



渐新世-中新世过渡期全球环境变迁及其对生物演化的影响

赵建立^{1,2}, 李庆军^{1,2*}

1. 云南大学云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650091;

2. 云南大学生态学与进化生物学实验室&省部共建云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650091

* 联系人, E-mail: qingjun.li@ynu.edu.cn

收稿日期: 2019-05-01; 接受日期: 2019-06-06; 网络版发表日期: 2019-07-08

国家自然科学基金(批准号: U1602263, 41871047, 41601061)资助

摘要 渐新世-中新世过渡期(OMT)是指渐新世向中新世过渡的一个重要阶段, 对该时期发生的环境变迁及其对生物演化的影响有大量的研究, 但却缺乏深入系统的总结. 本文通过分析地质学、地理学、天文学、古生物学、生物地理学等学科有关渐新世-中新世过渡期的研究成果, 对这些文献资料系统分析后提出: 根据晚渐新世到早中新世气候变化的趋势可将渐新世-中新世过渡期确定在约25~22 Ma; 与渐新世-中新世分界线(OMB, 23.03 Ma)相比, OMT在生物演化研究中具有更显著的生物学意义; 同时, 推测OMT发生的各类气候环境变迁不是孤立的偶然事件, 可能是受到地球轨道变化驱动的全球性共有事件; 而区域性环境变迁事件, 可能与全球性的气候变化相耦合, 塑造了区域性的气候环境, 进而深刻影响物种的演化历程和适应格局. 因此, OMT是全球气候环境变迁及生物演化的重要阶段, 深入研究该阶段的物种适应演化历史对于理解现代生物应对未来气候变化的策略具有重要的意义.

关键词 渐新世-中新世过渡期, 气候变化, 生物演化, 青藏高原, 喜马拉雅

地球自从形成以来, 经历了多次大规模的环境变迁, 这些环境变化在生命形成以后, 对生命过程和格局产生了剧烈的影响. 白垩纪(>~65 Ma)以前地球上经历的生物大灭绝事件及第四纪(<~2.58 Ma)物种分布格局的变化无疑与地球环境变迁息息相关^[1-8], 环境变迁过程深刻影响着地球上的生命演化历程和生物多样性格局. 对这些关键时间节点所发生的环境变迁及生物多样性变化等重要事件的深入探讨, 有助于深入理解地球上生物多样性格局的演化历史, 从而为当今生

物多样性的保护提供科学的指导.

白垩纪以后, 第四纪以前, 地球上又出现了多次极端的升温及降温事件^[9], 其中渐新世-中新世过渡期(Oligocene-Miocene Transition, OMT)环境变迁事件, 尽管持续时间较短, 由此产生的环境效应及生物学效应也远不及白垩纪以前生物大灭绝事件及第四纪冰期所产生的影响. 然而, 来自地质学、地理学、天文学、古生物学、生物地理学的证据均表明, OMT是地球环境变迁及现代生物分布和演化格局形成的一个重要阶

引用格式: 赵建立, 李庆军. 渐新世-中新世过渡期全球环境变迁及其对生物演化的影响. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 902-915
Zhao J L, Li Q J. Global environmental changes and their impact on biological evolution during the Oligocene-Miocene transition (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 902-915, doi: [10.1360/SSV-2019-0102](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0102)

段. 但目前对于该阶段发生的环境变迁及对应的生物演化进行的分析还不够系统和全面, 这在一定程度上阻碍了对OMT的深入了解. 本文将集中阐述OMT时期地球上不同地区的环境变迁事件及其对生物演化的影响, 并探讨OMT时期各类事件的共性.

1 OMB和OMT的定义

OMB(Oligocene-Miocene Boundary)和OMT是两个不同的概念: OMB是渐新世和中新世分界线, 是一个时间点; 而OMT则是渐新世向中新世的过渡时期, 指的是一个时间段. 为了避免将二者混用, 为以后的相关研究提供借鉴, 同时也为了更好地陈述本文的观点, 有必要对二者进行澄清.

1.1 什么是OMB?

OMB作为渐新世和中新世的分界点, 其时间的界定对于地质学、地理学和古生物学等基于岩层、沉积相和化石开展相关研究的学科具有重要价值. 然而, 其公认时间点存在一定争议, 不同学者也曾提出不同的时间点. OMB最初主要是基于海相沉积中有孔虫化石物种组成的转变提出的, 该时间点两侧存在明显的化石群物种组成差异^[10,11]. Berggren等人^[12,13]利用微化石圆辐虫(*Globorotalia kugleri*)最早出现的时间和枝条虫(*Reticulofenestra bisecta*)最晚出现的时间, 结合地磁年代学, 将OMB定为23.7 Ma. Cande和Kent^[14]根据地磁极性时间, 认为OMB为23.8 Ma.

随着天文时间标定技术的发展, OMB的时间点也发生了相应的变化. Shackleton等人^[15]利用南大西洋深海钻芯中微化石*Sphenolithus*属物种进行天文校准, 并结合古地磁数据提出OMB的时间应该在 (22.9 ± 0.1) Ma. Wilson等人^[16]利用氩同位素($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$)及地磁分析将OMB定在 (24 ± 0.1) Ma. Wilson等人^[16]定义的时间点大于Shackleton等人^[15]的时间点, 是因为Shackleton等人^[15]用于校准的地球偏心率及倾斜幅度的周期时间过小所致. 随后的学者认为OMB的时间应为23.03 Ma^[17,18]. 目前, 国际地层委员会将OMB定在23.03 Ma^[19].

1.2 什么是OMT?

由于OMB的时间点难以确定, Shafik和Chapro-

niere^[10]提出用OMT来代表晚渐新世和早中新世之间的一个缓冲区, 其时间段位于化石物种*Sphenolithus ciperoensis*和*S. belemnos*最早出现的两个时间点之间, 即从*S. ciperoensis*最早出现的24.14 Ma^[15]到*S. belemnos*最早出现的~20.35 Ma之间(PDI Complete Biostrat Chart of the Gulf Basin US; <https://www.paleodata.com/chart/>). Shackleton等人^[15]也将OMB定在了约24~22 Ma, 而其界定的OMB正好位于OMT的时间范围内. 在Liebrand等人^[20]的研究中, 却将约23.7~22.7 Ma作为OMT的时间范围. 可见, 国际上对OMT的界定也并没有一个统一的标准.

考虑到OMT是一次持续约3 Myr的地球环境温度起伏过程, 温度低谷的两侧刚好分别存在~25和~22 Ma两个温度高峰期, 而OMB正好处于温度最低点, 是一次全球极端低温事件(也称为Mi-1冰期), 是OMT时期最重要的气候事件(图1)^[21,22], 因此本文将OMT确定为约25~22 Ma. 由于生物的演化是一个漫长的过程, 研究生物的演化历史并不是针对某一特定的时间点, 而是针对一个时间点的环境相对另一时间点的环境发生了什么样的变化, 对物种演化产生了什么样的影响, 因此在探讨生物演化的时候, OMT更具有生物学意义.

2 OMT时期的环境变迁及其生物学效应

尽管Wilson等人^[11]认为, 自Zachos等人^[21]利用天文年代学数据重新评估OMT气候变化规律后, OMT所发生的气候变化的重要意义已经得到了广泛的关注. 然而, 相对于第四纪冰期-间冰期气候剧烈震荡对物种演化及分布格局影响的研究^[5~8], OMT期间的气候变化, 尤其是Mi-1冰期对生物演化的影响尚待进行深入研究.

从全球不同地区的研究可以看出, OMT时期的气候变化事件是一次全球性的过程. Cantalapiedra等人^[23]利用全世界超过1200个反当动物化石及现生物种, 重建了反当动物随时间推移发生的进化速率的变化情况, 发现反当动物在OMT的净分化速率(net-diversification)达到顶峰, 可能是因为OMT时陆地生态系统发生了剧烈的变化, 气候、环境及地质等的变化为物种演化开辟了新的可适应的生存空间. 鸣啼鸟(Songbird)为世界性分布类群, 起源于澳大利亚, 但其演化

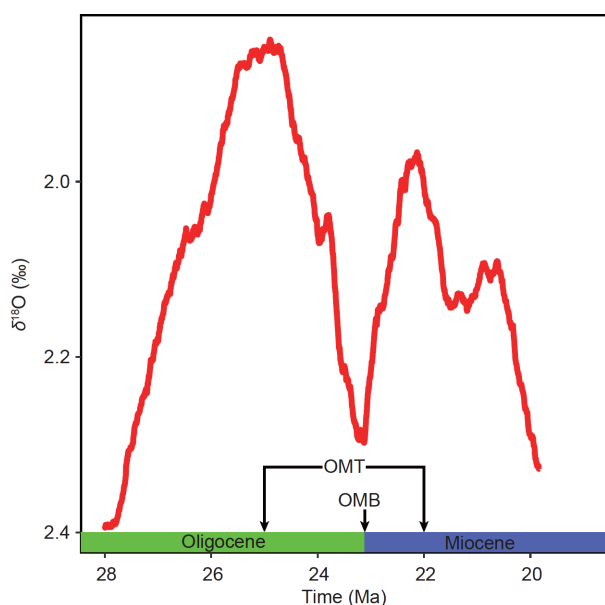


图1 基于Zachos等人^[9]的数据通过R软件包tidyquant和ggplot2绘制而成的渐新世晚期到中新世早期气候变化图($\delta^{18}\text{O}$ 的丰度与环境温度呈正相关^[9]). OMT=渐新世-中新世过渡期(Oligocene-Miocene transition); OMB=渐新世-中新世分界线(Oligocene-Miocene boundary)

Figure 1 Climatic changes from the late Oligocene to the early Miocene. Changes in $\delta^{18}\text{O}$ can represent temperature fluctuations^[9]. The curve was reconstructed using the R package tidyquant and ggplot2 using data from Zachos et al.^[9]. OMT=Oligocene-Miocene transition; OMB=Oligocene-Miocene boundary

路径一直不清楚。Moyle等人^[24]利用基因组水平的DNA变异信息重建了世界鸣啼鸟的演化历史, 结果发现鸣啼鸟在渐新世开始分化, 在OMT时期发生了爆发式快速辐射演化, 这种快速辐射演化事件可能与东南亚华莱西亚地区(Wallacea)大范围岛屿的形成有关。由于岛屿的形成, 使得鸣啼鸟在澳大利亚与亚洲之间有了扩散通道, 进而通过欧亚大陆向全世界扩散。Pimentel等人^[25]利用系统进化发育分析发现, 早熟禾亚科(Pooideae)在晚始新世开始分化, 在OMT时期分化速率显著增加, 很可能是因为当时的温度降低为适应开阔环境的草本植物提供了生态契机。

这些世界性分布类群的研究仅说明当时的气候变化与物种之间的密切关系, 还无法深入揭示OMT时期的气候变化和环境变迁的诱因; 再者, 各地区的环境变化还受到区域性地质历史事件和气候变化事件的影响; 此外, 各地区有关OMT时期的气候变化、环境变迁及物种演化历程研究的深度和广度也有所差异。因此, 本文将按地区来探讨全球性气候变化事件与区域

性的环境变迁事件及其对生物演化的影响。

2.1 亚洲的环境变迁及其生物学效应

OMT是印度板块与欧亚大陆碰撞而导致的地质历史事件较为剧烈的时期, 青藏高原、喜马拉雅山脉的快速抬升, 中南半岛的快速侧向滑动及季风的加强均发生在这个阶段^[26-29]。这些剧烈的环境变迁事件极为深刻地影响了这一地区生命的演化和生物多样性格局^[30], 使得亚洲地区, 尤其是青藏高原及其邻近地区成为地质学、地理学、古生物学及生物地理学等相关学科研究的热点区域, 也是有关OMT研究报道较多的地区。

(1) 青藏高原及其邻近地区的环境变迁及其生物学效应。在最近的研究中, Ding等人^[31]利用植物化石重建了喜马拉雅山脉的抬升过程, 认为晚古新世时(~56 Ma), 喜马拉雅山脉海拔仅为1000 m, 到~23 Ma时喜马拉雅山脉仅抬升至2300 m; 从~23 Ma开始, 喜马拉雅山脉才开始发生快速抬升, 到~15 Ma时达到约5500 m; 但与青藏高原的抬升过程似乎并不同步。青藏高原中部现今平均海拔超过4500 m, 伦坡拉盆地(Lunpola Basin)的海拔在~35 Ma以前就已经达到了4000 m以上^[32]。

Spicer^[30]在探讨青藏高原和喜马拉雅抬升、季风形成, 及其对生物多样性的影响时就对伦坡拉盆地的海拔变化历史提出了质疑。在最新的研究中, Su等人^[33]在该盆地丁青湖组距今25 Ma的地层中发现了棕榈植物化石, 结合古气候模型, 推测那些棕榈植物当时所处的生境海拔应不超过2300 m, 在25 Ma后才开始隆升至现在的高度。在Su等人^[33]的研究报道之前, Sun等人^[34]在相同地点三个不同时间段的地层中发现了不同的植物类群组成: 25.5~23.2 Ma, 以针阔叶混交林为主; 23.2~21.1 Ma, 虽然也有针阔叶混交林, 但喜暖湿的物种占比例较高, 干旱成分较少; 21.1~19.8 Ma, 以耐寒植物占比最高, 虽然森林成分仍以针阔叶混交林为主, 但气候开始向干旱转变。Sun等人^[34]基于植物组成和模型推测OMB时伦坡拉盆地最高的海拔约为(3190±100) m。两项研究所重建的海拔不同主要是因为Sun等人^[34]将较高海拔的针叶树种花粉与较低海拔的亚热带常绿阔叶植物的花粉混合建模, 同时用了较低的温度直减率, 从而导致古海拔被高估^[33]。

Ma等人^[35]曾利用伽马测井技术(gamma ray log)及

花粉数据构建了伦坡拉沉积相25.4~18 Ma的高分辨率变化序列, 提出该地区的隆升发生在23.7 Ma, 该隆升事件导致了湖泊向盆地转变; 大约在23.5 Ma还发生了小流域的干旱事件. Ma等人^[35]认为湖-盆在OMT的变化过程未受到古气候变化的显著影响, 而主要是因为当时局域性的快速抬升事件导致了湖-盆的转变及干旱环境的出现; 23.7 Ma伦坡拉盆地的环境变化并不是一个孤立事件, 而与整个青藏高原剧烈地质变迁是一致的.

以上这些研究虽然略有差异, 但都说明邻近OMB时期, 青藏高原和喜马拉雅山脉均发生了快速的抬升过程. 此外, 从伦坡拉盆地的研究中不难看出, OMT时期的地质变化所引起的环境变迁, 使得这一地区原有的植物种类灭绝, 外来物种迁入和新物种形成, 进而改变了该地区的物种组成和分布格局.

喜马拉雅山脉位于青藏高原南部, 其西部、中部及东部虽然在快速抬升的时间上稍有差异, 但几个地段共有的抬升时段均指向OMT^[36]. 西宁盆地位于青藏高原东北部, 脱世博等人^[37]利用西宁盆地谢家湖湖相沉积剖面构建了包含精确的晚渐新世到早中新世的磁化年代记录, 发现磁化率在25和21 Ma分别发生了两次明显增大, 并在23.8, 21.6和19.8 Ma均达到顶峰, 这与当时全球性的变冷事件相一致, 同时也很可能受到拉鸡山(也称为拉脊山)隆升的影响.

殷科等人^[38]对位于西宁盆地东南约110 km处的青海循化盆地晚渐新世到早中新世沉积相中黏土矿物的特征进行了分析, 提出晚渐新世到早中新世气候由温暖潮湿向持续干冷转变, 在~21.3 Ma出现了一次极端降温事件. Liu等人^[39]分析了循化盆地约28~13 Ma间沉积相的黏土矿物成分中标志性元素的变化, 结果发现沉积相在25.1及21.6 Ma发生了重要的转变: 在28~25.1 Ma处于相对温暖和潮湿的环境, 25.1~21.6 Ma间变得相对干冷, 21.6~19.2 Ma间又变得相对温暖湿润. 其中, ~25.1 Ma的气候变化事件与青藏高原中部的重要抬升事件相一致, 反映的是地质变化驱动的降温过程, 而21.6~19.2 Ma的暖湿阶段则受到亚洲夏季风及拉鸡山的快速抬升的影响; 之后19.2~13.9 Ma的持续干旱则受到青藏高原抬升的影响.

Zheng等人^[40]对位于青藏高原西北部塔克拉玛干沙漠地层中火山凝灰岩的放射性同位素进行了分析, 将塔克拉玛干开始沙漠化的时间界定在约26.7~

22.6 Ma之间, 并认为该沙漠化事件与周边地区大范围的干旱及山脉的侵蚀有关, 而这些事件的发生与青藏高原抬升紧密相连.

Hendrix等人^[27]基于磷石灰裂变痕迹分析发现, 位于青藏高原北部的天山~24 Ma发生了造山运动. Dong等人^[41]研究了天山北部金沟河组(Jingou River Section)湖相沉积中介形亚虫(ostracod)动物群组成和石膏含量发现, 在23.8 Ma适应冷水环境的类群替代了原本适应温水环境的类群; 沉积相中的石膏含量也显著增加, 孢粉浓度降低. 这些结果说明了23.8 Ma中亚开始变冷, 并伴随干旱的增强. 该气候变化事件与Mi-1冰期基本吻合, 由此认为这与全球降温及中亚干旱化的气候变化是一致的, 而全球降温是23.8 Ma左右中亚降温与干旱化事件的原因, OMT的气候变化是该湖相生物演化的主要驱动力. 这些研究说明了青藏高原周边地区在OMT的气候环境变化基本一致, 并与青藏高原的抬升密切相关, 同时还受到了全球性气候变化的影响.

青藏高原及喜马拉雅山脉抬升引起的关键气候事件就是季风气候的形成和发育. 黄土沉积是亚洲季风演化的主要证据. An^[28]基于对黄土沉积的研究发现, 亚洲季风在25~22 Ma伴随着青藏高原的抬升, 得到进一步的发育, 对亚洲环境变化产生了深刻的影响. Sun等人^[42]通过分析准噶尔盆地的黄土沉积发现, 该盆地早期的风沉积相始于~24 Ma, 这表明了该盆地的干旱化及带状行星气候系统向季风气候的转变发生在~24 Ma, 这与当时青藏高原抬升有关.

Lin等人^[43]分析了中国北方寺口子组沉积相(Sikouzi Section)变化特征, 发现晚渐新世到早中新世的沉积相发了明显变化, 将这些变化主要归因于东亚夏季风活动的影响. 结合其他黄土沉积的研究, 提出在OMB前后东亚季风系统较为活跃, 甚至可能加强. Tada等人^[44]认为有足够的证据说明, 25~20 Ma东亚季风的加强及亚洲内陆的沙漠化与当时青藏高原北部的抬升密切相联. Zheng等人^[45,46]的研究也发现长江的改道发生在渐新世末期, 与当时青藏高原抬升及季风气候增强密切相关. Ding等人^[31]认为青藏高原高原面南部的干旱是因为喜马拉雅抬升的结果, 而且喜马拉雅的抬升对亚洲季风气候的发育产生了深远影响.

干湿季的交替出现是季风的典型特征, 塑造了亚洲的降雨规律, 影响着物种演化及其分布格局. 山茶科为东亚热带常绿阔叶林的主要成分. Yu等人^[47]利用

叶绿体全基因组及核DNA重建了该科的演化历史, 结果发现东亚热带常绿阔叶林上层优势类群木荷属起源于OMT, 而且在这个阶段, 山茶科发生了快速的分化. 结合有关亚洲季风演化的证据, Yu等人^[47]提出东亚夏季风在OMT发生过一次独立的增强事件.

(2) 中南半岛侧向滑动及其生物学效应. 中南半岛位于青藏高原东南方向, 在地理上与中国西南部的横断山脉地区连在一起. 研究者基于中国西南的岩层证据提出, 受到印度板块的碰撞挤压, 中南半岛在OMB前后发生了快速的侧向滑动^[48~50]. 基于泰国西北部⁴⁰Ar/³⁹Ar定年的证据, Lacassin等人^[51]推测中南半岛西南部在晚始新世到早渐新世开始沿哀牢山-红河断裂带发生侧向滑动, 到大约23.5 Ma, 印度板块与欧亚大陆发生强烈碰撞挤压, 使得中南半岛沿着哀牢山-红河断裂带发生整体的侧向滑动. 白云运动(Baiyun Movement), 即~23.8 Ma发生在中国南海的海域扩张、古珠江改道、海平面变化等地质环境变迁过程, 是OMT时期发生在中国南海北部的一次重要地质事件^[52]. Pang等人^[52]发现在32~23.8 Ma珠江河口盆地(Pearl River Mouth Basin)的沉积物主要是来自中国南部的花岗岩成分; 在23.8 Ma后, 珠江河口盆地的沉积物主要来自东喜马拉雅. Li等人^[53]分析了中国南海海相沉积剖面的长期地球化学及铀同位素变化历程, 结果发现中国南海在27 Ma前的沉积相主要来自中国南海西南部; 而23 Ma之后的沉积相主要来自南海北部(即华南地区). 这些研究均说明, 中南半岛的快速侧向滑动很可能发生在接近OMB的~23 Ma.

横断山脉地区位于中国西南部, 印度板块的侧向挤压及中南半岛的侧向滑动必然会改变横断山脉地区的地形地貌, 研究也发现点苍山岩层的主要变形期在24.2~22.4 Ma^[50]. 东喜马拉雅构造结处于横断山脉与喜马拉雅山脉的连接处, Xu等人^[54]利用岩层铀-铅年龄(U-Pb)及其他证据发现, 东喜马拉雅构造结的南迦巴瓦岩群(Namche Barwa Complex)中麻粒岩高压相变作用在~24 Ma达到顶峰. 基于变质锆石测定得到的铀-铅年龄, Zhang等人^[55]发现南迦巴瓦岩群在30~8 Ma发生了整体变形, 其中变形的峰值期发生在~23 Ma. 结合之前有关青藏高原和喜马拉雅山脉隆升的研究结果不难发现, 在OMT时期, 受到印度板块与欧亚板块碰撞挤压的影响, 青藏高原、喜马拉雅山脉、横断山脉及中南半岛等地形地貌的改变和季风的发育应该是同

时发生的.

如此剧烈的区域性大范围地质环境变迁和气候变化必然会影响这些地区的生物分布格局和物种形成过程. 棘蛙(Paini)从喜马拉雅山脉、中国西南到中南半岛均有分布, 基于核DNA的分析表明该属的分化受到青藏高原抬升及中南半岛侧向滑动的影响^[56]. 象牙参属(*Roscoea*)是泛热带分布的姜科中唯一一个能生长在海拔4000 m以上的类群, 该类群在喜马拉雅山脉地区和横断山脉地区成间断分布模式, 基于核DNA和叶绿体DNA的生物地理学重建发现, 该间断分布模式的形成时间与OMT相吻合, 结合该属植物种子迁移能力较低的特性, 认为间断分布模式的形成受到中南半岛快速侧向滑动的驱动^[57]. 两项研究同时支持了地质学研究提出的有关中南半岛在OMT的快速侧向滑动事件.

(3) 河流改道及其生物学效应. 流经中国西南地区的四大江河雅鲁藏布江、怒江(伊洛瓦底江)、澜沧江(湄公河)及金沙江(长江上游)过去与现在的流向大相径庭. 这四大江河原本均汇入古红河, 但由于地质变迁、气候变化及河流袭夺等作用改变了流向, 形成了当今的江河分布和流向格局^[58]. 这些改变在地质特征、生物演化过程中均留下了可以追溯的痕迹.

雅鲁藏布江曾与怒江连通, 后因地质变迁改道. 变色鱼科(Badidae)分布于雅鲁藏布江流域、澜沧江及怒江上游. Rüber等人^[59]利用线粒体基因重建了该类群的演化历史, 发现变色鱼科物种在24~19 Ma的分化与当时雅鲁藏布江与怒江的分离相一致. Robinson等人^[60]利用碎屑锆石中的铀-铅定年及铅测定分析河流改道的时间, 提出雅鲁藏布江与怒江断开的时间应在18 Ma, 雅鲁藏布江改道是因为早中新世东喜马拉雅构造结快速变形及河流袭夺所致, 认为Rüber等人^[59]研究的变色鱼科的分化应该也在18 Ma. 但同时, Robinson等人^[60]也在该研究中提到, 他们所用的沉积岩石难以准确定年, 18 Ma是所在剖面的最小时间. 前人对南迦巴瓦岩群的研究已经发现该区域地形变化的主要时期为约23~24 Ma^[54,55]. 这说明雅鲁藏布江与怒江的改道很可能也发生在OMT, 改道事件影响了变色鱼科的物种形成过程及地理分布格局. 植物学的证据方面, 基于DNA序列重建的滇榄仁(*Terminalia franchetii*)^[61]和皱叶醉鱼草(*Buddleja crispa*)^[62]的演化历史虽然要远晚于OMT时期, 但这些研究足以说明河流改道

对物种分布格局及遗传格局的影响。

(4) 潮汐变化及其生物学效应. 冰期海平面下降, 而间冰期则海平面上升, 如此的往复变化也可能会影响物种的演化模式, OMT期间的Mi-冰期亦如此. Collins等人^[63]对中国南海沉积相的分析发现, 晚渐新世到早中新世, 南海发生了较大的潮汐变化. 古地理及古潮汐变化分析发现, 涨潮能促进红树林沿热带海岸的发育, 进而影响红树林植物对有机碳的固定^[64]. 这也暗示了潮汐变化可能会对红树林物种演化产生重要影响. 近期, He等人^[65]基于基因组学数据的研究提出, 东南亚红树林物种分化和基因流的变化与海平面周期性变化一致, 因为海平面升高可促进基因流的发生, 而海平面下降则会导致地理隔离出现从而阻碍基因流的发生. 虽然基于基因组学的研究并未将物种的分化与OMT的时间联系在一起, 但该研究进一步说明了潮汐变化能够影响海岸线物种的演化历程。

2.2 南极洲、大西洋和太平洋的气候变化及其生物学效应

Mi-1冰期冰盖扩大事件主要发生在南极洲, 因此南极洲是研究OMT气候变化的主要场所^[11,20,66], 大西洋和太平洋的深海钻芯是有关OMT气候变化证据及其相关理论基础的主要来源. 三个区域在地质学、地理学、古生物学、天文学等方面的发现为OMB时间的界定、Mi-1冰期的提出奠定了坚实的证据基础, 因此本节将南极洲、大西洋和太平洋三者合并论述。

Mi-1冰期时期, 南极洲冰盖面积超过现在面积的25%, 此时温度降低, 海平面下降^[11]. 南极洲在OMT期间发生了多次降温事件, 根据赤道太平洋北部深海钻芯中有孔虫记录及稳定同位素分析, 镁钙比(Mg/Ca)温度测定表明, 23.8~23.7 Ma期间深海水温下降了近2℃, 23.7~23.3 Ma期间又上升2℃, 升温导致了23.3 Ma之前, 部分冰川融化; 23.3~23.1 Ma温度再次下降2℃, 随后又升高2.5℃. 这些温度的变化与南极洲冰盖的周期性伸缩变化一致^[67].

Naish等人^[68]分析了罗斯海(南太平洋深入南极洲的大海湾)深海沉积钻芯的氧同位素数据发现, 气候的循环波动与24.1~23.7 Ma期间的地球轨道(地球公转和自转轨道)循环一致, 提出~23.7 Ma发生了全球降温及冰盖扩大事件, 与Mi-1冰期时间一致. 通过大西洋东南部深海钻芯中30.1~17.1 Ma氧同位素的变化发现, 约

23.7~20.4 Ma的气候波动最为剧烈, 其中约24.2~23.7 Ma气温达到高点, 气温的低值出现在约23.7~22.7 Ma^[20].

Zachos等人^[21]利用取自西部赤道大西洋深海的碳和氧同位素纪录, 分析了从晚渐新世到早中新世连续5.5 Myr的气候和海洋碳化学变化过程, 结果发现这种变化遵循米兰科维奇循环(Milankovitch Cycles), 即温度变化与地球轨道的变化相一致. 其中, 23~21.7 Ma出现了较低的温室气体浓度, 其对应的关键气候事件就是发生在~23 Ma的南极洲大冰期的出现。

Paul等人^[69]对赤道大西洋西部的塞阿拉高地(Ceara Rise)两处深海钻芯中有孔虫化石碳氧同位素分析发现, 其中一处钻芯在25.4~20.5 Ma间存在周期性的气候变化过程, 碳氧同位素在22.95 Ma达到顶峰; 另一处钻芯在21.7~24.9 Ma间CO₂浓度的变化与上一处相同. 这反映南极洲冰盖的变化过程, 而该气候变化过程说明当时全球气候变化是对地轴周期性变化的响应。

Mawbey和Lear^[70]对塞阿拉高地及北大西洋两处深海钻芯中有孔虫化石的地球化学温度指标(Mg/Ca, Li/Ca和U/Ca)进行测定发现, 温度的变化与南极洲冰川的消长保持一致: 降温事件发生在23.24及23.14 Ma; 升温事件发生在23.04及22.94 Ma. 该结果与Lear等人^[67]的研究结果基本一致, 但与Paul等人^[69]提出的22.95 Ma达到温度低点的推定相悖。

Lear等人^[67]与Mawbey和Lear^[70]的研究地点不同, 但研究方法基本一致; Paul等人^[69]与Mawbey和Lear^[70]有相同的研究地点, 但方法不同. 因此推测造成这种差异的因素很可能是方法不同, 但不影响当时短暂气候变化与地球轨道变化(地球公转和自转轨道的变化)一致的推测。

从上述研究不难看出, OMT发生的气候波动极为短暂, 变化周期短的为~0.1 Ma, 长的也仅为~0.4 Ma^[21,68]. 这种短暂的气候变化过程也得到南极洲麦克默多湾(McMurdo Sound)及其他岩芯数据支持^[71]. 短暂的气候变化对物种演化的影响体现在两方面: 一是冰期栖息地缩小, 而间冰期随着冰盖的退缩栖息地扩张, 这样, 较耐寒的物种能度过冰期, 并在间冰期扩张; 而对于不耐寒的物种, 刚演化出适应低温的特性, 又要立刻接受升温的挑战, 不利于物种的稳定。

假山毛榉属(*Nothofagus*)的演化是第一种情况的代表. 根据花粉记录, 假山毛榉属物种多样性最高的时

期出现在OMB附近,也是该属分布范围最广的时期,该属多样性的变化与当时的环境变化密切相关^[72]。虽然南极洲的冰盖在OMB发生了扩张,麦克默多湾岩芯中存在的早渐新世假山毛榉属的叶片和花粉化石说明麦克默多湾海平面附近夏季气温在OMB时期高于5℃,此时南极洲维多利亚陆地的南部仍有以假山毛榉属为主的森林存在^[71],说明维多利亚陆地南部的冰盖在Mi-1冰期后才出现^[71],该地区也可能是假山毛榉属森林的避难所。

用于OMT的定年及支持Mi-1冰期相关降温事件的来自深海钻芯的微化石证据却支持OMB时期物种的形成和灭绝受到了短期气候变化的强烈影响。Florindo等人^[73]通过大西洋西南部的里奥格兰德河(Rio Grande Rise, SW Atlantic)深海磁性生物地层数据(magnetobiostratigraphic data)的研究发现,海相沉积速率及古生产力(paleoproductivity)在23.9~22.9 Ma期间显著增加,在Mi-1冰期达到顶峰^[73],反映了海洋生物对当时气候变化的响应。

Srinivasan和Kennett^[74]对南太平洋的三处深海钻芯中的浮游有孔虫物种组成进行了详细分析发现一个共同特征:即物种多样性在接近OMB时达到最低。Spezzaferri和Pearson^[75,76]对南极洲、南太平洋及印度洋深海钻芯中浮游有孔虫微化石的分析发现,在OMT期间,有孔虫的物种组成的变化与温度变化保持一致。Kamikuri等人^[77]分析了热带太平洋保存较完好的放射虫类的海相沉积序列,结果发现放射虫类组成发生了4次重大改变:27.5~27.3, 24.4, 23.3及21.6 Ma。从图1不难看出,约27.5~27.3 Ma虽然处于升温期,但经历了比Mi-1冰期更低的低温阶段。这些研究说明,OMT气候变化过程对海洋生物的演化产生了深刻影响。虽然目前的证据仅来自微化石,但相信OMT时期,其他一些较大的海洋生物,尤其是迁移能力较差的类群,在该时间段的演化历程同样发生了相似的变化。

2.3 美洲的环境变迁及其生物学效应

古土壤及其中的化石沉积表明,OMT的气候变化极大地影响着北美地区的环境、植被类型、动物组成及地形地貌^[78]。在25.8, 23.2, 21.1及19.2 Ma四个时间点发生的干旱事件,与当时全球性的气候变化事件相匹配;当时地形地貌的变化主要是23.2, 21.1及19.2 Ma发生的河道内切事件,这些河道内切事件与板

块运动无关,是降温及转向干旱长期积累的结果。环境变化促使适应原生境的生物发生改变,形成具有现代生物特征的有蹄类动物及草本植物类型^[78]。植被类型由渐新世中早期的小叶灌丛草原(bunch grassland)向OMT时期的草地草原(sod grassland)转变;哺乳动物在物种组成、体型大小等方面都发生了大的转变。Strömberg^[79]研究了分布于北美的99个植物化石类群发现,开放生境草本植物在渐新世早期(~34 Ma)发生快速分化,但在晚渐新世或早中新世的时期才成为优势类群,这说明在晚渐新世到早中新世,环境的变化促进了草本植物在北美的扩张。Levering等人^[80]对北美有蹄类动物的演化进行了深入分析发现,OMB是北美有蹄类动物运动能力增强的一个转折点,这种运动能力的转变与其生境由相对封闭的森林向相对开阔的草原转变有关^[80]。

来自岩层和化石的证据也可说明OMT期间,美洲的区域性环境发生了较大的变化。Föllmi等人^[81]对中北美洲墨西哥南下加利福尼亚州(Baja California Sur)沉积岩剖面进行详细分析后发现,28~25.5及23.5~21.5 Ma两个阶段处于缺氧环境中,这两个阶段显著增强的成磷事件与当时冰期-间冰期的气候变化导致的风化过程及火山活动一致。Edinger和Risk^[82]分析了中美洲波多黎各西北和西南部岩层中的珊瑚化石发现,晚渐新世到早中新世,珊瑚类生物大量灭绝,但能忍受海水浑浊和低温的珊瑚却能存活下来。其中浑浊可能是短暂的气候波动引起的海平面变化的结果。这说明OMT冰期带来的低温已经影响到了中美洲地区,而那时的中美洲已经是热带性质的生境。海平面变化及气候恶化被认为是物种大灭绝事件的共有原因^[3],这就暗示了OMT时期冰期-间冰期短暂的气候波动是有可能引起更多的海洋及陆地生物的变化,引发物种的灭绝。

2.4 欧洲的环境变迁及其生物学效应

欧洲主要陆地处于大西洋东北侧,大部分陆地三面或四面环海(大西洋和地中海),因此OMT期间海平面的变化可能是欧洲主要的环境变化。Rasmussen^[83]对丹麦晚渐新世到早中新世连续岩层沉积相进行了深入分析后发现,沉积过程在中新世的最早期发生了显著的变化,这与当时中欧气候变冷,尤其是Mi-1冰期的海平面下降密切相关。地中海边缘林果-普罗旺斯盆

地(Liguro-Provençal Basin)中含有渐新世最晚期至中新世早中期的沉积相, Briard等人^[84]分析了来自26个不同沉积面的200份牡蛎壳氧同位素的变化结果发现, 其浓度在OMB前后降低了近1.5‰, 随后又升高了近2.0‰, 该变化过程与OMT时期的温度变化基本一致, 为低纬度或相似环境的降温过程提供了新的证据。

Brandano等人^[85-87]对地中海地区意大利亚平宁半岛中部的岩相、岩床结构、岩相组成、沉积物变化等进行了深入的研究提出, 地中海地区在OMT时期曾出现“碳酸生产危机(crisis of carbonate production)”, 即碳酸盐沉降急剧减少甚至终止, 碳酸岩层逐渐被其他岩层掩埋, 这种危机可能是由于受到当时火山喷发释放大量CO₂及当时全球气候变化的影响。CO₂浓度增加会降低浅水区的酸碱度, 改变海水的理化特性, 使得碳酸根离子减少, 硅质碎屑岩增加。同时Mi-1冰期也会导致陆地大量风化岩石形成新的沉积相, 从而表现出不同的沉积特征。Brandano等人^[85-87]由此提出, 地中海地区环境的变化是地区性和全球性气候变化共同作用的结果。

由于晚渐新世到早中新世, 地中海地区有孔虫类在不同的阶段表现出不同的物种组成, 推测当时该地区环境变迁对生物的演化有着重要影响。Holcová^[88]对南斯洛伐克盆地(副特提斯海的中部)沉积中的微化石进行了分析发现, 不同阶段颗石藻个体大小的变化与气候的变化过程相一致: 即Mi-1冰期降温阶段, 颗石藻的个体变小, 而冰期后升温阶段个体变大。微化石个体大小的变化同样得到了来自伊朗中部伊斯法罕-锡兰盆地(Isfahan-Sirjan Basin)沉积剖面有孔虫种类组成变化的印证: 渐新世末期微化石群以个体较大的种类为主, 而早中新世则以个体较小的种类为主^[89]。除此之外, 气温的降低及干旱的到来也使得欧洲蝾螈的物种多样性急剧下降, 在逃避寒旱环境中存活的类群体型变小, 并演化出掘地的能力。虽然随后的气候以暖湿为主, 但欧洲蝾螈并未从OMT的重创中恢复过来, 外来蛇种的到来最终导致了欧洲蝾螈的灭绝^[90]。

法国中央高原(Massif Central)的利马涅地堑盆地(Limagne Graben Basin)湖相沉积中有大量的植物和动物化石, Wattinne等人^[91]利用碳氧同位素、孢粉学和沉积学等数据, 结合前人对该湖相沉积古生态研究发现, 在晚始新世和渐新世繁盛的欧洲兽鼠科(Theriodomyidae)动物在OMB时已经消失; 而且, 随着该湖相

的水由晚渐新世的淡水, 到OMB的半咸水, 再到早中新世后期淡水的转变, 植被类型也发生了转变。哺乳动物多样性的降低、植被类型的变化、水环境的转变等变化与气候由晚渐新世的暖湿, 到OMB的干冷, 再到早中新世的暖湿变化密切相关。由此确定欧洲在OMT时期经历了暖湿-干冷-暖湿的变化过程, 处在OMT中期的OMB时期的气候是干冷的气候。

2.5 非洲的环境变迁及其生物学效应

渐新世到中新世是非洲大陆地质活动较为活跃的阶段, 其标志性事件是非洲大陆与欧亚大陆的连接逐渐紧密, 以及分别在~30和~24 Ma发生的两次火山活动高峰期^[92,93]。此外, 沉积学、微化石及地震剖面研究发现, 南非海岸线在OMT时下降了近500 m^[94], 类似的海平面下降过程也在非洲西南部的萨尔达尼亚湾找到了证据^[95]。El Atfy等人^[96]对来自埃及苏伊士湾努克胡尔组(Nukhul Formation)隶属晚渐新世到早中新世的30份孢粉化石样品进行分析后发现, 这些样品中含有大量真菌及淡水藻类化石, 由此推测该类生物的大量出现可能与OMT时期海平面下降及板块运动引起苏伊士湾的形成有关。来自西非安哥拉海岸的孢粉学证据提示, OMT期间, 从安哥拉内陆形成的咸水流与Mi-1冰期有关, 而淡水藻类数量随着Mi-1冰期之后的气候变暖而显著增加^[97]。这些证据无疑说明, 非洲大陆也受到了OMT全球性气候变化的影响, 从而改变了区域性的环境。在区域性环境变化及全球性气候变化的影响下, 非洲大陆的哺乳动物在OMT时期经历了一次重大洗礼^[98-100], 导致本地物种快速演化及欧亚大陆的哺乳动物入侵。

环境变化是物种形成与灭绝的最大驱动力。渐新世晚期发生了快速适应性分化的长鼻目动物最终存活下来; 出现少许适应特征的蹄兔类群(hyracoids)物种数有所增加, 但进入中新世后多样性明显降低; 进化轨迹相对保守的的类群, 比如重脚兽科类群(arsinoitheres), 最终灭绝^[98-100]。Gaubert等人^[101]利用历史生物地理学方法重建了全球分布的现生穿山甲的分化过程, 其中的关键结果显示分布于非洲大陆大体型的地穿山甲属(*Smutsia*)与小体型长尾穿山甲属(*Phataginus*)在~23 Ma发生分化。非洲肯尼亚图尔卡纳盆地中及青藏高原西南部之间的巴基斯坦西部辛达-皮尔高地发现的早期啮齿类动物化石也提示, 啮齿类动物在

OMT发生了大范围的分化和扩张^[102,103]。这些证据均说明, OMT时期气候及环境变化驱动了非洲物种的演化, 导致部分物种灭绝及新物种的形成。同时, 非洲大陆与欧亚大陆的连接为大陆间物种交流建立了陆地迁移通道。Kappelman等人^[98]也提出进化能力相对保守的本地物种的灭绝有可能与入侵物种引起的竞争有关。比如蹄兔类群生物多样性的降低很可能是在竞争中败于外来的偶蹄类动物所致^[100]。此外, OMT时期非洲大陆还发生了一次重大的物种演化事件, 即早期人科动物的适应性辐射演化^[100], 可能与板块运动及气候变化引起的区域性环境变化有关^[104]。

2.6 大洋洲的环境变迁及其生物学效应

OMT是澳大利亚植被类型转变的重要阶段, 这种转变与气候从暖到凉再变暖的变化密不可分^[105]。新西兰南部Foulden Maar火山坑包含大量的晚渐新世末期到晚中新世火山湖沉积物, 其中不乏大量的动植物化石, 其形成于大约23 Ma的火山喷发^[106~108], 说明除了气候变化之外, 大洋洲地区当时的地质构造活动可能也很活跃。

Reichgelt等人^[106]利用樟科现生物种新西兰木姜子(*Litsea calicaris*)构建了叶片应对CO₂变化的生理参数, 之后与分布于新西兰南部Foulden Maar化石群中的化石物种类新西兰木姜子(*L. calicarioides*)叶片中碳、氢同位素的变化整合, 推测化石物种应对过去气候变化的生理变化。结果发现, 新西兰南部大气CO₂的陡然增加持续了近20 kyr, 与Mi-1冰期结束及新西兰南部湿度增加吻合。

Steinthorsdottir等人^[107]利用新西兰南部化石群中的其他樟科植物叶片化石的气孔特征重建了过去CO₂浓度的变化历史发现, 渐新世向中新世过渡时期, 也就是OMT的后期, 大气中CO₂浓度明显提升。由此推测, OMT时期冰期突然结束的可能原因是当时大气中的CO₂浓度升高。基于系统进化发育和分子钟时间推算

鼠袋鼠科(Potoroidae)和袋鼠科(Macropodidae)的分化发生在OMT, 可能与当时气候变化及植被类型改变有关^[109]。以上研究说明了植物为了适应大气中的CO₂浓度, (至少)在叶片特征方面发生了适应性的改变, 而当时的气候变化引起的环境变迁同样会促进物种的分化。

3 结论

基于全球不同地区的研究结果发现, 渐新世-中新世过渡期, 气候变化、地质环境变迁及物种演化等事件主要发生在约25~22 Ma, 说明将OMT的界定在这个时期, 对于地质学、地理学、古生物学及生物地理学等相关学科研究具有重要的应用价值, 尤其在生物演化研究中更能体现其生物学意义。

众多的研究证据还提示, OMT时期发生的各类事件并不是孤立的, 可能受到同一地球外力的驱动, 这一外力很可能来自地球公转和自转轨道(地球轨道)的变化^[21,68,69], 说明天文气候, 即地球轨道变化影响着地球上生物物种的演化过程。

大量的研究案例都将OMT时期的气候变化归因于地球轨道变化^[21,68,69,106], 因此可以推论: 地球轨道变化同时引起全球性的气候变化^[21,68,69]及板块运动^[110], 而区域性的板块运动引起的气候、地形地貌等环境变化又会与全球性的气候变化叠加, 共同作用于区域性环境变迁(如亚洲的干旱化及季风的增强)。

OMT时期是全球性地质环境变迁过程中的一个重要阶段, 这一系列变化过程(关键是降温和升温的交替), 与区域性环境变迁叠加, 深刻影响了物种的演化和适应格局, 在很大程度上塑造了现生物种的分布格局。所以, 深入研究该重要阶段的地质环境变迁过程及物种适应性演化历史对于理解生物多样性格局成因, 以及现存生物应对未来气候变化的策略有重要的科学指导意义。

参考文献

- 1 McElwain J C, Punyasena S W. Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 548–557
- 2 Bond D P G, Grasby S E. On the causes of mass extinctions. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2017, 478: 3–29
- 3 Raup D M. Biological extinction in earth history. *Science*, 1986, 231: 1528–1533
- 4 Bambach R K. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2006, 34: 127–155

- 5 Davis M B, Shaw R G. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 2001, 292: 673–679
- 6 Willis K J, Bennett K D, Walker D, et al. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: The exception or the rule? *Philos Trans R Soc London Ser B-Biol Sci*, 2004, 359: 159–172
- 7 Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 2000, 405: 907–913
- 8 Darwin C. On the Origin of Species. 6th ed. London: Murray, 1959
- 9 Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
- 10 Shafik S, Chaproniere G C H. Nannofossil and planktic foraminiferal biostratigraphy around the Oligocene-Miocene boundary in parts of the Indo-Pacific region. *BMR J Aust Geol Geophys*, 1978, 3: 135–151
- 11 Wilson G S, Pekar S F, Naish T R, et al. The Oligocene-Miocene boundary—Antarctic climate response to orbital forcing. *Dev Earth Environ Sci*, 2008, 8: 369–400
- 12 Berggren W A, Kent D V, Flynn J J, et al. Cenozoic geochronol. *Geol Soc Am Bull*, 1985, 96: 1407–1418
- 13 Berggren W A, Kent D V, van Couvering J A. The Neogene: Part 2 Neogene geochronology and chronostratigraphy. *Geol Soc London Mem*, 1985, 10: 211–260
- 14 Cande S C, Kent D V. A new geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *J Geophys Res*, 1992, 97: 13917–13951
- 15 Shackleton N J, Hall M A, Raffi I, et al. Astronomical calibration age for the Oligocene-Miocene boundary. *Geology*, 2000, 28: 447–450
- 16 Wilson G S, Roberts A P, Harwood D M, et al. Integrated chronostratigraphic calibration of the Oligocene-Miocene boundary at 24.0±0.1 Ma from the CRP-2A drill core, Ross Sea, Antarctica. *Geology*, 2002, 31: e11–e12
- 17 Pälike H, Laskar J, Shackleton N J. Geologic constraints on the chaotic diffusion of the solar system. *Geology*, 2004, 32: 929–932
- 18 Billups K, Pälike H, Channell J E T, et al. Astronomic calibration of the late Oligocene through early Miocene geomagnetic polarity time scale. *Earth Planet Sci Lett*, 2004, 224: 33–44
- 19 Cohen K M, Finney S C, Gibbard P L, et al. The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes*, 2013, 36: 199–204
- 20 Liebrand D, de Bakker A T M, Beddow H M, et al. Evolution of the early Antarctic ice ages. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 3867–3872
- 21 Zachos J C, Shackleton N J, Revenaugh J S, et al. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science*, 2001, 292: 274–278
- 22 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
- 23 Cantalapiedra J L, Hernández Fernández M, Azanza B, et al. Congruent phylogenetic and fossil signatures of mammalian diversification dynamics driven by Tertiary abiotic change. *Evolution*, 2015, 69: 2941–2953
- 24 Moyle R G, Oliveros C H, Andersen M J, et al. Tectonic collision and uplift of Wallacea triggered the global songbird radiation. *Nat Commun*, 2016, 7: 12709
- 25 Pimentel M, Escudero M, Sahuquillo E, et al. Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? *PeerJ*, 2017, 5: e3815
- 26 Wang C, Dai J, Zhao X, et al. Outward-growth of the Tibetan Plateau during the Cenozoic: A review. *Tectonophysics*, 2014, 621: 1–43
- 27 Hendrix M S, Dumitru T A, Graham S A. Late Oligocene-early Miocene unroofing in the Chinese Tian Shan: An early effect of the India-Asia collision. *Geology*, 1994, 22: 487–490
- 28 An Z. Late Cenozoic Climate Change in Asia: Loess, Monsoon and Monsoon-Arid Environment Evolution. London: Springer, 2014
- 29 Yin A, Harrison T M. Geologic evolution of the Himalayan-Tibetan orogen. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2000, 28: 211–280
- 30 Spicer R A. Tibet, the Himalaya, Asian monsoons and biodiversity—In what ways are they related? *Plant Divers*, 2017, 39: 233–244
- 31 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
- 32 Rowley D B, Currie B S. Palaeo-altimetry of the late Eocene to Miocene Lunpola basin, central Tibet. *Nature*, 2006, 439: 677–681
- 33 Su T, Farnsworth A, Spicer R A, et al. No high Tibetan Plateau until the Neogene. *Sci Adv*, 2019, 5: eaav2189
- 34 Sun J, Xu Q, Liu W, et al. Palynological evidence for the latest Oligocene-early Miocene paleoelevation estimate in the Lunpola Basin, central Tibet. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2014, 399: 21–30
- 35 Ma P, Wang C, Meng J, et al. Late Oligocene-early Miocene evolution of the Lunpola Basin, central Tibetan Plateau, evidences from successive lacustrine records. *Gondwana Res*, 2017, 48: 224–236

- 36 Goscombe B, Gray D, Foster D A. Metamorphic response to collision in the Central Himalayan Orogen. *Gondwana Res*, 2018, 57: 191–265
- 37 Tuo S B, Fang X M, Song C H, et al. Rock magnetic characteristics of the late Oligocene to early Miocene sediments in the Xining Basin, northeastern Tibetan Plateau (in Chinese). *Quat Res*, 2013, 33: 829–838 [脱世博, 方小敏, 宋春晖, 等. 青藏高原东北部西宁盆地晚渐新世-早中新世沉积物岩石磁学特征及其古环境意义. *第四纪研究*, 2013, 33: 829–838]
- 38 Yin K, Hong H L, Li R B, et al. Clay mineralogy and its palaeoclimatic indicator of the late Oligocene and early Miocene in Xunhua Basin (in Chinese). *Geo Sci Tech Info*, 2010, 29: 41–48 [殷科, 洪汉烈, 李荣彪, 等. 循化盆地晚渐新世-早中新世沉积物中黏土矿物特征及其古气候指示意义. *地质科技情报*, 2010, 29: 41–48]
- 39 Liu Z, Hong H, Wang C, et al. Oligocene-Miocene (28–13 Ma) climato-tectonic evolution of the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau evidenced by mineralogical and geochemical records of the Xunhua Basin. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2019, 514: 98–108
- 40 Zheng H, Wei X, Tada R, et al. Late Oligocene-early Miocene birth of the Taklimakan Desert. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 7662–7667
- 41 Dong X X, Ding Z L, Yang S L, et al. Synchronous drying and cooling in central Asia during late Oligocene. *Chin Sci Bull*, 2013, 58: 3119–3124
- 42 Sun J, Ye J, Wu W, et al. Late Oligocene-Miocene mid-latitude aridification and wind patterns in the Asian interior. *Geology*, 2010, 38: 515–518
- 43 Lin X, Wyrwoll K H, Chen H, et al. An active East Asian monsoon at the Oligocene-Miocene boundary: Evidence from the Sikouzi Section, Northern China. *J Geol*, 2015, 123: 355–367
- 44 Tada R, Zheng H, Clift P D. Evolution and variability of the Asian monsoon and its potential linkage with uplift of the Himalaya and Tibetan Plateau. *Prog Earth Planet Sci*, 2016, 3: 4
- 45 Zheng H, Clift P D, Wang P, et al. Pre-Miocene birth of the Yangtze River. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 7556–7561
- 46 Zheng H. Birth of the Yangtze River: Age and tectonic-geomorphic implications. *Nat Sci Rev*, 2015, 2: 438–453
- 47 Yu X Q, Gao L M, Soltis D E, et al. Insights into the historical assembly of East Asian subtropical evergreen broadleaved forests revealed by the temporal history of the tea family. *New Phytol*, 2017, 215: 1235–1248
- 48 Tapponnier P, Lacassin R, Leloup P H, et al. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and South China. *Nature*, 1990, 343: 431–437
- 49 Cao S, Liu J, Leiss B, et al. Oligo-Miocene shearing along the Ailao Shan-Red River shear zone: Constraints from structural analysis and zircon U/Pb geochronology of magmatic rocks in the Diancang Shan massif, SE Tibet, China. *Gondwana Res*, 2011, 19: 975–993
- 50 Leloup P H, Lacassin R, Tapponnier P, et al. The Ailao Shan-Red River shear zone (Yunnan, China), Tertiary transform boundary of Indochina. *Tectonophysics*, 1995, 251: 3–84
- 51 Lacassin R, Maluski H, Leloup P H, et al. Tertiary diachronic extrusion and deformation of western Indochina: Structural and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ evidence from NW Thailand. *J Geophys Res*, 1997, 102: 10013–10037
- 52 Pang X, Chen C, Zhu M, et al. Baiyun movement: A significant tectonic event on Oligocene/Miocene boundary in the northern South China Sea and its regional implications. *J Earth Sci*, 2009, 20: 49–56
- 53 Li X, Wei G, Shao L, et al. Geochemical and Nd isotopic variations in sediments of the South China Sea: A response to Cenozoic tectonism in SE Asia. *Earth Planet Sci Lett*, 2003, 211: 207–220
- 54 Xu W C, Zhang H F, Parrish R, et al. Timing of granulite-facies metamorphism in the eastern Himalayan syntaxis and its tectonic implications. *Tectonophysics*, 2010, 485: 231–244
- 55 Zhang Z, Dong X, Santosh M, et al. Petrology and geochronology of the Namche Barwa Complex in the eastern Himalayan syntaxis, Tibet: Constraints on the origin and evolution of the north-eastern margin of the Indian Craton. *Gondwana Res*, 2012, 21: 123–137
- 56 Che J, Zhou W W, Hu J S, et al. Spiny frogs (Paini) illuminate the history of the Himalayan region and Southeast Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 13765–13770
- 57 Zhao J L, Xia Y M, Cannon C H, et al. Evolutionary diversification of alpine ginger reflects the early uplift of the Himalayan-Tibetan Plateau and rapid extrusion of Indochina. *Gondwana Res*, 2016, 32: 232–241
- 58 Clark M K, Schoenbohm L M, Royden L H, et al. Surface uplift, tectonics, and erosion of eastern Tibet from large-scale drainage patterns. *Tectonics*, 2004, 23: TC1006
- 59 Rüber L, Britz R, Kullander S O, et al. Evolutionary and biogeographic patterns of the Badidae (Teleostei: Perciformes) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Mol Phylogenets Evol*, 2004, 32: 1010–1022
- 60 Robinson R A J, Brezina C A, Parrish R R, et al. Large rivers and orogens: The evolution of the Yarlung Tsangpo-Irrawaddy system and the

- eastern Himalayan syntaxis. [Gondwana Res](#), 2014, 26: 112–121
- 61 Zhang T C, Comes H P, Sun H. Chloroplast phylogeography of *Terminalia franchetii* (Combretaceae) from the eastern Sino-Himalayan region and its correlation with historical river capture events. [Mol Phylogenets Evol](#), 2011, 60: 1–12
- 62 Yue L L, Chen G, Sun W B, et al. Phylogeography of *Buddleja crispa* (Buddlejaceae) and its correlation with drainage system evolution in southwestern China. [Am J Bot](#), 2012, 99: 1726–1735
- 63 Collins D S, Avdis A, Allison P A, et al. Controls on tidal sedimentation and preservation: Insights from numerical tidal modelling in the Late Oligocene-Miocene South China Sea, Southeast Asia. [Sedimentology](#), 2018, 65: 2468–2505
- 64 Collins D S, Avdis A, Allison P A, et al. Tidal dynamics and mangrove carbon sequestration during the Oligo-Miocene in the South China Sea. [Nat Commun](#), 2017, 8: 15698
- 65 He Z, Li X, Yang M, et al. Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: Insights from multiple mangrove taxa. [Natl Sci Rev](#), 2019, 6: 275–288
- 66 Pfuhl H A, Mccave I N. The Oligocene-Miocene Boundary—Cause and Consequence from a Southern Ocean Perspective. London: The Geological Society, 2007. 389–407
- 67 Lear C H, Rosenthal Y, Coxall H K, et al. Late Eocene to early Miocene ice sheet dynamics and the global carbon cycle. [Paleoceanography](#), 2004, 19: PA4015
- 68 Naish T R, Woolfe K J, Barrett P J, et al. Orbitally induced oscillations in the east Antarctic ice sheet at the Oligocene/Miocene boundary. [Nature](#), 2001, 413: 719–723
- 69 Paul H A, Zachos J C, Flower B P, et al. Orbitally induced climate and geochemical variability across the Oligocene/Miocene boundary. [Paleoceanography](#), 2000, 15: 471–485
- 70 Mawbey E M, Lear C H. Carbon cycle feedbacks during the Oligocene-Miocene transient glaciation. [Geology](#), 2013, 41: 963–966
- 71 Roberts A P, Wilson G S, Harwood D M, et al. Glaciation across the Oligocene-Miocene boundary in southern McMurdo Sound, Antarctica: New chronology from the CIROS-1 drill hole. [Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol](#), 2003, 198: 113–130
- 72 Hill R S. Biogeography, evolution and palaeoecology of *Nothofagus* (Nothofagaceae): The contribution of the fossil record. [Aust J Bot](#), 2001, 49: 321–332
- 73 Florindo F, Gennari R, Persico D, et al. New magnetobiostratigraphic chronology and paleoceanographic changes across the Oligocene-Miocene boundary at DSDP Site 516 (Rio Grande Rise, SW Atlantic). [Paleoceanography](#), 2015, 30: 659–681
- 74 Srinivasan M S, Kennett J P. The Oligocene-Miocene boundary in the South Pacific. [Geol Soc Am Bull](#), 1983, 94: 798–812
- 75 Spezzaferri S, Pearson P N. Distribution and ecology of *catapsydrax indianus*, a new planktonic foraminifer index species for the late Oligocene-early Miocene. [J Foramin Res](#), 2009, 39: 112–119
- 76 Spezzaferri S. Planktonic foraminiferal paleoclimatic implications across the Oligocene-Miocene transition in the oceanic record (Atlantic, Indian and South Pacific). [Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol](#), 1995, 114: 43–74
- 77 Kamikuri S, Nishi H, Moore T C, et al. Radiolarian faunal turnover across the Oligocene/Miocene boundary in the equatorial Pacific Ocean. [Mar Micropaleontol](#), 2005, 57: 74–96
- 78 Retallack G. Late Oligocene bunch grassland and early Miocene sod grassland paleosols from central Oregon, USA. [Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol](#), 2004, 207: 203–237
- 79 Strömberg C A E. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2005, 102: 11980–11984
- 80 Levering D, Hopkins S, Davis E. Increasing locomotor efficiency among North American ungulates across the Oligocene-Miocene boundary. [Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol](#), 2017, 466: 279–286
- 81 Föllmi K B, Schöhlhorn I, Ulianov A, et al. Phosphogenesis during the Cenozoic transition from greenhouse to icehouse conditions: Upper Oligocene to lower Miocene siliceous, phosphate, and organic-rich sediments near La Purísima, Baja California Sur, Mexico. [Deposit Rec](#), 2019, 5: 23–52
- 82 Edinger E N, Risk M J. Oligocene-Miocene extinction and geographic restriction of Caribbean corals: Roles of turbidity, temperature, and nutrients. [PALAIOS](#), 1994, 9: 576–598
- 83 Rasmussen E S. Stratigraphy and depositional evolution of the uppermost Oligocene-Miocene succession in western Denmark. [Bull Geol Soc Den](#), 2004, 5: 89–109

- 84 Briard J, Jaillet R, Puc  at E, et al. Climate change at the Oligocene-Miocene boundary: New insights from an oyster $\delta^{18}\text{O}$ record from the Mediterranean margin. In: 20th EGU General Assembly. Vienna, 2018. 15360
- 85 Brandano M, Cornacchia I, Raffi I, et al. The Oligocene-Miocene stratigraphic evolution of the Majella carbonate platform (Central Apennines, Italy). *Sediment Geol*, 2016, 333: 1–14
- 86 Brandano M, Cornacchia I, Tomassetti L. Global versus regional influence on the carbonate factories of Oligo-Miocene carbonate platforms in the Mediterranean area. *Mar Pet Geol*, 2017, 87: 188–202
- 87 Brandano M, Lustrino M, Cornacchia I, et al. Global and regional factors responsible for the drowning of the Central Apennine Chattian carbonate platforms. *Geol J*, 2015, 50: 575–591
- 88 Holcov   K. Morphologic variability of the Late Oligocene and the Early Miocene elliptical reticulofenestrids from the Central Paratethys: Biostratigraphical, paleoecological and paleogeographical implications. *Acta Palaeontol Pol*, 2011, 58: 651
- 89 Nouradini M, Ashouri A R, Yazdi M, et al. Palaeoecology and distribution of upper Oligocene-lower Miocene foraminifera in the Qom Formation, the Bagher-Abad section, NE Isfahan, Central Iran. *Carbonates Evaporites*, 2017, 28
- 90 Rage J C, Szyndlar Z. Latest Oligocene-early Miocene in Europe: Dark Period for booid snakes. *Comptes Rendus Palevol*, 2005, 4: 428–435
- 91 Wattinne A, L  cuyer C, Vennin E, et al. Environmental changes around the Oligocene/Miocene boundary in the Limagne graben, Massif Central, France. *BSGF-Earth Sci Bull*, 2019, 189: 19
- 92 Hofmann C, Courtillot V, F  raud G, et al. Timing of the Ethiopian flood basalt event and implications for plume birth and global change. *Nature*, 1997, 389: 838–841
- 93 Meulenkamp J E, Sissingh W. Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African-Eurasian convergent plate boundary zone. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2003, 196: 209–228
- 94 Siesser W G, Dingle R V. Tertiary sea-level movements around Southern Africa. *J Geol*, 1981, 89: 523–536
- 95 Roberts D L, Neumann F H, Cawthra H C, et al. Palaeoenvironments during a terminal Oligocene or early Miocene transgression in a fluvial system at the southwestern tip of Africa. *Glob Planet Change*, 2017, 150: 1–23
- 96 El Atfy H, Brocke R, Uhl D. A fungal proliferation near the probable Oligocene/Miocene boundary, Nukhul Formation, Gulf of Suez, Egypt. *J Micropalaeontol*, 2013, 32: 183–195
- 97 Willumsen P S, Dale B, Jolley D W, et al. Palynostratigraphy and palaeoenvironmental shifts in Oligocene and Miocene strata from offshore Angola, west-central Africa. *Palynology*, 2014, 38: 259–279
- 98 Kappelman J, Tab Rasmussen D, Sanders W J, et al. Oligocene mammals from Ethiopia and faunal exchange between Afro-Arabia and Eurasia. *Nature*, 2003, 426: 549–552
- 99 Rasmussen D T, Gutierrez M. A mammalian fauna from the late Oligocene of Northwestern Kenya. *Palaeontogr Abteil A*, 2009, 288: 1–52
- 100 Leakey M, Grossman A, Guti  rrez M, et al. Faunal change in the Turkana Basin during the late Oligocene and Miocene. *Evol Anthropol*, 2011, 20: 238–253
- 101 Gaubert P, Antunes A, Meng H, et al. The complete phylogeny of pangolins: Scaling up resources for the molecular tracing of the most trafficked mammals on Earth. *J Hered*, 2018, 109: 347–359
- 102 Marivaux L, Lihoreau F, Manthi F K, et al. A new basal phiomorph (Rodentia, Hystricognathi) from the late Oligocene of Lokone (Turkana Basin, Kenya). *J Vertebr Paleontol*, 2012, 32: 646–657
- 103 Lindsay E H, Flynn L J. Late Oligocene and early Miocene Muroidea of the Zinda Pir Dome. *Historical Biol*, 2016, 28: 215–236
- 104 Roberts E M, Stevens N J, O'Connor P M, et al. Initiation of the western branch of the East African Rift coeval with the eastern branch. *Nat Geosci*, 2012, 5: 289–294
- 105 Martin H A. Cenozoic climatic change and the development of the arid vegetation in Australia. *J Arid Environ*, 2006, 66: 533–563
- 106 Reichgelt T, D'Andrea W J, Fox B R S. Abrupt plant physiological changes in southern New Zealand at the termination of the Mi-1 event reflect shifts in hydroclimate and $p\text{CO}_2$. *Earth Planet Sci Lett*, 2016, 455: 115–124
- 107 Steinthorsdottir M, Vajda V, Pole M. Significant transient $p\text{CO}_2$ perturbation at the New Zealand Oligocene-Miocene transition recorded by fossil plant stomata. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2019, 515: 152–161
- 108 Jones D A, Wilson G S, Gorman A R, et al. A drill-hole calibrated geophysical characterisation of the 23 Ma Foulden Maar stratigraphic sequence, Otago, New Zealand. *New Zealand J Geol Geophys*, 2017, 60: 465–477
- 109 Meredith R W, Westerman M, Springer M S. A phylogeny and timescale for the living genera of kangaroos and kin (Macropodiformes:

Marsupialia) based on nuclear DNA sequences. *Aust J Zool*, 2009, 56: 395–410

110 Riguzzi F, Panza G, Varga P, et al. Can Earth's rotation and tidal despinning drive plate tectonics? *Tectonophysics*, 2010, 484: 60–73

Global environmental changes and their impact on biological evolution during the Oligocene-Miocene transition

ZHAO JianLi^{1,2} & LI QingJun^{1,2}

1 Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaption and Evolutionary Ecology, Yunnan University, Kunming 650091, China;

2 Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resources in Yunnan, Yunnan University, Kunming 650091, China

Although the Oligocene-Miocene transition (OMT) is a well-known key stage in moving from the Oligocene to the Miocene, and many studies have considered the environmental changes and biological evolution during this period, the results of this research are currently poorly summarized. Here, we gather information from previous OMT-related work in geology, geography, astronomy, paleontology, evolutionary biology, biogeography, and other disciplines. When we systematically collated these documents and data, we found the following. First, the OMT should be constrained to the period from around 25–22 Ma (million years ago) based on the climate fluctuations between the late Oligocene and the early Miocene. Second, compared with the Oligocene–Miocene boundary (OMB, 23.03 Ma), the OMT has particular significance for the study of biological evolution. In addition, we speculate that the environmental changes occurring around the world during the OMT were not isolated accidents, and instead were likely related events induced by orbital forcing. Global climatic changes could have shaped regional environments by adding to local shifts, and such effects may have had a profound impact on species evolution and adaptation at a regional scale. Thus, the OMT is a key period of global environmental change and biological evolution, and a thorough study of organisms' evolutionary adaptation histories during this era will be of great significance for understanding the biological strategies that will arise in response to future climate changes.

Oligocene-Miocene transition (OMT), climate change, biological evolution, Qinghai-Tibet Plateau, Himalayas

doi: 10.1360/SSV-2019-0102