

Rola alternatywnych ścieżek przepływu elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym roślin wyższych

STRESZCZENIE

Faza jasna fotosyntezy zachodzi w obrębie błon tylakoidowych chloroplastów, jej funkcją jest absorpcja światła i wykorzystanie jego energii do wytwarzania ATP i siły redukcyjnej NADPH. Główną ścieżką przepływu elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym jest liniowy transport elektronów (LET), w którym uczestniczą oba fotosystemy (PSII, PSI). W trakcie LET produkowane są zarówno cząsteczki ATP jak i NADPH, jednak synteza tych związków jest niewystarczająca do pokrycia zapotrzebowania energetycznego cyklu Calvina. Ponadto, zaburzenia równowagi metabolicznej wynikające z warunków stresu środowiskowego, przyczyniają się do zwiększenia zapotrzebowania na ATP, które nie może być w pełni pokryte przez LET. Dlatego też muszą istnieć alternatywne drogi przepływu elektronów. Należą do nich: cykliczny transport z udziałem kompleksu NDH lub kompleksu PGR5/PGRL1, cykl woda-woda, czy ścieżka z udziałem enzymu PTOX. Efektem aktywności alternatywnych dróg transportu elektronów jest utrzymanie optymalnego stosunku produkcji ATP/NADPH, wynikającego z aktualnego zapotrzebowania chloroplastu, co pozwala na regulowanie równowagi oksydoredukcyjnej i zawartości ATP.

WPROWADZENIE

Życie na Ziemi zależne jest od energii pochodzącej ze Słońca, zatem fotosynteza to kluczowy proces, dzięki któremu możliwe jest pozyskiwanie przez organizmy fotosyntetyzujące energii kwantów światła i generowanie biomasy z wody, dwutlenku węgla oraz składników mineralnych. Proces fotosyntezy zachodzi w dwóch etapach: faza jasna (zależna od światła) oraz cykl Calvina-Bensona-Basshama (niezależny od światła), określane mianem fazy ciemnej. Reakcje zależne od światła mają miejsce w obrębie błon tylakoidowych chloroplastów, a ich funkcją jest absorpcja światła i wykorzystanie jego energii do syntezy ATP oraz siły redukcyjnej w postaci cząsteczek NADPH. Energia chemiczna zgromadzona w fazie jasnej wykorzystywana jest do wiązania i redukcji dwutlenku węgla w fazie ciemnej w stromie chloroplastów. Reakcje zależne od światła zachodzą z udziałem kompleksów białkowych i białkowo-barwnikowych, a do najważniejszych z nich należą:

- fotosystem I (PSI) wraz z antenami LHCI,
- fotosystem II (PSII) wraz z antenami LHCII,
- pula plastochinonowa (PQ/ PQH₂),
- kompleks cytochromów b₆f (Cyt b₆f),
- oraz syntaza ATP.

Transport elektronów w fazie jasnej może przebiegać dwiema głównymi ścieżkami określanymi jako: niecykliczny (liniowy) transport elektronów (LET), w którym uczestniczą oba fotosystemy oraz cykliczny (CET), który zachodzi tylko z udziałem PSI. Produktami reakcji LET jest zarówno siła redukcyjna NADPH, jak i ATP, natomiast podczas CET generowane są tylko cząsteczki ATP.

LINIOWY TRANSPORT ELEKTRONÓW (ANG. LINEAR ELECTRON TRANSPORT LUB LINEAR ELECTRON FLOW)

Podstawową drogą przemieszczania się elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym są reakcje zależne od światła łączące ze sobą fotosystem II z fotosystemem I (Ryc. 1A). Centra reakcji obu fotosystemów zbudowane są z specjalnych par chlorofili *a*, które różnią się długościami fal przy maksymalnej absorpcji tj. 700 nm oraz 680 nm, dlatego też centrum reakcji dla PSI określa się jako P700, a dla PSII – P680. Systemy antenowe fotosystemów LHCI oraz LHCII zbudowane

mgr Aleksandra Urban✉,

mgr Marta Galas,

dr Paweł Rogowski

Zakład Molekularnej Fizjologii Roślin, Instytut Biologii Środowiskowej, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

https://doi.org/10.18388/pb.2021_465

✉autor korespondujący: aleksandra.urban@student.uw.edu.pl

Słowa kluczowe: fotosyntetyczny łańcuch elektronowy; cykliczny transport elektronów; cykl woda-woda; plastydowa oksydaza alternatywna; stres środowiskowy

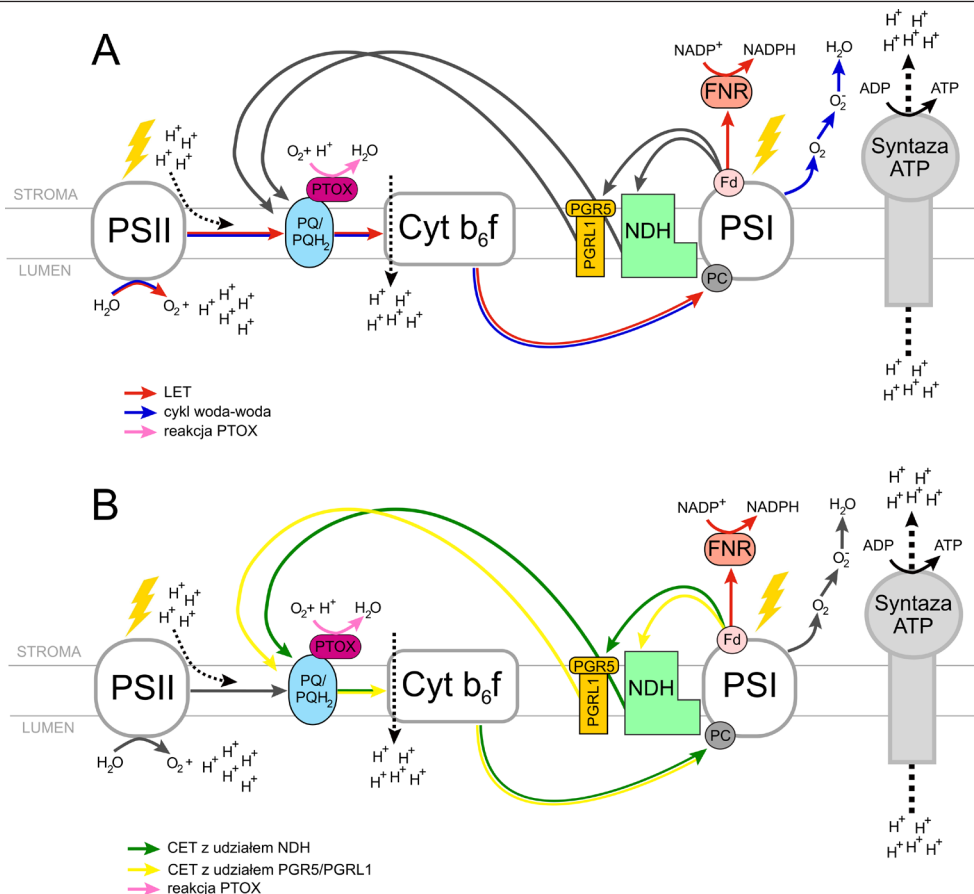
Wykaz skrótów: ATP – adenozyntroójfosforan; CET – cykliczny transport elektronów; LET – liniowy transport elektronów; NADPH – fosforan dinukleotydu nikotynamidoadeninowego; NDH – kompleks dehydrogenazy; PSI – Fotosystem I; PSII – Fotosystem II; PGR5/PGRL1 – kompleks białek PGR5 i PGRL1; PQ/PQH₂ – pula plastochinonowa; PTOX – plastydowa oksydaza alternatywna

wane są z dwóch typów barwników fotosyntetycznych - chlorofili *a* i *b* oraz karotenoidów zdolnych do wychwytywania światła w zakresie widzialnym. Po absorpcji światła przez barwniki zachodzi proces propagacji fali wzbudzenia elektronowego transportującego wzbudzoną energię do centrów reakcji fotosystemów - określa się to mianem fali ekscytonów. Energia docierająca do centrów reakcji powoduje ich wzbudzenie. Z P680 elektron przekazywany jest na plastochinon (PQ), przy udziale kilku przekaźników elektronów, będących częścią PSII. Miejsce po elektronie wzbudzonym w centrum reakcji P680 zredukowane jest przez elektron pochodzący z reakcji utleniania cząsteczki wody, przeprowadzanej przez kompleks utleniający wodę (OEC), będący częścią fotosystemu II. Elektrony ze zredukowanej puli plastochinonowej (PQH₂) kierowane są na kompleks cytochromów b₆f (Cyt b₆f), a następnie na plastocyjaninę (PC), aby ostatecznie trafić do fotosystemu I [1]. W obrębie kompleksu Cyt b₆f zachodzi cykl Q, w wyniku którego protony H⁺ przemieszczane są ze stromy chloroplastów do wnętrza tylakoidów - lumen. Równocześnie, anteny LHCI przekazują zaabsorbowaną energię światła do centrum fotosystemu I (P700), co prowadzi do wzbudzenia P700 i przekazania elektronu na kolejne przekaźniki, końcowym akceptorem w PSI jest ferredoksyna (Fd) [2]. Umożliwia to transport elektronu z plastocyjaniny do centrum P700. Ferredoksyna jest utleniana przez enzym reduktazę ferredoksyny: NADP⁺ (FNR). W reakcji tej NADP⁺ ulega redukcji do

NADPH, co kończy ścieżkę reakcji LET. Równocześnie w błonach tylakoidowych, produkowane są cząsteczki ATP przez syntazę ATP, która wykorzystuje gradient protonowy, generowany przez kompleks Cyt b₆f oraz utlenianie wody. W wyniku reakcji LET produkowane są cząsteczki ATP i NADPH w stosunku 9:7, natomiast zapotrzebowanie na ATP i NADPH na wiązanie 1 cząsteczki dwutlenku węgla w cyklu Calvina-Bensona wynosi 3 cząsteczki ATP oraz 2 cząsteczki NADPH, tj. stosunek 9:6. Stres środowiskowy może zaburzać równowagę stechiometryczną produkcji ATP i NADPH, dlatego też istnieją dodatkowe mechanizmy pozwalające na zbilansowanie zapotrzebowania na ATP w stosunku do jego produkcji oraz ochronę przed nadmierną redukcją tylakoidowych kompleksów błonowych [3]. Należą do nich cykl woda-woda (reakcja Mehlera), cykliczny transport elektronów, czy aktywność plastydowej oksydazy terminalnej (PTOX).

CYKLICZNY TRANSPORT ELEKTRONÓW (ANG. CYCLIC ELECTRON TRANSPORT, CET LUB ANG. CYCLIC ELECTRON FLOW, CEF)

Reakcje cyklicznego transportu elektronów, nazywane również fosforylacją cykliczną, zachodzą z udziałem tylko fotosystemu I. W ramach CET istnieją dwie ścieżki przepływu elektronów: z udziałem kompleksu chloroplastowej dehydrogenazy NDH oraz ścieżki zależnej od kompleksu białek PGR5 (ang. *Proton Gradient Regulation 5*) i PGRL1 (ang.



Rycina 1. Ścieżki transportu elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym roślin wyższych. A: liniowy transport elektronów oraz cykl woda-woda. B: ścieżki cyklicznego transportu elektronów. Poszczególne linie przedstawiają ścieżki przepływu elektronów: czerwona - liniowy transport elektronów; niebieska - cykl woda-woda; żółta - cykliczny transport elektronów, ścieżka z udziałem kompleksu PGR5/PGRL1; zielona - cykliczny transport elektronów ścieżka z udziałem kompleksu NDH; różowa - reakcja katalizowana przez enzym PTOX; przerywana - transport protonów. Skróty: PSII, PSI - fotosystemy II i I; PQ/ PQH₂ - pula plastochinonowa; Cyt b₆f - kompleks cytochromów b₆f; PC - plastocyjanina; Fd - ferredoksyna; FNR - oksydoreduktaza ferredoksyna; NADP⁺; PTOX - plastydowa oksydaza terminalna.

PGR5-LIKE Photosynthesis Phenotype). Efektem przepływu elektronów przez ścieżki CET jest produkcja cząsteczek ATP, ale brak jest generowania siły redukcyjnej w postaci NADPH, co wynika z faktu, że elektrony z ferredoksyny nie są wykorzystywane do redukcji cząsteczek NADP⁺, ale trafiają na pulę plastochinonową poprzez kompleks NDH lub kompleks PGR5/PGRL1. Następnie, elektrony transportowane są na Cyt b₆f, plastocyjaninę, aby ostatecznie wrócić na fotosystem I, skąd ponownie mogą powtórzyć cykl CET lub też trafić na NADP⁺ (Ryc. 1).

Brak jest jednoznacznych danych wskazujących na konkretne warunki fizjologiczne, czy czynniki aktywujące przepływ elektronów w poszczególnych ścieżkach CET. Wskazuje się na zwiększony udział ścieżki NDH czy PGR5/PGRL1 u niektórych grup roślin, niemniej jednak mechanizm ich aktywacji pozostaje niejasny [4,5]. Fizjologiczne znaczenie CET, również nie jest w pełni zrozumiałe; proponuje się, mechanizm aktywacji CET jako szybką odpowiedź aparatu fotosyntetycznego na niekorzystne warunki środowiskowe [6]. Nawet krótkotrwała ekspozycja na nagłe zmiany jakości i natężenia światła, suszę, czy zasolenie, mogą wprowadzać aparat fotosyntetyczny w stan stresu, a także przyczynić się do generowania reaktywnych form tlenu (ang. *reactive oxygen species*, ROS), wywołujących stres oksydacyjny. Jednym z pierwszych efektów działania czynników stresowych jest zaburzenie stosunku produkcji ATP/NADPH oraz stanu oksydoredukcyjnego, rozumianego jako stan nadmiernego przedredukowania przenośników elektronowych w błonach tylakoidowych [7]. Wysoki poziom redukcji przenośników prowadzi do zjawiska „zakorkowania elektronów” (ang. *electron conjugation*) w łańcuchu fotosyntetycznym, co sprzyja generowaniu ROS oraz uszkodzeniom fotosystemów. Zatem, zwiększenie aktywności przepływu elektronów przez ścieżki CET, przyczynia się do zrównoważenia stosunku produkcji ATP/NADPH oraz do „rozładowania” łańcucha elektronowego. Dodatkowo, w warunkach wysokiego natężenia światła aktywacja ścieżek CET jest kluczowa w mechanizmie ochrony fotosystemów przed fotoinhibicją. W warunkach stresu może być również reakcją na zwiększone zapotrzebowanie na ATP, niezbędnego do aktywacji mechanizmów ochronnych, takich jak synteza enzymów antyoksydacyjnych, czy też antyoksydantów nieenzymatycznych.

Jak wspomniano wcześniej, ścieżki CET mogą pełnić także znaczącą rolę w warunkach optymalnych fizjologicznie, gdyż reakcje LET nie zapewniają pełnego zapotrzebowania na produkcję ATP w stosunku do NADPH.

ŚCIEŻKA CET PRZY UDZIALE KOMPLEKSU PGR5/PGRL1

Kompleks PGR5/PGRL1 zbudowany jest z dwóch białek: PGR5, małego (14 kDa) białka błonowego zlokalizowanego po stronie stromy oraz większego (29 kDa) białka transbłonowego PGRL1 [8]. Inhibitorem ścieżki przepływu elektronów zależnej od kompleksu PGR5/PGRL1 jest antymycyna A (AA) [9]. Badania nad *Arabidopsis thaliana* wykazały możliwość tworzenia superkompleksów z udziałem białek PGR5, PGRL1, fotosystemu I, kompleksu Cyt b₆f oraz ferredoksyny (Ryc. 1B). Sygnałem do powstania tego typu

superkompleksów są warunki stresu środowiskowego zaburzające stosunek produkcji ATP/NADPH w chloroplastach [10]. Kolejne analizy potwierdziły, że do poprawnego funkcjonowania ścieżki PGR5/PGRL1 niezbędne są oba białka. Wydaje się, że białko PGR5 odgrywa rolę pośrednika w przekazywaniu elektronów, natomiast białko PGRL1 stabilizuje kompleks [11,12]. Badania fizjologiczne funkcji białek PGR5 oraz PGRL1 są możliwe dzięki uzyskaniu mutantów delecyjnych oraz z podwyższoną ekspresją genów *pgr1* i *pgr5* [13]. Wykazano, że brak któregoś z komponentów kompleksu PGR5/PGRL1 ogranicza nie tylko aktywność CET, ale także LET, czego efektem była obniżona wydajność fotosyntetyczna rośliny. Ponadto, badane mutanty charakteryzowały się zwiększoną wrażliwością na stres abiotyczny, w szczególności na stres świetlny, co drastycznie zwiększało prawdopodobieństwo fotoinhibicji i uszkodzenia fotosystemów [14,15].

ŚCIEŻKA CET PRZY UDZIALE KOMPLEKSU CHLOROPLASTOWEJ DEHYDROGENAZY NDH

Kompleks chloroplastowej dehydrogenazy NDH (ang. *NADH dehydrogenase - like complex*) pełni rolę przenośnika elektronowego, pośredniczącego w przeniesieniu elektronu z ferredoksyny na pulę plastochinonową (Ryc. 1B) w cyklicznym transporcie elektronów. Kompleks ten wykazuje homologię do mitochondrialnego Kompleksu I. Ze względu na historycznych często określany jest mianem dehydrogenazy NADPH, ponieważ pierwotnie uważano, że źródłem elektronów dla tego kompleksu jest właśnie NADPH [16]. Kompleks NDH występuje w formie monomeru o masie 550 kDa, lub częściej przyjmuje postać dimeru, którego masę szacuje się na około 1000-1100 kDa. Zbudowany jest z 35 podjednostek, z których jedenaście (NdhA~NdhK) kodowanych jest przez genom plastydowy [17,18], a pozostałe przez genom jądrowy. Udowodniono, że kompleks ten wykazuje homologię ewolucyjną do Kompleksu I w mitochondrialnym łańcuchu oddechowym [19]. NDH występuje w postaci dwóch podtypów. Podtyp I powszechny jest w błonach tylakoidowych roślin wyższych i glonów m.in. cyjanobakterii. Podtyp II (NDH-2) został zbadany i opisany u bakterii i roślin wyższych, jednak nie wykazano jego aktywności w transporcie elektronów [20,21]. W odróżnieniu od ścieżki PGR5/PGRL1, kompleks NDH jest niewrażliwy na działanie antymycyny A, co jest szeroko wykorzystywane w badaniach fizjologicznych porównujących aktywność poszczególnych ścieżek transportu elektronów w chloroplastach [5, 22]. Wykazano, że kompleks NDH zdolny jest do wchodzenia w interakcję z fotosystemem I [23]. W takim superkompleksie PSI-NDH, NDH jest położony centralnie, otoczony przez dwa monomery PSI. Białkami linkerowymi, które umożliwiają powstanie i stabilizację tego superkompleksu, są białka Lhca5 i Lhca6 [7,24]. Superkompleks PSI-NDH może zatem ogrywać kluczową rolę w aktywacji CET, co zaobserwowano w warunkach stresu wywołanego ekspozycją na światło o wysokim natężeniu [25] oraz w warunkach wysokiej temperatury [26]. W przeszłości uważano, że kompleks NDH jest niezbędnym przenośnikiem elektronów na pulę plastochinonową, umożliwiając tym samym proces chlororespiracji, w którym pula PQH₂ utleniana jest przez enzym PTOX [23]. Najnowsze doniesienia sugerują jednak, że proces ten zależny jest tylko od

kompleksu PTOX, a przenośnikiem elektronów na PQ może być nie tylko kompleks NDH, ale też PGR5/PGRL1 lub reakcje LET. Niemniej jednak, nadal w literaturze określenie „chlororespiracja” najczęściej odnosi się do drogi utleniania PQH₂, w której pośredniczy PTOX [27]. W 2017 roku Strand i współpracownicy [16], wykazali udział kompleksu NDH w generowaniu dodatkowego gradientu protonowego w CET, niezależnie od działania kompleksu Cyt b₆f. Przeprowadzana przez NDH reakcja redukcji puli plastochinonowej jest sprzężona z przeniesieniem protonu w poprzek błony tylakoidowej do wnętrza tylakoidu (lumen) i pozwala na podwojenie ilości ATP generowanego w ramach CET. Mechanizm aktywowany jest w warunkach stresu fizjologicznego, najczęściej stresu wywołanego ekspozycją na światło o wysokim natężeniu, skutkującego zachwianiem równowagi produkcji ATP/NADPH w chloroplastach [7].

CYKLICZNY TRANSPORT ELEKTORNÓW, A PROCES STATE TRANSITIONS

Jedną z szybkich odpowiedzi aparatu fazy jasnej fotosyntezy na zmienne warunki natężenia i jakości światła jest mechanizm *state transitions* (Stan 1 – Stan 2). Polega on na odwracalnej, czasowej migracji anten LHCIi pomiędzy fotosystemami PSII i PSI, mającej na celu wyrównanie wzbudzenia fotosystemów poprzez korzystniejszą redystrybucję energii trafiającej do centrów reakcji. Stan 1 definiuje się jako stan, w którym PSI jest preferencyjnie wzbudzany, a przez to większość LHCIi jest związana z PSII. Warunki oświetlenia, które prowadzą do nadmiernego wzbudzenia fotosystemu II, w porównaniu z fotosystemem I, indukują przejście do Stanu 2, w którym więcej pochłoniętej energii wzbudzenia jest przekazywane do PSI, na skutek odłączenia anten LHCIi od PSII i migracji anten do PSI [28,29]. Mogłoby się wydawać, że mechanizm *state transitions* jest ściśle powiązany z aktywacją CET, a migracja anten LHCIi do PSI stymuluje ścieżki CET. Dane literaturowe wskazują, że Stan 2 zwiększa udział ścieżek CET w pełnym łańcuchu przepływu elektronów oraz ułatwia asocjację kompleksu PGR5/PGRL1 do PSI [10,30], jednak nie oznacza to, że Stan 2 jest niezbędny do aktywacji CET [21,31].

CHLORORESPIRACJA, CZYLI AKTYWNOŚĆ ENZYMU PTOX

Alternatywną drogą utlenienia puli plastochinonowej jest chlororespiracja, czyli reakcja katalizowana przez plastydową (plastochinonową) oksydazę terminalną (ang. *plastid terminal oxidase*, PTOX), w której elektrony z PQH₂ wykorzystywane są w redukcji tlenu do cząsteczki wody (Ryc. 1). PTOX to małe białko błonowe lokujące się w błonach tylakoidowych od strony stromy, które wykazuje homologię do mitochondrialnej alternatywnej oksydazy (AOX). Identyfikacja PTOX i dalsze badania fizjologiczne były możliwe dzięki uzyskaniu mutantów *Arabidopsis* typu *immutans* (*im*), u których inaktywacja PTOX skutkowałą zróżnicowanym fenotypem roślin oraz zaburzeniami metabolicznymi. Cechą charakterystyczną mutantów *im* są białe obszary na liściach, w których chloroplasty nie są poprawnie rozwinięte. Są to plastydy o nieregularnej organizacji błon tylakoidowych, a przez to niewykazujące budowy granowej. Występują w nich zaburzenia szlaku biosyntezy karotenoidów,



Rycina 2. Fentotyp mutantu *immutans* (lewa strona) oraz typu dzikiego (prawa strona) *Arabidopsis thaliana* [34].

czego efektem jest akumulacja prekursora karotenoidów - fitoenu (Ryc. 2) [32,33]. W warunkach zwiększonej alkalizacji stromy białko PTOX przemieszcza się z niecieńnionych regionów błon tylakoidowych, gdzie występuje w formie nieaktywnej, do części granowych [35], co umożliwia jego przyłączenie się do PQH₂. Aktywacja PTOX indukowana jest przesunięciem równowagi w kierunku zredukowanej formy puli plastochinonowej. Rolę PTOX określa się jako „zawór bezpieczeństwa” (ang. *electron sink*), pozwalający usunąć nadmiar elektronów z łańcucha fotosyntetycznego. Ogranicza to ryzyko wystąpienia stresu oksydacyjnego w warunkach przeredukowania błon tylakoidowych [36]. Postuluje się, że enzym PTOX może pełnić rolę modulatora pomiędzy LET, a CET, a przez to wpływać też na balans produkcji ATP/NADPH oraz stan oksydoredukcyjny w chloroplastach [37]. Zwiększoną aktywność PTOX zaobserwowano między innymi w warunkach stresu świetlnego [38], solnego [27], termicznego, czy suszy [39]. Sugeruje się również, że PTOX może pełnić pośrednią rolę w generowaniu dodatkowego gradientu protonowego w układzie PSII-PQ/PQH₂-PTOX, pozwalającego zrealizować zwiększone zapotrzebowanie na ATP w warunkach stresu fizjologicznego [5,40].

CYKL WODA-WODA

Konsekwencją działania warunków stresowych na roślinę może być zmniejszenie puli NADP⁺ w chloroplastach, spowodowane obniżeniem możliwości transferu elektronów z ferredoksyny. Taki proces najczęściej indukowany jest obniżeniem natężenia reakcji w LET. Jedną z dróg rozładowania łańcucha fotosyntetycznego w takich warunkach jest cykl woda-woda, znany również pod nazwą reakcji Mehlera lub fosforylacji pseduocyklicznej, gdzie elektrony z fotosystemu I trafiają bezpośrednio na tlen cząsteczkowy powstały z rozpadu wody (Ryc. 1A) [41]. W wyniku tej reakcji generowany jest też anion ponadtlenkowy (O₂⁻), który następnie przekształcany jest przez dysmutazę ponadtlenkową typu CuZnSOD [42] do nadtlenu wodoru (H₂O₂). W cyklu glutationowo-askorbinianowym H₂O₂ jest redukowany do wody (stąd cykl woda-woda) oraz odtwarzana jest pula NADP⁺. Reakcja Mehlera określana jest jako jeden

ze sposobów na szybkie obniżenie poziomu zredukowania przenośników elektronowych i odtworzenia puli NADP⁺. Może także mieć szczególne znaczenie dla utrzymania równowagi oksydoredukcyjnej w warunkach wysokiej temperatury [41], obniżonej zawartości CO₂ [43], wysokiego natężenia światła [44], czy warunków beztlenowych [45].

Nadmierna redukcja tlenu w reakcji Mehlera, prowadzi do nagromadzenia się reaktywnych form tlenu, które stanowią kolejne ogniwa w cyklu woda-woda, a równocześnie mogą przyczynić się do wywołania stanu stresu oksydacyjnego w chloroplastach. Warto jednak zaznaczyć, że nadtlenek wodoru czy anion ponadtlenkowy pełnią też funkcję cząsteczek sygnałowych. Nadtlenek wodoru informuje o statusie NADP⁺/NADPH, biorąc udział w odpowiedzi na stres środowiskowy [41].

W wyniku reakcji fazy jasnej fotosyntezy, kończących się przeniesieniem elektronów z PSI na tlen w reakcji Mehlera generowane są cząsteczki ATP, a brak jest zysku netto cząsteczek NADPH. Szacuje się, że reakcje te mogą stanowić około 20–50% maksymalnego przepływu elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym w zależności od warunków środowiskowych. Istnieją zatem przesłanki mówiące o tym, że reakcja Mehlera może stanowić ważny czynnik w regulacji stosunku ATP/NADPH w chloroplastach [42].

ROLA ALTERNATYWNYCH SZLAKÓW PRZEPIĘWÓW ELEKTRONÓW U ROŚLIN TYPU C4

Fotosynteza C4 to cykl reakcji enzymatycznych, zachodzących w komórkach mezofilowych i pochwów okołowiązkowych, pozwalających osiągnąć wysoką wydajność fotosyntetyczną, a przez to szybki przyrost biomasy. Asymilacja i redukcja CO₂ rozdzielone są przestrzennie i katalizowane są przez dwa różne enzymy. Tylko w chloroplastach komórek pochwów okołowiązkowych, gdzie jest wysokie stężenie CO₂ zachodzi cykl Calvina, natomiast pierwotne wiązanie dwutlenku węgla odbywa się w cytoplazmie komórek mezofilowych, a w chloroplastach zachodzą tylko reakcje świetlne fotosyntezy. Dzięki temu proces fotooddychania u roślin C4 jest ograniczony lub nawet wyeliminowany. Fotosynteza typu C4 jest przystosowaniem roślin do warunków wysokich natężeń światła, temperatury oraz suszy. Dlatego też, wielu z przedstawicieli roślin C4 to rośliny strefy podzwrotnikowej, dla przykładu należą do nich: kukurydza, sorgo czy trzcina cukrowa. W zależności od enzymu przeprowadzającego proces dekarboksylacji, rodzaju transportowanego kwasu karboksylowego oraz miejsca dekarboksylacji w komórkach wyróżniono trzy podtypy metaboliczne: (i) NADP-ME, (ii) NAD-ME, (iii) PEP-CK. Enzymem odpowiedzialnym za przeprowadzenie reakcji dekarboksylacji w komórkach pochwów okołowiązkowych jest odpowiednio: enzym jabłczanowy zależny od NADP (NADP-ME), enzym jabłczanowy zależny od NAD (NAD-ME) oraz karboksyki-naza fosfoenolopirogronianu (PEP-CK). Fotosynteza typu C4 wymaga jednak większych energii, w porównaniu do fotosyntezy C3. Dodatkowe cząsteczki ATP zużywane są między innymi na transport kwasów organicznych z komórek mezofilowych do komórek pochwów okołowiązkowych. W zależności od podtypu koszty energii ponoszone na asymilację jednej cząsteczki dwutlenku węgla wahają się między

Tabela 1. Zapotrzebowanie na ATP oraz NADPH do asymilacji jednej cząsteczki dwutlenku węgla u poszczególnych podtypów roślin C4 [46]

	ATP	NADPH
NADP-ME	5,0	2,0
NAD-ME	5,0	2,0
PEPCK	3,6	2,3

dzy 3,6–5,0 cząsteczek ATP oraz 2,0–2,3 cząsteczek NADPH (Tab. 1) [46]. Dlatego w aparacie fazy jasnej fotosyntezy roślin C4 muszą istnieć mechanizmy generujące dodatkową energię. Postuluje się, że alternatywne ścieżki przepływu elektronów, a zwłaszcza ścieżki CET, mogą zapewniać nie tylko odpowiedni stosunek oksydoredukcyjny w chloroplastach, ale także zapewniać dodatkową produkcję energii.

Liczne analizy wykazały, że ścieżka NDH może pełnić kluczową rolę w fotosyntezie C4. Stwierdzono wzrost akumulacji podjednostek kompleksu NDH zarówno u podtypu NAD-ME, jak i NADP-ME [47,48]. Również zespół Munekage zbadał akumulację podjednostki NdhH w rodzaju *Flaveria*, który obejmuje gatunki zaliczane do różnych typów fotosyntezy, tj. gatunki C3, C3–C4 pośrednie, C4-like i C4. Stwierdzono ponad dziesięciokrotnie wyższą akumulację podjednostki NdhH u typu C4, siedem razy wyższą w typie C4-like oraz dwukrotnie wyższą w gatunkach pośrednich C3–C4, co wskazuje, że ilość NDH wzrastała podczas ewolucji w fotosyntezie C4 [49,4]. Sugeruje się również, że kompleks NDH może pełnić kluczową rolę w chloroplastach pochwów okołowiązkowych. Analizy przeprowadzone między innymi w kukurydzy wykazały 2–3 razy wyższą akumulację kompleksu w chloroplastach pochwów okołowiązkowych w porównaniu do chloroplastów mezofilowych tej samej rośliny [4,50]. Badania zespołu Ishikawa [51] wykazały, że ograniczenie transportu przez ścieżkę NDH zmniejsza gradient protonowy w poprzek błon tylakoidowych, a tym samym zmniejsza produkcję ATP. Efekt ten szczególnie widoczny był w niskim i średnim natężeniu światła.

Dotychczasowe dane literaturowe dotyczące drugiej ścieżki CET są mniej jednoznaczne. Wykazano trzykrotnie wyższą akumulację białek PGR5 oraz PGRL1 u gatunków z rodzaju *Flaveria* typu C4 w porównaniu do *Flaveria* typu C3 [52]. Jednak u gatunków pośrednich C3–C4 nie stwierdzono takich różnic. Sugeruje to, że u niektórych gatunków C4 zwiększenie przepływu w CET realizowane jest za pośrednictwem NDH, podczas gdy u innych zarówno przez NDH, jak i PGR5–PGRL1.

Istnieje niewiele danych na temat aktywności PTOX w poszczególnych podtypach roślin C4. Wykazano, że białko to jest zaangażowane w zwiększoną tolerancję na stres solny u halofitu *Spartina alterniflora* (podtyp PEP-CK), zapewniając ochronę przed nadmierną redukcją błon tylakoidowych oraz uszkodzeniem fotosystemów [53]. Stwierdzono również wysoką aktywność enzymu PTOX oraz towarzyszącą temu zwiększoną aktywność syntazy ATP w chloroplastach mezofilowych kukurydzy. Sugeruje to, że enzym PTOX może pośredniczyć w transporcie elektronów w sekwencji PSII-PQ/PQH2-PTOX, pozwalającej zwiększać gradient protonowy w poprzek błon tylakoidowych, a przez

to zwiększać syntezę ATP i zapewniać zwiększone zapotrzebowanie na ATP [40,5].

ROLA ALTERNATYWNYCH SZLAKÓW PRZEPŁYWÓW ELEKTRONÓW U ROŚLIN TYPU CAM

Fotosynteza typu CAM (ang. *Crassulacean Acid Metabolism*) powstała w wyniku serii zmian anatomicznych i metabolicznych, umożliwiających funkcjonowanie roślinom w warunkach wysokiego natężenia światła i temperatury przy jednoczesnym deficycie wody. Najliczniejszą rodziną wśród przedstawicieli roślin typu CAM jest rodzina *Crassulaceae*. Zmiana w sposobie prowadzenia fotosyntezy jest uwarunkowana przystosowaniem ewolucyjnym, co pomaga roślinom unikać konsekwencji działania stresu środowiskowego oraz prowadzić oszczędną gospodarkę wodną. Fotosynteza typu CAM charakteryzuje się rozdzielaniem w czasie procesów wiązania dwutlenku węgla i jego włączenia do cyklu Calvina. Rośliny CAM są bardzo zróżnicowaną grupą, dlatego u konkretnych gatunków mechanizm fotosyntezy typu CAM może odbiegać od najbardziej powszechnego schematu. Jednakże przyjmuje się, że większość z nich ma zamknięte aparaty szparkowe w trakcie dnia, co przyczynia się do ograniczenia transpiracji, a przez to oszczędność wody. Natomiast w nocy aparaty szparkowe pozostają otwarte, co umożliwia wymianę gazową oraz wiązanie dwutlenku węgla. Stres spowodowany działaniem światła o zbyt wysokim natężeniu czy wysoką temperaturą na rośliny typu CAM może prowadzić do obniżenia, a nawet zahamowania reakcji fotosyntezy. Uszkodzenia wywołane działającym na roślinę silnym światłem mogą obejmować fotoinhibicję obu fotosystemów. Jednym ze sposobów na ograniczenie skutków działania stresu jest aktywacja alternatywnych ścieżek transportu elektronów. Zespół Yang'a [54] wykazał, że u przedstawicieli roślin CAM, takich jak *Bryophyllum pinnatum* (Żyworódka pierzasta) w warunkach zmiennego natężenia światła potencjał redoks fotosystemu I regulowany jest przez cykl woda-woda. Wykazano także, że proces ten przebiega wydajniej w chloroplastach dojrzałych liści w porównaniu do liści młodych. Udział reakcji Mehlera w fazie jasnej fotosyntezy chroni aparat fotosyntetyczny przed przeredukowaniem oraz akumulacją ROS [54]. Badania grupy Wang [55] na *Vanilla planifolia* (Wanilia płaskolistna) wskazują na taką rolę reakcji Mehlera, ale równocześnie pokazują istotny udział CET w regulacji produkcji ATP/NADPH w chloroplastach roślin CAM. Jest to ważny czynnik, zwłaszcza w godzinach porannych, gdy następuje uruchomienie aparatu fazy jasnej. Interesującym materiałem badawczym dla badań nad rolą alternatywnych ścieżek przepływu elektronów są również rośliny typu C3-CAM, które pod wpływem długotrwałego czynnika stresowego oddziałującego na gospodarkę wodną rośliny ulegają transformacji metabolicznej z fotosyntezy typu C3 na CAM. Przykładem takiej rośliny jest *Mesembryanthemum crystallinum* (Przypołudnik kryształkowy), u której aktywacja metabolizmu CAM zachodzi pod wpływem stresu solnego [56]. Wykazano, że transformacji metabolicznej u *M. crystallinum* towarzyszy zwiększenie aktywności cyklicznego transportu elektronów, co w konsekwencji chroni LET przed spadkiem aktywności [57,58]. Wydaje się, że alternatywne ścieżki przepływu elektronów, w szczególności ścieżki CET oraz cykl woda-woda, mogą pełnić kluczową rolę u roślin

typu CAM. Ich znaczenie jest szczególnie istotne w procesie utrzymania dobowego cyklu fotosyntezy oraz w zachowaniu równowagi oksydoredukcyjnej, w warunkach stresu środowiskowego.

PODSUMOWANIE

Działanie czynników stresowych, takich jak zmienne natężenie i jakość światła, susza, zasolenie, czy zmienna temperatura, wpływają negatywnie na homeostazę roślin. Zmienność warunków środowiskowych wymusza dynamiczne dostosowanie procesów metabolicznych w celu utrzymania wysokiej wydajności fotosyntetycznej oraz przyrostów biomasy. Jednym z kluczowych warunków utrzymania balansu pomiędzy reakcjami zależnymi od światła oraz cyklem Calvina jest zachowanie odpowiedniego stosunku produkcji ATP/NADPH oraz unikanie zjawiska przeredukowania błon tylakoidowych w aparacie fazy jasnej fotosyntezy. Do mechanizmów pozwalających utrzymać równowagę oksydoredukcyjną w chloroplastach i optymalną produkcję ATP należy precyzyjna regulacja ścieżek cyklicznego transportu elektronów, cykl woda-woda oraz aktywność enzymu PTOX. U poszczególnych grup roślin reprezentujących różne typy metaboliczne oraz funkcjonujących w różnych warunkach środowiskowych uruchamianie poszczególnych mechanizmów zaliczanych do alternatywnych ścieżek przepływu elektronów jest różne i może ulegać dostosowaniu związanemu z rodzajem występującego stresu, czy też być związane ze starzeniem się rośliny.

PIŚMIENICTWO

1. Stirbet A, Lazár D, Guo Y, Govindjee G (2020) Photosynthesis: basics, history and modelling. *Ann Bot* 126: 511-537
2. Tikhonov AN (2014) The cytochrome b6f complex at the crossroad of photosynthetic electron transport pathways. *Plant Physiol Biochem* 81: 163-183
3. Alric J, Laverge J, Rappaport F (2010) Redox and ATP control of photosynthetic cyclic electron flow in *Chlamydomonas reinhardtii* (I) aerobic conditions. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1797: 44-51
4. Nakamura N, Iwano M, Havaux M, Yokota A, Munekage YN (2013) Promotion of cyclic electron transport around photosystem I during the evolution of NADP-malic enzyme-type C₄ photosynthesis in the genus *Flaveria*. *New Phytologist* 199: 832-842
5. Urban A, Rogowski P, Romanowska E (2022) Crucial role of the PTOX and CET pathways in optimizing ATP synthesis in mesophyll chloroplasts of C₃ and C₄ plants. *Environ Exp Bot* 202: 105024
6. Joliot P, Johnson GN (2011) Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108: 13317-13322
7. Munekage YN, Taniguchi YY (2016) Promotion of Cyclic Electron Transport Around Photosystem I with the Development of C₄ Photosynthesis. *Plant Cell Physiol* 57: 897-903
8. Hertle AP, Blunder T, Wunder T, Pesaresi P, Pribil M, Armbruster U, Leister D (2013) PGRL1 is the elusive ferredoxin-plastoquinone reductase in photosynthetic cyclic electron flow. *Mol Cell* 49: 511-523
9. Labs M, Rühle T, Leister D (2016) The antimycin A-sensitive pathway of cyclic electron flow: from 1963 to 2015. *Photosynth Res* 129: 231-238
10. DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, Aseeva E, Schünemann D, Finazzi G, Joliot P, Barbato R, Leister D (2008) A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis*. *Cell* 132: 273-85
11. Suorsa M, Järvi S, Grieco M, Nurmi M, Pietrzykowska M, Rantala M, Kangasjärvi S, Paakkari V, Tikkanen M, Jansson S, Aro EM (2012) PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell* 24: 2934-2948

12. Rühle T, Dann M, Reiter B, Schünemann D, Naranjo B, Penzler JF, Kleine T, Leister D (2021) PGRL2 triggers degradation of PGR5 in the absence of PGRL1. *Nat Commun* 12: 3941
13. Nandha B, Finazzi G, Joliot P, Hald S, Johnson GN (2007). The role of PGR5 in the redox poisoning of photosynthetic electron transport. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1767: 1252-1259
14. Munekage Y, Hojo M, Meurer J, Endo T, Tasaka M, Shikanai T (2002) PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell* 110: 361-371
15. Kawashima R, Sato R, Harada K, Masuda S (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
16. Strand DD, Fisher N, Kramer DM (2017) The higher plant plastid NAD(P)H dehydrogenase-like complex (NDH) is a high efficiency proton pump that increases ATP production by cyclic electron flow. *J Biol Chem* 292: 11850-11860
17. Lin CS, Chen JJW, Chiu CC, Hsiao HCW, Yang CJ, Jin XH, Leebens-Mack J, de Pamphilis CW, Huang YT, Yang LH, Chang WJ, Kui L, Wong GKS, Hu JM, Wang W, Shih MC (2017) Concomitant loss of NDH complex-related genes within chloroplast and nuclear genomes in some orchids. *Plant J* 90: 994-1006
18. Laughlin TG, Savage DF, Davies KM (2020) Recent advances on the structure and function of *ndh-1*: the complex I of oxygenic photosynthesis. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1861: 148254
19. Peng L, Yamamoto H, Shikanai T (2011) Structure and biogenesis of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* 1807: 945-953
20. Howitt CA, Udall PK, Vermaas WF (1999) Type2 NADH dehydrogenases in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 are involved in regulation rather than respiration. *J Bacteriol* 181: 3994-4003
21. Ma M, Liu Y, Bai C, Yong JWH (2021) The Significance of Chloroplast NAD(P)H Dehydrogenase Complex and Its Dependent Cyclic Electron Transport in Photosynthesis. *Front Plant Sci* 12: 661863
22. Antal TK, Kukarskikh GP, Bulychev AA, Tyystjärvi E, Krendeleva T (2013) Antimycin A effect on the electron transport in chloroplasts of two *Chlamydomonas reinhardtii* strains. *Planta* 237: 1241-50
23. Shikanai T (2016) Chloroplast NDH: A different enzyme with a structure similar to that of respiratory NADH dehydrogenase. *Biochem Biophys Acta* 1857: 1015-1022
24. Kato Y, Sugimoto K, Shikanai T (2018) NDH-PSI Supercomplex Assembly Precedes Full Assembly of the NDH Complex in Chloroplast. *Plant Physiol* 176: 1728- 1738
25. Peng L, Fukao Y, Fujiwara M, Takami T, Shikanai T (2009) Efficient operation of NAD(P)H dehydrogenase requires supercomplex formation with photosystem I via minor LHCl in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 21: 3623-3640
26. Wang P, Duan W, Takabayashi A, Endo T, Shikanai T, Ye JY, Mi H (2006) Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress. *Plant Physiol* 141: 465-74
27. Johnson GN, Stepien P (2016) Plastid Terminal Oxidase as a Route to Improving Plant Stress Tolerance: Known Knowns and Known Unknowns. *Plant Cell Physiol* 57: 1387-1396
28. Takahashi H, Iwai M, Takahashi Y, Minagawa J (2006) Identification of the mobile light-harvesting complex II polypeptides for state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 477-482
29. Tikkanen M, Grieco M, Kangasjärvi S, Aro EM (2010) Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light. *Plant Physiol* 152: 723-735
30. 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
31. Takahashi H, Clowes S, Wollman FA, Vallon O, Rappaport F (2013) Cyclic electron flow is redox-controlled but independent of state transition. *Nat Commun* 4: 1954
32. Carol P, Stevenson D, Bisanz C, Breitenbach J, Sandmann G, Maché R, Coupland G, Kuntz M (1999) Mutations in the *Arabidopsis* gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation. *Plant Cell* 11: 57-68
33. Nawrocki WJ, Tourasse NJ, Taly A, Rappaport A, Wollman FA (2015) The plastid terminal oxidase: its elusive function points to multiple contributions to plastid physiology. *Annu Rev Plant Biol* 266: 49-74
34. Wang D, Wang C, Li C, Song H, Qin J, Chang H, Fu W, Wang Y, Wang F, Li B, Hao Y, Xu M, Fu A (2021) Functional Relationship of Arabidopsis AOXs and PTOX Revealed via Transgenic Analysis. *Front Plant Sci* 12: 692847
35. Stepien P, Johnson GN (2018) Plastid terminal oxidase requires translocation to the grana stacks to act as a sink for electron transport. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115: 9634-9639
36. Krieger-Liszkay A, Feilke K (2016) The Dual Role of the Plastid Terminal Oxidase PTOX: Between a Protective and a Pro-oxidant Function. *Front Plant Sci* 6: 1147
37. Trouillard M, Shahbaz M, Moyet L, Rappaport F, Joliot P, Kuntz M, Finazzi G (2012) Kinetic properties and physiological role of the plastoquinone terminal oxidase (PTOX) in a vascular plant. *Biochim Biophys Acta* 1817: 2140-2148
38. Laureau C, de Paepe R, Latouche G, Moreno-Chacón M, Finazzi G, Kuntz M, Cornic G, Streb P (2013) PTOX in alpine plants. *Plant Cell Environ* 36: 1296-1310
39. Ibáñez H, Ballester A, Muñoz R, Quiles MJ (2010) Chlororespiration and tolerance to drought, heat and high illumination. *J Plant Physiol* 167: 732-738
40. Kramer DM, Evans JR (2011) The importance of energy balance in improving photosynthetic productivity. *Plant Physiol* 155: 70-78
41. Kozuleva MA, Ivanov BN, Vetoshkina DV, Borisova-Mubarakshina MM (2020) Minimizing an Electron Flow to Molecular Oxygen in Photosynthetic Electron Transfer Chain: An Evolutionary View. *Front Plant Sci* 11: 211
42. Curien G, Flori S, Villanova V, Magneschi L (2016) The water to water cycles in Microalgae. *Plant Cell Physiol* 57: 048
43. Sagun, JV, Badger MR, Chow WS (2021) Mehler reaction plays a role in C3 and C4 photosynthesis under shade and low CO2. *Photosynth Res* 149: 171-185
44. Roberty S, Bailleul B, Berne N, Franck F, Cardol P (2014) PSI Mehler reaction is the main alternative photosynthetic electron pathway in *Symbiodinium* sp., symbiotic dinoflagellates of cnidarians. *New Phytol* 204: 81-91
45. Asada K (2000) The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 355: 1419-1431
46. Wasilewska-Dębowska W, Zienkiewicz M, Drożak A (2022) How Light Reactions of Photosynthesis in C4 Plants Are Optimized and Protected under High Light Conditions. *J Mol Sci* 23: 3626
47. Darie CC, Binossek ML, Winter V, Mutschler B, Haehnel W (2005) Isolation and structural characterization of the Ndh complex from mesophyll and bundle sheath chloroplasts of *Zea mays*. *FEBS J* 272: 2705-2716
48. Takabayashi A, Kishine M, Asada K, Endo T, Sato F (2005) Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO2-concentration mechanism in C4 photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102: 16898-16903
49. Munekage YN, Eymery F, Rumeau D, Cuine S, Oguri M, Nakamura N, Yokota A, Genty B, Peltier G (2010) Elevated expression of PGR5 and NDH-H in bundle sheath chloroplasts in *C4 Flaveria species*. *Plant Cell Physiol* 51: 664-668
50. Majeran W, Zybailov B, Ytterberg AJ, Dunsmore J, Sun Q, van Wijk KJ (2008) Consequences of C4 differentiation for chloroplast membrane proteomes in maize mesophyll and bundle sheath cells. *Mol Cell Proteomics* 7: 1609-1638
51. Ishikawa N, Takabayashi A, Noguchi K, Tazoe Y, Yamamoto H, von Caemmerer S, Sato F, Endo T (2016) NDH-Mediated Cyclic Electron

- Flow Around Photosystem I is Crucial for C4 Photosynthesis. *Plant Cell Physiol* 57: 2020-2028
52. Tazoe Y, Ishikawa N, Shikanai T, Ishiyama K, Takagi D, Makino A, Sato F, Endo T (2020) Overproduction of PGR5 enhances the electron sink downstream of photosystem I in a C4 plant, *Flaveria bidentis*. *Plant J* 103: 814-823
53. Essemine J, Lyu MA, Qu M, Perveen S, Khan N, Song Q, Chen G, Zhu XG (2020) Contrasting Responses of plastid terminal oxidase activity under salt stress in two C₄ species with different salt Tolerance. *Front Plant Sci* 11:1009
54. Yang YJ, Zhang SB, Huang W (2019) Photosynthetic regulation under fluctuating light in young and mature leaves of the CAM plant *Bryophyllum pinnatum*. *Biochim Biophys Acta* 1860: 469-477
55. Wang H, Wang XO, Zeng ZL, Yu H, Huang W (2022) Photosynthesis under fluctuating light in the CAM plant *Vanilla planifolia*. *Plant Sci* 317: 111207
56. Miszalski Z, Ślesak I, Niewiadomska E, Baczek-Kwinta R, Lüttge U, Ratajczak R (1998) Subcellular localization and stress responses of superoxide dismutase isoforms from leaves in the C₃-CAM intermediate halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Cell Environ* 21: 169-179
57. Niewiadomska E, Wiciarz M (2014) Adaptation of chloroplastic metabolism in halophytic plants. *Progress in Botany* 76: 177-193
58. Niewiadomska E, Pilarska M (2022) Acclimation to salinity in halophytic ice plant prevents a decline of linear electron transport. *Environ Exp Bot* 184:104401

The role of alternative electron pathways in the photosynthetic chain in higher plants

Aleksandra Urban✉, Marta Galas, Paweł Rogowski

Department of Molecular Plant Physiology, Institute of Environmental Biology, Faculty of Biology, University of Warsaw

✉corresponding Author: aleksandra.urban@student.uw.edu.pl

Keywords: photosynthetic electron transport chain; cyclic electron transport; water-water cycle; plastid terminal oxidase; environmental stress

ABSTRACT

Light-dependent reactions of photosynthesis takes place in the thylakoids of chloroplasts where light energy harvested from the sun drives the synthesis of ATP and NADPH. The major pathway of photosynthetic chain is the linear electron transport (LET), in which both photo-systems (PSI and PSII) are involved, and ATP and NADPH are produced. However, ratio in production of those components is insufficient to cover the Calvin cycle energy requirements, depending on the metabolism of the cell. Moreover, disturbance in metabolism homeostasis, caused by environmental stress conditions, increases ATP demand, which cannot be covered by LET. Thus, in photosynthetic apparatus must exist alternative electron transport pathways, these include: cyclic electron transport (CET) mediated by NDH complex or PGR5/PGRL1 proteins, water-water cycle and PTOX enzyme. Activity of alternative pathways can optimize ratio in production of ATP/NADPH, appropriately to requirements, which allows to achieve redox balance and ATP contents.

Ścieżki transportu elektronów w łańcuchu fotosyntetycznym roślin wyższych

