组合成“happyba”。

在实验中，萨弗瑞让宝宝聆听一连串由计算机合成的无意义语词，这些语词由音节构成，其中有些音节会比较常相连出现。结果发现，宝宝会特别注意到这些虚构语词中时常相连出现的音节，而这种能力就是帮助他们找出可能字词的关键^{注83}。

很可惜的是，这段对音素和语言统计规律特别敏感的时期只存在于幼儿大脑中，当我们成年之后再聆听新语言时，就不会再有如此的敏锐度。这也就是为什么长大后才学习第二语言并不容易的原因。

语言的相关脑区

虽然我们目前仍不完全清楚学习语言的认知过程与大脑机制，但是科学家对于语言的相关脑区已经有了初步的理解。

1861年，法国医生布洛卡（Pierre Paul Broca）接触到了一位“无法说话”但却“可以正常理解他人话语”的病人。这位病人名叫勒伯尼（Leborgne），由于他只会发出“唐”（tan）的声音，因此有了“小唐”这样的绰号。小唐过世之后，布洛卡解剖了他的大脑，结果发现他的左脑前额叶下方的运动区域附近受损^{注84}。后来布洛卡又解剖了十二位相同症状的病人，也都发现类似的结果。后人因此把这种症状称为“表达型失语症”（expressive aphasia），而这个脑区也因此被后人称为“布洛卡语言区”^{注85}。

1974年，德国医生维内基（Carl Wernicke）研究了另外一些“可以顺利说话”但却“无法听懂他人话语”的病人，结果发现他们的左脑颞叶上回的听觉区域附近受损。这种病症后来被称为“接收型失语症”（Receptive Aphasia），而这个脑区后来则被称为“维内基语言区”。

近年来的功能性磁共振造影技术，也更进一步地找出语言的精确相关脑区。比方说，笔者先前在麻省理工学院的同事费多伦科（Evelina Fedorenko）就发现，布洛卡语言区其实可以再被细分成两个不同的子区域，其中一个子区域和语言有关，另一个子区域则和数学与工作记忆有关^{[注86](#)}。而我们一起合作发表的另一篇论文还发现，和语言有关的脑区并不是只有左脑中的布洛卡区和维内基区，而是还包括了两侧大脑至少十三个区域^{[注87](#)}。

总而言之，虽然目前仍不完全清楚语言的细部认知过程和确切大脑运作机制，但是愈来愈多的研究已经逐渐开始找出头绪，语言能力秘密大白之日，我们指日可待。

光感知能力

在能够快速侦测、并且有效率地逃离掠食者和趋近猎物或异性之后，神经系统并没有因此而偷得半日之闲。相反的，当大家都成了个中好手之后，竞争反而越来越激烈。生物体之间的竞争，就好像从小学生运动会的玩闹比赛，逐渐转变成奥运场上的顶尖对决。

此时的应对之道，就是要发展出更巧妙的信息侦测方式，来更有效地侦测远方事物，甚至是预测未来的事物。于是乎，神经系统便开始“看”上了光线这项信息。

除了听觉这项远距感知能力之外，原始生物的另一项远距感知能力，就是感光。毕竟，生存环境中最重要的信息之一，就是光线。如果能够好好利用光线，那么不仅可以侦测到远方的事物，更可以提前对未来的事件做出准备，甚至可以利用光线来制造身体所需的养分。

换句话说，一旦掌握了光线，生物对于空间、时间和能量上的操控就更前进了一步。

以空间为例，一旦可以透过光线来看事物，生物所能搜集的信息范围，就从原本身体可触及的狭小范围，瞬间扩张到几乎无限远的地方。试想看看，如果我们没有视觉和听觉，那我们所能触及的范围，就只剩下伸手可及的事物和周遭的气味。但如果拥有视觉，即使事件发生在宇宙的另一端，我们都有机会可以看见。

透过感光来判断时间，其重要性也不言而喻。因为对地球影响最大的自然因素之一，就是太阳。由于日照以及地球的自转，地球上出现了日夜变化。这个现象，使得几乎所有地球上的生物，都发展出生理时钟，也就是针对日夜光照变化做出调节与反应的能力。

至于能量的撷取，大家应该都很熟悉。植物的光合作用就是最好的例子。只要有光线提供能量，植物中的叶绿体就可以把二氧化碳和水转化成糖类。

以下就让我们一起来看看，生物如何利用光的信息来掌握时间与空间。

感光能力之一：有效率地影响运动方向

在残酷的进化压力之下，各种生物机制都非常讲求效率。“有没有办法达到高效率”的这道关卡，一直在限制或形塑着神经系统的发展。而当神经系统开始使用光线这项信息时，当然也离不开追求效率的这项原则。

想要利用光线，就必定要先有感光的能力。最早拥有感光能力的生物，应该是类似眼虫（Euglena）的单细胞原生动物。眼虫是一种非常特殊的生物，它拥有叶绿素可以行光合作用，但同时它也具有鞭毛可以运动。鞭毛基部还有一个眼点，可以用来感光。

为什么眼点会出现在鞭毛基部，而不是其他地方呢？这就涉及感光之后所获得的信息是否能够有效率地影响运动方向。很显然的，距离鞭毛越近，就越能快速有效地根据光线的变化来改变运动方向。

这项“效率法则”，也在进化过程中无往不利。在人类脑中观察到的视神经交叉现象，也是遵循光线——运动之效率法则的结果。

视神经交叉

在人类身上，左侧视野的信息主要传送到右脑，右侧视野的信息则主要传送到左脑。大家看到这个现象，应该都会感到好奇：为什么左侧视野的信息不传入较近的左脑，而要舍近求远地传入右脑呢？原因就

在于，在进化早期，视神经交叉才有助于启动对侧的肌肉收缩，帮助生物逃离出现变化的光源。

此话怎讲呢？让我们先一起来检视一下原始感光能力的用途。感光能力一开始并不足以形成影像。最初的感光能力，只能用来侦测光源的方位和移动的物体。例如当某个方向的光度突然减弱时，可能就表示该方位有会移动的物体（掠食者或者猎物）遮住了光线。这种原始的感光能力，提供了一种简单的侦测和警报功能。这项能力看似简单，却是攸关生死！因为如果不能够快速地利用这些视觉信息来逃生，那就必定会被淘汰。

但要如何才能让这些视觉信息快速地启动逃生相关的肌肉群呢？最简单的一种做法，就是把视觉信息送过身体中线，如此才能迅速地直接地引发对侧的肌肉收缩，让生物可以在侦测到光线变化的瞬间就往反方向逃生。

在进化早期，感光细胞接收到的信息应该是同时传送到前脑与中脑的两侧。但是那些感光细胞与对侧神经细胞联结较强的生物，很快就展现出进化的优势，因为它们的感光细胞一侦测到某侧有光线变化，就会传送至另一侧的神经细胞，并导致该侧的肌肉收缩。例如右侧有光线变化，左侧神经细胞就会被激发并导致左侧肌肉收缩，左侧肌肉一收缩，头部就会往左侧转动，即可逃离右侧的危险事物。同理，体感觉细胞接收到的信息主要也会传到对侧，因为这也有利于更快速地逃生。

在进化的过程中，由于上述的对侧联结拥有较多的生存优势，因此神经系统甚至愿意付出较多的资源，把感光细胞和体感觉细胞接收

到的信息大老远地联结到身体的另一侧，视神经交叉和体感觉神经交叉的现象便应运而生。

到了进化后期，由于右侧的视野和体感信息都传向左脑，而左侧的视野和体感信息都传向右脑，大脑也就顺势进化出由左脑控制右边身体肌肉、右脑控制左边身体肌肉的现象。

以上就是透过感光能力来影响运动的进化简史。同一时间，透过感光能力来对时间进行预测的能力也没有闲着。透过光线运作生物时钟正在如火如荼地快速进化中。

感光能力之二：生物钟

在我们生存的地球上，光线可以说是最重要的一种自然环境信息。地球的自转以及其绕着太阳公转，形成了日夜与四季的规律变化。而生活在地球上的所有生物，也都因此面临着一个新的挑战：能不能把握光线的规律变化以为自己所用。

如果可以顺利掌握光线的规律变化，那么生物就可以适时地做出相对应的周期性生理变化。例如喜欢依靠视觉在白天猎食的生物，就可以在晚上进入休息状态，然后在白天太阳出来后再全力猎食。相反的，如果无法成功掌握光线的规律变化，可能就会导致事倍功半而惨遭淘汰。

也因此，在进化早期，感光能力除了可以用来驱动肌肉收缩以逃避危险，另一个重要的功能，就是根据日夜变化来调节生理机能。这就是所谓的“生物钟”。

还记得上一章最后提到的文昌鱼吗？文昌鱼是一种简单原始的脊索动物，其结构可能和最早期的脊索动物十分类似。在它身上，其实就已经可以看到眼睛以及生物钟的原型。

在文昌鱼的前脑中，可以发现两个感光器。从相对位置上来看，其中一个松果眼（Pineal Eye），另一个则是前眼点，也就是一般脊椎动物双眼的前身。透过这两个感光器，早期的脊索动物就可以有效地利用光线，并发展出生物钟。

最开始的生物时钟，随时处于“上线”的状态。也就是说，生物钟和当下的光线状态同步。对于日行性生物来说，光线明亮时，生理机能就处于活跃状态；没有光线时，就进入休息状态。换言之，透过与外在光线同步的生物时钟来调节生理机能，可以让生物的生理表现更有效率。

但是随时处于“上线”状态，似乎不够灵活。毕竟如果你的计算机一定要有网络才能作业，那离线时，就会变成铁砖头一块。因此生物钟就演变成不必依赖光线也可以“离线作业”：即使一段时间都生活在黑暗之中，生物钟也可以在“离线”的状态下展现出昼夜节律。这种可以进行“离线作业”的生物钟较为灵活，虽然有可能会“失准”，但是失准只是小问题，只要偶尔通过日光“校准”一下就可以恢复准确了！

的确有不少实验都发现，许多生物的生物钟其实已经“内化”成可以离线作业的系统。例如，即使把实验室中的生物长时间饲养在没有日夜光照变化的环境中，它们的生物钟现象也不会完全消失。内化的生理钟有一个好处，就是即使当下缺乏任何环境的信息，也可以帮助

生物对即将出现的日照改变提前做出反应，让生物的适应能力大大提升。

生物钟位于大脑何处？

在脊椎动物身上，光线会通过眼睛的视网膜，把信息传入位于下视丘（Hypothalamus）的视交叉上核（Suprachiasmatic Nucleus）。视交叉上核可以说是生理时钟的调节核心之一，它会利用眼睛传入的光线来校正生理时钟，即使一段时间都生活在没有光线的地方，视交叉上核里的神经元也仍然会展现出日夜的规律变化。视交叉上核会再联结到位于上视丘中的松果体（Pineal Gland），并在此调节褪黑激素的浓度，进而影响睡眠周期的变化。

松果体还有一个特点，就是在进化早期，它似乎可以直接对光线做出反应。这个“松果眼”不但出现在文昌鱼身上，也可以在一些现存的爬虫类身上观察到。例如在某些蛙类和蜥蜴的身上，松果体竟然会直接延伸到头顶，开出第三只眼。生物学上称之为“第三眼”或“顶眼”（Parietal Eye）。

这只眼有水晶体、视网膜，与一般的眼睛十分类似，也具备可以感光的功能。透过“顶眼”，这些生物可以利用光线来调控生理时钟、激素以及进行体热调节。

最近的研究也发现，棱皮海龟之所以能够精准地依照四季变化来迁徙，可能就是因为它们头顶有一小部分的皮肤没有色素，且头壳较薄，这样的生理构造，可能有助于让光线直接照入松果体来帮助它们侦测出四季变化。

笛卡儿的松果体与奇特的第三眼

至于人脑中的松果体，则是一个绿豆般大小的结构，大概位于脑部正中央，长得像松果，故得此名。

说到松果体，就不得不提一下法国的哲学家笛卡儿，也就是说“我思故我在”的那位知名哲学家。笛卡儿是一位“二元论”者，他认为心与脑在本质上是完全不同的，脑是物质的，心是非物质的，也就是说，心灵是一种类似灵魂的东西。

而这两种本质上截然不同的事物，是怎么产生互动的呢？

笛卡儿认为，如果我们观察大脑的结构，其中大部分的结构都是左右对称的成对结构，例如两个眼睛、两个半脑、两个杏仁核等，而大脑中唯一一个不成对的结构，就是“松果体”，因此，心与脑应该就是通过松果体在互动。

换言之，笛卡儿认为大脑可以通过松果体和非物质的心灵互动交流，或者反过来说，心灵可以通过松果体操控大脑。有些神秘主义人士主张，人类的松果体在进化早期，也可以接收光线或其他能量来调节生理机制，虽然现代人类的松果体没有在头顶开出第三只眼，但是人类的松果体仍然可以接收能量。

不过为什么一般人都不得自己有接收到任何能量呢？神秘主义人士认为，那是因为现代人的松果体都钙化了。的确，成人的松果体一般都会钙化（原因不明，有人认为是现代人的饮食和饮水所致）。宗教和神秘主义人士常会说，只要通过某些方式来去除松果体的钙

化，松果体就可以发挥功能以接受各种可能的能量。只不过，此说法目前尚未被科学验证。

感光能力之三：影像分析

进化至此，视觉生物已经拥有了侦测光源并借此改变运动方向的能力。同时它们也可以通过光线来预先调整自己的生理周期。但是就在眼睛的元件日益精细、而且大脑处理信息的能力也越来越强大之后，视觉生物就又立刻被推入了下一个高手环伺的进化竞技场。在这个竞技场中，最关键的一项能力就是“影像分析”。

透过视觉影像分析，生物体可以获得许多重要的信息。例如物体相对于生物体的所在位置，物体的身份及各种特质，例如形状、颜色、大小，以及生物体在地理环境中的定位等。在这个竞技场中，所有的生物都争相发展出精细且快速的影像分析能力，因为一旦稍落后，就会因为抓不到猎物或被掠食者轻松猎杀而陷入万劫不复的死亡深渊。

在这样的压力之下，视觉信息开始经过视丘，然后传入视觉皮质，并继续传送到更高阶的大脑区域进行分析。在大脑中，视觉影像分析最重要的三项功能，就是分辨物体是什么、找出物体的位置以及帮助我们进行空间定位。

首先我们来看看视觉影像分析的第一项重要功能：辨识物体的身份。视觉信息会经由腹侧视觉路径进入颞叶，通过这条路径，大脑可以分析出物体的身份及各种特质，帮助我们辨识出物体是什么。

笔者在麻省理工进行博士后研究时的指导教授坎维希尔（Nancy Kanwisher），就是研究视觉物体辨识的专家。她主张大脑并不是“通用型的处理器”，而是宛如“瑞士刀”，也就是说，大脑的不同区域有功能特化的现象，有如瑞士刀一般，特定脑区会负责处理某些特定的功能。例如视觉、听觉、嗅觉、味觉和触觉等，每种感觉都有特定的脑区。而且就算是在视觉之内，各种不同的视觉信息也会分区处理。以视觉物体辨识来说，有几种在进化上特别重要的物体，都可以在脑中找到专门负责处理这些物体信息的脑区。

她使用过各种方法试图证实这个理论。1995年左右，功能性磁共振造影（fMRI）初出世面，脑科学家开始采用这个技术来探索人脑的功能，坎维希尔抓住了这个机会，一举成为脑造影认知科学研究领域的知名人物。她的科学研究生涯，就是不断地通过脑造影发现各种特化的脑区。目前为止，她发现的重要脑区包括：梭状回脸孔区（负责处理人脸）、海马旁回景象区（负责处理影像）、纹外身体区（负责处理身体形象），以及心灵理论区（负责思考别人在想什么）等。

在这些脑区中特别为人所知的，就是梭状回脸孔区。顾名思义，梭状回脸孔区位于颞叶的梭状回。脑造影结果显示，当看到人脸时这个脑区的反应特别大。但由于脑造影只能显示相关性，因此两者之间的因果关系一直悬而未决（无法确定此区域真的是负责处理人脸的区域，或者其实可能是别的脑区处理完人脸后，此脑区才变得活跃）。2012年，她之前的博士后学生格雷布耶尔（Kalanit Grill-Spector）通过电击刺激病人的梭状回脸孔区，结果发现病人所见到的人脸扭曲变形，才终于确认了此脑区与脸孔辨识之间的因果关系。[注88](#)。

脑科学家坎维希尔

说起坎维希尔，认知神经科学界中应该无人不晓。我第一次见到她，是在美国佛罗里达州的一艘小渡轮上。那时大约是2005年，笔者还是达特茅斯（Dartmouth College）的博士班学生，而我们许多人都在佛罗里达州参加视觉科学年会。

由于坎维希尔的实验室人丁兴旺，因此她租下了当地一座小岛上的房子，好让她实验室中所有的人都能住在一起。当晚，她们实验室在岛上开派对。想当然尔，若想要去岛上参加派对，就非得要搭小渡轮不可，因为如果想要泳渡的话，肯定是躲不了佛州鳄鱼的毒吻。而开着渡轮整晚载着派对客人们来来去去的，正是坎维希尔。

由于坎维希尔的派对向来都是众人趋之若鹜的聚会，因此渡轮很快就没油了。笔者和当时的博士班指导教授谢路德（Peter U. Tse）便开着车去帮忙买油，坎维希尔对我们的帮助很是感激。笔者后来有机会进入她的实验室进行博士后研究，说不定和这段助人的小插曲也有关系。

坎维希尔对科学的热情与执着异于常人。比方说，她的头皮上就有着几道完全为了科学而刺上的刺青。之所以拥有这些刺青，是因为在她刚刚投入功能性磁共振造影研究时，当时的仪器和技术都还没有完全成熟，因此很容易因为头部的扫描部位不一致而造成数据误差。为了让每次扫描大脑时的位置能够几乎完全相同，她索性就在头皮上刺青来节省影像对位的时间，并增加精确度。

另外一个有趣的事迹，就是她2015年在摄影机前当众“削发为尼”的举动。为了让大家更清楚地“看见”各个脑区在头皮上的对应位置，她突发奇想地拍了一段影片。在这部短短几秒的影片中，她迅速剃掉了长发，然后在光头上画出各个脑区的位置。作为一段科学影片教材，真可谓创意十足^{[注89](#)}。

祖母细胞？

除了坎维希尔的研究之外，也有众多研究发现大脑颞叶与物体辨识之间的密切关系。其中最有趣的一项重要研究，就是关于“祖母细胞”的研究。

1969年，已故的神经科学家雷特温（Jerry Lettvin）在美国麻省理工学院对学生们讲述了一个故事：“曾经有一位杰出的神经外科医师，他有一位病人想要忘掉自己的母亲，于是这位医生就切开了病人的头骨，然后清除掉数千个和他母亲记忆有关的神经细胞。手术结束后，病人果然失去了所有关于他母亲的记忆。接下来，这位医生就转向了下一个目标，开始寻找与‘祖母’记忆有关的细胞。”

这个故事，是雷特温在课堂上虚构出来的，他的用意，是想要通过此故事来说明一个充满争议的假说：只需少数几个神经细胞就可以显示关于各种事物、亲友或事件的概念或记忆。在雷特温的有生之年，都没能够证明这个假说，而过去数十年来，“祖母细胞”的想法也一直是大家戏谑的对象。

但是最近却有一些研究显示，可能真的有类似“祖母细胞”的神经细胞存在。2005年，研究意识的知名科学家科霍（Christof Koch）与

同事们进行了一系列的实验，结果发现有一位病人的海马回（位于颞叶内侧、与记忆有关的一个脑区）中，有一个神经元对女演员詹妮弗·安妮斯顿（Jennifer Aniston）的照片有强烈反应，但却对其他数十位进员、名人，以及各种景点和动物毫无反应。

在另一位病人的海马回中，则找到了一个只对哈利·贝瑞（Halle Berry）的照片和名字有反应的神经细胞。他们甚至还找到了只对美国脱口秀主持人奥普拉（Oprah Winfrey）有反应的神经细胞，以及只对电影《星际大战》中绝地武士天行者路克有反应的神经细胞^{[注90](#)}。

无论这项研究是否真的能够证实“祖母细胞”的假说，它至少显示出，位于腹侧视觉路径上的大脑颞叶和颞叶内侧的海马回，的确和物体的辨识与记忆关系密切。

意识神经科学家科霍

上述研究中的意识科学家科霍，可以说是意识科学研究领域中的头号标杆人物。这位信奉天主教的德裔科学家，曾经染过一头红发，并且时常身着彩衣，说起话来，就好像前美国加州州长兼电影明星施瓦辛格一般。

科霍曾经受到笔者之前的指导教授谢路德的邀请来到美国达特茅斯学院访问，并在笔者当时就读的心理与脑科学系上短暂停留了两个星期。在这段时间内，笔者和他有很多互动，之后也有机会保持合作和联系。除了博士班与博士后的两位指导教授以外，科霍可能是影响笔者最深的一位科学家。

科霍和发现DNA 双螺旋结构的前诺贝尔生物学奖得主克里克（Fransis Crick），是最早全力投入推动意识之科学研究的科学家之一。在二十世纪八十年代，虽然当时心理学已经脱离了行为主义，并开始迈入认知科学的年代，但是“意识”这个现象由于无法被客观观察与量化，在当时仍然是科学家的研究禁忌。在他们两人不遗余力地通过文章和科普书介绍、并鼓励科学界去寻找“意识之神经关联”的二十年后，意识研究终于逐渐被心理学家和认知科学家所接受。

关于意识这个主题，我们将在第五章中深入讨论。现在，我们先继续把焦点转向“视觉”这项重要大脑军备功能上。

视觉影像分析的第二项重要功能，就是找出物体的位置。视觉信息会经由背侧视觉路径，和运动系统进行整合。这条信息处理路径可以帮助我们分析物体的所在位置，有助于我们针对物体进行躲避、追逐或拿取等动作。

在众多相关的研究中，最经典的莫过于1982年由昂格莱德（Leslie Ungerlider）和米什金（Mortimer Mishkin）的一项实验^{[注91](#)}。在这项实验中，他们首先训练猴子学会两件事。

第一件事，是要根据物体的“形状”来找食物：研究人员把食物藏在三角形或长方形的物体下方，然后猴子必须通过试误法来学会食物藏在哪种形状的物体之下。

第二件事，是要根据物体的“位置”来找食物：在此训练中，两个物体都是长方形，而底下藏有食物的长方形的所在方位被标上了记

号。由于两个物体都是长方形，因此猴子必须学会通过标记的方位来寻找食物。

训练结束后，其中一些猴子的腹侧视觉路径遭到手术破坏，另外一些猴子则是背侧视觉路径遭到破坏。结果发现，腹侧视觉路径受损的猴子，无法再通过物体的形状找食物，但仍可顺利通过物体的位置寻找食物。相反的，背侧视觉路径受损的猴子，则无法再通过物体的位置寻找食物，但透过物体形状寻找食物的能力则毫发无伤。由此可知，腹侧视觉路径和物体的形状辨识有关，背侧视觉路径则和物体的位置辨识有关。

视觉影像分析的第三项重要功能，就是借由分析周遭环境和地标来帮助生物体进行空间定位，好让自己不会在环境中迷路。2014年的诺贝尔生物学奖得主欧基夫（John O’Keefe）及其学生莫索尔夫妇的研究主题，就是关于海马回与空间记忆。

欧基夫在2014年获奖前，曾经到新加坡进行访问，我们在当时也有过短暂的一面之缘。他所关注的问题非常基本，就是人为什么有办法记住周遭的空间信息，例如每天上班或上学的路径，并且能成功地在两个地点之间巡弋穿梭，换言之，就是为什么人有空间记忆，有能力记得路标和路径。

要回答这个问题，我们就得先把时间拉回到大约九十年前。在二十世纪五十年代以前，绝大部分的人都认为，动物是依靠路径上接续出现的“路标”来寻找和记住路径。比方说老鼠在学习迷宫时，可能是靠着记住一连串转弯顺序来走出迷宫（例如第一个三岔路要右转、第

二个三岔路要左转、第三个三岔路要直走等记忆方式来记路)。当时的人们并没有考虑到一种可能性，就是动物可能会在脑中描绘出整个迷宫的地图，并借此来规划最佳路径。

提出“脑中空间地图”理论的第一位学者，是1918年至1954年间在美国加州大学伯克利分校的心理学教授托尔曼（Edward C. Tolman）。

他之所以会提出这个想法，是因为他观察到一个完全不符合传统理论的现象：老鼠也会走捷径或改道而行。他最为人知的一个聪明实验如下：

当老鼠在图五左图的迷宫中受训并学会由A走到G之后，他把老鼠放入右图迷宫中，并封闭它们熟悉的垂直往前道路。结果老鼠并不会选择走紧邻于熟悉之路两旁的道路（9和10号道路），而是直接选择6号道路。

很聪明的实验吧！如果老鼠真的只是通过记住一连串的转弯顺序来走出迷宫，那就不可能会出现这种走捷径或是改道的行为。因此托尔曼认为，动物应该可以在脑中形成一套关于外在环境的心智地图。他甚至还进一步主张，心中的认知地图不只可以帮助动物和人类找到路，还能帮助我们记住自己曾经在某些地理位置上所经历的事件。

托尔曼的这个想法，在1930年提出后的数十年来一直备受争议。大家一直很难接受这个理论，其中一个原因是因为动物实验中所观察到的行为似乎还有许多种不同的诠释方式（例如老鼠可能会靠空气中的气味，或是房间中的电灯或其他路标来行动）。而且，托尔曼当时

也没有足够的概念或实验工具可以证实动物脑中真的存在一张关于环境的内在地图。既然没有生理证据，大家也就一直没有正视这个理论。

位置细胞

一直到约四十年后，科学家才发展出微电极的技术，并从神经细胞活动的研究中找到关于这种地图的直接证据。1971年，伦敦大学学院的欧基夫使用微电极观测老鼠海马回中的神经细胞活动时发现了“位置细胞”（Place Cells）[注92](#)：当老鼠身处盒子中的某个特定位置时，海马回中的某些位置细胞就会变得活跃。也就是说，当老鼠处于某一个位置时，有一些细胞会反应；当老鼠移动到另外一个位置时，又有另一些细胞会反应。他当时提出了一个和托尔曼理论相呼应的主张，他认为这些“位置细胞”显示了外在空间，并可以在脑中建构出一张认知地图，通过这张认知地图，老鼠就可以记住空间位置并且不会迷路。

在当时，“位置细胞”其实是个很新颖的看法。二十世纪七十年代的学术界虽然认为海马回和记忆有关，但却没有想过海马回和空间记忆以及导航相关。大部分的人都认为，海马回应该是和气味记忆相关。当时大家普遍地批评欧基夫，认为这些“位置细胞”应该是“气味细胞”才对，一定是欧基夫没有办法抹去空间中的老鼠气味，所以老鼠才会在迷宫中不同的地点闻到不同的味道，这些神经细胞也才会被激发。这或许也是他这篇原创研究只发表在普通的期刊，而没有办法登上顶级期刊的原因。这项发现，也因此一直沉潜无闻。

格状细胞

时间又这么过了三十多年。这一回，主角换成了欧基夫的博士后学生夫妻梅布里特·莫索尔（May-Britt Moser）、爱德华·莫索尔（Edvard I. Moser）。

2005年，他们为了进一步研究位置细胞的信息来源，决定阻断老鼠海马回中某些会把信息传给位置细胞的神经网络。他们原本想要借此找出位置细胞的信息来源，但没想到，当老鼠移动到特定的位置时，这些位置细胞竟仍会活跃。

由于该实验中唯一没有被阻断的神经路径就是来自内嗅皮质（Entorhinal Cortex）的联结，因此他们便进一步着手探究内嗅皮质内的细胞活动。结果就意外发现了“格状细胞”（Grid Cells）[注93](#)。

他们发现当动物移动到围栏中的某些位置时，内嗅皮质中的许多细胞都会活跃，就跟海马回里的位置细胞一样。两者的差异在于，内嗅皮质中的每一个细胞并不只会针对单一一个空间位置有所反应，而是对许多空间位置都有反应。

这些内嗅细胞反应时所对应到的诸多空间位置，连起来就像是一个格子。这些格子就有点像是一般地图上由经线和纬线所构成的方格一样。它们可能负责提供了距离和方向的信息，可以帮助动物根据身体运动所产生的生理信号，而不用依赖环境信息来追踪自己的移动轨迹。

头部方位细胞

除了格状细胞，他们还在内嗅皮质中找到了一种先前曾经被发现过的“头部方位细胞”：当老鼠的头朝向某个特定方位时，这些细胞就会活化。

内嗅皮质中的许多“头部方位细胞”也和格状细胞的功能类似：它们所对应到的空间位置也呈现出格子状，但是只有当老鼠站在这些位置上、并同时把头朝向某个特定方位时，这些细胞才会有所反应。

这些细胞就好像是动物身上自带的指南针一样，只要观测这些细胞的活动，我们就可以知道任何一个时刻中相对于周遭环境的动物头部方位。

边界细胞

几年过后，这对夫妻2008年又在内嗅皮质中发现了另一种细胞。这种“边界细胞”会在动物靠近墙壁、围栏边界，或是其他用来区隔空间之事物时有所反应。它们似乎可以计算动物与边界之间的距离。

边界细胞的信息会传给格状细胞，让它们可以接着运用这项信息来预测动物已经离开墙壁有多远，并且建立起一个参考点来提醒自己一段时间后的墙壁位置。

速度细胞

最后是2015年，又有第四种细胞登场。这种细胞会反映出动物的奔跑速度，无论动物的位置和方向为何。这些细胞的放电速率会随着动物的移动速度而加快。如果“速度细胞”和“头部方位细胞”配合，它们应

该可以持续提供格状细胞各种关于动物移动的最新信息，包括速度、方向，以及自己和起始点之间的距离。

科学家猜测，海马回里的导航系统并不只是能够帮助动物从一个地点移动到另一个地点。除了从内嗅皮质接收关于位置、距离、方向和速度的信息之外，海马回还会记录下何处存在什么事物，例如某个地方的某个路标，或者在该处发生过的某件事。因此，位置细胞所创造的空间地图除了包含动物的导航信息，也包含了动物的经验，非常类似托尔曼的“认知地图”概念。

这些就是2014年诺贝尔生医学奖的相关研究与发现，它们显示出视觉影像分析的第三项重要功能，就是借由分析周遭环境和地标来帮助生物体进行空间定位，好让自己不会在环境中迷路。托尔曼在将近九十年前所提出的“脑中空间地图”理论，如今终于真相大白！

以视觉信息进行沟通

当视觉的基本功能——物体和位置辨识——完备之后，各种生物也开始更进一步地开发视觉的其他可能功用。其中一项很重要的功能就是：除了被动收集信息之外，视觉也和嗅觉与听觉一样可以被用来当作生物间沟通信息的管道。

最简单的一种视觉沟通形式，就是生物发光（Bioluminescence）以及两性异型（Sexual Dimorphism）。比方说萤火虫、鱼以及各种深海生物，都可以透过闪烁的荧光来进行求偶、欺敌或诱敌等行为。而许多生物的雄性和雌性也都分别具有不同的体型和颜色，好让彼此可以轻易地辨识出对方的性别。

此外，通过改变身体颜色，也能达到沟通的作用。例如软体动物中大脑比例最大的乌贼（Cuttlefish），就很善于利用身体颜色的变化来进行沟通。在最近的一项研究中，科学家找到了一项惊人的发现：雄乌贼竟然懂得在身体两侧展现出不同的图案，以同时进行“求偶”与“欺骗”的功能^{注94}。澳洲的生态学家布朗（Culum Brown）发现，如果雄乌贼在求偶时出现了其他的雄性竞争者，那它面对着雌乌贼的那一侧身体就会呈现出雄性的求偶花纹，但是面对着其他雄性乌贼的那一侧身体则会呈现出雌性的花纹。布朗的研究团队发现，当有好几只雄乌贼在同时求偶时，就有39%的概率会观察到这个现象。但是如果只有一只雄乌贼，则完全不会出现此现象。科学家猜测，雄乌贼的这个举动，可能就是透过双面变色来进行欺敌战术，通过这种方式，它就可以在求偶时混淆其他雄性竞争者，这种做法不仅可以避免其他雄乌贼来和自己打架，甚至还可以让其他雄乌贼把时间浪费在追求错误目标上。真可谓一举数得。

至于在许多灵长类身上最常见的颜色沟通方式，就是改变肤色。举例来说，当身体较健康时、生气时、雌性排卵时^{注95}，以及雄性体内雄激素（睾酮）浓度较高时，脸部都会透出红润的颜色。这些特征，都透露着与生存和繁衍息息相关的重要信息，比方说身体健康和排卵时就代表对方是适当的交配对象，睾酮浓度代表着社会地位高低，对方生气与否则会影响个体在社交和竞争阶级地位时的情势判断。

另外一种可以透过视觉传递的沟通信息，就是通过表情以及身体姿势。例如狗在生气时会皱起鼻根、龇牙咧嘴，而猫在防御时，还会

拱起身体并竖立身上的毛。有一些表情甚至也可以在啮齿类动物的脸上观察到，例如加拿大的心理学家莫吉尔（Jeffrey Mogil）就曾经记录下小鼠表达痛苦的表情，包括眼部缩小、鼻子与脸颊隆起、两耳分开向后以及胡须异常摆动等[注96](#)。

在人类身上，身体姿势更是被广泛地作为传递信息之用。而在人类的各种姿势信息传递方式中，手势则是最特别的一种。有些人甚至主张，手势就是人类语言的前身。这个理论的支持证据，来自于手势和语言异常密切的关系。比方说，笔者在美国达特茅斯学院念书时，系上的教授佩蒂多（Laura Ann Petitto）就曾经观察暴露在手语环境的婴儿，并且发现了一个有趣的现象。她发现，正常婴儿在七个月左右就会开始运动口腔和发声器官来发出类似语言的声音，有趣的是，暴露在手语环境的婴儿（双亲失聪或无法言语而仅使用手语）也是在七个月左右时开始运动手部来产生类似手语的姿势[注97](#) [注98](#)。

此外，手势和语言之间的替代性和互补性，也显示出两者关系密切。比方说两岁前的幼儿常会用指点的手势来指涉物体，但他们稍后学会说物体的名字后，指点手势出现的概率就会大幅减少。同时，当孩童长大并开始使用语句时，他们用来辅助说明的图解式手势（Iconic Gesture）和拍击式手势则会跟着增加[注99](#)。

语言和手势的密切相关性，也可以从大脑处理姿势与手势信息的方式看出端倪。脑造影研究显示，布洛卡语言区和维内基语言区都会活跃[注100](#)。这些密切相关性发现，也让许多人认为人类语言的前身可能就是手势[注101](#)。

新的挑战

以上的这几种感官能力，就是大脑在残酷进化过程中发展出来的关键军备。通过这些军备，神经系统带领着身体中共生的其他生理组织和系统一路过关斩将，并发展出大脑的进化高峰：哺乳类的大脑。

第四章 掌控一切的基因

我们都只是被莫名力量操控的傀儡。——德国思想家毕
希纳

阿尔塔米拉洞的壁画

1868年，西班牙猎人裴瑞兹（Modesto Peres）带着他的猎犬，来到坎塔布里亚（Cantabria）山丘附近打猎。到达阿尔塔米拉（Altamira）区域时，他的猎犬突然惊叫一声，接着便凭空消失。百般搜寻之后才发现，原来猎犬掉入了草地里某个隐秘的裂缝，而裂缝的另一头，则是从来没有人发现过的一个洞窟。救出猎犬后，裴瑞兹把这个发现回报给该土地的主人——西班牙法学家桑托拉（Marcelino Sanz deSantuola）。由于桑托拉早就知道那块丘陵地中布满洞穴，因此他并没有把它放在心上。

同一时间，科学界则发生了一件大事。1859年，达尔文出版《物种起源》，在英国哲学家斯宾塞（Herber Spencer）的推波助澜下，进化论迅速风靡整个西方科学界。到了十九世纪七十年代，这个新潮的概念已广泛地传入知识圈与一般大众。不少喜爱附庸风雅的西方上流社会人士，也跟着兴起了一股寻找奇特生物和古代化石来支持进化论的风潮。

这股风潮，当然也感染了桑托拉。1875年，桑托拉得知欧洲许多洞穴陆续出土了不少史前文物，对考古向来颇有兴趣的他，便开始在自家土地上到处东挖西掘，结果在阿尔塔米拉洞穴附近挖出了不少马格德林文化时期（Magdalenian，欧洲的旧石器时代晚期）的文物遗迹。

虽然这些文物并不是什么重大发现，但是却足以持续点燃桑托拉的考古兴致，让他愿意一再前往该区域探索。而他的五岁女儿玛莉亚，也成了他到处挖掘考古时的固定伙伴。这位充满好奇心的小女孩，不断要求爸爸深入洞穴探险挖宝，不过保守的桑托拉却总是拒绝，因为他认为古代人类应该只会在山洞的洞口附近活动，深入山洞挖掘，只会徒劳无功。

到了1879年的某一天，好奇心与叛逆心越来越强烈的玛莉亚，再度吵着要深入山洞探险，拗不过女儿的桑托拉，终于让玛莉亚带着蜡烛进去一探究竟。玛莉亚捧着蜡烛，瞬间消失在漆黑的洞穴之中。过不了几分钟，洞中传出几声惊叫：“Toros! Toros!”。

好吃成性的老饕读者们听到“Toros”，可能会误以为是大家所熟知的鲜切牛排“Toros”，或是听起来酷似“Toro”的鲜美鲔鱼肚，不过在西班牙文中，“Toros”的意思就是公牛。听到女儿惊声尖叫的桑托拉，当然不会以为女儿会突然在山洞中想吃牛排，或者是不小心踩到鲔鱼肚，最有可能的状况，就是在洞中遇到了野牛，桑托拉惊惧地拔腿狂奔而入，没想到进入洞穴后，立刻被眼前的景象所震慑。他在烛光摇曳之中抬头一看，立刻转惧为惊、由惊生喜，现入眼帘的，竟是一幅长达六米的野兽彩绘图。桑托拉立刻明白，这幅壁画即将改变世界。

这个洞穴，就是目前众所周知、以史前艺术而闻名全球的阿尔塔米亚洞。现在我们已经知道，其历史远达两万五千年之久。但是在当时，没有人知道它的历史有多久远。桑托拉在隔年于葡萄牙里斯本召开的史前国际会议上，发表了这项发现。进讲结束后，全场陷入一片诡异的宁静，因为当时的考古学家都认为史前人类都是粗鄙的野蛮人，不可能拥有艺术能力。很快的，众人就开始质疑桑托拉作假，当时的法国考古学权威莫尔蒂耶（Gabriel de Mortillet）甚至严厉批判桑托拉的发现完全是“错误且疯狂的”[注102](#)。

一下子从天堂被打入地狱的桑托拉，在八年后抑郁而终，阿尔塔米亚洞也从此封洞。桑托拉过世好几年后，气愤的玛莉亚依然不愿意让任何人进入洞穴探视。终于到了1902年，其他地点出土的证据逐渐开始支持桑托拉的发现，当年抨击桑托拉最为猛烈的法国考古学家卡尔达伊拉（émile Cartailhac）与同事便亲自来到阿尔塔米亚洞，说服玛莉亚让他们进入考察。亲眼见到壁画的卡尔达伊拉就和二十三年前的桑托拉一样，完全为之震慑。知道自己犯下错误的卡尔达伊拉，随即在《人类学》（L'Anthropologie）杂志上公开道歉，桑托拉的名声也终于获得恢复[注103](#)。

虽然桑托拉无缘亲眼见到他的发现被世人所认可，但是现在我们每个人，都得以透过亘古不褪的壁画型式，活生生地见识到远古人类大脑里的艺术与创造力。究竟大脑中发生了哪些生理变化，让其体积变得越来越大，而人类也变得越来越聪明？究竟人类大脑在进化的过程中遭遇到何种压力，竟然能够出现抽象的艺术天分？我们现在就把镜头拉回古生代，看看这一切的始末为何。

哺乳类的诞生与其大脑的进化

约三亿六千万年前，原始鱼类开始进军陆地，水陆交界处出现了两栖类，并进一步进化出可以完全脱离水域的爬虫类。到了约两亿年前，原始的哺乳类终于现身。

在哺乳类出现之前，动物只有原脑皮质（Allocortex）。原脑皮质包含了最古老的旧皮质（Archicortex），例如海马回，以及次古老的古皮质（Paleocortex），例如嗅觉皮质和梨状皮层。这些比较古老的大脑皮质，都是只有三层神经细胞的结构。

到了哺乳动物身上，则进化出了新皮质（Neocortex）。与原脑皮质不同的地方在于，新皮质是具有六层神经细胞的结构，专司各种感官信息的细部分析，以帮助生物做出更灵活的行为和反应。

哺乳类的新皮质：智慧竞赛

哺乳类为什么会进化出新皮质呢？这其实也是生存游戏中的军备竞赛结果。

原始哺乳动物出现的侏罗纪前期，正是巨型恐龙横行地球的年代。关于恐龙巨大体型的成因，各种理论争奇斗艳。比方说，当时的盘古大陆幅员辽阔，让恐龙拥有几乎无限的生活和成长空间。此外，当时大气中的二氧化碳浓度似乎较高，并导致植被茂盛，植食性恐龙可能因为拥有不虞匮乏的食物和营养而得以往大体型进化。除了二氧化碳外，当时大气中的氧气浓度也比较高，这使得生物可以不用把资

源贡献给呼吸系统，并得以发展身体中的其他系统，例如更大的体型。此外，属于冷血动物的恐龙如果拥有巨大体型，也有助于体温保持恒定。

除了这些环境和生理因素之外，另一项可能导致生物体型越大的原因，就是生存竞争。在当时，包括恐龙自己在内的众多生物，都面临到空前的掠食与被掠食压力。部分草食性恐龙在肉食性恐龙的猎杀威胁之下，进化出越来越大的体型，好让它们能够抵御肉食恐龙的攻击。而掠食者与被掠食者的进化一直是双向的，有鉴于部分草食性恐龙的体积越来越大，部分肉食恐龙也进化出同样巨大的体型。于是，在上述种种原因的促成之下，众多恐龙全都变成了庞然巨物。

但是被掠食者的进化方向并非只有朝向大体型一途，当某些掠食爬虫类的体积变得越来越大、并对原始小型哺乳类造成重大威胁时，这些哺乳动物的祖先们发展出了另一种制衡与对抗的方式，它们不稀罕庞大的身躯，而是转而进化出更大、更聪明的大脑，让它们能够通过更快、更灵活的反应来对抗掠食者。

断层扫描判定远古大脑形态及功能

由于大脑是软组织，无法留下化石，因此大脑进化的研究学者们一直很难找到古代大脑的形态证据，也很难借此推测当时大脑的功能。幸运的是，大脑虽然不会形成化石，但是头颅却可以。也因此，许多学者便一直觊觎着博物馆中的古生物头颅化石，希望有朝一日，可以敲开这些化石头颅，然后通过测量头颅内的空间来估算大脑的形态和功能。

例如美国德州大学奥斯汀分校的古生物学家罗（Timothy Rowe）就曾经在二十世纪八十年代参观过哈佛大学的化石收藏，并希望能敲开一亿九千万年前的原始哺乳类头颅化石以测量大脑的形态。

想当然尔，博物馆馆长是不可能答应这种要求的。不过，数十年后，新科技帮助罗以及其他大脑进化学家们完成了这个梦想。通过计算机断层扫描，罗的研究团队成功地重建了原始哺乳类头颅化石中的大脑形态^{注104}。结果发现，原始哺乳类的大脑有着异常发达的嗅觉与触觉区域。

躲避恐龙的方式：依靠嗅觉与触觉摸黑活动

罗检视了两种原始哺乳动物，一种是三叠纪的摩尔根兽（*Morganucodon Oehleri*），其化石大部分发现于英国，少部分发现于中国，另一种则是侏罗纪早期的吴氏巨颅兽（*Hadrocodium Wui*），其化石最早在1985年出土于中国禄丰。

计算机断层扫描发现，这些原始哺乳类的大脑中已经有新皮质，而且它们的嗅球和触觉区还异常巨大。科学家因此猜测，原始哺乳类可能是依靠嗅觉和触觉来捕食小昆虫的夜行性动物，这种生活方式，有助于躲避白天的恐龙威胁。

哺乳类重见天日

到了大约六千五百万年前，恐龙灭绝，幸存的哺乳类终于重见天日。有一些杂食性的哺乳类为了较丰富的食物以及较安全的栖地，便开始往树上移动，这些哺乳类，就是现今灵长类的祖先（图六）。由于它

们不再是夜行性，而且树居生活也极需通过视觉来判定三维空间中的深度，因此视觉再度成为举足轻重的感官能力。这个关键的进化历程，使得视觉皮质在灵长类大脑新皮质的比重上升到了50%以上。[注105](#)。

群体化与社会化

重见天日后的哺乳类，特别是灵长类，很快就又面临到另一项巨大的进化压力：群体合作。当少数几个个体在无意间出现合作关系后，它们的生存竞争能力竟然瞬间大增，相较之下，无法与其他个体合作的个体，或者无法有效与其他个体合作的个体，则纷纷成为了进化洪流中的浮尸。残存下来的个体，也不得不持续增强自己的基本智能和沟通能力，以有利于更进一步的群体合作。就像进化早期许多单细胞生物联合起来取得竞争优势一样，以多击寡的戏码再一次上进，只不过这一次不是细胞和细胞之间的联系合作，而是个体和个体（大脑与大脑）之间的沟通协调。

在群体化与社会化的压力之下，大脑不断地适应、调整与进化，高阶的智能应运而生，认知能力也变得越来越强大。这种关于“社会群体生活可以型塑智能与大脑”的进化理论，就叫作“社会脑假说”（Social Brain Hypothesis）。

社会脑假说

社会脑假说的主要提倡者之一，是英国的人类学家邓巴（Robin Dunbar）。邓巴认为，早期灵长类智能的主要进化压力，并不是来自生态环境，而是来自于群体化和社会化。在群体化和社会化

后，社群中的个体如果想要顺利存活，就必须发展出许多高阶的认知能力，例如思考、沟通、合作、猜测、判断情绪、欺骗以及反欺骗等能力。[注106](#)。

如果这个假说正确，那群体化或社会化程度越高的生物，应该就会有更强大的大脑与认知能力。邓巴分析了许多种哺乳类的生活族群大小和新皮质大小（新皮质与大脑容积的比值），发现群体大小和新皮质大小的确呈现正相关。[注107](#)。

除此之外，最近的脑造影研究，也发现了支持社会脑假说的证据。例如，英国伦敦大学的金井良太（Ryota Kanai）以及瑞斯（Geraint Rees）等人分析了165位受试者在脸书上的好友人数，并以此数值来代表他们在真实社会中的社交活跃程度。同时，他们也分析了这些受试者的大脑灰质密度。结果发现，脸书好友人数越多，大脑中的右侧颞上沟（Right Superior Temporal Sulcus）、左颞中回（Left Middle Temporal Gyrus）以及内嗅皮质的灰质密度就越高。[注108](#)。

另一项由比克特（Kevin Bickert）和巴雷特（Lisa Feldman Barrett）等人所做的类似研究，发现杏仁核的大小也和社交网络大小有关。[注109](#)。由此可知，一个人所参与社交网络大小，似乎与某些负责社会认知的脑部结构息息相关。

但是，相关不等于因果。说不定这些人是因为这些脑区原本就特别发达，才变得喜欢社交，而不是因为广泛社交后，才导致这些脑区出现变化。有没有证据可以显示，是社交才导致大脑出现变化呢？

为了回答这个问题，英国牛津大学的神经科学家路斯沃（Matthew Ruthworth）和萨列特（Jerome Sallet）等分析了二十三只被

安置在不同大小族群中的猴子大脑。由于这些猴子是“被迫”安置在不同大小的族群中，因此如果之后它们的大脑出现变化，就可以确知是因为社群大小不同所导致。

结果发现，如果猴子生活在大族群里，它们的中上颞沟（Mid-Superior Temporal Sulcus）和前额叶皮层（Rostral Prefrontal Cortex）的灰质就会比较多，而且前额叶和颞叶之间的神经活动也会有较强的联结^{[注110](#)}。因此，社群大小似乎真的会影响大脑的结构和反应。

限制大脑发展的六道难关

进化至此，灵长类祖先的大脑已经相当聪明。但是如果想要发展出更进一步的智能，就得全面打通大脑中的任督二脉才行。而想要打通脑中的任督二脉，就必须先突破几个关键的阻碍，例如进行更有效率的吸收和代谢能量、获得更大的脑容量，以及建立更全面的大脑网络联结等。

此时，大脑进化的最大推手之一——“基因突变”，又适时地伸出了援手。就这样，在六道“基因突变”的援助之下，大脑突破了六道难关，一步步迈向了智慧的巅峰^{[注111](#)}。

第一道难关：脑血流量不足

人脑的重量只占体重的2%，但是却消耗全身20%的血氧和25%的葡萄糖。这些能量，大多被用在脑神经细胞的电生理活动，以及脑中的废物清理程序上。由于大脑需要消耗巨大的能量，因此大脑能否顺利运

转、成长和进化的关键，就在于身体有没有办法满足大脑的耗能需求。

在人类、黑猩猩和大猩猩尚未分家之前，人科动物祖先的大脑和现今其他非人灵长类的大脑可能差异不大，大约只消耗全身8%的能量。此时的大脑，并非不想要能量，但是由于受到大脑血流量的生理限制，出于无奈，也只能接受这样的条件。

大脑在血流量不足的情况下，一如巧妇难为无米之炊。空有一身潜能的大脑，也只能缩衣节食地等待机会。一直到了大约一千万到一千五百万年前，终于一个叫作RNF213的基因发生正向突变，才改善了大脑后勤补给不足的窘境。

RNF213基因有何功能？现代医学和遗传学研究发现，当人类的RNF213基因出现缺失时，会发生颅内大血管闭塞，并导致微血管出现补偿性的增长。在X光片上，RNF213基因缺失的大脑看起来就像是雾状的毛玻璃一样，因此被称为“毛毛样脑血管病”（Moyamoya Disease）。

科学家因此猜测，一千万年到一千五百万年前的RNF213基因可能发生了正向变异，并因此导致了颈动脉的直径扩张，让流往大脑的血流量大增^{[注112](#)}。

第二道难关：大脑无法从血液中有有效获取能量

血液中除了氧气之外，最重要的物质就是葡萄糖。在突破上述第一道难关之后，进入大脑的血流量已经大幅增加，但是此时的大脑却面临到一个严重的问题：无法有效获取血液中的葡萄糖。这就好比是眼前

有一片鱼虾富饶的大海，但由于没有适当的渔猎设备，身手再厉害的渔夫也只能悻悻然地望洋兴叹。幸好，这个问题也在及时的基因突变后迎刃而解。

这一次，前来救驾的是一个叫作葡萄糖转运子的SLC2A1基因。科学家其实早就知道细胞在吸收葡萄糖时，必须依赖细胞膜上的一种蛋白质“葡萄糖转运子”来搬运葡萄糖。有鉴于此，科学家便合理猜测：如果人类大脑变大的原因和其吸收葡萄糖的能力有关，那么人类大脑中的“葡萄糖转运子”应该会比猩猩大脑中的“葡萄糖转运子”更多才对。

果然，科学家在检视了葡萄糖转运子基因SLC2A1在大脑中的表现量后发现，人类SLC2A1基因在大脑中的表现量比黑猩猩高出三倍。也就是说，人类大脑比黑猩猩大脑多吸收了三倍的葡萄糖。[注113](#)。

同样的，人类大脑还善于掠夺另一种叫作“肌酸”（一种氨基酸）的营养。人类大脑中负责控制肌酸搬运的SLC6A8基因和CKB基因表现量，也比黑猩猩与恒河猴高出两倍。

换言之，和黑猩猩相比，人类的大脑细胞确实是葡萄糖和肌酸的“吸收高手”，不，更精确的说法应该是“掠夺高手”才对。身体细胞在神经细胞的淫威之下，只能无奈地让出资源，让大脑尽可能地吸收葡萄糖和肌酸。

第三道难关：大脑容量太小

大脑获得了足够的血流量、血氧和葡萄糖之后，资源丰沛，不但可以轻松应付认知运算和新陈代谢所需的耗能，甚至还有了扩充的本钱。但是有扩充的本钱，还得要有扩充的机会才行。在大约600万~700万年前，人类祖先刚刚与黑猩猩分道扬镳，此时至少有三个基因变异，刚好援助了人类大脑的扩增。

第一个基因，就是名为ASPM的“异常纺锤状小脑畸形症相关”基因。ASPM基因所制造的蛋白质，可以确保神经母细胞进行细胞分裂时所需的纺锤体正常运作（纺锤体的工作，就是在细胞分裂时负责排列和分裂染色体与细胞质）。在现代人类身上，如果这个基因出现异常，神经母细胞便无法正常进行细胞分裂，就会出现“小颅畸形症”（Microcephaly），导致大脑的脑容量只剩下400毫升，也就是和猩猩的脑容量差不多。

根据推算，ASPM基因出现变异的时间点，大约就是人科动物刚刚现身的时候，而且在人类和猩猩这两个物种分开后加速变异。[注114](#)。科学家因此推测，此基因可能和人类大脑扩增的现象密切相关。

第二个基因，是ARHGAP11B基因。这是一个只有在人类身上才有的基因。2015年《科学》期刊上的一篇研究中，科学家把这个基因植入小老鼠，结果发现小老鼠的脑干细胞明显变多，而且皮质折叠的程度也增强。根据推算，ARHGAP11B基因出现变异的时间点，是在人类和猩猩分离之后。[注115](#)。因此，此基因可能也和人类大脑扩增及皮质高度折叠的现象有关。

第三个基因，是HAR1序列。2006年，美国生物信息学家豪斯勒（David Haussler）的研究团队在《自然》期刊上发表了一项研究报

告，他们比较了人类和黑猩猩的基因体序列，试图找出两者之间差异最大的部位。结果发现，差异最大的位置，是一个长达一百一十八个核苷酸、名叫HAR1的“第一号人类加速区”序列。

进一步与其他物种比较后发现，当黑猩猩和鸡这两个物种于三亿年前分开时，HAR1序列的一百一十八个碱基中只有两个碱基不同。但是，当人类和黑猩猩这两个物种分开后的短短600万~700万年之间，HAR1序列中就出现了十八个碱基变异。由此可见，HAR1序列在人类和黑猩猩分开后，出现了极为快速的变化^{[注116](#)}。

HAR1序列有什么功能呢？原来，HAR1序列是属于HAR1F基因的一部分，这个基因会在怀孕7~19周之胚胎的某些特定神经细胞中表现，并影响大脑皮质的发展。怀孕7~19周之胚胎发育时期，正是神经细胞分化和迁徙的重要时间。如果此基因出现异常，常常会进变成致命的平脑症（大脑皮质折叠消失、面积变小）。

上述的三个基因正向变异，可能就是帮助大脑扩增的强力助手。在豪斯勒的研究中，其实还发现了其他四十八个“人类加速区”，目前他们正在积极寻找这些其他区域的功能及其对大脑的影响。

第四道难关：头颅肌肉形成紧箍咒

在大脑获得了大量血流、氧气、养分，并且开始扩增之后，最后一道限制大脑增长的桎梏，大家一定猜不到是什么。这项桎梏，没想到竟然是用来保护大脑的头骨和头颅肌肉。当时的头骨和头颅肌肉结构十分强健，虽然它们提供的保护功能极佳，但是却同时宛如是孙悟空头上的紧箍圈一样，牢牢束紧着大脑，让大脑毫无增长的空间。

当时约是两百四十万年前，也就是人属（Homo）现身的时刻。在分类学上，人属和猩猩属、大猩猩属、黑猩猩属，以及另外六种已灭绝的远古人属，如傍人属和南猿属等，都位于人科动物（Hominidae）之下。

人属刚出现的时候，脑容量和其他人科中的近亲相去并不远，大约只有400~500毫升，但是在接下来的数十万年之间，却大幅提升了三倍，达到约1200~1500毫升。究竟是什么因素导致脑容量大幅提升呢（图七）？

先前提到的环境以及群体化压力，虽然可以作为让灵长类越来越聪明的进化驱动力，但是在人科的各属之中，人属、猩猩属、大猩猩属和黑猩猩属都面对着类似的环境以及群体化压力，为何就只有人属的脑容量出现大跃进？很显然，其中必有他因。

那么会不会是因为上述的三个基因突变，导致脑细胞数目不断增加，并迫使头颅和脑容量变大呢？虽然上述三个基因突变确实使得脑细胞数目增加，但是柔软的大脑其实很难对坚硬的头颅产生压力。面对硬如磐石的头颅，不断增加的脑细胞只能通过形成大脑皱褶来把自己挤压在固定的狭小头颅空间之内，柔软的大脑无论如何膨大，包覆在外的坚硬头颅总是安如磐石般不为所动。

那究竟头颅空间和脑容量爆发的起因为何呢？原来，这个脑容量大跃进现象的起点，可能和某一个基因突变有关，而且最令人讶异的是，这个基因竟然和负责咀嚼的咬合肌有关。没想到，大脑紧箍咒的释放者，竟然可能是看似风马牛不相及的咀嚼肌基因突变！

2004年《自然》期刊上的一篇研究发现，在所有的灵长类当中，只有人类的MYH16基因出现了突变现象^{[注117](#)}。MYH16基因负责制造一种叫作“肌凝蛋白重链”的蛋白质。在灵长类身上，这种蛋白质只出现在咀嚼肌群当中。当此基因突变而导致肌凝蛋白重链无法正常运作时，咀嚼肌群就会变得比较小，也比较无力。

科学家因此提出了一个理论：咀嚼肌群变小之后，可能意外释放了该肌群对头骨的束缚，使得脑容量获得了扩充的机会。另外一个可能的效应，就是较小的咀嚼肌群也让下颚骨变小，促成了更精巧的嘴形操控能力，让语言发声能力得以更进一步。

通过基因突变率的分析，发现此基因的突变时间大约是在两百一十万至两百七十万年左右，刚好与人属出现的时间吻合^{[注118](#)}。

原来，小小一个“肌凝蛋白重链”的突变，竟然可能是现代人类的祖先脑容量暴增三倍的起始原因。肌凝蛋白重链功能异常，导致咀嚼肌群变小，因此破除了阻挡头骨扩张的桎梏。这道封印一解开，脑容量就得以扩充。

第五道难关：神经网络联结不足

随着基因突变所带来的前四道救援，脑细胞数量和脑容量都已经逐渐扩增。但是较多的脑细胞和较大的脑容量，并不一定就有较高的智商。最近的脑造影研究显示，脑细胞和脑区之间的联结方式和强度，似乎和智商的关联度更高^{[注119](#) [注120](#)}。

那么，在人类大脑的进化过程中，要如何突破这场困境呢？是否曾经有过基因变异而导致神经联结出现变化？答案是有的！这个基因就是SRGAP2基因[注121](#)。

SRGAP2基因所制造的蛋白质，与神经迁徙和神经分化等功能有关[注122](#)。它可以延缓神经细胞成熟的时间，并且增加神经脊的数量和密度。神经脊是位于神经细胞树突上的突起物，与来自其他神经细胞的突触相联结。当神经脊的数量和密度增加时，也就形成了更多的神经联结。

值得一提的是，和其他灵长类相比，人类基因体中一共有23个基因拥有多个备份。SRGAP2基因就是其中一个[注123](#)。这23个人类特有的重复备份基因究竟扮进了什么功能？又有多少与大脑有关？在不久的将来，我们就能够知道答案。

第六道难关：智慧不足

在前五道“基因突变”的援助下，大脑获得了更多的血流量和能量、脑细胞和大脑皱褶增加、脑容量变大，而且神经细胞之间的联结也获得了增强。但是想要发展出各种较高阶的认知能力，包括简单的语言和沟通能力，则需要更进一步的推力才行。

在大约五十万年前，人类的FOXP2基因出现变异，让语言能力变强，也让人类的认知能力更向前迈进了一步。语言能力真的是一种利人利己的能力。拥有较强语言能力的人，不仅在社群团体中更具有生存优势，也能对周遭的群体产生益处。例如，通过流利的语言，就有机会可以流通并传承对整个群体都有利的信息和知识。因此一旦个体

之间的语言能力出现差异，人择或性择的过程就会从同伴之中挑选出语言能力较强的朋友或伴侣，并使这些人在进化之中胜出。

有趣的是，FOXP2基因其实并不只和语言有关，它似乎和理解力以及记忆力也都有关联。2014年，麻省理工学院的神经科学家葛雷毕尔（AnnGraybiel）把人类的FOXP2基因植入老鼠，并测量了它们的学习能力。结果发现，拥有人类FOXP2基因的老鼠比较容易把“叙述性的记忆”（例如“看到红色就表示迷宫的右边有食物”）转化成“程序性的行为”（例如“在迷宫岔路口把身体转向右边就会找到食物”）[注124](#)。

换言之，拥有人类FOXP2基因的老鼠似乎拥有较强的“学习能力”或“知识形态转换能力”。因此，当人择或性择的过程选出语言能力较强的朋友或伴侣时，其实也同时选出了学习能力较强的聪明伙伴。也因为如此，大脑又进行了一轮正向循环进化，如虎添翼般地迈向智能发展的高峰。

自私的大脑

神经细胞在进化的过程中，不断拉帮结派，最终形成了聪明的大脑。大脑不但聪明，而且还看似非常自私，一路以来，它仿佛就是一个蛮横贪婪的身体资源搜夺者，同时也是一个奴役着其他体细胞的无情统治者，即便在实现统治地位后，它也依然奉行着“猛集权、高筑墙、广积粮、躲后方”的家训。

除了先前介绍过的诸多进化过程之外，身体中的许多生理现象，其实也都显示出一个迹象，就是进化似乎偏好让大脑获得较多的资源。例如血脑屏障、睡眠时清除脑中废物、早产，还有牺牲身体来成就大脑成长等现象，都赤裸裸地显示出大脑得利后的生存进化优势，让大脑仿佛变成了自私的化身。

血脑屏障

大脑就像是身体中的天龙国。既然是天龙国，就得有条护城河来对进出者进行把关。一般的搬运工人红细胞和各种杂鱼，是不能进入天龙国的。只有搬运工人所搬运的货物，水分子、氧气、二氧化碳、血糖以及少数特殊分子，才能进得了天龙国。

大脑的这道护城河，就叫作血脑屏障，也就是血管和大脑之间的一道屏障。最早发现血脑屏障的人，应该可以回推到1905年的诺贝尔生理医学奖得主埃尔利希（Paul Ehrlich）。他在十九世纪末进行了许多染色实验，当他将染剂注入小老鼠的血液后，发现全身所有器官都被成功染色，但只有大脑除外。

在后续的实验中又发现，如果把染剂注入脑中，就只有大脑会被成功染色。因此大脑与血液之间应该有某种屏障才对。可惜当时的显微镜并无法观察到这么细微的事物。一直到了1960年，显微镜放大倍率出现了数千倍的成长，脑血管中的屏障才终于被证实。

这道屏障包含了三层组织：毛细血管上的内皮细胞、内皮细胞外的基底膜，还有在最外层负责支持内皮细胞的胶质细胞。这三层结构，把头颅内的毛细血管包得几乎密不透风。除了少数特殊分子之

外，只有微小的水分子、氧气和二氧化碳才能渗透过血脑屏障，就算是重要的养分，例如血糖，也需要通过载体才能穿越。

血脑屏障的主要功能，就是在保护大脑。除了可以阻挡细菌之外，它也可以让大脑不会受到血液中激素的干扰。这道天龙国的专属护城河，可真是羡慕了身体其他部位的所有器官。

睡眠与大脑除污

睡眠的功能是什么？为什么人要花掉三分之一的时间来睡觉？既然人们每天都必须睡觉，那睡觉应该有功能才对吧？毕竟，如果睡觉没有功能，那么熬夜后应该不会有任何不良后果，而且进化上也应该会出现不需要睡眠的生物。但是事实并非如此。熬夜会产生许多负面结果，而且只要是拥有复杂大脑的生物，都需要睡眠。因此我们可以合理推论，睡眠应该扮演着很重要的角色才对。

如果要大家猜测睡眠的功能是什么，大家会怎么说呢？大家最先想到的一种功能，应该就是睡眠可以保存体力。而且睡眠时生物会安安静静地躲在角落中，也能够因此降低它们被猎食的危险。

很可惜，大家最常想到的这个答案可能并不正确。因为生物在睡眠时其实是非常脆弱的。一般来说，睡眠时会失去意识，因此很难侦测到周遭的危险。如果真的需要保存体力并躲避猎食者，那保持意识清醒并安静躲在角落的效果会更好。此外，这个说法也无法解释为什么食物链顶端的猫科动物（例如几乎没有天敌的狮子）会花那么长的时间在睡觉。

睡眠的目的到底是什么呢？目前的主流理论认为，睡眠的功能，可能在于身体的修补、发展与成长。例如当老鼠被剥夺睡眠后，免疫能力会变差，身体疗越伤口的能力也会下降。此外，睡眠也有助于身体发展与成长。研究显示，当进入脑波变慢的慢波熟睡状态时，体内的生长激素浓度也会上升。如果晚上进入熟睡的时间越长，体内的生长激素浓度也就越高，有助于身体的发育和成长。

除此之外，睡眠可能也有助于巩固记忆。例如当睡眠不足时，工作记忆会受到影响，陈述性记忆和程序记忆的表现也会变差。

但没想到的是，最新的研究显示，睡眠还扮进着一个前所未闻的重要功能：清理脑中废物。美国罗彻斯特大学的生物学家内德加（Maiken Nedergaard）和高曼（Steven A. Goldman）发现，老鼠在睡眠时，脑细胞之间的空隙会增大，脑脊液（在大脑腔室和空隙之中流动的液体）流动量会增加，有助于清理细胞代谢所产生的有毒物质。换言之，睡眠时可能就是脑部进行大扫除的时间。

由于这套大脑专属的废物清除系统是由脑中的胶状细胞所负责主导，而其功能又非常类似身体中的淋巴系统，科学家便因此把它命名为“胶质淋巴系统”（Glymphatic System）。在正常的大脑中，类淀粉蛋白会负责清除许多蛋白质残渣，其中包括 β -类淀粉蛋白，当这套系统故障时， β -类淀粉蛋白就可能会聚集并在细胞间形成类淀粉斑，并导致阿尔茨海默病。

总的来说，睡眠时大脑仍然非常忙碌，无论是分泌生长激素、巩固记忆或是清理脑中废物，都会在睡眠时加速运作。所以，把睡眠看

成是大脑专属的私人时间，其实一点都不为过。

大脑渴求能量与信息，迫使母亲早产

另外一个关于大脑自私的案例，可以从人类的早产现象看出端倪。这里所谓的人类早产现象，并不是医院中一般见到的早产，而是人类和其他灵长类相比时孕期较短的现象。

若以动物园中平均寿命可达五十岁的黑猩猩来说，其两百四十天的孕期大约占平均寿命长度的1.32%。而人类若以八十岁当成平均寿命，其两百八十天的孕期大约占平均寿命长度的0.96%。相较之下，人类的孕期明显短了许多。换个方式来说，若是以黑猩猩为标准，人类的孕期应该要长达十三个月才对。

为什么人类的孕期会这么短呢？传统的“生产困境假说”（Obstetrical Dilemma Hypothesis）认为，这是因为人类为了直立行走，骨盆已变得比较狭小，但是骨盆太小，就会无法让胎儿的头颅顺利通过产道，为了解决这个“想要直立行走”，但又“不能牺牲胎儿头脑发育”的两难，人类就进化出了早产这个方法，让胎儿在头颅发展过大之前赶快生出来。而事实上，人类胎儿的头颅比率也确实比其他灵长类要小。例如黑猩猩的婴儿出生时，头颅大小约是成年黑猩猩的40%；而人类的婴儿出生时，头颅大小只有成年人的30%。

但是这个假说，最近遭到了挑战。美国罗得岛大学的社会与人类学家邓斯沃斯（Holly M. Dunsworth）怀疑，如果较小的骨盆腔真的有利于行走，那么骨盆较小的男性在行走时的能量消耗和结构运作顺利

程度，应该会比骨盆较大的女性表现更佳才对。但是实际的研究数据却没有发现明显的不同。[注125](#)

此外，如果人类婴儿出生时的头颅大小真的达到黑猩猩的标准，也就是达到成年人头颅大小的40%，那母亲的骨盆入口也只需要再扩增三厘米左右。而研究显示，现代妇女有些人的骨盆入口已经达到这个尺寸，而且这个尺寸对于直立行走的表现并没有明显的阻碍。

由此可知，人类的早产现象可能还有其他原因。有鉴于此，邓斯沃斯和同事们便提出了另一个新的“代谢交叉假说”（Metabolic Crossover Hypothesis）。他们认为，早产的原因，应该是母亲的身体无法再负荷来自胎儿与自身的高能量代谢。当负荷达到极限时，胎儿就必须产出，不然就会危及双方的生命。

那么，高能量消耗的源头是谁呢？大家应该不难猜到，答案应该就是胎儿的大脑。虽然目前没有关于胎儿大脑消耗能量的明确数据，但是根据新生儿的基础代谢率来预估[注126](#)，刚出生宝宝的大脑大约消耗了全身能量的87%。换言之，消耗巨大能量以至于母亲身体无法负荷而必须早产的元凶，应该就是胎儿的大脑。

此外，瑞士的动物学家波特曼（Adolf Portman）也曾经在二十世纪六十年代提出过一个理论，认为十个月大的胎儿大脑已经有能力可以开始学习，所以提早出生或许大脑就可以及早开始进行学习。人类的早产或许就是因为具有这样的学习优势，才会从进化中脱颖而出。

大脑和身体抢能量，让身体成长变慢

我们先前曾经提到，RNF213基因突变，导致流往大脑的血流量增加。SLC2A1、SLC6A8和CKB基因在大脑中的表现量增强，也使得大脑可以吸收更多葡萄糖和肌酸。但是大家可能会质疑，这些证据并不代表大脑和身体真的在争夺资源，或许身体中的资源原本就过剩，大脑只是把剩余的资源拿去使用而已。

2014年的一篇研究显示，大脑和身体之间似乎真的有“争夺资源”的现象发生^{[注127](#)}。科学家猜想，如果大脑真的抢夺身体有限的资源，那么当大脑使用越多能量时，身体的成长应该就会越慢。于是他们就测量了人类从婴儿到成年之间各个阶段的大脑葡萄糖代谢量。结果发现，在大脑发育最快速的儿童时期，大脑葡萄糖代谢量约占全身葡萄糖代谢量的43%；相较之下，成人大脑葡萄糖代谢量只约占全身葡萄糖代谢量的20%。

而且更惊人的是，如果把婴儿到青春期之间每个时期的大脑葡萄糖代谢量和身体成长速率进行比较后就会发现，大脑葡萄糖代谢量越大，身体成长速度就会越慢。例如婴儿在六个月大左右，大脑葡萄糖代谢率就开始增加，而此时的身体成长速度也开始逐渐趋缓。到了四岁左右，大脑葡萄糖代谢量达到顶峰的43%，而此时也是身体成长速度最慢的时候。一直要到青春期的前期（男生约12~13岁，女生约9~10岁），大脑葡萄糖代谢率才会平稳变低，而身体也开始出现快速增长。

由此可知，大脑使用能量的速率，几乎完全和身体成长速度呈现负相关。可怜的身体，仿佛只能得到大脑使用能量后的残羹剩饭，真可谓“脑门酒肉香，身有冻死骨”。大脑看似自私的案例，莫过于此。

文化进化

大脑除了获得“基因突变”的援助以及发展出各种自肥机制之外，新进化出来的行为习惯和文化也促成了越来越聪明的大脑。

文化与大脑发展的正向循环

比方说用火与熟食就是很好的例子。由于第四道“基因突变”的意外援助，咀嚼肌变得比较弱小，食用生肉所必需的咀嚼能力也会跟着弱化。因此使用火来煮熟生肉的需求就跟着上升（另外一种看法是，先有使用火来煮熟生肉的习惯之后，才让咀嚼肌群变小的突变人种有了生存的机会。“咀嚼肌群变小”和“食用熟肉”两者的因果先后仍不清楚，但是这并不会影响以下的推论）。

当熟食成为习惯之后，大脑很快就从中受益。因为比起难以咀嚼的生肉，熟肉更容易进食、消化和吸收。从熟肉中吸收蛋白质和摄取热量的效率，远比食用生肉和植物要高出许多。一旦人类可以从熟肉中快速且有效率获得热量，就不需要再把大量生理资源投注在消化道和消化食物这件事上，相对的，这些生理资源就可以被大脑所用。而且当吸收养分和热量变得更容易时，大脑所获得的能量和资源就更多、就可以长得更大，而人类也就越来越聪明^{[注128](#)}。

此外，一旦进食变得更有效率，人类就腾出了更多时间可以去从事觅食和进食以外的行为，例如发展猎具、工具，以及更频繁的社交与信息交换等。如此一来，就形成了一个正向循环：更大更聪明的大

脑帮助人类更容易取得食物和烹煮食物，有效率的进食则提供更多的能量给大脑成长，以及更多的时间让大脑可以发挥所长。

灵巧的双手让大脑得以发挥其所长

在600万~700万年前，人类和黑猩猩分道扬镳之后，还有一个和大脑没有直接相关的重要基因也出现了突变：HACNS1基因（就是HAR2）。

大家还记得上面提到过的HAR1“第一号人类加速区”序列吗？这个HACNS1基因，其实就是HAR2“第二号人类加速区”序列的别名，也就是人类和黑猩猩的基因体序列中差异第二大的序列（有十六个碱基的差异）。

在胚胎发育期间，这段序列会帮助启动其他基因，让手部的发育更加精细和灵活^{[注129](#)}。虽然人类手部灵巧化可能和大脑的聪明与否没有直接关联，但是手部灵巧化却可以成功执行聪明大脑的想法和意念。通过工具和书写，人类的思想和文化才可以具体化并传承下去。试想看看，如果海豚有和人类一样聪明的大脑，但是没有手的帮忙，它们就很难发展出工具与文明，就算大脑再聪明，也将无用武之处。

在一道又一道基因突变的推波助澜之下，现代人类的祖先便与其他人科动物分道扬镳，到了7万~20万年前左右，当时的人类大脑已经与现代人的大脑相去无几。终于，人类大脑踏上了智能发展的高峰，开始逐渐摆脱“基因进化”的桎梏，并且走向了一条前所未见的“文化进化”之路。

文化进化

第五章 跳脱轮回的反叛

自杀是唯一值得思考的哲学问题。——卡缪

数十亿年来，神经细胞在进化的过程中不断地拉帮结派，最终形成了大脑。在自然选择的压力之下，大脑不得不走向一条看似自私的自强之路。一路上，它一边蛮横地搜刮身体的资源、奴役其他体细胞，另一边则带领人类成功地摆脱“基因进化”并走向“文化进化”。其意气之风发，俨然充满霸者之姿。

此时，一直不动声色的基因则在暗处冷笑：“大脑啊大脑，你只不过是一个傀儡皇帝而已。赏给你做‘基因载具’的头目，你还真以为可以超越我的掌控？”

这里所谓的“基因载具”，就是道金斯在《自私的基因》中曾经提到的一个概念。他认为，小从单细胞生物的细胞本体、大至多细胞生物的躯体，都只是基因所创造出的一种载具、工具、武器或是“生存机器”。它们可以保护基因、帮助基因移动，并有利于基因与其他基因竞争。尽管在自然选择与生存竞争舞台上亮相的都是这些载具，但是到头来，遗传的主角还是背后的基因。

然而身为载具之首的大脑，似乎已经隐然感受到基因这位影武者的存在。于是，不甘示弱的大脑在奋力进化出心灵以增强生存竞争力

的同时，好像也暗地里开始与基因繁衍的宿命展开对抗。究竟大脑有没有办法脱离基因的掌控，击败生物代代繁衍的轮回命运呢？

人类已停止进化？

首先，我们来看看大脑最近的进化状况。自从七百万年前人类和黑猩猩分道扬镳以来，已经历了无数次的基因突变和进化，大脑也出现了许多改变。但是先别说大脑有没有在对抗基因，有些人认为，人类进化的脚步似乎早已停止，因此大脑根本没有机会可以通过继续进化来对抗基因。人类的进化真的已经止步了吗？大脑的进化又是否仍然在前进？

自然选择已经结束？

由于科技和医学不断地进步，使得新生儿和幼儿死亡率急剧下降，再加上人口增加以及世界持续开发，导致孤立的人类社群越来越稀少，英国伦敦大学学院的进化遗传学家琼斯（Steven Jones）因此认为，人类进化已经停止。英国生物学家兼电视制作人和主持人爱登堡（David Attenborough）也持类似的主张。他认为，当人类婴儿的存活率超过95%的时候，也就意味着人类的自然选择已经结束。

不过，这样的看法似乎太过武断。科学证据显示，有许多基因突变，其实都是在过去三万至十万年之间发生的。十万年之于七百万年，就有如是一天二十四小时的最后三十分钟，但在这短短的期间内，人类出现了大规模的迁徙，饮食习惯也出现急剧变化，再加上气候变迁和疾病的冲击，人类基因变化速度之快，仿佛正在加速进化。

例如在约略十万年前，人类开始逐渐发展出农耕技巧，农耕族群的后裔便进化出比较多份的AMY1唾液淀粉酶基因。四万五千年前，DARC基因突变，导致红细胞表面的趋化因子（Chemokine）减少，使得“间日疟原虫”（Plasmodium vivax）无法再轻易进入红细胞。大约在三万年前，EDAR基因突变，东亚人进化出较粗黑的直发，同一时期，ABCC11基因突变，导致干耳垢。

在最近一万年之内，也出现了不少基因变化。例如原本人类在进入成年后，乳糖酶的活性就会下降甚至消失，但是由于人类在过去数千年中开始饲养牛、骆驼和山羊，并食用这些动物的乳汁，部分成人便逐渐进化出活性乳糖酶。

除了基因自身会发生突变以外，基因还会和文化共同进化，并因此大大加速基因与文化的演变。比方说，当某些人发现自己已经可以代谢乳糖时，可能就会开始食用家畜的乳汁，由于这些人多出一种轻易可得的营养食物，其生存繁衍能力也会因此比其他无法食用家畜乳汁的人更强，这些人在生存竞争中胜出后，就会更大量地饲养家畜取用乳汁，促成畜牧与酪农文化的生成，而这样的文化在资源匮乏的时期也很容易反过来加速淘汰掉没有活性乳糖酶的人类。

此外，九千多年前，HERC2基因突变，导致蓝眼珠。三千年前，非洲和印度地区的族群出现血红素基因突变，导致镰刀型红细胞而不怕疟疾原虫。还有TYRP1基因突变形成金发、MC1R基因突变导致红发，也都是数千年内才发生的事。

由此可知，人类不但没有停止进化，似乎还因为人口大量增加以及环境饮食剧烈变化而出现加速进化的迹象。

大脑似乎没什么改变？

虽然人类仍在快速进化，但是大脑呢？大脑是否仍有在持续演变？有一个耐人寻味的现象就是，二十万年前的人类大脑硬件结构，其实就已经很接近现在的大脑模样。为什么这二十万年来，大脑没有出现明显的变化？

关于这个问题，似乎没人有明确的答案。或许大脑仍然不断在进化，但由于这些变动都只是“隐藏性”的变化，因此很难一眼就辨识出来。例如随着人口不断地增加，越爱社交的人可能就越容易在大型社会中生存。在这种情况下，如果有基因变异会让大脑更爱社交，拥有这样大脑的人就可以在竞争中脱颖而出。

另外，对于物质、权力或金钱的欲望越强，可能也会越容易适应当代资本主义的潮流。因此如果有基因变异可以让大脑对这些事物有更强的欲望或更有效的资源获取能力，或许也能帮助个体存活与繁衍。在新世代中大行其道的电子产品也可能会影响进化的方向，如果有基因变异可以让大脑更容易适应或喜好这些快速且多功能的虚拟事物，那么该个体就会拥有更强的生存竞争能力。

大脑的明显外部变化已经停滞？

如果上述的这些变化都不会造成大脑的明显外部变化，那么即使这些变化存在，也不容易被观察到。至于是否真的存在这些“隐藏性”的变

化，则仍有待科学进一步的验证。

但是无论大脑是否真的在软件上出现某些“隐藏性”的变化，我们可以确定的是，二十万年来，大脑似乎没有在硬件上出现巨大的“外显性”变化。为什么大脑没有变得更大？脑细胞和神经联结没有变得更多？神经传导速度没有变得更快？

或许，这是因为大脑继续扩增的边际效益已经非常低。边际效益是一个经济学中的概念，指的是每增加一单位消费时可以获得的效益。一般来说，边际效益会随着消费逐渐增多而出现递减的现象。例如当你很渴的时候，一杯水可以给你带来很高的效益。但是第二杯水带给你的效益，就会比较前一杯水的效益稍微低一点。当你喝了很多杯之后，效益还有可能变成负数。例如当你已经不想再喝、也喝不下更多的水时，那别人可能要付你钱，你才愿意再喝一杯。

同样的，大脑继续扩增所能带来的生存繁衍效益，很有可能已经无法再继续增加。当大脑扩增所能带来的生存繁衍效益已经很低时，那就不如把扩增所需的资源投入其他用途，才能在进化的过程中持续保有优势。

另外一个类似的看法，认为大脑掠夺资源的量已经到达临界点。如果再掠取更多的资源，身体就会不堪负荷，而造成两败俱伤。我们在第四章中看到，人脑在进化的过程中，从身体其他部位引入了更大量的血流，从肌肉细胞抢来了更多的葡萄糖，牺牲了咀嚼肌的强度以换取更大的脑容量。这些看似“自私”的行径虽然造就了聪明的大脑，但是也让身体强度下降了许多。例如我们的肌肉强度只有黑猩猩和猕猴的一半^{[注130](#)}。相较于它们，人类的身体简直就是不堪一击。或许大

脑对身体的掠夺已经到达了临界点，再多一点点的掠夺，都可能会导致身体过于脆弱而不利于生存竞争。

还有一个可能原因，就是大脑继续扩增可能会造成难产。大部分灵长类新生儿的头围都和母亲的产道大小相当，但是人类的新生儿头围却比母亲产道还要大上许多，也因此，大部分的人类生产过程都必须有外力协助，不然很容易就会出现难产的状况。虽然我们之前有提到，人类胎儿的头颅可能还有增大的空间，却因为能量代谢要求过高而遭到母体提早产出，但是不可讳言的，胎儿头颅能够继续增长的空间极其有限。或许大脑的扩增程度对母亲和胎儿的威胁已经逼近临界点，因此无法在进化中继续扩增。

看完这三个让大脑结构不再变化的可能原因，眼尖的读者们可能早已发现了一个共通点，就是这三种解释似乎都涉及了一个关键通则：大脑的进化不得危及生命。换言之，基因载具的生命似乎比大脑的进化更重要！难道说，基因才真的是大脑背后的主宰？

基因才是幕后黑手？

1976年，英国的进化生物学家道金斯出版了进化生物学中的科普名著《自私的基因》，这本旷世巨作，开启了一个关于进化的新理论时代，并让世人得以重新省思进化的主角究竟是谁。

道金斯认为，在进化的过程中，互相竞争的主角虽然看起来是一个个的独立生物个体，但是真正的进化单位，其实是基因。

各式各样的不同物种，其实都只是基因的载具，都只是基因在竞争时所“创造”出来的帮手。无论是身体、肌肉、骨骼或大脑，都只是基因所制造出来的工具，这些不同组织和器官的存在目的，就是要极大化身体这个基因载具的适应力。当基因载具顺利存活之后，基因也才能一代一代地传递下去。

从这个角度来看，大脑充其量也只不过是载具的头目，无论大脑再怎么自私，也仍然只是基因的产物，永远也逃脱不了基因的掌控。换句话说，当大脑的自利行为与基因繁衍相抵触时，前者无效。

“六道援助”终究还是来自基因

大家还记得在第四章中，当大脑在进化过程中触礁时，获得了谁的援助吗？没错，在关键时刻，“六道援助”终究还是来自基因。原来唯我独尊的大脑，似乎也得受限于基因。原来自以为霸主的大脑，也只不过是基因的马夫而已。躲在背后操控一切的基因，让大脑这位傀儡享有极大的权力，让大脑可以恣意地操控其他组织和器官，更让大脑可以无情地掠夺身体资源，但是每当大脑的自利行为危害到基因的繁衍时，就会尝到血淋淋的教训。这最后的禁忌，大脑似乎怎么也跨不过去。

大脑对抗基因掌控？

但是大脑真的只能永远服从基因吗？大脑的过去或许如此，未来难道就不会出现转折？大脑不是已经能够通过“文化进化”来试图摆脱“基因进化”了吗？有没有可能，大脑其实早已经在暗中对抗基因？现在我们

就一起来看看以下几个现象。或许在与基因的这场对抗之中，大脑还存有反败为胜的一线生机。

首先我们要看的，就是大脑所产生的意识经验。大脑之所以会产生意识经验，可能是为了要帮助我们认识这个世界。但是，这些意识经验有时候反而变成人类生活的一切。有时候，人们为了追求这些虚拟的意识经验，竟然会做出“不利于生存繁衍”的行为，就仿佛是刻意在与基因对抗一样。

心灵与意识：反噬主人的助手

每天早上起床后，意识经验（就是我们的知觉、感觉或各种心灵现象）就如影随形地伴随着我们，直到晚上入睡，意识或心灵才会暂时消失。我们每个人都有它，也对它非常熟悉。然而对于意识的本质，我们却一无所知。人为什么会有意识？它的产生机制为何？意识的本质到底是什么？这些问题至今仍是一团迷雾。

虽然我们仍不清楚这些问题的答案，但是我们已经明确知道，意识和大脑有着极度密切的关联性。

数千年来，许多伟大的哲学家和思想家，都对意识这个现象充满好奇。例如法国的哲学家笛卡儿就主张，意识是一种非物质、类似灵魂的东西，可以通过脑中的松果体和大脑产生互动。虽然这种心脑二元论（心灵意识是非物质、大脑是物质）的支持者已经越来越少，但是笛卡儿似乎早就注意到心灵跟大脑之间的密切关系。

从十九世纪以来，神经科学更是发现了大脑与心灵在功能上高度相关的诸多证据。比方说加拿大的神经外科医师彭菲尔德（Wilder

Penfield) 为了治疗癫痫，就曾经以电流刺激大脑各个部位，结果发现大脑和心灵的功能有明确的对应关系。诸如视觉、听觉和触觉等各种感觉，都可以找得到相对应的不同脑区。此外无论是生物模型或人类的脑造影研究，也都发现了类似的结果。

在众多的神经科学发现——出炉之后，大部分的现代脑神经科学家以及研究心灵问题的心灵哲学家，都倾向认为意识是大脑活动的产物。

好吧，如果意识是大脑活动的产物，那意识具有什么功能？大脑又为什么要产生意识呢？

意识让我们得以认识世界，但是也让我们脱离了现实

大脑产生意识（知觉或感觉）的原因，可能是为了要帮助我们认识世界。“通过意识（知觉）来认识世界”？这句话是什么意思呢？

在进一步解释之前，笔者要先问大家一个问题：“当我们在看世界时，是‘直接’看到了世界，还是只是‘间接’看到世界呢？”很多人可能都会说，我们当然是直接看到世界，哪来的间接呢？

事实上，我们只是间接看到了世界。我们的各种感觉或知觉经验，其实完全是大脑的产物。我们真正“接触”到的，只是大脑对这个世界的“虚拟摹本”。我们的感官在接收到外在世界的能量和信息后，会产生电生理变化。这些电生理信息传入大脑后，大脑会对这些电生理讯号做出诠释，重新创造出一个类似外在世界的“虚拟世界”。我们

的感知经验，就是这个虚拟世界。我们就是通过大脑所创造出来的“意识”或“虚拟世界”来认识世界的。

不相信吗？请大家寻找一下身边最强的光源，然后凝视着该光源，尽量不要移动眼睛。在心中默数十秒之后，再把视线转移到视野中较阴暗之处，或者干脆闭上眼睛。此时，由于视网膜上的细胞在强光照射后产生疲乏，就会让你持续看到一些颜色或光影。这个有趣的现象，叫作后像（Afterimage），它清楚呈现出一个事实：即使外在世界中不存在任何可以诱发视觉的事物（例如当你闭上眼或把视线移到视野中阴暗之处时），大脑仍然可以凭空创造出视觉内容。

视觉如此，其他各种知觉亦然！

由此可知，视觉意识完全是大脑所创造出来的感觉。也就是说，视觉只存在于大脑之中，而不在外在世界之中。事实上，不只视觉如此，我们所有的知觉经验，也完全都是大脑的产物。除了上述的后像，我们在梦中出现知觉经验，或是做白日梦时的知觉经验，也都一再显示出大脑具有凭空创造出知觉经验的能力。

大脑通过感官，把外在世界的能量和讯号转变成电生理讯号，接着这些电生理讯号再被转化为知觉意识。而我们所经历到的，就是这些由大脑产生的知觉意识。

这就好比家中的电视。电视台的摄影记者通过摄影机把光线和影像捕捉下来，这些信息变成了电子讯号传送到家中的电视，电视再把电子讯号透过像素呈现在荧幕上。我们的知觉，就像是电视荧幕上的画面。它们是对外在世界的一种“表征”，虽然这个“表征”和外在世界

有很大的相似性，但是它并不“等同”于外在世界。我们的知觉意识，就只是这些二手的“拟真摹本”而已。

因此，我们只是“间接”看到了世界。我们看到的，是大脑对外在世界的“表征”或“诠释”，而不是真实的外在世界。换句话说，我们的知觉意识，完全是大脑创造出来的虚拟“假象”。

不过，知觉意识虽然是虚拟的“假象”，它们却非常“逼真”。在进化的过程中，大脑不断尝试错误，并逐渐修正它的模拟结果，终于发展出现在的模样。大脑所模拟出来的知觉“假象”，在大部分的状况下都十分正确，也因此，我们才能顺利地通过这些知觉来和外在世界互动。

由此看来，大脑产生意识的原因，可能是为了要帮助我们认识世界。但是，这些意识经验，有时候反而会变成人类生活的一切。为了追求这些虚拟的意识经验，人们有时竟会做出“不利于生存繁衍”的行为。

愉悦感：性高潮、手淫与吸毒

人类有很多“不利于生存繁衍”的行为，其实都是因为我们为了追求虚拟的意识经验（例如愉悦感）而导致。诸如追求性愉悦、手淫、吸毒、赌博等，说穿了都是人类追求虚拟意识经验的行为。在这些情况中，心灵状态脱离了原先进化的目的，反仆为主地成了人类魂牵梦萦的目标。

我们先来看看性行为这件事。

在没有安全保障的环境中，生物进行性行为很容易使自己暴露在危险之中。而且，性行为也颇耗费能量。研究发现，性行为平均每分钟所耗费的能量，大约接近慢跑平均每分钟耗费能量的一半[注131](#)。因此如果没有明显的诱因，生物其实并不会有很高的意愿去进行性行为。

有鉴于此，在进化的过程中若是有某些生物的大脑意外地赋予性行为愉悦的意识状态，例如性愉悦和性高潮，那么该生物就会有强烈的欲望去进行性行为以获取愉悦感，而这样的行为，就可以帮助它们在繁衍竞赛中胜出。

这种奖励似乎是一种很好的机制。不过，性高潮这个当初用来鼓励性行为的“奖赏”，却在进化的过程中脱离了性行为，变成人类趋之若鹜的追求目标。这个原本应该是作为“奖赏”的次要目标，反而超越了生殖，喧宾夺主地成了主要、甚至是唯一的目标。

不相信吗？那就看看手淫吧，独自一人偷偷摸摸地关在屋子里，瞻前顾后地燃烧热量，只为了获得几秒钟的快感。这样大费九牛二虎之力追求性高潮、但却一点也无助于繁衍后代的行为，看在基因的眼中，或是看在以散播基因传宗接代为首要的“基因沙文主义”者眼中，真的是十分荒谬。

不过，反对者可能会认为自慰并非全然无助于繁衍后代，因为有些研究似乎发现自慰的好处。比方说，有研究指出男性自慰可能有利于移除老旧的精子[注132](#) [注133](#) [注134](#)，而且每天射精可能会提升精子的

质量与活动力^{[注135](#)}。女性自慰则可以改变子宫颈酸碱值以减少子宫颈感染机会，而在性交前后的自慰行为则可能有助于精子和卵子结合。

但是即使自慰真的可能有助于繁衍后代，我们仍须仔细观察并思考自慰行为的最主要诱因为何。笔者的看法是：“促使人们愿意花费气力去自慰的主要动机，应该还是它所附随的生理或心理快感。”而这个命题，其实是一个完全可以通过科学实验方法来验证的经验命题。比方说，如果我们有办法利用局部麻醉等实验方式来去除自慰所带来的“精神奖赏”，那么人们应该就会丧失自慰的动机和行为。

废寝忘食的老鼠

此外，这种“精神奖赏超越生存繁衍”的行为，也不是只有人类才会，而且也并不只局限于与性有关的自慰行为。科学家早在二十世纪五十年代就发现，电刺激老鼠的大脑，也会让老鼠产生废寝忘食的上瘾行为。

1953年，神经科学家奥尔兹（James Olds）在老鼠大脑中的隔核（Septal Nuclei）置入电极。奥尔兹原本以为，当老鼠进入房间角落并受到大脑电击后，应该会学会避开角落，没想到，老鼠竟然一直跑回那个角落，仿佛希望被电击似的。后来深入研究后才发现，原来这个区域和附近的阿肯伯氏核（Nucleus Accumbens）以及扣带皮质（Cingulate Gyrus），可能就是大脑中的“愉悦中枢”或“欲望中枢”。

刺激这个区域时，老鼠会变得废寝忘食、一心只想着要继续接受刺激，如果给老鼠一个按键，让它可以按压按键来刺激自己的大脑，

老鼠就会不断重复按压的行为，一小时甚至可以按压数千次以上，直到精疲力竭为止。

同样是在二十世纪五十年代，精神病学家希斯（Robert Heath）也发表了一项极具争议性的研究，他将电极植入许多患有癫痫和各种精神疾病的病人脑中，希望能够通过刺激大脑来治愈这些病患。

结果发现，在刺激某些特定的脑区后，不少原本闷闷不乐的病人开始心情好转、展露微笑，甚至会与人交谈。但是一旦停止刺激，就会恢复原本不快乐的状态。

有一次，希斯还让一名编号B-19的病人自己决定想要刺激的脑区和次数。结果这名病人在一次三小时的疗程中，以电极刺激了自己的内隔核区域高达约一千五百次（就是奥尔兹电击老鼠的同一脑区）。根据希斯的研究报告，B-19病人在电击时感到愉悦和温暖友善，而且还不愿意停止实验。

这些类似成瘾的反应，显示出一个可能性：原本用来奖励性行为或鼓励其他各种费力行为的“愉悦感觉”，似乎可以独立运作。无论是透过电击、手淫、吸毒或各种自我刺激的方式，只要有机会刺激“愉悦中枢”，大多数人都很乐意而为之。而且重点是，很多人甚至会愿意“为了愉悦而愉悦”，即使这些行为不利于生存繁衍，也依然执迷不悟、我行我素。

由此看来，大脑在进化出意识状态之后，某些意识状态（例如愉悦感）在人们心中的地位，似乎变得比生存繁衍更加重要。先不论这种情况在道德上是好是坏，在此笔者希望读者们跟我一起把注意力集

中在它所衍生出来的一个特殊意义上：大脑似乎有机会摆脱基因的控制。

在上述众多与心灵有关的现象中，我们可以隐约发现：通过意识与心灵，大脑似乎可以不再受限于基因的操控。以基因的角度来看，任何行为都应该要以促进生存与繁衍为优先，但是发展出意识的大脑，有时候却乐于活在大脑自己所创造出来的虚拟世界，追求自己所创造出来的愉悦，甚至做出不利于生存繁衍的行为。

从自私基因的角度来看，这完全是大逆不道、不利于进化的逆天行为，但是从另一个角度来看，这些行为则显示出大脑本身也是自私的（或者说是自由的），其自私 / 自由之甚，甚至到了可以对抗基因的地步。大脑不屈服于基因所重视的“生存繁衍效用”，宁愿追求可以带来愉悦的“心理效用”，就好像大脑也有它自己的自由与意志一般。

我们再来看看以下的例子，包括爱情、美感，以及对智性活动的喜好，其实也都变成了大脑展现其自由不羁的渠道。这些原本用来鼓励生存繁衍的心灵状态，后来全都可以独立运作，让大脑可以不再受到基因的宰制。

柏拉图式的爱情

爱情这种心灵状态的原始功能，应该有其进化上的益处。因为如果一种生物对其配偶会有“喜爱”和“占有”的欲望，那么这种生物就可能比较愿意“守护”或“霸占”配偶。如此一来，就容易形成较长期的配对关系。这种长期配对关系不但有利于互相照应以便生存，也有助于确保后代是自己的，同时还能让照料后代的工作变得更容易。

但是就像愉悦感可以超越性行为而独自运作一样，爱情也可以。有爱无性的柏拉图式爱情，时有所闻。各种为了得不到爱情而自殒的凄美故事，也一直被众人传颂。这些例子，都显示出人类的心灵有时会为了单纯追求感受（恋爱感）而放弃原本与恋爱感密不可分的生殖繁衍行为。

升华的美感追求

同样的，对“美丽事物”的追求，也能够从原本具有进化益处的行为，升华成可以独立运作的举动。

“美”的心理感受，一开始确实可以为我们带来进化上的优势。大家只要观察一下周遭“美”的事物，就会发现，追求这些“美”的事物，通常都会提升我们的生存或繁衍机会。

例如对大多数男性而言，电眼红唇的女性十分性感美丽。对大多数的父母来说，大头嘟嘴的宝宝也很漂亮可爱。其原因就在于：追求或保护这些事物之后，都可以提升自己或所属族群的生存或繁衍概率。关于这一点，笔者曾经在前作中稍微提过，以下就对于美的感受与进化再做一些更详尽的分析。

在进化早期，某些人可能会“随机”觉得某些事物很“美”，而且他们会对这些事物有欲望并进行追求。追求成功后，如果这些到手的事物刚好能够提升他们的生存或繁衍概率，那这些觉得某事物很美且有占有欲的人，就会在进化的竞争中脱颖而出。那些事物，也就理所当然地成为他们心中或文化上认为“美”的事物。而我们，就是这些人的后代。

反过来说，如果某些人“随机”觉得某些事物很“美”，但是追求成功后，这些到手的事物却无法提升他们的生存和繁衍概率，那么这些觉得某事物很美的人就会因为白做工而容易在进化的竞争中被淘汰。那些事物也就无法变成众人认为“美”的事物。放眼所见，任何我们觉得不美的事物，其实就是那些追求后无法提升我们的生存或繁衍概率的事物。

换言之，由于男生追求女性可以提升繁衍概率，因此如果某些男性在看到女性时会产生特别的美感，那么这些男性对女性的追求欲望就会比较强烈，他们的生存或繁衍概率就可能会更加提升。结果就是，这些男性在进化中存活下来了，同时，他们觉得女性很美的“美感”也存活下来了。

同样的，保护宝宝顺利成长，也可以提升整个族群的生存或繁衍概率，因此如果某个族群中的人看到宝宝时会产生特别的可爱感或爱心，那么这个族群中的人就会有更强烈的欲望去照顾宝宝，他们整个族群的生存或繁衍概率就可能提升。结果一样，这个族群存活了，而且他们看到宝宝时会出现的可爱感和爱心也存活了。

这个理论并不只局限于解释“人”的美。包括“风景”，甚至是哲学家康德（Immanuel Kant）认为的“壮丽”“崇高”等美丽的性质，似乎也可被这个进化心理学的理论所解释。比方说，在远古时期，某些人对“壮丽”事物（例如山川、江山、广阔的土地）可能充满喜好且会努力追求，当他们追求成功时（打下江山时），的确会因为获得了更多资源而为他们带来进化上的优势。相对而言，对这些事物不会感到“壮丽”的人，就不会去追求它们，与前者相比，后者可能会因此缺乏资源

而被淘汰。如此进化下来，身为前者的子孙的我们，自然就会认为广阔高耸的山川非常“壮丽”、非常“美”。

同样的，某些人追求“崇高”品德、操守或“知识”后，也可能会因为他们随之产生的某些利他行为而为其带来进化上的优势。他们的后代胜出之后，“崇高”和“知识”也就自然成为“美好”的事物。

值得注意的是，这种美的感受和对美丽事物的追求，也和“愉悦感”以及“爱情”一样，会出现升华而独立运作的状况。例如帝王将相们可能会只爱江山而不爱美人（不爱传宗接代），艺术收藏家们可能会出现收集名品的疯狂癖好以致废寝忘食，哲学家或博学家则可能会沉迷思索和一心追求知识而与世隔绝。

再一次，大脑似乎展现出自己的自由与意志，在这些例子中，我们似乎不时会为了追求某些感受而放弃生存繁衍。基因的桎梏，好像怎么也拦不住无边无界的自由心灵。

一切都是信息处理而已

虽然上述的诸多例子看似有些怪异，但是从信息处理的角度来看，这一切似乎都变得非常合理。神经系统其实就是信息处理系统。神经系统内部使用的是电讯号来处理信息，和外界接触的方式则是透过物理或化学界面，如人类的五官，因为这种设计的关系，只要界面传来信息，神经系统就会作用。

换言之，神经系统本质上就是不需要真实事件也能运作的信息处理器。只要有讯号传入就行。而人类之所以会沉迷于手淫、吸毒和电玩等“不真实”的刺激，正是因为这些虚拟刺激提供了非常类似真实刺

激的信息，有时候它们甚至比真实刺激更能有效地刺激我们。这种只要少许付出就有高效回应的刺激方法，完全符合信息系统追求效率的目标。

不自由毋宁死：宁被进化淘汰也要抛弃生殖

大家可能会问，如果大脑真的抛弃了生殖，不就注定要被进化淘汰了吗？没错，如果完全背离了生殖繁衍，的确就只有绝种一途。但是大家也应该反过来思考一下：如果大脑抛弃了生殖就一定会被进化淘汰，为什么人类在历史上仍然会陆续不断地出现各种为了爱情、知识或艺术而“升华”的事例？为什么人类宁愿冒着被进化淘汰的风险，也要前仆后继地追求精神上的满足？

这个现象或许告诉我们一件事，就是即使明知做出某些选择会被进化所淘汰，大脑也仍然义无反顾。“进化压力也无法不让大脑做出自由选择”的事实，可能正是大脑对抗基因宿命的展现。

自杀也是大脑自由的展现

上述关于“大脑展现自由”的说法，似乎也可以解释部分的自杀现象。

从进化生物学的角度来看，自杀是一种非常奇怪的行为。怎么说呢？首先，如果自杀这种行为是由基因所控制，那么由于带着这种基因的人会自杀，因此其“自杀基因”就会无法顺利遗传下去，久而久之，“自杀基因”就会在进化的过程中被淘汰，而自杀行为也会从人类的行为中消失。

但是人类的自杀行为却从来没有消失过，因此根据归谬法我们可以推论：应该不存在“自杀基因”。或者我们可以说，现今的自杀行为恐怕不是（或至少不全然是）基因所为。好，如果自杀非关基因，那是什么原因所致呢？社会学家涂尔干（Emile Durkheim）在《自杀论》一书中主张自杀是一种由社会因素所导致的现象。他把自杀大致区分为四类：自我中心型自杀（Egoistic Suicide）、利他型自杀（Altruistic Suicide）、异常型自杀（Anomic Suicide），以及宿命型自杀（Fatalistic Suicide）。

这四种自杀类别，都是因为个人受到社会因素影响的结果。例如在自我中心型的自杀案例中，个人会因为无法融入社会团体而自杀（例如怀才不遇者）。在利他型自杀案例中，个人会因为社会团体执行所赋予的责任或命令而自杀（例如自杀炸弹客）。在异常型自杀案例中，个人会在社会出现重大变化后，因为丧失了某些既得利益后而自杀（例如经济萧条或重大灾变后选择自杀）。在宿命型自杀案例中，个人会因为无法对抗社会团体对自己造成的压迫而自杀（例如囚犯或奴隶的自杀）。

无论社会因素是通过怎样的机制影响个人行为，我们必须注意的一个重点就是：这些行为的最后决定者仍然是个人（或者说是大脑）。如果大脑没有意识、没有心灵、没有足够的认知能力和复杂度，那么即使有社会因素的影响，也无法产生自杀的行为。在众多社会性的生物中，只有人类会出现自杀行为。这或许正是因为人类的大脑已经进化出高度复杂的心灵，得以自由地追寻自己的目标，并因此有意或无意地和基因所操控的生存繁衍宿命进行对抗。

除此之外，通过离群索居的出世方法来进行精神上的自我修行，似乎也是在与基因的生存繁衍宿命进行对抗。在某些宗教或者灵修的派别中，都会通过禁欲，甚至是离群索居的方法来追求精神上的提升。这种彻底断绝生育的行为，看起来对基因的生存繁衍毫无助益，仿佛是大脑正在顽强抵抗基因的轮回宿命。

反驳“大脑对抗基因论”？

看到这里，不知道大家有没有被笔者的“大脑对抗基因论”给说服。如果没有被说服，你一定心中早就想到好几种反驳的方式。如果已被说服，你可能也会好奇有哪些说法可以反驳我的理论。以下我们就来看看两种可能的反驳：“基因阴谋论”以及“随机错误论”。

基因阴谋论

基因阴谋论者认为，不管大脑和心灵如何进化与作为，都逃不出基因的手掌心。人类的确有许多“追求感受”（Sensation-seeking）的行为，而且这些行为乍看之下都对生存繁衍没有帮助，有时甚至看似还有反效果，但是只要我们仔细分析就可以发现，个人这些“追求感受”的行为，其实对“群体”所产生的生存繁衍总效益可能仍然是正值。

比方说，假设一个族群中每个人都有“追求感受”的行为，而且其中有80%的人的确会为了追求某些意识状态而做出各种对生存繁衍毫无帮助的行为（例如手淫或吸毒）。但是这个族群中，如果有20%的人把“追求感受”的欲望投注在追求知识、满足好奇心、通过工作获得成就感或创新科学等活动上时，这20%的人的社会产值，就有可能为

整个族群带来极大的利益，其利益甚至可能超过其他80%的人所产生的负面效果。若真如此，这个深陷于“追求感受”的族群就会比另一个毫不追求感受的族群更有竞争力，进而在进化中胜出。

从这样的角度来看，让大脑产生心灵、并且成为“感受追求者”，其实根本就是基因的一项巨大阴谋。因为基因在赋予大脑这个能力后，虽然可能会让某些个体因此误入歧途，但是只要有少数个体把“追求感受”用于正途，就可能为整个群体带来巨大的利益。换言之，虽然个体的行为看起来是在对抗基因，但是从群体的角度来说，基因仍是因此受惠，因此大脑与心灵仍然只是基因的奴隶与帮手而已。

这种基因阴谋论，也可以解释上述的自杀现象。比方说基因阴谋论者可以主张：“自杀基因”如果在某个年龄以上才会发生作用，此基因就可以在个体自杀前顺利地遗传下去，因为如果“自杀基因”只有在晚年才会发作，那么自杀行为发生时，基因早已遗传给下一代，所以不会被进化给淘汰。而且如果“自杀基因”只会在晚年发作，整个族群甚至还有可能因此而受益，因为年老的个体自杀后，社群中剩下的个体就可以分配到更多的有限资源，整个社群的生存和竞争能力也会因此而上升。从这种“群择”的角度来看，“自杀基因”不但有可能存在，“自杀行为”可能还对族群有其益处。

这种“自杀”有益群体的现象，在细胞的层级上也不时的发生。例如生物体内老化的细胞会发生“细胞凋亡”（Apoptosis）。从生理和进化的角度来看，这是细胞为了生物个体的整体利益而牺牲小我完成大我的自杀行为。因为如果细胞在该凋亡时不凋亡，就会不断地使用并浪费资源，最后甚至可能会演变成癌细胞，导致生物个体死亡。

对于断欲的宗教与精神灵修行为，基因阴谋论者也可以说：追求灵性的自我修行看似对基因的生存繁衍毫无益处，但是只要我们仔细分析就可以发现，当一个社群中的某些个体产生这些行为时，他们可能就会引发风潮并成为精神领袖，其追随者可能会因此而创造出某种特定文化、行为规范，甚至是宗教教条来对社群产生道德约束力，如果这样的结果有助于维系社群、让社群更加稳定，那么个人追求精神提升的断欲行为，就有可能在无意间对整个族群的生存繁衍产生正面效益。[注136](#)。

此外，基因阴谋论也可以轻松解释为什么世界之中存在着许多“利他行为”。传统进化观点认为，进化的单位是生物个体，而在生存竞争的过程中，“进化会选择出最能够生存繁衍的生物个体”。但是这种传统观点却无法轻易解释“利他行为”。

1964年，英国的进化生物学家汉弥尔顿（William D. Hamilton）更进一步量化了这个原则，并提出了知名的汉弥尔顿规则（Hamilton's Rule）。他主张，当“受惠者获得的繁殖利益”和“受惠者与施惠者的血缘关系程度”的两者乘积，高于“施惠者损失的繁殖利益”时，利他行为就会产生。其中的原因，就在于此时的利他行为可以让一些基因在受惠者身上更兴盛地繁衍下去，并因此导致环境中该基因的总数目增加。生物学家霍尔丹（John B. S. Haldane）曾经用一句话经典地描述了这个原则：“为了两位亲兄弟或是八位表兄弟，我愿意牺牲生命。”这句话就是说，从基因数量的角度来看，两个亲兄弟或是八个表兄弟，在进化上来说和自己等值。牺牲自己来保全两个亲兄弟或八个表兄弟，可以让彼此身上的基因同样顺利地繁衍下去。

这个原则在最近的一项研究中，更进一步获得了一些正面证据的支持。加拿大的生物学家观察到，野生红松鼠有时候会“领养”其他没有父母的小松鼠。在仔细分析亲缘关系后，他们发现只有当汉弥尔顿规则被满足时，领养的现象才会出现^{[注137](#)}。由此可知，生物是否会出现利他行为，可能真的取决于基因是否能够在利他行为中获利。

反驳“基因阴谋论”

在阐述了基因阴谋论者的论点后，接下来就让笔者来自我辩护，试图反驳基因阴谋论的论述。关于上述“基因阴谋论”对自杀的说法，其实存有许多漏洞。的确，如果“自杀基因”只有在晚年才会发作，那么基因的确可以在个体自杀前就遗传给下一代。但是在现实社会中，自杀行为真的只发生在晚年吗？我们只要检视一下自杀率，就会发现这种说法其实颇有问题。尽管成年人和老年人的自杀率的确较高，但是15~24岁年轻人的自杀率也高达5~10人（每十万人），而且从目前有明确数据记录的二十世纪六十年代以来，这个自杀率不但没有下降，反而还一直在稳定成长。如果真的有自杀基因存在，青少年的自杀行为应该会把该基因淘汰掉，而使得青少年自杀行为越来越罕见才对。由于此现象不减反增，我们可以推论出，其中必有他因。而这里的“他因”，可能就是心灵受到环境影响后所产生的影响。

至于“自杀行为在晚年发作会让整个族群获得更多资源而受益”的说法，也不一定正确，因为老年人自杀虽然可以让社群中剩下的每一个人分配到更多的实质资源，但是这些长者的自杀，却也可能会让社群中累积的智慧和经验流失，最后反而可能让社群的生存与竞争力下降。这其中的利弊得失，恐怕得经过仔细地计算才能清楚衡量。

若是抛开上述这些反对基因阴谋论的有利证据，我们仍可以先退一步，暂时同意“是基因让大脑产生心灵，并让个人能够恣意感受、任意妄为，以产生可能的群体生存繁衍助益”。然而，即便是如此，基因阴谋论的这个说法也无法撼动一个事实，就是“个人确实能够自由地追求感受”。换言之，虽然基因的确有可能在这场策划中获得益处，但是这场阴谋之所以有机会能够成功，全在于大脑拥有恣意追求感受的自由。因此，这个局面并不像是基因精心策划的一场必胜“阴谋”，而更像是基因放手释权后的一场玩命“赌博”。基因帮助大脑在进化过程中产生了心灵，而这其实是一场豪赌。不受拘束的自由心灵是否真的会反过来帮助基因繁衍，没有人能够确定。虽然目前看来，心灵在大部分的情况下的确有助于基因繁衍，但是在上述的许多例子中，我们也看到了不利于基因的完全相反状况。至于未来的心灵走向，更是没人说得准。

除此之外，只要“个人确实能够自由地追求感受”，我们在理论上就可以做出对抗基因繁衍宿命的行为。比方说，美国哈佛大学的知名认知与语言学家平克（Steven Pinker）就曾经说过他已经厌倦了进化游戏，因此决定不生小孩^{[注138](#)}。理论上来说，我们都和平克一样拥有自由选择权，愿不愿意脱离基因的生存繁衍轮回宿命，就在我们一念之间。

接着，我们再来看看汉弥尔顿法则是否真的能够解释利他行为。事实上，汉弥尔顿法则一直是一个雷声大雨点小的法则，这个法则虽然出名，但是却极度缺乏经验证据，上述的红松鼠行为观察数据，其实是目前唯一支持汉弥尔顿法则的证据。即使我们撇开证据不足的现

象不谈，到了高等灵长类的身上，更是充斥着与汉弥尔顿法则不符的反例。

比方说，在我们都熟知的古代帝王斗争史中，就可以见到血迹斑斑的各种反例。秦二世皇帝胡亥在争权夺位的过程中残害超过二十位兄弟姊妹；五代十国的南汉皇帝刘晟为了巩固自己的权位，在十三年之间杀害了十五位亲兄弟；唐太宗李世民在玄武门之变中，为了夺取太子之位而杀死了长兄李建成和三弟李元吉；清帝雍正即位后，也先后折磨杀害了曾与自己夺嫡的皇八子胤禩和皇九子胤禳。类似的例子在西方世界中也是屡见不鲜，例如奥图曼土耳其帝国的穆罕默德三世（Mehmed III）就曾经诛杀十九名手足。

这些手足相残的例子，没有一个符合汉弥尔顿规则，因为根据此规则，人们应该会愿意牺牲自己来保全两个亲兄弟或八个表兄弟才对，但是这些案例中，夺权者不但没有牺牲自己来保全为数众多的其他手足，甚至反而牺牲了不成比例的手足来延续自己的基因。虽然说夺权的结果就只能有一个胜利者，但是难道人们就非得斗到你死我“王”才能罢休？如果人类的行为是为了让与自己相同的基因数量最大化，那么在夺权胜利后若能保留手足的生命，让他们也能继续繁衍，不是更能够让基因的数量顺利增加吗？这些反例告诉我们，人类的行为似乎并不遵循汉弥尔顿规则或是“自私基因”法则，这些行为的更合理解释或许是：因为这些人受到了心灵（内心恐惧感）的驱策，才做出与自私基因之利益相违的行为。

另一个类似的反例，则是来自于人类对于复制人的排斥与恐惧。根据“自私基因”的原则，我们应该会很乐于见到自己的复制人诞生，

而且多多益善，因为从基因的角度来看，我们的复制人拥有和我们完全一致的基因，如果能够广泛地复制自己，那么我们身上的基因就会被非常有效率地复制。但是，现代人类似乎并不乐见复制人的诞生，而我们会排斥复制人的原因之一，可能就在于多数人都宁愿见到自己的“独特性”因为复制人的出现而消失，或者是不乐意见到复制人所带来的诸多伦理道德争议。无论是因为不喜欢自己的“独特性”消失，或是不喜欢复制人带来的道德争议，两者都呈现出一个事实，就是我们心中的“排斥感”或“恐惧感”又一次战胜了自私基因的利益。心灵，似乎真的拥有对抗基因利益的能力。

随机错误论

关于笔者主张的“大脑对抗基因论”，还有另一种可能的反驳方式，笔者称之为“随机错误论”。随机错误论者认为，人类许多“追求感受”的行为虽然看似是在对抗基因，但事实上这些行为只不过是随机出现的错误而已。就像基因会随机发生突变一样，这些随机的突变没有方向性，有些是有益于生存繁衍的突变，有些则是无益于生存繁衍的突变。当无益于生存繁衍的突变随机出现时，结果很简单，就是被进化淘汰而已。这就好像正常细胞的生理机制如果因为随机突变而出现错误，便可能会变成癌细胞然后导致生物个体死亡。一般来说，我们不会把癌细胞导致生物体死亡的现象解释成“细胞为了追求自由而与基因宿命进行对抗”。因此随机错误论者会说，我们也不应该把大脑为了满足心灵状态而导致生物体死亡或无法繁衍的现象解释成“大脑为了追求自由而与基因宿命进行对抗”。充其量，这只不过就是大脑随机出错后的现象而已。

反驳“随机错误论”

接下来，就让笔者再以自唱双簧的方式反驳一下随机错误论。以自杀的例子来说，随机错误论者会认为，自杀只是大脑随机“出错”后的结果。只可惜，这个说法似乎也不符合我们的实际观察。在先前提到过的涂尔干的《自杀论》中，就举出了许多正常人在社会因素的影响下选择自杀的案例。在因为无法融入社会团体或怀才不遇而自杀、因为被社会团体执行所赋予的责任或命令而自杀、因为社会出现重大变化后丧失既得利益而自杀，或者因为个人无法对抗社会团体对自己所造成的压迫而自杀等案例中，这些人原则上都是完全正常的个体，只是在社会环境因素的影响下才选择自杀，他们的自杀行为，并不像是大脑随机“出错”所致。

你或许会再反驳：《自杀论》中的这些自杀者，可能都是本来就拥有某些“随机错误基因”的人，因此他们在极端环境中才会自杀。关于这种质疑，我们通过以下的设想来做出回应：原则上，我们可以设计出一个残酷无比的环境，让任何一个进入此环境的人都无法承受而自杀。如果世界上任何一个进入此环境的人都会自杀，那么我们就得承认这世界上每一个人身上都带有这种“随机错误基因”。但是如果每个人身上都有这样的基因，那它应该是一种有功能的基因，而不能称之为“随机错误基因”。由此可知，导致任何人在此环境中自杀的因素，应该不是“随机错误基因”，更简单合理的解释，就是这些行为乃是“心灵”在无法承受痛苦后而做出的选择。

此外，其他许多“追求感受”的行动看起来也不像是大脑随机出错的结果。比方说，几乎每一个成年人都曾经为了单纯地追求性愉悦而

进行避孕性行为或手淫，甚至从孩童时期开始我们就懂得在虚拟的电玩世界中寻求声光刺激的单纯感官满足，难道这些普遍的“追求感受”行为真的代表人类大脑拥有全面而且多样的随机错误？理智思考后选择不生育的美国哈佛大学教授平克，难道也是大脑随机出错的结果？

相较之下，“大脑对抗基因论”的说法似乎简洁许多。平克选择不生育的行为，似乎正是心灵通过自由意志对抗基因宿命的最佳典范。

真有自由意志？

既然提到了自由意志，我们就再深入一点，一起来看看关于自由意志的争论以及大脑在其中所扮演的角色。

大家应该都有看过型男基努·里维斯主进的《魔鬼代言人》和《黑客帝国》吧。这两部卖座电影除了剧情与特效抢眼之外，其实还探究了一个根本且迷人的哲学问题：自由意志。

这两部电影，各自从独特的角度，刻画出自由意志的不同面向。

在《魔鬼代言人》这部电影中，阿尔·帕西诺（Al Pacino）饰演撒旦，这个魔鬼的剧中人名字叫作约翰·弥尔顿（John Milton）。这个名字恰巧和英国史诗《失乐园》（Paradise Lost）的作者同名。而《魔鬼代言人》的魔鬼主角之所以取这个名字，正是要呼应弥尔顿在《失乐园》对人类原罪与堕落的精彩描绘。

在《失乐园》中，作者弥尔顿以基督教的角度凸显出自由意志的重要性。在他眼中，人类之所以堕落，是因为人类有自由意志、并接

受了撒旦的诱惑。而撒旦之所以由天使长堕落成魔鬼，也是出于自身的自由意志。换言之，一切的原罪与堕落，都是源自于对自由意志的误用。

而在《魔鬼代言人》中，故事也一直围绕着自由意志打转。魔鬼持续提供诱惑、人类不断选择沉沦，以及基努·里维斯在剧中最后通过自杀而悬崖勒马，都一再凸显出基督教观点中自由意志的独特地位与价值。

相较之下，《黑客帝国》则刻画出另一种极端的可能性：自由意志可能只是我们的幻觉。我们可能都只是被计算机操控的“桶中大脑”。我们以为一切的感觉和自由都是真实的，但是心灵所接触到的一切事物却可能都只是来自于计算机喂给我们的信息。

这些关于自由意志和心灵的探讨，涉及了物理学和哲学上关于“决定论”或是“怀疑论”等议题。在这里，我们暂时不深究这些哲学理论。我要提供给大家的，是一些来自科学的新信息，希望大家可以有更多的素材来思考什么是自由意志，以及究竟有没有自由意志。

接下来大家将会看到许多看似支持“没有自由意志”的例子，但是笔者要邀请大家一起想一想，这些例子真的能够支持“自由意志不存在”的想法吗？

生活中的各种潜意识信息

在我的前一本书《都是大脑搞的鬼》中，曾经介绍过许多实验室中的无意识知觉现象，以及许多发生在现实生活中的潜意识知觉现象。例

如，当看电影的观众获赠大桶爆米花时，他们在不知不觉中就会吃得比较多。商家在卖酒场所播放的音乐种类，也会悄悄地让消费者把享受音乐的反应转移到商品上。

商业投资行为也是如此。例如当股票刚上市的小公司有着极为难念的名字时，投资人就会不自觉地拒绝买这些公司的股票。此外，天气的好坏也会不知不觉地改变人们的投资策略。

在社交职场方面，我们也受到了各种潜意识信息的影响。例如选举传单上的候选人照片会无形中影响选民的偏好。透过选前的长相评分，甚至可以成功预测选战结果。此外，各种潜意识信息也影响我们择偶的喜好。例如衣着的颜色、讲话的语调、不经意的触碰，甚至是体内的激素，都会在当事人毫不知情的状况下影响着双方之间的吸引力。

这些心理学的行为研究，一再的显示出大脑可以在无意识的状态下处理许多信息。很多人也因此开始怀疑，究竟大脑可以处理多少无意识的信息？是否所有的信息都可以在无意识的状态下被大脑处理，而意识和自由意志是否只是一个毫无任何功能的假象？

超前意志、且可以预测意志的脑部反应

最早以神经科学方法研究上述问题的科学家，应该是美国加州大学旧金山分校的神经生理学家李贝特（Benjamin Libet）。1983年，利贝特发表了一项惊人的实验，他要求受试者自由“决定”一个时间点举起左手或右手，并根据一个秒表来回报该“决定”在自己心中出现的时间。结果他在脑电图中发现，举手的“意识意志”（Conscious Will）出现的

一秒钟前（就是意识到自己“想要”举手的一秒钟前），大脑就已经出现相关的神经变化^{[注139](#)}。

照理说，如果自由意志真的存在，那“意识意志”发生的时间点应该早于大脑的生理变化才对。然而实验结果却完全相反，大脑的生理变化反而早于“意识意志”发生的时间点。如果“意识意志”的感受只是大脑神经变化的结果，那我们真的有自由意志可言吗？

这个实验结果一出，立刻引起了科学界和哲学界的震撼。科学界对实验方法有许多质疑和讨论，而哲学界则对实验结果的衍生意涵充满兴趣。

在这项研究发表后的三十多年间，热烈的实验复制和学术讨论从来不曾间断。2008年，德国马克士普朗克研究所的认知神经科学家孙俊祥（ChunSiong Soon），也利用了功能性磁共振造影成功再现了利贝特的实验结果！

这位认知神经科学家孙俊祥和笔者颇有渊源。我们的第一次见面，是在美国达特茅斯学院。那时大概是2005年，笔者还是博士班学生，他则是从新加坡来进行短期研究的学生。我们当时就是因为都对意识和自由意志的问题很有兴趣，所以才有机会在相互讨论后结识。孙俊祥后来去了德国，成为海恩斯（John-Dylan Haynes）的博士班学生，并发表了上述的研究。

很巧的是，笔者在几年前来到新加坡，在杜克——新加坡国立大学医学研究院（Duke-NUS Medical School）成立了实验室，而孙俊祥刚好也在这所学校中担任博士后研究员。2012年，我们因为研究兴趣

相近，他就进到了笔者的实验室一起合作。能在实验室成立初期，有这么一位实力强大的帮手加入，真的非常幸运！

脑造影否定自由意志？

孙俊祥在这项研究中发现，受试者决定做动作前（十秒前！）出现的神经变化，竟然可以预测他们将会使用左手或右手^{[注140](#)}。2013年，更在另一项实验中成功预测了受试者的心算选择^{[注141](#)}（可以预测他们即将要在心中进行加法运算或减法运算）！

在其他的决策行为研究中，也可以观察到类似的现象。连笔者自己也在一系列实验中发现，不管是比较基础的知觉判断或是较高阶的行为决策，都可能可以透过事前的脑部活动来进行预测。

比方说，笔者在麻省理工学院进行博士后研究时，就已经发现某些脑区的神经活动可以预测“双眼竞争”的结果。

“双眼竞争”是潜意识知觉研究中最常使用的一个实验典范。十六世纪文艺复兴时期的欧洲学者波尔塔（Giambattista Della Porta）是第一个记录下这个现象的人。他发现在左眼和右眼前分别放置一本书时，他只能“见到”其中一本，而且每隔几秒钟，视觉意识内容会在两本书之间转换。

各位读者如果想要体验双眼竞争，可以试试以下这个方法：首先，闭上左眼，然后把右手大拇指伸出来。接着，把右手大拇指由右至左缓缓移动，慢慢地遮住右下角的书页号码（或者是最右下角的字）。当号码一被遮住时，就立刻停住，不要再继续移动大拇指。

好，现在你可以张开左眼了。此时你会发现，你的右眼是看不到书页号码的，但是左眼可以（你可以轮流闭一只眼睛观察看看）。当你确定右眼看不到书页号码，但是左眼可以之后，你就利用双眼同时进行观察。此时你是否发现，有时候你会只看到书页号码，但是过了几秒后，你却只能看见大拇指，并且两种状态会持续轮转。偶尔，你也可以同时看到书页号码和大拇指。这就是双眼竞争现象。

现代实验心理学家进一步发现，即使其中一只眼睛中的内容没有被意识到，大脑仍会处理这只眼睛接收的内容信息。而笔者在美国麻省理工学院进行的一项功能性磁共振造影实验中，更进一步发现了可以预测双眼竞争结果的神经活动。在这项实验里，我们让受试者的两眼分别观看不同的视觉刺激（其中一眼观看脸孔，另一眼观看风景），然后要求他们汇报自己是否看到脸孔。结果发现梭状脸区（Fusiform Face Area，对脸孔特别有反应的脑区）在视觉刺激出现前两秒钟的神经反应，就已经可以预测受试者是否会看见脸孔^{[注142](#)}。换句话说，在受试者尚未见到任何视觉刺激之前，我们就可以观察到梭状脸区里有一些噪声般的神经反应，而这些反应似乎可以影响受试者两秒钟后的行为反应。

另外，笔者目前在杜克——新加坡国立大学医学院的脑与意识实验室也通过功能性磁共振造影发现，在受试者做出高阶行为决策的数秒钟前，脑部某些特定区域的活动也可以预测受试者的决定。在其中一个实验中，我们让受试者看许多图画，并一张张询问他们是否喜欢，结果发现，在受试者看到图画的数秒钟前，大脑前额叶的神经活动可以成功预测他们是否会表示喜欢^{[注143](#)}。

在另一个功能性磁共振造影实验中，笔者和来自中国台湾的黄瑜峰博士合作，让受试者进行赌博游戏，每一局游戏中都会提供两种选项，其中一个低风险选项是100%会获得某个数量的金钱（例如有100%的概率获得4元），另一个高风险选项则是有较低的概率获得较高的金钱（例如有50%的概率获得8元和50%的概率获得0元）。我们把两个选项的获得金钱期望值设定得非常相近，并要求受试者在两秒钟之内做出选择。

结果发现，在受试者看到选项的数秒钟之前，大脑左侧伏隔核（Nucleus Accumbens）和额叶侧回（Medial Frontal Gyrus）的神经活动也可以成功预测他们是否会选择风险较高或较低的选项^{[注144](#)}。

这些发现听起来很神奇，但是读者们别把它们和心电感应之类的发现搞混了。我们的发现并不是心电感应，也不是所谓的特异功能。我们的发现只是显示出，人类的行为决策似乎会受到大脑中许多无意识信息或噪声的影响。只要通过仪器找出这些关键的信息或噪声，我们就有可能借此预测人的决策。

操控行为与意志？

如果说，人的行为决定和意志可以透过脑造影被观察到或预测到，那么是不是有办法可以通过刺激大脑来改变人的行为，甚至是操控人的意志呢？

在笔者的实验室中有几项研究发现，我们可以透过无意识的刺激来偷偷操控受试者的感知和行为。笔者在美国麻省理工学院时，曾经使用“屏蔽”（Masking）方法把信息以无意识的方式呈现给受试者，并

测量这些无意识信息如何影响受试者的行为与大脑反应。比方说，我们可以快速地呈现一张图片或文字，并在该图片或文字的前后都加上噪声，如此一来，受试者就会看不到该图片或文字。通过此“屏蔽”方式，我们许多科学家都发现，即使受试者对这些信息没有意识，这些无意识信息仍会影响他们的行为，他们的大脑也会出现一些无意识反应。

例如，笔者曾经通过一种叫作“连续闪烁压制”（Continuous Flash Suppression）的屏蔽方式来让受试者看不见某些静止图案，确切的方法，就是对受试者的其中一只眼睛施以强烈的闪烁图样，而另一只眼睛则施以不会变动的静止图案。在这种情况下，由于闪烁图样非常“吸睛”，因此大脑就会把大部分的资源拿来处理这些闪烁图样，让我们可以清楚地“看见”或“意识”到这些闪烁图样，而且这只眼睛中的闪烁图样还会暂时“压制”另外一只眼睛中较不显眼的静止图样，导致我们看不见该静止图样。也就是说，如果你问受试者看到了什么，他们只会说自己看到了其中一只眼睛中的闪烁图样，至于另一只眼睛中的静止图样，他们则毫无意识。

有趣的是，即使受试者根本看不见该静止影像，静止影像中最显眼的位置（例如一片绿色草丛中的一朵红花）仍然会吸引大脑的注意力，并让该位置的视觉敏锐度在接下来的测试中提升。由此可知，显眼影像吸引大脑注意力的过程似乎不需要意识的参与^{[注145](#)}。

在另外一项实验中，来自中国台湾高雄、毕业于台大心理系的现役博士班学生洪绍闵，测试了人类是否能够无意识地处理语言结构（语法）。在这项实验中，它测量了“突破屏蔽”的时间长短，并借此

来推测大脑是否能够无意识地处理信息。所谓的“突破屏蔽”，指的是在上述“连续闪烁压制”的屏蔽方式中，被压制的一只眼睛迟早会突破屏蔽，而让我们得以看见被压制之眼中的静止图样，而突破屏蔽的时间长短，主要是由静止图样的显著性（显眼程度）所决定。一般来说，越显著的静止图样（例如熟悉的事物或脸孔），越容易突破屏蔽。洪绍闵在实验中发现，“不符合语法的语句”比“符合语法的语句”更容易突破屏蔽。这项发现显示，即使语句没有被有意识的察觉，大脑仍然处理了这些信息，也因此，它们突破屏蔽的时间才会有所不同。[注146](#)。

在另一项由黄瑜峰博士所领导的研究中，我们更进一步发现，被屏蔽的事物会影响人类的眼球移动方式。在这项实验中，我们在荧幕上快速地呈现了一些视觉刺激（圆形物体），并在紧邻该刺激的前后时间点都加上噪声，如此一来，受试者就会看不到该刺激。结果发现，当这些接受过屏蔽刺激的受试者被要求随意把视线移向空间中的任何位置时，他们有较高的概率会移向那些屏蔽刺激曾经出现过的位置。[注147](#)。再一次，这项结果显示出，我们可以通过无意识地刺激来改变人的行为决策。

除了知觉会受到无意识刺激的影响之外，还有许多研究都显示，通过对大脑的直接电生理刺激，也可以操控生物知觉、运动以及一些简单行为。但是透过电流刺激来对复杂行为决策进行直接操控，则是到了2014年才首次证实可行。

例如在《当代生物学》上的一篇新研究就显示，科学家可以通过刺激大脑来改变猴子对事物的喜恶偏好。在这项研究中，科学家们刺

激的是一个叫作“腹侧被盖区”（Ventral Tegmental Area，VTA）的脑区。这个位于中脑的脑区很有趣，它含有多巴胺的分泌细胞，和动机、奖励、成瘾、性高潮、恋爱感等现象都有关系，如果一个行为会产生愉悦感，这个脑区就会被激发。

实验发现，猴子在一般奖励学习下对某两张照片产生好恶后（例：喜欢A照片，讨厌B照片），如果在接下来的程序中，每当B照片再出现时就同时刺激“腹侧被盖区”，最后猴子就会转而喜好照片B [注148](#)。由此可知，当某些脑区被刺激时，我们的行为或喜好可能就会不知不觉地“被决定”！

究竟有无自由意志？

有些人认为，这些结果表示“意志”或“决定”是由不涉及意识层面的大脑活动所诱发，换言之，这些行为发生时根本没有“意识意志”，而既然人类在进行这些行为时没有“意识意志”，当然也没有所谓的“自由意志”（Free Will）。 [注149](#)

不过，如果我们以稍微保守的角度来看待时，这些结果可能顶多只显示出意志或决策行为可以被潜意识的信息处理过程所影响，也因此，自由意志或许仍然有存在的空间。

无论如何，就像魔鬼弥尔顿在《魔鬼代言人》曾经说过的一句经典台词：“自由意志是个坏东西！”自由意志，真是个让人捉摸不定的事物。人们不但对它爱恨交织，甚至连它究竟是否存在都还是一头雾水。

总结来说，关于自由意志的定义与论战仍是方兴未艾，但是从“对抗基因宿命”的角度来看，大脑和心灵却是充分展现出“反抗基因”的自由行为。从追求愉悦感、爱情或美感，一直到都市现代人的不婚和不育，都是完全与基因繁衍背道而驰的行为。此外，在这个计算机发达的时代，上传大脑的想法似乎也是另一种对抗基因宿命的表征。为什么人们会想“把大脑或心灵上传云端”？这是否表示心灵想要“自我延续”的欲望并不亚于基因自我复制的倾向？现在就让我们一起在接下来的终章中，看看大脑和心灵的可能未来。

终章 摆脱束缚的未来

自由一旦入土生根，就不能阻挡它成长的速度。——华盛顿

形而上学与物理学对自由意志的定义与论战，我们姑且不论。光是从“对抗基因宿命”现在，我们就一起来看看大脑和心灵的可能未来。

在2014年的电影《超验骇客》中，约翰尼·德普（Johnny Depp）饰演的威斯卡博士发明了强大的人工智能，并在临死前把自己的意识上传其中，他不但借此获得了永生，并因此拥有了强大的运算与操控力量。越来越多的类似剧情也不断地出现在《美国队长》《成人世界》以及诸多科幻影视剧之中，无意间透露出人类对于上传大脑的好奇与期盼。

上传心灵

虽然我们自己可能没有发觉，但是“上传大脑或心灵”的举动其实就是大脑抛弃基因控制的最后杀招。只要大家仔细想一想就会发现，如果大脑真的想要摆脱基因对肉体的操纵，还有什么方法比虚拟化、数字

化更好呢？而这种潜在的欲望，或许就是近年来诸多模拟大脑的大型研究计划背后的推手。

例如，美国艾伦研究所的科学家早在2003年就开始着手建构人脑以及非人灵长类大脑的基因表现图谱联结图谱。2010年起，美国国家卫生院以及数所大学也联合展开了“人类大脑联结计划”，共有一千两百位健康受试者（包括数百对双胞胎以及他们的非双胞胎手足）接受了大脑造影、基因定序以及行为检测。同时，德国与加拿大的科学家也在合作进行“巨脑计划”，目前他们已经建立了一个来自六十五岁女性的三维大脑模型，其高达二十微米的分辨率，让单一细胞都几乎无所遁形。

另外，SyNAPSE（自适应可塑伸缩电子神经拟态系统）计划则希望利用神经突触模拟芯片来建立一个数位大脑。2014年，IBM成功发表了仿人脑芯片。该芯片拥有一百万个“神经元”以及2.56亿个“突触”，可以短暂模拟大脑活动。同年，日本的“京”超级计算机（K Computer）使用八万三千个处理器，也成功模拟了人类一秒钟脑部活动的百分之一。

2013年，欧盟也展开了“人脑计划”。这项十年计划拥有十三亿美元的资金，旨在通过尖端的计算机工具来绘制一张精细的人类脑部活动地图，并希望利用这些信息来建造一台能够模拟人脑网络结构的超级计算机。

这些超大型研究计划，正在试图解开复杂的大脑结构。透过追踪大脑中的神经联结、建构超高分辨率的人脑模型，以及绘制大脑的基因“表现”或基因活动地图，“上传”人脑结构与信息的科幻小说情节，

或许很快就会有实现的一天，而当那一天到来的时候，上传与否，就只在你的一念之间。

“神经元置换上传”思想实验

为了让大家提早体验这样的未来，我们先来试想以下的思想实验。如果提供你一个机会，让你可以在此刻就终结肉体生命并把大脑上传云端。在那里，有着一个与真实世界完全相同的虚拟世界，当所有人都选择上传心灵的时候，你就会在那个世界中有着同样的朋友、同样的亲人、同样的宇宙、同样的地球，以及同样的生活环境（如果你不喜欢现在的环境，你也可以创造并上传至任何一个你事先设定好的环境）。在这个世界中，一切的感受都栩栩如生，和我们目前身处的真实世界几无差异，因此你几乎不会察觉到自己处于云端虚拟世界之中。这个云端世界与现实世界的唯一不同之处，就是你的心灵不会受到肉体的限制，也不会随着肉体死去。无数人追求永生不死的愿望，都可以在上传大脑之后达成。对于现实世界的不满与无奈，也可以在云端世界得到解脱。

这样的一种状态对很多人来说，应该很有吸引力。不过，或许你在上传前仍会有最后一丝犹豫：你可能会担心，心灵上传之后，只不过是复制出另一个与自己毫不相干的一个复制品。换言之，上传的心灵可能只是另一个完全独立的心灵，上传之后，那个云端的心灵就会和自己毫无关系，原本这个身在肉体中的心灵，不但不能知道云端中的心灵有何感受，甚至完全无法知道它是否存在，更何况，自己原本肉体中的心灵还会在上传后消失死去。

这样的忧虑，的确有其根据。因为这种上传方式，会因为原本的肉体心灵和后来的云端心灵之间不存在“连续性”，而让人感到不安全且不确定性。不过，只要我们通过一种特殊的“上传方式”，就可以消除这样的忧虑。让我们再一起来设想一下以下的情境。

逐步取代大脑

首先，让我们假设已经有足够的科技可以使用“纳米硅芯片”来取代神经元，而且每一个纳米硅芯片的功能都可以完全取代并执行任何一个神经元的功能，也就是说，我们假设当某个神经元被一个纳米硅芯片取代后，大脑的整体生理功能和相关的行为不会出现任何变化。

在这样的假设下，我们可以来推论一下大脑神经元被硅芯片逐一取代后的结果。一开始的时候，如果我们只取代了大脑一千亿个神经元中的“一个”神经元，那么由于硅芯片的功能可以完全取代并执行任何一个神经元的功能，我们可以合理推论这个人所有已知功能和相关行为都不会出现变化。此时，如果你认为人的意识是大脑功能运作后的产物，那么由于在神经元被硅芯片取代后的大脑功能不会改变，我们的意识状态应该也不会有所改变。

但是如果持续取代更多的神经元，问题就可能会出现！比方说，当我们持续把一个又一个的神经细胞置换成纳米硅芯片后，我们的意识状态会不会突然消失呢？直觉上来说，意识应该不会在置换到某个神经元时突然消失，因为我们目前的脑科学知识并不认为脑中有某一个特定的神经细胞就是意识的所在位置，因此应该不会有“当某个特定脑细胞消失或死亡时就会导致意识消失”的现象发生。此外由于每个硅

芯片的生理功能都和被取代的神经元功能相同，因此如果你认为意识是大脑生理运作下的一种产物，那么由于神经细胞被取代后的大脑功能不变，意识也应该会继续存在才对。换言之，意识状态因为神经元逐一被取代而“瞬间消失”的可能性看起来并不高。

好，如果意识状态不会因为神经元逐一被取代而“瞬间消失”，那意识状态有没有可能会随着神经元逐一被取代而“逐渐消失”呢？关于这种可能性，其实出现的机会应该也不大。原因同上：如果你认为意识是大脑生理运作下的一种产物，那么由于神经细胞被取代后的大脑功能不变，意识也应该会继续存在才对。此外如果意识状态真的会随着神经元逐一被取代而“逐渐消失”，那么这个人就会出现一种奇特的现象：他的“意识状态与行为将会不一致”。而由于“意识状态与行为不一致”的现象极不合理，因此根据归谬法，意识状态应该不会随着神经元逐一被取代而“逐渐消失”。

那为什么会出现“意识状态与行为将会不一致”的现象？而且为什么我会说这种现象极不合理呢？让我们通过归谬法来考虑以下的例子：假设意识状态真的会随着神经元逐一被取代而“逐渐消失”，那么当某人大脑中有一半的神经元被取代之后，其意识状态的清晰程度可能就会变得只剩下原本的一半，也就是说，原本能看到的红色可能就会变成暗红色，原本能见到的清晰世界可能会变成阴暗模糊，原本会让人痛不欲生的生产痛苦感也会变成只有一半的痛苦感，所有的感觉都会变弱、变模糊。但是，由于我们在先前的基本假设中曾经提到，硅芯片可以在生理和行为功能上完全取代神经元，因此这个人的生理和行为功能（包括说话的功能）在脑中一半神经元被取代后，应该完

全不变。换句话说，这个人的意识状态虽然已经变弱、变模糊，但是他在看到暗红色时仍会“说”他看到大红色，他在看到阴暗模糊的影像时仍会“说”自己看到一个清晰的世界，他在受伤时的痛苦程度只剩三分但仍会“说”自己有六分痛苦。很显然，这种“意识状态与行为完全不一致”的现象极度不合情理，因此根据归谬法，我们可以推论意识状态并不会随着神经元逐一被取代而“逐渐消失”，或者保守一点说，这种现象虽然有可能，但是可能性极低[注150](#)。

如果你同意在上述的思想实验中，意识并不会因为脑中神经元被换成硅芯片而消失，那么我们就拥有了一种另类的“上传意识”方法：当脑中的所有神经元都被换成硅芯片之后，我们的意识状态可以说就已经上传至云端了。如果每一个人脑都通过此方法上传，最后再把所有的“硅脑”联结在一起，或者是把每个硅脑分别连接到预先设定好的网络之中，那么原本肉体中的意识就可以在云端的世界中存在，而且每一个接受上传的人，都可以保有原本的心灵与意识，如此一来，我们就不用担心会在上传的过程中出现心灵“不连续”的状态，也不用担心云端中的心灵会和自己毫无关联。

现在，这最后一丝的担忧也被排除了。你，愿意抛开基因的束缚，上传心灵，从此跳脱生存繁衍的轮回宿命吗？大脑的未来，究竟是奋战一生仍为基因作嫁，还是能跳出五行不再轮回？答案就在你我的心中。或者更确切地说，答案就在你我的脑中！

开放的未来

不过，即使我们选择了上传心灵，我们仍须留心一种可能性，就是这种追求永生的欲念，仍然会囚禁心灵并让我们产生痛苦。毕竟，“要达到永生”也只是一种持续的“感觉追寻”而已。自从大脑进化出心灵以来，我们总是在“追求感受”或“排斥感受”中轮回不已，当某些物质或刺激在我们心中激起正面的快乐感受时，我们就会产生爱恋与渴求；当某些物质或刺激在我们心中激起负面的痛苦感受时，我们则会产生怨恨与排斥。就是这种对于内心感受的贪恋、追逐与逃避，才让我们永久处于苦痛之中。如果真的想要完全解开一切束缚，那我们不但需要摆脱基因的掌控，更要摆脱大脑对于感觉的贪求与厌恶。或许，唯有如实洞见心灵的真确本质，才能让我们彻底获得真正的自由。

哲学界×科学界 顶尖意见领袖跨 界批判评论集

科学是一个不断逼近真相的过程，由不同的科学家对于一现象不断提出不同的证据辩论，以使学说更加逼近真实。谢伯让于书内提出了“大脑已经超脱基因掌控”的论述，然而，若在不同学科脉络下，这是否已成为一个定论了呢？

据此，我们特别做了出版界的大胆尝试：邀请从哲学界至进化生物学界，各界的顶尖意见领袖：“人渣文本”周伟航老师、台湾“清华大学”生命科学系助理教授黄贞祥老师、资深出版人陈颖青老师、英国伦敦国王学院哲学博士候选人刘敬文（妖西）老师以及台湾中山大学生物科学系副教授颜圣老师针对谢伯让所提出的论述，以自己的学术训练背景为基石，提出最大胆的评论。也希望读着此书的您，也可以借此思考大脑与自由的种种可能。

正在猜拳的伦理学与脑科学

周伟航

台湾“辅仁大学”哲学系助理教授、“人渣文本”版主

这是本谈大脑的书，而我是个伦理学研究者与专栏作家。那这书和我，又有什么关系呢？我想，就从下面这样的闲谈开始好了。

在一般民众的眼中，伦理学研究者可以区分为两种形象。

第一类，是文学院中的伦理学家、哲学家。这类伦理学研究者，是传统知识与价值的捍卫者，饱读诗书，有某种坚定的信念，向他们请教道德问题，可以在三秒内得到答案。

这些人的伦理学研究是在书斋中进行，不太参考量化研究的成果，甚至其他研究得到相反的结论时，他们也能完全忽略，自成体系地活下去。换个角度来看，他们好像有种“圣人感”。

第二类伦理学研究者，是探讨人类行为的科学家。这些科学家通过经验观察与科学实验，掌握到了前所未有的人类行为知识，而这些知识可能完全“击败”上面第一类人所坚持的传统伦理智慧，所以第二类研究者会将第一类人的意见定位为“信仰”，并主张自己的新发现能终结过往伦理难题，替人类的生命冲突找到单纯的解答。

这类学者就像其他科学家，口中都是些超难的化学分子或专有名词。相对于第一类学者的圣人感，第二类学者有点“阿宅感”，但其说服力可不见得比较弱。

这两种形象都各有人支持，就看你是比较喜欢“文组”，还是“理组”了。

但真实的伦理学研究者，是这样子的吗？我只能说，有点对，也不太对。现存主要的伦理学家，应该都是介于两者之间的“古怪混合物”。

伦理学界的确存在上述两类人，但就我个人的看法，这两类人都不是主流。大多数的现存的伦理学研究者，都受过严谨的传统伦理学

训练，却也抱持相对开放的心态，对其他学科的相关研究成果不会有什么先入为主的敌意，也不断学习新的研究方法。

因为传统伦理学理论本身已经“卡关”了，各大流派形成类似“剪刀、石头、布”的相生相克循环，如果没有新的“破口”，实在很难进一步分出胜败。其中一个可能的破口，就是脑科学的发展。

如前所述，某些（比较不关怀当代人文发展的）民众认为伦理学家都还是上述的“第一类”研究者，还在坚持一些像是宗教，甚至根本就是来自于宗教的预设，并由此推出整个道德系统理论。

因此，当某些科学家发现新的证据，例如人类的行为反应和过去推想的成因有落差，或是大脑运作机制与信仰主张相反时，常有人认为这能推翻伦理学界的许多理论。

不过，他们所指的那些“可能被推翻的理论”，通常已有一两百年的历史，像是康德、休谟、边沁或弥尔这些“近代”伦理学。这些近代理论不用等外人来骂，也早已成为“当代”伦理学家激烈批评的对象。当代伦理学研究者通常不认为这些人的理论具有“完备”“自足”“健全”的性质。

那当代伦理学又有什么见解呢？知名大师又有谁？迈克尔·桑德尔（Michael J. Sandel）？他的理论是什么？

当代伦理学家已很少提出一套全方位的伦理学理论，因为那样很容易惹麻烦。近年最接近的尝试，是罗尔斯（John Rawls）等提出的各种正义理论，但那也只适用政治领域中的一部分。大系统已消失，取而代之的是无数破碎、小细的“伦理学基因片段”。

伦理学家多半在处理小问题，想要修补抛锚的大系统，但这也让他们的视野越来越狭窄。因此，当科学家们提出某些新见解，像是：“没有自由意志存在！”（本书最后亦提及相关论述）并认为这会打击到整个伦理学时，许多伦理学研究却只会有这样的冷反应：“喔，然后呢？”

因为真正在“玩”自由意志概念的人没那么多，所以不少伦理学研究者会认为“这是别人家的事”。有些伦理学家甚至本来就反自由意志，他们可能有宗教背景，甚至还拿这种科学研究成果来帮特定宗教或信念背书。

科学伤害不了伦理学，反而能够帮助伦理学，对现存任何伦理观点的“吐槽”，通常都会受到伦理学界的欢迎。相对来说，伦理学研究者也不是单纯只会参考、照抄其他学科的研究成果，有时也会反思其他学科论点是否有一些推论上的漏洞。

或许是因为不太理解人文学科的特性，科学家常意外踏入他们不熟的领域，像是“价值论”。自然科学本是尽力追求“价值中立”（Value Free），但有时会不小心忘了这点，而采取某种价值立场，或是过度推论。

像是在本书第五章中，作者主张大脑的一些运作，已超出了进化可以推论的范围，像是手淫等浪费热量，又无益基因繁衍的喜好，这可能显示大脑在对抗基因掌控，想超脱基因设下的规矩。

为了捍卫自身的主张，作者思考了两种可能反面论证，并且一一破解。但就传统哲学与伦理学的角度来看，作者似乎犯了一个进化心

理学常见的谬误，把进化的可能原因朝自己设想的方向去解释。

简单来讲，作者把“利于生存繁衍”这个价值标准限制在“有效率地利用热量”和“有效率地繁衍基因”，却没有考量到，“利于生存繁衍”一语，还可能有更多的价值。

像是手淫（指生理男性的手淫），表面上是浪费热量和精液，似乎不利繁衍，但有手淫经验的人都清楚，手淫有时可以提升“生活质量”，甚至是大幅提升。

就像总有女人问：“为什么男人已经有了性伴侣，却还是要打手枪？”但男性可以举出各种的理由来支持这种行为，像“偶尔换吃面，可以让饭感觉更好吃”“需要定时发射来调整体内的气场”“想要有自己能完全掌控的性爱，让身心彻底舒展”“要修炼到可以有更强的忍耐力”等，这些理由都指出手淫不只是爽那一下而已，它可能涉及一种更庞大、高阶的内在目的性。

如果觉得谈手淫有高阶目的性，说服力不太够的话，那像是审美行动，或是进行一些牺牲不多的道德活动，也都不只是一时的“精神胜利”，更会指向某种高阶的目的性，而这种高阶目的性和“对人来说的良善生活”（the good life for man）有关。

而身心各种层面的生活质量提升了，当然会更有利于繁衍。当代社会的复杂性，让“有利繁衍”的条件变得异常复杂，为了满足这些条件，大脑只好发展出一堆行为花样。

所以，作者认为这类行为可能代表大脑在对抗基因，但就伦理学中的内在价值论观点（而且还是满旧的观点，约二十世纪八十年代出

现），这些行为反而是大脑以复杂迂回的方式，来实践基因的指示。

虽然这种主张不见得有生理或基因层面的直接证据，但作者原来对于大脑对抗基因的推论，也没有太多生理或基因层面的证据，所以如果作者对于进化的推论能够成立，那我对于进化的推论也同样成立，甚至更能成立：因为作者导出的是一个“不一致”的系统（大脑对抗基因），而我的主张是“一致”的（大脑以复杂多元的方法支持基因）。

就算我的说法和作者的说法“等值”好了，两方都成立，这就代表“一个手淫”，却有“脑对抗基因”与“脑支持基因”这两种诠释，谁对谁错？还是这种进化心理学的推论模式，本身就是想太多了，过度推论呢？在行为价值判断的部分放进了太多个人的价值偏好？

当然，伦理学研究者基本上还是对脑科学家的研究抱持高度的肯定，因为伦理学研究者慢慢发现，有些伦理问题，似乎只有脑科学才有办法解答。

像不同的伦理学流派，是单纯的后天信念之别，还是脑本身有所不同呢？某些伦理学流派的人是不是“比较笨”？或者说，大脑活跃的区块不同？又或者，他们大脑就是缺乏某些机制（功能），而此类缺陷是来自基因的层次？像康德那种极端的论述，是不是和他的大脑状况有关系？

如果有几个答案为“是”，那伦理学的板块，又会产生有趣的漂移和变动了。

许多人总以为伦理学家的工作，就是找到道德的标准答案，但伦理学家早就发现，唯一可确定的答案，就是每个流派的答案都不够好，而且永远都不可能完美。因此，正如脑科学的发展不会停下来，伦理学的推进也是。就让大家多看、多听，然后一起往前多走几步路。当然，还是可以彼此吐槽求进步。

究竟什么是真正的自由？

黄贞祥

台湾“清华大学”生命科学系助理教授

伯让兄是少有的有才科普作家，他在这本《大脑简史》中，加入了许多他对大脑进化的新观点，并且还有这么一个创新的做法，邀请几位专家、作家、部落客等来讨论书中的主题。

整体而言，伯让兄用了非常生动的笔触写了动物的进化史，也很深入浅出地阐述了脑的许多部区和功能，还巧妙地加入他自己长年的研究成果，是本寓教于乐的科普好书。他是台湾大学生命科学学系毕业的，在赴美留学念博士班前念了中正大学哲学研究所，探讨心灵哲学。这本书探讨的是脑的进化，在书中伯让兄的哲学观点是，脑或者说神经元是自私的。其实，我们很少在科普书中，在看到知识的有趣介绍的同时读到启发性的创见，这值得大力鼓励。

来自《自私的基因》的拟人化比喻

这种拟人化的手法，起源是来自英国牛津大学的进化生物学大师道金斯的《自私的基因》。《自私的基因》无疑是进化遗传学的经典之作，道金斯用极为浅显易懂的文字，为大家解释一个很复杂的进化生物学观念，不仅故事精彩，逻辑也够严密，所以深受读者喜爱，历久不衰。

读《自私的基因》时，我正在念大学，也感到非常震撼，觉得进化生物学真是个极为有趣，又有奇妙逻辑的一门科学，于是献身研究迄今。《自私的基因》是本博大精深的好书，其中一个重要的观点，就是用基因是自私的，来解释利他行为的进化。这个解释的其中一个奥妙，当然是两者乍看之下是矛盾的。

利他行为这种牺牲自己的生存和繁殖机会来造福其他个体的行为，在各种动植物中皆可见。原先，进化生物学家是用团体选择（Group Selection）来解释，也就是那些个人是牺牲小我、完成大我，有利他行为个体的团体比没有的团体更有利等。

然而，在二十世纪六十年代，已故的英国进化生物学大师史密斯（John Maynard Smith, 1920—2004）却主张自然竞争的单位不是团体，而是个体。他用数学模式反驳团体选择的可能。而道金斯在《自私的基因》中的主张更激进，他认为自然竞争的单位甚至不是个体，而是基因。他的主张是来自另一位已故的美国进化生物学大师威廉斯（George C. Williams, 1926—2010）在经典《适应与自然选择》（*Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*）里提出的，持这主张的进化生物学大师还有汉弥尔顿，这些主张称为“基因中心的进化观点”（Gene-centered View of Evolution）。我个人觉得这个理论最大的说服力是，无法遗传的性

状，无论有多好，自然都无法挑选，而表征性状既然要能够遗传，那么自然竞争的单位说是基因也不为过。

这个观点通俗上就称作“自私的基因理论”（Selfish Gene Theory），这理论不算好理解，但在《自私的基因》的推波助澜下，居然也成了大众都能朗朗上口的进化理论之一。这个理论的提出，是进化生物学史上的一个里程碑，因为可以用来解释许多很诡异的现象，而且也容易测试，还具有启发性，所以这方面的论文颇多，在学术界也颇有影响力。

道金斯在《自私的基因》把基因描述成自私的，这拟人化的手法，很有趣也广为接受，虽然在学术界有很大的争议，但“自私的基因”（Selfish Genes）或“自私的遗传元素”（Selfish Genetic Elements）这类名词，在学术论文中也可见。一个理论的兴衰或价值，很多时候是在其能不能有更好的解释力。美国科学哲学家库恩（Thomas S. Kuhn, 1922—1996）在其经典的《科学革命的结构》（*The Structure of Scientific Revolution*）中，却指出典范的建立和转移，其实比这还复杂。自私基因理论让科学家有了很方便好用的典范去玩解谜游戏，所以能够流行。

然而，道金斯在《自私的基因》中拟人化的说法，却也造成了不少问题。主要问题就是，“自私”这词，似乎是带有“目的性”的。可是，基因是不会思考的，它们没有“想要”把自己传下去。比较正确的说法是，有些突变如果刚好能够透过各种机制增加传递和生存下来的机会，在后代中这种“传递”和“机会”出现的频率也会越来越高，这是个逻辑性的法则。生物学是实验科学，我们也确定观察到这样的现

象。所以“自私”的比喻，实则和自不自私无关，真正关乎的是繁殖和生存能力。

伯让兄在《大脑简史》中，把《自私的基因》的说法搬了出来，也用拟人化的手法来叙述脑的进化，把脑视作一个自私的器官，到最后，人体成了脑的载具而已。当然，伯让兄很清楚这些拟人化的比喻是图方便而已。

神经系统为何进化成更复杂？

生物的进化，看似往越来越复杂的方向进化，给了我们一个错觉，以为复杂度的提高，是适应性的提高。可是，这是很大也很常见的误会。更复杂的生物，是更成功的生物吗？在进化生物学界，我们已放弃了进化是往更进步的方向前进的幻觉。我们人类是万物之灵吗？要怎么定义成功？

是个体数最多？还是生物质量最大？还是繁衍的速度？改造环境的能力？存活在地球上的时间？其实，就以上问题而言，最成功的生物反而是单细胞的细菌无疑。如果细菌那么成功，那么为何还会进化出更复杂的生物？简单的答案，不是因为更复杂的生物更成功，而是更复杂的生物能够适应到新的“生态位”（Ecological Niche）。举个比较极端的例子，就是细菌有可能飞上天吗？飞翔能力是很复杂的，能飞不代表更成功，但肯定能适应到新的生态位。

多细胞生物的出现，就是进化史上一项重大创新，也是一道谜。多细胞生物身体中，本身就存在很大的矛盾，为何绝大多数细胞放弃了繁殖的机会，乖乖分化成各种组织器官，然后又整体配合无间。其

实，多细胞生物的有些细胞，会出错而放肆地疯狂生长，那就是我们熟悉的癌症。若要说“自私”，神经元是比不过癌细胞的。书中提到，动物的神经系统，是从“地方自治型生物”往“中央集权型生物”进化的，这趋势上是如此，但主要原因可能是“中央集权型生物”有更大的行为弹性，能够适应新的生态位，而非后者比较有竞争优势。

我们人类的意识，无疑是“中央集权型生物”在地球上进化迄今的极致。进化生物学家尼克·莱恩（Nick Lane）在他的好书《生命的跃升：四十亿年进化史上最重要的十大关键》（*Life Ascending: The Ten Great Inventions of Evolution*）就把这个人类心智的根源列为四十亿年进化史上最重要的十大关键之一。对比人类历史，我们也能观察到类似的有趣现象。

人类社会过去长期是以小部落小村庄的形式存在的，一直到德国哲学家卡尔·西奥多·雅斯贝尔斯（Karl Theodor Jaspers, 1883—1969）在《历史的起源与目标》（*The Origin and Goal of History*）提出的“轴心世纪”（Achsenzeit）有了翻天覆地的改变，那大约是从公元前八世纪到前二世纪之间。在这期间，不论是中国、印度及西方，都有革命性的思潮涌现。轴心世纪中国的圣人是孔子，西方在这个时期则是苏格拉底，而印度文明则对应的是释迦牟尼。这些哲学思想，可谓是人类社会的集体意识的觉醒吧！

一些人类学家相信，轴心时代的觉醒是由农业创造的大量富余供给引发的，全世界大规模灌溉系统和水利工程的建设提供了条件。因此，脑发达到能够产生意识，说不定是肌肉血管系统的高度发展，为意识的觉醒提供了营养上的大量余富。有趣的是，为何只有人类这

种灵长类有了意识上的觉醒，而非其他动物？这也像为何只有少数社会发展出高度的文明一样是个难解但诱人的谜题。

我们的心理和行为也是进化的结果？

在书中，伯让兄指出，进化到极致的大脑在对抗生物繁衍的宿命。要用进化来解释人类的许多行为，这在学术界也是能吵翻天的。自从进化生物学大师威尔森（Edward O. Wilson）在他经典的《社会生物学：新综合理论》（*Sociobiology: The New Synthesis*）的最后一章提到了人类，在学界和公众都引起了轩然大波，许多学者和公民团体群起而攻，但在学术界也启发了更多人以进化生物学的观点来研究人类的行为和心理，创立了进化心理学这一学门。

是的，人类有些行为确实无法再用基因来解释，例如现代许多国家都面临了一个窘境，就是太多人为了过较轻松愉快的生活，选择少生孩子，甚至不生小孩。很多反对“基因阴谋论”者，都指出这和基因进化不符。或者自杀也是个只有人类才有的行为，但那不利基因传递。

然而，我们知道，其实并非所有表征，都是自然竞争的直接产物，都有其适应性的。已故的进化生物学大师古尔德（Stephen Jay Gould, 1941—2002），提出一个比喻，指出圣马可教堂支撑拱肩的拱形桁架（又称“三角壁”）上有精彩的壁画，但其作用并非是设计来作画的，是建筑上结构和样式的副产品，只是后来不用白不用，所以拿来作画或放其他装饰。同样的，并非所有表征，都是自然竞争的直接

产物，有不少可能只是副产品。所谓的“自由意志”，可能只是个副产品，假如其存在的话。

其实做出少生育或不生育的决定，也不见得非进化而来的。当后代存活率提升时，少生反而是理性的抉择，只是这样的抉择，在我们现代的社会不适应了。就像我们身体选择尽量储存大量脂肪，过去百万年来，是个很理性的抉择，但是到了现代社会不适应了。当我们在谈论进化时，也得注意到，环境的变动是否让过去好的性状或行为，成为不太妙的表征。

那么自杀又是怎么回事呢？自杀比不生育还狠还绝。在论证自杀时，我们是否先要探讨自杀的原因。一般来说，自杀有情绪、宗教、荣誉感和人生意义，除了情绪，其他原因不是生物学的。是的，我们人类社会，有许多现象，已经无法用生物学的因素来解释。以色列历史学家哈拉瑞在好书《人类大历史：从野兽到扮进上帝》（*Sapiens: A Brief History of Humankind*）指出，人类不同于其他动物之所在，是我们能无中生有地建构心中想象的虚构事物，还由衷地信以为真。因宗教、荣誉感和人生意义而自杀，是超过生物学能理解的范围，但那也是起源自我们智人在七万年前产生的“认知革命”，那是脑和意识进化的副产品，不是大自然直接作用的，当然也非“基因阴谋论”能解释的。

就情绪而言，最主要导致自杀的情绪，是悲伤。就这个问题，我们也要考量到，遗传学的理论，也会考量环境的部分。这问题有两个层次，一是我们的脑为何要进化出悲伤的感觉？另一个是有些人是否天生就比较容易感到悲伤？悲伤的感觉，并非人类才有，只要有养宠

物或观察过其他动物，也多少能观察到。悲伤的感受，简单来说，是进化来避免一些不好的事物，主要还是和繁衍有关；遗传学的研究也显示我们是否容易快乐或悲伤，大概有五成是由遗传决定的，也就有约五成是后天的。

但无论如何，悲伤到自杀，似乎是只有人类才有的行为。既然我们能否产生悲伤的感觉，以及悲伤的程度有遗传倾向，那么会自杀，我认为，那是人类行为弹性够大的一个副产品。其他动物不会自杀，只是因为它们的行为没有弹性到自杀能够成为一个选项。而人类可以有样学样，只要有人自杀，其他人可以模仿。这么说是有根据的，自杀事件的媒体报道会提高自杀行为，这在社会心理学上已有所研究。这就是为何媒体报道自杀事件，都要列出一则善意的提醒：

“自杀不能解决问题，勇敢求救并非弱者，生命一定可以找到出路……”

另外，进化是在持续进行的，我们现在看到的，不过是整个历史悠远长河的一个薄薄的切片。在进化的长河中，基因频率是会因许多因素而变动的，其改变的动力除自然竞争外，还有随机漂变、新突变等。假设全球经济都得到大幅改善，让大量人口决定不生小孩了，于是全球都陷入人口萎缩的危机。假设想生多或生少，是可以有遗传倾向的，那么在未来的世界里，愿意多生小孩的父母，是否就会有更多更想多生育的子女子孙？那么是否会有越来越多人更想大量生育了？这个简单的思想实验，可以让我们了解，要了解进化，是要瞻前顾后的，而且是要以族群的整体表现为考量。

最后，我要提出，不可遗传的，就不会是自然界能够有所作用的，无论那个东西有多奇妙。大自然无法挑选出思想，也无法挑选出文化和信仰；另外，有些可遗传的性状表征，也不一定是大自然直接作用到的，很有可能是某个器官或功能的副产品；还有，少数个体甚至多数个体在既定时刻的表现对繁衍不利，仍无法说明那些行为或特征和进化遗传无关，因为我们必须考量一个生物过去面对的问题，以及环境的变动是否让适应性改变了。

伯让兄在这本书中，强烈主张我们的自由意志是可以战胜基因的束缚的。生活在一个又一个想象的共同体等虚构的事物下，究竟什么是真正的自由呢？这是值得好好深究的。

大脑对抗基因论

陈颖青

资深出版人

从自我意识的角度看，作者主张的“大脑对抗基因论”会赢得我个人的认同，毕竟长生不老是许多人追求的梦想，如果对抗成功，意识脱离基因宰制，成为虚拟世界的“个体”，那么随心所欲，纵浪大化，“意识我”的世界从此将海阔天空，自由发展。不过认同归认同，理性来看这个问题却可能不是那么简单就能认同或不认同。

从工程的角度看，基因是一种制造生命的“蓝图”，蓝图如果制造出一个多工或多意义的物品，你就很难限制那个最后成品，只能用于原始设计的特定用途上。例如你根据蓝图造了一把菜刀，它完全符合

砍肉、切菜、拍蒜的用途，但它能不能用来当美工刀呢？虽然难用，但好像也没什么不可以。能不能用来挖土种菜？搅拌洗米？打乒乓球？似乎也都可行。

这世界上本来为了某用途而诞生的某物，最后却转成他用的例子太多了。人类大脑完全有可能自己找到未来发展的用途，而脱离作为基因载体与复制子的宿命。逻辑上以及进化史上这都是可能的，而且可能性还不低。

但我马上想起的类比，是这几年各界先进对人工智能发展的忧虑，包括像史蒂芬·霍金等人所担忧的，一旦人工智能发展到取得自我意识，到时候恐怕就是人类末日到来的时刻了。因为人工智能的能力一定远胜人脑，而且我们不确定“他们”还会不会对人类保有适当的尊敬或友爱情谊。

感觉基因如果有意识的话，心情应该就像现在人类忧虑人工智能的发展一样吧。

在科幻领域，小说家很早就担心过相同问题：一旦机器智能到达某个临界点，智慧机器开始设计新一代的智慧机器，那将会是以几何级数快速增长的先进智慧机器时代的诞生。为了避免先进智慧机器消灭人类，著名的科幻作家艾西莫夫构筑了著名的“机器人三法则”：

- 一、机器人不得伤害人类，或坐视人类受到伤害而不作为；
- 二、机器人必须服从人类的命令，除非违背第一法则；
- 三、机器人必须保护自己的安全，除非违背第一与第二法则。

埃西莫夫的机器人系列所有情节，都在这三法则上大玩逻辑游戏，让人叹为观止。虽然人工智能学界对机器人三法则有不同评价，但大家却都有一个共识，那就是在发展超级人工智能的时候，应该先发展一个可以约制机器人消灭人类的某种“道德命令”，安装在机器人的系统底层。

从这个角度思考，有没有可能基因在发展意识的时候，已经在意识底层先铺上了一层防止背叛的“保险”呢？

在认知神经科学研究的许多经典案例里，有一个特别让我印象深刻的案例，是一位丧失情绪欲望的建筑工人。他在一场工地事故中被钢筋贯穿头颅，经过抢救以后，奇迹似的存活了下来，只不过他丧失了情感好恶的欲望。没有了好恶，他就失去了欲望，无法决定何者是他想要或不想要的，因此他失去做决定的能力，因而也失去行动的能力。

他的日常逻辑分析能力都没问题，但就是无法决定什么是他“想”要的，什么不是。失去欲望能力的大脑，即使有完整的“能力”，也会变得无法行动。

人类的大脑是设计来回应物质世界外部条件的机器，哪里有水、有食物，哪里温暖，哪里没有毒蛇猛兽，物质条件经过感官读取之后，转换为神经脉冲，在大脑中计算，决定采取的行动。

大脑虽然是信息处理器，但这个处理器底层，是对物质世界的侦测。苦味分子决定我们对“痛苦”的精神感受；甜味分子让我们心情大

好；酸味分子带给我们心酸滋味；光线明度让我们降低对幽暗的恐惧。

如果意识脱离了物质世界，在这个处理器底层，过去我们仰赖物质刺激而建立的情绪好恶动机，还会存在吗？我们变成不再追求碳水化合物，而改为追求电力能源——取得更多电力储备的时候，我们是觉得甜（如吃糖），还是觉得鲜（如吃肉）呢？

物质决定了我们欲望的性质，并且也是我们动机的基础，一旦我们脱离了物质，我们的欲望和动机还会和以前一样吗？如果我们只要输入爱情动作片情节就会让中央处理器兴起一阵高潮，那么求偶、恋爱这种物质世界的动机还会存在吗？还会有恋人、伴侣、配偶、家庭这种物质现象吗？

如果家庭不再必要，人类社会的架构会不会崩解呢？物质决定了人类从基本好恶的情绪模块到最高层次的社会结构和行为规范。“碳基”处理器真的能变身为“硅基”处理器吗？这中间的断层恐怕不是一个细胞一个细胞地置换就能够解决的问题。

摆脱自然界与人择，“心择”的时代来临？！

刘敬文

英国伦敦国王学院哲学硕士、博士班研究生

中国台湾的科普书籍多为翻译作品，长期以来因翻译质量、专业度参差不齐，饱受各界批评。我个人因此几乎不看科普翻译书，以免踩到地雷，吸收一堆偏误的信息，伤害了自己珍贵的大脑。但是呢，原创作品就不一样了，免去了很多翻译造成的“二手信息”问题，等于和作者面对面，所以我翻阅的动机也因此大大提升。我相信这对其他读者也成立，读原创一手作品，好处多过坏处。不过，这是站在读者的立场，对原创作者来说就不一样了。原创作品如果写得不好，可没办法推给翻译，得凭真功夫在激烈竞争的市场中，争取读者的青睐。

本人很荣幸受邀为谢伯让教授的原创新书《大脑简史》撰写评论。我必须说，这是一本很优秀的原创科普书，内容丰富、用语直白、论证坚实，兼顾科普书籍普罗化的广度和知识上的深度需求，令人眼睛一亮，是本相当难得的作品。

本书的一个特色是对神经细胞在细胞分子层次如何进化、如何支配身体其他种类的细胞，做了相当完整且全面的说明。由此可看出谢教授涉猎广博，“功力”深厚。台湾有这样能力的跨领域学者其实很少，学者们要不就只懂细胞分子生物学，要不就只懂进化生物学，要不就只懂高层次的认知神经科学。像这样“从基因到意识”有着跨领域能力的学者，相当罕见，也是本书之所以具有高度原创性的原因。

不过，书写得好给予高度肯定是一回事，作为放在书内的评论，不能只有歌功颂德这种八股玩意儿，应该要有些批判性的内容，才算是称职的书籍评论者。所以，废话不多说，直接切正题。

本书的核心轴线在于“进化的单位”（Unit of Evolution）这个问题上。其实，不管在进化生物学和生物学哲学，进化的单位都是一个老但重要的问题，因此理论、观点很多元。一种是如谢教授在书中不断

强调的道金斯观点，进化的单位是基因，其他只是载体（Vehicle）；其他则还有包括我个人较支持的“多层次论”（Multi-level Theory）等。总之，道金斯的理论不是唯一。

多层次论和道金斯的看法不同，认为进化的基本单位不是只有基因，从基因、外表型（Phenotype）、个体、群体（物种）都可以是进化的单位，只是位处不同层次。不同层次的进化单位并非独立平行运作，它们彼此间亦有交互作用发生。换言之，进化过程中自然界的选择与淘汰的对象不只是基因，也包括了表型等其他不同层次的进化单位。

多层次论者认为每个层次的进化单位间具有“不可化约性”（Irreducibility），无法通过基因的性质决定与解释。以表型来说，在同一物种身上的某一个或一组基因可以决定某种表型，但该种表型或具有类似生物功能的表型，却不一定非得依赖该（组）基因才得以存在，并在这意义下不可化约为基因。比方说，“飞行”这样一种明显能够提升进化优势的能力，在不同物种身上就可能由完全不同的基因或基因组决定。此时，自然界选择的就不只是基因，也包括“飞行”这样一种表型能力。此外，同一（组）基因在不同的物种身上，也可能由于转译装置（TranslationApparatus）不同而产生不同的蛋白质，进而展现出不同的表型、提供不同的生物功能。

多层次论者认为进化的关键在那些不同层次或同层次中进化单位的交互作用，而不只在基因。一个常用的比喻是钥匙和锁孔，只拥有其中一个都无法把门打开，必须钥匙和锁孔配对契合，门才打得开。基因也类似，其实只是一个有着特定序列的DNA分子，必须处在特定

的微环境条件下，才可能进行转译并发挥它的生物功能，并没有真的内藏什么密码信息。

大家可以试着想想看，我现在写下一串英文字母“ATCGATCG”，你能告诉我它内藏的密码信息是什么吗？答案是：没有办法。关键点在于，那串字母本来就没有内藏什么密码信息。不同的译码器，我们可以解出不同的东西。比方说，译码器设定A = I，TC = Love，G = You，那“ATCGATCG”就会解出“I Love You”，但只要换成另一台设定TC = Hate的译码器，“ATCGATCG”就会变成“I Hate You”。

译码器（在细胞里，译码器就是转译装置）和密码配对的方式，才是密码信息内容的决定关键。单只有译码器没有密码字符串，你无从解起；但只有密码而没有译码器，你看到的只是毫无意义（或者你可以任意赋予无限种意义）的一连串字母。

所以，把基因抽离出来并将之视为基本单位，其实忽略了环境条件配合的重要性。事实是，只有基因其实什么事也不会有，只是一种化学分子。生命现象以及进化是这些零件组在一起并产生动态的交互作用后所展现出来的整体特性，每个都很重要，很难说基因才是基本单位。

以本书的主题——大脑来说，多年来学界确实有很多关于各种器官或某种能力（比方说，语言）如何进化成为今天模样的讨论，但像谢教授这样把大脑与基因并列为“进化单位”的主张，并不多见。谢教授可说是提出了相当大胆的创新观点。只是，如果能把这样的新点子

放在“多层次论”而非道金斯“基因是进化基本单位”的理论架构下作论述，或许更为合适。

道金斯观点当然有它的优势，比方说，生命与进化的要素——复制与变异这两种活动确实是发生在分子基因层次，因此让基因在此显得最有资格扮演进化基本单位的角色。相较之下，外表型、个体或物种本身并不会直接进行复制与变异，因此没那么基本。比方说，鸟类的翅膀并不会自行复制产生更多的翅膀，也不会发生像基因那样一种具可遗传性的变异，这部分还是必须受制于基因。但，持这样的观点我们很快就会发现，大脑因为无法直接进行复制与变异，因此不会是进化的基本单位，可是这又是谢教授试图在本书尝试论证的重要结论。简言之，“大脑是进化基本单位”这样的主张和多层次论比较兼容，和道金斯的“基因是进化基本单位”的观点则比较不契合。

不过，在按次序一章一章读过去的过程中，我发现另一件有趣的事：谢教授其实可能导出了比他原本想要的结论还要更激进的观点，而他似乎自己都没发现。谢教授基本上还是把大脑放在进化的逻辑下看待，在庞大的资料以及科学的前线研究（比方说，上传心灵）的佐证下，得到大脑可能摆脱基因的控制成为独立进化单位的结论，但是，看完最后一章我想到的是：如果是这样，那这恐怕不只是大脑摆脱基因而已，而是大脑摆脱原本进化律则的开始！

为什么我这样说？这得从到底什么是“进化论”开始谈起。进化论希望处理的一个问题是：为什么世界上有那么多种生物？这些生物从哪里来的、怎么来的？进化论者们为此提供了答案，认为生物是在会

产生变异的前提下，经过自然选择后一路进化过来的。所以，“被大自然选择、决定谁适合生存谁不适合”是进化论的核心。

根据进化论，大自然是生物发展的天花板，你生物再怎么厉害，你还是得面对大自然的最终试炼。但是，随着人类逐渐开始取代大自然为其他生命及物种延续扮演生死裁判官的角色，“人择”的出现已然对“自然选择”造成挑战，成为进化律则新的立法者。而谢教授在本书的最后提出了更进一步的观点，我姑且称之为：“心择”。

试想，如果上传心灵有一天真的实现，那代表了什么？那表示，在漫长的进化过程中，进化出心灵意识的大脑最后不只摆脱基因，而且摆脱了人类的肉体躯壳，包括大脑本身。到了那时候，我们还能算是原本的物种人吗？不，我们将因此在生物学上成为新的物种，一种可以根本不依赖既有生命物质基础、自创所需物质基础的新物种。

到时，如果还有任何的进化淘汰，那这淘汰势必既不受制于人的基因、肉体、大脑，也几乎不受制于大自然，只剩下由心灵所组成的心灵社会，自主决定淘汰规则为何，也就是“心择”。又或者，根本就不再需要有什么进化淘汰。人类，不对。大脑，不对。是心灵意识。心灵意识因此成为最接近上帝的永恒存在。

看到这里，熟悉心智哲学（Philosophy of Mind）的朋友也许会会心一笑。

到头来，原来笛卡儿的身心二元论才是世界真理？

只要有“深深的执念”就可以摆脱进化的掌控吗？

颜圣纮

台湾“中山大学”生物科学系

在谈谢伯让老师这本精彩的新书之前，我想先谈两件事。第一件事，“富人与穷人会进化成不同物种”吗？这个议题其实不是新鲜事，2006年英国伦敦政经学院的学者奥利佛·库里（Oliver Curry）曾大胆预言，“再过十万年，人类会分化成两个亚种，上流社会亚种比较高、瘦、健康、有吸引力、聪明、有创造力；然而社会底层亚种会变矮、变丑，长得像哥布林（Goblin）之类的小怪物”。他更提到“因为过度仰赖科技，人的社交行为与感知能力都会退化，相对于现在，人类的体格也会变得幼龄化，颧骨变小，咀嚼肌也变小，因为医疗进步所以保存了更多致死与致病的基因”。无独有偶，在2009年，有一位美国硅谷知名的未来趋势预测家保罗·沙佛（Paul Saffo）也曾对许多媒体说：“未来人类都能够靠着科技来长出替代性器官，使用遗传科技来筛检任何不利的遗传因子。也就是说，未来世界由生物学与科技结合，多数的劳务由机器人处理”，“但是由于这些科技十分昂贵，所以只有超级有钱人才能使用，所以超级有钱人很可能会进化成完全不同的物种，原因是他们可以花钱来维系各式各样在生活中的高科技代工，甚至连自己都无法察觉与这些人工智能的依存程度”。

这类观点的基础在于贫富差距所带来的资源利用差异，进而左右了婚配的选择，然后再由婚配选择的差异诱发物种内的遗传分化

（Genetic Differentiation）。表面听起来很合理对不对？许多人可能会认为“婚配”不就是一种“主动也有意识的”选择吗？如果在这样的脉络之下，意识就有可能促成或主导进化吗？

再谈第二件事。身兼古生物学、地质学与科幻插画三项专业的苏格兰学者道格·狄克逊（Dougal Dixon）曾经在1990年发表一本名为《未来人类的进化》（*Man After Man*）的科幻插画书。此书开宗明义告诉读者：“因为科技的发展，所以人类的进化已经停止了。”但是他又认为“人类不会停止改变自己的形态”。所以他设定了从1990年开始起算，两百年到五百万年后，总共十三个时空段落的人类进化趋势。他认为有些人类族群的确可能遵循自然法则，适应新环境而进化成新的物种，例如两百年后出现的水生人（*Homo Aquaticus*），或无重力人（*Homo Caelestis*）；五百年后出现把人体与机械完全结合的机械人（*Homo Sapiens Machinadimentum*）；一千年后出现因为时尚需求把全身搞到都是再生器官的时尚配件人（*Homo Sapiens Accessiomenbrum*）；还有五百万年后，完全仰赖机械维生的新人种。

道格的观点认为人类的未来进化将会分成两大路线，其中一支会因为过度仰赖科技而使得大多数的肢体变得不利行走与运动，甚至因为地球的环境被破坏而使得新人种都得与机器结合才能存活；然而另一支则完全不仰赖科技存活，因此有机会随着一般认知的生物进化路径，随着栖地与进化上的契机，变成各式各样的新动物，可能是水生的、掠食性的，甚至成为寄生性动物。

虽然这些学者与作家分别在不同年代指出“人类发明、创造、仰赖科技可能干扰了进化作用的机制”，但是发达的大脑所产生的巨大心智

能力，或是强大的执念，是不是真的会阻止进化的发生呢？谢老师的这本书就是为这个很大很大的议题，做了一个好长好长的铺垫。从单细胞生物开始谈，讲到生物的多细胞化所带来的好处与代价；从神经的进化起源，谈到各种信息传递机制的重要性，到大脑的形成；从各种情绪与知觉的描述，谈到其背后的秘密；从海绵讲到文昌鱼，再谈到人类。最后那个终极的问题就是“大脑主宰了这么多的器官与系统，让我们变得这么聪明，想东想西，有没有让我们从此摆脱自然选择与性择的宿命”？

我打算这样思索这个好大的提问：

（一）心灵是人类才有的吗？所谓的心灵，就是一系列认知能力的集合，例如意识、感知、思考、决策与记忆。其他动物有没有这些能力？其实一旦当人类跨入异类来诘问这个问题的时候，就必定要先思考如何定义这些词汇，并使其能应用在非人类的动物身上？如果我们认为其他动物也有心灵能力，那究竟是因为人类的拟人化诠释？或真有其事？有没有可能被不同的科学研究策略所支持或反驳？如果我们打算回应“心灵是否可让人类超越进化”这个命题，那么承认某些非人动物也有心灵，并检验它们的性状或基因进化速率，才可能一探心灵对进化的效应；

（二）仰赖科技是否影响进化？先别谈生物科技，有多少非人类动物会使用工具？或自制工具？章鱼、海豚、猕猴、黑猩猩，还有许多鸟类都会使用工具。是因为聪明所以才使用工具？还是使用了工具以后使它们越来越聪明？原本小鸟得啄得很辛苦才能从朽木中找到天牛幼虫来吃，但是如果小鸟使用仙人掌的刺来勾出幼虫，就有可能增

进这种鸟对资源的利用（或剥削）能力，甚至是独占性，对于这种鸟在特定时空环境下的生存是有帮助的。但是这样的聪明就会让鸟脱离进化机制，变成神奇宝贝的成员吗？似乎不会。然而人类科技的发展则有别于这些自然进化产生的能力，我们能编修基因，我们能筛选喜欢或不喜欢的性状，医疗技术维系了原本会死去个体的生命，我们还能培养自己的细胞，说不定还能吃到自己细胞培养的人造肉做成的香肠。但是这样有没有脱离进化？

（三）什么叫脱离进化的掌控？意思是不进化啰？2014年的时候有学者发现一种参与硫循环的细菌可能在两亿年来都没有进化，因为其生存地点的物化环境在这么长一段时间以来都没有改变，既然没有环境的改变，就很难驱动生物因素并造就遗传变异。这样的现象有个进化学名词叫“进化停滞”（Stasis）。然而发达的大脑所产生的心灵能抵抗外界非生物环境的改变吗？例如我们把小孩摆在恒温恒湿、光周期不变、空气经过滤的环境中培养，然后让他们的下一代都在这样的环境中被喂食人造食物长大，就好比被驯化的水耕蔬菜，这是否就有可能吻合进化停滞的预测？是有可能的。但是这表示脱离进化了吗？不尽然。不论是处于进化停滞或是步入进化的死巷（Evolutionary Dead End），都还能被进化理论所解释。如果哪一天物化环境改变了，或是人类科技文明崩解了，是否会造就一个进化契机呢？

另外，所谓脱离进化的掌控还有另一个层面的诠释，也就是达到“哈温平衡（Hardy-Weinberg Equilibrium）”的境界。哈温平衡是一个族群遗传学的基本预测，如果一个物种的族群量是无限大的、婚配是逢机的、世代不重叠、没有个体的迁入与迁出、没有突变与自然选

择，两性的等为基因频率是相等的，就会吻合哈温平衡。但是就算人类使用生物科技进行基因治疗，筛选胎儿性别与性状，或使用人工器官移植，是否会改变上述任何一个前提？如果不会，那么光靠强大的心智力量就想逃离进化的机制似乎相当困难。

（四）心智力量让我们发明科技，也可以逃离科技：若心智力量能够“看似”战胜进化，那还有一个前提就是“所有人类（或高智能生物）在行为上的高度从众与一致性”。你有穿戴式装置所以大家都要有，你在大脑植入芯片全校同学也跟着植芯片，你进行基因治疗街坊邻居人人都做一回。但这是否有可能？有，除非大家的资源与机会都是均等的，或那像养狗要打狂犬病疫苗一样已经是一个法定强制准则。也就是说，这种集体性是可以存在的，只是概率不太高。当我们有强力的心智力量来接纳、阻止与改变一事物时，我们也可能以更强大的心灵来逃离。这就是为什么在道格的书中，仍然设计了一些逃离文明掌控回到荒野继续进化旅程的人类后裔角色。

我不会在这里告诉大家我认为此事成或不成，因为我们并不知道未来世界是否会真如电影《极乐世界》中所描述的“富者上太空接受先进医疗，而贫者留在地球生病吃土”。或者，就像《云图》（Cloud Atlas）所描绘的：在2144年的高科技都市首尔，人类生活仰赖复制人的服务，而复制人的食物来自于淘汰回收复制人肉；到了2321年的夏威夷，当人类历经科技文明的崩毁之后，剩下的人类再度在荒凉的地球上回到早期人类的求生形态。

如果人类真的会走到那个境地，那就得看对科技的仰赖是否让我们面对逆境的学习与创造力变低了，而进化的可塑性（Evolutionary

Plasticity) 是否存在 , 让我们还有逆风高飞的可能 ?

[注1:](#) 生理信息传递的速度可以参考以下几本书：

[注2:](#) Chiu, J. et al. (1999); Herlpern, Y. S. and Lupo, M. (1965); Nakanish, S. et al. (1998).

[注3:](#) Sir Charles S. Sherrington , 1921年诺贝尔生物学奖得主。

[注4:](#) The Integrative action of the nervous system. By Sir Charles Scott Sherrington Yale University Press, 1906.

[注5:](#) Loewi, O. (1924) über humorale übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Pflügers Archiv für die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere 204, 629–640. doi: 10. 1007/BF01731235.

[注6:](#) Mark McMenamin (1998) The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life.

[注7:](#) Chen, L. et al. (2014) Cell differentiation and germ–soma separation in Ediacaran animal embryo-like fossils. Nature, 516, 238-241.

[注8:](#) 可见这篇期刊中的图二：[http:](http://www.nature.com/nature/journal/v466/n7302/full/nature09166.html)

[//www.nature.com/nature/journal/v466/n7302/full/nature09166.html](http://www.nature.com/nature/journal/v466/n7302/full/nature09166.html).

[注9:](#) El Albani A et al. (2010) Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature* 466(7302), 100-104.

[注10:](#) Anthropogenie: oder, Entwicklungsgeschichte des Menschen (“Anthropogeny: Or, the Evolutionary History of Man”, 1874, 5th and enlarged edition 1903).

[注11:](#) King, N. et al. (2008) The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature* 451, 783-788.

[注12:](#) Fairclough, S.R. et al. (2010) Multicellular development in a choanoflagellate. *Curr Biol* 20(20), R875-876.

[注13:](#) Boraas, M.E. et al. (1998) “Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey: A possible origin of multicellularity”. *Evolutionary Ecology* 12(2), 153-164.

[注14:](#) Margulis, L. (1998) Symbiotic Planet: A New Look at Evolution. New York: Basic Books.

[注15:](#) Hickman, C.P., Hickman, F. M. (1974) Integrated Principles of Zoology (5th ed.) Mosby.

[注16:](#) 虽然多细胞生物拥有许多单细胞生物所没有的优势，但是前者同样拥有许多后者所没有的劣势，比方说，多细胞生物虽然可能在能量使用上较有效率，但是为了维持生物体的复杂度和庞大体形，它们可能必须摄入总量较多的能量才能生存，而一旦环境出现变化并使得它们在摄取能量上遭遇困境，其生存力恐怕远比不上简单有力的单细胞生物。举例来说，假设有一种生物刚从单细胞生物进化成多细胞生物，由于该生物的总能量需求较大，因此可能必须在阳光极为充足的地点才能生存，相对来说，原本的单细胞生物只要少许阳光就能生存。在这种情境之下，只要出现天无三日晴的逆境，该多细胞生物很容易就会因此灭绝。

[注17:](#) 《人类大历史》 Sapiens: A Brief History of Humankind (London: Harvill Secker, 2014).

[注18:](#) Pantin, C. F. A. (1956) The origin of the nervous system. Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli 25, 171-181.

[注19:](#) Passano, L.M. (1963) Primitive nervous systems. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 50: 306–313.

[注20:](#) Grundfest, H. (1959) Evolution of conduction in the nervous system. In: Evolution of Nervous Control from Primitive Organisms to Man (ed. A. D. Bass), pp. 43-86. American Association for Advancement of Science.

[注21:](#) Lentz, T. L. (1968) Primitive Nervous Systems. Yale University Press.

[注22:](#) 栉水母和刺细胞动物（例如水母、水螅、珊瑚和海葵）原本都被归类为腔肠动物门（Coelenterata）。所谓的“腔肠”，指的就是这些生物身上都只有一个可以同时处理养分和气体交换的消化腔（或胃水管腔）。这些腔肠动物原本也称为刺细胞动物，它们都拥有可以用来捕食或御敌的刺细胞（Nematocyte）。但由于栉水母并没有刺细胞，因此后来独立出来成为栉水母动物门。

[注23:](#) Moroz, L.L. et al. (2014) The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. Nature 510, 109-114.

[注24:](#) Ryan, J. F. et al. (2013) The genome of the ctenophore Mnemiopsis leidyi and its implications for cell type evolution. Science 342, 6164.

[注25](#): Ryan, J. F. (2014) Did the ctenophore nervous system evolve independently? *Zoology* 117, 225-226.

[注26](#): 在本书的原始草稿中，这个句子原本是：“中央集权型生物”的生存竞争力高于“地方自治型生物”。感谢黄贞祥教授的指正，在各位读到的最终版本中，这个句子已经修正为：“中央集权型生物”的可塑性和应变弹性远远超过了“地方自治型生物”。这其中的差异，大家可以在黄贞祥教授的书末评论中找到解答。

[注27](#): Hartenstein, V. (2006) The neuroendocrine system of invertebrates: a developmental and evolutionary perspective. *J Endocrinol* 190, 555-570.

[注28](#): 派克 (Andrew. Parker) 著，陈美吉，周南译. 寒世纪大爆发：第一只眼诞生 (2017年增订版) [M]. 中国台湾：猫头鹰出版社，2017.

[注29](#): Margolskee, R. F. et al. (2007) T1R3 and gustducin in gut sense sugars to regulate expression of Na⁺-glucose cotransporter 1. *PNAS* 104, 15075-15080.

[注30](#): Glendinning, J. I. et al. (2000) Taste transduction. In: *Neurobiology of Taste & Smell* (eds. T. E. Finger, W. L. Silver, and D. Restrepo), 2nd edn., pp. 315-352. Wiley.

[注31:](#) Filleur, S. et al. (2005) Nitrate and glutamate sensing by plant roots. *Biochem Soc Trans* 33(Part 1), 283-286.

[注32:](#) Finger, T. E. (2009) The evolution of taste systems. In: Kaas J. H. (Eds) *Evolutionary Neuroscience*, Academic Press, 460-474.

[注33:](#) Dethier, V. F. (1962) *To Know a Fly*. Holden Day.

[注34:](#) Elliott, E. J. (1986) Chemosensory stimuli in feeding behavior of the leech *Hirudo medicinalis*. *J Comp Physiol A* 159(3), 391-401.

[注35:](#) Simon, T. and Barnes, K. (1996) Olfaction and prey search in the carnivorous leech *Haemopsis marmorata*. *J Exp Biol* 199(Part 9), 2041-2051.

[注36:](#) Hänig, D. (1901) Zur Psychophysik des Geschmackssinnes. *Philosophische Studien* 17, 576–623. Retrieved July 9, 2014.

[注37:](#) Collings, V. B. (1974) Human Taste Response as a Function of Locus of Stimulation on the Tongue and Soft Palate. *Perception & Psychophysics* 16, 169-174.

[注38:](#) Kuninaka, A. (1960) Studies on taste of ribonucleic acid derivatives. Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan 34, 486-492.

[注39:](#) Schiffman, S. S. and Gill, J. M. (1987) Psychophysical and neurophysiological taste responses to glutamate and purinergic compounds. In Kawamura, Y. and Kare, M. R. (eds), Umami: A Basic Taste. Marcel Dekker, New York, pp. 271-288.

[注40:](#) Lennertz, R. C. et al. (2010) Physiological basis of tingling paresthesia evoked by hydroxy- α -sanshool. J Neurosci 30, 4353-4361.

[注41:](#) Hagura, N. et al. (2013) Food vibrations: Asian spice sets lips trembling. Proc R Soc B: Biol Sci 280 (1770), p. 20131680.

[注42:](#) Caprio, J. et al. (1993) The taste system of the channel catfish: From biophysics to behavior. Trends Neurosci 16(5), 192-197.

[注43:](#) Schulkin, J. (1991) Sodium Hunger: The Search for a Salty Taste. Cambridge University Press.

[注44:](#) Herness, M.S. (1992) Aldosterone increases the amiloride sensitivity of the rat gustatory neural response to NaCl. Comp Biochem Physiol Comp

Physiol 103(2), 269-273.

[注45:](#) Lin, W. et al. (1999) Epithelial Nat channel subunits in rat taste cells: Localization and regulation by aldosterone. J Comp Neurol 405(3), 406-420.

[注46:](#) Li, X. et al. (2005) Pseudogenization of a Sweet-Receptor Gene Accounts for Cats' Indifference toward Sugar. PLoS Genet 1(1): e3. doi: 10.1371/journal.pgen.0010003.

[注47:](#) Fox, A. L. (1931) Six in ten 'tastebblind'to bitter chemical. Sci Newslett 9, 249.

[注48:](#) Blakeslee, A. F. and Fox, A. L. (1932) Our different taste worlds. J Hered 23, 97-107.

[注49:](#) Fox, A. L. (1932) The relation between chemical constitution and taste. PNAS 18, 115-120.

[注50:](#) Garneau, N. L. et al (2014) Crowdsourcing taste research: genetic and phenotypic predictors of bitter taste perception as a model. Front Integr Neurosci 2014, 8(33).

[注51:](#) Kim, U.-K. et al. (2003) Positional cloning of the human quantitative trait locus underlying taste sensitivity to phenylthiocarbamide. *Science* 299, 1221-1225.

[注52:](#) Niimura, Y. (2012) Olfactory receptor multigene family in vertebrates: from the viewpoint of evolutionary genomics. *Current genomics* 13(2), 103.

[注53:](#) Lucia, F.J. (2012) From chemotaxis to the cognitive map: The function of olfaction. *PNAS* 109(Suppl 1), 10693-10700.

[注54:](#) Kavoi, B. M. et al. (2011) Comparative Morphometry of the Olfactory Bulb, Tract and Stria in the Human, Dog and Goat. In: The 10th International Conference of the Society of Neuroscientists of Africa “Topics in Neuroscience: Basic to Clinic. University of Addis Ababa, Addis Ababa, Ethiopia.

[注55:](#) Wysocki, C.J. (1979) Neurobehavioral evidence for the involvement of the vomeronasal system in mammalian reproduction. *Neurosci Biobehav Rev* 3, 301-341.

[注56:](#) Karlson, P. and Luscher, M. (1959) 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183, 55-56.

[注57:](#) Baxi, K. N. et al. (2006) Is the vomeronasal system really specialized for detecting pheromones? *Trends Neurosci* 29, 17.

[注58:](#) Halpern, M. and Martinez-Marcos, A. (2003) Structure and function of the vomeronasal system: an update. *Prog Neurobiol* 70, 245-318.

[注59:](#) Schwenk, K. (1995) Tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends Ecol Evol* 10, 7-12.

[注60:](#) Burghardt, G.M. and Pruitt, C. H. (1975) Role of tongue and senses in feeding of naive and experienced garter snakes. *Physiol Behav* 14, 185-194.

[注61:](#) Halpern, M. et al. (1997) The role of nasal chemical senses in garter snake response to airborne odor cues from prey. *J Comp Psychol* 111, 251-260.

[注62:](#) Alving, W.R. and Kardong, K. V. (1996) The role of the vomeronasal organ in rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) predatory behavior. *Brain*

Behav Evol 48, 165-172.

[注63:](#) Graves, B.M. and Halpern, M. (1990) Role of vomeronasal organ chemoreception in tongue flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. Anim Behav 39, 692-698

[注64:](#) Placyk, J. S., Jr. and Graves, B. M. (2002) Prey detection by vomeronasal chemoreception in a plethodontid salamander. J Chem Ecol. 28, 1017-1036.

[注65:](#) Halpern, M. et al. (2005) The role of the vomeronasal system in food preferences of the gray short-tailed opossum, *Monodelphis domestica* Nutr Metab (Lond.) 2, 6.

[注66:](#) Linda B. Buck , 2004年诺贝尔生物学奖得主。

[注67:](#) Sam, M. et al. (2001) Odorants may arouse instinctive behaviours. Nature 412, 142.

[注68:](#) Trinh, K. and Storm, D. R. (2003) Vomeronasal organ detects odorants in absence of signaling through main olfactory epithelium. Nat Neurosci 6, 519-525.

[注69:](#) Meredith, M. (1986) Vomeronasal organ removal before sexual experience impairs male hamster mating behavior. *Physiol Behav* 36, 737-743.

[注70:](#) Wysocki, C. J. and Lepri, J.J. (1991) Consequences of removing the vomeronasal organ. *J Steroid Biochem Mol Biol* 39, 661-669.

[注71:](#) Fewell, G.D. and Meredith, M. (2002) Experience facilitates vomeronasal and olfactory influence on Fos expression in medial preoptic area during pheromone exposure or mating in male hamsters. *Brain Res* 941, 91-106.

[注72:](#) Wysocki, C.J. et al. (1980) Access of urinary nonvolatiles to the mammalian vomeronasal organ. *Science* 207, 781-783.

[注73:](#) O'Connell, R. J. and Meredith, M. (1984) Effects of volatile and nonvolatile chemical signals on male sex behaviors mediated by the main and accessory olfactory systems. *Behav Neurosci* 98, 1083-1093.

[注74:](#) Fritsch, G. (1878). Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns mit besonderer Berücksichtigung der Homologien bei anderen Wirbelthierklassen. Berlin: Verlag der Gutmann'schen Buchhandlung.

[注75:](#) De Vries, E. (1905) Note on the ganglion vomeronasale. Proc kon ned Akad Wet 7, 704-708.

[注76:](#) Johnston, J. B. (1914) The nervus terminalis in man and mammals. Anatomical Record 8, 185-198.

[注77:](#) Locy, W. A. (1905). On a newly recognized nerve connected with the forebrain of selachians. Anat Anz 26, 33–123.

[注78:](#) Vilensky, J. A. (2014). The neglected cranial nerve: nervus terminalis (cranial nerve N). Clin Anat 27(1), 46-53.

[注79:](#) Demski, L.S. and Northcutt, R.G. (1983) The terminal nerve: a new chemosensory system in vertebrates? Science 220, 435-437, 1983.

[注80:](#) WIRSIG, C.R. (1987) Effects of Lesions of the Terminal Nerve on Mating Behavior in the Male Hamster. Annals of the New York Academy of Sciences 519, 241-251.

[注81:](#) Fields, R.D. (2007) Sex and the Secret Nerve. Scientific American Mind 18, 20-27.

[注82:](#) Kuhl , P.K. (2015). Baby talk. Scientific American 313, 64-69.

[注83:](#) Saffran, J.R. et al.(1996) Word Segmentation: The Role of Distributional Cues. Journal of Memory and Language 35(4), 606-621.

[注84:](#) Broca, P. (1861). Remarks on the Seat of the Faculty of Articulated Language, Following an Observation of Aphemia (Loss of Speech). Bulletin de la Société Anatomique 6(1861), 330-357.

[注85:](#) Fancher, R.E. (1979). Pioneers of Psychology , 2nd ed. (New York: W. W. Norton & Co., 1990) pp. 72-93.

[注86:](#) Fedorenko, E, et al. (2012) Language-selective and domain-general regions lie side by side within Broca's area. Curr Biol 22, 2059-2062.

[注87:](#) Fedorenko, E., Hsieh, P.-J. et al. (2010) New method for fMRI investigations of language: defining ROIs functionally in individual subjects. J Neurophysiol 104, pp. 1177-1194.

[注88:](#) Parvizi, J. et al. (2012) Electrical stimulation of human fusiform face-selective regions distorts face perception. J Neurosci 32(43), 14915-14920.

注89: 此影片可以在Youtube 上观赏 : <https://www.youtube.com/watch?v=PcbSQxJ7UrU>.

注90: Quiroga, R.Q. et al. (2005) Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature* 435. 1102-1107.

注91: Mishkin, M. and Ungerleider, L.G. (1982) Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res* 6(1), 57-77.

注92: O'Keefe, j. and Dostrovsky, J. (1971) The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research* 34(1), 171-175.

注93: Hafting, T. et al. (2005) Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature* 436(7052), 801-806.

注94: Brown, C. et al. (2012) It pays to cheat: tactical deception in a cephalopod social signalling system. *Biol Lett* 23, 8(5), 729-732.

注95: Motluk, A. (2001) Big Bottom. *New Scientist* 19(7).

[注96:](#) Langford, D. J. et al. (2010) Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse. Nat Methods 7, 447-449.

[注97:](#) Petitto, L.A. and Marentette, P.F. (1991) Babbling in the manual mode: Evidence for the ontogeny of language. Science 251, 1483-1496.

[注98:](#) Petitto, L.A. et al. (2001) Language rhythms in babies' hand movements. Nature 413, 35-36.

[注99:](#) Mayberry, R.I. (2000) Gesture Reflects Language Development: Evidence from Bilingual Children. Current Directions in Psychological Science 9(6), 192-196.

[注100:](#) Xu, J. et al. (2009). Symbolic gestures and spoken language are processed by a common neural system. PNAS 106, 20664-20669.

[注101:](#) Corballis, M. C. (1999). The Gestural Origins of Language. Am Sci 87, 38-145.

[注102:](#) Currier, R. C. (2015). Unbound: How Eight Technologies Made Us Human, Transformed Society, and Brought Our World to the Brink. Arcade

Publishing.

[注103:](#) Cartailac, E. (1902) Les Cavernes ornees de dessins: La Grotte d'Altamira, (Espagne). "Mea culpa"d'un sceptique. L'Anthropologie. 13, 348-354.

[注104:](#) Rowe T B. et al. (2011) Fossil Evidence on Origin of the Mammalian Brain. Science. 332(6032), 955-957.

[注105:](#) Van Essen, D.C. et al. (1992) Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. Science. 255, 419-423.

[注106:](#) Dunbar, R. I. M. (1998) The social brain hypothesis. Evolutionary Anthropology 6(5), 178-190.

[注107:](#) Dunbar, R. I. M. (2011). The social brain meets neuroimaging. Trends in Cognitive Sciences 16(2), 101-102.

[注108:](#) Kanai, R. et al. (2011) Online social network size is reflected in human brain structure. Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences DOI: 10. 1098/rspb. 2011. 1959.

[注109:](#) Bickart, K. C. et al. (2011) Amygdala volume and social network size in humans. *Nature Neuroscience* 14, 163-164.

[注110:](#) Sallet, J. et al. (2010) Social network size affects neural circuits in macaques. *Science* 334(6056), 679-700.

[注111:](#) <http://www.bbc.com/earth/bespoke/story/20150311-the-15-tweaks-that-made-us-human/index.html>.

[注112:](#) Scally, A. et al. (2012) Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature* 483, 169-175.

[注113:](#) Fedrigo, O. et al. (2011). A Potential Role for Glucose Transporters in the Evolution of Human Brain Size. *Brain Behav Evol* 78, 315-326.

[注114:](#) Evans, P. D. et al. (2004) Adaptive evolution of ASPM, a major determinant of cerebral cortical size in humans. *Hum. Mol. Genet.* 13(5): 489-494.

[注115:](#) Florio, M. et al. (2015) Human-specific gene ARHGAP11B promotes basal progenitor amplification and neocortex expansion. *Science* Vol. 347 no. 6229 pp. 1465-1470.

[注116:](#) Pollard, K. S. et al. (2006) An RNA gene expressed during cortical development evolved rapidly in humans. *Nature* 443, 167-172.

[注117:](#) Stedman, H.H. et al. (2004) Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428 (6981), 415-418.

[注118:](#) 关于MYH16基因突变的时间点，另有一说是530万年前：Perry, G. H.; Verrelli, B. C. & Stone, A. C. (2005). Comparative analyses reveal a complex history of molecular evolution for human MYH16. *Mol Biol Evol* 22(3), 379-382.

[注119:](#) Chiang, M. et al. (2009) Genetics of Brain Fiber Architecture and Intellectual Performance. *Journal of Neuroscience* 29(7), 2212-2224.

[注120:](#) Glascher, J. et al. (2010) Distributed neural system for general intelligence revealed by lesion mapping. *Proc Natl Acad Sci USA* 107 (10), 4705-4709.

[注121:](#) Dennis, M. Y. et al. (2012) Evolution of human-specific neural SRGAP2 genes by incomplete segmental duplication. *Cell* 149 (4), 912-922.

[注122:](#) Charrier, C. et al. (2012) Inhibition of SRGAP2 function by its human-specific paralogs induces neoteny during spine maturation. *Cell* 149(4), 923-935.

[注123:](#) Sudmant, P. H. et al. (2010). Diversity of Human Copy Number Variation and Multicopy Genes. *Science* 330(6004), 641-646.

[注124:](#) Schreiweis, C. et al. (2014) Humanized Foxp2 accelerates learning by enhancing transitions from declarative to procedural performance. *PNAS* 111(39), 14253-14258.

[注125:](#) Dunsworth, H., et al. (2012) Metabolic hypothesis for human altriciality. *PNAS* 109(38), 15212-15216.

[注126:](#) Holliday, M.A. (1986) Body composition and energy needs during growth. *Human Growth: A Comprehensive Treatise*, Vol 2 Postnatal Growth, eds Falkner F, Tanner JM (Plenum, New York), 2 Ed, pp 117-139.

[注127:](#) Kuzawa C. W. et al., (2014) Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *PNAS* 111 (36), 13010-13015.

[注128:](#) Wrangham, R. (2009) *Catching Fire: How Cooking Made Us Human*, Basic Books, ISBN 978-0-465-01362-3.

[注129:](#) Prabhakar, S. et al. (2008). Human-Specific Gain of Function in a Developmental Enhancer. *Science*. Vol. 321 no. 5894 pp. 1346-1350.

[注130:](#) Bozek, K. et al. (2014) Exceptional Evolutionary Divergence of Human Muscle and Brain Metabolomes Parallels Human Cognitive and Physical Uniqueness. *PLoS Biol* 12(5), e1001871.

[注131:](#) Frappier, J. et al. (2013) Energy Expenditure during Sexual Activity in Young Healthy Couples. *PLoS ONE* 8(10): e79342. doi: 10.1371/journal.pone.0079342.

[注132:](#) Thomsen, R. (2000) *Sperm Competition and the Function of Masturbation in Japanese Macaques*. Ludwig-Maximilians-Universität München.

[注133:](#) Baker, R.R. and Bellis, M.A. (1993) Human sperm competition: Ejaculate adjustment by males and the function of masturbation. *Animal Behaviour* 46 (5), 861, 25p.

[注134:](#) Shackelford, T. K. and Goetz, A. T. (2007). Adaptation to Sperm Competition in Humans. *Current Directions in Psychological Science* 16(1), 47-50.

[注135:](#) European Society of Human Reproduction and Embryology (ESHRE). “Daily Sex Helps Reduce Sperm DNA Damage And Improve Fertility. ” *ScienceDaily*. ScienceDaily, 1 July 2009.

[注136:](#) Haidt, J. (2012) *The Righteous Mind: Why Good People are Divided by Politics and Religion*.

[注137:](#) Gorrell, J.C. et al. (2010) Adopting kin enhances inclusive fitness in asocial red squirrels. *Nature Communications* 1(22), 1.

[注138:](#) Pinker, S. (1997) *How the Mind Works*. New York, NY: W. W. Norton & Company.

[注139:](#) Libet, B, et al. (1983) Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain* 106(Pt 3), 623-642.

[注140:](#) Soon, C. S. et al. (2013) Predicting free choices for abstract intentions. PNAS 110(15), 6217-6222.

[注141:](#) Soon, C.S. et al. (2008) Unconscious determinants of free decisions in the human brain. Nat Neurosci 11(5), 543-545.

[注142:](#) Hsieh, P.-J., et al. (2012) Pre-stimulus pattern of activity in the fusiform face area predicts face percepts during binocular rivalry. Neuropsychologia 50, 522-529.

[注143:](#) Colas, J. T. and Hsieh, P.-J. (2014) Pre-existing brain states predict aesthetic judgments. Human Brain Mapping 35(7), 2924-2934.

[注144:](#) Huang, Y. F. et al. (2014) Pre-Existing Brain States Predict Risky Choices. NeuroImage. 101, 466-472.

[注145:](#) Hsieh, P.-J. et al. (2011) Pop-out without awareness: Unseen feature singletons capture attention only when top-down attention is available. Psychological Science. 22, 1220-1226.

[注146:](#) Hung, S.-M. and Hsieh, P.-J. (2015) Syntactic processing in the absence of awareness and semantics. Journal of Experimental Psychology:

Human Perception and Performance. 41(5), 1376-1384.

[注147:](#) Huang, Y. F. et al. (2014) Unconscious Cues Bias First Saccades In A Free-Saccade Task. Consciousness and Cognition 29, 48-55.

[注148:](#) Arsenault, J. T. et al. (2014) Role of the Primate Ventral Tegmental Area in Reinforcement and Motivation. Curr Biol doi: 10. 1016/j. cub. 2014. 04. 044. [Epub ahead of print]

[注149:](#) 感谢“哲学哲学鸡蛋糕”的老板朱家安建议在此区分“意识意志”和“自由意志”。

[注150:](#) 相关的类似讨论请见知名意识哲学家查默斯（David Chalmers）的《有意识的心灵》（The Conscious Mind），他曾在书中提到过一个“大脑置换论证”，并以此来论证意识在大脑被置换后仍会存在。