

脊椎动物 比较解剖学

杨安峰 程 红 编著

绿色的青蛙和其他动物一样，喜欢潮湿、阴凉、安静的环境。它会移动、吃东西和繁殖。青蛙属于两栖类动物。所有的两栖类动物都有部分时间在陆地上生活，部分时间在水中生活。

北京大学出版社



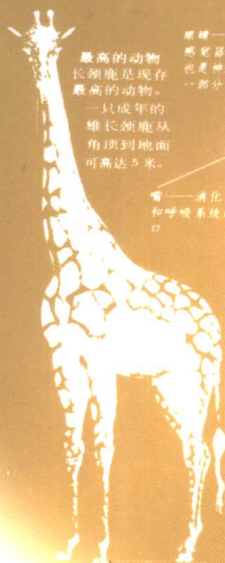
动物王国是生物中的一个大家族。科学家相信共有约1000万种动物。从看上去像果冻上小斑点的微小、最简单的动物，到巨大的蓝鲸。庞大的动物王国可以分为很多类。例如，刺猬因为吃昆虫，而被划入食虫类动物。它也属于有胎盘哺乳动物。而所有的哺乳动物都是脊椎动物。

动物是会吃东西、会移动并会繁殖后代的生物。它们用嗅觉、触觉、视觉、听觉和味觉来了解周围的环境。动物的生命周期包括出生、成长、成熟、繁殖和死亡几个部分。它们吸取食物来生长。食物为动物提供了能量，使它们四处活动。却有几种动物完全不会移动。

如海绵一生都贴在一块石头上。以前，人们认为所有生活在地球上的动物，只有一小部分仍然存在。从恐龙到渡渡鸟，很多种动物都已经绝种了；其他很多动物，如大象和老虎，也可能很快就会永远消失。



体内骨架
动物世界可以分为脊椎动物和无脊椎动物两大类。脊椎动物有骨架和脊柱。大多数脊椎动物的脊柱是由骨头组成的。有些水生动物如鲨鱼的脊椎则是由坚韧的软骨组成。



最高的动物
长颈鹿是现存最高的动物。一只成年雄长颈鹿从角顶到地面可高达5米。

嘴——消化系统和呼吸系统的入口

眼睛——主要的感觉器官之一，也是神经系统的一部分

大脑——身体的控制的一部分，也是神经系统的核心部分

肺——呼吸系统的部分

肾——泌尿系统的一部分

皮肤——由固定连接在一起的皮肤组织成

肌肉——消化系统和排泄系统的出口

前肢骨

后肢骨



脊椎动物的内部器官

动物（如上图的青蛙）体内有各种不同的器官。这些器官的形状和大小都不相同，每个器官都有它的作用。好几种器官组成身体的一个系统。如消化系统、循环系统和生殖系统。神经系统和内分泌系统是操纵和调节体内的各种系统的。

最小的动物

最小的动物是被称为原生动物的单细胞动物——它们很小，用肉眼很难看见。最小的哺乳动物是野蜂蝙蝠和非洲小香鼠。

这种小香鼠连尾巴算在一起才5厘米长。

骨骼

每一种脊椎动物骨骼的形状都不同。这是由它们的大小和生活方式决定的。例如青蛙有长长的后腿供其跳跃。但动物有相似之处，如所有的哺乳动物都有包住大脑和主要感觉器官的头盖骨，也都有四肢。有些如头盖骨，是固定连成一块的。而另一些骨头则是可以活动并连接起来的，如四肢的骨



脊椎动物比较解剖学

杨安峰 程 红 编著

北京大学出版社
北 京

图书在版编目(CIP)数据

脊椎动物比较解剖学/杨安峰 程红编著. —北京:
北京大学出版社, 1999. 7
ISBN 7-301-04247-7

I. 脊… II. ①杨… ②程… III. 脊椎动物-比较解剖学
IV. Q959.304

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 26439 号

书 名: 脊椎动物比较解剖学

著作责任者: 杨安峰 程 红

责任编辑: 张仲鸣

标准书号: ISBN 7-301-04247-7/Q · 0083

出版者: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村北京大学校内 100871

网 址: <http://cbs.pku.edu.cn/cbs.htm>

电 话: 出版部 62752015 发行部 62754140 编辑部 62752038

电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

排 印 者: 中国科学院印刷厂

发 行 者: 北京大学出版社

经 销 者: 新华书店

787×1092 16 开本 19.5 印张 500 千字

1999 年 7 月第一版 1999 年 7 月第一次印刷

定 价: 30.00 元

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,作到图文并茂,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.....	(1)
第三节 比较解剖学的现状与展望.....	(6)
第二章 脊索动物门的特征、分类和进化	(7)
第一节 脊索动物门的特征.....	(7)
第二节 脊索动物门的分类.....	(8)
第三节 脊索动物的起源和进化	(10)
第四节 原索动物	(12)
第五节 有脊梁骨的动物——脊椎动物亚门	(18)
第三章 细胞与组织	(41)
第一节 细胞	(41)
第二节 组织	(46)
小 结	(55)
第四章 脊椎动物的胚胎发生和发育	(57)
第一节 生殖细胞、受精、卵裂及囊胚的形成	(57)
第二节 原肠胚的形成	(60)
第三节 神经胚的形成	(62)
第四节 胚层的分化	(64)
第五节 胎膜和胎盘	(66)
小 结	(69)
第五章 皮肤及其衍生物	(70)
第一节 皮肤的机能	(70)
第二节 皮肤的结构	(71)
第三节 皮肤的衍生物	(72)
第四节 各类脊椎动物皮肤的比较	(85)
小 结	(89)
第六章 骨骼系统	(90)
第一节 概述	(90)
第二节 脊柱、肋骨及胸骨.....	(92)
小 结.....	(109)
第三节 头骨.....	(109)
小 结.....	(128)
第四节 附肢骨.....	(128)

小 结	(139)
第七章 肌肉系统	(141)
第一节 概述	(141)
第二节 躯干肌	(145)
第三节 头肌	(150)
第四节 附肢肌	(154)
第五节 皮肤肌	(157)
第六节 发电器官	(158)
小 结	(159)
第八章 体腔和系膜	(160)
小 结	(162)
第九章 消化系统	(163)
第一节 概述	(163)
第二节 消化道	(163)
第三节 原肠衍生物	(172)
小 结	(174)
第十章 呼吸系统	(176)
第一节 概述	(176)
第二节 鳃	(176)
第三节 鳃与肺的起源	(180)
第四节 肺与呼吸道	(182)
小 结	(190)
第十一章 排泄系统	(191)
第一节 概述	(191)
第二节 肾脏	(191)
第三节 输尿管与膀胱	(197)
第四节 各类脊椎动物排泄系统的比较	(199)
第五节 脊椎动物的肾外排盐结构	(202)
小 结	(202)
第十二章 生殖系统	(204)
第一节 概述	(204)
第二节 生殖腺	(204)
第三节 雄性生殖管	(209)
第四节 副性腺及交接器	(211)
第五节 雌性生殖管	(215)
第六节 泄殖腔	(218)
小 结	(220)
第十三章 循环系统	(222)
第一节 血液	(222)

第二节	心脏	(224)
第三节	动脉系统	(229)
第四节	静脉系统	(231)
第五节	淋巴系统	(234)
小 结		(236)
第十四章	神经系统	(238)
第一节	概述	(238)
第二节	中枢神经系统	(241)
第三节	周围神经系统	(252)
第四节	植物性神经系统	(261)
小 结		(264)
第十五章	感觉器官	(266)
第一节	一般体壁感受器	(266)
第二节	特殊体壁感受器	(268)
第三节	特殊内脏感受器	(281)
小 结		(285)
第十六章	内分泌系统	(287)
第一节	概述	(287)
第二节	神经内分泌腺	(288)
第三节	非神经内分泌腺	(290)
第四节	其他激素和具有内分泌功能的器官	(300)
小 结		(301)
参考资料		(303)

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)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机能,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机能的进化。

亲缘关系的确定是一个复杂的问题,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),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,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,结果就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陆生脊椎动物是由水栖的祖先进化而来。

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。早在纪元前 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。周末秦越人对血液循环周期的研究早于欧洲 1800 多年。8 世纪《本草拾遗》中记载了鱼的侧线。

《齐民要术》(贾思勰,著于公元 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,推断其健康情况、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。

《本草纲目》(明末李时珍,1518~1593)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到人体解剖、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)亲自去坟地与刑场去解剖尸体,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 世纪古希腊著名的亚里斯多德开始,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:

亚里斯多德(Aristotle, 公元前 384~322) 古希腊著名的生物学家,动物学的远祖。亚里斯多德分动物为有红血动物(Enaimata)与无红血动物(Anaimata)。所谓有红血动物,就是相当于目前的脊椎动物,他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)。亚里斯多德解剖过鱼、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联系上(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,并补充了他自己在猿类、反鸟类、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)。

维萨力欧(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。维萨力欧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、槌骨等解剖学名词。

毕隆(Belon, Pierre, 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学。毕隆还对鲸进行了细致的解剖和描述。

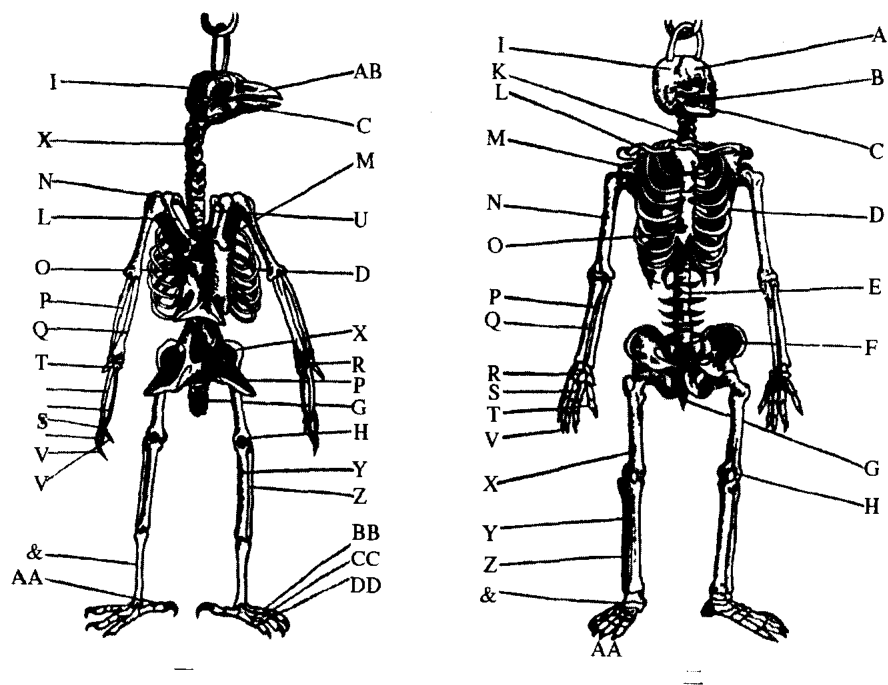


图1-1 毕隆的比较解剖学插图——鸟(一)和人(二)骨骼对比图

哈维(Harvey, William, 1578~1657) 英国生理学家,以其对血液循环的发现而特别闻名。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(Severino, Marco Aurelio, 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闻名的早期著作,书中着重说明了不同动物间形态结构的近似,并指出需要在显微镜下的观察才能深入进行比较。在这一时期已能将放大镜加以简单的组合造成简单的显微镜。

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、昆虫纲和蠕虫纲六个纲。又将动植物分为纲、目、属、种及变种五个分类阶元。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) 俄国古生物学家。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。因之,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学者:

拉马克(Lamarck, J., 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(Cuvier, G., 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。他举例说明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(E. G. 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》。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;化石始祖鸟及新西兰绝种的巨鸟他都研究过。著有《脊椎动物比较解剖学与生理学》3大卷,内容丰富,在当时享有盛名。提出同源与同功的原则。

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。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,表现为:大量的动物解剖学资料的获得,因之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地步。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上在很大程度上受唯心主义和形而上学的束缚,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。正如恩格斯所说“这个时代的特征是一个特殊的总观点的形成,这个总观点的中心是自然界绝对不变这样一个见解”。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机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是由于达尔文(Darwin, C., 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。这一时期正如恩格斯所说:“如果前世纪末以前,自然科学主要是搜集的科学,研究‘完善事物’的科学,那么,本世纪科学在本质上已经成为整理的科学,研究过程,研究事物的发生和发展,和研究把自然界的这些过程结合而为一个伟大整体的联系的科学了”。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(А. О. Ковалевский, 1840~1901)、梅契尼科夫(И. И. Мечников, 1845~1915)、萨林斯基(В. В. 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,充实了这一门学科。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)过程的加速的、扼要的重演。赫克尔并根据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

第三节 比较解剖学的现状与展望

经过动物学家们 200 多年(从比较解剖学的创立时期 18 世纪中叶算起)的辛勤工作,奠定了比较解剖学的坚实基础,这方面的成就是巨大的,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增加资料而未得到进一步的发展。这种情形可能与所用的方法有关,长期以来在比较解剖学中都是用分析与比较的方法。自 20 世纪中,近代动物学中发展了实验方法,提出问题,设计实验,寻求问题的解答。这种方法可以进一步检验用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驱。以后有人用同位素碘注入文昌鱼体内,结果标记的碘全集中在内柱细胞,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,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、细胞学的浪潮冲击下,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,这不仅在美国,在其他一些国家也有类似的情况。解剖学家被认为是“过时的”(old-fashioned)。但是,到了 80 年代,在美国和西方许多国家,形态解剖学又呈现出生机勃勃的局面,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机能解剖学(Evolutionary and Functional Vertebrate Anatomy),加强了从进化角度和机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。

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”实际上也涉及到原索动物。

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。它们是:具脊索、背神经管和鳃裂(图2-1)。

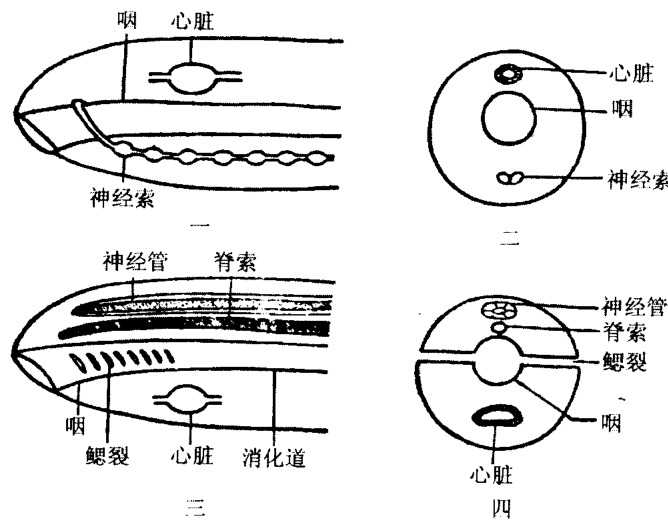


图 2-1 脊索动物与无脊椎动物主要特征的比较

一、无脊椎动物体的纵断面；二、无脊椎动物体的横断面；
三、脊索动物体的纵断面； 四、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背神经管,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,或仅最前面的一或二个咽囊打穿,到成体完全消失或仅留痕迹。人的返祖现象之一例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,在低等脊索动物称内柱或咽下腺,在脊椎动物即甲状腺(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门类也具有。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)根据俄国胚胎学家柯伐列夫斯基(А. О. Ковалевский)的研究,把海鞘、文昌鱼等和脊椎动物合并在一起而成立了一个新门——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)。

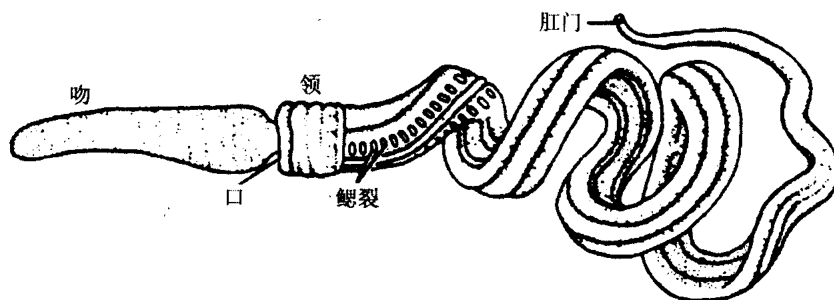


图 2-2 柱头虫的外形

但目前多数动物学家持反对意见,认为柱头虫的口索并不是脊索的同源结构,有人认为它很可能是一种内分泌器官;另外,半索动物具有许多非脊索动物的特点,例如:半索动物具有腹神经索、开放式的循环系统、肛门位于身体末端(不是肛后尾)等。通过个体发生的研究,说明半

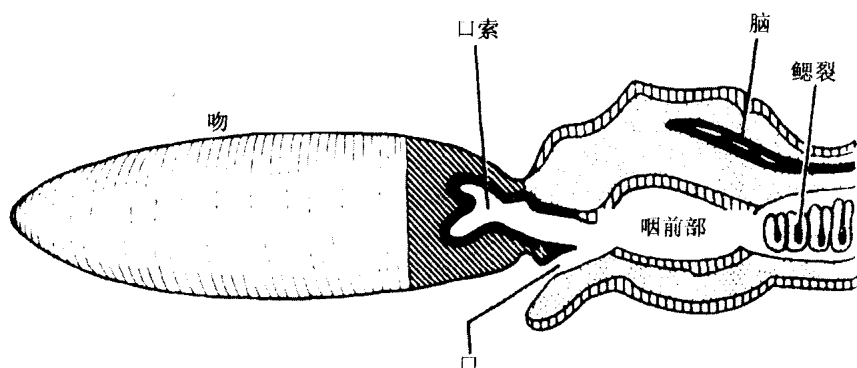


图 2-3 柱头虫头端纵切面

索动物和棘皮动物有密切关系,在早期胚胎发育中,卵裂、体腔形成及其幼体都相似于棘皮动物。柱头虫的幼体,称柱头幼虫(*Tornaria*),和某些棘皮动物的幼体(如短腕幼虫 *Auricularia*)极为近似。就以上研究资料来看,目前更多的人认为半索动物应单独列为无脊椎动物的一门,这门动物和棘皮动物的亲缘关系最为接近,可能是由共同的祖先进化而来。下面以表格的形式列出各亚门及纲的分类体系和主要特征(表 2-1)。

表 2-1 脊索动物门的分类主要特征

亚门	纲及其主要特征
尾索动物亚门(Urochordata) 大多数种类脊索和背神经管仅存于幼体;成体有被囊包被体外	尾海鞘纲(Appendiculariae) 体小,形似蝌蚪,自由游泳生活,鳃裂一对,构造似海鞘的幼体,又名幼态纲(Larvacea)
	海鞘纲(Ascidiacea) 成体无尾,被囊厚,鳃裂甚多;营固着生活
	樽海鞘纲(Thaliacea) 被囊薄而透明,其上有环状肌肉带;有世代交替
头索动物亚门(Cephalochordata) 脊索和背神经管纵贯全身,和鳃裂一样终生存在	头索纲(Cephalochordata) 脊索纵贯全身,向前延伸越过神经管;体呈鱼形,无头,故又名无头类(Acrania);有特殊的围鳃腔,鳃裂开口于围鳃腔中
脊椎动物亚门(Vertebrata) 脊索或多或少地被脊柱所代替,有头、有脑、有附肢	甲胄鱼纲(Ostracodermi) 化石无颌类,最原始的脊椎动物,体表覆盖大片甲胄。已全部绝灭
	圆口纲(Cyclostomata) 无颌,无成对附肢,雏形脊椎骨开始出现,皮肤裸露
	盾皮鱼纲(Placodermi) 早期有颌鱼类,体表被甲胄;已全部绝灭
	软骨鱼纲(Chondrichthyes) 骨骼为软骨,体被盾鳞,鳃间隔发达,鳃裂直接开口体表
	硬骨鱼纲(Osteichthyes) 骨骼一般为硬骨,体被硬鳞或骨鳞,具鳃盖骨,鳃裂不直接开口体表
	两栖纲(Amphibia) 皮肤裸露湿润,幼体用鳃呼吸,成体用肺呼吸,五趾型附肢出现

亚门	纲及其主要特征
	爬行纲(Reptilia) 皮肤干燥,具角质鳞或角质盾片;胚胎中羊膜出现
	鸟纲(Aves) 恒温出现;两心房两心室,血液循环为完全的双循环;体表被羽;前肢变为翼,卵生
	哺乳纲(Mammalia) 胎生(单孔类除外)、哺乳;体表被毛;恒温

脊椎动物亚门现代生存的 7 个纲,各具明显的特点:

- (1) 根据上下颌的有无,可分为无颌类(Agnatha)及有颌类(或称颌口类)(Gnathostomata);
- (2) 根据附肢是鳍还是四肢,可分为鱼形类(Pisces)和四足类(Tetrapoda);
- (3) 根据在胚胎发育过程中有无羊膜的发生,可分为无羊膜类(Anamniotes)和羊膜类(Amniotes);
- (4) 根据体温是否恒定,可分为变温动物(Ectothermal)和恒温动物(Endothermal),参见表2-2。

表 2-2 脊椎动物的主要类群

	上下颌	附肢	胚膜	体温
圆口纲	无颌类	鱼形类	无羊膜类	变温动物
软骨鱼纲	有颌类 (颌口类)			
硬骨鱼纲				
两栖纲				
爬行纲				
鸟 纲				
哺乳纲		四足类	羊膜类	恒温动物

第三节 脊索动物的起源和进化

现存的低等脊索动物,如海鞘、文昌鱼等体内还没有坚硬的骨骼,所以至今还没有发现它们的化石祖先,这就给探索脊索动物起源问题带来了困难。因此,关于脊索动物的起源,只能用比较解剖学和胚胎学的材料来进行推断。

在形形色色的无脊椎动物中,由哪一门类进化出脊索动物来呢?近百年来,许多动物学工作者提出了种种的假说,这里介绍比较重要的几个假说:

其一是环节动物说(annelid theory),认为脊索动物起源于环节动物,理由是:这两类动物都是两侧对称和分节的,都有分节的排泄器官和发达的体腔,都是密闭式的循环系统。如果把一个环节动物的背腹倒置,则腹神经索就变得和脊索动物的背神经管位置一样了;心脏的位置和血流的方向也就同于脊索动物。但是,这种背腹倒置的论点是不能自圆其说的。例如,这样口就变得位于背侧,脑就在腹侧,和脊索动物也并不一样,而且脊索、鳃裂以及胚胎发育等方面的差异也无法解释。因此,这一假说目前已被摒弃。