

华 春,王仁雷,陈全战,等. 光合作用 C<sub>4</sub> 途径的进化[J]. 江苏农业科学,2013,41(12):20-21.

# 光合作用 C<sub>4</sub> 途径的进化

华 春<sup>1</sup>, 王仁雷<sup>2</sup>, 陈全战<sup>1</sup>, 周 峰<sup>1</sup>

(1. 南京晓庄学院生物化工与环境工程学院, 江苏南京 211171; 2. 江苏教育学院, 江苏南京 210013)

**摘要:**光合作用被称为地球上最重要的化学反应,研究光合作用碳同化途径多样性及其进化具有重要意义。光合生物中至少存在 3 种碳固定途径,介绍了 C<sub>4</sub> 途径的起源路线、起源时间、环境因素,重点介绍了 C<sub>4</sub> 途径的几个进化阶段。

**关键词:**C<sub>4</sub> 途径;进化;Kranz 解剖结构

**中图分类号:** Q945.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2013)12-0020-02

CO<sub>2</sub>、温度、湿度、水分直接影响植物的光合作用,全球气候变化导致植物产生了新的光合作用碳固定途径。新的碳固定途径包括 C<sub>4</sub> 途径、景天酸代谢 (Crassulacean acid metabolism, CAM) 途径,其中,光合作用产量最高的是 C<sub>4</sub> 途径。地球上 25 万种植物中,只有约 7 500 种植物是 C<sub>4</sub> 植物,但它们的初级生产力约占植物总生产力的 23%。在过去的 3 500 万年间,C<sub>4</sub> 途径经过了 66 次独立进化<sup>[1]</sup>。

## 1 C<sub>4</sub> 途径的起源路线

人们很早就知道 C<sub>4</sub> 途径的生理特征是通过众多进化途径积累起来的,近年来分子系统学、碳同位素比研究发现,C<sub>4</sub> 途径的进化具有高度重复性。此外,蛋白质进化的基因组分析也被应用于研究 C<sub>4</sub> 途径的起源。研究发现,禾本科 (Poaceae) 有 22~24 个 C<sub>4</sub> 途径进化分支,共约 4 500 种 C<sub>4</sub> 植物;莎草科 (Cyperaceae) 是第二大 C<sub>4</sub> 植物科目,有 6 个 C<sub>4</sub> 途径进化分支,共约 1 500 种 C<sub>4</sub> 植物;藜科 (Chenopodiaceae) 有 10 个进化分支,共约 500 种 C<sub>4</sub> 植物。这些植物中,约有 1 500 种是真双子叶植物<sup>[2]</sup>。莎草科荸荠属 (*Eleocharis*) 有 2 个独立 C<sub>4</sub> 途径进化分支;真双子叶植物醉蝶花属 (*Cleome*) 有 3 个 C<sub>4</sub> 途径进化分支,其中最典型的 C<sub>4</sub> 模式植物是西洋白花菜 (*C. gynandra*);粟米草属 (*Mollugo*) 有 2 个 C<sub>4</sub> 途径进化分支,可能都起源于同一种植物线叶粟米草 (*Mollugo cervi-*

*ana*)<sup>[3]</sup>。目前发现的所有 C<sub>4</sub> 植物都是被子植物,其中有 26 个单子叶植物进化分支,36 个真双子叶植物进化分支。2011 年,Sage 等又发现 4~6 个 C<sub>4</sub> 植物进化分支<sup>[1]</sup>。

## 2 C<sub>4</sub> 途径的起源时间

化石、同位素研究表明,C<sub>4</sub> 植物生态系统的扩展大约发生在 1 000 万年前。600 万~1 000 万年前中新世晚期 C<sub>4</sub> 植物快速膨胀,这可能与干旱、寒冷、火灾、CO<sub>2</sub> 浓度进一步降低有关。距今 500 万~700 万年前,热带稀树草原在非洲、亚洲、美洲广泛存在<sup>[4]</sup>。C<sub>4</sub> 植物的出现对中新世以来全球环境变化、现代环境格局的形成具有重要意义。研究表明,C<sub>4</sub> 植物的出现可以追溯到 1 200 万~1 500 万年前。C<sub>4</sub> 植物最早可能出现在 2 300 万年前的北美地区。对保存完好的植物化石硅酸体研究发现,具有 C<sub>4</sub> 植物的草原 1 900 万年前出现在北美地区。对花粉化石的同位素研究表明,具有 C<sub>4</sub> 植物的草原 3 300 万年前出现在欧洲西南部地区<sup>[4]</sup>。然而,化石、同位素研究都存在一定局限性。系统发生学分子钟研究表明,最早的 C<sub>4</sub> 植物起源于渐新世中期 (约 3 000 万年前) 的虎尾草亚科 (Chloridoideae),最古老的双子叶 C<sub>4</sub> 植物出现在 2 200 万~2 500 万年间。

## 3 C<sub>4</sub> 途径进化的环境因素

CO<sub>2</sub> 缺乏是 C<sub>4</sub> 途径进化的前提条件,分子钟研究表明,C<sub>4</sub> 植物在渐新世 CO<sub>2</sub> 浓度下降后才出现。促进 C<sub>4</sub> 途径进化的外部动力、环境因素包括高热、干旱、强光、盐渍、生态失调等。通过对 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物生存环境对比研究发现,强光、高温是促使 C<sub>4</sub> 途径进化的首要因素,高温会直接促进 C<sub>3</sub> 植物的光呼吸、暗呼吸,任何增强光呼吸的环境因子都会诱导 C<sub>4</sub> 途径

收稿日期:2013-05-04

基金项目:国家高技术研究发展计划 (编号:2012AA021701);江苏省自然科学基金青年基金 (编号:BK2012073);江苏省生态学重点学科建设项目。

作者简介:华 春(1963—),女,江苏江阴人,教授,从事植物生理学研究。E-mail:zfibca@163.com。

[15] Ying Y, Liu Y. Nondestructive measurement of internal quality in pear using genetic algorithms and FT-NIR spectroscopy[J]. Journal of Food Engineering, 2008, 84(2): 206-213.

[16] Jie D, Xie L, Fu X, et al. Variable selection for partial least squares analysis of soluble solids content in watermelon using near-infrared diffuse transmission technique[J]. Journal of Food Engineering, 2013, 118(4): 387-392.

[17] 程 旒, 李小昱, 赵思明, 等. 鱼体新鲜度近红外光谱检测方法的比较研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2013, 4(2): 427-

432.

[18] 陈永明, 林 萍, 何 勇. 基于遗传算法的近红外光谱橄榄油产地鉴别方法研究[J]. 光谱学与光谱分析, 2009, 29(3): 671-674.

[19] Tewari J C, Dixit V, Cho B K, et al. Determination of origin and sugars of citrus fruits using genetic algorithm, correspondence analysis and partial least square combined with fiber optic NIR spectroscopy [J]. Spectrochimica Acta A: Mol Biomol Spectrosc, 2008, 71(3): 1119-1127.

出现。干旱与  $C_4$  途径进化无直接联系。研究发现,  $C_4$  途径进化更容易发生在季风温暖地区、热带地区。生活在季风温暖地区的过渡性植物, 因为温度高、受强光直射, 所以叶片温度升高。此外, 干旱、盐渍等环境因素会导致气孔导度降低, 胞间  $CO_2$  浓度下降<sup>[5]</sup>。

## 4 $C_4$ 途径的进化阶段

### 4.1 $C_4$ 途径进化的准备阶段

绝大多数  $C_3$  植物都不具有  $C_4$  途径, 然而  $C_4$  途径在进化分支中呈聚集分布, 这表明植物可能存在准备适应阶段, 而这个阶段促进了  $C_4$  途径的进化。准备阶段的一个显著特征就是具有高密度叶脉, 如天芥菜属 (*Heliotropium*) 等<sup>[6]</sup>。对与进化过程密切相关的 21 种  $C_3$ 、 $C_4$  植物结构研究发现, 它们的叶脉密度差别不大, 表明与  $C_4$  植物进化相关的  $C_3$  植物已具有高密度叶脉特征, 这可能与植物适应干旱气候有关。高密度叶脉还可促进植物形成大的维管束鞘 (bundle sheath, BS) 细胞, 大量 BS 细胞对形成 Kranz 结构起作用。植物预适应阶段还包括磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) 基因的表达调控, 在  $C_4$  途径进化过程中, PEPC 基因的表达得到增强, 并定位于叶肉细胞 (mesophyll, M) 中。基因复制也是  $C_4$  途径进化适应阶段的特征, 包括碳酸酐酶 (carbonic anhydrase, CA)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPCK) 等基因的复制<sup>[6]</sup>。

### 4.2 Kranz 解剖结构的进化阶段

Kranz 解剖结构是  $C_4$  植物的典型形态特征。Kranz 解剖结构的进化方式包括细胞体积、细胞器数目的增加, 这可以提高 BS 细胞固定  $CO_2$  的能力。Kranz 解剖结构还逐渐向 BS 细胞间隙方向进化, 因为有大量叶绿体排列在 BS 细胞间隙中。Kranz 解剖结构进化弥补了由于叶脉密度增大导致的 M 细胞光合作用过程中  $CO_2$  的损耗<sup>[7]</sup>。 $C_4$  植物的 Kranz 结构分为滨藜型 (ATR)、碱蓬型 (SUE)、猪毛菜型 (SALS) 等 7 种类型,  $C_4$  植物 Kranz 结构的多样性反映植物进化中对于不同环境条件的适应, 虽然各种 Kranz 结构在形式上不同, 但在行使功能方面却是相同的。也有些植物具有 Kranz 结构, 却没有  $C_4$  光合循环<sup>[8-9]</sup>。

### 4.3 $C_2$ 光合循环的进化阶段

Kranz 结构与碳同化过程中  $CO_2$  补偿点下降有关, 这表明碳同化过程中的 RuBP 羧化酶 (ribulose biphosphate carboxylase, RuBisCO) 的活性适度提高了。Kranz 结构对于  $C_2$ 、 $C_4$  循环进化非常重要, 因为它提高了 BS 细胞中甘氨酸脱羧酶 (glycine decarboxylase, GDC) 的活性, 能耐受 M 细胞 GDC 酶表达量的降低。因此, Kranz 结构克服了  $C_2$  途径进化中最关键的一步, 即 M 细胞中 GDC 酶表达量的降低。紧接着, 植物使甘氨酸在叶肉细胞、维管束鞘细胞这 2 类光合细胞中穿梭成为可能, 建立了光呼吸  $CO_2$  循环, 浓缩 BS 组织中的  $CO_2$ 。BS 组织中 GDC 酶活的提高, 使之成为 BS 叶绿体的  $CO_2$  来源, 进化选择压力使叶片结构、生理发生变化, 最大程度捕获其中的  $CO_2$ 。例如, BS 细胞中的线粒体数目、体积增大, 叶绿体片层显著增加, 以避免  $CO_2$  流逝并有效同化  $CO_2$ 。这些都

为  $C_4$  循环的建立奠定了基础<sup>[10-11]</sup>。

### 4.4 $C_4$ 光合途径的建立阶段

$C_2$  植物分为 2 类, 类型 I 为  $C_3$  -  $C_4$  中间型, 它可重新固定 BS 细胞中的  $CO_2$ ; 类型 II 为  $C_3$  -  $C_4$  中间型, 它有一定的  $C_4$  光合循环活性, PEPC、丙酮酸磷酸二激酶 (pyruvate ortho-phosphate dikinase, PPK) 酶活性较高。类型 II 向  $C_4$  植物进化过程中, 叶片中 RuBisCO 含量大幅降低, 水分、氮利用率提高。对黄花菊属 (*Flaveria*) 研究发现,  $C_4$  光合循环发生在类型 II  $C_3$  -  $C_4$  中间型向类  $C_4$  植物的转变过程中, 其中一些关键酶的表达、区域化起重要作用, 如 RuBisCO、PEPC、CA<sup>[12]</sup>。但这不足以产生高效的  $C_4$  植物生态系统, 从类  $C_4$  植物到  $C_4$  植物的转变还需要优化关键酶、叶片结构、调控机制。

### 4.5 $C_4$ 光合途径的优化阶段

对黄花菊属类  $C_4$  植物、 $C_4$  植物比较发现,  $C_4$  光合途径进化后期, 许多  $C_4$  酶的调节、动力学特性发生了改变。例如,  $C_4$  植物的  $C_4$  型 PEPC 酶与  $C_3$  植物中的相比, 对苹果酸的敏感性降低。因为叶片中高浓度的苹果酸会快速扩散到 BS 中, 然而, 苹果酸是 PEPC 酶的抑制剂, 所以在进化优化过程中, PEPC 酶对苹果酸的敏感性降低, 这是通过 PEPC 结构域 1、2 的构象变化完成的。

## 参考文献:

- [1] Sage R F, Christin P A, Edwards E J. The  $C_4$  plant lineages of planet earth [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62 (9): 3155 - 3169.
- [2] Kadereit G, Freitag H. Molecular phylogeny of Camphorosmeae (Camphorosmoideae, Chenopodiaceae): Implications for biogeography, evolution of  $C_4$  - photosynthesis and taxonomy [J]. Taxon, 2011, 60(1): 51 - 78.
- [3] Christin P A, Sage T L, Edwards E J, et al. Complex evolutionary transitions and the significance of  $C_3$  -  $C_4$  intermediate forms of photosynthesis in Molluginaceae [J]. Evolution, 2011, 65(3): 643 - 660.
- [4] Sage R F, Sage T L, Kocacinar F. Photorespiration and the evolution of  $C_4$  photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 19 - 47.
- [5] 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 等.  $C_3$  和  $C_4$  植物光合途径的适应性变化和进化 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 206 - 221.
- [6] Sage R F. The evolution of  $C_4$  photosynthesis [J]. New Phytologist, 2004, 161(2): 341 - 370.
- [7] Muhaidat R, Sage R F, Dengler N G. Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in  $C_4$  eudicots [J]. American Journal of Botany, 2007, 94(3): 362 - 381.
- [8] 崔国瑞, 张立军, 朱延姝, 等. 植物  $C_4$  光合途径的形成及其影响因素 [J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(7): 711 - 720.
- [9] Ludwig M. Carbonic anhydrase and the molecular evolution of  $C_4$  photosynthesis [J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(1): 22 - 37.
- [10] Rawsthorne S.  $C_3$  -  $C_4$  intermediate photosynthesis: linking physiology to gene-expression [J]. Plant Journal, 1992, 2(3): 267 - 274.
- [11] Williams B P, Aubry S, Hibberd J M. Molecular evolution of genes recruited into  $C_4$  photosynthesis [J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(4): 213 - 220.
- [12] 焦德茂, 武景瑞. *Flaveria* 属  $C_3$  -  $C_4$  中间型植物的光温 - 光合特性的遗传传递 [J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 250 - 252.