

# 哺乳动物进化过程中体重增大的原因浅析\*

苏建平

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

刘季科

(浙江大学生命科学院, 杭州, 310027)

**摘要:** 作者认为, 哺乳动物进化过程中体型增大有 4 个方面的原因, 即: (1) 较大的种类在与利用相同资源的较小种类的竞争中具有优势; (2) 为了避免激烈的种间竞争, 一些种类专门利用某些只适合于体型较大者利用的资源; (3) 某些食草动物依靠增大体型来增强对付天敌的能力; (4) 捕食者—猎物之间的协同进化导致两者体型增大。这些机制反映了竞争作用, 捕食作用以及资源利用的特化对哺乳动物进化过程的影响。文章还分析了贝格曼定律不能说明恒温动物体型增大机制的原因, 并用化石证据对贝格曼定律的种种误解给予阐释。此外, 对体型特大化的哺乳动物在第四纪冰期灭绝的原因给出了一个纯生态学意义的解释。

**关键词:** 哺乳动物; 体形增大; 贝格曼定律; 第四纪; 灭绝

**中图分类号:** Q594   **文献标识码:** A   **文章编号:** 1000-1050 (2000) 01-0058-09

新生代 (Cenozoic) 被称为哺乳动物的时代并非是随意的, 那是因为, 这个时期分化出了大量的哺乳动物新类群<sup>[1]</sup>, 而这些新的类群在辐射适应过程中又得到了全面的发展, 形成了丰富多采的哺乳动物世界。在哺乳动物的进化过程中, 有一个明显的趋势就是: 许多类群的体型逐渐增大<sup>[2~11]</sup>, 特别是在第四纪冰期的化石中, 含有很多大型的种类。对此现象有几种不同的解释。第一种观点认为, 体重增大是对寒冷气候条件下减少体热散失的适应<sup>[3, 7, 8, 12]</sup>, 这种观点的根据是贝格曼定律 (Bergman's rule)。第二种观点是, 体型增大有利于延长动物寿命, 对于需要等待适宜条件才能繁殖的动物来说, 增加了繁殖机会<sup>[2]</sup>。这种观点也是以贝格曼定律为依据, 但它反对用减少体热散失来解释贝格曼定律, 提出了对这一定律的所谓新解<sup>[12]</sup>。第三种观点是所谓的“古生物体型增大定律”<sup>[9]</sup>。简言之, 该定律就是: “在古生物的每一小分支中, 都是从小的体型开始, 以后体型逐渐增大, 最后达到最大体型。当一种古生物达到最大体型时, 这一分支就灭绝了。”在过去相当长的时间里, 这种观点受到古生物学家的普遍认同。裴文中<sup>[6]</sup>也基本上同意这个定律的前一部分, 并解释道: 一般说来, 具有原始性的动物都比较小, 只有特化了或发展了之后, 体型才较大。但裴文中<sup>[6]</sup>不同意“古生物体型增大定律”的后一部分的观点。

尽管上述观点都有一些证据支持, 但证据之间还有很多矛盾之处被忽视了。本文将

基金项目: “西部之光”课题资助

作者简介: 苏建平 (1964 -), 男, 学士, 副研究员。主要研究方向: 动物生态学

收稿日期: 1999 - 04 - 22; 修回日期: 1999 - 08 - 25

对这些观点进行一些必要的分析，在指出其不足的同时，提出自己的初浅之见。

### 1 有关贝格曼定律的各种解释

贝格曼定律由 Bergman 提出，其原始定义为：“在相等的环境条件下，一切恒温动物身体上每单位表面面积发散的热量相等。”（转引自 [2]）。在解释现生恒温动物体型的地理变异时，贝格曼定律有另一种表述形式：“在同种动物中，生活在较冷气候中的种群其体型比生活在较暖气候中的种群大<sup>[13]</sup>。对这一原则的一般解释为：大型动物由于具有小的体表面积与体积之比，在体温调节中比小型动物消耗的能量少<sup>[3,13~16]</sup>，因此，生活在寒冷气候中的大型动物比小型动物更经济<sup>[12]</sup>。再进一步扩展就成了体重增大是对寒冷环境的适应。

Scholander 对贝格曼定律的减少散热解释提出了严厉的批评，他认为很多种类并不服从这个定律，即使与该定律一致的那些种所显示的体重增加，在生理上也不重要；Scholander 还指出，针对该定律所研究过的许多特征并不具有热交换的显著意义<sup>[17]</sup>。McNab 分析了 47 种北美哺乳动物的体型与纬度的关系，发现：绝大多数种类的体型地理变异都不符合贝格曼定律；只有某一些食肉类（Carnivores）动物和食谷类（Granivores）动物符合该定律，但其体型变化反映的是其猎物体型的变化；可利用猎物的体型随纬度的变化又归因于：猎物种的分布和利用同样猎物的捕食者的分布；在一系列相似的捕食者中，通常只有体型最小者支持贝格曼定律<sup>[12]</sup>。对贝格曼定律减少散热解释的另一冲击是：发现了一些变温动物的体型也显示出与恒温动物相似的随温度和纬度变化的趋势<sup>[18,19]</sup>。显然，这种变温动物所表现出来的体型变化趋势肯定不能用减少散热机制来解释，因为变温动物通常并不会主动地维持一个与环境不同的温度<sup>[12]</sup>。

我们认为，贝格曼定律的原始定义无疑是正确的，但在解释哺乳动物体型的地理变异时却出现了很大的偏差。这个偏差就是下面这个逻辑转换的错误：把“大型恒温动物身体单位体重（或单位体积）所散失的热量小于小型恒温动物”等同于“大型恒温动物身体所散失的热量小于小型恒温动物”。大量的研究表明，恒温动物单位体重的代谢率（MR，表示为  $\text{ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ ）与体重（W，以克计）的一个负指数呈正比，即： $\text{MR} = W^{-b}$ ，这里  $0 < b < 1$ ，而整个动物个体的代谢率（MR'，表示为  $\text{ml O}_2 \cdot \text{hr}^{-1}$ ）与体重（W，以克计）的关系为： $\text{MR}' = W^{1-b}$ 。由此可见，随着体重的增大，个体消耗的能量也会逐渐增加。正如邓涛、薛祥熙所指出的那样，动物体重的增加，必然导致其绝对散热量的增加，用减少散热来解释贝格曼定律是存在矛盾的<sup>[2]</sup>。其实，贝格曼定律本身与恒温动物进化过程中的体重增加就没有必然的逻辑联系。

但是，尽管邓涛、薛祥熙<sup>[2]</sup>不同意用减少散热机制来解释贝格曼定律，但他们并不愿意否定贝格曼定律与所谓的第四纪冰期恒温动物体重增大之间的联系。因此，他们提出了对贝格曼定律的新解，即：由于哺乳动物的体重与死亡率呈显著的负相关<sup>[20]</sup>，体重可以解释死亡率 86% 以上的变异<sup>[2]</sup>；体重越大，死亡率越小，因此：体型变大可延长动物的寿命。那么动物寿命的延长对于种群的延续有何贡献呢？邓涛和薛祥熙认为：“地球上的气候从任何时间尺度上来看都并非是固定不变的，相反，却总是存在着不同强度的波动，这在第四纪寒冷的冰期也不例外<sup>[2]</sup>。为了充分利用气候在适宜的时间尺度内的波动，……兽类将设法使种群各个体的生命周期得以延长，在年间波动中出

现的相对温暖和辐射量相对较强的年份内进行繁殖活动,使种群得以继续保持繁荣。”上述观点可以概括为:体重增大可以使动物有更多的时间等待适宜于繁殖的气候条件的出现,因此大动物比小动物有更多的繁殖机会。其实,邓涛和薛祥熙的观点中有合理的成分,那就是:体重增大使动物寿命延长,从而可以获得更多的繁殖机会<sup>[2]</sup>。但是,由于他们坚信贝格曼定律和第四纪冰期确实出现了动物体重增大的现象,因而他们的解释中还有很大的局限性,即没有给体型缩小或本身就比较小的恒温动物之所以能够劫后余生的合理性解释留下应有的空间。而正如表1所显示的那样,小型种类劫后余生的可能性远大于大型种类。关于体型缩小的进化问题我们将另文讨论。

退一步来看,如果承认贝格曼定律确实与恒温动物的体重增大有关,且体重增加有利于减少寒冷环境中的热量散失,或有利于增加繁殖并因此增加种群延续的机会,则第四纪冰期的严寒气候就应该在对大型动物有利的同时对小型动物不利。然而,事实并非如此。表1的数据显示,在东北榆树地区的化石哺乳动物群中,体型较小的啮齿目和兔形目动物共5种,经历第四纪冰期以后,没有一种灭绝。体型中等的食肉目动物共10种,经历第四纪冰期以后有1个种灭绝,灭绝率约为10%。体型很大的长鼻目、奇蹄目和偶蹄目共有21个种和亚种,经历第四纪冰期以后,灭绝了8个种和亚种,灭绝率达38%,其中长鼻目和奇蹄目犀科的2个种都是体型最大的种类,均已全部灭绝;偶蹄目中体型较大的牛科动物共有7个种和亚种,除“家牛”和体型相对较小的普氏羚羊2个种外,王氏水牛、东北野牛的2个亚种以及原始牛的2个亚种都没有能够渡过第四纪冰期的劫难而幸存下来,灭绝率高达71.42%。由此可见,体重增大不仅不能有利于动物在极其严酷的寒冷条件下获得优势,反而会使它们遭到更大的灭绝风险。第四纪哺乳动物与它们现在还活着的相当种对比,体型都显得较大<sup>[6]</sup>的事实也说明:把体重增大作为对寒冷气候中的生存对策来进化,即所谓的贝格曼定律显然是行不通的。

现在我们可以来探讨以下这样一个问题:为什么会有那么多的研究者,其中包括一些著名的古生物学家把兽类的体型增大与对寒冷气候的适应联系在一起呢?除了前面已经分析到的原因以外,还有其它原因。正如后面所要介绍的那样,裴文中<sup>[6]</sup>主要持“食物决定动物体型变化”的观点,但他也认为“.....在欧洲第四纪时,有冰川时期,气候寒冷,可能是促进许多种哺乳动物体型增大的外因,.....”。由此可见,在分析体型增大的原因时,很多研究者只考虑了体型增大过程中的某一时段(如第四纪),而忽略了许多类群的体型增大是在很早的时候就已经开始且是一个相当漫长的过程这样一个事实。如长鼻目动物的进化过程中,体型由小变大的情形就是这样:在北非晚始新世和早渐新世出现了最早的原始类群始祖象科动物(Moeritheriidae),其大小似猪;在旧大陆的中、上新世出现了恐象科动物(Deinotheriidae);早渐新世至更新世初,古乳齿象科动物(Gomphotheriidae)出现;乳齿象科(Mammutidae)出现在早中新世至更新世;真象科(Elephantidae)动物出现在晚中新世,至今仍有存活者<sup>[22]</sup>。由于第四纪最有可能引起动物进化的环境因素就是气候变冷,十分严寒,加之,对贝格曼定律误解的文献又被大量引用,在这种背景下,有很多研究者自然而然地将体型增大与适应严寒结合起来就不足为怪了。但正如前面已经指出的那样,这种结合本身就有问题,它所导致的结论也是不可信的。

表 1 吉林第四纪晚更新世哺乳动物化石类群<sup>[21]</sup>  
Table 1 The late Pleistocene fossil mammalian faunas from Jilin<sup>[21]</sup>

目名 Order	科名 Family	种或亚种名 Species or subspecies	是否灭绝 Extinct or not	
	松鼠科 Sciuridae	花鼠 <i>Eutamias</i> sp.	否 no	
啮齿目 Rodentia	鼯鼠科 Spalacidae	吉林鼯鼠 <i>Myospalax cf. epsilanus</i>	否 no	
		华北鼯鼠 <i>M. cf. psilulus</i>	否 no	
	仓鼠科 Cricetidae	仓鼠 <i>Cricetulus</i> sp.	否 no	
兔形目 Lagomorpha	鼠兔科 Ochotonidae	鼠兔 <i>Ochotona</i> sp.	否 no	
食肉目 Carnivora	犬科 Canidae	狼 <i>Canis lupus</i>	否 no	
		家犬 <i>C. familiaris</i>	否 no	
		北方狐 <i>Vulpas cf. chiliensis</i>	否 no	
		狐 <i>Vulpas</i> sp.	否 no	
		貉 <i>Nyctereutes</i> sp.	否 no	
		鼬科 Mustelidae	西伯利亚鼬 <i>Mustela (putoria) cf. sibirica</i>	否 no
		鬣狗科 Hyaenidae	最后鬣狗 <i>Crocula ultima</i> (Matsumoto)	是 yes
		猫科 Felidae	虎 <i>Felis tigris</i>	否 no
			猞猁 <i>Lynx</i> sp.	否 no
			熊科 Ursidae	棕熊 <i>Ursus arctos</i>
长鼻目 Proboscidea	象科 Elephantidae	真猛犸象 <i>Mammuthus primigenius</i>	是 yes	
奇蹄目 Perrisodactyla	马科 Equidae	野马 <i>Equus prjewalskyi</i>	否 no	
		普通马 <i>E. caballus</i>	否 no	
		蒙古野驴 <i>E. hemionus</i>	否 no	
		马 <i>E. sp.</i>	否 no	
		犀科 Rhinocerotidae	披毛犀 <i>Coelodonta antiquitatis</i>	是 yes
		猪科 Suidae	野猪 <i>Sus scrofa</i>	否 no
偶蹄目 Artiodactyla	鹿科 Cervidae	麝 <i>Moschus</i> sp.	否 no	
		东北狍子 <i>Capreodus manchuricus</i>	否 no	
		狍子 <i>Capreodus</i> sp.	否 no	
		斑鹿 <i>Pseudaxis</i> sp.	否 no	
		马鹿 <i>Elaphus canadensis</i>	否 no	
		驼鹿 <i>Alces alces</i>	否 no	
		河套大角鹿 <i>Sinomegaceros ordosianus</i>	是 yes	
		普氏羚羊 <i>Gazella prjewalskyi</i>	否 no	
牛科 Bovidae	王氏水牛 <i>Bubalus wansjocki</i>	是 yes		
	东北野牛典型亚种 <i>Bison exiguus exiguus</i>	是 yes		
	东北野牛弯角亚种 <i>B. e. curvicornis</i>	是 yes		
	原始牛 <i>Bos primigenius</i>	是 yes		
	原始牛亚种 <i>Bos primigenius Bojanus</i> subsp.	是 yes		
	“家牛” <i>Bos taurus</i>	否 no		

此外，从上述长鼻目动物的进化过程中我们似乎已经感觉到，哺乳动物的体型增大过程可能始于其进化的早期，而止于第四纪冰期。不然，现生哺乳动物种类与其在第四纪已灭绝的相当种对比，体型都比较小<sup>[6]</sup>的现象就难以解释。

## 2 关于 Deperet 的“古生物体型增大定律”的有关问题及其生态学解释

我们认为，“古生物体型增大定律”是对大量化石证据的概括性陈述，Deperet 曾运用其对古生物的丰富知识对该定律作了详尽的阐述<sup>[9]</sup>。我们认为该定律基本上是可以

完全接受的,但还可以增加一些解释的内容,而且必须指出:这个定律只描述了体型增大的趋势,而对的确存在却又被很多学者忽略了的体型缩小趋势<sup>[6]</sup>没有涉及。事实上,在哺乳动物的进化过程中,就体重(或体型)这个最重要的形态学特征而言,辐射适应应该包括三个方面,即:增大、缩小和保持原有大小。为了不冲淡本文的主题,体型辐射适应的问题我们将另文详细讨论,下面还是主要谈体型增大的问题。

裴文中<sup>[6]</sup>只同意“古生物体型增大定律”的前一部分,而不同意其后一部分。他认为,“体型变大说明动物正处在发展阶段,……有强大的生命力,繁殖力强,子孙众多。它们在新的环境中,获得了丰富的食物,或者在新的环境中开辟了一种新的食物资源。食物的丰富,营养充足,身体强壮,一代一代地遗传下去,身体就要逐渐增大。相反,体型就要缩小,在缩小的过程中,走向灭绝。”从裴文中的这一解释中,可以看出,体重增大所必须的环境条件是:食物丰富。对此我们表示赞同。但我们不同意其体型缩小后就要灭绝的观点。

我们的观点是:丰富的食物条件意味着生存环境温暖适宜,这有利于新物种的产生,当物种数量增加到一定程度以后,种间竞争将越演越烈,这时,有几种可能的机制导致体型增大。其一,增大体型可以使动物在与利用相同资源的物种之间的竞争过程中获得优势,因而使一部分动物沿着体型增大的进化方向发展下去。其二,在竞争加剧的过程中,资源谱的某些部分尚未被利用或未被充分利用<sup>[23]</sup>,一些物种为了利用这样的资源,走上了体型增大的特化方向,长颈鹿脖子增长以及与之相伴的体型增大过程就属于这种原因。其三,体型增大对于食草动物而言,可以减少捕食者对它们的伤害,这也许就是现生陆生动物中体型最大者都是食草动物的原因,如大象、犀牛等。其四,体型适当增大有利于提高动物的奔跑速度和耐久力,对捕食者而言,这有利于提高捕食的成功率;对猎物而言,这有利于提高它们逃生的成功率<sup>[24]</sup>。捕食者、猎物之间的长期竞赛和协同进化导致了彼此的体型增大。McNab所揭示的北美食肉动物与猎物之间的体型相关性间接地证实了这一点<sup>[12]</sup>。当然,在捕食者—猎物的交互作用中,猎物面临的生存压力要大于捕食者,因为对猎物而言,不能成功逃避捕食者就意味着丧命,但对捕食者而言,不能成功捕食所损失的不过是一餐而已,还有生存的机会<sup>[24]</sup>。

下面,我们来探讨一下“古生物体型增大定律”的后半部分,即“体型达到最大以后就要灭绝”这个问题。其实,现在的研究者一般认为,地球上生物的重要进化事件都与气候的强烈改变密切相关<sup>[1]</sup>。深海有孔虫(Foraminifer)氧同位素测定结果表明,在过去的6500万年里,地球温度总体上说是在逐渐下降<sup>[25]</sup>,但这种趋势十分缓慢,只是到了距今350万年以前,这种趋势开始明显加深<sup>[26]</sup>。与此同时,地球温度的周期性波动也十分明显,目前已经确认的温度波动模式有3种,它们的周期分别为10万年、4万年和2.3万年<sup>[1]</sup>。在距今大约250万年以前,由于巴拿马陆桥的形成加速了海洋—大气环流模式改变的影响<sup>[27]</sup>,出现了全球性的气候变冷。在距今90~70万年以前,由于北美西部、喜马拉雅山和青藏高原的抬升,地球温度出现了比前一个极低点更低的第二个温度极低点<sup>[28]</sup>。经历这两次全球气候剧烈变冷以后,物种替代呈现出了十分复杂的格局,一些广布种的分布发生了很大的改变,对此,Vrba已用栖息地理论(Habitat theory)作了详尽的阐述<sup>[1]</sup>,不再赘述。除上述两个温度极冷点外,第四纪更新世还出

现过多次冰期和间冰期的更迭。经过多次气候剧烈变化的影响之后，猛犸象、犀牛以及表 1 中所列的其它灭绝种类的灭绝事件终于在更新世晚期发生。现在的问题是：为什么地球剧烈变冷会导致体型特大化的恒温动物种的灭绝？研究表明，地球变冷最直接的原因就是太阳辐射量的大幅度减少<sup>[29]</sup>。据计算，在第四纪冰期与间冰期之间北半球太阳日辐射量的平均值相差为  $900 \text{ J/m}^2$ ，最大差异可达  $1800 \text{ J/m}^2$ <sup>[21]</sup>，当然这两个差值是冬半年的数据，但它们也暗示：与间冰期相比，在冰期同一地区的植物会由于温度的降低和辐射量的减少而缩短生长期和减少光合作用产物，其结果就是冰期与间冰期之间植物生产力存在巨大差异，即冰期植物生产力大大低于间冰期，甚至还会引起植被类型的替代<sup>[30]</sup>。另一方面，即使植被类型和植物的生产力保持不变，但动物体型增大后，其领域也随之增大，因为它们对食物的需求量增加，因而个体需要独占更大面积上的资源（主要是食物）才能维持其生命之需，这样必然导致种群密度即单位面积上的动物个体数的降低。如果气候温暖，食物丰富，种群密度因体型增大所引起的降低是不足以危及物种生存的。但是，在冰期，体型增大所引起的种群密度下降将被极端恶化的食物条件严重放大。种群生存力分析（Population viability analysis, PVA）表明，当种群小于某一个最小可存活种群（Minimum viable population, MVP）时，种群将在给定的时间内以给定的概率灭绝<sup>[31]</sup>。我们可以这样来理解 PVA 得到的结论：由于种群密度太低，个体相遇的机会很少，繁殖机会因此减少，即使有繁殖机会，近亲交配的概率也会很高，后代适合度因此降低，种群灭绝不可避免。

## 参 考 文 献

- [1] Vrba E S. Mammals as a key to evolutionary theory [J]. *J Mamm*, 1992, 73 (1): 1~28.
- [2] 邓涛, 薛祥熙. 兽类在冰期的一种生存对策——贝格曼法则新解 [J]. 兽类学报, 1997, 17 (4): 259~265.
- [3] 周明镇. 哺乳类化石与更新世气候 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1963, 7 (4): 362~367.
- [4] 徐钦琦. 华北晚新生代哺乳动物的进化事件及其与欧美的对比 [J]. 古脊椎动物学报, 1989, 27 (2): 117~127.
- [5] 裴文中. 广西柳城巨猿洞及其他山洞的第四纪哺乳动物 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1962, 6 (3): 211~218.
- [6] 裴文中. 关于第四纪哺乳动物体型增大和缩小的问题的初步讨论 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1965, 9 (1): 37~46.
- [7] Bourliere F. The nature history of mammals [M]. London: Harrap and Co. Ltd, 1955. 256.
- [8] Colbert E H, Hooijer D A. Pleistocene mammals from the Limestone Fissures of Szechuan, China [J]. *Bull Amer Mus Nat Hist*, 1953, 102 (1): 1~134.
- [9] Deperet, Charles. Les Transformations du Monde animal [M]. Paris: Flammarion, 1907. 199~210.
- [10] Macfadden B J. Fossil horse from "Eohippus" (*Ilyracotherium*) to Equus: scaling, Cope's law, and the evolution of body size [J]. *Paleobiology*, 1986, 12: 355~369.
- [11] Pei Wen - chung. On the problem of the change of body size in Quaternary mammals [J]. *Scientia Sinica*, 1963, 12 (2): 231~235.
- [12] McNab B K. On the ecological significance of Bergman's rule [J]. *Ecology*, 1971, 52: 845~854.
- [13] Mayr E. Animal species and evolution [M]. Cambridge, Mass: Belkney Press, 1963. 797.

- [14] Bartholomew G A. Body temperature and energy metabolism [A]. In: Gordon M S ed. Animal function: principles and adaptations [C]. New York: Macmillan, 1968. 290 ~ 354.
- [15] Hesse R, Allee W C, Schmidt K P. Ecological animal geography [M]. New York: Wiley, 1937. 597.
- [16] Rensch B. Evolution above the species level [M]. New York: Columbia Univ. Press, 1960. 419.
- [17] Scholander P F. Evolution of climatic adaptation in homeotherms [J]. *Evolution*, 1955, 9: 15 ~ 26.
- [18] Lindsey C D. Body size of poikilotherm vertebrates at different latitudes [J]. *Evolution*, 1966, 20: 456 ~ 465.
- [19] Ray C. The application of Bergman's and Allen's rules to the poikilotherms [J]. *J Morphol*, 1960, 106: 85 ~ 101.
- [20] 张知彬. 兽类的死亡率 [J]. 动物学报, 1994, 40 (2): 137 ~ 142.
- [21] 姜鹏. 吉林晚更新世哺乳动物化石分布 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1977, 15 (4): 313 ~ 316.
- [22] 古脊椎动物研究所高等脊椎动物研究室. 中国脊椎动物化石手册—哺乳动物部分 [M]. 北京: 科学出版社, 1960. 232.
- [23] Benton M J. Large-scale replacements in the history of life [J]. *Nature*, 1983, 302: 16 ~ 17.
- [24] 尚玉昌. 行为生态学 [A]. 见马世骏主编: 现代生态学透视 [C]. 北京: 科学出版社, 1990. 224 ~ 235.
- [25] Prentice M L, Matthews R K. Cenozoic ice-volume history: development of a composite oxygen isotope record [J]. *Geology*, 1988, 16: 963 ~ 966.
- [26] Vrba E S, Denton G H, Prentice M L. Climatic influence on early hominid behavior Ossa [J]. *International Journal of Skeletal Research*, 1989, 14: 127 ~ 156.
- [27] Maier-Reimer E, Mikolajewicz U, Crowley T. Ocean general circulation model sensitivity experiment with an open Central American isthmus [J]. *Paleoceanography*, 1990, 5: 349 ~ 366.
- [28] Ruddiman W F, Raymo M, McIntyre A. Matuyama 41 000-years cycles: North Atlantic Ocean and Northern Hemisphere ice sheets [J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 1986, 80: 117 ~ 129.
- [29] 徐钦琦. 天文辐射量的变化与气候变迁 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1983, 21 (2): 144 ~ 150.
- [30] Rind D, Peteet D. Terrestrial conditions at the last glacial maximum and CLIMAP sea-surface temperature estimates: are they consistent? [J] *Quaternary Research*, 1985, 24: 1 ~ 22.
- [31] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997. 263.

## WHY MAMMALS INCREASE THEIR BODY SIZE IN THE PROCESS OF EVOLUTION?

SU Jianping

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

LIU Jike

(College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027)

**Abstract:** Many mammals have been proved by lots of observations to increase their body size in the process of evolution. This is a very interesting biological phenomenon, and on which theoretical explanations have been suggested by paleontologists. Some of the explanations are based on the famous Bergman's law and accepted almost by all paleontologists who are interested in the phenomenon, although a lot of contrary evidence has been found.

In this article, the authors presented many facts to show that the augmentation of body size is a process independent of cooling of earth during Quaternary, refuting all explanations

based on Bergman's law. The most important fact in use was the late Pleistocene fossil mammalian faunas from Northeastern China (Research group of advanced vertebrates of the Institute of Vertebrates Paleontology, 1959) showed in table 1. If the explanations based on Bergman's law were correct, larger species would have higher survival rates after undergoing through the extreme cold of ice age in Quaternary than smaller ones. However, Table 1 showed that the survived species or subspecies after going through the ice age included all 8 species of Rodentia and Lagomorpha, with small body size, 5 of 6 species of Carnivora, with moderate body size, and 10 of 22 species or subspecies of Proboscidea, Perrisodactyla, Artiodactyla, with large body size. These data indicated that augmented body size was not advantageous for mammals to live in extreme cold climate, and might increase their extinction.

The authors also used the evidence from the fossils of order, Proboscidea. The process of evolution in this order was about as follows. The most primitive family, Moeritheriidae, occurred from the late Eocene to the early Oligocene with a body size of pig, the smallest size in this order; Deinotheriidae occurred during Miocene and Pliocene; Gomphotheriidae occurred from the early Oligocene to the early Pleistocene. Mammutidae occurred from the early Miocene to Pleistocene. And Elephantidae occurred in the late Miocene and was the only group still surviving today. The body size was gradually augmenting in this process, indicating that the augmentation of mammal's body size could be a very long process which might have started at the beginnings of mammals and ended within the extreme cold ice age. So the problem should be discussed on a larger scale of time rather than only for Quaternary.

There are several possible mechanisms involved in the augmentation of mammal's body size. First, nature selection should favor larger species because they are advantageous in competition with a smaller one utilizing the same resources. Second, species specialize on the resources relatively being propitious to large one to avoid competition with other species. Graffé's evolution is this situation. Third, large body size makes herbivorous mammal's antipredator more successful, that is why the present largest mammals are herbivorous, such as elephants and rhinoceros. Fourth, larger body size means higher running speed and endurance, and thus higher survival rates of prey from predators, more successful predation of predators. The predator - prey coevolution prompts both predator and prey augment their body size. In predator - prey interaction, prey have a higher stress than predator because prey will lost its life if it fails to escape from a predator, while predator only lost a meal if it fails to capture a prey. So a prey may increase its body size more rapidly than its predator.

In the last paragraph of this article, The authors discussed why augmented mammals had high extinction rates in Quaternary ice age. The following two factors together can account for this phenomenon. First, augmented mammals must exclusively occupy enlarged territory because a larger animal needs more resource (food) than a smaller one. Thus population density, number of individual per unit area, will decrease with augmentation of body size, and if it decreases to the minimum viable population, it will be unavoidable to extinct.



Second, the extreme cold climate in the ice age should result in a considerable decrease of plant productivity or a strong habitat succession, which must aggravate the rarefaction of population caused by augmentation of body size. The authors agree with the the Law of Augmentation of Size established by Charles Deperet.

**Key words :** Mammals; Augmentation of body size; Bergman's law; Quaternary; Extinction

(上接第 78 页)

### 参 考 文 献

- [1] 潘汝亮, 彭燕章, 叶智彰. 短尾猴与猕猴肩胛骨的比较研究 [J]. 解剖学报, 1990, 21 (2): 113~118.
- [2] 俞发宏, 彭燕章, 潘汝亮等. 中国滇、川、湘鄂猕猴 (*Macaca mulatta*) 肩胛骨的比较研究 [J]. 兽类学报, 1993, 13 (2): 81~87.
- [3] 俞发宏, 彭燕章, 潘汝亮等. 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 和黑叶猴 (*Presbytis francoisi*) 肩关节的异速生长比较 [A]. 见: 夏武平, 张荣祖主编. 灵长类研究与保护 [C]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 106~112.
- [4] 蒋学龙, 王应祥, 马世来. 中国猕猴的分类及分布 [J]. 动物学研究, 1991, 12 (3): 241~247.
- [5] Ashton E H, Flinn R M, Oxnard C E et al. The adaptation and classificatory significance of certain quantitative features of the forelimb in primates [J]. *J zool Lond*, 1976, 179: 515~556.
- [6] 邵象清. 人体测量手册 [M]. 上海: 上海辞书出版社, 1985. 146~149.
- [7] 薛德明, 张文学, 辛炳乾等. 成年太行山猕猴 (*Macaca mulatta tcheliensis*) 肩关节变量的研究 [J]. 人类学学报, 1999, 18 (2): 133~141.
- [8] 潘汝亮, 何远辉, 彭燕章等. 金丝猴肩带和前肢的性二型研究 [J]. 动物学报, 1989, 35 (1): 96~103.
- [9] Wood B A. Analysis of tooth and body size relationship in five primate taxa [J]. *Folia Primatol*, 1979, 31: 197~211.
- [10] 薛德明, 辛炳乾, 瞿文元等. 成年太行山猕猴肱骨与锁骨的初步研究 [J]. 动物学研究, 1998, 19 (2): 143~147.
- [11] Martin R D, Barbour A D. Aspects of line-fitting in bivariate allometric analyses [J]. *Folia Primatol*, 1989, 53: 65~81.

薛德明 张文学

(河南师范大学生命科学学院, 新乡, 453002)

XUE Deming ZHANG Wenxue

(College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang, 453002)

谷同祥 (河南师范大学数学系)

GU Tongxiang (Department of Mathematics, Henan Normal University)