



过去四万年我国东部季风区大型动物的减少与灭绝: 原因、后果及启示

滕漱清¹, 徐志伟², 鹿化煜², 徐驰^{1*}

1. 南京大学生命科学学院, 南京 210023;

2. 南京大学地理与海洋学院, 南京 210023

* 联系人, E-mail: xuchi@nju.edu.cn

收稿日期: 2021-06-18; 接受日期: 2021-08-09; 网络版发表日期: 2021-10-08

国家自然科学基金(批准号: 42001044, 31770512)、中国博士后科学基金(批准号: 2019M660110, 2020T130287)和中央高校基本科研业务费专项资金(批准号: 0208-14380153, 0209-14380091)资助

摘要 大型动物是许多重要生态系统中的关键物种. 在晚更新世至晚全新世, 随着现代人的分布从非洲扩展到全球, 在宏观尺度上大型动物普遍发生了种群数量下降、分布区缩小乃至物种灭绝, 并对生态系统的组成、结构和功能产生深远的影响. 本文通过整合古环境、古动物、古人类相关研究, 从宏观生态系统与生态相互作用的视角阐述过去四万年我国东部季风区自然环境、大型动物与人类社会的耦合关系. 现有证据表明, 我国晚更新世灭绝的大型动物以食谱较广的混食动物为主, 可能在塑造开阔的植被景观、超长距离传播种子、调节火动态等方面发挥了重要作用, 气候变化可能并非其灭绝的唯一主导原因. 在全新世时期, 农业社会发展很可能是我国境内大型动物减少的主导因素. 当前, 大型野生动物在生态系统中的缺失可能制约生态系统功能的进一步提升和生态系统服务价值的最大化. 深入理解我国大型动物的长期动态及其在社会-生态耦合系统中的角色, 将有助于建立生态系统管理的基准参考系, 对于发展基于生物调控的生态系统恢复途径具有重要意义.

关键词 晚第四纪, 生物间相互作用, 下行效应, 生态功能, 自然管理

人类社会的发展加速了全球尺度的物种丧失^[1,2], 成为当前以大型动物(megafauna)灭绝为主要特征的“第六次生物大灭绝”主导因素^[3,4]. 由于大型动物对生物多样性和生态系统功能具有重要影响^[5,6], 其灭绝对人类社会的可持续发展构成了严峻挑战^[2,7,8]. 深入理解大型动物在社会-生态耦合系统中扮演的角色有助于应对当前全人类面临的生物多样性危机.

大型动物一般指成年个体体重不低于45 kg的陆

生脊椎动物^[6,9]. 第五次生物大灭绝(约6600万年前)之后的1000万~2000年间, 大型哺乳动物(包括很多现已灭绝的不低于1000 kg的大型食草动物)逐渐占据了全球各大洲的生态系统^[4], 并大范围塑造了类似于当前非洲大陆野生动物保护区内的生态系统^[10]. 从晚更新世后期(约5万年前)起, 大型动物相继在各大洲和岛屿出现大规模的种群减少甚至灭绝, 最早开始于澳洲大陆, 最晚结束于新西兰岛^[6,11]. 目前主要有两种假说

引用格式: 滕漱清, 徐志伟, 鹿化煜, 等. 过去四万年我国东部季风区大型动物的减少与灭绝: 原因、后果及启示. 中国科学: 生命科学, 2022, 52: 418–431
Teng S Q, Xu Z W, Lu H Y, et al. Megafauna decline and extinction over the past 40,000 years in eastern monsoonal China: causes, consequences and implications (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2022, 52: 418–431, doi: 10.1360/SSV-2021-0212

解释该全球尺度的大型动物灭绝事件, 分别归因为气候变化和人类过度捕杀. 近期研究表明, 现代人(*Homo sapiens*; 文中与“人类”同义)在晚更新世从欧亚大陆向全球迁徙的过程与所达区域内的大型动物灭绝过程紧密相关, 而与当时气候变化的关联较弱^[11,12]. 作为对比, 与此前走出非洲的古人类(如直立人(*Homo erectus*)、海德堡人(*Homo heidelbergensis*)及其后裔)接触越早, 大型动物面临的灭绝风险越低^[12]. 进入全新世(约1.1万年前)以来, 农业文明和工业文明的相继兴起和扩展进一步加剧了对中大体型动物的选择性灭绝压力, 形成“去动物化”(defaunation)的长期趋势^[13].

与晚更新世大型动物灭绝事件之前的长期生态系统状态相比, 当前的全球生态系统处于大型动物相对缺少的“不寻常状态”. “去动物化”不仅表现为大型动物物种丰富度的下降, 而且可以通过营养级联(trophic cascades)、种子扩散(seed dispersal)和扰动(disturbances)等关键生态过程对景观多样性和生态系统服务进行调节^[14], 从而间接改变了生态系统的基本结构和动态^[5,6], 并对生态系统功能和稳定性产生了深远的影响^[13,15].

据保守估计, 现代人最迟于约4万年前到达我国华北地区^[16,17]. 经历了数万年的采集狩猎和数千年的农业发展后, 我国大型动物的种群数量和分布范围都出现了大幅度的萎缩^[18,19]. 许多大型动物在我国境内的灭绝时间大致在更新世末期, 但目前尚难以判断这些大型动物在这一时期的灭绝究竟是气候变化还是人类活动起主导作用^[6,20,21]. 另外, 有一批大型动物存活至全新世晚期才灭绝或濒临灭绝, 并且越来越多的证据表明这些大型动物的减少受到了近几千年以来我国古代农业社会发展的影响^[18,19]. 近年来, 我国新旧石器时代的环境考古研究取得了大量进展^[22~24], 这对于厘清我国社会-生态耦合系统中的大型动物历史动态及影响提供了重要线索.

本文将聚焦晚更新世晚期(约4万~1.2万年前)、全新世早中期(约1.1万~4000年前)、全新世晚期(约4000年前~公元20世纪)这三个时间阶段(表1), 通过整合我国现有的古生态、古环境和古人类相关研究数据, 在景观和区域尺度上分析生态系统结构、功能及其长期动态, 并且考虑到环境考古研究点位和历史文献记录的地理分布情况, 具体阐述我国东部季风区大型动物与气候、植被、野火、人类活动这四种要素之间的耦

合关系(图1).

1 气候变化和人类活动背景

在气候方面, 随着深海氧同位素6阶段(Marine Isotope Stage 6; MIS 6阶段)冰期的结束, 在晚更新世前半段(对应于MIS 5阶段, 约12万~7万年前), 我国总体上处于相对暖湿的间冰期气候^[25~28]. 约从7万年前(MIS 4

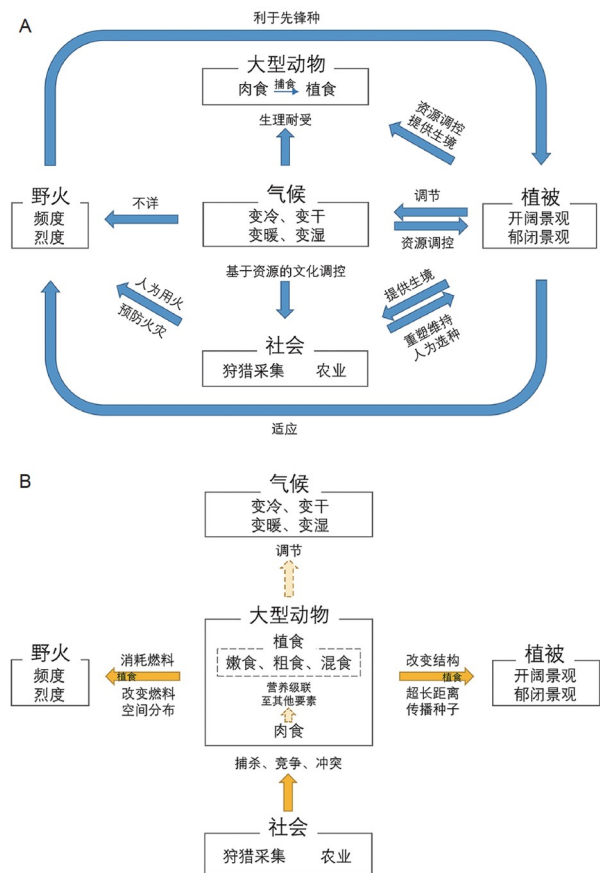


图 1 我国大型动物、气候、植被、人类社会、野火之间的已知耦合关系示意图. 箭头代表主要的生态过程和功能. 其中, 大型动物如何调节气候变化的地区性生态影响仍在探索阶段. 虚线箭头表示尚未在我国找到具体案例. 以气候为中心的示意图(A)不关注大型动物. 以大型动物为中心的示意图(B)为本文的重点阐述对象. 在A中出现的箭头不在B中重复(网络版彩图)

Figure 1 Schematics of the interactions among megafauna, climate change, vegetation landscapes, pre-industrial societies, and fire regimes in China. Arrows denote main ecological processes and functions, with the potential of megafauna for climate change mitigation still under discussion. Dashed arrows denote the absence of empirical cases in China. Instead of the climate-centric model (A), the megafauna-centric model (B) is the focus in this review. The arrows in A are not repeated in B (color online)

表 1 本文涉及的时间段及相应的全球古气候阶段、气候变化特征和人属(*Homo*)群体发展阶段

Table 1 Time intervals mentioned in the study and the contemporary conditions of paleoclimate and *Homo* populations

时间段	全球古气候阶段	古气候特征	人属群体发展阶段
13~12万年前	末次间冰期, MIS 5e阶段	温暖湿润	古人类使用简单石器, 娴熟猎杀大型动物
6~4万年前	MIS 3阶段	进入冰期, 气候波动, 相对温和	使用简单石器
4~3万年前	MIS 3阶段	气候转冷, 波动	现代人到达华北, 石叶技术在北方沿边地区
2.6~1.5万年前	末次盛冰期, MIS 2阶段	气温比当前约低4~5℃	石叶和细石器技术在华北传播
1.5~1.2万年前	冰消期	气候转暖, 波动	资源利用集约化
1.1万~4000年前	MIS 1阶段	总体温暖湿润	农业起源和发展
4000年前~20世纪	MIS 1阶段	气候转干, 相对温和, 与当前相近	中华文明发展

阶段)开始, 气候大幅转冷进入冰期(MIS 2~4阶段)^[29,30], 并于约2.6万年前进入末次盛冰期(Last Glacial Maximum, LGM), 直至H1冷事件, 大约于1.5万年前结束^[31,32]. 之后气温开始逐步回升, 并在经历新仙女木(Younger Dryas)降温事件后, 迅速转暖进入属于间冰期的全新世(1.1万年前). 全新世大暖期过后, 东亚夏季风约4000年前开始减弱, 对北方和南方晚全新世气候造成了不一致的影响^[33~37].

现代人约于6~5万年前或更早到达东亚^[17,38]. 为避免相关争议, 本文主要探讨过去约4万年以来我国社会-生态耦合系统的演变, 将测年结果明确的田园洞古人类遗址作为现代人首次出现在华北地区的最晚时间^[16,17]. 在约4~3万年前的MIS 3晚期, 华北和南方的古人仍然流行沿用基于石片和石核的简单石制工具, 而改良的石叶技术主要出现在北方沿边地区^[39,40]. 进入末次盛冰期后, 石叶和细石器技术在华北广泛出现, 但在南方地区缺失^[40,41]. 晚更新世北方和南方使用不同石器技术的古人已能够娴熟狩猎多种大型动物^[42~46]. 进入全新世后, 农业在北方和南方出现并发展^[47]. 越来越多的全新世环境考古记录表明, 人类活动对东部季风区生态系统的影响大致在晚全新世(约4000年前)超过了自然因子的作用^[48,49]. 自20世纪后半段起, 人类对整个地球系统的主导作用大幅加速^[50,51].

2 晚更新世大型动物灭绝及驱动机制

在我国东部季风区, 现存大型动物不超过20种^[10,52], 而目前已知的消失于晚更新世的大型动物有17种(表2). 其中, 中国犀(*Rhinoceros sinensis*)可能包含其他尚未完成鉴定的犀牛物种^[53,54]. 这些灭绝物种绝

大多数为植食动物, 以混食嫩枝叶(browse)和禾草(graminoids)为主, 并且嫩食者(browsers)比粗食者(grazers)稍多. 晚更新世气候波动频繁, 广泛的食谱可利于植食动物应对由气候变化引起的食物危机, 而较狭窄的食物偏好则可能意味着更高的灭绝风险. 例如, 作为嫩食者的东方剑齿象(*Stegodon orientalis*)在晚更新世末期消失于我国南方森林, 而其近缘物种亚洲象(*Elephas maximus*)是混食者, 从中更新世晚期直至全新世在我国东部季风区都有广泛分布^[55]. 这两种物种的生态位差异可能是它们在晚更新世至全新世的气候转型过程中命运不同的关键原因^[56]. 同理, 如果晚更新世气候变化是大型动物灭绝(表2)的主导因素, 这些灭绝物种本应更多属于嫩食者或粗食者, 因为混食者对环境变化的适应能力应更强. 同时应注意到, 灭绝物种不仅与其食性存在关联, 还与其生理耐受度有直接关系. 例如, 在欧洲, 古菱齿象属的直齿象(*Palaeoloxodon antiquus*)和斯迪凡犀属的窄鼻犀(*Stephanorhinus hemitoechus*)都曾分布广泛的喜暖混食动物(mixed-feeder), 在末次盛冰期之前的降温期灭绝^[9]; 而耐寒的混食动物披毛犀(*Coelodonta antiquitatis*)在此地区的消失似乎与约1.5万年前的Bølling升温有关^[57]. 但总体上, 欧洲的晚更新世大型动物灭绝同时受到现代人地理扩展和气候变化的影响^[11]. 从全球尺度来看, 世界各大陆(除澳洲大陆, 因为其本土大型动物原以嫩食为主)都经历了以大型混食和粗食动物为主的晚更新世大型动物灭绝^[58]. 现代人的全球扩散和定居过程在其中起到了主导作用, 而气候变化可能仅起到了较弱的作用^[11,12]. 也就是说, 晚更新世灭绝的大型动物以混食和粗食为主的特点与人类生存活动存在较强的正相关关系. 因此, 灭绝物种以混食动物为主的事实表明,

表 2 我国晚更新世东部季风区消失或灭绝的大型动物. 物种鉴定与分类依据近期古生物研究进展^{a)}**Table 2** Megafauna extinct or regionally extinct in eastern monsoonal China during the Late Pleistocene. Species identification and taxonomy follow recent paleontological progress in China^{a)}

中文名	拉丁名	晚更新世地理分布	食性
巴氏大熊猫*	<i>Ailuropoda baconi</i>	南方 ^[88]	嫩食
草原野牛	<i>Bison priscus</i>	淮河、北方、东北 ^[121,122]	偏粗食/混食 ^[123,124]
原始牛**	<i>Bos primigenius</i>	北方、东北 ^[125]	粗食
杨氏水牛*	<i>Bubalus youngi</i>	北方 ^[126]	混食?
王氏水牛*	<i>Bubalus wansjocki</i>	北方、东北 ^[127]	混食?
葛氏斑鹿*	<i>Cervus grayi</i>	淮河、北方 ^[122,128]	混食?
披毛犀**	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	淮河、北方、东北 ^[127]	混食
最后斑鬣狗	<i>Crocuta ultima</i>	南方、淮河、北方、东北 ^[85]	肉食
真猛犸象	<i>Mammuthus primigenius</i>	北方、东北 ^[129]	偏粗食/混食 ^[124,130]
巨貘**	<i>Megatapirus augustus</i>	南方 ^[20]	嫩食? ^[20]
淮河古菱齿象*	<i>Palaeoloxodon huaihoensis</i>	淮河 ^[122]	混食?
诺氏古菱齿象*	<i>Palaeoloxodon naumanni</i>	北方、东北 ^[20,55]	混食
中国犀**	<i>Rhinoceros sinensis</i>	南方 ^[54]	混食? ^[54]
河套大角鹿**	<i>Sinomegaceros ordosianus</i>	淮河、北方、东北 ^[122,127]	偏嫩食 ^[122]
东方剑齿象**	<i>Stegodon orientalis</i>	南方 ^[55]	嫩食
梅氏犀**	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	三峡以东、以北 ^[54,122,127]	混食
李氏野猪**	<i>Sus lydekkeri</i>	淮河、北方 ^[122,125]	嫩食?

a) *表示有古人类狩猎同属物种的埋藏学证据,**表示有古人类狩猎该物种的埋藏学证据. 第四纪动物地理区系划为东北区、北方区、淮河区、南方区^[120]. 根据相近物种猜测的食性用? 标识, 其余未注明出处的食性均采自Schowanek等人^[58]

晚更新世-全新世的气候变化不能完全解释当时我国大型动物的灭绝.

另一种可能的解释是人类的捕杀是导致这些物种灭绝的主要因素. 体型巨大的混食动物通常和开阔度比较大的植被景观关联在一起, 如草原、湿地或林地草原^[59]. 旧石器时代的人类族群更偏好类似于稀树草原的生态系统, 这是因为在这样环境中可能更容易利用自然资源, 从而提高了生存率^[60]. 4~3万年前的冰期多次出现较温暖的间冰阶, 但我国东部季风区的狩猎采集者的人口总数似乎并没有呈现相关波动, 总体呈缓慢上升趋势^[24]. 在此时期, 外来的石叶技术出现在东北至西北的沿边一线, 但华北及以南地区仍然流行更简单的石核-石片技术^[39,40], 这意味着石叶技术在当时可能没有对本土社会-生态耦合系统造成明显的影响. 进入末次盛冰期后, 永久冻土层的最南界大致位于燕山-太行山-秦岭-横断山脉一线^[61,62]. 此线以南的广阔地区, 特别是有垂直梯度的南方山区, 可能扮演了生物多样性“避难所”的角色^[55]. 孢粉记录显示,

我国南方地区在末次盛冰期经历了明显的植被更替, 草原景观增多^[63~65]. 与此同时, 地区人口数量出现了多次波动, 分布的北界降至北纬40°, 最高海拔降至2000 m, 但总体保持平稳^[24]. 在此时期, 从北方边疆传入华北的石叶和细石器技术可能反映了外部文化的迁入和本土文化对气候条件恶化的适应策略^[40,41,66]. 细石器技术在恶劣自然条件下的兴盛说明此类技术在应对资源匮乏等方面可能有明显优势^[66]. 包括埋藏学在内的诸多考古证据表明, 无论是使用简单还是更精良的石器制造技术, 从晚更新世早期至晚期, 生活在华北和华南的古人都能因地制宜, 熟练猎取熊猫属(*Ailuropoda*)、原始牛(*Bos primigenius*)、水牛属(*Bubalus*)、马鹿(*Cervus elaphus*)、披毛犀、梅氏犀(*Stephanorhinus kirchbergensis*)、野马(*Equus ferus*)、蒙古野驴(*Equus hemionus*)、巨貘(*Megatapirus augustus*)、古菱齿象属(*Palaeoloxodon*)、中国犀、水鹿(*Rusa unicolor*)、河套大角鹿(*Sinomegaceros ordosianus*)、东方剑齿象、李氏野猪(*Sus lydek-*

keri)等大型植食动物^[42~46]。然而, 由于目前缺乏较高精度的我国晚更新世大型动物灭绝时间表, 末次盛冰期气候条件恶化和人类行为模式的改变对这些物种的生存是否存在协同效应等问题^[11,12]有待进一步考证。

末次盛冰期结束后, 我国的狩猎采集人口出现了脉冲式增长, 可能与自约1.5万年前的Bølling-Allerød升温和新仙女木降温相关^[24]。但是, 此次气候振荡事件在整个中晚更新世期间(约80万~1.2万年前)并没有明显的特殊之处, 并且随后的全新世和此前的间冰期的气候特征也较为相似^[67]。认为全新世间冰期气候具有独特稳定性的假说有待验证^[68]。因此, 晚更新世至全新世的气候转型应当不足以导致多种具有漫长进化史的大型动物在短时间内灭绝, 而晚更新世末期的人口暴增很可能是这些物种灭绝的主导因素。根据最优捕食理论(Optimal Foraging Theory)^[69,70], 体型大、易于捕捉的物种会成为狩猎优先目标, 面临最高的灭绝风险, 而体型小、不便捕捉的物种需在前者基本消失的情况下才会成为目标。晚更新晚期人类食谱变宽的案例似乎在北方和南方都存在^[44,71,72]。当然, 该假说仍然需要高精度的灭绝时间表和更多证据来进一步验证。

3 晚更新世大型动物的下行效应

目前的研究很少关注晚更新世我国大型动物灭绝带来的生态影响。通常而言, 大型植食动物和大型肉食动物带来的下行(top-down)营养级压力对塑造生态系统结构和动态具有重要作用, 因而许多大型动物被认为是关键物种(keystone species)或是生态系统工程师(ecosystem engineers)^[6]。大型植食动物通过采食、踩踏、迁徙等物理作用, 影响着植被的生物量、空间分布和种子扩散距离等诸多方面^[5,59]。大型肉食动物通过捕食, 可以调节大型植食动物对植被景观塑造作用的强弱, 并进一步影响中型肉食动物与小型植食动物的相互作用^[6,59]。有假说认为, 在气温和降水相对适中的地区, 大型植食动物对植被的下行消耗作用最为强烈, 可将由气候因子上行(bottom-up)驱动的郁闭森林景观转变为开阔的林地草原景观, 即大多数陆地生态系统可呈现由上行效应或下行效应主导的双稳态(bi-stable states)^[73]。事实上, 通常被认为由气候支配的热

带雨林也受到来自大型肉食动物的下行调控: 在缺少大型动物的情形下, 树木幼苗的空间密度和物种多样性有明显下降^[74]。根据该假说, 我国东部季风区在足够强度的植食压力下可能成为林地与草原镶嵌的异质性景观。模拟研究表明, 晚更新世大型植食动物类群曾在我国东部季风区, 特别是低地平原区维持了明显的粗食压力, 这不同于当前该地区中小体型植食动物类群以嫩食为性状特征的状态^[58]。

中晚更新世间冰期的欧洲地中海和西北地区属于暖温带气候, 梅氏犀(斯迪凡犀属)和直齿象(古菱齿象属)作为典型的喜暖动物具有广泛的地理分布^[75]。以它们为代表的大型植食动物类群在多大程度上塑造欧洲低地平原的植被景观曾引发了长期的讨论^[76~78]。有研究利用甲虫作为生境类型和大型动物数量指示物, 重建了13~11.5万年前末次间冰期的西北欧植被景观, 发现这些喜暖大型植食动物多栖息于半开阔的、林地和草原交错的生境中^[79]。

更新世时期, 梅氏犀、古菱齿象、水牛等多种喜暖大型植食动物曾广泛分布于我国现今南方亚热带和北方温带^[20]。从古生态角度来看, 如果它们种群数量足够, 强烈的植食作用可能将潜在的温带和亚热带森林塑造和维持为半开阔的林地-草原景观。值得注意的是, 源自这种植被景观的孢粉记录可能由于较高的草本比例而被解释为气候变化(温度下降、降水减少)导致形成的草原景观, 却忽略了大型植食动物的生态影响。

斑鬣狗属(*Crocota*)是生境较广的肉食动物, 喜好开阔景观^[80,81]。最后斑鬣狗(*Crocota ultima*)在体型上比现存非洲的斑鬣狗(*Crocota crocuta*)稍大^[82,83], 曾在我国季风区大部广泛分布^[53,84~87], 直至更新世-全新世过渡期灭绝^[88], 其原因可能是草原的衰退以及猎物数量的锐减。如果全新世增温是导致草原衰退的主导因素, 那么此次变暖的上行效应将会强于大型植食动物的下行效应。但有研究表明, 末次间冰期欧洲暖温带的下行(植食)效应实际强于上行(气候)效应^[79]。考虑到全新世与末次间冰期的气候相似性^[67], 单独的气候变化因素可能不能完全解释开阔草原生境的衰退和最后斑鬣狗的灭绝。而同时期狩猎采集人口的迅速增加^[24]可能减弱了大型植食动物对景观开阔度的维持作用, 或者提高了与最后斑鬣狗的直接竞争, 从而导致动植物群落的变化。

4 晚更新世大型动物与种子传播

大型植食动物能高效、长距离(1 km以上)传播个体较大的种子或由大型肉质果实包裹的小种子。由于大型植食动物的减少而种子传播受限的植物物种主要集中于热带地区,但是来自其他生态系统的例子较少。目前已知温带和亚热带北美的Kentucky coffee-tree(*Gymnocladus dioica*)和Osage orange(*Maclura pomifera*)属于此类^[89,90]。在现今东亚亚热带地区,包括猪(*Sus*)、水鹿、牛(*Bos*)、水牛(*Bubalus*)等在内的大型动物在长距离(1 km以上)传播种子的过程中起到了重要作用^[91~93],但10 km以上超长距离种子传播的生态功能只能由亚洲象、棕熊(*Ursus arctos*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、爪哇犀(*Rhinoceros sondaicus*)、苏门答腊犀(*Dicerorhinus sumatrensis*)等提供^[92,94~97]。尽管如此,该地区似乎没有严重依赖大型动物实现种子传播的植物。就壳斗科(Fagaceae)植物而言,不便于借助风媒和水媒传播的橡子或栗子需要达到远离亲本植株的开阔处才有利于后续生长。部分小型啮齿类动物(如鼠、松鼠)的分散储藏行为可将这些种子移动100 m以内的距离,例见Xiao等人^[98,99]。松鸦(*Garrulus glandarius*)的分散储藏可覆盖中等距离500~1000 m^[100~102]。北美的冠蓝鸦(*Cyanocitta cristata*)具备传播壳斗科种子远至4 km的能力^[103],但目前我国没有此类长距离种子传播过程的资料。在晚更新世和全新世,壳斗科植物在我国东部季风区广泛分布^[104],大型植食动物的作用尚不清楚。有研究记载,我国境内现存的亚洲象会取食壳斗科植物的嫩枝叶^[105],并可能吞入完整种子。如果在亚洲象的排泄物中发现这些种子仍具备发芽能力,那么我国某些已灭绝的大型混食和嫩食动物很可能是壳斗科种子超长距离传播者。当前我国哪些植物物种的地理分布受到了种子传播距离不足的限制,以及种群和群落的时空格局发生了怎样的变化等问题尚不得而知。回答这些问题对于协助植物物种应对气候变化、保护和促进生物多样性等有重要意义。

5 晚更新世大型动物与火动态

火动态(fire regime)是生态系统中重要的扰动过程,对生境异质性和生物多样性有促进作用。随着大

型植食动物消失,没有被消化掉的植物(特别是更易燃的C4草本)生物量会堆积,从而提高野火发生的频率^[106]。例如,在晚更新世澳大利亚和美国的东北部,野火在大型动物种群数量大幅下降后会变得更频繁,从而使得当地植被从林草植被混合景观逐渐转变为由少数优势种组成的森林景观^[107,108]。在马达加斯加岛的中部高地,原本与大型动物密切关联的林草混合景观在晚全新世人类到达后,经历了大型动物的减少和野火覆盖面积的提升,变成了现今开阔而缺少动物多样性的草原生态系统^[109]。事实上,大型植食动物与火动态之间的关系非常复杂,还受到气候条件、地形地貌、植食类型、植被特征等因素的影响^[59,110]。例如,在初级生产力较低的地区,晚更新世大型动物的消失可能不足以影响生物燃料累积或者改变火动态^[111]。

目前我国关于晚更新世大型动物和火动态的研究相当罕见。能反映同一地点晚更新世植被动态的孢粉记录和火动态的炭屑记录显得尤为重要。我国东部的太湖流域在末次盛冰期和冰消期(约2.6~1.2万年前)主要为由落叶林、针叶林、禾本科和蒿属草本组成的混合植被景观,而指示火动态的炭屑含量非常低^[62]。进入全新世后,易燃但萌芽能力较强的阔叶栎属(*Quercus*)和难燃且萌芽能力较强的常绿阔叶栲属(*Castanopsis*)^[112,113]木本缓慢增多,禾本科草本明显减少,炭屑含量大幅上升;而难燃且适应野火扰动生境的桤木属(*Alnus*)^[113,114]几乎维持原状^[65]。栎属和栲属的增多、禾本科的减少可能与气候变得温暖湿润有关,野火的增加可能由气候变化和大型植食动物的减少共同引起。由于亚洲象、犀牛等大型植食动物一直在该地区生存至晚全新世,晚更新世大型动物灭绝可能只是部分缓解了当地的植食压力,野火强度的提高将不足以让桤木属作为先锋种取代扰动后的栎属和栲属群落。另一方面,该地区的湿地生境不利于粪生真菌*Sporormiella*孢子的保存^[115],较难重建晚更新世末期大型植食动物密度动态并分析其与火动态之间的关联。因此,在我国广大的东部季风区,晚更新世大型动物灭绝在多大程度上影响了植被动态和火动态仍然是一个复杂问题。少有的晚更新世中后期孢粉记录表明该影响在我国南方并不清晰^[63,116]。大型动物的生态习性和空间分布动态、具有明确生态信息的动植物化石记录将是厘清相关科学问题的关键所在。

6 全新世大型动物灭绝以及生态影响

我国东部季风区全新世消失的大型陆生动物有圣水牛(*Bubalus mephistopheles*)、麋鹿(*Elaphurus davidianus*)、野马、蒙古野驴、爪哇犀、苏门答腊犀、华南虎(*Panthera tigris amoyensis*)。其中, 圣水牛是我国特有种, 曾在全新世早中期广泛分布于南北方, 但在晚全新世迅速灭绝, 可能和宗教祭祀活动有关^[117]。麋鹿也曾是我国广泛分布的特有种, 是喜好湿地生境的混食动物。麋鹿在约20世纪初灭绝, 80年代起经重引进和再野化, 现已在长江中下游湿地恢复有一定数量的野生种群^[118]。爪哇犀和苏门答腊犀在我国有明确的化石和文物记录, 而印度犀(*Rhinoceros unicornis*)目前仅限于史载记录^[19]。虽然形态和食性均有差异, 现存史载记录没有明确区分爪哇犀和苏门答腊犀, 因而无法重建这两种物种在晚全新世时期的分布动态。统称为“犀”的动物类群20世纪初于我国境内消失^[18]。作为具有高度生境适应性的大型肉食动物, 华南虎受困于数千年农业开垦导致的森林和湿地生境丧失^[19], 最终在20世纪中叶爆发了全国性的人虎冲突, 至今没有该物种野外存活的确切证据^[119]。此外, 大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、梅花鹿(*Cervus nippon*)、亚洲象、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、马鹿、水鹿、野猪(*Sus scrofa*)、棕熊、黑熊等大型动物在我国东部季风区的当前分布范围相比全新世有50%甚至99%的减少^[18]。这些物种的区域灭绝或者分布范围的收缩, 与我国农业社会发展有密不可分的联系。许多相关物种成为我国悠久农业文明中不可抹去的物质和文化遗产。

除了圣水牛的食性(可能为混食)不详外, 上述其他大型食草动物为混食(麋鹿、爪哇犀、印度犀、梅花鹿、亚洲象、马鹿、水鹿、棕熊)或嫩食(大熊猫、苏门答腊犀、中华鬣羚、野猪、黑熊)^[58]。与晚更新世相比, 全新世我国东部季风区消失的大型植食动物缺少粗食或偏好粗食型, 如原始牛、草原野牛(*Bison priscus*)、真猛犸象(*Mammuthus primigenius*)(表2)。这可能与全新世较温暖湿润的气候有关, 并且受到了大型植食动物多样性下降的影响, 导致禾草草原生态系统难以维持。大量孢粉记录表明, 该地区进入全新世后, 落叶-常绿阔叶林面积出现了大面积的增长, 与禾本科草本的趋势相反。不过, 从孢粉占比百分比直接获取的森林面积覆盖度往往大于实际值, 真实的植被景

观可能比基于孢粉图谱的重建结果有更高的开阔度^[131,132]。全新世时期来自大型动物的下行植食压力是否以及在多大程度上能维持有一定开阔度的林地-草原景观, 需要古生态数据和现今控制实验相结合才能回答。另一方面, 鉴于全新世扬子鳄的地理分布曾北至黄河流域^[133], 东部季风区在该时期可能有相当一部分低地平原具有高度植物多样性的湿地生态系统, 地势较高或坡度较陡的区域则由于不利于大型植食动物栖息而成为高郁闭度的森林。该地区炭屑记录揭示的全新世火动态不能很好地对应气候变化^[50,134], 大型植食动物在其中的作用未知。一般认为, 我国东部季风区全新世早中期的植被动态是由气候变化主导的^[48,135]。如上文所述, 尽管缺少大型粗食动物, 东部季风区植被在全新世早中期仍可能受大型混食和嫩食动物的调控, 这在一定程度上抵消了此时期温暖湿润气候对植被(阔叶林)的正面影响。从晚全新世开始, 可能由于掌握了冶金技术, 该地区农业社会对植被的改造作用明显提高, 并很可能取代了气候的主导地位。有研究表明, 农业社会对地表植被景观的影响在北方可能始于约三四千年前, 而在南方始于约一两千年前^[48]。以华北平原为例, 农业将半开阔的自然生境逐渐转变成为更加开阔的农场景观, 以猪、牛、羊等体型相对较小的家养动物为主的畜牧业则取代了原本多样的大型野生动物群落。虽然下行的植食压力可能随着畜牧业的发展保持持平甚至有所提高, 并且开阔的农场景观可能类似于此前由大型植食动物维持的林地-草原景观, 但与大型植食动物相关的种子传播和自然扰动等有利于生物多样性的过程却消失了。在这种情况下, 生态系统可能会从异质、自维持、富于扰动的自然景观逐渐转变为同质、需维护、排斥扰动的文化景观。

诚然, 局地尺度的文化景观斑块可以在景观尺度的自然背景下筛选出偏好或者适应由人类主导的生境的物种, 从而提高景观尺度的 α 和 β 多样性。人为选种和主动栽培也可对一些具有特定性状的植物物种提供超长甚至洲际距离的传播半径。但是, 大范围的文化景观以及相应的复杂社会系统需要占用条件相对较好的连续地理空间, 消耗远超以果腹为目的的自然资源, 并抑制对社会造成危害的自然过程(如动物觅食和迁徙、火灾等)。因此, 总的来说, 我国季风区晚全新世农业社会虽然可能部分取代了大型动物的生态功能, 但社会发展最终走向了不利于生物多样性和生态系统自维持

的“去动物化”状态，这为21世纪的可持续发展带来了挑战。

7 总结

本文主要尝试从宏观生态学视角阐述过去四万年我国东部季风区大型动物与生态系统动态和人类社会发展之间的耦合关系(图1), 并总结于表3。

目前, 受限于物种记录信息的不确定性, 晚更新世大型动物灭绝的主要驱动机制尚无定论。晚更新世末期的气候波动可能是一些食谱较窄的物种(如东方剑齿象)灭绝的主导因素, 但无法充分解释大部分食谱较广的混食动物的灭绝, 特别是旧石器狩猎采食社会在该时期大型动物灭绝中可能发挥了重要作用。大型植食动物与植物间的相互作用是重要的生态过程, 这种动植物关系在塑造我国开阔/半开阔植被景观、超长距离种子传播、火动态调节等过程中的作用有待深入研究。

我国东部季风区全新世的大型动物的减少和灭绝与农业社会发展具有紧密关联。虽然农业活动在一定程度上弥补了大型动物的生态功能, 如维持开阔的植被景观、协助传播适应文化景观的植物物种、抑制野火的发生等, 但农业集约化总体上导致了生态系统中关键物种和功能多样性的下降。

表 3 晚更新世至全新世我国东部季风区大型动物与食物资源、植被、野火、人类活动的耦合关系

Table 3 Associations of megafauna in eastern monsoonal China with food resources, vegetation, fire, and humans during the Late Pleistocene and the Holocene

	大型植食动物			大型肉食动物
	嫩食	混食	粗食	
食谱敏感度	强响应	弱响应	强响应	弱响应
植被景观塑造	郁闭/半开阔	开阔/半开阔	开阔/半开阔	高异质性
种子传播	10 km以上	10 km以上	至少1 km以上	—
野火	不详	抑制	抑制	不详
狩猎采集	猎物	猎物	猎物	竞争
农业和畜牧业	可共存	排斥	排斥	排斥

大型动物在过去数千万年间长期存在, 并对生态系统功能的可持续性发挥了关键性作用。当代动物类群多来源于晚更新世类群, 而晚更新世一个显著的生物地理事件则是人类的全球扩张以及持续快速的文化演进。进一步理解我国晚更新世及全新世大型动物在自然生态系统中扮演的功能性角色, 将有助于建立生态系统管理的基准参照系, 对于发展基于生物调控的生态系统恢复途径也具备重要意义。

参考文献

1 Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471: 51–57

2 Johnson C N, Balmford A, Brook B W, et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 2017, 356: 270–275

3 Ceballos G, Ehrlich P R, Barnosky A D, et al. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Sci Adv*, 2015, 1: e1400253

4 Smith F A, Elliott Smith R E, Lyons S K, et al. Body size downgrading of mammals over the late Quaternary. *Science*, 2018, 360: 310–313

5 Johnson C N. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proc R Soc B*, 2009, 276: 2509–2519

6 Malhi Y, Doughty C E, Galetti M, et al. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 838–846

7 Ceballos G, Ehrlich P R, Dirzo R. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: E6089–E6096

8 Ceballos G, Ehrlich P R, Raven P H. Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 13596–13602

9 Stuart A J. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geol J*, 2015, 50: 338–363

10 Faurby S, Svenning J-C. Historic and prehistoric human-driven extinctions have reshaped global mammal diversity patterns. *Diversity Distrib*, 2015, 21: 1155–1165

11 Bartlett L J, Williams D R, Prescott G W, et al. Robustness despite uncertainty: regional climate data reveal the dominant role of humans in explaining global extinctions of Late Quaternary megafauna. *Ecography*, 2016, 39: 152–161

- 12 Sandom C, Faurby S, Sandel B, et al. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proc R Soc B*, 2014, 281: 20133254
- 13 Dirzo R, Young H S, Galetti M, et al. Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 2014, 345: 401–406
- 14 Perino A, Pereira H M, Navarro L M, et al. Rewilding complex ecosystems. *Science*, 2019, 364: eaav5570
- 15 Galetti M, Moleón M, Jordano P, et al. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biol Rev*, 2018, 93: 845–862
- 16 Bae C J, Li F, Cheng L, et al. Hominin distribution and density patterns in Pleistocene China: climatic influences. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2018, 512: 118–131
- 17 Sun X F, Wen S Q, Lu C Q, et al. Ancient DNA and multimethod dating confirm the late arrival of anatomically modern humans in southern China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2019158118
- 18 Turvey S T, Crees J J, Li Z, et al. Long-term archives reveal shifting extinction selectivity in China's postglacial mammal fauna. *Proc R Soc B*, 2017, 284: 20171979
- 19 Teng S N, Xu C, Teng L, et al. Long-term effects of cultural filtering on megafauna species distributions across China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 486–493
- 20 Tong H W. Occurrences of warm-adapted mammals in north China over the Quaternary period and their paleo-environmental significance (in Chinese). *Sci China Ser D*, 2007, 50: 1327–1340 [同号文. 第四纪以来中国北方出现过的喜暖动物及其古环境意义. 中国科学D辑: 地球科学, 2007, 37: 922–933]
- 21 Louys J, Curnoe D, Tong H. Characteristics of Pleistocene megafauna extinctions in Southeast Asia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2007, 243: 152–173
- 22 Lu H, Zhuo H, Zhang W, et al. Earth surface processes and their effects on human behavior in monsoonal China during the Pleistocene-Holocene epochs. *J Geogr Sci*, 2017, 27: 1311–1324
- 23 Chen F H, Fu B J, Xia J, et al. Major advances in studies of the physical geography and living environment of China during the past 70 years and future prospects (in Chinese). *Sci China Earth Sci*, 2019, 62: 1665–1701 [陈发虎, 傅伯杰, 夏军, 等. 近70年来中国自然地理与生存环境基础研究的重要进展与展望. 中国科学: 地球科学, 2019, 49: 1659–1696]
- 24 Dong G, Li R, Lu M, et al. Evolution of human-environmental interactions in China from the Late Paleolithic to the Bronze Age. *Prog Phys Geogr-Earth Environ*, 2019, 44: 233–250
- 25 Gao L, Nie J, Clemens S, et al. The importance of solar insolation on the temperature variations for the past 110 kyr on the Chinese Loess Plateau. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2012, 317–318: 128–133
- 26 Zheng Z, Huang K Y, Deng Y, et al. A ~200 ka pollen record from Okinawa Trough: paleoenvironment reconstruction of glacial-interglacial cycles. *Sci China Earth Sci*, 2013, 56: 1731–1747
- 27 Peterse F, Martínez-García A, Zhou B, et al. Molecular records of continental air temperature and monsoon precipitation variability in East Asia spanning the past 130,000 years. *Quat Sci Rev*, 2014, 83: 76–82
- 28 Lu H, Liu W, Wang H, et al. Variation in 6-methyl branched glycerol dialkyl glycerol tetraethers in Lantian loess-paleosol sequence and effect on paleotemperature reconstruction. *Org Geochem*, 2016, 100: 10–17
- 29 Yue Y, Zheng Z, Huang K, et al. A continuous record of vegetation and climate change over the past 50,000 years in the Fujian Province of eastern subtropical China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2012, 365–366: 115–123
- 30 Wang H, An Z, Lu H, et al. Calibrating bacterial tetraether distributions towards *in situ* soil temperature and application to a loess-paleosol sequence. *Quat Sci Rev*, 2020, 231: 106172
- 31 Tian Z, Jiang D. Revisiting last glacial maximum climate over China and East Asian monsoon using PMIP3 simulations. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2016, 453: 115–126
- 32 Wu H, Li Q, Yu Y, et al. Quantitative climatic reconstruction of the Last Glacial Maximum in China. *Sci China Earth Sci*, 2019, 62: 1269–1278
- 33 Lu H, Yi S, Liu Z, et al. Variation of East Asian monsoon precipitation during the past 21 k.y. and potential CO₂ forcing. *Geology*, 2013, 41: 1023–1026
- 34 Liu Z, Wen X, Brady E C, et al. Chinese cave records and the East Asia Summer Monsoon. *Quat Sci Rev*, 2014, 83: 115–128
- 35 Chen F, Xu Q, Chen J, et al. East Asian summer monsoon precipitation variability since the last deglaciation. *Sci Rep*, 2015, 5: 11186
- 36 Liu J, Chen J, Zhang X, et al. Holocene East Asian summer monsoon records in northern China and their inconsistency with Chinese stalagmite $\delta^{18}\text{O}$ records. *Earth-Sci Rev*, 2015, 148: 194–208

- 37 Xu Z, Mason J A, Xu C, et al. Critical transitions in Chinese dunes during the past 12,000 years. *Sci Adv*, 2020, 6: eaay8020
- 38 Bae C J, Douka K, Petraglia M D. On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science*, 2017, 358: eaai9067
- 39 Gao X. Paleolithic cultures in China: uniqueness and divergence. *Current Anthropol*, 2013, 54: 358–370
- 40 Wang Y. Late Pleistocene human migrations in China. *Curr Anthropol*, 2017, 58: S504–S513
- 41 Wang Y P. The late Paleolithic environment change and human migration in North China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2018, 37: 341–351 [王幼平. 华北旧石器晚期环境变化与人类迁徙扩散. 人类学学报, 2018, 37: 341–351]
- 42 Norton C J, Gao X. Hominin-carnivore interactions during the Chinese Early Paleolithic: taphonomic perspectives from Xujiayao. *J Hum Evol*, 2008, 55: 164–178
- 43 Zhang S Q, Li Z Y, Zhang Y, et al. Mortality profiles of the large herbivores from the Lingjing Xuchang Man Site, Henan Province and the early emergence of the modern human behaviors in East Asia (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2009, 54: 3857–3863 [张双权, 李占扬, 张乐, 等. 河南灵井许昌人遗址大型食草类动物死亡年龄分析及东亚现代人类行为的早期出现. 科学通报, 2009, 54: 3857–3863]
- 44 Zhang Y, Stiner M C, Dennell R, et al. Zooarchaeological perspectives on the Chinese Early and Late Paleolithic from the Ma'anshan site (Guizhou, South China). *J Archaeol Sci*, 2010, 37: 2066–2077
- 45 Zhang S Q, Pei S W, Zhang Y, et al. A preliminary study of the faunal remains from the Shuidonggou Locality 7 (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2014, 33: 343–354 [张双权, 裴树文, 张乐, 等. 水洞沟遗址第7地点动物化石初步研究. 人类学学报, 2014, 33: 343–354]
- 46 Qu T L, Gu W F, Wang S Z, et al. Subsistence in the Middle Upper Pleistocene of Zhengzhou area: analysis of archaeofauna from the Laonainaimiao site (in Chinese). *Acta Anthropologica Sinica*, 2018, 37: 70–78 [曲彤丽, 顾万发, 汪松枝, 等. 郑州地区晚更新世中期人类的生计方式——老奶奶庙遗址动物遗存研究. 人类学学报, 2018, 37: 70–78]
- 47 Zhao Z. New archaeobotanic data for the study of the origins of agriculture in China. *Curr Anthropol*, 2011, 52: S295–S306
- 48 Zhao Y, Yu Z, Chen F, et al. Vegetation response to Holocene climate change in monsoon-influenced region of China. *Earth-Sci Rev*, 2009, 97: 242–256
- 49 Pei W, Wan S, Clift P D, et al. Human impact overwhelms long-term climate control of fire in the Yangtze River Basin since 3.0 ka BP. *Quat Sci Rev*, 2020, 230: 106165
- 50 Liu J, Rühland K M, Chen J, et al. Aerosol-weakened summer monsoons decrease lake fertilization on the Chinese Loess Plateau. *Nat Clim Change*, 2017, 7: 190–194
- 51 Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, et al. The trajectory of the Anthropocene: the Great Acceleration. *Anthropocene Rev*, 2015, 2: 81–98
- 52 Jiang Z G, Jiang J P, Wang Y Z, et al. Red list of China's vertebrates (in Chinese). *Biodiv Sci*, 2016, 24: 500–551 [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等. 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 2016, 24: 500–551]
- 53 Tong H W, Liu J Y. The Pleistocene-Holocene extinctions of mammals in China (in Chinese). In: Dong W, Ed. Proceedings of the Ninth Annual Symposium of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2004. 111–119 [同号文, 刘金毅. 更新世末期哺乳动物群中灭绝种的有关问题. 见: 董为. 第九届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2004. 111–119]
- 54 Chen S-K, Huang W-B, Pei J, et al. The latest Pleistocene *Stephanorhinus kirchbergensis* from the Three Gorges Area and re-evaluation of Pleistocene rhinos in southern China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2012, 31: 381–394 [陈少坤, 黄万波, 裴健, 等. 三峡地区最晚更新世的梅氏犀属述中国南方更新世的犀牛化石. 人类学学报, 2012, 31: 381–394]
- 55 Tong H-W, Deng L, Chen X, et al. Late Pleistocene proboscideans from Yangjiawan caves in Pingxiang of Jiangxi, with discussions on the *Stegodon orientalis-Elephas maximus* assemblage (in Chinese). *Vertebrata Palasiatica*, 2018, 56: 306–326 [同号文, 邓里, 陈曦, 等. 江西萍乡上栗杨家湾晚更新世长鼻类化石: 兼论东方剑齿象-亚洲象组合. 古脊椎动物学报, 2018, 56: 306–326]
- 56 Ma J, Wang Y, Jin C, et al. Ecological flexibility and differential survival of Pleistocene *Stegodon orientalis* and *Elephas maximus* in mainland southeast Asia revealed by stable isotope (C, O) analysis. *Quat Sci Rev*, 2019, 212: 33–44
- 57 Stuart A J, Lister A M. Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quat Sci Rev*, 2012, 51: 1–17
- 58 Schowanek S D, Davis M, Lundgren E J, et al. Reintroducing extirpated herbivores could partially reverse the late Quaternary decline of large and grazing species. *Global Ecol Biogeogr*, 2021, 30: 896–908
- 59 Bakker E S, Gill J L, Johnson C N, et al. Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 847–855
- 60 Gavashelishvili A, Tarkhishvili D. Biomes and human distribution during the last ice age. *glob Ecol Biogeogr*, 2016, 25: 563–574

- 61 Lindgren A, Hugelius G, Kuhry P, et al. GIS-based maps and area estimates of northern Northern Hemisphere extent during the Last Glacial Maximum. *Permafrost Periglac Process*, 2016, 27: 6–16
- 62 Jin H, Jin X, He R, et al. Evolution of permafrost in China during the last 20 ka. *Sci China Earth Sci*, 2019, 62: 1207–1223
- 63 Xue J, Zhong W, Xie L, et al. Millennial-scale variability in biomass burning covering the interval ~ 41,000–7050 cal BP in the tropical Leizhou Peninsula (south China). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2015, 438: 344–351
- 64 Dodson J, Li J, Lu F, et al. A Late Pleistocene and Holocene vegetation and environmental record from Shuangchi Maar, Hainan Province, South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2019, 523: 89–96
- 65 Qiu Z, Jiang H, Ding L, et al. Late Pleistocene-Holocene vegetation history and anthropogenic activities deduced from pollen spectra and archaeological data at Guxu Lake, eastern China. *Sci Rep*, 2020, 10: 9306
- 66 Yi M, Gao X, Li F, et al. Rethinking the origin of microblade technology: a chronological and ecological perspective. *Quat Int*, 2016, 400: 130–139
- 67 Lu H, Liu W, Yang H, et al. 800-kyr land temperature variations modulated by vegetation changes on Chinese Loess Plateau. *Nat Commun*, 2019, 10: 1958
- 68 Mann D H, Groves P, Gaglioti B V, et al. Climate-driven ecological stability as a globally shared cause of Late Quaternary megafaunal extinctions: the Plaids and Stripes Hypothesis. *Biol Rev*, 2018, 94: 328–352
- 69 Emlen J M. The role of time and energy in food preference. *Am Natist*, 1966, 100: 611–617
- 70 MacArthur R H, Pianka E R. On optimal use of a patchy environment. *Am Natist*, 1966, 100: 603–609
- 71 Zhang S, d'Errico F, Backwell L R, et al. Ma'anshan cave and the origin of bone tool technology in China. *J Archaeol Sci*, 2016, 65: 57–69
- 72 Zhang S Q, Zhang Y, Li J S, et al. The broad-spectrum adaptations of hominins in the later period of Late Pleistocene of China—perspectives from the zooarchaeological studies (in Chinese). *Sci China Earth Sci*, 2016, 59: 1529–1539 [张双权, 张乐, 栗静舒, 等. 晚更新世晚期中国古人类的光谱适应生存——动物考古学的证据. *中国科学: 地球科学*, 2016, 46: 1024–1036]
- 73 Bond W J. Large parts of the world are brown or black: a different view on the “Green World” hypothesis. *J Vegetat Sci*, 2005, 16: 261–266
- 74 Terborgh J, Davenport L C, Niangadouma R, et al. Megafaunal influences on tree recruitment in African equatorial forests. *Ecography*, 2016, 39: 180–186
- 75 Pushkina D. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage. *Mammal Rev*, 2007, 37: 224–245
- 76 Vera F W M. *Grazing Ecology and Forest History*. Oxon: CABI Publishing, 2000
- 77 Svenning J C. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biol Conserv*, 2002, 104: 133–148
- 78 Mitchell F J G. How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *J Ecol*, 2005, 93: 168–177
- 79 Sandom C J, Ejrnaes R, Hansen M D D, et al. High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 4162–4167
- 80 Stuart A J, Lister A M. New radiocarbon evidence on the extirpation of the spotted hyaena (*Crocota crocuta* (Erxl.)) in northern Eurasia. *Quat Sci Rev*, 2014, 96: 108–116
- 81 Liu J Y, Wagner J, Chen P F, et al. Mass mortality of a large population of the spotted hyenas (*Crocota ultima*) at the Lingxiandong Cave, Qinhuangdao, Hebei Province: a hyena communal den with its palaeoecological and taphonomical interpretation (in Chinese). *Quat Sci*, 2015, 35: 607–621 [刘金毅, Jan Wagner, 陈平富, 等. 河北秦皇岛斑鬣狗巢穴(灵仙洞)及斑鬣狗的集群死亡与埋藏. *第四纪研究*, 2015, 35: 607–621]
- 82 Huang W B. Taxonomy of the Hyaenidae (*Hyaena and Crocuta*) of the Pleistocene in China (in Chinese). *Vertebr PalAsiat*, 1989, 27: 197–204 [黄万波. 我国更新世两属鬣狗(*Hyaena, Crocuta*)的关系和分类. *古脊椎动物学报*, 1989, 27: 197–204]
- 83 Suraprasit K, Jaeger J J, Chaimanee Y, et al. A complete skull of *Crocota crocuta ultima* indicates a late Middle Pleistocene age for the Khok Sung (northeastern Thailand) vertebrate fauna. *Quat Int*, 2015, 374: 34–45
- 84 Tang, Z, Lin, Z, Liu, H. The Late Pleistocene fauna from Dabusu of Qian'an in Jinlin Province of China (in Chinese). *Vertebr PalAsiat*, 2003, 41: 137–146 [汤卓炜, 林泽蓉, 刘翰. 吉林乾安大布苏晚更新世动物群. *古脊椎动物学报*, 2003, 41: 137–146]
- 85 Sheng G L, Soubrier J, Liu J Y, et al. Pleistocene Chinese cave hyenas and the recent Eurasian history of the spotted hyena, *Crocota crocuta*. *Mol Ecol*, 2014, 23: 522–533
- 86 Zou S L, Chen X, Zhang B, et al. Preliminary report on the Late Pleistocene mammalian fauna from Shangli County, Pingxiang, Jiangxi

- Province (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2016, 35: 109–120 [邹松林, 陈曦, 张贝, 等. 江西萍乡上栗县晚更新世哺乳动物化石发现. *人类学学报*, 2016, 35: 109–120]
- 87 Rao H, Yang Y, Liu J, et al. Palaeoproteomic analysis of Pleistocene cave hyenas from east Asia. *Sci Rep*, 2020, 10: 16674
- 88 Turvey S T, Tong H, Stuart A J, et al. Holocene survival of Late Pleistocene megafauna in China: a critical review of the evidence. *Quat Sci Rev*, 2013, 76: 156–166
- 89 Barlow, C. *The Ghosts of Evolution: Nonsensical Fruit, Missing Partners, and Other Ecological Anachronisms*. New York: Basic Books, 2000
- 90 Zaya D N, Howe H F. The anomalous Kentucky coffeetree: megafaunal fruit sinking to extinction? *Oecologia*, 2009, 161: 221–226
- 91 Corlett R T. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biol Rev*, 1998, 73: 413–448
- 92 Corlett R T. Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. *Biotropica*, 2009, 41: 592–598
- 93 Corlett R T. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in tropical and subtropical Asia: an update. *glob Ecol Conserv*, 2017, 11: 1–22
- 94 Koike S, Masaki T, Nemoto Y, et al. Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear *Ursus thibetanus* and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos*, 2011, 120: 280–290
- 95 Masaki T, Takahashi K, Sawa A, et al. Fleshy fruit characteristics in a temperate deciduous forest of Japan: how unique are they? *J Plant Res*, 2012, 125: 103–114
- 96 Harich F K, Treyde A C, Ogutu J O, et al. Seed dispersal potential of Asian elephants. *Acta Oecol*, 2016, 77: 144–151
- 97 Lalleroni A, Quenette P Y, Daufresne T, et al. Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in South-Western Europe. *Mammalia*, 2017, 81: 1–9
- 98 Xiao Z, Zhang Z, Wang Y. Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecol*, 2005, 28: 221–229
- 99 Xiao Z, Zhang Z. Behavioural responses to acorn germination by tree squirrels in an old forest where white oaks have long been extirpated. *Anim Behav*, 2012, 83: 945–951
- 100 Gómez J M. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 2003, 26: 573–584
- 101 Pons J, Pausas J G. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia*, 2007, 153: 903–911
- 102 Kurek P, Dobrowolska D, Wiatrowska B. Dispersal distance and burial mode of acorns in Eurasian jays *Garrulus glandarius* in European temperate forests. *Acta Ornithol*, 2019, 53: 155–162
- 103 Pesendorfer M B, Sillett T S, Koenig W D, et al. Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: a review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *Condor*, 2016, 118: 215–237
- 104 Cao X, Herzschuh U, Ni J, et al. Spatial and temporal distributions of major tree taxa in eastern continental Asia during the last 22,000 years. *Holocene*, 2015, 25: 79–91
- 105 Chen J, Deng X, Zhang L, et al. Diet composition and foraging ecology of Asian elephants in Shangyong, Xishuangbanna, China. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26: 309–316
- 106 Bond W. Consumer control by megafauna and fire. In: Terborgh J W, Estes J A, eds. *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. Singapore: Island Press, 2010. 275–286
- 107 Gill J L, Williams J W, Jackson S T, et al. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America. *Science*, 2009, 326: 1100–1103
- 108 Rule S, Brook B W, Haberle S G, et al. The aftermath of megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia. *Science*, 2012, 335: 1483–1486
- 109 Burney D A, Robinson G S, Pigott Burney L. *Sporormiella* and the late Holocene extinctions in Madagascar. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 10800–10805
- 110 Johnson C N, Prior L D, Archibald S, et al. Can trophic rewilding reduce the impact of fire in a more flammable world? *Phil Trans R Soc B*, 2018, 373: 20170443
- 111 Johnson C N, Rule S, Haberle S G, et al. Geographic variation in the ecological effects of extinction of Australia's Pleistocene megafauna. *Ecography*, 2016, 39: 109–116
- 112 Wen D. Study on the technical standards of fire breaking tree belts. *AOFTS*, 1992, 1: 126–129
- 113 National Forestry Administration. Rank of the regionalization on nationwide forest fire risk (in Chinese). Beijing: China Standard Presse, 2008 [国家林业局. 全国森林火险区划等级(LY/T 1063-2008). 北京: 中国标准出版社, 2008]

- 114 Xiao X, Haberle S G, Shen J, et al. Postglacial fire history and interactions with vegetation and climate in southwestern Yunnan Province of China. *Clim Past*, 2017, 13: 613–627
- 115 Wood J R, Wilmshurst J M. Wetland soil moisture complicates the use of *Sporormiella* to trace past herbivore populations. *J Quat Sci*, 2012, 27: 254–259
- 116 Xiao X, Shen J I, Haberle S G, et al. Vegetation, fire, and climate history during the last 18,500 cal a BP in south-western Yunnan Province, China. *J Quat Sci*, 2015, 30: 859–869
- 117 Liu L, Yang D Y, Chen X C. On the origin of the *Bubalus bubalis* in China (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 2006, 2: 141–178 [刘莉, 杨东亚, 陈星灿. 中国家养水牛起源初探. *考古学报*, 2006, 2: 141–178]
- 118 Jiang Z, Kaji K, Ping X. The tale of two deer: management of Père David's deer and sika deer in anthropogenic landscape of eastern Asia. *Anim Prod Sci*, 2016, 56: 953–961
- 119 Qin Y, Nyhus P J, Larson C L, et al. An assessment of South China tiger reintroduction potential in Hupingshan and Houhe National Nature Reserves, China. *Biol Conserv*, 2015, 182: 72–86
- 120 Pei W C. The zoogeographical divisions of Quaternary mammalian faunas in China. *Vertebr Palasiat*, 1957, 1: 9–24
- 121 Tong H-W, Wang X-M, Chen X. Late Pleistocene *Bison priscus* from Dabusu in Qian'an County, Jinlin, China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2013, 32: 485–502 [同号文, 王晓敏, 陈曦. 吉林乾安大布苏晚更新世野牛化石. *人类学学报*, 2013, 32: 485–502]
- 122 Chen X, Wu S M, Wang P, et al. A report on the Late Pleistocene vertebrate fossils from the Zhangshan locality, Suqian, Jiangsu Province (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2020, 39: 319–331 [陈曦, 伍苏明, 王平, 等. 2020. 江苏宿迁嶧山地点晚更新世脊椎动物化石. *人类学学报*, 2020, 39: 319–331]
- 123 van Geel B, Langeveld B W, Mol D, et al. Pollen and spores from molar folds reflect food choice of late Pleistocene and Early Holocene herbivores in The Netherlands and the adjacent North Sea area. *Quat Sci Rev*, 2019, 225: 106030
- 124 Ma J, Wang Y, Baryshnikov G F, et al. The *Mammuthus-Coelodonta* Faunal complex at its southeastern limit: a biogeochemical paleoecology investigation in Northeast Asia. *Quat Int*, 2021, 591: 93–106
- 125 Dong W, Li Z-Y. Late Pleistocene Artiodactyla (Mammalia) from the Lingjing Site, Xuchang, Henan Province (China) (in Chinese). *Vertebr Palasiat*, 2008, 46: 31–50 [董为, 李占扬. 河南许昌灵井遗址的晚更新世偶蹄类. *古脊椎动物学报*, 2008, 46: 31–50]
- 126 Tong H W, Chen X, Wang X M. On the skull of *Bubalus youngi* of Late Pleistocene from the plain area of Beijing, China (in Chinese). *Quaternary Sciences*, 2015, 35: 561–572 [同号文, 陈曦, 王晓敏. 北京平原地区水牛化石新材料: 时代与环境问题. *第四纪研究*, 2015, 35: 561–572]
- 127 Li Z-Y, Dong W. Mammalian fauna from the Lingjing Paleolithic site in Xuchang, Henan Province (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2007, 26: 345–360 [李占扬, 董为. 河南许昌灵井旧石器遗址哺乳动物群的性质及时代探讨. *人类学学报*, 2007, 26: 345–360]
- 128 Dong W, Jin C-Z, Zheng L-T, et al. Artiodactylia from the Jinpendong Site in Wuhu, Anhui Province (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2006, 25: 161–171 [董为, 金昌柱, 郑龙亭, 等. 安徽芜湖金盆洞旧石器遗址的偶蹄类. *人类学学报*, 2006, 25: 161–171]
- 129 Jin C Z, Xu Q Q, Zheng J J. On the dispersal events of *Mammuthus* during the late Late Pleistocene (in Chinese). *Vertebr Palasiat*, 1998, 36: 47–53 [金昌柱, 徐钦琦, 郑家坚. 中国晚更新世猛犸象(*Mammuthus*)扩散事件的探讨. *古脊椎动物学报*, 1998, 36: 47–53]
- 130 Rivals F, Semperebon G M, Lister A M. Feeding traits and dietary variation in Pleistocene proboscideans: a tooth microwear review. *Quat Sci Rev*, 2019, 219: 145–153
- 131 Li Y C, Ge Y W, Bunting M J, et al. Relative pollen productivities and relevant source area of pollen in the forest-steppe ecotone of northern China. *Rev Palaeob Palynol*, 2017, 244: 1–12
- 132 Jiang F, Xu Q, Zhang S, et al. Relative pollen productivities of the major plant taxa of subtropical evergreen-deciduous mixed woodland in China. *J Quat Sci*, 2020, 35: 526–538
- 133 Wang S C. Historical changes in distributions of rare animals (in Chinese) In: Zou Y, Zhang X G, eds. *Historical Physical Geography of China*. Beijing: Science Press, 2013. 152–182 [王守春. 历史时期植被与珍稀动物分布的演变 见: 邹逸麟, 张修桂, 编. 中国历史自然地理. 北京: 科学出版社, 2013. 152–182]
- 134 Xue J, Zhong W, Li Q, et al. Holocene fire history in eastern monsoonal region of China and its controls. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2018, 496: 136–145
- 135 Li Q, Wu H, Yu Y, et al. Large-scale vegetation history in China and its response to climate change since the Last Glacial Maximum. *Quat Int*, 2019, 500: 108–119

Megafauna declines and extinctions over the past 40,000 years in eastern monsoonal China: causes, consequences and implications

TENG ShuQing¹, XU ZhiWei², LU HuaYu² & XU Chi¹

¹ School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China

² School of Geography and Ocean Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Megafauna species are key to a variety of ecosystems. Closely associated with the global spread of *Homo sapiens* out of Africa since the Late Pleistocene, megafauna declines and extinctions have had profound impacts on the composition, structure and functioning of ecosystems across continents. However, likely due to data inadequacy, the ecological patterns and consequences of megafauna declines and extinctions in East Asia remain less clear. Here, with a focus on eastern monsoonal China for which study efforts are increasingly comprehensive, we review recent progress in archeological sciences to identify the regional patterns and potential drivers of megafauna extinctions in the Late Pleistocene and declines in the Holocene, and discuss the functional roles of megafauna in shaping open/semi-open vegetation landscapes, facilitating long-distance seed dispersal and regulating fire regime within the study area. We found that the majority of 17 megafauna species extinct in the Late Pleistocene were adaptive mixed-feeders of both browse (non-graminoids) and graminoids, presenting a pattern unlikely explained solely by food shortage caused by climate change, while many megafauna species experienced in the Holocene anthropogenic declines linked to societal and agricultural development. Despite incomplete paleoecological evidence at present for the three functional roles of megafauna in China, the absence of wild megafauna populations in today's human-dominated landscapes would prevent further improvement in ecosystem functionality as well as ecosystem services. Therefore, we suggest that a better understanding of the anthropogenic causes and ecological consequences of megafauna losses since the Late Pleistocene in China will be important for both marking baselines in terms of ecological restoration and managing self-regulated ecosystems compatible with society.

Late Quaternary, biotic interactions, top-down effects, ecological functions, nature management

doi: [10.1360/SSV-2021-0212](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0212)