青藏高原中部纳木错流域孢粉多样性的时空变化及其对高寒植被恢复的启示

李 泉*

中国科学院地理科学与资源研究所地表层格局与模拟院重点实验室, 北京 100101

* E-mail: liquan@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2017-09-10; 接受日期: 2017-11-03; 网络版发表日期: 2017-12-01

国家自然科学基金项目(批准号: 41471169、41690113、41271226、41571189和41330105)资助

摘要 孢粉多样性可为植物多样性和植被变化历史的研究提供诸多线索. 目前青藏高原地区尚未有现代孢粉多样性和过去植物多样性变化的研究. 基于青藏高原中部纳木错流域的37个表土和63个湖泊表层沉积物孢粉组合, 利用Shannon-Wiener指数(H)和孢粉丰富度指数($E(T_{600})$)定量构建了该地区现代孢粉多样性的空间分布格局. 结果显示, 不同植被类型孢粉多样性指数的差异反映了流域内植物多样性的空间变化. 东南部高寒草原区域的孢粉多样性较高, 在高寒草甸和沼泽草甸植被区域则较低. 湖泊表层沉积物孢粉组合主要来自于流域内高寒草原植被和山地垂直植被带. 因而纳木错沉积物记录的孢粉多样性可以有效的反映过去植物多样性的变化. 通过纳木错NMLC-1孔化石孢粉组合, 重建出过去8400年以来当地植物多样性经历了逐渐上升的长期变化, 并发生过多期快速变化事件. 这主要受控于气候持续变冷驱动下山地垂直植被带的向下迁移. 青藏高原中部与纳木错流域面临着气候变暖与植被退化等环境问题的挑战, 该地区高寒植被恢复工作应重视山地垂直植被带和地带性高寒草原植被, 并从植物多样性的长期变化历史中寻找参照.

关键词 孢粉多样性, 孢粉丰富度指数, 植被恢复, 纳木错, 青藏高原

1 引言

青藏高原高寒植被对气候变化具有敏感响应. 孢粉学者通过青藏高原湖泊沉积物孢粉记录重建了不同时空尺度的古植被与古气候变化(Gasse等, 1991; Van Campo等, 1996; Shen等, 2008; Tang等, 2009; Herzschuh等, 2010; Lu等, 2011; Li等, 2016), 并基于现代孢粉组合与植被、气候的关系(Cour等, 1999;

Yu等, 2001; Shen等, 2006; Lu等, 2008, 2011; Zhao和Herzschuh, 2009), 定量重建了全新世高原植被与气候变化的历史(Shen, 2003; Li等, 2011; Shen等, 2008; Tang等, 2009; Herzschuh等, 2010; Lu等, 2011; Wang等, 2014). 孢粉组合不仅可以记录植被演替的历史, 也能够捕捉植物多样性的变化(Xiao等, 2008; Jiang等, 2013; Zhao和Ding, 2014; Birks等, 2016). 但是, 目前青藏高原地区还缺乏有关孢粉多样性与植物多样性的研究.

中文引用格式: 李泉. 2018. 青藏高原中部纳木错流域孢粉多样性的时空变化及其对高寒植被恢复的启示. 中国科学: 地球科学, 48: 315–330, doi: 10.1360/N072017-0185

英文引用格式: Li Q. 2018. Spatial variability and long-term change in pollen diversity in Nam Co catchment (central Tibetan Plateau): Implications for alpine vegetation restoration from a paleoecological perspective. Science China Earth Sciences, 61: 270–284, <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9133-0>

湖泊沉积物孢粉组合多来自于区域的植被源区(Wilmshurst和McGlone, 2005), 并在一定程度上受到湖泊沉积过程的改造(Davis和Brubaker, 1973; Sugita, 1993; Luly, 1997). 现代孢粉多样性是利用化石孢粉记录来重建古植物多样性的重要基础(Odgaard, 1999; Birks等, 2016). 已有研究发现在不同空间尺度上孢粉多样性都与植物多样性成显著的正相关(Birks, 1973; Odgaard, 2008; Felde等, 2016). 然而, 由于缺乏青藏高原湖泊表层沉积物等现代孢粉多样性的系统调查, 我们尚不清楚湖泊孢粉记录能否反映高原陆生植被的生物多样性.

纳木错湖位于青藏高原中部高寒草原与高寒草甸植被带的过渡地带. 已有的古环境研究建立了该地区不同时间尺度的湖面波动(Daut等, 2010; Kasper等, 2012)、植被演替(Herrmann等, 2009; Li等, 2011)与古气候变化历史(Lin等, 2008; Zhu等, 2008, 2015). 当前纳木错流域面临着诸多的环境问题, 如气候持续增暖(Zhang等, 2011)、山地冰川退缩(Zhu等, 2010; Zhang等, 2011)、湖面扩张(Frenzel等, 2010; Daut等, 2010; Xie等, 2009; Zhu等, 2010)和植被退化(康世昌, 2011; Dorji等, 2014).

本文对纳木错流域现代孢粉多样性的空间分布和全新世化石孢粉多样性开展了系统研究. 基于多种孢粉多样性指数的定量结果, 分析了不同植被类型现代孢粉多样性的空间分异, 评估了湖泊沉积物孢粉多样性对流域植被的代表性, 进而重建了植物多样性的长期变化序列. 本研究为青藏高原古植被研究建立了现代孢粉多样性相似型, 为纳木错流域植被恢复提供了来自古生态学视角的启示.

2 研究区概况

纳木错是西藏第一大湖(30°30′~30°56′N, 90°16′~91°03′E), 湖面海拔4718m a.s.l. 纳木错为一个封闭湖泊, 南邻念青唐古拉山脉北坡(图1a). 其流域面积达10610km², 水域面积达2015km², 最深处超过90m(Zhu等, 2010). 湖泊流域气候受到西风带和西南季风的季节性交替影响(康世昌, 2011). 据纳木错多圈层综合观测研究站(简称纳木错站, 30°46.44′N, 90°59.31′E, 4730m a.s.l.)的气象观测显示, 湖区年均温约-0.6℃, 年均降水量约414mm(康世昌, 2011).

青藏高原中部地区主要发育了高寒草原、高寒草甸与亚高山灌丛草原植被带(侯学煜, 2001)(图1a). 在纳木错流域海拔低于4800m的区域, 广泛分布着高寒草原植被, 其盖度一般不超过40%. 其主要由多种蒿属(*Artemisia*)、针茅属(*Stipa*)、早熟禾属(*Poa*)、羊茅属(*Festuca*)和苔草属(*Carex*)植物组成. 在湖区南部的念青唐古拉山北坡发育了由高寒草原带、高寒草甸带(4800~5200m)与高山稀疏植被带(5200~5900m)构成的山地垂直植被带(图1b). 其中, 高寒草甸的主要建群种为蒿草属(*Kobresia*), 伴生有羊茅属、早熟禾属和蓼属(*Polygonum*)等. 高山稀疏植被中常见多种凤毛菊属(*Saussurea*)、红景天属(*Rhodiola*)、虎耳草属(*Saxifraga*)、点地梅属(*Androsace*)和蚤缀属(*Arenaria*)等. 在湖滨、河流两岸等地势低洼、水分条件好的区域, 零星分布了斑块状的沼泽草甸, 其主要由西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)和扁穗草属(*Blysmus*)等组成. 同时, 在北部山地的阳坡上可见到小面积分布的香柏(*Sabina Pingii*)灌丛, 东部你亚曲河谷中分布有零散的柳属(*Salix*)灌丛等(侯学煜, 2001).

3 材料与方法

3.1 样品采集

2007年8月与次年9月的纳木错流域野外工作共采集了100个现代孢粉样品. 其中, 湖泊表层沉积物63个(采样点水深7~97.5m); 高寒草原表土样品14个(海拔范围4732~4757m), 高寒草甸表土7个(4785~4819m), 沼泽草甸表土16个(4735~4781m)(图1b). 样品点信息见网络版附表1(<http://earthcn.scichina.com>). 湖泊钻孔NMLC-1(30°50′29.3″N, 90°54′10.4″E, 水深59.5m)的化石孢粉序列(Li等, 2011)被用于重建过去8400年来纳木错流域孢粉多样性和植物多样性的变化历史.

3.2 孢粉分析

孢粉实验分析采用了标准的醋解法, 包括HCl、KOH、HF、醋解处理和过筛步骤(Fægri和Iversen, 1989). 为了计算孢粉浓度, 在分析前向每个样品中加入了已知数量的石松孢子. 孢粉形态鉴定主要依据已发表的孢粉学图版(中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组, 1976; 席以珍和宁建长, 1994; 王

图 1 青藏高原植被地带(a)和纳木错流域植被与采样点位置(b)
据侯学煜(2001)

伏雄等, 1997), 以及一批保存于中国科学院地质与地球物理研究所的中国西南地区现代孢粉玻片标本。

3.3 气团后向轨迹分析

为了追踪外来花粉类型的可能来源和传输路径, 研究采用HYSPLIT模型(Hybrid Single Particle Lagrangian Intergrated Trajectory)进行纳木错流域气团的后向轨迹分析(Draxler和Hess, 1998; Stein等, 2015)。本研究选择2008年1月15日和7月15日作为代表性时间节点, 计算了24h内抵达纳木错流域气团的运动轨迹。起始时间为世界标准时间UTC(Universal Time Coordinated)00:00, 选择了距离地面500、1000和1500m的高度, 这样可以确保囊括了从地表至上部大气边界层的气团轨迹(Dimitriou和Kassomenos, 2014; Stein等, 2015)。

3.4 孢粉多样性分析

孢粉多样性可藉由不同的生物多样性指数来表达和分析(Hurlbert, 1971; Odgaard, 1999; Birks等, 2016), 如孢粉种类数(pollen taxon richness, 表示为S)表征了从孢粉组合中观察到的孢粉类型数量(Gaston, 1996); 均匀度指数(evenness, E)表征了孢粉组合中每个类型相对丰度的定量描述(Harper, 1999); Shannon-Wiener指数(Shannon-Wiener index, H)表达了孢粉类型丰度与均匀度的综合度量(Shannon和Weaver, 1949; Matthias等, 2015)。以上多样性指数的计算均基于实际统计到的陆生植物孢粉数量和PAST3软件(Hammer等, 2001)。

孢粉丰富度指数(palynological richness, 表示为 $E(T_n)$)可有效的消除样品间孢粉颗粒统计量差异带来的误差。它表征了在给定的统计量 n 前提下、经由稀疏化分析得到的孢粉类型估计数量(Birks和Line, 1992)。 $E(T_n)$ 指数可以保证各样品间的标准统计量, 从而有效的提取丰富度信息(Giesecke等, 2012), 并使得不同类型样品之间丰富度的比较更为合理(Birks等, 2016)。 $E(T_n)$ 指数可以反映不同时空尺度植物多样性的变化, 并在古生态学研究得到了广泛应用(Odgaard, 1999; Birks和Line, 1992; Berglund等, 2008; Giesecke等, 2012; Felde等, 2016)。

鉴于各样品孢粉统计量在104~652粒, 本文设定的标准统计量为600粒。利用EstimateS 9.1软件中基于频率的ICE方法(Incidence-based Coverage Estimator)进行了 $E(T_{600})$ 指数的计算(Colwell, 2013)。

4 结果

4.1 纳木错流域孢粉组合

纳木错流域现代和化石孢粉组合共鉴定出来自于58个科共91个陆生植物孢粉类型(Li等, 2011), 平均鉴定孢粉数量为345粒/样品。水湿生花粉类型未计入孢粉多样性的计算。水湿生类型在大部分样品中的总含量小于2%, 主要为菖蒲属(*Acorus*)、泽泻属(*Alisma*)、狐尾藻属(*Myriophyllum*)、荇菜属(*Nymphaeoides*)、眼子菜属(*Potamogeton*)和香蒲属(*Typha*)。草本花粉类型在各样品中都占主要优势(百分含量>70%), 主要类型为蒿属(*Artemisia*)和莎草科(*Cyperaceae*), 还有禾本科(*Poaceae*)、菊科(*Asteraceae*)凤毛菊属(*Saussurea*)、紫菀属(*Aster*)、菊属(*Chrysanthemum*)和蒲公英属(*Taraxacum*)、蔷薇科(*Rosaceae*)蚊子草属(*Filipendula*)和鲜卑花属(*Sibiraea*)、唇形科(*Lamiaceae*)、蓼科(*Polygonaceae*)酸模属(*Rumex*)、蓼属(*Polygonum*)、荞麦属类型(*Fagopyrum*-type)和山蓼属(*Oxyria*)、毛茛科(*Ranunculaceae*)唐松草属(*Thalictrum*)、毛茛属(*Ranunculus*)、乌头属(*Aconitum*)和铁线莲属(*Clematis*)等。乔木花粉类型含量多小于20%, 主要有松属(*Pinus*)、铁杉属(*Tsuga*)和桤木属(*Alnus*)等。灌木花粉类型均小于8%, 主要有委陵菜属(*Potentilla*)、绣线菊属(*Spiraea*)、锦鸡儿属(*Caragana*)和沙棘属(*Hippophae*)等。蕨类植物孢子(<5%)主要有铁线蕨属(*Adiantum*)、水龙骨科(*Polypodiaceae*)和卷柏属(*Selaginella*)等(图2)。

纳木错流域不同植被表土样品具有不同的孢粉组合特征(Li等, 2011)(图2a)。高寒草原表土孢粉组合以高含量的蒿属(平均含量25.1%)和禾本科(11.5%)为主, 其他类型有莎草科(13.6%)、豆科(*Fabaceae*)(3.3%)、藜科(*Chenopodiaceae*)(2.7%)与松属(4.1%)等。高寒草甸与沼泽草甸表土孢粉组合以莎草科占主导地位, 其平均含量达63.1%; 此外还有禾本科(7.6%)、蒿属(7%)、毛茛科(2.4%)等(图2a)。湖泊表层沉积物孢粉组合主要由高含量的蒿属(41.8%)和松属为代表的乔木类型(10.2%)组成, 还有莎草科(28.5%)、禾本科(1.9%)、毛茛科(1.8%)、蔷薇科(3.4%)和蓼科(0.9%)等(图2b)。湖泊钻孔NMLC-1的化石孢粉谱组成情况见Li等(2011)。

4.2 稀疏化分析与孢粉丰富度结果

首先, 对所有现代孢粉组合与NMLC-1化石孢粉

图2 青藏高原中部纳木错流域现代孢粉谱与孢粉多样性

(a) 表土样品, 按植被类型排序(原始数据来自Li等, 2011); (b) 湖泊表层沉积物, 按采样点水深排序(本研究)

组合的S指数进行稀疏化分析(图3)。结果表明, 高寒草原、高寒草甸和沼泽草甸表土、湖泊表层沉积物和钻孔沉积物孢粉组合的S指数平均值分别为19、20、19、28和26。其中, 湖泊表层沉积物最高(图3d), NMLC-1钻孔沉积物样品次之(图3e), 向下依次为高寒

草甸(图3b)、高寒草原(图3a)和沼泽草甸表土样品(图3c)。

上述S指数的稀疏化分析结果受到了样品间鉴定数量差异(104~652粒)的影响(图3)。S值随着孢粉鉴定数量的累积而升高, 在运算中未呈现数据收敛的趋势。

图3 纳木错流域孢粉组合孢粉种类数(S)稀疏化分析结果

(a) 高寒草原表土; (b) 高寒草甸表土; (c) 沼泽草甸表土; (d) 湖泊表层沉积物; (e) NMLC-1钻孔沉积物. 短横线标示各样品组的平均值

造成该现象的原因可能是S指数稀疏化分析严格的依赖于样本大小(Gaston, 1996). 因此, 它只能在实际运用中作为一种不具备可对比性的丰富度指数(Ludwig和Reynolds, 1988). 本研究进一步给定了标准样本数量600粒, 在此基础上利用稀疏化分析计算了各类型孢粉组合的 $E(T_{600})$ 指数(Berglund等, 2008; Giesecke等, 2012; Matthias等, 2015; Birks等, 2016)(图4).

利用稀疏化分析获得的 $E(T_{600})$ 指数确保了不同植

被类型与湖泊沉积物样品之间孢粉多样性对比分析的可行性(图2和4). 分析结果表明, 高寒草原表土的 $E(T_{600})$ 指数为18~63(平均值为35), 高寒草甸表土样品为19~58(31), 沼泽草甸样品为13~35(26), 湖泊表层沉积物为14~59(32), NMLC-1钻孔沉积物为11~34(20). 表土样品孢粉组合的 $E(T_{600})$ 指数总的变化区间为13~63(30). 其中, 高寒草原表土的 $E(T_{600})$ 平均值最高, 向下依次为湖泊表层沉积物、高寒草甸、沼泽草甸和NMLC-1钻

图4 纳木错流域孢粉组合孢粉丰富度指数($E(T_{600})$)稀疏化分析结果

(a) 高寒草原表土; (b) 高寒草甸表土; (c) 沼泽草甸表土; (d) 湖泊表层沉积物; (e) NMLC-1 钻孔沉积物. 短横线标示各样品组的平均值

孔沉积物(图4).

4.3 纳木错流域孢粉多样性统计结果

孢粉多样性在纳木错流域不同植被类型与沉积物样品之间存在着显著的差异(图2和5). 在现代孢粉组合中, 高寒草原S指数相对较低(13~25, 中值19), 其E(0.26~0.62, 中值0.48)、H(1.28~2.66, 中值2.21, 平均2.16)和 $E(T_{600})$ 指数(18~63, 中值32, 平均35)均处于各

样品类型的最高值. 高寒草甸的S(15~27, 中值20)、E(0.09~0.52, 中值0.28)和H指数(0.51~2.33, 中值1.81, 平均1.65)处于中等, 其 $E(T_{600})$ 指数(19~58, 中值24, 平均31)为各样品类型的最低. 沼泽草甸的S(12~29, 中值19)、E(0.11~0.37, 中值0.2)和H指数(0.30~2.19, 中值1.26, 平均1.35)均为各样品类型的最低值, 其 $E(T_{600})$ 指数(13~35, 中值26, 平均26)仅次于高寒草原表土和湖泊表层沉积物样品. 湖泊表层沉积物的S指数(14~41,

图5 纳木错流域各样品类型孢粉多样性指数统计结果
箱形图表示第1和第3四分位数, 短横线分别表示各组数据中值、最大值和最小值

中值27)为各类型样品的最高值, 其 $E(0.14\sim0.42)$, 中值 0.21 、 $H(1.17\sim2.2)$, 中值 1.78 , 平均 1.81)和 $E(T_{600})$ 指数 $(14\sim59)$, 中值 33 , 平均 32)均处于中等。由此可见, 湖泊表层沉积物孢粉多样性指数(E 、 H 和 $E(T_{600})$)均落在陆地植被表土样品的变化范围之内(图5)。

NMMLC-1钻孔化石孢粉组合的 $S(17\sim38)$, 中值 25 、 $E(0.16\sim0.27)$, 中值 0.21)和 H 指数 $(1.36\sim2.06)$, 中值 1.69)变化范围均处于各类型现代孢粉组合的数据区间之内, 其 $E(T_{600})$ 指数 $(11\sim34)$, 中值 19 , 平均 20)为各样品类型的最低(图5)。

4.4 湖泊表层沉积物孢粉多样性与水深的关系

对湖泊表层沉积物孢粉多样性指数与水深参数的相关分析结果表明(图6), 孢粉浓度、 S 指数与水深

成正相关(相关因子 R 分别为 0.65 和 0.38), 而 E 、 H 指数与水深成负相关(R 分别为 -0.54 和 -0.38)。 $E(T_{600})$ 指数与水深之间不存在显著的相关关系($R=-0.15$)。此外, 湖泊表层沉积物孢粉组合的 H 指数与 $E(T_{600})$ 指数存在显著的正相关($R=0.65$)。

4.5 过去8400年化石孢粉多样性分析结果

过去8400年以来, 纳木错流域化石孢粉多样性在长期趋势上叠加有多期的快速变化(图7)。 $8.4\sim6\text{ka}(1\text{ka}=1000\text{cal a BP})$, 化石孢粉多样性相对较低, H 指数 $(1.36\sim1.85)$, 平均值 1.56)和 $E(T_{600})$ 指数 $(11\sim31, 19)$ 呈现低值, 在这一时期 $E(T_{600})$ 指数曾达到整个序列的最低值。 $6\sim4\text{ka}$, 化石孢粉多样性增加, H 指数 $(1.51\sim1.79, 1.63)$ 和 $E(T_{600})$ 指数 $(17\sim27, 21)$ 逐渐升高。 $4\sim2\text{ka}$, H 指数 $(1.55\sim2.02, 1.75)$ 和 $E(T_{600})$ 指数 $(12\sim25, \text{平均值}18)$ 逐渐降低。 最近2000以来, H 指数 $(1.48\sim2.06, 1.73)$ 和 $E(T_{600})$ 指数 $(12\sim34, \text{平均值}19)$ 在波动中逐渐升高, 出现了整个序列的最高值。 在最近100年间, $E(T_{600})$ 指数快速降低至 15 。

此外, 纳木错流域化石孢粉多样性发生了多次百年尺度的快速变化。 孢粉多样性在 $7.5\sim7.2\text{ka}(H=1.68, E(T_{600})=19)$ 、 $4.8\sim4.3\text{ka}(H=1.7, E(T_{600})=22)$ 和 $0.4\sim0.1\text{ka}(H=1.79, E(T_{600})=21)$ 期间明显升高, 在 $3.2\sim2.8\text{ka}(H=1.75, E(T_{600})=16)$ 、 $2.2\sim2\text{ka}(H=1.72, E(T_{600})=17)$ 和 $1.1\sim0.8\text{ka}(H=1.73, E(T_{600})=18)$ 期间快速降低(图7)。

5 讨论

5.1 孢粉来源分析与可能的外来孢粉输入

纳木错流域现代孢粉组合能够很好的指示不同的现生植被类型(图1和2)。 表土与湖泊表层沉积物孢粉组合主要由高寒草原和草甸植被的典型成分组成(图2)。 其中, 蒿属与莎草科是青藏高原中部与纳木错流域最主要植物组成与孢粉类型(Shen等, 2008; Tang等, 2009; Lu等, 2011; Li等, 2011, 2016)。 在表土样品中, 高寒草原孢粉组合以蒿属花粉为主要类型, 而高寒草甸和沼泽草甸孢粉组合则以莎草科为主(图2a)。 湖泊表层沉积物中, 蒿属与莎草科花粉的含量可占到70%以上(图2b)。 在纳木错流域开展的空气孢粉组合调查也表明, 本地草本类型莎草科与蒿属的含量可占到孢粉组合的87%(Lu等, 2010)。 其他草本花粉类型如藜科、

图 6 纳木错湖表层沉积物孢粉多样性指数与水深相关分析结果

R 为相关系数; *表示显著相关($p < 0.01$)

其他菊科类型、毛茛科、石竹科和蓼属等均与流域的植被组成较为一致(康世昌, 2011)(图2)。现代孢粉组合与植被类型之间较好的一致性表明, 湖泊流域内的高寒草原、高寒草甸与沼泽草甸植被是不同类型现代样品孢粉组合的主要来源。

冷杉属、雪松属、云杉属和松属等木本花粉类

型在纳木错表土中的含量多小于2%; 由于受到沉积过程富集与周边表土孢粉组合再搬运花粉的输入, 其在湖泊表层沉积物中可达10%左右。然而, 现今流域内未见有针叶林分布。这些花粉类型可能是外源花粉。本文气团后向轨迹分析的结果揭示了外源花粉可能的传输路径与源区范围(图8)。在冬季纳木错流域主要

图7 纳木错过去8400年孢粉多样性(H和 $E(T_{600})$)、垂直植被带迁移(蒿属与莎草科花粉比值)和温度变化(30°N夏季太阳辐射)

垂直植被带迁移据Li等(2011); 温度变化据Berger和Loutre(1991); 灰色色带标注了化石孢粉多样性快速变化事件

受西风环流的影响(图8a); 在夏季盛行的西南季风可通过高空气团将这些木本花粉从藏南和藏东南的针叶林和桦木林携带到纳木错流域(吴玉书和萧家仪, 1995; Lu等, 2010)(图8b)。

迄今为止, 对全新世青藏高原中部是否存在森林植被这一问题尚存争议。有研究报道了高原中部和南部地区发现的早全新世木本植物大化石和残遗的刺柏林(Miche等, 2006, 2009)。来自纳木错湖泊阶地的化石孢粉组合也发现末次间冰期与早全新世当地曾发育针叶林和桦木林, 相应时段木本花粉百分含量分别达到40~78%和43~68%(朱大岗等, 2004)。但其他一些孢粉记录并未发现全新世期间高原中部(Shen, 2003; Herzsuh等, 2006; Tang等, 2009)和纳木错流域(Li等, 2011, 2016)存在森林植被的证据。为了合理的分析表土与湖泊表层沉积物孢粉多样性差异, 为青藏高原古植被研究构建可供对比的现代定量相似型, 本研究将所有陆生孢粉类型包括含量较低的外来木本类型一

并带入孢粉多样性指数的计算。

5.2 纳木错流域现代孢粉多样性空间分异

从现代孢粉组合的多种多样性指数中(图2、4和5), 选择了H指数和 $E(T_{600})$ 指数来构建其空间分布格局(图9)。前者能够综合考量原始种类丰富度和均匀度(Shannon和Weaver, 1949; Ludwig和Reynolds, 1988; Matthias等, 2015), 而后者则通过估算给定样本大小前提下种类累积数量(Birks和Line, 1992; Giesecke等, 2012), 保证了不同类型样品(高寒草原、高寒草甸、沼泽草甸和湖泊表层沉积物)的孢粉组合可进行孢粉多样性的合理对比(图9)。

纳木错流域现代孢粉多样性呈现显著的空间分异(图9)。靠近念青唐古拉山北坡的南部地区孢粉多样性较高。该地区高寒草原植被中出现了H指数和 $E(T_{600})$ 指数的最大值(分别为2.66和62)。在流域内由草甸植被覆盖的其他区域, 孢粉多样性普遍较低; 高寒草甸($H=1.65$, $E(T_{600})=31$)和沼泽草甸区域($H=1.35$, $E(T_{600})=26$)的多样性指数均低于高寒草原。其中, H指数的最低值0.29出现于沼泽草甸分布区域(图5和9a)。莎草科(蒿草属)在高寒草甸和沼泽草甸植被组成与孢粉组合中的显著优势可能是造成草甸分布区孢粉多样性较低的主要原因(侯学煜, 2001; 康世昌, 2011; Li等, 2011; Dorji等, 2014)。

纳木错表层沉积物孢粉多样性的变化幅度小于表土样品(图5和9)。这反映了湖泊沉积物孢粉组合来自于多种陆生植被孢粉组合的混合输入(Sugita, 1993; Wilmschurst和McGlone, 2005), 并经历了沉积过程混合与均一化的作用(Wang等, 2015)。表层沉积物的孢粉浓度、S指数与水深成正相关关系, 表明湖泊孢粉组合也受到了沉积趋中作用的一定改造。因此其E指数和H指数与水深成负相关关系(图6a~d); H指数和 $E(T_{600})$ 指数在湖盆浅水区域(水深<60m)要高于湖泊中心的深水区域(>80m)(图9)。实际上, 同一套湖泊表层沉积物样品的粒度也呈现出与水深之间显著的负相关关系(Wang等, 2015)。在沉积趋中作用下, 个体较小的孢粉颗粒和细粒沉积物更倾向于富集到湖盆中心的深水区域(Davis和Brubaker, 1973; Luly, 1997; Xu等, 2005)(图2b)。纳木错湖盆中心深水区域的孢粉组合即以蒿属花粉为主要类型, 孢粉浓度较高(图2b), 而孢粉多样性

图8 纳木错流域冬季(a)和夏季(b)气团后向轨迹分析结果

五角星标注了研究区中心位置, 红蓝绿三色曲线分别标示了距地面1500、1000和500m高度的气团运移轨迹. 据Stein等(2015)

指数E和H则低于浅水区域(图6).

纳木错流域不同类型样品的H指数和E(T_{600})指数具有重合的区间(图5c和d). 湖泊表层沉积物H指数(1.17~2.2, 平均值1.81)和E(T_{600})指数(14~59, 32)的数值区间均处于所有表土样品的范围之内. 同时, 表层沉积物的E(T_{600})指数分布独立于以水深为代表的沉积过程(图6e), 其H指数和E(T_{600})指数具有显著的正相关关系(图6f). 这均表明湖泊表层沉积物孢粉组合的H指数和E(T_{600})指数未受到沉积过程的明显改造. 因此, 纳木错表层沉积物的孢粉多样性指数可以有效的作为流域现代孢粉多样性和陆生植物多样性定量估算的指标(图9). 纳木错湖泊沉积物孢粉组合的H和E(T_{600})指数具有过去孢粉多样性与植物多样性定量重建的潜力(Xiao等, 2008; Zhao和Ding, 2014).

5.3 纳木错流域植物多样性的长期变化

NMLC-1钻孔沉积物的化石孢粉多样性重建结果显示, 过去8400年以来纳木错流域植物多样性在逐渐上升的千年尺度变化趋势中叠加了多期的快速变化事件(图7). 一些生态模型和观测研究发现气候变暖将引起生物多样性的升高(Francis和Currie, 2003; Stanisci

等, 2005; Krefl等, 2008); 也有研究认为气温的上升会引发相关病害, 增加生物灭绝风险, 进而导致生物多样性损失(Thomas等, 2004; Klein等, 2004; Pounds等, 2006). 纳木错流域植物多样性逐渐上升的长期变化, 与蒿属与藜科孢粉化石比值指示的垂直植被带迁移(Li等, 2011)、高原中部太阳辐射驱动的温度变化呈相反趋势(Berger和Loutre, 1991; Herzschuh等, 2006)(图7). 早中全新世, 纳木错流域气候温暖潮湿, 重建的植物多样性相对较低; 相反地, 晚全新世气候趋于冷干, 而植物多样性维持较高(图7).

纳木错流域全新世气候温度驱动的垂直植被带迁移过程可能是造成植物多样性长期变化的主要因素(Xiao等, 2008; Li等, 2011). 在气候温暖的时期, 周边垂直植被带整体偏向于分布在更高海拔的山地, 流域内植物多样性更多的依赖于广泛分布的地带性高寒草原植被. 在气候变冷时期, 山地垂直植被带整体向下迁移, 趋近于湖盆; 由于流域范围内更多植被类型(高寒草原、高寒草甸和高山稀疏植被等)的贡献, 植物多样性将会整体上升. 这一假说也得到了记录中百年尺度植物多样性快速变化事件的验证. 7.5~7.2、4.8~4.3和0.4~0.1ka, 纳木错流域植物多样性的快速升

图9 青藏高原中部纳木错流域现代孢粉多样性空间分布格局
气泡的面积表征H指数和E(T₆₀₀)指数的数值大小

高与山地垂直植被带的向下迁移能够很好对应; 2.2~2和1.1~0.8ka, 植物多样性的快速降低对应着植被垂直带的向上迁移(图7). 在3.2~2.8ka期间植物多样性指数的急剧下降, 则可能是由于该时段山地垂直植被带发生了整个序列中最大幅度的向下迁移, 高寒草原急剧

退缩, 进而导致流域植物多样性显著降低(Li等, 2011; Zhao和Ding, 2014).

5.4 对纳木错流域植被恢复的启示

青藏高原中部与纳木错流域的植被受到了来自不

同时间尺度环境变化与人类活动的影响(Klein等, 2004; 康世昌, 2011; Mische等, 2009; Dorji等, 2014). 青藏高原中部地区的家畜放牧由来已久(Dorji等, 2014); 对该地区森林的采伐可追溯至中全新世(Mische等, 2009). 过去30年间, 纳木错流域气候以每十年 0.4°C 的上升率持续变暖(Zhang等, 2011). 同时, 湖泊面积从 1920km^2 扩张至 2015km^2 , 周边山地冰川面积则减少了 30.72km^2 (Zhu等, 2010; Zhang等, 2011). 已有的古环境研究表明, 过去8400年来纳木错湖面上升了20~50m, 在过去600年间即上升了5~15m(Frenzel等, 2010; Daut等, 2010; Xie等, 2009). 自小冰期以来, 念青唐古拉山北坡的垂直植被带持续向上迁移(Li等, 2011); 受到湖泊扩张与湖水淹没的影响, 流域内的高寒草原植被分布面积逐渐减少(Yao等, 2007; 陈思宇, 2015). 由于气候变暖和湖泊扩张的共同影响, 纳木错流域高寒草原植被和植物多样性将进一步恶化(陈思宇, 2015); 而山地垂直植被带也将向高海拔地区退缩(Li等, 2011). 受益于充沛的土壤水分, 河湖岸边的沼泽草甸将趋于繁盛(Montagna等, 2017).

孢粉多样性与植物多样性的时空变化可为植被恢复策略的制定提供启示(Matthias等, 2015). 纳木错流域高寒草原具有最高的H指数和 $E(T_{600})$ 指数, 而高寒草甸和沼泽草甸的多样性指数最低(图2a、4a~c、5和9). 纳木错流域植物多样性面临着来自环境变化的诸多挑战, 气候变暖及其导致的垂直植被带向高海拔地区退缩将导致纳木错流域植物多样性的损失(图7).

孢粉多样性与植物多样性时空变化的分析结果表明, 纳木错流域高寒植被盖度、草地生产力和植物多样性等的恢复工作应当重视地带性高寒草原植被和山地垂直植被带. 今后还需要更多的开展现代孢粉多样性调查和基于化石孢粉记录的植物多样性长期变化的研究, 为制定青藏高原植被恢复策略提供历史参照.

6 结论

基于37个表土、63个湖泊表层沉积物和湖泊钻孔沉积物的孢粉组合, 对青藏高原中部纳木错流域现代孢粉多样性的空间分异与植物多样性长期变化进行了定量分析. 主要结论如下:

(1) 表土与湖泊表层沉积物孢粉组合能够反映流

域陆生植物多样性. 湖泊沉积物记录的孢粉多样性可以作为纳木错流域植物多样性变化的有效指标.

(2) 在纳木错流域东南部高寒草原植被区域, H和 $E(T_{600})$ 的高值指示其孢粉多样性较高; 在高寒草甸植被和沼泽草甸植被区域, 孢粉多样性较低.

(3) 过去8400年来纳木错流域植物多样性经历了逐渐上升的长期变化与多期快速变化事件. 这主要受控于气候变冷驱动的山地垂直植被带向下迁移对流域植物多样性的贡献. 念青唐古拉山北坡垂直植被带对纳木错流域植物多样性有着重要的影响.

(4) 纳木错流域环境面临着湖面上升与植被退化等挑战. 该地区植被恢复应重视山地垂直植被带和地带性高寒草原植被, 并从植物多样性的长期变化中获取历史参照.

致谢 感谢吕厚远、朱立平、赵艳研究员和王君波博士的讨论, 感谢鞠建廷博士对野外工作的帮助. 感谢NOAA Air Resources Laboratory提供HYSPLIT模型.

参考文献

- 陈思宇. 2015. 青藏高原地区草地之草与湖泊变化及其关系研究. 硕士学位论文. 兰州: 兰州大学
- 侯学煜. 2001. 1:100万中国植被图集. 北京: 科学出版社
- 康世昌. 2011. 青藏高原纳木错流域现代环境过程及其变化. 北京: 气象出版社
- 王伏雄, 钱南芬, 张玉龙, 杨惠秋. 1997. 中国植物花粉形态. 第2版. 北京: 科学出版社
- 吴玉书, 萧家仪. 1995. 西藏扎布耶盐湖地区现代花粉雨的初步研究. 云南植物研究, 17: 72-78
- 席以珍, 宁建长. 1994. 中国干旱半干旱地区花粉形态研究. 玉山生物学报, 11: 119-191
- 中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组. 1976. 中国蕨类植物孢子形态. 北京: 科学出版社
- 朱大岗, 孟宪刚, 赵希涛, 邵兆刚, 冯向阳, 杨朝斌, 郑兴达, 马志邦, 吴中海, 王津, 王建平, 臧文拴. 2004. 西藏纳木错地区第四纪环境演变. 北京: 地质出版社. 159-171
- Berger A, Loutre M F. 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quat Sci Rev*, 10: 297-317
- Berglund B E, Gaillard M J, Björkman L, Persson T. 2008. Long-term changes in floristic diversity in southern Sweden: Palynological richness, vegetation dynamics and land-use. *Veg Hist Archaeobot*, 17: 573-583
- Birks H J B. 1973. Modern pollen rain studies in some arctic and alpine

- environments. In: Birks H J B, West R G, eds. *Quaternary Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 143–168
- Birks H J B, Felde V A, Bjune A E, Grytnes J A, Seppä H, Giesecke T. 2016. Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Rev Palaeobot Palynol*, 228: 1–25
- Birks H J B, Line J M. 1992. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data. *Holocene*, 2: 1–10
- Colwell R K. 2013. Estimate: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Cour P, Zheng Z, Duzer D, Calleja M, Yao Z. 1999. Vegetational and climatic significance of modern pollen rain in northwestern Tibet. *Rev Palaeobot Palynol*, 104: 183–204
- Daut G, Mäusbacher R, Baade J, Gleixner G, Kroemer E, Mügler I, Wallner J, Wang J, Zhu L P. 2010. Late Quaternary hydrological changes inferred from lake level fluctuations of Nam Co (Tibetan Plateau, China). *Quat Int*, 218: 86–93
- Davis M B, Brubaker L B. 1973. Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnol Oceanogr*, 18: 635–646
- Dimitriou K, Kassomenos P. 2014. Indicators reflecting local and trans-boundary sources of PM 2.5 and PM COARSE in Rome—Impacts in air quality. *Atmos Environ*, 96: 154–162
- Dorji T, Moe S R, Klein J A, Totland Ø. 2014. Plant species richness, evenness, and composition along environmental gradients in an alpine meadow grazing ecosystem in Central Tibet, China. *Arct Antarct Alp Res*, 46: 308–326
- Draxler R R, Hess G D. 1998. An overview of the HYSPLIT_4 modeling system of trajectories, dispersion, and deposition. *Aust Meteor Mag*, 47: 295–308
- Fægri K, Iversen J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. 4th ed. London: John Wiley and Sons
- Felde V A, Peglar S M, Bjune A E, Grytnes J A, Birks H J B. 2016. Modern pollen-plant richness and diversity relationships exist along a vegetational gradient in southern Norway. *Holocene*, 26: 163–175
- Francis A P, Currie D J. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *Am Natist*, 161: 523–536
- Frenzel P, Wrozyina C, Xie M P, Zhu L P, Schwalb A. 2010. Palaeo-water depth estimation for a 600-year record from Nam Co (Tibet) using an ostracod-based transfer function. *Quat Int*, 218: 157–165
- Gasse F, Arnold M, Fontes J C, Fort M, Gibert E, Huc A, Li B Y, Li Y F, Liu Q, Mélières F, Campo E V, Wang F B, Zhong Q S. 1991. A 13000-year climate record from western Tibet. *Nature*, 353: 742–745
- Gaston K J. 1996. Species richness: Measure and measurement. In: Gaston K J, ed. *Biodiversity-A Biology of Numbers and Differences*. Oxford: Blackwell Science Ltd. 77–113
- Giesecke T, Wolters S, Jahns S, Brande A. 2012. Exploring Holocene changes in palynological richness in northern Europe—did postglacial immigration matter? *Plos One*, 7: e51624
- Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontol Electro*, 4: 9
- Harper D A T. 1999. *Numerical Palaeobiology*. New York: John Wiley & Sons
- Herrmann M, Lu X M, Berking J, Schütt B, Yao T D, Mosbrugger V. 2009. Reconstructing Holocene vegetation and climate history of Nam Co area (Tibet), using pollen and other palynomorphs. *Quat Int*, 218: 45–57
- Herzschuh U, Birks H J B, Mischke S, Zhang C, Böhner J. 2010. A modern pollen-climate calibration set based on lake sediments from the Tibetan Plateau and its application to a Late Quaternary pollen record from the Qilian Mountains. *J Biogeogr*, 37: 752–766
- Herzschuh U, Winter K, Wunnemann B, Li S. 2006. A general cooling trend on the central Tibetan Plateau throughout the Holocene recorded by the Lake Zigetang pollen spectra. *Quat Int*, 154–155: 113–121
- Hurlbert S H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577–586
- Jiang W Y, Cheng Y F, Yang X X, Yang S L. 2013. Chinese Loess Plateau vegetation since the Last Glacial Maximum and its implications for vegetation restoration. *J Appl Ecol*, 50: 440–448
- Kasper T, Haberzettl T, Doberschütz S, Daut G, Wang J B, Zhu L P, Nowaczyk N, Mäusbacher R. 2012. Indian Ocean Summer Monsoon (IOSM)-dynamics within the past 4 ka recorded in the sediments of Lake Nam Co, central Tibetan Plateau (China). *Quat Sci Rev*, 39: 73–85
- Klein J A, Harte J, Zhao X Q. 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol Lett*, 7: 1170–1179
- Kreft H, Jetz W, Mutke J, Kier G, Barthlott W. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecol Lett*, 11: 116–127
- Li Q, Lu H Y, Shen C M, Zhao Y, Ge Q S. 2016. Vegetation successions in response to Holocene climate changes in the central Tibetan Plateau. *J Arid Environ*, 125: 136–144
- Li Q, Lu H Y, Zhu L P, Wu N Q, Wang J B, Lu X M. 2011. Pollen-inferred climate changes and vertical shifts of alpine vegetation belts on the northern slope of the Nyainqentanglha Mountains (central Tibetan Plateau) since 8.4 kyr BP. *Holocene*, 21: 939–950
- Lin X, Zhu L P, Wang Y, Wang J B, Xie M P, Ju J T, Mäusbacher R, Schwalb A. 2008. Environmental changes reflected by *n*-alkanes of lake core in Nam Co on the Tibetan Plateau since 8.4 ka B.P. *Chin Sci*

- [Bull](#), 53: 3051–3057
- Lu H Y, Wu N Q, Liu K B, Zhu L P, Yang X D, Yao T D, Wang L, Li Q, Liu X Q, Shen C M, Li X Q, Tong G B, Jiang H. 2011. Modern pollen distributions in Qinghai-Tibetan Plateau and the development of transfer functions for reconstructing Holocene environmental changes. [Quat Sci Rev](#), 30: 947–966
- Lu H Y, Wu N Q, Yang X D, Shen C M, Zhu L P, Wang L, Li Q, Xu D K, Tong G B, Sun X J. 2008. Spatial pattern of *Abies* and *Picea* surface pollen distribution along the elevation gradient in the Qinghai-Tibetan Plateau and Xinjiang, China. [Boreas](#), 37: 254–262
- Lu X M, Herrmann M, Mosbrugger V, Yao T D, Zhu L P. 2010. Airborne pollen in the Nam Co Basin and its implication for palaeoenvironmental reconstruction. [Rev Palaeobot Palynol](#), 163: 104–112
- Ludwig J A, Reynolds J F. 1988. Statistical Ecology A Primer on Methods and Computing. New York: J Wiley & Sons
- Luly J G. 1997. Modern pollen dynamics and surficial sedimentary processes at Lake Tyrrell, semi-arid northwestern Victoria, Australia. [Rev Palaeobot Palynol](#), 97: 301–318
- Matthias I, Semmler M S, Giesecke T. 2015. Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *J Ecol*, 103: 880–890
- Miehe G, Miehe S, Kaiser K, Reudenbach C, Behrendes L, La Duo L, Schlütz F. 2009. How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 276: 130–147
- Miehe G, Miehe S, Schlütz F, Kaiser K, Duo L. 2006. Palaeoecological and experimental evidence of former forests and woodlands in the treeless desert pastures of Southern Tibet (Lhasa, A. R. Xizang, China). [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 242: 54–67
- Montagna P A, Sadoski A L, King S A, Nelson K K, Palmer T A, Dunton K H. 2017. Modeling the effect of water level on the Nueces Delta marsh community. [Wetlands Ecol Manage](#), 25: 731–742
- Odgaard B V. 1999. Fossil pollen as a record of past biodiversity. [J Biogeogr](#), 26: 7–17
- Odgaard B V. 2008. Species richness of the past is elusive-evenness may not be. *Terra Nostra*, 2: 209
- Pounds J A, Bustamante M R, Coloma L A, Consuegra J A, Fogden M P L, Foster P N, La Marca E, Masters K L, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron S R, Sánchez-Azofeifa G A, Still C J, Young B E. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161–167
- Shannon C E, Weaver W J. 1949. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: University of Illinois Press
- Shen C M. 2003. Millennial-scale variations and centennial scale events in the Southwest Asian monsoon: Pollen evidence from Tibet. Doctoral Dissertation. Baton Rouge: Louisiana State University
- Shen C M, Liu K B, Morrill C, Overpeck J T, Peng J L, Tang L Y. 2008. Ecotone shift and major droughts during the mid-late Holocene In the central Tibetan Plateau. [Ecology](#), 89: 1079–1088
- Shen C M, Liu K B, Tang L Y, Overpeck J T. 2006. Quantitative relationships between modern pollen rain and climate in the Tibetan Plateau. [Rev Palaeobot Palynol](#), 140: 61–77
- Stanisci A, Pelino G, Blasi C. 2005. Vascular plant diversity and climate change in the alpine belt of the central Apennines (Italy). [Biodivers Conserv](#), 14: 1301–1318
- Stein A F, Draxler R R, Rolph G D, Stunder B J B, Cohen M D, Ngan F. 2015. NOAA's HYSPLIT atmospheric transport and dispersion modeling system. *Bull Amer Meteorol Soc*, 96: 2059–2077
- Sugita S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. [Quat Res](#), 39: 239–244
- Tang L Y, Shen C M, Li C H, Peng J L, Liu H, Liu K B, Morrill C, Overpeck J T, Coel J E, Yang B. 2009. Pollen-inferred vegetation and environmental changes in the central Tibetan Plateau since 8200 yr BP. [Sci China Ser D-Earth Sci](#), 52: 1104–1114
- Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, de Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Townsend Peterson A, Phillips O L, Williams S E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148
- Van Campo E, Cour P, Sixuan H. 1996. Holocene environmental changes in Bangong Co basin (Western Tibet). Part 2: The pollen record. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 120: 49–63
- Wang J B, Zhu L P, Wang Y, Ju J T, Daut G, Li M H. 2015. Spatial variability and the controlling mechanisms of surface sediments from Nam Co, central Tibetan Plateau, China. [Sedimentary Geol](#), 319: 69–77
- Wang Y, Herzschuh U, Shumilovskikh L S, Mischke S, Birks H J B, Wischniewski J, Böhner J, Schlütz F, Lehmkuhl F, Diekmann B, Wünnemann B, Zhang C. 2014. Quantitative reconstruction of precipitation changes on the NE Tibetan Plateau since the Last Glacial Maximum—Extending the concept of pollen source area to pollen-based climate reconstructions from large lakes. [Clim Past](#), 10: 21–39
- Wilmshurst J M, McGlone M S. 2005. Origin of pollen and spores in surface lake sediments: Comparison of modern palynomorph assemblages in moss cushions, surface soils and surface lake sediments. [Rev Palaeobot Palynol](#), 136: 1–15
- Xiao X Y, Shen J, Wang S M, Xiao H F, Tong G B. 2008. The plant diversity and its relationship with paleoenvironment since 2.78 Ma revealed by pollen records in the Heqing deep drilling core. [Chin Sci Bull](#), 53: 3686–3698
- Xie M P, Zhu L P, Peng P, Wang J B, Wang Y, Schwalb A. 2009. Ostra-

- cod assemblages and their environmental significance from the lake core of the Nam Co on the Tibetan Plateau 8.4 ka BP. *J Geogr Sci*, 19: 387–402
- Xu Q H, Li Y C, Yang X L, Xiao J L, Liang W D, Peng Y J. 2005. Source and distribution of pollen in the surface sediment of Daihai Lake, inner Mongolia. *Quat Int*, 136: 33–45
- Yao T D, Pu J C, Lu A X, Wang Y Q, Yu W S. 2007. Recent glacial retreat and its impact on hydrological processes on the Tibetan Plateau, China, and surrounding regions. *Arct Antarct Alp Res*, 39: 642–650
- Yu G, Tang L Y, Yang X D, Ke X K, Harrison S P. 2001. Modern pollen samples from alpine vegetation on the Tibetan Plateau. *Glob Ecol Biogeogr*, 10: 503–519
- Zhang B, Wu Y, Zhu L, Wang J, Li J, Chen D. 2011. Estimation and trend detection of water storage at Nam Co Lake, central Tibetan Plateau. *J Hydrol*, 405: 161–170
- Zhao S J, Ding Z L. 2014. Changes in plant diversity on the Chinese Loess Plateau since the Last Glacial Maximum. *Chin Sci Bull*, 59: 4096–4100
- Zhao Y, Herzsuh U. 2009. Modern pollen representation of source vegetation in the Qaidam Basin and surrounding mountains, north-eastern Tibetan Plateau. *Veg Hist Archaeobot*, 18: 245–260
- Zhu L P, Lü X M, Wang J B, Peng P, Kasper T, Daut G, Haberzettl T, Frenzel P, Li Q, Yang R M, Schwalb A, Mäusbacher R. 2015. Climate change on the Tibetan Plateau in response to shifting atmospheric circulation since the LGM. *Sci Rep*, 5: 13318
- Zhu L P, Wu Y H, Wang J B, Lin X, Ju J T, Xie M P, Li M H, Mäusbacher R, Schwalb A, Daut G. 2008. Environmental changes since 8.4 ka reflected in the lacustrine core sediments from Nam Co, central Tibetan Plateau, China. *Holocene*, 18: 831–839
- Zhu L P, Xie M P, Wu Y H. 2010. Quantitative analysis of lake area variations and the influence factors from 1971 to 2004 in the Nam Co basin of the Tibetan Plateau. *Chin Sci Bull*, 55: 1294–1303