

中国七种非人灵长类动物脑形态的 比较解剖学研究

周 绮 楼 袁 传 照

(云 南 大 学) (中国科学院遗传研究所)

马 原 野

(中国科学院昆明动物研究所)

关键词 脑;比较解剖;进化;灵长类

内 容 提 要

对懒猴、猕猴、豚尾猴、熊猴、红面猴、黑长臂猿、白眉长臂猿等七种非人灵长类动物的脑进行了形态学的比较研究。在所研究的七种灵长类动物中,其脑的发育程度是同它们的分类地位相对应的。

灵长类中枢神经系统的比较形态学研究,一向为各国学者所重视,一些学者对部分种类的脑形态进行了比较形态学的研究(Stephen, 1972; Allman, 1982; Ayer, 1948; Falk, 1978; Yeni-Komshian, 1976; 吴新智等, 1978; 叶智彰等, 1985; 刘瑞麟等, 1985)。然而,对中国主要灵长类动物中枢神经系统进行系统地比较研究,国内外尚缺报道。本文报道中国七种灵长类动物脑形态的比较研究结果。

中国现生灵长类动物共有十八种(潘清华等, 1984)。本文提供的材料为七种,它们是原猴类(Prosimiae)的懒猴(*Nycticebus coucang*)、真猿类(Simiae)猴科(*Cercopithecidae*)的猕猴(*Macaca mulatta*)、熊猴(*M. assamensis*)、红面猴(*M. arctoides*)和豚尾猴(*M. nemestrina*),以及长臂猿科(*Hylobatidae*)的白眉长臂猿(*Hylobates hoolock*)和黑长臂猿(*Hylobates concolor*)。上述几种动物分别处于不同的进化水平,其中枢神经系统形态除部分动物的有报道外(叶智彰等, 1985; 吴新智等, 1978),其余未见系统报道。

本研究的目的在于对七种灵长类动物脑形态进行比较研究,探讨灵长类中枢神经系统的演化情况,为灵长类比较生理学,比较心理学以及分类学研究提供形态解剖方面的证据。

材 料 和 方 法

本研究所采用的100余例动物均采自我国云南省,其中猴科动物的标本最多,本文选

表 1 七种灵长类动物脑形态测量总表**

	A	B _r	C	D	E	F	G	H
1	物种 species	性别 sex	体重 weight of body	年龄 age	脑重 weight of brain	脑量 volume of brain	脑长 length of brain	脑宽 width of brain
2	Hh No. 1			adult	137.5	132	76/108*	76/94*
3	Hc No. 2				120.4	115	74/102*	74/94*
4	Hh No. 3				111	102	71/95*	71/90*
5	Mar No. 1	f.		adult	96.2	95.3	72	72/95*
6	Mar No. 5	m.	6500	11	107.6	107.6	73	73/93*
7	Mar No. 3	m.		old	116	115		
8	Mar No. 4	f.	8000	adult	110	108		
9	Mar No. 6	f.		9	105	100		
10	Mas No. 1	m.		adult	93.6	93	72	72/92*
11	Mas No. 5	f.		adult	103	100	73	73/93*
12	Mas No. 3	m.	9500	Oid	119.8	110		
13	Mas No. 4	f.	5200	adult	104.8	102		
14	Mn No. 59	f.	4800	adult	106	106	72	72/93*
15	Mn No. 30	f.	3900	9	100.3	98	72	72/94*
16	Mn No. 51	f.	5200	adult	113	108		
17	Mn No. 35	m.	2800	6	107.5	103		
18	Mn No. 5	m.	2000	3.5	86.2	85		
19	Mm No. 2454	f.	4800	adult	103	98.5		
20	Mm No. 11				86.6	83	72	72/91*
21	Mm No. 6	f.	4600	adult				
22	Mm No. 2452	m.	6000	adult	107	105	72	72/90*
23	Mm No. 4	f.	4800	adult	107	102		
24	Nc No. 1	f.	1500	adult	11.5	11.2	33.5	33.5/41*
25	Nc No. 2	m.	1600	adult	12.4	12	34	34/42.5*
26	Nc No. 3	f.	1500	adult	12.5	12	34	34/42*
27	Nc No. 4	m.	1400	young	11	10.5		

* 为两点间弧长,余为两点间直线距离(下表同)。

** Hh: 白眉长臂猿; Hc: 黑长臂猿; Mar: 红面猴; Mas: 熊猴; Mn: 豚尾猴; Mm: 猕猴; Nc: 懒猴。

用对比测量者计 27 例。所用动物种类及数量见表 1。

动物脑标本固定处理按常规。

依据对大量标本观察的结果,并考虑中枢神经系统的个体和系统发育特点,确定一些

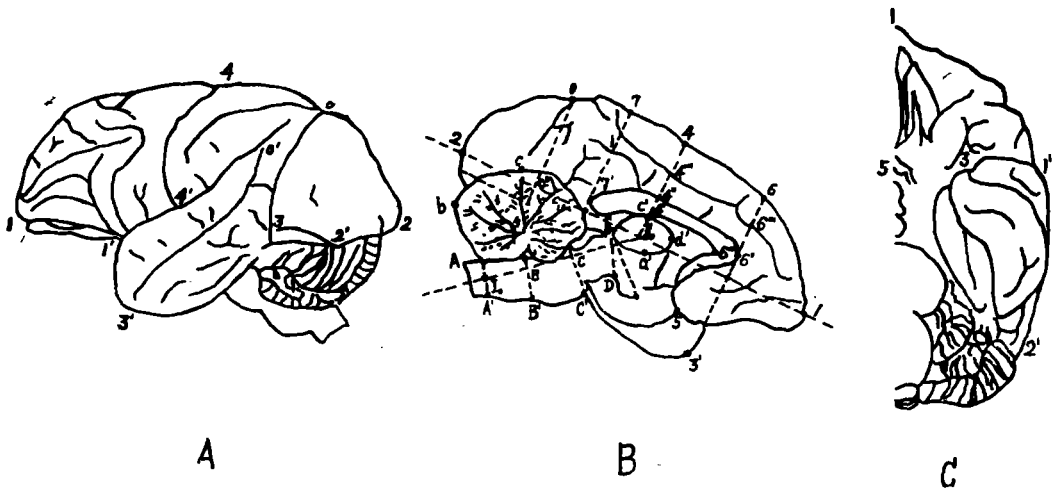


图 1 脑测量部位定点示意图

所有动物共有的,较为稳定的形态标志做为测量点,定点后测量二定点间的垂直距离和二定点间脑的实际长度,这样,可略知二点间脑的凸度,利于分析脑表面各区域的大小。另外,我们发现:如果在胼胝体膝下缘,嘴下缘处引一条切线,另外在丘脑正中点至延髓下端正中点连一条线,上述二线所夹的角,我们称为脑干轴夹角,这个角的度数随动物进化水平的增高而变大(图 1B 中的 y_0),测量方法示于图 1 中。

为了较细致地分析各种动物脑的形态特征,按上述测量方法和原理,除对 27 例脑进行一般测定外,再以 15 例脑中(七种动物各选 2—3 例标本),进一步选择 45 个定点进行全面测量(图 1、A、B、C)以资比较。测量结果列于表 2 中。

结果和讨论

(一) 大脑皮质的演化情况

就大脑皮质表面的观察,可明显看到随着动物进化水平的递增,皮层表面沟回增多,变深,脑回凸度变大,各叶之间大小的比例增加。

1. 外侧裂 (Sulcus sylvian) 在七种动物中,该裂均明显存在,而不象非灵长类动物那样可分为上外侧裂 (Sulcus suprasylvian), 拟外侧裂 (Pseudosylvian sulcus) 和后外侧裂 (Postsylvian sulcus)。即使在懒猴脑上,也不能区分上外侧裂和拟外侧裂,二者已合二为一,形成外侧裂。后外侧裂的下端指向颞极形成并行裂。由此可见,外侧裂的形成应为灵长类大脑皮质演化的基本特点。

从外侧裂的形态看,由懒猴至长臂猿,随着动物进化水平的增高,该裂趋于加深,同大脑矢状轴的夹角趋于减小,这可能与额、顶叶的发育有关。

2. 中央沟 中央沟在懒猴脑上仅为一小窝,而在猴科和长臂猿中则非常明显。在懒

表 2 动 物 脑

A	B	C	D	E	F	G	H
1	物种 species	Hh	Hc	Hh	Mar	Mar	Mas
2	性别 sex				m	f	f
3	No	1	2	3	5	1	5
4	1-2	76	74	71	73	72	73
5	1-4	55/61.5*	54/61*	49/54*	48/52*	44/52*	42/50*
6	1-1'	34/36*	33/34*	33/35*	32/34*	32/34*	30/33*
7	4-1'	44/56*	44/54*	44/53*	42/54*	42/52*	42/53*
8	1-6'	19	18	18	16	16	16
9	6-6'	24	22	23	18	18.5	18.5
10	4-4''	19	18	17	18	17	17
11	1-5	29	25	26	25	24	25
12	1'-5	23	22	23	22	22	23
13	0-4	20.5/21*	16/18*	16/17*	18/19*	18/19*	19/20*
14	0-1'	52/67*	50/64*	49/60*	55/74*	52/66*	51/65*
15	7-7'	23.5	23	22	24	23	23
16	0'-7'	10	9	8	15	15	15
17	0-2	25/26*	25/26.5*	23/24*	23/24*	23/24*	25/29*
18	0-3	37/41*	33/37*	32/34*	30/34*	31/33*	32/37*
19	2-3	30/31*	31/32*	30/32*	30/31*	30/32*	29/33*
20	0-0'	21	20	20	18	19	19
21	0'-2	18.5	18	18	14	14	14
22	0-3'	58/78*	56/74*	55/71*	55/73*	55/72*	24/72*
23	1'-3	36/39.5*	34/38*	33/36*	34/36*	34/36*	38/40*
24	1'-1'	76	74	73	78	76	72
25	6'-7'		30	23	29	29	30.5
26	4''-4'''		2	2.5	3	4	4
27	6'-6''		4/6.5*	4/6.5*	4/4.5*	5/5.5	4.5/5.5*
28	4''-4'''	10	10	9.5	7	6.5	7
29	6'-6'''	15	14.5	15	12	11	11
30	a-b	26	24	23	20	19	20
31	a-c	23	22	22	17	17	19
32	a-d	14	13	13	13	13	14
33	b-e	5/6*	5/6*	6/7*	8/9*	7/8*	6/7*
34	e-f	35/50*	30/48*	31/47*	25/39*	24/38*	24/41*
35	b-d	30	26	24	22	22	23
36	脑干长 length of brainstem		34	35	31	30	32
37	y	63	62	62	48	48	48
38	A-A'	8	7	6.5	7	7	6.5
39	A'-B'	9.5/10*	9/9.5*	9/9.5*	11.5/12*	12/12.5*	14/15*
40	A-B'	10	10	10	10	9	9
41	B'-C'	15/17.5*	14/17*	15/17*	12/15*	12/15*	13/15*
42	C-C'	11	11	10	12	11	11.5
43	C-D	9	8.5	8	8	8	8
44	a'-c'	10	9.5	10	6.5	7	7
45	b'-d'	13	13	12	12	12	12

定 点 测 量 值

I	J	K	L	M	N	O	P	Q
Mas	Mn	Mn	Mn	Mm	Mm	Nc	Nc	Nc
m	f	f	f	f		f	m	f
1	59	30		2452	11	1	2	3
72	72	72		72	72	33.2	34	34
43/50*	42/46*	42/45*	44/47*	42/46*	44/47*	21/22*	21/22*	21/21.5*
30/32*	32/34*	31/34*	32/34*	30/34*		14/15*	14/15*	15/15.5*
41/52*	42/52*	40/50*	40/50*	37/45*		18/20.5*	18/21*	18/21*
16	15	14.5	14	14	13	8	8	8
17.5	17	17	17	15	15	9	9	9
16	15	14.5	15	13	14	7	8	8
24	24	24	24	24	24	9	10	10
21	21	21	21	22	22	8	9	9
17/18*	20/21*	21/21.5*	18/19*	20/21*	17/18*	12/12.5*	13/13.5*	12/12.5
48/67*	52/62*	51/61*	51/62*	49/56*	47/46*	24/28*	25/30*	24/28*
21	22	21	22	21	21	9	9.5	9
14	15	10	12	15	12	7	7	7
24/25*	22/24*	22/23*	22/24*	26/28*	22/25*	6.5/7*	6.5/7*	6.5/7*
32/37*	35/41*	34/40*	35/42*	32/35*	29/32*	13/14*	13/14*	13/14*
32/33*	32/34*	31/34*	31/34*	33/35*	32/35*	12/13*	12.5/13*	12/13*
19	18	17	18	18	18	6	6	6
14	15	15	14	14	15	5	5	5
53/74*	56/74*	55/27*	55/71*	51/64*	51/63*	26/32*	26/34*	26/33*
35/40*	28/29*	29/30*	29/31*	29/30*	32/33*	18/20*	18/20.5*	18/20*
73	70	68	68	73	75	32	32	32
28.5	29	29	30	26	30	14	14	14
3	4	3.5	3.5	3	3.5	1	1	1
4.5/5*	5/6*	5/5.5*	5/5.5*	4/5.5	5/5*	2/2.5*	2/2*	2/2*
8	8	7.5	7.5	6	7	3	3.5	3
11	10	10	10	11	9.5	5	6	5.5
19	20	19	19	17	19	11	10	11
17	20	18.5	19	15.5	16	9	10	10
14	13.5	13	13.5	13	14	6.5	7	7
6/8*	8/9*	8/9*	7/8*	8/9*	8/10*	7/8*	7/8*	7/8*
25/39*	22/36*	23/35*	23/36*	21/34*	22/33*	11/13*	11/14*	11.5/14.5*
24	23	23	23	22	23	10	10	10
32	30	29	29	29	29	17	18	18
48	48	48	48	42	43	32	35	34
7	9	8	8	7	7	3.5	3.5	3.5
13/14*	12/12.5*	12/12.5*	12/12.5*	9/10*	10/11*	10/11*	10/11*	10/11*
9	9.5	9	9	8	8	4	4	4
14/15*	12/13*	12/13*	12/13*	11/12.5*	11/12*	4.5/5*	4.5/5*	4.5/5*
12	13	13	13	12	12	8	8.5	8.5
8	7	7	7	8	7.5	5	5	5
7	9	8	8	8	8	6	5.5	6
12	14	13	13	13	12	6.5	7	7

猴和猴科动物中,额极至中央沟上端的长度与该沟至枕极的长度之比均为 1 左右。而在长臂猿,中央沟明显后移,这可能是类人猿额叶皮质高度发育所致。

3. 额叶 a 外侧面,依据发生学原理,额叶上最早出现的沟裂是所谓直沟。在懒猴中,此沟已明显可辨。从懒猴至长臂猿,此沟趋于缩短,且部分转至眶面。弓状沟在猕猴脑上已很明显,其位置相对较高,而在长臂猿中,其位置较低。另外还可看出,在长臂猿中,弓状沟的腹尾段乃是形成中央前沟下段的基础,颅背段却是人脑额下沟的基础。从而我们可推知额叶演化的程序首先是运动区,继之为 Brodmann 6 区,而至额上回,额中回诸区。因此,额上沟是在额叶进一步演化的基础上形成的。再从表 2 的 5、6、7 三项实测数据来分析,从 $\widehat{1-4}$ 、 $\widehat{1-1'}$ 、 $\widehat{4-1}$ 三线所围的额叶面积看,无论是绝对面积,还是相对面积,都随动物的进化水平增高而增加。再结合动物额叶的凸度以及沟回复杂程度看,我们可以看出七种灵长类动物的进化水平由低到高依次是懒猴属、猕猴属、长臂猿属。b 内侧面,扣带回面积随进化程度的递增而减少,胼胝体则相反,随进化程度的递增而增加。尤其是胼胝体膝部和嘴部的纤维增加得更为明显。扣带回以上的部分也随进化程度的递增而有逐渐增宽增厚的趋势,且向额端扩大。额眶区的发展,由低等至高等的比较,仅趋向于沟回增多,面积加大,但却不象外侧面那样显著。

4. 颞叶 关于颞叶的变化,首先可以从顶枕裂的起点至颞极的长度 $0-3'$ (表 2 之 22) 来看,可以看到进化水平越高者,其颞极越向前方延伸。从颞端的圆周长 $1'-1'$ (表 2 之 24) 来看,也可看到颞叶发展是随演化顺序而发展的。在颞叶上最早出现的沟为与外侧裂并行的并行沟,即为人类颞上沟的始基,相当于人类的颞中沟。在懒猴中,该沟尚未出现,仅见侧付裂。在猕猴属,才可见此沟。可以认为颞叶的增大和趋向圆突也是灵长类脑进化的特征之一。

5. 顶叶 从观察测量的结果(表 2 中 13—16) 来看,顶叶是演化过程中变化较小的部分,中央后沟的形成也较早。在猕猴中,顶间沟背腹已出现小沟。可以认为在猕猴中,顶叶已可分为顶上小叶和顶下小叶。在长臂猿中,顶下小叶又进一步分化。

6. 枕叶 视觉系统的进步和完善是灵长类进化特征之一(蔡景霞等,1984),这点在七种灵长类动物的视皮层发育上均可看到。在七种灵长类动物,均可明显见到矩状裂,只是在懒猴中呈三放射状,在猕猴属和长臂猿属中该裂深陷以致转折而成为视皮质中心。枕叶的大小,无论是观察和测量(表 2 中 17—21) 也难于说它在进化上有什么显著的变化。但可以看到在长臂猿枕叶上出现了射向枕极的小沟,与人类的枕叶相似。小沟的出现似说明枕叶表面积有所增加。

7. 岛叶 在七种灵长类动物中,均可见到岛叶存在。动物的进化,似乎对岛叶的相对面积无甚影响。但若从其与外侧裂的相对位置去比较,仍可发现,演化水平越高等的动物,其岛叶位置则越相对深陷,且越相对靠背侧。

依据上述的观察,可以认为在灵长类大脑皮质的系统发生和个体发生中,变化最大的是额叶。顶枕叶相应往后推移,颞叶则随进化程度的增加而向前伸。这同一些学者的研究结果是一致的。

(二) 小 脑

就我们的观察,灵长类小脑的发展似乎主要表现在半球增大,而蚓部无明显的变化。测量数据分析表明(表 2 中 30—35),蚓部宽度($\widehat{b-c}$)的值,由懒猴至长臂猿无明显变化。因而,懒猴的蚓部相对较大。但是,小脑半球的宽度($\widehat{e-f}$)发展却明显地反映出它们的演化顺序。此外,从测量上还可以看出,在演化过程中,小脑的发育背侧($\widehat{a-c}$)大于颅侧($\widehat{a-d}$)。而且,尾侧($\widehat{a-b}$)也大于颅侧。这些特点表明,在演化过程中小脑半球增长的主要方向是后上方。

(三) 脑 干

较之大脑和小脑,脑干在灵长类中枢神经系统演化过程中是变化较小的部分,我们只观察到下列几个特点:

1. 脑桥的颅尾长度($\widehat{II'-III'}$)或是背腹径($\widehat{II-II'}$)均依演化的顺序而有所增长(表 2 中 40—41)。
2. 延髓是在演化过程中变化极小的部分,在测量中(表 2 中 38—39),这七种灵长类动物的测量值接近。因此,在比例上,低等种类的比例相对较大。
3. 随着动物的演化,脑干轴夹角变大,脑干趋于直立(表 2 之 37)。到人类,此角已近直角。这大概与动物在进化中前脑的高度发育和高等类人猿以及人的直立行走有关。
4. 这七种动物的体长相差很大,脑皮质的差异也较大,而它们脑干全长相差极小(表 2 之 36)。

结 论

根据上述的形态观察和实际测量、比较,可以认为:

1. 我们所研究的七种灵长类动物中枢神经系统在演化上发展最显著的部位是大脑两半球的前半部,尤其额叶面积增长最多,颞叶次之,顶枕叶变化不大。
2. 小脑的演化主要表现在小脑半球向后上方逐渐发展,蚓部变化不显著。
3. 脑干的演化主要表现在脑桥纤维增多,中脑和延髓的变化很小。
4. 我们所研究的七种灵长类动物,其中枢神经的发育程度是同它们的分类地位相对应的。

图 2—4 示上述几种灵长类动物的脑形态。

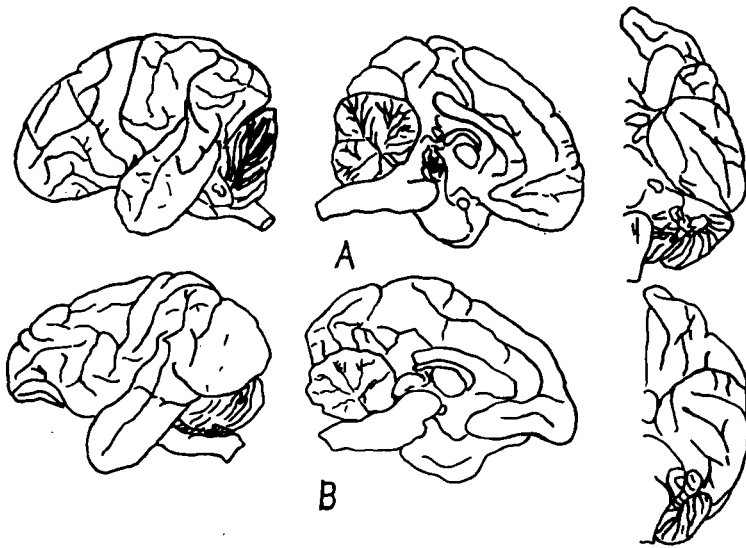


图 2 长臂猿,红面猴脑的形态
A. 长臂猿 B. 红面猴

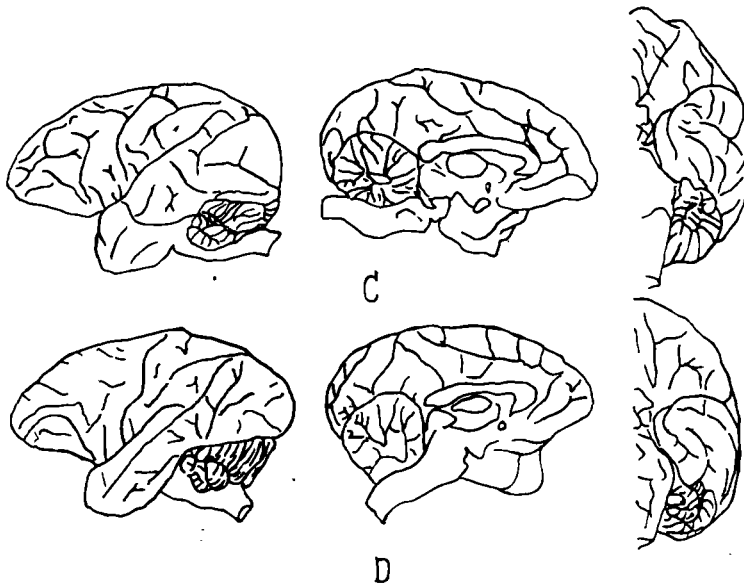


图 3 熊猴,豚尾猴脑的形态
C. 熊猴 D. 豚尾猴

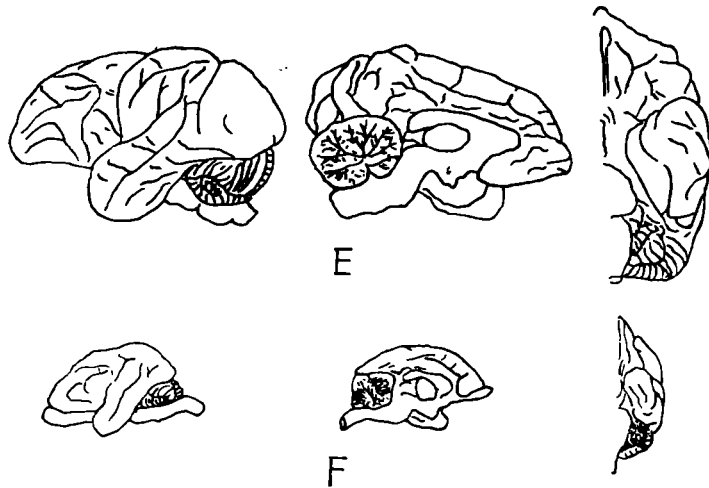


图 4 猕猴、懒猴脑的形态

E. 猕猴 F. 懒猴

(1985年12月16日收稿)

参 考 文 献

- 叶智影等, 1985. 猕猴解剖. 科学出版社.
- 刘瑞麟等, 1985. 金丝猴脑的外部形态. 人类学学报, 4: 352—361.
- 吴新智等, 1978. 长臂猿解剖. 科学出版社.
- 蔡景震等, 1984. 不同照度下树鼩、懒猴、恒河猴的视觉辨别能力. 动物学研究, 5(4)(增刊): 51—56.
- 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): 1—6.
- Allman, H., 1982. *Primate brain evolution*. Plenum Press, New York.
- Ayer, A. A., 1948. *The anatomy of semnopithecus entellus*. Indian Publishing House LTD. Madras.
- Faik, D., 1978. *External neuroanatomy of old world monkeys (Cercopithecoidea)*. *Contributions to Primatology*. Vol. 15, i-viii, p. 1—95. S. Karger, New York.
- Stephan, H., 1972. Evolution of primate brains, pp. 155—174. In R. Tuttle (Ed.) *The functional and evolutionary biology of primates*. Aldine-Atherton, Chicago.
- Yeni-Komshian, G. H. et al., 1976. Anatomical study of cerebral asymmetry in the temporal lobe of humans, chimpanzees, and rhesus monkeys. *Science*, 192: 387—389.

THE COMPARATIVE ANATOMICAL RESEARCH OF BRAIN IN SEVEN SPECIES OF NONHUMAN PRIMATES IN CHINA

Zhou Yilou

(Yunnan University)

Yuan Chuanzhao

(Institute of Genetics, Academia Sinica)

Ma Yuanye

(Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica)

Key words Brain; Comparative anatomy; Evolution; Primates

Abstract

The comparative anatomical research of the brain of seven species of nonhuman primates (*Nycticebus coucang*; *Macaca mulatta*; *Macaca assamensis*; *Macaca arctoides*; *Macaca nemestrina*; *Hylobates hoolock* and *Hylobates concolor*) was reported. The results show that from *Nycticebus coucang* to *Hylobates concolor*, in the cerebral hemisphere, there are greater changes in the development of the lobus frontalis; temporal lobe than that in the parietalis lobus; lobus occipitalis. In the cerebellum, there are greater changes in cerebellar hemisphere than that in the vermis cerebelli, from *Nycticebus coucang* to *Hylobates concolor*, but the brain stem showed no significant change. The development of brain in the primates shows good concordance with the evolution level of these primates.