

新的C₄及CAM光合途径植物*

林植芳 郭俊彦

(中国科学院华南植物研究所, 广州)

詹姆士·阿勒林格

(美国犹他大学生物系)

提 要 以稳定性碳同位素比($\delta^{13}\text{C}$)鉴别禾本科、莎草科、苋科和萝藦科共46种植物的光合途径,发现了36种新的C₄植物($\delta^{13}\text{C}$ -10.43到-13.66‰)和1种CAM植物($\delta^{13}\text{C}$ -15.24‰)。根据Hattersley区分C₄植物三种亚类型的不同 $\delta^{13}\text{C}$ 值,提出在36种C₄中有8种具 $\delta^{13}\text{C}$ 值-10.4到-10.9‰者是NADP-ME型,6种具 $\delta^{13}\text{C}$ 值-13‰左右的是NAD-ME型,其余种类可能是NADP-ME或PCK型。

关键词 C₄植物; CAM植物; $\delta^{13}\text{C}$

碳同位素成分的差异已被公认可作为区别C₄与C₃及CAM植物的重要指标^[10]。C₄植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-9.2‰到-19.3‰或-10‰到-17‰,平均-13.5‰±1.5‰。C₃植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值是-21.1到-36.7‰或-25.0到-35.0‰,平均-28.1‰±2.5‰^[4,8,13]等。环境因子可导致C₃植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变动达2-5‰^[10],而大气中CO₂的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-8‰⁽⁸⁾或-6.4到-7.0‰^[4,10]。

我们曾根据前人的资料,通过查证本地植物志等而提出了广东省已知的光合作用C₄及CAM植物目录^[2]。但广东地处热带亚热带地区,野生草本植物种类繁多,目前对不少种属的光合特性及可利用的经济价值尚缺乏充分的了解。为了探讨广东省开发利用野生的C₄植物作为育种的种质以及饲料或草坪草资源的可能性;区分对作物生长危害性大的C₄田间杂草,以便采取有效的防治措施;并为深入研究C₄及CAM光合途径的生理功能、生态分布和进化意义等积累基本资料,我们从本所的鼎湖山树木园及广州市郊等地采集了现有文献中尚未报道过其光合途径的46种草本植物,包括单子叶植物43种,双子叶植物3种,分析叶片的碳同位素比 $\delta^{13}\text{C}$,确定其光合途径。

所用材料采自荒地、田间和路旁常见的野生种类。将植株顶端下数第2-4片成熟叶于80℃烘干,研磨过筛(60目),按Tieszen等的方法^[12],在高温下燃烧成CO₂,用同位素比质谱仪测定,以相对于PDB标准的-‰表示^[1,6]。

本文于1987年1月19日收到。

* 黄淑美同志协助标本鉴定,特此感谢。

表1 草本C₄和CAM植物的碳同位素比值 $\delta^{13}\text{C}$ Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ values of C₄ and CAM types in grasses and herbs

| 种 名 | Species | $\delta^{13}\text{C}$ value (‰) |
|---------------------------|--|---------------------------------|
| 禾本科 Poaceae | | |
| 刺芒野古草 | <i>Arundinella setosa</i> Trieb | -11.93 |
| 毛臂形草 | <i>Brachiaria villosa</i> | -11.70 |
| 细柄草 | <i>Capillipedium parviflorum</i> (R.Br.) Stapf | -13.66 |
| 春香茅 | <i>Cymbopogon caesius</i> Staph | -12.95 |
| 长花马唐 | <i>Digitaria longiflora</i> Pers | -12.20 |
| 短颖马唐 | <i>D. microbachne</i> Henr | -10.90 |
| 五指草 | <i>D. violascens</i> Link | -11.53 |
| 鲫鱼草 | <i>Eragrostis amabilis</i> Wright | -11.73 |
| 宿根画眉草 | <i>E. perennans</i> Keng | -13.10 |
| 疏穗画眉草 | <i>E. perlaxa</i> Keng | -12.50 |
| 多毛画眉草 | <i>E. pilosissima</i> L. | -13.50 |
| 曲折画眉草 | <i>E. reflexa</i> Haek | -12.51 |
| 乱草 | <i>E. tenella</i> Beauv | -13.66 |
| 灰花画眉草 | <i>E. tephrosanthos</i> Nees et Merr. | -12.30 |
| 长穗画眉草 | <i>E. zeylanica</i> Nees et Mey. | -11.64 |
| 鹧鸪草 | <i>Eriachne pallescens</i> R.Br. | -11.70 |
| 笔草 | <i>Eulalia contorta</i> | -11.55 |
| 四脉金茅 | <i>E. quadrinervis</i> (Haek) Kuntze | -12.57 |
| 拟金茅 | <i>E. speciosa</i> | -10.43 |
| 龙须草 | <i>Eulaliopsis binata</i> | -11.61 |
| 三脉草 | <i>Garnotia patula</i> Benth. | -12.63 |
| 芒穗鸭嘴草 | <i>Ischaemum aristatum</i> L. | -11.36 |
| 纤毛鸭嘴草 | <i>I. ciliare</i> Retz. | -10.88 |
| 千金子 | <i>Leptochloa chinensis</i> Nees | -12.43 |
| 五节芒 | <i>Miscanthus floridulus</i> Wesh | -12.43 |
| 圆果雀稗 | <i>Paspalum orbiculare</i> G. Forst | -13.40 |
| 金丝草 | <i>Pogonatherum crinitum</i> Kunth | -12.20 |
| 囊颖草 | <i>Sacciolepis indica</i> (L.) A. Chase | -10.94 |
| 苍耆狗尾草 | <i>Setaria pallide-fusca</i> (Schum) Stapf et C. E. Hubb | -11.62 |
| 莎草科 Cyperaceae | | |
| 毛轴莎草 | <i>Cyperus pilosus</i> Vahl | -10.82 |
| 夏飘拂草 | <i>Fimbristylis aestivalis</i> Vahl | -12.70 |
| 飘拂草 | <i>F. annus</i> Roem | -11.04 |
| 扁鞘飘拂草 | <i>F. complanata</i> Link | -10.61 |
| 少穗飘拂草 | <i>F. schoenides</i> Vahl | -10.77 |
| 湖瓜草 | <i>Lipocarpa microcephala</i> Kunth | -10.47 |
| 苋科 Amaranthaceae | | |
| 凹头苋 | <i>Amaranthus ascendens</i> Loisel | -13.20 |
| 萝藦科 Asclepiadaceae | | |
| 眼树莲 | <i>Dischidia chinensis</i> Champ. ex Benth | -15.24* |

(CAM)

*肉质藤本 Succulent liana

供试的46种草本植物中,有9个种的 $\delta^{13}\text{C}$ 在-27到-33‰范围内,属于C₃植物。即箬竹叶*Indocalamus longiauritus*-32.9‰;柳叶箬*Isachne globosa*-28.66‰;假

稻 *Leersia hexandra* - 29.90%; 竹叶草 *Oplismenus compositus* - 27.58%; 粽叶芦 *Thysanolaena maxima* - 28.35%; 割鸡芒 *Hypolytrum nemorum* - 34.70%; 珍珠茅 *Scleria levis* - 33.00%; 高秆珍珠茅 *Scleria terrestris* - 32.00% 空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* - 29.30%。其余 21 个属中的 36 种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -10.43 到 -13.66‰ 之间, 处于 C₄ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 范围内 (表 1), 据此判断为 C₄ 植物。对 36 种植物中的 8 个种的叶片上下表皮气孔比率的测定 (表 2), 发现其变幅为 0.93—2.49, 平均 1.33, 与我们对 C₄ 植物叶片气孔分布规律的研究结果相一致^[2]。

本文观测的具有 C₄ 植物的 21 个属中, 有 19 个属曾发现 C₄ 植物^[9,8,10]。尤其是马唐属

表 2 八种草本植物叶片上下表皮气孔的分布 (气孔数/mm²)

Table 2 Distribution of stomata on the upper and lower epidermis of the leaves of 8 herbs (No./mm²)

| 种名 | Species | 上表皮 upper | 下表皮 lower | 上/下 u/l |
|-------|--------------------------------|--------------|--------------|------------|
| 长花马唐 | <i>Digitaria longiflora</i> | 66.9 | 66.9 | 1.00 |
| 五指马唐 | <i>D. violascens</i> | 101.9 | 40.8 | 2.49 |
| 夏飘拂草 | <i>Fimbristylis aestivalis</i> | 52.9 | 43.9 | 1.21 |
| 扁鞘飘拂草 | <i>F. complanata</i> | 81.6 | 75.2 | 1.09 |
| 千金子 | <i>Leptochloa chinensis</i> | 193.8 | 140.2 | 1.38 |
| 圆果雀稗 | <i>Paspalum orbiculare</i> | 121.1 | 106.4 | 1.14 |
| 雀稗 | <i>Pogonatherum erinitum</i> | 62.5 | 45.3 | 1.37 |
| 毛轴莎草 | <i>Cyperus pilosus</i> | 104.5 | 115.9 | 0.93 |
| 平均 | Average | | | 1.33 |

Digitaria, 画眉草属 *Eragrostis* 和莎草属 *Cyperus*, 前人已鉴定其中的大多数种为 C₄ 型^[9,11]。这篇文章报道了此三个属中 12 种新 C₄ 植物。禾本科的鸭嘴草属 *Ischaemum* 及囊颖草属 *Sacciolepis* 的 C₄ 种, 则是本文首次鉴别的。

Hattersley^[7] 分析了澳大利亚引种禾草类 C₄ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 发现 C₄ 的三个亚类型 NADP-ME 型, PCK 型及 NAD-ME 型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有所不同。NADP-ME 型为 -11.35‰ ± 0.13‰, PCK 型为 -11.95‰ ± 0.19‰, 介于中间值, NAD-ME 型的 $\delta^{13}\text{C}$ 最小, 平均等于 -12.7‰ ± 0.21‰。他认为这种差异与维管束鞘组织对 CO₂—HCO₃ 的泄漏有关, 泄漏越大则 $\delta^{13}\text{C}$ 值越小。根据这个观点, 我们的 C₄ 植物细柄草 *Capillipedium*、多毛画眉草 *Eragrostis pilosissima*、宿根画眉草 *E. perennans*、乱草 *Tenella beauv*、圆果雀稗 *Paspalum orbiculare*、和凹头苋 *Amaranthus ascendens* 等, 其 $\delta^{13}\text{C}$ 都在 -13.1 到 -13.66‰ 之内, 可能属于 C₄ 的 NAD-ME 亚类。而拟金茅 *Eulalia speciosa*、毛轴莎草 *Cyperus pilosus* 和短颖马唐 *Digitaria microbachne*、扁鞘飘拂草 *Fimbristylis complanata*、少穗飘拂草 *E. schoenoides*、湖瓜草 *Lipocarpa microcephala* 及囊颖草 *Sacciolepis indica*、纤毛鸭嘴草 *Ischaemum ciliare* 等的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -10.43‰—10.94‰, 显然处于 NADP—ME 亚类的范围内。其余种类可能属于 PCK 或 NADP—ME 亚类。这种判断的准确性尚需进一步从组织解剖、生理生化特性方面加以证实。

表 1 中最后的一个种眼树莲 *Dischidia chinensis* 是双子叶萝藦科的一个种其 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -15.24‰, 介于 C₄ 与 C₃ 植物的平均值之间, 属于 CAM 植物。比较其叶片在早晨

(6:30)及黄昏(18:30)的滴定酸度,各为 3.276mg g^{-1} 鲜重及 0.975mg g^{-1} 鲜重,早/晚滴定酸比为3.59倍。由此证明眼树莲可在晚间吸收和固定 CO_2 于四碳的二羧酸中。

参 考 文 献

- 1 林植芳,李双顺,王伟等.植物生理学报,1984;10(1):91—96
- 2 林植芳,郭俊彦.中国科学院华南植物研究所研究集刊,1986(2):171—178
- 3 林植芳,李双顺,林桂珠.植物学报,1986;28(4):387—395
- 4 Edwards G, Walker D. C_3 , C_4 : Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Boston Melbourne, 1983:466—470
- 5 Ehleringer J R, Lin Z F, Field C B et al. *Oecologia*, 1987; in print.
- 6 Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. *Aust J Plant Physiol*, 1982; 9: 121—137
- 7 Hattersley P W. *Aust J Plant Physiol*, 1982; 9: 139—154
- 8 Hattersley P W, Roksandic Z. *Aust J Bot*, 1983; 31: 317—321
- 9 Hesla B I, Tieszen L L, Imbamba S K. *East Africa, Photosynthetica*, 1982; 16: 196—205
- 10 O'Leary M H. *Phytochem*, 1981; 20(4):553—567
- 11 Raghavendra A S, Das VSR. *Photosynthetica*, 1978; 12: 200—208
- 12 Tieszen L L, Hein D, Qvotrup S H et al. *Oecologia*, 1979; 37: 351—359
- 13 Troughton J H, Card K A, Hendy C H. Photosynthetic Pathways and Carbon Isotope Discrimination by Plants. Carnegie Inst. Washington Yearbook, 1974; 73: 768—780

NEW C_4 AND CAM PLANTS

Lin Zhifeng, Guo Junyan

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou)

J. Ehleringer

(Department of Biology, University of Utah, USA)

Abstract The identification of the photosynthetic pathway of 46 species from the Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae and Asclepiadaceae were made using stable carbon isotope ratio measurements. 36 species showed the $\delta^{13}\text{C}$ value of -10.43 to -13.66% and 1 species with succulent leaves had a $\delta^{13}\text{C}$ value of -15.24% . It is suggested that these species are new C_4 and CAM type plants, respectively.

According to the mean $\delta^{13}\text{C}$ value of three C_4 subtypes proposed by Hattersley, it is possible that 8 species with $\delta^{13}\text{C}$ value of -10.4 to -10.9% are NADP-ME type, and 6 species with $\delta^{13}\text{C}$ value of -13% may be the NAD-ME type. The others will be NADP-ME or PCK type.

Key wrds C_4 plants; CAM plants; ^{13}C