

末次冰期以来全球陆地植被中 C₃/C₄ 植物相对丰度时空变化基本特征及其可能的驱动机制

饶志国, 陈发虎, 张晓, 许元斌, 薛骞, 张平宇

兰州大学西部环境教育部重点实验室, 兰州 730000

E-mail: zgrao@lzu.edu.cn

2012-01-18 收稿, 2012-03-31 接受

国家重点基础研究发展计划(2010CB950202)、教育部科学技术研究重点项目(109151)、国家自然科学基金(40901055, 41171091)、兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2010-117)和教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-10-0468)资助

摘要 末次冰期以来的陆地植被中 C₃/C₄ 植物相对丰度变化的主要驱动因素曾被广泛的争论, 尽管越来越多的研究者认同气候因素, 而不是大气 CO₂ 浓度, 是最主要的驱动因素. 但对于某一具体的研究区域而言, 温度还是降水是最主要的驱动因素, 仍存在不同的认识. 由于具体的研究区域, 温度和降水的变幅相对有限, 且经常协同变化, 因此从更广阔的空间尺度来对有关研究结果进行总结, 或许可获得更清晰的认识. 对全球末次冰期以来的 C₃/C₄ 植物相对丰度变化记录进行梳理, 发现其存在明显的规律性, 即: 除地中海式气候地区外; 在高纬度地区, 末次冰期以来, 均以 C₃ 植物占绝对优势; 在中纬度地区, 末次冰期至全新世, C₄ 植物相对丰度上升; 而低纬度地区, 末次冰期至全新世, C₄ 植物相对丰度下降. 结合现代过程研究结果, 探讨了末次冰期以来陆地植被 C₃/C₄ 植物相对丰度变化的驱动机制, 认为在末次冰期以来的大气 CO₂ 浓度背景下, 温度是 C₃/C₄ 植物相对丰度的首要控制因素, 温度条件满足之后, 则水分条件成为主要控制因素. 这些认识对于将来获得的更高分辨率的过去 C₃/C₄ 植物相对丰度记录的气候环境信息解译, 以及在可靠的温度和大气 CO₂ 浓度背景条件下, 理解更长时间尺度的 C₃/C₄ 植物相对丰度变化的驱动机制, 均具有一定的意义.

关键词

C₃/C₄ 植物
全球
末次冰期以来
驱动因素
温度

陆生高等植物主要通过两种光合作用途径吸收大气 CO₂, 合成自身的有机质, 通常称为 C₃ 和 C₄ 光合作用途径, 两者的稳定碳同位素分布区间大致分别为 -22‰~-30‰ 和 -9‰~-19‰^[1-4]. 先前的大量研究已经很好地建立了陆生高等植物光合作用中碳同位素分馏模型^[4], 并深入了解了不同光合作用类型植物和环境条件之间的关系^[5]. 总体而言, C₃ 植物在低温、湿润和高大气 CO₂ 浓度的环境条件下具有较好的生长优势; 而 C₄ 植物在高温、干旱和低大气 CO₂ 浓度的环境条件下由于具有更高的水分利用效率和光合作用效率, 因而更具有生长优势^[1-4]. 因此, 理论上讲, 通过研究过去地质历史时期 C₃/C₄ 相对丰度

变化来重建古环境、古气候变化过程, 其驱动机制相对而言是比较清晰的. 然而在实际的研究工作中, 由于各种环境条件总是协同变化, 因此对 C₃/C₄ 植物相对丰度的驱动机制的认识, 也有一个逐步深入的过程.

20 世纪 80 年代末发现的发生于印度次大陆 (Siwalik, 图 1) 晚中新世期间的 C₄ 植物扩张, 最初被认为是亚洲季风开始或者一次显著加强的响应^[6]. 随后, 由于来自全球各主要大陆区域的证据表明晚中新世期间的 C₄ 植物扩张可能具有全球性, 因而被认为是对此期间大气 CO₂ 浓度显著下降的响应^[7,8]. 因为科学界对晚中新世以来大气 CO₂ 浓度的变化

英文版见: Rao Z G, Chen F H, Zhang X, et al. Spatial and temporal variations of C₃/C₄ relative abundance in global terrestrial ecosystem since the Last Glacial and its possible driving mechanisms. Chin Sci Bull, 2012, 57, doi: 10.1007/s11434-012-5233-9

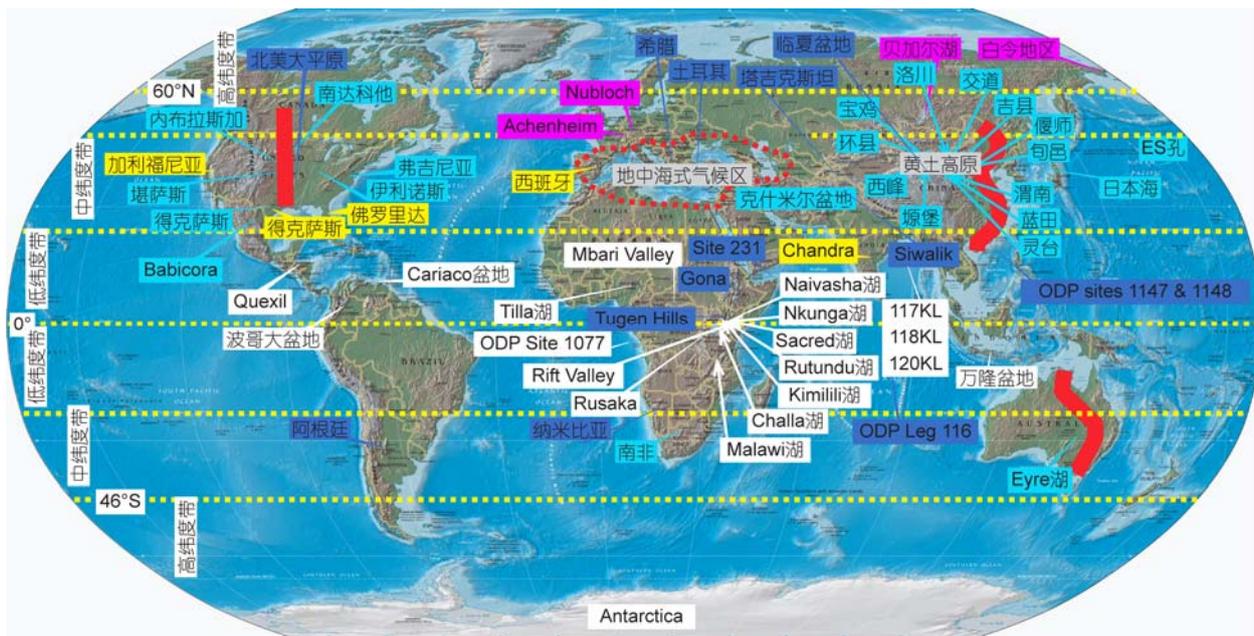


图1 研究地点分布图

红色阴影区域表示基于表土有机碳同位素研究现代陆地植被 C_3/C_4 植物相对丰度的区域；黄色虚线表示重要的纬度分界线，红色虚线所示为大致的地中海式气候区；黄色阴影代表现代 C_4 植物种属分布调查的地点；白色阴影代表来自低纬度地区的末次冰期以来的 C_3/C_4 相对丰度记录研究地点；浅蓝色阴影代表来自中纬度地区的末次冰期以来的 C_3/C_4 相对丰度记录研究地点；紫色阴影代表来自高纬度地区的末次冰期以来的 C_3/C_4 相对丰度记录研究地点；深蓝色阴影代表晚中新世以来的 C_3/C_4 植物相对丰度记录研究地点

知之甚少，而要准确重建如此长时间尺度的大气 CO_2 浓度，无疑是困难的。因此，有关 C_3/C_4 植物相对丰度的研究很快转入了短时间尺度(主要是末次冰期以来)的研究。

末次冰期以来 C_3/C_4 植物相对丰度变化研究的初始阶段，较多的继承了大气 CO_2 浓度驱动的观点。来自东非肯尼亚 Sacred 湖(图1)湖泊沉积物碳同位素的研究结果，表明该区域末次冰期占优势地位的 C_4 植物在全新世让位于 C_3 植物，且这一变化被认为是植被对大气 CO_2 浓度变化的响应，末次冰期该区域 C_4 植物占优势地位是由于低的大气 CO_2 浓度造成的^[9]；而基于过程的植被模型研究结果也支持这一观点，认为大气 CO_2 浓度变化足以解释观测到的该区域的植被变化^[10]。然而，随后来自中美洲两个湖泊(Babicora 和 Quexil, 图1)沉积物的正构烷烃单体碳同位素则在末次冰期至全新世记录了相反的 C_3/C_4 植物变化趋势，作者认为区域气候条件，尤其是水分条件，起到了更为重要的驱动作用^[11]。随后，气候条件驱动末次冰期以来陆生植被当中 C_3/C_4 植物相对丰度变化的观点得到了较为广泛的认可。

然而，对于某一具体的研究地点而言，由于其地

质历史时期的主要气候参数(如温度和降水)总是协同变化，进而和陆生植被当中 C_3/C_4 植物相对丰度变化耦合在一起，因此，通过对单一地点或者较小区域的研究结果来认识陆生植被当中 C_3/C_4 植物相对丰度变化的主要气候驱动因素，容易造成一定的偏差和认识上的不一致。如上述赤道非洲肯尼亚 Sacred 湖(图1)湖泊沉积物碳同位素指示的末次冰期占优势地位的 C_4 植物在全新世被 C_3 植物取代，最初被认为是由大气 CO_2 浓度变化驱动的^[9]，然而该区域最新的研究结果则更多地强调了水文条件(降水量)变化的显著影响^[12,13]。又如赤道哥伦比亚波哥大盆地(图1)中研究发现的相同海拔高度上的末次冰期至全新世的相同的植被变化过程，被一些研究者认为主要是由于大气 CO_2 浓度和温度变化驱动的^[14]，而另外一些研究者则认为大气 CO_2 浓度和降水量变化起到了更为重要的驱动作用，而温度的变化则显得不那么重要^[15]。再如学术界广泛认识到我国黄土高原大部分地区(图1)末次冰期向全新世转化过程中 C_4 植物相对丰度增加；最初的研究结果强调夏季风强度变化对该区域冰期/间冰期尺度上的 C_3/C_4 植物相对丰度变化具有重要控制作用^[16,17]，而最近一些学者开始强

调温度变化的影响^[18,19]。上述种种不一致之处,表明有必要从更广阔的空间范围来对末次冰期以来的陆生植被当中 C₃/C₄ 植物相对丰度变化特征进行更全面地梳理和总结,进而探讨其背后隐藏的可能驱动机制模式,从而为利用这一研究手段来更准确地进行古环境、古气候重建奠定基础。

本文对全球范围内末次冰期以来的陆生植被当中 C₃/C₄ 植物相对丰度研究结果进行梳理,主要针对 C₃/C₄ 植物相对丰度在末次冰期和全新世大的框架上(冰期/间冰期尺度)的时空变化特征,来总结其特征。在此基础上,结合现有的大陆尺度表土有机碳碳同位素所反映的现代陆生植被中 C₃/C₄ 植物相对丰度空间变化特征,探讨末次冰期以来陆生植被当中 C₃/C₄ 植物相对丰度变化与环境条件之间的关系及其可能的驱动机制,从而为更好地利用这一研究手段为古环境、古气候重建服务提供参考。

1 末次冰期以来的全球 C₃/C₄ 植物相对丰度记录

全球末次冰期以来 C₃/C₄ 植物相对丰度变化记录的最基本的特征是来自相同区域的记录具有大致相同的变化特征,然而,在不同的纬度带上具有比较明显的差异(图 1)。

在低纬度地区,来自赤道非洲数个湖泊,主要为中等高度山地(2000~3000 m)湖泊和低地湖泊的碳同位素数据(图 1),包括来自肯尼亚山脉(Mt. Kenya)的 Sacred 湖^[9,20,21]、Nkunga 湖^[22,23]和 Rutundu 湖^[24],来自 Elgon 山脉(Mt. Elgon)的 Kimilili 湖^[9],来自乞力马扎罗山脉(Mt. Kilimanjaro)的 Challa 湖^[13],来自西部非洲尼日利亚东北部的 Tilla 湖^[25]和来自马拉维、坦桑尼亚和莫桑比克之间的 Malawi 湖^[12],以及来自东非布隆迪的一个泥炭(Rusaka, 图 1)记录^[26],都高度一致性地显示出该区域末次冰期向全新世转化过程中 C₄ 植物相对丰度降低,总体而言,该区域末次冰期占据优势地位的 C₄ 植物在全新世让位于 C₃ 植物。来自肯尼亚大裂谷(Rift Valley, 图 1)的土壤有机质碳同位素证据则表明该区域森林植被和稀树草原植被的边界在末次冰期向全新世转化的过程中在海拔高度上移动了超过 300 m,暗示了 C₄ 植物末次冰期期间在该区域的扩张^[27],这样一个变化趋势也被来自肯尼亚大裂谷中部的 Naivasha 湖泊沉积物孢粉记录所

证实^[28]。来自同纬度带区域的哥伦比亚波哥大盆地(图 1)的证据也表明相同的陆地植被变化趋势,末次冰期期间占优势地位的 C₄ 植物在全新世让位于 C₃ 植物^[14,15]。在相同的低纬度带区域,来自印度尼西亚万隆盆地(图 1)两个沉积物岩芯的沉积学和孢粉学证据则表明末次冰期期间以草本和莎草占优势地位的开阔沼泽植被在全新世期间被淡水沼泽森林所取代^[29],由于所有的乔木都是 C₃ 植物,而 C₄ 植物都是草本、莎草和灌木,因此,这两个钻孔岩芯的研究结果很可能也暗示了该区域末次冰期向全新世转化过程中 C₄ 植物相对丰度的降低。而来自孟加拉湾海洋沉积物钻孔岩芯(117KL, 118KL 和 120KL, 图 1)总有机质碳同位素和其中来源于陆生高等植物长链正构烷烃单体碳同位素都在末次冰期向全新世转化过程中发生了明显的偏负变化,表明其来源区域(Himalayan Basin)的植被由末次冰期 C₄ 植物占优势地位转化成全新世期间 C₃ 植物占优势地位^[30]。同样来自委内瑞拉北部 Cariaco 盆地(图 1)海洋沉积物岩芯的陆生高等植物来源的正构烷酸碳同位素在末次冰期相对于全新世要偏正 4‰~5‰,表明其来源区域末次冰期期间的 C₄ 植物相对丰度要明显高于全新世期间^[31,32],其总体变化特征与来自低纬度中美洲地区的 Quexil 湖(图 1)泊沉积物正构烷烃单体碳同位素所反映的结果^[11]一致。所有上述这些证据,清晰地显示了低纬度带地区,尤其是赤道热带地区,末次冰期以来陆地生态系统当中 C₃/C₄ 植物相对丰度最为显著的变化特征是末次冰期期间占据优势地位的 C₄ 植物在全新世让位于 C₃ 植物,从末次冰期向全新世转化过程中,该区域 C₄ 植物相对丰度显然是下降的。选择 Challa 湖的记录^[13](图 2(a))作为赤道地区末次冰期以来 C₃/C₄ 植物相对丰度变化的典型代表。

在中纬度带地区,超过 10 个(洛川、交道、吉县、偃师、旬邑、渭南、蓝田、灵台、塬堡、西峰、环县、宝鸡,图 1)的中国黄土/古土壤剖面^[18,19,33~35]记录了末次冰期向全新世转化过程中的 C₄ 植物相对丰度上升。来自中国黄土高原中东部地区数个剖面的土壤有机质碳同位素数据表明该区域末次冰期向全新世转化过程中 C₄ 植物的相对丰度上升约 40%^[18,19,33,34]。在 C₄ 植物具有较高相对丰度的全新世期间, C₄ 植物占优势地位的植被出现在黄土高原东部边缘地区(偃师剖面^[18], 图 1)。而来自黄土高原西部边缘地区的证据则表明,该区域末次冰期期间的植被为纯 C₃ 植被

(塬堡剖面^[35], 图1). 值得注意的一点是, 由于现代植物碳同位素组成在不同气候条件下是不同的^[36-38]; 并且来自植物残体的有机碳同位素在有机质降解过程中会发生一定程度的偏正变化^[39,40]; 直接利用现代植物碳同位素组成的最高频率值(如-13‰和-27‰^[33])估算黄土高原地区地质历史时期, 尤其是冰期的 C₄植物相对丰度, 确有可能使得 C₄植物相对丰度被高估^[39]. 来自日本海沉积物(图1)的研究结果表明其记录了与我国黄土高原地区相同的末次冰期以来陆地植被 C₃/C₄植物相对丰度变化特征^[41]. 在印度克什米尔盆地(图1), 其黄土地层中几乎所有代表较好气候阶段的古土壤都对应于 C₄植物相对丰度较高的时段, 具有与中国黄土高原地区类似的特征^[42,43]. 来自北美大平原中部地区(包括南达科他州和内布拉斯加州数个研究地点, 图1)的土壤有机碳同位素证据^[44]以及来自临近的中部和东南部得克萨斯州(图1)^[45,46]、西弗吉尼亚州东南部(图1)^[47]和堪萨斯州西南部(图1)^[48]的碳同位素证据, 都记录了中纬度带地区晚更新世向全新世转化过程中的 C₄植物相对丰度的增加. 来自北太平洋 ES 孔(图1)的陆生高等植物来源的正构烷烃单体碳同位素数据显示了末次冰期向全新世转化过程中的偏正变化^[49], 作者认为

这种变化记录了来源植被区(主要是亚洲中纬度地区)C₃/C₄植物相对丰度的变化, 显然, 末次冰期向全新世转化过程中 C₄植物相对丰度增加, 这与来自中纬度中美洲地区 Babicora 湖(图1)泊沉积物正构烷烃单体碳同位素记录的陆地生态系统中 C₃/C₄植物相对丰度变化趋势^[11]一致. 在南半球, 对来自南非(图1)的孢粉、植硅体和同位素数据的总结表明, 该区域末次盛冰期 C₃植物相对丰度增加, 这显然与赤道非洲地区具有相反的变化趋势^[50], 从气候演化的框架及其趋势推断, 该区域末次冰期向全新世转化过程中很可能 C₄植物相对丰度上升. 同样地, 对南澳大利亚 Eyre 湖(图1)化石鸮鹑蛋壳碳同位素的研究表明, 该区域 C₄植物相对丰度在过去 4.5~6.5 万年之间最高(主要为 MIS3 阶段), 而在末次盛冰期期间最低, 并且在向全新世转化的过程中上升^[51]. Miller 等人^[52]的研究结果则表明古人类的迁徙很可能对南澳大利亚 4.5 万年前的古植被变化造成重要影响, 无论如何, 该区域 C₄植物相对丰度从末次冰期向全新世转化过程当中的上升与全球其他中纬度带地区的普遍变化规律是一致的. 选择旬邑剖面^[19]的结果(图2(b))作为中纬度地区末次冰期以来 C₃/C₄植物相对丰度变化的典型代表.

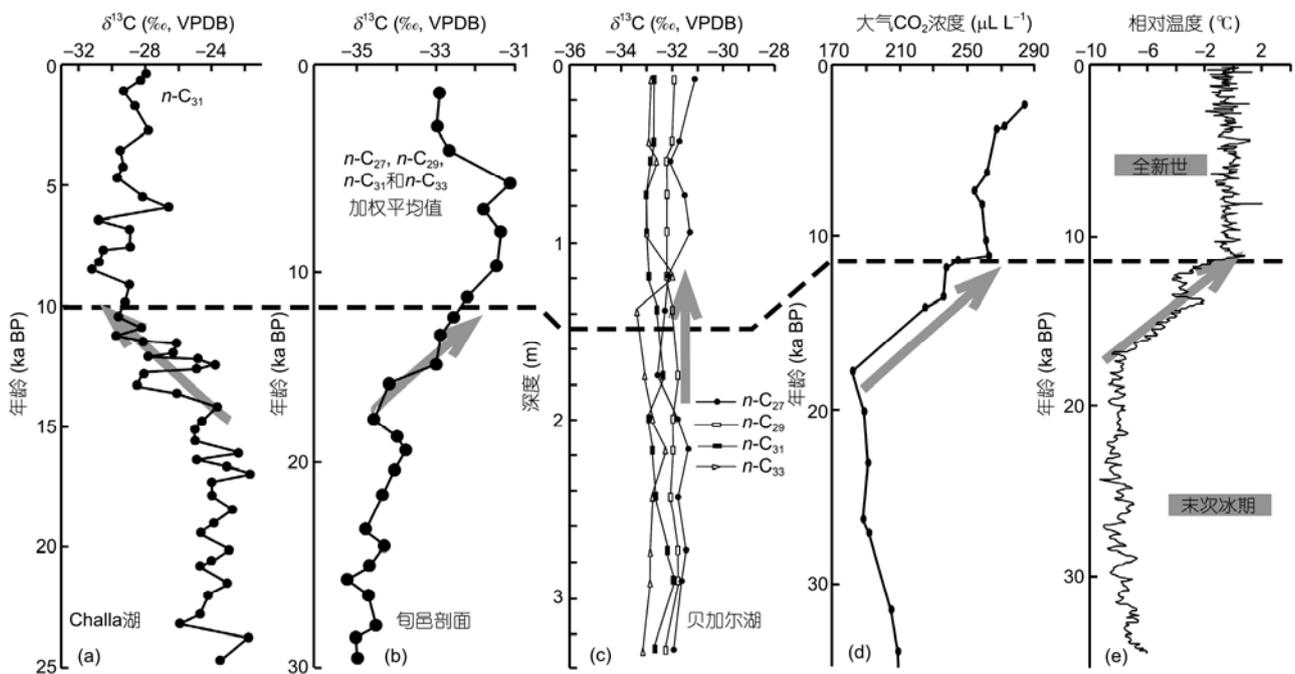


图2 来自(a)低纬度^[13]、(b)中纬度^[19]和(c)高纬度^[53]地区的典型的末次冰期以来 C₃/C₄植物相对丰度变化记录, 以及(d)大气 CO₂浓度记录^[54]和(e)全球平均温度变化^[55]记录

与低纬度带和中纬度带地区不同,来自高纬度带地区的末次冰期以来 C_3/C_4 植物相对丰度记录比较少。然而,来自俄罗斯贝加尔湖的沉积物岩芯仍然为该区域古植被的研究提供了极佳的材料。尽管贝加尔湖(图1)沉积物总有机碳同位素在末次冰期偏重于全新世,然而,具有明确来源指示意义的来源于陆生高等植物叶蜡的长链正构烷烃在过去2万年的湖泊沉积物岩芯当中,具有非常一致的单体碳同位素组成^[53],且其分布范围与使用 C_3 光合作途径的现代植物完全一致,表明该区域不仅在末次冰期,而且在全新世,都以 C_3 植物占绝对优势地位。来自法国和德国两个黄土剖面(Achenheim 和 Nubloch, 图1)的高分辨率土壤有机碳同位素都非常偏负($\leq -24\%$),而且其在全新世较末次冰期更为偏负^[56-58]。作者认为该区域的土壤有机质碳同位素并不反映过去的 C_3/C_4 植物相对丰度变化,而是代表了纯 C_3 植物碳同位素组成对不同气候条件的响应。他们的这一结论明显与众多对现代 C_3 植物碳同位素的研究结果是一致的^[36-38]。对白令地区(图1)晚更新世数种大型食草动物残体碳同位素的研究结果表明,该区域末次冰期的陆地植被以 C_3 植物占据绝对优势地位^[59]。所有这些占据都表明,在整个末次冰期和全新世, C_4 植物都不是高纬度带地区陆地植被当中的重要组分,该区域的陆地植被一直都以 C_3 植物占据绝对优势地位,甚至基本上可以视为纯 C_3 植被。选择贝加尔湖的结果^[53](图2(c))作为高纬度地区末次冰期以来 C_3/C_4 植物相对丰度变化的典型代表。

非常有意思的一点是,过去陆地植被当中 C_3/C_4 植物相对丰度沿着纬度梯度的变化特征与来自低纬度地区沿着海拔梯度的变化特征基本一致。对哥伦比亚波哥大盆地(图1)沿着海拔梯度分布的4个土壤剖面的土壤有机质碳同位素的研究结果表明^[15]:在位置最高的剖面(海拔3150 m),末次冰期以来的土壤有机质碳同位素稳定在 -24% 左右,表明高海拔地区末次冰期以来一直都以 C_3 植物占据绝对优势地位(与高纬度带地区一致);位置居中的两个剖面(海拔分别为2980和2850 m)的土壤有机质碳同位素数据则表明该研究点上 C_4 植物相对丰度自末次冰期向全新世增加(与中纬度带地区一致);而来自最低一个剖面(海拔为2650 m)的碳同位素数据则表明末次冰期占据优势地位的 C_4 植物在全新世让位于 C_3 植物(与低纬度带地区一致)。

显然,末次冰期以来全球 C_3/C_4 植物相对丰度变化的基本特征为:低纬度带地区,末次冰期占优势地位的 C_4 植物在全新世让位于 C_3 植物;而中纬度带地区,末次冰期向全新世转化过程中, C_4 植物相对丰度上升;而高纬度带地区,无论末次冰期还是全新世,都以 C_3 植物占据绝对优势地位。

2 现代植被

2.1 C_4 植物种属的分布

由于地形地貌等局地因素的影响,自然系统中的植被具有极高的多样性。Sage 等人^[5]对全球范围内 C_4 植物种属的分布进行了总结,主要基于 C_4 植物种属在区域草地生态系统中所占的比例(这与反映 C_4 植物相对生物量贡献的 C_3/C_4 植物相对丰度是不同的)。他们的研究表明北纬 60° 以北地区(图1),仅仅发现少数几种 C_4 植物,而且其分布极大地限制在一些相对温暖的小区域;而在南纬 46° 以南地区则几乎没有发现任何 C_4 植物。由于 C_4 植物种属异常稀少,因此在上述两个区域, C_4 植物的相对丰度接近于零。同时,他们的研究表明在一些具有相对湿润夏季的温暖地区,如佛罗里达的 Jacksonville、印度的 Chandra 和德克萨斯的 Abilene(图1), C_4 植物表现出了较高的种属比例(图1);而在地中海式气候区的研究地点,如加利福尼亚的 Pasadena 和西班牙的 Seville(图1), C_3 植物则占据绝对优势地位(图1)。因此,作者认为温度条件对 C_4 植物的生长具有重要的影响^[5]。

2.2 现代植被中的 C_3/C_4 植物相对丰度的空间分布

与 C_4 植物种属在局地草本植物种属中所占的比例不同, C_4 植物生物量对局地初级生产力的贡献(C_4 植物相对丰度)被更广泛地关注,这是因为从大多数沉积物中获得的碳同位素信息仅能反应过去 C_3/C_4 植物相对丰度,而不能反应 C_4 植物种属在所有植物种属中所占的比例。然而,目前仅有为数不多的研究结果能够反应大陆尺度的现代植被中 C_3/C_4 植物相对丰度的空间变化特征。先来自中国东部地区表土(图1)植硅体碳同位素研究结果表明 C_4 植物相对丰度随着纬度的增加先上升然后下降,无论是草地还是林下草地,最高的 C_4 植物相对丰度都出现在北纬 $34^\circ\sim 40^\circ$ 之间的中纬度地区^[60]。我们最新的对中国东部地

区的表土总有机质碳同位素和来源于陆生高等植物的长链正构烷烃碳同位素研究结果,进一步证实了上述的认识^[61,62],这3类碳同位素数据都表明在中国东部地区的现代植被当中,较高的C₄植物相对丰度都出现在中纬度地区(约北纬30°~40°之间,图3(a)).与此同时,对美国和加拿大的北美大平原地区(图1)纬度梯度上的表土总有机质碳同位素研究结果则表明,C₄植物相对丰度从中纬度向高纬度减少,从北纬30°~40°之间的可以视为纯C₄植物构成的植被,变成北纬50°~55°之间的可以视为纯C₃植物构成的植被^[63](图3(b)).而来自澳大利亚(图1)的表土有机碳同位素研究结果则表明,该区域C₄植物占优势的植被出现在南纬14°~25°之间,并且向其南北两侧递减^[64](图3(c)).我们对这些研究结果进行详细的对比分析^[62],发现尽管在具体的纬度分布区间有所不同,但是这些研究结果无一例外地揭示出一个基本的特

征,即C₄植物相对丰度较高的现代植被主要出现在中纬度地区.由于一个显而易见的事实,即现代低纬度地区主要分布热带雨林和亚热带季雨林植被,而前述的Sage等人^[5]的调查结果又业已表明高纬度地区C₄植物种属异常稀少,因此通过表土碳同位素研究获得的上述的基本认识应该还是比较可信的.

3 基本的驱动机制认识及其意义

3.1 基本的驱动机制认识

众所周知,C₄植物在高温、干旱和低CO₂浓度的条件下更具有生长优势.而在大的气候变化框架上,与全新世相比,整体而言,末次冰期期间气候更为干旱、温度更低(图2(e))^[55]、同时具有更低的大气CO₂浓度^[54](图2(d)).无论如何,末次冰期和全新世,非常一致的一点是温度的空间梯度都是一样的,即都

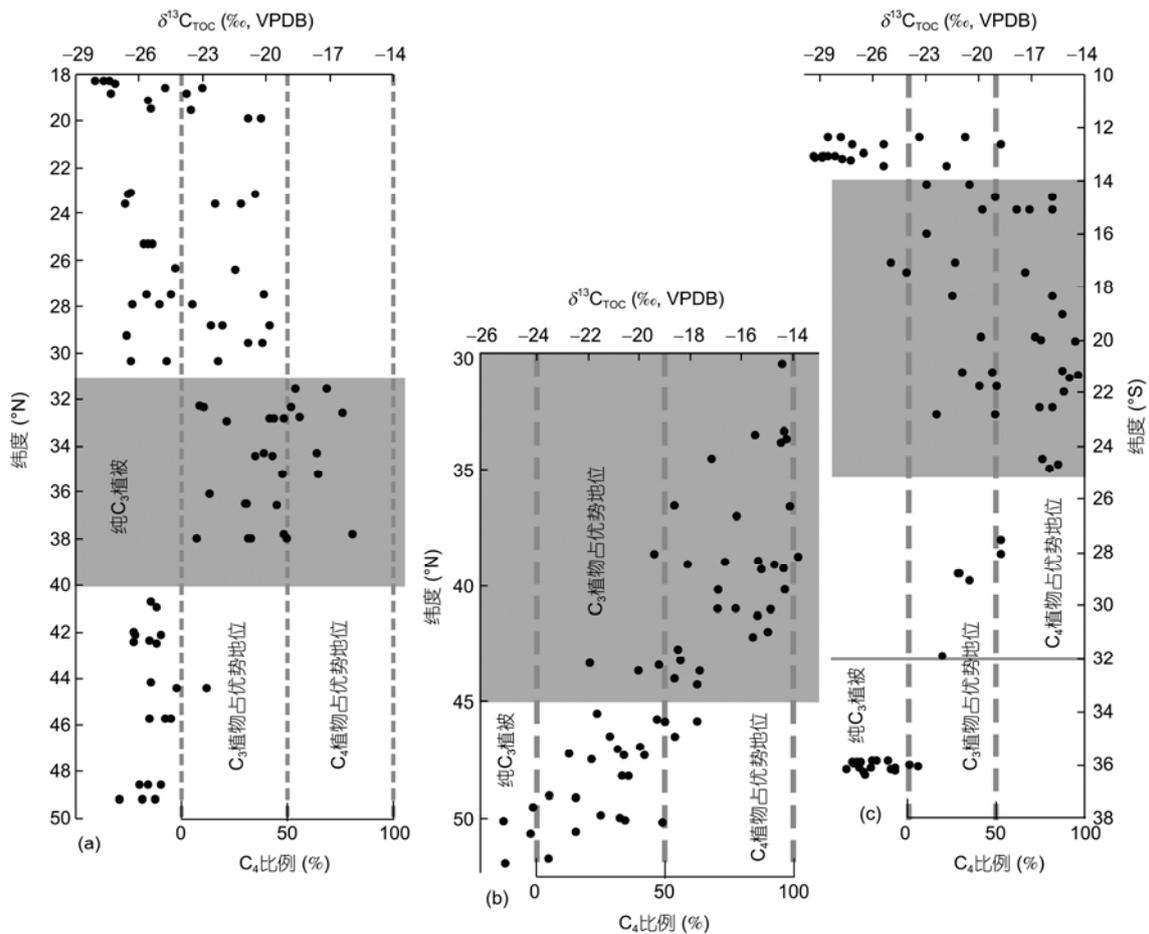


图3 沿纬度的大陆尺度现代植被当中C₃/C₄植物相对丰度空间变化特征

(a) 中国东部地区; (b) 北美大平原地区; (c) 澳大利亚(引自文献[62]). 灰色区域表示C₄植物占优势地位的中纬度带地区

从低纬度地区向高纬度地区递减,这或许可以解释不同纬度带上的不同 C_3/C_4 植物相对丰度变化趋势.对低纬度带地区而言,无论末次冰期还是全新世,温度都足够高,都能满足 C_4 植物生长的需要,末次冰期期间相对干旱的气候极大地促进了 C_4 植物在低纬度带地区的扩张,而该区域全新世增加的降水抑制了 C_4 植物的生长.在高纬度带地区,无论末次冰期还是全新世,温度都较低,不足以满足 C_4 植物生长的需要.在中纬度带地区,尽管末次冰期向全新世转化过程中降水增加和大气 CO_2 浓度上升都不利于 C_4 植物的发育,但该区域在此期间的温度上升还是有效地促进了 C_4 植物相对丰度的上升.

如上所述,气候条件对末次冰期以来全球陆地植被 C_3/C_4 植物相对丰度变化具有显著的控制作用,而温度对 C_4 植物生长和分布具有至关重要的影响.当环境温度,尤其是生长季节的温度低于“阈值温度”时, C_4 植物将不会出现在局地的陆地植被当中,就像重建的末次冰期以来高纬度带地区的古植被^[53,56-59]和黄土高原西部边缘地区末次冰期期间的古植被^[35]一样.当环境温度高于 C_4 植物生长的“阈值温度”时,极端干旱、尤其是生长季节的极端干旱,同样不利于 C_4 植物的生长,就如同地中海式气候区现代植被一样(如加利福尼亚的 Padadena 和西班牙的 Seville^[5],图 1).来自位于地中海式气候区的希腊和土耳其(图 1)的牙齿化石碳同位素证据表明该区域至少在过去 11 Ma 以来,都一直以 C_3 植物占绝对优势地位,就像该区域目前的植被状况一样^[65].地中海式气候条件同样被认为是黄土有机质碳同位素揭示的塔吉克斯坦(图 1)过去 1.77 Ma 以来一直以 C_3 植物占优势地位的主要控制因素^[66].显然,高温与高降水相结合的气候条件非常有利于木本植物的生长(所有乔木都是 C_3 植物),从而抑制 C_4 植物的生长,这就如同现代和全新世期间的低纬度带地区的植被一样^[9,14].仅仅足够高的温度与中等程度的干旱(或者湿润)相结合非常有利于 C_4 植物的生长,就像全新世期间中纬度带地区^[18,19]和末次冰期期间低纬度带地区的植被^[9,14]一样.

由于不同纬度带地区明显不同的过去 C_3/C_4 植物相对丰度变化特征,末次冰期至今的大气 CO_2 浓度变化(约从 170 至 360 $\mu L L^{-1}$,图 2(d))没有显示出对 C_4 植物生长的明显控制作用.尽管末次冰期以来的大气 CO_2 浓度变化没有显示出对该时段内 C_3/C_4 植物

相对丰度变化的显著影响,作为陆地植被的“碳源”,毫无疑问,其能对 C_3 和 C_4 植物的相互竞争起到作用,关键的一点在于其变化的幅度.末次冰期至今的大气 CO_2 浓度变化可能还没有达到可以显著影响 C_4 植物生长的阈值,因此,对 C_4 植物生长而言,末次冰期至今的大气 CO_2 浓度变化范围应当都可以归入适合 C_4 植物生长的“低大气 CO_2 浓度”的范围.来自美国的一个为期 8 年的试验田研究表明,在 CO_2 浓度为正常浓度(目前环境浓度条件下)2 倍的情况下,其对 C_4 植物相对量生物量变化影响不大^[67].

一些其他的因素也被用来解释过去 C_3/C_4 植物相对丰度变化,比如说季节性.由于不同的时间和空间尺度,这样的解释和我们的理解并不冲突.例如,对美国伊利诺斯州(图 1)黄土古土壤剖面有机质和碳酸盐碳同位素的研究,认为碳酸盐碳同位素能够作为一个暖季的代用指标,并且记录了末次冰期期间亚千年尺度的冰川变化^[68,69];与此同时,来自同一地区的洞穴沉积物有机质碳同位素记录了该区域冰期/间冰期尺度上陆地植被中 C_3/C_4 植物相对丰度的变化,其结果表明中全新世 C_4 植物相对丰度高于 C_3 植物,且末次冰期主要以 C_3 植物占优势地位,主要为北方落叶林^[70].很明显,在冰期/间冰期尺度上,该区域(伊利诺斯州)的植被变化与中纬度带地区末次向全新世转化过程中 C_4 植物相对丰度上升的基本特征相一致.

3.2 驱动机制认识的意义

按照上述的理解,在低纬度带地区,末次冰期占优势地位的 C_4 植物在全新世让位于 C_3 植物,主要反映了该区域末次冰期向全新世转化过程中降水或者有效湿度的增加.对低纬海洋沉积物(ODP site 1077,图 1)记录的长时间尺度非洲植被历史表明,非洲季风强度控制的气候干旱程度控制了大尺度的非洲植被变化^[71].即使在全新世,来自中非人民共和国东南部 Mbari valley(图 1)的沉积物有机质碳同位素表明在当地植被当中,高 C_4 植物相对丰度主要响应于附近 Chad 湖的低湖面所指示的气候干旱^[72].赤道非洲地区的陆地植被中 C_3/C_4 植物相对丰度主要受降水控制已经被较多研究者所认可,最近来自 Malawi 湖的碳同位素记录所反映的该区域过去 23 ka 的陆地植被 C_3/C_4 植物相对丰度变化被用来直接指示该区域过去气候干湿程度的变化^[12].位于乞力马扎罗山东南坡,

横跨肯尼亚和坦桑尼亚边界的 Challa 湖(图 1), 是一个低山湖泊(海拔约 880 m), 最新从该湖泊沉积物获得碳同位素数据不仅证实了先前多个湖泊研究当中认识到的该区域末次冰期向全新世转化期间 C_4 植物相对丰度下降, 而且更详细的分析发现这种 C_4 植物相对丰度下降与非洲季风强度增加所指示的降水增加具有同时性, 并且比大气 CO_2 浓度开始上升晚了 1500 年, 比冰后期温度开始上升要晚了 3500 年^[13]. 这些证据都表明了气候干旱程度的确对非洲, 尤其是低纬度赤道非洲的植被具有极其重要的影响. 反过来, 这也就意味着, 在将来更高分辨率记录的基础上, 该区域(低纬度带地区)过去 C_3/C_4 植物相对丰度记录可以用来反演详细的区域气候干旱程度或者季风降水强度的变化历史.

在高纬度带地区, 由于无论冰期还是间冰期, 其温度都相对低, 不能满足 C_4 植物生长的需要, 因此区域植被一直以 C_3 植物占绝对优势^[53,56-59]. 而对大量现代 C_3 植物的研究表明, 其碳同位素组成与降水量具有比较明显的负相关关系, 总体而言, 降水量越多, C_3 植物碳同位素越偏负^[36-38]. 因此, 该区域(高纬度带地区)的陆地植被来源的碳同位素记录, 很可能记录了单一的 C_3 植物的碳同位素组成在不同气候条件下(主要是降水)的变化, 进而可以在详细的区域现代过程的基础上, 进行比较可靠的古降水量的重建. 在欧洲, 基于末次冰期以来的黄土/古土壤地层的有机碳同位素结果, 已经开展了类似的古降水重建^[57,58], 在我国黄土高原西部地区, 由于通过黄土有机质碳同位素所反映的末次冰期期间陆地植被同样主要以 C_3 植物占绝对优势地位, 因此, 也开始尝试进行古降水量的重建^[35].

在中纬度带地区, 末次冰期向全新世转化过程中 C_4 植物相对丰度的上升, 早就被认为是出于对温度升高的响应^[18,19], 我们通过对全球证据的总结也支持这一观点. 然而, 需要指出的是, 由于其末次冰期以来的温度变化范围有可能正好处于 C_4 植物生长的“阈值”临界点附近, 且加之不同海陆位置导致的降水量(气候湿润程度)不同, 可能使情况显得异常复杂, 需要具体情况具体分析. 我们推测, 在气候干旱或者半干旱的内陆地区, 由于无论冰期还是间冰期, 其湿度条件可能都处于一个适合 C_4 植物生长的“相对干旱”的范围之内, 因此, 温度的波动很可能可以显著促进或者抑制 C_4 植物相对丰度, 从而其很可能

可以作为一个“古温度”的指示器; 而在半干旱或者湿润地区, 由于温度和降水的耦合作用, C_4 植物相对丰度变化的主要控制因素或者其气候环境指示意义在不同的地质历史时期(如冰期和间冰期)可能有所不同.

在更长的时间尺度上, 晚中新世以来的 C_4 植物扩张也曾引发不同的观点, 来自北部巴基斯坦 Siwalik(图 1)地层的成壤碳酸盐碳同位素记录了晚中新世以来一次显著的由 C_3 植物占优势地位的植被转化成 C_4 植物占优势地位的生态转型^[6,7,73], 这次生态系统的显著变化最初被认为是青藏高原隆升导致的亚洲季风开始或者一次显著加强所驱动的^[6]. 随后, Cerling 等人^[7,8]指出在中新世向上新世转化过程中, 发生了全球尺度的 C_4 植物扩张, 并且认为这主要是出于对大气 CO_2 浓度显著下降的响应. 这一观点受到了较多的质疑, 主要集中在 C_4 植物扩张的幅度^[74,75]、中新世向上新世转化的过程^[76]、环境因素和陆地植被演化之间的关系^[77-80], 等等. 我们对全球范围内主要的晚中新世 C_3/C_4 植物相对丰度变化记录^[6-8,73-75,81-92]进行了简单的总结, 结果如表 1 所示. 很明显, 晚中新世以来的 C_4 植物扩张并不具有全球一致性或者同时性, 如, 来自印度次大陆 Siwalik 地层和孟加拉湾海洋沉积物的碳酸盐碳同位素^[6,73]、总有机质碳同位素^[73,82]、动物化石碳同位素^[7,8,81]和高等植物来源长链正构烷烃碳同位素^[83], 均表明该区域在晚中新世发生了显著的 C_4 植物扩张, 主要的扩张时期发生在 7~5 Ma; 而来自临夏盆地动物化石碳同位素数据则表明该区域 C_4 植物成为局地植被当中一个显著的成分发生在中新世之后的第四纪时期^[85]; 同样地, 来自纳米比亚的蛋壳化石碳同位素也表明该区域 C_4 植物成为一个显著重要的组分发生在 2 Ma 以来的第四纪时期^[86]; 来自阿根廷东北部的证据表明该区域主要的 C_4 植物扩张发生在 4 Ma 左右^[74], 来自北美大平原的证据则表明该区域主要的 C_4 植物扩张发生在 6~4 Ma 之间, 并在 2.5 Ma 达到现代水平^[75,90]. 从这些证据来看, 并不存在一个一致的、同时发生的全球性的 C_4 植物扩张时期, 这也就表明一个全球性因素(如大气 CO_2 浓度的显著降低)驱动了晚中新世的 C_4 植物扩张, 是不太可能的.

由于已有的晚中新世以来的陆地植物 C_3/C_4 植物相对丰度主要来自中、低纬度地区(图 1), 据我们前面的总结, 该区域目前的温度总体来说是处于适合 C_4

表 1 全球各主要大陆区域晚中新世以来 C₄ 植物扩张特征总结表

区域	首次记录 C ₄ 植物信号时间	主要 C ₄ 植物扩张时间	C ₄ 植物扩张后达到的比例	参考文献
印度次大陆	9.4 Ma	6 Ma	约 100%	[6~8,73,81~83]
东亚	20 Ma	2 Ma	<40%	[84]
临夏盆地		2 Ma	<40%	[85]
阿根廷东北部	7.6 Ma	4 Ma	约 40%~60%	[74]
纳米比亚		晚于中新世		[86]
东北非		3.4 Ma 后	约 50%~65%	[88,89]
肯尼亚	15.3 Ma			[81,87]
北美大平原		6.4~4.0 Ma	约 50%~80%	[75,90]

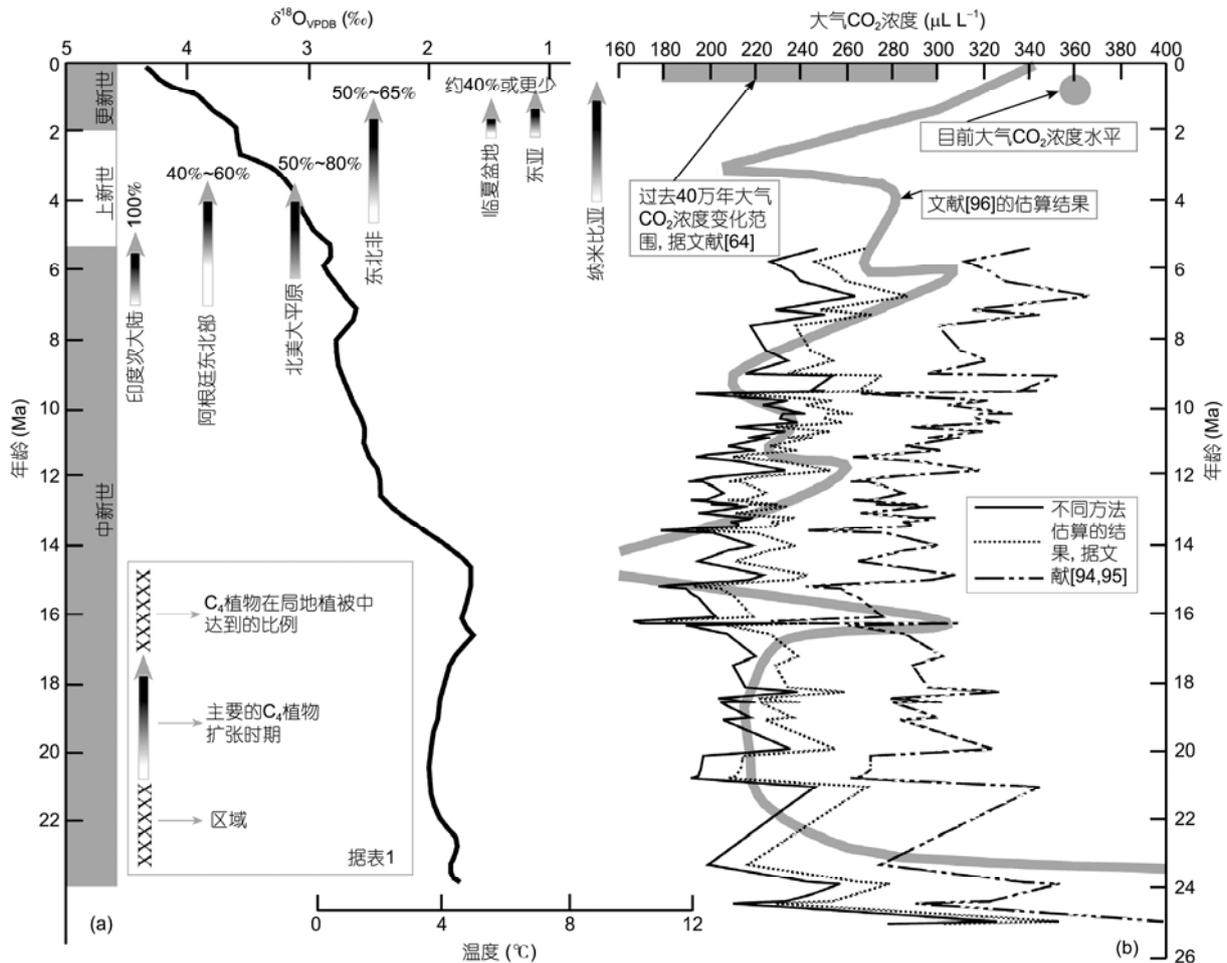


图 4 晚中新世以来 C₄ 植物扩张的特征(据表 1)及其(a)温度背景^[93]和(b)大气 CO₂ 浓度背景^[94-96]

植物生长的范围, 而晚中新世以来全球平均温度逐步减低早已为科学界所认识^[93](图 4(a)). 因此, 晚中新世以来, 这些区域的温度不应当成为 C₄ 植物生长的限制因素. 尽管不同研究者基于海洋沉积物重建的大气 CO₂ 浓度相互之间有一定的出入, 其时间分

辨率也具有较大的差异, 然而, 其在大气 CO₂ 浓度自 14~15 Ma 以来, 一直稳定在工业革命之前的状态, 并没有发生显著的变化, 尤其没有发生显著的大气 CO₂ 浓度下降这一点上是比较一致的^[94-96](图 4(b)). 如果前述的重建的晚中新世以来的温度和大气 CO₂

浓度记录是可靠的, 根据前述的基于末次冰期以来和现代全球 C_3/C_4 相对丰度证据所获得的认识, 我们合理地推测, 晚中新世以来, 在不同区域非同时发生的 C_4 植物扩张可能主要是处于对区域湿度条件(气候干湿状态)变化的响应. 这或许可以解释为何在温度和大气 CO_2 浓度的全球一致性变化背景下, C_4 植物扩张在不同的区域差异比较大? 唯一最大可能的解释是不同区域的干旱化发生时间和程度不一致. 当然, 这一推测还需要更多的研究工作来证实. 最新报道的研究成果也表明, 印度次大陆和阿拉伯半岛晚中新世期间的 C_4 植物扩张很可能是由于大尺度的水文条件变化驱动的^[97].

4 结论

对现代 C_4 植物种属分布的调查表明, 在北纬 60° 以北地区和南纬 46° 以南地区, C_4 植物极其稀少或者缺失. 来自大陆尺度的表土有机质碳同位素证据表明, 在现代陆地植被当中, C_4 植物对初级生产力贡献比例最高的区域出现在中纬度地区. 末次冰期以来,

全球范围内的 C_4/C_3 植物相对丰度记录具有明显的纬度地带性, 亦即: 低纬度带地区, 末次冰期期间占优势地位的 C_4 植物在全新世让位于 C_3 植物; 中纬度带地区, 末次冰期向全新世转化过程中 C_4 植物相对丰度上升; 无论末次冰期还是全新世, 高纬度带地区的植被都以 C_3 植物占据绝对优势地位. 基于所有上述证据, 我们提供了一个简单的模式来解释气候条件和 C_4 植物相对丰度之间的关系: 温度对 C_4 植物生长具有首要的决定意义, 在某个“阈值温度”之下, C_4 植物不发育; 即使环境温度足够高, 极端的湿润或者干旱(尤其是极端湿润或者干旱的生长季节)都不利于 C_4 植物的生长; 仅仅足够高的温度与中等程度的干旱(或者湿润)相结合, 有利于 C_4 植物的生长. 这样一个模式至少在大陆至全球尺度、冰期/间冰期尺度和末次冰期以来大气 CO_2 浓度变化范围内有效. 这样一些认识, 对于将来更高分辨率的过去 C_3/C_4 植物相对丰度的古气候解译, 对于理解晚中新世以来陆地生态系统中 C_3/C_4 植物相对丰度变化的驱动机制等等, 都具有借鉴和参考意义.

参考文献

- Denies P. The isotopic composition of reduced organic carbon. In: Fritz P, Fontes J C, eds. Handbook of Environmental Isotope Geochemistry, Vol. 1, The Terrestrial Environment. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1980. 339–345
- O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553–567
- O'Leary M H. Carbon isotope in photosynthesis. *BioScience*, 1988, 38: 328–336
- Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1989, 40: 503–537
- Sage R F, Wedin D A, Li M R. The biogeography of C_4 photosynthesis: Patterns and controlling factors. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 313–373
- Quade J, Cerling T E, Bowman J R. Development of Asian monsoon revealed by marked ecological shift during the latest Miocene in northern Pakistan. *Nature*, 1989, 342: 163–166
- Cerling T E, Wang Y, Quade J. Expansion of C_4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, 1993, 361: 344–345
- Cerling T E, Harris J M, MacFadden B J, et al. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 1997, 389: 153–158
- Street-Perrott F A, Huang Y S, Perrott R A, et al. Impact of lower atmospheric carbon dioxide on tropical mountain ecosystems. *Science*, 1997, 278: 1422–1426
- Jolly D, Haxeltine A. Effect of low glacial atmospheric CO_2 on tropical African montane vegetation. *Science*, 1997, 276: 786–788
- Huang Y S, Street-Perrott F A, Metcalfe S E, et al. Climate change as the dominant control on glacial-interglacial variation in C_3 and C_4 plant abundance. *Science*, 2001, 293: 1647–1651
- Castañeda I S, Werne J P, Johnson T C, et al. Late Quaternary vegetation history of southeast Africa: The molecular isotopic record from Lake Malawi. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2009, 275: 100–112
- Damsté J S S, Verschuren D, Ossebaer J, et al. A 25000-year record of climate-induced changes in lowland vegetation of eastern equatorial Africa revealed by the stable carbon-isotopic composition of fossil plant leaf waxes. *Earth Planet Sci Lett*, 2011, 302: 236–246
- Boom A, Marchant R, Hooghiemstra H, et al. CO_2 - and temperature-controlled altitudinal shifts of C_4 - and C_3 -dominated grasslands allow reconstruction of palaeoatmospheric pCO_2 . *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2002, 177: 151–168

- 15 Mora G, Pratt L M. Carbon isotopic evidence from paleosols for mixed C₃/C₄ vegetation in the Bogota Basin, Colombia. *Quat Sci Rev*, 2002, 21: 985–995
- 16 林本海, 安芷生, 刘荣谟. 最近 60 万年中国黄土高原季风变迁的稳定同位素证据. 见: 刘东生, 安芷生, 编. 黄土·第四纪地质·全球变化(第三集). 北京: 科学出版社, 1992. 51–54
- 17 林本海, 刘荣谟. 最近 800 ka 黄土高原夏季季风变迁的稳定同位素证据. *科学通报*, 1992, 18: 1691–1693
- 18 顾兆炎, 刘强, 许冰, 等. 气候变化对黄土高原末次盛冰期以来的 C₃/C₄ 植物相对丰度的控制. *科学通报*, 2003, 48: 1458–1464
- 19 Zhang Z H, Zhao M X, Lu H Y, et al. Lower temperature as the main cause of C₄ plant declines during the glacial periods on the Chinese Loess Plateau. *Earth Planet Sci Lett*, 2003, 214: 467–481
- 20 Huang Y S, Freeman K H, Eglinton T I, et al. $\delta^{13}\text{C}$ analyses of individual lignin phenols in Quaternary lake sediments: A novel proxy for deciphering past terrestrial vegetation changes. *Geology*, 1999, 27: 471–474
- 21 Huang Y S, Street-Perrott F A, Perrott R A, et al. Glacial-interglacial environmental changes inferred from molecular and compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ analyses of sediments from Sacred Lake, Mt. Kenya. *Geochim Cosmochim Acta*, 1999, 63: 1383–1404
- 22 Ficken K J, Street-Perrott F A, Perrott R A, et al. Glacial/interglacial variations in carbon cycling revealed by molecular and isotope stratigraphy of Lake Nkunga, Mt. Kenya, East Africa. *Org Geochem*, 1998, 29: 1701–1719
- 23 Olago D O, Street-Perrott F A, Perrott R A, et al. Late Quaternary glacial-interglacial cycle of climatic and environmental change on Mount Kenya, Kenya. *J Afr Earth Sci*, 1999, 29: 593–618
- 24 Ficken K J, Woller M J, Swain D L, et al. Reconstruction of a subalpine grass-dominated ecosystem, Lake Rutundu, Mt. Kenya: A novel multi-proxy approach. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2002, 177: 137–149
- 25 Salzmann U, Hoelzmann P, Morczinek I. Late quaternary climate and vegetation of the Sudanian Zone of Northeast Nigeria. *Quat Res*, 2002, 58: 73–83
- 26 Aucour A-M, Bonnefille R, Hillaire-Marcel C. Sources and accumulation rates of organic carbon in an equatorial peat bog (Burundi, East Africa) during the Holocene: Carbon isotope constraints. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1999, 150: 179–189
- 27 Ambrose S H, Sikes N E. Soil carbon isotope evidence for Holocene habitat change in the Kenya Rift Valley. *Science*, 1991, 253: 1402–1405
- 28 Maitima J M. Vegetation response to climatic change in Central Rift Valley, Kenya. *Quat Res*, 1991, 35: 234–245
- 29 Kaars S V D, Dam R. Vegetation and climate change in West-Java, Indonesia during the last 135000 years. *Quat Int*, 1997, 37: 67–71
- 30 Galy V, François L, France-Lanord C, et al. C₄ plants decline in the Himalayan basin since the Last Glacial Maximum. *Quat Sci Rev*, 2008, 27: 1396–1409
- 31 Hughen K A, Eglinton T I, Xu L, et al. Abrupt tropical vegetation response to rapid climate changes. *Science*, 2004, 304: 1955–1959
- 32 Makou M C, Hughen K A, Xu L, et al. Isotopic records of tropical vegetation and climate change from terrestrial vascular plant biomarkers preserved in Cariaco Basin sediments. *Org Geochem*, 2007, 38: 1680–1691
- 33 Vidic N J, Montañez I P. Climatically driven glacial-interglacial variations in C₃ and C₄ plant proportions on the Chinese Loess Plateau. *Geology*, 2004, 32: 337–340
- 34 Liu W G, Huang Y S, An Z S, et al. Summer monsoon intensity controls C₄/C₃ plants abundance during the last 35 ka in the Chinese Loess Plateau: Carbon isotope evidence from bulk organic matter and individual leaf waxes. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2005, 220: 243–254
- 35 陈发虎, 饶志国, 张家武, 等. 陇西黄土高原末次冰期有机碳同位素变化及其意义. *科学通报*, 2006, 51: 1310–1317
- 36 Stewart G R, Turnbull M H, Schmidt S, et al. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: A biological integrator of water availability. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22: 51–55
- 37 王国安, 韩家懋, 刘东生. 中国北方黄土区 C₃ 草本植物同位素组成研究. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2003, 33: 550–556
- 38 Diefendorfer A F, Muellerb K E, Wing S L, et al. Global patterns in leaf ^{13}C discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 5738–5743
- 39 Wang G A, Feng X, Han J M, et al. Paleovegetation reconstruction using $\delta^{13}\text{C}$ of soil organic matter. *Biogeosciences*, 2008, 5: 1325–1337
- 40 Melillo J M, Aber J D, Linkins A E, et al. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. *Plant Soil*, 1989, 115: 189–198
- 41 Yamada K, Ishiwatari R. Carbon isotopic composition of long-chain *n*-alkanes in the Japan Sea sediments: Implication for paleoenvironmental changes over the past 85 kyr. *Org Geochem*, 1999, 30: 367–377
- 42 Krishnamurthy R V, DeNiro M J. Isotope evidence for Pleistocene climatic changes in Kashmir, India. *Nature*, 1982, 298: 640–641
- 43 Krishnamurthy R V, Bhattacharya S K. Paleovegetational history in the Kashmir basin, India, derived from $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in paleosols. *Earth Planet Sci Lett*, 1989, 95: 291–296
- 44 Johnson W C, Willey K L. Isotopic and rock magnetic expression of environmental change at the Pleistocene-Holocene transition in the central Great Plains. *Quat Int*, 2000, 67: 89–106

- 45 Nordt L C, Boutton T W, Hallmark C T, et al. Late Quaternary vegetation and climate changes in central Texas based on the isotopic composition of organic carbon. *Quat Res*, 1994, 41: 109–120
- 46 Nordt L C, Boutton T W, Jacob J S, et al. C₄ plant productivity and climate-CO₂ variation in South-central Texas during the Late Quaternary. *Quat Res*, 2002, 58: 182–188
- 47 Driese S G, Li Z H, Horn S P. Late Pleistocene and Holocene climate and geomorphic histories as interpreted from a 23000 ¹⁴C yr BP paleosol and floodplain soils, southeastern West Virginia, USA. *Quat Res*, 2005, 63: 136–149
- 48 Olson C G, Porter D A. Isotopic and Geomorphic evidence for Holocene Climate, Southwestern Kansas. *Quat Int*, 2002, 87: 29–44
- 49 Ratnayake N P, Suzuki N, Okada M, et al. The variations of stable carbon isotope ratio of land plant-derived *n*-alkanes in deep-sea sediments from the Bearing Sea and the North Pacific Ocean during the last 250000 years. *Chem Geol*, 2006, 228: 197–208
- 50 Scott L. Grassland development under glacial and interglacial conditions in southern Africa: Review of pollen, phytolith and isotope evidence. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2002, 177: 47–57
- 51 Johnson B J, Miller G H, Fogel M L, et al. 65000 years of vegetation change in central Australia and the Australian Summer Monsoon. *Science*, 1999, 284: 1150–1152
- 52 Miller G H, Fogel M L, Magee J W, et al. Ecosystem collapse in Pleistocene Australia and a human role in Megafaunal extinction. *Science*, 2005, 309: 287–290
- 53 Brincat D, Yamada K, Ishiwataya R, et al. Molecular-isotopic stratigraphy of long-chain *n*-alkanes in Lake Baikal Holocene and glacial age sediments. *Org Geochem*, 2000, 31: 287–294
- 54 Petit J R, Jouzel J, Raynaud D, et al. Climate an atmospheric history of the past 420000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 1999, 399: 429–435
- 55 Jouzel J, Lorius C, Petit J R, et al. Vostok ice core: A continuous isotopic temperature record over the last climatic cycle (160000 years). *Nature*, 1987, 329: 402–408
- 56 Hatté C, Antoine P, Fontugne M, et al. New chronology and organic matter $\delta^{13}\text{C}$ paleoclimatic significance of Nußloch loess sequence (Rhine Valley, Germany). *Quat Int*, 1999, 62: 85–91
- 57 Hatté C, Fontugne M, Rousseau D D, et al. $\delta^{13}\text{C}$ variations of loess organic matter as a record of the vegetation response to climatic changes during the Weichselian. *Geology*, 1998, 26: 583–586
- 58 Hatté C, Antoine P, Fontugne M, et al. $\delta^{13}\text{C}$ of loess organic matter as a potential proxy for paleoprecipitation. *Quat Res*, 2001, 55: 33–38
- 59 Bombin M, Muehlenbachs K. ¹³C/¹²C ratios of Pleistocene mummified remains from Beringia. *Quat Res*, 1985, 23: 123–129
- 60 吕厚远, 王永吉, 王国安, 等. C₃, C₄植物和现代土壤中硅酸体碳同位素分析. *科学通报*, 2000, 45: 978–982
- 61 饶志国, 贾国东, 朱照宇, 等. 中国东部表土总有机质碳同位素和长链正构烷烃碳同位素对比研究及其意义. *科学通报*, 2008, 53: 2077–2084
- 62 饶志国, 朱照宇, 贾国东, 等. 环北太平洋地区现代植被中 C₃/C₄植物相对丰度与气候条件关系研究. *科学通报*, 2010, 55: 1134–1140
- 63 Tieszen L L, Reed B C, Bliss L B, et al. NDVI, C₃ and C₄ production and distributions in Great Plains grassland land cover classes. *Ecol Appl*, 1997, 7: 59–78
- 64 Bird M I, Pousai P. Variations of $\delta^{13}\text{C}$ in the surface soil organic carbon pool. *Glob Biogeochem Cycle*, 1997, 11: 313–322
- 65 Quade J, Solounias N, Cerling T E. Stable isotopic evidence from paleosol carbonate and fossil teeth in Greece for forest or woodlands over the past 11 Ma. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1994, 108: 41–53
- 66 Yang S L, Ding Z L. Winter-spring precipitation as the principle control on predominance of C₃ plants in Central Asia over the past 1.77 Myr: Evidence from $\delta^{13}\text{C}$ of loess organic matter in Tajikistan. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 235: 330–339
- 67 Owensby C E, Ham J M, Knapp A K, et al. Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Glob Change Biol*, 1999, 5: 497–506
- 68 Wang H, Follme L R, Liu J C-L. Isotope evidence of paleo-EI Niño-Southern Oscillation cycles in loess-paleosol record in the central United States. *Geology*, 2000, 28: 771–774
- 69 Wang H, Ambrose S T, Fouke B W. Evidence of long-term seasonal climate forcing in rhizolith isotopes during the last glaciation. *Geophys Res Lett*, 2004, 31: L13203
- 70 Panno S V, Curry B B, Wang H, et al. Climate change in southern Illinois, USA, based on the age and $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter in cave sediments. *Quat Res*, 2004, 61: 301–313
- 71 Schefuß E, Schouten S, Jansen J H F, et al. African vegetation controlled by tropical sea surface temperatures in the mid-Pleistocene period. *Nature*, 2003, 422: 418–421
- 72 Runge J. Holocene landscape history and palaeohydrology evidenced by stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) analysis of alluvial sediments in the Mbari valley (5°N/23°E), Central African Republic. *Catena*, 2002, 48: 67–87

- 73 Quade J, Cerling T E. Expansion of C₄ grasses in the Late Miocene of northern Pakistan: Evidence from stable isotopes in paleosols. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1995, 115: 91–116
- 74 Latorre C, Quade J, McIntosh W C. The expansion of C₄ grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth Planet Sci Lett*, 1997, 146: 83–96
- 75 Fox D L, Koch P L. Tertiary history of C₄ biomass in the Great Plains, USA. *Geology*, 2003, 31: 809–812
- 76 Köhler M, Moyà-Solà S, Agustí J. Miocene/Pliocene shift: One step or several? *Nature*, 1998, 393: 126
- 77 Cerling T E, Quade J, Wang Y. Expansion and emergence of C₄ plants. *Nature*, 1994, 371: 112–113
- 78 Cowling S A. Plants and temperature-CO₂ uncoupling. *Science*, 1999, 285: 1500–1501
- 79 Boutton T W, Archer S R, Nordt L C. Climate, CO₂ and plant abundance. *Nature*, 1994, 372: 625–626
- 80 Robinson J M. Atmospheric CO₂ and plants. *Nature*, 1994, 368: 105–106
- 81 Morgan M E, Kingston J D, Marino B D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C₄ plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature*, 1994, 367: 162–165
- 82 Sanyal P, Bhattacharya S K, Kumar R, et al. Mio-Pliocene monsoonal record from Himalayan foreland basin (Indian Siwalik) and its relation to vegetational change. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2004, 205: 23–41
- 83 Freeman K H, Colarusso L A. Molecular and isotopic records of C₄ grassland expansion in the late Miocene. *Geochim Cosmochim Acta*, 2001, 65: 1439–1454
- 84 Jia G D, Peng P A, Zhao Q H, et al. Changes in terrestrial ecosystem since 30 Ma in East Asia: Stable isotope evidence from black carbon in the South China Sea. *Geology*, 2003, 31: 1093–1096
- 85 Wang Y, Deng T. A 25 m.y. isotopic record of paleodiet and environmental change from fossil mammals and paleosols from the NE margin of the Tibetan Plateau. *Earth Planet Sci Lett*, 2005, 236: 322–338
- 86 Ségalen L, Renard M, Lee-Thorp J A, et al. Neogene climate change and emergence of C₄ grasses in the Namib, southwestern Africa, as reflected in ratite ¹³C and ¹⁸O. *Earth Planet Sci Lett*, 2006, 244: 725–734
- 87 Kingston J D, Marino B D, Hill A. Isotopic evidence for Neogene Hominid paleoenvironments in the Kenya Rifa Valley. *Science*, 1994, 264: 955–959
- 88 Feakins S J, de Menocal P B, Eglinton T I. Biomarker records of late Neogene changes in northeast African vegetation. *Geology*, 2005, 33: 977–980
- 89 Levin N E, Quade J, Simpson S W, et al. Isotopic evidence for Plio-Pleistocene environmental change at Gona, Ethiopia. *Earth Planet Sci Lett*, 2004, 219: 93–110
- 90 Fox D L, Koch P L. Carbon and oxygen isotopic variability in Neogene paleosol carbonates: Constraints on the evolution of the C₄-grasslands of the Great Plains, USA. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2004, 207: 305–329
- 91 Tripple B J, Pagani M. The early origins of terrestrial C₄ photosynthesis. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2007, 35: 435–461
- 92 Edwards E J, Osborne C P, Strömberg C A E, et al. The origins of C₄ grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, 2010, 328: 587–591
- 93 Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
- 94 Pagani M, Freeman K H, Arthur M A. Late Miocene Atmospheric CO₂ Concentration and the Expansion of C₄ Grasses. *Science*, 1999, 285: 876–879
- 95 Pagani M, Zachos J C, Freeman K H, et al. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science*, 2005, 309: 600–603
- 96 Pearson P N, Palmer M R. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, 2000, 406: 695–699
- 97 Huang Y S, Clemens S C, Liu W G, et al. Large-scale hydrological change drove the late Miocene C₄ plant expansion in the Himalayan foreland and Arabian Peninsula. *Geology*, 2007, 35: 531–534