



脊椎动物的进化

美国 E. H. 柯柏特 著



地质出版社

脊椎动物的进化

各时代脊椎动物的历史

美国 E. H. 柯柏特 著

周明镇 孙豪磷 叶祥奎 译



地质出版社

1959·北京

Evolution of the Vertebrates
A HISTORY OF THE BACKBONED
ANIMALS THROUGH TIME
EDWIN H. COLBERT

本書敘述了四億年來脊椎動物在地球上進化發展的历史。

作者根據從各個不同時代的地層中找到的脊椎動物化石，向讀者簡單扼要地介紹了脊椎動物是怎樣從魚類進化到兩棲類，又從兩棲類發展到爬行類，再從爬行類分化出了鳥類和包括我們人類在內的哺乳類動物。

本書還生動地描繪了古代脊椎動物的生活環境及生活習性，這也是本書獨到之處。

在敘述脊椎動物历史的同时，也附帶闡明了一些有关生物進化的基本原理。

本書自始至終運用了深入浅出的写作方法，是一本有关古脊椎動物這門科学的較通俗的讀物，虽有些地方作者观点未尽正确，但材料丰富，有較高的参考价值，可供大專学校地質系及生物系作古脊椎動物学方面的教學參考書，也适用于需要古生物学知識的中学教師、博物館工作者及其他对此有兴趣的一般讀者。

脊椎動物的进化
各时代脊椎動物的历史

著者 美国 E. H. 柯 柏 特

譯者 周明銀 孙慶瀾 叶祥奎

出版者 地 質 出 版 社

北京宣武門外永光寺西街3号

北京市書刊出版業展覽證出字第050号

發行者 新 華 書 店

印刷者 北 京 市 印 刷 一 厂

北京西便門南大街乙1号

印數(京) 1—2,100册 1959年4月北京第1版

開本 31"×43" 1/32 1959年4月第1次印刷

字數 370,000 印張 16張

定價(10) 2.10元

目 录

第一章 緒 言

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| 化石——岩石中的証据.....(11) | 地質时代.....(17) |
| 具有脊椎骨的动物.....(14) | 各时代脊椎动物的順序.....(19) |
| 文昌魚.....(15) | 有关分类的一些問題.....(22) |

第二章 無顎的脊椎动物

- | | |
|------------------|------------------------|
| 介紹八目鰓.....(25) | 甲冑魚.....(26) |
| 莫氏魚.....(26) | 甲冑魚类在进化上的位置.....(34) |

第三章 盾 皮 魚 类

- | | |
|--------------------|-----------------|
| 顎的起源.....(35) | 胴甲魚类.....(43) |
| 盾皮魚类的出現.....(37) | 大瓣魚类.....(45) |
| 棘魚类.....(38) | 硬鮫类.....(45) |
| 节甲魚类.....(41) | 古椎魚类.....(46) |

第四章 魚类的繁荣

- | | |
|--------------------|-------------------------|
| 适于游泳的体制.....(48) | 鯊类的进化.....(51) |
| 舌弧.....(50) | 硬骨魚类——水中的主人.....(56) |
| 魚类的种类.....(50) | 硬骨魚类进化中的替換作用.....(63) |

第五章 从 水 到 陆

- | | |
|----------------------|-------------------|
| 在空气中呼吸的魚类.....(67) | 兩棲类的出現.....(76) |
| 肺魚.....(69) | 魚石鱗类.....(77) |
| 总鱗魚类.....(72) | |

第六章 早期脊椎动物羣

- | | |
|-------------------------|-----------------------|
| 早期脊椎动物的环境.....(79) | 早期脊椎动物羣的順序.....(84) |
| 含早期脊椎动物沉积的分布.....(81) | |

第七章 两 棲 类

陆上生活的特殊问题.....(86)	迷齿两栖类——全椎类.....(97)
陆上生活的基本体制.....(89)	迷齿类进化的趋势.....(98)
迷齿两栖类——始椎类.....(92)	蛙类和蟾蜍.....(99)
迷齿两栖类——塊椎类.....(93)	壳状脊椎类.....(101)

第八章 爬行类的来临

羊膜卵.....(104)	杯龙类.....(109)
蜥蜴类.....(105)	爬行类的分类.....(112)
爬行动物的特征.....(106)	爬行类的主要辐射.....(115)

第九章 似哺乳类的爬行类

下孔类的描述.....(118)	兽孔类.....(123)
盘龙类.....(119)	狼头兽类.....(125)
蛇齿龙类.....(119)	二齿兽类.....(125)
楔齿龙类.....(121)	兽齿类.....(127)
基龙类.....(122)	鼬龙类.....(130)

第十章 陆地的征服

早期陆生脊椎动物.....(132)	上古生代脊椎动物羣的分布.....(134)
早期陆生脊椎动物的环境.....(133)	古生代末期的脊椎动物.....(137)

第十一章 早期的统治爬行类

一个新时代的来临.....(140)	最早的恐龙.....(145)
槽齿类介绍.....(142)	原龙类.....(147)
假鱷类.....(142)	三叠纪的结束.....(148)
植龙类.....(143)	

第十二章 海生爬行动物

四足类的海生适应.....(150)	楯齿龙类.....(154)
鱼龙类.....(151)	幻龙类.....(156)
蜥鱗类.....(153)	蛇頸龙类.....(156)

滄龙类和地龙类.....	(157)	結論.....	(158)
--------------	-------	---------	-------

第十三章 飞行爬行类和鳥类

飞行的問題.....	(160)	白堊紀鳥类.....	(167)
翼龙类.....	(161)	新生代鳥类.....	(167)
鳥类.....	(164)	鳥类的化石記錄.....	(171)
侏罗紀鳥类.....	(165)		

第十四章 恐龙类的胜利

緒言.....	(171)	劍龙类.....	(185)
食肉兽脚类.....	(175)	甲龙类.....	(185)
巨大的蜥脚类.....	(179)	角龙类.....	(186)
鳥脚类.....	(181)	恐龙类——龐然大物.....	(189)

第十五章 恐龙的时代

形形色色的三疊紀动物羣.....	(191)	白堊紀晚期的恐龙动物羣.....	(196)
侏罗紀的环境和动物羣.....	(194)	中生代的結束.....	(198)
下白堊紀的世界.....	(195)		

第十六章 殘存爬行动物类

白堊紀以来的爬行类.....	(201)	喙头类.....	(208)
龟鼈类.....	(202)	蜥蜴类和蛇类.....	(208)
鱉类.....	(204)		

第十七章 哺乳动物的开始

哺乳动物的起源.....	(212)	白堊紀的哺乳动物.....	(219)
哺乳类性質的确立.....	(213)	單孔类.....	(220)
侏罗紀的哺乳动物.....	(216)	基本哺乳动物的輻射.....	(221)

第十八章 有袋类

新生代大陆和有袋类的历史.....	(223)	美洲有袋类的演化.....	(227)
有袋类的特征.....	(224)	澳洲有袋类的适应輻射.....	(229)
負鼠——一种白堊紀的 哺乳动物.....	(226)	有袋类的进化地位.....	(231)

第十九章 有胎盤类介紹

- 有胎盤类的基本特征.....(232) 有胎盤类哺乳动物的分类.....(236)
有胎盤类哺乳动物的牙齿.....(234)

第二十章 有趾哺乳类

- 有趾类.....(241) 食虫类.....(245)
食虫类.....(242) 鱗甲类.....(250)
蝙蝠类.....(243) 紐齿类和裂齿类.....(250)
皮翼类.....(245)

第二十一章 灵長类的进化

- 灵長类的起源.....(252) 猿类.....(261)
灵長类的特征.....(253) 非洲人猿.....(263)
狐猴类的适应輻射.....(255) 人类进化的因素.....(264)
眼鏡猴类.....(257) 人类的进化.....(267)
新大陆猴类.....(258) 人类文化.....(269)
旧大陆猴类.....(260)

第二十二章 齧齿类和兔形类

- 齧齿类的进化成功.....(270) 豪猪类的演化.....(277)
齧齿类的特征.....(272) 野兔、家兔和短耳兔.....(278)
齧齿类的分类.....(273) 兔形类的演化.....(279)
松鼠类的演化.....(274) 齧齿类、兔类和人类.....(279)
鼠形类的演化.....(276)

第二十三章 鲸 类

- 返回到海洋.....(281) 现代鲸类的适应輻射.....(285)
鲸类——海洋脊椎动物.....(282) 鲸类与人.....(286)
早期的鲸类.....(283)

第二十四章 肉 食 类

- 肉食类的适应.....(287) 古肉食类的演化.....(289)
肉食类的起源.....(288) 麦牙西兽类.....(291)

新肉食类.....(292)	水生动物类(鳍足类).....(301)
狗形肉食类.....(292)	肉食类的进化速率.....(302)
猫形肉食类.....(298)	

第二十五章 古代有蹄哺乳动物

有蹄类.....(304)	第三纪早期的大有蹄类.....(307)
有蹄类的分类.....(305)	土猪.....(310)
踝节类.....(306)	

第二十六章 南美有蹄类

侵入南美的原始有蹄类.....(312)	焦兽类.....(321)
南美有蹄类.....(313)	異蹄类.....(321)
滑距骨类.....(317)	南美洲有蹄类的结束.....(322)
閃兽类.....(319)	

第二十七章 奇蹄类

奇蹄类的特征.....(324)	古兽马类.....(332)
最早的奇蹄类.....(325)	馬的进化.....(332)
奇蹄类的主要分类.....(327)	馬类和人.....(337)
巨雷兽类的进化.....(327)	犀类的进化.....(337)
豺獭类.....(331)	獾类.....(341)

第二十八章 偶蹄类

现代世界上的偶蹄类.....(343)	岳齿兽类的适应辐射.....(354)
偶蹄类的特征.....(344)	羊駝和駱駝.....(355)
偶蹄类的基础分类.....(348)	鼷鹿类的适应辐射.....(358)
最早的偶蹄类.....(348)	鹿类.....(360)
猪和西獾.....(351)	長頸鹿.....(363)
無防兽、石炭兽和河馬.....(352)	牛类, 现代世界上占优势的
新兽类.....(353)	偶蹄类.....(363)

第二十九章 象类及其亲属

北非的早期哺乳动物.....(369)	蹄兔类.....(371)
原脚类.....(369)	海牛类.....(372)

索齿兽类.....	(373)	恐象类.....	(376)
长鼻类介绍.....	(374)	长颧乳齿象.....	(378)
始祖象类.....	(375)	象类.....	(381)
长鼻类进化的支系.....	(376)	钝兽类.....	(384)

第三十章 哺乳动物的时代

新生代的来临.....	(385)	新生代脊椎动物羣的分布.....	(391)
新生代动物羣的發展.....	(387)	动物羣的对比.....	(395)
新生代时的大陆間迁移.....	(389)		
脊索动物分类.....	(399)		
插圖中用骨名簡字說明.....	(411)		

序 言

本書是一本古脊椎動物的普通教程，書中的內容是根據化石的記錄對脊椎動物的進化作一個概略的敘述。寫作時在文字上盡力避免應用高度專門性的術語。本書的讀者對象不是面對專家，而是學生和一般的讀者。

作者試圖在這本書里對脊椎動物的進化作一般性的概述，說明脊椎動物在四萬萬餘年的地球歷史中的發展過程。因此，本書並不是一本論述進化原理的專著，雖然在書里經常提到或隨時討論到這些原理。同樣地，也不是討論遺傳學研究中所揭出的進化的機能問題。正像前面所說的，本書基本上是關於脊椎動物化石記錄的一個概述。

像這樣性質的一本著作，不可避免地要省略掉許多內容，而只能就脊椎動物歷史上一些最重要的方面加以討論，而將問題的細節部分留給其他更綜合性的著作。因此，本書並不企圖對每個科的許多屬加以描述，也不要求對每一個科加以討論。這裡僅對脊椎動物各綱中有代表性的一些動物作簡單的綜述，作為說明每一所要討論的類羣的范例。關於類羣的附帶的探討，不管類羣是那一級的，也都是圍繞着或者導源于對有代表性的形式的描述。作者希望這樣的一種表達方式能夠描繪出脊椎動物類的輪廓，而不致因欲講述故事的細節而產生混淆。

按照地質年代，追溯脊椎動物進化的各個枝系不是一件容易的任務，因為許多事件都是同時發生的。最早的魚類出現在四億年或更早的古生代初期，而魚類從那時候起繼續進化一直到今天。兩棲類則起源于魚類，並且繼續到現代，同樣的，爬行類起源于兩棲類，而從爬行類中產生了鳥類和哺乳類。所以許多脊椎動物在漫長的地質時代中，都同時由很多獨立的枝系中進化出來。作者面臨的任務是要逐一地描述這些進化的事件，設法把它們在地質時間表內相互串聯起來。

作者企圖在書里設法使地質時間的感覺貫穿在整個的故事中，一

方面依次地叙述脊椎动物的各个类羣，一方面，在每一个地質历史的片段中，把这个时期內动物群間的关系穿插进去。这个尝试是否成功还待証实。

不論这本书在文詞和安排上的价值如何，插圖上的优越性則沒有疑問的。几乎全部的插圖都專为了这本书而新繪的，这一点非常有助于說明書中的論題。可以看到这些插圖都由簡單骨骼、复原和系統圖構成，大多分类組編在一起以便比較。

骨骼的插圖只是尽量用來說明典型的动物和牠們的構造部分，和課文一样，并不追求詳尽。复原圖和系統圖是达琳夫人以优越的技巧和笔法繪制的，依照生活的情况传达出許多古老的动物体态。这一方面也只能选择一部分的动物，而省略了許多同样需要复原的种类。当然作者希望能为本書繪制更多的插圖，但因受了篇幅的限制而不可能做到。

許多人都曾对本書的写作有过帮助。我特別感謝奥斯特洛姆先生代为校閱稿件和編制索引。

最后我还需要向一些人們表达我衷心的感謝，他們为我校閱了全部或部分的原稿，給我提出了許多建設性的批評意見，对本書質量的提高和課文的正确性有很大帮助。对于这些批判性的評論和建議，我非常感謝傑普生(G. L. Jepsen)博士校讀本書的全部原稿，雪卓(B. Schaeffer)博士校閱了原稿的魚类部分，罗美尔(A. S. Romer)博士校閱了兩棲类、爬行类和鳥类部分。最后，辛普森(G. G. Simpson)博士校閱了哺乳类部分。在古脊椎动物学的領域里沒有一个作者能够找到比这更知名和有权威性的批評家名單了。

E. H. 柯柏特 1955.1.



化石探尋者

第一章 緒 言

化石——岩石中的証据

这里講的是一个关于化石証据所揭示的脊椎动物进化的故事。它是以地壳沉积岩中發現的石化了的遗体为基础，对脊椎动物生命在地球的千百万年历史中的記述。这是古生物学家关于从早期古生代的原始脊椎动物开始，通过地質时代中漫长的岁月，到更新世大冰期时代的各种脊椎动物記錄的解釋。

化石是古生物学家——地球上古老生命的研究者——基以研究的原始資料。化石是那些現在已經絕灭了的生命の遗体或形跡。它們通常都是石化了的动物硬体部分，变成石头了的介壳或是骨头。它們可

以是动物的坚硬部分，依原先的組成并未經過石化或化石作用而被保存下来。有时，动物或植物的軟体部分也可以成为化石，虽然这样的保存方式并不常見。的确，絕灭了的动物偶而有完整地未經任何改变而保存下来的。在最后一次冰川时期冰冻在遥远北方冰雪中的猛犸象以及其他的动物，就是以这种方式保存下来的。

化石不一定是它們所代表的有机体的直接証据，由骨头或介壳的形式保存下来，它們可能是岩石中的印模——动物（或植物）或有机体某部分遺留下来的印痕。它們可以是一种动物的足印，也可以是一种动物在生前造成后而被保存下来的結構，例如巢穴或孔道。实际上，化石是以多种多样的形式出現的，它使生命現象对古生物学家更有意义。

化石的研究是一門比較新的科学。对于古代文明时期的人們來說，化石的性質是难以認識到的，直到文艺复兴时期，偉大的、博学的达·芬奇(Leonardo da Vinci)(和其他人等)才对化石有了正确的理解。可是，化石的科学研究仅只有一个半多世紀，而关于化石記錄的近代进化論的見解，实际上开始于达尔文的工作，这总结在他的划时代的著作“物种起源”(The Origin of Species)一書中。尽管古生物学是一門比較年輕的科学，但全世界的古生物学家們已收集了大量的化石材料，并加以研究。因此，可以說我們的基于化石記錄上的关于生命史的知識已經相当完全，这一点对脊椎动物來說，也和对其他生物門类一样的真实。

当然，还有許多的缺失尚待填補，还有許多新的类型尚待發現。但無論如何，脊椎动物历史的一般情况現在已被了解到足以形成一个連續成整体的故事，而就脊椎动物方面为数不多的門类而言，其历史常常相当詳尽地被保存在化石記錄中。

由于有可能發現完全新的生物被保存为化石，这就使生命界对于古生物学家來說有如探索不尽的宝藏。我們根本不知道在下一个峡谷中，或在遥远的荒漠的山坡上可能会發現什么东西，甚至在研究室里，也常常會出現一些使研究古代生命的学者驚訝和喜悅的东西。但不論这些化石是新的，或是它們所代表的动物是古生物学上熟知的，

化石的采集和修理經常总是辛苦和困难的工作。只有曾經在野外寻找过化石和在研究室里做过化石方面工作的人，才能够从人类所花出的劳动上来賞識化石的真正价值。

發現化石需要很多的探索，尤其是脊椎动物的化石。它們不像海生貝类及其他無脊椎动物的化石那样地保存得丰富；因此，它們的發現常常需要大量的步行、攀登和对岩石露头的細心观察。何况当这些化石被發現后，如果要使它們較為完整地帶回研究室的話，还需要專門的采集技术。通常必須小心地將化石暴露，一面在出露时用漆片使之变硬，因为，虽然这些骨头和鱗片已經变成石头，因而已經硬化，但同时常像薄玻璃一样的脆弱。因为这样的化石常会因其身体本身的重量而破碎，故在搬离工地前需要用麻袋布和石膏加以包裹。

然后，在研究里，全部过程还需要倒过来。去掉石膏的外壳，小心地把化石全部清理干淨。时常还需要用鋼絲、鉄条或者石膏来使它坚固和填充入骨头的孔洞中。这样准备就緒后的化石才可以供研究之用。

这种工作冗長、錯杂，时常是使人厭煩的，但当一个人对此科学完全發生兴趣时，則將是一項使人迷恋的工作。沒有一个嗜爱着一只可爱的希腊花瓶的古玩家，对于他的宝物，会比脊椎古生物学家研究某种生活在数百万年前动物的脆弱的化石骨头那样更細心和珍爱的了。

最后，一幅关于这种久已絕灭了的地动物的圖画重建起来了，骨头都与其他动物（化石的或現生的）的骨头作了比較，亲緣关系也被确立了。基于我們对于現代动物的知識，化石的軟体部分时常可以推理而得。肌肉可推算加到骨头上，神經和血管的一般輪廓都可表示出来。甚至連鱗甲或皮膚外盖物的性質，也常常可由化石示知，因此，只有如外表的顏色和附屬軟体部分的特性留下付諸想像了。这就是古生物学家的方法，他們用这种方法，經過了多少年的反复推研，已經把过去生命界的巨大复杂的圖案拼集起来。

具有脊椎骨的动物

脊索动物門是包括那些終生或在它們發育某时期內具有一条內部支持結構的动物，这个結構或者是一个連續的可弯曲的棒狀物——叫做脊索，或者是一系列脊椎骨，它們沿着身体中綫伸延在背部。具有脊椎骨的脊索动物通常都被称作脊椎动物，牠們包括了脊索动物的很大部分。几乎所有脊索动物的化石都是具有脊椎的动物——脊椎动物，因此，事实上所有我們关于原始脊索动物（牠們只有一条棒狀的脊索）的知識都是从一些孑遺的类型中得来的。

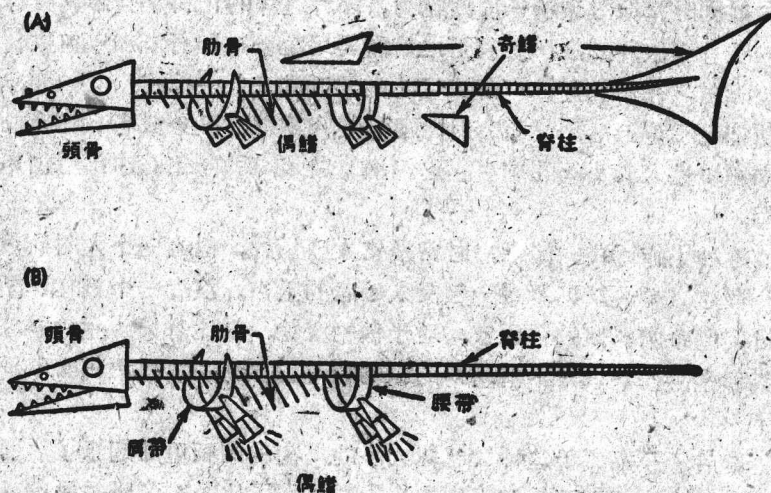


圖 1. 概括化骨骼圖解(A)一種水生的脊椎動物和(B)一種陸生的脊椎動物

正常的脊椎动物有一条横貫的身体長軸；对于这个位置的任何偏离都代表着一种特殊化。动物的前端是感觉器官的会聚部分，而這些感觉器官通常都位于头骨上。脊椎动物的內骨骼不是軟骨便是硬骨，而大多数主要的类型是硬骨質的。中軸骨是由脊柱（前端有一头骨）和通常有从脊椎骨側面伸展出来的肋条組成的。此外，可能有奇鳍与中軸骨連接着。大多数脊椎动物（但不是全部）还有附肢骨骼，它是由用以操舵和平衡、或推进的偶鳍或四肢組成的，而這些附

肢是以骨質的肢帶附着在身體上的。前端有一對肩帶，後端有一對腰帶。再者，脊椎動物的特征是脊神經的部位在脊索或脊柱之上，循環系統和消化系統的位置位在脊柱的下方。脊椎動物的呼吸不是用鰓便是用肺；用鰓的，氧氣從水中獲得；用肺的則氧氣從空氣中獲得。鰓都由弧——鰓弧——支持着的。所有的脊椎動物（除了最原始的外）都有一對上顎和下顎，它們都是由前端一對鰓弧的轉變形成的。感覺器官包括一對眼睛，一對鼻孔（除了最原始類型外的所有脊椎動物），和用以平衡和聽覺或單獨用以平衡的成對耳朵。

文 昌 魚

我們也許不知道最初的脊索動物是怎麼樣的，因為在化石記錄中不見得能把牠們的適當形態保存下來。它們一定是小的比較簡單的動物，並且不至於具有能夠在地球沉積物中石化後保存下來的硬骨骼。出現在岩石沉積中的最初的脊椎動物，都是以具有高度發展了的硬骨甲冑為特征的，由於這理由，曾有人推測在脊椎動物進化的歷史中，硬骨是很原始的。然而，邏輯上似乎應該相信在發育硬骨的甲冑之前必已有脊椎動物進化的一段漫長的時期，因此，實際上地質記錄中最早的帶有硬骨的古老脊椎動物可能遠遠超過原始脊索動物中的情況了。

然而，恰好有這樣一種原始形狀和組織的現生的脊索動物，牠在很大程度上近似於我們對於脊椎動物中心祖先的概念。這就是小的海生的文昌魚(lancelet)，學名叫做 *Amphioxus*。*Amphioxus* 是一種半透明的魚形動物，長度很少大於兩吋，生活在某些熱帶海岸的淺水中，隱埋在沙質的海底中消磨了牠的很多的時間。*Amphioxus* 沒有脊椎骨，而有一條脊索作為一根內部的支柱。這條支柱代表着脊柱的先驅。*Amphioxus* 的脊索之上是神經索，其下為一簡單的消化管。這種小動物沒有真正的頭或腦，且除了某些似乎對光有感覺的色素點外，亦沒有感覺器官。不論 *Amphioxus* 在這些方面如何原始和不完善，它卻在身體前端每邊有排成長列的鰓。這些伸展着的鰓是用於從水中獲得氧氣的，並且用來幫助動物進行捕食，像一種用來過濾海底屑物的篩。

子。最后, *Amphioxus* 虽是一种能游泳的动物, 但缺乏任何偶鳍。然而, 却有一个小的尾鳍。

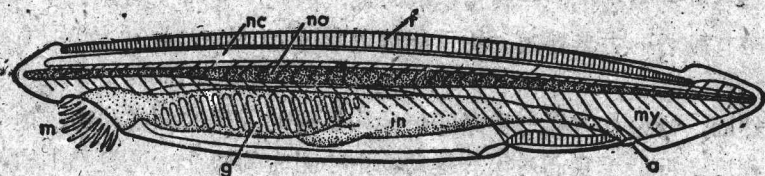
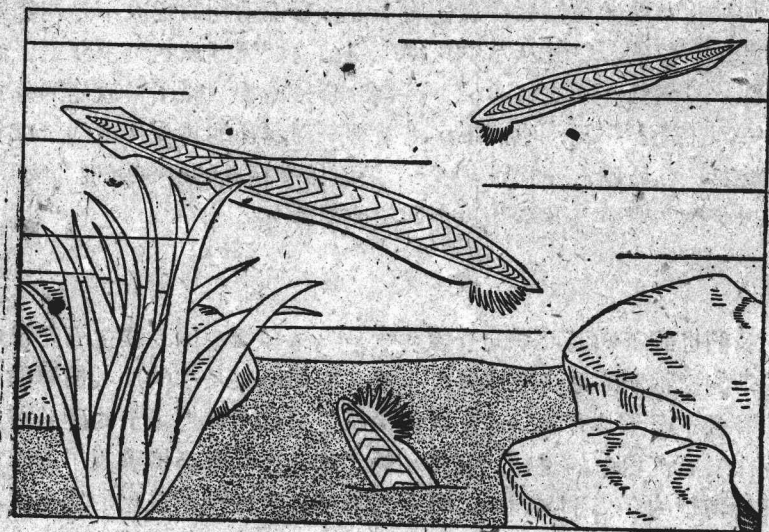


圖 2. 現代的文昌魚, *Amphioxus*, 一種生活在沿海岸淺水中的簡單的脊索動物。簡字說明, a, 肛門; f, 鰭條; g, 鰓, m, 口周圍環繞着觸鬚; my, 肌節或肌肉節; nc, 背神經索; no, 脊索

总之, *Amphioxus* 是一種很簡單的脊索動物。鰓筐的大大發育說明這種動物在解剖上某些方面可能是特化了的, 但除開這個特化外, 在一般樣子上, 文昌魚是近似於一種脊椎動物構造上的祖先。可能自早期古生代, 甚至在前古生代, 文昌魚所代表的進化方向曾有过小的變動。實際上, 從 *Amphioxus* 中, 我們看到了 5 億年前的脊索動物的祖先。