刘亚琪,郑梦启,朱鸿运,等.基于环式电子传递的微藻光合碳代谢机理研究进展 [J]. 中国环境科学, 2026,46(3):1625-1637.
Liu Y Q, Zheng M Q, Zhu H Y, et al. Research progress on the mechanism of photosynthetic carbon metabolism in microalgae based on cyclic electron transport [J]. China Environmental Science, 2026,46(3):1625-1637.

基于环式电子传递的微藻光合碳代谢机理研究进展

刘亚琪[1],郑梦启[1,2*],朱鸿运[1],汪 韦[1],高宇航[1],谢冰涵[2],徐 鹏[3],胡真虎[1] (1.合肥工业大学土木与水利工程学院,安徽省农村水环境治理与水资源利用工程研究中心,安徽 合肥 230009；2.哈尔滨工业大学环境学院,城市水资源与水环境国家重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150090；3.湖南大学土木工程学院,水安全保障技术及应用湖南省工程研究中心,湖南 长沙 410082)

摘要:环境胁迫导致的光合电子传递失衡会引发碳同化受阻,进而激发光呼吸等释放二氧化碳的代谢,从而导致净碳排放加剧,严重削弱了微藻的碳汇功能.作为应对环境胁迫的能量分配平衡手段,环式电子传递(CET)通过独立调控 ATP 合成,补偿线性电子传递(LET)的供给能量比率,以保护光合系统并维持其功能.本文阐述了 CET 在微藻响应高光营养缺乏、CO_2限制和重金属、有机污染物及新兴污染物等毒性环境等胁迫中的激活机制与光保护作用.论述了 CET 通过动态提升 ATP/NADPH 比率,调控卡尔文循环效率和碳代谢流向,从而协同光保护与碳固定.最后,展望了通过调控 CET 来提升环境胁迫下微藻固碳能力的研究前景,旨在为增强微藻碳汇能力、碳中和水体修复等环境工程实践提供参考.

关键词：微藻；环式电子传递；光合碳代谢；胁迫响应；ATP/NADPH 比率
中图分类号：X172 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6923(2026)03-1625-13

Research progress on the mechanism of photosynthetic carbon metabolism in microalgae based on cyclic electron transport. LIU Ya-qi[1], ZHENG Meng-qi[1,2*], ZHU Hong-yun[1], WANG Wei[1], GAO Yu-hang[1], XIE Bing-han[2], XU Peng[3], HU Zhen-hu[1] (1.Anhui Provincial Research Center for Rural Water Environment and Resources, College of Civil Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230009, China；2.State Key Laboratory of Urban Water Resource and Environment, College of Environment, Harbin Institute of Technology, Harbin 150090, China；3.Hunan Engineering Research Center of Water Security Technology and Application, College of Civil Engineering, Hunan University, Changsha 410082, China). *China Environmental Science*, 2026,46(3)：1625~1637

Abstract：Imbalance in photosynthetic electron transport caused by environmental stress impairs carbon assimilation, triggering CO_2 release through processes like photorespiration. This exacerbates net carbon emissions and severely undermines microalgae's carbon sink function. As an energy allocation mechanism responding to environmental stress, cyclic electron transport (CET) compensates for the energy supply ratio of linear electron transport (LET) by independently regulating ATP synthesis, thereby safeguarding the photosynthetic system and maintaining its functionality. This review elucidates the activation mechanisms and photoprotective roles of CET in microalgae under various stress conditions, including high light, nutrient deficiency, CO_2 limitation, and toxic environments such as heavy metals, organic pollutants, and emerging contaminants. It discusses how CET synergizes photoprotection with carbon fixation by dynamically elevating the ATP/NADPH ratio, thereby regulating Calvin cycle efficiency and directing carbon metabolic flux. Finally, the paper prospects future research directions for enhancing microalgal carbon sequestration under environmental stresses through CET regulation, aiming to provide references for improving microalgal carbon sink capacity and advancing environmental engineering practices like carbon-neutral water remediation.

Key words：microalgae；cyclic electron transport；photosynthetic carbon metabolism；stress responses；ATP/NADPH ratio

微藻作为地球碳循环的重要驱动者,贡献了全球约 50%的光合固碳量[1],其光合碳代谢过程在实现碳中和目标中具有战略意义.微藻的光合碳代谢是指微藻通过光合作用将二氧化碳(CO_2)转化为有机物(如糖类、脂质等)的生物化学过程,这一过程是微藻生长、能量储存和生物量积累的核心机制.通过高效的光合系统固定 CO_2 时,微藻不仅构建了庞大的有机碳库,其碳流分配机制更能直接影响碳固定效能[2-3].然而,在特定环境胁迫条件下,如高光辐射、营养缺失、CO_2 浓度波动、重金属和有机物污染等,

收稿日期：2025-08-03
基金项目：国家自然科学基金资助项目(52300043);哈尔滨工业大学城市水资源与水环境国家重点实验室开放基金资助项目(QA202443);安徽熊储能源科技有限公司企业委托课题(W2025JSKF0355)
* 责任作者, 副教授, mqz@hfut.edu.cn

微藻光合碳代谢网络面临严峻挑战[4-8].这些胁迫打破了光能捕获与下游代谢需求间的精妙平衡,导致能量过剩、活性氧(ROS)爆发并引发光抑制或氧化损伤[9],最终导致光合碳同化效率下降、碳流分配失衡[10].因此,微藻如何通过内在机制调控能量流向,在环境胁迫下耗散过剩能量与驱动碳固定,已成为提升其环境适应性与碳汇能力的关键问题.

微藻的光合电子传递链是收集光能进行碳代谢的关键环节,主要包含两种途径:线性和环式电子传递.线性电子传递(LET)是驱动生物质积累的主要动力[11].它通过光系统 II(PSII)和光系统 I(PSI)的协同作用,裂解水分子释放氧气,并生成三磷酸腺苷(ATP)和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)两种能量物质,以满足卡尔文循环的需求.然而,LET 产生的 ATP 与 NADPH 的化学计量比(约 1.3)低于卡尔文循环(1.5)及其他胁迫响应过程(如 CO_2 浓缩机制(CCMs)、物质合成与修复)对 ATP 的理论需求[12].作为 LET 的重要补充,环式电子传递(CET)提供了一种灵活的能量调节方案.该途径仅围绕 PSI 运行,将电子从 PSI 受体侧重定向回电子传递链上游[13].此过程不产氧、不净生成 NADPH,但通过驱动额外的质子跨膜泵送,提升 ATP 的合成效率[14].以往的研究已认识到 CET 在 ATP 合成中的作用,但往往将其视为 LET 的简单补充,并多侧重于 CET 的光保护机制或在高等植物中的作用.而这种独立调控 ATP 产出的能力,却是使 CET 成为调节微藻细胞整体 ATP/NADPH 比率,乃至在环境胁迫下实现能量耗散与碳固定双重目标的关键枢纽.

本研究阐述 CET 和 LET 的电子传递机制,而后聚焦在不同环境胁迫(高光、CO_2 限制、营养缺乏和毒性环境)下两种途径的竞争与协同以及 CET 的激活过程;阐明 CET 介导的能量平衡变化如何深刻影响微藻的光合碳固定效率与碳流分配策略,并探讨其与光呼吸等代谢途径的协同作用;基于碳中和目标的实现需求和水体修复等环境工程的应用视角,展望了 CET 调控策略在增强藻类碳汇能力、开发新型生物固碳技术中的应用前景.

1 微藻中的光合电子传递途径

1.1 微藻中的线性电子传递

LET 通过 PSII 和 PSI 两大复合体的协同作用,构建从水分子传递到烟酰胺腺嘌呤二核苷磷酸($NADP^+$)的连续电子传递链(图 1).该途径在实现光能向化学能转化的同时,产生维持卡尔文循环必需的 ATP 和 NADPH.

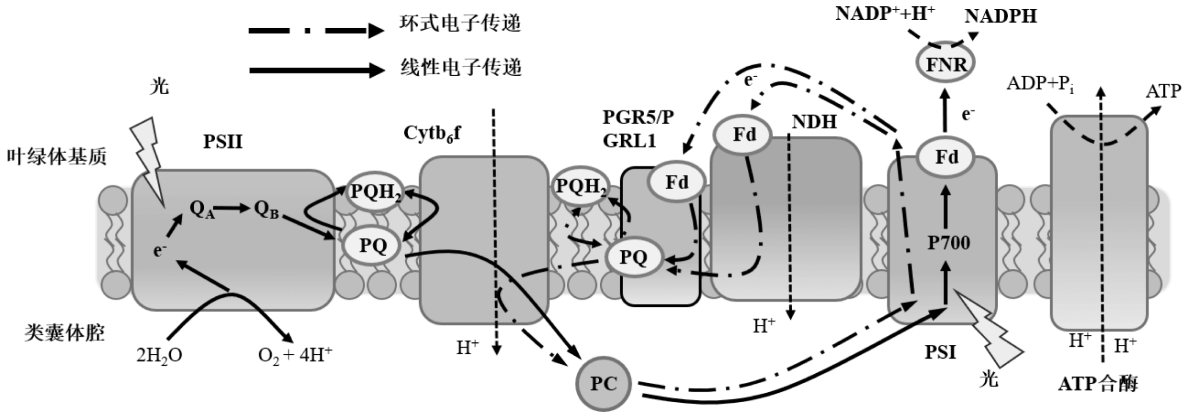


图 1 光合电子传递的简要示意:LET 和 CET

Fig.1 Schematic diagram of photosynthetic electron transport: LET and CET

LET 始于 PSII 吸收光能后,其反应中心发生电荷分离,并催化水分子光解释放氧气、质子和电子[11].电子经 Q_A、Q_B 转移至质体醌(PQ),在此过程中,PQ 结合基质中的 H^+并被还原为氢醌(PQH_2).随后,PQH_2 与细胞色素 b_6f(Cyt b_6f)复合体结合并被氧化,释放出电子和质子,自身再生为 PQ,重新参与下一轮电子传递,电子则经 Cyt b_6f 复合体与质体蓝素(PC)传递至 PSI.在 PS Ⅰ中,反应中心叶绿素 P700 被氧化,释放的电子转移至基质侧的铁氧还蛋白(Fd),最终在铁氧还蛋白–$NADP^+$ 还原酶(FNR)的催化下,电子被传递给

$NADP^+$,同时结合基质中的 H^+,将 $NADP^+$还原为 NADPH.在线性电子传递的过程中,类囊体腔中因水裂解产氢和 PQ 泵氢而积累大量 H^+,形成由跨膜质子梯度(ΔpH)和电梯度(ΔΨ)组成的质子动力势(pmf).H^+通过 ATP 合酶顺浓度梯度回流至基质,同时驱动 ATP 合酶催化 ADP 磷酸化生成 ATP[15].

在微藻中,LET 是能量生成的重要途径,但是其产生的 pmf 不足以合成足够的 ATP 来驱动卡尔文循环.在 LET 中,ATP/NADPH 的产出比例约为 1.3[16],而在卡尔文循环中,固定 1 分子 CO_2 需消耗 3 分子 ATP 和 2 分子 NADPH,理论 ATP/NADPH 需求比为 1.5.这种失衡导致 LET 单独运行时 ATP 供应不足,从而限制了碳同化效率,这一现象在微藻应对环境胁迫(如营养缺乏、高光等)时尤为明显.

1.2　微藻中的环式电子传递

CET 作为 LET 的重要补充机制,仅涉及 PSI,其通过重定向 PSI 产生的电子返回 PQ 池,增加 ΔpH 以提升 ATP 合成而不产生 NADPH(图 1).在蓝藻和真核微藻中,存在 NAD(P)H 脱氢酶(NDH)复合体和质子梯度调控蛋白(PGR5−PGRL1)复合体介导的两条 CET 通路,二者在分子结构与调控机制上展现出差异(图 2)[9].两种 CET 途径分别在 20 世纪 90 年代末和 21 世纪初,基于蓝藻 NDH−B 缺失和拟南芥 *pgr5* 缺失的突变体研究中被首次揭示[11].

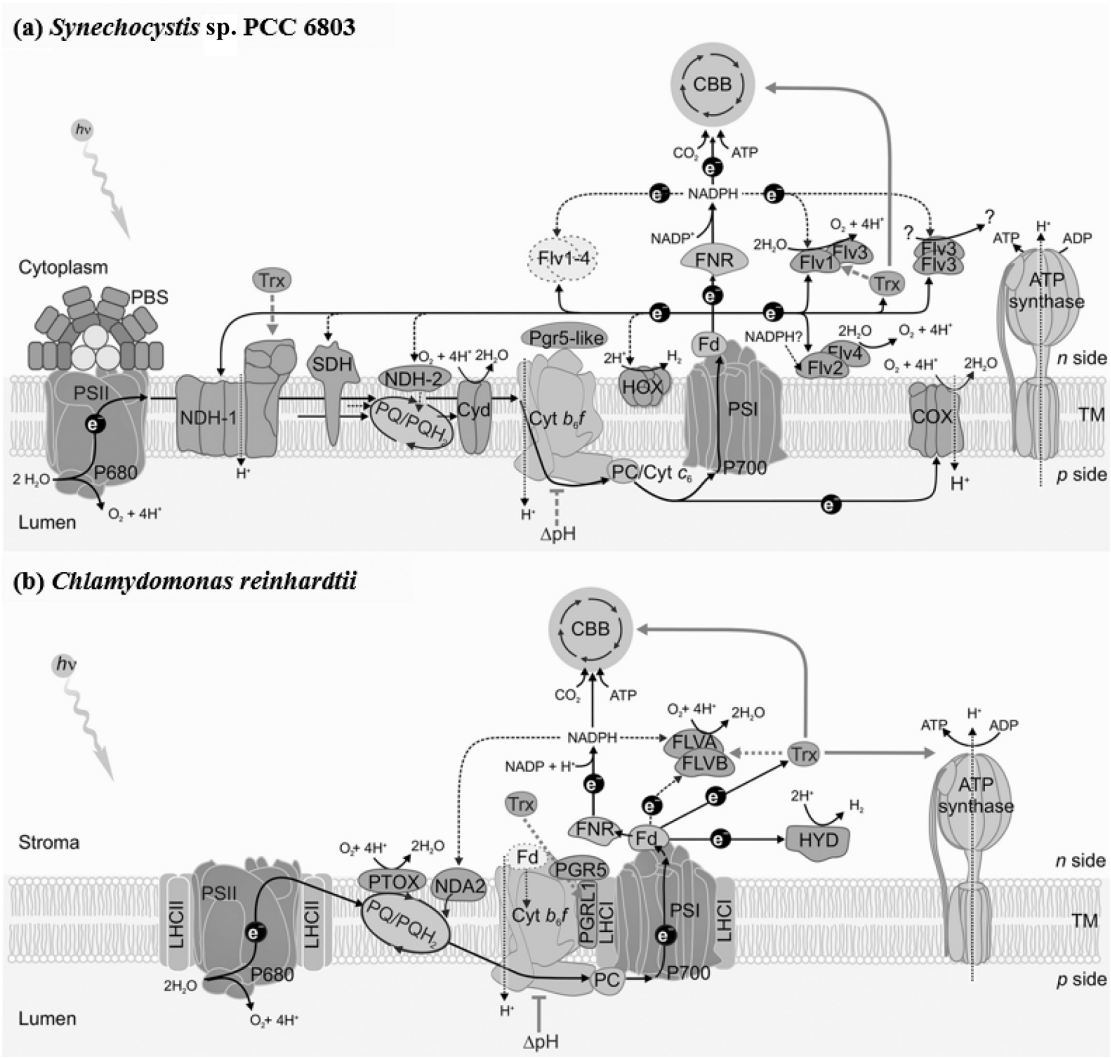


图 2　微藻中具有差异性的 CET 通路[9]

Fig.2　Differentiated CET pathways in microalgae[9]

NDH 是一种多亚基复合体,在大部分真核微藻中缺失,而在蓝藻的 CET 中作为进化保守的电子传递枢纽[9].在蓝藻中,NDH−1 作为 NDH 中起关键作用的组分,分为两种亚型:介导 CET 与质子泵送的

NDH-1L 和专一参与 CO_2 固定的 NDH-1MS[17].电子在 NDH-1L 亚型的调控下从 Fd 传递到 PQ[18],再依次由 Cyt b_6f 复合体与 PC 传递返回 PSI.这一过程有助于维持叶绿体内的氧化还原平衡,尤其是在环境胁迫条件下发挥光保护作用[19-20].

PGR5-PGRL1 复合体介导的 CET 通路则被认为是主要的 CET 途径. 该复合体由 PGR5 和 PGRL1 蛋白组成[21].该复合体先与 Fd 结合实现电子接收,随后将电子传递至 PQ 池最终返回 PSI.此过程促进质子的跨膜泵送,建立跨膜 ΔpH,该梯度不仅驱动 ATP 合成[22],其更是直接触发非光化学淬灭(NPQ)的关键信号,从而耗散过剩光能[23].

在微藻中,主要通过 NDH(在蓝藻中存在)或 PGR5-PGRL1 复合体(广泛存在于真核藻类)介导的通路实现稳定的环式电子传递,进行额外合成 ATP 来调控 ATP/NADPH 比例.这一机制在调节光能分配、无机碳固定与抵御环境胁迫过程中发挥关键作用,使得微藻能够灵活适应光照强度和环境条件的变化.

2 CET 的激活:微藻应对环境胁迫的核心策略

2.1 LET 与 CET 的竞争与协同

2.1.1 类囊体膜动态结构的调控作用 早在 20 世纪 90 年代,已有科学家发现了叶绿体中类囊体膜结构与 CET 和 LET 的关联,并对绿藻和蓝藻中类囊体适应光照条件发生的灵活性变化作出了阐释[24].类囊体膜的动态结构重组是微藻响应环境胁迫的机制之一.类囊体膜的堆叠程度通过光捕获复合体 II(LHCII)的磷酸化修饰进行动态调节,此过程由 STN7 激酶介导[10].通过感知类囊体腔侧质子的积累,STN7 激酶被激活以催化 LHCII 的苏氨酸残基磷酸化.这一修饰过程促使 LHCII 从基粒区向基质区迁移,导致类囊体膜的堆叠密度降低,从而缓解 PSII 光抑制[23].

在高堆叠状态下(如弱光或非胁迫条件),基粒数量增加且尺寸减小(图 3),基粒和基质膜之间产生更大的接触面积,PSII 与 PSI 的空间分离程度降低,促进 LET 主导的电子流.此时,PQ 池处于适度氧化状态,电子优先从 PSII 经 PQ 池、Cyt b_6f 传递至 PSI,最终通过 Fd 生成 NADPH,供给卡尔文循环的碳固定[23].相反,在低堆叠状态下(如强光或氧化胁迫条件下),基粒数量减少而尺寸增大(图 3),基粒和基质膜之间的接触面积减少,PQ 池的还原程度升高,激活 CET.CET 通过 ΔpH 的增强来提升 ATP 合成效率[10].同时,Zhang 等[25]通过结构分析阐明,PSI、Cyt b_6f 和 NDH 在类囊体膜中的嵌入空间位置可能促进其相互作用,从而支持 CET 的快速运行.

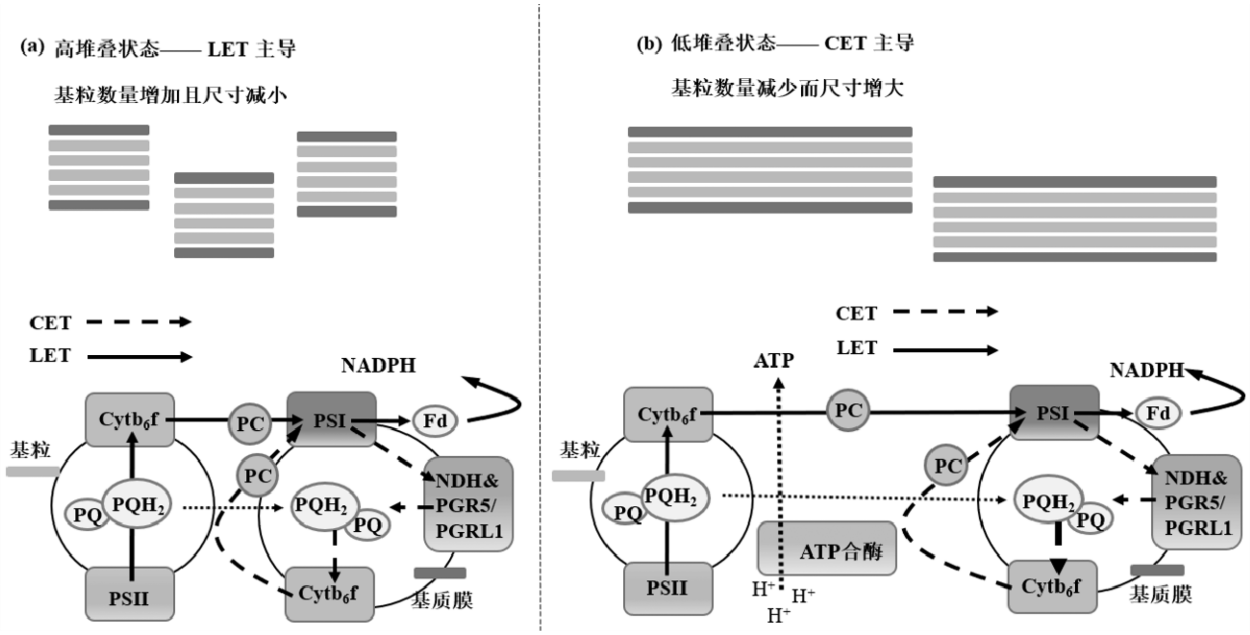


图 3 微藻中类囊体膜的动态结构重组与电子传递状态转换

Fig.3 Dynamic structural reorganization of thylakoid membranes and electron transport state conversion in microalgae

Cyt b_6f 复合体作为电子传递的分流控制枢纽,其氧化还原状态直接影响 PQH_2 的电子流向.当 PQ

池处于高度还原态时,PQH_2 优先将电子传递给 Cyt b_6f 的低电位链,促使电子通过 PGR5/PGRL1 复合体回流至 PQ 池,形成 CET 环路[23].在 PQ 池处于氧化态时,电子倾向于通过Cyt b_6f的高电位链传递至PSI,维持 LET 通量[26].这一动态平衡确保了微藻在不同环境条件下对 ATP/NADPH 产出比例的灵活调控.

2.1.2　电子分配竞争与协同的动态平衡　LET 与 CET 在 Fd 节点存在直接竞争.LET 途径依赖 Fd 将电子传递至 FNR,生成 NADPH;而 CET 通过具有铁氧还蛋白-质醌氧化还原酶活性的复合体捕获 Fd 的电子,将其回馈至 PQ 池[27].研究发现,PGR5/PGRL1 复合体作为主要的功能载体,其表达水平与 CET 活性呈正相关[28].胁迫条件下,PGRL1 的转录上调可增强 CET 通量,缓解 LET 受阻导致的能量失衡[9].电子传递模式的动态转换受代谢需求的精确调控,当细胞内 $NADP^+$/NADPH 比值升高时,FNR 活性增强,促使 LET 主导以支持碳同化需求[29].当 ATP/ADP 比值下降时(如光呼吸活跃或 CO_2 受限时),CET 通过增强 ΔpH 以促进 ATP 合成来满足能量供给需求[30].

在竞争电子的同时,CET 也能够协同 LET 的正常运转.CET 生成的 ΔpH 具有双重功能:一方面驱动 ATP 合酶工作,另一方面激活类囊体腔侧的质子感应蛋白,触发 NPQ,耗散 PSII 过剩激发能[31].此外,当 PSII 受损或被抑制时(如环境胁迫),CET 可通过维持基础 ATP 水平保障细胞修复所需的能量供应[32].当 PQ 池处于过度还原状态时,系统通过双重保护机制维持稳态:(1)类囊体腔侧的 H^+升高诱导 STT7 磷酸酶解离,抑制 STN7 激酶活性,促进状态转换向 CET 方向倾斜[30];(2)质体末端氧化酶(PTOX)通过水-水循环将过量电子传递给氧气,防止 PQ 池持续性过度还原[33].

2.2　激活 CET 的胁迫环境因子

2.2.1　高光胁迫　高光强胁迫是微藻生长面临的典型环境压力之一.当光强超过光饱和点时,PSII 的激发压升高,导致 LET 过载并产生过量 ROS[34].过量 ROS 引发的氧化损伤与代谢失衡会降低微藻的光合效率、生长速率及产物积累能力.为应对这一胁迫,微藻进化出围绕 CET 的动态响应机制.

NPQ 是微藻在高光胁迫下耗散过剩光能的主要光保护机制,通过将大部分吸收的过剩光能以热能的形式散失,从而保护光合器官免受损伤.NPQ 是一个复杂的过程,它涉及多个子机制,主要包括能量依赖性猝灭(qE)、玉米黄素依赖性猝灭(qZ)、状态转换猝灭(qT)和光抑制性猝灭(qI)(图 4)[35].NPQ 的效率依赖于叶黄素循环的动态调控:强光下类囊体腔酸化激活紫黄质脱环氧酶(VDE),将紫黄质转化为能更有效进行热耗散的玉米黄质,进而提升热耗散效率[36].在高光胁迫下,CET 通过产生 ΔpH,为 NPQ 的激活提供了必要条件.ΔpH 不仅直接触发 qE 的诱导,还促进紫黄质脱环氧化酶的活化,从而加速玉米黄素的合成,进一步增强 qZ 介导的热耗散.除了参与叶黄素循环的色素,微藻还会合成并积累其他类胡萝卜素(如 β-胡萝卜素、虾青素等),这些色素不仅能辅助耗散能量,还兼具强大的抗氧化功能,可清除 ROS,保护细胞免受氧化损伤[37-38].Gorelova 等[39]进一步的实验证实,缺乏叶黄素循环的突变体对高光极度敏感,验证了其在光保护方面的不可替代性.同时,长期的高光胁迫还会引发微藻通过降解叶绿素 a 等捕光色素以降低光吸收效率,从源头上避免能量过载[39].

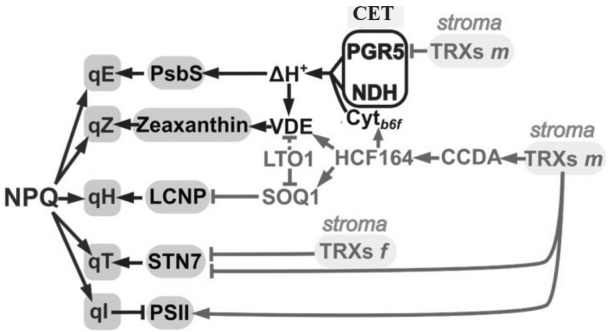


图 4　微藻中 CET 的激活与 NPQ 的氧化还原调节的示意[35]

Fig.4　Schematic diagram of CET activation and redox regulation of NPQ in microalgae[35]

光合系统的结构重组是微藻面对高光适应的长期策略[40].类囊体膜堆叠变薄会促使电子流向 PSI 主导的 CET 转移.透射电镜观测显示,高光培养下 *Dunaliella salina* 的类囊体膜堆叠厚度减少,这种扁平化现象通过减少捕光色素密度降低光氧化损伤风险[39].Yuan 等[41]通过叶绿素荧光动力学分析发现,当光强达到 800μmol/(m^2·s)时,Fv/Fm 值的降低证明了 LET 活性下降,而 CET 活性增强以通过增加 ATP 合成以支持抗逆蛋白(如热激蛋白)的修复需求.而根据计算模型证实,当藻细胞暴露在 1000~1400μmol/

(m^2·s)的强光胁迫下时,CET 通量由 0 显著增强至 200mmol e^-/mol Chl/s 以补充 ATP 缺口[42].

2.2.2 CO_2 限制/营养缺乏胁迫 在光合作用过程中,能量供应(光反应)与消耗(碳反应)的动态平衡是维持微藻正常代谢的关键.在封闭式光生物反应器或高密度养殖系统中,CO_2 供应不足与营养缺乏常伴随发生,迫使微藻启动能量再分配机制以维持生存[43].这些机制通过重分配光合产物和调整电子传递路径,维持基本生理功能.Xu 等[44]发现微藻光合作用对无机碳的持续消耗导致局部 pH 值升至>9.0,此时 CO_2 匮乏对红藻 *Gracilariopsis lemaneiformis* 形成双重胁迫,即羧化效率下降和 ROS 过量产生.核酮糖−1,5−二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)因 CO_2 底物不足和 ROS 产生,其羧化/加氧比率下降,活性受到抑制,导致碳同化受阻.光反应过剩的还原力无法通过卡尔文循环消耗,电子在光合链中积累并泄漏至 O_2,诱发 ROS 产量增加约 40%,造成细胞膜脂质过氧化.为缓解碳限制,细胞激活 CCMs,该过程需依赖额外 ATP 驱动跨膜 ΔpH 建立和 HCO_3^- 转运[45].此能量支出进一步加剧 ATP/NADPH 供需失衡,迫使电子重定向至 CET 以供给 ATP.

营养缺乏胁迫下微藻会启动生存导向的代谢重塑,将光反应中产生的 ATP 和还原力转向储存物质(如脂质或多糖)的合成路径[46].这是一种典型的生存策略,即将有限的资源从快速生长转向能量储备,以抵御不利环境.例如,Li 等[47]在关于氮磷组合条件培养小球藻的实验中发现,氮缺乏和磷缺乏能使其脂质含量增长为 52.3%和 32.77%,均高于正常条件下的 22.17%.此时电子传递链的过剩电子无法被生长消耗,转而生成 ROS,阻碍 LET 并激活 CET 以重新平衡氧化还原状态.许多营养胁迫微藻的研究表明其生物质组成中的蛋白质逐渐转变为碳水化合物和脂质[4],这暗示了光合系统中能量分配的变化,可能通过 CET 增加 ATP 生成以支持储能物质的积累过程.此外,Yuan 等[41]通过光合活性和流式细胞术表征显示,胁迫下电子流重新定向以维持代谢稳态.该研究虽未直接测量 CET 通量,但生理变化支持机制激活的合理性.

营养胁迫与 CO_2 限制均会导致 LET 受阻,PSI 处 $NADP^+$ 供应不足引发还原力堆积.此时,CET 通过建立跨类囊体膜 ΔpH,驱动 ATP 合成增加,从而匹配代谢需求.CET 增产的 ATP 为两类高耗能过程提供动力,即 CCMs 和储存物质的生物合成.

2.2.3 毒性环境胁迫 当微藻暴露于重金属(如镉、铅、铜、锌、汞和砷)、有机污染物及新兴污染物(如微塑料、全氟和多氟代烷基物质)等毒性物质时,周围的毒性环境会干扰细胞的正常生理过程,导致一系列细胞毒性效应.这些效应最终都可归结为两大损伤[5-6,48-50]:一是通过干扰电子传递链或直接作用于生物分子,诱导 ROS 过量产生,引发氧化应激;二是通过破坏细胞膜的完整性或抑制关键酶活性,导致能量代谢失衡.

重金属和有机污染物及新兴污染物会直接或间接影响光合色素(如叶绿素)的合成与稳定性,并抑制光合电子传递链的效率[51-52].Kadam 等[48]研究发现,在铅、汞和镉等重金属胁迫下,微藻的叶绿素含量受到影响,这表明光合系统受到了干扰.为减轻这种影响,微藻会调整其光合电子传递途径,通过 CET 来耗散过剩的光能,减少 PSII 的损伤,并维持 ATP 和 NADPH 的平衡生产.作为典型的新兴污染物,微塑料颗粒可以与微藻细胞膜直接作用,通过吸附或内吞作用进入细胞,使其表现出叶绿素含量和光合效率下降的现象[53].微塑料还能在环境中吸附有机污染物和重金属离子,形成复合污染物,从而强化对微藻的毒性效应[54].

重金属、有机污染物和新兴污染物常常诱导微藻细胞内 ROS 的过量产生,包括超氧自由基、羟基自由基和过氧化氢[55-57].ROS 的积累会导致细胞膜、蛋白质和核酸的氧化损伤.为了应对这种氧化应激,微藻的 CET 系统会被激活,通过增强抗氧化酶(如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽还原酶)和非酶抗氧化剂(如谷胱甘肽、抗坏血酸、类胡萝卜素)的活性来清除过量的 ROS[55,58].例如,Danouche 等[59]的研究指出,八种微藻菌株在重金属胁迫下,通过酶促和非酶促抗氧化系统有效应对氧化应激.

微藻会合成特定的分子,如植物螯合肽和金属硫蛋白,以螯合细胞内的重金属离子,降低其毒性并促进其区室化(通常在液泡中)[60-61].这些过程需要能量,CET 的激活可以为这些生物合成途径提供必要的 ATP 和还原力.转录组学分析已经揭示了微藻在重金属胁迫下,调控这些基因表达以增强解毒能力的机制[62].微藻细胞壁上的功能基团(如羟基、羧

基、氨基)也能够吸附重金属离子,这是其生物修复能力的重要组成部分[63].随后,一部分吸附的金属可以通过主动运输进入细胞内部进行生物积累[64].这些过程涉及跨膜转运蛋白,其活性往往依赖于 CET 提供的能量.海洋微藻因具有高度多样化的预测膜功能(如拓扑决定、运输、信号传导和粘附)的编码序列能有效抵御微塑料的负面影响,其可利用活化的抗氧化系统去除 ROS,协同 CET 来保护自身光系统的正常运行[65].

2.2.4　其他非生物胁迫　除了上述胁迫因子,盐度和温度等环境变化同样是影响微藻光合作用的重要非生物胁迫.这些胁迫通过破坏细胞渗透平衡、影响酶活性及膜流动性,最终导致光合电子传递链的紊乱.在此背景下,激活 CET 成为微藻维持能量稳态与细胞功能的核心适应策略.

高盐胁迫首先通过渗透胁迫与离子毒性双重作用干扰细胞代谢.过量的 Na^+ 不仅抑制关键酶活性,还会直接损伤 PSII,导致 LET 速率显著下降[66].LET 受阻使得光能无法有效转化为化学能,电子传递链过度还原,加剧了 ROS 的产生.为应对此种失衡,CET 被迅速激活.其产生的额外 ATP 主要被用于两个方面:一是驱动质膜上的离子泵(如 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白)主动外排 Na^+,维持离子稳态;二是支持甘油、脯氨酸等渗透调节物质的合成,以平衡胞内外渗透压[67].因此,CET 在盐胁迫下不仅发挥了光保护作用,还为细胞的渗透调节和离子平衡提供了关键的能量支持.

高温胁迫同样能有效诱导 CET.高温会破坏 PSII 系统并降低 Rubisco 等关键酶的活性,这会导致光能捕获与碳同化过程的脱节[68].这种失衡同样导致 LET 效率下降和电子传递链的过度还原.在此情况下,CET 的激活为微藻提供了重要的保护.一方面,它通过耗散过剩的激发能来保护光系统免受光损伤;另一方面,其产生的 ATP 可用于合成热激蛋白以修复或降解受损蛋白质,并为调整膜脂组分以适应温度变化提供能量[69].这表明 CET 是微藻在温度波动环境中维持光合系统功能和细胞活力的关键调节途径.

3　CET 对光合碳代谢的调控机理

在微藻的光合碳代谢中,LET 和 CET 分别驱动两类差异化的能量代谢策略.近年来研究发现,LET 主要服务于高速增长所需的碳代谢,即“生长碳代谢”,其目标是最大限度地利用光能进行生物量的积累.相比之下,CET 则在维持光合装置的稳定性、平衡能量收支以及适应逆境胁迫下发挥关键作用,可以视为一种“生存碳代谢”策略[22].CET 不涉及 NADPH 的净生成,而是通过驱动质子泵送产生额外的 ΔpH,从而促进 ATP 的合成.这种 ΔpH 驱动的能量分配特性赋予 CET 双重功能:其一,在光强波动或 CO_2 供应不足时,CET 通过补充 ATP 缓解卡尔文循环的能量失衡,抑制光呼吸对碳同化的损耗,促使碳合成向脂质等储能分子倾斜;其二,当 NADPH 过量导致光合电子传递链过载时,CET 通过消耗过剩电子来减少 ROS 生成并保护光系统免受氧化损伤.这种对 ATP/NADPH 比例的动态调节能力,使 CET 成为微藻在环境胁迫下维持光合碳代谢活性的重要策略.

3.1　提升 ATP/NADPH 比对卡尔文循环的调控

光合作用中,LET 产生的 ATP/NADPH 比值(约 1.3)难以满足卡尔文循环(需求比值 1.5)及其他代谢过程对 ATP 的高需求.CET 通过 PGR5/PGRL1 和 NDH 依赖的两条路径,将电子回传至 PQ 库,驱动跨类囊体膜的 ΔpH 增强.这一过程在不增加 NADPH 的前提下,提升 ATP 合成效率,使 ATP/NADPH 比值趋近于 1.5,缓解能量供需矛盾[22].

ATP 合酶合成 ATP 的反应中,pmf 是关键驱动力,并主要由跨类囊体膜的 ΔpH 和 $\Delta\Psi$ 构成[70].在光照下,电子传递链中的质子泵(特别是 Cyt b_6f 复合体)将质子从叶绿体基质泵入类囊体腔.这导致类囊体腔内质子浓度升高,基质中质子浓度降低,从而形成跨膜的电化学 ΔpH[62].ATP 合酶利用这个 ΔpH 来合成 ATP.质子从类囊体腔顺着浓度梯度流经 ATP 合酶的 F0 亚基,驱动 F1 亚基发生构象变化,从而催化 ADP 和无机磷酸(Pi)结合生成 ATP.ΔpH 是 pmf 中对 ATP 合成贡献最大的组分,尤其是在调节光合电子传递方面,只有 ΔpH 能够通过类囊体酸化下调光合电子传递[70].

卡尔文循环的效率受到光合作用产物的精密调控,主要体现在两个层面:由硫氧还蛋白(Trx)系统介导的氧化还原调节,以及 ATP 与 NADPH 的比值变化[71].图 5 描绘了叶绿体中光合电子传递、氧化还

原调节和代谢反应的复杂网络[71].氧化还原调节直接控制关键酶的活性.在光照下,Trx 系统的核心组分—由核编码的硫氧还蛋白(Trx f 和 Trx m)被激活,进而激活卡尔文循环中的磷酸核酮糖激酶(PRK)和果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)等酶,从而促进碳同化[72].与此同时,ATP/NADPH 比值则决定了循环的能量和还原力供给.ATP 的水平影响着 PRK 催化的 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生和 FBPase 参与的糖合成等耗能反应,NADPH 则直接参与 1,3-二磷酸甘油酸的还原步骤[71].适宜的 ATP/NADPH 比确保了循环中间产物能够被高效转化.因此,酶的氧化还原激活与充足的能量供给协同作用,保障了卡尔文循环的顺畅运行,防止代谢流堵塞,进而优化了微藻的碳固定效率.

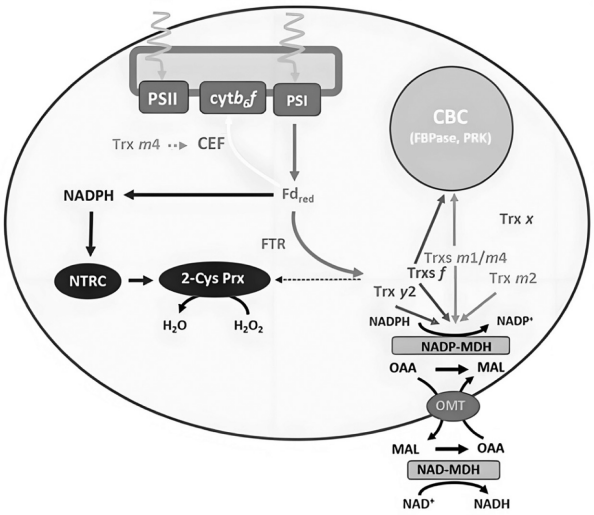


图 5 叶绿体中光合作用和氧化还原调节的生化途径[71]

Fig.5 Biochemical pathways of photosynthesis and redox regulation in chloroplasts[71]

3.2 能量再分配与碳流转向

微藻光合系统中通过 CET 产生的 ATP,能够被巧妙地再分配到碳固定和其他耗能过程中,以优化光能利用效率、增强碳利用或提升胁迫耐受性.这种能量再分配机制是光合生物在多变环境中生存和繁衍的重要策略.

CCMs 是微藻和蓝藻应对 CO_2 限制性环境的关键适应策略.这些机制通过主动运输和积累无机碳(CO_2 或 HCO_3^-)到关键酶(如 RuBisCO)周围,从而提高胞内 CO_2 浓度,有效增强光合碳固定效率并抑制光呼吸[73].CCMs 的运作是高度耗能的,需要大量的 ATP 来驱动无机碳的跨膜转运.例如,碳酸氢盐转运蛋白和碳酸酐酶等酶的功能,都依赖于 ATP 的供给[74].在低 CO_2 浓度条件下,CCMs 的有效运转对于维持高光合速率至关重要[73].研究表明,CCMs 在 CO_2 缺乏时能够被诱导,并且其激活伴随着能量消耗的增加[75].例如,在海洋硅藻三角褐指藻 *Phaeodactylum tricornutum* 中,CO_2 浓度升高会影响能量分配和光敏感性[76].在绿藻 *Nannochloropsis oceanica* 中,极低 CO_2 处理会诱导 CCMs 相关基因的表达,表明其对 ATP 的需求增加以支持碳的浓缩和利用[77].

在光合作用旺盛但生物生长受到限制(例如,营养缺乏)的条件下,细胞会将固定的碳转化为储存物质,如淀粉和脂质,以保证自身的生存需要[78].淀粉是藻类重要的碳储存形式,其合成过程是一个需要 ATP 的耗能过程.例如,ADP-葡萄糖焦磷酸化酶催化葡萄糖-1-磷酸与 ATP 结合生成 ADP-葡萄糖,这是淀粉合成的限速步骤[79].研究发现,在莱茵衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 中,当淀粉合成途径被阻断时,光合作用和碳分配会受到影响[80].此外,氮饥饿会促进衣藻中淀粉和甘油三酯(TAG)的积累,这表明了碳在胁迫下向储存物质的重新分配.脂质,尤其是从乙酰辅酶 A(来源于光合产物)合成得到的脂肪酸和 TAG,是高效的能量储存形式.在某些微藻中,营养胁迫(特别是氮限制)会显著诱导脂质的大量积累[81],如 Hena 等[82]实现了氮限制条件下微藻脂质含量约 100 倍的增长.脂质的合成途径会消耗大量的 ATP 和 NADPH,此时由胁迫作用激活的 CET 便会发挥作用供给充足的 ATP.随着微藻的碳流由蛋白质合成向储能物质合成的转向,CET 产生的额外 ATP 可以有效地满足这些合成途径的能量需求.

碳流的转向不仅导向了储能物质的生产,同时还协助了抗氧化物质的积累.脯氨酸是一种重要的渗透调节剂和抗氧化剂,在多种非生物胁迫(如干旱、盐胁迫、低温)下会在藻类细胞内大量积累[83].脯氨酸的合成是一个耗能过程,通常从谷氨酸(可来源于光合作用或呼吸作用产生的 α-酮戊二酸)开始,需要 ATP 和 NADPH[84].研究表明,在干旱胁迫下,β-淀粉酶 1 通过降解暂存淀粉来维持脯氨酸的生物合成,这揭示了能量储存物质(淀粉)可被降解以提供碳骨架和能量,从而保障胁迫响应分子(脯氨酸)的生物

合成[85].CET 产生的 ATP 可以通过支持脯氨酸合成途径,增强细胞的胁迫耐受能力.

3.3　CET 与光呼吸的协同作用

光呼吸是在低 CO_2/高 O_2 比率下,由 Rubisco 的加氧酶活性启动的一个复杂生化代谢途径[86].它将 RuBP 与 O_2 结合,生成一分子的 3−磷酸甘油酸(3−PGA)和一分子的 2−磷酸乙醇酸(2−PG).其中,3−PGA 可以重新进入卡尔文循环,而 2−PG 则是一种对光合碳固定有强烈抑制作用的化合物,必须被迅速移除[87].同时,光呼吸途径涉及叶绿体、过氧化物酶体和线粒体的协同作用,通过一系列复杂的酶促反应将 2−PG 重新转化为 3−PGA,后者可以重新进入卡尔文循环.在此过程中,光呼吸循环不仅消耗了 O_2,更重要的是,它是一个净消耗能量的过程,需要消耗大量的 ATP 和 NADPH.在微藻中,光呼吸途径被认为是代谢灵活性的一部分,涉及碳代谢的中心调控[88].这种能量消耗有助于缓解 PSI 受体侧的压力,防止电子传递链的过度还原和随后的光抑制,从而保护光合器官免受氧化损伤.

CET 与光呼吸协同作用的重点在于能量供应的精准匹配.光呼吸虽然能有效消耗能量,但它本身也是一个对 ATP 需求极高的代谢途径.LET 产生的 ATP/NADPH 化学计量比本就低于卡尔文循环的需求,在胁迫条件下更难以满足高负荷运转的光呼吸对 ATP 的额外需求.CET 途径仅生产 ATP,而不产生 NADPH,它通过提高总体的 ATP/NADPH 生产比率.光呼吸循环所需的 ATP 缺口由 CET 途径供能完美地进行了补足,使得其能量耗散能力得到了增强.

CET 通过激活 NPQ,提供了一个快速响应的物理性能量耗散机制,迅速应对光能的过量胁迫.与此同时,由 CET 提供 ATP 支持的光呼吸,则提供了一个持续的生化能量耗散途径,不断消耗过剩的化学能.两者协同作用,一方面从物理和生化两个层面高效耗散过剩能量,另一方面共同调节着电子传递链的氧化还原状态,有效缓解了 PSI 受体侧的电子压力.这种物理耗散与生化耗散相结合的双重保险系统,使得微藻光合系统在剧烈变化的环境胁迫下,具备了更强的适应性和抗逆性,从而最大限度地减少光损伤[89].

4　结论与展望

面对高光、营养缺乏、CO_2 限制及毒性环境等胁迫,微藻通过激活 CET 主导的碳代谢以应对光合系统氧化损伤和能量失衡.CET 的重要功能在于仅产出 ATP,从而灵活提升细胞内 ATP/NADPH 比率,弥补了 LET 在满足卡尔文循环及其他代谢过程能量需求上的不足.这种环境胁迫下激活的能量调节机制具有双重关键作用:一方面,它通过驱动 ΔpH 建立,激活 NPQ 等光保护途径,有效耗散过剩能量,保护光合机构免受损伤;另一方面,它深刻地重塑了碳代谢,为高耗能的 CCMs 和光呼吸提供了必需的 ATP,并将碳流引向脂质、多糖等储能物质的合成.综上所述,CET 作为环境胁迫下保护光合系统与强化碳汇能力的枢纽,赋予了微藻强大的环境适应性与代谢可塑性.

面向碳中和目标,未来研究应着力构建基于 CET 调控的碳代谢工程框架:

(1)当前对 CET 的研究多集中于其激活机制,而对其在复杂环境胁迫中如何精准调控碳流分配尚缺乏定量认识.目前,Peltier 等[2]和 Burlacot[90]已通过多尺度量化研究和构建模型揭示了正常环境条件下微藻 CET 途径的净电子产率和电子流量分配.然而,对环境胁迫下 CET 激发后的电子贡献和碳流路径转换仍缺乏详细的定量解析.未来应利用稳定同位素(^{13}C)示踪、单细胞拉曼光谱等前沿技术,建立多尺度分析模型,精准绘制出环境胁迫调控下 CET 介导下碳元素从 CO_2 捕获到最终流向储能物质或功能性代谢产物的完整路径图.这不仅能阐明不同环境胁迫下的碳封存效率与极限,更能为后续的代谢工程改造提供关键的靶点和数据支撑.

(2)在明确机理的基础上,未来的核心突破在于从传统的诱变筛选迈向基于合成生物学的理性设计.之所以要进行理性设计,是因为传统的随机诱变方法效率低、目的性差[91],而深入的机理研究为我们提供了精确的改造靶点.因此,应开发针对 CET 关键调控蛋白(如 PGR5/PGRL1)的基因编辑与表达调控工具,构建能根据环境信号(如光强、污染物浓度)及时调整 CET 活性的抗胁迫型藻株.不同于 Peliter 等[2]的传统筛选的微藻突变体,这种创新基因编辑藻株能在胁迫时及时并充分地激活 CET 以增强抗性并积累储能物质,在环境适宜时则将能量更多用于快速生长与碳固定,从而实现环境适应性与碳捕获效率的动态最优化.

(3)为了实现实验室优良藻种应用于实际环境工程的目标,未来还应着力开发以 CET 增强型的微藻为核心的藻-菌共生或藻-膜耦合系统.在这些复合系统中,CET 高效产生的 ATP 不仅能大幅提升微藻自身的固碳速率和环境耐受性,更可支持共生微生物降解水体中的难降解有机污染物或吸附重金属.这使得微藻能利用太阳能,实现环境污染物的原位降解与碳资源的高效封存,为开发兼具经济性与环境效益的碳中和水处理技术提供了切实可行的理论参考.

(4)藻类作为水生生态系统的核心组分,不仅为大量的水生生物提供食物来源,还通过固定碳氮磷来缓解气候变化和减少水体富营养化[92].当前研究虽已揭示 CET 在环境胁迫下调节光合产物分配的分子机制,但对其引发的生态系统级联响应仍缺乏系统性认知.例如在重金属污染水域中,CET 激活诱导的脂质合成高峰可能改变浮游动物摄食节律;而过度工程化改造的固碳藻株,其竞争性增殖可能打破原有生物膜群落的物质交换平衡.这类生态互作效应提示,CET 调控研究应延伸到真实生态场景.评估藻类能量转化效率如何影响与其共生的微生物群落,追踪过量合成的脂类在食物链中的迁移路径,以及量化工程藻株增殖对浮游动物种群波动的影响,从而建立覆盖微观代谢到宏观生态效应的综合评价系统.

参考文献:

[1] Udaypal, Goswami R K, Mehariya S, et al. Advances in microalgae-based carbon sequestration: Current status and future perspectives [J]. Environmental Research, 2024,249:118397.

[2] Peltier G, Stoffel C, Findinier J, et al. Alternative electron pathways of photosynthesis power green algal CO_2 capture [J]. The Plant Cell, 2024,36(10):4132-4142.

[3] 张 晓,张立杰,王 渤,等.基于微藻技术的减污降碳协同增效研究进展 [J]. 工业水处理, 2025,45(3):34-43.
Zhang X, Zhang L J, Wang B, et al. Research progress on synergistic efficiency of pollution reduction and carbon reduction based on microalgae technology [J]. Industrial Water Treatment, 2025,45(3):34-43.

[4] Ganesh Saratale R, Ponnusamy V K, Jeyakumar R B, et al. Microalgae cultivation strategies using cost–effective nutrient sources: Recent updates and progress towards biofuel production [J]. Bioresource Technology, 2022,361:127691.

[5] Cao J, Liao Y C, Yang W S, et al. Enhanced microalgal toxicity due to polystyrene nanoplastics and cadmium co-exposure: From the perspective of physiological and metabolomic profiles [J]. Journal of Hazardous Materials, 2022,427:127937.

[6] Pencik O, Durdakova M, Molnarova K, et al. Microplastics and nanoplastics toxicity assays: A revision towards to environmental-relevance in water environment [J]. Journal of Hazardous Materials, 2023,454:131476.

[7] Singh Chauhan D, Sahoo L, Mohanty K. Acclimation-driven microalgal cultivation improved temperature and light stress tolerance, CO_2 sequestration and metabolite regulation for bioenergy production [J]. Bioresource Technology, 2023,385:129386.

[8] 孙亚乔,蒋 婕,段 磊,等.浮游生物对渭河水环境的响应机理及生态效应 [J]. 水利水电技术(中英文), 2024,55(4):121-136.
Sun Y Q, Jiang J, Duan L, et al. Response mechanism and ecological effects of plankton on the water environment of the Weihe River [J]. Water Resources and Hydropower Engineering, 2024,55(4):121-136.

[9] Nikkanen L, Solymosi D, Jokel M, et al. Regulatory electron transport pathways of photosynthesis in cyanobacteria and microalgae: Recent advances and biotechnological prospects [J]. Physiologia Plantarum, 2021,173(2):514-525.

[10] Johnson M P. Metabolic regulation of photosynthetic membrane structure tunes electron transfer function [J]. Biochemical Journal, 2018,475(7):1225-1233.

[11] 米华玲,朱新广.光合电子传递及其改善 [J]. 生命科学, 2024,36(9):1168-1174.
Mi H L, Zhu X G. Photosynthetic electron transports and their improvements [J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2024,36(9):1168-1174.

[12] Yamamoto H, Takahashi S, Badger M R, et al. Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in Arabidopsis [J]. Nature Plants, 2016,2(3):16012.

[13] Emrich-Mills T Z, Proctor M S, Degen G E, et al. Tethering ferredoxin-NADP+ reductase to photosystem I promotes photosynthetic cyclic electron transfer [J]. The Plant Cell, 2025,37(3):koaf042.

[14] Shikanai T. Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2014,26:25-30.

[15] Chadee A, Alber N A, Dahal K, et al. The complementary roles of chloroplast cyclic electron transport and mitochondrial alternative oxidase to ensure photosynthetic performance [J]. Frontiers in Plant Science, 2021,12:748204.

[16] Strand D D, Walker B J. Energetic considerations for engineering novel biochemistries in photosynthetic organisms [J]. Frontiers in Plant Science, 2023,14:1116812.

[17] Saura P, Kaila V RI. Molecular dynamics and structural models of the cyanobacterial NDH-1complex [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2019,1860(3):201-208.

[18] Zhang C L, Shuai J, Ran Z X, et al. Structural insights into NDH-1mediated cyclic electron transfer [J]. Nature Communications, 2020,11(1):888.

[19] Wasilewska-Dębowska W, Galas M, Rogowski P, et al. The NDH complex can be involved in the regulation of phosphorylation of LHCII proteins and tolerance of Echinochloa crus-galli (L.) to high

light intensity [J]. Environmental and Experimental Botany, 2024,220: 105680.

[20] He Y H, Lu C C, Jiang Z F, et al. NADH dehydrogenase-like complex L subunit improves salt tolerance by enhancing photosynthetic electron transport [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024,207: 108420.

[21] DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, et al. A complex containing PGRL1and PGR5is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in Arabidopsis [J]. Cell, 2008,132(2):273-285.

[22] 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(1):81-106.

[23] Wood W H J, MacGregor-Chatwin C, Barnett S F H, et al. Dynamic thylakoid stacking regulates the balance between linear and cyclic photosynthetic electron transfer [J]. Nature Plants, 2018,4(2):116-127.

[24] Trissl H W, Wilhelm C. Why do thylakoid membranes from higher plants form grana stacks? [J]. Trends in Biochemical Sciences, 1993, 18(11):415-419.

[25] Zhang S M, Zou B H, Cao P, et al. Structural insights into photosynthetic cyclic electron transport [J]. Molecular Plant, 2023, 16(1):187-205.

[26] Tikhonov A N. Electron transport in Chloroplasts: Regulation and alternative pathways of electron transfer [J]. Biochemistry (Moscow), 2023,88(10):1438-1454.

[27] Peltier G, Aro E M, Shikanai T. NDH-1and NDH-2plastoquinone reductases in oxygenic photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 2016,67(1):55-80.

[28] Ma M Z, Liu Y F, Bai C M, et al. The Physiological functionality of PGR5/PGRL1-dependent cyclic electron transport in sustaining photosynthesis [J]. Frontiers in Plant Science, 2021,Volume 12-2021.

[29] Cardol P, Forti G, Finazzi G. Regulation of electron transport in microalgae [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2011,1807(8):912-918.

[30] Alric J, Lavergne J, Rappaport F. Redox and ATP control of photosynthetic cyclic electron flow in Chlamydomonas reinhardtii (I) aerobic conditions [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2010,1797(1):44-51.

[31] Urban A, Rogowski P, Romanowska E. Crucial role of the PTOX and CET pathways in optimizing ATP synthesis in mesophyll chloroplasts of C3 and C4plants [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 202:105024.

[32] Jin Y J, Chen S, Fan X J, et al. Diuron treatment reveals the different roles of two cyclic electron transfer pathways in photosystem II in Arabidopsis thaliana [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2017, 137:15-20.

[33] Curien G, Flori S, Villanova V, et al. The water to water cycles in microalgae [J]. Plant and Cell Physiology, 2016,57(7):1354-1363.

[34] Napaumpaiporn P, Ogawa T, Sonoike K, et al. Improved capacity for the repair of photosystem II via reinforcement of the translational and antioxidation systems in *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. The Plant Journal, 2024,117(4):1165-1178.

[35] González M C, Cejudo F J, Sahrawy M, et al. Current knowledge on mechanisms preventing photosynthesis redox imbalance in plants [J]. Antioxidants, 2021,10(11):1789.

[36] Tamaki S, Mochida K, Suzuki K. Diverse biosynthetic pathways and protective functions against environmental stress of antioxidants in microalgae [J]. Plants, 2021,10(6):1250.

[37] Kim M, Kim Y, Lee J W, et al. Second stage of β-carotene biosynthesis under high light in Dunaliella salina is regulated by NADPH oxidase homologs [J]. Algal Research, 2024,78:103416.

[38] Kato S, Shinomura T. Carotenoid synthesis and accumulation in microalgae under environmental stress [M]. Pigments from Microalgae Handbook, 2020:69-80.

[39] Gorelova O, Baulina O, Ismagulova T, et al. Stress-induced changes in the ultrastructure of the photosynthetic apparatus of green microalgae [J]. Protoplasma, 2019,256(1):261-277.

[40] 陈　茹,朱　丽,侯　昕.类囊体膜对光胁迫的适应机制 [J]. 生物学杂志, 2021,38(1):88-92.
Chen R, Zhu L, Hou X. The mechanism of thylakoid membrane adapting to light stress [J]. Journal of Biology, 2021,38(1):88-92.

[41] Yuan Y Z, Li X Y, Zhao Q Y. Enhancing growth and lipid productivity in Dunaliella salina under high light intensity and nitrogen limited conditions [J]. Bioresource Technology Reports, 2019,7:100211.

[42] Saadat N P, Nies T, van Aalst M, et al. Computational analysis of alternative photosynthetic electron flows linked with oxidative stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2021,Volume 12-2021.

[43] 胡自明,夏　鼐,黄　云,等.光生物反应器内 CO_2 传输与微藻固碳性能强化 [J]. 中国环境科学, 2018,38(10):3967-3974.
Hu Z M, Xia A, Huang Y, et al. Enhancement of CO_2 transfer and carbon fixation by microalgae in photobioreactor [J]. China Environmental Science, 2018,38(10):3967-3974.

[44] Xu H J, Pang T, Zhang L T, et al. Photosynthetic performance of the red algae *Gracilariopsis lemaneiformis* under high seawater pH: Excess reactive oxygen production due to carbon limitation [J]. Photochemistry and Photobiology, 2025,101(1):239-250.

[45] Fan W J, Liu Y, Xu X H, et al. Effects of HCO_3^- and CO_2 conversion rates on carbon assimilation strategies in marine microalgae: Implication by stable carbon isotope analysis of fatty acids [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024,209:108530.

[46] 聂煜东,耿媛媛,张贤明,等.产油微藻胁迫培养策略研究综述 [J]. 中国环境科学, 2021,41(8):3853-3866.
Nie Y D, Geng Y Y, Zhang X M, et al. A review on stress cultivation strategies of oleginous microalgae [J]. China Environmental Science, 2021,41(8):3853-3866.

[47] Li Y Q, Han F X, Xu H, et al. Potential lipid accumulation and growth characteristic of the green alga chlorella with combination cultivation mode of nitrogen (N) and phosphorus (P) [J]. Bioresource Technology, 2014,174:24-32.

[48] Kadam R V, Rani V, Padmavathy P, et al. Assessment of heavy metals and environmental stress conditions on the production potential of polyunsaturated fatty acids (PUFAs) in indigenous microalgae isolated from the Gulf of Mannar coastal waters [J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2024,196(3):301.

[49] 周艾诗,孙亚乔,叶　菲,等.渭河陕西段干支流多环芳烃分布特征及潜在生态风险研究 [J]. 水利水电技术(中英文), 2024,55(2):133-147.

Zhou A S, Sun Y Q, Ye F, et al. Study on distribution characteristics and potential ecological risks of polycyclic aromatic hydrocarbons in the mainstream and tributaries of the Shaanxi section of the Weihe River [J]. Water Resources and Hydropower Engineering, 2024,55(2): 133−147.

[50] 马乙洮,盛科梦,胥志祥,等.薄层二硫化钼对铜绿微囊藻的毒性效应及机制 [J]. 中国环境科学, 2025,45(7):3994−4002.
Ma Y T, Sheng K M, Xu Z X, et al. Toxic effects and mechanisms of thin−bedded molybdenum disulphide on *Microcystis aeruginosa* [J]. China Environmental Science, 2025,45(7):3994−4002.

[51] Gao Z Y, Wang S C, Zhang Y X, et al. Single and combined toxicity of polystyrene nanoplastics and copper on Platymonas helgolandica var. tsingtaoensis: Perspectives from growth inhibition, chlorophyll content and oxidative stress [J]. Science of The Total Environment, 2022,829: 154571.

[52] 王寿兵,徐紫然,马小雪,等.Cu^{2+}对铜绿微囊藻生长及叶绿素荧光主要参数的影响研究 [J]. 中国环境科学, 2016,36(12):3759−3765.
Wang S B, Xu Z R, Ma X X, et al. Effects of Cu^{2+} on the growth and main parameters of chlorophyll fluorescence of *Microcystis aeruginosa* [J]. China Environmental Science, 2016,36(12):3759−3765.

[53] Zhang C, Chen X H, Wang J T, et al. Toxic effects of microplastic on marine microalgae skeletonema costatum: Interactions between microplastic and algae [J]. Environmental Pollution, 2017,220:1282−1288.

[54] Kumar A, Ram K. Microplastics in different environmental matrices: Co−contaminants and its monitoring techniques [J]. Water, Air, & Soil Pollution, 2024,235(10):673.

[55] Danouche M, El Ghatchouli N, Arroussi H. Overview of the management of heavy metals toxicity by microalgae [J]. Journal of Applied Phycology, 2022,34(1):475−488.

[56] Zhao Z L, Zheng X Y, Han Z S, et al. Polystyrene microplastics enhanced the effect of PFOA on chlorella sorokiniana: Perspective from the cellular and molecular levels [J]. Journal of Hazardous Materials, 2024,465:133455.

[57] 徐成龙,吴 培,陈 波,等.二类生物可降解塑料对铜绿微囊藻的毒性效应 [J]. 中国环境科学, 2024,44(11):6495−6503.
Xu C L, Wu P, Chen B, et al. Toxic effects of class II biodegradable plastics on *Microcystis aeruginosa* [J]. China Environmental Science, 2024,44(11):6495−6503.

[58] Cavalletti E, Romano G, Palma Esposito F, et al. Copper effect on microalgae: Toxicity and bioremediation strategies [J]. Toxics, 2022, 10(9):527.

[59] Danouche M, El Ghachtouli N, El Baouchi A, et al. Heavy metals phycoremediation using tolerant green microalgae: Enzymatic and non−enzymatic antioxidant systems for the management of oxidative stress [J]. Journal of Environmental Chemical Engineering, 2020,8(5): 104460.

[60] Leong Y K, Chang J S. Bioremediation of heavy metals using microalgae: Recent advances and mechanisms [J]. Bioresource Technology, 2020,303:122886.

[61] Nanda M, Jaiswal K K, Kumar V, et al. Bio−remediation capacity for Cd(II) and Pb(II) from the aqueous medium by two novel strains of microalgae and their effect on lipidomics and metabolomics [J]. Journal of Water Process Engineering, 2021,44:102404.

[62] Tripathi S, Poluri K M. Heavy metal detoxification mechanisms by microalgae: Insights from transcriptomics analysis [J]. Environmental Pollution, 2021,285:117443.

[63] Davis T A, Volesky B, Mucci A. A review of the biochemistry of heavy metal biosorption by brown algae [J]. Water Research, 2003, 37(18):4311−4330.

[64] Chugh M, Kumar L, Shah M P, et al. Algal bioremediation of heavy metals: An insight into removal mechanisms, recovery of by−products, challenges, and future opportunities [J]. Energy Nexus, 2022,7: 100129.

[65] Xu H T, Li L A, Wang Y J, et al. Differential physiological response of marine and freshwater microalgae to polystyrene microplastics [J]. Journal of Hazardous Materials, 2023,448:130814.

[66] 高 翔,周维成,张凤格,等.盐胁迫对莱茵衣藻光合活性及代谢产物的影响 [J]. 植物生理学报, 2015,51(11):1887−1894.
Gao X, Zhou W C, Zhang F G, et al. Effect of salt stress on photosynthetic activity and metabolites of *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Plant Physiology Journal, 2015,51(11):1887−1894.

[67] 毕永红,邓中洋,胡征宇,等.发状念珠藻对盐胁迫的响应 [J]. 水生生物学报, 2005,(2):125−129.
Bi Y H, Deng Z Y, Hu Z Y, et al. The response of *Nostoc flagelliforme* under salt stress [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005,(2):125−129.

[68] Kaftan D, Bína D, Koblížek M. Temperature dependence of photosynthetic reaction centre activity in rhodospirillum rubrum [J]. Photosynthesis Research, 2019,142(2):181−193.

[69] 吕冰心,常 蓉,李博生.基于蛋白质组学对螺旋藻在高温胁迫下响应机制的初步研究 [J]. 植物生理学报, 2018,54(5):904−916.
Lv B X, Chang R, Li B S. The preliminary study on the response mechanism of *Spirulina* under high−temperature stress based on proteomics [J]. Plant Physiology Journal, 2018,54(5):904−916.

[70] Shikanai T, Yamamoto H. Contribution of cyclic and pseudo−cyclic electron transport to the formation of proton motive force in Chloroplasts [J]. Molecular Plant, 2017,10(1):20−29.

[71] Delgado−Requerey V, Cejudo F J, González M C. The functional relationship between NADPH thioredoxin reductase C, 2−cys peroxiredoxins, and m−Type thioredoxins in the regulation of Calvin–Benson cycle and malate−valve enzymes in Arabidopsis [J]. Antioxidants, 2023,12(5):1041.

[72] Okegawa Y, Tsuda N, Sakamoto W, et al. Maintaining the Chloroplast redox balance through the PGR5−dependent pathway and the trx system is required for light−dependent activation of photosynthetic reactions [J]. Plant and Cell Physiology, 2022,63(1):92−103.

[73] Han S J, Xing Z F, Li W, et al. Response of anatomy and CO_2−concentrating mechanisms to variable CO_2 in linear juvenile leaves of heterophyllous Ottelia alismoides: Comparisons with other leaf types [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020,179:104194.

[74] Terentyev V V, Shukshina A K, Shitov A V. Carbonic anhydrase CAH3 supports the activity of photosystem II under increased pH [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) − Bioenergetics, 2019,1860(7): 582−590.

[75] Sun J Y, Dai W, Zhao S, et al. Response to the CO_2 concentrating

mechanisms and transcriptional time series analysis of Ulva prolifera under inorganic carbon limitation [J]. Harmful Algae, 2024,139: 102727.

[76] Ye Y T, Sunda W G, Hong H Z, et al. Effect of increased CO_2 on iron-light-CO_2 co-limitation of growth in a marine diatom [J]. Limnology and Oceanography, 2022,67(1):172−186.

[77] Wei L, El Hajjami M, Shen C, et al. Transcriptomic and proteomic responses to very low CO_2 suggest multiple carbon concentrating mechanisms in Nannochloropsis oceanic [J]. Biotechnology for Biofuels, 2019,12(1):168.

[78] Ran W Y, Wang H T, Liu Y H, et al. Storage of starch and lipids in microalgae: Biosynthesis and manipulation by nutrients [J]. Bioresource Technology, 2019,291:121894.

[79] Fan J H, Ning K, Zeng X W, et al. Genomic foundation of starch−to−lipid switch in oleaginous Chlorella spp. [J]. Plant Physiology, 2015, 169(4):2444−2461.

[80] Krishnan A, Kumaraswamy G K, Vinyard D J, et al. Metabolic and photosynthetic consequences of blocking starch biosynthesis in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii sta6*mutant [J]. The Plant Journal, 2015,81(6):947−960.

[81] Nordin N, Yusof N, Maeda T, et al. Mechanism of carbon partitioning towards starch and triacylglycerol in Chlorella vulgaris under nitrogen stress through whole−transcriptome analysis [J]. Biomass and Bioenergy, 2020,138:105600.

[82] Hena S, Znad H, Heong K T, et al. Dairy farm wastewater treatment and lipid accumulation by Arthrospira platensis [J]. Water Research, 2018,128:267−277.

[83] Zhang X J, Qin H, Kan Z C, et al. Growth and non−structural carbohydrates response patterns of Eucommia ulmoides under salt and drought stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2024,15.

[84] Alencar M B, Girard R M B M, Crispim M, et al. The role of L−serine and L−threonine in the energy metabolism and nutritional stress response of Trypanosoma cruzi [J]. mSphere, 2025,10(3):22.

[85] Zanella M, Borghi G L, Pirone C, et al. β−amylase 1 (BAM1) degrades transitory starch to sustain proline biosynthesis during drought stress [J]. Journal of Experimental Botany, 2016,67(6):1819−1826.

[86] Johnson X, Alric J. Central carbon metabolism and electron transport in Chlamydomonas reinhardtii: Metabolic constraints for carbon partitioning between oil and starch [J]. Eukaryotic Cell, 2013,12(6): 776−793.

[87] Timm S, Hagemann M. Photorespiration—how is it regulated and how does it regulate overall plant metabolism? [J]. Journal of Experimental Botany, 2020,71(14):3955−3965.

[88] Zhou J, Yang F, Zhang F L, et al. Impairing photorespiration increases photosynthetic conversion of CO_2 to isoprene in engineered cyanobacteria [J]. Bioresources and Bioprocessing, 2021,8(1):42.

[89] Khosravitabar F, Mamedov F. Partial inhibition of the inter−photosystem electron transfer at cytochrome b6f complex promotes periodic surges of hydrogen evolution in Chlamydomonas reinhardtii [J]. International Journal of Hydrogen Energy, 2023,48(93):36314−36326.

[90] Burlacot A. Quantifying the roles of algal photosynthetic electron pathways: a milestone towards photosynthetic robustness [J]. New Phytologist, 2023,240(6):2197−2203.

[91] 晏曼琳,赵权宇.微藻细胞工厂构建的研究进展 [J]. 生物学杂志, 2025,42(3):87−93.
Yan M L, Zhao Q Y. Research progresses in construction of microalgae cell factory [J]. Journal of Biology, 2025,42(3):87−93.

[92] 汪　韦,郑梦启,陈国炜,等.氮杂环污染物对微藻氮代谢的双重效应研究进展 [J]. 中国环境科学, 2025,45(10):5732−5741.
Wang W, Zheng M Q, Chen G W, et al. Research progress on the dual effects of nitrogen−containing heterocyclic compounds on nitrogen metabolism in microalgae [J]. China Environmental Science, 2025, 45(10):5732−5741.

作者简介：刘亚琪(2001−),男,安徽安庆人,合肥工业大学硕士研究生,主要从事厌氧菌藻共生研究.发表论文 3 篇.2023110732@mail.hfut.edu.cn.