

脊椎动物身体

〔美〕 A. S. 罗默 T. S. 帕尔森 著

科学出版社

脊椎动物身体

[美] A. S. 罗默 T. S. 帕尔森 著

杨白仑 译

科学出版社

1985

内 容 简 介

本书是一本以脊椎动物比较解剖学为主要内容的专著,作者以系统演化为背景,讨论各类脊椎动物的器官演化,并结合器官的机能、胚胎发育过程、组织结构和古生物资料来全面论证脊椎动物身体结构的历史。

全书共十七章,前五章从总的方面进行讨论,分绪论,脊椎动物的起源,脊椎动物的分类及代表,细胞和组织,脊椎动物早期发育。第六章到十七章分别研究皮肤,骨骼,头骨,肌肉,体腔,口、咽及呼吸器官,消化系统,排泄及生殖系统,循环系统,感觉器官,神经系统,内分泌器官等,书后有附录及索引。

本书是生物学、医学、畜牧兽医学及古生物学的基础理论著作,可供大学、师范学院、医学、农业院校有关专业师生参考。

A. S. Romer and T. S. Parsons

THE VERTEBRATE BODY

Saunders Company 1977, 5th ed.

脊 椎 动 物 身 体

〔美〕A. S. 罗默 T. S. 帕尔森 著

杨白仑 译

责任编辑 张志强

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1985年10月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1985年10月第一次印刷 印张:34 插页:9

印数:0001—3,200 字数:790,000

统一书号:13031·2914

本社书号:3958·13—7

定价:10.30 元

比较解剖学的新趋向

——代译文序言

我们期待一本中文的(且是现代观点的)比较解剖学(比较形态学)著作的岁月已很久了。把罗默的《脊椎动物身体》(A. S. Romer & T. S. Parsons: The Vertebrate Body, 1977)向国内介绍的理由,还在于这著作本身的特殊意义。

《脊椎动物身体》是一本以比较解剖学为基本的,结合机能论述脊椎动物在长期历史中形成的各种类型的书。这本著作一出世(1949)就被誉为“能对恢复比较解剖学活力起很大作用的卓越的著作”^{*}。直至第五版(1977)“仍是广泛用于这门课程的标准教科书”。[†]这样评价的理由要从比较解剖学历史发展和现在的新趋向来理解。

解剖学。 解剖学是比较解剖学的先行学科。人们很早就知道用动物的身体结构特点以认识动物。纪元前四世纪,亚里士多德解剖过一些动物。略后时期,也是希腊学者赫里费拉斯(Herophilus)解剖过人尸600个以上并与活人对照观察,认识了神经的机能、视网膜的机能、动脉和静脉的区别、神经和腱的区别。著名的罗马医生甘伦(Galen, 130—200)有丰富的解剖学知识,知道尿不是产生于膀胱而是产生于肾。甘伦代表欧洲古典解剖学的顶峰。

古典比较解剖学。 但那时以后,解剖学(和其他科学一样)在欧洲停滞了13个世纪之久,在文艺复兴后期才逐步恢复起来。16至18世纪出现了很多杰出的解剖学家。在法国,拜伦(Belon)于1555年进行了比较研究的初步尝试,对鸟和人的骨骼系作了比较并绘了相当精确的对比图。布丰(Buffon, 1707—1778)等人进行过多方面的研究。古维尔(Cuvier, 1769—1832)常被认为是比较解剖学的奠基人;他对动物和动物化石的结构进行了广泛研究和系统概括。

比较解剖学是在以描述、分析为主的解剖学基础上进行综合和概括的。理论说明涉及人们如何理解形形色色的生物的相互关系及与自然的关系,因此与人们的宇宙观联系着。比较解剖学形成的时代是康德(Kant, 1727—1804)开始的德国古典观念论哲学支配欧洲,也支配着众多的科学家。哥德(Goeth, 1743—1832)和雪林(Schelling, 1775—1854)对生物学理论的影响很深刻。按照这种世界观,生物是按照本身之外的某种力量(理念、造物主或神)所预定的结构“型”(type)而出现的。

这种观念的早期表现是波乃(Bonnet, 1720—1793)为代表的“生物阶梯”学说——每种生物各处于由低级至高级的阶梯的一级;这阶梯是造物主预定了的,一级的生物不能变为另一级生物。这学说不过是亚里士多德类似学说的先验论新版。它不能解释那时日益增多的生物学知识。代之出现的是布丰(Buffon, 1707—1768)和基阿弗罗(圣希兰,

^{*} W. L. Straus: Quarterly Review of Biology, 1950, 29: 95—96; or 50th Anniversary. Issuc, 1978, 176—7.

[†] Everett C. Oslen: Quarterly Review of Biology, 1978, 29: 95.

Geoffroy Saint Hilaire, 1772—1844)的“统一图案”学说——所有动物仅是一个结构型的微小变异,“自然按照统一图案创造所有生物”。以后,奥文(Owen, 1804—1892)把它发展为“原型”(Archetype)学说——不仅各种动物,而且一种动物也是按结构统一型组成的:每体节的骨骼由一种原型脊椎变成,头骨是一些原型脊椎的变体。

被誉为比较解剖学(和古生物学)创始人的古维尔反对结构统一图案学说(这是对的),认为动物有四个“类型”(相当于现代的“门”)——脊椎动物、软体动物、节肢动物和放射动物。为何是四个类型,不多不少?他说是根据事实。除最后者外,其他三个迄今站住了脚。古维尔还精确地研究了地层及其中的动物化石。他在事实上已掌有了由低级至高级动物的若干系列,也掌有了古今地层中动物在时间上的替代现象的资料。古维尔已占有了现代意义的演化事实,理应成为生物演化论者。但古维尔是坚决的物种不变论者。他用“灾变”论解释有机体组织水平在时间(地层)的替代现象——地球上发生过若干次(他的一个追随者说是27次!),每次灾变中全部生物死亡,然后有迁自别处的生物来代替。

达尔文后的比较解剖学。 达尔文《物种起源》发表(1859)以前,即使是对比较解剖学和古生物学有重大贡献的人都没有生物演化思想。19世纪60年代以后比较解剖学起了革命性变化。达尔文是认识形态学的重要意义的,在《物种起源》中写了专门的一章作为证据,并说“形态学几乎可以说是自然史的灵魂”。但达尔文不是解剖学家,没有充分利用那时已有的比较解剖学资料。这个任务由以后的比较解剖学家[如赫胥黎(Huxley); 缪勒(Muller); 赫克尔(Haeckel); 科瓦列夫斯基(Kovalevski)等等]用已有的和新的资料支持了达尔文学说。人们认识了自然界和形形色色的有机体是本身发展的结果。神秘的“型”、“原型”、“统一图案”学说,代之以更有说服力的概念,结构的同源有了具体的含意——共同祖先经过亲缘世系而传至后代的相似性。

继《物种起源》发表后的19世纪后半叶,胚胎学的发展也促进了比较解剖学的发展。兰开斯特(Lankester)和赫维格(Hertwig)阐明了体腔的性质。巴奉(Balfour)做过脊椎动物胚胎发育的重要研究。赫格尔(Haeckel)提出了生物发生律(个体发育反映系统发育,在胚胎发育中动物“攀登自己的树”),这个“规律”虽经后来很大修改,当时确刺激人们在胚胎发育过程中去探索器官的原始情况和发育过程。更不朽的贡献是关于胚层的概念。胚胎学与比较解剖学的结合使形态学扩展到有机体发育的全过程——成体被认为不过是有机体长时间发育的一个(虽是最重要的)阶段。

在达尔文后这一时期(19世纪后半叶),比较解剖学的研究中心,由法国(这里有深固的古维尔影响)移到德国。著名的学者如格根保尔(Gegenbaur, 1826—1903)、富布利格(Furbrigen)在演化思想的基础上把比较解剖学发展到动物学中最突出的地位。格根保尔的《脊椎动物比较解剖学》(1898—1901)是那时为止这门学科的最好总结。不幸的是,格根保尔学派只对大体解剖感兴趣,忽视了组织学甚至胚胎学的观察,很少注意结构演变的机能意义,却去追求“纯粹”的比较解剖学。

现代的比较解剖学。 进入20世纪,生物学研究扩大了领域,细胞学、遗传学、生理学、生物化学和古生物学迅速发展起来。比较解剖学的黄金时代已过去,20世纪转入结合其他科学成就稳步深入的阶段。德国的突出地位已让位于其他地区;英国的古德里奇(E. S. Goodrich)和俄国的谢维尔佐夫(A. N. Severtsov)在头几十年做了细致的贡献。比较解剖学在本世纪的特点是与古生物工作的结合:英国的瓦特生(Watson)对四

足类原始头骨的研究;瑞典的斯坦其(Stensio)对甲胄鱼的研究;古得里奇和美国格莱哥里(Gregory)对总鳍鱼偶鳍和四足类四肢关系的研究,是重要的几例。古生物学的研究不仅提供骨骼的资料;斯坦其对甲胄鱼的工作几乎“重建”了整个头骨,除骨骼外还揭示了相关的神经、血管、鳃囊和咽裂等的结构关系,使我们对这五亿年前的脊椎动物的认识起了革命性进展。

对动物结构演变的机能意义的重新重视(古维尔是充分注意机能的)纠正了格根保尔学派的严重错误。动物的机能不能产生于真空,结构的变化必伴随着机能的变化;这种认识也纠正了把动物仅当作死尸处理的观点。

现在,生物演化的主要过程和主阶段已经了解,但生物的结构和机能的演化规律的研究,器官及其机能演化与环境的相互关系的研究,还有广阔的前景。没有什么“纯粹”的科学;必须扩大视野。现代比较解剖学的新趋向是紧密结合胚胎学、古生物学、生理学,利用其他科学的新成就,向比较生物学靠近。这“还要走很长的路”(Straus)。在我国,比较解剖是生物学薄弱的一环。虽然我们没有法国在19世纪中期和德国在20世纪初期那些古维尔以至格根保尔遗下的阻力,但也没有这些国家的传统遗产,因此应走自己的特殊的道路。

罗默的《脊椎动物身体》是向新趋势前进的重要一步——他的书名也意味着这点。他在第一版为自己提出写作的六条标准,体现其内容和方法的特点。本书在逐项讨论器官系统之前的五章,不是一般的“序论”,而是全书的有机组成部分。他开始就提出脊椎动物这个结构类型的特点,同时对生物学中理解很不同的问题如“种”、“适应与演化”、“系统发生和个体发育”、“同源与同功”作了现代观点的说明(第一章)。脊椎动物起源(第二章)和分类及代表(第三章)与以后讨论的器官演化紧密联系着。脊椎动物的早期发育(第五章)是按比较胚胎学的方式与以后几章的器官发生相衔接。在分述各器官时充分注意到结构演化与系统发生、胚胎发育和伴随着的机能意义的统一论证。作者对很多问题有特殊表达方式和独到见解。没有常见于其他同类著作中述而不论或古维尔、奥文、布丰、格根保尔等人的陈旧观点的痕迹。

* * * * *

译者为把本书向国内介绍而感到愉快,同时又感到担心。因为原著的严谨而生动的论述方式和写作风格,在译本能保持多少还是问题。原书涉及的学科很多,有我不熟悉的内容;错误难免,欢迎读者指正。

译文中很费斟酌的是为数极多的专业词。很多没有现成的合适译文或有几种译文。有的虽是常用译词而我认为不妥当的,改译了新词;例如, Cloaca 译为共泄腔(以别于泄殖腔); Spiracle 译为水孔(不用“喷水孔”、“吸水孔”); Archosauria 译为主龙类(不用“古龙类”、“祖龙类”、“古蜥类”); Pharyngeal (gill) Cleft 译为咽裂(不用“鳃裂”); Character 译作类征(不用特征),等等。还试用新字“趾”作指、趾的通称(相当 digit)。这些改动的理由部分已在适当部位作了“译注”。汉文同音同义不同形的字未及统一字形,如腭一颚(但不同颌),跖一蹠,胫一脰等。原书有几十处显然是排印上的错误,重要的才作了译注。

杨白仑

(云南大学生物系)

1985年4月

第 五 版 序 言

《脊椎动物身体》的这一版引进一位新编者。我希望这不会引起编辑方针和计划的改变——原版序言仍是要实现的目标。罗默 (Romer) 教授第一次要我负责这一版是在他逝世前两年。很久我还未开始细节的工作;他虽未希望积极进行重写,但我们曾讨论过某些变动,特别是第三章和第四章的主要内容。所有重写的内容虽已来不及得到他的教益,我希望在新版中继承多于脱节。

罗默首次要我负起重写工作时,我感到很荣幸,同时又为这个工作所必需的背景的广度而恐惧。两种心情都保持到现在。我认识和喜欢这本书已有很长时间——其实在某种意义上我用它的时间不比任何人短。我在罗默手下学习比较解剖学就是在第一版出版的那年。我任助教时用过此书,我担任本课的实验室指导时也用过此书。后来在我担任本课程时也用此书。接受修订工作是荣誉也是责任。

在本版中我做了许多小的改动,澄清了读者认为不够清楚的地方,订正了必须用新资料加以修正的地方。这使篇幅略有增加;新的发现常是增加内容,而不会自动地减少等量旧资料;其次,写过教科书的人都知道增加一些内容比删除一些内容更容易。为了使参考书目达到最新水平,这次列出的书数增加而引用的论文减少。这变动有不恰当的一面,因为科学期刊的论文是真正新资料的来源。但是,评论性的书籍不断问世且值得加以介绍。而且绝大多数书籍附有广泛的文献目录,比我列出的还多,因此也是进行详细研究的很好的材料来源。我只希望研究工作不停留在这里而是不断利用原始资料,即使有些可能不够清楚而需要进行分辨。

本版主要的改变包括增加了第三章即脊椎动物演化和代表的内容,相应地减少了第四章细胞与组织的内容;因此,生物化学和生理学内容已大大减少。我的理由是考虑动物学和生物学教科书的变化。当《脊椎动物身体》第一版写成时,这类教科书大部分内容讨论动物界,每个主要类群最少有一个代表要详细说明它的重要解剖结构;细胞学、遗传学、生理学等仅挤在开头或末尾一两章。现在的情况已改变;绝大多数教科书的大部分内容是与遗传学、生理学、生物化学原理有关,同时对各类动物的情况则没有或很少加以注意。本书的改变反映一种希望:学生学习比较解剖学课程时应当知道什么。

为实现这些设想,我得益于许多同事的观点、建议和批评。其中,参与了一般观点的讨论、供给特殊的建议或审阅某些章节的有 Joseph T. Bagnara, Walter J. Bock, C. S. Churcher, Edwin L. Cooper, Carl Gans, Nathan H. Hart, Jean E. M. Westermann, Eli C. Minkoff, James M. Moulton 等诸博士及我的妻 Margaret C. Parsons。对全书给予特别详细而有益的批评的有 James Heath 和 Roland Walker。很多具体工作——打字、绘图等——和许多有益的注释,我感谢帮助过我的毕业学生 Heather R. Dawson, Scott W. Houston, Moira N. Loucks, Jane E. Wilkinson, 特别是 Ludy Djatschenko 在最近两年的耐心而愉快的帮助。W. S. Saunders 公司全部人员给予良好的合作,且 Richard H. Lampert 在完成本版各阶段给我以很大帮助。

最后，我应当说到罗默教授在这书第一版前言中曾说本书是特别奉献给他的两位老师，他们是比较解剖学的带头人。除这两位——William King Gregory 和 James Howard McGregor——我现在愉快地加上第三位——罗默（Alfred Sherwood Romer）。

帕尔森 (Thomas S. Parsons)

导 言 (写作计划)

我早想写一本关于脊椎动物身体基础概念的著作,叙述这种有很大塑性、富于变化的脊椎动物身体,在长期演化过程中所形成的各种结构,以及随这些形态变化而演变的生理机能的历史。本书的许多内容已有一些很好的教科书。现在写作的理由是,虽然那些书在某些方面很卓越,但没有一本在内容处理的各方面都能令我满意。我按照下列的标准写作:

1. 充分而明确的图表 学生在实验过程中虽可观察到很多内容,但不可能见到一切重要的结构类型,易成“见木不见林”的学习。

2. 真正的比较观点 过分强调人体的结构,即是对将来学医的学生也不适当。对这些人,这个课程主要是为以后更好理解人体的特点和它的似乎不合理的结构的基础课。

3. 适量的古生物学内容 已经知道的脊椎动物的历史事实,应加以利用,这样不仅可以更好地了解古生物学有很大贡献的骨骼和其他器官系统的演化,而且容易建立起现代的系统发生观点。

4. 胚胎发育的观点 胚胎发育过程是研究同源关系的决定性环节,也是比较解剖学的“序曲”。其次,在研究任何脊椎动物身体时,时间观念应特别注意;因为,“成体”仅是一系列胚胎发育过程的一个阶段。

5. 组织学内容 使用解剖刀的人,常不注意组成大形结构的基本成分。象胃这样的器官,若不考虑其存在理由的内部多种上皮组织和小型腺体,只是一个松软的,甚至叫人恶心的,无关紧要的物体。

6. 联系机能 现在把形态和机能几乎完全分离的教学方式,是不自然的而且是不幸的。是否真有“无机能的结构”已是问题,而在形态学中叙述机能仍常成为忌讳。另一极端是许多生理学著作有忽视形态结构的倾向;但机能既不会发生于“真空”,也不会无助于身体的各种结构,尽管有些生理学论文含有相反的看法。即使在狭义比较解剖学中,器官同源的研究也常牵涉到随器官变化(常是显著变化)而伴生的机能变化的问题。

本书骨骼系统部分的比重较大,读者可能认为是我对自己爱好的偏见,这意见我承认部分是确实的。应当说明,我并不比许多作者更偏袒;我把许多内容如皮肤骨、鳍和附肢的一般历史包括在内,这些本来是可在其他章节讨论的;其次,因为我们对于骨骼的丰富知识和我们已有的古生物学的详细资料,能比任何其他器官系统给我们更明确而丰富的脊椎动物演化历史的资料。

对肌肉系统,我试图以比较的方式处理,而不仅是“点名”似地作一般的说明。是否达到目的我仍怀疑。

按我的计划来处理脊椎动物身体的演化历史,涉及我不很熟悉的学科范围。希望朋友们与我或对本书加以讨论。

罗 默 (Alfred S. Romer)

目 录

比较解剖学的新趋向——代译文序言

第五版序言

导言(写作计划)

第一章 绪论·····	(1)
第二章 脊椎动物的起源·····	(14)
第三章 脊椎动物的分类及代表·····	(26)
第四章 细胞和组织·····	(72)
第五章 脊椎动物的早期发育·····	(79)
第六章 皮肤·····	(96)
第七章 骨骼系统·····	(110)
第八章 头骨·····	(168)
第九章 肌肉系统·····	(189)
第十章 体腔·····	(221)
第十一章 口、咽; 齿、呼吸器官·····	(227)
第十二章 消化系统·····	(262)
第十三章 排泄和生殖系统·····	(279)
第十四章 循环系统·····	(343)
第十五章 感觉器官·····	(349)
第十六章 神经系统·····	(381)
第十七章 内分泌器官·····	(422)
附录 I 脊索动物简明分类表·····	(437)
附录 II 科学名称·····	(446)
附录 III 参考文献·····	(464)
汉文索引·····	(485)
英-汉对照检索·····	(508)

第一章 绪 论

本书拟用一种简明方式来叙述脊椎动物身体的历史。基本内容是脊椎动物身体结构的比较研究：比较解剖学范畴。比较解剖学本身自然是重要的。但重要的事实是，在脊椎动物的已证明的结构改变总是与机能变化密切联系着的；这些变化又是脊椎动物在漫长多变的历史中，生活条件和生活方式改变的结果。我们对脊椎动物演化历史的知识比任何其他动物类群的知道得清楚；脊椎动物的历史中有能说明许多生物学普遍原理的绝好资料。脊椎动物身体结构的知识，对动物学许多部门的学者有实际意义。对有志学医的学生，这课程可给他们对“人”这样一种特殊动物的性质的广泛基础。

书的大部分内容(第六至十七章)将依次研究各种器官和器官系统。本章(绪论)提供脊椎动物身体基本结构的轮廓和若干基础资料。前几章将讨论必需具备的基础知识，包括脊椎动物及其近亲(原索动物)的演化历史(第二、三章)，身体结构的基本成份即细胞和组织(第四章)，以及胚胎发育(第五章)。

脊椎动物的体制(图1)

两侧对称。脊椎动物身体的结构型式的一个主要特点是两侧对称：身体的一半

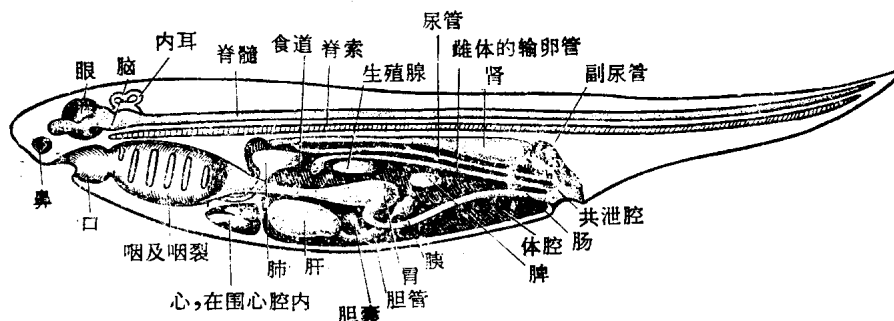


图1 “理想”的脊椎动物身体纵切面，模式，示主要器官的相关位置。

为另一半的“镜影”。这是脊椎动物和若干无脊索动物类群、特别是环节动物门和包括甲壳类、蛛形类、昆虫类等的节肢动物门所共有的类征。与此不同的是腔肠动物和棘皮动物¹⁾的辐射对称(radial symmetry)：身体各部由一个中轴向外伸出，如车轮的若干辐一样。动物的运动能力似与其身体的对称型有关。辐射对称的棘皮动物和腔肠动物，通常是不很活动的——运动缓慢或固着于水底或随水漂流。相反，脊椎动物、节肢动物及海生环节动物，都是积极活动的动物。活动能力是脊椎动物演化成功的一个关键，在某种意义上和任何其他解剖学性质一样是类群特点。

1) 棘皮动物不是真正的辐射对称；在生活史的早期它们是两侧对称的，但以后成为或多或少的辐射对称且生活习性也与此相适应(虽有些类型是积极掠食者)。

局部分化。 任何两侧对称的动物,都顺纵轴分为若干部分。如,环节动物分为基本相似的许多“节”,昆虫的这些节则联合为头、胸、腹三部。脊椎动物也是显著地分化为几部,但各部不能直接与无脊索动物相比较。

脊椎动物有一个高度特化的头(head)。头部集中着几对主要感觉器官、由主要神经中枢组成的脑及口和有关结构。所有两侧对称的动物(即使是蠕虫),都有强烈的“头化”(cephalization)倾向——主要的结构和机能集中在身体前端。

在所有高等脊椎动物,头后分化出一个颈(neck);颈不过是连接前后的部分,使头能对躯干运动。但颈部的存在不是脊椎动物的原始性。在低等的、水中呼吸的脊椎动物,身体的这一段是很大的鳃部(branchial region),其中有呼吸器官。只是过渡到用肺呼吸而鳃系退化时才出现明显的颈部。

脊椎动物身体的最大一部分为躯干(trunk)的末端有肛门或共泄腔。在粗大的躯干中有体腔,其中容纳着大多数内脏器官。在哺乳动物,躯干分为胸腹二部;胸部(thorax)内有肺和心,腹部(abdomen)内容纳消化管的绝大部分;低等脊椎动物的躯干没有胸部和腹部的明显分化。

在绝大多数两侧对称的无脊索动物,消化道几乎伸展于身体的全长。相反,脊椎动物的消化道和其他内脏不达到身体末端;在典型情况下,躯干后有一发达的尾(tail)或尾区(caudal region);其中有肌肉和骨骼,但无内脏。具肛后尾(postanal tail)是脊椎动物的一个基本特点,并且已产生于脊索动物演化的早期阶段。在原始的水生脊椎动物,尾是主要的推动器官。在陆生类群,尾的重要性已减少,常是细长而基部较粗大的结构;在两栖类和爬行类,尾还是比较大的。但在哺乳类仅是一个细长的附属物。鸟类的尾很短,其机能被短尾上的尾羽所代替;有些类型如蛙类、猿类和人类,已完全无外显的尾。

咽裂(“鳃裂”)*。 脊椎动物及其近亲的一个显著(可能是最重要)的特点,是消化管前端(咽),至少在胚胎期,有两侧对称的几对咽裂或咽囊;在水生各纲(各类鱼),咽裂间产生鳃(内鳃)。在高等各纲,鳃的机能为肺所代替,但胚胎咽囊仍很显著。鳃在低等水生脊椎动物是主要呼吸器官。在无脊索动物,凡身体表面有柔软膜者,可通过柔软膜得到充足的氧。但外表坚硬或有外壳的动物,特别是表面面积相对小的大型动物,某种鳃一类的器官就成为必需。无脊索动物的典型鳃如见于甲壳类或软体类,是身体表面的羽状突起;相反,脊椎动物的鳃是与消化道相连的一种内部器官。水由口进入咽而经咽裂或咽囊而到体外。咽裂或咽囊周围有鳃膜,水中的氧和血中的二氧化碳在鳃膜进行交换。在与脊椎动物相近的原始脊索动物,咽裂机能显著不同:咽裂和“鳃”对于摄取食物极关重要——这个事实说明脊椎动物的消化器官和呼吸器官是关系密切的。

脊索。 在一切脊椎动物的胚胎,背部有一条由头部伸到尾部的能弯曲的长棒形结构——脊索(notochord);但到成体时,绝大多数种类的脊索已缩小或消失,并为一个脊柱(vertebral column)所代替,在少数低等脊椎动物,成体的脊索仍是发达的。原索动物绝无脊椎,在某些种类如文昌鱼,脊索是主要的支持结构。由于脊索的存在和它的原始机能,因

* 作者对“鳃裂”、“鳃囊”和鳃(gill cleft, gill pouch, gill)是按近年发展起来的新概念理解的。但由于使用了旧名称使得含意不明确。鳃裂或鳃囊为全部脊索动物所特有,而鳃(内鳃)仅存在于各类鱼。“鳃裂”和“鳃囊”在英文有另两个名称:pharyngeal cleft (slit), pharyngeal pouch。中文的“鳃裂”、“鳃囊”,也是沿用了英文的旧名。旧名称不一定要更改。但这里牵涉到理论和事实;因此我把“鳃裂”、“鳃囊”,译为咽裂、咽囊。

——译者

此把脊椎动物及其近亲(原索动物)合为**脊索动物门**(phylum chordata)——有脊索的动物。

神经系统。 两侧对称的无脊索动物已产生纵神经索(nerve cord);但常是一对,且位于消化管的腹面或侧面。脊索动物才有单个的顺消化管及脊索或脊柱背侧而行的神经管。无索动物的神经索是实心结构,其前后端间有若干实心的神经细胞团(神经节)。相反,脊索动物的神经“管”没有神经节,且是空心的,腔内有液体。各种无索动物的“头化”过程中,神经中枢有集中前端并形成象脑一样结构的倾向。我们相信,脊椎动物的脑(brain)是独立形成且是空心的;脑本身有特殊的分部。脑后的神经“管”名为脊髓(spinal cord)。脊椎动物的头部有无脊索动物所不能比较的几对特殊感觉器官(sense organ)——一对眼(eye)、原始类型还可有一个或两个中眼(median eye)、通常是成对的鼻(nose)、主要机能为平衡的一对耳(ear)。无索动物没有这些感觉器官的同源结构。

消化系统。 所有多细胞动物(除退化类型外)都有一消化腔,腔有入口和出口,或仅有一孔而兼有出入的作用。脊椎动物和其他较高级的多细胞动物一样,有一个前面的口和一个后面的肛门。口位于体前端,典型位置在腹侧。在节肢动物和环节动物,消化管的出口位于身体的末端。脊椎动物却不同;肛门位于躯干部末端,再后是无消化管的尾部。

绝大多数脊椎动物的消化管,分化为机能不同的几部分——口(mouth)、咽(pharynx)、食道(esophagus)、胃(stomach)、及肠(intestine);肠可再分化为几部。低等脊椎动物的食道可不存在,有几个类群甚至未分化出胃。哺乳类和一些其他脊椎动物的消化道出口为肛门(anus)。在多数脊椎动物类群,消化道的末段,有排泄器官和生殖器官的输出管通入,因此名共泄腔(cloaca)。

肝(liver)在一定程度上是一个消化腺,但主要机能是食物的贮藏和转化。脊椎动物的肝是消化管腹面生出的一个大突起。

许多无索动物也有类似结构,但差别很大。绝大多数脊椎动物有一个位于消化管背面的胰(pancreas),它主要是分泌酶的腺体。

肾(kidney)。 在无索动物,常有某种类似肾的器官以排出含氮废物及维持正常体液成分;典型结构是两侧成对的长形肾管(nephridium)。原索动物中,文昌鱼有一种特殊的肾管。但在真正脊椎动物,负担排泄机能的是完全新的一种结构名肾单位(肾元 kidney tubule=nephron)。许多肾单位集中为一对结实的背位的肾;肾有各种型式的输出管名尿管(kidney duct)通入共泄腔或直接开口于体表;输出管的起源在各类脊椎动物不是完全一样的;输出管上可产生一个膀胱(urinary bladder)。

生殖器官。 和许多无索动物一样,脊椎动物都是雌雄异体。产生生殖细胞的器官名生殖腺(gonad)——精巢(testis)或卵巢(ovary)。除最低等者外,脊椎动物都有某种形式的管道把精子或卵输送到(通常经过共泄腔)身体表面;雌体的生殖管上可有供胚胎发育的或形成卵壳的特殊部位。

循环系统。 和许多无索动物一样,脊椎动物有一种完善的循环器官系统;这是由体液(血)、管道和推动器(心)所组成的;脊椎动物的心(heart)是单独的器官,在身体前腹部。许多无索动物的血液循环是“开管”式的:血液由心推动,经过血管而进组织,但由组织回心不是经过管道而是经过组织间隙。和某些高等无索动物类群一样,脊椎动物的循环系是“闭管”式的;不仅有由心至组织的动脉(artery),而且有组织内的微管(微血管 capillary)及由组织回心的静脉(vein)。动脉、微管和静脉是互相通连的管道系统。绝大多

数脊椎动物还有淋巴管 (lymph vessel); 这是体液由细胞回心的辅助道路。许多无索动物的血内溶解着某种有色的金属元素化合物, 以帮助氧的运输。在一切脊椎动物, 含铁的血红蛋白 (hemoglobin) 几乎是运送氧的唯一物质, 并且它不是分散于血中而是聚集在血细胞 (红血球 red blood cell) 内的。血液内还有其他机能的白血球。

环节动物的血液循环是在背部向前而在腹部向后的。脊椎动物的血流方向恰相反: 血离心后向前向上 (原始情况通过鳃), 在背部向后到躯部各器官和尾, 而回心的主要血流 (至少是消化器官的血) 是在消化道腹侧向前的 (但背侧的静脉也重要)。

体腔。 某些无索动物的内部器官是包在组织中的; 但在其他高级类群已产生体腔 (celomic cavity), 其中充有体腔液, 液中有多数重要器官。脊椎动物都有体腔。主要的体腔是腹腔 (peritoneal cavity), 占躯干内部的大部体积, 其中容纳着消化管的大部分。生殖器官和排泄器官也伸入到腹腔。腹腔前面分隔出一个单独的包围着心的围心腔 (pericardial cavity); 在哺乳类, 每个肺位于单独的胸腔 (pleural cavity) 中。

肌肉。 脊椎动物有两类肌肉, 横纹肌 (striated muscle) 及平滑肌 (smooth muscle); 其细微结构和在身体内的分布有显著不同。横纹肌包括头、躯、附肢和尾的所有随意肌; 平滑肌较分散, 大部份分布在消化管。心肌的显微结构在许多方面介于二者之间。躯部的横纹肌与其他多数器官不同, 发育为一系列的肌节。

骨骼。 一切脊椎动物都有坚硬的骨骼; 除低等的少数 (大概是退化的) 类群外, 最少有一部分骨骼是由硬骨组成的。分布在表面的骨骼——皮肤骨 (dermal skeleton), 机能上虽相当于无索动物的外骨骼, 但为典型的硬骨; 体深部的骨骼——内骨骼 (endoskeleton), 胚胎时是软骨 (cartilage) 但在成体常为硬骨所代替。类似软骨的组织在无索动物中也是有的。但硬骨 (bone) 是脊椎动物特有的组织。硬骨内沉淀的盐主要是磷酸钙, 而在绝大多数无索动物的骨骼结构中主要是碳酸钙。

附肢。 绝大多数脊椎动物有两对偶肢或偶鳍: 前肢 (pectoral limb) 和后肢 (pelvic limb)。附肢在高等类群中越来越重要。但是附肢并不是脊椎动物的特征。化石的或现存的最低等脊椎动物没有附肢或者很小。与节肢动物相反, 脊椎动物附肢内有内骨骼, 且骨骼上有肌肉以司其运动。

分节性。 很大的两门无索动物——节肢类和环节类, 身体是顺纵轴分为许多部分的。环节动物的分节性 (metamerism) 容易辨认; 节肢动物的幼虫或胚胎的分节性也很明显, 但在成体则或多或少变得模糊。

脊椎动物身体也是分节的; 但这种分节有局限性, 显然是独立形成的。无索动物的身体, 由皮肤向内至消化管的各种结构都有分节现象。而在脊椎动物, 皮肤和消化管都不分节; 分节性主要表现在躯干部的肌肉。但是与肌肉密切联系的那一部分神经系统和骨骼系统也有分节现象。

身体切面 (图 2)。 前面叙述的脊椎动物身体的若干重要结构特点, 主要是由身体前面至后面的情况。现在再简单观察横切面上的结构。

尾部在多数脊椎动物虽很发达, 但结构比较简单。尾的切面 (图 2A, C) 是椭圆形, 背腹方向较长, 外面包着皮肤。略在中心部分的背侧是脊索或是在成体代替它的脊椎的中部 (椎体), 更上是神经管; 椎体和神经管的位置总是很接近。尾内没有体腔及内脏; 尾血管 (尾动脉和尾静脉; 在某种意义上代表体腔) 位于脊索或椎体的下方。尾的其余部分几全

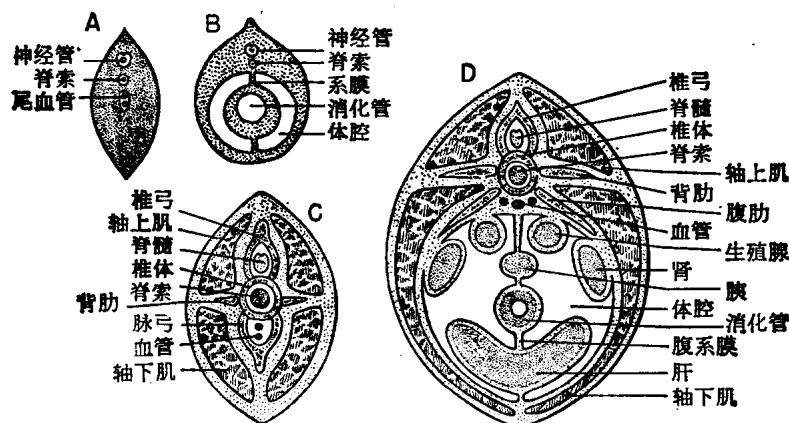


图2 一个脊椎动物身体的几个横切面。A, B, 是过尾部和躯部的横切面, 已大大简化, 示躯部基本上是一双层套管, 尾部则无“内管”。C, D, 过尾和躯的横切面, 较详细地示各主要结构的相关位置, 模式。

为肌肉; 肌肉通常很发达。这些肌肉排列为左右两半, 两半间的上下各有一薄层隔膜(背分隔和腹中隔)。

躯部切面的典型结构比尾部的复杂得多(图 2B, D)。可以把躯部比拟为两层的“套管”。外管有尾部所有的主要结构——脊索、神经管、皮肤及顺皮肤两侧下伸的肌肉。外管内面是很大的体腔; 躯部体腔似乎相当于尾部脊索下的血管位置, 但在尾部很小而在躯部扩展得很大。体腔的内表面和外表面伸张着很薄的中胚层体腔膜(腹膜 peritoneum), 在外管内面者名(体)壁(腹)膜 (parietal peritoneum)。体腔与身体表面之间即为外管, 名体壁。

“内管”主要是消化管。内管向体腔的一面也衬着体腔膜, 这部分叫脏膜 (viceral peritoneum)。内管的内面衬着消化管上皮组织。消化管上皮和腹膜间有平滑肌和结缔组织。在胚胎, 消化管的背侧和腹侧都以系膜 (mesentery) 与外管相连——系膜是两面衬着腹膜的一种薄组织。背系膜是长期保存的, 但腹系膜在以后常大部消失。

虽然以后有一章详细讨论各种器官在体腔的分布, 这里可先概略地说明内脏的位置。图 2D 已表明消化道不是简单的管, 它向外生出一些突起——最显著的是腹侧的肝和背侧的胰。这些突出结构(不论是理论上或在胚胎期)是在背系膜和腹系膜中发育而成的不对的结构。伸入体腔的还有其它一些器官, 但都是由体腔外面的组织产生的: 许多脊椎动物的肾伸入体腔的两侧上方, 生殖腺(精巢或卵巢)的典型位置也是突入体腔并在两肾的内侧更靠近体腔背中线。应当注意体腔的空隙没有图上的比例大; 实际上内脏已充满了全部空间。

方位和切面

脊椎动物的身体基本上是两侧对称的, 但有许多部分是例外。原来位于中线的许多器官常常有移动: 心已偏离中线, 腹腔内的消化管(胃和肠)也常有弯扭而肠部则常有不对称的复杂旋曲。其次, 成对的器官在两侧的情况可能差别很大; 例如, 鸟类的卵巢在成

体只一边(左边)的发育成熟。更显著的不对称是比目鱼类,其身体的两侧变为背腹两面,以致整个身体外貌都发生改变。

理论上或实际工作中,一个动物的身体均可在各个角度以不同方式“切”过。若象切腊肠一样切过身体,这切面叫横切面(transverse section)。由吻至尾的垂直切面名矢切面(sagittal section),有时矢切面专指通过中线的切面——中矢切面(midsagittal section)——而通过这侧或那侧的同样切面名侧矢切面(parasagittal section);但这些切面常被视为广义的矢切面系列的一部分*。第三种主要切面也是对身体的纵切,但在水平方向切过,因此把身体分为背侧部和腹侧部。这个切面名额切面(frontal section)——即与动物额部平行的面。

描述或指示体内各种结构或器官的位置或方向,常使用一些特殊名称:

头端和尾端是多数脊椎动物的运动方向——动物运动时常是对着或离开这个方向。通常用前(方的)、后(方的)(anterior, posterior)表示这种位置;头(端的)、尾(端的)(cranial, caudal)与前、后,基本上为同义词,但较少用。背(侧的)、腹(侧的)(dorsal, ventral)比上(方的)、下(方的)(upper, lower)更正确。切面上的方向或位置常按中线命名:内侧(medial)指靠近中线的位置,外侧(lateral)指离中线较远的位置。

第四对名称是近(端的)、远(端的)(proximal; distal)。它们不指具体部位,但极为有用。“近”指一个结构的靠近身体中心或靠近某一特定点的部分,“远”指较远位置的部分。对四肢和尾的描述,这两词特别清楚。对头部和躯干部虽不那么清楚,但可说,以脊髓或脑为中心的一根神经的远部或近部,以心为中心的一根动脉的远部或近部,等等。

在英文,这些都是指方位的“形容词”;在其字尾加“ly”或“ad”就成“副词”,用以表示运动方向,如 **posteriorly**, **caudad**(向后,向尾)。

主要的部位词如前、后、背、腹,几乎在一切脊椎动物都很明确。但对人体是例外;由于人体是直立的,因此另有一套用词。

不幸医学上通用的方位词就是这样(图3)。头(端)、“尾”(端),在人体解剖学中叫上、下(superior, inferior),而不是前、后。更混乱的是不必要地采用了“前、后”两词代替(很不必要)背、腹;前一对词在人体解剖学和动物学使用的词义有不同的含意,因而产生

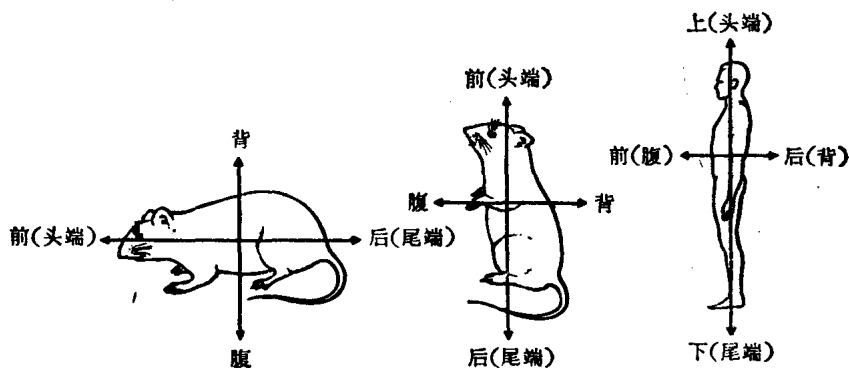


图3 图示方位名称的用法在一般脊椎动物和在人是矛盾的。

* 通常把顺纵轴的垂直切面通称为纵切面(longitudinal section), 而其中通过中线分为左右相等两半的切面专称矢切面(sagittal section)。——译者

了不必要的混乱。例如,每个脊神经有两个根(参阅彩图 386)。在人体解剖中叫后根、前根。但是神经学家在研究(例如)鼠时若使用同样的词,必生混乱,一个根并不“前”于或“后”于另一根。但不论对鼠或人,名以背、腹是合理且合乎逻辑的。长期的习惯,不论怎样不合理,总是很难打破的;但在最近改订过的人体解剖学命名系统中,已采用了背、腹两个词。

同 源 概 念

动物学历史上很早就发现这样一种事实: 每一主要动物类群有一基本的解剖体型。同样器官可存在于一个类群的许多个体或全部个体,但这些器官的大小、形状、甚至机能都可因生活习性或生活方式的变化而有很大变化。生物演化理论在上世纪六十或七十年代为生物学家接受以后,同源(homology)这个概念有了实际重要的含意: 一个类群的所有现存个体的特定的器官,虽有不同程度的变化,都是由共同祖先的基本相似的器官演变而来的。数十年来,探求同源是动物学研究工作的一个主要推动力量。

这些研究的很多结果是出色的。例如,我们中耳有三个小听骨(375 页),其中两个(砧骨和锤骨)是我们鱼类祖先的颌骨骼,在更早时期是原始脊椎动物的支持鳃的骨骼。我们表示笑容或怒容的肌肉在我们鱼类远祖中曾有排水出鳃的机能。

同源器官是已研究过的一系列动物的相同器官。但什么是“相同”? 人们可能直率地认为,同样的结构,如同一附肢或肺或骨头,一代传至一代如“传家宝”一样遗留下来。这当然是可笑的,但的确也影响许多人的观念。实际情况是,任何器官在每一代均重新发育一次,因此同源器官间的“相同”是根据它们发生过程的相似或相同。

遗传学的发展已经为解释这过程建立了稳固的基础。这种过程是受一种遗传物质单位——基因(gene)控制的。在每一个动物细胞内最少有以千数计的基因。个体发育是由亲体传到受精卵的基因所控制和支配的。每一基因可能控制身体的若干部分或结构;反之,每个器官在发生过程中受许多基因的影响。如果基因在一代传至后一代的过程中不改变,产生的器官也不改变(环境影响可使个体有显著改变,但这种改变不遗传到下一代或后几代),这样的同源是绝对的。

但是基因是可变化的,基因的变化称突变(mutation);突变引起相关器官的变异。如果这些突变产生的影响很小且只少数有关的基因发生突变,器官的变异可小,与亲体器官的相似程度就大。若突变很多,影响很大,则器官发生基本的改变,因而使器官的历史关系变得模糊。在某种意义上,同源关系的研究仅仅是基因产生的现象的研究。如果各种动物的基因组成已很清楚,器官的同源可以通过影响其发生的那些基因的相似程度来确定。但这在实际上还做不到,因为基因组成了解得清楚的动物是极少的,而我们的科学水平也远未达到那种程度。

什么是判定同源关系的最好标准? 机能不是可靠指标,因为在两种动物显然是同源的器官,其功用可能有很大不同。事实证明,器官的形状、大小、颜色,对同源关系的确定也没有什么帮助。器官的解剖学位置及与邻近器官的关系是同源关系的重要线索。发育史的相似性是最好的标准。脊椎动物胚胎发育过程是比较保守的,因此,许多在成体很不同的器官,可按早期胚胎发育过程的相似而发现它们的同源关系。