

## 光呼吸的功能及其平衡调控

张智胜<sup>1,2</sup>, 彭新湘<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>华南农业大学生命科学学院亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广州510642; <sup>2</sup>湖南农业大学生物科学技术学院, 长沙410128

**摘要:** 植物光呼吸代谢是一条复杂的代谢途径, 是仅次于光合作用的第二大代谢流。它以闭路循环流动方式为主, 应对环境变化时也可能开放式运转; 所流经及惠及的细胞区域也最广, 涉及叶绿体、过氧化物体、线粒体、细胞质4种细胞器或区域。光呼吸不仅对C<sub>3</sub>植物不可或缺, 对C<sub>4</sub>植物也至关重要。光呼吸涉及多种生理功能, 包括调控光合作用、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号发生、氮素同化、一碳代谢, 防止光抑制光氧化, 适应生物与非生物胁迫等功能。因为光呼吸行使各种功能时的作用机制不同, 植物必须通过一套严密的环境信号响应及实时动态调控机制来实现对各种功能的平衡, 特别是那些在作用机理上“拮抗”或相互制约的功能, 以期最终实现光呼吸功能的最大发挥。综上所述, 由于光呼吸的复杂性, 尤其是在目前对光呼吸代谢网络的调控机制还知之甚少的情况下, 对光呼吸途径的代谢工程改造所能产生的作用也最好持一种谨慎乐观的态度。

**关键词:** 光呼吸; 多功能; 平衡调控

光呼吸是放氧光合生物在光下吸收氧气消耗有机物并放出CO<sub>2</sub>的一个过程, 它总是伴随着光合作用同时发生。在植物中光呼吸是仅次于光合作用的第二大代谢流, 正常生长条件下的代谢流量约为光合作用的25% (Peterhansel等2010; Sharkey 1988), 而当植物处于高温或干旱等逆境时这一比例将变得更高。光呼吸不仅在C<sub>3</sub>植物中具有重要作用, 近期的研究还发现即使在光呼吸速率相对较低的C<sub>4</sub>植物与蓝藻中, 光呼吸过程也同样具有不可或缺的生理功能(Eisenhut等2008; Zelitch等2009)。最近的研究表明, 从1900年至今, 全球C<sub>3</sub>植物光呼吸与光合作用速率的比值下降了约25%, 而在这一时期地球大气中的CO<sub>2</sub>浓度上升了约0.01% (Ehlers等2015), 在未来大气环境下光呼吸仍会继续影响植物的产量。现行的模型模拟分析显示, 即使是在未来气候变化趋势下大气中的CO<sub>2</sub>浓度达到预测的最高水平, 植物中光呼吸缺失时其光合速率还可上调12%~55% (Walker等2016)。

光合作用与光呼吸均起始于核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, RuBisCO; EC 4.1.1.39)所催化的反应。RuBisCO催化羧化反应时可生成二分子3-磷酸甘油酸(3-phosphoglyceric acid, 3-PGA), 这二分子3-PGA可进入卡尔文循环(Calvin cycle)转化为3-磷酸甘油醛并进一步用于后续的葡萄糖合成。RuBisCO催化加氧反应时则分别生成一分子3-PGA和一分子2-磷酸乙醇酸, 其中2-磷酸乙醇酸通过光呼吸循环转变为3-PGA再回流进入卡尔文

循环, 光呼吸过程需要消耗ATP以及还原力NAD(P)H, 而且光呼吸过程释放的CO<sub>2</sub>与NH<sub>3</sub>均可被植物重新固定利用。最近人们对光呼吸代谢途径又有了一些新的认识, 认为除叶绿体、过氧化物酶体、线粒体以外, 细胞质也是光呼吸代谢的重要参与者, 这一观点主要基于细胞质中存在的催化羟基丙酮酸转化为甘油酸的反应也参与了光呼吸代谢(Timm等2008)。近期还有研究发现, 细胞质定位的NCA1蛋白是过氧化物酶体中过氧化氢酶(catalase, CAT)活性形成的调节蛋白(Li等2015)。此外, Pick等(2013)发现了存在于叶绿体膜上的一个光呼吸代谢相关的转运蛋白PLGG1, 它负责叶绿体膜上乙醇酸/甘油酸的相向转运, 是植物中第一个被鉴定的光呼吸主途径代谢产物的转运蛋白(图1)。

### 1 光呼吸的功能

关于光呼吸的功能至今虽然仍存在颇多争议, 但似乎已一致认可光呼吸影响着植物能量代谢、光系统II的功能、碳代谢、氮同化以及呼吸作用等多个代谢过程。更有趣的是, 光呼吸还是光合细胞中H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>主要的产生途径之一。通过调节H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的生成, 光呼吸对细胞内的氧化还原稳态的维持以及H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号的发生起着重要的调控作用, 并因此进一步影响到植物其他多种信号转导途径, 这

收稿 2016-08-02 修定 2016-10-22

资助 国家自然科学基金(31470343和31600193)、广州市科技计划项目(201607020006)和湖南农业大学引进人才科研启动基金项目(15YJ02)。

\* 通讯作者(E-mail: xpeng@scau.edu.cn)。

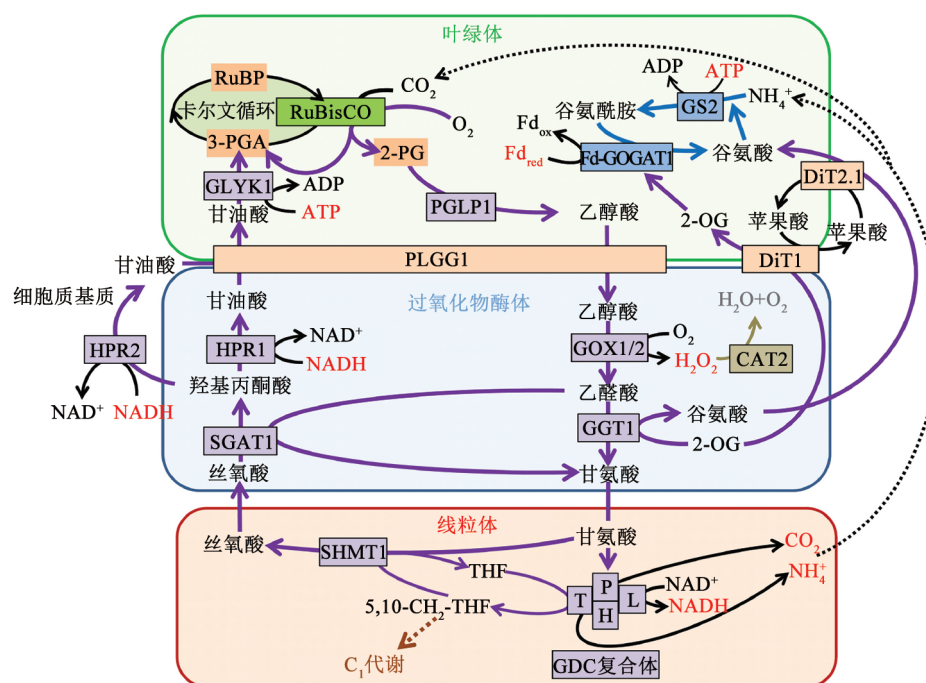


图1 光呼吸循环

Fig.1 The photorespiratory cycle

CAT2: 过氧化氢酶2; DiT1: 质体2-酮戊二酸/苹果酸转运体1; DiT2.1: 质体2-谷氨酸/苹果酸转运体1; Fd-GOGAT1: 铁氧还蛋白依赖的谷氨酸合酶1; GGT1: 谷氨酸:乙醛酸氨基转移酶1; GDC复合体: 甘氨酸脱羧酶复合体(由P、T、L、H蛋白组成); GLYK1: 甘油酸激酶1; GOX1/2: 乙醇酸氧化酶1/2; GS2: 质体谷氨酰胺合成酶; HPR1/2: 羟基丙酮酸还原酶1/2; PGLP1: 2-PG磷酸酶1; PLGG1: 质体乙醛酸/甘油酸转运体1; RUBP: 核酮糖-1,5-二磷酸; RuBisCO: RUBP羧化酶/加氧酶; SHMT1: 丝氨酸羟甲基转移酶1; SGAT1: 丝氨酸:乙醛酸氨基转移酶1; 2-OG: 2-酮戊二酸; 2-PG: 2-磷酸乙醇酸; 3-PGA: 3-磷酸甘油酸。参考Hodges等(2016)并略有改动。

些信号途径涉及植物的生长调控、逆境防御以及细胞程序性死亡等。综上所述,光呼吸对细胞的生理状态和命运有着复杂而广泛的影响(Foyer等2009)。

### 1.1 清除毒性代谢中间产物及减少碳素损失

光呼吸这一功能与RuBisCO的酶学特性及其进化过程密切相关。约在30亿年前, RuBisCO最先出现在远古光合细菌中,当时地球大气中的氧气还十分稀薄。在RuBisCO出现之前地球大气中的氧气主要来源于紫外线(UV)对水的光解作用,当时大气中的O<sub>2</sub>浓度仅为现今的1/10<sup>14</sup> (Buick 2008),而CO<sub>2</sub>浓度则为现今的100多倍(Kasting和Howard 2006)。原初的RuBisCO由于缺乏进化压力导致其特异识别CO<sub>2</sub>与O<sub>2</sub>的能力差(Badger和Bek 2008; Tabita等2007)。随后伴随着蓝藻放氧光合作用的发生,地球大气中的CO<sub>2</sub>浓度逐渐下降而O<sub>2</sub>浓度则逐渐上升(Peterhansel等2010),上升的O<sub>2</sub>浓度形成了选择压力,虽然在漫长的进化过程中RuBisCO对

CO<sub>2</sub>的选择能力已有所改善,但仍不可避免地保留了可观的加氧催化反应活性。综上所述可知,光呼吸不仅是大气氧逐步增加所造成的,也是伴随着蓝藻最初利用水来还原CO<sub>2</sub>进行放氧光合作用所同时发生的一个必然结果(Eisenhut等2008; Kern等2013)。

不可避免的加氧反应使得RuBisCO会不断产生2-磷酸乙醇酸(2-phosphoglycolate, 2-PG),而2-PG仅需微摩尔级别的浓度就可显著抑制磷酸丙糖异构酶的活性(Anderson 1971),此外它还可抑制叶绿体中磷酸果糖激酶活性(Kelly和Latzko 1976)。由于2-PG对这两种酶活性的抑制,2-PG发生累积的相关突变体会表现出较低的光合速率(Somerville和Ogren1979)。目前并无报道表明乙醇酸也可直接抑制光合作用,但是乙醇酸的氧化产物乙醛酸可显著抑制植物的光合作用。有研究显示在游离细胞器与活体植株中乙醛酸在微摩尔级别浓度均可抑制RuBisCO的活化(Lu等2014; Campbell和

Ogren 1990; Chastain和Ogren 1989), 而直接抑制 RuBisCO活化酶或纯化的RuBisCO则需要更高的乙醛酸浓度(Cook等1985; Campbell和Ogren 1990)。乙醛酸的这一抑制功能可能在植物氮素供应不足时具有重要的生理功能, 当植物缺氮时乙醛酸转化为甘氨酸的转氨反应则成为了光呼吸的限速步骤, 积累的乙醛酸可促使缺氮条件下同时下调光合作用与光呼吸速率, 避免光呼吸乙醛酸的进一步积累对光合作用造成更严重的影响。综上所述, 光呼吸在及时清除植物有毒代谢中间产物的过程中具有重要作用, 但是这些中间代谢物在协调光呼吸与其他基本代谢途径的关系时具有何种调控作用仍不是很清楚(Peterhansel等2010)。光呼吸途径在进化过程中很好地解决了有毒产物 2-PG的代谢问题, 将2-PG最终转变为3-PGA从而回收了75%的碳素。从生化反应的角度来看要通过C<sub>2</sub>化合物(2-PG)合成C<sub>3</sub>或C<sub>6</sub>产物似乎有一定难度, 因此整个光呼吸包含了一系列复杂的生化反应, 这些反应主要发生在叶绿体、过氧化物酶体及线粒体中(Maurino和Peterhansel 2010)。

### 1.2 防止光抑制光氧化伤害

当植株处于干旱、低温、高光等逆境环境时, 其光反应过程产生的NADPH常常会超过卡尔文循环的需求量。在这种情况下过多的能量一部分以热能的形式耗散, 亦或驱动过剩电子经传递链还原NADP以外的电子受体。当电子受体为O<sub>2</sub>时会形成活性氧(reactive oxygen species, ROS)。ROS具有很高的反应活性, 可以非特异性地氧化蛋白质与脂质(Peterhansel等2010), 还可通过抑制新蛋白质的翻译从而干扰电子传递链中一些特定复合体的合成(Nishiyama等2004), 因此叶绿体中存在多种ROS清除机制。ROS可通过类胡萝卜素和黄酮类物质的非酶促反应清除, 或者通过抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)酶促反应清除。叶黄素循环可将吸收的过多光能转变为热能而耗散(Davison等2002; Yamamoto等1962)。光呼吸在植物体内可发挥“电子阱”作用(Wingler等2000), 特别是在胁迫环境下光呼吸可通过重新固定释放的NH<sub>3</sub>以及将还原性物质从叶绿体运输至线粒体进而消耗还原力(Igamberdiev和Lea 2002)。

事实上, 提高了谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS2)表达量的转基因植株获得了更强的光呼吸能力, 同时其对高光胁迫的耐受性得以提高(Kozaki和Takeba 1996)。与之相应的, 拟南芥光呼吸突变体表现出了更强的光抑制表型(Takahashi等2007)。任何一种利用光呼吸来释放过量叶绿体还原力压力的机制, 最终都会消耗掉O<sub>2</sub>的电子受体RuBP, 从而造成碳素损失。

### 1.3 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号发生以及与生物/非生物逆境防御

在植物所有的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>生成途径中, 光呼吸是生成H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>最快的途径(Foyer等2009), 植物体内H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>总量的70%来源于光呼吸(Noctor等2002), 而当植物处于干旱、高温以及高光等逆境时这一比例将会变得更高(Peterhansel等2010; Foyer等2009)。光呼吸H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>来源于过氧化物酶体中乙醇酸氧化酶(glycolate oxidase, GLO)氧化乙醇酸生成乙醛酸的反应(Rojas和Mysore 2012; Corpas等2001; Kangasjarvi等2012)。值得关注的是不同细胞器中生成的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可能具有不同的功能: 过氧化物酶体中生成的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可诱导与蛋白折叠、逆境响应等相关基因的转录, 而叶绿体中生成的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>则诱导早期信号响应, 主要包括一些次级信号物质生成相关的转录因子和生物合成基因(Sewelam等2014)。此外, 烟草(*Nicotiana tabacum* L.)过氧化物酶体中的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可引发水杨酸(salicylic acid, SA)相关的病原反应(Takahashi等1997; Chamnongpol等1996, 1998; Du和Klessig 1997)。拟南芥过氧化物酶体中的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可激活异分支酸合成酶依赖的SA合成途径(Kangasjarvi等2012; Chaouch和Noctor 2010; Chaouch等2010)。我们最近的研究发现, 在水稻(*Oryza sativa* L.)叶片中, GLO可与CAT发生相互作用, 而且这一相互作用可被SA所解除, 因此我们推测GLO与CAT的互作/解离可能受到外部环境因子的调控, C<sub>3</sub>植物可能通过这一机制诱发H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的迅速生成, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>作为信号物质又可进一步调节植物的生长发育及其他生理过程(Zhang等2016)。

改变光呼吸速率是植物处于非生物逆境时表现出的重要的适应性反应(Voss等2013), 在近期的多项研究中, 植物在遭受高温、干旱甚至病原菌侵害时均会表现出这一适应性反应(Hodges等2016; Chastain等2014; Huang等2013; Li和Hu 2015;



Obata等2015; Sicher 2015)。逆境诱导叶片气孔关闭会改变叶肉细胞内 $\text{CO}_2/\text{O}_2$ 比例, 导致光合作用下降的同时提高光呼吸速率。在这种情况下, 回收利用2-PG中的碳素对植物来说就显得很重要, 特别是在高光环境下这种作用的重要性就更为突出。水分胁迫会导致田间栽培的棉花(*Gossypium* spp.)气孔导度减小和光呼吸增强(Chastain等2014)。通过对多重逆境条件下(高温和干旱)的玉米(*Zea mays* L.)叶片进行代谢组学分析表明, 在干旱条件下光呼吸对田间栽培玉米的产量十分重要。事实上, 干旱条件下丝氨酸与甘氨酸的积累水平可作为光呼吸代谢速率变化的指标, 甚至有研究显示干旱条件下甘氨酸含量与粮食产量具有显著相关性(Obata等2015)。过氧化物酶体中的光呼吸相关代谢在植物病原菌防御过程中也发挥着重要作用(Sorhagen等2013; Rojas和Mysore 2012), 这一结果也符合预期, 因为光呼吸在过氧化物酶体中可快速生成 $\text{H}_2\text{O}_2$ , 而 $\text{H}_2\text{O}_2$ 又是植物病原菌防御相关级联信号途径中的信号分子(Noctor等2015)。一些研究也已表明GLO催化生成的光呼吸 $\text{H}_2\text{O}_2$ 参与了植物的病原菌防御过程。在烟草中利用病毒诱导基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)技术筛选鉴定结果显示, *GLO*基因参与了烟草对烟草野火病菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)的非寄主抗性, 而且在Pto-AvrPto或INF介导的防御反应中*GLO*是诱发植株超敏反应不可缺少的基因(Rojas等2012)。事实上还有多项研究证明了*GLO*活性在拟南芥与烟草的非寄主抗性中发挥着重要作用。烟草对与LOV1 (locus orchestrating victorin effect1)蛋白相关的维多利亚旋孢腔菌(*Cochliobolus victorinae*)的敏感性依赖于包括*GLO*在内的一些光呼吸基因的表达(Gilbert和Wolpert 2013)。沉默*GLO*基因导致了LOV1介导的维多利亚菌素依赖的细胞死亡受抑, 同时也抑制了PTO抗性基因所介导的抗病性。水稻*GLO*可与水稻矮小病毒(rice dwarf phyto-reovirus)外壳蛋白P8发生互作进而使得P8与*GLO*共同定位到过氧化物酶体中, 过氧化物酶体正是一些病毒进行复制的场所, 这说明*GLO*-P8间的互作关系在介导病原菌毒性方面发挥作用(Zhou等2007)。GLO活性上调以及 $\text{H}_2\text{O}_2$ 水平上升可促使受到葡萄黄金病(flavescence dorée)感染的葡萄加快

恢复(Gambino等2013)。可能参与植物病原菌响应的其他光呼吸酶类还有: 大豆中HPR可与一个激发信号受体互作(Okinaka等2002); GDC的P亚基和H亚基可固定维多利毒素(Navarre和Wolpert 1995); 烟草中维多利毒素依赖的细胞死亡与GDC的T亚基和P亚基相关(Gilbert和Wolpert 2013)。直到目前为止, 在植物-病原菌互作过程中鉴定到的光呼吸酶类, 其作用机理仍有待进一步阐明。

#### 1.4 光呼吸在硝酸盐同化过程中的作用

早在约30年前我们研究组就已经开始关注到光呼吸与硝酸还原之间可能存在关联, 获得了一系列的生理生化证据(Li 1988)。随着分子生物学以及生物技术的发展, Rachmilevitch等(2004)用转基因实验进一步证实了这一观点。在过去的10年间, 大量研究进一步确认了光呼吸与硝酸盐同化存在关联, 植物光呼吸被高浓度 $\text{CO}_2$ 抑制后其硝酸盐吸收也受到显著抑制(Bloom 2015), 但两者之间具体通过何种机制相联系仍需更多的生化与分子生物学证据。

除上述功能以外, 还有证据表明光呼吸对整个植株的代谢与调控起着重要作用, 因为光呼吸与植物复杂的初级代谢网络存在交叉互作, 例如光合碳同化、氨基酸代谢、一碳代谢、三羧酸循环等(Obata等2016; Hodges等2016; Zhang等2015; Peterhansel等2010)。

## 2 光呼吸多功能的平衡调控

$\text{CO}_2/\text{O}_2$ 比值是人们发现的第一个可特异高效调控光呼吸的调节因子。正是利用了这个特异调节因子, 一系列光呼吸突变体才得以被特异筛选出来, 这些突变体的获得为后续的光呼吸研究奠定了坚实的基础, 也大大推动了分子生理学的发展(Somerville 2001)。事实上 $\text{CO}_2/\text{O}_2$ 比值可在多种环境条件下发生改变。当植物处于干旱或/和高光环境时, 其气孔导度降低导致叶肉细胞中 $\text{CO}_2/\text{O}_2$ 比值下降, 进而增强了植物的光呼吸(Foyer等2009)。如前所述, 在正常生长条件下, 因光呼吸损失的 $\text{CO}_2$ 占到植物所固定 $\text{CO}_2$ 总量的25% (Sage等2012), 当植物处于干旱胁迫时, 光呼吸损失的 $\text{CO}_2$ 比重可高至50% (Leegood等1995; Somerville 2001)。温度影响光呼吸代谢则主要通过两种机理: 当温度上升时 $\text{CO}_2$ 在水中的溶解度下降得比 $\text{O}_2$

快,进而导致了RuBisCO活性位点处的 $\text{CO}_2/\text{O}_2$ 比值下降;或者随着温度的上升RuBisCO的酶学特性发生改变,高温更容易诱导RuBisCO提高对RuBP的加氧能力,所以,相较于 $\text{C}_3$ 碳固定过程,高温更有利于植物的光呼吸代谢并因此导致其量子产率下降。更值得注意的是,叶片温度也显著依赖于光强,同一植株中充分处于阳光照射下的叶片,其叶温可比阴凉处叶片高 $10^\circ\text{C}$  (Feller 2006),而当把叶片从光照条件转至阴凉处其叶温可在数秒时间内下降,反之亦然(Feller 2006)。根据目前最新的气候变化预测结果,地球未来将更频繁地面临炎热与干旱的气候(IPCC 2014),这一气候条件很有可能增强植物的光呼吸并最终显著影响 $\text{C}_3$ 植物的产量(Keech等2012; Ainsworth和Ort 2010)。

像光呼吸这样一个复杂而又交叉的代谢网络,一般需要通过协同调节从而使得细胞在不断变化的环境中维持稳态。然而目前人们对光呼吸的调控机理知之甚少,光呼吸的变化可通过何种机制影响与之关联的其他代谢途径也还不清楚。目前关于光呼吸调控机理的研究主要从基因的转录、翻译及酶活性水平进行,但获得的仍多为间接零碎的结果(Keech等2016)。

大量的建模模拟分析已广泛用于研究光呼吸在受到自然调控或人工干预后对植物所造成的有利与不利影响上,但这些模型无一例外都是关注光呼吸对碳素与能量这两个参数的影响(Xin等2015; Walker等2016),而其他潜在的影响,如 $\text{H}_2\text{O}_2$ 信号强度、氨基酸代谢、一碳单位的生成以及光呼吸产生的其他关键调控因子(丝氨酸、谷胱甘肽等代谢物),则未能在这些模拟研究中得到充分的考虑与评估。如前文所述,光呼吸可作为植物的“电子阱”,它在重新固定 $\text{NH}_3$ 及从叶绿体向线粒体运输还原物质的过程中可消耗掉多余的能量从而避免ROS的产生,特别是在植株处于干旱、高温和高光等逆境条件下这一功能更为重要(Igamberdiev和Lea 2002; Wingler等2000)。在这些逆境条件下光呼吸实际上成为了一条清除ROS的重要途径。然而从另一方面来说,光呼吸又是植物体内快速生成 $\text{H}_2\text{O}_2$ 的途径(Foyer等2009),有可能在 $\text{H}_2\text{O}_2$ 信号发生过程中起到重要作用。因此可以推测,假如不考虑碳素与能量的损失,较高的光呼吸速率

不仅有利于叶绿体中 $\text{H}_2\text{O}_2$ 的清除又可促进过氧化物酶体中的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 信号发生。光呼吸对植物的这一双重影响也许可以解释为什么在一定条件下光呼吸与作物田间产量存在正相关(Aliyev 2012)。

气候变化使得大气中 $\text{CO}_2$ 浓度升高导致光呼吸速率下降,这样可能进一步导致作物质量降低,这主要是因为光呼吸的下降阻碍了植物硝酸盐的同化(Bloom等2010; Long等2006),光呼吸可能是植株进行硝酸盐同化所必需的一个代谢过程(Searles和Bloom 2003; Guo等2007; Rachmilevitch等2004)。在水培条件下,作物表现出的这一现象尤为明显。当小麦生长在高 $\text{CO}_2$ 浓度的空气中时,会积累较高的硝酸盐且 $^{15}\text{N}$ 在总氮素及硝酸盐中的比例均有上升,这说明光呼吸下降时植株中的硝酸盐同化速率下降了,吸收的硝酸根不能及时被同化利用(Bloom等2014),这一机制可用来解释为什么植物在 $\text{CO}_2$ 升高的条件下其生长速度增幅低于预期,同时该机制也解释了为什么许多 $\text{C}_3$ 作物和树木在施用硝酸盐作为唯一氮肥时其生长变得更慢(Bloom等2012)。

植物在不同胁迫条件下表现出的非生物逆境抗性与光呼吸之间存在直接联系,这一观点已经在多种植物中得到了证实(Hodges等2016)。一些光呼吸基因与抗铝毒的基因在植物体内存在着共表达关系(Nunes-Nesi等2014)。植物的非生物逆境抗性是制约世界粮食产量的最为关键的因素(Mittler 2006),光呼吸减弱的植物可能导致其非生物逆境抗性下降。事实上,地球上绝大多数可耕地现在均已被用于农业种植,面对不断上涨的粮食需求,主要的解决方式是将一些临界土地利用起来,而这些土地一般比较贫瘠且面临着不利的气候条件(Long等2015)。在这种情况下,人们就希望农作物不仅要具有较高的产量,同时还要具有较强的非生物逆境抗性。此外,有研究表明光呼吸也在植物生物抗性中发挥重要功能(Zhang等2016; Rojas等2012; Taler等2004),光呼吸是细胞程序性死亡信号途径中不可缺少的环节(Mateo等2004),光呼吸速率减小的植株可能对病原菌的侵害更加敏感。

现代植物生物技术致力于改造与碳素固定相关的代谢途径,例如通过生物工程手段改造RuBisCO

(Lin等2014), 将 $C_4$ 途径引入至 $C_3$ 植物(Hibberd等2008), 构建光呼吸旁路(Maier等2012; Carvalho等2011; Kebeish等2007), 过表达特定的光呼吸代谢相关的酶类(Cui等2016; Timm等2015; Nölke等2014; Timm等2012)等, 这些生物技术方面的改造正被用于提高植物生物量, 特别是提高作物产量, 以期应对供养不断增加的人口。

关于光呼吸代谢的改造, 近期的一些研究主要构建了3条光呼吸旁路用以改建植物的碳代谢(Peterhansel等2012)。如图2所示, 旁路1中 $CO_2$ 的释

放位点由线粒体转移至叶绿体, 与天然光呼吸代谢类似, 进入该旁路的乙醇酸有3/4被转化进入了卡尔文循环。该快捷旁路与光呼吸途径另一个重要区别是过氧化物酶体中的 $H_2O_2$ 的生成被抑制(Foyer和Noctor 2007), 并且避免了 $NH_3$ 的释放。通过这样的途径改造,  $CO_2$ 可在叶绿体内被直接利用而无需耗费能量重新固定, 但是植株的 $H_2O_2$ 信号发生、氨基酸代谢以及一碳单位的生产将会受到不利影响。光呼吸途径中由过氧化物酶体中的GLO催化生成的 $H_2O_2$ 在植物抵御病原菌的过程中

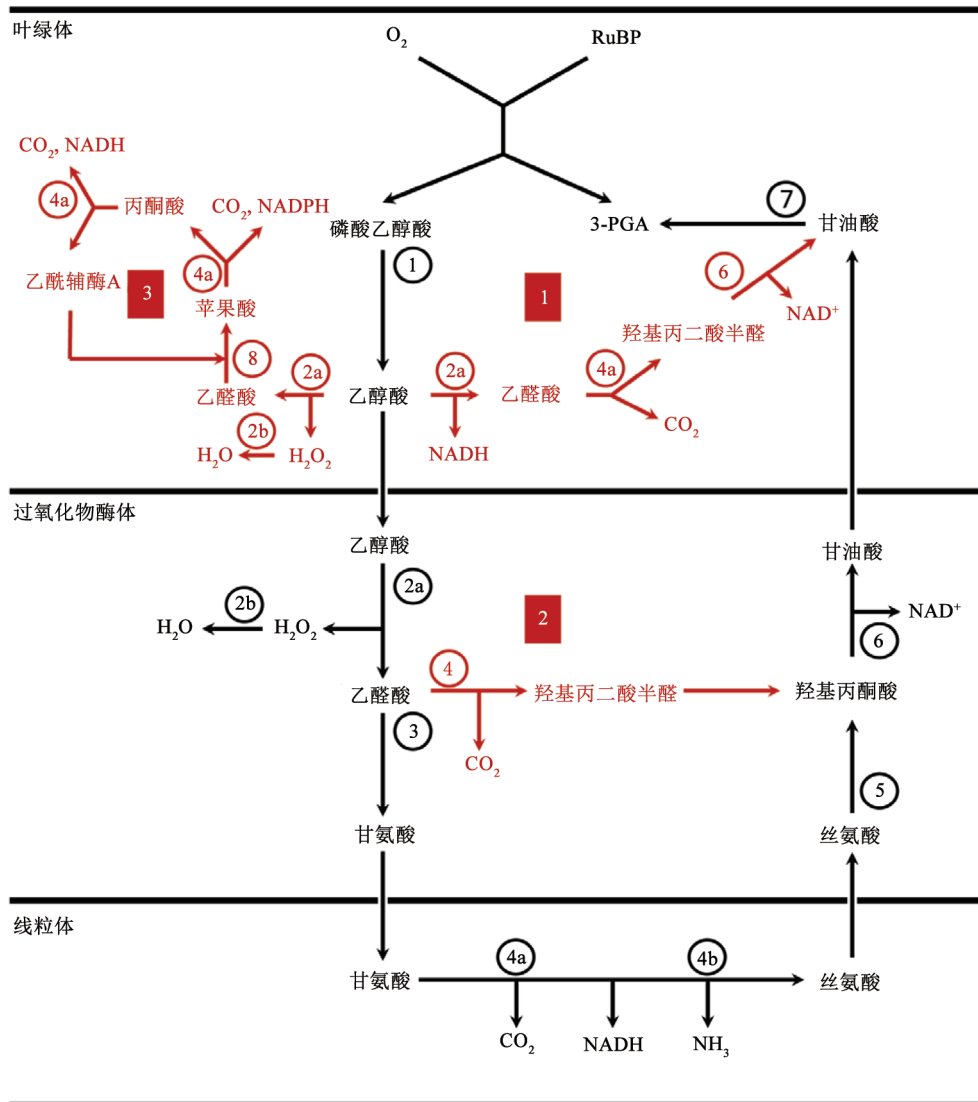


图2 光呼吸途径(黑色)以及用于减少光呼吸损失的3条改建旁路(红色)

Fig.2 Scheme of photorespiration (black) and the three bypasses for the reduction of photorespiratory losses (red)

方框中数字分别表示旁路1~3; 箭头表示酶促反应的进行方向或者代谢物转运方向; 各反应的化学计量关系在图中未显示。参考Peterhansel等(2012)并略有改动。



发挥着关键作用(Rojas等2012; Taler等2004), 而且其还是诱导细胞程序性死亡的信号物质之一(Mateo等2004), 这一信号机制中 $H_2O_2$ 信号的生成与受到植物激素(如SA等)调控的GLO-CAT互作解离过程相关(Zhang等2016)。此外, 光呼吸在一些氨基酸的合成代谢中也具有重要贡献(Novitskaya等2002), 光呼吸代谢过程中线粒体中的甘氨酸转化为丝氨酸的过程对植物丝氨酸的生成十分重要, 丝氨酸是细胞质中合成一碳单位所必需的底物, 生成的一碳单位又进一步被用于甲硫氨酸合成等后续生物合成过程(Engel等2007; Mouillon等1999)。综上所述, 经过旁路1改造的植物中, 氨基酸代谢与一碳单位的生成可能会受到阻碍。

旁路2的建立也是起始于一个光呼吸中间代谢物(图2), 最终生成了另一个光呼吸中间代谢物(Carvalho等2011)。旁路2中负责脱羧反应的酶与旁路1相同, 但在旁路2中该酶定位于过氧化物酶体, 其最终的结果是使得羟基丙二酸半醛通过一个异构酶反应回流至光呼吸途径。通过这一旁路的改建, 避免了光呼吸中甘氨酸的脱羧反应以及 $NH_3$ 的释放但也使得一些氨基酸代谢和一碳单位的生成受阻。在旁路3的构建中, 乙醇酸被人为引入的和一些植物内源性的酶完全氧化为 $CO_2$ 。该旁路途径中乙醇酸的氧化由重新定位于叶绿体的植物GLO催化完成, 由于GLO氧化乙醇酸生成乙醛酸的过程中会产生等量的 $H_2O_2$ , 因此要求同时得引入CAT用以去除 $H_2O_2$ , 接下来乙醛酸再由苹果酸合酶(malate synthase, MS)转化为苹果酸。该旁路剩余的反应部分主要由植物叶绿体中内源性苹果酸酶(malic enzyme, ME)以及丙酮酸脱氢酶(pyruvate dehydrogenase, PDH)完成, 这两部分反应均生成还原力, 而且使得 $CO_2$ 的释放从线粒体转移至了叶绿体。旁路3总的反应过程可概括为将乙醇酸与氧转化为 $CO_2$ 和 $H_2O$ , 并在这一转化过程当中生成还原力。值得注意的是旁路3有可能阻碍卡尔文循环, 因为与光呼吸或另外两条旁路相比, 旁路3未能生成3-PGA被卡尔文循环回流利用(Peterhansel等2012), 最近的理论模型模拟分析也显示, 旁路3对光合作用会产生显著负作用(Xin等2015)。此外, 与旁路1相似, 旁路3改建途径中过氧化物酶体中的 $H_2O_2$ 生成、氨基酸代谢以及一碳单位的生成同样会受到抑制。

### 3 总结与展望

不断积累的证据显示植物光呼吸代谢是一个错综复杂的代谢网络, 是仅次于光合作用的第二大代谢流。它以闭路循环流动方式为主, 应对环境变化时也可能开放式运转以便输送合成原料; 所流经及惠及的细胞区域也最广, 涉及叶绿体、过氧化物体、线粒体、细胞质4种细胞器或区域。光呼吸不仅对 $C_3$ 植物不可或缺, 对 $C_4$ 植物也至关重要。光呼吸涉及多种生理功能, 包括调控光合作用、 $H_2O_2$ 信号发生、氮素同化、一碳代谢, 防止光抑制光氧化, 适应生物与非生物胁迫等功能。因为光呼吸行使各种功能时的作用机制不同, 植物必须通过一套严密的环境信号响应及实时动态调控机制来实现对各种功能的平衡, 特别是那些在作用机理上“拮抗”或相互制约的功能, 以期最终实现对光呼吸功能发挥上的最大化。综上所述, 因为光呼吸的复杂性, 尤其是在目前对光呼吸代谢网络的调控机制还知之甚少的情况下, 对光呼吸途径的代谢工程改造所能产生作用也最好持一种谨慎乐观的态度。

### 参考文献

- Ainsworth EA, Ort DR (2010). How do we improve crop production in a warming world? *Plant Physiol*, 154 (2): 526–530
- Aliyev JA (2012). Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat and soybean genotypes. *Physiol Plantarum*, 145 (3): 369–383
- Anderson LE (1971). Chloroplast and cytoplasmic enzymes II. Pea leaf triose phosphate isomerases. *Biochim Biophys Acta*, 235 (1): 237–244
- Badger MR, Bek EJ (2008). Multiple Rubisco forms in proteobacteria: their functional significance in relation to  $CO_2$  acquisition by the CBB cycle. *J Exp Bot*, 59 (7): 1525–1541
- Bloom AJ (2015). Photorespiration and nitrate assimilation: a major intersection between plant carbon and nitrogen. *Photosynth Res*, 123 (2): 117–128
- Bloom AJ, Asensio JSR, Randall L, Rachmilevitch S, Cousins AB, Carlisle EA (2012).  $CO_2$  enrichment inhibits shoot nitrate assimilation in  $C_3$  but not  $C_4$  plants and slows growth under nitrate in  $C_3$  plants. *Ecology*, 93 (2): 355–367
- Bloom AJ, Burger M, Asensio JSR, Cousins AB (2010). Carbon dioxide enrichment inhibits nitrate assimilation in wheat and *Arabidopsis*. *Science*, 328 (5980): 899–903
- Bloom AJ, Burger M, Kimball BA, Pinter Jr PJ (2014). Nitrate assimilation is inhibited by elevated  $CO_2$  in field-grown wheat. *Nat Clim Change*, 4 (6): 477–480
- Buick R (2008). When did oxygenic photosynthesis evolve? *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 363 (1504): 2731–2743

- Campbell WJ, Ogren WL (1990). Glyoxylate inhibition of ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation in intact, lysed, and reconstituted chloroplasts. *Photosynth Res*, 23 (3): 257–268
- Chamnongpol S, Willekens H, Langebartels C, Montagu M, Inzé D, Camp W (1996). Transgenic tobacco with a reduced catalase activity develops necrotic lesions and induces pathogenesis-related expression under high light. *Plant J*, 10 (3): 491–503
- Chamnongpol S, Willekens H, Moeder W, Langebartels C, Sander-mann H, Van Montagu M, Inzé D, Van Camp W (1998). Defense activation and enhanced pathogen tolerance induced by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in transgenic tobacco. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95 (10): 5818–5823
- Chaouch S, Noctor G (2010). Myo-inositol abolishes salicylic acid-dependent cell death and pathogen defence responses triggered by peroxisomal hydrogen peroxide. *New Phytol*, 188 (3): 711–718
- Chaouch S, Queval G, Vanderauwera S, Mhamdi A, Vandenborgh M, Langlois-Meurinne M, Van Breusegem F, Saindrenan P, Noctor G (2010). Peroxisomal hydrogen peroxide is coupled to biotic defense responses by ISOCHORISMATE SYNTHASE1 in a daylength-related manner. *Plant Physiol*, 153 (4): 1692–1705
- Chastain CJ, Ogren WL (1989). Glyoxylate inhibition of ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation state *in vivo*. *Plant Cell Physiol*, 30 (7): 937–944
- Chastain DR, Snider JL, Collins GD, Perry CD, Whitaker J, Byrd SA (2014). Water deficit in field-grown *Gossypium hirsutum* primarily limits net photosynthesis by decreasing stomatal conductance, increasing photorespiration, and increasing the ratio of dark respiration to gross photosynthesis. *J Plant Physiol*, 171 (17): 1576–1585
- Cook CM, Mulligan RM, Tolbert NE (1985). Inhibition and stimulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by glyoxylate. *Arch Biochem Biophys*, 240 (1): 392–401
- Corpas FJ, Barroso JB, Del Río LA (2001). Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells. *Trends Plant Sci*, 6 (4): 145–150
- Cui L, Lu Y, Li Y, Yang C, Peng X (2016). Overexpression of glycolate oxidase confers improved photosynthesis under high light and high temperature in rice. *Front Plant Sci*, 7: 1165
- Davison PA, Hunter CN, Horton P (2002). Overexpression of  $\beta$ -carotene hydroxylase enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. *Nature*, 418 (6894): 203–206
- de FC Carvalho J, Madgwick PJ, Powers SJ, Keys AJ, Lea PJ, Parry MA (2011). An engineered pathway for glyoxylate metabolism in tobacco plants aimed to avoid the release of ammonia in photorespiration. *BMC Biotechnol*, 11: 111
- Du H, Klessig DF (1997). Identification of a soluble, high-affinity salicylic acid-binding protein in tobacco. *Plant Physiol*, 113 (4): 1319–1327
- Ehlers I, Augusti A, Betson TR, Nilsson MB, Marshall JD, Schleucher J (2015). Detecting long-term metabolic shifts using isotopomers: CO<sub>2</sub>-driven suppression of photorespiration in C<sub>3</sub> plants over the 20th century. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112 (51): 15585–15590
- Eisenhut M, Ruth W, Haimovich M, Bauwe H, Kaplan A, Hagemann M (2008). The photorespiratory glycolate metabolism is essential for cyanobacteria and might have been conveyed endosymbiontically to plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (44): 17199–17204
- Engel N, van den Daele K, Kolkusaoglu U, Morgenthal K, Weckwerth W, Parnik T, Keerberg O, Bauwe H (2007). Deletion of glycine decarboxylase in *Arabidopsis* is lethal under nonphotorespiratory conditions. *Plant Physiol*, 144 (3): 1328–1335
- Feller U (2006). Stomatal opening at elevated temperature: an underestimated regulatory mechanism. *Gen Appl Plant Physiol*, 32: 19–31
- Foyer CH, Bloom AJ, Queval G, Noctor G (2009). Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 60 (1): 455–484
- Foyer CH, Noctor G (2007). Shape-shifters building bridges? Stromules, matrixules and metabolite channelling in photorespiration. *Trends Plant Sci*, 12 (9): 381–383
- Gambino G, Boccacci P, Margaria P, Palmano S, Gribaudo I (2013). Hydrogen peroxide accumulation and transcriptional changes in grapevines recovered from flavescente dorée disease. *Phytopathology*, 103 (8): 776–784
- Gilbert BM, Wolpert TJ (2013). Characterization of the LOV1-mediated, victorin-induced, cell-death response with virus-induced gene silencing. *Mol Plant Microbe Interact*, 26 (8): 903–917
- Guo S, Zhou Y, Shen Q, Zhang F (2007). Effect of ammonium and nitrate nutrition on some physiological processes in higher plants—growth, photosynthesis, photorespiration, and water relations. *Plant Biology*, 9 (1): 21–29
- 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 (2): 228–231
- Hodges M, Dellero Y, Keech O, Betti M, Raghavendra AS, Sage R, Zhu X, Allen DK, Weber APM (2016). Perspectives for a better understanding of the metabolic integration of photorespiration within a complex plant primary metabolism network. *J Exp Bot*, 67 (10): 3015–3026
- Huang S, Jacoby RP, Shingaki-Wells RN, Li L, Millar AH (2013). Differential induction of mitochondrial machinery by light intensity correlates with changes in respiratory metabolism and photorespiration in rice leaves. *New Phytol*, 198 (1): 103–115
- Igamberdiev AU, Lea PJ (2002). The role of peroxisomes in the integration of metabolism and evolutionary diversity of photosynthetic organisms. *Phytochemistry*, 60 (7): 651–674
- IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: The Intergovernmental Panel on Climate Change
- Kangasjarvi S, Neukermans J, Li S, Aro EM, Noctor G (2012). Photosynthesis, photorespiration, and light signalling in defence responses. *J Exp Bot*, 63 (4): 1619–1636
- Kasting JF, Howard MT (2006). Atmospheric composition and climate on the early Earth. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 361 (1474): 1733–1742
- Kebeish R, Niessen M, Thiruveedhi K, Bari R, Hirsch H, Rosenkranz R, Stähler N, Schönfeld B, Kreuzaler F, Peterhänsel C (2007).



- Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Biotechnol*, 25 (5): 593–599
- Keech O, Gardeström P, Kleczkowski LA, Rouhier N (2016). The redox control of photorespiration: from biochemical and physiological aspects to biotechnological considerations. *Plant Cell Environ*, doi: 10.1111/pce.12713
- Keech O, Zhou W, Fenske R, Colas-des-Francis-Small C, Bussell JD, Badger MR, Smith SM (2012). The genetic dissection of a short-term response to low CO<sub>2</sub> supports the possibility for peroxide-mediated decarboxylation of photorespiratory intermediates in the peroxisome. *Mol Plant*, 5 (6): 1413–1416
- Kelly GJ, Latzko E (1976). Inhibition of spinach-leaf phosphofructokinase by 2-phosphoglycollate. *FEBS Lett*, 68 (1): 55–58
- Kern R, Eisenhut M, Bauwe H, Weber APM, Hagemann M (2013). Does the *Cyanophora paradoxa* genome revise our view on the evolution of photorespiratory enzymes? *Plant Biol*, 15 (4): 759–768
- Kozaki A, Takeba G (1996). Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature*, 384: 557–560
- Leegood RC, Lea PJ, Adcock MD, Adcock MD, Häusler RE (1995). The regulation and control of photorespiration. *J Exp Bot*. 46: 1397–1414
- Li J, Hu J (2015). Using co-expression analysis and stress-based screens to uncover *Arabidopsis* peroxisomal proteins involved in drought response. *PLoS ONE*, 10 (9): e137762
- Li J, Liu J, Wang G, Cha J, Li G, Chen S, Li Z, Guo J, Zhang C, Yang Y (2015). A chaperone function of NO CATALASE ACTIVITY1 is required to maintain catalase activity and for multiple stress responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (3): 908–925
- Li M (1988). Relationship between the photorespiration and nitrate reduction. *Acta Phytophysiol Sin*, 14 (1): 98–102 (in Chinese with English abstract) [李明启(1988). 光呼吸与硝酸还原之间相互关系. *植物生理学报*, 14 (1): 98–102]
- Lin MT, Occhialini A, Andralojc PJ, Parry MA, Hanson MR (2014). A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops. *Nature*, 513 (7519): 547–550
- Long SP, Ainsworth EA, Leakey AD, Nösberger J, Ort DR (2006). Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science*, 312 (5782): 1918–1921
- Long SP, Marshall-Colon A, Zhu X (2015). Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell*, 161 (1): 56–66
- Lu Y, Li Y, Yang Q, Zhang Z, Chen Y, Zhang S, Peng X (2014). Suppression of glycolate oxidase causes glyoxylate accumulation that inhibits photosynthesis through deactivating Rubisco in rice. *Physiol Plantarum*, 150 (3): 463–476
- Maier A, Fahnenstich H, von Caemmerer S, Engqvist MK, Weber AP, Flügge U, Maurino VG (2012). Transgenic introduction of a glycolate oxidative cycle into *A. thaliana* chloroplasts leads to growth improvement. *Front Plant Sci*, 3: 38
- Mateo A, Mühlentock P, Rustérucci C, Chang CC, Miszalski Z, Karpinska B, Parker JE, Mullineaux PM, Karpinski S (2004). LESION SIMULATING DISEASE 1 is required for acclimation to conditions that promote excess excitation energy. *Plant Physiol*, 136 (1): 2818–2830
- Maurino VG, Peterhansel C (2010). Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. *Curr Opin Plant Biol*, 13 (3): 248–255
- Mittler R (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci*, 11 (1): 15–19
- Mouillon JM, Aubert S, Bourguignon J, Gout E, Douce R, Rébeillé F (1999). Glycine and serine catabolism in non-photosynthetic higher plant cells: their role in C1 metabolism. *Plant J*, 20 (2): 197–205
- Navarre DA, Wolpert TJ (1995). Inhibition of the glycine decarboxylase multienzyme complex by the host-selective toxin victorin. *Plant Cell*, 7 (4): 463–471
- Nishiyama Y, Allakhverdiev SI, Yamamoto H, Hayashi H, Murata N (2004). Singlet oxygen inhibits the repair of photosystem II by suppressing the translation elongation of the D1 protein in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochemistry*, 43 (35): 11321–11330
- Noctor G, Lelarge-Trouverie C, Mhamdi A (2015). The metabolomics of oxidative stress. *Phytochemistry*, 112: 33–53
- Noctor G, Veljovic-Jovanovic S, Driscoll S, Novitskaya L, Foyer CH (2002). Drought and oxidative load in the leaves of C<sub>3</sub> plants: a predominant role for photorespiration? *Ann Bot*, 89 (7): 841–850
- Nölke G, Houdelet M, Kreuzaler F, Peterhansel C, Schillberg S (2014). The expression of a recombinant glycolate dehydrogenase polypeptide in potato (*Solanum tuberosum*) plastids strongly enhances photosynthesis and tuber yield. *Plant Biotechnol J*, 12 (6): 734–742
- Novitskaya L, Trevanion SJ, Driscoll S, Foyer CH, Noctor G (2002). How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. *Plant Cell Environ*, 25 (7): 821–835
- Nunes-Nesi A, Brito DS, Inostroza-Blancheteau C, Fernie AR, Araújo WL (2014). The complex role of mitochondrial metabolism in plant aluminum resistance. *Trends Plant Sci*, 19 (6): 399–407
- Obata T, Florian A, Timm S, Bauwe H, Fernie AR (2016). On the metabolic interactions of (photo)respiration. *J Exp Bot*, 67 (10): 3003–3014
- Obata T, Witt S, Lisek J, Palacios-Rojas N, Florez-Sarasa I, Araus JL, Cairns JE, Yousfi S, Fernie AR (2015). Metabolite profiles of maize leaves in drought, heat and combined stress field trials reveal the relationship between metabolism and grain yield. *Plant Physiol*, 169 (4): 2665–2683
- Okinaka Y, Yang C, Herman E, Kinney A, Keen NT (2002). The P34 syringolide elicitor receptor interacts with a soybean photorespiration enzyme, NADH-dependent hydroxypyruvate reductase. *Mol Plant Microbe Interact*, 15 (12): 1213–1218
- Peterhansel C, Blume C, Offermann S (2012). Photorespiratory bypasses: how can they work? *J Exp Bot*, 64 (3): 709–715
- Peterhansel C, Horst I, Niessen M, Blume C, Kebeish R, Kürkcüoğlu S, Kreuzaler F (2010). Photorespiration. *The Arabidopsis Book*, 8: e0130
- Pick TR, Bräutigam A, Schulz MA, Obata T, Fernie AR, Weber AP (2013). PLGG1, a plastidic glycolate glycerate transporter, is re-

- quired for photorespiration and defines a unique class of metabolite transporters. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (8): 3185–3190
- Rachmilevitch S, Cousins AB, Bloom AJ (2004). Nitrate assimilation in plant shoots depends on photorespiration. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (31):11506–11510
- Rojas CM, Mysore KS (2012). Glycolate oxidase is an alternative source for H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production during plant defense responses and functions independently from NADPH oxidase. *Plant Signal Behav*, 7 (7): 752–755
- Rojas CM, Senthil-Kumar M, Wang K, Ryu CM, Kaundal A, Mysore KS (2012). Glycolate oxidase modulates reactive oxygen species-mediated signal transduction during nonhost resistance in *Nicotiana benthamiana* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (1): 336–352
- Sage RF, Sage TL, Kocacinar F (2012). Photorespiration and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Ann Rev Plant Biol*. 63: 19–47
- Searles PS, Bloom AJ (2003). Nitrate photo-assimilation in tomato leaves under short-term exposure to elevated carbon dioxide and low oxygen. *Plant Cell Environ*, 26 (8): 1247–1255
- Sewelam N, Jaspert N, Van Der Kelen K, Tognetti VB, Schmitz J, Frerigmann H, Stahl E, Zeier J, Van Breusegem F, Maurino VG (2014). Spatial H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> signaling specificity: H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> from chloroplasts and peroxisomes modulates the plant transcriptome differentially. *Mol Plant*, 7 (7): 1191–1210
- Sharkey TD (1988). Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol Plantarum*, 73 (1): 147–152
- Sicher RC (2015). Temperature shift experiments suggest that metabolic impairment and enhanced rates of photorespiration decrease organic acid levels in soybean leaflets exposed to supra-optimal growth temperatures. *Metabolites*, 5 (3): 443–454
- Somerville CR (2001). An early *Arabidopsis* demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. *Plant physiol*, 125 (1): 20–24
- Somerville CR, Ogren WL (1979). A phosphoglycolate phosphatase-deficient mutant of *Arabidopsis*. *Nature*, 280: 833–836
- Sorhagen K, Laxa M, Peterhansel C, Reumann S (2013). The emerging role of photorespiration and non-photorespiratory peroxisomal metabolism in pathogen defence. *Plant Biology*, 15 (4): 723–736
- Tabita FR, Hanson TE, Li H, Satagopan S, Singh J, Chan S (2007). Function, structure, and evolution of the Rubisco-like proteins and their Rubisco homologs. *Microbiol Mol Biol Rev*, 71 (4): 576–599
- Taler D, Galperin M, Benjamin I, Cohen Y, Kenigsbuch D (2004). Plant eR genes that encode photorespiratory enzymes confer resistance against disease. *Plant Cell*, 16 (1): 172–184
- Takahashi H, Chen Z, Du H, Liu Y, Klessig DF (1997). Development of necrosis and activation of disease resistance in transgenic tobacco plants with severely reduced catalase levels. *Plant J*, 11 (5): 993–1005
- Takahashi S, Bauwe H, Badger M (2007). Impairment of the photorespiratory pathway accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage processes in *Arabidopsis*. *Plant physiol*, 144 (1): 487–494
- Timm S, Mielewicz M, Florian A, Frankenbach S, Dreissen A, Hocken N, Fernie AR, Walter A, Bauwe H (2012). High-to-low CO<sub>2</sub> acclimation reveals plasticity of the photorespiratory pathway and indicates regulatory links to cellular metabolism of *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 7 (8): e42809
- Timm S, Nunes-Nesi A, Pärnik T, Morgenthal K, Wienkoop S, Keerbergh O, Weckwerth W, Kleczkowski LA, Fernie AR, Bauwe H (2008). A cytosolic pathway for the conversion of hydroxypyruvate to glycerate during photorespiration in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20 (10): 2848–2859
- Timm S, Wittmiß M, Gamlien S, Ewald R, Florian A, Frank M, Wirtz M, Hell R, Fernie AR, Bauwe H (2015). Mitochondrial dihydrolipoyl dehydrogenase activity shapes photosynthesis and photorespiration of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 27 (7): 1968–1984
- Voss I, Sunil B, Scheibe R, Raghavendra AS (2013). Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biology*, 15 (4): 713–722
- Walker BJ, Vanlooche A, Bernacchi CJ, Ort DR (2016). The costs of photorespiration to food production now and in the future. *Ann Rev Plant Biol*, 67: 107–129
- Wingler A, Lea PJ, Quick WP, Leegood RC (2000). Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 355 (1402): 1517–1529
- Xin C, Tholen D, Devloo V, Zhu X (2015). The benefits of photorespiratory bypasses: how can they work? *Plant physiol*, 167 (2): 574–585
- Yamamoto HY, Nakayama T, Chichester CO (1962). Studies on the light and dark interconversions of leaf xanthophylls. *Arch Biochem Biophys*, 97 (1): 168–173
- Zelitch I, Schultes NP, Peterson RB, Brown P, Brutnell TP (2009). High glycolate oxidase activity is required for survival of maize in normal air. *Plant Physiol*, 149 (1): 195–204
- Zhang Z, Mao X, Ou J, Ye N, Zhang J, Peng X (2015). Distinct photorespiratory reactions are preferentially catalyzed by glutamate: glyoxylate and serine: glyoxylate aminotransferases in rice. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 142: 110–117
- Zhang Z, Xu Y, Xie Z, Li X, He Z, Peng X (2016). Association-dissociation of glycolate oxidase with catalase in rice: a potential switch to modulate intracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> levels. *Mol Plant*, 9 (5): 737–748
- Zhou F, Wu G, Deng W, Pu Y, Wei C, Li Y (2007). Interaction of rice dwarf virus outer capsid P8 protein with rice glycolate oxidase mediates relocalization of P8. *FEBS Lett*, 581 (1): 34–40

## Multifunctional roles of photorespiration and its regulation for the balance

ZHANG Zhi-Sheng<sup>1,2</sup>, PENG Xin-Xiang<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; <sup>2</sup>College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

**Abstract:** Photorespiration is a very complex metabolic pathway ranking the second highest metabolite flux in plants only after the photosynthetic carbon assimilation. It runs mainly through a closed cyclic system, but may also operate in an open way to cope with certain environmental stimuli or stresses. Its metabolic flow goes through and directly benefits very large area of the cell, including chloroplasts, peroxisomes, mitochondria and the cytosol. Photorespiration is not only essential for C<sub>3</sub> plants, but also important for C<sub>4</sub> plants. It plays multifunctional roles in plants, for instance, regulation of photosynthesis, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> signaling genesis, nitrate assimilation and C<sub>1</sub> metabolism; protection against photoinhibition and photooxidation; adaptation to biotic and abiotic stresses. Since the mechanistic basis is different for various functions of photorespiration, to realize the functional balance, particularly for those with mutually “antagonistic” mechanisms, plants must have developed a suit of elaborate mechanisms of responding to environmental cues, and real-time and dynamically regulating photorespiration, aiming to finally realize the functional maximization. Taken together, due to the complexity of photorespiration, particularly as its regulatory mechanism is so far little understood, we should take cautiously optimistic attitude as to the benefits of any metabolic bioengineering on photorespiratory pathway.

**Key words:** photorespiration; multifunctional roles; regulation for balance

---

Received 2016-08-02 Accepted 2016-10-22

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 31470343 and 31600193), the Science and Technology Program of Guangzhou, China (Grant No. 201607020006), and the Talent-Recruiting Program of Hunan Agricultural University (Grant No. 15YJ02).

\*Corresponding author (E-mail: xpeng@scau.edu.cn).