

# 植物光合途径的研究进展

黄纯倩

成都农业科技职业学院, 四川 成都

收稿日期: 2024年3月1日; 录用日期: 2024年5月13日; 发布日期: 2024年5月22日

## 摘要

植物光合作用碳同化途径包括C3途径、C4途径、CAM途径和C2途径。相比C3途径, C4途径和CAM途径被认为是一种高光效途径, C2途径是光合作用从C3途径进化到C4途径的过渡类型, 在光合途径研究中有重要作用。本文主要概述了植物光合作用碳同化途径的类型, 总结了光合途径的复杂多样性及进化相关的研究进展, 以为植物光合途径改良研究提供参考。

## 关键词

C3途径、C4途径、C2途径、光合途径进化

# Research Progress of Plant Photosynthetic Pathways

Chunqian Huang

Chengdu Agricultural College, Chengdu Sichuan

Received: Mar. 1<sup>st</sup>, 2024; accepted: May 13<sup>th</sup>, 2024; published: May 22<sup>nd</sup>, 2024

## Abstract

The C3 pathway, C4 pathway, CAM pathway, and C2 pathway are all carbon absorption mechanisms in plants. The C4 and CAM pathways are regarded as high photosynthetic efficiency pathways in comparison to the C3 route, while the C2 pathway is the transition type of photosynthesis evolution from the C3 pathway to the C4 pathway, which plays an essential part in photosynthetic pathway research. This paper primarily highlights the different types of carbon absorption pathways in plant photosynthesis, as well as the complicated diversity and evolution of photosynthetic pathways research advances, in order to serve as a reference for plant photosynthetic pathway improvement.

## Keywords

C3 Pathway, C4 Pathway, C2 Pathway, Photosynthetic Pathway Evolution

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 前言

光合作用是地球上最古老、最重要的物理化学反应之一，也是生物界赖以生存的基础和地球碳-氧平衡的重要媒介[1]。光合作用的碳同化途径包括 C3 途径、C4 途径、CAM 途径和 C2 途径，研究表明，这些碳同化途径在不同植物间、同种植物的不同器官间及不同的环境条件下都存在不同的表现形式，具有复杂多样性的特点。C4 光合途径被认为是一种高光效途径[2]，研究认为这种高光效途径是从光合效率较低的 C3 光合途径进化而来的，植物光合作用从 C3 途径到 C4 途径的进化需要一定的环境条件，且在进化过程中叶片解剖结构、光合基因和光合相关酶都发生了一系列变化。近年来，将 C3 光合途径 C4 化改良进而提高作物的产量是研究的热点，而具有 C2 光合途径的 C3-C4 中间型植物是研究 C3 向 C4 光合途径转变过程的重要材料。综上所述，本文主要从植物光合作用碳同化途径的类型、光合作用途径的复杂性和多样性及植物光合作用途径的多样性与进化三个方面，概述了光合途径研究的进展。

## 2. 植物光合作用碳同化途径类型

高等植物光合作用的过程主要包括光反应和暗反应两部分，陆生植物的光反应过程都较为相似，但在二氧化碳同化途径方面有所不同[3]。根据二氧化碳同化过程中的最初产物及碳代谢特点，光合作用碳同化途径主要分为 C3 途径、C4 途径、CAM (景天酸科代谢)途径和 C2 途径，相应的植物分别被称为 C3 植物、C4 植物、CAM 植物和 C3-C4 中间型植物。

### 2.1. C3 光合途径

C3 光合途径也被称为卡尔文循环，因光合作用中二氧化碳被固定后形成的最初产物为三磷酸甘油酸 (3-PGA)这类三碳化合物而得名[1]。行使该类循环的植物都称之为 C3 植物，小麦、水稻、油菜等大多数高等植物都属于 C3 植物，该类植物维管束鞘薄壁细胞较小，不含或很少含叶绿体，维管束鞘周围的叶肉细胞排列疏松。该途径的所有反应都在叶肉细胞的叶绿体基质中完成，核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶 (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)是此循环途径的关键酶，该酶具有催化羧化反应和加氧反应两种功能，当空气中的 CO<sub>2</sub> 分压高于 O<sub>2</sub> 分压时，CO<sub>2</sub> 在此酶催化下进入卡尔文循环，相反地，当 O<sub>2</sub> 分压高于 CO<sub>2</sub> 分压时，RuBP 与 O<sub>2</sub> 在此酶催化下生成 1 分子 3-PGA 和 1 分子磷酸乙醇酸，后者通过乙醇酸途径完成光呼吸过程。因此，受 O<sub>2</sub> 影响，C3 植物光合作用固定的少部分碳由于光呼吸的消耗又重新转变成 CO<sub>2</sub> 释放了出去，使得 C3 植物光合效率比较低[4]。

### 2.2. C4 光合途径

C4 光合途径又称为 Hatch-Slack 途径，因二氧化碳被固定后形成的最初产物为苹果酸或天冬氨酸等四碳二羧酸而得名。行使 C4 途径的植物都称之为 C4 类型植物，玉米、高粱、甘蔗等少数植物属于 C4 植物，在自然界中占到 5%左右。C4 植物维管束密集，维管束周围通常有发达的维管束鞘细胞，维管束

鞘细胞中含有较大的叶绿体,形成“Kranze”结构(“花环”结构),还有丰富的线粒体等其他细胞器,并且维管束鞘细胞与叶肉细胞间存在大量胞间连丝,有利于光合产物的转运。C4途径的最初代谢产物四碳二羧酸由叶肉细胞进入维管束鞘薄壁细胞,脱羧后又被维管束鞘细胞内的 RuBPCase 重新羧化并进入卡尔文循环。磷酸烯醇丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPCase)是 C4 光合途径的关键酶,该酶对 CO<sub>2</sub> 具有很大的亲和力,加之 C4 二羧酸是由叶肉细胞进入维管束鞘细胞,这种酶就起一个“CO<sub>2</sub> 泵”的作用,把外界的 CO<sub>2</sub> “压”进维管束鞘薄壁细胞中去,增加了 CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> 比率,改变了 Rubisoc 的作用方向,因此, C4 途径的这种“CO<sub>2</sub> 浓缩机制”大大降低光呼吸的同时有效提高了光合效率[5]。

### 2.3. CAM 光合途径

景天酸科代谢(CAM)途径是在景天科的景天、仙人掌科的仙人掌、凤梨科的菠萝等起源于热带的植物中发现的,这类植物多具肉质茎、叶,叶片表面有较厚的角质层,叶肉细胞有很大的液泡,从形态与结构上对高温干旱有很强的适应性,目前已经在 26 科的几百种被子植物及某些蕨类植物中发现了光合碳代谢的 CAM 途径[1]。景天酸科代谢植物的叶肉细胞中同时存在 PEPCase 与 Rubisco 两种酶,因而有两套羧化固定二氧化碳的系统。CAM 植物的叶片没有明显的维管束鞘细胞,两类酶都存在于叶肉细胞中,通过酶活性的昼夜调节使羧化反应与二氧化碳再固定分别在夜间和白天完成[6]。

### 2.4. C2 光合途径

Kenndeya 等于 1974 年在粟米草属中首先报道了一种新的光合作用类型的植物——C3-C4 中间型植物[7],随后其它 C3-C4 中间型植物相继被发现,这类植物由于其二氧化碳补偿点介于 C3 植物和 C4 植物之间而得名,目前在 17 种开花植物中发现了中间型植物,包括菊科(Asteraceae)的黄顶菊属(*Flaveria*),白花菜科(Cleomaceae)的白花菜属(*Cleome*),大戟科(Euphorbiaceae)的大戟属(*Euphorbia*),粟米草科(Molluginaceae)的粟米草属(*Mollugo*),十字花科(Brassicaceae)的 *moriscandia* 属,以及禾本科(Poaceae)的 *Steinchisma* 和 *Neurachne* 属[8] [9]。C3-C4 中间型植物维管束鞘细胞的细胞壁薄、体积较大,细胞内含有大量叶绿体,并且维管束鞘细胞与其周围的叶肉细胞排列成类似花环的形状,因此 C3-C4 植物的叶片解剖结构也被称作“类花环”结构(Kmaz-like) [10]。研究发现,这些 C3-C4 中间型植物具有一种新的光合作用途径,即 C2 光合途径。

C2 光合途径也是具有“CO<sub>2</sub> 浓缩机制”的一种途径,但不同于 C4 途径的浓缩机制,C2 途径是通过“甘氨酸穿梭系统”将 CO<sub>2</sub> 从叶肉组织浓缩到内部的维管束鞘细胞中,这种途径曾一直被叫做 C3-C4 中间型途径。Sage 等人认为,C3-C4 中间型途径包括了光合作用 C4 进化中的一系列转变过程,而不仅仅是甘氨酸穿梭过程,且甘氨酸穿梭在与 C4 途径没有进化关系的其它物种中也被发现,因此将 C3-C4 中间型植物的碳同化途径被称为 C2 途径[11]。Hunt 等人证明 C3-C4 中间型植物二氧化碳补偿点低是因为其有效的对光呼吸产生的二氧化碳的再次固定能力[12]。Rawsthorne 等人在研究甘氨酸脱羧酶(GDC)时发现,中间型植物包含两种类型的线粒体,位于叶肉细胞内的线粒体不含甘氨酸脱羧酶,然而位于维管束鞘细胞内的线粒体含有该酶,这种分布使得光呼吸产生的二氧化碳可以在维管束鞘细胞中再次吸收而被用于光合作用中,从而降低了光呼吸,提高了二氧化碳利用效率,进而提高了光合作用[13]。

## 3. 植物光合途径的复杂性和多样性

随着光合作用研究的日益深入,人们发现植物的光合作用途径复杂且多样。

首先,植物的光合作用途径具有遗传上的多样性,如 Voznesenskaya 等人发现,白花菜属作为一种双子叶 C4 类植物,其种间存在 C3、C3-C4 中间型、类似 C4 和 C4 等多样化的形态解剖结构和光合作用的形式[14]。也有研究发现一些 C4 的藜科植物中并没有经典的“花环结构”,它们 C4 光合作用的

进行是通过特殊的细胞内的分区机制完成的,因此认为花环结构对于陆生的 C4 植物的光合作用不是必须的,并将这类植物划分为单细胞类型的 C4 光合植物[15]。

其次,有些植物的不同器官呈现不同的光合途径,如 Raghavendra 等人发现无茎粟米草(*Mollugo nudicaulis*)幼嫩的叶片属于 C3 途径,衰老的叶片属于 C4 途径,而一些中部的叶片属于 C3-C4 中间类型[16]; Hibberd 和 Quick 发现烟草这种典型的 C3 植物,其茎和叶柄中存在 C4 光合途径[17]; Imaizumi 等人发现,水稻这种 C3 植物,其外稃中存在着 C4 途径[18]。

此外,光合途径有时会随某些环境的变化引起在不同光合途径之间转变,表现出一定的环境适应性,如 Ueno 等人发现两栖类植物莎草(*Eleocharis vivipara*)在陆生环境下表现出 C4 光合作用,并出现“花环结构”,但在水生环境下伴随“花环结构”的消失表现出 C3 光合作用,当将水生环境下生长的莎草置于含有 5 微摩尔 ABA 的水中时,一段时间后“花环结构”又重新形成[19] [20]。Monson 等人在黄百合(*Flaveria brownii*)中发现该类植物在高光强下更容易呈现出类似 C4 的光合途径[21]。冰晶日中花可以在盐胁迫下从 C3 光合途径转变为 CAM 途径来有效加强水分利用率,其在夜间打开气孔与外界空气进行气体交换,将空气中的 CO<sub>2</sub> 通过有机酸储存在叶肉细胞中,白天将气孔关闭以减少蒸腾作用,通过有机酸释放的 CO<sub>2</sub> 来进行光合作用[22]。

以上这些研究表明植物的光合作用途径并非是一成不变的,在某些特定条件的诱导下可以相互转变,具有极大的可塑性。

#### 4. 植物光合途径的多样性与进化

从植物的几种光合作用途径来看, C4 途径和 CAM 途径的光合效率最高, C2 途径次之, C3 途径的光合效率最低。近年来的许多研究表明, C4 植物的这种高光合途径是由 C3 光合途径经过 60 多次的独立进化而来的[23], C3-C4 中间型植物是光合作用 C4 途径进化过程中,面对大气和环境的压力出现的一种过渡类型,中间型植物 C2 途径中的“甘氨酸穿梭”被认为是 C4 光合途径进化的关键一步。一些大气和环境的变化为 C4 植物的进化提供了外在条件[24],植物的叶片解剖结构、线粒体、叶绿体等质体的功能和位置及光合基因在进化过程中都发生了一系列变化。

##### 4.1. 光合作用途径进化的过程

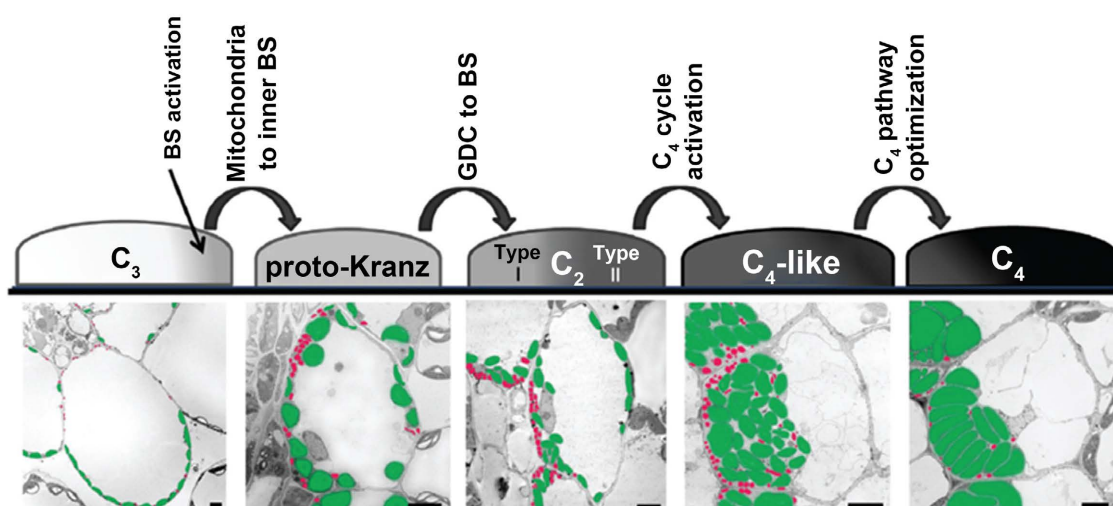


Figure 1. Evolutionary process of the “Kranze” anatomy in C4 Plants (from Sage *et al.*, 2014)

图 1. C4 植物“花环”结构的进化过程(来自 Sage 等, 2014)



光合途径的进化过程首先表现在叶片解剖结构上的进化, Sage 等人认为 C3 途径到 C4 途径的进化经历了叶片解剖结构的一系列转变过程, 分别是: C3 结构——原“花环”结构——C2 结构——“类似”C4 结构——C4 结构(如图 1) [11]。相比典型的 C3 结构, 原“花环”结构的维管束鞘细胞变大, 并且排列更紧密[25]。到 C2 结构时期, 沿维管束鞘细胞内周的叶绿体增大, 线粒体也聚集于此, 同时甘氨酸脱羧酶在这些线粒体内富集, C2 结构的叶肉细胞较 C3 结构减少, 其维管束鞘细胞更大并且明显, 叶肉细胞和维管束鞘细胞的比例(MC:BSC)减小, 维管束密度增加[26]。在“类似”C4 结构时期, 维管束鞘细胞进一步增大, 细胞内的叶绿体和线粒体数目也进一步增多, 直到 C4 结构形成时, 维管束鞘细胞内叶绿体和线粒体变大, 细胞外壁变薄, 维管束周围储水细胞排列更加紧密, 细胞间隙更小, 因此维管束鞘细胞也更加明显, MC:BSC 继续降低使维管束间距更小, 维管束密度达到最高[27]。

其次, 光合基因和酶也发生了相应的进化。C4 基因进化最重要的机制被认为一方面是“非功能化”和“新功能化”的基因复制[28], “非功能化”和“新功能化”的主要目标是启动子和增强子区改变基因的表达和区室化; 另一方面是单拷贝基因中顺式作用元件的改变影响了表达模式[29], 在没有基因复制的情况下, 将功能性启动子或增强子插入单个拷贝的基因也可以改变基因的表达[30]。通过对光合相关酶的研究表明, 构成 C4 循环的所有酶均存在于 C3 植物中, 然而, 这些酶蛋白并不直接参与 C3 植物中的碳固定, 而是通常用于确保各种其它代谢途径中的中间体的补充[31]。通过对独立进化的 C4 杂草种系间光合基因表达模式的比较发现, 叶肉细胞中 PEPCase 上调表达, Rubisco 下调表达, 这是各起源之间的相同模式, 其他的表达模式在不同的种系和不同的 C4 亚型之间表现不同, 因此, PEPCase 进入叶肉细胞特定的光合位点是 C4 途径进化的关键一步[32]。除了 PEPCase, 研究发现编码 Rubisco 和 PPCK 的基因在 C4 进化期间也具有正向选择和基因聚集的现象[33]。通过对黄顶菊属(*Flaveria*)中的 C3 物种, C3-C4 中间型物种和 C4 物种的比较和白花菜属(*Cleome*)中的直系同源基因的比较, 发现碳酸酐酶(CA), PEPC 和正磷酸二激酶(PPDK)在 C4 植物的叶肉细胞中优先表达, 而 NADP-ME, NAD-ME, Rubisco 和 GDC 这四种酶主要积累在 C4 植物的维管束鞘细胞中[34]。

## 4.2. 光合作用途径进化的条件

C4 类杂草家系的分子数据证明, C4 类杂草从 C3 途径到 C4 途径的第一次转变出现的时间与 CO<sub>2</sub> 浓度降低的时期偶合[33], 因此, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的降低被认为是 C4 光合作用进化的重要环境因子。此外, 高温、干旱等环境因子影响了 C4 进化的扩张[35]。研究认为 C4 光合作用对高温、干旱、盐渍化的环境有更强的适应性[36], 并且 C4 光合作用的进化也在热带、亚热带地区的该类环境下发生, 因此认为干旱、高温和盐渍化是驱动 C4 光合作用进化的环境因子[23]。高温是 C4 进化的首要环境因子, 因为高温直接促进了 C3 植物的光呼吸和暗呼吸作用[37], 且温度升高时 CO<sub>2</sub> 作为底物的浓度降低, 这种光呼吸降低和 CO<sub>2</sub> 缺乏的条件是 C4 光合作用进化的主要原因[38]。干旱和盐渍化使得气孔关闭而降低了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度水平, 再次促进了光呼吸和 CO<sub>2</sub> 浓度缺乏[39], 导致了 C4 光合作用的进化。除了直接作用外, 高温、干旱和盐渍化通过增强光呼吸改变了生态系统的性质, 从而间接影响了光合作用进化。在干旱和盐渍区植被覆盖往往比较低, 加上温暖的气候和高光强使得地表温度非常高(>50℃), 这反过来使草本层植物受热明显[40]。高温和干旱也促进了火灾的发生, 这也是有利于 C4 植被增多的影响因素[41]。

## 5. 展望

随着分子生物学技术的快速发展, 对植物进行分子改良以期获得优良性状的理论和技术是当前研究的热点, 而植物的性状是基因和外界环境共同作用的结果, 目前对于基因和环境的因果关系还没有定论, 或者说二者是相互影响的结果, 因此, 笔者认为, 对于植物光合作用碳同化途径的研究, 需进一步加大

研究的植物样本，尤其是在不同的环境条件和不同植物器官中碳同化途径的研究。由于植物光合作用碳同化途径与植物的形态解剖结构、代谢酶活性和分布、植物基因和外界环境等均息息相关，研究时需要植物学、植物生理学、分子生物学及代谢组学等多学科有机结合，以理清植物宏观和微观变化的规律，从而为改良光合性状提供理论和技术支持。

## 参考文献

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 第二版. 高等教育出版社, 2005: 144-191.
- [2] Hibberd, J.M. and Covshoff, S. (2010) The Regulation of Gene Expression Required for C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, **61**, 181-207. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112238>
- [3] Evans, J.R. (2013) Improving Photosynthesis. *Plant Physiology*, **162**, 1780-1793. <https://doi.org/10.1104/pp.113.219006>
- [4] Rabinowitch, E. (1969) Photosynthesis. John Wiley & Sons, New York.
- [5] Ehleringer, J.R., Cerling, T.E. and Helliker, B.R. (1997) C<sub>4</sub> Photosynthesis, Atmospheric CO<sub>2</sub>, and Climate. *Oecologia*, **112**, 285-299. <https://doi.org/10.1007/s004420050311>
- [6] Winter, K. and Holtum, J.A.M. (2014) Facultative Crassulacean Acid Metabolism (CAM) Plants: Powerful Tools for Unravelling the Functional Elements of CAM Photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, **65**, 3425-3441. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru063>
- [7] Kennedy, R.A. and Laetsch, W.M. (1974) Plant Species Intermediate for C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Science*, **184**, 1087-1089. <https://doi.org/10.1126/science.184.4141.1087>
- [8] Sage, R.F., Christin, P.A. and Edwards, E.J. (2011) The C<sub>4</sub> Plant Lineages of Planet Earth. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 3155-3169. <https://doi.org/10.1093/jxb/err048>
- [9] Khoshravesh, R., Hossein, A., Sage, T.L., et al. (2012) Phylogeny and Photosynthetic Pathway Distribution in *Anticharis* Endl (Scrophulariaceae). *Journal of Experimental Botany*, **63**, 5645-5658. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers218>
- [10] Brown, R.H. and Hattersley, P.W. (1989) Leaf Anatomy of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Species as Related to Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Plant Physiology*, **91**, 1543-1550. <https://doi.org/10.1104/pp.91.4.1543>
- [11] Sage, R.F., Khoshravesh, R. and Sage, T.L. (2014) From Proto-Kranz to C<sub>4</sub> Kranz: Building the Bridge to C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, **65**, 3341-3356. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru180>
- [12] Hunt, S., Smith, A.M. and Woolhouse, H.W. (1987) Evidence for a Light-Dependent System for Reassimilation of Photorespiratory CO<sub>2</sub>, Which Does Not Include a C<sub>4</sub> Cycle, in the C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate Species *Moricandia arvensis*. *Planta*, **171**, 227-234. <https://doi.org/10.1007/BF00391098>
- [13] Rawsthorne, S., Hylton, C.M., Smith, A.M., et al. (1988) Photorespiratory Metabolism and Immunogold Localization of Photorespiratory Enzymes in Leaves of C<sub>3</sub> and C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate Species of *Moricandia*. *Planta*, **173**, 298-308. <https://doi.org/10.1007/BF00401016>
- [14] Voznesenskaya, E.V., Koteyeva, N.K., Chuong, S.D.X., et al. (2007) Physiological, Anatomical and Biochemical Characterisation of Photosynthetic Types in Genus *Cleome* (Cleomaceae). *Functional Plant Biology*, **34**, 247-267. <https://doi.org/10.1071/FP06287>
- [15] Voznesenskaya, E.V., Franceschi, V.R., Kiirats, O., et al. (2001) Kranz Anatomy Is Not Essential for Terrestrial C<sub>4</sub> Plant Photosynthesis. *Nature*, **414**, 543-546. <https://doi.org/10.1038/35107073>
- [16] Raghavendra, A.S., Rajendrudu, G. and Das, V.S.R. (1978) Simultaneous Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Photosyntheses in Relation to Leaf Position in *Mollugo nudicaulis*. *Nature*, **273**, 143-144. <https://doi.org/10.1038/273143a0>
- [17] Hibberd, J.M. and Quick, W.P. (2002) Characteristics of C<sub>4</sub> Photosynthesis in Stems and Petioles of C<sub>3</sub> Flowering Plants. *Nature*, **415**, 451-454. <https://doi.org/10.1038/415451a>
- [18] Imaizumi, N., Ku, M.S.B., Ishihara, K., et al. (1997) Characterization of the Gene for Pyruvate, Orthophosphate Dikinase from Rice, a C<sub>3</sub> Plant, and a Comparison of Structure and Expression between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Genes for This Protein. *Plant Molecular Biology*, **34**, 701-716.
- [19] Ueno, O., Samejima, M., Muto, S., et al. (1988) Photosynthetic Characteristics of an Amphibious Plant, *Eleocharis vivipara*: Expression of C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> Modes in Contrasting Environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **85**, 6733-6737. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.18.6733>
- [20] Ueno, O. (1998) Induction of Kranz Anatomy and C<sub>4</sub>-Like Biochemical Characteristics in a Submerged Amphibious Plant by Abscisic Acid. *The Plant Cell*, **10**, 571-583. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.4.571>
- [21] Monson, R.K., Schuster, W.S. and Ku, M.S.B. (1987) Photosynthesis in *Flaveria brownii* AM Powell A C<sub>4</sub>-Like C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate. *Plant Physiology*, **85**, 1063-1067. <https://doi.org/10.1104/pp.85.4.1063>

- [22] 管祺杰. 兼性CAM植物冰晶日中花在盐胁迫下从C<sub>3</sub>向CAM转变的系统生物学研究[D]: [博士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2020. <https://doi.org/10.27461/d.cnki.gzjdx.2020.001388>
- [23] Christin, P.A. and Osborne, C.P. (2014) The Evolutionary Ecology of C<sub>4</sub> Plants. *New Phytologist*, **204**, 765-781. <https://doi.org/10.1111/nph.13033>
- [24] Sage, R.F. and Stata, M. (2015) Photosynthetic Diversity Meets Biodiversity: The C<sub>4</sub> Plant Example. *Journal of Plant Physiology*, **172**, 104-119. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.07.024>
- [25] Muhaidat, R., Sage, T.L., Frohlich, M.W., *et al.* (2011) Characterization of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate Species in the Genus *Heliotropium* L. (Boraginaceae): Anatomy, Ultrastructure and Enzyme Activity. *Plant, Cell & Environment*, **34**, 1723-1736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02367.x>
- [26] Brown, W.V. (1975) Variations in Anatomy, Associations, and Origins of Kranz Tissue. *American Journal of Botany*, **62**, 395-402. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14062.x>
- [27] Griffiths, H., Weller, G., Toy, L.F.M., *et al.* (2013) You're So Vein: Bundle Sheath Physiology, Phylogeny and Evolution in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants. *Plant, Cell & Environment*, **36**, 249-261. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02585.x>
- [28] Monson, R.K. (2003) Gene Duplication, Neofunctionalization, and the Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S43-S54. <https://doi.org/10.1086/368400>
- [29] Reizer, J., Reizer, A. and Saier Jr., M.H. (1995) Novel Phosphotransferase System Genes Revealed by Bacterial Genome Analysis—A Gene Cluster Encoding a Unique Enzyme I and the proteins of a Fructose-Like Permease System. *Microbiology*, **141**, 961-971. <https://doi.org/10.1099/13500872-141-4-961>
- [30] Rosche, E. and Westhoff, P. (1995) Genomic Structure and Expression of the Pyruvate, Orthophosphate Dikinase Gene of the Dicotyledonous C<sub>4</sub> Plant *Flaveria trinervia* (Asteraceae). *Plant Molecular Biology*, **29**, 663-678. <https://doi.org/10.1007/BF00041157>
- [31] Aubry, S., Brown, N.J. and Hibberd, J.M. (2011) The Role of Proteins in C<sub>3</sub> Plants Prior to Their Recruitment into the C<sub>4</sub> Pathway. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 3049-3059. <https://doi.org/10.1093/jxb/err012>
- [32] Sinha, N.R. and Kellogg, E.A. (1996) Parallelism and Diversity in Multiple Origins of C<sub>4</sub> Photosynthesis in the Grass Family. *American Journal of Botany*, **83**, 1458-1470. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13940.x>
- [33] Christin, P.A., Besnard, G., Samaritani, E., *et al.* (2008) Oligocene CO<sub>2</sub> Decline Promoted C<sub>4</sub> Photosynthesis in Grasses. *Current Biology*, **18**, 37-43. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.058>
- [34] Ludwig, M. (2013) Evolution of the C<sub>4</sub> Photosynthetic Pathway: Events at the Cellular and Molecular Levels. *Photosynthesis Research*, **117**, 147-161. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9853-y>
- [35] Langdale, J.A. (2011) C<sub>4</sub> Cycles: Past, Present, and Future Research on C<sub>4</sub> Photosynthesis. *The Plant Cell*, **23**, 3879-3892. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.092098>
- [36] Hattersley, P.W. (1983) The Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Grasses in Australia in Relation to Climate. *Oecologia*, **57**, 113-128. <https://doi.org/10.1007/BF00379569>
- [37] Brooks, A. and Farquhar, G.D. (1985) Effect of Temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> Specificity of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase and the Rate of Respiration in the Light. *Planta*, **165**, 397-406. <https://doi.org/10.1007/BF00392238>
- [38] Sage, R.F. (2004) The Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *New Phytologist*, **161**, 341-370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>
- [39] Schulze, E.D. and Hall, A.E. (1982) Stomatal Responses, Water Loss and CO<sub>2</sub> Assimilation Rates of Plants in Contrasting Environments. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. and Ziegler, H., Eds., *Physiological Plant Ecology II*, Springer, Berlin, Heidelberg, 181-230. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_8)
- [40] Sage, R.F. (2005) Atmospheric CO<sub>2</sub>, Environmental Stress, and the Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. In: Baldwin, I.T., Caldwell, M.M., Heldmaier, G., Jackson, R.B., Lange, O.L., Mooney, H.A., Schulze, E.-D., *et al.*, Eds., *A History of Atmospheric CO<sub>2</sub> and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems*, Springer, New York, 185-213. [https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5\\_9](https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5_9)
- [41] Keeley, J.E. and Rundel, P.W. (2003) Evolution of CAM and C<sub>4</sub> Carbon-Concentrating Mechanisms. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S55-S77. <https://doi.org/10.1086/374192>