



光呼吸研究进展

钟孝芬, 李波娣, 李敏姬, 张智胜, 彭新湘

引用本文:

钟孝芬,李波娣,李敏姬,张智胜,彭新湘. 光呼吸研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(6): 782–O5–1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4718>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

竹柏2种颜色叶片的光合特性研究

Photosynthetic Characteristics of Two Color Leaves of *Podocarpus nagi*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 177–184 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4134>

氮素形态对铁线莲光合特性及氮代谢的影响

Effect of Nitrogen Forms on Photosynthetic Characteristics and Nitrogen Metabolism of *Clematis*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 276–284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4281>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187–194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

低光下薇甘菊茎的伸长特征及其生理基础

Stem Elongation Characteristics of *Mikania micrantha* and Its Physiological Basis under Low Light Condition

热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 70–78 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4393>

蝴蝶兰成花过程内源激素含量的变化和植物生长调节剂的作用

Changes in Endogenous Hormones Content and Effect of Plant Growth Regulators of *Phalaenopsis* during Flowering Period

热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 104–110 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4409>

向下翻页，浏览PDF全文

光呼吸研究进展

钟孝芬, 李波娣, 李敏姬, 张智胜*, 彭新湘*

(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)

摘要: 光呼吸是指植物绿色组织依赖光能吸收 O_2 并释放 CO_2 的过程, 它被认为是一个浪费能量的过程。正常生长的 C_3 植物光呼吸可损耗光合产物的 25%~30%, 在干旱、高温、高光等逆境胁迫下, 该损耗可高达 50%, 因此, 显著提高 C_3 植物的生产力可通过减少光呼吸通量来实现。尽管光呼吸对植物生产力的负面影响明显, 但它对植物一些必要生理活动可能起着重要作用, 其中包括参与光保护、 H_2O_2 信号发生、氮代谢、光氧化和抗逆反应等。该文对光呼吸的改造优化需要把握好平衡点与适配度。基于 Rubisco 改造、 CO_2 浓缩机制(CCM)和光呼吸支路创建的光呼吸改造研究进展进行了综述。通过了解调控光呼吸提高植物光能转化效率方面的最新进展, 可望为光呼吸代谢的分子调控及改良研究提供指导。

关键词: 光呼吸; Rubisco; CO_2 浓缩机制; 光呼吸支路

doi: 10.11926/jtsb.4718

Research Advances in Photorespiration

ZHONG Xiaofen, LI Bodi, LI Minji, ZHANG Zhisheng*, PENG Xinxiang*

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Photorespiration is a process, in which plant green tissue absorbs O_2 and releases CO_2 depending on light energy, which is considered to be a waste of energy. Photorespiration of normally growing C_3 plants can lose 25%–30% of photosynthate, and the loss can be as high as 50% under stresses, such as drought, high temperature and high light. Therefore, significantly improving the productivity of C_3 plants can be achieved by reducing photorespiration flux. Although photorespiration has obvious negative effects on plant productivity, it may play an important role in some essential physiological activities of plants, including participating in photoprotection, H_2O_2 signaling, nitrogen metabolism, photooxidation and stress response. Thus, the transformation and optimization of photorespiration need to grasp the balance point and adaptation. The photorespiration modification based on Rubisco modification, CO_2 concentration mechanism (CCM) and photorespiration branch creation was reviewed. By understanding the latest progress in the regulation of photorespiration to improve the efficiency of plant light conversion, it is expected to provide guidance for the studies on molecular regulation and improvement of photorespiration metabolism.

Key words: Photorespiration; Rubisco; CO_2 concentration mechanism; Photorespiration bypass

1 光呼吸代谢途径概述

光合作用是绿色植物利用光能, 把 CO_2 和 H_2O 转化为储存能量的有机物, 同时释放 O_2 的过程。光

合作用能为整个生命系统提供物质和能量。光呼吸伴随着光合作用而进行, 绿色植物、藻类和蓝细菌利用光能并在 O_2 的参与下将有机物分解为 CO_2 和 H_2O , 该过程即为光呼吸^[1-3]。每年大约有 29 Gt 的

收稿日期: 2022-08-23

接受日期: 2022-09-17

基金项目: 广东省自然科学基金项目(2019B030302006); 国家重点基础研究发展计划项目(973 计划)(2020YFA0907603)资助

This work was supported by the Project for Natural Science in Guangdong (Grant No. 2019B030302006), and the National Key Basic Research and Development Program in 973 Program (Grant No. 2020YFA0907603).

作者简介: 钟孝芬(1997 生), 女, 在读研究生, 研究方向为植物高光效机理及其应用。E-mail: Z2823841097@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zzsheng@scau.edu.cn; xpeng@scau.edu.cn

光合产物以 CO_2 形式被重新释放到大气中^[4-5]。光呼吸的产生是因为 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶 Rubisco 具有双功能酶活性, 1,5-二磷酸核酮糖在 Rubisco 的催化下既可进行羧化反应又可进行加氧反应, 而加氧或者羧化反应的程度取决于 CO_2 和 O_2 浓度的比值, 高比值有利于羧化反应, 低比值有利于加氧反应^[6]。RuBP 的羧化结果是产生 2 分子 3-磷酸甘油酸, 然后进入卡尔文循环, 而 RuBP 氧化结果则是产生 1 分子 3-磷酸甘油酸(3-PGA)和 1 分

子 2-磷酸乙醇酸(2-PG)。2-PG 经过光呼吸代谢途径再部分生成 3-PGA 回流进入卡尔文循环^[7], 光呼吸代谢途径能够回收 75% 的 2-PG 中的碳, 其余 25% 的碳以 CO_2 的形式在线粒体中释放^[8-9]。叶绿体、过氧化物体、线粒体及细胞质中均有光呼吸代谢过程, 此过程还涉及多种酶的共同参与^[10]。光呼吸的代谢过程见图 1。

Rubisco 在叶绿体中催化 RuBP 产生 2-PG, 乙醇酸磷酸酶(PGLP)催化 2-PG 去磷酸化生成乙醇

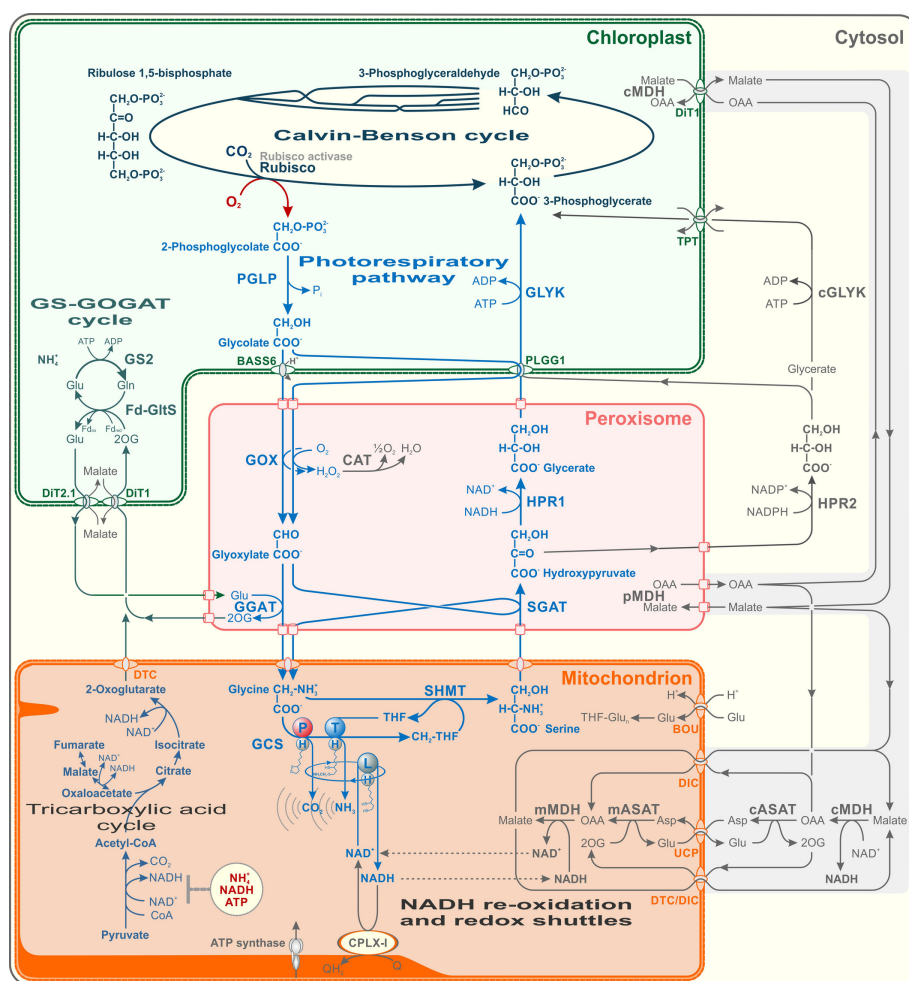


图 1 高等植物光呼吸途径及其与卡尔文循环和氨同化的相互联系^[11]。2-OG: 2-酮戊二酸; 3-PGA: 3-磷酸甘油酸; 2-PG: 2-磷酸乙醇酸; Ala: 丙氨酸; Asn: 天冬酰胺; ASNS: 天冬酰胺合成酶; Asp: 天冬氨酸; CAT: 过氧化氢酶; Gln: 谷氨酰胺; FD-GOGAT: 铁氧还蛋白依赖性谷氨酸合酶; Glu: 谷氨酸; GDC: 甘氨酸脱羧酶复合物; GLO: 乙醇酸氧化酶; GLYK: 甘油酸 3-激酶; GGAT: 谷氨酸:乙醛酸转氨酶; GS2: 谷氨酰胺合成酶; SGAT: 丝氨酸:乙醛酸转氨酶; SHMT: 丝氨酸羟甲基转移酶; Rubisco: 核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶; HPR1: 羟基丙酮酸还原酶 1。

Fig. 1 Photorespiration pathway in higher plants and their relationship with Calvin cycle and ammonia assimilation^[11]. 2-OG: 2-Oxoglutaric acid; 3-PGA: 3-Phosphoglycerate; 2-PG: Phosphoglycolic acid; Ala: Alanine; Asn: Asparagine; ASNS: Asparagine synthetase; Asp: Aspartic acid; CAT: Catalase; Gln: Glutamine; FD-GOGAT: Ferridoxin-dependent glutamate synthase; Glu: Glutamate; GDC: Glycine decarboxylase complex; GLO: Glycolate oxidase; GLYK: Glycinate 3-kinase; GGAT: Glutamate:glyoxylate aminotransferase; GS2: Plastid glutamine synthetase 2; SGAT: Serine:glyoxylate aminotransferase; SHMT: Serine hydroxymethyltransferase; Rubisco: Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase; HPR1: Hydroxypyruvate reductase 1.

酸,乙醇酸通过乙醇酸/甘油酸逆向转运蛋白从叶绿体运输至细胞质中,然后进入过氧化物酶体中^[12]。在乙醇酸氧化酶(GLO)的催化下,乙醇酸氧化生成乙醛酸并产生 H_2O_2 , H_2O_2 被过氧化氢酶(CAT)分解。乙醛酸在谷氨酸:乙醛酸转氨酶(GGAT)和丝氨酸:乙醛酸转氨酶(SGAT)的作用下转化为甘氨酸。甘氨酸从过氧化物酶体转移到线粒体后,由甘氨酸脱羧酶(GDC)和丝氨酸羟甲基转移酶(SHMT)将 2 个甘氨酸分子催化为 1 个丝氨酸并释放 1 分子 CO_2 和 NH_3 。氧化脱羧步骤 GDC 复合体将 NAD^+ 还原成 $NADH$ 。在 SGAT 的作用下,丝氨酸从线粒体返回到过氧化物酶体产生羟基丙酮酸(HP)。在羟基丙酮酸还原酶(HPR1)的催化下,HP 还原为甘油酸。最后甘油酸返回叶绿体,在甘油酸激酶(GLYK)的作用下,甘油酸磷酸化生成 3-磷酸甘油酸(3-PGA),重新返回到卡尔文循环中^[13]。

2 光呼吸的生理功能

光呼吸的主要生理功能是清除 Rubisco 加氧反应生成的毒性中间代谢物 2-PG 并回收部分碳素,但该过程释放的 CO_2 降低了植物的净光合效率^[14-16]。然而值得关注的是,在逆境条件下光呼吸对 C_3 植物的光合作用及产量维持可能具有保护作用^[17-18]。此外已知光呼吸还与植物其它多种生物学过程密切相关, C_3 植物光呼吸减弱后会导致氮素吸收与同化受到抑制^[19-20]。Gao 等^[21]报道拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) *cat2* 突变体中光呼吸生成的 H_2O_2 可诱导叶片生长素浓度降低并出现叶片边缘卷曲表型,而 Kerchev 等^[22]报道外源施加生长素类似物可消除 *cat2* 突变体因光呼吸 H_2O_2 积累而诱发的细胞程序性死亡表型。在拟南芥、烟草(*Nicotiana tabacum*)和水稻(*Oryza sativa*)等植物中光呼吸还参与了其非寄主抗性防卫信号以及病原菌诱发的水杨酸信号的转导过程^[23-25]。光呼吸不仅在 C_3 植物中具有重要功能,而且在光呼吸速率相对低的 C_4 植物或蓝藻中也起着不可或缺的作用,因为发现这些低光呼吸生物的突变体同样表现出典型的光呼吸表型^[26-27]。总之,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与植物碳代谢、氮同化、能量代谢以及 H_2O_2 信号发生等多个代谢过程密切相关^[28-29],并且还可能在植物抗逆性和抗病性中发挥重要作用^[30-32]。

3 优化光呼吸的 3 种策略

光呼吸是一个耗能的代谢过程,在正常生长条件下, C_3 植物中可消耗掉净光合产物的 25%~30%^[7,33],当遭遇干旱、高温、高光等逆境胁迫时,其损耗可高达 50%^[34]。鉴于光呼吸是制约光合作用效率的一个关键因子,为提高作物的生产力,目前主要采取了 3 种改造策略以试图降低光呼吸速率而提高光合效率:第 1 种是通过酶工程来提高 Rubisco 的羧化效率,即直接提高 Rubisco 催化的羧化反应速率或减少其加氧反应速率^[35];第 2 种是通过基因工程与合成生物学技术将某些植物所具备的 CO_2 浓缩机制(CCM)导入到 C_3 植物中,增加 Rubisco 周围的 CO_2 浓度而抑制光呼吸;第 3 种是在 C_3 植物中创建光呼吸代谢支路,以降低光呼吸代谢的能量损耗并限制光呼吸。

3.1 分子改造 Rubisco

由于光呼吸发生的根本原因是 CO_2 和 O_2 竞争性地与 Rubisco 活性中心结合,同时 Rubisco 催化 RuBP 发生羧化/加氧反应,影响着植物光合作用和光呼吸速率^[36]。因此 Rubisco 一直被视为固碳系统改造的首要选择目标,目的是提高其底物选择性和动力学性能。

Rubisco 复合体的组装过程复杂,对其改造极具挑战性,尝试用蓝藻和红藻的酶替代植物 Rubisco 但并没有成功^[37]。将编码红藻 Rubisco 小亚基的基因通过质体转化在烟草叶绿体高效表达后,烟草本身的大亚基却不能与红藻 Rubisco 小亚基组装成全酶^[4]。

最近有报道称将蓝藻的 CO_2 浓缩机制和 Rubisco 引入高等植物的叶绿体中可以提高植物 CO_2 的固定速率,同时降低光呼吸速率^[38]。虽然来源于红藻的 Rubisco 基因转化至烟草叶绿体并进行了转录表达,但转基因植株缺乏功能性的 Rubisco,认为共表达相容性分子伴侣对于红藻 Rubisco 在植物中的成功组装是必要的^[39]。在水稻 Rubisco 中将 RbcS 完全替换为高粱 RbcS,获得的杂交 Rubisco 表现出几乎与 C_4 植物类似的催化特性,但与野生型水稻相比,转基因株系中积累的 Rubisco 水平降低^[40]。来自类球红细菌(*Rhodobacter sphaeroides*)的 red-type Rubisco (RsRubisco)可在烟草叶绿体中完成组装,但其活性只有野生型烟草 Rubisco 活性的 40%,并且转基因

烟草生长缓慢。转入 RsRubisco 活化酶 RsRca 后, RsRubisco 活性显著提高, 转基因烟草的光合效率和生长速率明显高于野生型^[41]。因此, 通过改善 Rubisco 的动力学特性来提高植物的光合效率是一个长期的目标^[42-43]。

3.2 提高 Rubisco 周围 CO₂ 浓度

另一种策略旨在优化并利用几种自然存在的 CO₂ 浓缩机制(CCM)。C₄ 植物、藻类和蓝细菌依赖于自身的 CCM 可以增加 Rubisco 附近的 CO₂ 浓度, 从而增加羧化作用进而抑制加氧作用, 该机制可在低 CO₂ 条件下提高光合作用的运行效率。蓝细菌及藻类中已进化出的 CCM 组分包括 Rubisco、无机碳转运蛋白周围的羧酶体或蛋白核结构和碳酸酐酶^[44-46]。在蓝细菌和一些变形菌中, Rubisco 聚集在一组称为羧酶体的微室中^[46], 这些微室是 CCM 的一部分, 与 CO₂ 和 HCO₃⁻转运蛋白一起参与反应, 从而提高细胞质中 HCO₃⁻含量。其外层由蛋白质壳包围, 内含碳酸酐酶、Rubisco 蛋白等^[46-48]。

目前已经成功将藻类的 CCM 部分结构导入植物体, 这为在植物体内构建功能性 CCM 奠定了基础^[38,49]。将莱茵衣藻 CO₂ 浓缩机制(CCM)的成分整合到烟草叶绿体中, 转基因株系表现出光合速率可提高约 15%, 生物量明显增加, 并积累了更多的碳水化合物^[50]。研究还表明, 将蓝细菌 β -羧酶体组分 CcmM35 与 Rubisco 大、小亚基整合至烟草中, 可形成早期羧酶体结构, 并在叶绿体基质中形成大分子复合物。当在烟草中瞬时表达多种 β -羧酶体蛋白(CcmK2、CcmM、CcmL、CcmO 和 CcmN 等), 可形成高度有序的空室类似结构^[37], 其中, CcmM 的 SSUL 模块可参与 Rubisco 蛋白聚集过程^[51]。在高等植物叶绿体中组装蓝细菌 α -羧酶体结构, 可提升细胞内碳酸氢盐含量, 从而将 CO₂ 大量聚集在 Rubisco 周围^[52], 促进羧化反应的进行。但目前研究工作也仅限于在烟草叶绿体中合成简化版的羧酶体结构, 在植物叶绿体中完全组装羧酶体和蛋白核结构仍存在一些限制因素。同时只有将 Rubisco 正确组装到 CCM 微室, 才能确保 CCM 结构完整性。只有在进一步了解 CCM 结构、组装机理和功能的基础上完善所导入 CCM 结构的完整性, 才可能最终产生改善光合作用的实效^[53]。

在 C₃ 作物中引入 C₄ 植物 CCM 系统也可增加 Rubisco 附近 CO₂ 浓度, 将玉米磷酸烯醇/丙酮酸羧

化酶(PEPC)和丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)转入水稻中, 虽然这 2 种酶能够高表达, 但是转基因水稻的光合特性没有改变, 在 C₃ 植物中引入 C₄ 植物光合作用酶还需进一步探索^[54]。将 C₄ 植物光合系统相关酶引入 C₃ 植物时, 需要考虑其光合过程中生化反应的变化, 由于 C₄ 植物 Kranz 结构特殊性及其光合作用相关的关键酶的分布和作用具有显著的时空特异性, 所以仅将 C₄ 植物光合基因引入 C₃ 植物形成单一细胞型 C₄ 植物无法真正达到 C₄ 植物的高光效功能^[5,55-56]。C₄ 植物中 Rubisco 附近的 CO₂ 浓度由叶肉细胞和束鞘细胞之间的代谢活动来提供的, 在叶肉细胞中, CO₂ 首先被磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化酶转化为四碳酸, 随后被主动运输到维管束鞘细胞中^[57]进行脱羧, 增加 Rubisco 附近的 CO₂ 浓度。这种 C₄ 植物“CO₂ 泵”每固定 1 mol CO₂ 需要消耗 2 个 ATP。在水稻中过表达玉米(*Zea mays*) GOLDEN2-LIKE 基因, 水稻维管束鞘细胞中光合作用酶得到积累并起作用, 表明 C₄ 水稻工程的关键一步已完成^[58]。将玉米 C₄ 途径关键酶 ZmPEPC、ZmPPDK、ZmNADP-MDH 和 ZmNADP-ME 的原始基因分别转入水稻中, 转基因植株的相应酶活性增强, 但光合速率几乎没有变化。虽然能完成 C₄ 光合途径的羧化反应, 但不能完成后续的 PEP 再生构建完整的 C₄ 循环^[59], 水稻等作物的人工 C₃ 到 C₄ 的转化将会是一项长期的任务^[57]。

3.3 创建光呼吸支路

通过降低光呼吸的能量需求和将光呼吸释放的 CO₂ 重新定位到叶绿体中, 可以增强作物光合作用提高产量。构建新型光呼吸支路被认为是提高植物 Rubisco 固碳能力的有效途径之一。由于光呼吸中间代谢产物 2-磷酸乙醇酸与乙醇酸等对细胞具有毒性, 因此大部分光呼吸支路的构建都以乙醇酸为底物。作为降低 Rubisco 氧化作用和自身光呼吸途径效率的替代方法, 在 C₃ 植物中创建光合 CO₂ 浓缩机制一直是光呼吸研究领域关注的热点。

根据时间线对已创建的光呼吸支路予以梳理, 2007 年, Kebeish 等^[60]在拟南芥叶绿体中过表达大肠杆菌乙醇酸脱氢酶(GDH)、乙醛酸聚醛酶(GCL)和羟基丙二酸半醛还原酶(TSR), 简称 GGT 支路, 此支路在叶绿体中将 2 个乙醇酸转化为甘油酸和 CO₂, 这样降低了光呼吸代谢 ATP 需求量, 同时避免了 NH₃ 的产生, GGT 转基因植株在特定培养条件下[光

照 8 h, 光强为 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 光合速率提高, 同时光呼吸降低, 生物量显著提高。2012 年, Maier 等^[61]在拟南芥的叶绿体中表达乙醇酸氧化酶、苹果酸合酶和过氧化氢酶(简称 GMC 支路), 此支路能完成乙醇酸代谢循环, 不仅在叶绿体中释放 CO_2 , 同时部分避免了 NH_3 的释放。特定培养条件下, 过氧化氢酶活性显著提高的过表达株系表现出光合速率和生物量的增加。然而, GMC 途径会比植物自身的光呼吸途径更加耗能^[62]。2014 年 Nolke 等^[63]在马铃薯(*Solanum tuberosum*)叶绿体中仅导入大肠杆菌乙醇酸脱氢酶, 转基因植株的光合效率、生物量和产量也大幅提升。2015 年 Dalal^[64]在亚麻荠(*Camelina sativa*)中重复了 GGT 途径, 将 3 个酶基因导入亚麻荠并定位到叶绿体中, 与野生型相比, 转基因植株生长更迅速, 提前约 1 周开花, 光合速率和生物量得到提高, 油籽产量提高了 57%~73%, 并降低了光呼吸速率。2016 年在马铃薯叶绿体中重复了 Kebeish 等^[60]的 GGT 支路, 支路 1 导入乙醇酸脱氢酶, 命名为 *synGDH*; 支路 2 导入乙醛酸聚醛酶和羟基丙二酸半醛还原酶, 命名为 *synGT*。*synGDH* 转基因植株的生物量比野生型和 *synGT* 转基因植株增加了 11%, 虽然 *synGT* 转基因植株积累的生物量低于 *synGDH* 转基因植株, 但还是明显高于野生型。同时 *synGDH* 转基因植株的产量分别比野生型和 *synGT* 转基因植株增加 38% 和 16%, 这说明在植物叶绿体中表达乙醇酸代谢途径是有效的^[3]。

2019 年 South 等^[65]设计了 3 条光呼吸支路, 支路 1 是重复 Kebeish 等^[60]的 GGT 支路; 支路 2 是重复 Maier 等^[61]的 GMC 支路; 支路 3 是将苹果酸合酶(MS)和乙醇酸脱氢酶(CrGDH)基因导入叶绿体中, 利用 RNAi 技术下调光呼吸途径中乙醇酸转运蛋白(PLGG1)的表达, 进而限制乙醇酸的转运量。温室种植条件下, 3 条支路的植株生物量与野生型相比, 支路 1 提高 13%, 支路 2 的无明显提高, 支路 3 增加 18%, 而同时下调 PLGG1 的支路 3 转基因植株的生物量显著增加 24%。光合速率与生物量的提高表现一致, 田间试验表明, 支路 3 转基因植株的生物量增加 25%, 同时下调 PLGG1 的支路 3 转基因植株生物量增加了 40%。

2019 年 Shen 等^[66]将水稻乙醇酸氧化酶(GLO)、草酸氧化酶(OXO)和过氧化氢酶(CAT)基因导入水稻叶绿体中, 使乙醇酸在叶绿体中完成代谢并释放 CO_2 , 简称 GOC 支路(图 2: A), GOC 转基因植株比野生型的净光合速率与生物量显著提高。春季大田种植, 产量显著提高, 但秋季大田种植产量有所下降。GOC 支路在分流光呼吸同时可减少碳、氮损耗, 是第一次在主要粮食作物水稻中成功创建光呼吸代谢支路, 具有重要意义。2020 年 Wang 等^[67]将水稻乙醇酸氧化酶(OsGLO1)、大肠杆菌过氧化氢酶(EcCAT)、大肠杆菌乙醛酸聚醛酶(EcGCL)和大肠杆菌羟基丙二酸半醛还原酶(EcTSR)基因(其中 EcGCL 和 EcTSR 以融合蛋白形式 EcGCL*EcTSR)引入叶

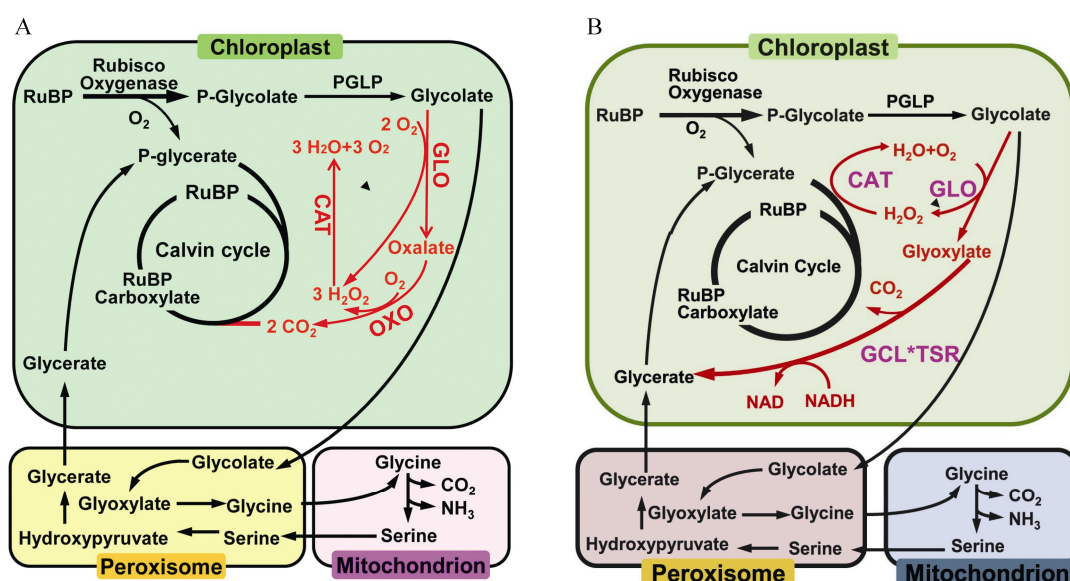


图 2 水稻叶绿体中 GOC (A) 与 GCGT (B) 光呼吸支路示意图^[66-67]

Fig. 2 Schematic diagram of photorespiration bypasses of GOC (A) and GCGT (B) in rice chloroplasts^[66-67]

绿体中, 简称 GCGT 支路(图 2: B)。春季大田种植, 转基因植株相比于野生型, 净光合速率、生物量及单株产量显著提高。2021 年 Roell 等^[68]在拟南芥中导入 β -羟基天冬氨酸循环 4 个核心酶, 即天冬氨酸: 乙醛酸转氨酶、 β -羟基天冬氨酸醛缩酶、 β -羟基天冬氨酸脱氢酶和亚氨基琥珀酸还原酶, 通过融合过氧化物酶体靶信号(PTS)定位到过氧化物酶体(简称 BHAC 支路)。 β -羟基天冬氨酸循环能不依赖于光呼吸中间产物 3-磷酸甘油酸再生或光呼吸前体脱羧, 而是以高效碳、氮和节约能量的方式将光呼吸的代谢产物乙醛酸转化为草酰乙酸, 这意味着在 C_3 植物中构建 C_4 循环具有可行性。

3.4 光呼吸支路改造中的能量平衡

Peterhansel 等^[62]对光呼吸改造支路代谢途径所消耗能量进行计算, 自身光呼吸代谢过程需消耗 12.25 个 ATP, GGT 支路需消耗 9.25 个 ATP, GMC 支路需消耗 15 个 ATP, GOC 支路中没有产生额外还原力, 整个支路需要消耗 20 个 ATP, GCGT 支路反应过程中也没有还原力的产生, 整个支路要消耗 11.75 个 ATP。GGT 途径与自身光呼吸代谢相比减少了 3 个 ATP 的消耗, 降低了光呼吸过程中的能量消耗。GMC 支路与 GOC 支路在能量平衡方面没有优势, 其能量消耗还高于自身光呼吸代谢, 尤其是 GOC 高出 7.75 个 ATP。但为何 GMC 支路与 GOC 支路转基因植株光合速率与产量仍有明显提高, 可能是提高了叶绿体周围的 CO_2 浓度, 在叶绿体中形成了 CO_2 浓缩机制所致^[13]。

4 展望

近年来对于如何进一步降低 C_3 作物光呼吸速率, 提高其光合效率以及产量进行了大量研究并取得了一定的进展, 随着基因工程、酶工程及合成生物学的快速发展, 降低 Rubisco 氧化反应, 创建 CO_2 浓缩机制及光呼吸支路的技术水平将会不断提升。相较于天然固碳途径, 人工生物固碳似乎取得的效果更为明显, 并逐渐成为当前关注的热点。相比于其它优化光呼吸的策略, 未来通过光呼吸支路改造与优化以及 Rubisco 固碳效率的提升最具有潜力与前景, 这对于解决环境、碳中和、粮食等重大问题, 实现生态绿色可持续发展等战略要求具有重要的理论和实践意义。

参考文献

- [1] HAGEMANN M, BAUWE H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis [J]. *Curr Opin Chem Biol*, 2016, 35: 109–116. doi: 10.1016/j.cbpa.2016.09.014.
 - [2] BAUWE H, HAGEMANN M, FERNIE A R. Photorespiration: Players, partners and origin [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(6): 330–336. doi: 10.1016/j.tplants.2010.03.006.
 - [3] AHMAD R, BILAL M, JEON J H, et al. Improvement of biomass accumulation of potato plants by transformation of cyanobacterial photorespiratory glycolate catabolism pathway genes [J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2016, 10(5): 269–276. doi: 10.1007/s11816-016-0403-x.
 - [4] WHITNEY S M, BIRCH R, KELSO C, et al. Improving recombinant Rubisco biogenesis, plant photosynthesis and growth by coexpressing its ancillary RAF1 chaperone [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(11): 3564–3569. doi: 10.1073/pnas.1420536112.
 - [5] VON CAEMMERER S, QUICK W P, FURBANK R T. The development of C_4 rice: Current progress and future challenges [J]. *Science*, 2012, 336(6089): 1671–1672. doi: 10.1126/science.1220177.
 - [6] SHI X X, BLOOM A. Photorespiration: The futile cycle? [J]. *Plants*, 2021, 10(5): 908. doi: 10.3390/plants10050908.
 - [7] SOMERVILLE C R. An early *Arabidopsis* demonstration: Resolving a few issues concerning photorespiration [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125(1): 20–24. doi: 10.1104/pp.125.1.20.
 - [8] PETERHANSEL C, HORST I, NIESSEN M, et al. Photorespiration [J]. *Arabidopsis Book*, 2010, 2010(8): e130. doi: 10.1199/tab.0130.
 - [9] BAUWE H, KOLUKISA OGLU Ü. Genetic manipulation of glycine decarboxylation [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(387): 1523–1535. doi: 10.1093/jxb/erg171.
 - [10] DELLERO Y, JOSSIER M, SCHMITZ J, et al. Photorespiratory glycolate-glyoxylate metabolism [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(10): 3041–3052. doi: 10.1093/jxb/erw090.
 - [11] FERNIE A R, BAUWE H. Wasteful, essential, evolutionary stepping stone? The multiple personalities of the photorespiratory pathway [J]. *Plant J*, 2020, 102(4): 666–677. doi: 10.1111/tpj.14669.
 - [12] PICK T R, BRÄUTIGAM A, SCHULZ M A, et al. *PLGG1*, a plastidic glycolate glycerate transporter, is required for photorespiration and defines a unique class of metabolite transporters [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(8): 3185–3190. doi: 10.1073/pnas.1215142110.
 - [13] WANG L M. Construction of the GCGT photorespiratory bypass and its effects on photosynthesis and yield in rice [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019.
- 王丽敏. GCGT 光呼吸支路的构建及其对水稻光合效率和产量的影响研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.

- [14] FOYER C H, BLOOM A J, QUEVAL G, et al. Photorespiratory metabolism: Genes, mutants, energetics, and redox signaling [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60: 455–484. doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.091948.
- [15] OBATA T, FLORIAN A, TIMM S, et al. On the metabolic interactions of (photo) respiration [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(10): 3003–3014. doi: 10.1093/jxb/erw128.
- [16] HEYNEKE E, FERNIE A R. Metabolic regulation of photosynthesis [J]. *Biochem Soc Trans*, 2018, 46(2): 321–328. doi: 10.1042/BST20170296.
- [17] SIMKIN A J, LÓPEZ-CALCAGNO P E, RAINES C A. Feeding the world: Improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70(4): 1119–1140. doi: 10.1093/jxb/ery445.
- [18] UMANAJKITIKORN K, SADE N, DEL MAR RUBIO M, et al. Silencing of *OsCV* (chloroplast vesiculation) maintained photo respiration and N assimilation in rice plants grown under elevated CO₂ [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 43(4): 920–933. doi: 10.1111/pce.13723.
- [19] BLOOM A J, ASENSIO J S R, RANDALL L, et al. CO₂ enrichment inhibits shoot nitrate assimilation in C₃ but not C₄ plants and slows growth under nitrate in C₃ plants [J]. *Ecology*, 2012, 93(2): 355–367. doi: 10.1890/11-0485.1.
- [20] WUJESKA-KLAUSE A, CROUS K Y, GHANNOUM O, et al. Lower photorespiration in elevated CO₂ reduces leaf N concentrations in mature *Eucalyptus* trees in the field [J]. *Glob Chang Biol*, 2019, 25(4): 1282–1295. doi: 10.1111/gcb.14555.
- [21] GAO X, YUAN H M, HU Y Q, et al. Mutation of *Arabidopsis CATALASE2* results in hyponastic leaves by changes of auxin levels [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(1): 175–188. doi: 10.1111/pce.12144.
- [22] KERCHEV P, DE SMET B, WASZCZAK C, et al. Redox strategies for crop improvement [J]. *Antioxid Redox Sign*, 2015, 23(14): 1186–1205. doi: 10.1089/ars.2014.6033.
- [23] ROJAS C M, MYSORE K S. Glycolate oxidase is an alternative source for H₂O₂ production during plant defense responses and functions independently from NADPH oxidase [J]. *Plant Signal Behav*, 2012, 7(7): 752–755. doi: 10.4161/psb.20429.
- [24] ZHANG Z S, XU Y Y, XIE Z W, et al. Association-dissociation of glycolate oxidase with catalase in Rice: A potential switch to modulate intracellular H₂O₂ levels [J]. *Mol Plant*, 2016, 9(5): 737–748. doi: 10.1016/j.molp.2016.02.002.
- [25] YUAN H M, LIU W C, LU Y T. CATALASE2 coordinates SA-mediated repression of both auxin accumulation and JA biosynthesis in plant defenses [J]. *Cell Host Microbe*, 2017, 21(2): 143–155. doi: 10.1016/j.chom.2017.01.007.
- [26] EISENHUT M, RUTH W, HAIMOVICH M, et al. The photorespiratory glycolate metabolism is essential for cyanobacteria and might have been conveyed endosymbiotically to plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(44): 17199–17204. doi: 10.1073/pnas.0807043105.
- [27] ZELITCH I, SCHULTES N P, PETERSON R B, et al. High glycolate oxidase activity is required for survival of maize in normal air [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 195–204. doi: 10.1104/pp.108.128439.
- [28] GUO Y P. A study on advances in plant photorespiration [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2014, 23(4): 322–329. doi: 10.11686/cyxb20140439.
- 郭玉朋. 植物光呼吸途径研究进展 [J]. *草业学报*, 2014, 23(4): 322–329. doi: 10.11686/cyxb20140439.
- [29] ZHANG Z S, PENG X X. Multifunctional roles of photorespiration and its regulation for the balance [J]. *Plant Physiol J*, 2016, 52(11): 1692–1702. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2016.1017.
- 张智胜, 彭新湘. 光呼吸的功能及其平衡调控 [J]. *植物生理学报*, 2016, 52(11): 1692–1702. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2016.1017.
- [30] KANGASJÄRVI S, NEUKERMANS J, LI S C, et al. Photosynthesis, photorespiration, and light signalling in defence responses [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(4): 1619–1636. doi: 10.1093/jxb/err402.
- [31] LI J Y, HU J P. Using co-expression analysis and stress-based screens to uncover *Arabidopsis* peroxisomal proteins involved in drought response [J]. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0137762. doi: 10.1371/journal.pone.0137762.
- [32] HODGES M, DELLERO Y, KEECH O, et al. Perspectives for a better understanding of the metabolic integration of photorespiration within a complex plant primary metabolism network [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(10): 3015–3026. doi: 10.1093/jxb/erw145.
- [33] WINGLER A, LEA P J, QUICK W P, et al. Photorespiration: Metabolic pathways and their role in stress protection [J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2000, 355(1402): 1517–1529. doi: 10.1098/rstb.2000.0712.
- [34] TIMM S, HAGEMANN M. Photorespiration: How is it regulated and how does it regulate overall plant metabolism? [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(14): 3955–3965. doi: 10.1093/jxb/eraa183.
- [35] ORT D R, MERCHANT S S, ALRIC J, et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(28): 8529–8536. doi: 10.1073/pnas.1424031112.
- [36] SOUTH P F, CAVANAGH A P, LOPEZ-CALCAGNO P E, et al. Optimizing photorespiration for improved crop productivity [J]. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60(12): 1217–1230. doi: 10.1111/jipb.12709.

- [37] LIN M T, OCCHIALINI A, ANDRALOJC P J, et al. A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops [J]. *Nature*, 2014, 513(7519): 547–550. doi: 10.1038/nature13776.
- [38] OCCHIALINI A, LIN M T, ANDRALOJC P J, et al. Transgenic tobacco plants with improved cyanobacterial Rubisco expression but no extra assembly factors grow at near wild-type rates if provided with elevated CO₂ [J]. *Plant J*, 2016, 85(1): 148–160. doi: 10.1111/tpj.13098.
- [39] LIN M T, HANSON M R. Red algal Rubisco fails to accumulate in transplastomic tobacco expressing *Griffithsia monilis RbcL* and *RbcS* genes [J]. *Plant Direct*, 2018, 2(2): e00045. doi: 10.1002/pld3.45.
- [40] MATSUMURA H, SHIOMI K, YAMAMOTO A, et al. Hybrid Rubisco with complete replacement of rice Rubisco small subunits by sorghum counterparts confers C₄ plant-like high catalytic activity [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(11): 1570–1581. doi: 10.1016/j.molp.2020.08.012.
- [41] GUNN L H, AVILA E M, BIRCH R, et al. The dependency of red Rubisco on its cognate activase for enhancing plant photosynthesis and growth [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(41): 25890–25896. doi: 10.1073/pnas.2011641117.
- [42] MUELLER-CAJAR O, WHITNEY S M. Directing the evolution of Rubisco and Rubisco activase: First impressions of a new tool for photosynthesis research [J]. *Photosynth Res*, 2008, 98(1/2/3): 667–675. doi: 10.1007/s11120-008-9324-z.
- [43] WHITNEY S M, SHARWOOD R E. Construction of a tobacco master line to improve Rubisco engineering in chloroplasts [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(7): 1909–1921. doi: 10.1093/jxb/erm311.
- [44] SINETOVA M A, KUPRIYANOVA E V, MARKELOVA A G, et al. Identification and functional role of the carbonic anhydrase *Cah3* in thylakoid membranes of pyrenoid of *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1817(8): 1248–1255. doi: 10.1016/j.bba.2012.02.014.
- [45] NIEDERHUBER M J, LAMBERT T J, YAPP C, et al. Superresolution microscopy of the β -carboxysome reveals a homogeneous matrix [J]. *Mol Biol Cell*, 2017, 28(20): 2734–2745. doi: 10.1091/mbc.E17-01-0069.
- [46] SOMMER M, CAI F, MELNICKI M, et al. β -carboxysome bioinformatics: Identification and evolution of new bacterial microcompartment protein gene classes and core locus constraints [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(14): 3841–3855. doi: 10.1093/jxb/erx115.
- [47] RAE B D, LONG B M, WHITEHEAD L F, et al. Cyanobacterial carboxysomes: Microcompartments that facilitate CO₂ fixation [J]. *J Mol Microbiol Biotechnol*, 2013, 23(4/5): 300–307. doi: 10.1159/000351342.
- [48] SHI M L, ZHOU L, WANG Q, et al. Advances in the study on the modification of carbon dioxide metabolic pathways in plants [J/OL]. *Synth Biol J*, 2022. (2022-06-01). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/10.1687.Q.20220531.1513.002.html>.
史梦琳, 周琳, 王庆, 等. 植物二氧化碳代谢途径改造研究进展 [J/OL]. *合成生物学*, 2022. (2022-06-01). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/10.1687.Q.20220531.1513.002.html>.
- [49] HANSON M R, LIN M T, CARMO-SILVA A E, et al. Towards engineering carboxysomes into C₃ plants [J]. *Plant J*, 2016, 87(1): 38–50. doi: 10.1111/tpj.13139.
- [50] STEIN M, GABDOULLINE R R, WADE R C. Cross-species analysis of the glycolytic pathway by comparison of molecular interaction fields [J]. *Mol Biosyst*, 2010, 6(1): 152–164. doi: 10.1039/b912398a.
- [51] WANG H, YAN X, AIGNER H, et al. Rubisco condensate formation by CcmM in β -carboxysome biogenesis [J]. *Nature*, 2019, 566(7742): 131–135. doi: 10.1038/s41586-019-0880-5.
- [52] LONG B M, HEE W Y, SHARWOOD R E, et al. Carboxysome encapsulation of the CO₂-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts [J]. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 3570. doi: 10.1038/s41467-018-06044-0.
- [53] SHARWOOD R E. A step forward to building an algal pyrenoid in higher plants [J]. *New Phytol*, 2017, 214(2): 496–499. doi: 10.1111/nph.14514.
- [54] KU M S B, CHO D, LI X, et al. Introduction of genes encoding C₄ photosynthesis enzymes into rice plants: Physiological consequences [J]. *Novartis Found Symp*, 2001, 236: 100–111. doi: 10.1002/9780470515778.ch8.
- [55] ZHU X G, LONG S P, ORT D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 235–261. doi: 10.1146/annurev-arplant-042809-112206.
- [56] LING X L. Construction of GOC photorespiratory bypass in *Solanum tuberosum* and its impact on photosynthetic efficiency and yield [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019.
林秀灵. 马铃薯中导入 GOC 光呼吸支路对其光合效率和产量的影响研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
- [57] FURBANK R T. Walking the C₄ pathway: Past, present, and future [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(2): e1–e10. doi: 10.1093/jxb/erx006.
- [58] WANG P, KHOSHRAVESH R, KARKI S, et al. Re-creation of a key step in the evolutionary switch from C₃ to C₄ leaf anatomy [J]. *Curr Biol*, 2017, 27(21): 3278–3287. doi: 10.1016/j.cub.2017.09.040.
- [59] LIN H C, ARRIVAUULT S, COE R A, et al. A partial C₄ photosynthetic biochemical pathway in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 564463. doi: 10.3389/fpls.2020.564463.

- [60] KEBEISH R, NIESSEN M, THIRUVEEDHI K, et al. Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nat Biotechnol*, 2007, 25(5): 593–599. doi: 10.1038/nbt1299.
- [61] MAIER A, FAHNENSTICH H, VON CAEMMERER S, et al. Transgenic introduction of a glycolate oxidative cycle into *A. thaliana* chloroplasts leads to growth improvement [J]. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 38. doi: 10.3389/fpls.2012.00038.
- [62] PETERHANSEL C, BLUME C, OFFERMANN S. Photorespiratory bypasses: How can they work? [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(3): 709–715. doi: 10.1093/jxb/ers247.
- [63] NÖLKE G, HOUDELET M, KREUZALER F, et al. The expression of a recombinant glycolate dehydrogenase polyprotein in potato (*Solanum tuberosum*) plastids strongly enhances photosynthesis and tuber yield [J]. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(6): 734–742. doi: 10.1111/pbi.12178.
- [64] DALAL J, LOPEZ H, VASANI N B, et al. A photorespiratory bypass increases plant growth and seed yield in biofuel crop *Camelina sativa* [J]. *Biotechnol Biofuels*, 2015, 8(1): 175. doi: 10.1186/s13068-015-0357-1.
- [65] SOUTH P F, CAVANAGH A P, LIU H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field [J]. *Science*, 2019, 363(6422): eaat9077. doi: 10.1126/science.aat9077.
- [66] SHEN B R, WANG L M, LIN X L, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice [J]. *Mol Plant*, 2019, 12(2): 199–214. doi: 10.1016/j.molp.2018.11.013.
- [67] WANG L M, SHEN B R, LI B D, et al. A synthetic photorespiratory shortcut enhances photosynthesis to boost biomass and grain yield in rice [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(12): 1802–1815. doi: 10.1016/j.molp.2020.10.007.
- [68] ROELL M S, VON BORZYSKOWSKI L S, WESTHOFF P, et al. A synthetic C₄ shuttle *via* the β -hydroxyaspartate cycle in C₃ plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(21): e2022307118. doi: 10.1073/pnas.2022307118.