

文章编号 :1000-4025(2004)06-1052-05

基于稳定碳同位素技术研究青藏高原 东部高寒区植被的光合型*

李明财^{1,2}, 易现峰^{1,3}, 李来兴^{1*}, 张晓爱¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 2 中国科学院研究生院, 北京 100080 ;
3 中国科学院兰州地质研究所气体地球化学国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要 通过对青藏高原东部玛多县境内高寒地区 20 个科、38 个属、62 种植物叶片的稳定性碳同位素的测定, 来确定植物群落的光合型。结果表明, 所测定的 62 种植物的稳定性碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)介于- 28.6‰和- 25.2‰之间, 说明这 62 种植物均属于 C₃ 植物, 没有 C₄ 植物或 CAM 植物。植物这种光合型的分布与该研究区的环境因素有密切关系, 低温是该区没有 C₄ 植物分布的关键因素, 同时光合型的分布也反映了植物对独特地理环境的适应。

关键词 $\delta^{13}\text{C}$ 光合型 青藏高原

中图分类号 Q 945.1 文献标识码 A

Photosynthetic pathways of plants grown in alpine and cold region in the East Qinghai-Tibet Plateau based on stable carbon isotope values

L IM ing-cai^{1,2}, Y I X ian-feng^{1,3}, L I L ai-xing^{1*}, Z H A N G X iao-ai¹

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China ; 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China ; 3 The State Key Laboratory of Gas Geochemistry, Lanzhou Institute of Geology, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract Using the measurement of stable carbon isotopes in leaves, we investigate photosynthetic pathway of 62 plant species grown in alpine and cold region, southeast of Qinghai, China. The results indicate that the $\delta^{13}\text{C}$ values of plants have a narrow range from - 28.6‰ to - 25.2‰, which means that none of the species examined belongs to C₄ and CAM (Crassulaceous Acid Metabolism) photosynthetic pathway and all of these species perform photosynthesis through the C₃ pathway. This may be affected by many kinds of environmental factors and temperature is the most important one in this study. At the same time, this is likely due to a long-term adaptation to the adverse environments at Qinghai-Tibet Plateau.

Key words $\delta^{13}\text{C}$ value ; photosynthetic pathway ; Qinghai-Tibet Plateau

自然界中植物的光合作用存在 3 种类型 C₃ 途径、C₄ 途径和 CAM 途径, 相对应的植物被称为 C₃ 植物、C₄ 植物和 CAM 植物。3 种植物在生物化学

超微结构和解剖学等特征方面存在许多不同之处。鉴定光合型的方法通常有以下几种: 根据叶片的花环结构(Kranz)、CO₂ 补偿浓度、光合速率、利用植物

* 收稿日期 2003-11-13 修改稿收到日期 2004-02-10
基金项目 国家自然科学基金项目(30270217)
作者简介 李明财(1976-), 男(汉族), 硕士研究生。
* 通讯联系人。Correspondence to L I L ai-xing

叶片中的光合作用关键羧化酶 PEPC 和 RuBPC 的活性比值、判别分析法^[1~7],此研究发现植物有机碳同位素组成为一种鉴定植物光合型的有效方法。植物稳定碳同位素组成现已作为植物光合作用途径的特征性指标^[8,9]。自然界中存在 2 种稳定性同位素,¹²C 和 ¹³C,大多数碳为 ¹²C(占 98.9%),极少数为 ¹³C(仅占 1.1%)。2 种同位素在不同植物间分配是不均匀的,这种碳同位素的分配模式能够揭示碳转移过程中的物理化学信息。由于 CO₂ 在进入植物体过程中发生了碳同位素的分馏,所以植物体内 $\delta^{13}\text{C}$ (¹³C/¹²C)要小于大气中的 $\delta^{13}\text{C}$ (¹³C/¹²C)。研究发现 C₄ 植物碳同位素比值 $\delta^{13}\text{C}$ (¹³C/¹²C)在 -6‰~-19‰之间,平均为 -12.5‰,而 C₃ 植物碳同位素比值在 -22‰~-34‰之间,平均为 -27‰^[10,11]。碳同位素组成的不同是由于在最初羧化酶对较重碳同位素(¹³C)分馏所致。国外对于应用植物稳定碳同位素研究植物光合型已较为普遍^[12~14]。在中国,自林植芳和郭俊彦^[15]首次应用稳定碳同位素技术鉴定了生长在广东地区植物的光合型之后,已有数篇文章报道了稳定碳同位素在鉴定植物光合型的应用^[6,8,16]。

被称为“世界第三极”的青藏高原,高寒草甸生态系统为主要部分,是研究高寒草甸生态系统结构和功能以及全球变化的理想场所。研究青藏高原高山植物及其生态系统长期忍受极端气候环境(如强烈的太阳辐射、寒冷的气候条件、缺少降水、低气压和频繁的疾风与冰雹等)的生理生态特性及其地理分布,在当今全球变化中具有重要的意义^[17~19]。然而迄今有关青藏高原植物稳定碳同位素组成研究及其光合作用途径的系统报道很少^[20]。玛多县位于青藏高原东部境内的高寒草甸生态系统由于受干旱、低温等环境因素以及人为过度放牧的影响,使植被开始退化,有的地方伴有大的半荒漠出现,草地处于由高寒草甸向高寒草原化草甸的退化演替过程中。本实验以玛多县境内的高寒草甸、半荒漠及过渡区植物为研究对象,用稳定碳同位素这一先进手段高寒区植物生长发育的光合作用途径,通过对 62 种叶片碳稳定同位素的研究,探讨高寒地区植物稳定碳同位素分馏的特点,以此鉴定该地区植被光合型,为高寒区植被恢复和维持物种多样性提供依据,为青藏高原高寒区植被发育规律的研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本项研究在青海省果洛藏族自治州玛多县境内进行。玛多县位于青藏高原的东部,平均海拔 4 300 m。年平均气温 -4.3 左右,极端最高和最低气温分别是 7.3 和 -48。该地区没有明显的四季之分,只有冷暖之分,5~10 月为暖季,11 月~4 月为冷季,6~9 月是雨季。年平均降雨量为 307.6 mm,大部分以冰雪和暴风雨的形式存在。年蒸发量为 1 264 mm。该地区植被类型主要为高寒草甸或半荒漠。研究地区植物群落值相对简单,便于进行植物碳同位素比值分析。

1.2 样品的采集与分析

于 2003 年植物生长茂盛季节(7~8 月)收集研究区内方圆 1 km 范围内的植物叶片(尽量收集到其中所有物种)。共收集到本研究区内分属于 20 科、38 属的 62 种植物叶片,对其进行稳定同位素分析。每一分析样品均由 3 株个体混合而成。尽量采集开阔平坦环境下生长的植物个体,从而避开局部光照和水分的影响。在实验室内将植物叶片洗净,放到 70 恒温箱中 48 h 烘至恒重,粉碎,过 80 目筛制成供试样品。在中国科学院兰州地质所质谱室进行稳定同位素分析,取处理好的样品 3~5 mg 放入真空的燃烧管,并加入催化剂和氧化剂,在 800 下气化,燃烧产生的 CO₂ 经结晶纯化后,用质谱仪(Mat)测定碳同位素的比值,以 PDB (Pee Dee Belemnite) 为标准,根据下面公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = \left\{ \left[\left(\frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} \right)_{\text{sample}} - \left(\frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}} \right] / \left(\frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}} \right\} \times 1000\text{‰}$$

其中 $\delta^{13}\text{C}$ 为样品稳定碳同位素比值(‰)。系统误差不超过 0.2‰。

2 结果与分析

我们共采集和分析了该地区分属于 20 科、38 属的 62 种植物,稳定同位素比值见表 1。在采集的 20 科 62 种植物当中,忍冬科、唇形科、鸢尾科、报春花科、伞形科、茄科、瑞香科、紫草科分别有 1 种植物,藜科、十字花科和石竹科分别有 2 种,毛茛科和蓼科分别有 3 种,豆科、蔷薇科和龙胆科分别有 4 种,禾本科分别有 5 种,玄参科 6 种,莎草科 7 种,菊科有 11 种。表 1 同时给出了所采到植物的基本特征。

表 1 研究区植物的稳定碳同位素比值及其光合作用类型

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ values and photosynthetic pathway of plant species in the study area

科名 Family	种名 Species	基本特征 Basis character	$\delta^{13}\text{C}$ 值 $\delta^{13}\text{C}$ value	光合型 Photosynthetic path ways
紫草科 Boraginaceae	微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	D, F, A	- 27. 6	C ₃
忍冬科 Caprifoliaceae	矮生忍冬 <i>Lonicera minuta</i>	Sh, F, P	- 26. 2	C ₃
石竹科 Caryophyllaceae	甘肃雪灵芝 <i>Arenaria kansuensis</i>	D, F, A	- 26. 5	C ₃
石竹科 Caryophyllaceae	藓状雪灵芝 <i>Arenaria bryophylla</i>	D, F, P	- 26. 1	C ₃
藜科 Chenopodiaceae	中亚滨藜 <i>Atriplex centralasiatica</i>	D, F, A	- 26. 6	C ₃
藜科 Chenopodiaceae	垫状驼绒藜 <i>Ceratoides compacta</i>	D, F, A	- 27. 2	C ₃
菊科 Compositae	盐地风毛菊 <i>Saussurea salsa</i>	D, F, P	- 26. 5	C ₃
菊科 Compositae	柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	D, F, P	- 27. 0	C ₃
菊科 Compositae	蒲公英 <i>Taraxacum monogolicum</i>	D, F, P	- 26. 1	C ₃
菊科 Compositae	草地风毛菊 <i>Saussurea amara</i>	D, F, P	- 26. 1	C ₃
菊科 Compositae	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	D, F, P	- 27. 3	C ₃
菊科 Compositae	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	D, F, P	- 26. 4	C ₃
菊科 Compositae	沙生风毛菊 <i>Saussurea arenaria</i>	D, F, P	- 26. 7	C ₃
菊科 Compositae	美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	D, F, P	- 26. 0	C ₃
菊科 Compositae	矮丛风毛菊 <i>Saussurea eopygmaea</i>	D, F, P	- 27. 1	C ₃
菊科 Compositae	大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>	D, F, A	- 27. 3	C ₃
菊科 Compositae	臭蒿 <i>Artemisia hedini</i>	D, F, P	- 26. 2	C ₃
十字花科 Cruciferae	藏芥 <i>Hedinia tibetica</i>	D, F, P	- 25. 5	C ₃
十字花科 Cruciferae	虬果芥 <i>Neotorularia humilis</i>	D, F, P	- 27. 8	C ₃
莎草科 Cyperaceae	青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	M, S, P	- 27. 1	C ₃
莎草科 Cyperaceae	圆囊苔草 <i>Carex orbicularis</i>	M, S, P	- 27. 1	C ₃
莎草科 Cyperaceae	矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	M, S, P	- 26. 4	C ₃
莎草科 Cyperaceae	西藏蒿草 <i>Kobresia schoenoides</i>	M, S, P	- 27. 6	C ₃
莎草科 Cyperaceae	双柱头 <i>Scirpus distigmaticus</i>	M, S, P	- 26. 2	C ₃
莎草科 Cyperaceae	黑褐苔草 <i>Carex atrifusca</i>	M, S, P	- 26. 4	C ₃
莎草科 Cyperaceae	喜马拉雅蒿草 <i>Kobresia royleana</i>	M, S, P	- 25. 6	C ₃
龙胆科 Gentianaceae	麻花苣 <i>Gentiana straminea</i>	D, F, P	- 25. 2	C ₃
龙胆科 Gentianaceae	达乌里秦苣 <i>Gentiana dahurica</i>	D, F, P	- 26. 7	C ₃
龙胆科 Gentianaceae	线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	D, F, P	- 26. 4	C ₃
龙胆科 Gentianaceae	湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	D, F, A	- 27. 2	C ₃
禾本科 Gramineae	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	M, G, P	- 25. 7	C ₃
禾本科 Gramineae	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	M, G, P	- 26. 8	C ₃
禾本科 Gramineae	早熟禾 <i>Poa annua</i>	M, G, A	- 27. 6	C ₃
禾本科 Gramineae	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	M, G, P	- 27. 5	C ₃
禾本科 Gramineae	洽草 <i>Koeleria cristata</i>	M, G, P	- 27. 7	C ₃
鸢尾科 Iridaceae	蓝花卷鞘鸢尾 <i>Iris ionantha</i>	D, F, P	- 26. 8	C ₃
唇形科 Labiateae	异叶青兰 <i>Draconopetalum heterophyllum</i>	D, F, P	- 28. 5	C ₃
豆科 Leguminosae	镰形棘豆 <i>Oxytropis falcata</i>	D, F, P	- 27. 5	C ₃
豆科 Leguminosae	茵垫黄芪 <i>Astragalus matam</i>	D, F, P	- 26. 9	C ₃
豆科 Leguminosae	直立黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i>	D, F, P	- 25. 8	C ₃
豆科 Leguminosae	披针叶黄芪 <i>Themopsis lenceolata</i>	D, F, P	- 26. 7	C ₃
蓼科 Polygonaceae	西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	D, F, P	- 26. 5	C ₃
蓼科 Polygonaceae	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	D, F, P	- 26. 0	C ₃
蓼科 Polygonaceae	细叶蓼 <i>Polygonum tenuifolium</i>	D, F, P	- 25. 8	C ₃
报春花科 Primulaceae	海乳草 <i>Glaux maritima</i>	D, F, P	- 26. 4	C ₃
毛茛科 Ranunculaceae	单花翠雀花 <i>Delphinium candellabrum</i>	D, F, P	- 27. 3	C ₃
毛茛科 Ranunculaceae	露蕊乌头 <i>Aconitum gymnanthum</i>	D, F, A	- 26. 6	C ₃
毛茛科 Ranunculaceae	铁棒锤 <i>Aconitum pendulum</i>	D, F, P	- 27. 3	C ₃
蔷薇科 Rosaceae	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	D, F, P	- 26. 9	C ₃
蔷薇科 Rosaceae	多头委陵菜 <i>Potentilla multiceps</i>	D, F, P	- 26. 0	C ₃
蔷薇科 Rosaceae	蕨麻 <i>Potentilla anserina</i>	D, F, P	- 28. 2	C ₃
蔷薇科 Rosaceae	无尾果 <i>Coluria longifolia</i>	D, F, P	- 27. 2	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	短穗兔耳草 <i>Lagotis brachystachya</i>	D, F, P	- 27. 1	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	D, F, P	- 26. 3	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	阿拉善马先蒿 <i>Pedicularis alaskanica</i>	D, F, P	- 28. 6	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	斑唇马先蒿 <i>Pedicularis longiflora</i>	D, F, A	- 26. 8	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	D, F, A	- 27. 0	C ₃
玄参科 Scrophulariaceae	青藏马先蒿 <i>Pedicularis przewalskii</i>	D, F, P	- 27. 5	C ₃
茄科 Solanaceae	马尿泡 <i>Prezowskia tangutica</i>	D, F, P	- 26. 0	C ₃
瑞香科 Thymelaeaceae	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	D, F, P	- 26. 8	C ₃
伞形科 Umbelliferae	迷果芹 <i>Sphallerocarpus gracilis</i>	D, F, P	- 25. 8	C ₃

注 A, P, D, M, F, S, G, Sh 分别表示一年生, 多年生, 双子叶植物, 单子叶植物, 杂草, 莎草, 禾本科类, 灌丛。

Notes A, P, D, M, F, S, G, Sh in Table 1 stand for annual, perennial, dicotyledonous, monocotyledonous, forb, sedge, grass, and shrub, respectively.

由表 1 可知,所测植物的稳定碳同位素比值分布在一个很小的范围- 25.2‰~ - 28.6‰之间。根据 C_3 (- 22‰~ - 34‰)和 C_4 (- 6‰~ - 19‰)植物不同的稳定碳同位素比值分布范围,表明所测植物中没有 C_4 植物,该区所有的植物光合型都属于 C_3 。因为所测试 62 种植物基本上包括了该研究区方圆 1km 内的所有植物,也包括了赵佐成研究该区植物群落得出的植物种^[21],可以代表该地区高寒草甸、半荒漠及过渡区的主要植被类型,由此认为该地区没有 C_4 植物的分布。另外,该研究区气候具有高原大陆性气候的特点,是唐古特地区中植物种类最贫乏的地区,本区系的高山特化和寒旱化适应现象特别突出^[22],因此该研究植物种能够代表高山特化和寒旱化适应的高原高山分布的草本类型,具有很广泛的代表性。尽管如此,更广泛区域植物光合型的研究还需要结合其它多种光合型研究方法进一步验证。测试结果中大部分与王启基和杨福国^[23]的结果相一致,但有的植物却与他们的结果相矛盾。他们用解剖学的方法鉴定了海北高寒草甸垂穗披碱草为 C_4 植物,基于稳定碳同位素技术在揭示植物光合作用途径方面的准确性和可靠性,从该植物的 $\delta^{13}C$ 值为- 26.8‰,可以看出是 C_3 植物。这一结果与 Waller and Lewis 应用 CO_2 浓度补偿法研究北美草原得出的结果一致^[12]。另外,王松和何新华^[24]利用光合速率差异(C_3 : 15~ 35 $mg CO_2/dm^2 \cdot h$; C_4 : 40~ 80 $mg CO_2/dm^2 \cdot h$)来区分 C_3 和 C_4 植物,结合垂穗披碱草的光合速率($< 25 mg CO_2/dm^2 \cdot h$)^[25]断定该植物为 C_3 植物。测得的数据得出双子叶植物的 $\delta^{13}C$ (- 26.7‰)与单子叶植物的 $\delta^{13}C$ (- 26.8‰)之间没有明显的差异。但是,一年生植物与多年生植物间稳定碳同位素组成差异非常明显,一年生植物 $\delta^{13}C$

(- 27.1‰)明显比多年生植物 $\delta^{13}C$ (- 26.7‰)偏轻。根据植物的稳定碳同位素组成可以指示植物的水分利用效率理论^[26,27],一年生植物 $\delta^{13}C$ 较多年生植物偏轻,说明在青藏高原尤其是干旱缺雨区一年生植物利用水分能力要低于多年生植物,也就是说在该地区多年生植物更易于得到进化。该地区为什么没有 C_4 植物的分布?有必要通过解释这些植物的环境条件来解决这个问题。如上面所述,位于青藏高原东部的果洛藏族自治州玛多县,平均海拔 4 300 m。年平均气温在- 4.3 左右,极端最高和最低气温分别是 7.3 和- 48。该地气候主要受东南季风和西伯利亚高压影响,是典型的大陆性季风气候,冬季漫长而寒冷,夏季短暂。平均降水量为 307.6 mm。且大部分集中在短暂的生长季节夏季(5~ 9月)。 C_4 植物的分布与多种环境因子有关,而不是单个环境因子决定的。早期的研究把 C_4 植物归纳为炎热环境下的产物^[28]。唐海萍^[3]在研究东北样带 C_4 植物分布中发现温度和降水共同制约着 C_4 植物的分布, C_4 植物出现的频率与温度正相关,而与降水呈现负相关。该研究区内年平均降水量仅有 307.6 mm,而蒸发量 1264 mm,属于干旱区,满足 C_4 植物的进化或分布对水分的要求。且该地区降水多以冰雪和暴风雨的形式,光照充足,足以满足光合作用对光照的要求。但是该区虽处低纬度,但海拔在 4 300 m,所以温度极低(7.3),不利于 C_4 植物生长。所以作者认为该研究区内没有 C_4 植物分布与本地的气候有关,或者说是 C_3 植物对本地区特定环境的一种适应,特别是对青藏高原高寒地区长期低温的一种适应。温度是该地区无 C_4 植物的最关键因素。这同时支持了在生长期最高温度低于 8 时有较少或根本没有 C_4 植物的假设^[29]。

致谢 植物标本承蒙中国科学院西北高原生物研究所刘尚武研究员及何廷农研究员帮助鉴定,特此致谢。

参考文献:

- [1] HATTERLEY P W. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate[J]. *Oecologia*, 1983, 57: 113- 128.
- [2] TANG H P (唐海萍), JIANG G M (蒋高明), ZHANG X S (张新时). Application of discriminant analysis in distinguishing plant photosynthetic types—A case study in northeast China transect (NECT) area[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1999a, 41: 132—138 (in Chinese).
- [3] TANG H P (唐海萍). C_4 plant distribution of A long northeast china transect (NECT) and their relation with environmental factors[J]. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 1999, 44: 416—421 (in Chinese).
- [4] DOWNTON W J S and TREGUNNA E B. Carbon dioxide compensation—its relation to photosynthetic carboxylation reaction, systematics of Gramineae, and leaf anatomy[J]. *Can. J. Bot.*, 1968, 46: 207—215.
- [5] WALLER S S, LEWIS J K. Occurrence of C_3 and C_4 photosynthetic pathways in North American grasses[J]. *J. Range Manage.*, 1979, 32: 12—28.

- [6] Y N L J(殷立娟), WANG P(王萍). Distribution of C₃ and C₄ photosynthetic pathways of plants on the steppe of Northeastern China [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1997, 17(2): 113—123(in Chinese).
- [7] SHID C(石德成), Y N L J(殷立娟), ZHU L(祝玲). A simple and direct method for determining activity ratio between RuBPCase and PEPCase and application of the ratio to identifying the photosynthetic pathway of forage plant[J]. *Journal of Northeast Normal University(Nat Sci Ed.)* (东北师范大学学报·自然科学版), 1991, 3: 87—91(in Chinese).
- [8] L N Z F(林植芳). Application of Stable Carbon Isotope in Plant Physiology and Ecology[J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1990, 3: 1—6(in Chinese).
- [9] STERNBERG L O, DEN ROM J, JOHN SON H B. Isotope ratios of cellulose from plants having different photosynthetic pathways[J]. *Plant Physiology*, 1984, 74: 557—561.
- [10] BENDER M M. Variation in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation[J]. *Phytocchemistry*, 1971, 10: 1239—1244.
- [11] SMITH B N, EPSTEIN S. Two categories of ¹³C/¹²C ratios for higher plants[J]. *Plant Physiol*, 1971, 47: 380—384.
- [12] WALLER S S, LEWIS J K. Occurrence of C₃ and C₄ photosynthesis in North American grasses[J]. *J Range Manag*, 1979, 32: 12—28.
- [13] ZIEGLER H, BATANOUN Y K H, SAN KHLA N. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq[J]. *Oecologia*, 1981, 48: 93—99.
- [14] EHLERNGER J R, L N Z F, FIELD C B. Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest[J]. *Oecologia*, 1987, 72: 109—114.
- [15] L N Z F(林植芳), GUO J Y(郭俊彦). New C₄ and CAM photosynthetic pathway plants[J]. *Wuhan Bot Res* (武汉植物研究), 1988, 6: 371—374 (in Chinese).
- [16] TANG H P(唐海萍), LIU S R(刘书润), ZHANG X S(张新时). The C₄ plants in Inner Mongolia and their eco-geographical characteristics[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1999b, 41: 420—424 (in Chinese).
- [17] L N Q(林清), WANG S L(王绍令), ZHAO L(赵林). The records of atmospheric CO₂ derived from the stable carbon isotope composition of buried plant tissues in perennial frozen lacustrine sediments[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2001, 23(1): 22—27(in Chinese).
- [18] QIR H(祁如虎), LI Y Z(李有忠), FAN J P(范建平). The idioblasts and their ecological significance in leaves of 16 alpine plants[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1998, 18(2): 270—276(in Chinese).
- [19] ZHANG S Y(张树源), WU H(武海), WU S(吴姝), SHEN Y G(沈允钢), GUO L W(郭连旺). Photoinhibition of photosynthesis of plants leaves in Qinghai plateau and Shanghai plain locality[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1999, 19(1): 56—66(in Chinese).
- [20] LI X B(李相博), CHEN J F(陈践发), ZHAN P Z(张平中), LIU G X(刘光秀). The Characteristics of carbon isotope composition of modern plants over Qinghai Tibet Plateau (NE) and its climate information[J]. *Acta Sedimentologica Sin* (沉积学报), 1999, 17: 5—9(in Chinese).
- [21] ZHAO Z C(赵佐成), LUO D Z(罗定泽), ZENG Z Y(曾宗永). A preliminary study on the plant communities of colden mining area of xianalayi valley in Qinghai province [J]. *Journal of Sichuan Normal University* (四川师范大学学报), 1998, 21(3): 320—326(in Chinese).
- [22] WU Y H(吴玉虎). The floristic characteristics in the source area of the yellow river in China[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1995, 15(1): 82—85 (in Chinese).
- [23] WANG Q J(王启基), YANG F T(杨福圃). A preliminary study on the anatomical characteristics of C₃ and C₄ plants in alpine meadow [J]. *Acta Biol Plant Sin* (高原生物学集刊), 1981, 4: 1—10(in Chinese).
- [24] WANG S(王松), HE X H(何新华). Plants with C₃ and C₄ pathway in Yunnan province[J]. *Journal of Yunnan Normal University* (云南师范大学学报), 1991, 11(2): 69—75(in Chinese).
- [25] ZHANG S Y(张树源), WU H(武海), LU G Q(陆国泉). The physiological ecology studies on plants in Qinghai plateau II. The photosynthesis of plants in alpine meadow [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1993, 13(4): 302—307(in Chinese).
- [26] FARQUHAR G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. *Austr J Plant Physiol*, 1982, 9: 121—137.
- [27] SUN Z J, LIVINGSTON N J, Guy R D, ETHIER G J. Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce(Picea Glauca Voss) seedlings[J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19: 887—894.
- [28] TAIZ L, ZEIGER E. *Plant Physiology*[M]. Redwood City: Benjamin/Cummings Publ Co. Inc, 1991.
- [29] TEERIJA A, STOWEL G. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America[J]. *Oecologia*, 1976, 40: 1—12.