中国科学: 地球科学 2020 年 第 50 卷 第 2 期: 209 ~ 219
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

亚洲古近纪哺乳动物群交流及其反映的古地理格局

倪喜军[1,2,3,4,5*], 李强[1,2,3,4,5], 张驰[1,2,5], Khizar SAMIULLAH[6], 张立民[1,5], 杨阳河山[1,5], 曹文心[1,5]

1. 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;
3. 中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101;
4. 中国科学院大学, 北京 101408;
5. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;
6. Government College University Faisalabad, Faisalabad 38000, Pakistan
* 通讯作者, E-mail: nixijun@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2019-05-30; 收修改稿日期: 2019-08-21; 接受日期: 2019-09-02; 网络版发表日期: 2019-11-04
中国科学院战略性先导科技专项项目(编号: XDA20070203、XDA19050100、XDB26030300)和国家自然科学基金项目(批准号: 41472025、41625005、12345678、87654321)资助

摘要 新生代哺乳动物是陆地生态系统的重要组成部分. 哺乳动物群的组成特征受到生境改变的影响, 同时受控于演化时间和演化速率. 我们利用贝叶斯末端定年(Bayesian Tip-dating)的方法来推测亚洲古近纪50个代表性动物群间的相对关系和分异时间, 进而对动物群演变更替与古地理格局改变间的关系进行了讨论. 与传统的动物群排序相比, 基于贝叶斯推断的结果更加精细地体现了各个动物群间的相似程度, 并通过分异时间反应出来. 我们发现, 印度次大陆始新世早期开始出现的动物群与亚洲大陆同期的动物群组成在总体上是相近的, 表明自早始新世之前已经出现动物的扩散通道, 贝叶斯推断印度-亚洲动物扩散通道初次形成的理论时间处在64.8~61.3Ma, 这一时间估计与新近的印度次大陆-亚洲初始碰撞时间估计相近. 在57.1~47.2Ma, 印度次大陆可能具有不同于亚洲大陆主体的生境, 这可能与冈底斯山的形成以及在印度-亚洲碰撞区的东西两翼残存浅海和低地有关. 渐新世与始新世动物群间遥远的理论分异时间(64.8Ma)反映了始新世-渐新世的动物群转换事件, 显然受到始新世-渐新世全球降温期的影响. 直至渐新世之末, 阿拉伯半岛与亚洲主体之间可能仍然存在难以逾越的地理隔离.

关键词 古近纪, 哺乳动物群, 青藏高原, 印度次大陆

1 引言

哺乳动物目前现存5488种(IUCN数据), 虽然在物种多样性上不及鸟类, 但由于其多样的生态适应方式和庞大的种群数量, 在新生代陆地生态系统中占有独特的位置, 对于维持陆地生态系统的平衡起到至关重要的作用. 哺乳动物的物种多样性和形态多样性受到两方面因素的影响, 一方面取决于生境可以提供的资

中文引用格式: 倪喜军, 李强, 张驰, Samiullah K, 张立民, 杨阳河山, 曹文心. 2020. 亚洲古近纪哺乳动物群交流及其反映的古地理格局. 中国科学: 地球科学, 50: 209–219, doi: 10.1360/SSTe-2019-0113
英文引用格式: Ni X, Li Q, Zhang C, Samiullah K, Zhang L, Yang Y, Cao W. 2020. Paleogene mammalian fauna exchanges and the paleogeographic pattern in Asia. Science China Earth Sciences, 63: 202–211, https://doi.org/10.1007/s11430-019-9479-1

© 2019 《中国科学》杂志社

源和生态位多样性(Hutchinson, 1959; MacArthur, 1972; Rabosky, 2009), 另一方面取决于演化速率和演化时间(Fischer, 1960; Wiens等, 2011). 不同地理区域的现生哺乳动物多样性, 可以很好地反映当地的生境状况, 以及该生境的历史存在时间(Oliveira等, 2016). 新生代哺乳动物通过物种和形态多样性演化来应对生境的改变和大尺度上气候环境的变化. 化石哺乳动物的多样性, 虽然不能完全反映当时的真实多样性, 但在一定程度上, 特别是在大尺度上可以反映生境状况. 我们曾根据特定的森林型指示物种, 推测了早渐新世时中国云南仍然存在大范围的热带丛林环境(Li和Ni, 2016; Ni等, 2016a). 利用多种哺乳动物的生态类型划分, 我们曾推断晚中新世元谋禄丰古猿的生境以森林为主, 兼有灌丛和开阔生境(Ni和Qiu, 2002). 不同的哺乳动物群化石组合不仅可以反映生境状况, 还可以反映演化水平, 进而体现出演化时间的不同. 在世界范围内, 古生物学家已经利用哺乳动物群化石组合, 建立了完整而精确的大区域的新生代哺乳动物年代框架, 比较完善的是欧洲、北美和亚洲的哺乳动物年代框架(Aguilar等, 1997; Gunnell等, 2009; Qiu等, 2013; Ting等, 2011; Vandenberghe等, 2012; Woodburne, 2004).

古近纪是哺乳动物冠类群起源和演化的关键时期. 我们曾参与的国际合作, 利用大矩阵的全证据的系统分析推断, 有胎盘类哺乳动物冠类群起源于K-Pg界线之后约20万年之间. 这一爆发式的演化刚好契合了K-Pg界线之后的一个快速增温事件(O'Leary等, 2013; MacLeod等, 2018). K-Pg界线之后的1000万年中, 亚洲、北美、欧洲等各个大陆上的哺乳动物群都经历了"实验性的"辐射, 出现了踝节类、全齿类、近兔猴类、啮型类等类群. 在古新世-始新世极温期的短暂时间段上, 现代哺乳动物目一级的祖先类型快速出现, 并迅速在亚洲、欧洲和北美间扩散, 表明同时期在欧亚和北美存在类似的、并且连续的生境可供体型尚小的灵长类、奇蹄类、偶蹄类、啮齿类等类群的祖先类型快速扩散(Beard, 2008; Beard和Dawson, 2009; Ni等, 2013, 2005, 2016b; Rose, 2006). 与始新世-渐新世之交的全球变冷事件相对应, 哺乳动物群发生明显的转换, 在欧洲称为大间断(Grand Coupure), 在亚洲北部称为蒙古重建(Mongolian Remodelling, Kraatz和Geisler, 2010; Meng和McKenna, 1998; Sun等, 2015). 在亚洲南部虽没有足够的数据来显示动物群转换的特征, 但是我们在对亚洲南部灵长类的研究揭示了始新世-渐新世转换期的环境变化改变了亚洲和北非灵长类的演化轨迹, 我们称之为古环境巨变的"演化滤器"效应(Ni等, 2016a).

在亚洲, 古近纪不仅古气候变化, 由于印度次大陆与欧亚板块碰撞导致的特提斯洋与副特提斯洋的消退、青藏高原隆升等古地理格局的改变同样会影响哺乳动物群演化和更替. 然而, 关于亚洲古近纪哺乳动物群的更替如何反映古地理格局变化的研究还比较少. 本文中, 我们对亚洲古近纪3000多条古哺乳动物化石记录进行了总结和厘定, 归并、筛选和校正出50个数据相对较为完整且有代表性的哺乳动物群. 我们利用贝叶斯推断(Bayesian inferring), 采用末端定年(Tip-dating)的方法来推测各个动物群间的相对关系和分异时间, 进而对动物群演变更替与古地理格局改变间的关系进行了讨论.

贝叶斯末端定年方法是用于系统发育关系重建的常用方法, 通常用于以物种为分类单元(Operational Taxonomic Units, OTUs)、分子序列或形态编码为特征的数据. 两个OTUs间分子序列或形态编码的差异可以近似为这两个OTUs间的演化距离, 它是演化速率和分化时间的乘积. 统计学上演化速率和分化时间是不可识别的, 需要其他假设和信息才能将两者分别估计出来. 贝叶斯末端定年法依赖演化时钟的假设, 即演化的速率在树上恒定不变(严格时钟, Zuckerkandl和Pauling, 1965)或近似不变(宽松时钟, Drummond等, 2006; Huelsenbeck等, 2000; Kishino等, 2001; Lepage等, 2007; Thorne等, 2002), 后者在贝叶斯定年法中被广泛使用. 贝叶斯末端定年方法还要依赖化石年代的信息, 把化石作为树的末端(tip), 通过化石和现生物种的时间差异推断树上其他节点的年代. 这样, 贝叶斯定年方法就能够将演化速率和分化时间识别开来. 贝叶斯末端定年方法, 顾名思义, 使用贝叶斯统计计算方法, 即马尔可夫链蒙特卡罗(Markov chain Monte Carlo, MCMC)算法(Hastings, 1970; Metropolis等, 1953), 来推断参数的后验分布. 化石的年代及其不确定性、演化树的拓扑结构和时间的分布, 以及描述演化速率变化的宽松时钟模型参数等, 都整合在先验分布中.

贝叶斯末端定年方法, 能够整合化石年代和形态特征数据, 同时推断类群的系统关系、分化时间和演

化速率，并通过先验和后验分布体现这些参数的不确定性. 传统的基于简约法的系统发育推断只体现类群的系统关系，无法直接估算分化时间和演化速率；其次，简约法往往只总结最简约的树，不能很好体现拓扑结构(及其他参数)的不确定性；最后，分化时间和演化速率的计算需要后续分多步单独进行，中间遗失很多数据的信息. 而贝叶斯末端定年法能够很好地弥补这些缺陷. 该方法已被广泛用于基于形态和分子(Gavryushkina等, 2017; Lee, 2016; O'Reilly等, 2015; Ronquist等, 2012a, 2016; Zhang等, 2016)，或纯形态数据(Bapst等, 2016; King等, 2016; Lee等, 2014; Matzke和Wright, 2016)的系统发育分析.

本研究以亚洲新生代古近纪动物群为OTU，以动物群组成物种的属、科和目分类阶元为特征. 两个动物群间的差别同样可以解释为演化距离，取决于动物群间动物交流和自身演化的速率以及动物群间的分化时间. 因为每个动物群组合都有较为精确的年代估计，因此可以采用贝叶斯末端定年方法，依据与系统发育关系重建相同的原理，重建动物群间的转化关系及分异时间.

2　材料与方法

用于本研究的原始数据来自Paleobiology Database(https://paleobiodb.org)，我们对3264条亚洲新生代哺乳动物化石记录进行了核对，对784个化石产出地点和层位的动物化石组成和年代进行筛选和厘定，把相同年代并且地理位置相近的地点合并成动物群，最后根据数据完整性和代表性选取50个合并后的动物群(表1)作为分析的单元. 每个动物群单元记录化石哺乳动物属、科和目3个级别的存在与否，存在设定为1，不存在设定为0. 动物群组合中某个动物种类的缺失可能是由于化石记录的不完整性，并不代表绝对不存在. 我们假定在各个动物群中由于化石记录不完整性造成的某个属、科和目"不存在"的概率属于随机误差，在各个动物群中是一致的. 为了确定动物群关系树的根，我们假定存在一个动物群，在新生代以来一直独立演化，与亚洲其他动物群完全不存在交流. 这样的动物群在实际中是可以存在的，比如来自于澳洲和南美洲的某个新生代动物群. 我们参与的一项研究表明，新生代有胎盘类哺乳动物冠类群是在古近纪最初的20万年(65.8~66Ma)中快速起源的(O'Leary等, 2013)，而亚洲古近纪哺乳动物群中，绝大多数为有胎盘类哺乳动物，据此我们假定动物群关系树根的时间落入到65.8~66Ma.

贝叶斯末端定年推断使用MrBayes 3.2(Ronquist等, 2012b)完成. 我们用Lewis Mk模型(Lewis, 2001)描述动物群单元的存在与否(1和0)的交替，并用Gamma模型(Yang, 1994)描述这些交替在属、科和目中的速率差异性. 演化速率在系统树上的变化用独立Gamma模型(Lepage等, 2007)来描述：该模型假设演化速率在不同分支上服从均值相同，方差和枝长成正比的独立Gamma分布. 哺乳动物群单元作为树的末端节点，根据动物群年代确定最早和最晚年代，被赋予相应的均匀分布. 树根则用范围在65.8~66Ma的均匀分布. 独立演化的外群用来限制树的结构，确定根的位置，使得我们的研究对象形成单系群. 在MrBayes 3.2中，我们运行两个独立的马尔可夫链蒙特卡罗运算，每个运算用8条链(1条冷链，7条热链)，各迭代1000万次. 每隔1000次记录一次MCMC所访问的参数状态，从而每次运算得到10万个样本. 在丢弃前30%的样本(burn-in)后，通过比较两组MCMC样本来确定计算结果的一致性. 其中最重要的指标包括分叉频率的平均标准差(average standard deviation of split frequencies, ASDSF)和有效样本大小(effective sample size, ESS). 一般要求ASDSF<0.01和ESS>100.

3　结果

运算结果显示ASDSF最后达到0.0085，而且各个参数的ESS都大于100. 参数的MCMC轨迹在两次独立运算中也都趋于稳定和一致，因此，我们合并两组MCMC样本来估计各个参数的后验分布，包括动物群的系统关系和分化时间.

古新世早中期哺乳动物化石目前仅发现于中国华南的广东、江西、湖南、安徽等地. 贝叶斯分析的结果显示，属于古新世中国哺乳动物分期上湖期(Shanghuan)和浓山期(Nongshanian)的上湖、望虎墩、池江、痘姆相互关系较近，分异时间为64.7~63.4Ma(图1). 这些动物群的组成十分相近，都是典型的古近纪早中期的较为广泛分布的种类，比如包括bemalambdids、pastoralodontids、anagalids、miacids、hyopso-

表 1　用于贝叶斯末端定年(Bayesian Tip-dating)分析的亚洲古近纪哺乳动物群

亚洲哺乳动物年代	哺乳动物群	地区/国家	年代(Ma)	属数	科数	目数
塔奔布鲁克期(Tabenbulakian)	安纳托利亚V(Anatolia V)	土耳其	23.03~28.1	11	8	4
	布格提-齐塔瓦塔上部(Bugti-Chitarwata Upper)	巴基斯坦	23.03~28.1	38	15	5
	三达河上部(Hsanda Gol Upper)	蒙古	23.03~28.1	31	15	6
	塔奔布鲁克-燕丹图(Tabenbuluk-Yindirte)	甘肃	23.03~28.1	15	10	6
	铁尔斯哈巴合(Tieersihabahe)	新疆	23.03~28.1	12	11	4
	咸水河上部(Xianshuihe Upper)	甘肃	23.03~28.1	14	8	4
三达河期-塔奔布鲁克期 (Hsandagolian-Tabenbulakian)	哈拉特阿尔尤耶法(Harrat Al Ujayfa)	沙特阿拉伯	23.03~33.9	7	4	4
三达河期(Hsandagolian)	安纳托利亚IV(Anatolia IV)	土耳其	28.1~33.9	26	10	2
	布格提-齐塔瓦塔下部(Bugti-Chitarwata Lower)	巴基斯坦	28.1~33.9	30	17	4
	三达河下部(Hsanda Gol Lower)	蒙古	28.1~33.9	60	25	8
	克孜勒托尕依(Keziletuogayi)	新疆	28.1~33.9	14	11	4
	清水营-乌兰塔塔尔-克克阿木-乌兰布拉格(Qingshuiying-Ulantatal-Kekeamu-Wulanbulage)	宁夏-内蒙古	28.1~33.9	59	25	8
	塔奔布鲁克-叮当沟(Tabenbuluk-Dingdanggou)	甘肃	28.1~33.9	10	9	4
	塔卡-达伊提尼提(Taqah-Thaytiniti)	阿曼	28.1~33.9	20	13	6
	咸水河下部-峡沟(Xianshuihe Lower-Xiagu)	甘肃	28.1~33.9	17	13	5
乌兰戈楚期-额尔基林期 (Ulangochuian-Ergilian)	蔡家冲-小屯-石脑(Caijiachong-Xiaotun-Shinao)	云南-贵州	33.9~38	13	7	3
	额尔基林(Ergilin)	蒙古	33.9~38	37	22	10
	公康-永宁(Gongkang-Yongning)	广西	33.9~38	12	9	4
	克拉比(Krabi)	泰国	33.9~38	22	11	6
	乌兰戈楚-呼尔井-额尔登敖包(Ulan Gocho-Houldjin-Erden Obo)	内蒙古	33.9~38	40	22	8
沙拉木伦期(Sharamurunian)	河堤寨里-锄沟峪(Heti Zhaili-Chugouyu)	河南	38~41	20	16	6
	那读-洞均(Nadu-Dongjun)	广西	38~41	25	15	5
	旁砀(Pondaung)	缅甸	38~41	35	19	6
	沙拉木伦(Shara Murum)	内蒙古	38~41	43	20	10
伊尔丁曼哈期-沙拉木伦期 (Irdinmanhan-Sharamurunian)	路美邑(Lumeiyi)	云南	38~47.8	20	11	4
	苏巴图上部(Subathu Upper)	巴基斯坦-印度	38~47.8	20	11	4
	乌兰希热(Ulan Shireh)	蒙古	38~47.8	27	14	8
伊尔丁曼哈期(Irdinmanhan)	超尔拉齐-甘达嘎斯(Chorlakki-Ganda Kas)	巴基斯坦	41~47.8	38	16	5
	河堤任村-核桃园-明港(Heti Rencun-Lushi-Hetaoyuan-Minggang)	河南	41~47.8	89	40	13
	上黄(Shanghuang)	江苏	41~47.8	18	14	6
	辛德喀图提(Sindkhatuti)	印度	41~47.8	7	3	3
	伊尔丁曼哈(Irdin Manha)	内蒙古	41 – 47.8	36	16	9
阿山头期(Arshantan)	阿山头(Arshanto)	内蒙古	47.8~55	21	10	6
	超尔拉齐-甘达嘎斯 下部(Chorlakki-Ganda Kas Lower)	巴基斯坦	47.8~55	5	4	3
	苏巴图下部(Subathu Lower)	巴基斯坦-印度	47.8~55	6	3	2
邦坂期-阿山头期 (Bumbanian-Arshantan)	玉皇顶(Yuhuangding)	河南	47.8~56	13	7	4
	坎贝页岩(Cambay Shale)	印度	53~56	25	16	7

(续表1)

亚洲哺乳动物年代	哺乳动物群	地区/国家	年代(Ma)	属数	科数	目数
邦坂期(Bumbanian)	邦坂(Bumban)	蒙古	55~56	35	16	8
	喀吉(Ghazij)	巴基斯坦	55~56	14	6	3
	岭茶-松滋(Lingcha-Songzi)	湖南-湖北	55~56	18	11	6
	脑木根上部(Nomogen Upper)	内蒙古	55~56	11	7	6
	五图(Wutu)	山东	55~56	41	32	13
格沙头期(Gashatan)	脑木根下部(Nomogen Lower)	内蒙古	56~57	26	15	8
	格沙头(Gashato)	内蒙古	56~59.2	11	7	3
	土金山-双塔寺(Tujinshan-Shuangtasi)	安徽	56~59.2	10	5	3
	那仁布拉克(Naran Bulak)	蒙古	56~59.2	23	16	11
浓山期(Nongshanian)	池江-浓山(Chijiang-Nongshan)	江西-广东	59.2~61.6	17	10	4
	痘姆-潜山-宣城(Doumu-Qianshan-Xuancheng)	安徽	59.2~61.6	13	9	5
上湖期(Shanghuan)	上湖(Shanghu)	广东	61.6~66	15	8	5
	望虎墩-潜山(Wanghudun-Qianshan)	安徽	61.6~66	25	9	5

dontids、pseudictopids、zhelestids、mimotonids、tillodonts等. Bemalambdids和pastoralodontids属于全齿类, 通常体型粗壮. Bemalambdids曾被认为是全齿类中最原始的类群. 古新世和始新世早期, 全齿类主要分布于亚洲、欧洲和北美. Tillodonts在高阶元系统关系上, 与全齿类亲缘关系较近, 但体型较小, 也是一类广泛分布于全北区的古老哺乳动物. Zhelestids被认为是最古老的有蹄类的近亲, 分布范围广泛, 在亚洲、北美和欧洲都有相近类群的发现. Mimotonids属于啮型类, anagalids、pseudictopids与啮型类的亲缘关系较近, 三者仅分布于亚洲, 但在亚洲十分普遍, 分布范围也很大.

晚古新世格沙头期(Gashatan)哺乳动物群出现的范围很大, 在中国安徽、河南、内蒙古、新疆以及蒙古国等地都有发现. 地理位置与安徽潜山痘姆动物群接近的晚古新世土金山-双塔寺动物群, 与痘姆动物群可能存在存续关系, 两者的分异时间为62.5Ma. 土金山-双塔寺动物群中包含pantolambdodontids, 一类晚古新世到始新世的全齿类动物, 以及anagalids、mimotonids等类群, 显示出与痘姆等动物群的连续性. 加入分析的晚古新世中国内蒙古的脑木根下部动物群、蒙古的那仁布拉克和格沙头动物群等, 三者的分异时间很近, 约在62.6Ma, 与早中古新世的上湖、望虎墩等动物群相去不远. 格沙头期代表亚洲北部的内蒙古和蒙古各动物群出现hapalodectids、eurymylids、alagomyids、nyctitheriids、carpolestids、lambdopsalids、neoplagiaulacids等新类群, 多样性明显增加, 另一方面也保持有早中古新世的pastoralodontids、hyopsodontids、pseudictopids、arctostylopids等类群, 体现出动物群演化的持续性. Eurymylids属于基干啮型类, 多样性非常高. Alagomyids常被认为是最原始的啮齿类(Meng等, 2007), 在北美洲也有发现. Hapalodectids、nyctitheriids、carpolestids等类群在北美或欧洲也有近似的类群存在. Lambdopsalids和neoplagiaulacids是两类多瘤齿兽, 与亚洲晚白垩纪的多瘤齿兽没有系统演化上的联系, 而是与北美的taeniolabidoids和neoplagiaulacids有较近的亲缘关系. 远至新疆的连木沁、大步、南戈壁等晚古新世化石地点, 虽然没有足够的化石记录用于分析, 但是已有的少量化石仍显示出与内蒙古、蒙古等地相近的动物群面貌.

早始新世的化石地点分布于亚洲的大部分地区, 在中国境内包括广东、湖南、湖北、河南、山东、新疆、内蒙古等地. 其他国家包括蒙古、吉尔吉斯斯坦、日本、印度和巴基斯坦. 有足够化石记录加入分析的早始新世邦坂期(Bumbanian)的岭茶-松滋、五图、玉皇顶、脑木根上部、邦坂5个动物群, 时代为始新世最初的100万年, 尽管这几个动物群的地理位置相隔较远, 但是其组成却有很大相似之处, 因此贝叶斯分析也显示各个动物群的分异时间相距不长, 介于63.5~61.3Ma. 这些动物群中首次出现了很多哺乳动物

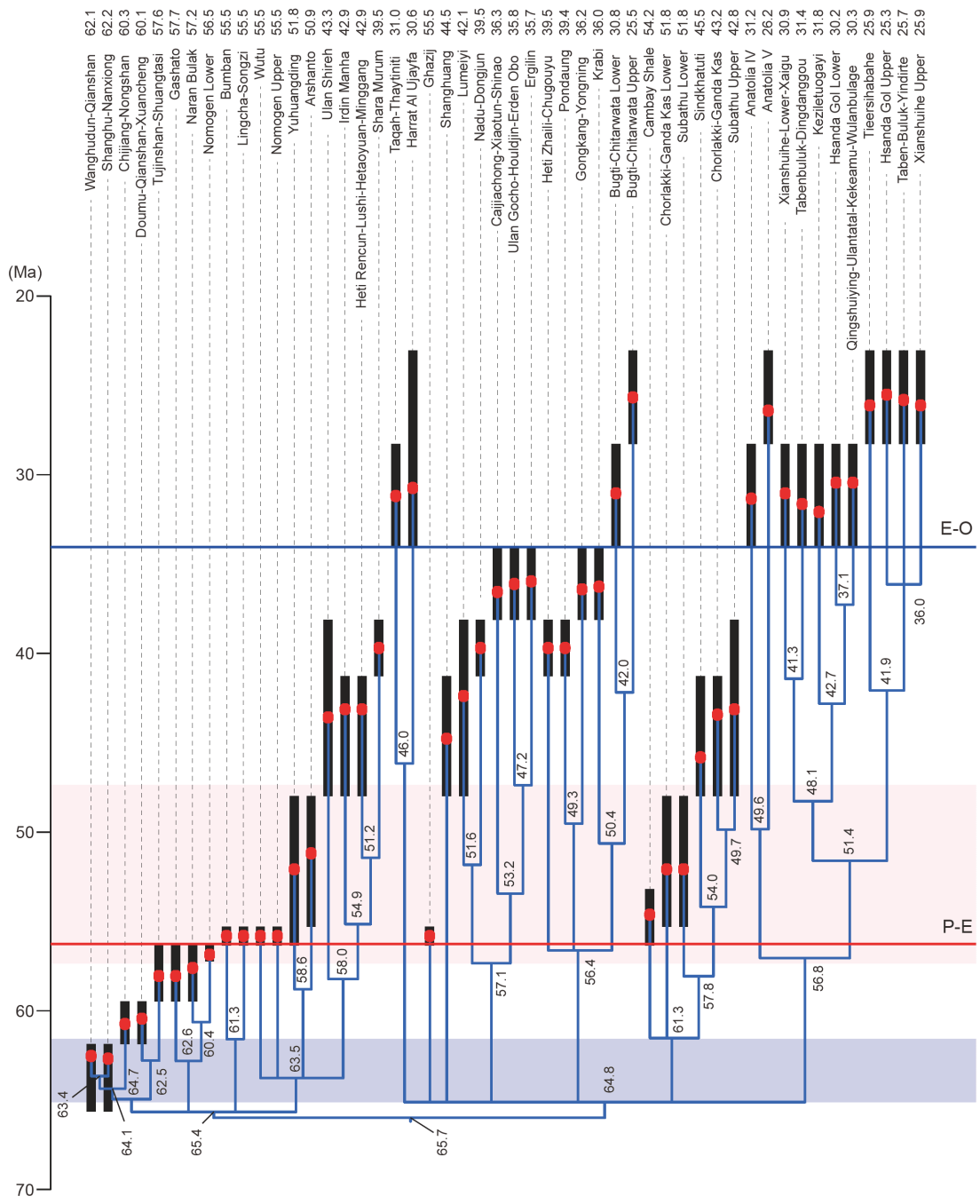


图 1　亚洲古近纪哺乳动物群分异时间

黑色柱状图显示动物群年代, 红色圆点及动物群名称后的数字是贝叶斯推断的动物群年代, 蓝色线条显示动物群间聚类关系, 节点处的数字显示贝叶斯推断的分异时间. 红色和蓝色横线分别指示古新世-始新世(P-E)、始新世-渐新世(E-O)界线. 浅紫色阴影显示亚洲与印度次大陆之间动物扩散通道初次形成的理论时间, 浅红色阴影显示冈底斯山以南形成特殊生境类型的理论时间

冠类群的分类单元, 比如灵长类、啮齿类、奇蹄类、偶蹄类、猬形类、鼩形类等, 同时还有大量从古新世延续下来的古老类群, 比如hyopsodontids、arctostylopids等. 属于早始新世晚期的阿山头期(Arshantan)动物群组合, 相较于早始新世早期的邦坂期动物群而言, 出现了更多的进步类群, 比如出现了兔形目动物、属于

奇蹄目的eomoropids、lophialetids以及属于啮齿目的ischyromyids、zelomyids等类群. 阿山头动物群与早始新世早期的玉皇顶动物群的分异时间是58.6Ma, 两者与五图和脑木根上部动物群的分异时间要近于与同属邦坂期的岭茶-松滋和邦坂动物群组合.

东亚中北部的地处中国山西和河南的垣曲-浑池-卢氏-明港、内蒙古伊尔丁曼哈、沙拉木伦、蒙古国的乌兰希热这些经典的中始新世伊尔丁曼哈期(Irdinmanhan)和沙拉木伦期(Sharamurunian)动物群聚合在一起, 不仅显示出动物群的相似性, 同时也显示出时间上的延续性, 4个动物群组合之间的分异时间处在58.0~51.2Ma. 这些动物群与上述亚洲东部的古新世和早始新世动物群同样表现出连续性, 体现在啮齿类、奇蹄类、兔形类等进一步多样化, 出现了Cricetids、gobiomyids、yuomyids、leporids、strenulagids、amynodontids、brontotheriids、deperetellids等类群, 并首次出现了基干类人猿eosimiids. 同属于伊尔丁曼哈期的江苏上黄裂隙堆积中的哺乳动物群虽然在目、科一级与亚洲东部其他同期动物群并无二致, 并且也发现有曙猿等类群, 但是该动物群明显具有很强的独特性, 体现在偶蹄类明显较多, 而奇蹄类相对较少, 仅发现一种个体非常小的雷兽(*Nanotitanops shanghuangensis*), 最早出现了entelodontids和diatomyids. 贝叶斯分析的结果也显示, 上黄动物群与其他亚洲中始新世动物群相距都比较远.

印度次大陆没有古新世的哺乳动物化石记录, 最早的哺乳动物化石群为巴基斯坦超尔拉齐-甘达嘎斯(Chorlakki-Ganda Kas)下部动物群、喀吉(Ghazij)动物群、印度坎贝页岩(Cambay Shale)动物群和苏巴图(Subathu)下部动物群, 年代估计为早始新世. 喀吉动物群虽然包含eomoropids、brontotheriids、omomyids等阿山头动物群、伊尔丁曼哈动物群出现的分子, 但同时也包含了perissobunids和多种quettacyonids等特有的哺乳动物. 贝叶斯分析的结果显示喀吉动物群与其他印巴早始新世动物群相距较远. 超尔拉齐-甘达嘎斯下部动物群、坎贝页岩动物群和苏巴图下部动物群的分化时间处于61.3~57.8Ma. 辛德喀图提(Sindkhatuti)、超尔拉齐-甘达嘎斯上部、苏巴图上部动物群的分异时间处在54.0~49.8Ma, 并与超尔拉齐-甘达嘎斯下部动物群、坎贝页岩动物群和苏巴图下部动物群形成一个大的类群, 表明这些动物群之间存在连续性. 印度次大陆的这些动物群存在一些特有的类群, 比如种类多样的基干鲸类仅发现于此, 啮齿目中的chapattimyids, 除山东五图之外, 仅分布于印度次大陆, 偶蹄目的diacodexeids, 除吉尔吉斯斯坦的安达拉克阿尔泰层(Andarak Alai Beds)之外, 也仅分布于印度次大陆.

中始新世沙拉木伦期至晚始新世各个动物群聚合成两个大的类群, 一类包括河南寨里-锄沟峪、广西公康-永乐、缅甸旁砀(Pondaung)、泰国克拉比(Krabi)动物群, 各动物群间的分异时间是56.4~49.3Ma. 另一类包括云南石林路美邑、曲靖蔡家冲-石林小屯-贵州盘县石脑、广西那读-洞均、内蒙古乌兰戈楚-呼尔井-额尔登敖包、蒙古额尔基林(Ergilin)等动物群, 各动物群间的分异时间是57.1~47.2Ma. 这两大类动物群反映的现象是印度次大陆、中国南部、西南部和北方各个动物群间没有明显的地理分化, 南北不同动物群共有的分子增加, 比如最早出现于中国河南、云南的anthracotheriids在沙拉木伦期至晚始新世分布范围扩大到南至印度次大陆、北至蒙古的广大区域, 首次出现于缅甸旁砀沙拉木伦期的lophiomerycids在晚始新世也扩散到中国北方和蒙古.

亚洲的渐新世地层主要出露于亚洲北部, 加入分析的渐新世哺乳动物群形成一个大的类群, 分化时间处于51.4~36.0Ma. 不同于始新世的森林型动物, 渐新世的哺乳动物群是开阔生境的dipodids、zapodids、ctenodactylids、cylindrodontids、leporids等啮型类动物, 以及体型巨大的大型犀类、巨猪等. 亚洲北部渐新世动物群与晚始新世动物群间几乎不存在系统关系的连续性, 这些渐新世动物群的直接祖先与已知的亚洲北部晚始新世动物群的祖先可能在古新世早期分开, 前者与后者的理论分异时间早至64.8Ma. 土耳其安纳托利亚(Anatolia)的早渐新世和晚渐新世哺乳动物群组成一个单独的类群, 与亚洲北部的渐新世动物群的分异时间远至56.8Ma. 在动物群组成上, 这两个看似延续的动物群与亚洲其他渐新世动物群共有很多科、属级的种类, 比如*Eucricetodon*、*Palaeohypsodontus*、glirids、lophiomerycids等, 同时两者共有Bransatoglis, 这类glirid在其他亚洲渐新世动物群中不存在.

巴基斯坦布格提山(Bugti Hill)的渐新世地层产出的种类多样的哺乳动物群, 虽然在目、科级别上与亚洲其他渐新世动物群非常相似, 但是有更多的森林型的哺乳动物, 特别是仍然存在多样性很高的灵长类动

物. 在亚洲东部仅有云南的李家洼动物群有相似多样性的灵长类化石, 但由于李家洼动物群多样性非常高的哺乳动物尚未经过系统研究, 因此并未加入本次分析. 布格提山动物群与晚始新世亚洲南部的动物群存在连续性, 两个布格提山渐新世的动物群与泰国晚始新世克拉比动物群的分异时间为50.4Ma, 晚于安纳托利亚渐新世动物群与亚洲北部渐新世动物群的分异时间.

加入分析的两个阿拉伯半岛渐新世哺乳动物群塔卡-达伊提尼提(Taqah-Thaytiniti)和哈拉特阿尔尤耶法(Harrat Al Ujayfa)形成一个独立的类群, 这两个动物群包括的arsinoitheriids、proboscideans、phiomyids、hyracoideans、propliopithecids等类群, 在亚洲其他古近纪哺乳动物群中都不存在. 贝叶斯分析的结果表明, 阿拉伯半岛的这两个渐新世动物群与亚洲其他渐新世动物群的分异时间早至64.8Ma.

4 讨论

我们首次利用贝叶斯末端定年方法对古近纪哺乳动物群进行聚类和排序分析. 该方法基于Mk模型(Lewis, 2001), 在应用过程中我们假设物种在动物群之间的扩散是随机的, 任何两个动物群共有同一物种分类单元是动物自由扩散的结果. 我们同时假定, 动物群间的物种交流是瞬时的, 动物群间在不存在地理或生态隔离的情况下, 距离远近不影响扩散. 这一假设在百万年时间尺度下是合理的, 实际的动物群记录也支持这一点, 比如在古新世-始新世极温期(PETM)灵长类、奇蹄类、偶蹄类等动物“同时”出现在亚洲、北美和欧洲(Beard, 2008; Beard和Dawson, 2009; Ni等, 2005, 2013, 2016b; Rose, 2006), 在地质历史的时间尺度下, 地理距离的影响微乎其微.

某类动物在特定动物群中的缺失在一定程度上可能是由于化石记录的不完整性造成的, 在目前的数据编码方法下, 无法区分自然缺失和化石记录不完整两类因素, 贝叶斯分析也并不能区分二者的差别. 我们通过合并同时代相近动物群, 增加动物群组成记录, 在一定程度上改善了数据质量, 但是化石记录的不完整性是古生物学研究的先天不足, 只能依靠不断的工作积累来趋近事实.

在时间维度上, 贝叶斯分析的结果显示, 加入分析的50个亚洲古近纪哺乳动物群在动物群年代排序方面与传统的动物群对比方法得出的结论是一致的, 在古新世-始新世、始新世-渐新世动物群转换方面, 贝叶斯聚类的结果清楚地显示晚古新世、早始新世、晚始新世、早渐新世动物群分属不同的类群, 这与传统的认识也是一致的. 新的分析结果通过树形关系, 更加精细地体现了各个动物群间的相似程度, 并通过贝叶斯推测的分异时间反映出来. 各个动物群之间在树形结构上的距离越远, 表明分异的时间也就越远.

如前所述, 在假定距离远近不影响扩散的情况, 在相近时间范围内, 动物群组成的差异可以解读是生境差异或地理隔离造成的. 印度次大陆从始新世早期开始, 在目和科一级的水平上的动物群组合与亚洲大陆主体有很多共同类群, 表明印巴与亚洲大陆其他地区不存在难以逾越的动物地理隔离. 近年一些研究表明, 在属一级水平也存在明显的系统演化上的联系, 比如在喀吉动物群中发现的isectolophids和lophialetids奇蹄类与东亚和中亚同科奇蹄类有密切的演化关系(Missiaen和Gingerich, 2012, 2014), *Eotitianops*和*Palaeosyops*表明在印度次大陆与北美之间存在动物群交流, 这种交流显然是通过亚洲东部实现的(Missiaen等, 2011). 在印度和巴基斯坦发现的早期曲鼻猴类化石属于原始灵长类, 与亚洲东部和欧洲的曲鼻猴类都有很近的系统关系(Rose等, 2009). 由此可以推断, 在相近时间范围内, 亚洲古近纪动物群组成的差异是生境差异造成的.

印度次大陆没有古新世哺乳动物群, 始新世早期开始出现的动物群与亚洲大陆同期的动物群组成在总体上是相近的, 表明印度次大陆与亚洲主体在冈瓦纳裂解后长久的隔离之后, 自早始新世之前已经出现动物的扩散通道, 贝叶斯推断的印度次大陆动物群的分异时间处在64.8~61.3Ma(图1), 即是印度-亚洲动物扩散通道初次形成的理论时间, 这一时间估计与新近的印度次大陆-亚洲初始碰撞时间估计(65~59Ma)相近(Ding等, 2005; 丁林, 2017; Hu等, 2016; 胡修棉等, 2017; Wu等, 2014; Yao等, 2015).

在始新世沙拉木伦期之前(56~41Ma), 印度次大陆的哺乳动物群组成一个相对独立的大类群, 具有一些特有的动物种类, 推测这是在此期间印度次大陆具有不同于亚洲大陆主体的生境所致. 尽管最新一项基于植物化石的研究表明, 古近纪时南亚季风尚未形成,

也没有证据支持存在高于4000m的“原青藏高原”(Proto-Tibetan Plateau, Spicer等, 2017), 但是存在于印度次大陆的类似于现代南亚季风的强季节性降雨(Ding等, 2017)、可能存在的高达5000m的安第斯型的冈底斯山(Ding等, 2014)、以及在印度-亚洲碰撞区的东西两翼(泰国-缅甸、巴基斯坦)残存的浅海和低地(Ding等, 2016; 丁林等, 2017; Wu等, 2014), 很可能在冈底斯山以南形成了不同于亚洲大部的生境类型, 从而导致始新世沙拉木伦期之前的1500万年中, 印度次大陆的哺乳动物群具有不同于亚洲大部的面貌.

亚洲自沙拉木伦期(41~39Ma)开始, 印度次大陆、亚洲南部和北部的动物群在我们的贝叶斯树上混合起来, 说明原本存在的生境差异可能已经消失. 由于缺乏高原台面上的古近纪哺乳动物群记录, 因此目前无从得知青藏高原对南北动物群跨高原交流的影响, 但是通过云南、广西的连接, 高原即使存在阻隔, 也不会影响动物的扩散. 贝叶斯分析的结果显示, 沙拉木伦期动物群的分异时间处在57.1~47.2Ma, 这一时间估计并非生境差异消失的时间, 而是生境隔离存在的最短时间(图1).

渐新世动物群明显反映的是始新世-渐新世全球降温期的影响, 渐新世与始新世动物群间遥远的理论分异时间(64.8Ma)反映了始新世-渐新世的动物群转换事件(Kraatz和Geisler, 2010; Meng和McKenna, 1998; Sun等, 2015). 印度次大陆与亚洲北部渐新世动物群的明显差异显然是生境巨大差异的结果. 我们之前的研究已经表明, 印度次大陆和云南在渐新世(至少是渐新世早期)时还存在有大面积的热带丛林环境(Li和Ni, 2016; Ni等, 2016a). 阿拉伯半岛的两个渐新世动物群与安纳托利亚的渐新世动物群的距离和纬度差异很小, 但是动物群组成却非常不同, 贝叶斯分析的结果显示阿拉伯半岛渐新世动物群与同期其他动物群的分异时间发生在古新世(64.8Ma), 表明直至渐新世之末, 阿拉伯半岛与亚洲主体之间可能仍然存在难以逾越的地理隔离.

参考文献

丁林, Maksatbek S, 蔡福龙, 王厚起, 宋培平, 纪伟强, 许强, 张利云, Muhammad Q, Upendra B. 2017. 印度与欧亚大陆初始碰撞时限、封闭方式和过程. 中国科学: 地球科学, 47: 293–309

胡修棉, 王建刚, 安慰, Garzanti E, 李娟. 2017. 利用沉积记录精确约束印度-亚洲大陆碰撞时间与过程. 中国科学: 地球科学, 47: 261–283

Aguilar J P, Legendre S, Michaux J. 1997. Actes du Congrès Biochrom’97. vol 21. Montpellier: Institut de Montpellier. 817

Bapst D W, Wright A M, Matzke N J, Lloyd G T. 2016. Topology, divergence dates, and macroevolutionary inferences vary between different tip-dating approaches applied to fossil theropods (Dinosauria). Biol Lett, 12: 20160237

Beard K C. 2008. The oldest North American primate and mammalian biogeography during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. Proc Natl Acad Sci USA, 105: 3815–3818

Beard K C, Dawson M R. 2009. Early Wasatchian mammals of the Red Hot local fauna, uppermost Tuscahoma Formation, Lauderdale County, Mississippi. Ann Carnegie Museum, 78: 193–243

Ding L, Kapp P, Wan X. 2005. Paleocene-Eocene record of ophiolite obduction and initial India-Asia collision, south central Tibet. Tectonics, 24: TC3001

Ding L, Qasim M, Jadoon I A K, Khan M A, Xu Q, Cai F, Wang H, Baral U, Yue Y. 2016. The India-Asia collision in north Pakistan: Insight from the U-Pb detrital zircon provenance of Cenozoic foreland basin. Earth Planet Sci Lett, 455: 49–61

Ding L, Spicer R A, Yang J, Xu Q, Cai F, Li S, Lai Q, Wang H, Spicer T E V, Yue Y, Shukla A, Srivastava G, Khan M A, Bera S, Mehrotra R. 2017. Quantifying the rise of the Himalaya orogen and implications for the South Asian monsoon. Geology, 45: 215–218

Ding L, Xu Q, Yue Y, Wang H, Cai F, Li S. 2014. The Andean-type Gangdese Mountains: Paleoelevation record from the Paleocene-Eocene Linzhou Basin. Earth Planet Sci Lett, 392: 250–264

Drummond A J, Ho S Y W, Phillips M J, Rambaut A, Penny D. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. PLoS Biol, 4: e88

Fischer A G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution, 14: 64–81

Gavryushkina A, Heath T A, Ksepka D T, Stadler T, Welch D, Drummond A J. 2017. Bayesian total-evidence dating reveals the recent crown radiation of penguins. Systemat Biol, 66: 57–73

Gunnell G F, Murphey P C, Stucky R K, Townsend K E B, Robinson P, Zonneveld J P, Bartels W S. 2009. Biostratigraphy and biochronology of the latest Wasatchian, Bridgerian, and Uintain North American Land Mammal “Ages”. In: Albright III L B, ed. Papers and Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraph in Honor of Michael O. Woodburne. Flagstaff: Museum of Northern Arizona. 279–330

Hastings W K. 1970. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. Biometrika, 57: 97–109

Hu X, Garzanti E, Wang J, Huang W, An W, Webb A. 2016. The timing of India-Asia collision onset—Facts, theories, controversies. Earth-Sci Rev, 160: 264–299

Huelsenbeck J P, Larget B, Swofford D. 2000. A compound poisson process for relaxing the molecular clock. Genetics, 154: 1879

Hutchinson G E. 1959. Homage to santa rosalia or why are there so many kinds of animals? Am Natist, 93: 145–159

King B, Qiao T, Lee M S Y, Zhu M, Long J A. 2016. Bayesian morphological clock methods resurrect placoderm monophyly and reveal rapid early evolution in jawed vertebrates. Syst Biol, 159: syw107

Kishino H, Thorne J L, Bruno W J. 2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. Mol Biol Evol, 18: 352–361

Kraatz B P, Geisler J H. 2010. Eocene-Oligocene transition in Central Asia and its effects on mammalian evolution. Geology, 38: 111–114

Lee M S Y. 2016. Multiple morphological clocks and total-evidence tip-dating in mammals. Biol Lett, 12: 20160033

Lee M S Y, Cau A, Naish D, Dyke G J. 2014. Morphological clocks in paleontology, and a mid-Cretaceous origin of crown aves. Syst Biol, 63: 442–449

Lepage T, Bryant D, Philippe H, Lartillot N. 2007. A general comparison of relaxed molecular clock models. Mol Biol Evol, 24: 2669–2680

Lewis P O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. System Biol, 50: 913–925

Li Q, Ni X. 2016. An early Oligocene fossil demonstrates treeshrews are slowly evolving “living fossils”. Sci Rep, 6: 18627

MacArthur R H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. New York: Harper & Row. 269

MacLeod K G, Quinton P C, Sepúlveda J, Negra M H. 2018. Postimpact earliest Paleogene warming shown by fish debris oxygen isotopes (El Kef, Tunisia). Science, 360: 1467–1469

Matzke N J, Wright A. 2016. Inferring node dates from tip dates in fossil Canidae: The importance of tree priors. Biol Lett, 12: 20160328

Meng J, McKenna M C. 1998. Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. Nature, 394: 364–367

Meng J, Ni X, Li C, Beard K C, Gebo D L, Wang Y, Wang H. 2007. New material of Alagomyidae (Mammalia, Glires) from the late Paleocene Subeng locality, Inner Mongolia. Am Museum Novitates, 3597: 1–29

Metropolis N, Rosenbluth A W, Rosenbluth M N, Teller A H, Teller E. 1953. Equation of state calculations by fast computing machines. J Chem Phys, 21: 1087–1092

Missiaen P, Gingerich P D. 2012. New Early Eocene tapiromorph perissodactyls from the Ghazij Formation of Pakistan, with implications for mammalian biochronology in Asia. Acta Palaeontol Pol, 57: 21–34

Missiaen P, Gingerich P D. 2014. New basal perissodactyla (Mammalia) from the lower Eocene Ghazij Formation of Pakistan. Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan, 32: 139–160

Missiaen P, Gunnell G F, Gingerich P D. 2011. New Brontotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Early and Middle Eocene of Pakistan with implications for mammalian paleobiogeography. J Paleontol, 85: 665–677

Ni X, Gebo D L, Dagosto M, Meng J, Tafforeau P, Flynn J J, Beard K C. 2013. The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. Nature, 498: 60–64

Ni X, Hu Y, Wang Y, Li C. 2005. A clue to the Asian origin of euprimates. Anthropol Sci, 113: 3–9

Ni X, Li Q, Li L, Beard K C. 2016a. Oligocene primates from China reveal divergence between African and Asian primate evolution. Science, 352: 673–677

Ni X, Li Q, Stidham T A, Li L, Lu X, Meng J. 2016b. A late Paleocene probable metatherian (?deltatheroidan) survivor of the Cretaceous mass extinction. Sci Rep, 6: 38547

Ni X, Qiu Z. 2002. The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implications for biochronology and paleoecology. J Human Evol, 42: 535–546

O’Leary M A, Bloch J I, Flynn J J, Gaudin T J, Giallombardo A, Giannini N P, Goldberg S L, Kraatz B P, Luo Z X, Meng J, Ni X, Novacek M J, Perini F A, Randall Z S, Rougier G W, Sargis E J, Silcox M T, Simmons N B, Spaulding M, Velazco P M, Weksler M, Wible J R, Cirranello A L. 2013. The placental mammal ancestor and the Post-K-Pg radiation of placentals. Science, 339: 662–667

O’Reilly J E, Dos Reis M, Donoghue P C J. 2015. Dating tips for divergence-time estimation. Trends Genets, 31: 637–650

Oliveira B F, Machac A, Costa G C, Brooks T M, Davidson A D, Rondinini C, Graham C H. 2016. Species and functional diversity accumulate differently in mammals. Glob Ecol Biogeogr, 25: 1119–1130

Qiu Z, Qiu Z, Deng T, Li C, Zhang Z, Wang B, Wang X. 2013. Neogene land mammal stages/ages of China. In: Wang X, Flynn L J, Fortelius M, eds. Fossil Mammals of Asia. Neogene Biostratigraphy and Chronology. New York: Columbia University Press. 29–90

Rabosky D L. 2009. Ecological limits and diversification rate: Alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions. Ecol Lett, 12: 735–743

Ronquist F, Klopfstein S, Vilhelmsen L, Schulmeister S, Murray D L, Rasnitsyn A P. 2012a. A total-evidence approach to dating with

fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. Syst Biol, 61: 973–999

Ronquist F, Lartillot N, Phillips M J. 2016. Closing the gap between rocks and clocks using total-evidence dating. Phil Trans R Soc B, 371: 20150136

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres D L, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard M A, Huelsenbeck J P. 2012b. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst Biol, 61: 539–542

Rose K D. 2006. The Beginning of the Age of Mammals. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 428

Rose K D, Rana R S, Sahni A, Kumar K, Missiaen P, Singh L, Smith T. 2009. Early Eocene primates from Gujarat, India. J Human Evol, 56: 366–404

Spicer R, Yang J, Herman A, Kodrul T, Aleksandrova G, Maslova N, Spicer T, Ding L, Xu Q, Shukla A, Srivastava G, Mehrotra R, Liu X Y, Jin J H. 2017. Paleogene monsoons across India and South China: Drivers of biotic change. Gondwana Res, 49: 350–363

Sun J, Ni X, Bi S, Wu W, Ye J, Meng J, Windley B F. 2015. Synchronous turnover of flora, fauna and climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia. Sci Rep, 4: 7463

Thorne J L, Kishino H, Neilsen R. 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. Syst Biol, 51: 689–702

Ting S, Tong Y, Clyde W C, Koch P L, Meng J, Wang Y, Bowen G J, Li Q, Snell K E. 2011. Asian early Paleogene chronology and mammalian faunal turnover events. Vert PalAsiat, 49: 1–28

Vandenberghe N, Hilgen F J, Speijer R P, Ogg J G, Gradstein F M, Hammer O, Hollis C J, Hooker J J. 2012. Chapter 28-The Paleogene Period. In: Gradstein F M, Ogg J G, Schmitz M, eds. The Geologic Time Scale. Boston: Elsevier. 855–921

Wiens J J, Pyron R A, Moen D S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. Ecol Lett, 14: 643–652

Woodburne M O. 2004. Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America. Biostratigraphy and Geochronology. New York: Columbia University Press. 391

Wu F Y, Ji W Q, Wang J G, Liu C Z, Chung S L, Clift P D. 2014. Zircon U-Pb and Hf isotopic constraints on the onset time of India-Asia collision. Am J Sci, 314: 548–579

Yang Z. 1994. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: Approximate methods. J Mol Evol, 39: 306–314

Yao T, Wu F, Ding L, Sun J, Zhu L, Piao S, Deng T, Ni X, Zheng H, Ouyang H. 2015. Multispherical interactions and their effects on the Tibetan Plateau's earth system: A review of the recent researches. Natl Sci Rev, 2: 468–488

Zhang C, Stadler T, Klopfstein S, Heath T A, Ronquist F. 2016. Total-evidence dating under the fossilized birth-death process. Syst Biol, 65: 228–249

Zuckerkandl E, Pauling L. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. Evolv Genes Prot, 97: 97–166

(责任编委: 朱茂炎)