

## 哺乳类化石与更新世气候\*

周 明 鎮

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

現代哺乳类地理区划的研究,表示哺乳类动物的地理分布与地球上气候带的分布有密切的关系。在第四紀地質研究中,化石哺乳类常被用来作为了解更新世气候变化的依据。在欧洲的第四紀研究中,常根据某些种或属的出現或存在,或哺乳动物羣的总体性质的变化,区别出所謂“喜暖”或“喜冷”的动物羣,来了解更新世气候变化的过程。但是,在实际使用中,化石哺乳类作为古气候的指示化石,具有一定的局限性和复杂性,必須根据各个区域内具体的自然条件,和化石动物羣的深入研究和分析,来决定其应用的范围和方式。

本文是关于应用化石哺乳类作为了解第四紀古气候标志时,需要考虑到的某些基本問題的叙述。另外,主要以我国南方更新世中期哺乳类化石的資料为例,說明当时哺乳动物羣性质与古气候之間可能存在的关系。

### 一、哺乳类动物对不同温度气候的适应性

哺乳类作为一个高等动物类型,它們对环境中的气候条件的适应有許多的特点。

气候条件包括許多方面的因素,对陆生脊椎动物来說,最主要的是温度和湿度,这里主要着重討論温度的因素。

一般地說,生物的門类愈高等,它們对周围环境中生活条件(包括温度)的适应能力愈強。在陆生脊椎动物中,哺乳类与两栖类和爬行类比較,对陆上生活条件具有更大的适应能力。因此,虽然哺乳类的历史比較短,它們能更广泛的滲入到各种不同的生态环境。

哺乳类对温度条件的反映,是通过两种密切相关而在性质上稍有区别的适应性的統一来体现的。在这两个方面中,一种可說是更属于内部机能或生理方面的,一种是属于表层构造方面的。从生理上說,哺乳类是一类严格的狭温性(stenothermal)动物。但由于它們在身体的表层和外部发展了一套对各种温度条件及其变化的保温及調节构造,因此,即使属于同一个属或种的动物,也可以适应于各种不同的气候条件与温度变化,而这种能力远远超过爬行类所能承受的幅度。

作为一类严格的狭温性动物,哺乳类与鳥类一样是属于定温性型的(hoınoisothermal)动物。在哺乳类中,每一种动物能够維持正常生理机能的体温变异范围很小,在最低等的哺乳类单孔类的針鼹,也只有  $7.5^{\circ}\text{C}$  ( $26.5^{\circ}$ — $34^{\circ}$ )。而針鼹可以說是一种“半”哺乳“半”爬行类的动物,虽然它的哺乳类性质是主要的。有袋类的温度变异也較大。在高等的哺乳类中,除了有一些已經发展了另一些适应性——如冬眠、夏眠——的种类外,它們能維持

\* 8 月 25 日收到。

正常生理活动的体温变动的幅度一般不超过 4°C。比较高和稳定的体温使它们具有更完善的内部机能,更大的和持久的活动能力等。相对地,在爬行类等变温性(poikilothermal)动物,它们的体温,基本上随着周围大气圈或水体内的温度和身体活动量的增减而在相应地变化。因此,它们体温的可变幅度就很大。高温的限度可以到 47°C 左右,稍低于动物体内蛋白质凝固的温度;低温限度则在 0°C 左右,稍高于血浆的冻结温度,这些性质依生物的种类而有所不同。

一般低等动物对温度的容忍力较大,爬行动物的变温性使它们在一定的程度上成为一种广温性(eurythermal)动物;但在另一方面,由于身体构造上的缺陷,使它们不能在更大的范围内适应严酷的气候变化,特别是对低温气候的适应。主要由于这一原因,在化石脊椎动物中,爬行类作为了解古气候,特别是作为某一地点和地质时期最低温度的指示化石,比哺乳类更为有用和可靠。在北美的更新世时,可以根据大陆龟(*Geochelone*)化石在更新世不同时期中分布的最北界限,或者说,它们子午线方向变动的情况来了解各不同时期内,冰川进退或冬季霜冻界线变动的范围(Hibbard, 1960)。

与爬行类不一样,哺乳类虽然在生理上是一类更严格的狭温性动物,但是,由于动物身体的表层及外部产生了一系列的保温和调节温度的机构,如发达的皮下脂层,皮毛,以及汗腺等。就整个来说,哺乳类对温度变化的适应能力远比爬行类为强。

基本上由于上述哺乳类对于温度适应的特性,再加上每一动物种、属的历史发展的背景,决定了现代哺乳类地理分布的范围。因此,从气候方面看,一方面表现出和气候条件有关的一定的地区性;另一方面,即使是属于同一个种的动物,也比许多其他类的动物有更广和多样的分布范围。

哺乳动物群的分布受到气候条件的限制,可以用我国现代的情况为例来说明。代表气候上很不相同的东北区和华南区的哺乳动物区系,无论从整个动物群的面貌或个别种方面来比较,都有显著的不同。

东北区位于北温带的北部,气候寒冷。北部的年平均温度不到 0°C。在哺乳类方面有白鼬(*Mustela erminea*)、狼獾(*Gulo gulo*)、驼鹿(*Alces alces*)、雪兔(*Lepus timidus*)、林旅鼠(*Myopus middendorffi*)等寒带或近于寒带类型的种类。还有在半驯化状态中生活的有驯鹿(*Rangifer tarandus*),这是比较更限于寒带的动物。

华南区,包括云南和广西南部,福建沿海和沿海岛屿,属于亚热带气候区,除高山上外,气候温热多雨,年平均温度在 22°C 以上,12 月和 1 月的月平均温度超过 12°C。因此,在这些地区的动物群内就有一些代表热带和亚热带森林区的代表种类,例如:树鼩(*Tupaia glis*)、懒猴(*Nycticebus coucang*)、长臂猿(*Halobates* spp.)及其他许多灵长类、穿山甲(*Manis pentadactyla*)、灵猫(*Viverra zibetha*)、椰子猫(*Paguma larvata*)和残存的印度象(*Elephas maximus*)等。

与上述情况相反,有一些哺乳动物种,可以有很广泛的分布范围。虎(*Felis tigris*)的踪迹可以从印度尼西亚、印度,向北一直到苏联西伯利亚的伊尔库次克附近。前者位于热带或亚热带,后者位于寒带。从垂直高度上说,有的分布于热带平原地区的丛林中,有的可以到 4,000 米左右的高山上(中亚)。现生种的虎,由于研究比较详细,可以依据分布地区和某些形态特征的不同区别出 8—9 个不同的亚种。例如分布于我国东北及乌苏里江

一带的东北虎 (*F. t. longipilis*) 和南方的爪哇虎 (*F. t. sondaica*) 和印度虎亚种 (*F. t. bengalensis*) 在毛色、毛的紧密程度、身体大小等方面都有很大不同。东北虎亚种的毛色较浅, 黑色纹少, 毛长而密, 身材较壮大。因为化石中的材料较少和残破, 研究上很难做到象现代动物中那样深入, 这些形态特征, 除了大小外, 其他在化石材料中都无法辨别。因此在利用哺乳类化石作为古气候的指示化石时, 比较困难和需要采取郑重的态度。

## 二、“以今证古”原则在化石种类上的应用

无论在地质学上或是生物学上, “以今证古”的原则, 是我们工作上重要的基本方法之一。在古生物学研究中, 对于许多古代生物的习性等的了解, 主要是依靠和有关的现代动物种类的比较研究中得到的。但是, 说到“现代”和“古代”相同, 并可以作为引证依据的主要是限于物理、化学、生物作用的基本原理, 而在研究具体问题和条件时, 现代的现象可以和过去有很大不同, 甚至有相反的。从气候上说, 现代地球, 基本上处于一个“大冰期时代”(不论是冰期或间冰期)中, 现代观察到的有一些情况就不能简单地被用来去理解过去。同样, 在古哺乳动物方面, 一个最显明的例子, 如果只根据现代象的研究结果, 而没有西伯利亚和阿拉斯加冻土和冰层的裂隙填充物中一些猛犸象遗骸的发现, 很难就确切地证明在长鼻类中曾产生过一些能适应寒冷气候的种类。因为单纯根据现代象类的研究是无法理解的。适应寒冷气候的猛犸象的发现, 使我们对一些更新世动物有了更合理的了解和新的启发, 使我们现在知道在白齿形态上很相近的猛犸象 (*Mammuthus primigenius*) 和印度象 (*Elephas maximus*) 不是属于同一进化枝系上的。而在一般所称的猛犸象中, 也有代表南方类型的猛犸象, 例如: 北美的哥伦布猛犸象 (*Parelephas columbi*)。另一方面, 在地史上一般限于热带生活短颌乳齿象类中, 在更新世时也曾产生过一些至少能适应于凉爽的温带气候的类型, 例如: 美洲乳齿象 (*Mammuth americanus*)。

除了象猛犸象和类似的特殊例子外, 在大多数情况下, 由于现代的地球基本上还处于冰期时代, 或者说还未完全脱离冰期的影响, 因此, 使我们在北极附近还可能找到一些适应于寒带甚至极带地区生活的动物, 如麝牛 (*Ovibos moschatus*), 北极狐 (*Vulpes lagopus*) 等。这些动物实际上是更新世晚期冰期时代遗留下来的残存种类。它们可以帮助了解冰期时一些哺乳类的生活习性, 在地史上正常气候流行的时代, 这些典型的寒带型的动物, 至少在平原地区是无法生存的。

## 三、哺乳类身体大小和气候的关系

从现代哺乳类的地理分布中, 可以看出, 属于同一属内各相近的种, 或不同地区的同一种动物的身体大小和各地的气候条件(主要指温度)之间存在着一定的关系。一个普遍的现象是寒冷地区的动物身体较大, 温暖或热带地区的身体较小, 根据在欧洲中部调查的材料 (Allee 等, 1951, p. 464), 麝、狐、野猪等大型兽类的身体, 欧洲东北部的身体都较大, 愈向西南则身材越小。以头骨的平均长度为标准, 欧洲野猪的大小变化如下:

西班牙南部	324 毫米
西班牙北部	352
法国南部和德国	380—410
白俄罗斯	465

东西伯利亚 560  
北美的一种花鼠(*Geomys bursaris*)从北向南身体的长度表现如下的变化:

緯度位置	平均体长(单位毫米)
46°N 以北	296
40—46°N	284
40°N 以南	256

同样的现象几乎可以在每一类定温动物(哺乳类和鸟类)中观察到。虽然也有一些例外的情况,但是比较个别,而且常因受特殊条件所支配,在一般情况下这个现象可以认为普遍地正确的。

另外,在实验室内对动物进行试验也显示同一结果。用同一个种或同一胎所生的动物(如白鼠、鸡)在温度较高的条件下饲养成长的成体身材较小于在较低温度下成长的个体。

德国动物学家贝格曼(C. Bergmann)曾对动物身体大小和环境温度条件的关系进行详细研究(1841),并概括出一条“定律”,即:“在相等的环境条件下,一切定温动物身体上每单位表面面积散发相等的热量”。这个“定律”后来被称为“贝格曼法则”,是动物地理学上最重要的基本原理之一。

至于动物地理上与气候因素有关的其他一些法则,如格洛弗氏法则(Glover's Rule)和爱伦氏法则(Allen's Rule)等,前者是关于动物毛色方面的,后者是属于哺乳类末梢构造(如耳、尾、肢体等)方面的,因在化石材料上不易保存,这里不予细述。

根据贝格曼法则来解释动物身材大小与气候变化的关系:在大气温度和内部体温等相同的情况下,身体大的定温性动物(哺乳类与鸟类),每单位体积相应地具有较小的体表面积或散热面。所以在寒冷的环境中,身体大的动物个体,体热的散失量较小。另外,体积的增加是依直线长度的立方比例增加的,而身体表面积是依平方比例增加的。所以,无论从个体变化或系统发生变化方面考虑动物身体增大,可以相应地减少体热的散失量,对于在寒冷环境中生活的动物说是一种有利的适应。

可以说由于贝格曼法则在自然界中作用的结果,哺乳类中同一属内的各相近种,或同一种内不同的亚种或集群,在地理分布上表现出一个普遍的现象是:北方或靠近北方的种或亚种的身材大,南方的种或亚种的身材小。在同一地区内,身材小的种或亚种分布在平原或河谷地带,而身体大的则居住于海拔较高的山区或高原地带。

前节中谈到的关于中欧和北美的野猪和花鼠的纬度分布与大小的关系也是贝格曼法则的体现。因此,贝格曼法则事实上已成了生态动物地理学上最基本的概念之一。

#### 四、从贝格曼法则推论更新世中期华南的气候

在本文第一节内曾提到现代的虎可以根据其毛皮的颜色和性质,及个体大小区别出不同的亚种。这些特征中,在化石材料上,特别在标本残缺的情况下,大小的差别可说是几乎唯一可资区别的特征。在这种情况下,贝格曼法则就可能在化石哺乳类中应用,作为了解古气候的参考。

柯伯特(Colbert, 1949)在研究我国四川万县盐井沟哺乳类化石(大熊猫-剑齿象动物群)时,曾提出:根据贝格曼法则在化石哺乳类中的应用,华南更新世中期的气候比现代凉

爽。具体表现许多动物的个体增大,不过他当时把南方巨猿作为一个主要的讨论的对象,认为是一种生活于寒冷气候环境中的“巨人”!

可能由于当时盐井沟动物群的研究工作还在进行中,和受到具体资料的限制,柯伯特对这个问题未作深入的分析。后来他和荷兰古生物学家何尤一同对动物群作了系统研究(1953),不过其中并未提到关于当时气候方面的问题。但我们如果根据他们对动物群系统研究的结果分析这个问题,可以看出一些有趣的问题。

当我们对化石动物群进行分析时,在处理资料时必须注意几个问题。首先,化石的鉴定至少在一定程度上必须精确可靠,系统关系必须研究得相当清楚。其次,必须选择可以和相接、相近或相同时代或地区的有关种来进行比较,这样比较工作才能在合理的基础上进行。另外,化石的材料,包括种类和个体的数目,应有较多的数量来作比较,才可能得到较为可靠的推论。

华南更新世中期的大猫熊-剑齿象动物群根据柯伯特和何尤(Colbert and Hooijer, 1953)对四川万县盐井沟材料的研究,共包括 29 种哺乳类,其中种类的鉴定可以肯定的有 27 种,而与更新世晚期、现代、或邻近地区动物群有密切关系的有 20 个种。我们如果将这 20 种动物和相应的现代种进行对比,它们与现代亚洲南部的相应的种或种间的差别,主要表现在个体大小方面(见附表)。

动 物 种 属		主要区别特征 (依柯伯特、何尤, 1953 定义)
现代种(亚洲南部)	相当或相近的化石种或亚种	
<i>Rhinopithecus roxellanae</i>	<i>R. r. tingianus</i>	较大、较粗壮
<i>Hylobates</i> spp.	<i>H. sericus</i>	壮大
<i>Rhizomys sinensis</i>	<i>R. s. toglodytes</i>	个体较大
<i>H. subcristata</i>	<i>H. cf. subcristata</i>	大
<i>Cuon javanicus</i>	<i>C. j. antiquus</i>	较壮大
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	<i>A. m. fovealis</i>	牙齿较长大
<i>Charronia flavigula</i>	<i>C. f. tyrannus</i>	个体较大
<i>Arctonyx collaris</i>	<i>A. c. rostratus</i>	个体较大
<i>Viverra zibetha</i>	<i>V. z. expectata</i>	较壮大
<i>Felis tigris</i>	<i>F. tigris</i>	牙齿有的较大
<i>Megatapirus augustus</i>	<i>Tapirus indicus</i>	个体特别巨大
<i>Sus scrofa</i>	<i>S. scrofa</i>	无显著区别
<i>Rusa unicolor</i>	<i>R. unicolor</i>	角较粗大
<i>Moschus moschiferus</i>	<i>M. m. plicodon</i>	下臼齿较壮大
<i>Muntiacus muntjak</i>	<i>M. m. margae</i>	个体较大
<i>Elaphodus cephalophus</i>	<i>E. c. megalodon</i>	个体较大
<i>Bubalus bubalis</i>	<i>B. bubalis</i>	无显著差别
<i>Bibos gaurus</i>	<i>B. g. grangeri</i>	个体较大
<i>Capricornis sumatraensis</i>	<i>C. s. kanjereus</i>	个体较大
<i>Naemorhedus goral</i>	<i>N. goral</i>	下颊齿列较长,但差别不显著。

以上 20 种动物,可以区分为几类:

- (1) 与现代种相同,形态上无显著差别,在分类上可鉴定为同一种的共有 5 种,接近动物群中已知全部种数的 20%。其中有 3 个种(虎、黑鹿、羚羊),根据保存部分(牙齿或角心)观察,比现

代种稍大。

- (2) 与相应的现代种可以比较,系统上有直接联系,但有显著的差别,以至在分类上可以认为属于不同属或亚属(巨猿)或种(如长臂猿)的有2种。化石属或种在形态上表现出的一个最显著的特征是个体特别巨大。
- (3) 在全部动物群中有13个“种”(接近50%),被定为新的亚种,根据原作者的定义,其主要特征均为比相应的现代种的个体较为粗壮或巨大(见附表)。
- (4) 如果把动物群中有相近的,或系统上有较直接联系的现代种可资比较的属、种或亚种,合计起来考虑,那末全部20种动物中,有18种(90%)比相应的现生种或亚种的身体大。

从上述分析可以看出,四川盐井沟,以至更新世中期时分布在亚洲大陆东南部的整个剑齿象-大熊猫动物群,其中多数动物在形态上表现出的一最显明的普遍特征是个体的增大。这个现象正如柯伯特(1949)曾指出过的,可以用贝格曼法则来解释。

因此,哺乳动物群的性质表示,当中更新世时,至少在某一段时期内,我国南方及邻近地区的气候,在温度方面发生较普遍的降温现象,影响的区域相当广泛,可以包括秦岭以南大部地区。当时该地区的年平均温度或至少冬季的平均温度比现在的要低。

除此以外,从其中一部分动物的分布来看,如小熊猫、大熊猫、金丝猴等过去分布的范围较广,目前已大大缩小,并退居到较高的山地和西部高原地区生活,也可能与后来气候变暖有关,同时,与我国南方更新世初期动物群(巨猿动物群)中比较,不少种类在中期时绝灭,尤其是其中的乳齿象,大陆龟等的绝灭,可能也和气候的变冷有关。

由于应用哺乳类化石作为古气候根据时要牵涉到生物学和地质学上许多复杂的问题(见前),上述关于华南更新世中期动物群的例子,只是一个初步推论,是否真实尚需今后多方面的研究来证实。

(1961年6月完稿)

### 参 考 文 献

- 郑作新、张荣祖, 1959: 中国动物地理区划与中国昆虫地理区划(初稿)。第一部分, 1—66页, 科学出版社。
- Allee, W. C. and Schmidt, K. P., 1951: *Ecological Animal Geography*. 2nd Ed. pp. 453—507.
- Bergmann, C., 1847: Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Gottinger Studien*, 2, pp. 595—708.
- Colbert, E. W., 1949: Some Paleontological Principles Significant Human Evolution. "Studies in Physical Anthropology", No. 1. *Early Man in the Far East*. pp. 103—149.
- Colbert, E. H. and Hooijer, D. A., 1953: Pleistocene Mammals from the Limestone Fissures of Szechwan, China. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 102(1).
- Hibbard, C. W., 1960: An Interpretation of Pliocene and Pleistocene Climates in North America. *Rept. for 1959—60, Mich. Acad. Sci.* pp. 5—30.