

第四版

# 古脊椎动物学

[英] MICHAEL J. BENTON 著

董 为 译



科学出版社



WILEY

国家基础科学人才培养基金古脊椎动物与古人类学特殊学科点项目 ( J1210008 ) 资助

# 古脊椎动物学

第四版

[ 英 ] MICHAEL J. BENTON 著

( 布里斯托尔大学 )

董 为 译

( 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室,  
中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 )



科 学 出 版 社

北 京

图字：01-2015-1441 号

## VERTEBRATE PALAEOLOGY

Fourth edition

MICHAEL J. BENTON

This edition first published 2015 © 2015 Michael J. Benton

All Rights Reserved. Authorised translation from the English language edition published by John Wiley & Sons Limited. Responsibility for the accuracy of the translation rests solely with China Science Publishing & Media Ltd. (Science Press) and is not the responsibility of John Wiley & Sons Limited. No part of this book may be reproduced in any form without the written permission of the original copyright holder, John Wiley & Sons Limited.

本书封面贴有 Wiley 激光防伪标签，无标签者不得销售。

### 图书在版编目 (CIP) 数据

古脊椎动物学：第四版 / (英) M. J. 本顿 (Michael J. Benton) 著；董为译. —北京：科学出版社，2017.3

书名原文：Vertebrate Palaeontology

ISBN 978-7-03-052493-5

I. ①古… II. ①M… ②董… III. ①古动物-脊椎动物门-动物学-教材 IV. ①Q915.86

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 072550 号

责任编辑：胡晓春 孟美岑 / 责任校对：张凤琴  
责任印制：肖 兴 / 封面设计：黄华斌

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2017 年 3 月第 一 版 开本：889×1194 1/16

2017 年 3 月第一次印刷 印张：31 1/2 插页：12

字数：1 008 000

定价：198.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

## 中文版序

我很高兴能够为《古脊椎动物学》中文版作序。几年前，我们几位同事交谈的时候，感叹国内至今还没有一本有关古脊椎动物学的教科书，而国内对相关基础知识的需求日益增加。写书本身不易，写教科书更不容易，在如今工作、生活节奏全面提速，科研压力又“亚历山大”的时代，国内找一位有能力而且愿意花很多时间编写一本古脊椎动物学教科书的学者也并不容易。碰巧，Michael J. Benton 教授的《Vertebrate Palaeontology》第四版即将问世，于是我就推荐了董为研究员来翻译此书。令我十分感动的是，他马上就爽快地答应了我的建议。董为研究员 1990 年从法国获得博士学位，不仅能够用法语交流，更难能可贵的是他的英文功底也很扎实。除了忙于自己的第四纪哺乳动物研究外，他十分热心公益事业，曾连续主编了 7 部中国古脊椎动物年会的论文集，并于 2010 年被该学会授予了特殊贡献奖。

本书作者 Michael J. Benton 教授是国际知名的古脊椎动物学家，涉猎不同时代、不同类群脊椎动

物的研究，知识面十分广阔，尤其在地质历史时期生物多样性演化的研究方面有很深的造诣，并且一直活跃在古生物学研究的最前沿，洞悉本领域的最新进展和发展趋势。他迄今已经出版了十余本专著，是一位多产的学者，还与中国多个大学和研究机构的同行保持了长期的合作关系。他曾担任国际古生物学会的主席（2010-2014），目前还是英国皇家学会的会员。得知我们将翻译他的新版教科书，他也十分高兴，并给予了大力的协助和鼓励。

本书从 1990 年开始，已经出版了四个版本，在国际上是一本既权威、系统，又十分受欢迎的古脊椎动物学的教科书。除了配有大量的插图外，每一个章节还总结了一些关键的科学问题，并且还有不少的图文框，介绍一些最新的知识点。

总之，《古脊椎动物学》中文版的问世，不仅对有志从事古脊椎动物学研究和教学的研究生、专家学者十分有用，而且对不专门从事有关教学研究，但关心古生物学科学普及或者化石的爱好者来说，都是一本值得拥有的必备资料。

周忠和

中国科学院院士

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所所长

美国科学院外籍院士

国际古生物学会主席

## 前 言

对许多人来说，说广一点古生物学，说专一点古脊椎动物学，就是致力于发现新的化石。毕竟我们读到潮水般的报道介绍发表在科技文献中的恐龙、化石鸟类或早期人类化石的新物种。来自各大洲的发现引人注目，尤其是持续来自中国的丰富的值得一提的新化石。我们对脊椎动物化石进化的理解因持续在华南的澄江发现的基位脊索动物和相关的非凡动物群以及华北热河的带羽毛的鸟类和恐龙而大为深入。但是正如任何年轻的现代古生物学学者所知道的那样，发现新物种仅是其中的一小部分。更加激动人心的是，新的数字化技术的蓬勃发展扩增了宏演化和现代古生物学的研究范围，甚至超出了十年前的想象。

当我于1989年编写这本教材的第一版时，我感到不仅需要脊椎动物历史的最新的资料，而且需要完整的系统演化框架，以及一些新颖的内容。第一版出版于1990年。充分修改后的第二版于1997年出版，进一步补订的第三版于2005年出版。更新的版本提供了15年来大量的新发现和新观点。在1990年和2005年之间，本书的出版商也不断地更换：首先由昂温·海曼（Unwin Hyman）出版社代理，它随后便被哈珀·柯林斯（Harper Collins）出版社收购，后者的有关科学的出版项目又被查普曼和霍尔（Chapman & Hall）出版社收购。因此第一版在3家出版商的徽标下出版：1990，1991和1995。第二版首先由查普曼和霍尔出版社出版，但它随后被克鲁维尔（Kluwer）学术出版社收购，第二版则由它下属的斯坦利·索恩（Stanley Thornes）出版社发行了一阵子，又在2000年移交给布莱克威尔（Blackwell）科学出版社，现在它是更大的威利-布莱克威尔（Wiley-Blackwell）集团的一部分。我希望这系列的周游现在可以总结了。

第一版于1995年用西班牙语出版（*Paleontología y evolución de los vertebrados*, Edition Perfils, Lleida），

第二版在2000年用意大利语出版（*Paleontologia dei Vertebrati*, Franco Lucisano Editore, Milano），而第三版于2007年用德语出版（*Paläontologie der Wirbeltiere*, Dr Friedrich Pfeil, München）。这是为了满足国际师生对最新的古脊椎动物学知识的需求而采取的措施。

具有脊椎骨的脊椎动物演化的故事是引人入胜的。在古脊椎动物学领域有关所有重要的演化转变过程的新研究思想迅猛增加：脊椎动物的起源、不同于任何现生种类的崭新的鱼标本、对陆地生活的适应、恐龙与中生代海生爬行动物的起源及辐射、恐龙的演化与现代古生物学、脊椎动物演化中集群绝灭的作用、鸟类的起源与多样化、最早的哺乳动物、哺乳动物的生态与多样化、现代哺乳动物支系的古新世辐射、鸟类和哺乳动物演化的形态学与分子生物学证据的协调、人类的起源与演化。

编写这本教材的目的有5个。第一个目的是提供一个易懂的故事般的脊椎动物历史，以便专业读者和业余爱好者都能理解。教材沿着海洋中和陆地上脊椎动物演化的重大事件的时间顺序编写，各章的内容也可以选出独立阅读。作者尝试了用图文并茂的方式来阐述所有重大的绝灭类型的演化。

第二个目的是强调脊椎动物在演化中重要的解剖学变化。本教材并非经典的解剖学教程，所以没有空间来展示主要类群的完整的硬组织和软组织的所有解剖学特征。不过，我在相应的章节里选择了一些能说明演化意义的解剖学话题，例如脊椎动物的脑、四足类脊椎的进化、古蜥的站姿和步态、以及哺乳动物的温血性，以便展示当前思潮的概况，包括演化和发育等方面。

第三个目的是展示现代古生物学信息是如何获取的。了解方法和争论是很重要的，不能简单地认为所有知识都是一成不变的。此外，科学是用证据来检验假说，并不在乎谁的嗓门大，所以要明白即

便是像古生物学这样的研究历史的学科，也可以通过假说的检验来进行工作。科学并非都是数学和化学！为了说明这个问题，作者在第二章里总结了古脊椎动物学家在采集和修理化石中常用的方法，利用这些方法来探讨古环境、生物力学及现代古生物学，以及探寻部分生命大进化树的证据。然后贯穿始末，作者提供了3类框：有关生命树的争议（后口动物的系统关系、无颌类、硬骨鱼、肉鳍鱼、基干四足类、羊膜动物、恐龙及鸟类的起源、哺乳动物系统关系的分子生物学资料、早期人类的系统关系），独特的化石或动物群（最近产于中国的保存极好的脊索动物，富含早期四足动物化石的堆积、产于中国三叠系的奇特的鱼类和海生爬行类、白垩纪鸟类的大量新发现、具有毛发的哺乳动物化石，新发现于非洲的基位人类化石、佛洛里斯的“霍比特”人）以及选取的不同寻常的早期脊椎动物的古生物学（最早的四足类肢体力学、二齿兽的颌功能及食性、古蜥的行走方式、鸭嘴龙的咀嚼适应、最大的翼龙的运动方式、巨企鹅、食马鸟、大如犀牛的啮齿类）。

第四个目的是纵览脊椎动物进化树研究的现状。支序图放在正文的一侧并提供了完整的重要鉴定特征清单。古生物学家之间对进化树的某些部分或分子生物学的某些结论尚有不同看法，对这些问题也做了探讨。在很多情况下很难给出一个让大家都能接受的观点。进化树中的某些部分在十年内甚至更多年内比较稳定，而其他的则变化很快——这些都做了标注。教材中的所有支序图都可以接入整体的脊椎动物生命树，这在附录中的脊椎动物分类中得到再现。

第五个目的，也是一直体现在前面的版本中的，是帮助有志于古生物学的学者进行职业发展。这一点部分地体现在对方法论的强调：攻读学士、硕士和博士学位的青年古生物学家必须具备一个开放的和探究的心灵。详细了解鲨鱼、恐龙或啮齿类中的一个特殊类群的形态、解剖、系统位置及功能显然始终至关重要，而现在富有热情的学生还需掌握系统学的、宏演化的、古生态学的、埋藏学的或生物力学的分析中的相对先进

的计算机知识。学科交叉很重要。有关职业发展的寄语还体现在框中介绍如何在研究中选题：许多这方面的内容是根据青年研究人员最近发表的文献。

我要感谢许多人员。感谢昂温·海曼出版社的†Roger Jones和Clem Earle在25年前就代理了第一版，查普曼和霍尔出版社的Ward Cooper接手第二版的工作，Ian Francis和Delia Sandford非常负责地帮助第三版的出版。下述人员看过第一版、第二版和第三版的部分内容或提供了其他有益的帮助：Dick Aldridge, Peter Andrews, Kenneth Angielczyk, David Archibald, Chris Beard, David Berman, Derek Briggs, Henri Cappetta, Bob Carroll, Luis Chiappe, Jenny Clack, Mike Coates, Liz Cook, Joel Cracraft, Eric Delson, David Dineley, Phil Donoghue, Gareth Dyke, Andrzej Elzanowski, Susan Evans, Jens Franzen, Nick Fraser, Brian Gardiner, Alan Gentry, David Gower, Lance Grande, †Bev Halstead, †Jim Hopson, Axel Hungerbühler, Christine Janis, Philippe Janvier, Dick Jefferies, Tom Kemp, Zofia Kielan-Jaworowska, Gillian King, Jürgen Kriwet, Adrian Lister, Liz Loeffler, 罗哲西, John Maisey, Andrew Milner, Sean Modesto, Kevin Padian, †Alec Panchen, Mike Parrish, †Colin Patterson, Kevin Peterson, Mark Purnell, Jeremy Rayner, Robert Reisz, Olivier Rieppel, Bruce Rubidge, †Bob Savage, Paul Sereno, Glen Storrs, Chris Stringer, Pascal Tassy, Mike Taylor, Nigel Trewin, David Unwin, †Cyril Walker, Peter Wellnhofer, Bernard Wood, 及Adam Yates。对于第四版，我还要感谢Phil Anderson, Chris Beard, Roger Benson, Donald Benton, Martin Brazeau, Steve Brusatte, Richard Butler, Brian Choo, Jenny Clack, Ted Daeschler, Brian Davis, Phil Donoghue, Greg Edgecombe, Susan Evans, Valentin Fischer, Matt Friedman, Jörg Fröbisch, 高克勤, David Hone, Christine Janis, Gerald Mayr, Johannes Müller, 金梅O'Connor, Davide Pisani, Emily Rayfield, Lauren Sallan, Rob Sansom, Rainer Schoch, Koen Stein, Ian Tattersall, Jakob Vinther, 吴飞翔以及徐星，他们阅读了部分章节并做了点评。

†已故。

我还要特别感谢 3 位美术师：Libby Mulqueeny (Belfast) 一气呵成地完成了第一版的大部分图解，John Sibbick (Bath) 制作了开章页，Debbie Maizels (Surrey) 负责计算机图形。还需感激那些在全书中分别致谢过的照片与插图的提供者。最后，感谢布莱克威尔科学出版社的 Ian Francis 和 Delia Sandford 代理再版工作，Kelvin Matthews 负责细致的文字编辑工作。

迈克尔 J. 本顿  
Michael J. Benton

#### 关于参考文献的说明

贯穿全书我都向读者提示过相关的文献。大部分参考文献都是最近发表的，但也有一些是老的、经典的著作。有些课题的文献是如此之多，例如特定类群的系统关系或恐龙的生物力学，以至于无法提供一个完整的或公平的清单。我按照对学生来说通俗易懂的标准选择了简短和图示明了的论文和综述。的确如此，我尝试了帮助青年学者，尤其是在框里，目的是向他们展示他们的同龄人或近于同龄的学者是如何利用他们的技能和热情为他们自己在世界各地开拓职业生涯的。

注：欢迎批评指正 (fax-44-117-925-3385 或 e-mail mike.benton@bristol.ac.uk); 详见 <http://www.palaeo.bris.ac.uk/>

# 目 录

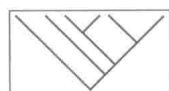
中文版序	vii	3.5 盾皮鱼类 (Placoderms): 带有盔甲板的怪物	65
前言	ix	3.6 软骨鱼纲 (Chondrichthyes): 最初的鲨鱼	70
第一章 脊椎动物的起源	1	3.7 棘鱼类: “带刺的皮肤”	72
本章要点	2	3.8 泥盆纪的环境	73
引言	2	3.9 硬骨鱼纲: 骨质鱼类	76
1.1 海鞘及文昌鱼	2	3.10 早期鱼类的进化与大绝灭	85
1.2 步带动物: 棘皮动物和半索动物	4	3.11 更多阅读	86
1.3 后口动物的系统关系	7	深入研究的问题	86
1.4 脊索动物的起源	9	3.12 参考文献	86
1.5 脊椎动物与头	16	第四章 早期四足类与两栖类	90
1.6 更多阅读	17	本章要点	91
深入研究的问题	17	引言	91
1.7 参考文献	17	4.1 陆地栖息的难题	91
第二章 如何研究化石脊椎动物	20	4.2 泥盆纪四足类	94
本章要点	21	4.3 石炭纪的世界	103
引言	21	4.4 石炭纪四足类的多样性	106
2.1 发掘化石	21	4.5 石炭纪以后的离片椎类和爬行型类	113
2.2 出版与职业水准	26	4.6 现生两栖类的进化	117
2.3 地质学与脊椎动物化石	32	4.7 更多阅读	123
2.4 生物学与化石脊椎动物	36	深入研究的问题	123
2.5 探索系统发育史	40	4.8 参考文献	123
2.6 化石记录的质量	43	第五章 早期羊膜动物的演化	127
2.7 宏演化	45	本章要点	128
2.8 更多阅读	47	引言	128
2.9 参考文献	47	5.1 林蜥和古窗龙——最初的羊膜动物的生物学特征	128
第三章 早古生代鱼类	49	5.2 羊膜动物的进化	131
本章要点	50	5.3 二叠纪世界	134
引言	50	5.4 副爬行类	135
3.1 寒武纪脊椎动物	50	5.5 真爬行类 (Eureptiles)	140
3.2 脊椎动物的硬组织	53	5.6 基位下孔类的进化	142
3.3 无颌类鱼	55		
3.4 颌的起源及有颌类的系统关系	63		



5.7 二叠-三叠纪大绝灭	153	8.10 巨大的海龙	278
5.8 更多阅读	155	8.11 白垩纪-古近纪大绝灭	281
深入研究的问题	155	8.12 更多阅读	286
5.9 参考文献	155	深入研究的问题	287
		8.13 参考文献	287
<b>第六章 复苏：三叠纪的四足类</b>	<b>159</b>	<b>第九章 鸟类</b>	<b>296</b>
本章要点	160	本章要点	297
引言	160	引言	297
6.1 三叠纪的世界及其对生命复苏的作用	160	9.1 鸟类的起源	297
6.2 三叠纪海生爬行类	162	9.2 鸟类飞行的起源	306
6.3 主龙型类 (Archosauromorphs) 的演化	168	9.3 具有或没有牙齿的白垩纪鸟类	311
6.4 恐龙的起源	175	9.4 现代鸟类的辐射：短期爆发还是长期 预备？	321
6.5 三叠纪的爬行类进化	177	9.5 非飞鸟类：古颚总目 (Palaeognathae)	325
6.6 更多阅读	182	9.6 今颚总目 (Neognathae)	326
深入研究的问题	182	9.7 鸟类多样化的三个阶段	338
6.7 参考文献	182	9.8 更多阅读	339
<b>第七章 泥盆纪以后的鱼类进化</b>	<b>186</b>	深入研究的问题	340
本章要点	187	9.9 参考文献	340
引言	187	<b>第十章 哺乳动物</b>	<b>345</b>
7.1 早期鲨鱼和银鲛	187	本章要点	346
7.2 古生代后的软骨鱼辐射	192	引言	346
7.3 早期硬骨鱼类	196	10.1 犬齿兽类及哺乳类特征的获得	346
7.4 真骨鱼类的辐射	206	10.2 最初的哺乳动物	357
7.5 泥盆纪后的鱼类演化	215	10.3 中生代的哺乳动物	361
7.6 更多阅读	216	10.4 现代哺乳类的进化	372
深入研究的问题	216	10.5 澳-新地区的有袋类	376
7.7 参考文献	217	10.6 南美洲哺乳动物——一个与世隔绝的 地域	379
<b>第八章 恐龙的时代</b>	<b>221</b>	10.7 非洲兽总目及冈瓦纳大陆的分裂	385
本章要点	222	10.8 北方真兽类的开端：北半球的古新世	390
引言	222	10.9 基位劳亚兽类：无盲肠动物目 (Lipotyphla)	397
8.1 板龙的生物学	222	10.10 鲸偶蹄超目 (Cetartiodactyla)：牛类、 猪类和鲸类	398
8.2 侏罗纪和白垩纪世界	223	10.11 飞马猛兽超目 (Pegasoferae)：蝙蝠 类、马类、食肉类和鳞甲类	408
8.3 蜥臀类恐龙的多样化	225	10.12 啮齿超目 (Glires)：啮齿类、兔形类 及其近亲	418
8.4 鸟臀类恐龙的多样化	240		
8.5 恐龙是否为温血动物？	251		
8.6 翼龙目 (Pterosauria)	255		
8.7 龟鳖目 (Testudinata)：乌龟	261		
8.8 鳄形超目 (Crocodylomorpha)	267		
8.9 鳞龙亚纲 (Lepidosauria)：蜥蜴和蛇	271		

10.13 统兽总目 (Archonta): 灵长类、树鼩 和鼯猴	423	11.6 人类进化的早期阶段	453
10.14 冰川时代绝灭的大型哺乳动物	423	11.7 过去两百万年的人类进化	458
10.15 更多阅读	425	11.8 更多阅读	466
深入研究的问题	425	深入研究的问题	466
10.16 参考文献	426	11.9 参考文献	466
<b>第十一章 人类进化</b>	<b>435</b>	<b>附录 脊椎动物的分类</b>	<b>470</b>
本章要点	436	1 鱼类的分类	470
引言	436	2 两栖类的分类	473
11.1 灵长类是什么?	436	3 爬行类的分类	474
11.2 早期灵长类的化石记录	437	4 鸟类的分类	478
11.3 类人猿亚目 (Anthropoidea): 猴类 与猿类	442	5 哺乳类的分类	479
11.4 人猿超科 (Hominoidea): 猿类	447	参考文献	483
11.5 人类特征的进化	451	<b>词汇表</b>	<b>485</b>
		<b>译后记</b>	<b>489</b>

# 框列表



## 有关生命之树的框

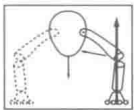
第一章	框 1.1	后口动物的系统关系	5
	框 1.3	标本腐烂导致的偏见	13
	框 1.4	基因和脑	14
第二章	框 2.4	分类	42
第三章	框 3.1	早期脊椎动物的系统关系	51
	框 3.4	棘鱼及有颌类的起源	70
	框 3.6	鬼鱼及硬骨鱼的起源	76
	框 3.7	早期有颌类的系统关系	78
第四章	框 4.1	泥盆纪四足类的系统关系	95
	框 4.5	基位四足类的系统关系	118
第五章	框 5.1	早期四足类的系统关系	132
	框 5.3	下孔类的系统关系	142
第六章	框 6.1	双孔类 (Diapsid) 的多样化	162
第七章	框 7.2	软骨鱼纲的系统关系	191
	框 7.4	基位辐鳍鱼的系统关系	196
	框 7.6	新鳍亚纲 (Neopterygii) 的系统关系	202
第八章	框 8.1	恐龙的系统关系	226
	框 8.8	中生代爬行类的系统关系	265
	框 8.10	蛇类的起源	274
第九章	框 9.2	鸟类的手指: 1, 2, 3 或 2, 3, 4?	307
	框 9.3	基位鸟类的系统关系	312
	框 9.5	今颚类 (Neognath) 的系统关系	327
第十章	框 10.1	犬齿兽类的系统关系	346
	框 10.3	中生代哺乳动物的系统关系	358
	框 10.5	现代哺乳动物的系统关系	373
	框 10.10	犬类: 驯化的狼类还是别的?	414
第十一章	框 11.1	基位灵长类的系统关系	438
	框 11.3	猿类和人类的系统关系	448
	框 11.5	尼安德特人和丹尼索瓦人基因组	462



## 有关特异动物群和古地理的框

第一章	框 1.2	澄江生物群	9
第二章	框 2.2	地质时代	34
第三章	框 3.2	扫描盔甲鱼的头部	62
	框 3.5	苏格兰的老红砂岩鱼类	74

第四章	框 4.3	火山泉的四足类	104
	框 4.4	早二叠世的生命周期和气候	115
第五章	框 5.2	在庞大的维亚特卡化石库里	138
	框 5.5	卡鲁的兽孔类	152
第六章	框 6.2	关岭的海百合海域	166
	框 6.4	不可思议的曼达组	179
第七章	框 7.1	鲨鱼的时代	188
	框 7.3	白垩纪的颌!	194
	框 7.5	罗平及三叠纪鱼类的爆发式辐射	200
	框 7.8	珊瑚礁促进真骨鱼的多样化	211
第八章	框 8.2	走出非洲; 非洲分离了?	230
	框 8.3	古老岛屿的侏儒化恐龙	237
第九章	框 9.4	热河鸟类的影响	314
	框 9.7	始新世的巨型食马鸟类	335
第十章	框 10.4	最早的游泳哺乳动物	362
	框 10.8	梅赛尔世界——始新世的生命	399
	框 10.9	死亡的鲸类成为长期的饲养站	407
第十一章	框 11.2	世界上最早的眼镜猴	442
	框 11.4	南方古猿源泉种 ( <i>Australopithecus sediba</i> ): 过渡的化石	456



#### 有关生物力学和行为的框

第二章	框 2.1	古脊椎动物学生涯	30
	框 2.3	暴龙 ( <i>T. rex</i> ) 的头骨工程	38
第三章	框 3.3	泥盆纪的颌!	67
第四章	框 4.2	过渡型四足类的断层图像	99
	框 4.6	马达加斯加的魔鬼蟾蜍	121
第五章	框 5.4	二齿兽的食性	150
第六章	框 6.3	主龙类后肢的进化及身姿	172
第七章	框 7.7	最早的飞鱼	204
第八章	框 8.4	鸭嘴龙牙齿磨耗的生物力学	247
	框 8.5	恐龙托儿所和姿势的变化	252
	框 8.6	最大的飞翔动物的功能	258
	框 8.7	将体内翻到体外的爬行类	263
	框 8.9	马达加斯加微型植食性鳄类	270
第九章	框 9.1	恐龙羽毛的颜色	298
	框 9.6	帝企鹅	332
第十章	框 10.2	颌关节进入中耳	352
	框 10.6	有袋类和胎盘类的剑齿的咬合力学	381
	框 10.7	猛犸象毛发颜色的基因	391
	框 10.11	可以请最大的啮齿类站立起来吗?	421
第十一章	框 11.6	弗洛里斯霍比特人	464

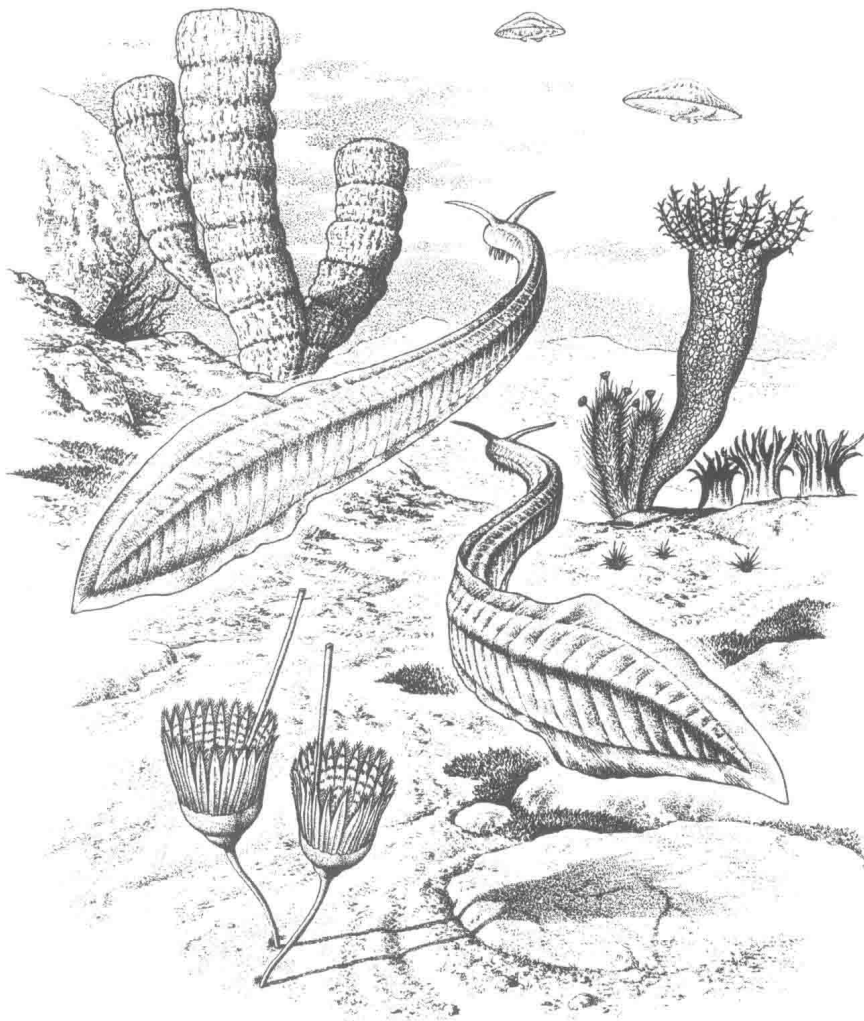
---

第一章

---

# 脊椎动物的起源

---



## 本章要点

- 1 脊椎动物最近的现生亲戚是什么？
- 2 后口动物和脊索动物是在什么时候起源的？
- 3 脊索动物的关键特征是什么？
- 4 胚胎学和形态学与基因组系统学的结合是如何告诉我们动物演化与脊椎动物起源的？
- 5 在中国非凡化石的新发现是如何帮助我们了解脊椎动物的祖先的？

## 引言

脊椎动物是具备脊椎骨的动物，如鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类。我们之所以总是特别关注脊椎动物是因为这是包括了人类的一类动物。经过几代古脊椎动物学家的不懈努力，发现了无数奇特的化石：奥陶纪和泥盆纪的重型甲胄鱼、七八趾陆生动物、有背帆的似哺乳爬行动物、早期鸟类和带羽毛的恐龙、巨犀、带角的啮齿类、食马的非飞鸟、剑齿虎等。这些化石告诉我们现生的脊椎动物是从哪儿来的，它们向我们展示的各种景象是如此奇妙而使科幻作家的想象力显得大为逊色。尽管在过去的 200 年里积累了上述的大量信息，有关脊椎动物起源的争论仍然很热烈。

基于现生动物的生物学研究表明，脊椎动物是脊索动物门的成员。脊索动物门是一个更大的门类，诸如海鞘和文昌鱼（见下）等海生动物也是脊椎动物最近的现生近亲。海鞘和文昌鱼等没有骨骼，但是它们有个共同特征，即具有脊索——一条沿身体长轴方向发育、位于身体背侧、柔韧的杆。在现生脊索动物中，脊索通常由一个胶原质外鞘组成。外鞘是柔韧的纤维性结缔组织，外鞘内有很多充满体液的腔室。无脊椎的脊索动物也有沿身体长轴方向分布的 V 型肌束（*myomeres*）。脊椎动物起源的问题因此延伸到脊索动物的起源。

从更宽的视角看，脊椎动物是“生命之树”（图 1.1）中的一个细小的分支。通常认为生物被分为动物、植物、原生生物、以及结构简单的大体上被分类为细菌和病毒的生物。然而 20 世纪 90 年代以来的分子生物学研究（如 Woese, 2000; Wolf *et al.*, 2002）显示最基本的分支是在细菌、古菌

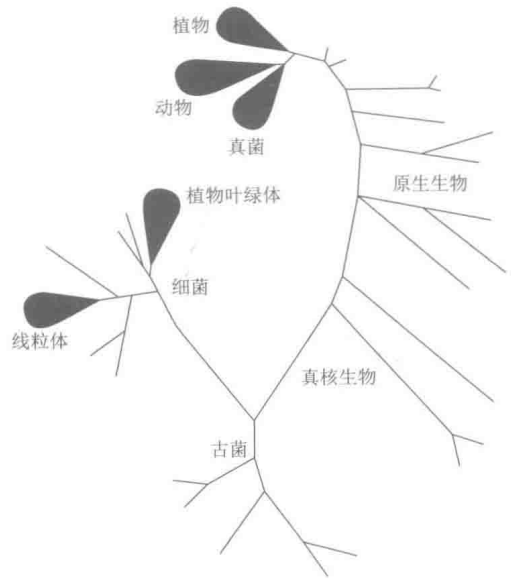


图 1.1 “生命之树”，被普遍接受的有关所有生物系统关系的观点。注意“动物”的位置，树上的一个细枝，接近植物和真菌。来源：据各种来源。

（Archaea）和真核生物（Eukaryota）之间。我们熟悉的植物、动物和真菌是真核生物的成员，它们都有结构复杂的细胞，细胞核包被在核膜内，并具有原始的线粒体。在真核生物里有很多原生生物以及植物、真菌和动物，其中当然也包括脊椎动物。动物中的脊索动物通常被认为与半索动物（肠鳃动物和羽鳃动物）和棘皮动物（海星、海百合和海胆）有密切的关系，这点已被来自形态学、发育学和分子生物学的证据广泛地证实。

本章的目的是探讨各种各样的证据来重建脊椎动物的起源，包括对在哪些方面类似脊椎动物的现生动物的研究证据、分子层面的证据及化石证据。

## 1.1 海鞘及文昌鱼

有两类重要的现生非脊椎动物脊索类：海鞘类和头索类（文昌鱼）。从外表看文昌鱼当然很像鱼类，但是成年的海鞘看起来却很像橡皮瓶子，因此很难想到海鞘类与脊椎动物有很近的系统发育关系！

## 1.1.1 尾索动物：海鞘

典型的海鞘，或被囊动物，是玻璃海鞘（*Ciona*）

(图 1.2 (a))。这类动物附生在海中的岩石上，世界各地都有。玻璃海鞘为高约 100–150 mm 的囊状生物，具有透明的外皮层（被膜），顶端有两个开口，或称为虹吸管；其身体则永久附着在一个坚硬的基底上。

玻璃海鞘的体内结构非常复杂（图 1.2 (b)）。一个庞大的咽喉部（pharynx）几乎占据了体内的所有空间，咽喉壁上有数百个鳃裂，每个鳃裂具有一排可摆动的纤毛（cilia）结构。海水在纤毛的节律性摆动下经进水管被泵压到咽喉部，然后进入围鳃腔（atrium），随后经出水管喷射到体外。咽喉部的作用主要是俘获流经体内的海水中的食物颗粒。海水被吸入一个黏液滤囊，后者由一个咽喉部内的称为内柱（endostyle）的器官生成。海鞘进食时内柱持续分泌消化液进入食管（oesophagus），

消化液与从海水里过滤出的食物颗粒混合，然后进入胃进一步消化。被囊动物也有一个心脏，它将血液泵压到全身。有趣的是被囊动物的心脏每隔几分钟会停止跳动，然后血流方向会倒转一次。

为什么玻璃海鞘被归入脊索动物？咽喉部及其他结构确实非常相似于头索动物和七鳃鳗的幼体，尤其是当海鞘的幼体处在细小的可自由游泳的蝌蚪状阶段，有一个明显的头部和尾巴。海鞘幼体（图 1.2 (c)）具有一个直达尾部的脊索，这便是将海鞘归入脊索动物的依据。脊索的两侧有交互收缩的肌肉群，可使尾巴向两侧摆动从而推动身体在水中向前运动。海鞘幼体还具有位于背侧的神经索，沿脊索的上方伸展并直达身体前部的非常简单的脑，脑中有一个感光器（眼）及一个平衡囊。

海鞘幼体在遇到合适的物体后便会吸附在上面

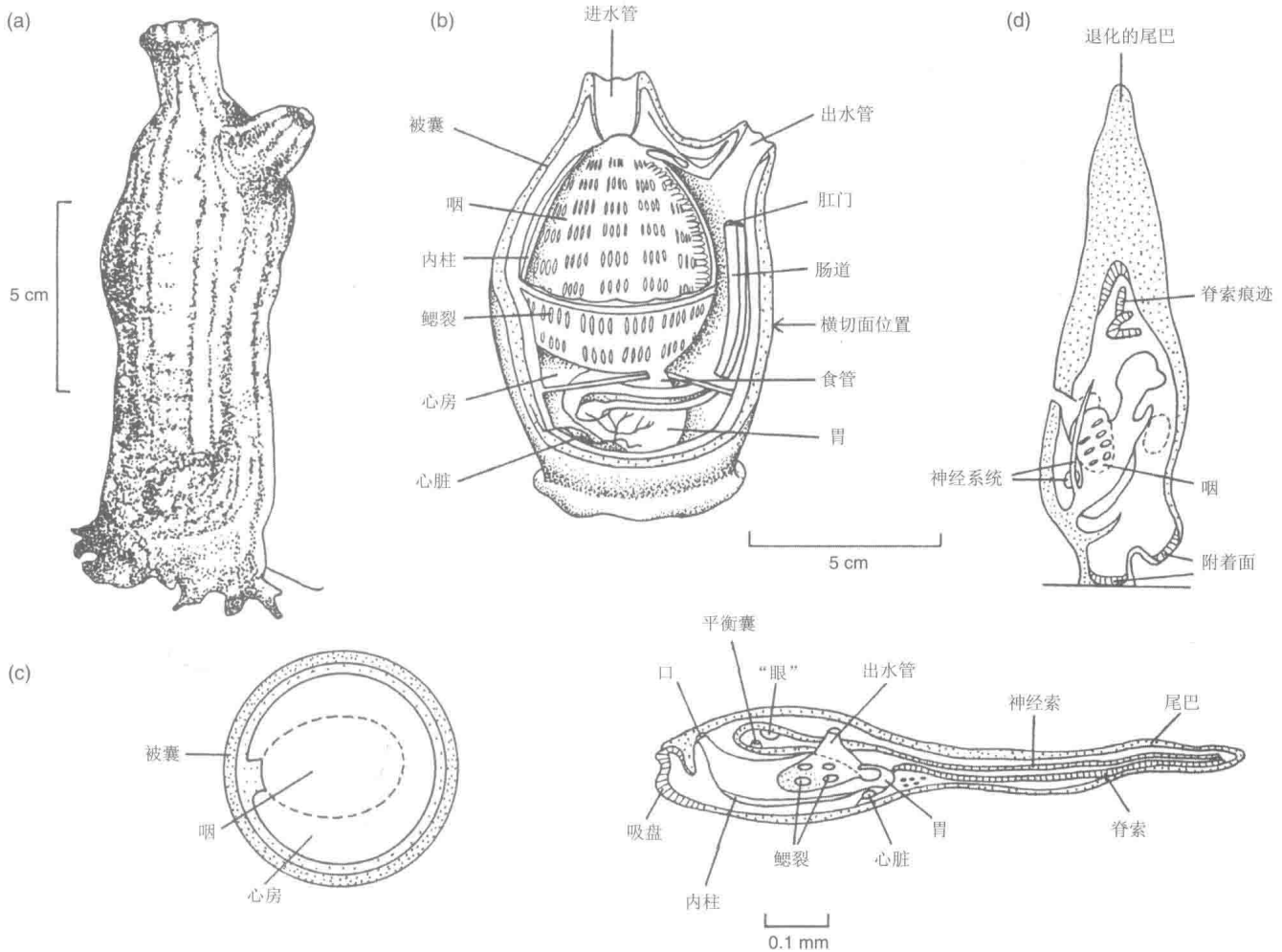


图 1.2 海鞘：(a) 玻璃海鞘外侧视；(b) 成体内部解剖及横切面；(c) 游泳的幼体；(d) 变形后的成体。来源：据 Jefferies (1986) 及其他来源。

并开始发育。它先是通过“吻部”的吸盘把自己吸附在固定物上(图 1.2 (d))。然后脊索及尾巴开始萎缩,咽喉部及消化器官开始扩充直至填满体腔。这种奇特的变形很快完成,使得成体尽早以新的方式进食。

### 1.1.2 头索动物亚门 (Cephalochordata): 文昌鱼

另一类被认为与脊椎动物关系密切的脊索动物是文昌鱼 (*Branchiostoma*), 头索动物亚门 (Cephalochordata) 或无头亚门 (Acraniata) 的一个代表。成年的文昌鱼无疑为似脊索动物, 体长 50 mm, 铅笔刀形, 看起来像青年期七鳃鳗或鳗鱼, 只是没有头 (Holland, 2010; Bertrand and Escriva,

2011)。文昌鱼通过身体两侧的波动自由游泳并在海底的沉积物中掘洞(图 1.3 (a))。

文昌鱼通过将海水中的食物颗粒过滤出来的方式进食。海水被吸入嘴里并经纤毛或鳃裂通过咽喉, 同时食物颗粒被内柱生成的黏液囊俘获。这种进食方式也见于被囊动物和七鳃鳗的幼体。食物颗粒与消化黏液的混合体被拉入消化管消化, 而海水则通过鳃裂排入围鳃腔。氧气也随食物一同从海水中提取, 废弃的海水从围鳃腔孔 (**atriopore**) 排放到体外。

文昌鱼的解剖特征, 包括咽、脊索、背神经索、肌节及内柱等(图 1.3 (b)) 是典型的脊索动物类型。游泳和掘洞是通过附着在坚硬的杆状脊索上的肌肉节的侧向收缩来实现。

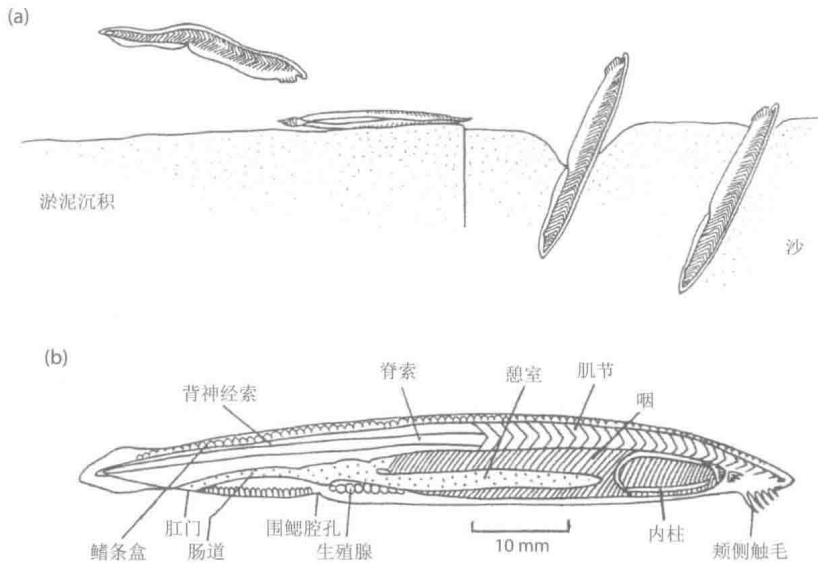


图 1.3 文昌鱼——一种头索动物: (a) 生活方式, 包括游泳及掘洞进入沙中作保护; (b) 内部解剖。来源: 据 Pough 等 (2012) 及其他来源。

## 1.2 步带动物: 棘皮动物和半索动物

脊索动物的意想不到的亲戚是步带动物, 一支由棘皮动物和半索动物组成的支系。这些动物的现生成员看起来不太像现代的脊椎动物, 但是有不少证据可以证明它们的系统关系(框 1.1)。

现在可以看到的棘皮动物包括大家熟知的海星和海胆, 以及蛇尾 (ophiuroids)、海百合 (crinoids) 和海参 (holothurians)。棘皮动物有 7000 多个现生种和 13000 个绝灭种。棘皮动物都具有 4 个重要特征: (1) 方解石骨骼由许多骨板组成, 每个骨板由许多碳酸钙小晶体呈海绵状排列成单晶;

(2) 具有运动、呼吸和摄食功能的水管系; (3) 连接骨板的是可变的胶原质和通常坚硬但可放松的韧带; (4) 五辐对称。这些棘皮动物的特殊特征与其他后口动物没有紧密的相似性, 但是水管系可能从简单的触手系演化而来, 例如羽鳃类半索动物的水管系。

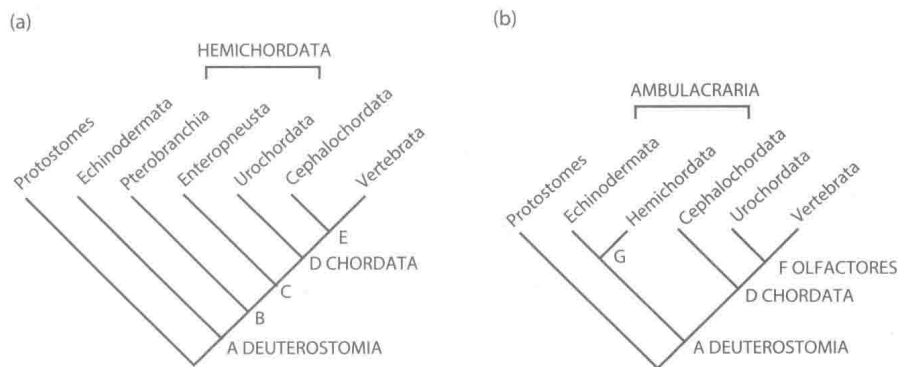
推测的最早的棘皮动物有产于澳大利亚文德纪 (Vendian) 地层的阿卡罗瓦化石 (*Arkarua*), 一种盘状的带有辐射状脊和一个 5 尖形中央凹的生物。但是它还没有单晶和水管系痕迹, 因此作为棘皮动物的鉴定还不确定。可确定的最早的棘皮动物出现在早寒武世, 作为寒武纪生命大爆发的一个部分,



## 框 1.1 后口动物的系统关系

有人提出了两个完全不同的有关后口动物系统关系的方案。经典的观点（如 Maisey, 1986; Donoghue *et al.*, 1998; 图示 (a)）是把半索动物放置在脊索动物的基位，因为它们均有带纤毛的鳃裂和很大的神经细胞，以及其他未见于棘皮动物的特征。肠鳃类有时被认为更接近脊索动物，因为它们的鳃裂相似，均具有短而中空的背神经索，以及一些其他未见于翼鳃类的内脏特征。大多数作者根据未见于被囊动物的 10-15 个特征认为文昌鱼是脊椎动物亚门的最接近的亲戚。

另一种观点（图示 (b)）被形态学和分子生物学数据证实并被广泛接受（Swalla and Smith, 2008; Edgecombe *et al.*, 2011）。在第一个分子生物学研究中棘皮动物、半索动物和脊索动物的 18S rRNA 基因都进行了比较，但不全面；而后来的研究（如 Eernisse and Peterson, 2004; Delsuc *et al.*, 2006; Swalla and Smith, 2008; Edgecombe *et al.*, 2011; Röttinger and Lowe, 2012; Cannon *et al.*, 2013）将半索动物和棘皮动物作为步带动物支系中的姐妹群，并在脊索动物门支系内将头索动物作为基位支系，将尾索动物亚门和脊椎动物亚门作为嗅球类（Olfactores）支系中的姐妹群，因为它们的嗅区具有相同的特征。有关脊椎动物亚门的系统关系请参见框 3.1。



显示后口动物主要类群间系统关系的分支图：(a) 传统模式及 (b) 分子模式。同源性状：**A DEUTEROSTOMIA**，胚孔在发育中成为肛门，双子中体腔，中体腔导管；**B**，口索，成对的鳃裂；**C**，多对鳃裂，U形咽喉裂，中空的背神经索，口前纤毛器，口位于前方及腹部，肛门位于后方、腹部或背部，多纤毛细胞；**D CHORDATA**，脊索存在并不与内脏相附，中空的背神经索在发育中有神经板阶段，内柱器官，用以游泳的真尾巴；**E**，助消化的盲肠，开放式毛细管连接，体节存在，侧板中胚层，神经管分化为灰质与白质，脑中具脑泡；**F OLFACTORES** 嗅球类，颊腔内的嗅区特化，后尾三分式，背纵管与脊索连接；**G**，步带动物，成体的体腔为三合体，带水门的轴向组合，带有新隆起的对称幼虫。

包括一些现生棘皮动物的近亲，以及其他完全绝灭的类群，有些成员没有五辐对称的特征。

半索动物（Röttinger and Lowe, 2012）包括两类表面上非常不同的海生动物。第一类是羽鳃类，例如头盘虫（*Cephalodiscus*）（图 1.4 (a, b)），是松散地群居在南半球及赤道水域海底的小动物。头盘虫有一个盘形头盾，1 个具有 5-9 对摄食臂及 1 个具有 1 对鳃裂及包含内脏及性腺的囊状躯体，身体末端为可收缩的柄。摄食臂上的纤毛运动形成水流，当水流从鳃裂流出咽喉时水中的食物颗粒便被

摄食臂上的黏液俘获。这类动物栖息在一丛由头盘虫群体制造的角质管中或其周围，头盘虫通过柄端的吸盘将自己的身体附着在角质管中。

另一类半索动物是肠鳃类，例如长吻虫（*Saccoglossus*），是蠕虫状的动物，体长在 20 mm 至 2.5 m 之间。它们栖息在欧洲和其他地区的海岸下的地洞里。长吻虫（图 1.4 (c)）有一个长长的肌肉发达的吻部，它衔接在后面的肉质环上。口器便在肉质环下方，海水和沙粒由此被吸入内脏并从身体后端的肛门排出。长长的身体前端被一些小孔穿