

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

北京大学地理研究丛书

第四纪生态学与全球变化

刘鸿雁 著

科学出版社

2002

内 容 简 介

本书全面介绍了第四纪生态学的理论、方法和应用。作者以种群、群落和生态系统、景观和生物群区等不同的生命组建水平为线索,详细阐述了第四纪生态学的最新理论进展及其在全球变化研究中的意义。作者还选取内蒙古高原东南缘森林-草原过渡带这一全球变化研究的关键区域作为区域研究实例,从物种、群落和景观等不同水平上分析了研究区生态过渡带的空间特征,建立了表土花粉与现代植被及气候之间的定性和定量关系,并将生态学与古生态学研究结合起来,分析该过渡带晚冰期以来的景观演化的过程和特点,确定不同时期生态过渡带主要景观界线的位置和变化趋势,探讨物种迁移和景观演化的生态机制。

本书适合生态学、自然地理学、环境学、第四纪学、气候学等学科的教学和科研人员、研究生和本科生阅读,也适合国土、资源开发、生态和环境保护等部门的管理人员以及所有从事和关心全球变化的人士参考。

图书在版编目(CIP)数据

第四纪生态学与全球变化/刘鸿雁著. -北京:科学出版社,2002.

(北京大学地理研究丛书)

ISBN 7-03-009605-3

I. 第… II. 刘… III. ①第四纪-古生态学-研究②第四纪-古环境-研究 IV. Q911.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第045757号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

※

2002年7月第一版 开本:890×1240 A5

2002年7月第一次印刷 印张:7 插页:1

印数:1—1500 字数:208000

定价:20.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈北燕〉)

序 言

过去是认识现在和预测未来的钥匙。作为最新的地质历史时期，第四纪以来的环境演变过程在认识和解决人类正在遭受和可能面临的生态环境问题中发挥着日益重要的作用。作为第四纪科学与生态学的交叉学科，第四纪生态学（或称第四纪古生态学）将现代生态学理论和古生态学证据有机地结合起来，探讨第四纪以来生物对环境变迁的响应机制，对于认识现在和预测将来可能发生的全球变化过程有着重要的意义。

第四纪生态学起源于传统的孢粉学，但与孢粉学不同，是一个较新的领域。青年学者刘鸿雁的《第四纪生态学与全球变化》一书是国内所见最早专门介绍第四纪生态学这一学科分支的著作。该书系统总结了国内外相关领域的有关成果，全面论述了第四纪生态学的理论、方法及其与全球变化的关系，并以作者在内蒙古高原东南部等地的实际研究作为区域实例，是一本很有特色的著作。

这一著作的出版有助于推动我国在这一领域的研究。其中的区域研究成果对于探讨我国北方荒漠化地区的环境演变历史及其生态机制，指导这一地区的生态环境治理工作具有重要意义。在科学出版社准备出版这一著作之际，我很乐意向相关学科领域的读者推荐。

刘鸿雁
2001.7.31

前 言

全球变化是目前人类关注的焦点之一，也是科学界瞩目的前沿领域。人类作为自然生态系统的组成部分，不断地改变着自然生态系统。目前的全球变化表现为在自然变化背景上叠加了人为改变，从而使全球变化研究变得更加复杂。同时，全球变化最终通过影响生物圈进而影响到人类的生存和发展。因此，探讨生物圈及其组分对全球变化的响应成为当前研究的核心问题之一。

对于自然植被演化历史的研究由来已久。孢粉分析一直是恢复古植被的主要手段。传统的以孢粉和动物化石分析为基础的古生态学侧重于生物地层划分，采用的手段也多是描述和统计分析。随着全球变化研究的深入，过去全球变化的生态机理开始受到重视。因为只有在进行机理探讨的基础上，才能对于未来的环境变化进行可靠的预测，从而制定相应的切实可行的对策。另一方面，传统的今生态学（现代生态学）则在长的时间过程方面存在着明显的局限性，从而影响到对现代自然生态系统的格局与过程的认识。

第四纪生态学（Quaternary ecology）起源于孢粉学，于 20 世纪 60 年代末开始兴起，在全球变化研究的促进下得到了迅速的发展。它把现代生态学和古生态学的理论和方法有机结合起来，以第四纪全球变化的生态机制为研究核心，既满足了对于机理的探讨，又符合当前对于高分辨率的追求。

中国幅员辽阔，自然生态系统类型复杂多样，从热带雨林到寒温带针叶林，从森林、草原、荒漠到高寒生态系统在我国均有出现。特殊的地质构造背景使我国经历了不同于世界其他地区的第四纪生物演化过程，从而保存了独特的生物多样性。可以说在中国进行第四纪生态学研究有着得天独厚的条件。然而，生态学和古生态学一直是两个独立的研究领域，中间有着天然的鸿沟，影响了我国学者涉足第四纪生态学这一跨学科领域。由崔海亭教授主持、本书作者作为主要参加人员参加的多个国家自然科学基金项目，如“中国北方干湿过渡带关键地段景观界限摆动的系统研究”和

“太白山、五台山高山林线对气候变化的响应”，其目的即是试图打破学科界限，开展我国第四纪生态学的实际研究。在上一课题的支持下，作者完成了自己的博士学位论文。

生物圈是一个复杂的层系结构，在生物圈以下依次是景观、生态系统、群落、种群和个体等生命组建水平。在不同的生命组建水平上，生物对环境变化有不同的响应机制，而不同生命组建水平上生物的响应又存在必然的联系。本书以生命组建水平为线索，从时间和空间两个方面系统阐述全球变化背景下的生态过程，如物种迁移、群落演替、生态系统和景观演化。作为国内能够见到的这一领域的第一本著作，作者力图使本书成为一个完整的体系，系统介绍第四纪生态学的理论、方法和应用。为此，一些经典的或者作者认为有意义的研究实例被选择用来说明有关原理，这里有许多是国内外前辈同行的成果，作者对他们允许评论和使用其成果表示衷心感谢。

在景观水平上探讨古、今生态学的结合是一个新的尝试，本书作者进行了一些有意义的探索。作者以内蒙古高原东南缘森林—草原过渡带晚冰期以来的景观演化为例，首先从物种、群落和景观等多个水平上分析了研究区现代景观的若干特征，把它作为恢复古景观的重要依据。然后以表土花粉和现代植被之间的定性和定量关系为纽带，依据沉积物中的孢粉组合和理化性质推断了研究区景观演化的过程。在此基础上，作者深入探讨了物种迁移和残遗植物群落的形成，古季风颤动、沙地进退、人为活动、地形因素等对景观演化的影响以及景观演化的生态机制，并归纳出研究区景观演化的特点。

本书作者在崔海亭教授指导下完成硕士学位论文“太行山南段沟谷杂木林研究”和博士学位论文“内蒙古高原东南缘森林草原过渡带景观及其演化的生态学研究”，在学术思想和实际研究方面都得到了崔教授的悉心指导，毕业论文的主要内容也融入到本书中。本书初稿完成以后，崔教授仔细阅读了全书，并提出了非常具体的修改意见。对于崔教授付出的心血，用“感激”一词是不足以表达的。刘东生院士在百忙之中为本书作序。科学出版社在编辑出版本书的过程中对全书的结构也提出了建设性的修改意见。北京大学夏正楷教授阅读了本书初稿并指正了原稿中的若干不妥之处。本书写作过程中还得到中国科学院植物研究所孔昭宸研究员的指教。唐志尧协助完成部分图件。作者在此深表谢意。作者还要感谢北京大

学城市与环境学系提供出版资助并将本书纳入《北京大学地理研究丛书》之中。

作者期望本书能给全球变化这一多学科的综合研究领域带来一缕新的气息，这也是作者期待本书能够出版的目的。然而，学科的发展日新月异，面对一个跨学科的领域，作者深感所学不够所用。对于书中的疏漏和不足之处，恳请同行学者批评指正。

刘鸿雁

2001年3月于北京大学新地学楼

目 录

序 言

前 言

第一章 绪论	(1)
第一节 第四纪与全球变化的基本概念	(1)
1.1 第四纪的时段划分	(1)
1.2 全球变化研究及其发展趋势	(3)
第二节 第四纪生态学的学科发展与学科性质	(4)
2.1 第四纪生态学的学科发展简史	(4)
2.2 第四纪生态学的学科性质	(6)
2.3 第四纪生态学的未来发展趋势	(9)
第二章 第四纪生态学的研究方法	(11)
第一节 第四纪生态学的信息源	(11)
1.1 沼泽和湖泊沉积物	(11)
1.2 其他信息源	(11)
第二节 年代测定	(12)
2.1 ^{14}C 测年法	(13)
2.2 树木年轮测年法	(13)
2.3 纹泥定年	(14)
2.4 其他测年方法	(14)
第三节 过去环境条件的恢复	(14)
3.1 从沉积物物理性质推断古环境	(14)
3.2 从沉积物化学性质推断古环境	(15)
3.3 稳定同位素与古气候	(15)
3.4 古环境的生物指示	(16)
第四节 过去植被和植物区系的恢复	(16)
4.1 孢粉分析	(16)
4.2 其他的植物信息	(20)

第五节 古动物群与过去生态系统的恢复	(22)
5.1 软体动物	(22)
5.2 昆虫	(22)
5.3 脊椎动物	(22)
第六节 定量分析手段	(23)
6.1 利用孢粉数据推断古气候	(23)
6.2 利用孢粉结果推断古植被	(25)
6.3 时间序列分析	(26)
6.4 定量手段的优点和缺点	(26)
第三章 物种扩散与种群动态	(27)
第一节 植物繁殖体的传播	(28)
1.1 植物繁殖体的传播方式	(28)
1.2 植物繁殖体传播的模式	(33)
第二节 物种入侵	(34)
2.1 物种入侵的模式	(34)
2.2 影响物种入侵的因素	(35)
第三节 种群动态	(38)
3.1 种群增长模式	(38)
3.2 植物种群增长的孢粉证据	(39)
3.3 影响种群增长的因素	(41)
第四节 物种扩散的速率	(43)
4.1 物种到达时间的确定	(43)
4.2 物种扩散速率的计算	(44)
4.3 物种密度与物种扩散速率	(47)
第五节 物种扩散的模式和策略	(48)
5.1 晚冰期以来欧洲乔木树种的扩散模式	(48)
5.2 北美洲乔木树种的扩散策略	(50)
第六节 中国境内水青冈属的迁移过程	(51)
6.1 中国境内水青冈属的现代地理分布与影响因素	(52)
6.2 第四纪以来水青冈属的迁移初探	(54)
6.3 水青冈属的迁移策略	(56)

第四章 群落与生态系统演化	(57)
第一节 群落的性质	(58)
1.1 物种的个性化迁移与群落的形成	(58)
1.2 群落的稳定性	(60)
1.3 现代群落与过去的群落	(61)
第二节 群落演替	(63)
2.1 第四纪生态学对不同演替模式的检验	(63)
2.2 干扰与演替	(67)
第三节 残遗植物群落	(70)
3.1 残遗植物群落的概念	(70)
3.2 中国北方的残遗植物群落	(71)
第四节 生态系统的演化	(74)
4.1 动物群落的演化	(74)
4.2 陆地生态系统的演化	(75)
4.3 湖泊生态系统的演化	(76)
4.4 浑善达克沙地东南部距今 10 000 年前后古生态系统的恢复	(77)
第五节 生物多样性的演变过程	(82)
5.1 第四纪以来物种的形成和绝灭	(82)
5.2 利用古生态学证据推断生物多样性的改变	(83)
5.3 干扰与多样性	(86)
第五章 景观与生物群区的演化	(87)
第一节 景观演化的基本概念	(87)
第二节 第四纪景观演化的动因	(88)
2.1 自然因素与景观演化	(88)
2.2 人类活动与景观演化	(89)
第三节 生态过渡带与景观演化	(89)
3.1 生态过渡带的基本概念	(89)
3.2 生态过渡带的敏感性	(90)
3.3 高山林线的演化	(91)
第四节 生物群区的演化	(97)
4.1 生物群区的概念	(97)
4.2 过去生物群区恢复的途径：生物群区化	(97)

4.3	第四纪生物群区演化过程概述	(99)
4.4	影响生物群区演化的因素	(101)
第五节 人地关系的演变		(101)
5.1	过去人类活动的证据	(101)
5.2	人类与环境关系的演变过程	(104)
5.3	人类活动对环境影响的生态特点	(105)
5.4	人类活动与生物的进化	(106)
第六章 第四纪生态学的区域研究实例		(108)
第一节 研究区与研究方法		(109)
1.1	研究区的选择	(109)
1.2	研究区的地理概况	(110)
1.3	本研究的技术路线与方法	(113)
第二节 研究区的现代景观格局		(117)
2.1	植物群落及其空间分布	(117)
2.2	植物物种及其空间分布	(126)
2.3	景观结构与成因分析	(133)
第三节 表土花粉及其指示性		(136)
3.1	不同群落类型下不同花粉的分布状况	(136)
3.2	表土花粉在不同植被带的分布状况	(144)
3.3	表土花粉与植被之间的判别关系	(147)
3.4	表土花粉与气候之间的转换函数	(149)
第四节 区域气候和植被演化过程		(150)
4.1	剖面特征及区域气候演化过程分析	(150)
4.2	孢粉资料所反映的区域植被演化规律	(160)
第五节 物种迁移与残遗植物群落		(169)
5.1	主要乔木树种的迁移过程	(169)
5.2	残遗植物群落及其形成原因	(172)
5.3	景观演化与残遗植物群落	(175)
第六节 景观演化的时空过程		(177)
6.1	区域景观演化历史	(177)
6.2	景观界线的推移	(178)
第七节 景观演化的驱动因素与特点		(180)

7.1 景观演化的驱动因素..... (180)

7.2 景观演化的特点 (186)

第七章 第四纪生态学与未来全球变化..... (188)

第一节 未来全球变化生物响应的预测..... (188)

 1.1 米兰科维奇循环与未来全球变化 (188)

 1.2 中全新世温暖期与未来全球变暖的类比 (189)

 1.3 未来全球变化生物响应的模拟 (190)

第二节 未来全球变化的对策..... (194)

 2.1 自然保护 (194)

 2.2 生态系统管理 (195)

参考文献..... (196)

第一章 绪 论

第一节 第四纪与全球变化的基本概念

1.1 第四纪的时段划分

第四纪 (Quaternary) 是地球历史最新的一个时期。不同的划分标准对第四纪的时间跨度存在争议,我国学者倾向于认为第四纪所占据的时间范围为距今大约 250 万年直至现在。若地球年龄以 45 亿年计,第四纪仅占其中的 1/1800 (夏正楷, 1997)。

在第四纪以前的第三纪 (Tertiary), 全球气候普遍比较温暖。进入第四纪, 全球气候显著变冷, 出现冰期和间冰期的交替。第四纪又可以进一步划分为更新世 (Pleistocene) 和全新世 (Holocene) (图 1.1)。

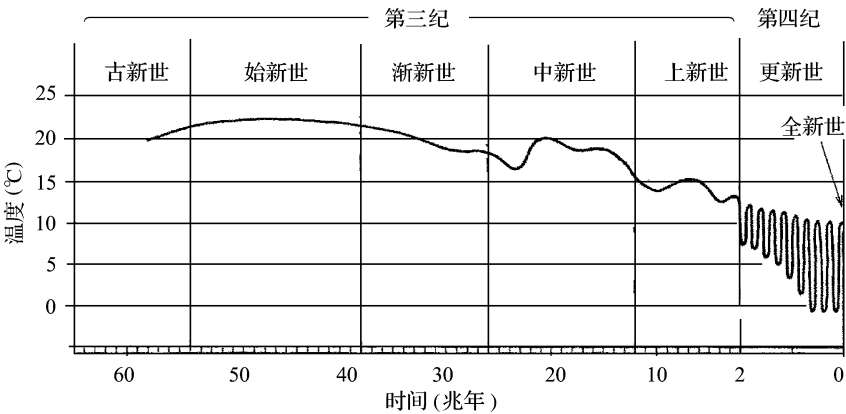


图 1.1 第三纪和第四纪地球温度的变化过程示意图
(引自 Lang, 1994)

由于研究区域和研究目的的不同,对第四纪的时间划分也不尽相同。根据生物地层的划分,更新世分为更新世早期、更新世中期和更新世晚

期。与早期根据冰期和间冰期的划分对应关系如表 1.1。

表 1.1 阿尔卑斯冰期与第四纪生物地层学分期（引自夏正楷，1997）

	生物地层学分期	阿尔卑斯冰期划分
第四纪	全新世（Q ₄ ）	冰后期（Post-glacial）
	更新世晚期（Q ₃ ）	玉木冰期（Würm） 里斯-玉木间冰期（R-W）
	更新世中期（Q ₂ ）	里斯冰期（Riss） 民德-里斯间冰期（M-R）
	更新世早期（Q ₁ ）	民德冰期（Mindel） 恭兹冰期（Günz）

末次冰期在距今 18 000 年前后进入极盛期（Last Glacial Maximum，LGM），此后，气候开始好转，冰川消退，距今 15 000~10 000 年这一段时间称为晚冰期（Late-glacial）。距今 10 000 年以来通常称为全新世，在冰期/间冰期的划分上又称为冰后期。表 1.2 是西北欧地区采用的晚冰期和冰后期的气候分期。

表 1.2 适用于西北欧地区的年代地层学划分（根据 Lang，1994）

年（AD/BC）	距今日历年	距今 ¹⁴ C 年	气候分期	
1 950	0	0		冰后期
950	1 000	1 000	晚	
50	2 000	2 000	中	
800	2 750	2 500	早	
1 300	3 250	3 000	晚	
2 550	4 500	4 000	中	
3 800	5 750	5 000	早	
4 900	6 850	6 000	晚	
6 000	7 950	7 000	中	
7 050	9 000	8 000	早	
7 850	9 800	9 000	北方期	晚冰期
9 150	11 100	10 000	前北方期	
		11 000	新仙女木期	
		12 000	阿路罗德期	
		13 000	布林期（含较老仙女木期）	
		14 000	最老仙女木期	
		15 000		

1.2 全球变化研究及其发展趋势

20 世纪 70 年代以来,随着 CO₂ 等温室气体的增加而引起的全球变暖和海面上升等问题及其可能引发的环境变化趋势引起了全球科技界和各国政府的广泛重视,原因在于这些问题对于世界各国的经济建设和社会发展有着重大意义。全球变化(global change)问题从此成为国际科学界瞩目的前沿课题,其目的是探讨人类赖以生存的环境可能发生的改变。

随着全球变化研究的深入,越来越多的人认识到全球变化并不等于全球气候变化,它还包括大气成分的变化、生物多样性的丧失以及土地利用的变化等方面。第四纪是全球变化最剧烈的时期,同时也是与人类活动关系最密切的一个地质历史时期,对第四纪全球变化过程的研究是预测未来环境可能发生的变化的重要基础。

全球变化问题需要进行多学科的综合研究。自 1986 年以来,国际科学联合会理事会(ICSU)组织实施了一项全球变化研究计划——国际地圈-生物圈计划(IGBP),旨在对地球系统相互作用的物理、化学及生物过程、生态系统的变化与人类活动的关系进行多学科的综合研究(Ross-wall, 1991)。这一国际计划的实施促进了各个领域的科学家共同参与全球变化研究。目前,除 IGBP 以外,与全球变化有关的世界气候研究计划(WCRP),全球变化的人文方面(IHDP)、生物多样性(DIVERSITAS)等计划也在实施中(Fuchs, 1995)。

从有关领域的研究成果看,全球变化研究总的发展趋势是:

(1) 强调高的时空分辨率,以提高对未来全球变化的预测能力。如 IGBP 的核心计划之一——过去的全球变化(PAGES)的一个重要内容就是重建全球 2 000 年来气候与环境变化史,其时间分辨率要求至少到 10 年,理想是年和季(Eddy, 1992; 施雅风, 1997)。

(2) 强调对于机理的研究。全球气候与环境系统是一个十分复杂的巨系统,各要素之间的关系十分复杂,只有在认识机理的基础上才能提高预测的准确性。如 IGBP 的另一个核心计划——全球变化与陆地生态系统(GCTE)的研究内容涉及生物地球化学循环的变化、各生态系统的能量转换、植被结构和动态、植被-气候关系、生物多样性的变化等,其目的是探讨陆地生态系统对环境的迅速变化反应的机理(Steffen *et al.*,

1992; 张新时等, 1995)。

(3) 强调典型区域研究和全球对比。随着全球变化研究的深入, 人们认识到全球气候变化的幅度和方式并不完全一致, 如全球较普遍存在全新世大暖期 (Megathermal), 但各地的起讫时间、大暖期内的气候波动并不相同 (施雅风等, 1992)。为了开展全球对比, 国际上提出了三条全球变化样带, 它们均贯穿北极—赤道—南极, 即 PEP-I, PEP-II, PEP-III, 各国学者还提出了一些具有区域意义的样带 (Koch *et al.*, 1995; 张新时等, 1995)。

(4) 重视人类活动的影响。总体上看, 全球变化是在自然演变的基础上又叠加了深刻的人为影响 (张兰生, 1993)。随着研究的深入, IGBP 的一些核心计划, 如 PAGES 和 GCTE, 也非常重视人类活动的影响的研究。PAGES 将 2000 年以来的全球变化作为一个重点 (Eddy, 1992), GCTE 的四个重点之一就是全球变化对农业和林业的影响 (Steffen *et al.*, 1992)。除此之外, IGBP 近年来又设立了专门的研究计划——土地利用与土地覆盖变化 (LUCC), 并与 IHDP 等进行合作, 来探讨土地利用的变化 (Turner *et al.*, 1995; Fuchs, 1995)。

全球变化的途径概括起来有两个, 一是通过对过去环境变迁的研究来预测未来人类生存环境的可能变化, 即“基于过去推断未来”; 二是建立大气环流模式 (GCMs) 来推断未来的气候变化, 并根据现在的地球系统的状况推断其他环境要素可能发生的改变, 即“基于现在推断未来”。这两种途径经常被结合起来使用。在 IGBP 的核心计划 (Anon, 1990) 中, 过去的全球变化 (PAGES) 着眼于上述第一种途径 (Eddy, 1992); 而全球变化与陆地生态系统 (GCTE) 着眼于上述第二种途径 (Steffen *et al.*, 1992)。这两个核心计划都与生态学有着密切的关系, 促进了宏观生态学研究, 特别是全球生态学研究的发展。

第二节 第四纪生态学的学科发展与学科性质

2.1 第四纪生态学的学科发展简史

作为生态学与古生态学相结合的学科, “第四纪生态学” (Quaternary ecology) 又被称为“第四纪古生态学” (Quaternary paleoecology)。它源于

历史地植物学 (historical geobotany)、孢粉分析 (pollen analysis) 和古湖沼学 (paleolimnology) 等相关学科。

历史地植物学研究植被演化的过程。早在 18 世纪,在中欧、西欧和北欧沼泽中发现的过去植物的残体就引起了人们对于植被演化过程的兴趣,Dau 于 1829 年根据沼泽中不同层位不同的乔木组合总结出丹麦森林的演化经历了多次树种的更替。而早期孢粉研究侧重于孢粉形态学,对于植被历史的恢复依赖于植物残体方面的证据。1916 年,Post 提出了定量孢粉分析,使区域尺度孢粉统计结果的比较成为可能,从而促进了区域植被历史的恢复。20 世纪 40 年代,孢粉对于古气候的指示意义也开始得到认识。但在缺少精确测年的条件下,孢粉证据更多地是作为地层对比的一种手段 (Lang, 1994)。

真正意义上的第四纪古生态学研究开始于 20 世纪 50 年代以后。Libby (1952) 发明了 ^{14}C 测年技术并于 1949 年发表了第一批史前样品的 ^{14}C 年代数据。新的测年方法使得晚冰期和冰后期样品的测年成为可能,从而孢粉结果能够真正用于古生态过程的分析。

Cushing 和 Wright (1967) 主编的《第四纪古生态学》以及 Birks 和 West (1973) 主编的《第四纪植物生态学》是较早全面汇总这一领域早期成果的著作。Birks 和 Birks (1980) 所著的《第四纪古生态学》是这一领域的第一本教科书。作为一门跨学科领域,随着学科的发展,新的研究手段不断涌现。Berglund (1986) 主编了《全新世古生态学与古水文学手册》,是这一领域研究方法的全面总结。

20 世纪 80 年代以来,随着多学科交叉研究的深入,许多学者开始关注现代生态学与古生态学的结合问题。Delcourt 和 Delcourt (1991) 从这一角度进行了全面总结,他们将现代生态学理论与古生态学证据结合起来,对第四纪以来物种迁移、群落演替和生态系统演化的生态机制进行了分析,并将其著作定名为《第四纪生态学:古生态学透视》。根据他们的理解并加以补充,第四纪生态学可以定义为在现代生态学研究的基础上,利用古生态学证据探讨第四纪以来存在的种群、群落、生态系统、景观和生物群区的演化及其与自然和人为因素关系的学科。

20 世纪 90 年代,第四纪生态学的发展进一步走向深入。在一些专业刊物上出现了若干专集。如《Journal of Biogeography》1998 年的两个专集《火与植被历史》和《BIOME 6000》以及 1999 年的专集《从古生态学数

据推断生物多样性》。此外，随着研究手段的改进和精度的提高，近 200 年来的第四纪生态学证据逐渐用于恢复湖泊污染历史（如 Davis，1987），出现了“应用第四纪生态学”（applied Quaternary ecology）这一学科分支。

2.2 第四纪生态学的学科性质

2.2.1 第四纪生态学是古生态学与生态学的结合点

古生态学（paleoecology）是 20 世纪 30 年代初期逐渐从古生物学中分化出来的一个分支学科，它专门研究地史时期生物之间及生物与其生存环境之间的相互关系（Dodd and Stanton，1990；杨式溥，1993）。古生态学涉及任何有生物存在的地质历史时期，包括第四纪。

虽然古生态学也担负着解释生物与环境关系的任务。但它从地质历史尺度来衡量时间，而现在的全球变化研究强调 2 000 年以来以及两个冰期旋回（20 万年以来）的变化，要求的时间尺度比传统的古生态学要短得多。此外，传统的古生态学研究主要着眼于生物地层的划分，缺少对于生态机制的探讨。

与古生态学相对应，生态学也被称为今生态学（neoecology）、现代生态学（modern ecology）或当代生态学（contemporary ecology），它研究活有机体与环境之间的相互关系。然而，生态学的研究只能在很短的时间范围内进行，对于长时间尺度的生态过程只能进行理论探讨（Birks and Birks，1980；Huntley and Webb，1988）。

现代生态学与古生态学的差异如表 1.3 所示。

表 1.3 古生态学与现代生态学的差异（引自 Birks and Birks，1980）

古生态学	生态学
限于化石中保存的有机体	可以选择有机体和物理、化学因子进行研究
由于转移和再沉积的影响，对化石所代表的时空范围难以控制	可以限定时空范围的边界
不能重复观察	可以进行一系列的观察和实验，甚至重复观察
在一个长的时间尺度（100～1000 年或更长）观察	只能在一个或几个时间点进行观察
涉及进化、迁移或其他生物地理过程	不涉及进化、迁移或其他生物地理过程
取样受限制	有很多方法进行取样

由以上分析可以看出,将生态学与古生态学研究结合起来,探讨一定时间范围内全球变化的生态学机制,具有十分重要的意义(Birks, 1993; Delcourt and Delcourt, 1988)。第四纪生态学正是现代生态学与古生态学的结合点。由于第四纪是距今最近的地质历史时期,也最有可能将现代生态学与古生态学结合起来。

2.2.2 第四纪生态学研究时空尺度

第四纪是研究与现代生态现象有关的生态过程最合适的时间尺度(Bennett, 1988a)。由于气候变化对生物的生态和进化的各个方面均产生了剧烈影响,生态学家需要了解他们所研究的有机体过去所发生的变化及其机制。在第四纪,随着冰川的进退,温带和寒带地区的物种也出现了相应的进退。即使在没有受到冰川直接影响的热带雨林地区也发生着重要的变化。第四纪生态学着眼于第四纪(特别是晚冰期)以来的生态过程,改变了传统的古生态学着眼于生物地层问题的状况,同时也弥补了现代生态学研究在时间过程方面的不足(Cushing and Wright, 1967; Birks and Birks, 1980)。如过去对于演替模式的研究一直采用“以空间序列代表时间序列”的方法,缺少可验证性,古生态学的证据能够在一定程度上弥补这一不足。

随着全球变化研究的深入,时空耦合问题逐渐受到重视。Delcourt 和 Delcourt (1988) 将生态学中级秩(hierarchy)和尺度(scale)的概念引入第四纪古生态学,并对不同的时间和空间尺度上环境干扰状况、生物的反应、植被格局的变化作了对比,提出了不同时空尺度生态研究的框架(图 1.2)。根据这一框架,任何生态过程都发生在特定的时间尺度和空间尺度。在巨时间尺度上(10^6 年以上),板块运动引起了整个生物界的进化;在大时间尺度上($10^6 \sim 10^4$ 年),土壤发育、气候循环、冰期和间冰期的交替是主要的环境干扰因素,与此相应,生物的反应表现为生态系统演化以及物种的形成和绝灭;在中时间尺度上($10^4 \sim 10^2$ 年),气候波动和人为活动导致的物种迁移和次生演替成为主要的生态过程;在小时间尺度上(10^2 年以内),病虫害的爆发和火是主要的环境干扰因素,它们改变了群落内部的种间关系,成为演替过程的驱动力。在第四纪生态研究中,针对某一特定的生态过程,需要确定相应的时间尺度和空间尺度。随着分辨率的提高,一些短时间内发生的生态过程的恢复逐渐成为可能。

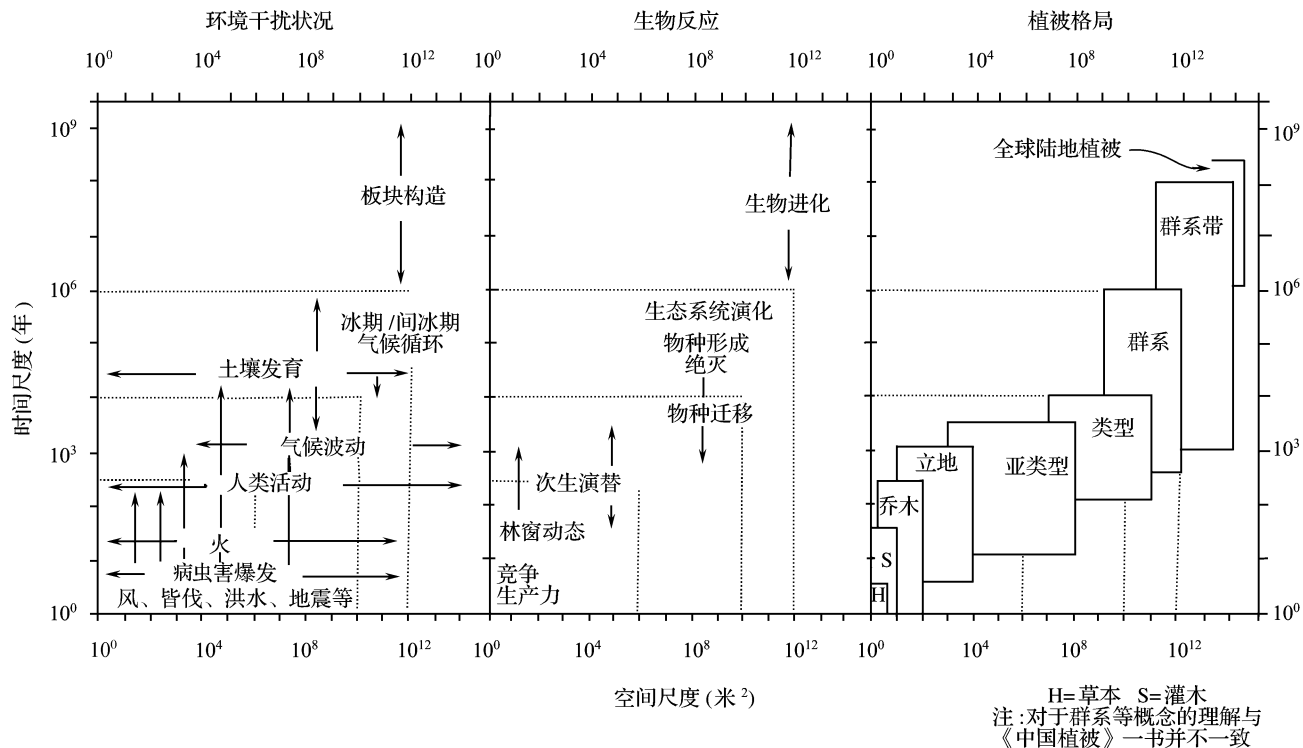


图 1.2 不同时空尺度下的环境干扰与生物反应(引自 Delcourt and Delcourt, 1991)

2.2.3 第四纪生态学与其他学科的关系

第四纪生态学是一个跨学科的领域，是第四纪学、生态学和古生态学的一个结合点。它运用现代生态学的理论，结合古生态学的证据，探讨第四纪以来环境演变的生态机制，为预测未来环境变化的生物响应服务。第四纪生态学以第四纪以来发生的生态过程作为研究核心，涉及第四纪地质、气候、生物以及人类活动等各个方面，与第四纪地质学、自然地理学、考古学、人类学、历史地理学、气候学等学科有着非常密切的关系。

随着全球变化研究的深入，作为生态学的分支，全球生态学的框架正在形成和完善。它以研究较大尺度，乃至全球范围的大气圈、地圈、水圈和生物圈组成的复合系统的结构、功能以及变化过程为目标，重点研究全球变化领域中的基本生态学问题以及它们之间的相互关系，为预测全球生态系统的变化，以及人类采取相应的对策提供理论依据（方精云，2001）。第四纪生态学的目的同样也是为未来全球变化下的生物响应及其对策提供服务，从某种意义上说，它正在逐渐融入全球生态学的体系之中。

2.3 第四纪生态学的未来发展趋势

第四纪生态学的研究目的归根结底是为预测未来人类生存环境可能发生的变化服务。而提高全球变化研究的分辨率是准确预测未来环境变化的前提。在这一背景下，第四纪生态学的研究也在朝提高分辨率的方向发展。

高分辨率并非只是时间上的，它包括时间分辨率、空间分辨率和种类分辨率三个方面。随着测年技术的发展和高分辨率样品（如湖泊纹泥）的获得，时间上的分辨率正在不断得到提高。由于不同大小湖泊的孢粉组合所反映的空间代表性不同，选择面积接近和沉积方式类似的沉积地点进行对比是保证第四纪生态学研究空间分辨率的前提（MacDonald and Edwards, 1991）。传统的第四纪生态学研究主要依靠孢粉分析结果，许多种类很难鉴定到种的水平，影响到结论的准确性。提高种类分辨率的途径包括三个方面，一是寻找高分辨率的样品，如植物残体；二是多种手段相互印证，亦即尽可能多地利用同一地点获得的多种古生态记录，如孢粉、植物残体、植硅石等；三是利用先进的实验手段，如电子显微镜技术。

第四纪生态学采取的是“多点代面”的途径，区域和全球尺度的研究取决于局地研究工作的积累以及数据库的建设和共享，目前，一些区域性的数据库（如北美地区）已经初步建立，并已通过网络共享，如加拿大孢粉库（<http://www.uottawa.ca/academic/arts/geographie/lpcweb/index.htm>）、非洲孢粉库（<http://medias.meteo.fr/apd/>）、拉丁美洲孢粉库（<http://www.ngdc.noaa.gov/paleo.html>）。Prentice 和 T. Webb III (1998) 有关 BIOME 6000 的工作正致力于建设全球第四纪古生态记录数据库。

第二章 第四纪生态学的研究方法

有关第四纪生态学的研究方法，国内外有不同的著作，或进行全面介绍，或详细阐述某一研究手段，如孢粉分析、植硅石分析、年代测定等 (Birks and Birks, 1980; Berglund, 1986; Warner, 1988; Moore *et al.*, 1991; 徐馨等, 1992)。这些著作详细介绍了具体的野外和实验室操作步骤，可供读者参考。本章着重论述各种研究手段的在第四纪生态学研究中的作用及适用范围，并介绍它们的最新进展。

第一节 第四纪生态学的信息源

第四纪生态学的最根本的研究手段就是提取各种古生态信息、包括年代信息、环境信息和生物信息，然后以现代生态学的理论为基础，提出假说并加以验证。第四纪研究的信息来源较广，包括沼泽、湖泊沉积物、黄土、冰芯等，适合第四纪生态学研究的信息源主要是各种类型的沉积物，特别是沼泽和湖泊沉积物。

1.1 沼泽和湖泊沉积物

它们具有沉积连续稳定，分辨率高的特点。从沼泽和湖泊沉积物中不仅可以获得理想的年代数据，还可以获得连续的孢粉图谱，从而对古植被的演化进行定性和定量分析。同时，沉积物的理化性质是恢复古环境条件的重要依据。

1.2 其他信息源

1.2.1 泉华

泉华是在石灰岩地区泉水出口处逐年堆积而形成的。在泉华形成的过

程中，经常有当地的一些植物的叶片及孢粉进入其中，由于水体中氧的含量高，叶片往往只留下一些印痕，孢粉也只是有选择性的保存下来。此外，泉华中经常含有大量的藻类，如热泉华中的蓝藻，也具有环境指示意义。

1.2.2 鼠粪堆 (midden)

鼠粪堆主要存在于干旱区的洞穴中。不同时期的鼠粪堆中保存了大量的孢粉和植物残体，是获得古生态信息的重要来源。多个不同时期的鼠粪堆可以提供一个时间序列。

1.2.3 考古遗址

在考古遗址中，除了动物的骨骼外，还经常可以发现植物的残体，如木材和木炭。此外，遗址中保存下来的一些农作物的果实、种子甚至茎秆可以作为恢复过去人类活动的方式和规模的重要依据。

1.2.4 海洋和三角洲沉积物

沿海地区的海洋沉积物是反映海陆位置变化的一个重要依据。由于孢粉在咸水环境下的沉积速率比淡水环境下慢，加上飓风等的影响，海洋沉积物的孢粉谱具有明显的选择性，选择河口三角洲沉积物能够在一定程度上避免这种影响。

第二节 年代测定

年代数据是进行古生态过程分析的基础。第四纪生态学的发展也是在测年技术的革命性进展后发展起来的。在测年技术方面，目前使用较普遍的第四纪测年方法有 ^{14}C 法、 ^{10}Be 及其他宇宙成因核素法、不平衡铀系法、K-Ar法、释光法、电子自旋共振法和古地磁法。不同的方法适用的年代范围和样品类型各不相同。对于第四纪生态学研究而言，年代数据必须满足以下基本要求，一是对测年手段的准确性要求高，二是对测年样品要求能够获得一个稳定的序列。以下介绍适合第四纪生态学研究且经常被采用的测年手段。

2.1 ^{14}C 测年法

自然界中 ^{14}C 主要是宇宙射线中子与大气中氮核发生核反应而形成的。大气 CO_2 通过自然界碳的交换和循环而使大气圈、生物圈和水圈中含碳物质都具有 ^{14}C 放射性。这些物质中的 ^{14}C 含量一方面不断地获得新补充, 另一方面又按放射性衰减规律不断地减少, 其结果是 ^{14}C 在碳元素中所占比例几乎保持稳定值。如果某含碳物质一旦停止了与大气的交换关系, 如生物死亡、碳酸盐的沉淀掩埋等, 则该物质中的 ^{14}C 得不到新的补充, 而原来含有的 ^{14}C 却按衰减指数减少, 半衰期为 5730 年 (徐馨等, 1992)。根据使用设备的不同, ^{14}C 测定的年代范围的上限为距今 35 000 到 55 000 年。

^{14}C 测年法是第四纪生态学中最常用的测年手段。传统的 ^{14}C 测定方法需要的样品量大 (2~20 克碳), 这样可能使样品中的碳年代范围宽, 影响结果的准确性。近年来发展起来的 AMS ^{14}C 技术将样品量从常规 ^{14}C 法的几克碳降至毫克, 甚至 10 微克碳。由于样品用量的减少, 工效的提高对偶然误差的避免, 使测量的灵敏度大大提高 (陈铁梅, 1995; Sherwood, 1994)。

^{14}C 法测年的基本假设是大气中 $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的值不随时间变化, 实际情况是有偏差的, 因此, 实测 ^{14}C 年龄有系统误差, 需要校正后才为日历年龄, 从而和别的同位素年龄可以互相比较。树轮提供了 ^{14}C 含量每年变化的记录, 可将实测的 ^{14}C 年龄校正为公元 1950 年前的日历年龄。在表示 ^{14}C 年代结果时, 一般用 ^{14}C a BP 表示未校正 ^{14}C 年龄 (在本书中, 直接用 aBP 表示), 用 cal yr BP (中文中常用“校准年 BP”) 表示校正后的 ^{14}C 年龄。

2.2 树木年轮测年法

利用树木年轮定年一般需要生长时间长的树木。由于树木的生长寿命有限, 也可以将现生树木和古木材结合起来, 经过交叉定年 (cross-dating), 可以获得更长的时间序列。除了作为直接的定年手段以外, 树木年轮测年结果可以校正全新世大部分时段 ^{14}C 年代数据。由于树木年轮测年法获得的是树木生长过程的时间序列, 结合树轮宽度和树轮同位素分析可以恢复

古气候变化过程。此外，树木年轮学还可以用来确定与树木死亡有关的事件，如滑坡、火山喷发、火灾等的年龄。

2.3 纹泥定年

瑞典的 de Geer 首先将冰川退缩过程中融冰静水沉积内有规则分层的黏土称为纹泥 (varve)。他利用纹泥法计算出瑞典南部冰川后退所经历的时间为 15 000 年，与放射法等得出的结果一致 (Lang, 1994)。

除冰川沉积纹泥，还有非冰川沉积纹泥。前者出现在冰川前沿湖泊中，是由融冰水在夏季形成的浅色的粗粒砂或粉砂形成的纹层与在冬季形成的暗色的细粒有机质纹层组合而成的。非冰川纹泥是在其他地区由于沉积的季节差异形成的纹层组成的。

纹泥定年在第四纪生态学研究占有非常重要的地位，利用纹泥中保存的生物信息能准确反映种群的增长和衰退等的时间过程。

2.4 其他测年方法

适合于第四纪生态学研究的测年方法还有²¹⁰Pb 测年、地衣定年、火山灰定年等。

²¹⁰Pb 的半衰期为 22.26 年，适合于测量 150 年内沉积物的年龄和沉积速率 (徐馨等, 1992)。地衣按固定的速率生长，因此可以依据菌落大小与年龄的关系来定年，特别是用来确定现代冰川退却的时间 (Roberts, 1989)。地衣生长还受到环境要素的影响，从而影响到定年的准确性。火山灰定年可以确定一些标志性层位的年龄，有利于沉积物之间的对比。

第三节 过去环境条件的恢复

3.1 从沉积物物理性质推断古环境

从沉积物中可以提取的物理信息包括粒度、烧失量和磁化率等。粒度反映湖泊沉积条件的变化，同时也可以间接反映集水区的降水量和植被覆盖状况。烧失量经常被用作湖泊沉积物中有机质含量的量度，在一定条件

下可以用烧失量估算沉积物有机碳的含量，它反映了湖泊中的生物生产力(霍坎松等, 1992), 进而间接推断气候条件。在集水区内部, 各种不同土壤和岩石的磁性特征往往都具有高度的守恒性, 因此, 沉积物磁性特征的变化在一定程度上可以反映降水状况以至森林破坏和水土流失状况(Thompson and Oldfield, 1986)。

3.2 从沉积物化学性质推断古环境

从沉积物中可以提取的化学信息包括矿物类型和化学元素含量等。它们作为恢复古环境的依据在于它们在沉积物中的浓度是生物和气候变化累积作用的结果 (Sekar *et al.*, 1994)。在不同的气候条件下, 沉积物中矿物组成和含量会有差别, 同时, 元素的迁移和富集能力也是不同的, 如 Fe、Mn、Cr、V、Co、Ni 等元素属于湿润气候型元素, 在暖湿条件下, 其活性降低, 趋于分散。Ca、Mg、K、Na、Sr、Ba 等元素则刚好相反(关有志, 1992; 刘清泗等, 1992)。因此可以通过沉积物中矿物类型和化学元素的变化来反推气候变化。

3.3 稳定同位素与古气候

稳定同位素信息可以从沉积物中的碳酸盐、动物的壳体以及树木年轮中提取。深海沉积物中浮游有孔虫化石氧同位素变化是目前能够比较准确而详细地反映古温度变化的重要信息源 (黄春长, 1998)。此外, 树轮中氘与氢的比例 (D/H) 也被尝试用来反映古气候变化 (Feng *et al.*, 1994)。

植物光合作用对碳的同化途径有三种, C_3 , C_4 , CAM, 这三种途径对大气中 CO_2 的同位素的分馏作用大相径庭。在光合作用的三条固碳的途径中, 碳同位素分馏的差异形成了植物的碳同位素成分的差异。 C_4 植物的 $\delta^{13}C$ 值为 $-9\text{‰} \sim -16\text{‰}$, C_3 植物为 $-20\text{‰} \sim -35\text{‰}$, CAM 植物为 -16.5‰ 。当动物和人类食用这些植物后, 同位素会发生进一步分馏富集, 相对于所食植物的平均值, 动物骨胶质中同位素要富集 5‰ 左右。因此可以根据动物骨骼和牙齿同位素的测定, 来鉴定其食物中 C_3 和 C_4 植物的比例, 进而推断当时的气候状况和生态系统中的营养关系 (Williams

3.4 古环境的生物指示

某些生物的分布区边界与环境因子，特别是气候因子有非常好的对应关系。如 Churchill (1968) 发现澳大利亚 3 种桉树 (*Eucalyptus*) 的分布与最干月份和最湿月份的平均降水量的相关性非常好，而与温度没有相关性。*E. calophylla* 和 *E. marginata* 的分布边界非常接近而与 *E. diversicolor* 有明显的差别，它们的孢粉也非常好区分，因此可以用沉积物中 *E. diversicolor* 和 *E. marginata* 孢粉的比值 (*E. calophylla* 的孢粉含量很低) 来推断过去的湿度状况 (图 2.1)。这种方法首先要求对影响物种分布的因子有全面的了解。

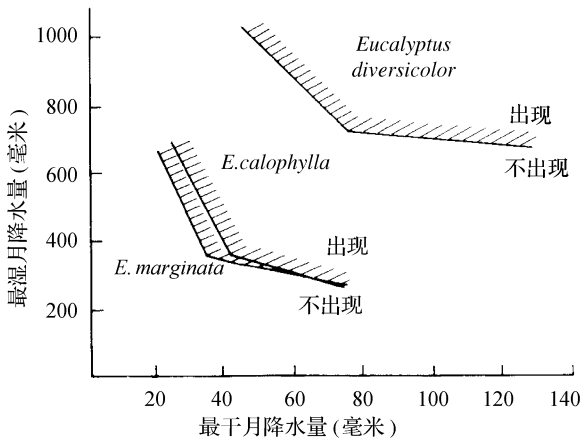


图 2.1 澳大利亚三种桉树的生长受降水条件的限制作用 (引自 Churchill, 1968)

第四节 过去植被和植物区系的恢复

4.1 孢粉分析

孢粉是孢子和花粉的总称。孢粉分析是恢复古植被和植物区系时最常

使用的方法，因为植物的孢子和花粉具有以下特点：①比植物的许多其他部分更容易保存；②在沉积物中含量丰富；③对周围植物区系的代表性强；④其构造和纹饰可以作为高精度分辨的目标（Moore and Webb, 1991）。

4.1.1 孢粉传播与保存

植物的孢子和花粉成熟以后，只有很少一部分能够完成其繁殖功能。大部分孢粉经过风、水和昆虫的传播达到合适的地点沉积下来。沉积物（如湖泊）中的孢粉来源如图 2.2 所示。

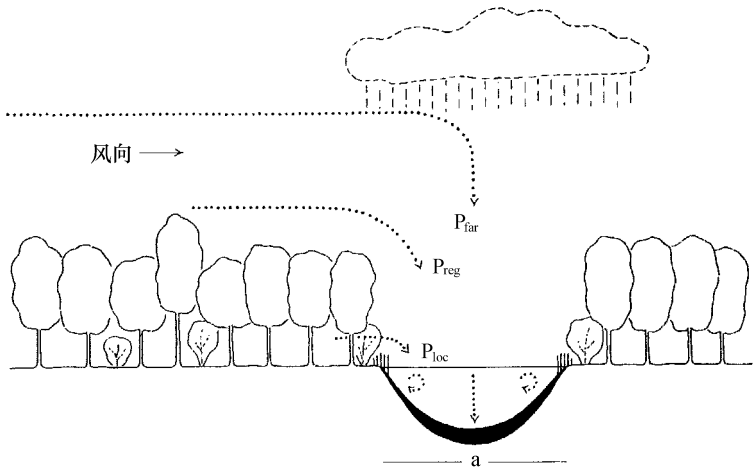


图 2.2 林地孢粉传播和沉积模式

黑色部分代表湖泊；a 代表湖泊直径； P_{far} ：远距离传播花粉； P_{reg} ：区域传播花粉； P_{loc} ：局地传播花粉（引自 Lang, 1994）

植物孢粉在沉积物中含量受到多方面因素的影响。一是孢粉产量，不同植物的孢粉产量不同，在孢粉组合中的比值不同；二是传播能力，花粉的传播距离不仅与孢粉本身的重量和结构（如有无气囊）有关，还与传播因子的大小有关；三是离沉积地点的距离，植物的分布离沉积地点越近，越容易被传播到沉积物中；四是花粉的保存条件，如沉积物表面受到周期性干旱的影响，由于氧化作用会造成孢粉颗粒的破坏，会使沉积物中孢粉含量降低；五是花粉的保存能力，一些植物的花粉，如落叶松属和杨属的

花粉保存能力较弱；六是沉积物本身的稳定性，动物的活动以及风等因素都有可能导致沉积物的混合，影响孢粉在沉积物中的相对含量。

4.1.2 从孢粉分析结果推断物种迁移和种群增长

利用孢粉分析结果推断物种迁移首先要确定孢粉对于植物在群落中的代表性。这种代表性通常用 R 值来表示。 R 值通常根据某一植物种类在现代群落中的盖度（即植物的冠层投影占地表面积的百分比）和表土花粉中的百分比获得。如果某种花粉类型的 R 值很低，说明它的代表性非常小。假定某种植物的 R 值不随时间而变化，化石孢粉百分含量与 R 值的乘积能够代表过去该植物的盖度。然而，过去群落和现代的群落在种类组成上可能存在很大差异，由于复杂的种间关系， R 值变化较大；此外，强烈的人为活动对现代植被的影响也使 R 值不能很好地用来推断过去的植被组成。

为了反映某种植物的迁移路径和速率，可以按照孢粉在各个地点以一定百分含量出现的时间绘制成孢粉等时线图（isochrone map，图 2.3）。也可以根据各个地点孢粉出现的比例绘制某一时期的孢粉等值线图（图 2.4），通过多个时期的孢粉等值线图可以反映物种迁移和种群增长的过程。这一手段的局限性将在第三章进行详细探讨。

4.1.3 从孢粉分析结果推断古植物群落和古植被

1. 指示种途径

利用孢粉推断古植被和古气候常用的方法是找出与特定的植被和气候条件相对应的特征种或特征种组，将它们作为特定植被和气候条件的指示体（Behre, 1981；Pott, 1985, 1986）。这种方法的可靠性高，有利于进行理论分析，目前仍然被普遍使用。但指示种途径存在以下局限性：①指示种途径的前提是物种适应的生态因子的范围没有发生改变，而物种往往包括适应于不同环境条件的生态型，这些生态型从孢粉形态上不能加以区分，从而影响对于古植被和古气候指示的准确性；②物种间的竞争是随时间而变化的。由于物种在现代所面临的其他物种的竞争与过去不同，物种适应的生态范围在过去与现在也存在差别；③由于同一植物种出现在不同的群落，影响到通过指示种的途径对于过去植被的恢复；④指示种途径不能恢复过去的种群大小（Birks and Birks, 1980）。

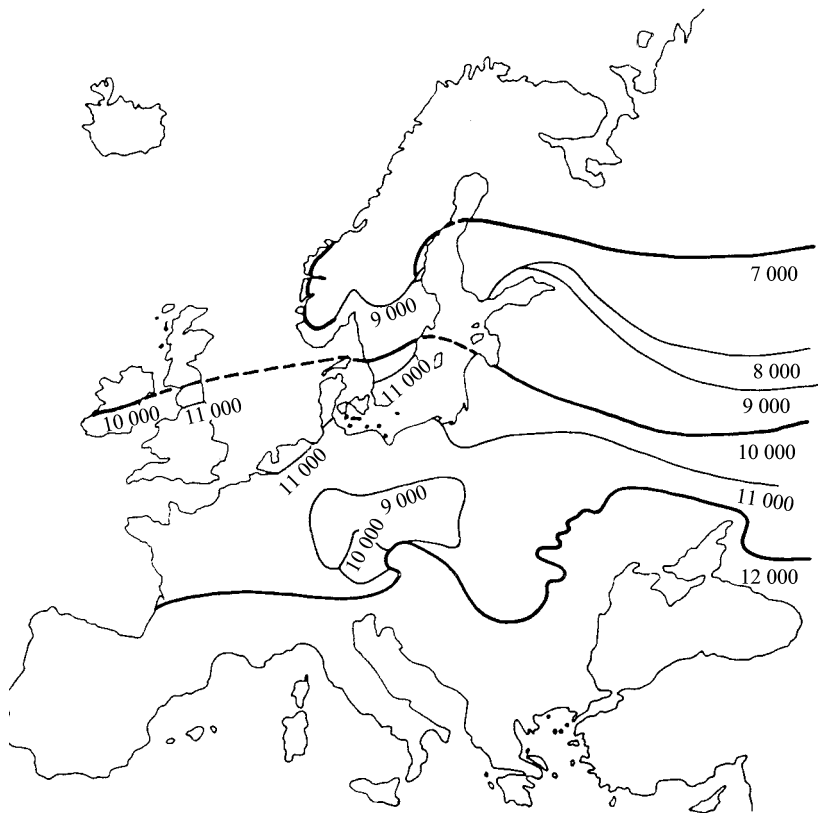


图 2.3 反映栎属 (*Quercus*) 晚冰期以来在欧洲迁移过程的孢粉等时线图
 图中的数字为年代 (aBP) (引自 Gliemerth, 1995)

2. 比较分析途径

比较分析途径通过比较沉积物花粉组合和现代不同植被中表土花粉组合, 然后根据它们的相似性以及现代植被的特征来推断古植被。传统的比较分析往往采用定性的手段或图解的方法。20 世纪 70 年代以来, 数学手段的运用得到了发展, 但其基本的出发点还是根据现代植被中的孢粉组合与沉积物孢粉组合的相似性, 详细内容将在本章第六节中加以介绍。

比较分析的途径存在以下局限性: ①表土花粉的信息往往采自沉积剖面附近, 而过去的植被类型可能并非与沉积剖面附近的植被类型相似, 而可能与分布在离沉积剖面很远地区的现代植被相似, 因此需要对其他地区