

Research Progress of Photosynthetic Proteins in Photosynthesis

Mingxing Li, Jian Hong

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang
Email: lmx012@163.com

Received: Apr. 10th, 2018; accepted: Apr. 26th, 2018; published: May 3rd, 2018

Abstract

Photosynthesis is one of the basic processes of life activities on the earth. It is the material energy basis for plant growth and development. To date, many photosynthetic protein subunits have been found in plants, and most of these protein subunits play an important role in plant photosynthesis. This paper reviews the research progress of the basic structure and function of major protein subunits of the photosynthetic system I and the photosynthetic system II, and discusses the development trend of subsequent studies of photosystem proteins.

Keywords

Photosynthesis, Plants, Photosystem, Photosynthetic Protein

植物光系统蛋白的研究进展

李明星, 洪 健

浙江师范大学, 化学与生命科学学院, 浙江 金华
Email: lmx012@163.com

收稿日期: 2018年4月10日; 录用日期: 2018年4月26日; 发布日期: 2018年5月3日

摘 要

光合作用(Photosynthesis)是地球上生命活动的基本过程之一, 它是植物生长和发育赖以生存的物质能量基础。迄今为止, 众多学者在植物中发现多个光合蛋白亚基, 其中大部分光系统蛋白亚基在植物光合作用过程中发挥重要作用。本文综述了植物光合系统I和光合系统II的基本结构及主要蛋白亚基功能的研究进展, 并探讨了光系统蛋白后续研究的发展趋势。

关键词

光合作用, 植物, 光系统, 光合蛋白

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

光合系统(Photosystem)是吸收光的功能单位, 是由叶绿素、类胡萝卜素、脂肪和蛋白质组成的多蛋白复合物。其主要分为光合系统 I (PSI)和光合系统 II (PSII), 其中 PSI 吸收的波长大于 680 nm, PSII 吸收波长小于或者等于 680 nm [1]。

2. PSI 复合物

2.1. 光合系统 I 的基本结构

光合系统 I 以三聚体和单体形式存在于体内。它的结构已被确定是最复杂的膜蛋白。PSI 蛋白结构最显著的特征是辅助因子约占光合系统 I 总分子量的 30%以上。辅助因子不仅对蛋白质发挥作用起到决定性的作用, 而且在 PSI 的组装和结构完整性中起着重要作用。光合系统 I 的一个单体单元由 127 种辅因子和多种不同蛋白质(PsaA, PsaB, PsaC, PsaD, PsaE, PsaF, PsaG, 等 16 个蛋白质)共价结合组成, 研究表明, 大多数辅因子和蛋白质的结合位点是特异性的且保守性较强[2]。

大亚基 PsaA 和 PsaB 是最重要的亚基, 位于 PSI 单体的中心。它们含有大部分天线系统的叶绿素和类胡萝卜素以及从 P700 到第一个 FeS 簇 FX 的电子传递链的大部分辅助因子[3]。小疏水亚基位于 PsaA 和 PsaB 的外围。PsaL, PsaI 和 PsaM 位于单体之间的界面处, PsaL 形成连接域, 其在结构上和功能上连接单体。亚基 PsaF, PsaJ, PsaK 和 PsaX 位于 PSI 的远侧, 与双层膜接触。它们稳定了 PSI 的核心天线系统, 也可能参与 PSI 与其外部天线系统的交互。亚基 PsaC, PsaD 和 PsaE 是形成基质隆起的外部亚基。PsaC 携带两个末端 FeS 簇, FA 和 FB。所有三个亚基一起形成铁氧还蛋白/黄素氧还蛋白的对接位点。

2.2. PSI 的核心亚基: 大亚基 PsaA 和 PsaB

PsaA 和 PsaB, 彼此之间显示出很大的同源性, 均含有 11 个跨膜螺旋。它们形成了光合系统 I 的中心核, 亚基 PsaA/PsaB 可分为两个结构域: 5 个 C 端 α 螺旋围绕电子传递链并形成 PSI 的反应中心结构域。六个 N 端螺旋在两侧中部区域的侧面, 形成螺旋的“二聚体三聚体”。大部分由 PsaA 和 PsaB 协调的叶绿素遵循双重对称。所有这些叶绿素都由组氨酸协调, 并在植物和蓝细菌进化过程高度保守[4]。

2.3. PSI 的受体位点亚基: PsaC, PsaD 和 PsaE

PSI 包含三个膜外在的亚基: PsaC, PsaD 和 PsaE。所有三个亚基均位于光合系统 I 基质外侧。他们提供铁氧还蛋白的停靠点。每个亚基含有一个基质峰, 其中每个峰都含有可以与铁氧还蛋白独立结合的对接口。

亚基 PsaC 是三个外部亚基中最重要亚基。它携带两个末端的 4Fe4S 簇, FA 和 FB, 其中半胱氨酸为 Fe 原子 FA 和 FB 提供配体。PsaC 和铁氧还蛋白的结构十分相似, 可溶性铁氧还蛋白连接到光合反应

中心, 可能是 PsaC 发挥主要作用。PsaC 和细菌铁氧还蛋白之间的保守结构基序是 PsaC 的中心部分, 两个短 α 螺旋连接两个 FeS 簇。C 和 N 末端以及 FeS 簇之间的环区域, 负责 PsaC 与 PSI 核心的对接以及通过形成 PsaC 嵌入基质隆起与 PsaE 和 PsaD 相作用[5]。PsaC 的 C 端对于将 PsaC 正确对接到 PSI 核心是最重要的。

亚基 PsaD 位于靠近连接区的基质峰附近, 从 PSI 到铁氧还蛋白的电子转移至关重要[6], 并允许 PsaC 调整其在复合物中的最终位置。PsaD 由一个大的反平行四叉树片组成, 通过一个短环连接到一个 α 螺旋, 该螺旋与 PsaC 和 PsaA 形成相互作用。此外, PsaD 与 D95 和 D123 之间的序列区组合形成一个环绕 PsaC 的钳位, 并在 PsaD 和 PsaC 和 PsaE 之间形成几个接触。PsaL 也可能在稳定 PSI 中起重要作用, 因为亚基 PsaL 的缺失使蓝藻中的亚基 PsaD 失去稳定[7]。

亚基 PsaE 位于基质隆起的远端部位。PsaE 在铁氧还蛋白的锚定和电子传输中起这重要作用[8]。

2.4. 膜表面亚基: PsaF, PsaJ, PsaK 和 PsaX

PSI 的膜表面覆盖有四个小疏水蛋白亚基: PsaF, PsaJ, PsaK 和 PsaX。PsaF 和 PsaJ 位于复合体的远端位置, 在一定程度上与三聚化结构域对称。两个亚基与 PsaA, PsaB 和 PsaE 形成各种接触。另外两个亚基更加分离, PsaX 仅与位于 PsaA 外围的 PsaB 和 PsaK 接触。四种蛋白质亚基在稳定 PSI 的核心天线系统中起到重要作用。

亚基 PsaF。PsaF 是 PSI 中最特别的亚基。它由三个区域组成, 位于内腔中的 N 端结构域、一个跨膜螺旋的跨膜结构域和两个 V 形排列的短螺旋片段, 将 PsaF 锚定到位于基质中 PsaA 和 PsaE 之间的 PsaC 末端结构域[4]。

亚基 PsaJ 位于 PsaF 附近。它含有一个跨膜 α 螺旋并与类胡萝卜素疏水性接触。PsaJ 的 N 末端位于基质中, C 端位于腔内。除了三个天线叶绿素的协调之外, PsaJ 可能在 PsaJ 与 PsaF 和 PsaA 与 PsaB 核心之间的稳定起重要作用[3]。

PsaX 亚基是发现较晚的蛋白亚基。PsaX 协调一个叶绿素与几个类胡萝卜素分子疏水性接触, 并与一种磷脂形成强疏水相互作用。

亚基 PsaK 位于 PSI 复合体的外围, 它包含两个跨膜 α 螺旋并与基质连接。PsaK 蛋白亚基 C 端和 N 端都位于腔中。在植物中, PsaK 已显示与 LHCl 蛋白相互作用[9]。此外, 研究表明 PsaK 可能在状态转换中起作用[10]。

3. PSII 复合物

PSII 是一个独立的复合物, 在叶绿体中含量较多的膜蛋白, 能够吸收光能分解水。PSII 蛋白结构主要是由 LHC 复合体和光合系统 II 蛋白二聚体组成。研究证明, PSII 复合物可分为天线和核心两部分, 至少包含 25 个多肽(图 1 所示) [11], 其中包括稳定结合的蛋白和瞬时结合的蛋白。天线系统由 Lhca 和 Lhcb 两种捕捉色素蛋白复合物组成; Lhcb 与 50 个叶绿素 a 分子结合并与反应中心紧密结合成内周天线(Inner antennas)系统 CP43 和 CP47 (CP: Chl-Protein Complex), 它们共同组成了 PSII 核心复合物。与 PSII 核心具有相互作用的是第二种天线色素——捕光色素复合物 Lhca, 它由 20~30 KDa 的多肽组成, 并与叶绿素 a、叶绿素 b、叶黄素和胡萝卜素结合[12] [13]。

光系统 II 的内部触角 CP47 和 CP43, 分别由叶绿体基因 PsbB 和 PsbC 编码的产物构成。每个内周天线系统都具有六个跨膜螺旋, 它们的氨基酸序列与光系统 I 的较大反应中心的载脂蛋白片段具有较高的同源性[14]。CP47 参与锰与蛋白的结合。CP29 是叶绿素结合蛋白和核基因 *Lhcb4* 的产物, 它具有多个磷酸化位点, 与光合系统 II 的其他磷蛋白一样, CP29 暴露在类囊体基质的 N 端附近被磷酸化。

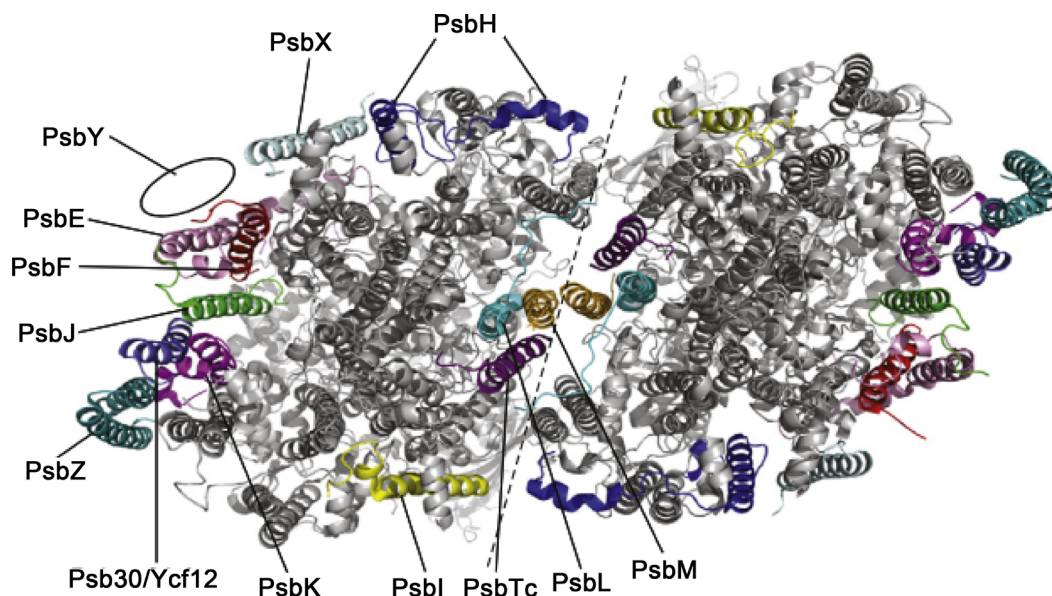


Figure 1. Structure of homodimeric PSII complex

图 1. 同型二聚体 PSII 复合物的结构

PSII 复合物相关蛋白

PsbI (4.8 kDa 多肽)与 PSII 反应中心复合物(RC)紧密相关。它与反应中心的蛋白 D1 和核心天线蛋白 CP43 相邻[15]。psbI 在烟草中的缺失导致 PSII 核心组分、PSII 二聚体复合物和超级复合物的水平降低[16]。在真核生物中, PsbI 是作为内部天线(CP43)与外部天线(CP29)连接的连接器。

PsbK 位于内周天线系统 CP43 附近,研究表明,PsbK 蛋白亚基的突变不会影响蓝藻的光合自养生长,然而,当使用 PsbK 的生化类囊体抑制剂时会导致 PsbZ 的丧失,并且在突变体分离的 PSII 复合体中,PsbZ 和 Psb30 (Ycf12)都丢失,它与 PsbZ 和 Psb30 (Ycf12)一起位于 PSII 二聚体外周区域的 CP43 附近[17]。

PsbJ 位置接近 PsbE 和 PsbF,这三个亚基形成了向 D1 蛋白中 QB 位点扩散的通道入口。烟草 psbJ 缺失突变体不能进行光合自养,并且对光敏感,突变体仅在幼叶中具有残余的 PSII 活性[18]。PsbJ 对外在蛋白质进入 PSII 复合物的装配具有重要作用。

PsbL 与 PsbM 和 PsbTc 一起位于 PSII 复合物的单体界面上,靠近反应中心蛋白 D2 中的 QA 位点。与 psbJ 相比,psbL 不形成稳定的 PSII 二聚体复合物;相反,单体形式主要在部分溶解的类囊体膜中检测到[19]。另外,CP43 与这些单体不稳定有关,导致 PsbP 和 PsbQ 的丢失[20]。PsbL 的最后四个 C 末端氨基酸可能是这种蛋白亚基组装成 PSII 复合物所必需的。

PsbR 也被称为 10 kDa PSII 多肽。PsbR 具有跨膜结构域,并且大部分蛋白质位于腔内侧的类囊体膜中[21]。在拟南芥 T-DNA 插入突变体中,PsbP 和 PsbQ 的水平显著降低[22]。PsbR 突变体的缺陷可以通过 C 端 His6 标记的 PsbR 的表达完全恢复。PsbR 被认为可以连接 PsbP 与 PsbQ 蛋白一起形成释氧复合体[23]。

PsbTc 位置接近 PsbM 和 PsbL。PsbTc 可能与 PsbM 的定位和功能联系紧密;在 *psbM/psbTc* 双突变体中仅检测到单体 PSII;然而,二聚体 PSII 显著降低。*psbTc* 突变体显示正常的光合自养生长,并且 PSII 蛋白质的量未受影响;但电子传递, LHCII 组装和 PSII 稳定性受到强烈影响;而且 *psbTc* 突变体显示出在光抑制中延迟恢复[24]。

PsbW 是 6.1 kDa 核编码的蛋白亚基,最初是由 PSII 的生化制剂在高等植物中鉴定出来的,因此被认为

为是 PSII 的组分。电子显微镜分析表明, 在野生型类囊体膜中可见的 PSII-LHCII 超复合物的半结晶宏观结构域在敲除突变体中不能被观察到。宏观组织的变化导致 PSII 蛋白质的磷酸化减少, PsbW 可能位于靠近 PSII 中的天线复合体附近[25]。PsbW 的 N 端靠近天线蛋白 CP26 的位置对于超级复合物形成起到关键作用。

PsbX 是核编码的蛋白质亚基, 具有 4.1 kDa 的分子量, 主要存在于 PSII 核心制备物中, 对光反应中心起到准备作用。该蛋白的缺失使得质体醌大多处于被氧化的状态[26]。□

PsbY 被证明位于 PSII 的外围, 主要分布在细胞色素 B559 的两个 α 螺旋附近, 其 N 端直接位于类囊体表面[27]。

PsbZ 蛋白亚基位于 PSII 复合体的外部并与 PSII 核心的两个小蛋白 PsbK 和 Psb30 紧密相邻。PsbZ 蛋白是唯一具有两个跨膜螺旋的小亚基, N 端和 C 端都位于膜的同一侧[28]。PsbZ 在植物遭受光胁迫时起到保护作用。

除以上初步确定的蛋白亚基外, PSII 复合物还包含多个蛋白亚基, 如 Psb27、Psb28、Psb29、Psb30、Psb31、Psb32 等[29] [30] [31] [32] [33], 这六种新鉴定的蛋白质中, 其中只有两种 Psb30 和 Psb31 是 PSII 超复合物稳定结构的组分。Psb30 蛋白存在于蓝细菌, 在被子植物中是否存在 Psb30 或 Psb30 对应物尚不清楚。Psb31 蛋白仅存在于红藻链的生物体中。Psb27、Psb32 蛋白亚基与类囊体膜内侧 PSII 活性相关; Psb28、Psb29 蛋白亚基与基质/细胞质侧 PSII 化学计量相关。它们可能不是最终发挥功能作用的 PSII 复合物的一部分; 但在不断组装和拆卸 PSII 复合物中发挥作用。

4. 研究展望

至今为止在关于光系统蛋白对光合作用及植物发育的研究取得了重要进展, 但植物的光合作用及生长发育是一个极其复杂的过程, 全面掌握了解其作用机制, 需要深刻探讨。研究表明低分子量的光合蛋白在原核生物和真核生物中具有不同的作用, 与原核生物相比, 真核生物中低分子量光合蛋白的缺失具有更多的有害作用。这些蛋白质有可能位于真核生物的不同位点, 因为它们进化的时间更长或存在更简单的结构[30]。目前通过晶体衍射分析技术已经对部分光系统蛋白的结构大小进行了研究[25]。然而, 光系统蛋白间的联系是如何相互作用的, 还尚未完全清楚。对于这些研究, 生物信息学方法以及酵母双杂技术将会发挥重要的作用, 二者可以通过不同的策略对光系统蛋白之间的联系及互作的蛋白进行鉴定和分析。光系统蛋白的表达同时受到叶绿体的发育状况的影响, 对叶绿体发育状况的研究将有助于研究光系统蛋白[34]。通过不同的方法及不同的层面研究光系统蛋白亚基, 进一步阐明其作用机理, 将有助于增强植物的光合作用和作物产量。

参考文献

- [1] Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.R., *et al.* (2011) Crystal Structure of Oxygen-Evolving Photosystem II at a Resolution of 1.9[thinsp]Å. *Nature*, **473**, 55-60. <https://doi.org/10.1038/nature09913>
- [2] Ben-Shem, A. and Nelson, N. (2003) Crystal Structure of Plant Photosystem I. *Nature*, **426**, 630-635. <https://doi.org/10.1038/nature02200>
- [3] Grotjohann, I. and Fromme, P. (2005) Structure of Cyanobacterial Photosystem I. *Photosynthesis Research*, **85**, 51. <https://doi.org/10.1007/s11120-005-1440-4>
- [4] Jordan, P., Fromme, P., Witt, H.T., *et al.* (2001) Three-Dimensional Structure of Cyanobacterial Photosystem I at 2.5 Å Resolution. *Nature*, **411**, 909-917. <https://doi.org/10.1038/35082000>
- [5] Adam, Z. and Hoffman, N.E. (1993) Biogenesis of a Photosystem I Light-Harvesting Complex. Evidence for a Membrane Intermediate. *Plant Physiology*, **102**, 35-43. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.35>
- [6] Barth, P., Lagoutte, B. and Sétif, P. (1998) Ferredoxin Reduction by Photosystem I from *Synechocystis* sp. PCC 6803: toward an Understanding of the Respective Roles of Subunits PsbD and PsbE in Ferredoxin Binding. *Biochemistry*, **37**,

16233. <https://doi.org/10.1021/bi981379t>
- [7] Armbrust, T.S., Chitnis, P.R. and Guikema, J.A. (1996) Organization of Photosystem I Polypeptides Examined by Chemical Cross-Linking. *Plant Physiology*, **11**, 1307. <https://doi.org/10.1104/pp.111.4.1307>
- [8] Zhao, J., Snyder, W.B., Mhlenhoff, U., *et al.* (1993) Cloning and Characterization of the *psaE* Gene of the Cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002: Characterization of a *psaE* Mutant and Overproduction of the Protein in *Escherichia Coli*. *Molecular Microbiology*, **9**, 183-194. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.1993.tb01680.x>
- [9] Jansson, S., Andersen, B. and Scheller, H.V. (1996) Nearest-Neighbor Analysis of Higher-Plant Photosystem I Holo-complex. *Plant Physiology*, **112**, 409-420. <https://doi.org/10.1104/pp.112.1.409>
- [10] Pesaresi, P., Salamini, F. and Leister, D. (2002) Single and Double Knockouts of the Genes for Photosystem I Subunits G, K, and H of Arabidopsis. Effects on Photosystem I Composition, Photosynthetic Electron Flow, and State Transitions. *Plant Physiology*, **129**, 616-624. <https://doi.org/10.1104/pp.002089>
- [11] Horton, P., Ruban, A.V. and Walters, R.G. (1996) Regulation of Light Harvesting in Green Algae. *Annual Review of Plant Biology*, **47**, 655-684. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.655>
- [12] Anderson, J.M., *et al.* (1988) The Dynamic Photosynthetic Membrane and Regulation of Solar Energy Conversion. *Trends in Biochemical Sciences*, **13**, 351-355. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(88\)90106-5](https://doi.org/10.1016/0968-0004(88)90106-5)
- [13] Jansson, S. (1994) The Light-Harvesting Chlorophyll a/b-Binding Proteins. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1184**, 1. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(94\)90148-1](https://doi.org/10.1016/0005-2728(94)90148-1)
- [14] Takahashi, H., Okamuro, A., Minagawa, J., *et al.* (2014) Biochemical Characterization of Photosystem I—Associated Light-Harvesting Complexes I and II Isolated from State 2 Cells of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant & Cell Physiology*, **55**, 1437-1449. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu071>
- [15] Guskov, A., Kern, J., Gabdulkhakov, A., *et al.* (2009) Cyanobacterial Photosystem II at 2.9—A Resolution and the Role of Quinones, Lipids, Channels and Chloride. *Nature Structural & Molecular Biology*, **16**, 334-342. <https://doi.org/10.1038/nsmb.1559>
- [16] Loll, B., Kern, J., Saenger, W., *et al.* (2005) Towards Complete Cofactor Arrangement in the 3.0[thinsp] [Aring] Resolution Structure of Photosystem II. *Nature*, **438**, 1040-1044. <https://doi.org/10.1038/nature04224>
- [17] Iwai, M., Suzuki, T., Kamiyama, A., *et al.* (2010) The PsbK Subunit Is Required for the Stable Assembly and Stability of Other Small Subunits in the PSII Complex in the Thermophilic Cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *Plant & Cell Physiology*, **51**, 554-560. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq020>
- [18] Regel, R.E., Ivleva, N.B., Zer, H., *et al.* (2001) Deregulation of Electron Flow within Photosystem II in the Absence of the PsbJ Protein. *Journal of Biological Chemistry*, **276**, 41473-41478. <https://doi.org/10.1074/jbc.M102007200>
- [19] Kitamura, K., Ozawa, S., Shiina, T., *et al.* (1994) L Protein, Encoded by *psbL*, Restores Normal Functioning of the Primary Quinone Acceptor, QA, in Isolated D1/D2/CP47/Cytb-559/I Photosystem II Reaction Center Core Complex. *FEBS Letters*, **354**, 113-116. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(94\)01089-7](https://doi.org/10.1016/0014-5793(94)01089-7)
- [20] Suorsa, M., Regel, R.E., Paakkarinen, V., *et al.* (2004) Protein Assembly of Photosystem II and Accumulation of Sub-complexes in the Absence of Low Molecular Mass Subunits PsbL and PsbJ. *European Journal of Biochemistry*, **271**, 96-107. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1033.2003.03906.x>
- [21] Ljungberg, U., Akerlund, H.E. and Andersson, B. (1986) Isolation and Characterization of the 10-kDa and 22-kDa Polypeptides of Higher Plant Photosystem 2. *European Journal of Biochemistry*, **158**, 477-482. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1986.tb09779.x>
- [22] Andersson, U., Heddad, M. and Adamska, I. (2003) Light Stress-Induced One-Helix Protein of the Chlorophyll, a/b-Binding Family Associated with Photosystem I. *Plant Physiology*, **132**, 811-820. <https://doi.org/10.1104/pp.102.019281>
- [23] Suorsa, M., Sirpiö, S., Allahverdiyeva, Y., *et al.* (2006) PsbR, a Missing Link in the Assembly of the Oxygen-Evolving Complex of Plant Photosystem II. *Journal of Biological Chemistry*, **281**, 145-150. <https://doi.org/10.1074/jbc.M510600200>
- [24] Umate, P., Fellerer, C., Schwenkert, S., *et al.* (2008) Impact of PsbTc on Forward and Back Electron Flow, Assembly, and Phosphorylation Patterns of Photosystem II in Tobacco. *Plant Physiology*, **148**, 1342-1353. <https://doi.org/10.1104/pp.108.126060>
- [25] Shi, L.X. and Schröder, W.P. (1997) Compositional and Topological Studies of the PsbW Protein in Spinach Thylakoid Membrane. *Photosynthesis Research*, **53**, 45-53. <https://doi.org/10.1023/A:1005830405809>
- [26] García-Cerdán, J.G., Kovács, L., Tóth, T., *et al.* (2011) The PsbW Protein Stabilizes the Supramolecular Organization of Photosystem II in Higher Plants. *Plant Journal*, **65**, 368-381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04429.x>
- [27] Shi, L.X., Kim, S.J., Marchant, A., *et al.* (1999) Characterisation of the PsbX Protein from Photosystem II and Light Regulation of Its Gene Expression in Higher Plants. *Plant Molecular Biology*, **40**, 737-744.

- <https://doi.org/10.1023/A:1006286706708>
- [28] Kawakami, K., Iwai, M., Ikeuchi, M., *et al.* (2007) Location of PsbY in Oxygen-Evolving Photosystem II Revealed by Mutagenesis and X-Ray Crystallography. *FEBS Letters*, **581**, 4983-4987. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.09.036>
- [29] Takasaka, K., Iwai, M., Umena, Y., *et al.* (2010) Structural and Functional Studies on Ycf12 (Psb30) and PsbZ-Deletion Mutants from a Thermophilic Cyanobacterium. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1797**, 278-284. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2009.11.001>
- [30] Shi, L.X., Hall, M., Funk, C., *et al.* (2012) Photosystem II, a Growing Complex: Updates on Newly Discovered Components and Low Molecular Mass Proteins. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1817**, 13-25. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.08.008>
- [31] Keren, N., Ohkawa, H., Welsh, E.A., *et al.* (2005) Psb29, a Conserved 22-kD Protein, Functions in the Biogenesis of Photosystem II Complexes in *Synechocystis* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **17**, 2768-2781. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.035048>
- [32] Sugiura, M., Harada, S., Manabe, T., *et al.* (2010) Psb30 Contributes to Structurally Stabilise the Photosystem II Complex in the Thermophilic Cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Bioenergetics*, **1797**, 1546-1554. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.03.020>
- [33] Okumura, A., Nagao, R.T., Yamagoe, S., *et al.* (2008) A Novel Protein in Photosystem II of a Diatom *Chaetoceros gracilis* Is One of the Extrinsic Proteins Located on Lumenal Side and Directly Associates with PSII Core Components. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1777**, 1545-1551. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2008.09.004>
- [34] Hammani, K. and Barkan, A. (2014) An mTERF Domain Protein Functions in Group II Intron Splicing in Maize Chloroplasts. *Nucleic Acids Research*, **42**, 5033-5042. <https://doi.org/10.1093/nar/gku112>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2164-5426, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>
期刊邮箱: hjcb@hanspub.org