



第四纪花粉分析的 数值方法

H. J. B. 伯克期 A. D. 戈登 著

沈才明 唐领余 译

东南大学出版社

58.853241/1

第四纪花粉分析的数值方法

H.J.B. BIRKS & A.D. GORDON 著

沈才明 唐领余 译

吴同甲 诸燧良 校



东南大学出版社

苏新登字第 012·号

内 容 提 要

花粉资料的复杂性使得以保存于花粉地层记录中的资料来推断古植物种群、群落及其环境变得非常困难,而应用统计方法可简化资料的分析。本书前两章阐述了第四纪花粉分析数据的性质和基本的统计学概念;后四章以众多的实例叙述了花粉带划分、花粉序列对比、现代花粉数据分析和花粉地层数据解释中应用的数值方法,并对这些方法作了评述。这些方法的用途非常广泛,它们对于花粉分析、环境考古、历史生物地理、定量生态学、地质地理学等学科的研究工作者及所有第四纪古生态学研究工作者都有重大的参考价值。

Numerical Methods in Quaternary

Pollen Analysis

H.J.B. Birks and A.D. Gordon

Academic Press, (London)1985

第四纪花粉分析的数值方法

H.J.B. Birks 和 A.D. Gordon 著

沈才明 唐领余 译

吴同甲 诸燧良 校

东南大学出版社出版发行

南京四牌楼 2 号

南京航空学院飞达印刷厂印刷

开本: 787×1092 毫米 1/16 印张: 15.25 字数: 370 千字

1992 年 9 月第 1 版 1992 年 9 月第 1 次印刷

印数: 1—1000 册

ISBN7-81023-673-3

Q·5

定价: 15.00 元

责任编辑诸燧良

中译本序

第四纪花粉分析由定性向定量发展,是 60 年代以来的事。此书是有关第四纪花粉分析数值方法的第一本专著,其内容概括了这一领域近几十年的研究成果和 80 年代的研究概况。

书中第一章介绍了第四纪花粉分析的基本原理、花粉资料的解释、研究地点的选择和采样方法,以及第四纪花粉分析数据的类型及其表示方法,着重讨论了相对花粉数据(百分比)和绝对花粉数据(花粉浓度、花粉堆积速率)的置信度及误差。这些知识对于花粉分析研究者,特别是初学者是极为有益的。

作者在第二章中对数值分析方法的类型以及定量孢粉学的基础问题,如二项和多项分布、相异度等作了叙述和讨论。第三章以实例描述了条件单链法、一分为二法、动态规划算法、可变障碍法等划带方法;同时,对数值方法划带的优点和局限以及数值划带得出的花粉带的性质作了讨论。第四章也以实例阐述了以花粉带和花粉谱为基本单位的主成分分析、拼合法、信息半径等花粉序列对比方法,论述了花粉序列对比数值方法的特性。这些方法对于确定地区花粉带及比较现代和化石花粉谱都是有帮助的,也使花粉序列的定量划带、同一地区和不同地区序列的定量对比成为可能。

第五章对于分析现代花粉数据的数值方法、表示和比较不同植被类型的现代花粉谱以及现代花粉—植被关系模型作了详尽的描述和讨论。因为第四纪花粉分析只为古植物区系、种群和群落的重建提供了基础数据,而正确解释需要有关属种的现代生态学知识及有关现代花粉谱与采集地植被成分间关系的信息,在国内,我们尽管已做了大量的第四纪花粉分析工作,但对现代花粉谱的研究还是比较薄弱的。本章的内容无疑能提高国内学者对有关研究的重要性的认识,以促进我们工作的开展。

第六章系统阐述了就古植物种群、群落和环境解释花粉地层数据的定量方法。对发现古植物种群、群落变化的序列分割、曲线拟合和时间系列分析等方法,重建古植物种群、群落的代表性系数,现代和化石花粉谱的比较,重现群以及定量重建古环境的转换函数都作了详尽的论述。

本书以众多实例对第四纪花粉分析的数值方法作了详细的阐述,对它们的适用范围、前提条件、所需假设及其优缺点等都作了充分的讨论。在我国,第四纪花粉分析的定量研究刚刚起步,此书无疑有着启发和实用价值。这些方法不仅适用于第四纪花粉分析,也可用于时代更老的花粉分析和具有定量基础的其它古生物门类的研究。此书对于从事花粉分析、古生物学、古生态学、地理学、地质学、环境考古学、历史生物地理学、定量生态学等学科的学者也有重要的参考价值。

宋之琛 唐领余

1990 年 7 月 南京

前 言

在过去的二三十年里,生态学由一门几乎是纯观察、纯定性的学科,发展成为基于观察资料作定量和统计分析的学科。近年来的第四纪古生态研究也明显存在这种发展趋势。虽然第四纪花粉分析有着定量研究的基础,其原始数据是样品中不同类型花粉和孢子的数目,但对于统计方法在孢粉学研究中的潜力越来越有所认识,还是更近的事。然而,由于对统计方法的不恰当使用和过分要求,致使人们对于其贡献的范围产生了一些怀疑。本书是我们近十多年来合作研究的成果。它对数值方法作了叙述,并进行了评述。作者相信,数值方法将有助于研究者分析第四纪花粉数据。书中的许多方法可以更广泛地使用于时代更早沉积物中的孢粉数据,也可用于其它定量古生态变量,如沉积化学、植物大化石、硅藻、枝角类、软体动物、有孔虫、介形虫、沟鞭藻等。

H.J.B. Birks 感谢已故 J.B. Birks 和 E.J. Cushing、I.C. Prentice、R.A. Reymont 以及 T. Webb III 等人,感谢他们激励他致力于第四纪孢粉数据的定量方法研究,随意分享他们的想法、见识和经验。

其他许多朋友和同事,包括 P. Adam、S.Th.Andersen、C.W. Barnosky、P.W. Beales、K.D. Bennett、B.E. Berglund、H.H. Birks、S. Bjorck、A.P. Bonny、R.H.W. Bradshaw、M.E. Edwards、K. Faegri、F.S. Gilbert、B. Huntley、C.R. Janssen、P.D. Kerslake、H.F. Lamb、J.M. Line、L.J. Maher, Jr., P.D. Moore、R.W. Parsons、S.M. Peglar、M. Ralska-Jasiewiczowa、I.C. Ritchie、L. Rymer、J. Turner、W.A. Watts、W. Williams 和 H.E. Wright Jr., 等人,对本工作也作出了贡献。他们慷慨地提供挑战性的、常带有一些意想不到的分析上问题的数据集,或者补充有创见的、批评性的论述,健康而富有建设性的疑问以及对孢粉学的一般感觉,给予鼓励、兴趣和耐心。另外, B. Huntley 和 J.M. Line 帮助编制程序和数据分析。J.A. Grimm、K.D. Bennett 和 J.M. Line 帮助准备文献目录。S. Peglar 在过去的十年里,为准备数据做了细致而不可少的工作,并精巧地清绘了书中几乎所有的图件。T. Brown、I. Donaldson 和 S. Lees 仔细且耐心地打印了本书的好几次草稿。

C.W. Barnosky、H.H. Birks、R.M. Cormack、F.S. Gilbert、I.C. Prentice、R.A. Reymont 和 T. Webb III 等人审阅了全部或部分手稿,并为本书的完善提了有价值的意见,对他们和其他直接或间接影响本书内容的人们,我们表示衷心的感谢。

我们尤其感谢那些使我们注意到文中的错误或含糊处,或提出其它改进意见的读者。本文是国际地质对比项目 158 号计划, B 亚计划的一篇文章。

H.J.B. Birks
A.D. Gordon
1984 年 6 月

目 录

中译本序

前 言

第一章 第四纪花粉分析数据的性质	(1)
1.1 花粉分析—第四纪古生态研究的手段	(1)
1.2 第四纪花粉分析数据的类型	(7)
1.3 表示第四纪花粉分析数据的方法	(12)
1.4 使用的数据	(17)
第二章 基本的统计学概念	(19)
2.1 统计学在花粉分析中的作用	(19)
2.2 二项分布和多项分布的描述	(20)
2.3 孢粉学中的二项和多项分布	(22)
2.4 第四纪孢粉学中更多的统计学例子	(23)
2.5 探索数据分析和分类	(25)
2.6 相异性尺度	(28)
第三章 花粉地层数据的分析: 划带	(31)
3.1 花粉带的概念	(31)
3.2 花粉带划分的数值方法	(34)
3.3 条件单链法	(38)
3.4 一分为二法	(39)
3.5 动态规划法	(44)
3.6 可变障碍法	(46)
3.7 数值划带的例子	(49)
3.8 数值划带的优点和局限	(63)
第四章 花粉地层数据分析: 序列对比	(66)
4.1 花粉序列对比的基本原理	(66)
4.2 地层序列对比的数值方法	(67)
4.3 无地层条件的序列对比: 花粉带与花粉带的对比	(68)
4.4 无地层条件的序列对比: 分类方法	(69)

4.5	拼合法	(76)
4.6	Abernethy 森林序列的对比	(82)
4.7	数值对比的其它例子	(93)
4.8	数值对比方法的特性	(99)
第五章	现代花粉数据的分析	(102)
5.1	引言	(102)
5.2	分析现代花粉数据的数值方法	(103)
5.3	不同植被类型现代花粉谱的表示和比较	(105)
5.4	建立现代花粉—植被关系模型	(132)
第六章	花粉地层数据的解释	(149)
6.1	解释的定量方法	(149)
6.2	序列分割、曲线拟合和时间系列分析	(152)
6.3	花粉代表性系数的使用	(163)
6.4	比较现代和化石花粉谱	(171)
6.5	重现群	(178)
6.6	环境重建	(183)
附录:	划带程序	(192)
参考文献		(204)

第一章 第四纪花粉分析数据的性质

1.1 花粉分析——第四纪古生态研究的手段

第四纪古生态学研究的主要目的,是重建地球过去 1—2 百万年的古环境和古生态系统。古环境和古生态系统不能直接观察,必须借助化石和发现有化石的沉积物来重建。第四纪沉积物遍布陆地和海洋,其古生态研究极引人注目。这是因为第四纪是地球历史中独一无二时期,在这一时期中,人类进化,气候波动。在欧洲、北美的纬度带内,气候在温和的所谓间冰期和寒冷的、普遍出现冰川作用的冰期中波动,前者的持续时间为 10 000 年,后者为 50 000 到 100 000 年。

和时间尺度相当的其它地质时期相比,第四纪已作了详细的研究。第四纪古生态研究主要基于称作化石的生物体——有孔虫、软体动物、节肢动物、脊椎动物、藻类、苔藓植物和维管束植物等。它们都含有抗腐蚀的物质,如文石、方解石、几丁质、硅质、角质、木质素、孢粉素(见 Cushing 和 Wright, 1967; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)。由于维管束植物的孢子和花粉是第四纪陆相沉积物中最丰富的化石类型,因而地层花粉分析成为陆相第四纪古生态研究的主要手段(Cushing 和 Wright, 1967)。

花粉分析提供了重建古植物区系(单个植物种属在时间和空间上的分布)、古植物种群(植物种属在时间和空间上的丰度)和古植被(植物组合或植物群落在时间和空间上的分布)的手段(见 Cushing, 1963; H.J.B. Birks, 1973b),其原理将在本章讨论。重建古植物群落,是迈向重建古生态系统的重要一步,因为植物群落是所有生态系统中最复杂的部分。重建植物群落后,假定已知植物群落和种属的生态要求和耐性,则可推断古生态系统的环境(见 M.B. Davis, 1978; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980; H.J.B. Birks, 1981c)。

第四纪花粉分析数据的解释,几乎完全根据现代生态观察来推断。古群落、古环境和古生态系统是根据和其相似的现代群落、生态系统和种属、群落已知的生态特性来重建的(D. Walker, 1978)。和所有的古生态研究一样,第四纪花粉分析研究中应用的方法,也是假设和方法论的均变说,或称现实主义说的哲学原理,即现代过程和自然特性和过去一样,现代自然规律可延伸到过去,因而可用于重建和解释过去的事件。正如 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980)讨论的,没有任何途径可以证明或推翻方法论的均变说(现在是过去的钥匙),它是包括第四纪古生态学在内的所有历史科学的基本逻辑和方法;所有对过去的重建都需要现代生态学和地质学知识的某种应用和时间外推。

在学科的发展上,第四纪花粉分析和描述性的植物生态学是同步的。对保存于泥炭层中的化石花粉组合作定性的、常为一般化的描述,是在上个世纪的 80 和 90 年代所盛行的(Erdtman, 1943; Manten, 1967; Faegri 和 Iversen, 1975),正如当时对现代植被作定性的、大范围的描述也非常普遍一样(Whittaker, 1962)。对植被的定量描述最早尝试于 20 世纪一二十年代,随后,描述性植物生态的定量评价迅速发展(McIntosh, 1974, 1975)。在 1916 年,瑞典地质学家 Lennart von Post 首次证实了对保存于第四纪沉积物如泥炭中的花粉粒作定量分析的可能性。随着 Gustaf Lagerheim 的工作, von Post 对保存

于一个泥炭剖面的不同层的样品中的化石花粉计数,并以全部花粉粒为总数的百分比来表示(Manten, 1967)。他用地层图式表示他的结果,即把花粉的百分含量标绘在地层柱状图的不同深度上(见 Fires, 1967)。von Post 证实了同一地区不同点的花粉剖面间显著的相似性和瑞典不同地区花粉剖面间的明显差异。因此,他能够加入第四维一时间来研究植被,解释诸如古植被的性质、主要植被群系的历史、长周期的植被变化模式及冰后期气候变化的时间和幅度等问题。正如 Deevey(1967, 65 页)恰当评述的:泥炭堆积中花粉比率的一系列变化是植被的四维观察,Post 的这一简单想法应作为现代最富成果的设想之一列入双螺旋线。

下面是第四纪花粉分析,或称第四纪孢粉学的基本原理(Godwin, 1934; Erdtman, 1943; West, 1971; Faegri 和 Iversen, 1975; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980):

- 1、花粉粒和孢子的个体小($10-100\mu\text{m}$),由维管束植物(开花植物和蕨类)大量产生,除极少数完成授粉的自然机能外,大多数最终降落到地面。

- 2、在到达地面之前,花粉和孢子在大气中被湍流混合,最终在一个地区形成比较均匀的花粉雨。

- 3、组成花粉粒和孢子的有机物质(孢粉质、纤维素、果胶、胍胍质、蛋白质等)会很快地腐烂,除非在某种情况下,生物的分解作用过程受到抑制。这种抑制在缺氧的地方是存在的,例如,水体持久静止的泥塘、沼泽、湖底、洋底等。孢子和花粉外壁的孢粉质在这些地区的非氧化沉积物中能很好地保存。

- 4、花粉、孢子的分类学已了解得相当清楚,至少在北半球是如此(见 McAndrews 等, 1973; Faegri 和 Iversen, 1975; P.D. Moore 和 Webb, 1978)。使用透射光学显微镜,可将主要类型鉴定到不同的分类水平(科、属、种)。

- 5、由于花粉雨的成分取决于产生花粉雨的植被成分,所以花粉雨与地区植被密切相关。一个花粉雨样品将是地方的或者低地的(水生和湿地群落)和地区的或者高地的(森林、草地、石南地群落等)植被在空间和时间上的反映。

- 6、如果分析一个保存于已知年代的泥炭或淤泥中的花粉雨样品,并鉴定统计了所保存的不同类型的花粉和孢子,那么花粉谱就是花粉、孢子和沉积物沉积时期该点周围植被的反映。花粉、孢子体积小,且非常丰富(可达 10^6 粒/ cm^3)。所以,作详细的花粉分析仅需要少量的沉积物($0.5-1\text{cm}^3$)。对种子、果实、软体动物、昆虫、脊椎动物等化石的研究相反,这些研究中需要相对大量的沉积物提供一个适当的化石种群样品。

- 7、如果分析保存于不同层位沉积物中的花粉雨样品,化石花粉组合就能提供古植物的地层记录和在沉积记录所代表的整个时期的发展。

- 8、如果在几个点获得两个或者更多系列的地层花粉组合,那么在空间上比较沉积时期不同点的孢粉谱,确定沉积时期不同点的植被异同就成为可能。

涉及花粉分析的第四纪古生态研究,通常按下列步骤进行,确定了调查目的和将要检验的假设后,就要勘查重要的和适于研究的点。选择适合花粉分析的点非常重要。它将取决于研究的目的、研究的空间和时间范围,以及合适的点的可用性。Jacobson 和 Bradshaw(1981)详细讨论了地点选择这一问题。然后,在研究点采集岩芯,打一系列的试验钻,确定粗略的沉积物地层和盆地形态。如果沉积物是裸露的,例如,在砂砾坑、正在风化的泥炭沼泽地或者海边悬崖,就可以在裸露面方便地采样。最后,描述采自岩芯或裸

露剖面的样品的岩性和沉积物特征(见 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)。

H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980)讨论了调查者在岩芯和沉积剖面中选择适于花粉分析的样品位置的方法,在第四纪花粉分析中,最常用的采样方法是探索采样(见 Krumbein 和 Graybill, 1965),即对岩芯或剖面作相当稀疏的初始采样。这组样品的分析结果,指示需作进一步调查的位置。Gordon(1974)叙述了非正常状况下连续采样的方法。在这种非正常情况下,我们需要有保存花粉记录某些特征的相当精确的资料(例如,在北美东部, *Amorosia*-type 花粉的出现大约在 80—150 年前),且希望快速地鉴定出它出现在岩芯中的位置。

处理用作花粉分析的岩芯样品,要使用标准的实验室分析过程,目的在于集中花粉和去除尽可能多的沉积物基质。Faegri 和 Iversen(1975)、West(1977)及 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980)对野外和实验室方法有详细的论述。

花粉分析的样品处理好后,把剩余物放置在显微镜的载玻片上,开始鉴定和统计花粉。花粉和孢子的鉴定仅能通过仔细比较化石材料和现代参考材料来进行。后者采自己鉴定的植物,经过和化石材料相似的处理(见 Hansen 和 Cushing, 1973; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980, 关于第四纪花粉分析中鉴定程序的讨论)。在某些样品中,破碎花粉和不能鉴定的花粉粒等问题会有发生(见 Cushing, 1967a; H.J.B. Birks, 1973b, 1981a)。

花粉统计,通常是在放大 300—400 倍的显微镜下,沿着横向移动的载玻片进行。统计的数目取决于调查的问题。应统计足够的粒数以获得一个可靠的估计,也就是说,在花粉类型的计数是以花粉总数的百分含量表示时,要取得一个明显不变的值。一般来说,比较恰当的数目是 300 到 500 粒(Bowman, 1931; Crabtree, 1968; Mather, 1972b),但在某些研究中,为解决特殊的问题,以达到所要求的精确度,每个样品要求统计 1000 粒,甚至更多。整个玻片的移动要均匀(不能集中在玻片边的附近),以防止玻片上孢粉的非随机分布产生的影响(Brookes 和 Thomas, 1967)。有关花粉计数的统计可靠性和花粉百分含量数据的置信区间问题,将在第二章的第 2 节中讨论。

取得花粉计数的地层序列后,孢粉研究的下一步是,在对数据解释之前,用曲线或其它图式表示所得结果。花粉分析的数据是复杂的,必须用花粉图式的形式有效地表示出来(见 1.3 节)。花粉图式是不同的花粉、孢子类型对应于地层深度或年代(较少)的一系列含量值曲线。几乎所有的花粉分析数据都是不同花粉、孢子类型的相对比率(比率是关于一些特定花粉总数的)。在有些研究中,使用了一些绝对数量的估计,如每单位体积或单位重量沉积物中花粉粒的数目,或者每单位面积沉积物在每单位时间里的花粉粒数目。在这些研究中,不同花粉、孢子类型间的数目是彼此独立的(这不同于相对百分比数据),且单位面积沉积物在单位时间里的花粉粒数目的估计与沉积序列中沉积物堆积率的变化也是无关的(见 1.2 节)。

对于百分数据来说,它的一个重要结果是详细表达了包括在花粉总数中的所有种属。Cushing(1963)、H.J.B. Birks(1973b)、H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980)认为,选择花粉总数应基于的原则是,花粉总数应包括所有感兴趣的和与研究项目有关的成分。通常,人们的主要兴趣集中在地区性植被史,在这种情况下,那些由高地植被产生的花粉、孢子应该包括在花粉总数中,而限于低地的地方性水生和淤泥植被中的植物(如水生植物和泥沼

种)的花粉应从花粉总数中去除,因为它们局部产生于与调查的主要植被不同的植被。有时为选择种属解决特殊的生态问题,可用特殊的花粉总数(见 Wright 和 Patten, 1963; H.H. Birks, 1972; Janssen, 1981b; Cwynar, 1982)。花粉总数的问题还将在第二章第 5 节中作进一步的讨论。

花粉图式(如图 1.2 和图 1.3)以曲线的形式表示了大量的数据,因而通常显得很复杂并难于很快理解它。因此,在解释数据以前,把每个花粉地层序列细分为称作花粉带的更小单位,通常是有用的,它有利于描述、讨论、比较、解释和对比。用于单个花粉序列划带的方法很多,我们将在第三章中描述。数值方法还可用以比较两个甚至更多的花粉序列,这些方法将在第四章中讨论。比较是为了发现花粉序列间的相似性,也即划定地区性花粉带。比较也能突出剖面间的不同,而这些不同可能就是考虑的古生态问题所在,尤其是在地方性范围内。

将花粉序列划分成孢粉带并同其它序列比较后,就可开始解释。解释一般按重建古植物区系、重建古种群、重建古植被和重建古环境的逻辑过程进行。H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980; 也见 H.J.B. Birks, 1973b)对要求一个孢粉谱能作的解释提出六个基本问题:

- 1、古植物区系中有何种属?
- 2、种属的相对丰度如何?
- 3、存在什么样的植物群落?
- 4、每个群落在过去占有什么样的空间?
- 5、每个群落存在于过去的什么时间?
- 6、存在于那样的时空中的古植物群落的环境是怎样的?

对第一个问题是不能完全解答的,因为化石花粉、孢子的记录是从不完整的。有些植物产生的花粉很少保存(如 *Juncus*、*Lazula*、*Naias flexilis*),或者产生极少量的花粉(如 *Linum*),致使它们混合于沉积物中而被花粉分析者发现的可能性极低。此外,一些植物(如禾本科、莎草科)产生丰富的花粉,但难于在种和属的水平上与同一科内的其它成员区分。很显然,由花粉地层记录得出的植物种类资料,其丰富程度取决于花粉鉴定的质量和可靠性以及鉴定采用的分类水平。数值方法能帮助花粉分析者区分形态相似,但大小和(或)形状不同的花粉粒(见 2.4 节)。

在用花粉地层资料重建古植物区系中遇到的另一个问题是,一些花粉可能经大气团或其它气流作了远距离搬运。找到一颗世界上任何一处植物产生的花粉粒都是可能的(Cushing, 1963)。一些花粉类型(如 *Pinus* 和 *Ephedra*)是以远距离搬运而著称,在进行古植物区系重建时应承认这一点。H.J.B. Birks(1981b)应用点过程理论(Cox 和 Lewis, 1966; Reyment, 1969b, 1976b, 1980b),研究明尼苏达晚威斯康星沉积物中 27 种假定为远距离搬运的花粉、孢子的出现情况,他证实,一些类型(如 *Carya* 和 *Platanus occidentalis*)的出现在距今 8 400—20 500 年间的出现率中呈显著趋势,而其它种(如 *Acer regundo* 和 *Sarcobatus vermiculatus*),这种趋势则不明显。

第二个问题是就古植物丰度或古植物种群大小来解释孢粉谱。不象许多化石种类(如三叶虫、爬行动物、箭石、硅藻),一个化石就代表一个生活个体,在花粉分析中,一植物可能产生几百万粒花粉。因此,在就古植物丰度解释化石花粉值前,应先研究现代植物

的花粉产量和代表性。可以先求取现代花粉代表性系数(如 R 值法, M.B. Davis 1963), 然后将其应用于化石花粉数据, 估计古植物丰度。

种属 k 的现代花粉代表性系数, 可以通过收集表层样品, 如湖泊表层 1—2cm 的淤泥, 比较表层样品中观察到的花粉类型 k 的数量 p_{ok} 和附近现代植被中观察到的种属 k 的数量 v_k (见图 1.1) 来求取(在第五章第 4 节中我们将讨论确定 v_k 的适当方法)。种属 k 的现代代表性系数值估计为:

$$\hat{R}_k = p_{ok} / v_k$$

种属间 R 值的变化有几个数量级(M.B. Davis, 1963; Andersen, 1970), 因为在植被中丰富的种可能产极少的花粉, 甚至没有花粉, 而植被中稀少的种可能产丰富的花粉。

为估计种属 k 在 8000 年前的相对丰度(见图 1.1), 我们分析了与表层样同一地点的岩芯。在岩芯的适当深度采样, 样品分析好后, 在显微镜载玻片上统计适当数量的花粉粒 m_{ik} , 估计样品 i 沉积期间种属 k 花粉的比率 u_{ik} 。种属 k 在样品 i 中的比率是 p_{ik} , 假定现代花粉代表性系数是不随时空而变的。则由

$$\hat{f}_k \propto p_{ik} / \hat{R}_k$$

可估计种属 k 在古植被中的比率, 在这里, 可从古植被比率之和必为 1 来评价比值常数。有关这种方法的假设将在第五章和第六章中更充分地讨论, 那里还将叙述根据现代花粉数量求取花粉代表性系数的数值方法, 使用现代花粉代表性系数估计古植物丰度和古植被种群大小。

重建古植物群落和古植被, 需将化石花粉谱和已知植被区的现代花粉谱加以比较(Wright, 1967; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)。如果现代和化石花粉谱是相似的, 则可得出两者是由相似的植被所产生的结论, 从而得出古植被的现代类比物。然而, 如果现代类比物没能发现, 则认为古植被没有现代类比物或应在其它地方寻找可比较的现代花粉谱。分析现代花粉谱的数值方法将在 5.3 节中叙述, 比较现代和化石花粉谱的数值方法及重建古植被的数值方法将在 6.4 节中讨论。

重建植被的其它方法包括, 根据个别种属已知的群落和生态特性作反推, 即指示种法(见 Janssen, 1967b, 1970, 1981b; H.J.B. Birks, 1973b; D. Walker, 1978; H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980), 和对与地层序列内和地层序列间的一系列样品显著相关的化石群的研究, 即重现群法(H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)。在某种程度上, 重现群能指示出过去生长在一起的种属。这种方法将在 6.5 节中讨论。

解决各个古植物群落生存空间的问题, 主要取决于我们对花粉搬运和散布的复杂过程的认识和理解, 以及地点的选择, 尤其是地点大小、可能的花粉源区的选择(Janssen, 1981b; Jacobson 和 Bradshaw, 1981)。要发现与诸如海拔(Turner 和 Hodgson, 1979, 1983)、土壤(D. Walker, 1966; Brubaker, 1975; Jacobson, 1975, 1979)、气候和地形(McAndrews, 1967)等有关的植被演变模式, 则需要来自较小地理区域内几个点的花粉序列。另外, 在一维(Turner, 1965)或二维(Turner, 1970, 1975)空间穿过一地点的花粉谱剖面, 有可能发现个别花粉组合, 也即是个别植物群落的空间演变(见 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)。

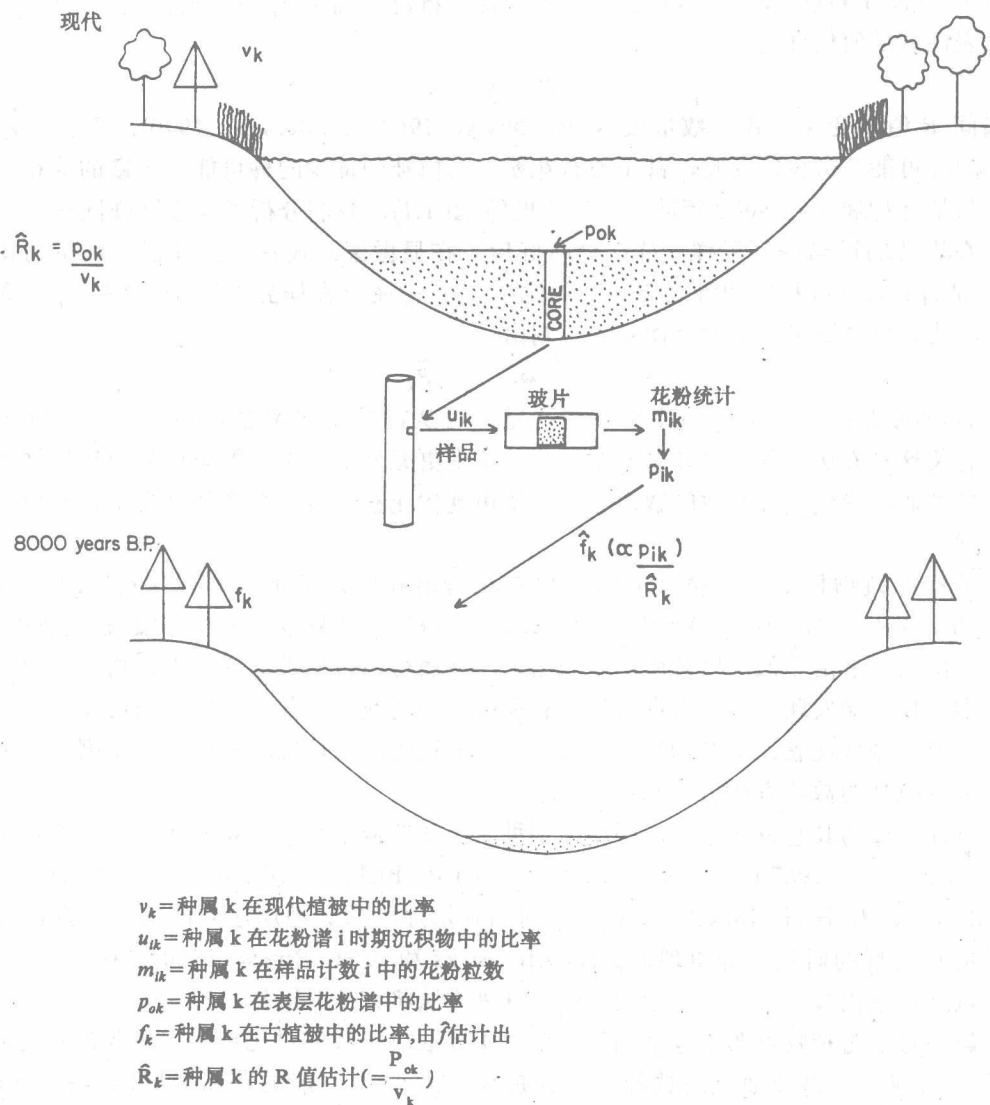


图 1.1 8000 年前一个湖泊周围植被中的种属 k 相对丰度定量重建的各阶段, 用现代花粉代表性系数 $\hat{R}_k$ 的估计将化石孢粉谱转换成种属的古丰度。有关变量及等式见正文的讨论部份。

要解决各个植物群落存在于过去什么时间的问题,则需要详细而独立的年代资料。在理想的情况下,有机沉积物的放射性碳测年能提供确切的答案(在放射性碳测年技术的精确度范围内)。但放射性碳测年在许多方面都存在很大的误差,包括不同有机物质(泥炭、树木、炭、湖泥)的测年(Broecker, 1965; Ogden, 1967; Godwin, 1969)、实验室处理过程(Pardi 和 Marcus, 1977)、实验室间的系统偏差(国际研究组, 1982)、有机成分低的沉积物的放射性碳分析(Shotton, 1967; Olsson, 1979; Sutherland, 1980)和处于有周围碳酸盐岩或石灰质堆积中缺乏 ^{14}C 的碳加入,即所谓的硬水作用的环境中的沉积物测年(Deevey, Gross, Hutchinson 和 Kraybill, 1954; Broecker 和 Walton, 1959; Donner, Jungner 和 Vasari, 1971)。为第四纪花粉地层序列建立年代的其它方法,已由 West(1977)及 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks(1980)作了讨论。

重建古环境是古生态学解释的最后一个阶段。重建古环境主要有三种方法(H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980): (1)使用古环境的非生物证据,如沉积岩性学、沉积地球化学、稳定同位素(如 ^{18}O — ^{16}O , ^{13}C — ^{12}C , 氘—氢); (2)化石花粉组合内和组合间地层模式的分析,确定和解释化石数据的时间变化; (3)用已知环境中的现代花粉来比较化石花粉组合。

后一种方法近来已经量化,方法是求取联系现代花粉组合和现代气候的校正函数或转换函数,它类似于联系现代花粉和现代植物丰度的现代代表性系数。假设这些转换函数也是不随时空而变的,我们就可以把它们应用于化石花粉组合,获得对古环境的定量估计(H.S. Cole, 1969; T. Webb, 1971; T. Webb 和 Bryson, 1972; T. Webb 和 Clark, 1977)。这一根据第四纪花粉分析数据重建古环境的定量方法将在 6.6 节中讨论。

1.2 第四纪花粉分析数据的类型

在前一节,我们讨论了作为古生态研究手段的第四纪花粉分析的方法。从中看到,解释化石花粉地层数据,通常需同已知植被和(或)环境(包括气候)地区的现代花粉谱作定性或定量的比较。此外,用古植物种群来解释,也常需用数值比较现代花粉谱和现代植被丰度求得的现代花粉代表性系数来将化石地层数据转换成古植物丰度的估计(见图 1.1 所讨论)。

因此,花粉分析数据可以分为两大类:地层的和非地层的。在非地层数据中,花粉谱代表了不同地理、植被和环境区同时代,通常但非总是现代的样品(称作表层样品)(如 H.J.B. Birks, Deacon 和 Peglar, 1975; H.J.B. Birks 和 Saarnisto, 1975; Bernabo 和 Webb, 1977; Huntley 和 Birks, 1983)的花粉成分估计。在地层数据中,花粉谱代表了一个地层序列中不同深度,也即不同时间里的花粉成分估计。样品按深度和年代作有序排列,对生态学家来说是重要的,因为它为以地层花粉图式的形式表示花粉数据(见 1.3 节),确定地层变化,划分花粉带(见第三章),认识序列的时间变化趋势,解释古植物种群、群落甚至古环境变化(见第六章)提供了基础。

在第四纪古生态学的内容中,陆地花粉地层记录是古生态信息的重要来源。陆地花粉地层记录的时间范围一般是 100 至 15 000 年,但存在于远离冰川界限既老且深的盆地中

的沉积物，能提供过去 100 000 年的连续地层序列(见 Wijmstra, 1969; Wijmstra 和 Smit, 1976; Woillard, 1978; Kershaw, 1978; Singh, Kershaw 和 Clark, 1981)。样品的时间分辨率通常是 100—250 年，但湖泊年薄积沉积物样品的时间分辨率可小到 10 年(见 Swain, 1973, 1978; Saarnisto, Huttunen 和 Tolonen, 1977; Cwynar, 1978; Tolonen, 1978; Saarnisto, 1979a)，甚至 1 年(见 Peglar, Fritz, Alapieti, Saarnisto 和 Birks, 1984)。T. Webb(1982) 评述了第四纪地层花粉数据的时间分辨率。

第四纪花粉数据也可根据花粉计数的计算方法来分类。最普通的是相对的或百分比数据，在这里，一定花粉类型在一样品中的数目(图 1.1 和表 1.1, 1.2 中的 m_{ik})是作为某一特定花粉总数的比率(图 1.1 和表 1.3, 1.4 中的 P_{ik})来表示。这种换算消除了样品间因花粉粒总数不同而产生的影响，但它给数据带来了约束条件，而非处于自然状态，也就是说，当一个花粉类型的相对出现率增加时，另一些花粉类型必然减少，因为它们的比率和总是 1(Fagerland, 1952)。这种相互依赖的结果之一是，在同一百分含量数据组的两个花粉类型间的相关性总为负而不是零，这可能掩盖了不同花粉类型间的真正关系。花粉分析数据的百分比表示法还会导致严重的解释问题，特别是在由风远距离搬运的木本花粉类型(如松、桦)在花粉产量极低地区的花粉雨中占优势的情况中。比如现代极地冻原区，虽然真正沉积下来的花粉，包括远距离搬运的木本花粉和冻原区草本、小灌木的花粉都很少，但在以百分含量计算时，花粉雨中木本花粉占优势。所以，现代冻原区花粉类型的比率和北方林相似，但每年沉积的花粉绝对数量，尤其是木本植物花粉，和北方林有非常大的差异(见 Aario, 1940; M.B. Davis, 1969b; H.J.B. Birks, 1973a; I.C. Prentice, 1978)。

随着放射性碳和其它独立的测年手段的发展，花粉分析者以发展称作绝对花粉频度的第二种表示类型试图解决相对数据的问题。绝对花粉频度估计花粉类型的年沉积量，一个花粉类型的量和所有其它花粉类型的量无关，和沉积物堆积速率的变化无关。但如 Colinvaux (1978)强调的，绝对花粉频度和绝对花粉图式两个术语的意义是不明确的，因为它们总涉及花粉浓度和花粉堆积速率。M.B. Davis(1969a)定义花粉浓度为单位体积湿沉积物中的花粉粒数量(粒/cm³)，有时花粉浓度以单位重量沉积物中的花粉数量(粒/g)来表示。Davis 定义的花粉堆积速率是单位面积在单位时间里沉积的花粉粒数目。花粉堆积速率也称作花粉沉积速率或花粉输入量(influx)(粒/cm²·a⁻¹)。Thompson(1980)讨论了输入量一词在第四纪花粉分析中的应用，他认为这是一个不恰当的词，他强调，花粉分析者提及的输入量，是单位时间内单位面积堆积的花粉粒数量，是流动密度。在本书，我们使用花粉堆积速率一词代替花粉输入量。

花粉浓度与其它花粉类型的变化无关，但和沉积物堆积速率的变化有关。花粉堆积速率则既与其它花粉类型的变化无关，也与沉积物堆积速率的变化无关。

花粉浓度的求取有多种方法(见 H.J.B. Birks 和 H.H. Birks, 1980)，直接估计是数出已知体积或重量的亚样品或等分试样中的全部花粉和孢子。知道亚样品代表原始样品的比例，就可直接估计花粉浓度(M.B. Davis, 1965a; Jørgensen, 1967)。间接估计是在已知体积或重量的样品中，加入一定数目的外来花粉或孢子(一种形态上完全不同于作花粉浓度估计的样品中固有的花粉、孢子的类型)。加入的外来花粉(如 *Nyssa*, *Ailanthus*, *Eucalyptus*)有两种形式，一是用血球测量器或尖角沙嘴(coulter)计算器估计好外来花粉浓度

表 1.1 Abernethy 森林 1974 试验数据集(试验数据组 A)的花粉计数 Mik

样品名称 ^a i	深度 (cm)	在完整 序列中 的样品号	属于各花粉类型的花粉粒数										地方 花粉 带 ^b
			Betula (k = 1)	Pinus (k = 2)	Corylus/ Myrica (k = 3)	Juniperus (k = 4)	Empetrum (k = 5)	Gramineae (k = 6)	Cyperaceae (k = 7)	Artemisia (k = 8)	Rumex acetosa- type (k = 9)	花粉 总数	
A1	325	6	59	425	12	0	0	2	3	0	0	501	AFP-6
A2	350	11	175	317	37	2	0	11	3	0	0	545	AFP-6
A3	375	20	365	9	150	0	4	19	5	0	0	552	AFP-5
A4	420	24	390	12	98	8	3	14	5	0	1	531	AFP-5
A5	445	29	394	13	12	64	11	34	13	0	5	546	AFP-4
A6	455	31	311	4	1	132	31	78	12	1	1	571	AFP-4
A7	490	38	18	7	1	1	10	13	18	214	11	293	AFP-3
A8	500	39	23	11	1	0	8	19	14	130	12	218	AFP-3
A9	520	43	183	6	4	13	200	69	47	8	26	556	AFP-2
A10	530	45	100	1	1	0	190	81	36	6	97	512	AFP-2

^a "A"代表试验数据集, 数字代表在试验数据中的位置。

^b 据 H.H. Birks 和 Mathewes(1978)。

表 1.2 Abernethy 森林 1970 试验数据集(试验数据组 B)的花粉计数 Mik

样品名称 i	深度 (cm)	在完整 序列中 的样品号	属于各花粉类型的花粉粒数										地方 花粉 带 ^a
			Betula (k = 1)	Pinus (k = 2)	Corylus/ Myrica (k = 3)	Juniperus (k = 4)	Empetrum (k = 5)	Gramineae (k = 6)	Cyperaceae (k = 7)	Artemisia (k = 8)	Rumex acetosa- type (k = 9)	花粉 总数	
B1	110	7	23	105	34	0	0	1	*6	0	0	169	AF-4
B2	270	16	18	130	37	0	0	2	3	0	0	190	AF-4
B3	390	25	116	28	119	1	1	11	2	0	2	280	AF-3
B4	430	29	188	7	98	33	5	19	11	0	3	364	AF-3
B5	460	32	230	20	79	178	38	56	32	0	6	639	AF-2
B6	500	36	56	89	26	0	29	39	26	1	33	299	AF-1
B7	530	39	89	9	7	2	196	76	45	11	73	508	AF-1

^a 据 H.H. Birks(1970)。

表 1.3 Abernethy 森林 1974 试验数据集(试验数据集 A)的花粉比率 *Pik*

样品 名称 <i>i</i>	深度 (cm)	各种属花粉比率								地方 花粉 带 ^a	
		<i>Betula</i> (<i>k</i> = 1)	<i>Pinus</i> (<i>k</i> = 2)	<i>Corylus/Myrica</i> (<i>k</i> = 3)	<i>Juniperus</i> (<i>k</i> = 4)	<i>Empetrum</i> (<i>k</i> = 5)	<i>Gramineae</i> (<i>k</i> = 6)	<i>Cyperaceae</i> (<i>k</i> = 7)	<i>Artemisia</i> (<i>k</i> = 8)		<i>Rumex acetosa</i> - type (<i>k</i> = 9)
A1	325	0.118	0.848	0.024	0	0	0.004	0.006	0	0	AFP-6
A2	350	0.321	0.582	0.068	0.004	0	0.020	0.006	0	0	AFP-6
A3	375	0.661	0.016	0.272	0	0.007	0.034	0.009	0	0	AFP-5
A4	425	0.734	0.023	0.185	0.015	0.006	0.026	0.009	0	0.002	AFP-5
A5	445	0.722	0.024	0.022	0.117	0.020	0.062	0.024	0	0.009	AFP-4
A6	455	0.545	0.007	0.002	0.231	0.054	0.137	0.021	0.002	0.002	AFP-4
A7	490	0.061	0.024	0.003	0.003	0.034	0.044	0.061	0.730	0.038	AFP-3
A8	500	0.106	0.050	0.005	0	0.037	0.087	0.064	0.596	0.055	AFP-3
A9	520	0.329	0.011	0.007	0.023	0.360	0.124	0.085	0.014	0.047	AFP-2
A1	530	0.195	0.002	0.002	0	0.371	0.158	0.070	0.012	0.189	AFP-2

a. 据 H.H. Bisrks 和 Mathewes(1978).

表 1.4 Abernethy 森林 1970 试验数据集(试验数据集 B)的花粉比率 *Pik*

样品 名称 <i>i</i>	深度 (cm)	各种属花粉比率								地方 花粉 带 ^a	
		<i>Corylus/Myrica</i>				<i>Rumex acetosa-</i>					
		<i>Betula</i> (<i>k</i> = 1)	<i>Pinus</i> (<i>k</i> = 2)	<i>Myrica</i> (<i>k</i> = 3)	<i>Juniperus</i> (<i>k</i> = 4)	<i>Empetrum</i> (<i>k</i> = 5)	<i>Gramineae</i> (<i>k</i> = 6)	<i>Cyperaceae</i> (<i>k</i> = 7)	<i>Artemisia</i> (<i>k</i> = 8)		<i>type</i> (<i>k</i> = 9)
B1	110	0.136	0.621	0.201	0	0	0.006	0.036	0	0	AF-4
B2	270	0.095	0.684	0.195	0	0	0.011	0.016	0	0	AF-4
B3	390	0.414	0.100	0.425	0.004	0.004	0.039	0.007	0	0.007	AF-3
B4	430	0.516	0.019	0.269	0.091	0.014	0.052	0.030	0	0.008	AF-3
B5	460	0.360	0.031	0.124	0.279	0.059	0.088	0.050	0	0.009	AF-2
B6	500	0.187	0.298	0.087	0	0.097	0.130	0.087	0.003	0.110	AF-1
B7	530	0.175	0.018	0.014	0.004	0.386	0.150	0.089	0.022	0.144	AF-1

a. 据 H.H. Bisrks(1970).