青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义

张弥曼^{①*}, MIAO DeSui^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 Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, USA

* 联系人, E-mail: zhangmiman@ivpp.ac.cn

2015-12-09 收稿, 2016-01-15 修回, 2016-01-18 接受, 2016-03-02 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(B项)(XDB03020104)、国家重点基础研究发展计划(2012CB821906)和国家自然科学基金(41272028)资助

摘要 新生代期间印度-亚洲板块碰撞引起青藏高原快速隆升, 将青藏高原转变为与其周边较低地域相隔离的“生态岛”。伴随着栖息地被迅速抬升到更高地区的鱼类, 积累了适应环境变化的基因和形态特征, 演变为新物种。一如加拉帕戈斯群岛之于达尔文, 青藏高原同样为我们提供了一个研究“演化进行时”的巨大实验室。此外, 由于内陆鱼类局限于内陆水域, 其化石亦通常在原地埋藏, 而且鱼类的分布严格受水系格局的限制, 而水系格局又受地质事件的制约, 其系统演化与隆升并进尤为明显。因此鱼化石研究可揭示诸如古气候、古水系格局、古高度等古环境方面的因素, 进而协助重建高原隆升的历史。近年来我们在青藏高原发现了非常丰富且保存精良的新生代鱼化石, 其中包括裂腹鱼亚科内罕见的全身长有粗骨头的伍氏献文鱼(*Hsianwenia wui*), 它曾生活在含钙极高的特殊盐度的水域中, 见证了柴达木盆地的干旱化过程。青藏高原新生代鱼化石的研究显示, 有些现在已经相当高的地点, 在渐新世、中新世和上新世时仍分别处于很低的地位, 而另几个地点在上新世时就已经和现在高度大致相当。我们还推算出, 从晚上新世到现代东昆仑的抬升幅度不会超过1000 m。这与目前氧、碳同位素的研究结果(即东昆仑同期曾抬升了2700±1600 m)很不相同, 但我们认为化石证据或更可信些。

关键词 青藏高原, 新生代鱼化石, 古高度, 古环境, 柴达木盆地, 干旱化

青藏高原是一个十分特殊的地区。它是当今世界上最高、最辽阔的高原, 面积约250万km², 平均高度约海拔4500 m^[1]。同时, 又是世界除南、北极外的第三大“冰窖”, 对现今的全球气候变化有着巨大的影响。它也是亚洲的许多大江、大河如长江、黄河、沿横断山脉流向中南半岛的许多河流、印度的恒河、印度河等的发源地, 这些江河是东亚和南亚超过世界40%人口的生命线。因此, 青藏高原的地质变迁和生命演化长期以来理所当然地受到了各国科学家的关注。仅就古脊椎动物化石而言, 瑞典的古生物学家步林(Birger Bohlin)曾率中瑞考察团于20世纪30年代初期就已到青藏高原东北部的柴达木盆地进行考察,

采集了丰富的新近纪哺乳动物化石^[2~4]。而现代鱼类学方面的研究, 则要追溯到1838年德国人Heckel^[5]研究的《克什米尔鱼类》及其后Steindachner^[6], Herzenstein^[7,8]等人19世纪的著作。除青藏高原南部印度、阿富汗等地的鱼类外, 国外的一些鱼类学家如德国人Günther^[9,10], 英国人Regan^[11~14], 俄罗斯鱼类学家Kessler^[15~18], Nicolsky^[19]和印度鱼类学家Hora^[20,21]等也研究了采自中国西藏、新疆、青海、四川等高原地带以及中亚的鱼类。

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和洛杉矶自然史博物馆的古哺乳动物学家自1998年起即循步林的足迹到柴达木盆地寻找哺乳动物化石。出乎

引用格式: 张弥曼, Miao D S. 青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义. 科学通报, 2016, 61: 981-995

Chang M M, Miao D S. Review of the Cenozoic fossil fishes from the Tibetan Plateau and their bearings on paleoenvironment (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 981-995, doi: 10.1360/N972015-01372

意料的是,他们却发现了非常丰富的鱼类化石. 洛杉矶博物馆的王晓鸣博士对此十分重视,一再建议我们去做工作,2002年我们随王晓鸣等人到青海德令哈附近的瑞格进行野外考察. 在新生代的鱼化石中,瑞格的化石应该说是不错的. 此后,年轻的古鱼类学家们几乎每年都到青藏高原工作,逐渐深入高原腹地. 鱼化石产地也由原有的1处^[24]增加到12处以上(图1).

近年来我们对这些化石做了初步的研究和描述,散见于各种英文期刊及会议论文集中,本文是首次

对这些成果做一综合评述,既是对前一阶段研究工作的总结,也是首次在中文媒介推出.

1 粗骨头的伍氏献文鱼(*Hsianwenia wui*)见证了柴达木盆地的干旱化

印度板块及亚洲板块的碰撞以及青藏高原的抬升在中国西部形成了一系列高原盆地,柴达木盆地是其中最高的盆地,其上覆盖着广袤的早原,散布着

图1 青藏高原裂腹鱼亚科3个等级鱼类的分布和鱼化石地点. 1, 札达, 上新世; 2, 伦坡拉, 中新世; 3, 鄂博梁, 中新世; 4, 鸭湖, 上新世; 5, 乌兰乎森图, 渐新世; 6, 东陵丘, 中新世; 7, 怀头塔拉, 中新世; 8, 托素湖, 中新世; 9, 深沟, 中新世; 10, 瑞格, 中新世; 11, 昆仑山口, 晚上新世; 12, 尼玛, 古近纪及新近纪交界处. 据Chang等人^[22]略有修改, 底图(含分布)据陈毅峰和陈宜瑜^[23]

Figure 1 Distribution of three grades of living schizothoracids and fossil localities on Tibetan Plateau. 1, Zhada, Pliocene; 2, Lunpola, Miocene; 3, Eboliang, Miocene; 4, Yahu, Pliocene; 5, Wulan Husementu, Oligocene; 6, Donglingqiu, Miocene; 7, Huaitoutala, Miocene; 8, Tuosuhu, Miocene; 9, Shengou, Miocene; 10, Naoge, Miocene; 11, Kunlun Pass Basin, Late Pliocene; 12, Nima, between Palaeogene and Neogene. Modified from Chang et al.^[22], Chen and Chen^[23]

盐湖(或称干盐湖, playas). 自新近纪以来, 盆地经历了持续的干旱化, 以往对干旱化过程的了解, 主要是通过盆地中的蒸发岩和耐盐的无脊椎动物化石如介形类等^[25,26]. 中国的地质工作者曾在柴达木盆地长期进行石油勘探工作. 经原在柴达木盆地勘探石油、后任教于中国石油大学的孙镇城教授指点, 以柴达木盆地作为首选. 经过辛苦的采集, 首先在柴达木盆地中部偏西的鸭湖背斜轴部的上新统狮子沟组地层中^[27](图2)采到了许多鱼化石. 起初采集的化石虽然数量很多, 但既零星又奇特(图S1), 其中有些甚至很难辨认是不是鱼的骨骼. 当然, 熟练的采集者会把内中可能含有化石的大石块也搬运回来, 当我们的同事王钊从图3(a)的石块中修理出了图3(b)中的化石时, 大家都惊呆了, 最吃惊的当然是王钊自己, 他说, “这满身都是粗骨头的鱼, 肉往哪儿长啊?” 由于有了这

个比较完整的骨骼, 于是决定第二年再次到鸭湖采集, 这次采到的既有十分完整的(图4)、又有骨骼更粗大的鱼化石(图S2). 许多原先认不出来的零散骨片也顺理成章地各就各位了. 根据形态学特征, 很容易地把这种鱼鉴定为鲤科中的裂腹鱼亚科的一个新属新种, 为纪念研究淡水鱼类卓有成效的中国现代鱼类学奠基人伍献文先生, 将它命名为伍氏献文鱼(*Hsianwenia wui*)^[28]. 这种鱼具有一些很特殊的性状, 比如, 它的眼眶很小(图4), 表明它们的视力较弱; 它们的下颌前端呈铲形, 加上多数咽齿顶部的磨蚀面很平整(图4和S1), 说明它们的食物多为着生于河、湖底部的藻类, 而且很可能是较硬的硅藻, 需要用铲状的下颌去将这些藻类铲起, 并用咽齿研磨.

新采集的材料提供了相当数量的形态特征, 使我们有可能做一个简单的系统发育分析(图5), 结果

图2 鄂博梁背斜及鸭湖背斜及鱼化石地点. 据Google earth

Figure 2 Yahu and Eboliang anticlines and main fish localities. After Google earth

图3 含化石的石块及修理后的化石。(a) 未修理的含化石石块；(b) 从石块(a)修理出来的化石，比例尺：30 mm

Figure 3 Rock containing fossils and fossils after preparation. (a) Rock before preparation; (b) fossils prepared from (a), scale bar: 30 mm

表明，伍氏献文鱼是一个原始的裂腹鱼亚科鱼类，但还不是最原始的；裂腹鱼亚科鱼类是广义的鲃亚科(*Barbinae sensu lato*)中的一个单系类群：但一些鱼类学家称为窄义的鲃亚科(*Barbinae sensu stricto*)却不是单系类群，而是一个并系类群^[28]。

当然最引起注意的是它们全身粗壮的骨骼(图3(b)和S2)。我们首先想到，现代世界淡水水域中应该也能找到这样的鱼类。遗憾的是，查阅了大量现生淡水鱼类文献，咨询了许多研究现生鱼类的学者，但都没能得到全身骨骼变得这样粗壮的现生淡水鱼类的信息。在热带和亚热带海水鱼类中经常见到骨骼增粗的情况，但仅限于一些骨片局部地增粗增厚^[29](图6)，其余骨骼则都是正常的。这些局部增粗的骨片在厨余中并非罕见，比如我们在吃带鱼时，常

常会碰到有些刺上长着一些小疙瘩。它们的化石也在欧洲、北美、非洲早有发现^[30-32]，并因受到杨钟健先生熟识的哈佛大学的古哺乳动物学家Tilly Edinger的喜爱而被称为“蒂莉骨”(Tilly bones)^[33]。对于骨片局部增厚增粗的原因有过许多争论，不少学者认为这是一种疾病，有些论文甚至刊登在有关癌症研究的杂志上^[34]。不过，这种情况和我们的鱼化石全身骨骼普遍增粗又有所不同。于是我们只得继续在化石鱼类中搜索，终于在地中海北岸西班牙南部、意大利南部的西西里岛、希腊南部的克里特岛等地^[35-38](图S3)中新世末期墨西哥干旱期的蒸发岩(主要是碳酸钙和硫酸钙)中找到了一种全身骨骼增粗的小鱼，属于鲮科鱼类秘鲮属的一种：厚尾秘鲮(*Aphanius crassicaudus*, 图7)。这种小鱼由法国古鱼类学家Gaudant^[35,36]

图4 伍氏献文鱼(*Hsianwenia wui*, Chang等, 2008). (a) 正型标本IVPP V 15244, 右侧视; (b) 正型标本尾骨骼, 右侧视; (c) 正型标本头骨, 右侧视; (d) 骨化的鳃耙(IVPP V 15012). 比例尺: (a)和(b) 20 mm, (c) 10 mm, (d) 5 mm. an, 臀鳍; d, 齿骨; ds, 带锯齿的背鳍棘; ect, 外翼骨; ent, 内翼骨; ep, 尾上骨; epn, 上神经小骨; epp, 上肋小骨; fr, 额骨; hs, 脉弓及脉棘; hy, 舌颌骨; iop, 间鳃盖骨; io, 下眶骨; mpt, 后翼骨; mx, 上颌骨; ns, 神经弧及神经棘; op, 鳃盖骨; pa, 顶骨; pop, 前鳃盖骨; pmx, 前上颌骨; ptr, 鳍条支持骨; q, 方骨; ri, 肋骨; un, 尾神经骨; ver, 脊椎. 下同. 依张弥曼等人^[28]

Figure 4 *Hsianwenia wui*, Chang et al. 2008. (a) Holotype IVPP V 15244 in right view; (b) caudal skeleton of holotype in right view; (c) head skeleton of holotype in right view; (d) ossified gill rakers (IVPP V 15012). Scale bars: 20 mm in (a) and (b); 10 mm in (c), and 5 mm in (d). Abbreviations: an, anal fin; d, dentary; ds, dorsal fin spine; ect, ectopterygoid; ent, entopterygoid; ep, epural; epn, epineurals; epp, epipleurals; fr, frontal; hs, haemal arches and spines; hy, hyomandibular; iop, interopercle; io, infraorbitals; mpt, metapterygoid; mx, maxilla; ns, neural arches and spines; op, opercle; pa, parietal; pop, preopercle; pmx, premaxilla; ptr, pterygiophores; q, quadrate; ri, ribs; un, uroneural; ver, vertebrae. After Chang et al.^[28]

图5 伍氏献文鱼在裂腹鱼亚科鱼类及其他相关鱼类中的系统位置的分支图. 依张弥曼等人^[28]

Figure 5 Cladogram showing the phylogenetic position of *Hsianwenia wui* among schizothoracines and related taxa. After Chang et al.^[28]

研究, 他在地中海北岸的多个地点采集了大量这种鱼类的化石. 秘鲈是一个多种的属, 生活在环地中海

图6 鲹科鱼类*Alectis alexandrinus*的X光片. 显示部分骨骼的增粗部位. 依Smith-Vaniz等人^[29]

Figure 6 Radiograph of *Alectis alexandrinus* (Carangidae), showing swollen bones. After Smith-Vaniz et al.^[29]

地区, 它们能适应各种不同的盐度. 迄今为止, 我们在世界上能够找到的全身骨骼增粗的鱼类, 只有柴达木盆地狮子沟组的伍氏献文鱼和墨西哥干旱早期的厚尾秘鲈两个化石种.

提起墨西哥干旱期, 我们立即想到许清华先生所写的《古海荒漠》一书^[39]. 1970年, 许先生带领《大洋深钻计划》第13航次在地中海钻探时发现: 600万年以前, 地中海曾是连接大西洋和印度洋的宽广海道, 随着非洲和亚洲大陆的碰撞和中东的造山运动, 以

图7 地中海北岸中新世末墨西哥拿期的鲮科鱼类化石厚尾秘鲮 *Aphanius crassicaudus* (Agassiz). (a) 鱼化石复原图; (b) 鱼化石体部骨骼的照片. 依Gaudant^[35]

Figure 7 Fossil cyprinodontid *Aphanius crassicaudus* (Agassiz) from the Messinian of terminal Miocene of northern coast of Mediterranean Sea. (a) Reconstruction of the skeleton; (b) photograph of middle portion of body skeleton in left view. After Gaudant^[35]

及非洲向欧洲靠拢,来自大西洋和印度洋的水源被切断,地中海起初只剩下一系列大湖,然后这些湖泊也几乎完全干涸,变成一个海平面以下3000 m的荒漠^[39-41](图8).海(湖)水蒸发的过程中,溶点较低的矿物(如碳酸钙、硫酸钙)首先沉淀在近岸的地区,溶点较高的矿物(如钠盐、钾盐、镁盐等岩盐)则在靠近水

域中心的地区析出^[40,41].厚尾秘鲮的产地恰恰在碳酸钙和硫酸钙沉积的近岸地区.

虽然伍氏献文鱼和厚尾秘鲮的时代不同(上新世和中新世末期),生活的环境也不相同(湖水和海水或泻湖),它们却有许多相似的地方.

(1) 均有在任何其他鱼类中从未见到的、全身变粗的骨骼,这种极度增粗的骨骼看来对于这两种鱼类的生活并无大碍,即使骨骼不断增粗,它们仍能维持长期正常生活.我们采到的最大的伍氏献文鱼估计长度超过半米,现生裂腹鱼亚科鱼类中,体长达到半米的,通常已13~15龄^[42].从含鱼化石的岩层厚度(约220 m)推算,伍氏献文鱼种群存活的时代约达20万年,所以,无论是个体还是种群的生活期限都相当的长^[28].

(2) 在两种鱼中,全身粗壮的骨骼并非与生俱来,而是由于所处水体的环境,随着年龄增长而增粗的.Meunier和Gaudant^[37]发现,在很小的厚尾秘鲮个体中,骨骼不是很粗或甚至是完全正常的,只在较大的个体中,骨骼才逐渐增粗以至全部变粗.他们也发现,在不同地点的鱼化石中,骨骼开始增粗的鱼的长度是不一样的,这很可能说明,不同水体的盐度是不同的.伍氏献文鱼中的情况和厚尾秘鲮很相似,即越是大的个体(图3(b), S2(b)和(c))的骨骼比小的个体(图

图8 地中海区域图.整个地中海在大约600万年前变干,成为海平面以下大约3000 m深的内陆沙漠.依据Hsu^[40]

Figure 8 Map of Mediterranean area. The Mediterranean sea dried up approximately six million years ago, and became a desert lying ~3000 m below sea level. After Hsu^[40]

4和S2(a))的骨骼要粗^[28]。也就是说,伍氏献文鱼在幼体和成体较小的时期,骨骼很可能也并没有增粗,它的骨骼是在特殊盐度的水域环境中随着年龄增长而逐渐增粗的。这一点,需要我们进一步的野外采集来证实。

(3) 发现这两种化石的大部分地点只生活着一种或少量的几种鱼类,说明这种特殊的环境不利于多种鱼类及其他生物生存。由于同一水域没有其他肉食者追杀,粗壮的骨骼所造成的行动迟缓并未影响到它们的繁育成长^[28,35]。

(4) 它们各自的现生代表,秘鲮的许多现生种和有些裂腹鱼亚科鱼类,如青海湖裸鲤(或称青海鳉鱼, *Gymnocypris przewalskii*)都具有广盐性,即能适应不同盐度的水域,既能在咸水和半咸水中生活,也能在淡水中生活。

(5) 两种鱼类的地质背景也很相似。都产自富含碳酸钙(灰岩或泥灰岩)和硫酸钙(石膏)的地层中,显示了相同的水化学条件——钙的含量很高^[28,43]。秘鲮和裂腹鱼亚科的许多现生种类,虽然生活在盐度较高的水域中,由于钙含量不高,它们的骨骼都是正常的。比如,青海湖是一个咸水湖,它的盐度约为14‰(淡水盐度小于5‰),青海湖中仅有的一种鱼类——青海湖裸鲤(或称青海鳉鱼)的骨骼是完全正常的,一点都没

有增粗(图9(a), (b))。这可能是因为,尽管青海湖的盐度很高,但主要的盐类是氯化钠(NaCl, 即食盐, 占总盐度的66%)和硫酸镁(MgSO₄, 占总盐度的20%), 钙的成分并不高。同样,法国学者Meunier和Gaudant^[37]在阿尔及利亚南部Sebkha-el-Melah盐湖中采集了秘鲮的一个现生种 *Aphanius iberus*, 他们用其中数枚标本拍得的X光照片显示,这些小鱼骨骼也都丝毫没有变粗的迹象。他们告诉我们,标本是在水已退去的湖底采集的,这些标本甚至保存在食盐中。可见仅仅是水的盐度增高还不足以使得生存其中的鱼类的骨骼全部变粗,只有钙的浓度增加,才会出现骨骼变粗的现象。

因此我们认为,伍氏献文鱼和厚尾秘鲮全身的骨骼都变得很粗,是由于它们生活的水域的钙含量特别高的缘故。而且因为钙是鱼类骨骼的主要组成部分,并对鱼类无害,至少不会致命。英国鱼类学家Greenwood^[44]在纳米比亚的一个喀斯特地形地区的落水洞Lake Guinas中,发现了鲷鱼科的一种土著的罗非鱼 *Tilapia guinasana*, 它的颅骨顶部有部分骨片很厚。落水洞中水的钙含量很高,碳酸钙浓度高达185 ppm (1 ppm=1 μg/g, 下同)。他在实验室条件下碳酸钙浓度约45 ppm的自来水中养育了从野生罗非鱼繁殖出来的幼鱼,发现在成长过程中,这些鱼的颅骨并未增厚。因此Greenwood认为,骨片的增厚与其

图9 青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*, Kessler, 1876)的X光照片。显示正常的骨骼和十分纤细的上神经小骨和上肋小骨。(a) 体部X光片右侧视;(b) 图(a)中方框部分放大。取自Chang等人^[28]

Figure 9 *Gymnocypris przewalskii* (Kessler, 1876) showing normal skeleton and very fine epineurals and epipleurals. (a) Radiograph of body in right view; (b) box area in (a) in higher magnification. From Chang et al.^[28]

说是出于遗传,不如说是由外界环境(即生活在高钙含量的水中)引发的.他的这个实验,也可以用来作为在钙含量高的水中生活的鱼类骨骼增厚的一个佐证.

在采集伍氏献文鱼的鸭湖背斜的西北方向是鄂博梁背斜(图2),它的轴部出露的是上油砂山组^[27],其中虽未采到完整的鱼化石,但发现了零散鱼骨,这些骨片都是发育正常的,并没有变粗.同时,在同一层位采集的孢粉样品经同济大学吴国焯教授鉴定,香蒲属占整个孢粉量的82.9%,说明当时的水域是淡水水域.上油砂山组向东南方向延伸到含伍氏献文鱼的狮子沟组之下.我们可以想像,当上油砂山组沉积时,当地尚为十分宽广的淡水水域.待到狮子沟组沉积时,水体已经缩小,水域中的钙含量已相当高,以至于生活其中的鱼类全身的骨骼都变得很粗.而狮子沟组之上的七个泉组中,则已完全没有鱼类化石,纯石膏层随处可见.从上油砂山组到狮子沟组到七个泉组的过渡,展示了晚新生代这一地区的逐渐干旱化^[28].全身骨骼变粗的伍氏献文鱼可说是见证了柴达木盆地的干旱化,同时也成为这一地质事件

的牺牲品.

2 青藏高原的鱼化石是推算古高度的有力根据

研究青藏鱼类的我国鱼类学家,20世纪30,40年代有朱元鼎^[45]、方炳文^[46]等人.50年代末到80年代,中国科学院组织的几次大规模考察在青藏高原广泛采集了大量现生鱼类标本,经伍献文^[47]、张春霖^[48]、曹文宣^[49-52]、陈宜瑜^[24,52]、武云飞和吴翠珍^[53]等许多人的研究,以及乐佩琦等人^[54]《中国动物志》鲤形目中卷,对此地特有鱼类的分类、演化和地理分布以及地质演化的关系做出了综合的论述.及至近年来年轻学者如陈毅峰^[23]、何德奎等人^[55-57]的研究又在分子生物学的层面对鱼类的系统发育和动物地理方面做出了进一步的分析.这些对本地区现代鱼类的研究成果为开展古鱼类研究提供了可靠的基础.

曹文宣等人^[52]在“裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系”一文中将青藏高原及其周边地区所特有的裂腹鱼亚科鱼类,根据它们不同的形态

图10 裂腹鱼亚科3个等级鱼类的不同特征

Figure 10 Different characters of three grades of schizothoracines

特征和它们与青藏高原3次主要的阶梯式抬升相关的不同分布高度(这3个高度的温度和降水量不断下降,而太阳辐射强度和蒸发量持续上升),分为3个不同的等级(图1和10): (1) 原始等级的裂腹鱼亚科鱼类,全身被覆细小鳞片,具有2对触须,每个下咽骨上载有3行咽齿,它们一般分布在海拔1250~2500 m的高度范围内; (2) 特化等级的裂腹鱼亚科鱼类胸、腹部的鳞片退化,具有1对触须和2行咽齿,它们的分布高度约在海拔2500~3750 m之间; (3) 高度特化等级的裂腹鱼亚科鱼类是全裸的,但皮下脂肪层很厚,无触须,具2行或甚至只1行咽齿。它们大约分布在海拔3750~4750 m的高度间。在这一海拔之上,裂腹鱼亚科鱼类已是极其罕见的了。虽然以上提到的特征在化石中通常只能见到咽骨和咽齿,但却是十分重要的。

2006年,我们的年轻同行们在如今海拔4769 m的昆仑山口化石地点(图11)的上上新统羌塘组下段(距今约300万年)地层中采集了大量零散的鱼骨化石。经过筛洗、挑选以及和现代裂腹鱼亚科鱼类骨骼的对比,我们很幸运地认出了其中许多骨片,它们和属于高度特化等级的裸鲤属的相应骨片很相似,而和裂腹鱼亚科其他种类的骨片不同(图12),使我们能将这骨片鉴定为裸鲤属未定种(*Gymnocypris* sp.)^[58]。在我们研究地区附近,青海湖中有青海湖裸鲤,黄河上游和柴达木盆地格尔木河中有花斑裸鲤(*Gymnocypris*

eckloni), 它们是两个关系最近的种。而晚上新世在昆仑山口尚生存着许多裸鲤,可见当时这几个水域间的联系比现代更密切,或甚至曾经存在过一个更广阔的水体。晚上新世以后,东昆仑山的抬升使得这一水体进一步裂解(图11)。我们在同一地点还采集到了目前尚不能鉴定到种的高原鳅(*Triplophysa* sp.)化石(图S4),化石的数量比裸鲤化石要多得多,应该表明晚上新世时当地的高原鳅的数量比裸鲤要多^[60]。虽然现生的高原鳅在其他地区能分布到很低的高度,但也有些种类能到达海拔5600 m以上,比高度特化等级的裂腹鱼亚科鱼类的分布还要高^[61]。它的许多种类在昆仑山口附近的多个分离的水域(如柴达木盆地、黄河上游及长江上游)中都有各自特有的种,说明这些不同水域中特化的种类大概也是在大的水体分化后形成的。根据现生高度特化等级裂腹鱼亚科鱼类(裸鲤属于这一等级)的分布高度区间(海拔3750~4750 m)和化石地点的高度(海拔4769 m)的比较,又考虑到高原鳅的最高分布高度,我们可以推测,从晚上新世到现代东昆仑的抬升幅度不是很大,不会超过1000 m^[58,60]。在我们的这件工作之前不久,研究氧、碳同位素的同行们曾得出,东昆仑在同一时期中曾抬升了 2700 ± 1600 m^[62]。我们可以看到,我们根据鱼化石对古高度的推算或者比目前氧、碳同位素的研究结果更可信一点。

裂腹鱼亚科鱼类是一个很有意思的类群,它们

图11 东昆仑山及其周边地区地质图。依Wang和Chang^[58], 据青海省地质图^[59]

Figure 11 Geological map of East Kunlun Mountain and surrounding area, northeastern Tibetan Plateau (Based on Geological Map of Qinghai Province^[59]). After Wang and Chang^[58]

图12 高度特化等级的裸鲤未定种(*Gymnocypris* sp.)与青海湖裸鲤骨片的比较. 选自Wang和Chang^[58]

Figure 12 Comparison of a few disarticulated bones of fossil *Gymnocypris* sp. and living *G. przewalskii*, both referred to highly specialized grade. From Wang and Chang^[58]

的分布仅局限于青藏高原及其周边地区, 在世界任何其他地区都没有这种鱼类. 这一地区在晚新生代经历了最剧烈的构造运动, 以及由此而产生的最迅速的环境变化. 前文已提到, 曹文宣等人^[52]根据它们不同的特征和不同的分布高度(地区)将随着高原抬升而分化的裂腹鱼亚科鱼类分为原始等级、特化等级和高度特化等级. 如果做一种反向思考, 我们也能根据不同时代、不同等级的裂腹鱼亚科鱼类化石, 来大致推定当时化石所在地的高度. 例如, 在乌兰呼森图渐新世^[63](图1, 地点5)、尼玛盆地渐新世^[64](图1, 地点12; 图S7)、怀头塔拉上中新世^[22](图1, 地点7)、伦坡拉盆地中新世^[23](图1, 地点2)以及鸭湖下上新世^[28](图1, 地点4)地层中发现的裂腹鱼亚科或鲃亚科鱼类的咽骨都具有3行咽齿. 3行咽齿只存在于原始等级的裂腹鱼亚科鱼类和鲃亚科鱼类中, 它们只分布在海拔1250~2500 m或更低的地区. 而上述化石地点现今的高度分别为3022, 4806, 2905, 4540~4550和2905 m(图1), 可见化石地点自渐新世和上新世(3000~500万年)以来已经抬升了相当大的幅度. 而从另一些地点的化石来看, 青藏高原西南部接近中国和印度边境的札达盆地-中上新世的札达组中产有高度特化的裂腹鱼亚科鱼类(图1, 地点1); 昆仑山口

盆地上上新世羌塘组下段产出的裸鲤属未定种亦属高度特化等级^[58](图1, 地点11). 这两个地点的现代高度分别为海拔3900~4400和4769 m. 换句话说, 高度特化的裂腹鱼亚科鱼类在上新世时已存在于这两个地区, 那时这两个地区已经接近了现在的高度^[22]. 已有的信息也可以让我们推测, 原始裂腹鱼亚科鱼类和鲃亚科鱼类在高原形成之前的分布肯定比现在更广, 它们很可能遍及中亚各地. 和目前分布在高原周边地区的情况不同, 原始等级的裂腹鱼亚科鱼类或鲃亚科鱼类那时分布到青藏高原中部地区, 甚至分布到目前环境条件不允许鱼类生存的地区. 例如武云飞和陈宜瑜^[24]研究的大头近裂腹鱼的伦坡拉盆地的现在的高度已达海拔4540~4550 m, 现生的原始等级裂腹鱼亚科鱼类根本不可能在此生存. 盆地中没有大的水体, 距盆地相当距离外的湖泊纳木错(海拔4710 m)和色林错(海拔4530 m)中也只生存着高度特化的裸鲤和裸裂尻(*Schizopygopsis*)^[22].

由于内陆鱼类局限于内陆水域, 其化石亦通常埋葬在原地, 不像四足脊椎动物可以乱跑, 而植物的叶子, 特别是孢子或花粉可以随风飘散到很遥远的地方. 而且鱼类的分布严格受水系格局的限制, 而水系格局又受地质事件的制约, 其系统演化与地质事

件间的联系尤为明显。我们知道,青藏高原裂腹鱼亚科鱼类的演化过程涉及到多方面的因素,远比我们现在想像的要复杂得多。然而,青藏高原阶梯式的抬升是最重要并对环境带来最大影响的因素,曹文宣等人^[52]建议,正是这种阶梯式的抬升形成裂腹鱼亚科鱼类演化的原动力,使这一类群产生等级分化和多样化。

目前西藏已发现的新生代鱼类化石非常丰富,保存精良。西藏广大地区的许多新生代河、湖相沉积尚人迹未至,更未经研究,其中一定不乏很有研究前景的鱼类化石。我们现在虽只在为数不多的(十几个)地点发现了鱼类化石,但这些鱼化石已经不同程度地对当时当地的古高度提出了比较可靠的建议。通过更广阔地区新生代更多鱼类化石的研究,加上确切的年代以及化石地点现今高度的信息,我们便能对更多地点不同时代的古高度做出比较可靠的估算,同时也能对引起抬升的构造运动的时间和规模做出判断。另外,南亚和东南亚的许多大江、大河均发源于青藏高原,例如东流的黄河、长江;南去的澜沧江-湄公河、怒江-萨尔温江、伊洛瓦底江、雅鲁藏布江-恒河、印度河等。水系的分隔与河流袭夺也都会反映在游弋在这些水系中的鱼类的地理分布的历史中。前面已经提到,我们对东昆仑南北水系的历史已做了一点粗浅的叙述。待采集了更多的鱼类化石,这方面的工作将会更加有趣,且全面、可靠。

3 生物演化与高原隆起并进:青藏高原是演化论研究的实验室

MacArthur和Wilson^[65]在*The Theory of Island Biogeography*中指出,生物赖以生存的生境,从大洋岛到高山、高原及至湖泊、沼泽,均可看成是大小形状各异、隔离程度不同的“岛屿”。其实,这种现象达尔文^[66]早就注意到,他在《物种起源》里谈到动植物“在冰期中的扩散时”曾这样形象地描述由气候巨变、冰川活动引起的生境裂解(habitat fragmentation)所形成的生态岛(ecological islands)现象及其生物地理意义:“莱尔爵士曾在一段动人的文字里,用几乎与敌人完全相同的语句,推测气候的巨大转变对于地理分布的影响。我相信,世界新近经历了它的巨大变化的轮回之一;根据这一观点,加上通过自然选择

的变异,有关相同的或近缘的生物类型的现今分布的诸多事实,便能够得到解释。……正如潮水把其携带的漂浮物遗留在水平线上(尽管水平线在潮水最高的岸边升得更高)一般,生命的水体,也沿着从北极低地到赤道高地这一条徐缓上升的线,把其携带的生命漂浮物,留在了我们的高山之巅。由此搁浅而留下来的形形色色的生物,大可与人类的未开化种族相比,他们被驱赶到几乎每一块陆地的山间险要之处并在那里苟延残喘,而这些地方便成为我们极感兴趣的一种纪录,它记载了周遭低地上先前居民的景况”^[66]。

同样,新生代印度-亚洲板块碰撞引起青藏高原的快速隆升,将高原转变为与其周边较低地域相对孤立的栖息地(即:生态“岛屿”)。当鱼类伴随其栖息地被迅速抬升到更高的高度时,环境也相应发生巨大的变化。留存在已抬升地区的鱼类积累了适应环境变化的基因和形态特征,并演变为新的物种。从某种意义上说,正如加拉帕戈斯群岛之于达尔文,青藏高原为我们提供了一个巨大的“研究正在进行中的演化的实验室”(laboratory for studying evolution in action)。事实上,在上一节讨论的3个不同高度的3类不同等级的裂腹鱼亚科鱼类化石的演化现象,就曾被称为“演变与隆起并进”(ascent with modification)^[22],这个说法实际上是从达尔文曾将演化(evolution)一词写作“演变与传衍并进”(descent with modification)而来。

由此可见,自然历史是地球生态系统中岩石圈、生物圈、大气圈和水圈相互作用的历史。因此,要深入了解青藏高原地质变迁史及生物演化史,我们必须进行多学科的综合研究。目前对青藏高原鱼类分子生物学方面的工作,仅偏重于系统学和生物地理学,而尚未涉及基因学及物种形成方面。若是这方面的工作也能开展起来,我们能够得到更多裂腹鱼亚科鱼类基因型变化的信息,相应的表型的变化也能得到彰显。随着生物学方面工作的更加深入,对于地质学研究的贡献也会更加准确和有效。另一方面,随着更多的鱼化石的发现,倘若我们能找到对环境(尤其是古高度)指示性更强的化石,我们便能对青藏高原隆起的历史(尤其是阶梯式抬升的各阶段的时间和过程)有更为清晰的了解。

致谢 美国洛杉矶自然史博物馆王晓鸣, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所李强、吴飞翔, 北京师范大学王宁, 加拿大阿尔伯塔大学刘娟、美国自然史博物馆曾志杰(Jack Tseng)等提供重要信息并进行有益的讨论; 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所王钊、高伟采集和修理标本, 为本文照相、作图; 匿名评审人审阅稿件并提出宝贵意见. 特此致谢.

参考文献

- 1 Wang X M, Wang Y, Li Q, et al. Cenozoic vertebrate evolution and paleoenvironment in Tibetan Plateau: Progress and prospects. *Gondwana Res*, 2015, 27: 1335–1354
- 2 Wang X M, Xie G P, Li Q, et al. Early explorations of Qaidam Basin (Tibetan Plateau) by Birger Bohlin—Reconciling classic vertebrate fossil localities with modern biostratigraphy (in Chinese). *Vert Palasiat*, 2011, 49: 285–310 [王晓鸣, 颜光普, 李强, 等. 步林在青海柴达木盆地的早期工作记录——经典脊椎动物化石地点与现代地层框架的解译. *古脊椎动物学报*, 2011, 49: 285–310]
- 3 Bohlin B. Eine Tertiäre säugetier-fauna aus Tsaidam. In: *Sino-Swedish Expedition Publication*, vol 1. 1937. 3–111
- 4 Bohlin B. Geological reconnaissances in western Kansu and Kokonor. In: *Sino-Swedish Expedition Publication*, vol 44. 1960. 1–79
- 5 Heckel J J. *Fische aus Caschmir, gesammelt und herausgegeben von Carl Freiherr von Hügel, beschrieben von Joh Jacob Heckel*. Vienna: Taylor & Francis, 1838. 1–112
- 6 Steindachner F. Ichthyologische Mittheilungen 6. Zur Fisch-fauna kaschmirs und der benachbarten Länderstreiche. *Verh Zool-bot Ges Wien*, 1866, 16: 761–796
- 7 Herzenstein S M. Wissenschaftliche Resultate der von N M Przewalski nach Central-Asien unternommenen Reisen. *Zool Theil III*, 1888–1891, 2: 1–262
- 8 Herzenstein S M. Ichthyologische Bemerkungen aus dem Zooligischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mem Biol Bull Acad Sci Peterb*, 1892, 13: 228–233
- 9 Günther A. *Catalogue of the Fishes in the British Museum*. London: Printed by Order of the Trustees, 1868, 7: 1–512
- 10 Günther A. Remarks on fishes, with descriptions of new species in the British Museum, chiefly from Southern Seas. *Ann Mag Nat Hist*, 1876, 17: 389–402
- 11 Regan C T. Descriptions of two new cyprinid fishes from Yunnan Fu. *Ann Mag Nat Hist*, 1904, 14: 416–417
- 12 Regan C T. Descriptions of five new fishes from Lhasa, Tibet, collected by Captain H J Walton. *Ann Mag Nat Hist*, 1905, 15: 185–188
- 13 Regan C T. Descriptions of three new fishes from Yunnan Fu, collected by Mr. John Graham. *Ann Mag Nat Hist*, 1907, 19: 63–64
- 14 Regan C T. Fishes: Report on a collection of batrachian, reptiles and fish from Nepal and the western Himalayas. *Rec Indian Mus*, 1907, 1: 157–158
- 15 Kessler K F. Ichthyological fauna of Turkestan. *Bull Soc Sci Moscow*, 1872, 10: 47–76
- 16 Kessler K F. Puteshestvie v Turkestan (Zoogeographical results of the explorations of the late A Fedtschenko). *Nachr Ges Mosc*, 1874, 11: 1–63
- 17 Kessler K F. Bestreibung des von oberst Prezewalskii in der Mongolei gesammelten Fische. In: Prezewalskii “Mongolia in Strata Tangutov”, 1876, 2: 1–36
- 18 Kessler K F. Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien. *Mem Biol Bull Acad Sci St Peterb*, 1879, 10: 233–272
- 19 Nikolsky A M. Sur trois nouvelles espèces de poissons provenant de l’Asie central. *Ann Mus zool Acad Imp St Peterb*, 1903, 8: 90–94
- 20 Hora S L. Comparison of the fish-faunas of the northern and the southern faces of the great Himalayan range. *Rec Ind Mus*, 1937, 39: 241–250
- 21 Hora S L. Distribution of Himalayan fishes and its bearing on certain palaeogeographical problems. *Rec Ind Mus*, 1937, 39: 251–259
- 22 Chang M M, Miao D S, Wang N. 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, 2010. 60–75
- 23 Chen Y F, Chen Y Y. Phylogenetic and distributional patterns of subfamily Schizothoracinae (Pisces: Cyprinidae) II. Distributional patterns and problems of tracing to the source of Huanghe River (in Chinese). *Acta Zootaxonom Sin*, 1998, 23(Suppl): 26–34 [陈毅峰, 陈宜瑜. 裂腹鱼类(鲤形目: 鲤科)系统发育和分布格局的研究 II. 分布格局与黄河溯源侵袭问题. *动物分类学报*, 1998, 23(增刊): 26–34]
- 24 Wu Y F, Chen Y Y. Fossil cyprinid from the late Tertiary of north Xizang, China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1980, 18: 15–22 [武云飞, 陈宜瑜. 西藏北部新第纪的鲤科鱼类化石. *古脊椎动物与古人类*, 1980, 18: 15–22]
- 25 Zhang P X. Salt Lakes of Qaidam Basin (in Chinese). Beijing: Science Press, 1987. 1–242 [张彭熹. 柴达木盆地的盐湖. 北京: 科学出版社, 1987. 1–242]

- 26 Wang X M, Qiu Z D, Li Q, et al. Vertebrate paleontology, biostratigraphy, geochronology, and paleoenvironment of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2007, 254: 363–385
- 27 Geological Bureau of Resources. Explanation to Geological Map of West Tajinar Lake (in Chinses). 1989 [青海省地质矿产局. 西台吉乃尔湖幅 1:20 万区域地质调查(编图)说明书. 1989]
- 28 Chang M M, Wang X M, Liu H Z, et al. Extraordinarily thick-boned fish linked to the aridification of the Qaidam Basin (northern Tibetan Plateau). *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 13246–13251
- 29 Smith-Vaniz W F, Kaufman L S, Glowacki J. Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. *Mar Biol*, 1995, 121: 573–580
- 30 Hewitt R A. Teleost hyperostose: A case of Miocene problematica from Tunisia. *Tertiary Res*, 1983, 5: 63–70
- 31 Schlüter T, Kohrling R, Mehl J. Hyperostotic fish bones (“Tilly Bones”) from presumably Pliocene phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania. *Paläontol Z*, 1992, 66: 129–136
- 32 Schlüter T, Kohring R. Paleopathological fish bones from phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania—Fossil evidence of a physiological response to survival in an extreme biocenosis. *Environ Geochem Health*, 2002, 24: 131–140
- 33 Konnerth A. Tilly bones. *Oceanus*, 1966, 12: 6–9
- 34 Schlumberger H G, Lucke B. Tumors of fishes, amphibians, and reptiles. *Cancer Res*, 1948, 8: 657–754
- 35 Gaudant J. “*Pachylebias*” *crassicaudus* (Agassiz) (poisson téléostéen, Cyprinodontiformes), un constituant majeur de l’ichthyofauna du Messinien continental du Bassin Méditerranéen. *Géobios*, 1979, 12: 47–73
- 36 Gaudant J. Nouvelles données sur le Messinien de Méditerranée occidentale: Les gisements à *Aphanius crassicaudus* (Agassiz) (poissons téléostéens, cyprinodontiformes) des Marches (Italie). *Geodinam Acta*, 1988, 2: 185–196
- 37 Meunier F J, Gaudant J. Sur un case de pachyostose chez un poisson du Miocène terminal du bassin méditerranéen, *Aphanius crassicaudus* (Agassiz), (Teleostei, Cyprinodontidae). *C R Acad Sci Paris (Sér 2)* 1987, 305: 925–928
- 38 Sorbini L, Tirapelle R. Messinian fossil fish of the Mediterranean. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 1979, 29: 143–154
- 39 Hsü K J. The Mediterranean Was a Desert: A Voyage of Glomar Challenger. New Jersey: Princeton University Press, 1983. 1–197 [许靖华. 古海荒漠. 朱文涣, 译. 上海: 新知三联书店, 2003. 1–215]
- 40 Hsü K J. When the Mediterranean dried up. *Sci Am*, 1972, 227: 27–36
- 41 Hsü K J, Ryan W B F, Cita M-B. Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature*, 1973, 242: 240–244
- 42 Tsao W S, Wu X W. An investigation of the fish biology and fishery problems in Ganze-Apa region of western Szechwan Province (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 1962, 2: 80–110 [曹文宣, 伍献文. 四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题. 水生生物学集刊, 1962, 2: 80–110]
- 43 Gaudant J. La crise messinienne et ses effects sur l’ichthyofaune Néogène de la Méditerranée: le témoignage des squelettes en connexion de poissons téléostéens. *Geodiversitas*, 2002, 24: 691–710
- 44 Greenwood P H. A redescription of the uniquely polychromatic African cichlid fish, *Tilapia guinasana* Trewavas. *Bull Br Mus Nat Hist (Zool)*, 1992, 58: 21–36
- 45 Chu Y T. Comparative studies on the scales and on the pharyngeal and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution. *Biol Bull St John’s Univ, Shanghai*, 1935, 2: 9–225
- 46 Fang P W. On some schizothoracid fishes from Western China preserved in the National Research Institute of Biology, Academia Sinica. *Sinensia*, 1936, 7: 421–458
- 47 Wu X W. The Cyprinid Fishes of China (in Chinese). Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1964. 1–228 [伍献文. 鲤科鱼类志. 上海: 上海科技出版社, 1964. 1–228]
- 48 Tchang T L, Wang W P. A preliminary report on the fishes from Tibet (in Chinese). *Acta Zool Sin*, 1962, 14: 529–536 [张春霖, 王文滨. 西藏鱼类初篇. 动物学报, 1962, 14: 529–536]
- 49 Tsao W S, Wu X W. An investigation of the fish biology and fishery problems in Ganze-Apa region of western Szechwan Province (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 1962, 2: 80–110 [曹文宣, 伍献文. 四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题. 水生生物学集刊, 1962, 2: 80–110]
- 50 Tsao W S, Tun C L. Notes on the schizothoracid fishes from western Szechwan and adjacent territory (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 1962, 2: 27–53 [曹文宣, 邓中麟. 四川西部及其邻近地区的裂腹鱼类. 水生生物学集刊, 1962, 2: 27–53]
- 51 Tsao W S. Fishes from Mount Qomolangma area (in Chinese). In: Qinghai-Tibetan Plateau Comprehensive Scientific Investigation Team of Chinese Academy of Sciences, ed. The Series of the Scientific Expedition to Qinghai-Xizang Plateau: 1966–1968, Biology and Highland Physiology. Beijing: Science Press, 1974. 75–91 [曹文宣. 珠穆朗玛地区的鱼类. 珠穆朗玛地区科学考察报告, 生物与高山生理. 北京: 科学出版社, 1974. 75–91]
- 52 Cao W X, Chen Y Y, Wu Y F, et al. Origin and evolution of schizothoracine fishes in relation to the upheaval of the Qinghai-Xizang

- Plateau (in Chinese). In: The comprehensive scientific expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Sciences, ed. Studies on the Period, Amplitude and Type of Uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. Beijing: Science Press, 1981. 118–130 [曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 1981. 118–130]
- 53 Wu Y F, Wu C Z. The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau (in Chinese). Chengdu: Sichuan Science & Technology Publishing House, 1992. 1–599 [武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社, 1992. 1–599]
 - 54 Yue P Q, et al. Osteichthyes: Cypriniformes III (in Chinese). In: Fauna Sinica. Beijing: Science Press, 2000. 1–654 [乐佩琦, 等. 中国动物志, 硬骨鱼纲, 鲤形目(下卷). 北京: 科学出版社, 2000. 1–654]
 - 55 He D K, Chen Y F, Chen Y Y, et al. Molecular phylogeny of the specialized schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae), with their implications for the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. Chin Sci Bull, 2004, 49: 39–48 [何德奎, 陈毅峰, 陈宜瑜, 等. 特化等级裂腹鱼类的分子系统发育与青藏高原隆起. 科学通报, 2003, 48: 2354–2362]
 - 56 He D K, Chen Y F. Biogeography and molecular phylogeny of the genus *Schizothorax* (Teleostei: Cyprinidae) in China inferred from cytochrome *b* sequences. J Biogeogr, 2006, 33: 1448–1460
 - 57 He D K, Chen Y F. Molecular phylogeny and biogeography of the highly specialized grade schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae) inferred from cytochrome *b* sequences. Chin Sci Bull, 2007, 52: 777–788 [何德奎, 陈毅峰. 高度特化等级裂腹鱼类分子系统发育与生物地理学. 科学通报, 2007, 52: 303–312]
 - 58 Wang N, Chang M M. 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, 2010, 53: 485–500
 - 59 Wu X N, Wen X B, Li D F, et al. Geological map of Qinghai Province. In: Ma L F, ed. Geological Atlas of China (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 2002. 334–335 [吴向农, 温贤弼, 李德发, 等. 青海省地质图. 见: 马丽芳, 主编. 中国地质图集. 北京: 地质出版社, 2002. 334–335]
 - 60 Wang N, Chang M M. Discovery of fossil Nemacheilids (Cypriniformes, Teleostei, Pisces) from the Tibetan Plateau, China. Sci China Earth Sci, 2012, 55: 714–727
 - 61 Zhang C G, He D W. Fishes of Xizang (in Chinese). Bull Biol, 1997, 32: 9–10 [张春光, 贺大为. 西藏的鱼类资源. 生物学通报, 1997, 32: 9–10]
 - 62 Wang Y, Wang X M, Xu Y F, et al. Stable isotopes in fossil mammals, fish and shells from Kunlun Pass Basin, Tibetan Plateau: Paleoclimatic and paleo-elevation implications. Earth Planet Sci Lett, 2008, 270: 73–85
 - 63 Chen G J, Liu J. First fossil barbin (Cyprinidae, Teleostei) from Oligocene of Qaidam Basin in northern Tibetan Plateau (in Chinese). Vert Palasiat, 2007, 45: 330–341 [陈耿娇, 刘娟. 柴达木盆地渐新世的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物学报, 45: 330–341]
 - 64 Wang N, Wu F X. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. Ichthyol Res, 2015, 62: 274–285
 - 65 MacArthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203
 - 66 Darwin C. The Origin of Species: By Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. 2nd ed. London: John Murray, 1860 [达尔文, 著. 《物种起源》(第二版). 苗德岁, 译. 南京: 译林出版社, 2013. 1–339]

补充材料

- 图 S1 采自鸭湖的零散鱼化石
 图 S2 伍氏献文鱼化石
 图 S3 地中海及其北岸墨西拿期的几个鱼化石地点: 西班牙南部, 意大利西西里岛及希腊克里特岛
 图 S4 昆仑山口化石条鳅科鱼类(*Nemacheilidae*)及拟硬刺高原鳅(*Triplophysa pseudoscleroptera*)零散骨片的比较
 图 S5 尼玛盆地的张氏春霖鱼(*Tchunglinius tchangii*, Wang et Wu 2015)

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Review of the Cenozoic fossil fishes from the Tibetan Plateau and their bearings on paleoenvironment

CHANG Mee-Mann¹ & MIAO DeSui²

¹ Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

² Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, USA

The past two decades have witnessed a renewed vigor in research on geological history of the Tibetan Plateau and the newly emerged paleontological evidence has added a crucial, biological dimension to the scientific quest. Here we review an important part of that paleontological evidence, from fossil fishes, and its implications for interpreting evolutionary history of the plateau. We also provide our thought on the future research directions toward a more holistic approach to the understanding of uplift history of the Tibetan Plateau.

The rapid uplift of the Tibetan Plateau, caused by the India-Asia plate collusion, during the late Cenozoic has profoundly influenced the geological, biological, and climatic changes in the region, and changed it into a habitat island isolated from the less elevated surrounding environments. As the fishes, along with their habitats, have been rapidly uplifted, they have kept and accumulated the genetic and morphological traits adaptive to the new environment, evolving into new species. To emulate Charles Darwin's "descent with modification", we have coined "ascent with modification" to describe this evolutionary pattern of Tibetan fishes. Thus, this makes the Tibetan Plateau a giant laboratory, much like the Galapagos Islands to Darwin, for studying biological evolution "in action". Moreover, freshwater fishes are usually restricted to the drainages (and their fossils are commonly preserved *in situ*), which are in turn constrained by tectonic events, and hence they are ideal candidates in studying biological, geological, and climatic interplays in the ecosystem. The studies of fossil fishes can also reveal many paleoenvironmental proxies such as ancient climate, past drainage patterns, and paleoelevations, helping understand the uplift history of the Tibetan Plateau. In recent years, we have discovered and collected abundant and well-preserved fossil fishes from the Cenozoic strata on the Tibetan Plateau, including *Hsianwenia wui*, which is an extraordinary thick-boned fish that provides evidence for an extremely high concentration of calcium in the water in which it lived. This linked *Hsianwenia wui* to the aridification of the Qaidam Basin. On the basis of careful identifications of the fossil fishes with comparatively reliable time scales and present altitudes where they occur, we can estimate the approximate paleoaltitude of a particular area in a particular geological interval, and consequently we can further postulate the time and scale of tectonic events that caused the elevation. Our studies show that some of our fossil sites at high altitude today were still very low respectively during Oligocene, Miocene, and Pliocene whereas several fossil sites were nearly as high during the Pliocene as they are today. Our estimate also shows that since the late Pliocene, the eastern Kunlun has been uplifted no more than 1000 m, which is radically different from some recent paleoaltimetry studies, based on isotopic analyses, that claim a rather disparate range of uplift, i.e., 2700 ± 1600 m, during the same interval. Conventional wisdom holds that paleontological evidence seems to be less ambiguous and more credible, at least before the further refinement of current paleoaltimetry techniques.

Tibetan Plateau, Cenozoic fossil fishes, paleoaltimetry, paleoenvironment, Qaidam Basin, aridification

doi: 10.1360/N972015-01372