



## UvA-DARE (Digital Academic Repository)

### Plant turnover in response to climate change in the Cenozoic: Palynological insights from Myanmar, Southeast Asia and beyond

Huang, H.

#### Publication date

2021

[Link to publication](#)

#### Citation for published version (APA):

Huang, H. (2021). *Plant turnover in response to climate change in the Cenozoic: Palynological insights from Myanmar, Southeast Asia and beyond*. [Thesis, fully internal, Universiteit van Amsterdam].

#### General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

#### Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, P.O. Box 19185, 1000 GD Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.



---

**SUMMARIES IN ENGLISH,  
DUTCH AND CHINESE**

---



## SUMMARY

Palynology is the study of acid-insoluble microfossils and their living counterparts, and is an effective tool when studying past vegetation, climate, age and environment (e.g., Kershaw, 1970; Bonnefille, 1983). Lennart von Post developed the first pollen diagram in 1916, and thus pioneered the diagrammatic quantitative analysis of palynomorphs. Although there have been several palynological studies in Myanmar (e.g., Potonié, 1960; Reimann and Aye Thaug, 1981), palynology has not yet been applied to comprehensively investigate past vegetation, climate and environment history and evaluate their relationship in this region. This thesis is based on the analysis of late Eocene rock samples collected from the Central Myanmar Basin (CMB) and a compilation of the global pollen fossil dataset for ancestral palm lineages. My aim is to address the following four research questions (RQs) which were posed in section 1.1.

- (1) **RQ.1:** What is the composition of the late Eocene palynoflora in the CMB and what can it tell us about the role of the Burma Terrane (BT) for plant dispersal between India and Asia? (**chapters 2 and 4**)
- (2) **RQ.2:** How did the vegetation and climate change in the late Eocene CMB, and how does the Burmese paleoflora compare to other contemporary tropical palynofloras in terms of species diversity? (**Chapter 3**)
- (3) **RQ.3:** Can palynology contribute to our understanding of depositional environments in the late Eocene CMB? (**chapters 3-4**)
- (4) **RQ.4:** How did Areaceae (palms) composition and diversity and historical biogeography change across time, and what was their relationship with climate and geological changes? (**chapters 4-6**)

I presented my research in five steps. First, I studied the composition of the late Eocene Kalewa palynoflora and its implications on plant dispersals and paleogeography in Asia. Second, I focused on the dynamics of the vegetation, climate and environment throughout the late Eocene Kalewa section. Third, I investigated the palm diversity in the late Eocene Kalewa palynoflora and its paleoenvironmental associations. Fourth, we explored pollen morphology and historical biogeography of Mauritiinae palms. Finally, we disentangled the diversification and biogeographic histories of calamoid and nypoid palms by combining the fossil record and climatic niche models.

In **Chapter 2**, at least 141 sporomorph types were reported from the late Eocene CMB, of which 56 were described and discussed particularly in terms of morphology and biogeography, two new form-species were determined, and five Sapotaceae pollen types belonging to subfamilies Sapotoideae and Chrysophylloideae were described. The late Eocene Kalewa palynoflora principally comprises elements of evergreen and gallery forests and swamps in the upper deltaic plain, and seasonally dry forests in *terra firma* areas beyond. The lower deltaic plain bore deltas with mangroves, and coastal forests in interdeltaic areas. Montane forests were present on mountains in the hinterland and are thought to have included evergreen montane and deciduous forests suggesting a seasonally cold climate at higher altitudes. The habitat of the late Eocene flora was probably created by the combination of plate collision and the monsoonal climate. Its difference from the present-day moist deciduous forests is likely due to the northward drift of the BT, the two-stage uplift of the IBR together with the uplift of the Himalayas creating a rain shadow in the CMB, and later Neogene global cooling and drying. The occurrence of abundant Gondwanan and “out-of-India” elements in the late Eocene provides growing evidence about a Gondwanan origin for the BT, while a montane connection between the BT and Asia supports the late Eocene northern BT-Asia collision. Considering the plant dispersals between the India Plate, BT, mainland and SE Asia, I proposed that the BT played a major role as a crossroads of plant dispersals between Laurasia and Gondwana, from no later than the late Eocene to early Miocene.

In **Chapter 3**, I found that the late Eocene Kalewa palynoflora is dominated by elements of lowland evergreen forests through the section, and characterized by ferns, *Alchornea*, mangroves, *Meyeripollis naharkotensis* and rattan swamps in six vegetation zones. Based on a sequence-biostratigraphic evaluation and pollen zones, six facies of depositional environment are proposed, which are incorporated into two “transgressive systems tract (TST)-highstand systems tract (HST)” cycles (i.e., “aggradational-retrogradational” packages). The main part of the profile can be correlated, by reference to magnetostratigraphy to the PaBart-1 depositional sequence. In addition, there are higher frequency “wet-dry” climate cycles which, based on magnetostratigraphy have a duration of about 360 kyr, and are likely driven by 406 kyr eccentricity cycles. Bioclimatic analysis indicates that in the late Eocene, the CMB was warmer and similar to but slightly drier than that at present. This is probably because of the near-equatorial and open-to-ocean position of the late Eocene CMB and the establishment of the IBR on the western side of the CMB

since the Eocene, which prevents the moisture from the South Asia Monsoon. The Asian monsoons have intensified since the Eocene as suggested by the monsoon intensity index. Rarefaction analysis on the five Eocene paleotropical sites suggests that the Eocene Watupuru palynoflora from central Java (Indonesia) has the highest species richness which may relate to its near-equatorial position and perhumid climate. The Kalewa section has the second highest richness and evenness, which could be due to the India-Asia collision that had speeded the plant dispersals between India and SE Asia, as well as its near-equatorial position, while the others have similarly low richness.

In **Chapter 4**, the form-genera *Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* and *Proxapertites* taxa from the late Eocene were revised and classified at species level where possible using light- and scanning electron microscopy. I proposed that *D. kalewensis* is the senior synonym of *D. malesianus* Muller 1968. PCA indicates that the parent plants of *Proxapertites* and *Spinizonocolpites* co-occurred in tidal-influenced settings, while those of *Palmaepollenites kutchensis*, *Dicolpopollis* and *Longapertites* probably derived from freshwater settings. Quantitative analysis and PCA suggest an environmental change, from a tidally influenced estuary to a fluvial setting without tidal influence upwards the section. I also proposed that the changing global climate and geography at the EOT may be responsible for compelling reduction of global distribution ranges between the Eocene palm taxa and their nearest living relatives (NLRs). A comparison of the species diversity of *Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* and *Proxapertites* in the Paleogene of the India and SE Asia, further suggests that their increased diversity reflects a diversity hotspot prior to, and during the time of collision of India with the Kohistan-Ladakh Arc and their subsequent collision with Asia. I hypothesized that these collisions in tropical locations with island settings and significant topographic gradients influenced the species diversity of coastal palms and resulted in a northern Indian diversity “hotspot” with respect to palms that may have extended to other rainforest taxa.

In **Chapter 5**, the form-taxa of *Grimsdalea*, *Echidiporites* and *Mauritiidites* were found to present the diagnostic inserted sculptural element characteristic of the extant Mauritiinae. Moreover, *Mauritiidites* is monosulcate, making it more similar to *Lepidocaryum*, while *Grimsdalea* and *Echidiporites* differ from *Mauritiidites* with having clavate sculptural elements and diulcerate pollen respectively, conditions that are not known in the extant taxa. Mauritiinae biogeographic history was summarized into four key phases: (1) The taxon originated in Africa in the Late Cretaceous and became widely

distributed across Africa, South America, Middle Asia, and India during the early Paleogene; (2) Reduction in geographic range occurred in the early Eocene, when India changed in geographic position and there was a shift from a seasonal tropical to a perhumid climate. Its disappearance from India prior to the establishment of dispersal paths between India and SE Asia explains its complete absence from SE Asian regions; (3) Its geographic range severely reduced after the EOT, coinciding with a reduction of global temperature and sea level, which impacted the distribution of coastal plants. Mauritiinae went extinct in Africa and from the Oligocene onwards and today they are largely restricted to the Neotropics; and (4) Geographic expansion of *Grimsdalea magnaclavata* during the Neogene was facilitated by Andes uplift and prolonged wetland conditions in western Amazonia. Pleistocene climate cooling marked the end of *Grimsdalea*, but the extinction of *Mauritiidites* is uncertain and its exact relation to the Holocene taxa *Mauritia*, *Mauritiella* and *Lepidocaryum* remains to be resolved. We concluded that the biogeographic history of the Mauritiinae followed global climatic cooling events, and that this taxon is an important bioindicator of historical tropical forest distribution.

In **Chapter 6**, most palm lineages of Calamoideae and Nypoideae were found to show a general decline in diversity and geographic range in concert with the contraction of tropical rainforests after the Eocene. Generally cooler and dryer climates through the Cenozoic should have played an important role in this process. However, the present-day biogeographic distribution of examined lineages was only largely achieved much later after the Miocene, which may be shaped by the rapid global cooling after the Middle Miocene Climate Optimum (c. 17-14.5 Ma). The subtribe Calaminae, on the other hand, increased in diversity through time while declined in range. Their success to flourish particularly in the Asian tropics were perhaps driven by evolutionary innovations. Climatic niche models underestimate the past fossil ranges of all lineages investigated, suggesting that past lineages may have occupied a much broader range of climatic conditions. Nevertheless, the disappearance of certain clades from certain biogeographic areas sometimes occurs despite the presence of suitable climates. The findings show that tropical clades may have had very different responses to the environmental changes through the Cenozoic, and that a better understanding of non-climatic and regional factors is critical to understand the biogeographic and diversification histories of many present-day tropical clades.

Taken together, the rich and diverse late Eocene Kalewa palynoflora in the CMB suggests that the BT acted as a crossroads for plant dispersals between India and Asia,

caused by plate collisions. This palynoflora is dominated by lowland evergreen forest that hosts three “wet-dry” climate packages, due to the near-equatorial position of the BT which hosted a tropical monsoonal climate, and plate collisions which activated plant dispersals. The Kalewa section contains two aggradational-retrogradational “TST-HST” packages generally indicating a change of depositional environment from a tidally influenced estuary to a fluvial setting without tidal influence. Studies on the Paleocene–middle Eocene formations in the CMB should clarify the earlier phases of plant migration prior to and during the initial collision of the India Plate with the BT, and also of India Plate and the BT with Asia. Furthermore, different proxies (e.g., marcofossils) from more SE Asian sites will need to be integrated together to better understand the evolution of the vegetation and climate in the Eocene of SE Asia. The abundant and diverse palms in the late Eocene CMB inspired me to further explore diversification and biogeographic histories of palm lineages. Global pollen fossil records suggest that the climate change through the Cenozoic has greatly influenced the diversification and biogeographic histories of palms. In the future, further augmented fossil record evaluations including macrofossils with known NLRs and more palm phylogenies may bring more details on palm histories.

## SAMENVATTING

Palynologie is de studie naar niet in zuur oplosbare microfossielen en hun levende tegenhangers, en vormt een effectieve manier om vroegere vegetatie, klimaat, leeftijd en milieu te bestuderen (bv. Kershaw, 1970; Bonnefille, 1983). Lennart von Post ontwikkelde het eerste pollendiagram in 1916, en voerde daarmee de schematische, kwantitatieve analyse van palynomorfen in. Hoewel er meerdere palynologische studies zijn gedaan in Myanmar (bv. Potonié, 1960; Reimann en Aye Thaug, 1981), is palynologie in deze regio vooralsnog niet gebruikt om de vroegere vegetatie, klimaat en milieugeschiedenis te onderzoeken en hun relatie te evalueren. Deze thesis is gebaseerd op de analyse van samples uit laat-Eoceen gesteente uit de “Central Myanmar Basin” (CMB) en een compilatie van de wereldwijde dataset van fossiele pollen van voorouderlijke palmgeslachten. Mijn doel is om de volgende vier onderzoeksvragen te adresseren, gesteld in sectie 1.1.

- (1) **Onderzoeksvraag 1:** Wat is de compositie van de laat-Eoceen palynoflora in de CMB en wat kan dit ons vertellen over de rol van het “Burma Terrane” (BT) in de verspreiding van planten tussen India en Azië? (**Hoofdstukken 2 en 4**)
- (2) **Onderzoeksvraag 2:** Hoe verhiel de vegetatie en klimaatverandering in het laat-Eoceen CMB en de Birmese paleoflora zich tot andere, hedendaagse tropische palynoflora’s wat betreft soortendiversiteit? (**Hoofdstuk 3**)
- (3) **Onderzoeksvraag 3:** Kan palynologie bijdragen aan ons begrip van afzettingssomgevingen in het laat-Eoceen CMB? (**Hoofdstukken 3-4**)
- (4) **Onderzoeksvraag 4:** Hoe veranderde Arecaceae (palmen) compositie, diversiteit en historische biogeografie door de tijd, en wat was hun relatie met klimaat- en geologische veranderingen? (**Hoofdstukken 4-6**)

Ik presenteerde mijn onderzoek in vijf stappen. Ten eerste bestudeerde ik de compositie van de laat-Eoceen Kalewa palynoflora en de implicaties hiervan op plantverspreidingen en paleogeografie in Azië. Ten tweede focuste ik op de dynamiek van de vegetatie, klimaat en milieu door de laat-Eoceen Kalewa sectie. Ten derde onderzocht ik de diversiteit van palmen en hun associaties met het paleomilieu in de laat-Eoceen Kalewa palynoflora. Ten vierde bekeken we de pollen morfologie en historische biogeografie van Mauritiinae palmen. Tot slot onderscheidde we de diversificatie en biogeografische geschiedenis van Calamoideae en Nypoideae palmen door het fossielenbestand en klimaat-niche modellen te combineren.

In **Hoofdstuk 2** zijn ten minste 141 sporomorf typen van het laat-Eoceen CMB gerapporteerd. Hiervan zijn er 56 specifiek beschreven en besproken in termen van morfologie en biogeografie, twee nieuwe vormtypes bepaald, en vijf Sapotaceae pollen types beschreven die behoren tot de subfamilies Sapotoideae en Chrysophylloideae. De laat-Eoceen Kalewa palynoflora bevat in de hoger gelegen deltavlake voornamelijk elementen uit moerassen en groenblijvend en gallerijbos, en seizoensgebonden droog bos in de *terra firma* gebieden daarbuiten. De lagergelegen deltavlake bestond uit delta's met mangroves en kustbossen in de gebieden tussen de delta's. In de bergen in het achterland bevonden zich bergbossen die waarschijnlijk bestonden uit groenblijvende berg- en bladverliezende bossen, wat duidt op een seizoensgebonden, koud klimaat op hoogte. Het leefgebied van de laat-Eoceen flora werd waarschijnlijk gevormd door de combinatie van botsende aardplaten en het moesson klimaat. Het verschil met de hedendaagse, vochtige, bladverliezende bossen komt vermoedelijk door de noordwaartse drift van het BT, de 2-fasen tektonische opheffing van het IBR in combinatie met de opheffing van de Himalaya (met als gevolg een regenschaduw in de CMB), en later Neogene globale koeling en verdroging. Het rijke voorkomen van Gondwana en "Out-of-India" elementen in het laat-Eoceen vormt een groeiend bewijs voor de oorsprong van het BT in Gondwana, terwijl een gebergteconnectie tussen het BT en Azië een botsing tussen deze twee in het laat-Eoceen ondersteunt. Met de verspreiding van planten tussen de Indiase Plaat, BT, vasteland en Zuidoost-Azië in gedachten, stelde ik dat het BT als oversteekplaats een grote rol speelde in de verspreiding van planten tussen Laurasia en Gondwana vanaf ten minste het laat-Eoceen tot het vroeg-Mioceen.

In **Hoofdstuk 3** vond ik dat de laat-Eoceen Kalewa palynoflora door de gehele sectie wordt gedomineerd door elementen uit laagland, groenblijvend bos, en in zes vegetatiezones wordt gekarakteriseerd door varens, *Alchornea*, mangroves, *Meyeripollis naharkotensis* en rattan moerassen. Zes facies van afzettingmilieus zijn voorgesteld, gebaseerd op een opeenvolgende biostratigrafische evaluatie met zes pollen zones. Deze afzettingmilieus zijn ingedeeld in twee "transgressive systems tract (TST) – highstand systems tract (HST)" cycli (i.e. "aggradational-retrogradational" pakketten). Het grootste deel van het profiel kan door referentie met magnetostratigrafie worden gecorreleerd aan de PaBart-1 afzettingsequentie. Daarnaast zijn er nat-droog klimaatcycli met een hogere frequentie van 360k jaar (op basis van magnetostratigrafie), vermoedelijk veroorzaakt door excentriciteit cycli van 460k jaar. Bioklimatologische analyse wijst op een warmer en iets

droger laat-Eoceen CMB vergeleken met nu. Dit komt waarschijnlijk door de bijna equatoriale ligging, open richting de oceaan, van het laat-Eoceen CMB en de vorming van het IBR aan de westkant van het CMB vanaf het Eoceen. Dit voorkomt het vocht van de Zuid Aziatische moesson. De moesson intensiteit index laat zien dat de Aziatische moessons zijn versterkt vanaf het Eoceen. ‘Rarefaction’ analyse van de vijf Eoceen paleotropische plaatsen suggereert dat de Eoceen Watupuru palynoflora uit centraal-Java (Indonesië) de hoogste soortendiversiteit heeft. Dit kan gerelateerd zijn aan de bijna equatoriale ligging en altijd-vochtige klimaat. De Kalewa sectie heeft de op een na hoogste soortendiversiteit en gelijkmatigheid. Dit kan zowel gelinkt worden aan de botsing tussen India en Azië, die de verspreiding van planten tussen India en Zuidoost-Azië versnelde, als aan de bijna-equatoriale ligging van de Kalewa sectie. De andere plekken hebben een vergelijkbare, lage rijkheid qua soorten.

In **Hoofdstuk 4** zijn de vorm-genera *Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* and *Proxapertites* taxa van het laat-Eoceen herzien en geclassificeerd op soortniveau (wanneer mogelijk), met behulp van licht- en electronen microscopie. Ik stel voor dat *D. kalewensis* een senior synoniem is van *D. malesianus* Muller 1968. PCA duidt erop dat de ouderplant van *Proxapertites* en *Spinizonocolpites* gelijktijdig voorkwam in omgevingen beïnvloed door de getijden, terwijl die van *Palmaepollenites kutchensis*, *Dicolpopollis* en *Longapertites* waarschijnlijk voortkwamen uit zoetwater omgevingen. Kwantitatieve analyse en PCA suggereren een verandering in milieu, van een estuarium beïnvloed door de getijden naar een rivier setting zonder invloed van de getijden hoger in de sectie. Ik stel ook dat het wereldwijd veranderende klimaat en geografie tijdens de EOT medeverantwoordelijk kan zijn voor de grote reductie in de globale verspreiding van de Eoceen palm taxa en hun “nearest living relatives” (NLRs). Bovendien suggereert een vergelijking van de soortendiversiteit van *Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* en *Proxapertites* in Paleogeen India en Zuidoost-Azië ook dat de gedaalde diversiteit een diversiteit hotspot reflecteert voor en tijdens de botsing van India met de Kohistan-Ladakh Arc en de daaropvolgende botsing met Azië. Ik veronderstel dat deze botsingen op tropische locaties met een eiland setting en een significant topografische gradiënt de soortendiversiteit van kustpalmen hebben beïnvloed, en resulteerde in een hotspot van diversiteit in noord-India met betrekking tot palmen en mogelijk ook andere regenwoud taxa.

In **Hoofdstuk 5** vonden we dat de vorm-taxa *Grimsdalea*, *Echidiporites* en *Mauritiidites* de diagnostische, ingevoegde sculpturale elementen bevatten, karakteristiek voor de moderne Mauritiinae. Bovendien is *Mauritiidites* monosulcaat en lijkt dus meer op *Lepidocaryum*, terwijl *Grimsdalea* en *Echidiporites* verschillen van *Mauritiidites* in het hebben van respectievelijk clavaat sculpturale elementen en diulcerate pollen, eigenschappen die niet worden gevonden in de moderne taxa. De biogeografische geschiedenis van Mauritiinae werd samengevat in vier kern-fases: (1) Het taxon ontstond in Afrika in het laat-Krijt en werd wijdverspreid in Afrika, Zuid-Amerika, Midden-Azië en India tijdens het vroeg-Paleoceen; (2) In het vroeg-Eoceen verkleinde de geografische verspreiding toen de geografische positie van India veranderde, en er een verschuiving plaatsvond in het klimaat van seizoensgebonden tropisch naar altijd-vochtig. De verdwijning van Mauritiinae uit India voor de totstandkoming van verspreidingswegen tussen India en Zuidoost-Azië, verklaart de absolute afwezigheid van Mauritiinae in regio's in Zuidoost-Azië; (3) De geografische verspreiding van Mauritiinae verminderde sterk na de EOT, toen de globale temperatuur en het zeeniveau daalde. Dit beïnvloedde de verspreiding van kustplanten. Mauritiinae stierf uit in Afrika en zijn verspreiding is vanaf het Oligoceen, net als nu, beperkt tot de Neotropen; en (4) De geografische expansie van *Grimsdalea magnaclavata* tijdens het Neogeen werd gefaciliteerd door het omhoogkomen van het Andes gebergte en voortdurende 'wetland' condities in west-Amazonia. Een kouder wordend klimaat in het Pleistoceen markeerde het einde van *Grimsdalea*. De extinctie van *Mauritiidites* is echter onzeker, en zijn precieze relatie tot de Holocene taxa *Mauritia*, *Mauritiella* en *Lepidocaryum* blijft onopgelost. Wij concludeerden dat de biogeografische historie van Mauritiinae in lijn was met momenten waarop het klimaat kouder werd, en dat dit taxon een belangrijke bio-indicator is voor de historische verspreiding van tropisch bos.

In **Hoofdstuk 6** werd gevonden dat de meeste palmgeslachten van Calamoideae en Nypoideae na het Eoceen een algemene daling in diversiteit en geografisch bereik laten zien, samenvallend met de inkrimping van tropische regenwoud. De algemeen koudere en drogere klimaten tijdens het Cenozoïcum spelen waarschijnlijk een grote rol in dit proces. De tegenwoordige biogeografische verspreiding van de onderzochte geslachten werd echter pas veel later bereikt, na het Mioceen, mogelijk gevormd door de snelle afkoeling na het Midden Mioceen Klimaat Optimum (ca. 17-14.5 Ma). De diversiteit van het sub-geslacht Calaminae nam daarentegen toe door de tijd heen, terwijl zijn bereik verminderde. Het succesvol gedijen, specifiek in de Aziatische tropen, werd mogelijk gedreven door

evolutionaire innovaties. Klimaat-niche modellen onderschatten het vroegere, fossiele bereik van alle onderzochte geslachten, wat suggereert dat vroegere geslachten misschien voorkwamen bij een grotere verscheidenheid aan klimaatcondities. Niettemin komt de verdwijning van sommige clades uit biogeografische gebieden voor, ondanks de aanwezigheid van een passend klimaat. De bevindingen laten zien dat tropische clades mogelijk erg anders reageerden op veranderingen in het milieu gedurende het Cenozoïcum, en dat een beter begrip van niet-klimatologische en regionale factoren kritiek is voor het begrijpen van de biogeografische en diversificatie geschiedenis van veel hedendaagse tropische clades.

Samengevat suggereert de rijke en diverse laat-Eoceen Kalewa palynoflora in het CMB dat het BT acteerde als kruispunt voor plantverspreidingen tussen India en Azië, veroorzaakt door de botsing van platen. Deze palynoflora wordt gedomineerd door laagland, groenblijvend bos dat als gastheer fungeert voor drie “nat-droog” klimaat pakketten. Dit komt door de bijna-equatoriale positie van het BT, met een tropisch moesson klimaat, en door botsingen van platen die plantverspreidingen activeerden. De Kalewa sectie bevat twee ‘aggradational-retrogradational’ “TST-HST” pakketten die duiden op een verandering in het afzettingmilieu van een door getijden beïnvloed estuarium naar een rivier setting zonder getijdeninvloed. Studies naar de Paleoceen–midden-Eoceen formaties in het CMB zullen de eerdere fasen van plantmigratie voor en tijdens de initiële botsing van de India plaat met het BT moeten verhelderen, als ook voor de botsing van de India plaat en het BT met Azië. Daarnaast zullen verschillende proxies (bv. macrofossielen) afkomstig van meer plekken in Zuidoost-Azië met elkaar geïntegreerd moeten worden, om de evolutie van de vegetatie en het klimaat in het Eoceen in Zuidoost-Azië beter te begrijpen. De rijke en diverse palmen in het laat-Eoceen CMB inspireerden mij om de diversificatie en biogeografische geschiedenis van palmgeslachten nader te verkennen. Wereldwijde fossiele pollen archieven suggereren dat klimaatverandering tijdens het Cenozoïcum de diversificatie en biogeografische geschiedenis van palmen sterk heeft beïnvloed. In de toekomst kunnen verbeterde evaluaties van de fossiele archieven, inclusief macrofossielen met bekende NLRs, en meer palm fylogenieën misschien meer details over de geschiedenis van de palm brengen.

## 总结

孢粉学是关于酸不溶性的微体化石及其现生对应类群的研究，是研究过去植被，气候，年代和环境的有效工具（比如，Kershaw, 1970; Bonnefille, 1983）。Lennart von Post 在 1916 年建立了第一条孢粉图谱，因此开创了孢粉型图谱定量分析的先河。尽管在缅甸已经有了一些孢粉学研究（比如，Potonié, 1960; Reimann 和 Aye Thaug, 1981），孢粉学在这个区域还没有综合应用于研究过去的植被，气候和环境历史。本论文是基于对采集于缅甸中央盆地（下文简称缅中盆地）的晚始新世岩石样品的孢粉学分析和棕榈科祖先类群的全球孢粉化石数据库的建立。我的目标是回答下面四个在章节 1.1 提出的研究问题。

- (1) 研究问题 1: 缅中盆地的晚始新世孢粉植物群由哪些类群组成，这些组成成分能否告诉我们缅甸地块 (Burma Terrane) 在印度和亚洲之间的植物传播中扮演的角色？
- (2) 研究问题 2: 缅中盆地晚始新世的植被和气候如何变化，在物种多样性方面缅甸的古植物群和同时代的热带孢粉植物群对比如何？
- (3) 研究问题 3: 孢粉学是否有助于我们理解缅中盆地晚始新世的沉积环境？
- (4) 研究问题 4: 地质年代中棕榈科植物的组成，多样性和生物地理历史是怎么变化的，以及这种变化和气候与地质变化的关系如何？

我从五个步骤来展示我的研究。首先，我研究了葛礼瓦 (Kalewa) 晚始新世孢粉植物群的组成及其在植物传播和亚洲古地理方面的指示意义。其次，我聚焦于葛礼瓦晚始新世剖面的植被，气候和环境变化。第三，我研究了葛礼瓦晚始新世孢粉植物群里面的棕榈科植物多样性及其对古环境的指示意义。第四，我们研究了棕榈科 *Mauritiinae* 亚族植物的孢粉形态和历史生物地理。最后，我们结合化石记录和气候生态位模型 (climatic niche models) 研究了棕榈科植物 *Calamoideae* 和 *Nypoideae* 亚科的多样化和生物地理历史。

在**第二章**，我鉴定了至少 141 个孢型 (sporomorph)，并从形态和生物地理学的角度详细描述并讨论了其中的 56 个。这 56 个包括两个新形态种和五个属于山榄科 (*Sapotaceae*) *Sapotoideae* 和 *Chrysophylloideae* 亚科的花粉型。晚始新世葛礼瓦孢粉植物群主要由上三角洲平原 (upper deltaic plain) 的常绿森林和长廊林 (gallery forests) 成分组成，离海滨更远的 *terra firma* 等区域由季节性干旱森林等组成。下三角洲平原 (lower deltaic plain) 生长着三角洲上的红树林和三角洲间的沿海森林。山地森林生长在内陆的山地上，包括常绿山地和落叶森林，指示了高海拔的季节性寒冷气候。晚始新世的生境可能是由板块碰撞和季节性气候一起造成的。晚始新世的植被类型

转变成现在的潮湿落叶林可能归因于缅甸地块的北移，印度-缅甸山脉（Indo-Burman Ranges）的两次抬升所导致的在缅中盆地的雨影效应，以及之后的新近纪的全球变冷变干。充足的晚始新世冈瓦纳和“走出印度”（“out-of-India”）类群的出现为缅甸地块的冈瓦纳起源说提供了新证据。缅甸地块和亚洲在山地部分的连接支持了晚始新世北缅甸地块与亚洲板块的碰撞。考虑到印度板块，缅甸地块，亚洲大陆和东南亚之间的植物传播，我提出从不晚于晚始新世到早中新世，缅甸地块在劳亚古陆和冈瓦纳古陆间的植物传播过程中很大程度地充当了十字路口的作用。

在**第三章**，我发现晚始新世葛礼瓦孢粉植物群主要由低地常绿森林成分组成，并包括以蕨类植物，大戟科山麻杠属（*Alchornea*）植物，红树，可能是桃金娘科植物的灭绝种 *Meyeripollis naharkotensis* 和省藤属植物 *Dicolpopollis* spp. 为典型的六个植被区。根据层序生物地层学评估以及孢粉图谱分区，我提出了六个沉积环境相，其中包括两个“海侵体系域（transgressive systems tract）-高位体系域（highstand systems tract）”循环（也就是“加积-退积”过程（“aggradational-retrogradational” packages））。葛礼瓦剖面的主要部分通过磁性地层学可以关联到 PaBart-1 沉积序列。另外，根据磁性地层学，高频率的“湿-干”气候循环持续了大概 36 万年。这种持续可能由 40.6 万年的偏心率周期引起。生物气候分析结果显示在晚始新世，缅中盆地比现在温暖和稍微干燥。这有可能是由于晚上新世缅中盆地靠近赤道以及面对海洋的位置，和始新世后缅中盆地西边的印度-缅甸山脉的抬升阻挡了受南亚季风产生的降水。季风强度指数的增加指示了自晚始新世以来亚洲季风的增强。对五个始新世热带孢粉植物群的稀疏化分析（rarefaction analysis）结果显示印度尼西亚爪哇岛中部的 Watupuru 孢粉植物群具有最高的物种多样性。这可能跟这个研究剖面当时靠近赤道的位置和受特湿气候影响有关。而葛礼瓦孢粉植物群拥有第二高的物种多样性和均匀度。这可能跟亚欧大陆的碰撞加速了印度次大陆和东南亚的物种传播，以及其靠近赤道的位置有关。其它三个孢粉植物群的物种多样性则较低且类似。

在**第四章**，我利用光学显微镜和电子扫描显微镜在形态种水平上修订和分类了晚始新世葛礼瓦孢粉植物群里面的四个棕榈或者类似棕榈形态属：*Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* 和 *Proxapertites*。我提出 *D. kalewensis* 是 *D. malesianus* Muller 1968 的首异名（senior synonym）。主成分分析显示 *Proxapertites* 和 *Spinizonocolpites* 的亲本植物共同生长于潮汐影响的环境，而 *Palmaepollenites kutchensis*, *Dicolpopollis* 和 *Longapertites* 则可能生长于淡水环境。定量分析和主成分分析指示了从剖面往上，受潮汐影响的河口湾到不受潮汐影响的河流环境变化。同时对比始新世棕榈类群和它们最近亲缘种的全球分布范围，我也提出始新世-渐新世过渡期的全球气候变化和古地理可能导致了棕榈类群的全球分布区域从始新世到现

在明显缩小。*Dicolpopollis*, *Longapertites*, *Spinizonocolpites* 和 *Proxapertites* 在古近纪印度和东南亚的物种多样性的对比, 表明这些物种多样性的增加反映了一个在印度次大陆和科希斯坦-拉达克地体 (Kohistan-Ladakh Arc) 碰撞以及和接着的和欧亚大陆之间的碰撞之前或者过程中的多样性热点。我假定这些在热带地区的具有岛弧背景和明显地形梯度的碰撞影响了海滨棕榈类群的物种多样性和形成了印度北部的棕榈科或者可能其它热带雨林类群的生物多样性热点。

在**第五章**, 形态属 *Grimsdalea*, *Echidporites* 和 *Mauritiidites* 都拥有可鉴定的现生的 *Maritiinae* 类群中也具有的凹陷的纹饰特征。此外, *Mauritiidites* 的花粉属于单沟型, 使得它更加接近 *Lepidocaryum*, 而 *Grimsdalea* 及 *Echidporites* 和 *Mauritiidites* 的区别在于它们分别有棍棒状的纹饰和 *diulcerate* 的花粉。这两个特征在现生种中并没有或者还没被发现。*Maritiinae* 亚族的生物地理历史可以被总结为四个主要阶段:

- (1) 在晚白垩纪起源于非洲, 到早古近纪则广泛分布于亚洲, 南美洲, 中亚和印度;
- (2) 在早始新世分布范围缩小。这个时期印度地理位置发生变化, 并且由季风性热带气候转变为特湿性气候。这个亚族完全没有在东南亚地区出现归因于它在印度次大陆的消失早于印度和东南亚传播路线的建立;
- (3) 始新世-渐新世过渡期后的地理分布范围的剧烈缩小与全球温度和水平面的下降同时发生。后者影响到了海滨植物的分布。从渐新世开始 *Maritiinae* 在非洲灭绝, 并且今天它们仅分布于新热带区;
- 和 (4) 形态种 *Grimsdalea magnaclavata* 在新近纪地理范围的扩张得益于安第斯山脉的抬升和亚马逊流域西部沼泽地的延续。更新世的气候变冷标志着 *Grimsdalea* 的消失, 但是 *Mauritiidites* 的灭绝情况还不明晰, 其与 *Mauritia*, *Mauritiella* 和 *Lepidocaryum* 的关系有待研究。我们总结得出 *Maritiinae* 的生物地理历史受到了全球气候变冷事件的影响, 而且这个亚族是热带森林分布历史的重要指示生物。

在**第六章**, 始新世后, *Calamoideae* 和 *Nypoideae* 亚科整体上物种多样性降低, 地理分布范围收缩。这与始新世后热带雨林的地理分布范围收缩一致。整体上新生代以来变冷变干的气候很大地影响了这一过程。然而, 所研究类群现今的生物地理分布只有中新世后才很大程度地形成。这可能受到中中新世气候适宜期 (大概 17-14.5 百万年前) 之后的全球快速变冷影响。另一方面, 新生代以来 *Calaminae* 亚族的物种多样性增加而地理分布范围缩小。它们的成功繁荣尤其是在亚洲热带地区可能得益于它们的创新性进化。气候生态位模型低估了所有研究类群的化石分布, 表明化石类群过去可能占有更宽泛的气候条件状况。然而, 一些分支在一些模型指示气候适宜的生物地理地区并没有出现。研究结果表明新生代以来热带支系可能对环境变化产生了不同的响应。更好地理解非气候和地区影响因子对理解很多现今热带支系的生物地理和分化历史很重要。

综合考虑，缅中盆地的丰富多样的晚始新世葛礼瓦孢粉植物群表明板块碰撞使得缅甸地块成为印度次大陆和亚洲之间植物传播的十字路口。这个孢粉植物群主要由低地常绿森林组成，并且含有三个“湿-干”气候循环。这可能是由于晚始新世缅甸地块的靠近赤道的位置使其拥有热带季风气候，和板块碰撞使得植物传播加速。葛礼瓦剖面包括两个“海侵体系域（transgressive systems tract）-高位体系域（highstand systems tract）”循环，整体上表明沉积环境从受潮汐影响的河口湾转变为不受潮汐影响的河流相。对缅中盆地的古新世-中始新世岩层的孢粉学研究应该能理清印度板块和缅甸地块，以及印度板块及缅甸地块和亚洲主陆碰撞期间以及之前的早期植物传播情况。此外，未来需要将更多东南亚研究地点的不同指标（比如大化石）结合起来以更好地理解始新世东南亚的植被和气候演变。晚始新世缅中盆地丰富多样的棕榈科花粉启示我进一步探讨棕榈科谱系的多样化和生物地理历史。全球棕榈科孢粉化石记录表明新生代以来的气候变化很大程度上影响了棕榈科植物的多样化和生物地理历史。未来更多的化石记录（包括最近亲缘种已知的大化石）扩充和更多的系统发育学研究可能会加强我们对棕榈科植物进化历史的理解。