

97, 17(2)

113-123

第17卷第2期

1997年3月

生态学报

ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 17, No. 2

Mar., 1997

19653(1)

# 中国东北草原植物中的 $C_3$ 和 $C_4$ 光合作用途径

殷立娟 王萍

(东北师范大学国家草地生态工程实验室, 长春, 130024)

Q949.405  
5812

**摘要** 以光合作用关键酶 PEPC 和 RuBPC 活性比, 并且参照叶片  $CO_2$  补偿浓度,  $\delta^{13}C$  值和叶片解剖结构特点来鉴定东北草原区 233 种植物的  $C_3$  或  $C_4$  光合作用途径。这些植物隶属于 144 属 37 科, 其中 137 种为首次鉴定。89 种具有  $C_4$  光合作用途径, 隶属于 55 属 17 科; 144 种具有  $C_3$  光合作用途径, 隶属于 94 属 28 科, 大多数  $C_4$  种分布在禾本科(Poaceae)、莎草科(Cyperaceae)、苋科(Amaranthaceae)和藜科(Chenopodiaceae)。苋属(*Amaranthus*)、地肤属(*Kochia*)、狗尾草属(*Setaria*)和虎尾草属(*Chloris*)中的均为  $C_4$  植物。 $C_4$  植物的生境多为干草原和盐碱草地, 而  $C_3$  植物则主要分布于草甸草原和干草原, 然而,  $C_4$  植物对热、干旱和盐环境的适应能力比  $C_3$  植物强。

**关键词:** 光合作用途径,  $C_3$  植物,  $C_4$  植物, 东北草原, 生境。

## DISTRIBUTION OF $C_3$ AND $C_4$ PHOTOSYNTHETIC PATHWAYS OF PLANTS ON THE STEPPE OF NORTHEASTERN CHINA

Yin Lijuan Wang Ping

(National Laboratory of Grassland Ecological Engineering, Northeast Normal University, Changchun, 130024, China)

**Abstract** By determining the PEPC/RuBPC activity ratio and the  $\delta^{13}C$  value, and by studying leaf anatomy, photosynthetic pathways of the plants on the steppe in Northeastern China has been ascertained. The  $CO_2$  compensation concentration has also been used as a criterion. A total of 233 species belonging to 144 genera, 37 families were examined, of which 137 species for the first time, and the natural habitats in which they were grown were noted. Among them, 89 species from 55 genera, 17 families were found to be  $C_4$  plants, while 143 species from 94 genera, 28 families were  $C_3$  plants. Most of the  $C_4$  species belong to Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae and Chenopodiaceae. All the species in the genera *Amaranthus*, *Kochia*, *Setaria* and *Chloris* identified are  $C_4$  plants. The habitats of most  $C_4$  species are dry steppe

• 国家自然科学基金和加拿大国际开发署(CIDA, 282/11471)资助项目, 承蒙 Robert E. Redmann 教授协助测定  $\delta^{13}C$ , 一并致谢

收稿日期: 1994-09-02, 修改稿收到日期: 1996-06-10。

and salinized grassland and those of most  $C_3$  species are meadow and dry steppe.

**Key words:** photosynthetic pathway,  $C_3$  plant,  $C_4$  plant, Northeastern steppe, Habitat.

植物中的  $C_3$  和  $C_4$  光合途径的研究早在 70 年代已经进入高潮。 $C_4$  植物的高光合速率和较强的抗逆性已被用于培养新的牧草品种和开发草地资源。到目前为止,已经报告了世界上有 2700 多种  $C_4$  植物来自 380 属和 23 科<sup>[1~3]</sup>, 其中 55 种也分布在中国东北草原<sup>[4~6]</sup>。本研究的目的是鉴定更多的分布在东北草原上的植物的  $C_3$  或  $C_4$  光合途径。

鉴定植物光合途径的方法很多,其中已经被实际应用的主要有 3 种,它们是分别根据叶片的花环结构(Kranz),稳定碳同位素比( $\delta^{13}C$ )和  $CO_2$  补偿浓度( $\Gamma$ )来判定的<sup>[7~10]</sup>。本文还参照植物叶片中的光合作用关键羧化酶 PEPC 和 RuBPC 的活性比值(简写  $P/R$ )<sup>[11]</sup>。虽然这些方法从不同角度来判别,但是它们殊途同归,都能用以鉴定  $C_4$  光合途径<sup>[12]</sup>。综合这些指标可以准确地判定植物的  $C_3$  或  $C_4$  属性,但是受测定条件的限制,对每一种植物只能测定一个或两个指标。有些指标参照殷立娟、祝玲<sup>[4, 5]</sup>和李美荣<sup>[1~3]</sup>的报道。所以本文所鉴定的结果仅为进一步研究提供参考。在本研究中对于东北  $C_3$  和  $C_4$  植物的分布生境作了讨论。这对于研究群落结构随着环境的改变和评价草场的生产力都有意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

于 1993 年 7 月至 8 月收集植物实验材料于中国东北呼伦贝尔草原( $47^{\circ}20' \sim 50^{\circ}15'N$ )和松嫩平原( $40^{\circ}31' \sim 48^{\circ}50'N$ )。采样时间为晴天的上午 10:00~11:00。收集的均为刚充分展开的叶片(因这种叶片的光合作用能力通常最具有代表性),其中的一部分用于测定光合作用的关键酶活性和进行叶片解剖学观察,另一部分则置烘箱中烘干用于分析稳定碳同位素比( $\delta^{13}C$ )。

### 1.2 光合作用酶(RuBPC 和 PEPC)

RuBPC 和 PEPC 都是光合作用的关键酶。收集 1g 刚充分展开的叶片,酶的提取及活性测定采用石德成、殷立娟和祝玲<sup>[11]</sup>描述的方法,使用液体闪烁分析仪计算液闪液中的脉冲数。并且进一步计算这两种酶的活性。根据酶的活性比鉴定植物的光合途径。PEPC/RuBPC 大于 1 时为  $C_4$ , 小于 1 时为  $C_3$ 。

### 1.3 叶片的解剖学观察

用 5 mm 见方的新鲜叶片固定于两片马铃薯或胡萝卜间作徒手切片,选用厚度约为 2 mm 的切片在光学显微镜下进行观察是否有  $C_4$  植物特有的花环(Kranz)结构<sup>[12]</sup>。

### 1.4 稳定碳同位素比( $\delta^{13}C$ )的测定

将收集的叶片置  $80^{\circ}C$  恒温中烘干 24 h。然后将样品送往加拿大 Saskatchewan 大学分析中心用质谱仪测定干样中的稳定碳同位素比( $\delta^{13}C$ )。样品的  $\delta^{13}C$  值在  $-8\% \sim -16\%$  之间表示该植物具有  $C_4$  光合途径,在  $-22\% \sim -35\%$  之间则表示具有  $C_3$  光合途径<sup>[8, 9]</sup>。

### 1.5 $CO_2$ 补偿浓度( $\Gamma$ )

参照殷立娟和祝玲<sup>[4, 5]</sup>和李美荣<sup>[1~3]</sup>的报道中所提供的东北植物的  $CO_2$  补偿浓度测定资料。

## 2 结果与讨论

对隶属于 37 科 144 属的 233 种进行了鉴定(表 1)。其中 55 种(表 2)已经由殷立娟和祝

表 1 分布在中国东北草原的具有  $C_3$  或  $C_4$  光合作用的科、属和种数

Table 1  $C_3$  and  $C_4$  species in different genera and families occurring in the Northeastern Steppe of China

| 科<br>Family           | 属数 | 种数 | $C_3$ | $C_4$ | 科<br>Family             | 属数  | 种数  | $C_3$ | $C_4$ |
|-----------------------|----|----|-------|-------|-------------------------|-----|-----|-------|-------|
| 双子叶植物 Dicotyledoneae: |    |    |       |       | Asclepiadaceae          | 2   | 3   | 3     | 0     |
| Polygonaceae          | 1  | 2  | 2     | 0     | Convolvulaceae          | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Amaranthaceae         | 1  | 8  | 0     | 8     | Borraginaceae           | 2   | 2   | 2     | 0     |
| Chenopodiaceae        | 6  | 10 | 6     | 4     | Labiatae                | 4   | 4   | 4     | 0     |
| Portulacaceae         | 1  | 1  | 0     | 1     | Solanaceae              | 2   | 2   | 2     | 0     |
| Caryophyllaceae       | 1  | 1  | 0     | 1     | Bignoniaceae            | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Ranunculaceae         | 3  | 3  | 3     | 0     | Orobanchaceae           | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Cruciferae            | 1  | 1  | 1     | 0     | Plantaginaceae          | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Rosaceae              | 3  | 9  | 9     | 0     | Rubiaceae               | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Fabaceae              | 8  | 10 | 8     | 2     | Campanulaceae           | 2   | 2   | 2     | 0     |
| Geraniaceae           | 1  | 1  | 0     | 1     | Compositae              | 18  | 33  | 31    | 2     |
| Zygophyllaceae        | 1  | 1  | 0     | 1     | 单子叶植物 Monocotyledoneae: |     |     |       |       |
| Polygalaceae          | 1  | 1  | 0     | 1     | Hydrocharitaceae        | 1   | 1   | 0     | 1     |
| Euphorbiaceae         | 1  | 1  | 1     | 0     | Poaceae                 | 57  | 97  | 44    | 53    |
| Vitaceae              | 1  | 1  | 1     | 0     | Cyperaceae              | 6   | 18  | 6     | 12    |
| Violaceae             | 1  | 1  | 1     | 0     | Commelinaceae           | 1   | 1   | 0     | 1     |
| Thymelaeaceae         | 2  | 2  | 2     | 0     | Juncaceae               | 2   | 2   | 2     | 0     |
| Umbelliferae          | 3  | 3  | 2     | 1     | Liliaceae               | 3   | 4   | 4     | 0     |
| Plumbaginaceae        | 1  | 1  | 1     | 0     | Iridaceae               | 1   | 1   | 1     | 0     |
| Apocynaceae           | 1  | 1  | 1     | 0     | 共计 total 37             | 144 | 233 | 144   | 89    |

属数: Number of genera, 种数: Number of species,  $C_3$ : Number of  $C_3$  species,  $C_4$ : Number of  $C_4$  species.

玲<sup>[4, 11]</sup>和李美荣<sup>[1~3]</sup>报道。89 种具有光合作用的  $C_4$  植物来自 28 科 94 属。大多数  $C_4$  分布在禾本科 (Gramineae)、莎草科 (Cyperaceae)、苋科 (Amaranthaceae) 和藜科 (Chenopodiaceae)(表 1), 其中 53 种  $C_4$  种来自禾本科 (Gramineae)。苋属 (*Amaranthus*)、地肤属 (*Kochia*)、狗尾草属 (*Setaria*) 和虎尾草属 (*Chloris*) 中仅有  $C_4$  种(表 2)。

根据表 2, 分别分析了分布于不同类型草原的  $C_3$  植物种数占总的  $C_3$  植物的百分数和分布于不同类型草原中的  $C_4$  植物种数占  $C_4$  总数的百分比, 并且分别分析了具有耐旱、耐盐和耐寒特性的  $C_3$  和  $C_4$  植物的百分数(图 1)。图 1 揭示了  $C_3$  和  $C_4$  植物均广泛分布于各种类型草地。 $C_4$  植物对干旱和盐环境的抗逆性比  $C_3$  植物强。 $C_3$  植物在干草原(DS)和草甸草原(MS)的分布比例比  $C_4$  植物的大。在盐渍草地(SG)上,  $C_4$  植物的分布比例比  $C_3$  植物的大。 $C_4$  植物的耐旱性(Dry)和耐盐性(Salty)强于  $C_3$  植物。在杂草中(Weed)  $C_4$  植物的比例较大(表 2)。20%  $C_4$  种能够生长在盐渍化土壤中, 而  $C_3$  种中只有 18%。 $C_3$  植物的耐寒性(Cold)比  $C_4$  植物强。然而, 作者在高原草地上也发现了两种  $C_4$  种 *Anturolepidium dasystachys* 和 *Crypsis aculaeate*(表 1)。

表 2 中国东北草原  $C_3$  或  $C_4$  光合途径的发生Table 2 Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthetic pathways in northeast steppe of China

| 科-属-种<br>Family-genus-species                   | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{13}\text{C}$<br>(‰) | P/R    | $\Gamma$ | $\text{C}_3/\text{C}_4$ | 生境<br>Habitat  |
|-------------------------------------------------|----------------|------------------------------|--------|----------|-------------------------|----------------|
| 双子叶植物 Dicotyledoneae:                           |                |                              |        |          |                         |                |
| Polygonaceae:                                   |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Polygonum aviculare</i> L.                   |                |                              | 0.872  |          | $\text{C}_3$            | SS/Weed        |
| <i>P. sibiricum</i> Laxin                       | -              | -25.43                       | 0.775  |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty       |
| Amaranthaceae:                                  |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Amaranthus albus</i> L.                      |                |                              | 5.000  | L        | $\text{C}_4$            | Weed           |
| <i>A. ascendens</i> Lois                        |                | -16.00                       |        |          | $\text{C}_4$            | Weed/Salty     |
| <i>A. blitoides</i> S. Watson                   |                | -16.00                       | 11.000 | L        | $\text{C}_4$            | Weed           |
| <i>A. caudatus</i> L.                           |                |                              |        | L        | $\text{C}_4^*$          | CP/Weed        |
| <i>A. tricolor</i> L.                           | +              |                              | 1.960  | L        | $\text{C}_4$            | Weed/Salty     |
| <i>A. paniculatus</i> L.                        |                |                              |        | L        | $\text{C}_4^*$          | CP             |
| <i>A. retroflexus</i> L.                        |                | -15.60                       | 5.260  |          | $\text{C}_4$            | Weed/Salty     |
| <i>A. viridis</i> L.                            |                |                              |        | L        | $\text{C}_4^*$          | Weed           |
| Chenopodiaceae:                                 |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Agriophyllum arenarium</i> Bieb.             |                |                              | 2.608  |          | $\text{C}_4$            | DS/SS          |
| <i>Axyris amaranthoides</i> L.                  |                |                              | 0.850  |          | $\text{C}_3$            | Weed           |
| <i>Chenopodium acuminatum</i> Willd.            | -              | -27.80                       | 0.683  |          | $\text{C}_3$            | SS/Salty       |
| <i>C. album</i> L.                              | -              |                              | 0.360  |          | $\text{C}_3$            | Weed           |
| <i>Kochia scoparia</i> (L.) Schard.             |                |                              |        | L        | $\text{C}_4^*$          | Cold/Salty/Dry |
| <i>K. sieversiana</i> (Pall.) C. A. M.          |                | -12.50                       | 1.716  |          | $\text{C}_4$            | SG/Salty       |
| <i>Salsola collina</i> Pall.                    | +              |                              | 3.724  |          | $\text{C}_4$            | SG/Weed        |
| <i>Suaeda cormiculata</i> Bunge                 |                | -26.41                       | 0.785  |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty       |
| <i>S. glauca</i> Bunge                          |                | -27.29                       | 0.491  |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty       |
| <i>S. heteroptera</i> Kitag.                    |                | -27.45                       | 0.627  |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty       |
| Portulacaceae:                                  |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Portulaca oleracea</i> L.                    | +              |                              | 4.595  | L        | $\text{C}_4$            | Weed           |
| Caryophyllaceae:                                |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Dianthus amurensis</i> Jacq.                 |                |                              | 3.320  |          | $\text{C}_4$            | MS             |
| Ranunculaceae:                                  |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Clematis hexapetala</i> Pall.                |                |                              | 0.584  |          | $\text{C}_3$            | DS             |
| <i>Ranunculus japonicus</i> Thunb.              | -              |                              |        |          | $\text{C}_3$            | MS             |
| <i>Thalictrum supradecompositum</i> Nakai       |                |                              | 0.364  |          | $\text{C}_3$            | DS             |
| Cruciferae:                                     |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Lepidium apetalum</i> Willd.                 |                |                              | 0.397  |          | $\text{C}_3$            | SG/Weed        |
| Rosaceae:                                       |                |                              |        |          |                         |                |
| <i>Geum aleppicum</i> Jacq.                     |                |                              | 0.316  |          | $\text{C}_3$            | MS             |
| <i>Potentilla anserina</i> L.                   | -              | -27.37                       |        |          | $\text{C}_3$            | MS/Salty       |
| <i>P. chinensis</i> Ser.                        | -              |                              |        |          | $\text{C}_3$            | DS             |
| <i>P. bifurca</i> L. var. <i>canescens</i> Bong | -              |                              |        |          | $\text{C}_3$            | DS             |
| <i>P. discolor</i> Bunge                        |                |                              | 0.744  |          | $\text{C}_3$            | DS/MS          |
| <i>P. filipendula</i> Willd.                    | -              | -26.85                       |        |          | $\text{C}_3$            | DS             |
| <i>P. flagellaris</i> Willd.                    | -              |                              |        |          | $\text{C}_3$            | MS/Weed        |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> L.               | -              |                              |        |          | $\text{C}_3$            | MS/Salty       |
| <i>S. tenuifolia</i> Fisch                      |                |                              | 0.128  |          | $\text{C}_3$            | MS/WS          |
| Fabaceae:                                       |                |                              |        |          |                         |                |

(续表 2)

| 科-属-种<br>Family-genus-species               | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{13}\text{C}$<br>(‰) | P/R   | $\Gamma$       | C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> | 生境<br>Habitat |
|---------------------------------------------|----------------|------------------------------|-------|----------------|--------------------------------|---------------|
| <i>Amblytropis multiflora</i> Kitag.        |                |                              | 0.263 |                | C <sub>3</sub>                 | MS/Weed       |
| <i>Asteromoea integrifolia</i> Loes.        |                |                              | 0.752 |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| <i>Kummerowia striata</i> Schindl.          |                |                              | 0.903 |                | C <sub>3</sub>                 | WS/Weed       |
| <i>Lepedeza davurica</i> Schindler          |                |                              | 0.895 |                | C <sub>3</sub>                 | SS            |
| <i>Melissitus ruthenicus</i> (L.) Peschkova |                |                              | 0.098 |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| <i>Oxytropis filiformis</i> D. C.           |                |                              | 1.211 |                | C <sub>4</sub>                 | DS            |
| <i>O. myriophylla</i> D. C.                 | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | DS/Salty      |
| <i>O. oxyphylla</i> D. C.                   | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | SS            |
| <i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.         |                |                              | 1.779 |                | C <sub>4</sub>                 | DS/Salty      |
| <i>Trifolium repens</i> L.                  |                |                              | 0.376 |                | C <sub>3</sub>                 | WS            |
| Geraniaceae:                                |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Erodium stephanianum</i> Willd.          | +              |                              | 1.129 |                | C <sub>4</sub>                 | DS            |
| Zygophyllaceae:                             |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Tribulus terrestris</i> L.               | +              |                              |       |                | C <sub>4</sub>                 | DS            |
| Polygalaceae:                               |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Polygala tenuifolia</i> Willd.           | +              |                              |       |                | C <sub>4</sub>                 | DS            |
| Euphorbiaceae:                              |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Euphorbia esula</i> L.                   | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| Vitaceae:                                   |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Parthenocissus thunbergii</i> Nakai      |                |                              | 0.932 |                | C <sub>3</sub>                 | MS/SS         |
| Violaceae:                                  |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Viola dissecta</i> Ledeb.                |                |                              | 0.303 |                | C <sub>3</sub>                 | MS            |
| Thymelaeaceae:                              |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Diarrhron linifolium</i> Turcz.          |                |                              | 0.910 |                | C <sub>3</sub>                 | FD            |
| <i>Stellera chamaejasme</i> L.              | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| Umbelliferae:                               |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Bupleurum scorzonifolium</i> Willd.      |                |                              | 0.782 |                | C <sub>3</sub>                 | DS/WS         |
| <i>Heracleum moellendorffii</i> Hance       |                |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | WS            |
| <i>Sanicula rubriflora</i> Fr. Schmidt      |                |                              | 4.357 |                | C <sub>4</sub>                 | WS            |
| Plumbaginaceae:                             |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Limonium bicolor</i> Ktze.               | -              | -27.48                       | 0.566 |                | C <sub>3</sub>                 | SG/Salty      |
| Apocynaceae:                                |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Apocynum lancifolium</i> Russan          | -              |                              | 0.208 |                | C <sub>3</sub>                 | SG/Salty      |
| Asclepiadaceae:                             |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Cynanchum chinense</i> R. Br.            | -              |                              | 0.398 |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| <i>C. amplexicaule</i> Hemsley              |                |                              | 0.268 |                | C <sub>3</sub>                 | MS            |
| <i>Pycnostelma paniculatum</i> K. Schum     | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| Convolvulaceae:                             |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Calystegia pellita</i> Ledeb.            |                |                              | 0.711 |                | C <sub>3</sub>                 | MS            |
| Borraginaceae:                              |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Cynoglossum divaricatum</i> Stephan      |                |                              | 0.987 |                | C <sub>3</sub>                 | SS            |
| <i>Lappula echinata</i> Gillib.             | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| Labiatae:                                   |                |                              |       |                |                                |               |
| <i>Elsholtzia patrinii</i> Garcke           |                |                              | 0.895 |                | C <sub>3</sub>                 | Weed          |
| <i>Prunella asiatica</i> Nakai              |                |                              | 0.202 |                | C <sub>3</sub>                 | Weed          |
| <i>Thymus serpyllum</i> L.                  |                |                              | 0.857 | C <sub>3</sub> |                                | DS/SS         |
| <i>Scutellaria ikonnikovii</i> Juz.         | -              |                              |       |                | C <sub>3</sub>                 | MS            |

(续表 2)

| 科-属-种<br>Family-genus-species                           | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{15}\text{C}$<br>(‰) | P/R   | $\Gamma$ | $\text{C}_3/\text{C}_4$ | 生境<br>Habitat |
|---------------------------------------------------------|----------------|------------------------------|-------|----------|-------------------------|---------------|
| Solanaceae:                                             |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Datura stramonium</i> L.                             |                |                              | 0.849 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>Solanum nigrum</i> L.                                |                |                              | 0.423 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| Bignoniaceae:                                           |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Incarvillea sinensis</i> Lamark.                     |                |                              | 0.730 |          | $\text{C}_3$            | DS/Weed       |
| Orobanchaceae:                                          |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Orobanche caerulescens</i> Stepan                    | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | SS            |
| Plantaginaceae:                                         |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Plantago asiatica</i> L.                             | -              |                              | 0.865 |          | $\text{C}_3$            | DM            |
| Rubiaceae:                                              |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Galium verum</i> L.                                  | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| Campanulaceae:                                          |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Adenophora stenophylla</i> Hemsley                   |                |                              | 0.897 |          | $\text{C}_3$            | DS/Dry        |
| <i>Platycodon grandiflorum</i> D. C.                    |                |                              | 0.385 |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| Compositae:                                             |                |                              |       |          |                         |               |
| <i>Artemisia anethifolia</i> Weber                      | -              | -26.15                       | 0.500 |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty      |
| <i>A. anethoides</i> Matfield                           |                | -28.51                       |       |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty      |
| <i>A. dracunculus</i> L. var. <i>inodora</i> Besser     |                |                              | 0.421 |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>A. frigida</i> Willd.                                |                |                              | 0.794 |          | $\text{C}_3$            | Dry/Cold      |
| <i>A. mongolica</i> Fish.                               | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | DS/Weed       |
| <i>A. japonica</i> Thunb. var. <i>manshurica</i> Kom.   | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | DS/Weed       |
| <i>A. laciniata</i> Willd.                              |                |                              | 0.261 |          | $\text{C}_3$            | MS/Salty      |
| <i>A. integrifolia</i> L.                               | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>A. pectinata</i> Pall.                               | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | Dry/Cold      |
| <i>A. pubescens</i> Ledeb.                              | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>A. selengensis</i> Turcz.                            | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | MS/WS         |
| <i>A. sieversiana</i> Nakai                             |                |                              | 2.462 |          | $\text{C}_4$            | Weed          |
| <i>Aster fastigiatus</i> Fisch.                         |                |                              | 0.923 |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>Eupatorium japonicum</i> Thunb.                      |                | 0.461                        |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>Filifolium sibiricum</i> Kitam.                      |                |                              | 0.996 |          | $\text{C}_3$            | DS/Cold       |
| <i>Helianthus annuus</i> L.                             | -              |                              | 0.661 |          | $\text{C}_3$            | CP            |
| <i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Nov.              | -              |                              | 0.769 |          | $\text{C}_3$            | DS            |
| <i>Hypochaeris grandiflora</i> Ledeb.                   | +              |                              | 1.814 |          | $\text{C}_4$            | WS/MS         |
| <i>Inula japonica</i> Thunb.                            | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>Lactuca indica</i> L.                                |                |                              | 0.886 |          | $\text{C}_3$            | MS/WS         |
| <i>Leontopodium Leontopodioides</i> Beauv.              | -              | -26.10                       |       |          | $\text{C}_3$            | DS/SS         |
| <i>Ixeris chinensis</i> subsp. <i>versicolor</i> Kitam. |                |                              | 0.910 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>I. chinensis</i> Nakai                               | -              |                              | 0.980 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>Picris japonica</i> Krylv.                           |                |                              | 0.972 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>Saussurea glomerata</i> Poiret                       |                |                              | 0.833 |          | $\text{C}_3$            | SG/Sa         |
| <i>S. runcinata</i> D. C.                               | -              | -26.00                       |       |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty      |
| <i>Senecio ambraceus</i> Turcz.                         | -              |                              | 0.511 |          | $\text{C}_3$            | MS/WS         |
| <i>S. integrifolius</i> Clairville                      | -              | -29.41                       |       |          | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>Serratula yamatsutana</i> Kitag.                     |                | -27.60                       | 0.633 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>Scorzonera glabra</i> Rupr.                          |                |                              | 0.344 |          | $\text{C}_3$            | DS            |
| <i>Taraxacum mongolicum</i> Hand-Mazz.                  | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | DS/MS         |

(续表 2)

| 科-属-种<br>Family-genus-species                   | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{13}C$<br>(‰) | P/R   | $\Gamma$ | $C_3/C_4$  | 生境<br>Habitat  |
|-------------------------------------------------|----------------|-----------------------|-------|----------|------------|----------------|
| <i>T. ohwianum</i> Kitam.                       | -              |                       | 0.860 |          | $C_3$      | Weed           |
| <i>Xanthium strumarium</i> L.                   |                |                       | 0.884 |          | $C_3$      | Weed           |
| 单子叶植物 Monocotyledoneae,                         |                |                       |       |          |            |                |
| Hydrocharitaceae,                               |                |                       |       |          |            |                |
| <i>Hydrilla verticillata</i> (L. f.) Royle      |                |                       |       |          | $C_4^+$    | WS/Water       |
| Gramineae,                                      |                |                       |       |          |            |                |
| <i>Achnatherum avinoides</i> (Honda) Chang      |                |                       | 19.16 |          | $C_4$      | DS             |
| <i>A. splendens</i> (Trin.) Nevski              |                |                       | 1.960 |          | $C_4$      | SG/Salty       |
| <i>Aeluropus litoralis</i> (Gouan.) Parl.       |                | -14.85                | 3.868 |          | $C_4$      | SG/Salty       |
| <i>Agrostis alba</i> L.                         |                | -28.00                |       | H        | $C_3$      | WS/MS          |
| <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertner        | -              | -24.50                | 0.044 |          | $C_3$      | DS/Dry         |
| <i>A. desertorum</i> L.                         |                |                       | 0.126 |          | $C_3$      | DS/Dry         |
| <i>A. trachycaulum</i> L.                       |                |                       | 0.128 |          | $C_3$      | DS             |
| <i>Alopecurus pratensis</i> L.                  |                | -22.00                |       | H        | $C_3^+$    | MS             |
| <i>Aneurolepidium chinense</i> (Trin.) Kitag.   | -              | -26.50                | 0.910 |          | $C_3$      | MS/Salty       |
| <i>A. dasystachys</i> (Trin.) Nevski            | +              |                       |       |          | $C_4$      | Dry/Salty/Cold |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.                 |                | -28.00                |       |          | $C_3$      | Cold           |
| <i>Aristida adscensionis</i> L.                 |                |                       |       |          | $C_4^+$    | FD             |
| <i>Arundinella hirta</i> (Thunb.) F. Tanaka     | +              | -19.00                | 1.807 | L        | $C_4$      | MS/Salty       |
| <i>Arrhaxon hispidus</i> (Thunb.) Makino        |                |                       | 2.844 |          | $C_4$      | WS             |
| <i>Avena sativa</i> L.                          |                | -24.00                |       | H        | $C_3^+$    | CP/Cold        |
| <i>A. fatua</i> L.                              |                |                       |       | H        | $C_3^+$    | Weed           |
| <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.     |                | -25.00                |       | H        | $C_3^+$    | MS             |
| <i>Bahriochloa Ischaemum</i> (L.) Keng          |                |                       |       | L        | $C_4^+$    | DS/Dry         |
| <i>Bromus inermis</i> Leyss.                    |                |                       | 0.029 |          | $C_3$      | Cold/Dry       |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth         | -              | -26.16                |       |          | $C_3$      | MS             |
| <i>Capillipedium parviflorum</i> (R. Br.) Stapf |                | -16.00                |       |          | $C_4^{++}$ | MS             |
| <i>Chloris petraea</i> Sw.                      |                |                       | 2.380 |          | $C_4$      | Weed           |
| <i>C. virgata</i> Sw.                           | +              |                       | 1.565 |          | $C_4$      | Weed/Salty     |
| <i>C. gayana</i> Kunth                          | +              |                       |       |          | $C_4^+$    | CP             |
| <i>Cleistogenes hackeli</i> (Honda) Honda       |                |                       |       |          |            |                |
| var. <i>nakai</i> (Keng) Ohwi                   | +              |                       |       |          | $C_4^{++}$ | FG             |
| <i>C. squarrosa</i> (Trin.) Keng                | +              | -16.40                | 1.220 |          | $C_4$      | MS/Dry         |
| <i>Clinelymus dahuricus</i> (Turcz.) Nevski     |                |                       | 0.076 |          | $C_3$      | MS             |
| <i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb           |                | -25.00                |       | H        | $C_3^+$    | WS             |
| <i>Coix lachryma-jobi</i> L.                    | +              |                       |       |          | $C_4$      | WS             |
| <i>Crypsis aculeata</i> Ation                   |                |                       |       |          | $C_4^{++}$ | Cold/Salty     |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.       |                |                       |       | H        | $C_3^+$    | DS             |
| <i>Digitaria ciliaris</i> (Rotz.) Koel          | +              |                       |       |          | $C_4$      | Weed           |
| <i>D. sanguinalis</i> (L.) Scop                 | +              | -15.00                |       | L        | $C_4^+$    | Weed           |
| <i>Echinochloa caudata</i> Roshev.              |                |                       | 1.260 |          | $C_4$      | WS/Weed        |
| <i>E. hispidula</i> (Retz.) Chang               | +              |                       | 1.760 |          | $C_4$      | WS             |
| <i>E. crusgalli</i> (L.) Beauv.                 | +              |                       |       |          | $C_4$      | Weed/WS        |
| <i>E. frumentacea</i> (Roxb.) Link              |                | -14.00                |       |          | $C_4$      | CP             |
| <i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertner            |                |                       |       | L        | $C_4^+$    | Weed           |
| <i>Elymus mollis</i> Trin.                      |                | -28.00                |       |          | $C_3^+$    | SS             |

(续表 2)

| 科-属-种<br>Family-genus-species                  | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{13}\text{C}$<br>(‰) | P/R   | $\Gamma$ | $\text{C}_3/\text{C}_4$ | 生境<br>Habitat |
|------------------------------------------------|----------------|------------------------------|-------|----------|-------------------------|---------------|
| <i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Link      | +              |                              |       |          | $\text{C}_4$            | Weed          |
| <i>E. ferruginea</i> (Thunb.) Beauv.           |                |                              |       | L        | $\text{C}_4^*$          | MS            |
| <i>E. pilosa</i> (L.) P. B.                    | +              |                              |       |          | $\text{C}_4$            | Weed          |
| <i>Festuca ovina</i> L.                        | -              |                              |       |          | $\text{C}_3$            | DS            |
| <i>F. pratensis</i> Huds                       |                | -29.00                       |       | H        | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>F. rubra</i> L.                             | -              | -27.00                       |       | H        | $\text{C}_3^*$          | MS/Cold       |
| <i>Hemarthria sibirica</i> (Gand.) Ohwi        |                | -17.40                       |       |          | $\text{C}_4$            | MS/Salty      |
| <i>Hierochloa glabra</i> Trin.                 | +              | -13.50                       | 4.308 |          | $\text{C}_4$            | Weed/CP/Salty |
| <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link     | -              |                              |       | H        | $\text{C}_3$            | Salty         |
| <i>H. vulgare</i> L.                           |                |                              |       | H        | $\text{C}_3^*$          | CP            |
| <i>Imperata cylindrica</i> (L.) P. B.          | +              | -12.00                       | 1.645 |          | $\text{C}_4$            | Dry           |
| <i>Isachne globosa</i> (Thunb.) Ktze.          |                | -28.00                       |       |          | $\text{C}_3^*$          | WS/FD         |
| <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.            | -              | -23.10                       | 0.910 | H        | $\text{C}_3$            | DS            |
| <i>Milium effusum</i> L.                       |                | -22.00                       |       |          | $\text{C}_3$            | FD            |
| <i>Miscanthus sacchariflorus</i> (Maxim.) Hack | +              |                              |       |          | $\text{C}_4$            | MS            |
| <i>M. sinensis</i> Anderss                     | +              |                              |       |          | $\text{C}_4$            | Dry           |
| <i>Muhlenbergia hugelii</i> Trin.              | +              |                              |       |          | $\text{C}_4^*$          | FG            |
| <i>M. japonica</i> Steud.                      | +              |                              |       |          | $\text{C}_4^*$          | FG/WS         |
| <i>Oryza sativa</i> L.                         |                | 26.00                        |       |          | $\text{C}_3$            | WS            |
| <i>Panicum miliaceum</i> L.                    |                |                              |       |          | $\text{C}_4^*$          | CP            |
| <i>P. bisulcatum</i> Thunb.                    |                |                              |       |          | $\text{C}_3^*$          | FG            |
| <i>Pennisetum alopecuroides</i> (L.) Spreng.   | +              |                              |       |          | $\text{C}_4$            | FG            |
| <i>P. glaucum</i> (L.) B. R.                   | +              |                              |       | L        | $\text{C}_4$            | FG            |
| <i>P. flaccidum</i> Griseb.                    | +              |                              |       | L        | $\text{C}_4$            | SS            |
| <i>Phacelurus latifolius</i> (Steud.) Ohwi     | +              |                              |       |          | $\text{C}_4^{**}$       | WS            |
| <i>Phleum alpinum</i> L.                       |                |                              |       |          | $\text{C}_3^*$          | Cold          |
| <i>P. phleoides</i> (L.) Simk                  |                | -30.00                       |       |          | $\text{C}_3^*$          | Cold          |
| <i>P. pratense</i> L.                          |                | -27.00                       |       | H        | $\text{C}_3^*$          | Cold          |
| <i>Phragmites communis</i> Turcz.              | -              | -22.00                       | 0.505 |          | $\text{C}_3$            | WS            |
| <i>Poa annua</i> L.                            | -              |                              | 0.122 | H        | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>P. pratensis</i> L.                         | -              | -27.00                       |       | H        | $\text{C}_3$            | MS            |
| <i>Puccinellia chinampoensis</i> Ohwi.         | -              | -27.30                       | 0.982 |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty      |
| <i>P. tenuiflora</i> (Turcz.) Scribn. et Merr. | -              |                              | 0.546 |          | $\text{C}_3$            | SG/Salty      |
| <i>Roegneria ciliaris</i> (Trin.) Nerski       |                |                              | 0.093 |          | $\text{C}_3$            | Weed          |
| <i>R. gmelinii</i> Keng                        |                |                              | 0.181 |          | $\text{C}_3$            | SS            |
| <i>R. kamoji</i> Ohwi                          | -              |                              | 0.810 |          | $\text{C}_3$            | Dry/Cold      |
| <i>Sacciolepis indica</i> (L.) Chase           |                | -16.00                       |       |          | $\text{C}_4^{**}$       | WS            |
| <i>Spodiopogon sibiricus</i> Trin.             | +              | -12.30                       |       |          | $\text{C}_4$            | SS/MS         |
| <i>Secale cereale</i> L.                       |                |                              |       | H        | $\text{C}_3^*$          | Cold/SS       |
| <i>Sorghum vulgare</i> Pers.                   | +              |                              |       | L        | $\text{C}_4$            | CP            |
| <i>S. sudanense</i> (Piper) Stapf              | +              |                              |       | L        | $\text{C}_4$            | Dry           |
| <i>Setaria arenaria</i> Kitag.                 |                |                              | 1.724 |          | $\text{C}_4$            | SS            |
| <i>S. Faberii</i> Herrm.                       |                |                              |       | L        | $\text{C}_4^*$          | Weed          |
| <i>S. glauca</i> (L.) Beauv.                   | +              |                              |       |          | $\text{C}_4^*$          | CP            |
| <i>S. italica</i> (L.) Beauv.                  | +              | -14.00                       |       | L        | $\text{C}_4$            | CP            |
| <i>S. lutescens</i> (Weigel) F. T. Hubb.       | +              |                              |       | L        | $\text{C}_4$            | Weed          |



(续表 2)

| 科-属-种<br>Family-genus-species                 | Kranz<br>(+/-) | $\delta^{13}\text{C}$<br>(‰) | P/R   | $\Gamma$ | C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> | 生境<br>Habitat |
|-----------------------------------------------|----------------|------------------------------|-------|----------|--------------------------------|---------------|
| <i>S. viridis</i> (L.) Beauv.                 | +              | -17.90                       |       | L        | C <sub>4</sub>                 | Weed/Salty    |
| <i>Stipa capillata</i> L.                     |                |                              | 0.983 |          | C <sub>3</sub>                 | DS/SS         |
| <i>S. baicalensis</i> Roshev                  |                |                              | 0.050 |          | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| <i>S. grandis</i> P. Smirn                    |                | -25.00                       |       |          | C <sub>3</sub>                 | DS            |
| <i>Themeda japonica</i> (Willd.) Tanaka       | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub> **              | DS/SS         |
| <i>Tragus berteronianus</i> Schult.           | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub> *               | DS/Salty      |
| <i>T. racemosus</i> (L.) Scop.                | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub> *               | DS            |
| <i>Triticum aestivum</i> L.                   |                | -22.00                       |       | H        | C <sub>3</sub>                 | CP            |
| <i>T. compactum</i> Hast                      |                |                              |       | H        | C <sub>3</sub> *               | CP            |
| <i>T. durum</i> Desf                          |                |                              |       | H        | C <sub>3</sub> *               | CP            |
| <i>Zea mays</i> L.                            | +              |                              | 1.650 | L        | C <sub>4</sub>                 | CP            |
| <i>Zoysia japonica</i> Steud.                 | +              | -16.00                       |       |          | C <sub>4</sub> *               | WS            |
| Cyperaceae:                                   |                |                              |       |          |                                |               |
| <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla     |                |                              | 1.520 |          | C <sub>4</sub>                 | WS            |
| <i>B. compactus</i> (Hoffm.) Drob.            |                | -26.53                       |       |          | C <sub>3</sub>                 | WS/Salty      |
| <i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) Nees       |                | -13.30                       |       |          | C <sub>4</sub>                 | WS            |
| <i>B. barbata</i> (Rottb.) Kunth              |                | -11.10                       |       |          | C <sub>4</sub>                 | WS            |
| <i>Carex lanceolata</i> Boott.                |                |                              |       |          | C <sub>3</sub> *               | MS/WS         |
| <i>C. nervata</i> Franch. et Sav.             |                |                              |       |          | C <sub>3</sub> *               | FG            |
| <i>C. pediformis</i> C. A. Mey.               | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub>                 | DS            |
| <i>Cyperus compressus</i> L.                  |                | -11.00                       |       |          | C <sub>4</sub> **              | WS            |
| <i>C. difformis</i> L.                        | -              | -27.20                       |       |          | C <sub>3</sub> *               | WS            |
| <i>C. fuscus</i> L.                           | -              | -22.31                       |       |          | C <sub>3</sub> *               | WS            |
| <i>C. glomeratus</i> L.                       | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub> *               | WS            |
| <i>C. iria</i> L.                             |                | -14.20                       |       |          | C <sub>4</sub> *               | WS            |
| <i>C. orthostachys</i> Franch. et Sav.        | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub> **              | WS            |
| <i>C. rotundus</i> L.                         | +              | -11.10                       |       |          | C <sub>4</sub> *               | SS            |
| <i>Finbristyllis dichotoma</i> (L.) Vahl      |                |                              |       | L        | C <sub>4</sub> *               | WS            |
| <i>F. miliacea</i> (L.) Vahl.                 | +              |                              |       | L        | C <sub>4</sub> *               | WS            |
| <i>F. stauntonii</i> Deb. et. Franch          | +              |                              |       |          | C <sub>4</sub> **              | WS            |
| <i>Lipocarpus microcephala</i> (R. Br.) Kunth | +              | 16.00                        |       |          | C <sub>4</sub> **              | WS            |
| Commelinaceae:                                |                |                              |       |          |                                |               |
| <i>Commelina communis</i> L.                  |                |                              | 1.440 |          | C <sub>4</sub>                 | Weed/WS       |
| Juncaceae:                                    |                |                              |       |          |                                |               |
| <i>Luzula capitata</i> Nakai                  | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub>                 | MS/FG         |
| <i>L. multiflora</i> (Retz.) Lej.             | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub>                 | MS/WS         |
| Liliaceae:                                    |                |                              |       |          |                                |               |
| <i>Allium polystachyum</i> Turcz.             |                |                              | 0.045 |          | C <sub>3</sub>                 | SG/Salty      |
| <i>A. senescens</i> L.                        |                |                              | 0.510 |          | C <sub>3</sub>                 | MS            |
| <i>Asparagus gilvus</i> Bunge                 | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub>                 | SS            |
| <i>Lilium tenuifolium</i> Fisch.              | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub>                 | MS            |
| Iridaceae:                                    |                |                              |       |          |                                |               |
| <i>Iris ensata</i> Thunb.                     | -              |                              |       |          | C <sub>3</sub>                 | MS/Weed/Salty |

\* 参考[4~6] \*\* 参考[1, 2]

Kranz, 叶片解剖学特点(leaf anatomy structure); '+' = 有 Kranz (present) '-' = 无 Kranz (absent)

P/R, PEPC/RuBPC 活性比(activity ratio)

 $\Gamma$ , CO<sub>2</sub> 补偿浓度(CO<sub>2</sub> compensation concentration); L = 低 CO<sub>2</sub> 补偿浓度(low  $\Gamma$ , 0 to 10  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ); H = 高 CO<sub>2</sub> 补偿

浓度 (high  $\Gamma$ ,  $>10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ )

$\delta^{13}\text{C}$ , 稳定碳同位素比 (stable carbon isotope ratio);  $\text{C}_3$ ,  $\delta^{13}\text{C} = -22$  to  $-35 (0/00)$   $\text{C}_4$ ,  $\delta^{13}\text{C} = -8$  to  $-18 (0/00)$

$\text{C}_3/\text{C}_4$ ,  $\text{C}_3$  或  $\text{C}_4$  光合途径 (photosynthetic pathway); Cold, 耐寒 cold tolerant; CP, 栽培植物 cultivated plants; Dry, 耐旱 drought tolerant; DS, 干草原 dry steppe; FG, 森林草原 forest grassland; MS, 草甸草原 meadow steppe; Salty, 耐盐 salt tolerant; SG, 盐渍化草地 salinized grassland; SS, 沙土 sandy soil; Water, 耐涝 tolerant to water logging; Weed, 杂草 weeds; WS, 湿地 wetland soil.

许多农田杂草具有  $\text{C}_4$  光合途径。在中国东北草原植物中, 杂草类  $\text{C}_4$  植物占  $\text{C}_4$  植物总数的 26% (表 2)。有 39 种  $\text{C}_4$  植物分布在中国东北草原西北部的呼伦贝尔草原上。74 种  $\text{C}_4$  植物分布在中部的松嫩平原。有 88 种  $\text{C}_4$  植物分布在中国东北区的东南部。

与  $\text{C}_3$  种相比,  $\text{C}_4$  种具有较高的光合作用氮素利用效率, 使得它们比  $\text{C}_3$  种更能适应低氮土壤<sup>[13, 14]</sup>。因而能解释在土壤贫瘠的生境中  $\text{C}_4$  种的丰富度较高的现象。 $\text{C}_4$  植物对水分的利用效率往往高于  $\text{C}_3$  植物<sup>[15]</sup>。例如, 莎草属 (*Cyperus*) 中的  $\text{C}_4$  植物的光合作用水分利用效率是  $5.6 \sim 6.5 \text{ mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ , 而  $\text{C}_3$  种的是  $3.6 \sim 3.9 \text{ mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ <sup>[16]</sup>。

在北方,  $\text{C}_3$  禾草每株绿叶数在春秋两季达到最大, 而  $\text{C}_4$  种却在中夏达到高峰<sup>[17]</sup>。这说明具有  $\text{C}_3$  光合途径的植物适合于在冷凉湿润的气候中生长, 而具有  $\text{C}_4$  光合途径的植物适合于生长在较为温暖和较为干燥的环境中。这就允许具有不同光合途径的植物种类发生在同一地区, 并且维持最小的种间竞争<sup>[18]</sup>。

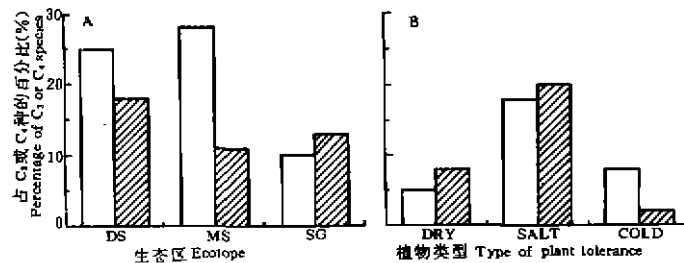


图1 中国东北草原不同生态区(A)和不同耐性类型植物(B)中的  $\text{C}_3$  (空白) 和  $\text{C}_4$  (斜线) 种的分布

Fig. 1 The distribution of  $\text{C}_3$  (open) and  $\text{C}_4$  (filled) species in different ecotope (A) and type of plant tolerance (B) in Northeastern steppe of China

了解  $\text{C}_3$  和  $\text{C}_4$  植物光合作用途径的地理分布对于研究植物的自然分布和生态学特性很有帮助, 也有利于开发牧草资源<sup>[7]</sup>。对某一地区植物的光合作用途径作全面调查将有助于植物生理生态学研究 and 了解生境变化对植物群落结构和功能的影响。对于  $\text{C}_3$  和  $\text{C}_4$  植物地理分布的研究也可以为探索全球大气变化对植物种的分布的影响提供本底资料。

## 参 考 文 献

- 1 李美荣.  $\text{C}_4$  光合作用植物名录 (上) 双子叶植物. 植物生理学通讯, 1993, 29(2): 148~159
- 2 李美荣.  $\text{C}_4$  光合作用植物名录 (下) 单子叶植物. 植物生理学通讯, 1993, 29(3): 221~240
- 3 李美荣. 气候变化与  $\text{C}_4$  植物资源. 资源开发, 全球变化与持续发展. (中国科学技术协会第二届青年学术论文集.

- 资源与环境科学分册). 北京: 中国科学技术出版社, 1995. 291~294
- 4 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
  - 5 殷立娟, 祝玲. 中国东北草原地区的牧草资源中的  $C_3$  和  $C_4$  植物. 内蒙古草业, 1990, (2), 32~40
  - 6 Yin L J, Shi D C and Zhu L. Comparison of photosynthetic enzyme activity and identification of  $C_3$  and  $C_4$  plants for 40 forage species growth on meadow steppe in the Northeast of China. XVI International Grassland Conference. Nice, France, 1989. 507
  - 7 Downton W J S and Tregunna E B. Carbon dioxide compensation — its relation to photosynthetic carboxylation reaction, systematics of Gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.* 1968, 46, 207~215
  - 8 Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in  $C_4$  species. *Aust. J. Plant Physiol.* 1983, 10, 205~226
  - 9 Hattersley P W.  $\delta^{13}C$  values of  $C_4$  types in grasses. *Aust. J. Plant Physiol.* 1982, 9, 139~154
  - 10 Waller S S and Lewis J K. Occurrence of  $C_3$  and  $C_4$  photosynthetic pathways in North American grasses. *J. Range Manage.* 1979, 32, 12~28
  - 11 石锦成, 殷立娟, 祝玲. 植物光合羧化酶活力比的简便测定法及其在鉴定牧草光合类型上的应用. 东北师范大学学报(自然科学版), 1991, 3, 87~91
  - 12 Hatch M D.  $C_4$  photosynthesis, a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim. Biophys. Acta.* 1987, 895, 81~106
  - 13 Brown R H. A difference in N use efficiency in  $C_3$  and  $C_4$  plants and its implications in adaptation and evolution. *Crop Sci.* 1978, 18, 93~98
  - 14 Li M. Leaf photosynthetic nitrogen — use efficiency of  $C_3$  and  $C_4$  Cyperus species. *Photosynthetica.* 1993, 29(1), 117~130
  - 15 Edwards G E and Walker D A.  $C_3$ ,  $C_4$ : Mechanism, and Cellular and Environmental Regulation, of Photosynthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1983
  - 16 Li M. Distribution of  $C_3$  and  $C_4$  species of Cyperus in Europe. *Photosynthetica.* 1993, 28(1), 119~126
  - 17 Schwarz A G and Redmann R E. Phenology of northern populations of halophytic  $C_3$  and  $C_4$  grasses. *Can. J. Bot.* 1988, 68, 1817~1821
  - 18 Williams G J III and Markley J L. The photosynthetic pathway type of North American shortgrass prairie species and some ecological implication. *Photosynthetica.* 1973, 7, 262~270