

青藏高原高海拔地区 C₄ 植物的发现

旺 罗 吕厚远 吴乃琴 除 多 韩家懋 吴玉虎 吴海斌 顾兆炎

(中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029; 西藏气象局高原大气环境科学研究所, 拉萨 850000; 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810000; 中国科学院地球环境研究所, 西安 710075. E-mail: wdlb2000@yahoo.com.cn)

摘要 通过对青藏高原地区 27°42'~40°57' N, 88°93'~103°24' E, 海拔 2210~5050 m 范围内采集的植物进行碳同位素分析, 发现其中 2 种藜科和 6 种禾本科植物是 C₄ 植物. 11 个地点的 4 种 C₄ 植物海拔超过了 3800 m, 其中 6 个地点的 3 种 C₄ 植物(白草 *Pennisetum centrasiaticum*, 云南野古草 *Arundinella yunnanensis* 和固沙草 *Orinus thoroldii*)分布在海拔 4000 m 以上, 最高可达 4520 m. 分析认为在大气低 CO₂ 分压背景下, 强光照提供的充足能量使 C₄ 植物能忍耐更低的温度, 以及青藏高原南部降雨集中于高温季节的有利条件, 可能是 C₄ 植物生长在高海拔地区的重要原因.

关键词 青藏高原 高海拔 C₄ 植物

根据植物光合作用的方式, 陆生植物可分为 C₃, C₄ 和 CAM 植物, 其中绝大部分是 C₃ 植物^[1], C₄ 植物和 CAM 植物都很少^[2]. 但是由于 C₄ 植物巨大的生态和经济潜力, 其生理特征和全球分布状况成为目前植物生理和生态环境研究的热点^[3]. C₄ 植物的分布受温度的影响显著^[4], 主要集中于全球低纬度地区^[5], 而 60°N 以北地区几乎没有 C₄ 植物^[6,7]. 同样, 随着海拔的增加, C₄ 植物在群落中的种类百分比逐渐减少, C₃ 植物逐渐增加, 海拔增加到一定高度 C₄ 植物完全消失^[8]. 大部分地区的调查研究^[9~12]显示, 海拔超过 2000~3000 m 时, 植物群中的 C₄ 植物就逐渐减少, 甚至消失. 目前仅在肯尼亚和阿根廷中部海拔 4000 m 的高山地区发现 C₄ 植物^[13,14]. 殷立娟等人^[15]编录了中国的 C₄ 植物名录, 并对 C₄ 植物与气候的关系进行了探讨, 为开展中国 C₄ 植物研究提供了较全面的重要基础资料, 但这些资料并没有涉及我国 C₄ 植物生长的海拔高度信息. 进一步开展 C₄ 植物生长所能忍耐的海拔高度的研究, 对于了解 C₄ 植物的植物生理特点、生态环境意义、全球碳循环过程以及古环境等都具有重要的意义^[3]. 本次研究通过对青藏高原植物分布情况的初步实地考察、植物标本的采集和分析, 为 C₄ 植物的分布高度提供了一些新的资料.

1 材料和方法

1999 年 8~9 月沿 鲫饞春待有的国内外

4 植物名录

^[2,15~19], 将植物标本中的 C₄ 植物遴选出, 对部分植物, 特别是高海拔地区分布的 C₄ 植物进行稳定碳同位素分析. 植物碳同位素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, 共测定 34 个植物碳同位素样品. 实验步骤如下: 首先选取同种植物不同个体的 3~5 片成熟叶片, 用清水洗净, 置于烘箱中, 在温度 60 °C 条件下烘烤 24 h 后, 研磨至粉末状, 用燃烧法收集完全燃烧后产生的 CO₂ 气体, 然后用 MAT-252 质谱仪分析碳同位素组成. 碳同位素的表达式为:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}} - R_{\text{标准}}) / R_{\text{标准}}] \times 1000,$$

式中 $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示测试样品和标准样品的碳同位素比值. 同位素结果采用的是 PDB 标准, 分析误差(1 σ) 0.2‰.

2 结果

不同光合作用类型的植物碳同位素具有显著的特征, C₃ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大约在 -22‰ ~ -30‰ 之间, C₄ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大约在 -9‰ ~ -16‰ 之间^[20]. 通过对采集的植物标本碳同位素分析发现, 个别植物的碳同位素值不符合 C₄ 植物的特征^[21]. 在本次研究中暂不

低温较低, 平均仅为 7.2 (表 1). 在 31 个发现

通过对青藏高原 C_4 植物的初步调查显示, 高海拔地区有一定的 C_4 植物生长, 它们生长所需最低温显著低于平原地区. 在低 CO_2 背景下, 强光照和降水集中于高温季节的气候特征, 可能为 C_4 植物在青藏高原, 特别是海拔 4000 m 以上生存提供了有利条件. 青藏高原地区 C_4 植物与气候环境的特殊关系为这一地区生态环境的建设提供了可参考的依据. 此外, 需要指出的是本次调查仅发现 31 个地点有 C_4 植物生长, 这并不意味着其他地区完全无 C_4 植物, 可能有多种因素影响. 因此, 在初步调查发现青藏高原海拔 4000 m 以上(甚至最高可达 4520 m)生长 C_4 植物的同时, 进一步从 C_4 植物生理特征, 生物量, 以及与该区气候因素的具体相关关系等方面对其做深入的研究是十分必要的.

致谢 论文撰写过程中姜文英, 李玉梅, 郝青振和王国安博士提出建设性意见, 作者表示感谢. 本工作受国家自然科学基金项目(批准号: 40102029)、国家杰出青年基金项目(批准号: 40325002)和国家重点基础研究发展规划项目(G1998040810)资助.

参 考 文 献

- Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R. C_4 photosynthesis, atmospheric CO_2 , and climate. *Oecologia*, 1997, 112: 285~299[DOI]
- Sage R F, Meirong L, Monson R K. The taxonomic distribution of C_4 photosynthesis. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C_4 Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 551~584
- Sage R F, Monson R K. *C_4 Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 1~596
- Teeri J A. Interaction of temperature and other environmental variables influencing plant distribution. In: Long S P, Woodward F I, eds. *Plant and Temperature*, Society for Experimental Biology Symposium No. XXXXII. Cambridge: Company of Biologists Ltd, 1988. 77~89
- Solbrig O T. The diversity of the savanna ecosystem. In: Solbrig O T, Medina E, Silva J F, eds. *The Biodiversity of the Savanna Ecosystem Processes-A Global Perspective*. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 1~27
- Schwarz A G, Redmann R E. C_4 grasses from the boreal forest region of northern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 1988, 66: 2424~2430
- Schwarz A G, Redmann R E. Photosynthetic properties of C_4 grass (*Spartina gracilis* Trim.) from northern environment. *Photosynthetica*, 1989, 23: 449~459
- Sage R F, Wedin D A, Li M. The Biogeography of C_4 Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C_4 Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 313~373
- 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
- Chazdon R L. Ecological aspects of the distribution of C_4 grasses in selected habitats of Costa Rica. *Biotropica*, 1978, 10: 265~269
- Rundel P W. The ecological distribution of C_3 and C_4 grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia*, 1980, 45: 354~359
- Boutton T W, Harrison A T, Smith B N. Distribution of biomass of species differing in photosynthetic pathway along an altitudinal transect in southeastern Wyoming grassland. *Oecologia*, 1980, 45: 287~298

- Livingstone D A, Clayton W D. An altitudinal cline in tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quaternary Research*, 1980, 13: 392~402
- Ruthsatz B, Hofmann U. Die Verbreitung von C_4 -Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blatt-anatomic ausgewählter Beispiele. *Phytocoenogia*, 1984, 12: 219~249
- 殷立娟, 李美荣. 中国 C_4 植物的地理分布与生态学研究. 中国 C_4 植物及其与气候环境的关系. *生态学报*, 1997, 17: 350~363
- 李美荣. C_4 光合作用植物名录. *植物生理学报*, 1993, 29(3): 221~240
- 林值芳, 郭俊彦. 广东的 C_4 和 CAM 光合作用植物. *中国科学院华南植物研究所集刊*, 1986, 2: 171~178
- 殷立娟, 祝玲. 东北草原区的 C_3 、 C_4 牧草及其生态分布的初步研究. *应用生态学报*, 1990, 1(3): 237~242
- 殷立娟, 王萍. 中国东北草原植物中的 C_3 和 C_4 合作用途径. *生态学报*, 1997, 17(2): 113~123
- Bender M M. Variations in the $^{13}C/^{12}C$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239~1245
- 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原原生禾本科植物的 $\delta^{13}C$ 与海拔高度的关系. *第四纪研究*, 2003, 23(5): 573~580
- Teeri J A, Stowe L G. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America. *Oecologia*, 1976, 23: 1~12
- Teeri J A, Stowe L G, Livingston D A. The distribution of C_4 species of the Cyperaceae in North America in Relation to Climate. 1980, 47: 307~310
- 唐海萍. 中国东北样带(NECT)的 C_4 植物分布及其与环境因子的相关性. *科学通报*, 1999, 44(4): 245~249
- Beetle A A. Distribution of the native grasses of California. *Hilgardia*, 1947, 17: 309~354
- Collins R P, Jones M B. The influence of climatic factors on the distribution of C_4 species in Europe. *Vegetatio*, 1985, 64: 121~129
- Baker H G. Sources of the naturalized grasses and herbs in California grasslands. In: Huenneke L F, Mooney H A, eds. *Grassland Structure and Function: California Annual Grassland*. Dordrecht: kluwer Academic Publisherse, 1989. 29~38
- Doliner I H, Jolliffe P A. Ecological evidence concerning the adaptive significance of C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Oecologia*, 1979, 38: 23~34
- Ceiling T E, Harris J H, Macfadden B J, et al. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 1997, 389: 153~158[DOI]
- 顾兆炎, 刘强, 许冰, 等. 气候变化对黄土高原末次盛冰期以来 C_3/C_4 植物相对丰度的控制. *科学通报*, 2003, 48(13): 1458~1464 [摘要] [PDF]
- Huang Y, Street-Perrott F A, Metcalfe S E, et al. Climate Change as the Dominant Control on Glacial-Interglacial Variations in C_3 and C_4 Plant Abundance. *Science*, 2001, 293: 1647~1651[DOI]
- Long S P. C_4 Photosynthesis at low temperatures. *Plant Cell Environment*, 1983, 6: 345~363
- Pyankov V I, Mokronosov A T. General trends in changes of the earth's vegetation related to global warming. *Russian Journal of Plant Physiology*, 1993, 40(4): 443~458
- Pyankov V I. C_4 -species of high-mountain deserts of eastern Palmyr. *Russian Journal of Ecology*, 1994, 24: 156~160
- Hattersley P W. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia*, 1983, 57: 113~128
- Long S P, East T M, Baker N R. Chilling damage to photosynthesis in young *Zea mays*. I. Effects of light and temperature-variation on photosynthetic CO_2 assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 1983, 34: 177~188
- Steve P L. Environmental Responses. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C_4 Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 215~249
- 潘守文. 青藏高原太阳总辐射的计算方法. 见: 青藏高原气象科学实验文集(2) 编辑组主编. 青藏高原气象科学实验文集(2). 北京: 科学出版社, 1984. 1~11

(2003-12-16 收稿, 2004-04-30 收修改稿)