中国科学: 地球科学 2020 年 第 50 卷 第 2 期: 220 ~ 232
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

# 西藏札达盆地上新世植物群及古环境

黄健[1,2], 苏涛[1,2], 李树峰[1,2], 吴飞翔[2,4,5], 邓涛[2,4,5], 周浙昆[1,2,3*]

1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态学重点实验室, 西双版纳 666303;
2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201;
4. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;
5. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044
* 通讯作者, E-mail: zhouzk@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2019-05-10; 收修改稿日期: 2019-07-29; 接受日期: 2019-08-12; 网络版发表日期: 2019-11-07
中国科学院战略性先导科技专项项目(编号: XDA2007030102、XDB26000000、XDA20070203)、中国科学院第二次青藏高原综合科学考察研究项目(编号: 2019QZKK0705)、国家自然科学基金-英国自然环境研究理事会国际合作重点项目(编号: 41661134049、NE/P013805/1)、中国科学院青年创新促进会项目(编号: 2017439)和中国科学院前沿科学重点研究计划项目(编号: QYZDB-SSW-SMC016)资助

**摘要** 文章系统报道了青藏高原西端札达盆地香孜地区上新统地层中发现的植物叶片化石组合, 共鉴定植物化石10科12属21种. 研究表明札达盆地上新世的植被是以枸子、绣线菊、锦鸡儿、沙棘、杜鹃花、金露梅等灌木构成的落叶灌丛, 叶形普遍微小. 通过共存分析法和叶相-气候分析法重建古气候, 表明札达香孜地区在上新世时有着较现今高的温度和降水, 降水季节性差异明显. 古海拔重建表明札达盆地在上新世的高程已经与现代相近. 在亚洲中部干旱化的大背景下, 该地区在新生代晚期以来的逐渐干旱导致了植被由灌丛向荒漠的转变, 植物区系成分也随之发生改变.

**关键词** 青藏高原, 新生代, 上新世, 植物化石, 古植被, 古气候, 环境变化

## 1 引言

青藏高原隆升是新生代以来全球最重大的地质事件之一, 它塑造了当今亚洲的地理和气候格局(An等, 2001; Li和Fang, 1999; Raymo和Ruddiman, 1992). 青藏高原隆升导致的地球环境和生物多样性变化是地球科学和生命科学所共同关注的热点问题(Wang等, 2006). 围绕这一问题, 不同学者用不同材料和方法展开研究, 对于高原隆升的时间和过程及其对生物多样性的影响, 提出了各自的观点(Dupont-Nivet等, 2008; Li和Fang, 1999). 然而, 不同材料或代理指标的结果对于高原何时隆升、如何隆升的推测仍有较大差异(Deng和Ding, 2015).

生物大化石是生物本身或遗迹在地质时期保存下来的形态, 是生物多样性及其环境背景的直接证据. 青藏高原新生代植物化石的研究相比其他古生物门类相对薄弱, 但经过近几十年的一系列综合科考, 高原各地均发现了新生代植物大化石: 如东部横断山地区的芒

中文引用格式: 黄健, 苏涛, 李树峰, 吴飞翔, 邓涛, 周浙昆. 2020. 西藏札达盆地上新世植物群及古环境. 中国科学: 地球科学, 50: 220–232, doi: 10.1360/SSTe-2019-0100
英文引用格式: Huang J, Su T, Li S, Wu F, Deng T, Zhou Z. 2020. Pliocene flora and paleoenvironment of Zanda Basin, Tibet, China. Science China Earth Sciences, 63: 212–223, https://doi.org/10.1007/s11430-019-9475-2

© 2019 《中国科学》杂志社 

康植物群(Su等, 2018; Xu等, 2016); 中部的伦坡拉、尼玛和班戈植物群(Jia等, 2018; Liu等, 2019; Su等, 2019); 南部的柳曲植物群(Xu等, 2019; 陶君容, 1988)、南木林植物群(Spicer等, 2003; 李浩敏和郭双兴, 1976; 周浙昆等, 2007)、冈仁波齐植物群(Ai等, 2019)等; 东北部的泽库植物群(Li等, 2016; 郭双兴, 1980)等; 喜马拉雅地区发现的高山栎化石(徐仁, 1973; 徐仁等, 1973)等. 这些植物大化石的发现, 为了解青藏高原隆升和环境演化历史提供了直接的证据和全新的认识. 然而在高原西部广大地区, 新生代植物大化石记录多为古近纪(Ai等, 2019; 陶君容等, 2000), 至今没有新近纪化石点的报道. 不同地质时代的植物群代表高原不同阶段的植物区系和植被的面貌, 并反应不同的古环境, 因此对高原西部新近纪植物群的研究就尤为重要.

青藏高原的西部, 与亚洲中部紧密相连, 新生代以来的高原的隆起, 影响了大气环流, 逐渐造成了亚洲中部的干旱化(安芷生等, 2006), 也造就了现今高原西部较为干旱的气候. 该地区的札达盆地是这一影响的典型体现, 有着不同于青藏高原西部其他地区的环境(潘锦堂等, 1979). 盆地中富含一套连续的新近系, 详细地记录了青藏高原最西部在新生代晚期的环境变化. 其中植物孢粉化石揭示了该区域植被从针叶林逐步转变为灌丛、草原的主要变化趋势(Wu等, 2014; 李建国和周勇, 2001; 余佳等, 2007), 而大量的脊椎动物化石更是形成了青藏高原动物演化连续、完整的证据序列, 也为该区域古植被面貌的重建提供了参考(Deng等, 2012, 2011; Wang等, 2013, 2015; 邓涛等, 2015; 孟宪刚等, 2004, 2005). 然而, 要真正确定这一地区地质历史上的植被面貌, 植物大化石记录则是急需的.

鉴于上述问题, 本研究以近年来在西藏西部札达盆地上新统粉砂质泥岩中发现的植物大化石为研究材料, 在形态学鉴定的基础上, 结合古环境重建结果证据, 尝试探讨青藏高原西端在新近纪晚期的植被面貌及其古气候与古环境背景, 以期为认识青藏高原植物多样性、植被演化进程及其对环境变化的响应提供基础数据.

## 2　研究区域

札达盆地位于青藏高原西缘、喜马拉雅山脉北




**图 1　札达香孜植物群化石产地在札达盆地中的位置**
星形符号指示具体位置

坡、冈底斯山南麓, 为一拉伸坳陷盆地(Saylor等, 2010; 朱大岗等, 2004)(图1). 盆地基底为侏罗系灰岩、砂岩和浅变质岩(朱大岗等, 2004), 盆地中堆积了一套新近系湖相沉积, 称为札达组(张青松等, 1981). 钱方(1999)根据其沉积特征、动物、孢粉、古地磁等将其分为札达组和香孜组. 之后, 周勇等(2000)根据沉积和构造旋回特征仍将总体称作札达组, 但进一步划为四段. 随后的工作表明, 它是堰塞湖再干涸的结果(Saylor等, 2007), 盆地沉积物经历了湖泊相-河流相-洪积相的转变(朱大岗等, 2004). 其地质定年主要通过古地磁(Saylor等, 2009; Wang等, 2008; 钱方, 1999)和哺乳动物化石(Wang等, 2013), 为晚中新统(0~150m)至上新统(150~620m)至更新统(620~800m)(Wang等, 2013).

札达盆地内发育的水系汇聚形成了现在的象泉河(朗钦藏布), 是印度河上游的主要支流(Brookfield, 2008). 这些水系对新生代地层具有强烈的切割作用, 在札达盆地中形成了独特的“土林”景观. 札达香孜植物群大化石的产出剖面, 位于札达盆地西北部的香孜乡拉嘎村东侧2km处(31.726042°N, 79.561853°E, 海拔3990m)的一段河岸上. 受河水切割作用, 地层出露完好, 为札达组中上段的一套上新统湖相灰白色粉砂质泥岩(图2).

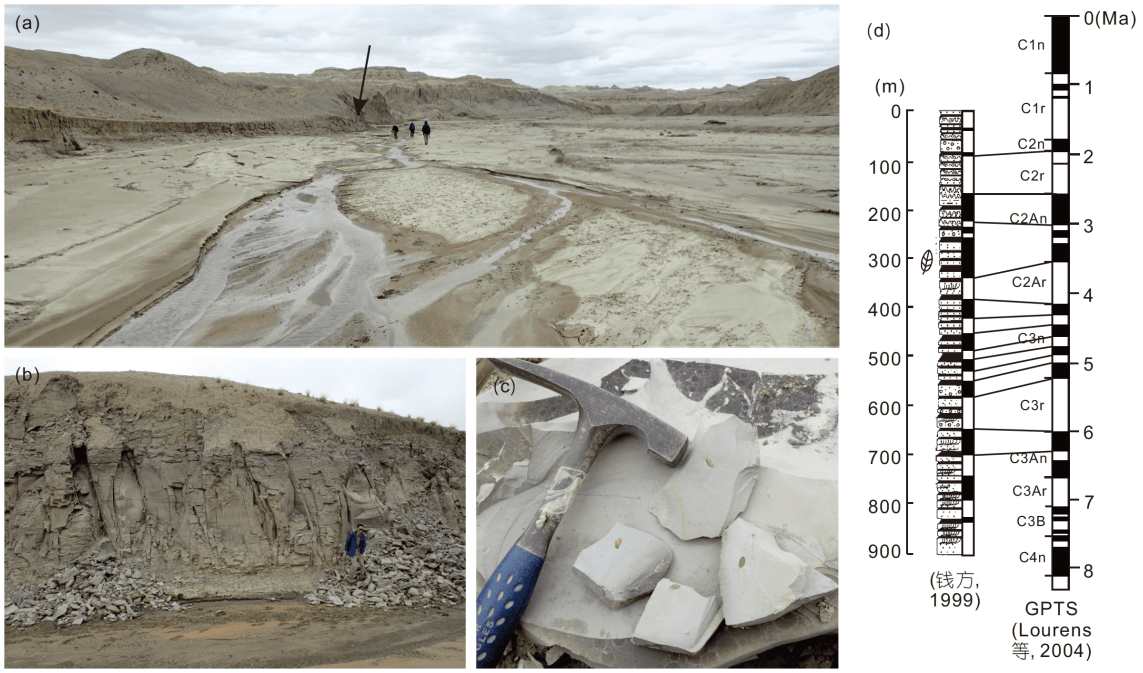



**图 2　札达香孜植物群化石产地状况**

(a) 化石产地环境, 露头为阶地上河流切割而形成, 箭头指示化石产出剖面; (b) 化石产出层位状况; (c) 灰白色泥岩和其中保存的微小叶片化石; (d) 札达盆地地层及古地磁柱状图, 叶片符号指示札达香孜产化石层位的大致位置

## 3　材料与方法

本研究的材料来自香孜乡拉嘎村以东剖面采集的植物大化石(图1), 化石层位厚度约1.5m, 全部为叶片或茎干, 标本共87号(XZZDXZ1-0001~0087). 标本均为印痕化石, 但叶脉清晰可辨. 在室内进行修理、分类. 较大的化石使用数码相机(NIKON D700)搭配微距镜头拍照, 尺寸微小的化石则使用超景深立体显微镜(ZEISS Smart Zoom 5)进行显微拍照和超景深合成. 化石鉴定主要依据叶形和叶脉结构, 参考青藏高原现生植物资料(刘尚武等, 1979; 潘锦堂等, 1979; 吴征镒, 1987; 张经纬等, 1988), 查阅标本馆(PE、KUN、P、K)现生植物标本进行确认. 植物群的植被面貌通过物种组成以及相对数量比例、现代亲缘种的生境, 同时对比邻近地区现生不同植被类型(张经纬等, 1988)进行定性重建.

古气候基于两种方法进行重建: 共存分析法(Co-existence Approach, CA)根据鉴定出的化石的最近亲缘类群的生态叠加区间进行确定, 通过全球生物多样性信息系统(Global Biodiversity Information Facility, http://www.gbif.org/)查询最近亲缘现生类群分布区数据, 导入全球气候模型(WorldClim)(http://www.world-clim.org, 精度30′×30′), 利用R软件中Dismo软件包生物气候套封模型(Bioclimatic Envelope Model)进行计算获得每个类群的气候套封和海拔区间(详见网络版附录1, http://earthcn.scichina.com), 最后进行共存分析计算.

叶相-气候多变量程序分析法(Climate Leaf Analysis Multivariate Program, CLAMP)基于气候参数与叶相特征的对应原理, 根据植物群的叶相特征(无需鉴定)定量估算多个气候参数(Spicer等, 2009; Yang等, 2011). 札达香孜植物群中的双子叶植物叶片化石共分出21个形态类型, 对每个类型31个性状(叶形、叶缘、锯齿特征、叶尖、叶基及叶面积特征等)打分(详见附录2), 可得到各个叶相特征所占的比例. 运用在线计算程序(http://clamp.ibcas.ac.cn/), 基于世界叶相数据库(PhysgGlobal378)进行计算, 得到各个气候因子在模型中的位置和古气候计算结果. 用于对比的现代气象站的气候参数来源于中国气象数据网(https://data.cma.cn/)和札达县气象站.

化石点的古海拔，是在现代最近亲缘类群海拔区间共存分析结果的基础上，再通过上新世的古温度进行校正得到. 公式如下:

$$H_{\mathrm{fossil}} = H_{\mathrm{NLRs}} + \frac{\mathrm{MTCM'}_{\mathrm{Pliocene}}}{\mathrm{LAPSE}_{\mathrm{Pliocene}}},$$

式中，$H_{\mathrm{fossil}}$(m)是化石点的计算海拔；$H_{\mathrm{NLRs}}$(m)是现代最近亲缘类群共存计算的海拔；$\mathrm{MTCM'}_{\mathrm{Pliocene}}$(℃)是上新世和现在最冷月均温的差值，根据HadCM3模型模拟计算结果为−0.1095℃；$\mathrm{LAPSE}_{\mathrm{Pliocene}}$是上新世最冷月均温和海拔高度的递减率系数，根据HadCM3模型模拟计算结果为−6.4879℃/1000m.

## 4　结果

上新世札达香孜植物群化石标本中，可鉴定的类群归于10科12属21种，另有2个未鉴定的种(表1，图3，图4). 从标本数量来看(表1)，枸子属(*Cotoneaster*)、绣线菊属(*Spiraea*)和锦鸡儿属(*Caragana*)居多; 其次是沙棘属(*Hippophae*)、杜鹃花属(*Rhododendron*)和金露梅(*Potentilla fruticosa*); 其他木本类群如柳属(*Salix*)、忍冬属(*Lonicera*)、蓝雪花属(*Ceratostigma*)、小檗属(*Berberis*)等，草本类群如萹蓄属(*Polygonum*)和嵩草属(*Kobresia*)等数量较少. 从类群多样性上来看，蔷薇科植物种类最多. 在属一级, 锦鸡儿属、柳属的多样性最高. 由于本植物群地质年代较近, 大部分化石类群能对应到形态一致的现生种(表1).

札达香孜植物群类群的主要鉴定特征:

嵩草属(未定种)(*Kobresia* sp.)(图4r): 叶多为条形片段, 宽0.1~0.15cm. 平行脉, 除中脉较粗外, 近叶缘处也有加粗脉, 表明其为莎草科而非禾本科.

**表 1　札达香孜植物群物种名录(按APG IV系统顺序排列)**

| 科 | 化石类群 | 现代最近亲缘类群 | 标本数量占比 |
|---|---|---|---|
| 莎草科(Cyperaceae) | 嵩草属(未定种)(*Kobresia* sp.) | 西藏嵩草(*Kobresia tibetica*) | 1.4% |
| 小檗科(Berberidaceae) | 小檗属(未定种)(*Berberis* sp.) | 刺红珠(*Berberis dictyophylla*) | 1.4% |
| 豆科(Fabaceae) | 似印度锦鸡儿(*Caragana* cf.*gerardiana*) | 印度锦鸡儿(*Caragana gerardiana*) | 12.2% |
| | 似变色锦鸡儿(*Caragana* cf.*versicolor*) | 变色锦鸡儿(*Caragana versicolor*) | 6.8% |
| | 锦鸡儿属(未定种)(*Caragana* sp.) | 锦鸡儿属(*Caragana*) | 1.4% |
| 蔷薇科(Rosaceae) | 枸子属(未定种1)(*Cotoneaster* sp.1) | 尖叶枸子属(*Cotoneaster acuminatus*) | 14.9% |
| | 枸子属(未定种2)(*Cotoneaster* sp.2) | 匍匐枸子(*Cotoneaster adpressus*) | 9.5% |
| | 金露梅(*Potentilla fruticosa*) | 金露梅(*Potentilla fruticosa*) | 4.1% |
| | 似细枝绣线菊(*Spiraea* cf. *myrtilloides*) | 细枝绣线菊(*Spiraea myrtilloides*) | 17.6% |
| | 绣线菊属(未定种1)(*Spiraea* sp.1) | 绣线菊属(*Spiraea*) | 1.4% |
| | 绣线菊属(未定种2)(*Spiraea* sp.2) | 绣线菊属(*Spiraea*) | 1.4% |
| 胡颓子科(Elaeagnaceae) | 沙棘属(未定种)(*Hippophae* sp.) | 沙棘(*Hippophae rhamnoides*) | 5.4% |
| 杨柳科(Salicaceae) | 柳属(未定种1)(*Salix* sp.1) | 柳属(*Salix*) | 1.4% |
| | 柳属(未定种2)(*Salix* sp.2) | 欧杞柳(*Salix caesia*) | 1.4% |
| | 柳属(未定种3)(*Salix* sp.3) | 奇花柳(*Salix atopantha*) | 1.4% |
| 蓼科(Polygonaceae) | 萹蓄属(未定种)(*Polygonum* sp.) | 萹蓄(*Polygonum aviculare*) | 1.4% |
| 白花丹科(Plumbaginaceae) | 蓝雪花属(未定种)(*Ceratostigma* sp.) | 小蓝雪花(*Ceratostigma minus*) | 1.4% |
| 杜鹃花科(Ericaceae) | 杜鹃花属(未定种1)(*Rhododendron* sp.1) | 鳞腺杜鹃(*Rhododendron lepidotum*) | 2.7% |
| | 杜鹃花属(未定种2)(*Rhododendron* sp.2) | 毛花杜鹃(*Rhododendron hypenanthum*) | 2.7% |
| 忍冬科(Caprifoliaceae) | 似棘枝忍冬(*Lonicera* cf.*spinosa*) | 棘枝忍冬(*Lonicera spinosa*) | 1.4% |
| | 忍冬属(未定种)(*Lonicera* sp.) | 细叶忍冬(*Lonicera minutifolia*) | 4.1% |
| 未鉴定科 | 未鉴定叶1(*Dictphyllum* sp.1) | – | 4.1% |
| | 未鉴定叶2(*Dictphyllum* sp.2) | – | 1.4% |




**图 3　札达香孜植物群的微型叶植物化石**

(a)~(c) 似细枝绣线菊(*Spiraea* cf. *myrtilloides*); (d)~(e) 忍冬属(未定种)(*Lonicera* sp.); (f) 绣线菊属(未定种1)(*Spiraea* sp.1); (g) 绣线菊属(未定种2)(*Spiraea* sp.2); (h) 锦鸡儿属(未定种)(*Caragana* sp.); (i) 似变色锦鸡儿(*Caragana* cf.*versicolor*); (j)~(l) 似印度锦鸡儿(*Caragana* cf.*gerardiana*); (m) 金露梅(*Potentilla fruticosa*); (n) 似棘枝忍冬(*Lonicera* cf. *spinosa*)

小檗属(未定种)(*Berberis* sp.)(图4o): 叶由于基部锐尖而近似菱形, 长约2cm, 宽0.9cm. 无柄. 叶缘可见稀疏刺齿. 二级脉约5对, 羽状半达缘, 夹角约30°. 高级脉密集呈不规则网状, 粗度一致.

似印度锦鸡儿(*Caragana* cf. *gerardiana*)(图3j~3l): 叶椭圆至倒卵形, 长0.5~0.7cm, 宽0.2~0.3cm. 无柄, 全缘, 渐尖. 二级脉5~6对, 笔直, 20°~35°, 表现出达缘脉的形式, 但在近叶缘处环结.




**图 4　札达香孜植物群的小型叶植物化石**

(a), (l) 沙棘属(*Hippophae* sp.); (b) 栒子属(未定种1)(*Cotoneaster* sp.1); (c) 未鉴定叶1(*Dictphyllum* sp.1); (d) 杜鹃花属(未定种1)(*Rhododendron* sp.1); (e) 柳属(未定种1)(*Salix* sp.1); (f) 蓝雪花属(未定种)(*Ceratostigma* sp.); (g) 栒子属(未定种2)(*Cotoneaster* sp.2); (h) 未鉴定叶2(*Dictphyllum* sp.2); (i) 柳属(未定种3)(*Salix* sp.3); (j) 杜鹃花属(未定种2)(*Rhododendron* sp.2); (k) 柳属(未定种2)(*Salix* sp.2); (m) 萹蓄属(未定种)(*Polygonum* sp.); (n) 嵩草属(未定种)(*Kobresia* sp.); (o) 小檗属(未定种)(*Berberis* sp.)

似变色锦鸡儿(*Caragana* cf. *versicolor*)(图3i): 叶长卵形, 长0.7cm, 宽0.2cm. 无柄, 全缘, 具刺尖. 二级脉7~8对, 笔直, 约30°, 在叶缘处环结. 高级脉网格状明显.

锦鸡儿属(未定种)(*Caragana* sp.)(图3h): 叶长卵形至条形, 长0.6cm, 宽0.15cm. 具极短柄, 叶基截形. 全缘. 二级脉6对, 笔直, 20°~30°, 在叶缘处环结, 高级脉网状. 本种主要通过独特的叶形和叶柄同另外两种锦鸡儿所区分.

栒子属(未定种1)(*Cotoneaster* sp.1)(图4b): 叶披针形, 长3~3.8cm, 宽0.7~1.2cm. 无柄, 全缘. 二级脉8~10对, 弓形, 夹角约50°, 边缘略微有复合环结. 三级脉混合贯穿, 高级脉网格状.

栒子属(未定种2)(*Cotoneaster* sp.2)(图4g): 叶宽椭圆形, 长1.7cm, 宽1cm. 无柄, 全缘. 二级脉羽状, 6~7对, 夹角约45°, 弓形, 边缘略微有复合环结.

金露梅(*Potentilla fruticosa*)(图3m): 复叶, 小叶3片, 条形, 长0.4cm, 宽0.1cm. 无柄, 全缘. 二级脉夹角较小, 弓形环结.

似细枝绣线菊(*Spiraea* cf. *myrtilloides*)(图3a~3c):

叶椭圆形至卵形, 长0.7~0.8cm, 宽0.3~0.4cm. 无柄或有短柄, 全缘. 二级脉4对, 真曲, 基部一对二级脉加粗, 呈三出或离基三出状. 三级脉不规则网状, 高级脉有多次分枝的末端细脉.

绣线菊属(未定种1)(*Spiraea* sp.1(图3f): 叶椭圆形, 长0.4cm, 宽0.3cm. 具短柄, 全缘. 二级脉4对, 真曲, 基部一对二级脉加粗, 呈三出状. 可能是似细枝绣线菊的异型小叶.

绣线菊属(未定种2)(*Spiraea* sp.2)(图3g): 叶圆形, 长0.3cm, 宽0.3cm. 具短柄, 全缘. 基部一对二级脉加粗呈三出状, 并随后多次叉状分支. 可能是似细枝绣线菊的幼叶.

沙棘属(未定种)(*Hippophae* sp.)(图4a、4l): 叶条形或倒披针形, 长2~5cm, 宽0.4~0.6cm. 叶柄极短, 全缘. 二级脉不明显, 表明其具有厚的革制叶.

柳属(未定种1)(*Salix* sp.1)(图4e): 叶卵形, 长1.5cm, 宽1cm. 叶无柄, 叶基圆钝. 叶缘有密集的紧贴型杨柳齿. 二级脉约5对, 边缘花环状网结, 高级脉不规则网状.

柳属(未定种2)(*Salix* sp.2)(图4k): 叶长椭圆形, 长1.5cm, 宽0.6cm. 有短柄. 叶缘有稀疏的紧贴型杨柳齿. 二级脉羽状半达缘, 7对, 略微弧曲, 夹角45°~70°. 间二级脉发达, 三级脉呈梯状笔直贯穿, 略有弧度.

柳属(未定种3)(*Salix* sp.3)(图4i): 叶长椭圆形, 长约2.5cm, 宽0.9cm. 叶缘有稀疏的紧贴型杨柳齿. 二级脉半达缘, 边缘略微有复合环接. 三级脉混合贯穿, 高级脉密集网格状, 末端细脉多分支.

蓼蓄属(未定种)(*Polygonum* sp.)(图4m): 为部分植株. 小草本, 茎之字形, 有明显膨大的节, 单叶生于节处. 叶长椭圆形, 长0.2cm, 宽0.05cm, 无柄, 全缘.

蓝雪花属(未定种)(*Ceratostigma* sp.)(图4f): 叶倒卵形, 长1.2~1.4cm, 宽0.5~0.6cm. 叶柄无, 叶尖尾尖, 叶基锐. 全缘. 二级脉3~4对, 真曲. 高级脉不规则网状, 较稀疏.

杜鹃花属(未定种1)(*Rhododendron* sp.1)(图4d): 叶卵形, 长1.7cm, 宽1cm. 叶尖圆钝. 叶全缘. 二级脉5对, 弓形, 环结, 三级脉贯穿式. 叶表面可见明显密布的鳞片状腺点.

杜鹃花属(未定种2)(*Rhododendron* sp.2)(图4j): 叶椭圆形, 长约1.6cm, 宽0.7cm. 全缘. 二级脉约10对, 间距小, 在近叶缘处环结, 间二级脉发育. 叶片表面可见散布的腺点.

似棘枝忍冬(*Lonicera* cf. *spinosa*)(图3n): 叶条形, 长0.7cm, 宽0.15cm. 叶柄及中脉粗. 全缘. 二级脉不可见, 表明其为革质.

忍冬属(未定种)(*Lonicera* sp.)(图3d~3e): 叶倒卵至椭圆形, 长0.9cm, 宽0.4cm. 无柄, 叶尖钝圆. 全缘. 二级脉3~4对, 弓形环结, 较曲折, 有不规则分支, 高级脉不规则网格状.

未鉴定叶1(*Dictphyllum* sp.1)(图4c): 叶椭圆形, 长2cm, 宽0.9cm. 叶几无柄. 叶缘有粗大的齿. 二级脉8对, 较直, 达缘, 夹角45°~55°, 有间二级脉.

未鉴定叶2(*Dictphyllum* sp.2)(图4h): 叶卵形, 长2.5cm, 宽1.2cm. 叶缘有极细密的小锐齿. 二级脉6对以上, 弓形, 环结不明显.

## 5 讨论

### 5.1 札达香孜植物群反映的植被面貌

现在的青藏高原西部, 除了在低海拔的喜马拉雅山谷中会有少量高山针叶林以外(图5d), 绝大部分地区均为灌丛、草甸(吴征镒, 1987; 张经纬等, 1988). 锦鸡儿、金露梅、绣线菊、柳、圆柏(*Sabina*)等耐旱灌木是高原灌丛植被中最为优势的类群(潘锦堂等, 1979). 札达盆地较为封闭, 平均海拔为3600~4500m, 与高原西部其他地区环境差异较大, 并与喜马拉雅西段植物区有交流, 故在物种组成上也表现出不同(刘尚武等, 1979; 吴征镒, 1987). 在札达县城附近海拔较低(3600~3700m)的象泉河开阔河谷地带, 水热条件最好, 主要生长着由沙棘、水柏枝(*Myricaria*)、忍冬等构成的喜湿河谷矮林-灌丛, 物种最为丰富(图5b). 而在非河谷的高阶地上(3800m以上), 水分条件恶劣, 主要为针茅(*Stipa*)草地或是蒿(*Artemisia*)、麻黄(*Ephedra*)等构成的荒漠植被(潘锦堂等, 1979)(图5a).

尽管上新世札达香孜植物群涵盖了青藏高原西部常见的灌木类群(图5c), 但是在物种组成上与现在该地区不尽相同(图5e~5t). 群落构成以栒子属、绣线菊属和锦鸡儿属占优势, 还有柳属、小檗属和金露梅等, 杜鹃花属化石在形态上也较接近高原耐旱小叶类型. 它们均是典型的高原落叶灌丛类群, 生态幅度较为广泛, 在山坡、平原和水边均可生长, 需要适中的水分条件. 而植物群中的沙棘属、忍冬属等对水分则要求

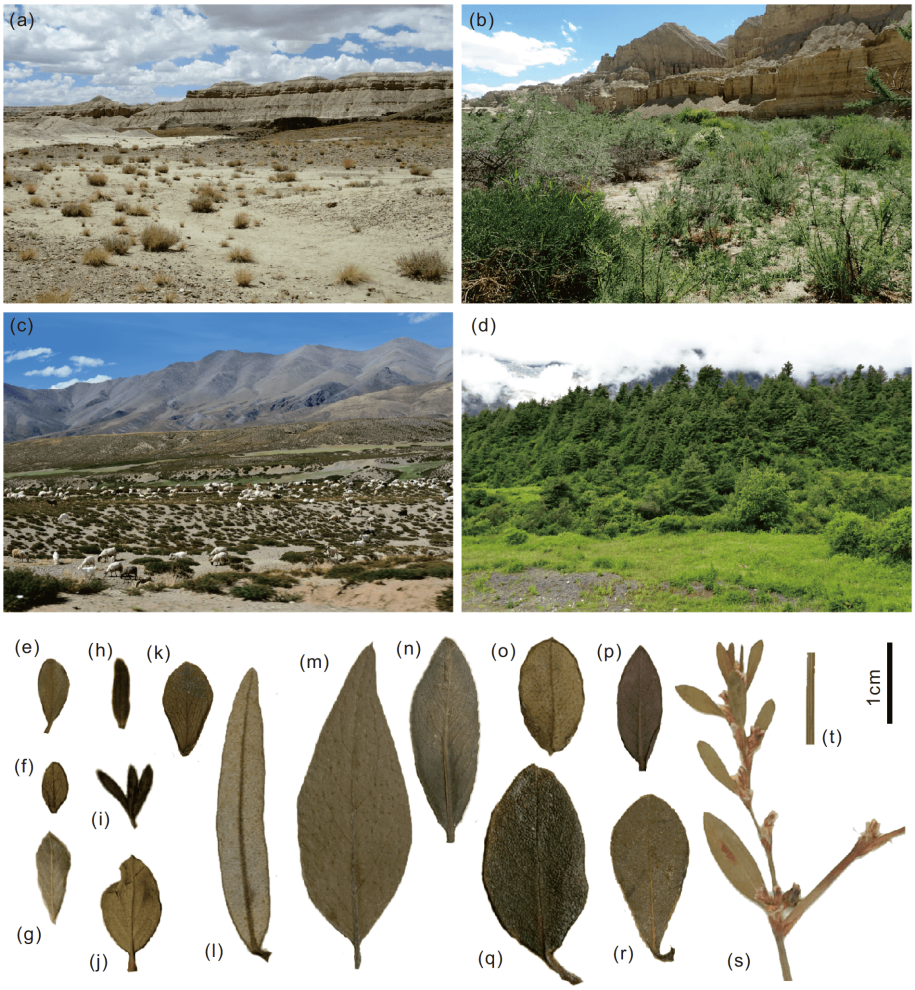



**图 5　青藏高原西部的不同植被面貌及与化石相似的现代种**

(a) 由蒿、麻黄等构成的高原荒漠植被(札达); (b) 由沙棘、忍冬、水柏枝等构成的河谷矮林-灌丛(札达); (c) 由锦鸡儿、金露梅、栒子、小檗等构成的高原灌丛(普兰); (d) 由云杉、冷杉等构成的高原暗针叶林(吉隆); (e) 细枝绣线菊(*Spiraea myrtilloides*); (f) 细叶忍冬(*Lonicera minutifolia*); (g) 印度锦鸡儿(*Caragana gerardiana*); (h) 棘枝忍冬(*Lonicera spinosa*); (i) 金露梅(*Potentilla fruticosa*); (j) 匍匐栒子(*Cotoneaster adpressus*); (k) 刺红珠(*Berberis dictyophylla*); (l) 沙棘(*Hippophae rhamnoides*); (m) 尖叶栒子(*Cotoneaster acuminatus*); (n) 奇花柳(*Salix atopantha*); (o) 鳞腺杜鹃(*Rhododendron lepidotum*); (p) 欧杞柳(*Salix caesia*); (q) 毛花杜鹃(*Rhododendron hypenanthum*); (r) 小蓝雪花(*Ceratostigma minus*); (s) 萹蓄(*Polygonum aviculare*); (t) 西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)

较高, 难以生长于干旱山坡之上, 而多见于河漫滩、湖边等生境, 蒿草属、萹蓄属等草本植物也只能生长在较为湿润的环境之中. 说明札达香孜植物群应是一个湖边较为开阔地带的灌丛群落. 这个群落基本上可看作青藏高原西部地带性灌丛与札达河谷灌丛矮林的共存类型, 其中栒子属、绣线菊属、金露梅等成分在札达盆地的现代植被中已难觅踪迹.

从叶相方面来看, 按照CLAMP中的叶大小划分方法(Spicer等, 2009; Yang等, 2011), 札达香孜植物群属于小叶灌丛, 全部由微型和小型叶组成(网络版附录2), 多数化石类群叶形圆钝, 叶柄较短或无. 其中, 极微型(Nanophyll)占12%, 微型(Leptophyll) Ⅰ占24%, 微型 Ⅱ 占26%, 小型(Microphyll) Ⅰ 占38%, 其中最大的沙棘叶片也不过长3~4cm. 此叶大小等级即便在灌丛植被中也属于较为极端的类型(Jacobs, 1999). 叶片大小与降水量直接相关(Peppe等, 2011), 表明该群落受到了较大的水分压力, 处于维持灌丛而略高于荒漠的临界点附近.

本研究重建的札达盆地古植被面貌与前人得出的结论有一定差异. 李建国和周勇(2001)的孢粉分析显示札达盆地中有从灌丛草原-暗针叶林-低山常绿阔叶林的一系列植被序列. Wu等(2014)的孢粉分析结果则显示札达盆地在上新世时周边主要为由云杉(*Picea*)、冷杉(*Abies*)、松(*Pinus*)等构成的暗针叶林. 而余佳等(2007)对古格剖面孢粉的分析又表明当地曾有落叶阔叶林和针叶林出现的信号. 然而目前在札达盆地中还没有发现任何指示森林植被的大化石, 造成这种孢粉与大化石差异的原因可能有: (1) 札达盆地在新生代晚期经历了剧烈的环境变化, 自中新世以来, 植被逐渐从阔叶林变为针叶林再变为灌丛、荒漠, 这些状态保存在数百米厚的地层之中, 札达香孜植物群只是这个过程中的一个片段, 今后需要准确厘定不同研究所对应的层位. (2) 在年均温0~7℃条件下, 降水量-蒸发量不同导致的水分差异会造成暗针叶林-灌丛-草甸-荒漠之间的迅速转化(Dodds等, 2014; Whittaker, 1975). 上新世时的降雨量可能处于维持灌丛和暗针叶林的过渡阶段, 地形地貌形成了水分条件不同的生境, 差异性的埋藏便导致了不同的植被重建结果. (3) 札达盆地上新世孢粉中以气花传粉类群为主, 在喜马拉雅完全隆升前可能受到了大气环流和喜马拉雅山谷中进入的长距离传播的孢粉的强烈影响.

### 5.2 札达香孜地区上新世时的古气候

青藏高原地区现代气候在东西部有着明显差异, 地带性植被类型与气候密切关联, 在水热条件改善时会逐渐向暗针叶林方向演替, 恶化时则会退化为荒漠(张经纬等, 1988; 张新时, 1991). 林芝、拉孜、狮泉河三地的现代环境可以体现这种渐变(表2): 东部温度(年均约9℃)和降水(年均约700mm)最高的林芝主要为暗针叶林(图5d); 中部适中年均温(年均约7℃)和降水(年均约300mm)的拉孜主要为高原落叶灌丛(图5c); 最西部狮泉河的年均温(年均约1℃)和降水(年均低于100mm)均较低, 只有高寒荒漠植被(图5a). 在最西部的札达盆地中, 环境也随着地形有较大分异: 盆地北部的香孜地区位于高原阶地上, 气候与狮泉河相似(表2), 为高寒荒漠. 而坐落于河谷之中的札达县城, 年均温为3.9℃. 最热月均温9~13℃; 最冷月均温−7.1~1.1℃, 年降雨量100~170mm, 气候较阿里地区其他县份温和, 有“阿里小江南”之称, 河谷中生长着灌丛和矮林(图5b).

通过共存分析和叶相-气候多变量分析(图6)得到的上新世札达香孜地区古气候重建表明(表2): 两种方法重建出的古气候结果基本一致. 年均温均接近现代拉孜站的数值, 高于狮泉河站5~6℃. 最热月、最冷月均温与拉孜站相差不大, 同样明显高于狮泉河站. 冬季

**表 2 札达香孜植物群古气候重建值与青藏高原现代气候对比**

| 气候指标 | 现代气候 | | | 札达植物群古气候 | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 狮泉河站 | 拉孜站 | 林芝站 | 共存分析CA | 叶相分析CLAMP |
| 年均温MAT(℃) | 1.0 | 7.0 | 9.1 | 3.05~10.42 | 6.78±4.10 |
| 最热月均温MTWM(℃) | 14.4 | 15.1 | 16.2 | 10.16~17.90 | 20.66±3.97 |
| 最冷月均温MTCM(℃) | −12.0 | −1.9 | 1.0 | −4.23~1.45 | −8.30±6.92 |
| 生长期GRS(month) | – | – | – | – | 8.78±1.92 |
| 年降水量MAP/生长季降水量GSP(mm) | 66.4 | 328.3 | 692.5 | 505~893 | 677.5±569.6 |
| 月均降水量MMGSP(mm) | 5.5 | 27.4 | 57.7 | 42.08~74.42 | 75.8±61.1 |
| 最湿月降水量MPWET(mm) | 23.8 | 118.5 | 143.3 | 104.25~162.75 | – |
| 最干月降水量MPDRY(mm) | 0.3 | 0.1 | 1.0 | 2.5~3.0 | – |
| 最暖月降水量 MPWAR(mm) | 21.4 | 43.3 | 143.3 | 101.5~182.25 | – |
| 最湿三个月降水量X3.WET(mm) | 50.9 | 272.2 | 384.7 | – | 246.5±335.5 |
| 最干三个月降水量X3.DRY(mm) | 2.6 | 0.3 | 6.7 | – | 112.2±134.0 |
| 海拔ALT(m) | 约4250 | 约4000 | 约2900 | 3536~4176 | – |
| 可存在的植被类型 | 荒漠-草甸 | 草甸-灌丛 | 灌丛-暗针叶林 | 灌丛-暗针叶林 | 灌丛-暗针叶林 |

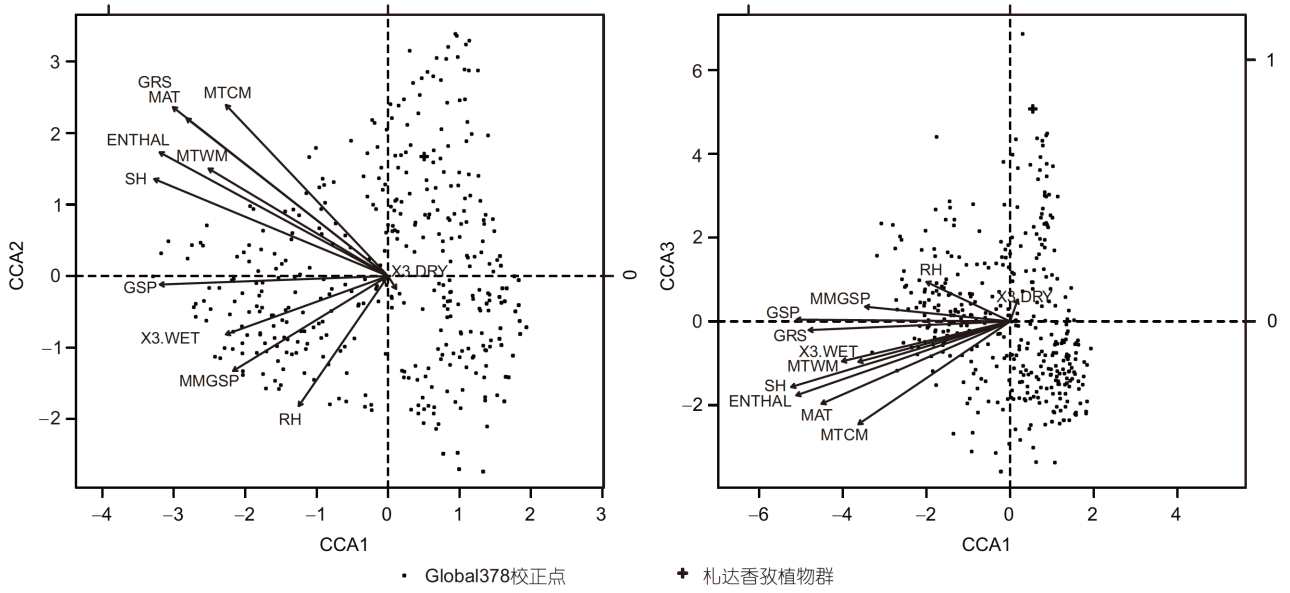



**图 6　典型相关分析(CCA)反映的札达香孜植物群叶相在Global378叶相空间中的位置**

最低温较为温和，不会出现–10℃以下的极端月均温. 在降水方面，重建的年降雨量均达到了500mm以上，完全达到了维持灌丛植被的要求(表2，拉孜站)，甚至可以形成暗针叶林(表2，林芝站). 最暖月与湿月范围一致，而最干月降水量则极低，表明当时已有了明显的雨热同期和季节性降水差异. 而季节性的极端干旱会促进落叶灌丛的发展而不利于草甸的形成，这也与植物群的植被特征一致.

### 5.3　青藏高原西端新生代晚期的古环境变化

综合古植被和古气候重建结果表明，札达香孜化石产地的气候在上新世时较现代有着更高的温度和降水量, 形成了高原灌丛植被, 其群落的物种组成与现今西藏西部的高原灌丛相近. 在某些环境优越的地带(表2), 或许还可以形成暗针叶林植被(Wu等, 2014). 然而, 札达香孜地区现在的气候条件已不能维持这一类型的植被，取而代之的是以稀疏草本构成的草地甚至荒漠(图2). 札达盆地中的植被与克什米尔的低山荒漠类似, 而与青藏高原西部的地带性植被差异较大(张新时, 1991). 物种组成与高原西部地带性植被明显不同，而是更接近克什米尔地区的干旱荒漠(张新时, 1991). 这表明上新世以后这一地区经历了明显的降水量下降, 极端的干旱化极大地影响了植被面貌和区系组成. 古近纪晚期以来的气候变化造成了全球森林退缩、草原快速增长，其主要因素便是降水量的减少(Woodward等, 2004). 受到青藏高原隆升的影响，亚洲中部地区自中新世以来便开始了干旱化(Miao等, 2013, 2012; Ruddiman和Kutzbach, 1989). 耐旱灌木锦鸡儿属(*Caragana*)的产生与分化，就是这一过程对生物群的影响结果(Zhang和Fritsch, 2010)，多样化的锦鸡儿属植物在札达香孜植物群中也有体现，表明该植物群处于这个干旱化过程之中. 这一进程在上新世后可能发生了急增(Sun等, 2017)，使得亚洲中部逐渐形成了以蒿属、藜科和麻黄属为优势的荒漠植被(方小敏等, 2008)，札达盆地中的荒漠植被也属于这一类型(潘锦堂等, 1979).

本研究还表明，札达盆地在上新世时的海拔可能已经达到了较高的高度：香孜植物群大多为适应高原的类群，少有低海拔类群；利用现代最近亲缘种共存法重建的札达香孜地区的古海拔为3520~4160m. 考虑到上新世时更为温暖气候下植被分布海拔的响应，得到校正值为+16m, 因此古海拔为3536~4176m. 香孜地区的现代海拔为3990m, 包含在这一范围内. 动物化石证据也表明该地在上新世时已达到了较高的海拔，有着能适应寒冷的气候的动物类群(Deng等, 2011), 盆地中大量出现的开阔植被为这些动物的生存提供了条件(Deng等, 2012). 上新世之后随着气候的继续恶化，这些动物也逐渐被适应性更强的偶蹄类所替代(Wang等,

2015).

札达香孜植物群的大化石为湖相沉积埋藏, 从植被面貌来看, 上新世时盆地中的湖泊应具有更大规模. 札达组地层中的鱼类化石显示上新世时盆地中水系应更加发达, 不仅有河流也有大量湖泊生境(Wang等, 2015). 构造方面, 研究认为札达为断层凹陷湖盆, 曾经有广阔的湖面(朱大岗等, 2004), 随着上新世后断层活动的减弱、象泉河谷的打开, 外流加剧而逐渐干涸(Kempf等, 2009; Saylor等, 2010; 朱大岗等, 2004), 降水的不断减少更是加剧了这一过程. 以上这些均与植物反映出的状况相一致.

## 6 结论

本研究首次报道了青藏高原西部札达香孜上新世大化石植物群. 研究表明, 札达盆地香孜地区上新世时的植被以高原灌丛为主; 锦鸡儿、绣线菊、栒子、金露梅、沙棘等小型叶落叶灌木是组成群落的主要成分; 基于植物大化石类群及叶片形态特征组合, 利用不同方法定量重建札达盆地香孜地区上新世时的古气候, 表明其温度和降雨量各项参数均高于现在, 有着较明显的季节性降水差异; 该地区的海拔在上新世时已与现在较相近; 上新世以来高原的干旱化驱动了植被从高原灌丛向高原荒漠的转变. 随着在该地区新生代古植物学研究的开展, 有望进一步加深对青藏高原地质时期西部植被和环境变化及其相互联系的认识.

**致谢** 感谢中国科学院西双版纳热带植物园、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所、中国科学院昆明植物研究所的同事在野外工作过程中的帮助. 感谢西双版纳热带植物园公共技术服务中心在摄影上提供的支持.

## 参考文献

安芷生, 张培震, 王二七, 王苏民, 强小科, 李力, 宋友桂, 常宏, 刘晓东, 周卫健. 2006. 中新世以来我国季风-干旱环境演化与青藏高原的生长. 第四纪研究, 26: 678–693

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

方小敏, 吴福莉, 韩文霞, 王亚东, 张玺正, 张伟林. 2008. 上新世-第四纪亚洲内陆干旱化过程——柴达木中部鸭湖剖面孢粉和盐类化学指标证据. 第四纪研究, 28: 874–882

郭双兴. 1980. 青海泽库中新世植物群. 古生物学报, 19: 406–411+441

李浩敏, 郭双兴. 1976. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报, 15: 598–609

李建国, 周勇. 2001. 西藏西部札达盆地上新世孢粉植物群及古环境. 微体古生物学报, 18: 89–96

刘尚武, 潘锦堂, 张盍曾. 1979. 西藏阿里地区植物区系. 见: 青海省生物研究所, 编. 北京: 科学出版社. 73–78

孟宪刚, 朱大岗, 邵兆刚, 杨朝, 孙立倩, 王建平, 韩同林, 杜建军, 韩建恩, 余佳. 2004. 西藏阿里札达盆地上新统中犀类化石的发现及意义. 地质通报, 23: 609–611

孟宪刚, 朱大岗, 邵兆刚, 杨朝斌, 韩建恩, 余佳, 孟庆伟. 2005. 西藏阿里札达盆地上新统鼠兔类牙齿化石的发现. 地质通报, 24: 1175–1178

潘锦堂, 张盍曾, 刘尚武. 1979. 西藏阿里地区的植被. 见: 青海省生物研究所, 编. 北京: 科学出版社. 73–78

钱方. 1999. 青藏高原晚新生代磁性地层研究. 地质力学学报, 5: 22–34

陶君容. 1988. 西藏拉孜县柳区组植物化石组合及古气候意义. 中国科学院地质研究所集刊, 3: 223–238

陶君容, 周浙昆, 刘裕生. 2000. 中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变. 北京: 科学出版社. 56–57

吴征镒. 1987. 西藏植物志. 北京: 科学出版社

徐仁. 1973. 西藏南部珠穆朗玛峰地区植物化石的发现及其意义. 植物学报, 15: 254–258

徐仁, 陶君容, 孙湘君. 1973. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义. 植物学报, 15: 103–114

余佳, 罗鹏, 韩建恩, 孟庆伟, 吕荣平, 孟宪刚, 朱大岗, 邵兆刚. 2007. 西藏札达盆地古格剖面孢粉记录及其反映的古环境信息. 中国地质, 34: 55–60

张经纬, 李渤生, 王金亭, 陈伟烈. 1988. 西藏植被. 北京: 科学出版社. 1–589

张青松, 王富葆, 计宏祥, 黄万波. 1981. 西藏札达盆地的上新世地层. 地层学杂志, (3): 62–66

张新时. 1991. 西藏阿里植物群落的间接梯度分析, 数量分类与环境解释. 植物生态学报, 15: 101–113

周勇, 丁林, 邓万明, 张进江. 2000. 札达盆地构造旋回层及其地质意义. 地质科学, (3): 305–315

周浙昆, 杨青松, 夏珂. 2007. 栎属高山栎组植物化石推测青藏高原的隆起. 科学通报, 52: 249–257

朱大岗, 孟宪刚, 邵兆刚, 杨朝斌, 孙立倩, 王建平, 韩同林, 韩建恩, 杜建军, 余佳. 2004. 西藏阿里札达盆地上新世-早更新世沉积相及其构造演化特征. 地质力学学报, 10: 245–252

Ai K K, Shi G L, Zhang K X, Ji J L, Song B W, Shen T Y, Guo S X. 2019. The uppermost Oligocene Kailas flora from southern Tibetan Plateau and its implications for the uplift history of the southern

Lhasa terrane. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 515: 143–151

An Z S, Kutzbach J E, Prell W L, Porter S C. 2001. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since Late Miocene times. Nature, 411: 62–66

Brookfield M E. 2008. Evolution of the great river systems of southern Asia during the Cenozoic India-Asia collision: Rivers draining north from the Pamir syntaxis. Geomorphology, 100: 296–311

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

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

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

Dodds W K, Gido K, Whiles M R, Daniels M D, Grudzinski B P. 2014. The stream biome gradient concept: Factors controlling lotic systems across broad biogeographic scales. Freshwater Sci, 34: 1–19

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

Jacobs B F. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 145: 231–250

Jia L B, Su T, Huang Y J, Wu F X, Deng T, Zhou Z K. 2018. First fossil record of *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the Qinghai-Tibetan Plateau: Implications for morphological evolution and biogeography. Jnl Sytematics Evol, 57: 94–104

Kempf O, Blisniuk P M, Wang S F, Fang X M, Wrozyna C, Schwalb A. 2009. Sedimentology, sedimentary petrology, and paleoecology of the monsoon-driven, fluvio-lacustrine Zhada Basin, SW-Tibet. Sediment Geol, 222: 27–41

Li J J, Fang X M. 1999. Uplift of the Tibetan Plateau and environmental changes. Chin Sci Bull, 44: 2117–2124

Li X C, Xiao L, Lin Z C, He W, Yang Q, Yao Y Z, Ren D, Guo J F, Guo S X. 2016. Fossil fruits of *Koelreuteria* (Sapindaceae) from the Miocene of northeastern Tibetan Plateau and their palaeoenvironmental, phytogeographic and phylogenetic implications. Rev Palaeobot Palynol, 234: 125–135

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

Miao Y F, Fang X M, Wu F L, Cai M T, Song C H, Meng Q Q, Xu L. 2013. Late Cenozoic continuous aridification in the western Qaidam Basin: Evidence from sporopollen records. Clim Past, 9: 1863–1877

Miao Y F, Herrmann M, Wu F L, Yan X L, Yang S L. 2012. What controlled Mid-Late Miocene long-term aridification in Central Asia?—Global cooling or Tibetan Plateau uplift: A review. Earth-Sci Rev, 112: 155–172

Peppe D J, Royer D L, Cariglino B, Oliver S Y, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams J M, Correa E, Currano E D, Erickson J M, Hinojosa L F, Hoganson J W, Iglesias A, Jaramillo C A, Johnson K R, Jordan G J, Kraft N J B, Lovelock E C, Lusk C H, Niinemets U, Peñuelas J, Rapson G, Wing S L, Wright I J. 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: Global patterns and paleoclimatic applications. New Phytol, 190: 724–739

Raymo M E, Ruddiman W F. 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate. Nature, 359: 117–122

Ruddiman W F, Kutzbach J E. 1989. Forcing of late Cenozoic northern hemisphere climate by plateau uplift in southern Asia and the American West. J Geophys Res, 94: 18409–18427

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

Saylor J, DeCelles P G, Gehrels G. 2007. Origin of the Zhada Basin, SW Tibet: A tectonically dammed paleo-river valley. 2007 GSA Denver Annual Meeting. 39: 437

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

Spicer R A, Harris N B W, Widdowson M, Herman A B, Guo S X, Valdes P J, Wolfe J A, Kelley S P. 2003. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. Nature, 421: 622–624

Spicer R A, Valdes P J, Spicer T E V, Craggs H J, Srivastava G, Mehrotra R C, Yang J. 2009. New developments in CLAMP: Calibration using global gridded meteorological data. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 283: 91–98

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

Su T, Spicer R A, Li S H, Xu H, Huang J, Sherlock S, Huang Y J, Li S F, Wang L, Jia L B, Deng W Y D, Liu J, Deng C L, Zhang S T, Valdes P J, Zhou Z K. 2018. Uplift, climate and biotic changes at the Eocene-Oligocene transition in south-eastern Tibet. Natl Sci Rev, 6: 495–504

Sun J M, Liu W G, Liu Z H, Deng T, Windley B F, Fu B H. 2017.

Extreme aridification since the beginning of the Pliocene in the Tarim Basin, western China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 485: 189–200

Wang S F, Zhang W L, Fang X M, Dai S, Kempf O. 2008. Magnetostratigraphy of the Zanda Basin in southwest Tibet Plateau and its tectonic implications. Chin Sci Bull, 53: 1393–1400

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

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

Wang Y, Deng T, Biasatti D. 2006. Ancient diets indicate significant uplift of southern Tibet after ca. 7 Ma. Geology, 34: 309

Whittaker R H. 1975. Communities and Ecosystems. New York: MacMillan Publishing Company, Inc

Woodward F I, Lomas M R, Kelly C K. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. Philos Trans R Soc Lond B-Biol Sci, 359: 1465–1476

Wu F L, Herrmann M, Fang X M. 2014. Early Pliocene paleo-altimetry of the Zanda Basin indicated by a sporopollen record. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 412: 261–268

Xu C L, Su T, Huang J, Huang Y J, Li S F, Zhao Y S, Zhou Z K. 2019. Occurrence of *Christella* (Thelypteridaceae) in Southwest China and its indications of the paleoenvironment of the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent areas. Jnl Sytemat Evol, 57: 169–179

Xu H, Su T, Zhang S T, Deng M, Zhou Z K. 2016. The first fossil record of ring-cupped oak (*Quercus* L. subgenus *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider) in Tibet and its paleoenvironmental implications. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 442: 61–71

Yang J, Spicer R A, Spicer T E V, Li C S. 2011. 'CLAMP Online': A new web-based palaeoclimate tool and its application to the terrestrial Paleogene and Neogene of North America. Palaeobio Palaeoenv, 91: 163–183

Zhang M L, Fritsch P W. 2010. Evolutionary response of Caragana (Fabaceae) to Qinghai-Tibetan Plateau uplift and Asian interior aridification. Plant Syst Evol, 288: 191–199

(责任编委: 朱茂炎)