中国科学: 地球科学 2024 年 第 54 卷 第 9 期: 2989 ~ 3004
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

始新世-渐新世气候转折期的植被变化: 全球信号与区域特征

吴梦晓[1,2], Lutz KUNZMANN[2*], 李树峰[1], Vasilis TEODORIDIS[3], 周浙昆[2], 苏涛[1,4,5*]

1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 西双版纳 666303;
2. Senckenberg Natural History Collections Dresden, Königsbrücker Landstraße 159, Dresden 01109, Germany;
3. Department of Biology and Environmental Studies, Faculty of Education, Charles University, Magdalény Rettigové 4, 116 39 Prague 1, Czech Republic;
4. 成都理工大学油气藏地质及开发工程全国重点实验室, 成都 610059;
5. 成都理工大学沉积地质研究院, 成都 610059
* 通讯作者, E-mail: lutz.kunzmann@senckenberg.de(Lutz KUNZMANN), sutao@cdut.edu.cn(苏涛)

收稿日期: 2023-09-26; 收修改稿日期: 2024-04-01; 接受日期: 2024-05-10; 网络版发表日期: 2024-08-07
国家重点研发计划项目(2022YFF0800800)、国家自然科学基金项目(42072024, 42320104005)和中德(CSC-DAAD)博后奖学金项目(57607866)资助

摘要 始新世-渐新世气候转折期(Eocene-Oligocene Transition, EOT)是一次全球快速变冷事件. 这次事件是现代冰室气候的开端, 受到构造活动、海陆位置和古地理位置等多重因素的影响, 陆地生态系统对这一全球事件的响应具有空间异质性. 本研究对上巴顿阶和普利亚本阶(37.71~33.9Ma)至吕珀尔阶(33.9~27.82Ma)青藏高原东南缘和欧洲中纬度地区7个化石产地的9个植物群开展研究, 比较晚始新世和早渐新世这两个地区的植被类型和叶结构特征变化. 结果表明: 两个研究区域的植被组成均响应了气候变化, 主要表现为常绿阔叶成分比例下降和植被类型的改变. 两个研究区域的植被类型均经历了从晚始新世亚热带常绿阔叶林向早渐新世温带落叶阔叶林或混交中生林的转变. 对叶结构特征的研究表明, 欧洲中纬度地区的叶缘特征和二级脉类型发生了显著变化, 而青藏高原东南缘的叶面积明显减小. 本研究表明, 全球和区域因素对于研究地区植被的演化发挥着关键作用.

关键词 始新世-渐新世气候转折期, 植物化石, 古气候, 叶结构, 生物多样性

1 引言

始新世-渐新世气候转折期(Eocene-Oligocene Transition, EOT)是与新生代全球变冷、南极大陆冰川作用和全球海平面大规模下降相关的重要气候转折期之一(Zachos等, 2001; Coxall等, 2005; Pagani等, 2011; Westerhold等, 2020; Hutchinson等, 2021). Coxall和Pearson(2007)将EOT称为"加速气候和生物变化的时期", EOT始于始新世-渐新世界限之前(33.9Ma; Cohen等, 2013), 持续了约750ka. Hutchinson等(2021)修订和更新了EOT的时间框架, EOT的下限(以下称为起点)由热带海洋超微化石类群的灭绝事件限定在约34.44Ma;

中文引用格式: 吴梦晓, Kunzmann L, 李树峰, Teodoridis V, 周浙昆, 苏涛. 2024. 始新世-渐新世气候转折期的植被变化: 全球信号与区域特征. 中国科学: 地球科学, 54(9): 2989–3004, doi: 10.1360/N072023-0239
英文引用格式: Wu M, Kunzmann L, Li S, Teodoridis V, Zhou Z, Su T. 2024. Vegetation changes across the Eocene-Oligocene transition: Global signals vs. regional development. Science China Earth Sciences, 67(9): 2937–2952, https://doi.org/10.1007/s11430-023-1335-8

© 2024 《中国科学》杂志社

EOT的上线限(以下称为终点)由δ^{18}O显著增加限定在33.65Ma. Hutchinson等(2021)还指出, EOT的发生主要与海水明显变冷有关, 而结束主要表现为大量冰的形成和与之相伴的海平面下降. 海平面改变引起了欧亚大陆显著的古地形地貌变化, 成为动物群"大间断"的主要原因(Hooker等, 2004). 同样的地形地貌变化可能是早渐新世植物区系跨越欧亚大陆扩散的主要原因(Akhmetiev等, 2009). 全球大气二氧化碳含量下降(Beerling和Royer, 2011; Sheldon等, 2012; Anagnostou等, 2016; Elsworth等, 2017), 南极环流加强以及地球轨道参数的改变(Egan等, 2013; Scher等, 2015; Coxall等, 2018; Tardif等, 2021)驱动了全球气候的转变(Coxall和Pearson, 2007). 目前已有大量根据海洋和陆地沉积物对EOT的研究(Zachos等, 1996; Liu等, 2009; Pearson等, 2009; Coxall等, 2018; Wade等, 2020; Toumoulin等, 2022). 然而, 受到构造活动和古地理位置等因素的影响, 不同区域气候变化幅度和对地质时期生态系统的影响呈现出较大的差异(Chamberlain等, 2012; Hren等, 2013; Kocsis等, 2014; Kargaranbafghi和Neubauer, 2018; Ding等, 2022; Xie等, 2022; Zheng等, 2022). 陆相沉积记录显示, 动物和植物对EOT全球变冷事件的响应具有较大的差异(Kocsis等, 2014; Pound和Salzmann, 2017). 虽然许多地区都报道了与气候相关的植被变化, 但部分地区的气候和植被并没有受到全球变化的显著影响(Herman等, 2017; Pound和Salzmann, 2017; Tosal等, 2018).

例如, 随着青藏高原的形成, 其东南缘在EOT之前经历了从干旱到湿润气候的转变(Sorrel等, 2017; Fang等, 2021; Zheng等, 2022). 而东北缘的西宁盆地在EOT之前发生了大范围的干旱化(Dupont-Nivet等, 2007, 2008; Barbolini等, 2020). 因此, 需更多的研究来深入探讨陆地生态系统响应EOT全球变化的具体模式(Page等, 2019).

本研究旨在比较欧亚大陆两个地理位置相距较远地区的植被在EOT的变化. 这两个地区具有上巴顿阶到吕珀尔阶的多个植物群, 涵盖了EOT前、后的植被面貌(图1). 一个研究区域为青藏高原东南缘, 受新生代构造活动的强烈影响, 该地区在早渐新世之前就已形成明显的地形差异(Hoke, 2018; Su等, 2019; Xiong等, 2020; Wu等, 2022), 该地区的现代植物多样性面貌早在EOT之前就已出现(Su等, 2019). 另一个研究区域为欧洲中纬度地区, 由古北海低地沿海平原和附近受火山活动影响的腹地组成(Kvaček和Teodoridis, 2011; Standke等, 2010; Kunzmann, 2012; Kunzmann和Walther, 2012), 该地区主要受到全球海平面和气候变化的影响, 而区域地质作用的影响相对较小. 这两个区域分别代表了低纬度高海拔山地带和中纬度低海拔沿海地区. 此外, 欧洲古近纪植物区系与东亚和东南亚的现代常绿阔叶林和混交中生林相似(Teodoridis等, 2012), 使得本研究的比较具有可行性.

2 材料和方法

2.1 材料

在青藏高原东南缘选取了3个化石产地的4个植物群. 根据区域地层对比和古生物化石, 这些化石产地的时代曾被划为中新世(中国新生代植物编写组, 1978). 近年来依据放射性同位素测年结果, 这3个化石产地的时代均被修订为古近纪(Gourbet等, 2017; Linnemann等, 2018; Su等, 2019). 其中, 吕合植物群的地层以泥岩为主, 含数层煤和火山灰(Linnemann等, 2018), 植物群的时代为(33±1)Ma(U-Pb法)(Linnemann等, 2018). 孢粉化石和大化石的重建结果均表明, 该地区当时的植被为常绿落叶阔叶混交林(Tang等, 2020; Wu等, 2022). 芒康1号植物群和芒康3号植物群为拉乌拉组, Ar-Ar法测出的年代分别为(33.4±0.6)Ma和(34.6±0.8)Ma(Su等, 2019). Zhao等(2023)通过U-Pb法测得拉乌拉组的时代为中始新世到晚始新世. 上述两项研究测年结果的差异可能是方法不同所致. Su等(2019)提供了化石植物类群的详细信息, 本文采用该研究的测年结果. 晚始新世芒康植物群的主要类群为壳斗科和桦木科, 早渐新世转变为蔷薇科和杨柳科为主的高山灌丛(Deng等, 2020). 剑川盆地新生代沉积划分为六个组, 其中双河组((35.9±0.9)Ma含煤且具有大量的植物化石(Gourbet等, 2017). 该植物群以壳斗科和樟科为主, 为亚热带常绿阔叶林(中国新生代植物编写组, 1978; 戈宏儒和李代芸, 1999; 网络版附表S1, http://earthcn.scichina.com), 其孢粉记录含有比大化石记录更多的蕨类和落叶成分(Wu等, 2018).

本研究在欧洲中纬度地区选取了4个化石产地的5个植物群. Seifhennersdorf植物群时代晚于EOT(Bellon等, 1998), Haselbach HC植物群也是一个稍晚于EOT的

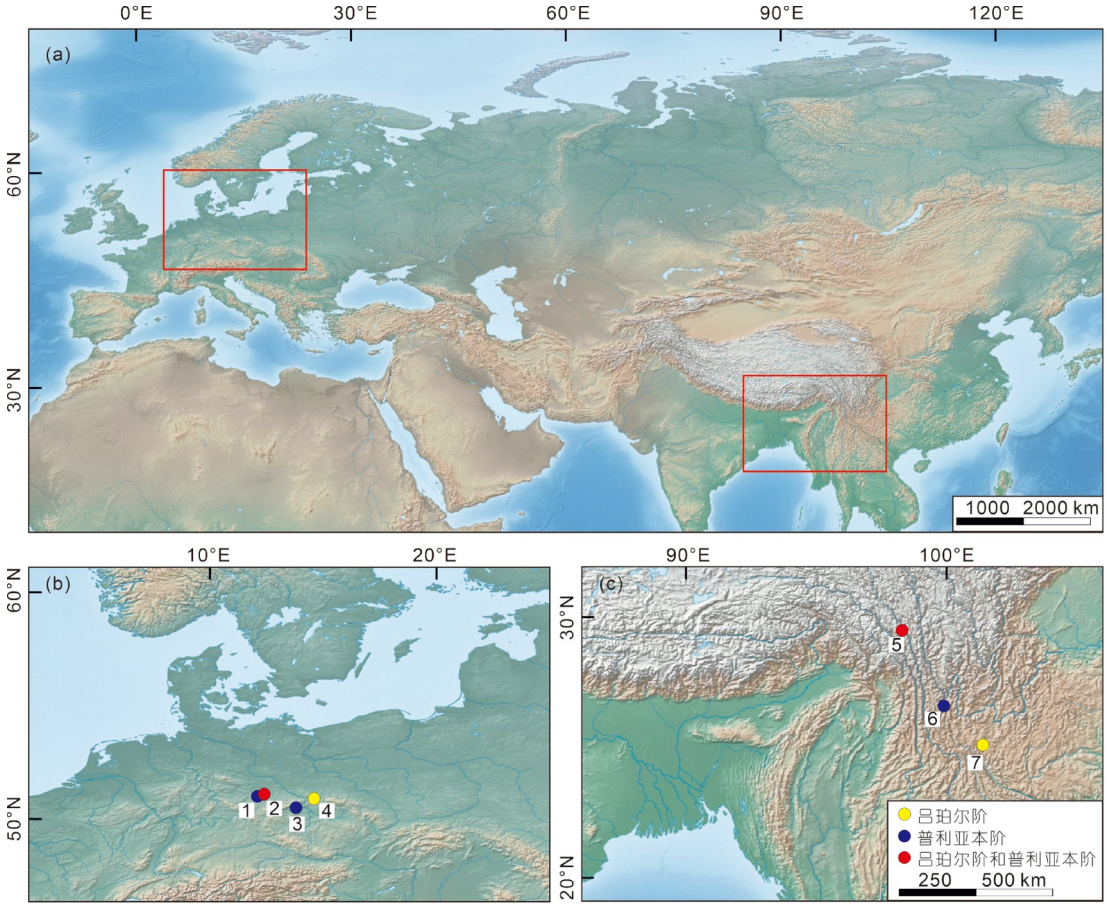

图 1　化石产地位置

(a) 研究区域地图, 红色方框分别指欧洲中纬度地区和青藏高原东南缘; (b) 欧洲中纬度地区研究区域放大图; (c) 青藏高原东南缘研究区域放大图. 1, Profen-Süd 3u; 2, Haselbach; 3, Kučlín; 4, Seifhennersdorf; 5, 芒康; 6, 剑川; 7, 吕合

植物群, 即"后大间断"植物群(Akhmetiev等, 2009). 另外三个植物群(Profen-Süd 3u, Kučlín, 和Haselbach 2-3mi)早于EOT(Teodoridis和Kvaček, 2015; Moraweck等, 2019). 其中Kučlín位于捷克共和国北波希米亚, 是一个受火山活动影响的腹地, 其植被类型为亚热带阔叶林(Kvaček和Teodoridis, 2011), 德国东部的Seifhennersdorf植物群为同一腹地暖温带常绿落叶阔叶混交林(Walther和Kvaček, 2007; Müller等, 2023). Profen-Süd 3u植物群和德国中部Weisselster地区的两个Haselbach植物群为滨海平原地带性植被(Moraweck等, 2015; Teodoridis和Kvaček, 2015; Kunzmann等, 2019; Moraweck等, 2019). 已有文献描述了Profen-Süd 3u植物群和Haselbach 2-3mi植物群属于常绿阔叶林(Mai和Walther, 2000). 这些化石采集自Borna组Bruckdorf段(Standke等, 2010), 代表着温带中生林(常绿/落叶) (Kunzmann和Walther, 2007; Kunzmann和Walther, 2012)(表1, 附表S2). Krutzsch(2011)报道了德国中部和东部依据孢粉数据推断的区域性植被演化历史. 一般而言, 孢粉植物群能详细反映区域性植被面貌. 古近纪早-中普利亚本阶18号孢粉带对应亚热带常绿阔叶林, 早渐新世20A孢粉带为温带常绿落叶阔叶混交林(Krutzsch, 2011). 但是晚普利亚本阶19号孢粉带的植被面貌目前还知之甚少, 没有可用于和大化石比较的孢粉化石.

2.2　方法

由于本研究的时间范围较长, 选择属级分类级别来代表研究区域的植物多样性(Cleal等, 2021). 根据已发表文献(表1)列出植物群的属级类群列表(附表S1和S2). 裸子植物排序参考Teodoridis等(2011a), 被子植物排序参照被子植物系统发育研究组Angiosperm Phylo-

表 1　本研究选择的晚始新世和早渐新世植物群相关信息

时代	区域	化石产地	年代(Ma)	测年方法	沉积环境	参考文献
早渐新世	欧洲中纬度地区	Seifhennersdorf	30.7±0.7	K-Ar	淡水湖和沼泽	Walther和Kvaček, 2007
		Haselbach HC	渐新世最早期	生物地层	滨海平原	Kunzmann和Walther, 2012
	青藏高原东南缘	吕合	33±1/32±1	U-Pb	淡水湖	Linnemann等, 2018
		芒康1号	33.4±0.5	$^{40}Ar/^{39}Ar$	洪泛平原	Su等, 2019
晚始新世	欧洲中纬度地区	Profen-Süd 3u	35.8~35.4	生物地层	滨海平原	Moraweck等, 2019
		Haselbach 2-3mi	36.7~36.4	生物地层	滨海平原	Moraweck等, 2019
		Kučlín	38.3±0.9	地层对比	淡水湖	Kvaček和Teodoridis, 2011
	青藏高原东南缘	芒康3号	34.6±0.8	$^{40}Ar/^{39}Ar$	淡水湖	Su等, 2019
		剑川	~35.9±0.9	U-Pb	沼泽	Gourbet等, 2017

geny Group (APG, 2016).

采用综合植物化石植被分析法(the Integrated Plant Record, IPR; Kova-Eder和Kvaček, 2007; Teodoridis等, 2011a)重建化石植物群代表的植被类型. 该方法将地带性和非地带性植被划分为13种成分, 分别为针叶成分、常绿阔叶成分、落叶阔叶成分、硬叶成分、豆科成分、地带性棕榈科成分、地带性蕨类成分、干旱草本成分、中生草本成分、非地带性木本成分、非地带性非木本成分、水生植物和不确定类型. 将植物群中每个化石记录对应的最近现生亲缘现生类群划分为以上成分, 如果一个类群属于多种成分, 即赋值给相应成分.

根据植物群各成分的比例, IPR将植被划分为落叶阔叶林、混交中生林、常绿阔叶林、半湿润硬叶林、干旱开阔林地和干旱草原、常绿阔叶林和混交中生林交错带、落叶阔叶林和混交中生林交错带(Teodoridis等, 2011a, 2011b).

采用Teodoridis等(2020)建立的相似性分析工具判断化石植物群代表的植被类型. 由于研究区域不涉及地带性草本植物, 因此仅用相似性工具1(Teodoridis等, 2020). Haselbach HC、Seifhennersdorf、Profen-Süd 3u、Haselbach 2-3mi和Kučlín植物群的IPR数据已由Teodoridis和Kvaček(2015)发表. 虽然IPR在线数据库中(www.iprdatabase.eu)有芒康和吕合植物群的数据, 但是近年来这两个化石产地的时代被修订, 同时也报道了更多的化石类群(Su等, 2019; Deng等, 2020; Wu等, 2022). 因此, 本文重新研究其植被类型并首次对剑川县双河植物群的植被类型进行划分(附表S3).

叶结构性状组合反映了植物对环境的适应特征(Sack和Scoffoni, 2013; McElwain等, 2016; Li等, 2022). 双子叶植物叶特征组合法(Trait Combination Type, TCT; Roth-Nebelsick等, 2017)是一种能描述植物群叶形态组合“指纹”的半定量方法. 该方法根据叶片开裂与否、叶缘是否具齿、主脉为掌状或羽状以及二级脉是否为环状将叶划分为16个类型.

Kučlín和Seifhennersdorf植物群的TCT引用Roth-Nebelsick等(2017)发表的结果. 由于Profen-Süd 3u植物群保存的化石较为破碎无法进行TCT研究, 因此用附近地区同套地层Profen-Süd LC植物群代替Profen-Süd 3u植物群的TCT结果(Kunzmann等, 2019). 同理, 用未发表过的同套地层的Schleenhain HC植物群代替Haselbach HC植物群. 对于青藏高原东南缘的芒康和吕合植物群, 随机选取总标本数的10%进行数据统计. 剑川化石产地所有标本(30块)都进行统计.

两个研究区的古气候均已使用气候-叶相多变量分析程序(Climate-Leaf Analysis Multivariate Program, CLAMP)定量重建并发表(Moraweck等, 2019; Su等, 2019; Wu等, 2022). 本文整理了这些已发表的数据, 并重新计算气温年较差. 对于CLAMP, 一个化石植物群至少需要20个叶片形态类型才具有统计意义, 因此Profen-Süd 3和剑川植物群均不适合该方法. 对于Profen-Süd 3u和Haselbach HC植物群, 使用附近同套地层的Schleenhin 3u和Schleenhain HC植物群古气候参数代替(Moraweck等, 2019). CLMAP可定量计算11个古气候参数, 本文选取其中最为重要的6个参数, 包括年均温、最暖月均温、最冷月均温、生长季降水量、最湿3个月降水量和最干3个月降水量, 用最暖月均温减去最冷月均温计算气温年较差.

3　结果

3.1　植被多样性

青藏高原东南缘晚始新世植物群共计16个科，32个属(附表S1). 樟科(Lauraceae)、蔷薇科(Rosaceae)和壳斗科(Fagaceae)是属级水平多样性最高的阔叶成分，每个科均有4个属(图2). 早渐新世增加到21个科，43个属. 蔷薇科和桦木科分别增加到5个属和4个属，樟科从4个属下降到2个属. 壳斗科的属级水平多样性保持不变，但是早渐新世常绿的石栎属(*Lithocarpus*)消失而落叶的栗属(*Castanea*)出现(图2).

欧洲中纬度地区的植物多样性是青藏高原东南缘的两倍. 然而这一区域在EOT期间经历了植物多样性下降(图2)，晚始新世55个科91个属下降到早渐新世50个科87个属(附表S2). 一些只有1个或2个属的科例如天南星科(Araceae)、芸香科(Rutaceae)、鼠李科(Rhamnaceae)在EOT之后消失. 一些常绿的科，例如山茶科的多样性也出现降低趋势(附表S2). 樟科和锦葵科(Malvaceae)是晚始新世欧州中纬度地区多样性最高的科，每个科均有5个属. 蓝果树科(Nyssaceae)和桦木科在晚始新世没有记录，但是到早渐新世都出现了4个属.

3.2　常绿成分多样性

两个研究区域晚始新世常绿成分的百分比都高于早渐新世(图3). 常绿成分在滨海平原Haselbach 2-3mi和Haselbach 3u植物群占75%以上，然而同时期内陆的Kučlín植物群常绿成分只占到40.7%，低于同一时期的剑川和芒康3号植物群. 欧洲中纬度地区所有植物群都有地带性棕榈化石报道，但是同一时期青藏高原东南缘的植物群没有棕榈化石的记录. 早渐新世芒康1号植物群具有高比例的硬叶和豆科植物，常绿阔叶成分比例是本研究所有植物群中最低的. 根据区域内木本植物的相对含量，本研究所有晚始新世的植物群都是常绿阔叶林. 早渐新世Haselbach HC植物群也是常绿阔叶林，但是同一时期的Seifhennersdorf植物群为常绿阔叶林和混交中生林交错带. 青藏高原东南缘在EOT经历了更为显著的变化，两个早渐新世的植物群分别为常绿阔叶林和混交中生林交错带和干旱开阔林地(表2).

IPR相似性工具推断所有化石植物群代表的植被类型均分布于东亚(表2). Haselbach HC、吕合、Kučlín和芒康3号植物群相似性工具和植被类型组成推断的植被类型虽有差异，但是两种方法均显示植被

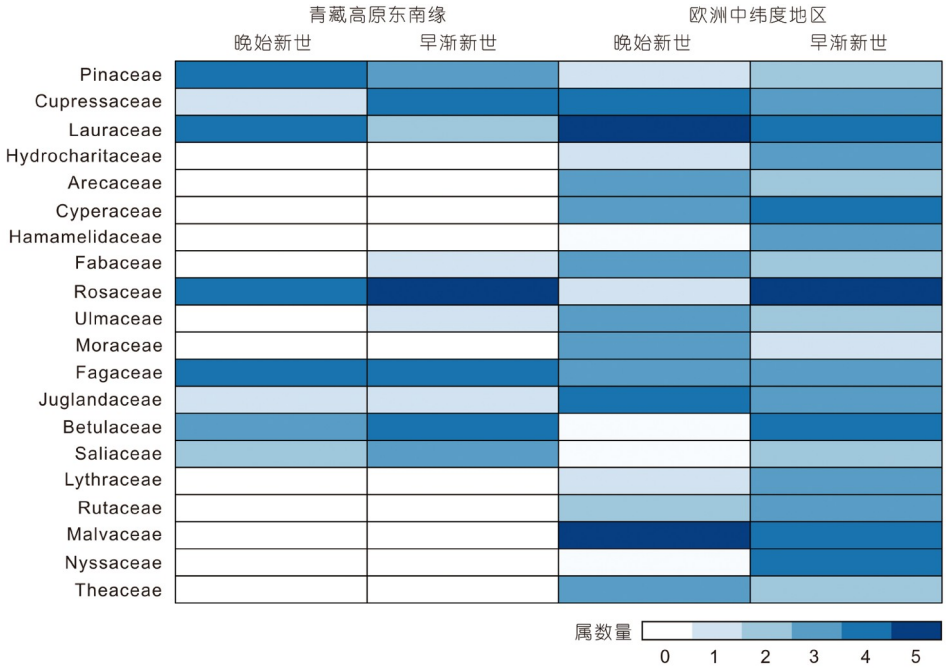

图 2　**青藏高原东南缘和欧洲中纬度地区植物群中的优势科、属数量**

详细信息请参阅附表S1和S2

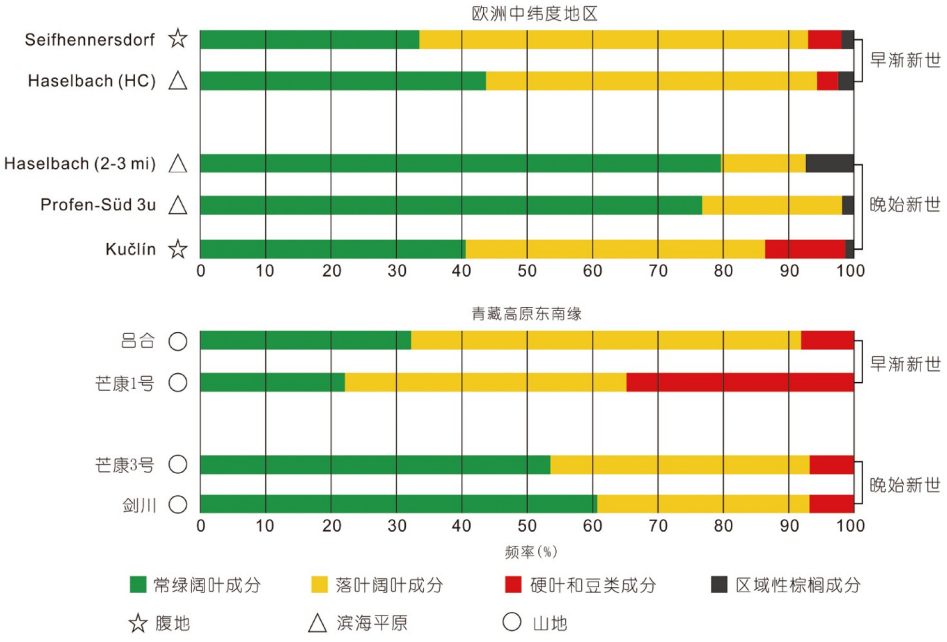

图 3　地带性木本分成分百分比

表 2　相似性工具研究结果[a)]

化石产地	相似现代植被编号	现代植被位置	总差值	植被类型	
				相似性工具	植被组成
Haselbach HC	中国 03	峨眉山	72.2	混交中生林	常绿阔叶林
Seifhennersdorf	中国 67	贵州东部	60.3	落叶阔叶林	混交中生林/常绿阔叶林
芒康1号	中国 13	梅里雪山	42.5	半湿润硬叶林	开阔林地
吕合	中国 67	贵州东部	57.6	落叶阔叶林	交错带
Profen-Süd 3u	中国 22	龙栖山	82.1	常绿阔叶林	常绿阔叶林
Haselbach 2-3mi	日本 11	屋久岛	71.6	常绿阔叶林	常绿阔叶林
Kučlín	中国 03	峨眉山	95.6	混交中生林	常绿阔叶林
芒康3号	中国 03	峨眉山	47.7	混交中生林	常绿阔叶林
剑川	中国 36	贵州	42.8	常绿阔叶林	常绿阔叶林

a) 仅列出与化石产地总差值最低的现代植被

在EOT期间发生了变化(表2).

3.3　叶特征组合变化

在所有化石产地中，不裂叶的比例都高于裂叶的比例. TCT“P”是芒康3号、吕合和Seifhennersdorf植物群唯一的裂叶类型(图4和5). Kučlín植物群有4种裂叶类型(TCT “I”、“J”、“O”、“P”)，所占比例均为0.2%. 在所有的化石产地中除Kučlín外，都是由1个(Seifhennersdorf、芒康、吕合和剑川植物群)或2个(Schleenhain HC和Profen-Süd LC)TCT类型占主导，占到植物群TCT总量的65%甚至更多. Kučlín植物群中的TCT“A”、“B”、“C”、“E”和“F” 几乎占到相同的比例(图6). TCT多样性从3个(剑川植物群)到12个(Kučlín植物群)不等(图6和7). 滨海和洪泛平原TCT多样性(3或4个)低于淡水湖泊，后者有6个TCT类型(Seifhennersdorf、吕合和Kučlín植物群). 叶结构类型多样性最高的是Seifhennersdorf和Kučlín植物群，分别有TCT类型8个和12个.

晚始新世和早渐新世最主要的TCT类群发生了改变. TCT “F”(叶不裂、叶缘具齿、一级脉羽状、二级

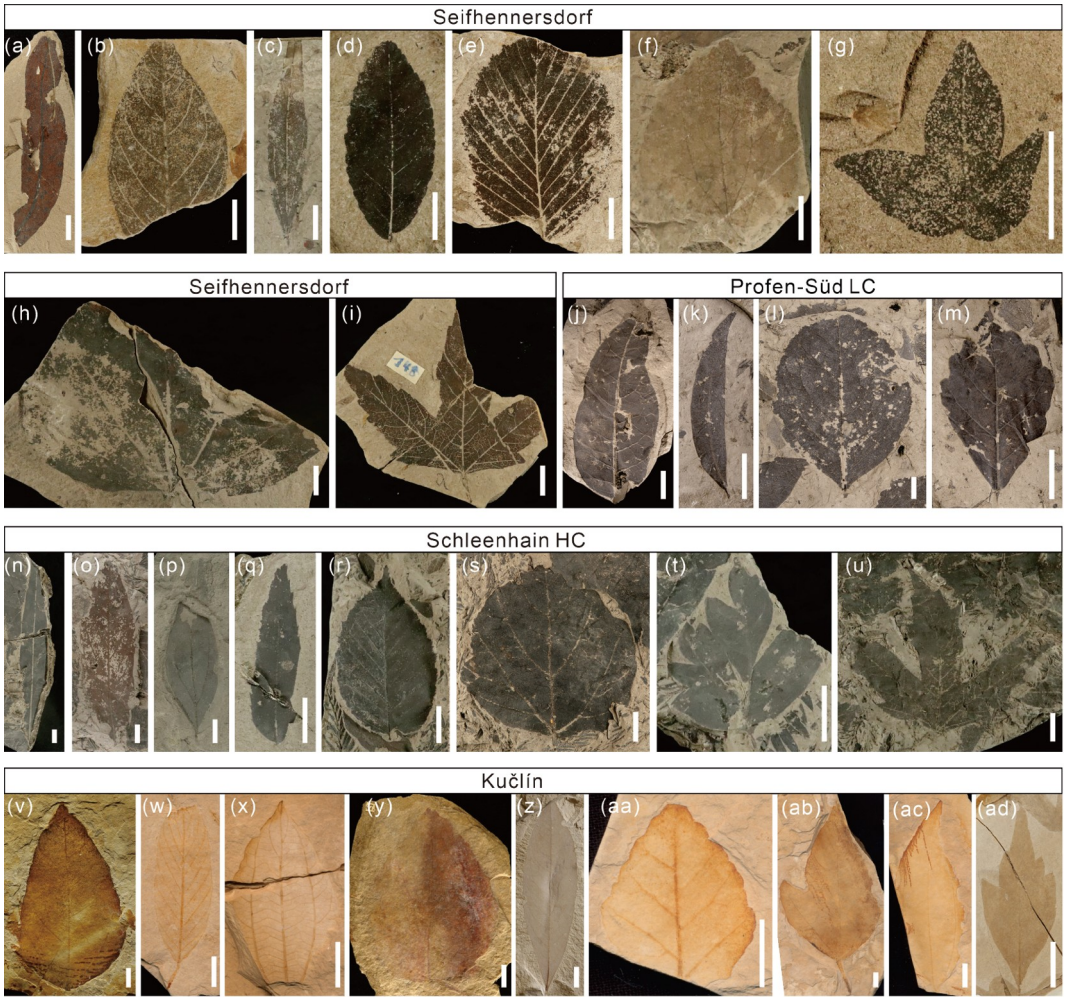

图 4　欧洲中纬度地区部分叶TCT类型

(a) *Laurophyllum acutimontanum* (TCT “A”); (b) *Diospyros* sp. (TCT “B”); (c) *Daphnogene cinnamomifolia* (TCT “C”); (d) *Rosa lignitum* (TCT “E”); (e) *Betula alboides* (TCT “F”); (f) *Cercidiphyllym crenatum* (TCT “H”); (g) *Acer pseudomonspessulanum* (TCT “K”); (h) *Tilia gigantea* (TCT “L”); (i) *Acer angustilobum* (TCT “P”); (j) *Dicotylophyllum arcinerve* (TCT “A”); (k) *Laurophyllum* sp. (TCT “B”); (l) *Parasteinhauera fischkandelii* (TCT “E”); (m) *Sloanea nimrodi* (TCT “F”); (n) *Laurophyllum pseudoprinceps* (TCT “A”); (o) *Dicotylophyllum* sp. (TCT “B”); (p) *Daphnogene cinnamomifolia* (TCT “C”); (q) *Platanus neptuni* (TCT “E”); (r) *Carpinus grandis* (TCT “F”); (s) *Populus germamica* (TCT “H”); (t) *Ampelopsis hibschii* (TCT “J”); (u) *Acer haselbachense* (TCT “P”); (v) *Byttneriopsis* sp. (TCT “A”); (w) *Leguminosites* sp. (TCT “B”); (x) *Daphnogene* sp. (TCT “C”); (y) *Ampelopsis* sp. (TCT “D”); (z) *Platanus neptuni* (TCT “E”); (aa) *Sloanea* sp. (TCT “F”); (ab) *Ziziphus bilinica* (TCT “H”); (ac) *Ampelopsis* sp.(TCT “J”); (ad) *Dicotylophyllum* sp. (TCT “O” 或 “P”)

脉非环形)和“E”(叶不裂、叶缘具齿、一级脉羽状、二级脉环形)是早渐新世所有植物群和晚始新世芒康3号最主要的类型. 晚始新世Profen-Süd LC和剑川TCT “A”和“B”(叶不裂、叶缘不具齿、一级脉羽状)分别占总TCT的85.2%和72%. 从晚始新世到早渐新世, 叶不裂且叶缘不具齿(TCT “A”~“D”)的叶比例下降. 与之相反, 叶不裂且叶缘具齿的类型(TCT “E”~“H”)在早渐新世并没有增加, 因为TCT“E”和“F”在Kučlín植物群已经有较高比例. 从晚始新世到早渐新世TCT“P”的比例显著增加.

3.4　古气候

CLAMP重建的古气候结果显示, 两个区域的晚始新世年均温都高于早渐新世(表3). 芒康化石产地年均温从(17.8±2.3)℃下降到(16.4±2.3)℃, Schleenhain化石产地的下降幅度更大, 从(19.7±2.1)℃下降到(14.2

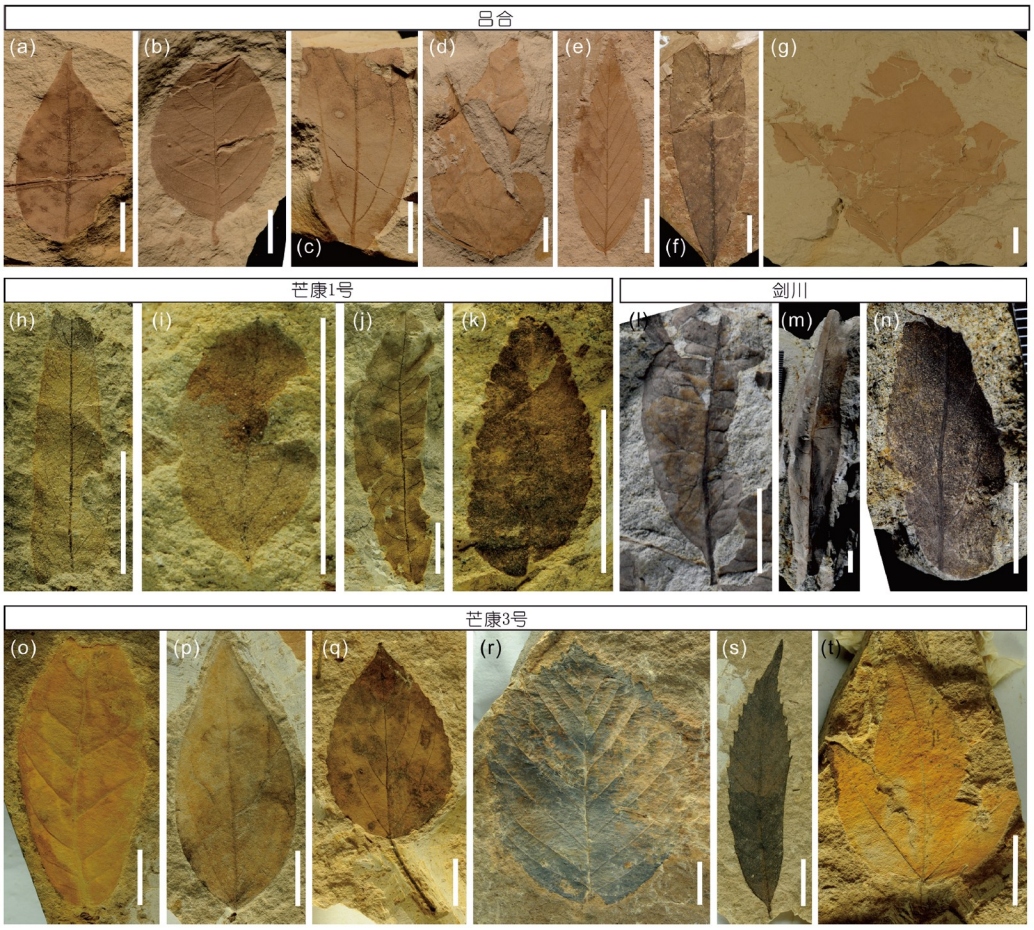

图 5　青藏高原东南缘部分叶TCT类型

(a) 吕合形态种 LH-1 (TCT “A”); (b) 吕合形态种 LH-2 (TCT “B”); (c) 樟属(未定种) *Cinnamomum* sp. (TCT “C”); (d) 山桐子属(未定种) *Idesia* sp. (TCT “E”); (e) 鹅耳栎属(未定种) *Carpinus* sp. (TCT “F”); (f) 栎属(未定种) *Quercus* sp. (TCT “F”); (g) 槭属(未定种) *Acer* sp. (TCT “P”); (h) 柳属(未定种) *Salix* sp. (TCT “A”); (i) 栒子属(未定种) *Cotoneaster* sp. (TCT “C”); (j) 绣线菊属(未定种) *Spiraea* sp. (TCT “E”); (k) 蔷薇属(未定种) *Rosa* sp. (TCT “F”); (l) 剑川形态种JC-1 (TCT “A”); (m) 剑川形态种 JC-2 (TCT “E”); (n) 剑川形态种 JC-3 (TCT “A”); (o) 前灰背栎(相似种) *Quercus* cf. *Presenescens* (TCT “A”); (p) 山胡椒属(未定种) *Lindera* sp. (TCT “C”); (q) 杨属(未定种) *Populus* sp. (TCT “E”); (r) 桦木属(未定种) *Betula* sp. (TCT “F”); (s) 西藏青冈*Quercus tibetensis* (TCT “F”); (t) 槭属(未定种) *Acer* sp. (TCT “P”)

±2.3)℃. 芒康两个植物群重建的最热月均温在晚始新世和早渐新世均为(28.0±2.8)℃保持不变. 欧洲中纬度地区最热月均温从晚始新世到早渐新世略有下降(表3). 与之相反, 研究区域的最冷月均温发生了显著变化. 晚始新世Haselbach 2-3mi化石产地的最冷月均温为(10.8±3.4)℃, 而早渐新世Schleenhain HC植物群(代替Haselbach HC植物群)重建的最冷月均温为(3.6±2.6)℃. 内陆地区晚始新世Kučlín化石产地的最冷月均温为(8.1±2.6)℃, 早始新世Seifhennersdorf化石产地的最冷月均温显著下降到(1.6±2.6)℃. 所有研究点的年温度范围都有所增加, 晚始新世气温年较差是17℃, 早渐新世气温年较差增加到24℃. 芒康化石产地年均温变化仅为1.6℃, 比其他植物群都低. 从晚始新世到早渐新世, 青藏高原东南缘和欧洲中纬度地区生长季降水量都发生下降. 4个晚始新世植物群的平均生长季降水量为1932mm, 早渐新世下降到1239mm.

4　讨论

4.1　植被类型对EOT的响应

山地和较低的纬度是塑造丰富生物多样性的重要因素(Rahbek等, 2019). 由于始新世的温室气候环境,

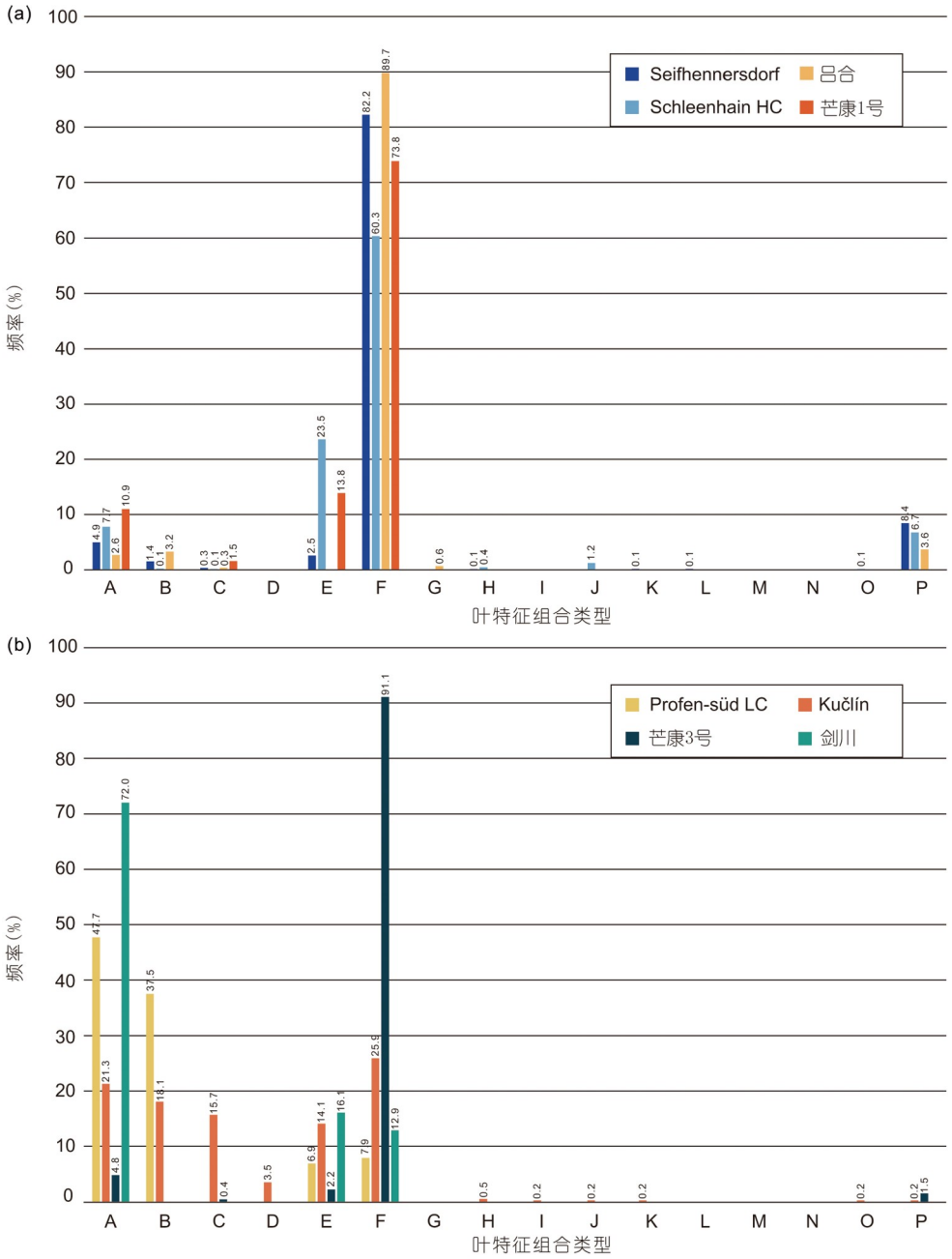

图 6　早渐新世植物群(a)和晚始新世植物群(b)叶结构类型(TCT)比例

Lühe、Schleenhain HC(代替Haselbach HC)、芒康和剑川植物群的值来自本研究; Seifhennersdorf植物群的值来自Müller等(2023); Kučlin和Profen-Süd LC(代替Profen-Süd 3u)植物群的值来自Kunzmann等(2019)

欧洲中纬度地区在早始新世为亚热带气候，甚至出现过热带气候(Kvaček等, 2010; Moraweck等, 2015)，适宜的气候条件使该地区具有较高的植物多样性. 此外，本研究讨论的是属级水平的植物多样性，青藏高原东南缘很多植物类群的属内分化在新近纪才发生(Yu等, 2017; Chen等, 2018). 因此, 欧洲中纬度地区古近纪的植物群表现出比青藏高原东南缘更高的多样性，埋藏偏差和研究历史可能会影响到多样性分析的结果.

青藏高原东南缘和欧州中纬度地区的植被都对EOT产生了明显的响应. 青藏高原东南缘的植物多样

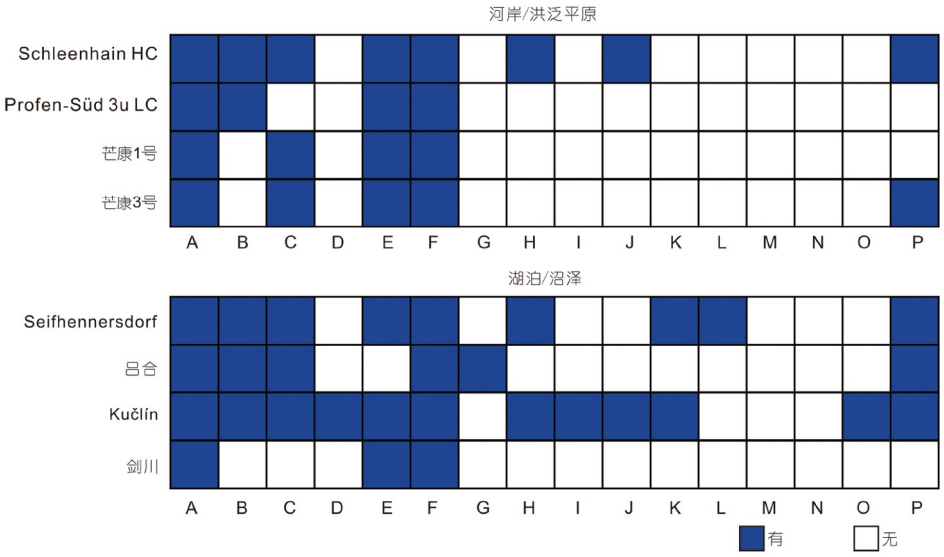

图 7　河岸/洪泛平原和湖泊/沼泽沉积环境中叶结构类型(TCT)多样性的差异

表 3　气候-叶相多变量分析程序重建的化石植物群古气候参数

时代	化石产地	年均温(℃)	最热月均温(℃)	最冷月均温(℃)	气温年较差(℃)	生长季降水(mm)	最湿3个月降水量(mm)	最干3个月降水量(mm)	参考文献
早渐新世	Seifhennersdorf	10.0±1.3	22.9±1.7	–1.6±2.6	24.5±2.6	849.4±497	559.2±239	140.4±104	Moraweck等, 2019
	Schleenhain HC	14.2±1.3	25.0±1.7	3.6±2.6	21.4±2.6	654.5±497	445.7±239	76.4±104	Moraweck等, 2019
	吕合	14.9±2.3	27.2±2.8	1.8±3.6	25.4±3.6	1748.5±606	804.3±358	232.4±95	Wu等, 2022
	芒康1号	16.4±2.3	28.0±2.8	3.2±3.6	24.8±3.6	1704.0±606	768.0±358	196.0±95	Su等, 2019
晚始新世	Schleenhain 3u	19.7±2.1	26.3±2.5	13.6±3.4	12.7±3.4	1902.5±317	917±229	172.0±59	Moraweck等, 2019
	Haselbach 2~3 mi	17.9±2.1	25.5±2.5	10.8±3.4	14.7±3.4	2403.1±317	1226.6±229	187.7±59	Moraweck等, 2019
	Kučlín	16.8±1.3	26.1±1.7	8.1±2.6	18.0±2.6	1267.0±497	638.0±239	142.0±104	Moraweck等, 2019
	芒康3号	17.8±2.3	28.0±2.8	4.8±3.6	23.2±3.6	2157.0±606	957.0±358	313.0±95	Su等, 2019

性有所增加，而欧洲中纬度地区的植物多样性略有下降(图2). 温带落叶成分(如: 桦木科和蔷薇科)多样性有所增加，然而常绿成分的多样性(如: 樟科)有所下降. 本研究再次证实了前人研究(Teodoridis和Kvaček, 2015)提到的EOT期间常绿阔叶成分减少，落叶阔叶成分增加的趋势(图3)，具体表现为植被类型的变化，即从晚始新世的常绿阔叶林到早渐新世的落叶阔叶林或混合中生林(表2). 两个研究区域的植被改变都是逐渐发生的, 例如Seifhennersdorf和吕合植物群出现了常绿阔叶林和中生林交错带. 值得注意的是, 两个区域在植物类群多样性和叶结构“指纹”方面存在明显的异质性. 欧洲中纬度地区晚始新世和早渐新世植被与现今中国和日本的常绿阔叶林相似，而与欧洲或北美的现今植被相似度低(表2). 该地区还发现了东亚特有属如三尖杉属(*Cephalotaxus*)，连香树属(*Cercidiphyllum*)、滇桐属(*Craigia*)、牛鼻栓属(*Fortunearia*)以及和欧洲现代植被没有密切联系的化石属如*Eotrigonobalanus*、*Rhodomyrtophyllum*和*Daphnogene*(Moraweck等, 2019).

常绿阔叶成分是晚始新世欧州中纬度地区滨海平原的主要成分具有较高的比例，到早渐新世其比例下降. 但是捷克共和国Roudníky的化石证据显示，在受火山活动影响的腹地，该下降趋势从晚始新世就已开始(Kvaček等, 2014)，在内陆植物群中，常绿成分的减少幅度相对较少. 图尔盖海峡关闭后, 欧洲中纬度地区的气候由亚热带湿润气候向温带湿润气候转变，导致

亚热带常绿类群减少，温带落叶类群从亚洲扩散到欧洲中纬度地区(Akhmetiev等, 2009). 由于滨海平原缺乏与Roudníky同时期的植物群，温带成分是否在晚始新世到达滨海平原目前尚不清楚. 温带成分向内陆地区的迁移在欧洲中纬度地区开始于“大间断”之前，可能与EOT起点相同，约34.44Ma (Hutchinson等, 2021). Haselbach HC植物群是目前滨海平原已知最早的早渐新世植物群, 之前被认为是“大间断”后植物群(Akhmetiev等, 2009), 根据Hutchinson等(2021)的概念, 这是一个EOT之后的植物群. 然而，根据区域地层学的概念, Haselbach HC沉积层首次出现了标志着德国中部和东部渐新世开始的孢粉化石*Boehlensisphllis hohlii*(20号孢粉带, Krutzsch, 2011). 这意味着Haselbach HC植物群确实是在EOT之前, 但还缺乏更确切的测年结果. 总而言之，大化石证据显示欧洲中纬度地区植物群从亚热带常绿阔叶林向温带中生林的转变发生在EOT, “大间断”之前. 与之相反，青藏高原东南缘自晚始新世就与周边地区的现代植被相似(表2)，大多数已发表类群的最近现生亲缘类群的分布区就位于化石产地附近. 这一区域的植被现代化面貌出现在早渐新世之前(Su等, 2019; Wu等, 2022), 大量现代属在古近纪已经出现, 其中还包括现代常绿阔叶林的建群属，如栎属青冈亚属.

在青藏高原东北部，西宁盆地至少从始新世就存在荒漠草原(Barbolini等, 2020). 在EOT期间，白刺科-麻黄科(Nitrariaceae-Ephedraceae)灌丛的丰度和多样性显著降低，针叶树花粉丰度和多样性显著增加(Dupont-Nivet等, 2008; Barbolini等, 2020). 柴达木盆地在早渐新世(30.8Ma)出现了较高比例的落叶阔叶成分(Song等, 2020)，但其他类群比例有所下降(Wang等, 2017; Song等, 2020).

4.2　EOT期间叶结构的改变

湖泊或沼泽环境比洪泛平原或滨海平原具有更高的TCT多样性(图7). 湖泊沉积的Kučlín和Seifhennersdorf化石产地显示出最多的TCT类型. TCT多样性与这两个植物群的类群多样性一致(图6). 虽然剑川化石产地是沼泽沉积, 但是由于化石保存状况欠佳, 可鉴定的类群和TCT有限.

裂叶和掌状脉在所有TCT中显示出较大叶面积和较小比叶重，代表着低投入快回报的资源利用策略(Roth-Nebelsick等, 2017). TCT “P”(图6)的增加可能意味着对早渐新世温度季节性增强的适应. 另一个显著的变化为叶缘和二级脉的变化，TCT “A”(叶缘不具齿、二级脉环形)比例下降而TCT “F”(叶缘具齿、二级脉非环形)比例增加. 和二级脉非环形且具齿的叶相比，叶缘不具齿二级脉环形的叶能更好地抵御水分胁迫(Roth-Nebelsick等, 2017). 因此，二级脉环状的类群在现代亚热带/热带植被中更为常见，而叶缘具齿二级脉非环状的类群主要出现在温带植被(Walls, 2011). 在现代植被中TCT “A”多见于常绿类群, TCT “F”多见于落叶类群(Su等, 2010; Royer等, 2012; Li等, 2016; Müller等, 2023). 本研究发现的叶结构在EOT变化与常绿落叶成分减少, 落叶阔叶成分增加一致.

芒康两个植物群(芒康1和3号)的叶结构在EOT表现出不同的适应策略. 尽管优势类群发生改变, 但是芒康两个植物群的TCT“指纹”几乎保持不变，除了TCT “P” 在芒康1号植物群消失. 晚始新世芒康3号植物群TCT “F”比例较高，而TCT “A”比例较低，与早渐新世植物群更相似(图6). 欧洲中纬度地区Roudníky植物群也显示出与该地区早渐新世植物群类群组成和叶结构的紧密联系.

综上所述，欧洲中纬度地区优势叶结构从TCT “A”变成了TCT “F”(图6). 该转变与常绿成分减少和温带成分增加，以及植被从常绿阔叶林向中生林的转变一致. 青藏高原东南缘植物群叶结构的演化历史更为复杂. 剑川植物群的优势类型为TCT “A”(图6)，和晚始新世欧洲中纬度地区的优势类型一致. 然而, 晚始新世芒康3号和早渐新世芒康1号植物群的优势类型都为TCT “F”, 在EOT叶面积发生显著减小(Su等, 2019). 因此，芒康植物群通过改变叶面积而不是改变叶缘或二级脉来适应古环境变化. 较小的叶片产生的风阻力较小，需要的机械阻力叶相对较小，更能适应高海拔环境(Pan等, 2013).

4.3　植被异质性变化的驱动因素

两个研究区域生长季降水在EOT都有所下降(表3). 芒康化石点的生长季降水量下降了20%, 且季节性增强(Su等, 2019). 早渐新世吕合化石点存在降水季节性差异, 但是没有现代显著(Wu等, 2022). 然而, 欧洲中纬度地区降雨的季节性减弱，滨海平原生长季降水量的减少高于内陆地区(表3). 和全球变冷趋势一致，从

晚始新世到早渐新世两个区域的年均温均呈下降趋势(表3, Kvaček等, 2014; Toumoulin等, 2022). 早渐新世以来, 全球海平面下降导致了季节性差异增大和全球气温年较差的异质性改变(Miller等, 2008; Houben等, 2012; Toumoulin等, 2022). 然而, 欧州中纬度地区海平面上升, 并在早渐新世中期达到最大值(Kunzmann, 2012), 这与该区域气温年较差的改变和最冷月均温的降低相关(表3). 由于始新世的温室气候, 欧洲中纬度地区为亚热带, 有时甚至为热带气候(Moraweck等, 2015). 当气候转变为温带气候, 年均温度变化范围增大(Kvaček等, 2014).

除了受到全球变冷的影响外, 青藏高原东南缘还经历了剧烈的构造运动(Xiong等, 2020; He等, 2022), 在始新世经历显著抬升, 并于早渐新世达到了和现代相似的海拔(Hoke, 2018; Su等, 2019; Wu等, 2022; 周浙昆等, 2023). 例如, 青藏高原东南缘的芒康盆地在晚始新世(~34Ma)已经达到~3km的古海拔高度, 在EOT接近现在的高度(3.9km, Su等, 2019). 因此, 芒康3号植物群在EOT之前就有较多的温带成分, 使得该植物区系与早渐新世植物群相似.

然而, CLAMP数据库重建的古气候参数有较大的误差范围, 例如年均温的标准差为4.6℃. 共存法重建芒康3号植物群的年均温为7.2~17.6℃, 芒康1号植物群重建的年均温为5.4~15.3℃(Deng等, 2020), 误差范围均大于CLAMP重建的年均温. 因此, 共存法的结果也不能解释高海拔地区在EOT的温度下降不明显. 基于较小的温度下降幅度, 芒康植物群的主要叶片结构类型保持不变, 但叶片变小以适应更高海拔和更干燥的古环境(Scoffoni等, 2011; Pan等, 2013). 相反, 晚始新世剑川植物群的古海拔略低于现代海拔(Wu等, 2018), 年均温比现在更高(Sun等, 2011; Wu等, 2018). 此外, 双河组的沉积特征表明半湿润到湿润的气候(Sorrel等, 2017; Zheng等, 2022). 温暖湿润的古气候和相对较低的古海拔使得剑川植物群中常绿阔叶成分的比例高于芒康3号植物群. 晚始新世剑川植物群以樟科和壳斗科为主要类群, 叶不具齿(新生代植物编写组, 1978).

欧洲中纬度地区海平面的改变和青藏高原的隆升分别对两个地区的古植被和叶结构产生影响. 欧洲中纬度地区滨海平原的变化幅度大于内陆地区, 青藏高原东南缘植被变化随着与高原的距离增加而减弱. 这些变化反映出塑造全球不同地区生物多样性的因素复杂, 具有地区差异性.

5 结论

古近纪欧洲中纬度地区和青藏高原东南缘的植被都与东亚现代常绿阔叶林相似. 经历EOT之后, 两个地区的植被类型均发生改变, 常绿阔叶成分有所下降. 由于早渐新世温度季节性增强, 落叶阔叶成分, 即形成“低成本”(低投入快回报的资源利用策略)叶片的植物类群增加. EOT期间全球降温导致了欧洲中纬度地区和青藏高原东南缘的年均温下降, 年温度变化范围上升. 欧洲中纬度地区海平面的变化和青藏高原的隆升导致了这两个地区古植被和叶构型的异质性响应.

致谢 感谢邓炜煜东和Christian MÜLLER在数据收集方面的帮助, 感谢审稿人提出的宝贵建议.

参考文献

戈宏儒, 李代芸. 1999. 云南西部新生代含煤盆地聚煤规律. 昆明: 云南科技出版社.

中国新生代植物编写组. 1978. 中国植物化石第三册: 中国新生代植物. 北京: 科学出版社. 177–183

周浙昆, 刘佳, 陈琳琳, Robert A S, 李树峰, 黄健, 张世涛, 黄永江, 贾林波, 胡瑾瑾, 苏涛. 2023. 西藏新生代植物近十年来的重要发现、认识及其意义. 中国科学: 地球科学, 53: 193–215

Akhmetiev M, Walther H, Kvaček Z. 2009. Paleogene floras of Eurasia bound to volcanic settings and palaeoclimatic events—Experience obtained from the Far East of Russia (Sikhote-Alin') and Central Europe (Bohemian Massif). Acta Musei Natl Pragae Ser B, 65: 61–129

Anagnostou E, John E H, Edgar K M, Foster G L, Ridgwell A, Inglis G N, Pancost R D, Lunt D J, Pearson P N. 2016. Changing atmospheric CO_2 concentration was the primary driver of early Cenozoic climate. Nature, 533: 380–384

Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot J Linn Soc, 181: 1–20

Barbolini N, Woutersen A, Dupont-Nivet G, Silvestro D, Tardif D, Coster P M C, Meijer N, Chang C, Zhang H X, Licht A, Rydin C, Koutsodendris A, Han F, Rohrmann A, Liu X J, Zhang Y, Donnadieu Y, Fluteau F, Ladant J B, Le Hir G, Hoorn C. 2020. Cenozoic evolution of the steppe-desert biome in Central Asia. Sci

Adv, 6: eabb8227

Beerling D J, Royer D L. 2011. Convergent Cenozoic CO_2 history. Nat Geosci, 4: 418–420

Bellon H, Bůžek Č, Gaudant J, Kvaček Z, Walter H. 1998. The Česke Středohoří magmatic complex in Northern Bohemia ^{40}K-^{40}Ar ages for volcanism and biostratigraphy of the Cenozoic freshwater formations. Newsl Stratigr, 36: 77–103

Chamberlain C P, Mix H T, Mulch A, Hren M T, Kent-Corson M L, Davis S J, Horton T W, Graham S A. 2012. The Cenozoic climatic and topographic evolution of the western North American Cordillera. Am J Sci, 312: 213–262

Chen Y S, Deng T, Zhou Z, Sun H. 2018. Is the East Asian flora ancient or not? Natl Sci Rev, 5: 920–932

Christenhusz M J M, Reveal J L , Farjon A, Gardner M F, Mill R R, Chase M W. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. Phytotaxa, 19: 55–70

Cleal C, Pardoe H S, Berry C M, Cascales-Miñana B, Davis B A S, Diez J B, Filipova-Marinova M V, Giesecke T, Hilton J, Ivanov D, Kustatscher E, Leroy S A G, McElwain J C, Opluštil S, Popa M E, Seyfullah L J, Stolle E, Thomas B A, Uhl D. 2021. Palaeobotanical experiences of plant diversity in deep time. 1: How well can we identify past plant diversity in the fossil record? Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 576: 110481

Cohen K M, Finney S C, Gibbard P L, Fan J X. 2013. The ICS international chronostratigraphic chart. Episodes, 36: 199–204

Coxall H K, Pearson P N. 2007. The Eocene-Oligocene transition. In: Williams M, Haywood A M, Gregory F J, Schmidt, D N, eds. The Micropalaeontological Society, Special Publications, London: The Geological Society

Coxall H K, Wilson P A, Pälike H, Lear C H, Backman J. 2005. Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean. Nature, 433: 53–57

Coxall H K, Huck C E, Huber M, Lear C H, Legarda-Lisarri A, O'Regan M, Sliwinska K K, van de Flierdt T, de Boer A M, Zachos J C, Backman J. 2018. Export of nutrient rich northern component water preceded early Oligocene Antarctic glaciation. Nat Geosci, 11: 190–196

Deng W Y D, Su T, Wappler T, Liu J, Li S F, Huang J, Tang H, Low S L, Wang T X, Xu H, Xu X T, Liu P, Zhou Z K. 2020. Sharp changes in plant diversity and plant-herbivore interactions during the Eocene-Oligocene transition on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. Glob Planet Change, 194: 103293

Ding L, Kapp P, Cai F L, Garzione C N, Xiong Z Y, Wang H Q, Wang C. 2022. Timing and mechanisms of Tibetan Plateau uplift. Nat Rev Earth Environ, 3: 652–667

Dupont-Nivet G, Krijgsman W, Langereis C G, Abels H A, Dai S, Fang X M. 2007. Tibetan Plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition. Nature, 445: 635–638

Dupont-Nivet G, Hoorn C, Konert M. 2008. Tibetan uplift prior to the Eocene-Oligocene climate transition: Evidence from pollen analysis of the Xining Basin. Geology, 36: 987–990

Egan K E, Rickaby R E M, Hendry K R, Halliday A N. 2013. Opening the gateways for diatoms primes Earth for Antarctic glaciation. Earth Planet Sci Lett, 375: 34–43

Elsworth G, Galbraith E, Halverson G, Yang S. 2017. Enhanced weathering and CO_2 drawdown caused by latest Eocene strengthening of the Atlantic meridional overturning circulation. Nat Geosci, 10: 213–216

Fang X M, Yan M D, Zhang W L, Nie J S, Han W X, Wu F L, Song C H, Zhang T, Zan J B, Yang Y P. 2021. Paleogeography control of Indian monsoon intensification and expansion at 41 Ma. Sci Bull, 66: 2320–2328

Gourbet L, Leloup P H, Paquette J L, Sorrel P, Maheo G, Wang G C, Xu Y D, Cao K, Antoine P O, Eymard I, Wei L, Lu H J, Replumaz A, Chevalier M L, Zhang K X, Wu J, Shen T Y. 2017. Reappraisal of the Jianchuan Cenozoic basin stratigraphy and its implications on the SE Tibetan plateau evolution. Tectonophysics, 700-701: 162–179

He S L, Ding L, Xiong Z Y, Spicer R A, Farnsworth A, Valdes P J, Wang C, Cai F L, Wang H Q, Sun Y, Zeng D, Xie J, Yue Y H, Zhao C Y, Song P P, Wu C. 2022. A distinctive Eocene Asian monsoon and modern biodiversity resulted from the rise of eastern Tibet. Sci Bull, 67: 2245–2258

Herman A B, Spicer R A, Aleksandrova G N, Yang J, Kodrul T M, Maslova N P, Spicer T E V, Chen G, Jin J H. 2017. Eocene-early Oligocene climate and vegetation change in southern China: Evidence from the Maoming Basin. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 479: 126–137

Hoke G D. 2018. Geochronology transforms our view of how Tibet's southeast margin evolved. Geology, 46: 95–96

Hooker J J, Collinson M E, Sille N P. 2004. Eocene-Oligocene mammalian faunal turnover in the Hampshire Basin, UK: Calibration to the global time scale and the major cooling event. J Geol Soc London, 161: 161–172

Houben A J P, van Mourik C A, Montanari A, Coccioni R, Brinkhuis H. 2012. The Eocene-Oligocene transition: Changes in sea level, temperature or both? Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 335-336: 75–83

Hren M T, Sheldon N D, Grimes S T, Collinson M E, Hooker J J, Bugler M, Lohmann K C. 2013. Terrestrial cooling in Northern Europe during the Eocene-Oligocene transition. Proc Natl Acad Sci USA, 110: 7562–7567

Hutchinson D K, Coxall H K, Lunt D J, Steinthorsdottir M, de Boer A M, Baatsen M, von der Heydt A, Huber M, Kennedy-Asser A T, Kunzmann L, Ladant J B, Lear C H, Moraweck K, Pearson P N, Piga E, Pound M J, Salzmann U, Scher H D, Sijp W P, Śliwińska K K, Wilson P A, Zhang Z S. 2021. The Eocene-Oligocene transition: A review of marine and terrestrial proxy data, models and model-data comparisons. Clim Past, 17: 269–315

Kargaranbafghi F, Neubauer F. 2018. Tectonic forcing to global cooling and aridification at the Eocene-Oligocene transition in the Iranian plateau. Glob Planet Change, 171: 248–254

Kocsis L, Ozsvart P, Becker D, Ziegler R, Scherler L, Codrea V. 2014. Orogeny forced terrestrial climate variation during the late Eocene-early Oligocene in Europe. Geology, 42: 727–730

Kova-Eder J, Kvaček Z. 2007. The integrated plant record(IPR)to reconstruct Neogene vegetation: The IPR-vegetation analysis. Acta Palaeobot, 47: 391–418

Krutzsch W. 2011. Stratigraphy and climate of the Palaeogene in the Central German estuary and related marine environment. Z Dtsch Ges Geowiss, 162: 19–46

Kunzmann L. 2012. Early Oligocene riparian and swamp forests with a mass occurrence of *Zingiberoideophyllum* (extinct zingiberales) from Saxony, central Germany. Palaios, 27: 765–778

Kunzmann L, Walther H. 2007. A noteworthy plant taphocoenosis from the Lower Oligocene Haselbach Member (Saxony, Germany) containing *Apocynophyllum neriifolium* Heer. Acta Palaeobot, 47: 145–161

Kunzmann L, Walther H. 2012. Early Oligocene plant taphocoenoses of the Haselbach megafloral complex and the reconstruction of palaeovegetation. Palaeobio Palaeoenv, 92: 295–307

Kunzmann L, Moraweck K, Müller C, Schröder I, Wappler T, Grein M, Roth-Nebelsick A. 2019. A Paleogene leaf flora (Profen, Sachsen-Anhalt, Germany) and its potentials for palaeoecological and palaeoclimate reconstructions. Flora, 254: 71–87

Kvaček Z, Teodoridis V. 2011. The Late Eocene flora of Kučlín near Bílina in North Bohemia revisited. Acta Musei Natl Pragae Ser B, 67: 83–144

Kvaček Z, Teodoridis V, Mach K, Přikryl T, Dvořák Z. 2014. Tracing the Eocene-Oligocene transition: A case study from North Bohemia. Bull Geosci, 89: 1411

Li Y, Wang Z, Xu X, Han W, Wang Q, Zou D. 2016. Leaf margin analysis of Chinese woody plants and the constraints on its application to palaeoclimatic reconstruction. Glob Ecol Biogeogr, 25: 1401–1415

Li Y, Liu C, Sack L, Xu L, Li M, Zhang J, He N. 2022. Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale. Ecol Lett, 25: 1442–1457

Linnemann U, Su T, Kunzmann L, Spicer R A, Ding W N, Spicer T E V, Zieger J, Hofmann M, Moraweck K, Gärtner A, Gerdes A, Marko L, Zhang S T, Li S F, Tang H, Huang J, Mulch A, Mosbrugger V, Zhou Z K. 2018. New U-Pb dates show a Paleogene origin for the modern Asian biodiversity hot spots. Geology, 46: 3–6

Liu Z H, Pagani M, Zinniker D, DeConto R, Huber M, Brinkhuis H, Shah S R, Leckie R M, Pearson A. 2009. Global cooling during the Eocene-Oligocene climate transition. Science, 323: 1187–1190

Mai D H, Walther H. 2000. Die Fundstellen eozäner Floren des Weißelster-Beckens und seiner Randgebiete. Altenb Naturwiss Forsch, 13: 1–59

McElwain J C, Yiotis C, Lawson T. 2016. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution. New Phytol, 209: 94–103

Miller K G, Browning J V, Aubry M P, Wade B S, Katz M E, Kulpecz A A, Wright J D. 2008. Eocene-Oligocene global climate and sea-level changes: St. Stephens Quarry, Alabama. GSA Bull, 120: 34–53

Moraweck K, Uhl D, Kunzmann L. 2015. Estimation of late Eocene (Bartonian-Priabonian) terrestrial palaeoclimate: Contributions from megafloral assemblages from central Germany. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 433: 247–258

Moraweck K, Grein M, Konrad W, Kvaček J, Kova-Eder J, Neinhuis C, Traiser C, Kunzmann L. 2019. Leaf traits of long-ranging Paleogene species and their relationship with depositional facies, climate and atmospheric CO_2 level. Palaeontograph Abteil B, 298: 93–172

Müller C, Toumoulin A, Böttcher H, Roth-Nebelsick A, Wappler T, Kunzmann L. 2023. An integrated leaf trait analysis of two Paleogene leaf floras. PeerJ, 11: e15140

Pagani M, Huber M, Liu Z, Bohaty S M, Henderiks J, Sijp W, Krishnan S, DeConto R M. 2011. The role of carbon dioxide during the onset of Antarctic glaciation. Science, 334: 1261–1264

Page M, Licht A, Dupont-Nivet G, Meijer N, Barbolini N, Hoorn C, Schauer A, Huntington K, Bajnai D, Fiebig J, Mulch A, Guo Z. 2019. Synchronous cooling and decline in monsoonal rainfall in northeastern Tibet during the fall into the Oligocene icehouse. Geology, 47: 203–206

Pan S, Liu C, Zhang W, Xu S, Wang N, Li Y, Gao J, Wang Y, Wang G. 2013. The scaling relationships between leaf mass and leaf area of vascular plant species change with altitude. PLoS ONE, 8: e76872

Pearson P N, Foster G L, Wade B S. 2009. Atmospheric carbon dioxide through the Eocene-Oligocene climate transition. Nature, 461: 1110–1113

Pound M J, Salzmann U. 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. Sci Rep, 7: 43386

Rahbek C, Borregaard M K, Antonelli A, Colwell R K, Holt B G, Nogues-Bravo D, Rasmussen C M Ø, Richardson K, Rosing M T, Whittaker R J, Fjeldså J. 2019. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. Science, 365: 1114–1119

Roth-Nebelsick A, Grein M, Traiser C, Moraweck K, Kunzmann L, Kovar-Eder J, Kvaček J, Stiller S, Neinhuis C. 2017. Functional leaf traits and leaf economics in the Paleogene—A case study for Central Europe. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 472: 1–14

Royer D L, Peppe D J, Wheeler E A, Niinemets Ü. 2012. Roles of climate and functional traits in controlling toothed vs. untoothed leaf margins. Am J Bot, 99: 915–922

Sack L, Scoffoni C. 2013. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. New Phytol, 198: 983–1000

Scher H D, Whittaker J M, Williams S E, Latimer J C, Kordesch W E C, Delaney M L. 2015. Onset of Antarctic circumpolar current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies. Nature, 523: 580–583

Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. 2011. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. Plant Physiol, 156: 832–843

Sheldon N D, Costa E, Cabrera L, Garcés M. 2012. Continental climatic and weathering response to the Eocene-Oligocene transition. J Geol, 120: 227–236

Song B W, Spicer R A, Zhang K X, Ji J L, Farnsworth A, Hughes A C, Yang Y B, Han F, Xu Y D, Spicer T, Shen T Y, Lunt D J, Shi G L. 2020. Qaidam Basin leaf fossils show northeastern Tibet was high, wet and cool in the early Oligocene. Earth Planet Sci Lett, 537: 116175

Sorrel P, Eymard I, Leloup P H, Maheo G, Olivier N, Sterb M, Gourbet L, Wang G C, Wu J, Lu H J, Li H B, Xu Y D, Zhang K X, Cao K, Chevalier M L, Replumaz A. 2017. Wet tropical climate in SE Tibet during the Late Eocene. Sci Rep, 7: 7809

Standke G, Escher D, Fischer J, Rascher J. 2010. The Tertiary Stratigraphic Sequence of Northwest Saxony (in German). Freiberg: Saxony State Office for Environment, Agriculture and Geology. 21–107

Su T, Xing Y W, Liu Y S, Jacques F M B, Chen W Y, Huang Y J, Zhou Z K. 2010. Leaf Margin Analysis: A new equation from humid to mesic forests in China. Palaios, 25: 234–238

Su T, Spicer R A, Li S H, Xu H, Huang J, Sherlock S, Huang Y J, Li S F, Wang L, Jia L B, Deng W Y D, Liu J, Deng C L, Zhang S T, Valdes P J, Zhou Z K. 2019. Uplift, climate and biotic changes at the Eocene-Oligocene transition in south-eastern Tibet. Natl Sci Rev, 6: 495–504

Sun B N, Wu J Y, Liu Y S C, Ding S T, Li X C, Xie S P, Yan D F, Lin Z C. 2011. Reconstructing Neogene vegetation and climates to infer tectonic uplift in western Yunnan, China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 304: 328–336

Tang H, Li S F, Su T, Spicer R A, Zhang S T, Li S H, Liu J, Lauretano V, Witkowski C R, Spicer T E V, Deng W Y D, Wu M X, Ding W N, Zhou Z K. 2020. Early Oligocene vegetation and climate of southwestern China inferred from palynology. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 560: 109988

Tardif D, Toumoulin A, Fluteau F, Donnadieu Y, Le Hir G, Barbolini N, Licht A, Ladant J B, Sepulchre P, Viovy N, Hoorn C, Dupont-Nivet G. 2021. Orbital variations as a major driver of climate and biome distribution during the greenhouse to icehouse transition. Sci Adv, 7: eabh2819

Teodoridis V, Kvaček Z. 2015. Palaeoenvironmental evaluation of Cainozoic plant assemblages from the Bohemian Massif (Czech Republic) and adjacent Germany. Bull Geosci, 90: 695–720

Teodoridis V, Kovar-Eder J, Mazouch P. 2011a. Integrated plant record (Ipr) vegetation analysis applied to modern vegetation in south China and Japan. Palaios, 26: 623–638

Teodoridis V, Kovar-Eder J, Marek P, Kvaček Z, Mazouch P. 2011b. The integrated plant record vegetation analysis: Internet platform and online application. Acta Musei Natl Pragae Ser B, 67: 159–164

Teodoridis V, Kvaček Z, Zhu H, Mazouch P. 2012. Environmental analysis of the mid-latitudinal European Eocene sites of plant macrofossils and their possible analogues in East Asia. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 333-334: 40–58

Teodoridis V, Mazouch P, Kovar-Eder J. 2020. The Integrated Plant Record (IPR) analysis: Methodological advances and new insights into the evolution of European Palaeogene/Neogene vegetation. Palaeontol Electron, 23: 1–19

Tosal A, Sanjuan J, Cartanyà J, Martín-Closas C. 2018. Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 497: 66–81

Toumoulin A, Tardif D, Donnadieu Y, Licht A, Ladant J B, Kunzmann L, Guillaume G. 2022. Evolution of continental temperature seasonality from the Eocene greenhouse to the Oligocene icehouse —A model-data comparison. Clim Past, 18: 341–362

Wade B S, O'Neill J F, Phujareanchaiwon C, Ali I, Lyle M, Witkowski J. 2020. Evolution of deep-sea sediments across the Paleocene-Eocene and Eocene-Oligocene boundaries. Earth-Sci Rev, 211: 103403

Walls R L. 2011. Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global-scale data set. Am J Bot, 98: 244–253

Walther H, Kvaček Z. 2007. Eearly Oligocene flora of Seifhennersdorf (Saxony). Acta Musei Natl Pragae Ser B, 63: 85–174

Wang W T, Zheng W J, Zhang P Z, Li Q, Kirby E, Yuan D Y, Zheng D W, Liu C C, Wang Z C, Zhang H P, Pang J Z. 2017. Expansion of the Tibetan Plateau during the Neogene. Nat Commun, 8: 15887

Westerhold T, Marwan N, Drury A J, Liebrand D, Agnini C, Anagnostou E, Barnet J S K, Bohaty S M, De Vleeschouwer D, Florindo F, Frederichs T, Hodell D A, Holbourn A E, Kroon D, Lauretano V, Littler K, Lourens L J, Lyle M, Pälike H, Röhl U, Tian J, Wilkens R H, Wilson P A, Zachos J C. 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. Science, 369: 1383–1387

Wu J, Zhang K X, Xu Y D, Wang G C, Garzione C N, Eiler J, Leloup P H, Sorrel P, Mahéo G. 2018. Paleoelevations in the Jianchuan Basin of the southeastern Tibetan Plateau based on stable isotope and pollen grain analyses. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 510: 93–108

Wu M X, Huang J, Spicer R A, Li S F, Zhao J G, Deng W Y D, Ding W N, Tang H, Xing Y W, Tian Y M, Zhou Z K, Su T. 2022. The early Oligocene establishment of modern topography and plant diversity on the southeastern margin of the Tibetan Plateau. Glob Planet Change, 214: 103856

Xie Y L, Wu F L, Fang X M, Song J Z, Niu Z C. 2022. Late Eocene onset of the East Asian Monsoon in the Qingjiang Basin of Central Jiangxi Province (Southeast China) revealed by a major vegetation transition from desert to forest. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 602: 111179

Xiong Z Y, Ding L, Spicer R A, Farnsworth A, Wang X, Valdes P J, Su T, Zhang Q H, Zhang L Y, Cai F L, Wang H Q, Li Z Y, Song P P, Guo X D, Yue Y H. 2020. The early Eocene rise of the Gonjo Basin, SE Tibet: From low desert to high forest. Earth Planet Sci Lett, 543: 116312

Yu X Q, Gao L M, Soltis D E, Soltis P S, Yang J B, Fang L, Yang S X, Li D Z. 2017. Insights into the historical assembly of East Asian subtropical evergreen broadleaved forests revealed by the temporal history of the tea family. New Phytol, 215: 1235–1248

Zachos J C, Quinn T M, Salamy K A. 1996. High-resolution (10^4 years) deep-sea foraminiferal stable isotope records of the Eocene-Oligocene climate transition. Paleoceanography, 11: 251–266

Zachos J C, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. Science, 292: 686–693

Zhao C Y, Xiong Z Y, Farnsworth A, Spicer R A, He S L, Wang C, Zeng D, Cai F L, Wang H Q, Tian X L, Valdes P J, Lamu C, Xie J, Yue Y H, Ding L. 2023. The late Eocene rise of SE Tibet formed an Asian 'Mediterranean' climate. Glob Planet Change, 231: 104313

Zheng H B, Yang Q, Cao S, Clift P D, He M Y, Kano A, Sakuma A, Xu H, Tada R, Jourdan F. 2022. From desert to monsoon: Irreversible climatic transition at ~36 Ma in southeastern Tibetan Plateau. Prog Earth Planet Sci, 9: 12

(责任编委: 赵艳)