

C₃与 C₄植物的环境调控

牛书丽, 蒋高明*, 李永庚

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要: 环境条件决定着不同光合类型植物的地理分布范围和区域, 一般来说, C₄ 植物分布于高温、强光的环境而 C₃ 植物分布于阴凉、湿润的环境, 且 C₄ 比 C₃ 植物光合速率高。但环境条件影响着不同光合类型植物的光合潜能的发挥, C₄ 植物在高温、强光、干旱条件下所表现出来的优势在其它环境条件下未必就显现出来。环境条件甚至可以引起 C₃、C₄ 光合途径间的相互转化, 这使得目前几种鉴别植物光合类型的方法出现不一致的结果。因此, 在判断植物的光合类型时, 要注意多种手段的综合利用, 同时注意植物所处环境条件的影响。

关键词: C₃ 植物; C₄ 植物; 光合途径; 环境调控

Environmental regulations of C₃ and C₄ plants

NIU Shu-Li, JIANG Gao-Ming*, LI Yong-Geng (*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 308~314.

Abstract: It is well known that there are three photosynthetic types in the world which are structurally, biochemically and physiologically diversified. However, environmental conditions play significant roles in the distribution and ecophysiological features of different photosynthetic types and even change the photosynthetic pathways. In this review, we have summarized the environmental effects on photosynthesis with different pathways, with the main points being as follows:

Firstly, environmental factors may influence the geological distributions of different photosynthetic types, C₃, C₄ and CAM. Plants with different photosynthetic pathways are found in different areas of the world. For example, C₄ plants mainly inhabit in areas from 45°S to 60°N. In such a scope, the higher in latitude, the lower in proportion of C₄ species in plant communities. While there are few C₄ plants beyond this scope. As for the distribution and proportion of C₃ plant along latitude, it is contrary to that of C₄ plants. In general, C₄ plants always distribute in the hot, high irradiation and relatively arid habitats while C₃ plants exist in the cool and shade areas with higher soil water availabilities.

Secondly, the photosynthetic character is also of environment-dependence. It is generally considered that C₄ plants always possess higher net photosynthetic rate than C₃ plants. However, this is not always true. Some advantages such as higher carboxylation ability and resource use efficiency could not be found when C₄ plants living in the adverse conditions, e. g., low temperature and weak light conditions.

Thirdly, ecological factors could even change the photosynthetic pathways. Some C₃-C₄ intermediate plants were observed gradually in the past decades. One typical example (*Eleocharis vivipara*) is discussed in detail in this review. This species distributes in the flexible conditions from terrestrial to aquatic. The displaying of C₃ or C₄ pathways is totally depended on the environmental conditions. The finding of numerous C₃-C₄ intermediate plants indicates that C₄ photosynthesis pathways could be educible.

Form the above description; we now understand that photosynthetic pathways and their characters are largely environment-regulated. It seems difficult to improve the photosynthetic rates by introducing C₄ pathway into C₃ crops. When

基金项目: 中国科学院重大创新资助项目 (KSCXI-08-02)

收稿日期: 2003-06-03; **修订日期:** 2003-11-20

作者简介: 牛书丽 (1975~), 女, 河南人, 博士生, 主要从事植物生理生态学研究。

* **通讯作者:** Author for correspondence, E-mail: jgm@ht.rol.cn.net

Foundation item: Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCXI-08-02)

Received date: 2003-06-03; **Accepted date:** 2003-11-20

Biography: NIU Shu-Li, Ph. D. candidate, main research field: plant ecophysiology.

we assess the photosynthetic characters of certain species, it is suggested that various measurements should be taken and the environmental conditions should be taken into account.

Key words: C₃ plants; C₄ plants; photosynthetic pathways; environment regulations

文章编号:1000-0933(2004)02-0308-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

自 20 世纪 60 年代以来,人们逐渐认识到高等植物的光合碳同化途径主要有 3 种类型:C₃、C₄ 和 CAM(景天酸代谢)途径。在 C₃ 途径中,CO₂ 被 Rubisco (1,5-二磷酸核酮糖羧化酶) 固定为碳水化合物,这种代谢途径只能在叶肉细胞中进行。而 C₄ 植物叶片中出现有 Kranz 结构,也就是维管束被两层特殊结构的细胞包围着,最外边一层是叶肉细胞,最内一层为维管束鞘细胞(BSC)^[1],在该途径中,CO₂ 最初的固定是由位于叶肉细胞内的 PEPcase (磷酸稀醇式丙酮酸羧化酶)进行的,形成 C₄ 酸(苹果酸或天门冬氨酸),C₄ 酸再转移到维管束鞘细胞(BSC)中,被 C₄ 酸脱羧酶催化进行脱羧,释放出的 CO₂ 则重新进入 C₃ 循环被 Rubisco 固定。在 C₄ 酸的脱羧过程中,丙酮酸也同时合成,并重新回到叶肉细胞,在 PPDK(丙酮酸磷酸双激酶)的作用下,用于 PEP 的再生。C₄ 循环的结果是在 BSC 中增加 CO₂ 的浓度,并且抑制 Rubisco 的加氧反应。结果是 C₄ 途径在同等环境条件下比 C₃ 途径能更高效的利用 CO₂^[2, 3]。但是,C₄ 光合途径有其适宜的环境条件和地理分布范围,表现出极大的环境调控性,其只适应于特定的环境条件,否则高光效就消失。另外,植物的光合碳代谢途径并不是一成不变的,而是受环境条件的影响,甚至在同一地点的不同生长时期,光合途径都会发生转变,或者不同类型光合酶的表达强度因环境因子的变化而改变。明确环境因子对光合类型的调控可以帮助理解不同光合类型植物之间出现的差异,在这些方面,国外做了大量的研究,为了方便国内同行开展有关研究,下面就从环境因子对 C₃、C₄ 光合类型的地理分布、光合潜能的发挥以及光合途径之间的相互转换几个方面作出如下综述。

1 C₃、C₄ 植物的地理分布及与环境的关系

研究认为 C₄ 光合作用应发生在气候炎热、光照强烈的干旱环境下^[4, 5]。但 Sage 等^[6]认为这种观点过分强调了干旱的控制作用,他认为 C₄ 植物生长有两个最基本的要求:即温暖的生长季节和适宜或者是强烈的光照,干旱则是次要的因素。从纬度和海拔高度上探讨 C₄ 植物的地理分布可以看出环境条件对其影响。

1.1 地理分布

1.1.1 纬度 从全球范围来看,禾草中 C₄ 植物出现的几率取决于纬度的高低,其与 C₃ 植物的优势转换带在南、北半球的 30~45°之间^[6]。在热带和亚热带地区,C₄ 植物在禾草中出现的几率大于 70%;在低纬度干旱地区,所有的禾草均是 C₄ 植物^[7, 8]。在印度中部的季风区和热带稀树干草原中,C₄ 植物在禾草中出现的几率也十分高^[6]。与低纬度地区相反,超过 60°N 的地区,则几乎没有 C₄ 植物生长,但也有文献报道在斯堪的维亚、阿拉斯加和俄罗斯有 3~5 种狗尾草属(*Setaria*)和马唐属(*Digitaria*)的 C₄ 植物,在阿拉斯加的南部和加拿大的西北部也有两种大米草属 C₄ 植物(*Spartina gracilis* 和 *Spartina pectinata*) 和 3 种乱子草属 C₄ 植物(*Muhlenbergia mexicana*, *M. richardsonis* 和 *M. glomerata*)^[9]。而在南半球,46°S 以南的地区 C₄ 植物是不存在的,因为高纬度受南极洲寒流的控制。莎草科和双子叶植物中的 C₄ 植物有着与禾草 C₄ 植物随纬度升高而降低的相似模式^[10~12]。

总之,C₄ 植物主要分布于低纬度的地区,且其盖度随纬度的升高而降低,而 C₃ 植物的分布以及随纬度的变化与 C₄ 植物的正好相反。

1.1.2 海拔高度 C₄ 植物在植被中所占的比例有随海拔高度升高而减少的趋势^[6],其主要占据低海拔的地区,而高海拔地区以 C₃ 植物为主,二者的转换带发生在 1500~3000m 左右。除在阿根廷北部 C₄ 植物占优势的海拔高度较中部要高一些外,其它地区均无明显的纬度调节作用,全球各地都适合这种规律。干旱对这种高度的分布模式有一定的调节作用,干旱程度越高,C₄ 植物能达到的海拔高度也越高。肯亚^[13]和中亚帕米尔高原^[14] C₄ 植物的分布就是这种例子。C₄ 植物生物量随海拔高度的增加而降低,可能与植物叶绿素含量的急剧下降有关。从一组调查植物中,可以看到这样一个明显的趋势,从海拔 550m 上升到 3600m,叶绿素含量随高度的上升而下降,C₃ 种通常下降 1~3 倍,而 C₄ 种则下降 5~9 倍^[15]。

1.2 影响 C₄ 植物分布的生态因子

1.2.1 温度 在所有影响 C₄ 植物分布的环境因子中,温度是最关键的。生长季节的温度是与 C₄ 植物沿纬度和海拔高度出现的频度紧密相关的。C₄ 植物一般不耐低温,因此,C₄ 光合作用很少发生在生长季节的平均温度低于 16℃、生长季节中期的最低温度平均低于 8~12℃的地区^[16]。在北美,C₄ 植物在禾本科、莎草科和双子叶植物中出现的几率与 7 月份平均温度、7 月份最低温度、温度高于 32℃的天数等气候指标高度正相关^[10, 17, 18]。另外在澳大利亚^[19]、日本^[20]、阿根廷^[21]的研究也得出类似的结果。Doliner 等^[22]将非参变量和多元回归数学方法,应用于美国加州和中欧的植被和气候资料的分析,结果表明,C₃ 植物和 C₄ 植物的分布并不完全随水分的高低而呈显著差异,但他们的分布却与温度高低密切相关。在蒙古,C₄ 植物分布的北界是 7 月份最低温度不低于 7.5℃和>10℃积温不少于 1200℃的地区^[23]。

1.2.2 湿度 C_4 植物由于有 CO_2 浓缩机制,其气孔的开度可以比 C_3 植物小,因此在干旱的环境条件下, C_4 植物具有比 C_3 植物更高的水分利用率和更强的生存能力。但干旱并不是 C_4 植物在群落中占优势的前提条件,例如,在持续寒冷干燥的沙漠和高海拔的平地并没有 C_4 植物^[6]。相反, C_4 草本植物能在湿润的热带或干旱的热带气候下占优势^[7]。在利于木本植物繁盛的水分条件下,降水才与 C_4 草本植物的盖度呈负相关。例如印度次大陆的 C_4 禾草出现几率与年降水量呈显著负相关^[8]。Stowe 等^[10] 发现,在双子叶 C_4 植物的分布与水分条件的关系中,夏季总蒸发量和干燥比尤为重要。中国 C_4 植物在禾本科、莎草科中的百分比随大气水分的增加而相应上升^[24]。

1.2.3 光照 由于 C_4 途径完成整个光合作用需要消耗额外的 ATP, C_4 光合途径的运行较 C_3 光合途径需要更多的光能,因此 C_4 植物一般没有明显的光饱和现象,而 C_3 植物的光饱和点则较低。大多数 C_4 植物为阳生植物,在十分郁闭的环境条件下 C_4 植物基本上无法生存。故森林植被下很少有 C_4 植物^[25]。

上述分析说明, C_4 植物往往占据那些光、温资源丰富而水分条件相对较差、 C_3 植物不宜生长的环境条件下,从而使光热资源得到充分利用。 C_3 与 C_4 植物在分布上的明显区别及其与特定生境的关系使资源的利用在时间和空间上具有分隔性,增加了资源的利用效率和物种共存的几率。

2 环境因子影响 C_3 、 C_4 光合潜能的发挥

在高光强、高温(如 25~35℃)及干旱的气候条件下, C_4 植物的光合速率远高于 C_3 植物,这主要是由于在这种环境下 C_3 植物光呼吸显著加强的结果。但这只是一般的规律,从 C_4 植物的地理分布可以看到,具有 C_4 途径的植物可以生长在范围很宽的生境中,并且表现出相当大的光合速率差异,它们对高温、水分胁迫的忍耐,低蒸腾比以及潜在的高生长速率无疑是一个优点,但这些优点的显现不仅仅取决于其自身的生理生化特性,同时还受到环境因子的限制。一般来讲, C_4 植物比 C_3 植物的光合速率可以高出 50%^[26],但这种比较是不考虑其它影响光合速率因素的,包括特殊生境下的限制因子。如果考虑到环境因子的影响,其情况就变得比较复杂。下面就从几个例子对其复杂性作一分析。

2.1 同种光合类型之间有相当大的光合速率差异

同为 C_4 植物的 *Amaranthus palmer* 和 *Euphorbia forbesii*,因生境的不同而使其光合特性相差甚远。*A. palmer* 为 1 年生夏季生长植物,生长在高温、干旱的 Sonoran 沙漠上(位于美洲西南),而 *E. forbesii* 是一种高达 13m 的乔木,生长于寒冷、潮湿的亚热带森林(夏威夷岛),*A. palmer* 比 *E. forbesii* 更能有效的利用强光,并且在中午强光条件下仍未达到光饱和点,而 *E. forbesii* 在 $200\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (1/10 全光照)的光照条件下就能达到饱和,在林下的阴暗条件下(光照强度 $20\sim 30\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)时,*E. forbesii* 能维持光合的进行而 *A. palmer* 却不能^[27]。*A. palmer* 对高温、强光的反应特性保证了其在沙漠生境下具有较高的生产力,而 *E. forbesii* 对低光照的应对其在林下的生存是必须的。两者都与自己所处的环境条件达到高度适应,表现了 C_4 植物极大的弹性。

2.2 不同光合类型可以表现相似的光合速率

当把 C_4 植物 *Euphorbia forbesii* 与 C_3 植物 *Claoxylon sandwicense* 置于同等环境条件下(林下)比较其光合时,尽管他们有着不同的光合途径,但他们的光合表现却极其相似^[28]。这说明自然环境条件(日辐射水平)有时候能掩盖光合途径的差异,当把自然环境的差异、季节差异和生活型等方面的差异考虑进去之后,会发现其实 C_3 与 C_4 植物在光合潜能上是相差不大的,甚至有时候出现 C_3 植物比 C_4 植物光合速率高的现象。在北美的寒带沙漠,有两种典型的植物,一种为 C_4 植物落叶滨藜(*Atriplex confertifolia*),另一种为 C_3 植物 *Ceratoides lanata*,这两种植物生长在相似的土壤和环境条件下,有着类似的生活型^[29]。他们的生长只局限在春末及夏季,因为其它季节的低温使其生存受到限制。最大光合速率 C_3 植物为 $18\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, C_4 植物为 $14\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,但由于后者生长季节比前者长,所以他们在整个生育期内的生产是相似的。但 *A. confertifolia* 却在夏季比 *C. lanata* 具有显著高的水分利用效率,这也充分说明当相似的生态型生活于相似的环境条件下时, C_4 植物并不一定显示出高的光合生产力。

Pearcy 等^[30] 也比较了两种光合类型的植物在水分条件受到限制时的情况, C_4 植物 *Amaranthus retroflexus* 比 C_3 植物 *Chenopodium album* 在水分条件好的情况下所显现的优越性在干旱的情况下却不能体现。另外, C_3 和 C_4 植物对温度的适应范围不同,对 C_4 植物千穗谷(*Amaranthus hypochondriacus*)的 PEPcase 来说,最适温度为 45℃,而对 C_3 植物豌豆(*Pisum sativum*)来说最适温度为 30℃,当把两种植物同处于 15℃ 的低温条件下, C_4 植物的 PEPcase 活性将丧失 70%,而 C_3 植物仅丧失 35%,因此在低温环境下, C_4 植物并不比 C_3 植物占优势^[31]。

以上例子说明在不适宜的光照(阴暗)、温度(寒冷)和水分(干旱)条件下, C_4 植物并非表现出比 C_3 植物高的光合速率,这些不适宜 C_4 植物生存的环境限制了其高光合速率的表达。因此 C_4 植物并非代表高光合, C_3 植物也并非代表低同化效率,有时候,在特定的环境条件下, C_4 植物所表现的其它性状可能比碳同化途径更有意义。比如:当水分条件受到限制时, C_4 植物表现出低的蒸腾速率显示出了比 C_3 植物的优越性,在此时,对水的经济利用可能比高光合速率对 C_4 植物更重要。

3 环境因子可以引起 C₃ 与 C₄ 途径之间的互相转化

一般来说,大部分植物只利用一种光合模式,水稻和玉米的叶片分别是 C₃ 和 C₄ 途径的典型^[32, 33]。但环境因子影响着一些植物光合装置的表达,一个很好的例子就是 CAM 途径在一些普通浆液型植物中的出现,例如松叶菊属的 *Mesembryanthemum crystallinum*; 以及一些淹水植物,例如轮叶水草 (*Hydrilla verticillata*)。在前者,由 C₃ 途径向 CAM 途径的转变是由 NaCl 胁迫引起的^[34],而在后者,从 C₃ 途径向 C₄ 途径的转变则是由于水环境使 CO₂ 受到限制^[35, 36]。因此,对于某些植物种来说在光合途径之间是很难找到一条截然分明的界限^[37]。

3.1 C₃-C₄中间类型的植物

随着研究的进一步深入,一些中间类型的植物被逐渐发现和报道,C₃-C₄ 中间类型的植物一般具有类似 Kranz 结构的叶片特征,降低了的表现光呼吸速率,以及某些情况下具有一定的固定 CO₂ 为 C₄ 酸的能力^[37]。目前发现的 C₃-C₄ 中间型植物至少有 荩科莲子草属 (*Alternanthera*)、菊科黄花菊属 (*Flaveria*)、十字花科 *Moricandia* 属、禾本科的黍属 (*Panicum*) 和 *Neurachne* 属、紫茉莉科叶子花属 (*Bougainvillea*)、*Eleocharis* 属 和 银胶菊属 (*Parthenium*) 等几个属^[38],仅 *Flaveria* 属就有 9 种被确定为 C₃-C₄ 中间型,这些中间型植物被认为是由 C₃ 型植物通过降低光呼吸所消耗的 CO₂ 而进化来的^[39]。

3.2 环境因子引起的光合类型间的相互转换

3.2.1 光合结构的变化

许多 C₄ 植物出现在单子叶的莎草科中,并且他们中的大多数都在湿润的生境中旺盛生长,因此,莎草科的 C₄ 植物代表着生态上不同寻常的 C₄ 植物^[40]。此科的几个属都包含有 C₃ 植物和 C₄ 植物,例如:莎草属 (*Cyperus*), *Phynchospora* 属和 *Eleocharis* 属^[41, 42]。其中 *Eleocharis* 属中的一种植物 *E. vivipara* 的光合途径非常灵活,在陆生条件下具有 Kranz 结构,表现 C₄ 特征,而在淹水条件下却没有 Kranz 结构。因此,*E. vivipara* 被认为既能进行 C₃、又能进行 C₄ 循环,这完全取决于环境条件^[43]。*E. vivipara* 在佛罗里达可以出现在湖泊、沼泽、湿地等生境下,因此它可以营气生、半气生、半沉水到完全沉水的水生植物。这种植物没有叶片,空心秆表现出所有的光合功能。这种植物依赖环境条件发育成不同的光合器官(即 C₃ 类型空心秆和 C₄ 类型空心秆),当水生空心秆露出空气中,空心秆就迅速死掉,而长出新的空心秆就具有 Kranz 结构和 C₄ 光合特征。相反,如果具有 C₄ 途径的陆生空心秆被淹没在水中,植物就会发育成过渡态新空心秆,几个月后,就有 C₃ 方式光合出现,既从 C₄ 方式逐渐向 C₃ 方式转化^[44]。

莎草科的另外一种植物 *Eleocharis baldwinii* 也同样具有 C₃ 和 C₄ 两种光合途径。但在淹水条件下,其对水生环境的反应又与 *E. vivipara* 不同^[45]。当 *E. baldwinii* 生长在淹水条件下,其生长的空心秆便具有 C₃、C₄ 中间型的生化特征。维管束鞘细胞变小,而叶肉细胞发展良好,在叶肉细胞内,Rubisco 数量比在陆生长条件下高,而 PEPcase 变少^[46],这些特征说明 *E. baldwinii* 在淹水条件下处于 C₃、C₄ 中间型,而 *E. vivipara* 则成为绝对的 C₃ 类型。

3.2.2 光合特征酶的变化

酶学实验也证明 *E. vivipara* 光合途径的多样性。¹⁴CO₂ 饲喂实验证明:*E. vivipara* 的气生生活型内,苹果酸和天门冬氨酸是其光合的初产物^[43],另外其陆生型有很高的 C₄ 酶活性,磷酸稀醇式丙酮酸羧化酶(PEPcase),丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)和 NAD-苹果酸酶(NAD-ME)。而在沉水条件下,这些酶的活性很低。Rubisco 的活性在淹水条件下与陆生条件下几乎相当或略高一些^[43, 47]。更深一步的实验结果证明 ABA 可以成为 Kranz 环和 C₄ 生化特点的启动子(或叫刺激剂),因为当把淹水条件下的 *E. vivipara* 生长于 ABA 水溶液中时,不但 Kranz 结构可以出现,而且其 C₄ 酶含量和活性均比不处理的植株高好几倍^[47]。

3.2.3 光合代谢特征的变化

Reiskind 等^[48]发现一种两栖植物轮叶水草 (*Hydrilla verticillata*),在冬季 C₃ 代谢很旺盛,而在夏季水生条件下,尽管不具有 Kranz 结构,但仍有活跃的 C₄ 代谢,且极易通过诱导出现类似 C₄ 途径特征,从而提高 CO₂ 同化率。在高温下,*Flaveria linearis* 类似 C₄ 途径特征的表现增强,同时提高 CO₂ 同化效率^[49]。在低浓度的 CO₂ 条件下,也能使 C₃ 植物诱导出类似 C₄ 植物的特征,随着类似 C₄ 途径的出现,他们的光呼吸强度和 CO₂ 补偿点降低^[50]。

还有许多例子证明 C₄ 途径是可以诱导产生的。在水生生境条件下,由于 CO₂ 浓度极低,而引起 C₃ 植物 Rubisco 氧化酶活性的上升和光呼吸的增强,结果许多植物都发展有一种 CO₂ 浓缩机制。其中轮叶水草 (*Hydrilla verticillata*), *Egeria densa*^[51] 和伊乐藻 (*Elodea canadensis*)^[52] 都显示了明显的 C₄ 代谢,另外 *Elodea* 种和 *Egeria densa* 还有一种质外体酸化机制能使 HCO₃⁻ 转化为 CO₂^[53],从而提高 CO₂ 浓度。两种大体积藻类钙羽藻 (*Udotea flabellum*)^[54] 和硅藻 (*Thalassiosira weissflogii*)^[55, 56] 也发现有明显的 C₄ 代谢。在这些典型的植物当中,对轮叶水草 (*H. verticillata*) 的研究最多、最深入,虽然各种 C₄ 酶在其体内占主导地位^[36],但它缺乏 Kranz 结构,因此只能说其具有 C₄ 途径,这种情况类似一些 C₃-C₄ 中间型植物,例如 *Moricandia arvensis*^[57] 和 *Orcuttia* spp,其中 *Orcuttia* spp 发芽并生长于季节性的湖泊中,当湖泊干涸之后,其有一个陆生阶段,此阶段就是**芳香数据**活^[58]。

从以上例子可以看到环境调控在光合型之间的相互转化过程中起着决定性的作用,某种植物营何种光合途径并不是一成

不变的,当环境条件改变时,其光合机制也相应的发生着变化。已经出现的这些 C_3 - C_4 中间类型的植物对于研究 C_4 植物的生态适应策略具有很大的研究价值,但对于此方面的关注还远远不够,仍不知道同种植物的光合特征怎样从 C_4 向 C_3 或怎样从 C_4 向 C_3 - C_4 中间类型转变,今后对此部分的进一步加强研究对于理解 C_4 途径的进化意义是至关重要的。

4 总结与展望

由于光合作用反映了植物的基本生理活性,它越来越引起生理生态学界的关注,对此的研究也将继续向更深的层次和更广的范围发展,通过本文的综述,对今后在此领域的研究中提出以下注意事项:

(1)光合途径的判断 随着人类对光合途径的研究的深入,对于不同光合碳同化途径的鉴别手段也日渐完善,目前主要从以下几个方面来加以鉴别:形态解剖、稳定性碳同位素、酶学研究以及 $^{14}CO_2$ 示踪。形态解剖法即用石蜡切片法镜检观察叶片的解剖结构,看是否有 Kranz 结构,存在的为 C_4 植物,不存在的为 C_3 植物;稳定性碳同位素方法鉴别 C_3 和 C_4 植物是基于这样一个原理:植物的光合途径不同,同化过程对大气碳同位素的分馏效应也不同,根据此,可以通过测定植物的 $\delta^{13}C$ 值来鉴别 C_3 和 C_4 植物, C_4 植物的 $\delta^{13}C$ 在 $-8\text{‰} \sim -16\text{‰}$ 之间而 C_3 植物的 $\delta^{13}C$ 在 $-22\text{‰} \sim -35\text{‰}$ 之间;酶学研究,即 C_4 途径有关的酶 PEPcase(磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶),NAD(P)-ME [NAD(P)苹果酸酶], NAD(P)H-ME[NAD(P)H 苹果酸酶],PPDK(丙酮酸磷酸双激酶),CA(碳酸酐酶)等,与 C_3 植物体内的同工酶比较,活性较高。 $^{14}CO_2$ 示踪试验是看 CO_2 羧化的最初产物是否为 C_4 酸,即苹果酸和天门冬氨酸,如果是则为 C_4 植物。

但从上述环境条件对光合途径的影响来看, C_3 植物中 C_4 途径的出现,以及 C_3 - C_4 中间型的出现使得对光合途径的判断出现了复杂性,这也是用不同鉴别方法得到不同结果的原因所在。例如大萆薢菊(*Artemisia sieversiana*)用酶学方法为 C_3 植物^[60],但用解剖方法则为 C_4 植物^[59]。类似的还有芨芨草(*Achnatherum splendens*)和白茅(*Imperata cylindrical*),用酶学判断为 C_4 植物^[24, 60],但用稳定性碳同位素方法鉴别则为 C_3 植物^[61];羊柴(*Hedysarum fruticosum*)根据 $\delta^{13}C$ 值为 C_3 植物,但在叶片中却发现有很高的 C_4 酶活性。因此今后在判断植物光合类型时一定要慎重,尽量用多种手段来验证同时综合考虑其生长环境条件。

(2)光合特性的比较 目前,大量的研究论文中涉及到了 C_3 和 C_4 植物光合特性的比较,一个容易犯的错误就是笼统的说 C_4 植物光合速率高于 C_3 植物。对于它们之间比较的复杂性,在前文也作过分析,建议今后在比较时,结合具体种和所处的具体环境来分析,不要套用一般规律。

(3)关于高光合育种 许多学者试图通过杂交的方法将 C_4 植物的优点(低光呼吸、高水分利用率、氮素利用率和高光能利用率)转移到 C_3 植物中去,试验最多的是 *Atriplex* 植物,但是 C_4 特征例如 Kranz 结构、高 PEPcase 活性和低 CO_2 补偿点等为独立遗传基因,因此这种方法先后都以失败而告终^[62~64]。结合本文的分析也能发现,光合特性并非是一个稳定的遗传特性,它受到各种环境的制约,因此用遗传的方法未必就能将 C_4 特征转移到 C_3 植物中去。

References:

- [1] Dengler N G, Nelson T. Leaf structure and development in C_4 plants. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 133~172.
- [2] Hatch M D. C_4 photosynthesis: a historical overview. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 17~46.
- [3] Kanai R, Edwards G E. The biochemistry of C_4 photosynthesis. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ Plant Biology*. San Diego: Academic Press, 1999. 49~87.
- [4] Taiz L, Zeiger E. *Plant Physiology*. Redwood: Benjamin/Cummings Publ. Co. Inc., 1991.
- [5] Raven P H, Evert R F, Eichhorn S E, eds. *Biology of Plants*. 5th Ed, New York: Worth Publicashers. Inc., 1992.
- [6] Sage R F, Wedin D A, Li M R. The biogeography of C_4 photosynthesis patterns and controlling factors. In: Sage R F, Monson R K, eds. *C₄ Plant Biology*, San Diego: Academic Press, 1999. 313~373.
- [7] Schulze E D, Ellis R, Schulze W, et al. Diversity, metabolic types and delta ^{13}C carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth from, precipitation and habitat conditions. *Oecologia*, 1996, **106**:352~369
- [8] Takeda T. Studies on the ecology and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses. III. Geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in relation to climate conditions in Indian-subcontinent. *J. Crop Sci.*, 1985a, **54**: 365~372.
- [9] Segwatz A G, Redmann R E. C_4 grasses from the boreal forest region of northern Canada. *Can. J. Bot.*, 1988, **66**:2424~2430.
- [10] Stowe L G, Teeri J A. The geographic distribution of C_4 species of the dicotyledonae in relation to climate. *Amer. Nat.*, 1978, **112**:609~623.
- [11] Collins R R, Jones M B. The influence of climatic factors on the distribution of C_4 species in Europe. *Vegetatio*, 1985, **64**:121~129.
- [12] Kalapos T, Baloghne-Nyakas A, Csontos P. Occurrence and ecological characteristics of C_4 dicot and Cyperaceae species in the Hungarian flora. *Photosynthetica*, 1997, **33**:227~240.
- [13] Young T P. Local distribution of C_3 and C_4 grasses in sites of overlap on Mount Kenya. *Oecologia*, 1983, **58**:373~377.
- [14] Pyankov V I, Mokronosov A T. General trends in changes of the earth's vegetation related to global warming. *Russ. J. Plant Physiol.*

1994, **40**:443~458.

- [15] Todaria N P. Altitudinal effects on chlorophyll and carotenoid contents in plants. *Photosynthetica*, 1980, **14**:236~238.
- [16] Long S P. C₄ photosynthesis at low temperatures. *Plant Cell Environ.*, 1983, **6**:345~363.
- [17] Teeri J A, Stowe L G. Climate patterns and the distribution of C₄ grasses in North Americ. *Oecologia*, 1976, **23**:1~12.
- [18] Teeri J A, 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.
- [19] Hattersley P W. The distribution of C₃ and C₄ grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia*, 1983, **57**:113~128.
- [20] Takeda T, Tankawa T, Agata W. Studies on the ecology and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses I. Taxonomic and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses in Japan with species reference to climatic condition. *Jpn. J. Crop Sci.*, 1985b, **54**:54~64.
- [21] Cavagnaro J B. Distribution of C₃ and C₄ grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, 1988, **76**:273~277.
- [22] Doliner L, Jolliffe P A. Ecological evidence concerning the adaptive significance of C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Oecologia*, 1979, **38**:23~34.
- [23] 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.
- [24] Yin L J, 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 climate condition. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(2):350~363.
- [25] Medina E, Klinger H. Productivity of tropical forests and tropical woodlands. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B eds. *Physiological Plant Ecology*. IV. Ecosystem Processes; Mineral Cycling, Productivity and Man's influence, Berlin;Springer-Verlag, 1983. 281~304.
- [26] Osmond C B, Winter K, Ziegler H. Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, Vol. 12B. 480-547. Berlin, Heidelberg; Springer-Verlag. New York, 1982.
- [27] Pearcy R W. The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, 1983, **58**:19~25.
- [28] Pearcy R W, Calkin H C. Carbon dioxide exchange of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, 1983, **58**:26~32.
- [29] 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 C₃ and C₄ species. *Oecologia*, 1977, **29**: 275~300.
- [30] Pearcy R W, Tumosa N, Williams K. Relationships between growth, photosynthesis and competitive interactions for a C₃ and a C₄ plant. *Oecologia*, 1981, **48**:371~376.
- [31] Chinthapalli B, Murmu J, Raghavendra A S. Dramatic difference in the responses of phosphoenolpyruvate carboxylase to temperature in leaves of C₃ and C₄ plants. *J. Exp. Bot.*, 2003, **54**: 707~714.
- [32] Imaizumi N, Usuda H, Nakamoto H, Ishihara K. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with photosynthetic carbon metabolism in rice panicles. *Plant Cell Physiol*, 1990, **31**: 835~843.
- [33] Langdale J A, Nelson T. Spatial regulation of photosynthetic development in C₄ plants. *Trends Genet*, 1991, **7**: 191~196.
- [34] Winter K, Smith J A C. Crassulacean acid metabolism; current status and perspectives In: Winter K, Smith J A C, eds. *Crassulacean Acid Metabolism*: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer-Verlag, Berlin, 1996. 389~426.
- [35] Bowes G, Salvucci M E. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submerged aquatic macrophytes. *Aquat Bot.*, 1989, **34**: 233~266.
- [36] Reiskind J B, Madsen TV, van Ginkel L C, *et al.* Evidence that inducible C₄-type photosynthesis is a chloroplastic CO₂-concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 211~220.
- [37] Edwards G E, Ku M S B. Biochemistry of C₃-C₄ intermediates. In: Hatch M D, Boardman N K, eds. *The Biochemistry of Plants*, Academic Press. New York, 1987. 275~325.
- [38] Cheng Z Q, Zhang W J. C₃-C₄ intermediate plants. *Plant Physiology Communication*, 1988, **2**:72~76.
- [39] Moore B D, Ku M S B, Edwards G E. expression of C₄-like photosynthesis in several species of *Flaveria*. *Plant Cell and Environment*, 1989, **112**(2):541~549.
- [40] Ueno O, Takeda T. Photosynthetic pathways, ecological characteristics and the geographical distribution of the Cyperaceae in Japan. *Oecologia*, 1992, **89**: 195~203.
- [41] Takeda T, Ueno O, Agata W. The occurrence of C₄ species in the genus *Rhynchospora* and its significance in Kranz anatomy of the Cyperaceae. *Bot Mag Tokyo.*, 1980, **93**: 55~65.
- [42] Bruhl J J, Stone N E, Hattersley P W. C₄ acid decarboxylation enzymes and anatomy in sedges (Cyperaceae): first record of NAD-malic enzyme species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1987, **14**: 719~728.
- [43] Ueno O, Samejima M, Muto S, *et al.* Photosynthetic characteristics of an amphibious plant, *Eleocharis vivipara*: expression of C₄ and C₃ modes in contrasting environments. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1988, **85**: 6733~6737.
- [44] Smith L G, Hake S. Initiation and determination of leaves. *Plant Cell*, 1992, **4**:1017~1027.
- [45] Uchino Y, Tanaka M, Ishii R, *et al.* Photosynthetic carbon metabolism in an amphibious sedge, *Eleocharis baldwinii* (Torr.) Chapman; modified expression of C₄ characteristics under submerged aquatic conditions. *Plant Cell Physiol.*, 1995, **36**: 229~238.

- [46] Ueno O. Cellular expression patterns of C_3 and C_4 photosynthesis enzymes in the amphibious sedge *Eleocharis baldwinii*. *Plant Cell Physiol. Suppl.*, 2000, **41**: s113.
- [47] Ueno O. Induction of Kranz anatomy and C_4 -like biochemical characteristics in a submerged amphibious plant by abscisic acid. *Plant Cell*, 1998a, **10**: 571~583.
- [48] Reiskond J B. Evidence that inducible C_4 type photosynthesis is a chloroplastic CO_2 -concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot. *Plant Cell and Environment*, 1997, **20**: 211~220.
- [49] Teese P. Interspecific variation for CO_2 compensation point and differential growth among variants in a C_3 - C_4 intermediate plant. *Oecologia*, 1995, **102**: 371~376.
- [50] Reiskind J B. Immunogold localization of primary carboxylases in leaves of aquatic and a C_3 - C_4 intermediate species. *Plant Science*, 1989, **61**: 43~52.
- [51] Casati P, Lara M V, Andreo C S. Induction of a C_4 -like mechanism of CO_2 fixation in *Egeria densa*, a submersed aquatic species. *Plant Physiology*, 2000, **123**: 1611~1621.
- [52] de Groote D, Kennedy R A. Photosynthesis in *Elodea canadensis* Michx. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 1133~1135.
- [53] van Ginkel L C, Bowes G, Reiskind J, *et al.* A CO_2 -flux mechanism operating via pH-polarity in *Hydrilla verticillata* leaves with C_3 and C_4 photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 2001, **68**: 81~88.
- [54] Reiskind J B, Bowes G. The role of phosphoenolpyruvate carboxykinase in a marine macroalga with C_4 -like photosynthetic characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 1991, **88**: 2883~2887.
- [55] Reinfelder J R, Kraepiel A M L, Morel F M M. Unicellular C_4 photosynthesis in a marine diatom. *Nature*, 2000, **407**: 996~999.
- [56] Johnston A M, Raven J A, Beardall J, *et al.* C_4 photosynthesis in a marine diatom. *Nature*, 2001, **412**: 40~41.
- [57] Monson R K, Rawsthorne S. CO_2 assimilation in C_3 - C_4 intermediate plants. In: Leegood R C, Sharkey T D, von Caemmerer S, eds. *Photosynthesis: physiology and metabolism. Advances in photosynthesis*, Vol. 9. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 533~555.
- [58] Keeley J E. C_4 photosynthetic modifications in the evolutionary transition from land to water in aquatic grasses. *Oecologia*, 1998, **116**: 85~97.
- [59] Li M R. A list of C_4 photosynthesis plants dicotyledon. *Plant Physiol. Commun.*, 1993, **29**(2): 221~240.
- [60] Yin L J, Zhu L. A preliminary study on C_3 and C_4 plants in the area of Northeast Steppe and their ecological distribution. *J. Appl. Ecol.*, 1990, **1**(3): 237~242.
- [61] Wang Y J, Lu H Y, Wang G A, *et al.* C_3 and C_4 plants and the analyses of carbon isotopic in silicic acid of modern soil. *Science Bulletin*, 2000, **45**(9): 978~982.
- [62] Björkman O, Nobs M, Pearcy R, *et al.* Characteristics of hybrids between C_3 and C_4 species of *Atriplex*. In: Hatch M D, Osmond C B, Slatyer R O, eds. *Photosynthesis and Photorespiration*. New York: Wiley-Interscience, 1971. 105~119.
- [63] Björkman O. Adaptive and genetic aspects of C_4 photosynthesis. In: Burris R H, Black C C, eds. *CO_2 Metabolism and Plant Productivity*. Baltimore: University Park Press, 1976. 287~309.
- [64] Leegood R C. C_4 photosynthesis: principles of CO_2 concentration and prospects for its introduction into C_3 plants. *J. Exp. Bot.*, 2002, **53**: 581~590.
- [65] Luo Y H. The ecological significance in C_3 , C_4 and CAM pathways. *Acta Ecologica Sinica*, 1985, **5**(1): 15~27.

参考文献:

- [24] 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**(2): 350~363.
- [38] 陈宗权, 张维径. C_3 - C_4 中间植物. *植物生理学通讯*, 1988, **25**(2): 72~76.
- [59] 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.
- [60] 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.
- [61] 王永吉, 吕厚远, 王国安, 等. C_3 、 C_4 植物和现代土壤中硅酸体碳同位素分析. *科学通报*, 2000, **45**(9): 978~982.
- [65] 罗耀华. C_3 、 C_4 和 CAM 途径的生态学意义. *生态学报*, 1985, **5**(1): 15~27.