

灵长类演化的途径

刘 咸

(复旦大学人类学教研组)

在自然选择中,生物界的生存斗争异常激烈,适者生存。就适应的方式而论,演化途径各有不同。

有的高度特化,但一旦环境有变,时过境迁,反而不适于生存,而促使其灭亡。这种事例屡见不鲜,如剑齿虎,披毛象及爱尔兰叉角鹿的绝灭,即足以说明。达尔文曾认为:“动物某些特征,如果过分地发达或特化,对其本身反而不利,可能导致死角。有些特化程度很高的动物,一旦环境变化,便不能适应,从而灭亡”。这充分说明了在演化的过程中,过犹不及,特化的程度需适度。

但是,有些动物,从形态、生理及生态的特征来看,特化的程度并不高,而保留着较多不变的原始或古老特征,但却能比较长期的适应环境,而求得生存。这种适应的途径,可称之为“以退为进”的途径。例如灵长类,据作者分析就属于这种演化的途径。灵长类体大不如象和犀牛;奔跑不如野驴和野马;力大不如牛;牙齿尖而锐利不如虎和豹;不能像蝙蝠那样飞翔;不能像鲸和海牛善于游泳。但是,动物学家公认为“灵长类”,林耐称之为第一级动物。以灵长目中的人类本身而论,能使用工具,制造工具,种植粮食,开发地球上的资源,等等,在演化上不能不说是相当成功;然而,从形态上来看,如几种类型的牙齿并存,前后肢均保持着5趾等,又反映出其特化程度不高。

本文专题论述灵长目演化的途径,以说明其演化途径的特殊性。

—

灵长类依买华德(Mivart, 1873)在《人与

猿》一书中的定义,为:“灵长类具趾甲,有肩甲骨,有胎盘,眼眶有骨质圈,一生中至少某一时期3种牙齿并存,脑有后叶及矩状裂,四肢至少内侧一对拇趾向内弯,拇趾有扁平趾甲或无扁平趾甲,盲肠发达,阴茎下垂,精巢藏在精囊中及胸部一对乳腺”。

20世纪20年代末期,英国解剖学家琼斯(Jones, 1916)依买华德上述定义的顺序,列为12项特征,逐一分析和评论,提出3项论点:

1. 具趾甲,有肩甲骨为哺乳动物所共有,非灵长目所特有。有胎盘,一生中某个时期3种牙齿并存,以及四肢有一对内侧趾向内弯,也可能为大多数哺乳动物所共有,不足为奇。

2. 眼眶有骨质圈,脑有后叶和矩状裂(或有其中一项),拇趾有扁平趾甲,盲肠发达,精巢藏在精囊中,也非灵长类所特有。

3. 胸部有一对乳腺,是适应性问题,并非关键性的特征,在其它高级哺乳动物也存在。

琼斯由此认为:“买华德的定义所列举的特征,没有一项是灵长类所特有的,只能说是一系列普通特征的汇集”。由此可见,灵长类就形态而论,特化程度并不高。在哺乳动物的18个目中,仅居第9位。所谓“人为万物之灵”,看来系指智力及脑量而言,并非分类性状进化。

以后,到了20世纪30年代,英国牛津大学克拉克(Clark, 1959)教授从树鼯(*Tupaia*)到人类(*Homo*),对灵长类做了比较系统的研究,认为:“对灵长目提出一个恰当的定义,十分困难,因为没有一项特征足以鉴别。……但是,却有一个反面的理论可资借鉴,那就是灵长类的非特化(Non-Specialization)方面。”所提出的论据共达11项。其中,如溴脑,无疑是非特化的例

子,甚至属于退化。

克拉克的论点为大多数灵长类专家所重视。意大利吉阿勒利(Chiarelli, 1973)又增添了3项,变成14项论据;美国比尤特诺-贾纳希(Beuttner-Janusch, 1966)及英国雷诺(Reynolds, 1977)各提出8项论据。

本文依形态的物质基础;生理的功能机制;生态的行为适应等三方面的特点,参照前人的论据,提出下述论点。

二

灵长类演化途径可归纳为7个方面:

1. 林栖生活 从生态空间而论,无论是食物条件或栖息环境,林栖生活对灵长类均是优选的居所。地球表面3/10是陆地,而陆地中2/3又是山地。山地林木葱翠,果实累累,不仅为灵长类提供了栖居条件,以避天敌,又提供了丰富的食物条件。因此,8,000万年来,灵长类祖祖辈辈便生活于崇山峻岭之中。

但是,气候的变化,或其它原因,一旦森林面积缩小,便迫使某些灵长类,其中包括人类,移居地面。大约500万年前后,人类逐渐下地穴居野处构木为巢,后来搭蓬造屋,居住到世界各地。但是,如猕猴、狒狒、赤猴、山魈、狮尾狒及大型猿类,仍没有脱离林栖生活。

2. 四肢结构及功能的演化 由于林栖生活的需要,四肢结构保留了不少原始性。如前肢骨骼系统,保留着肩胛骨,有助于攀登,大多数哺乳动物已消失或退化。其次,保持着5指(或趾)(Pentadactyla)结构。原始的兽类,如鸭嘴兽;两栖纲的蛙;爬行纲的鳄等,四足均是5趾型。灵长类保持着四足5趾,但骨节延长,且能弯曲,便于林栖生活中攀登和抓握,四足在树上移走,或长距离荡臂穿行。为了使手足更为灵巧,尖锐的利爪特化成扁平的指甲;指和趾的底面生有软肉垫;大拇指或大脚趾能向内对向,便于紧握并握准器物,在林间更便于活动。及至发展到人猿超科时,前后肢更分化。前肢用于攀握。如人类大拇指长而粗,完全能对向,除攀握外,尚能取物,摘果,喂幼体食物,搔痒,使用工

具和制造工具。后肢则用于支撑体重,脚长而宽,拇趾粗大,有足弓。由于这些特化,大猿由半直立,发展到人类则完全直立,能双脚行走,还能跑,能跳,能踢,能蹦。就时期而论,上新世灵长类前后肢开始分化;到了更新世,分化加快。人猿分界后,人类前肢变成了手,后肢变成了脚。

3. 牙齿保留四类齿型 灵长类最初食果;进化成高级猿猴后,变为杂食性。大型猿类,如黑猿,喜欢吃肉,至于吃鸡蛋和小动物则更普遍,于是影响了灵长类的齿型与齿式。灵长类的恒齿有4种类型的牙齿:门齿、犬齿、前臼齿及臼齿。牙齿总数,进化程度愈高的灵长类齿数愈少。例如树鼯为38枚;狐猴、慢猴均是36枚;跗猴34枚,新大陆僧帽猴34枚;大猿32枚;人也是32枚。保存4种不同类型的牙齿,既说明了杂食性,又反映出了不特化的特点。

不同类型的牙齿功能不同。门齿用于切割,犬齿用于撕碎,前臼齿和臼齿用于咀嚼。灵长类的牙齿不如食肉类的尖、高和锐利;不如草食类的牙齿扁、粗、宽,臼齿如碾槽似的便于咀嚼草本食物。灵长类由原始有胎盘动物44枚牙齿减少到32枚牙齿,却又保存着各种类型的牙齿,从齿型而论是不特化;但食肉动物的牙齿不适宜于吃草,草食动物不适宜吃肉,而灵长的牙齿草食与肉食皆宜。

4. 妊娠期长,育幼期也长 妊娠期长短也是演化指标之一。进化程度愈高,或体型愈大的动物,妊娠期愈长。在灵长类中,这种现象即很明显。低级的树鼯,妊娠期只有43—46天;狐猴及丛婴猴,妊娠期至少4个月。大型猿和现代人类,妊娠期9个月。褐猿妊娠期平均为275天(人类266天)。妊娠期长,使胎儿有足够时间发育生长。

灵长类出生后,各发育阶段的变化比妊娠期还要大(见表1):

由表1中可以看出:最高级的灵长类比最低级的灵长类妊娠期差一倍。出生后,无论婴幼儿期,少年期及成年期,最高级的灵长类比低级的灵长类差距逐渐增大,寿命有显著的差别。

表 1 几种灵长类妊娠期及出生后发育的比较

种 类	妊娠期 (日)	婴幼儿期 (年)	少青期 (年)	成年期 (年)	寿命 (年)
狐 猴	126	3/4	1 1/2	11+	14
猕 猴	168	1 1/2	6	20	27—28
长 臂 猴	210	(?)2	6 1/2	20+	30+
褐 猴	275	3 1/2	7	20+	30+
黑 猴	225	3	7	30	40
裸 猴	265	3+	7+	25	35
现 代 人	266	6	14	50+	70—75

延长妊娠和抚幼期是长期演化，自然选择的结果，有积极意义，是特化的一个方面。

5. 产仔数减少 从育幼的能力而论，愈低等的动物产卵量愈高，而幼仔的成活率愈低。昆虫如蚊、蝇、蚂蚁、蟑螂大量产卵，但只要有千分之一能成活，便能使物种繁衍。脊椎动物，以鱼而论，产卵以万计，两栖类以千计，爬行类以百计，鸟类以十计，而哺乳类则以个计。举例来说，猪、狗、猫一窝不过几只，狮、虎、豹 2—4 只，牛、马、象、骆驼、犀等，每胎仅一仔。灵长类一般一胎一仔，二仔或二仔以上的例子偶见。减少仔数足以加强亲仔关系，减轻母体负担和体力消耗，有利林栖。

6. 脑量及颅腔的发展 灵长类在进化过程中，脑量增大，颅腔变大。人类学家用脑与体重的比值做指数，对比脑量及颅腔的变化。依吉阿勒立(Chiarelli, 1973)《灵长类的演化》一书的记载：人的脑量与体重之比为 2.17，长臂猿为 1.37，猕猴为 0.56，黑猿为 0.54。若依脑的性灵系数而论，人是 2.82，长臂猿是 0.76，黑猿是 0.72，猕猴是 0.36。

脑量依舒尔茨(Shultz, 1965)的资料，由表 2 可以看出人与猿之别。

表 2 人与猿脑量比较(依 Shultz, 1965)
(单位：毫升)

种 类	雄 体	雌 体
长 臂 猿	104	101
褐 猴	416	338
黑 猴	361	350
裸 猴	535	443
人 类	1445	1330

脑量及颅腔变大，产生下述形态变化：

(1) 脑前额增大，特别是新皮层。

(2) 大脑皮层的沟纹增多，出现真正的西尔韦斯沟(Sylvus sulcus)。

(3) 枕叶后部扩展，与邻近的顶叶被矩状沟形成后分开。枕叶还能运用视觉有关部分加以协调。

(4) 脑部前中央区更臻细致，额叶控制发音器官的肌肉活动；前额叶是联合区的重要组成部分。

(5) 额叶沟增大，以高级灵长类最显著，是发音时辨别音律的联合枢纽。

(6) 小脑组织更细致，并与大脑皮层运动区建立联系。

(7) 某些神经机能递减。例如嗅脑，由于有其它器官所代替，机能减退。

由于脑球产生了上述变化，为了发展某些机能，就需要增大脑球容量，颅腔随之变大。

7. 感觉器官的进化 由于神经外科手术的进步，脑定位与机能的认识更精确。一切感觉均是由大脑特定部位所控制，甚至骨骼和肌肉的活动也如此。现将视觉，听觉和嗅觉系统简述如下：

(1) 灵长类视觉的进步有三方面：(A) 视网膜的构造；(B) 视觉与环境的协调；(C) 眼眶位置的移动。例如原猴亚目较低级的种属，夜视力发达，黑暗中能看见物体，是由于视网膜有密集的红外波接受椎体所致，因此能在黑夜活动。另外，通过视觉，脑所接受的信息量，与视神经体积呈相关。依冯·博宁(Von Bonin, 1936)的计算结果：狗和猫每支神经由 150,000 根纤维组成。人类每支神经由 1,200,000 根纤维组成，所以人的智慧比其它动物高。

(2) 听觉 灵长类脑的颞叶与听觉有关，比较发达。进化到人类，能分辨音阶，欣赏有节奏的音乐，并能听懂复杂的语言等，均说明听觉进步。

(3) 嗅觉 低级灵长类，如原猴亚目的种类，均生有或长或短的鼻膜(Rhinium)，是一种粘膜组织，经常保持湿润，能通过嗅神经，嗅觉

中枢及嗅脑(Rhinencephalon)辨别味道。低级的灵长类,如树鼯,额叶前端可看到相当大的嗅脑球及梨形叶(为皮层所掩盖)。但是,猕猴嗅脑极小。进化到人类,嗅脑几乎看不到了。这说明愈高级的灵长类嗅觉愈不发达。

三

综前所述,灵长类脑量及颅腔增大,视觉及听觉发达属于特化;林栖,四肢均具5趾,四种类型的牙齿并存均属于非特化。至于妊娠期和抚

幼期延长及仔数减少,乍看起来是消极的,退化的,不利于物种繁衍,但深入分析,是以退为进,以少胜多,因时制宜,最后达到有利于自然选择,是特化另一种方式。总之,灵长类演化是相辅相成,对立统一,是辩证的。也就是说,在进化过程中,灵长类演化的途径并非靠形态的特化,而靠智力及感觉器官的逐渐发达,以适应自然环境的变化,求得生存。这充分反映出灵长目演化途径的特色。