西藏吉隆盆地的植被生态类型及其在哺乳动物牙齿釉质稳定碳同位素组成上的响应

邓 涛① 李玉梅②

(①中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; ②中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029.
E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn)

摘要 通过对西藏吉隆盆地现代草本植物的碳同位素分析, 表明在海拔 4000 m 的区域以 C_3 植物占绝对优势, 但仍然有极少量的 C_4 植物存在. 吉隆盆地发现的 C_4 植物为藜科的尼泊尔猪毛菜(*Salsola nepalensis*)和禾本科的白草(*Pennisetum flaccidum*)两个种, 这一结果显示受强烈光照条件影响的 C_4 植物确实能分布在高海拔的地区, 是对高海拔区域可以生存 C_4 植物观点的支持. 对吉隆盆地食草哺乳动物牙齿釉质的同位素分析表明, 生物磷灰石中结构碳酸盐的碳同位素组成在高海拔的地区仍然保持与取食植物的碳同位素组成呈稳定的富集关系, 因此是反映植被生态类型和气候环境特征的精确代用性指标.

关键词 植被 哺乳动物 碳同位素 青藏高原 气候环境

利用哺乳动物化石牙齿釉质稳定碳同位素组成恢复过去地质历史时期气候环境特征的方法最近 20 a 来已得到广泛应用. 这一方法的原理是食草哺乳动物的组织, 包括骨骼和牙齿中的稳定碳同位素组成与其取食的草本植物的稳定碳同位素组成密切相关, $\delta^{13}C$将在动物的组织中富集, 幅度约为 12‰~15‰[1,2]. C_3 和C_4 植物的稳定碳同位素组成截然可分, C_3 植物的$\delta^{13}C$值分布范围为–22‰~–35‰, C_4 植物的$\delta^{13}C$值分布为–8‰~–16‰[3,4]. 哺乳动物牙齿化石的釉质部分对成岩作用有极好的抵抗力, 因此根据其稳定碳同位素组成可以推断动物生活时期C_3 或C_4 植物的分布情况[5,6]. 然而, 对现生哺乳动物稳定碳同位素组成的测量主要是通过骨骼进行, 对牙齿釉质的分析数据相对较少, 尤其缺乏中国大陆的数据[7].

通常认为高海拔的草本植物都属于C_3 类型, 但最近也有关于C_4植物分布的报道[8~12]. 吉隆盆地的海拔高度约为 4000 m, 而关于青藏高原高海拔地区植物稳定碳同位素组成的报道较少[11~15]. 另一方面, 对高海拔地区现代食草动物牙齿釉质碳同位素组成与植被生态关系的研究几乎是一个空白. 我们的研究目的是了解青藏高原高海拔地区的植被生态类型以及食草哺乳动物的釉质碳同位素组成与现代植被的响应关系, 为化石釉质碳同位素的解释提供依据, 并为古植被和古气候环境的恢复建立坚实的理论基础.

1 材料与方法

1.1 植物材料

在西藏自治区吉隆县沃马地点(28°46′00″N, 85°18′16″E), 海拔 3968 m 共采集 53 种草本植物(图 1), 包括在此范围内所能见到的全部草本植物, 除两种为人工栽培作物(青稞和油菜)外, 其余 51 种为野生植物. 全部植物样品于 2001 年 7 月采集, 采样时间为晴天的上午 11∶00~12∶00, 收集的均为刚充分展开的叶片, 因为其光合作用能力通常最具有代表性. 每一样品一般由 3~5 株不同的植物个体混合而成.

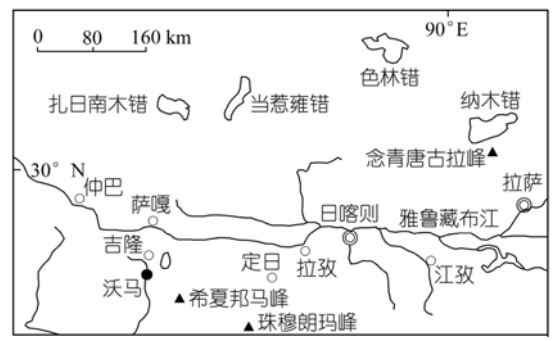

图 1 西藏吉隆盆地工作地点位置

1.2 动物材料

在沃马地点采集家马(*Equus caballus*)、山羊(*Capra hircus*)和牦牛(*Bos mutus*)3 种食草哺乳动物的

牙齿样品, 所有样品均采自经确认无人工饲料喂养的本地个体, 每种动物各采集 7~10 个不同个体的牙齿样品. 生物磷灰石占哺乳动物牙齿釉质组分的 95%, 它含有少量的碳, 主要通过碳酸根离子置换羟基或磷酸根离子, 形成占釉质组分 1%的结构碳酸盐. 采样个体根据牙齿萌出情况和磨蚀程度判断均为成年, 所采集样品全部为颊齿, 包括前臼齿和臼齿. 采样日期与植物标本相同.

1.3 测试方法

将采集的植物样品用清水超声洗净、凉干, 置于烘箱中, 在 85℃下使样品完全干燥. 每一干样根据叶片大小, 随机选取 5~20 个叶片磨碎, 每株植物所取叶片量大体相等. 以 CuO 作为氧化剂, 采用密封安瓶燃烧法收集植物完全燃烧后产生的 CO_2 气体, 燃烧的温度为 500℃, 时间为 24 h.

对于牙齿样品, 将不残留齿质、白垩质和骨质的纯净釉质层剥下, 在 0.6%的 HAc 中浸泡 16 h, 用蒸馏水淋洗, 待干后在玛瑙研钵中研磨至 75 μm, 与 10%的 H_2O_2 反应 16 h, 反复淋洗并离心, 再与 0.6%的 HAc 反应 16 h; 用蒸馏水淋洗多次并离心干燥后, 用磷酸法制取 CO_2, 纯化释放的气体.

收集的 CO_2 用 MAT-252 质谱仪测量 $\delta^{13}C$ 值. 样品的前处理和分析均在中国科学院地质与地球物理研究所同位素实验室进行.

碳同位素组成的表达式为:

$$\delta^{13}C\ (‰) = (R_{样品}/R_{标样} - 1) \times 1000$$

式中, $R = {}^{13}C/{}^{12}C$, 标样采用白垩系海相化石 Pee Dee 箭石(PDB). 重复测量的结果表明, 此次分析的误差 ≤0.2‰.

2 结果与讨论

分析结果显示, 吉隆盆地的 53 种草本植物中, 51 种为 C_3 植物, 其 $\delta^{13}C$ 值–21.8‰~–29.1‰, 平均为–25.3‰, 包括藜科 3 属 4 种、藜科 1 种、石竹科 1 种、毛茛科 2 属 2 种、罂粟科 1 种、十字花科 3 属 3 种、蔷薇科 1 属 2 种、豆科 4 属 5 种、牻牛儿苗科 1 种、锦葵科 1 种、瑞香科 2 属 2 种、伞形科 2 属 2 种、龙胆科 1 种、紫草科 3 属 3 种、唇形科 2 属 2 种、茄科 1 种、玄参科 1 种、车前科 1 种、菊科 6 属 12 种、禾本科 4 属 4 种、百合科 1 种; 2 种为 C_4 植物, 即藜科的尼泊尔猪毛菜(*Salsola nepalensis*)和禾本科的白草(*Pennisetum flaccidum*), 其 $\delta^{13}C$ 值分别为–11.5‰和–11.2‰, 平均–11.3‰(表 1). C_3 植物占全部草本植物的 96.2%, C_4 植物仅占 3.8%(图 2). 吉隆盆地沃马地点全部草本植物的 $\delta^{13}C$ 值平均为–24.8‰.

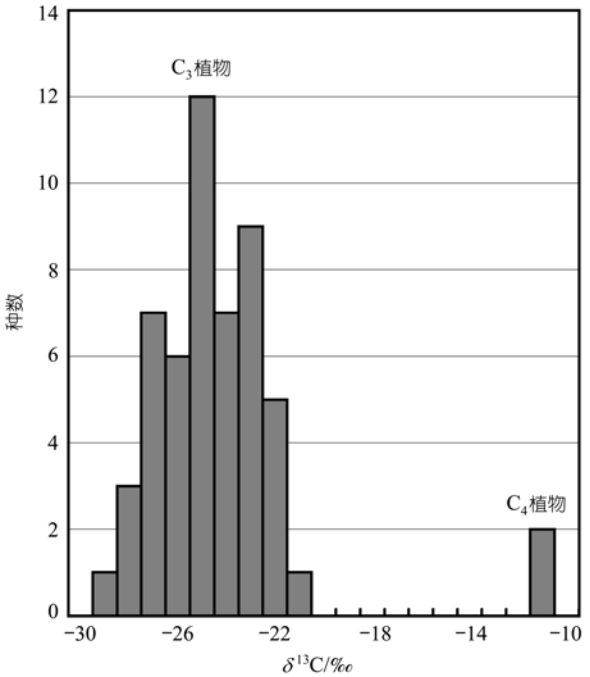

图 2 西藏吉隆盆地 C_3 和 C_4 植物的分布

10 个家马牙齿釉质的 $\delta^{13}C$ 值从–12.8‰至–13.8‰, 平均–13.2‰; 9 个山羊牙齿釉质的 $\delta^{13}C$ 值从–8.8‰至–12.1‰, 平均–10.5‰; 7 个牦牛牙齿釉质的 $\delta^{13}C$ 值从–10.7‰至–14.2‰, 平均–12.6‰(表 2, 图 3). 全部牙齿釉质样品的 $\delta^{13}C$ 值平均为–12.1‰. 显然, 吉隆盆地食草类哺乳动物牙齿釉质的 $\delta^{13}C$ 值比其取食植物的 $\delta^{13}C$ 值富集 12.7‰, 与其他地区的分析结果一致, 落在 12‰~15‰的富集范围之内. 通过对肯尼亚等地现生的长颈鹿、野牛、羚羊、斑马、河马、疣猪、白尾鹿和家牛等食草哺乳动物牙齿釉质中结构碳酸盐的碳同位素分析, 表明纯粹取食 C_3 植物的动物的 $\delta^{13}C$ 值约为–13.5‰, 纯粹取食 C_4 植物的 $\delta^{13}C$ 值约为+1‰, 富集的幅度约为 13‰[16]. 对几种现代食草类哺乳动物的牙齿釉质的分析表明, 其 $\delta^{13}C$ 值为–15.6‰~–12.7‰, 平均–13.6‰, 它们的食物完全为 C_3 植物, 这些植物的平均 $\delta^{13}C$ 值为–27.5‰, 因此其富集幅度为 13.9‰[17]. 由此可以看出, 吉隆盆地的食草类哺乳动物的牙齿釉质完全遵循碳同位素组成的普遍富集规律. 从另一方面来说, 食草类哺乳动物的牙齿釉质碳同位素组成确实可以作为反映植

表 1　西藏吉隆盆地草本植物的碳同位素组成

科	属种	$\delta^{13}C$/‰	科	属种	$\delta^{13}C$/‰
毛茛科	甘青铁线莲 *Clematis tangutica*	−22.1	紫草科	软紫草 *Arnebia euchroma*	−26.9
	芸香叶唐松草 *Thalictrum rutifolium*	−23.9		卵盘鹤虱 *Lappula redowskii*	−26.9
罂粟科	直茎黄堇 *Corydalis stricta*	−23.0		滇紫草 *Onosma hookeri*	−24.3
十字花科	油菜 *Brassia campestris*	−27.2	唇形科	白花枝子花 *Dracocephalum heterophyllum*	−25.4
	独行菜 *Lepidium apetalum*	−25.8		西藏扭藿香 *Lophanthus tibeticus*	−24.4
	高蔊菜 *Rorippa elata*	−25.0	茄科	茄参 *Mandragora caulescens*	−21.8
蓼科	苦荞麦 *Fagopyrum tataricum*	−25.7	玄参科	齿叶玄参 *Scrophularia dentate*	−22.8
	萹蓄 *Polygonum avieulare*	−27.9	车前科	平车前 *Plantago depressa*	−25.9
	西伯利亚蓼 *Polygonum sibiricum*	−28.6	菊科	直茎蒿 *Artemisia edgeworthii*	−25.3
	尼泊尔酸模 *Rumex nepalensis*	−24.2		细裂叶莲蒿 *Artemisia gmelinii*	−22.6
藜科	平卧藜 *Chenopodium prostratum*	−29.1		臭蒿 *Artemisia hedinii*	−26.6
	尼泊尔猪毛菜 *Salsola nepalensis*	−11.5		大花蒿 *Artemisia macrocephala*	−28.9
石竹科	丛生蝇子草 *Silene caespitella*	−25.1		灰苍蒿 *Artemisia roxburghiana*	−26.8
蔷薇科	鹅绒委陵菜 *Potentilla anserine*	−26.8		川藏蒿 *Artemisia taimingensis*	−27.4
	二裂委陵菜 *Potentilla bifurca*	−25.7		灰蓟 *Cirsium griseum*	−23.1
豆科	苦黄耆 *Astragalus kialensis*	−25.0		鼠麴草 *Gnaphalium affine*	−24.7
	刺叶柄黄耆 *Astragalus oplites*	−23.8		青藏狗哇花 *Heteropappus boweri*	−27.5
	小叶鹰嘴豆 *Cicer microphyllum*	−24.7		圆齿狗哇花 *Heteropappus crenatifolius*	−27.4
	冰川棘豆 *Oxytropis glacialis*	−24.6		西藏蒲公英 *Taraxacum tibetanum*	−23.8
	喜马拉雅胡卢巴 *Trigonella emodi*	−25.3		窄叶小云英 *Zxeris versicolor*	−26.2
牻牛儿苗科	牻牛儿苗 *Erodium stephanianum*	−25.2	禾本科	野燕麦 *Avena fatua*	−27.9
锦葵科	圆叶锦葵 *Malva rotundifolia*	−28.1		青稞 *Hordeum vulgare*	−22.2
瑞香科	狼毒 *Stellera chamaejasma*	−23.0		细弱落芒草 *Oryzopsis lateralis*	−23.6
	窄叶荛花 *Wikstroemia stenophylla*	−23.1		白草 *Pennisetum flaccidum*	−11.2
伞形科	葛缕子 *Carum carvi*	−27.5		短花针茅 *Stipa breviflora*	−23.2
	尖叶茴芹 *Pimpinella acuminata*	−25.3	百合科	高山韭 *Allium sikkimense*	−24.1
龙胆科	粗茎龙胆 *Gentiana crassicaulis*	−22.7			−24.8(平均值)

表 2　西藏吉隆盆地食草哺乳动物牙齿釉质样品的碳同位素组成

科	属种	$\delta^{13}C$/‰										$\delta^{13}C$ 平均值/‰
马科	家马 *Equus caballus*	−13.0	−13.1	−13.1	−13.3	−12.8	−12.8	−13.1	−13.4	−13.7	−13.8	−13.2
牛科	牦牛 *Bos mutus*	−14.0	−14.2	−13.7	−11.3	−10.7	−12.5	−11.9				−10.5
	山羊 *Capra hircus*	−9.0	−8.8	−11.1	−11.4	−11.0	−12.1	−11.7	−9.0	−10.0		−12.6

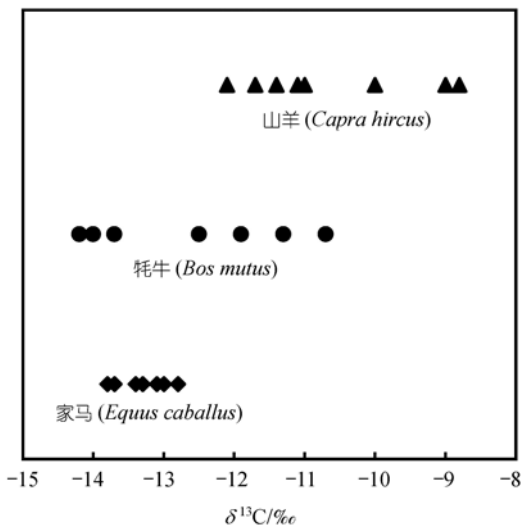

图 3　西藏吉隆盆地食草哺乳动物牙齿釉质的碳同位素组成分布特征

被光合作用类型的代用性指标. C_3/C_4 植物的分布与气候环境密切相关, 因此实际上牙齿釉质的碳同位素组成与气候环境有直接的响应. 在肯尼亚以C_4 植物为主的稀树草原的食草动物中, 牛科的野牛的釉质碳同位素组成为−2.1‰、非洲大羚羊为−2.3‰, 马科的斑马为−0.8‰[16]. 与吉隆盆地的情况对比, 表明动物的碳同位素组成的确仅与取食植物有关, 而与系统分类位置无关.

C_3 植物生长于寒冷或温凉的气候中, 不仅包括寒带的植物, 也包括温带和热带地区寒冷小生境中的植物. 已知 85%的陆生植物, 包括乔木、大多数灌木、高纬度或高海拔的草本植物属于C_3 植物. 例如, 北美现代的C_3 草本植物只分布于高纬度或高海拔地区, 这些地区植物生长季节的温度相当低[18]. 对高山地区的研究显示C_3 和C_4 植物在垂向上呈明显的分带

现象. 例如, 在肯尼亚的山区, 海拔 3000 m以上皆为C_3植物, 海拔 3000~2000 m范围为C_3和C_4植物的混合类型, 海拔 2000 m以下全部为C_4植物[19]. 对阿根廷温带干旱区不同海拔高度植被情况的分析, 表明C_4植物随海拔的增高显著减少, 在海拔 2400 m高度C_4植物所占比例已下降到 20%[20]. 在玻利维亚和委内瑞拉的安第斯山脉地区, 海拔 3500 m以上皆为C_3植物[14,21]. 喜马拉雅山南坡尼泊尔Anapurna地区4100~5610 m范围和巴布亚新几内亚 3500 m以上的植物样品分析没有发现C_4植物存在[14]. 在青藏高原东部所采集的植物样品经同位素分析全为C_3植物[13, 15]. 然而, 最近的一些研究发现有少量的C_4植物可以分布在西藏的高海拔地区, 其最大海拔高度可以达到4520 m[11,12], 在美国西部有一种禾本科的C_4植物(*Muhlenbergia richardsonis*)的最大分布高度可达3960 m[10]. 此前也有报道称在东非发现两种C_4植物最后消失于 4000 m海拔高度[8], 以及在阿根廷西北部海拔 4100~4500 m的高山地区发现有 1%的C_4植物存在[9].

吉隆盆地C_3植物占绝对优势的情况与C_3植物的分布特征吻合, 也与其他高海拔地区的资料一致. 对于C_3植物而言, 其$\delta^{13}C$值随海拔的升高而增大[14,15]. 吉隆盆地的植被也反映出相同的趋势, 如海拔 200 m左右的C_3草本植物的$\delta^{13}C$值平均约为–29‰[14], 显著小于吉隆盆地C_3植物的平均值–25.3‰. 对同一种植物的分析也显示相同的规律. 例如, 在青藏高原东北部, 狼毒在海拔 3500 m的$\delta^{13}C$值为–24.3‰, 委陵菜在海拔 3140 m的$\delta^{13}C$值为–27.4‰[15], 而在海拔约4000 m的吉隆盆地, 狼毒的$\delta^{13}C$值为–23.0‰, 两种委陵菜的$\delta^{13}C$值分别为–26.8‰和–25.7‰, 都明显大于海拔较低地区的数值.

干旱和半干旱地区的植物同位素较湿润和半湿润地区明显增大, 中国北方黄土高原中部半湿润区C_3植物的$\delta^{13}C$值平均为–27.5‰, 而黄土高原西部半干旱-干旱区为–26.2‰[22]. 与此相比, 吉隆盆地C_3草本植物的$\delta^{13}C$值也与干旱的气候环境响应. 吉隆盆地C_3植物的$\delta^{13}C$值平均为–25.3‰, 显然反映了极度干旱的气候环境. 实际上, 在干旱地区的植物为了减少水分的蒸发, 都会导致气孔的关闭, 气孔通导系数(g)减小, 从而引起植物叶内CO_2浓度(c_i)下降, 这就会使光合作用产物的$\delta^{13}C$值升高[23].

另一方面, 尽管只有两个种, 但白草和尼泊尔猪毛菜在吉隆盆地的发现, 证实C_4植物确实能够分布在高海拔的地区, 因为采样的沃马地点的海拔高度已接近 4000 m, 这与最近观察到的在西藏高海拔地区有C_4植物分布的观点[11,12]吻合. 在吉隆盆地发现的两种C_4植物中, 禾本科的白草的$\delta^{13}C$值为–11.2‰, 藜科的尼泊尔猪毛菜的$\delta^{13}C$值为–11.5‰, 从碳同位素组成看是典型的C_4植物. 根据C_4植物特有的Kranz花环结构和CO_2补偿浓度的分析也证明白草是C_4植物[24]. 虽然此前没有关于尼泊尔猪毛菜为C_4植物的直接报道, 但猪毛菜属(*Salsola*)已知光合作用类型的另外 54 个种全都为C_4植物[25], 在西藏发现的猪毛菜属的另一个种(*S. ruthenica*)也是C_4植物[11,12], 因此其尼泊尔种为C_4植物是完全合理的. 所以, 在海拔近4000 m的吉隆沃马存在极少量的C_4植物是毫无疑问的.

在世界范围内对植物的研究表明温度是决定C_4光合作用途径是否发生的关键气候变量[10,18,20,25~28]. 另一方面, 在水汽条件对C_4植物的影响上存在不同的观点. 对印度次大陆的禾本科C_4植物和中国的藜科C_4植物的研究表明其地理分布与水汽条件有密切关系, 皆呈负相关[28]. 但也有人认为青藏高原地区夏季相对湿润的气候特征为C_4植物的生长提供了有利条件[12]. 实际上, 北纬 27°~40°的青藏高原年平均温度为–4~0℃, 已经报道在属于寒温带的西藏、青海和川西有 76 种C_4植物分布[28]. 在中国已知的C_4植物中, 以禾本科、藜科、莎草科和苋科为主, 而在吉隆盆地没有后两个科的植物分布. 在关于少量C_4植物分布在高山地区可能的原因方面, 有人认为可能是热带起源的C_4植物扩散分布的结果, 也不能排除有些C_4植物有不同起源的可能性[25,29,30]. 强烈的光照和夏季的湿润被认为是青藏高原高海拔地区C_4植物分布的原因[12]. 对美国西部一种高海拔禾本科C_4植物的研究也显示, 在向阳的南坡存在强烈光照的微环境中这种植物的叶面温度在白天可以达到进行C_4光合作用的条件[10]. 吉隆盆地位于喜马拉雅山南坡, 为温带半干旱季风气候区, 年降水量虽为 350 mm但集中在夏季, 年日照时数高达 3000 h以上, 这样的条件可能正是导致少量禾本科和藜科C_4植物在高海拔地区分布的原因.

致谢 全部植物标本由北京师范大学刘全儒教授鉴定, 诚致谢意. 本工作受国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2000077700)、国家自然科学基金重点项目(批准号:

40232023)、全国优秀博士论文作者专项基金(批准号：RJZ2001-105)和西北大学大陆动力学教育部重点实验室开放基金资助.

参 考 文 献

1 Lee-Thorp J, Van der Merwe N J. Carbon isotope analysis of fossil bone apatite. South African Journal of Science, 1987, 83: 712~715

2 Cerling T E, Harris J M, MacFadden B J. Carbon isotopes, diets of North American equids, and the evolution of North American C_4 grasslands. In: Griffiths H, ed. Stable Isotopes. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1998. 363~380

3 Hattersley P W. $\delta^{13}C$ values of C_4 types in grasses. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, 9: 139~154

4 Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in C_4 species. Australian Journal of Plant Physiology, 1983, 10: 205~226

5 邓涛, 薛祥煦, 董军社. 第四纪初气候转寒事件的化石稳定碳同位素证据. 科学通报, 1998, 43(17): 1897~1900

6 邓涛, 董军社, 王杨. 化石稳定碳同位素记录的中国华北第四纪陆地生态系统演变. 科学通报, 2001, 46(14): 1213~1215 [摘要][PDF]

7 李玉梅, 刘东生, 韩家懋, 等. 中国北方两种现代草地动物牙齿珐琅质$\delta^{13}C$ 值与植被类型的关系初探. 矿物岩石地球化学通报, 2003, 22(2): 104~107

8 Livingstone D A, Clayton W D. An altitudinal cline in tropical African grass flora and its palaeoecological significance. Quaternary Research, 1980, 13: 392~402[DOI]

9 Ruthsatz von B, Hofmann U. Die Verbreitung von C_4-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewahlter Beispiele. Phytocoenologia, 1984, 12: 219~249

10 Sage R F, Sage T L. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C_4 grass from the White Mountains, California. Oecologia, 2002, 132: 501~508[DOI]

11 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原现生禾本科植物的$\delta^{13}C$与海拔高度的关系. 第四纪研究, 2003, 23(5): 573~580

12 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原高海拔地区C_4植物的发现. 科学通报, 2004, 49(13): 1290~1293[摘要][PDF]

13 Hong Y T, Hong B, Lin Q H, et al. Correlation between Indian Ocean summer monsoon and North Atlantic climate during the Holocene. Earth and Planetary Science Letters, 2003, 211: 371~380[DOI]

14 Körner C, Farquhar G D, Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. Oecologia, 1988, 74: 623~632[DOI]

15 李相博, 陈践发, 张平中, 等. 青藏高原 (东北部) 现代植物碳同位素组成特征及其气候信息. 沉积学报, 1999, 17(2): 325~329

16 Sullivan C H, Krueger H W. Carbon isotope analysis of separate chemical phases in modern and fossil bone. Nature, 1981, 292: 333~335

17 Wang Y, Cerling T E, MacFadden B J. Fossil horses and carbon isotopes: New evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1994, 107: 269~279

18 Teeri J A, Stowe L G. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America. Oecologia, 1976, 23: 1~12

19 Tieszen L L, Senyimba M M, Imbamba S K, et al. The distribution of C_3 and C_4 grasses and carbon isotopic discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. Oecologica, 1979, 37: 337~350

20 Cavagnaro J B. Distribution of C_3 and C_4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. Oecologia, 1988, 76: 273~277[DOI]

21 MacFadden B J, Wang Y, Cerling T E, et al. South American fossil mammals and carbon isotopes: A 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1994, 107: 257~268

22 王国安, 韩家懋, 刘东生. 中国北方黄土区 C-3 草本植物碳同位素组成研究. 中国科学, D 辑, 2003, 33(6): 550~556

23 Farquhar G D, von Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, et al, eds. Encyclopedia of Plant Physiology. Heidelberg: Springer Verlag, 1982. 549~587

24 殷立娟, 王萍. 中国东北草原植物中的 C_3 和 C_4 光合作用途径. 生态学报, 1997, 17(2): 113~123

25 李美荣. C_4 光合作用植物名录. 植物生理学通讯, 1993, 29(2): 148~159

26 Hattersley P W. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate. Oecologia, 1983, 57: 113~128[DOI]

27 Takeda T, Tanikawa T, Agata W, et al. Studies on the ecology and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses, (I) Taxonomic and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in Japan with special reference to climatic conditions. Japanese Journal of Crop Science, 1985, 54(1): 54~64

28 殷立娟, 李美荣. 中国 C_4 植物的地理分布与生态学研究, (I)中国 C_4 植物及其与气候环境的关系. 生态学报, 1997, 17(4): 350~363

29 Pearcy R W, Troughton J. C_4 photosynthesis in tree form *Euphorbia* species from Hawaiian rain forest sites. Plant Physiology, 1975, 55: 1054~1056

30 Caldwell M M, White R S, Moore R T, et al. Carbon balance, productivity and water use of cold winter desert shrub communities dominated by C_3 and C_4 species. Oecologia, 1977, 29: 275~300

(2004-06-08 收稿, 2005-02-03 收修改稿)