

中国现生六种非人灵长类和树鼩大脑 两半球不对称性的比较研究*

马原野 蔡景霞 田云芬

(中国科学院昆明动物研究所云南灵长类学联合实验室, 昆明 650107)

关键词 大脑两半球不对称性; 灵长类; 进化

内 容 提 要

对中国现生六种灵长类动物: 懒猴、猕猴、灰叶猴、川金丝猴、滇金丝猴、长臂猿以及与灵长类关系密切的树鼩的大脑两半球形态, 功能的不对称性以及由此引起的行为不对称性进行了研究。结果表明: 大脑两半球不对称现象均存在于上述几种动物中。因而, 这种不对称性可能经历了一个长期演化历程。

对人类大脑两半球不对称性的研究, 可以追溯至上一世纪30年代, 然而对非人灵长类两半球不对称性的研究, 仅仅只有20多年的历史(Springer, 1985; Marx, 1982, 1983; 马原野等, 1987)。

由于在人类大脑两半球上发现了不对称性, 导致人们提出这样的问题: 这种不对称性是人脑独有的特征, 还是哺乳类大脑具有的共性。一些学者曾认为, 这种不对称性与早期人类在草原上使用和制造工具, 与人类的语言产生和发展有关(Hewes, 1973), 因而, 不对称性是人脑独有的特征。然而, 自本世纪六十年代后期以来, 越来越多的证据表明: 这种不对称性也同样存在于非人灵长类(Folk, 1978; Lemay, 1975; Yeni-Komshian *et al.*, 1976; Dewson, 1975, 1977; Beck, 1972; Ma, Y. 1986; 马原野等, 1988b) 非灵长类哺乳类(Miller, 1984; Marx, 1983; Springer, 1985) 和鸟类中(Nottebohm, 1970; Marx, 1982)。因而, 这种不对称性可能经历了一个长期演化历程, 可能是神经系统长期演化的产物。

探讨两半球不对称性的起源和演化是比较神经生物学中的一个重要课题, 它涉及到神经系统的起源和演化, 涉及到信息在中枢的传递、处理和存贮, 涉及到研究人类语言的起源和演化等很多问题。

由于灵长类动物在进化过程中的特殊地位, 因而, 其有关方面的比较神经生物学资料具有重要意义。

*. 本研究受国家自然科学基金和中国科学院科学基金支持; 其中部分工作完成于美国耶鲁大学P. S. Goldman-Rakic 实验室。本文曾在中美亚洲太平洋地区兽类学学术会议上报告过(1988, 北京)。

中国现生非人灵长类共有 6 属 18 种(潘清华等,1984),其中包括了类人猿中的长臂猿和原猴类的懒猴,还有一些是中国的特有种,如川金丝猴、滇金丝猴和黔金丝猴。

从 1985 年起,我们实验室从进化的角度,对中国现生五属六种灵长类动物脑不对称性进行了形态、生理、行为等方面的比较研究,又由于树鼩在进化上与灵长类关系密切,故对树鼩两半球不对称性也进行了探讨。本文是对上述工作的一篇综述,下按形态、生理和行为等方面分述之。

一、形态上的不对称

早期的观点认为,即使在人类,两半球不对称性也仅仅表现为机能不对称。但是,自本世纪七十年代以来,不但在人类大脑上发现了形态不对称,在某些非人灵长类,啮齿类,乃至鸟类中,也发现了这种不对称现象(Lemay, 1975; Falk, 1978; Marx, 1982, 1983)为了系统地探讨这种不对称性的起源和演化,我们对树鼩(*Tupaia belangeri chinensis*)、懒猴(*Nycticebus coucang*)、猕猴(*Macaca mulatta*)、叶猴(*Presbytis ntellus*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)、滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)和长臂猿(*Hylobates hoolock*)等七种动物两半球形态进行了比较研究;利用摄影的方法,将同一种动物的两半球标本对称置于翻拍仪照相机视野中央的对称线上,照相和焦平面与两半球构成的平面高度相平行,使视差和相差减少到最小。照相后,底片用投影仪放大投射至白纸上绘图(投影仪同相机一样,经过相差、视差校正处理),绘图时,使两侧半球的额、枕、颞极方向相同,两半球重叠一致以利比较。

图 1 示上述方法,图 2 示用此方法所得到的结果。

1. 树鼩(动物数量 $N = 11$, 雄性 8 只, 雌性 3 只) 用上述方法比较、测量, 未见树鼩两半球在形态上有明显差异; 进一步, 将树鼩脑($n = 8$, 雌雄各半) 进行全脑火棉胶包埋、切片, 用尼氏法染色。片子直接放在投影仪上放大绘图, 图绘于质地均匀的胶版纸上, 将所有图中皮层部分剪下, 按左右侧分别用分析天平称重, 按公式:

$$S = W/U \cdot M^2 \quad (1)$$

其中 S 为每片切片上待测皮层的面积; D 为片子的厚度; W 为所称量的胶版纸的重量; U 为单位面积胶版纸的重量; M 为切片放大的倍数, 所有面积之和, 即

$$V = \sum S \cdot D \quad (2)$$

为所测皮层的总体积。用此方法进行测量, 结果也未发现两侧半球在体积

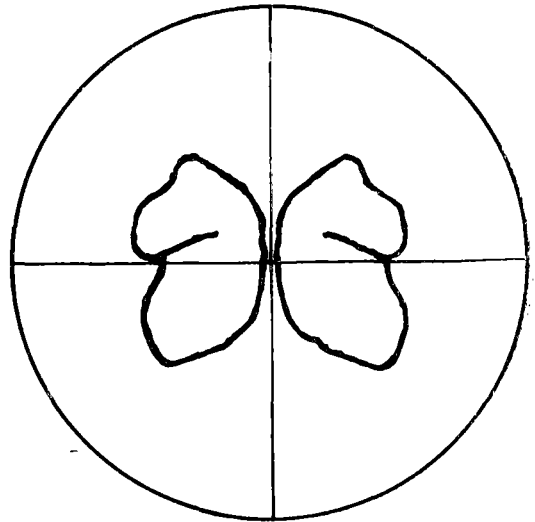


图 1 两半球摄影测量方法示意图

The method of photomapping the two sides of brain

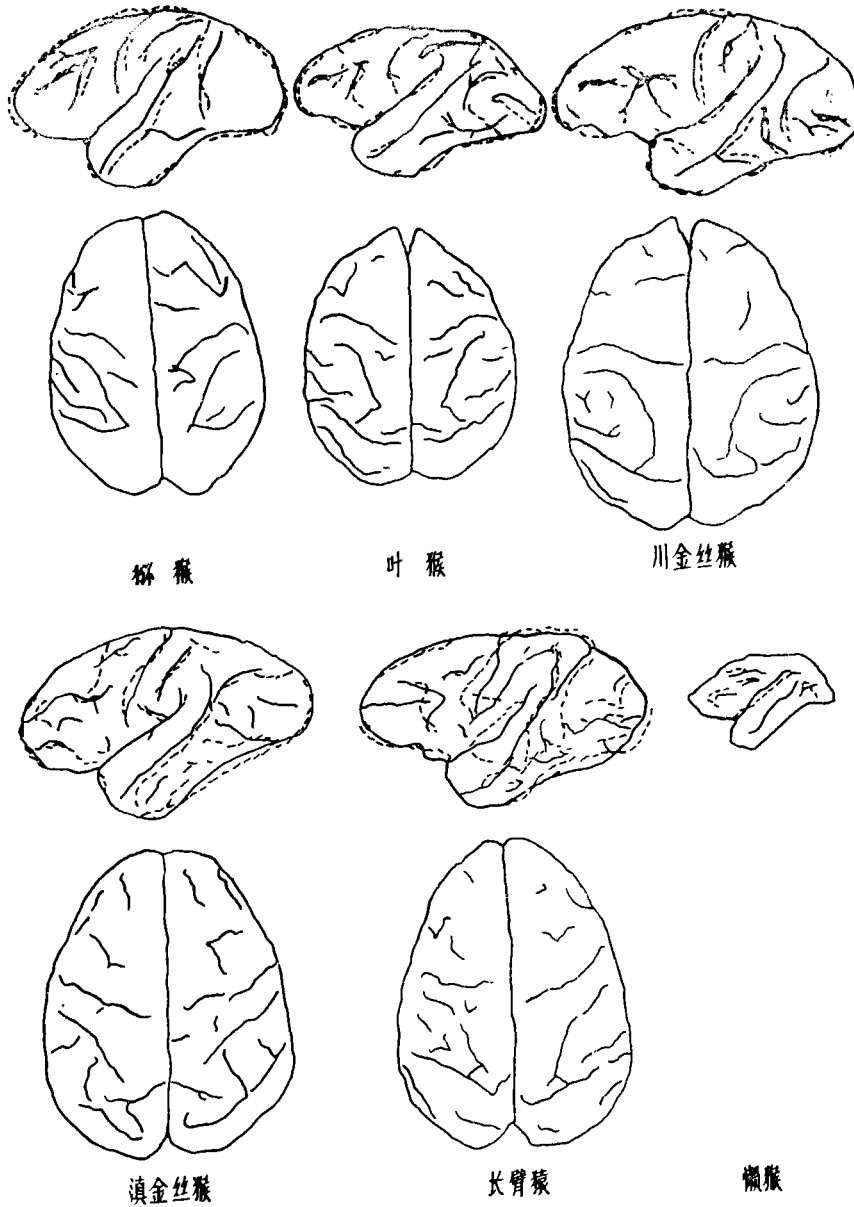


图 2 六种灵长类动物脑形态的不对称性

实线: 左侧, 虚线: 右侧

The brain asymmetries in morphology of six species of primates

line: left side dotted line: right side

上有明显差异。但若直接用分析天平分别称取左右侧半球的重量, 结果发现左侧皮层明显重于对侧 ($P < 0.05$)。因而, 我们设想, 在树鼩左侧皮层的某些区域, 可能较对侧有较高的神经元和(或)胶质细胞密度, 即这种不对称性表现在神经细胞密度不同上。

2. 懒猴 ($n = 1$, 性别不详) 懒猴脑皮层发育情况在灵长类中是较差的, 脑上除外侧裂

等几条沟回外,脑皮质为光滑的,少沟回皮质。虽然这样,懒猴脑的两半球形态不对称性也是显而易见的,主要表现在外侧裂的走向和长度上,左侧外侧裂较对侧为垂直;从长度看,左侧的长度短于对侧。另外,右外侧裂的下端较左侧更朝前,这个现象也同样反映在额部皮层的沟回上,右侧皮层的几条主要的沟回都比左侧的同名沟回更靠前。请见图 2。

3. 猕猴($n = 4$, 雌性 2, 雄性 2) 猕猴两半球间的差异主要反映在脑的沟回形态上,其中,弓状沟在形态上差异较大;另外,右半球的多数沟回,如中央沟、矩状裂等都有朝枕部移动的现象,这可能与右半球额叶发育有关。Falk(1978)指出:灵长类右半球额叶较左半球的更向前凸,这种前凸显然是额叶,尤其是前额叶皮层高度发育所致。在我们的工作中,我们观察了美国耶鲁大学医学院神经解剖学系所制作的 9 套猕猴前额叶的冠状切片(其性别不详),结果有 6 套片子,其右侧额叶比左侧前凸,二套反之,一套不明显。Falk(1978)曾在猕猴科动物中发现右侧半球的沟回长于左侧,在我们所观测的两例猕猴脑上,并未发现这个规律。

4. 叶猴($n = 2$, 性别不详) 在所有观察的标本中,叶猴脑形态的不对称性是最不明显的。尽管叶猴的分类地位高于猕猴(Ayer, 1948),除两侧额叶的弓状沟在形态上差异较明显外,其余各沟的走向和长度对称情况都较好。虽然叶猴的分类地位高于猕猴,但据我们的工作,无论脑的绝对体积,还是脑重体重比都小于猕猴的,因而,我们曾提出:叶猴的脑是一个原始与进步特征结合的产物。其原始性表现在脑绝对体积和脑重体重比较小等方面;而先进性表现在具有类人猿的脑沟型。

5. 川金丝猴($n = 1$, 性别?) 同猕猴情况相似,双侧主沟的形态差异较大,其次,右半球多数沟回都有较左侧后移的趋势,这可能右侧额叶高度发育有关。但值得提出的是,从沟裂的形态看,除左半球的沟裂形态较右半球的复杂外,左半球还具有较多的次级沟裂。测量结果表明:右侧顶、枕叶的裂沟长度也长于左侧的。这同 Falk(1978)在猴科中发现的规律一致。

6. 滇金丝猴($n = 1$, 性别?) 其不对称情况同川金丝猴的相似。

7. 长臂猿($n = 3$, 雄性 1, 雌性 1, 另一个性别不详) 其明显差异在于右侧半球中央沟明显后移,其程度大于金丝猴的。从沟回的复杂程度看,左侧具有较多的次级沟裂。

从树鼩到长臂猿,在进化上有着很大的距离,但这些动物的两侧皮层在形态上都表现出不同程度的不对称现象。在树鼩中,虽然在体积上未发现两半球间存在不对称,但在神经元密度上,可能存在不对称。在所有具有复杂沟回的动物中,都具有主沟、弓状沟形态不对称的现象,而右侧顶、枕、颞部的沟回,主要表现为后移。

我们的观察表明,非人灵长类,甚至树鼩,其脑形态确实存在不对称性,一些作者在雄性大鼠中也发现了类似的现象,因而,可以说,大脑两半球形态上的不对称,经历了一个演化历程。而脑在形态结构上的不对称是与机能上的不对称相联系的。

二、脑机能活动不对称

除在人类中发现了许多脑机能不对称现象外,近年来,在动物中也发现了这种不对称。在非人灵长类动物,较多的证据来自对颞叶机能的研究, Dewson(1975、1977)证实

了猴科动物的左颞上回与听觉的高级认识活动有关。这种颞叶机能不对称与其他人 (Yeni-Komshian *et al.*, 1976) 发现的颞叶形态不对称是相关的。

在我们实验室,我们对树鼩、猕猴脑功能不对称进行了一些探讨。

1. 树鼩 ($n = 32$, 雄性 19, 雌性 13): 视皮层闪光诱发电位的比较: 动物用氯胺酮 200mg/kg 麻醉, 固定于脑立体定位仪上, 暴露欲记录区域的皮层, 并用体温石蜡油浸润皮层, 两根记录电极 (直径 $100\mu\text{m}$) 经微电极操纵器对称地分别置于两侧视皮层同一区域, 无关电极置于鼻骨中线上, 闪光灯置于动物头部正前方, 闪光刺激间隔随机, 闪光持续时间 5ms, 诱发电位用示波器监视。在所有动物中, 两半球诱发电位的时相、波形, 没有可察觉的差异, 但 70% 的动物左侧皮层诱发电位幅度高于右侧, 20% 无明显差异, 10% 反之。图 3 示两侧半球视觉诱发电位的差异。

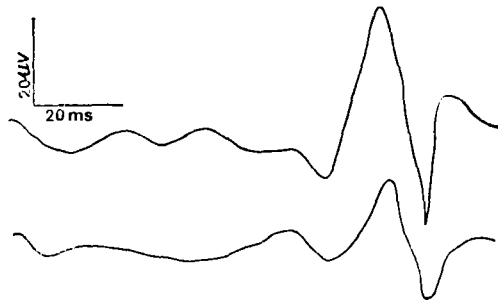


图 3 树鼩两半球视觉诱发电位的差异

The difference of visual evoked potentials between the two sides of brain in tree shrews

top: left cortex bottom: right cortex

2. 树鼩视皮层面积的测定 ($n = 3$, 雄性 1, 雌性 2): 利用诱发电位方法, 对用大剂量氯胺酮麻醉的树鼩的两侧视皮层面积的大小进行了比较、测定; 电极对称地置于两侧皮层同一区域, 逐点观察双侧诱发电位的异同, 两侧电极每次同时移动 0.1mm, 结果未发现两侧视皮层面积有明显的大小差异。仅是在诱发电位幅度上, 左侧常大于右侧, 情况同上一个实验。

3. 损伤两侧海马结构, 对心率影响的异同: 树鼩 ($n = 16$, 雌雄各半) 用氯胺酮 100mg/kg 麻醉, 置于脑固定仪上, 暴露大脑皮层, 心电引导电极分别置于左胸和右腿根部, 心电经放大后, 用 R 波去触发记数仪, 实验程序为: 先记录 5 分钟正常心率, 然后用微电极操纵一负压吸引器, 分区吸去大脑各部新皮层, 并观察心率变化情况, 新皮层损毁后, 再参照立体定位坐标, 吸去海马背部的神经组织, 观察心率变化情况, 实验结束后, 脑做组织学切片, 观察、鉴定损毁情况。在新皮层损毁的动物中, 无论是损毁何侧皮层, 心率都未见明显变化。但在损毁左侧海马后, 树鼩心率明显下降 ($P < 0.05$), 而右侧海马损毁后, 心率虽有所下降, 但不显著 ($P > 0.05$)。

4. 猕猴弓状沟附近皮层 EEG 的 DFT 谱分析 ($n = 2$, 雄性): 由于我们已在形态学上发现了两侧半球弓状沟和主沟形态上的不对称, 因而, 进一步探讨了两侧弓状沟附近

电活动特征的异同。EEG 记录电极为不锈钢电极, 电极经外科手术埋藏在额叶主沟尾侧和弓状沟之间 (图 4)。动物经一周以上时间的恢复后, 将其固定于猴固定椅中, 实验前禁水禁食 8 小时。记录电极和脑电图机相连, 共记录了 3 个通道的电活动情况, 即① 左半球——无关电极; ② 右半球——无关电极; ③ 左—右半球双极引导。分别记录下列两个状态时的 EEG, a. 摄食期待 在此状态下, 动物能看见糖水, 但不能得到; b. 摄食过程 即动物通过固定于猴椅上的导水管得到糖水。脑电信号记录于四道磁带数据记录仪中, 并经 A/D 转换, 送入 PC-5500 微处理机中进行 DFT 谱和相位谱分析。从结果看, 虽然动物例数尚少, 难于对左右半球 EEG 活动规律做结论, 但可以肯定一点, 即两半球 EEG 的 DFT 谱和相位谱是很不相同的。从两例动物的情况看, 在期待状态下, 右半球 EEG 的 DFT 谱, 其主峰更偏向高次谐波频段。

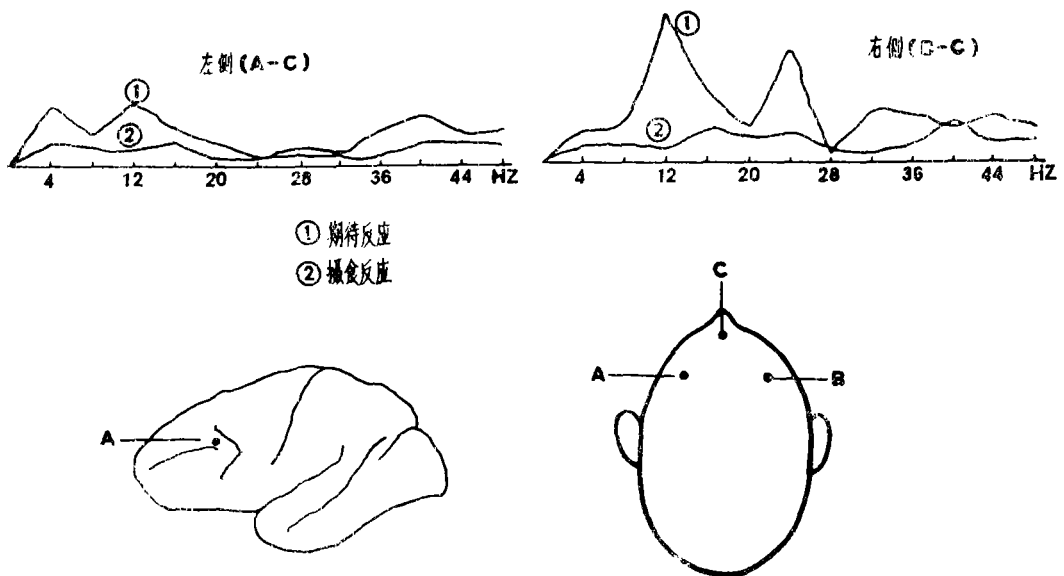


图 4 猕猴在进行摄食期待反应任务时, 两半球脑电 FFT 分析的异同

The difference of FFT spectrum of EEG between two sides of brain in rhesus monkey who was doing the attentive-related or feeding-related tasks

1: attentive 2: feeding

三、行为上的不对称

在人类中, 右利手优势现象是十分显著的, 但动物中是否也存在利手(爪)行为, 一直存在争议。在灵长类动物中 Kip, Erp Taalman (1916) 曾报道过黑猩猩用右手完成精细动作; Schaller (1963) 也报道过大猩猩的右手选择。在猴科动物中 Beck (1972) 用 10 只红面猴进行利手观察, 其结论是红面猴在取食时, 惯用左手, 而其它活动则喜用右手。Gautrin (1970) 指出在他所观察的 28 只猕猴中, 动物左手与视觉任务, 右手与触觉任务有关。另外一些研究则不支持灵长类有利手现象 (Warren, 1977; 任仁眉等, 1984)。任仁眉等(1984)对猕猴取食时的利手情况进行了观察, 结果显示: 对单个动物来说, 存在着

明显的利手现象,但对群体来说,则不存在某侧利手优势。一些学者认为利手是人类的特有现象。

我们对树鼩、狒狒、山魈、非洲绿猴、猕猴、叶猴、川金丝猴、长臂猿在自由取食时的利手情况也作了观察(马原野, 1988 b; Ma, Y. 1986)结果发现: 树鼩、狒狒、山魈、非洲绿猴、猕猴都未观察到利手现象;而雄性叶猴在自由取食时有右利手趋势 ($P = 0.06$);对雄性金丝猴的观察表明,在自由取食时,有着明显的右手选择 ($P < 0.05$)。长臂猿由于数量太少,未进行统计,但在三个雄性动物中,也有 2 个呈右利手。

四、讨 论

据我们的工作,上述七种动物都不同程度地存在着两半球不对称性,从形态学看,除叶猴外,其余六种动物的不对称程度同其分类地位十分相关,进化地位较高的动物,不对称程度也较显著。猕猴、叶猴、金丝猴和长臂猿,其额叶不对称现象较为显著,主要表现为弓状沟以及主沟形态学上两侧之间的差异。在灵长类动物中,额叶皮质,尤其是前额叶皮质高度发育,是为灵长类的特征之一,而额叶皮质又是一块发生较晚的皮质。因而,不对称性最可能在额叶,尤其是前额叶中得到体现。从我们的标本看,由于右半球顶枕部的沟回后移,提示右半球额叶发育程度较高。一些研究(Falk, 1978)也报道了右半球额叶向前凸,这和我们在耶鲁大学制作的脑切片上所观察到的现象相似。就上述结果看,右侧额叶皮层可能与动物的高级思维活动有关,这在猕猴脑 EEG 分析中尤为明显,在期待状态下,右侧额叶呈兴奋性电活动特征。

一些研究认为猴类左侧额叶在某些机能活动中占“优势地位”,在颞、顶、枕部,左侧半球也呈现较多的次级沟裂。

就我们的实验结果,我们认为在非人灵长类,顶、枕、颞部皮层可能是左半球居“优势地位”,而右侧额叶比左侧额叶可能居“优势地位”。

在行为上,分类地位较高等的动物呈现用手偏侧化,而低等动物则反之,因而,我们认为这种用手选择可能是大脑高度不对称的结果。

在同种动物中,研究两半球不对称性,动物的性别是一个值得注意的问题。在对利手的研究中,我们发现:无论是长臂猿还是金丝猴,呈现用手选择的多是雄性动物。但从形态和功能不对称性方面的研究看,我们还未发现在两性之间,脑机能偏侧化存在着明显的差异。但这不等于说,在机能和形态方面,肯定无两性间的差异。这主要是在我们的一些实验中,动物数量还少,难于按性别分组进行统计处理。关于这个问题,有待进一步深入研究。一些研究 Marx (1983)指出,在大鼠中,只有雄性动物才具有明显的不对称现象。这是一个很有趣的问题。一些研究表明,在脑的机能偏侧化程度上,雄性的偏侧化程度高于雌性;在对人的研究中,也表现出这种现象。Suchenwirth 发现,在男性中,右利手占 80%,左利手 9%,两利手 11%;在女性中,右利手占 66%,左利手 2%,两利手 32% (秦震等,1984)。进一步的研究表明,脑的不对称程度与性激素有关 (Marx, 1982、1983),另外的意见认为,脑的偏侧化与胼胝体髓鞘化的程度有关,髓鞘化早的个体,其偏侧化较明显;髓鞘化晚的个体则反之。因而,在探讨脑机能的偏侧化问题时,除应注意动物的系

统发育外,个体发育也是一个不可忽略的因素。

已如上述对两半球不对称性的研究,是一个重要的课题。尽管如此,目前对两半球不对称性的研究,还多局限在对人类大脑的直接研究上。这样,由于材料的局限性、伦理学上的一些问题,使研究进展困难。人类大脑是一个进化的产物,研究人类大脑,只有用一个动态的观点,一个系统演化的观点来看待问题,才有可能有效地解决问题。从这点看,来自灵长类的资料,将具有重要的意义。

(1989年2月24日收稿)

参 考 文 献

- 马原野等,1988b。叶猴、金丝猴、长臂猿自由取食时的利手现象。人类学报,7(2): 177—181。
- 马原野等,1987。大脑两半球不对称性的演化。心理学动态,(1): 48—52。
- 潘清华等,1984。中国灵长类研究工作的回顾与展望。动物学研究,5(4)增刊,灵长类专辑,1—6。
- 任仁眉等,1984。恒河猴自由取食时利手的观察。心理学报,3: 307—311。
- 秦震等,1984。临床神经生理学。上海科技出版社,上海。
- Ayer, A. A., 1948. The Anatomy of *semnopithecus Entellus*. The Indian Pub. House Ltd., Madras.
- Beck, C. H. M., 1972. Deviation and laterality of hand preference in monkeys. *Cortex*, 8:339—363.
- Dewson, J. H., 1975. Hemispheric asymmetry of auditory function in monkeys. *J. Acoust. Soc. Am.*, 58: 556(Abstract).
- Dewson, J. H., 1977. Preliminary evidence of hemispheric asymmetry of auditory function in monkeys. In: *Lateralization in the Nervous System*. Eds. S. Harnard et al. Academic Press, New York.
- Ettlinger, C., 1968 Opposite hand preference in two sense modalities. *Nature*. 218: 1276.
- Falk, D., 1978. *External Neuroanatomy of Old World Monkey*. S. Karger Basel.
- Gautrin, D., 1970. Lateral preference in monkeys. *Cortex*, 6: 287—292.
- Hewes, G., 1973. Primate communication and the gestural origin of language. *Curr. Anthropol.*, 14:5—12.
- Kip, Erp Taalman, M. J., 1916. Uber die Variationen in Verhältnis der Kraft beider Hände und ihre Bedeutung für eine Theorie über den Ursprung der Rechtshändigkeit; in *psychiatrischen Neurologische Bladen*. Van Rossen, Amsterdam, 395—421.
- Lemay, M., 1975. Hemispheric differences in the brain of great apes. *Brain Behav. Evol.*, 11(1):48—52.
- Ma, Y. (马原野),1986. Handedness of golden monkeys and leaf monkeys in picking up food. *Primate Report Abstracts of XIth Congress of the International Primatological Society*, Gotingen, F. R. G.
- Ma, Y. (马原野) 1988a. A comparative study of brain asymmetry in *Tupaia belangeri chinensis* and five species of living nonhuman primates distributed in China. Abstracts of symposium of Asian-Pacific Mammalogy., Beijing. P. R. China.
- Marx, J. L., 1982. How the brain controls birdsong. *Science*, 217: 1125—1126.
- Marx, J. L., 1983. The two sides of the brain. *Science*, 220: 488—490.
- Miller, J. A., 1984. Two sides of the brain. *Sci. News*, 126: 357.
- Nottebohm, F., 1970. Ontogeny of bird song. *Science*, 167: 950—956.
- Schaller, G., 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Springer, S. P., 1985. *Left Brain, Right Brain*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Warren, J. M., 1977. *Lateralization in the Nervous System*. Academic Press, New York, 151—172.
- Yeni-Komshian, G. H. and D. A. Benson, 1976. Anatomical study of cerebral asymmetry in the temporal lobe of humans, Chimpanzees and thesus monkey. *Science*, 192: 387—389.

THE COMPARATIVE STUDY OF BRAIN ASYMMETRY IN SIX SPECIES OF LIVING NONHUMAN PRIMATES AND TREE SHREWS DISTRIBUTED IN CHINA

Ma Yuanye Cai Jingxia Tian Yunfen

(*Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica, Kunming. 650107*)

Key words Brain asymmetry; Primates; Evolution

Abstract

The brain asymmetries of tree shrews (*Tupaia belangeri chinensis*), the slow loris (*Nycticebus coucang*), rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), leaf-eating monkeys (*Presbytis ntellus*), golden hair monkeys (*Rhinopithecus roxellanae*). (*Rhinopithecus bieti*), and gibbons (*Hyllobates hoolock*) have been observed with anatomical, electrophysiological, and behavioural methods. The results are shown below (N=the numbers of animals):

Anatomy: The brain sulci of six species of primates were measured, the length of Sylvian sulcus of right cortex in slow loris was longer than that of left side. In the leaf-eating monkeys, the shape of arcuate sulcus was different between two sides of the brain. Most sulci of the parietal, occipital and temporal lobes were located more posteriorly in the right cortices compared to the left for rhesus monkeys, golden hair monkeys and gibbons. And in six of nine rhesus monkeys, the left frontal poles were more posteriorly than that of right sides. In golden hair monkeys and gibbons, the shape of some sulci in left cortices were more complex than that of right cortex and some sulci in right sides were longer than that of left sides. In tree shrews, the weights of left cortices were greater than the right, while the volume did not differ. This may reflect cell density.

Electrophysiology: The amplitude of visualevoked potentials (VEP) were higher in left cortices than right in 70% of tree shrews. Using VEP method to measure the areas of visual cortex, no difference was found between the areas of left and right visual cortex. During attentive tasks in rhesus monkeys the right prefrontal cortices showed EEG of higher frequency and lower amplitude compared to the left. After lesion left sides of dorsal hippocampus, in tree shrews, the heart rate became lower than before, but were not, if lesions were done in the right sides.

Behaviour: The hand preference of rhesus monkeys, leaf-eating monkeys, golden hair monkeys, and gibbons in picking up food was observed. With the exception of the rhesus, there was right handed preference in males but not in females.

Conclusion: The results suggest that there are brain asymmetries in nonhuman primates even in tree shrews; these asymmetries are more clear for species that are higher on the evolutionary ladder. There is also a difference in male and female animals in hand preference.