



光合生物光抑制现象与光保护措施

宸珩^{1,2}, 杨文强^{1,2,3,*}

¹中国科学院植物研究所, 光生物学重点实验室, 光合研究中心, 北京100093

²中国科学院大学现代农业科学学院, 北京100049

³中国科学院种子创新研究院, 北京100093

*通信作者(wqyang@ibcas.ac.cn)

摘要: 光合作用是地球上最重要的化学反应。光是光合作用高效发生的先决条件。由于太阳角度变化及冠层遮挡、昼夜交替及季节变化等, 光照强度会发生好几个数量级的变化, 使光变成自然界最易变化的环境因素。合适的光照对于光合生物生长是必需的, 但生活在自然环境下的光合生物时常会面对过量光照或者变化剧烈的波动光, 这对光合生物是有害的, 会导致光抑制现象发生, 进而破坏光合器官。因此, 光合生物进化出各种适应和调控机制, 如避光机制、非光化学淬灭和光系统II (PSII) 损伤修复等, 以应对光强频繁变化和过高的光强造成的损伤, 从而减轻光抑制造成的损害。本文主要总结了光抑制现象产生机制以及光合生物应对光胁迫的策略。

关键词: 光; 光合作用; 光抑制; 光保护机制; 非光化学淬灭

Photoinhibition and photoprotection of photosynthetic organisms

YI Heng^{1,2}, YANG Wenqiang^{1,2,3,*}

¹Photosynthesis Research Center, Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

²College of Advanced Agricultural Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

³Innovative Academy of Seed Design, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

*Corresponding author (wqyang@ibcas.ac.cn)

Abstract: Photosynthesis is the most important chemical reaction on the earth. Light is an absolute prerequisite for highly efficient photosynthesis in photosynthetic organisms. Due to the changes of sun angle, canopy shading, diurnal and seasonal changes in light intensity, photosynthetic organisms must deal with several orders of magnitude of light intensity changes, which makes light the most changeable environmental cue. Suitable illumination is necessary for growth of the photosynthetic organisms. However, photosynthetic organisms living in the natural environment are sometimes exposed to excessive light and strong fluctuating light, which are harmful to photosynthetic organisms and cause the occurrence of photoinhibition and the destruction of the photosynthetic apparatus. Therefore, the photosynthetic organisms have developed a variety of adaptive systems and mechanisms in response to frequent changes in light intensity and excessive light to mitigate the damage caused by photoinhibition, such as light avoidance mechanism, non-photochemical quenching, and photosystem II (PSII) damage repair. This review mainly

收稿 2022-04-29 修定 2022-08-19

资助 国家重点研发计划(2019YFA0904600)和中国科学院战略性先导科技专项(A类) (XDA24010203和XDA26030105)。

summarizes the mechanisms of photoinhibition and the responses of photosynthetic organisms to light stress.

Key words: light; photosynthesis; photoinhibition; photoprotective mechanism; non-photochemical quenching

植物、藻类和原核生物等利用光能将二氧化碳(CO₂)合成有机物的过程被称为光合作用。光合作用为地球上的生物提供生存所必需的能量和氧气(O₂),是地球上最重要的生物化学反应。根据研究报告,光合作用提供的能量占全球初级生产力的99.8%以上(Johnston等2009)。光为光合作用提供能量,是影响光合作用最重要的环境因子之一,在光合生物的多个发育过程中起关键作用(Kaiserli等2015),是决定光合生物昼夜周期、生长发育和应对不同环境刺激响应的关键因素。

1 过量的光对光合生物造成伤害

1.1 光抑制的产生

光合生物,尤其是植物,通常生活在固定的位置而无法自由移动,因此必须迅速适应环境条件变化。在自然环境条件下,光合生物会受到各种胁迫影响,包括生物胁迫和非生物胁迫。光合生物不断暴露在生物胁迫和非生物胁迫条件下,会产生许多有害影响,造成光合效率大幅降低,进而影响最终的产量和品质。过量光照引起的高光胁迫就属于非生物胁迫的一种,对光合生物的光合作用造成严重影响。光合生物吸收过量光能会引起光抑制,即光合作用最大效率和速率降低(Long等1994),这一观点的出现最早可以追溯到1896年,由植物学家A. J. Ewart (1872—1937)提出。

充足的光照是光合生物健康生长所必需的,但过量光照或者环境中的波动光会成为光合生物的胁迫因素。自然条件下,光合生物经常会遭受超过光合作用需要的光强,例如在正常晴天环境中,光合生物遇到的光照强度往往超过它们光合作用所需要(Mishra等2012)。如图1所示,光合生物所经历的光照条件可分为两类:(1)最佳光强。在这种最佳的稳态环境条件下,吸收的光量子通过吸能传能转能过程得到利用,光电转换以及光损伤和修复处于平衡状态,光吸收速率与光合作用速率很好地匹配,有助于实现最大的光合效率(Bjork-

man和Demmig 1987)。(2)过量光强。随着光强增加,光合作用速率趋于饱和,但超过最大光合速率所需的光仍会被光合生物吸收。通常来说,没有被用来固定CO₂或不能被植物消耗的光能可以被认为是过剩光能,这部分光照会导致光合生物光合效率降低,特别是在光系统II (photosystem II, PSII)中(Kato等2003)。值得注意的是,过剩光的实际情况取决于光合作用利用光能的具体能力,有时“过剩光”(excessive light)可以发生在相对较低的光照条件下,这个概念经常与“强光”(high light)混淆(D'Alessandro等2020)。例如,干旱、营养缺乏或病原体感染等胁迫都可以使光合生物在没有强光照的情况下产生与高光胁迫时相同的光系统损伤(Garai和Tripathy 2018; Wang等2018; Pérez-Bueno等2019)。此外,植物叶片在自然条件下接受的光照强度经常因云层和其他叶片或植物的间歇性遮荫而波动,即使在相对较低的光强情况下,这种波动光(fluctuating light)也会对光系统亚基,特别是光系统I (photosystem I, PSI)造成很大破坏(Kono等2014)。

1.2 过量光照对光合生物的影响

高光胁迫引起叶绿体中整个类囊体网络的结构变化,包括基粒直径减小、基粒网络凝结、同时基粒中蛋白复合物流动性增加(Herbstová等2012)。

高光胁迫会使光合生物细胞内产生有害的化学中间体和副产物,对细胞中两个光合作用反应中心(PSII和PSI)以及其他蛋白质、脂类、核酸造成光氧化损伤(Niyogi 1999),其中最主要的产物是活性氧(reactive oxygen species, ROS)。高光胁迫发生时,光合生物无法有效地处理自身过度吸收的光能,其细胞内就会产生ROS。ROS是光合电子传递链过度还原的产物,可引起光系统的氧化损伤和细胞损伤(Suzuki等2012)。ROS包括超氧阴离子(O₂⁻)、羟基自由基(·OH)、过氧化氢(H₂O₂)和单线态氧(¹O₂)。叶绿体中含有高浓度的叶绿素,可以作为分子氧的光敏剂,通过能量转移形成¹O₂(Krieger-Liszkay 2005)。而H₂O₂、O₂⁻和·OH主要是通过PSI

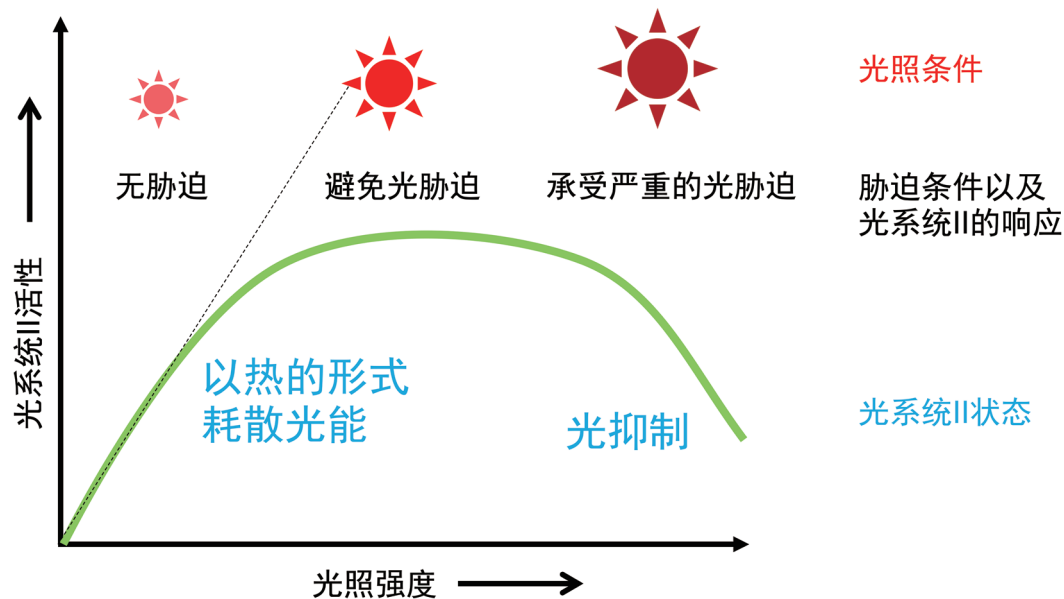


图1 PSII活性的光响应曲线

Fig. 1 Light response curve of PSII activity

PSII活性(电子传递活性, 图中绿色曲线)在弱光条件下会随光强增加而增加。在强光条件下, 叶绿体首先以热的形式耗散过多光能来避免光胁迫, 但随着光强进一步增加, PSII的光抑制变得更加明显。在十分严重的光胁迫条件下, PSII蛋白将发生不可逆的聚集和降解, 导致PSII的不可逆光抑制。改编自Yamamoto (2016)。

反应中心或NADPH (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)和铁氧还蛋白将电子直接转移到 O_2 而在PSI的受体侧形成的(Asada 2006)。 1O_2 对于光系统的损伤是非常严重的, 而且它可能是强光下产生的主要ROS形式(D'Alessandro和Havaux 2019)。研究表明, 在可控温度下高光处理24 h可以检测到 1O_2 介导的转录反应, 而 H_2O_2 的响应基因不被诱导(Shumbe等2017)。长时间强光胁迫可导致 1O_2 和 H_2O_2 联合积累(Laloi和Havaux 2015)。PSII复合体亚基蛋白(尤其是D1)和周围的脂质环境在光照升高的条件下容易受到ROS的氧化损伤(Derks等2015)。PSII产生的ROS不仅导致PSII和类囊体膜系统损伤(Telfer 2014), 还会导致整个细胞的氧化损伤和降解(Schmitt等2014)。

当光合生物暴露在过多的光照下时, PSII受损, 电子传递受阻, 而光抑制的主要目标是PSII超级复合体中的D1亚基(Rokka等2005)。光抑制历来被描述为PSII光损伤及其后续修复之间的不平衡(Adir等2003)。据估计, 如果不修复受损的PSII, 光合能

量转换效率将降至5%以下(Melis 1999)。N. A. Gavalas和H. E. Clark于1971年在光合作用研究中引入了另一个相关术语——“光损伤”(photodamage) (Gavalas和Clark 1971), 他们认为PSII是光损伤过程中最敏感的成分。当前的研究将“光损伤”的含义缩小到在PSII结构中导致其失活的一组不可逆的光化学变化(Li等2018)。PSII的不可逆光损伤会导致PSII产生光失活, 这种损伤需要漫长的修复过程, 主要通过D1蛋白的降解和从头合成来实现(Nickelsen和Rengstl 2013)。

虽然PSII被认为是光抑制发生的主要部位, 但是在特定条件下(例如低温等逆境)同样会引起PSI发生光抑制现象(Terashima等1994)。此外, 过量光还会通过损害PSI的铁硫簇来抑制PSI活性(Tiwari等2016)。

2 光合生物的多重光保护机制

光胁迫影响光合生物的生长和生存, 因此, 光合生物必须适应不同的光照环境, 以减轻过量光

或者波动光对自身造成的不利影响。在时间尺度上, 为了应对过量光照, 光合生物会产生从短期到长期的响应(从几秒到数天; 图2)。为了避免光抑制, 光合生物进化出了多种光保护机制, 例如与叶片和叶绿体运动相关的避光机制、紫外辐射的屏蔽、ROS清除系统、过剩激发能以热能耗散(非光化学淬灭, non-photochemical quenching, NPQ)、PSII损伤修复、围绕PSI的环式电子传递(cyclic electron flow, CEF), 以及光呼吸途径等, 下面详细解释。

2.1 避光机制

有些植物可以通过移动叶片来应对阳光直射, 这种现象被称为“向日性”(Ehleringer和Forseth 1980)。陆生植物的向日性通常有两种表现形式: (1)植物叶片的生长方向垂直于光照方向, 被称为横向趋光

性; (2)叶片以平行于光照方向的角度生长, 被称为侧向趋光性。侧向趋光性可以有效并最大程度减少吸收太阳辐射, 避免因吸收过多光能而对植物造成损害, 从而保护植物的光合作用。对植株来说, 中断叶片向日性变化会加速光抑制发生(Pastenes等2005)。植物、蕨类、苔藓和绿藻的叶绿体也会在细胞中移动, 以优化光吸收的效率, 便于进行高效光合作用(Suetsugu和Wada 2007)。细胞水平上, 强光照射时叶绿体向光合生物细胞的两侧移动, 使其与入射光方向平行, 以避免吸收过多的光, 从而最大限度减少光损伤和光抑制, 同时最大程度吸收细胞间的CO₂ (Tholen等2008), 这种反应被称为叶绿体避光运动。在大多数光合生物中, 它是由蓝光和蓝光响应蛋白介导实现的(Wada等2003)。例如拟

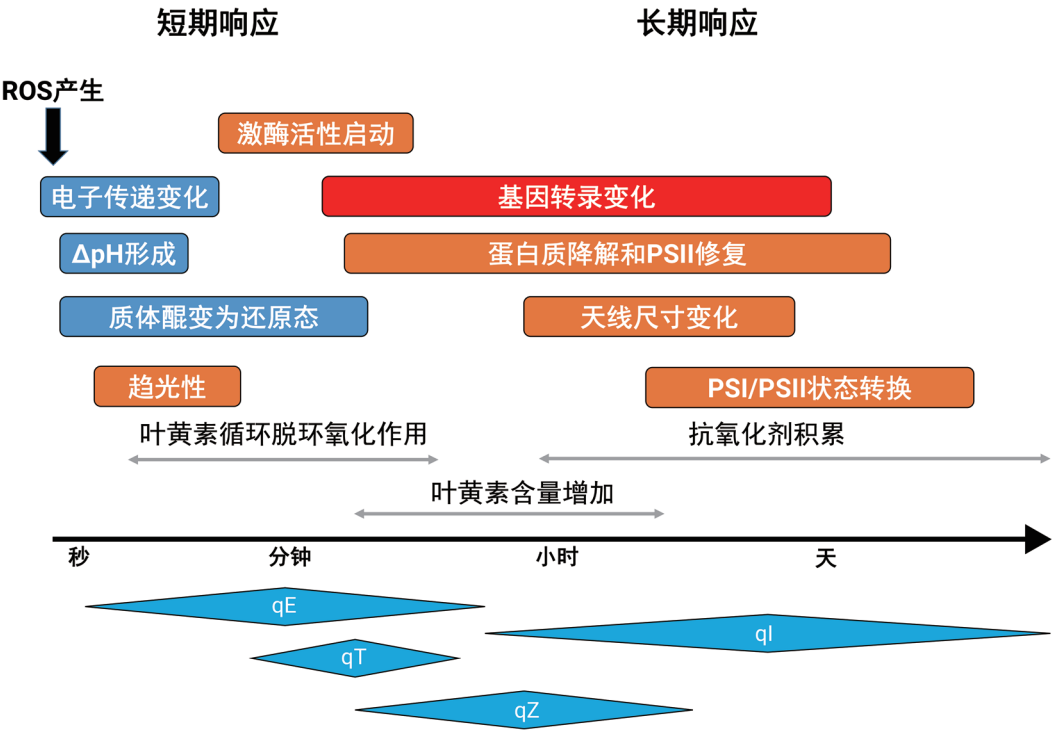


图2 光合生物在不同时间尺度上对过量光照的反应

Fig. 2 Response of photosynthetic organisms to excessive light on different time scales

淡蓝色表示非光化学淬灭过程, 包括类囊体腔的ΔpH和叶黄素循环依赖的淬灭(rapidly reversible-dependent NPQ, qE)、状态转换依赖的淬灭(state transitions-dependent NPQ, qT)、玉米黄质依赖的淬灭(zeaxanthin-dependent NPQ, qZ)和光抑制依赖的淬灭(photoinhibitory-dependent NPQ, qI)。橙色表示蛋白质表达水平变化, 例如捕光天线和反应中心状态的调节、蛋白质的降解和合成、PSII修复周期或激酶的激活, 以及趋光性的启动等。高光诱导基因转录水平变化用红色表示。叶绿体能量状态变化用青色表示。色素性质和积累的变化用灰色表示。改编自Erickson等(2015)。

南芥突变体 *phot2* (*phototropin2*) 和 *chup1* (*chloroplast unusual positioning 1*) 在强光下缺乏避光反应, 因此, 对光抑制的敏感性增强(Kasahara等2002)。与其他光合生物相比, 莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)和许多其他单细胞藻类具有鞭毛运动性, 光线强度的突然增加会引起细胞运动的短暂停止或重新定向, 这被称为恐光反应。当暴露于强光下时, 莱茵衣藻的首要回避机制是通过负趋光性远离高强度的光(Erickson等2015)。在蛋白水平上, 当叶绿体受到强光照射时, 类囊体膜上相互关联的PSII核心及其捕光复合体(LHCII)被断开, 从而阻止能量从LHCII向PSII核心转移(Yamamoto等2008)。

2.2 紫外辐射的屏蔽

紫外线辐射已被证明对光合作用有很大影响, 臭氧层变薄加剧了紫外线诱导的光合生物的光抑制。在阳光下, 光合生物不可避免地暴露在紫外线辐射下, 使细胞内DNA、RNA和蛋白质等被破坏, 导致PSII的功能严重受损。为了应对紫外线伤害, 植物在叶表皮中积累紫外线屏蔽化合物, 如酚类化合物的合成在强紫外线条件下增强, 有助于防止PSII的光损伤(Winkel-Shirley 2002)。在某些拟南芥紫外线敏感且缺乏酚类化合物合成的突变体中由于缺乏酚类化合物的正常补充, 导致D1蛋白降解速度比野生型植株更快(Booij-James等2000)。这些研究结果表明酚类化合物对于紫外线的屏蔽有助于避免紫外线对PSII和PSII中D1蛋白造成损伤。

2.3 ROS清除机制

光合生物的叶绿体利用多种酶(谷胱甘肽还原酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶和过氧化氢酶)和抗氧化剂(水溶性抗坏血酸、膜结合的 α -生育酚和类胡萝卜素)有效清除ROS (Asada 2006; Havaux等2005; Havaux和Niyogi 1999; Dall'Osto等2007; Peng等2006), 避免ROS造成的氧化胁迫, 减轻由ROS引起的对PSII修复的抑制, 从而最大限度地减少对PSII的光抑制。

2.4 NPQ

NPQ是光合生物应对外界快速增加的光强最快的, 也是最重要的光保护机制之一(Derks等2015)。在此过程中, 到达PSII的过量激发能不被用于光化学反应, 而是安全地无辐射地以热能形式耗散, 以

此来降低PSII中激发态叶绿素($^1\text{Chl}^*$)的含量(Cazaniga等2013)。叶绿素通过NPQ能将吸收的80%的光能以热能形式耗散(de Bianchi等2010)。NPQ有不同的组成类型, 一般可以根据诱导和弛豫的时间尺度以及所涉及的机制来区分。(1)在秒时间尺度上的快速可逆的能量耗散, 通过反向类囊体 ΔpH (potential of hydrogen, pH)梯度介导(qE); (2)在秒/分钟时间尺度上的状态转换(qT); (3)快速诱导但相对qE和qT较慢, 从几分钟到几小时, 玉米黄质依赖的能量耗散(qZ); (4)数十分钟到几天光抑制(qI) (Erickson等2015)。NPQ的不同组成对总非光化学淬灭能力的贡献在不同分类类群、胁迫条件和个体光合生物之间有所差别(Goss和Lepetit 2015)。

2.5 PSII损伤修复

PSII在所有光强下都会发生不同程度的损伤与修复, 但只有当光损伤速率超过修复速率时, 光合活性的净损失才会发生。光合生物通过不断进化发展出了自然界中最快、最有效的分子修复机制之一——PSII修复循环, 来应对高光胁迫(Mulo等2008)。PSII修复循环包括PSII亚基的磷酸化/去磷酸化、复合物拆卸/重新组装、D1降解/从头合成等一系列步骤(Tikkanen和Aro 2012)。PSII中蛋白在高光条件下以很高的速率磷酸化, 以减少光损伤对PSII复合物的影响。对PSII光损伤敏感性的研究始于20世纪80年代, 通过对分离叶绿体中的蛋白质进行放射性标记追踪, 发现PSII中D1蛋白亚基存在快速周转的现象。此外, LHCII和PSII复合物在类囊体膜上重新定位, 可以减少从LHCII到PSII核心的能量转移(Herbstová等2012)。

在PSII的损伤修复过程中, 蛋白酶参与受损PSII亚基的降解和清除。到目前为止, 两个关键的叶绿体蛋白酶家族——Deg (Degradation of periplasmic proteins)蛋白酶和FtsH (Filamentation temperature-sensitive H)蛋白酶, 已经被证明参与D1蛋白降解, 并得到了广泛研究。Deg1和Deg2在类囊体膜两侧的亲水区域对D1蛋白进行单个裂解产生大量的片段, 之后, ATP依赖的FtsH蛋白酶完成剩余蛋白质的降解(Kapri-Pardes等2007)。同时, 还有诸多蛋白参与PSII修复过程, 例如EngA (GTP-binding protein; Kato等2018)、CLH1 (Chlorophyllase 1; Tian

等2021)、HHL1 (Hypersensitive to high light1; Jin等2014)、MPH1 (Maintenance of PSII under high light 1; Liu和Last 2015)等。完成D1蛋白修复后, PSII各亚基又会通过从头合成途径形成新的具有活性的PSII超级复合体(Nickelsen和Rengstl 2013)。除了经典的D1蛋白周转外, 在PSII反应中心复合体中编码D2 (PsbD) 和CP47 (PsbC)的*psbD-psbC*操纵子的上游还有一个PsbD光响应启动子, 称为*psbD* LRP (light- and stress-responsive promoter; Nagashima等2004; Shimmura等2017)。*psbD* LRP的转录可以被高光或其他逆境胁迫激活。这些结果可能预示D2蛋白在光抑制过程中也存在周转过程, 但目前在这方面的研究依然比较缺乏。

2.6 环式电子传递

研究表明, 在高光胁迫下, PSI介导的环式电子传递增加。通过增加PSI到质体醌的电子传递, 增强类囊体膜上 ΔpH 的生成(Yamori和Shikanai 2016)。PSI环式电子传递在线性电子传递受限的条件下可以维持较大的 ΔpH 值, 从而通过诱导NPQ的qE组分启动非光化学淬灭以耗散过多的光能(Yamori和Shikanai 2016), 有效保护光合器官。

2.7 光呼吸和叶绿体呼吸

光合生物在高光照条件及 O_2/CO_2 高比值(空气中浓度)条件下吸收 O_2 并释放 CO_2 的过程被称为光呼吸, 主要通过1,5-二磷酸核酮糖脱羧/加氧酶催化的加氧反应实现。陆生植物处在高光条件下时, 由于植物叶片的气孔关闭减少蒸腾作用, CO_2 吸收受阻导致卡尔文-本森循环的活性降低。与此同时, 光反应会产生大量的ATP和NADPH, 这些能量物质的积累会导致电子传递链过度还原。在这种条件下, 光呼吸可以转移多余的电子避免光抑制的产生(Huang等2019)。最近的研究表明, 对于光呼吸途径的人工改造可以增强水稻的光合作用效率(Wang等2020)。

除主要的线性电子传递、环式电子传递及水-水循环外, 在莱茵衣藻及高等植物中还存在另外一种电子传递通路, 在该通路中, 电子在NADPH脱氢酶的作用下经NADPH传递给质体醌(plastoquinone, PQ), 进而在质体末端氧化酶(plastid terminal oxidase)的作用下将还原的PQ库中的电子传给分子

氧, 产生水并释放 CO_2 , 这一过程被称为叶绿体呼吸。叶绿体呼吸可防止PQ库在黑暗条件下的完全氧化及在高光条件下的过度还原, 并通过减轻光损伤过程中对PSII修复的抑制作用, 保护光合器官免受光抑制损伤(Houille-Vernes等2011; Zhao等2021)。

2.8 光胁迫适应

为避免过量光照造成破坏性影响, 光合生物需要不断调整新陈代谢和捕光方式, 这一过程通常称为光适应(photo acclimation; Li等2009)。作物的光胁迫适应对产量的形成有重要决定作用(Kromdijk等2016)。相对低光生长的植物, 高光适应的植物具有典型的特征: (1)叶片厚度大, 细胞层多, 细胞大(Weston等2000); (2)单个细胞中叶绿体数量多, 基粒垛叠少; (3)叶绿素a含量与叶绿素b含量比值(Chl a/b)高, β -胡萝卜素和叶黄素循环色素水平也高(Bailey等2004); (4) PSII/PSI比值高, 而PSII天线尺寸小(Schottler和Toth 2014); (5)电子传输速率高, CO_2 同化速率和光补偿点高(Wild和Wolf 1980); (6)能量消耗能力高(Mishra等2012)。

2.9 其他保护机制

除上述光保护机制外, 光合生物还会通过其他方式避免光抑制对自身造成危害。(1)当无法避免高光胁迫时, 在短时间尺度上, 藻类细胞可以动态调节光能捕获, 通过调整捕光天线大小, 改变电子传递, 并通过热耗散淬灭多余的光能, 以平衡细胞对光能的利用能力。红藻利用溢出效应“spillover”将PSII的能量直接传递给PSI, 这样可以在两个光系统PSII和PSI之间共享激发能, 并通过PSI耗散PSII的能量来减轻PSII的激发压(Yokono等2011)。(2)高光胁迫还可能通过影响四吡咯生物合成来调控核基因表达。比如, 叶绿素和血红素的生物合成受到多种调控机制的严格控制, 避免了有害产物在光照下的积累(Tanaka和Tanaka 2007)。(3)水杨酸可能通过耗散多余的激发能, 增强PSII反应中心蛋白的磷酸化水平, 维持PSII超级复合体的稳定性, 有效地缓解光抑制和改善光保护(Chen等2020)。(4)自噬是一种保守的真核生物降解细胞器或者细胞器中细胞成分的机制(Bassham等2006)。比如, 在高光条件下光合生物叶绿体产生大量的ROS对光合器官及细胞组分造成氧化损伤, 而受损的叶绿

体可导致ROS的进一步产生,造成更严重的细胞损伤。过度损伤的叶绿体会通过选择性自噬进行降解,该过程也被称为叶绿体自噬(chlorophagy; Nakamura和Izumi 2018)。已有研究结果表明,叶绿体自噬可以将高光诱导产生氧化损伤而丧失功能的叶绿体在液泡中完全降解(Izumi等2017)。有研究表明 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)可能通过自噬在植物对高光强的适应过程中发挥关键作用(Balfagon等2022)。

3 总结与展望

通过本文,我们综述了光合生物在高光胁迫下的一系列生理生化反应及光合生物应对不利的胁迫环境的策略(图3)。高光胁迫会导致光合生物出现光抑制现象,使光合生物细胞结构发生改变,积累ROS,并使光合器官功能受损,因此对光合生物的生长和发育极为不利。光合生物在自然进化过程中形成了多种光保护机制来应对高光环境,例如避光反应、叶绿体运动和NPQ等,以避免或降低光

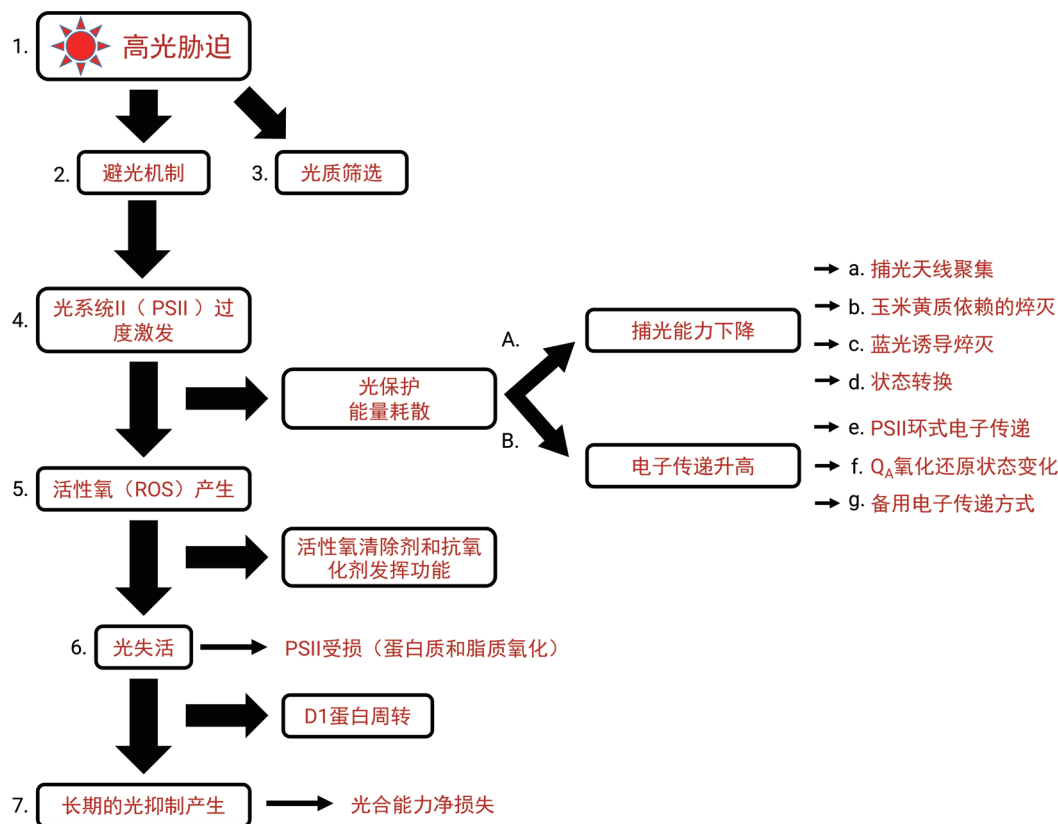


图3 光合生物在高光胁迫下的生理生化变化过程

Fig. 3 Changes of physiological and biochemical processes of photosynthetic organisms under high light stress

1: 高光胁迫。2: 光合生物启动相应的避光机制。3: 光合生物通过筛选有害光质避免自身受到损害。4: 高光会导致PSII质体醌电子受体的氧化还原状态过度还原,从而阻碍了P680^{*}的光化学弛豫,导致PSII过度激发。5: 长寿命的叶绿素单线激发态会进一步激发导致叶绿素三线态的形成和ROS的产生。6: 当ROS在PSII蛋白和脂质环境中启动有害的氧化反应时,就会导致PSII光失活。7: PSII光损伤速率超过PSII修复速率,PSII活性出现净损失光抑制。A: 通过多种机制在天线水平上降低PSII激发速率,暂时减小PSII有效天线尺寸(a、b和c: 激发能量可以在天线系统内直接转换为热量; d: 激发能量也可以通过状态转换将能量转移至PSI)。B: 在“电子安全阀”上采用光保护的方法(e: 通过Cyt *b*₅₅₉介导的环式电子传递, PSII去激发率可在反应中心内通过电子的再循环来上调; f: 利用PSII自身的电子重新还原P680⁺, 或者通过促进P680^{*}以外的电子向前转移; g: 在PSII之外,电子可以穿梭到交替的电子受体,但在线性光合电子传递中没有增益)。

损伤。相信随着研究的深入,光保护机制的机理将越来越明晰,也将有更多的光保护机制被发现。

虽然已经进化出许多重要的保护机制,可以通过无害的途径来耗散吸收的多余光能,但光合器官仍然是一个脆弱的系统,易受光损害。同时,光合生物的光抑制现象在任何条件下都可能发生,还会受到诸多其他不利环境条件的影响。没有任何一种光保护机制可以完全防止光损伤的产生,而且任何一种保护机制都需要消耗相应的能量和物质。因此,对于光胁迫的研究依然需要投入更多的时间和精力。这不仅限于利用现有的生物学手段,例如分子生物学、遗传学/基因组学、功能生物学、结构生物学、合成生物学、生态学和进化生物学等提升光合生物对于光胁迫的抵御及适应,尽可能地降低光抑制对光合生物的伤害,同时可能更需要加强跨学科之间的合作,包括与物理、化学、计算机科学、航空航天等的合作,将对光抑制及光保护的研究从实验室的结果更多地转移和应用到农业生产上,进而更好地增强农作物的光合作用能力,培育具有高光效、强适应性的优异品种,从而获得更高的产量、更好的品质及更理想的经济价值。

参考文献(References)

- Adir N, Zer H, Shochat S, Ohad I (2003). Photoinhibition – a historical perspective. *Photosynth Res*, 76 (1–3): 343–370
- Asada K (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiol*, 141 (2): 391–396
- Bailey S, Horton P, Walters RG (2004). Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta*, 218 (5): 793–802
- Balfagon D, Gomez-Cadenas A, Rambla JL, et al (2022). γ -Aminobutyric acid plays a key role in plant acclimation to a combination of high light and heat stress. *Plant Physiol*, 188 (4): 2026–2038
- Bassham DC, Laporte M, Marty F, et al (2006). Autophagy in development and stress responses of plants. *Autophagy*, 2 (1): 2–11
- Bjorkman O, Demmig B (1987). Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170 (4): 489–504
- Booij-James IS, Dube SK, Jansen MA, et al (2000). Ultraviolet-B radiation impacts light-mediated turnover of the photosystem II reaction center heterodimer in *Arabidopsis* mutants altered in phenolic metabolism. *Plant Physiol*, 124 (3): 1275–1284
- Cazzaniga S, Dall'Osto L, Kong SG, et al (2013). Interaction between avoidance of photon absorption, excess energy dissipation and zeaxanthin synthesis against photooxidative stress in *Arabidopsis*. *Plant J*, 76 (4): 568–579
- Chen YE, Mao HT, Wu N, et al (2020). Salicylic acid protects photosystem II by alleviating photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* under high light. *Int J Mol Sci*, 21 (4): 1229
- D'Alessandro S, Beaugelin I, Havaux M (2020). Tanned or sunburned: how excessive light triggers plant cell death. *Mol Plant*, 13 (11): 1545–1555
- D'Alessandro S, Havaux M (2019). Sensing β -carotene oxidation in photosystem II to master plant stress tolerance. *New Phytol*, 223 (4): 1776–1783
- Dall'Osto L, Cazzaniga S, North H, et al (2007). The *Arabidopsis aba4-1* mutant reveals a specific function for neoxanthin in protection against photooxidative stress. *Plant Cell*, 19 (3): 1048–1064
- de Bianchi S, Ballottari M, Dall'osto L, et al (2010). Regulation of plant light harvesting by thermal dissipation of excess energy. *Biochem Soc Trans*, 38 (2): 651–660
- Derks A, Schaven K, Bruce D (2015). Diverse mechanisms for photoprotection in photosynthesis. Dynamic regulation of photosystem II excitation in response to rapid environmental change. *Biochim Biophys Acta*, 1847 (4–5): 468–485
- Ehleringer J, Forseth I (1980). Solar tracking by plants. *Science*, 210 (4474): 1094–1098
- Erickson E, Wakao S, Niyogi KK (2015). Light stress and photoprotection in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J*, 82 (3): 449–465
- Garai S, Tripathy BC (2018). Alleviation of nitrogen and sulfur deficiency and enhancement of photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* by overexpression of uroporphyrinogen III methyltransferase (UPM1). *Front Plant Sci*, 8: 2265
- Goss R, Lepetit B (2015). Biodiversity of NPQ. *J Plant Physiol*, 172: 13–32
- Havaux M, Eymery F, Porfirova S, et al (2005). Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 17 (12): 3451–3469
- Havaux M, Niyogi KK (1999). The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96 (15): 8762–8767

- Herbstová M, Tietz S, Kinzel C, et al (2012). Architectural switch in plant photosynthetic membranes induced by light stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (49): 20130–20135
- Houille-Vernes L, Rappaport F, Wollman FA, et al (2011). Plastid terminal oxidase 2 (PTOX2) is the major oxidase involved in chlororespiration in *Chlamydomonas*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (51): 20820–20825
- Huang W, Yang YJ, Wang JH, et al (2019). Photorespiration is the major alternative electron sink under high light in alpine evergreen sclerophyllous *Rhododendron* species. *Plant Sci*, 289: 110275
- Izumi M, Ishida H, Nakamura S, et al (2017). Entire photodamaged chloroplasts are transported to the central vacuole by autophagy. *Plant Cell*, 29 (2): 377–394
- Jin HL, Liu B, Luo LJ, et al (2014). HYPERSENSITIVE TO HIGH LIGHT1 interacts with LOW QUANTUM YIELD OF PHOTOSYSTEM III and functions in protection of photosystem II from photodamage in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (3): 1213–1229
- Johnston DT, Wolfe-Simon F, Pearson A, et al (2009). Anoxygenic photosynthesis modulated proterozoic oxygen and sustained earth's middle age. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (40): 16925–16929
- Kaiserli E, Paldi K, O'Donnell L, et al (2015). Integration of light and photoperiodic signaling in transcriptional nuclear foci. *Dev Cell*, 35 (3): 311–321
- Kapri-Pardes E, Naveh L, Adam Z (2007). The thylakoid lumen protease Deg1 is involved in the repair of photosystem II from photoinhibition in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (3): 1039–1047
- Kasahara M, Kagawa T, Oikawa K, et al (2002). Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature*, 420 (6917): 829–832
- Kato MC, Hikosaka K, Hirotsu N, et al (2003). The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiol*, 44 (3): 318–325
- Kato Y, Hyodo K, Sakamoto W (2018). The photosystem II repair cycle requires FtsH turnover through the EngA GTPase. *Plant Physiol*, 178 (2): 596–611
- Kono M, Noguchi K, Terashima I (2014). Roles of the cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) and O₂-dependent alternative pathways in regulation of the photosynthetic electron flow in short-term fluctuating light in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 55 (5): 990–1004
- Krieger-Liszak A (2005). Singlet oxygen production in photosynthesis. *J Exp Bot*, 56 (411): 337–346
- Kromdijk J, Glowacka K, Leonelli L, et al (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 354 (6314): 857–861
- Laloi C, Havaux M (2015). Key players of singlet oxygen-induced cell death in plants. *Front Plant Sci*, 6: 39
- Li L, Aro EM, Millar AH (2018). Mechanisms of photodamage and protein turnover in photoinhibition. *Trends Plant Sci*, 23 (8): 667–676
- Li Z, Wakao S, Fischer BB, et al (2009). Sensing and responding to excess light. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 239–260
- Liu J, Last RL (2015). A land plant-specific thylakoid membrane protein contributes to photosystem II maintenance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 82 (5): 731–743
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol*, 45: 633–662
- Melis A (1999). Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? *Trends Plant Sci*, 4 (4): 130–135
- Mishra Y, Jankanpaa HJ, Kiss AZ, et al (2012). *Arabidopsis* plants grown in the field and climate chambers significantly differ in leaf morphology and photosystem components. *BMC Plant Biol*, 12: 6
- Mulo P, Sirpio S, Suorsa M, et al (2008). Auxiliary proteins involved in the assembly and sustenance of photosystem II. *Photosynth Res*, 98 (1–3): 489–501
- Nagashima A, Hanaoka M, Shikanai T, et al (2004). The multiple-stress responsive plastid sigma factor, SIG5, directs activation of the *psbD* blue light-responsive promoter (BLRP) in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 45 (4): 357–368
- Nakamura S, Izumi M (2018). Regulation of chlorophagy during photoinhibition and senescence: lessons from mitophagy. *Plant Cell Physiol*, 59 (6): 1135–1143
- Nickelsen J, Rengstl B (2013). Photosystem II assembly: from cyanobacteria to plants. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 609–635
- Niyogi KK (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 50: 333–359
- Pastenes C, Pimentel P, Lillo J (2005). Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *J Exp Bot*, 56 (411): 425–433
- Peng CL, Lin ZF, Su YZ, et al (2006). The antioxidative function of lutein: electron spin resonance studies and chemical detection. *Funct Plant Biol*, 33 (9): 839–846
- Pérez-Bueno ML, Pineda M, Barón M (2019). Phenotyping plant responses to biotic stress by chlorophyll fluorescence imaging. *Front Plant Sci*, 10: 1135
- Rokka A, Suorsa M, Saleem A, et al (2005). Synthesis and

- assembly of thylakoid protein complexes: multiple assembly steps of photosystem II. *Biochem J*, 388 (Pt 1): 159–168
- Schmitt FJ, Renger G, Friedrich T, et al (2014). Reactive oxygen species: re-evaluation of generation, monitoring and role in stress-signaling in phototrophic organisms. *Biochim Biophys Acta*, 1837 (6): 835–848
- Schottler MA, Toth SZ (2014). Photosynthetic complex stoichiometry dynamics in higher plants: environmental acclimation and photosynthetic flux control. *Front Plant Sci*, 5: 188
- Shimmura S, Nozoe M, Kitora S, et al (2017). Comparative analysis of chloroplast *psbD* promoters in terrestrial plants. *Front Plant Sci*, 8: 1186
- Shumbe L, D'Alessandro S, Shao N, et al (2017). METHYLENE BLUE SENSITIVITY 1 (MBS1) is required for acclimation of *Arabidopsis* to singlet oxygen and acts downstream of β -cyclocitral. *Plant Cell Environ*, 40 (2): 216–226
- Suetsugu N, Wada M (2007). Chloroplast photorelocation movement mediated by phototropin family proteins in green plants. *Biol Chem*, 388 (9): 927–935
- Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, et al (2012). ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell Environ*, 35 (2): 259–270
- Tanaka R, Tanaka A (2007). Tetrapyrrole biosynthesis in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 321–346
- Telfer A (2014). Singlet oxygen production by PSII under light stress: mechanism, detection and the protective role of β -carotene. *Plant Cell Physiol*, 55 (7): 1216–1223
- Terashima I, Funayama S, Sonoike K (1994). The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperatures is photosystem I, not photosystem II. *Planta*, 193 (2): 300–306
- Tholen D, Boom C, Noguchi K, et al (2008). The chloroplast avoidance response decreases internal conductance to CO₂ diffusion in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Cell Environ*, 31 (11): 1688–1700
- Tian YN, Zhong RH, Wei JB, et al (2021). *Arabidopsis* CHLOROPHYLLASE 1 protects young leaves from long-term photodamage by facilitating FtsH-mediated D1 degradation in photosystem II repair. *Mol Plant*, 14 (7): 1149–1167
- Tikkanen M, Aro EM (2012). Thylakoid protein phosphorylation in dynamic regulation of photosystem II in higher plants. *Biochim Biophys Acta*, 1817 (1): 232–238
- Tiwari A, Mamedov F, Grieco M, et al (2016). Photodamage of iron-sulphur clusters in photosystem I induces non-photochemical energy dissipation. *Nat Plants*, 2: 16035
- Wada M, Kagawa T, Sato Y (2003). Chloroplast movement. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 455–468
- Wang LM, Shen BR, Li BD, et al (2020). A synthetic photorepiratory shortcut enhances photosynthesis to boost biomass and grain yield in rice. *Mol Plant*, 13 (12): 1802–1815
- Wang ZB, Li GF, Sun HQ, et al (2018). Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves. *Biol Open*, 7 (11): bio035279
- Weston E, Thorogood K, Vinti G, et al (2000). Light quantity controls leaf-cell and chloroplast development in *Arabidopsis thaliana* wild type and blue-light-perception mutants. *Planta*, 211 (6): 807–815
- Wild A, Wolf G (1980). The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content of chloroplasts in the mesophyll and the guard cells during the ontogeny of primary leaves of *Sinapis alba*. *Z Pflanzenphysiol*, 97 (4): 325–342
- Winkel-Shirley B (2002). Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr Opin Plant Biol*, 5 (3): 218–223
- Yamamoto Y (2016). Quality control of photosystem II: the mechanisms for avoidance and tolerance of light and heat stresses are closely linked to membrane fluidity of the thylakoids. *Front Plant Sci*, 7: 1136
- Yamamoto Y, Aminaka R, Yoshioka M, et al (2008). Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. *Photosynth Res*, 98 (1–3): 589–608
- Yamori W, Shikanai T (2016). Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 81–106
- Yokono M, Murakami A, Akimoto S (2011). Excitation energy transfer between photosystem II and photosystem I in red algae: Larger amounts of phycobilisome enhance spillover. *Biochim Biophys Acta*, 1807 (7): 847–853
- Zhao J, Yu WJ, Zhang LT, et al (2021). Chlororespiration protects the photosynthetic apparatus against photoinhibition by alleviating inhibition of photodamaged-PSII repair in *Haematococcus pluvialis* at the green motile stage. *Algal Res*, 54: 102140