

# PSII-LHCII 超分子复合物的结构与功能

周 峰, 陈 全 战, 周 泉 澄, 张 边 江

(南京晓庄学院 生物化工与环境工程学院, 江苏 南京 211171)

**摘 要:** PSII-LHCII 超分子复合物是构成 PSII 颗粒的基本单元, 由 PSII 核心复合物和 LHCII 复合物构成。现介绍了超分子复合物的组装, PSII 核心复合物和 LHCII 复合物的结构与功能, 以及大量 LHCII 和微量 LHCII 在超分子复合物组装中的作用。

**关键词:** 超分子复合物; 光系统 II; 捕光色素蛋白复合物 II

**中图分类号:** Q 946-33 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2012)18-0142-03

光系统 II(Photosystem II, PSII)通过吸收光能, 裂解水释放出氧气和质子, 并从水分子中提取电子, 电子通过醌库、Cytb<sub>6</sub>/f 复合物和质体蓝素传递到光系统 I (Photosystem I, PSI)。它所提供的氧气和能量维持着地球上所有的生命<sup>[1]</sup>。在电子传递过程中, 形成跨膜质子动力势, 在三磷酸腺苷(Adenosine triphosphate, ATP)合酶的催化下合成 ATP<sup>[2]</sup>。PSII 是由大约 25 个不同蛋白复合物组成的, 其核心是 D1 和 D2 蛋白组成的光反应中心, 反应中心及其结合的辅因子完成光驱动的电荷分离及初级与次级电子传递。围绕 PSII 反应中心的蛋白复合物可以分为二大组分: 放氧复合物(Oxygen evolution complex, OEC)和捕光色素蛋白复合物(Light harvesting complex, LHCII)。

## 1 超分子复合物的组装

LHCII 在类囊体膜中与 PSII 核心复合物结合形成 PSII-LHCII 超分子复合物, 是构成 PSII 颗粒的基本单元<sup>[3]</sup>。比较典型的结构是每个 PSII-LHCII 超分子复合物包含 4~5 个大量 LHCII(Major LHCII)和 3~4 个微量 LHCII(Minor LHCII)。根据 LHCII 与 PSII 核心的结合状态不同分为松弛结合型(L 型)、中度结合型(M 型)和紧密结合型(S 型)<sup>[4]</sup>。Dekker 等<sup>[5]</sup>的研究结果表明, 类囊体膜上存在由 7 个 LHCII 三聚体组成的捕光天线多聚体, 其中 6 个以相同的角度排列在四周, 剩余的 1 个三聚体在中间, 这种多聚体并不与 PSII 核心结合。Yakushevskaya 等<sup>[6]</sup>发现拟南芥和菠菜的 PSII-LHCII

超分子复合物有明显不同。拟南芥中含有更多的 M 型 LHCII 三聚体, 在没有 S 型存在的情况下, M 型可以结合, 但没有发现 L 型三聚体的结合。而在拟南芥中, M 型与 PSII 核心的结合强度要比在菠菜中大的多。其结果显示, 拟南芥的基本复合体是 C<sub>2</sub>S<sub>2</sub>M<sub>2</sub> 而不是菠菜中的 C<sub>2</sub>S<sub>2</sub>M。在拟南芥发现有 3 种结合方式的超分子复合物在菠菜中没有, 它们是: C<sub>2</sub>M<sub>2</sub>, C<sub>2</sub>SM<sub>2</sub>, MC<sub>2</sub>S。总之, 不同形式的 LHCII 在类囊体膜上与 PSII 核心的结合方式不同, 但是这种不同的结合方式的生理意义到目前为止还缺乏具体的研究成果。

## 2 PSII 核心复合物

目前对 PSII 核心复合物晶体结构高分辨率的解析是来自嗜热蓝藻 *Synechococcus elongates* 3.8 Å 分辨率<sup>[7]</sup>和 *Thermosynechococcus vulcanus* 3.7 Å 分辨率<sup>[8]</sup>的 X-ray 晶体衍射数据。最近, Ferreira 等<sup>[9]</sup>报道了嗜热蓝藻 *Synechococcus elongates* PSII 3.5 Å 分辨率的精细结构。PSII 呈现为 1 个二聚体, 二聚体的 2 个单体呈准二次旋转对称。PSII 单体具有 36 个跨膜 α-螺旋, 其中 D1 和 D2 各 5 个, CP43 和 CP47 各 6 个。Cytb559 的 α 亚基和 β 亚基各自形成 1 个跨膜 α-螺旋。每个 PSII 单体至少由 17 个亚基组成, 其中 14 个位于光合膜内部, 即反应中心 D1 和 D2; 内周天线 CP43 和 CP47; 细胞色素 b559 的 α、β 亚基及较小的亚基 PsbH、PsbI、PsbJ、PsbK、PsbL、PsbM、PsbN 和 PsbX。另外 3 个为定位于 PSII 囊腔侧的亚基, 即 Cyt c-550, 相对分子量为 12 kDa 的 PabU 及稳定锰簇的 33 kDa 蛋白 PsbO。在高等植物中, 放氧复合物 OEC 3 个近腔侧的亚基分别为 23、17 和 33 kDa 的亚基。

反应中心 D1 和 D2 蛋白共结合 6 个 Chla 和 2 个 Pheo 分子, 内周天线 CP47 和 CP43 蛋白分别结合 16 和 14 个 Chla 分子<sup>[9]</sup>。D1 和 D2 蛋白与 Cytb559 的 α 和 β 亚基以及 PsbI 蛋白一起组成 PSII 反应中心, 是进行原初电荷分离和电子传递反应的机构。CP47 和 CP43 具

**第一作者简介:** 周峰(1978-), 男, 山东淄博人, 博士, 副教授, 现主要从事植物生理生化等研究工作。E-mail: zfbcas@163.com.

**基金项目:** 江苏省“青蓝工程”优秀青年骨干教师培养资助项目(2010); 江苏省植物生理学精品课程建设资助项目(2010); 南京晓庄学院科研资助项目(2010KYYB15)。

**收稿日期:** 2012-04-27

有捕光功能,更为重要的功能是它们能接受外周天线的激发能量并传递到反应中心。33、23 和 17 kDa 3 个水溶性蛋白不结合 Chl 分子,它们与锰簇和辅因子等一起组成放氧复合物 OEC。

### 3 大量 LHCII 复合物

LHCII 占有类囊体膜中近 50% 的色素和约 1/3 的蛋白质。它是由核基因(Lhcb1-6)编码的蛋白(Lhcb1-6)与色素所形成的色素蛋白复合物家族构成的。Lhcb1-3 在体内形成三聚体,称为大量 LHCII(Major LHCII),即 LHCIIb。Liu 等<sup>[10]</sup>报道了菠菜大量 LHCII 复合物的 2.72 Å 分辨率的空间结构,他们发现在 LHCIIb 第 1、2 个跨膜 α-螺旋间有一段在囊腔面的非跨膜 α-螺旋;每个 LHCIIb 单体结合 14 个叶绿素分子和 4 个类胡萝卜素分子,并准确的确认每个色素分子及稳定 LHCIIb 三聚体磷脂酰甘油(PG)分子的配体。Standfuss 等<sup>[11]</sup>研究出了 LHCIIb 的 2.5 Å 分辨率的晶体结构,它显示生物膜通过相互作用形成叶绿体的基粒片层,揭示了 LHCIIb 三聚体中 42 个叶绿素分子、12 个类胡萝卜素分子以及 6 个脂分子的组装状态。

LHCIIb 的主要生理功能是通过吸收光能,并把能量迅速传递到反应中心引起光化学反应。LHCIIb 还可通过磷酸化和脱磷酸化参与对激发能的分配调控,PQ 库的氧化还原状态所控制的激酶调节此过程。当 PQ 库处于还原状态时,磷酸激酶活化,LHCIIb 蛋白磷酸化,磷酸化的 LHCIIb 从富含 PSII 的基粒膜区迁移到富含 PSI 的间质膜区,形成 PSI-LHCII 超分子复合物,从而扩大了 PSI 的捕光截面,调节激发能有利于向 PSI 的分配;当 PQ 库被氧化时,激酶被钝化使得 LHCIIb 蛋白脱磷酸化,迁移的 LHCIIb 又能从富含 PSI 的间质膜横向迁移到富含 PSII 的基粒膜区,形成 PSII-LHCII 超分子复合物,扩大 PSII 的捕光截面,调节激发能有利于向 PSII 的分配<sup>[4]</sup>。磷酸化的位点,是在 LHCIIb N 末端上的 6 个苏氨酸或丝氨酸残基上,在第 12 个和第 58 个氨基酸之间,还可能有 5 个磷酸化位点<sup>[12-13]</sup>。

### 4 微量 LHCII 复合物

Lhcb3-6 所形成的色素蛋白复合物,主要以单体形式存在,即 LHCIIa,LHCIIc 和 LHCII d,合称微量 LHCII(Minor LHCII),微量 LHCII 根据其在电泳中的表观分子量的不同,又分别称为 CP29,CP26 和 CP24。微量 LHCII 在超分子复合物的装配以及类囊体膜中大复合物的装配中起作用,还可保证 PSII 高效的量子效率,它们位于大量 LHCII 和 PSII 核心复合物之间,所以激发能的传递都要经过它们才能到达 PSII 的反应中心,微量天线可能在能量调节,天线捕光和能量耗散之间的平衡等方面起作用<sup>[14]</sup>。

微量 LHCII 要比大量 LHCII 与 PSII 核心结合的更紧密,可能作为 PSII 核心二聚体和 LHCIIb 复合物之间的联结蛋白,而且在 PSII-LHCII 超分子结构中各自有不同的作用<sup>[15]</sup>。CP29 结合 6 个 Chla 和 2 个 Chlb 分子;CP26 结合 6 个 Chla 和 3 个 Chlb 分子;CP24 结合 6 个 Chla 和 4 个 Chlb 分子。虽然微量 LHCII 总共结合的叶绿素只占整个 PSII 叶绿素的 15%,但它们结合了较多的叶黄素分子。CP29 富含叶黄素,可以磷酸化,可能参与叶黄素循环。CP26 也是叶黄素循环中的氧化酶之一<sup>[16]</sup>。通过交联(Cross-linking)试验,推测 CP26 位于 PSII-LHCII 超分子复合物顶端 CP43 的附近,而 CP29 位于超分子复合物另一侧 CP47 的附近。Yakushevskaya 等<sup>[6]</sup>的研究结果发现,CP24 与 PSII-LHCII 超分子复合物结合不紧密。CP26 和 CP24 不是 LHCIIb 三聚体联结 PSII 所必需的,LHCIIb 三聚体只有当结合 CP29 时才会结合到 PSII 核心复合物二聚体上,而 CP26 和 CP24 则只有通过 S 或 M 或 L 型 LHCIIb 三聚体与 PSII 核心复合物结合。CP29 在 PSII 复合物结构中有专一的位点,它的存在是形成 PSII-LHCII 超分子复合物所必需的。

### 参考文献

- [1] Caffarri S,Kouril R,Kereiche S,et al. Functional architecture of higher plant photosystem II supercomplexes[J]. EMBO,2009,28(19):3052-3063.
- [2] Barber J. Photosystem II;a multisubunit membrane protein that oxidises water[J]. Curr Opin Struct Biol,2002(12):523-530.
- [3] Bumba L,Vacha F. Electron microscopy in structure studies of Photosystem II[J]. Photosynth Res,2003,77:1-19.
- [4] Kouril R,Dekker J P,Boekema E J. Supramolecular organization of photosystem II in green plants[J]. Biochim Biophys Acta,2012,1817(1):2-12.
- [5] Dekker J P,van Roon H,Boekema E J. Heptameric association of light-harvesting complex II trimers in partially solubilized Photosystem II membranes[J]. FEBS Lett,1999,449:211-214.
- [6] Yakushevskaya A E,Keegstra W,Boekema E J,et al. The structure of Photosystem II in *Arabidopsis*; localization of the CP26 and CP29 antenna complexes[J]. Biochemistry,2003,42:608-613.
- [7] Zouni A,Witt H T,Kern J,et al. Crystal structure of Photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å-resolution[J]. Nature,2001,409:739-743.
- [8] Kamiya N,Shen J R. Crystal structure of oxygen-evolving Photosystem II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7 Å-resolution[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2003,100:98-103.
- [9] Ferreira K N,Iverson T M,Maghlaoui K,et al. Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center[J]. Science,2004,303:1831-1838.
- [10] Liu Z,Yan H,Wang K B,et al. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution[J]. Nature,2004,428:287-292.
- [11] Standfuss J,Scheltinga A C T,Lamborghini M,et al. Mechanisms of photoprotection and nonphotochemical quenching in pea light-harvesting complex at 2.5 Å resolution[J]. EMBO J,2005(24):919-927.
- [12] Dilly-Hartwig H,Allen J F,Paulsen H,et al. Truncated recombinant light harvesting complex II proteins are substrates for a protein kinase associated with photosystem II core complexes[J]. FEBS Lett,1998,435:101-104.

# 钻天柳组织培养技术研究

任 真

(沈阳市园林科学研究院, 辽宁 沈阳 110016)

**摘 要:**以钻天柳的休眠枝茎段为外植体,研究了杀菌时间、植物激素、栽培基质对其试管苗生根及移栽后成活率的影响。结果表明:以 0.1%  $\text{HgCl}_2$  表面灭菌 8 min 效果最好;在继代增殖培养阶段,MS+BA 1.00 mg/L+NAA 0.03 mg/L 丛生芽诱导率和增殖率最高,分别为 96.3%和  $(28.2 \pm 2.8)\%$ 。在 1/2MS+IBA 0.5 mg/L 培养基中的生根效果最好,生根率达到 98.5%,移栽时,选择蛭石+草炭土(体积比为 1:1)较好,且有利于试管苗的成活及生长。

**关键词:**钻天柳;组织培养;腋芽

**中图分类号:**S 792.12 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2012)18-0144-03

钻天柳(*Chosenia arbutifolia* (Pall) A. Skv.) 属杨柳科钻天柳属唯一的 1 个种,又名红毛柳、朝鲜柳等。在众多落叶乔木中,钻天柳形态优雅,颜色奇特,树干粗壮挺拔、树冠柱状,有“化妆柳”或“上天柳”之称,因而特别适宜作优良的观赏和绿化树种,用于城市、森林公园、医院绿化。同时,钻天柳为阳性速生树种,树形高大,可高达 30 m,胸径可达 100~150 cm,树干通直,速生,材质轻软,纤维长,少反翘,木材适用于纤维工业、造纸箱板、农具等<sup>[1]</sup>。该树种分布于前苏联的远东、朝鲜、日

本。我国主要产于东北大小兴安岭、长白山林区海拔 300~1 000 m 的沿河两岸。在辽宁省分布于东部山区的清原、桓仁、新宾、宽甸、本溪等地。多为零星分布,很少见到纯林。据记载,20 世纪 50~60 年代,在辽东地区有相当数量的纯林沿河道分布。由于多年的河滩开垦,钻天柳人为破坏严重,已列为国家三级保护植物,属珍贵稀有的濒危树种<sup>[2]</sup>。钻天柳的天然更新能力非常弱,又因其种子极轻小、寿命短,成熟后应马上播种,可操作性极差,扦插繁殖生根率和移栽成活率也极低,使其开发利用受到了极大的限制。近年来,植物组织培养技术日臻完善,许多植物已实现了工厂化育苗<sup>[3-5]</sup>,但有关钻天柳组织培养的报道很少<sup>[1,6]</sup>。该研究以钻天柳带有腋芽的茎段为外植体,系统研究了外植体愈伤组织诱导

**作者简介:**任真(1978-),女,辽宁人,本科,工程师,现主要从事园林树木花卉栽培工作。E-mail:renzhen1978@163.com.

**收稿日期:**2012-04-24

[13] Andersson J, Wentworth M, Walters R G, et al. Absence of the LHCb1 and LHCb2 proteins of the light-harvesting complex of Photosystem II-effects on photosynthesis, grana stacking and fitness[J]. Plant J, 2003, 35: 350-381.

[14] Crimi M, Dorra D, Bösinger C S, et al. Time-resolved fluorescence analysis of the recombinant photosystem II antenna complex CP29 Effects of zeaxanthin, pH and phosphorylation[J]. Eur J Biochem, 2001, 268: 260-267.

[15] Dekker J P, Boekema E J. Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants[J]. Biochim Biophys Acta, 2005, 1706: 12-39.

[16] Bergantino E, Segalla A, Brunetta A, et al. Light- and pH-dependent structural changes in the PsbS subunit of Photosystem II[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 15265-15270.

## The Structure and Function of Photosystem II-LHCII Supercomplex

ZHOU Feng, CHEN Quan-zhan, ZHOU Quan-cheng, ZHANG Bian-jiang

(School of Biochemical and Environmental Engineering, Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171)

**Abstract:** The PSII-LHCII supercomplex was the basic unit of PSII particle. It was composed of PSII core complex and LHCII complex. The assembly of supercomplex, the structure and function of PSII core complex and LHCII complex were introduced in this paper. The role of major LHCII and minor LHCII in assembly of supercomplex were also discussed present.

**Key words:** supercomplex; Photosystem II(PSII); Light harvesting complex(LHCII)