

高等植物环式电子传递的生理作用

黄伟^{1,2}, 张石宝¹, 曹坤芳^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学技术大学, 合肥 230027)

摘要: 环式电子传递作为一种可供选择的电子传递途径之一, 近几年被证实它对于许多高等植物的生长是必需的。环式电子传递通过促进跨类囊体膜质子梯度的建立一方面激发 ATP 合成酶合成 ATP, 另一方面加强了光系统 II 处的热耗散, 稳定了放氧复合体, 从而保护光系统 II 免受光抑制。同时, 它还可以缓解光系统 I 处电子受体的过度还原, 减少超氧阴离子在光系统 I 处的合成, 防止光系统 I 受到光抑制。本文简要地综述了环式电子传递的途径、其参与 ATP 合成的作用、对光系统 II 和光系统 I 光保护作用及其对环境胁迫的响应和调节, 并对环式电子传递的研究提出了展望。

关键词: 环式电子传递; 光保护; 光抑制; ATP 合成; 环境胁迫

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)01-0100-07

Physiological Role of Cyclic Electron Flow in Higher Plants

HUANG Wei^{1,2}, ZHANG Shi-Bao¹, CAO Kun-Fang^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;

2. University of Science and Technology of China, Hefei 230027, China)

Abstract: As an important alternative electron flow, cyclic electron flow (CEF) is essential for photosynthesis in many higher plants. The CEF-dependent generation of proton gradient across thylakoid membranes not only activates ATP synthesis but also protects photosystem II from photoinhibition through activating non-photochemical quenching and stabilizing oxygen-evolving complexes. Furthermore, CEF can alleviate the over-reduction of acceptor side of photosystem I (PS I) and generation of superoxide anion, and thus protect PS I from photoinhibition. This review briefly summarizes the pathways of CEF, roles of CEF, response of CEF to environmental stress, and proposes perspectives.

Key words: Cyclic electron flow; Photoprotection; Photoinhibition; ATP synthesis; Environmental stress

光是光合作用的驱动力, 但是过剩的光能会导致叶绿体内产生活性自由基。单线态氧自由基能够破坏光系统 II 的反应中心^[1], 超氧阴离子对光系统 I 的反应中心具有很强的破坏作用^[2,3]。植物叶片为了防止光损伤的发生, 进化出了多种保护机制。最近的研究表明围绕光系统 I 的环式电子传递是一个十分重要的光保护机制^[4-7], 但是其深入的分子

机制还有待于进一步研究。环式电子传递最早在 50 年前由 Arnon 等^[8]提出, 最近十年取得了许多突破性的进展, 目前普遍认为光系统 I 处还原态的电子通过 NADPH 或者 Fd 返回光合电子传递链, 进而传递到质体醌 (PQ) 库或者细胞色素 b_6/f , 这种方式的电子传递被称为环式电子传递^[9]。环式电子传递的主要途径包括两种: (1) 由 NAD(P)H 脱

收稿日期: 2011-05-12, 修回日期: 2012-01-18。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30900174, 30770226)。

作者简介: 黄伟 (1986 -), 男, 博士研究生, 主要从事光合生理研究 (E-mail: huangw07@mail.ustc.edu.cn)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn)。

氢酶(NDH)复合体参与^[10,11]; (2) 由质子梯度调节蛋白(PGR)5蛋白参与^[4,5]。这两种途径都将光系统Ⅰ的电子传给铁氧还原蛋白(Fd), 还原态的Fd把电子传递给PQ库, 后者把电子又传递给细胞色素 b_6/f , 在电子的传递过程中形成围绕Q循环的跨类囊体膜质子梯度(ΔpH)。 ΔpH 的形成主要具有以下三方面的作用: (1) 驱动ATP合成酶合成ATP; (2) 激发热耗散保护光系统Ⅱ; (3) 保护放氧复合体。此外, 环式电子传递的另外一个重要作用是保护光系统Ⅰ。

1 环式电子传递的途径

目前的研究结果证实, 在高等植物中至少存在两种确切的环式电子传递途径: NDH途径和PGR5途径。NDH途径需要一个大的多亚基复合体的组装^[11]。大量不同亚基复合体的分离和研究证实这个复合体不是一个NADPH依赖型的质体醌还原酶。它从铁氧还原蛋白直接获取电子传递给质体醌。相对于NDH途径, PGR5途径的机制还不够清楚。*pgr5*和*pgr1*缺失的拟南芥突变体在强光下都表现出电子传递的氧化还原平衡受到扰动以及环式电子传递受到抑制^[12]。虽然*pgr5*缺失的拟南芥突变体的环式电子传递在弱光下并不受影响, 但是在高光下*pgr5*缺失的拟南芥突变体环式电子传递受到强烈的抑制^[13]。PGR5途径对抗霉素A非常敏感^[14], 抗霉素A在线粒体中和细胞色素bc复合体结合, 在叶绿体中抗霉素A和细胞色素 b_6/f 结合, 阻碍细胞色素 b_6/f 参与复合体的形成。所以PGR5途径可能受细胞色素 b_6/f 的调节。与PGR5途径相反, NDH途径对抗霉素A不敏感。

2 环式电子传递参与ATP的合成

大量的研究证实环式电子传递在弱光下不被激发或者与线性电子传递保持一个恒定的比例^[4,5,13,15]。但是在ATP/NADPH比例偏低的时候, 环式电子传递就会被激发。轻微的高温胁迫会增加光呼吸和降低Rubisco的活化态。因为光呼吸要消耗ATP, 所以轻微的高温胁迫会提高ATP的需求量, CO_2 的固定就需要更多的ATP。这种高的

ATP需求导致了NADPH/ATP比例的偏高, 导致PQ库的非光化学还原, 进而激活NDH调节的环式电子传递^[16]。这就使得ATP的供应增加, 以利于 CO_2 的固定。与轻微的高温胁迫类似, 水分胁迫也会促进环式电子传递的激发^[13]。为了应对水分的短缺, 高等植物通常通过关闭气孔来减少蒸腾引起的水分丧失。气孔的关闭降低了叶绿体内 CO_2 浓度并增加了光呼吸, 导致 CO_2 的固定需要更多的ATP供应。NDH复合体缺失的烟草突变体在空气湿度低的条件下生长较非突变体受到限制^[17], 暗示气孔导度降低引起环式电子传递的激发对于 CO_2 的固定起着重要的作用。

环式电子传递介导的ATP合成不一定用于 CO_2 的固定, 也有可能用于光系统Ⅱ光损伤的修复。光系统Ⅱ的光损伤的原因在于损伤的速度超过了修复的速度, 所以光系统Ⅱ的损伤意味着损伤速度和修复速度的失调。研究证实光系统Ⅱ受到光损伤的速率受ATP合成的影响^[18]。当线性电子传递受到抑制时, 围绕光系统Ⅰ的环式电子传递发挥作用, 建立跨类囊体膜质子梯度, 合成ATP以修复光系统Ⅱ的核心蛋白D1。所以如果光系统Ⅰ活性受到严重的破坏, 光系统Ⅱ的修复就会受阻, 整个光合作用系统将崩溃, 叶片死亡脱落^[19]。在光系统Ⅱ受到损伤但是光系统Ⅰ活性保持稳定的条件下, 光系统Ⅱ损伤的修复速度很快, 通常在几个小时就完成。最新的研究证实, 因短时间低温胁迫受损的光系统Ⅱ在弱光条件下的快速恢复得益于环式电子传递的激发^[20]。自然条件下正午强光引起的光系统Ⅱ的光损伤可以在傍晚得到快速的修复, 一个重要的原因是环式电子传递在弱光下的激发。综上所述, 环式电子传递作为ATP合成的一个替代途径具有重要的生理作用。

3 环式电子传递保护光系统Ⅱ

1992年, Heber和Walker提出了环式电子传递产生的 ΔpH 驱动热耗散这一概念^[21], 但是这一假说直到最近几年才被证实。Munekage等发现*pgr5*缺失的拟南芥突变体热耗散的激发在高光下受到抑制^[4], 表明环式电子传递在高光下的激发是

维持高热耗散的必要条件。Golding 和 Johnson 证实小麦中环式电子传递在高光和干旱条件下受到激发以激发热耗散来保护光系统 II^[22]。Miyake 等也观察到烟草在高光条件下环式电子传递的激发伴随着热耗散的加剧^[23-25]。这些结果暗示在线性电子传递饱和状态下,环式电子传递被激发以利于高 ΔpH 的建立,从而驱动热耗散来保护光系统 II 免受过剩光的损伤。此外,Takahashi 等报告环式电子传递除了能够促进热耗散之外,还有另外一种机制来保护光系统 II 免受损伤^[7]。这种机制可能是通过建立跨类囊体膜质子梯度来促进钙离子(Ca^{2+})和氢离子(H^+)在类囊体膜的反向运输,提高类囊体腔内 Ca^{2+} 的浓度^[26]。由于光系统 II 损伤首先发生在放氧复合体^[27,28],而放氧复合体的稳定依赖于高浓度的 Ca^{2+} 浓度。这就导致即便热耗散水平相同,环式电子传递激发水平的差异也会引起光系统 II 损伤的差异。

在低温条件下,环式电子传递对光系统 II 起到重要的光保护作用^[29-33]。低温引起的线性电子传递受阻不仅使得光系统 II 的反应中心和受体端电子载体过度还原,还阻碍了跨类囊体膜质子梯度的建立,此时植物通过激发环式电子传递来建立跨类囊体膜质子梯度,保护光系统 II 免受低温和过剩光的损伤。研究表明阳生叶片的光系统 II 比阴生叶片具有更强的抗低温胁迫能力,这可能是由于阳生叶片的环式电子传递和热耗散在低温下的激发程度要高于阴生叶片,导致阳生叶片面临的过剩光要少于阴生叶片。当黄瓜叶片的光系统 I 和 II 受到低温胁迫的损伤后,环式电子传递的激发程度得到提高以保护光系统 I 和 II 免受进一步的损伤^[34]。热带树木表现出类似的机制,降香黄檀叶片的光系统 II 对零下低温敏感,光系统 I 不敏感。经过 4℃ 和弱光的处理后,光系统 II 活性显著下降,此时环式电子传递的激发水平较低温处理开始阶段有明显提高。在热带北缘地区的冬季,10℃ 左右的夜间低温就会诱导热带树木环式电子传递在常温下的激发。这些研究结果表明环式电子传递对于热带植物适应低温胁迫具有重要的作用。

4 环式电子传递保护光系统 I

Munekage 等发现 *pgr5* 缺失的拟南芥突变体高光下氧化态的 P700 所占比例很低,光系统 I 反应中心被过度还原,导致光系统 I 变得对强光十分敏感^[4,5],而野生型拟南芥的光系统 I 对强光不敏感,表明环式电子传递对光系统 I 起到重要的光保护作用。光系统 I 的受损主要源于超氧阴离子在光系统 I 受体端的积累,其反应中心铁硫蛋白的过度还原会导致超氧阴离子的产生^[2,3]。因为光系统 I 受体端的过度还原会引起光系统 I 反应中心铁硫蛋白的过度还原,所以环式电子传递保护光系统 I 的一个重要机制是缓解光系统 I 受体端的过度还原。在高光条件下,整个电子传递链都变得过度还原,光系统 I 的受体端和反应中心也不例外,缺失了环式电子传递的突变体其光系统 I 的还原态受体因为不能通过环式电子流传递给其他的电子载体,这种过度还原使得光系统 I 的反应中心受到超氧阴离子的氧化损伤。

在自然条件下,环式电子传递在中午被强烈激发以维持光系统 I 受体端的低还原态和 P700 的高氧化态,防止光系统 I 受到光损伤。不管是阳生叶片还是阴生叶片,光系统 I 对高光胁迫都不敏感^[35],原因在于环式电子传递在高光下被强烈激发,光系统 I 得到了很好的保护。有趣的是,热带树木的阳生叶片和阴生叶片的光系统 I 对零下低温胁迫都不敏感,其机制在于线性电子传递的受阻和环式电子传递的激发协同作用,导致 P700 处于高氧化态,而光系统 I 受体端处于低还原态。Wang 等对烟草的研究表明,NDH 调节的环式电子传递对于光系统 I 抵御短时间的低温胁迫没有明显的保护作用^[16],这就暗示 PGR5 介导的环式电子传递在低温下对于光系统 I 具有重要的光保护作用。

5 环式电子传递的调节

线性电子传递和环式电子传递都涉及类囊体膜上 PQ 库的还原。在强光、干旱和低温条件下,叶绿体内的电子传递受限,导致 PQ 库在很大程度上被还原。这说明两种电子传递途径对 PQ 库的还原能

力决定了它们的运行效率^[9]。但是目前对这一假设还存在很大的分歧。虽然在藻类里面发现了由光系统 I、细胞色素 b_6/f 、铁氧还原蛋白 NADP 还原酶(FNR)组成的驱动环式电子传递的超复合体^[36]。但是由于藻类植物的光系统 II 不像高等植物那样堆叠在膜上的一个压缩区域,并且类囊体膜上的蛋白浓度非常之高,所以 PQ 在类囊体膜上的扩散严重受限。Johnson 认为高等植物的叶绿体内可能有两套独立的 PQ 库^[9],一套供光系统 II 线性电子传递使用,另外一套供环式电子传递使用。而 Miyake 认为水水循环(water-water cycle)是缓解 PQ 库过度氧化的一个重要机制^[37]。

关于环式电子传递的体外研究表明,环式电子传递需要光系统 I 和 II 的共同参与^[38]。远红光依赖的环式电子传递能够被敌草隆(DCMU)完全抑制,这表明环式电子传递的激发需要 PQ 库的还原。此外,PQ 库的氧化还原态对环式电子传递具有调节作用^[39]。当 PQ 库处于半还原状态时,环式电子传递达到最大值。反之,当 PQ 库被完全还原或者完全氧化时,环式电子传递都不能被激活。这些研究还表明铁氧还原蛋白还原 PQ 库的速度限制环式电子传递的活性。所以铁氧还原蛋白的还原氧化态可能是环式电子传递的一个主要调节点。因为铁氧还原蛋白是叶绿体内所有电子传递途径的最后共同体,所以线性电子传递和环式电子传递对氧化态的铁氧还原蛋白的竞争可能是调节线性和环式电子传递的主要控制点。当植物体内过量表达铁氧还原蛋白时,环式电子传递增加^[40],这暗示铁氧还原蛋白的含量限制了环式电子传递的运行。

目前了解得比较清楚的是,当植物的 CO_2 固定受限时,环式电子传递会增加。 CO_2 固定的受限使得 NADPH/ATP 的比例升高,通过反馈调节会导致电子传递链(细胞色素 f 、质体蓝素和 P700)的氧化以及 PQ 库的还原。这时处于还原态的光系统 I 电子受体如铁氧还原蛋白和 NADPH 会将电子传递给那些电子传递链上的电子载体,形成环式电子传递。

6 环式电子传递对环境的适应

虽然缺失 PGR5 途径或 NDH 途径环式电子传

递的拟南芥突变体并不会表现出生长异常^[5],但是这两种环式电子传递途径都缺失的拟南芥突变体就表现出生长不正常^[4],表明环式电子传递在叶片的发育过程中起作用。关于环式电子传递相关组分对环境条件的适应的报道较少,目前知道的是干旱和热刺激会使得拟南芥 PGR5 和 NDH 相关亚基的表达量增加^[41],冬季低温会使小麦中的 NDH 亚基的表达量上升^[42]。我们对一种复苏植物(蛛毛苣苔 *Paraboea rufescens*)的初步研究发现它在遭遇干旱刺激时环式电子传递可上调至线性电子传递的 3 倍以上(图 1),这就暗示严重干旱刺激了复苏植物体内环式电子传递相关组分的表达,在遭遇干旱胁迫时启动环式电子传递以用于光保护和固定 CO_2 。在不同生长类型的植物中,环式电子传递所起的作用可能存在巨大的差异。生长在极端干旱、炎热或者低温环境中的植物,环式电子传递所发挥的作用可能要显著高于生长在正常条件下的植物,但是相关的研究还非常少。在研究环式电子传递时如果考虑植物的生理和生态背景,将有助于了解环式电子传递的生理作用。

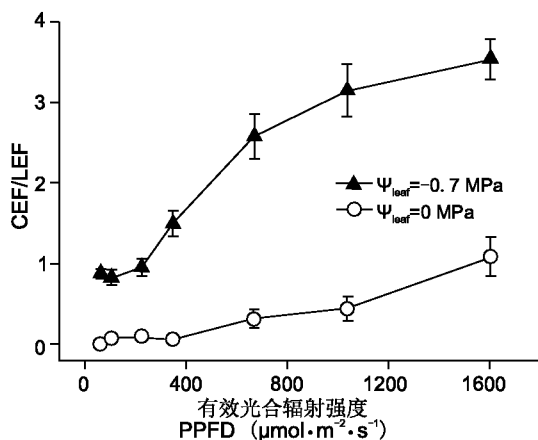


图1 蛛毛苣苔环式电子传递对叶片水势(Ψ_{leaf})的响应 (CEF/LEF 代表环式电子传递和线性电子传递的比例)
Fig. 1 Response of cyclic electron flow (CEF) to leaf water potential (CEF/LEF represents the ratio of CEF to linear electron flow (LEF))

7 展望

强光、低二氧化碳浓度和干旱等环境胁迫会导致 PQ 库的过度还原,而环式电子传递的正常运转

需要一种能缓解 PQ 库过度还原的机制。对于这种机制目前存在两种观点,一种是 PQ 库的过度还原被水水循环缓解,另一种观点是光系统 I 和光系统 II 拥有独立的 PQ 库。研究环式电子传递的一个重要突破点是 PQ 库氧化还原态的调节机制。最新的研究发现在二氧化碳固定受限的条件下,水水循环不是一个主要的替代电子传递途径。所以,环式电子传递在二氧化碳固定受限时应该是一个十分重要的电子传递途径,其重要性可能要高于水水循环,但是在不同植物中可能存在差异。由于植物在自然条件下经常遭遇干旱、强光、低温和高温等环境胁迫,经常发生二氧化碳的固定受限,对于环式电子传递在植物抗逆过程中的生理生态作用是将来的一个研究热点。此外,由于环式电子传递具有补充 ATP 合成的作用,环式电子传递在阴生植物利用光斑的能力中可能起到重要的作用,但是需要研究来证实。

参考文献:

- [1] Chow W S, Aro E M. Photoinactivation and mechanisms of recovery [M] // Wydrzynski T, Satoh K eds. Photosystem II : The Light-driven Water : Plastoquinone Oxidoreductase Advances in Photosynthesis and Respiration. Dordrecht: Springer, 2005 : 627–648.
- [2] Sonoike K. Degradation of *psa B* gene product, the reaction center subunit of photosystem I, is caused during photoinhibition of photosystem I : Possible involvement of active oxygen species [J]. *Plant Sci*, 1996, 115 : 157–164.
- [3] Sonoike K. Photoinhibition and protection of photosystem I [M] // Golbeck J H eds. Photosystem I : The Light-driven Plastocyanin : Ferredoxin Oxidoreductase, Series Advances in Photosynthesis and Respiration. Dordrecht: Springer, 2006 : 657–668.
- [4] Munekage Y, Hashimoto M, Miyake C, Tomizawa K, Endo T, Tasaka M, Shikanai T. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis [J]. *Nature*, 2004, 429 : 579–582.
- [5] Munekage Y, Hojo M, Meurer J, Endo T, Tasaka M, Shikanai T. *PGR5* is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2002, 110 : 361–371.
- [6] Munekage Y, Genty B, Peltier G. Effect of *PGR5* impairment on photosynthesis and growth in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49 : 1688–1698.
- [7] Takahashi S, Milward S E, Fan D Y, Chow W S, Badger M R. How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149 : 1560–1567.
- [8] Arnon D I. Conversion of light into chemical energy in photosynthesis [J]. *Nature*, 1959, 184 : 10–21.
- [9] Johnson G N. Physiology of PS I cyclic electron transport in higher plants [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2011, 1807 : 384–389.
- [10] Shikanai T, Endo T, Hashimoto T, Yamada Y, Asada K, Yokota A. Directed disruption of the tobacco *ndhB* gene impairs cyclic electron flow around photosystem I [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95 : 9705–9709.
- [11] Shikanai T. Cyclic electron transport around photosystem I : genetic approaches [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58 : 199–217.
- [12] DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, Aseeva E, Schunemann D, Finazzi G, Joliot P, Barbato R, Leister D. A complex containing PGR1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2008, 132 : 273–285.
- [13] Nandha B, Finazzi G, Joliot P, Hald S, Johnson G N. The role of PGR5 in the redox poisoning of photosynthetic electron transport [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1767 : 1252–1259.
- [14] Endo T, Shikanai T, Sato F, Asada K. NAD(P)H dehydrogenase-dependent, antimycin A-sensitive electron donation to plastoquinone in tobacco chloroplasts [J]. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39 : 1226–1231.
- [15] Genty B, Harbinson J, Baker N R. Relative quantum efficiencies of the 2 photosystems of leaves in photorespiratory and nonphotorespiratory conditions [J]. *Plant Physiol Biochem*, 1990, 28 : 1–10.
- [16] Wang P, Duan W, Takabayashi A, Endo T, Shikanai T, Ye J Y, Mi H L. Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress [J]. *Plant Physiol*, 2006, 141 : 465–474.
- [17] Horvath E M, Peter S O, Joet T, Rumeau D, Cournac L, Horvath G V, Kavanagh T A, Schafer C, Peltier G, Medgyesy P. Targeted inactivation of the

- plastid ndhB* gene in tobacco results in an enhanced sensitivity of photosynthesis to moderate stomatal closure [J]. *Plant Physiol*, 2000, 123: 1337–1349.
- [18] Allakhverdiev S I, Nishiyama Y, Takahashi S, Miyairi S, Suzuki I, Murata N. Systematic analysis of the relation of electron transport and ATP synthesis to the photodamage and repair of photosystem II in *synechocystis* [J]. *Plant Physiol*, 2005, 137: 263–273.
- [19] Huang W, Zhang S B, Cao K F. The different effects of chilling stress under moderate illumination on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species [J]. *Photosynth Res*, 2010, 103: 175–182.
- [20] Huang W, Zhang S B, Cao K F. Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 1922–1928.
- [21] Heber U, Walker D A. Concerning a dual function of coupled cyclic electron transport in leaves [J]. *Plant Physiol*, 1992, 100: 1621–1626.
- [22] Golding A J, Johnson G N. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought [J]. *Planta*, 2003, 218: 107–114.
- [23] Miyake C, Shinzaki Y, Miyata M, Tomizawa K. Enhancement of cyclic electron flow around PS I at high light and its contribution to the induction of non-photochemical quenching of chl fluorescence in intact leaves of tobacco plants [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 1426–1433.
- [24] Miyake C, Horiguchi S, Makino A, Shinzaki Y, Yamamoto H, Tomizawa K. Effects of light intensity on cyclic electron flow around PS I and its relationship to non-photochemical quenching of chl fluorescence in tobacco leaves [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 1819–1830.
- [25] Miyake C, Miyata M, Shinzaki Y, Tomizawa K. CO₂ response of cyclic electron flow around PS I (CEF-PS I) in tobacco leaves—relative electron fluxes through PS I and PS II determine the magnitude of non-photochemical quenching (NPQ) of chl fluorescence [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 629–737.
- [26] Ettinger W F, Clear A M, Fanning K J, Peck M L. Identification of a Ca²⁺/H⁺ antiport in the plant chloroplast thylakoid membrane [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119: 1379–1385.
- [27] Hakala M, Tuominen I, Keränen M, Tyystjärvi T, Tyystjärvi E. Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem II [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2005, 1706: 68–80.
- [28] Ohnishi N, Allakhverdiev S I, Takahashi S, Higashi S, Watanabe M, Nishiyama Y, Murata N. Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step one occurs at the oxygen-evolving complex and step two occurs at the photochemical reaction center [J]. *Biochemistry*, 2005, 44: 8494–8499.
- [29] Sonoike K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II [J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 1999, 48: 136–141.
- [30] Bukhov N G, Govindachary S, Rajagopal S, Joly D, Carpentier R. Enhanced rates of P700⁺ dark-reduction in leaves of *Cucumis sativus* L. photoinhibited at chilling temperature [J]. *Planta*, 2004, 218: 852–861.
- [31] Clarke J, Johnson G N. *In vivo* temperature dependence of cyclic and pseudocyclic electron transport in barley [J]. *Planta*, 2001, 212: 808–816.
- [32] Hirotsu N, Makino A, Yokota S, Mae T. The photosynthetic properties of rice leaves treated with low temperature and high irradiance [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 1377–1383.
- [33] Huang W, Zhang S B, Cao K F. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection of tropical trees illuminated at temporal chilling temperature [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52: 297–305.
- [34] Kim S J, Lee C H, Hope A B, Chow W S. Inhibition of photosystem I and II and enhanced back flow of photosystem I electrons in cucumber leaf discs chilled in the light [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 842–848.
- [35] Barth C, Krause G H, Winter K. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 163–176.
- [36] Iwai M, Takizawa K, Tokutsu R, Okamuro A, Takahashi Y, Minagawa J. Isolation of the elusive super-complex that drives cyclic electron flow in photosynthesis [J]. *Nature*, 2010, 464: 1210–1213.

- [37] Miyake C. Alternative electron flows (water – water cycle and cyclic electron flow around PS I) in photosynthesis: molecular mechanisms and physiological functions [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 1951–1963.
- [38] Hormann H, Neubauer C, Schreiber U. An active Mehler-peroxidase sequence can prevent cyclic PS I electron transport in the presence of dioxygen in intact chloroplasts [J]. *Photosynth Res*, 1994, 57: 61–70.
- [39] Allen J F. Cyclic, pseudocyclic and noncyclic photophosphorylation: New links in the chain [J]. *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 15–19.
- [40] Yamamoto H, Kato H, Shinzaki Y, Horiguchi S, Shikanai T, Hase T, Endo T, Nishioka M, Maniko A, Tomizawa K, Miyake C. Ferredoxin limits cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) in higher plants—stimulation of CEF-PS I enhances nonphotochemical quenching of Chl fluorescence in transplastomic tobacco [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1355–1371.
- [41] Lehtimäki N, Lintala M, Allahverdiyeva Y, Aro E M, Mulo P. Drought stress-induced upregulation of components involved in ferredoxin-dependent cyclic electron transfer [J]. *J Plant Physiol*, 2010, 167: 1018–1022.
- [42] Teicher H B, Møller B L, Scheller H V. Photoinhibition of photosystem I in field-grown barley (*Hordeum vulgare* L.): Induction, recovery and acclimation [J]. *Photosynth Res*, 2000, 64: 53–61.

(责任编辑: 王豫鄂)