



猛犸象动物群——

往来于欧亚大陆与北美洲之间的“使者”

同号文¹ 刘永卓² 陈平富³

迄今所知，地球上分布最广的陆地哺乳动物群是更新世中后期的猛犸象-披毛犀动物群（*Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex*），该动物群组成稳定，分布广泛，曾是地球历史上最重要和最有影响力的哺乳动物群之一；更重要的是该动物群的不少成员在死后都被冰藏，留下了万年未腐的尸身，这给科学家探索这些灭绝动

物的生物学特征及其兴衰历史提供了弥足珍贵的材料。近些年来，随着分子生物学的兴起和克隆技术的突飞猛进，古生物学这门古老学科也焕发了青春，不少古生物学家雄心勃勃，希望利用DNA技术来复活猛犸象等灭绝动物，从而使这些沉睡地下万年之久的巨兽又成为人们关注的焦点。

猛犸象-披毛犀动物群组成及其起源

猛犸象-披毛犀动物群的主要成员包括猛犸象、披毛犀、野牛、洞熊、棕熊、洞狮、驼鹿、驯鹿、高鼻羚羊及麝牛等，其中以前3种动物最为常见；该动物群几乎覆盖了北半球的中高纬度地区，其最鼎盛时期是晚更新世，即距今12.6~1.18万年前，个别属种在局部地区曾延续到了几千年前。

猛犸象-披毛犀动物群的起源一直是学术界关注的热点，甚至有人对其进行专门研究（Kahlke, 1999）；经过多年的发现与研究，结果

2012年在香港展出的不满周岁的猛犸象“柳巴”（Lyuba）的冰冻尸体





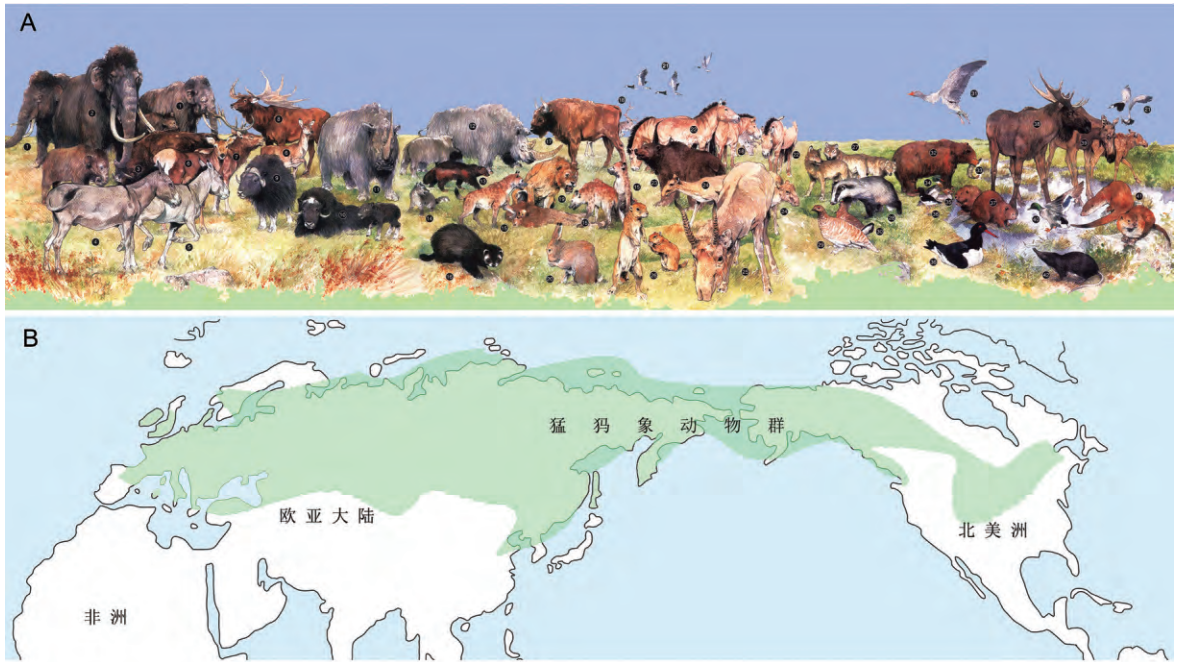
我国东北平原常见的猛犸象-披毛犀动物群成员的化石

表明,作为一个整体“群”,该动物群应当是起源于西伯利亚地区;但近些年来的发现表明,猛犸象-披毛犀动物群部分成员的远祖是起源于青藏高原及其周边地区;而其更近的直接祖先应当是发源于我国华北地区,猛犸象、披毛犀及野牛各自的直接祖先在泥河湾盆地都有发现。

猛犸象是猛犸象-披毛犀动物群中分布最广和最为常见的成员。猛犸象属 (*Mammuthus*) 的最早化石记录发现于非洲,但其真正的发展壮大过程是发生在欧亚大陆和北美洲。自从猛犸象在300多万年前走出非洲后,一路向北、向东扩散,直至占据了整个欧亚大陆北部和北美洲大部分地区,但再也没有返回非洲。走出非洲后,在欧亚大陆先后演化出了罗马尼亚猛犸象 (*Mammuthus rumanus*)、南方象 (*Mammuthus meridionalis*) 和草原猛犸象 (*Mammuthus trogontherii*) 以及哥伦比亚猛犸象 (*Mammuthus columbi*, 也有学者将中译名译为“哥伦布猛犸象”), 最后演化成真猛犸象 (*Mammuthus primigenius*), 即真正的长毛象; 更新世晚期, 在地中海小岛、北极圈内的弗兰格岛和美国加州海边小岛上演化出体形很小的几种侏儒猛犸象。目前, 学术界普遍认为草原猛犸象是起源于

我国泥河湾盆地, 然后向欧洲和东北亚扩散; 而在距今70万年前后, 草原猛犸象在东北西伯利亚开始演化出较原始的真猛犸象, 但此类猛犸象一直在该地区繁衍, 直到距今20万年前后, 真猛犸象才扩散到欧洲和亚洲其它地区及北美洲 (Lister et al., 2005)。就目前所知, 真猛犸象化石在我国主要出现于东北平原地区, 在渤海湾海底及胶东半岛也有少量发现, 此外在陇东地区也有零星发现, 至于台湾海峡海底发现的“猛犸象”化石还有待进一步确认。

猛犸象-披毛犀动物群的第二大成员是披毛犀。在西藏阿里地区札达盆地的上新世沉积中发现的西藏披毛犀 (*Coelodonta thibetana*) 化石, 是迄今发现的最早和最原始的披毛犀, 距今约370万年; 它具有披毛犀的一些重要特征, 例如, 修长的头型、骨化的鼻中隔、侧扁的鼻角角座、尖端下弯的鼻骨、抬升而后延的枕嵴、较高的齿冠及发育的齿窝等 (Deng et al., 2011); 但与典型披毛犀 (*Coelodonta antiquitatis*) 相比, 其鼻中隔尚未完全骨化, 且上颌第3颗臼齿冠面轮廓仍呈三角形, 这些都是披毛犀中较为原始的特征。先前在青藏高原东北缘的甘肃龙担发现的披毛犀化石, 距今约250万年; 该批化



猛犸象动物群主要成员(A) (引自Mol et al., 2004)及其在冰河时代的分布范围示意图(B)

石有了一定的进步,表现在鼻中隔已完全骨化,但与典型披毛犀相比,其上颌第3颗臼齿冠面轮廓仍然呈三角形、牙齿表面珐质层很薄、上颊齿原脊与外脊夹角较大。近年来在泥河湾盆地发现大量披毛犀化石,遗憾的是,头部及牙齿化石均以幼年个体为主(Tong and Wang, 2014),但仍然可以判断,泥河湾披毛犀(*Coelodonta nihowanensis*)与典型披毛犀已经十分接近,由此可以推断,泥河湾的披毛犀是晚期典型披毛犀的最重要祖先之一。过去认为,典型披毛犀是起源于西伯利亚的托洛戈依披毛犀(*Coelodonta tologojensis*)。现在看来,泥河湾披毛犀的演化与分类地位应当予以重新评判。我国的披毛犀化石最为丰富,从早到晚都有记录;但遗憾的是至今在我国境内尚未发现过披毛犀的角化石。德国和法国学者研究认为,披毛犀是在大约46万年前由亚洲扩散到欧洲(Kahlke and Lacomat, 2008)。

猛犸象-披毛犀动物群的第三大成员是野牛(*Bison*)。野牛体格健壮,肩部高高隆起,肩颈及头部披有长毛,很适合在寒冷地区生存;野生野牛只有美洲野牛(*Bison bison*)和欧洲野牛

(*Bison bonasus*),后者已经无野生种类,前者也只能在美国的国家公园或自然保护区看到。野牛的最早代表是南亚西瓦里克地区的西瓦野牛(*Bison sivalensis*),然后向欧洲和东亚扩散。就目前发现来看,我国榆社和泥河湾盆地的野牛是欧亚地区乃至北美洲野牛的直接祖先。我国的野牛化石仅发现于北方地区,尤其是更新世晚期的野牛,只发现于东北平原地区。在东北地区出土的晚更新世哺乳动物群中,野牛化石占主导地位,仅大庆博物馆就展出了数百件野牛头骨和骨架,库存的野牛化石还要更多。

猛犸象动物群扩散及分布

尽管猛犸象-披毛犀动物群的成员有着不同的来源,但它们最终汇成了一个海纳百川的巨大动物群,游弋在广袤的欧亚大陆北部的大草原上,最终通过白令陆桥进入北美洲——虽然有些物种没有过去。所谓白令陆桥(Bering Land Bridge),并非真正桥梁,只是在冰河时代由于海平面下降,由白令海峡海底裸露而形成的通道;而今白令海峡两岸间距只有100公里;自新生代以来,白令陆桥一直是东西半球之间动物交流的最重要通道。但通过白令陆桥的动物是有选择

的，它们也并非同时在此通过；通过白令陆桥扩散到美洲的动物有猛犸象、野牛、剑齿虎、黑熊、棕熊、狼獾、驼鹿、驯鹿、绵羊和麝牛等，最后是人类。但至今让科学家不得其解的是披毛犀为何未能随同猛犸象和野牛一起扩散到美洲地区，尽管其分布也曾接近了白令海峡的西岸。因此，当我们把欧亚大陆北部和北美洲作为一个整体来讨论时，“猛犸象-披毛犀动物群”这一称谓就不是很贴切、而只用“猛犸象动物群”就更合适了。此外，野猪和羚羊也未能扩散到美洲。由此看来，进入美洲的“通行证”早在远古时期就已区别对待了。

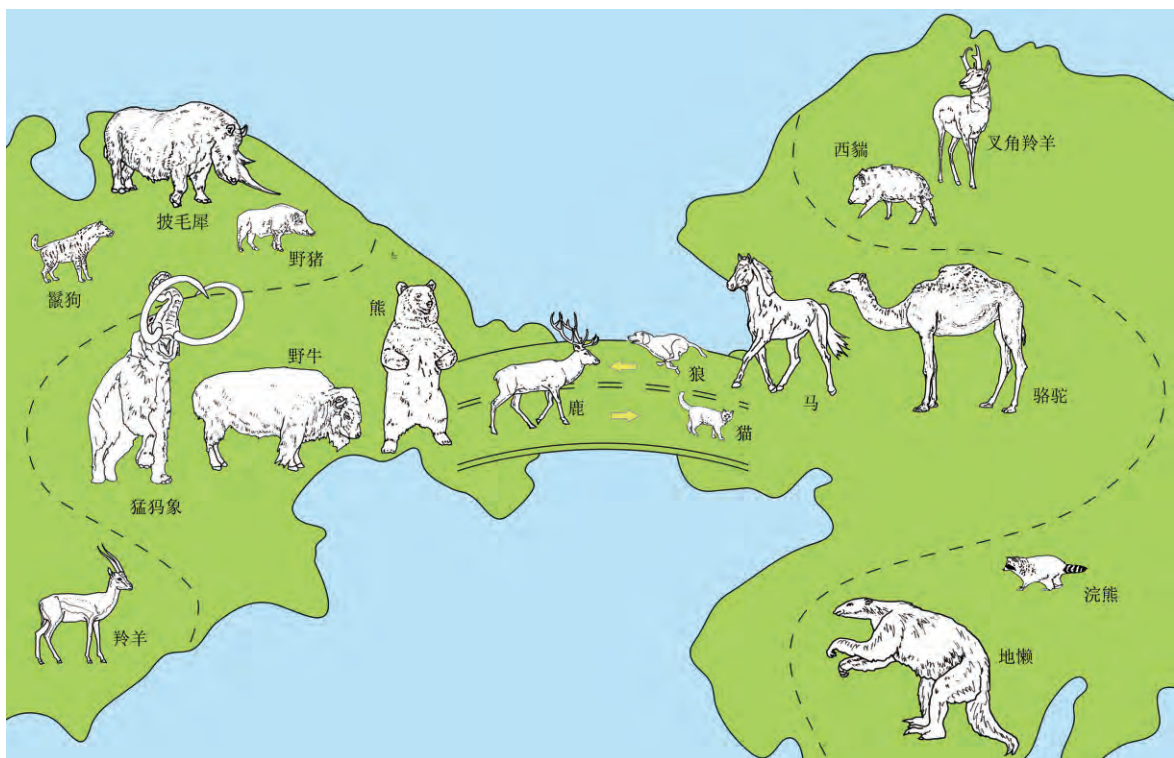
猛犸象是该动物群中最早抵达美洲大陆的。早在150万年前，草原猛犸象就通过白令陆桥进入美洲，然后在北美地区演化成地方种——哥伦比亚猛犸象，该猛犸象个头比真猛犸象的要大，但没有后者耐寒；哥伦比亚猛犸象的分布范围一直延伸到墨西哥，是猛犸象家族中分布最靠南的种类。猛犸象扩散到美洲地区是分批次的，大约

在10万年前后，真猛犸象又是通过白令陆桥到达北美洲的，但这次扩散并未延伸多远，只到达了北美洲的北部。而此时的哥伦比亚猛犸象占据着南部地区；两种猛犸象同时在北美洲存在，但各占半壁江山。

最不可思议的是，大约在5~8万年前后，在南加州地区洛杉矶附近的岛屿上，从哥伦比亚猛犸象这个庞然大物竟然演化出了侏儒猛犸象（*Mammuthus exilis*），该象的肩高只有1.7米，体重只有759公斤，而前者的肩高达4.3米，体重达9100公斤（Sempere et al., 2015），真是天壤之别。

野牛在几十万年前从东北亚经过白令陆桥扩散到北美洲，成为美洲草原上的霸主之一，先后演化出一系列地方种类，直至欧洲移民抵达新大陆后，大规模猎杀才使这类动物几近灭绝；据图片记载，当时猎杀的野牛头骨堆积如山。野牛进入北美洲后曾得到了比欧亚大陆更好的发展机会，一度成为北美地区第四纪最常见的大型哺

欧亚大陆与北美洲之间动物群的选择性交流[依据辛普森(1940)由许勇重绘]



乳动物；但关于野牛进入北美洲的确切时间却长期争论不休，有说是100多万年前，有说是50万年前，但北美洲中更新世的野牛化石确实是十分肯定的。

通过白令陆桥的动物交流是双向的。在欧亚大陆动物扩散到北美的同时，也有美洲地区的动物扩散到欧亚，例如马（250万年前）、骆驼（中新世）及犬类（400万年前）等动物。但北美大陆的特征性动物如地懒、浣熊、西猫和叉角羚却从未到达过欧亚大陆。古DNA最新研究表明，有些迁徙到美洲地区的真猛犸象的后代，又回迁到了欧亚大陆。

猛犸象克隆与更新世动物复苏计划

猛犸象-披毛犀动物群是陆地上保存软组织最多的灭绝动物群，目前已发现了猛犸象、披毛犀和野牛等动物的冰冻尸体，有些甚至还有血液；这些材料对在分子水平上研究绝灭动物的演化及重建动物群的生态面貌至关重要。这些冰藏的动物遗骸主要发现于西伯利亚东北部和北美的阿拉斯加。随着冰藏动物遗骸的不断发现，无疑激发了科学家复苏（resurrect）猛犸象动物群的雄心；目前，已经成功地在两具猛犸象冰冻尸体中提取了古DNA，其中一具死于2万年前，另一具死于6万年前。但目前的技术水平还难以使克隆工作立竿见影；因此，有人又提议将猛犸象的遗传物质与亚洲象的进行杂交，以便培育出耐

寒的大象；但目前这些还都只能是设想。此外，保存在这些冰藏动物胃囊里未被消化的食物，也给科学家重建这个动物群及其生态环境提供了重要素材和直接证据；科学家已成功地从猛犸象胃囊残留食物中鉴定出多种植物（van Geel et al., 2011）。目前，猛犸象生存的草原环境，类似于现代的干冷草原（steppe），已被作为地球上一个特殊的生态系统来研究，它吸引了很多科学家的目光。遗憾的是，至今在我国尚未发现冰藏的动物遗骸；但其可能性并不能完全排除，因为在大小兴安岭地区，存在几十万平方公里的永久冻土层；如果在此区域开展调查，也可能会有所收获。

在上述那些克隆计划之外，目前在美国，保护生物学家还掀起了复苏更新世动物群（Pleistocene re-wilding）的热潮，他们试图在北美洲建立保护区，野化大象、马、骆驼、猎豹及狮子等大型动物。在俄罗斯，科学家提出了在西伯利亚东北部建立更新世公园（Pleistocene Park）的计划，其主要目的是重建末次冰期的泰加林/冻原（taiga/tundra grasslands）草原环境；从外地引进大型食草动物到西伯利亚，有助于启动重建草原生态系统的良性循环机制；倡导者认为是动物群而非气候维系着整个生态系统的平衡。

（作者单位：1, 3, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所；2, 大庆博物馆）

现代西伯利亚干冷草原(steppe)景观(拍摄于2007年)

