

周 峰, 华 春, 王仁雷, 等. C₄ 作物耐冷性研究进展[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(1): 10–11.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.01.003

C₄ 作物耐冷性研究进展

周 峰¹, 华 春¹, 王仁雷², 陈全战¹

(1. 南京晓庄学院生物化工与环境工程学院, 江苏南京 211171; 2. 江苏第二师范学院, 江苏南京 210000)

摘要: C₄ 光合作用是最高效利用光照、水分和氮气进行碳固定的光合途径; C₄ 植物, 如玉米是农业生产中最重要的作物之一, 但是 C₄ 植物的分布主要局限在热带和亚热带地区。讨论了寒冷气候对 C₄ 光合途径和 C₄ 作物玉米的影响; 并介绍了一部分能适应寒冷气候的 C₄ 植物及其耐冷机制, 指出通过增加丙酮酸磷酸二激酶 (pyruvate orthophosphate dikinase, PPK) 及其有关调节蛋白含量, 并适度增加 RuBP 羧化酶 (ribulose biphosphate carboxylase, RuBisCO) 含量, 可以提高 C₄ 作物玉米等的耐冷性。

关键词: C₄ 作物; 寒冷气候; 玉米; 耐冷机制; 奇岗

中图分类号: Q945.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)01-0010-02

C₄ 光合作用是最高效利用光照、水分和氮气进行碳固定的光合途径, 其效率可比 C₃ 途径高 30%。C₄ 植物是陆地上生产力最高的植物, 目前世界上陆地植物最大干物质产量就是来自 C₄ 植物多穗稗 (*Echinochloa polystachya*), 年产量高达 100 t/hm²; 而陆地作物最大干物质产量来自象草 (*Pennisetum purpureum*), 年产量 88 t/hm²。C₄ 植物的分布主要局限在热带和亚热带地区, 由于 C₄ 光合作用起源于热带和亚热带地区, 因此有人认为 C₄ 光合作用器官只限于温暖环境; 但有一小部分 C₄ 植物并不是这样, 它们的光合作用器官已经适应了寒冷气候, 所谓寒冷气候指的是冬天气平均最低气温 ≤ -3 ℃。尽管像多年生牧草 (perennial grasses) 等 C₄ 植物在休眠期能度过 ≤ -20 ℃ 的冬天, 但是 C₄ 植物为温暖性植物, 不是由冬季温度而是由生长期温度决定其生存和产量, 对于 C₄ 植物而言, 一年中温暖季节平均温度至少要 ≥ 9 ℃ 才能保证其正常生长。尽管大多数作物都是 C₃ 植物, 但是像玉米、高粱和甘蔗等重要作物为 C₄ 植物, 还有一些生物能源作物如互花米草 (*Spartina pectinata*)、黍稷 (*Panicum virgatum*)、奇岗 (*Miscanthus giganteus*), 这些 C₄ 植物适应寒冷气候的能力较强, 所以它们生长的季节和纬度范围都扩大了^[1-2]。

1 C₄ 作物在农业生产中的重要性

玉米是现在全球最重要的作物, 产量居全球农作物首位。2010 年, 全球玉米产量为 8.44 亿万 t, 其中美国产量 3.16 亿万 t, 中国产量 1.78 万 t, 欧盟产量 5 800 万 t, 三者占全球产量的 65%; 同年, 水稻产量为 6.96 万 t, 居第 2 位, 小麦产量为 6.54 万 t, 居第 3 位^[2]。在最适温度及光饱和情况下, 玉米的 CO₂ 吸收率为 50~60 μmol/(m²·s), 是水稻和小麦的 2

倍, 且玉米单位面积产量比水稻和小麦高 42%。尽管玉米起源于热带地区, 但目前主要产于低温和温带地区。按照目前世界人口的增长的趋势, 预计 2050 年世界粮食产量要增加 70% 才能避免粮食短缺问题, 但是现在水稻和小麦的产量停滞不前, 只能寄希望于玉米的增产, 但是由于很多地区受寒冷气候影响, 使得玉米增产受到影响。有些耐寒的 C₄ 植物, 如奇岗, 其产量比玉米高 59%, 如果能把这些 C₄ 植物耐受寒冷的基因导入玉米或水稻, 这样将使全球粮食产量大大增加, 有助于维护世界粮食安全。此外, 研究玉米如何适应寒冷气候也有助于获得有效的 C₄ 途径水稻^[3-4]。

2 寒冷气候对 C₄ 光合途径的影响

C₄ 植物固定 CO₂ 发生在叶肉细胞的胞质溶胶中, 在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的催化下, 磷酸烯醇式丙酮酸 (phosphoenolpyruvate, PEP) 和 CO₂ 生成草酰乙酸。草酰乙酸可转变成其他四碳酸, 如苹果酸和天冬氨酸, 然后运输到维管束鞘细胞, 在维管束鞘细胞中分解为 CO₂ 和丙酮酸, CO₂ 在维管束鞘细胞中进入 C₃ 途径。由于 PEP 羧化酶的活性很高, 所以转运到叶肉细胞中的 CO₂ 浓度很高, 大约是空气中的 10 倍, 足够抑制 RuBP 加氧酶, 从而抑制光呼吸。由于能有效地抑制光呼吸, C₄ 途径平均比 C₃ 途径在光合产量、水分和氮气利用率上高 30%。这就是温暖气候下, C₄ 植物比 C₃ 植物光合高效的原因。然而当气温 ≤ 14 ℃ 时, C₄ 植物就失去了这种高效光合能力, 因为 C₄ 植物起源于热带和亚热带地区的 C₃ 植物祖先, 具有所有热带植物面对寒冷气候的生理缺陷。研究表明, C₃ 植物在 ≤ 25 ℃ 下, 其 CO₂ 最大固定效率要比 C₄ 植物高; 而在大于 25 ℃ 环境下, C₄ 植物 CO₂ 最大固定效率比 C₃ 植物要高, 这与 C₄ 植物在 25 ℃ 等温线的地理分布吻合^[5]。在寒冷地区, C₄ 植物生存竞争能力较弱可能与其 CO₂ 最大固定效率不高有关, RuBP 羧化酶 (ribulose biphosphate carboxylase, RuBisCO) 在 C₄ 植物代谢中起到非常重要作用, 但在寒冷温度下, 其作用受到限制。如果在寒冷条件下, 增加和积累 RuBisCO 量便可消除这种限制作用, 但是 C₄ 植物不能容纳过多的 RuBisCO, 因为 C₄ 植物是二形的光合细胞, 只

收稿日期: 2014-02-17

基金项目: 国家“863”计划 (编号: 2012AA021701); 江苏省自然科学基金青年基金 (编号: BK2012073); 南京晓庄学院生物学重点学科项目 (编号: XZZDXK201203)。

作者简介: 周 峰 (1978—), 男, 山东淄博人, 博士, 副教授, 从事植物生理生化研究。E-mail: zfbcas@163.com。

有一半即维管束鞘细胞含有 RuBisCO, 大约只是 C_3 植物的一半^[6]。我国的 C_4 植物有 13.3% ~ 14.3% 分布在寒温带, 因此研究寒冷气候对 C_4 光合途径的影响具有重要意义^[7]。

3 寒冷气候对 C_4 作物玉米的影响

玉米是现在全球最重要的作物, 也是 C_4 植物。玉米在最适温度下, CO_2 同化效率最高, 但温度一旦降到 14 °C 以下, 叶片几乎失去光合能力。尽管低温会影响玉米发芽率和根的生长, 但主要还是日间低温对幼苗的影响最大, 因此低温期用大棚遮蔽可有效保证光合能力和光合产量。日间温度低于 17 °C 以下, 玉米的光合能力就开始减弱, 主要原因是低温造成的不可逆光抑制, 这种伤害既降低了玉米对光能的光化学利用, 又会产生激发能的耗散作用, 影响类囊膜蛋白如光系统 II (photosystem II, PS II) 和捕光天线蛋白 (light harvesting complex, LHC) 的合成。植物适应低温下的主要机制是 PSII 的组装修复和 D1 蛋白的周转。冷害会造成 PSII 中 D1 蛋白的降解, 植物对 D1 蛋白的重新合成及组装到 PSII 的能力是适应寒冷环境的重要机制。但玉米遭受冷害后, D1 蛋白的修复能力有限, 主要原因是编码 D1 蛋白的基因 *psb A* 的转录和表达受到抑制。此外, 植物在寒冷环境下, 光合器官会耗散过多的激发能, 这会产生大量氧自由基如过氧化氢, 而过氧化氢对编码 LHC 蛋白的基因有下调作用, 这也影响了玉米的光合能力^[8]。

4 适应寒冷气候的 C_4 植物

钾猪毛菜 (*Salsola kali*) 是第一个被发现能生活在寒冷地区的 C_4 植物, 能分布于欧洲 58°N 的地区。这类植物一般还具有较高的抗逆性如抗盐性, 能避免种间竞争, 此外个体植物叶片的光合能力也很强。此外, 还有很多 C_4 植物能生活在寒冷地区, 比如英格兰的莎草 (*Cyperus longus*)、加拿大的乱子草 (*Muhlenbergia glomerata*)、日本和中国的芒 (*Miscanthus sacchariorus*)。这些 C_4 植物可分为两类: 一类是能避免寒冷环境, 一类是能适应寒冷环境。避免寒冷环境的 C_4 植物主要通过将生长限制在夏季或是一些微型的 C_4 植物, 这些微型植物叶片的温度要明显高于空气中的温度, 以保证 C_4 光合途径正常进行^[9]。而互花米草类植物基本上都是 C_4 植物, 它们能够适应寒冷环境, 这是玉米所不具有的特点。互花米草分布广泛, 从热带地区一直到 61°N。玉米是属于 C_4 植物 NADP-苹果酸型, 互花米草属于磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶型 (phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPCK)。免疫学研究表明, 在寒冷条件下, 互花米草丙酮酸磷酸二激酶 (pyruvate ortho-phosphate dikinase, PPK) 和 RuBisCO 活性都上升, 但后者活性上升程度要低些; 不同冷适应 C_4 植物的进化路线表明, PPK 对于 C_4 光合途径的冷适应非常重要。因此, 增加 PPK 及其有关调节蛋白含量, 并适度增加 RuBisCO 含量, 可以提高 C_4 植物的耐冷性^[10]。

外来植物奇岗能生活在 52°N 的地区, 能将太阳能高效地转化为干物质产量, 干物质产量最高达 30 t/hm²^[11]。奇岗能适应寒冷环境, 但玉米不能, 将生长在温暖环境下的 2 种植物转移至寒冷环境下, 在前 2 d, 2 种植物的光合能力均下降; 但接下来的 7d, 奇岗能恢复到原来光合能力的 90%, 而玉米的光合能力会继续下降; 在这 9d 当中, 玉米的 RuBisCO 活性

丧失 40%, PPK 丧失 75%, 而奇岗的 PPK 含量会加倍。早期的研究并没有发现, 寒冷环境下 C_4 植物 RuBisCO 会升高, 但近几年通过免疫检测发现, 寒冷环境下奇岗的 RuBisCO 显著升高^[12]。黄百合 (*Flaveria brownii*) 则是通过增加 PPK 的冷稳定性而适应寒冷环境的, 因为黄百合的 PPK 氨基酸组成特殊, 能适应寒冷环境, 而奇岗和玉米的 RuBisCO 和 PPK 的氨基酸组成几乎没有差别^[13]。此外, 在寒冷条件下, 奇岗和玉米的玉米黄质含量均为原来的 2.5 倍, 但玉米在寒冷黑暗环境下, 玉米黄质含量仍然较高, 这可能是导致其光合能力下降的原因之一; 而奇岗在强光下玉米黄质含量高, 可耗散过多的激发能, 但弱光下不会影响光合作用^[14]。

参考文献:

- [1] Kajala K, Covshoff S, Karki S, et al. Strategies for engineering a two-celled C_4 photosynthetic pathway into rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(9): 3001–3010.
- [2] Long S P, Spence A K. Toward cool C_4 crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 701–722.
- [3] Dohleman F G, Long S P. More productive than maize in the mid-west: how does *Miscanthus* do it? [J]. Plant Physiology, 2009, 150(4): 2104–2115.
- [4] Olsen K M, Wendel J F. A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication phenotypes[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 47–70.
- [5] 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.
- [6] Long S P, Ort D R. More than taking the heat: crops and global change[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(3): 241–247.
- [7] 殷立娟, 李美荣. 中国 C_4 植物的地理分布与生态学研究 I. 中国 C_4 植物及其与气候环境的关系[J]. 生态学报, 1997, 17(4): 350–363.
- [8] Komenda J, Sobotka R, Nixon P J. Assembling and maintaining the photosystem II complex in chloroplasts and cyanobacteria[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(3): 245–251.
- [9] Wang L, Peterson R B, Brutnell T P. Regulatory mechanisms underlying C_4 photosynthesis[J]. New Phytologist, 2011, 190(1): 9–20.
- [10] Smith A M, Woolhouse H W. Metabolism of phosphoenolpyruvate in the C_4 cycle during photosynthesis in the phosphoenolpyruvate-carboxykinase C_4 grass *Spartina anglica* Hubb. [J]. Planta, 1983, 159(6): 570–578.
- [11] 席庆国, 洪浩. 外来植物奇岗的生物学特征[J]. 草业科学, 2008, 25(2): 26–28.
- [12] Wang D F, Jr Portis A R, Moose S P, et al. Cool C_4 photosynthesis: pyruvate Pi dikinase expression and activity corresponds to the exceptional cold tolerance of carbon assimilation in *Miscanthus × giganteus*[J]. Plant Physiology, 2008, 148(1): 557–567.
- [13] Ludwig M. The molecular evolution of β -carbonic anhydrase in *Flaveria*[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(9): 3071–3081.
- [14] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1994, 45: 633–662.