

C₃、C₄和CAM途径的生态学意义

罗耀华

(兰州大学生物系)

摘 要

本文通过C₃、C₄和CAM植物在不同环境中的分布,从3个方面阐述了这3种碳同化途径在利用环境资源时的生态学意义——资源分隔:

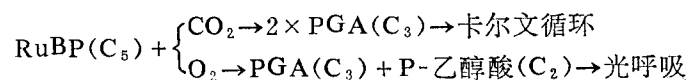
1. 光合途径的空间分异:(1)不同光合类型植物的气候带(水平和垂直带)和地理区域分布;(2)不同光合类型植物在微环境中的分布。
2. 光合途径的时间分异。
3. 光合途径在资源分隔中的重叠。

六十年代中期以来,人们逐渐明了陆生植物的光合作用过程至少有C₃-Calvin循环、C₄-Hatch-Slack循环和CAM-景天酸代谢3种光合碳同化途径。此后,很快形成对这3种光合类型植物进行比较研究的高潮(Black,1971; Black,1976; Osmond,1978)。后来人们发现,不同光合途径只适应于各自的环境条件,否则高光效就消失;岂今尚找不到一种方法可将低光效植物转变成高光效植物。因此,越来越多的工作集中于研究这3种碳同化途径的功能意义上来(Barnes,1963; Berry,1975; Ehleringer,1977; Mooney,1977; Moore,1978; Ode,1980; Sims,1978a; Sims,1978; Stowe,1978)。而我国在这方面的研究工作则十分薄弱。若将光合生理与生态学密切地结合,清楚地掌握一个地区植物光合类型及其分布,这对加深植物生理生态学和植物种群生态学的研究及致力于牧场改良等问题,无疑具有理论和实践意义。本文仅就目前国外对光合途径的生理生态学和生态学研究中的某些主要成果,概要论述不同光合途径利用资源的分异或资源分隔的生态学意义。

一、光合途径的生理和遗传因素

过去的十多年,有关光合碳同化途径的生理生化及遗传学研究的成果有以下几个要点,可用以说明C₃、C₄和CAM途径之间的内在区别:

1. C₃途径存在于所有植物光合组织中;RuBP羧化酶是最重要的基本同化酶,但它又是歧化酶:



因此,光呼吸在各种植物中普遍存在。

2. C_4 途径是由对 CO_2 具高亲和力的PEP羧化酶所催化并与精巧的叶结构特征相配合的结果。在叶内,光、暗呼吸所释放 CO_2 的重新固定,被叶结构在空间上与原初的 CO_2 固定分隔开来,从而使维管束鞘细胞内的 CO_2 分压(2,000 μ bar)为叶肉细胞内(100 μ bar)的20倍。因此 C_4 植物的光呼吸量很低。

3. CAM途径则是将 CO_2 固定过程从时间上分隔开来。使白天细胞内 CO_2 分压(4,000 μ bar)(分压高低因植物而异,该值为典型CAM植物的被测值)比夜间(150 μ bar)高出近30倍。因此,CAM植物可在干旱以至极干旱条件下,仍保证 CO_2 的交换且避免水分平衡的失调。

4. 由于 C_4 和CAM途径的生化反应步骤比 C_3 途径多,因此三者所消耗的能量不同(表1)。

5. C_3 、 C_4 和CAM途径植物的 $\delta^{13}C$ 值(‰)*有不同的变化范围(Troughton, 1975),但比较恒定(Bender, 1973; Smith, 1973)。这种差异与不同的光合途径直接对应;平均值 C_3 为

表 1 C_3 、 C_4 和CAM途径的量子产额

光 合 途 径	每固定一 CO_2 需		量子产额*
	ATP	NADPH	
C_3	3	2	高
C_4	5	2	中
CAM	6.5	2	低

* 指每吸收一个量子所固定的 CO_2 量。

-27‰; C_4 为-14‰; CAM为-19‰。因此,根据一个种 $\delta^{13}C$ 值的大小,可以判定其是 C_3 还是 C_4 途径¹⁾。根据群落生物量的 $\delta^{13}C$ 值,则可以确定一个群落各碳同化途径活跃的程度。

6. 几乎所有 C_4 作物产量均显著地比 C_3 作物高。国内外不少农学和园艺工作者试图将 C_3 植物繁育成 C_4 植物,或者找出低光呼吸的 C_3 植物。然而所有这些企图或告败(Bjorkman, 1976; Ehleringer, 1977)或取效甚微。因此光合碳同化途径是个比较保守的遗传性状。

7. 这3种光合途径在植物系统分类上的出现具有某些关系(表2),因此人们推论 C_4 和CAM是由 C_3 途径进化而来的。

表 2 C_3 、 C_4 和CAM途径在植物中出现的顺序

光合途径	低等植物	蕨类、裸子植物	被子植物
C_3	有	有	有
CAM	无	有	有
C_4	无	无	有

8. 截至1978年,至少有爵床科、番杏科、藜科和禾本科等20个科(参见附表1)中近

$$1) \delta^{13}C(‰) = \left[\frac{R(\text{样品})}{R(\text{标准})} - 1 \right] \times 1000, \text{ 其中 } R = {}^{13}CO_2 / {}^{12}CO_2.$$

因为与标准相比,有机物恒消耗于 ^{13}C 方面,故有机物质的 $\delta^{13}C$ 值总是负值。

千个种属于 C_4 植物Downton, 1975; Raghavendra, 1978)。而且新发现的 C_4 种时有报道 (Baskin, 1981; Jimenez, 1981)。截至1979年, 至少发现凤梨科、兰科、景天科和藜科等 27 个科 (参见附表 2) 内某些种有CAM过程 (Black, 1976; Szarek, 1977, 1979。)由此可见, C_4 和 CAM途径在各植物种或属中独立地发生和发展, 即所谓多元进化Bjorkman, 1976; Raghavendra, 1978)。

通过以上简短回顾, 有些人可能会提出: 既然 C_3 途径的耗能低, 为什么有的种还向 C_4 和 CAM途径进化? 反过来, 既然 C_3 植物有高光呼吸而使固定产物大为损耗, 为什么自然选择压力不驱使 C_3 途径都向 C_4 途径进化呢? 它们为什么都未趋向于绝对? 它们共存 (光合类型多样化) 的生态学意义何在?

二、不同碳同化途径的生态学意义

C_3 和 C_4 植物完整叶的量子产额与它们的光合生化过程的量子产额相矛盾。这种矛盾仅仅是因为完整叶处于氧环境下的结果 (Ehleringer, 1977)。也就是说, 与光合碳同化途径的生化过程不同的是, 完整叶光合过程在环境作用下产生生态效应。

尽管有某些例外, 然而 C_4 和CAM植物生理上适应于高温、高光强及干旱条件是普遍现象。这种生理适应性的差异在生态学中的现象, 就是各光合类型植物占据着适应其最大生产力的地段。我们称之为生态场 (ecospace) 效应。若它们的生态场差异越大, 则它们分享的环境资源区别越大, 即所谓资源分隔。从而以空间差异避免竞争和分享资源。在混合群落中, 不同途径则以时间差异分享资源且避免竞争。

1. 光合类型利用资源的空间分异

我们可从不同光合途径植物, 在气候带 (水平带和垂直带)、地理区域和小地形微生境不同尺度上的分布找到证据。

气候带和地理区域上的空间分异: 就北美而言, C_4 和CAM植物占有所有植物种的百分率, 随纬度的增高而减少 (Ehleringer, 1979)。其中禾草最为突出, 而 C_3 植物随纬度的分布比例则恰好相反 (图 1)。

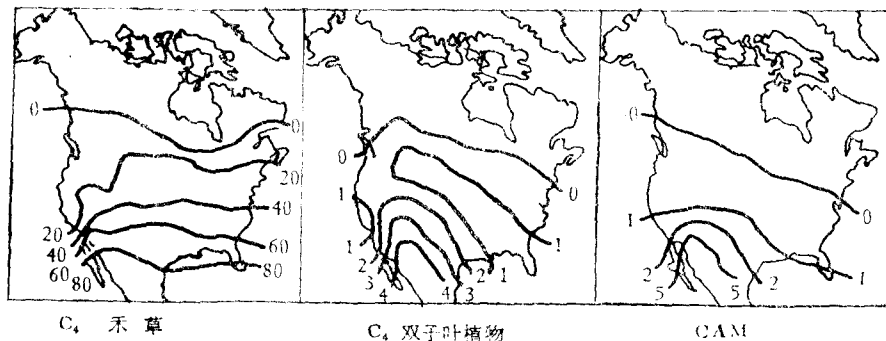


图 1 C_4 禾草、 C_4 双子叶植物及CAM植物种在北美的分布 (以百分率计) (引自Ehleringer, 1979)

Teeri 等 (1976) 用 20 个环境变量进行多元线性回归, 分析它们与北美 C_4 禾草分布的关系。结果, 其中 7 月份平均最低温度对决定 C_4 禾草种的分布最为重要。按此法分析, 对美国

沃德威草原调查资料所计算的预测值,被 Ode(1980) 在该地所作的实测值所证实。在该地 7 月份平均最低温度为 15°C , 预计禾草植物群中应有 35% 的 C_4 种。实测为 19 个即 35.8% 是 C_4 种。Stowe 等(1978)发现,在 C_4 双子叶植物的分布与各气候因子的关系中,夏季总蒸发量和干燥比尤为重要。根据预测,若夏季总蒸发量在沃德威约为 110 ± 13 厘米,那么该地本土双子叶植物群中约 2% 是 C_4 植物种。实际上该地 166 种本土双子叶植物中,最多有 4 个种即 2.4% 是 C_4 种。Ehleringer(1978)进行过模拟测定,结果显示,当以 C_4 和 C_3 植物相同冠层每日碳同化量为单位, C_4 植物在低于北纬约 45° 地区内占优势。按照 Teeri 和 Stowe(1976) 的测标, C_4 植物种在约北纬 37° 以下时,其比例大于 50%。这就是说,基于生产力所预测的分布与根据存活种数的观察基本一致(图 2) 或者说前者是对后者在生理学上的验证。

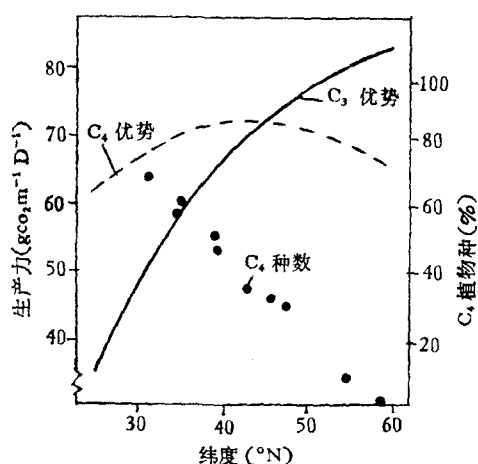


图 2 根据量子产额的温度反应,北美不同纬度的草场 C_3 和 C_4 植物的每日碳获得量(叶面积指数 4) 的模型(引自 Osmond, 1982)。

Doliner 等(1979) 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与气候资料的分析。结果表明, C_3 和 C_4 分布并不因光照水平的高低而呈显著差异。但它们的分布却与温度高低密切相关。南非一千多种禾草的分布说明,确定该地 C_4 植物分布的主要因素是生长季节期间夜温的高低。

在同时具有 C_3 和 C_4 种的属中,被研究最多的是滨藜属(*Atriplex*)。在比较干旱的澳大利亚、南美和北美等地,滨藜属中 C_4 种占同属总种数的比例都在 85% 以上。虽然这些地区相距甚远,但占据这些地区相似生境的不同种,其生长型有惊人的相似性(Osmond, 1980)。

根据实测生物量,同样可以证明 C_3 和 C_4 植物对纬度环境梯度的适应范围的差异。*Pennisetum purpureum*, *Saccharum* sp. 和 *Sorghum* sp. 等 C_4 植物在北纬 15° 地区为 85 吨/公顷,到了 40° — 45° 之间处降至不足 20 吨/公顷。而 *Manihot esculenta*, *Beta vulgaris*, *Medicago* sp., *Citlycine*, *Triticum vulgare* 等 C_3 植物生物量在北纬 10° 大约为 40 吨/公顷,而在北纬 40° 降到 30 吨/公顷,即使达北纬 65° ,年生产力仍可达到一定量。

总之,从全球不同气候区域 C_4 禾草种的百分率统计表(表 3),可以看出高温和干旱的气候带,是 C_4 植物种的主要分布区。

表 3 在不同气候区 C_4 禾草种分布的百分率(%)表

北极-高原气候	北方气候	地中海气候	热荒漠气候	热带森林气候
阿拉斯加北坡 0	北美 12-68	美国加州 13	索 罗 拉 82	牙 买 加 82
格 陵 兰 0		北 非 14*	北撒拉哈 88	哥斯达黎加 75
瑞典北部 0				

* 根据草原植物群的部分抽样(引自 Teeri, 1979)。

CAM植物可以在极为干旱的条件下生存,但其分布受到一定低温的限制。因此在世界极干旱且高温地区,往往被CAM植物所占据。对分布于南非、美国加州和智利等干旱地区的茎肉质植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 测定值证实,大部分种都在 -10% 至 -17% 之间,单峰值在 -15% 左右,在 $\delta^{13}\text{C}$ 值谱上的种数频度近普哇松分布。然而,在南美的凤梨科植物,澳大利亚的附生植物(兰科),它们的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有两个峰值而呈马鞍型。说明C₃途径的比例要比干旱地区者大得多(Osmond, 1982)。在马达加斯加的野生肉质茎植物也有类似的情况。而中欧地面兰科植物则全是C₃途径,其 $\delta^{13}\text{C} = -27\%$ 。

C₃、C₄和CAM植物种在气候垂直带和地理区域上分布与环境因子变化之间的关系,多数尚未定量化,有的结果也未作令人信服的解释。然而我们仍清晰看到它们分布上的差别。

美国大钟山国家公园从海拔610米到1,980米,实际上是一条干燥—温度梯度。沿此梯度分布有22个CAM种、3个C₄种和63个C₃植物种。它们的生产力水平的变化,与各自生理生态适应性相一致。即沿着干燥度逐渐下降的梯度,形成先后由CAM、C₄和C₃植物占优势的替代性序列(Eichmeier, 1978)。美国怀俄明州自海拔1,400至2,650米的草场上,低海拔地区C₄禾草由26%的种和88%至85%的生物量组成,然后逐渐下降直到最高处为零(Osmond, 1982)。相对丰富度作为气候因素的函数之回归分析表明,该地平均年温度和年降雨量,对于沿此草场分布的C₃和C₄植物生物量,是同样可靠的预报因子。在非洲肯尼亚的海拔2,000到3,000米区域之间,植物种组成由100% C₄禾草急剧转变为100% C₃禾草,而且这与它们对生物量的贡献是相应的(图3)。这种急剧转变现象在夏威夷海拔1,000—1,400米的梯度之

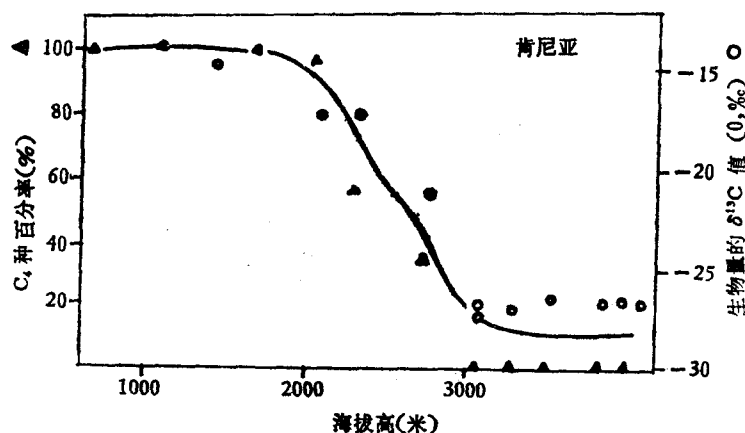


图3 用 $\delta^{13}\text{C}$ 值估计的生物量和C₄植物种数与海拔高度的关系 (Tieszen等1979) (转引自Osmond, 1982)

间也可以发现。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急剧下降有关。从一组调查植物中,可以看这样一个明显趋势。从海拔550米上升到3,600米,叶绿素(Chl(a+b))含量随高度上升而下降。C₃种通常降低1—3倍,而C₄种则下降5—9倍(Todaria, 1980)。值得注意的是C₄种和C₃种叶绿素下降的程度不同。

C₃和C₄植物在地理区域上的分布差异也相当明显。在欧洲,海岸种 *Atriplex sabulosa* (C₄)分布区的纬度线比 *A. littoralis* (C₃) 要低。说明前者生长的最适温度要比后者为高。C₄种 *A. rosea* 往往分布于地中海东和西部更为干旱的区域,而C₃种 *A. nitens* (*A. acuminata*) 在此则完全找不到(Osmond, 1978)。

在沃德威混合草原44个植物群落中,通过植物种类成分的聚类分析结果证实,在40%的相似性水平上,有7个植物集群,即高草原、中草原、低草原、草甸、洼地、泥滩和沼泽7个群落类型。中草原和高草原的生境为中生—旱生地段,该地种数、种的多样性(H')以及C₄种数也最高(Barnes, 1983)。

在十分干旱的非洲Namib地衣沙漠区域内,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均为 $-19.6\text{‰} \pm 1.0\text{‰}$ 。而在较潮湿的萨瓦那草原则为 $-21.6\text{‰} \pm 0.6\text{‰}$ 。由此可见,生境因地理区域不同而变化,从而直接影响光合类型的组成比例。

· 微生境空间分异:不同的光合途径植物,即便在地形、坡向、林间空地,甚至土壤营养元素和基质等微小差异的环境中,也会显示它们对生境的选择与各自生理特性的一致性。

· 根据我国兰州皋兰山植被调查资料(陈庆诚等, 1957),可以发现这座山南北坡植被中C₃和C₄植物组成的差别。在北坡的小黄菊+供蒿-藓群丛的抽样调查中,C₄种的频度为零。相反,在南坡同样高度范围内的本代针茅+阿尔泰紫菀+小黄菊群丛的抽样中,出现*Kockia scoparia*(地肤), *Eragrostis pilosa*(细毛画眉草), *Pennisetum faccidum*(狼尾草), *Setaria lutescens*(黄毛莠)等C₄种,频度在10—30%之间。

美国沃德威地区高草原的C₄种,占据的是干燥、岩石山脊和排水良好的山坡(619米),因而是土壤水分含量较少的地段(Barnes, 1983)。在此,全部优势种是*Bouteloua gracilis*和*Andropogon scoparius*(C₄禾草种)。在高草原内,种类组成按照坡向曝光的强弱而变化。*B. gracilis*(C₄)在干燥、岩石山脊之处最丰富;而以*A. scoparius*(C₄), *Stipaviridula*(C₃)和*Muhlenbergia cuspidata*(C₄)占优势的群落,在山坡上尤其在北坡发育最好; *B. curtispendula*(C₄)和*A. scoparius*(C₄)在南坡共占优势。显然,其中C₄种*A. scoparius*适应范围更广,生态位宽度更宽些。

Tieszen(1970)对美国南达可塔州东北部地区混合大草原的研究结果也表明,C₃和C₄禾草沿地形和环境梯度的微小变化而分异。他发现C₄禾草种占据更为裸露、温热的生境,其总盖度在山脊和南坡为55%,而北坡则降到38%。相反,C₃禾草占据着更为阴湿冷凉的生境,相对盖度在北坡(24%)比在山脊(13%)和南坡(14%)都高。

北美东部落叶林区域内的林间空地,是典型的夏季干旱生境。决定其旱生性质的因素,土层浅比雨量少更为重要。在这些夏季干旱时可使植物达萎蔫程度的林间空地中,大多由草本种组成单一植物群落,其中具有代表性的约有14个种(它们无一为该地特有种,这就意味着这些侵入种对生境的选择与其它种不同)。其中有8种C₄和6种C₃植物。尽管种数大致相等,但就个体数和生物量来说,C₄禾草*Aristida longespica*和*Sporobolus vaginiflorus*生长最为繁茂,为该地优势种。后者可生长于浅土层上,比前者更为耐旱。在邻近岩床露头的土壤层最浅(2—5厘米)且最干旱的土壤上,只有*Cyperus inflexus*, *Euphorba supina*, *Panicum capillare*和*Portulaca oleracea*等4种C₄植物可在其上生存(Baskin, 1981)。

另一项研究显示:若以C₃种数为100%,那么在裸露地段的C₄种为93%,遮阴地段为54%,干燥地段为106%,而潮湿地段为79%(表4)。

由上述事实说明,C₄种往往占据那些光、温资源丰富但水分条件差以至C₃植物不宜生长的那些生境,从而使光热资源得到充分利用。

土壤状况可能也是引起光合途径分异的因素之一。Barnes(1983)的研究显示,在土壤湿

表 4 C₃和C₄禾草种的分布与微生境变量的关系*

光合途径	光 照 水 平		土 壤 湿 度	
	裸露地段	遮阴地段	干燥地段	潮湿地段
C ₃ 种数 (%)	100	100	100	100
C ₄ 种数 (%)	93	54	106	79

* 改引自Teeri (1979). X^2 , $P < 0.05$

度和土壤NO₃⁻含量相对较低乃至中等条件下,以及钾含量为中等水平时,地上部分生物量中的C₄成分最大(图4)。由此看来,钾含量对C₄生物量是一个更强的限制因子。此外,在磷含量低以至中等水平的土壤上,C₄植物趋于更丰富。

2. 光合途径利用资源的时间分异

环境的日周期和季节性变化,使植物已经形成某种趋异机制与之相适应。从而在时间上有效地避免了种间为资源而进行的竞争,也保证了环境资源的充分利用。不同碳同化途径是这种适应机制的一种形式。

在美国南大平原上,C₄禾草的营养生长周期明显地限于较温暖的季节(4—10月),此时C₄植物有34种而无C₃种。但在一年较冷凉的季节(9月至次年6月)时则无C₄种,C₃植物则达15个种(Teeri, 1979)。在矮草草原占优势的*Agropyron smithii* (C₃)和*Bouteloua gracilis* (C₄),其实测最佳光合作用的温度范围,与通常C₃植物在低温条件的早春生长及C₄植物在晚春和夏季生长的温度条件相一致(Williams, 1974)。

Ode (1980)在北美混合草原上,用群落内植物平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值随时间的变化,来比较不同碳同化途径活跃程度和生产力贡献的大小。若100%为C₃植物的植被平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-26.7‰,而100%为C₄植物的植被为-12.9‰,那么低地和山地群落内生物量的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,在春季都较低。但在夏季,山地群落的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著地增加到-20‰,低地也增加到-24.5‰,表明此时向C₄途径活跃阶段转变(图5)。到了秋季这两个群落的 $\delta^{13}\text{C}$ 值又全下降,向C₃途径活跃阶段转化。这种现象,从其它草地群落研究中也得到证实;(Redmann, 1975; Lauenroth等, 1977)。

光合途径的比例,在非草原群落也有上述季节性变化现象。美国加州死谷,夏季活跃的植物种几乎全为C₄植物。在北Chihuahuan沙漠,被研究的3个群落中,所有夏季开花植物种数内有50%以上是C₄植物。接近寒温带毗邻加拿大的植物群的物候期显示,C₄双子叶和禾草种的开花盛期出现在晚夏(Teeri, 1979)。

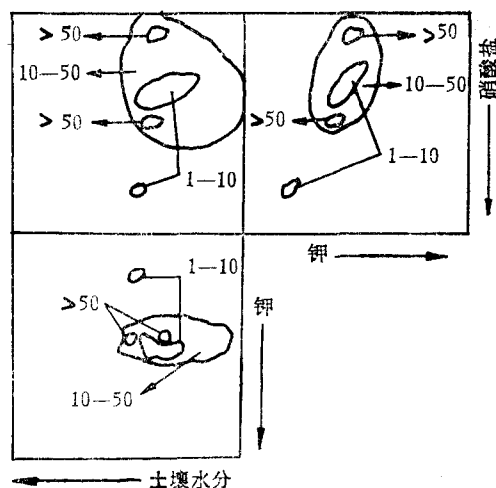


图 4 根据立地生物量的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,计算所得到的C₄植物生物量百分率沿环境梯度的分布(引自Barnes, 1983)

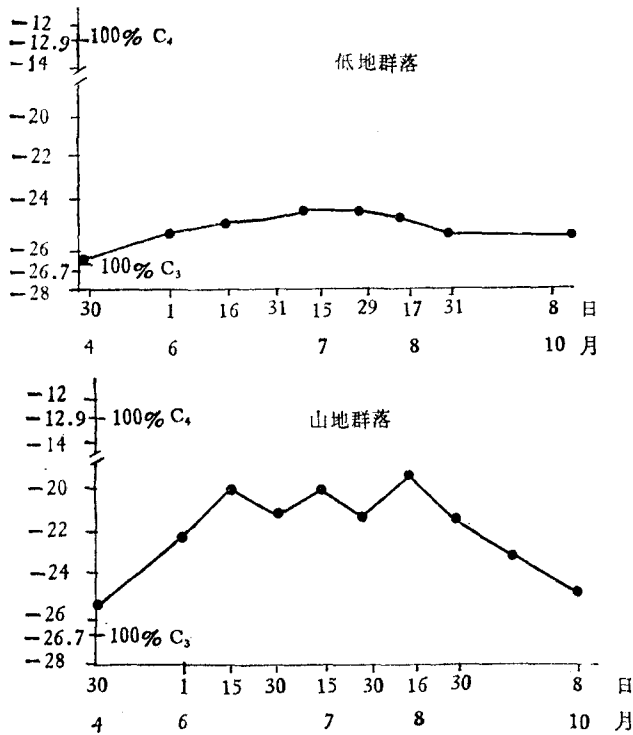


图 5 美国混合草原山地和低地群落生物量的 $\delta^{13}C$ 值
(%)季节性变化过程 (Ode 等, 1980)

上述结果为 C_3 和 C_4 植物野外实测碳固定量所证实 (Ehleringer, 1977)。

C_3 和 C_4 植物生长活跃的时间分异,除了与其本身光合系统的生理生化基础有关以外,可能这两类植物叶绿素含量的差异也起一定作用。因为叶绿素含量与干物质重量之间有极显著相关关系 (Bray, 1960)的结果呈直线相关; Medina等(1963)则为曲线相关,罗耀华等(1983)以 $Chl(a+b)$ /叶面积计为曲线相关,但以 $Chl(a+b)$ /干物重计为直线相关。Redmann (1975)报道叶绿素含量 ($mg \cdot g^{-1}$ 干物重)的季节性变化倾向。从6月15日到7月15日, *Stipa spetea*(C_3)从2.7降至1.2,而 *Sporbolus heterolepis* (C_4)则由2.2上升到2.6。

CAM植物光合过程的一个重要特征,就是每天 CO_2 固定的活跃时间与 C_3 和 C_4 植物相反。虽然CAM植物光合效率较低,但有很高的水分利用

率。就生态学意义而言,它可以避免水分过度消耗而能在极干旱条件下和干旱季节中存活,且减少与其它途径植物对水分的竞争。然而,并非所有肉质植物都具有景天酸代谢机制,也并非具有这种机制的种在生长季节中总是如此。也即某些CAM植物种具有光合途径的可变性。例如,在湿润季节CAM途径停止下来,利用 C_3 途径进行光合,如此可得到较高的生长速率。若再遇到干旱,又回到CAM光合途径上来。现在已知有相当一批植物具有 $C_3 \leftrightarrow CAM$ 转化的特性 (Ehleringer, 1975)。这种特性可以通过 $\delta^{13}C$ 值和苹果酸的直接测定来验证。Mesembryanthemum crystallinum是番杏科中的一种,其生长以色列地中海岩石海岸悬崖上的自然生境中。从2月到5月的光合过程中,它的 $\delta^{13}C$ 绝对值与叶水分含量成正相关,而与苹果酸含量呈负相关 (Winter, 1978)。

*Frerea indica*的茎是肉质的,具CAM途径,而叶则是落叶的具 C_3 途径。当生长季节变得干旱时,叶脱落,茎以CAM途径开始活跃。*Opuntia polyacantha*在矮草大草原上是普遍分布的CAM植物,在夏季才显得活跃且仅对温暖季节的降水条件才有反应。此时进行基本的 CO_2 固定过程—— C_3 途径。

3. 光合途径的环境适应与资源分隔的权重

上述事实证明,不同光合类型的确形成时间和空间分异,从而就光合作用整体而言,实际上使资源得到充分利用。然而,各光合类型中并非所有的种都与各自通常的生理和生理生态学反应相一致,而往往是在特定的环境下形成某种适应性机制,从而具有不同的忍耐极端

环境的能力。适应能力越强,其生态场就越宽,否则就窄。如果它们的分布在某一环境范围内共存,我们可视之为它们在资源分隔中的重叠。

什么是C₄途径进化的自然选择压力呢,是O₂浓度在全球上的增加(Smith, 1975),还是高光强、高温和水分胁迫?目前尚未确定C₄综合特征与这些因子的因果关系。但适应高光强、高温和能忍耐水分胁迫无疑是它的特性。不过C₄途径中的某些种因饰变而在C₃植物通常的生境中与之共存。

太阳辐射不可能影响在裸露生境中C₄的禾草的存活,但这类禾草的确不能在荫蔽条件下生长(Ludlow, 1976)。可是在夏威夷雨林中的大戟属(*Euphorbia*)的某些种是些小树和灌木,能在阴湿的森林冠层下面生长(Fearcy, 1975)。

许多C₄禾草在低夜温条件下,其光合组织的正常发育会受到破坏,且从叶片传输的同化产物也会减少(Osmond, 1978)。然而,来自寒温带的*Spartina townsendii*的叶解剖结构和气体交换特征与较热气候带的C₄植物明显相似,而光合作用可在10℃以下持续进行,与寒温带的C₃植物不相上下(Long等, 1975);分布于北纬58℃寒温带的C₄植物*Spartina anglica*其生长仍然相当繁茂(Smith, 1982)。实验室工作也证明,有些C₄种与C₃种对温度的影响有同样的反应(Bjorkman, 1976)。

C₄植物对高温、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(Ludlow, 1976)。但这些优点的显现不仅仅取决于其本身的生理生化特性,同时还有其它特征。从生理学角度看,高光合速率并不等于高生长速率,因为某些形态特征会改变两者间的关系。从生态学角度看,在一个区域内个体生长速率高的种,其并不一定成为优势种。象繁殖策略就可能会抵消它的作用。

C₃和C₄植物同处于水分胁迫环境中,往往C₄植物有较高的光合速率。但某些C₄植物因叶面积系数低,故生长速率较低。例如,C₄植物*Atriplex spongiosa*,尽管光合速率较高,但叶面积过小,故其生长速率反而比C₃植物*A. hastata*低(Slatyer, 1971);另一个C₄植物种*Astrelia elymoides*的净同化率比C₃种*Thyridolepis mitchelliana*高72%,但因叶面积比例小,因此其生长速率只比后者高28%。正因为这几个C₃或C₄种有各自的优势,因此可在同一处共存。

在同一光合途径的不同科属之间,限制其分布的最强因素往往不同(表5)。只要限制

表 5 影响C₄和CAM植物分布的关键环境因子*

C ₄ 和CAM植物科名	环 境 变 量
苋 科 (Amaranthaceae)	夏季总蒸发量
藜 科 (Chenopodiaceae)	年干燥比
大戟科 (Euphorbiaceae)	夏季总蒸发量
禾本科 (Gramineae)	7月份正常最低温度
仙人掌科 (Cactaceae)	高蒸发量
景天科 (Crassulaceae)	低降雨量

* 引自 Teeri (1978, 1979)

因子未能满足,其分布就不会趋于优势。

资源分隔重叠的另一主要原因是光合途径生态型的分化和光合途径中间类型的产生,尽管还说不清一个保守的遗传性状,为什么在自然条件下会如此活跃。

Sempervivum 属中的一个种生长于欧州阿尔卑斯山最为干旱的生境中,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值比潮湿生境的另一种群更大些。表 6 列出另一些已形成光合途径生态型分化的种。由此可见,

表 6 C_4 植物的生态型分化*

种 名	分 布 区	光 合 途 径
<i>Alloteropsis semiata</i>	{ 非洲、马达加斯加、菲律宾和澳大利亚 非洲和新几内亚	$\text{C}_4^{+1)}$ C_3^{+}
<i>Mollugo cerviana</i>	{ 墨西哥州 墨西哥州和德克萨斯州	C_3^{+} C_4^{+}
<i>Mollugo verticillata</i>	{ 勒萨斯州 依阿华、墨西哥和马萨诸塞州	$\text{C}_4^{\Delta 2)}$ C_3^{Δ}

* 引自Raghavendra (1980)。

1) + $\delta^{13}\text{C}$ 值 - 9‰至 - 14‰(C_4); - 23‰至 - 28‰(C_3)。

2) Δ CO_2 补偿点: C_4 —— $25\text{cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$; C_3 —— $40\text{cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$ 。

C_4 光合途径也与植物其它特性一样受地理隔离的影响。

据Raghavendra(1980)报道,至少在*Mollugo*和*Panicum*两个属中的某些种有 C_4 类型的叶结构,但功能上仍然是 C_3 光合途径。*Mollugo nudicaulis*在幼叶时为 C_3 途径,而成熟叶时,却是 C_4 途径。这一事实本身就说明,对于某些种来说在 C_3 和 C_4 途径之间很难找到一条截然分明的界线。

综上所述,不同光合途径在资源分隔上的重叠具有各类型植物对环境适应性的生理、遗传和形态学基础。资源分隔的重叠即存在竞争,然而竞争却是系统调节,增加资源利用效率的重要机制。因此,资源分隔的重叠进一步说明了 C_3 、 C_4 和CAM途径在生态学意义上的区别和资源利用的协同关系。

三、结 论

一个种的分布现状是该种生理、遗传因素与生境相吻合的结果。同一特性的植物类群分布同样如此。因此从理论上说:

1. 属于特定光合途径的种只分布于相应的生境范围内和同一地区不同时期内,以利于资源利用,即资源分隔;
2. 由于种间光合碳同化途径的可变性、环境适应性以及其它生理过程对极端环境的忍耐性的不同,因此,环境资源利用的空间和时间分异具有不同程度的重叠;
3. 不同光合途径植物种分布上的明显区别和部分共存与特定生境的关系不仅在气候带(水平带和垂直带)、地理区域,甚至微生境内表现出来。

附表 1 具有C₄途径的植物科表*

科 名	科 名
Acanthaceae 爵 状 科	Nyctaginaceae 紫茉莉科
Aizoaceae 番 杏 科	Polygalaceae 远 志 科
Amaranthaceae 苋 科	Portulacaceae 马齿苋科
Asclepiadaceae 萝 摩 科	Scrophulariaceae 玄 参 科
Asteraceae 紫 菀 科	Zygophyllaceae 蒺 藜 科
Boraginaceae 紫 草 科	Cyperaceae 莎 草 科
Capparidaceae 白花菜科	Liliaceae 百 合 科
Caryophyllaceae 石 竹 科	Poaceae 禾 本 科
Chenopodiaceae 藜 科	Compositae 菊 科
Euphorbiaceae 大戟科	Convolvaceae 旋花科

* 摘自Downton (1975)和Raghavendra (1978)。

附表 2 具CAM途径的植物科表*

	科 名	科 名
蕨 类	Polypodiaceae 水龙骨科	
裸子植物	Welwitschiaceae 千岁兰科	
单子叶植物	Agavactae 龙舌兰科	Liliaceae 百 合 科
	Bromeliaceae 凤梨科	Orchidaceae 兰 科
双子叶植物	Aizoaceae 番 杏 科	Euphorbiaceae 大戟科
	Asclepiadaceae 萝 摩 科	Geraniaceae 牻牛儿苗科
	Bataceae	Labiatae 唇形科
	Cactaceae 仙人掌科	Oxalidaecae 酢浆草科
	Capparaceae	Passifloraceae
	Caryophyllaceae 石竹科	Piperaceae 胡椒科
	Chenopodiaceae 藜 科	Pantlaginaceae 车前科
	Compositae 菊 科	Portulacaceae 马齿苋科
	Crassulaceae 景天科	Tetragoniaceae 水青树科
	Cucurbitaceae 葫芦科	Vitaceae 葡萄科
	Didieraceae	

* 摘自Ehleringer(1979)

附表 3 C₄植物种名录*

种 名	种 名
<i>Andropogon scoparius</i>	<i>Muhlenbergia cuspidata</i>
<i>Aristida longespica</i>	<i>Panicum capillare</i>
<i>Astrebala elymoides</i>	<i>Pennisetum faccidum</i>
<i>Atriplex rosea</i>	<i>P.purpureum</i>
<i>A.sabulasa</i>	<i>Portulaca oleracea</i>

种 名	种 名
<i>A.spongiosa</i>	<i>Saccharum</i> sp.
<i>Bouteloua curtipendula</i>	<i>setaria lutescens</i>
<i>B.gracilis</i>	<i>Sorghum</i> sp.
<i>Cyperus inflexus</i>	<i>Spartina anglica</i>
<i>Eragrostis pilosa</i>	<i>S.townsendii</i>
<i>Euphorbia supina</i>	<i>Sporobolus vaginiflorus</i>
<i>Kochia scoparia</i>	<i>S.heterolepis</i>

* 仅列出本文内出现的C₄植物种, 不包括C₄生态型和C₃—C₄中间类型。

参 考 文 献

- 陈庆诚等 1957 兰州皋兰山植物群落的初步研究. 兰州大学学报 1(1):167—191.
- 罗耀华等 1983 青杆林和山杨林下植物叶结构特征及其与叶干重的关系. 兰州大学学报 19(2):83—94.
- Barnes, P.W., et al. 1983 Distribution, production, and diversity of C₃—and C₄ dominated communities in a mixed prairie. *Can. Jour. Bot.* 61(3):741—751.
- Baskin, J.M., et al. 1981 Photosynthetic pathways indicated by leaf anatomy in fourteen summer annuals of Cedar Glades. *Photosynthetica* 15(2):205—209.
- Bender, M.M., et al. 1973 ¹³C/¹²C ratio changes in crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiol* 52:427—430.
- Berry, J.A. 1975 Adaptation of photosynthetic processes to stress. *Science* 188:644—650.
- Bjorkman, O. 1976 In: CO₂ Metabolism and Plant Productivity. Burris, R.H. (Ed.) p.407—424.
- Downton, W. J. S. 1975 The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica* 9(1):96—105.
- Ehleringer, J.R. 1979 Genera known to possess the Crassulacean acid metabolism (CAM) pathway. *HortScience* 14(3):217—222.
- Ehleringer, J.R., et al. 1977 Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiol* 59:86—90.
- Eickmier, W.G. 1978 photosynthetic pathway distributions along an aridity gradient in Big Bend National Park, and implications for enhanced resource partitioning. *Photosynthetica* 12(3):290—297.
- Jimenez, M.S. 1981 Atriplex glauca, a new plant with kranz syndrome. *Photosynthetica* 15(1):28—35.
- Kluge, M., et al. 1978 Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation. *Ecol. Stud.* Vol.30. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Loomis, R.S., et al. 1975 In: Cooper, J.D. (Ed) Photosynthesis and productivity in different environments. IBD Vol. 1, Univ. Press, Cambridge. p145—172.
- Ludlow M.M. 1976 Ecophysiology of C₄ grass. In: Lange O.L., Kappen L., Schulze E—D (eds) Water and plant life: problems and modern approaches. *Ecol. Stud.* Vol.19. Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp.364—386.
- Mooney, H.A., et al. 1977 Carbon isotope measurements of succulent plants in southern Africa. *Oecologia* 30:295—306.
- Moore, P.D. 1978 When C₄ plants do best. *Nature* 272(30):400—401.
- Ode, D.J., et al. 1980 The seasonal contribution of C₃ and C₄ plant species to primary production in a mixed prairie. *Ecology* 61(6):1304—1311.
- Osmond, C.B. 1978 Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annu. Rev. Plant physiol.* 29:379—414.
- Osmond, C.B., et al. 1973 Carbon isotope discrimination in photosynthesis of CAM plants *Nature (London)* 246:41—42.
- 1980 physiological processes in plant ecology. Springer-Verlag.
- 1982 Functional significance of different pathways of CO₂ fixation In: physiological plant Ecology. II. Edited by O.L. Lange et al. Springer-Verlag. p.479—548.

- Pearcy, R.W., et al. 1975 C₄ photosynthesis in tree form euphorbia species from Hawaiian rainforest sites. *Plant Physiol* 55:1054-1056.
- Raghavendra, A.S. 1980 Characteristics of plant species intermediate between C₃ and C₄ pathways of photosynthesis: their focus of mechanism and evolution of C₄ syndrome. *Photosynthetica* 14(2): 271-283.
- Raghavendra, A.S., et al. 1978 The occurrence of C₄-photosynthesis: A supplementary list of C₄ plant reported during late 1974—mid 1977. *Photosynthetica* 12(2):200-208.
- Redmann, R.E. 1975 Production ecology of grassland plant communities in western North Dakota. *Ecological Monographs* 45:83-106.
- Sims, P.L., et al. 1978 a The structure and function of ten Western North American grasslands. I. Intraseasonal dynamics in primary producer compartments. *J.Ecol.* 66:547-572.
- 1978 The structure and function of ten Western North American grasslands. I. A biotic and vegetational characteristics. *J.Ecol.* 66:251-285.
- Smith, A.M., et al. 1982 photosynthetic carbon metabolism of the cool-temperate C₄ grass *Spartina anglica* Hubb. *Planta* 156(5):441-448.
- Smith, B.N. 1976 Evolution of ¹⁴CO₂ photosynthesis in response to changes in carbon and oxygen concentrations in the atmosphere through time. *Biosystems* 8(1):24-32.
- Smith, B.N., et al. 1973 The kranz syndrome in the G ramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *American Journal of Botany* 60:505-513.
- Stowe, L.G., et al. 1978 The geographic distribution of C₄ species of the dicotyledonae in relation to climate. *Am. Nat.* 112:609-613.
- Szarek, S.R., et al., 1977 The occurrence of Crassulacean acid metabolism among plants. *Photosynthetica* 11:330-342.
- Szarek, S.R. 1979 The occurrence of Crassulacean acid metabolism: A supplementary list during 1976 to 1979. *Photosynthetica* 13(4):467-473.
- Teeri, J.A. 1979 The climatology of the C₄ photosynthetic pathway. In Topics in plant population biology Solbrig, O.T. (Ed) pp. 356-374.
- Teeri, J.A., et al., 1978 The climatology of two succulent plant families, Cactaceae and Crassulaceae. *Can. J. Bot.* 56:1750-1758.
- Todaria, N.P., et al. 1980 Altitudinal effects on chlorophyll and carotenoid contents in plants. *Photosynthetica* 14(2):236-238.
- Troughton, J.H. 1975 photosynthetic mechanism higher plants in: photosynthesis and productivity in Different Environments, J.P. Cooper (Ed) P.357-391.
- Williams, G. 1974 photosynthetic adaptation to temperature in C₃ and C₄ grasses, A possible ecological role in the short-grassprairie. *Plant physiol.* 54:767-711.

THE ECOLOGICAL SIGNIFICANCE IN C₃, C₄ AND CAM PATHWAYS

Luo Yaohua

(Lanzhou University)

1. The physiological and genetic factors of the different pathways of carbon assimilation.
2. The ecological significance in the different pathways-resource segregation.
 - (1) The spatial segregation of the different photosynthetic types.
The spatial segregation in climatic region and geographical area.
The spatial segregation in microhabitat.
 - (2) The temporal segregation of the different photosynthetic types.
 - (3) The adaptation of the different photosynthetic types to environments and the overlap in resource segregation.
3. Conclusion.