

DOI: 10.13376/j.cbls/20240140

文章编号: 1004-0374(2024)09-1107-05



朱新广, 博士, 中国科学院分子植物科学卓越创新中心研究员, 中国科学院光合作用与环境生物学开放实验室主任; 曾获中国科学院国际合作奖(2013)、国家高层次人才特殊支持计划(2021)等; 由于发现提高光合效率的新途径, 2013年被国际光合作用协会授予“Melvin Calvin - Andrew Benson Award”。*Frontiers in Plant Sciences -- Photosynthesis and Photobiology* (Chief Editor), 同国际同行共同创立 *in silico Plants* 杂志, 是 F1000Prime 的 faculty, 编著《光合作用研究技术》。迄今发表文章 190 多篇, 被引用 21 000 次以上, H index 61, 进入 Elsevier 2020—2023 年中国最高引学者名单。



许大全, 中国科学院上海植物生理生态研究所(现名分子植物科学卓越创新中心)研究员, 博士研究生导师(2007年退休)。1981年研究生毕业后一直从事光合作用研究。1991年获国家教育委员会和国务院学位委员会授予的“做出突出贡献的中国博士硕士学位获得者”称号, 享受国务院特殊津贴。发表中文、英文论文 110 多篇, 出版专著《光合作用效率》《光合作用学》和《新编光合作用学》等。曾任《植物生理学报》主编、上海市植物生理学会理事长和上海交通大学兼职教授, 《大辞海》《辞海》分科主编。

格物致知, 造物致用——迎接光合作用 机制研究与理性设计新时代

朱新广, 许大全

(中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 上海 200032)

光合作用是最早被人类研究的植物生命过程。1771年, 普里斯特利通过实验发现, 当植物和小鼠共同置于光下的密闭容器中时, 小鼠可以维持长时间的生存。这是人类利用实验方法正式研究光合作用的开始。此后人们研究发现, 植物叶片利用光能将吸收的 CO₂ 及水分合成碳水化合物, 并释放氧气。光合作用的研究从 20 世纪中期进入快车道。通过同位素追踪实验, 美国伯克利的卡尔文实验室解析了光合 CO₂ 同化的代谢路径^[1], 其中涉及的关键代谢酶也逐次被发现。在光合作用的光反应研究中, 重大突破来源于对量子效率的研究。美国伊利诺伊

大学的艾默生等发现, 在长波红光(680 nm)的基础上再加一个波长较短的光(660 nm)时, 光合作用的量子效率会提高^[2]。这个双光增益效应意味着在光合作用中有两个光系统, 分别具有不同的光吸收特性, 协同推动光合作用运行^[3]。光合作用中电子传递链的组分后来被依次发现。后来, 基于氧气抑制光合 CO₂ 固定的现象, 伊利诺伊大学 Bill Ogren 实验室的一系列工作证明 RuBisCO 酶具有加氧活性^[4]。至此, 光合作用的光反应、碳反应(旧称暗反应)或卡尔文-本森-巴萨姆(CBB)循环及光呼吸途径都被发现。此后, 大量细致系统的研究揭示

了参与光合作用的关键蛋白及酶。关于光合作用的早期研究和详细的分子机制可以参阅 Blankenship 的新版专著^[5]。

1988 年度诺贝尔化学奖被授予德国的 Johann Deisenhofer、Robert Huber 和 Hartmut Michel 以表彰其成功解析细菌光合作用反应中心的立体结构并阐明其反应机制，这标志着光合作用研究进入一个新阶段。在这个阶段，光合作用中涉及的诸多蛋白质、蛋白质-色素复合体的精细分子及原子水平的结构被解析出来，其作用机制也从物理、化学上得以深入阐释。迄今为止，光合系统中的关键组分的蛋白质结构都已经被解析出来，比如光系统 II 捕光天线色素复合体^[6-7]、光系统 I 捕光天线色素复合体^[6]、放氧复合体^[8]、细胞色素 *b_f* 复合体^[9] 等。参与光合作用的重要酶，包括 RuBisCO^[10]、磷酸核酮糖激酶^[11] 等也被解析出来。尤其是过去 10 年来，随着冷冻电镜问世，针对特定蛋白质及复合体精细结构的解析，已经从模式植物推广到不同种类植物体，即高等植物、真核藻类和原核蓝细菌。诸多蛋白质结构的解析为阐明光合作用的作用机制提供了结构基础，使光合作用研究进入从原子及量子水平阐释其作用机制的全新时代。随着 α - 折叠及相关人工智能算法的预测能力的逐渐提升，可以预期在未来的 10~20 年，人类可以阐明所有参与光合作用的复合体的结构与功能。《新编光合作用学》概述了自光合作用被发现以来二百多年研究历史中的重要里程碑^[12]。

真核植物、藻类和原核蓝细菌的光合作用是地球上绝大多数生物赖以生存的物质与能量的根本来源。鉴于其对于生命乃至地球生态系统的重要性，光合作用本身一直处于持续不断的优化、演化过程中。光合机构本身也呈现出一个从简单到复杂的演化过程。最初的光反应仅仅有一个光系统参与，所用的电子供体也不是水，适于原始海洋生存环境；在演化过程中，逐渐形成包括两个光系统的精密的机构^[13]。光合碳代谢过程的演化历程也是一个多个组分单独进化，最后组合形成如今看到的光合机构^[13]。光合作用的演化是一个时时刻刻都在进行的过程。在生物界中光合作用的光反应和碳反应过程多种多样，通常研究的仅仅是常见的存在于真核的高等植物、藻类和原核的蓝细菌中的光合机构。可以想象，在地球上的不同生态系统中，会有多种多样的光合机构被发现。自然界存在的每一类光合机构，每一个受到正选择的氨基酸序列都暗含着一种

光合作用特化机制。利用现代科学手段研究这些变异及其物理、生理意义将为未来光合机构改造提供取之不尽、用之不竭的选项。

光合作用研究一方面是满足人类的好奇心，另一方面是学习植物利用光能生产氧气和碳水化合物的本领，从而更好地为人类提供粮食和能源，并有效维持地球的碳循环、水循环等生态过程的稳定。在能源供应方面，解析光合放氧复合体的精细结构与功能，进而利用人工合成手段实现人工放氧产氢为人类生产清洁能源是科学家一直的梦想。基于对放氧复合体原子水平结构的认识，人们目前正在致力于人工合成放氧复合体，以实现光能推动的水氧化放氧^[14]；与此同时，基于电解水生产氢气，并同 CO₂ 反应形成甲醇的策略目前已经达到中试阶段^[15]，显示出巨大应用前景 (https://english.cas.cn/newsroom/research_news/chem/202011/t20201102_247124.shtml)。在过去的十年中，人工光合作用利用光电化学和电化学方法有效地生产氢和 CO₂ 还原成燃料已经取得不少重要进展^[16]。在利用物理化学手段模拟光合作用的光反应的同时，利用合成生物学手段重建光合 CO₂ 固定途径也获得重大进展。尤其可喜的是基于 CO₂ 的全人工淀粉合成也获得成功^[17]。这些模拟光合作用的成功预示着人类对光合作用的研究正在经历一场重大的变革。在这个阶段，我们对光合作用的研究，已经不再满足于认识其作用机制，而是朝着模拟光合作用，设计光合作用，利用光合作用为人类提供能源、粮食方面迈出了坚实的一步。

尽管当前人工光合作用处于光合作用研究的最前沿，标志着人类认识自然、改造自然的壮举进入一个崭新的阶段。然而，在全球尺度上，从为人类大规模提供粮食、能源的角度来看，改造植物本身，提高植物或者作物的光能利用效率仍然是我们利用光合作用造福人类的最重要途径。如前所述，自然界存在各式各样的光合机构，这些机构都是作物为适应不同生态环境而逐步演化形成的。那么，作物光能利用效率改造的空间有多大？分析表明，当前作物光能利用效率仅仅是理论上的 1/3 左右^[18]。考虑到当前的光合机构完全是基于当前的环境，如果进行重新设计及创造，改造的潜力就更大。利用合成生物学手段，充分利用系统模型指导，已经在光破坏防御改造^[19-21]、卡尔文循环改造^[22-24] 等方面取得重大进展。自然界中不同类型的生命体之间的共同语言是核苷酸序列，因此我们完全可以将不同生物里面的具有高光效特征的模块、元件——核苷

酸序列引入到作物中, 从而实现光能利用效率的大幅度提升^[25]。

正如在工业中要进行一个系统的优化及设计需要针对该系统的数学模型一样, 要开展光合作用的系统设计及优化, 也需要建立光合作用的系统模型。该模型需要跨越细胞、叶片、冠层及生态系统等不同层次, 能够支持针对特定系统的光合设计^[26]。同时, 要实现光合机构的再造, 需要具备能精确改造生物光合机构的能力。在这个方面, 各类生物技术尤其是基因组编辑技术的发展, 为实现系统模型鉴定出来靶点的改造提供了前所未有的强有力工具^[27]。在历史上, 曾经推动作物产量提升的关键因素包括作物的矮化、株型改良、杂种优势利用等; 可以预计, 基于光合作用的系统模型及基因改造或基因编辑的作物高光效改良将成为未来实现作物高产的全新动力。

从全球来看, 粮食危机、能源危机和环境危机其实从来就没有远离我们; 我们生活的世界处于一个脆弱的平衡之中。乌克兰危机引发全球性的粮食危机、能源危机, 已经明显地证明了这一点。发展新策略, 确保粮食安全、能源安全, 仍然是当前社会面临的最重要的挑战。改良光合效率, 同时减少光合作用过程中的资源消耗, 尤其是氮肥、磷肥及水分消耗, 将为应对当前面临的这些共性挑战提供核心技术。当前的光合作用研究, 一方面仍然是自然科学领域中最具有挑战性的领域, 比如阐明植物水氧化分解的物理机制、光能被吸收后的耗散途径及其调控机制、环式电子传递的调控、RuBisCO的催化机制、C₄植物及其他高光效的分子机制等, 都是植物学、物理、化学等领域最核心的科学问题; 另一方面, 针对这些问题, 系统地开展光合作用效率的优化、设计与再造研究, 发展光合作用系统改造需要的叶绿体转化、基因编辑体系, 从而推动光合作用合成生物学的大规模发展, 推动植物高光效改良及育种技术体系, 也是当前自然科学研究服务于人类的一个最佳竞技场。

在这一背景下, 我们推出这期光合作用研究专辑, 其目的之一是简述当前光合作用研究的各个侧面, 二是展示当前光合作用效率改良的主要进展^[28]。该专辑首先通过文情分析, 总结了当前光合合成生物学的国内国际研究战略规划、文章发表、技术焦点、专利布局、产业化格局及未来研发重点^[29]; 进而朱新广团队系统介绍了光合系统建模及其基于光合系统模型的光合效率改良途径^[30]。在这个整体介

绍的基础上, 专辑分为三个方面系统介绍了光合作用基于光反应、碳代谢、气体扩散等方面的光合研究现状及合成生物学拓展研究, 最后介绍了当前光合作用在水稻育种中的应用现状及未来趋势。

在光反应方面, 林荣呈研究员从叶绿素合成相关酶的活性、叶绿体与核之间的信号传递、核基因表达调控等不同层面系统介绍叶绿素合成调控机制^[31]; 翁羽翔团队及合作者系统介绍当前光合非光化学猝灭(NPQ)领域的分子机制及基于此的作物改造策略^[32]; 许大全研究员与陈根云研究员针对改善光吸收的关键改造策略及途径进行了系统综述^[32]; 米华玲研究员及朱新广研究员介绍环式电子传递的调控及改造策略^[34]; 卢从明团队系统介绍了植物高光防御机制、研究现状及未来研究重要布局^[35]; 徐晓玲团队介绍了不放氧光合作用的电子传递及光合固碳过程^[36]; 马为民团队介绍了藻类光合制氢领域的进展及展望^[37]。

在碳代谢方面, 首先刘翠敏团队综述CBB途径以及中间代谢物与产物的利用, 以及11个反应酶和非酶因素对循环的调控作用, 重点阐述核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBisCO)对循环及自身活性的调控, 并展望CBB循环未来的研究^[38]; 彭新湘团队系统介绍光呼吸的演化、调控及遗传改良, 并着重介绍光呼吸之路改造在高光效改良方面的重要应用^[39]; 黄伟超团队针对光合产物在叶绿体内的代谢网络及其向质外运输的调控途径进行系统综述^[40]; 张卫文团队系统介绍了基于蓝细菌的光合合成生物学工具发展、光合碳固定通路改造, 并针对该领域的发展进行了系统展望^[41]; 路铁刚团队介绍了C₄水稻创建在代谢及花环结构重建领域的最新进展^[42]; 朱新广团队系统综述了C₄光合作用的进化分子历程, 并提出未来基于进化的C₄原型创制路线^[43]。

在气体扩散领域, 首先张亚黎团队介绍了影响叶肉导度的物理因素、生化因素、环境因素, 并介绍了在人工选择过程中叶肉导度的改变^[44]; 王愔团队及合作者系统介绍了气孔运动及发育的调控机制、光合作用对气孔导度的控制及基于气孔改造的高光效改造策略^[45]; 最后, 常硕其研究员系统介绍了当前水稻育种与光合作用的关系、当前育种中光合研究的支撑作用, 并提出未来光合研究支撑育种面临的焦点难点问题^[46]。

通过本专辑我们看到, 光合作用研究正在走向一个全新的历史阶段。长期以来, 不同尺度的光合

作用基础研究,正在逐步走向系统整合及定量设计;这些新知识,结合各类现代生物技术,正在推动光合作用研究走向定向定制的新阶段。可以预期,基于光合作用基础研究的系统生物学及合成生物学研究将为人类提供更加丰富的粮食、能源及高价值产品,并为建立一个绿色可持续的地球生态系统做出其不可替代的贡献。

[参 考 文 献]

- [1] Bassham JA, Benson AA, Kay LD, et al. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of carbon dioxide acceptor. *J Am Chem Soc*, 1954, 76: 1760-70
- [2] Emerson R. Dependence of yield of photosynthesis in long wave red on wavelength and intensity of supplementary light. *Science*, 1957, 125: 746
- [3] Rabinowitch GE. *Photosynthesis*[M]. 1 ed. New York: John Wiley & Sons Inc., 1969: 172
- [4] Ogren WL. Affixing the O to Rubisco: discovering the source of photorespiratory glycolate and its regulation. *Photosyn Res*, 2003, 76: 53-63
- [5] Blankenship RE. *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*[M]. New York: John Wiley & Sons Inc, 2021
- [6] Qin X, Suga M, Kuang T, et al. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science*, 2015, 348: 989-95
- [7] Liu ZF, Yan HC, Wang KB, et al. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 angstrom resolution. *Nature*, 2004, 428: 287-92
- [8] Umena Y, Kawakami K, Shen JR, et al. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature*, 2011, 473: 55-60
- [9] Kurisu G, Zhang HM, Smith JL, et al. Cramer, structure of the cytochrome *b₆f* complex of oxygenic photosynthesis: tuning the cavity. *Science*, 2003, 302: 1009-14
- [10] Spreitzer RJ, Salvucci ME. RUBISCO: structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme. *Ann Rev Plant Biol*, 2002, 53: 449-75
- [11] Yu A, Xie Y, Zhang H, et al. Photosynthetic phosphoribulokinase structures: enzymatic mechanisms and the redox regulation of the calvin-benson-bassham cycle. *Plant Cell*, 2020, 32: 1556-73
- [12] 许大全. 新编光合作用学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2022
- [13] Blankenship RE. Early evolution of photosynthesis. *Plant Physiol*, 2010, 154: 434-8
- [14] Zhang C, Chen C, Dong H, et al. A synthetic Mn₄Ca-cluster mimicking the oxygen-evolving center of photosynthesis. *Science*, 2015, 348: 690
- [15] Shih CF, Zhang T, Li J, et al. Powering the future with liquid sunshine. *Joule*, 2018, 2: 1925-49
- [16] Lin Z, Yuan Y, Ye M. *Artificial Photosynthesis from Materials to Devices*[M]. New York: Nova Science Publishers, Inc, 2000
- [17] Cai T, Sun H, Qiao J, et al. Cell-free chemoenzymatic starch synthesis from carbon dioxide. *Science*, 2021, 373: 1523-7
- [18] Zhu XG, Long SP, Ort DR. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr Opin Biotechnol*, 2008, 19: 153-9
- [19] Zhu XG, Ort DR, Whitmarsh J, et al. The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies. A theoretical analysis. *J Exp Bot*, 2004, 55: 1167-75
- [20] Kromdijk J, Głowacka K, Leonelli L, et al. Long, improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2016, 354: 857-61
- [21] De Souza AP, Burgess SJ, Doran L, et al. Soybean photosynthesis and crop yield are improved by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2022, 377: 851-4
- [22] Zhu XG, de Sturler E, Long SP. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm. *Plant Physiol*, 2007, 145: 513-26
- [23] López-Calcagno PE, Brown KL, Simkin AJ, et al. Stimulating photosynthetic processes increases productivity and water-use efficiency in the field. *Nat Plants*, 2020, 6: 1054-63
- [24] Rosenthal D, Locke A, Khozaei M, et al. Over-expressing the C₃ photosynthesis cycle enzyme Sedoheptulose-1-7 Bisphosphatase improves photosynthetic carbon gain and yield under fully open air CO₂ fumigation (FACE). *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 123
- [25] Zhu XG, Ort DR, Parry M, et al. A wish list for synthetic biology in photosynthesis research. *J Exp Bot*, 2020, 71: 2219
- [26] Zhu XG, Lynch JP, LeBauer DS, et al. Long, plants *in silico*: why, why now and how? an integrative platform for plant systems biology research. *Plant Cell Environ*, 2016, 39: 1049-57
- [27] Yin K, Gao C, Qiu JL. Progress and prospects in plant genome editing. *Nat Plants*, 2017, 3: 17107
- [28] 朱新广, 许大全. 格物致知, 造物致用——迎接光合作用机制研究与理性设计新时代. *生命科学*, 2024, 36: 1107-11
- [29] 阮梅花, 熊燕, 刘晓. 光合作用合成生物学产学研现状及趋势. *生命科学*, 2024, 36: 1112-22
- [30] 刘扶桑, 宋青峰, 于桂朝, 等. 光合作用系统模型与作物高光效改良. *生命科学*, 2024, 36: 1123-40
- [31] 李玉红, 林荣呈. 叶绿素合成调控研究进展. *生命科学*, 2024, 36: 1141-8
- [32] 阮美霞, 朱新广, 翁羽翔. 高等植物捕光天线蛋白的NPQ调控机制及其优化. *生命科学*, 2024, 36: 1149-59
- [33] 许大全, 陈根云. 改善光合作用的光捕获. *生命科学*, 2024, 36: 1160-7
- [34] 米华玲, 朱新广. 光合电子传递及其改善. *生命科学*, 2024, 36: 1168-74

- [35] 杨书蕊, 卢从明. 用合成生物学改善光合作用的强光抗性. 生命科学, 2024, 36: 1175-84
- [36] 沈洁洁, 辛吉瑀, 徐晓玲. 不放氧光合细菌的光合电子传递和固碳. 生命科学, 2024, 36: 1185-204
- [37] 冯悦斌, 於祯加, 聂梓源, 等. 我国藻类光合制氢研究的进展、挑战和未来. 生命科学, 2024, 36: 1205-12
- [38] 李春荣, 张馨, 刘翠敏. 卡尔文-本森-巴萨姆循环的调节. 生命科学, 2024, 36: 1213-25
- [39] 朱国辉, 张智胜, 彭新湘. 光呼吸演化、调控与遗传改良. 生命科学, 2024, 36: 1226-39
- [40] 黄伟超, 毕永红. 藻类和陆生植物中光合产物的运输对光合作用的调控机制. 生命科学, 2024, 36: 1240-9
- [41] 汪浩, 张芬芳, 陈磊, 等. 基于合成生物学改造蓝细菌的光合碳固定. 生命科学, 2024, 36: 1250-9
- [42] 张丽影, 张治国, 路铁刚. 挑战与突破: C4水稻工程化探索. 生命科学, 2024, 36: 1260-7
- [43] 吕明菊, 倪晓祥, 赵永耀, 等. C4光合作用的演化和遗传. 生命科学, 2024, 36: 1268-78
- [44] 张玉洁, 孙东升, 雷长英, 等. 植物叶肉导度影响因素研究进展. 生命科学, 2024, 36: 1279-88
- [45] 刘梦龙, 魏健, 任姿蓉, 等. 气孔研究进展: 从保卫细胞到光合作用. 生命科学, 2024, 36: 1289-304
- [46] 常硕其, 粟琳, 欧阳翔. 水稻产量提高与光合作用之间的关系. 生命科学, 2024, 36: 1305-10