

孢粉生物群区化与古植被定量重建*

倪 健

(中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002;
中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站, 普定 562100)

摘要 定量重建古植被分布格局不仅可研究古环境本身的演变规律, 也为探索其与古气候变化和古人类活动的相互关系、反演古气候变化和古生物地球化学循环, 以及校验古植被和古气候模型提供重要的本底数据。孢粉的生物群区化方法 (Biomisation) 是 20 世纪 90 年代发展起来的一种将孢粉数据定量转化为生物群区类型的方法。它主要利用 BIOME 系列模型中的生物群区类型和生物气候准则, 以全球变化研究的植物功能型概念作为纽带, 将植物孢粉类群归并到一定的植物功能型中, 然后利用关键植物功能型的组合定义生物群区类型, 根据某一地点表土和地层中不同孢粉类群丰富度的差异, 通过一个模糊逻辑学为基础的客观运算法则计算孢粉谱的相似得分, 以此定量重建代表土植被和古植被类型, 最终实现区域和全球孢粉类群到植被类型的转化。本文在已经发表的 4 篇中文综述的基础上, 再次深入介绍了定量重建古植被的孢粉生物群区化方法以及古植被制图的 7 个操作步骤, 包括每一步骤中隐含的注意事项和植物学与生态学资源; 简述了为实施 Biomisation 而设计的 Biomise 程序运行过程; 概括了已发表综述中未涉及到的 Biomisation 方法的最新发展应用和存在问题, 展望了今后在基于孢粉的古植被和古气候重建及其相关领域的研究挑战, 包括更新孢粉数据库、加强空白区域的孢粉采样、解决孢粉类群归并为植物功能型的不确定性、重建人类干扰的生物群区以及实现基于孢粉和植被模型的古气候定量反演。

关键词 孢粉生物群区化 古植被制图 古气候变化 生物群区 人类生物群区

中图分类号 Q914.5 **文献标识码** A

1 引言

地质和历史时期的古植被分布格局及其植物种类组成 (物种多样性)、地理分布、迁徙路径和速率等是重建古环境演变的重要基础之一, 也是验证古植物地理理论, 探索古植被分布与气候变化和/或古人类活动的相互关系、反演古气候变化和古生物地球化学循环, 以及校验古植被和古气候模拟结果的重要本底数据, 在古全球变化的研究领域占有重要的地位。

在经验性和半定量重建局地尺度的古植被基础之上, 科学家们近期发展了完全定量重建区域、洲际和全球古植被分布格局的一些方法, 包括基于孢粉的生物群区化方法 (Biomisation)、植被模型模拟法等。Biomisation^[1-3] 是通过归并孢粉类群到植物功能型 (Plant Functional Types, 简称 PFTs), 再利用关键植物功能型定义生物群区 (Biome), 然后实现古生物群区的定量重建。植被模型模拟法精确来说不

能称为古植被重建, 而应该是模拟, 它是利用全球变化研究中的植被模型, 包括平衡态 (静态) 的生物地理模型、耦合的生物地理与生物地球化学模型, 以及动态全球植被模型 (Dynamic Global Vegetation Model, 简称 DGVM), 通过输入古气候数据 (来自大气环流模式的模拟或者古气候的重建等) 驱动植被模型, 可模拟古植被格局的时空动态变化, BIOME 系列模型便是其中的佼佼者^[4-9]。

孢粉生物群区化方法的生态学含义明晰, 能够快速且较有效地实现不同时空尺度上宏观古植被分布格局的定量重建, 并易于连接到古环境、古气候、古生物地球化学循环等的研究领域, 是近期大尺度古植被定量重建的常用方法。本文在前期已经发表的 4 篇关于此方法综述的基础上, 探讨该方法的生态学基础、基本原理和拓展应用, 介绍最新的研究进展及其问题, 以期更加完善此方法, 推进我国第四纪古植被格局的深入研究。

作者简介: 倪 健 男 45 岁 研究员 全球变化生态学、植被生态学和古生态学研究 E-mail: nijian@vip.skleg.cn

* 中国科学院百人计划择优支持项目 (批准号: 2011031) 和国家重点基础研究发展规划项目 (973 项目) (批准号: 2013CB956704) 共同资助
2013-08-02 收稿, 2013-09-05 收修修改稿

2 孢粉生物群区化 (Biomisation)

Biomisation 方法由 Colin Prentice 教授于 1996 年创建,并利用欧洲孢粉数据库的表土花粉和全新世中期孢粉记录进行了全面验证,定量重建了欧洲全新世古植被分布格局^[1];随后该方法在全球各大洲和区域进行了推广,在 *Journal of Biogeography* 分别发表了两个专论^[2,3],进一步厘清了该方法中存在的一些疑问及其区域差异,利用区域孢粉数据库,初步实现了全新世中期和末次盛冰期全球古植被地理格局的绘制。该方法起源于 BIOME6000 古植被制图研究计划,对于该计划的前因后果,以及该方法的基本原理、初步应用和问题讨论与展望,我国学者已经在不同地学和生态学杂志发表了 4 篇综述文章进行了详细介绍^[10-13]。

笔者在 2000 年发表的综述文章^[12]重点介绍了 BIOME6000 计划的研究背景, Biomisation 方法的详细操作步骤及其涉及到的植物功能型和生物群区分类系统,以及每一步中可能存在的问题,并简单介绍了 20 世纪 90 年代末期中国古植被定量重建的初步结果。笔者最近的文章^[13]详细综述了 BIOME6000 计划及其发展历史,在自己研究和理解的基础上描述了孢粉生物群区化方法的详细步骤,刻画了 20 世纪 90 年代末期至 21 世纪初期所定量重建的全球和中国全新世中期与末次盛冰期的古植被格局特征,以及该方法存在的问题,及其在地球科学其他领域中的扩展应用和前景展望。基于此,本文对这些内容就不再赘述,仅简述 Biomisation 方法的重建古植被流程,详述归并植物功能型和定义生物群区的生物学和生态学资源及注意事项,以及为实现 Biomisation 而设计的 Biomise 程序的操作步骤;同时简述近期该方法的最新发展和应用进展,及对存在的问题和改进可能性等进行评述。

顾名思义,孢粉的生物群区化方法就是将孢粉数据转化为生物群区类型的一种方法。它主要利用 BIOME 系列模型中的生物群区类型和生物气候准则,以全球变化研究的植物功能型作为纽带,将植物孢粉类群归并到一定的植物功能型中,然后利用关键植物功能型的组合定义生物群区类型,根据某一地点表土和地层中不同孢粉类群丰富度的差异,通过一个模糊逻辑学为基础的客观运算法则计算孢粉谱的相似得分,以此定量重建该点的现代表土植被和古植被类型,最终实现区域和全球孢粉类群到植被类型的转化^[2-3,13]。总体来说,孢粉生物群区化是利用孢粉数

据重建生物群区的一种标准化数量方法,其植物学和生态学意义明晰,实现了孢粉数据的量化、标准化处理,建立了孢粉与古植被的定量联系^[13]。

在进行孢粉生物群区化定量重建古植被之前,一个首要任务就是准备孢粉数据,包括现代表层土壤和表层湖泊沉积物的孢粉数据,然后通过 Biomisation 的 5 个流程^[1-3],最后进行古植被制图(图 1)。从数据收集到完成制图的关键步骤详细介绍如下:

第一步,收集孢粉数据:通过各种渠道(现有孢粉数据库、孢粉学工作者个人联系和孢粉图谱数值化等)尽可能多收集已经发表的孢粉记录,包括表土和湖泊表层样品以及地层钻孔和剖面记录。目前,在全球和洲际尺度上有多个孢粉数据库,如全球孢粉数据库(Global Pollen Database,简称 GPD, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pollen.html>)、欧洲孢粉数据库(European Pollen Database,简称 EPD, <http://www.europeanpollendatabase.net/>)、北美孢粉数据库(North American Pollen Database,简称 NAPD, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/napd.html>)、非洲孢粉数据库(African Pollen Database,简称 APD, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/apd.html>)和拉丁美洲孢粉数据库(Latin American Pollen Database,简称简称 LAPD, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/lapd.html>)等。诸多国家和地区也建立了自己的孢粉数据库,有些已实现网上数据共享,如加拿大孢粉数据库(Canadian Pollen Database, <http://www.lpc.uottawa.ca/data/cpd/>),有些则未共享,比如中国孢粉数据库(Chinese Pollen Database,简称 CPD)、日本孢粉数据库(Japanese Pollen Database,简称 JPD)、印度-太平洋地区孢粉数据库(Indo-Pacific Pollen Database: India, Southeast Asia, Australia, New Zealand, and Oceania,简称 IPPD)等。

1995 年,以孙湘君为代表的老一辈孢粉学家倡议并初步创建了中国孢粉数据库,2007 年在中国古生物学会孢粉学分会七届二次学术年会上,诸多中青年孢粉学工作者倡议更新中国孢粉数据库,但至今尚未建成。我们通过文献阅读和个人联系,收集了大量孢粉取样点信息,并积累了一些孢粉数据^[14]。

(1) 中国表土和湖泊表层样品 2324 个

目前收集的现代花粉采样点分布于全国不同地理区域和植被类型中,孢粉数据质量控制较好,可有效地用于古植被重建的现代花粉与现代植被校验^[15]。它们以北方地区(内蒙古高原)、青藏高原

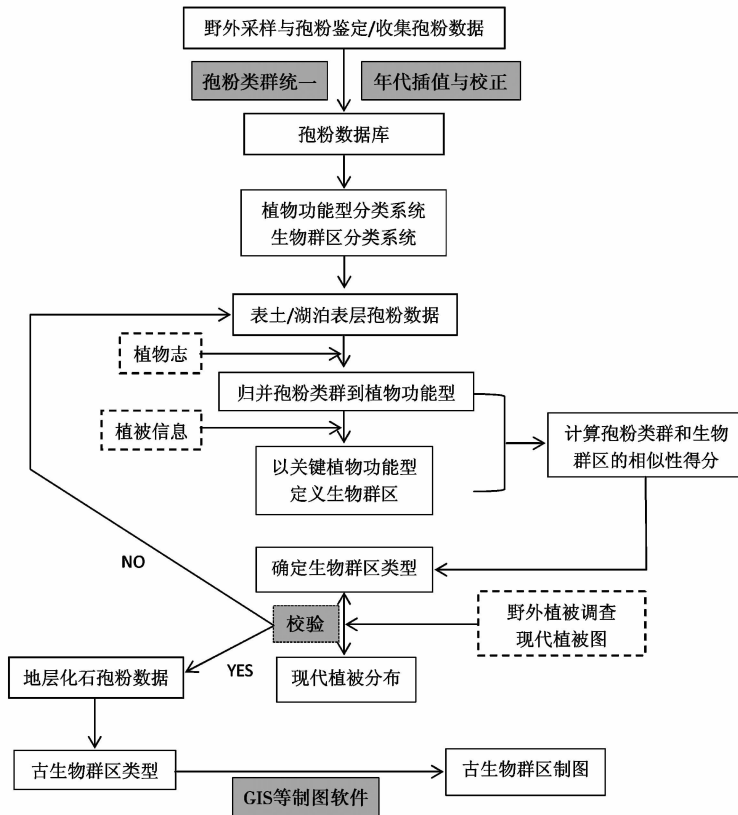


图 1 孢粉生物群区化与古植被制图的流程

Fig. 1 Flowchart of biomisation and palaeovegetation mapping

东部、黄土高原、南部地区较为集中,但在部分地区没有采样点,如东北地区的黑龙江、吉林和内蒙古交界山区、华中和华东山区和人类活动频繁区、西北荒漠区(尤其是塔克拉玛干沙漠、腾格尔沙漠和库布齐沙漠等)、青藏高原中部和北部无人地区、西南热带地区,这将是未来工作的重点区域。

(2) 中国地层孢粉钻孔和剖面 714 个

目前收集到高质量孢粉数据和¹⁴C测年的 714 个采样点信息。从空间地理分布来看,虽然干旱-半干旱地区和青藏高原孢粉研究工作很多,但大部分都集中在某些特定的区域里,而新疆的东部和南部、甘肃的北部、内蒙古的西部和北部与蒙古交界处、青藏高原的中部和北部的取样相对很少,整个中部和东部地区也存在大面积的取样空隙。在这些数据点中,我们只拥有少部分钻孔和剖面的孢粉数据,包括原始记录,也包含数值化的图谱,但孢粉数据和测年的精度都差异很大,有效数据较少^[16]。今后的任务仍将是通过各种途径(联系取样人、数值化等)获取更多的孢粉记录,尤其是高精度的数据。

最近,我们利用全球孢粉数据库和自己的数据累积,对东亚大陆和中亚地区的孢粉数据进行了重

新整理,选择具有高精度孢粉和年代数据的采样点,包括中国地层孢粉采样点 229 个。由于不同时期孢粉鉴定者所采用的植物分类系统的差异,孢粉类群的拉丁名也存在差异,尤其部分拉丁名与国际通用名称不符,因此,我们参考中国植物志和国际植物分类名称资源,修订和标准化了孢粉类群的名称,然后按照 500 年间隔进行了插值,建立了一个覆盖过去 22ka 的小型孢粉数据集^[17]。利用这个孢粉数据集,我们正在研究过去 22ka 以来该地区古生物群区格局的时空动态变化、主要孢粉类群的空间分布和迁徙特征以及古气候的定量重建。

目前虽然收集到大量孢粉记录,但仍然远远不够,对取样的地理空缺区域需要进行重点收集,而且由于各种原因,相当一批过去发表的数据还没有挖掘出来,近期新发表的数据也还没有补充进来,因此任务还是非常艰巨的,尤其是测年准确的原始孢粉数据的收集。大量孢粉数据收集好后,将整合孢粉数据并使其统一化,包括孢粉类群标准化和测年质量控制等,最终建立可供便利使用的简化孢粉数据集(Microsoft Excel 和 Access 文件)。

第二步,建立植物功能型分类系统,将孢粉类群

归并到相应的植物功能型中:孢粉生物群区化过程中植物功能型起着关键作用,因为它是连接孢粉类群和生物群区的桥梁,所以建立一个全球尺度上可比的分类方案是至关重要的,但同时各个区域又应该保持自己的特色。最近的工作中我们使用了一个新的全球植物功能型分类系统^[16,18],以4种植物性状定义一个植物功能型:生活型(life form)、叶型(leaf form)、叶候(leaf phenology)和寒冷与干旱的生物气候耐受性(cold- and drought bioclimatic tolerances)。

(1)生活型:以 Raunkiaer 的分类方案^[19]为基准,包括24种生活型:乔木(tree)、丛生乔木(tuft tree)、丛生蕨类(tuft fern)、小乔木(trelet)、低和高灌木(low and high shrub)、直立矮灌木(erect dwarf shrub)、匍匐矮灌木(prostrate dwarf shrub)、垫状灌木(cushion shrub)、藤本植物(liana or vine)、肉质植物(茎肉质和叶肉质 stem and leaf succulent)、红树植物(mangrove)、木本寄生植物(wood parasite)、腐生植物(epiphyte)、攀援植物(climber)、杂类草(forb)、莲座或垫状杂类草(rossette or cushion forb)、盐生植物(halophyte)、湿生植物(hydrophyte)、水生植物(aquatic)、禾草类(graminoid,包括禾草 grass、苔草 sedge、灯心草类 rush)、地下芽植物(geophyte)、苔藓植物(bryophyte)、蕨类植物(fern or fern ally)和根寄生植物(root parasite)。

(2)叶型:主要对乔木和灌木植物划分4种:针叶(needle-leaved)、阔叶(broad-leaved)、小叶(small-leaved,叶面积20~2000mm²)和微叶(micro-leaved, <20mm²);阔叶又划分为硬叶(sclerophyll)和软叶(malacophyll)两类。

(3)叶候:包括常绿(evergreen)和落叶(deciduous)乔木与灌木植物,落叶植物根据其其对寒冷或者干旱落叶进一步细分。

(4)生物气候耐受性:植物对寒冷和干旱的抵抗与忍耐程度,包括7个温度带:热带(tropical)、暖温带(warm-temperate)即我们通称的亚热带(subtropical)、温带(temperate)、冷温带(cool-temperate)、寒温带又称北方带(boreal)、极地(arctic)和广温带(eurythermic),以及3个干旱类型:适应干旱(drought-adapted)、耐干旱(drought-tolerant)和不耐干旱(drought-intolerant)。

每种植物功能型即根据这4种植物性状交叉定义,按照生物气候耐受性、叶候、叶型和生活型的顺序命名,比如“boreal evergreen needle-leaved trees”是 bo.e.n.t, “eurythermic mesic drought-deciduous

malacophyll low or high shrub”是 eu-m. dd. mb. lhs。在全球尺度上共有99种植物功能型,包括25个乔木植物功能型、37个灌木型、10种其他木本植物型和27种非木本植物功能型。该分类体系具有扎实的生态学和生理学基础,在很大程度上反映了全球植物的功能特点,具有普遍适应性和应用价值。其中中国有76种^[15,16],可从宏观尺度上代表我国的植物功能型系统;当然,还需要根据中亚和东亚的植物分布特点进行校对和检验,以发展一个既适合和反映中国植物功能特点,又具有全球可比性的区域植物功能型分类体系^[20,21]。

当今,全球75%的陆地面积存在着人类活动,由此,科学家们提出了人类世(Anthropocene)的概念,并定义受人类活动影响的生物群区为人类生物群区(Anthropogenic biome)^[22,23]。为了定量重建人类干扰的古植被格局,以反映人类活动的影响,有必要建立干扰植物功能型,因为部分孢粉类群的分布与人类活动是密切相关的,例如伴人植物(蕈草属、藜科和蒿属的一些种类等),可指示人类活动的影响^[24]。在日本古生物群区的重建过程中,科学家们定义了栽培植物功能型(plantation)、次生植物功能型(secondary)和草本植物功能型(Herbaceous)来重建干扰植被^[25],但后者在我国无法使用,因为北方和西部的草原、荒漠、高寒植被主要由草本植物功能型控制,无法与干扰植被进行区分。因此,在最近的研究中,我们设置了栽培、次生和干扰植物功能型来定义人类生物群区(倪健,未发表数据);栽培植物功能型宽泛地包括大面积的种植物种,如木材、果树,但不包括花卉、中草药和行道树;次生植物功能型包括森林砍伐和撂荒地上萌生的乔木和灌木植物;干扰植物功能型是伴生于人类居住区的一组植物,包括农作物、蔬菜和伴人植物等。

在建立了植物功能型分类系统之后,基于孢粉类群所包含的植物种的生物学特性及其生物气候特征,每个孢粉植物类群可以归并到一个或多个植物功能型中,产生一个植物功能型对孢粉类群的矩阵。过去的研究均未考虑不同孢粉类群在不同植物功能型中的权重,这就在某种程度上削弱了重要孢粉类群在重建古植被中的重要性,而增强了某些非主要孢粉类群的重要性,因此,需要对重要性大的孢粉类群(如草原和荒漠区的 *Artemisia* 和 *Chenopodiaceae*) 加权处理,以突出它们在古植被重建中的地位。

这个过程可参考诸多植物志和数据库,比如在我国:中国植物志(中英文版)及各省区植物志、中

国植被及各省区植被、中国树木志、中国木本植物分布图集、中国高等植物图鉴、中国高等植物科属检索表、中国种子植物科属词典、中国蕨类植物科属志等。同时,最近 10 多年来国家建立了众多共享电子网络资源平台,比如:中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, 简称 CVH, <http://www.cvh.org.cn>)、中国植物主题数据库(Subject Database of China Plants, <http://www.plant.csdb.cn/>)和中国植物物种信息数据库(Scientific Database of China Plant Species, 简称 DCP, www.plants.csdb.cn/flora),均可通过互联网自由访问和查询植物相关特性。

第三步,建立生物群区分类系统,以特征植物功能型组合定义生物群区:考虑到全球植被的分布特征及其区域差异,同时考虑操作的简便性,在全球变化研究中所建立的诸多全球植被模型,大都定义 20~30 种左右的生物群区类型,比如 BIOME4 包含 28 种生物群区^[6]。区域生物群区分类系统建立的原则也是既反映区域的植被状况,又具有全球可比性。目前我们使用的分类体系来源于早期的全球植被模型,并考虑了中国植被的特点,包括 19 种生物群区类型,基本反映了南北纬向温度梯度和东西经向水分梯度的植被变化特点:寒带落叶林、寒带常绿针叶林、冷温带常绿针叶林和混交林、冷温带常绿针叶林、冷温带混交林、温带落叶阔叶林、暖温带(亚热带)常绿阔叶林和混交林(常绿成分为主的混交林)、暖温带(亚热带)纯常绿阔叶林、热带半常绿阔叶林、热带常绿阔叶林、热带落叶阔叶林和疏林、温带干旱灌丛、温带草原、温带荒漠、垫状草苔原、禾草和杂类草苔原、匍匐矮灌木苔原、直立矮灌木苔原、高和矮灌木苔原^[15,16]。

但该分类体系仍有待进一步改进,比如说寒温带和冷温带植被可很好反映全球北方森林带生物群区的特点,但对中国来说划分过于细致,相关区域的面积较小,造成生物群区界定较困难,需要根据我国的植被特点重新考虑。亚热带生物群区类型目前只有 2 个,划分过于简单,不容易捕捉到气候变化的信号,需要根据中国亚热带植被的特色,区分常绿阔叶林与常绿和落叶阔叶混交林,并考虑东西部干湿度的差异。针对我国北方和西部地区干旱的特点,需要重新划分温带草原、荒漠和灌丛植被,因为现在的分类太粗略,忽略了很多特殊植被类型的特点,比如温带草原至少要考虑草甸(meadow)和干草原(steppe)的区分,温带荒漠需要考虑草原化的荒漠(grassland desert)、矮灌木荒漠(low-shrub desert)和

高灌木荒漠(high-shrub desert),温带干旱灌丛需要与灌木荒漠区分开来。青藏高原生物群区比较特殊,虽然在全球植被分类中将其归为苔原类型(tundra),但并不符合我们通常所称的高寒植被(alpine vegetation 或者 high-cold vegetation)的特点,我们需要重新界定这些高原植被类型,以刻画目前存在的高山和亚高山阔叶与针叶森林、高寒灌丛、高寒草甸、高寒草原和高寒荒漠类型,并与温带的草原和荒漠进行区分。

总之,最后的分类体系要既能反映区域植被的组成特点及其空间分布格局,又能与全球植被进行比较,并尽可能控制类型不能过多,否则无法在大空间尺度和长时间序列上反映古植被的动态变化。当然,也可以考虑在区域生物群区的划分上稍微详细些,而在进行古生物群区的变化分析时把相同生物气候带内的类型合理合并^[15],以尽可能精确反映大尺度的植被格局变化,并易于与全球植被格局比较。

在确定了生物群区类型之后,我们便可以特征植物功能型组合来定义生物群区类型,由此产生一个生物群区对植物功能型的矩阵。最新的方案可参考基于我国现代花粉重建现代植被格局^[15],以及基于地层花粉对全新世中期和末次盛冰期生物群区的重建^[16]。以特征植物功能型组合来定义生物群区类型的过程中存在一个权衡问题,也就是说,不可能以某个生物群区所能包含的所有植物功能型来定义此生物群区,否则将混淆所有生物群区类型;同样,也不能仅以少数几个特化的植物功能型来定义一个生物群区,否则将无法重建任何生物群区类型。这就需要使用特征性的植物功能型组合来定义一个生物群区类型,既能精确刻画独有的生物群区类型,又能区分相似的生物群区类型。

第四步,将孢粉类群转化为生物群区类型:将第二步产生的植物功能型对孢粉类群矩阵和第三步产生的生物群区对植物功能型矩阵融合在一起,便可建立一个孢粉类群对生物群区矩阵,表明哪些孢粉类群可以存在于哪个生物群区类型中。

第五步,计算孢粉类群和生物群区的相似性得分:任意给定的孢粉谱和生物群区的相似性得分由以下公式计算:

$$A_{ik} = \sum_j \delta_{ij} \sqrt{\{\max[0, (p_{jk} - \theta_j)]\}}$$

其中, A_{ik} 是孢粉样品 k 对生物群区 i 的相似性得分, \sum_j 是对所有的孢粉类群 j 求和, δ_{ij} 是对生物群区 i 和孢粉类群 j 在生物群区 \times 孢粉类群矩阵中的

有无(0 或 1), p_{jk} 是孢粉百分率含量, θ_j 是孢粉百分率的阈值, 为消除孢粉长距离传输污染所带来的噪声, 在计算时利用一个统一的孢粉百分率阈值 0.5%, 并对求和开平方根。

第六步, 确定生物群区类型: 通过上述计算, 每个孢粉样品便归并到拥有最高相似性得分的生物群区; 这里有一个游戏规则(称之为 tie-breaking), 如果对一个孢粉样品来说有两个或多个生物群区的得分相同, 那么, 包含植物功能型数目最少的生物群区便是这个孢粉样品的生物群区类型。

通过第五和第六步, 便可以获得一个孢粉采样点的生物群区类型。由于表层花粉和现代植被的定量关系是分析和重建古植被的基础和校正物, 我们首先利用孢粉生物群区化方法建立现代孢粉类群、植物功能型和生物群区之间的链接, 重建现代生物群区分布格局, 并与现代植被进行比较, 以提高重建的准确率和精度。在表层花粉重建的现代生物群区得到校验和确认之后, 应用同样的方法定量重建基于地层孢粉的古生物群区格局, 重建的时间段根据研究要求而定, 可选择重要的关键时间段, 也可视孢粉样品和 ^{14}C 测年的精度以一定的时间间隔进行重建。

第七步, 古生物群区制图: 计算获得每个采样点的古生物群区类型之后, 可以利用有关的图形分析和制图软件进行古生物群区的制图, 比如地理信息系统(GIS)、交互式数据语言(IDL)、CorelDRAW 图形图像软件等, 由此可实现可视化的古生物群区时空变化格局。

在此存在一个空间图形比较的问题, 无论是表层花粉重建的现代生物群区与现代植被的比较, 还是不同时段古植被比较, 目前都是采用简单的图形比较方法, 也就是说, 将不同时段的同时经纬度坐标的样点直接对比, 如果表层花粉重建的现代生物群区与现代植被类型一致, 则说明它们的吻合度高, 重建可信度大; 而不同时段古植被类型匹配则说明植被无变化, 不匹配则有变化, 然后可进一步分析类型间是如何变化的。然而, 这种比较都是点与点之间的对比, 虽然能看出一定的空间变化, 但由于采样点之间没有空间连续性, 所反映的古植被空间变化是间断的, 不能像植被图那样进行区域对比。因此, 需要把古植被空间分布点转换为分布面, 这就需要考虑古植被分布的空间插值。

由于古植被分布数据是类型数据, 而非数字型数据, 因此通用的数据空间插值技术均不适合。初

步考虑建议, 可根据物种与植被模拟技术, 插值古植被的空间分布点到分布区。也就是说, 以重建的生物群区样点作为靶标, 根据植被与气候的关系, 利用物种模拟技术, 如常用的 BIOMOD 和 DIVA-GIS 等, 以区域数字高程模型(DEM)和现代气候与古气候数据作为驱动, 模拟区域尺度上生物群区的存在与否及其可能性测度, 这样可尝试建立古生物群区的区域分布。

3 Biomise 软件

Biomise 是专门为实施 Biomisation 的计算而设计的一个小型软件, 由瑞典隆德大学(Lund University) Ben Smith 博士(ben.smith@nateko.lu.se 或 ben.smith.lu@gmail.com)制作, 最新版本为 2000 年第 3 个版本 Biomise3。在 Biomise 运行之前, 需要准备以下 4 个文件: 首先是孢粉数据文件, 可在 Microsoft Excel 中编辑, 转换为文本文件(孢粉数据.dat); 该文件前 4 行是孢粉采样点的地理信息, 包括采样点名称(Site)、纬度(Long)、经度(Lat)和海拔高度(Alt), 然后是不同孢粉类群及其粒数或百分比含量。第二个文件是孢粉类群代码(Nomenclature)文件, 也就是每个孢粉类群的拉丁名名称缩写(可按照研究者的喜好自己编写), 以便计算机能够识别, 也需要在 Excel 编辑, 然后转换为文本文件(孢粉类群代码.nom), 按照孢粉类群代码、BEGIN、孢粉类群全称(不能有空格或者计算机无法识别的符号)、END 这个顺序编排。第三个是植物功能型文件(植物功能型.pft), 第一行为植物功能型的缩写代码, 第一列为孢粉类群的缩写代码, 二者对应的为 1, 不对应的为 0, 由此产生一个孢粉类群与植物功能型的矩阵。第四个为生物群区文件(生物群区.bio), 第一行为生物群区的缩写代码, 第一列为植物功能型的缩写代码, 二者对应的为 1, 不对应的为 0, 由此产生一个生物群区与植物功能型的矩阵。

Biomise 的任务栏有 Data、Biomisation、Preferences、Help 和 Exit, 在运行时, 首先从 Data 栏读入孢粉数据(data load from site file), 此时需要孢粉类群代码文件, 多采样点的孢粉数据可保存为合并文件(孢粉数据.cob); 然后从 Biomisation 栏的 Association 读入植物功能型和生物群区文件(Import biomise 2. x), 读入的这两个文件可修订, 并可合成为 association 文件供以后直接调用(合并文件.ass)。上述所有数据文件均可进行再修订, 还可以利用 Preferences 栏设

置输入和输出的文件名和规则。然后利用 Biomisation 栏中的 Perform analysis, 程序自动完成矩阵的融合、相似性得分的计算以及生物群区类型的确定(生物群区.out), 同时产生中间过程文件(biomise.log), 记录 Biomise 的运行流程。详细操作步骤可参看软件说明文件, 感兴趣者可联系 Ben Smith 博士索取。

4 最新应用

在 20 世纪 90 年代全球古植被制图计划 BIOME6000 和诸多孢粉数据库的支持下, 完成了全球和洲际尺度上全新世中期和末次盛冰期两个时段的古植被制图^[2,3], 包括欧洲、非洲、亚欧大陆和亚洲、东南亚、澳洲和太平洋地区、北美洲、南美洲以及北极地区, 这在笔者近期文章中有详细介绍^[13]。近期, 科学家们又陆续发表了一些区域性的古生物群区定量重建工作, 比如, 日本现代植被(包括干扰植被)的定量重建及其在三方湖地层孢粉记录的应用^[25], 墨西哥西北部古植被与古气候重建^[26], 利用孢粉和植物大化石对地中海-黑海走廊地区末次盛冰期以来植被的重建^[27], 中非地区现代的潜在生物群区与局域森林演替阶段的定量重建^[28], 拉丁美洲 6000 年和 18000 年前的古生物群区格局^[29]; 目前正在开展的一项工作是利用高分辨率孢粉数据定量重建全球末次冰期(MIS 4~2, 大约在 73.5~14.7ka)的古生物群区(Sandy Harrison, 个人通讯)。

我国全新世中期和末次盛冰期的古生物群区首次完成于世纪之交^[30-33], 随后我们利用更新的孢粉记录和新的全球植物功能型分类系统^[18]与改进的孢粉生物群区化技术分别重建了我国现代生物群区^[15]和全新世中期与末次盛冰期的生物群区格局^[16]。最近, 利用 228 个采样点的中国地层孢粉数据^[17](剔除位于南中国海的一个样点), 我们开始定量重建全国 22ka 以来每间隔 500 年的古生物群区(包括可能的人类生物群区)格局时空动态变化, 以及代表性孢粉类群的植物地理特征。初步结果显示, 响应气候变化的冷暖与干湿趋势的波动, 中国陆地生物群区在过去的 2.2 万年来已经发生了改变; 森林生物群区分布区界限的南北向摆动与范围的扩展或压缩, 以及森林-草原-荒漠界限的东南-西北向移动, 伴随着物种组成和生物多样性的巨大变化; 人类活动在全新世末期的影响加剧(倪健, 未发表数据)。

以上为区域尺度上的古生物群区定量重建工

作, 国内工作者也尝试利用 Biomisation 的方法定量重建样点尺度的古生物群区变化, 比如广东湛江附近的湖光岩玛珥湖末次盛冰期的古植被重建^[34]。然而, 与大尺度古生物群区定量重建不同, 在利用 Biomisation 方法重建局域尺度的古植被格局时, 应该更精细地注意植物功能型和生物群区(植被)类型的定义和划分, 以便能灵敏地捕捉到植被变化的信息。

5 讨论与展望

5.1 孢粉生物群区化存在的问题

在前期综述文章中^[13], 我们已经针对孢粉生物群区化存在的问题进行了梳理, 包括孢粉数据、重建的时间段、孢粉类群的植物功能型归属、植物功能型分类系统、生物群区类型划分和 Biomisation 方法等, 在此需要再强调三点。

首先一个最关键的问题, 也是一直强调的问题是孢粉数据库, 虽然全球古植被制图工作已经完成, 但从重建的古植被图可以看出, 许多地区是空白或者样点非常稀疏^[3], 也还有一些区域的古植被重建没有完成, 因此, 很有必要收集更多的孢粉样品, 丰富现有的孢粉数据库, 填补地理空白, 这在我国显得尤为重要^[14]。

第二是孢粉类群归并为植物功能型的不确定性问题, 由于孢粉鉴定存在的普遍问题以及准确的现代植物地理学和生态学信息的缺乏, 造成孢粉类群到植物功能型归并的不确切。在全球末次冰期的古植被重建工作中, 科学家们正利用贝叶斯定理改进 Biomisation 方法, 以确保每个孢粉类群归并到唯一一个植物功能型中, 由此避免了原方法中重建的生物群区的模棱两可(与 Colin Prentice 和 Sandy Harrison 个人通讯)。

第三个问题是关于人类活动影响, 在孢粉的生物群区化中, 所归并的孢粉类群和植物功能型大都考虑自然类型, 重建的植被类型也都是潜在的自然植被, 然而通过归并人类活动影响的特殊孢粉类群和植物功能型, 可定量重建干扰植被类型的分布^[25], 从而探讨人类活动对植被的影响。

5.2 基于 Biomisation 的古气候反演: Inverse vegetation modeling

作为古气候的多种代用指标之一, 孢粉记录在古气候定量重建中发挥着重要作用。然而, 利用孢

粉数据重建古气候特征较之重建古植被格局显得更加复杂和具有更多的不确定性;传统的指示种法(indicator species approach)、现代类比法(modern analogues technique)和响应面法(response surface)以及多元校正函数法(multivariate calibration-function approach),都是根据现代植物与气候的关系,建立定量化的转换函数,以地层中古植物的组合来反推古气候的特征,这些方法在全球各地区的古环境定量重建中应用广泛,但它们利弊并重^[35]。

基于统计学的古气候定量重建存在明显的偏差,因为它们假设:1)气候是古植被变化的惟一驱动因素,均忽略了CO₂浓度变化对物种和植被分布的效应^[36-38];2)植物种的生态学特性在当前和过去均未发生变化,因此植被-气候关系也未随时间变化而改变;3)现代观测数据包含着所有必要的信息来诠释地层数据^[38]。为减少古气候重建的偏差,Guiot等^[38,39]建立了植被反演模拟(Inverse Vegetation Modeling),它将Biomisation重建的生物群区得分和CO₂浓度对植被的直接影响通过植被模型紧密联系起来,从而更加准确地定量重建一个地区的古气候特征。

其主要原理如下:传统的现代类比法(比如转换函数)估算古气候始于孢粉组合,通过现代孢粉-气候关系,重建过去的气候;而植被模型以气候作为输入,模拟植被类型分布及其生物地球化学特征。植被反演模拟方法则是利用海量计算法则(Massive Computation Algorithms)反向驱动植被模型,始于植被,终于气候;利用随机产生的海量气候情景数据,驱动植被模型模拟植被(孢粉)组成和生物地球化学特征(如净第一性生产力NPP),如果模拟的孢粉组合与化石孢粉组合符合度高,其所对应的气候变化情景则被认为是最大可能的古气候特征,由此可绘制古气候与古植被的最大可能性分布频率图(柱状图),获得最可能的古气候数值^[38,39]。该方法与静态或动态植被模型相结合,已应用于非洲、欧亚地区以及中国的末次盛冰期和全新世中期的古气候定量重建^[40,41]。

总之,通过近20年的努力,国际古植被制图工作已经积累了众多的孢粉数据,摸索出了一套行之有效的办法,虽然仍存在问题,但随着研究的进展,相信都会逐渐得到圆满解决,更精细的第四纪晚期不同时段(不仅仅是MH和LGM)的古植被制图工作将会得到更深入的发展。针对孢粉生物群区化所存在的问题,将来的工作重点首先应该是孢粉数

据库的补充和完善,其次是生物群区化方法的改进,植物功能型和生物群区分类系统的全球化并与区域特色相结合,从而完成多时段的古植被动态格局定量重建。

我国一直是全球古植被和古气候研究的重点区域,它不仅拥有广阔的疆域、多样的气候和丰富的植被等自然地理条件,也拥有世界第三极的青藏高原,同时东亚季风系统的存在和发展,都对其气候和植被产生了重大的影响,对我国古植被和古气候的定量重建,将有助于理解第四纪古环境的变化和区域植被-季风气候系统的相互作用;而且,我国有着悠久的人类活动历史,其对古植被变化的影响是巨大的,上述信息的获取也将有助于理解人类干扰与植被和气候的作用与反馈。

在过去十多年的大尺度古植被重建工作中,我们积累了一批第四纪晚期孢粉数据,在进一步的工作中,需要改进孢粉的生物群区化方法,定量重建我国的古植被动态格局(500~1000年时间序列),分析其古植被地理分布格局和时间动态变化特征,把握植被迁移或突变的关键时段及植被变化的主要驱动因素,并尝试区分全新世中期以来气候变化和人类干扰的交互影响。同时利用植被反演模拟方法,定量重建全国尺度上的古气候动态变化特征。这些均可为区域及全球尺度上的古植被变化特征分析与古气候定量重建奠定科学基础,也为古植被和古气候的模拟提供数据校验依据。

参考文献(References)

- 1 Prentice I C, Guiot J, Huntley B *et al.* Reconstructing biomes from palaeoecological data: A general method and its application to European pollen data at 0 and 6ka. *Climate Dynamics*, 1996, **12**(3): 185 ~ 194
- 2 Prentice I C, Webb III T. BIOME 6000: Reconstructing global mid-Holocene vegetation patterns from palaeoecological records. *Journal of Biogeography*, 1998, **25**(6): 997 ~ 1005
- 3 Prentice I C, Jolly D, BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *Journal of Biogeography*, 2000, **27**(3): 507 ~ 519
- 4 Prentice I C, Cramer W, Harrison S P *et al.* A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 1992, **19**(2): 117 ~ 134
- 5 Haxelstine A, Prentice I C. BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, **10**(4): 693 ~ 709
- 6 Kaplan J O, Bigelow N H, Prentice I C *et al.* Climate change and Arctic ecosystems: 2. Modeling, paleodata-model comparisons, and

- future projections. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2003, **108** (D19):8171, doi:10.1029/2002JD002559
- 7 Sitch S, Smith B, Prentice I C *et al.* Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 2003, **9** (2):161~185
- 8 Smith B, Prentice I C, Sykes M T. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: Comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, **10** (6):621~637
- 9 倪 健. BIOME 系列模型: 主要原理与应用. 植物生态学报, 2002, **26** (4):481~488
Ni Jian. BIOME models: Main principles and applications. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26** (4):481~488
- 10 孙湘君, 宋长青, 陈旭东. 中国第四纪孢粉数据库 (CPD) 和生物群区 (BIOME6000). 地球科学进展, 1999, **14** (4):407~411
Sun Xiangjun, Song Changqing, Chen Xudong. China Quaternary pollen database (CPD) and "BIOME 6000" project. *Advance in Earth Sciences*, 1999, **14** (4):407~411
- 11 于 革. 花粉植被化与全球古植被计划研究. 地球科学进展, 1999, **14** (3):306~311
Yu Ge. Studies on biomisation and the global palaeo-vegetation project. *Advance in Earth Sciences*, 1999, **14** (3):306~311
- 12 倪 健. BIOME6000 计划: 重建古生物群区的最新进展. 应用生态学报, 2000, **11** (3):465~471
Ni Jian. BIOME 6000 Project: Latest advance of reconstructing palaeobiome. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11** (3):465~471
- 13 陈 瑜, 倪 健. 利用孢粉记录定量重建大尺度古植被格局. 植物生态学报, 2008, **32** (5):1201~1212
Chen Yu, Ni Jian. Quantitative palaeovegetation reconstruction at large scale based on pollen records. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, **32** (5):1201~1212
- 14 倪 健, 陈 瑜, Herzschuh Ulrike 等. 中国第四纪晚期孢粉记录整理. 植物生态学报, 2010, **34** (8):1000~1005
Ni Jian, Chen Yu, Herzschuh Ulrike *et al.* Late Quaternary pollen records in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34** (8):1000~1005
- 15 Chen Yu, Ni Jian, Herzschuh U. Quantifying modern biomes based on surface pollen data in China. *Global and Planetary Change*, 2010, **74** (3~4):114~131
- 16 Ni Jian, Yu Ge, Harrison S P *et al.* Palaeovegetation in China during the Late Quaternary; Biome reconstructions based on a global scheme of plant functional types. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010, **289** (1~4):44~61
- 17 Cao Xianyong, Ni Jian, Herzschuh U *et al.* A Late Quaternary pollen dataset from eastern continental Asia for vegetation and climate reconstructions: Set up and evaluation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2013, **194**:21~37
- 18 Harrison S P, Prentice I C, Barboni D *et al.* Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science*, 2010, **21** (2):300~317
- 19 Raunkiaer C. The Life-Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Clarendon Press, 1934
- 20 倪 健. 区域尺度的中国植物功能型与生物群区. 植物学报, 2001, **43** (4):419~425
Ni Jian. Plant functional types and biomes of China at a regional scale. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43** (4):419~425
- 21 翁恩生, 周广胜. 用于全球变化的中国植物功能型划分. 植物生态学报, 2005, **29** (1):81~97
Weng Ensheng, Zhou Guangsheng. Defining plant functional types in China for global change studies. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, **29** (1):81~97
- 22 Ellis E C, Ramankutty N. Putting people on the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, **6** (8):439~447
- 23 Alessa L, Chapin III F S. Anthropogenic biomes: A key contribution to Earth-system science. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, **23** (10):529~531
- 24 Li Yiyin, Zhou Liping, Cui Haiting. Pollen indicators of human activity. *Chinese Science Bulletin*, 2008, **53** (9):1281~1293
- 25 Gotanda K, Nakagawa T, Tarasov P E *et al.* Disturbed vegetation reconstruction using the biomisation method from Japanese pollen data: Modern and Late Quaternary samples. *Quaternary International*, 2008, **184** (1):56~74
- 26 Ortega-Rosas C I, Guiot J, Peñalba M C *et al.* Biomisation and quantitative climate reconstruction techniques in northwestern Mexico: With an application to four Holocene pollen sequences. *Global and Planetary Change*, 2008, **61** (3~4):242~266
- 27 Cordova C E, Harrison S P, Mudie P J *et al.* Pollen, plant macrofossil and charcoal records for palaeovegetation reconstruction in the Mediterranean-Black Sea Corridor since the Last Glacial Maximum. *Quaternary International*, 2009, **197** (1~2):12~26
- 28 Lebamba J, Ngomanda A, Vincens A *et al.* Central African biomes and forest succession stages derived from modern pollen data and plant functional types. *Climate of the Past*, 2009, **5** (3):403~429
- 29 Marchant R, Cleef A, Harrison S P *et al.* Pollen-based biome reconstructions for Latin America at 0, 6000 and 18000 radiocarbon years ago. *Climate of the Past*, 2009, **5** (4):725~767
- 30 中国第四纪孢粉数据库小组. 中国中全新世 (6ka BP) 和末次盛冰期 (18ka BP) 生物群区的重建. 植物学报, 2000, **42** (11):1201~1209
Members of China Quaternary Pollen Base. Pollen-based biome reconstruction at Middle Holocene (6ka BP) and Last Glacial Maximum (18ka BP) in China. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42** (11):1201~1209
- 31 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
Members of China Quaternary Pollen Base. Simulation of China biome reconstruction based on pollen data from surface sediment samples. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43** (2):201~209
- 32 Yu Ge, Prentice I C, Harrison S P *et al.* Pollen-based biome reconstruction for China at 0 and 6000 years. *Journal of Biogeography*, 1998, **25** (6):1055~1069
- 33 Yu Ge, Chen Xudong, Ni Jian *et al.* Palaeovegetation of China: A pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial

- maximum. *Journal of Biogeography*, 2000, **27**(3): 635 ~ 664
- 34 Wang Shuyun, Lu Houyuan, Han Jingtai *et al.* Palaeovegetation and palaeoclimate in low-latitude Southern China during the Last Glacial Maximum. *Quaternary International*, 2012, **248**: 79 ~ 85
- 35 Birks H J B, Heiri O, Seppa H *et al.* Strengths and weaknesses of quantitative climate reconstructions based on Late-Quaternary biological proxies. *The Open Ecology Journal*, 2010, **3**(Special Issue #001): 68 ~ 110
- 36 Harrison S P, Prentice I C. Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: Analysis based on palaeovegetation data, biome modeling and palaeoclimate simulations. *Global Change Biology*, 2003, **9**(7): 983 ~ 1004
- 37 Prentice I C, Harrison S P. Ecosystem effects of CO₂ concentration: Evidence from past climates. *Climate of the Past*, 2009, **5**(3): 297 ~ 307
- 38 Guiot J, Wu Haibin, Garreta V *et al.* A few prospective ideas on climate reconstruction: From a statistical single proxy approach towards a multi-proxy and dynamical approach. *Climate of the Past*, 2009, **5**(4): 571 ~ 583
- 39 Guiot J, Torre F, Jolly D *et al.* Inverse vegetation modeling by Monte Carlo sampling to reconstruct paleoclimate under changed precipitation seasonality and CO₂ conditions: Application to glacial climate in Mediterranean region. *Ecological Modelling*, 2000, **127**(2 ~ 3): 119 ~ 140
- 40 Wu Haibin, Guiot J, Brewer S *et al.* Climatic changes in Eurasia and Africa at the last glacial maximum and mid-Holocene: Reconstruction from pollen data using inverse vegetation modeling. *Climate Dynamics*, 2007, **29**(2 ~ 3): 211 ~ 229
- 41 Guiot J, Wu Haibin, Jiang Wenying *et al.* East Asian monsoon and paleoclimatic data analysis: A vegetation point of view. *Climate of the Past*, 2008, **4**(2): 137 ~ 145

BIOMISATION AND QUANTITATIVE PALAEOVEGETATION RECONSTRUCTION

Ni Jian

(State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Guiyang 550002;
Puding Karst Ecosystem Observation and Research Station, Chinese Academy of Sciences, Puding 562100)

Abstract

The quantitative reconstruction of palaeovegetation distribution pattern aims not only to investigate palaeoenvironmental evolution, but also to explore the relationships among palaeovegetation, palaeoclimate change and human activities, and to provide important baseline data for reconstructing past climate change and biogeochemical cycles, and for evaluating palaeovegetation and palaeoclimate modeling. The Biomisation, a method numerically transforming pollen taxa and percentage data to biome types, was developed in middle 1990s. According to the global biome classification scheme and its bioclimatic algorithm used in the BIOME family global vegetation models, the Biomisation method assigns pollen taxa to one or more plant functional types and further defines biome types using combinations of key plant functional types. Affinity scores of each pollen taxa and biome are calculated based on fuzzy logic. The pollen sample is assigned to the biome to which it has the highest affinity, subject to a tie-breaking rule. Modern vegetation type and palaeobiome in a site can then be quantitatively reconstructed based on the differences of pollen taxa and their richness in this site. A regional to global biome mapping can then be finally achieved. On the basis of four review articles previously published, this paper introduces again the Biomisation, a numerical technique for palaeovegetation reconstruction and biome mapping, including its ecological principle, operating processes in seven steps, as well as special notes and botanical and ecological resources behind these processes. The Biomise software for performing the Biomisation is further briefly introduced. The newly advances, applications and problems not mentioned in previous review articles are then discussed. Research challenges about palaeovegetation and palaeoclimate reconstructions based on pollen records are finally prospected, including updating pollen databases, increasing the number of pollen sampling sites in some geographical gaps, addressing the uncertainty of assigning pollen taxa to plant functional types, reconstructing the anthropogenic biome, and inversely reconstructing palaeoclimate based on pollen and vegetation models.

Key words Biomisation, palaeovegetation mapping, palaeoclimate change, biome, anthropogenic biome