

## 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

李辉严, 马三梅\*

暨南大学生物工程学系, 广州 510632

## The Evolution of C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate Plants

LI Hui-Yan, MA San-Mei\*

Department of Biotechnology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

摘要: 介绍了有关C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物进化的形态学、生理学、分子生物学、遗传学等方面的证据; 推断地球上首先出现C<sub>3</sub>植物, 然后是C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物, 最后出现C<sub>4</sub>植物。

关键词: C<sub>3</sub>植物; C<sub>4</sub>植物; C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物; 进化

光合作用是一切生命存在、繁荣和发展的根本源泉, 也是地球上最重要的化学反应。根据光合作用碳同化最初产物的不同, 人们曾将光合植物分成C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物两大类。但是, 1974年Kennedy和Laetsch发现番杏科(Aizoaceae)的种稜粟米草(*Mollugo verticillata*)既不属于C<sub>3</sub>植物, 也不属于C<sub>4</sub>植物, 而是两者之间的中间类型, 具有自己独特的酶学特性和解剖结构。因此, 提出了“C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物(C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate plant)”的概念。随着更多C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物的发现, 人们对它们的特性进行了广泛的研究(陈宗权和张维经 1988; Christin等 2008)。本文主要介绍有关C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物进化的形态学、生理学、分子生物学和遗传学的证据和假说。

### 1 形态学方面的证据

菊科黄花菊属(*Flaveria*)中有C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物等, 是研究光合作用途径进化的很好材料。McKown和Dengler(2007)对黄花菊属中C<sub>3</sub>、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>、C<sub>4</sub>植物的形态学的研究发现, C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物与C<sub>3</sub>植物相比, 其叶肉细胞的面积减少, 维管束鞘细胞(bundle sheath cell, BSC)面积增加, BSC内的细胞器增加, 使得能进行有效的CO<sub>2</sub>重固定, 减弱光呼吸, 提高光合效率。有的C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物的叶肉细胞与BSC紧密相接, 细胞连丝密度更高, 因而光合效率更高。而C<sub>4</sub>植物的叶肉拥有花环结构, 能进行充分的四碳酸循环, 光合效率更高。因而他们推测在黄花菊属C<sub>4</sub>光合途径的进化过程中, 胞间连丝等形态的分化先于生理的分化, 如叶肉细胞数量与表面积首先减少, BSC数量及其内含物增加, 使其形成具备部分功能的区域, 然

后形成了不完全的花环结构, 最后出现完全的花环结构, 行使完整的C<sub>4</sub>光合作用。这说明C<sub>3</sub>植物不是直接进化到C<sub>4</sub>植物, 需要经历特殊的过程——C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型阶段, 逐步进化到C<sub>4</sub>植物。

### 2 生理学方面的证据

生理学的研究结果也为C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物的进化提供了证据。1978年Raghavendra等报道, 番杏科的无茎粟米草幼嫩的叶片进行C<sub>3</sub>光合途径, 中间年龄阶段的叶片同时进行C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>光合途径的合成, 而成熟的叶片则进行C<sub>4</sub>光合途径。这就说明无茎粟米草不同年龄阶段的叶片具有不同的光合途径。同时也表明, 无茎粟米草的叶片中首先出现C<sub>3</sub>光合途径, 然后是C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>光合途径, 最后出现C<sub>4</sub>光合途径。在进化上, 个体发育往往重现进化的过程。无茎粟米草不同叶龄的叶片进行不同类型的光合途径, 是否表明C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物是依次出现的呢?

莎草科(Cyperaceae)的荸荠属(*Eleocharis*)植物没有叶片, 只有空心秆(culm)。它的空心秆可以进行光合作用。荸荠属植物还可以随着环境的不同而进行不同类型的光合途径。例如*E. baldwinii*的空心秆沉入水中时进行C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型的光合作用; 当空心秆伸长露出水面时则进行C<sub>4</sub>类型的光合作用。在大莎草(*E. vivipara*)中, 当空心秆从营气生转到水中时有3种情况: 有的光合作用由C<sub>4</sub>转到C<sub>3</sub>;

收稿 2008-06-10 修定 2008-09-12

\* 通讯作者(E-mail: msmwdw@163.com; Tel: 020-38897606)。

有的光合作用由C<sub>4</sub>转到C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型;还有的光合作用由C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型转到C<sub>3</sub>,并利用水中的碳酸离子作为碳源,进行光合作用(Murphy等2007)。这就表明环境可以控制大莎草的光合途径。

Ueno(1998)研究发现,用ABA处理沉水条件下空心秆的C<sub>3</sub>途径的大莎草,可以诱导形成花环结构,C<sub>4</sub>相关酶的活性提高,光合作用的最初产物中四碳化合物高于三碳化合物。这表明ABA可以诱导大莎草由C<sub>3</sub>光合途径到C<sub>4</sub>光合途径的转变。大莎草在沉水生到营气生转变时,在渗透压、光照、胁迫等环境选择压下可诱导ABA的产生,进而诱导植物由C<sub>3</sub>光合途径到C<sub>4</sub>光合途径的转变。这些研究结果表明环境的改变(从水生到陆生)可以改变植物的光合途径。现在C<sub>4</sub>植物大多存在于中低纬度的干旱和半干旱地区,那里存在高光照、高温、干旱等有利C<sub>4</sub>植物形成和发展的环境。C<sub>4</sub>植物不可能存在于树丛中,因为树丛环境为低光照和低温,这都不利于C<sub>4</sub>植物的形成。因此,Voznesenskaya等(1999)提出,C<sub>4</sub>光合途径的形成是基因和环境共同作用的结果。

### 3 分子生物学方面的证据

分子生物学的研究结果也为C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物的进化提供了证据。McKown等(2005)收集了黄花菊属21个种的形态学和DNA序列数据,并对每个数据进行独立和合并后进行最大简约法(maximum parsimony)和贝叶斯法(Bayesian analyses)分析,建立了黄花菊属光合途径的系统发育图。发现C<sub>3</sub>类型处于系统发育的最底部,后是C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型和C<sub>4</sub>类型,并且认为在黄花菊属中存在A、B两个分支。他们进一步分析系统发育后认为,C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型和完全的C<sub>4</sub>类型都存在多种起源途径。

磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvic acid carboxylase, PEPC)作为许多C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物的羧化酶具有很高的活性,与1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-diphosphate carborylase/oxygenase, Rubisco)活性比是3:1,因而即使在比较低的CO<sub>2</sub>浓度下,也能进行CO<sub>2</sub>羧化。对黄花菊属中的C<sub>3</sub>植物*F. pringlei*、C<sub>4</sub>植物*F. trinervia*和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物*F. pubescens*的pepc基因的氨基酸序列进行比较发现,它们具有较高的同源性,只在347位和774位上的氨基酸存在差异。在347和774位

点上,C<sub>4</sub>植物*F. trinervia*分别为赖氨酸和丝氨酸,而C<sub>3</sub>植物*F. pringlei*和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物*F. pubescens*则分别是精氨酸和丙氨酸(Engelmann等2003)。这就反映,在C<sub>3</sub>植物和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物亲缘关系较近。在进化到C<sub>4</sub>植物进化过程中,只需通过较少位点的突变,就能形成有效的C<sub>4</sub>合成。

### 4 遗传学的证据

C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物和C<sub>3</sub>植物的杂交实验也发现C<sub>3</sub>植物和C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物亲缘关系较近,而且C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型的特性是可以遗传的。例如十字花科(Brassicaceae)的C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物*Moricandia arvensis*的BSC内有很多向心分布的叶绿体和线粒体,而C<sub>3</sub>植物甘蓝(*Brassica oleracea*)的BSC中只有很少向心分布的叶绿体和线粒体。通过*M. arvensis*和甘蓝的杂交,其杂交后代具*M. arvensis*和甘蓝两者的特性,并随着基因的组成不同,其杂合体特性不同,当含C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型*M. arvensis*基因占的比例大时,其C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>特性更显著(Ueno等2007)。此外,C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物*Diplotaxis tenuifolia*和C<sub>3</sub>植物萝卜(*Raphanus sativus*)的杂交实验也证明C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间特性是可以遗传的。但C<sub>4</sub>植物与C<sub>3</sub>植物杂交并没有成功。这说明与C<sub>4</sub>植物相比,C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物与C<sub>3</sub>植物亲源关系更近。这与PEPC的研究结果相同。这些杂交实验也表明C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>光合途径进化出来后,是可以向后代传递的(Ueno等2006)。推测在进化过程中C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物比C<sub>4</sub>植物先出现(Ueno等2003)。

### 5 C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物的进化假说

根据以上形态学、生理学、分子生物学和遗传学的证据,人们推断光合类型的进化过程大致如下:地球上首先出现C<sub>3</sub>植物,然后是C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物、最后出现C<sub>4</sub>植物。C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间型植物通过CO<sub>2</sub>重固定系统,减弱光呼吸,提高光合效率,以适应低CO<sub>2</sub>浓度和高氧浓度的环境,是C<sub>3</sub>植物更高的进化阶段;为实现C<sub>4</sub>植物提供条件。

虽然各方面的研究为C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物的进化提供了很多的证据,但C<sub>3</sub>植物、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中间类型植物和C<sub>4</sub>植物的系统发育在不同的科中是否都如此呢?这还需要对其他的植物进行研究才可以得出最终的答案。

## 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, 24 (2): 72~76
- Christin PA, Besnard G, Samaritani E, Duvall MR, Hodkinson TR, Savolainen V, Salamin N (2008). Oligocene CO<sub>2</sub> decline promoted C<sub>4</sub> photosynthesis in grasses. *Curr Biol*, 18 (1): 37~43
- Engelmann S, Bläsing OE, Gowik U, Svensson P, Westhoff P (2003). Molecular evolution of C<sub>4</sub> phosphoenolpyruvate carboxylase in the genus *Flaveria* — a gradual increase from C<sub>3</sub> to C<sub>4</sub> characteristics. *Planta*, 217 (5): 717~725
- Kennedy RA, Laetsch WM (1974). Plant species intermediate for C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> photosynthesis. *Science*, 184 (4141): 1087~1089
- McKown AD, Dengler NG (2007). Key innovations in the evolution of Kranz anatomy and C<sub>4</sub> vein pattern in *Flavea* (Asteraceae). *Am J Bot*, 94 (3): 382~399
- McKown AD, Moncalvo JM, Dengler NG (2005). Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C<sub>4</sub> photosynthesis evolution. *Am J Bot*, 92 (11): 1911~1928
- Murphy LR, Barroca J, Franceschi VR, Lee R, Roalson EH, Edwards GE, Ku MSB (2007). Diversity and plasticity of C<sub>4</sub> photosynthesis in *Eleocharis* (Cyperaceae). *Funct Plant Biol*, 34 (7): 571~580
- Raghavendra AS, Rajendrudu G, Das VSR (1978). Simultaneous occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosyntheses in relation to leaf position in *Mollugo nudicaulis*. *Nature*, 273 (5658): 143~144
- Ueno O (1998). Induction of Kranz anatomy and C<sub>4</sub>-like biochemical characteristics in a submerged amphibious plant by abscisic acid. *Plant Cell*, 10 (4): 571~583
- Ueno O, Bang SW, Wada Y, Kobayashi N, Kaneko R, Kaneko Y, Matsuzawa Y (2007). Inheritance of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate photosynthesis in reciprocal hybrids between *Moricandia arvensis* (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>) and *Brassica oleracea* (C<sub>3</sub>) that differ in their genome constitution. *Plant Prod Sci*, 10 (1): 68~79
- Ueno O, Bang SW, Wada Y, Kondo A, Ishihara K, Kaneko Y, Matsuzawa Y (2003). Structural and biochemical dissection of photorespiration in hybrids differing in genome constitution between *Diplotaxis tenuifolia* (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>) and radish (C<sub>3</sub>). *Plant Physiol*, 132 (3): 1550~1559
- Ueno O, Wada Y, Wakai M, Bang SW (2006). Evidence from photosynthetic characteristics for the hybrid origin of *Diplotaxis muralis* from a C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate and a C<sub>3</sub> species. *Plant Biol*, 8 (2): 253~259
- Voznesenskaya E, Franceschi V, Pyankov V, Edwards G (1999). Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthetic mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe *Salsoleae* (Chenopodiaceae). *J Exp Bot*, 50 (341): 1779~1795