中国科学: 地球科学 2020 年 第 50 卷 第 2 期: 177 ~ 193
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

青藏高原——现代生物多样性形成的演化枢纽

邓涛[1,2,3*], 吴飞翔[1,2], 苏涛[4], 周浙昆[4]

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;
3. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049;
4. 中国科学院西双版纳热带植物园, 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 西双版纳 666303
* 通讯作者, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2019-05-29; 收修改稿日期: 2019-09-11; 接受日期: 2019-09-16; 网络版发表日期: 2019-10-31
中国科学院战略性先导科技专项项目(编号: XDB26000000、XDA20070203、XDA20070301)、第二次青藏高原综合科学考察专项项目(编号: 2019QZKK0705)、国家自然科学基金项目(批准号: 41430102、41872006)、中国科学院前沿科学重点研究项目(编号: QYZDY-SSW-DQC022)、中国科学院国际伙伴计划项目(编号: GJHZ1885)和中国科学院青年创新促进会项目(编号: 2017103)资助

摘要 青藏高原是当今地球上最独特的地质-地理-生态单元, 拥有独特的生物资源, 在世界生物多样性版图中占有重要地位. 新生代以来, 青藏高原地区经历了剧烈的环境变化, 出现了从“热带动植物乐土”到“冰期动物群摇篮”的转变. 近年来高原古生物学领域的一系列重要发现, 让高原环境巨变背景下青藏地区生物多样性演变历史的细节日趋清晰, 也为讨论这一生命历史进程对高原周边乃至更广阔地区生物区系的影响准备了条件. 文章基于高原古生物学最新研究成果, 涵盖众多动植物类群, 总结高原生物多样性的演变过程及其世界性影响. 我们认为青藏高原是现代生物多样性形成过程中的“演化枢纽”, 它在生物演化史上的影响主要体现为以下三种模式: (1) 土著物种本地起源, (2) 本地起源并“走出西藏”, (3) 途经西藏地区的洲际扩散. 第一种模式以高原特有的淡水鱼类区系的主要成员裂腹鱼类的演化历史为例, 其形态特征的阶段性分化、聚集地海拔的阶梯状分布、化石类群的递进式演化, 构成了“演变与隆起并进”的典范, 是响应高原隆升的结果. 第二种模式主要以上新世以来众多哺乳动物和一些植物类群的演化史为支撑. 冰期动物群的祖先类型, 如披毛犀、北极狐、盘羊等动物的祖先起源于已隆升并进入冰缘环境的青藏高原, 随后在第四纪大冰期来临时, “走出西藏”扩散至北极圈地区; 豹亚科的祖先最早出现在青藏高原地区, 随后扩散至亚洲、非洲和美洲, 其后裔仍是今天各地生态系统中的顶端捕食者; 胡颓子科等一些植物的早期代表也已出现在晚始新世的西藏, 之后扩散并广布于其他地区. 第三种模式中, 臭椿在印度次大陆起源, 随板块碰撞首先扩散至西藏, 后经西藏扩散至东亚、欧洲甚至北美等其他地区; 淡水鱼类中的攀鲈始新世中期在东南亚起源后扩散至西藏, 并经印度次大陆最终拓殖于非洲, 这些实例说明了西藏作为板块碰撞区在生物扩散历史中的独特作用. 以上三种模式, 既是高原生物多样性历史的缩影, 更是高原隆升生物环境效应的体现.

关键词 青藏高原, 新生代, 生物多样性, 演化, 植物, 鱼类, 哺乳动物

中文引用格式: 邓涛, 吴飞翔, 苏涛, 周浙昆. 2020. 青藏高原——现代生物多样性形成的演化枢纽. 中国科学: 地球科学, 50: 177–193, doi: 10.1360/SSTe-2019-0112
英文引用格式: Deng T, Wu F, Su T, Zhou Z. 2020. Tibetan Plateau: An evolutionary junction for the history of modern biodiversity. Science China Earth Sciences, 63: 172–187, https://doi.org/10.1007/s11430-019-9507-5

© 2019 《中国科学》杂志社

1 概论

青藏高原是世界上平均海拔最高、最年轻的高原, 是地球上最独特的地质-地理-生态单元之一, 被视为研究环境变迁与生命演化的“天然实验室”(郑度和姚檀栋, 2006; 张弥曼和苗德岁, 2016; 姚檀栋等, 2017). 高原面上气候寒冷、氧气含量低、降水量稀少、紫外线辐射强烈, 一些地区甚至被称为“生命禁区”. 然而, 中国西南山区、东喜马拉雅、中亚山地等青藏高原及其邻近地区位列保护国际(Conservation International)确定的全球36个生物多样性热点之中(Myers等, 2000), 说明其生物多样性处于相当高的水平. 青藏高原在地质历史时期经历了复杂而大规模的环境变化(An等, 2001; 郑度和姚檀栋, 2006; Royden等, 2008; Wang等, 2008; Zhu等, 2013; Spicer, 2017; Su等, 2019a, 2019b), 这一系列的地质运动和地貌演化引发并形成了青藏高原及周边地区气候格局, 例如以季节性降雨为典型特征的中国西南地区季风气候的演化(Jacques等, 2011; Xing等, 2012; Su等, 2013). 这些地貌和气候的变化无疑影响着生物的分布和演化, 可能促进本地区生物多样性的发展, 也可能引起生物的灭绝(Huang等, 2016). 因此, 青藏高原的形成过程不仅对塑造本地区的现代生物多样性具有巨大的影响, 而且对促进起源于高原的许多物种甚至现代广布类群的祖先的洲际扩散起过重要的作用(Tseng等, 2014; Wang等, 2014, 2016; Favre等, 2016; Fuentes-Hurtado等, 2016; Deng等, 2019).

以哺乳动物为例, 现代青藏高原的哺乳动物群以分布区海拔高、多样性低、寒冷和低氧环境适应性强为特点, 其中一半的种类是该地区特有的, 这主要是由周边山地(如喜马拉雅山)和高原严酷环境的强烈阻隔作用所造成(Hoffmann, 1991). 蒋志刚等(2018)发现青藏高原有蹄类总种数占中国有蹄类的42%, 其中特有种比例高达32%. 近些年, 越来越多的化石记录为认识青藏高原的哺乳动物多样性历史提供了重要的证据(Wang等, 2015b; Li Q等, 2017; Wang等, 2019). 青藏高原现代哺乳动物中的多数在高原上具有悠久的生活历史, 至少可以追溯到上新世, 由此证明它们在高海拔的高原范围内具有长期的适应过程, 其中的一些在更新世扩大了它们的分布范围, 成为高纬度全北界动物群的重要成员(邓涛等, 2012; Wang等, 2015b). 在极端的寒冷气候和稀薄空气中, 青藏高原在上新世时期可能成为这些动物的适应基地. 当冰期来临时, 北极和北方的生态环境开始扩展, 青藏高原动物群在与其他欧亚大陆北部甚至北美动物群的竞争中占据了优势地位(Wang等, 2015b; Deng等, 2019).

而在植物方面, 青藏高原及邻近地区拥有丰富的植物物种(吴征镒, 1987; 吴玉虎, 2008; Zhang等, 2016), 是许多类群的分布和分化中心(Gao等, 2015; Yu等, 2015), 而新近纪的高原快速隆升形成的地形地貌的多样性以及第四纪的周期性气候波动进一步促进了植物的辐射分化和多样化(Qiu等, 2011; Wen等, 2014). 属级和种级水平的分化不仅与高原快速隆升加速本地物种的适应性辐射有关, 也与复杂地形变化促进物种的隔离分化有关(于海彬等, 2018). 在第四纪冰后期一些物种发生了大范围的迁移扩散(Cun和Wang, 2010), 一些耐冷物种从青藏高原向东亚、北美、中亚、欧洲, 甚至北极的高山或寒冷地区进行长距离迁移(Matuszak等, 2016). 因此, 青藏高原地区常被称为北温带植物的辐射地(吴征镒, 1987).

生物多样性格局的形成通常被认为与地质活动和过去气候变化这两大历史因素有关, 是漫长地史过程和生物演化历史长河中的一个瞬间(Wiens和Donoghue, 2004; Sandel等, 2011; Spicer, 2017). 不仅在青藏高原起源的生物通过扩散影响新近纪的生物地理格局, 中国及其邻近地区的生物多样性的演变也受到青藏高原隆升的强烈影响(邓涛等, 2015). 青藏高原为物种起源、分化与全球扩散创造了条件, 影响了现代动植物区系的形成与演替, 使其成为全球物种形成、分化与扩散的重要中心之一(蒋志刚等, 2018). 近年来, 高原古生物的一系列新发现大大丰富了关于青藏高原地区生命史的认识, 较之以往, 我们得以在更大历史时空的角度(由新近纪前推至古近纪)较全面地审视高原在影响新生代世界生物多样性演变进程中所起的重要作用. 本文系统梳理高原古生物学最新研究成果, 总结青藏高原作为生物多样性发展的演化枢纽的地位, 其具体表现为3种形式, 即土著物种本地起源、本地起源并“走出西藏”、途经西藏地区的洲际扩散.

2 土著物种本地起源

青藏高原因其独特的物理条件, 使其成为与其周

边较低地域相隔离的“生态岛”，从而形成了独特的高海拔生物地理区系，包含许多特有的动植物物种. 现代青藏高原的生物多样性以鱼类和哺乳动物为典型代表, 它们在高原隆升过程中都留下了化石记录, 清晰地描绘出各自类群的演化历史(图1).

2.1　裂腹鱼

现生裂腹鱼(Schizothoracinae)是鲤科鱼类中适应亚洲高海拔环境的一个特殊的类群，生活于青藏高原及周边地区水系，由11~12个属，超过100个种和亚种组成(Berg, 1912; Hora, 1953; 武云飞和吴翠珍, 1992; 陈毅峰和曹文宣, 2000). 现生裂腹鱼被认为是随着青藏高原的隆升而不断演化的类群(Ascent with Modifications, “演变与隆起并进”, 见Chang等, 2010; 张弥曼和苗德岁, 2016)，它们的形态特征的阶段性分化、聚集地海拔的阶梯状分布与高原隆升的历史相吻合(陈宜瑜等, 1996). 形态学上它们组成一个单系类群(陈毅峰, 1998; Kullander等, 1999; 陈毅峰和曹文宣, 2000), 并被分为原始、特化和高度特化3个等级, 其划分依据主要包括鳞片、触须数目、咽喉齿行数, 以及它们在3个水温递减的连续海拔高度区间的分布(曹文宣等, 1981; Chang等, 2010; 张弥曼和苗德岁, 2016). 原始等级全身被覆细鳞, 具有3列咽喉齿和2对触须, 聚集于海拔高度1250~2500m的水系；特化等级胸、腹鳞片退化，减少为2列咽喉齿和1对触须，生活在海拔2750~3750m的水系中；高度特化等级全裸无鳞，无触须，咽喉齿为2列甚至1列，分布于海拔高度3750~4750m的水系中(曹文宣等, 1981)(图1). 虽然分子学的分析认为，裂腹鱼类并不构成自然分类单元, 原始等级与特化、高度特化等级分属两个不同的支系, 各自类群还包含若干类属种(Yang等, 2015)，但鉴于目前的研究程度, 有关裂腹鱼类的分类尚未定论. 本文沿用形态学的观点，暂将裂腹鱼亚科鱼类视作单系类群.

依据形态学特征，有理论认为裂腹鱼类是在新近纪青藏高原隆升过程中，由一种原始的类鲃鲤科鱼类演化而来(曹文宣等, 1981; 武云飞, 1984; 陈宜瑜等, 1996). 青藏高原地区古近纪时期的鱼类动物群与今天有显著差别, 包含鲈形目和鲤形目的成员. 鲤形目主要组分为广布的类鲃鲤科鱼类，而在从古近纪到新近纪的某个特定时间段内，应该存在一个从类鲃鱼类到裂腹鱼类的显著变化. Wang和Wu(2015)在藏北尼玛盆地晚渐新世地层中发现的张氏春霖鱼(*Tchunglinius tchangii*), 其体型较小, 与现生南亚和非洲小型鲃亚科鱼类, 如小鲃属(*Puntius*)等亲缘关系较近. 渐新世时期青藏高原隆升的幅度还不高, 因此春霖鱼等热带-亚热带低地型鱼类在这一地区生活.

重要的转折出现在渐新世/中新世之交，在青藏高原中部伦坡拉盆地丁青组中发现了早期裂腹鱼——大头近裂腹鱼(*Plesioschizothorax macrocephalus*)，为具有3列咽喉齿的原始等级裂腹鱼(武云飞和陈宜瑜, 1980; Chang等, 2008)，其时代为早中新世(Deng等, 2012a). 该地点现在的海拔高度为4540~4550m，属于现生高度特化等级裂腹鱼的分布范围，由此说明青藏高原自中新世以来的强烈隆升. 青藏高原在上新世达到现代高度和整体规模后(Deng等, 2012b), 具有2列甚至1列咽喉齿的高度特化裂腹鱼出现, 在青藏高原西南部札达盆地的上新世札达组和东北部昆仑山口的上新世羌塘组中都发现其化石(Chang等, 2010; Wang和Chang, 2010; 张弥曼和苗德岁, 2016). 柴达木盆地最近有鲤科鱼类化石的报道, 并将其归入裂腹鱼类(Yang等, 2018). 然而, 对其形态解剖细节和系统分支分析结果, 鱼类学学者仍存一定的疑问.

裸鲤属(*Gymnocypris*)是高度特化裂腹鱼类的主要成员, 由10个现生的种和亚种组成, 占据了青藏高原上多数主要水系(武云飞和吴翠珍, 1992; 陈毅峰和曹文宣, 2000). 在昆仑山口盆地发现的上新世高度特化裂腹鱼化石即为裸鲤属，采自现在海拔高度4769m的地点，产地靠近今天的格尔木河(图1)). 今天的东昆仑南北仍有裸鲤分布，昆仑山口盆地大量的鱼类化石提示这一地区在上新世尚有比较广阔的水域分布，且东昆仑山脉南北两侧水体可能相连，为高度特化的裂腹鱼提供了生存条件. 东昆仑山脉晚上新世之后的抬升，使这一地区的水体分隔，促使了裸鲤的分化(Wang和Chang, 2010).

2.2　高原鳅

高原鳅属(*Triplophysa*)现知约有140个有效种(Li J X等, 2017)，主要分布于青藏高原及其邻近地区(Chen和Yang, 2005). 形态学研究认为条鳅类为鳅超科(Cobitoidea)下的一个科(Nalbant和Bianco, 1998)，最近的分子生物学研究也支持类似的结论(Tang等, 2006; Slech-

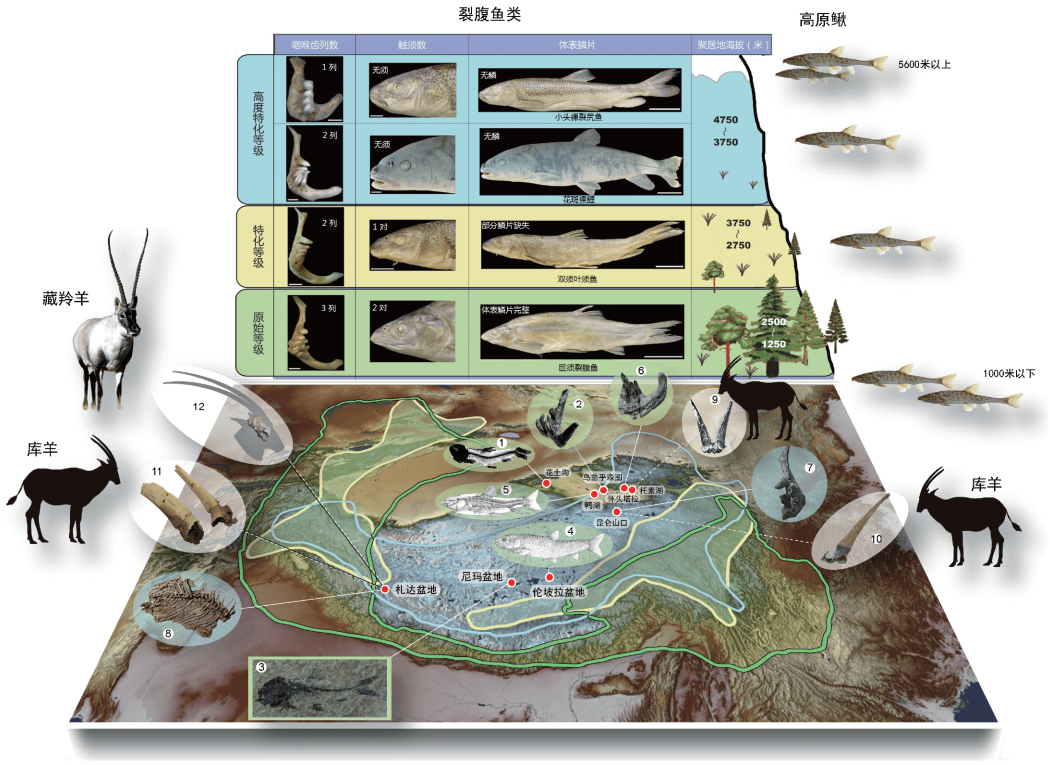


图 1　鱼类和哺乳动物“土著物种本地起源”模式

青藏高原裂腹鱼类的形态差异和空间分布(竖面)与鲤科和牛科化石记录(水平面)，高原鳅显示其在高原及周边地区的分布区间．化石点及化石类型：1. 柴达木盆地花土沟渐新世鲤科鱼类，3列咽喉齿；2. 柴达木盆地乌兰乎森图渐新世鲃类，3列咽喉齿；3. 尼玛盆地晚渐新世类张氏春霖鱼，3列咽喉齿；4. 伦坡拉盆地早中新世原始裂腹鱼大头近裂腹鱼，3列咽喉齿；5. 柴达木盆地上新世原始裂腹鱼伍氏献文鱼，3列咽喉齿；6. 柴达木盆地怀头塔拉晚中新世鲤科鱼类，3列咽喉齿；7. 昆仑山口上新世高度特化裂腹鱼裸鲤，2列咽喉齿；8. 札达盆地上新世高度特化裂腹鱼；9. 柴达木盆地晚中新世的库羊*Qurliqnoria*；10. 昆仑山口上新世的过渡型库羊；11. 札达盆地上新世的过渡型库羊；12. 札达盆地更新世的藏羚羊*Pantholops hundesiensis*(脑颅化石)

tova等, 2007).

高原鳅属是条鳅科多样性最高的类群，也是条鳅科鱼类中适应于青藏高原高寒环境的一个特殊类群，它和鲤科裂腹鱼亚科鱼类一起构成了青藏高原鱼类区系的主体，一些高原鳅属的种甚至适应了裂腹鱼所不能生存的更高海拔(可达5600m以上，张春光和贺大为, 1997)、更为严酷的生活环境(比如一些小而浅的咸水水体)，是世界上已知分布海拔最高的鱼类(武云飞和吴翠珍, 1992; 何德奎等, 2006)(图1)．在青藏高原一些特定的小水体中，高原鳅的个体数量超过裂腹鱼．不过，虽然高原鳅属是现生条鳅科在青藏高原地区唯一的代表，但它们的分布并不像裂腹鱼一样仅局限于高原和周边地区，一些种类向东分布于中国中部地区海拔低于1000m的水体里(朱松泉, 1989)．

依据于形态学特征和地理分布，许多学者认为高原鳅的起源和演化与青藏高原的隆起相关(朱松泉, 1986, 1989; 武云飞和吴翠珍, 1992)，分子生物学分析也得到相同的判断(何德奎等, 2006; Wang Y等, 2016)，但过去缺乏化石证据的支持．Wang和Chang(2012)在海拔4769m的昆仑山口盆地上新世羌塘组下段发现了高原鳅属(*Triplophysa*)化石，其数量显著超过同一地点同一层位的裂腹鱼化石．这不仅支持高原鳅起源于青藏高原的假设，还说明当时该地区的鱼群组成已非常接近今天的面貌．

现在昆仑山口盆地周边分离的水系，即柴达木内流水系、黄河上游段和长江上游段中共享高原鳅属的几个种，说明它们可能起源于这些水系分开之前(Wang和Chang, 2012)．另一方面，这些水系中又各自生活着独有的高原鳅物种，说明在水系彼此分离之后高原鳅属鱼类继续分化(朱松泉, 1989; 武云飞和吴翠

珍, 1992; 武云飞等, 1994). 昆仑山口盆地上新世高原鼠属化石的发现, 为追溯现代高原鼠的分布模式提供了初步的证据. 根据分子生物学的最新研究(Wang Y等, 2016), 高原鼠的演化历史可能远早于目前的化石记录. 采集更多更好的化石材料来开展更深入的系统学研究, 并结合分子学分析, 是追溯高原鼠演化历史的努力方向.

2.3 藏羚羊

藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)的起源提供了青藏高原土著物种本地演化的另一个代表性例证, 其祖先可以回溯到晚中新世. 在青藏高原北部的柴达木盆地, 库羊(*Qurliqnoria*)是一种绝灭的牛科动物, 具有直而向上的角心(Bohlin, 1937; Wang等, 2007, 2011), 一直被认为是藏羚羊的祖先(Gentry, 1968). 在柴达木盆地南侧海拔4700~5000m的昆仑山口盆地, 库羊角心化石发现于上新世-更新世地层中(Li等, 2014; Wang等, 2015b). 在青藏高原南缘的札达盆地, 从早上新世地层中发现了库羊角心(Deng等, 2011). 至更新世, 一个藏羚羊的绝灭种*Pantholops hundesiensis*曾被发现于札达盆地附近的高海拔地区(Lydekker, 1901)(图1). 柴达木盆地晚中新世的哺乳动物已开始显示出一定的地方化水平(Wang等, 2007). 上述库羊和藏羚羊在青藏高原的发现表明二者在本地区都有长期的演化历史. 假定库羊与藏羚羊如其角心形态所指示的那样密切相关, 则藏羚羊的青藏高原起源说(Fernández和Vrba, 2005)相当可信. 即使库羊与藏羚羊没有关系, 藏羚羊起源于青藏高原的可能性也非常高, 因为藏羚羊完全分布于青藏高原, 不管是走进还是走出青藏高原, 藏羚羊都是一个高原的特有物种.

3 本地起源并“走出西藏”

作为一个多样性的演化中心, 青藏高原地区在隆升的不同阶段, 不仅孕育了独特的生态环境, 许多类群从这里起源后, 还在合适的气候环境下扩散到世界上的其他地区. 依靠陆桥的连接, 一些类群甚至还跨过海洋的阻隔, 散布到其他大陆(图2).

3.1 胡颓子属

胡颓子属(*Elaeagnus*)是蔷薇目胡颓子科植物, 该科有3属, 分别为沙棘属(*Hippophae*)、胡颓子属、水牛果属(*Shepherdia*), 共80余种, 主要分布于亚洲东南地区, 中国有2属60种. 青藏高原东南缘是包括胡颓子科在内的众多植物类群的现代多样性中心, 这与青藏高原剧烈的地质运动有着直接联系(Su等, 2019b). 高原的地质运动塑造了复杂的地形地貌和多样化的气候类型, 为物种分化创造了条件(Favre等, 2015). 另外, 由于胡颓子属和沙棘属生长在不同的环境, 对于大多沙棘属植物, 在青藏高原的分布海拔范围为3000~5000m, 而胡颓子属在高原的分布海拔低于3200m(Qin和Michael, 2007). 因此它们具有截然不同的生态位, 这也可能促进了类群的进一步分化.

胡颓子科大化石记录很少, 例如对于叶片化石记录而言, 仅有一个化石种*Shepherdia weaveri*报道于美国蒙大拿州下渐新统(Becker, 1960)和阿拉斯加州中新统(Hollick, 1936). 产自青藏高原芒康盆地上始新统的西藏胡颓子(*Elaeagnus tibetensis*)叶片化石是目前已知最早的胡颓子科大化石记录, 该地区也是胡颓子科的现代多样性分布中心(Su等, 2014).

尽管胡颓子科的化石记录稀少, 我们仍然可以基于已有的记录大致推测其分布历史. 蔷薇目被认为起源于晚白垩世(Friis等, 2011; Soltis等, 2011). 依据西藏胡颓子化石的证据, 胡颓子科不晚于晚始新世在劳亚大陆起源, 这明显早于分子生物学推测的该科30~10Ma的起源时间(Bell等, 2010). 由于胡颓子属果实鲜艳可食用, 鸟类可能成为其扩散的重要载体(Shafroth等, 1995). 胡颓子属只有一个现生种分布在北美, 即*E. commutata*. 从化石和现代分布区来看, 胡颓子科可能通过白令陆桥得以在亚洲和北美之间迁移.

3.2 水龟

龟蝽是一类常见的半水生昆虫, 主要生活在陆地生态系统中的池塘、湖泊、河流等水域内, 少数种类还可生活在海水中(Andersen, 1982). 龟蝽在分类上隶属于半翅目、龟蝽次目、龟蝽科. 龟蝽次目(Gerromorpha)广布全球, 目前已描述2000种左右, 分布于温带、亚热带和热带地区(Polhemus和Polhemus, 2008).

大龟蝽属(*Aquarius*)是现生龟蝽科中较为常见且广布的3个属之一, 对研究龟蝽生物地理学、进化趋势和生态适应性有重要的意义. 龟蝽化石报道不多, 因此人们对现生大龟蝽属的早期演化和生物地理学等知之

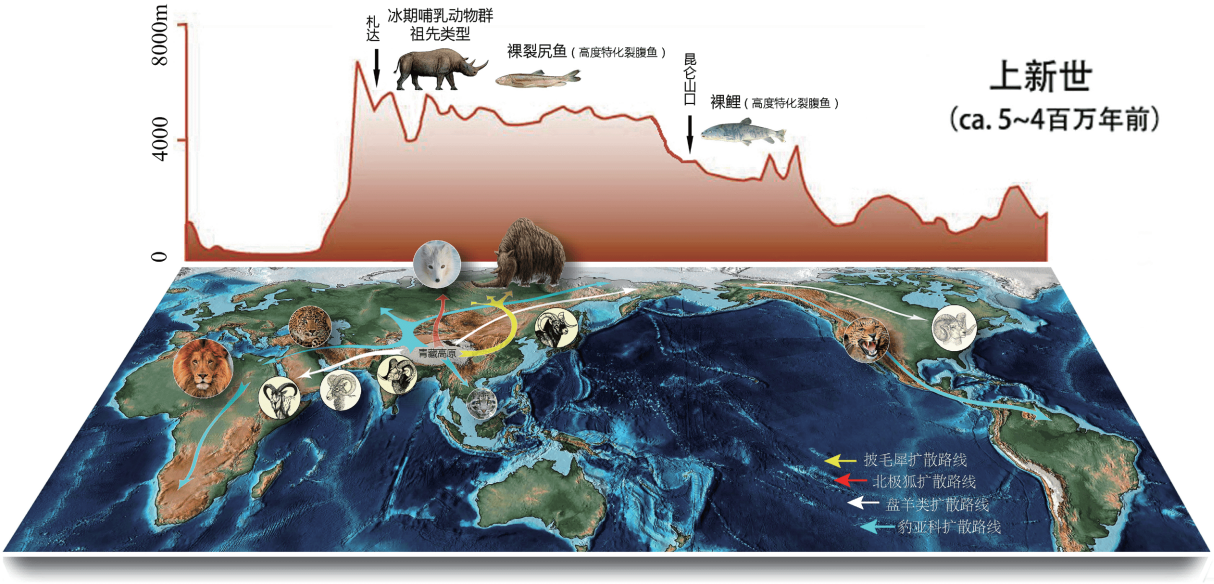


图 2　哺乳动物“本地起源并‘走出西藏’”模式

甚少. 在藏北伦坡拉盆地和尼玛盆地丁青组中上部发现的伦坡拉大黾蝽(*Aquarius lunpolaensis*)(林启彬, 1981)与现生*A. najas*种组的代表在外部形态特征上十分接近. 结合伦坡拉大黾蝽和现生代表极其相近的体型和腿部特征, 证明这类远古水黾曾生活于西藏中部古湖泊的水面, 有可能也是湖中某些鱼类的捕食对象(Wu等, 2017). 伦坡拉大黾蝽具有黾蝽亚科的原始祖先特征, 因此, 它可能是*A. najas*种组的一个基干类群, 与现生3个物种构成姊妹群的关系(Cai等, 2019).

现生*A. najas*种组目前仅分布于古北区西部地带(Damgaard, 2005), 其中, *A. najas*是一个乌拉尔山脉以西广布且常见的古北区水黾(Andersen, 1990); *A. ventralis*分布于巴尔干山脉(Balkans)和黎凡特(Levant)地区, 如保加利亚、希腊、土耳其、塞浦路斯、黎巴嫩和以色列等国; 而*A. cinereus*则分布于地中海以西, 如法国、意大利、葡萄牙、西班牙、摩洛哥等国(Andersen, 1990; Damgaard, 2005). 化石大黾蝽的发现证明了该种组在渐新世晚期(23.5~26Ma, DeCelles等, 2007; Sun等, 2014)的分布范围比今天更为广阔(Cai等, 2019). 伦坡拉大黾蝽所显示的原始特征, 也表明未隆升的西藏地区是该属早期演化的重要地区.

3.3　北极狐

许多形态和生理特征使得北极狐(*Vulpes lagopus*)能够适应寒冷的环境: 长而厚实的冬毛, 下有70%的绒毛, 结实的身体, 短小的耳朵和腿, 足部进步的热力循环系统以及寒冷环境下减慢的新陈代谢速率(Audet等, 2002; Prestrud, 1991). 而藏狐(*V. ferrilata*)也有着类似的适应(如厚实的毛发)(Clark等, 2008). 现生藏狐最明显的特征是长吻, 除此之外它的肢骨也较短(Clark等, 2008; Pocock, 1937). 狐属的全证据系统发育树显示, 北极狐和藏狐与沙漠大耳狐(*V. macrotis*)和敏狐(*V. velox*)组成支系(Fuentes-González和Muñoz-Durán, 2012).

在札达盆地发现的邱氏狐(*Vulpes qiuzhudingi*)的地质年龄为4.42~5.08Ma, 对应于早上新世(Wang X M等, 2013). 邱氏狐与现生雄性赤狐(*V. vulpes*)个体大小接近, 比现生和晚更新世的北极狐约大20%. 邱氏狐与其他所有狐类的区别在于其有着更加高度食肉化的牙齿特征, m1-2锋利的下跟座主要由下次尖组成, 下内尖退化或消失, 下跟座较短, m3缺失. 邱氏狐也发现于青藏高原北部昆仑山口盆地的上新世地层中, 其牙齿特征指示这个物种分布于海拔更高(4726m)、时代更晚、食肉化程度更高的一个阶段(Wang等, 2014).

邱氏狐高度食肉化的m1-2等特征与藏狐不同, 这一特征在演化过程中很少会再反转为中度食肉化的形态(Tedford等, 2009; Wang等, 1999; Wang, 1994), 且高度食肉化也经常伴随着体型的增大(Van Valkenburgh等, 2004), 因此邱氏狐与藏狐处于不同的支系. 研究

显示邱氏狐与北极狐组成支系，该支系和藏狐支系在青藏高原寒冷的环境下演化，一支趋于高度食肉化并最终演化出北极狐，另一支则保留了原始的牙齿特征，并产生沙狐和藏狐．同位素分析表明札达盆地在上新世已经接近现代平均0℃的环境(Saylor等，2009)或年均温比现在稍高(Wang Y等，2013)．在冬季，上新世的札达地区气温很低，而当时的极地地区却温暖得多，年均温可达8℃(Brigham-Grette等，2013；Ballantyne等，2010；Csank等，2011)．这显示在上新世时期，青藏高原的环境比北极更加恶劣，对于狐类来说，在青藏高原会面临更大的生存挑战．

邱氏狐的发现将北极狐的祖先被追溯到青藏高原(图2)，其时代远比过去认识得早，而且它已经具有很特殊的适应高度食肉化的特征．真正的北极狐化石直到晚更新世才在欧洲出现(Croitor和Brugal，2010)，此时它们已经广布于东起基辅、西到爱尔兰的欧洲大部分地区(Kurtén，1968)．俄罗斯西伯利亚地区和北美的北极狐化石也只发现于晚更新世(Youngman，1993；Fortelius，2018)．类似的起源于上新世青藏高原的寒冷适应性食肉动物在第四纪冰期来临时向其他地区迁徙的类型还包括豹鬣狗(*Chasmaporthetes gangsriensis*)(Tseng等，2013)和震旦豺(*Sinicuon* cf. *dubius*)(Wang等，2015a)等．在青藏高原发现的北极狐的近亲以及其他高度食肉化的物种，显示了食肉类动物群中以捕猎性组分为主，与现代北极地区的组分(北极狐、灰狼、北极熊)近似(Wang等，2014)．冬季极冷的气候可能是造成如此适应的一个重要原因．

3.4　雪豹

雪豹(*Panthera uncia*)是典型的高山猫科动物，分布在青藏高原及其周边地区．雪豹栖息在高山裸岩地带，其生境中一年大部分时间积雪，从海拔4000m地区至雪线附近都有雪豹活动．作为食物链顶端的现生大型猫科动物，豹亚科(包括云豹、巽他云豹、雪豹、虎、美洲虎、豹和狮)在它们生存的环境中都是顶级掠食者．尽管它们在现生生态系统中具有重要地位，其中还有好几种已经十分濒危，但之前人们对其演化历史却知之甚少，几乎完全依靠分子生物学的系统发育分析．如魏磊等(2011)根据豹属线粒体基因组分析，发现狮是雪豹亲缘关系最近的物种，而豹属是由虎、豹、雪豹、美洲虎和狮所构成，并主张将云豹属也归类于豹属．

豹亚科新化石材料稀少，且常常与分子学系统发育分析的结果存在冲突(Davis等，2010；Werdelin等，2010；Werdelin和Peigne，2010)．分子学研究显示豹亚科经历了长时间的演化，直到最近才出现爆发式的辐射(Johnson等，2006；Davis等，2010)．之前根据分子生物学信息得出豹亚科在中新世就已经出现，而化石则直到更新世才有比较明确的记录，二者之间存在长达4Myr的缺失．先前豹亚科化石材料多数保存不佳，系统位置不明，据此推测它们的起源中心和洲际迁徙存在很大的不确定性．

Tseng等(2014)报道了发现于西藏札达盆地的上新世地层中的布氏豹化石(*Panthera blytheae*)，材料包括一个接近完整的头骨及其他一些标本，其地质年龄为5.95~4.42Ma，即从晚中新世到早上新世(Wang X M等，2013)，将豹亚科的化石记录向前推进了2Myr，大大弥合了此前分子学和形态学对豹亚科起源时间推测的分歧．整合形态学和分子生物学数据，包括猫科DNA序列(Johnson等，2006；Davis等，2010)和已灭绝的洞狮和拟狮的线粒体DNA序列(Barnett等，2009)，进行豹亚科6个现生种和布氏豹等4个化石种的系统发育分析，加入多重数据推断的历史生物地理分布证据，显示豹亚科起源于亚洲(Tseng等，2014)(图2)．布氏豹与雪豹密切的亲缘关系说明现存于中亚地区的豹亚科支系可能最早就分布在喜马拉雅和中亚山区．结合札达动物群的组成可知，现生雪豹与其猎物之间的生态模式开启于几百万年前的青藏高原地区．

3.5　盘羊

现生盘羊(*Ovis*属)在高加索、喜马拉雅、青藏高原、天山-阿尔泰、东西伯利亚，以及北美的落基山等山脉和高原广泛分布，绵羊即为野生的盘羊驯化而来(Zeuner，1963)．Rezaei等(2010)在*Ovis*属内确认6个种并分为两大支系：一个是包括盘羊(*O. ammon*)、赤盘羊(*O. vignei*)和欧洲盘羊(*O. orientalis*)的中亚-西亚支系，另一个是包括雪盘羊(*O. nivicola*)、白盘羊(*O. dalli*)和加拿大盘羊(*O. canadensis*)的东亚-北美支系，两个支系的分化时间约在2.42Ma．Bibi等(2012)结合线粒体DNA及形态特征的分析得出相似结论．

盘羊的化石记录过去见于中国北方、东西伯利亚及西欧的少数几个第四纪化石点，之前在青藏高原地

区尚无发现. Wang X M等(2016)在青藏高原西部的札达盆地发现的喜马拉雅原羊(*Protovis himalayensis*)是盘羊的最近共同祖先, 其地质年龄为5.46~3.10Ma(Saylor等, 2010a, 2010b), 即从中新世末期到上新世(Wang X M等, 2013). 喜马拉雅原羊小于现生盘羊, 在形态上与*Ovis*属共有向后侧方弯曲的角心以及初步发展的角心窦, 同时拥有几个趋向于盘羊的过渡特征. 根据新的支序分析, *Protovis*落入*Ovis*支系内, 其支持的系统关系与盘羊的祖先从青藏高原或中亚向东西两侧的迁移历史一致(Wang X M等, 2016).

原羊不仅是现代青藏高原盘羊的直接祖先, 它还占据与现生盘羊相似的地理区域并逐渐适应上新世高海拔的严寒环境, 而这时在欧亚大陆的其他地区(包括高纬度的北极地区)都比高原地区更温暖(Ballantyne等, 2010). 它们的祖先类群快速演化出与现代*Ovis*相似的形态, 至冰期在2.6Ma开始时, 已经拥有了在寒冷环境生存竞争的一些优势, 从而迅速向高原周边及更远处散布, 最终在晚更新世达到北美(Wang, 1988)(图2). 如Rezaei等(2010)所述, 盘羊的系统关系与其分布明显反应了它们的迁徙路途: 盘羊成功地扩散到新的地区后就在那里形成新种, 即便在像东西伯利亚与阿拉斯加山区那样极端恶劣环境下雪盘羊和白盘羊也稳固地生存下来.

现生盘羊喜欢在陡壁或接近高坡部分的山脉活动, 利用其细长的腿能够在相对平缓的山坡迅速逃脱捕猎性食肉类的追击(Schaller, 1998). 札达盆地发展过程中基底岩石的古地形在盆地中大量出露, 在古札达湖岸边形成崎岖的地貌, 这些陡峭的山崖很可能在大型食肉类攻击时为原羊提供保护(Wang X M等, 2016).

3.6 披毛犀

晚更新世的最后披毛犀(*Coelodonta antiquitatis*)是已灭绝的最著名的冰期动物之一. 披毛犀具有非常粗壮的骨架、厚重的皮毛和巨大的鼻角, 毫无疑问也是最知名的犀牛和被了解得最多的更新世动物之一. 然而, 化石记录的缺乏使披毛犀的早期历史模糊不清, 之前只有少量披毛犀材料来自几个约2Ma的中国地点(Teilhard de Chardin和Piveteau, 1930; 周明镇和周本雄, 1965; Kahlke, 1969; 郑绍华等, 1985).

Deng等(2011)创建的西藏披毛犀(*Coelodonta thibetana*)产自札达盆地的札达组地层, 化石的地质年龄为5.08~3.23Ma, 相当于上新世早、中期(Wang X M等, 2013). 西藏披毛犀不同于其他进步的披毛犀(Kahlke, 1999), 如它的鼻中隔骨化程度较弱, 只占据鼻切迹长度的1/3(Borsuk-Bialynicka, 1973; 邱占祥等, 2004; Kahlke和Lacombat, 2008). 系统发育学分析表明西藏披毛犀是一种进步的双角犀, 而在披毛犀支系内, 各个披毛犀物种按进步性状排列, 从西藏披毛犀依次经过泥河湾披毛犀(*C. nihowanensis*)和托洛戈伊披毛犀(*C. tologoijensis*), 其终点是晚更新世的最后披毛犀.

巨大而前倾的鼻角所具有的刮雪能力可能是西藏披毛犀能够生活于青藏高原严酷冬季的最关键性适应, 这代表了披毛犀谱系独特的进化优势. 如此一个简单却重大的"创新"形成于北极永久性冰盖肇始之前, 为开启披毛犀在晚更新世冰期动物群中成功的繁盛之路奠定了重要的预适应基础. 与身披长毛的猛犸象和现代牦牛一样, 披毛犀也具有厚重的毛发, 可以起到保温的作用, 由此强烈地表明它适应于寒冷的苔原和干草原上的生活. 非常宽阔的鼻骨和骨化的鼻中隔指示西藏披毛犀有两个相当大的鼻腔, 增加了在寒冷空气中的热量交换. 除了用厚重的毛发和庞大的体型来保存热量, 披毛犀的头骨和鼻角组合也与寒冷的条件相适应(Deng等, 2011).

披毛犀的最后代表在10ka的更新世末消失(Kahlke, 1999). 除了西藏披毛犀, 另外3种披毛犀的分布时代和地区为: 泥河湾披毛犀生活在早更新世约2.5~1.8Ma的中国北方(邱占祥等, 2004), 托洛戈伊披毛犀发现于中更新世约0.75Ma的东西伯利亚贝加尔湖地区和西欧(Vangengeim等, 1966; Kahlke和Lacombat, 2008), 最后披毛犀在晚更新世广布欧亚大陆北部(Borsuk-Bialynicka, 1973; Kahlke和Lacombat, 2008). 如此突出的动物地理分布模式依系统发育位置和地质年代顺序从青藏高原逐渐扩散开来, 证明随着全球气候变冷, 严寒环境漫延, 披毛犀的祖先从高海拔的青藏高原向高纬度的西伯利亚迁移(图2), 最后在晚更新世演化为最成功的冰期动物之一(Kahlke和Lacombat, 2008).

4 途经西藏地区的洲际扩散

生物交流障碍的形成和消失是决定今天全球生物

多样性的重要因素(Vermeij, 1991; Klaus等, 2016). 印度板块与欧亚板块的碰撞改变了海陆空间分布格局, 为陆地动植物的扩散提供了新的条件, 源自冈瓦纳大陆的印度次大陆与劳亚大陆之间随即发生了实质性的生物交流, 深刻地影响了陆生动植物的进化历史, 特别是对一些环印度洋分布的种类(图3).

4.1　臭椿

苦木科(Simaroubaceae)臭椿属(*Ailanthus*)包括6个木本落叶或常绿的现生种, 自然分布于北至中国, 南到澳大利亚北部, 西起印度东部, 东达新几内亚的区域内(Nooteboom, 1960; Van Sam和Nooteboom, 2007; Su等, 2013; Song和Xu, 2014), 该属的现代分布中心位于东南亚. 根据分子生物学系统发育分析, 臭椿属是苦木科内在晚白垩世分化出来的一个类群(Clayton等, 2009). 现今中国温带和亚热带地区自然分布有*A. altissima*, 而热带和亚热带的一些种分布于从南亚到澳大利亚北部、从印度东部到新几内亚的范围内(Nooteboom, 1960; 宋柱秋等, 2014).

臭椿翅果化石曾广泛发现于北半球的新生代沉积地层中, 被归入2个或3个化石种(Corbett和Manchester, 2004; Su等, 2013; 宋柱秋等, 2014). 最近, 在青藏高原中部伦坡拉和尼玛盆地的3个地点发现了保存完好的苦木科臭椿属的翅果化石, 代表了该属的一个新种, 被命名为大果臭椿(*Ailanthus maximus*). 其中, 伦坡拉盆地蒋浪地点的化石产于牛堡组, 时代为古新世最晚期至早始新世; 达玉地点的化石产于丁青组, 时代为晚渐新世. 尼玛盆地的化石也产于丁青组晚渐新世层段(Liu等, 2019). 这一发现不仅极大地扩展了臭椿在古近纪的空间分布, 而且证明青藏高原在冈瓦纳印度和北半球之间的生物群交流中扮演了重要的角色, 这一类群的演化历史可能需要重新解读.

根据臭椿的化石记录, 该属先前被认为在早始新世起源于北美西部或亚洲东部, 随后在渐新世于欧洲和南亚发生辐射(Corbett和Manchester, 2004; 宋柱秋等, 2014). 最近, 发现于印度德干高原的木化石薄片被重新鉴定, 先前的*Ailanthoxylon*组合特征被认为与臭椿(*Ailanthus*)一致. 这些臭椿型的木化石在印度德干高原从白垩纪最晚期至古新世最早期的地点相当常见, 是苦木科的最早记录(Wheeler等, 2017). 德干高原的木化石远早于*Ailanthus*属其他已报道的任何化石记录, 因此指示臭椿属很有可能起源于印度.

根据藏北地区臭椿翅果化石的发现可以推断, 在古新世最晚期至早始新世, 臭椿因印度板块与欧亚板块的碰撞从印度扩散到青藏高原中部, 青藏高原南部的冈底斯山并未阻挡一些植物类群的区系交流. 板块间相似的交流也有其他一些植物类群(Shukla等, 2016; Chen等, 2017)、蛙类(Bossuyt和Milinkovitch, 2001; Li等, 2013)和哺乳动物(Clyde等, 2003; Rose等, 2014; Bai等, 2018)的证据. 在早始新世, 臭椿可能已经从青藏高原中部扩散到亚洲北部, 然后再通过白令陆桥扩散到北美. 至中始新世, 臭椿扩散到哈萨克斯坦和中亚其他地区, 最后到达欧洲(图3). 哈萨克斯坦中始新世的臭椿化石记录也有可能还不是该地区最早的臭椿化石记录, 因为哺乳动物化石记录表明晚古新世-早始新世时新疆准噶尔、哈萨克斯坦等地的生境与中国东部同期生境非常相似(Ni等, 2016). 在始新世之后, 臭椿属化石记录已经广泛分布于北半球. 两个臭椿翅果的化石种*A. confucii*和*A. tardensis*分别发现于欧洲和华南的渐新世沉积地层中(宋柱秋等, 2014), 指示该属已经迅速在欧洲和东亚发生了种级的多样性分化.

臭椿与棕榈在古新世最晚期至晚渐新世共同生长于青藏高原中部(Wu等, 2017; Liu等, 2019; Su等, 2019a), 这也证明热带或亚热带较为稳定的低地环境存在于古近纪沿班公湖-怒江缝合带和雅鲁藏布缝合带, 为冈瓦纳印度和欧亚大陆之间物种的交流和扩散提供了适宜的环境. 这些低地沿青藏高原主要缝合线分布, 在始新世早期到渐新世最晚期还没有发生剧烈的隆升, 使得高原南北侧的大型哺乳动物还可以进行交流(Deng和Ding, 2015; Deng等, 2019)(图3).

4.2　攀鲈

现生攀鲈科(Anabantidae)属于传统意义上鲈形目下的攀鲈亚目, 该亚目还包括吻鲈科和丝足鲈科. 攀鲈科具有近30个淡水种类, 分布于南亚和撒哈拉以南非洲(Berra, 2007). 攀鲈属(*Anabas*)分布于亚洲, 其余属分布于非洲(Norris, 1994). 攀鲈在亚洲和非洲之间的间断分布模式是一个长期未解的动物地理学难题(Rüber等, 2006). 先前的猜想包括“冈瓦纳陆块漂移导致的隔离分化”, 即攀鲈类起源于冈瓦纳大陆, 随着印度板块在早白垩世(大约165~121Ma)裂解漂移来到亚洲(Skelton, 1980), 也有观点认为可能源于攀鲈类在晚

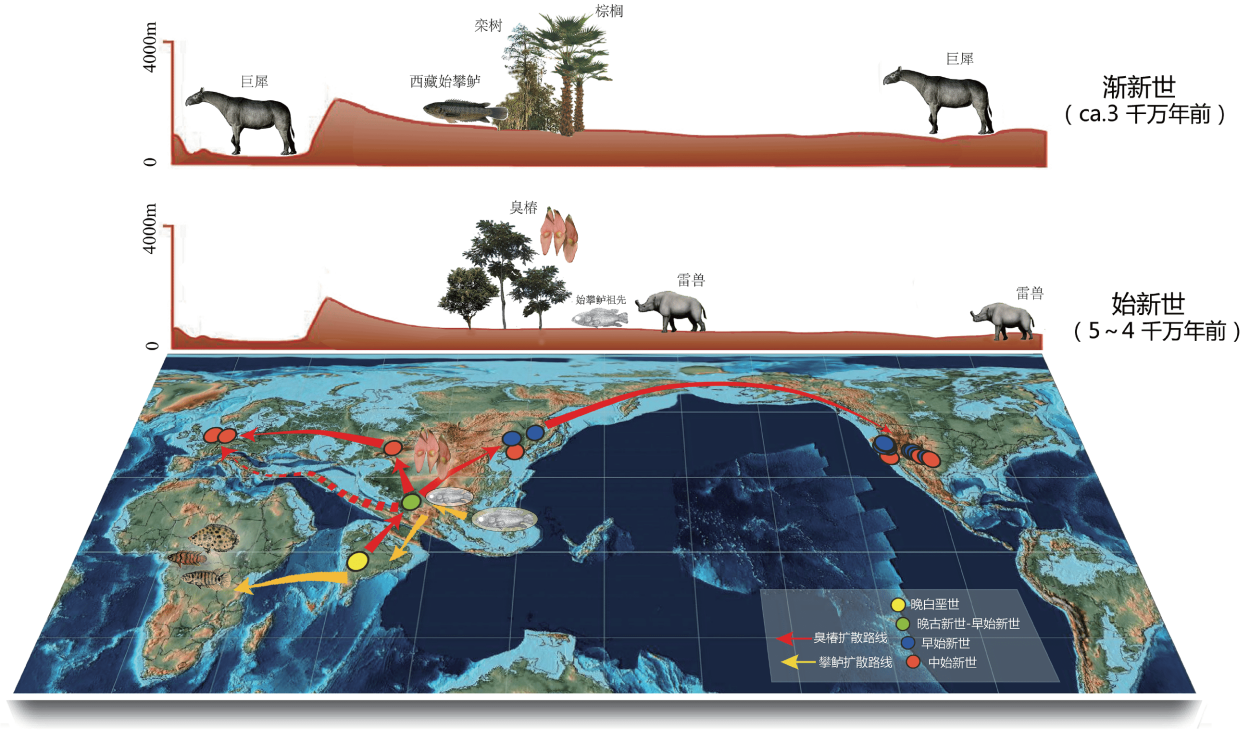


图 3　“途经西藏地区的洲际扩散”模式(以臭椿和攀鲈为例)

始新世侵入非洲. 但这些推断缺乏坚实的证据和历史的细节(Darlington, 1957; Liem, 1963; Bowmaker等, 1978), 尤其是缺乏化石的佐证(Rüber等, 2006).

印度板块从冈瓦纳大陆分离之后的漂移过程常被认为将许多冈瓦纳物种从印度输入亚洲(Chatterjee等, 2017), 以此解释某些生物现在的环印度洋分布的历史(Rosen, 1978; Stiassny, 1991). 淡水鱼类因为其缺乏跨越水系和大型海洋阻隔的能力, 是动物地理学研究的理想对象(Rüber等, 2006; Capobianco和Friedman, 2019).

最近, 在青藏高原中部晚渐新世地层发现了攀鲈化石. 作为已知保存最完整和最原始的攀鲈, 它具有亚洲和非洲攀鲈的镶嵌型性状, 为解决本类群的演化历史难题提供了可能(Wu等, 2017). Wu等(2019)整合分子生物学和化石数据, 将西藏始攀鲈(*Eoanabas thibetana*)等一系列相关化石属种纳入迷鳃鱼类的谱系关系分析, 并用以上化石约束迷鳃鱼类“分子钟”. 分析结果显示, 攀鲈类可能在中始新世起源于东南亚, 随后由于联通的水系而扩散到西藏(Wu等, 2017). 随着印度-亚洲碰撞的完成(丁林等, 2017)和特提斯洋的完全封闭(即最高海相层位结束), 攀鲈扩散到印度次大陆, 并在40Ma前后通过与非洲大陆之间的某些生物交流通道扩散至非洲(Wu等, 2019). 以始攀鲈为代表的攀鲈谱系在西藏至少存续到晚渐新世, 随着新近纪青藏高原隆升带来的温凉环境而消失(Deng等, 2019).

印度板块与阿拉伯-非洲板块之间的生物交流在其与欧亚大陆碰撞之后仍然存在(Chatterjee等, 2017). 淡水鱼类中, 乌鳢的化石记录指示了始新世非洲东北部和印度次大陆古鱼群的密切联系(Murray和Thewissen, 2008). 在这一时期, 攀鲈类可能也是沿着这条路径扩散, 它们呼吸空气和陆上攀爬的能力有助于实现这种扩散(Norris, 1994; Berra, 2007), 并最终在缺乏生存竞争的非洲大陆获得了高度的多样性发展(Gheerbrant和Rage, 2006; Norris, 1994).

5　讨论与结论

以上三种模式是当前关于新生代高原生物多样性演化历史的集中表述, 涵盖多个动植物门类, 对应着生态系统主要的营养等级, 具有相当的代表性. 当然, 我们也认识到, 一些生物类群的演化历史或许更加复杂,

亟待更多证据加以解析, 如水生植物千屈菜科的高山半菱角, 虽然已在西藏发现其早期化石记录, 但邻近地区和不同地质年代的化石记录缺乏(Su等, 2019b), 详述其生物地理历史及其与青藏高原的联系还为时尚早. 无患子科的栾树曾在古近纪末的藏北地区出现分化, 而这一类群更早的化石记录却在俄罗斯远东、我国东北和北美中纬度地区以及欧洲(Jiang等, 2019), 因此化石材料的补充将有助于更细致地解读整个栾树类群的历史. 随着第二次青藏高原综合科学考察研究的启动, 高原的化石记录正在迅速积累, 其中不乏高原地区甚至欧亚大陆首现的化石类群, 这将极大地扩展相关类群的时空分布, 丰富对青藏高原地质时期环境变化背景下的生物地理历史的认识.

青藏高原地区新生代以来巨大的环境变化给生态体系造成了深远影响, 从大时空视角看, 青藏高原堪称现代生物多样性演变的"演化枢纽". 板块碰撞导致的海陆分布格局的变化, 构造活动引起的地势隆起和气候变冷, 塑造了这一地区各种生物类群的演化路线. 这一历史进程具体表现为促进土著物种(如裂腹鱼)就地起源, 随高原生长而演化; 促成寒冷适应性(冰期动物群祖先)或特化物种(豹亚科等)本地起源后, 向周边地区扩散演化; 或为外地起源、曾停驻西藏的生物(如臭椿和攀鲈)搭桥, 便于其洲际扩散. 青藏高原环境变化过程的复杂性也折射在其对生物世界的影响上, 以上3种生物演化模式只能反映高原生物多样性的部分演化历史. 随着大量化石材料的不断发现和深入研究, 必将大大助力完善对高原地区生命历史的研究, 也将为深入解析高原隆升背景下生物与环境的耦合关系提供更为翔实的证据.

致谢　衷心感谢青藏高原古生物科考队的各位同仁在野外考察和室内研究中的大力支持与帮助, 感谢审稿人的有益建议使本文得到完善与提高.

参考文献

曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 朱松泉. 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 编. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社. 118–130

陈宜瑜, 陈毅峰, 刘焕章. 1996. 青藏高原动物地理区的地位和东部界线问题. 水生生物学报, 20: 97–103

陈毅峰. 1998. 裂腹鱼类系统发育和分布格局的研究I, 系统发育. 动物分类学报, 23(增刊): 17–25

陈毅峰, 曹文宣. 2000. 裂腹鱼亚科. 见: 乐佩琦, 编. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(下卷). 北京: 科学出版社. 273–390

邓涛, 王晓鸣, 李强. 2012. 西藏札达盆地发现的最原始披毛犀揭示冰期动物群的高原起源. 中国基础科学, 14: 17–21

邓涛, 王晓鸣, 王世骐, 李强, 侯素宽. 2015. 中国新近纪哺乳动物群的演化与青藏高原隆升的关系. 地球科学进展, 30: 407–415

丁林, Maksatbek S, 蔡福龙, 王厚起, 宋培平, 纪伟强, 许强, 张利云, Muhammad Q, Upendra B. 2017. 印度与欧亚大陆初始碰撞时限、封闭方式和过程. 中国科学: 地球科学, 47: 293–309

何德奎, 陈咏霞, 陈毅峰. 2006. 高原鳅属*Triplophysa*鱼类的分子系统发育和生物地理学研究. 自然科学进展, 16: 1395–1404

蒋志刚, 李立立, 胡一鸣, 胡慧建, 李春旺, 平晓鸽, 罗振华. 2018. 青藏高原有蹄类动物多样性和特有性: 演化与保护. 生物多样性, 26: 158–170

林启彬. 1981. 藏北第三纪的几种昆虫化石. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 编. 西藏古生物, 第三分册. 北京: 科学出版社. 345–348

邱占祥, 邓涛, 王伴月. 2004. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 新丙种, 27: 1–198

宋柱秋, 史恭乐, 陈运发, 王祺. 2014. 广西渐新统宁明组臭椿属(苦木科)的翅果化石及其分类学和生物地理学意义. 古生物学报, 53: 191–200

魏磊, 吴孝兵, 诸立新, 蒋志刚. 2011. 豹属线粒体基因组分析. 中国科学: 生命科学, 41: 699–713

吴玉虎. 2008. 青藏高原维管植物及其生态地理分布. 北京: 科学出版社. 1–1369

吴征镒. 1987. 西藏植物区系的起源及其演化. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 编. 西藏植物志, 第五卷. 北京: 科学出版社. 874–902

武云飞. 1984. 中国裂腹鱼亚科鱼类的系统分类研究. 高原生物学集刊, 3: 119–140

武云飞, 陈宜瑜. 1980. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物学报, 18: 15–20

武云飞, 吴翠珍. 1992. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社. 1–599

武云飞, 于登攀, 吴翠珍, 景春, 陈燕琴. 1994. 青海可可西里地区鱼类资源及其保护的初步研究. 动物学杂志, 29: 9–17

姚檀栋, 陈发虎, 崔鹏, 马耀明, 徐柏青, 朱立平, 张凡, 王伟财, 艾丽坤, 杨晓新. 2017. 从青藏高原到第三极和泛第三极. 中国科学院院刊, 32: 924–931

于海彬, 张镱锂, 刘林山, 陈朝, 祁威. 2018. 青藏高原特有种子植物区系特征及多样性分布格局. 生物多样性, 26: 130–137

张春光, 贺大为. 1997. 西藏的鱼类资源. 生物学通报, 32: 9–10

张弥曼, 苗德岁. 2016. 青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义.

科学通报, 61: 981–995
郑度, 姚檀栋. 2006. 青藏高原隆升及其环境效应. 地球科学进展, 21: 451–458
郑绍华, 吴文裕, 李毅, 王国道. 1985. 青海贵德、共和两盆地晚新生代哺乳动物化石. 古脊椎动物学报, 23: 89–134
周明镇, 周本雄. 1965. 山西临猗维拉方期哺乳类化石补记. 古脊椎动物学报, 9: 223–234
朱松泉. 1986. 中国条鳅亚科鱼类的缥和骨质缥囊的研究. 水生生物学报, 10: 136–143
朱松泉. 1989. 中国条鳅志. 南京: 江苏科学技术出版社. 1–150
An Z S, Kutzbach J E, Prell W L, Porter S C. 2001. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since Late Miocene times. Nature, 411: 62–66
Andersen N M. 1982. Phylogeny, Adaptations, Biogeography, and Classification. Entomonograph. Klampenborg: Scandinavian Science Press. 1–455
Andersen N M. 1990. Phylogeny and taxonomy of water striders, genus *Aquarius* Schellenberg (Insecta, Hemiptera, Gerridae), with a new species from Australia. Steenstrupia, 16: 37–81
Audet A M, Robbins C B, Larivière S. 2002. *Alopex lagopus*. Mamm Spec, 713: 1–10
Bai B, Wang Y Q, Meng J. 2018. The divergence and dispersal of early perissodactyls as evidenced by early Eocene equids from Asia. Commun Biol, 1: 115
Ballantyne A P, Greenwood D R, Sinninghe Damste J S, Csank A Z, Eberle J J, Rybczynski N. 2010. Significantly warmer Arctic surface temperatures during the Pliocene indicated by multiple independent proxies. Geology, 38: 603–606
Barnett R, Shapiro B, Barnes I, Ho S Y W, Burger J, Yamaguchi N, Higham T F G, Wheeler H T, Rosendahl W, Sher A V, Sotnikova M, Kuznetsova T, Baryshnikov G F, Martin L D, Harington C R, Burns J A, Cooper A. 2009. Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. Mol Ecol, 18: 1668–1677
Becker H. 1960. The Tertiary Mormon Creek flora from the Upper Ruby River Basin in southwestern Montana. Palaeontographica B, 107: 83–126
Bell C D, Soltis D E, Soltis P S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. Am J Bot, 97: 1296–1303
Berg L S. 1912. Fauna of Russia and Adjacent Countries. Volume 3. St. Petersburg: Imperial Academy of Sciences. 369–704
Berra T M. 2007. Freshwater Fish Distribution. Chicago: University of Chicago Press. 1–615
Bibi F, Vrba E, Fack F. 2012. A new African fossil caprin and a combined molecular and morphological bayesian phylogenetic analysis of caprini (Mammalia: Bovidae). J Evol Biol, 25: 1843–1854
Bohlin B. 1937. Eine Tertiäre säugetier-fauna aus Tsaidam. Sino-Swedish Expedition Publication. Palaeont Sin Ser C, 14: 3–111
Borsuk-Bialynicka M. 1973. Studies on the Pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). Palaeont Pol, 29: 1–94
Bossuyt F, Milinkovitch M C. 2001. Amphibians as indicators of Early Tertiary "Out-of-India" dispersal of vertebrates. Science, 292: 93–95
Bowmaker A P, Jackson P B N, Jubb R A. 1978. Freshwater fishes. In: Werger M J A, ed. Biogeography and Ecology of Southern Africa. The Hague: Junk Publishers. 1207–1230
Brigham-Grette J, Melles M, Minyuk P, Andreev A, Tarasov P, DeConto R, Koenig S, Nowaczyk N, Wennrich V, Rosén P, Haltia E, Cook T, Gebhardt C, Meyer-Jacob C, Snyder J, Herzschuh U. 2013. Pliocene warmth, polar amplification, and stepped Pleistocene cooling recorded in NE Arctic Russia. Science, 340: 1421–1427
Cai C Y, Huang D Y, Wu F X, Zhao M, Wang N. 2019. Tertiary water striders (Hemiptera, Gerromorpha, Gerridae) from the central Tibetan Plateau and their palaeobiogeographic implications. J Asian Earth Sci, 175: 121–127
Capobianco A, Friedman M. 2019. Vicariance and dispersal in southern hemisphere freshwater fish clades: A palaeontological perspective. Biol Rev, 94: 662–699
Chang M M, Miao D S, Wang N. 2010. Ascent with modification: Fossil fishes witnessed their own group's adaptation to the uplift of the Tibetan Plateau during the late Cenozoic. In: Long M Y, Gu H Y, Zhou Z H, eds. Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference. Beijing: Higher Education Press. 60–75
Chang M M, Wang X M, Liu H Z, Miao D S, Zhao Q H, Wu G X, Liu J, Li Q, Sun Z C, Wang N. 2008. Extraordinarily thick-boned fish linked to the aridification of the Qaidam Basin (northern Tibetan Plateau). Proc Natl Acad Sci USA, 105: 13246–13251
Chatterjee S, Scotese C R, Bajpai S. 2017. The restless Indian Plate and its epic voyage from Gondwana to Asia: Its tectonic, paleoclimatic, and paleobiogeographic evolution. Geol Soc Am Spec Paper, 529: 1–147
Chen X Y, Yang J X. 2005. *Triplophysa rosa* sp. nov.: A new blind loach from China. J Fish Biol, 66: 599–608
Chen Y S, Meseguer A S, Godefroid M, Zhou Z, Zhang J W, Deng T, Kim J H, Nie Z L, (Christopher) Liu Y S, Sun H. 2017. Out-of-India dispersal of *Paliurus* (Rhamnaceae) indicated by combined molecular phylogenetic and fossil evidence. Taxon, 66: 78–90
Clark H O, Newman D P, Murdoch J D, Tseng J, Wang Z H, Harris R B. 2008. *Vulpes ferrilata*. Mamm Spec, 821: 1–6
Clayton J W, Soltis P S, Soltis D E. 2009. Recent long-distance

dispersal overshadows ancient biogeographical patterns in a pantropical angiosperm family (Simaroubaceae, Sapindales). Syst Biol, 58: 395–410

Clyde W C, Khan I H, Gingerich P D. 2003. Stratigraphic response and mammalian dispersal during initial India-Asia collision: Evidence from the Ghazij Formation, Balochistan, Pakistan. Geology, 31: 1097–1100

Corbett S L, Manchester S R. 2004. Phytogeography and fossil history of *Ailanthus* (Simaroubaceae). Int J Plant Sci, 165: 671–690

Croitor R, Brugal J P. 2010. Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. Quat Int, 212: 98–108

Csank A Z, Tripati A K, Patterson W P, Eagle R A, Rybczynski N, Ballantyne A P, Eiler J M. 2011. Estimates of Arctic land surface temperatures during the Early Pliocene from two novel proxies. Earth Planet Sci Lett, 304: 291–299

Cun Y Z, Wang X Q. 2010. Plant recolonization in the Himalaya from the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau: Geographical isolation contributed to high population differentiation. Mol Phylogenets Evol, 56: 972–982

Damgaard J. 2005. Genetic diversity, taxonomy, and phylogeography of the western Palaearctic water strider *Aquarius najas* (DeGeer) (Heteroptera: Gerridae). Insect Syst Evol, 36: 395–406

Darlington P J. 1957. Zoogeography, the Geographic Distribution of Animals. New York: John Wiley & Sons. 1–675

Davis B W, Li G, Murphy W J. 2010. Supermatrix and species tree methods resolve phylogenetic relationships within the big cats, *Panthera* (Carnivora: Felidae). Mol Phylogenet Evol, 56: 64–76

DeCelles P G, Kapp P, Ding L, Gehrels G E. 2007. Late Cretaceous to middle Tertiary basin evolution in the central Tibetan Plateau: Changing environments in response to tectonic partitioning, aridification, and regional elevation gain. Geol Soc Am Bull, 119: 654–680

Deng T, Ding L. 2015. Paleoaltimetry reconstructions of the Tibetan Plateau: Progress and contradictions. Natl Sci Rev, 2: 417–437

Deng T, Li Q, Tseng Z J, Takeuchi G T, Wang Y, Xie G P, Wang S Q, Hou S K, Wang X M. 2012a. Locomotive implication of a Pliocene three-toed horse skeleton from Tibet and its paleo-altimetry significance. Proc Natl Acad Sci USA, 109: 7374–7378

Deng T, Wang S Q, Xie G P, Li Q, Hou S K, Sun B Y. 2012b. A mammalian fossil from the Dingqing Formation in the Lunpola Basin, northern Tibet, and its relevance to age and paleo-altimetry. Chin Sci Bull, 57: 261–269

Deng T, Wang X M, Wu F X, Wang Y, Li Q, Wang S Q, Hou S K. 2019. Review: Implications of vertebrate fossils for paleo-elevations of the Tibetan Plateau. Glob Planet Change, 174: 58–69

Deng T, Wang X M, Fortelius M, Li Q, Wang Y, Tseng Z J, Takeuchi G T, Saylor J E, Säilä L K, Xie G P. 2011. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. Science, 333: 1285–1288

Favre A, Michalak I, Chen C H, Wang J C, Pringle J S, Matuszak S, Sun H, Yuan Y M, Struwe L, Muellner-Riehl A N. 2016. Out-of-Tibet: The spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae). J Biogeogr, 43: 1967–1978

Favre A, Päckert M, Pauls S U, Jähnig S C, Uhl D, Michalak I, Muellner-Riehl A N. 2015. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. Biol Rev, 90: 236–253

Fernández M H, Vrba E S. 2005. A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: A dated species-level supertree of the extant ruminants. Biol Rev, 80: 269–302

Fortelius M. 2018. New and Old Worlds Database of Fossil Mammals (NOW). Helsinki: University of Helsinki. http://www.helsinki.fi/science/now/

Friis E M, Crane P R, Pedersen K R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. New York: Cambridge University Press. 1–596

Fuentes-González J A, Muñoz-Durán J. 2012. Filogenia de los cánidos actuales (Carnivora: Canidae) mediante análisis de congruencia de characteres bajo parsimonia. Actual Biol, 34: 85–102

Fuentes-Hurtado M, Hof A R, Jansson R. 2016. Paleodistribution modeling suggests glacial refugia in Scandinavia and out-of-Tibet range expansion of the Arctic fox. Ecol Evol, 6: 170–180

Gao Q B, Li Y H, Gornall R J, Zhang Z X, Zhang F Q, Xing R, Fu P C, Wang J L, Liu H R, Tian Z Z, Chen S L. 2015. Phylogeny and speciation in *Saxifraga* sect. *Ciliatae* (Saxifragaceae): Evidence from *psbA-trnH*, *trnL-F* and ITS sequences. Taxon, 64: 703–713

Gentry A W. 1968. The extinct bovid genus *Qurliqnoria* Bohlin. J Mammal, 49: 769

Gheerbrant E, Rage J C. 2006. Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 241: 224–246

Hoffmann R S. 1991. The Tibetan Plateau fauna, a high altitude desert associated with the Sahara-Gobi. In: McNeely J A, Neronov V, eds. Mammals of the Palaearctic Desert: Status and Trends in the Sahara-Gobi Region. Moscow: Russian Academy of Sciences. 285–297

Hollick A. 1936. The Tertiary floras of Alaska. US Geol Surv Prof Paper, 182: 1–185

Hora S L. 1953. Fish distribution and Central Asian orography. Curr Sci, 22: 93–97

Huang J H, Liu C R, Zhang J L, Lu X H, Ma K P. 2016. Diversity hotspots and conservation gaps for the Chinese endemic seed flora.

Biol Conserv, 198: 104–112

Jacques F M B, Guo S X, Su T, Xing Y W, Huang Y J, Liu Y S C, Ferguson D K, Zhou Z K. 2011. Quantitative reconstruction of the Late Miocene monsoon climates of southwest China: A case study of the Lincang flora from Yunnan Province. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 304: 318–327

Jiang H, Su T, Wong W O, Wu F, Huang J, Shi G. 2019. Oligocene *Koelreuteria* (Sapindaceae) from the Lunpola Basin in central Tibet and its implication for early diversification of the genus. J Asian Earth Sci, 175: 99–108

Johnson W E, Eizirik E, Pecon-Slattery J, Murphy W J, Antunes A, Teeling E, O'Brien S J. 2006. The Late Miocene radiation of modern felidae: A genetic assessment. Science, 311: 73–77

Kahlke H D. 1969. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. Paläont Abh A, 3: 567–709

Kahlke R D. 1999. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Rapid City: Fenske Companies. 1–219

Kahlke R D, Lacombat F. 2008. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologoijensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. Quat Sci Rev, 27: 1951–1961

Klaus S, Morley R J, Plath M, Zhang Y P, Li J T. 2016. Biotic interchange between the Indian subcontinent and mainland Asia through time. Nat Commun, 7: 12132

Kullander O S, Fang F, Bo D, Erik A. 1999. The fishes of the Kashmir Valley. In: Lennart N, ed. River Jhelum, Kashmir Valley: Impacts on the Aquatic Environment. Swedmar: The International Consultancy Group of the National Board of Fisheries. 99–168

Kurtén B. 1968. Pleistocene Mammals of Europe. Chicago: Aldine Publishing Company. 1–316

Li J T, Li Y, Klaus S, Rao D Q, Hillis D M, Zhang Y P. 2013. Diversification of rhacophorid frogs provides evidence for accelerated faunal exchange between India and Eurasia during the Oligocene. Proc Natl Acad Sci USA, 110: 3441–3446

Li J X, Wang Y, Jin H F, Li W J, Yan C C, Yan P F, Zhang X Y, He S P, Song Z B. 2017. Identification of *Triplophysa* species from the Qinghai-Tibetan Plateau (QTP) and its adjacent regions through DNA barcodes. Gene, 605: 12–19

Li Q, Stidham T A, Ni X J, Li L Z. 2017. Two new Pliocene hamsters (Cricetidae, Rodentia) from southwestern Tibet (China), and their implications for rodent dispersal 'into Tibet'. J Vert Paleontol, 37: e1403443

Li Q, Xie G P, Takeuchi G T, Deng T, Tseng Z J, Grohé C, Wang X M. 2014. Vertebrate fossils on the Roof of the World: Biostratigraphy and geochronology of high-elevation Kunlun Pass Basin, northern Tibetan Plateau, and basin history as related to the Kunlun strike-slip fault. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 411: 46–55

Liem K F. 1963. The comparative osteology and phylogeny of the Anabantoidei (Teleostei, Pisces). Illinois Biol Monogr, 30: 1–149

Liu J, Su T, Spicer R A, Tang H, Deng W Y D, Wu F X, Srivastava G, Spicer T, Do T V, Deng T, Zhou Z K. 2019. Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 524: 33–40

Lydekker R. 1901. On the skull of a chiru-like antelope from the ossiferous deposits of Hundes (Tibet). Q J Geol Soc, 57: 289–292

Matuszak S, Muellner-Riehl A N, Sun H, Favre A. 2016. Dispersal routes between biodiversity hotspots in Asia: The case of the mountain genus *Tripterospermum* (Gentianinae, Gentianaceae) and its close relatives. J Biogeogr, 43: 580–590

Murray A M, Thewissen J G M. 2008. Eocene actinopterygian fishes from Pakistan, with the description of a new genus and species of channid (Channiformes). J Vert Paleontol, 28: 41–52

Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A B, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403: 853–858

Nalbant T T, Bianco P G. 1998. The loaches of Iran and adjacent regions with description of six new species (Cobitoidea). Ital J Zool, 65: 109–123

Ni X J, Li Q, Stidham T A, Li L Z, Lu X Y, Meng J. 2016. A late Paleocene probable metatherian (?deltatheroidan) survivor of the Cretaceous mass extinction. Sci Rep, 6: 38547

Nooteboom H. 1960. Simaroubaceae. Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta, 6: 193–226

Norris S M. 1994. The osteology and phylogenetics of the Anabantidae (Osteichthyes, Perciformes). Dissertation for Doctoral Degree. Tempe: Arizona State University

Pocock R I. 1937. The foxes of British India. J Bombay Nat Hist Soc, 39: 36–57

Polhemus J T, Polhemus D A. 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. Hydrobiologia, 595: 379–391

Prestrud P. 1991. Adaptations by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. Arctic, 44: 132–138

Qin H N, Michael G G. 2007. Flora of China (English version, Vol. 13). Beijing and Missouri: Science Press and Missouri Botanical Garden

Qiu Y X, Fu C X, Comes H P. 2011. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. Mol Phylogenet Evol, 59: 225–244

Rezaei H R, Naderi S, Chintauan-Marquier I C, Jordan S, Taberlet P, Virk A T, Naghash H R, Rioux D, Kaboli M, Luikart G, Pompanon F. 2010. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus

Ovis (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). Mol Phylogenet Evol, 54: 315–326

Rose K D, Holbrook L T, Rana R S, Kumar K, Jones K E, Ahrens H E, Missiaen P, Sahni A, Smith T. 2014. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order Perissodactyla originated in India. Nat Commun, 5: 5570

Rosen D E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst Zool, 27: 159–188

Royden L H, Burchfiel B C, van der Hilst R D. 2008. The geological evolution of the Tibetan Plateau. Science, 321: 1054–1058

Rüber L, Britz R, Zardoya R, Linder P. 2006. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei). Syst Biol, 55: 374–397

Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies R G, Gaston K J, Sutherland W J, Svenning J C. 2011. The influence of late Quaternary climate-change velocity on species endemism. Science, 334: 660–664

Saylor J E, Quade J, Dettman D L, DeCelles P G, Kapp P A, Ding L. 2009. The Late Miocene through present paleoelevation history of southwestern Tibet. Am J Sci, 309: 1–42

Saylor J, DeCelles P, Gehrels G, Murphy M, Zhang R, Kapp P. 2010a. Basin formation in the High Himalaya by arc-parallel extension and tectonic damming: Zhada Basin, southwestern Tibet. Tectonics, 29: TC1004

Saylor J, DeCelles P, Quade J. 2010b. Climate-driven environmental change in the Zhada basin, southwestern Tibetan Plateau. Geosphere, 6: 74–92

Schaller G B. 1998. Wildlife of the Tibetan Steppe. Chicago: University of Chicago Press. 1–373

Shafroth P B, Auble G T, Scott M L. 1995. Germination and establishment of the native Plains Cottonwood (*Populus deltoides* Marshall subsp. *monilifera*) and the exotic Russian-Olive (*Elaeagnus angustifolia* L.). Conserv Biol, 9: 1169–1175

Shukla A, Mehrotra R C, Spicer R A, Spicer T E V. 2016. *Aporosa* Blume from the paleoequatorial rainforest of Bikaner, India: Its evolution and diversification in deep time. Rev Palaeobot Palynol, 232: 14–21

Skelton P H. 1980. Systematics and biogeography of the redfin *Barbus* species (Pisces: Cyprinidae) from southern Africa. Dissertation for Doctoral Degree. Grahamstown: Rhodes University. 1–417

Slechtova V, Bohlen J, Tan H H. 2007. Families of Cobitoidea (Teleostei; Cypriniformes) as revealed from nuclear genetic data and the position of the mysterious genera *Barbucca*, *Psilorhynchus*, *Serpenticobitis* and *Vaillantella*. Mol Phylogenet Evol, 44: 1358–1365

Soltis D E, Smith S A, Cellinese N, Wurdack K J, Tank D C, Brockington S F, Refulio-Rodriguez N F, Walker J B, Moore M J, Carlsward B S, Bell C D, Latvis M, Crawley S, Black C, Diouf D, Xi Z, Rushworth C A, Gitzendanner M A, Sytsma K J, Qiu Y L, Hilu K W, Davis C C, Sanderson M J, Beaman R S, Olmstead R G, Judd W S, Donoghue M J, Soltis P S. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. Am J Bot, 98: 704–730

Song Z Q, Xu D X. 2014. The identity of *Ailanthus guangxiensis* (Simaroubaceae) and lectotypification of *A. integrifolia* Lamarck. Phytotaxa, 173: 177–180

Spicer R A. 2017. Tibet, the Himalaya, Asian monsoons and biodiversity—In what ways are they related? Plant Divers, 39: 233–244

Stiassny M L J. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: An overview. In: Keenleyside M H A, ed. Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution. London: Chapman & Hall. 1–35

Su T, Farnsworth A, Spicer R A, Huang J, Wu F X, Liu J, Li S F, Xing Y W, Huang Y J, Deng W Y D, Tang H, Xu C L, Zhao F, Srivastava G, Valdes P J, Deng T, Zhou Z K. 2019a. No high Tibetan Plateau until the Neogene. Sci Adv, 5: eaav2189

Su T, Jacques F M B, Spicer R A, Liu Y S, Huang Y J, Xing Y W, Zhou Z K. 2013. Post-Pliocene establishment of the present monsoonal climate in SW China: Evidence from the late Pliocene Longmen megaflora. Clim Past, 9: 1911–1920

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. 2019b. Uplift, climate and biotic changes at the Eocene-Oligocene transition in south-eastern Tibet. Natl Sci Rev, 6: 495–504

Su T, Wilf P, Xu H, Zhou Z K. 2014. Miocene leaves of *Elaeagnus* (Elaeagnaceae) from the Qinghai-Tibet Plateau, its modern center of diversity and endemism. Am J Bot, 101: 1350–1361

Sun J, Xu Q, Liu W, Zhang Z, Xue L, Zhao P. 2014. Palynological evidence for the latest Oligocene-Early Miocene paleoelevation estimate in the Lunpola Basin, central Tibet. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 399: 21–30

Tang Q, Liu H, Mayden R, Xiong B X. 2006. Comparison of evolutionary rates in the mitochondrial DNA cytochrome b gene and control region and their implications for phylogeny of the Cobitoidea (Teleostei: Cypriniformes). Mol Phylogenet Evol, 39: 347–357

Tedford R H, Wang X M, Taylor B E. 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). Bull Am Mus Nat Hist, 325: 1–218

Teilhard de Chardin P, Piveteau J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann Paléont, 19: 1–134

Tseng Z J, Li Q, Wang X. 2013. A new cursorial hyena from Tibet, and analysis of biostratigraphy, paleozoogeography, and dental mor-

phology of *Chasmaporthetes* (Mammalia, Carnivora). J Vert Paleontol, 33: 1457–1471

Tseng Z J, Wang X, Slater G J, Takeuchi G T, Li Q, Liu J, Xie G. 2014. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats. Proc R Soc B, 281: 20132686

Van Sam H, Nooteboom H P. 2007. *Ailanthus Vietnamensis* (Simaroubaceae): A new species from Vietnam. Blumea, 52: 555–558

Van Valkenburgh B, Wang X M, Damuth J. 2004. Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. Science, 306: 101–104

Vangengeim E A, Beljaeva E I, Garutt V Y, Dmitrieva E L, Zazhigin V S. 1966. Eopleistocene mammals of Western Transbaikalia. Trudy Geol Inst Akad Nauk SSSR, 152: 92–143

Vermeij G J. 1991. When biotas meet: Understanding biotic interchange. Science, 253: 1099–1104

Wang C S, Zhao X X, Liu Z F, Lippert P C, Graham S A, Coe R S, Yi H S, Zhu L D, Liu S, Li Y L. 2008. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau. Proc Natl Acad Sci USA, 105: 4987–4992

Wang N, Chang M. 2010. Pliocene cyprinids (Cypriniformes, Teleostei) from Kunlun Pass Basin, northeastern Tibetan Plateau and their bearings on development of water system and uplift of the area. Sci China Earth Sci, 53: 485–500

Wang N, Chang M. 2012. Discovery of fossil Nemacheilids (Cypriniformes, Teleostei, Pisces) from the Tibetan Plateau, China. Sci China Earth Sci, 55: 714–727

Wang N, Wu F. 2015. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. Ichthyol Res, 62: 274–285

Wang S Q, Yang Q, Zhao Y, Li C X, Shi Q Q, Zong L Y, Ye J. 2019. New *Olonbulukia* material and its related assemblage reveal an early radiation of stem Caprini along the north of the Tibetan Plateau. J Paleontol, 93: 385–397

Wang X M. 1988. Systematics and population ecology of Late Pleistocene bighorn sheep (*Ovis canadensis*) of Natural Trap Cave, Wyoming. Trans Nebraska Acad Sci, 16: 173–183

Wang X M. 1994. Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). Bull Am Mus Nat Hist, 221: 1–207

Wang X M, Li Q, Takeuchi G T. 2016. Out of Tibet: An early sheep from the Pliocene of Tibet, *Protovis himalayensis* , genus and species nov. (Bovidae, Caprini), and origin of Ice Age mountain sheep. J Vert Paleontol, 36: e1169190

Wang X M, Li Q, Xie G P, Saylor J E, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng T, Wang Y, Hou S K, Liu J, Zhang C F, Wang N, Wu F X. 2013. Mio-Pleistocene Zanda Basin biostratigraphy and geochronology, pre-Ice Age fauna, and mammalian evolution in western Himalaya. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 374: 81–95

Wang X M, Li Q, Xie G P. 2015a. Earliest record of *Sinicuon* in Zanda Basin, southern Tibet and implications for hypercarnivores in cold environments. Quat Int, 355: 3–10

Wang X M, Qiu Z D, Li Q, Wang B Y, Qiu Z X, Downs W, Xie G P, Xie J Y, Deng T, Takeuchi G, Tseng Z J, Chang M M, Liu J, Wang Y, Biasatti D, Sun Z C, Fang X M, Meng Q Q. 2007. Vertebrate paleontology, biostratigraphy, geochronology, and paleoenvironment of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 254: 363–385

Wang X M, Tedford R H, Taylor B E. 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). Bull Am Mus Nat Hist, 243: 1–391

Wang X M, Tseng Z J, Li Q, Takeuchi G T, Xie G P. 2014. From 'third pole' to north pole: A Himalayan origin for the arctic fox. Proc R Soc B, 281: 20140893

Wang X M, Wang Y, Li Q, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng T, Xie G P, Chang M M, Wang N. 2015b. Cenozoic vertebrate evolution and paleoenvironment in Tibetan Plateau: Progress and prospects. Gondwana Res, 27: 1335–1354

Wang X M, Xie G P, Li Q, Qiu Z D, Tseng Z J, Takeuchi G T, Wang B Y, Fortelius M, Rosenström-Fortelius A, Wahlquist H, Downs W R, Zhang C F, Wang Y. 2011. Early explorations of Qaidam Basin (Tibetan Plateau) by Birger Bohlin: Reconciling classic vertebrate fossil localities with modern biostratigraphy. Vert PalAsiat, 49: 285–310

Wang Y, Shen Y J, Feng C G, Zhao K, Song Z B, Zhang Y P, Yang L D, He S P. 2016. Mitogenomic perspectives on the origin of Tibetan loaches and their adaptation to high altitude. Sci Rep, 6: 29690

Wang Y, Xu Y F, Khawaja S, Passey B H, Zhang C F, Wang X M, Li Q, Tseng Z J, Takeuchi G T, Deng T, Xie G P. 2013. Diet and environment of a mid-Pliocene fauna from southwestern Himalaya: Paleo-elevation implications. Earth Planet Sci Lett, 376: 43–53

Wen J, Zhang J Q, Nie Z L, Zhong Y, Sun H. 2014. Evolutionary diversifications of plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. Front Genet, 5: 4

Werdelin L, Peigne S. 2010. Carnivora. In: Werdelin L, Sanders W J, eds. Cenozoic Mammals of Africa. Berkeley: University of California Press. 603–657

Werdelin L, Yamaguchi N, Johnson W E, O'Brien S J. 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In: Macdonald D W, Loveridge A J, eds. Biology and Conservation of Wild Felids. Oxford: Oxford University Press. 59–82

Wheeler E A, Srivastava R, Manchester S R, Baas P, Wiemann M. 2017. Surprisingly modern latest Cretaceous-earliest Paleocene

woods of India. IAWA J, 38: 456–542

Wiens J J, Donoghue M J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. Trends Ecol Evol, 19: 639–644

Wu F X, He D K, Fang G Y, Deng T. 2019. Into Africa via docked India: A fossil climbing perch from the Oligocene of Tibet helps solve the anabantid biogeographical puzzle. Sci Bull, 64: 455–463

Wu F X, Miao D S, Chang M M, Shi G L, Wang N. 2017. Fossil climbing perch and associated plant megafossils indicate a warm and wet central Tibet during the Late Oligocene. Sci Rep, 7: 878

Xing Y W, Utescher T, Jacques F M, Su T, Liu Y S C, Huang Y J, Zhou Z K. 2012. Paleoclimatic estimation reveals a weak winter monsoon in southwestern China during the Late Miocene: Evidence from plant macrofossils. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 358-360: 19–26

Yang L, Sado T, Vincent Hirt M, Pasco-Viel E, Arunachalam M, Li J B, Wang X, Freyhof J, Saitoh K, Simons A M, Miya M, He S, Mayden R L. 2015. Phylogeny and polyploidy: Resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes). Mol Phylogenets Evol, 85: 97–116

Yang T, Zhang L, Li W J, Jia J W, Han L, Zhang Y X, Chen Y Q, Yan D F. 2018. New schizothoracine from Oligocene of Qaidam Basin, northern Tibetan Plateau, China, and its significance. J Vert Paleontol, 38: e1442840

Youngman P. 1993. The Pleistocene small carnivores of eastern Beringia. Can Field Nat, 107: 139–163

Yu H B, Zhang Y L, Liu L S, Qi W, Li S C, Hu Z J. 2015. Combining the least cost path method with population genetic data and species distribution models to identify landscape connectivity during the late Quaternary in Himalayan hemlock. Ecol Evol, 5: 5781–5791

Zeuner F E. 1963. A History of Domesticated Animals. London: Hutchinson. 1–560

Zhang D C, Ye J X, Sun H. 2016. Quantitative approaches to identify floristic units and centres of species endemism in the Qinghai-Tibetan Plateau, south-western China. J Biogeogr, 43: 2465–2476

Zhu D C, Zhao Z D, Niu Y, Dilek Y, Hou Z Q, Mo X X. 2013. The origin and pre-Cenozoic evolution of the Tibetan Plateau. Gondwana Res, 23: 1429–1454

(责任编委: 朱茂炎)