



古近纪/新近纪之交青藏高原陆地生态系统的重大转折

邓涛^{1,2,3*}, 吴飞翔^{1,2}, 王世骥^{1,2,3}, 苏涛^{3,4}, 周浙昆⁴

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;

3. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049;

4. 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303

* 联系人, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

2019-05-15 收稿, 2019-06-22 修回, 2019-06-24 接受, 2019-08-05 网络版发表

第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0705)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA20070203, XDB26000000, XDA20070301)、中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDY-SSW-DQC022, QYZDB-SSW-SMC016)、中国科学院国际伙伴计划(GJHZ1885)、国家自然科学基金(41430102, 41872006, 41661134049)和中国科学院青年创新促进会(2017103, 2017439)资助

摘要 新生代古近纪/新近纪之交是地球生命环境演化史上的重要节点, 生物界总体面貌更趋近现代. 青藏高原的隆升对该地区的陆地生态系统产生了重大影响, 最终形成现代高原冰冻圈环境与生态体系. 通过研究近年来高原腹地伦坡拉、尼玛盆地古近纪-新近纪沉积中产出的大量动植物化石, 发现青藏高原生态系统在古近纪/新近纪之交经历了由热带、亚热带生态体系向高原型生物群落的重大转折. 以上地点渐新世地层中的鱼类、植物和昆虫化石证据表明, 高原腹地在26~24 Ma仍为温暖湿润的低地, 来自印度洋的暖湿气流还可深入藏北. 这一时期动植物以攀鲈和棕榈为代表, 不仅反映热带、亚热带气候特征, 并且表明当时盆地可能的最大海拔仅有2300 m左右. 自中新世开始, 高原陆地生态系统整体上向现代型过渡. 裂腹鱼开始出现, 并自此向特化等级演化, 至上新世出现高度特化种类. 早中新世植被以北温带落叶阔叶树种占优势, 同时出现大量针叶树, 草本植物进一步发展, 反映气候已具温带特征. 哺乳动物在早中新世出现适应温带森林的近无角犀等, 而以披毛犀为代表的寒冷适应性冰期动物祖先出现于上新世. 青藏高原生态系统这一重大转折与高原主体在早中新世隆升到接近3000 m高度所产生的降温效应相关, 同时也受到全球气候转凉的影响.

关键词 新生代, 青藏高原, 生物群, 陆地生态系统, 构造隆升, 气候变化

青藏高原在新生代的隆起是地球近500 Ma最重要的造山事件^[1,2], 不仅极大地改变了亚洲乃至更大范围的地形地貌和气候环境, 还对生态系统产生了巨大的影响. 青藏高原处在不断地变化中, 尤其是在中生代冈瓦纳大陆解体之后, 分离出来的印度板块以较快的速度向北漂移^[2], 但直到中生代的白垩纪中期, 藏南与拉萨地块之间还有至少宽达6000 km的海洋^[3]. 最终印度板块在新生代初期与欧亚大陆发生碰撞, 青藏高原开始逐渐形成^[4]. 最近, 中国科学家根据雅鲁藏布江缝合

带及其两侧地层资料, 将印度与欧亚板块碰撞的起始时间推早到65~60 Ma, 并认为碰撞首先从中部开始, 然后向两侧的东、西构造结穿时性启动^[2]. 根据同位素古高度计分析结果, 在此之前, 横亘东西的冈底斯山脉或已伫立于西藏南部, 其规模和高度与今天接近^[5]. 这些构造模型的提出一方面为重建高原隆升历史提供了新的视角, 另一方面也为认识高原古生态系统的转变铺设了新的背景. 经过几十年的努力, 高原古生物学资料有了丰富的积累^[6~8], 然而在时空分布上却很不平

引用格式: 邓涛, 吴飞翔, 王世骥, 等. 古近纪/新近纪之交青藏高原陆地生态系统的重大转折. 科学通报, 2019, 64: 2894–2906

Deng T, Wu F X, Wang S Q, et al. Significant shift in the terrestrial ecosystem at the Paleogene/Neogene boundary in the Tibetan Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2019, 64: 2894–2906, doi: 10.1360/TB-2019-0053

衡。以2015年为界,此前的大化石资料集中于高原周边地区的新近纪中晚期,而高原内部古近纪的数据却显不足。近年来,特别是自2017年第二次青藏高原综合科学考察启动以来,古生物学取得了一系列重要的科学发现^[8-22]。发现于藏北渐新统地层中大量保存精美的高度多样化的动植物化石,更是首次呈现了高原隆升前古近纪生态系统的整体面貌。其中古鱼类和古植物学的证据从生物地理学的角度展示了高原生物多样性演变的外溢效应,其影响甚至远达非洲、欧洲和北美洲^[14,17,18,23]。这些研究成果为认识高原生态系统在新生代最大的时代分野——古近纪与新近纪之交的转换及其对高原隆升的响应提供了直接证据。

今天的青藏高原地表以高寒冰冻圈为典型特点,而从中生代的海洋环境逐渐过渡到完全的陆地生态系统,其演变过程不仅伴随构造活动的驱动而发生与发展,也被全球环境气候变化不断选择和塑造。近年来对青藏高原新生代古生物学及地层学的研究发现,陆地生态系统在演变过程中留下了大量化石和沉积记录^[8,13,14,24-28],能够从生物和环境两个方面刻画更多细节,其中与现代高山生态系统密切相关的重大环境变化发生在渐新世与中新世之交。本文综合高原中部最新化石发现和古环境分析结果,展示高原生态系统在古近纪、新近纪之交的重大转变及其环境背景,阐述高原隆升和全球气候变化双重作用下的生物演化效应。

1 研究地区地质背景

青藏高原由于在新生代经历了强烈的构造运动抬升,地层均受到严重的剥蚀,陆相新生界沉积普遍发育不佳,仅在局部受构造控制的断陷区域发育较好。高原中心的班公湖-怒江缝合带发育众多新生代盆地^[29],这些盆地虽然普遍面积不大,但其沉积序列保存了周边地区构造运动的关键信息,是研究新生代高原隆升历史的重要对象,因而在最近十多年来受到了地学各领域研究者的高度关注^[5,27,28,30-38],其中高原古环境的直接证据——来自伦坡拉和尼玛盆地(图1)的古生物学系列新发现更是引起了众多地学同行的热切关注^[10,13,14,17,18,20,21,26,39]。

本文所涉化石群落产出层位以伦坡拉盆地论波日剖面为标准,实测论波日的丁青组剖面总厚989.5 m(图2),其中第1~4层厚109.4 m,为灰色厚层-巨厚层状页岩与薄层状灰岩互层,夹灰色含油质页岩、土黄色页岩和浅褐色薄层状粉砂质泥灰岩(该剖面北侧达玉化石群层

位对应于此段),中部富含鱼类(西藏始攀鲈、张氏春霖鱼等)、哺乳动物、植物(棕榈、栎树、臭椿、椿榆、似浮萍叶等)和昆虫(伦坡拉大蟋蟀)化石;第5~9层厚583.7 m,为灰色页岩与褐灰色纸状油页岩互层,含保存精美的鱼(鲤科)、昆虫和植物化石,夹褐黄色薄层菱铁矿;第10~18层厚209.3 m,为褐灰色巨厚层纸状油页岩与巨厚层灰色页岩互层,上部夹红棕色和灰色、浅黄色块状泥岩,其中含瓣鳃类、鱼类(大头近裂腹鱼)和哺乳类化石(近无角犀),下部夹棕色薄层状粉砂质泥岩和薄层凝灰质砂岩,火山灰测年值为20.6~20.7 Ma^[28];第19~28层厚87.1 m,为灰色薄层泥岩、泥灰岩与灰色薄层页岩互层,夹褐灰色纸状油页岩和浅黄色薄层泥灰岩。

尼玛盆地与伦坡拉盆地大致以色林错为界(图1),两个盆地的发展历史具有同构性,因而在新近纪地层和沉积构造特征上有很多相似之处。我们在尼玛盆地新生代地层的江弄淌嘎剖面和宋我日剖面发现大量的鱼类、植物和昆虫化石,化石面貌与伦坡拉盆地达玉剖面中段丁青组下部的化石组合非常相似。

2 古近纪末(晚渐新世)生态环境

在藏北伦坡拉、尼玛等盆地渐新世地层中发现的热带-亚热带鱼类、植物和昆虫等化石证据表明,青藏高原腹地在26 Ma仍然为温暖湿润的低地(图3),当时由印度洋而来的暖湿气流至少可以深入到西藏北部地区^[10,13,17,20,21,23]。

2.1 鱼类化石

在尼玛盆地南缘和伦坡拉盆地丁青组中下段沉积中保存有丰富的鱼类化石,代表着完全不同于现今高原鱼类的区系。已报道种类包括鲤科鲃类的张氏春霖鱼(*Tchunglinius tchangii*)^[10]和高原首例鲈形目鱼类化石记录——攀鲈科西藏始攀鲈(*Eoanabas thibetana*)^[13]。结合该段地层用⁴⁰Ar/³⁹Ar法测得的23.5~26 Ma年龄^[31],显示这些鱼类生活于晚渐新世时期。

鲤科鲃类的分布限于东半球的亚洲和欧洲中南部以及非洲^[40,41],其中生活于低海拔温暖地区的种类脊椎骨数较少,例如现代亚洲热带的属种只有30枚左右;而生活在寒冷的高海拔地区的种类脊椎骨数较多,例如同属鲃类的现代青藏高原特有的裂腹鱼类接近50枚^[42]。张氏春霖鱼的脊椎骨数为33枚,结合其他形态特征比较,表明它与今天分布在南亚和非洲的小鲃(*Puntius*)有着较近的亲缘关系。因此张氏春霖鱼应该是生活

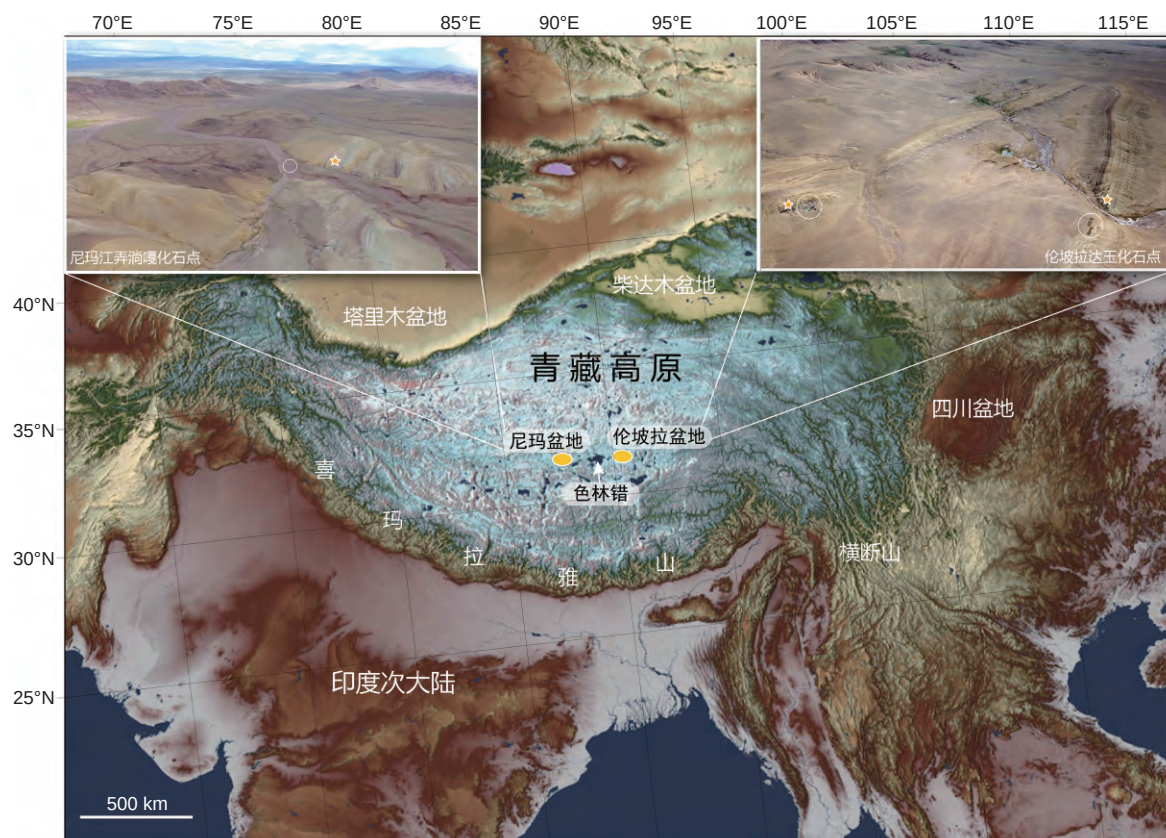


图1 青藏高原中部古近纪-新近纪化石考察工作及含化石剖面航拍图

Figure 1 Survey regions of the Paleogene-Neogene fossils in the central Tibetan Plateau and fossiliferous sections in aerial view

在低海拔温暖地区的鱼类，代表着本地区鱼类在高原隆升前的演化阶段^[10]。

西藏始攀鲈的化石不仅发现于尼玛盆地，在伦坡拉盆地的丁青组也采集到丰富的标本。现代攀鲈主要分布在南亚、东南亚和撒哈拉以南非洲中西部热带平原地区的小型浅静水体，适宜气温在18~30°C之间^[13]，其分布区是现代非洲和亚洲热带季风区的核心地带^[40,43]。攀鲈凭借其独特的迷鳃可以直接呼吸空气中的氧气，甚至在足够湿润的环境下攀上岸来爬往另一片水域^[40,44]。西藏始攀鲈的迷鳃发育程度与空气呼吸能力最强的亚洲攀鲈相似，说明它们具有相近的生理特征与生态习性，同样偏好温暖湿润的环境。西藏始攀鲈化石上保存有雄鱼颊区用于交尾“合抱”时刺激雌鱼的刺状“触器”，指示其与现代后裔在繁殖行为上的相似性^[13]，而现代攀鲈的繁殖与其分布区的热带季风降水有直接关系^[41,45]。

2.2 植物化石

在伦坡拉盆地和尼玛盆地的丁青组地层中与春霖

鱼、始攀鲈共生的植物化石超过50种，代表了目前为止西藏地区已知保存最好、多样性最高的植物化石组合。其中有16种非单子叶被子植物和7种单子叶植物^[13]，以及5种果实，包括棕榈科的似沙巴棕(*Sabalites*)^[20]、榆科的椿榆(*Cedrelospermum*)^[17]、无患子科的栲树(*Koelreuteria*)^[18]、七叶树科的掌叶木(*Handeliendron*)、漆树科的阿月浑子(*Pistacia*)、金缕梅科的马蹄荷(*Exbucklandia*)、天南星科的似浮萍叶(*Limnobiophyllum*)^[21]、香蒲科的香蒲(*Typha*)、五加科(*Araliaceae*)、紫葳科(*Bignoniaceae*)和樟科(*Lauraceae*)等^[13]。所有的科属目前都在华南区有分布。

假设这些化石种与各自的现生亲缘种具有相似的生态位，该植物化石组合经气温校正后最有可能生活在海拔800~1200 m的亚热带至热带地区。值得注意的是，在化石组合中的15种木质双子叶植物中，只有5种具有锯齿状叶缘，而其余10种则具有全缘叶。由于年平均气温与植物群中的木本双子叶植物全缘叶物种所占比例具有显著的正相关性^[46]，表明尼玛和伦坡拉盆地在晚渐新世期间温度可能是较高的。结合最新发现的

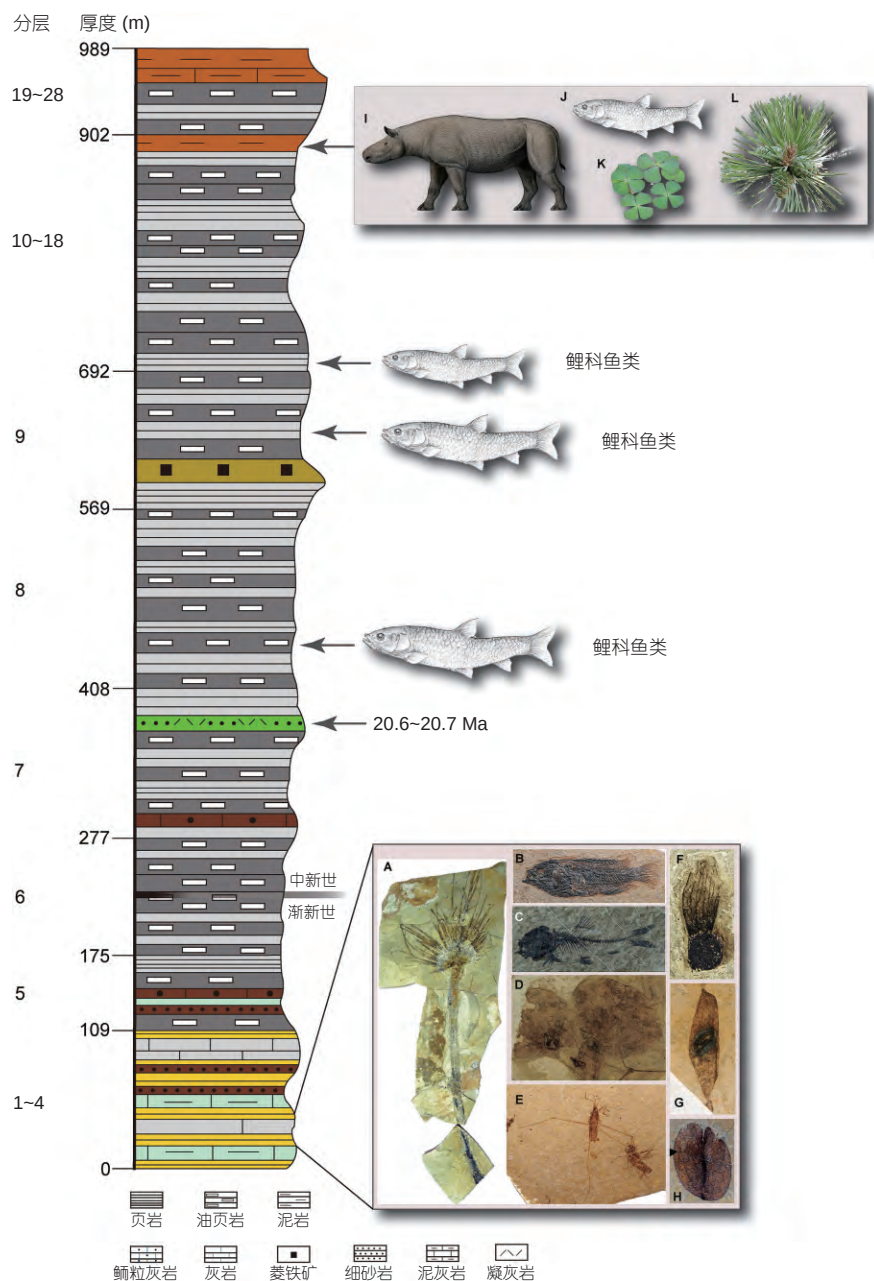


图 2 藏北伦坡拉盆地古近纪-新近纪丁青组岩性序列和化石层及其所含化石类型。A, 西藏似沙巴棕; B, 西藏始攀鲈; C, 张氏春霖鱼; D, 长梗似浮萍叶; E, 伦坡拉大尾蚌; F, 西藏椿榆; G, 伦坡拉栎树; H, 大果臭椿; I, 近无角犀牛; J, 大头近裂腹鱼; K, 浮萍; L, 松柏类(孢粉)

Figure 2 Lithological sequence, fossiliferous beds, and fossils of the Paleogene-Neogene Dingqing Formation in the Lunpola Basin of northern Tibet. A, *Sabalites tibetensis*; B, *Eoanabas thibetana*; C, *Tchunglinius tchangii*; D, *Limnobiophyllum pedunculatum*; E, *Aquarius lunpolaensis*; F, *Cedrelospermum tibeticum*; G, *Koelreuteria lunpolaensis*; H, *Ailanthus maximus*; I, *Plesiaceratherium* sp.; J, *Plesioschizothorax microcephalus*; K, *Marsilea* sp.; L, conifers

棕榈科化石的现生类群气候要素分析, 本地区在渐新世晚期最冷月温度不低于 5.2°C ^[20]。

在伦坡拉盆地晚渐新世地层中采集到的西藏似沙巴棕(*Sabalites tibetensis*)叶片化石长度达到1 m, 是目前青藏高原地区时代最晚的棕榈科化石记录。全球现

生棕榈科植物共有2500多种, 主要分布在热带地区, 仅有部分种类分布于亚热带地区。最冷月均温 5.2°C 是棕榈科植物生存的一个重要限制因素^[47]。结合现代棕榈科植物分布区对制约其生长的最冷月均温等关键气候要素进行分析, 并利用古气候模型模拟了13种不同的



图3 青藏高原中部古近纪末生态系统复原——为热带、亚热带低地暖湿的生态体系。图中古生物分别为：① 张氏春霖鱼；② 西藏始攀鲈；③ 鲤科鱼类新类型A；④ 鲤科鱼类新类型B；⑤ 猛禽和鹃类；⑥ 伦坡拉大蝾螈；⑦ 伦坡拉栲树；⑧ 西藏似沙巴棕；⑨ 大果臭椿；⑩ 长梗似浮萍叶(绘图：吴飞翔)

Figure 3 Reconstruction of the latest Paleogene ecosystem in the central Tibetan Plateau: A warm and humid tropical or subtropical lowland. Reconstructed taxa: ① *Tchunglinius tchangii*; ② *Eoanabas tibetana*; ③ new cyprinid form A; ④ new cyprinid form B; ⑤ raptor and cuckoo; ⑥ *Aquarius lunpolaensis*; ⑦ *Koelreuteria lunpolaensis*; ⑧ *Sabalites tibetensis*; ⑨ *Ailanthus maximus*; ⑩ *Limnobiophyllum pedunculatum* (Art by Feixiang Wu)

地形地貌情景,表明在晚渐新世时期,生长在青藏高原中部的棕榈分布的海拔高度不会超过2300 m^[20]。随着青藏高原隆升所引起的环境变化,导致许多物种在这一地区逐渐消失。

在伦坡拉和尼玛盆地的晚渐新世地层中发现了保存精美的椿榆属果实和叶片化石,代表椿榆属的一新种,即西藏椿榆(*Cedrelospermum tibeticum*)^[17]。这是椿榆属化石在青藏高原的首次发现,表明椿榆属植物至少在渐新世时仍生存于青藏高原,指示藏北地区在晚渐新世时可能具有温暖、湿润的环境。

伦坡拉盆地渐新世地层中发现的栲树蒴果果瓣化

石包括伦坡拉栲树(*Koelreuteria lunpolaensis*)和古全缘叶栲树(*K. miointegrioliola*),后者与现生种全缘叶栲树相像^[18]。全缘叶栲树可高达20 m,分布于亚热带至热带雨林,分布海拔可达2500 m。在晚渐新世的西藏北部古全缘叶栲树的生境与其现生近亲的生境很可能是相似的。其他保存有古全缘叶栲树的化石植物群,例如中国东部的晚中新世下南山植物群^[48,49]也代表着气候温暖和湿润的亚热带低海拔植被。基于栲树的现代分布,多种栲树化石证明,在晚渐新世,青藏高原中部的环境温暖湿润,且海拔较低^[18]。

与以上大型植物同层的还有丰富的水生植物。长

梗似浮萍叶(*Limnobiophyllum pedunculatum*)化石具有保存完好的果序及种子,是该属在西藏乃至东亚的首次报道^[21]。尽管天南星科植物的生境多样化,但通常被认为是理想的环境指示植物^[50],常见于潮湿的热带以及温带森林。虽然其生态环境从水生到干旱地区都有,但是95%以上的物种都是生长于湿润环境的热带植物,现生浮萍近缘物种就生长在热带和温带低海拔地区静水或缓慢流动的淡水中^[51,52]。因此,结合其他植物证据来看,表明青藏高原腹地在渐新世晚期仍然较为温暖、湿润。似浮萍叶属灭绝于中新世之后,这可能是由于全球降温^[53]和造山运动^[4,54]等因素造成的。

以上植物的多样性面貌是典型的热带-亚热带森林组合,所代表的古环境类型与上述鱼类所示基本吻合。随着其他在研种类的补充,植物群落所反映的古环境信息将更加丰富。我们注意到对尼玛盆地同期孢粉的分析显示在稍早的时期可能有针叶林的分布,后在渐新世晚期阔叶林大幅增加^[55],这些信息显示化石点周边地区的地形复杂性^[20]或者代表西藏腹地植被对晚渐新世暖期的响应^[55]。在植被类型变化的时期内气候类型仍比较湿润,年平均降水可达400~850 mm甚至800~1000 mm^[55]。值得注意的是,在伦坡拉盆地一些大植物化石很丰富的层位,被子植物的孢粉却少有保存,这或与沉积环境有关。

2.3 昆虫

水生昆虫特定的生物学结构因为其对环境的适应性也具有古环境的指示意义。在伦坡拉盆地和邻近的尼玛盆地晚渐新世地层中采集到丰富的昆虫化石,包括伦坡拉大尾螭(*Aquarius lunpolaensis*)。通过对化石标本的细致观察,发现伦坡拉大尾螭和现生类型一样,体表完全覆盖密集的刚毛,腿部尤甚,很可能具有疏水功能^[39]。结合伦坡拉大尾螭和现生代表极其相近的体型和腿部特征,证明这类远古昆虫曾生活于西藏中部古湖泊的水体表面,湖泊海拔较低,水面较为平静且不会因冰冻而使尾螭无法活动。而这一点与上文鱼类和水生植物,如似浮萍叶所代表的古环境信息相吻合。

3 新近纪(中新世)生态环境

现代青藏高原的生态系统由适应于高山寒冻环境或冰冻圈的动植物组成,古近纪热带和亚热带物种完全消失。鱼类区系已演化为现代青藏高原所特有的裂腹鱼类,哺乳动物中以雪豹、猞猁、藏野驴、白唇

鹿、牦牛、藏羚羊、藏原羚、岩羊、盘羊等寒冷适应动物为代表。从热带-亚热带生态体系开始向现代型高原冰冻圈生态系统的过渡发生在什么时候?我们在藏北的伦坡拉盆地找到答案,早中新世的生态系统已经出现了重大转变(图4)。

3.1 鱼类

现代青藏高原水系复杂,河湖星罗棋布,有着独特的鱼类区系,其主体是鲤科鱼类中的裂腹鱼。传统意义上,它们被分为原始、特化和高度特化3个等级,各等级的形态特征和聚集区海拔呈阶梯状分布:原始等级每个下咽骨上载有3行咽齿,一般分布在海拔1250~2500 m的高度范围内;特化等级具有2行咽齿,分布高度约在海拔2500~3750 m之间;高度特化等级具2行甚至只有1行咽齿,大约分布在海拔3750~4750 m的高度区间^[56]。这可能是“演变与隆起并进”(ascent with modifications)的结果^[6,12],是鱼类区系演替对高原生长的响应^[56,57]。再加上鱼类属于冷血的水生动物,对环境变化极其敏感,且多保存在原地,因此可以根据裂腹鱼类形态特征和鱼群基本面貌反推某一地质历史时期栖息区域的海拔和环境^[12]。

在伦坡拉盆地早中新世地层中,以春霖鱼和始攀鲈为代表的热带鱼类已消失,原始的裂腹鱼类大头近裂腹鱼(*Plesioschizothorax macrocephalus*)取而代之。大头近裂腹鱼被认为是一种比现生原始等级的裂腹鱼属(*Schizothorax*)稍进步的原始裂腹鱼类型^[58],具有3行咽喉齿^[42]。大头近裂腹鱼的脊椎骨数在46个以上,比位于北纬约40°的北京周口店的上新世鲃类化石的脊椎骨数(约40个)还多,说明前者已逐步适应高原隆起过程中出现的凉爽气候^[42]。

随着高原的继续隆升,至上新世达到现代高度和整体规模^[25],仅有一列咽喉齿的高度特化的裂腹鱼随之出现。在青藏高原南部札达盆地的上新世札达组中发现了高度特化裂腹鱼化石^[6,12]。在青藏高原北部昆仑山口盆地的上新世羌塘组中发现今天高度特化裂腹鱼类的代表裸鲤属(*Gymnocypris*)化石,且在鱼群组成面貌上,高原鳅明显多于裸鲤,已呈现当地明显的现代特征^[6,12,59]。

3.2 哺乳动物

在伦坡拉盆地丁青组早中新世段地层中发现了犀科化石,材料为肱骨远端,其特征与山东临朐早中新世



图4 青藏高原中部新近纪初生态系统复原——温凉的山地生物群落。图中古生物和地质现象分别为：① 近裂腹鱼；② 近无角犀；③ 阔叶林；④ 针叶林；⑤ 浮萍；⑥ 火山活动(绘图：吴飞翔)

Figure 4 Reconstruction of the earliest Neogene ecosystem in the central Tibetan Plateau: A temperate and cool alpine biota. Reconstructed taxa and geological phenomena: ① *Plesioschizothorax microcephalus*; ② *Plesiaceratherium* sp.; ③ broadleaved trees; ④ conifers; ⑤ *Marsilea* sp.; ⑥ volcano (Art by Feixiang Wu)

晚期山旺动物群中的细近无角犀(*Plesiaceratherium gracile*)的相应解剖位置几乎完全相同, 因此论波日标本被确定归属近无角犀^[26]。根据与同时期保存完整的近无角犀材料对比, 伦坡拉盆地的近无角犀肩高约1.3 m, 体长约2.5 m, 体重可达2 t左右。在中国, 近无角犀此前仅发现于2个地点, 即山东省临朐县山旺^[60]和河北省磁县九龙口^[61]。近无角犀化石还发现于西欧地区^[62], 在时代上生活于距今17.8 Ma的Mi-1b和16 Ma的Mi-2两个变冷事件之间^[63]。由此证明, 青藏高原地区在

早中新世已经脱离了热带和亚热带环境, 而转为与温带气候一致的温凉环境。

与鱼类自早中新世的原始等级裂腹鱼向上新世高度特化裂腹鱼的演化一样, 青藏高原在上新世达到现代高度和整体规模后进入冰冻圈环境, 从而孕育了寒冷适应性的哺乳动物。在青藏高原札达盆地上新世哺乳动物化石组合中发现了已知最原始的披毛犀^[24]以及雪豹、北极狐和盘羊的祖先^[64-66], 其中部分类型也发现于昆仑山口盆地, 证明在第四纪之前冰期动物群的一些成

员已经在青藏高原上演化发展,而当时包括北极圈在内的广大地区正处于比今天还要温暖的环境中.冰期动物的祖先在青藏高原高海拔环境下的严寒冬季得到“训练”,使其形成对后来第四纪冰期气候的预适应,因此最终成功地扩展到欧亚大陆北部的干冷草原地带^[7,8,67].

3.3 植物

丁青组下段(对应到晚渐新世时期)为榆属(*Ulmus*)-柳属(*Salix*)的孢粉组合^[68],在我们新发现的植物果实和叶片化石中包括了榆科的椿榆(*Cedrelospermum*)^[17]和杨柳科的柳树,与孢粉资料吻合.至丁青组中段(对应到早中新世时期),虽然被子植物花粉超过裸子植物花粉,占总数55%~73%,但种类繁多的被子植物中以北温带的落叶阔叶树种占据了优势地位,其中以栎属(*Quercus*)、柳属、胡桃属(*Juglans*)为最多,是构成当时森林的主要树种,针叶树种以松属(*Pinus*)、云杉属(*Picea*)、冷杉属(*Abies*)较多,居次要地位,草本植物开始有了进一步的发展,反映气候背景已由晚渐新世的热带、亚热带类型转变为温带特征^[68].

最近的孢粉研究进一步证实,在早中新世的23.2~21.1 Ma期间,乔木花粉占74.8%,灌木和草本植物分别占7.0%和11%.针叶树是主要的花粉类型,由松属占统治地位(31%~69%,平均50%),油杉属(*Keteleeria*)为0~7.1%(平均2.1%)、罗汉松属(*Podocarpus*)为0~3.9%(平均1.6%).阔叶树中以栎属占优势,为0.7%~17.4%,平均7.1%;漆树粉(*Rhoipites*)为0~9%(平均3.2%);桦属(*Betula*)为0~17.9%(平均2.4%).灌木和草本植物中分别以麻黄属(*Ephedra*, 0~12.8%,平均4.7%)和藜属(*Chenopodium*, 0~23.3%,平均4.1%)占优势.至21.1~19.8 Ma时期,乔木花粉降低到64%,灌木和草本植物分别占17%和10.4%.以针叶树中的松属(9%~66%,平均38.7%)、雪松属(*Cedrus*, 0~5.1%,平均1.5%)、云杉属(0~5.5%,平均1.1%)和罗汉松属(0~4.3%,平均1.1%)占统治地位.阔叶植物平均仅占18%,主要为栎属(0~21.9%,平均8.8%)、漆树粉(0~9.4%,平均3.3%)和桦属(0~7%,平均2.6%).灌木植被主要为麻黄属(1%~25%,平均14%),而草本植物主要为藜属(0.5%~12%,平均3.9%).这一植被类型显示,高原中部海拔可能已超3000 m,气候较为凉爽^[37].

4 古近纪/新近纪之交生态体系转折探源

生物的起源和演化无不受其生活环境的影响和制

约,青藏高原以植物为主要生产者、以哺乳动物为代表性陆生消费者、以淡水鱼类为典型水生消费者的陆地生态系统的演化必然与构造运动所造成的地形地貌改变和全球气候变化驱动的区域气候转型密切相关.

4.1 青藏高原新生代晚期的地质构造运动

青藏高原的隆升是一个多阶段、非匀速、存在强烈空间差异的复杂过程^[69~72].非洲板块、印度板块与欧亚板块于34 Ma的渐新世初期加速汇聚,在全球变冷所导致的海面下降的共同作用下,此前曾经联通在一起的新特提海被分割成南、北两个分支^[73].始新世以来的亚洲内部板块南北向的汇聚在渐新世末期大幅减小,高原中部在渐新世末-早中新世已趋近今天的地理位置(古纬度),从这一时期开始高原内部变形由强烈挤压而转为拉伸模式^[74].因此,渐新世/中新世之交被认为是青藏高原形成演化的重要转折时期,在此前后地球动力学环境发生了重大改变,高原周缘大断裂的走滑运动和变形特征也显著增强.磷灰石和锆石的热年代学研究表明,高原北部的祁连山、拉脊山、鄂拉山以及塔里木盆地北缘的天山等均在25 Ma前后发生了快速的剥蚀冷却,阿尔金断裂在30~25 Ma发生了快速的左行走滑运动,昆仑山在该时期发生了大规模的逆冲隆升^[72,75].高分辨率的地震反射数据证实,西昆仑在23 Ma前后发生了大规模的脆性变形和逆冲隆升^[76],东昆仑的显著隆升发生在29~24 Ma期间^[77].

对于56~38 Ma期间的构造运动,学术界一般认为是印度板块向亚洲板块俯冲碰撞的高峰时期^[70~72],此时高原北部虽存在板块碰撞的远程效应,但高原整体海拔可能仍不高^[78].对青藏高原大地构造演化进行的系统梳理发现,25 Ma前后的构造活动证据遍布整个高原,指示高原现今的构造和地貌格架定型于该时期,随后的隆升与高原向外扩展有关^[72].晚渐新世期间,青藏高原中部地区经历强烈的陆陆碰撞,巨大的南北挤压作用导致羌塘地块中生界地层强烈变形,褶皱和断裂发育^[79,80],伦坡拉地区的显著隆升就发生在23.7 Ma^[27].综合多学科的不同证据,青藏高原中部的海拔至渐新世末可能已接近3000 m^[26,37,38,81].羌塘-可可西里地区的植硅体化石,反映渐新世晚期和中新世早期之间一次快速降温事件,即对应于青藏高原的隆升和向北扩展.中新世早期青藏高原隆升进一步加强,高原的总体地理格局开始发生改变^[82].

因此,越来越多的地质证据反映出渐新世/中新世

之交是青藏高原构造演化的一个关键时期,高原中部在早中新世隆升到接近3000 m高度所产生的降温效应,使该区域的陆地生态系统脱离了热带、亚热带环境,逐渐转变为具有温带特征的动植物组合,并且开始出现今天高原生物类型的早期代表,如原始的裂腹鱼类^[42,58]。

4.2 渐新世至中新世全球气候变化背景

从全球范围看,整个新生代气候变化的总体趋势是从温室状态向冰室状态逐渐转变。进入晚渐新世,全球气候整体趋于稳定^[83]。依据深海有孔虫壳体稳定同位素研究可知,晚渐新世全球处于大暖期^[84]。

$\delta^{18}\text{O}$ 记录展现的一系列波动反映了新生代以来全球变暖或变冷以及冰盖的消长。紧随渐新世初期的降温和南极大陆冰盖的快速扩张,深海氧同位素值保持在相当高的水平($>2.5\text{‰}$),其体积达到现代冰盖的50%^[85]。这些冰盖一直持续到渐新世较晚时期(27–26 Ma),该阶段的变暖趋势缩小了南极冰盖的范围。从那时直到约15 Ma的中中新世,全球冰量保持在较低水平,水体底部温度渐趋升高,但其间也包含了几次短尺度冰期,即Mi事件^[83]。冰期之间的短暂间隔可能为一些生物在较温凉或较靠北地区的存活提供了便利,如伦坡拉盆地的近无角犀就生活于Mi-1b和Mi-2两个变冷事件之间^[63]。

在东亚地区,基于新生代不同时期的气候干湿指示标志,发现类似于现今的季风气候格局形成于晚渐新世-早中新世期间,而在这之前,气候格局由行星风

系主导^[86–88]。青藏高原构造演化在渐新世/中新世之交的关键转折期与古环境格局重建所揭示的季风气候格局出现的时间,以及东亚粉尘起源揭示的大气环流格局的重组和亚洲内陆干旱化的时间具有一致性^[89]。与此同时,高强度、大范围的隆升是青藏高原晚渐新世之后早中新世气候变得干冷的决定性因素之一^[90]。

因此,综合青藏高原的隆升进程和全球气候变化以及二者之间的内在关联,可知高原内部气候阶段性变化可能是二者叠加作用的结果,进而促成了陆地生态系统由温暖甚至炎热的体系向温凉方向的转变。

5 结论

古近纪/新近纪之交是高原构造历史的关键时期,而高原中部因为发育较为完整的古近纪至新近纪的陆相沉积,是高原地质历史和古环境研究的热点地区。近年来这一地区古生物学的系列发现初步勾画出这一时期生态系统的基本面貌及其变化过程。晚渐新世以热带鱼攀鲈为代表的动物群和以棕榈、似浮萍叶等为代表的植被类型代表着热带-亚热带的生态系统,指示着温暖湿润的低地环境。进入中新世,占优势的针叶林和近无角犀与原始裂腹鱼等构成了典型的温带生态体系,指示凉爽的气候类型。青藏高原生态系统经历了由晚渐新世热带-亚热带体系到早中新世温凉体系的明显转折,由此高原内部现代生物类群的早期代表应运而生。这一生态体系的重大转折与高原整体隆升和全球气候变化的阶段基本吻合,是二者共同作用的结果。

致谢 衷心感谢青藏高原古生物科考队各位同仁的支持。

参考文献

- 1 Yin A, Harrison T M. Geologic evolution of the Himalayan-Tibetan Orogen. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2000, 28: 211–280
- 2 Ding L, Maksatbek S, Cai F L, et al. Processes of initial collision and suturing between India and Asia. *Sci China Earth Sci*, 2017, 47: 293–309
- 3 Rao X, Sha J, Peng B, et al. Constraints of bipolar and tropical bivalves on the northward drifting of the Indian Plate. *J Asian Earth Sci*, 2019, 175: 68–73
- 4 Molnar P, Boos W R, Battisti D S. Orographic controls on climate and paleoclimate of Asia: Thermal and mechanical roles for the Tibetan Plateau. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2010, 38: 77–102
- 5 Ding L, Xu Q, Yue Y, et al. The Andean-type Gangdese Mountains: Paleoelevation record from the Paleocene-Eocene Linzhou Basin. *Earth Planet Sci Lett*, 2014, 392: 250–264
- 6 Chang M M, Miao D S, Wang N. Ascent with modification: Fossil fishes witnessed their own group's adaptation to the uplift of the Tibetan Plateau during the late Cenozoic. In: Long M Y, Gu H Y, Zhou Z H, eds. *Darwin's Heritage Today*. Beijing: Higher Education Press, 2010. 60–75
- 7 Wang X, Wang Y, Li Q, et al. Cenozoic vertebrate evolution and paleoenvironment in Tibetan Plateau: Progress and prospects. *Gondwana Res*, 2015, 27: 1335–1354
- 8 Deng T, Wang X, Wu F, et al. Review: Implications of vertebrate fossils for paleo-elevations of the Tibetan Plateau. *Glob Planet Change*, 2019, 174: 58–69

- 9 Deng T, Hou S K, Wang N, et al. *Hipparion* fossils of the Dati Basin in Nyalam, Tibet, China and their paleoecological and paleoaltimetry implications (in Chinese). *Quat Sci*, 2015, 35: 493–501 [邓涛, 侯素宽, 王宁, 等. 西藏聂拉木达涕盆地晚中新世的三趾马化石及其古生态和古高度意义. *第四纪研究*, 2015, 35: 493–501]
- 10 Wang N, Wu F. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. *Ichthyol Res*, 2015, 62: 274–285
- 11 Wang X M, Li Q, Xie G P. Earliest record of *Sinicuon* in Zanda Basin, southern Tibet and implications for hypercarnivores in cold environments. *Quatern Int*, 2015, 355: 3–10
- 12 Chang M M, Miao D S. Review of the Cenozoic fossil fishes from the Tibetan Plateau and their bearings on paleoenvironment (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2016, 61: 981–995 [张弥曼, 苗德岁. 青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义. *科学通报*, 2016, 61: 981–995]
- 13 Wu F, Miao D, Chang M M, et al. Fossil climbing perch and associated plant megafossils indicate a warm and wet central Tibet during the Late Oligocene. *Sci Rep*, 2017, 7: 878
- 14 Wu F, He D, Fang G, et al. Into Africa via docked India: A fossil climbing perch from the Oligocene of Tibet helps solve the anabantid biogeographical puzzle. *Sci Bull*, 2019, 64: 455–463
- 15 Xu C, Su T, Huang J, et al. Occurrence of *Christella* (Thelypteridaceae) in Southwest China and its indications of the paleoenvironment of the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent areas. *J Syst Evol*, 2019, 57: 169–179
- 16 Ding L, Spicer R A, Yang J, et al. Quantifying the rise of the Himalaya orogen and implications for the South Asian monsoon. *Geology*, 2017, 45: 215–218
- 17 Jia L, Su T, Huang Y, et al. First fossil record of *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the Qinghai-Tibetan Plateau: Implications for morphological evolution and biogeography. *J Syst Evol*, 2019, 57: 94–104
- 18 Jiang H, Su T, Wong W O, et al. Oligocene *Koelreuteria* (Sapindaceae) from the Lunpola Basin in central Tibet and its implication for early diversification of the genus. *J Asian Earth Sci*, 2019, 175: 99–108
- 19 Yang T, Zhang L, Li W, et al. New schizothoracine from Oligocene of Qaidam Basin, northern Tibetan Plateau, China, and its significance. *J Vert Paleont*, 2018, 38: e1442840
- 20 Su T, Farnsworth A, Spicer R A, et al. No high Tibetan Plateau until the Neogene. *Sci Adv*, 2019, 5: eaav2189
- 21 Low S L, Su T, Spicer T, et al. Oligocene *Limnobiophyllum* (Araceae) from central Tibetan Plateau and its evolutionary and palaeoenvironmental implications. *J Syst Paleont*, 2019, doi: 10.1080/14772019.2019.1611673
- 22 Tang H, Liu J, Wu F, et al. The extinct genus *Lagokarpos* reveals a biogeographic connection of Tibet with other regions in the Northern Hemisphere during the Paleogene. *J Syst Evol*, 2019, jse.12505
- 23 Liu J, Su T, Spicer R A, et al. Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2019, 524: 33–40
- 24 Deng T, Wang X, Fortelius M, et al. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. *Science*, 2011, 333: 1285–1288
- 25 Deng T, Li Q, Tseng Z J, et al. Locomotive implication of a Pliocene three-toed horse skeleton from Tibet and its paleo-altimetry significance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 7374–7378
- 26 Deng T, Wang S Q, Xie G P, et al. A mammalian fossil from the Dingqing Formation in the Lunpola Basin, northern Tibet, and its relevance to age and paleo-altimetry. *Chin Sci Bull*, 2012, 57: 261–269
- 27 Ma P F, Wang L C, Wang C S, et al. Organic-matter accumulation of the lacustrine Lunpola oil shale, central Tibetan Plateau: Controlled by the paleoclimate, provenance, and drainage system. *Int J Coal Geol*, 2017, 147/148: 58–70
- 28 Mao Z, Meng Q, Fang X, et al. Recognition of tuffs in the middle-upper Dingqinghu Fm., Lunpola Basin, central Tibetan Plateau: Constraints on stratigraphic age and implications for paleoclimate. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2019, 525: 44–56
- 29 Luo B J, Dai G Y, Pan Z X. Oil and gas potential in Paleogene terrestrial Bangonghu-Dingqing suture zone (in Chinese). *Earth Sci*, 1996, 21: 163–167 [罗本家, 戴光亚, 潘泽雄. 班公湖-丁青缝合带老第三纪陆相盆地含油前景. *地球科学*, 1996, 21: 163–167]
- 30 Rowley D B, Currie B S. Palaeo-altimetry of the Late Eocene to Miocene Lunpola Basin, central Tibet. *Nature*, 2006, 439: 677–681
- 31 DeCelles P G, Kapp P, Ding L, et al. Late Cretaceous to middle Tertiary basin evolution in the central Tibetan Plateau: Changing environments in response to tectonic partitioning, aridification, and regional elevation gain. *Geol Soc Am Bull*, 2007, 119: 654–680
- 32 Kapp P, DeCelles P G, Gehrels G E, et al. Geological records of the Lhasa-Qiangtang and Indo-Asian collisions in the Nima area of central Tibet. *Geol Soc Am Bull*, 2007, 119: 917–933
- 33 Wang C, Zhao X, Liu Z, et al. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 4987–4992
- 34 Wang L, Wang C, Li Y, et al. Organic geochemistry of potential source rocks in the Tertiary Dingqinghu Formation, Nima Basin, central Tibet. *J Pet Geol*, 2011, 34: 67–85
- 35 Wang C S, Dai J G, Zhao X X, et al. Outward-growth of the Tibetan Plateau during the Cenozoic: A review. *Tectonophysics*, 2014, 621: 1–43
- 36 Clark M K. Early Tibetan Plateau uplift history eludes. *Geology*, 2011, 39: 991–992

- 37 Sun J, Xu Q, Liu W, et al. Palynological evidence for the latest Oligocene-Early Miocene paleoelevation estimate in the Lunpola Basin, central Tibet. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2014, 399: 21–30
- 38 Botsyun S, Sepulchre P, Donnadieu Y, et al. Revised paleoaltimetry data show low Tibetan Plateau elevation during the Eocene. *Science*, 2019, 363: eaaq1436
- 39 Cai C, Huang D, Wu F, et al. Tertiary water striders (Hemiptera, Gerromorpha, Gerridae) from the central Tibetan Plateau and their palaeobiogeographic implications. *J Asian Earth Sci*, 2019, 175: 121–127
- 40 Berra T M. *Freshwater Fish Distribution*. Chicago: University of Chicago Press, 2007
- 41 Skelton P H. *A Complete Guide to the Freshwater Fishes of Southern Africa*. Cape Town: Struik, 2001
- 42 Wu Y F, Chen Y Y. Fossil cyprinid fishes from the late Tertiary of North Xizang, China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1980, 18: 15–20 [武云飞, 陈宜瑜. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石. *古脊椎动物学报*, 1980, 18: 15–20]
- 43 Zhang S, Wang B. Global summer monsoon rainy seasons. *Int J Climatol*, 2008, 28: 1563–1578
- 44 Norris S M. The osteology and phylogenetics of the Anabantidae (Osteichthyes, Perciformes). Doctor Dissertation. Tempe: Arizona State University, 1994
- 45 Forselius S. Studies of anabantid fishes. *Zool Bidrag Uppsala*, 1957, 32: 93–597
- 46 Wolfe J. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *Geol Surv Prof Pap US*, 1979, 1106: 1–37
- 47 Reichgelt T, West C K, Greenwood D R. The relation between global palm distribution and climate. *Sci Rep*, 2018, 8: 4721
- 48 Li H M, Guo S X. Angiospermae. In: Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, ed. *Paleontological Atlas of East China (3), Mesozoic and Cenozoic*. Beijing: Geological Publishing House, 1982. 294–316
- 49 Li H M. Neogene floras from eastern Zhejiang, China. In: Whyte R O, ed. *The Evolution of the East Asian Environment, Vol. 2, Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology*. Hong Kong: Centre of Asian Studies, University of Hong Kong, 1984. 461–466
- 50 Yeng W S. Rheophytism in Bornean Schismatoglottideae (Araceae). *Syst Bot*, 2013, 38: 32–45
- 51 Mkandawire M, Dudel E G. Accumulation of arsenic in *Lemna gibba* L. (duckweed) in tailing waters of two abandoned uranium mining sites in Saxony, Germany. *Sci Total Environ*, 2005, 336: 81–89
- 52 Mkandawire M, Dudel E G. Assignment of *Lemna gibba* L. (duckweed) bioassay for *in situ* ecotoxicity assessment. *Aquat Ecol*, 2005, 39: 151–165
- 53 Zachos J C, Dickens G R, Zeebe R E. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 2008, 451: 279–283
- 54 Potter P E, Szatmari P. Global Miocene tectonics and the modern world. *Earth-Sci Rev*, 2009, 96: 279–295
- 55 Wu F, Miao Y, Meng Q, et al. Late Oligocene Tibetan Plateau warming and humidity: Evidence from a sporopollen record. *Geochem Geophys Geosyst*, 2019, 20: 434–441
- 56 Cao W X, Chen Y Y, Wu Y F, et al. Origin and evolution of schizothoracine fishes in relation to the upheaval of the Qinghai-Xizang Plateau (in Chinese). In: Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Sciences, ed. *Studies on the Period, Amplitude and Type of Uplift of the Qinghai-Xizang Plateau*. Beijing: Science Press, 1981. 118–130 [曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 编. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 1981. 118–130]
- 57 Chen Y Y, Chen Y F, Liu H Z. Studies on the position of the Qinghai-Xizang Plateau region in zoogeographic divisions and its eastern demarcation line (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 1996, 20: 97–103 [陈宜瑜, 陈毅峰, 刘焕章. 青藏高原动物地理区的地位和东部界线问题. *水生生物学报*, 1996, 20: 97–103]
- 58 Chang M, Wang X, Liu H, et al. Extraordinarily thick-boned fish linked to the aridification of the Qaidam Basin (northern Tibetan Plateau). *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 13246–13251
- 59 Wang N, Chang M. Pliocene cyprinids (Cypriniformes, Teleostei) from Kunlun Pass Basin, northeastern Tibetan Plateau and their bearings on development of water system and uplift of the area. *Sci China Earth Sci*, 2010, 53: 485–500
- 60 Young C C. On a Miocene mammalian fauna from Shantung. *Bull Geol Soc China*, 1937, 17: 209–238
- 61 Chen G F, Wu W Y. Miocene mammalian fossils of Jiulongkou, Cixian district, Hebei (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1976, 14: 6–15 [陈冠芳, 吴文裕. 河北磁县九龙口中新世哺乳动物. *古脊椎动物学报*, 1976, 14: 6–15]
- 62 Heissig K. Family Rhinocerotidae. In: Rössner G E, Heissig K, eds. *The Miocene Land Mammals of Europe*. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. 175–188
- 63 Böhme M. The Miocene Climatic Optimum: Evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2003, 195: 389–401
- 64 Tseng Z J, Wang X, Slater G J, et al. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats. *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 2014, 281: 20132686

- 65 Wang X, Tseng Z J, Li Q, et al. From “Third pole” to North pole: A Himalayan origin for the arctic fox. *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 2014, 281: 20140893
- 66 Wang X, Li Q, Takeuchi G T. Out of Tibet: An early sheep from the Pliocene of Tibet, *Protopis himalayensis*, genus and species nov. (Bovidae, Caprini), and origin of Ice Age mountain sheep. *J Vert Paleont*, 2016, 36: e1169190
- 67 Deng T, Ding L. Paleo-altimetry reconstructions of the Tibetan Plateau: Progress and contradictions. *Natl Sci Rev*, 2015, 2: 468–488
- 68 Wang K F, Yang J W, Li Z, et al. On the Tertiary sporopollen assemblages from Lunpola Basin of Xizang, China and their palaeogeographic significance (in Chinese). *Sci Geol Sin*, 1975, 4: 366–374 [王开发, 杨蕉文, 李哲, 等. 根据孢粉组合推论西藏伦坡拉盆地第三纪地层时代及其古地理. *地质科学*, 1975, 4: 366–374]
- 69 Harrison T M, Copeland P, Kidd W S F, et al. Raising Tibet. *Science*, 1992, 255: 1663–1670
- 70 Zhong D L, Ding L. Rising process of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau and its mechanism. *Sci China Ser D: Earth Sci*, 1996, 39: 369–379
- 71 Zhang K X, Wang G C, Ji J L, et al. Paleogene-Neogene stratigraphic realm and sedimentary sequence of the Qinghai-Tibet Plateau and their response to uplift of the plateau. *Sci China Earth Sci*, 2010, 53: 1271–1294
- 72 Wang E Q. Evolution of the Tibetan Plateau: As constrained by major tectonic-thermo events and a discussion on their origin (in Chinese). *Chin J Geol*, 2013, 48: 334–353 [王二七. 青藏高原大地构造演化——主要构造-热事件的制约及其成因探讨. *地质科学*, 2013, 48: 334–353]
- 73 Sun J M, Liu W G, Liu Z H, et al. Effects of the uplift of the Tibetan Plateau and retreat of Neotethys Ocean on the stepwise aridification of mid-latitude Asian Interior (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32: 951–958 [孙继敏, 刘卫国, 柳中晖, 等. 青藏高原隆升与新特提斯海退却对亚洲中纬度阶段性气候干旱的影响. *中国科学院院刊*, 2017, 32: 951–958]
- 74 Meng J, Coe R S, Wang C, et al. Reduced convergence within the Tibetan Plateau by 26 Ma? *Geophys Res Lett*, 2017, 44: 6624–6632
- 75 Pan T, Wu S, Dai E, et al. Estimating the daily global solar radiation spatial distribution from diurnal temperature ranges over the Tibetan Plateau in China. *Appl Energy*, 2013, 107: 384–393
- 76 Jiang X, Li Z X, Li H. Uplift of the West Kunlun Range, northern Tibetan Plateau, dominated by brittle thickening of the upper crust. *Geology*, 2013, 41: 439–442
- 77 Yin A, Dang Y Q, Wang L C, et al. Cenozoic tectonic evolution of Qaidam Basin and its surrounding regions (Part 1): The southern Qilian Shan-Nan Shan thrust belt and northern Qaidam Basin. *Geol Soc Am Bull*, 2008, 120: 813–846
- 78 Tapponnier P, Xu Z Q, Roger F, et al. Oblique stepwise rise and growth of the Tibet Plateau. *Science*, 2001, 294: 1671–1677
- 79 Horton B K, Yin A, Spurlin M S, et al. Paleocene-Eocene syncontractional sedimentation in narrow, lacustrine-dominated basins of east-central Tibet. *Geol Soc Am Bull*, 2002, 114: 771–786
- 80 Kapp P, Yin A, Harrison T M, et al. Cretaceous-Tertiary shortening, basin development, and volcanism in central Tibet. *Geol Soc Am Bull*, 2005, 117: 865–878
- 81 Jia G, Bai Y, Ma Y, et al. Paleoelevation of Tibetan Lunpola Basin in the Oligocene-Miocene transition estimated from leaf wax lipid dual isotopes. *Glob Planet Change*, 2015, 126: 14–22
- 82 Wang G C, Zhang K X, Cao K, et al. Expanding processes of the Qinghai-Tibet Plateau during Cenozoic: An insight from spatio-temporal difference of uplift (in Chinese). *Earth Sci*, 2010, 35: 713–727 [王国灿, 张克信, 曹凯, 等. 从青藏高原新生代构造隆升的时空差异性看青藏高原的扩展与高原形成过程. *地球科学*, 2010, 35: 713–727]
- 83 Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
- 84 Pekar S F, DeConto R M. High-resolution ice-volume estimates for the early Miocene: Evidence for a dynamic ice sheet in Antarctica. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 231: 101–109
- 85 Zachos J C, Lohmann K C, Walker J C G, et al. Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *J Geol*, 1993, 101: 191–213
- 86 Wang P. Neogene stratigraphy and paleoenvironments of China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1990, 77: 315–334
- 87 Guo Z T, Sun B, Zhang Z S, et al. A major reorganization of Asian climate regime by the Early Miocene. *Clim Past Discuss*, 2008, 4: 535–584
- 88 Sun X, Wang P. How old is the Asian monsoon system?—Palaeobotanical records from China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2005, 222: 181–222
- 89 Xiao G Q, Zhang C X, Guo Z T. Initiation of East Asian monsoon system related to Tibetan Plateau uplift from the latest Oligocene to the earliest Miocene (in Chinese). *Chin J Nat*, 2014, 36: 165–169 [肖国桥, 张春霞, 郭正堂. 晚渐新世-早中新世青藏高原隆升与东亚季风演化. *自然杂志*, 2014, 36: 165–169]
- 90 Pan B T, Li J J, Chen F H. Qinghai-Tibetan Plateau: A driver and amplifier of global climatic changes, I: Basic characteristics of climatic changes in Cenozoic Era (in Chinese). *J Lanzhou Univ Nat Sci*, 1995, 3: 120–128 [潘保田, 李吉均, 陈发虎. 青藏高原: 全球气候变化的驱动机与放大器 I: 新生代气候变化的基本特征. *兰州大学学报: 自然科学版*, 1995, 3: 120–128]

Summary for “古近纪/新近纪之交青藏高原陆地生态系统的重大转折”

Significant shift in the terrestrial ecosystem at the Paleogene/Neogene boundary in the Tibetan Plateau

Tao Deng^{1,2,3*}, Feixiang Wu^{1,2}, Shiqi Wang^{1,2,3}, Tao Su^{3,4} & Zhekun Zhou⁴

¹ Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

² Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

³ College of Earth and Planetary Sciences, University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

⁴ Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

* Corresponding author, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

The shift from the Paleogene to the Neogene represents an important timeline in the history of life on Earth: A point when the biotic realm approached that of nature today. The uplift of the Tibetan Plateau in the Cenozoic Era has imposed profound influence on the evolution of the terrestrial ecosystem by creating a sustainable life system in a freezing climate. A reconstruction of this epic scene on the plateau relies on fossil discoveries. Based on a recent study of numerous well-preserved fossils from the Paleogene and Neogene deposits of the Lunpola and Nima basins in the central Tibetan Plateau, we recognized therein, for the first time, the turnover of the Late Oligocene tropical or subtropical ecosystem, and the subsequent transition toward a plateau-type biotic assemblage during the Early Miocene epoch. The fossil biota consisting of fishes, insects and plants from the Upper Oligocene suggests that in 26–24 Ma, the hinterland of the Tibetan Plateau was a warm and humid lowland nourished by tropical moisture from the Indian Ocean, which would have been able to reach northern Tibet then. This biota, represented by climbing perches and palms, shows typical tropical or subtropical climatic patterns and maintained a paleoelevation no higher than 2300 m in the depositional areas. In the Early Miocene, the Tibetan ecosystem underwent comprehensive transformation into the one we recognize today. Primitive snow carps, which are endemic to the plateau today, emerged and, in an “Ascending with the Modifications” mode, evolved into more and more specialized species all the way up until the Pliocene epoch. The vegetation of the Early Miocene was dominated by temperate broad-leaved forests mixed with abundant coniferous trees and booming herbs, hence showing a cool climatic setting. Some mammals adapted to the temperate forest, e.g., *Plesiaceratherium* (a kind of extinct rhinos), appeared at the center of the plateau during the Early Miocene, and gave way to the ancestors of the Ice Age mammals, e.g., the woolly rhino of the Pliocene epoch. Such a dramatic transformation of the Tibetan ecosystem around the Paleogene and Neogene boundary was due to the cooling-down effect accompanying the rise of the main body of the plateau to ca. 3000 m and the global climate evolution toward icehouse conditions during the Cenozoic.

Cenozoic, Tibetan Plateau, biota, terrestrial ecosystem, tectonic uplift, climate change

doi: 10.1360/TB-2019-0053