

最初的哺乳动物

寇馬克(Kermack) 毛舍特(Mussett)

(伦敦大学)

我們对于自己的祖先是关切的,对于我們的家族,以至再扩充到对于人类的起源也是很关切的,同时哺乳动物的起源在古生物学中还是一个最隐晦难明的问题。

哺乳动物的界說 哺乳动物有許多特征为它們与其他的四足类(两栖类、爬行类、鸟类等)的区别之点。这些特征是:(1)由母体所生的乳养育其所生的小动物。(2)通常有毛髮被其全体(人体亦然,不过毛髮較細而短)。(3)由心脏发出的主要动脉管位于身体的左部。(4)下顎骨由一块骨所成,即齿骨(dentary)。其他的四足类则为齿骨与其他的骨所合成,通常其数为5。(5)下顎骨的关节是由齿骨后端的突起(即髁骨状突起)与头骨的凹面(即鳞状骨 squamosal)相吻合而成,其他的四足类则由顎骨中的一个具有凹面者(即系骨或关节骨 articular)与头骨的髁骨状突起(即方形骨 quadrate)相吻合。(6)从耳鼓传声音到内耳是由三个小骨(槌骨 malleus, 砧骨 incus, 鐙骨 stapes)的作用,其他的四足类则仅有一个小骨(鐙骨)。

因为化石只包含硬体部份,故上述六項中只有后三項特征才可用来作哺乳动物起源方面的比較研究。

地質和野外工作 地質的时期首先划分为几个大的代(图1),最后一个代为新生代(Cenozoic),从新生代的初期到現代大約六千万年,这就是普通所称的“哺乳动物时代”。自新生代以来我們有丰富的哺乳动物化石以供研究,关于它們的演化如象馬类、猫类、象类都有詳細的資料。但是在这些形体內要想解决哺乳动物起源的问题是不行的,因为在新生代的初期它們已經是很进化的形体了。

新生代以前为中生代(Mesozoic),即普通所称的“爬行动物时代”。因为在当时如庞大的恐龙和海中很奇特的动物,如魚龙(Ichthyosaurs)、蛇頸龙(Plesiosaurs)等都很繁盛。中生代距离現在大約两亿至六千万年。英国的南部就生成于中生代,在中生代各沉积岩层中,如1764年在牛津(Oxford)附近发现的石田板岩(Stonesfield slate)中曾找到最古老的哺乳动物化石之一的下顎骨一块。虽然这是一个很旧很古的发现,但是由后来許多发现看来还是稀有的东西。因为中生代哺乳类本来就是极稀少的。稀少的原因一半是由于它們形体很小,大者如猫,小者如鼠。除了一些很稀少和不重要的发现以外,主要的发现地点有三处:一处为原来的石田,为中侏罗紀(距今約一亿四千万年);其他两处都属于侏罗紀的頂部(距今約一亿二千万年),一在英国 Swanage 的普尔貝克(Purbeckian)层,一在北美維阿明州 Como Bluff 的摩利生(Morrison)层。这三处所发现的化石都是一些孤独的牙齿和下顎骨。虽然哺乳动物的历史是很远古的,远到一亿四千万年前的时期,但所获的遺骸都是很破碎而且难得的。

近年来在英国和北美又有一些惊人的发现,如1947年德国的居勒(Dr. Kühne)曾到

英国南威尔士的 Glamorgan 石炭紀灰岩的岩縫构造中,找寻中生代四足类的化石。在三迭紀的末期,这种灰岩形成高出水面的島,而海水有时又消退,于是雨水的作用使灰岩发生一些洞穴和地下水道,其情形与現代的地質环境相同。例如在英国的 Derbyshire Somerset 及 Yorkshire 等地都有这种現象。在这些灰岩的洞穴中小哺乳动物往往陷入其中而被埋葬,因而保存为化石。

在 Mendips 也是如上述中生代的同样环境,就在同样的岩縫构造中,居勒曾发现許多小形体爬行动物的骨化石。后来他在 Vale of Glamorgan 繼續工作,于是又有最重要的发现。在 Cardiff 以西的矿坑中他发现一些岩石碎片,这些碎片为矿坑中已被挖掘的岩縫的一部份,他在碎片内发现上述最古哺乳类的牙齿,經他命名为 *Morganucodon watsoni*。因为这个岩縫的地質年代为瑞替克期(Rhaetic, 三迭系頂部,距今一亿六千万年),所以較石田片岩中所发现者更为古老。同样的牙齿化石以前曾經在英国 Holwell、Somerset 以及瑞士的 Canton Schaffhausen 等处发现过。但居勒所发现者更属重要,因为来自真正的岩縫沉积中,因此很可能在此处发现此种动物更完全的遗体化石。单就牙齿化石不足以証明此动物是否哺乳类,至少要有下顎骨的末端才能看出哺乳动物特征的齿骨后端髁骨状突起。在头骨发现后,原来单独的牙齿被認为系爬行动物牙齿者,才重新被分类为哺乳类的牙齿,居勒只发现了这些化石,以后,于1951年就回德国去了。于是我們繼續向 Glamorgan 做采掘化石的工作。在1955年我們的收获非常重要而且丰富,都是在潘特矿区(Pant Quarry)发现的。此处的整个小哺乳类骨化石的个体非常之多,整体化石其大如田鼠約以千計都是在矿坑頂部的岩縫中发现的。这些形体与 *Morganucodon* 很相似或者竟自相同。我們不仅获得許多单独的牙齿而且获得許多完全的骨骸。虽然許多化石不完全或已受水侵蝕,但是关于中生代的哺乳类化石的丰富收获这要算是第一次,与那些仅寻得的牙齿或顎骨化石真有天淵之別。在这个潘特岩层中所发现的上述化石超过了全世界所有一切中生代哺乳类珍貴化石的总合。所謂潘特哺乳类(Pant mammal)份量之丰富实在是可惊异的事。这样寶貴的标本可以搜集到几千斤。以后,在附近各处的矿坑中我們又有发现,在这样矿坑中也有許多化石虽不如潘特丰富,但保存比較完好。內中除哺乳类以外还有蜥蜴、昆虫、蝸牛等化石和植物化石。由蝸牛及植物化石可以断定此岩縫的填充层是瑞替克期(Rhaetic)。

采配工作 由围岩中选出这些很小的骨化石是一个不容易的工作。围岩是一种細泥灰的粘土質(就是說具有多量碳酸鈣的粘土)含有大量的赤鉄矿,属于氧化鉄。假如用酸先将围岩溶解,則围岩漸漸崩裂,骨化石就可沉底。經過几次溶洗,去泥后再将沉积物晒干。然后用各样粗細的篩子把它篩过几次,然后在双筒显微鏡下放大30倍进行挑选。这是很劳苦而且很費時間的工作。最后在将骨化石装入玻管以前須将其浸入塑料溶液中。較大而完全的骨块則在双筒显微鏡下用細針处理它。虽免去上述用酸溶解的手續但是更費时,不过不致将完整的骨块损坏。

牙齿和顎骨均易于識別。幸而我們根据牙齿就可把中生代的哺乳类分类,因为除了牙齿以外我們就不能得到其他的东西。威尔士的哺乳类牙齿表示在这个岩縫中的化石代表中生代五个組的哺乳类中的两大組(图2)。

牙齿 在岩縫中所发现的最普通的哺乳动物都属于梁齿类(Docodonta),其中包括摩

尔根兽(Morganucodon)。其顎骨上的牙齿的数目与現代的哺乳类无异,而且最与鼯(Opossum 形似袋鼠但袋囊不发达,負其子于背上)相近,其牙齿属于原始类型。大家认为最原始的哺乳类齿的数目应更多于現代的或侏罗紀末期的哺乳动物。現在我們才知道实际上

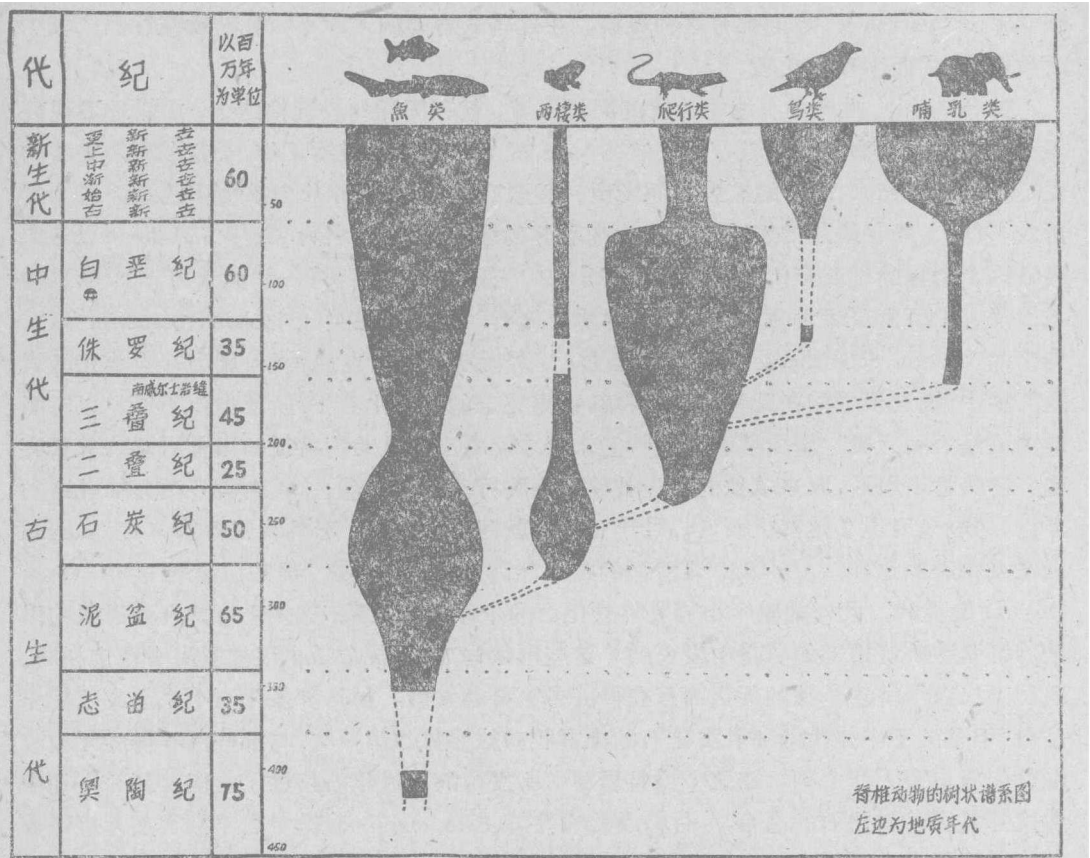


图1 脊椎动物的树状谱系图

并不是这样。在上下顎骨前方每一边有5个切齿,次为一顆大的犬齿,次为頰齿(Check teeth)。上顎的白齿为两个前白齿和4个白齿形齿,在下顎为2或3个前白齿,4或5个白齿形齿,下顎的白齿似乎常为7枚,一般說来其齿式¹⁾应为: $2 \times \frac{5:1:2:4}{5:1:2/3:5/4} = 50$

从前大家认为原始哺乳类的白齿从顎的前方起必定是低級的在前,愈向后愈复杂,由我們現在的化石记录看来实际上也不是那样,每一类型的牙齿有很清楚的,絕无中間过渡型的牙齿。

在另一方面威尔士所产的梁齿类(Welsh Docodonts)較其他哺乳动物低級。再就高級的兽形的爬行动物而言,上顎的最后一个切齿是在上顎骨上。这样顎骨上的切齿在其他

1) 原注:齿式記出了各个类型的牙齿,以顎骨的一側为限,在横綫以上的数字为上牙,横綫以下为下牙,人类的牙齿为2門齿,1犬齿,2前白齿,3白齿为上顎或下顎一側的齿式。其写法有两种: $2 \times \frac{2:1:2:3}{2:1:2:3} = 32$ 或 $I \frac{2}{2}: C \frac{1}{1}: P \frac{2}{2}: M \frac{3}{3}$

哺乳动物中是没有见过的,他们都是生根于前颌骨中的。

原始的特征 除头骨外其骨骼是很原始的,那应该是意中事,例如在现代的哺乳动物中除产卵的一穴类,具鸭嘴形的鸭嘴兽(*Ornithorhynchus*), 和多棘的食蚁兽针鼹(*Echidna*) 等外,肩带骨的构造通常是由两对骨块所合成,即背肩胛骨(dorsal scapula)或肩胛骨(shoulder-blade)和腹锁骨(ventral clavicle)或锁骨(collar bone)。另一方面,鸭嘴兽和针鼹的肩带骨为四对的骨块所合成,还有一块中间的骨为间锁骨(interclavicle),下二锁骨末端的联络者。还有其他的特殊骨块为成对的乌喙骨(coracoids)和前乌喙骨(precoracoids)都位于肩胛骨的下面。鸭嘴兽和针鼹的前乌喙骨则不与肩胛骨相连。南威尔士的梁齿类的肩带骨与一穴类相同,但其前乌喙骨不与肩胛骨相连,这种情形与爬行动物相同,这是哺乳类由爬行类所演化的一点。这种构造实际上也是最原始的哺乳动物的肩胛骨的构造。

梁齿类(Docodonta)和一穴类(Monotremata) 威尔士所产的哺乳动物与一穴类相似之点,还不仅是肩带骨。一穴类下颌骨中的第五支神经由头骨穿过围绕内耳骨(petrosal bone 颞颥骨)的孔。但是在任何一个哺乳动物中,此神经是由颞颥骨前方的翼蝶骨(Alisphenoid)通过的。这种情形原来认为是一穴类的特殊情况。现在才知梁齿类的颞颥骨的排列是与一穴类相同的而且下颌骨中的神经也是由那里穿过的。这种特征并无显然适应方面的价值,并且这两组的动物似乎又不是各自独立发展的。这个可能表示它们的亲缘关系,而一穴类是由梁齿类这样的动物演化而来的。

颌骨的双关节 威尔士梁齿类骨骼最显著的特征为下颌骨后方的构造。齿骨的后方有一个很发育的髁骨状突起,这是很标准的哺乳类下颌骨关节的构造,由此与头骨的鳞状骨(squamosal)相吻合。颌骨的后部有一凹槽,其上有一明显的垠,此与其后的髁骨状突起相连接。这种凹槽和垠的构造为高级兽形爬行动物所具备,其中包含一些骨块,由此组成爬行动物的下颌骨(注意:爬行动物的下颌骨通常为6个骨块所组成,而哺乳动物则仅由一块齿骨所成)。梁齿类的槽和垠应有同样的作用而包容了下颌骨的一些骨块。这种作用在潘特标本中只有一个标本很明显,而且爬行类的骨块在此也容易看出。

由此看来,南威尔士的梁齿类既具有哺乳动物下颌骨关节的特征,又有爬行动物复杂组合的下颌骨的特征。实际上可能还不止此。在髁骨状突起的后面并在突起的垠的下面还有一个沟。兽形爬行动物具有此沟而且下颌的关节骨即嵌入其中,在其他普通的爬行动物方面则此骨块为下颌关节骨的下部。如果这样的推断是正确的,梁齿类就同时具有新的哺乳动物的下颌关节和旧的爬行动物的下颌关节,它就起了两重的作用。故知梁齿类确是爬行纲和哺乳纲的中间物,犹如始祖鸟之于鸟类和爬行类一样,而且梁齿类是一个完美的“迷失的连锁”。

对齿目(Symmetrodonts) 在威尔士的岩缝沉积中还发现另一种哺乳动物,就是对齿目。它的臼齿很简单(图2),具有三个齿尖排列成三角形。这种齿的类型或者为近代较高级的哺乳动物牙齿发展的基础(袋囊类和胎盘类)。可为哺乳动物最古的祖先。

在威尔士岩缝沉积中对齿目的化石比较梁齿类稀少,并且已知的不过是一些孤独牙齿,但也有几块下颌骨。在颌骨上也看出一个凹槽和垠的构造与梁齿类相同。并且可以看出它也有一个复合的下颌骨,是否也有双重颌骨关节,因标本过于破碎不易看出,不过由它的大小可以断定出这种构造。

关于下颞骨的构造在梁齿类的历史中未见有演化的迹象：后来所发现的梁齿类如英国和美国上侏罗纪所发现的化石其颞骨与先前威尔士所发现的完全相同。

上侏罗纪的对齿目已比它们上三迭纪的祖先型进化得多。颞骨上的槽和垠的构造俱已消失，而且双关节的构造也不可能存在。只可见哺乳类一般的鳞状骨和齿骨的构造还保存。威尔士的哺乳动物所具的爬行动物型的颞骨尚可看出。近几年来帕特森（Prof. Patterson）在迭克沙斯的中白垩纪又有一些重要的发现。他所寻出的颞骨为中生代最晚的对齿目，故其构造已经纯属哺乳类型而为一块齿骨所形成。

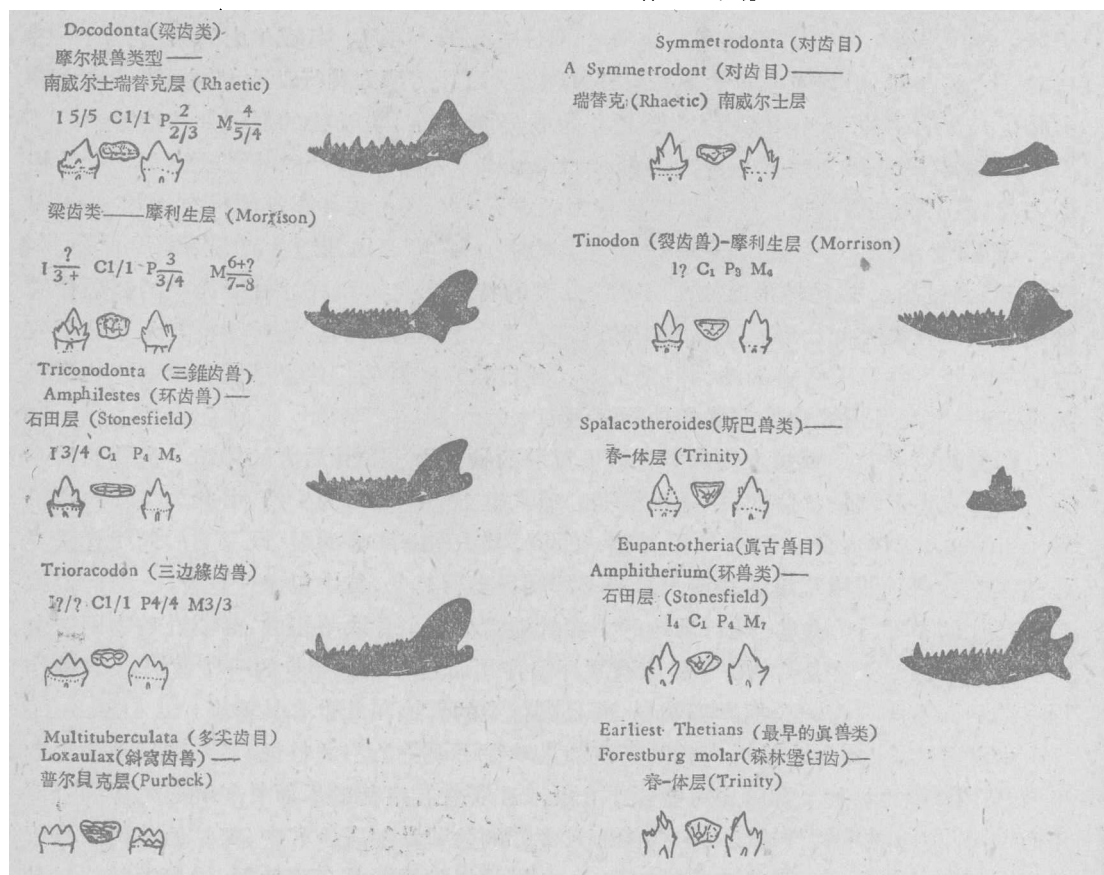


图2 中生代哺乳类的下颞骨和齿骨图

由牙齿的构造看来，我们可无疑地把这些已知的对齿目都分类于一目中。研究早期哺乳类的最令人惊奇的一件事，就是下颞骨的构造中，发现出这样大而且根本上的改变和双关节的构造而不致影响牙齿的构造。

最早的哺乳动物的亲缘关系 既然梁齿类 (Docodonts) 和对齿目 (Symmetrodonts) 都具有爬行动物和哺乳动物的根本特征而又在其他方面各各不同，可见它们必定在演化的最早几个阶段时彼此分歧而出——事实上在最早的演化阶段时，它们共同的祖先还是一个爬行动物。

现代的一穴类或者是由梁齿类而来，并且其他的古兽类 (Pantotheres) 和现代的有胎盘类 (Placentals) 及有袋类 (Marsupials) 都是由对齿类而来 (图3)。

侏羅紀原始哺乳动物中其他两个目,即三錐齒目(Triconodonts)和多尖齒类目(Multituberculates)的亲緣关系还是个疑問。

三錐齒目(Triconodonts)之所以完全建立起来为哺乳动物中的一个目,是在它的下顎

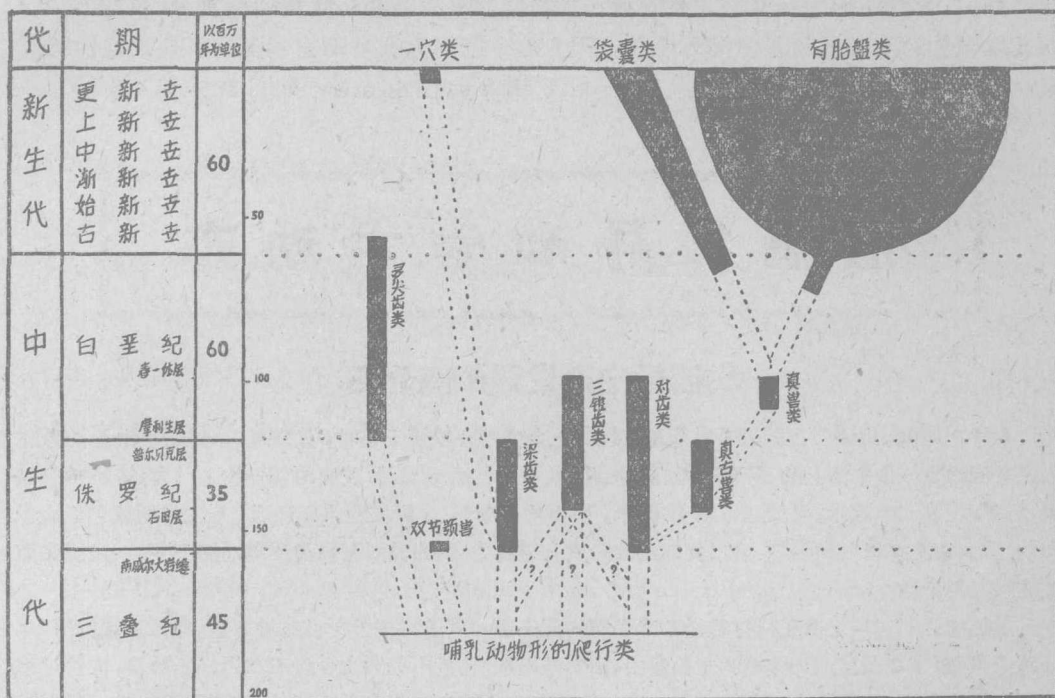


图3 中生代哺乳类树状谱系假想图

骨中的附属的各个骨块合并和消失以前,因此它必定是直接由爬行动物起来的,与其他的哺乳动物无关。另一方面,三錐齒目必系对齿目和真兽类的类型中所传出的最先后裔,不然必与梁齿目有关。对于这些主张,我們因沒有充分的証据所以都不能决断那些是对的。

多尖齒目(Multituberculates)是孤立的一个目,与任何其他哺乳动物都找不出亲緣关系。可以說它們也是直接由爬行动物而来。

最后克罗模頓(Crompton)新近描述了一个由南非洲得来的小动物,其命名为布氏双节顎兽(*Diarthrognaethus broomi*),据說是一个具备顎骨双关节的动物。双节顎兽(*Diarthrognaethus*)显然是代表另外一个演化系統的旁支,而且这个旁支早在正型哺乳动物出現以前就絕灭了。

結論 由此看来,哺乳动物型的下顎骨向几个方向单独演化,其結果使哺乳动物成了一个多头系統的动物羣(图3),因此它們就沒有一个单独的共同祖先,就是說沒有一个祖先它的本身是一个真正的哺乳类。这样一个共同祖先應該在爬行动物內中去寻找。假如承認了这一点,那就算解决了一个长久的悬案。因为哺乳动物的主要各組都在初期出現的时候很清楚(內中至少有两部份是出現在上三迭紀),所以它們的共同祖先應該在中三迭紀或下三迭紀。但是这些时候正有一个兽形的爬行动物羣存在。这些动物都还在原始的各演化阶段中,远不如我們想象那些已进入了哺乳动物內中,而在三迭紀末期以前就

形成了一些真正哺乳动物类群。假如我们承认哺乳动物群是一个多头系统的动物群，那么这个困难就会消失。

这些南威尔士所发现的中生代哺乳动物对于哺乳动物的起源及其分类的知识有很大的增益。最有趣味的是它们牙齿的形式和数目与梁齿类和一穴类的可能的亲缘关系。而尤以颞骨的双关节的证据最为重要。因为这个证据为哺乳动物起源的多头系统性所依据。

(周晓和译自 Discovery 杂志, 1959 年 4 月号)