

## 教学园地 Teachings

## 光合作用底物二氧化碳中氧代谢途径的教学探讨

孙存华\* 李扬

徐州师范大学生物系, 徐州 221116

培养学生的探究意识和探究能力是作为创新人才培养基地的高校义不容辞的责任。本文以光合作用底物二氧化碳中氧代谢途径的教学为例, 探讨一下在植物生理教学中如何培养学生的探究意识和能力。

光合作用一章中的氧的代谢有两个问题学生容易模糊: (1) 光合作用中释放的  $O_2$  是来自哪一种底物, 是  $H_2O$  还是  $CO_2$ ? (2) 如是来自  $H_2O$ , 那么  $CO_2$  中的  $O$  又到哪儿去了? 过去对这个问题都是由老师给学生反复讲解, 但有时老师再三讲解, 学生仍是茫然。从 98 级开始, 我们一改由老师灌输的教学方法, 即让学生自己去弄清楚光合释放的  $O_2$ 、 $H_2O$  和  $CO_2$  中  $O$  的来龙去脉。在讲解这一部分内容时, 老师只向学生交待  $O_2$  是光合作用的一种产物后, 便向学生提出上述两个问题, 要学生通过查阅文献自己探究这两个问题。1 周以后, 在习题讨论时, 师生一起交流查阅结果。我们发现学生在任务布置后自主求知积极性很高, 学生上图书馆和上网查资料的人数和时间以及彼此之间的协作精神都明显增加, 一般是 5~6 位学生自动组织在一起, 分工负责, 讨论争论, 知识共享。交流时, 在老师的引导下学生逐步展示出探究这部分知识的思路。

学生都知道第一个问题中的光合作用产物  $O_2$  是来自  $H_2O$ 。老师接着问学生是怎么知道的? 学生说是在查阅资料时发现的: 一般教科书都把最初的光合作用总反应式写作为<sup>[1~5]</sup>:



从上式可以看出, 光合作用本质是一个氧化还原过程。其中  $CO_2$  是氧化剂,  $CO_2$  中的碳是氧化态的, 而  $C_6H_{12}O_6$  中的碳是相对还原态的,  $CO_2$  被还原到糖的水平;  $H_2O$  是还原剂, 是  $CO_2$  还原的供氢体。此反应式用了几十年, 后来又把它简

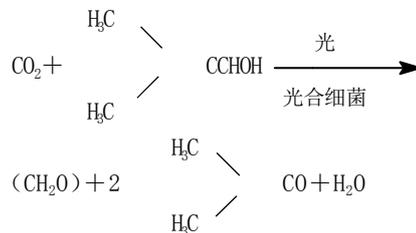
化为下式<sup>[2]</sup>:



老师趁势提醒学生: 从这两个反应式可看出, 光合作用反应式中的所有反应物和产物都含有氧, 但两个方程式中都没有指出释放的氧气是来自  $CO_2$  还是  $H_2O$ 。是不是光能将  $CO_2$  分解成  $O_2$  和  $C$ , 而后  $C$  与  $H_2O$  结合成  $CH_2O$  的呢? 学生回答: 已注意到了这一点, 但从教材中发现<sup>[1]</sup>, 并不是所有光合作用都有产物  $O_2$  的释放。例如光合细菌在光合作用过程中就不放  $O_2$ , 但光合细菌光合作用时并不是利用  $H_2O$  而是利用有机物或无机物作为还原剂的。紫色硫细菌和绿色硫细菌是利用  $H_2S$  作为氢供体在光下同化  $CO_2$  的:



紫色非硫细菌则以异丙醇等有机物作为氢供体在光下同化  $CO_2$ :



于是, 从细菌的光合作用过程就可以引出这样的结论, 即如果没有  $H_2O$  作还原剂, 就没有产

收稿 2003-01-27 修定 2003-07-31  
资助 江苏省“十五”教育科学规划基金项目(D/2001/01/033)  
和徐州师范大学教研项目(E03032)。

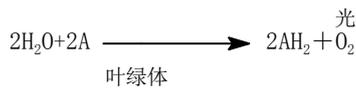
\* E-mail: chsun193@sohu.com, Tel: 0516-3403172

物 O<sub>2</sub> 的释放, 据此可以初步知道高等绿色植物光合作用释放的产物 O<sub>2</sub> 是来自 H<sub>2</sub>O。

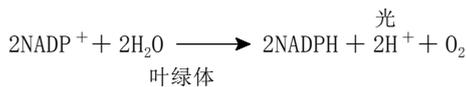
接着, 老师进一步问学生还有没有别的证据, 学生说: 有, 1937年 Hill 发现在分离的叶绿体悬浮液中如果加入电子受体高铁盐[高铁氰化钾 K<sub>3</sub>Fe(CN)<sub>6</sub>], 照光就可使水分解而释放氧气<sup>[6]</sup>, 即为希尔反应。



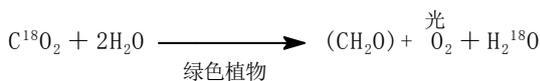
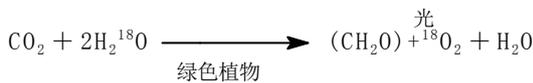
后来又发现, 添加草酸高铁、一些苯醌、糠醛和有机染料等电子受体于离体叶绿体悬浮液中, 均可促进水光解, 这样就形成了一般通用的希尔反应方程式:



希尔反应说明氧的释放与 CO<sub>2</sub> 还原是两个不同的过程, 释放的 O<sub>2</sub> 来自 H<sub>2</sub>O。再后来研究又发现, 在完整的叶绿体中 NADP<sup>+</sup> 作为直接电子受体的, 在光下分解 H<sub>2</sub>O 而释放 O<sub>2</sub>, 这一过程不需 CO<sub>2</sub> 参与<sup>[6]</sup>:



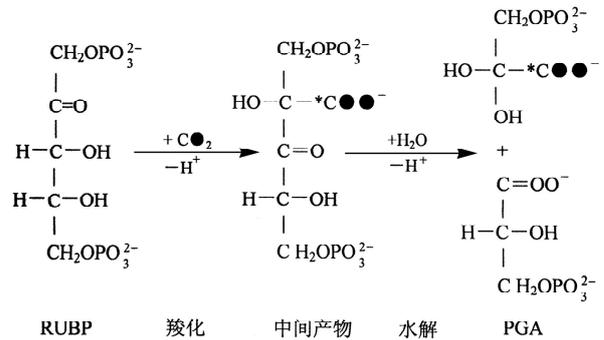
标记同位素的实验结果是 O<sub>2</sub> 来源于 H<sub>2</sub>O 的直接证据。1940年 Ruben 和 Kamen 等用氧的同位素 <sup>18</sup>O<sub>2</sub> 标记 H<sub>2</sub>O 或 CO<sub>2</sub> 所做的光合作用实验表明, 标记物 H<sub>2</sub><sup>18</sup>O 所释放的是 <sup>18</sup>O<sub>2</sub>, 而标记物 C<sup>18</sup>O<sub>2</sub> 则是 O<sub>2</sub><sup>[2]</sup>。



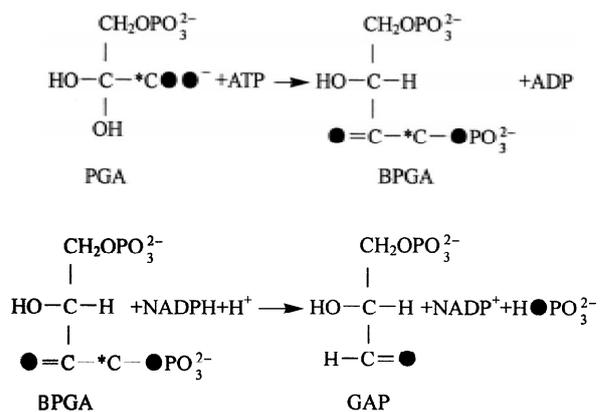
这就更清楚地表明了光合作用中释放的 O<sub>2</sub> 是源于 H<sub>2</sub>O。

至此, 光合作用中释放的 O<sub>2</sub> 来自于 H<sub>2</sub>O 的概念即牢固地扎根在学生的脑海中。

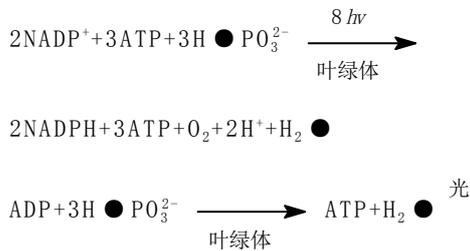
但是, 接着老师又提出下一个问题, 即 CO<sub>2</sub> 中的两个 O 到哪里去了呢? 学生说大多教科书都没有明确指出 CO<sub>2</sub> 中 O 的去向, 仅在王忠等<sup>[2]</sup>的书有一句“CO<sub>2</sub> 中的一个 O 又被还原成 H<sub>2</sub>O”的叙述。但这一个 O 在什么阶段被还原成 H<sub>2</sub>O, 而另一个 O 又到那里去了? 为此, 我们对 CO<sub>2</sub> 中的 O 代谢途径继续与学生作了探究。不言自明, 光反应阶段由于没有 CO<sub>2</sub> 参与, 所以“CO<sub>2</sub> 的一个 O 被还原成 H<sub>2</sub>O”的反应不可能发生在光反应阶段, 而只能发生在暗反应阶段。但暗反应中所有的生化反应步骤, 都没有反应产物 H<sub>2</sub>O 的产生。对此应作如何解释呢? 众所周知, 在卡尔文循环途径中由于 Rubisco 的作用, RuBP 与 CO<sub>2</sub> 反应在 RuBP 的 C-2 位置上发生羧化反应形成 2-羧基-3-酮基阿拉伯糖醇-1, 5 二磷酸。这是一种不稳定的中间产物, 接着就被水解成 2 分子 3-磷酸甘油酸 (PGA)。



PGA 与 ATP 作用后又经磷酸化生成 BPGA (1, 3-二磷酸甘油酸)。BPGA 在 NADP-甘油醛-3-磷酸脱氢酶作用下与 NADPH 反应而还原为 GAP (甘油醛-3-磷酸), 同时产生 1 分子 Pi。



由此可以看到, 原  $\text{CO}_2$  中的一个  $\text{O}$  进入了  $\text{Pi}$ 。同时, 我们也知道在光反应阶段有一个光合磷酸化过程, 即无论是非环式光合磷酸化还是环式光合磷酸化都有一个  $\text{ADP}$  与  $\text{Pi}$  反应形成  $\text{ATP}$ , 贮藏能量并同时生成  $\text{H}_2\text{O}$ 。如果在还原阶段产生的  $\text{Pi}$  参与  $\text{ATP}$  的生成,  $\text{Pi}$  从  $\text{BPGA}$  中获得的又是来自二氧化碳的  $\bullet$ , 那么, 这个  $\bullet$  就有可能参与  $\text{H}_2\bullet$  的形成。



可见  $\text{CO}_2$  中的一个  $\text{O}$  被还原为  $\text{H}_2\text{O}$ , 而另一个  $\text{O}$  则成为  $\text{GAP}$  中一个结构组成分, 参与更复杂的光合产物的形成。

随后, 我们又向学生提出这样的问题, 即有的教材上说如给植物饲喂  $\text{C}^{18}\text{O}_2$ , 光合作用开始后短时间并没有  $^{18}\text{O}_2$  的释放<sup>[7]</sup>, 而经过一段时间后释放的  $\text{O}_2$  有可能带有放射性, 即释放出  $^{18}\text{O}_2$ , 这是为什么? 由于课程开始时没有向学生交待这个问题, 学生们面面相觑, 但由于有了前面师生共同对  $\text{O}$  代谢途径的探讨, 学生头脑中已有了清晰的概念, 很快就能回答这个问题: 如  $\text{Pi}$  接受的  $\text{O}$  是来自标记的  $^{18}\text{O}$ , 这样光合磷酸化产生的  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  又可再一次作为供氢体参与光合作用, 所以光合开始后短时间内无  $^{18}\text{O}_2$  的释放, 经过一段时间后释放的  $\text{O}_2$  就有可能带有放射性, 也就是释放的是

$^{18}\text{O}_2$ 。

经过老师反复引导, 学生不仅对光合作用中释放出的  $\text{O}_2$  是来自于  $\text{H}_2\text{O}$  的概念得以明确, 而且也弄清了  $\text{CO}_2$  中  $\text{O}$  的代谢途径, 即其中一个  $\text{O}$  还原为  $\text{H}_2\text{O}$ , 另一个  $\text{O}$  参与更复杂的光合产物的形成; 另外, 还知道用  $\text{C}^{18}\text{O}_2$  作为光合作用的底物时, 短期内释放的是  $\text{O}_2$ , 稍长时间后释放的是  $^{18}\text{O}_2$ 。

总之, 我们的教学实践表明: 探究能力的培养应贯穿于植物生理学教学的每一个环节, 这对落实素质教育有重要意义。这种教学方式与传统教学方式的不同之处在于: 它不是以灌输为中心, 而是以学生为主体, 让学生作探索者, 教师不扮演教学者的角色, 而是从旁点拨和指导, 是参与者、组织者。这种教学方式能使学生的独立思考能力得到高度发挥, 有利于激发学生学习兴趣, 培养学生的探究和创新能力。

#### 参考文献

- 1 潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉. 植物生理学. 第4版. 北京: 高等教育出版社, 2001. 55~76
- 2 王忠, 王三根, 李合生等. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2000. 121~123
- 3 比德韦尔R Q S. 刘富林译. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 1982. 120~123
- 4 白宝璋, 韦宏恩, 靳占忠等. 植物生理学. 第2版. 北京: 中国科学技术出版社, 1995. 65~66
- 5 吉林农业大学. 植物生理生化简明教程. 北京: 北京农业大学出版社, 1990. 97~98
- 6 许良政. 希尔反应及其意义. 生物学杂志, 1995, (6): 29~31
- 7 曹宗巽, 吴相钰. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 1979. 77~78