



青藏高原隆升的气候环境效应与脊椎动物演化模式*

邓涛^{1,2**} 侯素宽^{1,2} 吴飞翔¹ 王世骥¹ 李志恒¹

¹ 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

² 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049

提要 在青藏高原逐渐形成的过程中, 本地区的现代生物多样性塑造受到其巨大的影响, 与此同时, 许多起源于高原的物种甚至现代广布类群祖先的洲际扩散也由其驱动。在中生代时期, 青藏高原今天所处的地区覆盖着广阔的海洋, 喜马拉雅山脉的三叠纪海相沉积中产有鱼龙和旋齿鲨等脊椎动物化石。至侏罗—白垩纪, 西藏东南部的部分地区逐渐脱离海洋环境, 在昌都盆地形成了与当时四川盆地相似的淡水湖泊, 恐龙等爬行动物则在湖边活动。新生代早期印度板块与欧亚板块的碰撞使青藏高原逐渐隆起, 一些热带、亚热带鱼类的发现, 表明当时青藏地区内部与东南亚的热带地区之间可能有水系连通。随着这一地区地势隆起幅度显著升高, 环境变干、变凉, 致使喜暖鱼类终于在此绝迹, 并转换为青藏高原特有的裂腹鱼类。青藏高原的快速上升导致季风气候加强, 中亚内陆地区的气候持续走向干旱, 中国西部的中新世动物群主要由耐旱的草原型哺乳动物组成, 还有耐旱的鸟类和爬行动物共生。青藏高原在上新世最终达到现代的高度, 其气候环境已具有冰冻圈的特点, 成为冰期动物群最初的演化中心。2.6 Ma全球气温第一次下降到低于今天的水平, 已经适应了冰冻环境的动物迅速扩散到青藏高原周边以及更遥远的地区, 成为现代动物多样性的基础。青藏高原在地质历史时期经历了复杂而大规模的环境变化, 这一系列的地质运动和地貌演化引发并形成了青藏高原及周边地区气候格局, 促进了本地区生物多样性的发展。

关键词 青藏高原 脊椎动物演化 水循环 中生代 新生代

中文引用 邓涛, 侯素宽, 吴飞翔, 王世骥, 李志恒, 2023. 青藏高原隆升的气候环境效应与脊椎动物演化模式. 古生物学报, 62(4): 531–545. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023036

英文引用 Deng Tao, Hou Su-kuan, Wu Fei-xiang, Wang Shi-qi, Li Zhi-heng, 2023. Patterns of vertebrate evolution influenced by the climatic and environmental effects of the Tibetan Plateau uplift. *Acta Palaeontologica Sinica*, 62(4): 531–545. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023036

Patterns of vertebrate evolution influenced by the climatic and environmental effects of the Tibetan Plateau uplift

DENG Tao^{1,2}, HOU Su-kuan^{1,2}, WU Fei-xiang¹, WANG Shi-qi¹, LI Zhi-heng¹

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

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

收稿日期: 2023-09-25; 改回日期: 2023-11-21; 录用日期: 2023-11-23

* 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0705)和国家重点研发计划(2023YFF0804501)资助。

** 通讯作者: 邓涛, 研究员, e-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

Abstract During the gradual formation of the Tibetan Plateau, the shaping of modern biodiversity in this region was greatly influenced by its uplift. At the same time, the origination of many endemic species and even the intercontinental spread of ancestors of modern widespread groups were also driven by this uplift. During the Mesozoic era, the area where the Tibetan Plateau is located today was covered with vast oceans. The Triassic marine sediments in the Himalayas yield vertebrate fossils such as ichthyosaurs and helicoprionid sharks. By the Jurassic and the Cretaceous, some areas in southeastern Xizang gradually transitioned from marine environment to freshwater lakes in the Qamdo Basin, similar to the coeval Sichuan Basin. Reptiles such as dinosaurs lived near the lakes. The collision between the Indian Plate and the Eurasian Plate in the early Cenozoic era gradually uplifted the Tibetan Plateau. At that time, there was a water system connecting the interior of the Tibetan region with the tropical regions of Southeast Asia, resulting in the flourishing of tropical and subtropical fish. With the significant increase in terrain elevation in this area, the environment became dry and cool, resulting in the extinction of fish acclimated to warm weather and their transformation into the unique snow carps of the Tibetan Plateau. The rapid rise of the Tibetan Plateau resulted in the strengthening of the monsoon climate, and the continuous aridification of the inland regions of Central Asia. The Miocene fauna in western China is mainly composed of drought tolerant grassland mammals, as well as coexisting drought tolerant birds and reptiles. The Tibetan Plateau finally reached its modern height during the Pliocene when its climate and environment had the characteristics of a cryosphere, and it became the initial evolutionary center of the Ice Age fauna. The global temperature dropped below today's level for the first time at 2.6 Ma, and animals that have adapted to the freezing environment quickly spread to the surrounding areas of the Tibetan Plateau and more distant areas, becoming the foundation of modern animal diversity. The Tibetan Plateau has undergone complex and large-scale environmental changes during its geological history. A series of tectonic movements and geomorphological evolution have triggered and formed the climate pattern of the Tibetan Plateau and its surrounding areas and may have promoted the increased biodiversity in the region.

Key words Tibetan Plateau, vertebrate evolution, water cycle, Mesozoic, Cenozoic

青藏高原, 包括世界最高峰珠穆朗玛峰在古生代都处于汪洋大海之中。至中生代, 随着泛大陆的解体, 分离出来的印度板块以较快的速度向北漂移(Ding *et al.*, 2017a)。在早白垩世, 印度板块虽已与南极—澳大利亚隔离, 但两地动物群中的一些成员仍然能够进行交流。到白垩纪中期, 藏南与拉萨之间还有至少宽达6000 km的海洋(Rao *et al.*, 2019)。至晚白垩世, 藏南地区已经向北漂移进入赤道地带, 新特提斯洋显著变窄(沙金庚, 2018)。终于, 印度板块在新生代初期与欧亚大陆发生碰撞, 成为近5亿年来地球历史上发生的最重要造山事件, 青藏高原开始逐渐形成(Yin and Harrison, 2000; Molnar *et al.*, 2010; Ding *et al.*, 2017b)。根据雅鲁藏布江缝合带及其两侧地层资料, 近年来研究者提出印度与欧亚板块的碰撞时间较早, 起始时间可能在65—60 Ma, 碰撞首先从中部开始, 然后向两侧的西构造结和东构造结穿时性启动(Ding *et al.*, 2017a)。结束海洋环境之后, 青藏高原的水体转变为陆地上的河流和湖泊, 水生生物以淡水或咸水种类为特点。青藏地区的地质运动不仅塑造了剧烈变化的地形地貌, 并且通过水循环在液态

的水、气态的汽和固态的冰之间的转化指示了气候的演变过程, 从而对生物演化产生重大影响。

1 中生代、古近纪水域环境与脊椎动物

青藏高原地区三叠纪新特提斯洋的硅质岩和硅质泥岩中发现有深海的放射虫化石组合, 在其北岸则有繁盛的热带底栖双壳类伟齿蛤。直到三叠纪末, 随着羌塘地块向北推挤并褶皱成山, 古特提斯洋从此消失。在侏罗纪之初, 拉萨地块快速北移, 新特提斯洋不断扩展和加深。至侏罗纪末, 拉萨地块快速向北推移并与羌塘地块碰撞, 由此海水从该地区永久性退出(沙金庚, 2018)。进入新生代早期, 青藏高原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。

1.1 三叠纪的海生鱼类和爬行类

在三叠纪的海洋中, 代表性的脊椎动物类群包括新软骨鱼类的鲨鱼、新鳍鱼类(基于全骨鱼类

和硬骨鱼类), 以及海生爬行类(Benton and Wu, 2022)。在硬骨鱼类中, 新鳍鱼支系在这个时期高度发展, 直到今天占据现生硬骨鱼类的99% (Benton *et al.*, 2013; Romano *et al.*, 2016; Xu, 2020; Romano, 2021)。海洋捕猎性脊椎动物在早、中三叠世显示强烈和快速的多样化, 尤其是在青藏高原所处的古特提斯洋中的一系列新发现确认了这一多样性演变的早期起点(Benton *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2014; Motani *et al.*, 2015)。在珠峰地区三叠纪地层中发现的西藏喜马拉雅鱼龙(*Himalayasaurus tibetensis*)和珠峰中国旋齿鲨(*Sinohelicoprion qomolangma*)就是该时期捕猎性海生脊椎动物的典型代表。

软骨鱼类的珠峰中国旋齿鲨发现于珠峰地区定日县下三叠统底部的白云质灰岩中, 化石地点的海拔高度为4880 m (张弥曼, 1976)。旋齿鲨牙齿表面覆盖釉质, 非常坚硬; 这些牙齿从大到小, 向内呈螺旋形卷曲, 齿缘为前后带锯齿的切割型, 显示出凶猛的掠食性, 可能以带硬壳的无脊椎动

物, 如菊石等为食。至中生代中期的侏罗纪, 在西藏昌都地区发现的似盘齿西藏硬齿鱼(*Tibetodus gyrodoides*)代表着一类形似蝴蝶鱼的海生鱼类, 该化石产自侏罗纪含煤地层的顶部与白垩纪红层的过渡层。它的出现直接证明了当时昌都地区仍存在浅海, 并与欧洲在海域上存在联通(杨钟健、刘宪亨, 1954)。

喜马拉雅鱼龙产出于聂拉木县土隆地区海拔4800 m的晚三叠世地层中(图1), 其上、下颌硕长, 构成了鱼龙所特有的一个长形的吻。它的牙齿呈粗大的扁锥状, 锥体的两侧刃面锋利。其身躯呈纺锤形, 体长超过15 m (高克勤等, 2021)。它具备强而有力的尾巴和桨状的四肢, 在当时的海洋中是无可匹敌的动物, 营猛食善游的远洋生活, 能够迅速地追捕鱼类和头足类。该鱼龙化石在沉积埋藏过程中显然遭受过搬运和破坏, 地层中还夹有较粗的硅质砾石和植物碎片, 显示有较强的海底水流作用。根据这一埋藏情况, 推断当时聂拉木一带的海水深度不太大, 在200 m以内(董枝明, 1972)。



图1 聂拉木土隆地区晚三叠世的海相地层

Fig. 1 Late Triassic marine strata at Tulong in Nyalam County, Xizang

1.2 侏罗纪、白垩纪陆相盆地的恐龙化石

至早侏罗世,青藏高原东部的海相沉积范围逐渐缩小并向南退却,到中侏罗世时完全转变为内陆盆地(李炎桂等, 2022)。在青藏高原东部发现的侏罗纪和白垩纪脊椎动物化石也已显示水域环境发生了显著的变化,逐渐形成陆相的河流和湖泊沉积,并与四川盆地连通(Dong and Milner, 1988)。

昌都地区位于西藏的东部。在达马拉山西坡剖面,地层由下而上为下侏罗统大野组滨海相-海陆交互相沉积,向上渐变为湖相沉积,含有恐龙等脊椎动物化石;其下部地层中还有海相的爬行动物等化石。中侏罗统达布卡组从河流相渐变为湖泊相红色碎屑岩沉积,上侏罗统肯做组为河湖相沉积,均含恐龙化石。达马拉剖面显示出自滨海相至海陆交互相的过渡变化,并逐渐形成陆相沉积的过程(王思恩等, 1985)。昌都地区芒康的拉乌拉芒康龙(*Monkangosaurus lawulacus*)和酋龙(*Datousaurus* sp.)等(Dong and Milner, 1988),察雅的恐龙化石(安显银等, 2021; Wei *et al.*, 2023; An *et al.*, 2023),以及莫荣、阿涅塘、丁青等地的恐龙足迹化石(李炎桂等, 2022; Xing *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2023),也证明侏罗纪和白垩纪古昌都湖的湖边生活着多样化的恐龙。

1.3 古近纪的淡水鱼类

新生代印度-亚洲板块碰撞引起青藏高原的快速隆升,在本地区更大范围的水环境从海洋演变为陆地的河流和湖泊,鱼类也转换为淡水类群。目前西藏已发现的新生代鱼类化石非常丰富,保存精美,不仅对相关类群的演化历史研究至关重要,同时对重建青藏高原古环境有很高的价值。鱼类化石证明柴达木盆地、可可西里盆地、伦坡拉盆地和尼玛盆地都曾有过广阔的水体(张弥曼、苗德岁, 2016; Wang and Wu, 2015; Wu *et al.*, 2017)。

古近纪鱼化石被发现于青藏高原中部的尼玛盆地和伦坡拉盆地,包括张氏春霖鱼(*Tchunglinius tchangii*)和西藏始攀鲈(*Eoanabas tibetana*)等(Wang and Wu, 2015; Wu *et al.*, 2017)。含鱼地层为青灰色到紫红色的湖相页岩和泥岩,⁴⁰Ar/³⁹Ar法测

年结果为26.0—23.5 Ma (DeCelles *et al.*, 2007; Kapp *et al.*, 2007)。据此判断,发现的鱼化石时代应为晚渐新世。张氏春霖鱼体型较小,与现生南亚和非洲小型鲤亚科鱼类,如小鲃属(*Puntius*)亲缘关系较近。生活在冷水中的鲤科鱼类脊椎骨数目多于它们生活在温暖水体中的同类(武云飞和陈宜瑜, 1980)。具体到青藏高原和周边地区的现生鱼类,可以发现生存在更高海拔的鲤科鱼类脊椎骨数目多于低海拔的同类。张氏春霖鱼有33块脊椎骨,这类化石的出现反映了青藏高原隆升早期,该地区在古近纪曾有热带-亚热带鱼类存在(Wang and Wu, 2015)。

采自张氏春霖鱼同一地层的西藏始攀鲈属于鲈形目攀鲈科,与生活在南亚和撒哈拉以南非洲热带雨林地区的现生攀鲈有着密切的亲缘关系(Wu *et al.*, 2017)。现生攀鲈所具有的迷鳃为其提供了直接呼吸空气的能力,使它们可以在温暖缺氧的滞留水体中生存,并且在潮湿的环境下攀爬上陆地进行短途的“行走”(图2)。通过电镜扫描观察到始攀鲈也具有迷鳃结构,加之棕榈、栎树、似浮萍类等伴生植物组合的证据(Jiang *et al.*, 2019; Su *et al.*, 2019; Low *et al.*, 2020),说明始攀鲈生活在一个温暖潮湿的环境中。温暖湿润的生境在藏北地区的存在必然对应着允许足够暖湿气流输送至高原内部的古地理格局,且这一格局至少持续至晚渐新世。因此,今天横贯西藏南部阻挡自热带海洋南来暖湿水汽输送的高海拔地形,在当时可能尚未发育到接近现代的规模(Wu *et al.*, 2017)。

2 新近纪水汽条件向干旱化转变

渐新世/中新世之交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。青藏高原中部的海拔至渐新世末可能已接近3000 m,高原的总体地理格局开始发生改变(邓涛等, 2019)。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(肖国桥等, 2014)。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(潘保田等, 1995)。

2.1 早中新世青藏高原北缘的开阔生境

在青藏高原北缘、甘肃省塔奔布鲁克盆地西水沟地点19.7—17 Ma的早中新世地层中, 发现的反刍动物化石包括一件部分保存的头骨、一件较为完整的下颌和两件部分保存的上颌, 定名为西水半麝(*Amphimoschus xishuiensis*, Li *et al.*, 2021a)。西水半麝保留有眶上隆起、眶前隆起和加厚的额骨, 其中眶上隆起位于眼眶正上方, 可能与反刍动物的角有紧密联系。角是反刍动物最具标志性的结构之一, 但早期的反刍动物通常无角, 而后牛科、长颈鹿科、鹿科和叉角羚科才逐步出现角。半麝位于牛总科(牛科和麝科构成)的基干位置。西水半麝的眶前隆起出现在头骨的左右两侧, 这样的结构还见于早期的恐角兽类和原角兽类, 被认为是采取头部侧向攻击的证据; 而额骨的加厚极有可能是源于头部撞击过程中额骨的适应支撑。据此推测西水

半麝头骨附属物的功能极有可能与牛角在领地性行为中的作用类似。关于反刍动物角的起源, Janis (1982, 1990)提出, 体型较大的反刍动物为适应于开阔的环境, 演化出角, 作为争夺配偶的武器。显然, 在青藏高原北缘, 气候在早中新世已变得干燥, 由此从森林环境转变为开阔的草原; 群居性的反刍动物需要占据自己的领地, 造成了雄性之间与领域性行为相关的激烈争斗。

獬豸盘角鹿(*Discokeryx xiezhi*)化石发现于新疆准噶尔盆地北缘早中新世17 Ma的地层中, 其化石材料包括一个带有四节颈椎的完整脑颅。獬豸盘角鹿具有很多哺乳动物中独一无二的特征, 包括头顶正中发育一个圆盘状的大角, 其每一节颈椎都非常粗壮, 并且具有哺乳动物中最复杂的头颈之间和颈椎之间的关节。利用有限元方法及动力学模拟, 证实獬豸盘角鹿头骨和颈椎的复杂结构特别适应于高速的头对头撞击, 对头骨和脑部的保护远优于麝牛等适应头部撞击的现生动物, 与现代长颈鹿用颈部进行争斗的行为类似(Simmons and Scheepers, 1996; Simmons and Altwegg, 2010)。当时地球正处于一个温暖时期, 总体上来说森林



图2 藏北地区晚渐新世西藏始攀鲈的生态环境复原

Fig. 2 Ecological reconstruction of the climbing perch *Eoanabas tibetana* during the Late Oligocene in northern Xizang

密布,但盘角鹿生存的新疆地区,由于南边青藏高原正剧烈隆升,阻挡了水汽的传输,使得这一带比其他地区更干旱。牙釉质稳定同位素表明,獬豸盘角鹿生活在开阔的草原之中,并且可能随季节迁徙。对于当时的动物来说,草原环境是瘠薄的,不如森林环境舒适。獬豸盘角鹿的激烈打斗行为,可能与生存环境带来的压力相关(Wang *et al.*, 2022a)。

2.2 晚中新世适应干旱环境的爬行类和鸟类

在青藏高原东北缘临夏盆地晚中新世红色土状堆积中(图3),发现了属于杨家山动物群的临夏沙蜥(*Eryx linxiaensis*)化石,其地质年龄为7—8 Ma (Deng *et al.*, 2013; Shi *et al.*, 2023)。临夏沙蜥与中国西北现生红沙蜥(*E. miliaris*)在上颌骨、翼骨和中段躯椎的形态上都有明显区别,而与非洲东部的肯尼亚沙蜥(*E. colubrinus*)有很多相似之处。从全证据系统发育的结果来看,旧大陆的沙蜥科构成单系类群。临夏沙蜥与肯尼亚沙蜥以高支持率构成姐妹群,却并不与分布于中国境内的红沙蜥构成姐妹群。旧大陆的沙蜥动物可能起源于非洲,晚中新世时期临夏沙蜥与东非肯尼亚沙蜥所在的支系

分化,并在旧大陆的大型干旱化期间,由非洲东部沿着西亚一线,途经青藏高原北部的干旱区扩散到临夏盆地,并在此繁衍生息(Shi *et al.*, 2023)。

临夏盆地晚中新世地层中发现的干旱临夏鸟(*Linxiavis inaqousus*),是目前已知亚洲最古老的、也是保存最完整且具有关联骨骼的沙鸡化石(Li *et al.*, 2020)。沙鸡为沙鸡目鸟类的统称,包括16个现生物种,与鸽类互为姐妹群,生活在欧洲、亚洲和非洲最干旱或最干燥的地区,尤其集中在北半球中低纬度干旱带。这类主要以种子为食的鸟类具有一项独特的适应干旱地区生活的能力,雄性沙鸡能够利用胸部和腹部的羽毛收集水,然后飞回远达十几公里以外的巢穴哺育口渴的雏鸟(Joubert and Maclean, 1973)。临夏鸟生存的年代为9—6 Ma,当时青藏高原持续快速上升,季风气候加强,中亚的内陆地区气候逐渐走向干旱。干旱临夏鸟化石发现于海拔2000 m以上,这一海拔高度显然远远超过了除目前仍生活在青藏高原的西藏毛腿沙鸡(*Syrrhaptes tibetanus*)以外的所有沙鸡种类。鉴于现生沙鸡对干旱环境的出色适应,推测临夏鸟可能在数百万年前就已经快速适应了干旱的青藏高原东北缘(图4)。



图3 临夏盆地晚中新世的红色土状堆积

Fig. 3 Late Miocene red clay deposits of the Linxia Basin in Gansu Province

2.3 稀树草原动物群的起源

在临夏盆地广河县晚中新世后山动物群中发现的甘肃黑犀(*Diceros gansuensis*)和邓氏临夏羚(*Linxiatragus dengi*), 其地质年龄为10—9 Ma, 它们都与现代非洲地区干旱的热带稀树草原中的有蹄动物有密切的亲缘关系(邓涛、邱占祥, 2007; Wang *et al.*, 2023)。稀树草原动物群成员在非洲的化石记录一般不早于7 Ma, 在这一时期之前, 东非地区以森林环境为主, 仅河马等少数动物能够在非洲本土找到起源。甘肃黑犀是非洲稀树草原动物群的典型物种黑犀的直接祖先, 而邓氏临夏羚为现仅存于非洲的新小羚族(*Nesotragini*)的唯一化石祖先, 也是非洲种类繁多的“小羚羊类”在非洲上新世以外的唯一化石。“小羚羊类”是非洲极具特色的哺乳动物类群, 一般在热带稀树草原的边缘地带(林地边缘、山地、沙漠边缘等)适应隐藏的生

存方式(Castelló, 2016)。对后山动物群各种植食动物进行了牙齿微磨痕分析, 结果表明后山动物群的大部分类群为开阔环境中的食草者(*grazers*)和混食者, 食叶者(*browsers*)较少, 这与现代稀树草原的动物群的生存环境一致(Cerling *et al.*, 2005)。事实上, 中国晚中新世约10 Ma开始, 动物群已指示相当开阔和干热的环境, 地壳运动和青藏高原隆升等构造因素也起到了重要的作用。近年来对青藏高原北缘的系列研究表明, 在约10—7 Ma来自印度—欧亚板块碰撞远程效应尚未深度影响现在的北祁连山系(Hu *et al.*, 2019), 推测青藏高原东北缘是一个地势中等高度, 但地貌比较平缓的开阔草原环境。因此, 不论是气候还是地貌的背景, 当时的临夏地区可能与现代东非高原的环境相似, 这构成了黑犀和新小羚族, 以及其他现代稀树草原动物群起源的生态基础。



图4 晚中新世干旱临夏鸟的生态和行为复原

Fig. 4 Ecological and behavioral reconstruction of Late Miocene sandgrouse *Linxiavis inaqousus*

2.4 干旱环境促进生物分子化石的保存

临夏盆地晚中新世柳树组中发现一件鸵鸟(*Struthio* sp.)化石,该标本包括鸵鸟的部分颈椎以及气管。利用多种分析测试方法,对该鸵鸟骨骼的微观特征进行的详细研究,在其一个脱矿化的骨碎片中发现了软组织,即内源性血管和红细胞的化石残留。同时光学显微镜和扫描电镜成像显示,化石组织切片中存在显著的细菌改变骨侵蚀现象。通过相关的地质和沉积学证据与新的古生物数据相结合, Li等(2021b)认为季风气候可能是造成鸟类化石早期埋葬期间微生物侵蚀的原因,接下来延续了8 myr左右的盆地剧烈的干旱化作用,导致了微生物活动的停止,并进一步导致了成岩作用后期孔隙方解石的沉淀。

此前世界上保存最早的蛋白质来自非洲坦桑尼亚3.8 Ma的鸵鸟蛋化石(Demarchi *et al.*, 2016),而在临夏盆地早于6.5 Ma的晚中新世鸵鸟蛋化石中检测出的蛋白质序列成为世界上最早的记录。综合分子动力学模拟和实验数据,得出的结论是与方解石这种矿物表面的结合确保了蛋白质序列被保存下来。尤为重要的是,这项研究和发现表明,即使在炎热的环境中,蛋白质中与肽结合的氨基酸也可以保存在久远的地质时间深处(Demarchi *et al.*, 2022)。

2.5 上新世柴达木盆地干旱高盐环境的鱼类

青藏高原北部的柴达木盆地,在现代有着干旱的风沙地貌和大大小小的盐湖,从盆地中所保存的大量蒸发岩和曾生存于高盐度水域里的无脊椎动物化石中可以得到印证(Wang *et al.*, 2007)。伍氏献文鱼(*Hsianwenia wui*)化石是在柴达木盆地上新世湖相沉积物中发现的一种原始的裂腹鱼,它与鱼类大多骨骼纤细的外形特征极为不同,遍布其全身的骨骼超常粗大,几乎没有多少空间可供肌肉生长(Chang *et al.*, 2008)。这种骨骼粗大的鱼类化石,此前在世界上仅发现一例,是一种鲮科鱼类(*Aphanius crassicaudus*)化石,发现于地中海北部沿岸晚中新世墨西拿期盐度危机时沉积的蒸发岩地层中(Gaudant, 1979)。尽管*A. crassicaudus*的体形比伍氏献文鱼小得多,却也有着极其粗壮的骨骼。与伍氏献文鱼相比,*A. crassicaudus*的年代

更久远,生活在海相或潟湖相的环境中。盐湖和泻湖相沉积物都富含盐类,而且两地含鱼化石地层中碳酸钙和硫酸钙的含量都相当高,说明这种骨骼超常变粗的现象,乃是其生活的水域中的钙质饱和所致。水中富含盐类同时钙质高度饱和,可以证实在伍氏献文鱼生活的水域中水分大量蒸发,这正是干旱化的一个明显特征(Chang *et al.*, 2008)。

3 上新世冰冻圈动物群演化

在喜马拉雅山西段北麓的札达盆地发现了上新世4.6 Ma的札达三趾马骨架化石,对其解剖结构所进行的运动功能分析显示其有快速奔跑和长时间站立的能力(Deng *et al.*, 2012)。这些特点只有在开阔地带才成为优势,而青藏高原的开阔草原地带只存在于其植被垂直带谱的林线之上。札达三趾马生活的4.6 Ma对全球来说正处于上新世中期的温暖气候中,温度比现代高约2.5°C。按照0.6°C/100 m的气温直减率,则札达三趾马生活时期札达地区的林线高度应位于海拔4000 m处。札达三趾马骨架化石的发现地点海拔接近4000 m,也就是说,札达盆地至少在上新世中期就已经达到其现在的海拔高度。同位素分析表明札达盆地在上新世已经接近现代平均0°C的环境(Saylor *et al.*, 2009),而其时极地地区比现在温暖得多,年均温可达8°C (Brigham-Grette *et al.*, 2013; Ballantyne *et al.*, 2010; Csank *et al.*, 2011)。现代青藏高原独特的鱼类区系以裂腹鱼类为主体,其高度特化的种类具2行甚至只有1行咽齿,分布在海拔3750—4750 m的高度区间(曹文宣等, 1981)。在札达盆地和昆仑山口盆地都发现了裸鲤属(*Gymnocypris*)等高度特化裂腹鱼化石(张弥曼、苗德岁, 2016; Chang *et al.*, 2010),也证明青藏高原在上新世达到现代高度和整体规模。因此,其时青藏高原的气候环境已具有冰冻圈的特点,固态的冰雪成为水循环的一个重要标志。

3.1 寒冷适应性演化

藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)是非常适应于青藏高原严寒环境,特别是暴风雪天气的一种标志

性哺乳动物, 并且是青藏高原大型哺乳动物中的唯一特有属(Wang *et al.*, 2014)。藏羚羊分布于海拔3250—5550 m范围内, 具有浓密的壁薄和中空的毛发(Leslie and Schaller, 2008), 对低温和低氧的气候环境条件有很好的耐受性, 这得到与能量代谢和氧气传输有关的基因证据的支持(Ge *et al.*, 2013; Signore and Storz, 2020)。柴达木盆地的陈氏库羊(*Qurlignoria cheni* Bohlin, 1937)被认为是藏羚羊的祖先(Gentry, 1968; Tseng *et al.*, 2022), 其化石产出于上油砂山组下部(Wang *et al.*, 2007), 地质年龄为晚中新世早期的11.6—10 Ma (Fang *et al.*, 2007)。青藏高原达到现代高度进入冰冻圈后, 作为藏羚羊祖先的*Q. cheni*获得了在青藏高原生存所需要的生理特点, 从柴达木盆地扩散到更广阔的范围, 在上新世进入青藏高原腹地演化为*Q. hundesensis*, 成为现代青藏高原动物群的重要成员(Wang *et al.*, 2022b)。库羊与青藏高原区域的古地理相关性及其与藏羚羊的联系指示了在过去12—10 myr随着高原隆升而伴随的本土演化, 其演化谱系是青藏高原现生动物群中最久远的, 显现出在日益变高、变冷、变干条件下的适应进化积累

(Tseng *et al.*, 2022), 其鼻腔中的气囊和雌性的季节性迁徙等形态和行为特征(Schaller, 1998)可能继承自库羊远祖。这些事实与物种对严酷环境的适应中进化动力的外界驱动假说(Fortelius *et al.*, 2014), 以及对青藏高原这样的构造活动区域物种原地进化而不是分布区缩小的预测(Badgley, 2010)相吻合。

与藏羚羊一样, 雪豹是另一种青藏高原寒冷环境的标志性动物, 常在雪线附近和雪地间活动。其皮毛蓬松, 全身灰白色, 布满黑斑, 便于在高山裸岩地带隐蔽。为了适应高原严寒的环境, 雪豹的鼻腔显著扩大, 进而导致鼻骨上端凹陷和前额强烈隆起和加宽(Hemmer, 1972)。在札达盆地5.95—4.1 Ma的晚中新世末期至早上新世地层(图5)发现的布氏豹(*Panthera blytheae*)头骨化石具有雪豹的典型解剖特征, 是雪豹的祖先类型(Tseng *et al.*, 2014)。这一发现显示现代存在于中亚的豹亚科支系最初就分布在喜马拉雅山和中亚的山区, 证明青藏高原西南部是理解喜马拉雅山脉隆升背景下生物演化的重要区域。青藏高原布氏豹、雪豹与盘羊、藏羚羊祖先的猎手—猎物关系, 以及开阔干旱的区域伴随有基岩形成的陡崖已经与现在所见相



图5 西藏札达盆地含冰期动物祖先类型化石的晚中新世—上新世湖相堆积

Fig. 5 Late Miocene–Pliocene lacustrine deposits containing fossil ancestors of Ice Age fauna in the Zanda Basin, western Xizang

似(Deng *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013a), 显示现生雪豹及其猎物扎根于几百万年前的青藏高原。这表明青藏高原不只是冰期大型食草动物的“训练场”(Deng *et al.*, 2011), 还可能是其他生存于这个区域的哺乳动物支系在中新世—上新世的避难所, 支持青藏高原的板块活动是现生生态系统中顶级掠食者演化的重要背景, 甚至是关键推动力(Tseng *et al.*, 2014)。

3.2 高原冰雪影响的捕猎行为

生活在现代的鸮形目鸟类, 或统称为猫头鹰, 绝大多数种类都是无声飞行的夜间猛禽, 仅有少数分布于北极圈附近的猫头鹰更适应日间狩猎, 在白天反而更加活跃(König and Weick, 2008)。发现于青藏高原东北缘临夏盆地晚中新世的日行中新猛鸮(*Miosurnia diurna*)保存了眼中的巩膜小骨, 通过与55种爬行动物以及包括众多种猫头鹰在内的360多种鸟类的巩膜骨以及眼眶大小进行详细的统计分析和比较, 结果证明, 这种已经灭绝的猫头鹰的眼睛对光线的开放度较小, 这样就能使透入的日光大度削弱, 从而在正午时分也能看清楚物体(Li *et al.*, 2022)。日行中新猛鸮之所以也像北极的雪鸮(*Bubo scandiacus*)一样在白天活动, 就是由于青藏高原进入冰冻圈以后, 更加寒冷的夜间限制了啮齿类等猫头鹰猎物的活动, 由此中新猛鸮才在白天捕食。

同样的行为也发生在哺乳动物中。猞猁是全北界分布的一类中型猫科动物, 在临夏盆地早更新世地层中发现的何氏猞猁(*Lynx hei*)个体不仅小于临夏盆地常见的伊西铎猞猁(*Lynx issiodorensis*), 甚至小于现生短尾猞猁(*Lynx rufus*)。何氏猞猁与短尾猞猁具有很近的亲缘关系, 接近后者的祖先类群, 并支持短尾猞猁起源于东亚地区(Jiangzuo *et al.*, 2022)。系统发育分析显示猞猁属在更新世时期两次自欧亚大陆迁徙至北美洲, 在此过程中形态产生较大差异, 以适应不同的生态位。短尾猞猁分布在北美洲, 在其加拿大的生活地区常常有降雪的环境条件。短尾猞猁的活动时间在冬天会对应其猎物而调节, 变成在白天捕食(Chamberlain *et al.*, 2003), 正是从其祖先继承下来的习性。

3.3 冰期动物群的起源和迁徙

第四纪在北半球北部广泛分布的冰期动物群成员具有适应寒冷环境的身体特征, 如皮毛厚重, 鼻腔扩大, 角与长鼻能够刮雪等, 这些特点曾经被假定是随着第四纪冰盖扩张进化而来的, 即它们被推断可能起源于高纬度的北极圈地区(Darwin, 1859), 但该假说一直没有可信的证据。

在札达盆地上新世地层中发现的西藏披毛犀(*Coelodonta thibetana*)是已知最原始的披毛犀, 占据整个鼻骨背面的角座粗糙面表明其具有一只巨大而侧扁的鼻角, 额骨上的宽而低的隆起表明还有一只较小的额角。向下弯曲的鼻骨末梢指示其鼻角强烈向前倾斜, 用以在冬季刮开冰雪, 从而找到取食的干草, 而后倾的枕面指示其习惯性低垂的头部姿态, 以便于在地面取食。非常宽阔的鼻骨和骨化的鼻中隔指示西藏披毛犀的两个鼻腔不仅相当大, 更重要的是可以增加其在寒冷空气中的热量交换(Deng *et al.*, 2011)。随着第四纪冰期在距今2.6 Ma开始显现, 西藏披毛犀离开高原地带, 经过早更新世的泥河湾披毛犀(*Coelodonta nihowanensis*, 邱占祥等, 2004)和中更新世的托洛戈依披毛犀(*C. tologojensis*, Kahlke and Lacombat, 2008)等中间阶段, 最后来到欧亚大陆北部的低海拔高纬度地区, 演化为古老披毛犀(*C. antiquitatis*, Borsuk-Bialynicka, 1973), 成为中—晚更新世繁盛的猛犸象—披毛犀动物群的重要成员(Kahlke, 1999), 证明青藏高原才是第四纪冰期动物群最初的演化中心(Deng *et al.*, 2011)。

来自札达盆地5.08—4.42 Ma和昆仑山口盆地4.187—3.596 Ma上新世沉积中的犬科化石邱氏狐(*Vulpes qiuzhudingi*), 其下裂齿与现生北极狐(*V. lagopus*)同样有发达的切割功能, m1和m2锋利的下跟座主要由下次尖组成, 显示更强的猎食性, 明显与其他杂食性更高的现生狐狸种类不同(Wang *et al.*, 2013a, 2014)。札达盆地上新世3.81—3.42 Ma的拟震旦豺(*Sinicuon cf. dubius*)也具有高度食肉化的特点(Wang *et al.*, 2015a)。高度捕猎性的生活方式与食物的获取有关, 尤其是在寒冷的冬天, 低温下需要更高的能量。邱氏狐的体型甚至比北极狐还大20%, 根据贝格曼法则, 这是一个

减少热量流失的生存策略,说明邱氏狐更加适应寒冷气候(图6)。北极狐的许多形态和生理特征也指示这种适应:长而厚实的冬毛,下有70%的绒毛,结实的身体,短小的耳朵和腿,足部进步的热力循环系统,以及寒冷环境下减慢的新陈代谢速率(Prestrud, 1991; Audet *et al.*, 2002)。藏狐(*V. ferriata*)厚实的毛发等(Clark *et al.*, 2008)显示,这些特征可能在它们共同的青藏高原祖先中就已经获得。分析结果证明2个支系的狐狸,即邱氏狐—北极狐支系和藏狐支系在青藏高原寒冷的环境下演化出来,一种趋于高度食肉化并演化出北极狐,另外一种保留原始的牙齿特征,并产生沙狐和藏狐。邱氏狐的发现表明,青藏高原化石群所包含的邱氏狐是北极狐的早期类型,而其现生代表生活的北极圈与喜马拉雅山的距离超过2000 km。

现代盘羊(*Ovis*属)广泛分布于高加索、喜马拉雅、青藏高原、天山—阿尔泰山、东西伯利亚,以及北美洲的落基山等一系列山地范围内(Schaller, 1998)。在西藏札达盆地发现的喜马拉雅原羊(*Proavis himalayensis*)不仅将羊类的化石记录扩展到青藏高原的上新世,并且显示青藏高原,可能还包括天山—阿尔泰山,代表了盘羊的祖先生活地区,这一基干类群是所有盘羊现生种的最近共同祖先。原羊小于现生的亚洲盘羊,但与盘羊一样具有向后外侧弯曲的角心和部分发育的额窦,以

及一些趋向于盘羊的过渡性状(Wang *et al.*, 2016)。札达盆地食草哺乳动物的化石碳同位素分析结果指示上新世时期C₃植物在植被中占有统治地位(Wang *et al.*, 2013b),说明原羊与青藏高原的现代牛科动物一样,在上新世已适应高海拔的寒冷环境,以C₃植物为食。这一祖先类群快速进化到具有类似于现生盘羊的形态,在距今约2.6 Ma的第四纪冰期到来时,已经拥有了在寒冷环境中生存的竞争优势,从而迅速向高原周边及更远处散布,最终在晚更新世达到了北美(Wang, 1988)。

4 结 论

在新生代之前的漫长地质时期,青藏高原所处的地区一直被海水所覆盖。至三叠纪,已发现海生脊椎动物,包括鱼类和爬行类的化石证据,与其他动植物化石共同描绘出当时海洋环境的特征。在中生代的中、后期,一系列恐龙等陆生爬行动物的化石证明青藏高原东南部已逐渐脱离海洋环境,形成大型的侏罗纪和白垩纪陆相沉积盆地。新生代初期印度板块与欧亚板块的碰撞使青藏高原逐渐隆起,古近纪时这一地区还处在低海拔的热带环境,地势低平,在温暖的河水和湖水中有一些现代东南亚和非洲鱼类的早期代表生活。青藏高原在新近纪显著隆升,中新世达到3000 m以上高度,



图6 上新世青藏高原严寒环境中的邱氏狐复原

Fig. 6 Ecological reconstruction of the fox *Vulpes qiuzhudingi* in harsh and cold environment during the Pliocene in the Tibetan Plateau

阻碍了印度洋暖湿气流的输送,高原北部气候干旱,造就了众多耐旱的鱼类、爬行类、鸟类和哺乳类,并且产生了现代非洲稀树草原动物的祖先类型。至上新世,达到现代高度的青藏高原进入冰冻圈。寒冷适应性动物在高海拔地区具有长期的适应过程,在极端的寒冷气候和稀薄空气中,青藏高原在上新世时期为它们提供了“训练基地”,孕育了藏羚羊和雪豹等本地物种的祖先(Deng *et al.*, 2021: fig. 7)。当第四纪冰期来临时,北极和北方的生态环境开始扩展,青藏高原的更多动物类型在更新世扩大了它们的分布范围,在与其他欧亚大陆北部甚至北美动物群的竞争中占据了优势地位,披毛犀、盘羊、北极狐、雪鹀等成为高纬度全北界动物群的重要成员。一系列发现证明,青藏高原的隆升一方面对全球气候产生了重大影响,另一方面高原上的古老动物群也是现代动物多样性和地理区系分布的基础。

致谢 感谢青藏高原古生物科考队的全体同仁,感谢审稿专家的宝贵意见!

参考文献 (References)

- 安显银,王启宇,李勇,王保弟,王冬兵,2021. 西藏昌都市察雅地区侏罗纪恐龙化石新发现. 地质通报, 40: 189–193.
- 曹文宣,陈宜瑜,武云飞,等,1981. 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.
- 邓涛,邱占祥,2007. 黑犀(奇蹄目,犀科)化石在中国的首次发现. 古脊椎动物学报, 45: 287–306.
- 邓涛,吴飞翔,王世骥,苏涛,周浙昆,2019. 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, 64: 2894–2906.
- 董枝明,1972. 珠穆朗玛峰地区的鱼龙化石. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 9: 7–10.
- 高克勤,尚庆华,李淳等,2021. 中国古脊椎动物志: 离龙类, 鱼龙型类, 海龙类, 鳍龙类, 鳞龙类. 北京: 科学出版社. 1–339.
- 李炎桂,姚华舟,Foster W J,邢立达,王传尚,Tahir A,Khan J,安志辉,赵赫,王建雄,2022. 藏东昌都地区首次发现中侏罗世兽脚类恐龙行迹. 地球科学, 47: 4222–4244.
- 潘福田,李吉均,陈发虎,1995. 青藏高原: 全球气候变化的驱动力与放大器I: 新生代气候变化的基本特征. 兰州大学学报, 自然科学版, 3: 120–128.
- 邱占祥,邓涛,王伴月,2004. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 新丙种, 27: 1–198.
- 沙金庚,2018. 古生物化石见证青藏高原的隆起. 见: 戎嘉余,袁训来,詹仁斌,邓涛(主编). 生物演化与环境. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 298–329.
- 王思恩等,1985. 中国地层, 11. 中国的侏罗系. 北京: 地质出版社. 1–350.
- 武云飞,陈宜瑜,1980. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物学报, 18: 15–20.
- 肖国桥,张春霞,郭正堂,2014. 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, 36: 165–169.
- 杨钟健,刘宪亭,1954. 昌都附近硬齿鱼的发现. 古生物学报, 2: 95–102.
- 张弥曼,1976. 西藏发现的旋齿鲨一新种. 地质科学, 4: 332–336.
- 张弥曼,苗德岁,2016. 青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义. 科学通报, 61: 981–995.
- An Xian-yin, Xu Xing, Han Feng-lu, Sullivan C, Wang Qi-yu, Li Yong, Wang Dong-bing, Wang Bao-di, Hu Jin-feng, 2023. A new juvenile sauropod specimen from the Middle Jurassic Dongdaqiao Formation of East Tibet. PeerJ, 11: e14982. DOI: 10.7717/peerj.14982
- Audet A M, Robbins C B, Larivière S, 2002. *Alopex lagopus*. Mammalian Species, 713: 1–10. DOI: 10.1644/0.713.1
- Badgley C, 2010. Tectonics, topography, and mammalian diversity. Ecography, 33: 220–231. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06282.x
- Ballantyne A P, Greenwood D R, Sinninghe Damsté J S, Csank A Z, Eberle J J, Rybczynski N, 2010. Significantly warmer Arctic surface temperatures during the Pliocene indicated by multiple independent proxies. Geology, 38: 603–606. DOI: 10.1130/G30815.1
- Benton M J, Wu Feixing, 2022. Triassic Revolution. Frontiers in Earth Science, 10: 899541. DOI: 10.3389/feart.2022.899541
- Benton M J, Zhang Qi-yue, Hu Shi-xue, Chen Zhong-qiang, Wen Wen, Liu Jun, Huang Jin-yuan, Zhou Chang-yong, Xie Tao, Tong Jin-nan, Choo B, 2013. Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. Earth-Science Review, 125: 199–243. DOI: 10.1016/j.earscirev.2013.05.014
- Bohlin B, 1937. Eine Tertiäre säugetier-fauna aus Tsaidam. Sino-Swedish Expedition Publications, 1: 3–111.
- Borsuk-Bialynicka M, 1973. Studies on the Pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). Palaeontologica Polonica, 29: 1–94.
- Brigham-Grette J, Melles M, Minyuk P, Andreev A, Tarasov P, Deconto R, Koenig S, Nowaczyk N, Wennrich V, Rosén P, Haltia E, Cook T, Gebhardt C, Meyer-Jacob C, Snyder J, Herzschuh U, 2013. Pliocene warmth, polar amplification, and stepped Pleistocene cooling recorded in NE Arctic Russia. Science, 340: 1421–1427. DOI: 10.1126/science.1233137
- Castelló R J, 2016. Bovids of the World: Antelope, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives. Princeton: Princeton University Press. 1–664.
- Cerling T E, Harris J M, Leakey M G, 2005. Environmentally driven dietary adaptations in African mammals. In: Ehleringer J R, Dearing M D, Cerling T E (eds.), A History of Atmospheric CO₂ and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems. New York: Springer. 258–272.

- Chamberlain M J, Leopold B D, Conner L M, 2003. Space use, movements and habitat selection of adult bobcats (*Lynx rufus*) in central Mississippi. *The American Midland Naturalist*, 149: 395–405. DOI: 10.1674/0003-0031(2003)149[0395:SUMAHS]2.0.CO;2
- Chang Mee-mann, Miao Dde-sui, Wang Ning, 2010. Ascent with modification: Fossil fishes witnessed their own group's adaptation to the uplift of the Tibetan Plateau during the late Cenozoic. *In: Long Man-yuan, Gu Hong-ya, Zhou Zhong-he (eds.), Darwin's Heritage Today*. Beijing: Higher Education Press. 60–75.
- Chang Mee-mann, Wang Xiao-ming, Liu Huan-zhang, Miao De-sui, Zhao Quan-hong, Wu Guo-xuan, Liu Juan, Li Qiang, Sun Zhen-cheng, Wang Ning, 2008. Extraordinarily thick-boned fish linked to the aridification of the Qaidam Basin (northern Tibetan Plateau). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 13246–13255. DOI: 10.1073/pnas.0805982105
- Clark H O, Newman D P, Murdoch J D, Tseng J, Wang Z H, Harris R B, 2008. *Vulpes ferrilata*. *Mammalian Species*, 821: 1–6. DOI: 10.1644/821.1
- Csank A Z, Tripathi A K, Patterson W P, Eagle R A, Rybczynski N, Ballantyne A P, Eiler J M, 2011. Estimates of Arctic land surface temperatures during the Early Pliocene from two novel proxies. *Earth and Planetary Science Letters*, 304: 291–299. DOI: 10.1016/j.epsl.2011.02.030
- Darwin C, 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
- DeCelles P G, Kapp P, Ding Lin, Gehrels G E, 2007. Late Cretaceous to mid-Tertiary basin evolution in the central Tibetan Plateau: Changing environments in response to tectonic partitioning, aridification, and regional elevation gain. *Geological Society of America Bulletin*, 119: 654–680. DOI: 10.1130/B26074.1
- Demarchi B, Hall S, Roncal-Herrero T, Freeman C L, Woolley J, Crisp M K, Wilson J, Fotakis A, Fischer R, Kessler B M, Rakownikow Jersie-Christensen R, Olsen J V, Haile J, Thomas J, Marean C W, Parkington J, Presslee S, Lee-Thorp J, Ditchfield P, Hamilton J F, Ward M W, Wang C M, Shaw M D, Harrison T, Domínguez-Rodrigo M, MacPhee R D E, Kwekason A, Ecker M, Kolska Horwitz L, Chazan M, Kröger R, Thomas-Oates J, Harding J H, Cappellini E, Penkman K, Collins M J, 2016. Protein sequences bound to mineral surfaces persist into deep time. *eLife*, 5: e17092. DOI: 10.7554/eLife.17092
- Demarchi B, Mackie M, Li Zhi-heng, Deng Tao, Collins M J, Clarke J, 2022. Survival of mineral-bound peptides into the Miocene. *eLife*, 11: e82849. DOI: 10.7554/eLife.82849
- Deng Tao, Qiu Zhan-xiang, Wang Ban-yue, Wang Xiao-ming, Hou Su-kuan, 2013. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, northwestern China. *In: Wang Xiao-ming, Flynn L J, Fortelius M (eds.), Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press. 243–273.
- Deng Tao, Li Qiang, Tseng Z J, Takeuchi G T, Wang Yang, Xie Guang-pu, Wang Shi-qi, Hou Su-kuan, Wang Xiao-ming, 2012. Locomotive implication of a Pliocene three-toed horse skeleton from Tibet and its paleo-altimetry significance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 7374–7378. DOI: 10.1073/pnas.1201052109
- Deng Tao, Wang Xiao-ming, Fortelius M, Li Qiang, Wang Yang, Tseng Z J, Takeuchi G T, Saylor J E, Säilä L K, Xie Guang-pu, 2011. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. *Science*, 333: 1285–1288. DOI: 10.1126/science.1206594
- Deng T, Wu F X, Wang S Q, Su T, Zhou Z K, 2021. Major turnover of biotas across the Oligocene/Miocene boundary of the Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 567: 110241. DOI: 10.1016/j.palaeo.2021.110241
- Ding Lin, Maksatbek S, Cai Fu-long, Wang Hou-qi, Song Pei-png, Ji Wei-qiang, Xu Qiang, Zhang Li-yun, Muhammad Q, Upendra B, 2017a. Processes of initial collision and suturing between India and Asia. *Science China, Earth Sciences*, 47: 293–309. DOI: 10.1007/s11430-016-5244-x
- Ding L, Spicer R A, Yang Jian, Xu Qiang, Cai Fu-long, Li Shun, Lai Qing-zhou, Wang Hou-qi, Spicer T E V, Yue Ya-hui, Shukla A, Srivastava G, Khan M A, Bera S, Mehrotra R, 2017b. Quantifying the rise of the Himalaya orogen and implications for the South Asian monsoon. *Geology*, 45: 215–218. DOI: 10.1130/G38583.1
- Dong Zhi-ming, Milner A C, 1988. *Dinosaurs from China*. London: British Museum (Natural History).
- Fang Xiao-min, Zhang Wei-lin, Meng Qing-quan, Gao Jun-ping, Wang Xiao-ming, King J, Song Chun-hui, Dai Shuang, Miao Yun-fa, 2007. High-resolution magnetostratigraphy of the Neogene Huaitoutala section in the eastern Qaidam Basin on the NE Tibetan Plateau, Qinghai Province, China and its implication on tectonic uplift of the NE Tibetan Plateau. *Earth and Planetary Science Letters*, 258: 293–306. DOI: 10.1016/j.epsl.2007.03.042
- Fortelius M, Eronen J T, Kaya F, Tang H, Raia P, Puolamäki K, 2014. Evolution of Neogene mammals in Eurasia: environmental forcing and biotic interactions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 42: 579–604. DOI: 10.1146/annurev-earth-050212-124030
- Gaudant J, 1979. “*Pachylebias*” *crassicaudus* (Agassiz) (Poisson Téléostéen, cyprinodontiforme), un constituant majeur de l'ichthyofaune du Messinien continental du bassin méditerranéen. *Geobios*, 12: 47–73.
- Ge Ri-li, Cai Qing-le, Shen Yong-yi, San A, Ma Lan, Zhang Yong, Yi Xin, Chen Yan, Yang Ling-feng, Huang Ying, He Rong-jun, Hui Yuan-yuan, Hao Mei-rong, Li Yue, Wang Bo, Ou Xiao-hua, Xu Jiao-hui, Zhang Yong-fen, Wu Kui, Geng Chun-yu, Zhou Wei-ping, Zhou Tai-cheng, Irwin D M, Yang Ying-zhong, Ying Liu, Bao Hai-hua, Kim J, Larkin D M, Ma Jian, Lewin H A, Xing Jin-chuan, Platt R N, Ray D A, Auvil L, Capitanu B, Zhang Xiu-feng, Zhang Guo-jie, Murphy R W, Wang Jun, Zhang Ya-ping, Wang Jian, 2013. Draft genome sequence of the Tibetan antelope. *Nature Communications*, 4: 1858. DOI: 10.1038/ncomms2860
- Gentry A W, 1968. The extinct bovid genus *Qurliqnoria* Bohlin. *Journal of Mammalogy*, 49: 769.
- Hemmer H, 1972. *Uncia uncia*. *Mammalian Species*, 20: 1–5. DOI: 10.2307/3503882

- Hu Xiao-fei, Chen Dian-bao, Pan Bao-tian, Chen Jin-jun, Zhang Jian, Chang Jing, Gong Chang-sheng, Zhao Qi-ming, 2019. Sedimentary evolution of the foreland basin in the NE Tibetan Plateau and the growth of the Qilian Shan since 7 Ma. *Geological Society of America Bulletin*, 131: 1744–1760. DOI: 10.1130/B35106.1
- Janis C M, 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 57: 261–317.
- Janis C M, 1990. Correlation of reproductive and digestive strategies in the evolution of cranial appendages. In: Bubenik G A, Bubenik A B (eds.), *Horns, Pronghorns, and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology, and Social Significance*. New York: Springer-Verlag. 114–133.
- Jiang Hui, Su Tao, Wong W O, Wu Fei-xiang, Huang Jian, Shi Gong-le, 2019. Oligocene *Koelreuteria* (Sapindaceae) from the Lunpola Basin in Central Tibet and its implication for early diversification of the genus. *Journal of Asian Earth Sciences*, 175: 99–108. DOI: 10.1016/j.jseas.2018.01.014
- Jiangzuo Qi-gao, Li Lu, Madurell-Malapeira J, Wang Shi-qi, Li Shi-jie, Fu Jiao, Chen Shan-qin, 2022. The diversification of the lynx lineage during the Plio-Pleistocene: evidence from a new small Lynx from Longdan, Gansu Province, China. *Biological Journal of the Linnean Society*, DOI: 10.1093/biolinnean/blac054/6596635
- Joubert C S W, Maclean G L, 1973. The structure of the waterholding feathers of the Namaqua Sandgrouse. *Zoologica Africana*, 8: 141–152.
- Kahlke R D, Lacombe F, 2008. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologiensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1951–1961. DOI: 10.1016/j.quascirev.2008.07.013
- Kahlke R D, 1999. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Rapid City: Fenske Companies.
- Kapp P, DeCelles P, Gehrels G, Heizler M, Ding Lin, 2007. Geological records of the Lhasa-Qiangtang and Indo-Asian collisions in the Nima area of central Tibet. *Geological Society of America Bulletin*, 119: 917–933. DOI: 10.1130/B26033.1
- König C, Weick F, 2008. *Owls of the World*. London: Christopher Helm. 1–528.
- Leslie D M, Schaller G B. 2008. *Pantholops hodgsonii* (Artiodactyla: Bovidae). *Mammalian Species*, 817: 1–13. DOI: 10.1644/817.1
- Li Yi-kun, Mennecart B, Aiglstorfer M, Ni Xi-jun, Li Qiang, Deng Tao, 2021a. The early evolution of cranial appendages in Bovoidea revealed by new species of *Amphimoschus* (Mammalia: Ruminantia) from China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, DOI: 10.1093/zoolinnean/zlab053
- Li Yan-gui, Yao Hhua-zhou, Yu Yue, Foster W J, Wang Chuan-shang, Zhao Lai-shi, Xing Li-da, 2023. First report of sauropod and ornithomimid tracks from the Upper Cretaceous of Tibet, China. *Cretaceous Research*, 149: 105569. DOI: 10.1016/j.cretres.2023.105569
- Li Zhi-heng, Bailleur A M, Stidham T A, Wang Min, Deng Tao, 2021b. Exceptional preservation of an extinct ostrich from the Late Miocene Linxia Basin of China. *Vertebrata Palasiatica*, 59: 229–244. DOI: 10.19615/j.cnki.1000-3118.210309
- Li Zhi-heng, Stidham T A, Zheng Xiao-ting, Wang Yan, Zhao Tao, Deng Tao, Zhou Zhong-he, 2022. Early evolution of diurnal habits in owls (Aves, Strigiformes) documented by a new and exquisitely preserved Miocene owl fossil from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119: e2119217119. DOI: 10.1073/pnas.2119217119
- Li Zhi-heng, Stidham T A, Deng Tao, Zhou Zhong-he, 2020. Evidence of Late Miocene peri-Tibetan aridification from the oldest Asian species of sandgrouse (Aves: Pteroclididae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 59. DOI: 10.3389/fevo.2020.00059
- Low S L, Su Tao, Spicer T E V, Wu Fei-xiang, Deng Tao, Xing Yao-wu, Zhou Zhe-kun, 2020. Oligocene *Limnobiophyllum* (Araceae) from the central Tibetan Plateau and its evolutionary and palaeoenvironmental implications. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18: 415–431. DOI: 10.1080/14772019.2019.1611673
- Molnar P, Boos W R, Battisti D S, 2010. Orographic controls on climate and paleoclimate of Asia: thermal and mechanical roles for the Tibetan Plateau. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38: 77–102. DOI: 10.1146/annurev-earth-040809-152456
- Motani R, Jiang Da-yong, Chen Guan-bao, Tintori A, Rieppel O, Ji Cheng, Huang Jian-dong, 2015. A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature*, 517: 485–488. DOI: 10.1038/nature13866
- Prestrud P, 1991. Adaptations by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic*, 44: 132–138.
- Rao Xin, Sha Jin-geng, Peng Bo, Zhang Xiao-lin, Cai Hua-wei, 2019. Constraints of bipolar and tropical bivalves on the northward drifting of the Indian Plate. *Journal of Asian Earth Sciences*, 175: 68–73. DOI: 10.1016/j.jseas.2018.07.014
- Romano C, 2021. A hiatus obscures the early evolution of modern lineages of bony fishes. *Frontiers in Earth Science*, 8: 618853. DOI: 10.3389/feart.2020.618853
- Romano C, Koot M B, Kogan I, Brayard A, Minikh A V, Brinkmann W, Bucher H, Kriwet J, 2016. Permian-Triassic osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution. *Biological Reviews*, 91: 106–147. DOI: 10.1111/brv.12161
- Saylor J E, Quade J, Dettman D L, Decelles P G, Kapp P A, Ding Lin, 2009. The Late Miocene through present paleoelevation history of southwestern Tibet. *American Journal of Science*, 309: 1–42. DOI: 10.2475/01.2009.01
- Schaller G B, 1998. *Wildlife of the Tibetan Steppe*. Chicago: University of Chicago Press. 1–373.
- Scheyer T M, Romano C, Jenks J, Bucher H, 2014. Early Triassic marine biotic recovery: the predators' perspective. *PLoS ONE*, 9: e88987. DOI: 10.1371/journal.pone.0088987
- Shi Jing-song, Li Qiang, Stidham T A, Zhang Chi, Jiangzuo Qi-gao, Chen Mo, Ni Xi-jun, 2023. Evolutionary and biogeographic implications of an Erycine snake (Serpentes, Erycidae, *Eryx*) from the Upper Miocene of the Linxia Basin, Gansu Province, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 617: 111491. DOI: 10.1016/j.palaeo.2023.111491
- Signore A V, Storz J F, 2020. Biochemical pedomorphosis and genetic assimilation in the hypoxia adaptation of Tibetan antelope. *Sci-*

- ence Advances, 6: eabb5447. DOI: 10.1126/sciadv.abb5447
- Simmons R E, Altwegg R, 2010. Necks-for-sex or competing browsers? A critique of ideas on the evolution of giraffe. *Journal of Zoology*, 282: 6–12. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2010.00711.x
- Simmons R E, Scheepers L, 1996. Winning by a neck: Sexual selection in the evolution of giraffe. *The American Naturalist*, 148: 771–786.
- Su Tao, Farnsworth A, Spicer R A, Huang Jian, Wu Fei-xiang, Liu Jia, Li Shu-feng, Xing Yao-wu, Huang Yong-jiang, Deng Wei-yu-dong, Tang He, Xu Cong-li, Zhao Fan, Srivastava G, Valdes P J, Deng Tao, Zhou Zhe-kun, 2019. No high Tibetan Plateau until the Neogene. *Science Advances*, 5: eaav2189. DOI: 10.1126/sciadv.aav2189
- Tseng Z J, Wang Xiao-ming M, Li Qiang, Xie Guang-pu, 2022. *Qurlignoria* (Mammalia: Bovidae) fossils from Qaidam Basin, Tibetan Plateau and deep-time endemism of the Tibetan antelope lineage. *Zoological Journal of the Linnean Society*, DOI: 10.1093/zoolinnean/zlab117/6532115
- Tseng Z J, Wang Xiao-ming, Slater G J, Takeuchi G T, Li Qiang, Liu Juan, Xie Guang-pu, 2014. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 2013–2686. DOI: 10.1098/rspb.2013.2686
- Wang Ning, Wu Fei-xiang, 2015. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. *Ichthyological Research*, 62: 274–285. DOI: 10.1007/s10228-014-0438-3
- Wang Shi-qi, Sun Ji-min, Li Chun-xiao, Li Shi-jie, Fu Jiao, Jiangzuo Qi-gao, Xing Lu-da, Yang Rong, 2023. Discovery of a fossil dwarf antelope outside of Africa and its implications for the Late Miocene ecosystem in the northeast margin of the Tibetan Plateau. *Gondwana Research*, 113: 102–115. DOI: 10.1016/j.gr.2022.10.012
- Wang Shi-qi, Ye Jie, Meng Jin, Li Chunxiao, Costeur L, Mennecart B, Zhang Chi, Zhang Ji, Aiglstorfer M, Wang Yang, Wu Yan, Wu Wwen-yu, Deng Tao, 2022a. Sexual selection promotes giraffoid head-neck evolution and ecological adaptation. *Science*, 376: eabl8316. DOI: 10.1126/science.abl8316
- Wang Xiao-ming, Li Qiang, Xie Guang-pu, Saylor J E, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng Tao, Wang Yang, Hou Su-kuan, Zhang Chun-fu, Wang Ning, Wu Fei-xiang, 2013a. Mio-Pleistocene Zanda Basin biostratigraphy and geochronology, pre-Ice Age fauna, and mammalian evolution in western Himalaya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374: 81–95. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.01.007
- Wang Xiao-ming, Li Qiang, Takeuchi G T. 2016. Out of Tibet: an early sheep from the Pliocene of Tibet, *Protovis himalayensis*, genus and species nov. (Bovidae, Caprini), and origin of Ice Age mountain sheep. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5: e1169190. DOI: 10.1080/02724634.2016.1169190
- Wang Xiao-ming, Li Qiang, Tseng Z J, 2022b. Primitive Tibetan antelope, *Qurlignoria hundesensis* (Lydekker, 1881) (Bovidae, Artiodactyla), from Pliocene Zanda and Kunlun Pass basins and paleoenvironmental implications. *Journal of Mammalian Evolution*, DOI: 10.1007/s10914-022-09632-6
- Wang Xiao-ming, Li Qiang, Xie Guang-pu. 2015a. Earliest record of *Sinicuon* in Zanda Basin, southern Tibet and implications for hypercarnivores in cold environments. *Quaternary International*, 355: 3–10. DOI: 10.1016/j.quaint.2014.03.028
- Wang Xiao-ming. 1988. Systematics and population ecology of Late Pleistocene bighorn sheep (*Ovis canadensis*) of Natural Trap Cave, Wyoming. *Transactions of Nebraska Academy of Science*, 16: 173–183.
- Wang Xiao-ming, Qiu Zhu-ding, Li Qiang, Wang Ban-yue, Qiu Zhan-xiang, Downs WR, Xie Guang-pu, Xie Jun-yi, Deng Tao, Takeuchi G T, Tseng Z J, Chang Mee-mann, Liu Juan, Wang Yang, Biasatti D, Sun Zhen-cheng, Fang Xiao-min, Meng Qing-quan. 2007. Vertebrate paleontology, biostratigraphy, geochronology, and paleoenvironment of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 363–385. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.06.007
- Wang Xiao-ming, Tseng Z J, Li Qiang, Takeuchi G T, Xie Guang-pu, 2014. From ‘third pole’ to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20140893. DOI: 10.1098/rspb.2014.0893
- Wang Yang, Xu Ying-feng, Khawajia S, Passey B H, Zhang Chun-fu, Wang Xiao-ming, Li Qiang, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng Tao, Xie Guang-pu, 2013b. Diet and environment of a mid-Pliocene fauna from southwestern Himalaya: Paleo-elevation implications. *Earth and Planetary Science Letters*, 376: 43–53. DOI: 10.1016/j.epsl.2013.06.014
- Wei Xue-feng, Wang Qi-yu, An Xian-yin, Wang Bao-di, Zhang Yu-jie, Mou Chuang-long, Li Yong, Wang Dong-bing, Ma W, Kundrát M, 2023. New sauropod remains from the Middle Jurassic Dongdaqiao Formation of Qamdo, eastern Tibet. *Palaeoworld*, DOI: 10.1016/j.palwor.2023.02.002
- Wu Fei-xiang, Miao De-sui, Chang Mee-mann, Shi Gong-le, Wang Ning, 2017. Fossil climbing perch and associated plant megafossils indicate a warm and wet central Tibet during the late Oligocene. *Scientific Reports*, 7: 878. DOI: 10.1038/s41598-017-00928-9
- Xing Li-da, Harris J D, Currie P J, 2011. First record of dinosaur trackway from Tibet, China. *Geological Bulletin of China*, 30: 173–178.
- Xu Guang-hui, 2020. *Feroxichthys yunnanensis* gen. et sp. nov. (Colobodontidae, Neopterygii), a large durophagous predator from the Middle Triassic (Anisian) Luoping Biota, eastern Yunnan, China. *PeerJ*, 8: e10229. DOI: 10.7717/peerj.10229
- Yin An, Harrison T M, 2000. Geologic evolution of the Himalayan-Tibetan Orogen. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28: 211–280.