

哺乳动物系统发育与演化

孟 津

(Division of Paleontology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024, USA;
中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044. E-mail: meng@amnh.org)

摘要 亚洲新发现的许多化石以及对它们的研究进一步支持了哺乳动物由现生的单孔类和兽类以及绝灭的多瘤齿兽类、三尖齿兽类、对齿兽类和犛齿兽类等大类组成. 以化石为依据的形态古生物学研究与新兴的分子生物学研究在对有胎盘类哺乳动物的啮形类、鲸偶蹄类、劳亚兽类和非洲兽类等类群的系统关系和分异时间上存有许多的一致. 亚洲的化石为研究哺乳动物特征的形成, 如耳区的演化, 以及哺乳动物演化与环境的变化关系, 如“蒙古重建”, 提供了有力的证据.

关键词 中生代 新生代 分子系统学 有胎盘类 哺乳动物分异 特征演化 动物群演替

包含人类的哺乳动物是一支演化非常成功、在现代地球上占主导地位的脊椎动物. 现生的哺乳动物约有 1074 属, 4400 种^[1,2], 而化石哺乳动物目前已知约有 4400 属^[1]. 由此可知, 哺乳动物中至少 75% 的属已经绝灭. 其中一部分保存为化石, 是我们研究哺乳动物系统发育和演化的实物证据. 早期的尤其是中生代的哺乳动物化石虽在各大陆均有发现, 但大部分都较为破碎, 化石多为牙齿和颌骨, 完整的头骨和骨骼标本十分少见. 比较完整的中生代哺乳动物标本很大一部分来自亚洲的中国与蒙古, 其中包括最近在中国发现的一些较为完整的标本. 亚洲第三纪古鲸类和啮形类等哺乳动物化石也是绝无仅有, 为研究哺乳动物的系统发育和演化提供了新的内容. 哺乳动物的系统发育和演化研究在经历了 20 世纪 60~80 年代关于支序分类学方法论的争论后, 进入了以高度积累特征性状和大量使用现代科技的研究阶段. 新化石的不断发现, 新的研究内容和研究领域的开拓, 尤其是分子生物学的兴起, 以及学科的相互交叉, 使这一领域的研究在最近 10 年里进入了一个十分活跃的时期.

1 哺乳动物的系统发育

系统发育指哺乳动物演化过程中源于裔亲的相互关系, 是我们了解哺乳动物演化、地理分布、生物多样性、生态和行为等若干生物特性的基础. 系统发育关系为不可重复的历史事件. 因此, 哺乳动物的系统发育只能根据现生种与化石本来推断和重建. 系统发育重建的基本单元是在动物命名法规下建立的物种及其高阶类元(taxon), 各类元间所具有的近

裔特征是类元之间的相互亲缘关系重建的基本信息. 现生哺乳动物(Mammalia)由单孔类(Monotremata, 如鸭嘴兽)和兽类(Theria)这一姐妹群构成. 兽类又可再分为有袋类(Marsupialia, 如袋鼠)和有胎盘类(Placentalia, 如人类)两大类群. 以系统发育分类学的观点^[3~5], 哺乳动物可定义为由单孔类和兽类的共同祖先及其所有后裔构成的一个支系. 因基于两个现生类群, 此定义下的哺乳动物为一冠群(crown group). 哺乳动物具有一些区别于其他脊椎动物的特化特征, 如毛发、乳腺、温血、齿-鳞骨颌关节、中耳具三块听小骨以及二出齿等. 它们大约在侏罗纪早期出现, 在地球上存在了约两亿年. 现生单孔类仅分布于澳洲, 有袋类主要分布在南大陆的澳洲与南美洲, 而有胎盘类则广布于全球. 从大类上来讲, 按上述定义的哺乳动物还包括了若干已灭绝的类群, 如多瘤齿兽类(Multituberculata)、三尖齿兽类(tridonodonts)、对齿兽类(Symmetrodonta)以及犛齿兽类(Dryolestida)等, 其大体的系统关系和地史分布见图 1. 中生代哺乳动物在南大陆发现较少, 相关的研究起步很晚. 最近的发现表明南大陆的哺乳动物有其独特且丰富的历史^[9~11]. 但中生代哺乳动物的主要化石记录来自北美和欧亚大陆. 图 1 这个系统发育关系中根基部分在很大程度上依据了从亚洲, 尤其中国最近 10 年来所发现的白垩纪化石标本, 包括多瘤齿兽类^[13~15], 三角齿兽(*Deltatherium*^[16])、张和兽(*Zhangheotherium*^[17])、热河兽(*Jeholodens*^[18])、爬兽(*Repenomamus*^[7,19])和戈壁兽(*Gobiconodon*^[7])等. 这些标本比较完整的齿列, 头骨和头后骨骼的形态, 使哺乳动物主干上的系统发育含有更多的信息. 新化石的发现是传统古生物

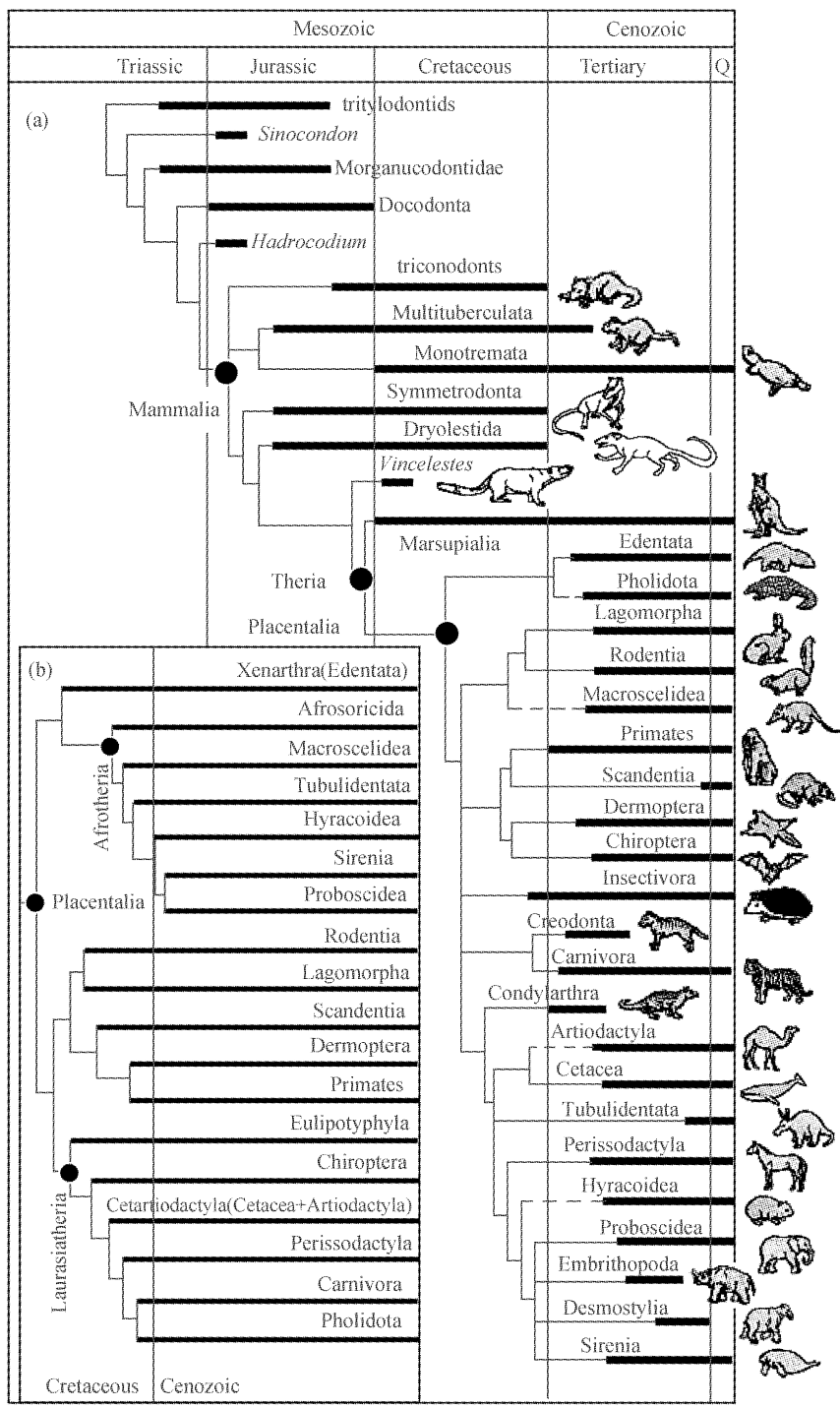


图 1 哺乳动物主要类群的系统发育关系

图(a)中有胎盘类哺乳动物的系统关系依据文献[6], 其余部分依据文献[7], 粗线代表了化石的地史记录; 图(b)依据文献[8], 粗线代表了分子生物钟推测的有胎盘类哺乳动物的分异时间

的资料积累途径. 虽然古生物学随着现代科技也进入了计算机时代, 但它的根仍然植于野外研究中. 除了新标本的发现外, 系统发育研究也在不断扩展新的研究内容. 传统的哺乳动物学研究着重于牙齿形态的特征, McKenna^[20]以支序分类学观点和牙齿形态为主要性状对哺乳动物系统分类所做的探索就是一

个很好的例子. 在过去的 20 多年中, 有关的研究在结合现生生物学和各种现代科技的基础上, 扩大到了对头骨^[21]、耳区结构^[22~25]、头后骨骼^[26~28]、颅内结构^[29]等的精细解剖学上. 我们对生物体更广泛和深入的认识使重建系统发育的基础得以扩大. 比如多瘤齿兽类传统上多认为是与现生哺乳动物在系统发育关系上相隔较远的一个古老支系, 很大程度上是因为其多齿尖的颊齿结构特殊, 与现生哺乳动物的颊齿无同源结构可比较. 但多瘤齿兽类的内耳和中耳具有与单孔类耳区的相似性^[25,30,31], 其头后骨骼更具有许多兽类哺乳动物的特征^[14,28]. 根据这些特征, 多瘤齿兽作为与单孔类或兽类十分接近的一支哺乳动物已没有多少疑问, 但它们与单孔类和兽类的相互关系仍然没有定论. 中国辽西发现的张和兽^[17]和热河兽^[18]是目前已知对齿兽类和三尖齿兽类保存最为完整的骨骼标本, 对它们的研究支持多瘤齿兽与兽类较为亲近的关系, 而且都把三尖齿兽类置于哺乳动物冠群之外. 这些结论与研究爬兽的结论相左. 后者认为三尖齿兽类可能为哺乳动物冠群中的分子, 而多瘤齿兽与单孔类较为接近^[7]. 对辽西发现的哺乳动物标本的研究仍处于初期阶段, 深入细致的工作可望对早期哺乳动物的系统关系和演化提供新的见解. 最近的一篇回顾文章^[32]对中生代哺乳动物及与其有关的研究做了一个详实的报道和相当深入广泛的总结.

基于形态学的传统哺乳动物系统发育研究由于现代分子生物学的参与而发生了重大变化, 成为哺乳动物研究最新、最活跃的领域之一. 分子生物学在哺乳动物系统发育研究中的应用主要集中在两个方面, 一是根据物种间基因序列的异同来确定物种的系统发育关系; 二是根据这些异同来推测哺乳动物支系的分异时间. 虽然分子系统学对占哺乳动物 75% 的绝灭部分的相互关系仍然无能为力, 但它在现生类群的基础上对上述两个方面的研究与传统的以形态学为基础的研究存在许多重大的分歧. 在系统发育关系上, 对有胎盘类哺乳动物的分子系统学研究, 产生了若干个反传统的系统发育假说, 如啮齿目 (Rodentia) 非单系类群, 鲸类 (Cetacea) 与偶蹄类 (Artiodactyla) 的河马形成姐妹群, 以及非洲兽类 (Afrotheria) 和劳亚兽类 (Laurasiatheria) 的提出.

啮齿类是哺乳动物中最为繁盛的一个类群, 约占现生哺乳动物种的 40% 以上. 其共同特征是具有

一对增大的上、下门齿以及特化了的咀嚼系统. 传统上它们一直被认为是一个单系类群, 且与兔形类 (Lagomorpha) 构成姐妹群, 共称为啮形类 (Glires, 图 1). 分子系统学研究认为, 南美洲的豚鼠 (*Cavia*) 与其他的啮齿类 (如鼠形类) 的相似性低于它与灵长类 (Primates) 或其他哺乳动物的相似性^[33~36], 因此认为南美洲豚鼠非啮齿类, 从而挑战传统的啮齿类单系类群概念. 如果这一假说成立, 那么南美洲豚鼠与啮齿类的相似性就是趋同演化的结果, 而以形态特征来重建系统发育关系便成为疑问. 但最初的分子系统研究取样量较小, 因此形态学家普遍认为这种分析结果不能令人信服^[37], 而且很难解释南美洲豚鼠与啮齿类众多的相似点. 较新的研究取样范围逐渐扩大^[38~40], 其分析结果与最新的形态学的分析^[41]趋近一致, 都认同啮齿类和啮形类的单系性, 以及啮形类与灵长类较为接近的关系. 形态学和分子系统学相结合的分析将是今后啮形类研究引人注意的目标.

鲸类和偶蹄类传统上被认为是两个特征明确的支系, 各成一个目. 鲸类具有许多适应水生生活的特化特征, 而偶蹄类则具有偶数趾骨和适于奔跑的足腕部具双滑车结构的距骨等特征. 形态学和古生物学主要依据牙齿的相似性, 认为鲸类与已灭绝的中兽类 (Mesonychia) 为一姐妹群, 具有共同祖先^[42~45], 但分子系统学的研究则表明现生鲸类与偶蹄类中河马最接近^[46], 从而打破了鲸类和偶蹄类各自成一单系类群的传统看法. 最新的古老鲸类化石表明, 原始的鲸类虽然在牙齿形态上类似于中兽类, 但肢骨上则具有明显的偶蹄类特征, 如具双滑车结构的距骨等^[47,48], 虽然鲸类是否与传统偶蹄类中河马最为接近还存有争议, 但新化石的发现和更多分子系统学研究^[38~40]都支持鲸类与偶蹄类亲近关系的学说. 因此, 一个新的哺乳动物类群, 鲸偶蹄类 (Cetartiodactyla), 得到了广泛的共识 (图 1).

传统的以形态学为基础的哺乳动物系统并没有表现出明显的地域性, 它在特征分异不太明显的门类的关系上, 如传统的食虫类, 也一直没有令人满意的结果. 分子系统学却分辨出了劳亚兽类和非洲兽类两个有明显地理分布和起源的大类群^[38~40,49~52] (图 1). 劳亚兽类为分布和起源于劳亚大陆的一个类群, 包括了奇蹄目 (Perissodactyla)、鲸偶蹄类、食肉目 (Carnivora)、鲑鲤目 (穿山甲) (Pholidota)、蝙蝠目 (Chiroptera) 和大部分传统食虫目 (Eulipotyphyla). 非

洲兽类则包含长鼻目(Proboscidea)、海牛目(Sirenia)、蹄兔目(Hyracoidea)、管齿目(Tubulidentata)、象鼻鼩(Macroschelidea), 以及传统上属于食虫类的非洲金鼯鼠和马达加斯加的无尾猬。如果劳亚兽类和非洲兽类作为自然类群确实存在, 这不仅将哺乳动物系统发育和大陆块的地史分布联系在一起, 也说明在哺乳动物不同支系中, 相似的水生、有蹄、食虫等类型的形态和行为可以经过平行演化而产生。同时地史时期中大陆块的相互关系对哺乳动物各支系的起源和演化具有重要的影响。更重要的是分子生物学的结论对传统形态学建立的哺乳动物系统提出了挑战。但因为分子生物学研究的取样范围和分析方法上仍然有其缺陷, 不同研究之间也存有不一致结论, 进一步的工作有待开展^[53]。

2 哺乳动物的分异

虽然最早的哺乳动物可追溯到侏罗纪中期或早期, 但传统的看法认为, 现生真兽类的主要类群是在恐龙绝灭后的老古近纪早期, 以一种爆发式的形式辐射演化出来。这种看法所依据的是现生哺乳动物目的最早化石在古近纪早期的分布以及它们在白垩纪-古近纪界限前的普遍缺失(图1)。而分子生物钟的假说, 把大多数哺乳动物目的分异时间前推到白垩纪中, 平均要比化石记录的最早时间早 50%~90%^[54~56]。鸟类的研究中也类似的情况^[57,58]。分子生物学研究认为哺乳动物的早期的分化与大陆板块在白垩纪的分离有关^[55]。如果分子生物钟的推测是正确的, 那么在早、中白垩世找到现生有胎盘类哺乳动物化石被认为是迟早的事^[58]。但在中国辽西和内蒙古, 以及蒙古发现的大量新白垩纪化石中, 仍然只有古老的哺乳动物种类, 而没有现生有胎盘类分子。化石记录与分子生物钟之间的差别有几种解释: (1) 化石的缺失; (2) 形态上未分异; (3) 起源地未知; (4) 分子生物钟有误。

第1种解释认为, 中生代哺乳动物一般个体较小, 因而不易保存为化石。所以现生哺乳动物尽管已在白垩纪出现, 但未见于化石记录中。但事实上有些保存下来的中生代哺乳动物个体要小于许多古近纪和新近纪哺乳动物, 而许多古近纪和新近纪哺乳动物也比许多中生代哺乳动物要小。这些化石的保存与化石的大小似乎没有直接的关系。此外, 从分子生物钟推算的出现时间到最早化石记录之间有 40~60 Ma 的间隔, 从统计学的角度来看, 即便化石的保存率很

低, 仍然无法解释这么长一段时间里现生哺乳动物类群的化石空白^[59]。第2种解释认为, 现生哺乳动物类群从基因结构上已在白垩纪形成, 但区别各门类的形态鉴定特征在中生代类群还没有形成, 因此无法辨认它们^[58]。这好比说辽西发现的早白垩世爬兽以传统形态学观点来看是一种原始的三尖齿兽, 但其基因结构也许已形成了现生肉食类(如犬科)的特征, 只是形态上还未产生食肉类的鉴定特征, 如裂齿的形成。这种解释首先面对的问题是一个物种的鉴定是根据其形态特征还是其基因特征。现有的系统分类都是以形态为基础, 当一个哺乳动物化石没有某个门类的形态特征, 而将其归入该门类中, 这就破坏了现有的分类系统基础, 由于早期化石不大可能保存完整的DNA序列, 因此不可能以DNA序列来鉴别化石的系统关系。这种解释的另一个问题是, 它假定分子的演化和形态的演化在 40~60 Ma 的时间中是相互分离的, 即基因已经改变, 但形态没有。这种假设目前还没有很多的证据。相反, 有研究表明分子进化和形态进化速率存在着某种对应关系^[60]。第3种解释也称作“伊甸园”假说^[59], 认为现生哺乳动物群起源于一些南方大陆, 如非洲和澳洲等。那里的白垩纪没有保存下来, 或者是还未研究过。到了古近纪早期, 这些哺乳动物扩散到了别的大陆, 形成了化石记录上的爆发式辐射演化的假象。这一解释首先否定了已知白垩纪哺乳动物与现生类群的可能关系, 但有研究表明, 旧大陆上的某些化石和有蹄类是有亲缘关系的^[61]。此外, 有关系统发育和古地理研究并不支持这一解释。比如啮形类最早和最原始的类群都出现在中亚的晚古新世到早始新世, 表明亚洲是这一类群最早的分异地^[41]。如果啮形类在白垩纪时起源于非洲或者澳洲, 它们必须经过某种形式的迁移穿过南亚或欧洲才能到达中亚。但到目前为止, 在非洲、澳洲以及中亚周边地区还未发现有任何原始啮形类的分子, 它们从异地迁入中亚的说法因此没有证据。最新的古生物研究声称啮形类可能与亚洲白垩纪的重褶齿猬类(zalambdalestids)形成一个单系类群, 它们与其他有胎盘类哺乳动物在该时期就已经分异, 从而在一定程度上支持了分子生物学的推断^[62]。但上述研究只选择了有限的古近纪有胎盘类哺乳动物类群来做分析, 没有考虑其他与啮形类有关的类群, 因此, 该研究的上述结论不是令人信服的, 值得进一步探讨。另一个例子是澳大利亚发现的类

似刺猬的早白垩世哺乳动物^[10,11], 这些化石被认为支持了“伊甸园”假说^[63]. 但因为这些化石是否是刺猬甚至是否是真兽类存有很大的争论, 有可能只是一种原始的单孔类或是一个哺乳动物未知的新类群^[64,65]. 因此, 目前还没有可靠的支持“伊甸园”假说的化石证据.

第 4 种解释是分子生物钟假说可能存在着本身的问题. 首先, 基因突变的发生往往不是与计时时间(如年, 月, 日)相关的, 而是以世代时间相关, 繁殖较快的生物(如啮齿类)每一世代时间较短, 会保存较多的基因突变. 因此, 不同的支系将会有不同的基因突变率. 如在啮齿类和灵长类之间就有较大的差别^[66,67]. 种群较大的动物往往具有较慢的分子演化速率, 因为较大的种群需要较长的时间来固定住基因突变. 此外, 影响 DNA 复制精确度和突变发生率的生命过程在不同支系中, 或是同一支系在不同时间上是有差异的. 况且生物总是在不断地适应变化中的有机和无机环境, 受此影响, 基因之间, 物种之间的变化是很难预测的. 最新的研究也表明, 基因的变化, 在不同的时间, 不同的支系间和基因位上飘忽不定^[68]. 如果没有一个稳定的变化率, 分子生物钟赖以存在的基础便受到动摇. 或者说以相对恒定的突变率来建立的分子生物钟将在不同的哺乳动物支系中走得快慢不一. 所有这些现象都对分子生物钟假说的可靠性提出了疑问.

3 哺乳动物的特征演化

哺乳动物特征的演化是研究哺乳动物演化的一个重要方面, 它与系统发育的研究是分不开的. 由于基本上只有骨骼等硬体组织能保存为化石, 因此哺乳动物特征演化的研究主要集中在骨骼系统中, 如牙齿(形态, 齿式, 替换方式, 磨蚀方式, 釉质层的微细构造等), 头骨(如鼻腔、颅腔、耳区)和头后骨骼(肩带、腰带、四肢). 现生哺乳动物个体发育的研究也为特征的演化提供了重要线索, 这些研究往往和特征的功能相关联. 对张和兽和热河兽的研究表明, 早期的哺乳动物及其近亲肢骨上往往同时具有某些原始和进步的特征. 肩带和前肢相对较为特化, 接近于现生兽类, 而脊柱、腰带和后肢较为保守, 保留了更多的原始类群的痕迹^[17,18]. 虽然具有某些进步的特征, 张和兽和热河兽的前后肢仍然不能像现生兽类那样置于身体腹侧, 而是多少有些外展. 因此, 无论这些动物是树栖或陆栖类型, 或者二者兼具, 它们的

行动大概都不如现生兽类灵活.

对哺乳动物特征演化研究最为经典且仍然是最为活跃的一个区域是哺乳动物中耳和内耳的演化. 哺乳动物与其他脊椎动物在听觉上的一个很大差别在于, 前者能听到一个很宽的声音频率, 尤其是高频的声音, 哺乳动物能听到的平均高频声音的上限大约为 54 kHz, 而爬行动物、鸟类所能听到的高频声音上限约在 10~12 kHz 左右. 哺乳动物高频听力在白垩纪时就可能已经获得^[24], 这与它们在夜间捕食能产生高频声音的昆虫的习性可能有关. 这种听觉能力的差别很好地反映在内耳和中耳的结构上. 哺乳动物内耳蜗管较长, 尤其在兽类中更形成了螺旋状, 这与内耳听神经细胞的数量和分布及其高频听力功能可能有关^[24,25]. 哺乳动物的中耳由 3 块听小骨构成的链为其特征, 它们起到了杠杆的增压作用, 把经由空气传递到鼓膜上的声音振动传递到以淋巴液体充填的内耳中去. 哺乳动物中耳的 3 块听小骨中, 砧骨是由爬行动物头部的方骨演变而来, 而槌骨则由内骨骼的关节骨和膜质骨的前关节骨演化而来. 此外, 支撑鼓膜的鼓骨由隅骨演化而来. 关节骨、前关节骨和隅骨在爬行动物当中都是下颌齿骨的附属骨, 统称为齿骨后骨. 这些骨体的同源关系主要在现生哺乳动物的胚胎发育过程中得到印证, 是经典的哺乳动物演化的例子. 化石记录中可见到齿骨后骨逐渐缩小并成为听觉器官的记录^[69,70]. 在哺乳动物的近亲中, 如摩根兽(*Morganucodon*)中, 这些齿骨后骨同时具有咀嚼和听的功能. 但齿骨后骨是如何与齿骨分离并移入颅基部成为专功听觉的结构一直是个未解的问题^[71,72]. 最新的基于胚胎发育的研究认为, 哺乳动物的脑颅的膨大以及在个体发育过程中听小骨相对于脑颅的负异速增长是听小骨脱离齿骨的机制^[29], 其基本点在于听小骨在发育早期很快达到成年个体的大小, 而脑颅却继续持续发育膨大, 这使得颅基部与颌关节的距离增大, 由于听小骨必须附着于耳区的椭圆窗上, 因此逐渐增大的脑颅便将听小骨下颌齿骨拉脱开来. 这一机制可以同时解释哺乳动物在个体发育和系统演化过程中齿骨后骨与齿骨的分离. 这一分离机制假说虽然获得了某些化石研究的回应^[73], 但从辽西发现的爬兽标本则对此提出了疑问. 爬兽是迄今为止发现的最大的中生代哺乳动物, 在某些标本上保存了哺乳动物中惟一的骨化麦氏软骨, 嵌于齿骨内侧的麦氏沟中^[7].

这一发现首次显示了早期哺乳动物中麦氏软骨与耳区的关系,印证了胚胎学中关于麦氏软骨与槌骨的关系,也对一个多世纪以来困扰古生物学家的麦氏沟功能提供了新的证据和解释.骨化麦氏软骨的发现,也表明真正的哺乳动物中耳在爬兽中已形成(即听小骨完全脱离了齿骨).除此之外,爬兽狭窄的脑腔,颌关节与耳区的紧密关系表明,齿骨后骨与齿骨的分离与脑颅的膨大以及耳区与颌关节的距离大小并无直接关系,而与听觉器官和咀嚼器官的不断优化改善有关,也支持了哺乳动物中耳的单一起源假说.

4 哺乳动物的演化与环境变化

生物演化不是在真空中而是在不断且无规律的环境变化中进行的.因此,生物演化也许不仅仅是有机体自身的现象,而是有机体之间以及它们与无机环境间的互动结果.恐龙的绝灭可能是由于外来星体撞击地球的偶然事件引发,而恐龙绝灭所留下的生态空间或许成就了哺乳动物的辐射演化.早期哺乳动物个体均比较小,到了始新世以后才开始出现大型个体的种类,这也许跟个体较大的恐龙绝灭有一定关系.地史当中地球环境发生过许多巨大的变化,如地壳板块的变化,由此产生的洋流和气候的变化,这些变化与哺乳动物演化之间的关系并不是十分清楚,但却是当前的一个重要研究领域.一个重要的例子就是始新世与渐新世之交,大约 34 Ma 前全球气候变化与哺乳动物群演替的关系.因为大多数现生哺乳动物科均在渐新世以后出现,这一时期哺乳动物群的演化也是相当引人注目.早在 20 世纪初,Stehlin^[74]在研究欧洲古哺乳动物群时,便发现始新世-渐新世之交存在一个动物群上的明显演替.大部分的始新世分子灭绝并被由亚洲迁入的新物种所代替.Stehlin 将此演替称之为“大间隔”(Grande Coupure).氧、碳同位素等地球化学研究表明地球气候从白垩纪以来一直处在不断降温的过程中.始新世-渐新世之交,全球经历了一次新生代以来最大的气候变冷,年平均气温降低了约 13℃^[75,76].以温湿密林环境为主的始新世环境转入了以开阔干冷草地为主的渐新世环境.欧洲的“大间断”在时间上与这次全球性的气候变化相吻合,因此被认为动物群的大规模演替是受到了全球气候变化的影响.但由于“大间断”事件中有大量外来分子迁入,其原因比较复杂.

因此对欧洲的“大间断”的解释就有多重性.中亚一带从晚古新世以来有较完整的第三系地层,并保留了丰富的哺乳动物化石,与欧洲的哺乳动物群相比,中亚第三纪的哺乳动物具有明显的区域性,因此,它们的演替似乎更能反映环境的变化.对蒙古高原古近纪哺乳动物群的研究表明,始新世-渐新世之交也存在一个十分明显的动物演替.始新世动物群以奇蹄类为主,动物个体由小至大分布较均匀,多具低冠齿,反映了一种温湿多植被环境.渐新世动物群则以啮齿类,兔型类等小型耐旱的动物为主.中等个体的动物缺失,动物齿冠明显高冠,齿结构趋复杂,反映了一种对研磨较具韧性的植物纤维的适应.这些都表明了一种较开阔,干冷的渐新世环境.这一明显的动物群演替被称为“蒙古重建”(Mongolian Remodeling)^[77].它们反映的环境变化在时间和性质上和欧洲的“大间断”一致.说明环境和气候的变化很可能对哺乳动物的演化产生了影响.动物群演替与环境的关系研究虽然在近 10 年来有了很大的进展,但仍处于一个初期阶段,在亚洲尤其如此.许多问题需要得到解决,如地层的年龄精确测定,化石在地层上准确分布和系统采集,许多空白地区有待工作,以及缺乏系统的多学科交叉研究等.

致谢 李传夔、王元青、胡耀明和王原先生为本文提供有益的内容和讨论,张弥曼、王元青和周忠和先生审阅初稿并提供宝贵意见,在此表示衷心感谢.本工作受中国国家重点基础研究发展规划项目(G2000077700, G2000077707)、中国国家自然科学基金重点项目(批准号: 49832002)和中国科学院创新工程重大项目(KZCX3-J-03)资助.

参 考 文 献

1 McKenna M C, Bell S K. Classification of Mammals Above the Species Level. New York: Columbia University Press, 1997

2 Nowak R M. Walker's Mammals of the World, Vol 1. 5th ed. Baltimore: The Johns-Hopkins University Press, 1991

3 Rowe T. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. J Vert Paleont, 1988, 8: 241~264

4 De Queiroz K, Gauthier J. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. Syst Biol, 1990, 39: 307~322

5 De Queiroz K, Gauthier J. Phylogenetic taxonomy. Ann Rev Ecol Syst, 1992, 23: 449~480

6 Novacek M J. Mammalian phlogeny: Shaking the tree. Nature, 1992, 356: 121~125

7 Wang Y Q, Hu Y M, Meng J, et al. Discovery of an ossified

- Meckel's cartilage in two Cretaceous mammals and origin of the mammalian middle ear. *Science*, 2001, 296: 357~361
- 8 Waddell P J, Okada N, Hasegawa M. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Syst Biol*, 1999, 48: 1~5
 - 9 Krause D W, Prasad G V R, von Koenigswald W, et al. Cosmopolitanism among Gondwanan late Cretaceous mammals. *Nature*, 1997, 390: 504~507
 - 10 Rich T H, Vickers-Rich P, Constantine A, et al. A tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia. *Science*, 1997, 278: 1431~1438
 - 11 Rich T H, Vickers-Rich P, Constantine A, et al. Early Cretaceous mammals from Flat Rocks, Victoria, Australia. *Records of Queen Victoria Museum*, 1999, 106: 1~30
 - 12 Flynn J J, Parrish J M, Rakotosamimanana B, et al. A middle Jurassic mammals from Madagascar. *Nature*, 1999, 401: 57~60
 - 13 Kielan-Jaworowska Z. Skull structure and affinities of the Multituberculata. *Palaeontol Polonica*, 1971, 25: 5~41
 - 14 Sereno P C, McKenna M C. Cretaceous multituberculate skeleton and the early evolution of the mammalian shoulder girdle. *Nature*, 1995, 377: 144~147
 - 15 Wible J R, Rougier G W. Cranial anatomy of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the evolution of mammalian characters. *Bull Am Mus Nat Hist*, 2000, 122: 1~120
 - 16 Rougier G W, Wible J R, Novacek M J. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature*, 1998, 396: 459~463
 - 17 Hu Y M, Wang Y Q, Luo Z X, et al. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature*, 1997, 390: 137~142
 - 18 Ji Q, Luo Z X, Ji S A. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature*, 1999, 398: 326~330
 - 19 李锦玲, 王原, 王元青, 等. 辽宁西部中生代原始哺乳动物一新科. *科学通报*, 2000, 45(23): 2545~2549
 - 20 McKenna M C. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: Luckett W P, Szalay F S, eds. *Phylogeny of the Primates*. New York: Plenum Press, 1975. 21~46
 - 21 Novacek M J. The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1986, 183: 1~111
 - 22 Wible J R. Transformation in the extracranial course of the internal carotid artery in mammalian phylogeny. *J Vert Paleont*, 1986, 6: 313~325
 - 23 Wible J R. Petrosals of late Cretaceous marsupials from North America, and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *J Vert Paleont*, 1990, 10: 183~205
 - 24 Meng J, Fox R C. Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zool J Linn Soc*, 1995, 115: 47~71
 - 25 Fox R C, Meng J. An X-radiographic and SEM study of the osseous inner ear of multituberculates and monotremes (Mammalia): Implications for mammalian phylogeny and evolution of hearing. *Zool J Linn Soc*, 1997, 121: 249~291
 - 26 Szalay F S. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. New York: Cambridge University Press, 1994
 - 27 Szalay F S, Sargis E J. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas*, 2001, 23: 139~302
 - 28 Kielan-Jaworowska Z, Gambaryan P P. Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals. *Fossils and Strata*, 1994, 36: 1~92
 - 29 Rowe T. Brain heterochrony and origin of the mammalian middle ear. *Mem California Acad Sci*, 1996, 20: 71~95
 - 30 Meng J, Wyss A R. Monotreme affinities and low-frequency hearing suggested by multituberculate ear. *Nature*, 1995, 377: 141~144
 - 31 Rougier G W, Wible J R, Novacek M J. Middle-ear ossicles of the multituberculate *Kryptobaatar* from the Mongolian Late Cretaceous: Implications for mammalian relationships and the evolution of the auditory apparatus. *Am Mus Novitates*, 1996, 3187: 1~43
 - 32 Cifelli R L. Early mammalian radiations. *J Paleont*, 2001, 75: 1214~1226
 - 33 Graur D, Hide W A, Li W H. Is the guinea-pig a rodent? *Nature*, 1991, 351: 649~652
 - 34 Graur D, Duret L, Gouy M. Phylogenetic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies). *Nature*, 1996, 379: 333~335
 - 35 Li W H, Hide W A, Graur D. Origin of rodents and guinea-pigs. *Nature*, 1992, 359: 277~278
 - 36 D'Erchia A M, Gissi C, Pesole G, et al. The guinea-pig is not a rodent. *Nature*, 1996, 381: 597~600
 - 37 Luckett W P, Hartenberger J L. Monophyly or polyphyly of the order Rodentia: Possible conflict between morphological and molecular interpretations. *J Mammal Evol*, 1993, 1: 127~147
 - 38 Madsen O, Scally M, Douady C J, et al. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, 2001, 409: 610~614
 - 39 Murphy W J, Eizirik E, Johnson W E, et al. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 2001, 409: 614~618
 - 40 Murphy W J, Eizirik E, O'Brien S J, et al. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 2001, 294: 2348~2351
 - 41 Meng J, Wyss A R. The Morphology of *Tribosphenomys* (Rodentiaformes, Mammalia): Phylogenetic Implications for Basal Glires. *J Mammal Evol*, 2001, 8: 1~71
 - 42 Gingerich P D, Smith B H, Simons E L. Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: Evidence of feet in whales. *Science*, 1990, 249: 154~157

43 Thewissen J G M, Madar S I, Hussain S T. *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. *Cour Forschungsinst Senckenb*, 1996, 1: 1~86

44 O’Leary M A. Pasimony analysis of total evidence from extinct and extant taxa and the cetacean-artiodactyl question (Mammalia, Ungulata). *Cladistics*, 1999, 15: 315~330

45 Geisler J H. New morphological evidence for the phylogeny of Artiodactyla, Cetacea, and Mesonychidae. *Am Mus Novitates*, 2001, 3344: 1~53

46 Gatesy J C, Hayashi C, Cronin A, et al. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Mol Biol Evol*, 1996, 3: 954~963

47 Gingerich P D, Haq M U, Zalmout I S, et al. Origin of whales from early artiodactyls: Hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science*, 2001, 293: 2239~2242

48 Thewissen J G M, Williams E M, Roe L J, et al. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature*, 2001, 413: 277~281

49 Springer M S. Molecular clocks and the timing of the placental and marsupial radiations in relation to the Cretaceous-Tertiary boundary. *J Mammal Evol*, 1997, 4: 285~302

50 Stanhope M J, Smith M A, Waddell C A, et al. Mammalian evolution and the interphotoreceptor retinoid binding protein (IRBP) gene: Convincing evidence for several superordinal clades. *J Mol Evol*, 1996, 43: 83~92

51 Stanhope M J, Waddell V G, Madsen O, et al. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for new order of endemic African insectivore mammals. *Proc Natl Acad Sci*, 1998, 95: 9967~9992

52 Springer M S, Cleven G C, Madsen O, et al. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. *Nature*, 1997, 388: 61~63

53 Novacek M J. Mammalian phylogeny: Genes and supertrees. *Current Biology*, 2001, 11: R573~575

54 Janke A, Feldmaier-Fuchs G, Thomas W K, et al. The marsupial mitochondrial genome and the evolution of placental mammals. *Genetics*, 1994, 137: 243~256

55 Hedges S B, Parker P H, Sibley C G, et al. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. *Nature*, 1996, 381: 226~229

56 Kumar S, Hedges S B. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature*, 1998, 392: 917~920

57 Cooper A, Penny D. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: Molecular evidence. *Science*, 1997, 275: 1109~1113

58 Cooper A, Fortey R. Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse. *Trends Ecol Evol*, 1998, 3: 151~156

59 Foote M, Hunter J P, Janis C M, et al. Evolutionary and preservational constraints on origins of biological groups: Divergence times of eutherian mammals. *Science*, 1999, 283: 1310~1314

60 Omland K E. Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution*, 1997, 51: 1381~1393

61 Archibald J D. Fossil evidence for a Late Cretaceous origin of “hoofed” mammals. *Science*, 1996, 272: 1150~1153

62 Archibald J D, Averianov A O, Ekdale E G. Late Cretaceous relatives of rabbits, rodents, and other extant eutherian mammals. *Nature*, 2001, 414: 62~65

63 Rich T H, Vickers-Rich P, Trusler P, et al. Corroboration of the Garden of Eden Hypothesis. In: Metcalfe I, Smith J M B, Morwood M, et al, eds. *Faunal and Floral Migrations and Evolution in SE Asia-Australia*. Lisse: A A Balkema, 2001. 324~332

64 Kielan-Jaworowska Z, Cifelli R L, Luo Z X. Alleged Cretaceous placental from down under. *Lethaia*, 1998, 31: 267~268

65 Archer M, Arena R, Bassarova M, et al. The evolutionary history and diversity of Australian mammals. *Australian Mammal*, 1999, 21: 1~45

66 Gu X, Li W H. Higher rates of amino acid substitution in rodents than in humans. *Mol Phyl Evol*, 1992, 1: 11~214

67 Li W H, Ellsworth D L, Krushkal J, et al. Rates of nucleotide substitution in primates and rodents and the generation-time effect hypothesis. *Mol Phyl Evol*, 1996, 5: 182~187

68 Rodriguez-Trelles F, Tarri O R, Ayala F J. Erratic overdispersion of three molecular clocks: GPDH, SOD, and XDH. *Proc Natl Acad Sci*, 2001, 98: 11405~11410

69 Allin E F. Evolution of the mammalian middle ear. *J Morphol*, 1975, 147: 403~438

70 Kermack K A, Mussett F, Rigney H R. The lower jaw of Morganucodon. *Zool J Linn Soc*, 1973, 53: 87~175

71 Maier W. Phylogeny and ontogeny of mammalian middle ear structures. *Netherlands J Zool*, 1990, 40: 55~74

72 Allin E F, Hopson J A. Evolution of the auditory system in Synapsida (“mammal-like reptiles” and primitive mammals) as seen in the fossil record. In: Webster D B, Fay R R, Popper A N, eds. *The Evolutionary Biology of Hearing*. New York: Springer-Verlag, 1992. 587~614

73 Luo Z X, Crompton A W, Sun A L. A New Mammaliaform from the Early Jurassic and Evolution of mammalian characteristics. *Science*, 2001, 292: 1535~1540

74 Stehlin H G. Remarques sur les faunules de mammiferes des couches Eocenes et Oligocenes du Bassin de Paris. *Bull Soc Geol France*, 1909, 9: 488~520

75 Prothero D R. *The Eocene-Oligocene Transition: Paradise Lost*. New York: Columbia Univ Press, 1994

76 Prothero D R. The late Eocene-Oligocene extinctions. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 1994, 22: 145~165

77 Meng J, McKenna M C. Faunal Turnovers of Palaeogene Mammals from the Mongolian Plateau. *Nature*, 1998, 394: 364~367

(2001-11-30 收稿, 2002-01-15 收修改稿)