



新生代温室和冰室气候背景下动物区系的演变

邓涛^{1,2,3*}, 侯素宽^{1,2,3}, 吴飞翔^{1,2}

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

* 联系人, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

2022-06-29 收稿, 2022-08-31 修回, 2022-09-01 接受, 2022-09-01 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDB26030000, XDB31000000, XDA20070203)和国家自然科学基金(41872005, 41872006)资助

摘要 地球上的生命演化, 到新生代生态体系已经接近现今的世界. 随着造礁生物的出现并孕育了大量海洋生物, 特别是鱼类占据了现今脊椎动物分类多样性的半数以上, 现代的生物圈与水圈的关系更加密切. 新生代显著的全球性气候事件对生态系统产生了巨大的影响, 哺乳动物在此环境背景下经历了由古老类群为主向现代类群为主的转变, 而鱼类区系在多样性组成和地理分布上更加趋近现今的面貌. 新生代冰室-温室气候频繁转换, 虽然中间有过多次小幅升温事件, 但整体是一个降温的趋势. 古新世/始新世界线代表了哺乳动物进化的一个重要时期, 其气候环境背景是55.8 Ma的全球平均气温比现今高8°C; 湿润的气候条件导致哺乳动物向北迁徙, 而许多哺乳动物的目, 包括灵长目、奇蹄目和偶蹄目等在此事件之后很快出现, 并依靠高纬度地区的陆桥迅速扩散. 2.6 Ma全球气温第一次下降到低于现今的水平, 导致海水大量结冰, 海平面大幅度下降, 白令海峡露出海面成为联通北美和欧亚大陆的桥梁, 促进了两个大陆之间的动物交流. 水循环不仅影响到全球动物区系的演变, 也与生物资源的安全和人类的未来发展息息相关.

关键词 温室, 冰室, 动物区系, 新生代, 哺乳动物, 鱼类

地球上的生命演化到新生代已经接近现今的世界, 脊椎动物半数以上的种类生活在水中^[1], 其与水圈的关系更加密切. 与中生代比较稳定的气候不同, 新生代的气候明显缺乏一致性. 古近纪继承了中生代的温暖甚至炎热气候, 在新生代初期南极并无冰雪. 但温暖的气候未能一直持续, 经过古新世/始新世之交的高温事件之后开始降温, 到始新世末发生了重要的变冷事件, 南极开始出现海冰. 渐新世温度再次下降, 南极冰盖加大. 短暂的中中新世气候适宜期后明显降温, 面积广大的南极冰盖形成. 晚中新世再次降温, 海平面下降40~50 m, 由此造成直布罗陀海峡露出海面, 地中海因而封闭甚至干涸^[2]. 上新世回暖, 但持续时间不长. 更新

世北半球温度显著下降, 冰川大规模发育, 直到全新世大暖期^[3].

中生代末期包括恐龙在内脊椎动物的灭绝, 给哺乳动物及其他脊椎动物提供了充分的发展空间, 在新生代初期就迅速演化、辐射. 新生代显著的全球性气候事件对气候和生态系统均产生了巨大的影响, 脊椎动物, 尤其是哺乳动物在此环境背景下经历了由古老类群为主向现代类群为主的转变^[4].

1 动物区系的演变格局和驱动因素

由于地球上的大陆在地质历史中分为许多孤立的区域, 长期的隔离使这些区域内的动物界彼此不相关

引用格式: 邓涛, 侯素宽, 吴飞翔. 新生代温室和冰室气候背景下动物区系的演变. 科学通报, 2023, 68: 1557–1566

Deng T, Hou S K, Wu F X. Faunal evolution under the background of the Cenozoic greenhouse and icehouse climate (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 1557–1566, doi: 10.1360/TB-2022-0722

联地各自发展,动物区系的这种差异超过由某些生态条件所引起的差异。然而,许多动物,如灵长类等哺乳动物和蜥蜴等爬行动物,可以克服原来认为不可能跨越的海洋等地理障碍进行扩散^[5,6]。新生代动物地理区系的演变受到水循环两个方面的重大影响:一是由水汽条件决定的湿度变化控制了森林、草原等植被转换,二是由温度条件决定的海平面变化导致了各大陆的连接或分隔,二者的驱动都与气候密切相关。

1.1 湿度变化

每一动物区系的动物与该地理区域的气候和环境相适应,而在地质历史时期,以中国新生代的哺乳动物区系演变为例能够充分说明湿度在其中的关键意义。我国新生代各地质时期不同地区哺乳动物群的组成及特征具有明显的区域性差异,而且哺乳动物的分布与自然环境息息相关^[7,8]。在东南和西南地区,由于受夏季季风影响,气候温热、湿润,分布着喜湿、热的动物;广大的蒙新高原区,受东南和西南季风影响小或不受影响,气候干旱、半干旱,生活了一些耐旱动物^[4,9]。

我国古新世的气候可能较为干、热,哺乳动物群地理分异不明显。始新世哺乳动物地理区系与同一时期植物地理区系的副热带干旱区相当接近^[10],在东部沿海和南部有一条狭长的湿润森林型动物带,以灵长类、食虫类等为特征。渐新世西北地区和蒙古高原的气候变得干旱,并演变出草原景观,出现了丰富的高冠小哺乳动物^[11]。中新世北方动物群反映了温带草原环境,与现代古北界相似;南方动物群则指示了热带-亚热带森林环境,具有现代东洋界的特色。还发生了东西分化(图1),东部从早中新世的山东山旺动物群、江苏泗洪动物群到晚中新世的山东章丘动物群主要由喜暖

湿的成员组成,西部从早中新世的青海谢家动物群到晚中新世的甘肃和政动物群主要由耐寒、耐旱的草原型动物组成^[12]。在干旱地带生活的鸟类也发展出独特的适应行为,如和政动物群中的干旱临夏鸟(*Linxiavis inaquosus*)是属于沙鸡科的鸟类,而沙鸡具有一项独特的适应干旱地区生活的能力,即雄性沙鸡能够利用胸部和腹部的羽毛吸水,然后飞回远距离外的巢穴哺育口渴的雏鸟。干旱临夏鸟生存的时代青藏高原快速上升,季风气候加强,中亚内陆地区的气候持续走向干旱^[13]。

1.2 海平面升降

全球变化引起的海平面升降与人类和整个生物界息息相关^[14]。全球冰川融化理论上可造成65~80 m的海平面上升,扣除海底的均衡补偿沉降,实际可使海平面上升40~50 m^[15]。受温度影响的海水密度效应也能在一定程度上影响海平面,全球海水温度每升高1°C,海平面大约可升高0.6 m^[16]。白令海峡和巴拿马地峡的深度或高度不大,海平面的升降将会对如此脆弱的地区产生决定性的影响^[17]。全球气温在约2.6 Ma第一次下降到低于现今的温度,北极冰盖的出现即是其显示。第四纪以周期性的冰期-间冰期旋回为特点,更新世3次大幅度温度下降指示了远低于现今水平的气候,低温导致海水大量结冰,必然造成海平面的大幅度下降,使白令陆桥成为联结欧亚和北美两个大陆的通道^[18](图2)。

北美洲和欧洲以及亚洲的绝大部分在动物区系中同属于全北界,它们的动物区系有许多共同的特征,其间的差异并不十分明显。实际上,是相似性超过差异性。最早的三趾马在11.5 Ma从北美跨越白令陆桥来到亚洲,然后迅速地扩散到欧洲和非洲北部,稍后印度次大陆和非洲南部也被三趾马占领^[19]。在马科动物演化的

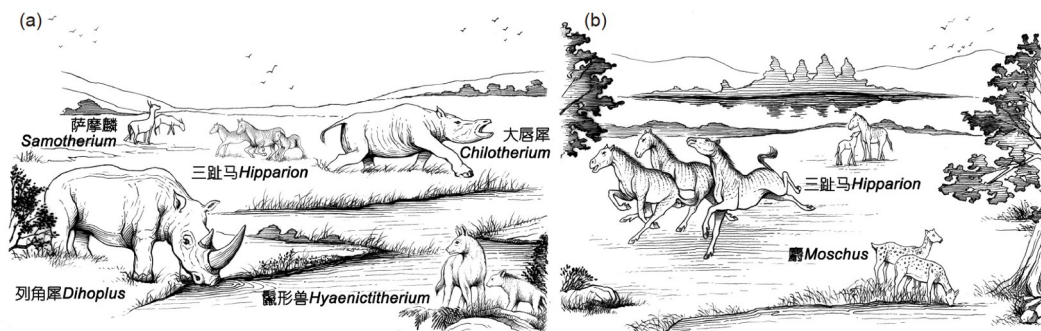


图1 晚中新世华北地区三趾马动物群生态复原(沈文龙绘)。(a) 华北西部; (b) 华北东部

Figure 1 Ecological reconstruction of the Late Miocene *Hipparion* fauna in North China (art by Wenlong Shen). (a) Western region; (b) Eastern region



图2 海平面下降时的白令陆桥以及哺乳动物和人类的穿越迁徙

Figure 2 Bering land bridge and the migration of mammals and humans during the decline of sea level

最高阶段，真马在更新世初期又沿白令陆桥和巴拿马地峡扩散到其他大陆，在第四纪时广泛分布在亚洲、欧洲、非洲和南美洲^[20]。古近纪高温时期的海平面上升淹没巴拿马地峡，南美洲由此庇护了一个包括有袋类和原始有胎盘类的动物群，直到上新世海平面下降使巴拿马地峡重新联结南美和北美，高度特化的有胎盘哺乳类侵入^[21]。

1.3 纬度和高度的环境效应

脊椎动物的演化也受到纬度气候特征的强烈影响，物种丰富度从赤道向两极急剧下降的现象是生物学中最普遍的宏观模式之一，即多样性纬向梯度(latitudinal diversity gradient)^[22]。热带地区的生物种类远远多于温带和极地地区，例如，热带海洋鱼类群落的多样性显著高于高纬度冷水鱼类群落^[23,24]。另一方面，物种形成的最快速度发生在热带以外的物种贫乏地区，高纬度鱼类谱系形成新物种的速度比热带鱼类快得多^[25]。纬度的气候效应还表现在对一些动物类群的过滤作用。例如，现代东亚的扬子鳄(*Alligator sinensis*)和北美的密河鳄(*A. mississippiensis*)这两种短吻鳄具有密切的亲缘关系，它们的共同祖先生活在中生代晚期的温暖环境中；但新生代晚期高纬度的白令陆桥却因为严寒成为短吻鳄不可逾越的障碍，使它们在地理隔离的情况下形成不同的物种^[26]。

由海拔高度造成的环境，尤其是温度变化与纬度效应类似。青藏高原的隆升过程同时引起了动物群的演替，攀鲈科的地理分布就是一个典型的例子。攀鲈现今主要分布在南亚、东南亚和非洲中西部热带地区，其生

活环境的海拔大多在500 m以下，最高不到1200 m^[27]。攀鲈具有可以直接呼吸空气中氧气的迷鳃(labyrinth organ)，因而可以将头伸出水面进行呼吸，甚至在雨后攀上岸来“行走”^[28]。通过扫描电子显微镜发现，在藏北距今26 Ma的渐新世地层中发现的西藏始攀鲈(*Eoanabas thibetana*)化石也具有迷鳃，然而化石产地现代的海拔高度近5000 m，水体年均温低至约-1.0°C，与始攀鲈适应的生活环境截然不同^[29]。纳入化石材料的动物地理学分析结果显示，攀鲈类起源于始新世早期的东南亚地区，并至少在渐新世之前已扩散至青藏地区^[30]。包括青藏地区在内的欧亚大陆南缘在新生代早期可能位于低纬度的热带地区^[31,32]且存在地势低平的地带^[33]，当时青藏地区内部与东南亚的热带地区之间有水系相通^[34]。之后这一地区地势隆起，环境变干、变凉，致使攀鲈终于在此绝迹。然而，正是由于它们从起源地扩散至大陆碰撞的前缘地带，这些鱼类的后裔得以扩散至南亚次大陆，并经由此地最终扩散至非洲大陆^[30]。

2 温室期的动物演化

冈瓦纳大陆解体强烈地改变了北半球中低纬地区的地理地势和气候环境，也在欧亚大陆的生态体系和海洋生物多样性热点地区的演化历史上留下了深刻的印记^[35-38]。在海平面处于高位的晚白垩世，现今属于地中海地区的西特提斯区与多个洋区均有水道相连^[39]，这一特殊的地理位置使其成为当时海洋鱼类的一个多样性热点。古近纪早期的海陆分布与现今有很大差异：巴拿马地峡尚未连接南、北美洲，导致太平洋和大西洋可以在低纬度进行直接的循环；分隔南美洲和南极

洲的德雷克海峡那时是封闭的,阻止了南极洲的热量孤立;北极地区的范围也更有限,南、北极都未形成冰盖.现代哺乳动物的大多数目和许多科在古近纪期间形成,这个时间段的哺乳动物进化与全球气候事件有关^[40~42].

2.1 中、新生代温室气候转换期

晚白垩世以来构造作用造成的海陆分布格局的变化,促进了热带边缘浅海珊瑚礁生态系统的发育,进而孕育了以礁栖生物为主体的海洋生物多样性热点区.温室时期海平面高企的晚白垩世,西特提斯洋的海洋生物多样性发展至最大峰值^[36].进入新生代之后,随着板块的漂移与拼合,近5000万年以来全球海洋生物多样性峰值区经历了多次转移,自西向东几乎横跨半个地球,并至少出现在3个热点:从始新世(55~33 Ma)位于西特提斯洋(现今地中海地区),到始新世晚期和中中新世中晚期(37~11 Ma)转移到阿拉伯半岛和西印度洋,后从渐新世(33~23 Ma)至早中新世(23~16 Ma)转移到印太交汇区^[36,43].

在礁栖鱼类中,始新世时期西特提斯洋区及其附近多样性热点区的鱼类组成与现今印太交汇区十分相似,均包含诸如虾虎鱼、石斑鱼、雀鲷、蝴蝶鱼和鹦嘴鱼等80余个类群的冠群代表.以鳃科(金鳞鱼科)的长颌鳃和锯鳞鱼为例,其多样性峰值区位于现今的印太交汇区,它们也是始新世西特提斯洋多样性热点地区中数量最为丰富的鱼类.通过纳入化石种类的谱系分析和祖先分布区重建可知,新生代早期西特提斯生物多样性热点地区崩溃之后,金鳞鱼类的分布区呈现碎片化的特点,并随多样性热点区逐渐东移至现今的印太交汇区^[44].而随着澳洲板块的趋近,起源于这一地区的礁栖鱼类最终和东南亚热带海区的鱼类共同组成了现今海洋鱼类生物多样性的中心^[36].

2.2 古新世/始新世极热事件

100多年前,古新世/始新世界线就被认为是哺乳动物进化的一个重要时期,其气候环境背景是55.8 Ma的全球平均气温比现今高8°C^[45,46].这就是古新世/始新世极热事件(Palaeocene-Eocene thermal maximum, PETM),被称为新生代生物圈变化最剧烈的时期.相比于目前的海洋生态系统,当时以浮游微藻为基础的生态系统中食物链较长,各营养层级之间的能量损失限制了顶端捕食者的种群规模.因此,虽然一些远游型的

海洋掠食者(如鲸类、海豹、企鹅、金枪鱼等)在温室时期的晚白垩世和古近纪即已开始辐射演化,但其现代类型和多样性峰值的出现却是在后来冰室气候来临之时,当时较大的硅藻已成为生态系统重要的生产者,变短食物链构建的食物网中生态关系也变得更加多样化^[47].

而在陆地上,湿润的气候条件导致哺乳动物向北迁徙,且数量增加明显,同时一些哺乳动物类型在PETM期间体型变小.上升的大气CO₂浓度会降低食草动物对树叶的消化能力和营养吸收,由此降低了生长速率^[48],结果导致体型缩小,而不仅仅是温度升高的贝格曼法则显示的影响^[49,50].PETM期间干旱程度的增加也通过初级消费物,即植被的减少影响到哺乳动物的体型^[51],快速的短暂气候变化和伴随的生物扩散能够对哺乳动物群落演化有突然和长期持续的效应^[52].在PETM结束之后的降温时期,偶蹄目、奇蹄目和灵长目在亚洲起源,然后通过海平面下降迅速扩散到欧洲和北美,其扩散的时间不过几千年^[51,53~55].

2.3 新生代的气候适宜期

在始新世初期的降温之后再次发生增温,在52~50 Ma达到高潮,称为早始新世气候适宜期(Early Eocene climatic optimum, EECO).在渐新世初期发生了全球降温和极地冰量的增长^[56],这一过程一直持续到晚渐新世的变暖事件^[3].此后,全球冰量保持在较低水平,大洋底层水温略有升高,此趋势在中中新世达到顶峰,全球冰量显著减少,大洋底层水温度进一步上升^[57,58],形成17~15 Ma期间的中中新世气候适宜期(Middle Miocene climatic optimum, MMCO)^[3].

中新世是东亚哺乳动物向现代转变的一个重要时期,现代哺乳动物中大部分科在这一时期先后出现.中中新世温室时期长鼻类和偶蹄类的多样性显著增加,主要由古仓鼠类、安琪马、犀类、长鼻类、库班猪和皇冠鹿等组成了“铲齿象动物群”^[59,60].在准噶尔盆地北缘,中中新世哈拉玛盖组沉积时期具有大、小哺乳动物空前繁荣并伴有鳄鱼生存的暖湿生态环境,还有上猿(*Pliopithecus*)出现,指示MMCO的森林环境^[61].

鲤科鱼类是东亚地区淡水鱼类区系的主体,是高度适应东亚季风区河湖系统和气候环境的类群^[62].迄今已知最早的青鱼化石发现于内蒙古中中新世地层,远离了现生青鱼的生态区,显示区域环境自中中新世以来已发生巨大的变化^[63].草鱼类可能起源于渐新世

早期中国西部的一种肉食性鱼类, 当时那里是温带草原环境, 与现今草鱼的栖息环境不大相同. 随着青藏高原的强烈隆升, 东亚地区向东流入太平洋的大江大河最终形成, 同时亚洲夏季风进一步增强, 草鱼的地理分布最终局限于太平洋东岸的新环境, 演变成现生的种类, 并形成现今的生活和繁殖习性^[64].

3 冰室期的动物扩散

从晚始新世到早渐新世经历了持续的温度下降^[40,41,65-67], 最严重的降温事件是在33.5 Ma, 略晚于始新世/渐新世界线, 以年平均温度的下跌和始新世茂密森林向渐新世更开阔环境的植被变化为特征^[68]. 降温触发了动物群的转换模式, 并影响到哺乳动物的体形变化^[69,70]. 贝格曼法则适用于部分淡水鱼类, 但暖水型鱼类的体型变化则一般体现出与贝格曼法则相反的趋势^[71].

3.1 始新世/渐新世之交南极冰盖开始出现

34 Ma正值地质历史上的始新世-渐新世转换期, 全球气候环境发生了急剧变化, 由原来的温室环境, 骤变成冰室环境. 与之相伴的是大陆冰盖迅速扩大, 动物群显著更替^[40]. 这主要归因于强烈的气候变化, 特别是寒冷事件^[41]. 欧洲哺乳动物群在33.5 Ma的大间断(Grande Coupure)转换事件, 标志着始新世最后一个动物组合的结束, 此时亚洲的哺乳动物迁徙到欧洲^[65]. 这一事件在亚洲的表现则被称为蒙古重建(Mongolian Remodelling), 动物群组成反映了始新世主要时期为适合于奇蹄类的温暖、潮湿的环境, 而渐新世时期支撑啮齿类和兔形类的是一个干冷的环境^[11,72]. 在中始新世末, 脊齿獭科灭绝, 戴氏獭科从4个属锐减到1个属, 同时犀超科中属下降的幅度也超过了一半^[73].

这一时期的全球气候变化改变了灵长类的演化轨迹, 甚至关系到人类的非洲起源. 灵长类是对温度很敏感的动物, 在这个转换期, 灵长类的演化受到了巨大影响. 一些地区原本非常繁盛的灵长类动物, 在经历了这次气候环境剧变之后, 几乎完全绝灭. 亚洲南部和非洲北部的热带地区, 成为灵长类动物的避难所. 生活于非洲的类人猿在经过这次气候事件之后更加繁盛起来, 为后来人类的起源与演化奠定了基础^[74].

3.2 上新世/更新世之交北极冰盖形成

晚中新世在中中新世温室气候之后重新发生降温

事件, 南极冰盖再次形成^[75,76]. $\delta^{18}\text{O}$ 的平均值在晚中新世持续上升, 直到早上新世. 晚中新世的降温过程也是全球性的, 这个时期气候变冷和海退同时进行, 海平面下降幅度达40~50 m^[15]. 经过上新世的短暂升温后, 第四纪初2.6 Ma北极冰盖大规模扩大, 季风气候急剧加强, 黄土开始在中国北方大面积沉积, 哺乳动物群发生重大变化, 大量三趾马动物群特有的成员在此之前灭绝, 真马和巨颞虎从北美经过白令陆桥进入欧亚^[20]. 至晚更新世, 大量适应极端寒冷气候的物种组成猛犸象-披毛犀动物群^[77]. 由于物种的频繁迁徙交流, 第四纪古北界和东洋界的界线一直在秦岭与长江之间摆动, 呈现一种时空动态变化的格局^[78]. 人类也以迁徙和扩散应对气候环境变化的影响, 现代人在0.2 Ma寒冷的冰期走出非洲^[79,80], 生活在亚洲东部的蒙古人种在25~15 ka之间的末次冰期期间通过白令陆桥迁徙到北美^[81](图2).

青藏高原在上新世达到现代高度后, 其气候环境已具有冰冻圈的特点, 必然导致生物群发生相应变化. 第四纪的冰期动物群长期被推断可能起源于高纬度的北极圈地区, 但该假说一直没有可信的证据. 在札达盆地上新世哺乳动物化石组合中发现的已知最原始的披毛犀、雪豹、北极狐、盘羊等寒冷适应性动物, 证明青藏高原才是冰期动物群最初的演化中心^[82]. 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 C_3 植物在植被中占有统治地位^[83], 也反映出当时为高海拔的寒冷环境. 当第四纪冰期到来时, 这些动物拥有了在冰冻环境下生存的竞争优势, 因而迅速扩散到青藏高原周边以及更遥远的地区(图3).

冰期也曾对鱼类的演化和分布区的变化产生过显著的影响. 冰川阻断迁徙河道, 使部分七鳃鳗丢失了洄游习性, 进而丢失了进食的能力, 个体生命周期发生了重要的改变^[84]. 欧洲的伊比利亚半岛被认为是部分七鳃鳗(*Lampetra*)在大冰期的“避难所”, 这里的七鳃鳗种群的遗传多样性相当可观, 可能是多次冰川事件中数代幸存者积累所得, 而欧洲中部和北部同类种群的遗传多样性水平明显更低, 可能代表着其祖先在冰期之后新近的扩散事件^[85,86]. 除了七鳃鳗, 一些源自太平洋地区的海生冷水性洄游鱼类(如鲱科的*Eleginus navaga*和*Theragra chalcogramma*、鲱科的*Clupea pallasii*、胡瓜鱼科的*Osmerus mordax*和*Hypomesus olidus*)也被认为在冰期之后曾沿着欧亚大陆的北冰洋岸线向西扩散并拓殖于欧洲北部海域^[87].



图 3 冰期动物在青藏高原的起源和扩散

Figure 3 Origin and dispersal of the Ice Age mammals in the Tibetan Plateau

4 结论

新生代冰室-温室气候频繁转换，中间有过多次小幅升温事件，但整体是一个降温的趋势。脊椎动物，尤其是哺乳动物在新生代显著的全球性气候事件影响下经历了由古老类群为主向现代类群为主的转变，新生代动物地理区系的演变受到水循环的显著影响。

水汽条件决定的湿度变化控制了森林、草原等植被转换，使得我国新生代各地质时期不同地区哺乳动物群的组成及特征产生了明显的区域性差异。全球变化引起的海平面升降导致了各大陆的连接或分隔，促进或阻隔了不同大陆之间的动物交流。

古新世/始新世极热事件导致哺乳动物向北迁徙，且数量增加明显，哺乳动物的灵长目、奇蹄目和偶蹄目等在此事件之后很快在亚洲起源，并通过海平面下降产生的陆桥迅速扩散到欧洲和北美。极热事件之后的小幅增温事件造就了早始新世和中中新世气候适宜期，物种多样性显著增加，中新世成为东亚哺乳动物向现代转变的重要时期。

始新世/渐新世之交全球环境急剧变化，温室环境骤变为冰室环境，导致显著的动物群更替，改变了灵长类的演化轨迹，甚至关系到人类的非洲起源。晚中新世以来的降温事件使得哺乳动物群发生重大变化，进一步影响到人类的迁徙和扩散，也对鱼类的演化和分布区的变化产生了显著的影响。物种的频繁迁徙交流，造就了第四纪古北界和东洋界界线的时空动态变化。

青藏高原的隆升过程中海拔高度的变化产生了与纬度效应类似的物种多样性梯度，引起了动物群的演替。青藏高原在上新世已经达到现代的高度，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。随着第四纪冰期的到来，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远的地区，组成晚更新世猛犸象-披毛犀动物群。

鲤科鱼类的区域环境自中中新世以来发生巨大的变化，随着青藏高原的强烈隆升，现代河流系统的形成，以及亚洲夏季风的进一步加强，在多样性组成和地理分布上逐渐趋近今天的面貌，成为东亚地区淡水鱼类区系的主体，并形成现今的生活和繁殖习性。

致谢 衷心感谢同济大学汪品先院士、国家自然科学基金委员会郭正堂院士和中国科学院南京地质古生物研究所朱茂炎研究员组织并邀请参加“水循环的地质演变”专题讨论会；感谢国家自然科学基金委员会资助会议召开。

参考文献

- Guinot G, Cavin L. ‘Fish’ (Actinopterygii and Elasmobranchii) diversification patterns through deep time. *Biol Rev*, 2016, 91: 950–981
- Hsü K J, Ryan W B F, Cita M B. Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature*, 1973, 242: 240–244
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
- Qiu Z, Li C. Evolution of Chinese mammalian faunal regions and elevation of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. *Sci China Ser D-Earth Sci*, 2005, 48: 1246–1258
- MacFadden B J. Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Cambridge: Cambridge University Press, 1992
- Wang X M, Flynn L J, Fortelius M. Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology. New York: Columbia University Press, 2013
- Tong Y S, Zheng S H, Qiu Z D. Evolution of Cenozoic mammalian faunal regions of China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1996, 34: 215–228 [童永生, 郑绍华, 邱铸鼎. 中国新生代哺乳动物区系演变. 古脊椎动物学报, 1996, 34: 215–228]
- Qiu Z D. History of Neogene micromammal faunal regions of China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1996, 34: 279–296 [邱铸鼎. 中国晚第三纪小哺乳动物区系史. 古脊椎动物学报, 1996, 34: 279–296]
- Zhang R Z. Zoogeography of China (in Chinese). Beijing: Science Press, 1999 [张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 1999]
- Guo S X. Note on phytogeographic provinces and ecological environment of Late Cretaceous and Tertiary floras in China (in Chinese). In: Editorial Committee of Basic Theory of Paleontology, ed. *Palaeobiogeographic Provinces of China*. Beijing: Science Press, 1983. 164–177 [郭双兴. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区与生态环境的探讨. 见: 古生物学基础理论丛书编委会, 编. 中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 1983. 164–177]
- Meng J, McKenna M C. Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature*, 1998, 394: 364–367
- Deng T, Liang Z, Wang S Q, et al. Discovery of a Late Miocene mammalian fauna from Siziwang Banner, Inner Mongolia, and its paleozoogeographical significance. *Chin Sci Bull*, 2011, 56: 526–534
- Li Z, Stidham T A, Deng T, et al. Evidence of Late Miocene peri-Tibetan aridification from the oldest Asian species of sandgrouse (Aves: Pteroclididae). *Front Ecol Evol*, 2020, 8: 59
- Hamlington B D, Gardner A S, Ivins E, et al. Understanding of contemporary regional sea-level change and the implications for the future. *Rev Geophys*, 2020, 58: e2019rg000672
- Kennett J P. Marine Geology. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1982
- Vermeer M, Rahmstorf S. Global sea level linked to global temperature. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21527–21532
- Milne G A, Gehrels W R, Hughes C W, et al. Identifying the causes of sea-level change. *Nat Geosci*, 2009, 2: 471–478
- Deng T, Xue X X. Chinese Fossil Horses of *Equus* and Their Environment (in Chinese). Beijing: China Ocean Press, 1999 [邓涛, 薛祥熙. 中国的真马化石及其生活环境. 北京: 海洋出版社, 1999]
- Sun B, Liu Y, Chen S, et al. *Hippotherium* Datum implies Miocene palaeoecological pattern. *Sci Rep*, 2022, 12: 3605
- Sun B, Deng T. The *Equus* Datum and the early radiation of *Equus* in China. *Front Ecol Evol*, 2019, 7: 429
- Woodburne M O. The great American biotic interchange: Dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *J Mammal Evol*, 2010, 17: 245–264
- Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am Natist*, 2004, 163: 192–211
- Tittensor D P, Mora C, Jetz W, et al. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 2010, 466: 1098–1101
- Stuart-Smith R D, Bates A E, Lefcheck J S, et al. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 2013, 501: 539–542
- Rabosky D L, Chang J, Title P O, et al. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 2018, 559: 392–395
- Xu Q Q, Huang C C. Some problems in evolution and distribution of *Alligator* (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1984, 22: 49–53 [徐钦琦, 黄祝坚. 试论晚白垩世以来气候、地理等因素的变化对鼍类的进化及地理分布的影响. 古脊椎动物学报, 1984, 22: 49–53]
- Berra T M. Freshwater Fish Distribution. San Diego: Academic Press, 2007
- Rüber L, Britz R, Zardoya R. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei). *Syst Biol*, 2006, 55: 374–397
- 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
- 30 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
- 31 Tong Y, Yang Z, Mao C, et al. Paleomagnetism of Eocene red-beds in the eastern part of the Qiangtang Terrane and its implications for uplift and southward crustal extrusion in the southeastern edge of the Tibetan Plateau. [Earth Planet Sci Lett](#), 2017, 475: 1–14
- 32 Spicer R A, Su T, Valdes P J, et al. The topographic evolution of the Tibetan Region as revealed by palaeontology. [Palaeobiod Palaeoenviron](#), 2021, 101: 213–243
- 33 Su T, Spicer R A, Wu F X, et al. A Middle Eocene lowland humid subtropical “Shangri-La” ecosystem in central Tibet. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2020, 117: 32989–32995
- 34 Chen Y, Yan M, Fang X, et al. Detrital zircon U-Pb geochronological and sedimentological study of the Simao Basin, Yunnan: Implications for the Early Cenozoic evolution of the Red River. [Earth Planet Sci Lett](#), 2017, 476: 22–33
- 35 Cowman P F, Bellwood D R. The historical biogeography of coral reef fishes: Global patterns of origination and dispersal. [J Biogeogr](#), 2013, 40: 209–224
- 36 Leprieux F, Descombes P, Gaboriau T, et al. Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. [Nat Commun](#), 2016, 7: 11461
- 37 Liu H, Li S, Ugolini A, et al. Tethyan closure drove tropical marine biodiversity: Vicariant diversification of intertidal crustaceans. [J Biogeogr](#), 2018, 45: 941–951
- 38 Zhao Z, Hou Z E, Li S Q. Cenozoic Tethyan changes dominated Eurasian animal evolution and diversity patterns. [Zool Res](#), 2021, 42: 1–11
- 39 Scotese C R. An atlas of Phanerozoic paleogeographic maps: The seas come in and the seas go out. [Annu Rev Earth Planet Sci](#), 2021, 49: 679–728
- 40 Prothero D R, Berggren W A. Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution. Princeton: Princeton University Press, 1992
- 41 Janis C M. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. [Annu Rev Ecol Syst](#), 1993, 24: 467–500
- 42 Stucky R K. Evolution of land mammal diversity in North America during the Cenozoic. [Curr Mammal](#), 1990, 2: 375–432
- 43 Renema W, Bellwood D R, Braga J C, et al. Hopping hotspots: Global shifts in marine biodiversity. [Science](#), 2008, 321: 654–657
- 44 Dornburg A, Moore J, Beaulieu J M, et al. The impact of shifts in marine biodiversity hotspots on patterns of range evolution: Evidence from the Holocentridae (squirrelfishes and soldierfishes). [Evolution](#), 2015, 69: 146–161
- 45 Westerhold T, Röhl U, Raffi I, et al. Astronomical calibration of the Paleocene time. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2008, 257: 377–403
- 46 Bowen G J, Maibauer B J, Kraus M J, et al. Two massive, rapid releases of carbon during the onset of the Palaeocene-Eocene thermal maximum. [Nature](#), 2015, 8: 44–47
- 47 Norris R D, Turner S K, Hull P M, et al. Marine ecosystem responses to Cenozoic global change. [Science](#), 2013, 341: 492–498
- 48 Owensby C E, Cochran R C, Auen L M. Effects of elevated carbon dioxide on forage quality for ruminants. In: Koerner C, Bazzaz F, eds. Carbon Dioxide, Populations, and Communities. San Diego: Academic Press, 1996. 363–371
- 49 Jardine P. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum. [Palaeont Online](#), 2011, 1: 1–7
- 50 Chester S G B, Bloch J I, Secord R, et al. A new small-bodied species of *Palaeonictis* (Creodonta, Oxyaenidae) from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. [J Mammal Evol](#), 2010, 17: 227–243
- 51 Secord R, Bloch J I, Chester S G B, et al. Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. [Science](#), 2012, 335: 959–962
- 52 Clyde W C, Gingerich P D. Mammalian community response to the latest Paleocene thermal maximum: An isotaphonomic study in the northern Bighorn Basin, Wyoming. [Geology](#), 1998, 26: 1011–1014
- 53 Read T D, Salzberg S L, Pop M, et al. Comparative genome sequencing for discovery of novel polymorphisms in *Bacillus anthracis*. [Science](#), 2002, 296: 2028–2033
- 54 Gingerich P D. Mammalian responses to climate change at the Paleocene-Eocene boundary: Polecat Bench record in the northern Bighorn Basin, Wyoming. [Geol Soc Am Spec Pap](#), 2003, 369: 463–478
- 55 Ni X, Gebo D L, Dagosto M, et al. The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. [Nature](#), 2013, 498: 60–64
- 56 Hambrey M J, Ehrmann W U, Larsen B. Cenozoic glacial record of the Prydz Bay continental shelf, East Antarctica. [Proc Ocean Drill Progr Sci Results](#), 1991, 119: 77–132
- 57 Miller K G, Wright J D, Fairbanks R G. Unlocking the Ice House: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. [J Geophys Res](#), 1991, 96: 6829–6848
- 58 Wright J D, Miller K G, Fairbanks R G. Early and Middle Miocene stable isotopes: Implications for deepwater circulation and climate. [Paleoceanography](#), 1992, 7: 357–389
- 59 Deng T, Hou S K, Wang H J. The Tunggur stage of the continental Miocene in China. [Acta Geol Sin](#), 2007, 81: 709–721
- 60 Deng T, Qiu Z X, Wang B Y, et al. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, northwestern China. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology. New York: Columbia University Press, 2013. 243–273

- 61 Ye J, Wu W Y, Ni X J, et al. The Duolebulejin section of northern Junggar Basin and its stratigraphic and environmental implication (in Chinese). *Sci Sin Terrae*, 2012, 42: 1523–1532 [叶捷, 吴文裕, 倪喜军, 等. 新疆准噶尔盆地北缘夺勒布勒津剖面的地层学及环境意义. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42: 1523–1532]
- 62 Tao W, Yang L, Mayden R L, et al. Phylogenetic relationships of Cypriniformes and plasticity of pharyngeal teeth in the adaptive radiation of cyprinids. *Sci China Life Sci*, 2019, 62: 553–565
- 63 Chen P, Arratia G. Oldest known *Mylopharyngodon* (Teleostei: Cyprinidae) from the Mongolian Plateau and its biogeographical implications based on ecological niche modeling. *J Vertebr Paleontol*, 2010, 30: 333–340
- 64 Su R F, Chang M M, Chen G J. Fossil pharyngeal teeth of grass carp group and their implications for evolution, temporal and spatial distribution pattern, and paleoenvironment. *Sci China Life Sci*, 2021, 64: 1844–1859
- 65 Buchardt B. Oxygen isotope palaeotemperatures from the Tertiary period in the North Sea area. *Nature*, 1978, 275: 121–123
- 66 Cavalier C, Chateaufneuf J J, Pomerol C, et al. The geological events at the Eocene/Oligocene boundary. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1981, 36: 223–248
- 67 Shackleton N J, Backman J, Zimmerman H, et al. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. *Nature*, 1984, 307: 620–623
- 68 Prothero D R, Heaton T H. Faunal stability during the Early Oligocene climatic crash. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1996, 127: 257–283
- 69 Kurten B. Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson, 1968
- 70 Klein R G, Scott K. Glacial/interglacial size variation in fossil spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) from Britain. *Quat Res*, 1989, 32: 88–95
- 71 Rypel A L. The cold-water connection: Bergmann's Rule in North American freshwater fishes. *Am Natist*, 2014, 183: 147–156
- 72 Sun J, Ni X, Bi S, et al. Synchronous turnover of flora, fauna and climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia. *Sci Rep*, 2014, 4: 7463
- 73 Bai B, Meng J, Janis C M, et al. Perissodactyl diversities and responses to climate changes as reflected by dental homogeneity during the Cenozoic in Asia. *Ecol Evol*, 2020, 10: 6333–6355
- 74 Ni X, Li Q, Li L, et al. Oligocene primates from China reveal divergence between African and Asian primate evolution. *Science*, 2016, 352: 673–677
- 75 Vincent E, Killingley J S, Berger W H. Miocene oxygen and carbon isotope stratigraphy of the tropical Indian Ocean. *Geol Soc Am Mem*, 1985, 163: 103–130
- 76 Flower B P, Kennett J P. Middle Miocene deepwater paleoceanography in the southwest Pacific: Relations with East Antarctic Ice Sheet development. *Paleoceanography*, 1995, 10: 1095–1112
- 77 Qiu Z X. Quaternary environmental changes and evolution of large mammals in North China. *Vert Palasiat*, 2006, 44: 109–132
- 78 Norton C J, Jin C Z, Wang Y, et al. Rethinking the Palearctic-Oriental biogeographic boundary in Quaternary China. In: Norton C J, Braun D R, eds. *Asian Paleanthropology: From Africa to China and Beyond*. Berlin: Springer, 2010. 81–100
- 79 Nielsen R, Akey J M, Jakobsson M, et al. Tracing the peopling of the world through genomics. *Nature*, 2017, 541: 302–310
- 80 Harvati K, Röding C, Bosman A M, et al. Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. *Nature*, 2019, 571: 500–504
- 81 Hoffecker J F, Powers W R, Goebel T. The colonization of Beringia and the peopling of the New World. *Science*, 1993, 259: 46–53
- 82 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
- 83 Wang Y, Xu Y, Khawaja S, et al. Diet and environment of a mid-Pliocene fauna from southwestern Himalaya: Paleo-elevation implications. *Earth Planet Sci Lett*, 2013, 376: 43–53
- 84 Hardisty M W. General introduction to lampreys. In: Holčík J, ed. *The Freshwater Fishes of Europe, Vol 1, Part I: Petromyzontiformes*. Wiesbaden: Aula, 1986. 19–83
- 85 Espanhol R, Almeida P R, Alves M J. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation. *Mol Ecol*, 2007, 16: 1909–1924
- 86 Mateus C S, Almeida P R, Quintella B R, et al. mtDNA markers reveal the existence of allopatric evolutionary lineages in the threatened lampreys *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) in the Iberian glacial refugium. *Conserv Genet*, 2011, 12: 1061–1074
- 87 Makhrov A A, Lajus D L. Postglacial colonization of the North European seas by Pacific fishes and lamprey. *Contemp Probl Ecol*, 2018, 11: 247–258

Summary for “新生代温室和冰室气候背景下动物区系的演变”

Faunal evolution under the background of the Cenozoic greenhouse and icehouse climate

Tao Deng^{1,2,3*}, Sukuan Hou^{1,2,3} & Feixiang Wu^{1,2}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 Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China* Corresponding author, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

The Cenozoic ecosystem was similar to today's world throughout the evolution of life on Earth. The current biosphere is more closely related to the hydrosphere due to the emergence of reef-building organisms and the breeding of a large number of marine organisms, particularly fish, which account for more than half of today's vertebrate taxonomic diversity. The humidity change determined by the water vapor condition controls the turnovers of forests, grasslands, and other vegetation, resulting in obvious regional differences in the composition and characteristics of mammalian faunas in different regions of China during each geological period of the Cenozoic. The rise and fall of sea level caused by global change resulted in the connection or separation of continents, as well as the promotion or obstructing of animal exchanges between continents. The Cenozoic's significant global climate events had a significant impact on the ecosystem. Under these environmental conditions, mammals evolved from archaic to modern forms, and the fish fauna resembled today in terms of diversity composition and geographical distribution. The climate of the Cenozoic icehouse or greenhouse changed frequently, but it was a cooling trend overall, despite many warming events in the meantime. The Paleocene/Eocene boundary represents an important period in mammalian evolution, with a climate and environment background that the global average temperature at 55.8 Ma is 8°C higher than today. Humid climate conditions drove mammals northward, and many mammalian orders, including Primates, Perissodactyla, and Artiodactyla, arose soon after and spread rapidly via land bridges in high latitudes. Small warming events following the PETM resulted in Early Eocene and Middle Miocene climatic optimums, and species diversity increased significantly. The global environment changed dramatically at the Eocene/Oligocene transition, and the greenhouse environment abruptly changed into the icehouse environment, resulting in significant faunal replacement, changing the evolution trajectory of primates, and even relating to the African origin of human beings. Cooling events since the Late Miocene have resulted in significant changes in mammalian faunas, affecting human migration and expansion as well as the evolution and distribution of fish. During the uplift of the Tibetan Plateau, the change in altitude caused a species diversity gradient similar to the latitude effect, which led to the fauna turnover. The Tibetan Plateau reached a modern height in the Pliocene, and its climate and environment have cryosphere characteristics, making it the initial evolution center of glacial fauna. When the Quaternary Ice Age arrived, the animals that had adapted to the freezing environment quickly spread to the Tibetan Plateau's periphery and further afield, forming the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* fauna. Cyprinidae's regional environment has changed dramatically since the Miocene. Cyprinidae has become the main body of the East Asian freshwater fish fauna and has formed its current living and breeding habits, as a result of the strong uplift of the Tibetan Plateau, the formation of the modern river system, and the further strengthening of the Asian summer monsoon. At around 2.6 Ma, the global temperature fell below today's level for the first time, resulting in significant freezing of seawater and a significant drop in sea level. The Bering Strait was exposed from the sea and transformed into a land bridge connecting North America and Eurasia, facilitating animal exchanges between the two continents. The Quaternary Palearctic and Oriental boundary experienced temporal and spatial dynamic changes as a result of frequent migration and species exchange. The water cycle not only influences zoogeographical evolution but it is also linked to the security of biological resources and humanity's future development.

greenhouse, icehouse, fauna, Cenozoic, mammal, fishdoi: [10.1360/TB-2022-0722](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0722)