

DOI: 10.13376/j.cbls/20240146

文章编号: 1004-0374(2024)09-1168-07



米华玲, 中国科学院分子植物科学卓越创新中心(前上海生命科学研究院植物生理生态研究所)植物分子遗传学国家重点实验室、光合与环境生物学实验室研究员, 博士生导师, 《植物生理与分子生物学学报》编委。长期以来从事类囊体膜 NAD(P)H 脱氢酶复合体 (NDH-1) 的结构与生理功能的研究, 在国际上首次证明了蓝藻类囊体膜 NDH-1 介导围绕光系统 I 的循环电子传递 (Mi et al., 1992, 1994, 1995), 两篇相关的论文入选 1997 年度日本植物生理学会论文奖; 迄今, 经常被国际学术刊物引用, 2008 年入选日本植物生理学界近 50 年影响度最高的论文。主持和参与多项国家基金项目, 包括国家自然科学基金委面上项目、科技部重点研发项目、中国科学院先导 B 项目、农业部转基因专项等。研究组以蓝藻、水稻和拟南芥为模式系统, 在分子水平、蛋白质水平和生化水平上研究关键调控蛋白的作用机理。主要研究方向包括: 类囊体膜 NADPH 脱氢酶复合体的结构与功能研究、CO₂ 浓缩机制的调控机理研究。

光合电子传递及其改善

米华玲*, 朱新广

(中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 上海 200032)

摘要: 光合电子传递是继光能化学反应之后的光反应过程, 包括线性电子传递和围绕光系统 I 的环式电子传递两种类型。线性电子传递产生 ATP 和 NADPH, 用于光合碳同化; 而环式电子传递只产生 ATP, 没有 NADPH 的形成。在原核光合生物蓝藻中, 还有光合电子传递的电子共用电子载体的交替电子传递途径。在正常条件下, 线性电子传递为主要途径, 环式电子传递占的比例很小; 但在特殊时期, 如稻麦灌浆期以及变动的环境条件下, 环式电子传递会被诱导, 从而发挥光破坏防御作用。本文综述光合电子传递的相关研究, 并分析其遗传改造的可行性。

关键词: 光合电子传递; 线性电子传递; 围绕光系统 I 的环式电子传递; CO₂ 吸收; 光破坏防御

中图分类号: Q945.11 **文献标志码:** A

Photosynthetic electron transports and their improvements

MI Hua-Ling*, ZHU Xin-Guang

(Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract: Photosynthetic electron transport is one of the light reaction processes after light energy absorption and excitation. It includes two types, i.e. linear electron transport and cyclic electron transport around photosystem I, where linear electron transport produces ATP and NADPH while cyclic electron transport produces only ATP without formation of NADPH. There are several alternative electron transports in prokaryotic organism cyanobacteria. Under optimal conditions, linear electron transport is a main pathway and the proportion of cyclic

收稿日期: 2024-02-15; 修回日期: 2024-09-11

基金项目: 上海市“科技创新行动计划”基础研究项目(23JC1403900); 国家重点研发计划(2020YFA0907600)

*通信作者: E-mail: mihl@cemps.ac.cn

electron transport is very small, but in special periods, such as the grain filling stage of rice or wheat and changing environmental conditions, cyclic electron transport could be induced and play a protective role. In this mini-review, we summarize the relative researches on photosynthetic electron transport, and analyze the feasibility of its molecular modification for crops.

Key words: photosynthetic electron transport; linear electron transport; cyclic electron transport around photosystem I; CO₂ uptake; photoprotection

光合作用电子传递有两种不同途径: 线性电子传递 (linear electron transport, LET) 和围绕光系统 I 的环式电子传递 (cyclic electron transport around photosystem I, CET)^[1-2], 涉及两个光系统 (光系统 I 和 II, PSI、PSII), 它们之间的电子传递由细胞色素 *b₆f* 复合物 (Cyt *b₆f*) 介导, 耦联类囊体膜间质侧的质子跨膜向类囊体腔内转移, 形成膜内外质子浓度差 (ΔpH), 以驱动 ATP 合酶合成 ATP。与 LET 形成对照, CET 将电子从 PSI 还原侧传递回质醌池 (plastoquinone pool, PQ pool), 只需要 PSI 光化学反应参与就可以与 Cyt *b₆f* 产生 ΔpH , 此过程只产生 ATP, 不会积累 NADPH。被子植物中有两种部分冗余的 CET 途径, 这两种途径都依赖铁氧还蛋白 (Fd) 还原 PQ。在蓝藻和 C₄ 植物中, CET 主要是由叶绿体 NADPH 脱氢酶类 (NDH) 复合物介导; 而在 C₃ 植物中, CET 主要是由 PGR5/PGR1 (质子梯度调控蛋白 5/质子梯度调节类蛋白 1) 介导。原核光合生物蓝藻没有细胞器, 其呼吸电子传递链利用质醌代替泛醌; Fd 的电子还可以通过硝酸还原酶 (NAR) 或亚硝酸还原酶 (NIR) 参与硝酸盐和亚硝酸盐的代谢过程, 细胞质的代谢产物如糖原等经糖酵解进入呼吸代谢, 在 NDH-1 的作用下传递给光合电子载体 PQ, 经末端氧化酶把电子交给氧分子。在厌氧条件下, Fd 的电子传递经氢化酶 (Hox) 产生氢气^[3], 这些旁路电子传递途径被称为交替电子传递途径。光合电子传递途径如图 1 所示。

叶绿体或蓝藻细胞的电子传递是在 PSII 反应中心叶绿素 (P680) 和 PSI 反应中心叶绿素 (P700) 吸收光能发生电荷分离即原初反应 (光反应) 后进行的。来自 PSII 的电子还原质醌池的质醌, 经 Cyt *b₆f* 复合物, 再由可移动的电子递体蓝素把电子带给 PSI 使 Fd 还原, 这种具有强还原势的还原产物将电子传递给 NADP⁺ 从而形成 NADPH, 该途径被称为线性电子传递。当电子流通过质醌池以及 Cyt *b₆f* 复合物时, 产生跨类囊体膜质子浓度差, 推动 ATP 合酶合成 ATP。线性电子传递在类囊体腔内进行水裂解, 在外类囊体膜侧进行 NADP⁺ 还原。电子还可以从

PSI 还原侧的 Fd 传递回质醌池, 经过叶绿体末端氧化酶或蓝藻的细胞色素 *c* 末端氧化酶将电子交给氧分子, 这条途径被称为环式电子传递。环式电子传递只需要 PSI 光化学反应参与就可以与质醌池或 Cyt *b₆f* 产生 ΔpH , 此过程只产生 ATP, 不会积累 NADPH。

在 20 世纪 80 年代中期, 日本两个实验室分别在苔藓^[4] 和烟草^[5] 的叶绿体基因组中发现编码线粒体 NADH-泛醌氧化还原酶 (复合体 I) 亚基的高度同源开放阅读框 (*ndh* 基因)。之后, 人们开始寻找其基因产物 NDH 的分子实体, 通过反向遗传学、蛋白质组学等手段先后鉴定出至少 17 个 NDH 亚基。NDH 复合体参与 CET 的实验证据首先来自蓝藻的研究^[6-9]。通过对蓝藻集胞藻 PCC6803 的 NDH-B 缺失突变体的 P700 氧化还原速率和叶绿素荧光动力学等生理生化特性进行分析, 首次证明 NDH 不仅参与呼吸电子传递而且参与 CET。随后, 对高等植物叶绿体 *ndh* 基因缺失突变体的研究工作也证明 NDH 复合体参与 CET, 该途径对抗霉素 A 不敏感^[10-13]。由于 NDH 位于高等植物叶绿体间质类囊体膜上, 推测 NDH 位于 PSI 附近进行 CET 的区域^[10, 12-16]。根据热耗散减少可导致叶绿素荧光发射增强的原理, 研究人员分离到一种缺失质子梯度调节蛋白的拟南芥突变体 *pgr5*, 发现这种类囊体膜蛋白 PGR5 参与由 Fd 到质醌的 CET 途径, 该途径与跨膜质子梯度的建立有关, 并对抗霉素 A 敏感^[17], 可能参与植物抵御强光胁迫^[18]。由此推测, 由 PGR1/PGR5 介导的 CET 途径的主要功能是光破坏防御和调节 NADPH/ATP 的比例, 而由 NDH 介导的 CET 途径的主要功能是防止间质电子受体的过度还原^[19]。在蓝藻中, NDH 还参与 CO₂ 吸收^[20], 两条途径在一定程度上互为补充, 不能同时缺失^[21]。通过对拟南芥 *pgr1* 突变体的研究进一步发现, PGR1 可能与 PGR5 相互作用, 共同调节围绕 PSI 的循环电子传递^[22]。进一步的研究证实, PGR1 作为铁氧还蛋白-质醌还原酶 (ferredoxin-plastoquinone reductase, FQR), 依赖于 PGR5 从 Fd 接收电子, 然

后去还原 PQ。这条由 PGRL1/PGR5 介导的循环电子传递途径对抗霉素 A 敏感^[23]。

1 光合环式电子传递的功能

综合国际上的有关研究工作, CET 的功能有如下几方面 (图 2):

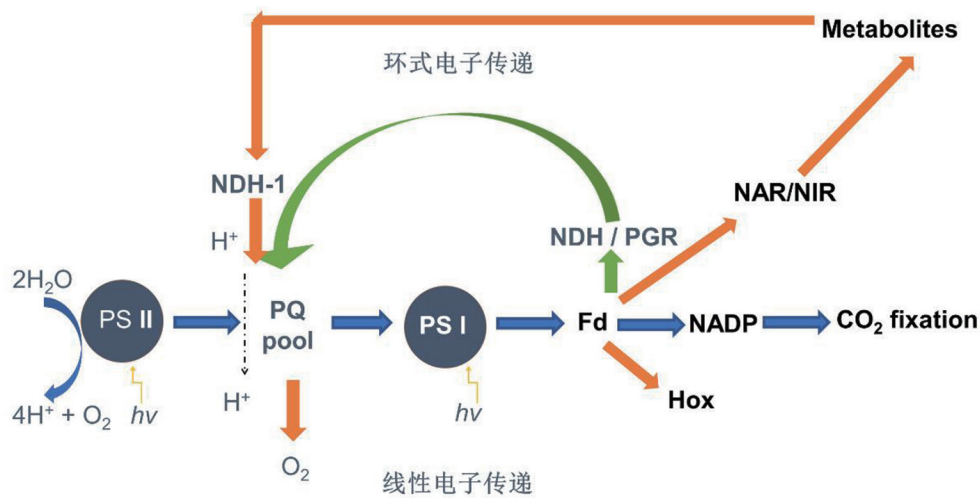
1.1 调节光能分配

激发能在两个光系统之间的再分配 (即状态转换) 主要是调节两个光系统光激发的不平衡, 也是植物防止反应中心遭受过多激发能引起的光破坏的一种防御机制。NDH 通过 CET 参与激发能在两个光系统之间的再分配 (状态转换), 蓝藻 NDH 失活

的突变体丧失状态转换的功能, 被锁定在状态 1。NDH 介导的 CET 可能通过影响质醌的氧化还原状态, 从而参与激发能的再分配^[24]。CET 和呼吸电子传递通过调节集胞藻 6803 藻胆体的移动, 参与激发能在两个光系统的分配^[25]。拟南芥的 NDH 途径通过影响醌池的氧化还原状态, 从而参与状态转换^[26]。

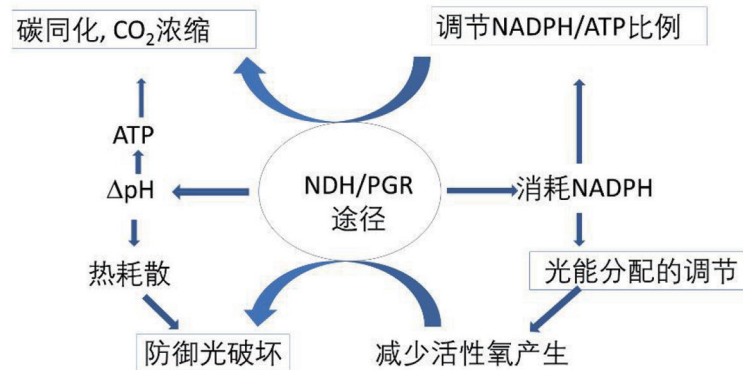
1.2 调节蓝藻无机碳运输

蓝藻之所以能够适应水中低 CO₂ 浓度环境, 是由于它们能够提高 Rubisco 活性部位周围的 CO₂ 浓度, 弥补 Rubisco 对 CO₂ 亲和力低的缺陷, 从而有效地同化 CO₂^[27]。这种适应低 CO₂ 的机制被称为



蓝色箭头代表线性电子传递途径; 绿色箭头代表环式电子传递途径; 橘色箭头代表交替电子传递途径。

图1 光合电子传递途径示意图



由NDH或PGR介导的环式电子传递消耗NADPH, 能够调节不同发育时期或胁迫条件下的NADPH/ATP比例, 以保障光合碳同化以及蓝藻CO₂浓缩机制(CCM)的运转; 同时, 依赖环式电子传递产生的跨类囊体膜质子浓度差(ΔpH)耦联循环光合磷酸化, 产生额外ATP, 用于光合碳同化和CCM, 参与胁迫条件下的热耗散过程, 发挥光破坏防御作用; 环式电子传递最终将电子交给氧分子, 使醌池相对氧化, 调节激发能在两个光系统之间的分配, 防止光系统的过还原, 减少高温、高光胁迫条件下活性氧的产生, 参与植物的光保护防御机制。

图2 光合环式电子传递的功能

蓝藻 CO₂ 浓缩机制 (CO₂-concentrating mechanisms, CCM)。蓝藻的 CCM 和无机碳运输都是消耗 ATP 的过程。NDH 的亚基 NdhB 所在的 NDH 复合体参与蓝藻的呼吸作用和 CET, 为 CO₂ 吸收提供所需能量^[28-29]。根据蓝藻 NDH 不同亚基缺失突变体的研究结果, 推测 NDH 为蓝藻 CCM 提供 ATP, 参与对 CO₂ 的吸收^[20]。此外, NDH 亚基的表达及其活性为低 CO₂ 浓度所诱导, 推测 NDH 介导的 CET 参与蓝藻 CCM^[30]。通过研究 NDH 对高低 CO₂ 浓度的响应, 提出 CO₂ 可作为信号, 调控 NDH 的表达; 同时, NDH 也反过来对碳同化进行调节。CO₂ 浓度的高低影响集胞藻 6803 和嗜热聚球藻 NDH 复合体的活性和构成: 当将蓝藻细胞从高 CO₂ 浓度转至低 CO₂ 浓度时, NDH-1L 活性下调, 而 NDH-1M 上调, 并且 NDH 亚基的表达量也增加^[31]。根据功能分析结果认为, NDH-1L 主要参与细胞呼吸和光异养, NDH-1MS 和 CO₂ 的吸收有关, 而 NDH-1M 参与的 CET 为 CO₂ 吸收提供所需能量; 在 *ndhB* 缺失突变体中检测不到 NDH-1L 和 NDH-1M 复合体, 但是当培养在 pH 8.3 的低 CO₂ 浓度条件下时, 细胞能产生 NDH-1S 复合体并且可以利用 HCO₃⁻, 这说明低 CO₂ 诱导的 NDH-1S 复合体不能单独承担转运 CO₂ 的功能, 必须由 NDH-1MS 共同作用。

1.3 抵御环境胁迫

强光会抑制光合作用, 过多的光能甚至造成 PSII 反应中心被破坏, 而 CET 参与将多余的光能通过热耗散机制无害地散失, 从而保护植物免受强光引起的光损伤。CET 通过产生跨膜质子梯度对 PSII 下游进行调节从而减轻光抑制。在高温条件下, 缺失 NDH-C、K、J 亚基的烟草突变体较野生型更早地出现叶片萎蔫、茎部褐变等表型; 经过进一步研究发现, 其叶片中积累了过氧化氢^[32-33]。另外, 低浓度亚硫酸氢钠诱导的 NDH 途径能够减轻烟草暗光转换期间过氧化氢引起的光氧化胁迫^[34-35], 而光下增强的拟南芥 PGR5 途径发挥光破坏防御作用^[36]。PGR5 在拟南芥适应波动的光照条件方面也发挥关键作用^[37], 拟南芥的 CET 与光呼吸途径协同保护植物免受波动光胁迫, 从而维持有效的光合作用效率^[38]。这些结果都表明 CET 可以耗散过多的激发能, 从而缓解光氧化胁迫。在番茄响应低温环境时, PGR5 和 NDH 介导的环式电子传递都发挥光破坏防御作用^[39]。研究还发现, 拟南芥 PGRL1 通过氧化还原缓解光强变化引起的光抑制, 优化光合作用^[40]。叶绿体的氧化还原平衡对于光合作用的

有效运转十分重要, PGR 途径与硫氧还蛋白 (Trx) 系统共同参与维持叶绿体内的氧化还原平衡, 维持光合作用活性^[41]。

2 改善光合电子传递的策略

2.1 敲除竞争途径

不同电子传递途径之间存在竞争关系, 改善特定途径电子传递速率最为有效的方法是利用分子生物学手段, 通过同源重组敲除参与竞争途径的关键基因^[3]。例如, 在集胞藻 6803 中敲除三个编码末端氧化酶的基因, 可阻止电子从醌池到氧分子的传递, 从而使得细胞外到铁氰化钾的电子传递速率增加 24 倍^[42]。然而, 这样大幅度的增加主要来自依赖储存代谢物的有氧呼吸的电子传递途径; 而在光下, 用于 CO₂ 同化的电子传递主要来源于光反应过程, 即由水的光裂解产生。集胞藻中的双向氢化酶 Hox 从 Fd 接受电子, 敲除竞争的 Fd 电子受体可以显著促进光下产氢^[43]。

2.2 控制电子受体的定位

电子载体的位置对于电子的有效供应以及交替电子传递途径之间的竞争至关重要。因此, 控制重要电子传递组分在超分子组织中的位置是加强特定电子传递途径的一个有希望的策略。通过基因突变, 可使两个通常独立的复合体结合在一起。PSI 的受体侧是产生最大还原力的位点, 而 PSI 有几个亚基暴露在间质侧, 有利于和其他蛋白的结合。一个成功的例子是, 将集胞藻的双向氢化酶结合在其 PSI 截短的 PsaD 亚基上, 结果显示该突变体在厌氧条件下依赖光的产氢速率显著增强, 这可能是由于电子从 PSI 受体侧的铁硫簇直接转移到了氢化酶; 该突变体还能够光自养生长, 这表明氢化酶能够在 PSI 受体侧与 Fd 有效地竞争电子, 但不会完全阻断 Fd 和 FNR 参与电子传递途径^[44]。

2.3 融合异源电子受体

β -变形杆菌的氢化酶具有较强的耐氧性, 并且可能避免蓝藻光合放氧对产氢的影响。将集胞藻 PSI 组装复合物以及从 *Ralstonia* 中分离的氢化酶和 PSI 的 PsaE 亚基融合, 能在体外光下高效产氢^[45]。

2.4 导入或过表达 PGR5、黄素二铁蛋白以加强 CET

将火炬松的 *pgr5* 基因在拟南芥中过表达, 可加强转基因植株的环式电子传递, 使其 PSI 能够耐受强光胁迫, 从而提高转基因植株在高光、干旱条件下的存活率^[46]。然而, 在三角褐指藻中过表达

PGRL1 却导致生长速率和表观 PSII 活性显著降低^[47], 这可能与 *PGRL1* 不是三角褐指藻环式电子传递调控因子有关; 此外, 蓝藻的 *PGR5* 与 *PGRL1* 不足以调节环式电子传递^[48]。

将另苔藓的黄素二铁蛋白导入 *PGR5* (*pgr5-RNAi*) 和 *NDH* (*crr6* 突变) 都缺失的水稻双突变体中, 创建一条新的光合环式电子传递通路, 这条途径将过剩的电子传递给氧分子, 从而达到耗散过剩激发能, 缓解波动光引起的 PSI 光损伤, 但又不与光合碳同化竞争电子的目的^[49]。

2.5 C₄植物中的CET改造

在 C₄ 植物中, 环式电子传递起到至关重要的作用。与 C₃ 光合作用相比, C₄ 光合作用固定 1 分子 CO₂ 需要 2 分子 ATP, 多需要的 ATP 通常由增加的环式电子传递提供^[50]。在 C₄ 植物中, *PGR5* 依赖的和 *NDH* 依赖的两种环式电子传递都增加^[51], 暗示两种环式电子传递在 C₄ 光合作用中都起到重要作用。近期的研究表明, 在 C₄ 光合作用中, *NDH* 依赖的环式电子传递起到非常重要的作用。一方面, 要维持高效的 C₄ 光合作用效率, 维管束鞘细胞内需要维持高度氧化的状态^[52]; 另一方面, 在 *NDH* 依赖的环式电子传递缺失突变体中, NADPH:NADP 大幅度提高^[53]。这两个证据表明, *NDH* 依赖的环式电子传递能够维持维管束鞘细胞相对较高的氧化态, 从而维持 C₄ 光合作用的高效进行。因此, 在 C₄ 光合作用中, 要大力提高 *NDH* 依赖的环式电子传递能力。在 C₄ 植物黄顶菊中过表达 *PGR5* 可以增加 PSI 下游的电子库, 但不影响光合碳同化^[54]。

目前对于在 C₄ 光合作用中如何上调 *NDH* 依赖的环式电子传递尚不清楚, 然而大量在 C₃ 植物中的研究表明氧化还原状态可能是影响 *NDH* 表达的关键调控因子。在拟南芥中, 抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidases) 的诱导表达可以有效地抑制 *NDH-A* 及 *NDH-D* 的表达^[55]; 无论是外源施加, 还是内源过表达过氧化氢, 都可以诱导 *NDH* 的环式电子传递^[56]。

大量证据表明, 环式电子传递以及其他交替电子传递对于维持 C₃ 和 C₄ 光合作用至关重要。改善电子传递是提高作物光合效率的有效途径之一。当前, 环式电子传递的调控机制还远未被揭示出来, 这极大地限制了基于环式电子传递的作物光合效率的改造。将来, 通过基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学、生物信息学以及网络调控模型等研究手段的有效结合, 系统验证关键调控基因, 有

望阐明控制 CET 的关键调控因子, 从而通过有效调控 CET 实现提高光能利用效率的总目标。

[参 考 文 献]

- [1] 米华玲, 沈允钢. 电子传递与磷酸化[M]//陈晓亚, 薛红卫. 植物生理与分子生物学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2012
- [2] Joliot P, Johnson GN. Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108: 13317-22
- [3] Mullineaux CW. Improving the transport of electrons[M]//Ruban A, Foyer CH, Murchie EH. Photosynthesis in action. Harvesting light, generating electrons, fixing carbon. New York: Academic Press, 2022: 161-74
- [4] Ohyama K, Fukuzawa H, Kohchi T, et al. Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA. *Nature*, 1986, 322: 572-4
- [5] Shinozaki K, Ohme M, Tanaka M, et al. The complete nucleotide-sequence of the tobacco chloroplast genome - its gene organization and expression. *EMBO J*, 1986, 5: 2043-9
- [6] Mi H, Endo T, Schreiber U, et al. Donation of electrons from cytosolic components to the intersystem chain in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002 as determined by the reduction of P700⁺. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33: 1099-105
- [7] Mi HL, Endo T, Schreiber U, et al. Electron donation from cyclic and respiratory flows to the photosynthetic intersystem chain is mediated by pyridine nucleotide dehydrogenase in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33: 1233-7
- [8] Mi H, Endo T, Schreiber U, et al. NAD(P)H dehydrogenase-dependent cyclic electron flow around photosystem-I in the cyanobacterium *Synechocystis* 6803 - a study of dark-starved cells and spheroplasts. *Plant Cell Physiol*, 1994, 35: 163-73
- [9] Mi H, Endo T, Ogawa T, et al. Thylakoid membrane-bound, NADPH-specific pyridine nucleotide dehydrogenase complex mediates cyclic electron transport in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36: 661-8
- [10] Burrows PA, Sazanov LA, Svab Z, et al. Identification of a functional respiratory complex in chloroplasts through analysis of tobacco mutants containing disrupted plastid *ndh* genes. *EMBO J*, 1998, 17: 868-76
- [11] Kofler W, Koop HU, Wanner G, et al. Mutagenesis of the genes encoding subunits A, C, H, I, J and K of the plastid NAD(P)H-plastoquinone-oxidoreductase in tobacco by polyethylene glycol-mediated plastome transformation. *Mol Gen Genet*, 1998, 258: 166-73
- [12] Shikanai T, Endo T, Hashimoto T, et al. Directed disruption of the tobacco *ndhB* gene impairs cyclic electron flow around photosystem I. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1998, 95: 9705-9
- [13] Horváth EM, Peter SO, Joet T, et al. Targeted inactivation

- of the plastid *ndhB* gene in tobacco results in an enhanced sensitivity of photosynthesis to moderate stomatal closure. *Plant Physiol*, 2000, 123: 1337-50
- [14] Nixon PJ, Gounaris K, Coomber SA, et al. *psbG* is not a photosystem two gene but may be an *ndh* gene. *J Biol Chem*, 1989, 264: 14129-35
- [15] Berger S, Ellersiek U, Westhoff P, et al. Studies on the expression of NDH-H, a subunit of the NAD(P)H-plastoquinone-oxidoreductase of higher-plant chloroplasts. *Planta*, 1993, 190: 25-31
- [16] Endo T, Mi HL, Shikanai T, et al. Donation of electrons to plastoquinone by NAD(P)H dehydrogenase and by ferredoxin-quinone reductase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 1272-7
- [17] Munekage Y, Hojo M, Meurer J, et al. PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell*, 2002, 110: 361-71
- [18] Munekage Y, Hashimoto M, Miyake C, et al. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 2004, 429: 579-82
- [19] Shikanai T. Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches. *Ann Rev Plant Biol*, 2007, 58: 199-217
- [20] Ogawa T, Mi H. Cyanobacterial NADPH dehydrogenase complexes. *Photosynth Res*, 2007, 93: 69-77
- [21] Munekage Y, Hashimoto M, Miyake C, et al. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 2004, 429: 579-82
- [22] Dalcorso G, Pesaresi P, Masiero S, et al. A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis*. *Cell*, 2008, 132: 273-85
- [23] Hertle AP, Blunder T, Wunder T, et al. PGRL1 is the elusive ferredoxin-plastoquinone reductase in photosynthetic cyclic electron flow. *Mol Cell*, 2013, 49: 511-23
- [24] Schreiber UET, Mi HL, Asada K. Quenching analysis of chlorophyll fluorescence by the saturation pulse method: particular aspects relating to the study of eukaryotic algae and cyanobacteria. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36: 873-82
- [25] Ma W, Ogawa T, Shen Y, et al. Changes in cyclic and respiratory electron transport by the movement of phycobilisomes in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1767: 742-9
- [26] Nellaepalli S, Kodru S, Tirupathi M, et al. Anaerobiosis induced state transition: a non photochemical reduction of PQ pool mediated by NDH in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 2012, 7: e49839
- [27] Price GD, Badger MR, Woodger FJ, et al. Advances in understanding the cyanobacterial CO₂-concentrating-mechanism (CCM): functional components, Ci transporters, diversity, genetic regulation and prospects for engineering into plants. *J Exp Bot*, 2008, 59: 1441-61
- [28] Mi H, Endo T, Schreiber U, et al. Electron donation from cyclic and respiratory flows to the photosynthetic intersystem chain is mediated by pyridine nucleotide dehydrogenase in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33: 1233-7
- [29] Han X, Sun N, Xu M, et al. Co-ordination of NDH and Cup proteins in CO₂ uptake in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Exp Botany*, 2017, 68: 3869-77
- [30] Deng Y, Ye JY, Mi HL. Effects of low CO₂ on NAD(P)H dehydrogenase, a mediator of cyclic electron transport around photosystem I in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44: 534-40
- [31] Ma W, Deng Y, Ogawa T, et al. Active NDH-1 complexes from the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1432-6
- [32] Wang P, Duan W, Takabayashi A, et al. Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress. *Plant Physiol*, 2006, 141: 465-74
- [33] Wang P, Ye J, Shen Y, et al. The role of chloroplast NAD(P)H dehydrogenase in protection of tobacco plant against heat stress. *Sci China C Life Sci*, 2006, 49: 311-21
- [34] Wu Y, He W, Ma W, et al. Low concentrations of NaHSO₃ enhance NAD(P)H dehydrogenase-dependent cyclic photophosphorylation and alleviate the oxidative damage to improve photosynthesis in tobacco. *Chin Sci Bull*, 2012, 57: 3872-7
- [35] Wu Y, Zheng F, Ma W, et al. Regulation of NAD(P)H dehydrogenase-dependent cyclic electron transport around PSI by NaHSO₃ at low concentrations in tobacco chloroplasts. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52: 1734-43
- [36] Li N WJ, Li QH, Mi HL. Low concentration of NaHSO₃ enhances the cyclic electron transport pathway mediated by PGR5/PGRL1 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 2016, 52: 1745-51
- [37] Suorsa M, Jarvi S, Grieco M, et al. PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell*, 2012, 24: 2934-48
- [38] Chen Q, Lan Y, Li Q, et al. Inactivation of photosynthetic cyclic electron transports upregulates photorespiration for compensation of efficient photosynthesis in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1061434
- [39] Wang F, Yan J, Ahammed GJ, et al. PGR5/PGRL1 and NDH mediate far-red light-induced photoprotection in response to chilling stress in tomato. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 669
- [40] Chaturvedi AK, Dym O, Levin Y, et al. PGR5-LIKE PHOTOSYNTHETIC PHENOTYPE1A redox states alleviate photoinhibition during changes in light intensity. *Plant Physiol*, 2024, 194: 1059-74
- [41] Okegawa Y, Tsuda N, Sakamoto W, et al. Maintaining the chloroplast redox balance through the PGR5-dependent pathway and the Trx system is required for light-dependent activation of photosynthetic reactions. *Plant Cell Physiol*, 2022, 63: 92-103
- [42] Bradley RW, Bombelli P, Lea-Smith DJ, et al. Terminal oxidase mutants of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 show increased electrogenic activity in

- biological photo-voltaic systems. *Phys Chem Chem Phys*, 2013, 15: 13611-8
- [43] Gutekunst K, Chen X, Schreiber K, et al. The bidirectional NiFe-hydrogenase in *Synechocystis* sp. PCC 6803 is reduced by flavodoxin and ferredoxin and is essential under mixotrophic, nitrate-limiting conditions. *J Biol Chem*, 2014, 289: 1930-7
- [44] Appel J, Hueren V, Boehm M, et al. Cyanobacterial *in vivo* solar hydrogen production using a photosystem I-hydrogenase (PsaD-HoxYH) fusion complex. *Nat Energy*, 2020, 5: 458-67
- [45] Yamamoto H, Takahashi S, Badger MR, et al. Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2016, 2: 16012
- [46] Long TA, Okegawa Y, Shikanai T, et al. Conserved role of proton gradient regulation 5 in the regulation of PSI cyclic electron transport. *Planta*, 2008, 228: 907-18
- [47] Zhou L, Gao S, Wu S, et al. PGRL1 overexpression in *Phaeodactylum tricornutum* inhibits growth and reduces apparent PSII activity. *Plant J*, 2020, 103: 1850-7
- [48] Dann M, Leister D. Evidence that cyanobacterial Sll1217 functions analogously to PGRL1 in enhancing PGR5-dependent cyclic electron flow. *Nat Commun*, 2019, 10: 5299
- [49] Wada S, Yamamoto H, Suzuki Y, et al. Flavodiiron protein substitutes for cyclic electron flow without competing CO₂ assimilation in rice. *Plant Physiol*, 2018, 176: 1509-18
- [50] Kanai R, Edwards GE, Sage RF. The biochemistry of C₄ photosynthesis[M]//Sage RF, Monson RK. C₄ plant biology. San Diego: Academic Press, 1999: 49-87
- [51] Munkage YN, Eymery F, Rumeau D, et al. Elevated expression of PGR5 and NDH-H in bundle sheath chloroplasts in C₄ flaveria species. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 664-8
- [52] Zhao H, Wang Y, Lyv AM, et al. Two major metabolic factors for an efficient NADP-malic enzyme type C₄ photosynthesis. *Plant Physiol*, 2022, 189: 84-98
- [53] Zhang Q, Tian S, Chen G, et al. Regulatory NADH dehydrogenase-like complex optimizes C₄ photosynthetic carbon flow and cellular redox in maize. *New Phytol*, 2024, 241: 82-101
- [54] Tazoe Y, Ishikawa N, Shikanai T, et al. Overproduction of PGR5 enhances the electron sink downstream of photosystem I in a C₄ plant, *Flaveria bidentis*. *Plant J*, 2020, 103: 814-23
- [55] Seiml-Buchinger V, Reifschneider E, Bittner A. Ascorbate peroxidase postcold regulation of chloroplast NADPH dehydrogenase activity controls cold memory. *Plant Physiol*, 2022, 190: 1997-2016
- [56] Strand DD, Livingston AK, Satoh-Cruz M, et al. Activation of cyclic electron flow by hydrogen peroxide *in vivo*. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112: 5539-44