

中国真马(*Equus* 属)化石的系统演化*

邓 涛

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

薛祥煦

(西北大学地质系新生代地质与环境研究所, 西安 710069)

摘要 详细讨论了中国真马化石及其相关的其它 *Equus* 化石的起源和系统演化, 建立了包括全部中国真马化石在内的进化辐射图谱和时代分布序列, 并纠正了早期中国真马研究中的一些错误。

关键词 真马 化石种 系统演化 第四纪 中国

真马(*Equus* 属)是第四纪沉积中的一类重要化石。位于欧亚大陆东部的中国与整个欧亚大陆一样, 真马的分布从早更新世早期一直延续至今, 种类相当丰富, 中国还是唯一的现生野马(*E. przewalskii* (普氏野马))和两种野驴(*E. hemionus* (蒙古野驴), *E. kiang* (藏野驴))的原产地。因此, 对中国真马化石的研究具有非常重要的意义。化石记录显示 *Equus* 属起源于北美的 *Pliohippus* 属, 同时, 根据对 *Equus* 属现生种的 mtDNA 序列差异双向对比, 按照每百万年 2% 的代换率分异时间推测, *Equus* 属的最后一个共同祖先应生活于 3.9 Ma 以前^[1], 这与北美 *Equus* 属的最早代表 *E. simplicidens* 的出现时间吻合。在北美起源的 *Equus* 属在 2.5 Ma BP 的气候转寒事件中通过白令陆桥扩散到欧亚大陆^[2], 并在新的生态环境内迅速辐射演化, 迄今为止在中国发现的真马化石有效种共有 12 个¹⁾。这 12 个种可以根据颊齿特征分为 *stenonid*, *caballoid* 和 *hemione* 三个类型。从系统关系上来说, *hemione* 型与 *stenonid* 型的关系较为密切, 这三种类型的现生代表分别为 *stenonid* 型的斑马、*hemione* 型的驴和半驴、*caballoid* 型的野马和家马。从蛋白质和细胞学得到的证据与上述根据形态结构划分的类型一致, 表明现生的斑马和驴类与狭义的马类属于不同的类群^[1, 3]。下面我们讨论中国真马化石的系统演化关系。

1 中国的 *stenonid* 型马属化石

Stenonid 的典型特征为下颊齿的内谷呈 V 形, 北美早期的 *Equus* 属化石都属于 *stenonid* 型, 最早的一个种 *E. simplicidens* 就具有典型的 V 形内谷。因此, *stenonid* 型真马的起源地应该在北美。

1998-04-08 收稿

* 法-中合作资助项目 (批准号: 203720C)

1) 邓 涛. 中国的真马化石及其所反映的气候环境变迁. 西安: 西北大学博士论文, 1997. 1~150

古马(*E. stenorhis*)分布于欧亚大陆和北美,时代为早更新世,在中国见于山西太谷^[4]。古马显然与北美上新世的 *E. simplicidens* 有关,可以肯定地推断前者是后者的后代。古马的吻部长,鼻颌切迹相当深,最深可达 P^3 与 P^4 的交界线水平,它仍然保留有眶前窝,但比 *E. simplicidens* 的眶前窝小,沿鼻骨中缝有深沟,牙齿上的结构也相当原始,如原尖短、外谷深等,显示古马虽然比 *E. simplicidens* 进步,但仍然是一种相当原始的马。古马大约在 2.0 Ma BP 到达欧洲,而在北美约 2.0 Ma BP 的地层中也发现有古马(*E. stenorhis anguinus*)^[5],然而在中国,我们认为古马可能出现在年龄为 2.5 Ma 左右的辛窑子动物群中,这说明古马的起源地有可能在中国,即由北美的早期马类扩散到欧亚大陆后辐射演化出的新种。古马在欧洲一直生存到 1.0 Ma BP,它可能是小型的 *E. stehlini* 和大型的 *E. bressanus* 的祖先。

三门马(*E. sanmeniensis*)分布于中国北部,也见于俄罗斯西伯利亚以及塔吉克斯坦,时代为早、中更新世,相当于泥河湾-周口店期。三门马出现的历史也相当早,它也是 2.5 Ma BP 随着真马向欧亚大陆迁徙并辐射进化的产物。三门马也具有与 *E. simplicidens* 相同的原始特征,如浅的眶前窝、沿鼻骨中缝的深沟、波状起伏的头骨切面轮廓、强烈弯曲的脑颅等,但三门马的鼻颌切迹不深,上颊齿原尖扁长。这些特点表明三门马与古马虽然都是欧亚大陆早期的原始马类,虽然都继承了 *E. simplicidens* 的许多原始特征,但它们又各自向不同的方向进化。因而它们是两个平行发展的谱系,没有祖裔关系,但具有共同的祖先,且相对而言,它们之间的关系要密切一些。

王氏马(*E. wangi*)目前仅见于甘肃庆阳,时代为早更新世早期,相当于泥河湾早期。王氏马继承了 *E. simplicidens* 的另外一些原始特征,从破碎的头骨残部我们推测它具有眶前窝,沿鼻骨中缝也可能有深沟。与古马和三门马不同的是,王氏马具有相当圆润的双叶,这一特征在古马和三门马上都已变成前圆后尖,即下后附尖伸长并具有尖锐的后角。这一特征似乎说明王氏马比古马和三门马更原始,但这是片面的,因为王氏马的外谷相当短,不伸入双叶颈内,而短的外谷是一个进步的特征。从这一点上来看,王氏马又比三门马和古马进步。综合对比的结果表明,王氏马与三门马和古马是向不同方向演化的不同谱系,它们之间的亲缘关系相对较远。

云南马(*E. yunnanensis*)分布于中国南部,时代为早-晚更新世,相当于泥河湾-萨拉乌苏期,也见于缅甸伊洛瓦底等地。云南马与王氏马有较为密切的关系,它的双叶也很圆润,而且外谷不伸入双叶颈内。云南马曾被认为是“一种似驴似马的马类”,这实际上是从云南马短的外谷上所说的^[6]。但正如我们在王氏马中所看到的,短的外谷并不一定是驴类的特征,普氏野马也常有很短的外谷,只是在现代的斑马中短外谷才很少见,因此不能认为短外谷是驴类特有的。云南马和王氏马很可能由北美一个共同的祖先迁徙到亚洲后,适应不同区域的特点辐射进化而来,这从两个种的褶皱上可以看出,王氏马的上、下颊齿釉质层厚、褶皱粗强,而云南马釉质层薄、褶皱细密,云南马的肢骨也相当粗壮,格罗莫娃认为细密的褶皱与粗壮的远端肢骨是与湿润草原相关的,反之亦然^[7],这正与王氏马和云南马分别分布于北方和南方的情况一致。

庆阳马(*E. qingyangensis*)分布于华北和西北地区,时代为早更新世,相当于泥河湾期。庆阳马的颊齿结构与三门马很相似,但庆阳马的肢骨相当纤细,这一点是一个进步的特征,与三门马粗壮的肢骨明显不同。庆阳马在欧亚大陆的早期马类中肢骨是最纤细的,这一点显示

出它的独特性,似乎没有哪一个种与它有非常密切的关系,它生活的年代也从 2.5 Ma BP 的第四纪下限开始,由于它的头骨上也具有一些与 *E. simplicidens* 相似的原始性状,因此它可能是由北美早期马类的某一个种直接进入欧亚大陆的。

德氏马(*E. teilhardi*)分布于华北和西北,时代为早更新世,相当于泥河湾期。德氏马的显著特征是下门齿缺失齿坎,这是在欧亚大陆的首次记录,在北美的加利福尼亚、南美和非洲的一些种中曾发现下门齿缺失齿坎的现象。德氏马下颊齿的形态与产自 St. Vallier 的古马(*E. stenonis*)相似,在上、下颊齿的尺寸和比例上,也相似于云南马和产自 Seneze 的欧洲较小的古马^[8]。德氏马的地位在欧亚大陆的马属中是相当孤立的^[9],现代非洲的平原斑马(*E. burchelli*)的地理居群中存在下门齿齿坎缺失的情况^[10]。据报道,佛罗里达的 *E. fraternus* 有 I_3 缺失齿坎及 I_{1-2} 齿坎不完整,云南马的 I_3 齿坎也有未封闭现象,也许这几个种之间有较近的亲缘关系。

黄河马(*E. huanghoensis*)仅见于山西平陆、临猗和陕西旬邑,时代为早更新世早期,相当于泥河湾早期。由于材料很少,其亲缘关系不是很清楚,但从有限的标本上可以观察到,黄河马上颊齿原尖相当短,这是一个原始的特征,与 *E. simplicidens* 一致。黄河马与产自欧洲 Olivola 和 Seneze 的古马(*E. stenonis*)也很相似,主要相似点在于它们都有短而宽的原尖和窄而深的后谷。*E. simplicidens* 的原尖舌缘向内凸出,至多也呈平直状,绝不凹陷,而黄河马原尖舌缘的中沟是显著的,从这一点上说,它也比 *E. simplicidens* 进步,因此它也是从 *E. simplicidens* 较为直接进化而来的,但确切的亲缘关系还有待更多的材料证实。

Stenonid 型马通常被认为是原始的,因为它出现的时间比 caballoid 型和 hemione 型都早。在时间上,马类的生态区域内可能同时有 2 到 3 种马共同生存,如阳原泥河湾、临猗、灵台以及庆阳巴家嘴等。当然,这些种的精确同时性不能完全肯定,但三趾马(*Hipparion*)与真马(*Equus*)常常是完全共生的,这样的地点相当多,几乎每个更新世早期含真马地层中同时都有三趾马存在,典型的如阳原泥河湾、庆阳巴家嘴和榆社海眼。两种 stenonid 型马的共生,在体型上会有差别,如泥河湾小型的德氏马和大型的三门马、巴家嘴中型的庆阳马和大型的王氏马。区域叠覆成种在解释化石马类的生态叠覆前就已经提出,但没有多少像马类这样的大动物成种的证据。尽管大型食草动物的“社会组织”可能引起同一种类不同类群的孤立,但在同一区域内的孤立化可能很少能竞争或扩展到足够有效形成不同种的程度^[11,12]。在中、上新世时同一生境都有不同的马科成员共享,在北美是马科不同的属,而在欧亚大陆是三趾马(*Hipparion*)的不同种。因此,作为对中、上新世马类生态分异的反映,在更新世同一生境中有 2 种、少数时候是 3 种马类共生是完全正常的,不同的种占有不同的生态位,取食互不干扰的不同草类,这种情况形成的最大可能是成种过程与正常的地理隔离巧合,或者将先前由地理屏障分离的物种重新聚集在一起,这在 2.5 Ma BP 白令陆桥开通的时期是完全可能的。

2 中国的 caballoid 型马属化石

Caballoid 型真马可能首先在北美出现并迁移到欧亚大陆,最早的记录是内布拉斯加 Irvingtonian 早期 Red Cloud 组的 *E. scotti*^[13]。欧亚大陆最早的 caballoid 型真马化石发现于西伯利亚年龄为 0.7 Ma 的地层中^[14]。在欧洲,确凿无疑的 caballoid 型真马是 0.6 Ma BP 最早产自 Graues Mosbach 的 *E. mosbachensis*^[15]。

北京马(*E. beijingensis*)仅见于周口店第 21 地点,时代为中更新世晚期或晚更新世早期,即周口店晚期或萨拉乌苏期早期。北京马是中国最早的 caballoid 型真马,刘后一^[16]认为北京马的祖先可能是三门马,但北京马的年龄约 0.2 Ma,从时间上来说,这一推断是站不住脚的,因为 caballoid 型的 *E. mosbachensis* 早在 0.6 Ma BP 已在欧洲出现。因此,从目前的证据看,中国的 caballoid 型真马显然是一个迁入者。在欧洲, caballoid 型真马出现后大量取代了原先的 stenooid 型真马,欧洲 stenooid 与 caballoid 型真马共生在一个动物群内的例子很多,如匈牙利的 Budapest-Varberg,摩尔多瓦的 Kolkotova Bolka,英国的 Norfolk 森林、德国的 Süssenborn^[8],但在中国尚未发现 stenooid 型与 caballoid 型共生在一个动物群内。北京马的祖先可能从北美迁入,但也可能从欧洲迁入,基于性状特征,我们倾向于北京马的祖先是 *E. mosbachensis*,因为它们之间更相似。

普氏野马(*E. przewalskii*)从晚更新世早期开始分布于华北及蒙古地区。Gromova^[7]根据普氏野马具有较长的面部、很大的牙齿、釉质层较厚而褶皱微弱、臼齿相对较小、下门齿齿坎发达、掌蹠骨及趾骨细长等等,认为普氏野马不可能从任何欧洲马类中找到它的起源,而应是亚洲的土著,同时认为上述特征与三门马接近,因此她认为普氏野马很可能是三门马或与三门马相近的马的后裔。但我们在前面讨论北京马时已经谈到, stenooid 型的三门马是 caballoid 型的北京马和普氏野马的祖先从时间来说显然不成立。北京马的外谷与普氏野马外谷较为接近,因此,普氏野马的直接祖先可能是北京马,但北京马的祖先是欧洲的 *E. mosbachensis*。因此,普氏野马能够从欧洲马类中找到起源,实际上,普氏野马的分布地区也不限于亚洲,在法国的 Lunel-Viel 也发现有普氏野马化石^[17]。

大连马(*E. dalianensis*)分布于东北地区,时代为晚更新世,相当于萨拉乌苏期。它的头骨特征与普氏野马很相似,显然与普氏野马有相同的起源。由于在辽宁复县古龙山动物群和黑龙江哈尔滨阎家岗动物群中普氏野马都与大连马共生^[18],所以它们之间没有祖裔关系,而是北京马的后代平行进化的结果。

3 中国的 hemione 型马属化石

现代马属 hemione 型的分布只限于亚洲地区,但北美在地史上也曾有分布,最早的记录是产于德克萨斯 Rock Creek 年龄约 0.7 Ma 的 *E. calobatus*^[15],而东非 Turkana 1.4 Ma BP 的地层中有小型的似 hemione 型化石发现,可惜只有第三掌蹠骨而没有头骨^[19],所以不能完全肯定是最早的 hemione 型。因此,关于 hemione 型的真实起源地是在新大陆还是在旧大陆尚需更确凿的证据。欧亚大陆晚更新世 hemione 型最近的祖先可能是 *E. hydruntinus*,它以较小的尺寸、原始的颊齿和纤细的肢骨为特征。在法国南部 Lunel-Viel 发现的 *E. hydruntinus* 的年龄约 0.3 Ma,它的头骨比任何其他马属都接近 hemione 型。在辽宁复县古龙山遗址发现的蒙古野驴(*E. hemionus*)的第三掌骨与 *E. hydruntinus* 相似^[18]。*E. hydruntinus* 的祖先可能是 *E. altidens*,产自德国 Süssenborn 的 *E. altidens* 的年龄为 0.7 Ma。

蒙古野驴(*E. hemionus*)广布于欧亚大陆南部,时代为晚更新世至现代,相当于萨拉乌苏期至现代。蒙古野驴是中国出现最早的 hemione 型。Forsten^[8]曾认为北京周口店第 21, 22 和 23 地点的马属可能是中国最早的 hemione 型,它们与中国最早的 caballoid 型的北京马同时,但并没肢骨的证据,所以这一点是不确定的,肯定的 *E. hemionus* 出现于丁村动物群。由于 *E.*

hydruntinus 的头骨与 *E. hemionus* 很相似, 同时前者的肢骨比后者稍微粗壮一些, 这一点是一个原始的特征, 因此 *E. hydruntinus* 应该是 *E. hemionus* 的直接祖先。

藏野驴(*E. kiang*)分布于东亚以及北美的阿拉斯加, 时代为晚更新世至现代, 相当于萨拉乌苏期至现代。藏野驴的许多特征与蒙古野驴很相似, 所以有些人认为藏野驴只是蒙古野驴的一个亚种。但不管怎样, 藏野驴和蒙古野驴应该有一个共同的祖先, 即 *E. hydruntinus*。从藏野驴和蒙古野驴现在的生态特征看, 它们的分布区域是不重叠的, 在化石中也没有发现它们共生, 藏野驴适应于严寒但湿度较大的环境, 而蒙古野驴更适应干旱地带的环境, 因此它们可能是 *E. hydruntinus* 向不同生态区域辐射进化的结果。

根据现有的材料, 中国真马化石的系统演化关系和时代分布如图1所示。

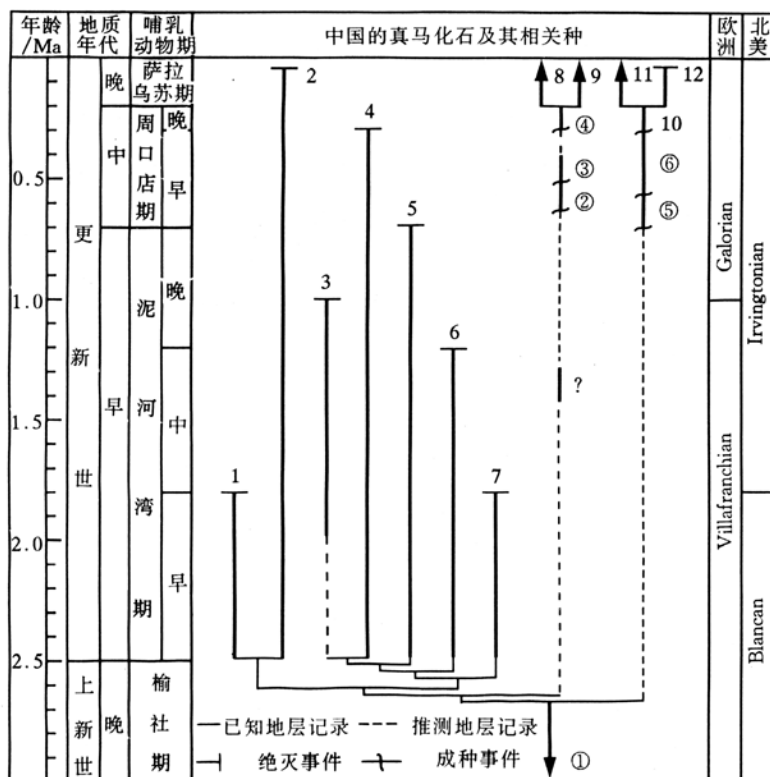


图1 中国真马(*Equus* 属)化石的系统关系和地史分布

1. *E. wangi*, 2. *E. yunnanensis*, 3. *E. stenonis*, 4. *E. sanmeniensis*, 5. *E. teilhardi*, 6. *E. qingyangensis*, 7. *E. huanhoensis*, 8. *E. hemionus*, 9. *E. kiang*, 10. *E. beijingensis*, 11. *E. przewalskii*, 12. *E. dalianensis*. ① *E. simplicidens*, ② *E. calobatus*, ③ *E. altidens*, ④ *E. hydruntinus*, ⑤ *E. scotti*, ⑥ *E. mosbachensis*

参 考 文 献

- George M Jr, Ryder C A. Mitochondrial-DNA evolution in genus *Equus*. *Mol Biol Evol*, 1986, 3: 535~545
- 邓涛, 薛祥熙. 重论真马(*Equus* 属)首次出现可作为第四纪下限的标志. *地层学杂志*, 1997, 21(2): 109~116
- Ryder O A, Epel N C, Benirschke K. Chromosome banding studies of the Equidae. *Cytogenet Cell Genet*, 1978, 20: 323~350

- 4 Azzaroli A. On Villafranchian palaeoarctic equids and their allies. *Palaeont Ital*, 1982, 72: 74~97
- 5 Azzaroli A, Voorhies M R. The genus *Equus* in North America, the Blancan species. *Palaeont Ital*, 1993, 80: 175~198
- 6 裴文冲. 云南元谋更新世初期的哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1961, (1): 16~30
- 7 Gromova V I. Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete, 1-2. *Trudy Paleont Inst*, 1949, 17(1-2): 1~374
- 8 Forsten A. Chinese fossil horses of the genus *Equus*. *Acta Zool Fen*, 1986, 181: 1~40
- 9 Eisenmann V. Nouvelles interpretations des restes d'equides (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pleistocene inferieur de la Chine du Nord): *Equus teilhardi* nov. sp., *Geobios*, 1975, 12: 125~134
- 10 Eisenmann V, de Giuli C. Caracteres distinctifs entre vrais zebres (*Equus zebra*) et zebres de Chapman (*Equus burchelli antiquorum*) d'apres l'etude de 60 tetes osseuse. *Mammalia*, 1974, 38: 509~543
- 11 Bush G L, Case S M, Wilson A C et al. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1977, 74: 3 942~3 946
- 12 Futuyma D, Mayer G C. Non-allopatric speciation in animals. *Syst Zool*, 1980, 29: 254~271
- 13 Azzaroli A. The genus *Equus* in Europe. In: Lindsay E H et al. eds. *European Neogene Mammal Chronology*. New York: Plenum Press, 1990. 339~356
- 14 Sher A V. Olyorian land mammal age of northeastern Siberia. *Palaeont Ital*, 1987, 74: 97~112
- 15 Eisenmann V. Origins, dispersals and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Courier Forsch Inst Senckenberg*, 1992, 153: 161~170
- 16 刘后一. 周口店第 21 地点马属一新种. 古脊椎动物与古人类, 1963, 7(4): 318~322
- 17 Eisenmann V, Cregut-Bonnoure E, Moigne A M. *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel: craniologie comparee. *Bull Mus Natn Hist Nat*, Paris, 1985, 4: 157~173
- 18 徐钦琦. 马类化石. 见: 周信学, 等著. 大连古龙山遗址研究. 北京: 北京科学技术出版社, 1990. 53~77
- 19 Brown F H, McDougall I, Davies T et al. An integrated Plio-Pleistocene chronology for the Turkana Basin. In: Delson E. ed. *Ancestors: the Hard Evidence*. New York: Alan R Liss Inc, 1985. 82~92