

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 月沿青藏公路(兰州-西宁-格尔木-拉萨)、川藏公路(拉萨-林芝)和拉萨-日喀则-亚东一线采集植物标本. 标本采集点分布在 27°42'~40°57' N, 88°93'~103°24' E, 海拔 2210~5050 m 的范围内. 采集点间距根据植被的变化情况控制在 10~50 km 内, 采

用 GPS 定位, 共计 106 个标本采集点. 植物标本采自森林、灌丛、草原、高山草甸、荒漠草原和荒漠等植被类型中. 采集过程中, 尽可能避免受人干扰的地点, 并在每个采集点尽可能采集所有的草本植物. 每种植物标本均采集完整的植株(根、茎、叶、花和果实), 共采集 158 种植物标本.

采集的植物标本由中国科学院西北高原生物研究所进行分类鉴定. 根据已有的国内外 C₄ 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 analysis 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 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 (1σ) 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

考虑这些植物, 只着重讨论 8 个(见表 1)具有 C₄ 植物特征的植物种. 这些 C₄ 植物分属于藜科和禾本科, 藜科 C₄ 植物 2 种, 包括中亚滨藜(*Atriplex centralasiatica*) 和刺沙蓬(*Salsola ruthenica*); 禾本科 C₄ 植物 6 种, 有虎尾草(*Chloris virgata*)、知风草(*Eragrostis ferruginea*)、黑穗画眉草(*Eragrostis nigra*)、云南野古草(*Arundinella yunnanensis*)、固沙草(*Orinus thoroldii*) 和白草(*Pennisetum centrasiaticum*). 这些种属在青藏高原上分布具有如下特征: (1) 在青藏高原高海拔地

区有一定数量的 C₄ 植物分布(表 1). 在海拔 2210~4520 m 的范围内, 106 个植物标本采集地点中共发现 31 个地点有 C₄ 植物. 其中, 海拔 3500 m 以上有 18 个地点, 3800 m 以上 11 个地点, 6 个地点在海拔 4000 m 以上, 最高可达 4520 m; (2) 所发现的 C₄ 植物大部分集中在青藏高原南部地区(表 1). 所有标本采集点分布在北纬 27°42'~39°28' 之间, 其中 27 个点集中在北纬 30°以南地区, 仅有 4 个 C₄ 植物标本采集点来自北纬 35°54' 以北; (3) C₄ 植物出现地区生长季节平均日

表 1 青藏高原 C₄ 植物标本采集点海拔、纬度、经度、生长季节平均日低温和碳同位素值^{a)}

科	种	海拔/m	N	E	生长季节平均日低温/	碳同位素值/‰
藜科	中亚滨藜 <i>Atriplex centralasiatica</i> Iljin	3243	36°27'	98°14'	8.0	-12.70
	刺沙蓬 <i>Salsola ruthenica</i> Iljin	3370	39°17'	94°16'	7.0	-11.20
禾本科	白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i> Tzvel.	2210	36°46'	103°14'	13.1	
		3360	29°54'	93°33'	8.5	-11.84
		3420	35°54'	94°43'	7.3	
		3480	29°53'	93°18'	7.9	-11.99
		3590	29°24'	90°53'	7.5	
		3630	29°16'	90°28'	7.3	-12.54
		3700	29°47'	91°23'	6.8	-11.10
		3780	29°50'	91°44'	6.4	-12.07
		3780	29°21'	89°40'	6.5	
		3850	29°57'	92°51'	5.9	-12.10
		3850	29°20'	88°58'	6.2	
		3870	29°10'	89°02'	6.1	-13.03
		3900	29°46'	90°47'	5.8	-11.95
		4115	30°01'	90°38'	4.6	-11.41
4230	28°37'	89°40'	4.2	-11.39		
4290	28°50'	89°53'	3.9	-11.92		
4520	28°26'	90°24'	2.7	-12.59		
禾本科	云南野古草 <i>Arundinella yunnanensis</i> Keng ex BS Sun & ZH Hu	3115	29°34'	94°29'	9.8	
		3150	29°45'	94°14'	9.6	
		3250	29°48'	93°50'	9.1	-11.42
		4170	29°52'	92°35'	4.3	-11.63
禾本科	知风草 <i>Eragrostis ferruginea</i> (Thunb.) Beauv.	2870	27°25'	88°56'	11.6	
		3150	29°44'	94°07'	9.6	-13.05
		3300	27°30'	88°56'	9.4	-11.28
		3120	29°35'	94°29'	9.8	
		3420	35°54'	94°43'	7.3	
		3480	29°53'	93°18'	7.9	-11.48
		3630	29°16'	90°28'	7.3	
		3700	29°47'	91°23'	6.8	-12.57
禾本科	黑穗画眉草 <i>Eragrostis nigra</i> Nees ex Steud.	3590	29°24'	90°53'	7.5	
		3705	29°20'	90°14'	6.9	
		3750	29°19'	89°53'	6.7	
		3780	29°21'	89°40'	6.5	
		3850	29°20'	88°58'	6.2	-12.61
		4335	30°06'	90°33'	3.4	-13.69
禾本科	固沙草 <i>Orinus thoroldii</i> (Stapf ex Hemsley) Bor, Kew. Bull.	3750	29°19'	89°53'	6.7	
		3780	29°21'	89°40'	6.5	
		3850	29°20'	88°58'	6.2	-12.61
禾本科	虎尾草 <i>Chloris virgata</i> Sw.	3820	29°20'	89°14'	6.3	-13.00

a) 由 38 个高原气象站点的气象数据进行三维内插获得

低温较低,平均仅为7.2(表1)。在31个发现C₄草本的地点中,温度高于10的只有2个点,8~10 8个点,6~8 13个点,小于6 8个点。最低甚至可达2.7; (4)多数C₄植物标本出现在高山草甸和草原群落,少数出现在森林和荒漠草原中。

3 讨论

C₄植物生态学研究表明,C₄植物起源、演化和分布不仅与温度、光照^[4,22~24]和降水(包括季节性分配)有关^[25~28],而且理论上与大气CO₂分压有关^[29]。

植物种群分布调查显示,温度是控制C₄植物分布的主要因素^[4,22~24]。在热带和亚热带一些地区,C₄植物占有草本植物种类的75%^[8],在热带萨瓦纳地区占90%以上^[5]。东亚、北美东部和澳大利亚等地的开阔地带C₄植物含量在30%~75%之间,并呈明显梯度性变化,随纬度增加温度降低C₄植物丰度逐渐降低^[8]。当纬度超过40°~50°时,C₄植物就很少见^[8],在北纬60°以北几乎很难见到C₄植物^[6,7]。地质历史记录显示,北半球中纬度地区,尤其是中国黄土高原和北美平原地区,全新世C₄植被含量显著高于末次冰期^[30,31]。同样在高海拔地区,随着海拔高度的升高温度逐渐降低,C₄植物的丰度逐渐减少,直至消失^[8~13]。进一步的研究显示植物生长季节的温度与C₄植物生长相关性更为密切^[9~11,32~35],而冬季的温度对C₄植物的生长无显著影响^[36]。北美平原地区现代C₄植物分布的调查显示,在夏季最温暖月份平均日低温低于8时,C₄植物几乎不出现^[22]。干旱的中亚地区,生长季节平均日低温低于6~8时,C₄植物基本消失^[33]。青藏高原C₄植物主要集中在高原南部地区,以及随海拔增加生长节日低温降低,C₄植物的种类逐渐减少等分布特征,说明温度同样是控制C₄植物分布的主要因素。

但是本次调查中,有许多C₄植物生长点的温度明显低于世界其他地区。近68%的地点植物生长季节平均日低温低于8,其中低于6的占38%左右,甚至在近2.7的地区也能生长C₄植物,这些点都分布在海拔3800m以上(表1)。这些现象指示青藏高原的一些特殊气候条件,如强光照和相对湿润的夏季,可能为C₄植物在高海拔低温下生长提供了有利条件。

青藏高原的强光照,可能为C₄植物生长在高海拔低温地区起到非常重要的作用。强光照所起的作用,从理论上可能涉及两个方面:(1)在C₄植物随大气CO₂/O₂浓度比值降低,C₄植物可抑制光呼吸作用使固碳效率相对增加,而C₃植物正相反,由于光呼吸

作用加强,光合作用固碳效率将降低^[11];(2)模型研究显示,随大气CO₂分压的降低,C₄植物生长所需的最低温度也将随之下降,能忍受在更低的温度下生长^[29]。但是,C₄植物在高海拔低CO₂分压条件下无论是实现固碳效率的相对增加^[11],还是实现在更低的温度下生长^[29],都需要消耗额外的能量。特别是在低温下,C₄植物需要消耗大量的光能进行光合作用^[37]。恰好青藏高原的光照非常强,日照时间也长,总辐射量可达28 kcal/m²·month^[38],为C₄植物在高海拔低CO₂分压和低温条件下生长提供了大量可利用的能量,弥补了在低温环境中进行光合作用所需能量的不足,使其在高海拔地区实现相对固碳效率的增加,自身忍耐低温能力的增强成为可能。

另外,青藏高原的季节性降水对本地C₄植物的影响可能也是不可忽视的。虽然一些研究者认为中亚高海拔地区生长季节平均日低温2的条件下生长的C₄植物(*Atriplex pamirica*、*Climacoptera lanata*和*Halogeton glomeratus*)可能是极端干旱导致的^[33,34]。但是本次研究发现C₄植物的大部分地区,特别是海拔4000m以上的地点,年降水量都在300mm以上,与中亚地区的气候条件具明显的差异,显然不是干旱引起的。可能正相反,青藏高原地区夏季相对湿润的气候特征反而为C₄植物生长提供了有利条件。虽然植物生理的研究表明,较之C₃植物,C₄植物更能适应水分有限的环境,地质记录也显示气候的干旱程度对C₃/C₄植物的相对丰度具有一定的控制作用^[31]。但当气温低于C₄植物生长所需的最低温时,无论干旱程度如何严重都难以促使C₄植物相对丰度增加^[30]。黄土高原干冷的冰期C₄植物含量显著低于温湿的间冰期,也说明干旱程度对C₄植物的影响处于次要地位^[30]。

其实一些地区植物种群分布的研究早已显示降水的季节性分配状况对C₄植物的生长比气候干旱程度显得更为重要^[25~28]。C₄植物更适合在降水集中于夏季的环境生长,而在降水集中于冬季、夏季干燥的地中海型环境中,C₄植物就较少^[25~27]。青藏高原南部地区降水的季节性分配非常明显,一年的降水主要集中在夏季。根据近10年西藏38个气象站点的降水量统计分析显示,青藏高原南部地区植物生长季节的降水量占78.9%,一些地区甚至可达95%以上。这种气候特征对C₄植物生长的有利性不仅在于为其提供了充足的水分,而且可能还为其提供了一定的生长空间,因为干旱的春季不利于C₃植物的生长^[28,30]。

通过对青藏高原 C₄ 植物的初步调查显示, 高海拔地区有一定的 C₄ 植物生长, 它们生长所需最低温显著低于平原地区. 在低 CO₂ 背景下, 强光照和降水集中于高温季节的气候特征, 可能为 C₄ 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 C₄ 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 C₄ 植物生长, 这并不意味着其他地区完全无 C₄ 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 C₄ 植物的同时, 进一步从 C₄ 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

- 1 Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia*, 1997, 112: 285~299[DOI]
- 2 Sage R F, Meirong L, Monson R K. The taxonomic distribution of C₄ photosynthesis. In: Sage R F, Monsoon R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 551~584
- 3 Sage R F, Monsoon R K. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 1~596
- 4 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
- 5 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
- 6 Schwarz A G, Redmann R E. C₄ grasses from the boreal forest region of northern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 1988, 66: 2424~2430
- 7 Schwarz A G, Redmann R E. Photosynthetic properties of C₄ grass (*Spartina gracilis* Trim.) from northern environment. *Photosynthetica*, 1989, 23: 449~459
- 8 Sage R F, Wedin D A, Li M. The Biogeography of C₄ Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors, In: Sage R F, Monsoon R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 313~373
- 9 Cavagnaro J B. Distribution of C₃ and C₄ grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, 1988, 76: 273~277
- 10 Chazdon R L. Ecological aspects of the distribution of C₄ grasses in selected habitats of Costa Rica. *Biotropica*, 1978, 10: 265~269
- 11 Rundel P W. The ecological distribution of C₃ and C₄ grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia*, 1980, 45: 354~359
- 12 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

- 13 Livingstone D A, Clayton W D. An altitudinal cline in tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quaternary Research*, 1980, 13: 392~402
- 14 Ruthsatz B, Hofmann U. Die Verbreitung von C₄-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blatt-anatomic ausgewählter Beispiele. *Phytocoenogia*, 1984, 12: 219~249
- 15 殷立娟, 李美荣. 中国 C₄ 植物的地理分布与生态学研究. 中国 C₄ 植物及其与气候环境的关系. *生态学报*, 1997, 17: 350~363
- 16 李美荣. C₄ 光合作用植物名录. *植物生理学报*, 1993, 29(3): 221~240
- 17 林值芳, 郭俊彦. 广东的 C₄ 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
- 18 殷立娟, 祝玲. 东北草原区的 C₃、C₄ 牧草及其生态分布的初步研究. *应用生态学报*, 1990, 1(3): 237~242
- 19 殷立娟, 王萍. 中国东北草原植物中的 C₃ 和 C₄ 合作用途径. *生态学报*, 1997, 17(2): 113~123
- 20 Bender M M. Variations in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239~1245
- 21 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 等. 青藏高原原生禾本科植物的 δ¹³C 与海拔高度的关系. *第四纪研究*, 2003, 23(5): 573~580
- 22 Teeri J A, Stowe L G. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia*, 1976, 23: 1~12
- 23 Teeri J A, Stowe L G, Livingstone D A. The distribution of C₄ species of the Cyperaceae in North America in Relation to Climate. 1980, 47: 307~310
- 24 唐海萍. 中国东北样带(NECT)的 C₄ 植物分布及其与环境因子的相关性. *科学通报*, 1999, 44(4): 245~249
- 25 Beetle A A. Distribution of the native grasses of California. *Hilgardia*, 1947, 17: 309~354
- 26 Collins R P, Jones M B. The influence of climatic factors on the distribution of C₄ species in Europe. *Vegetatio*, 1985, 64: 121~129
- 27 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
- 28 Doliner I H, Jolliffe P A. Ecological evidence concerning the adaptive significance of C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Oecologia*, 1979, 38: 23~34
- 29 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]
- 30 顾兆炎, 刘强, 许冰, 等. 气候变化对黄土高原末次盛冰期以来 C₃/C₄ 植物相对丰度的控制. *科学通报*, 2003, 48(13): 1458~1464 [摘要] [PDF]
- 31 Huang Y, Street-Perrott F A, Metcalfe S E, et al. Climate Change as the Dominant Control on Glacial-Interglacial Variations in C₃ and C₄ Plant Abundance. *Science*, 2001, 293: 1647~1651[DOI]
- 32 Long S P. C₄ Photosynthesis at low temperatures. *Plant Cell Environment*, 1983, 6: 345~363
- 33 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
- 34 Pyankov V I. C₄-species of high-mountain deserts of eastern Palmyr. *Russian Journal of Ecology*, 1994, 24: 156~160
- 35 Hattersley P W. The distribution of C₃ and C₄ grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia*, 1983, 57: 113~128
- 36 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 CO₂ assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 1983, 34: 177~188
- 37 Steve P L. Environmental Responses. In: Sage R F, Monsoon R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 215~249
- 38 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》* 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)