

## C<sub>3</sub>植物叶片酶对氮添加的响应

刘 爽, 王庆贵\*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨  
Email: \*qgwang1970@163.com

收稿日期: 2021年4月19日; 录用日期: 2021年5月20日; 发布日期: 2021年5月27日

---

### 摘 要

目前大部分对植物氮营养和光合作用之间影响的研究表明, 氮添加会引起叶片氮含量增加, 使植物的净光合速率升高, 过量的氮素水平则会降低光合速率。但是对叶片酶和氮添加的作用机制的研究不足。因此, 本综述旨在总结氮添加对叶片酶的影响, 叶片酶对光合作用影响的生理机制, 以便为以后研究氮-叶片酶-光合作用相互作用的生理机制提供思路, 引发思考。

### 关键词

氮沉降, 光合作用, 叶片酶, 响应机制

---

## Response of C<sub>3</sub> Plants Leaf Enzymes to Nitrogen Addition

Shuang Liu, Qinggui Wang\*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang  
Email: \*qgwang1970@163.com

Received: Apr. 19<sup>th</sup>, 2021; accepted: May 20<sup>th</sup>, 2021; published: May 27<sup>th</sup>, 2021

---

### Abstract

At present, most of the studies on the effects of nitrogen nutrition and photosynthesis in plants show that nitrogen addition can increase the nitrogen content in leaves and increase the net photosynthetic rate of plants, but the excessive nitrogen level can decrease the photosynthetic rate. However, the mechanism of leaf enzyme and nitrogen addition is not well studied. Therefore, the purpose of this review is to summarize the effects of nitrogen addition on leaf enzymes and the physiological mechanism of leaf enzymes on photosynthesis, so as to provide ideas for the future study of the physiological mechanism of nitrogen-leaf enzyme-photosynthesis interaction.

---

\*通讯作者。

## Keywords

Nitrogen Deposition, Photosynthesis, Leaf Enzyme, Responding Mechanism

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

随着人类社会的进步与工业的迅猛发展, 能原材料燃烧及化学氮肥施用等导致了大气中含氮化合物增多[1], 例如, 氨气、二氧化氮、硝酸、铵态氮、硝态氮、HONO 等[2] [3]。中国是世界上最大的发展中国家, 氮沉降量增加迅速, 目前中国已经是世界上氮沉积量最高的三个地区之一。在过去的 30 年里, 这一数字增长了大约 60% [4]。虽然氮沉降可以让植物获得更多的氮营养, 但其带来的负面影响不容小觑。长期的氮沉降可导致土壤酸化, 植物多样性破坏, 富营养化与氮饱和, 光合作用减弱等[5] [6]。植物在碳同化的同时, 会把太阳能转换成化学能, 将化学能储存在其产物中, 这样的化学能除了供给植物自身营养和全部异养生物之外, 更重要的是可作为人类的重要能量来源。光合作用可吸收  $\text{CO}_2$  释放  $\text{O}_2$ , 因此还可以稳定大气中的  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_2$  含量[7]。

在光同化碳素的途径中, 最基本的同化途径便是  $\text{C}_3$  途径, 又称作卡尔文循环[7]。 $\text{C}_3$  途径是一系列酶促反应, 参与反应的酶有许多, 其中核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)在许多  $\text{C}_3$  植物的叶片中蛋白质含量最高, 是卡尔文循环的关键酶之一[7]。由此可见, 完成光合作用的过程, 离不开其有关酶的贡献。因而, 研究氮素营养和叶片酶与光合作用之间的响应机制尤为重要。

## 2. 国内外研究进展

### 2.1. 氮素与光合作用研究进展

Claussen & Lenz [8] (1999), 提出在  $\text{NH}_4^+$  营养条件下, 植物叶片中的  $\text{NH}_4^+$  积累引起光合磷酸化过程中的电子传递在叶绿体中断裂, 从而导致光合速率的下降。NakajiT 等[9] (2001)研究表明, 在一定范围内, 氮沉降会增加叶绿素含量及 Rubisco 的浓度和活性, 从而使光合速率增加。当氮沉降过量后植物体内养分的平衡会被破坏, 而养分失衡会对光合作用有不好的影响。李德军等[10] (2004)研究发现, 通过模拟氮沉降, 中氮处理对三种幼苗的光合作用有促进作用, 而高氮处理则对光合作用不利。张蕊等[11] (2013), 通过模拟氮沉降研究对不同种源木荷幼苗叶片生理及光合特性的影响, 发现在一定范围内, 氮增加会引起叶片叶绿素含量、光合酶的浓度和活性增加, 从而使光合速率增加。李红梅等[12] (2014), 将  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  作为外加氮源去模拟氮沉降, 试验结果发现, 随氮水平的增加, 墨西哥柏幼苗的净光合速率先升高后降低。

### 2.2. 氮素与叶片酶研究进展

John R. Evans [13] (1989)研究发现, 氮含量与 Rubisco 和叶绿素均有较强的线性关系。随着单位叶面积氮素含量的增加, 在类囊体中叶片总氮量的占比保持不变, 而可溶性蛋白质的占比增加。曹翠玲等[14] (1999)提出, 氮素水平及氮形态对作物的光呼吸强度包括乙醇酸氧化酶有明显的影响; 氨基酸对硝酸还原酶参与的某一阶段(可能是吸收、硝酸分布或酶的合成)有显著影响, 但对酶的代谢却没有影响。曹翠玲等[15] (2004)表明, 不同形态氮素使植物光合速率会有显著不同的最根本原因可能是, 不同氮素的形态会使

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶的活性与含量发生不同的改变。在过氧化物酶体中,乙醇酸经乙醇酸氧化酶(glycolate oxidase)催化会形成乙醛酸和过氧化氢[17],产生的 $H_2O_2$ 被过氧化氢酶降解为 $H_2O$ 和 $O_2$ [16]。Martin, W. F. & Cerff, R. [18] (2017)研究指出,植物细胞的叶绿体和胞质溶胶分别与 Calvin 循环和有 3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)参与的糖酵解过程有许多平行的生化反应。Arnold J. B. & Kyle M. L [19] (2018)研究表明,植物蛋白质浓度不仅取决于叶绿体中二氧化碳和氧的相对浓度,而且取决于镁和锰的相对活性。Tobias & Jan [20] (2018)提出,随着大气中 $O_2$ 浓度的上升,Rubisco 为了区分 $CO_2$ 和 $O_2$ ,降低了催化速率。Florian A. B.等[21] (2018)认为,碳和氮代谢在光呼吸途径中的整合会导致二氧化碳同化率的增加,从而抵消光呼吸对光合作用的不利影响,光呼吸代谢可能有一定的好处。

### 2.3. 科学问题

基于这些文献所述内容可见,氮素在一定范围内对光合作用、叶绿素及酶浓度和活性有促进作用,过了一定范围后有使之降低的趋势;部分研究了光呼吸和某些酶之间的相互影响;酶的浓度可能与某些离子相对活性有关,但对于氮素、酶、光合作用之间相互的影响机理研究不足。因此,探讨氮素对酶的作用机制和酶对植物光合作用的作用机制是一个非常重要且有意义的科学问题。

## 3. 核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)

### 3.1. Rubisco 的结构

在卡尔文循环这一系列酶促反应中,核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)是最关键的酶(图 1)。大多数的 Rubisco 都有 8 个大亚基(L)和 8 个小亚基(S)。Rubisco 的大亚基由 N、B 和 C 三个结构域组成。N 结构域从 N 端开始包含了 137 个氨基酸残基,并含有 5 股 $\beta$ 折叠。B、C 结构域多为 $\alpha$ 螺旋,且 C 结构域是一个 $\alpha/\beta$ 桶状的结构,包括 8 个平行的 $\alpha$ 螺旋和 8 个 $\beta$ 折叠以及连接这两者的 8 个环。一个大亚基的羧基末端的 $\alpha/\beta$ 桶状区域与另一个大亚基的氨基的末端区域构成了活性中心,并有 $Mg^{2+}$ 参与,活性中心和酶的三个氨基酸残基发生作用。小亚基远离活性中心,可以调控 Rubisco 的加氧酶的活性[22]。

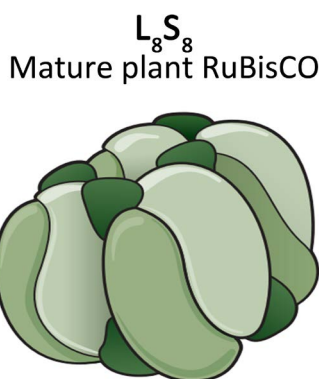


Figure 1. Structure diagram of plant ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation/oxygenase  
图 1. 植物核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶结构图

### 3.2. Rubisco 的类型

按照 Rubisco 大亚基氨基酸序列同源性及空间结构的相似性来划分的话,可以将其分为 4 个类型,即 I、II、III、IV 型。I 型它存在于细菌和真核生物的叶绿体间质中。它是一个十六进制,包含八个相同的大亚基,呈 $L_8S_8$ 的结构每个都有一个金属结合位点[22]。II 型 Rubisco 由 2~8 个大亚基组成,呈 $L_{2n}$ 的结构,与 I 型的大亚基大约有 30%的同源性。多数存在于一些细菌和海产甲藻中[23] [24]。III 型也仅由

大亚基组成, 呈  $L_X$  结构, 存在于某些嗜热古生菌中。IV 型又称为 Rubisco 类似蛋白, 存在于非光合细菌、部分不依赖卡尔文循环的光合细菌和古生菌中[25] [26] [27]。

### 3.3. Rubisco 的功能

Rubisco 是一个双功能酶, 它既能在卡尔文循环中催化 RuBP 的羧化反应, 同时又能在光呼吸中催化 RuBP 的加氧反应[28]。一般的  $C_3$  植物中 Rubisco 的这种加氧反应几率超过 20%, 因为光呼吸是耗能高的反应, 它花费 3.5ATP 和 2NADPH 用于 Rubp 氧化和再生, 但不产生糖的任何净生产[29]。它消耗了光合产物并且不产生糖, 因此光呼吸被认为是无用的循环[30] [31]。

许多研究已证实,  $O_2$  是 Rubisco 羧化反应的竞争性抑制剂, 而  $CO_2$  是 Rubisco 加氧反应的竞争性抑制剂。光合作用(光合碳还原)和光呼吸(光合碳氧化)两个方向相反但又相互连锁的循环反应。Rubisco 同时处于两个反应中, 是两者的交叉点。若  $CO_2$  浓度与  $O_2$  浓度的比值较高, 此时会促进 Rubisco 羧化功能, 光合作用会得到促进。这一过程为羧化反应一般分为 5 个阶段, 即烯醇化、羧化、水合、C-C 键断裂、质子化。Rubisco 催化游离的  $CO_2$ , 使其共价结合到底物 RuBP 上, 得到两分子的 3-磷酸甘油酸, 推动了  $C_3$  循环。若  $CO_2$  浓度与  $O_2$  浓度的比值较低, 此时会促进 Rubisco 加氧功能, 光呼吸会得到促进, RuBP 将裂解生成的磷酸乙醇酸会进一步分解成乙醇酸和磷酸, 参与叶片的光呼吸循环[7]。

Rubisco 的羧化和氧化反应之间的平衡取决于几个因素。第一个因素是进入 Rubisco 活性部位的  $CO_2$  和  $O_2$  的相对数量。第二个因素是 Rubisco 对每种气体的特异性。第三个因素也是一个通常被忽略的因素, 就是 Rubisco 与  $Mn^{2+}$  或  $Mg^{2+}$  结合的程度[32]。当 Rubisco 与  $Mn^{2+}$  结合时, 羧化和氧化以相似的速度进行,  $Mn^{2+}$  在每一次氧化中都转移了一个电子[33] [34] [35]; 当 Rubisco 与  $Mg^{2+}$  结合时, 羧化的速度比氧化快四倍, 但是没有电子被转移[36]。RuBP 与  $Mn^{2+}$  结合的 I 型 Rubisco 氧化时, 普遍的观点认为 RuBP 氧化过程中释放出的热( $-319 \text{ kJ mol}^{-1}$ )以废热的形式消散[37]。

## 4. 甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)

### 4.1. GAPDH 的结构

在叶绿体中, 光合 GAPDH 有两个亚基, 即 GAPA 和 GAPB。光合 GAPDH 可以利用 NADH 和 NADPH 作为辅酶, 且优先利用 NADPH, 催化  $C_3$  循环促进  $CO_2$  的固定。不同于糖酵解的 GAPDH 的是, 光合的 GAPDH 是细微的复杂的调控并且包含超分子复合物的形成。

植物叶绿体起源于蓝藻, 所以光合 GAPDH 与蓝藻的 GAP2 是同源蛋白。在卡尔文循环中, GAP2 会优先参与糖酵解的逆过程。与糖酵解 GAPDH 不同的是 GAPA 在卡尔文循环中对 NADPH 有专一性。CP12 是松散蛋白质复合体, 由 GAPDH 以及 PRK 构成。作为陆地植物特有的 GAPA 的同源蛋白, GAPB 的羧基端比起 GAPA 延长了 30 个氨基酸左右, 而这些延长出的氨基酸与 CP12 调节酶同源。CP12 负责在光暗周期中调节光合 GAPDH。

一部分光合真核生物的 GAPDH 都是由 4 个亚基形成, 例如细蓝藻。还有的光合生物比如, 在菠菜中, 它是由 A 和 B 按一定比例或形成  $A_2B_2$ , 或形成  $A_8B_8$ 。在序列上尽管 A 和 B 很相像, 但是 B 延长了—个独特的羧基末端。因此, 杂聚肽( $A_2B_2$ ,  $A_8B_8$ )是互相转变的, 并且自动调节过硫氧化蛋白, 吡啶核苷酸, ATP 和 GAPDH 亚基和 1,3-二磷酸甘油酸。而  $A_4$  聚合体因为不具有 B 的特殊结构, 所以其活性需要通过复合体 CP12 作为转换站来调节。在无光条件下 CP12 是氧化的, 会在内部形成两个二硫化物的纽带, 这个纽带会把 GAPDH 和 PRK 结合起来形成超分子复合体。最后, 每两个 GAPDH 和两个 CP12/PRK 二聚体会构成 GAPDH-CP12-PRK 复合体, 将四个单体互相关联, 在嵌入到复合体中时 GAPDH 的活性会被强烈地抑制。而在光照条件下, 过硫氧化蛋白会通过释放 GAPDH 和 PRK 调节 CP12, 这时被分离出



来的 GAPDH 会恢复它所有的活性, 这时 GAPDH 再与 NADPH 特异结合, 促进 3-磷酸甘油醛脱氢氧化磷酸化产生 1,3-二磷酸甘油酸[38]。

## 4.2. GAPDH 的功能

植物细胞的叶绿体和胞浆分别与卡尔文循环和糖酵解有许多平行的生化反应[39]。甘油酸-3-磷酸被 ATP 磷酸化, 在甘油酸-3-磷酸激酶催化下, 形成甘油酸-1,3-二磷酸(DPGA), 然后在甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)作用下被 NADPH<sup>+</sup>还原, 形成甘油醛-3 磷酸(PGAla) [28]。通常除了 GAPDH 参与糖的利用中作为糖酵解的关键酶, 叶绿体 GAPDH 也是加尔文循环光合固碳的重要的酶[40]。

## 5. 果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)

### 5.1. FBPase 的类型

植物中功能性的 FBPase 包括两种类型, 一种为胞质 FBPase (cytosolic FBPase, cy FBPase), 与酵母 FBPase 作用相同, 是糖异生途径的关键酶, 同时也被认为是蔗糖生物合成的关键酶, 其表达和活性受到光照和干旱等环境因素的影响[41]。另一种类型是叶绿体 FBPase(chloroplast FBPase, cp FBPase), 它定位于类囊体基质中, 其催化的 FDP 与 F-6-P 之间的转化是卡尔文循环及淀粉生物合成途径的组成部分, 因此也是绿色植物实现其自养功能的重要一环[42]。研究发现, 硫氧还蛋白(thioredoxin, TRX)以及光照引起的 pH 和 Mg<sup>2+</sup>浓度的变化能够调节 cp FBPase 活性[43]。而后又在草莓中分离出一种新型的叶绿体 FBPase-cp FBPase II, 它不受硫氧还蛋白的激活, 已被证实可补充酵母细胞中 FBPase 的缺失和非发酵碳源的生长缺陷, 但对底物的亲和力较低[44]。

### 5.2. FBPase 的功能

绿色植物通过光合作用将大气中 CO<sub>2</sub> 首先固定成磷酸三碳糖, 而叶绿体中的磷酸三碳糖有两种用途: 一是送转到胞质中合成蔗糖, 二是在叶绿体中转变成淀粉。胞质型 FBPase 和叶绿体型 FBPase 分别是蔗糖和淀粉合成的关键酶, 叶绿体 FBPase 同时还是卡尔文循环的关键酶, 因此这两种 FBPase 在光合碳同化和分配过程中起重要作用。

研究表明, 改变叶绿体 FBPase 表达水平对植物的光合作用和淀粉及可溶性糖的分配都有着重要影响。利用反义 RNA 技术降低了拟南芥叶绿体 FBPase 的表达量, 从而使植物中蔗糖含量提高, 同时氮代谢也发生了改变[45]。在其基因功能完全敲除的突变体中, 光合作用和 CO<sub>2</sub> 固定速率等许多过程都受到影响, 突变体比野生型明显生长迟缓; 胞质型和叶绿体型 FBPase 的双突变体则表现为叶绿体 FBPase 突变体的表型[46]。叶绿体 FBPase 的不同表达量对光合碳同化产生不同的影响: 当叶绿体 FBPase 的活性被抑制 20%以内会促进光合作用和碳同化, 而被抑制 80%以上将会对植物造成伤害[47]。叶绿体 FBPase 的活性受 f 型及 m 型硫氧还蛋白调节[48] [49]。

## 6. 光呼吸和乙醇酸氧化酶(GO)

### 6.1. 光呼吸

植物光合作用碳代谢包括两种途径: 还原性光合用碳循环(也被称为卡尔文循环)和氧化性光合用碳循环(即光呼吸[50])。光呼吸过去被认为是一种潜在的浪费过程, 限制了植物的生产力, 因为 C<sub>3</sub> 植物在正常情况下可能会对光合作用固定的碳的 25%进行光固化[51] [52]。到目前为止, 已经提出了两个假设来解释这些不同光呼吸突变体光合抑制的机制[50]。第一, 光呼吸碳循环和/或氮再同化的损害导致 C<sub>3</sub> 循环中间体和光合蛋白的耗竭, 导致光合抑制。第二, 光呼吸途径的破坏导致代谢物的积累, 这将抑制卡尔文循

环[53]。近年来研究的证据似乎更好地支持了第二种观点,因为据观察,当某些不同的光呼吸酶被破坏时,这些下游代谢物并没有明显的耗尽[54][55][56][57]。此外,Chastain和Ogren(1985年,1989年)进行的一系列研究表明,乙醛酸盐的积累,而不是其他代谢物降低Rubisco激活水平的主要效应物,从而导致光合抑制[57][58]。许多研究还表明,无论是在其钝化形式还是在分离的叶绿体中,乙醛酸盐能够有效地灭活Rubisco[58]-[64]。光呼吸途径在两个方面与氮同化有着内在的联系:第一,通过与氨重化相关的能量需求;第二,通过新氮的还原和同化,新氮通常以 $\text{NO}_3^-$ 的形式进入叶片[65]。氮在 $\text{C}_3$ 植物叶片中的同化可以通过光呼吸途径发生,在光合组织中,这一途径被认为是丝氨酸的主要来源,丝氨酸是其他几种氨基酸的前体[66]。光呼吸的一个关键步骤是随着 $\text{CO}_2$ 和氨的释放,甘氨酸转化为丝氨酸。释放的 $\text{CO}_2$ 中有许多是从叶片中排出的,因此代表了 $\text{C}_2$ 的损失,而氨的回收在能量上是昂贵的,因为它需要ATP和减少铁氧还蛋白[67]。光呼吸也被认为是浪费的,因为在加氧酶反应过程中, $\text{O}_2$ 与 $\text{CO}_2$ 竞争Rubisco活性中心,消耗RuBP,降低净碳同化的能量效率[68]。通常,在 $25^\circ\text{C}$ 的叶片温度下,光呼吸系统 $\text{CO}_2$ 的释放速率约为ATP的15%~20%[69]。之前这些研究已经导致了一个被广泛接受的观点,即光呼吸抑制了碳的增加,从而阻碍了生长和产量。然而,虽然在一定程度上有抑制作用,但光呼吸代谢也可能有益;例如,光呼吸消耗还原剂(每个氧合反应消耗4个电子),因此是过量能量耗散的一个重要形式[70]。

## 6.2. 乙醇酸氧化酶(GO)

乙醇酸氧化酶(glycolate oxidase, GLO/GOX)作为光呼吸过程中的关键酶之一,主要存在于叶片的过氧化物酶体,氧化乙醇酸产生乙醛酸和过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )。植物在生长发育过程以及胁迫条件下均能产生 $\text{H}_2\text{O}_2$ ,并可以自发地被歧化或者在过氧化氢酶和谷胱甘肽过氧化物酶的作用下,形成 $\text{H}_2\text{O}$ 和 $\text{O}_2$ [71]。当 $\text{H}_2\text{O}_2$ 过度积累而不能及时清除, $\text{H}_2\text{O}_2$ 将跨过生物膜并在膜外金属螯合物的作用下生成有害的 $\cdot\text{OH}$ ,借助远距离运输,造成氧化损伤。而光呼吸产生的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量占植物 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量的70%以上,因此GLO催化产生的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 能在信号物质抗性调控中起重要作用[72][73][74]。

## 7. 讨论

卡尔文循环是光合碳固定的起始反应步骤,为了不使卡尔文循环的中间物处于缺乏状态,必须使消耗和再生之间维持平衡,要想达到这种平衡就需要参与卡尔文循环的一些关键酶的活性必须受到精确的调控,尤其是一些酶的活性,比如,Rubisco、GAPDH和FBPase等[7]。

陈锦强等的试验证明,在适宜的范围内,氮素水平提高,黄麻的光合速率升高。但氮素过高,光合速率降低[75]。Evans研究发现,小麦叶片含氮量增加, $\text{CO}_2$ 同化速率增加。但超过一定值时,碳同化速率降低[76]。这些研究表明,在一定氮素浓度范围内,随着光合部位的氮增加,光合速率总的呈上升趋势。在超过一定氮素浓度范围后,光合速率下降。因此,在超过一定氮水平后光合速率降低的可能原因是氮添加影响了参与卡尔文循环重要阶段的酶的活性,导致光合速率降低。

### 7.1. 氮添加影响了 Rubisco 的活性和光呼吸

Rubisco属于光调节酶,受Fd-Td系统调节。光调节酶中含有二硫键(-S-S-),当被还原为2个巯基(-SH)时表现活性。光驱动的电子传递能使基质中Fd还原,进而使Td(硫氧还蛋白)还原,被还原的Td又使光调节酶等靶酶上相邻的半胱氨酸上的二硫键打开变成2个巯基,使靶酶活化。在暗中则相反,巯基氧化形成二硫键,酶失活[7]。Claussen & Lenz [8] (1999)提出在 $\text{NH}_4^+$ 营养条件下,植物叶片中的 $\text{NH}_4^+$ 积累引起光合磷酸化过程中的电子传递在叶绿体中断裂,从而导致光合速率的显著下降。Nakaji T等[9] (2001)研究表明,在一定范围内,氮沉降增加引起Rubisco的浓度和活性及叶绿素含量增加,从而光合速率增

加。但是, 过量的氮沉降对光合作用不利。由此可见, 氮素增加过了一定程度会导致光合速率下降的原因可能是由于随着氮素增加,  $\text{NH}_4^+$ 增多, 引起光合磷酸化过程中的电子传递在叶绿体中断裂, 巯基被氧化形成二硫键, 丢失半胱氨酸残基, 使活性下降, 导致光合作用下降。亦或是氮素过高, Rubisco 的加氧作用升高, 促进了有乙醇酸氧化酶参与的光呼吸, 抑制了卡尔文循环, 使光合速率降低。

## 7.2. 氮添加影响了 GAPDH 的活性

3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)在光合作用的还原阶段第二步起作用, 其中需要有 ATP 和 NADPH 的参与, 并基本完成光合作用还原储能过程[7]。随着光合部位氮素含量增加, 氮同化得到了加强。氮同化增强后, 就会与光合碳同化竞争抢夺光合作用光反应产生的 ATP 和 NADPH(还原型辅酶 II) [14]。超过一定氮浓度范围后, 参与卡尔文循环的 ATP 和 NADPH 慢慢被氮同化抢夺, 使 3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)的活性下降, 还原作用降低, 最后导致光合碳同化速率降低。

## 7.3. 氮添加影响了 FBPase 的活性

在一定范围内, 氮添加使光合速率升高[9], 其产物的蔗糖也会随之增多。在超过一定氮水平后, 卡尔文循环的关键酶活性下降[77], 过多的光合产物蔗糖会使光合作用受到抑制, 进而导致光合速率降低, 因而果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)的活性降低[78]。

## 8. 展望

作为植物叶中主要含氮有机物之一, 叶片酶必然与植物中氮素的吸收、利用及循环有着密切关系。大多关于光合作用的研究认为, 大多数植物的光呼吸途径以余热的形式消散了 30% 以上的光合产物, 而这一循环却是徒劳的[7]。这是因为大多数植物已经到了进化的死胡同。植物体内的叶片酶可否被改造成减少参与光呼吸途径或者将光呼吸的途径改造为不利用光合作用的产物, 有待进一步研究。

## 参考文献

- [1] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [2] Liu, X.J., Duan, L., Mo, J.M., *et al.* (2011) Nitrogen Deposition and Its Ecological Impact in China: An Overview. *Environmental Pollution*, **159**, 2251-2264. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.08.002>
- [3] Wu, D.M., Horn, M.A., Behrendt, T., *et al.* (2019) Soil HONO Emissions at High Moisture Content Are Driven by Microbial Nitrate Reduction to Nitrite: Tackling the HONO Puzzle. *International Society for Microbial Ecology*, Wageningen.
- [4] Yu, G.R., Jia, Y.L., He, N.P., *et al.* (2019) Stabilization of Atmospheric Nitrogen Deposition in China over the Past Decade. *Nature Geoscience*, **12**, 424-429.
- [5] Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., *et al.* (2010) Global Assessment of Nitrogen Deposition Effects on Terrestrial Plant Diversity: A Synthesis. *Ecological Applications*, **20**, 30-59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- [6] Aber, J.D., McDowell, W. and Nadelhoffer, K. (1998) Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems: Hypotheses Revisited. *Bioscience*, **48**, 921-934. <https://doi.org/10.2307/1313296>
- [7] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
- [8] Claussen, W. and Lenz, F. (1999) Effect of Ammonium or Nitrate Nutrition on Net Photosynthesis, Growth, and Activity of the Enzymes Nitrate Reductase and Glutamine Synthetase in Blueberry, Raspberry and Strawberry. *Plant and Soil*, **208**, 95.
- [9] Nakaji, T., Fukami, M., Dokiya, Y., *et al.* (2001) Effects of High Nitrogen Load on Growth, Photosynthesis and Nutrient Status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* Seedlings. *Trees*, **15**, 453-461. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0130-x>
- [10] 李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2004(5): 876-882.

- [11] 张蕊, 王艺, 金国庆, 周志春, 陈爱明, 储德裕. 氮沉降模拟对不同种源木荷幼苗叶片生理及光合特性的影响[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 207-213.
- [12] 李红梅, 万福绪, 李杰, 有连兴. 墨西哥柏幼苗生长和光合生理对氮沉降的响应[J]. 林业科技开发, 2014, 28(1): 73-77.
- [13] Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of C3 Plants. *Oecologia*, **78**, 9. <https://doi.org/10.1007/BF00377192>
- [14] 曹翠玲, 李生秀, 苗芳. 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展[J]. 西北农业大学学报, 1999, 27(4): 99-104.
- [15] 曹翠玲, 李生秀. 氮素形态对作物生理特性及生长的影响[J]. 华中农业大学学报, 2004, 23(5): 581-586.
- [16] Queval, G., Issakidis-Bourguet, E., Hoerberichts, F.A., Vandoorpe, M., Gakiere, B., Vanacker, H., Miginiac-Maslow, M., Van Breusegem, F. and Noctor, G. (2007) Conditional Oxidative Stress Responses in the Arabidopsis Photorespiratory Mutant *cat2* Demonstrate That Redox State Is a Key Modulator of Daylength-Dependent Gene Expression, and Define Photoperiod as a Crucial Factor in the Regulation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-Induced Cell Death. *The Plant Journal*, **52**, 640-657. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2007.03263.x>
- [17] Zhang, Z., Li, X., Cui, L., *et al.* (2017) Catalytic and Functional Aspects of Different Isozymes of Glycolate Oxidase in Rice. *BMC Plant Biology*, **17**, 135. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1084-5>
- [18] Martin, W.F. and Cerff, R. (2017) Physiology, Phylogeny, Early Evolution, and GAPDH. *Protoplasma*, **254**, 1823-1834. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1095-y>
- [19] Bloom, A.J. and Lancaster, K.M. (2018) Manganese Binding to Rubisco Could Drive a Photorespiratory Pathway That Increases the Energy Efficiency of Photosynthesis. *Nature Plants*, **4**, 414-422. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0191-0>
- [20] Erb, T.J. and Zarzycki, J. (2018) A Short History of RubisCO: The Rise and Fall (?) of Nature's Predominant CO<sub>2</sub> Fixing Enzyme. *Current Opinion in Biotechnology*, **49**, 100-107. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2017.07.017>
- [21] Busch, F.A., Sage, R.F. and Farquhar, G.D. (2018) Plants Increase CO<sub>2</sub> Uptake by Assimilating Nitrogen via the Photorespiratory Pathway. *Nature Plants*, **4**, 46-54. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0065-x>
- [22] 梅杨, 李海蓝, 谢晋, 罗红艺. 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco) [J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(2): 363-368.
- [23] Rowan, R., Whitney, S.M., Fowler, A. and Yellowlees, D. (1996) Rubiscoin Marine Symbiotic Dinoflagellates: Form II Enzymes in Eukaryotic Oxygenic Phototrophs Encoded by a Nuclear Multigene Family. *Plant Cell*, **8**, 539-553. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.3.539>
- [24] Nassoury, N., Fritz, L. and Morse, D. (2001) Circadian Changes Inribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase Distribution inside Individual Chloroplasts Can Account for the Rhyin Dinoflagellate Carbon Fixation. *Plant Cell*, **13**, 923-934. <https://doi.org/10.1105/tpc.13.4.923>
- [25] Kitano, K., Maeda, N., Fukui, T., Atomi, H., Imanaka, T. and Miki, K. (2001) Crystal Structure of a Novel-Type Archaeal Rubisco with Pen-Tagonal Symmetry. *Structure*, **9**, 473-481. [https://doi.org/10.1016/S0969-2126\(01\)00608-6](https://doi.org/10.1016/S0969-2126(01)00608-6)
- [26] Klenk, H.P., Clayton, R.A., Tomb, J.F., White, O., Nelson, K.E., Ketchum, K.A., Dodson, R.J., Gwinn, M., Hickey, E.K., Peterson, J.D., *et al.* (1997) The Complete Genome Sequence of the Hyperthermophilic, Sulphate-Reducing Archaeon *Archaeoglobus fulgidus*. *Nature*, **390**, 364-370. <https://doi.org/10.1038/37052>
- [27] Watson, G.M.F., Yu, J.P. and Tabita, F.R. (1999) Unusual Ribulose 1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase of Anoxic Archaea. *Journal of Bacteriology*, **181**, 1569-1575. <https://doi.org/10.1128/JB.181.5.1569-1575.1999>
- [28] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 56-92.
- [29] Foyer, C.H., Bloom, A.J., Queval, G. and Noctor, G. (2009) Photorespiratory Metabolism: Genes, Mutants, Energetics, and Redox Signaling. *Annual Review of Plant Biology*, **60**, 455-484. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.043008.091948>
- [30] Walker, B.J., VanLoocke, A., Bernacchi, C.J. and Ort, D.R. (2016) The Costs of Photorespiration to Food Production Now and in the Future. *Annual Review of Plant Biology*, **67**, 107-129. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-111709>
- [31] Betti, M., *et al.* (2016) Manipulating Photorespiration to Increase Plant Productivity: Recent Advances and Perspectives for Crop Improvement. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 2977-2988. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw076>
- [32] Liang, C., Xiao, W., Hao, H., *et al.* (2008) Effect of Mg<sup>2+</sup> on the Structure and Function of Ribulose-1, 5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. *Biological Trace Element Research*, **121**, 249-257. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0191-0>
- [33] Bloom, A.J. and Kameritsch, P. (2017) Relative Association of Rubisco with Manganese and Magnesium as a Regula-



- tory Mechanism in Plants. *Physiologia Plantarum*, **161**, 545-559. <https://doi.org/10.1111/ppl.12616>
- [34] Mogel, S.N. and McFadden, B.A. (1990) Chemiluminescence of the  $Mn^{2+}$ -Activated Ribulose-1,5-Bisphosphate Oxygenase Reaction: Evidence for Singlet Oxygen Production. *Biochemistry*, **29**, 8333-8337. <https://doi.org/10.1021/bi00488a019>
- [35] Lilley, R.M.C., Wang, X.Q., Krausz, E. and Andrews, T.J. (2003) Complete Spectra of the Far-Red Chemiluminescence of the Oxygenase Reaction of  $Mn^{2+}$ -Activated Ribulose-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase Establish Excited  $Mn^{2+}$  as the Source. *Journal of Biological Chemistry*, **278**, 16488-16493. <https://doi.org/10.1074/jbc.M212402200>
- [36] Kim, K. and Portis, A.R. (2006) Kinetic Analysis of the Slow Inactivation of Rubisco during Catalysis: Effects of Temperature,  $O_2$  and  $Mg^{++}$ . *Photosynthesis Research*, **87**, 195.
- [37] Frank, J., Kositzka, M.J., Vater, J. and Holzwarth, J.F. (2000) Microcalorimetric Determination of the Reaction Enthalpy Changes Associated with the Carboxylase and Oxygenase Reactions Catalysed by Ribulose 1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco). *Physical Chemistry Chemical Physics*, **2**, 1301-1304. <https://doi.org/10.1039/b000018n>
- [38] 曾浪. 叶绿体甘油醛-3-磷酸脱氢酶在拟南芥种子脂肪酸从头合成作用中的研究[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [39] Martin, W.F. and Cerff, R. (2017) Physiology, Phylogeny, Early Evolution, and GAPDH. *Protoplasma*, **254**, 1823-1834. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1095-y>
- [40] 朱振, 曹旭鹏, 苑广泽, 刘娇, 薛松, 田晶. 莱茵衣藻叶绿体型磷酸甘油醛脱氢酶过表达对其储能物质生产的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2019, 49(9): 50-58.
- [41] Daie, J. (1993) Cytosolic Fructose-1,6-Bisphosphatase: A Key Enzyme in the Sucrose Biosynthetic Pathway. *Photosynthesis Research*, **38**, 5-14. <https://doi.org/10.1007/BF00015056>
- [42] 李清平, 张秀飞, 梁明, 郭彦, 赵庆臻. 果糖 1,6-二磷酸酯酶研究进展[J]. 聊城大学学报(自然科学版), 2021, 34(2): 73-80.
- [43] Soto Suarez, M., Serrato, A.J., Rojas Gonzalez, J.A., et al. (2016) Transcriptomic and Proteomic Approach to Identify Differentially Expressed Genes and Proteins in *Arabidopsis thaliana* Mutants Lacking Chloroplastic 1 and Cytosolic FBPs Reveals Several Levels of Metabolic Regulation. *BMC Plant Biology*, **16**, 258. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0945-7>
- [44] Serrato, A.J., Yubero Serrano, E.M., Sandalio, L.M., et al. (2009) cpFBPaseII, a Novel Redox-Independent Chloroplastic Isoform of Fructose-1,6-Bisphosphatase. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 811-827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01960.x>
- [45] Sahrawy, M., Avila, C., Chueca, A., et al. (2004) Increased Sucrose Level and Altered Nitrogen Metabolism in *Arabidopsis thaliana* Transgenic Plants Expressing Antisense Chloroplastic Fructose-1,6-Bisphosphatase. *Journal of Experimental Botany*, **55**, 2495-2503. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh257>
- [46] Rojas, G.J.A., Soto Suarez, M., Garcia, D.A., et al. (2015) Disruption of Both Chloroplastic and Cytosolic FBPs Results in a Dwarf Phenotype and Important Starch and Metabolite Changes in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, **66**, 2673-2689. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv062>
- [47] Serrato, A.J., Eo Dios Barajas Lopez, J., Chueca, A., et al. (2009) Changing Sugar Partitioning in FBPs-Manipulated Plants. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 2923-2931. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp066>
- [48] Okegawa, Y. and Motohashi, K. (2015) Chloroplastic Thioredoxin m Functions as a Major Regulator of Calvin Cycle Enzymes during Photosynthesis *In Vivo*. *The Plant Journal*, **84**, 900-913. <https://doi.org/10.1111/tpj.13049>
- [49] Naranjo, B., Diaz Espejo, A., Lindahl, M., et al. (2016) Type-f Thioredoxins Have a Role in the Short-Term Activation of Carbon Metabolism and Their Loss Affects Growth under Short-Day Conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 1951-1964. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw017>
- [50] Lu, Y., Li, Y., Yang, Q., Zhang, Z., Chen, Y., Zhang, S. and Peng, X.X. (2014) Suppression of Glycolate Oxidase Causes Glyoxylate Accumulation That Inhibits Photosynthesis through Deactivating Rubisco in Rice. *Physiologia Plantarum*, **150**, 463-476. <https://doi.org/10.1111/ppl.12104>
- [51] Sharkey, T.D. (1988) Estimating the Rate of Photorespiration in Leaves. *Physiologia Plantarum*, **73**, 147-152. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb09205.x>
- [52] Rachmilevitch, S., Cousins, A.B. and Bloom, A.J. (2004) Nitrate Assimilation in Plant Shoots Depends on Photorespiration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 11506-11510. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404388101>
- [53] Winkler, A., Lea, P.J., Quick, W.P. and Leegood, R.C. (2000) Photorespiration: Metabolic Pathways and Their Role in Stress Protection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **355**, 1517-1529. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0712>

- [54] Igarashi, D., Tsuchida, H., Miyao, M. and Ohsumi, C. (2006) Glutamate: Glyoxylate Aminotransferase Modulates Amino Acid Content during Photorespiration. *Plant Physiology*, **142**, 901-910. <https://doi.org/10.1104/pp.106.085514>
- [55] Schjoerring, J.K., Mack, G., Nielsen, K.H., Husted, S., Suzuki, A., Driscoll, S., Boldt, R. and Bauwe, H. (2006) Antisense Reduction of Serine Hydroxymethyltransferase Results in Diurnal Displacement of  $\text{NH}_4$  Assimilation in Leaves of *Solanum tuberosum*. *The Plant Journal*, **45**, 71-82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02598.x>
- [56] Timm, S., Nunes-Nesi, A., Parnik, T., Morgenthal, K., Wienkoop, S., Keerberg, O., Weckwerth, W., Kleczkowski, L.A., Fernie, A.R. and Bauwe, H. (2008) A Cytosolic Pathway for the Conversion of Hydroxypyruvate to Glycerate during Photorespiration in Arabidopsis. *Plant Cell*, **20**, 2848-2859. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.062265>
- [57] Xu, H.W., Zhang, J.J., Zeng, J.W., Jiang, L.R., Liu, E.E., Peng, C.L., He, Z.H. and Peng, X.X. (2009) Inducible Antisense Suppression of Glycolate Oxidase Reveals Its Strong Regulation over Photosynthesis in Rice. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 1799-1809. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp056>
- [58] Chastain, C.J. and Ogren, W.L. (1985) Photorespiration-Induced Reduction of Ribulose Biphosphate Carboxylase Activation Level. *Plant Physiology*, **77**, 851-856. <https://doi.org/10.1104/pp.77.4.851>
- [59] Chastain, C.J. and Ogren, W.L. (1989) Glyoxylate Inhibition of Ribulosebiphosphate Carboxylase/Oxygenase Activation State *In Vivo*. *Plant and Cell Physiology*, **30**, 937-944.
- [60] Lawyer, A.L., Cornwell, K.L., Gee, S.L. and Bassham, J.A. (1983) Glyoxylate and Glutamate Effects on Photosynthetic Carbon Metabolism in Isolated Chloroplasts and Mesophyll Cells of Spinach. *Plant Physiology*, **72**, 420-425. <https://doi.org/10.1104/pp.72.2.420>
- [61] Cook, C.M., Mulligan, R.M. and Tolbert, N.E. (1985) Inhibition and Stimulation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase by Glyoxylate. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, **240**, 392-401. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(85\)90044-X](https://doi.org/10.1016/0003-9861(85)90044-X)
- [62] Mulligan, R.M., Wilson, B. and Tolbert, N.E. (1983) Effects of Glyoxylate on Photosynthesis by Intact Chloroplasts. *Plant Physiology*, **72**, 415-419. <https://doi.org/10.1104/pp.72.2.415>
- [63] Campbell, W.J. and Ogren, W.L. (1990) A Novel Role for Light in the Activation of Ribulosebiphosphate Carboxylase/Oxygenase. *Plant Physiology*, **92**, 110-115. <https://doi.org/10.1104/pp.92.1.110>
- [64] Wendler, C., Putzer, A. and Wild, A. (1992) Effect of Glufosinate (Phosphinothricin) and Inhibitors of Photorespiration on Photosynthesis and Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase Activity. *Journal of Plant Physiology*, **139**, 666-671. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81708-6](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81708-6)
- [65] Bloom, A.J. (2015) Photorespiration and Nitrate Assimilation: A Major Intersection between Plant Carbon and Nitrogen. *Photosynthesis Research*, **123**, 117-128. <https://doi.org/10.1007/s11120-014-0056-y>
- [66] Ros, R., Muñoz-Bertomeu, J. and Krueger, S. (2014) Serine in Plants: Biosynthesis, Metabolism, and Functions. *Trends in Plant Science*, **19**, 564-569. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.06.003>
- [67] Busch, F.A., Sage, T.L., Cousins, A.B. and Sage, R.F. (2013) C3 Plants Enhance Rates of Photosynthesis by Reassimilating Photorespired and Respired  $\text{CO}_2$ . *Plant, Cell & Environment*, **36**, 200-212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02567.x>
- [68] Busch, F.A. (2013) Current Methods for Estimating the Rate of Photorespiration in Leaves. *Plant Biology*, **15**, 648-655. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00694.x>
- [69] Sage, R.F., Sage, T.L. and Kocacinar, F. (2012) Photorespiration and the Evolution of C4 Photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, **63**, 19-47. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105511>
- [70] Wingler, A., Lea, P.J., Quick, W.P. and Leegood, R.C. (2000) Photorespiration: Metabolic Pathways and Their Role in Stress Protection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **355**, 1517-1529. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0712>
- [71] 胡涛, 张鸽香, 郑福超, 曹钰. 植物盐胁迫响应的研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(9): 3006-3015.
- [72] Fahnenstich, H., Flugge, U.I. and Maurino, V.G. (2008) *Arabidopsis thaliana* Overexpressing Glycolate Oxidase in Chloroplasts:  $\text{H}_2\text{O}_2$ -Induced Changes in Primary Metabolic Pathways. *Plant Signaling & Behavior*, **3**, 1122-1125. <https://doi.org/10.4161/psb.3.12.7040>
- [73] Rojas, C.M. and Mysore, K.S. (2012) Glycolate Oxidase Is an Alternative Source for  $\text{H}_2\text{O}_2$  Production during Plant Defense Responses and Functions Independently from NADPH Oxidase. *Plant Signaling & Behavior*, **7**, 752-755. <https://doi.org/10.4161/psb.20429>
- [74] Zhang, Z., Xu, Y., Xie, Z., Li, X., He, Z.H. and Peng, X.X. (2016) Association-Dissociation of Glycolate Oxidase with Catalase in Rice: A Potential Switch to Modulate Intracellular  $\text{H}_2\text{O}_2$  Levels. *Molecular Plant*, **9**, 737-748. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.02.002>
- [75] 陈锦强, 李明启. 不同氮素营养对黄麻叶片的光合作用、光呼吸的影响及光呼吸与硝酸还原的关系[J]. 植物生理

学报, 1983(3): 251-259.

- [76] Evans, R.J. (1983) Nitrogen and Photosynthesis in the Flag Leaf of Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, **72**, 297-302. <https://doi.org/10.1104/pp.72.2.297>
- [77] Nishizawa, Y., Mochizuki, S., Koiwai, H., *et al.* (2015) Rice Ubiquitin Ligase EL5 Prevents Root Meristematic Cell Death under High Nitrogen Conditions and Interacts with a Cytosolic GAPDH. *Plant Signaling and Behavior*, **10**, e990801. <https://doi.org/10.4161/15592324.2014.990801>
- [78] Stitt, M., von Schaewen, A. and Willmitzer, L. (1991) "Sink" Regulation of Photosynthetic Metabolism in Transgenic Tobacco Plants Expressing Yeast Invertase in Their Cell Wall Involves a Decrease of the Calvin-Cycle Enzymes and an Increase of Glycolytic Enzymes. *Planta*, **183**, 40-50. <https://doi.org/10.1007/BF00197565>