

中国表土花粉与建群植物地理分布的气候指示性对比

郑卓^{①*}, 黄康有^{②⑤}, 许清海^③, 吕厚远^④, Rachid Cheddadi^⑤, 罗运利^⑥,
Celia Beaudouin^①, 罗传秀^①, 郑艳伟^①, 李春海^⑦, 魏金辉^①, 杜春彬^①

① 中山大学地球科学系, 广州 510275;

② 中山大学环境科学与工程学院, 广州 510275;

③ 河北师范大学资源与环境科学学院, 石家庄 050016;

④ 中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029;

⑤ Institut des Sciences de l'Evolution Universite Montpellier II, Montpellier 34095, France;

⑥ 中国科学院植物研究所, 北京 100093;

⑦ 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008

* E-mail: ecszzhuo@mail.sysu.edu.cn

收稿日期: 2007-12-03; 接受日期: 2008-04-16

国家自然科学基金重点项目(批准号: 40331011)和国家自然科学基金(批准号: 40772113; 40325002)资助

摘要 利用中国建群植物数字化的地理分布数据与 1860 个中国表土样品花粉数据和气候插值, 定量分析了中国主要花粉含量与植物种类的地理分布和气候指示性. 研究结果显示, 绝大多数表土花粉含量的气候指示性与建群植物地理分布的气候区间是吻合的, 表土花粉与建群植物的气候阈值的重合取决于花粉与气候的正态分布关系. 此外, 部分花粉种类指示的气候相对于植物存在一定的偏移, 如杜鹃花科、菊科、禾本科和藜科等, 这与花粉的分类鉴定水平较低和自然植被的人为干扰有关. 本研究在较大空间尺度范围内将表土花粉与建群植物的气候指示性进行对比, 为全球生态学、第四纪环境和古气候学研究提供了重要的数据和参照.

关键词

表土花粉
建群植物
地理分布
气候
全球变化

植被地理分布的数字化及其与各气候参数的关系研究对全球变化所引起的陆地生态系统响应具有十分重要的意义. 植被类型建群植物的地理分布配准对研究植物与气候的定量关系是必不可少的. 当前, 许多生物地理模型已经将植物生理活动有关的气候因子作为划分生物类群的指标^[1-3]. 各种与植物地理分布相对应的气候因子还广泛用于划分植物功能型和生物群区的研究^[4-7]. 另一方面, 植物孢粉分析作为第四纪生态环境重建的重要手段也迫切需要定量研究植物与气候的关系, 特别是现代过程中自然植被表土中的花粉含量和植物分布与所对应的气

候关系, 这方面的研究在不同的空间尺度上前人已经积累了不少成果^[8-13]. 目前在第四纪孢粉分析对数据结果的定量研究中, 花粉与植被关系常采用 R 值法^[14-16], 地理空间孢粉与植被的研究还应用了 BIOME 的模拟方法^[1], 而花粉与气候的关系主要采用转换函数、主成分因子分析、气候响应面和最佳类比等方法^[17-23]等. 这些方法虽然能够一定程度重建过去的气候, 但并不能够进行植被与气候和花粉与气候的耦合相关性对比, 难以从实质上深度揭示表土花粉、植物和气候之间的相互关系. 本研究在中国植被主要建群植物数字化地理配准以及中国表土孢

粉分析的基础上,对植物、花粉的气候指示性进行了对比,为深入揭示花粉的气候指示意义和第四纪定量环境分析提供新的依据和参数。

1 研究方法 with 数据处理

1.1 主要建群植物分布的数字化地理配准

本研究对中国植被主要建群植物进行了地理配准数字化,植被分布资料主要来源于侯学煜等^[24]2001年编著的 1:100 万中国植被图集,基本方法是利用 GIS 软件选择配准工具并通过误差校正,对栅格图象数据进行投影变换处理和定义用户坐标系后进行地理经纬度配准。地理配准方法使植物物种的分布与地形图具有相同的地理坐标系统,本研究的地理空间栅格分辨率为 $10^{\circ}\times 10^{\circ}$ 。植物地理分布经过数字化,提取得到 196 种主要建群植物的地理配准数据,包括 90 种乔木、60 种灌木和 46 种草本。本文因篇幅所限,选择了与花粉种类相对应的部分植物种进行空间与气候的定量比较分析。

上述地理配准的经纬度数据的气候值获取采用了栅格化气候数据,其数据资源来自于 New 等^[25]的全球气象空间数据,时间序列为 1961~1990 年,气候参数包括月降水量和月平均气温等,采用克里格空间内插方法计算出各种气候参数值。该气候内插方法利用中国 581 个气象站实测数据进行了检验,通过海拔校正,两组数据相关系数年平均温度达到 0.97,年降雨量为 0.95。

1.2 现代表土孢粉数据

新近建立的中国表土孢粉数据集包含了 2162 个样品,由于本研究主要涉及孢粉与天然植被与气候关系对比,因此将明显人类活动(人工种植区和造林带)相关的样品剔除,保留了自然植被和天然次生林的样品,东部湿润地区汽车尘土采样点被全部剔除,同时还删除了花粉统计数低于 100 粒的样品。本文最后采用的样品数据为 1860 个,其中 1340 个样点由本研究通过野外采样取得,438 个样点来自于原中国第四纪孢粉数据库(中国第四纪孢粉数据库小组,1999)的表土数据^[26],另有 82 个样品来自于文献的统计表格和数字化。野外的采样方法:湿润区在林内 $10\text{ m}\times$

10 m 范围内梅花点状取多个样品混合,同时进行植物样方调查,表土样一般在枯枝层下表层 $0\sim 2\text{ cm}$ 土壤,部分苔藓发育的地方取苔藓样品。干旱区 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 范围内多点取样,同时统计植物盖度。新样点的空间定位采用 GPS 卫星定位。整个孢粉数据集样点的分布基本涵盖了陆地绝大部分植被类型。孢粉样点的气候内插采用了克里格内插法,由于软件计算气象数值时为每个样点提供的海拔与样点实际海拔之间存在一定的差值,因此气温指标的内插结果需要根据孢粉样点的实际海拔进行校正。从中国所有栅格点对应的温度和降雨图上可以看出,所采用的孢粉样点基本上覆盖了中国大陆各个气候带(图 1)。本研究选取了现代植物与孢粉的主要种类进行对比,表土孢粉含量的表示采用百分比数值,其含量的计算排除了所有的蕨类孢子和藻类。

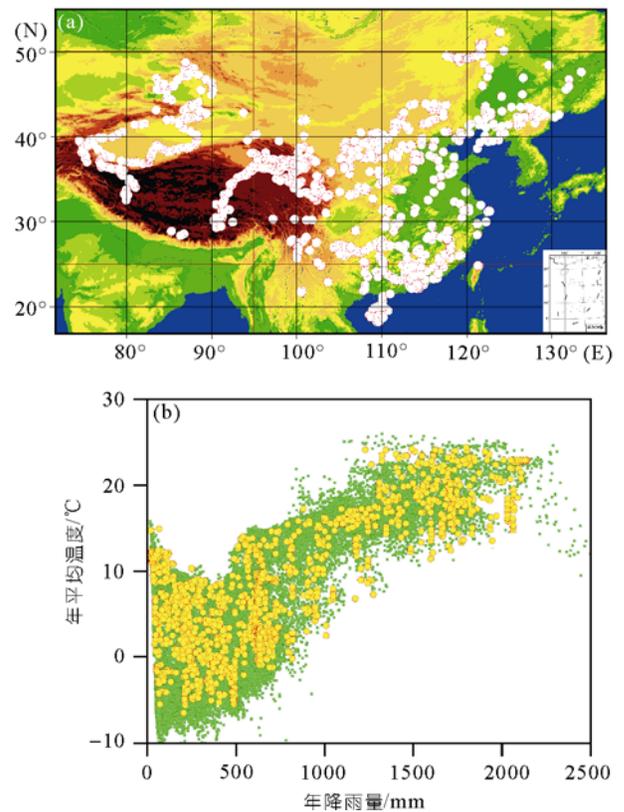


图 1

(a) 中国表土孢粉样点地理分布示意图(白色为采样点,彩色底图为地貌);(b) 中国表土孢粉样点分布的气候参数散点图(黄色)和中国 $10^{\circ}\times 10^{\circ}$ 栅格分辨率的年平均温度(单位: $^{\circ}\text{C}$)和年降雨量(单位: mm)(绿色)

2 植物地理分布和表土花粉的气候特征及其对比

对中国建群植物属种地理分布的气候特征与表土孢粉数据的气候特征进行对比, 首先需要将数字化的植物属种与孢粉名称进行对应匹配. 由于建群植物分类水平与孢粉类型鉴定水平之间存在较大差异, 所采用的建群植物数据大部分建立在种一级分类单位, 而孢粉数据由于鉴定上的原因常常是属一级分类单位, 且大部分草本植物只能鉴定到科一级单位. 因此需要对植物和花粉的种类名称进行匹配, 建立共同的可供对比的植物种类(表 1).

为了探讨植被分布、孢粉含量与气候参数的关系和生物气候可信区间, 每个植物种类在不同气候值出现的栅格数称出现频率, 为了有利于统一对比, 本文将植物栅格所对应的气候出现频率值用百分比来表示, 即出现频率为 0 所对应的气候值是表示该植物地理分布的气候绝对最低值, 而 100% 则表示该植物地理分布相应气候的绝对最高值, 50% 则为中间值. 为了减少植物地理分布偶然性对气候值的可信度的影响, 采用了 6 分位数统计学方法^[27], 以便对每一种植物分布所对应的气候值栅格数的集中趋势和离散程度进行分析. 本研究用 10% 和 90% 分别表示植物地理分布所对应的生物气候区间. 同样, 利用分位数函数可以将孢粉类型的不同含量等级分别计算其生物气候适应区间, 从而获得不同的孢粉生物气候阈值.

以桦木属(*Betula*)为例, 本文对该属的 4 个主要

建群种进行了植物分布地理配准数字化(图 2), 其地理分布与表土花粉桦属的等值线分布具较好的对应性. 上述植物分布栅格和表土花粉样点的气候内插得出两组数值, 其中一组气候值为桦木属 4 个物种 10'×10' 地理分辨率的生物气候值, 另一组为表土花粉样点中桦木属花粉不同含量所对应的气候值. 两组数据的对比表明, 桦木属花粉 >10% 的所有样点无论是年平均温度还是年降雨量都与该属的 3 个种(*B. Platyphylla*, *B. Ermanii*, *B. fruticosa*)的生物气候区间十分吻合(图 3), 而分布于西南部的 *B. Albo-sinensis* 由于高海拔表土花粉采样点少, 因而部分气候区间在花粉谱中没有反映出来. 此外, 图 3 还指示了在温度较低的植物群落中, 桦木属的优势度较高, 花粉含量可达到 60% 以上, 而在年均温 >3°C 的群落中, 桦木属花粉含量的优势度一般低于 50%. 如果将植物分

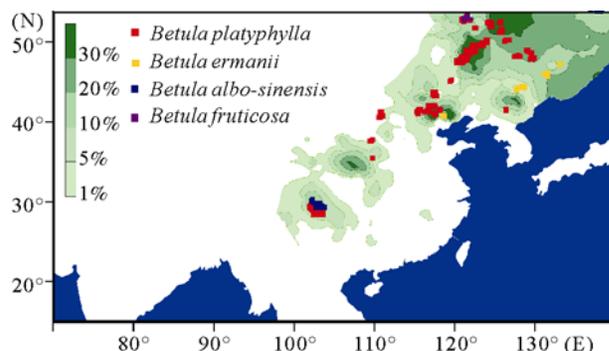


图 2 桦木属(*Betula*)表土花粉百分含量等值线以及对应的桦木属 4 个优势植物种数字化栅格分布对比图

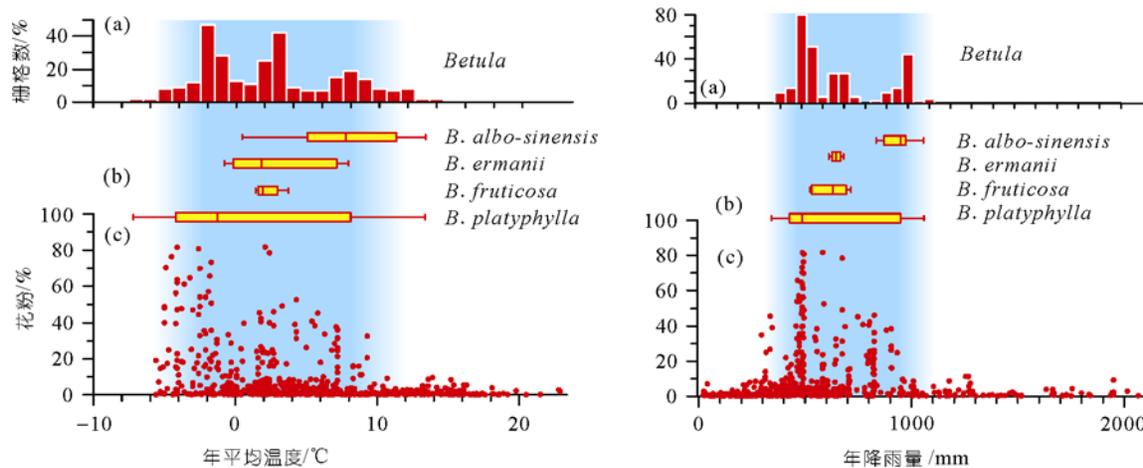


图 3 桦木属优势植物分布与表土花粉的气候指示性对比

(a) 桦木属植物分布对应气候的 10'×10' 分辨率栅格点数; (b) 桦木属 4 个种的气候百分位数可信区间, 棒状部分为 10%~90% 可信区间, 细线两端为百分位数的上限和下限(最大值和最小值); (c) 表土花粉桦木属百分含量的气候对应值

表 1 主要花粉种类与数字化地理配准的优势植物建群种对照表

科	花粉类型	优势植物属种	科	花粉类型	优势植物属种
Asteraceae	Artemisia	<i>Artemisia ordoica</i> <i>A. sphaerocephala</i> <i>Artemisia</i> sp1 <i>Artemisia</i> sp2 <i>Artemisia</i> sp3 <i>Artemisia</i> sp4 <i>Artemisia</i> sp5		Quercus 落叶	<i>Quercus acutissima</i> <i>Q. aliena</i> <i>Q. aquifolioides</i> <i>Q. liaotungensis</i> <i>Q. mongolica</i> <i>Q. semecarpifolia</i> <i>Q. variabilis</i>
	Asteraceae	<i>Filifolium sibiricum</i> <i>Saussurea japonica</i>		Fagus	<i>Fagus longipetiolata</i>
Betulaceae	Betula	<i>Betula albo-sinensis</i> <i>B. ermanii</i> <i>B. fruticosa</i> <i>B. platyphylla</i>	Myrtaceae	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> <i>Rhodomyrtus tomentosa</i> <i>Baeckea frutescens</i>
	Corylus	<i>Corylus heterophylla</i>	Pinaceae	Abies	<i>Abies delavayi</i> var. <i>motuoensis</i> <i>A. fabric</i> <i>A. georgei</i> <i>A. kawakamii</i> <i>A. nephrolepis</i> <i>A. spectabilis</i>
Chenopodiaceae	Chenopodiaceae & Amaranthaceae	<i>Anabasis aphylla</i> <i>A. cretacea</i> <i>Ceratoides ammodendron</i> <i>C. slatens</i> <i>Halocnemum belangriana</i> <i>H. strabiaceum</i> <i>Haloxylon ammodendron</i> <i>Kalidium foliatum</i> <i>Salsola collina</i> <i>Suaeda heterotera</i> <i>Sympegma regelii</i>		Larix	<i>Larix gmelinii</i> <i>L. olgensis</i> var. <i>changpaiensis</i> <i>L. principis-rupprechtii</i> <i>L. sinirica</i>
				Picea	<i>Picea asperata</i> <i>P. crassifolia</i> <i>P. jezoensis</i> <i>P. likiangensis</i> <i>P. likiangensis</i> var. <i>balfouriana</i> <i>P. likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i> <i>P. meyeri</i> <i>P. morrisonicola</i> <i>P. purpurea</i> <i>P. schrenkiana</i> <i>P. wilsonii</i>
Cyperaceae	Cyperaceae	<i>Carex moorcroftii</i> <i>C. subcapitata</i> <i>Cyperus rotundus</i> <i>Kobresia pygmaea</i>			
Ephedraceae	Ephedra	<i>Ephedra sinica</i>			
Ericaceae	Ericacaceae	<i>Lyonia ovalifolis</i> <i>Rhododendron capitatum</i> <i>R. fastigiatum</i> <i>R. impeditum</i> <i>R. nivale</i> <i>R. setosum</i> <i>R. simsii</i> <i>R. thymifolium</i> <i>Vaccinium bracteatum</i>	Poaceae	Poaceae	<i>Bothriochloa ischaemum</i> <i>Festuca ovina</i> <i>F. sulcata</i> <i>Heteropogon contortus</i> <i>Hordeum brevisubulatum</i> <i>Leymus mollis</i> <i>Orinus thoroldii</i> <i>Pheum pretense</i> <i>Phragmites communis</i> <i>Phyllostachys congesta</i> <i>Poa annua</i> <i>Psammochloa villose</i> <i>Sinocalamus affinis</i> <i>Stipa baicalensis</i> <i>S. breviflora</i> <i>S. bungeana</i> <i>S. capillata</i> <i>S. glareosa</i> <i>S. gobica</i> <i>S. grandis</i> <i>S. kirghisorum</i> <i>S. krylovii</i> <i>S. purea</i> <i>Themeda triandra</i> var. <i>japonica</i> <i>Achnatherum splendens</i> <i>Aneurolepidium Chinese</i>
	Euphorbiaceae	Mallotus - Alchornea & Macaranga			
Fagaceae	Castanopsis & Lithocarpus	<i>Castanopsis armata</i> <i>C. carlesii</i> <i>C. concinna</i> <i>C. delavayi</i> <i>C. eyrei</i> <i>C. formosana</i> <i>C. hystrix</i> <i>C. indica</i> <i>C. orthacantha</i> <i>C. sclerophylla</i>			
		<i>Cyclobalanopsis flaucooides</i> <i>C. giaucooides</i> <i>C. multinervis</i> <i>C. stewardiana</i>			
Fagaceae	Cyclobalanopsis		Salicaceae	Salix	<i>Salix takasagoalpina</i>

布栅格点数量用棒状图表示(图 3(a)), 可以同时了解各气候值所对应的植物分布面积(栅格点数)、各物种的生物气候区间和表土花粉含量等信息。

本文对中国表土孢粉数据中的主要种类进行了植物分布对比研究, 因篇幅所限, 本文选择了部分主要花粉进行了对比分析, 首先只挑选了花粉含量大于 5% 的种类, 此外, 由于植物数字化的种仅为建群种, 非建群种植物没有数字化数据, 所以有个别较高含量的孢粉类型找不到相应的植物物种数据进行匹配, 这些花粉类型本文也没有进行对比研究。表 1 的数字化的植物种类仅包括了我国植被类型中最主要和在群落中最具有优势植物属种。另外, 需要特别说明的是花粉中的菊科(Asteraceae)是指除 *Artemisia* 外的所有菊科花粉; 大戟科的 *Mallotus-Alchornea* 花粉包括了 *Macaranga*; 壳斗科的 *Castanopsis* 花粉包括了 *Lithocarpus*; 此外, *Cyclobalanopsis* 花粉与常绿的 *Quercus* 实际较难区分, 因此将常绿栎类也归入了该属。

裸子植物花粉中, 松属(*Pinus*)在大多数表土样品中都有较高的含量, 而作为植被群落优势种主要有 9 种, 根据其植物分布点栅格所内插的气候, 松属年均温为 $-5\sim 23^{\circ}\text{C}$, 跨度达到 28°C , 年降雨量从 $400\sim 2400\text{ mm}$ 。可见, 松属花粉在属一级单位所对应的气候区间很大, 可以从热带一直到寒温带, 因而松作为属一级分类单位对温度的指示意义不强, 此外, 松属花粉对降雨量的拟合可以发现, 松属中的乔松、长白松和高山松等植物最低降雨量下限为 409 mm , 而松属花粉在 $400\sim 200\text{ mm}$ 区间的含量仍经常达到 60%, 可见在无森林生长的区域, 风力的搬运是一些花粉在植物分布区之外存在的主要原因。然而, 对于颗粒较大的裸子植物花粉如云杉、落叶松、冷杉则与植物分布具有较好的对应性, 也同时表现出对气候的敏感性。云杉属 11 个种的地理分布栅格点气候从年均温 $-8\sim 18^{\circ}\text{C}$, 跨度虽然也达到 20°C , 然而 10%~90% 可信区间内的年均温范围缩小为 $-1.2^{\circ}\text{C}\sim 9.3^{\circ}\text{C}$ 。云杉花粉的气候对比表明, 植物分布与表土花粉两者之间的气候关系较为相似, 两类数据集的可比性是很强的。从图 4 和 5 还可以发现, 花粉的最高值区至少与 8 个云杉种有关, 而 -6°C 左右的另一个花粉含量峰值实际上与 *Picea jezoensis* 和 *P. schren-*

kiana 2 个种有关, 这两个种分别位于东北大兴安岭针叶林和新疆的天山山脉。云杉属植物与花粉的年降雨量对比表明, 花粉数据集显示的降雨量略低于植物分布的降雨量, 其原因主要是花粉样点西北地区较多, 尤其是北疆的阿尔泰山有不少孢粉样点, 而植被数字化的数据集以东部地区的云杉分布为主, 新疆北部阿尔泰山的云杉未被数字化, 所以花粉体现的降雨量值与植物相比偏小。落叶松属植物与花粉的温度和降雨对应的也比较好, 从落叶松的降雨特征可以发现, 花粉含量较高的降雨量区间所对应的植物分布主要是东北大兴安岭和长白山的 *Larix gmelinii* 和 *L. olgensis* var. *changpaiensis*。冷杉属植物在花粉含量中除了分布于台湾岛的 *A. kawakamii* 没有高含量显示外, 其他 5 个植物种都与花粉的气候区间十分吻合。冷杉花粉含量 $>30\%$ 的气候区间主要与 4 个种的植物分布有关(*Abies delavayi*, *A. fabri*, *A. georgei*, *A. spectabilis*)。

被子植物木本类型的植物与花粉的生物气候区间均具有很好的对应性, 除了上一节描述的桦木属外, 壳斗科是中国植被阔叶林的重要建群组分之一, 根据该科的花粉形态鉴定水平, 本文分成四大类型: (1) *Castanopsis* 类型(含 *Lithocarpus*); (2) *Fagus* 类型; (3) *Cyclobalanopsis*(含栎属常绿类型); (4) *Quercus* 落叶类型。*Castanopsis* 属植物主要分布于中国的东南部和西南部, 对该属 10 个植物种分布点栅格和该类型花粉相应的气候值分析, 年均温范围和年降雨量区间均十分吻合(图 4, 5)。壳斗科其他植物分布与表土花粉的气候指示性都具有很高的相似性, 但一般情况下表土花粉表达的气候区间较植物分布要大, 原因是花粉含量包含了所有的自然植被分布范围, 而所选择的相关植物仅仅包括了群落具有优势地位的物种分布范围。另一方面, 壳斗科花粉属于被子植物花粉产量较高的植物, 在阔叶林中尽管有时不是优势组份, 但其花粉含量还是比较高的。

本文被子植物木本花粉与植物种类的对比还包括了 *Corylus*, *Eurya*, *Hamamelidaceae*, *Mallotus*, *Myrtaceae*, *Platycarya*, *Salix* 等(图 4, 5, 表 2)。上述部分花粉如 *Corylus*, *Salix*, *Fagus* 的对应植物尽管为单个种, 但花粉含量在大于 5% 或 10% 时与植物的气候区间仍具有较好的对应。

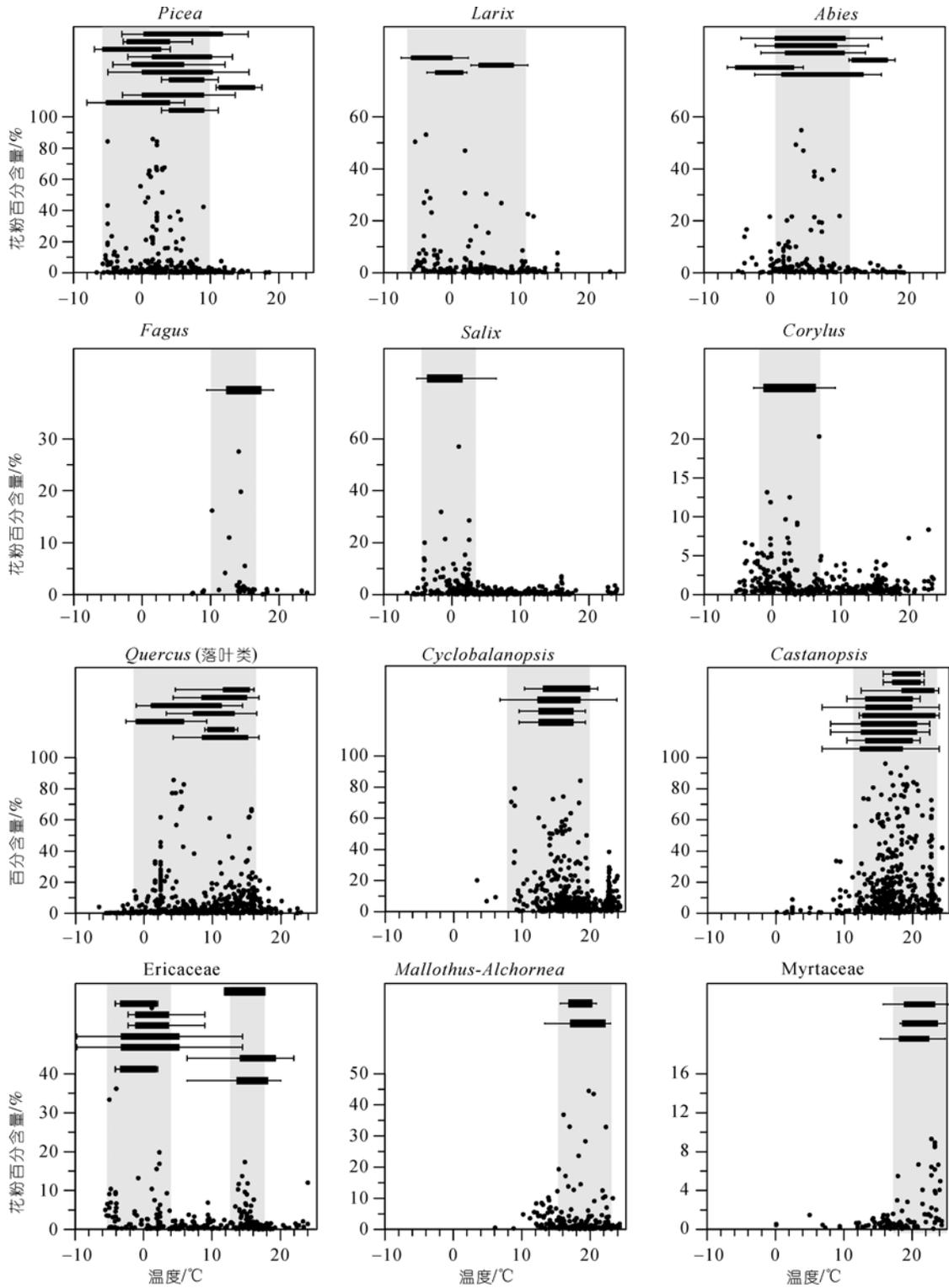


图4 主要木本植物种类花粉含量与建群植物优势种的年平均温度相关性对比
植物气候区间的对应种类见表1

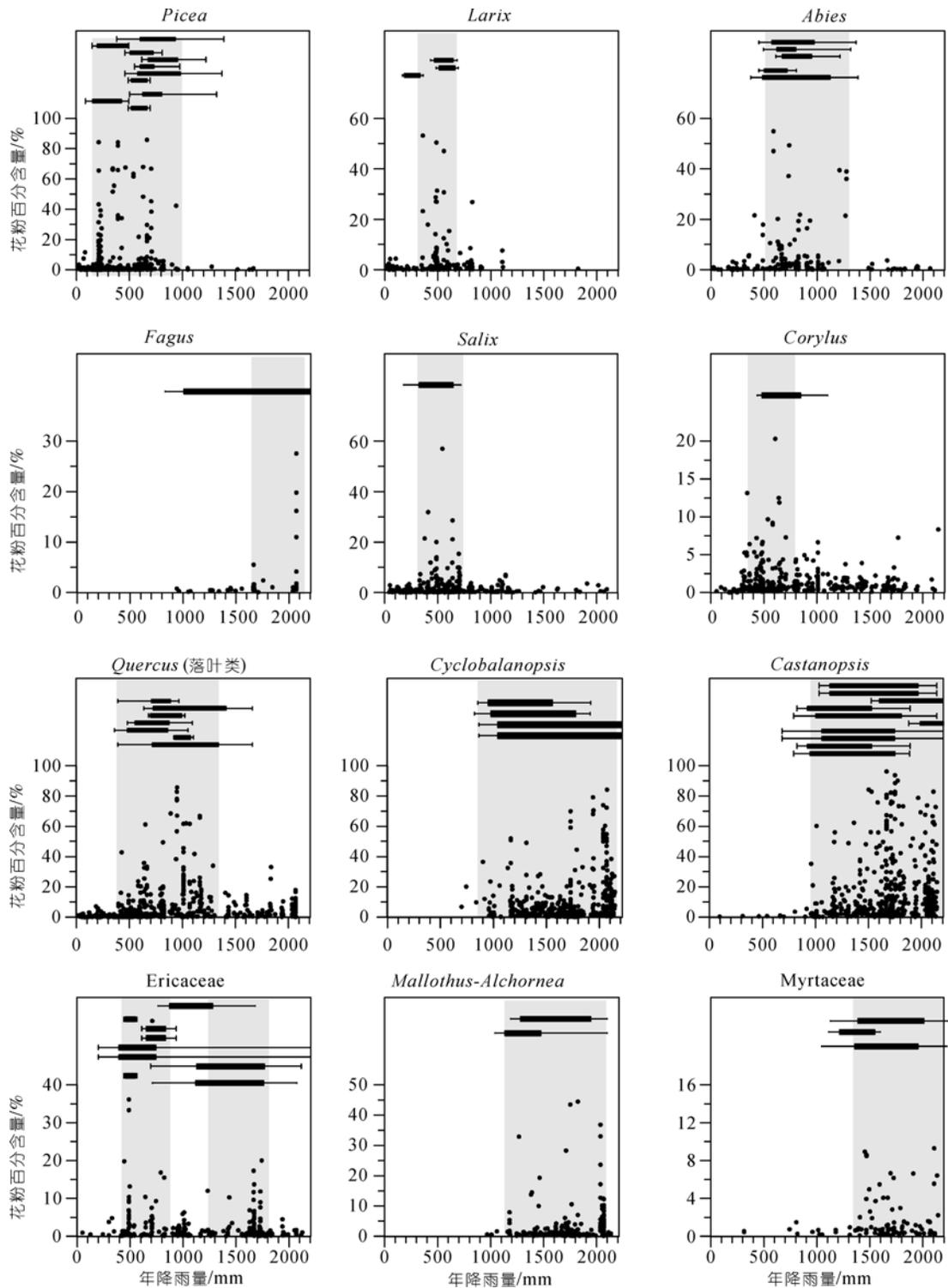


图 5 主要木本植物种类花粉含量与建群植物优势种的年降雨量相关性对比

说明同图 4

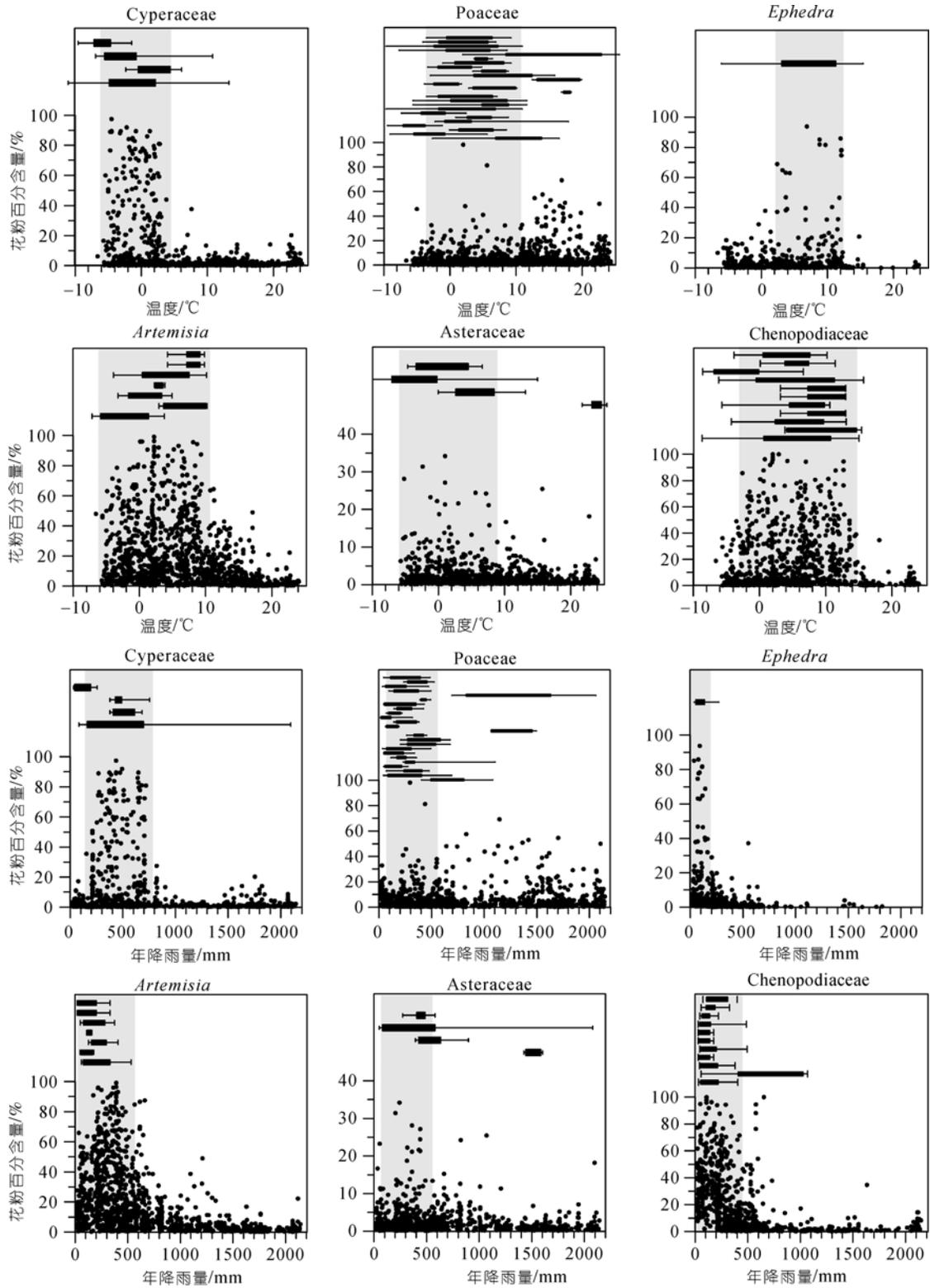


图6 主要草本、灌木植物种类花粉含量与建群植物优势种的年平均温度、年降雨量相关性对比

说明同图4

表 2 部分植物分布栅格气候值的百分位数可信区间和中位数, 以及相应花粉含量值所对应的气候区间和中位数对比表

植物/花粉 种类	植物分布种数 花粉含量区间	占栅格数 ^{a)} 花粉样点频率	年平均温度/°C		年降雨量/mm	
			0.1~0.9 可信区间	中位数	0.1~0.9 可信区间	中位数
<i>Abies</i>	植物分布(6 种)	710	-0.1~10.4	4.0	610~940	724
	花粉含量>5%	32/197	-0.3~7.2	3.4	488~1268	730
<i>Artemisia</i>	植物分布(7 种)	1466	-0.5~8.8	4.8	69~354	182
	花粉含量>30%	298/1356	-2.5~9.0	3.4	141~549	321
Asteraceae	植物分布(2 种)	1216	-6.0~7.3	-2.8	81~591	382
	花粉含量>20%	480/1426	-2.5~11.3	3.5	106~640	332
<i>Betula</i>	植物分布(4 种)	297	-3.3~8.8	2.0	458~964	540
	花粉含量>5%	200/748	-4.1~7.2	1.8	419~824	493
<i>Castanopsis</i>	植物分布(10 种)	1308	12.9~20.3	17.4	1017~1818	1443
	花粉含量>10%	210/493	13.8~22.7	17.3	1310~2105	1752
Chenopodiaceae	植物分布(11 种)	4159	-3.7~10.4	6.8	39~201	87
	花粉含量>50%	95/938	-1.3~11.2	6.2	50~338	181
<i>Corylus</i>	植物分布(1 种)	1188	-1.5~6.0	2.6	493~856	596
	花粉含量>1%	153/373	-2.2~16.0	2.5	398~1460	821
<i>Cyclobalanopsis</i>	植物分布(4 种)	455	12.3~18.8	15.9	970~1818	1362
	花粉含量>10%	130/459	11.8~22.7	16.3	1176~2112	1943
Cyperaceae	植物分布(4 种)	112	-6.3~2.4	-2.7	110~682	425
	花粉含量>20%	118/863	-4.3~2.5	-0.4	245~691	417
<i>Ephedra</i>	植物分布(1 种)	710	3.1~11.3	8.5	33~118	55
	花粉含量>10%	71/593	-3.9~11.7	6.7	40~230	106
Ericaceae	植物分布(9 种)	5472	0.7~18.4	15.7	680~1732	1319
	花粉含量>1%	96/272	-0.4~16.2	7.4	488~1728	1009
<i>Eurya</i>	植物分布(2 种)	1444	13.9~18.2	16.4	1147~1150	1446
	花粉含量>1%	46/117	13.1~22.5	16.7	1162~1851	1606
<i>Fagus</i>	植物分布(1 种)	72	12.3~17.3	15.3	1011~2413	1462
	花粉含量>1%	15/41	12.4~15.9	14.4	1664~2067	1938
Hamamelidaceae	植物分布(6 种)	2369	14.1~19.2	16.8	1125~1766	1470
	花粉含量>5%	48/289	15.1~22.7	16.5	1292~2071	1727
<i>Larix</i>	植物分布(4 种)	779	-5.7~2.5	-2.4	460~655	504
	花粉含量>5%	31/184	-4.1~3.2	-2.6	367~578	483
<i>Mallotus</i>	植物分布(2 种)	38	17.1~20.4	19.1	1297~1959	1584
	花粉含量>10%	48/165	15.3~22.2	18.5	1450~2067	2036
Myrtaceae	植物分布(3 种)	1745	18.4~22.8	21.1	1363~1966	1696
	花粉含量>0.7%	51/103	15.6~23.7	21.2	1396~2057	1682
Poaceae	植物分布(26 种)	10905	-4.7~11.2	3.4	82~642	283
	花粉含量>10%	173/1279	-0.9~22.6	12.7	51~1786	640
<i>Picea</i>	植物分布(11 种)	996	-1.2~9.3	2.9	245~905	685
	花粉含量>5%	76/336	-5.0~5.8	2.1	210~705	355
<i>Pinus</i>	植物分布(9 种)	3282	12.1~19.7	16.6	966~1763	1424
	花粉含量>50%	136/1062	-2.5~19.5	10.8	372~1761	1045
<i>Platycarya</i>	植物分布(2 种)	564	13.9~19.1	15.9	1062~1657	1317
	花粉含量>1%	33/85	10.9~19.6	16.2	845~1620	1236
<i>Quercus</i> (落叶)	植物分布(7 种)	981	3.6~11.8	9.3	653~1185	801
	花粉含量>10%	112/596	2.4~15.8	9.9	615~1836	1009
<i>Salix</i>	植物分布(1 种)	106	-3.4~1.6	-0.8	323~642	463
	花粉含量>5%	35/341	-2.5~2.5	0.6	447~708	521

a) 植物分布所占的栅格数(或出现频率)是指该植物(属或科)多个优势种在中国的空间分布栅格数累加; 花粉样点频率指大于某花粉含量区间的样品数(分子)和大于 0%的全部样品数(分母)

对于灌木和草本, 本研究共选取了7种花粉种类与植物分布在气候区间值进行对比. 草原和灌丛是中国西部和西北部地区的主要植被类型, 禾本科是各种草原类型的主要成分之一, 而蒿属和藜科植物分布是草甸草原和荒漠草原的代表成分, 杜鹃花科和麻黄属则分别是高山灌丛和荒漠灌丛的主要建群种. 根据草本-灌木花粉百分比含量与植物地理分布的气候数据统计结果, 气候区间吻合较好的是 *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Cyperaceae* 和 *Ephedra* 等, 而 *Poaceae* 和 *Asteraceae*(不含 *Artemisia*)则拟合程度较差.

蒿属植物分布全国各地, 但主要分布于温带草原和荒漠地区^[28]. 根据蒿属7个种的地理分布栅格点统计分析, 其地理分布无论是年均温还是降雨量区间都要比相应花粉的>10%含量的气候区间要窄一些, 其原因是蒿属花粉产量大, 在许多并非蒿属优势的草原群落中, 蒿属花粉的含量依然较高. 因此, 花粉含量>10%的降雨量区间达到 75~723 mm, 而蒿属作为典型优势植物群落的降雨量区间仅为 69~354 mm, 因此花粉的气候指示更偏向于草原至稀树草原(包括禾草草原), 而植物分布区间仅为典型的蒿草草原甚至荒漠草原. 藜科花粉也有类似的现象, 藜科建群植物分布的降雨量上限为 201 mm, 而花粉则达到 513 mm, 花粉指示的降雨量较植物分布明显偏高. 另外, 藜科植物的 11 个优势种群落中虽然只有一个种分布于东部地区渤海湾和东北平原, 属于盐生植物 (*Suaeda heterotera*), 但从降雨量区间可以清楚地分辨出该种与其他西北地区 10 个种的荒漠草原降雨量界限的差别, 藜科花粉对应大于 500 mm 的降雨量区间清楚地体现出该种的影响.

禾本科(*Poaceae*)植物广布全国各地, 但由禾本科组成的植被类型主要分布在温带地区、青藏高原和西部干热河谷, 因此植物分布点栅格的气候是上述地区的对应值. 然而禾本科花粉从热带至寒带许多点都达到 30%~50%的花粉含量, 而温带草原地区的花粉含量也极少达到特别高的花粉含量. 因此, 禾本科的植物与花粉在气候的对应上具有较大差距. 其原因是禾草草原的禾本科花粉产量较低, 而其中的蒿属花粉高含量掩盖了禾本科在植被中的重要性.

干旱区灌木麻黄属分布最广的一种 *Ephedra*

sinica 与该属花粉含量的气候区间对比显示出极好的一致性. 年降雨量区间分别为 33~118 mm(植物)和 41~247 mm(花粉). 如果该属花粉含量在>40%以上, 相应的年降雨量区间更为接近(43~138 mm). 而另一类灌木杜鹃花科的花粉含量显示出两个分离的气候区间, 该特点与杜鹃花科不同属种的植物空间分布有关, 从图 4 和 5 可以看出, 有 3 个种(*Lyonia ovalifolis*, *Rhododendron simsii*, *Vaccinium bracteatum*)分布在亚热带湿润地区, 而其他种均分布在温度和降雨量相对较低的中西部地区.

3 讨论

本文在较大的空间尺度上对表土花粉和主要建群植物优势种进行地理分布配准和气候插值, 获得了大量有价值的信息. 首先, 对于鉴定水平较低的植物花粉的气候指示意义与植物各个物种的关系更为清楚. 过去, 对于表土花粉样点气候内插所获得的花粉-气候关系建立了一系列区域性的花粉-气候响应面、转换函数等关系, 但实际上难以得到植被分布上的确认, 本研究在种一级水平上的对比首次清晰地揭示了花粉峰值的气候区间与相应植物气候区间的关系, 从而建立了花粉与气候和植物与气候之间的对应关系, 为生态环境的定量研究迈进了一步. 此外, 用本研究方法还可以发现某些孢粉科属尚未在孢粉谱中体现的相关植物种类, 并找到气候指示误差的真正原因.

本研究证明, 绝大多数表土花粉种类的百分含量空间展布以及相应的气候特征范围与建群植物地理分布的气候适应区间是吻合的(表 2). 根据植物优势种的气候分位数可信度区间可以发现, 部分花粉种类指示的气候区间与各个植物种的分布密切相关, 从两类数据组的对比结果可以发现如下规律:

(1) 多数花粉气候数值区间通常大于建群植物的气候分布区间, 比较典型的是具有明显超代表性和 *R* 值明显偏高的花粉种类, 例如松属和绝大部分草本植物花粉如蒿属、藜科、禾本科、莎草科等. 松属花粉具有气囊, 在空气中能被搬运较远的距离, 松花粉在属一级分类单位无论是植物分布还是花粉分布都同样具有很广的生态幅区间, 但向干旱区过渡时, 400~200 mm 降雨量是松属花粉急速下降的气候区间,

但含量仍可达到 40%~60%左右. 而一些较耐旱的植物种如 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 的降雨量区间为 409~488 mm, 可见松属花粉的风力搬运起到很大作用. 而一些草本花粉产量较高, 生态幅广, 如蒿属在自然界有数十种, 分布广泛, 因此属一级的花粉含量在降雨量达到 2000 mm 的区域内仍可达到>5%, 而该属的建群植物分布主要在草原地区, 植物分布栅格点的降雨量最大值不超过 500 mm. 这是因为植物分布仅体现了作为优势种群出现的区域范围, 而花粉含量则是所有样点的含量值, 当花粉含量达到一定的高度, 其指示的气候区间与植物分布区间趋于接近时, 意味着该花粉含量水平代表了在植被中成为建群优势组分的数量, 如蒿属花粉在>10%的含量水平上年平均温度区间(0.1~0.9 可信度)为 -2.4~12.0°C, 而对应的优势植物气候区间为-0.5°C~8.8°C, 花粉气候区间明显大于植物优势种的气候区间, 但蒿属花粉在 30%以上水平时, 两组数据的气候阈值则十分接近(图 6, 表 2), 这表明蒿属花粉达到或超过 30%时, 可以判断为蒿属在植被中处于优势建群种类的地位.

(2) 大部分花粉在 10%水平以上与植物优势种群的气候区间基本对应, 而另一些花粉则在更高或更低的含量水平上与优势植物分布相对应, 这主要取决于花粉含量与气候之间的正态分布关系, 其原因与植物花粉的产量、花粉的代表性、花粉鉴定的分类水平和花粉的抗风化能力等有关. 花粉含量在 5%以下与植物分布吻合的种类中, 大部分是在花粉谱中含量较低, 代表性低和在表土样点中出现率低的种类. 如山毛榉(*Fagus*)花粉在 1860 个样品中仅出现 41 次, 绝大多数样点的含量均低于 5%, 仅有 4 个样点含量值>10%, 因此, 山毛榉属花粉只需要取>1%的花粉含量值, 就可以获得与植被对应的气候适应范围.

(3) 部分花粉鉴定水平如果限定在属甚至科一级分类单位, 有可能存在多个相互分离的气候区间, 这一点从植物多个不同种地理配准的气候区间可以很容易追索其原因. 较典型的例子如杜鹃花科, 其中的 *Rhododendron* 的 6 个种主要分布在中国的中南部, 其相应的温度和降雨量均较低, 为年均温度-5~4°C 和年降雨量 400~700 mm, 而另外 3 种分布在东南部,

且对应的温度和降雨量分别达到 13~17°C 和 1300~1780 mm. 除此之外, 乔木类型的云杉属和草本的禾本科等都有类似的情况. 云杉属大部分优势种集中在东北部地区, 个别种如雪岭云杉分布于中国西北, 两个类群相距几千公里, 显然其气候是有区别的. 因此, 在研究表土花粉与气候的关系和建立花粉气候转换函数时, 应考虑研究区域的地点位置, 才能获得该花粉较精确的气候函数关系.

(4) 研究揭示, 大部分表土花粉的气候指示与植物分布的气候区间是吻合的, 许多花粉种类相对于植物指示的气候栅格百分位数中心点偏移量都在 ±1°C 范围内(图 7). 但仍有部分花粉种类指示的气候值相对于植物分布气候值存在较明显的偏移, 年平均温度偏移较突出的如杜鹃花科花粉的气候指示中心值偏向较冷区域(负偏移), 而菊科和禾本科花粉则向较热的方向偏移(正偏移). 其原因依不同的种类而异. 杜鹃花科在云南和藏南的表土采样点中常常有较高的含量, 而华南地区的杜鹃花科植物多分布在山顶灌丛, 并多在人为干扰较严重的区域大片生长, 因此, 花粉的高含量多指向西藏和云南较低温的表土样点, 而植被分布栅格点的气候指示区间按面积计算指向华南亚热带山地, 而华南山地丘陵杜鹃花

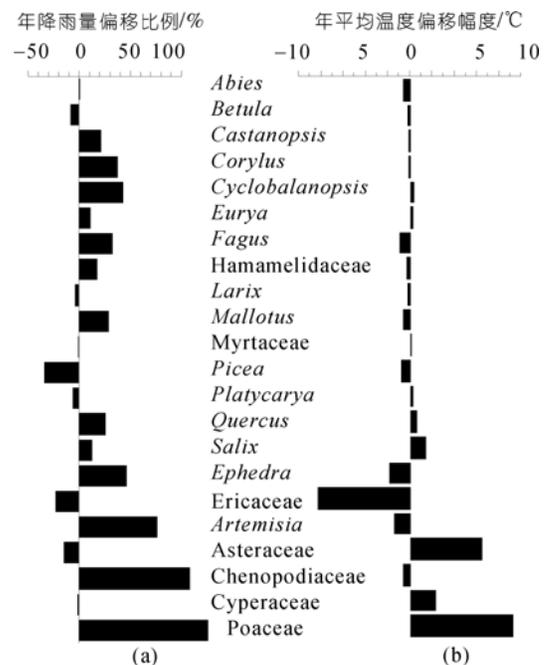


图 7 主要表土花粉的年降雨量(a)和年平均温度(b)对应于植物分布的气候百分位数中心值偏移量对比

科的大量分布与次生林有关, 一定程度受到人类干扰的影响. 另一个偏移量较大的是禾本科, 该花粉的气候指示区间与植物优势种相比明显偏向热带, 禾本科花粉的气候指示性与多种禾草类优势植物种的相应气候值有很大的差别, 主要原因是温带草原大多数为多年生禾草, 繁殖方式以分蘖为主, 因而产生花粉数量较少, 表土研究表明禾本科花粉在草原和草甸植被中的代表性偏低 [28~30], 而草原区表土样品中蒿属和藜科的花粉产量大, 从而降低了禾本科花粉的相对含量, 使禾本科花粉在草原区的百分比含量并不突出. 菊科花粉与禾本科存在相似的情形. 为此, 在建立禾本科花粉与植被的关系时应考虑到含量较高的禾本科花粉并不一定代表草原植被. 同时, 在建立禾本科花粉与气候的函数关系时应特别慎重. 另外, 从降雨量中心值偏移结果来看, 大部分花粉类型的气候指示性与植物分布相比向较高降雨量方向偏移, 且以草本植物最为突出. 偏移量最大的也是禾本科, 其次是藜科和蒿属, 典型草原区由于放牧过渡, 使局部地区的草地向荒漠发展, 从而导致较湿润区域藜科植物花粉含量提高 [31].

(6) 蒿属与藜科比(A/C)通常作为研究干旱性的指标之一 [32], 一般认为在荒漠区A/C值在0.5以下, 荒漠草原区在0.5~1.2, 草原区一般大于1 [33~35], 在某一花粉谱中的A/C值越低, 则指示环境越干旱. 本研究的植物地理分布数字化结果显示, 藜科植物优势种分布指示的年降雨量上限为201 mm, 而蒿属个别种与藜科的降雨量重合, 但向较高降雨量延伸至354 mm(分布于渤海湾沿岸的一个优势种除外). 而从表土花粉含量的角度, 藜科和蒿属花粉高含量散布的降雨量区间都大于植物实际的指示范围, 如藜科花粉大于50%所对应的降雨量区间为50~338 mm, 而蒿属花粉大于50%所对应的降雨量区间为172~481 mm. 然而, 如果将A/C比值的滑动平均结果对应于降雨量可以发现(图8), 在降雨量200 mm左右往上, 该比值从1左右急剧升高至3~10, 这一结果显示出A/C比值指示的结果与藜科植物多个种指示的降雨量上限201 mm十分吻合. 此外, 在降雨量150~250 mm区间蒿属与藜科的花粉数量波动较大, 而在大于250 mm降雨量区间蒿属花粉逐渐占据优势, 其A/C比值一般大于3以上. 需要说明的是, 尽管总体趋势

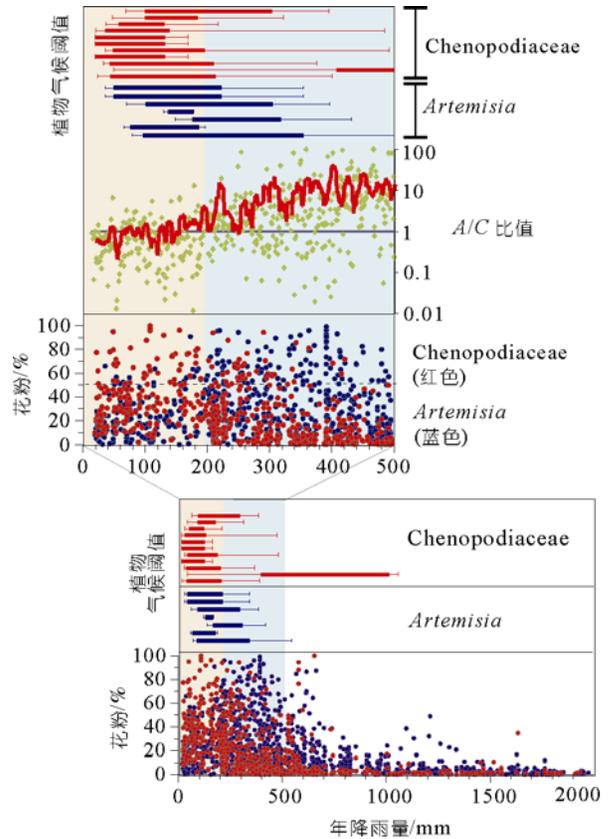


图8 蒿属和藜科优势植物分布与花粉含量的年降雨量关系对比

棒状图为植物种(表1)的气候区间, 散点图为花粉百分比含量(红色为藜科; 蓝色为蒿属), 上图A/C比值为对数刻度, 红色线为10点滑动平均值

是明显的, 干旱区100~500 mm降雨量区间A/C比值的散点分布幅度很宽, 表明十分复杂的植物群落和气候相关性.

4 结论

中国植被主要建群植物数字化地理配准与表土孢粉含量分布的气候关系对比表明, 绝大多数表土花粉含量的的气候指示性与建群植物地理分布的气候区间是吻合的, 即花粉种类指示的气候区间与各个植物种的分布密切相关. 多数种类在花粉谱中出现所指示的气候区间通常大于建群植物指示的气候区间, 特别是明显超代表性和R值偏高的花粉种类如松属和草本植物花粉, 但表土花粉在一定的含量水平时, 两组数据的气候阈值可以十分接近, 此时可以判断为该花粉含量对应的植被处于优势建群种的地

位. 通常情况下, 花粉代表性高(R 值较大)的种类在较高含量水平时与植物的气候区间逼近, 而花粉代表性低的种类在含量较低的水平下与植物分布区逼近. 如 R 值较高的藜科花粉在 50%以上与植物的气候区间接近, 而低于 50%则显示出较大的降雨量范围, 而 R 值较低的山毛榉属花粉在含量>1%时就已十分接近植物的气候区间^[36-42].

由于花粉鉴定水平常常只能达到属, 甚至科一级分类单位, 而较大的分类单位通常包括了众多的不同生态适应的建群植物种类, 因此花粉的气候指示有可能存在多个相互分离的区间, 较典型的例子如杜鹃花科、禾本科、菊科等. 因此, 在研究表土花粉与气候的关系和建立花粉气候转换函数时, 应考虑不同研究区域优势植物种的分布地点位置, 才能获得该花粉较精确的气候函数关系. 本研究还揭示, 部分花粉种类指示的气候相对于植物分布所指示的气候分布中心值存在一定的偏移, 年平均温度偏移

较突出的如杜鹃花科(负偏移)、菊科和禾本科(正偏移). 在降雨量方面, 大部分花粉类型通常向较高降雨量方向偏移, 且以草本植物为主, 如禾本科、藜科和蒿属等, 由于草原区过渡放牧, 使草地甚至稀树草原向荒漠发展, 导致较湿润区域草本植物花粉含量偏高.

研究结果显示, 尽管蒿属和藜科百分含量的降雨量区间高于植物指示的降雨量值, 然而蒿属/藜科的比值(A/C)指示的降雨量则与植物分布有较好的对应, 滑动平均结果显示, A/C 值在降雨量 200 mm 左右从 1 急剧提高至 2 以上, 这个界限与藜科多个优势种植物分布的降雨量上限(201 mm)十分吻合.

本研究首次在较大空间尺度范围内, 将表土花粉的气候指示性与建群植物的气候指示性进行对比, 获得了大量的花粉含量、植物分布与气候关系的定量数据, 为全球生态学和第四纪环境与古气候学研究提供了新的数据和参照.

参考文献

- 1 Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, et al. A Global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr*, 1992, 19: 117—134 [\[DOI\]](#)
- 2 Neilson R P. A model for predicting continental scale vegetation distribution and water balance. *Ecol Appl*, 1995, 5: 362—386 [\[DOI\]](#)
- 3 杨正宇, 周广胜, 杨奠安. 4 个常用的气候-植被分类模型对中国植被分布模拟的比较研究. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 587—593
- 4 Woodward F I. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 50—121
- 5 Box E O. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, 1995, 121: 101—116 [\[DOI\]](#)
- 6 Fang J Y, Yoda K. Climate and vegetation in China. V. Effect of climate factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest. *Ecol Res*, 1991, 6: 113—125 [\[DOI\]](#)
- 7 翁恩生, 周广胜. 用于全球变化研究的中国植物功能型划分. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 81—97
- 8 李月丛, 许清海, 肖举乐, 等. 中国北方森林植被主要表土花粉类型对植被的指示性. *第四纪研究*, 2005, 25(5): 598—608
- 9 许清海, 李月丛, 阳小兰, 等. 中国北方几种主要森林群落表土花粉组合特征研究. *第四纪研究*, 2005, 25(5): 585—597
- 10 Cour P, Zheng Z, Duzer D, et al. Vegetational and climatic significance of modern pollen rain in northwestern Tibet. *Rev Palaeobot Palynol*, 1999, 104: 183—204 [\[DOI\]](#)
- 11 Yu G, Tang L Y, Yang X D, et al. Modern pollen samples from alpine vegetation on the Tibetan Plateau. *Global Ecol Biogeogr*, 2001, 15: 503—520 [\[DOI\]](#)
- 12 Yu G, Ke X K, Xue B, et al. The relationships between the surface arboreal pollen and the plants of the vegetation in China. *Palaeobot Palynol*, 2004, 129: 187—198 [\[DOI\]](#)
- 13 Shen C M, Liu K B, Tang L Y, et al. Quantitative relationships between modern pollen rain and climate in the Tibetan Plateau. *Revi Palaeobot Palynol*, 2006, 140: 61—77 [\[DOI\]](#)
- 14 Davis M B. On the theory of pollen analysis. *Am J Sci*, 1963, 261: 897—912
- 15 刘会平, 谢玲娣. 神农架南坡常见花粉的 R 值研究. *华中师范大学学报*, 1998, 32(4): 395—397
- 16 刘会平. 神农架南坡表土孢粉植物群初步研究. *沉积学报*, 2001, 19(1): 24—27
- 17 Bertlein P J, Prentice I C, Webb T. Climatic response surface from pollen data for some eastern North American Taxa. *J Biogeogr*,

- 1986, 13: 35—57[DOI]
- 18 Guiot J. Late Quaternary climatic change in France estimated from multivariate pollen time-series. *Quat Res*, 1987, 28: 100—118[DOI]
- 19 孙湘君, 王奉瑜, 宋长青. 中国北方部分科属花粉-气候响应面分析. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 1996, 26(5): 431—436
- 20 宋长青, 孙湘君. 花粉-气候因子转换函数建立及其对古气候因子定量重建. *植物学报*, 1997, 39(6): 554—560
- 21 王奉瑜, 宋长青, 孙湘君, 等. 中国北方 4 个乔木属花粉-气候响应面模型研究. *植物学报*, 1997, 39(3): 272—281
- 22 郑卓, Guiot J. 我国热带地区 40 万年以来古气候的定量恢复. *中山大学学报(自然科学版)*, 1999, 38(6): 94—98
- 23 Deng Y, Zheng Z, Cour P, et al. Relation between pollen ratios and climate in east China and an attempt of paleoclimate reconstruction. *Acta Palaeontol Sin*, 2002, 41(4): 508—516
- 24 侯学煜, 主编. 1:1000000 中国植被图集. 北京: 科学出版社, 2001
- 25 New M, Lister D, Hulme M, et al. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Clim Res*, 2002, 21: 1—25[DOI]
- 26 中国第四纪孢粉数据库小组. 表土孢粉模拟的中国生物群区. *植物学报*, 2001, 43(2): 201—209
- 27 Venables W N, Ripley B D. *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. New York: Springer-Verlag, 2002
- 28 吴征镒, 主编. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980
- 29 仲延凯, 包青海, 孙维, 等. 割草对典型草原土壤种子库数量与组成的影响. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 1999, 30(11): 733—738
- 30 郑卓, 黄康有, Cour P, 等. 中国东部大陆尺度南北样带尘土花粉散布规律与现状植被的关系. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2007, 37(4): 534—543
- 31 李月丛, 许清海, 阳小兰, 等. 中国荒漠区东部花粉对植被的指示性研究. *科学通报*, 2005, 50(13): 1356—1364
- 32 E1-Moslinmany A. The ecological significance of common non-arboreal of pollen example from dry-land of the Middle East. *Rev Palaeob Palynol*, 1990, 64: 343—350[DOI]
- 33 李文漪, 阎顺. 柴窝堡盆地第四纪孢粉学研究. 见: 施雅风, 编. 新疆柴窝堡盆地第四纪气候环境变迁及水文地质条件. 北京: 海洋出版社, 1990. 46—72
- 34 阎顺. 新疆第四纪孢粉组合特征及植被演替. *干旱区地理*, 1991, (2): 1—8
- 35 翁成郁, 孙湘君, 陈因硕. 西昆仑地区表土花粉组成特征及与植被的数量关系. *植物学报*, 1993, 35(1): 69—79
- 36 吴玉书, 肖家仪. 云南贡梁梁山现代花粉雨的研究. *云南植物研究*, 1989, 11(2): 145—153
- 37 刘光琇. 神农架大九湖表土孢粉分析. *西北植物学报*. 1990, 10(3): 170—175
- 38 童国榜, 羊向东, 王苏民, 等. 满洲里-大杨树一带表土孢粉的散布规律及数量特征. *植物学报*, 1996, 38(10): 814—821
- 39 赵先贵, 肖玲, 陈存根, 等. 秦岭表土的花粉分析. *西北林学院学报*, 1999, 14(1): 1—5
- 40 李宜垠, 张新时, 周广胜. 中国东北样带(NECT)东部森林区的植被与表土花粉的定量关系. *植物学报*, 2000, 42(1): 81—88
- 41 杨振京. 燕山地区表土花粉与植被间的数量关系. *植物生态学报*, 2003, 27(6): 804—810
- 42 许清海, 李月丛, 阳小兰, 等. 中国北方几种主要花粉类型与植被定量关系. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2007, 37(2): 192—205