

兔形动物的进化与分类学工作述评*

罗泽珣 冯祚建

(中国科学院动物研究所)

进行分类学研究,应具进化史观。目前,关于兔形动物的进化,假说林立,无所依从,致使研究该类动物的系统分类,产生了一定的困难。为此,本文综述有代表性的一些假说,加以述评;并根据所归纳的初步论点,试拟定了现生种类的系谱。报道如下。

一、兔形动物的分类地位

兔形动物包括兔类(Hares)、穴兔类(Rabbits)和鼠兔类(Pikas)三大类群,是以具有一对前后重叠的上门齿作为鉴别特征的。

顾名思义,兔形动物应具“兔形”。自古以来,具此看法的人相当普遍。如汉代魏朗所著的《魏子》中注释:“兔字篆文,象形”。但是,从现生的种类来看,鼠兔的外形迥异,若称之为鼠形,似更确切。

近年来,克席梅克(Grzimek, 1975)所编的《动物百科全书》中,曾引特尼乌斯(Thenius)的论点,认为:“最古老的兔科动物(Leporidae)是第三纪始新世晚期亚洲的卢氏兔属(*Lushilagus*)和沙漠兔属(*Shamolagus*)及北美的貽兔属(*Mytonolagus*),它们缺乏现代兔形动物前肢短和后肢长的比例,使得它们的比例像鼠兔,因此被称之为原兔动物(Protolagomorphs)”。虽然特尼乌斯的论点尚有争论,但是仍有可信之处,理由如下:

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所收藏的一个尚未制成的沙漠兔躯干部分的化石,发现沙漠兔的个体大小和现生的红耳鼠兔差不多。

2. 辛普森(Simpson, 1945)曾对哺乳动物的现生种类及化石均有研究,他将沙漠兔属、貽兔属、古兔属(*Palaeolagus*)及现生种类的火山

兔属, 琉球兔属及红兔属等, 均划归古兔亚科(Palaeolaginae)中。

戴斯(Dice, 1929)依下颌第3前臼齿的横断面两端大, 中腰细, 呈“哑铃状”的形态特征, 将火山兔、琉球兔和红兔三个属划归古兔亚科, 因此可以由现生古兔亚科上述3个残存种类的外形, 来核对特尼乌斯的论点如下:

(1) 火山兔(*Romerolagus daizi* Daizi)个体甚小, 体长仅285—310毫米。耳短而圆。后腿短, 后脚小, 走路快步式, 而非跳跃式。鸣叫声像鼠兔。无外尾。从外形看, 颇似鼠兔。

(2) 琉球兔(*Pentalagus furnessi* Stone), 依今泉吉典(1976)的量度, 体长只有418毫米, 后足长85毫米。上颌仅两颗臼齿, 齿式与鼠兔完全相同。

由上述资料反映出: 虽然从化石来看, 在始新世至渐新世时期, 兔科动物与鼠兔科动物即已独立发展, 但是从残存的古兔亚科的现生种类来看, 无论是外形, 个体大小, 甚至齿式, 均似鼠兔。由此可见, 从进化史观上看, 鼠兔外形具古“兔形”。因此, 把鼠兔划归兔形目, 是合乎谱系的。

另外, 还有一个常遇的分类学问题是兔形动物应该独立成目, 还是应该划归啮齿目(Rodentia), 而作为一个亚目——重齿亚目(Duplicidentata), 必须澄清。兔形动物具凿状门齿, 而门齿与颊齿间又有宽阔的齿隙, 不少分类学家把兔形动物划归啮齿目中的重齿亚目¹⁾。但

* 本文写作承蒙中国科学院古脊椎动物与古人类研究所李传葵同志借阅大量文献资料, 并提供了宝贵的意见, 特此致谢。

1) 见Illiger, 1811; Gregory, 1910; Allen, G. M., 1938; Miller, 1912; Банныков, 1953; Виноградов и Громов, 1952.

是，若依进化史观，此论点颇难成立，理由如下：

1. 远在新古世和始新世，兔形动物与啮齿动物的差别即非常明显，彼此看不出有任何直系的亲缘。

2. 凿状而增大的门齿，并非兔形动物和啮齿动物所特有。如塔斯马尼亚袋熊 (*Vombatus ursinus* Shaw)，指猴 (*Daubentonia madagaskariensis* Gmelin) 及已绝灭的多尖齿类 (*Multituberculata*) 及裂齿类 (*Tillodontia*) 等，均有凿状而增大的门齿，但是它们在进化上均是独立发展，彼此看不出有任何的直系亲缘，仅属于进化中的趋同现象 (Convergent evolution)。因此，不能作为将兔形动物和啮齿动物划归同一目的分类依据。

3. 即使以凿状门齿而论，兔形动物与啮齿动物也仅是形似而已，结构完全不同。兔形动物上门齿单层釉质，门齿向后延伸仅至前颌骨；但啮齿动物上门齿双层釉质，门齿向后延伸可达颌骨。

4. 颊齿构造则完全不同。兔形动物的颊齿为棱柱式的单侧高冠齿，咀嚼面呈切割式横脊；啮齿动物颊齿为压挤研磨式齿冠，咀嚼面有2—3纵列的齿突。

5. 两类动物牙齿咬合的情况更不同。兔形动物上颊齿列的间距宽，而下颊齿列的间距窄，颊齿咬合时，仅能在一侧；但是，当颊齿咬合后，上下门齿亦能咬合。因此，咀嚼食物时，下颌虽能前后移动，但主要是左右移动，利用单侧高冠齿斜面上的横脊，将食物充分地切割。啮齿动物上、下颊齿的间距几乎等宽，颊齿能双侧同时咬合；但是，颊齿咬合后，门齿却不能咬合，上门齿的位置在前，下门齿的位置居后。咀嚼食物时，下颌首先前后移动，再左右移动，使食物能充分研磨。由于咀嚼机能不同，啮齿动物咬肌特化程度高，颌部的肌序 (musculature) 显然不同。

通过上述论证，可以证明兔形动物与啮齿动物在进化中是独立发展的。兔形动物应该独立成目——兔形目 (Lagomorpha)。

二、关于兔形动物起源的假说

有关兔形动物起源的假说很多，论点各异。现列举有代表性的假说，进行分析归纳如下：

1. 来自原古兔科 (*Eurymylidae*) 的假说，可以伍德 (Wood, 1942) 为代表。原古兔 (*Eurymylus laticeps* Matthew et Granger) 与现生兔形动物有如下的相似性：(1) 上颌骨的侧面具骨窗；(2) 颧弓前支向下倾斜，眶下角呈锐角；(3) 眶下孔的位置同；(4) 臼齿为单侧高冠齿；(5) 两侧上颊齿列近乎平行；(6) 上颊齿列的间距大，下颊齿列的间距小，颊齿仅能在单侧咬合。

但是，原古兔比现生的兔科和鼠兔科的种类少一颗前臼齿，是一个不小的差别，所以有些古生物学家认为原古兔并非现生的兔形动物的直接祖先，仅认为有共同的祖源 (如杨钟健, 1955)。

近年来，李传葵同志研究我国南方所采的大量原古兔化石后，认为原古兔仅有一对上颌门齿，根本不是兔形动物。倘若这种论点能够成立，兔形动物起源于原古兔的论点，即被推翻。

2. 来自假古蝟 (*Pseudictops* spp.) 的假说 [范瓦伦 (Van Valen, 1964)] 由于假古蝟与兔形动物的颊齿相似，因此认为二者可能有较近的亲缘。但是，若就颊齿的相似性而论，假古蝟远不如“原古兔”与现生的兔形动物更接近；另外，假古蝟有犬齿，而门齿与兔形动物差异更大，已被划归为食虫动物，与兔形动物亲缘远。

3. 来自犴兽 (*Anagale gobiensis*) 的假说 (Simpson, 1931) 犴兽的上颊齿为单侧高冠齿，后几颗前臼齿已臼齿化，很像兔形动物。但是，萨莱与麦克·肯尼 (Szalay et McKenna, 1971) 已把原古兔科、假古蝟科 (*Pseudictopidae*)、古蝟科 (*Zalambalestidae*) 及犴兽科 (*Anaglideae*) 划归为一个犴兽目 (*Anagalida*)，并认为通过“原古兔”为桥梁，犴兽有可能是兔形动物的祖先。但是，通过李传葵的新论点，“原古兔”已被否定不是兔子，犴兽与兔形动物之间的桥梁已断，此

假说不能成立。

4. 来自踝节类 (Condylarthra) 的假说, 以科尔伯特 (Colbert, 1969) 为代表。踝节类发现于古新世早期, 是典型的草食动物。倘若“原古兔”不是兔子, 则最早出现的兔子在始新世晚期。踝节类的齿式虽齐全, 但比兔子出现早两亿年左右, 通过长时期的演化, 作为草食性的兔形动物的祖先, 并非无此可能。

通过对以上诸假说的分析, 作者倾向于兔形动物起源于踝节类假说的论点。

三、依进化史观重校兔形目的系谱

分类系统是历史的总结, 又是系谱的概括。研究进化史后, 对分类系统可以进行合理地安排, 更能重新校定系谱。

从化石资料[道森 (Dawson, 1967)] 来看, 鼠兔出现的时期并不比兔科种类早。但是, 从现生种类的适应辐射范围及种数而论, 依科尔伯特 (Colbert, 1967) 的进化成功的标准来看, 则鼠兔科动物的特化程度远不如兔科动物, 也就是说, 鼠兔保留着较多的祖征。作者同意辛普森 (1945) 认为鼠兔科比兔科略原始的论点, 在系谱排列上, 倾向于将鼠兔科列前¹⁾, 而不同意将兔科列前的系谱²⁾。本文对兔形目的系谱提出如下的方案:

1. 鼠兔科 (Ochotonidae) 仅 1 个单型属, 即鼠兔属 (*Ochotona*), 全世界共约 24 种。顺序

是将门齿孔与腭孔分开的列前, 称其为耗兔亚属; 门齿孔与腭孔合二为一的列后, 称其为鼠兔亚属。

值得提出的是文献中曾提到过密特傑莱鼠兔 (*Ochotona mitchelli* Agrawall, 1971), 产自尼泊尔, 由于未见到过标本, 也没查到原始描述文献, 不能确定, 未列入图 1 中; 另外, 喇嘛鼠兔 (*Ochotona lama* Mitchell et Punzo, 1975) 根据原始描述, 估计是藏鼠兔的同物异名。

2. 兔科 亚科分类依戴斯 (Dice, 1929)。由下颌第 3 前臼齿的形态划分为 3 个亚科如下:

(1) 古兔亚科 (Palaeolaginae) 如前所述, 下颌第 3 前臼齿的横断面呈“哑铃状”, 两端大, 中腰细。这种齿型是由于这颗牙齿的内侧 (舌边) 与外侧 (唇边) 的中部均有一个内陷角, 但内陷的程度并不深, 于是形成了“哑铃状”的断面。这个亚科以渐新世出现的古兔属为代表。但是, 现生的种类仍有 3 个属的野兔——琉球兔属 (仅 1 个单型种, 琉球兔, 分布于琉球群岛), 火山兔属 (仅 1 个单型种, 分布于墨西哥) 及红兔属 (共 4 种, 均分布于非洲)。

(2) 始祖兔亚科 (Archaeolaginae) 下颌第 3 前臼齿仅外侧 (唇边) 中部有一内陷角, 但内陷的程度并不深。以中新世出现的始祖兔属 (*Archaeolagus*) 及仲兔属 (*Hypolagus*) 为代表, 无现生的种类。

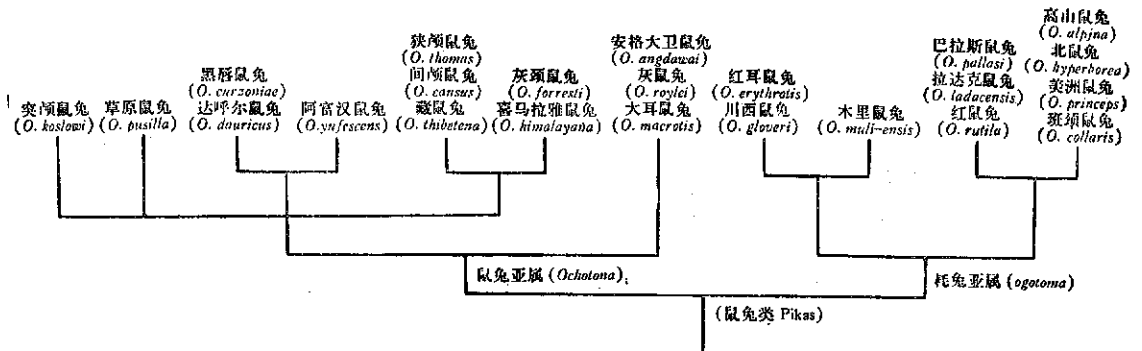


图 1 鼠兔科亲缘关系示意图

1) Allen, G. M., 1938; Огнев, 1940; Simpson, 1945; Виноградов, 1952.

2) Ellerman et Morrison-Scott, 1951; Банников, 1953; 中国科学院动物研究所兽类研究组, 1958; Гуреев, 1964.

依戴斯的解释是“这个科到更新世后便消失了”。然而，若依陈世骧（1978）“又变又不不变”的概念来分析，始祖兔亚科从下颌第3前臼齿的构造来看，似乎处于过渡类型。它仅在这颗牙齿外侧中部有一个内陷角，倘若这个内陷角继续内陷，几乎达到这颗牙齿的内缘（舌边）时，则演“变”成兔亚科（Leporinae）的齿型。

古兔亚科与始祖兔亚科在渐新世并存，从齿型来看，两个亚科是独立的发展。由上新世开始，始祖兔亚科的种类逐渐“变”，有的始祖兔亚科的种类绝灭，有的却成了兔亚科的种类。辛普森（1945）将始祖兔属并入古兔亚科中，但从齿型来看，古兔亚科两侧洼陷，始祖兔亚科单侧洼陷，辛普森的论点不能成立。

（3）兔亚科 下颌第3前臼齿仅在外侧中部有内陷角，但内陷的程度深，几乎贯穿了整颗牙齿，达内缘（适边）。这个亚科均是现生种类。

值得注意的是其中的兔属（*Lepus*）演化最成功。后腿变长，善奔跑，已不再过穴居生活。为适应奔跑，后鼻孔变大（翼内窝变宽），适应急

促的呼吸；耳朵变长，听觉发达；幼兔产于穴外，出生后即有毛，眼睁开，能自由活动。适应辐射的范围广，除澳大利亚、新西兰及马达加什岛外，几乎全世界分布。兔属共有30余种，在兔形目中另成一大类——兔类（Hares）。然而，就其形态特征而论，其变的程度尚不足以另立新亚科。

兔亚科其余各属，均是穴兔类。穴兔类大多是单型种，如粗毛兔（*Caprolagus hispidus* Pearson），穴兔（*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus），矮兔（*Brachylagus idachoensis* Merriam）及苏门答腊兔（*Nesolagus netscheri* Schlegel et Jentink）。只有棉尾兔属（*Sylvilagus*）种类多（共13种，分布于北美）。

前述的古兔亚科的3个属也均是穴兔类。由此看来，穴兔类比兔类更古老（系谱见图2）。

通过进化史的研究，初步提出了兔形目的系谱。虽然还不够完善，但是在进行现生种类的系统分类学研究时，不至于无据可循。这项工作仅是个尝试。安排的系谱是否适用，尚有待实践检验。

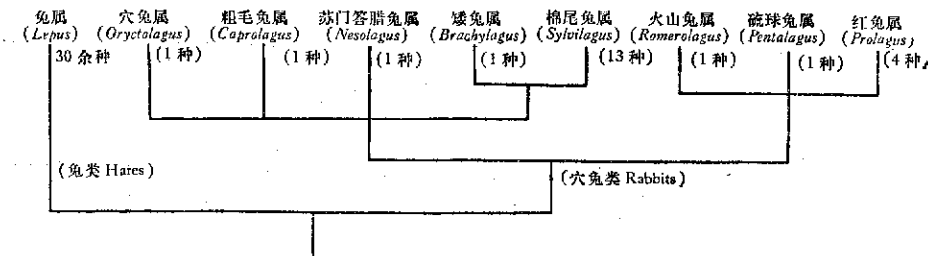


图2 兔科亲缘关系示意图