

## 植物生理学教材中应补充光合碳同化途径是可变的这一内容的建议

龚春梅, 胡景江, 梁宗锁\*

西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100

我国植物生理学教科书的版本众多, 多年来《植物生理学》各个最新版本相继推出(潘瑞炽 2004; 张继澍 2006; 王忠 2009), 这些教材在内容的深度和广度上都有很大提高。但涉及光合作用碳同化部分的内容时, 很少提及光合途径随环境改变而发生转变的内容。尽管国外植物生理学教科书已经及时更新了C<sub>4</sub>光合可以在单个叶肉细胞中进行的内容, 但还缺少介绍植物光合途径可以发生转变这一方面的研究进展和应用前景的内容, 这不利于学生全面理解和掌握光合途径及其环境调控作用。因此, 我们建议及时补充植物生理学中光合途径发生转变的内容, 这包括以下3个方面。

### 1 C<sub>3</sub>植物中的C<sub>4</sub>途径

高等植物光合碳同化途径分为C<sub>3</sub>途径、C<sub>4</sub>途径和CAM(景天酸代谢)途径, 相应的植物因其固定CO<sub>2</sub>的最初光合产物不同分别称为C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和CAM植物。

Calvin于1953年、Hatch于1966年相继提出植物光合碳同化的C<sub>3</sub>途径和C<sub>4</sub>途径(李卫华等 1999)。随着研究的日益深入, 人们发现C<sub>3</sub>植物和C<sub>4</sub>植物的区分并非绝对的。C<sub>3</sub>植物大麦颖片中具有高于叶片中的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvic acid carboxylase, PEPCase)含量, C<sub>3</sub>植物(如小麦、大麦)不同的绿色器官中, PEPCase和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)的活性存在显著差异。未成熟的C<sub>3</sub>作物大麦种子固定CO<sub>2</sub> 1 min后84%的<sup>14</sup>C分布在苹果酸中, 其余的在戊糖磷酸和蔗糖中, 固定2 min后, 主要标记产物是蔗糖, 6 min后蔗糖中的<sup>14</sup>C占整个固定<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>的94%, 从而证实C<sub>3</sub>植物中C<sub>4</sub>途径的存在。C<sub>3</sub>植物宽叶香蒲(*Typha latifolia*)和芫荽(*Coriandrum sativum*)也发现有C<sub>4</sub>途径。C<sub>3</sub>作物大豆(*Glycine max*)叶片中存在C<sub>4</sub>途径的关键酶并形成较完整的C<sub>4</sub>途径。

### 2 C<sub>3</sub>植物中C<sub>4</sub>途径的环境调控

植物的光合碳同化途径受环境条件的影响, 甚至在同一部位的不同生长时期, 光合碳同化途径都会发生转变, 或者不同类型光合酶的表达强度因环境因子的变化而改变(牛书丽等 2004)。通常认为C<sub>4</sub>途径是植物在高温、强光和干旱环境下优势生存的碳同化途径。C<sub>4</sub>光合碳同化途径表现出极大的环境调控性, 是基因和环境共同作用的结果(李辉严和马三梅 2008)。以干旱引起C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>途径之间的互相转化最多, 包括形态结构的变化、光合特征酶的变化等(龚春梅等 2009)。

**2.1 形态结构的变化** 一般认为, 当环境逐渐变干燥时, 植物形态特征发生的变化可能是从相对近代的陆地祖先进化而来的。植物对环境变化做出多种反应。一直以来, 人们认为花环结构是C<sub>4</sub>植物的主要特征。但没有典型的花环结构的植物却通过C<sub>4</sub>光合酶的高表达和在叶肉细胞内的区隔化分布完成了C<sub>4</sub>光合过程(Voznesenskaya等2001; Hibberd和Quick 2002)。看来在进化上C<sub>4</sub>光合酶的活性变化比花环结构更为重要。C<sub>3</sub>植物既不具备C<sub>4</sub>植物的花环结构, 也没有C<sub>4</sub>途径酶的细胞分隔, 它的C<sub>4</sub>途径运行应该不同于C<sub>4</sub>植物。Reiskind等(1997)以蓝细菌和黑藻为材料证实叶绿体是CO<sub>2</sub>的浓缩部位, 脱羧酶位于叶绿体中。在不具有Kranz结构而又行使C<sub>4</sub>途径的植物细胞质中, 通过PEPCase作用, 产生草酰乙酸(oxaloacetic acid, OAA), 穿越叶绿体膜, 在叶绿体内生成苹果酸, 然后脱羧进入Calvin循环(李卫华等 1999)。C<sub>3</sub>植物体内的PEPCase不仅行使C<sub>4</sub>途径, 固定外界CO<sub>2</sub>, 生成苹果酸, 而且生成的苹果酸还可用来维持细胞pH, 还可以作为三羧酸循环的中间产物参与呼吸代谢。

收稿 2009-11-06 修定 2009-12-28

资助 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-443)和西北农林科技大学人才基金(Z111020826)。

\* 通讯作者(E-mail: liangzs@ms.iswc.ac.cn; Tel: 029-87092373)。

**2.2 光合特征酶的变化** 莎草科的大莎草(*Eleocharis vivipara*)光合途径非常灵活,在陆生条件下具有花环结构,表现出C<sub>4</sub>特征,在淹水条件下却没有花环结构。酶学实验也证明这种植物光合途径的多样性,在陆生条件下有很高的C<sub>4</sub>光合酶[PEPCase、丙酮酸磷酸双激酶(pyruvate-phosphate dikinase, PPDK)和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸-苹果酸酶(nicotinamide adenine dinucleotide-malic enzyme, NADME)]活性,而沉水条件下这些酶活性很低(Ueno等1988)。一种两栖植物轮叶水草(*Hydrilla verticillata*)冬季C<sub>3</sub>代谢很旺盛,其在夏季水生条件下尽管不具有花环结构,但仍有活跃的C<sub>4</sub>代谢,且极易通过诱导出现类似C<sub>4</sub>途径特征(Reiskind等1997)。植物体内水势下降是引起植物C<sub>4</sub>代谢增强的主要原因。C<sub>4</sub>植物固定CO<sub>2</sub>的底物为HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>,与PEPCase的亲合力极高,因此,在干旱的环境条件下即使气孔关闭,PEPCase仍能催化固定较低浓度的CO<sub>2</sub>,而且没有与O<sub>2</sub>的竞争反应,固定CO<sub>2</sub>的效率很高。但是干旱并不是C<sub>4</sub>植物在群落中占优势的前提条件。由于C<sub>4</sub>途径完成整个光合作用需要消耗额外的ATP,C<sub>4</sub>途径的运行较C<sub>3</sub>途径需要更多的光能。因此,在强光、高温和干旱的气候条件下,C<sub>4</sub>植物的光合速率远高于C<sub>3</sub>植物。

C<sub>3</sub>植物Rubisco对干旱高温的短期响应还不清楚,不同的研究甚至得出相反的结论。有人认为,午间高温与其它环境因素的协同作用,可引起C<sub>3</sub>植物叶绿体基质与细胞质中的磷缺乏,以致ATP/ADP比值降低,从而降低Rubisco活性,进而导致光合速率下降。有研究发现向日葵和烟草的Rubisco的活性几乎不受干旱的影响;大豆Rubisco活性的丧失认为是早期积极的干旱响应;在严重和持久的干旱胁迫下向日葵和小麦Rubisco数量和活性均下降。有人发现地中海地区的大田中烟草Rubisco活性在干旱胁迫下降低是由于催化位点抑制剂的大量积累造成。一些研究还表明,Rubisco的蛋白量和活性(包括初始活性和总活性)在相对含水量(relative water content, RWC)为70%~90%或更大范围内不会大幅度改变,但在严重干旱胁迫下Rubisco活性会下降。后来的研究发现,随着RWC的降低烟草体内Rubisco的总活性、最大活性和初始活性均降低;小麦叶在RWC为67%~97%时,其

Rubisco总活性与RWC的相关性很小。后来的研究认为,在轻度和中度干旱下,植物Rubisco活性和1,5-二磷酸核酮糖(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)含量基本上保持稳定,只有在严重干旱时二者才会降低,并对光合作用产生抑制,这可能是干旱胁迫下叶片内ATP供应受限制,从而影响了活化酶对Rubisco的激活,以致Rubisco活性下降,进而对胁迫下的光合碳同化产生调控作用。

### 3 C<sub>3</sub>植物C<sub>4</sub>途径的转变及其应用

大多数植物是C<sub>3</sub>植物,而C<sub>4</sub>和CAM植物是从C<sub>3</sub>植物进化而来(Sage 2004)。一些C<sub>3</sub>物种具有某些C<sub>4</sub>光合特征(Hibberd和Quick 2002),而某些C<sub>4</sub>植物在特定的发育阶段具有C<sub>3</sub>特征的分化,植物的光合途径能够在C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>途径之间相互转变。C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间植物为研究C<sub>4</sub>植物的进化提供了实验系统(陈宗权和张维经1988),一些C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物如*Moricandia arvensis*和*Orcuttia spp.*生长于季节性湖泊中,湖泊干涸后的陆生阶段营C<sub>4</sub>途径生活。甚至在粟米草属的一植物(*Mollugo nudicaulis*)内可同时存在C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>途径,其嫩叶属C<sub>3</sub>途径,老叶属C<sub>4</sub>途径,而中部叶属于中间类型。这说明C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物的光合特征具有极大的可塑性(Hibberd等2008)。在特定的环境条件下,植物的形态结构和生理生化功能会随之发生相适应的改变,而这种适应性改变往往是光合途径进化的前提和基础(Sage 2004)。由于C<sub>4</sub>途径在被子植物的每一科属中各自独立进化,这种多源进化说明光合途径由C<sub>3</sub>向C<sub>4</sub>途径的转变相对简单(Hibberd等2008),最近有人发现作为C<sub>3</sub>模式物种的拟南芥属(*Arabidopsis*)植物与白花菜科中醉蝶花属(*Cleome*)C<sub>4</sub>植物具有非常相似的基因(Brown等2005)。C<sub>4</sub>途径在叶肉细胞和维管束鞘细胞这两类光合细胞中进行,后来又发现在单一叶肉细胞中也可以进行C<sub>4</sub>光合(Voznesenskaya等2001)。菊科黄花菊属(*Flaveria*)C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物中的研究发现,黄花菊属有类似C<sub>4</sub>途径的种类,表现出C<sub>4</sub>植物的特征,根据其特性建立的C<sub>4</sub>光合进化的7个重要时期金字塔模型,即光合途径由C<sub>3</sub>向C<sub>4</sub>转变的这样一个从分子基础到形态基础、结构基础再到物质代谢基础的简单模型(Sage 2004)。

另外,将C<sub>4</sub>植物光合特性转移到C<sub>3</sub>植物的常规育种与生物技术相结合是培育高光效且产量高的

水稻品种的一种方法(Hibberd等2008)。我国的一些研究认为转PEPCase基因水稻植株不仅它的PEPCase活性提高20倍,而且其光合速率和羧化效率也分别比原来的品种提高55%和50%,CO<sub>2</sub>补偿点比原来品种下降27%,光饱和点比原来品种高200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,其产量提高14%~22%;转高粱C<sub>4</sub>型PEPCase基因水稻的结果也显示,转基因植株的CO<sub>2</sub>补偿点和光呼吸速率显著降低,羧化效率明显提高(张边江等2008);转基因水稻叶片具有气孔多、面积大以及叶鞘维管束结构发达,叶肉细胞中叶绿体基粒堆积密集的特点(袁莉民等2006)。这些结果说明水稻虽不是C<sub>4</sub>植物,但导入C<sub>4</sub>光合固碳相关基因后,转入C<sub>4</sub>光合固碳相关基因的水稻,其结构、代谢和光合特性均得到较大改善,这为水稻的高光合效率育种提供了有益的启示。总之,在C<sub>3</sub>植物中建立有效的C<sub>4</sub>微循环是诱人的,但还面临着许多困难和亟待解决的问题(罗遵喜等2008)。

综上所述,我们建议在植物生理学教材中适当添加这一方面的内容,这对学生全面了解光合途径来说是有益的,值得教学界同仁考虑。

### 参考文献

- 陈宗权, 张维经(1988). C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间植物. 植物生理学通讯, (2): 32~36
- 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 梁宗锁(2009). C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物光合途径的适应性变化和进化. 植物生态学报, 33 (1): 206~221
- 李辉严, 马三梅(2008). C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物的进化. 植物生理学通讯, 44 (5): 1004~1006
- 李卫华, 郝乃斌, 戈巧英, 张其德(1999). C<sub>3</sub>植物中C<sub>4</sub>途径的研究进展. 植物学通报, 16 (2): 97~106
- 罗遵喜, 张树珍, 杨本鹏(2008). C<sub>4</sub>光合关键酶基因转化C<sub>3</sub>植物. 植物生理学通讯, 44 (2): 187~193
- 牛书丽, 蒋高明, 李永庚(2004). C<sub>3</sub>与C<sub>4</sub>植物的环境调控. 生态学报, 24 (2): 308~314
- 潘瑞炽(2004). 植物生理学. 第5版. 北京: 高等教育出版社
- 王忠(2009). 植物生理学. 第2版. 北京: 中国农业出版社
- 袁莉民, 仇明, 王朋, 王志琴, 杨建昌(2006). C<sub>4</sub>转基因水稻秧苗叶片气孔与叶鞘维管束结构特征. 中国农业科学, 39 (5): 902~909
- 张边江, 陈全战, 焦德茂(2008). 转C<sub>4</sub>光合固碳相关基因水稻的研究进展. 植物学通报, 25 (2): 161~166
- 张继澍(2006). 植物生理学. 第2版. 北京: 高等教育出版社
- Brown NJ, Parsley K, Hibberd JM (2005). The future of C<sub>4</sub> research—maize, *Flaveria* or *Cleome*? Trends Plant Sci, 10: 215~221
- Hibberd JM, Quick WP (2002). Characteristics of C<sub>4</sub> photosynthesis in stems and petioles of C<sub>3</sub> flowering plants. Nature, 415: 451~454
- Hibberd JM, Sheehy JE, Langdale JA (2008). Using C<sub>4</sub> photosynthesis to increase the yield of rice—rationale and feasibility. Curr Opin Plant Biol, 11: 228~231
- Reiskind JB, Madsen TV, van Ginkel LC, Bowes G (1997). Evidence that inducible C<sub>4</sub>-type photosynthesis is a chloroplastic CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot. Plant Cell Environ, 20: 211~220
- Sage RF (2004). The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. New Phytol, 161: 341~370
- Ueno O, Samejima M, Muto S, Miyachi S (1988). Photosynthesis characteristics of an amphibious plant, *Eleocharis vivipara*: expression of C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> modes in contrasting environments. Proc Natl Acad Sci, 85: 6733~6737
- Voznesenskaya EV, Franceschi KO, Freitag H, Edwards GE (2001). Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. Nature, 414: 543~546