

东北地区第四纪大型食草类动物群的 演替及其与古气候的关系¹⁾

董 为 徐钦琦 金昌柱 李 毅

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 东北地区第四纪大型食草动物共有7科、22属、33种,其中绝灭的有14种。它们的生态习性大多为森林型和草原型,部分为疏林型,少数为沼泽型、苔原型或混合型。这些动物少数种类的体型较小或很大,而大多数种类的体型都较大。在更新世期间,这些动物似经历了一个体型、种群密度和地理分布面逐渐增大,最后体型较大的类型又被体型较小的类型所替代的演化历程。同时,东北地区还经历了三次喜冷动物南迁与两次喜温动物北上交替扩散的事件,其中第二次交替扩散事件留下的记录较多。这些现象的原因在于北半球冬半年平均获得的太阳辐射量的变化,以及由其造成的冷暖气候的交替变化。

关键词 东北地区,第四纪,长鼻类,奇蹄类,偶蹄类,古气候

东北地区第四系中发现过不少古人类及其文化遗物,与之伴生的是大量哺乳动物化石。这些化石为人们了解这些动物的进化及其与气候、生态环境等因素间的关系提供了很多线索。自本世纪初以来,不少学者先后在这一地区作过很多的发掘和研究,发表过不少论文或专著,其中古脊椎动物研究所高等脊椎动物组(1959)对产于东北第四系的哺乳动物化石曾作过一次较全面的小结。此后东北地区又发现了不少新地点,有过不少新的报道,但至今还没有一个较新的、以东北地区为整体的有关第四纪哺乳动物的总结工作。因此,在徐钦琦主持下组成了“东北第四纪哺乳动物及与古气候之关系”课题组(参加这一课题工作的还有郑家坚和何皎),对在东北地区发现的第四纪哺乳动物化石进行整理比较,着重研究它们的演化及其与气候变迁的关系。这项工作的工作量较大,分成几个部分进行,本文则为其中的一部分。由于植物对气候的变化比较敏感,其兴衰演替影响着食草类的发展,反过来也一样,根据食草类的地史分布可以从一个侧面探索古气候的演化历程,所以本文主要对产于东北第四系中的大型食草类,即长鼻目、奇蹄目和偶蹄目(包括杂食的猪类)三个目进行整理和比较,探索它们的演变(如体型大小、种群密度、地理分布等)与气候变迁的关系。

1) 本文工作由中国科学院古生物学与地层学特别支持费资助(课题号880308)。

收稿日期:1994-05-12

一、化石整理记述

东北地区产第四纪哺乳动物的化石点很多, 其中已研究出版、含大型食草类较多的地点以黑龙江的阎家岗、吉林的榆树、辽宁的庙后山和金牛山为代表。下面对这些地点的食草类化石名单作一整理修订。

1. 黑龙江阎家岗地点的食草类化石据黑龙江文物管理委员会等(1987)的系统记述有如下种类:

松花江猛犸象 (*Mammuthus sungari*)、普通猛犸象 (*Mammuthus primigenius*); 野驴 (*Equus hemionus*)、大连马 (*Equus dalianensis*)、普氏野马 (*Equus przewalskii*); 披毛犀 (*Coelodonta antiquitatis*); 野猪 (*Sus scrofa*); 加拿大马鹿 (*Cervus canadensis*)、河套大角鹿 (*Megaceros ordosianus*)、驼鹿 (*Alces alces*); 王氏水牛 (*Buballus wanjocki*)、东北野牛 (*Bison (Parabison) exiguus*)、普氏羚羊 (*Gazella przewalskii*)。

其中的 *Cervus canadensis* 笔者认为应为 *Cervus elaphus xanthopygus*。因为现生的马鹿只有一个种 *Cervus elaphus* 或 *Cervus (Elaphus) elaphus*, 它在西欧的居群为 *C. elaphus elaphus*, 在北美的居群为 *C. elaphus canadensis*, 在中国有东北马鹿 (*C. elaphus xanthopygus*)、阿拉善马鹿 (*C. elaphus alashanicus*) 等七个亚种, 在俄罗斯和西亚还有一些亚种。这些亚种的划分都以地理分布为依据, 而它们在形态上的区别并不大。在我国更新统地层中发现的马鹿最早由 Zdansky (1925) 研究后归入 *Cervus canadensis fossilis*, 很可能当时用来比较的标本是藏于欧洲某博物馆内、来自北美的加拿大马鹿。晚更新世的马鹿在形态上与现生者相差无几, 不大可能会有几个种。若以地理分布上的一些变异为依据对化石马鹿作亚种一级的分类, 在东北发现的马鹿应归入东北马鹿。另外, 笔者在黑龙江博物馆曾见到过一件驯鹿 (*Rangifer tarandus*) 标本, 其产出地点可能是顾乡屯或其附近一带。这件标本已石化, 所以应为晚更新世时期的动物。

2. 吉林榆树地点的食草类化石据古脊椎动物研究所高等脊椎动物组(1959)的系统记述有如下种类:

普通猛犸象 (*Mammuthus primigenius*)、松花江猛犸象 (*Mammuthus (Parelephas) sungari*); 三门马 (*Equus sanmeniensis*)、似普通马 (*Equus cf. caballus*)、普通马 (*Equus caballus*)、野马 (*Equus przewalskii*)、蒙古野驴 (*Equus hemionus*)、马 (*Equus sp.*); 披毛犀 (*Coelodonta antiquitatis*)、梅氏犀 (*Rhinoceros mercki*); 野猪 (*Sus scrofa*); 麝 (*Moschus sp.*)、斑鹿 (*Pseudaxis sp.*)、马鹿 (*Elaphus cf. canadensis*)、河套大角鹿 (*Megaceros (Sinomegaceros) ordosianus*)、东北孢子 (*Capreolus manchuricus*)、驼鹿 *Alces alces*、王氏水牛 (*Buballus wanjocki*)、东北野牛典型亚种 (*Bison (Parabison) exiguus exiguus*)、东北野牛弯角亚种 (*Bison (Parabison) exiguus curvicornis*)、东北野牛哈尔滨亚种 (*Bison (Parabison) exiguus ?harbinensis*)、原始牛 (*Bos primigenius*)、家牛 (*Bos taurus*)、普氏羚羊 (*Gazella przewalskii*)。

黑龙江省文物管理委员会等(1987)曾指出, 根据他们的比较与归纳, 晚更新世的

马科只有三个种: 野驴 (*Equus hemionus*)、普氏野马 (*Equus przewalskii*) 和大连马 (*Equus dalianensis*)，上列化石单中的三门马应为大连马。产于吉林榆树的似普通马 (*Equus cf. caballus*)、普通马 (*Equus caballus*) 和马 (*Equus sp.*) 似可归入普氏野马。

徐晓风 (1986) 指出, 梅氏犀 (*Rhinoceros mercki* Kaup, 1841) 和基什贝尔格犀 (*Dicerorhinus kirchbergensis* Jäger, 1839) 是同物异名, 而后者是它们的有效规范种名。所以上列榆树所产的化石单中梅氏犀 (*Rhinoceros mercki*) 应改为基什贝尔格犀 (*Dicerorhinus kirchbergensis*)。

董为等 (1993) 描记了产于吉林省集安地区的晚更新世鹿类化石, 并指出在吉林省境内存在 (并延续至今) 一个稳定的香麝群落。自 1959 年以来经三十余年的工作尚未在东北发现香麝以外的麝类, 因此笔者认为上述榆树的 *Moschus sp.* 虽然材料较少, 仅一枚牙齿, 仍可归入香麝 (*Moschus moschiferus*)。由于麝类的肢骨等特征很特殊, 不同于其它鹿类, 所以现多将之单独列为一个科 Moschidae (Webb and Beryl, 1980; Janis and Scott, 1987)。另外, 笔者还认为上述化石中的斑鹿 (*Pseudaxis sp.*) 从标本描述看 (古脊椎动物研究所高等脊椎动物组, 1959; p. 57), 可以将其归入北京斑鹿 (*Cervus (Sika) nippon hortulorum*)。其中的 *Cervus (Sika) nippon* 是用来取代与它同义的 *Pseudaxis* (董为、姜鹏, 1993)。上述化石单中的马鹿 (*Elaphus cf. canadensis*) 从标本描述看也应为东北马鹿 (*Cervus elaphus xanthopygus*)。

3. 庙后山地点食草类化石据辽宁省博物馆等 (1986) 的系统记述有如下种类:

三门马 (*Equus sanmeniensis*); 梅氏犀 (*Rhinoceros mercki*); 李氏野猪 (*Sus lydekkævi*)、马鹿 (*Cervus sp.*)、肿骨鹿 (*Megaceros (S.) pachyosteus*)、狍 (*Capreolus sp.*)、粗角羚羊 (*Pachygazella sp.*)、山羊 (*Capra sp.*)

笔者认为: 马科中的三门马 (*Equus sanmeniensis*) 似可归入大连马 (*Equus dalianensis*)。鹿科中的 *Cervus sp.* 可以归入 *C. elaphus xanthopygus*。因为庙后山标本 (B.S.M. 7901A-71) 虽不完整, 但基本上保存了可供鉴定的部分, 有一个与角节很近的且与主枝几近直角的眉枝, 其上紧接着又是一个与主枝几近直角的第二枝等, 皆为东北马鹿的特征。其次, *Capreolus sp.* 可以归入 *Capreolus manchuricus*。庙后山标本 (B.S.M. 7901A-119) 是一件脱落的角, 主枝第一段较长, 角的表面饰有较密的小瘤状骨突, 在分枝以上的部分未能保存。从保存部分看这件标本只有两个分枝 (所以分枝位置较高), 与产于吉林榆树的 *Capreolus manchuricus* 未成年角 (V.2133.25) 相同。另外, 如前所述上列庙后山地点所产的化石单中 *Rhinoceros mercki* 应改为 *Dicerorhinus kirchbergensis*。

4. 辽宁金牛山地点所产的食草类化石据郑绍华、韩德芬 (1993) 的描述有如下种类:

真象亚科属种未定 *Elephantinae gen. et sp. indet.*; 马 (未定种) (*Equus sp.*); 基什贝尔格犀 (*Dicerorhinus kirchbergensis*)、披毛犀 (未定种) (*Coelodonta sp.*); 野猪未定种 (*Sus sp.*); 大角鹿未定种 (*Megaloceros sp.*)、似葛氏斑鹿 (*Cervus (P.) cf. grayi*)、獐未定种 (*Hydropotes sp.*)、恰克图转角羚羊 (*Spirocerus kiakhtensis*)、普氏羚羊 (*Gazella przewalskii*)。

笔者认为: 其中的真象亚科属种未定 *Elephantinae gen. et sp. indet.* 标本

表 1 东北地区第四纪大型食草类化石的种类及其生态类型

	确 认 种	绝 火 种	寒 冷 型	温 暖 型	苔 原 型	森 林 型	疏 林 型	草 原 型	沼 泽 型
长鼻目 Proboscidae									
象科 Elephantidae									
普通猛犸象 <i>Mammuthus primigenius</i>	+	+	+		+				
松花江猛犸象 <i>Mammuthus (Parelephas) sungari</i>	+	+	+		+				
奇蹄目 Perissodactyla									
马科 Equidae									
野驴 <i>Equus hemionus</i>	+			+					+
大连马 <i>Equus dalianensis</i>	+	+		+					+
普氏野马 <i>Equus przewalskii</i>	+			+					+
犀科 Rhinocerotidae									
披毛犀 <i>Coelodonta antiguitatis</i>	+	+	+		+				
基什贝尔格犀 <i>Dicerorhinus kirchbergensis</i>	+	+		+		+	+		
偶蹄目 Artiodactyla									
猪科 Suidae									
野猪 <i>Sus scrofa</i>	+			+		+	+		
李氏野猪 <i>Sus lydekkeri</i>	+	+		+		+	+		
麝科 Moschidae									
香麝 <i>Moschus moschiferus</i>	+			+		+			
鹿科 Cervidae									
獐 <i>Hydropotes inermis</i>	+			+					+
麂 <i>Muntiacus sp.</i>				+		+			
水鹿 <i>Cervus (Rusa) unicolor</i>				+			+		+
葛氏斑鹿 <i>Cervus (Sika) grayi</i>	+	+		+		+	+		
北京斑鹿 <i>Cervus (Sika) nippon hortulorum</i>	+			+		+			
东北马鹿 <i>Cervus elaphus xanthopygus</i>	+		+	+		+	+		
河套大角鹿 <i>Megaloceros ordostianus</i>	+	+	+	+			+		
肿骨鹿 <i>Megaloceros pachyosteus</i>	+	+	+	+			+		?
驼鹿 <i>Alces alces</i>	+		+			+			+
东北狍子 <i>Capreolus manchuricus</i>	+			+		+			
驯鹿 <i>Rangifer tarandus</i>	+		+		+	+			
牛科 Bovidae									
王氏水牛 <i>Buballus wansjocki</i>	+	+		+				+	+
典型东北野牛 <i>Bison (Parabison) exiguus exiguus</i>	+	+		+				+	
弯角东北野牛 <i>Bison (P.) exiguus curvicornis</i>	+	+		+				+	
哈尔滨东北野牛 <i>Bison (P.) exiguus harbinensis</i>	+	+		+				+	
原始牛 <i>Bos primigenius</i>	+	+		+				+	
家牛 <i>Bos taurus</i>	+			+				+	
普氏羚羊 <i>Gazella przewalskii</i>	+			+				+	
哦喉羚 <i>Gazella subgutturosa</i>				+				+	
粗角羚羊 <i>Pachygazella sp.</i>	+			+				+	
恰克图转角羚羊 <i>Spirocerus kiakhtensis</i>	+	+		+				+	
裴氏转角羚羊 <i>Spirocerus peii</i>	+	+		+				+	
青羊 <i>Naemorhedus goral</i>				+				+	
山羊 <i>Capra sp.</i>	+			+			+		
盘羊 <i>Ovis ammon</i>				+			+	+	

(Y.K.M.M.43.1 和 Y.K.M.M.43.2) 与榆树的猛犸象标本 (V2109 和 V2110) 非常接近, 可以归入猛犸象属 (*Mammuthus*)。其中的 *Sus* sp. 可以归入 *Sus lydekkeri*。因为 *Sus scrofa* 和 *Sus lydekkeri* 的区别仅在度量上, 金牛山标本的度量在后者的变异范围内, 虽然还不能与山顶洞的 *Sus* sp. 完全区分, 但山顶洞标本也很有可能是 *Sus lydekkeri*。其次 *Megaloceros* sp. 可以归入 *Megaloceros ordosianus*。金牛山标本具有明显的大角鹿特征, 其种一级的归类根据材料的特点以及以往东北地区有关大角鹿的报道可以归入 *M. ordosianus* 或 *M. pachyosteus*。由于金牛山标本下颌骨的厚度较小, 未达肿骨鹿模式产地下颌骨厚度变异范围的下限, 与之可以区分。再者上列 *Cervus* (*Pseudaxis*) cf. *grayi* 可以归入 *Cervus* (*Sika*) *grayi*。虽然金牛山标本牙齿的度量比周口店第一地点的大一些, 但与该种在山西的模式标本 (Zdansky, 1925, p. 70) 相比白齿的度量相同, 前臼齿的度量前者略大。由于这三个地点的标本数量都较少, 这些差异可以看成种内差异。最后, *Hydropotes* sp. 可以归入 *H. inermis*。金牛山标本在度量上与现生獐相似而形态上与更新獐相似, 但后者比前者大。由于现生獐和更新獐都属 *H. inermis*, 仅为不同的亚种或变种, 所以金牛山标本可以归入这个种。

综上所述并结合其它地点的有关报道 (古脊椎动物研究所高等脊椎动物组, 1959; 黑龙江省文物管理委员会等, 1987; 辽宁省博物馆等, 1986; 张镇洪等, 1985; 周信学等, 1990; 刘金远、李毅, 1992) 东北地区第四纪食草类化石如表 1 所示。

二、化石组合的变化

东北地区第四系地层所产的食草类化石共有 22 属、33 种 (其中经过确认的有 19 属、28 种), 已绝灭的有 14 种, 占有记载种数的 42.4% (表 1)。从它们的生态习性看, 大多为森林型 (如麝和鹿类) 和草原型 (马类和牛类), 部分为疏林型, 少数为沼泽型 (如獐、驼鹿、水牛等)、苔原型 (如猛犸象、披毛犀、驯鹿等) 或混合型 (如猪、斑鹿等)。从体型上看, 这些动物少数种类为小型的 (如麝、獐、鹿等), 或巨型的 (如象、犀等), 而大多数种类为中到大型的动物。这些中到大型甚至巨型的动物大多数是在早更新世或晚上新世从一些体型较小的种类逐渐演化而来。从各化石点的地理分布来看, 普通猛犸象 (*Mammuthus primigenius*)、披毛犀 (*Coelodonta antiquitatis*)、大连马 (*Equus dalianensis*)、普氏野马 (*Equus przewalskii*)、野猪 (*Sus scrofa*)、东北马鹿 (*Cervus elaphus xanthopygus*)、河套大角鹿 (*Megaceros ordosianus*)、东北狍 (*Capreolus manchuricus*)、东北野牛 (*Bison* (*Parabison*) *exiguus*)、普氏羚羊 (*Gazella przewalskii*) 等分布最广。从化石标本所反映出的个体数量来看 (表 2), 普通猛犸象 (*Mammuthus primigenius*)、披毛犀 (*Coelodonta antiquitatis*)、野驴 (*Equus hemionus*)、大连马 (*Equus dalianensis*)、普氏野马 (*Equus przewalskii*)、野猪 (*Sus scrofa*)、李氏野猪 (*Sus lydekkeri*)、东北狍 (*Capreolus manchuricus*)、东北野牛 (*Bison* (*Parabison*) *exiguus*) 等种类的种群密度最大。因此, 在东北地区第四纪的食草类中作为主导动物 (既分布广又数量多) 的种类是普通猛犸象、披毛犀、大连马、普氏野马、野猪、东北狍和东北野牛。

表 2 东北地区第四纪主要化石点的大型食草类化石及与邻区的比较

	庙后山	金牛山	顾乡屯	榆树	小孤山	阎家岗	古龙山	运粮河	青山头	前郭	周口店一	周口店三	许家窑	萨拉乌苏	山顶洞
参考绝对年龄 (kya)	330	280	40	30	30	22	17	14	11	9	550	300	120	35	18
<i>Palaeoloxodon namadicus</i>											+				
<i>Palaeoloxodon naumanni</i>															+
<i>Mammuthus primigenius</i>			+	15	+	3	+	+							
<i>Mammuthus (Parelephas) sungari</i>		2		9		2									
<i>Equus sanmenensis</i>											+				
<i>Equus hemionus</i>			+	14		1	14				+		+	+	+
<i>Equus dalianensis</i>	6	?		17	+	4	21	+							
<i>Equus przewalskii</i>	+		+	8	+	1	16		+		+	+	+	+	
<i>Equus caballus</i>										+					
<i>Coelodonta antiguitatis</i>		2	+	10	+	20	+	+	+		+		+	+	+
<i>Dicerorhinus kirchbergensis</i>	12	2		4	+						+				
<i>Sus scrofa</i>			+	13	+	5	+		+	+	+			+	+
<i>Sus lydekkeri</i>	30	3									+	+	+		
<i>Camelus knoblochi</i>															+
<i>Paracamelus gigas</i>											+				
<i>Moschus moschiferus</i>	+			1	+						+	+			
<i>Hydropotes inermis</i>	+	5									+	+			
<i>Muntiacus sp.</i>					?										
<i>Cervus (Rusa) unicolor</i>	?														
<i>Cervus (Sika) grayi</i>	+	3									+	+	+		
<i>Cervus (S.) nippon hortulorum</i>			+		+		+								+
<i>Cervus elaphus xanthopygus</i>	1		+	9	+	1	+		?				+	+	+
<i>Megaloceros ordosianus</i>		5	+	11	+	10	+						+	+	
<i>Megaloceros pachyosteus</i>	8										+	+			
<i>Megaloceros flabellatus</i>											+				
<i>Alces alces</i>			+	6		3									
<i>Capreolus manchuricus</i>	1		+	16	+		+								+
<i>Rangifer tarandus</i>			*												
<i>Buballus wansjoeki</i>			+	5		1	+								+
<i>Buballus teilhardi</i>											+				
<i>Bison (Parabison) exiguus</i>			+	12		38		+	?						
<i>Bos primigenius</i>			+	7			+						+	+	+
<i>Bos taurus</i>				6	+		+								
<i>Gazella przewalskii</i>	+	1	+	5	+	5	+	+			+		+	+	+
<i>Gazella subgutturosa</i>												+	+		
<i>Pachygazella sp.</i>	1				+										
<i>Spirocerus kiakhtensis</i>	+	4					+						+	+	
<i>Spirocerus peii</i>											+		+		
<i>Spirocerus hsuchiayaoca</i>												+			
<i>Spirocerus wongi</i>											+				
<i>Naemorhedus goral</i>	+				+										
<i>Capra sp.</i>	5														
<i>Ovis ammon</i>			+								+	+		+	

注: 表中的数字为对该种标本所代表的个体数作出的粗略估计, 这些标本有正式出版的系统记述, 或经笔者观察核实过。表中的“+”示该种在该地点有正式记载; “?”示标本归入该种尚需进一步核实; “*”示标本归入该地点尚需进一步核实。表中资料来源见正文。

东北地区下更新统地层很少发现,目前有关含哺乳类化石下更新统的报道很少,所以这一地区早更新世哺乳动物的性质如何不详。东北地区的中更新统地层主要分布在辽宁省,而上更新统地层在东三省都有较广的分布。所以从地史分布上看,第四纪哺乳动物在东北地区地层中的分布有从少到多,从南向北不断扩展的现象。

中国第四纪哺乳动物的地理分布一般被划为北方和南方两个大区,这两大区之间的比较不少学者已有专文论述(汤英俊,1991;计宏祥,1991;黄万波,1991;祁国琴,1989;韩德芬、许春华,1989等),本文在此不作赘述。在北方区内各分区之间的差异较小,主要反映在存在有个别独特的类群。表2列出了中国北方区内东北区和华北区的一些地点所产的食草类化石单,资料来源据古脊椎动物研究所高等脊椎动物组(1959)、黑龙江省文物管理委员会等(1987)、辽宁省博物馆等(1986)、徐钦琦等(1985)、金昌柱等(1984)。为避免篇幅庞杂,表中所注的参考绝对年龄为上下限之间的平均值。与相邻的华北地区相比,在东北地区没有发现见于华北区的古菱齿象(*Palaeoloxodon*)、三门马(*Equus sanmenensis*)、巨似驼(*Paracamelus gigas*)、扁角大角鹿(*Megaloceros flaballateus*)、德氏野牛(*Buballus teilhardi*)、许家窑转角羊(*Spirocerus hsuchiayaoca*)等;在华北区也没有发现见于东北区的松花江猛犸象、大连马、驼鹿、驯鹿、东北野牛等。

三、与气候变迁关系的探索

在东北地区的长鼻类只有猛犸象(*Mammuthus*)一个属,它在东北的分布很广,据黑龙江文物管理委员会等(1987),在黑龙江省出土的猛犸象化石至少有六十个地点。猛犸象在吉林省的分布也很广,数量也很多。据姜鹏(1977)统计普通猛犸象占吉林晚更新世哺乳动物化石出土量的27.8%。猛犸象在辽宁省的产地和数量则相对少些。这个属中的松花江猛犸象是个体很大的一种象,它比普通猛犸象在地史上出现得较早,约为中更新世并在晚更新世绝灭。而后的个体比前者小些,出现得也晚些,从晚更新世早期出现延续至全新世初期。此后长鼻目在东北地区不复存在。

奇蹄类中马只有一个属、三个种:*Equus hemionus*、*Equus przewalskii*、*Equus dalianensis*,或称大驴小马大马群(周信学等,1985)。它们分布很广,数量也很多。其中的大连马在晚更新世晚期绝灭。奇蹄类中的犀科有两个属,但仅各有一个种:*Coelodonta antiquitatis*和*Dicerorhinus kirchbergensis*。其中前者的分布较广并常和猛犸象一起出现,但它的分布未能超过北纬65度以上,有可能是这种犀还未强大到和猛犸象一样足以生存在冰缘气候下深厚的积雪中。基什贝尔格犀在辽宁省和吉林省都有分布,但数量不及披毛犀。这两种犀都在晚更新世晚期绝灭。

偶蹄类的种类和数量都很多。*Sus lydekkeri*的数量较多,但分布仅局限在辽宁省,并在晚更新世全部绝灭。*Sus scrofa*的个体比李氏野猪要小些,但其分布面遍及东三省并延续至今。麝的种类和数量不多,但也遍及东三省并延续至今,主要分布在林区,它的演化比较稳定。鹿科成员中的*Cervus (Sika) grayi*、*Megaloceros pachyosteus*和*Megaloceros ordosianus*在晚更新世未绝灭,其中前两个种的分布仅局限在辽宁省。大

多数鹿科成员都延续到了现在。在这些种类中 *Rangifer tarandus* 的分布没有超过黑龙江省以南, *Alces alces* 的分布没有超过吉林省以南并在全新世退缩到黑龙江省境内。牛科成员中的 *Buballus wansjocki*、*Bison (Parabison) exiguus*、*Bos primigenius* 和 *Spirocerus kiakhtensis* 在晚更新世绝灭。*Spirocerus kiakhtensis*、*Pachygazella* sp. 等的分布仅局限于辽宁省。

裴文中(1965)在讨论第四纪哺乳动物的体型演化时指出,每一个古生物的小分支都是从小的体型开始,以后体型逐渐增大,达到最大体型之后,体型又缩小,最后在体型缩小的阶段中绝灭。东北地区第四纪食草类的演变也有类似现象。猛犸象在西伯利亚从较小的祖先演化来后,在中更新世扩散到东北地区。其中松花江猛犸象的个体很大,在晚更新世的中期绝灭。普通猛犸象的个体在晚更新世时也发展到很大,最后在晚更新世晚期到全新世早期绝灭。披毛犀和基什贝尔格犀在晚更新世达到较大体形后于晚更新世晚期到全新世早期绝灭。马科中个体较大的大连马最终绝灭,而个体较小的普氏野马则延续到现今。鹿科中个体较大的大角鹿先后绝灭,等等。另一方面,猛犸象、披毛犀、驼鹿、驯鹿等冰缘、亚冰缘苔原动物,或西伯利亚类群经历了自北向南逐渐扩展的过程,其中猛犸象和披毛犀在晚更新世早、中期达到鼎盛阶段,其种群密度和地理分布面都很大;基什贝尔格犀、李氏野猪、葛氏斑鹿、恰克图转角羚羊、粗角羚羊等喜温动物及个别喜暖动物如水鹿、麂等经历了自南向北逐渐扩展的历程。上述现象可以作这样的推测:

(1) 动物躯体增大的必要条件首先是食物丰富,有足够的养分使机体得以充分发育;其次是气候转冷,机体通过增大躯体减少单位面积的散热量从而提高抗寒力。食物的丰富与否受自然条件优劣的制约,而对绝大多数食草类的食物——植物的生长来说,最敏感的自然条件就是气候。当气候条件对某类植物不利时,这种植物就会变稀减少,而以这类植物为食之食植物者的数量就会相应减少,这时小个体种类的种群密度下降得不会很多,而大个体种类的种群密度就会下降较快甚至到影响这一种类生存下去的地步。动物的个体越大,这种威胁就越大。所以动物个体大小的变化似乎反映出东北地区在第四纪气候曾有过几次较大的变化。

(2) Bonifay (1980) 曾指出,在过去的 73 万年内,在西欧曾出现过三次代表寒冷气候的动物群。它们的地质时代分别相当于深海氧同位素的第 16、6 和 2—4 阶段(其绝对年龄分别相当于 62—65.5 万年、12.7—18.3 万年、1.1—6.8 万年)。据 Kukla (1977) 研究,在更新世的历次寒冷期中,上述三个阶段都是影响比较突出的寒冷期。所以在这三个阶段欧洲才会出现代表寒冷气候的动物群。Bonifay (1980) 认为这些喜冷动物是从西伯利亚迁徙到西欧的。据施雅风等 (1991) 研究,青藏高原在更新世曾经历过三次冰期,其地质时代也分别相当于深海氧同位素的第 16、6 和 2—4 阶段。丁仲礼和刘东生 (1990)、Kukla 和安芷生 (1989) 也指出华北黄土中有与这些深海氧同位素相应的代表寒冷期的记录。据大塚裕之 (Otsuka, 1988) 报道在日本濑户内陆海海底有更新统地层,其中含有很多古菱齿象和鹿的化石。这些动物在当时显然生活在现在的海平面以下。无独有偶,在大连的渤海湾、台湾海峡的澎湖一带以及海南的北部湾也发现过海底更新世哺乳动物化石(笔者见过部分标本),它们保存较好不象经过长途搬运,很可能出自海底更新统地层。这些陆生动物只有在寒冷期海平面下降时才能生存

在负海拔地区。所以中更新世以来冷暖期的交替在欧亚大陆具有一定的可对比性。受它们的影响,便有了喜冷动物和喜温动物的交错扩散事件。这些现象的原因可能在于北半球冬半年平均获得的太阳辐射量的变化,以及由之造成的冷暖气候的交替变化(Xu Qinqi and Huang Yuzhen, 1991; 徐钦琦, 1992)。

(3) 东北地区在倒数第二次冰期或氧同位素第6阶段(距今12.7—18.3万年)的地层古生物记录保存得不多,但松花江猛犸象很可能是这次寒冷期从西伯利亚南迁的动物。这次寒冷期结束后,全球(包括东北地区)进入温暖期。这个温暖期相当于末次间冰期或氧同位素的第5阶段(距今7—12.7万年)。喜温动物如大连马、基什贝尔格犀、李氏野猪、大角鹿等大量出现。在第二次寒冷期中,或相当于氧同位素第4阶段(距今约6万年),以猛犸象、披毛犀为代表的喜冷动物大举南迁,经东北抵华北,其分布范围南达北纬35度左右。这次寒冷期相当于末次冰期的早期。在末次冰期中的温暖亚期(氧同位素的第3阶段,距今1—2万年),以双角犀、大连马、野猪、马鹿等为代表的喜温动物在东北又大量出现。在第三次寒冷期,或末次冰期的晚期(氧同位素的第三阶段,距今2.3—5万年),南迁的喜冷动物除了猛犸象、披毛犀外,还有驼鹿、驯鹿等,但在东北仍然存留有大量喜温种类。此后,东北地区再次回到温暖期(全新世,或氧同位素第1阶段),喜温动物大量出现,喜冷动物不断退缩。寒冷期在东北地区的出现可能导致一些耐寒的喜温动物个体增大,如基什贝尔格犀、大连马、李氏野猪、大角鹿、马鹿等。冷暖期的交替使部分特化的种类如猛犸象、披毛犀、大角鹿等最终绝灭。

致谢 在本文工作中哈尔滨文管局、黑龙江博物馆、吉林考古研究所、大连博物馆、本溪博物馆的有关专家为笔者研究有关标本或资料提供方便,一并在此致谢。

参 考 文 献

- 丁仲礼、刘东生, 1990. 中国黄土的土壤地层与第四纪气候旋回. 见: 刘东生主编. 黄土、第四纪地质、全球变化. 第一集. 北京: 科学出版社. 34—36.
- 计宏祥, 1991. 中国中更新世哺乳动物群. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所参加第十三届国际第四纪大会论文选. 北京科学技术出版社. 38—43.
- 辽宁省博物馆, 本溪市博物馆, 1986. 动物化石. 庙后山——辽宁省本溪市旧石器文化遗址. 北京: 科学出版社. 35—66.
- 古脊椎动物研究所高等脊椎动物组, 1959. 东北第四纪哺乳动物化石志. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊第三号. 北京: 科学出版社. 1—82.
- 祁国琴, 1989. 中国北方第四纪哺乳动物群兼论原始人类生活环境. 见: 吴汝康、吴新智、张森水主编. 中国远古人类. 北京: 科学出版社. 277—337.
- 刘金远、李毅, 1992. 偶蹄类动物化石研究. 孙玉峰、金昌柱等主编. 大连海茂动物群. 大连理工大学出版社. 89—97.
- 张镇洪、傅仁义、陈宝峰等, 1985. 辽宁海城小孤山遗址发掘简报. 人类学学报, 4(1): 70—79.
- 汤英俊, 1991. 中国早更新世哺乳动物群. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所参加第十三届国际第四纪大会论文选. 北京科学技术出版社. 32—37.
- 郑绍华、韩德芬, 1993. 哺乳类化石. 金牛山. (1978年发掘) 旧石器遗址综合研究. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊, 第19号. 北京: 科学出版社. 43—127.

- 金昌柱, 徐钦琦, 李春田, 1984. 吉林青头山遗址哺乳动物群及其地质时代. 古脊椎动物学报, **22** (4): 314 — 323.
- 周信学, 孙玉峰, 徐钦琦等, 1985. 记大连晚更新世马属一新种. 古脊椎动物学报, **23** (1): 69 — 76.
- 周信学, 孙玉峰, 王志彦等, 1990. 大连古龙山遗址研究. 北京科学技术出版社. 1 — 86.
- 姜 鹏, 1977. 吉林晚更新世哺乳动物化石分布. 古脊椎动物与古人类, **15** (4): 312 — 316.
- 施雅风, 李炳元, 李吉均, 1991. 青藏高原第四纪冰川遗迹分布图 (说明书). 北京: 科学出版社.
- 徐钦琦, 1992. 中更新世以来兽类地理分布的变化及其天气气候学的解释. 古脊椎动物学报, **30** (3): 233 — 241.
- 徐钦琦, 金昌柱, 李春田, 1985. 东北地区一万年前的气候变迁与哺乳动物的绝灭事件. 吉林地质, (1): 39 — 42.
- 徐晓风, 1986. 辽宁安平中更新世动物群中的 *Dicerorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839). 古脊椎动物学报, **24** (3): 229 — 241.
- 黄万波, 1991. 中国晚更新世哺乳动物群. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所参加第十三届国际第四纪大会论文选. 北京科学技术出版社. 44 — 54.
- 黑龙江文物管理委员会, 哈尔滨市文化局, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所东北考察队, 1987. 阎家岗旧石器时代晚期古营地遗址. 北京: 文物出版社. 17 — 60.
- 韩德芬, 许春华, 1989. 中国南方第四纪哺乳动物群兼论原始人类生活环境. 中国远古人类. 北京: 科学出版社, 338 — 391.
- 董 为, 姜 鹏, 1993. 记吉林集安仙人洞的鹿类化石, 兼述我国斑鹿化石的分类. 古脊椎动物学报, **31** (2): 117 — 131.
- 裴文中, 1965. 关于第四纪哺乳动物体型增大和缩小问题的初步讨论. 古脊椎动物与古人类, **9** (1): 37 — 46.
- Bonifay M F, 1980. Relations entre les données isotopiques et l'histoire des grandes mammifères européennes plio-pleistocènes. *Quat. Res.*, **14** (2): 251 — 263.
- Janis C M, Scott K M, 1987. The interrelationships of higher ruminant families, with special emphasis on the members of the Cervoidea. *Am. Mus. Novit.*, **2893**: 1 — 85.
- Kukla G J, 1977. Pleistocene land-sea correlation 1. Europe. *Ear. Sci. Rev.*, **13** (4): 307 — 374.
- Kukla G J, An Z, 1989. Leoss stratigraphy in central China. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocool.*, **72** (2): 203 — 225.
- Otsuka H, 1988. Growth of Antler in the subgenus *Sika* (Cervid, Mammal) from the Pleistocene formation in the Seto Inland Sea, West Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N. S., n°152: 625 — 643.
- Webb S D, Beryl E T, 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **167** (3): 117 — 158.
- Xu Q, Huang Y, 1991. The classical North European glacial stages: explanation with Astroclimatology. In: Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, *Academia Sinica* ed. Contributions to the XIII INQUA. Beijing Scientific and Technological Publishing House. 158 — 172.
- Zdansky O. 1925. Fossile Hirsche Chinas. *Palaeont. Sin.*, Ser. C, 2 (3): 1 — 94.

THE EVOLUTION OF QUATERNARY LARGE
HERBIVORES FROM NORTH-EAST CHINA
AND ITS RELATIONSHIP WITH
PALEOCLIMATICAL VARIATION

Dong Wei Xu Qinqi Jin Changzhu Li Yi

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

Key words North-east China, Quaternary, Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla, Paleoclimatology

Summary

Quaternary mammal fossils from north-east China (former Manchuria) have been collected and studied since the beginning of the century. But almost every previous study was based on the fossils from a certain site. There had no general study on the Quaternary mammal fossils found in the north-east China as a whole. The present paper is a part of the programme, led by Prof. Xu Qinqi, "The evolution of Quaternary mammal and its relationship with paleoclimatical variation". The plants are sensitive to climatical changes, their evolution has great influence on that of the herbivores. So the programme began with the large herbivorous mammals, the Proboscidea, Perissodactyla and Artiodactyla (including omnivorous suids which are large consumers of plants). They can be summarized as follows (the extinct species are marked with an asterisk):

Proboscidea

Elephantidae

*Mammuthus primigenius**, *Mammuthus (Parelephas) sungari**

Perissodactyla

Equidae

Equus hemionus, *Equus dalianensis**, *Equus przewalskii*

Rhinocerotidae

*Coelodonta antiquitatis**, *Dicerorhinus kirchbergensis**

Artiodactyla

Suidae

Sus scrofa, *Sus lydekkeri**

Moschidae

Moschus moschiferus

Cervidae

Hydropotes inermis, *Muntiacus* sp., *Cervus (Rusa) unicolor*, *Cervus (Sika) grayi**, *Cervus (S.) nippon hortulorum*, *Cervus elaphus xanthopygus*, *Megaloceros ordosianus**, *Megaloceros pachyosteus**, *Alces alces*, *Capreolus manchuricus*, *Rangifer tarandus*

Bovidae

*Buballus wansjocki**, *Bison (Parabison) exiguus**, *Bos primigenius**, *Bos taurus*, *Gazella przewalskii*, *Gazella subgutturosa*, *Pachygazella* sp., *Spirocerus kiakhtensis**, *Spirocerus peii**, *Naemorhedus goral*, *Capra* sp., *Ovis ammon*

There are all together 33 species with 14 extinct ones. Their habitats are mostly forests or steppes, a few are swamps or tundra. Among these animals, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus dalianensis*, *Equus przewalskii*, *Sus scrofa*, *Capreolus manchuricus* and *Bison (Parabison) exiguus* are the most abundant and widely distributed; *Mammuthus (Parelephas) sungari*, *Equus dalianensis*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus* and *Bison (Parabison) exiguus* are absent from other parts of China. While the forms from adjacent regions, the North and the North-west, such as *Palaeoloxodon*, *Equus sanmenensis*, *Paracamelus gigas*, *Megaloceros flabellatus*, *Buballus teilhardi* and *Spirocerus hsuchiayaoca*, are absent from the North-east.

The giant *Mammuthus (Parelephas) sungari*, evolved from less larger forms from Siberia, was extinct during the beginning of the Late Pleistocene. *Mammuthus primigenius* with lesser size extended its lineage until the end of the Late Pleistocene and the beginning of the Holocene. Both forms extincted after arriving their climax, i.e. with large size, high population density and wide distribution. The same case is found with *Coelodonta antiquitatis*, *Dicerorhinus kirchbergensis*, *Megaloceros*, *Equus dalianensis*. They were replaced by their close relatives with smaller size. On the other hand, from Heilongjiang to Liaoning, or from the north to the south, the appearance and density of pro-cold forms such as *Coelodonta*, mammoths, moose and reindeer decrease, while that of pro-warmth forms such as suids, horses, sika etc. increase.

The increase in body size is spurred firstly by abundance of food to nourish the body for full development, secondly by cold weather, i.e. Bergmann's rule. The abundance of food is controlled by natural factors. And the plants on which the herbivorous feed are sensitive to climatic changes. When the climate is unfavourable to a certain plant, its consumers will decline in quantity. In this case the smaller-sized forms can survive better than the larger-sized ones. So, there had been some significant climatic changes during Pleistocene in the North-east.

There had alternatively appeared some times the favourite climate for pro-cold forms on one hand, and the one for pro-warmth forms on the other hand. In western Europe, there were three important cold stages when the Siberian fauna reached there. They were correlated with the oxygen isotope Stage 16, 6, 2-4 respectively (Bonifay, 1980). The cold faunae migrated from Siberia to western Europe during the stages. The study of Chinese loess by Kukla and An (1989) shows that the cold periods did exist during Pleistocene and can be correlated with classical European glacial stages. The Pleistocene fossil mammals were reported found at the sea bottom in the Seto Inland Sea, West Japan (Otsuka, 1988). The present authors have seen the Pleistocene fossil collected by fishermen at the sea bottom in Bohai Sea. The same case was reported from Benghu, Taiwan Strait. The fossils from the sea bottom are well preserved and showed no trace of long-distant transport, they are evidently the remains of animals lived there during the cold period when the sea level was deep down below the present by glaciation. The alter of cold and temperate climates is therefore a global phenomenon. It is this phenomenon that influence the dispersal events of pro-cold or pro-warmth animals and their development.

There had been three dispersal events of pro-cold animals in the north-east China. The record of the first event is not very much. *Mammuthus (Parelephas) sungari* was the one immigrated from Siberia. During second event, mammoths, haired rhinos etc. immigrated deep down south. And during the third event, new forms such as moose and reindeer immigrated to the region. The third event is less important than the second. The cold periods appeared in the north-east also made some cold-resistant temperate forms such as rhinos, horse, red deer, etc. larger sized.

Finally, the dispersal, or the variation of geographic distribution of mammals in Pleistocene was ultimately controlled by the changes of the average incoming solar radiation in the winter half year of northern hemisphere on the earth's surface (Xu Q *et al.*, 1991), or by the slow changes in the geometry of the earth's orbit.