

浑善达克沙化草地 C₄ 植物资源及其与植被演替的关系

王仁忠

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究重点实验室, 北京 100093)

摘要:根据野外调查和文献资料研究了浑善达克沙化草地 C₄ 植物的种类组成及其与沙化草地植被演替的关系。浑善达克沙化草地共有野生 C₄ 植物 27 种, 分属于 7 科、22 个属, 其中以禾本科最多, 有 16 种, 藜科次之, 有 6 种。该区域的 C₄ 植物中 1 年生植物约占 63 %, 且多为沙化演替的先锋物种。C₄ 植物数量和 C₄/C₃ 比基本随沙化演替的进行而增加, 尤其在弃耕地和流动沙丘阶段 C₄/C₃ 比均在 20 % 以上, 体现了 C₄ 植物抗逆性强的生物学特点。

关键词:C₄ 植物; C₄/C₃ 比; 沙化草地; 植被演替

C₄ plants and their relations with desertification in Hunshandake desert grassland

WANG Ren-Zhong (Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10): 2225~2229.

Abstract: World wide, more than 1700 C₄ plant species have been identified since the work of Downton and Tregunna (1968) and Black (1971). Most of these studies focused on the classification of plant species as to their photosynthetic pathway types (C₃, C₄ and CAM), geographic distribution of C₄ plants and their relationships with climatic patterns. But very few have looked at the relations between C₄ species and vegetation dynamics, especially in deserts and dry regions. C₄ plants and their relations with desertification in Hunshandake desertification grassland were studied based on field survey and references. Of the total 169 species, in 98 genera and 30 families, identified in the region, only 27 species, in 7 families and 22 genera, were found with C₄ photosynthetic pathway. This indicated that the C₄ species mainly occurred in a few families in the region, but most of these species were common species and related with vegetation dynamics. More *Gramineae* (16 species) and *Chenopodiaceae* species (6 species) were identified as C₄ species (16 species) in the desertification grassland, this suggests that *Gramineae* is the leading family with C₄ photosynthesis, followed by *Chenopodiaceae*. Of the 27 C₄ species, 63 % were in therophyte and most of these therophyte C₄ species occur in early succession stages because they could use the limited water resource in the growing season and survive the dry season in the form of dormant seeds. The number of C₄ species and proportion of C₄/C₃ increase with desertification indicated that C₄ species might have higher tolerance to environmental stresses (*e. g.* dry and poor soil) and could make greater contribution to sand land restoration in Hunshandake desert.

Key words: C₄ species; C₄/C₃; desertification grassland; vegetation succession

文章编号: 1000-0933(2004)10-2225-05 中图分类号: Q948, S812 文献标识码: A

自 Downton 和 Tregunna、Black 对植物不同光合途径类型进行划分后^[1~3], 国外关于 C₃、C₄ 和 CAM 植物鉴定和分类的研究已经很深入, 但这些研究工作主要集中在 C₃、C₄ 和 CAM 植物的鉴定^[2, 4~6]、地理分布及其与气候的关系等方面^[7~13]。近年来关于 C₄ 植物分布与植物生活型和植被动态关系的研究逐渐受到人们的关注^[14~17]。目前已有 1700 多种植物被鉴定为具有 C₄ 光合途径^[9], 一些研究者估计全世界约有 5000~6000 种 C₄ 植物, 包括半数的禾本科植物和 1000 多种双子叶植物^[9, 15]。虽然 C₄

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KSCX1-08-03, KSCX2-SW-107)

收稿日期: 2003-06-27; 修订日期: 2003-10-15

作者简介: 王仁忠 (1964~), 男, 博士, 研究员, 主要从事植物生态学研究。E-mail: wangrz@ns. ibcas. ac. cn

Foundation item: The Knowledge Innovation Key Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX1-08-03, KSCX2-SW-107)

Received date: 2003-06-27; Accepted date: 2003-10-15

Biography: WANG Ren-Zhong, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: wangrz@ns. ibcas. ac. cn

植物占全球植物数量的比重很少,但全球约 18%的植物产量来源于这些植物。 C_4 植物的分布不但与气候变化相关,而且与植被演替过程中物种的变化相联系。一些研究中发现抗逆性较强的 C_4 植物往往是植被演替的先锋种类,在植被恢复演替中的作用显著^[15,16]。我国关于 C_3 、 C_4 植物的研究工作相对较少,主要集中在植物光合途径的判定方面^[5,6,18,19]。而关于 C_4 植物的分布与植被动态关系的研究尚未见报道。虽然 C_4 植物不是草地的主要牧草资源,其植物产量不足总产量的 10%,但却是草地动态的重要指示植物,因而对判断草地状况有重要的指示作用^[17]。因此,探讨 C_4 植物与气候和植被动态的关系对研究植被演替理论和退化草地的恢复重建等均有重要的指导意义。

浑善达克沙地(42°07′~43°52′N, 111°35′~117°44′E)位于锡林郭勒草原区中部,面积约为 3 万 km²,是长期沉积而成的风成沙区,植物比较稀疏,是我国北方典型的生态脆弱带,同时又是华北和京津地区主要的风沙源区之一。近年来,随着人口压力增加和草地的不合理利用,导致部分地区出现严重的沙漠化和植被退化现象,春季大风形成的沙尘暴严重影响华北和京津地区的生态安全,因而该地已经成为京北地区生态建设的重要区域之一。但目前,对该地区生态环境恢复的主要生态过程和应采用对策的意见不一致,导致当地的生态建设中出现一些不符合客观规律的现象。因此在该地区开展 C_4 植物分布及其与土地利用的关系研究,既可以从理论上探讨干旱区沙化草地生态恢复的规律,丰富生态学理论,又能为制订适合当地环境条件的生态建设方案提供参考依据。

1 研究地点与研究方法

本研究在浑善达克沙地东南部、多伦县城北部 50km 的沙化草地上进行,这里 60%的土地处于不同程度的沙化,流动沙丘面积约占 30%。该地位于蒙古高原的东部,海拔高度在 1200~1350m 之间。沙地的主要土壤类型为风沙土,但草地和农田则主要为淡栗钙土。该区域属半干旱区大陆性季风气候,所以四季分明,春季干旱、多风、少雨;夏季炎热、雨量充沛;秋季凉爽、早霜;冬季漫长、寒冷。年均温度在-0.2~2.0℃之间。年降水量为 100~380mm,且分布不均匀,70%集中在夏季。草地优势植物主要有大针茅(*Stipa grandis* P. Smirn.)克氏针茅(*S. krylovii* Roshev.)糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng)等,在沙化地区主要为冰草(*Agropyron cristatum* L.)白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala* Krasch),褐沙蒿(*A. intramongolica* H. C. Fu.)等。

植物区系数据一方面来源于 2000~2002 年的野外调查,生长季选择具有代表性的沙化草地阶段进行样线踏查取样,设立 20km 长,间隔 500m 的样线 6 条,登记样线上所有植物名录。每种植物取新鲜叶片 10g,60℃烘干、粉碎。 C_4 植物判别采用文献^[4,16~18]和稳定性同位素 $\delta^{13}C$ 丰富度测定相结合的方法,对光合途径类型不确定的植物主要采用测定稳定性同位素 $\delta^{13}C$ 丰富度的方法判定,而对于光合途径类型清楚的植物则直接按文献判定。另一方面,查阅植物志和当地植被文献^[15,20,21],补充野外调查遗漏的植物名录。草地沙化演替阶段按文献^[14]划分,分为草甸草原、典型干草原、固定沙丘、半固定沙丘、流动沙丘和弃耕地等。

2 结果与分析

2.1 植物资源组成

根据植物调查数据和现有文献资料,查明该区域沙化草地有高等植物 169 种,约占浑善达克沙地现有高等植物总数的 25%。这些植物分属于 30 个科、98 个属。双子叶植物 26 科、71 属、123 种;单子叶植物 4 科、27 属、46 种(表 1)。在该区域的植物组成中以禾本科植物最多,有 23 属 35 种,包括大针茅、克氏针茅、羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel)、糙隐子草、草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)、无芒雀麦(*Bromus inermis* Leyss.)等;菊科数据 33 种,如沙蒿(*Artemisia desertorum* Spreng.)、黄蒿(*A. scoparia* Waldst. et Kit.)、冷蒿(*A.*

表 1 浑善达克沙化草地高等植物的科属分布

Table 1 The occurrence of C_4 species in different plant families and genus in Hunshandake desert grassland

科 Family	属数 Genus numbers		种数 Species numbers	
	总属数 Total genus	C_4 属数 C_4 genus	总类数 Total species number	C_4 种数 C_4 species number
Dicotyledoneae				
Polygonaceae	1	0	2	0
Chenopodiaceae	10	5	23	6
Amaranthaceae	1	1	1	1
Portulacaceae	1	1	1	1
Ranunculaceae	5	0	7	0
Cruciferae	2	0	2	0
Crassulaceae	1	0	2	0
Rosaceae	3	0	9	0
Fabacea	8	1	12	1
Geraniaceae	1	0	1	0
Zygophyllaceae	4	1	5	1
Rutaceae	1	0	1	0
Polygalaceae	1	0	1	0
Euphorbiaceae	1	0	2	0
Vilaceae	1	0	1	0
Thymelaeaceae	2	0	2	0
Umbelliferae	2	0	2	0
Primulaceae	1	0	1	0
Plumbaginaceae	1	0	1	0
Asclepiadaceae	2	0	2	0
Boraginaceae	1	0	1	0
Labiatae	4	0	6	0
Solanaceae	2	0	2	0
Plantaginaceae	1	0	2	0
Rubiaceae	1	0	1	0
Compositae	13	0	33	0
Monocotyledoneae				
Cyperaceae	1	1	4	1
Gramineae	23	12	35	16
Liliaceae	2	0	5	0
Iridaceae	1	0	2	0

frigida Willd.)、**线叶菊**(*Filifolium sibiricum* Kitam.)等; **藜科** 10 属 23 种, 如**刺果粉藜**(*Atriplex sibirica* L.)、**猪毛菜**(*Salsola collina* Pall.)、**轴藜**(*Axyris amaranthoides* L.)等; **豆科** 8 属 12 种, 如**胡枝子**(*Lespedeza bicolor* Turcz.)、**扁蓿豆**(*Melilotoides ruthenica* L.)等。以上 4 科植物数量约占植物总数的 64%, 其它各科的植物数量所占比例均很小。

2.2 C₄ 植物种属成分

目前已经鉴定有 C₄ 植物 27 种, 分属于 7 个科、22 个属。C₄ 植物种数约占被调查植物的 16%、浑善达克地区现有植物种数的 4%。这表明沙化草地的植物种类仅占整个沙地的一少部分, 而且 C₄ 植物在该沙化草地的部分偏高。在这些 C₄ 植物中, 单子叶植物 2 科、13 属、17 种, 其中禾本科 16 种, 如 *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski、*Aristida adscenionis* L. 、*Chloris virgata* Sw. 、*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng、*Digitaria ciliaris* (Rotz.) Koel、*D. ischaemum* (Schreb.) Schreb. ex. Muhl. 、*D. lineis* (Krock.) Crep、*Setaria arenaria* Kitag. 、*S. glauca* (L.) Beauv. 等, 莎草科 1 种(*Carex pediformis* C. A. M); 双子叶植物 5 科、9 属、10 种, 其中藜科 5 种, 如 *Agriophyllum pungens* (Vahl) Link A. Dietr. 、*Atriplex sibirica* L. 、*Kochia prostrata* Schrad. 、*K. scoparia* (L.) Schrad. 、*K. sieversiana* (Pall.) C. A. Mey. , 苋科 1 种 *Amaranthus retroflexus* L. 、马齿苋科 1 种 *Portulaca oleracea* L. 、豆科 1 种 *Thermopsis lanceolata* R. Br. 、蒺藜科 1 种 *Tribulus terrestris* L. (表 2)。从 C₄ 植物在该地植物区系中的分布看, 它们主要分布在少数科属中, 如禾本科、藜科。禾本科植物中 48.6% 具有 C₄ 光合途径, 藜科植物中 26% 属于 C₄ 植物, 这两个科中 C₄ 植物比例偏高。在 7 个有 C₄ 植物的科中, 藜科的 *Kochia* 属、禾本科的 *Eragrostis* 属和 *Setaria* 属的全部种类都是 C₄ 植物。从 C₄ 植物的种类分布看, 虽然具有 C₄ 植物的科数比较集中, 但属的分布比较分散。在浑善达克沙地的植物区系中, 菊科和蔷薇科两个大科没有发现 C₄ 植物, 另一大科豆科也仅发现 1 种 C₄ 植物(表 2)。在 27 种 C₄ 植物中, 17 种属于 1 年生植物, 8 种为多年生地面芽植物, 地上芽和地下芽植物各 1 种。由此可见, 该区域的 C₄ 植物主要是以种子越冬的 1 年生植物。

表 2 浑善达克沙化草地 C₄ 植物的目录、演替阶段和生活型
Table 2 The list of C₄ species, succession stage and their life forms in Hunshandake desert grassland.

种 Species	演替阶段 Succession stage	生活型 Life form
<i>Dicotyledoneae</i>		
<i>Amaranthaceae</i>		
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>Portulacaceae</i>		
<i>Portulaca olercea</i> L.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>Chenopodiaceae</i>		
<i>Agriophyllum pungens</i> Link A. Dietr.	流动沙丘 Mobile dune, 半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	1 年生 Th
<i>Atrialex sibirica</i> L.	草甸 Meadow steppe, 半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	1 年生 Th
<i>Bassia dasophylla</i> (Fisch.)O. Kuntze	半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	1 年生 Th
<i>Kochia prostrata</i> Schrad.	弃耕地 Old field, 半固定沙丘 Semi-fixed dune, 草甸 Meadow steppe	地上芽 Ch
<i>K. scoparia</i> (L.) Schrad.	弃耕地 Old field, 典型草原 Steppe	1 年生 Th
<i>Salsola collina</i> Pall.	流动沙丘 Mobile dune, 半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune, 弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>Fabaceae</i>		
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	草甸 Meadow steppe, 典型草原 Steppe	地面芽 H
<i>Zygophyllaceae</i>		
<i>Tribulus terrestris</i> L.	半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	1 年生 Th
<i>Monocotyledoneae</i>		
<i>Cyperaceae</i>		
<i>Carex pediformis</i> C. A. M.	典型草原 Steppe	地面芽 H
<i>Gramineae</i>		
<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski	草甸 Meadow steppe	地面芽 H
<i>Aristida adscenionis</i> L.	典型草原 Steppe	地面芽 H
<i>Arundinella hirta</i> (Thunb.) Makino	草甸 Meadow steppe	地面芽 H
<i>Chloris virgata</i> Sw.	草甸 Meadow steppe, 典型草原 Steppe	1 年生 Th
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	流动沙丘 Mobile dune, 半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune, 草甸 Meadow steppe	地面芽 H
<i>Digitaria ischaemum</i> Schreb. ex Muhl.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>Echinochles crusgalli</i> (L.) Beauv.	草甸 Meadow steppe	1 年生 Th
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Link.	弃耕地 Old field, 典型草原 Steppe	1 年生 Th
<i>E. pilosa</i> (L.) P. B.	草甸 Meadow steppe, 固定沙丘 Fixed dune	1 年 Th
<i>E. poaeoides</i> Beauv.	草甸 Meadow steppe, 半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	1 年生 Th
<i>Hierochloe glabra</i> Trin.	流动沙丘 Mobile dune, 弃耕地 Old field	地面芽 H
<i>Pennisetun flaeacidum</i> Griseb.	半固定沙丘 Semi-fixed dane, 固定沙丘 Fixed dune	地下芽 G
<i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>S. lutescens</i> Weigel. F. T. Hubb.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>S. viridis</i> (L.) Beauv.	弃耕地 Old field	1 年生 Th
<i>Spodiopogon sibiricus</i> Link.	草甸 Meadow steppe, 典型草原 Steppe	地面芽 H

虽然该沙化草地气候干旱,但具有 CAM 光合途径的植物不多。目前仅有 3 种景天科植物被判定为具有 CAM 光合途径,分别是瓦松属的 *Orostachys malacophyllus* (pall.) Fisch. 和 *O. fimbriatus* (Turcz.) Berger 及景天属的 *Sedum aizoon* L. 等植物种类。其它科属中尚未发现 CAM 光合途径植物,但随研究工作的深入,会有更多 CAM 光合途径植物被判定。在该区域, C_3 植物是 3 种光合途径成分的主体,占 81.5%。主要牧草植物均为 C_3 植物,如大针茅、克氏针茅、羊草、糙隐子草、草地早熟禾、无芒雀麦等。

2.3 C_4 植物与植被沙化演替的关系

在浑善达克沙地 C_4 植物的分布与草地沙化演替密切相关(图 1),这主要与 C_4 植物具有很强的抗逆有关。从图 1 可以看出,浑善达克沙化草原地区的低草甸 C_4 植物分布最多,一般在 12~14 种之间,且主要是一些禾本科植物,如芨芨草(*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski)、光稃茅香(*Hierochloa glabra* Trin.)、画眉草(*Eragrostis pilosa* (L.) P. B.)、小画眉草(*E. poaeoides* Beauv.)等。弃耕地的 C_4 植物分布仅少于低草甸,一般在 10~12 种之间。由于弃耕地的原生植被被破坏比较严重,因而这些地段上分布的多为抗逆较强的 1 年生 C_4 植物,这些 C_4 植物往往成为弃耕地恢复演替的先锋植物,如反枝苋(*Amaranthus retroflexus* L.)、马齿苋(*Portulaca oleracea* L.)、狗尾草属的田间杂草等。半固定沙丘和固定沙丘上 C_4 植物分布数量一般在 8~9 种,多为旱生种类,如沙蓬(*Agriophyllum pungens* (Vahl) Link A. Dietr)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey) O. Kuntze)、猪毛菜(*Salsola collina* Pall.)等。典型干草原 C_4 植物数量较少,在 3~7 种之间,如三芒草(*Aristida adscensionis* L.)、日阴菅(*Carex pediformis* C. A. M.)等。流动沙丘阶段 C_4 植物数量最少,一般在 2~4 种,如沙蓬(*Agriophyllum pungens* (Vahl) Link A. Dietr)和猪毛菜(*Salsola collina* Pall.)等。由此可见,在从典型干草原到流动沙丘的各沙化演替阶段中,处于演替中期的固定沙丘、半固定沙丘和土壤生境相对较好的弃耕地均有较多的 C_4 植物分布。由于流动沙丘环境比较恶劣,物种分布较少,因而 C_4 植物也少。典型干草原处于相对稳定状态, C_4 植物的分布也较少。

C_4/C_3 可以更加明显地体现 C_4 植物在沙化草地演替中的重要作用,从湿润草甸到流动沙丘 C_4/C_3 比基本呈增加的趋势,表明在草地的沙化演替过程中 C_4 植物所占的比重逐渐增加,成为恢复演替的重要先锋种。

3 讨论

与 C_3 植物相比, C_4 植物具有较高的光合速率、高光饱和点、较低的 CO_2 补偿点、较高的水分和养分利用效率及抗逆性强等生物学特点,因而其生物产量和抵抗不良环境的能力等均高于 C_3 植物^[6,16,19]。 C_4 植物的这些生物学特性显示它们比 C_3 植物更适合未来全球变化的特点,因此对 C_4 植物的形态特征、生理特征、及其适应性等的研究又逐渐受到人们的重视^[15~17]。本研究表明在浑善达克沙化草地, C_4 植物的种类数虽然不多,仅占现有植物总数的 4% 左右,但许多 C_4 植物是比较常见的种类,如反枝苋、马齿苋和狗尾草属植物等田间杂草。在本研究区域,禾本科植物共计 35 种,为第一大科。在已判明的 C_4 植物中,禾本科植物 16 种,占 59%,藜科植物 6 种,占 22%,其它科所占比例均很小。表明在浑善达克沙化草地禾本科 C_4 植物是 C_4 植物的第一大科,而藜科是第二大科。这一结果与 Pyankov 等的研究结果有很大的差异,他们的研究结果显示在中亚荒漠地区有 91 种藜科植物,其中 41 种为 C_4 植物,藜科 C_4 植物是 C_4 植物的第一大科,而且藜科 C_4 植物的分布与干旱程度呈显著的正相关关系^[22]。浑善达克沙地藜科 C_4 植物数量仅为中亚荒漠地区的 15%。浑善达克沙地的气候条件比中亚荒漠湿润一些,而且草原植物是该区域植物成分的主体^[15~17,21],因而禾本科 C_4 植物比例最大。

C_4 植物,尤其是抗逆性强的 1 年生 C_4 植物数量的增加,表明其所处区域的生态环境条件比较差,如干旱、贫瘠、盐碱化等^[14,16]。在浑善达克沙化草地 C_4 植物分布与沙化草地自然演替密切相关(图 1),突出表现是从典型干草原到半固定沙丘和弃耕地 C_4 植物种类数和 C_4/C_3 逐渐增加,尤其是 1 年生禾本科和藜科 C_4 植物的数量增加显著,有些种类成为植被演替的先锋物种。1 年生 C_4 植物能够有效利用生长季的降水,并以种子的形式度过干旱期。以利于传播的种子为繁殖体也是 1 年生 C_4 植物成为沙化草地恢复演替先锋植物的重要因素^[15,17],所以这些 C_4 植物可以在一定程度上指示植被的动态。由于沙化草地恢复演替的先锋植物中 1 年生 C_4 植物占有相当大的比例,群落的稳定性较差,其自然恢复过程是相当缓慢的。因此,对沙化草地的治理与保护也应是一个长期任务。

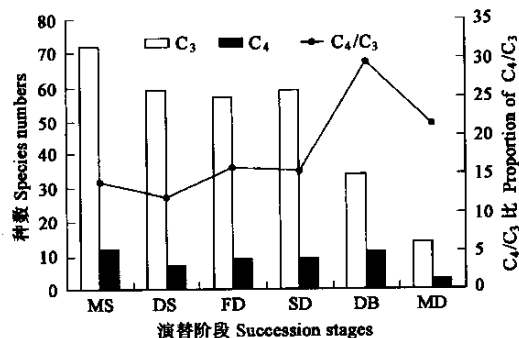


图 1 浑善达克沙化草地植被演替与 C_4 植物数量和 C_4/C_3 比的关系
Fig. 1 The relations of vegetation succession with C_4 species number and C_4/C_3 proportion

演替阶段 Succession stage: FD 固定沙丘 Fixed dune, SD 半固定沙丘 Semi-fixed dune, MD 流动沙丘 Mobile dune, MS 草甸 Meadow steppe, DS 典型草原 Steppe, DB 弃耕地 Old field

References:

[1] Downton W J S and Tregunna E B. Carbon dioxide compensation-its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae and leaf anatomy. *Canadian Journal of Botany*, 1968, **46**, 207~215.

[2] Black C C. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. In: Cragg, J. B. ed. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, New York-London,1971. 87~114.

[3] Downton W J S. The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica*, 1975, **9**, 96~105.

[4] Redmann R E, Yin L and Wang P. Photosynthetic pathway types in grassland plant species from Northeast China. *Photosynthetica*, 1995, **31**: 251~255.

[5] Tang H P and Zhang X S. A new approach to distinguishing photosynthetic types of Plants: A case study in Northeast China Transect (NECT) platform. *Photosynthetica*, 1999, **37**, 97~106.

[6] Yin L, and Wang P. Distribution of C₃ and C₄ photosynthetic pathways of plants on the steppe of Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(2): 113~122.

[7] Collatz G J, Berry J A and Clark J S. Effects of climate and atmospheric CO₂ partial pressure on the global distribution of C₄ grasses: present, past, and future. *Oecologia*, 1998, **114**, 441~454.

[8] Collins R P and Jones M B. The influence of climatic factors on the distribution of C₄ species in Europe. *Vegetatio*, 1985, **64**,121~129.

[9] Ehleringer J R, Cerling T E and Helliker B R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia*, 1997, **112**, 285~299.

[10] Keeley J E. C₄ photosynthetic modifications in the evolutionary transition from land to water in aquatic grasses. *Oecologia*, 1998,**116**: 85~97.

[11] Takeda T and Hakoyama S. Studies on the ecology and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses 2. Geographical distribution of C₃ and C₄ grasses in far east and south east Asia. *Japanese Journal of Crop Sciences*, 1985, **54**, 65~71.

[12] Teeri J A and Stowe L G Livingstone D A. The distribution of C₄ species of the Cyperaceae in North America in relation to climate. *Oecologia*, 1980, **47**, 307~310.

[13] Teeri J A and Stowe L G. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia* (Berl.), 1976, **23**, 1~12.

[14] Wang R Z. Photosynthetic pathways, life forms and reproductive types for forage species along desertification gradient on Hunshandake desert, North China. *Photosynthetica*, 2002, **40** (3): 321~329.

[15] Wang R Z. Photosynthetic pathways and life forms in different grassland types from North China. *Photosynthetica*, 2002, **40**(2): 243~250.

[16] Wang R Z. Photosynthetic pathway types of forage species along grazing gradient from the Songnen grassland, Northeastern China. *Photosynthetica*, 2002, **40**(1): 57~61.

[17] Wang R Z. The C₄ photosynthetic pathway and life forms in grassland species from North China. *Photosynthetica*, 2002,**40**(1): 97~102.

[18] Li M R. List of plants with C₄ photosynthesis. *Plant Physiological Communiation*, 1993, **29**, 148~159, 221~240.

[19] Yin L J and Li M R. A study on the geographic distribution and ecology of C₄ plants in China I. C₄ plant distribution in China and their relation with regional climatic condition. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(2): 350~363.

[20] Ma Y C, ed. *Flora Intramongolica*. Typis Intramongolicae Popularis, Huhhot, 1977~1980. **3~5**.

[21] Shirongdaolji,ed. Seed plant resources in Zhenglanqi. Huhehaote: Inner Mongolian University Press, 1991.

[22] Pyankov V I, Gunin P D, Tsoog S, *et al.* C₄ plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 2000, **123**, 15~31.

[23] Williams G J and Markley J L. The photosynthetic pathway type of North America short grass prairie species and some ecological implications. *Photosynthetica*, 1973, **7**, 262~270.

参考文献:

[6] 殷立娟,王萍. 中国东北草原植物中 C₃ 和 C₄ 光合作用途径. *生态学报*, 1997, **17**(2):113~122.

[18] 李美荣. C₄ 光合作用植物名录. *植物生理学通报*, 1993, **29**, 148~159, 221~240.

[19] 殷立娟,李美荣. 中国 C₄植物的地理分布与生态学研究.*生态学报*,1997, **17**(2): 350~363.

[20] 马毓泉 主编. 内蒙古植物志. 内蒙古人民出版社,呼和浩特,1977~1980. **3~5** 卷.

[21] 斯荣道尔吉 主编. 内蒙古锡林郭勒盟正蓝旗种子植物资源. 呼和浩特:内蒙古大学出版社, 1991.