

论文

# 草原猛犸象(*Mammuthus trogontherii*)新材料及猛犸象的起源与演化模式探讨

魏光飏<sup>①②\*</sup>, 胡松梅<sup>③</sup>, 余克服<sup>④</sup>, 侯亚梅<sup>⑤</sup>, 厉新<sup>⑥</sup>, 金昌柱<sup>⑤</sup>, 王元<sup>⑥</sup>, Jianxin ZHAO<sup>⑦</sup>, 王文华<sup>⑧</sup>

① 重庆中国三峡博物馆三峡古人类研究所, 重庆 400015;

② 重庆师范大学三峡文化与社会发展研究院, 重庆 400047;

③ 陕西省考古研究院, 西安 710054;

④ 中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301;

⑤ 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

⑥ 重庆自然博物馆, 重庆 400013;

⑦ Radiogenic Isotope Laboratory, Centre for Microscopy and Microanalysis (CMM), The University of Queensland, Qld 4072, Australia;

⑧ 扎莱诺尔煤业有限责任公司露天矿生产技术部, 满洲里 021412

\* E-mail: elephantfossil@yahoo.com.cn

收稿日期: 2009-06-24; 接受日期: 2009-12-06

中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号: KJCX2-YW-106)和国家重点基础研究发展计划(编号: 2006CB806400)资助

**摘要** 最新的研究材料表明, 草原猛犸象(*M. trogontherii*)在中国的生存时代延续至晚更新世. 起源于非洲的猛犸象(*Mammuthus*)自晚上新世(3.5~3.0 Ma)首次进入欧亚大陆以来, 东亚地区就成为了该世系的演化中心. 罗马尼亚象(*M. rumanus*)→南方象(*M. meridionalis*)→草原猛犸象(*M. trogontherii*)→真猛犸象(*M. primigenius*)的转换很可能都完成于该地区, 并且每一个新种的形成都伴随着随后的大规模扩散: 走出东亚(Out of East Asia). 异域成种(allopatric speciation)是猛犸象的主要成种方式. 东亚之所以成为猛犸象新种形成的“发动机”和扩散中心, 很可能与该地区自早更新世初(2.6 Ma)以来经历了频繁而大幅度的气候、环境波动有关.

**关键词**

草原猛犸象  
松花江猛犸象  
MSE  
异域成种  
走出东亚  
气候

最近 10 年, 欧洲学者在猛犸象的起源与演化研究领域取得了突飞猛进的进展. 随着东亚地区一系列重要化石的相继发现, 各种测年技术的日趋成熟与广泛应用, 猛犸象标本测量方法、术语、系统分类学原理及标准等逐渐统一, 欧亚大陆猛犸象的演化过程及模式已初具轮廓, 一些在国际学术界流行了上百年的主流观点也已让位于一些新的理论、新的模式.

中国的猛犸象化石研究则相对滞后. 由于材料的稀少、地层时代判断的不可靠性以及对世界各地的标本了解不多、与国际同行交流甚少等不利因素, 中国真象类化石的系统分类学及生物地层学研究长期处于相对混乱的状态. 近几年来, 中国的猛犸象化石研究取得了一些阶段性成果, 一个建立在猛犸象化石基础上的华北晚上新世-早更新世生物地层学框架已基本建立起来. 以新发现的猛犸象化石为基础, 结

引用格式: Wei G B, Hu S M, Yu K F, et al. New materials of the steppe mammoth, *Mammuthus trogontherii*, with discussion on the origin and evolutionary patterns of mammoths. *Sci China Earth Sci*, 2010, doi: 10.1007/s11430-010-4001-4

合文献资料以及对已报道过的一些标本的重新研究, 本文进一步丰富了中国及欧亚大陆猛犸象化石的地史分布, 并对以猛犸象为代表的大型陆生哺乳动物的起源与演化模式进行了探讨。

## 1 新材料系统归属及“松花江猛犸象”种名讨论

### 1.1 陕西省西安市高陵县渭河阶地标本

真象科 Elephantidae Gray, 1821

真象亚科 Elephantinae Gray, 1821

猛犸象属 *Mammuthus* Brookes, 1828

草原猛犸象 *Mammuthus trogontherii*

Pohlig, 1885

材料: 一颗右第三上白齿的前半部分(图 1)

标本号: SMD: 8

地点: 陕西省西安市高陵县榆楚乡上马渡渭河北岸(34°32'N, 109°04'E)。

层位: 不明

保存单位: 陕西省考古研究院

地质时代: 晚更新世

测年结果: 33.858~24.857 ka BP(表 1)

绝对年代测定单位: 澳大利亚昆士兰大学放射性同位素实验室

测年方法及原理: 用热电离质谱(TIMS)铀系定年的方法对样品进行年代测定。两件测年样品分别取自同一白齿的两个不同部位。先对样品进行抛光, 磨去样品表层风化层, 获得非常新鲜的中间硬体部分; 再手工剔出任何残留于孔洞中的脏物, 获得重约 0.06 g 的干净的样品; 然后把样品置于 Milli-Q 水中, 用超声波反复清洗, 晾干, 再加入 0.03~0.05 g  $^{229}\text{Th}$ - $^{233}\text{U}$ - $^{236}\text{U}$  示踪剂, 彻底溶解于 15.8 mol/L 的  $\text{HNO}_3$  中。样品的进一步化学提取和仪器分析程序与以前的报道<sup>[1,2]</sup>相同。

标本测量值见表 2。这件标本是一颗中等磨蚀的

右上第三白齿, 相当大, 其后半部分缺失。齿板厚度中等, 被不均匀分布的厚白质层包裹。从侧面观, 该白齿的总体轮廓近三角形, 其磨蚀面明显凸起, 颈线相对明显, 无齿根保存。齿冠的中线明显地向舌侧弯曲。从咬合面观, 齿板稍微向舌侧收敛。尽管只有 15 个磨蚀较深的齿板被保存, 其最初的齿板数不清楚, 对该标本所缺失的后半部分齿冠的复原表明, 其完整的齿板数很可能是 18~20 (van Essen Hans, 个人交流, 2007)。

这颗白齿的磨蚀面具有典型的猛犸象属(*Mammuthus*)的形态学特征: 板状齿, 齿板的前、后边近于平行; 一些中等磨蚀的齿板在磨蚀面上表现为明显的

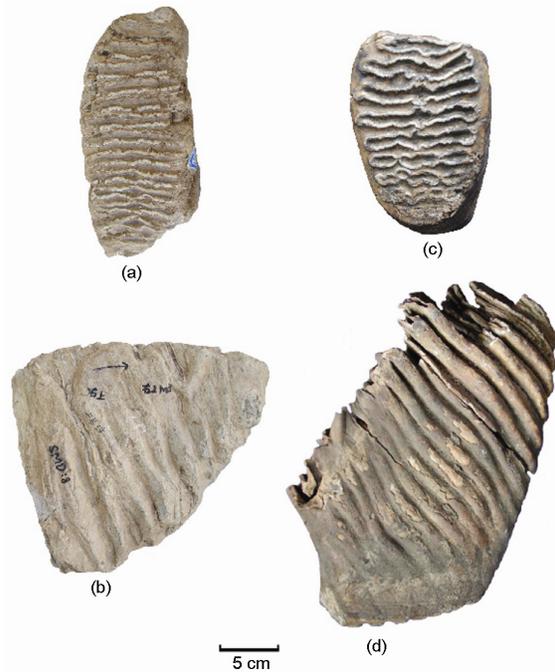


图 1 草原猛犸象 *Mammuthus trogontherii* (Pohlig)

- (a) SMD: 8, 右第三上白齿, 咬合面视; 陕西省西安市高陵县上马渡; (b) SMD: 8, 右第三上白齿, 唇面视; 陕西省西安市高陵县上马渡; (c) ZLNE001, 右第三上白齿, 咬合面视; 内蒙古满洲里市扎莱诺尔; (d) ZLNE001, 右第三上白齿, 舌面视; 内蒙古满洲里市扎莱诺尔

表 1 铀系法定年样品原始数据

样品名	U(ppm)	$\pm 2\sigma$	$^{232}\text{Th}$ (ppb)	$\pm 2\sigma$	$^{230}\text{Th}/$ $^{232}\text{Th}$	$^{230}\text{Th}/$ $^{238}\text{U}$	$\pm 2\sigma$	$^{234}\text{U}/$ $^{238}\text{U}$	$\pm 2\sigma$	校正		校正		初始值	
										$^{230}\text{Th}$ 年龄 (ka)	$\pm 2\sigma$	$^{230}\text{Th}$ 年龄 (ka)	$\pm 2\sigma$	$^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$	$\pm 2\sigma$
SMD-1	0.5583	0.0004	0.4353	0.006	1452.052	0.37312	0.00385	1.3765	0.0022	33.874	0.410	33.858	0.410	1.4144	0.0024
SMD-2	0.7830	0.0006	0.5576	0.003	1201.165	0.28193	0.00185	1.3664	0.0030	24.872	0.192	24.857	0.192	1.3932	0.0032

表2 猛犸象属第三上臼齿测量

种名	地区	资料来源	齿板数	长度 (mm)	高度 (mm)	宽度 (mm)	釉质层厚度 (mm)	齿脊频率	高冠指数
<i>M. meridionalis</i>	欧亚大陆	[3]	11~14	228.8~317.1	100.2~141.8	85.6~126.4	2.6~4.1	3.7~6.1	93.8~152.7
		[4]	11~15						
	Upper Valdarno, 意大利	[5]	11~13	240.0~298.0		85.0~122.0		4.5~5.0	
		[6]	12~14	220.0~335.0	104.0~147.0	80.0~123.5	2.5~3.8	4.18~6.41	113.0~147.0
<i>M. trogontherii</i>	欧亚大陆	[3]	14~21	213.0~358.0	118.0~218.0	57.0~107.5	1.5~3.0	6.0~8.2	145.3~304.9
		[4]	17~22						
	中国	[7]	$x17x \sim x17^{1/2}x$	264.0~313	160.0~163.0	89~91	$\geq 2.0$	5.8~7.3	
	Süssenborn, 德国	[5]	18~23	246.0~400.0	129.0~212.0	73.0~120.0	2.0~3.0	4.0~7.0	143.0~208.0
<i>M. primigenius</i>	欧亚大陆及北美	[3]	20~27	226.0~285.0	135.0~188.5	68.0~113.0	1.3~2.0	6.5~11.1	164.6~211.8
本研究标本	西安(SMD: 8)		$\infty 15+(18\sim 20?)$	222+	189+	115.0	3.0	6.1	164.3+
	扎莱诺尔(ZLNE001)		$x19x$	280+	212	104	2.4	6.6	203.8

三分结构(中间圆环状/侧部薄板状): 两个几乎等大、近长方形的侧部釉质圈和一个近圆形的中间釉质圈(古菱齿象臼齿该磨蚀阶段的釉质圈的形态通常呈中间薄板状/侧部圆环状); 这3个釉质圈继续磨蚀后融合为一个单个釉质圈, 其前、后边近于平行; 齿板的中央部位缺失一个向后和/或向前明显地呈尖状突出的构造(中尖突)。

这颗臼齿中, 釉质层褶皱的类型在很多方面都反映了猛犸象的特征。在中等磨蚀的齿板上, 发育有较大但相对浅的釉质层褶皱, 这些褶皱不像在古菱齿象标本中常见的那样强烈而规则。在猛犸象的臼齿中, 釉质层褶皱总会表现出一种“不连续性”。如这件标本, 在某些位置几乎没有褶皱, 而在其他位置褶皱可能会非常强烈, 但绝不会像在古菱齿象标本中那样规则而“连续”。

因此, 这件标本可归入到猛犸象属。相对于真猛犸象(*M. primigenius*)的同类标本而言, 这颗臼齿具有低的齿板数和齿脊频率、厚的釉质层、宽而高的齿板, 其测量值都落入草原猛犸象(*M. trogontherii*)的范围之内, 同时也排除了将其归入更原始的南方象(*M. meridionalis*)的可能性(表2)。

釉系法年代测定结果表明, 这件标本很可能是草原猛犸象在全球的最晚分布记录。本研究之前, 有明确文献记载的该种全球最晚记录来自于英国的Marsworth地区, 距今20~15万年前<sup>[4,8]</sup>。

## 1.2 内蒙古满洲里市扎莱诺尔标本

真象科 Elephantidae Gray, 1821

真象亚科 Elephantinae Gray, 1821

猛犸象属 *Mammuthus* Brookes, 1828

草原猛犸象 *Mammuthus trogontherii* Pohl-ig, 1885

材料: 一颗完整的右第三上臼齿(图1)

标本号: ZLNE001

地点: 内蒙古满洲里市扎莱诺尔煤业公司灵泉露天矿(49°20'N, 117°35'E)

层位: 扎莱诺尔古河床冲积层底部

保存单位: 扎莱诺尔历史文化陈列馆

地质时代: 晚更新世

绝对年代: 约3.37万年前<sup>[9]</sup>

与上述标本相同, 这颗臼齿的磨蚀面具有典型的猛犸象属的形态学特征: 中等或深度磨蚀后的齿板前、后两边近于平行, 中间部位与唇、舌两端在前后宽度上大致相同, 不像古菱齿象臼齿中常见的菱形形态(齿板自中间部位向唇、舌两端明显收缩、变窄); 中等磨蚀的齿板中部前后、方向上都发育有大而圆钝的中间突(median sinus), 明显不同于古菱齿象臼齿在同样部位常见的小而尖锐的中尖突(loxodont sinus); 釉质层褶皱呈“不规则性”, 时有时无(即在某些部位发育强烈, 在某些部位不发育)。这颗臼齿的完整齿板数及其他测量数据都在草原猛犸象的分布范围之内, 故其种级归属应为草原猛犸象(测量值见表2)。

作为典型的“松花江猛犸象(*M. sungari* Chow et Chang, 1959)”标本, 扎莱诺尔出土的猛犸象骨架广为世人所知。松花江猛犸象是至今仍被中国学者广

泛使用的一个猛犸象种名。笔者认为,至少据目前掌握的材料,该种名成立的依据不足,应予以取消。理由如下:

(1) 周明镇和张玉萍<sup>[10]</sup>建立新种时,只有归入材料,未指定正型标本,这不符合古生物学命名法则。这批归入材料过少,且多为第一、二臼齿及前臼齿,缺少猛犸象种级鉴定中最具意义的头骨和完整的第三臼齿,唯一的一颗上第三臼齿(V. 2053)残破不全,特征不明。

(2) 种的特征描述模糊,未能在定性或定量上将其与猛犸象属的其他种明显区分开来。

(3) 笔者观察、测量过的被周明镇及后期作者归入“松花江猛犸象”的典型标本,依据其形态学特征及测量数据,要么可归入草原猛犸象,如来自黑龙江集贤县的一颗左下第三臼齿<sup>[11]</sup>;要么可归入真猛犸象,如来自肇源县三站的猛犸象化石骨架<sup>[12]</sup>。

(4) 中国学者普遍认可“松花江猛犸象”这一种名的主要依据是其庞大的体型及比真猛犸象更原始的形态学特征。而这两点,也正是草原猛犸象的典型特征。

迄今为止,被装架起来的大型“松花江猛犸象”骨架共有3具:出土于内蒙古扎莱诺尔的一号象、二号象(现陈列于内蒙古博物馆)、三号象(现陈列于扎莱诺尔历史文化陈列馆),以及出土于黑龙江肇源的猛犸象(现陈列于黑龙江省博物馆)。相对于混合装架的一、二号象,有80%骨架保存的三号象的复原高度更具可信性。三号象装架后高达4.33 m,该数值与欧洲的大型草原猛犸象的装架高度基本一致。

据扎莱诺尔历史文化陈列馆王正一先生介绍,上面记述的这颗第三臼齿与1984年发现的三号象骨架属于同一地点、同一层位,故其应与三号象视为同种。二号象一颗完整第三下臼齿的齿板数为18,釉质层厚度达到3 mm<sup>[13]</sup>,也落入草原猛犸象的测量值范围之内(见表2)。因此,据目前掌握的情况,扎莱诺尔出土的一、二、三号象,与上面描述的这颗第三上臼齿一样,其系统归属都应是草原猛犸象。另据笔者观察,装架后高达3.33 m的黑龙江肇源猛犸象骨架(距今21.2 ka)<sup>[12]</sup>应归入真猛犸象,其大小也与西伯利亚、欧洲的同类标本大致相同。

综上所述,被以前的作者归入“松花江猛犸象”的标本,其原始者代表了草原猛犸象的一个晚期“残留”类群,且很可能代表了该种的全球最晚分布记录;

其进步者则代表了自西伯利亚南下的真猛犸象类群。相对于同时期(晚更新世)生活于西伯利亚及欧洲的真猛犸象而言,中国北方的草原猛犸象类群具有庞大的体型和相对原始的形态学特征,其演化水平与北美同时期的哥伦比亚象(*M. columbi*)大致相同。至于该类群是否已特化,是否应归入一个区域性、时间性亚种,以及草原猛犸象与真猛犸象在中国是否有过时间与地理分布上的重叠,由于目前材料较少,研究程度不够,尚无法做出准确判断。

中国草原猛犸象的“残留”类群,随气候的波动、环境的变化,晚更新世期间游动于35°~50°N之间。距今4~3万年期间,北半球曾发生过一次大规模的降温事件,在这次事件中真猛犸象南迁至中国济南地区<sup>[14]</sup>,这一时间与目前有绝对年龄测定的中国草原猛犸象的最后记录大体吻合。因此,很可能正是在这次降温事件中,全球最后的草原猛犸象失去了其生存所依赖的稀树草原环境,而被西伯利亚南下的更耐寒的真猛犸象完全取代。

## 2 欧亚大陆猛犸象演化与扩散模式讨论

### 2.1 猛犸象属各种的起源与演化

广义的猛犸象指猛犸象属(*Mammuthus*),该世系距今5~4 Ma前起源于非洲<sup>[3]</sup>。非洲的猛犸象化石分别被归入到早上新世的亚平额猛犸象(*M. subplanifrons* Osborn, 1928)与晚上新世-早更新世的先非洲猛犸象(*M. africanavus* Arambourg, 1952)<sup>[3]</sup>。前者代表了生活于非洲热带环境的最原始猛犸象类型,是后期繁盛于欧亚大陆及北美的所有猛犸象的祖先;后者被认为是前者演化出的一个仅限于非洲分布的特化的绝灭旁支<sup>[15]</sup>。

迄今为止,欧亚大陆及北美猛犸象世系演化主干上有5个大陆型种被研究者广泛接受:罗马尼亚象(*M. rumanus* Stefanescu, 1924)、南方象(*M. meridionalis* Nesti, 1825)、草原猛犸象(*M. trogontherii* Pohlig, 1885)、真猛犸象(*M. primigenius* Blumenbach, 1799)和哥伦比亚象(*M. columbi* Falconer, 1857)。此外,欧亚大陆及北美大陆边缘的岛屿上尚有一些小型的或侏儒化的猛犸象类型,如日本的原始象(*M. protomammonteus* Matsumoto, 1926)、地中海撒丁岛上的撒丁象(*M. lamarmorae* Major, 1883)以及美国加州Channel 岛上的侏儒象(*M. exilis* Stock et Furlong,

1928). 其中, 日本的原始象为小型猛犸象, 尚未侏儒化. 欧亚大陆的 4 种大陆型(即非岛屿化的)猛犸象为本文重点讨论对象.

罗马尼亚象是欧亚大陆最早的猛犸象类型, 因其正型标本发现于罗马尼亚 Dacic 盆地而得名. 该种在欧洲与中国首次出现的时间大致相同: 古地磁年表中的高斯亚极性带中部, 欧洲哺乳动物分期中的 MN16 早期阶段, 距今约 3.5~3.0 Ma<sup>[4,16]</sup>. 罗马尼亚象在欧亚大陆的首次出现, 代表了猛犸象世系一次最重要的扩散事件: 走出非洲, 同时也代表了该世系演化中心的转移. 罗马尼亚象在欧洲的生存时间延续至早更新世<sup>[4,17]</sup>, 而在中国则仅限于晚上新世<sup>[7,16]</sup>. 由于标本的稀少, 目前对该种所知甚少, 其在欧亚大陆起源的具体时间与地点尚有待研究.

南方象的正型标本发现于意大利的 Upper Valdarno, 因该地点位于欧洲南部而得名. 南方象的活动范围仅限于欧亚大陆及其附近岛屿. 2.0~0.7 Ma 期间的绝大部分时间里, 欧洲相对稳定的温带森林环境<sup>[15]</sup>为该种在本地区长期生存、缓慢演化提供了有利条件. 欧洲最原始的南方象标本发现于俄罗斯西南部的 Khapry 地区, 被最初的研究者命名为格罗莫夫象(*M. gromovi* Alexeeva et Garutt, 1965), 其地质时代为早更新世, 属于欧洲哺乳动物分期中的 MN17 早期阶段, 距今约 2.6~2.2 Ma<sup>[18]</sup>或 2.4~2.2 Ma<sup>[8]</sup>. 南方象在西欧出现的时间稍晚于东欧, 如: 法国 Chilhac 地点, 其时代为 2.0 Ma<sup>[4,8]</sup>; 意大利 Upper Valdarno 地点, 其时代为 2.0~1.77 Ma<sup>[19]</sup>.

中国最原始的南方象标本发现于陕西大荔后河村, 包括相对完整的头骨及头后骨骼, 被最初的研究者鉴定为平额象(*Archidiskodon planifrons* Falconer et Cautley, 1846). 根据汪洪<sup>[20]</sup>提供的图版和描述, 这批标本与欧洲及中国典型的南方象同类标本较少区别. 就形态特征而言, 后河村标本似乎比 Khapry 标本更原始: 作为判别猛犸象演化阶段最重要标准的第三臼齿完整齿板数, Khapry 标本最小值为 12<sup>[4,17]</sup>, 后河村标本最小值为 11<sup>[20]</sup>. 后河村动物群的地质时代处于古地磁年表中的高斯/松山(M/G)极性亚带界线上<sup>[21]</sup>, 其绝对年代很可能为距今 2.6~2.5 Ma, 略早于或相当于 Khapry 标本的地质时代.

紧伏于后河村组之下的游河组中已经出现了南方象的祖先类型——罗马尼亚象的化石, 而且这两个种在时间分布与形态学特征上表现出连续性, 没

有出现明显的重叠现象<sup>[4,7,16]</sup>. 与之相反, Khapry 地区迄今尚未有罗马尼亚象化石发现的报道. 综上所述, 南方象很可能于距今 2.6~2.5 Ma 前起源于中国, 并与来自北美的真马(*Equus*)一起自东向西快速扩散至欧洲. 研究表明, 该时期北半球发生了新生代以来大陆冰量的第一次重要聚集, 北极冰盖出现, 白令陆桥开通<sup>[21]</sup>.

对后河村动物群中小哺乳动物化石及鸵鸟蛋化石的研究也表明, 该动物群生活于干冷草原环境, 而包含罗马尼亚象在内的游河动物群则生活于温湿森林环境<sup>[20]</sup>. 很可能正是环境的突变, 导致了这两个动物群之间的转换, 也导致了罗马尼亚象向南方象的演变. 南方象的生存环境很可能有着明显的东、西差异, 即欧洲的南方象一直适应于温带森林环境, 直至中更新世初(距今约 70 万年前)被东来的草原猛犸象所取代<sup>[4]</sup>; 东亚地区的南方象则在早更新世初(距今约 2.6~2.5 Ma)就已经适应了干冷的草原环境. 随着东亚地区气候的频繁波动与不断恶化, 猛犸象适应寒冷气候的能力逐渐加强, 直至最终演化出身披长毛、能在苔原地带生存的真猛犸象.

南方象与真马在欧亚大陆的首次出现被一些研究者称为“象马事件(Elephant-Equus event)”. 以真象在欧亚大陆的首次出现作为第四纪开始标志所导致的种种混乱与争议的根源, 在于对“真象”这一概念的界定长期存在歧义. 真象(Elephant)通常指真象亚科(Elephantinae)成员, 包括已绝灭的原象属(*Primelephas*)、古菱齿象属(*Palaeoloxodon*)、猛犸象属(*Mammuthus*)及现生的亚洲象属(*Elephas*)和非洲象属(*Loxodonta*). 欧亚大陆猛犸象世系是一个连续演化、广泛分布、特征清楚的类群, 将该世系中某个新种的首次出现作为地质时代划分的参考依据无疑是可取的. 但是, 地质事件、生物事件和气候事件往往具有区域性及时间上的不同步性, 而古地磁倒转事件则具有全球同时性. 因此, 以某些区域性的地质事件、生物事件和气候事件作为地质时代的划分依据是不可取的, 只会导致混乱. 这也是本文采用 2009 年 5 月国际地层委员会(ICS)通过的建立在古地磁倒转事件基础上的国际标准作为地质时代划分依据的缘由. 据此标准, 将古地磁年表中的高斯/松山(M/G)极性亚带界线(距今 2.58 Ma)作为第四纪的起点.

全球最早的草原猛犸象化石发现于中国泥河湾盆地马圈沟遗址第三文化层, 其时代为距今 1.66 Ma,

中国华北地区因此被认为是该种的起源地<sup>[22,23]</sup>。在中国已发现的草原猛犸象标本中,来自山西平陆的一颗保存完好的上第三臼齿<sup>[11]</sup>,只有17个完整齿板,其他测量数据(如齿脊频率和高冠指数)相对于马圈沟同类标本也显示出原始性<sup>[16]</sup>。遗憾的是,这颗臼齿的产地及层位不明,该标本很可能代表了全球最早、最原始的草原猛犸象类型。

如前所讨论,草原猛犸象在中国的生存时间延续至晚更新世,距今约1.5~1.2 Ma,该种大范围地迁移,向北扩散至西伯利亚东北部,经白令海峡进入北美并在此演化出一个大型的地方类群:哥伦比亚象(*M. columbi*),该种绝灭于末次冰期末(距今1.1万年左右);向东进入日本,并在此演化出一个岛屿种:原始象(*M. protomammonteus*),该种在距今50万年左右绝灭<sup>[4,24]</sup>;向西经中东地区进入欧洲,并在距今70万年左右最终取代了当地的南方象类群<sup>[4,8]</sup>。进步的草原猛犸象进入欧洲后,与当地原始的南方象类群并非简单的取代与被取代关系,而是交织着复杂的演化、停滞、共存和杂交等过程<sup>[4,8]</sup>。

真猛犸象,又称狭义的猛犸象或长毛猛犸象,适应于干冷的寒带气候,距今80万年左右起源于西伯

利亚东北部的草原猛犸象<sup>[8]</sup>。成种后多次向西扩散至欧洲,向东经白令海峡扩散至北美,向南扩散至中国和日本。真猛犸象的一个岛屿化类群直至3.7 ka BP才最后绝灭<sup>[25]</sup>。据目前掌握的资料,真猛犸象在中国东北和华北地区的首次出现时间很可能不早于4万年前,并在1.1万年前发生的末次冰期大绝灭事件中,与欧亚大陆及北美的大陆型真猛犸象一起彻底退出了历史舞台。

## 2.2 猛犸象演化模式探讨

晚上新世-中更新世期间,猛犸象世系在欧亚大陆及北美经历了8次成种事件(MSE: Mammoth Speciation Event),分别导致了罗马尼亚象、南方象、草原猛犸象、真猛犸象和哥伦比亚象等5个大陆型种及原始象、撒丁象和侏儒象等3个岛屿型种的出现,其过程与模式总结如图2。其中,罗马尼亚象→南方象→草原猛犸象之间的转换很可能完成于中国北方,草原猛犸象→真猛犸象之间的转换完成于西伯利亚东北部。

异域成种(allopatric speciation)模式是猛犸象的主要成种方式。Wiley<sup>[26]</sup>认为,异域成种又可分为边

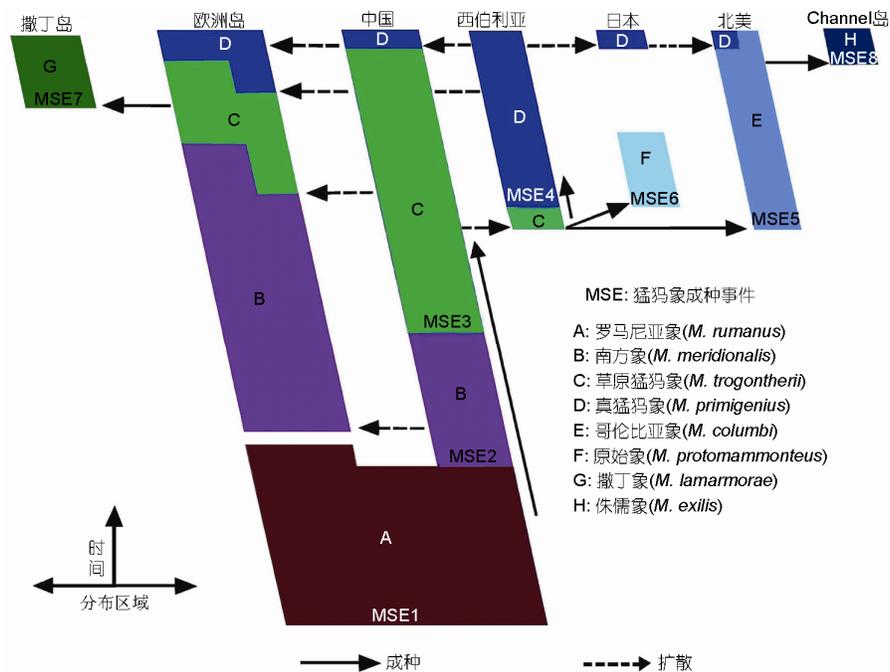


图2 欧亚大陆及北美猛犸象演化与扩散模式

域成种(peripatric speciation)与隔离分化成种(vicariance speciation)两种方式. 大陆型的罗马尼亚象(MSE1)、哥伦比亚象(MSE5)及岛屿型的原始象(MSE6)、撒丁象(MSE7)、侏儒象(MSE8)的出现显然属于典型的隔离分化成种模式, 或称地理成种模式(geographic speciation); 南方象(MSE2)、草原猛犸象(MSE3)、真猛犸象(MSE4)的出现则符合边域成种模式(见图 2). 最新的研究更强调将区域生态变化, 而非纯粹的地理隔离, 作为导致边域性种群通过自然选择或生殖选择形成新种的重要因素<sup>[4,27]</sup>.

如前所述, 猛犸象属的每一个种的地史分布都具有明显的区域上的不同步性(见图 3).

猛犸象演化的历史, 就是不断迁移与扩散的历史. 每一次成种事件, 都伴随着随后的大规模、大范围扩散事件. 猛犸象晚上新世时的扩散路线是自非洲向北进入欧亚大陆: 走出非洲(Out of Africa). 主要包括中国北方及西伯利亚东北部的东亚地区, 则成为了晚上新世-中更新世期间猛犸象的演化与扩散中心. 走出东亚(Out of East Asia), 即自东亚地区分别向西、向东至欧洲、北美, 是该时期猛犸象的主要扩

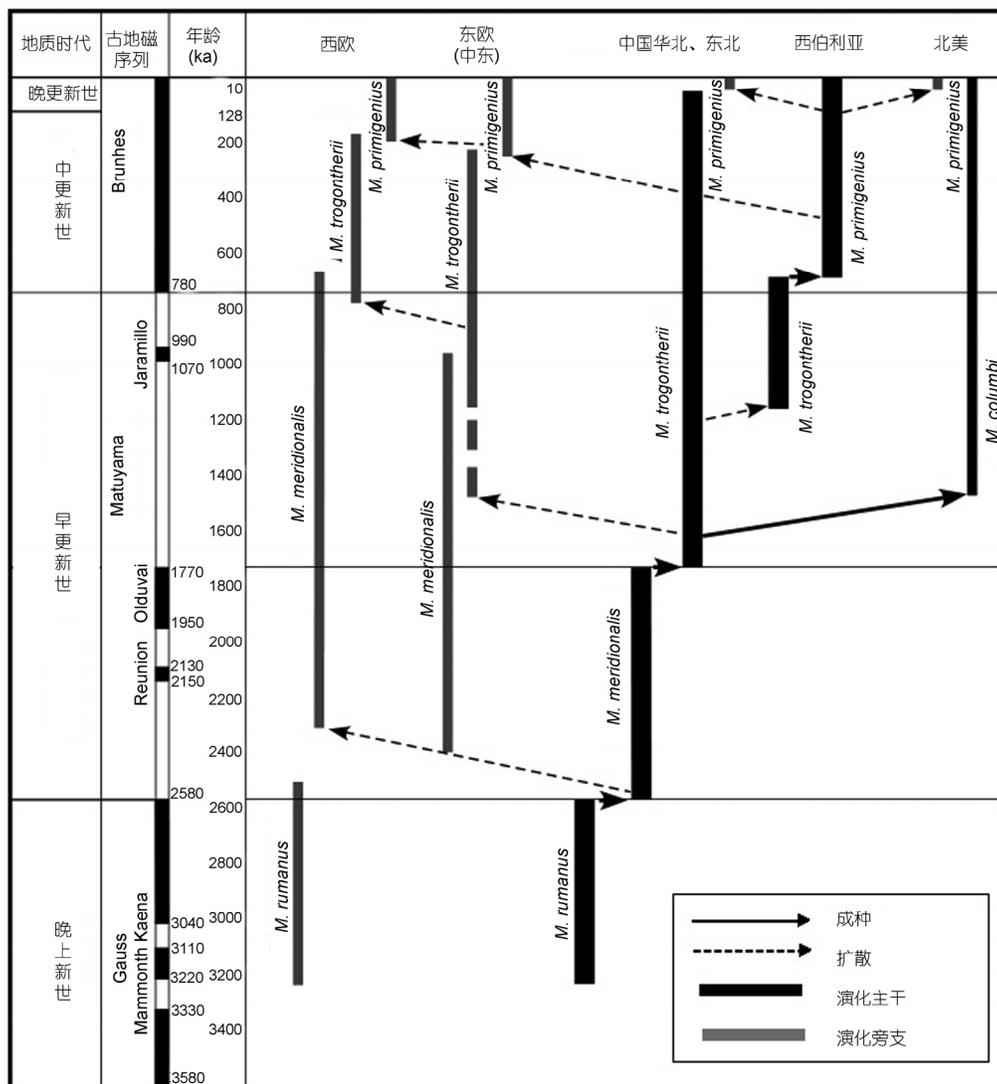


图 3 欧亚大陆及北美猛犸象(不含岛屿种)地史分布

散路线。

猛犸象与人类的关系值得深入探讨。早更新世以来欧亚大陆多处遗址中猛犸象化石与人类化石或人工制品的共同出现,表明猛犸象与人类长期生活于同一生态圈。仅华北地区泥河湾盆地,人类与草原猛犸象共存的时间就至少长达 60 万年,如同时含有草原猛犸象化石与人工制品的马圈沟遗址至东谷坨遗址的时间跨度为距今 1.7~1.1 Ma<sup>[16]</sup>。马圈沟遗址中的草原猛犸象肋骨化石上可见十分清晰的砍砸和刮削痕迹,这表明人类曾以猛犸象为食。

猛犸象的主要成种与扩散事件与早期人类演化具有较大的同步性。比如,南方古猿阿法种(*Australopithecus afarensis*)、卢多尔夫人(*Homo rudolfensis*)、能人(*Homo habilis*)、直立人(*Homo erectus*)和海德堡人(*Homo heidelbergensis*)的首次出现时间,分别对应于罗马尼亚象、南方象、草原猛犸象和真猛犸象的首次出现时间(3.5~3.0, 2.6~2.5, 1.8 和 0.8 Ma)。另外一个值得关注的现象是,猛犸象与许多其他大型陆生哺乳动物一样,很多新种的首次出现时间几乎都位于一个显著的古地磁倒转事件或全球性气候事件之后(如前所述)。这三者之间是否有必然的联系以及有着怎样的联系?还有待于以后的深入研究。

猛犸象世系在漫长的演化与迁移过程中,其头骨、下颌骨、臼齿的形态变化趋势,反映了来自外部环境的压力以及对这种压力的适应。比如臼齿,其总体演化趋势是齿板数增多、高度增加和釉质层变薄,这些形态变化都会导致咀嚼能力的加强。猛犸象由温暖的非洲热带、亚热带森林环境,向干冷的中纬度稀树草原、高纬度寒带草原甚至苔原环境迁移,其主要食物来源也相应地由营养丰富、易于食用、对臼齿磨损程度较小的乔木(包括果实、树皮和树叶)和灌木转向营养匮乏、难以咀嚼、对臼齿磨损程度更大的草本植物。

越来越多的学者认识到,气候与生态环境的改变在很大程度上是决定大型陆生哺乳动物演化方向或速率的“指挥棒”。或许,正是晚上新世以来显著的气候与环境变化所导致的生存压力,迫使猛犸象与人类相继(或同时?)走出非洲。南海深海沉积<sup>[28]</sup>和黄土沉积序列<sup>[29]</sup>显示,自早更新世初(2.6 Ma)以来,东亚地区经历了频繁、剧烈的气候波动。青藏高原的隆起可能是全球晚新生代气候恶化的重要原因<sup>[30]</sup>,位于青藏高原东北部的东亚地区自早更新世初以来所经历的频繁、剧烈的气候波动或许正是猛犸象在该地区不断演化出新种并相继“走出东亚”的外部动力。

**致谢** 本研究得到了内蒙古扎莱诺尔历史文化陈列馆王正一先生、黑龙江省博物馆魏正一先生在标本及资料提供方面的帮助,荷兰莱顿大学(Leiden University)的 van Essen Hans 先生在标本鉴定方面提供了有益的意见,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱占祥院士和祁国琴研究员阅改本文初稿,重庆中国三峡博物馆王川平和黎小龙先生对本研究提供了大力支持,在此一并致谢。

## 参考文献

- 1 赵建新, 余克服. 南海雷州半岛造礁珊瑚的质谱铀系年代及全新世高海面. 科学通报, 2001, 46: 1734—1738
- 2 Yu K F, Zhao J X, Shi Q, et al. U-series dating of dead *Porites* corals in the South China Sea: Evidence for episodic coral mortality over the past two centuries. *Quat Geochronol*, 2006, 1: 129—141
- 3 Maglio V J. Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans Am Phil Soc*, 1973, 63: 1—149
- 4 Lister A M, Sher A V, van Essen H, et al. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quat Int*, 2005, 126—128: 49—64
- 5 Dubrovo I A. A history of elephants of the *Archidiskodon-Mammuthus* phylogenetic line on the territory of the USSR. *J Palaeontol Soc India*, 1977, 20: 33—40
- 6 van Essen H. Tooth morphology of *Mammuthus meridionalis* from the south bight of the North Sea and from several localities in the Netherlands. *Deinsea*, 2003, 9: 453—511
- 7 Wei G B, Taruno H, Kawamura Y, et al. Pliocene and Early Pleistocene primitive mammoths of northern China: Their revised taxonomy, biostratigraphy and evolution. *J Geosci Osaka City Univ*, 2006, 49: 59—101
- 8 Lister A M, Sher A V. The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science*, 2001, 294: 1094—1097
- 9 黎兴国, 刘光联, 许国英, 等. 中国猛犸象-披毛犀动物群与顾乡屯组. 第一次全国 <sup>14</sup>C 学术会议论文集. 北京: 科学出版社, 1984. 121—127

- 10 周明镇, 张玉萍. 东北第四纪哺乳动物化石志. 北京: 科学出版社, 1959. 22—34
- 11 周明镇, 张玉萍. 中国的象化石. 北京: 科学出版社, 1974
- 12 甄朔南, 杨大山, 魏正一, 等. 黑龙江省肇源县松花江猛犸象完整骨架的发现. 北京自然博物馆研究报告, 1979, 3: 1—9
- 13 程道宏, 王正一, 魏正一. 扎莱诺尔新出土的猛犸象. 古脊椎动物学报, 1982, 20: 88—89
- 14 Takahashi K, Wei G B, Uno H, et al. AMS  $^{14}\text{C}$  chronology of the world's southernmost woolly mammoth (*Mammuthus primigenius* Blum.). *Quat Sci Rev*, 2007, 126: 954—957
- 15 Lister A M, Bahn P. *Mammoths*. London: Frances Lincoln Ltd, 2007
- 16 Wei G B. Taxonomy and biostratigraphy of the Middle Pliocene-Early Pleistocene *Mammuthus* of northern China, with discussion on the evolution of Eurasian mammoths. Dissertation for the Doctoral Degree. Osaka: Osaka City University, 2004
- 17 Lister A M, van Essen H. *Mammuthus rumanus* (Stefanescu), the earliest mammoth in Europe. In: Petulescu A, Stiuca E, eds. *Advances in Vertebrate Paleontology 'Hen to Panta'*. Bucharest: Romanian Academy Institute of Speleology 'Emil Racovita', 2003. 47—52
- 18 Titov V V. Most ancient elephants from the south of Russia. In: Cavarretta G, Gioia P, Mussi M, et al, eds. *The World of Elephants*. Rome: Proceeding of the First International Congress, 2001. 152—156
- 19 Palombo M R, Ferretti M P. Elephant fossil record from Italy: Knowledge, problems, and perspectives. *Quat Int*, 2004, 126—128: 107—136
- 20 汪洪. 陕西大荔更新世哺乳动物群. 古脊椎动物学报, 1988, 26: 59—72
- 21 邓涛, 薛祥煦. 中国的真马化石及其生活环境. 北京: 海洋出版社, 1999. 1—153
- 22 Wei G B, Taruno H, Jin C Z, et al. The earliest specimens of the steppe mammoth, *Mammuthus trogontherii* from the Early Pleistocene Nihewan Formation, North China. *Earth Sci*, 2003, 57: 289—298
- 23 魏光飏, Lister A M. 马圈沟遗址古地磁测年结果在欧亚大陆猛犸象演化研究上的重要意义. 古脊椎动物学报, 2005, 43: 243—244
- 24 Takahashi K, Namatsu K. Origin of the Japanese Proboscidea in the Plio-Pleistocene. *Earth Sci*, 2000, 54: 257—267
- 25 Stuart A J, Kosintsev P A, Higham T F G, et al. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature*, 2004, 431: 684—689
- 26 Wiley E O. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: John Wiley and Sons Inc., 1981. 1—439
- 27 Schneider C J. Natural selection and speciation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 12398—12399
- 28 汪品先, 赵泉鸿, 翦知湔, 等. 南海三千万年的深海记录. 科学通报, 2003, 48: 2206—2215
- 29 Guo Z T, Ruddiman W F, Hao Q Z, et al. Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China. *Nature*, 2002, 416: 159—163
- 30 Ruddiman W F, Raymo M E, Martinson B M, et al. Pleistocene evolution: Northern Hemisphere ice sheets and North Atlantic Ocean. *Paleoceanography*, 1989, 4: 353—412