

文章编号: 1001-8166(2005)06-0618-09

# 晚中新世植被变更与光合作用演化\*

贺娟,汪品先

(同济大学海洋地质国家重点实验室,上海 200092)

**摘要:**光合作用酶 Rubisco 出现于太古代,对于以后地质时期里大气的  $\text{CO}_2$  降低并不适应。晚中新世大幅度扩展的  $\text{C}_4$  植物,就是光合作用演化的一种途径,适应于  $\text{CO}_2$  浓度较低的大气,也适应于温暖而季节性干旱的季风气候。 $\text{C}_4$  与  $\text{C}_3$  植物碳同位素的重大差异,又为利用古土壤和哺乳类牙齿珐琅质的  $^{13}\text{C}$  分辨  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  植物在植被中的比例提供了条件。自从发现巴基斯坦晚中新世古土壤层  $^{13}\text{C}$  突变以来的 10 余年,围绕着  $\text{C}_4$  植物扩展究竟反映季风气候, $\text{CO}_2$  浓度下降,还是干旱化,国内外学术界展开了热烈的讨论,至今尚属未解之谜,但从中可以吸取研究地球系统演变的经验教训。

**关键词:**  $\text{C}_4$  植物;  $\text{C}_3$  植物; Rubisco; 光合作用; 晚中新世

**中图分类号:** P5 **文献标识码:** A

## 0 引言

1989 年,美国犹他大学博士研究生 J. Quade 和老师 T. Cerling 在 *Nature* 上接连发表 2 篇文章<sup>[1,2]</sup>,根据巴基斯坦北部古土壤钙结核中  $^{13}\text{C}$  的突然变化(图 1),提出晚中新世 7~8 Ma 前  $\text{C}_4$  植物大为扩张,说明亚洲季风加强。几年后,他们又在美洲根据哺乳动物牙齿珐琅质值有同样的变化,说明不属于区域性而是全球现象,提出是大气  $\text{CO}_2$  浓度下降的结果<sup>[3,4]</sup>。而这种提法又引出许多不同意见,从 1989 年到 1999 年仅在 *Nature*、*Science* 杂志上就至少发表了 10 篇论文,直至目前仍是古气候与古生物学界关注的一大热点问题。

由于  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  植物在植被中所占比例可以通过碳同位素追溯,此项研究在我国也已广泛开展并有系统介绍<sup>[5]</sup>。然而  $\text{C}_4$  植物扩张所提出的是一个典型的地球圈层相互作用问题。生物圈的发展改造了大气圈,大气化学成分的变化又引起光合作用的演化,由此造成的植被变更又反过来影响着地球表面各个圈层。从  $^{13}\text{C}$  发现的这场植被变更事件,尽管 16 年前便提出的机制问题,迄今尚无定论,但是从中可

以吸取地球系统科学研究的经验教训。本文先从光合作用演化入手,探讨  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  植物交替的实质,然后分析晚中新世植被变迁对哺乳类、海洋浮游生物演化,以及对全球气候的影响,最后以此为讨论地球系统科学的研究方向。

## 1 光合作用的演化

说起光合作用,最容易想到的是树叶子里的叶绿素吸收阳光将大气  $\text{CO}_2$  变为有机质并放出  $\text{O}_2$ 。这样的理解正确而不全面,其实光合作用的类型要比我们熟悉的多得多。不仅有我们熟悉的产氧光合作用(oxygenic photosynthesis),还有不产氧的光合作用(anoxigenic photosynthesis),如紫细菌和兰细菌不用水而是用  $\text{H}_2\text{S}$  等作为电子源,光合作用的结果不产生氧而形成含硫颗粒<sup>[6]</sup>。在地球演化早期的还原环境下,最早的生命推测是在海底热液口依靠化学合成(chemosynthesis)制造有机质、进行硫呼吸,即化学无机自养的生命形式。大约 28 亿年前产氧光合作用的出现,是生命演化史上最大的一次跃进:利用阳光的能量将水分子分解成  $\text{O}_2$ 、 $\text{H}^+$  和电子,为光合作用提供了用不尽的源泉,而且有氧的代

\* 收稿日期: 2004-06-07; 修回日期: 2005-02-07.

\* 基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目“地球圈层相互作用中的深海过程和深海记录”(编号: G2000078500)资助.

作者简介: 贺娟(1980-), 女, 陕西延安人, 博士研究生, 主要从事孢粉与古环境研究. Email: crsytaljoy@163.com

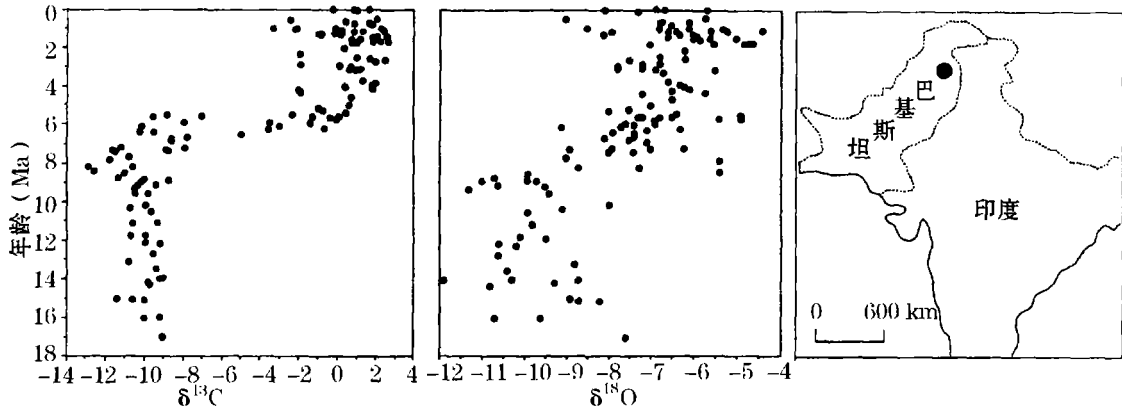


图 1 巴基斯坦地理位置图及土壤碳酸盐的氧、碳同位素值 (据 Quade J. & Cerling T. E., 1995 改绘)  
 Fig. 1 Location of study sections in northern Pakistan and <sup>13</sup>C、<sup>18</sup>O paleosol carbonate versus age from Siwalik Group (modified from Quade, Cerling, 1995)

谢作用效率是无氧代谢作用的 18 倍,极大地加强了地球上的生命活动<sup>[7]</sup>。

光合作用是地球上最重要的生物化学反应之一。不仅大气圈里碳每年至少有 1/10 以上被光合作用变成有机碳,而且现在占大气 21% 的 O<sub>2</sub> 本身就是 20 多亿年来光合作用的产物。大气 O<sub>2</sub> 增加经历了 2 个关键时期:一次在 24~22 亿年前,靠的是海洋细菌的光合作用<sup>[8]</sup>,另一次是在 4 亿年前后,靠的是陆生植物的光合作用。结果是使得原来的 CO<sub>2</sub> 占优势的还原性大气圈,变为氧化的大气圈。生物圈在通过光合作用改造大气的同时,也改造了自己的生存环境。

具体分析,光合作用可分为前后 2 个部分:先在光反应中由叶绿体或其他色素分子吸收光能,并转化为化学能;再由这种化学能在暗反应中来还原或固定 CO<sub>2</sub>,产生葡萄糖(图 2)。这种暗反应又称卡尔文(Calvin)循环,需要依靠酶的催化作用,而光合作用的酶就是 Rubisco(核酮糖 1,5-二磷酸羧化-氧合酶)。Rubisco 是一种古老的生物酶,它在植物光合作用演化的初期就已出现<sup>[9]</sup>。这是地球上分布最广的生物酶,每年将大约 1 000 亿 t 的 CO<sub>2</sub> 转化为有机碳,然而其催化作用的效率十分低下。通常的酶一秒钟能催化上千个分子,而 Rubisco 只能固定 3 个分子 CO<sub>2</sub> 的碳,是所有生物酶中周转最慢的一种,因而成了光合作用速率的限制因素。不仅如此,在光合作用同时发生光呼吸,将一部分合成的有机质又氧化成 CO<sub>2</sub>,Rubisco 在这里起着“两面派”的作用:它既是羧化酶,催化 RuBP(二磷酸核酮糖)的羧化,固定 CO<sub>2</sub>,合成有机物;又是加氧酶,催化

RuBP 的氧化,分解有机物,放出 CO<sub>2</sub><sup>[9]</sup>。CO<sub>2</sub> 多时催化光合作用, O<sub>2</sub> 多时催化光呼吸作用,对光合作用“帮倒忙”。如果从历史观点来分析,对 Rubisco 也无可非议:20 多亿年前 Rubisco 演化产生时大气中几乎没有氧,而 CO<sub>2</sub> 浓度却比现在高出几个数量级,它的羧化固定远远超过了氧化分解,这些特性都很适应当时大气化学成分。可惜的是几十亿年来它并没有与时俱进,对于今天低 CO<sub>2</sub>、高 O<sub>2</sub> 的大气,并不适应<sup>[10]</sup>,Rubisco 酶同时具有的氧化功能,对它的羧化即碳的固定合成来说无疑造成了一种浪费,降低了碳的合成效率。

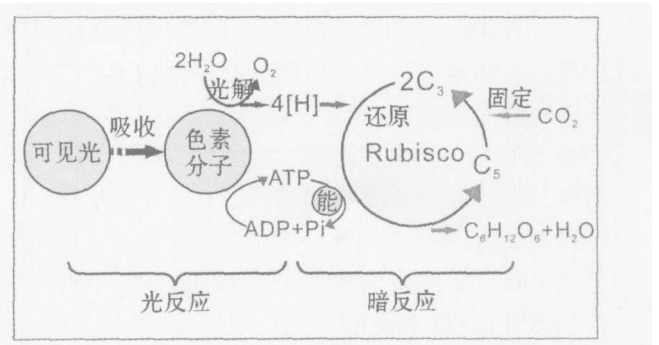


图 2 光合作用的过程:光反应和暗反应  
 Fig 2 Photosynthesis processes: light reaction and dark reaction

ATP:腺苷三磷酸,是细胞的“能量通货”,水解后放出能量并形成 ADP(腺苷二磷酸); C<sub>5</sub>:二磷酸核酮糖(RuBP,五碳糖); C<sub>3</sub>:磷酸甘油酸(3PGA,三碳化合物); C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>:葡萄糖

Rubisco 酶的“惰性”,也许是因为它在植物界演化的初期就占据了统治地位,后来的机制都会去

适应它,本身无需进行什么大的改革<sup>[11]</sup>,早期在 Rubisco 周围建立起的精细的生物化学体系,也阻挡了 Rubisco 的演化发展<sup>[10]</sup>。演化新的替代生物酶,不仅需要新的羧化酶,一系列新的接受分子、光合作用等生物化学物质,而且还要与自然界中虽不完善但广泛存在的 Rubisco 为基础的光合系统竞争。演化的困难,使得它们“妥协”,为了适应大气变化,提高光合作用的效率,植物只好在已有的以 Rubisco 为基础的生物化学基础上加以改良。改良的途径有 2 种:一是设法浓集  $\text{CO}_2$ ,为 Rubisco 提供当年高  $\text{CO}_2$  的环境;二是提高 Rubisco 本身的能力<sup>[12]</sup>。不仅陆生高等植物,连水生的浮游藻类也有这种需求:尽管海水中有的是溶解 C,但 90% 是以  $\text{HCO}_3^-$  形式出现,可用于光合作用的  $\text{CO}_2$  分子不足 1%,因而藻类采用主动集取碳的办法,而不是靠碳的被动扩散,从而提高效率<sup>[13]</sup>。250 Ma 前古生代末的大绝灭之后,新的浮游藻类在新的成分下,演化出现的 Rubisco 作为加氧酶的作用大为遏制,减少了在光合作用中“帮倒忙”的作用<sup>[12]</sup>。而这些改良措施在陆生植物中的集中表现,就在于  $\text{C}_4$  植物的出现。

## 2 $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 植物与光合作用演化

$\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  植物是按植物光合作用的类型及初级产物的差异来划分的,除此还有 CAM 植物。上文描述的光合作用途径(卡尔文循环等),就是  $\text{C}_3$  植物的类型,而  $\text{C}_4$  与 CAM 植物都是在  $\text{C}_3$  植物的基础上,改进了光合作用的途径以适应新的环境。如 CAM 植物的改进办法是气孔只在夜间开启,吸收  $\text{CO}_2$ ,等到白天再利用阳光,走  $\text{C}_3$  光合作用的途径固定为有机碳。CAM 植物只包括极少数在沙漠生存的耐干旱的肉质植物和热带附生植物,在植物界中所占比例很小。 $\text{C}_4$  植物则不然,所产生的光合作用对于地球系统产生了重大影响。如果说 CAM 植物的改进途径,是将光合作用的吸收  $\text{CO}_2$  和碳的同化在时间上(黑夜与白天)分开, $\text{C}_4$  植物的途径是在空间上分开<sup>[14]</sup>。上面说过,在光合作用暗反应中  $\text{CO}_2$  通过 Rubisco 催化固定为有机碳,产生的是三碳的磷酸甘油酸(见图 2 中的  $\text{C}_3$ ),这种光合作用称为  $\text{C}_3$  途径。 $\text{C}_4$  植物则先在叶肉细胞中将  $\text{CO}_2$  固定为四碳化合物单酰乙酸(OAA),然后再到维管束细胞中脱羧放出  $\text{CO}_2$ ,释放出的  $\text{CO}_2$  再进入  $\text{C}_3$  途径形成光合产物(图 3)。

可见, $\text{C}_4$  光合作用的关键,在于增添了  $\text{CO}_2$  浓缩机制( $\text{CO}_2$ -Concentrating Mechanisms, CCMs)。 $\text{C}_3$  植物在演化过程中形成了一套与  $\text{CO}_2$  有密切关系的

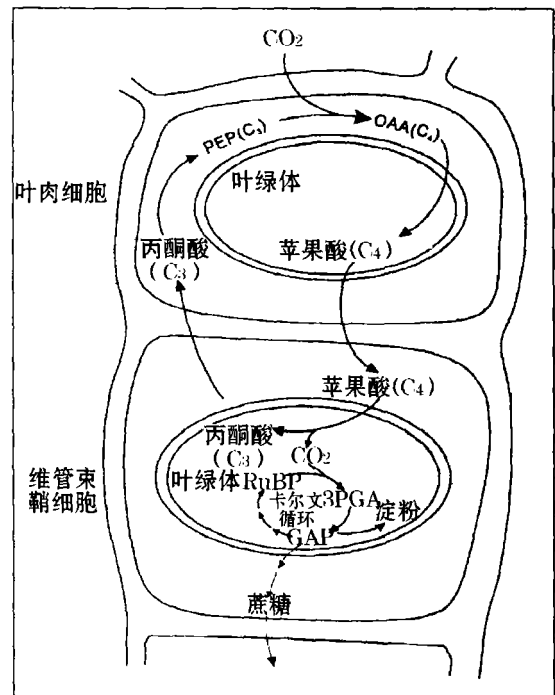


图 3  $\text{C}_4$  植物光合作用的固碳途径(据杨世杰简化, 2000)

Fig 3 Carbon fixation in  $\text{C}_4$  photosynthesis (simplified from S Yang, 2000)

PEP 磷酸烯醇式丙酮酸,是  $\text{CO}_2$  的受体; OAA 草酰乙酸,四碳化合物; RuBP 二磷酸核酮糖; 3PGA 磷酸甘油酸

光合作用方式,但它们是通过从周围环境中被动扩散来获取  $\text{CO}_2$ , $\text{C}_4$  植物在  $\text{C}_3$  植物的基础上演化发展了特殊的组织和生物化学功能。 $\text{C}_4$  植物叶片具有特殊的 Kranz type 结构,围绕着维管束鞘细胞周围的是排列整齐致密的叶肉细胞,叶肉细胞和维管束鞘细胞中都有叶绿体,而且两种类型不同。 $\text{C}_3$  植物中只有叶肉细胞中含有叶绿体, $\text{CO}_2$  是在叶肉细胞中通过卡尔文循环“一步到位”固定下来。

$\text{C}_4$  植物通过 CCMs 这一附加过程,就可在 Rubisco 酶的活性部位先浓缩提高  $\text{CO}_2$  的浓度,再对其进行羧化固定。当然, $\text{C}_4$  植物  $\text{CO}_2$  的受体磷酸烯醇式丙酮酸(PEP,图 3)也需要生物酶催化,但是 PEP 羧化酶的活性较强,比 Rubisco 对  $\text{CO}_2$  的亲合力大很多,从而提高了固碳效率<sup>[10]</sup>。简而言之, $\text{C}_4$  植物比  $\text{C}_3$  植物多了一个“ $\text{CO}_2$  泵”,把外界  $\text{CO}_2$  “压”进维管束鞘细胞中,在植物体内再次把  $\text{CO}_2$  释放出来,增加维管束鞘薄壁细胞的  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  比率,从而使 Rubisco 酶在催化反应时和  $\text{CO}_2$  作用的机会大大提高,和  $\text{O}_2$  作用的机会显著减少,而这也同时抑制了光呼吸作用。此外, $\text{C}_4$  植物的光呼吸酶系主要集中在维管束

鞘薄壁细胞中,光呼吸就局限在维管束鞘内进行。在它外面的叶肉细胞,具有对 CO<sub>2</sub>亲和力很大的 PEP羧化酶,所以,即使光呼吸在维管束鞘释放出 CO<sub>2</sub>,也很快被叶肉细胞再次吸收利用,不易“漏出”,提高了 CO<sub>2</sub>的利用率。

这种光合作用演化中的创新,使 C<sub>4</sub>植物在生态分布上具有明显的优越性。PEP的羧化酶对 CO<sub>2</sub>的亲和力比 Rubisco大得多,C<sub>4</sub>植物就更加适应于 CO<sub>2</sub>浓度低的环境,同时 C<sub>4</sub>植物也更适应低纬度季节性干、湿变化强烈的环境,如季风气候。关键在于光呼吸作用:如上所述,C<sub>3</sub>植物在光合作用的同时发生光呼吸作用,而光呼吸作用不仅消耗能量,还使水分的消耗增大,对光合作用产物的积累很不利。C<sub>4</sub>循环能够在增加 Rubisco酶的羧化率的同时减少氧基的活动和抑制光呼吸效应,从而有效地收集、利用 CO<sub>2</sub>和保持水分<sup>[15]</sup>,因而能适应高温干旱环境。但同时它需要特别多的光来维持,只有在很强的光强条件下才能达到高速的光合作用和生长。在光强超过 C<sub>3</sub>植物饱和强度的时候,C<sub>4</sub>植物的光合作用才占有绝对优势;在低温、光弱、潮湿的环境条件下,C<sub>4</sub>循环将无法运转,C<sub>3</sub>循环占优势<sup>[15]</sup>。

现代 C<sub>4</sub>、C<sub>3</sub>植被的分布很好的说明这一点。C<sub>4</sub>植物广泛分布在热带亚热带稀树草原、温带草地和半干旱地区的灌木林,尤其是在夏季降雨充沛,夏季平均气温大于 8 的地区<sup>[3,16]</sup>。现代 C<sub>3</sub>草地主要分布在生长季节比较凉爽的地区,如山区高纬地区,或者生长季节是在春季或冬季的区域(如地中海气候)。在纬度 30 以内,C<sub>4</sub>植物普遍,30~40 之间 C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>植物混杂,45 以上很少有 C<sub>4</sub>植物分布<sup>[4,17]</sup>。北美大陆植被分布很有代表性(图 4),C<sub>4</sub>植被在低纬区占统治地位,而随着纬度的增高,C<sub>3</sub>植物的含量逐渐增加<sup>[18]</sup>。

值得注意的是,在不同的气候区内对应不同种属的植物,控制 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物分布最主要的气候因子指标可能不同。在亚洲季风区,C<sub>4</sub>植物比 C<sub>3</sub>植物更能适应温暖而季节性干旱的季风气候。而在日本,全国降雨充沛,没有干旱环境,其温度就成为主要控制因子<sup>[19]</sup>。中国的黄土高原,在黄土堆积阶段,C<sub>3</sub>植物占优势;在形成古土壤阶段,C<sub>4</sub>植物比例增加,是因为此地 C<sub>4</sub>植物在生长季节需暖湿的气候条件,而耐寒、旱的 C<sub>4</sub>植物很少<sup>[20]</sup>。

据 Still等<sup>[21]</sup>研究计算,全球大约有 18.8 × 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>面积被 C<sub>4</sub>植被所覆盖,约 87.4 × 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>为 C<sub>3</sub>植

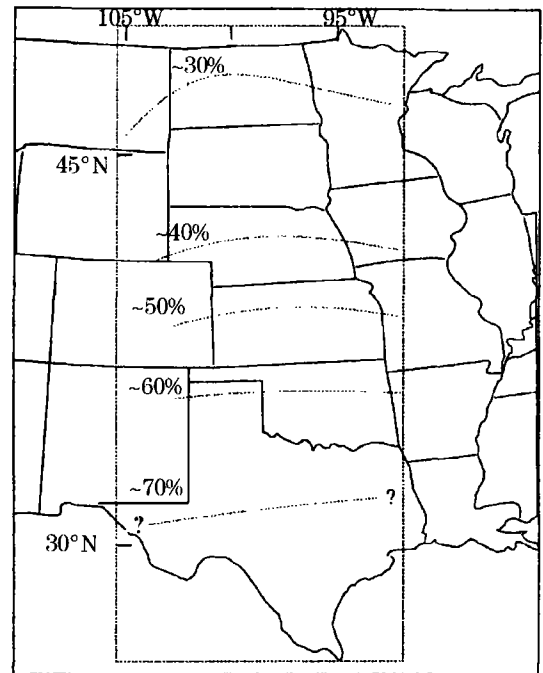


图 4 北美大陆 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植被分布示意图(图中的百分数为 C<sub>4</sub>所占植被中的百分含量,据 Passey等改绘, 2002)

Fig 4 Distribution of C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> biomass (Dashed lines indicate approximate percentage of C<sub>4</sub> grass species relative to all grass species, modified from Passey, et al, 2002)

被所覆盖。C<sub>4</sub>植物总初级生产力为 35.3 Pg C/a,约占总初级生产力的 23%;而 C<sub>3</sub>植物为 114.7 Pg C/a (Pg=1 015 g),是植被生产力的主体。由此可见,C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物的分布含有明显的气候信息,由其比例产生的碳同位素值是指示气候的良好标志。

### 3 晚中新世植被变更及其原因

C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和 CAM 3类植物具有不同的光合作用类型,因而也具有不同的碳同位素分馏机制,而分馏的不同又形成了植物的碳同位素组成的差异。C<sub>3</sub>植物包括几乎所有的树木、灌木和草本植物以及适宜在凉爽季节生长的草类,其 <sup>13</sup>C值变化范围较大,在 - 35‰ ~ - 22‰之间变动,平均为 - 27‰<sup>[1,2,16]</sup>; C<sub>4</sub>植物包括少量灌木,特别是适宜在温暖季节生长的草类,其 <sup>13</sup>C值在 - 14‰ ~ - 10‰之间变动,平均为 - 13‰<sup>[1,2,16]</sup>。由分解的植物残体逐渐转化和积累起来的土壤有机质、土壤中的次生碳酸盐特别是钙质结核,其 <sup>13</sup>C值都与地表植被的碳同位素组成有直接关系<sup>[1,2]</sup>。C<sub>3</sub>植被系统中土壤有机质和土壤碳酸盐的 <sup>13</sup>C值分别为 - 27‰ ~ - 24‰和 - 12‰ ~ - 10‰; C<sub>4</sub>系统的分别为 - 13‰ ~ - 11‰和 0 ~

+2‰<sup>[1,16,17]</sup>。食草动物牙齿珐琅质的碳同位素随着食物链扩大,同位素发生了进一步的分馏富集,但它们牙齿的<sup>13</sup>C值都与所取食物的碳同位素密切相关<sup>[16]</sup>,也间接地记录了C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植被相对生物量的大小。以C<sub>3</sub>植物为食的动物牙齿珐琅质的<sup>13</sup>C值范围为-18‰~-15‰(甚至可达-22‰);以C<sub>4</sub>植物为食的约为0~3‰<sup>[16,17]</sup>。所有这些地质记录都可作替代型指标,用来研究地质历史上C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植被的覆盖变化情况。相较C<sub>4</sub>植物,C<sub>3</sub>植物分布得更广,历史也更久。

15年前Quade和Cerling在巴基斯坦的发现,是碳同位素研究的突变。西瓦立克(Sivalik)群中古土壤钙结核的碳同位素<sup>13</sup>C,从7.4~7.0 Ma前的-10‰以下,突然飙升到0‰以上<sup>[1,21]</sup>(图1),陆相地层中有如此幅度的变化,只能是C<sub>3</sub>植物为主的植被向C<sub>4</sub>植被转变,因为C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物的<sup>13</sup>C差值超过10‰。虽然C<sub>4</sub>植物早在白垩纪已经出现,而巴基斯坦西瓦立克群中的发现和后来其他地区的证据,说明C<sub>4</sub>植物的主要发展时期在晚中新世,但是引起这场发展的原因却并不清楚。

Quade等<sup>[2]</sup>主张:巴基斯坦和尼泊尔发生的C<sub>4</sub>植被的扩张是喜马拉雅隆升,区域性亚洲季风系统的形成或加强的结果。因为季风气候季节性干、湿变化明显,有利于抗干旱程度相对较强的C<sub>4</sub>植物生长。而且由于<sup>13</sup>C变化的年龄,与阿拉伯海*Globigerina bulloides*所标志的季风上升流加强(约8 Ma)十分接近<sup>[16]</sup>,立刻被接受为亚洲季风8 Ma前起源的证据,直到最近还被引用。但是,Quade等<sup>[2,22]</sup>发现西瓦立克群古土壤钙结核中<sup>13</sup>C变化发生在<sup>18</sup>O变化之后1 Ma,如果<sup>18</sup>O变化也是反映降水与

蒸发关系的气候变化,那<sup>13</sup>C的滞后反映就无法用季风解释(图1)。

更为重要的是,在非季风区的北美、南美、非洲等大陆沉积物中也发现了类似的事件。如东非<sup>[23]</sup>、北美的墨西哥和美国、南美阿根廷<sup>[3]</sup>等(图5A~C)。如前所述,通过古土壤、有机质、次生碳酸盐及动物牙齿化石等所记录的碳同位素值的变化,都反映了晚中新世时C<sub>3</sub>植被向C<sub>4</sub>植被的转变。提出“季风”说的学者,根据全球分布的事实迅速放弃了原来的假说,主张晚中新世C<sub>4</sub>植物的扩张是CO<sub>2</sub>浓度降低的结果<sup>[16]</sup>。

Cerling等<sup>[17]</sup>对古土壤碳酸盐和古脊椎动物牙齿珐琅质测定的<sup>13</sup>C数据,在全球范围内作了综合。认为晚中新世8~6 Ma前C<sub>4</sub>植被的扩张与大气中CO<sub>2</sub>浓度下降到某一程度(C<sub>3</sub>植物的阈值):当降到 $5 \times 10^{-4} \sim 6 \times 10^{-4}$ 以下,C<sub>3</sub>植物的光合作用机制难以适应,就为C<sub>4</sub>植物的扩张创造了条件(图6)。而且C<sub>3</sub>植物的阈值是变化的,与生长环境密切相关。一般随着温度的降低,阈值也会降低(图7),这也解释C<sub>4</sub>植被扩张的时间为什么在低纬区早,高纬区晚。

然而,用CO<sub>2</sub>浓度降低的解释,立即又遭到许多批评。耶鲁大学的Kingston等<sup>[23]</sup>接连撰文,首先对7 Ma左右C<sub>4</sub>植被扩张的事实提出质疑,举出事例说明肯尼亚早在15.3 Ma就有C<sub>3</sub>与C<sub>4</sub>植物混生,而Pagani等<sup>[24]</sup>又从海洋记录出发,说明中新世中期14~9 Ma是大气CO<sub>2</sub>浓度上升期,此后又大体上保持稳定,不存在Cerling等假设的“阈值”。至于C<sub>4</sub>植物的扩张,可能与气候干旱化相关。

确实,C<sub>4</sub>植物早在1亿年之前就已出现<sup>[4,25]</sup>,

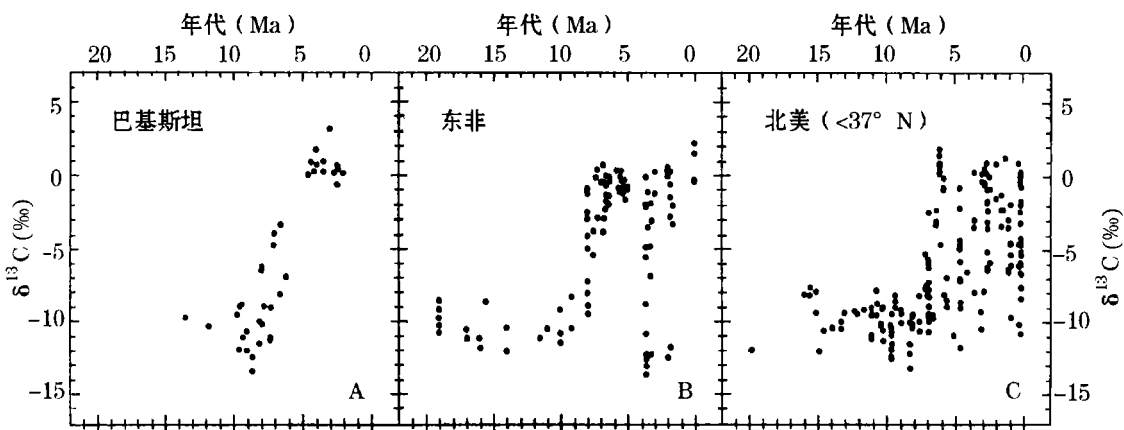


图5 晚第三纪哺乳类牙齿珐琅质碳同位素记录反映的植被变更(据 Cerling等, 1997)

Fig 5 Neogene Vegetation changes recorded in <sup>13</sup>C of fossil mammal tooth enamel (after Cerling, et al, 1997)

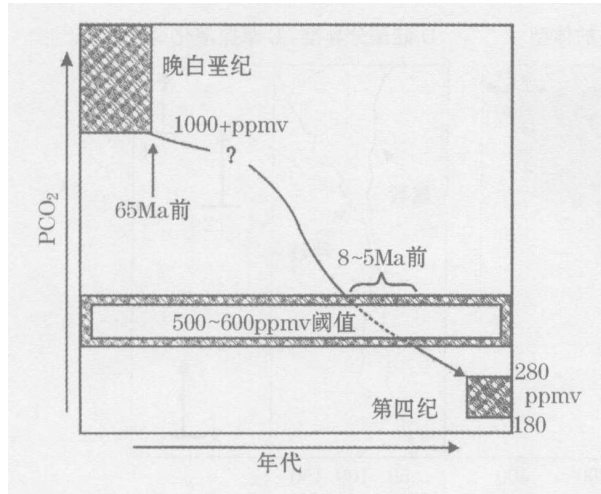


图 6 第三纪大气演化与 C<sub>3</sub>植物阈值的模型  
(据 Cerling 改绘, 1997)

Fig 6 Model for the evolution of the atmosphere in the Tertiary and the threshold for C<sub>3</sub> photosynthesis (modified from Cerling, 1997)

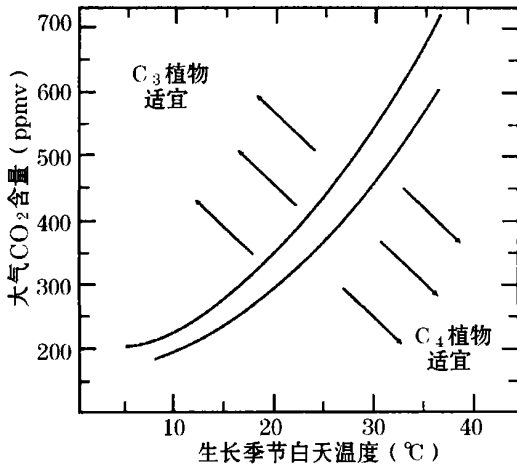


图 7 温度与 CO<sub>2</sub>分压对 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物影响模拟结果  
(据 Cerling 等改绘, 1997)

Fig 7 Results of a model for crossover of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> photosynthesis related to temperature and partial pressure of CO<sub>2</sub> (modified from Cerling, et al, 1997)

Gale 等<sup>[26]</sup>认为大约 100 Ma 年前大气中的高 O<sub>2</sub>、低 CO<sub>2</sub>对 C<sub>4</sub>植物的出现有重要作用。最近还有人提出, 2 亿多年前三叠纪初期就可能有过光合作用的演变出现 C<sub>4</sub>植物的尝试, 导致几次 <sup>13</sup>C 重值的出现, 但又很快“流产”, 以致新生代的 C<sub>4</sub>植物演化又重新开始<sup>[27]</sup>。然而, 也应指出 Cerling 等讨论的是晚中新世 C<sub>4</sub>植物的大举扩张, 并非其演化产出, 至于 C<sub>4</sub>植物扩张的时间确有先后, 只是其原因至今不够明朗。如 Passey 等<sup>[18]</sup>对北美哺乳动物化石氧碳

同位素的研究表明, 在 5 Ma 前当地仅有少量 C<sub>4</sub>植物分布, 之后 C<sub>4</sub>植被扩张; 而对中国黄土高原灵台剖面的土壤碳酸盐结核碳同位素表明: 7.05 ~ 4.0 Ma 前, C<sub>3</sub>植物占主导地位, C<sub>4</sub>植被的扩张发生在 4.0 Ma 前, 但 C<sub>4</sub>植物始终没有占据优势<sup>[28]</sup>。与巴基斯坦等其他低纬地区相比, C<sub>4</sub>植被的扩张滞后约 3.0 Ma, 却与北美 37°N 以北的记录一致。

#### 4 地球系统演化的实例与进一步探索的问题

无论是季风说、CO<sub>2</sub> 浓度下降说, 甚至构造说、冰川说都不能独立地、很好地解释晚中新世时, C<sub>4</sub>植被的突然扩展。C<sub>4</sub>植物的出现及其演化是全球系统演化一定阶段的产物, 而它的演化发展反过来对全球的生态环境又产生了重大的影响, 晚中新世时的 C<sub>4</sub>植被扩张, 开阔草原取代森林 (图 8A), 气候出现季节性干旱, 对生物圈无疑有着深刻的影响。很多动物逐渐绝迹, 数量减少、分异度降低, 同时也有新的种属出现、繁盛<sup>[18]</sup>, 许多适应林间生活的动物被适宜开阔草原生活的动物所取代<sup>[4]</sup>。如中新世时马科动物的分异度达到鼎盛, 晚中新世时, 发生了大规模的灭绝。马的牙齿也由低冠齿演化为高冠齿<sup>[29]</sup>, 反映了食性从以鲜嫩枝叶为主到粗糙的干草为食的转变。马的体型也由小到大, 由低到高 (图 8C)<sup>[30]</sup>, 反映了对开阔草原环境的适应。植被的变化使整个生物圈中的群落结构发生了显著的变化, 甚至对人类的演化出现也有着重大的影响<sup>[31]</sup>。C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植被的转变, 对大气组分、地面对太阳辐射量的接受、水分存储运移的变化, 甚至对整个地球系统中的碳元素循环都有着深远意义。

晚中新世 C<sub>4</sub>植物大扩展的发现和 16 年来就此展开的学术争论, 实质上是如何运用地层记录, 去追踪大气圈与生物圈相互作用的问题, 为研究地球系统演变提供了绝好的资料。我国学术界不仅根据黄土<sup>[20, 28]</sup>和深海沉积<sup>[29]</sup>的分析, 积极参与讨论, 而且可以从这场讨论中吸取如何研究地球系统科学的有益经验教训。

早在太古代演化产生的光合作用酶 Rubisco<sup>[32]</sup>, 对于新生代晚期大气 CO<sub>2</sub>浓度的下降很不适应, C<sub>4</sub>型光合作用便是一种适应性演化, 不仅产生于陆生植物, 而且也见于海洋浮游植物, 说不定 C<sub>4</sub>光合作用还是海洋生物应用在先<sup>[33]</sup>。然而, 这种新型的光合作用是什么时间、什么地点才能大幅度推广,

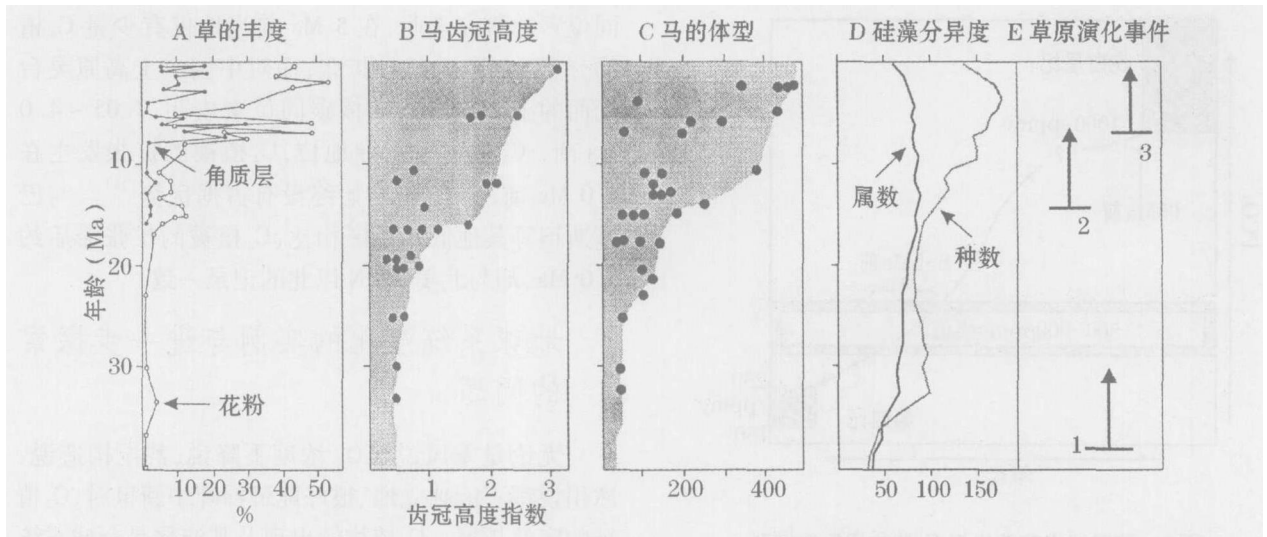


图 8 新生代晚期生物圈内部的协同演化<sup>[30, 42]</sup>

Fig 8 Co-evolution with the late Cenozoic biosphere<sup>[30, 42]</sup>

A. 草的丰度 (用花粉及角质层的百分比表示); B. 马的齿冠高度; C. 马的体型; D. 硅藻分异度 (用属数与种数表示); E. 草原植被演化事件:

1. 始新世/渐新世交界时草类植物的扩张; 2. 中新世中期 C<sub>4</sub>草类的扩张; 3. 中新世晚期 C<sub>4</sub>草类占据优势。

A. grass abundance (percentage of pollen and cuticle); B. equid hypsodonty; C. equid size; D. diatom diversity (number of genera and species); E. evolution events of grass vegetation: 1. expansion of grassland of Eocene/Oligocene boundary; 2. mid-Miocene expansion; 3. dominance of C<sub>4</sub> grass since late Miocene

甚至是植被中占优势地位? 至今仍是见仁见智的争论问题, 争论的原因一是地质记录还不够多; 二是机制还不清楚。有一点是清楚的: 决不要轻易根据发现地点的特殊性, 说成一般规律。晚中新世 C<sub>4</sub>植物大扩展发现于巴基斯坦, 属于印度季风区, 于是提出季风起源于晚中新世<sup>[1, 2]</sup>的假设; 一旦又在美洲发现, 便重新解释为 CO<sub>2</sub>下降的全球性记录<sup>[3, 4]</sup>。这就像北大西洋区发现新仙女木事件时, 以为只是区域记录, 后来到处发现, 才认识其全球性一样。

碳同位素为追踪 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物的演化, 提供了有力的替代性标志。最近又发现可以用草本植物的植物硅酸体 (phytolith) 中的 <sup>13</sup>C 区别 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物构成的草原<sup>[34]</sup>。但如同一切替代性标志一样, <sup>13</sup>C 也有它的多解性: 可以是季节性干湿变化引起, 因而是季风的区域性标志; 也可以是 CO<sub>2</sub>下降引起, 因而是全球性标志。C<sub>4</sub>植物对季风气候具有适应性, 也是不争的事实, 至少在一定地区可以适用。最近贾国东等<sup>[29]</sup>分析南海大洋钻探 1148 井黑炭 <sup>13</sup>C 的 30 Ma 长记录, 发现该区 C<sub>4</sub>植被早在 20 Ma 前便已出现, 此后有多次起伏, 反映早中新世以来亚洲季风便已存在, 为南海季风历史研究提供了重要证据。当然, 河流带来的沉积中也有再沉积的黑炭, 并不都是当时植被燃烧的产物<sup>[35]</sup>; 地质历史上也可能有上千年的泥

炭燃烧的事件<sup>[36]</sup>, 给深海黑炭的解释带来复杂性。

晚中新世植被的演化, 可以看做生物圈对于大气圈变化的一种响应。然而地球是一个复杂系统, 地球系统的研究切忌简单化。自从南极冰芯揭示 40 万年来大气 CO<sub>2</sub>浓度与温度一起变化以来, 通常以为温度与 CO<sub>2</sub>是耦合的。其实并不尽然, 在新生代中期的 43 ~ 17 Ma, 大气 CO<sub>2</sub>浓度低到  $18 \times 10^{-5} \sim 240 \times 10^{-5}$ <sup>[37]</sup>, 气温却至少局部地区较今高出 6<sup>[38]</sup>, 出现了低 CO<sub>2</sub>与高温度的大气。CO<sub>2</sub>与温度不相耦合的原因, 可能是与 CO<sub>2</sub>之外其他温室气体的增加<sup>[39]</sup>。但无论如何, 这种高温低 CO<sub>2</sub>的气候不能不对植物的光合作用发生影响。具体说, C<sub>4</sub>型光合作用可以显示出更大的优越性<sup>[40]</sup>, 今后新生代植被与气候演化关系研究中应当格外注意。

从另一方面看, 晚中新世的变化也是草原植被演化的一个阶段。草原的发生、发展是新生代地球系统演变的重大事件。现代地球上大陆面积大约 1/4 被各类草原覆盖<sup>[41]</sup>, 草原不仅是全球气候变化的产物, 而且也是新生代全球变冷的原因之一。与相似气候条件下的森林和荒漠的土壤相比, 草原土壤有机碳含量更高, 而且更加容易侵蚀并将碳输入海洋和湖泊, 因而草原和草原土壤是地球系统中的碳汇; 加上草原比森林的反照率大, 蒸腾作用弱, 因

而能促使气候向干、冷的方向发展,可能对新生代全球变冷有重要贡献<sup>[30]</sup>。

C<sub>3</sub>型草类植物从白垩纪出现后,到渐新世初方才扩展分布,而中新世中期 C<sub>4</sub>型草类植物扩张,到中新世晚期压倒 C<sub>3</sub>型占据优势(图 8E),因此 C<sub>4</sub>植物的发展是新生代草原植被扩张过程中的一个重要环节。十分有趣的是海洋浮游生物与陆地植被的协同发展:草类植物特有的植物硅酸体,可以占植物干重的 15%,与矿物硅酸盐相比,硅酸体的硅在水中的溶解度要高出 1 倍。因此,草类的繁盛大大促进了大陆分化向海洋输送硅的能力,从而促使硅藻在新生代晚期迅速发展(图 8A),成为当代大洋浮游植物中最成功的一类。硅藻和草类的繁盛,不仅改变了地球表层系统一系列元素的平衡,而且增大了气候系统的不稳定性,是新生代气候周期演变的重要因素之一<sup>[42]</sup>。

晚中新世植被变更与光合作用演化,只是地球系统演变中的一例。生物圈的演化改变大气圈,大气圈反过来促使植物光合作用和植被发生变化,随之又引起陆生植物和海洋浮游植物的演变,改造了土壤、海水以致整个表层系统。可见,圈层相互作用的探索比传统地质学的解释更为有趣,也更为复杂。尽管如此,通过碳同位素再造古植物光合作用类型,进而探索气候演变,是研究地球圈层相互作用的成功一例,值得我国地学界的密切关注和进一步努力。

## 参考文献 (References):

- [1] Cerling T E, Quade J, Wang Y, *et al* Carbon isotopes in soils and palaeosols as ecology and palaeoecology indicators [J]. *Nature*, 1989, 341: 138-139.
- [2] Quade J, Cerling T E, Bowman J R. Development of Asian monsoon revealed by marked ecological shift during the latest Miocene in northern Pakistan [J]. *Nature*, 1989, 342: 163-166.
- [3] Latorre C, Quade J, McIntosh W C. The expansion of C<sub>4</sub> grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas [J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 1997, 146: 83-96.
- [4] Cerling T E, Harris J M, MacFadden B J, *et al* Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary [J]. *Nature*, 1997, 389: 153-158.
- [5] Han Jiamao, Wang Guoan, Liu Tungsheng Appearance of C<sub>4</sub> plants and global changes [J]. *Earth Science Frontiers*, 2002, 9 (1): 233-243. [韩家懋, 王国安, 刘东生. C<sub>4</sub>植物的出现与全球环境变化 [J]. 地学前缘, 2002, 9(1): 233-243.]
- [6] Prescott L M, Harley J P, Klein D A. Microbiology (fifth edition) [M]. Beijing: Higher Education Press, 2003. [Prescott L M, Harley J P, Klein D A. 微生物学(第 5 版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.]
- [7] Disnukes G C, Klimov V V, Baranov, *et al* The origin of atmospheric oxygen on Earth: The innovation of oxygenic photosynthesis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98: 2 170-2 175.
- [8] Catling D C, Zahnle K J, Mckay C. Biogenic methane, hydrogen escape, and irreversible oxidation of Early Earth [J]. *Science*, 2001, 293: 839-843.
- [9] Li Liren Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO): Structure, function and assembling [A]. In: Yu Shuwen, Tang Zhangcheng, eds Plant Physiology and Molecular Biology, (2 nd) [C]. Beijing: Science Press, 2001. 223-236. [李立人. 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化加氧酶的结构、功能及组装 [A]. 见: 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学 [C]. 北京: 科学出版社, 2001. 223-236.]
- [10] Sage R F, Monson R K. C<sub>4</sub> Plant Biology [A]. In: Mooney H A eds The Physiological Ecology Series [C]. Academic Press, 1999.
- [11] Nisbet E G, Sleep N H. The habitat and nature of early life [J]. *Nature*, 2001, 409: 1 083-1 091.
- [12] Badger M R, Andrews T J, Whitney S M, *et al* The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in algae [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76: 1 052-1 071.
- [13] Riebesell U. Carbon fix for a diatom [J]. *Nature*, 2000, 407: 959-960.
- [14] Yang Shijie Plant Biology [M]. Beijing: Science Press, 2000. [杨世杰. 植物生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 2000.]
- [15] Chen Yuezeng General Biology [M]. Beijing: Higher Education Press, 1997. [陈阅增主编. 普通生物学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1997.]
- [16] Cerling T E, Wang Y, Quade J. Expansion of C<sub>4</sub> ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene [J]. *Nature*, 1993, 361: 344-345.
- [17] Cerling T E. Late Cenozoic vegetation change, atmospheric CO<sub>2</sub>, and tectonics [A]. In: Ruddiman W F ed Tectonic Uplift and Climate Change [C]. New York: Plenum Press, 1997.
- [18] Passey B H, Cerling T E, Perkins M E, *et al* Environmental change in the great plains: An isotopic record from fossil horses [J]. *The Journal of Geology*, 2002, 10: 123-140.
- [19] Wu Naiqin, Lü Houyuan, Nie Gaozhong, *et al* The study of phytoliths in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses and it's paleoecological significance [J]. *Quaternary Science*, 1992, 3: 241-251. [吴乃琴, 吕厚远, 聂高众, 等. C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>植物化石的研究及其古生态意义 [J]. 第四纪研究, 1992, 3: 241-251.]
- [20] Liu Weiguo, Ning Youfeng, An Zhisheng, *et al* Response of organic carbon in modern and ancient soils to vegetation changes in Loess Plateau [J]. *Science in China*, 2002, 32 (10): 830-836. [刘卫国, 宁有丰, 安芷生, 等. 黄土高原现代土壤和古土壤有机碳同位素对植被的响应 [J]. 中国科学, 2002, 32 (10): 830-836.]
- [21] Still C J, Berry J A, Collatz G J, *et al* Global distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> vegetation: Carbon cycle implications [J]. *Global Biogeo-*



- chanical Cycles*, 2003, 17 (1) : 1-14.
- [22] Quade J, Cerling T E. Expansion of C<sub>4</sub> grasses in the Late Miocene of Northern Pakistan: Evidence from stable isotopes in paleosols [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1995, 115: 91-116.
- [23] Morgan M E, Kingston J D, Marino B D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C<sub>4</sub> plants in the Neogene from Pakistan and Kenya [J]. *Nature*, 1994, 1994: 162-164.
- [24] Pagani M, Freeman K H, Arthur M A. Late Miocene atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and the expansion of C<sub>4</sub> grasses [J]. *Science*, 1999, 285: 876-879.
- [25] Kuypers M M M, Pancost R D, Sinninghe Damste J S. A large and abrupt fall in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration during Cretaceous times [J]. *Nature*, 1999, 399: 342-345.
- [26] Gale J, Rachmilevich S, Reuveni J, et al. The high oxygen atmosphere toward the end-Cretaceous: A possible contributing factor to the K/T boundary extinctions and to the emergence of C<sub>4</sub> species [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52 (357): 801-809.
- [27] De Wit M J, Ghosh J G, de Villiers S, et al. Multiple organic carbon isotope reversals across the Permian-Triassic boundary of terrestrial Gondwana sequences: Clues to extinction patterns and delayed ecosystem recovery [J]. *Journal of Geology*, 2002, 110: 227-240.
- [28] Ding Z L, Yang S L. C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> vegetation evolution over the last 7.0 Myr in the Chinese Loess Plateau: Evidence from pedogenic carbonate <sup>13</sup>C [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2000, 160: 297-299.
- [29] Jia G, Peng P, Zhao Q, et al. Changes in terrestrial ecosystem since 30 Ma in East Asia: Stable isotope evidence from black carbon in the South China sea [J]. *Geology*, 2003, 31: 1 093-1 096.
- [30] Retallack G J. Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling [J]. *Journal of Geology*, 2001, 109: 407-426.
- [31] Bobe R, Behrensmeyer A K. The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus Homo [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2004, 207: 399-420.
- [32] DesMarais D J. When did photosynthesis emerge on Earth? [J]. *Science*, 2000, 289: 1 703-1 705.
- [33] Reinfelder J R, Kraepiel A M L, Morel F M M. Unicellular C<sub>4</sub> photosynthesis in a marine diatom [J]. *Nature*, 2000, 407 (6 807): 996-999.
- [34] Smith F A, White J W C. Modern calibration of phytolith carbon isotope signatures for C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> paleograin reconstruction [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2004, 207: 277-304.
- [35] Dickens A F, Gálinas Y, Masiello C A, et al. Reburial of fossil organic carbon in marine sediments [J]. *Nature*, 2004, 427: 336-339.
- [36] Weissert H, Bemasconi S W. An Earth on fire [J]. *Nature*, 2004, 428: 130-132.
- [37] Pearson P N, Palmer M R. Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations [J]. *Science*, 1999, 284: 1 824-1 826.
- [38] Kerr R A. Slide into ice ages not carbon dioxide's fault? [J]. *Science*, 1999, 284: 1 743-1 746.
- [39] Bains S, Corfield R M, Norris R D. Mechanisms of climate warming at the end of the Paleocene [J]. *Science*, 1999, 285: 724-727.
- [40] Cowling S A. Plants and temperature-CO<sub>2</sub> uncoupling [J]. *Science*, 1999, 285: 1 500-1 501.
- [41] Strömberg C A E, Ferrel R S. The evolution of grass-dominated ecosystems during the late Cenozoic [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2004, 207: 199-201.
- [42] Falkowski P G, Katz M E, Knoll A H, et al. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton [J]. *Science*, 2004, 305: 354-360.

## VEGETATION CHANGE IN LATE MIOCENE AND EVOLUTION OF PHOTOSYNTHESIS

HE Juan, WANG Pin-xian

(Laboratory of Marine Geology, Tongji University, Shanghai 200092, China)

**Abstract:** Rubisco, an ancient photosynthetic enzyme of Archean origin, became increasingly inefficient with reduction of atmospheric CO<sub>2</sub> levels in the later geological history. The remarkable expansion of C<sub>4</sub> biomass in late Miocene was an adaptive evolution in photosynthesis, as C<sub>4</sub> photosynthesis was more adaptive to the lower concentration of CO<sub>2</sub>, as well as to monsoonal climate with warmer temperature and seasonal aridity. Given the significant difference in carbon isotope between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants, the <sup>13</sup>C of paleosols and mammalian tooth enamel was widely used as an indicator of proportions of C<sub>3</sub> to C<sub>4</sub> plants in vegetation. Since the discovery of the dramatic shift of <sup>13</sup>C in the late Miocene paleosol from Pakistan over 10 years ago, the expansion of C<sub>4</sub> biomass then has become a matter of hot debate within the scientific community: whether it was caused by monsoon climate, decreasing atmospheric CO<sub>2</sub> level, or aridification? Though it remains an enigma up to now, there are useful lessons to be drawn from a brief review of the story as presented in this paper.

**Key words:** C<sub>4</sub> plants; C<sub>3</sub> plants; Rubisco; Photosynthesis; Late-Miocene