

青少年探索与发现
科普文库

Mammoths, Sabertooths, and Hominids

猛犸 剑齿虎 人类

揭秘欧洲哺乳动物6500万年的演化

霍尔迪·阿古斯蒂 (Jordi Agustí) 原著
摩西奥·安东 (Mauricio Anton)

陈瑜 翻译

邓涛 徐海同 熊武阳 审订

今天的欧洲大陆是各类哺乳动物生活、繁衍的乐土，
它们的祖先是什么样子的？是土生土长还是外来侨居的
动物？它们的演化路径上究竟发生过什么？

江苏科学技术出版社

mmoths, Sabertooths, and Hominids

猛犸 剑齿虎 人类

揭秘欧洲哺乳动物6500万年的演化

霍尔迪·阿古斯蒂 (Jordi Agustí) 原著

摩西奥·安东 (Mauricio Anton) 原著

陈瑜 翻译

邓涛 徐海同 熊武阳 审订



图书在版编目(CIP)数据

猛犸 剑齿虎 人类:揭秘欧洲哺乳动物 6500 万年的演化 / (西) 阿古斯蒂, (西) 安东编者; 陈瑜译. — 南京: 江苏科学技术出版社, 2013. 6

ISBN 978-7-5537-0547-7

I. ①猛… II. ①阿…②安…③陈… III. ①古动物—哺乳动物纲—欧洲—普及读物 IV. ①Q915.87-49

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 309696 号

Mammoths, Sabertooths, and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe
By Jordi Agustí and Mauricio Anton
This Translation Published by arrangement with Columbia University Press,
through Andrew Nurnberg Associates International Ltd.
Simplified Chinese Edition Copyright © 2013 Jiangsu Science and Technology Publishing House.
All rights reserved.

合同登记号 图字:10-2010-497 号

总 策 划 金国华

版 权 策 划 邓海云

猛犸 剑齿虎 人类——揭秘欧洲哺乳动物 6500 万年的演化

原 著	霍尔迪·阿古斯蒂 摩西奥·安东
翻 译	陈 瑜
审 订	邓 涛 徐海同 熊武阳
责 任 编 辑	邓海云 李淳宁
责 任 校 对	郝慧华
责 任 监 制	曹叶平 方 晨

出 版 发 行	凤凰出版传媒股份有限公司 江苏科学技术出版社
出版社地址	南京市湖南路 1 号 A 楼, 邮编: 210009
出版社网址	http://www.pspress.cn
经 销	凤凰出版传媒股份有限公司
照 排	南京紫藤制版印务中心
印 刷	江苏凤凰通达印刷有限公司

开 本	718 mm×1 000 mm 1/16
印 张	16.5
插 页	8
字 数	139 000
版 次	2013 年 6 月第 1 版
印 次	2013 年 6 月第 1 次印刷

标 准 书 号 ISBN 978-7-5537-0547-7

定 价 28.00 元

图书如有印装质量问题, 可随时向我社出版科调换。

致 谢

这本书得益于许多朋友和同事的评论、意见、讨论、建议和鼓励,包括路易丝·阿尔卡拉(Luis Alcalá)、何塞·玛利亚·贝穆德斯·德·卡斯特罗(José María Bermúdez de Castro)、雷·布诺尔(Ray Bernor)、路易斯·德·波尼斯(Louis de Bonis)、哈罗德·布莱恩特(Harold Bryant)、(Angel Galobart)、伦纳德·金兹堡(Leonard Ginsburg)、梅克·科勒(Meike Kohler)、简·范·德尔·马德(Jan Van der Made)、乔治·莫拉莱斯(Jorge Morales)、萨尔瓦多·摩亚(Salvador Moya)、杰罗姆·奎勒斯(Jerome Quiles)、劳伦斯·洛克(Lorenzo Rook)、拜内戴托·萨拉(Benedetto Sala)、伯纳德·希治(Bernard Sige)、(Jean-Pierre Suc)和阿兰·特纳(Alan Turner)。我们同样感谢 M·克鲁萨芳古生物研究所(西班牙,萨尔瓦德)允许我们复制了图版 1、2、3、6、8 和 12。

我们感谢安东尼·奇弗洛(Anthony Chiffolo)和哥伦比亚大学出版社的艾琳·帕维特(Irene Pavitt)的润色让这本书变得更具可读性和更容易被一般大众所接受。我们也感谢哥伦比亚大学出版社的亚利山大·安吉里尼(Alessandro Angelini)对于这本书的支持,还有罗宾·史密斯(Robin Smith)。

最后,感谢在成书期间给予我们支持和耐心的我们各自的妻子,埃斯佩兰萨(Esperanza)和普莉(Puri),这本书献给她们。

前言

成功撰写一本关于欧洲哺乳动物时代的书是一个困难的目标,特别是鉴于 H. F. 奥斯朋(H. F. Osborn)和比昂·柯登(Björn Kurtén)已各自撰写了如此优秀的《哺乳动物时代》。这本书与 1971 年版的《哺乳动物时代》相比,不仅秉承了柯登的杰出科学品格,还包含了这三十年来关于哺乳动物化石以及它们所处环境的知识累积。在过去数十年间,我们对于地球自然历史中一些特定时间片段的新信息大幅度增加了。这一点尤其适用于我们对于更新世的认知,对我们有关中新世和上新世(即新近纪)的知识结构而言亦是如此;甚至是新生代最古老的时期:古新世、始新世和渐新世在今天都比 20 世纪 70 年代初期有了更好的了解。同时,还有一些欧洲以外主题的书籍,例如 C. 詹尼斯(C. Janis)、K. M. 斯科特(K. M. Scott)和 L. L. 雅各布(L. L. Jacobs)撰写的《北美洲第三纪哺乳动物的演化》,以及其他正在准备出版的书籍,例如阿兰·特纳(A. Turner)和莫西奥·安东(M. Anton)所撰写的关于非洲古哺乳动物化石的著作《进化伊甸园》。因此,我们的话题范围只限于欧洲,广意界定:就是从伊比利亚到乌拉尔和格鲁吉亚的广大地区。

过去数十年间信息量的增加从两个方面影响了这部著作。首先,我们不得不限制我们列入的每个类群分类和系统进化方面的内容。其次,我们必须调整我们对于年代处理的认知程度,而在这方面的显著提高则归功于像古地磁学和旋回地层学这样的新地质学及地球物理技术的应用。我们现在可以辨别出至今仍被认为在时间上似乎是同步或非常密切的几百年或数万年规模的事件,这体现了规划这本书时的复杂程度。这本书的目的是满足不同读者的需求。从那些对这一学科高度感兴趣的地质学学者和人类学学者,到那些对于欧洲哺乳动物群起源感兴趣、却又不想翻阅过多有关材料的学生或是研究生,都能从这本书里得到他们所需

要的知识与信息。这要求我们将学术内容相对简单化,以便让读者可以理解在过去 6 500 万年间影响欧洲的事件。例如,如今我们清楚、精确地了解了发生在早中新世欧亚大陆和非洲板块发生第一次碰撞期间的事件顺序;我们也拥有中中新世之后发生的气候危机的资料。但是,相应的章节并不是一定在事件的编排上具有承接关系,因为这样读者将为所涉及的大量的连续迁入、迁出和灭绝事件感到困惑。事实上,我们更喜欢将早中新世作为一个整体考虑,并一个类群接着一个类群地分析在这一时间段里发生了什么。虽然如此,但这本书必须解决新生代期间真实复杂的欧洲自然历史。欧洲虽然只是欧亚超大陆的一个附属,但在欧洲大部分的自然历史中,它都扮演着亚洲、非洲和美洲动物群相互迁徙的十字路口的角色,并贯穿着连续的扩散和灭绝事件。

但这些事件的发生并不是在一个孤立环境中,因为它们是对更高层次的气候和环境事件的一个反应。因此,这本书对过去几十年专注于我们星球气候演变的丰富文献给予了特别关注。将所有类群的演化都作为地球系统整体行为中的一部分来解释,在今天比以往都要更令人信服。所以,一个类群的演化可以被理解为对星球历史产生影响的一些环境危机所做出的新响应。与地球历史的其他时期相比,新生代在气候、地理和地球动力学上尤为复杂。从始新世的常绿热带森林到晚更新世严寒草原的变化不能被描述为一个有规律的、平稳降温的结果。相反,从第一次南极冰期到中新世至上新世连续的气候适宜期,包括副特提斯海和地中海干涸这样的事件,欧洲的地质和环境历史显示的一系列波动都决定了陆地动物群的演化。这本书为这一演化提供了一个整体印象。尽管如此,读者还是会发现在这段历史里有一个潜在的模式。这要感谢诸如 N. 沙克尔顿(N. Shackleton)等研究人员根据海洋钻孔碎屑所做的同位素分析,由此让我们现在对于古温度演化和冰川在两极的增长有了清晰的概念。可是,我们仍然没有完全了解海洋变化对陆地生态系统造成影响的方式。虽然古生物学家本能地希望证明在气候变化和陆地生态系统级别的变化之间存在明确关系,但问题看起来要更加复杂。因为大规模的海洋变化似乎只对大陆造成了有限的影响,而陆地生态系统的重大重塑似乎只响应于相当小规模海洋变化。

所以在我们了解驱陆动物演化的因素之前,仍然有许多工作要做。为此,除了专门涉及哺乳动物的资料外,这一工作还包括了植被和无脊椎动物的资料。相比之下,这本书并没有涉及所提及的科、属、种的具体系统发育相关的主要问题。只有当一个属的起源从生物地理学或古环

境的观点来看存在一些关联时,才会专门提及它的起源。(例如,如果人猿超科动物山猿与一些非洲类人猿有关或是直接从欧洲的森林古猿进化而来,那么意大利晚中新世巴斯尼洛动物群的性质就将从根本上改变)。一些读者感兴趣的具体系统发育问题可以自己参考相关主题的大量相关文献。最后,读者会注意到在这本书里,我们在分类阶元中几乎总是只涉及到属,只有在少数情况下具体到物种。在所有类似的书籍里,这是一种普遍用法,其好处是只需要很少的解释。一个属是由一些种组成的分类单位,永远不会被视为一种生态或者一个演化单元。但是,本书中使用这种方式是为了简化的需要,因为如始新世,甚至中新世的对应章节中,提及一个属内的具体物种都会使得本书的阅读变得繁复。当需要讨论某个属内的不同物种时,这里仍然保持了属和种的区别对待(可能因为它们符合非常不同的形态,例如假猫属内的情况)。在其他情况中(例如当我们涉及到巨鬣狗属时)我们会着重涉及由不同个体所构成的该属内的不同物种。

最后的评论是这本书里的参考文献和书目:显然,这里收集的巨量信息来自许多不同的资料和参考文献。如果将这些文献都列入的话,这本书就会变得太厚了。因此,参考书目只包含了所有用于撰写这本书的文献。尤其是那些为本书提供了各个类群体重或体型以及生活方式的信息来源都在参考目录中标注了星号。例如,如果读者想了解中新世反刍类或者犬熊类的体重信息来源,他们会看到援引的科勒(Köhler(1993))和维兰塔(Viranta(1996))的条目旁边分别标记着一个星号。与古气候和古地理演化有关的大部分文献经常被直接引用在书本里,因为对于读者来说在参考书目里鉴别每个气候和环境资料的具体来源是非常困难的。

目 录

前言

第一章	古新世:黑暗时期	001
第二章	始新世:抵达颠峰	022
第三章	渐新世:剧变瞬间	062
第四章	早中新世至中中新世	085
第五章	晚中新世:危机的开始	138
第六章	上新世:一个时代的终结	192
第七章	更新世:人类时代	219

第一章 古新世：黑暗时期

一个常见的理论常常假设有胎盘哺乳动物的早期辐射演化只是在白垩纪末期恐龙灭绝后才发生的。同样的情形下也假定了在白垩纪大灭绝后，哺乳动物突然的爆发性辐射演化填补了爬行动物群灭绝后留下的生态空缺。但仔细研究新生代第一个“世”却显示了完全不同的情况：“爆发”在白垩纪末期之前就已经开始了，且并不快速，而在新生代的第一个阶段古新世，这种辐射演化现象持续了数百万年。第三纪随后的时期被查尔斯·莱伊尔(Charles Lyell)划分为始新世、中新世和上新世三个阶段，古植物学家 W. P. 辛柏尔(W. P. Schimper)在 1874 年添加了古新世这一地质时期，用来放置比最老始新世地层还要古老的巴黎盆地的大批化石植物。古新世地层以始新世之前存在的原始哺乳动物为特征，而在始新世阶段，现代哺乳动物各目的首批成员已经可识别了(例如奇蹄类、偶蹄类、啮齿类以及蝙蝠类等)。

将“黑暗”用于这章标题的古新世有两个主要理由。第一，比起我们了解的其他新生代时期，我们对于古新世这一遥远时期哺乳动物演化的认识还非常模糊和不完整。第二，和我们现代的世界相比，同时和古新世之后的时期相比，古新世为我们呈现出的是一个陌生而古怪的时代。在当时，现代哺乳动物各目要么不存在，要么非常难以辨认：没有啮齿类，没有奇蹄类，没有偶蹄类，只有奇异的非食肉目的食肉动物。换句话说，虽然古新世具有哺乳动物时代的特征，但我们并不把它视为我们自己世界的一个清晰部分。古新世看上去更像晚白垩纪世界的贫瘠延长期，而并没有表现出它作为今天哺乳动物时代萌芽的样子。然而，成功的种子已经被种下了。

大灭绝的余波

白垩纪大灭绝事件终结了爬行动物对陆地和海洋长达 1.5 亿年的统治,古新世始于这次大事件之后,年代跨度不超过 1 000 万年,为 6 550 万年~5 500 万年之间。虽然白垩纪末的大灭绝对生物产生了灾难性的影响,但这一事件似乎没有对整个星球的环境形成长期深远的影响。从全球范围看,显示出晚白垩纪和早古新世之间的气候仅存在细小的差异。对于白垩纪事件之后加拿大植物分布的分析也支持了这一观点,表明棕榈和露兜的物种有一次快速的恢复,其物种多样性规模与现存于东南亚的棕榈和露兜种群相似(Nichols et al. 1986)。

古新世大陆板块的分布完全不同于今天大陆的位置。自从三叠纪初期潘加亚超级大陆分裂以来,新的海洋领域开启就贯穿了整个中生代,例如大西洋和印度洋。在古新世的初期,仍然有一些冈瓦纳大陆(Gondwana),即南方潘加亚大陆的碎块。因此,澳大利亚和南美洲仍然与南极洲相连(南极洲当时的位置与今天大致相同)。另外两个原来的冈瓦纳“碎片”:非洲和印度既远离南方大陆,也远离它们现在接近欧亚大陆的位置。在此时的古新世,它们都与其他大陆板块相分离,被大西洋、印度洋和特提斯海所环绕。特提斯海形成的一个东西连接的海域,将南美洲与北美洲分开,也将非洲、印度与欧亚大陆分开。这意味着曾经有一条从东太平洋到西太平洋,贯穿印度洋、大西洋和特提斯海的连贯的赤道洋流。这一暖流沿着海岸涌动,使得在白垩纪末期大灭绝中几乎完全消失的热带珊瑚礁得以恢复。这些被称为泡沫状生物的大型原生动植物与微生绿藻共生,形成了大量的石灰岩海岸。今天,由于阿尔卑斯造山运动的作用,这些石灰岩海岸都被抬升并形成像比利牛斯和阿尔卑斯这样的山脉。特提斯赤道洋流以北的地区,北美洲、欧洲仍然通过格陵兰连接:古新世和早始新世两个大陆哺乳动物群的相似之处也证明了这一结论。北美洲也通过白令海峡与东亚连接。相比之下,欧洲和亚洲在古新世和始新世的大部分时间里都被一片延伸到乌拉尔东缘并连接北冰洋和特提斯海的浅海(图尔盖海峡(Turgai Strait))所分离。

古新世初期的温度要比晚白垩世低 2~3℃。从早古新世到中始新世,海洋的平均表层温度经历了一次平缓的上升,比今天的海洋表层水温要高 2~4℃。可是,有证据表明在古新世期间,温度经历了从低温到高温再到低温的一个变化过程。潮湿的气候和占据统治地位的树栖动物都表明热带雨林覆盖了大部分的大陆。地质学证据也证明当时存在干旱-

湿润的波动现象：例如，像比利牛斯山以南的阿赫尔湖(Ager)和德林普湖(Tremp)这样古老的湖泊和盆地干涸后沉积的大量石膏和盐就证明了这一点。

古新世-白垩纪的遗产

导致古新世哺乳动物多样化的第一次辐射演化早在白垩纪结束之前就开始了，而到了晚白垩世，各种各样的有胎盘哺乳动物群就已经存在，其中包括一些食虫类(insectivores)、原始的有蹄类以及一些类似灵长类的物种。这些真兽亚纲的成员加入了其他早先成功的哺乳动物类群，例如多瘤齿兽类(multituberculates)和有袋类(marsupials)。除了有袋类受到了白垩纪末期大灭绝的严重影响外(从九个属下降到仅存一个属)，所有其他类群均安然度过了这一危机，并没有重大变化。因此，基于的古新世哺乳动物群和晚白垩世的哺乳动物群并没有什么太大差别，在它们之中，最成功和多样化的就是多瘤齿兽类。

多瘤齿兽类是原始哺乳动物中一个独特的类群，它们的起源可以回溯到早侏罗世，或许甚至可以回溯到晚三叠世。它们是迄今为止最成功和最长寿的哺乳动物目，一直到渐新世灭绝为止，它们生存了超过1亿年。多瘤齿兽类并不是真正的真兽亚纲哺乳动物，在生物学关系上，它们可能更接近现代的单孔类动物(monotremes)而非有袋类动物或是有胎盘类动物。多瘤齿兽的头骨和牙齿解剖看起来类似啮齿动物，它们拥有长长的、凿子一样的门齿，而且在门齿和颊齿之间有一段没有任何牙齿的空隙(即齿隙)。它们被称为多瘤齿兽是因为它们特殊的牙齿形态，每颗颊齿上都有许多小齿尖组成的平行齿尖列，这些牙齿和与之对应的颊齿紧密咬合、相互作用(多瘤齿兽拉丁文学名 Multituberculate 的含义就是“数个齿尖”)。总而言之，多瘤齿兽类的咀嚼器官，就像现生啮齿动物一样，是一个非常有效的切碎设备。

通过这个基础的啮齿形结构，多瘤齿兽类在白垩纪和古新世辐射演化出了多种形态。其中的一些，就像羽齿兽类(ptylodonts)，是类似松鼠形态的树栖种类。羽齿兽类最显著的特征就是其最后一颗下前臼齿的特殊形态。这颗牙齿比其他颊齿更大，同时也更为细长，它的咬合面形成了一个带有锯齿的切割齿刃，这可能是用于碾碎和打开坚硬的种子和坚果的。另外，大多数类似羽齿兽类这样的小型多瘤齿兽类都可能通过捕捉昆虫、蠕虫和水果来补充饮食。

很幸运的是在美国怀俄明的大角盆地(Bighorn Basin)发现了保存非常完好的羽齿兽(*Ptilodus*)标本,这让我们了解到这些羽齿兽类可以向外和向内弯曲它们的大拇指,并有类似今天松鼠这样树栖动物特有的脚部移动能力特征:当它们从树上下来时,是头部向下的。

羽齿兽类的一个欧洲类群也演化出了类似羽齿兽类的牙齿形态,同样是一颗细长的刃形下前臼齿。它们被称为考盖兽类(*kogaionids*),最早发现于罗马尼亚哈采格(Hateg)的晚白垩世地层。这一科中最成功的属就是海宁兽属(*Hainina*)。因为它在下颌上也拥有巨大的刃形下前臼齿,它曾经被认为是一种羽齿兽类。但是,进一步的分析则显示了海宁兽和其晚白垩世的祖先考盖兽都是原始的多瘤齿兽类,它们的臼齿都具有较少数量的齿尖,而且仍然保留了第五颗前臼齿,这一特征将它们与一些侏罗纪的属联系起来,而不是晚白垩世的羽齿兽类。这种古老和进步特征的独特组合表明,在晚白垩世期间,巨大的刃形前臼齿的独立至少获得两次,分别是在北美洲的羽齿兽类和欧洲的考盖兽类里。

纹齿兽类(*taeniolabids*)是多瘤齿兽类中一个完全不同于海宁兽和羽齿兽的类群,纹齿兽类拥有更沉重和粗大的解剖学结构。它们的体型有河狸大小,生活方式可能为完全的陆栖。当羽齿兽和考盖兽分别在北美洲和欧洲获得成功时,纹齿兽类在晚白垩世和古新世的亚洲获得了最高的多样性,这显示了纹齿兽起源于亚洲地区。

除了多瘤齿兽外,一个在白垩纪末期就已出现的、由较不特化的胎盘类哺乳动物组成的多样化动物群也延续到了古新世。因为它们古老的齿列,显示了以昆虫为食的习性,所以它们中的大部分最初都被归入了食虫目。食虫类动物需要碾碎坚硬但易碎的外骨骼,它们可能是利用独特的锥形齿尖完成这一工作,而不是使用像食肉动物那样较长的齿刃。但是,除了具有一些古老的、非特化特征外,只有很少的证据支持将这些古老的类群归进一个自然的谱系范畴。它们参与了晚白垩世第一次有胎盘类的辐射演化,并在古新世继续延续。

猿类(*leptictids*)是这个类群所特有的最好例子。猿类是古老的“食虫”有胎盘哺乳动物,它们起源于晚白垩世,在渐新世灭绝。它们的颅骨和牙齿解剖结构对于有胎盘哺乳动物来说是如此的古老、原始,以至于确定它们和其他类群的紧密关系是非常困难的。大部分颅后解剖和这个类群生活方式的推断都是根据在德国麦塞尔(Messel)中始新世地层中发现的保存最完整的猿(*Leptictidium*)标本进行的。根据这一证据,我们了解到猿类是一种小型有胎盘哺乳动物,它的身长在60~90厘米之

间,具有一整套原始的牙齿,每侧包括门齿(两到三颗)、犬齿(一颗)、V形前臼齿(四颗)和臼齿(三颗)。它们修长、纤细的口鼻部可能形成一个短的长鼻。它们的鼻子可能用于在灌木丛中扒食搜寻昆虫和蠕虫。中始新世猴属标本显示,其前肢特别短小,而后肢则相当细长。这显示它们的运动方式类似小型袋鼠或者跳鼠,利用其细长的后肢跳跃。但是,猴类的跖骨解剖反驳了这一推测,显示猴类专门适应于在地面奔跑。最可能的是,它们能够同时使用两种运动方式,当在地面搜寻食物时缓慢奔跑,而在面对危险时则能急速跳跃。麦塞尔标本最惊人的特征就是非常长的尾巴,其由四十节尾椎构成:这在现生有胎盘哺乳动物当中是一个很独特的特征。它们可能利用修长的尾部在快速跳跃和奔跑时保持身体平衡。

来自晚白垩世的北美洲古鼯类(*palaeoryctids*)和猴类一样,拥有原始类型有胎盘哺乳动物的解剖结构。根据在新墨西哥州古新世地层中发现的一具几乎完整的古鼯(*Palaeoryctes*)头骨,我们了解到它们可能是很小的、类似鼯鼠的食虫动物,拥有类似猴类的修长口鼻部。与对猴类的认知相比,我们对于古鼯类的颅后解剖构造了解得很少。比起短命的猴类,古鼯类似乎是在始新世走向成功的一个类群的祖先。虽然古鼯类的牙齿仍然表明了主要以昆虫为食的食性,但其牙齿结构的一些细节却可以让我们将它们与在始新世处于掠食者类群的肉齿类动物(*creodonts*)联系起来。

另外一个古老的、“食虫”的有胎盘哺乳动物类群就是泛兽类(*pantolestids*)。与猴类一样,泛兽类完整解剖结构和生活方式的最佳证据来自麦塞尔中始新世精美保存的标本。根据该地獭形猬(*Buxolestes*)化石以及其他不完整的标本所提供的信息,我们可以知道泛兽类是半水生的食鱼性掠食动物,全长大约 50 厘米,尾部大约长 35 厘米。它们拥有中等强壮的犬齿和多齿尖的剪切形牙齿,下颌强壮的肌肉组织为这些牙齿提供了力量。它们的前臂非常强壮,在肢体末端是巨大的骨质爪。尺骨和桡骨是分离的,允许其做大范围旋转动作。这两个特征可能表明它们有能力挖掘和建筑地下巢穴。它们的后肢同样很强壮,但不能以前肢同样的方式旋转。尾部的第一尾椎显示发达的强烈横向扩展或突起:这表明它们的尾部能在水中强而有力地摆动,运动方式类似像水獭这样的半水生哺乳动物。

小型有胎盘哺乳动物的第四个类群经常被划归到食虫类当中,这就是幻鼠类(*apatemyids*)。与猴类、古鼯类不同,幻鼠类是相当特化的种



猛犸

剑齿虎

人类

揭秘欧洲哺乳动物600万年的演化

类,具有复杂的齿列。与其较小的身体相比,它们有一个很大的头骨,以及一对巨大、弯曲的上门齿。与上门齿相对的是下颌骨上一对与之类似的强烈平匍的下门齿,在进食过程中相互配合;下门齿后面还有一系列带锯齿的剪刀状前臼齿。与这种特化的前臼齿相比,它们的臼齿较小。根据来自麦塞尔的另一个中始新世属的证据,我们了解到幻鼠类在搜寻昆虫幼虫时,会利用其复杂的牙齿撕开树皮。幻鼠类在古新世的北美洲很常见,其欧洲的代表为吉普森鼠(*Jepsenella*)。

第五个古老的有胎盘哺乳动物类群是起源于晚白垩世,在欧洲和北美洲一直延续到古新世的混齿猬类(*mixodectids*),它们留下的解剖学信息并不多。它们的牙齿和颅骨解剖结构已经足以让我们了解其食性需求。它们趋向发展出类似啮齿动物的齿型,而这种齿型在某些方面类似多瘤齿兽类。混齿猬具有一对巨大、强壮的伸向前方的门齿,它们的颊齿列由多齿尖、低冠的前臼齿和臼齿组成。与多瘤齿兽一样,混齿猬可能利用它们特化的齿列碾碎和打开坚硬的种子与坚果。

猴类、古鼯类、泛兽类、幻鼠类和混齿猬这些古有胎盘哺乳动物并不构成一个“自然”的单系类群。虽然所有这些动物都曾被归入食虫目(*Insectivora*),但实际情况并不是这样。因此,“现代”食虫动物(例如刺猬、鼯鼠和鼯鼠)都属于一个单系类群,并且不能被认为是单纯的“古有胎盘哺乳动物”。实际上,其中一些“真正的”食虫动物,像水生和陆栖的鼯鼠类,具有高度特化适应。真正的食虫动物,也被称为食虫目[*Lypotippha* 或者 *Insectivora* (狭义范围)],已经出现在古新世动物群当中了,以猴猬类(*adapisoricids*)为代表。这是一群与刺猬家族有着密切关系的灭绝猬形动物(*erinaceomorphs*)(*erinaceomorph* 的含义是:像刺猬的)。这些早期动物并没有表现出刺猬多刺皮毛这一特征,但它们的牙齿非常类似今天的刺猬。像产自麦塞尔中始新世的大猴猬(*Macrocranion*)一样,猴猬类可能是一类小型的有胎盘哺乳动物,其身体和尾巴长度均大约为 15 厘米。它们较小的眼睛、灵活的口鼻部和巨大的耳朵都显示其主要是夜行性哺乳动物,在森林植被下层搜寻昆虫和水果。

但作为白垩纪遗产的古新世动物群并不只由杂食/食虫动物构成。小型的古老有蹄动物同样存在于晚白垩世,并且在白垩纪末期的大灭绝事件中得以幸存。因为它们呈现一种与有蹄类运动方式有关的肢体关节,所以它们经常被称为“踝节类”(“*condylarths*”)。它们保留了基础、原始的身体结构,即其短的肢体末端足部拥有五个脚趾。肢体的末端部分并不像现代偶蹄类和奇蹄类那样拉长,肱骨和股骨的长度大致上与桡

骨和胫骨相等。其中一些早新生代踝节类,例如熊犬类(arctocyonids)和中兽类(mesonychids),可能也吃肉,因此关于它们到底属于原始的食肉动物(肉齿类)还是属于原始的有蹄类(踝节类)始终存在争议,其系统发育位置一直处于变动当中。最可能的情况是,它们是非特化的杂食动物,同时也可能扮演了潜在的掠食者和腐食者的角色。在它们之中,熊犬类起源于晚白垩世,并且就像多瘤齿兽类一样,在白垩纪-古新世之交幸存而并没有遭到严重影响。熊犬类是古老的有蹄类,它们具有完整的齿列,包括巨大的犬齿[这就是为什么它们经常被归到原始食肉动物所在肉齿目(Creodonta)的原因]。它们的头骨低长,具有巨大的矢状脊和缺乏眶后突的开放眼眶。小型种类如古蹄兽(*Protungulatum*)代表了在晚白垩世北美洲出现的第一种犬熊类。在古新世,这一类群辐射演化出多样化的物种,并演化出踝节类的其他类群:中兽类、豕齿兽类(hyopsodontids)和新月兽类(meniscotherids)。

但犬熊类可能仅仅是一个例外,大多数的早新生代哺乳动物,比如多瘤齿兽,还是栖息在古新世期间遍布大部分大陆的热带雨林的树冠部。在这些树栖哺乳动物当中,占据统治地位的是一种类似灵长类的有胎盘哺乳动物:普尔加托里猴(*Purgatorius*)。其最古老的遗骸,包括几个下颌和单独的牙齿,发现于美国蒙大拿的晚白垩世地层。今天,我们能从其他任何现生哺乳动物中区分出一只猕猴或者一只黑猩猩。但就像首批有蹄类中的原蹄兽那样,普尔加托里猴非常接近它早期的“食虫类”起源,将其划归进灵长类(Primates)的结论是不确定的。这些原始的类似灵长类的物种显示出原始的解剖结构,如包括巨大门齿、犬齿、前臼齿和臼齿在内的完整齿列;比起真正的灵长类,它的四肢更接近于啮齿动物。但是,一些牙齿特征显示普尔加托里猴比起它同时期的其他任何哺乳动物都要更接近灵长类的起源。因此,像古新世类似灵长类的更猴形类群(plesiadapiforms)一样,普尔加托里猴开始演化出增大的中门齿,以及类似臼齿的前臼齿和齿尖小而低的臼齿(低冠齿)。这种齿列表明它们抛弃食虫食性,也就是牙齿尖细齿尖的纵向剪切能力,而是趋向一种杂食/果实的食性,即牙齿的横向剪切和碾磨能力占据支配地位。

自从在白垩纪末期的大灭绝中幸存之后,类似灵长类的普尔加托里猴在古新世演化出诸多属、种,这些动物都被划分到了单一的分类范畴:更猴形类群。更猴形类群拥有一个带有长口鼻部的长而低平的头骨。与晚期的新生代灵长类相比,它们的眼眶通常很小,眶后突并不将眼眶后缘封闭。这个类群中大多数的成员都显示出趋向演化出一对高度增大的

第一门齿,第二门齿则趋向退化或者已不存在。这一类群的肢体解剖构造同样很原始,它们具有不能对握的拇指和非常发达的爪子——这显示一种树栖生活方式,而这与同一时期的其他早期有胎盘哺乳动物并没有什么差别。在古新世和早始新世的北美洲和欧洲,更猴形类群成为最成功的哺乳动物类群之一,辐射演化出超过 25 个属和 75 个种,这些物种在体型和体重上均不相同,体重从 20 克到几乎接近 5 千克不等。

欧洲记录的古新世哺乳动物

在欧洲,古新世哺乳动物记录比起北美洲怀俄明和蒙大拿丰富的含化石地层要贫乏许多,因为在这一时期,欧洲大陆大部分时间都被浅海所覆盖。除了在西班牙和罗马尼亚的古新世初期地层中发现的一些破碎化石外,这一时期欧洲最具代表性的大型四足动物就是森林鳄类(dyrosaurids),这一大型鳄类类群在晚白垩世到古新世期间栖息于从印度一直到北美洲东海岸的特提斯海的陆缘海和海滨地区。它们被划归进中鳄类(mesosuchians)。这一古老的鳄类类群在中生代非常繁盛,因为它们缺少现代鳄类,或者说是真鳄类(eusuchians)所具有的进步脊椎关节。在像鱼龙类(ichthyosaurs)、蛇颈龙类(plesiosaurs)和沧龙类(mosasaurs)这样的白垩纪海生爬行动物灭绝之后以及始新世第一种鲸类(cetaceans)出现之前,这些海生的鳄类是古新世海洋里最大的有脊椎掠食者。

在中、晚古新世期间,一些陆地出现在今天比利时、法国北部和英国南部所在的地区,河流和溪流堆积了泥灰岩、黏土和砂岩,并携走了在盆地中央形成的古湖泊以及沼泽周围生存的动物的骨骼。我们对于这些欧洲古新世动物群的第一印象来自比利时蒙斯(Mons)的海宁(Hainin)地点。年代稍晚些的是法国塞尔奈(Cernay)的晚古新世动物群。这些动物群基本是由那些分布在北美洲晚古新世地点的相同类群组成。但是,详细的观察揭示了两个大陆哺乳类动物组成之间的明显不同。虽然塞尔奈的动物群组成似乎很接近北美洲类似年代的动物群,但在组成类群的比例上则存在显著差异:在欧洲古新世哺乳动物群中基本占据了主导地位的主要是踝节类,其次是更猴形灵长类和多瘤齿兽类。同时,欧洲也缺乏诸如全齿目(Pantodonta)这样的较大有蹄类,而全齿目则大量出现在北美洲中、晚古新世动物群中。最后,与在始新世初期发生的动物群交流相比,欧洲古新世动物群表现出相对于北美洲物种的高度地域性和独立性。

在多瘤齿兽类当中,考盖兽类里类似羽齿兽类的海宁兽在欧洲延续

进入中、晚古新世。但在这一时期，随着平滑齿兽(*Liotomus*)和新斜沟齿兽(*Neoplagiaulax*)这些真正的羽齿兽类进入欧洲并与海宁兽共同生存，欧洲的多瘤齿兽类体型明显增大并在形态上出现分化。新斜沟齿兽和它的近亲具有典型羽齿兽样的齿型，其下前臼齿巨大而细长，并形成带有锯齿的齿刃。新斜沟齿兽在晚古新世拥有高度物种多样性，包含了多达三个物种(尼氏新斜沟齿兽(*N. nicolai*)、科氏新斜沟齿兽(*N. copei*)、始新新斜沟齿兽(*N. eocaenus*))

欧洲另外一个晚白垩世的幸存者就是有袋类，其代表为噬囊鼠(*Peradectes*)。它是这一类群中唯一穿越中生代/新生代界线的属(图 1.1)。噬囊鼠是一种负鼠形有袋类(didelphoid)，也就是说，它是有袋类主干家族里的一员，非常接近现代有袋类目的起源。它曾经出现在所有的大陆，但今天这一家族仅有一个代表：负鼠。负鼠是在晨昏活动的活跃的有袋类，具有攀爬能力；它们起源于南美洲，近来已经迁入了北美洲东部，一直分布到弗吉尼亚州的森林。噬囊鼠是一种身长只有 8 厘米的小型有袋类，它还有一条 16 厘米长、善于缠绕的尾巴。这条长尾显示它拥有优秀的攀爬能力以及类似于现代负鼠的生活方式。就像它们今天的亲戚一样，噬囊鼠可能是一种杂食/食虫食性的树栖有袋类。

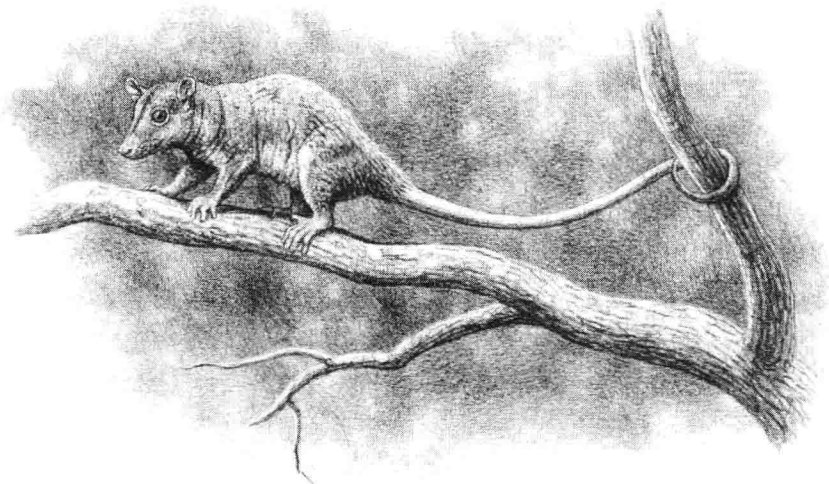


图 1.1 噬囊鼠的外貌复原

这种细小的负鼠形有袋类的最完整骨架发现于德国的麦塞尔地点，这些化石显示噬囊鼠与今天南美洲的负鼠极具相似性。尾椎的形状显示就像许多现代的负鼠。噬囊鼠拥有可以缠绕的卷尾，这是适应树栖生活的几个结构之一。复原头部和身体长度：9 厘米；尾部：16 厘米。