

动物学系统讲座讲稿(4)

脊椎动物的骨骼系统

北京教师进修学院

1962年5月

动物学系統講座講稿(四)

脊椎动物的骨骼系統

北京师范大学生物系 包桂藩

(一) 脊椎动物各綱脊柱的比較:

1. 园口类和肺魚亞綱的魚类, 以及輻鰭亞綱的軟骨硬鱗目均不具脊柱而終生具脊索。在脊索周圍, 常具纖維鞘及彈力外鞘。在脊索及神經管的兩側常有成对的弧片, 貼在兩旁。这些終生具脊索的情况, 有的是由于退化, 并非原始现象。

2. 鯊魚的椎骨与骨骼系統的其他部分一样, 是由軟骨形成的。但在椎体内, 往往有鈣質沉积。其椎骨在軀干部主要由椎体、神經弧、神經間弧和上脊軟骨(楔入于神經弧及神經間弧, 背側端之間, 有时誤名为神經棘, 但在有的种类如角鯊, 則不具有), 組成。在椎体之下方外側左右具突起, 用以支持肋骨。这种突起, 常被名为基突。在尾部基本与軀干部相同, 惟在椎体的下面具血管弧。

3. 眞骨目魚类的椎骨, 在构造上基本与鯊魚的相似, 所不同的有以下数点: ①骨化; ②不具神經間弧; ③具上神經棘及下血管棘; ④神經弧及血管弧具向前后伸的突节突。

应注意的是属于輻鰭亞綱的弓鰭魚目, 现在生存的只有一种, 即弓鰭魚(*Aminocalva*), 它的脊柱在尾部呈现一种特殊的情况, 即在每一体节内, 具两个椎体, 前方的椎体不具神經弧亦不具血管弧, 我們把它叫作前椎体, 后方的椎体具有神經弧及血管弧, 叫作后椎体。在一个体节内, 具两个椎体的情况, 在魚类里是仅存的现象。

4. 四足动物的脊柱:

(1) 两棲类: 古代天神的兩棲类, 它們脊柱的构造是很复杂的。在原始的种类, 每个体节具两个椎体, 在前方的具神經弧, 相当于弓鰭魚的后椎骨, 在后方的不具神經弧, 相当于弓鰭魚的前椎体, 我們把具弧的椎体叫作下椎体(等于弓鰭魚的后椎体)把不具弧的叫作側椎体(等于弓鰭魚的前椎体)。至于比較高等的种类, 它們的椎骨就更复杂了。在軀干部每个椎骨包括一个神經弧, 这两个弧在上方併为一个中央神經棘, 还包含一个半月形的楔状骨块, 从下方部分地围裹着脊索, 更具一对位于后方的背側成份, 左右各一, 紧貼在脊索的背方側面, 我們把这两块叫作側椎体。愈向前, 下椎体即愈加大, 至尾部时, 下椎体变小, 成为不完全分裂的两个楔形物, 在下方相癒合, 圍着血管, 併合成为一个中央血管棘。側椎体至尾部則分为四块, 左右各二。到现代生存的兩棲类, 側椎体均已消失, 只余下椎体存在, 下椎体呈完整的骨块, 占据了脊索的整个位置, 在它的上面携带着神經弧。

(2) 有羊膜类: 它們的原始种类, 与原始天神的兩棲类一样, 每个椎骨也包括着两个椎体。在前方的下椎体, 携带着神經弧; 在后方的側椎体, 不帶神經弧。现代生存的鰐蜥

仍然是这样。但在其他生存的爬行动物，下椎体全部消失，神经弧后生地贴附在它后方的侧椎体上。有羊膜类有一个特点，即第一个椎骨即使在最进化的种类，亦保持住下椎体。在爬行类第一个椎骨即具有三个分离的成分：①神经弧；②下椎体；③侧椎体。

在所有生存的哺乳动物，每个椎骨由一个椎体构成，这就是侧椎体。在它上面携带着神经弧。只有第一个椎骨，除侧椎体外，更具下椎体。第一个椎骨的神经弧和它的下椎体愈合了，叫环椎，第一椎骨的侧椎体贴附在第二个椎骨的椎体（侧椎体）上，形成一个尖起状的构造，我们把这个带着突起的第二个椎骨叫作枢椎。

鸟类的椎骨以及环椎、枢椎的情况均与哺乳类相接近。

（二）脊椎动物各綱肢骨（包括带骨）的比较：

1. 四足动物的四肢与鱼类的胸鳍腹鳍是同源的。我们在了解各綱肢骨以前应先阐明鱼鳍及四肢的发生。

（1）鱼类偶鳍的发生：在胚胎时，沿着躯体的两侧，先发生两条纵走的皮肤褶皱，中胚层的间叶细胞伸入于其内，形成一个板，以后在其内分化出来一条一条的构造，这就是最原始的鳍条。更由每个肌节长出肌芽，伸入于鳍褶内，左右肌节的肌芽贴在每个鳍条的两侧，这些肌芽以后与肌节断绝关系，即形成鳍肌。节制每个肌节的脊神经发出分支，达于它所管制的肌芽上，于是即有颇多的神经分支进入于鳍褶内，当身体增长时，与鳍褶的增长速度不同，躯体伸长地快，而鳍褶伸长地慢，结果在鳍褶的基部好象发生了一个紧缩的情况，这样使肌芽与肌节断绝关系，并且使神经的分支在这个紧缩部分紧攏在一起，构成神经丛。鳍条的近端互相连合形成中轴（中轴的形成还有其它情况，容后再述），中轴的前端脱落下来。并向背侧及腹侧发展，这样就构成肢带。所以在长成的鱼类，鳍条附新在中轴上，而中轴附着在肢带上。像以前所述的，鳍条全是附在中轴的一侧（向前的一侧），这样的鳍叫作单列式鳍，如鲨鱼。在肺鱼个体发生时它的中轴的形成，在开始时是由于鳍条近端的紧攏，但以后即沿着中央的轴条发展起来，于是中轴位于中央，在它前方的鳍条附着在中轴的前缘上，在它后面的鳍条，附着在中轴的后缘上，这样就构成所谓的双列式鳍。澳洲肺鱼是最模式的一种。

（2）四足动物的四肢，现均认为系由总鳍鱼綱的偶鳍演化来的。这种鳍偶，略与肺鱼的双列式鳍接近。但中轴短，后轴鳍条数目减少。演化出来四肢的鱼鳍内骨骼的鳍条必定是发达的，鳍条不少于五排。鳍片及鳞片所带的皮肤鳍幅条必是退化的。我们现在尚不能确切指出由何种总鳍鱼类演化出来四足动物。

2. 肢带：无论在鱼类或在四足动物，在发生时肢带系由鱼鳍或四肢骨的中轴部分脱落下来，然后向背腹两侧发展，腹侧部分往往在中线相遇，向背侧方向发展的部分，其背侧端或与中轴骨骼（头骨或脊柱）相接，借着肌肉与它们相联络。即在背侧腹侧两部分分界处与肢骨相关节。肩带的背侧部分即肩胛骨部分，其腹侧部分即乌喙部分；腰带的背侧即肠骨部分，其腹侧即耻坐骨部分。

（1）鲨鱼的肢带均系由软骨构成，肩带的背腹两部分均甚发达，其左右肩带的腹侧部分在腹中线相遇，背侧部分则直立于两侧，其上端并不与头骨或脊柱联接。在这两部分分界处与胸鳍的中轴（即后鳍骨）作关节。鲨鱼的腰带则不甚发达，其左右腰带的腹侧部分在腹中

接相遇，形成一块横行软骨块，其背侧部分则仅由一个小形的突起代表出来。腹鳍的中轴（即基鳍骨）关节在这块横行软骨块的极端上。

(2) 在真骨目鱼类，肩带的软骨退化变小，但在此软骨内骨化出来两块替代性硬骨，一为肩胛骨，位置偏于背侧，一为乌喙骨，偏于腹侧。在比较原始的辐鳍亚纲鱼类，更具一块中乌喙骨。在这个肩带的外面前缘上，更复盖上一排膜骨，其由软骨骨化来的肩带在背侧不与中轴骨骼相接，在腹侧亦不互相连接，但膜骨的肩带，则在背侧。关节到头骨，在腹侧与相对侧的膜骨肩带相接。膜骨肩带主要由以下几个骨块构成，一为匙骨，位于最腹侧（与相对侧的匙骨相接），位于它的背侧的是上匙骨，再向背侧去是后颞骨，贴于后头骨之上（此外还有后匙骨）。真骨目鱼的鱼鳍骨骼非常退化，中轴不存在，骨鳍条为数甚少，只余四、五个，直接贴附在替代性硬骨肩带上，鱼鳍之鳍片主要系借皮肤鳍幅条加以支持。腰带更为退化，为一块纵行的替代性硬骨构成，左右腰带骨并行地，位于腹中线的两侧，在腰带的外面，在任何动物（真骨目鱼类亦不例外）均无复盖它的膜骨。真骨目鱼的腹鳍除不具中轴外，甚至于骨鳍条均退化，皮肤鳍幅条直接贴附在腰带骨上。

(3) 四足动物的肢带：

① 两栖类的肩带：在蟾蜍或青蛙，肩带的构造，尚颇为原始，在软骨肩带的腹侧部分内，发生一个大的裂洞，在此裂洞的前缘及内侧缘均不骨化，这个位于前缘的部分，叫作前乌喙（实系软骨），把位于内侧缘的部分叫作上乌喙（软骨），而位于裂洞后方的那一部分则骨化为乌喙骨。在上乌喙骨上贴着一块膜骨，即锁骨（我们理想的原始动物，在肩带前缘上复盖的膜骨应该是锁骨，匙骨，上匙骨，后颞骨，由腹侧到背侧顺序排列。真骨目鱼类演化的方向，是腹侧的退化，故在真骨目鱼，锁骨不存在，背侧的膜骨坚固地贴附在头骨上；在四足动物则正相反，背侧的退化，于是膜骨不再与头骨相接。在蛙，匙骨仅余痕迹，贴在上肩胛骨上，而锁骨则完整地存在。在原始的坚头亚纲两栖类及爬行动物，甚至于原始的哺乳动物，在两个锁骨间，更有一块间锁骨）。肩带的背侧部分，骨化为肩胛骨。在其上更有一块部分骨化的上肩胛骨，上附有匙骨的遗迹。在肩胛骨和乌喙骨之间，有一个关节窝，名为肩胛盂，肱骨关节于此。无尾两栖类的腰带则甚为特化，在耻骨与坐骨之间没有裂隙把它们隔开。耻骨不骨化，最特化之处是两侧的耻骨坐骨板在腹中线上併合于一起，成为一块前后伸的圆盘。肠骨则呈长棍状骨；向背侧伸，与单个的荐椎骨的横突相关节。

② 有羊膜类：

甲、爬虫类的初级肩带（即最初为软骨，以后发生骨化的部分），普通在腹侧只骨化出来一块乌喙骨，在背侧骨化出来一块肩胛骨。鸟类亦如此但在向着哺乳动物演化的爬虫，则在腹侧部分骨化出来的两块硬骨，在前方的为前乌喙骨，在后方的为乌喙骨，它们的次生的肩带（即由膜骨构成的部分）仍是背侧退化，腹侧较发达，后颞骨均不存在，亦即不再与头骨发生联络，仅在一些原始种类具匙骨的痕迹，某些蜥蜴（和避役），鳄鱼及恐龙均不具锁骨，在原始的灭种类羣，以及现在生存的种类（如喙头目，鳄鱼目，龟鳖目，及蜥蜴目均具间锁骨。由此可以看出愈向腹侧，膜骨愈发达。

爬行类的腰带：在腹侧耻骨与坐骨均由一种穿孔把它们隔开，除向哺乳类演化的灭种爬行类以外，此穿孔均不是由于耻骨上的闭孔扩大而形成的。在鳄鱼，鸟龙目的恐龙，以及翼

手龙，它們均在耻骨的前方伸出一个前耻骨突起。在鱷魚，耻骨反而不存在了（关于此点，现尚有爭論存在）。在鳥龙目，除具有前耻骨突起外，耻骨及坐骨向平行向后向背側移动，这样一来，两侧的耻骨和坐骨均不能在腹中綫联合。上述三类爬虫还有属于蜥龙目的恐龙，它們的腸骨均既向前又向后扩展，在蜥蜴目腸骨只向后扩展，在向着哺乳类演化的灭种爬行类只向前扩展。在原始的种类，腸骨直向背側伸，既不向前亦不向后扩展。

乙、鳥类：其初級肩带亦沒有前烏喙骨骨化出来。在次級肩带，具鎖骨，左右鎖骨在腹中綫联合形成顛骨（有人認為在顛骨內有間鎖骨的成分存在）。除此以外，再不具其他膜骨。鳥类的腰带几与鳥龙目恐龙的腰带完全相同，所不同者，前耻骨突起不存在，仅少数种类具有痕迹。坐骨在后方无腸骨的后端相併合。

哺乳类：在初級肩带，無論前烏喙骨及烏喙骨行消失，只余痕迹，癒合于肩胛骨上，肩胛骨正常发育。在次級肩带，除鎖骨外，其它膜骨均不存在。（只在单孔目仍具良好发育的間鎖骨）。在奇蹄目，偶蹄目，蹄目，食肉目，及齿齿目鎖骨亦趋于退化，甚至消失。

哺乳类的腰带則未发生很大的变化。只是腸骨向前伸展，兩側的恥骨与坐骨仍在腹中浅互相联合，只是恥骨与坐骨間的裂隙是由恥骨上的閉孔护天形成的。

（三）骨骼的发生：

骨骼分为两种：一为膜骨，一为替代性硬骨；于是骨骼的发生亦分为两种，一为膜内骨化，由此形成膜骨；一为軟骨內骨化，由此形成替代性硬骨，今分述之于下：

1、膜内骨化：以遮盖在脑腔外面的膜骨为例：先由間充質形成膜状纖維状結締組織，骨組織从膜內一定的位置开始形成，名为骨化中心（骨化点）。每个骨有一定数目的骨化中心，骨化中亦有一定的位置。在骨化中心，間充質細胞大量繁殖，并分化成为成骨細胞，周围血管增多，由骨細胞分泌有机基質，形成纖維，造成类骨質，然后骨盐（主要是磷酸鈣）沉淀，（纖維的形成，有机基質的分泌，及骨盐的沉淀，均与成骨細胞有关），成骨細胞被包埋，而轉变为骨細胞。这样就形成小梁，骨小梁聯絡成網状，在網眼分化成为造血器官——紅骨髓，如此形成的骨組織即是松質骨，在骨組織外面的纖維結締組織即成为骨外膜。骨随着骨小梁的扩张和加厚而逐漸增长，但若此种骨系包围在脑髓外的膜骨时，脑亦在迅速增长，于是此骨生的膜骨就要求改变形状，此种改建是由于骨組織一方面在增生，一方面在被破坏，故通常骨小梁的一边（多半是接近骨的表面的一边）成骨細胞成柱状，成行排列，机能活躍，增生新骨，而在相对的一側，（接近脑髓的一边）成骨細胞成扁平形，靜止不活动，而在这里常可见到具多核的大形破骨細胞，破骨細胞可能分泌一种酶，具有溶解骨基質的机能，破骨細胞的多核现象是由若干細胞汇合而成的，成骨細胞、被解放的骨細胞、或其它种結締組織細胞均能形成破骨細胞。在发生的較后时期，骨的内外骨膜产生密質骨。

2、軟骨內骨化：以四肢的长骨为例：先由軟骨构成，长骨的模样。名为軟骨膜。先由軟骨干中部的軟骨腹結締組織密集起来，其內一部分細胞变为成骨細胞，由这种細胞在軟骨干中部四周形成骨質，即名为“骨領”。在骨領內的軟骨組織同时亦难生变化，其变化如下：①軟骨細胞膨大，充水；②軟骨基質內有鈣盐沉淀；③軟骨細胞退变，細胞間的軟骨基質溶解，在行間构成管状隧道，血管侵入隧道內，带入結締組織，形成初級髓腔；④初級髓腔內的結締組織分化成为成骨細胞，在隧道內残留的鈣化的軟骨块上形成骨小梁，骨小梁彼

此連結形成松質骨。

长骨的两端在胚胎时，仍为软骨，名为骺端，骺端的软骨繼續增长，这样使整个长骨增长。

在婴儿出生后，在骺端又出现了一个骨化中心，名为次級骨化中心，其过程与骨領内软骨的骨化十分近似。这样构成松質骨逐渐向四周发展，形成长骨的骺，在它游离面上的软骨即成为关节软骨，介于骺和干之間的成为骺板，以后长骨的增长即依賴骺板的软骨的增生。骺板新骨的形成只限于接近骨干的一端。从骺端起，骺板软骨仍順序分为静止，繁殖，成熟，肥大，退变和骨化各区。经过青春期，骺板软骨的发育由天緩而逐渐停止，骺板完全骨化，骨骺和骨干併在一起，长骨的增长即停止。

骨外膜内层的細胞不断分化为成骨細胞，逐层在骨干的外围形成新骨，同时在骨髓腔表面上的骨組織被吸收。这样，骨的横径即因之扩大。

骨領漸变致密。骨外膜下。血管分支侵入于其内，沿骨的长軸进行，侵蚀骨質，形成隧道，随着血管的結締組織分化为成骨細胞，在隧道内表面上形成骨板，逐层增加，环绕血管成同心圆排列，即形成第一代的哈氏系統。在哈氏系統内的骨板不断增加，最后使哈氏管腔閉塞，新的血管又重新分支，侵蚀既有的骨板，形成新隧道，破坏第一代哈氏系統。新隧道内的成骨細胞又形成第二代哈氏系統。第一代哈氏系統被破坏后，残留的骨板介于第二代哈氏系統之間，即是間板，在人的一生，哈氏系統不是固定不变的，但替換率逐渐减低。

在骨将近成熟时，骨骨内外膜下的成骨細胞环绕着骨围，逐层形成内外环骨板。进入哈氏管内的血管所通行的隧道即是佛克曼氏管。

(四) 骨骼間的关节：

骨骼間的关节可以分为三种，今分述之于下：

1、纖維性关节：在两骨相接連之处，以位于中間的纖維組織，把它們連絡起来。这样连接到一起的骨，在它們之間不能发生运动。最显著的例子，如两个頂骨間的矢狀縫，就是属于这一类的，我們把作連絡作用的纖維組織，叫作縫韌帶，它在外面与头骨应相連，在里面与脑膜的dura mater的纖維层相連。还有牙齿陷入在齿槽內，亦是借着纖維組織連絡到一起，亦可属于此类的关节。

还有在胫骨腓骨的下端，这两个骨的相对的面正借着一种骨間韌帶連絡到一起的，我們亦把它算作这一类。

2、软骨性关节：在两骨相接之处，以软骨把它們連絡起来。在这样的关节間，可以发生小量的运动。又可以分为兩类：①初級的软骨性关节：这种关节普通是属于临时性的，因为作連絡的软骨最后仍变为硬骨，于是关节即不复存在。如长骨的骺(epiphysis)与本体(diaphysis)間的关节，枕骨与蝶骨間的关节均是属于这一类的。在具这样关节的两骨間沒有运动发生。②次級的软骨性关节：在两骨的相对的面上，复盖着一层玻璃软骨，在这两个面間，用扁平的纖維软骨盘連絡起来，在四周亦用韌帶把它們接連到一起，提出韌帶并不围绕关节处形成完整的囊略能运动。如椎体間的关节，恥骨間的关节均是属于这一类的。

3、关节囊式的关节(synovial joint)：大多数的关节，(包含除非胫腓下端关节以外的所有四肢骨間的关节)均属于这一类。此种关节的特征是：①两骨相对的面上均复以关节软骨，这两个面永不接触；②在关节处有关节腔存在；③关节完全被关节囊围绕起来，这个

囊由囊韌帶組成，在它的里面复以滑膜(synovial membrane)；它們外面是由纖維層組成；④这个滑膜把关节的里面完全复盖住，但只被軟骨复盖的骨端为例外；⑤在关节囊以外，常更有韌帶存在；⑥在此种关节处，是能灵活运动的。关节腔可被纖維軟骨質的关节盘把它加以隔斷。关节盘的邊緣是与囊韌帶相連續的，在关节盘的自由面上，亦复以滑膜。此等关节盘是用来作为吸收震动的工具。在关节腔内存在的粘而无色的液体，是由滑膜分泌出来的。

(五)骨髓的构造及其机能：成年人的骨髓，可分为两类：一为黃骨髓，充滿在較大的骨髓腔内，它的主要部分是由脂肪細胞构成；一为紅骨髓，是造血器官，在嬰兒时充滿长骨的骨髓腔，但在成年时在大的骨髓腔内它就被黃骨髓所代替，于是紅骨髓仅在椎骨，肋骨，头骨的板状骨，肱骨股骨的近端髓内存在。

1、骨髓(主要指紅骨髓)由一种与白血管有紧密联系的支架，及充滿在这个支架網眼内的自由細胞組成，在其内并有一种大形的名为血竇的血管，大量的血細胞能穿过它的壁，而进入于血流内。

2、骨髓的支架(与淋巴組織相似)系由原始的具吞噬性的網細胞(reticular cells)，及部分的埋在这种細胞内的纖維(argyrophile fibers)所組成。細胞及纖維所构成的網比淋巴組織松，網眼比淋巴組織的大，我們若把顆粒性的物質注入血液进行試驗时，很快地就被这种網細胞所吞取。在血竇壁上的細胞与支架上的網細胞非常接近，但当它們貼在血管壁上时，它們就变为扁平的、固定的，常叫作固定的吞噬細胞(tixed macrophages)，它們亦能离开血管壁，变为近圆形的自由的吞噬細胞，而入于血竇的血液内。骨髓内的动脉如何与其血竇相連絡，仍待研究。在支架内經常有脂肪細胞存在，在紅骨髓，这些細胞是单个的分散的，在黃骨髓，它們就非常多，把其它細胞挤掉。

3、骨髓内的自由細胞：骨髓内的自由細胞是非常多种多样的，它表面含有长成的不具核的紅血細胞，及三种类型的有粒白血細胞。除此以外，更含有成血細胞，及由其分生出来的成紅血細胞和成髓細胞，由成紅血細胞最后分化为紅血細胞，由成髓細胞分化出来三种类型的有粒白血細胞。更有由成血細胞分化出来的巨核細胞，由巨核細胞生出血小板。

4、骨髓的机能：骨髓(主要紅骨髓)是产生紅血細胞及有粒白血細胞及血小板的器官。因为这些血細胞，全是在血管外产生的，所以新生成的細胞必須穿通血管壁而入于血循环内。骨髓内靜脉血竇的薄壁是允許这些細胞穿通的。不仅具变形运动中运动的有粒白血細胞能很容易地穿通，即是不能自行运动的紅血細胞，亦能穿通。节制这些細胞穿通的机制可能系由于血管壁透性的改变，及表面张力(surface energy)的改变，有人認為在长成的正常的人体内紅血細胞在血管内形成，这种說法，在现在无法把它証实，在哺乳动物胚胎时期的肝脏及骨髓内，紅血細胞均是在血管外产生的，只有在卵黃囊内，它們主要在血管内产生的。

紅血細胞有粒白血細胞淋巴細胞及巨核細胞，是否由同一的細胞来的？是否分化出来上述各种細胞的原始細胞，其形态結構和分化潛力全是一样，只因所在环境不同而产生出不同的細胞？关于这个问题，现在大多数的学者均趋向于一元論，即認為分化出各种細胞的原始細胞，其形态結構和分化潛力是一样的。

北京教师进修学院生物教研室

62.5.