第 27 卷　第 6 期
2025 年　12 月

古　地　理　学　报
JOURNAL OF PALAEOGEOGRAPHY（Chinese Edition）

Vol. 27　No. 6
Dec.　2025

文章编号：1671-1505(2025)06-1552-12　　**DOI**:10.7605/gdlxb.2025.092

中国第四纪古植物地理格局演化*

杨振京[1,2]　东王刚[1,2,3]　宁　凯[1,2]　顾　芳[4,5,6]

1 中国地质调查局第四纪年代学与水文环境演变重点实验室，河北正定 050803
2 中国地质科学院水文地质环境地质研究所，河北石家庄 050061
3 西北大学地质学系，陕西西安 710069
4 中国地质大学（北京）极地地质与海洋矿产教育部重点实验室，北京 100083
5 中国地质大学（北京）海南研究院，海南三亚 572000
6 德国哥廷根大学，哥廷根 37073

摘　要　第四纪的冰期与间冰期周期性变化极大地影响了中国的植物分布，形成了多样的植物群落和生态系统。以孢粉化石作为古植物研究载体，结合现代植物区系，基于植被—气候—环境相互作用，探讨了中国第四纪植物的时空分布和演化特征。分析表明，中国第四纪时期古植物类型繁杂丰富，呈现纬向分区、东西分异、垂向分带的分布特征，其演化与气候变化关系密切且受构造活动、地形等环境因素制约，表现为时间上的周期性波动和空间内的同步迁移；受中国第四纪气候波动影响，形成植物避难所及潜在避难所，这为评估植物多样性及生态环境保护具有参考。研究第四纪的古植物地理，对评估植物的长时间尺度演化及预测其未来发展趋势具重要意义，但需注意的是未来需要开展多指标跨学科综合研究。

关键词　古地理　植物演化　孢粉　植物避难所　第四纪

第一作者简介　杨振京，男，1966 年生，研究员，主要从事第四纪地质学与孢粉学研究。E-mail：yangzhenjing1966@163.com。

中图分类号：Q914.6　　**文献标志码**：A

Evolution of the Quaternary phytogeographic patterns in China

YANG Zhenjing[1,2]　DONG Wanggang[1,2,3]　NING Kai[1,2]　GU Fang[4,5,6]

1 *Key Laboratory of Quaternary Chronology and Hydrological Environment Evolution, China Geological Survey, Hebei Zhengding* 050803, *China*
2 *Institute of Hydrogeology and Environmental Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Shijiazhuang* 050061, *China*
3 *Department of Geology, Northwest University, Xi'an* 710069, *China*
4 *Key Laboratory of Polar Geology and Marine Mineral Resources (Ministry of Education), China University of Geosciences (Beijing), Beijing* 100083, *China*

* 河北省自然科学基金项目(编号：D2021504016)，中国地质调查局地质调查项目(编号：DD20221773)，青海省盐湖地质与环境重点实验室开放课题项目(编号：KFKT-07)，中国地质科学院水文地质环境地质所基本科研业务费项目(编号：SK202012)，国家自然科学基金青年基金项目(编号：42302026，GU2249/2-1)，德国 DFG(编号：507061174)，中央高校基本业务(编号：2-9-2022-019)共同资助。[Co-funded by Hebei Natural Science Foundation(No. D2021504016), Geological Survey Project of the China Geological Survey(No. DD20221773), Open Project of Qinghai Provincial Key Laboratory of Salt Lake Geology and Environment(No. KFKT-07), Basic Research Fund Project of Institute of Hydrogeology and Environmental Geology, Chinese Academy of Geological Sciences(No. SK202012), National Natural Science Foundation of China(Youth Fund)(No. 42302026, GU 2249/2-1), Deutsche Forschungsgemeinschaft(DFG, No. 507061174), Fundamental Research Funds for the Central Universities(No. 2-9-2022-019)]

收稿日期：2024-09-19　　改回日期：2025-09-18

5 *Hainan Institute of China University of Geosciences* (*Beijing*), *Hainan Sanya* 572000, *China*
6 *University of Göttingen*, *Göttingen* 37073, *Germany*

Abstract　The Quaternary glacial and interglacial cycles have significantly influenced vegetation distribution, biodiversity, and ecosystems in China. Based on pollen analysis as the main palaeobotanical research proxy, and integrated with modern floristic distribution patterns, this study examines the spatio-temporal distribution and evolutionary characteristics of Quaternary vegetation in China within the framework of vegetation-climate-environment interactions. During the Quaternary, paleo-vegetation in China exhibited significant variation in species richness, characterized by distinct zonal differentiation across latitudinal gradients, differences between eastern and western regions, and variations along altitudinal gradients. The findings indicate that vegetation evolution was closely linked to past climate changes and was influenced by environmental factors such as tectonic activity and topography, leading to cyclical temporal fluctuations and spatially synchronous migrations. Furthermore, this study briefly explores the formation of historical plant refugia and identifies potential refugia under Quaternary climate oscillations in China, thereby providing a scientific basis for assessing plant diversity and guiding ecological conservation. This comprehensive synthesis of Quaternary phytogeography in China holds great significance for understanding long-term vegetation evolution and improving future ecological projections. Future investigations should adopt interdisciplinary approaches and utilize multiple proxies to enhance the robustness of reconstructions.

Key words　palaeogeography, plant evolution, pollen and spore, plant refuges, Quaternary

About the first author　YANG Zhenjing, born in 1966, researcher, is engaged in researches on Quaternary geology and palynology. E-mail: yangzhenjing1966@163.com.

植被作为地球生命系统的重要组成部分，其起源与演化不仅深刻影响了地球表层环境的演变过程，也在调节全球气候系统中发挥着至关重要的作用，因此在漫长的地质历史中具有不可替代的作用。植物起源可最早追溯到距今约 12 亿年前的前寒武纪，主要为原始海洋中可以进行光合作用的藻类通过固定二氧化碳、释放氧气，为地球生命的演化创造了基本条件。陆地植物起源于约 5 亿年前的寒武纪，标志着植物登陆的开端（Morris *et al.*, 2018）。然而，现今全球植被特有种属不同分布格局的形成，则与新近纪发生的全球性构造事件相关联（Graham, 2018）。第四纪是以冰期—间冰期周期性交替为显著特征的重要地质时期，这种全球气候波动模式不仅促使古植物通过迁移、物种分化和生态系统变化等方式不断适应进化，同时也使植物通过水文循环、碳循环对古气候产生影响。第四纪处于被子植物时代，这一时期的植物演化存在继承性，又有独立性，为现代植物区系演化提供了重要基础（金建华等，2003）。因此，在研究第四纪的植物演化时，常需要结合古生态学、古地理学和地质历史等进行综合探讨。中国作为北半球植物区系最为丰富的国家（Qiu *et al.*, 2011；孙航等，2017），其独特的生物多样性和复杂的生态系统，对研究第四纪古植物地理分布、深入认识和理解植物演化及古气候与古环境变化具有重大意义。

对于中国第四纪的古植被分布和演化研究，不同区域内均积累了广泛且详尽的研究资料（刘会平，1991；张玉兰等，1999；唐领余等，2007，2021；叶俊伟等，2017），但对中国整体进行系统性的论述相对较少。罗宝信等（1985）依据中国第四纪孢粉组合对不同区域植物气候带的孢粉组合进行了综述。李文漪（1987）重点探讨了中国东部平原区第四纪冰期的植被演化，并在此基础上确定了寒冷气候向南侵袭的强度和范围。罗宝信等（1992）和童国榜等（1992，1998a，1998b，1999）对中国第四纪主要时期内不同孢粉植物群对应的典型剖面、区域分布特征及气候事件进行了归纳。王伟铭等（2019）针对研究薄弱区建立了高分辨率剖面，并恢复了 20 ka 以来的中国植被变化。这些研究为理解古植物演化做出了重要贡献，并为后续

的孢粉学和古生态学研究奠定了坚实基础。

近几十年来，与第四纪古植物有关的微体化石及分子记录的工作取得较多积累。因此，笔者将在前人的基础上补充最新的研究成果，结合现代植物区系，深入讨论中国第四纪古植物的时空分布演化特征和不同地质时期内的植被—环境—气候之间的相互作用模式。同时，依据植物演化历史，结合现代人类生态需求，对天然植被及生态环境的保护提供理论依据。

1 古植物研究载体及植物群分类

古植物的演化主要通过地层中保存的植物化石中的孢子花粉来重建（许清海等，2015；张继效和徐海，2016；Daniau *et al.*，2019）。另外，也可从植硅体（顾延生等，2019）、植物残体（Edvardsson *et al.*，2016；王春玲等，2017）、古 DNA（Zobel *et al.*，2018；王夏青等，2022）等沉积载体或分子记录中提取关键信息。这些多样化的证据形式，直接或间接地帮助研究者解析过去植物的多样性、分布格局及其生长环境，成为地球古生态与古气候变化研究中不可或缺的资源。

植物化石为重建过去生物多样性提供宝贵的信息载体。第四纪古植物绝大部分为现生种类的化石亚种。其中，植物体大型化石通常在第四纪陆相沉积中很难保存，并且极为罕见，如陕西渭北庄村剖面晚更新世淤泥层中的青杆（*Picea wilsonii*）的球果、枝条及叶化石（孙湘君，1989）。印迹化石和植物残体也属于大型化石，它们既能反映植物生态结构，也常被用作测年材料。微体化石主要包含植物孢子花粉和植硅体，因其相对易保存的特性，已成为定性或定量重建第四纪植被演化的重要信息载体（Jackson，2012）。相似的直接性载体还有近现代的树木年轮（He *et al.*，2019），其主要与植物生长有关，是万年尺度内常用的测年和古气候古环境重建的可靠素材。然而，植物在生态系统中并非独立存在，其与环境交互产生的有关记录同样也可被应用于古植被重建，如晚第四纪永久冻土和温带沉积物中遗存的植物叶绿体 DNA、动物线粒体 DNA、同种异体酶和随机多态性 DNA 等分子遗传记录（Comes and Kadereit，1998；Willerslev *et al.*，2003）。

区别于生态学中使用“植物群落（Plant community）”来描述一定区域内植物的分布情况，地质学中引入了“植物群（Flora）”的概念用来指代分布于一定地区环境、层位或时代且在历史上形成起来的各种植物的总体。在古生物学中常按植物类别、分布地区、产出层位或地质时代等进行划分、命名，其范围大小并无统一定论，如安加拉植物群、二叠纪植物群、龙潭组植物群、舌羊齿（*Glossopteris*）植物群等。按气候演化阶段，可将第四纪植物群划分为冰期植物群（Glacial flora）、暗针叶林（Coniferous forest）和间冰期植物群（Interglacial flora）3 种类型。中国地区孢粉组合对应的孢粉植物群（Palynoflora）主要包含森林型孢粉植物群、草原草甸和荒漠型孢粉植物群、冰缘孢粉植物群（童国榜等，1992），也有学者后续补充了深海孢粉（孙湘君等，2003）和分布于高山的雪冰孢粉划分（黄壬晖等，2019）及其对应植物类型。据重建结果，不同植物群中乔木、灌木、草本植物的比例存在差异且不固定，除常见种属外部分地区会存在特有种（Ni *at al.*，2010）。

2 中国第四纪古植物分布和演化

进入第四纪，青藏高原继续强烈抬升激发的东亚季风，使中国的植物区系经向分带更加明显，植物区系和植被类型与现代已基本一致；到了全新世晚期，植物区系的演变除了受全球变化的影响外，人类活动的作用也越来越明显。第四纪时期中国大致可分为 3 个大的古地理分区，分别为东部季风盛行区、西北干旱区和青藏高原干寒区（周廷儒，1983）。结合童国榜等（1992）划分的第四纪孢粉植物区系，笔者将对东北区、西北区、华北区、华中区、华南区、西南区、青藏区共 7 个分区（图 1）内的古植物群分布和演化特征进行归纳讨论。

2.1 东北区（I_1）

东北区内的长白山、大兴安岭、小兴安岭等高—低山地带第四纪冰川发育（孙广友等，2012）。冰期植物群主要以寒温带针叶林为主，以云杉（*Picea*）、冷杉（*Abies*）和落叶松（*Larix*）占据优势，同时存在少量冰缘植被如仙女木属（*Dryas octopetala*）。间冰期以白桦（*Betula*）、榆（*Ulmus*）、水曲柳（*Fraxinus*）为代表的落叶阔叶种和喜暖湿的栎（*Quercus*）、胡桃（*Juglans regia*）增加，逐

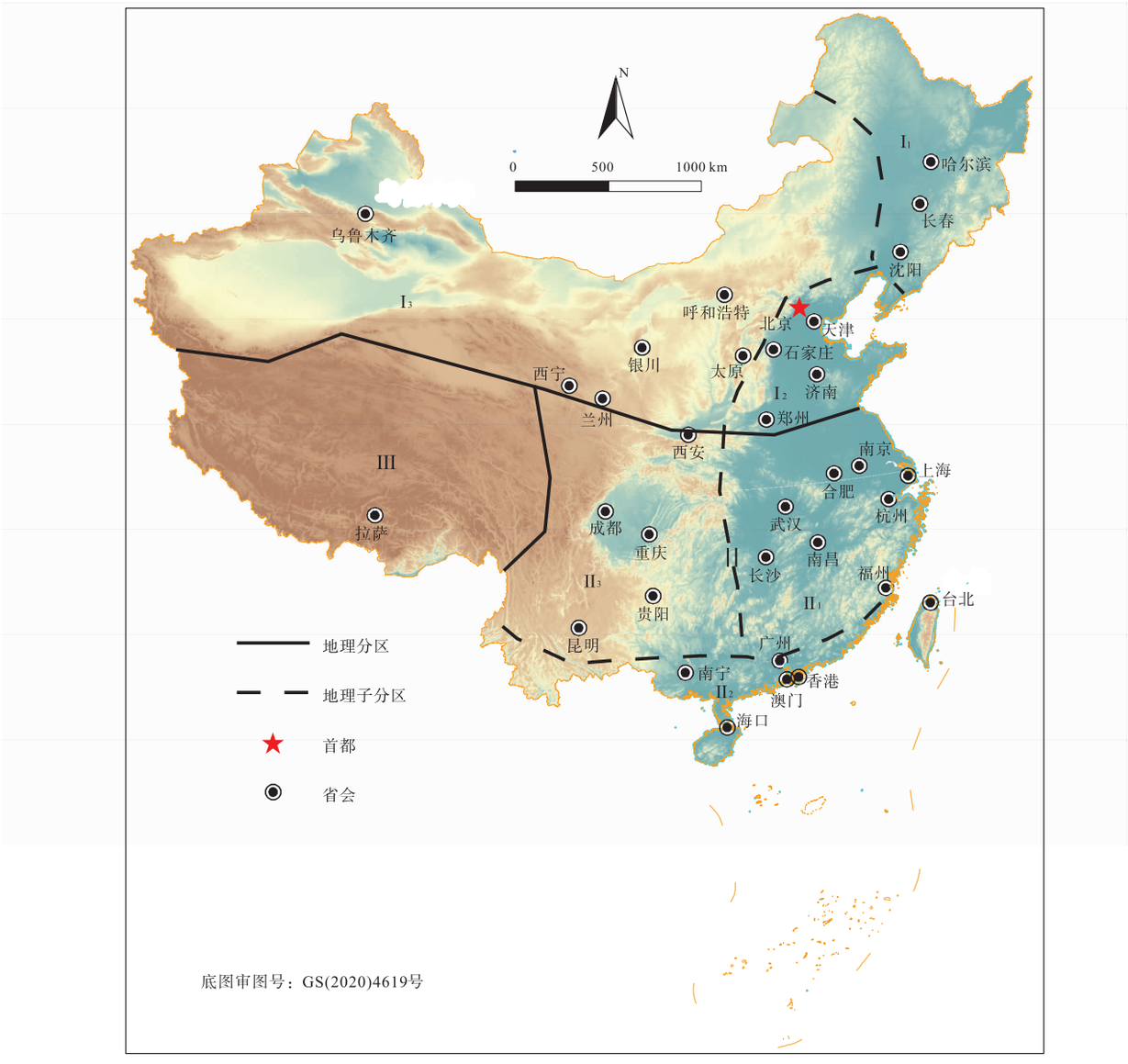

图 1　中国第四纪孢粉植物区划图（据童国榜等，1992；有修改）

Fig. 1　Palynological phytogeographic map of the Quaternary in China (modified from Tong *et al.*, 1992)

步过渡为针阔叶混交林（Stebich *et al.*，2009，2015；牛洪昊等，2018）。以红松（*Pinus koraiensis*）为主的喜冷混交林和以岳桦（*Betula yezoensis*）为主的喜温落叶林的优势植物群的林线随冰川扩张南移，在冰川退缩后仍有部分保留。

以松辽盆地为主的平原丘陵地区以森林草原孢粉植物群、草原孢粉植物群为主。草本植物类型与现代种属相近，主要为蒿属（*Artemisia*）、禾本科（Poaceae）、菊科（*Asteraceae*）、莎草科（*Cyperaceae*）等，喜湿的水生植被记录较少，同时其南缘地带植被同时还受到沙地扩张和收缩影响（冯丽杰等，2007）。

2.2　华北区（I_2）

华北区第四纪主要为暖温带针阔混交林、落叶阔叶林及草原植物群，可划分为 5 次冰期和 4 次间冰期（唐领余，1981）。在冰期和间冰期分别有东北区植物成分与亚热带植物成分侵入，植物对气候变化敏感，在针叶林、针阔叶混交林、疏林草原和草原之间相互交替，个别时期为荒漠草原。

区内京津冀和河南北部为主的东部平原区，早更新世孢粉组合以暗针叶林为主，有较多的草本植

物及少量新近纪孑遗分子（10%；唐领余，1981），其中禾本科占绝对优势（79.7%；范淑贤等，2009），乔木、灌木植物花粉主要有松属（*Pinus*）、栎属（*Quercus*）、桦木属和榆属，气候温凉偏干。中更新世早期藜科、蒿属、禾本科和麻黄属（*Ephedra*）等耐旱生草本植物减少，以香蒲属（*Typha*）为代表的水生湿生草本植物花粉和水蕨（*Ceratopteris thalictroides*）等蕨类孢子的增加，均与河流搬运作用有关。晚更新世孢粉类型由早期乔木、灌木植物花粉占优势变为草本植物花粉占优势，后又转变为二者含量所占比例逐渐接近。全新世花粉科属类型繁多，乔木、灌木植物花粉与草本植物花粉相互出现高峰，分别占 18.6%～66.7%和 34.4%～87.3%（范淑贤等，2010）。

山西西部太行山地区（李金秋等，2021）同时期内乔木植物花粉含量略高于东部平原区，但类型基本接近，如草本植物主要包括禾本科、藜科、菊科、蒿属、豆科（Fabaceae）、荨麻属（*Urtica*）、葎草属（*Humulus*）、毛茛科（Ranunculaceae）等，蕨类孢子以卷柏科（Selaginellaceae）为主。而山东等受海侵影响的偏东部沿海地区内主要为盐生植被（赵秀丽等，2018），孢粉组合中乔木、灌木植物花粉和陆生草本植物花粉较多，水生草本植物花粉含量和蕨类孢子含量则相对较少；优势物种为柽柳（*Tamarix*）、芦苇（*Phragmites*）和盐地碱蓬（*Suaeda salsa*），与内陆平原区种属类型存在明显差异，其古植物分布受海陆位置及季风气候影响。

总之，华北区优势种属受海侵、海拔等地理因素影响存在区域差异，时间上受古气候影响，不同植物群系所占比例的变化较为强烈（赵辰辰等，2020）。

2.3 西北区（I_3）

西北区地形以高原、盆地和山地为主，局部属高寒气候，广布草原孢粉植物群和荒漠灌丛孢粉植物群，即草本植物占据绝对优势。整体上向西表现为中亚旱生区系成分麻黄属、白刺属及柽柳属等渐增，而云杉属、松属、桦木属等泛北极乔木植物花粉成分则向东逐增（童国榜等，1992），这与现代西北地区地面植被由东向西呈现草原、荒漠草原、荒漠、石质戈壁、沙丘内流河、内陆湖、绿洲的景观一致。早更新世中期到中更新世，主要以耐旱乔木、灌木植物为主，草本植物主要为藜科、蒿属，有时偶见水生草本植物。

东部主要为河套平原“东套”、陕西中北部和山西大部组成的黄土高原区域。本区植物系特点显著，一是喜暖的亚洲中部草原成分在植被组成中起主导作用，二是东亚区系成分中一些耐旱成分占比较大。黄土高原地区的 4 个植被带（暖温带夏绿阔叶林、森林草原、干草原及中温带荒漠草原）基本上在全新世早中期已经形成（童国榜等，1998a，2000）。东部 2000 m 以上的高海拔地区，如山西宁武地区的干海剖面、天池剖面、琵琶海剖面以湖相沉积为主（孟宪刚等，2007），基本孢粉类型与华北地区相似，区内呈现山地森林、森林草原景观。同为高海拔的内蒙古大青山调子海地区现代植被属山地草甸草原，而其全新世湖相沉积地层中孢粉浓度极低，表明当时植物群体密度很小，植被极为稀疏，推断当时气候表现为风大、寒冷，抑制了植物的生长，可能类似于现代长白山顶草本冻原分布（杨志荣，2001）。西北区中部河套“西套”的银川盆地（杨振京等，2001；田晏嫣等，2020）除草原植被外，中更新世以来出现了暗针叶林和针阔混交林。西北区中部黄土区 S15、S14 及 S6 古土壤中发现了水龙骨属（*Polypodium*）与罗汉松属（*Podocarpus*），同时 S4、S2、S1 古土壤中出现了冬青属（*Ilex*），均指示湿润气候（陈发虎等，1993），与银川平原地区较为接近。西北区西部的新疆天山南北的主要盆地处于温带干旱—半干旱气候条件控制下，第四纪出现具有代表性的森林—森林草原、平原河谷林、草原、荒漠草原、荒漠和草甸等 6 种植被孢粉组合类型。区内第四纪植被演替受气候影响，冷暖期间植被变化明显，其中寒冷期山地冰川扩大、森林带变窄、被草原取代，而暖期气温升高、森林扩展。阿尔泰大罗坝和喀纳斯地区暖期森林广泛，寒冷期草原发达（姚轶锋等，2015；姚付龙等，2021，2023；张芸等，2024）。

2.4 华中区（II_1）

华中区的地形主要以低山丘陵平原为主，其东部沿海地区在第四纪遭受到“南弱北强”、“早弱晚强”的海侵影响（汪品先等，1981；林钟扬等，2019）。沿海的长江三角洲平原，冷期植被以松属、柏树（*Cupressus funebris*）等针叶为代表的针阔混交林为主，暖期向以樟树（*Sassafras tzumu*）、槲栎（*Quercus aliena*）和青冈（*Quercus glauca*）

为主的落叶阔叶林过渡；气候短期变干则出现草原景观，草本植物以禾本科、藜科、蒿属、莎草科为主，反映了区域林下荫蔽偏湿的环境或局部存在的沼泽草甸（王开发和张玉兰，1985；张玉兰，2005；张志忠等，2015；柯学等，2024）。江汉平原与鄂东丘陵山地交接的地带，第四纪以来古植物群演替达 16 次（张文卿等，1999），相对沿海区新增荒漠草原植被类型；其乔木花粉以松属、桦木属、栎属为主，冷期孢粉整体相对贫乏，暖湿期乔木花粉中枫香属（*Liquidambar*）和水蕨科增多，与沿海区孢粉中松属含量存在明显差异。神农架等西部山区具有明显的植被垂直分布，其结构大体上与大巴山北坡和秦岭南坡植被的垂直带谱相似，海拔由低到高依次为常绿落叶林、阔叶混交林带—温性针叶林、落叶阔叶林带—寒温性常绿针叶林带。其中华中区系成分代表植物有马尾松（*Pinus massoniana*）、穗花杉（*Amentotxus argotaenia*）、青檀（*Pteroceltis tatarinowii*）、鹅掌楸（*Liriodendron chinense*）、蜡梅（*Chimonanthus praecox*）、八角枫（*Alangium chinense*）、中华猕猴桃（*Actinidia chinensis*）等（李杰等，2013）。同华北地区一样，华中区植被演化与冰期旋回具有显著同步性，东亚季风冬季增强和夏季减弱对应冷干气候期（Yi and Saito，2004）。同时，其全新世植被演化与海平面升降也具有一致性。

2.5　华南区（II_2）

华南区位于北纬 18°~30°之间，主要包括云南、广西、广东东南部、福建东部和台湾等地区。华南区第四纪古植被以热带—南亚热带常绿阔叶树种为主，是中国季雨林、雨林及红树林的分布区。植物群受干湿波动影响大，形成森林与稀树干草原交替的景观，其植物群组成接近于马来西亚植物区系（罗保信等，1985）。中国南方天然林地层自南向北主要为雨林、季节性雨林、常绿季风林和常绿阔叶林（郑卓，2000）。中国热带植被分布于海南岛和云南东南部，其北界在北纬 21°~23°之间。海拔 800 m 以下山坡为低地雨林，主要属种有龙脑香科（Lauraceae）、梧桐科（Sterculiaceae）、柿科（Ebenaceae）、楝科（Meliaceae）、大戟科（*Euphorbiaceae*）等；较低山坡和阶地为物种更贫乏的干燥森林；海拔 800 m 以上则为山地雨林，种属主要有鸡毛松属（*Dacrycarpus*）、陆均松属（*Dacrydium*）、锥属（*Castanopsis*）、柯属（*Lithocarpus*）、栎属等。在广东南部的雷州半岛，更新世既含有现代热带山地雨林植被，又有温带森林成分植被，主要为以山毛榉属为优势种属的季风常绿森林。而亚热带地区地带性植被为季风性常绿阔叶林，上层叠层植物有樟科（Lauraceae）、壳斗科（Fagaceae）、山楂属（*Crataegus*）、桑科（Moraceae）、山龙眼科（Sapindaceae）（杨再宝，2019）。华南区内植被差异度较低，但更新世和全新世存在显著变化，如海桑（*Sonneratia caseolaris*）和红树（*Rhizophora apiculata*）等稀有热带植物从更新世到全新世消失，预示气候干冷化。而全新世内部的变化更为剧烈，如 29~15 ka BP 稀树草原的出现及 15 ka BP 以来以杉科、松属和紫丁香为代表的山地森林的复苏以及稀树草原的消失，对应南方的新仙女木事件，与深海氧同位素记录一致（刘金陵，2007；张玉兰等，2012；常琳等，2013）。

2.6　西南区（II_3）

中国云贵高原和四川盆地大部分地区，主要是亚热带阔叶树种的分布区。由于地形起伏较大，植被垂直分布明显，其中包括了一些来自泛北极和中亚的植物成分，使得孢粉组合变得相对复杂（童国榜等，1992）。区域植被以乔木和灌木植物花粉为主，草本植物花粉相对较少。常见的乔木和灌木植物花粉包括松属、高山栎（*Quercus semecarpifolia*）、锥属、柯属、青冈属等，陆生草本植物有禾本科、菊科、十字花科（Brassicaceae）、蓼属（*Polygonum*）等。2.780—1.802 Ma 的寒温针叶林面积增加主要是由于山体强烈抬升造成的，对应晚新生代地质时期青藏高原强烈隆升的“青藏运动 B 幕”（Zhang *et al.*，2012），而其他时段的寒温针叶林面积增减主要是气候变化引起的，植被变化与西南季风演化有关（肖霞云等，2009；郑茜等，2014；赵增友等，2019）。而位于云贵高原、川西高原和四川盆地交汇处的巧家盆地，在第四纪期间是针叶、常绿阔叶、落叶阔叶混交林植物群过渡的敏感地带，区内气候变化敏感，且发育了典型的干热河谷。干热河谷主要植被类型为稀树灌草丛组成的“河谷型”萨瓦纳植被，植物种类比较单一，普遍具多毛、多刺、叶小等适应干旱环境的形态特征，以黄茅（*Heteropogon contortus*）、香茅（*Cymbopogon citratus*）、龙须草（*Eulaliopsis binate*）等禾

本科为主，其植被垂直分带结构由河谷往上表现为稀树灌木草丛→扭曲云南松林→云南松林与半湿性常绿阔叶林→高山栎林与灌丛的过渡分布（杨坤美等，2022）。西南区植被演化与亚洲季风循环显著相关，自更新世到全新世气候更为温暖湿润（Cook *et al.*，2011）。

2.7 青藏区（Ⅲ）

青藏区进入第四纪后持续隆升，冬夏季风变化且河谷发育（李炳元和潘宝田，2002；Spicer，2017；王永等，2024），植物区系成分混杂，既有东亚、中亚及地中海植物区系成分，在第四纪期间又形成了本区特有成分（童国榜等，1992；唐领余等，2021）。本区可划分为 2 个区，一是藏北（包括青海南部）区，植物演化迅速，第四纪期间经历了由阔叶林向高寒草原草甸发展的曲折历程；二是藏东南区，河谷地区基本为亚热带森林面貌，山地针叶树种及落叶乔木发育。

藏北区早更新世以来灌木和高山草甸再次扩展，中更新世季风增强进入更加湿润的时期，区内旱生灌木丛或草原群落主要种属有艾蒿、菊科和石竹科，温带和高寒旱生灌丛的典型代表为蒿属、藜科、茄属（*Solanum*）和麻黄属（Schwarz *et al.*，2023）。高寒草甸和沙漠自全新世早期（9.6 ka BP）以来逐渐扩大并取代高山稀疏植被，全新世中期（7 ka BP）森林范围达到最大，而高寒草原缩小，冰芯、湖泊碳酸盐、泥炭沉积和风积物等多种记录表明，全新世中期湿润气候可能是由于冰川活动减少了西风输送的高水分和强烈的东亚夏季风综合作用的结果（Herzschuh *et al.*，2009；Chen *et al.*，2020；Zhou *et al.*，2024）。全新世晚期（3.0 ka BP）前后经历了由莎草科为主的沼泽草甸到草原主导的演化。

藏南区海登湖、拿日雍错、沉错、当雄和佩枯错区域全新世大致经历了高山森林草原植被（12.4～11.4 ka BP）→高山草甸或局部高山灌丛草甸植被（11.4～9.4 ka BP）→针阔混交林植被（9.4～8.0 ka BP）→森林灌丛草甸景观（8.0～3.0 ka BP）→灌丛草原景观（3.0 ka BP）的演化过程。而东南边缘植被演化东西差异性显著，川西螺髻山大海子湖和杀野马湖区域演化为为针阔叶林（12.4 ～ 9.1 ka BP）→硬叶阔叶林（7.8 ～ 4.0 ka BP）→针阔叶林（4.0～2.0 ka BP）→硬叶阔叶林（2.0～1.0 ka BP 至今），义敦湖、仁错区域为荒漠草原植被（20～12.4 ka BP）→高山森林草原植被（12.4～5.7 ka BP）→针阔混交林（5.7～2.5 ka BP）→阔叶林（2.5 ka BP 以来）的演化阶段（唐领余等，2021）。

总之，中国第四纪植物类型繁杂丰富，呈现纬向分区、东西分异、垂向分带的分布特征，其演化与气候变化关系密切。其中，季风、西风和地形是制约西北干旱—半干旱区植被演化的重要因素（Zhao *et al.*，2007），同时末次盛冰期（LGM）以来植被对区域气候变化的空间异质性响应的结果表明降水对华北半干旱—半湿润地区的植被生长有显著影响，而华南湿润地区则呈现出温度和降水的综合效应（Li *et al.*，2019）。

3 植物避难所与植物生态保护

研究中国第四纪古植物地理旨在从地质历史角度研究植物的物种、遗传特性、生态意义及生物多样性等特征，其主要任务是划分中国植物区系并探究植物演化进程，最终目的则是改善维持益于人类发展的生态环境。第四纪冰川事件是塑造当今现存植物分布格局的关键因素，冰盖的扩张和收缩使大多数物种无法居住。化石记录表明，许多物种通过撤退到避难所（通常在低纬度地区）而幸存下来，其一般通过种群遗传学和系统地理学确定（Bennett and Provan，2008；Provan and Bennett，2008）。生物避难包含古典避难所和隐秘避难所，前者是原地气候避难所，即目前被一个物种占据并在未来仍然适合的区域，对于具有扩散限制的物种至关重要；后者是迁地避难所，即物种目前分布范围之外仍然适合的区域，可能有助于范围转移或提供易位选择（Beaumont *et al.*，2019）。中国第四纪可确定的避难所有长白山和小兴安岭针阔混交林植物冰期避难所（Zhao *et al.*，2013；叶俊伟等，2017）、华南亚热带末次冰期—间冰期青冈植物避难所（Qiu *et al.*，2011）、秦岭及其邻近地区温带森林避难所（Zhao *et al.*，2013）、青藏高原毛茛科冰期植物避难所（蓝舵等，2014）、西南双沱鲷（*Dipentodon sinicus*）亚热带植物避难所（Tang *et al.*，2020）。而通过植物多样性、孢粉化石证据和遗传标记分析可确定的植物潜在避难所包括横断山脉东南部、华中、

南岭等地区（陈冬梅等，2011；Dakhil *et al.*，2019）。

由于现代植被与第四纪古植被之间存在良好的继承性，尤其是短时间尺度内的区域主体植被面貌近乎一致，因此中国第四纪古植被的分布、演化可作为现代植物生态保护实践中的重要参考，例如在通过植树造林进行生态修复时可选择区域内第四纪相同气候环境条件下长期生长的优势属种，以免对原有植被多样性造成破坏。同时，气候变化可能会降低中国自然保护区内濒危植物物种的栖息地适宜性，应对潜在避难所设立保护区并实施有效保护措施，尽可能避免人类活动干扰，为应对未来气候变化下的植物迁移提供契机。据统计，中国目前约有1/2的物种栖息地以及大约3/4的潜在栖息地，没有被纳入保护区网络。地理分布的变化也为通过分离和二次接触后的杂交提供了物种形成的机会，因此对单个物种的保护应特别注意种群之间的易位，以尽量减少潜在的近交抑制。此外，在未来的气候条件下，在合适的生境中种植植物幼苗也可能是一种成功的保护策略。

4　总结与展望

研究表明，中国第四纪植物群受到了复杂气候波动和地理变迁的深刻影响，不同地理区域内植物群的演化历程与全球及区域气候变化密切相关，展现出显著的地理和时间分异性。此外，研究强调了植物避难所在维持物种多样性中的核心作用，在全球变暖背景下，充分利用第四纪植物地理和古生态数据对现代生态保护和生物多样性保护具有重要意义。

未来的研究应进一步加强第四纪古植物地理与古环境数据的整合，结合先进的地质学和生物地理学方法，深入揭示植物演化与环境变化之间的动态关联。尤其在面临当前人类活动加剧、极端气候事件频繁发生、生物多样性迅速下降等方面的挑战，应积极加强对第四纪植物避难所的保护，并在生态修复和自然保护区规划中充分利用古生态信息，在选择植物物种和恢复生态系统时考虑其气候适应性，以促进生物多样性的长期维持和生态系统的稳定性。此外，跨学科的合作将是推动这一领域发展的关键，特别是古生态学、气候学、宏观生态学和生物保护学的交叉研究之间建立更紧密的联系尤为重要。通过建立多学科合作网络，整合化石数据、气候模型、物种分布数据和生态保护实践，共同开发创新性方法，可以设计更加精确的生态保护区规划，制定适应未来气候变化的长效管理策略。

致谢　感谢审稿人对本论文提出的宝贵意见和建议，对论文质量的提升起到了重要作用。

参考文献（References）

常琳，罗运利，孙湘君. 2013. 南海北部 MD05-2904 站位 2 万年以来孢粉记录的古环境演变. 科学通报，58(30)：3079-3087. [Chang L，Luo Y L，Sun X J. 2013. Paleoenvironmental change base on a pollen record from deep sea core MD05-2904 from the northern South China Sea during the past 20000 years. Chinese Science Bulletin，58(30)：3079-3087]

陈冬梅，康宏樟，刘春江. 2011. 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展. 植物研究，31(5)：623-632. [Chen D M，Kang H Z，Liu C J. 2011. An overview on the potential Quaternary glacial refugia of plants in China mainland. Bulletin of Botanical Research，31(5)：623-632]

陈发虎，郅秀书，张宇田，曹继秀. 1993. Climatic record of Lanzhou loess and climatic cycles on the scale of ten thousand years. 科学通报，38(14)：1181-1185. [Chen F H，Qie X S，Zhang Y T，Cao J X. 1993. Climatic record of Lanzhou loess and climatic cycles on the scale of ten thousand years. Chinese Science Bulletin，38(14)：1181-1185]

范淑贤，刘海坤，赵华，吉云平，毛洪亮. 2009. 3.2 Ma BP 以来河北黄骅地区孢粉地层学与古气候变迁. 微体古生物学报，26(2)：173-180. [Fan S X，Liu H K，Zhao H，Ji Y P，Mao H L. 2009. Palynology stratigraphy and palaeoclimate evolution in Huanghua district of Hebei Province since 3.2 Ma BP. Acta Micropalaeontologica Sinica，26(2)：173-180]

范淑贤，翟子梅，张学斌，吉云平，刘林敬. 2010. 天津北部 4.00 Ma BP 以来古植被与古气候. 古地理学报，12(6)：655-664. [Fan S X，Zhai Z M，Zhang X B，Ji Y P，Liu L J. 2010. Palaeovegetation and palaeoclimate since 4.00 Ma BP in northern Tianjin. Journal of Palaeogeography(Chinese Edition)，12(6)：655-664]

冯丽杰，郭伟静，陈树良，刘杰. 2007. 松辽盆地南缘第四纪环境特征：以四平—双辽地区为例. 地质与资源，16(2)：81-85. [Feng L J，Guo W J，Chen S L，Liu J. 2007. Quaternary environment characteristics in the southern margin of Song-Liao Basin：a case study of Siping-Shuangliao area. Geology and Resources，16(2)：81-85]

顾延生，季雅斌，管硕，刘红叶，米雨川，王翰林，李仁成. 2019. 植硅体形态测量学研究与应用概述. 第四纪研究，39(1)：12-23. [Gu Y S，Ji Y B，Guan S，Liu H Y，Mi Y C，Wang H L，Li R C. 2019. An introduction to the research and application of phytolith morphometrics. Quaternary Sciences，39(1)：12-23]

黄壬晖，侯书贵，马春梅，刘科，于金海，张王滨，赵琳，庞洪喜，宋靖. 2019. 雪冰孢粉记录研究进展. 地球科学与环境学报，41(3)：362-378. [Huang R H，Hou S G，Ma C M，Liu K，Yu J H，Zhang W B，Zhao L，Pang H X，Song J. 2019. Review on palynological re-

cords in snow and ice. Journal of Earth Sciences and Environment, 41(3): 362-378]

金建华,廖文波,王伯荪,彭少麟. 2003. 新生代全球变化与中国古植物区系的演变. 广西植物,23(3): 217-225. [Jin J H, Liao W B, Wang B S, Peng S L. 2003. Global change in Cenozoic and evolution of flora in China. Guihaia, 23(3): 217-225]

柯学,唐婷婷,张宗言,谢建磊,邹亚锐,徐亚东. 2024. 上海横沙岛第四纪孢粉组合、古气候演化序列及区域对比. 地球科学,49(10): 3629-3646. [Ke X, Tang T T, Zhang Z Y, Xie J L, Zou Y R, Xu Y D. 2024. Quaternary pollen assemblages, paleoclimate evolution sequence and regional correlation in Hengsha Island, Shanghai City. Earth Science, 49(10): 3629-3646]

蓝舵,张婵,赵明富,杨永平,段元文. 2014. 青藏高原特有植物露蕊乌头(毛茛科)从冰期避难所扩张后繁殖资源分配的变化. 植物分类与资源学报,36(5): 661-667. [Lan D, Zhang C, Zhao M F, Yang Y P, Duan Y W. 2014. Changes in reproductive allocation after expansion from the glacial refugium and implications for the distribution range in the Qinghai-Tibet Plateau native herb, Gymnaconitum Gymnandrum (Ranunculaceae). Plant Diversity and Resources, 36(5): 661-667]

李炳元,潘保田. 2002. 青藏高原古地理环境研究. 地理研究,21(1): 61-70. [Li B Y, Pan B T. 2002. Progress in paleogeographic study of the Tibetan Plateau. Geographical Research, 21(1): 61-70]

李杰,郑卓,Rachid Cheddadi,杨士雄,黄康有. 2013. 神农架大九湖四万年以来的植被与气候变化. 地理学报,68(1): 69-81. [Li J, Zheng Z, Cheddadi R, Yang S X, Huang K Y. 2013. Pollen-based environmental reconstruction around Dajiuhu Lake, Shennongjia Mountains since 40 ka BP. Acta Geographica Sinica, 68(1): 69-81]

李金秋,李向全,范保硕,王振兴,李月丛,刘林敬,侯新伟,张春潮. 2021. 山西长治盆地中更新世气候转型期环境变化特征. 地质学报,95(11): 3532-3543. [Li J Q, Li X Q, Fan B S, Wang Z X, Li Y C, Liu L J, Hou X W, Zhang C C. 2021. Characteristics of environmental changes during the Mid-Pleistocene transition period in the Changzhi Basin, Shanxi Province. Acta Geologica Sinica, 95(11): 3532-3543]

李文漪. 1987. 论中国东部第四纪冷期植被与环境. 地理学报,42(4): 299-307. [Li W Y. 1987. Vegetation and environment of East China in Quaternary cold stage. Acta Geographica Sinica, 42(4): 299-307]

林钟扬,赵旭东,金翔龙,潘少军,顾明光. 2019. 长江三角洲平原 BZK03 孔更新世以来古环境演变及多重地层划分对比. 西北地质,52(4): 115-126. [Lin Z Y, Zhao X D, Jin X L, Pan S J, Gu M G. 2019. Palaeoenvironmental evolution and multi-stratigraphic division and correlation of Yangtze River Delta Plain since Pleistocene: evidence from BZK03 borehole. Northwestern Geology, 52(4): 115-126]

刘会平. 1991. 长江流域第四纪孢粉植物群与古环境. 华中师范大学学报(自然科学版),25(2): 236-241. [Liu H P. 1991. The spore-pollen communities and paleoenvironment since Quaternary in the reach of Chang Jiang River. Journal of Central China Normal University (Natural Sciences), 25(2): 236-241]

刘金陵. 2007. 再论华南地区末次冰盛期植被类型. 微体古生物学报,24(1): 105-112. [Liu J L. 2007. Additional remarks on vegetation types in South China during the Last Glacial Maximum (LGM). Acta Micropalaeontologica Sinica, 24(1): 105-112]

罗宝信,王毓钊,李继新,戴国梓,胡继兰. 1985. 中国第四纪孢粉组合的探讨. 中国地质科学院天津地质矿产研究所文集,9: 17-32. [Luo B X, Wang Y Z, Li J X, Dai G Z, Hu J L. 1985. The preliminary research on Quaternary palynology in China. Bulletin Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources, 9: 17-32]

罗宝信,王毓钊,李继新,童国榜,张俊牌,程建春. 1992. 中国第四纪孢粉植物群的特点及其典型剖面. 中国地质科学院天津地质矿产研究所文集,26-27: 393-401. [Luo B X, Wang Y Z, Li J X, Tong G B, Zhang J P, Cheng J C. 1992. Characteristics of Quaternary palynoflora in China and its typical Pleistocene profile. Bulletin of Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources, 26-27: 393-401]

孟宪刚,朱大岗,邵兆刚,韩建恩,余佳,孟庆伟,吕荣平,罗鹏. 2007. 山西宁武地区全新世以来气候与环境变化. 地质学报,81(3): 316-323. [Meng X G, Zhu D G, Shao Z G, Han J E, Yu J, Meng Q W, Lü R P, Luo P. 2007. Paleoclimatic and plaeoenvironmental evolution since Holocene in the Ningwu area, Shanxi Province. Acta Geologica Sinica, 81(3): 316-323]

牛洪昊,介冬梅,刘宝健,蒙萌,刘颖,王江永. 2018. 长白山区晚更新世以来孢粉—古植被古气候重建及其与植被关系综述. 微体古生物学报,35(4): 444-453. [Niu H H, Jie D M, Liu B J, Meng M, Liu Y, Wang J Y. 2018. A review of spore-pollen-based paleovegetational and paleoclimatic reconstruction and the relationship between the modern pollen and vegetation in the Changbai mountains, Northeast China since the late Pleistocene. Acta Micropalaeontologica Sinica, 35(4): 444-453]

孙广友,王海霞,范宇. 2012. 中国东北第四纪冰川研究新进展: 遗迹厘定、新发现与冰期模式. 地球科学与环境学报,34(1): 55-65. [Sun G Y, Wang H X, Fan Y. 2012. New advance on Quaternary glacier in Northeast China: remains examination, new discovery and ice epoch model. Journal of Earth Sciences and Environment, 34(1): 55-65]

孙航,邓涛,陈永生,周卓. 2017. 植物区系地理研究现状及发展趋势. 生物多样性,25(2): 111-122. [Sun H, Deng T, Chen Y S, Zhou Z. 2017. Current research and development trends in floristic geography. Biodiversity Science, 25(2): 111-122]

孙湘君. 1989. 陕西渭南北庄村晚更新世晚期古植被的再研究. 第四纪研究,9(2): 177-189. [Sun X J. 1989. A restudy of the latest Pleistocene paleovegetation at Beizhuangcun, Shaanxi Province, northern China. Quaternary Sciences, 9(2): 177-189]

孙湘君,罗运利,陈怀成. 2003. 中国第四纪深海孢粉研究进展. 科学通报,48(15): 1613-1621. [Sun X J, Luo Y L, Chen H C. 2003. Progress in Quaternary deep-sea palynology research in China. Chinese Science Bulletin, 48(15): 1613-1621]

唐领余. 1981. 试论我国华北地区第四纪冰期间冰期气候的孢粉组合特征. 冰川冻土,3(3): 17-22. [Tang L Y. 1981. Discussion on the characteristics of pollen components in the climate of Quaternary ice ages and interglacial ages in North China. Journal of Glaciology and Geocryology, 3(3): 17-22]

唐领余,李春海,安成邦,汪卫国. 2007. 黄土高原西部 4 万多年以来植被与环境变化的孢粉记录. 古生物学报,46(1): 45-61. [Tang L Y, Li C H, An C B, Wang W G. 2007. Vegetation history of

the western Loess Plateau of China during the last 40 ka based on pollen record. Acta Palaeontologica Sinica,46(1): 45-61]

唐领余,沈才明,吕厚远,李春海,马庆峰. 2021. 青藏高原第四纪孢粉研究五十年. 中国科学: 地球科学,51(12): 2015-2034. [Tang L Y,Shen C M,Lü H Y,Li C H,Ma Q F. 2021. Fifty years of Quaternary palynology in the Tibetan Plateau. Scientia Sinica(Terrae),51(12): 2015-2034]

田晏嫣,周助,迟长婷,陆璐,王均平,魏明建. 2020. 银川盆地 PL02 钻孔孢粉记录的晚上新世—早更新世时期的古气候变化周期. 第四纪研究,40(6): 1418-1430. [Tian Y Y,Zhou Z,Chi C T,Lu L,Wang J P,Wei M J. 2020. The paleoclimate change period of the late Pliocene-early Pleistocene recorded by pollen from core PL02 in Yinchuan Basin. Quaternary Sciences,40(6): 1418-1430]

童国榜,张俊牌,范淑贤. 1992. 中国第四纪孢粉植物群的分布. 海洋地质与第四纪地质,12(3): 45-56. [Tong G B,Zhang J P,Fan S X. 1992. Distribution of Quaternary palynoflora in China. Marine Geology & Quaternary Geology,12(3): 45-56]

童国榜,石英,郑宏瑞,张静,林防,何庆林,宋祥华,刘振西,乔光东,张纪祥,羊向东,张文卿. 1998a. 银川盆地第四纪地层学研究. 地层学杂志,22(1): 42-51. [Tong G B,Shi Y,Zheng H R,Zhang J,Lin F,He Q L,Song X H,Liu Z X,Qiao G D,Zhang J X,Yang X D,Zhang W Q. 1998a. Quaternary stratigraphy in Yinchuan Basin. Journal of Stratigraphy,22(1): 42-51]

童国榜,羊向东,王苏民,吴锡浩,陈云,曹家栋. 1998b. 第四纪气候事件的孢粉记录. 海洋地质与第四纪地质,18(3): 13-22. [Tong G B,Yang X D,Wang S M,Wu X H,Chen Y,Cao J D. 1998b. Sporopollen records from Quaternary climatic events. Marine Geology & Quaternary Geology,18(3): 13-22]

童国榜,陈云,吴锡浩,李铮华,杨振京,王书兵,曹家栋. 1999. 中国更新世环境巨变的孢粉植物群记录. 地质力学学报,5(4): 11-21. [Tong G B,Chen Y,Wu X H,Li Z H,Yang Z J,Wang S B,Cao J D. 1999. Pleistocene environmental megaevolution as indicated by the sporopollen floras in China. Journal of Geomechanics,5(4): 11-21]

童国榜,吴锡浩,陈云,张俊牌,王书兵,李月丛,曹家栋. 2000. 渭河谷地晚新生代地表环境巨变的孢粉记录. 地质力学学报,6(4): 11-18. [Tong G B,Wu X H,Chen Y,Zhang J P,Wang S B,Li Y C,Cao J D. 2000. Palynoevents since late Cenozoic in Weihe valley and climate changes. Journal of Geomechanics,6(4): 11-18]

汪品先,闵秋宝,卞云华,成鑫荣. 1981. 我国东部第四纪海侵地层的初步研究. 地质学报,55(1): 1-13. [Wang P X,Min Q B,Bian Y H,Cheng X R. 1981. Strata of Quaternary transgressions in East China: a preliminary study. Acta Geological Sinica,55(1): 1-13]

王春玲,郭晋平,刘中华,陈玉鹏,张鑫,赵红梅,王国平. 2017. 泥炭地植物残体研究进展. 湿地科学,15(2): 287-292. [Wang C L,Guo J P,Liu Z H,Chen Y P,Zhang X,Zhao H M,Wang G P. 2017. Advance in researches on plant macrofossil in peatlands. Wetland Science,15(2): 287-292]

王开发,张玉兰. 1985. 宁波平原晚第四纪沉积的孢粉、藻类组合及其古地理. 地理科学,5(2): 145-152,195. [Wang K F,Zhang Y L. 1985. Palynological assemblages from the late Quaternary sediments of Ningbo plane in Zhejiang Province and their paleogeography. Scientia Geographica Sinica,5(2): 145-152,195]

王伟铭,李春海,舒军武,陈炜. 2019. 中国南方植被的变化. 中国科学: 地球科学,49(8): 1308-1320. [Wang W M,Li C H,Shu J W,Chen W. 2019. Changes of vegetation in Southern China. Scientia Sinica(Terrae),49(8): 1308-1320]

王夏青,吕飞亚,万的军,金章东,黄平安,刘峰贵. 2022. 沉积物古 DNA 重构动植物群落变化及人地关系的研究进展. 矿物岩石地球化学通报,41(5): 915-925,914. [Wang X Q,Lü F Y,Wan D J,Jin Z D,Huang P A,Liu F G. 2022. Reconstruction of flora and fauna community evolution and human-earth interaction using sedimentary ancient DNA: progress and perspectives. Bulletin of Mineralogy,Petrology and Geochemistry,41(5): 915-925,914]

王永,郑绵平,凌媛,向树元,邵兆刚,张克信,柯学,林晓,韩芳,韩建恩. 2024. 青藏高原及其周边第四纪综合地层、生物群与古地理演化. 中国科学: 地球科学,54(4): 1379-1410. [Wang Y,Zheng M P,Ling Y,Xiang S Y,Shao Z G,Zhang K X,Ke X,Lin X,Han F,Han J E. 2024. Quaternary integrative stratigraphy,biotas,and paleogeographical evolution of the Qinghai-Tibet Plateau and its surrounding areas. Scientia Sinica(Terrae),54(4): 1379-1410]

肖霞云,沈吉,王苏民,肖海丰,童国榜. 2009. 鹤庆深钻孢粉记录揭示的气候变化与西南季风演化. 古生物学报,48(2): 185-193. [Xiao X Y,Shen J,Wang S M,Xiao H F,Tong G B. 2009. Climatic change and evolution of the southwest monsoon revealed by pollen records in the Heqing deep drilling core. Acta Palaeontologica Sinica,48(2): 185-193]

许清海,李曼玥,张生瑞,张娅红,张攀攀,卢静瑶. 2015. 中国第四纪花粉现代过程: 进展与问题. 中国科学: 地球科学,45(11): 1661-1682. [Xu Q H,Li M Y,Zhang S R,Zhang Y H,Zhang P P,Lu J Y. 2015. Modern processes of Quaternary pollen in China: progress and problems. Scientia Sinica(Terrae),45(11): 1661-1682]

杨坤美,向芳,台梓含,王运生,由文智,喻显涛. 2022. 巧家盆地第四纪孢粉特征及其古气候意义. 成都理工大学学报(自然科学版),49(3): 324-337. [Yang K M,Xiang F,Tai Z H,Wang Y S,You W Z,Yu X T. 2022. Quaternary sporopollen characteristics and paleoclimate significance in Qiaojia Basin,Yunnan Province,China. Journal of Chengdu University of Technology(Science & Technology Edition),49(3): 324-337]

杨再宝. 2019. 南海南部孢粉分布特征及其对周边地区 4 万年来气候环境演化历史的指示. 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所)博士学位论文. [Yang Z B. 2019. Distribution characteristics of sporopollen in the southern South China Sea and its implications for regional climate and environmental evolution since 40 ka. Doctoral dissertation of Institute of Oceanology,Chinese Academy of Sciences]

杨振京,童国榜,刘志明,徐建明,阳小兰. 2001. 银川盆地中更新世以来的孢粉组合与古环境变化. 地球学报,22(4): 369-374. [Yang Z J,Tong G B,Liu Z M,Xu J M,Yang X L. 2001. Pollen assemblages and paleoenvironment changes in Yinchuan basin since mid-Pleistocene. Acta Geosicientia Sinica,22(4): 369-374]

杨志荣. 2001. 内蒙古大青山调角海子地区全新世气候与环境重建研究. 生态学报,21(4): 538-543. [Yang Z R. 2001. Reconstruction of climate and environment since the Holocene in Diaojiaohaizi Lake area,Daqing Mountains,Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica,21(4): 538-543]

姚付龙,马春梅,朱诚,杨海军. 2021. 中国西天山北坡表土花粉与区域植被关系. 古生物学报,60(3): 471-482. [Yao F L,Ma C.

M, Zhu C, Yang H J. 2021. Relationship between surface pollen and vegetation on the northern slope of west Tianshan Mountains, China. Acta Palaeontologica Sinica, 60(3): 471-482]

姚付龙,孙岳珊,黄健,唐国乾,夏倩倩,胡晓峰. 2023. 天山北坡末次冰消期至早、中全新世气候演化过程及机制探讨. 地层学杂志, 47(2): 225-235. [Yao F L, Sun Y S, Huang J, Tang G Q, Xia Q Q, Hu X F. 2023. Climate evolution and mechanism from the last deglaciation to the early-middle Holocene on the northern slope of Tianshan mountains, Xinjiang, China. Journal of Stratigraphy, 47(2): 225-235]

姚轶锋,王霞,谢淦,李金锋,王宇飞,李承森. 2015. 新疆地区全新世植被演替与气候环境演变. 科学通报, 60(31): 2963-2976. [Yao Y F, Wang X, Xie G, Li J F, Wang Y F, Li C S. 2015. Holocene vegetation succession and climate-environment change in Xinjiang Region. Chinese Science Bulletin, 60(31): 2963-2976]

叶俊伟,袁永革,蔡荔,王晓娟. 2017. 中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展. 生物多样性, 25(12): 1339-1349. [Ye J W, Yuan Y G, Cai L, Wang X J. 2017. Research progress of phylogeographic studies of plant species in temperate coniferous and broadleaf mixed forests in Northeastern China. Biodiversity Science, 25(12): 1339-1349]

张继效,徐海. 2016. 植物微体遗存分析在第四纪环境研究中的应用: 综述与展望. 地球环境学报, 7(3): 238-253. [Zhang J X, Xu H. 2016. Application of plant microfossils in Quaternary environmental research: a review and perspective. Journal of Earth Environment, 7(3): 238-253]

张文卿, 贾淑琴, 李继新, 郑军. 1999. 武汉地区第四纪以来的孢粉组合及其环境意义. 见:中国地质学会. 第四届全国青年地质工作者学术讨论会论文集, 197-202. [Zhang W Q, Jia S Q, Li J X, Zheng J. 1999. Pollen assemblages since the Quaternary in the Wuhan area and their environmental significance. In: Chinese Geological Society. Proceedings of the Fourth National Symposium of Young Geologists, 197-202]

张玉兰. 2005. 长江三角洲地区晚更新世晚期的孢粉特征及古环境. 同济大学学报(自然科学版), 33(9): 1201-1205. [Zhang Y L. 2005. Characteristics of palynological assemblage of late stage of late Pleistocene in Changjiang River Delta area and paleoenvironment. Journal of Tongji University (Natural Science Edition), 33(9): 1201-1205]

张玉兰,王开发,张卫东,李珍,毛礼米. 1999. 海南岛东北部中全新世以来红树林的演化. 海洋通报, 18(2): 52-57. [Zhang Y L, Wang K F, Zhang W D, Li Z, Mao L M. 1999. Evolution of mangrove in northeastern part of Hainan Island since the mid-Holocene. Marine Science Bulletin, 18(2): 52-57]

张玉兰,彭学超,贾丽,戴璐. 2012. 南海南部 SA09-040 孔孢粉记录及古气候. 海洋学研究, 30(3): 29-34. [Zhang Y L, Peng X C, Jia L, Dai L. 2012. Palynological records and paleoclimate of core SA09-040 in the south of South China Sea. Journal of Marine Sciences, 30(3): 29-34]

张芸,陈立欣,西瑶瑶,孔昭宸,乔鲜果. 2024. 中国新疆南部地区表土孢粉与现代植被. 中国科学: 地球科学, 54(2): 529-549. [Zhang Y, Chen L, Xi Y, Kong Z C, Qiao X G. 2024. Surface pollen and modern vegetation in southern Xinjiang, China. Scientia Sinica (Terrae), 54(2): 529-549]

张志忠,邹亮,杨振京,韩月,翟滨. 2015. 东海北部海域 DZS1 钻孔孢粉记录与古环境研究. 海洋通报, 34(5): 499-507. [Zhang Z Z, Zou L, Yang Z J, Han Y, Zhai B. 2015. Study on the spore-pollen record and palaeo-environment from borehole DZS1 in the northern sea area of East China Sea. Marine Science Bulletin, 34(5): 499-507]

赵辰辰,王永波,胥勤勉. 2020. 2.5 Ma 以来中国陆地孢粉记录反映的古气候变化. 海洋地质与第四纪地质, 40(4): 175-191. [Zhao C C, Wang Y B, Xu Q M. 2020. Climate changes on Chinese continent since 2.5 Ma: evidence from fossil pollen records. Marine Geology & Quaternary Geology, 40(4): 175-191]

赵秀丽,章磊,张祥玉,李守军,徐华,张卓,陈宇慧,王丽丽. 2018. 莱州湾沿岸 GK138 孔孢粉组合特征及其环境意义. 山东科技大学学报(自然科学版), 37(1): 82-91. [Zhao X L, Zhang L, Zhang X Y, Li S J, Xu H, Zhang Z, Chen Y H, Wang L L. 2018. Characteristics and environmental significance of sporopollen assemblages of GK138 borehole in Laizhou Bay. Journal of Shandong University of Science and Technology (Natural Science), 37(1): 82-91]

赵增友,石胜强,袁智郴,殷建军,陈志霞,秦趣. 2019. 黔西高原末次冰期晚期古植被及西南季风演变. 古地理学报, 21(6): 1013-1024. [Zhao Z Y, Shi S Q, Yuan Z C, Yin J J, Chen Z X, Qin Q. 2019. Evolution of vegetation and Southwest Monsoon during the late Last Glacial Period in western Guizhou plateau. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 21(6): 1013-1024]

郑茜,张虎才,明庆忠,常凤琴,蒙红卫,张文翔,刘梦竹,沈才明. 2014. 泸沽湖记录的西南季风区 15 000 a BP 以来植被与气候变化. 第四纪研究, 34(6): 1314-1326. [Zheng Q, Zhang H C, Ming Q Z, Chang F Q, Meng H W, Zhang W X, Liu M Z, Shen C M. 2014. Vegetational and environmental changes since 15 ka B.P. recorded by lake Lugu in the southwest monsoon domain region. Quaternary Sciences, 34(6): 1314-1326]

郑卓. 2000. 中国热带—亚热带地区晚第四纪植被与气候变化. 微体古生物学报, 17(2): 125-146. [Zheng Z. 2000. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the tropical and subtropical areas of China. Acta Micropalaeontologica Sinica, 17(2): 125-146]

周廷儒. 1983. 中国第四纪古地理环境的分异. 地理科学, 3(3): 191-206. [Zhou T R. 1983. Changes of the natural environment in China during the Quarternary time. Scientia Geographica Sinica, 3(3): 191-206]

Beaumont L J, Esperón-Rodríguez M, Nipperess D A, Wauchope-Drumm M, Baumgartner J B. 2019. Incorporating future climate uncertainty into the identification of climate change refugia for threatened species. Biological Conservation, 237: 230-237.

Bennett K D, Provan J. 2008. What do we mean by 'refugia'. Quaternary Science Reviews, 27-28: 2449-2455.

Chen F H, Zhang J F, Liu J B, Cao X Y, Hou J Z, Zhu L P, Xu X K, Liu X J, Wang M D, Wu D, Huang L X, Zeng T, Zhang S, Huang W, Zhang X, Yang K. 2020. Climate change, vegetation history, and landscape responses on the Tibetan Plateau during the Holocene: a comprehensive review. Quaternary Science Reviews, 243: 106444.

Comes H P, Kadereit J W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in Plant Science, 3(11): 432-438.

Cook C G, Jones R T, Langdon P G, Leng M J, Zhang E L. 2011. New insights on Late Quaternary Asian palaeomonsoon variability and the timing of the Last Glacial Maximum in southwestern China. Quaternary Science Reviews, 30(7-8): 808-820.

Dakhil M A, Xiong Q L, Farahat E A, Zhang L, Pan K W, Pandey B, Olatunji O A, Tariq A, Wu X G, Zhang A P, Tan X, Huang D. 2019. Past and future climatic indicators for distribution patterns and conservation planning of temperate coniferous forests in southwestern China. Ecological Indicators, 107: 105559.

Daniau A L, Desprat S, Aleman J C, Bremond L, Davis B, Fletcher W, Marlon J R, Marquer L, Montade V, Morales-Molino C, Naughton F, Rius D, Urrego D H. 2019. Terrestrial plant microfossils in palaeoenvironmental studies, pollen, microcharcoal and phytolith: towards a comprehensive understanding of vegetation, fire and climate changes over the past one million years. Revue de Micropaléontologie, 63: 100412.

Edvardsson J, Stoffel M, Corona C, Bragazza L, Leuschner H H, Charman D J, Helama S. 2016. Subfossil peatland trees as proxies for Holocene palaeohydrology and palaeoclimate. Earth-Science Reviews, 163: 118-140.

Graham A. 2018. Land Bridges: Ancient Environments, Plant Migrations, and New World Connections. University of Chicago Press.

He M H, Yang B, Bräuning A, Rossi S, Ljungqvist F C, Shishov V, Grießinger J, Wang J L, Liu J J, Qin C. 2019. Recent advances in dendroclimatology in China. Earth-Science Reviews, 194: 521-535.

Herzschuh U, Kramer A, Mischke S, Zhang C J. 2009. Quantitative climate and vegetation trends since the late glacial on the northeastern Tibetan Plateau deduced from Koucha Lake pollen spectra. Quaternary Research, 71(2): 162-171.

Jackson J B C, Erwin D H. 2006. What can we learn about ecology and evolution from the fossil record. Trends in Ecology & Evolution, 21(6): 322-328.

Jackson S T. 2012. Representation of flora and vegetation in Quaternary fossil assemblages: known and unknown knowns and unknowns. Quaternary Science Reviews, 49: 1-15.

Li Q, Wu H B, Yu Y Y, Sun A Z, Luo Y L. 2019. Large-scale vegetation history in China and its response to climate change since the Last Glacial Maximum. Quaternary International, 500: 108-119.

Morris J L, Puttick M N, Clark J W, Edwards D, Kenrick P, Pressel S, Wellman C H, Yang Z H, Schneider H, Donoghue P C J. 2018. The timescale of early land plant evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115: E2274-E2283.

Ni J, Yu G, Harrison S P, Prentice I C. 2010. Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 289(1-4): 44-61.

Provan J, Bennett K D. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. Trends in Ecology & Evolution, 23(10): 564-571.

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. Molecular Phylogenetics and Evolution, 59(1): 225-244.

Schwarz F, Salzmann U, Cheng F, Ni J, Nie J S, Patchett M R, Li X Z, Li L, Woodward J, Garzione C. 2023. High altitude Pliocene to Pleistocene vegetation and climate change of the Kunlun Pass Basin, NE Tibetan Plateau. Global and Planetary Change, 223: 104078.

Spicer R A. 2017. Tibet, the Himalaya, Asian monsoons and biodiversity: in what ways are they related. Plant Diversity, 39(5): 233-244.

Stebich M, Mingram J, Han J T, Liu J Q. 2009. Late Pleistocene spread of (cool-) temperate forests in Northeast China and climate changes synchronous with the North Atlantic region. Global and Planetary Change, 65(1-2): 56-70.

Stebich M, Rehfeld K, Schlütz F, Tarasov P E, Liu J Q, Mingram J. 2015. Holocene vegetation and climate dynamics of NE China based on the pollen record from Sihailongwan Maar Lake. Quaternary Science Reviews, 124: 275-289.

Tang C Q, Ohashi H, Matsui T, Herrando-Moraira S, Dong Y F, Li S F, Han P B, Huang D S, Shen L Q, Li Y F, López-Pujol J. 2020. Effects of climate change on the potential distribution of the threatened relict Dipentodon sinicus of subtropical forests in East Asia: recommendations for management and conservation. Global Ecology and Conservation, 23: e01192.

Willerslev E, Hansen A J, Binladen J, Brand T B, Gilbert M T P, Shapiro B, Bunce M, Wiuf C, Gilichinsky D A, Cooper A. 2003. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. Science, 300(5620): 791-795.

Yi S, Saito Y. 2004. Latest Pleistocene climate variation of the East Asian monsoon from pollen records of two East China regions. Quaternary International, 121(1): 75-87.

Zhang Q Q, Ferguson D K, Mosbrugger V, Wang Y F, Li C S. 2012. Vegetation and climatic changes of SW China in response to the uplift of Tibetan Plateau. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 363-364: 23-36.

Zhao C, Wang C B, Ma X G, Liang Q L, He X J. 2013. Phylogeographic analysis of a temperate-deciduous forest restricted plant (*Bupleurum longiradiatum* Turcz.) reveals two refuge areas in China with subsequent refugial isolation promoting speciation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 68(3): 628-643.

Zhao Y, Yu Z C, Chen F H, An C B. 2007. Holocene vegetation and climate changes from fossil pollen records in arid and semi-arid China. Developments in Quaternary Sciences, 9: 51-65.

Zhou S, Zhang J W, Cheng B, Zhu H N, Lin J X. 2024. Holocene pollen record from Lake Gahai, NE Tibetan Plateau and its implications for quantitative reconstruction of regional precipitation. Quaternary Science Reviews, 326: 108504.

Zobel M, Davison J, Edwards M E, Brochmann C, Coissac E, Taberlet P, Willerslev E, Moora M. 2018. Ancient environmental DNA reveals shifts in dominant mutualisms during the late Quaternary. Nature Communications, 9: 139.

（责任编辑　张西娟；英文审校　刘贺娟）