

浅析光反应产生的 ATP 与 NADPH 的其他去向

云南省楚雄州禄丰市第三中学(651204) 梁应忠* 杞艳明

摘要 通过查阅相关文献发现,光反应产生的 ATP 和 NADPH 至少还有 5 方面用途:(1)核基因编码的叶绿体基质蛋白在跨叶绿体内外膜上 TOC-TIC 复合物通道转运时,会消耗光反应产生的 ATP;(2)部分叶绿体基质蛋白质被分选后,在跨类囊体膜上的蛋白质传导通道转运进类囊体腔时,会消耗光反应产生的 ATP;(3)叶绿体基因的转录翻译过程,会消耗光反应产生的 ATP;(4) C_3 植物的光呼吸代谢会消耗光反应产生的 ATP 和 NADPH;(5)逆境胁迫下植物细胞内活性氧 H_2O_2 的清除,会消耗光反应产生的 NADPH。通过分析和梳理相关文献,打破“光反应产生的 ATP 和 NADPH 只用于暗反应”的认知误区,严谨准确传授知识,提高教师自身专业素养。

关键词 光合作用;光反应;ATP;NADPH

文章编号 1005-2259(2025)3-0047-04

各类模考题、高考题中都出现过“光反应产生的 ATP 和 NADPH 只能用于暗反应”的迷惑选项。许多学生甚至教师均认为这是正确的说法,但事实上这是一个认知误区,究其产生的原因,可能是人教社 2019 年版《生物学·必修 1·分子与细胞》P. 103(图 1)光合作用示意图中,教材为了简化对光合作用基本过程的表达,简单地把 ATP 和 NADPH 的消耗路径指向了暗反应。导致许多教师认为“光反应产生的 ATP 和 NADPH 只能用于暗反应”,从而在教学中“一脉相承”地将此错误认知传递给了学生,使其在解答此类试题时频频失分。

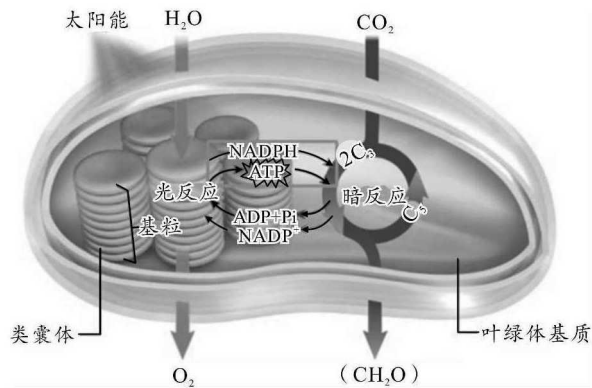


图 1 教材光合作用示意图

虽然一些文章中也有过“光反应中的 ATP 除了用于暗反应,也可以转移到细胞质中被利用”的纠正性描述^[1],并提到叶绿体中的 ATP 会到达细胞质中被利用,但除此之外 ATP 和 NADPH 的其他消耗去向,并未见具体的归纳总结。因此,为冲破“光反应产生的 ATP 和 NADPH 只能用于暗反应”认知误区,提高答题正确率,提高教师自身专业素养,笔者对近些年最新的相关文献进行了分析,归纳总结了光反应产生的 ATP 和 NADPH 的其他消耗去向,以供广大教师同行教学参考。

1 文献调研综述

本文将先对叶绿体起源及其基因表达方式、光合作用原理、 CO_2 浓缩机制、光呼吸代谢、逆境胁迫下的活性氧清除等生化知识进行综述,以便后文展开关于光反应生成的 ATP 与 NADPH 的其他去向的阐述。

1.1 叶绿体起源及其基因表达方式

关于叶绿体的起源问题主要存在两种不同观点,分别是内共生起源学说和细胞内分化学说^[2]。内共生起源学说认为叶绿体起源自与原始真核细

* 作者简介:梁应忠(1996—),男,硕士研究生学历,二级教师,E-mail:1364998195@qq.com



胞共生的光合自养型蓝细菌,在漫长的进化过程中,控制叶绿体形成发生的主要遗传物质,逐渐转移到细胞核基因组中,由真核 RNA 聚合酶 I、II、III 和 80 S 真核细胞核糖体(由 60 S、40 S 两个大小亚基组成)负责表达^[3,4],仅保留 120 ~ 160 kb 大小的基因组以环状 DNA 分子的形式存在于叶绿体中,借助叶绿体内两种 RNA 聚合酶(NEP - 噬菌体型 RNA 聚合酶,由核基因编码;PEP - 细菌型 RNA 聚合酶,由叶绿体基因编码)与 70 S 细菌型核糖体(由 50 S 和 30 S 两个大小亚基组成)进行基因的自主表达^[5],属于半自主性细胞器。

1.2 光合作用原理

光合作用可分为光反应阶段和暗反应阶段,光反应的发生场所在类囊体薄膜上,通过光合磷酸化与电子传递过程的偶联产生 ATP 和 NADPH,作为能量和还原力提供到暗反应,以促进暗反应中卡尔文循环路径的正常发生。卡尔文循环路径可进一步细分为 3 个阶段,即固定、还原、再生,包含了由 11 个酶催化的 13 个反应,每个循环过程消耗 3 分子 ATP 和 2 分子 NADPH^[6,7]。在固定阶段,C₅ 化合物(核酮糖 - 1,5 - 二磷酸)与 CO₂ 在 Rubisco 双功能酶(核酮糖 - 1,5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶)催化下,生成 2 分子 C₃ 化合物(3 - 磷酸甘油酸)。在还原阶段,2 分子 C₃ 化合物接受 ATP 和 NADPH 的能量并被 NADPH 还原为 3 - 磷酸甘油醛。在再生阶段,一部分 3 - 磷酸甘油醛经过多步反应生成果糖 - 6 - 磷酸。果糖 - 6 - 磷酸可以加入其他代谢途径,如在磷酸己糖异构酶作用下生成葡萄糖 - 6 - 磷酸,为后续果糖、葡萄糖合成蔗糖做物质准备。果糖 - 6 - 磷酸还会在转酮基酶作用下,转移 2 个碳到另一部分 3 - 磷酸甘油醛上形成木酮糖 - 5 - 磷酸,经过多步反应后循环再生成 C₅ 化合物。

1.3 CO₂ 浓缩机制

CO₂ 的浓缩(固定)机制包括 C₃ 途径、C₄ 途径和 CAM 途径。在暗反应的卡尔文循环中以 C₅ 化合物为底物,固定 CO₂ 后的第一个产物是 C₃ 化合物,因此又把这种 CO₂ 固定途径称为 C₃ 途径,把使用该途径的植物称为 C₃ 植物,大多数为温带植物,约占自然界植物的 85%^[6]。还有一些植物由于叶绿体集群化存在于维管束鞘细胞中,从而让这些细

胞更具碳同化优势,大量的 CO₂ 不能及时到达维管束鞘细胞被利用时,就会优先选择在叶肉细胞中以磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)为底物,把 CO₂ 固定为 C₄ 化合物(草酰乙酸,OAA)再运送到维管束鞘细胞中,通过脱羧反应脱出 CO₂ 进入卡尔文循环被同化。这就使得 CO₂ 的固定与同化存在空间上的分隔^[8],由于 CO₂ 固定后的第一个产物是 C₄ 化合物,所以这种途径称为 C₄ 途径,把使用该途径的植物称为 C₄ 植物,大多数为热带植物。另外还有一些植物由于生长环境中缺乏水分,为减少水分蒸腾丧失,气孔一般在白天关闭,晚上才会打开,吸收 CO₂ 与 PEP 反应生成 OAA,然后再转换为苹果酸储存在液泡中,到次日白天,苹果酸又通过脱羧反应脱出 CO₂ 进入卡尔文循环被同化。这就使得 CO₂ 的固定与同化存在时间上的分隔,由于这一途径首先是在景天科植物中发现的,故把这一途径称为景天酸代谢途径(CAM),使用这一途径的植物有仙人掌、景天、落地生根等,约占植物种类的 5%^[9]。

1.4 光呼吸代谢

光呼吸代谢指在 O₂/CO₂ 比值较高时,Rubisco 双功能酶(核酮糖 - 1,5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶)会催化核酮糖 - 1,5 - 二磷酸与 O₂ 反应生成 3 - 磷酸甘油酸(3 - PGA)和 2 - 磷酸乙醇酸(2 - PG),3 - 磷酸甘油酸可以直接进入卡尔文循环被利用,而 2 - 磷酸乙醇酸则是卡尔文循环中多种酶的抑制剂。因此,为了解除 2 - 磷酸乙醇酸的细胞毒害,植物进化出催化 2 分子 2 - 磷酸乙醇酸,经过叶绿体、过氧化物酶体、线粒体、细胞质基质系列反应后,再生 3 - 磷酸甘油酸并伴有 CO₂ 释放的复杂光呼吸过程^[10]。此过程在解除 2 - 磷酸乙醇酸细胞毒害的同时,也回收了碳素,许多中间产物还用于磷酸丙糖、氨基酸的回补。

1.5 逆境胁迫下的活性氧清除

在受逆境胁迫时,植物细胞内活性氧(ROS)会增多,活性氧是包括超氧阴离子($\cdot O_2^-$)、单线态氧(1O_2)、羟自由基($\cdot OH$)、过氧化氢(H₂O₂)等物质的总称^[11]。低浓度的活性氧可作为重要的信号分子,调节植物的胁迫应答反应,如诱导植保素合成、诱导超敏反应、细胞程序性死亡、诱导防卫基因的表达等过程^[12]。当活性氧积累过多时,就会引起



细胞的生物膜、DNA、蛋白质出现氧化损伤。如果活性氧平衡被打破,植物就会启动抗氧化系统来清除活性氧,以维持活性氧稳态。作为光呼吸场所之一的过氧化物酶体,在氧化乙醇酸为乙醛酸时会伴有 H_2O_2 的生成,且在逆境胁迫下 H_2O_2 的产生量会更多。对于 H_2O_2 的清除可以通过抗坏血酸-谷胱甘肽循环系统中单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)等来催化进行,通过消耗还原剂 NADPH、维生素 C、谷胱甘肽(GSH)等,而将 H_2O_2 还原为 H_2O 。也可以通过谷胱甘肽过氧化物酶循环系统,直接以谷胱甘肽(GSH)作为还原剂与 H_2O_2 反应生成 H_2O 和氧化型谷胱甘肽(GSSG),再通过谷胱甘肽还原酶(GR)的催化,消耗还原剂 NADPH,而再把氧化型谷胱甘肽(GSSG)还原为谷胱甘肽(GSH)^[13],由此可见对于活性氧 H_2O_2 的清除,需要消耗大量的还原剂 NADPH。

2 文献调研结果

通过查阅文献发现,光反应生成的 ATP 和 NADPH 并不只用于暗反应,这些能量物质至少还会参与以下 5 个重要的过程。

(1)由核基因编码的叶绿体基质蛋白在跨叶绿体内外膜上 TOC-TIC 复合物通道转运时,需要消耗光反应产生的 ATP。研究发现,ATP 的消耗可能与复合物通道中质体烟酰胺腺嘌呤二核苷酸-苹果酸脱氢酶(pd NAD-MDH)^[14]紧密相关。

(2)部分叶绿体基质蛋白进一步被分选后,通过跨类囊体膜上的蛋白质传导通道转运进类囊体腔时,也需要消耗光反应产生的 ATP,研究表明 ATP 的消耗与通道复合物中的 ATP 酶^[15]有关。

(3)叶绿体基因约编码 100 种蛋白质^[14],包括参与光合作用的关键蛋白、光合作用复合体中的核心亚基光系统 II(PS II)、光系统 I(PS I)、细胞色素 b_6f 复合体(Cyt b_6f)、ATP 合酶以及一些重要的光合作用调节因子等^[16]。在依靠叶绿体基质中的两种 RNA 聚合酶与细菌型 70 S 核糖体转录、翻译产生这些蛋白质的过程中,也需要消耗光反应产生的 ATP。

(4)由于 C_4 植物、CAM 植物会把 CO_2 浓缩后

又通过脱羧反应集中脱出,故 Rubisco 双功能酶(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)周围的 O_2/CO_2 比值会较低,光呼吸代谢的强度较弱,甚至忽略不计^[17],故本文着重对 C_3 植物光呼吸代谢消耗能量物质的情况进行分析。在高 O_2 低 CO_2 情况下,植物会通过光呼吸代谢消耗光反应产生的 ATP 和 NADPH。对于 C_3 植物而言,正常光照条件下有 32% ATP 和 28% NADH 等价物(NADH equivalents,如 NADPH、铁氧还蛋白等)会被光呼吸消耗^[18-20],在逆境胁迫下,这些能量物质的消耗比例会更高。

(5)在逆境胁迫时,植物细胞内过氧化氢(H_2O_2)的清除,需要消耗还原剂 NADPH,而光合作用的光反应就是源源不断产生 NADPH 的过程。因此,这些还原剂就可以通过一些特殊的 NADPH 穿梭系统^[21,22],实现跨细胞器膜的转运,而到过氧化物酶体中参与 H_2O_2 的清除。

3 结语

笔者在查阅“光反应产生的 ATP 和 NADPH 的其他用途”时,对与光合作用有关的生化概念、生化过程进行了系统梳理,不仅明确了光反应产生 ATP 和 NADPH 至少有 5 方面具体用途,还对叶绿体起源及其基因表达方式、光合作用原理、 CO_2 浓缩机制、光呼吸代谢、逆境胁迫下的活性氧清除等相关内容进行了相关综述,以供广大教师同行参考,希望有助于光合作用有关知识的严谨、准确传授。

参考文献

- [1] 张昊.对“光合作用”知识常见误解的辨析[J].生物学教学,2019,44(1):76-77.
- [2] 贾婧婧,潘小军,张敏,等.叶绿体的遗传进化[J].生物学通报,2009,44(11):7-9.
- [3] 刘雪琴,马卢杰,曾培,等.真核生物 RNA 聚合酶组装及其生物学意义[J].生物化学与生物物理进展,2020,47(4):300-306.
- [4] 郑超星,马小凤,张永华,等.真核生物 mRNA 翻译起始机制研究进展[J].遗传,2018,40(8):607-619.
- [5] 王子源. AtRsmD 调控高等植物叶绿体基因表达的功能研究[D].上海:上海师范大学,2022.
- [6] 李春荣,张馨,刘翠敏.光合作用碳反应核心-卡尔文循环及调控[J/OL].生命科学,(2024-03-29)[2024-12-30].<https://link.cnki.net/urlid/31.1600.Q.20240328.1659.004>.



利用希尔反应测定相对光合速率

首都师范大学附属回龙观育新学校 北京(102208) 张 宁* 任丹丹

摘 要 利用希尔反应测定不同光照强度下某品种菠菜的相对光合速率,并以此绘制光合曲线,估算其光饱和点为 20 000 lx。还用此方法探究了温度、光质等不同环境因素对光合速率的影响。本实验反应时间短,便于控制变量和观察实验现象,为测定植物光合作用适宜的环境条件提供了简单易行的方法,可为生物学实验教学提供创新性资源。

关键词 希尔反应;环境因素;光合速率;光饱和点

文章编号 1005-2259(2025)3-0050-04

《普通高中生物学课程标准(2017 年版 2020 年修订)》在教学提示中建议开展“探究不同环境因素对光合作用的影响”教学活动。人教版《生物学·必修 1·分子与细胞》教材介绍了利用小圆叶片上浮法探究光照强度对光合速率的影响,此方法步骤和原理比较简单,但实验时间较长,难以控制单一变量,且只能定性反映,而不能定量测定光合速率。

在学习光合作用原理时,希尔实验证明了水在光下被分解产生了氧气。本文利用希尔反应,更加简单、快速、定量地探究了不同环境因素对光合作用的影响。基于希尔反应中氧化剂 2,6-二氯酚靛酚(简称 DCPIP 或 2,6-D)反应前后的颜色变化可以定性观察,或者利用分光光度计定量测定相对光合速率,并以此绘制光合曲线,测定光饱和点。

- [7] 黄熙泰,于自然,李翠凤.现代生物化学[M].3 版.北京:化学工业出版社,2012:372-373.
- [8] 盛阳阳,徐秀美,张巧红,等.光合作用碳同化的合成生物学研究进展[J].合成生物学,2022,3(5):870-883.
- [9] 尤努斯·居玛.植物光合作用多样性的研究进展[J].新疆师范大学学报(自然科学版),2009,28(2):58-60,63.
- [10] 侯学文,李英杰,钟琪,等.光呼吸代谢途径及其调控的研究进展[J].植物生理学报,2019,55(3):255-264.
- [11] 黄亚成,秦云霞.植物中活性氧的研究进展[J].中国农学通报,2012,28(36):219-226.
- [12] 吴庆丽,谭晓荣.活性氧在农作物抗病中的作用[J].河南工业大学学报(自然科学版),2008(3):81-86.
- [13] 郭明欣,刘佳佳,侯琳琳,等.植物体内活性氧的产生及清除机制研究进展[J].科技视界,2021(8):104-106.
- [14] 杨文强,林荣呈,端木德强,等.近 10 年光合作用领域若干重要研究进展[J].植物生理学报,2024,60(2):211-247.
- [15] 冯潇潇.水稻叶绿体发育基因 *OsALB3* 功能解析及应用研究[D].扬州:扬州大学,2023.
- [16] 王鑫伟,安雅琪,肖建伟.PPR 蛋白调控质体基因表达和叶绿体发育的研究进展[J].植物生理学报,2020,56(12):2510-2516.
- [17] 张树伟,王霞,马燕斌,等.植物光呼吸途径及其支路研究进展[J].山西农业大学学报(自然科学版),2016,36(12):885-889.
- [18] 朱国辉,张智胜,彭新湘.光呼吸演化、调控与遗传改良[J].生命科学,2024,36(10):1226-1239.
- [19] WALKER B J, VANLOOKE A, BERNACCHI C J, et al. The costs of photorespiration to food production now and in the future[J]. Annual Review of Plant Biology, 2016(67):107-129.
- [20] 邱念伟,王颖.光呼吸的生物化学过程及相关物质和能量消耗[J].生物学教学,2014,39(2):2-5.
- [21] 李玉建,贺游利.线粒体外 NADH 和 NADPH 的氧化[J].陕西教育学院学报,2000(4):69-71.
- [22] 黄建华.ATP 和[H]在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移[J].生物学教学,2019,44(3):64-66. ▲