



光合作用研究若干前沿进展与展望

林荣呈^{*}, 杨文强, 王柏臣, 于龙江, 王文达, 田利金, 迟伟, 卢庆陶, 韩广业, 匡廷云

中国科学院植物研究所, 光生物学重点实验室, 北京 100093

* 联系人, E-mail: rclin@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2021-06-22; 接受日期: 2021-08-19; 网络版发表日期: 2021-10-21

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)和国家重点研发计划项目(批准号: 2020YFA0907601, 2019YFA0904600)资助

摘要 光合作用机理既是生命科学的重大基础前沿问题, 其应用又与农业、能源和环境的可持续发展密切相关。本文主要概述了近年来光合作用研究在光合蛋白质机器的结构解析与调控、光合水裂解放氧及人工模拟、作物光能利用、二氧化碳同化以及合成生物学与光合作用等方向的前沿进展, 探讨了未来发展趋势。结合我国光合作用研究面临的机遇与挑战, 提出了面向2035年我国光合作用研究的若干重点发展方向。

关键词 光合作用, 光能利用效率, 作物, 合成生物学

植物和藻类的光合作用是地球上最大规模利用太阳能把二氧化碳(CO₂)和水合成有机物并放出氧气的过程, 是几乎所有生物所需要的食物和氧气的来源, 是人类赖以生存和发展的物质基础。光合作用包括光反应与暗反应。光反应是光合作用的引擎, 宽幅吸收可见光, 其能量传递效率高达94%~98%, 在反应中心的转能效率接近100%, 特别是在常温常压下能裂解水放出氧气和质子。光合作用高效吸能、传能和转能及水裂解机理是实现光合仿生模拟的理论基础。暗反应固定CO₂, 陆地和海洋生态系统通过光合生物每年合成的生物质约为2500亿吨^[1]。当今人类文明所需的煤、石油、天然气等化石燃料都是古代植物光合作用直接或间接的产物。同时, 植物干重的90%~95%来自光合作用的产物, 是作物产量形成的物质基础。自17世纪人类发现光合作用以来, 光合作用研究一直备受重视和关注, 相关研究曾多次获得诺贝尔奖。光合作用机理

不仅是重大的前沿科学问题, 而且其应用与当今人类面临的粮食、能源、生态和环境问题都密切相关。鉴于光合作用的重要性, 本文就近年来国内外研究比较活跃的若干方向进行概述, 并试图探讨未来发展趋势, 以及提出我国开展光合作用研究的若干建议。

1 国内外研究状况

近十年来, 国内外光合作用研究取得了一系列突破和重要进展。由于文献量大, 篇幅限制, 难以全面分析, 本文着重围绕以下若干研究方向的主要进展进行阐述。

1.1 光合蛋白质机器的结构与调控

光合作用的光反应是在光合膜上一系列具有特定空间排布和构象变化的色素蛋白复合体中进行的, 这些膜蛋白机器的结构与功能及其调控规律一直是光合

引用格式: 林荣呈, 杨文强, 王柏臣, 等. 光合作用研究若干前沿进展与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1376–1384

Lin R C, Yang W Q, Wang B C, et al. Advances and perspectives in several areas of photosynthesis research (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1376–1384, doi: 10.1360/SSV-2021-0217

作用的前沿研究热点. 十多年前我国科学家利用晶体学技术解析了高等植物菠菜光系统II (Photosystem II, PS II) 外周捕光天线复合物(light-harvesting complex II, LHC II)^[2], 后来又解析了海洋硅藻PS II 外周捕光天线复合物(fucoxanthin chlorophyll *c*-binding antenna protein, FCP)^[3]、豌豆光系统I (PS I) 及其捕光天线复合物(light-harvesting complex I, LHC I)^[4]的高分辨率晶体结构. 近年来进一步应用冷冻电子显微镜解析了菠菜和豌豆PS II 及LHC II 超级复合物^[5,6]、玉米PS I-LHC I-LHC II 超级复合物^[7]、硅藻PS II 及FCP复合物^[8]、绿硫细菌反应中心及Fenna-Matthews-Olson复合物^[9]、红藻藻胆体及其与PS II 形成的超大复合物^[10-12]、NAD(P)H脱氢酶复合物结构^[13,14]等不同光合膜蛋白复合体的三维结构. 同时, 国外科研团队围绕有关光合膜蛋白复合物结构开展了研究, 解析了PS I 的晶体结构^[15,16]、PS II 的晶体结构及原子级分辨率的晶体结构^[17,18]、紫色光合细菌反应中心及核心捕光天线复合物结构^[19,20]、菠菜细胞色素 b_6f 复合物结构^[21]和蓝藻NAD(P)H脱氢酶复合物结构^[22,23], 以及利用X射线自由电子激光技术获取了PS II 及光合细菌反应中心的动态结构^[24-26]. 国内外科学家合作还揭示了叶绿素合成关键酶——原叶绿素酸酯氧化还原酶的结构基础^[27]. 这些研究展示了不同物种光合蛋白质机器的精巧结构、色素的精准排布和电子传递体的高效运转状态, 打开了从原子水平理解光合作用的新大门, 为阐明光合作用高效转能和调控机理及为仿生模拟生产清洁能源提供了重要基础和新途径.

核酮糖1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)是卡尔文循环的关键酶, 国内外科学家揭示了植物和藻类Rubisco催化和调控的结构基础^[28,29], 通过原位断层扫描电子显微镜交叉结合多项技术研究了绿藻CO₂浓缩相关的Rubisco和蛋白核结构, 展示了蛋白核液滴状的相变基础及其与周围类囊体膜的联系^[30-32].

叶绿体内蛋白由叶绿体基因组和核基因共同编码, 因此, 光合作用蛋白质机器的生成以及功能受细胞核和叶绿体基因表达的协同调控. 一系列参与光合作用蛋白的转运^[33-34]、分选^[35]、组装^[36,37]、降解^[38,39]等过程的重要调控因子被成功鉴定. 此外, 阐明了质体囊泡诱导蛋白介导类囊体膜生物发生和适应环境的关键调控机制^[40]. 这些研究可以从多层次多角度认识光合

作用蛋白质机器的调控方式和规律.

1.2 光合水裂解放氧及人工模拟

PS II 利用可见光在常温常压下裂解水并释放氧气、质子和电子, 是自然界利用和存储太阳能的典范. PS II 放氧中心由锰离子、钙离子和氧原子构成的锰簇(CaMn₄O₅)以及附近一个具有氧化还原活性的酪氨酸残基组成. 2011年, 1.9 Å 分辨率的PS II 三维晶体结构被解析, 揭示了PS II 核心-放氧复合物的组成和几何结构^[18], 被*Science*评为当年世界十大科技突破之一. 通过X射线自由电子激光技术, 锰簇S₁, S₂和S₃等状态的自然结构相继被解析^[24,25,41-43]. 在此基础上, 我国科学家成功合成了与PS II 水裂解中心相似的Mn₄Ca簇合物, 模拟了自然水裂解催化中心的不对称Mn₄Ca簇核心结构^[44]. 研究人员发现基于氮化石墨烯做基体稳定的单核锰催化剂有着与自然光合作用锰簇相近的水氧化活性^[45], 与自然光合作用锰簇结构相似的Cu₄O₄人工簇合物可以有效地催化水裂解^[46]. 这些模拟化合物的获得不仅对研究自然界PS II 水裂解中心的结构和水裂解机理有重要的科学意义, 也对未来制备廉价、高效的人工水裂解催化剂有重要的应用价值.

同时, 藻类可以利用光驱动裂解水产生的电子和质子在氢酶的作用下产生氢气. 目前, 对微藻光合产氢的关键酶及代谢调控机制有了较多的认知^[47]. 例如, 光合作用环式电子传递调控因子Proton Gradient Regulation 5的突变增强了两个光系统的稳定性, 在胁迫条件下使莱茵衣藻光合产氢量较野生藻株增加30倍以上^[48,49], 为微藻高效产氢提供了优异资源.

1.3 作物光能高效利用

光合作用产生的碳水化合物最终形成生物量和作物产量, 所以提高光合作用效率是提高作物产量的前提. 据模拟计算, 植物的理论光能利用效率可以达到4.6%~6.0%^[50], 然而, 当前农作物的光能利用效率仍有很大的提升潜力^[51]. 提高作物光化学效率有许多策略, 包括改造光反应中心, 优化捕光天线蛋白系统, 优化环式电子传递以提高ATP/NADPH比例等^[52,53]. 近些年的研究认为, 改造植物色素捕光蛋白复合体大小、还原位能、非光化学猝灭(NPQ)以及PS II 反应中心的周转可能对未来的高光效作物育种具有潜在价值^[54-56]. 我国科研人员利用杂交、诱变或转基因的方法筛选与创制了大豆、水

稻、小麦和油菜等作物的多种高光效种质材料^[57]。

植物光能利用效率不仅取决于光合膜蛋白复合物化学反应本身效率,还与光保护能力密切相关,并受光温等多种环境因子的影响。例如,我国长江中下游地区水稻在开花灌浆期通常会遇到干热风伤害而导致水稻产量降低^[58],如果光强与温度变化叠加,光合效率下降则更为明显。黄淮海地区小麦在开花灌浆期也会遭受干热风危害,如小麦品种“小偃54”比“京411”更抗干热风,前者的叶黄素循环调控因子抗坏血酸浓度及紫黄质环氧化酶活性显著高于后者,并且“小偃54”的抗氧化系统活性也明显高于“京411”,从而提高了“小偃54”的光保护及抗干热风的能力^[59,60]。这些结果表明降低作物的光抑制和光氧化同时增强光修复能力是提高作物大田条件下光能利用效率的重要途径。叶黄素循环是光保护的一个重要机制,在烟草中表达来自拟南芥的叶黄素循环关键酶与PS II S亚基基因来改造NPQ过程,可以使光合捕光系统以更快的速度从耗散热能状态恢复到吸收光能状态,增强变化光强下的适应能力和光合效率,使烟草的干物质提高15%以上^[61],然而,这一策略在拟南芥中并没有明显效果^[62]。在优化电子传递速率方面,增加Rieske铁硫蛋白含量后,显著加速了光合电子的流动,使狗尾草的光合作用效率增加了10%^[63]。因此,通过提高作物的光保护能力以及变光条件下光反应的快速响应能力是提高光合效率进而提高作物产量的有效途径,同时还需要充分考虑物种间以及生长环境差异带来的影响。

1.4 C₄二氧化碳同化

C₄植物具有较高的CO₂同化能力和光合作用效率,对C₄植物光合作用的进化与分子调控机制已有较深的认识^[64]。从20世纪60年代开始,利用远缘杂交或转基因手段试图将C₄关键酶基因导入到C₃植物中,成为光合作用研究的一个热点,但并未取得预期效果^[65-68]。这可能由于C₄植物叶片具有特殊的花环结构,其维管束鞘细胞与叶肉细胞在光合膜构成和生化反应酶类存在差异^[69]。其实,C₃植物基因组中也含有编码C₄途径关键酶和转运蛋白的同源基因,但与C₃植物相比,C₄植物光合途径关键酶对光照和其他外界环境因素更加敏感。丙酮酸磷酸双激酶(pyruvate orthophosphate dikinase, PPDK)是依赖NADP的苹果酸酶型(NADP-ME)途径的关键酶,该酶的翻译后修饰调控是C₄光合作用研究领

域的一个经典案例。研究者们最初认为该酶的活性受光环境调节,在暗处该酶被磷酸化,丧失活性,光照时去磷酸化恢复活性,这一结果作为C₄途径调控的经典案例被写进《植物生理学》教科书。最近研究表明PPDK的Thr527位点的磷酸化严格受一定范围内光强调节,而不是受光暗变化调节,这种调控方式能够使C₄植物更为灵活地应对外界环境变化,也使得这个调控理论更加完善^[70]。NADP-ME是该途径的脱羧酶,也是通过其Ser419位点的磷酸化对光强的响应调控其酶活性^[71]。此外,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPCK)和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(PEP carboxykinase, PEPCK)等都具有多个磷酸化和乙酰化修饰位点,且这些修饰对光照都非常敏感,受光调控^[72-74]。

C₄光合作用涉及叶肉和维管束鞘两类细胞和多个代谢途径中的多个核心酶,这些酶的突变往往会导致植株致死,对其功能研究带来较大的困难。利用生物信息学和计算生物学技术研究C₄光合作用可为实验科学提供一些有价值的参考。我国学者利用计算生物学技术推演了C₄光合作用工作模型,表明PEPCK途径不能单独存在于C₄植物中,只能与NADP-ME途径和依赖NAD的苹果酸酶型(NAD-ME)途径组成混合脱羧途径,这种混合脱羧途径更有利于C₄光合作用^[75]。这些工作为实施C₄光合作用的生物工程改良提供了重要思路^[76]。

1.5 合成生物学与光合作用

合成生物学的蓬勃发展为光合作用研究提供了新的契机。通过理论设计、工程改造及人工定向进化等手段,创建新型光合细胞、器官、系统以及材料可提高光合作用效率。针对光反应过程,将藻类叶黄素循环的光保护模块在烟草中异源表达显著提高生物量,并实现节水^[61]。研究人员创建了一条在细胞核中表达由叶绿体基因编码的D1蛋白的新途径,显著增强拟南芥、烟草和水稻在高温胁迫下的光合作用效率、CO₂同化速率、生物量和产量^[77]。叶绿素是吸收光能的主要色素,在大肠杆菌中实现叶绿素的合成^[78]。针对碳素同化过程,在大肠杆菌中成功组装Rubisco^[79];利用蓝藻Rubisco替换了植物内源Rubisco,结合两个关键 α -羧基结构蛋白自组装了结构性的羧化体^[80];将高粱Rubisco小亚基(Rubisco small subunit, RbcS)完全替代水稻RbcS使杂合型Rubisco酶具有类C₄植物的高催化

活性^[81]; 将原核藻类的CO₂浓缩机制的20个基因整合到大肠杆菌, 成功重建了碳浓缩合成体系^[82]. 在光反应和暗反应耦合方面, 同时刺激电子传输和核酮糖1,5-二磷酸再生提升光合碳同化能力, 使转基因烟草在大田条件下的生产力和水分利用效率显著提高^[83]. 采用合成生物学方法重构C₃植物光呼吸代谢旁路亦可显著提高其光合效率、生物量和产量^[84-86], 为未来作物高光效育种提供了新思路.

叶绿体是自然界光合作用发生的自然引擎, 对叶绿体的定向改造可以改变光合作用效率. 通过定向改造向光素phototropin 1(PHOT1)和PHOT2优化对光的敏感性, 增强叶绿体运动以及叶片伸展的响应能力, 从而提高植物在弱光下的生物量^[87]. 德国和法国科研人员将从菠菜中提取的类囊体与不同生物体的碳素代谢酶偶联, 并用微流控技术包被, 可在细胞外利用光能将CO₂转化成乙醇酸^[88], 开启了人工叶绿体研究的先河.

2 未来发展趋势

跨学科交叉融合与新技术的不断涌现为光合作用研究带来了新的发展机遇, 呈现出新的发展态势, 在相关重点领域开展深入研究, 有望取得重大突破和技术革新.

2.1 蛋白质结构与功能的多维度协同

随着越来越多的光合蛋白质机器结构被解析, 其整体结构与动态功能将成为研究重点^[89]. 植物生长在自然环境中, 叶绿体内的蛋白复合物往往需要中间态发挥作用, 它们大多丰度低、柔性大, 给结构解析带来很大挑战. 同时, 光系统的吸能、传能和转能反应发生在10⁻¹⁵~10⁻⁷s的时间尺度, 而植物生理响应发生在分钟、小时甚至更久的时间尺度. 因此, 需要从空间和时间维度综合研究光合蛋白质机器, 一方面解析微量的、不稳定的复合物结构, 以及中间态的结构与其在反应过程中的动态结构变化, 另一方面研究复合体在光合膜上的原位结构和更大复合物的结构, 以及这些结构适应环境变化的特征.

2.2 从自然光合作用到人工光合作用

自然光合作用的奇妙之处在于常温常压下能将水光解产生氧气和质子, 而光能和电子在光合膜复合物和

电子传递体上的高效转化和传递是人工光合作用的理论基础^[90]. 一系列色素蛋白复合体结构的解析为人工光合作用研究提供了模板与思路, 将帮助回答水裂解放氧中的许多重要问题, 例如, S态循环过程中锰簇的动态结构变化, 蛋白结构对水氧化过程的调控等^[91]. 未来需借助分子生物学及蛋白质动力学研究方法, 并应用各种光谱技术和生物物理测量手段研究锰簇催化水裂解所涉及的动态过程, 阐明光合放氧机制. 在此基础上, 模拟PS II 光催化水裂解并合成新的催化剂以及半人工、全人工的光合体系将是需要开展的重要课题.

2.3 提高光能利用效率助力提升作物产量

随着世界人口增长和对粮食需求加大, 提高农作物产量是实现粮食安全的一个根本方向. 提高光能利用效率是进一步提升作物生物量和产量的基础, 对比理论计算值, 当前作物栽培品种的实际光能利用效率还有较大的优化和提升空间, 将是未来作物设计和改良的重点方向之一^[92,93]. 研究应从光能转化、电子传递、光呼吸、碳固定及其与环境适应等过程中寻找不同作物光能利用的主要限制因子, 深入挖掘提升光能利用效率的潜力. 由于光合参数测定对环境敏感, 因此, 建立大田条件下不同作物高通量稳定的光合指标测定体系是开展相关研究的重要基础. 从基因组水平确定光能高效利用的关键基因或位点, 从野生种、农家种和栽培品种中筛选优异等位基因和种质资源, 导入目标品种, 培育高光效新材料. 甚至从藻类中挖掘提升光能利用效率和CO₂浓缩效率关键因子的尝试也初见成效^[94]. 同时, 挖掘光能利用的负调控因子, 运用基因编辑技术可快速改造目标基因, 实现作物高光效分子设计与精准改良. 此外, 合成生物学技术将进一步应用到高光效体系的设计与优化中^[95].

2.4 关注全球气候变化对作物光合作用的影响

全球气候变化, 大气CO₂浓度上升, 伴随极端天气增加, 对农作物及其光合作用都产生影响. CO₂是光合作用的原料, 有研究表明CO₂浓度上升促进了小麦、水稻、大豆等C₃作物的光合效率和水分利用效率, 但对玉米、高粱和甘蔗等C₄作物未产生明显影响^[96,97]. 然而, 也有研究认为CO₂浓度上升对作物营养品质会产生负面影响, 导致小麦、水稻、大麦和马铃薯中的蛋白质与微量元素含量下降, 而对豆科植物影响较小,

C₄作物几乎不受影响^[98,99]。因此, CO₂上升对光合作用及作物生产具体带来怎样的影响及其机理有待进一步深入研究。其次, 世界多国提出了“碳中和”的目标, 研究植物和藻类的光能转化及固碳机制, 提高光能转化与固碳能力对开辟清洁能源新途径及增加碳汇功能都具有重要意义。

3 我国光合作用研究面临的机遇与挑战

我国提出到2035年进入创新型国家, 在此过程中, 我国的农业、能源和环境都面临着挑战, 迫切需要前所未有的原始科技创新来支撑。首先, 粮食安全是头等大事, 如何提高光能利用效率以及调节光合作用同化产物的分配, 在国家种业创新中充分考虑作物高光效高产的潜力是光合作用研究的重要课题。由于CO₂浓度上升影响全球气候、环境和农业生产, 我国提出了到2060年实现“碳中和”的时间表, 要实现这一目标, 需要有强大的基础研究及应用研究以及高新技术的构建来支撑。光合作用是自然界利用太阳能的典范, 是地球碳循环的原动力。因此, 从“碳中和”目标来看, 无论是可再生清洁能源生产, 还是减排和碳汇功能都与光合作用密切相关。

我国光合作用研究起步于20世纪20年代, 早期的研究主要集中于光合生理层面。近20多年, 在国家重点基础研究发展计划(973计划)和其他国家项目的支持下, 我国光合作用研究得到了较快的发展。近年来, 在光能吸收、传递和转化的微观机理、光合膜蛋白结构与功能、光合电子传递、光合膜的组装和调控、光合碳代谢、人工光合仿生模拟、水裂解光催化剂等领域取得了许多重要进展。特别是在光合膜色素蛋白超分子复合物三维空间结构解析领域取得了多次重大突破, 在国际上产生了重要影响。

现代生命科学的研究与其他学科的交叉越来越紧密, 光合作用便是生物学与物理和化学交叉的一个范例。当前, 我国光合作用研究正处于新的发展阶段, 需要充分发挥学科融合的优势, 进一步与信息科学和材料科学等多学科交叉, 揭示光合作用中能量和物质转化的微观过程, 乃至在全球气候变化下与环境的互作机制。为了使光合作用研究在服务国家重大需求中发挥更大作用, 可在国家层面组织重大专题研究, 凝聚队伍, 联合攻关。同时, 创造潜心研究的条件 and 环境,

鼓励青年科研人员迎难而上, 勇攀科学高峰。

4 面向2035年的重点布局建议

面向我国2035的远景目标, 光合作用领域需要重点关注以下一些方向。

4.1 面向世界科技前沿——突破光合作用机理

光合作用的反应过程十分复杂, 关键制约因素在于光合作用能量传递和碳素同化及其调控的分子机理仍有许多未解之谜, 是下一步需要突破的重点, 如光能转化机理、水裂解机理、电子传递机制、过剩光能耗散机理、叶绿体发生发育与调控机理以及全球气候变化下光合作用固碳机制等。阐明光合作用机理是该领域基础性和前沿性研究的核心, 这些机理的突破将会带来新理论和新技术, 使我国占领光合作用基础研究和应用基础研究的制高点。

4.2 面向农业——提高作物生物量和产量

构建作物高光效设计育种创新体系, 针对水稻、小麦、玉米、大豆、马铃薯, 以及饲草等作物, 通过基因编辑、合成生物学、人工驯化、定向进化等技术, 人工优化和改造光反应和碳同化过程的重要调控因子, 提高个体和群体光能利用效率, 培育高光效作物, 提高作物生物量。同时, 植物代谢衔接光合产物和生物质, 以及库流分配影响作物的产量, 实现各系统在时间和空间上的有效适配与优化是整体提升植物光能转化效率和提高产量的关键。

4.3 面向能源——光合作用人工模拟

绿色清洁能源是能源的重要发展方向。揭示PS II水裂解中心动态调控机制, 打造新型仿生水裂解催化剂。研究微藻光合产氢调控机制, 构建光合高效产氢体系。研究有机-无机人工仿生光合系统, 创制高效生物太阳能电池体系。

4.4 面向环境——光合作用与生物固碳

面向“碳中和”的国家战略, 构建高效光能转化和固碳的植物和藻类, 提高林草和藻类的光合能力与碳汇功能。发掘光合细菌和藻类新型固碳模式, 创建非天然光能自养微生物系统, 提高生物固碳能力。

参考文献

- 1 Hall D, Rao K K. Photosynthesis. 6th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1999
- 2 Liu Z, Yan H, Wang K, et al. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. *Nature*, 2004, 428: 287–292
- 3 Wang W, Yu L J, Xu C, et al. Structural basis for blue-green light harvesting and energy dissipation in diatoms. *Science*, 2019, 363: eaav0365
- 4 Qin X, Suga M, Kuang T, et al. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science*, 2015, 348: 989–995
- 5 Wei X, Su X, Cao P, et al. Structure of spinach photosystem II-LHCII supercomplex at 3.2 Å resolution. *Nature*, 2016, 534: 69–74
- 6 Su X, Ma J, Wei X, et al. Structure and assembly mechanism of plant C₂S₂M₂-type PSII-LHCII supercomplex. *Science*, 2017, 357: 815–820
- 7 Pan X, Ma J, Su X, et al. Structure of the maize photosystem I supercomplex with light-harvesting complexes I and II. *Science*, 2018, 360: 1109–1113
- 8 Pi X, Zhao S, Wang W, et al. The pigment-protein network of a diatom photosystem II-light-harvesting antenna supercomplex. *Science*, 2019, 365: eaax4406
- 9 Chen J H, Wu H, Xu C, et al. Architecture of the photosynthetic complex from a green sulfur bacterium. *Science*, 2020, 370: eabb6350
- 10 Chang L, Liu X, Li Y, et al. Structural organization of an intact phycobilisome and its association with photosystem II. *Cell Res*, 2015, 25: 726–737
- 11 Zhang J, Ma J, Liu D, et al. Structure of phycobilisome from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Nature*, 2017, 551: 57–63
- 12 Ma J, You X, Sun S, et al. Structural basis of energy transfer in *Porphyridium purpureum* phycobilisome. *Nature*, 2020, 579: 146–151
- 13 Zhang C, Shuai J, Ran Z, et al. Structural insights into NDH-1 mediated cyclic electron transfer. *Nat Commun*, 2020, 11: 888
- 14 Pan X, Cao D, Xie F, et al. Structural basis for electron transport mechanism of complex I-like photosynthetic NAD(P)H dehydrogenase. *Nat Commun*, 2020, 11: 610
- 15 Jordan P, Fromme P, Witt H T, et al. Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 2001, 411: 909–917
- 16 Ben-Shem A, Frolov F, Nelson N. Crystal structure of plant photosystem I. *Nature*, 2003, 426: 630–635
- 17 Zouni A, Witt H T, Kern J, et al. Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. *Nature*, 2001, 409: 739–743
- 18 Umena Y, Kawakami K, Shen J R, et al. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature*, 2011, 473: 55–60
- 19 Yu L J, Suga M, Wang-Otomo Z Y, et al. Structure of photosynthetic LH1-RC supercomplex at 1.9 Å resolution. *Nature*, 2018, 556: 209–213
- 20 Qian P, Siebert C A, Wang P, et al. Cryo-EM structure of the *Blastochloris viridis* LH1-RC complex at 2.9 Å. *Nature*, 2018, 556: 203–208
- 21 Malone L A, Qian P, Mayneord G E, et al. Cryo-EM structure of the spinach cytochrome *b₆f* complex at 3.6 Å resolution. *Nature*, 2019, 575: 535–539
- 22 Laughlin T G, Bayne A N, Trempe J F, et al. Structure of the complex I-like molecule NDH of oxygenic photosynthesis. *Nature*, 2019, 566: 411–414
- 23 Schuller J M, Birrell J A, Tanaka H, et al. Structural adaptations of photosynthetic complex I enable ferredoxin-dependent electron transfer. *Science*, 2019, 363: 257–260
- 24 Suga M, Akita F, Hirata K, et al. Native structure of photosystem II at 1.95 Å resolution viewed by femtosecond X-ray pulses. *Nature*, 2015, 517: 99–103
- 25 Suga M, Akita F, Sugahara M, et al. Light-induced structural changes and the site of O=O bond formation in PSII caught by XFEL. *Nature*, 2017, 543: 131–135
- 26 Dods R, B  th P, Morozov D, et al. Ultrafast structural changes within a photosynthetic reaction centre. *Nature*, 2021, 589: 310–314
- 27 Zhang S, Heyes D J, Feng L, et al. Structural basis for enzymatic photocatalysis in chlorophyll biosynthesis. *Nature*, 2019, 574: 722–725
- 28 Liu C, Young A L, Starling-Windhof A, et al. Coupled chaperone action in folding and assembly of hexadecameric Rubisco. *Nature*, 2010, 463: 197–202
- 29 Xia L Y, Jiang Y L, Kong W W, et al. Molecular basis for the assembly of RuBisCO assisted by the chaperone Raf1. *Nat Plants*, 2020, 6: 708–717
- 30 Mackinder L C M, Chen C, Leib R D, et al. A spatial interactome reveals the protein organization of the Algal CO₂-concentrating mechanism. *Cell*, 2017, 171: 133–147.e14
- 31 Rosenzweig E S F, Xu B, Cuellar L K, et al. The eukaryotic CO₂-concentrating organelle is liquid-like and exhibits dynamic reorganization. *Cell*,

- 2017, 171: 148–162.e19
- 32 He S, Chou H T, Matthies D, et al. The structural basis of Rubisco phase separation in the pyrenoid. *Nat Plants*, 2020, 6: 1480–1490
- 33 Ouyang M, Li X, Ma J, et al. LTD is a protein required for sorting light-harvesting chlorophyll-binding proteins to the chloroplast SRP pathway. *Nat Commun*, 2011, 2: 277
- 34 Chen Y L, Chen L J, Chu C C, et al. TIC236 links the outer and inner membrane translocons of the chloroplast. *Nature*, 2018, 564: 125–129
- 35 Ouyang M, Li X, Zhang J, et al. Liquid-liquid phase transition drives intra-chloroplast cargo sorting. *Cell*, 2020, 180: 1144–1159.e20
- 36 Nickelsen J, Rengstl B. Photosystem II assembly: from cyanobacteria to plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 609–635
- 37 Yang H, Liu J, Wen X, et al. Molecular mechanism of photosystem I assembly in oxygenic organisms. *Biochim Biophys Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2015, 1847: 838–848
- 38 Paila Y D, Richardson L G L, Schnell D J. New insights into the mechanism of chloroplast protein import and its integration with protein quality control, organelle biogenesis and development. *J Mol Biol*, 2015, 427: 1038–1060
- 39 Ling Q, Broad W, Trösch R, et al. Ubiquitin-dependent chloroplast-associated protein degradation in plants. *Science*, 2019, 363: eaav4467
- 40 Gupta T K, Klumpe S, Gries K, et al. Structural basis for VIPP1 oligomerization and maintenance of thylakoid membrane integrity. *Cell*, 2021, 184: 3643–3659.e23
- 41 Suga M, Akita F, Yamashita K, et al. An oxyl/oxo mechanism for oxygen-oxygen coupling in PSII revealed by an X-ray free-electron laser. *Science*, 2019, 366: 334–338
- 42 Young I D, Ibrahim M, Chatterjee R, et al. Structure of photosystem II and substrate binding at room temperature. *Nature*, 2016, 540: 453–457
- 43 Kern J, Chatterjee R, Young I D, et al. Structures of the intermediates of Kok's photosynthetic water oxidation clock. *Nature*, 2018, 563: 421–425
- 44 Zhang C, Chen C, Dong H, et al. A synthetic Mn₄Ca-cluster mimicking the oxygen-evolving center of photosynthesis. *Science*, 2015, 348: 690–693
- 45 Guan J, Duan Z, Zhang F, et al. Water oxidation on a mononuclear manganese heterogeneous catalyst. *Nat Catal*, 2018, 1: 870–877
- 46 Jiang X, Li J, Yang B, et al. A bio-inspired Cu₄O₄ cubane: effective molecular catalysts for electrocatalytic water oxidation in aqueous solution. *Angew Chem Int Ed*, 2018, 57: 7850–7854
- 47 Wang Y, Yang H, Zhang X, et al. Microalgal hydrogen production. *Small Methods*, 2020, 4: 1900514
- 48 Chen M, Zhang J, Zhao L, et al. Loss of algal Proton Gradient Regulation 5 increases reactive oxygen species scavenging and H₂ evolution. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58: 943–946
- 49 Chen M, Liu P, Zhang J, et al. Photochemical characteristics of *Chlamydomonas* mutant *hpm91* lacking proton gradient regulation 5 (PGR5) during sustained H₂ photoproduction under sulfur deprivation. *Int J Hydrogen Energy*, 2019, 44: 31790–31799
- 50 Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 235–261
- 51 LI Z S. Review and prospect of wheat breeding in China (in Chinese). *J Agri Sci Tech*, 2010, 12: 1–4 [李振声. 我国小麦育种的回顾与展望. 中国农业科技导报, 2010, 12: 1–4]
- 52 Flügge U I, Westhoff P, Leister D. Recent advances in understanding photosynthesis. *F1000Research*, 2016, 5: 2890
- 53 Cardona T, Shao S, Nixon P J. Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. *Essays Biochem*, 2018, 62: 85–94
- 54 Kirst H, Gabilly S T, Niyogi K K, et al. Photosynthetic antenna engineering to improve crop yields. *Planta*, 2017, 245: 1009–1020
- 55 Blankenship R E, Tiede D M, Barber J, et al. Comparing photosynthetic and photovoltaic efficiencies and recognizing the potential for improvement. *Science*, 2011, 332: 805–809
- 56 Batista-Silva W, da Fonseca-Pereira P, Martins A O, et al. Engineering improved photosynthesis in the era of synthetic biology. *Plant Commun*, 2020, 1: 100032
- 57 Zhang Y W, Zhao X G, Guan Z B, et al. High photosynthetic-efficiency germplasm screening of crop: research progress (in Chinese). *Chin Agri Sci Bull*, 2019, 35: 1–11 [张耀文, 赵小光, 关周博, 等. 作物高光效种质筛选的研究进展. 中国农学通报, 2019, 35: 1–11]
- 58 Lu J. Harm and prevention of rice dry hot wind (in Chinese). *Hunan Agri*, 2012, 7: 10 [鲁俊. 水稻干热风危害及预防. 湖南农业, 2012, 7: 10]
- 59 Chen X, Li W, Lu Q, et al. The xanthophyll cycle and antioxidative defense system are enhanced in the wheat hybrid subjected to high light stress. *J Plant Physiol*, 2011, 168: 1828–1836
- 60 Liu Y N, Xu Q Z, Li W C, et al. Long-term high light stress induces leaf senescence in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Photosynthetica*, 2019, 57: 830–840
- 61 Kromdijk J, Glowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection.

- [Science](#), 2016, 354: 857–861
- 62 Garcia-Molina A, Leister D. Accelerated relaxation of photoprotection impairs biomass accumulation in *Arabidopsis*. [Nat Plants](#), 2020, 6: 9–12
 - 63 Ermakova M, Lopez-Calcagno P E, Raines C A, et al. Overexpression of the Rieske FeS protein of the Cytochrome *b₆f* complex increases C₄ photosynthesis in *Setaria viridis*. [Commun Biol](#), 2019, 2: 314
 - 64 Schlüter U, Weber A P M. Regulation and evolution of C₄ photosynthesis. [Annu Rev Plant Biol](#), 2020, 71: 183–215
 - 65 Campbell C D, Sage R F, Kocacinar F, et al. Estimation of the whole-plant CO₂ compensation point of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). [Glob Change Biol](#), 2005, 0: 050922094851001
 - 66 Bräutigam A, Kajala K, Wullenweber J, et al. An mRNA blueprint for C₄ photosynthesis derived from comparative transcriptomics of closely related C₃ and C₄ species. [Plant Physiol](#), 2011, 155: 142–156
 - 67 Karki S, Rizal G, Quick W P. Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) by inserting the C₄ pathway. [Rice](#), 2013, 6: 28
 - 68 Maurino V G, Weber A P M. Engineering photosynthesis in plants and synthetic microorganisms. [J Exp Bot](#), 2013, 64: 743–751
 - 69 Wang S, Tholen D, Zhu X G. C₄ photosynthesis in C₃ rice: a theoretical analysis of biochemical and anatomical factors. [Plant Cell Environ](#), 2017, 40: 80–94
 - 70 Chen Y B, Lu T C, Wang H X, et al. Posttranslational modification of maize chloroplast pyruvate orthophosphate dikinase reveals the precise regulatory mechanism of its enzymatic activity. [Plant Physiol](#), 2014, 165: 534–549
 - 71 Bovdilova A, Alexandre B M, Höppner A, et al. Posttranslational modification of the NADP-malic enzyme involved in C₄ photosynthesis modulates the enzymatic activity during the day. [Plant Cell](#), 2019, 31: 2525–2539
 - 72 Chao Q, Liu X Y, Mei Y C, et al. Light-regulated phosphorylation of maize phosphoenolpyruvate carboxykinase plays a vital role in its activity. [Plant Mol Biol](#), 2014, 85: 95–105
 - 73 Gao Z F, Shen Z, Chao Q, et al. Large-scale proteomic and phosphoproteomic analyses of maize seedling leaves during de-etiolation. [Genomics Proteomics Bioinf](#), 2020, 18: 397–414
 - 74 Yan Z, Shen Z, Li Z, et al. Genome-wide transcriptome and proteome profiles indicate an active role of alternative splicing during de-etiolation of maize seedlings. [Planta](#), 2020, 252: 60
 - 75 Wang Y, Bräutigam A, Weber A P M, et al. Three distinct biochemical subtypes of C₄ photosynthesis? A modelling analysis. [J Exp Bot](#), 2014, 65: 3567–3578
 - 76 Wang Y, Long S P, Zhu X G. Elements required for an efficient NADP-malic enzyme type C₄ photosynthesis. [Plant Physiol](#), 2014, 164: 2231–2246
 - 77 Chen J H, Chen S T, He N Y, et al. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield. [Nat Plants](#), 2020, 6: 570–580
 - 78 Chen G E, Canniffe D P, Barnett S F H, et al. Complete enzyme set for chlorophyll biosynthesis in *Escherichia coli*. [Sci Adv](#), 2018, 4: eaaq1407
 - 79 Aigner H, Wilson R H, Bracher A, et al. Plant RuBisCo assembly in *E. coli* with five chloroplast chaperones including BSD2. [Science](#), 2017, 358: 1272–1278
 - 80 Long B M, Hee W Y, Sharwood R E, et al. Carboxysome encapsulation of the CO₂-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts. [Nat Commun](#), 2018, 9: 3570
 - 81 Matsumura H, Shiomi K, Yamamoto A, et al. Hybrid rubisco with complete replacement of rice Rubisco small subunits by sorghum counterparts confers C₄ plant-like high catalytic activity. [Mol Plant](#), 2020, 13: 1570–1581
 - 82 Flamholz A I, Dugan E, Blikstad C, et al. Functional reconstitution of a bacterial CO₂ concentrating mechanism in *Escherichia coli*. [eLife](#), 2020, 9: e59882
 - 83 López-Calcagno P E, Brown K L, Simkin A J, et al. Stimulating photosynthetic processes increases productivity and water-use efficiency in the field. [Nat Plants](#), 2020, 6: 1054–1063
 - 84 South P F, Cavanagh A P, Liu H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. [Science](#), 2019, 363: eaat9077
 - 85 Shen B R, Wang L M, Lin X L, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice. [Mol Plant](#), 2019, 12: 199–214
 - 86 Wang L M, Shen B R, Li B D, et al. A synthetic photorespiratory shortcut enhances photosynthesis to boost biomass and grain yield in rice. [Mol Plant](#), 2020, 13: 1802–1815

- 87 Hart J E, Sullivan S, Hermanowicz P, et al. Engineering the phototropin photocycle improves photoreceptor performance and plant biomass production. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 12550–12557
- 88 Miller T E, Beneyton T, Schwander T, et al. Light-powered CO₂ fixation in a chloroplast mimic with natural and synthetic parts. *Science*, 2020, 368: 649–654
- 89 Croce R, van Amerongen H. Light harvesting in oxygenic photosynthesis: structural biology meets spectroscopy. *Science*, 2020, 369: eaay2058
- 90 Zhang B, Sun L. Artificial photosynthesis: opportunities and challenges of molecular catalysts. *Chem Soc Rev*, 2019, 48: 2216–2264
- 91 Lubitz W, Chrysina M, Cox N. Water oxidation in photosystem II. *Photosynth Res*, 2019, 142: 105–125
- 92 Long S P, Marshall-Colon A, Zhu X G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell*, 2015, 161: 56–66
- 93 Bailey-Serres J, Parker J E, Ainsworth E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575: 109–118
- 94 Hennacy J H, Jonikas M C. Prospects for engineering biophysical CO₂ concentrating mechanisms into land plants to enhance yields. *Annu Rev Plant Biol*, 2020, 71: 461–485
- 95 Zhu X G, Xiong Y, Ruan M H, et al. Research status and future development strategies of synthetic biology in photosynthesis (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2018, 33: 1239–1248 [朱新广, 熊燕, 阮梅花, 等. 光合作用合成生物学研究现状及未来发展策略. *中国科学院院刊*, 2018, 33: 1239–1248]
- 96 Long S P, Zhu X G, Naidu S L, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ*, 2006, 29: 315–330
- 97 Leakey A D B, Ainsworth E A, Bernacchi C J, et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J Exp Bot*, 2009, 60: 2859–2876
- 98 Loladze I. Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition. *eLife*, 2014, 3: e02245
- 99 Myers S S, Zanobetti A, Kloog I, et al. Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, 2014, 510: 139–142

Advances and perspectives in several areas of photosynthesis research

LIN RongCheng, YANG WenQiang, WANG BaiChen, YU LongJiang, WANG WenDa, TIAN LiJin,
CHI Wei, LU QingTao, HAN GuangYe & KUANG TingYun

Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Mechanisms in photosynthesis are the key and fundamental cutting-edge question in life sciences. Their applications are closely related to the sustainability of agriculture, energy, and environment. This article briefly summarizes recent advances in several areas of photosynthesis research, including structure and regulation of photosynthetic protein machineries, photosynthetic water splitting and oxygen production and artificial photosynthesis, plant light energy utilization, carbon dioxide assimilation, and synthetic biology in photosynthesis, and proposes research perspectives. Meanwhile, this article discusses the challenges and proposes important research areas and directions in photosynthesis research until the year of 2035 in China.

photosynthesis, light use efficiency, crops, synthetic biology

doi: [10.1360/SSV-2021-0217](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0217)