



介绍《古脊椎动物学与进化》

(Robert L. Carroll, 1988: Vertebrate Paleontology and Evolution.
W. H. Freeman and Company, pp. 698)

继罗美尔的第三版《古脊椎动物学》(1966)之后,又一本古脊椎动物学教科书问世了。这本长达 698 页的巨著,内容十分浩瀚。书中收集了近 20 年来古脊椎动物研究中几乎全部新的重要资料,因而能相当全面地反映出目前这一学科的新进展和新趋势。

和罗美尔的《古脊椎动物学》一样,该书具有坚实的动物解剖学基础,并着重讨论了各类群之间的亲缘关系。然而由于古生物新资料的大量涌现以及研究内容的深入和改革,无论在分类方法、进化理论和系统发育的探讨等方面都出现了质的飞跃。因此新的教科书与罗美尔的版本必然具有显著的差别。该书并不局限于骨骼结构,而是加上了各门类脊椎动物的生物学研究、功能解剖 (functional anatomy)、生活方式、生理生态、时空分布等。这样,古脊椎动物学就不再是一门专讲骨头的学问,也不再是一本枯燥的分类教科书,而是一部生动地再现六亿年来古代脊椎动物历史的史料。这部历史虽然不可能完整无缺,但是已被人们研究、讨论过的一些重要片断,均已被记载入册。

60 年代后期,尤其是 70 年代以来, Hennig 创建的反映系统发育类型 (phylogenetic patterns) 分类的方法,即分支系统学(或译为歧序系统学)骤然兴起。经过激烈的争辩,逐渐占据了主导地位,并被愈来愈多的学者所接受。在 Carroll 的教科书里对此作出了相应的反映。作者在第一章“化石和亲缘关系”里提到,根据化石记录所提供的大多数证据,古脊椎动物学家所支持的不再是流行的缓慢渐进进化,而偏向于突变、直生论或其他活力论等理论。少数古生物学家否定了自然选择对进化方向的控制作用,多数古生物学家则在寻找另外的因素以说明新类群、新构造在早期发生时的快速进化。作者在本章内,用十分简单而扼要的语言介绍了一般被认为文字晦涩难懂的分支系统学及其有关术语。

第 2 章到第 21 章,依次介绍了各类化石脊椎动物。

脊椎动物的最早记录已非属奥陶纪的 *Astraspis*、*Eriptychius* 之辈,而已被追溯到寒武纪晚期那些分布在北美、格林兰和斯匹斯卑尔根地层里与三叶虫、牙形石等保存在一起的含磷碎块,被归入翼甲鱼形类的 *Anatolepis*。

无颌类的材料有了大幅度的增加。值得注意的是在罗美尔(1966 年)教科书里只提到一个属名的盔甲鱼 (*Galeaspis*) 已发展到一个目,拥有早志留世到泥盆纪的 10 个科 30 个属。这是一个东亚类群,绝大多数来自中国,显示了古生代早期我国华南地区脊椎动物群的独特性。

对于繁多的盾皮鱼类,由于缺乏化石证据,很难在原始盾皮鱼类中确立性状状态的极向 (polarity of character states),故各类群之间的相互关系问题仍未解决。

中生代和新生代辐鳍鱼类摄食和呼吸机制的研究取得了可喜的成果。在现生类型的基础上复原出了原始辐鳍鱼类的主要颌肌。研究工作表明，在原始类型中，颌肌仅位于一个很小的封闭空间内，以后到进步类型里，向背方和后方扩展。颌肌附着到颌的后端使口部可以大大张开，并作出迅速的咬合动作。

早期肺鱼化石的发现，为人们指示出肺鱼类和总鳍鱼类的亲密关系。我国早泥盆世的 *Diabolichthys* 显示出兼有这两类鱼类的双重性质。它头盖骨上各骨片的结构与肺鱼类极相似，但头骨腭面呈现出清楚的腭方关节窝、依旧是一块长有牙齿的前颌骨以及仍保留着边缘齿而无齿板形成的齿骨等，均说明它与总鳍鱼类有不可分割的关系。

第十章起介绍羊膜动物。羊膜动物被视作一个单系类群。石炭纪晚期开始分化出的各个类群被归纳为三个主要支系：一支为龟鳖类；一支导致哺乳动物的发生；一支为大多数其他爬行类和鸟类。因此，爬行动物是一个杂源组合。在现生动物界，鳄类与鸟类的关系远比与其他爬行类要近得多。兽形类爬行动物和哺乳类的关系也是同样。从系统发育的角度来看，从羊膜动物内只能识别出两个主要类群：哺乳类及其祖先以及所有其他羊膜动物。

听觉器官机能的改善已成为研究四足类的一个重要内容。早期四足类里硕大的镫骨和耳凹的消失，向来是解释中耳机制的一大难题。现生两栖类和爬行类耳功能的研究证明：与其它骨骼紧密连接着的这种镫骨在中耳的阻抗-对应系统（impedance-matching system）中不能奏效，因而早期羊膜动物的听觉功能只能通过骨骼传递的途径，如同现在蝾螈、盲螈和某些无耳膜的爬行动物一样，只能接受高强度的低频声音。

四肢行动机能改进的研究也得到愈来愈广泛的重视。例如，探讨跗部各小骨相互之间的合并、退缩和活动关系，可以追溯出各类群之间的演变规律。从古老的迷齿类一直到进步的羊膜动物，跗部的主要活动关节的位置曾经历了蹠跗间（蹠骨和远端跗骨之间）、跗间（远端跗骨和近端跗骨之间）和胫跗间（距骨和跟骨之间）几个阶段的变化。始鳄类的系统位置对了解双孔类的进化形式一直是很关键的。罗美尔（1966）曾将它置入鳞龙类，代表该类群的祖先类型。但是，有人通过腕部骨骼的研究提出了不同的意见，排除了它作为后期鳞龙类祖先的可能。

哺乳动物的起源始终是一个热门的课题。本书内收入了一系列曾被人们热烈地讨论过的内容。现在，从兽形类爬行动物身体上各个部分几乎都能探索出一条通往哺乳动物的途径。尤其是与摄食功能有关的颌之机制、颌肌之分化与转化；与听觉功能有关的中耳之起源、耳膜之位置、颌关节之转化；以及代谢率之增高、毛发覆盖、生殖等问题更引人注目。

通过 Kermack 等人对 *Morganucodon* 的研究，人们对出现在三迭纪晚期和侏罗纪早期的最早哺乳动物已有较详尽的了解。除了欧洲和非洲以外，中国、北美和印度又有一批早期哺乳动物的新资料。这些工作几乎已填平了进步犬齿兽类和原始哺乳动物之间的鸿沟。

尽管发现了一些令人感兴趣的化石，关于单孔类的起源依然是众说纷纭。Kermack 等人（1971）通过对脑颅结构的研究，认为单孔类的岩骨前翼极前伸，与多瘤齿类和其他中生代非兽类（non-therians）哺乳动物相一致。Kemp（1983）提出了单孔类与兽类哺乳

动物拥有共同祖先。而 Presley (1981) 从个体发育角度认为兽类与非兽类在脑颅构造上并无本质区别。1985 年在澳大利亚发现的早白垩世单孔类化石表明与原始兽类有着密切的关系。

兽类上下臼齿的咬合关系已成为研究磨模式齿演变的重要手段。例如，最原始的兽类 *Kuehneotherium* 的齿冠面上有 3 个主要磨蚀面，而发育完全的磨模式臼齿上则增加到 6 个。

有袋类的分布和迁移向来为人们所关注。其最早记录来自北美，但起源可能在中、南美洲，以后迁移到澳洲。始新世晚期有一个科出现于南极，这为有袋类的可能传播路线，即从南美经过南极到达澳洲，提供了可靠的证据。第三纪早期一些类型曾从北美进入欧洲，少数曾到达北非和中亚。新生代时极盛于南美和澳洲大陆。亚洲的唯一代表是早渐新世的一枚臼齿。目前争论点在于有袋类的起源地以及在南方大陆上的传播方向。

真兽类的记录始自早白垩世，但到晚白垩世时才有了 4 个确凿的属，它们都有近乎完整的头骨材料。其中，*Kennalestes* 和 *Asioryctes* 似乎是理想的后期真兽类的祖先类型。进入新生代，化石记录大幅度增加。但是，由于白垩纪末期和新生代最早期化石记录之残缺，第三纪后期出现的许多真兽类类群之间的相互关系尚很难确定。Novacek (1986) 为所有有胎盘类的主要类群“设计”了一个等级安排，但未来得及收入该书内。

最后一章是总结，章名为“进化”，介绍了有关进化的面面观。有关种一级进化的理论有世系进化、点断均衡论（或译作间断均衡、间断平衡）、种属寿命、进化速率等。此外还介绍了大进化、制约和辐射。最后以“绝灭”一节作为全书之结束。

《古脊椎动物学与进化》是一本通俗易懂的教科书，文字简洁清晰、内容深入浅出，各个部分和章节的编汇也十分合理。插图总数多达 1700 多个，其中包括 500 幅新绘制的线条图。每一章的结尾都有一个本章的摘要，大大有利于学生们的阅读记忆。最后仍沿用罗美尔教科书的编法，安排了 53 页的分类目录和 50 页的索引。

无论对专业古脊椎动物工作者，或是对大学地质系、生物系有关专业的学生，《古脊椎动物学与进化》都是一本最新的和不可缺少的参考书籍。

（孙艾玲）