

神經系的演化历程

臧玉洵編譯

科学出版社

神經系的演化历程

臧玉詮 編譯

科學出版社

1958

C. JUDSON HERRICK
Neurological Foundations of
Animal Behavior
(An Authorized Chinese Translation
and Adaptation)
New York
Henry Holt and Company
1947

內 容 提 要

本書从机能的观点講神經系的进化。它自無神經的单胞动物談到多胞动物神經系的初現, 歷經無脊椎类腹式神經系的演变, 至昆虫告一段落。脊椎动物的背式神經系自低等鱼类經過各样的变型, 两栖类出水居陆, 神經机构起大变化。自此以上, 爬行类和鳥类發展紋状体, 哺乳类發展大腦皮質。書末关于大腦皮質的进化論列較詳, 終以整体的發展概念总结全書。

本書屬半專門性; 生物学、解剖学、生理学、心理学和医学工作者可以用作参考。

神經系的演化历程

臧玉涇 編譯

科学出版社出版 (北京朝陽門大街117号)

北京市書刊出版業營業許可証出字第051号

中国科学院印刷厂印刷 新华書店总經售

1958年10月第一版 書号: 1386 字数: 197,000
1958年10月第一次印刷 开本: 850×1168 1/32
(京)0001—1,690 印张: 7 3/8

定价: (10) 1.30 元

目 录

序言	1
第一章 綱領	3
神經系为整合机关	3
發生的概念	3
原漿的通性	5
机能的概念	5
整体的概念	6
反应的过程	7
第二章 感受器官	9
感受器	9
分析器	9
振動勢能的分析	11
感官的分类	12
第三章 感受器的比較觀	16
人和其它动物的感官	16
視官	16
松果眼	17
無脊椎类型的眼	18
皮为光綫感受器	19
脊椎类型的眼的起源	19
听官	20
嗅官	22
犁鼻器官	22
味官	24
一般性化学感觉	24
运动的和連屬的感觉	26
結語	26

第四章 原生动物中兴奋传导的生理阶梯	27
阿米巴的戟發性	27
阿米巴的神經性的和肌肉性的机能	28
表里的極位	29
表面的分化	30
極軸和前后的分化	30
頂底的極位	31
体軸的生理阶梯	32
生理的阶梯和头部的控制	33
研究生理阶梯的方法	34
結論	37
第五章 神經系的先驅	38
分化的机能因素	38
胞內的兴奋运动器	39
运动器早期的分化	40
多胞动物的适应	40
輪藻和团藻的整調	41
海綿虫的兴奋运动器	43
提要	44
第六章 神經系的初現	46
水螅的神經运动的細胞	46
感受效应器系	46
水螅和水母的神經网	47
水母的神經环	49
腔腸动物中生理的阶梯和控制	50
水母的神經系的要点	51
海星的神經系	51
發头	52
神經系起源的学說	52
第七章 神經系中組織的分化	55
組織的分化	55
胚胎的分化	55

神經細胞的分化	55
接点型的和非接点型的神經系	57
接点型的神經系的起源	58
神經元的概念	58
神經元的定極	63
接点	65
神經元連接的方式	66
第八章 虫类的神經系	68
扁虫的神經系	68
梯型的神經系	71
蚯蚓的腦	74
蚯蚓的爬行反射	75
超巨的纖維和避免的反应	77
虫类中生理的阶梯和头部的控制	78
虫类中生理的分立和断裂	79
蚯蚓的行动方式	81
提要	82
第九章 昆虫的神經系	84
昆虫的分节	84
蚕蛾的神經节	85
板定的行为	87
階級和体質	87
昆虫的本能和智慧	90
結語	90
第十章 脊椎类的神經系的通型	92
脊椎类和無脊椎类	92
脊椎类的腦的發展	93
腦的分部	96
节段的和超节段的器官	99
反射中枢	100
联引中枢	101
提要	101

第十一章 鯊魚的神經系	102
魚類	102
鯊魚的腦	102
周緣神經的成分	104
腦的機能的分析	106
結論	109
第十二章 魚類的神經系	110
魚類間的关系	110
魚類的嗅器	111
魚類的味器	112
皮的感官	115
听觉側綫器	115
小腦	117
運動的中樞	120
放電的器官	120
神經的趨趨	121
魚類的反应	122
結論	123
第十三章 前腦的进化	125
魚類的前腦	125
原始的前腦	126
鱗魚	128
鯊魚	128
硬骨魚類	129
肺魚類	130
兩栖類	130
爬行類	131
鳥類	132
哺乳類	135
第十四章 前腦發展上的機能因素	136
機能勢力的分析	136
前腦的氧素供給	136

生来的机能因素	138
鱼类前脑中的联引中枢	139
联引的模式：两栖类至哺乳类	142
結論	144
第十五章 联引、协和与控制	146
非神經的調节作用	146
效应器的整調作用	146
反射的联引	147
联引与协和	148
脑干中的联引作用	150
脑干中的协和作用	152
感觉的和运动的分化	154
大脑皮質的联引作用	155
联引中枢的控制作用	155
第十六章 大脑皮質的演化：构造方面	160
引言	160
發头、發脑、發皮質	160
1. 新、旧皮質的相对面积	160
2. 脑面沟裂的模式	162
3. 皮質層次的分化	163
4. 皮質胞型的演变	165
5. 皮質深浅部分的品級	166
6. 細胞密度和神經会織	167
7. 皮質构筑的分区	169
提要	172
第十七章 大脑皮質的演化：机能方面	173
引言	173
运动系	173
1. 运动机能的分化	174
2. 运动皮質重要性的增进	176
3. 从同側至对側的投射	177
4. 运动机能成熟的时序	177

內脏运动中枢移向皮質	177
一般感觉系	179
視觉系	183
听觉系	184
皮質机能的一般演化	186
第十八章 整体的發展观	191
整合机构的演化的綜观	191
中枢以外的調节	194
1. 肌肉和腺的自行运动	194
2. 神經网的存在	194
3. 軸索反射	195
4. 交感神經节的調节	195
小脑与大脑皮質的关連	196
紋状体与大脑皮質的联系	198
丘脑与大脑皮質的关系	199
网状結構与大脑皮質的关系	200
大脑皮質自身的联络体系	202
整体的發展	203
本書征引的参考資料	205

序 言

本書的主部是翻譯赫瑞克(C. Judson Herrick) 教授的 Neurological Foundations of Animal Behavior, 直譯為“動物行為的神經基礎”。它從機能的觀點討論神經系的演化, 這個編譯本增入更多的進化資料, 因此改用現名, 以符實際。

原書在 1924 年初版, 承教授同意, 我在 1930 年譯為漢文。1932 年一月上海遇抗日戰爭, 譯本毀於炮火, 因無底稿, 以致全部損失。我到芝加哥大學從教授攻習神經學, 對先生的工作了解較深, 覺此書有向國人介紹的價值, 決定再度翻譯。當時先生正修訂初版, 加入新的材料, 將稿本給我參考, 1947 年全部譯完。此時國內局勢不定, 不得即時出版。解放後, 此學科的事實和理論並有增進, 我覺得不宜用原譯出書。承先生同意, 再作修訂。原書中部論述神經系的進化事實, 大都保留, 更深入近十年的新得資料。除首章的綱領外, 書末由我自寫三章, 專論大腦皮質的進化。這實有必要, 原書講到前腦的形成和皮質的初現以後就進入純粹的理論, 這對於國內一般的讀者尚非急需, 故全部刪去。如此, 本書符合了神經系演化歷程的正題。

本書的組織是這樣的。首章揭明全書採用發生、機能和整體的觀點。其次討論各種的感官和影響它們的物質勢能, 作為探究神經系演化的張本。在單胞動物先闡明整調機制的本性, 次在多胞動物論述神經成分的初現和連接, 腹式神經系在環節類的發端至節肢類的造極。脊椎類發展背式管狀神經系, 在各種魚類表現繁復的演变。兩栖類首見大腦半球的膨出和新皮質的形成。自此以上, 爬行類和鳥類發展紋狀體, 過本能的生活, 哺乳類發展大腦皮質, 富活變的動作。綜合論述了中樞系的聯引和控制的機制, 隨有二章專講大腦皮質的演化, 最後以整體的發生觀念總結全書。

我應用數語介紹赫瑞克教授。先生在 1868 年生于美國明尼蘇達州 (Minnesota) 的明尼亞波利斯 (Minneapolis)。父親為牧師。先生

在丹尼孙 (Denison), 辛辛那提 (Cincinnati) 和哥伦比亚 (Columbia) 大学先后讀書、研究。他早年就立志专攻比較神經学, 那时美国的生物科学尙是幼稚, 少有权威学者, 研究設備也差。他先在长兄西· 爱尔· 赫瑞克 (C. L. Herrick) 的领导下得到出人的成就。他研究两栖类的神經系有五十多年。他認為两栖类的神經系反映从水居到陆居的根本变革, 为闡明脑部进化的关键。在这方面他發表的研究約有百篇, 建立絕世的業績。先生大部时间在芝加哥大学講学。他治学广博, 融会貫通, 善于講談、写作, 啓發后学, 因此門下人才众多。先生著書有十几部, 科学和哲学論文多至二百篇, 他与长兄在1894年創刊比較神經学杂志, 至今已出百余卷, 为此学最老、最好的期刊。在国内和国外, 他的影响是很大的; 大家公認是現世此学的泰斗。

我国第一期研究神經解剖的学者几乎都与先生有师生关系。他的哲学傾向使他推崇我国的传统文化, 对我国学者特別亲切。新中国学术的蓬勃發展, 广义的神經学已在华土生根、發芽, 这使他感到很大的兴奋。先生今年已是89岁, 体魄康强, 仍能写作。我們願先生长寿, 再多見我国学术的發展。

臧玉詮

1958年元旦, 北京医学院

第一章

綱領

神經系为整合机关 在高等的动物，最繁复的身体器官当然是神經細胞組成的神經系了。这有两大部分：在顱腔中的腦和椎管中的脊髓合成中枢神經系；出入中枢系在它两旁成对排列的腦、脊神經，以及附屬中枢系、联系內脏的交感神經合成周緣(围)神經系。各神經的纖維有求心性(感受性)和远心性(运动性)二种。求心纖維把感官的神經冲动传入中枢系，經過調节，再由远心纖維传给反应器官，完成一定的动作，以适应环境的要求，增进个体的福利。自感受器、經調节器、至反应器，这个路径就叫作反射弧。

环境——体内的和体外的——有了变化，兴奋一定的感官，冲动传入中枢，随在腦、脊髓的本阶段反射而出，表为反应。这最簡的形式在人类已不居重要地位。普通完成一个动作需要数个阶段合作，中枢的細胞居中連結。在复杂的生活，适应环境的变化牵涉腦髓的調节；居間的神經成分可有多重，在反应实现以前可有长时的周轉。在这由簡至繁的动作中，神經系的职能是把身体的各部联系起来，作为一个整体而活动。这就是整合作用(integration)。

在日常生活中，适应的神經机制是繁复的，执行高級的神經活动——特别是牵涉思維的——主要是大腦和它的皮質。这是神經系进化的結晶。人类有这个極峰結構就控制了自己的命运。归根究底，这仍是整合作用的最高表现。我們要試行闡明神經系如何演化到这个極点。

發生的概念 要明了神經系的高級形态和机能，最好从發生入

手。大腦皮質的形成是根據皮質以下的結構。神經的傳導機構出現以前，動物身上早奠定了非神經性的路綫。實在，反射弧上的三個單位各有自己的、但相連屬的演化過程，神經部分不能單獨發展；不過，傳導器官最有發展的可能，它終成全身的主宰機關。

脊椎類以下，至於單胞動物，若得繼續生存，對於所在的环境必能作相當的適應。它們的神經系可以很簡陋，也可全無神經成分，但總有個初型的機構以調整各部的活動。單胞動物僅有一般性的原漿（原生質），但有一部分原漿兼行這整合的機能。這項原漿逐至分化，整調力量逐至強大，就出現了神經和連屬的機構。神經成分集中、加復，終有高等動物的腦。這可用道路的形成作個粗淺的比喻。在未經開辟的荒原上本無道路可行。垦荒者和牲畜的足跡積久而成試行的小徑。行人越多，路面越平，小徑漸成正路。人、畜、車輛的行駛更使道路堅硬、加寬。因實際的需要，修補路面，便成了通達一方的公路。最後巩固路基、鋪設鋼軌，就開行電力火車了。這條道路的演變歷史很能說明它最後的形模。從一般性的原漿傳導到人腦的神經路徑也有相似的一段歷史。我們要追溯其間的歷程，討論重要的關鍵。

在神經系的演化上有一點應加重視，就是發展的方向，連同身體的組合型式，神經系自始就定了發展的方向，這也預示了來日能到的成就。再提一條道路形成的比喻。垦荒者初期的足跡就定了來日道路的方位。方向不同的道路可通到迥異的終點，坦承的任務因此不同，發揮的作用也可大小懸異。一般性的原漿合成的單胞動物在這一面無可發展。在多胞的動物，如腔腸類，初型的神經成分結成疏散的網；它的傳導漫無定向，整合作用甚微；這個型式不會有遠大的前途。在環節動物，神經成分在腹側結成神經縱索，索上間起神經節；如此神經的調節初步集中，傳導的路綫漸趨一定。不過，此型的發展最好也只到昆蟲為止，發揮板定的動作方式，不能再有高級的調節。到了脊椎類，神經成分在身體背部中綫上合成縱向的管狀結構，上端向兩旁膨出，形成大腦半球。這個型式利用高級的整調，且可無限發展。因此，在神經系的演變上，起步的方向是關係重大的。

在本書，我們就各種的動物，在不同的方向追溯神經系的演化，

看它如何从無到有，自簡至繁，由散漫到集中，自分处全长到移聚头部，由厚重的胞团至薄層的皮質，从初步的調节至高級的整合。我們的观点首先是發生的。

原漿的通性 探討整合的机能应从原漿的本性說起。生活的物質具有几样基本性質，其中一項是載發性(irritability)。受了刺激(体内的和体外的)它就反应。反应模式的不同由于原漿組合的差异，这随物种而变，一个机体的各部也不一样。同一机体的个别部分在生长上、在行使一般机能上和反应环境的变化上，表現的活动率彼此不同，就是說，它們的生活率(rate of living)緩急有差。一項外力在不同的原漿上引起不同的局部影响，也就是，受了兴奋，它們有各异的表現。原漿能将兴奋传經它的自身；刺激的效果最見于它落在的地点，兴奋在邻接的原漿中传行越远，效果越微。因此有了生理的阶梯(physiological gradients)，这就是对于刺激的反应的强度遞減綫。这个反应多是(却不尽是)原漿中的化学变化，也就是代謝的活动。代謝率高的比低的地点更能影响邻接部分的活动，因此就成了生理控制(physiological dominance)的中心。这项阶梯的存在已在多种动物实验証实。

机体的反应模式永远由兴奋的作用和反应物質的組合共同决定。受了刺激，一切原漿表現的反应有些近似的点；因此有适用于各种原漿的若干通則，这基于兴奋、传导的过程的根本性質：生理的阶梯、机体各部分間的控制和順从、生理的整合、生理的分立、組織的衰老和回春等等。柴尔德(Child, 1925)总称这些为机体性的(organismic)过程，或維持、發展机体的整一的因素。他在这方面最有供献，我們將常征引他的見解。

在一般性的原漿中所見的兴奋、传导式的整調作用已孕育了高等神經系的整合机能。我們追踪神經系的演化过程就以此为起点。

机能的概念 神經系的构造和机能是互相联系的，这与别的組織的情形一样。一般地說，一項神經結構执掌一項机能；一样神經活动的表現也必有它相应的解剖基础。一种动物若亡失或增加了一个神經結構，它的行动上就有相当的消长；神經系的某部在不同的物种

若有不同的發展，在生活上，这也反映出相应的等差¹⁾。根据現有的知識，初見一个稀罕动物的行动，可大致推定它的腦属于什么类型；观察一个动物的腦面(例如，已絕种的远古动物的顱腔鑄型)和内部，也可想見它的生活取什么方式。这个道理是大家公認的。

把构造看成是强直的、固定的、一成不变的，这已無科学的論据。二者好像是一事的两面，是彼此相成的。柴尔德(1911)用河流与河床的比喻說明这个道理。一条河流受納若干溪澗的水、泥沙和动力，在此处冲刷涯岸，在彼处又将泥土淤成沙洲。在它的全程，水的流动順应河槽的形势。“在机体中，机能、构造間的关系犹如代表动力的河流与河岸、河床。自江河發源后，就在河床造作形势，水流的产物淤在某些地方，这轉而影响河水的流行。只若这河水不停止流动，这追求平衡的过程也永在进行”。江河不是水流，也不是河槽，它兼是二者；它們是連帶發展的。若要充分了解江河，只有把它看作一个过程。一条河改了流道，乾的河槽很能說明河的过去(地文学上的“化石河”)。研究动物的死骸也是有用的一支生物学，不过所見地易失于片面，且常致錯誤。

构造是机能的体基，机能的行使也范鑄形态。究加分析，神經的机能不外理化因素的轉变——代謝的过程。神經形态是一定的理化組合反应环境势能的具体表現，是在一个时期，代謝定了型的平衡。形态是随机能演变的，它有一个前进的因素。本書講神經系的演化，在观点上也是机能的。

整体的概念 探討神經系的演化还須从它的整体来看。单胞动物以整体而活动，自不必說。多胞动物也是这样。有若干节体的蠕虫，因缺乏单一的整合力量，具有多重的控制中心，結果常引致分裂的繁殖。动物自有了神經的成分，彼此的結合虽疏密不同，仍趋于作整体的活动；自然，在完成一項反应上，神經成分的作用也有主、輔的分別。整体的概念可分三項申說。第一，构造方面。主司传导冲动的神經例有細长的纖維，連絡身体的一切部分；一点發动，牵涉全局。

1) 作为一方面的实例，四肢肌肉發展的參差在脊髓运动胞团上的反映，可參看臧玉廷，1939, 1948, 1955 a.b, 1955 c.d, 1957 a.b.

單簡反射弧是抽象的概念，它不能孤立存在。在高等動物的神經系，特是大腦皮質，更是如此。皮質的一點幾乎聯繫全腦的各部。第二，機能方面。構造上有聯繫的一切部分自易同時發動，無直接聯繫的部分也可多少參加——這常是隱伏的或閹下的——以利助或遏制前者的進行。若不直接參加反應，它們可興起一個“體態”(set)，這常牽涉到執行反應的周緣器官。在完成反應時，有些肌肉即使不明顯收縮，但提高或減低它們的節調(tonus)或緊張狀態。第三，歷史方面。朴素的進化觀念認為機体和它的器官總是向前分化；增加新的、好的，淘汰旧的、劣的。這只是全部故事的一面。新而好的分化以後，旧而劣的也不盡數淘汰。所謂旧、劣的成分總有些殘存，與新進成分一同活動。高至人類，腸肌中還散有網型的神經叢，類似腔腸類的神經網，並且仍在行使作用，執掌胃、腸的機械運動。多數內脏的神經管制享有某種程度的自主，實現中樞以外的整調，近似低等動物的情形。這些原始機構與大腦皮質同時并存，直接或間接參預維持生命和適應環境。我們自然重視前進結構的分化，也不忽視原始成分的作用。這也是整體概念的一面。

如上所言，神經系的各部作為整體而活動；神經系與身體余部也是一體，如此才能實現神經的职能。機体反應、改變環境的各種勢能，後者的作用加於前者，且是形態發生的主要動因。這意味機体、環境間的統一。有機和無機世界間不能划分；生物過程（包括聯繫神經系的“心靈”過程）永是宇宙過程的一部。本書不須深入哲學的境界，不過，機体——特是神經系——作為整體而活動，這是一元的概念下應有的含義。

總起來說，本書試從機能的觀點探討整個神經系發展的歷程，自單胞動物以至人類。

反應的過程 機体對環境的勢能作直接的反應，在高等動物，這包括以下各事：(1)刺激。一項理化的勢能影響有載發性的原漿。(2)興奮。刺激在機体上發生效果，理化的勢能轉為生活的勢能，發起神經沖動。機体常有特化的感受器(receptors)，以接受各種有效的刺激。感官常是神經系的一部，但也可有複雜的副從結構，以搜索、加

强、和节制刺激。(3)求心的传导。感觉性的神經路径把兴奋自感官传至联引(correlation)的中枢。(4)中枢的調节。調节器就是神經中枢,求心的冲动至此就轉入远心的軌轍,在此中枢,神經冲动常受繁复的修改。(5)远心的传导。运动性的神經路径把冲动传给周緣的反应器官。(6)反应。执行反应的器官叫作效应器(effectors),通常不是神經系的部分,这包括肌肉、腺体、放电器等。

基本的反应机关(mechanism)就是大家熟知的反射弧。这个規制是高級活动的根基(不是結頂);但早隱于無神經的生物的簡單反应中。在单胞动物,如阿米巴,反射弧上的各段活动都已由極簡陋的形式存在了。

在上述的全系配置中,求心的和远心的纖維,以及調节中枢是神經的結構;講神經系的演化自然以它們为主体。执行反应的肌肉、腺体等則是比較呆滯的器官,种別既少,机能也簡單,在本書不須細論。各种的感官是机体接触环境的門戶,是“心灵之窗”,是理化势能轉成生活势能的場所,是神經机能的起点。它們是巴甫洛夫所謂分析器的始端。以下先概觀各种的感官,以及刺激它們的物質势能的种別和范围,再进而探討神經系演化的历程。