

## PGR5/PGRL1介导的环式电子传递研究进展

刘玉凤, 鹿嘉智, 孟思达, 王珍琪, 张耀丰, 王峰, 齐明芳, 李天来\*

沈阳农业大学园艺学院, 设施园艺省部共建教育部重点实验室, 北方园艺设施设计与应用技术国家地方联合工程研究中心(辽宁), 沈阳110866

**摘要:** 环式电子传递(CEF)是光合作用光反应中仅次于线性电子传递(LEF)的另一条重要的电子传递途径。CEF包括NAD(P)H脱氢酶复合体(NDH)和PGR5 (Proton Gradient Regulation 5)/PGRL1 (Proton Gradient Regulation Like 1)两条途径, 其中PGR5/PGRL1被认为是高等植物CEF中的主要途径。本文综述了PGR5/PGRL1介导的CEF的主要作用机理, 以及在逆境胁迫下该途径通过保护光系统II和光系统I、维持ATP/NADPH比例、调节LEF和CEF的转换来缓解光抑制中的生理作用, 以期今后的相关研究提供参考。

**关键词:** 光合作用; 环式电子传递; PGR5; PGRL1; 光抑制

光合作用是自然界中最重要的生物物理及生物化学反应之一(肖怡和朱新广2016), 是植物吸收并利用光能、分解水产生氧气、固定大气中的二氧化碳产生有机物的过程。光合作用因利用光能的不同, 分为光反应和碳反应两部分: 光反应直接将光能转化为生物所能直接利用的化学能, 形成同化力NADPH并合成ATP; 碳反应将NADPH和ATP中储存的能量进一步转化, 固定二氧化碳形成单糖与多糖(薛娴等2017)。

光反应的正常进行离不开光能的参与, 但如果植物所吸收的光能超过其自身所能利用的范围时, 将产生过剩光能, 过剩的光能会导致光系统II (photosystem II, PSII)和光系统I (photosystem I, PSI)以及其他类囊体膜蛋白的活性降低, 光合速率下降, 活性氧(reactive oxygen species, ROS)大量积累, 产生光抑制(Foyer和Noctor 1999), 严重时会引起光系统的光氧化损伤, 造成不可逆的破坏。这种情况在高温、强光、干旱等逆境条件下变得愈发严重(刘佳等2017; Lu等2017)。植物在长期的进化过程中, 形成了一系列的光防御机制来缓解光抑制所造成的伤害, 这些机制包括叶片运动和角度的调节、ROS清除、状态转化、叶黄素循环、环式电子传递(cyclic electron flow, CEF)以及光呼吸等。其中, CEF在维持ATP/NADPH平衡、调节电子传递速率、保护光系统方面起了重要作用(Yamori和Shikanai 2016)。

### 1 光合电子传递

植物叶绿体吸收光能后, 需要经过电子传递将

光能转化为可供植物利用的化学能, 为卡尔文循环和其他的生理生化反应提供能量。叶绿体类囊体膜上的PSII是光合作用光反应电子传递的起点, 位于PSII的放氧复合体(oxygen evolving complex, OEC)将水裂解放出氧气并产生质子, 同时激发PSII反应中心色素分子P680, 激发态的P680\*向脱镁叶绿素(pheophytin, Pheo)传递一个电子, Pheo将电子传递给电子受体Q<sub>A</sub>和Q<sub>B</sub>, 然后电子经质体醌(plastoquinone, PQ)传递至细胞色素b<sub>6</sub>/f复合体(cytochrome b<sub>6</sub>/f complex, Cyt b<sub>6</sub>/f), Cyt b<sub>6</sub>/f将电子传递给一种可溶性蛋白——质体蓝素(plastocyanin, PC), 后者接着激发PSI反应中心色素分子P700。PSI初级电子受体A<sub>0</sub>和次级电子受体A<sub>1</sub>接受来自激发态P700\*的电子, 然后经过一系列铁硫蛋白(FeS<sub>X</sub>、FeS<sub>A</sub>和FeS<sub>B</sub>)传递后, 电子被转移给可溶性铁氧还蛋白(ferredoxin, Fd), 最后电子传递给铁氧还蛋白-NADP还原酶(ferredoxin-NADP reductase, FNR), FNR将NADP<sup>+</sup>还原为NADPH(图1)(Govindjee 2004)。在PQ和Cyt b<sub>6</sub>/f中电子的Q循环可将类囊体基质中的H<sup>+</sup>泵入类囊体腔, 这部分H<sup>+</sup>与OEC中水的光解所产生的H<sup>+</sup>共同形成跨类囊体膜的质子电化学势梯度, 称为质子动力势(proton motive force, pmf), pmf包括跨膜质子梯度(proton gra-

收稿 2019-02-14 修订 2019-03-11

资助 国家自然科学基金(31772356)、国家现代农业产业体系建设专项(CARS-23-C01)和设施蔬菜辽宁省高等学校创新团队项目(LT2015025)。

\* 通讯作者(tianlaili@126.com)。

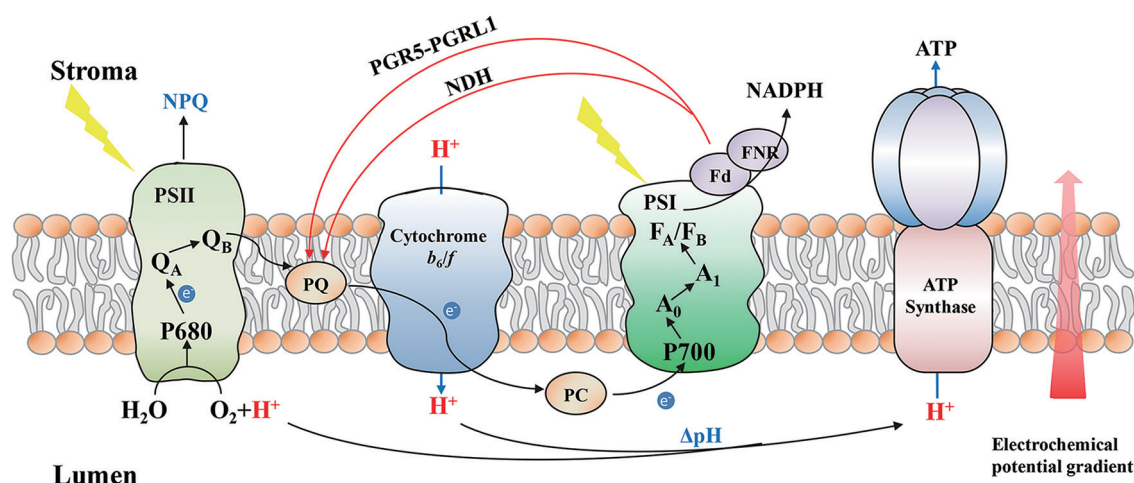


图1 光合作用电子传递链

Fig.1 Photosynthetic electron transfer chain

ATP: 三磷酸腺苷; ATP synthase: ATP合酶; Cytochrome  $b_6/f$ : 细胞色素 $b_6/f$ 复合体; Electrochemical potential gradient: 电化学势梯度;  $F_A/F_B$ : 铁硫中心; Fd: 铁氧还蛋白; FNR: 铁氧还蛋白-NADP还原酶; Lumen: 类囊体腔; NADPH: 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸; NDH: NAD(P)H脱氢酶复合体; P680: PSII反应中心色素分子; P700: PSI反应中心色素分子; PC: 质体蓝素; PGR5: 质子梯度调节蛋白; PGRL1: 质子梯度调节类似蛋白; PQ: 质体醌; PSI: 光系统I; PSII: 光系统II;  $Q_A$ : PSII主要电子受体;  $Q_B$ : PSII次要电子受体; Stroma: 类囊体基质;  $\Delta pH$ : 跨膜质子梯度。根据Taiz和Zeiger (2006)并略有修改。

dient,  $\Delta pH$ )和跨膜电势(transmembrane potential,  $\Delta\psi$ )两部分, *pmf*用于驱动叶绿体ATP合酶合成ATP (Lapashina和Feniouk 2018)。这一系列电子传递过程称为线性电子传递(linear electron flow, LEF), 与之偶联形成ATP的过程则称为非循环式光合磷酸化(noncyclic photophosphorylation, NCPSP) (Arnon等1954, 1958)。LEF和NCPSP为后续的光合作用反应提供了能量, 在植物光合作用甚至整个生命过程中都起到了十分重要的作用。

在Calvin-Benson循环中固定1分子 $CO_2$ 需要消耗3分子ATP和2分子NADPH, 但在LEF中, 产生2分子NADPH时仅产生了2.6分子ATP, 这意味着Calvin-Benson循环的正常进行仍需0.4分子ATP (Yamori和Shikanai 2016)。植物可通过围绕PSI的CEF、水-水循环(Mehler反应) (Asada等1999)和线粒体交替氧化酶呼吸(孟祥龙等2012)等途径来弥补LEF中ATP/NADPH的不足。在这些机制中, CEF被认为是高等植物中平衡ATP/NADPH的主要途径(Shikanai 2007)。

## 2 环式电子传递

当PSI受光激发时, 处于激发态的PSI反应中

心色素分子P700\*将电子传递给Fd后, Fd并没有将电子传递给 $NADP^+$ , 而是将电子直接转移到PQ, 然后电子经Cyt  $b_6/f$ 重新传递回PSI。该电子传递过程只形成 $pmf$ , 催化ATP合酶形成ATP, 而电子并不参与NADPH的产生(图1)。这种围绕PSI的电子传递方式称为CEF (图1), 与之相偶联的ATP合成过程称为循环式光合磷酸化(cyclic photophosphorylation, CPSP) (Johnson 2011)。

Arnon等(1954, 1958)最早发现了与ATP合成(循环式磷酸化)相偶联的CEF现象, 并且提出了NCPSP和CPSP的概念。1963年, Tagawa等(1963)提出Fd可作为一个电子载体调控CEF, Cyt  $b_6/f$ 也被认为是CPSP的一个组成部分, 且该途径对抗霉素A (antimycin A, AA)敏感。进一步研究显示, Cyt  $b_6/f$ 优先从PQ而不是Fd接受电子(Böhme和Cramer 1972), 但Fd与PQ之间的联系尚不明确。1984年, Moss和Bendall (1984)提出有一种特别的且对AA敏感的酶参与了电子从Fd到PQ的电子传递, 并将其命名为铁氧还蛋白-质体醌还原酶(ferredoxin-plastoquinone reductase, FQR), 他们认为该电子传递途径为: PSI-Fd-FQR-PQ-Cyt  $b_6/f$ -PSI (Bendall和Manasse 1995)。然而, 长期以来并没有分离鉴定

出FQR蛋白。随后,一个可从Fd接受电子并将电子传递到PQ的蛋白复合体的发现是CEF研究中的一大飞跃,因其与线粒体呼吸链中复合体I高度相似,所以将其命名为NAD(P)H脱氢酶复合体[NAD(P)H dehydrogenase complex, NDH] (Burrows等1998)。遗憾的是,NDH途径虽在C<sub>4</sub>植物的CEF中起着重要作用,但该途径对AA不敏感,这意味着CEF中还存在着另外一条对AA敏感、靠Fd来调控的FQR途径。

### 2.1 PGR5/PGRL1介导的CEF途径

长期以来,研究者认为围绕PSI的CEF有助于蓝藻、绿藻、衣藻和C<sub>4</sub>植物合成ATP,但在C<sub>3</sub>植物中,CEF可能是微不足道的,这就意味着,其ATP合成的唯一来源为LEF,但LEF所合成的ATP并不足以满足植物的需求。由于无法对CEF的意义进行准确的评价,且Arnon等人提出的对AA敏感的途径在分子水平上没有得到精确的定位,所以围绕PSI的CEF在C<sub>3</sub>植物中长期被忽视,直到CEF中另外两个重要调控蛋白PGR5 (Proton Gradient Regulation 5)和PGRL1 (Proton Gradient Regulation Like 1)的发现才突出了CEF在高等植物中的重要作用(Jin等2017)。

2002年, Munekage等(2002)通过构建缺失PGR5的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体,首次确定了PGR5蛋白是拟南芥CEF中一个不可或缺的组分,且AA可抑制该途径。有趣的是,不同于NDH与呼吸链蛋白的高相似性, PGR5与线粒体呼吸链蛋白没有同源性,但在该突变体中,PSI反应中心的再氧化受损,并且在强光下PSII处的非光化学淬灭(nonphotochemical quenching, NPQ)能力降低(Munekage等2002)。虽然PGR5在Fd到PQ之间的电子传递中起到了关键作用,但其分子特征并不满足FQR的所有要求,例如, PGR5中不含有任何能够介导电子转移的具有氧化还原活性的半胱氨酸部分或具有任何可见的膜结构域(Yamori和Shikanai 2016)。因此,在对AA敏感的CEF途径中, PGR5所起的作用是有争议的,甚至已经提出, *pgr5*突变体中CEF活性的降低是由于其在反馈调节中的作用(Nandha等2007),并且PGR5的主要功能是调节LEF(Suorsa等2012)。

一些年之后, PGRL1被确定为拟南芥CEF过

程的另一个重要调节蛋白,植物缺失PGRL1表现出CEF速率的下降以及与*pgr5*突变体相似的表现(DalCorso等2008)。PGRL1蛋白的全称为“类似于PGR5的质子梯度调节蛋白1”,然而,这种说法可能是错误的,因为PGR5与PGRL1并不同源。PGR5是一种类囊体小蛋白,没有发现任何亚基; PGRL1则是一种跨膜蛋白,具有两个跨膜结构域,并且其半胱氨酸残基含有铁离子(Hertle等2013)。在拟南芥基因组中包括两个编码PGRL1的基因(DalCorso等2008); 玉米(*Zea mays*, C<sub>4</sub>植物)中有3个PGRL1的同源物和两个PGR5的同源物(Friso等2010); 在集胞藻(*Cyanobacterium synechocystis*)中只具有与拟南芥序列相似性较低的PGR5蛋白,而不包括PGRL1的编码基因(Peltier等2010); 在莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)基因组中只有PGRL1编码基因而没有PGR5编码基因(Iwai等2010)。

拟南芥PGRL1ab双突变体表现出与*pgr5*相似的表型(DalCorso等2008), 敲除拟南芥PGR5基因之后, PGRL1蛋白的表达量也显著下降(Suorsa等2016)。在水稻(*Oryza sativa*) *pgr5*突变体中,当PGR5蛋白水平下降至野生型的5%~8%时,会导致PGRL1蛋白水平下降50% (Nishikawa等2012)。Hertle等(2013)分析指出PGR5可在Fd还原PGRL1时起作用。与此相似, PGRL1的缺失也影响了PGR5的稳定积累(Storti等2018)。DalCorso等(2008)推测,带正电荷的PGR5蛋白可能与PGRL1 N末端环中带负电荷的氨基酸相互作用,形成一个蛋白复合体来共同调控围绕PSI的CEF,且叶绿体PGR5蛋白可能通过PGRL1与类囊体膜相连。近期对NADP<sup>+</sup>的光还原测定和免疫印迹分析显示,在不存在PGR5和PGRL1时, FNR与类囊体膜的关联受损,意味着这两种蛋白直接或间接地有助于将FNR连接到类囊体膜上(Mosebach等2017)。

真核生物中,电子从Fd传递到PGRL1需要PGR5蛋白的参与,其中任一蛋白的缺失均会使CEF活性受到影响(Kono等2014)。在体外,当还原态的Fd存在时,一种未知的氧化还原反应可催化形成PGRL1中半胱氨酸残基之间的二硫键,重组的PGRL1能够还原PQ的类似物DMBQ (quinone 2,6-dimethyl-*p*-benzoquinone) (Hertle等2013),这一发现在FQR的

硫醇基团中得到确认(Strand等2015)。因此,研究者提出PGR5和PGRL1蛋白可能是FQR的重要组成部分(Shikanai 2007; Suorsa等2012),因为PGRL1满足FQR蛋白的分子特性,所以Hertle进一步地认为PGRL1就是寻找多年的FQR蛋白(图2)(Hertle等2013)。

## 2.2 状态转换与CEF

状态转换(state transitions)可通过控制捕光色素复合体II (light-harvesting complex II, LHCII)的移动来调节激发能在两个光系统之间的分配。在莱茵衣藻中,当PSII处于激发态时,LHCII发生磷酸化,与PSII分离并与PSI结合,此时吸收的光能优先分配到PSI,CEF占主导地位,这种状态称为状态II;当处于状态I时,PSI被优先激发,LHCII-P发生去磷酸化,重新与PSII结合,此时优先驱动LEF (Finazzi等2002)。在状态II中,CEF确实是电子传递的主要形式,但这并不意味着状态II是CEF运行的必要条件,在莱茵衣藻和拟南芥中都发现,CEF并不受状态转换的影响(Takahashi等2013)。虽然,CEF并不一定与状态转换有关,但状态II却有利于CEF-PSI复合体的分离(Yamori和Shikanai 2016)。

PGR5/PGRL1介导的CEF的核心机制在绿藻

(例如衣藻)和高等植物(例如拟南芥)中是相同的,但其与电子传递相关的超复合物不同。通过对状态II中形成的超复合物的分离,Iwai等(2010)在莱茵衣藻中鉴定了包含FNR、Fd、PGR5/PGRL1、Cyt  $b_6$ 和PSI的超复合物,但尚未在拟南芥中检测到。PGR5在酵母双杂交分析中与Fd相互作用,在分裂泛素分析中与Cyt  $b_6$ 相互作用,但PGRL1蛋白在分裂泛素分析中与Fd、PSI-D、Cyt  $b_6$ 、FNR1和FNR2相互作用,该研究指出了PGRL1在CEF组分之间的中心作用。进一步的酵母双杂交分析表明,PGRL1和Fd之间的相互作用需要前者的C端环,但单个环无法与PGR5、FNR、PSI-D或Cyt  $b_6$ 结合,这意味着这种相互作用至少需要PGRL1的两个C端环。PGR5/PGRL1与Cyt  $b_6/f$ 复合体和PSI复合物的结合可能只是短暂的,至少在稳定的PSI复合物中没有作用,因为PGRL1 (或PGR5)的缺失并没有影响PSI复合物的组成或其各个亚基的积累(Dal-Corso等2008)。

## 2.3 AA对PGR5/PGRL1介导的CEF途径的抑制

AA是具有抗真菌特性的抗生素(Labs等2016),其最早从链霉菌属物种中分离(谭洪升等2015),并且在过去的50年中已被广泛用作线粒体和叶绿体

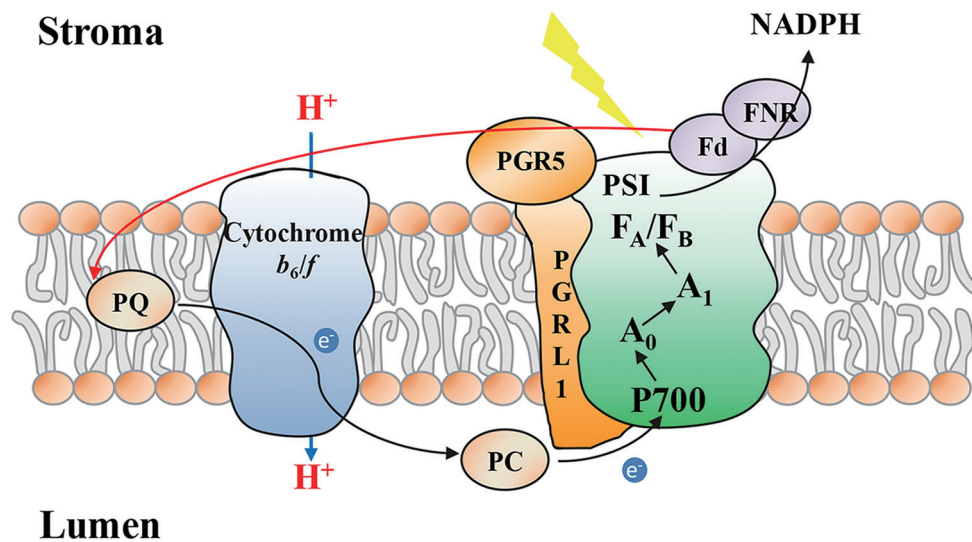


图2 PGR5/PGRL1介导的CEF

Fig.2 PGR5/PGRL1-dependent CEF

Cytochrome  $b_6/f$ : 细胞色素 $b_6/f$ 复合体;  $F_x/F_y$ : 铁硫中心; Fd: 铁氧还蛋白; FNR: 铁氧还蛋白-NADP还原酶; Lumen: 类囊体腔; NADPH: 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸; P700: PSI反应中心色素分子; PC: 质体蓝素; PGR5: 质子梯度调节蛋白; PGRL1: 质子梯度调节类似蛋白; PQ: 质体醌; PSI: 光系统I; Stroma: 类囊体基质。根据Yamori和Shikanai (2016)并略有修改。

中的电子传递抑制剂。AA由甲酰胺和水杨酸盐通过酰胺基团与二内酯环连接形成甲酰氨基水杨酸(图3), AA的抑制性质被认为与其结构中的甲酰氨基水杨酸有关(Rieske 1980)。

在叶绿体中, Tagawa等(1963)发现AA可对围绕PSI的CEF产生影响, 随后的研究表明, AA可以特异性地抑制PGR5/PGRL1介导的CEF, 但其作用位点尚未明确(Munekage等2002)。在呼吸电子传递中, AA的抑制与在细胞色素 $b$ 和 $c$ 之间的电子传递系统相关, AA可以作用于Cyt  $bc_1$ 复合物的Q $i$ 位点从而抑制其活性(Huang等2005)。但在光合电子传递中并非如此, 对PGRL1活性的生化分析表明, AA可以抑制PGRL1对PQ类似物DMBQ的还原(Hertle等2013)。但是, AA可能不与PGRL1单独起作用, 因为在拟南芥中将PGR5基因单独突变后, 在其分离的类囊体中, PGR5/PGRL1介导的CEF具有对AA的抗性(Sugimoto等2013)。有趣的是, PGRL1或PGR5都不像在线粒体细胞色素 $b$ 的螺旋A和E上鉴定到的AA的相互作用位点(Labs等2016)。另一方面, 在甲酰氨基-NH基团中发生改变的AA类似物也可以抑制PGR5/PGRL1介导的CEF, 而在线粒体中, 甲酰氨基中的-NH基团是AA和细胞色素 $b$ 之间形成的两个-H键的直接来源之一(Taira等2013)。因此, 在叶绿体中AA的作用方式与在线粒体中明显不同, 在用高分辨率晶体学解析PGR5/PGRL1复合物之前, 叶绿体中AA的具体作用位点仍然难以确定。

### 3 PGR5/PGRL1介导的CEF在植物中的作用

#### 3.1 调节ATP水平, 维持ATP/NADPH平衡

PGR5全称为“质子梯度调节蛋白5”, 这暗示了其在质子梯度调节中的重要作用。在叶绿体中,  $pmf$ 的调节必须满足两种相互矛盾的生理需求: (1) 满足碳固定对ATP的要求; (2) 下调电子传递速率以避免光损伤, 植物通过调节 $pmf$ 中 $\Delta pH$ 和 $\Delta\psi$ 两个组分的比例来平衡这种需求。在相对较低的光强度下,  $\Delta\psi$ 与 $\Delta pH$ 所占比例相当, 随着光照强度的增加,  $\Delta pH$ 在 $pmf$ 中所占比例逐渐变大, 在拟南芥 $pgr5$ 突变体中, 在大于 $312 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强下,  $\Delta pH$ 约占总 $pmf$ 的90%左右(Yamamoto等2016)。为了从 $\Delta\psi$ 转移到 $\Delta pH$ , 一些阳离子(主要是 $K^+$ 和 $Mg^{2+}$ )可能通过类囊体膜运输到基质中(Kramer等2003), Hind等(1974)认为这些阳离子的流出可以使 $pmf$ 主要变为 $\Delta pH$ 形式。

植物需要调整ATP/NADPH的比例以适应不断变化的代谢和光保护需求, 因此, 调节LEF和CEF以及两个光系统之间的电子分布对于有效的光合作用是至关重要的。CEF的功能通常被认为是在胁迫环境以及LEF不能产生足够 $\Delta pH$ 的条件下, 通过增加 $\Delta pH$ 来驱动合成更多的ATP, 从而增加ATP/NADPH产生比(图4) (Yamori和Shikanai 2016)。PGR5/PGRL1和NDH介导的CEF在弱光条件下均发挥作用, 并通过提供额外的ATP来增强光合作用中 $\text{CO}_2$ 的同化作用(Nishikawa等2012); 相比之下,

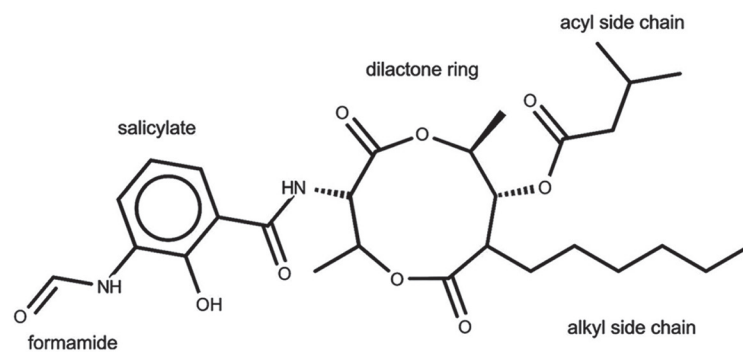


图3 AA的结构

Fig.3 Structure of AA

acyl side chain: 酰基侧链; alkyl side chain: 烷基侧链; dilactone ring: 双内酯环; formamide: 甲酰胺; salicylate: 水杨酸盐。根据Labs等(2016)并略有修改。

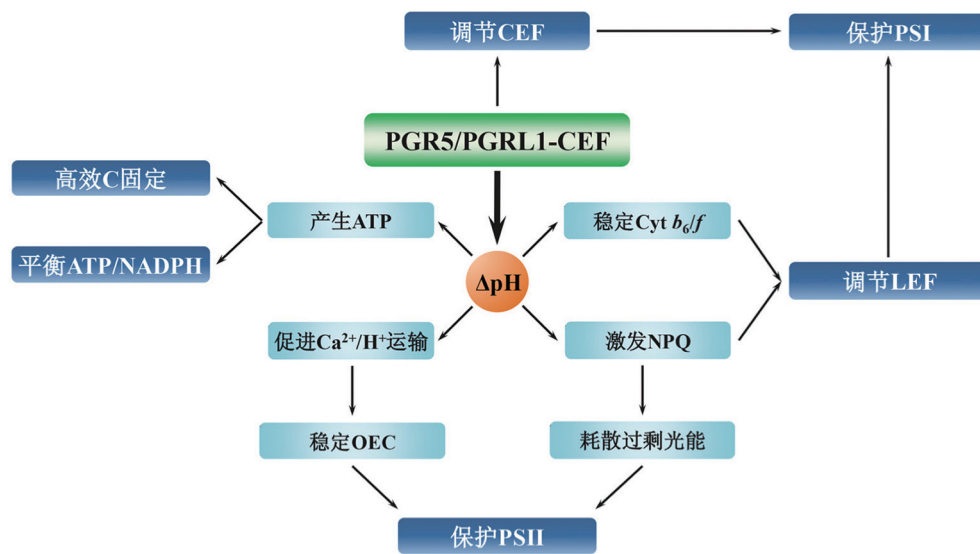


图4 PGR5/PGRL1介导的CEF的生理功能

Fig.4 Physiological function of PGR5/PGRL1-dependent CEF

PGR5/PGRL1介导的CEF通过增加 $\Delta pH$ 来产生更多的ATP,以平衡ATP/NADPH和满足高效C固定的需要。同时, $\Delta pH$ 的增加可通过激发NPQ和促进 $Ca^{2+}/H^{+}$ 的运输来保护PSII免受光抑制。此外, $\Delta pH$ 可通过稳定Cyt  $b_6/f$ 来调节LEF速率,以保护PSI。ATP:三磷酸腺苷;CEF:环式电子传递;Cyt  $b_6/f$ :细胞色素 $b_6/f$ 复合体;LEF:线性电子传递;NADPH:还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸;NPQ:非光化学淬灭;OEC:放氧复合体;PGR5:质子梯度调节蛋白;PGRL1:质子梯度调节类似蛋白;PSI:光系统I;PSII:光系统II。

在强光下生长的水稻植物中,PGR5/PGRL1和NDH介导的CEF对于ATP/NADPH的调节作用可忽略不计(Yamori等2015),但强光却导致拟南芥 $pgr5$ 突变体 $pmf$ 形成减少,ATP产量降低,ATP/NADPH平衡遭到破坏(Kawashima等2017)。对初级代谢中ATP/NADPH需求的模拟表明,植物在高光下的能量需求并不低于弱光下(Walker等2014),因此,CEF在不同的光照条件下应该都有利于ATP/NADPH的平衡。最近的分子遗传学研究表明,在 $C_3$ 植物中,即使处于非胁迫条件下,CEF也是平衡ATP/NADPH产生的必要条件(Wang等2015)。Avenson等(2005)进一步计算得出,在非胁迫环境下,PGR5/PGRL1介导的CEF所合成的ATP约占ATP合成总速率的13%。

虽然PGR5缺失导致ATP产量的降低,但烟草(*Nicotiana tabacum*) ATP合酶突变体却表现出NPQ和 $pmf$ 的增加,以及对LEF的显著抑制(Rott等2011),这说明ATP合酶的缺失并没有导致植物光合作用的严重损伤,但PGR5的突变却显著影响了光合效率。此外,在拟南芥 $pgr5$ 突变体中 $gH^{+}$ 大于野生型

(Avenson等2005),尤其是在强光下。ECS分析中的 $gH^{+}$ 参数被认为主要代表ATP合酶中 $H^{+}$ 的电导率(Kramer等2004)。尽管ATP合酶的 $H^{+}$ 电导率较高,但较低的 $\Delta pH$ 仍然导致 $pgr5$ 突变体中ATP合成的实际速率降低。在 $pgr5$ 突变体中所观察到的 $gH^{+}$ 的升高也发生在野生型植物中,但却显著低于 $pgr5$ 突变体(Wang等2015), $gH^{+}$ 的升高表明植物可能具有对ATP合成速率降低的补偿机制。实验结果进一步支持了这一假设,在波动光条件下,代表ATP合酶的ATP $\beta$ 蛋白的含量在未成熟的 $pgr5$ 叶中显著增加(Suorsa等2012),所以, $pgr5$ 突变体可能通过增加ATP合酶的活性来弥补ATP合成的不足。

### 3.2 诱导NPQ,保护PSII

当光强过高或者植物处于干旱、高温、低温、低 $CO_2$ 浓度等逆境胁迫时,植物体内会产生过剩光能,过剩光能会引起光合速率的下降和光合电子传递能力的减弱,产生光抑制,严重时会造成光系统的光氧化损伤以及 $CO_2$ 同化能力的下降(Paredes和Quiles 2017)。胁迫条件下,植物中CEF速率的提高可使电子保持在正常的LEF和CEF中,

电子将优先还原Fd和NADP<sup>+</sup>, 而不是O<sub>2</sub>, 这样即避免了过剩光能对光系统的氧化损伤(Chow和Hope 2004)。过去的研究表明, NDH介导的CEF在低光照条件下的水稻和地钱(*Marchantia polymorpha*)中发挥作用(Ueda等2012)。然而在拟南芥中, *NDH* 基因的单独缺失并不影响光合作用(Hashimoto等2003), 只有当PGR5和NDH同时突变时植株才具有明显的表型(Munekage等2004)。因此, 对于一般的C<sub>3</sub>植物而言, PGR5/PGRL1途径是CEF的主要途径(Munekage等2004; Okegawa等2008; Wang等2015)。最近的研究表明, CEF的作用随着光照强度的变化而变化(Huang等2015): 一方面, 依赖于CEF的*pmf*的产生主要有利于亚饱和和光强下ATP的合成(Avenson等2005; Walker等2014); 另一方面, 类囊体腔的酸化有利于在饱和和光强度下保护PSI和PSII免受光抑制(Takahashi等2009; Tikkanen等2014)。

拟南芥*pgr5*和*pgrl1*突变体都表现出对强光(Okegawa等2010)、高温(Kawashima等2017)、低温(Jin等2017)等胁迫环境的敏感; 与NDH缺失的*crr4-3*突变体和NPQ缺失的*npq4-1*突变体不同, 在波动光下生长的*pgr5*突变体在幼苗阶段死亡(Tikkanen等2010; Kono等2017); 此外, 干旱和热刺激也会诱导拟南芥(Sun等2017)、水稻(Nishikawa等2012)和小立碗藓(*Physcomitrella patens*) (Kukuczka等2014)中PGR5和NDH相关亚基表达量的增加, 这些都反映了PGR5/PGRL1介导的CEF在逆境胁迫下调节光合作用、缓解光抑制中的重要作用。现在普遍认为PSII是光抑制的原初位点和主要作用部位, PSII中光损伤与修复的动态平衡维持了PSII的稳定性(王强等2003)。当对野生型和*pgr5*突变体的PSII修复功能进行抑制后, 与野生型植物相比, *pgr5*突变体中PSII对强光的敏感性仍然较高(Takahashi等2009), 这表明PGR5的缺失对PSII产生了更加严重的光损伤。胁迫条件下, PGR5/PGRL1介导的CEF对PSII的保护至少涉及两种不同的机制。首先, 类囊体腔的酸化将激活NPQ以耗散过剩的光能, 减少了PSII复合体中ROS的产生(Munekage等2008)。其次, ΔpH的形成可以促进Ca<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup>的反向运输以提高类囊体腔中Ca<sup>2+</sup>的浓度(Ettinger等1999), 由于OEC的稳定性取决于类囊体腔内Ca<sup>2+</sup>的浓度

(Krieger和Weis 1993), 因此类囊体腔的酸化可以通过增加OEC的稳定性来避免PSII的光损伤(图4)(Takahashi等2009)。

### 3.3 调节LEF, 保护PSI

以往的研究表明PSI比PSII更稳定, 不易受到光损伤, 事实上PSI复合物基质侧的铁硫簇极易受到光系统中ROS的破坏(Sonoike 2011), 如在强光(Kono等2017), 尤其是在波动光下(Suorsa等2012; Kono等2014), *pgr5*突变体中PSI的光损伤发生在PSII之前。此外, 不同于PSII快速和有效的修复, PSI复合物的修复和/或重新合成非常缓慢, 因此认为PSI的损伤几乎是不可逆的(Zivcak等2014)。Goljan等(2017)用*pgr5*突变体研究了在强光下PSI的光抑制, 发现PSI的光损伤严重抑制了碳的固定和淀粉积累, 并在强光胁迫后减弱了抗氧化酶的合成和叶绿体调控的核基因表达。对烟草的研究也表明, PGR5介导的CEF在低温下对于PSI具有重要的光保护作用(Wang等2006)。

与在PSII中的作用相类似, PGR5/PGRL1介导的CEF对PSI的保护作用也与ΔpH的形成有关。电子传递所形成的*pmf*不仅有助于ATP的合成, 还可通过酸化类囊体腔来调节光合电子传递。该过程主要涉及两个机制, 第一个是从PSII反应中心中耗散过多的激发能以调节PSII中的电子传递, 此外, *pmf*还可通过Cyt *b<sub>6</sub>/f*来调节光系统间的电子传递(Shikanai 2016)。在野生型植物中, 强光可诱导类囊体腔内的瞬时质子化, 其可通过Cyt *b<sub>6</sub>/f*复合物(可能还有ATP合酶)下调从PSII到PSI的电子流, 防止PSI反应中心的过度还原, 减少了类囊体膜内超氧化物和单线态氧的产生(Suorsa等2012; Tikkanen等2014)。相比之下, *pgr5*突变体中ΔpH的形成受到抑制, 较低的ATP合成水平又限制了Calvin-Benson循环, 导致PSI和NADP<sup>+</sup>电子受体的匮乏(Takagi等2017)。此外, PGR5的缺失导致在强光下氧化态的P700所占比例降低, PSI反应中心过度还原, PSI产生严重损伤, 且无法修复(Chaux等2017)。

进一步的功能分析显示, 在*pgr5*突变体中, PSI在强光下保持完全还原, 但在野生型中, PSI复合物在强光下通常被氧化, 通过外源施用敌草隆[3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea, DCMU; PSII到

PSI电子传递的抑制剂),可以很大程度上减轻强光对 $pgr5$ 中PSI的损伤(Tikkanen等2010)。这意味着,在强光下,PGR5/PGRL1介导的CEF可以减少过多的电子流对PSI的伤害,而不仅仅在Fd依赖性的CET中发挥作用。PGR5和PGRL1在CEF的高效运行中起到了十分重要的作用,然而在 $pgr5$ 突变体中,CEF的最大速率却仅受到了轻微的影响(Nandha等2007),虽然CEF只发生了微小的变化,但其所产生的ATP/NADPH比值的改变应该足以对ADP、磷酸基团(phosphatidylinositol, Pi)和NADP<sup>+</sup>的水平产生实质性影响,从而降低PSI电子受体的活性,调节LEF的速率(Kramer等2004; Avenson等2005)。在OEC和PGR5均受损的 $\Delta 5pgr5$ 突变体中,从PSII到PSI电子传递的显著降低,使PSI恢复了氧化P700的能力并能在波动光下生长(Suorsa等2016),这说明PGR5的缺失降低了CEF与LEF竞争电子的能力,更加突出了PGR5在调节LEF和CEF转换之间的重要作用(图4)。

#### 4 总结与展望

光合作用是地球上最大规模的能量和物质转换过程,提高植物的光合能力是提高植物生产力的有效途径。但在自然界中,光照强度和环境条件的变化常常会导致植物碳固定能力的下降和光合电子传递的过度还原,因此,避免或缓解在胁迫条件下的光抑制具有十分重要的意义。围绕PSI的CEF在植物抵御逆境胁迫、缓解光抑制中起到了重要的作用。植物体内主要存在着PGR5/PGRL1和NDH两条CEF途径,其中PGR5/PGRL1途径被认为在高等植物中起着主要作用。关于PGR5/PGRL1途径的研究持续了几十年,特别是近年来遗传学方法的运用使得相关研究取得了突破性的进展,PGR5/PGRL1途径的生理机制和生理意义正在被逐渐阐明,但仍有很多未解决的问题,如该途径的启动机制以及如何高效运行尚有待明确;PGR5/PGRL1与FQR有何联系?PGR5/PGRL1途径是否可与NDH途径协同作用?此外,对该途径的研究大多集中于拟南芥和水稻等模式植物中,在大田作物和园艺植物中的研究还相对较少。所以,结合各种研究手段,阐明PGR5/PGRL1途径复杂的调控网

络以及该途径在植物缓解光抑制中的作用,将对于提高植物的光防御能力、增强光能的利用率、实现植物安全高效优质栽培具有重要意义。

#### 参考文献(References)

- Arnon DI, Allen MB, Whatley FR (1954). Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature*, 174: 394–396
- Arnon DI, Whatley FR, Allen MB (1958). Assimilatory power in photosynthesis. *Science*, 127 (3305): 1026–1034
- Asada Y, Miyake M, Miyake J, et al (1999). Photosynthetic accumulation of poly-(hydroxybutyrate) by cyanobacteria—the metabolism and potential for CO<sub>2</sub> recycling. *Int J Biol Macromol*, 25 (1–3): 37–42
- Avenson TJ, Cruz JA, Kanazawa A, et al (2005). Regulating the proton budget of higher plant photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (27): 9709–9713
- Bendall DS, Manasse RS (1995). Cyclic photophosphorylation and electron transport. *Biochim Biophys Acta*, 1229 (1): 23–38
- Böhme H, Cramer WA (1972). Localization of a site of energy coupling between plastoquinone and cytochrome *f* in the electron-transport chain of spinach chloroplasts. *Biochemistry*, 11 (7): 1155–1160
- Burrows PA, Sazanov A, Svab Z, et al (1998). Identification of a functional respiratory complex in chloroplasts through analysis of tobacco mutants containing disrupted plastid *ndh* genes. *EMBO J*, 17 (4): 868–876
- Chaux F, Johnson X, Auroy P, et al (2017). PGRL1 and LHCSR3 compensate for each other in controlling photosynthesis and avoiding Photosystem I photoinhibition during high light acclimation of *Chlamydomonas* cells. *Mol Plant*, 10: 216–218
- Chow WS, Hope AB (2004). Electron fluxes through photosystem I in cucumber leaf discs probed by far-red light. *Photosynth Res*, 81: 77–89
- DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, et al (2008). A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis*. *Cell*, 132 (2): 273–285
- Ettinger WF, Clear AM, Fanning KJ, et al (1999). Identification of a Ca<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup> antiport in the plant chloroplast thylakoid membrane. *Plant Physiol*, 119 (4): 1379–1386
- Finazzi G, Rappaport F, Furia A, et al (2002). Involvement of state transitions in the switch between linear and cyclic electron flow in *Chlamydomonas reinhardtii*. *EMBO Rep*, 3: 280–285
- Foyer CH, Noctor G (1999). Leaves in the dark see the light. *Science*, 284 (5414): 599–601
- Friso G, Majeran W, Huang M, et al (2010). Reconstruction of



- metabolic pathways, protein expression, and homeostasis machineries across maize bundle sheath and mesophyll chloroplasts: large-scale quantitative proteomics using the first maize genome assembly. *Plant Physiol*, 152: 1219–1250
- Gollan PJ, Lima-Melo Y, Tiwari A, et al (2017). Interaction between photosynthetic electron transport and chloroplast sinks triggers protection and signalling important for plant productivity. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 372 (1730): 20160390
- Govindjee (2004). Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. In: Papageorgiou GC, Govindjee (eds). *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht: Springer, 1–42
- Hashimoto M, Endo T, Peltier G, et al (2003). A nucleus-encoded factor, CRR2, is essential for the expression of chloroplast *ndhB* in *Arabidopsis*. *Plant J*, 36 (4): 541–549
- Hertle AP, Blunder T, Wunder T, et al (2013). PGRL1 is the elusive ferredoxin-plastoquinone reductase in photosynthetic cyclic electron flow. *Mol Cell*, 49 (3): 511–523
- Hind G, Nakatani HY, Izawa S (1974). Light-dependent redistribution of ions in suspensions of chloroplast thylakoid membranes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 71 (4): 1484–1488
- Huang LS, Cobessi D, Tung EY, et al (2005). Binding of the respiratory chain inhibitor antimycin to the mitochondrial *bc<sub>1</sub>* complex: a new crystal structure reveals an altered intramolecular hydrogen-bonding pattern. *J Mol Biol*, 351 (3): 573–597
- Huang W, Yang YJ, Hu H, et al (2015). Different roles of cyclic electron flow around photosystem I under sub-saturating and saturating light intensities in tobacco leaves. *Front Plant Sci*, 6: 923
- Iwai M, Takizawa K, Tokutsu R, et al (2010). Isolation of the elusive supercomplex that drives cyclic electron flow in photosynthesis. *Nature*, 464: 1210–1213
- Jin Y, Chen S, Fan X, et al (2017). Diuron treatment reveals the different roles of two cyclic electron transfer pathways in photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. *Pestic Biochem Physiol*, 137: 15–20
- Kawashima R, Sato R, Harada K, et al (2017). Relative contributions of PGR5- and NDH-dependent photosystem I cyclic electron flow in the generation of a proton gradient in *Arabidopsis* chloroplasts. *Planta*, 246: 1045–1050
- Kono M, Noguchi K, Terashikma I (2014). Roles of the cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) and O<sub>2</sub>-dependent alternative pathways in regulation of the photosynthetic electron flow in short-term fluctuating light in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 55: 990–1004
- Kono M, Yamori W, Suzuki Y, et al (2017). Photoprotection of PSI by far-red light against the fluctuating light-induced photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and field-grown plants. *Plant Cell Physiol*, 58: 35–45
- Kramer DM, Avenson TJ, Edwards GE (2004). Dynamic flexibility in the light reactions of photosynthesis governed by both electron and proton transfer reactions. *Trends Plant Sci*, 9 (7): 349–357
- Kramer DM, Cruz JA, Kanazawa A (2003). Balancing the central roles of the thylakoid proton gradient. *Trends Plant Sci*, 8 (1): 27–32
- Krieger A, Weis E (1993). The role of calcium in the pH-dependent control of photosystem II. *Photosynth Res*, 37 (2): 117–130
- Kukuczka B, Magneschi L, Petroustos D, et al (2014). Proton gradient regulation5-like1-mediated cyclic electron flow is crucial for acclimation to anoxia and complementary to nonphotochemical quenching in stress adaptation. *Plant Physiol*, 165 (4): 1604–1617
- Labs M, Rühle T, Leister D (2016). The antimycin A-sensitive pathway of cyclic electron flow: from 1963 to 2015. *Photosynth Res*, 129 (3): 231–238
- Lapashina AS, Feniouk BA (2018). ADP-inhibition of H<sup>+</sup>-F<sub>0</sub>F<sub>1</sub>-ATP synthase. *Biochemistry Mosc*, 83 (10): 1141–1160
- Liu J, Yang YH, Hao YC, et al (2017). Effects of photosynthetic electron transport chain of maize leaves under drought stress and re-watering. *Plant Physiol J*, 53 (10): 1877–1884 (in Chinese with English abstract) [刘佳, 杨永红, 郝引川等(2017). 干旱胁迫和复水处理对玉米叶片光合电子传递特性的影响. *植物生理学报*, 53 (10): 1877–1884]
- Lu T, Shi JW, Sun ZP, et al (2017). Response of linear and cyclic electron flux to moderate high temperature and high light stress in tomato. *J Zhejiang Univ Sci B*, 18 (7): 635–648
- Meng XL, Zhang LT, Zhang ZS, et al (2012). Role of mitochondrial alternative oxidase (AOX) pathway in photoprotection in *Rumex K-1* leaves. *Chin J Appl Ecol*, 23 (7): 1803–1808 (in Chinese with English abstract) [孟祥龙, 张立涛, 张子山等(2012). 杂交酸模叶片线粒体交替氧化酶呼吸途径在光破坏防御中的作用. *应用生态学报*, 23 (7): 1803–1808]
- Mosebach L, Heilmann C, Mutoh R, et al (2017). Association of ferredoxin: NADP<sup>+</sup> oxidoreductase with the photosynthetic apparatus modulates electron transfer in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Photosynth Res*, 134 (3): 291–306
- Moss DA, Bendall DS (1984). Cyclic electron transport in chloroplasts. The Q-cycle and the site of action of antimycin. *Biochim Biophys Acta*, 767 (3): 389–395
- Munekage Y, Hashimoto M, Miyake C, et al (2004). Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photo-

- synthesis. *Nature*, 429 (3991): 579–582
- Munekage Y, Hojo M, Meurer J, et al (2002). *PGR5* is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell*, 110 (3): 361–371
- Munekage YN, Genty B, Peitier G (2008). Effect of *PGR5* impairment on photosynthesis and growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (11): 1688–1698
- Nandha B, Finazzi G, Joliot P, et al (2007). The role of *PGR5* in the redox poisoning of photosynthetic electron transport. *Biochim Biophys Acta*, 1767 (10): 1252–1259
- Nishikawa Y, Yamamoto H, Okegawa Y, et al (2012). *PGR5*-dependent cyclic electron transport around PSI contributes to the redox homeostasis in chloroplasts rather than CO<sub>2</sub> fixation and biomass production in rice. *Plant Cell Physiol*, 53 (12): 2117–2126
- Okegawa Y, Kagawa Y, Kobayashi Y, et al (2008). Characterization of factors affecting the activity of photosystem I cyclic electron transport in chloroplasts. *Plant Cell Physiol*, 49 (5): 825–834
- Okegawa Y, Kobayashi Y, Shikkanai T (2010). Physiological links among alternative electron transport pathways that reduce and oxidize plastoquinone in *Arabidopsis*. *Plant J*, 63 (3): 458–468
- Paredes M, Quiles MJ (2017). Chilling stress and hydrogen peroxide accumulation in *Chrysanthemum morifolium* and *Spathiphyllum lanceifolium*. Involvement of chlororespiration. *J Plant Physiol*, 211: 36–41
- Peltier G, Tolleter D, Billon E, et al (2010). Auxiliary electron transport pathways in chloroplasts of microalgae. *Photosynth Res*, 106: 19–31
- Rieske JS (1980). Inhibitors of respiration at energy-coupling site 2 of the respiratory chain. *Pharmacol Ther*, 11 (2): 415–450
- Rott M, Martins NF, Thiele W, et al (2011). ATP synthase repression in tobacco restricts photosynthetic electron transport, CO<sub>2</sub> assimilation, and plant growth by overacidification of the thylakoid lumen. *Plant Cell*, 23: 304–321
- Shikkanai T (2007). Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 199–217
- Shikkanai T (2016). Regulatory network of proton motive force: contribution of cyclic electron transport around photosystem I. *Photosynth Res*, 129 (3): 253–2060
- Sonoike K (2011). Photoinhibition of photosystem I. *Physiol Plant*, 142: 56–64
- Storti M, Alboresi A, Gerotto C, et al (2018). Role of cyclic and pseudo-cyclic electron transport in response to dynamic light changes in *Physcomitrella patens*. *Plant Cell Environ*, doi: 10.1111/pce.13493
- Strand DD, Fisher N, Davis GA, et al (2015). Redox regulation of the antimycin A sensitive pathway of cyclic electron flow around photosystem I in higher plant thylakoids. *Biochim Biophys Acta*, 1857: 1–6
- Sugimoto K, Okegawa Y, Tohri A, et al (2013). A single amino acid alteration in *PGR5* confers resistance to antimycin A in cyclic electron transport around PSI. *Plant Cell Physiol*, 54 (9): 1525–1534
- Sun Y, Geng Q, Du Y, et al (2017). Induction of cyclic electron flow around photosystem I during heat stress in grape leaves. *Plant Sci*, 256: 65–71
- Suorsa M, Järvi S, Grieco M, et al (2012). PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell*, 24 (7): 2934–2948
- Suorsa M, Rossi F, Tadini L, et al (2016). *PGR5*-*PGRL1*-dependent cyclic electron transport modulates linear electron transport rate in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 9 (2): 271–288
- Tagawa K, Tsujimoto HY, Arnon DI (1963). Role of chloroplast ferredoxin in the energy conversion process of photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 49 (4): 567–572
- Taira Y, Okegawa Y, Sugimoto K, et al (2013). Antimycin A-like molecules inhibit cyclic electron transport around photosystem I in ruptured chloroplasts. *FEBS Open Bio*, 3: 406–410
- Takagi D, Amako K, Hashiguchi M, et al (2017). Chloroplastic ATP synthase builds up proton motive force for preventing reactive oxygen species production in photosystem I. *Plant J*, 91 (2): 306–324
- Takahashi H, Clowez S, Wollman FA, et al (2013). Cyclic electron flow is redox-controlled but independent of state transition. *Nat Commun*, 4: 1954
- Takahashi S, Milward SE, Fan DY, et al (2009). How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? *Plant Physiol*, 149 (3): 1560–1567
- Tan HS, Che Q, Li DH, et al (2015). Progress in the research of antimycin-type compounds. *Chin J Antibiot*, 40 (12): 892–900 (in Chinese with English abstract) [谭洪升, 车茜, 李德海等(2015). 抗霉素类化合物的研究进展. 中国抗生素杂志, 40 (12): 892–900]
- Tikkanen M, Grieco M, Kangasjärvi S, et al (2010). Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light. *Plant Physiol*, 152 (2): 723–735
- Tikkanen M, Mekala NR, Aro EM (2014). Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects photosystem I from irreversible damage. *Biochim Biophys Acta*, 1837: 210–215
- Ueda M, Kuniyoshi T, Yamamoto H, et al (2012). Composition and physiological function of the chloroplast NADH

- dehydrogenase-like complex in *Marchantia polymorpha*. *Plant J*, 72 (4): 683–693
- Walker BJ, Strand DD, Kramer DM, et al (2014). The response of cyclic electron flow around photosystem I to changes in photorespiration and nitrate assimilation. *Plant Physiol*, 165: 453–462
- Wang C, Yamamoto H, Shikanai T (2015). Role of cyclic electron transport around photosystem I in regulating proton motive force. *Biochim Biophys Acta*, 1847: 931–938
- Wang P, Duan W, Takabayashi A, et al (2006). Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress. *Plant Physiol*, 141 (2): 465–474
- Wang Q, Wen XG, Zhang QD (2003). Progress in studies on photoinhibition. *Chin Bull Bot*, 20 (5): 539–548 (in Chinese with English abstract) [王强, 温晓刚, 张其德 (2003). 光合作用光抑制的研究进展. *植物学通报*, 20 (5): 539–548]
- Xiao Y, Zhu XG (2016). Chlorophyll fluorescence and stable isotope signals in photosynthesis research. *Plant Physiol J*, 52 (11): 1663–1670 (in Chinese with English abstract) [肖怡, 朱新广 (2016). 叶绿素荧光及碳氧同位素信号在光合作用研究中的应用. *植物生理学报*, 52 (11): 1663–1670]
- Xue X, Xu HM, Wu HY, et al (2017). Research progress of cyclic electron transport in plant photosynthesis. *Plant Physiol J*, 53 (2): 145–158 (in Chinese with English abstract) [薛娴, 许会敏, 吴鸿洋等 (2017). 植物光合作用循环电子传递的研究进展. *植物生理学报*, 53 (2): 145–158]
- Yamamoto H, Takahashi S, Badger MR, et al (2016). Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2 (3): 16012
- 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
- Yamori W, Shikanai T, Makino A (2015). Corrigendum: photosystem I cyclic electron flow via chloroplast NADH dehydrogenase-like complex performs a physiological role for photosynthesis at low light. *Sci Rep*, 5: 15593
- Zivcak M, Kalaji HM, Shao HB, et al (2014). Photosynthetic proton and electron transport in wheat leaves under prolonged moderate drought stress. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 137: 107–115

## Advances in PGR5/PGRL1-dependent cyclic electron flow

LIU Yu-Feng, LU Jia-Zhi, MENG Si-Da, WANG Zhen-Qi, ZHANG Yao-Feng, WANG Feng, QI Ming-Fang, LI Tian-Lai\*

*College of Horticulture, Shenyang Agricultural University / Key Laboratory of Protected Horticulture, Ministry of Education / Northern National & Local Joint Engineering Research Center of Horticultural Facilities Design and Application Technology (Liaoning), Shenyang 110866, China*

**Abstract:** Cyclic electron flow (CEF) is an important electron transport pathway in light reaction of photosynthesis followed by linear electron flow (LEF). CEF includes NAD(P)H dehydrogenase complex (NDH) and PGR5 (Proton Gradient Regulation 5)/PGRL1 (Proton Gradient Regulation Like 1) pathways. Among them, PGR5/PGRL1-dependent CEF is considered to be the key pathway in plants. This review summarizes the mechanism of PGR5/PGRL1-dependent CEF and the physiological mechanism of PGR5/PGRL1-dependent CEF under stresses by protecting photosystem II (PSII) and PSI, maintaining ATP/NADPH ratio, and adjusting the conversion of LEF and CEF to alleviate the physiological role of photoinhibition. This review would provide a theoretical basis for future researches in the field of the mechanism of PGR5/PGRL1-dependent CEF.

**Key words:** photosynthesis; cyclic electron flow; PGR5; PGRL1; photoinhibition

Received 2019-02-14 Accepted 2019-03-11

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31772356), the China Agriculture Research System (CARS-23-01), and the Program for Liaoning Innovative Research Team in University (LT2015025).

\*Corresponding author (tianlaili@126.com).