

“光呼吸”教学中的几个问题探讨

徐爱东*

山东省济宁学院生物系, 山东曲阜 273100

光呼吸(photorespiration)是植物绿色细胞在光下与光合作用有联系而发生的吸收 O_2 放出 CO_2 的过程, 也称为氧化的光合碳循环, 或乙醇酸氧化途径, 简称 C_2 循环或 C_2 途径。在植物生理学的教学中, 光呼吸是光合作用一章中不可缺少的内容, 如何把光呼吸讲授清楚, 值得探讨。本文从师范院校的教学角度出发, 结合我校正在采用的王宝山先生主编(2007)的《植物生理学》教材(以下简称王氏教材), 就“光呼吸”教学中的以下4个问题作了探讨。

1 光呼吸与光合作用的联系

讲述“光呼吸”一节时, 学生常常向老师提出这样的问题: “既然光呼吸是和光合作用相伴存在的两个生理过程, 两者有何联系?” 在我们采用的王氏教材及其他的教材中大多没有正面回

答这个问题。为满足学生对知识的渴求, 教学中, 我们采用了诱导、启迪式的教学方法。首先, 让学生查看王氏教材中第83页图3.23卡尔文循环(C_3 途径)和第90页图3.30光呼吸生物氧化过程(C_2 途径), 引导学生注意 C_2 途径中消耗同化力的部位和 C_3 途径中核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBP carboxylase/oxygenase, Rubisco)催化的核酮糖-1,5-二磷酸(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)与 CO_2 的羧化反应, 以及 C_2 途径中Rubisco催化的RuBP与 O_2 的加氧反应。然后, 在多媒体课件中或黑板上列出Rubisco催化的羧化反应和加氧反应方程式(图1)。

然后, 教师再列出 C_3 途径与 C_2 途径的联系图(图2)。

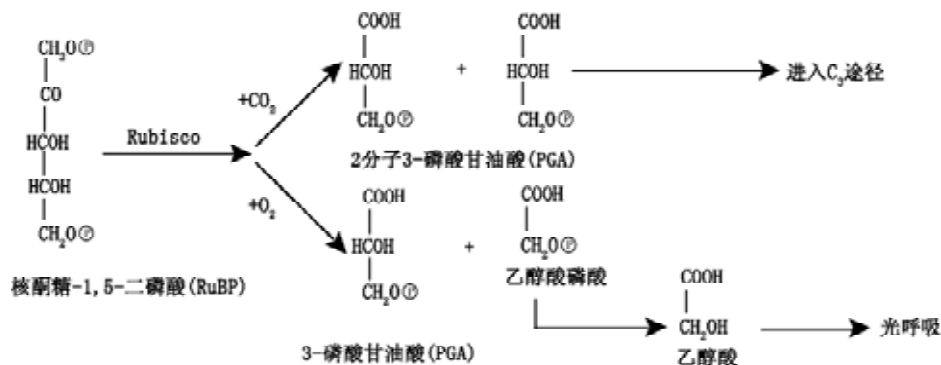


图1 Rubisco催化的羧化反应和加氧反应

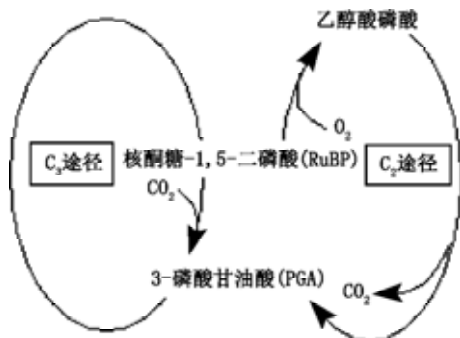


图2 C_3 途径与 C_2 途径的联系

最后, 由学生自己分析、讨论、总结光合作用与光呼吸间存在的联系, 若有不足之处, 教师再加以补充。得出光呼吸是和光合作用相伴发生的结论, 并指出两者的联系表现在以下5个方面: (1)光呼吸和 C_3 途径有共同的中间产物3-磷酸

收稿 2007-12-19 修定 2008-03-04

资助 山东省济宁学院精品课程建设项目和山东省济宁学院改课建设项目。

* E-mail: xuad1963@163.com; Tel: 0537-3196163

甘油酸(3-phosphoglyceric acid, PGA)和共同的起始物质 RuBP。C₃ 途径和光呼吸都以 RuBP 为起点, 都由 Rubisco 催化, 只是 Rubisco 是双功能酶, 既可催化羧化反应又可催化加氧反应。Rubisco 的催化方向主要由 CO₂/O₂ 的比值决定, CO₂/O₂ 的比值高时, 催化羧化反应产生 2 分子 PGA 进入 C₃ 途径; 比值低时催化加氧反应产生 PGA 和乙醇酸磷酸, 后者在磷酸酯酶的作用下脱去磷酸产生乙醇酸进入光呼吸。(2) 光反应为光呼吸提供同化力, 推动光呼吸的运转。同化力在光呼吸中的消耗见王氏教材第 90 页中 C₂ 途径的第 8 步和第 9 步, 即羟基丙酮酸在羟基丙酮酸还原酶、NADH+H⁺ 的作用下还原为甘油酸, 甘油酸在甘油酸激酶、ATP 的作用下磷酸化为 PGA。(3) 光呼吸底物乙醇酸来自 RuBP 的加氧反应, 而 RuBP 的再生来自 C₃ 途径; 乙醇酸经 C₂ 途径约有 75% 重新转化为 PGA 进入 C₃ 途径, 即光呼吸又驱动了 C₃ 途径的运转(李朝霞等 2003)。(4) 光呼吸保护光合器官。正常情况下光反应产生的同化力在暗反应中及时用掉, 但在强光、干旱、淹水、高温等逆境条件下, 光反应形成的同化力超过 CO₂ 的需要, 叶绿体中 NADPH/NADP⁺、ATP/ADP 的比值增高, NADP⁺ 明显不足, 光激发的高能电子传递给 O₂, 形成超氧阴离子自由基(O₂^{·-}); 强光还会导致还原态电子的积累, 形成的三线态叶绿素(³Chl)与分子氧反应生成单线态氧(¹O₂), O₂^{·-}和¹O₂ 都是化学性质活泼的活性氧, 它们会破坏叶绿素和光系统 II 中的 D₁ 蛋白, 损伤光合膜结构(王宝山 2007)。而光呼吸消耗同化力, 降低 O₂^{·-} 和¹O₂ 的形成, 从而保护光合器官。(5) 光呼吸释放的 CO₂ 可被 C₃ 途径作为光合作用的原料再次利用, 光反应释放的 O₂ 也可作为光呼吸的底物。

通过以上知识的讲解, 学生了解了光呼吸与光合作用在能量的贮存与消耗、CO₂ 和 O₂ 的释放与利用、乙醇酸的产生与回收之间的诸多联系。所以, 最终得到光呼吸和光合作用是相互依赖、相互渗透、伴随发生的结论。

2 光呼吸与暗呼吸的区别与联系

光呼吸也是呼吸, 与植物正常的呼吸(暗呼吸)有哪些区别与联系? 这也是学生经常问到的问题。王氏教材第 89 页中对光呼吸与暗呼吸的区别讲到的 3 点并不全面, 至于两者的联系王氏教材

似也没有谈, 我们对这一问题给予了补充和完善。首先, 启发学生回顾呼吸作用的有关知识, 再引导学生从多方面与光呼吸进行比较, 由学生自己找出两者的区别与联系, 如有不足之处老师再补充。光呼吸与暗呼吸的区别主要有 6 个方面: (1) 光呼吸只在光下进行, 暗呼吸在光下或黑暗均能进行。(2) 光呼吸底物是乙醇酸, 而暗呼吸底物是糖类。(3) 光呼吸仅在光合细胞的叶绿体、线粒体、过氧化物体 3 种细胞器中进行, 而暗呼吸则在所有活细胞的细胞质和线粒体中进行。(4) 暗呼吸产生 ATP, 光呼吸消耗 ATP。(5) 暗呼吸有糖酵解、三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA 循环)、戊糖磷酸途径、乙醛酸循环、乙醇酸氧化等多条途径, 光呼吸只有一条生物氧化途径。代谢途径不同, 光呼吸与暗呼吸的酶和中间产物也各不相同。(6) 暗呼吸可为生命活动提供能量, 为其他物质合成提供原料; 而光呼吸则消耗过剩能量, 保护光合器官, 回收有机碳。

光呼吸与暗呼吸的联系主要有 2 点: (1) 由于在线粒体中同时存在光呼吸的甘氨酸-丝氨酸转化和暗呼吸的 TCA 循环及电子传递链, 所以, 甘氨酸氧化生成的 NADH 可进入电子传递链而被氧化生成 ATP; (2) 甘氨酸氧化需要 NAD⁺, TCA 循环中异柠檬酸脱氢酶、 α -酮戊二酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶也需要 NAD⁺, 因而光呼吸与 TCA 循环会竞争 NAD⁺。

3 正确评价光呼吸的生理意义

光呼吸的生理意义迄今尚未搞清楚, 王氏教材中只介绍了 2 个方面, 一方面是回收有机碳, 另一方面是消耗多余能量保护光合器官, 避免光抑制。但光呼吸的生理意义远不是仅有这些, 为此, 我们要求学生利用课余时间去图书馆和电子阅览室查阅资料, 补充完善光呼吸的生理意义, 主要补充了以下 3 点: (1) 光呼吸参与谷胱甘肽的合成及氮代谢。抗氧化剂谷胱甘肽能清除植物体内的自由基(李朝霞等 2003; 管雪强等 2003), 从而可保护蛋白质的巯基基团。谷胱甘肽合成的最后一步是 γ -谷氨酰半胱氨酸与甘氨酸进行的缩合反应, 而光呼吸产生的甘氨酸正是谷胱甘肽合成中的甘氨酸来源, 所以, 甘氨酸能提高叶绿体和细胞质中谷胱甘肽的含量, 尤其是逆境条件下谷胱甘肽的需要量增加时, 光呼吸的作用尤其重

要。另外,光呼吸生物氧化过程中涉及多种氨基酸的转变(见王氏教材第90页图3.30),如乙醛酸在谷氨酸乙醛酸转氨酶的作用下从谷氨酸得到氨基形成甘氨酸,甘氨酸再在甘氨酸脱羧酶的作用下脱羧形成丝氨酸,丝氨酸脱下氨基形成羟基丙酮酸。有资料(陈锦强和李明启1984)表明,过氧化体中有4种转氨酶:谷氨酸-乙醛酸转氨酶、丝氨酸-乙醛酸转氨酶、谷氨酸-羟基丙酮酸转氨酶和谷氨酸-草酰乙酸转氨酶,所有这些都表明光呼吸参与植物体内的氮代谢。(2)光呼吸促进蛋白质积累。有资料(李朝霞等2003)表明,光呼吸通过甘氨酸-丝氨酸反应为硝酸还原酶提供还原剂NADH,从而提高硝酸还原酶活性以及游离氨基酸和蛋白质的含量。同时,光呼吸产生的甘氨酸和丝氨酸可为蛋白质合成提供原料。所以,高蛋白品种作物的光呼吸一般较强,高光呼吸 C_3 植物的果实含氮量普遍高于 C_4 植物(周希琴2002)。(3)光呼吸可消除乙醇酸对植物的毒害。植物体内产生乙醇酸是不可避免的,乙醇酸对细胞有毒害,而光呼吸则可消除乙醇酸对细胞的毒害。

需要向学生说明的是,尽管光呼吸有许多积极的生理意义,但不可忽视的是光呼吸消耗能量、释放暗反应固定的 CO_2 ,如水稻、小麦、大豆等 C_3 植物的光呼吸可损失已固定碳素的25%~30%,有时甚至高达50%以上,消耗刚刚合成的有机物总量的20%~27%(王宝山2007),所以,光呼吸的生理意义目前存在两种截然不同的看法,有人认为光呼吸是一种浪费,对植物有害无益,应降低光呼吸提高光合效率。

4 降低光呼吸

不同植物的光呼吸速率差异很大,起源于热带的 C_4 植物自身能很好地降低光呼吸,其原因之一是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)对 CO_2 的亲合力远高于Rubisco,它可提高维管束鞘细胞中 CO_2/O_2 的比值,降低光呼吸,所以, C_4 植物是低光呼吸植物,而 C_3 植物则是高光呼吸植物。有实验表明,合理地降低 C_3 植物的光呼吸能大幅度地提高作物产量(张佩和邓传英2000),所以,我们认为有必要让学生了解“降低光呼吸”方面的知识。王氏教材中第89页“光呼吸”一节并没有提到这一点,而在第100页中谈及的“提高光能利用率的

途径”中仅提到“降低光呼吸的2种措施”。对此,我们将“降低光呼吸”放到“光呼吸”一节中讲解,这样,“光呼吸”一节的内容就更加完整,并对这部分内容进行了充实和完善。教学中,我们首先引导学生根据现有的知识寻找降低光呼吸的方法,如根据 CO_2/O_2 的比值决定Rubisco的催化方向,学生很容易想到利用提高 CO_2 浓度的方法来降低光呼吸;然后,再让学生利用课余时间去图书馆和电子阅览室查找有关的资料;最后,教师再行补充概括。

降低光呼吸主要有以下3种措施:(1)提高 CO_2 浓度。尽管提高 CO_2 浓度或降低 O_2 浓度都可以降低光呼吸,但降低 O_2 浓度在生产中难以实现,也不利于植物正常的暗呼吸,所以,常采用的方法是提高 CO_2 浓度。这分2种情况,一是在温室里可以做的。常用的方法是:用干冰(固体 CO_2)于常温下升华为气态;燃烧石油气释放 CO_2 ;在温度较高的晴天,打开通风口通入 CO_2 ;或用某些化学反应释放 CO_2 ,具体做法是,将1份浓硫酸缓缓倒入3份清水中稀释,稀释后的硫酸装入吊在温室内1~1.5 m高的塑料桶中,每亩温室吊35~40个塑料桶,将装入碳酸氢铵的乙烯编织袋固定在塑料桶中,使袋子的下端与硫酸接触,缓慢浸湿,缓慢反应放出 CO_2 。有条件的可使用 CO_2 发生器,将硫酸和碳酸氢铵反应放出的 CO_2 通过排气口、塑料排气管排放到温室中。大型温室可用附近工厂烟道排出的废气,滤去 SO_2 、CO等有毒物质就是 CO_2 最经济的来源,还可以不污染空气。据报道,温室里 CO_2 浓度从 $330\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 提高到 $900\sim 1\ 800\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,黄瓜可增产36%~69%,菜豆增产17%~82%。另一是在大田里提高 CO_2 浓度。常用的方法有:控制栽培规模和肥水,因地制宜选好行向,使后期通风良好;增施有机肥,使土壤微生物的数量增多、活动能力加强,分解有机物放出 CO_2 ;深施碳酸氢铵。需要向学生说明的是,我国现有的提高 CO_2 浓度的措施均不同程度地存在不足,如使用干冰成本较高;碳酸氢铵与硫酸发生反应产生 CO_2 操作繁琐,还要避免硫酸烧伤使用者或烧坏衣服物品;深施碳酸氢铵挥发的氨气会危害棚室作物等。(2)应用光呼吸抑制剂。光呼吸的化学抑制主要从乙醇酸的合成、降低乙醇酸氧化酶的活性、抑制乙

醇酸-甘氨酸及甘氨酸-丝氨酸的转化4个方面考虑的,现已成功筛选出20多种光呼吸抑制剂。生产中常用的有亚硫酸氢钠(NaHSO_3)、 α -羟基磷酸盐、2,3-环氧丙酸、异烟肼等。如 NaHSO_3 与乙醛酸反应形成的 α -羟基磷酸盐化合物能降低乙醇酸氧化酶的活性,抑制乙醇酸转变为乙醛酸。如以 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaHSO_3 喷施大豆,1~6 d后光合速率提高15.6%,抑制光呼吸达32.2%;水稻喷施 $200\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaHSO_3 水溶液3次,可增产10%~15%。 NaHSO_3 对大多数粮食作物、果树和蔬菜也有增产效果(张佩和邓传英2000),一般粮食作物可增产10%~30%,果树增产15%~35%,蔬菜增产15%~40%。这里必须向学生讲清楚的是,光呼吸抑制剂的应用问题尚存在争议,作物种类不同、所处的生态环境不同,药剂发挥的作用都会有差异,所以,用光呼吸抑制剂时必须对每种作物的最适喷雾时期、次数和最适浓度多作几次试验,成功后方可用于大田作物。(3)采用基因工程技术,培育高光效植物品种。由于 C_4 途径固定 CO_2 的PEPC对 CO_2 的亲合力远高于Rubisco,这就启示人们通过基因工程将 C_4 途径的关键酶编码基因导入 C_3 植物,即用基因工程手段培育高光效作物品种。近年来,随着植物转基因技术的快速发展, C_4 途径的3种关键酶(侯爱菊和徐德昌2005;李霞和焦德茂2005)PEPC、磷酸丙酮酸二激酶(pyruvate orthophosphate dikinase, PPK)和依赖于NAD(P)的苹果酸酶[NAD(P)-dependent malic enzyme, NAD(P)-ME]的基因均已

从玉米、高粱和苋菜等不同的 C_4 植物中克隆出来,导入不同的 C_3 植物后得到成功表达,这为我国高效育种提供了一条值得重视的新途径。

总之,既然降低 C_3 植物的光呼吸可提高作物的产量,但是否可以无限制地降低光呼吸呢?好多教材都没有谈到这个问题,或尚无明确的答案。我们认为:光呼吸既有利也有弊,不能一概而论,降低光呼吸可在短时间内提高光合效率和作物产量,但长期效果如何,是否对植物生长发育会产生不良的影响,都还不清楚。所以,应该向学生明确指出光呼吸是植物所具有的一种生理代谢现象,不可一味地想法降低光呼吸,而应该合理调控光呼吸。

参考文献

- 陈锦强,李明启(1984). 光呼吸研究进展. 植物生理学通讯, (3): 5~12
- 管雪强,赵世杰,李德全,赵新节(2003). C_3 植物光呼吸及其生理功能. 西北植物学报, 23 (10): 1849~1854
- 侯爱菊,徐德昌(2005). 植物高光效基因工程育种. 中国生物工程杂志, 25 (9): 19~23
- 李朝霞,赵世杰,孟庆伟(2003). 光呼吸途径及其功能. 植物学通报, 20 (2): 190~197
- 李霞,焦德茂(2005). 转 C_4 光合基因水稻及其在育种中的应用. 分子植物育种, 3 (4): 550~556
- 王宝山主编(2007). 植物生理学. 第2版. 北京: 科学出版社, 73~100
- 张佩,邓传英(2000). 我国光呼吸化学控制技术的产业化探讨. 贵州农业科学, 28 (3): 64~66
- 周希琴(2002). 光呼吸、碳循环和氮循环的相互关系. 新疆教育学院学报, 18 (4): 112~117