

# 西藏札达盆地发现的最原始披毛犀揭示冰期动物群的高原起源

◆ 邓涛<sup>1</sup> 王晓鸣<sup>1,2</sup> 李强<sup>1</sup>

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044

2. 美国洛杉矶自然历史博物馆古脊椎动物学部, 洛杉矶 CA 90007

**摘要** 冰期动物群长期以来已被认识到与更新世的全球变冷事件密切相关, 其中的动物也表现出对寒冷环境的适应, 如体型巨大、身披长毛, 并具有能刮雪的身体构造, 以猛犸象和披毛犀最具代表性。这些令人非常感兴趣的绝灭动物一直受到广泛的关注, 它们的上述特点曾经被假定是随着第四纪冰盖扩张进化而来, 即这些动物被推断可能起源于高纬度的北极圈地区, 但一直没有可信的证据。本研究根据来自西藏的新化石材料证明, 冰期动物群的一些成员在第四纪之前已经在青藏高原上演化发展。冬季严寒的高海拔青藏高原成为冰期动物群的“训练基地”, 使它们形成对冰期气候的预适应, 此后成功地扩展到欧亚大陆北部的干冷草原地带。这一新的发现推翻了冰期动物群起源于北极圈的假说, 证明青藏高原才是它们最初的演化中心。

**关键词:** 冰期动物 披毛犀 上新世 青藏高原 全球变化

中图分类号: Q915 文献标识码: A

文章编号: 1009-2412(2012)03-0017-05

DOI: 10.3969/j.issn.1009-2412.2012.03.003

收稿日期: 2012-1-11 修回日期: 2012-5-6

联系作者: 邓涛, 研究员, dengtao@ivpp.ac.cn。

研究资助: 国家自然科学基金(40702004, 40730210); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX20YW-Q09)。

## 一、研究背景及科学问题

在最有代表性的冰期动物中, 披毛犀在晚更新世广泛分布于欧亚大陆北部被称为“猛犸象草原”的生态环境中, 适应于严寒的气候<sup>[1,2]</sup>。披毛犀具有非常粗壮的骨架、厚重的皮毛和巨大的鼻角, 是最知名的犀牛和被了解得最多的更新世动物之一。此前的化石记录已显示披毛犀起源于亚洲, 但其早期的祖先遗存仍然模糊不清<sup>[3,4]</sup>。

在本文的研究之前, 只有少量早期披毛犀的材料, 这些材料来自于约 200 万年前的中国地区。在甘肃临夏盆地最早的黄土沉积中发现的一具完整的泥河湾披毛犀头骨及其下颌骨, 其地质年龄为 250 万年, 是当时世界上已知最早的披毛犀化石<sup>[5]</sup>。临夏盆地的披毛犀化石出现于第四纪初期。正是在这一时期, 极地冰盖迅速增长, 全球气候发生强烈变化。全球冰量的变化通过陆地干旱度和冬季风强度极大地影响了黄土的沉积。因此, 临夏盆地的披毛犀是大冰期开始的一个重要指示。在临夏盆地发现披毛犀对了解披毛犀的早期进化具有重要意义, 其特征显示披毛犀至少在上新世就应该从真犀类中分离出来。因此, 披毛犀实际的出现时间应该更早。

## 二、札达盆地地质概况

札达位于西藏自治区西部的象泉河流域, 海拔 3700—4500m, 在行政上属于阿里地区管辖。在地质构造上, 札达盆地位于拉萨地块与喜马拉雅构造带接触部位。雅鲁藏布江缝合带沿盆地北缘阿伊拉日居山通过, 晚新生代以来喀喇昆仑断裂在阿伊拉日居山南北缘通过, 札达盆地南缘为特提斯喜马拉雅山及藏南拆离系。盆地东西长约 140km, 南北最大

宽度为 50km,盆地呈向西开口的喇叭状。盆地内的新生代地层近水平产出,超覆于盆地基岩侏罗-白垩系变质砂岩之上,地层出露厚度在盆地南缘达到最大,约 800m 左右,下部为快速堆积的含砾砂岩夹薄层泥岩,中部为砂岩与泥岩、泥灰岩互层,上部为巨厚砾岩与薄层泥灰岩、泥岩互层<sup>[6]</sup>。

由于札达盆地在研究青藏高原隆起上的重要意义,过去 10 多年来已经报道有 4 个各自独立进行的古地磁年龄测定。这些古地磁工作都贯穿了札达盆地 800 多米厚度的新生代沉积,得到可以相互映证的类似结果,但一个共同的不足是都缺乏准确的哺乳动物化石时代约束<sup>[7]</sup>。我们因此在新发现化石的基础上对其进行了重新修订和解释。

札达盆地新发现的哺乳动物化石包括貉、狐、雪豹、獾、鼬、豹鬣狗、札达三趾马、西藏披毛犀、祖鹿、岩羊、旋角羚、库羊、嵌齿象、高冠松鼠、微仓鼠、原鼯鼠、比例克模鼠、姬鼠、三裂齿兔和鼠兔等,这些化石首次为札达的沉积物定年提供了迄今为止最严格的时代约束。在沉积序列下部发现的一个小哺乳动物化石组合尤为关键,其中最具有时代意义的是模鼠 (*Mimomys*),它最早出现在西西伯利亚的早上新世,很快扩散至亚洲北部、欧洲和北美。大型食肉类动物中的豹鬣狗 (*Chasmaporthetes*)、狐 (*Vulpes*)、貉 (*Nyctereutes*) 和獾 (*Meles*) 提供了更多的时代约束,这些属在亚洲的首次出现都在上新世。古地磁剖面重新解释的结果显示札达盆地的新生代沉积物的年龄为 610 万年至约 40 万年。

### 三、西藏披毛犀化石

在札达盆地发现的披毛犀化石材料,包括同一成年个体的头骨、下颌骨和颈椎,代表一个披毛犀的新种(图 1)。化石地点位于西藏阿里地区札达县城东北 10km 处,在地层上产自札达组上部的细粒沉积物中。化石的地质年龄根据动物群对比和古地磁测定,指示为上新世中期约 370 万年前。新种西藏披毛犀 (*Coelodonta thibetana*) 在系统发育上处于披毛犀谱系的最基干位置,是目前已知最早的披毛犀记录。随着冰期在 280 万年前开始显现,西藏披毛犀离开高原地带,经过一些中间阶段,最后来到欧亚大陆北部的低海拔高纬度地区,与牦牛、盘羊和岩羊一起成为中、晚更新世繁盛的猛犸象-披毛犀动物群的重要成员。这一研究成果已发表在 2011 年 9 月 2 日



图 1 西藏札达盆地发现的披毛犀化石及披毛犀的起源、分布和扩散

A. 西藏披毛犀新种的正型标本

B. 披毛犀在欧亚大陆的分布范围和时代

*Science* [333(6047): 1285—1288] 上<sup>[8]</sup>。

西藏披毛犀具有披毛犀的一系列典型特征,包括修长的头型、骨化的鼻中隔、宽阔而侧扁的鼻角角座、下倾的鼻骨、抬升而后延的枕嵴、高大的齿冠、发达的齿窝等。另一方面,西藏披毛犀不同于其它进步的披毛犀,主要表现在它的鼻中隔骨化程度较弱,只占据鼻切迹长度的 1/3; 下颌联合部前移; 颊齿表面的白垩质覆盖稀少,外脊褶曲轻微; 第二上臼齿的中附尖弱,第三上臼齿的轮廓呈三角形; 下颊齿下前尖的前棱钝,下次脊反曲并具有显著弯转的后端; 第二、第三下臼齿的前肋微弱等。

西藏披毛犀的头骨具有相当长的面部。粗糙面占据了整个鼻骨背面,由此指示它在活着的时候具有一只巨大的鼻角。额骨上一个宽而低的隆起指示它还有一只较小的额角。鼻角的相对大小比现生和绝灭的大多数犀牛的鼻角都大,而与板齿犀和双角犀的相似,但在形态上更窄。系统发育分析显示,西藏披毛犀是一种进步的双角犀。在披毛犀支系内,西藏披毛犀与泥河湾披毛犀相比鼻骨更长,枕面更倾斜,各个披毛犀种按进步性状排列,其终点是晚更新世的披毛犀(图 2)。

为了评价西藏披毛犀在犀亚科内的系统发育位置,我们对包含 17 个犀牛属种的类群进行了分析,其中有全部 5 种现生犀牛和 12 个绝灭的犀牛属种,包括已知的全部 4 种披毛犀。在得到的系统发育树中,现生犀牛的位置与分子生物学家基于线粒体基因组序列和古生物学家基于形态特征的分析结果一

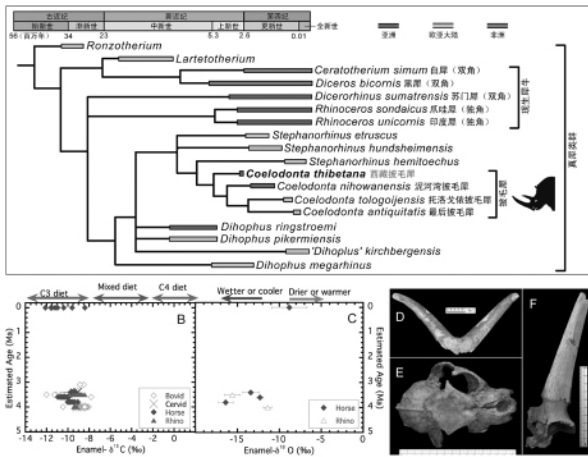


图2 冰期动物的演化及环境背景

A 披毛犀的系统演化; B、C 牙齿釉质的碳、氧同位素组成;  
D 岩羊角心; E 雪豹头骨; F 库羊角心

致。但在披毛犀与哪一种现生犀牛最接近的问题上,我们的分析与前人的结果不同,发现苏门犀(*Dicerorhinus sumatrensis*)既是两种现生独角犀(印度犀 *Rhinoceros unicornis* 和爪哇犀 *R. sondaicus*)的姐妹群,也是披毛犀支系的姐妹群,或者两种独角犀先与披毛犀支系形成姐妹群关系,而苏门犀则是这个更大支系的姐妹群。与我们的分析相反,先前的形态分析认为披毛犀是非洲犀(黑犀 *Diceros bicornis* 和白犀 *Ceratotherium simum*)的姐妹群,而分子生物学的结果是披毛犀与爪哇犀成姐妹群关系。但是,其他人的分析中披毛犀是唯一的绝灭类型。因此,随着在系统发育分析中增加绝灭犀牛的种类,必然对披毛犀与现生犀牛在形态学上的关系产生冲击。如果更多化石类群的分子数据加入了系统发育分析中,显然其结果也将会发生变化。

与身披长毛的猛犸象和现代牦牛一样,作为西藏披毛犀后代的晚更新世披毛犀也具有厚重的毛发,可以起到保温的作用,由此强烈地表明它适应于寒冷的苔原和干草原上的生活。非常宽阔的鼻骨和骨化的鼻中隔指示西藏披毛犀有两个相当大的鼻腔,增加了在寒冷空气中的热量交换。除了用厚重的毛发和庞大的体型来保存热量,披毛犀的头骨和鼻角组合也与寒冷的条件相适应。披毛犀长而侧扁的角呈前倾状态,用以在冬季刮开冰雪,从而找到取食的干草。几个形态特点支持上述观点:(1)披毛犀的角从冰期古人类的洞穴壁画中可以证明相当前倾,鼻角的上部位于鼻尖之前;(2)角的前缘通常都

存在磨蚀面;(3)这个磨蚀面被一条垂直的中棱分为左右两部分,显然由摆动头部刮雪而形成;(4)侧扁的角明显不同于现生犀牛圆锥形的角,使披毛犀能有效地增加刮雪的面积;(5)向后倾斜的头骨枕面使犀牛能自如地放低其头部<sup>[9]</sup>。这些头骨特征与细长浓密的毛发相结合,清楚地显示披毛犀能够在寒冷的雪原中生存。西藏披毛犀的头骨形态不仅证明其已经具备了刮雪的形态功能,而且还指示它已产生与晚更新世后代一致的预适应性状。披毛犀的存在说明,札达盆地在上新世时的高度达到甚至高于现在的海拔,因此形成了冬季漫长的零下温度环境,这一判断也与利用腹足动物(螺类)化石稳定氧同位素进行的古高度分析结果一致。

我们在研究中分析了札达盆地的三趾马、披毛犀、鹿和牛科化石以及现生藏野驴的稳定碳、氧同位素组成。310—400 万年期间 110 件釉质样品的碳同位素组成为  $-9.6 \pm 0.8\text{‰}$ , 指示这些地质时期的食草动物与该地区现代的藏野驴一样,都主要取食  $C_3$  植物,并生活于  $C_3$  植被环境中(图2)。上新世中期三趾马和披毛犀的釉质氧同位素低于现代动物,可能指示约 300—400 万年前的气候条件更加干燥。

#### 四、冰期动物群的高原起源

披毛犀的最后代表在 1 万年前的更新世末消失。除了西藏披毛犀,还有另外 3 种披毛犀,即早更新世约 250 万年前中国北方的泥河湾披毛犀(*Coelodonta nihowanensis*)、中更新世约 75 万年前西伯利亚和西欧的托洛戈伊披毛犀(*C. tologojensis*)以及晚更新世欧亚大陆北部广布的最后披毛犀(*C. antiquitatis*)<sup>[10]</sup>。披毛犀的所有已知种都生活在欧亚大陆的寒冷环境中,尤其是西伯利亚,有限的几个分布靠南的地点都是高海拔地区,位于青藏高原内部或靠近其东缘,如青海共和、甘肃临夏和四川阿坝。另一方面,尽管旧大陆有非常丰富的上新世犀牛化石记录,但此前却没有任何更新世之前的披毛犀化石发现。如此突出的动物地理分布模式依系统发育位置和地质年代顺序从青藏高原逐渐扩散开来,证明随着全球气候变冷,严寒环境漫延,披毛犀的祖先从高海拔的青藏高原向高纬度的西伯利亚迁移,最后演化为最成功的冰期动物之一(图1)。

我们的研究认为,披毛犀并非是唯一一种起源于青藏高原的冰期动物。札达动物群的其它成员以

及在青藏高原其它地点发现的哺乳动物化石已经显示,独特的青藏动物群可以追溯到晚中新世时期<sup>[11]</sup>。岩羊(*Pseudois nayaur*)的祖先也出现在札达盆地,在随后的冰期里扩散到亚洲北部,与披毛犀的演化历史非常相似。此外,分子生物学家已经建立起牦牛(*Bos mutus*)和盘羊(*Ovis ammon*)在青藏高原或周边山地的祖先类型与其北美的冰期动物亲戚,如美洲野牛(*Bison bison*)和加拿大盘羊(*Ovis canadensis*)之间在系统发育上的联系<sup>[12]</sup>。与披毛犀一样具有巨大体型和厚重长毛的牦牛也被发现在更新世时期向北分布,远至西伯利亚的贝加尔湖地区。在青藏高原现生动物群的典型种类中,藏野驴在北美阿拉斯加的更新世沉积物中也有发现,藏羚羊的起源可以追溯到青藏高原北部柴达木盆地晚中新世时期的库羊(*Qurlignoria*)、雪豹的原始类型发现于札达盆地的上新世并在更新世扩散到周边地区(图2)。

适应寒冷气候的第四纪冰期动物群的起源,原来一直在上新世和早更新世的极地苔原和干冷草原上寻找。现在我们的研究发现,实际上高高隆升的青藏高原上的严酷冬季已经为全北界,即欧亚大陆和北美晚更新世猛犸象动物群的一些成功种类提供了寒冷适应进化的最初阶段。

#### 参考文献

- [1] Prothero D R, Guérin C, Manning E. The history of the Rhinocerotidae. In: Prothero D R, Schoch R M. The Evolution of Perissodactyls. New York: Oxford University Press. 1989, 321—340
- [2] Kahlke R D, Lacombe F. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologojensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews*, 2008, 27: 1951—1961
- [3] Deng T. Neogene rhinoceroses of the Linxia Basin (Gansu, China). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 2006, 256: 43—56
- [4] Orlando L, Leonard J A, Thenot A, et al. Ancient DNA analysis reveals woolly rhino evolutionary relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, 28: 485—499
- [5] 邱占祥, 邓涛, 王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. *中国古生物志*, 新丙种, 2004, 27: 1—198
- [6] Wang S F, Zhang W L, Fang X M, et al. Magnetostratigraphy of the Zanda Basin in southwest Tibet Plateau and its tectonic implications. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53: 1393—1400
- [7] Saylor J E, Quade J, Dettman D L, et al. The late Miocene through present paleoelevation history of southwestern Tibet. *American Journal of Science*, 2009, 309: 1—42
- [8] Deng T, Wang X M, Fortelius M, et al. Out of Tibet: Pliocene

woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. *Science*, 2011, 333: 1285—1288

- [9] Fortelius M. The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia: Rhinocerotidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1983, 3: 125—135
- [10] Kahlke R D. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Rapid City: Fenske Companies. 1999, 1—219
- [11] Wang X M, Qiu Z D, Li Q, et al. Vertebrate paleontology, biostratigraphy, geochronology, and paleoenvironment of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2007, 254: 363—385
- [12] Rezaei H R, Naderi S, Chintauan-Marquier I C, et al. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Molecular Phylogenetics Evolution*, 2010, 54: 315—326

### Ancestral Woolly Rhino from the Zanda Basin in Tibet, China Suggests Origin of Ice Age Megaherbivores in High Plateau

Deng Tao<sup>1</sup>, Wang Xiaoming<sup>1,2</sup>, Li Qiang<sup>1</sup>

1. Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044
2. Department of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA 90007, USA

A new Pliocene mammal assemblage is reported from a high altitude basin in western Himalaya, including a new species of the woolly rhino. Ice Age megafauna have long been known to be associated with global cooling during the Pleistocene and their adaptations to cold environments, such as large body size, long hair and snow-sweeping structures, are best exemplified by the woolly mammoths and woolly rhinos. These traits were assumed to have evolved as a response to the ice sheet expansion. The known fossil record suggests that the woolly rhino evolved in Asia, but its early ancestry remains elusive. The new middle Pliocene (~3.7 million years ago) woolly rhino, *Coelodonta thibetana*, from the high-altitude Zanda Basin at the foothill of the Himalayas in southwestern Tibet occupies the

most basal position of the *Coelodonta* lineage and is the earliest representative of the genus. As the Ice Age began about 2.8 million years ago, the Tibetan woolly rhino descended, through intermediate forms, to low altitude, high latitude regions in northern Eurasia, and along with the Tibetan yak, argali, and bharal, became part of the emerging *Mammuthus-Coelodonta* fauna in the middle to late Pleistocene. The new Tibetan fossils

suggest that some megaherbivores first evolved in Tibet before the beginning of the Ice Age. The cold winters in high Tibet served as a habituation ground for the megaherbivores, which became pre-adapted for the Ice Age, successfully expanding to the Eurasian mammoth steppe.

**Keywords:** Ice Age megafauna; woolly rhino; Pliocene; Tibetan Plateau; global change

## 科技快讯

### 发达国家和发展中国家对气候变化和二氧化碳减排的历史责任

2010年11月,在坎昆举行的联合国气候变化大会上,多国领导人达成协议,在本世纪末要将温升限制在2度阈值范围内。未来长期的增暖主要受到人为温室气体排放的影响,因此需要全球协同的减排行动,而这项行动必须建立在国家间公平的基础上。然而国家之间的减排谈判越来越困难,争议集中在发达国家和发展中国家对正在变化的气候究竟负有多大责任。北京师范大学全球变化与地球系统科学研究院董文杰研究组与合作者,利用两种地球系统模式(美国NCAR的CESM和北京师范大学自主研发的BNU-ESM),设计了全新的数值实验方案,对这一国际热点问题进行了定量的研究。研究表明,发达国家和发展中国家对工业革命以来全球温度上升、海洋暖化和海冰消融等变化的责任分别是60%—80%和20%—40%;而在坎昆协议和长期减排承诺下,本世纪末发达国家和发展中国家对未来气候变化减缓的效力分别是1/3和2/3,与其历史责任不匹配,也不能将增暖遏制在2度阈值范围内。这项研究是首次从气候、经济、决策者等多角度综合研究发达国家和发展中国家的历史归因问题,也是首次利用复杂模式来研究政策干预下的气候变化问题,研究结论将对气候变化、国际谈判和国家节能减排政策的制定产生较大的影响。相关研究论文发表在2012年8月7日*PNAS*[109(32):12911—12915]上。

### 大气环流对青藏高原及周边地区冰川状况差异的影响

除极地地区之外,青藏高原及其周边地区拥有最多的冰川。这些冰川是许多亚洲主要河流的源头,但是它们大部分却在萎缩,进而影响了一些比较大的河流如印度河的流量。由此产生的潜在的地质灾害使得对青藏高原及其周边地区的冰川状况进行综合研究十分必要。中国科学院青藏高原研究所姚檀栋研究组与合作者对在过去30年里该地区的82个冰川的长度退缩、7090个冰川的面积减小以及15个冰川的物质平衡变化情况进行了调查研究。结果显示,不同区域的冰川状况存在系统的明显差异。其中,喜马拉雅地区(不包含喀喇昆仑山脉)的退缩最为集中,该地区冰川的长度和面积缩减最大,而且存在最大的负物质平衡。冰川萎缩程度一般是从喜马拉雅山向高原内部递减,在帕米尔高原萎缩程度最小,表现为冰川长度退缩较少、冰川面积减少不大、冰川物质呈正平衡。除了气温上升之外,不同大气环流模式导致的喜马拉雅山脉地区降雨减少而东帕米尔高原降雨增加是产生冰川状况系统差异的驱动因素。相关研究论文发表在2012年9月*Nature Climate Change*[2(9):663—667]上。