

哺乳动物的定义以及系统发育分类

孟 津

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)
(美国自然历史博物馆古脊椎动物部)

什么叫做哺乳动物?听起来一个极为简单的问题,却在最近的一系列文章中引起不小的争论(Lucas, 1992; Rowe & Gauthier, 1992; Bryant, 1994; de Queiroz, in press)。争论在很大程度上起因于 Rowe (1988) 对哺乳动物的新定义以及其他一些人对以系统发育为蓝本的分类所提出的一些看法(Rowe, 1988; de Queiroz, 1988; de Queiroz & Gauthier, 1990, 1992), 但问题的根源在于生物分类系统的根据和形式到底应该是什么——是遗传形成的生物支系还是这些生物支系所有的特征?这本来并不是一个严重的问题,因为即便是传统的分类学家也接受生物演化所形成的系统关系是分类学的根本。达尔文曾经论述过有关的问题。他相信特征并不能形成属种,而是属种产生特征。这就意味着在我们的分类系统中除了相似性以外还包含了更多的东西。他认为血缘关系是生物分类的关键。可是,由于不同程度的变异会掩盖这种血缘关系,我们的分类系统仅仅能够揭示出来这种关系的一部分。然而,综观现有的分类系统,生物演化的思想并没有真正能够渗透到分类学的核心中去;遗传形成的系统关系在我们的分类中没有得到很好的体现。形式上,生物分类系统是由一系列不同层次的分类元名称组成,这些分类元名称所代表的分类元基本上是拥有各式特征的生物集合体。传统的类型学家(typologist, 如 Simpson), 所有的表型学家,甚至许多分支分类学家(如 Nelson 和 Platnick)都把分类元当做集合体来看待(Ghiselin, 1984)。因此,尽管早就有人主张我们的分类体系应当反映系统关系,但要把这种思想真正体现到实际的分类体系中去,却只听雷声不见下雨,或者是有形无实。

最近的一些文章表现了将系统发育的概念在分类体系中付诸实现的努力。这些文章的作者从分类单元的名称定义着手,提倡分类元的名称都应当有系统发育定义(phylogenetic definition)。在这些努力中,Rowe 对于哺乳动物的定义就是一个典型的系统发育定义的例子——哺乳动物的定义是:现生单孔类(Ornithorhynchidae 以及 Tachyglossidae) 和兽类(有袋类以及有胎盘类)的最近共同祖先以及它的所有后裔。也许是人们对哺乳动物较为熟悉,因此该定义被广为引用。以系统发育来定义的分类元名称比较抽象,与传统的分类元名称的定义方法相去甚远,加上它有一些仍然不太成熟的地方,人们对将系统发育的概念在分类体系中付诸实现的努力看法不一,毁誉掺半。

为了讲清楚为什么人们会对哺乳动物的定义有疑义,首先必须弄清楚什么是定义。

以哺乳动物为例,人们会问:什么是哺乳动物?传统上人们是用一些特征来定义哺乳动物,称之为特征定义(character-based definition)。最初使用的特征都是“软体”的:毛发、乳腺、温血等等。随着越来越多的化石被发现,人们(主要是古生物学家)就更多地用“硬体”特征来定义哺乳动物了。对上面问题的一个可能的回答或对哺乳动物的一个可能的特征定义是:哺乳动物是有颞骨和齿骨颌关节的四足动物。这个定义中有两点值得指出。首先,“哺乳动物”一词在定义中含有两个意思:1)它是一个名字;2)他是一个分类元。换句话说,该定义没有区分分类元这个实体和这个实体被赋予的名字。其次,“颞骨和齿骨颌关节”被用作一个定义特征(defining character),成为哺乳动物定义中的必要充分条件,去掉这个特征,这个定义就没有意义。下面对这两个问题作一点解释。

传统定义中的第一个问题是没有明确区分实体和实体的名字。定义是给术语或名字的,而不是给由这些名字所代表的实体的(Ghiselin, 1966, 1984),因为实体是不能被定义的。举例说,男甲女乙生了个儿子取名叫张三。一个人出生在世,便有一个实体的存在,这个实体是不能被定义的。甲乙给这个新生的婴儿取了个名字“张三,”那么,“张三”这个名字被定义为“甲乙生的儿子。”或者说“张三”这个名字被用来代表“甲乙生的儿子。”因此,被定义的是名字而不是新生的婴儿这个实体。所谓名字,实际上是一些简单的文字符号。相对于新生的婴儿这个实体来说,名字本身是个不重要的东西。男甲女乙生的儿子叫张三也好李四也好,甚至没有名字也好,仅仅代表了人为的意识和习惯,便于称呼交流,并不能影响那个新生儿的实际存在。有了名字后,平常见面人们只需说张三生病了,大家就明白是怎么回事。不用罗唆说:甲乙生的儿子病了。可是传统上人们会问:“谁是张三?”回答是:“张三是甲乙所生的儿子。”回答中“张三”这个名字和“张三”所代表的那个婴儿这两个概念的界线不清。同样,“哺乳动物是有颞骨和齿骨颌关节的四足动物”也把“哺乳动物”这个名字和叫“哺乳动物”的那个分类元混淆了。为了避免混淆,科学的问法应当是:“男甲女乙生的儿子叫什么?”回答是“男甲女乙生的儿子叫张三。”因此,定义实际上相当于把一个实体与一个名字相连接,使那个名字有一个特定的含义。实体本身无论人们叫他什么,它都同样不变地存在于我们的意识之外。同理,分类学中被定义的只是一个分类元的名称,而不是那个名字所代表的实体。

那么,分类学中的实体是什么呢?分类学中的实体是分类元,而每个分类元应当是一个生物支系,即由一个共同祖先所衍生的所有后裔。生物支系是地球上存在的或曾经存在过的实体,不是一种概念或意识,因此它们不能被定义。但为了交流,人们需要把众多的生物支系用不同的简单名称来表示。否则,我们可能会说:甲乙生的儿子和丙丁生的女儿结婚了。更何况,甲乙丙丁本身也需要定义。有了名字,我们只需说:张三李四结婚了。分类学中论及的事物更为复杂,没有名字我们没法交流思想。为了避免混淆,每一个分类元需要有一个特定的名字。

可是,如何来定义一个分类元名称呢?传统的定义把定义特征(如颞骨和齿骨颌关节)看成是(哺乳动物)定义中的必要充分条件。主张系统发育分类的人则认为,特征相对于产生这些特征的祖裔血统来说只是次要的,表象的东西(Hennig, 1966; Rowe, 1988; de Queiroz, 1988)。因此,传统的特征定义有本末倒置之嫌,它尤其强调特征,即一种非本质的东西,而忽略了本质的东西。因此,传统定义中的第二个问题是把特征看成了分类

元名称甚至分类元的不可或缺的一部分,重要原因之一是上面提到的该定义没有区分分类元名称和分类元实体。分类元(即生物支系)虽然不能被定义(define),但是可以被描述,被鉴定(diagnose)。传统的哺乳动物定义把定义分类元名称与鉴定由那个名称所代表的生物支系混淆了。比方说:如果看见张三的脸,尤其是如果他脸上有一块胎记,人们一眼就能认出张三,但这不等于说那张脸就是张三,也不能说有胎记的脸的人就是张三。反过来,如果张三的脸被东西遮住,人们很可能认不出张三,但这并不能说叫张三的这个人不存在,只不过人们没有足够的信息去辨识他罢了。张三是一个人,而且最重要的是他是甲乙之子,他的脸生成什么样子相对于他这个人来说是次要的,非本质的。同理,每一个生物支系作为一种实体都有其特征。人们可以通过某些鉴定特征来识别一个属于一个特定生物支系的分子,但鉴定特征不应当被认作或用来定义生物支系。因为特征充其量只是生物支系所衍生的一部分东西。上面定义中,“有颞骨和齿骨颌关节的”实际上是在描述一个生物支系,该支系被叫做哺乳动物。哺乳动物是有颞骨和齿骨颌关节的动物这一定义类似于说:张三是脸上有一特有胎记的那个人。这个特有的胎记可能只有叫张三的那个人才有,但如果叫张三的这个人做了整容手术,去了胎记,他该是谁呢?按特征定义,张三已经不存在,因为定义他的特征已经消失。但如果以“甲乙生的儿子是张三”来判断,无论此人缺胳膊少腿,他仍然是存在的。这个例子并不一定十分妥当,颞骨和齿骨颌关节毕竟是不容易丢失掉的。但我想以此说明以特征来定义一个实体没有反映祖裔关系这个生物支系的本质。同理,蛇是四足动物并不是因为它有四足,而是因为它是由具有四足的祖先繁衍的后裔。以特征来定义的分类元,只是一种集合体,没有体现系统发育以及生物演化这个系统分类学的实质内容。

传统的特征定义还有其它的弱点。第一,研究者对于什么特征可以用来定义哺乳动物有不同的看法。比如有人认为颞齿骨颌关节是哺乳动物的特征,有人认为骨质耳蜗是哺乳动物的特征。有人认为三块听小骨是同源,可以作为哺乳动物的特征;也有人认为听小骨并非同源,因而不能用来定义哺乳动物或者一个单系类群。也有人用若干个特征来定义分类元。使用不同的特征,哺乳动物所包含的内容也就不一样。比如 Simpson (1960)把哺乳动物定义为有三块听小骨和仅有颞骨和齿骨颌关节的动物。这个定义将摩尔根兽排除于哺乳动物之外,因为摩尔根兽不仅具有颞齿骨颌关节,同时又有方骨关节骨颌关节。又比如有人(Crompton 和 Jenkins, 1973)以下臼齿咬合时的三角运动来定义哺乳动物。那么,根据这个定义,多瘤齿兽就不是哺乳动物,因为多瘤齿兽的下颌运动时没有这个特征(Kemp, 1982)。第二,随着越来越多过渡类型化石的发现,某个(些)特征会逐渐被“稀释”掉,有的特征甚至会变得不易区分、不再适用。如摩尔根兽具有方骨关节骨颌关节同时又有颞齿骨颌关节。那么,“有颞骨和齿骨颌关节”这一特征实际上改变了 Simpson 的“仅有颞骨和齿骨颌关节”的说法,以便能将摩尔根兽等包括进哺乳动物中来。因此,哺乳动物的定义就会随着对特征认识的变化而改变,哺乳动物这个名称也就变得不稳定。

由于认识到传统的特征定义的非演化论性质以及逻辑上的问题,有人就主张一个分类单元的定义应当由系统发育关系来确定,即系统发育定义,并把基于这种思想的分类称之为系统发育分类(phylogenetic taxonomy)。系统发育定义的根本内容是生物支系,即

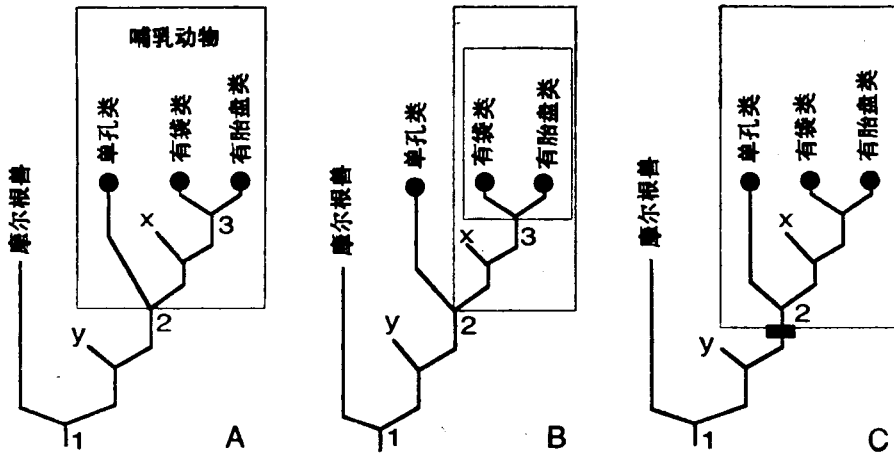


图 1 三种可能的分类元名称的系统发育定义方法 (解释见正文)

一个共同祖先和它的所有后裔。定义一个分类元名称，实际上是把一个特定的生物支系用某个名称来表达，即用一个名字特指一个生物支系。分类元的名字应当代表一个完整的生物支系，而不是它们的某些特征。具体来说，系统发育定义的方式是什么呢？目前，有三种系统定义的方式被提了出来 (de Queiroz & Gauthier, 1992)。

1. 支点定义 (node-based definition): 把一个分类元的名字定义为由另外两个类群的最近共同祖先所衍生的一个支系。Rowe 对哺乳动物的定义可被视为分支点定义的一个例子——哺乳动物的定义是现生单孔类和兽类的最近共同祖先以及它的所有后裔。它可由图 1A 来表示：如果往回追溯单孔类和兽类这两个现生的支系，它们必将汇合于一个共同点(图 1A 点 2)，即它们的共同祖先。凡是掉在这个点和单孔类兽类两个现生支系所限定范围内的任何现生或化石类群，即 X 的后裔，都是哺乳动物(如图 1A 中的 x)；凡是落在这个界限范围外的任何类群都不是哺乳动物(如图 1A 中的 y)。该定义中的“两个类群的最近共同祖先”并不是一个唯一的条件，在许多情况下不容易找到合适的两个类群。比如对啮齿类来说，由于现生高级分类元很多，而且相互间的系统关系不清楚，以同样方法来定义啮齿类，我们很难在众多现生科甚至超科中找到两个合适的代表，它们的最近共同祖先及其所衍生的支系包含了所有的现生啮齿类。对于这样的问题，有另外的定义方法正在讨论当中，这里就不作过多的介绍了。

2. 支干定义 (stem-based definition): 把一个分类元的名字定义为与两个熟知类群之一拥有最近共同祖先的所有分类元。我们以一个例子来说明这个定义的含义。按支点定义，兽形类可被定义为现生有袋类和有胎盘类的最近共同祖先以及它的所有后裔(图 1B 中内框)。但在图 1B 中点 2 和 3 之间的支干上，很可能会有化石类群 x 存在。根据定义，这些化石不是兽形类，而应当属于一个内涵更广的分类元。这个分类元可以按支干定义方法被定义为：兽形类以及与兽形类而不是与单孔类拥有更近共同祖先的所有类群(图 1B 中的外框)。兽形类与单孔类是两个熟知类群，与兽形类拥有共同祖先的分类元和兽形类一同构成一个单系类群，它包含了分支点 2 和 3 之间的化石类群(如 x)。这个单系类群目前还没有一个自己的名字。可以看出，支点定义与支干定义的不同在于图 1B

中前者特指点 3 以上的所有类群而后者同时还包含了点 2 和点 3 之间的类群。支干定义的特点是必须有一个已知类群为“系统核心类群，”同时这个系统核心类群的姐妹群关系要清楚(这一点在原定义中并没有清楚的讲明)，比如上例中兽形类与单孔类的关系。如果姐妹群关系不清，该定义就会有困难。比如肉食类的外类群关系目前不是很清楚，以肉食类为核心的支干定义就不容易。有关的其它定义方法也正在讨论当中。

3. 裔征定义 (apomorph-based definition): 把一个分类元的名字定义为拥有某个特定近裔共性的祖先所衍生出的支系。比如四足类可以被定义为第一个拥有“手脚”的脊椎动物所衍生出的支系。图 1C 中的黑色方块就代表了这样一个特定近裔共性。裔征定义与特征定义不同在于前者把某个近裔共性仅仅视为表示一个特定祖先的方式，并不要求被定义类群中的所有生物都拥有该近裔共性，因为该近裔共性可能在某些后裔身上丢失掉。换句话说，图 1C 中类群 x 是否拥有代表哺乳动物的那个近裔共性并不是决定性的；决定性的东西是该生物必须是由该近裔共性乙所代表的特定祖先的后裔。这个定义有它的根本缺陷，假设脊椎动物的“手脚”被证明是平行演化的结果，如此定义的四足类就不再成立。有关这一点，Bryant (1994) 已经谈到了。此外，裔征定义也给特征定义留下了某种余地，因为判断近裔共性本身就是很主观的事。Bryant 建议避免使用裔征定义。

Rowe 对哺乳动物的定义可被视为系统定义(支点定义)的一个例子——哺乳动物的定义是现生单孔类和兽类的最近共同祖先以及它的所有后裔。该定义有它的一些特点。第一，它以共同祖先为依据，没有用任何特征性状作为其定义的内容。这些有别于传统古生物学中定义一个分类元名称的方法。第二，它以现生哺乳动物为其着眼点，因此该定义又被称之为冠支定义(crown clade definition)。在这两点中，第一点涉及如何定义一个分类元名称，上面已经谈到，即它要反映一个生物支系。第二点有关如何使用特定的，众所周知的名字。这两点都引起了研究生物系统的人，尤其是古生物学家的不同意见和反对。

对于第一点，反对的人说：这个定义不实际，太概念化，因为在确定什么是哺乳动物时，人们仍然要使用它们的鉴定特征 (Miao, 1991)。这种看法显然混淆了上面已经谈到的定义哺乳动物和鉴别哺乳动物。前面所举的例子“男甲女乙生的儿子叫张三”给出了张三的定义。至于张三长成什么样却一字未提，因为张三的模样对于定义张三来说无关紧要。鉴别张三可以使用许多特征，如面部特征，DNA 结构，指纹等等。这些特征可以用来描述男甲女乙所生、其名张三的那个人，却不能用来定义张三。同样的道理也可用到哺乳动物的定义和鉴定当中去。不同的是，在分类元的系统定义中，祖先是未知的。也就是说我们知道“张三”，不知道“甲乙”是谁。在这一点上，我们的前提是生物演化的单系性。Haeckel 曾经谈到，如果我们承认演化理论，那我们就必须假定这样一个单系学说：包括人在内的所有哺乳动物必须是从一个共同的哺乳动物祖先而来。否则，系统发育、生物分类等等都没有什么意义。换句话说，无论“张三”是谁，他(她)肯定是有爹娘的，否则“张三”不会存在。单孔类和兽类在某个系统发育层次上总会有一个共同祖先，这个祖先和它的所有后裔(现生的，化石的，已知的，未知的)构成了一个完整的生物支系。这个生物支系是我们分类体系中的一个分类元，被叫做哺乳动物。

也有人 (Lucas, 1992) 认为 Rowe 对哺乳动物的定义立足于“绝灭原则”。对于这一点 Lucas 解释得不够清楚。Bryant 认为 Lucas 指的是未来绝灭，即假如有一天单孔

类绝灭了, Rowe 的哺乳动物定义就和兽形类成同物异名。Bryant 建议在定义中不用“现生”一词可避免 Lucas 提出的问题。关于“绝灭原则”的含义可能还有其它的解释,这里暂且不多纠缠。Lucas 对 Rowe 的哺乳动物定义的另一个异议是后者把分类元的定义和系统关系赖以建立的形态特征分离开了。显然他认为特征在定义里有其重要性。因此, Lucas 提出了一个新的哺乳动物定义: 哺乳动物是这样一个单系类群, 其成员共有某个(些)有生物意义的新获得演化特征 [evolutionary novelty (ies)]。Bryant 指出, 该定义中的单系类群有裔亲关系的含义, 尽管定义本身并没有象 Rowe 的定义那样特指某个祖先。但 Lucas 指出他的哺乳动物所指的支系等同于 Rowe 的“Mammaliaformes”, 即把摩尔根兽包含在哺乳动物中。Lucas 用骨质耳蜗作为定义哺乳动物的有生物意义的新获得演化特征之一。这个定义存在两个毛病。一是对什么特征叫有生物意义因人而异, 因此所定义的哺乳动物的内涵也会不同。二是 Lucas 并没有能力证明骨质耳蜗的生物意义究竟在什么地方。只不过骨质耳蜗作为一个特征能保存在化石摩尔根兽身上。实际上, 摩尔根兽在定义哺乳动物之前就已经事先被认为是哺乳动物了 (de Queiroz, in press)。同样的, 有人会说冠支定义难于运用到许多早期哺乳动物身上, 因为这些个早期哺乳动物仅仅保存了牙齿化石。这样的推论也是事先就已经认定拥有那些牙齿的动物是哺乳动物。也就是说, 在定义哺乳动物之前, 某些化石已被认做是哺乳动物了。

现在来看 Rowe 哺乳动物定义中的第二个特点, 即它为什么以现生哺乳动物为其着眼点。运用支点定义, 我们也可以把哺乳动物定义成摩尔根兽, 单孔类和兽类的最近共同祖先以及它的所有后裔 (图 1 点 1 及其所衍生的所有支系)。这个定义与 Rowe 的哺乳动物定义不同在于前者包含了摩尔根兽, 因此不是一个冠支定义。除此之外, 两者之间并没有实质上的差别。对于一个特定的支系, 人们可以冠之以任何名字。因此, 分类元叫什么名字只是使用上的方便或命名上的习惯 (如优先律等)。将哺乳动物这个名字用在单孔类和兽类的最近共同祖先以及它的所有后裔这一个支系上, 是因为最初哺乳动物就是特指现生的单孔类和兽类。而且这样使用的哺乳动物名称被最广泛地使用。它可以促进对软体组织, 分子结构等信息的使用。可以与现生生物学家有较好沟通, 也维持了哺乳动物这个词的原始含义, 表现了某种优先律 (de Queiroz & Gauthier, 1990; Rowe & Gauthier, 1992)。

与哺乳动物的定义类似的问题可以在许多其他的类群中见到。比如啮齿类传统上也是以特征来定义的 (Hartenberger, 1985)。一个更为具体的例子是, Meng *et al.* (1994) 根据化石定了一个新属 *Tribosphenomys*, 认为它是一个原始的啮齿类。但以冠支定义法来定义啮齿类, *Tribosphenomys* 就会被排出在啮齿类以外。若以特征来定义啮齿类, *Tribosphenomys* 则可能会、也可能不会被包含在啮齿类当中。这要取决于人们对什么是啮齿类的定义特征的看法。比如, 以颞弓的位置来判断, *Tribosphenomys* 可能就不是啮齿类 (Butler, 见 Martin, 1993); 如以齿式等来看 (Flynn *et al.*, 1986), *Tribosphenomys* 应当是啮齿类。根据其它的特征, *Heomys* 可能是啮齿类 (Flynn *et al.*, 1986), 甚至其它的宽臼齿兽 (eurymylids) 也可能是啮齿类 (Li & Ting, 1993), 因为, 宽臼齿兽具有几乎所有 Hartenberger 所列出的啮齿类的定义特征 (Li & Chow)。那么, 什么叫做啮齿类呢?

类似的例子可以有。从原理上来讲,以系统发育来定义的分类元名字有其道理,但仍然只是被少数人所推崇。这种思想尤其受到古生物学家的反对。因为冠支定义往往会把原来认为是“哺乳动物”的分类元(如摩尔根兽)排出哺乳动物。对有的人来说,这似乎是难于容忍的事情。其实,分类元的名字并不重要,真正重要的是它在系统关系中的位置。哺乳动物的定义仅仅是系统发育分类的一个简单例子。系统发育分类还没有真正形成一个实用的分类构架。因此,以系统发育来定义的分类体系在实际运用中到底有多大的价值,真正推行起来对传统的分类有多深远的影响,目前都是未知数。我的看法是,哺乳动物的系统发育定义是系统发育分类学融化的冰山一角。

致谢 本文的形成得助于与 A. R. Wyss, 王晓鸣, R. H. Tedford, 张弥曼等的讨论; K. de Queiroz 同意引用其未发表的手稿,特此致谢。

参 考 文 献

- Bryant H N, 1994. Comments on the phylogenetic definition of taxon names and conventions regarding the naming of crown clades. *Syst. Biol.*, **43**: 124—130.
- Crompton A W, Jenkins F A, 1973. Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* **1**: 131—155.
- de Queiroz K, (in press). Definition of the name “Mammalia” and the replacement of an essentialist perspective on taxonomic definitions. *Syst. Biol.*
- de Queiroz K, Gauthier J, 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Biol.*, **39**: 307—322.
- de Queiroz K, Gauthier J, 1992. Phylogenetic taxonomy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **23**: 449—480.
- Flynn L J, Jacobs L L, Cheema I U, 1986. Baluchimyinae, a new ctenodactyloid rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *Am. Mus. Novitates*, **2841**: 1—58.
- Ghiselin M T, 1966. An application of the theory of definitions to systematic principles. *Syst. Zool.*, **15**: 127—130.
- Ghiselin M T, 1984. “Definition”, “Character”, and other equivocal terms. *Syst. Zool.*, **33**: 104—110.
- Hartenberger J-L, 1985. The order Rodentia: Major question on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. In: Lockett W P, Hartenberger J-L eds. *Evolutionary Relationships among Rodents*. New York: Plenum Press. 1—33.
- Kemp T S, 1982. *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals*. New York: Academic Press.
- Li C-K, Chow M-C, 1994. The origin of rodents. In: Tomida Y, Li C-K, Setoguchi T eds. *Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification*. Tokyo: National Science Museum Monographs 8, 15—18.
- Li C-K, Ting S-Y, 1993. New cranial and postcranial evidence for the affinities of the eurymylids (Rodentia) and mimotonids (Lagomorpha). In: Szalay F S, Novacek M J., McKenna M C eds. *Mammal Phylogeny-Placentals*. New York: Springer-Verlag. 151—158.
- Lucas S G, 1992. Extinction and the definition of the class Mammalia. *Syst. Biol.*, **41**: 370—371.
- Martin T, 1993. Early rodent incisor enamel evolution: phylogenetic implications. *J. Mam. Evol.*, **1**: 227—254.
- Meng J, Wyss A R, Dawson M R, Zhai R-J, 1994. Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. *Nature*, **370**: 134—136.
- Miao D-S, 1991. On the origin of mammals. In: Schultze H-P, Trueb L eds. *Origins of the Higher Groups of Tetrapods*. New York: Cornell University Press. 579—597.
- Rowe T, 1988. Definition, diagnosis, and origin of mammalia. *J. Vert. Paleont.*, **8**: 241—264.
- Rowe T, Gauthier J, 1992. Ancestry, paleontology, and definition of the name Mammalia. *Syst. Biol.*, **41**: 372—378.
- Simpson G G, 1960. Diagnosis of the classes Reptilia and Mammalia. *Evolution*, **14**: 388—392.