

★高等院校生命科学系列教材

脊椎动物比较解剖学

(第2版)

杨安峰 程 红 姚锦仙 编著



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

脊椎动物比较解剖学/杨安峰,程红,姚锦仙编著. —2版. —北京:北京大学出版社,2008.9
(高等院校生命科学系列教材)

ISBN 978-7-301-14241-7

I. 脊… II. ①杨…②程…③姚… III. 脊椎动物门—比较解剖学—高等学校—教材
IV. Q959.304

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 142304 号

书 名: 脊椎动物比较解剖学(第2版)

著作责任者: 杨安峰 程 红 姚锦仙 编著

责任编辑: 黄 炜

封面设计: 东方人华平面设计部

标准书号: ISBN 978-7-301-14241-7/Q · 0116

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区成府路 205 号 100871

网 址: <http://www.pup.cn> 电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672 编辑部 62752038 出版部 62754962

印 刷 者: 北京大学印刷厂

经 销 者: 新华书店

787 毫米×1092 毫米 16 开本 20.5 印张 500 千字

1999 年 7 月第 1 版

2008 年 9 月第 2 版 2008 年 9 月第 1 次印刷

定 价: 41.00 元

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容

版权所有,侵权必究

举报电话: (010)62752024 电子信箱: fd@pup.pku.edu.cn

第二版 前言

《脊椎动物比较解剖学》第一版(1999年)出版距今已9年,随着学科的发展,教学中的积累,同学反馈的建议以及兄弟院校和有关部门的需要,有必要进行修订再版。

北京大学开设的这门课程已有半个多世纪的历史,如果追溯到院系调整前,燕京大学由博爱理教授(Miss A. M. Boring)为协和医学院医学预科班开设的比较解剖课,则历史更为悠久了。20世纪30年代至50年代,由我国著名的动物形态学家崔之兰教授先后在北京大学、清华大学、云南大学及西南地区多所高等院校开设此课,正是她奠定了这门课程的框架。她留给我的印象是讲课内容系统性和逻辑性很强,简明扼要、重点突出。当时没有合适的教科书,她编写的简明讲义作为校内教材多年使用。可惜的是由于历史原因,崔先生一直未能正式出版教科书。

笔者自50年代中期在北大主讲脊椎动物学课,先后编著了《脊椎动物学》第一版(上册1983年、下册1985年)和修订本(1992年)。该修订本于1996年获国家教委高等学校优秀教材一等奖和1998年国家教委科技进步三等奖。这本书多年来也同时作为《脊椎动物比较解剖学》课的教材使用。其后,笔者和程红在此书的基础上编著了《脊椎动物比较解剖学》第一版。程红曾是我的研究生,毕业后长期在动物形态学领域从事教学和科研工作,并到国外研修。本书第二版是在她的倡议并作了大量前期工作才得以启动的。另外,她接替我讲授本课的多年经验和收集的同学反馈意见,都为本书的修订作了铺垫。本版新增加了第三作者姚锦仙,她对第三章脊椎动物的胚胎发生和发育以及第十五章内分泌系统的内容进行了修改和补充,并为骨骼系统和肌肉系统增加了人类骨骼肌肉的特点以及与生物力学相关的内容。全书统稿工作由姚锦仙负责。此外,她在为第二版的立项申请、与责任编辑的联系、补充文献资料等方面作了大量工作。

第二版的指导思想和掌握要点仍然遵循第一版的原则,各章的修订大体仍按第一版所列作者分工分别进行。在章节的编排上有所调整:第一版的第三章删除,其中组织学内容并入新版的第三章内,第一版的第五章改为新版的第四章,其他各章编号作相应变动。修订中我们尽可能对国内外这一学科的新观点和新知识加以补充,适当地加入了一些功能和进化形态学内容,但这方面做的还远远不够,也是以后我们努力的方向。插图作了一些变动,每幅图增加了原出处。每章后面增加了思考题并在书后新加上中英文名词索引。

本书第二版的完成是与同行专家们的关怀、广大读者和同学们的支持和反馈建议分不开的,在此表示感谢。此外,还要感谢北京大学出版社和黄炜编辑为本书出版所作的大量工作。

本书封面的大熊猫全身骨骼照片由北京自然博物馆房利祥先生提供,谨此致谢。

限于编著者的水平,书中难免有错误和不足之处,还望读者给予指正。

杨安峰执笔

2008年3月于北京大学生命科学学院

第一版 编者的话

本书是在杨安峰编著的《脊椎动物学》(修订本)中的第十章“脊椎动物的比较解剖”的基础上进行扩展而编写的。我们在长期的脊椎动物比较解剖学教学中,日益感到需要一本把形态和功能的比较综合到进化生物学主题上,并且简明扼要的教科书。在编写过程中,我们注意掌握以下几个要点:

(1) 教材内容符合教学基本要求,前后系统性较强,符合学科内在规律;基本理论和基础知识阐述清楚,观点和材料统一,符合学生的认识规律。

(2) 贯彻生物进化发展的历史观点,不是孤立地,而是结合动物的进化历史,用比较的方法描述动物形态结构及其功能,使一直被认为是枯燥乏味的形态学内容,变得生动且富有启发性。

(3) 比较全面地反映出当前动物学科的新进展,能促使学生从更宽广的角度思考动物学的有关理论问题。

(4) 注意图文水平,做到图文并茂,配合紧密,语言流畅,文字规范。

全书共 16 章,在细胞、组织、器官、系统的不同层次上进行阐述,重点在于器官的比较解剖。每章之后附有小结,比较重要且内容较多的部分,如第六章的第二节、第三节和第四节等,还附有各部分的小结。全书图文并茂,共有插图 318 幅。写作的分工是:杨安峰编写第一、二、六、七、八、九、十、十一、十二、十四章,程红编写第三、四、五、十三、十五、十六章。本书可作为高等院校生物学系以及医学院校的教材或教学参考书,也可供专业人员参考。

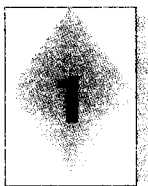
限于编著者水平,错误、不当之处在所难免,尚希读者指正。

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 脊椎动物比较解剖学的任务与方法.....	(1)
第二节 比较解剖学的发展简史.....	(2)
第三节 比较解剖学的现状与展望.....	(6)
思考题.....	(8)
第二章 脊索动物门的特征、分类和进化	(9)
第一节 脊索动物门的特征.....	(9)
第二节 脊索动物门的分类	(10)
第三节 脊索动物的起源和进化	(12)
第四节 原索动物	(14)
第五节 有脊椎骨的动物——脊椎动物亚门	(20)
思考题	(42)
第三章 脊椎动物的胚胎发生和发育	(43)
第一节 生殖细胞、受精、卵裂及囊胚的形成	(43)
第二节 原肠胚的形成	(48)
第三节 神经胚的形成	(50)
第四节 胚层的分化	(53)
第五节 胎膜和胎盘	(54)
第六节 脊椎动物的组织	(57)
小结	(63)
思考题	(63)
第四章 皮肤及其衍生物	(65)
第一节 皮肤的功能	(65)
第二节 皮肤的结构	(66)
第三节 皮肤的衍生物	(67)
第四节 各类脊椎动物皮肤的比较	(80)
小结	(83)
思考题	(83)
第五章 骨骼系统	(84)
第一节 概述	(84)
第二节 脊柱、肋骨及胸骨.....	(88)
小结.....	(103)
第三节 头骨.....	(104)
小结.....	(123)
第四节 附肢骨.....	(124)

小结·····	(135)
思考题·····	(136)
第六章 肌肉系统 ·····	(137)
第一节 概述·····	(137)
第二节 体节肌·····	(141)
第三节 鳃节肌·····	(150)
第四节 皮肤肌·····	(152)
第五节 发电器官·····	(153)
第六节 运动力学——三种杠杆·····	(154)
小结·····	(154)
思考题·····	(155)
第七章 体腔、系膜和内脏 ·····	(156)
小结·····	(158)
思考题·····	(158)
第八章 消化系统 ·····	(159)
第一节 概述·····	(159)
第二节 消化道·····	(159)
第三节 原肠衍生物·····	(168)
小结·····	(170)
思考题·····	(170)
第九章 呼吸系统 ·····	(171)
第一节 概述·····	(171)
第二节 鳃·····	(171)
第三节 鳃与肺的起源·····	(174)
第四节 肺与呼吸道·····	(177)
小结·····	(185)
思考题·····	(185)
第十章 排泄系统 ·····	(186)
第一节 概述·····	(186)
第二节 肾脏·····	(186)
第三节 输尿管、膀胱与排泄产物·····	(192)
第四节 各类脊椎动物排泄系统的比较·····	(194)
第五节 脊椎动物的肾外排盐结构·····	(197)
小结·····	(197)
思考题·····	(198)
第十一章 生殖系统 ·····	(199)
第一节 概述·····	(199)
第二节 生殖腺·····	(199)
第三节 雄性生殖管·····	(204)

第四节 副性腺及交接器·····	(206)
第五节 雌性生殖管·····	(210)
第六节 泄殖腔·····	(213)
小结·····	(215)
思考题·····	(215)
第十二章 循环系统 ·····	(216)
第一节 心脏·····	(216)
第二节 动脉系统·····	(221)
第三节 静脉系统·····	(224)
第五节 淋巴系统·····	(229)
小结·····	(231)
思考题·····	(232)
第十三章 神经系统 ·····	(233)
第一节 概述·····	(233)
第二节 中枢神经系统·····	(235)
第三节 周围神经系统·····	(246)
第四节 植物性神经系统·····	(254)
小结·····	(257)
思考题·····	(258)
第十四章 感觉器官 ·····	(260)
第一节 皮肤感觉器官·····	(260)
第二节 侧线系统·····	(262)
第三节 位觉听觉器官(耳)·····	(263)
第四节 视觉器官·····	(269)
第五节 血管囊·····	(275)
第六节 化学感受器——嗅觉和味觉感受器·····	(276)
小结·····	(280)
思考题·····	(280)
第十五章 内分泌系统 ·····	(281)
第一节 概述·····	(282)
第二节 神经分泌腺·····	(282)
第三节 非神经分泌腺·····	(287)
第四节 其他具有内分泌功能的器官和激素·····	(296)
小结·····	(297)
思考题·····	(298)
参考文献 ·····	(299)
中英名词索引 ·····	(302)



第一章 绪 论

第一节 脊椎动物比较解剖学的任务与方法

脊椎动物比较解剖学(简称比较解剖学)(comparative vertebrate anatomy)是动物学的一门分支学科,它是以解剖学为基础进而比较脊椎动物的形态结构和生理功能,找出它们在系统发生上的关系,从而阐明进化的途径与规律。比较解剖学的任务不是研究一种动物的器官结构,而是以一系列动物为对象,用比较和实验分析的方法,结合动物的个体发生和系统发生来研究动物形态和功能的进化,认识生物的多样性以及起源和进化的历史和动因。比较解剖学的研究也为分类学、生理学、医学以及仿生学等应用生物学提供了重要的基础资料。把解剖学、生理学、发育生物学、古生物学、生态学、进化生物学等学科结合起来对动物体的综合研究是当代动物学发展的趋势。

亲缘关系的确定是比较解剖学中一个复杂的问题,首先要确定同源与同功的问题。同源(homology)是内在的或者说是实质上的相似,表明在进化上的共同起源。同源器官(homologous organ)有时在表面上并不相似,功能上也并不尽同,但是在基本结构上、各部分的相互关系上、胚胎发生的来源上却彼此相同或相似。例如,鸟翅、海豹的前鳍足和猫的前肢就属于同源器官,它们表面看上去彼此并不相似,但是仔细观察,可发现它们有相似的骨块与肌肉,对于身体有相同的位置关系,在胚胎发育时以相同的过程从相似的原基发育出来。由于它们在进化途径上向不同环境发展(鸟向空中、海豹向海水中、猫留陆地上),为了适应这些不同环境,它们的功能趋异。同功(analogy)则是一般的功能相似,或者说只是表面形式的相似,不是在基本结构上,更不是在胚胎发育上的相似,而是由于执行相同的功能形成的次生共同性。例如鱼的鳃和陆生动物的肺是同功器官(analogous organ),两者同样执行呼吸的功能,但它们的基本结构不同,胚胎发生的来源也不相同。

在比较解剖学上,特别着重于同源器官的探讨。在现存的成体动物中要彻底解决同源问题是困难的,因为在悠久的进化过程中,由于适应不同的环境,动物的结构往往经历了很大的改变,以致失去本来面目而难以辨认,结果不能一目了然地找出动物的亲缘关系,于是不得不求旁证来补充缺失的环节。历史的证据(系统发生——古生物学)和胚胎发生的证据(个体发生——胚胎学)是解决同源问题的有力帮助。在动物进化的历史中,许多动物种类由于各种原因不能继续生存而绝灭,它们的遗骸有时保存在地层之中成为化石。这些化石常常成为同源器官直接而可靠的证据。一系列马化石的发现证明马的四肢与哺乳类以及四足动物四肢的同源;始祖鸟的发现证明鸟类与爬行类的密切关系;北京猿人的发现补充了从猿到人进化过程中的缺环。

在胚胎发育的早期阶段,不同的脊椎动物往往显露较大程度的相似,因此器官的演变、改造及更替的过程可以清楚地看到。咽囊及鳃在陆生脊椎动物胚胎中的发生、改造或退化;肺的发生;主动脉弓的出现和它们的变化都是强有力的事实,证明了陆生脊椎动物是由水栖脊椎动物的祖先进化而来。

第二节 比较解剖学的发展简史

比较解剖学的建立可以分为以下3个时期:启蒙时期、创立时期和发展时期。

一、启蒙时期(公元前4世纪至18世纪下半叶)

我国古代人民在长期的生产实践中积累了丰富的动物解剖学知识。早在公元前290年的《庄子·秋水篇》中就曾描述了蛇靠脊柱与肋骨进行运动。在《黄帝内经》中包含了人体解剖的记述。周末秦越人在公元前4世纪所著的《扁鹊难经》是中国医学的经典著作,其中包括了解剖、生理等方面的丰富知识。当时对血液循环已有认识,并估计出每一循环所需的时间。可见我国发现血液循环较欧洲哈维的“血液循环学说”要早一千九百多年。8世纪《本草拾遗》中记载了鱼的侧线。

贾思勰所著《齐民要术》(成书于公元533~544年间)是我国也是世界上被完整地保存下来的最早的一部杰出农书,其中“相畜法”(即今日的家畜外形鉴定法)根据家畜的外部形态以及口色、眼结膜的色彩等,推断其健康状况、生产性能和遗传性等,从而确定其生产价值和育种价值。还有相马五藏法,由表及里,注意到外部形态和内部脏器之间、结构和功能之间的相关性,具有很高的科学价值。

李时珍(1518—1593)的《本草纲目》是一本举世闻名的本草著作,书中列出动物400多种,分隶于虫、鳞、介、禽、兽等类,详细描述了各种动物的外部形态、生活习性及内部解剖等,早于林奈的《自然系统》160年。

我国古代医学成就中有不少涉及人体解剖、生理等方面。宋有《铜人针灸经》,把人体的穴位在铜质模型中标示出来。清朝王清任(1768—1831)亲自去坟地与刑场解剖尸体,察看人体内脏,写成《医林改错》两卷。

我国古人对化石早有认识。公元6世纪郦道元的《水经注》中有关于鱼化石的记载;其后,8世纪的颜真卿,11世纪的沈括、朱熹均认识到化石是古代生物的遗体,提出所谓昔日沧海,今日桑田的说法。

总之,我国古人的许多生物学方面的著作对自然科学的形成与发展起到了重要作用,其中包括对动物解剖学方面的贡献。

在西方,从公元前4世纪古希腊开始,一直到18世纪末期是比较解剖学的启蒙时期。欧洲在冲破了黑暗的中世纪时代后,进入资本主义形成和发展时期,生物科学有了很大的发展,积累了大量的自然界的实际资料,进行了初步的整理和分类,并逐渐产生了对动物解剖的比较研究的要求。到了18世纪,随着生产力的发展,对于新市场的要求,促使人们进行探险旅行,采集了世界各地的标本,经过林奈等人在系统分类学方面的贡献,进一步研究各种动物的内部构造,并更多地用比较方法来研究它们之间的异同。除了动物的记载以外,由于医学上的需要,人们对人体解剖学发生了强烈的兴趣,并且开始用人的尸体来研究解剖学。

这一时期主要有以下的学者：

亚里士多德(Aristotle, 公元前 384—前 322) 古希腊著名的思想家。他将动物分为有红血动物(enaimata)与无红血动物(anaimata)。所谓有红血动物,就是目前的脊椎动物,再把有红血动物分为胎生四足类(即今哺乳类)、鸟类、卵生四足类和肺呼吸的无足类(即今两栖类和爬行类)、肺呼吸的胎生无足类(即今鲸类)和鳃呼吸的有鳞无足类(即今鱼类)。亚里士多德解剖过鱼、两栖、爬行、鸟、兽等各纲动物,在动物的结构与功能方面作了大量工作。他指出某些软骨鱼是胎生的,某些软骨鱼卵黄囊壁的一端和母体子宫壁相联系(即卵黄囊胎盘),牛、羊等反刍动物具有多室胃等。

盖伦(Galen, 129—199) 古希腊解剖学家、医生。他收集了早期古希腊有关解剖学的著作,并补充了自己在猿类、反刍类、马和狗的解剖工作(当时教会反对解剖人尸体,社会上迷信舆论也阻止对人体的研究),写出上百篇医学和人体解剖学方面的文章(他把对动物解剖所得到的结论推论到人体上去)。

维萨里(Vesalius, 1514—1564) 比利时解剖学家。由于医学上的需要,人们对人体解剖学发生了强烈的兴趣,并且开始用人类尸体作解剖对象。维萨里被誉为现代解剖学奠基人,他在 1543 年发表了《人体的结构》一书,他首次引入了寰椎、大脑胼胝体、砧骨、锤骨等解剖学名词。

毕隆(Pierre Belon, 1517—1564) 法国解剖学家。他在 1555 年发表了比较解剖学的最早期著作,书中有插图(图 1-1)将鸟全身骨骼和人骨骼并排对比,各骨块皆有注字。这一研究被认为是早期最细致的对比工作,使解剖学由单纯描述性工作进入比较解剖阶段。毕隆还对鲸进行了细致的解剖和描述。

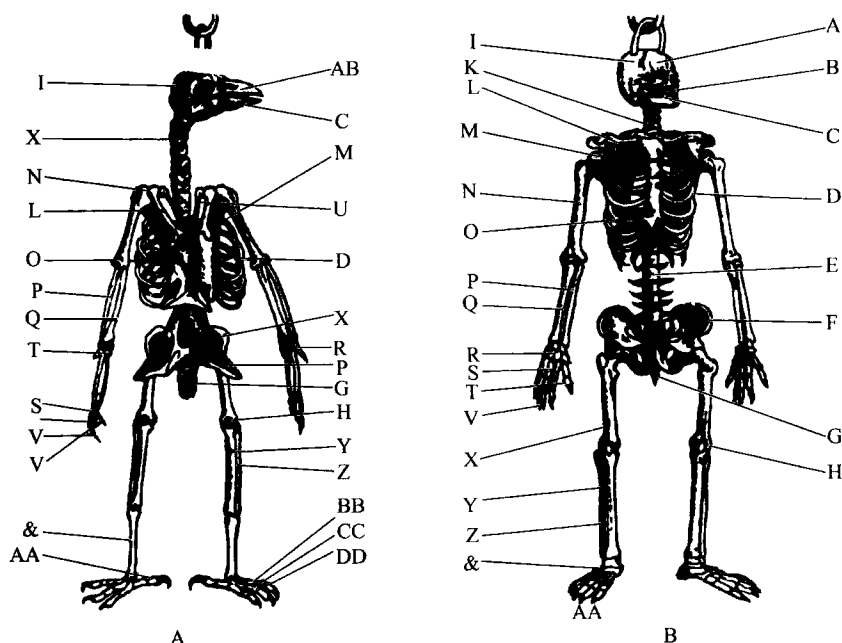


图 1-1 毕隆的比较解剖学插图——鸟(A)和人(B)骨骼对比图

哈维(William Harvey, 1578—1657) 英国生理学家,以其对血液循环的发现而闻名。他通过发现血液循环把实验方法引入生物学。因此,后人把1628年哈维发现血液循环作为生理学成为一门实验科学的里程碑。

赛佛瑞诺(Marco Aurelio Severino, 1580—1656) 意大利解剖学家和医生。他在1645年出版的《动物解剖学》是比较解剖学历史上著名的早期著作,书中着重说明了不同动物间形态结构上的近似性,并指出需要在显微镜下的观察才能进行深入比较。在这一时期已能将放大镜加以简单的组合制作成简单的显微镜。

林奈(Linnaeus, 1707—1778) 瑞典博物学家。他所著的《自然系统》(Systema Naturae)一书于1735年出版,为动物分类学奠定了基础。他将动物划分为哺乳纲、鸟纲、两栖纲、鱼纲、昆虫纲和蠕虫纲6个纲。又将动植物分为纲、目、属、种及变种5个分类阶元。林奈创立的双名制命名法为全世界所通用,即每一物种的学名是由其属名和种名合成,从而结束了由于不同国籍的科学家对同一种动物在命名上的不同而造成的混乱。

巴拉斯(Pallas, 1741—1811) 德国古生物学家。在俄国东部和西伯利亚进行过广泛的动植物调查,研究过多种新发现的动物,如白熊、貂、中亚野驴、狐狸和野牛等。对于这些动物的结构、习性和分布都有研究。他对西伯利亚发现的猛犸、犀、象的化石进行了研究,奠定了科学的古生物学基础。

维克达齐(Vicq-d'Azyr, 1748—1794) 法国解剖学家。他作过鸟与四足动物的解剖,比较它们的构造;比较人与各种哺乳类及猿猴的附肢肌肉,指出展肌与伸肌在手与脚是相当的;比较脑的结构,并作了切面。此外,他对脊椎动物各纲的牙齿作了观察,指出不同习性的哺乳类在牙齿数目与结构上也有不同。重要的是他提到在动物的不同器官之间有相关现象,一定牙齿的形状常与一定类型的四肢和消化管相关,因为身体的所有部分都适应动物的生活方式。他的工作已经进入比较解剖学的范围,在系统地比较观察中提出了动物体各部分的相互关系以及与环境的关系。

综上所述,在这段时期中,比较解剖学的工作主要是在材料的积累阶段,并不全面,也不够系统化,而且初期的进化论思想还处于萌芽状态。关于化石和动物在胚胎期结构的研究少而分散,还不能结合到解剖学的问题上去。因此,比较解剖学还只是处于酝酿阶段而不能成为独立的学科。

二、创立时期(18世纪下半叶至19世纪中叶)

这一时期中作出重要贡献的主要有以下几位学者:

拉马克(Jean Lamarck, 1744—1829) 法国生物学家。他反对林奈的物种不变的观点,认为在生活条件影响下,动物可以变化,提出“用进废退”及“获得性遗传”来解释进化的原因。

居维叶(Georges Cuvier, 1769—1832) 法国自然科学家。著有《比较解剖讲义》、《动物界》、《骨化石》等书。他提出“器官相关原则”,即动物机体的各部分并不是孤立无关的,而是有规律的相互依赖关系,并且与动物的生活条件一致,这样就可以根据动物的一部分来推断其他部分或全部,如肉食兽和草食兽在齿型、齿式和它们的四肢、胃的形态之间具有必然的联系。居维叶还提出器官主次隶属性原则,认为动物的各项结构特征对于动物生活并不是具有同等重要性,有的主要,有的次要,这样,表现在不同类型的动物结构上,主要器官的形态比较整齐

统一,而次要器官就比较变化多样。经过他对比较解剖材料及骨化石的研究和整理,以古证今,从而产生了一双孪生科学——比较解剖学和古脊椎动物学。虽然居维叶在具体的研究工作上,对比较解剖学和古生物学方面作出了巨大贡献,然而,他是物种不变观点的拥护者,宣扬灾变论,成为反进化论的代表人物。

圣提雷尔(Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, 1772—1844) 法国解剖学家,著有《解剖学的哲学》。他在大量解剖工作的基础上,注意理论的总结。他也提出相关原则,认为各种器官是处于平衡状态之中,一个器官发生变化,其他也随之改变,从动的观点看问题,指出器官的相互变异。他还提出动物具有统一图案的概念,用胚胎作比较发现鸟胚有牙齿,幼鲸也有牙齿,这一重要的发现使他得出了结论,即动物在统一的基础上发展,但发生形形色色的适应性变异。

麦克尔(Meckel, 1781—1833) 德国比较解剖学派的创始人。他对鸭嘴兽及平胸鸟的解剖有特殊的研究,著有《比较解剖学的系统》。他在当时享有盛名,为同时代的学者所推崇,称之为“德国的居维叶”。

欧文(Owen, 1804—1892) 英国人。解剖过很多稀有的动物标本,如肺鱼、大猩猩;还研究过化石始祖鸟及新西兰绝种的巨鸟,提出同源与同功的原则。著有《脊椎动物比较解剖学与生理学》三卷,内容丰富,很有影响。

路里耶(Рулъде, 1814—1858) 俄国人。作过从鱼到人心脏构造的比较,提出退化器官的存在、中间类型动物的存在等观点。他以进化的观点看地层中的化石。他的著作对于古生物学、比较解剖学、动物的驯化等都有很大贡献,尤其重要的是他把动物与生存的环境联系起来,建立了生态学的基础,也给比较解剖学开辟了一个新的方向。

综上所述,这一时期中比较解剖学已经稳定地建立,成为一门独立的学科,积累了大量的动物解剖学资料,解剖学的知识不断深入和扩大,比较研究的范围也就由零散、粗放而转入完整、细致及系统化的层次。此外,化石及胚胎发育的研究也逐步深入,联系这两方面来理解动物的结构及寻求它们彼此间的关系显然就比上一时期达到更为成熟及完善的地步。

这一时期的缺陷是学术思想在很大程度上受唯心主义和形而上学观点的束缚,当时“物种永远不变”的观点居于统治地位,居维叶的反进化论观点占了上峰。此外,当时学者的研究多重视实验室中的陈列标本而忽视生活环境对动物的功能与结构的密切关系。

三、发展时期(19 世纪中叶至今)

这一时期的比较解剖学主要由于达尔文(Charles Darwin, 1809—1882)进化论的创立而得到了飞跃的发展。19 世纪三大发现之一的进化论在自然科学领域中开创了一个新的时代。1859 年《物种起源》问世,达尔文总结了前人的进步思想,开辟了生物进化方面研究的广阔道路。从此,比较解剖学依循进化发展的理论基础得到了迅速发展,进入了一个崭新阶段。在这一时期,人才辈出,大量比较解剖学的系统著作问世。

在俄国有柯伐列夫斯基(A. O. Ковалевский, 1840—1901)、梅契尼科夫(И. И. Мечников, 1845—1915)、萨林斯基(B. B. Заленский, 1846—1900)等根据胚胎学和形态学的研究确立了文昌鱼等低等脊索动物在动物界的地位,证明了脊椎动物和无脊椎动物之间存在着血缘关系,以及动物界起源的统一性观念。谢维尔佐夫(Северцов)的系统胚胎发生的学说,把胚胎发育与系统发生联系起来阐明进化的原因。B. O. 柯伐列夫斯基用马的化石研究证明进化的过程。

继沃尔夫(Wolff)之后,贝尔(Von Baer, 1792—1876)提出了胚层学说,奠定了普通胚胎学的基础。

在德国盖根保尔(Gegenbaur, 1826—1903),他根据进化的观点,深入对头骨、脊椎骨、脑和心脏等器官系统进行了对比研究,充实了这门学科。赫克尔(Haeckel, 1834—1919)提出了“生物发生律”(biogenetic law),也叫重演论(theory of recapitulation),认为动物个体发育(ontogeny)的过程是系统发育(phylogeny)过程的加速、扼要的重演。赫克尔还根据 A. O. 柯伐列夫斯基的研究,把海鞘、文昌鱼等低等脊索动物和脊椎动物合并在一起而成立了一个新门——脊索动物门。

第三节 比较解剖学的现状与展望

以宏观比较解剖学为主的动物形态学,经历了 200 多年的发展,已达到相当系统深入的境地,它推动了动物学各方面的发展。但是,直到 20 世纪 50 年代左右,比较解剖学的现状似乎只是停留在资料的增加而未得到进一步的发展。这种情形可能与当时所用的方法有关,很长一段时期比较解剖学都是用分析与比较的方法。自 20 世纪中期,近代动物学发展了实验方法(提出问题→设计实验→寻求问题的解答),这种方法可用于检验由分析与比较方法所得的结论是否正确。例如,在七鳃鳗幼体变态时看到内柱变为甲状腺的前身。以后有人用同位素碘注入文昌鱼体内,结果显示标记的碘全集中在内柱细胞,这有力地证实了内柱与甲状腺的关系。又如,有人用 X 射线不透物质注入蛙体血液中,以检查在单一心室中来自左、右心房的血液是否相混,从而提出了与传统看法不同的新见解。

在 20 世纪 50 年代,解剖学一度在不少国家成为“濒危”学科。在一些新兴学科如分子生物学、细胞学的迅猛发展下,不少原来侧重形态学的学者转移到细胞生物学和分子生物学等领域中去,比较解剖学仅在医学院校的教学上还保留着一块“阵地”,而在科研领域中已不被重视,解剖学家被认为是“古老的”(old-fashioned)。法国解剖学家凯内西(Kenesi)曾以“光辉的昨日,不稳定的今天和危险的明天”来形容解剖学日益衰落的处境。形态学向何处去,已经成为动物学界普遍关心的问题。

70 年代中期,美国解剖学会在组织专家进行长期、深入的调研之后,提出了解剖学科的远景展望。认为解剖学不仅是阐述形态结构的学科,而且是分析生物结构与功能的学科,它研究遗传和周围环境影响下的生物体的结构原理,发现各个不同部位的形态结构基础,有助于人们理解在发育过程中这些结构的演变。

认识上的深化连同学科间的广泛渗透,新技术和方法的普及,给一度被认为是“古老的”形态学带来一派生机。到了 80 年代,在美国和西方许多国家,形态解剖学又呈现出蓬勃生机,有人称之为“形态学的复兴”(a renaissance of morphology)。

总结这种发展趋势,可归结为:

(1) 把形态和功能的研究综合到进化生物学的主题上,学科间的广泛交叉渗透是大势所趋;

(2) 要深化对动物体的认识,就要将宏观与微观结合,定性与定量结合,静态与动态结合,正常与异常结合;

(3) 在研究方法上,除保留沿用的描述、比较分析外,更多地采用了实验方法,使用的仪器已日新月异,现代生物学的新技术在形态学科中得到广泛的应用。

传统的脊椎动物比较解剖学在有些学校已改名为脊椎动物进化和功能解剖学,加强了从进化角度和功能角度来研究动物的结构,使比较解剖学这一门古老的学科重新焕发了青春。

对 1994 年在美国芝加哥召开的第四届“国际脊椎动物形态学学术会议”上所提交的 338 篇论文进行分析,可以看出动物功能形态学的研究所占的比例更为加大,各研究领域所占比例为:功能形态与比较功能形态 45%,比较解剖 15%,形态发生 14%,微观形态 10%,进化形态 10%,系统解剖 4%,生理 2%。

编者之一杨安峰在美国加州大学伯克利分校研修期间,曾亲自聆听 Wake M. H. 教授主讲的“Evolutional and Functional Vertebrate Anatomy”全课程,使用的教材正是她主编的“Hyman's Comparative Vertebrate Anatomy, 3rd ed.”,该课程正好反映出比较解剖学由经典向近代的演变。

1990—1994 年我国由国家自然科学基金委员会组织各方面的专家编著了《自然科学学科发展战略调研报告》。其中《动物科学》分册中有关动物形态学部分,笔者参与了编写。书中纵观动物形态学的发展趋势,归结了以下的前沿课题:

(1) 阐明形态和功能的多样性。“生物多样性”是当前生物学中的热门课题。形态学家感兴趣的则是生物界形态和功能多样性的发生、发展动因及其限制因素,阐明形态与功能多样性在物种生存和进化中的意义。

(2) 应用形态学。包括实验形态学、生物力学和仿生学等方面的研究,它涉及工业、医学以及国防等领域的形态学基础研究。例如运用力学知识加深对运动装置的研究,了解动物各种动作(疾跑、跳跃、飞翔、挖掘、攀爬、游泳)的形态与功能基础,模拟其最优模式,应用于体育、建筑、工艺、医学保健等领域,如改进地铁工程中的挖掘、汽车、飞机、轮船、机械轴承的设计等。1989 年第五届国际兽类学学术会议上,有关鲸类传感能力的论文多达 48 篇,涉及鲸的回声定位、感受器的形态以及神经中枢等,在军事和信息系统的应⽤前景十分广阔。在该次会议上,有关地下穴居兽类的形态、生理研究也受到重视,并专设分会讨论。

(3) 发育与进化形态学。应用形态学和发育生物学的原理和技术来研究一些重大生物学问题并提出一些崭新的概念。例如,甘斯和诺斯科特(Gans & Northcutt, 1983)运用形态学和发育资料提出了脊椎动物起源的新观点。阿伯奇(Alberch, 1979)通过对爪蟾和钝口螈的形态发育研究指出,在发育中时间和速率的微小变化,均可在形态上引起巨大变化,亦即“发育基础参数上量的变化,将导致形态上产生质的改变”。

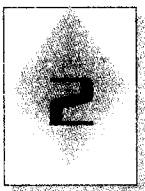
(4) 生态形态学。结合生态类型看动物体形态的适应性变化和进化趋势,例如亲缘关系较远、生态环境相同的动物的比较解剖,或者亲缘关系较近、生态环境不同的动物的比较解剖,从而阐明适应与进化的关系。

(5) 神经生物学中的形态学。神经生物学将是生物学发展的一个高峰。从整体、细胞和分子水平对脑和神经进行综合研究,形态学研究是其基础。

(6) 结构形态学。应用物理学原理解释动物结构形成的过程、结构与功能、行为及进化的关系。

思考题

1. 通过对脊椎动物比较解剖学发展简史的了解,你对这门学科的历史和发展趋势有何看法?
2. 什么叫同源器官,什么叫同功器官?各举两例说明。



第二章 脊索动物门的特征、分类和进化

第一节 脊索动物门的特征

脊索动物门是动物界中最高级的一门动物,它包括比较低级的原索动物(海鞘、文昌鱼等)和脊椎动物。脊椎动物只是脊索动物门中的一个亚门,但由于除脊椎动物以外的原索动物只占极少数,因此往往以脊椎动物来统称脊索动物,如“脊椎动物比较解剖学”实际上也涉及原索动物。

脊索动物门现存的种类约有 4 万多种,在形态结构和生活方式上虽千差万别,但还是可以找出本门动物所具有的共同特征:具脊索、背神经管和鳃裂(图 2-1)。

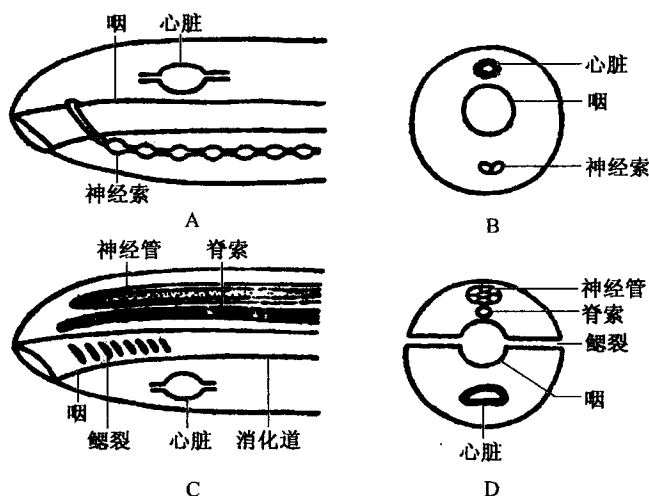


图 2-1 脊索动物与无脊椎动物主要特征的比较(仿王所安,1960)

A. 无脊椎动物体的纵断面; B. 无脊椎动物体的横断面;
C. 脊索动物体的纵断面; D. 脊索动物体的横断面

(1) 脊索(notochord)。这是一根纵贯身体背部、具有弹性的棒状支持结构,位于消化道的背面,神经管的腹面。脊索是由内部富有液泡的细胞组成,外面包以坚韧的结缔组织鞘——脊索鞘。脊索之所以有一定硬度,就是由于液泡的膨压所致。低等脊索动物终生具脊索(头索动物),或仅见于幼体(尾索动物);高等脊索动物只在胚胎时期有脊索,后来被脊柱所代替,脊索本身则完全退化或仅留残余。脊索这一结构是无脊椎动物所没有的。

(2) 背神经管(dorsal neural tube)。脊索动物的中枢神经是一条中空的后神经管,位于脊

索的背方。在发生上,神经管是由胚胎背中部的外胚层下陷卷拢而形成。脊椎动物的神经管前部膨大形成脑,神经管的其余部分发育成为脊髓。神经管的内腔在成体仍保留,脑部的内腔成为脑室,脊髓部的内腔成为中央管。某些无脊椎动物也有中枢神经,但它们是在身体的腹侧,而且是实心的,呈索状。

(3) 咽囊(pharyngeal pouches)和鳃裂(gill slits)。鳃裂是消化道前段(咽部)两侧一系列直接或间接与外界相通的裂缝。水栖脊索动物的鳃裂终生存在。陆栖脊索动物也普遍具有咽囊,但仅在胚胎期和某些种类的幼体期(如蝌蚪)咽囊打穿形成鳃裂;成体的这些咽囊或消失或演变为其他结构。多数哺乳类胚胎的咽囊并未开口于体外,或仅最前面的一或两个咽囊打穿,到成体完全消失或仅留痕迹。人的返祖现象之一就是极个别人在颈部有颈裂存在,这代表未关闭的鳃裂的痕迹。某些无脊椎动物虽然有鳃,但是没有上述的咽囊和鳃裂结构。

以上是脊索动物三大主要特征,此外还有一些次要的特征:

(4) 心脏。如存在,总是位于消化道的腹面,通过密闭式循环系统(尾索动物例外)将血液压向全身。

(5) 肛后尾(postanal tail),即位于肛门后方的尾,存在于生活史的某一阶段或终生存在。

(6) 具中胚层形成的内骨骼,即由中胚层体节的生骨节形成内骨骼,并在其表面附着肌肉。

(7) 具咽下腺(subpharyngeal gland),位于咽之腹部,具有和碘相结合的能力,在低等脊索动物中称内柱或咽下腺,在脊椎动物中称甲状腺(甲状腺和内柱为同源结构)。

至于后口、两侧对称、三胚层、真体腔、分节性和头化(cephalization)等特征,则是某些无脊椎动物也具有。这些共同特征也正说明脊索动物是由无脊椎动物进化而来。

第二节 脊索动物门的分类

1874年赫格尔(Ernst Haeckel)根据俄国胚胎学家 A. O. 柯伐列夫斯基的研究,把海鞘、文昌鱼等和脊椎动物合并在一起成立了一个新门——脊索动物门(Phylum Chordata),下分3个亚门:尾索动物亚门(Urochordata)、头索动物亚门(Cephalochordata)和脊椎动物亚门(Vertebrata)。

1884年,即在脊索动物门成立十周年纪念时,William Bateson 将柱头虫(*Balanoglossus*) (图2-2, 2-3)这一类动物列入脊索动物门中,作为其中一个亚门,即半索动物亚门(Hemichordata)。

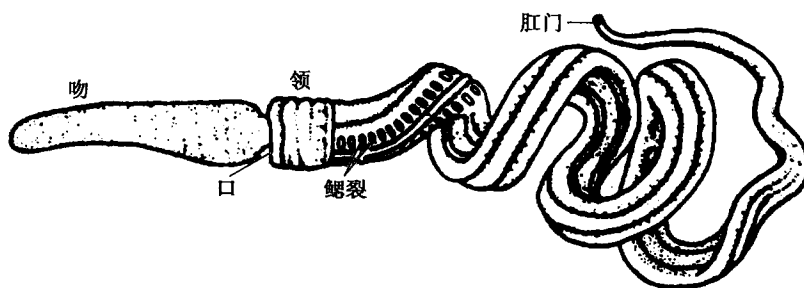


图 2-2 柱头虫的外形(仿 Kent, 1997)