

# 灵长类及其近亲的起源与早期演化

◎倪喜军

灵长类、树鼩、鼯猴和已灭绝的近兔猴统称魁兽,起源于距今 6600 到 5600 万年间。树鼩和鼯猴在过去数千万年中变化很小。近兔猴在经历了 3200 年的演化历史之后,于 3400 万年前灭绝。灵长类则历经了始新世和中新世两个多样性很高的演化辐射期。

人类、猩猩、长臂猿、猕猴、蜘蛛猴、松鼠猴、眼镜猴、狐猴等为人所熟知的哺乳动物,统称灵长类。在所有哺乳动物中,树鼩、鼯猴和已绝灭的近兔猴,与灵长类的亲缘关系最近,在分类学和系统学中,这几个类群被归入一个称作魁兽总目(Archonta)的分类单元。它是由格雷戈里(K.Gregory)提出的,最初包括:有盲肠目(包括树鼩和象鼩等)、皮翼目(如鼯猴)、翼手目(蝙蝠)、灵长目,有盲肠目现已废弃。后来,辛普森(G.Simpson)在他影响深远的《分类学原理和哺乳动物分类》一书中对魁兽总目做了重要修订,将象鼩从中排除出去,这一修订被后来的分类学和演化生物学学者广泛接受。

## 魁兽的最新定义

自 1990 年代以来,基于分子生物学证据的系统学研究发现,翼手目动物,如蝙蝠,与树鼩、鼯猴和灵长类并不组成单系类群,它与后三者的亲缘关系较远。沃德尔(J.Waddell)等把不包括蝙蝠在内的其他现生的魁兽类,即树鼩、鼯猴和灵长类,统称为真魁兽类(Euarchonta)。虽然这种提法并未正式修订魁兽总目的定义,但真魁兽一词却很快得到广泛采用,甚至被以讹传讹成一个正式的分类阶元。亚瑟(R.Asher)和赫尔根(K.Helgen)提出,应该修订魁兽总目的定义,而不是提出一个新的分类阶元。亚瑟和赫尔根的建议

显然是正确的,因为如果同时使用魁兽和真魁兽两个单元,将使得魁兽成为一个非自然的类群,但如果抛弃“魁兽”仅保留“真魁兽”,当然不如修订魁兽的定义来得直接。遗憾的是,他们的建议并未得到广泛采纳,“魁兽”和“真魁兽”这两个词恐怕会并行使用很长时间。

这里采纳亚瑟和赫尔根修订后的定义,即魁兽包括:树鼩、鼯猴、近兔猴和灵长类,但不包括蝙蝠类。

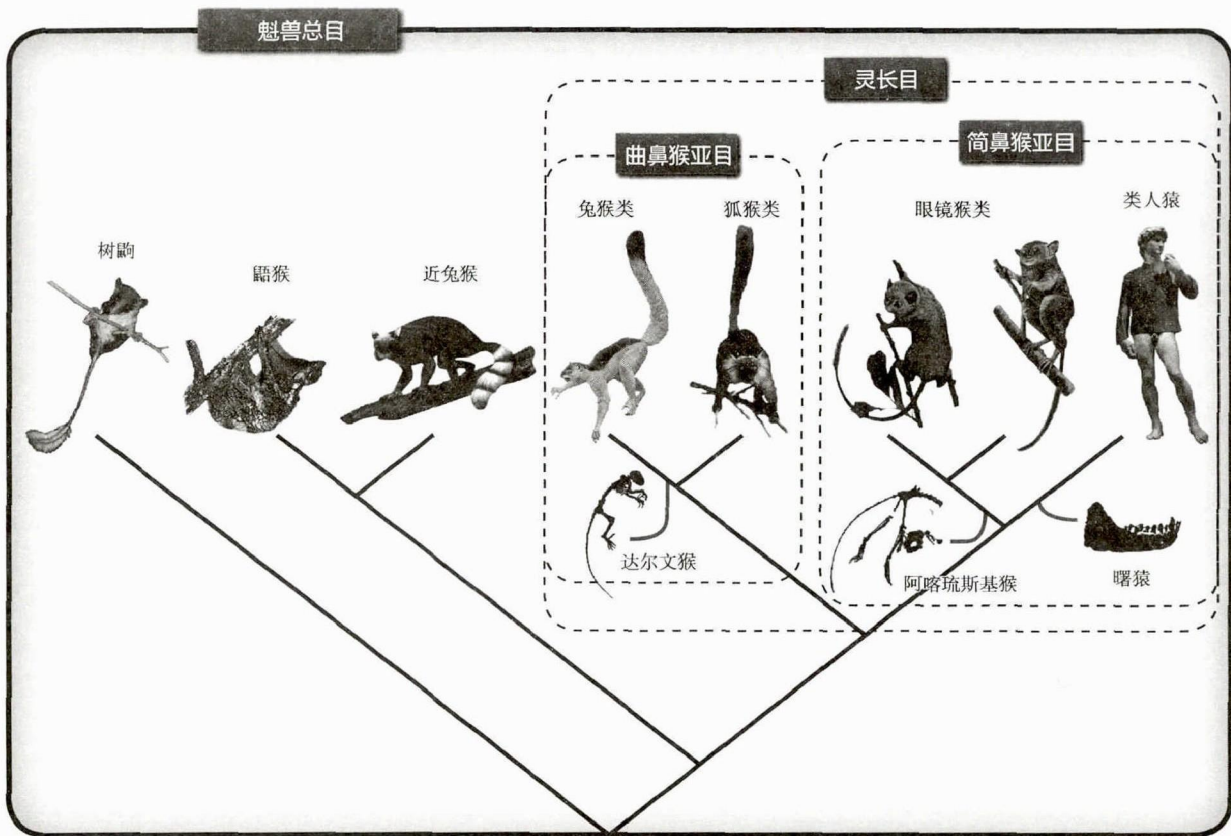
目前公认,魁兽类是一个自然类群,即一个源于同一祖先的类群,但是其祖先出现于何时何地并无定论,也尚未发现某类化石可能接近于魁兽的祖先类型。早期的一些假说,常提及魁兽类起源于白垩纪,然而近年来发现了大量的中生代哺乳动物化石,这些动物都与魁兽相去甚远,其中没有可与魁兽类相比较的类群。最近笔者参与的美国国家科学基金会支持的“生命之树”研究计划,发表了一项分析结果,所有有胎盘类哺乳动物都是在恐龙灭绝之后的新生代早期爆发式地出现的,这意味着魁兽的起源时间不早于 6600 万年前。

在魁兽类内部,对于树鼩、鼯猴、近兔猴和灵长类 4 个类群之间的亲缘关系,一直存在争论,争论的核心是孰与灵长类的亲缘关系最接近。

早期的分类学和系统学研究中,树鼩和近兔猴都被归入灵长目,近年来,将树鼩类单独划归一目的做法已得到普遍认可,但关于近兔猴的归属仍有不同看法,多数学者认为应该将近兔猴排除在灵长类之外,少数学者则将近兔猴归入灵长目,并把狐猴、眼镜猴、类人猿等真正意义上的灵长类称为“真灵长类(Euprimates)”。相关争议还在于鼯猴与其他三个类群的关系,部分学者认为鼯猴与近兔猴同属一类,两者

倪喜军:研究员,中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,北京 100044。  
nixijun@ivpp.ac.cn

Ni Xijun: Research Professor, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044.



魁兽的系统演化关系

共同组成灵长类的姊妹群，部分学者则认为鼯猴与树鼩的亲缘关系较近，两者同属魁兽类的原始类群。

### 树鼩

树鼩是像松鼠一样的动物，所有树鼩在形态上相去无几，独成一目，即攀鼩目 (Scandentia)，攀鼩目包括笔尾树鼩科和树鼩科两个科。现生的笔尾树鼩科仅 1 属 1 种，树鼩科则有 2 属 22 种。现生的树鼩主要分布于东南亚，我国仅有北树鼩一种。树鼩的多样性不高，但却一直受到研究者的关注。树鼩的形态特征相对原始，保持着许多哺乳动物的一般性特征。

研究者一直认为，树鼩与灵长类的亲缘关系密切，在早期的分类系统中，树鼩常与狐猴类相提并论，被认为是最原始的灵长类。中国科学院昆明动物所的研究人员关于树鼩的基因组研究的结果表明，树鼩在基因组水平上确实与灵长类关系十分密切。长久以来，树鼩一直被称为“活化石”，但这里所说的活化石与一般意义上的活化石不同。通常所谓的活化石是指某种现生生物与化石记录为相近属种。树鼩虽被称为“活

化石”，但真正的树鼩化石十分稀少，对于化石树鼩的形态，研究者几乎一无所知。

笔者最近发表的在云南曲靖地区早渐新世地层中发现的麒麟笔尾树鼩 (*Ptilocercus kylin*) 化石，是目前已知最古老的树鼩化石。这件化石与现生分布于马来西亚南部和印度尼西亚的笔尾树鼩非常相似：无论个体大小，还是牙齿的细部结构，两者都近乎一致，这说明，在过去的 3400 万年中，笔尾树鼩几乎没有发生变化。也表明笔尾树鼩确是保存古老特征最多的魁兽类动物，可能与包括灵长类在内的魁兽的共同祖先十分相似。麒麟笔尾树鼩的发现同时表明，现生两类树鼩的分异至少发生在渐新世之前，但是关于树鼩的起源时间，现在的化石证据尚无法给出可靠的标定。根据对魁兽类其他类群的研究，目前合理的推测是，树鼩的起源时间应在新生代最早期，距今约 6600 万年。

### 鼯猴

相较于树鼩，鼯猴的多样性更低，现生类群仅 1 科 2 属 2 种，也单属 1 目，即皮翼目 (Dermoptera)，现生

鼯猴仅分布于东南亚。鼯猴在其前后肢及尾部之间发育有皮膜,适应于特殊的滑翔运动模式。鼯猴在形态上一方面显示出是十分特化的类群,另一方面也具有鼯兽类的一般性特征。

包括很多基于大矩阵的系统学分析研究的结果,都支持鼯猴与其他鼯兽类组成单系类群,一些基于分子生物学证据的分析,甚至认为鼯猴是灵长类的姊妹群,相比树鼯,与灵长类的关系更近。确证无疑的鼯猴类化石发现于泰国、缅甸和巴基斯坦的晚中始新世至晚渐新世地层。这些地方发现的化石种类与现生类群十分相似,表明具有现代特征的鼯猴早在4500万年前就已出现,并在南亚广泛分布。

如同树鼯一样,鼯猴在其出现以后的漫长演化历史中,形态上也无大的变化。与树鼯不同的是,树鼯保持的是接近于鼯兽类祖先的原始特征,而鼯猴保持的是其独有的进步特征。一般认为,鼯猴类与其他鼯兽类一样,起源于新生代早期。在北美高纬度地区的古新世和早始新世地层中发现的斜月兽科(Plagiomenidae)动物,常常被认为是皮翼目的早期代表。包含有斜月兽和鼯猴的系统学研究很少,在笔者发表的几项研究中,鼯猴与斜月兽、混啮兽(Mixodectidae)、肖豕兽(Microsyopidae)等新生代早期出现的化石类群等组成一个单系类群,表明皮翼目动物的高度分化期可能早在5600万年以前。

### 近兔猴类

近兔猴类(plesiadapiforms),字面含义是与兔猴相近的动物,在较早的中文文献中常被译成更猴类,这是将词根plesio-误做pleisto-的缘故。近兔猴是已灭绝的动物,在传统的分类系统中常被作为灵长目下的一个亚目,并泛称为“古灵长类”。这类动物的牙齿特征与早期灵长类动物尤为相似,也被称为“牙齿灵长类”。外形上近兔猴的形态较为多样,可能类似于松鼠、负鼠,甚至是蜜袋鼯。某些近兔猴类的头后骨骼与灵长类的相似,比如食果猴,具适应于树栖生活的特征,并发育出可抓握的后足。某些近兔猴的掌骨和指骨显著增长,类似于现生的鼯猴,因此有学者提出近兔猴与鼯猴同属一类。

目前,多数学者并不认为近兔猴类属于真正的灵长类,但认可灵长类可能起源于某类早期近兔猴。最早近兔猴类是发现于北美古新世最早期的炼狱山兽(Purgatorius),有时也被音译为珀加图里兽,距今约6600万年。炼狱山兽的牙齿与一些原始的灵长类和树鼯相似,其后足跗骨也体现出一些适应于树栖生活的特点。从早古新世至始新世晚期,在约3200万年的时

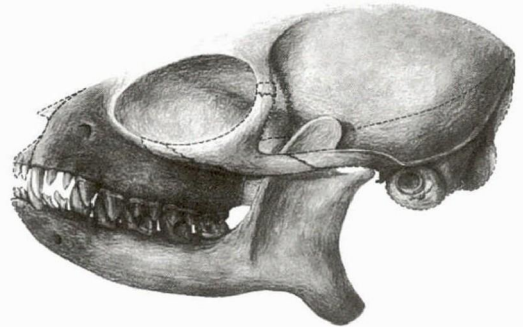


一类近兔猴——食果猴的生态复原

间里,近兔猴类获得了很高的多样性,有150余种化石被发现。这些化石大多数发现于北美洲,少量发现于亚洲和欧洲。至始新世末期,近兔猴类完全灭绝。

### 灵长类

灵长类,即平时我们所说的各种猴子,具有很多衍征,从而使之不同于其他鼯兽类。大多数灵长类上下门齿各有两对,颊侧齿列的齿尖通常都很钝圆,齿尖与齿谷的高差很小。头骨的吻部明显缩短,脑颅有扩大变圆的趋势。双目视野向前移,重叠范围增大,两眼间距离缩小,眼眶后部有完整的骨棒或骨板保护。颅



亚洲德氏猴的头骨复原(虚线内区域是复原部分)

骨底部的耳区部分,由岩骨发育成鼓泡来保护中耳腔。四肢部分通常较为修长,桡骨可以围绕尺骨做较大范围的旋转。前足和后足都有抓握能力,指和趾的末端通常都具扁平的指甲。这些特征的组合从灵长类出现伊始即已具备,且是其他鼯兽类所没有的,因此足以证明灵长类动物起源于一个共同的祖先。最早的灵长类化石几乎同时出现于亚洲、北美和欧洲的始新世最早

期地层,距今约 5600 万年。在亚洲发现的亚洲德氏猴 (*Teilhardina asiatica*)、印度马克高帝纳猴 (*Marcgodinotius indicus*) 和坎贝亚洲兔猴 (*Asiadapis cambayensis*), 在灵长类系统演化树上非常接近于灵长类共同祖先的位置, 因此成为支持灵长类亚洲起源的证据。

关于灵长类的早期分化, 最受关注的莫过于类人猿的起源问题。所谓类人猿 (anthropoid), 是指包括猕猴、松鼠猴、长臂猿、黑猩猩和人类等在内的简鼻猴类 (haplorhine) 灵长动物。绝大多数学者都认可现生的眼镜猴与类人猿是姊妹群关系。笔者发现于湖北省松滋市附近的, 距今约 5500 万年的阿喀琉斯基猴 (*Archicebus achilles*), 是目前已知最古老的灵长类骨架化石。在灵长类的系统演化树上, 阿喀琉斯基猴非常接近眼镜猴类与类人猿开始分道扬镳的“岔路口”, 从这个岔路口开始, 一支灵长类朝着类似于现生眼镜猴的方向演化, 另一支朝着类人猿的方向演化。阿喀琉斯基猴所处的位置离这个岔路口很近, 所以在它身上保留着很多两个方向共有的特点。一方面, 阿喀琉斯基猴与亚洲德氏猴很像, 比如两者都有 30 克左右的体重, 以及原始的适应于捕食昆虫的牙齿特征。另一方面, 阿喀琉斯基猴还具有早期类人猿的特点, 比如它如同曙猿 (*Eosimias*) 一样, 具有适应于白天活动的眼睛和宽而短的后脚跟。



阿喀琉斯基猴生态复原

在灵长类动物演化最初的 2000 万年里, 灵长类动物在温室一样的环境中发展, 多样性急剧增加, 在亚洲、欧洲、北美洲和非洲, 都有灵长类动物的足迹。大约在距今 4000 万年前的晚始新世, 从亚洲起源的类人猿扩散到非洲, 日后在那里得到蓬勃发展。稍晚些时候, 非洲的类人猿通过未知的途径, 扩散到南美洲, 由此演化出来今天见到的阔鼻猴类灵长动物。在距今 3400 万年以前, 地球表面的温度开始下降, 生活在欧洲

和北美洲的灵长类动物都灭绝了。生活在亚洲和非洲热带地区的灵长类动物也发生了翻天覆地的变化。在亚洲, 原本繁盛的类人猿逐渐走向衰亡, 但是眼镜猴及与狐猴亲缘关系较近的兔猴, 却似乎没有受到什么影响。在非洲, 情况恰恰相反, 原本繁盛的兔猴消失殆尽, 只剩下少数几个支系存活下来, 而类人猿却得到极大的发展, 其中包括我们人类所在的支系。大约又过了 1100 万年, 也就是距今 2300 万年的中新世早期, 没有尾巴的真正意义上的猿类, 在非洲演化出来。在距今大约 700 万年的晚中新世, 能够直立行走的人类支系, 才与黑猩猩所属的支系分开。至于真正意义上的人类, 也就是分类学上的人属 (*Homo*) 动物, 还要再过 400 万年才出现。

纵观魁兽的演化历史, 可见在新生代的初期, 也就是距今 6600 万年至 5600 万年这段时间里, 是树鼩、鼯猴、近兔猴和灵长类起源和初期分异最关键的时期。树鼩和鼯猴一直处于热带, 环境相对稳定, 在数千万年中的演化速度相对较慢, 而近兔猴和灵长类都经历了快速和高度的分异时期, 同时也经历了大的绝灭期。现生多样性很高的灵长类, 则是从距今约 2300 万年至今的这段时间里, 再次辐射演化的结果。

- [1] Asher R, Helgen K. Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, 10(102):1-9.
- [2] Bloch J I, Silcox M T, Boyer D M, et al. New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(4):1159-1164.
- [3] Gregory W K. The orders of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2007, 27:1-524.
- [4] Li Q, Ni X. An early Oligocene fossil demonstrates treeshrews are slowly evolving “living fossils”. *Scientific Reports* 5, 2016, DOI: 10.1038/srep18627.
- [5] Ni X, Gebo D L, Dagosto M, et al. The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature*, 2013, 498(7452):60-64.
- [6] Ni X, Qiu Z. Tupaiine tree shrews (Scandentia, Mammalia) from the Yuanmou Lufengpithecus locality of Yunnan, China. *Swiss Journal of Palaeontology*, 2012, 131(1):51-60.
- [7] Ni X, Wang Y, Hu Y. A euprimate skull from the early Eocene of China. *Nature*, 2004, 427:65-68.
- [8] Rose K D. *The Beginning of the Age of Mammals*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 2006, 428.
- [9] Simpson G G. *The principles of classification and a classification of mammals*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1945, 85:1-350.
- [10] Waddell P J, Okada N, Hasegawa M. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology*, 1999, 48(1):1-5.

关键词: 起源 演化 魁兽 树鼩 鼯猴 近兔猴 灵长类

**Zhou Guangzhao**

Honorary President

**Bai Chunli**

President of Editorial Board

**Publisher**

Shanghai Scientific and  
Technical Publishers  
(<http://www.sstp.cn>)

**Office**

71 Qinzhou Nan Road  
Shanghai 200235, P.R.C.  
(<http://www.kexuemag.com>)

**E-mail**

kexue3@kexuemag.com  
kexuemag@sstp.cn

**Fax**

86-21-64848368

**Telephone**

86-21-64848368

**Distributor**

China International Book  
Trading Corporation  
(P.O.Box 399, Beijing)

**Code Number**

BM 1188

**Date of Publication**

2016-03-25

### SPECIAL SUBJECT

**1 The Impacts of Science upon Human Civilization are Mainly due to the Scientific Spirit**

Zhou Dehong, Wu Yiyi, Chen Jingquan  
Li Daguang

**6 Evolution of Science Communication**

The article describes the evolution of science communication in relation to such events as the Hellenistic age, the scientific revolution, the Enlightenment and the industrial evolution, etc. The concepts of science communication were formed during a long historical process.

**11 Electronics after 2020**

Silicon-based CMOS technology will reach its absolute limits by around 2020. With this in mind, the ITRS Committee recommended carbon-based nanoelectronics as a promising technology in 5–10 years. The advantages of CNT (carbon nanotube) electronics are discussed.

**16 Origin and Early Evolution of the Primates and their Kin**

Archontans originated about 56-66 million years ago. The article describes their morphological changes, radiations and diversities in evolutionary history.

**20 Blockade of Immune Checkpoints: New Hope for Cancer Immunotherapies**

Sui Aixia, Zhao Jing, Guo Xiaoqiang  
The blockade of immune checkpoints is a new idea for cancer immunotherapies. Several monoclonal antibodies targeting immune-checkpoint molecules have been developed. The outcomes of clinical trials indicate important advances in treating many kinds of cancers. An evaluation of the new therapies is made in this article.

**24 Thermal Metamaterials**

Huang Jiping  
Thermal metamaterials are becoming a new group of metamaterials. The article focuses on their novel properties such as thermal cloaking, heat rectification and thermal illusions, etc., as well as on the fundamental theory concerned.

**26 Primate Culture and its Research Value**

Liao Zhijie, Huang Xiaoqian, Zhang Peng  
The article summarizes recent researches on nonhuman primate cultural behaviors which have been discussed for decades.

**31 Resource and Environment Constraints on the Development of Service Industry**

Li Yanmei, Sun Liyun

**35 Relationship of *Kexue* (Science) with the Establishment and Early Progress of Modern Zoology in China**

Wang Zuwang  
*Kexue* was tightly bound to the early development of modern zoology in China. A galaxy of early Chinese zoologists, including Dr. Bing Zhi, contributed articles to the magazine. To a large degree, *Kexue* witnessed the establishment and early progress of modern zoology in our country.

**40 Du Yaquan and *Eastern Miscellanies***

Zhou Wu

**43 Edwin Howard Armstrong and Modern Radio**

Yang Qingyu  
Edwin Armstrong Howard marks the birth of modern radio technology. He invented the superheterodyne circuit, the feedback circuit and the wide frequency modulation system. Meanwhile, endless patent disputes shaped his unique personality and fate.

**46 Arthur Holmes and the Geologic Time**

Song Jianchao  
Arthur Holmes is one of the most creative and important geologists of all time, ranking with the most eminent pioneers of the science. He calibrated the geologic time scale with the use of radioactivity, clarified the origins of granite, and emphasized the important role of rheidity. Here we recall his great contributions and achievements.

**49 Wearable Fiber-Shaped Energy Storage Device**

Liu Lianmei, Pan Jian, Peng Huisheng

**52 Understanding of Consumption, Poverty and Welfare in Economics**

Wang Zhongyu  
This article introduces Professor Angus Deaton, the winner of the Nobel Prize in economic science in 2015, and reviews his work concerning consumption, poverty and welfare.

**56 A Review of Science Communication Policies in Japan since the Beginning of 21st Century**

Wang Lei, Yang Jian

### FRONTIER

Peng Lianmao

### FORUM

Liao Zhijie, Huang Xiaoqian, Zhang Peng

### ORIGIN & DEVELOPMENT

Wang Zuwang

### COMPASS

### ARCHIVES

Wang Zhongyu