



植物光合作用中铁硫蛋白的功能与调控机制研究进展

游慧玉, 马蓉, 张春妮, 柯丽萍

(浙江理工大学生命科学与医药学院, 杭州 310018)

摘要: 铁硫簇(Fe-S 簇)作为铁硫蛋白(Fe-S 蛋白)的核心辅因子,广泛参与多种关键生物学过程,包括光合作用、呼吸作用、电子传递和必需维生素与辅因子的生物合成。在植物光合系统中,光合能量转化效率直接依赖一系列核心电子传递体的结构与功能,其中许多关键电子传递体属于 Fe-S 蛋白,而这些 Fe-S 蛋白的功能依赖叶绿体硫利用因子(Sulfur utilization factor, SUF)系统提供成熟的铁硫簇。该文综述了叶绿体 SUF 系统的组装机制、Fe-S 蛋白在光合作用中的作用机理,并总结了当前关于 Fe-S 蛋白在提升作物产量及抗逆性方面的研究进展与应用潜力,为提升作物光合效率与抗逆性的遗传改良提供理论依据与分子靶标。

关键词: 铁硫簇;植物;叶绿体;光合作用;硫利用因子系统

中图分类号: Q945

文献标志码: A

文章编号: 1673-3851(2026)05-0334-09

引文格式: 游慧玉, 马蓉, 张春妮, 等. 植物光合作用中铁硫蛋白的功能与调控机制研究进展[J]. 浙江理工大学学报(自然科学), 2026, 55(3): 334-342.

Reference Format: YOU Huiyu, MA Rong, ZHANG Chunni, et al. Research advances in the function and regulation of iron-sulfur proteins in plant photosynthesis[J]. Journal of Zhejiang Sci-Tech University, 2026, 55(3): 334-342.

Research advances in the function and regulation of iron-sulfur proteins in plant photosynthesis

YOU Huiyu, MA Rong, ZHANG Chunni, KE Liping

(College of Life Sciences and Medicine, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: Iron-sulfur clusters (Fe-S clusters), serving as the core cofactors of iron-sulfur proteins, are widely involved in a variety of critical biological processes, including photosynthesis, respiration, electron transfer, and the biosynthesis of essential vitamins and cofactors. In the plant photosynthetic system, the efficiency of photosynthetic energy conversion directly relies on the structure and function of a series of core electron carriers, many of which belong to Fe-S proteins whose functionality depends on mature Fe-S clusters provided by the SUF (Sulfur utilization factor) system. This paper reviews the assembly mechanism of the chloroplast SUF system and the functional mechanisms of Fe-S proteins in photosynthesis, while also summarizing current research progress and application potential of Fe-S proteins in improving crop yield and stress tolerance. It aims to provide a theoretical basis and molecular targets for the genetic improvement of crop photosynthetic efficiency and stress resistance.

Key words: iron-sulfur cluster; plants; chloroplast; photosynthesis; sulfur utilization factor system

0 引言

光合作用是植物生命活动的核心过程,通过捕

获光能将二氧化碳和水同化为有机物并释放氧气,为植物的生长发育提供了不可或缺的能量与物质基础。光合作用的效率与状态贯穿并调控着植物的整

个生命周期,是植物适应环境、完成生长发育及实现生物量积累的基础^[1-3]。

铁硫簇作为生物体内普遍存在的一种古老且高度保守的蛋白质辅基,是铁硫蛋白(Fe-S 蛋白)的活性基团,主要承担电子传递功能^[4]。铁硫簇直接参与植物细胞的许多重要生物学过程,如呼吸作用、光合作用、硫和氮同化、氨基酸和嘌呤代谢、植物激素和辅酶合成、DNA 修复以及蛋白质翻译等^[5-6]。Fe-S 蛋白种类繁多,具有不同的时空表达模式,广泛存在于细胞核、质体、线粒体和细胞质中^[7]。

植物叶绿体中的多种代谢途径直接或间接依赖于 Fe-S 蛋白,包括光合作用、脂质合成和氮和硫同化等^[8]。其中,光合作用作为植物的标志性过程,是能量代谢与物质生产的核心环节,深入解析 Fe-S 蛋白在光合作用中的功能及其调控机制,对于揭示植物生长发育的分子基础和开发高效光合作用的农作物具有重要意义。本文对叶绿体硫利用因子(Sulfur utilization factor, SUF)系统的组装机制以及 Fe-S 蛋白在植物光合作用中的多重功能展开综述,阐述其在驱动光合电子传递链高效运转、维持叶绿素代谢稳态以及动态调节光合作用过程等方面的核心作用,并总结了光合作用相关 Fe-S 蛋白在提升作物产量与抗逆性方面的研究进展。

1 叶绿体铁硫簇的组装机制

铁硫簇的生物合成途径最早在细菌中被发现,合成机制主要有 3 类,分别为 NIF 系统(Nitrogen

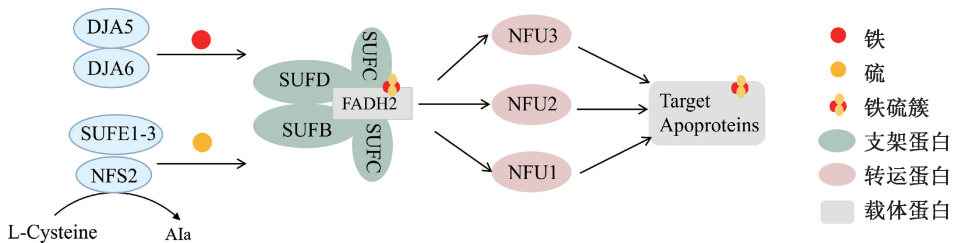


图 1 植物叶绿体中铁硫簇组装系统示意图

注:SUf 系统组装过程,首先,DJA5 与 DJA6 蛋白将铁离子递送至复合物 SUFBC₂D;然后,半胱氨酸脱硫酶 NFS2 从 L-半胱氨酸中提取硫原子,并通过 SUFE1 将其进一步转移至复合物 SUFBC₂D;铁与硫在支架复合物 SUFBC₂D 上完成铁硫簇的组装;转运蛋白 NFU1-3 将已组装好的铁硫簇运送至相应的载体蛋白(转运蛋白类型多样,本示意图仅以 NFU1-3 为例进行标注);最终,这些铁硫簇被整合到载体蛋白中,形成成熟的 Fe-S 蛋白。

2 Fe-S 蛋白在光合作用中的功能

Fe-S 蛋白在光合作用中的功能主要包括 3 个方面:a)作为电子载体,驱动光合电子传递链的高效运转,如铁氧还蛋白(Ferredoxin, Fd)、细胞色素 b6f 复合体(Cytochrome b6f complex, Cyt b6f)的

fixation system, NIF)、ISC 系统(Iron-sulfur cluster system, ISC)和 SUF 系统^[9]。其中,SUF 系统在细菌氧化胁迫和缺铁胁迫下起重要作用^[10-11]。在植物中,光合作用使得叶绿体内部处于一个相对氧化的环境,SUF 系统能适应并在此环境中高效运转^[12]。

植物叶绿体铁硫簇组装主要依赖 SUF 系统,主要组分和步骤与细菌中的 SUF 系统非常类似^[13-14](见图 1),具体如下:a)半胱氨酸在半胱氨酸脱硫酶 AtNFS2(SufS 的同源蛋白)的催化下生成丙氨酸,并为铁硫簇合成提供一个硫原子,AtNFS2 的脱硫酶活性通过与 SUFE 的同源蛋白 AtSufE1-3 的相互作用被激活。b)铁和硫原子在由 SUFB、SUFC 和 SUFD 等 3 个 ABC 家族蛋白组成的复合物上组装成铁硫簇,并作为铁硫簇组装的支架。c)转运蛋白(NFU1-3、HCF101、SUF4 和谷氧还蛋白 Grxs 等)将 SUFBC₂D 复合物上形成的铁硫簇传递给下游的关键靶蛋白^[12]。Zhang 等^[15]发现,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)DnaJ 蛋白 DJA6 和 DJA5 通过其保守的半胱氨酸残基结合铁,并通过其 J 结构域与 SUFE1 和 SUFC 结合,促进铁结合到[Fe-S]簇中。

SUF 系统作为叶绿体铁硫簇组装的核心途径,通过动态调控铁硫簇的生物合成与组装,为光合电子传递链中多个关键组分提供必需的 Fe-S 辅因子^[12-16]。目前,植物叶绿体中已鉴定出 40 多种 Fe-S 蛋白,包括[2Fe-2S]簇、NEET 型[2Fe-2S]簇、Rieske 型[2Fe-2S]簇、[3Fe-4S]簇和[4Fe-4S]簇,其中多种 Fe-S 蛋白直接参与光合作用(见表 1)。

PetC 亚基、光系统 I(Photosystem I, PS I)的 FA/FB/FX 中心等;b)作为关键酶的辅因子,直接调控叶绿素代谢稳态,如叶绿素酸酯氧化酶(Chlorophyllide a oxygenase, CAO)和脱镁叶绿酸氧化酶(Pheophorbide a oxygenase, PAO)分别调控叶绿素循环与降解,影响光捕获与逆境适应;c)作

为氧化还原传感器间接调控光合速率,如 Fd-FTR-Trx 系统调节卡尔文循环酶活性,叶绿体传感器激

酶(Chloroplast sensor kinase, CSK)感知光信号调控光合基因表达。

表 1 叶绿体中与光合作用相关的 Fe-S 蛋白

基因编号	基因名称	簇类型	生物功能	参考文献
At1g10960	<i>Fd1</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 1, 光合电子传递	[17-18]
At1g60950	<i>Fd2</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 2, 光合电子传递	[17-19]
At2g27510	<i>Fd3</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 3, 光合电子传递	[17-19]
At5g10000	<i>Fd4</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 4, 光合电子传递	[17-18]
At4g14890	<i>Fdc1</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 C1, 光合电子传递	[20]
At1g32550	<i>Fdc2</i>	[2Fe-2S]	铁氧还蛋白 C2, 光合电子传递	[20]
At4g03280	<i>PetC</i>	Rieske [2Fe-2S]	细胞色素 b6f 复合体的核心亚基	[21-22]
AtCg00350	<i>psaA</i>	[4Fe-4S]	光合系统 I 核心亚基 A, 光合电子传递	[23]
AtCg00340	<i>psaB</i>	[4Fe-4S]	光合系统 I 核心亚基 B, 光合电子传递	[23]
AtCg01060	<i>psaC</i>	[4Fe-4S]	光合系统 I 核心亚基 C, 光合电子传递	[23]
AtCg01090	<i>NHDI</i>	2×[4Fe-4S]	NAD(P)H 脱氢酶亚基, 循环电子传递	[24-25]
AtCg00430	<i>NDHK</i>	[4Fe-4S]	NAD(P)H 脱氢酶亚基, 循环电子传递	[24-25]
At3g16250	<i>NDF4</i>	[4Fe-4S]	NAD(P)H 脱氢酶亚基, 循环电子传递	[24-26]
At1g44446	<i>CAO</i>	Rieske [2Fe-2S]	叶绿素酸醋氧化酶, 催化叶绿素 a 转化为叶绿素 b	[27]
At1g04620	<i>HCAR</i>	2×[4Fe-4S]	7-羟甲基叶绿素 a 还原酶, 催化 Chl b 到 Chl a 还原	[28]
At3g44880	<i>PAO</i>	Rieske [2Fe-2S]	脱镁叶绿素氧化酶, 催化 Chl 降解的核心反应	[29]
At2g24820	<i>TIC55</i>	Rieske [2Fe-2S]	叶绿体内膜蛋白, 催化羟基化反应, 促进叶绿素分解产物从质体输出至液泡	[30]
At2g04700	<i>FTR</i>	[4Fe-4S]	Fd-Trx 还原酶, 调控叶绿体中特定靶蛋白的酶活	[31]
At1g67840	<i>CSK</i>	[3Fe-4S]	叶绿体传感器激酶, 调控叶绿体基因的转录	[32]

2.1 驱动光合电子传递链的能量转化

高等植物叶绿体中存在 2 种光合电子传递方式,即线性电子传递 (Linear electron transport, LET)和循环电子传递 (Cyclic electron transport, CET)(见图 2)。Fd 是光合代谢中的核心电子载

体,独特的 [2Fe-2S]簇赋予该蛋白强大的还原能力。在线性电子传递过程中, Fd 作为 PS I 的末端电子受体,介导 NADPH 和 ATP 的生成;在循环电子传递中, Fd 则作为内源性催化剂,协助维持质子梯度并促进 ATP 的合成^[33-34]。

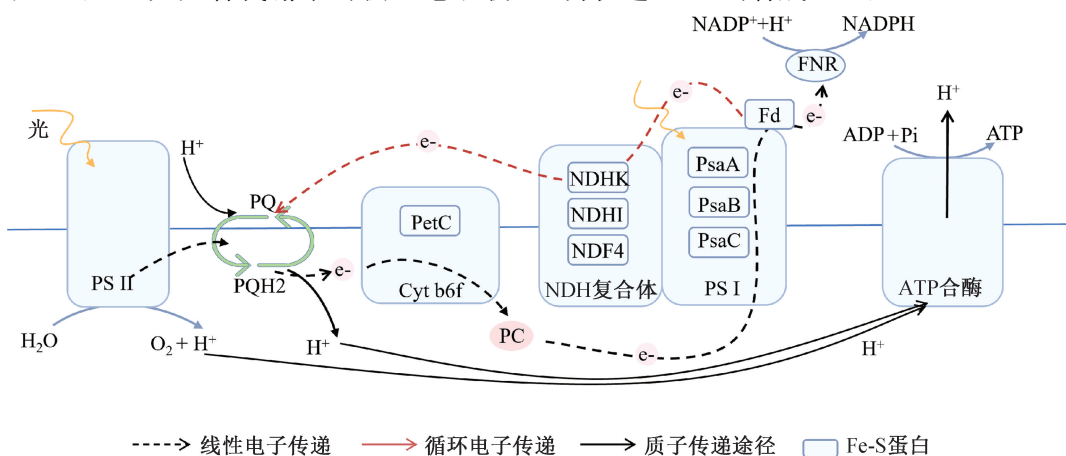


图 2 光合电子传递过程中 Fe-S 蛋白参与的代谢过程示意图

注:在线性传递过程中,电子从 H_2O 出发,经 PS II→PQ→Cyt b6f→PC→PS I→Fd→NADP,生成 NADPH 和 O_2 ,同时建立质子梯度合成 ATP(主要途径);在环式传递过程中,PS I 的电子经 Fd→NDH 复合体→PQ→Cyt b6f→PC 返回 PS I,仅合成 ATP 而不产生 NADPH 和 O_2 ,用于补充 ATP 需求。

2.1.1 作为 PS I 的电子受体

PS I 作为光合作用光反应中负责光能捕获与电子传递的核心复合体之一,包含 1 个跨多肽的

[4Fe-4S]簇 FX(桥接 PsaA 和 PsaB 亚基)、2 个末端 [4Fe-4S]簇 FA 和 FB(结合于 PsaC 亚基)^[23]。光能捕获反应中心 P700 在吸收光能后,释放出高能

电子,电子随后依次经过还原态 FX、FA、FB 传递至 Fd。还原态 Fd 通过铁氧还蛋白-NADP⁺ 还原酶 (Ferredoxin-NADP⁺ reductase, FNR) 将电子最终转移至 NADP⁺, 驱动 NADP⁺ 还原为 NADPH, 完成光反应的能量转化^[22]。在一些植物受环境胁迫中, *psaA*、*psaB* 和 *psaC* 基因的表达变化常可以用作评估光合机构受损的指标^[35-37]。

2.1.2 组成电子传递链的 Cyt b6f

Cyt b6f 是连接光合作用中光系统 II (Photosystem II, PS II) 和 PS I 的关键枢纽, 通过催化还原型质体醌 (Reduced plastoquinone, PQH2) 向质体蓝素 (Plastocyanin, PC) 的电子传递, 调控类囊体膜两侧质子梯度的形成和 ATP 合成^[38-39]。Cyt b6f 是多亚基膜蛋白, 由 4 个核心亚基 (Cyt f、Cyt b、PetC 和亚基 IV) 和 4 个小分子亚基组成^[40], 其中 PetC 结构上有一个由 2 个半胱氨酸和 2 个组氨酸残基共同配位的 Rieske 型 [2Fe-2S] 簇。结构生物学研究显示, PetC 的 [2Fe-2S] 簇结合域具有高度可动性, 可通过结构的变化来维护二聚体的稳定性^[41]; 在电子传递过程中, PQH2 被 PetC 蛋白的 [2Fe-2S] 中心氧化为半醌型质体醌, 释放电子给 [2Fe-2S] 中心之后, 再依次传递给 Cyt f 和 PC, 电子传递链为 PQH2→Rieske→Cyt f→PC^[22]。功能研究表明, PetC 是 Cyt b6f 复合体活性的关键因子, 通过反义 RNA 技术抑制 *PetC* 表达引起电子传递受损, 过表达 *PetC* 则显著提升光合性能^[42-43]。

2.1.3 介导环式电子传递

叶绿体 NAD(P)H 脱氢酶 (NAD(P)H dehydrogenase, NDH) 复合物是一个位于类囊体膜上的多亚基复合体, 介导循环电子传递, 是线性电子传递的替代途径之一^[44-45]。NDH 复合体由 11 个质体编码亚基和多个核编码辅助蛋白共同组装而成, 其中: NDH-I 和 NDH-K 亚基分别结合 2 个和 1 个 [4Fe-4S] 簇, 是 NDH 复合体参与电子传输所必需的关键组分^[24]。研究表明, NDF4 亚基可能也含有参与电子转移的氧化还原活性铁硫簇结构域, 且该结构存在于 NDH 同源物的电子输入装置的核心位置^[26]。在 NDH 依赖性 CET 中, PS I 中的电子经过 Fd→NDH→PQ→Cyt b6f→PC 再返回 PS I, 仅生产 ATP 而不产生 NADPH, 用于补充 ATP 需求。正常的生理条件下, CET 可以调节体内的 ATP/NADPH 比例, 为碳同化及其他代谢活动提供 ATP; 在胁迫条件下, NDH 依赖性 CET 还参与植物对各种环境胁迫的响应, 如干旱^[46]、高温^[47-48]、

低温^[49-50] 和弱光^[51] 等。

2.2 参与叶绿素的循环与降解

叶绿素循环降解与光保护机制是植物在逆境胁迫下维持光合功能的重要保障, 在叶绿素循环降解过程中, 多个关键酶的活性依赖于铁硫簇辅因子 (见图 3)。CAO 和 7-羟甲基叶绿素 a 还原酶 (Seven-hydroxymethyl chlorophyll a reductase, HCAR) 参与叶绿素 a (Chlorophyll a, Chl a) 和叶绿素 b (Chlorophyll b, Chl b) 的相互转化过程, PAO 和叶绿体内膜转位子 55 (Translocon at the inner envelope membrane of chloroplasts 55, TIC55) 则参与叶绿素降解过程 (见图 3)。

2.2.1 叶绿素 a/b 相互转化的动态平衡

维持叶绿素合成与降解的平衡, 是植物保障高效光合作用的基础^[52], 该过程需要通过 Chl a 和 Chl b 的相互转化过程, 进行协同调控^[53-54]。CAO 是目前已知的唯一催化 Chl a 向 Chl b 转化的酶, 属于 Rieske-单核铁加氧酶家族, 拟南芥 CAO 中 4 个保守氨基酸 (C₂₆₂, H₂₆₄, C₂₈₁, H₂₈₄) 与 Rieske [2Fe-2S] 簇相互作用相关^[27]。AtCAO 转录水平变化是光适应的核心机制之一, 当拟南芥从弱光到强光条件时, AtCAO mRNA 水平降低, 叶绿素 a/b 比值增加, 适应光强改变。此外, CAO 还通过调控捕光复合体 (Light-harvesting complexes, LHC) 蛋白的积累, 影响整个光合系统的稳态^[55-56]。HCAR 是叶绿素循环中最后一个被鉴定的酶, 催化 Chl b 到 Chl a 还原的第二步, 该反应依赖 HCAR 的氧化还原辅因子 [4Fe-4S] 簇和黄素腺嘌呤二核苷酸传递电子^[57], 通过调控叶绿素 a/b 比例参与 LHC 的降解, 维持光合作用效率。此外, HCAR 还可能通过阻止 7-羟甲基叶绿素 a (7-Hydroxymethyl chlorophyll a, HMChl a) 和脱镁叶绿酸 a (Pheophorbide a, Pheide a) 在发育成熟叶片中的积累, 保护植物免受强光伤害^[58]。

2.2.2 催化叶绿素降解

叶片衰老最显著的特征是褪绿, 主要是叶绿素降解引起。游离叶绿素及其部分中间代谢物具有强光毒性, 必须与光合蛋白及其他大分子一起快速、完全地降解, 这一过程主要是通过 PAO/叶绿素降解途径完成, 最终将叶绿素转化为无光毒性的无色终产物^[59-60]。PAO 催化叶绿素降解的关键步骤为: 其作为 Rieske 型铁硫单加氧酶, 催化 Pheide a 的卟啉环开环, 生成红色叶绿素分解代谢中间体 (Red colored catabolite, RCC); RCC 在依赖 Fd 的红色叶绿素分解产物还原酶 (Red chlorophyll catabolite

reductase, RCCR)作用下,被还原形成初级荧光叶绿素分解产物(Primary fluorescent chlorophyll catabolites, *p*FCC)^[61]。随后,含有[2Fe-2S] Rieske簇的TIC55进一步催化*p*FCC形成羟基-

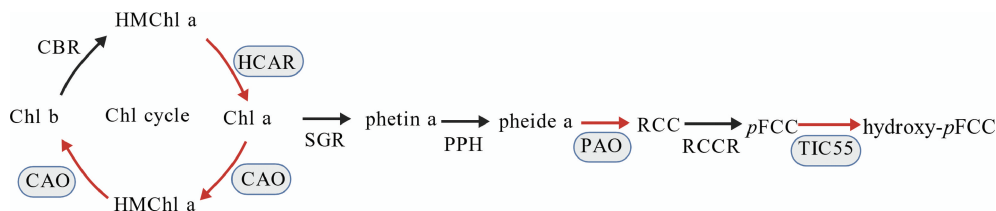


图3 植物叶绿素循环和降解主要途径示意图

注:在叶绿素循环途径中,Chl a在CAO催化下,经两步加氧转化为Chl b,Chl b则可在叶绿素b还原酶(Chlorophyll b reductase,CBR)和HCAR的依次催化下,经中间体HMChl a还原为Chl a,实现循环。在降解途径中,叶绿素在一系列酶催化下,最终通过PAO/叶绿蛋白途径转化为无光毒性的无色分解代谢物。红色箭头表示催化该步骤的酶是Fe-S蛋白。

2.3 参与调节光合代谢酶活与叶绿体基因表达

作为光自养细胞的核心调控过程,光合作用的本质是实现光能捕获、化学能转化及碳水化合物合成的动态平衡。固着生长的植物无法逃避环境波动,但可通过分子层面的精密调节维持光合功能。其中,Fe-S蛋白在相关基因表达和蛋白活性的调控中发挥重要作用。

2.3.1 光合碳代谢酶的氧化还原

铁氧还蛋白-硫氧还蛋白还原酶(Ferredoxin: thioredoxin reductase, FTR)是一种异源二聚体酶,包含一个催化亚基(FTR catalytic subunit, FTRc)和一个可变亚基(FTR variable subunit, FTRv),其中FTRc含有一个[4Fe-4S]簇和一个氧化还原活性基序,介导电子从Fd向Trx的转移^[64-65]。在这个过程中,Fd的[2Fe-2S]簇能够将电子有效转移到FTR的[4Fe-4S]中心,实现Trx活性位点二硫键的还原^[31];还原型的Trx反过来将电子转移到叶绿体中特定氧化还原敏感的靶蛋白上,实现酶活调控,动态调控光合代谢^[66]。多数Trx靶向的叶绿体蛋白通过还原被激活,促进光合碳代谢的进行,如:4个卡尔文-本森循环酶(3-磷酸甘油醛脱氢酶、果糖1,6-二磷酸酯酶、景天庚酮糖1,7-二磷酸酶和磷酸核酮糖激酶)通过还原被激活调控^[67-69],葡萄糖6-磷酸脱氢酶和磷酸果糖激酶则通过还原而失活^[70-71]。

2.3.2 光合相关基因的表达调控

CSK是一类广泛存在于光合生物中的修饰型传感组氨酸激酶,是介导质体醌(Plastoquinone, PQ)与光系统基因表达信号传递的关键通路组分,其结构上含有一个进化保守的[3Fe-4S]簇;该簇能够敏锐地感知PQ库的氧化还原变化,并将这一信息转化为蛋白质构象的变化,调节CSK的自激酶活

*p*FCC(Hydroxy-*p*FCC),从而促进叶绿素分解产物从质体向液泡运输,完成后续解毒过程^[30,62]。Hirashima等^[63]发现,在拟南芥中缺乏PAO的植株积累Pheide a,并表现出光依赖性的细胞死亡。

性^[72-73]。这一机制使得CSK能够将铁硫簇内的氧化还原信号,转化为蛋白质折叠中的构象调整,调控叶绿体基因的转录响应不同的光质条件。当PQ处于还原状态时,CSK的自激酶活性受到抑制;反之,氧化态的PQ则促使CSK活性上调,启动下游信号传导过程^[32]。在拟南芥中的功能研究证实,CSK缺失引起PS I中心基因*psaA*转录的调控失常和光系统化学计量调节受损^[72],这也印证了CSK作为Fe-S蛋白,在耦联叶绿体内部氧化还原状态与光合作用相关基因表达中的核心作用。此外,CSK的功能不仅限于特异性调控PS I核心基因,还可能作为一种广谱阻遏蛋白,抑制包括电子传递链(*petB*)、NDH复合体(*ndhC*)及碳同化相关基因(*rbcl*)在内的多种叶绿体基因表达^[32]。

3 Fe-S蛋白在作物产量和抗逆性中的研究进展

自然界的植物拥有非常丰富的基因资源,利用分子技术提升作物的产量与抗逆性,已成为当前植物学研究的热点。理论上,许多参与光合作用的酶和电子传递组分,具备成为遗传改良靶点的潜力,可以直接提升光合效率与作物生产力。其中,部分与光合作用密切相关的Fe-S蛋白,已在提高作物产量和抗逆性应用方面取得了初步进展。

拟南芥中已发现4个编码铁氧还蛋白同工型的基因(*AtFd1-AtFd4*),其中*AtFd1*和*AtFd2*主要在叶片中表达,主导光合电子传递^[74]。甜椒(*Capsicum annuum*)中的铁氧还蛋白样蛋白(Plant ferredoxin-like protein, PFLP)与*AtFd1*族具有较高同源性,在蝴蝶兰(*Phalaenopsis aphrodite*)中过表达甜椒PFLP基因不仅有效提升光合效率,还可

以促进景天酸代谢途径中的碳水化合物积累^[75]。

Cyt b6f 复合体作为光合电子传递链中的潜在限速环节,其关键组分 *PetC* 的表达水平与光合性能密切相关。在高粱(*Sorghum bicolor*)中过表达 *PetC* 可提高 CO₂ 同化启动速率并增强非光化学猝灭能力,在温室条件下的生物量增加了 17%,籽粒产量提升 9%^[76],异源表达 *PetC* 同样可以显著提高拟南芥的光合电子传递速率与生物量积累^[21]。近期研究发现,水稻转录因子 *OsDes1* 能够直接结合 *OsPetC* 的启动子区域,激活其表达,并与 *OsPetC* 蛋白发生互作来抑制该蛋白的降解。该机制有效促进了水稻的持绿性状,延缓衰老,提高籽粒产量^[77]。上述研究从不同层面揭示了 Fe-S 蛋白在改良光合性能与提高作物产量中的重要应用前景。

在提高作物产量的同时,Fe-S 蛋白在植物抗逆性调控方面也取得显著进展。在水稻中过表达甜椒 *PFLP* 基因,可显著提高其耐盐性,与对照相比,高盐胁迫下 *PFLP* 过表达转基因植株能更早积累活性氧,并表现出更高的抗氧化酶活性与脱落酸积累;同时,多个胁迫相关基因,包括 *OsRBOHa*、*OsAPX*、*OsNCED2*、*OsSOS1*、*OsCIPK24*、*OsCBL4* 和 *OsNHX2* 的表达均显著上调^[78]。除耐盐性外,研究表明 *PFLP* 在香蕉、水稻及多种作物中的过表达均显著增强了对细菌病原体的抗性;另外,拟南芥 *AtFd2* 型铁氧还蛋白在植物免疫和叶绿素生物合成中也具有重要作用^[79-81]。*AtFd2* 功能缺失会扰乱免疫激素平衡,茉莉酸积累增加并削弱水杨酸相关免疫反应,同时也会影响病原菌相关分子模式触发的活性氧积累^[82-83]。

4 展 望

目前,Fe-S 蛋白在光合电子传递、氧化还原调控等基础过程中的研究已较为明确,但其在作物产量提升与抗逆性调控方面作用尚未被充分发掘。光合作用本身机制复杂,涉及众多基因与通路,因此,其遗传改良在很大程度上仍是一个尚未被充分探索的前沿领域^[2]。许多与光合作用相关的酶和电子传递组分都可以作为提高光合效率和植物生产力的靶点,已经通过基因工程手段优化光合作用过程,为提高作物产量潜力提供了可行路径^[84-85]。过表达 *PFLP*、*PetC* 等基因已被证明能够有效提高光合效率并增加作物产量,其可能是未来改良光合作用提升作物产量的重要靶点。挖掘优异抗逆基因并利用分子生物学与基因工程技术提升作物抗逆性,亦是

当前植物学研究的热点。在细菌中,SUF 系统已被确认为响应氧化胁迫和铁缺乏的核心机制,在植物中,通过铁硫簇的化学变化快速调节光合电子传递与碳同化平衡植物生长,Fe-S 蛋白能实时感知环境变化。在干旱、强光、盐胁迫等条件下,围绕光系统 I 的循环电子传递对于光保护至关重要。阐明 Fe-S 蛋白在光保护中的作用机制,不仅有助于从基础理论层面理解植物如何在逆境中维持铁硫簇代谢稳态与光合机构完整性,也为作物抗逆育种提供了新的潜在分子靶标。

叶绿体铁硫簇组装的 SUF 系统框架已初步建立,但作为一个复杂的功能网络,许多关键的调控细节尚未明晰。首先,铁进入叶绿体的完整转运路径尚不明确,负责铁离子跨越叶绿体内外膜的具体转运蛋白尚未完全鉴定,铁如何安全、高效地传递至基质内的直接受体仍待确认。其次,目前,SUF 途径的调控属性究竟归属于静态调控还是动态适应性响应这一核心问题仍未明确,亟待进一步深入解析该途径整合光合需求、氧化还原状态与发育进程的分子机制,并阐明在资源受限条件下,其如何优先保障光合关键部位对 Fe-S 簇的应急供给。基于此,未来研究需要聚焦于 SUF 组装途径中的关键限速过程,并建立其效率变化与光合功能参数以及最终作物抗逆性和产量性状之间的关联。

参考文献:

- [1] Evans J R. Improving photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1780-1793.
- [2] Croce R, Carmo-Silva E, Cho Y B, et al. Perspectives on improving photosynthesis to increase crop yield[J]. *Plant Cell*, 2024, 36(10): 3944-3973.
- [3] Baslam M, Mitsui T, Hodges M, et al. Photosynthesis in a changing global climate: scaling up and scaling down in crops [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 882.
- [4] Pandelia M E, Lanz N D, Booker S J, et al. Mössbauer spectroscopy of Fe/S proteins[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)- Molecular Cell Research*, 2015, 1853(6): 1395-1405.
- [5] Przybyla-Toscano J, Christ L, Keech O, et al. Iron-sulfur proteins in plant mitochondria: roles and maturation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(6): 2014-2044.
- [6] Fuss J O, Tsai C L, Ishida J P, et al. Emerging critical roles of Fe-S clusters in DNA replication and repair[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)- Molecular Cell Research*, 2015, 1853(6): 1253-1271.
- [7] 谢涛,章一帆,刘云辉,等.植物线粒体铁硫簇合成系统及其调控的研究进展[J]. *植物学报*, 2025, 60(4): 499-514.

- [8] Przybyla-Toscano J, Roland M, Gaymard F, et al. Roles and maturation of iron-sulfur proteins in plastids [J]. *Journal of Biological Inorganic Chemistry*, 2018, 23(4): 545-566.
- [9] Xu X M, Möller S G. Iron-sulfur clusters: biogenesis, molecular mechanisms, and their functional significance [J]. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2011, 15(1): 271-307.
- [10] Nachin L, El Hassouni M, Loiseau L, et al. SoxR-dependent response to oxidative stress and virulence of *Erwinia chrysanthemi*: the key role of SufC, an orphan ABC ATPase [J]. *Molecular Microbiology*, 2001, 39(4): 960-972.
- [11] Ayala-Castro C, Saini A, Outten F W. Fe-S cluster assembly pathways in bacteria [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2008, 72(1): 110-125.
- [12] Yang B, Xu C, Cheng Y, et al. Research progress on the biosynthesis and delivery of iron-sulfur clusters in the plastid [J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(8): 1255-1264.
- [13] Pilon M, Abdel-Ghany S E, Van Hoewyk D, et al. Biogenesis of iron-sulfur cluster proteins in plastids [M] // *Genetic Engineering: Principles and Methods*. Boston: Springer, 2006, 27: 101-117.
- [14] Lu Y. Assembly and transfer of iron-sulfur clusters in the plastid [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 336.
- [15] Zhang J, Bai Z, Ouyang M, et al. The DnaJ proteins DJA6 and DJA5 are essential for chloroplast iron-sulfur cluster biogenesis [J]. *EMBO Journal*, 2021, 40(13): e106742.
- [16] Kairis A, Das Neves B, Couturier J, et al. Iron-sulfur cluster synthesis in plastids by the SUF system: a mechanistic and structural perspective [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research*, 2024, 1871(7): 119797.
- [17] Hanke G T, Kimata-Arigo Y, Taniguchi I, et al. A post genomic characterization of *Arabidopsis* ferredoxins [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(1): 255-264.
- [18] Hanke G, Mulo P. Plant type ferredoxins and ferredoxin-dependent metabolism [J]. *Plant Cell & Environment*, 2013, 36(6): 1071-1084.
- [19] Hanke G T, Kurisu G, Kusunoki M, et al. Fd: FNR electron transfer complexes: evolutionary refinement of structural interactions [J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 81(3): 317-327.
- [20] Voss I, Goss T, Murozuka E, et al. FdC1, a novel ferredoxin protein capable of alternative electron partitioning, increases in conditions of acceptor limitation at photosystem I [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(1): 50-59.
- [21] Simkin A J, McAusland L, Lawson T, et al. Overexpression of the Rieske FeS protein increases electron transport rates and biomass yield [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(1): 134-145.
- [22] Tikhonov A N. The cytochrome *b₆f* complex: biophysical aspects of its functioning in chloroplasts [M] // *Membrane Protein Complexes: Structure and Function*. Singapore: Springer, 2018: 287-328.
- [23] Vassiliev I R, Antonkine M L, Golbeck J H. Iron-sulfur clusters in type I reaction centers [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2001, 1507(1/2/3): 139-160.
- [24] Peng L, Yamamoto H, Shikanai T. Structure and biogenesis of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2011, 1807(8): 945-953.
- [25] Pan X, Cao D, Xie F, et al. Structural basis for electron transport mechanism of complex I-like photosynthetic NAD(P)H dehydrogenase [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 610.
- [26] Takabayashi A, Ishikawa N, Obayashi T, et al. Three novel subunits of *Arabidopsis* chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase identified by bioinformatic and reverse genetic approaches [J]. *Plant Journal*, 2009, 57(2): 207-219.
- [27] Dey D, Tanaka R, Ito H. Structural characterization of the Chlorophyllide a oxygenase (CAO) enzyme through an in silico approach [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2023, 91(2): 225-235.
- [28] Zhao X, Jia T, Hu X. HCAR is a limitation factor for chlorophyll cycle and chlorophyll b degradation in chlorophyll-b-overproducing plants [J]. *Biomolecules*, 2020, 10(12): 1639.
- [29] Kuai B, Chen J, Hörtensteiner S. The biochemistry and molecular biology of chlorophyll breakdown [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(4): 751-767.
- [30] Hauenstein M, Christ B, Das A, et al. A role for TIC55 as a hydroxylase of phytyllobilins, the products of chlorophyll breakdown during plant senescence [J]. *Plant Cell*, 2016, 28(10): 2510-2527.
- [31] Dai S, Friemann R, Glauser D A, et al. Structural snapshots along the reaction pathway of ferredoxin-thioredoxin reductase [J]. *Nature*, 2007, 448(7149): 92-96.
- [32] Ibrahim I M, Wu H, Ezhov R, et al. An evolutionarily conserved iron-sulfur cluster underlies redox sensory function of the chloroplast sensor kinase [J]. *Communications Biology*, 2020, 3: 13.
- [33] Yamori W, Shikanai T. Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67: 81-106.
- [34] Peltier G, Aro E M, Shikanai T. NDH-1 and NDH-2 plastoquinone reductases in oxygenic photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67: 55-80.
- [35] Tombuloglu H, Slimani Y, Tombuloglu G, et al. Engineered magnetic nanoparticles enhance chlorophyll content and growth of barley through the induction of photosystem genes [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(27): 34311-34321.
- [36] Zhang H, Xu Z, Guo K, et al. Toxic effects of heavy metal Cd and Zn on chlorophyll, carotenoid metabolism and photosynthetic function in tobacco leaves revealed by physiological and proteomics analysis [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 202: 110856.

- [37] Wu J, Hu J, Wang L, et al. Responses of *phragmites australis* to copper stress; a combined analysis of plant morphology, physiology and proteomics[J]. *Plant Biology*, 2021, 23(2): 351-362.
- [38] Sarewicz M, Szwalec M, Pintscher S, et al. High-resolution cryo-em structures of plant cytochrome b6f at work[J]. *Science Advances*, 2023, 9(2): eadd9688.
- [39] Saroussi S, Redekop P, Karns D A J, et al. Restricting electron flow at cytochrome b6f when downstream electron acceptors are severely limited[J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(2): 789-804.
- [40] Cramer W A, Yan J, Zhang H, et al. Structure of the cytochrome b6f complex; new prosthetic groups, Q-space, and the 'hors d'oeuvres hypothesis' for assembly of the complex[J]. *Photosynthesis Research*, 2005, 85(1): 133-143.
- [41] Kurisu G, Zhang H, Smith J L, et al. Structure of the cytochrome b6f complex of oxygenic photosynthesis: Tuning the cavity[J]. *Science*, 2003, 302(5647): 1009-1014.
- [42] Yamori W, Takahashi S, Makino A, et al. The roles of ATP synthase and the cytochrome b6/f complexes in limiting chloroplast electron transport and determining photosynthetic capacity[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(2): 956-962.
- [43] Price G D, Yu J W, Caemmerer S V, et al. Chloroplast cytochrome b6/f and ATP synthase complexes in tobacco: transformation with antisense RNA against nuclear-encoded transcripts for the Rieske FeS and ATP δ polypeptides[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, 22(2): 285-297.
- [44] Zhang S, Zou B, Cao P, et al. Structural insights into photosynthetic cyclic electron transport[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(1): 187-205.
- [45] 刘玉凤, 王珍琪, 鹿嘉智, 等. 叶绿体 NAD(P)H 脱氢酶复合体调控光合作用的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2019, 55(7): 932-940.
- [46] Munné-Bosch S, Shikanai T, Asada K. Enhanced ferredoxin-dependent cyclic electron flow around photosystem I and α -tocopherol quinone accumulation in water-stressed *ndhB*-inactivated tobacco mutants[J]. *Planta*, 2005, 222(3): 502-511.
- [47] Wang P, Duan W, Takabayashi A, et al. Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 465-474.
- [48] Zhang Y, Fan Y, Lv X, et al. Deficiency in NDH-cyclic electron transport retards heat acclimation of photosynthesis in tobacco over day and night shift[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1267191.
- [49] Savitch L V, Ivanov A G, Gudynaite-Savitch L, et al. Cold stress effects on PS I photochemistry in *Zea mays*: Differential increase of FQR-dependent cyclic electron flow and functional implications[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2011, 52(6): 1042-1054.
- [50] Wang F, Yan J, Ahammed G J, et al. PGR5/PGRL1 and NDH mediate far-red light-induced photoprotection in response to chilling stress in tomato[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 669.
- [51] Ishikawa N, Takabayashi A, Noguchi K, et al. NDH-mediated cyclic electron flow around photosystem I is crucial for C4 photosynthesis[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2016, 57(10): 2020-2028.
- [52] Mochizuki N, Tanaka R, Grimm B, et al. The cell biology of tetrapyrroles: a life and death struggle[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(9): 488-498.
- [53] Rüdiger W. Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle[J]. *Photosynthesis Research*, 2002, 74(2): 187-193.
- [54] 李佳佳, 于旭东, 蔡泽坪, 等. 高等植物叶绿素生物合成研究进展[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(18): 6013-6019.
- [55] Tanaka R, Tanaka A. Effects of chlorophyllide a oxygenase overexpression on light acclimation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Photosynthesis Research*, 2005, 85(3): 327-340.
- [56] Biswal A K, Pattanayak G K, Ruhil K, et al. Reduced expression of chlorophyllide a oxygenase (CAO) decreases the metabolic flux for chlorophyll synthesis and downregulates photosynthesis in tobacco plants[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2024, 30(1): 1-16.
- [57] Wang X, Liu L. Crystal structure and catalytic mechanism of 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2016, 291(25): 13349-13359.
- [58] Piao W, Han S H, Sakuraba Y, et al. Rice 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase is involved in the promotion of chlorophyll degradation and modulates cell death signaling[J]. *Molecules and Cells*, 2017, 40(10): 773-786.
- [59] Hörtensteiner S, Kräutler B. Chlorophyll breakdown in higher plants [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 2011, 1807(8): 977-988.
- [60] Tanaka A, Ito H. Chlorophyll degradation and its physiological function[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2025, 66(2): 139-152.
- [61] Hu X, Gu T, Khan I, et al. Research progress in the interconversion, turnover and degradation of chlorophyll[J]. *Cells*, 2021, 10(11): 3134.
- [62] Boij P, Patel R, Garcia C, et al. In vivo studies on the roles of Tic55-related proteins in chloroplast protein import in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2009, 2(6): 1397-1409.
- [63] Hirashima M, Tanaka R, Tanaka A. Light-independent cell death induced by accumulation of pheophorbide a in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(4): 719-729.
- [64] Dai S, Schwendtmayer C, Schürmann P, et al. Redox signaling in chloroplasts: cleavage of disulfides by an iron-sulfur cluster[J]. *Science*, 2000, 287(5453): 655-658.
- [65] Juniar L, Tanaka H, Yoshida K, et al. Structural basis for thioredoxin isoform-based fine-tuning of ferredoxin-thioredoxin reductase activity[J]. *Protein Science*, 2020, 29(12): 2538-2545.

- [66] Gerken M, Kakorin S, Chibani K, et al. Computational simulation of the reactive oxygen species and redox network in the regulation of chloroplast metabolism [J]. PLoS Computational Biology, 2020, 16(1): e1007102.
- [67] Michelet L, Zaffagnini M, Morisse S, et al. Redox regulation of the Calvin-Benson cycle: something old, something new[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 470.
- [68] Gurrieri L, Fermani S, Zaffagnini M, et al. Calvin-Benson cycle regulation is getting complex [J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(9): 898-912.
- [69] Yoshida K, Hisabori T. Divergent protein redox dynamics and their relationship with electron transport efficiency during photosynthesis induction[J]. Plant & Cell Physiology, 2024, 65(5): 737-747.
- [70] Yoshida K, Uchikoshi E, Hara S, et al. Thioredoxin-like2/2-Cys peroxiredoxin redox cascade acts as oxidative activator of glucose-6-phosphate dehydrogenase in chloroplasts [J]. Biochemical Journal, 2019, 476(12): 1781-1790.
- [71] Yoshida K, Hisabori T. Biochemical basis for redox regulation of chloroplast-localized phosphofructokinase from *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant & Cell Physiology, 2021, 62(3): 401-410.
- [72] Puthiyaveetil S, Kavanagh T A, Cain P, et al. The ancestral symbiont sensor kinase CSK links photosynthesis with gene expression in chloroplasts [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(29): 10061-10066.
- [73] Ibrahim I M, Puthiyaveetil S, Khan C, et al. Probing the nucleotide-binding activity of a redox sensor: two-component regulatory control in chloroplasts [J]. Photosynthesis Research, 2016, 130(1): 93-101.
- [74] He L, Li M, Chen D, et al. Rice ferredoxins localize to chloroplasts/plastids and may function in different tissues[J]. Plant Signaling & Behavior, 2021, 16(9): 1926813.
- [75] Chang H, Chen Y T, Huang H E, et al. Overexpressing plant ferredoxin-like protein enhances photosynthetic efficiency and carbohydrates accumulation in *Phalaenopsis* [J]. Transgenic Research, 2023, 32(6): 547-560.
- [76] Ermakova M, Woodford R, Taylor Z, et al. Faster induction of photosynthesis increases biomass and grain yield in glasshouse-grown transgenic *Sorghum bicolor* overexpressing Rieske FeS [J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(6): 1206-1216.
- [77] Qiu T, Wei S, Fang K, et al. The atypical dof transcriptional factor OsDes1 contributes to stay-green, grain yield, and disease resistance in rice [J]. Science Advances, 2024, 10(34): eadp0345.
- [78] Huang H E, Ho M H, Chang H, et al. Overexpression of plant ferredoxin-like protein promotes salinity tolerance in rice (*Oryza sativa*) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 155: 136-146.
- [79] Hong C Y, Zheng J L, Chen T Y, et al. PFLP-intensified disease resistance against bacterial soft rot through the MAPK pathway in PAMP-triggered immunity [J]. Phytopathology, 2018, 108(12): 1467-1474.
- [80] Namukwaya B, Tripathi L, Tripathi J N, et al. Transgenic banana expressing *Pflp* gene confers enhanced resistance to Xanthomonas wilt disease [J]. Transgenic Research, 2012, 21(4): 855-865.
- [81] Ger M J, Louh G Y, Lin Y H, et al. Ectopically expressed sweet pepper ferredoxin PFLP enhances disease resistance to *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* affected by harpin and protease-mediated hypersensitive response in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant Pathology, 2014, 15(9): 892-906.
- [82] Wang M, Rui L, Yan H, et al. The major leaf ferredoxin Fd2 regulates plant innate immunity in *Arabidopsis* [J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 19(6): 1377-1390.
- [83] Tournaire M D, Scharff L B, Kramer M, et al. Ferredoxin C2 is required for chlorophyll biosynthesis and accumulation of photosynthetic antennae in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell and Environment, 2023, 46(11): 3287-3304.
- [84] Nazari M, Kordrostami M, Ghasemi-Soloklui A A, et al. Enhancing photosynthesis and plant productivity through genetic modification [J]. Cells, 2024, 13(16): 1319.
- [85] Simkin A J, López-Calcagno P E, Raines C A. Feeding the world: improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(4): 1119-1140.

团队介绍

植物抗逆分子机制研究团队聚焦拟南芥、棉花和油菜等逆境生物学,利用遗传学、表观遗传学和生理生化等手段,阐明植物响应非生物胁迫(干旱、高盐等)的分子机制与遗传调控网络,并探索其在提高作物抗逆能力中的应用。柯丽萍,2005年获华中农业大学遗传育种专业博士学位;2005—2007年,在浙江大学与浙江省农业科学院开展联合培养博士后研究;2009—2010年,赴瑞典于默奥大学植物生理学系从事博士后研究工作。先后任职浙江省农业科学院、杭州师范大学,目前为浙江理工大学副研究员,主要从事植物逆境响应的分子机制和优质抗逆棉花与油菜的分子育种工作。主持和参加国家基金重点项目、面上项目、国家重点研发项目、省重点项目等国家级和省部级项目10余项;以第一或通讯作者在 *Plant Biotechnol J*、*Theor Appl Genet*、*Plant Physiol Biochem*、*Plant Sci*、*Physiol Plant*、*Plant Cell Tiss Org* 等国际知名学术期刊发表论文20余篇;参与出版教材1部;获得授权国家发明专利5项。

(责任编辑:张会巍)