

追踪马家谱

撰文 刘艳

谈到马的演化，大家并不陌生，作为生物进化论的经典例证，很早就被搬入了中学的生物教科书中。一般认为其经历了始祖马（始马，始新马）—渐新马—中新马—草原古马—上新马（鲜新马）—现代马的演化历程，呈现了个体由小变大、四肢伸长、由多趾向单趾、牙齿由低冠向高冠、颊齿齿冠构造由简单向复杂的演变。而事实上，其演化历程并不仅仅是这样沿着单

一的一条直线演化的，而是由一条主枝演化出许多繁盛的分枝，最后只有一个属残存至今。

那么马类的演化究竟经历了哪些阶段，又是如何发展的呢？

我们先来看看，马类的祖先——始祖马（*Hyracotherium*）。始新世早期，距今约5800万年前，始祖马出现，大小如狗，肩高25~50厘米，背部弯曲，身体轻巧灵活，

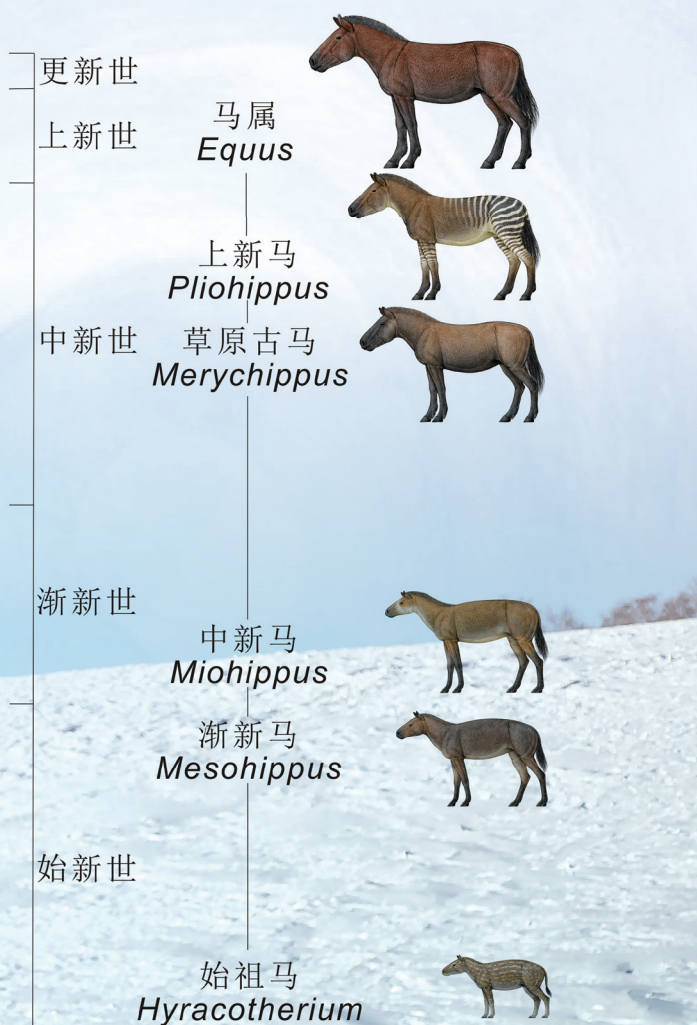
肢骨短，前肢四趾，后肢三趾，吻部短，眼睛大而靠前，牙齿低冠；生活在森林里，主要以柔软的树叶为食，也取食一些水果、坚果和植物的嫩芽，分布于北美洲、欧洲和亚洲。随着始新世早期的结束，始祖马在旧大陆上灭绝，仅限于北美大陆，其他大陆后来出现的马类，都是由北美扩散过去的。5000万年前，山马（*Orohippus*）在北美大陆出现，普遍认为其由始祖马演化



雪中飞马 摄影/魏庆

而来，体型与始祖马相若，只是更细长，前肢更细，后肢更长，头部更长，上前臼齿臼齿化程度更高，颊齿的脊状更显著，更适于研磨更粗糙、坚硬的植物。4600~4800万年前，北美大陆上出现了后古马 (*Epihippus*)，普遍认为其由山马演化而来，特征与山马接近，只是颊齿齿冠继续向脊型演化。早一中始新世，在欧洲大陆的热带森林中生活着由始祖马演化而来的古兽马 (*Palaeotherium*) 这一旁支，个体明显变大，相当于牛的大小，其中最大的种接近马的大小，肢骨明显短而无法快跑，具三趾，较深的鼻切迹显示其具有像獭一样的鼻部。

始新世晚期，南极的冰川作用导致全球温度下降，植被面



马的演化 绘图/陈瑜





埋藏于岩层中的三趾马类颊齿 摄影 / 张兆群

发现于陕西蓝田地区的三趾马类的头骨及下颌化石 摄影 / 刘艳



貌发生改变,多叶的植物减少,出现更多的喜冷植物。这一变化引起了动物群落的改变,大部分取食植物叶子的哺乳动物减少并灭绝。马类的组成也随之改变,原始的类型基本灭绝,新的类型开始出现。

4 000万年前的始新世晚期,渐新马(*Meshippus*)出现,并延续到渐新世。体大如羊,肩高约60厘米,背部变直而硬,肢骨的长度增加,前肢的小趾消失,前后肢均为三趾,中趾明显增大,但所有趾均与地面接触,面部增长,眼睛略后移,牙齿仍低冠,臼齿齿尖已连成脊状。它们仍生活在森林里,以柔软的嫩枝和水果为食,仅分布于北美大陆,在渐新世中期逐渐消失。由其逐渐演变而来的中新马(*Miohippus*),生存于3200~2500万年前的北美,与渐新马共存达400~800万年之久,体型较渐新马大,面部更长,臼齿多样的脊型更利于咀嚼坚硬

的食物。

渐新世晚期,全球温度变暖,中新马快速辐射演化。其中一支安琪马类(*anchitheriines*)以安琪马(*Anchitherium*)为代表,虽然其中的一些种有中新马的两倍大,但它们仍具三趾,并保留了原始的低冠齿,仅仅具有更强的脊型化,并更尖锐。这表明它们仍躲藏在丛林中,并以叶子、种子和水果为食,并在早中新世时扩散到欧洲和亚洲,晚中新世时在中国的成员演化为中华马(*Sinohippus*)。这类中的其他成员仍然为森林类型,但由于体型的差异而占

据了不同的生态位,如昔古马(*Archaeohippus*),其为矮小类型,与晚始新世的渐新马大小相近;而巨马(*Megahippus*)和次马(*Hypohippus*)为大型的马类,与现生的马大小接近,它们仅发现于北美大陆。这一支与食草的马类共同生存,但由于晚中新世全球温度骤降,南极冰盖形成,C4植物(以草为主)扩展,最终在中新世晚期灭绝,未留下现生的后代。

由中新马演化的另一支为食草的马类,由于其取食更坚硬,从而具有更耐磨的高冠牙齿。2300万年前(早中新世)出现的副马(*Parahippus*)与中

新马相似，但体型更高，肩高近1米，肢骨更长，关节的灵活性降低，只适合前后摆动，且能够仅依靠中趾站立，从而具有更快的奔跑速度；牙齿齿冠更高，且脊相连，更尖锐，能更好地研磨植物。中新世气候最适宜期，马类的多样性达到最大化，但由于它们的大部分特征都很原始并相近，而被归入了“草原古马”（*Merychippus*）这一“垃圾桶”属中。经过各学者对其中各种的进一步研究，将其分成了5个主要组合，其中3个属于三趾马类（hipparinine），而另外2个与晚期的马属（*Equus*）相关。

三趾马类，具三趾的高冠马类，中新世和上新世时广泛分布于北部大陆和非洲，并成为判

断地层年龄的重要标志。在对其的研究过程中，曾发生过三次涉及范围较广的争论：第一次围绕三趾马类是否是现生马的直接祖先展开，以否定派的胜利告终；第二次是关于其在旧大陆的出现是否从上新世开始，事实上其在晚中新世时就已出现；第三次争论是关于其分类问题，其种类繁多，体型差异大，特征多变，在牙齿特征相同时，其眼眶前部面窝的深浅成为一重要特征，目前一致同意其包含多个属的观点。其最早的祖先生存于北美大陆，晚中新世全球温度降低，南极冰盖形成，白令陆桥在低水位期出露，北美与欧亚大陆相连，从而促使了三趾马类向欧亚大陆的扩散，并经欧亚

扩散到非洲大陆。但这些旧大陆的三趾马类并不仅仅是由一次扩散事件产生的，而是不同时期多次扩散的结果。这一类在哺乳动物的演化史上是很成功的，其在地球上生存了近1500万年，最晚的成员一直延续到更新世，距今只有几十万年。

另一类与马属相关，其中原马（*Protohippus*）和丽马（*Calippus*）为一个组合。原马仍具三趾，大小相当于现生驴的大小，生存于晚中新世一早上新世。而丽马为矮小型，仅相当于羊的大小。另一个组合产生了上新马（*Pliohippus*）、恐马（*Dinohippus*）及单趾马类。上新马出现于中中新世，大小接近现生马类，侧趾仍保留，但

散养在内蒙古草原、已被驯化了的驴 摄影 / 刘艳



长而细的肢骨显示了快速奔跑的能力，且为生存于北美大草原的草食类型。虽然这些特征与现生马属相近，但其具有很深的面窝，且牙齿强烈弯曲，而与现生马属相区别，可能不是它们的直接祖先。恐马生存于晚中新世—早上新世的北美，其面窝退化，肢骨特征更利于维持站立姿势，单趾（其中个别种仍具三趾），与马属更相似。单趾的马类，如南美马（*Hippidion*）和拟驴马（*Onohippidium*）在晚上新世时迁移到南美，它们成为第一支

向南迁移的马类。其大小与驴相近，具有细长的头，小而低的眼睛和相对短的肢骨，最特别的是长而细的鼻骨，并与其他面骨形成很深的切迹，表明它们具有较长的鼻子，与獾和一些犀牛相似。

残存至今的马类仅有一属——马属，肢骨细长并只具单趾，长长的头骨和脖子，高冠的牙齿，取食坚硬的高纤草。它们适应了开阔的地形，从平原、稀树草原到山区或荒漠。其最早出现于上新世约400万年前的北美，在冰期时迁入南美，并很快

取代了南美马，但人类出现后，马属走向灭绝，而另一些迁移到旧大陆的马属残存至今。其在旧大陆的最早记录约为260万年前的晚上新世，其中移居到非洲的演化成现今的斑马，移居到北非、中东的演化成驴，移居欧亚的演化成野马和野驴，而其他属的马类则灭绝消失。

从始新世时的始祖马演化到现生的马属，经历了漫长而复杂的过程，曾发生了多次的分化和迁移事件。其起源与发展主要位于北美大陆，仅南美马、拟驴

草原牧马 摄影/赵智钦



马和马属迁移至南美大陆，而分布于欧亚大陆的包括始祖马、古兽马、安琪马、三趾马类和马属。虽然其演化过程中的很多环节还未研究透彻，但其主要的演化进程已很明朗，其经历了从出现—繁盛—衰落的演化趋势，最终只有马属的几个种残余至今，包括普氏野马、非洲野驴、亚洲野驴、西藏野驴、细纹斑马（狭纹斑马）、平原斑马（普通斑马）和山斑马。■



内蒙古三趾马动物群考察

(责编 桑新华)

普通斑马 摄影/乔轶伦

马的演化谱系 绘图/刘艳

