

# Structure and Function of Plant Light System

Qianwen Ge, Baohua Jin

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang  
Email: 359163975@qq.com

Received: Mar. 9<sup>th</sup>, 2019; accepted: Mar. 20<sup>th</sup>, 2019; published: Mar. 27<sup>th</sup>, 2019

---

## Abstract

Photosynthetic oxygen synthesis is essential for the development and maintenance of life on Earth by converting light energy into chemical energy and producing molecular oxygen and carbon dioxide. The latter process is responsible for reducing carbon dioxide from extremely high levels in the original atmosphere to current low levels, thereby reducing global temperatures to levels conducive to life. Photosystem I and Photosystem II are two multiprotein complexes that contain the pigments necessary to harvest photons and utilize photo energetic catalysis to produce the main photosynthesis reactions of high energy compounds. Both photosystems are highly organized membrane super complexes composed of core complexes, including reaction centers that initiate electron transport, and peripheral antenna systems that are important for light harvesting and photosynthesis activity regulation. On the one hand, the two photosystems catalyze chemical reactions and their detailed structures are different; on the other hand they have many similarities. In this review, we present and describe in detail the structure and function of Photosystem I and Photosystem II.

## Keywords

Photosynthesis, Photosystem I, Photosystem II, Antenna System

---

# 植物光系统的结构与功能

葛倩雯, 金宝花

浙江师范大学, 化学与生命科学学院, 浙江 金华  
Email: 359163975@qq.com

收稿日期: 2019年3月9日; 录用日期: 2019年3月20日; 发布日期: 2019年3月27日

---

## 摘要

通过将光能转化为化学能并产生分子氧和消耗二氧化碳, 光合作用氧合成对于地球生命的发展和维持是

必不可少的。后一个过程负责将二氧化碳从原始大气中的极高水平降低到目前的低水平, 从而将全球温度降低到有利于生命发展的水平。光系统I和光系统II是两种多蛋白复合物, 其含有收获光子所必需的颜料, 并利用光能催化产生高能化合物的主要光合作用的反应。两种光系统都是由核心复合物组成的高度有组织的膜超复合物, 包含启动电子传递的反应中心, 以及对于光捕获和光合作用活动调节很重要的外围天线系统。一方面两个光系统催化的化学反应和它们的详细结构都不同, 另一方面它们有许多相似之处。在本综述中, 我们对光系统I和光系统II的结构和功能进行详细的归纳和描述。

## 关键词

光合作用, 光系统I, 光系统II, 天线系统

Copyright © 2019 by author(s) 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. 介绍

人们认为, 氧气光合作用大约在 24 亿年前开始[1], 并且由于大气中分子氧的积累和二氧化碳水平的相应降低, 大大改变了地球上的生命。第一个含氧生物, 即现代蓝细菌的祖先, 通过一种仅部分被理解的过程, 通过无氧光系统的进化获得了氧化水的能力[2]。能够利用光能从水中提取电子, 产生高度还原的化合物以及高能化合物, 叶绿体代谢利用它来固定二氧化碳, 伴随产生  $O_2$  分子, 作为氧化反应的最终受体, 即有氧呼吸。今天几乎所有生命形式都依赖于光合有氧生物将光能转化为化学能并产生分子氧的能力。光合作用在通过碳固定控制大气  $CO_2$  浓度方面发挥了重要作用, 这对于地球上的生命也具有根本重要性。

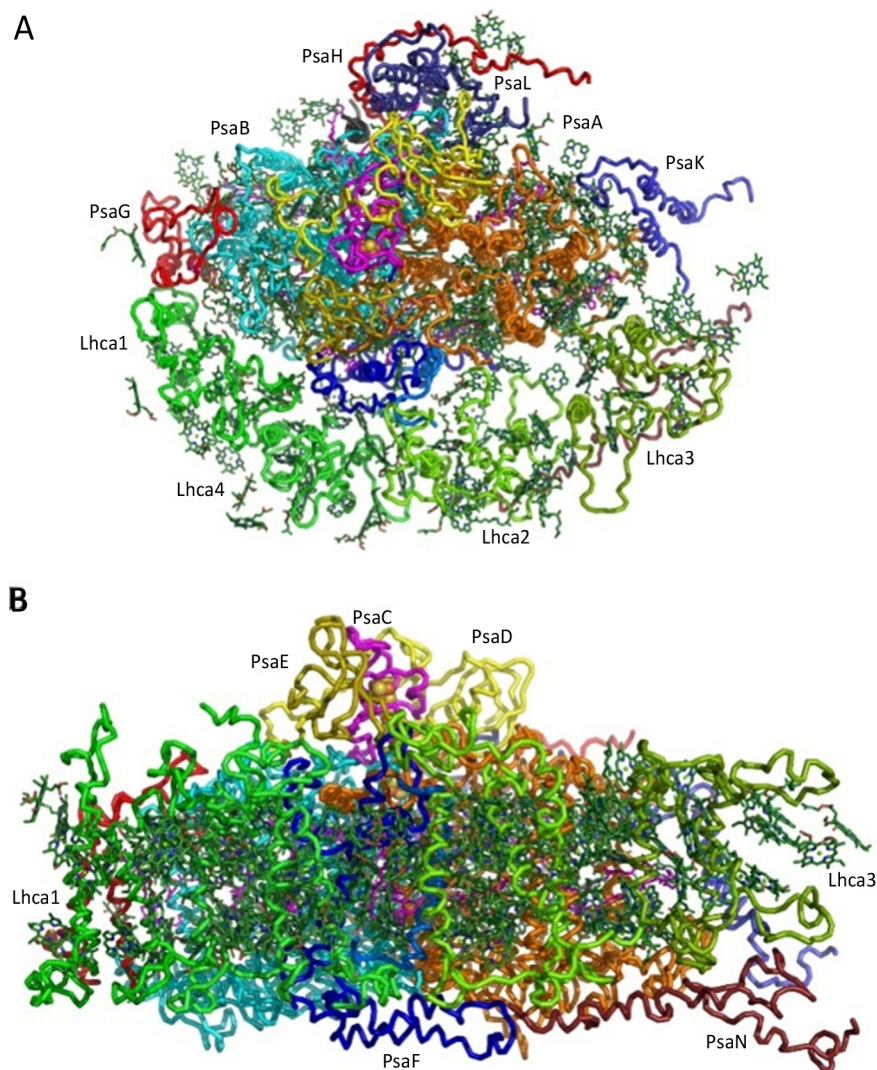
由于在光合作用的光照阶段( $NADP^+$ ), 电子供体(水分子中的氧)和最终电子受体之间的氧化还原电位差异很大, 因此祖先蓝细菌必须发展出使用两个系列光系统的能力。为了能够积累两个光子的能量。这些光系统称为 Photosystem I 和 Photosystem II (分别为 PSI 和 PSII)。它们被细胞色素的中间膜超复合  $b_6F$  (细胞色素  $b_6F$ ) [3] [4]和两个电子载体连接, 这两个电子载流子是在 PSII 和 Cyt  $b_6f$  之间传输电子的脂溶性醌分子(质体醌), 以及含有铜的可溶性蛋白质质体转运蛋白, 将 Cyt  $b_6f$  与 PSI 联系起来。

在绿色生物(Viridiplantae)中, 大部分光被叶绿素 a 和 b 的光合色素吸收, 其具有显著的物理化学性质, 允许天线叶绿素中的有效光捕获和超快激发能量转移, 导致量子热力学效率。当光子被吸收时, 叶绿素被激发至单重激发态( $1Chl^*$ )。除能量转移外,  $1Chl^*$ 失活的主要机制之一是其三重激发  $Chl$  的群体 ( $3Chl^*$ )通过系间跨越(ISC), 其涉及(激发的)电子自旋的反转。 $Chl$  的激发三重态可以与分子氧相互作用, 分子氧是其基态的三重态, 产生极其活泼的氧单线态, 其可导致蛋白质, 发色团和膜脂质的光氧化损伤。因此, 所有这些因素(快速波动的环境和激发的  $Chls$  与氧的高反应性)对于土地定殖之前和期间光合作用过程及其规定的演变是重要的。

这两个光系统具有共同的组织, 并在功能上分为两个主要部分: 核心复合体, 包含发生光化学反应的反应中心, 以及增加光捕获能力的外围天线系统, 但也参与调节光合作用过程[5] [6]。几十年来, 大量的研究致力于理解植物的光合作用。因此, 在本综述中, 我们对光系统 I 和光系统 II 的结构和功能进行详细的归纳和描述, 分析每个光系统的常见和具体方面, 并提出需要进一步调查的开放式问题, 以便更好地了解它们的功能。

## 2. 光系统 I

光系统 I 是一种大的多亚基蛋白复合物, 蓝藻(*S. elongatus*)的光系统 I 是三聚体, 而植物的光系统 I 超复合物是一个单体, 他的中心部分由异二聚体形成, 嵌入光合类囊体膜中。它催化光诱导的电子从膜的内腔侧(类囊体内)的质体转运蛋白或细胞色素 c6 转移到膜的基质侧的铁氧还蛋白或黄素氧还蛋白[7] [8] 植物 PSI 主要由两种膜复合物组成: 1) 核心复合物, 也称为 RC 复合物, 其中发生大量光捕获和电荷分离反应; 2) 光捕获复合物 I (LHCI), 它作为一个额外的天线系统, 通过收集太阳辐射并激发能量从天线颜料转移到初级电子供体 P700, P700 是叶绿素分子的二聚体[9] [10]。四个 Lhca 复合物(Lhca1-4), 四个 LHCI 子单元形成两个串联排列的二聚体(Lhca1-4, Lhca2-3), 呈一个半月形的带, 停靠在 RC 的子单元侧。植物 PSI 的 RC 含有 13 种多肽(PsaA, PsaB, PsaC, PsaD, PsaE, PsaF, PsaG, PsaH, PsaI, PsaJ, PsaK, PsaL 和 PsaX)和大约 100 种叶绿素分子(如图 1)。除了不存在于植物中的亚基 PsaM 之外, 植物 RC 保留蓝细菌电子转移的位置和方向组分的所有跨膜螺旋, 植物 PSI 的晶体模型显示, 大多数 RC 叶绿素保留了与蓝细菌的 PSI 相同的位置和倾斜角[11] [12]。



**Figure 1.** Structural model of photosynthetic system I  
**图 1.** 光系统 I 的结构模型

## 2.1. 光系统 I 反应中心亚基

### 2.1.1. 核心亚基 PsaA 和 PsaB

大亚基 PsaA 和 PsaB 是光系统 I 中最重要的亚基并且显示出强烈的序列同源性, 构成了光系统 I 的中心部分, 包含 11 个跨膜螺旋的膜蛋白, 形成异二聚体。PsaA/PsaB 的 C 末端区域被称为反应中心域[13][14], 因为其结合绝大多数辅助因子用于光捕获以及辅因子参与电子转移反应, 并显示出与 P680 中的 RC 核心亚基 L 和 M 以及光系统 II 中的 RC 核心亚基 D1 和 D2 的结构同源性[13][15][16][17]。膜内在亚基 PsaA 和 PsaB 组成光系统 I 的异二聚体, 子单元通过局部伪  $C_2$  对称轴相关。从 P700 到 FX 的电子传递链(ETC)的组分(由六个叶绿素, 两个叶绿醌和第一个[4Fe4S]簇组成)由 PsaA 和 PsaB 配位并且沿着局部伪  $C_2$  轴定位。电子传递链被五个 C 末端跨膜  $\alpha$ -螺旋包围, 每个 PsaA 和 PsaB (A/Bg 到 A/Bk)形成中央核心, 而六个 N 末端跨膜  $\alpha$ -螺旋, PsaA 和 PsaB 各自以“二聚体三聚体”的形式排列。参与近端光捕获的 Chl<sub>a</sub> 分子被组织成彼此平行的两层, 并且分别位于膜的腔和基质侧附近, 形成两个参与电子转移反应的辅因子。PsaA 和 PsaB 的 C 末端结构域不仅结合电子传递链的辅因子, 而且还参与协调天线系统的 25 个叶绿素(PsaA 中有 12 个, PsaB 中有 13 个), PsaA 和 PsaB 的 N-末端结构域协调 54 个叶绿素(PsaA 中 28 个, PsaB 中 26 个)。

另外, 亚基 PsaA 和 PsaB 的环区域形成光系统 I 的大部分腔表面, 包含两个亲水性  $\alpha$ -螺旋的 PsaF 的 N-末端结构域位于 PSI 的该表面, 在植物光系统 I 中, PsaF 直接参与细胞色素 c6 与质体蓝素的对接[18]。同样的大多数胡萝卜素与 PsaA 和 PsaB 显示疏水相互作用, 并在可溶性电子载体细胞色素 c6 与光系统 I 的对接中发挥重要作用, 其重新还原主电子供体 P700<sup>+</sup>。

### 2.1.2. 基质亚基 PsaC, PsaD 和 PsaE

亚基 PsaC, PsaD 和 PsaE 不含有跨膜  $\alpha$ -螺旋。它们位于复合体的基质侧, 形成基质驼峰。它们与 PsaA 和 PsaB 的基质环区域紧密接触。亚基 PsaC 携带两个末端 FeS 簇 F<sub>A</sub> 和 F<sub>B</sub>, 并位于基质驼峰的中心部分。PsaD 形成该驼峰的一部分, 其最接近三聚体轴。PsaD 的 C 端部分形成围绕 PsaC 的“钳位”。PsaE 位于驼峰的一侧, 远离三聚体轴。

PsaC 是基质亚基中的主要亚基, 从保守序列基序 CXXCXXCXXXCP 中提出亚基 PsaC 在两个末端 FeS 簇的协调中的作用[19], 亚基 PsaC 的结构与铁氧还蛋白有一定的关联[20], 两个结构之间的显著偏差是 C-和 N-末端, 分别在 PsaC 中延长 14 个和 2 个残基, 并且 10 个残基的延伸指向暴露于内部环区域中的推定的铁氧还蛋白/黄素氧还蛋白停靠位点。PsaC 的 C 末端与 PsaA/B 和 PsaD 形成各种相互作用。该区域对 PsaC 正确组装到 PS I 复合物中很重要。

PsaD 参与铁氧还蛋白的对接, 研究结果表明交联复合物完全能够将电子从光系统 I 转移到铁氧还蛋白[21], 亚单位 PsaD 对于电子转移至铁氧还蛋白至关重要[22][23][24][25]。PS I 复合物中 PsaD 的主要结构基序是大的反平行的四链  $\beta$ -折叠, 然后是第二个双链  $\beta$ -折叠。短环将第四个  $\beta$ -链连接到 PsaD 中唯一的  $\alpha$ -螺旋。其主要部分埋在 PsaC 和 PsaA 之间, 与两个亚基形成离子相互作用。短的反平行双链  $\beta$ -折叠将  $\alpha$ -螺旋连接到 PsaD 最显着的部分; 氨基酸 D95 到 D123 形成一个钳位, 缠绕在 PsaC 上。PsaD 与相邻亚基之间的大量相互作用表明 PsaD 对基质脊的稳定作用。

PsaE 直接参与铁氧还蛋白的锚定[26][27][28], 在循环电子传递中发挥作用[29]。亚基 PsaE 显示出五链反平行  $\beta$ -折叠的紧密结构, 连接链 E- $\beta_2$  和 E- $\beta_3$  的环 E- $\beta_2\beta_3$  指向铁氧还蛋白的推定对接位点, 接近于 PsaC 的环插入, PsaE 参与铁氧还蛋白和黄素氧还蛋白的对接, PsaE (环  $\beta_1/\beta_2$ )与部分膜整合子亚基 PsaF 的 C 末端区域之间也存在相互作用。

### 2.1.3. 小的膜整体亚基

从 *S. elongates* [30]的基因序列中鉴定出光系统 I 的六个小的内在膜蛋白成分: 亚基 PsaF (15 kDa),

PsaI (4.3 kDa), PsaJ (4.4 kDa), PsaK (8.5 kDa), PsaL (16.6 kDa)和 PsaM (3.4 kDa)。光系统 I 的第 12 个亚基, PsaX, 其含有一个跨膜  $\alpha$ -螺旋。所有小膜整体子单元位于子单元 PsaA 和 PsaB 的外围。小亚基的主要功能是天线系统的稳定和光系统 I 的四元结构。根据它们在复合物中的位置, 小亚基可以分为两组: PsaL, PsaI 和 PsaM 位于三聚光系统 I 复合物中相邻单体彼此面对的区域, 而 PsaF, PsaJ, PsaK 和 PsaX 是位于光系统 I 的外露表面。

#### 1) 内部亚基 PsaL, PsaI 和 PsaM

PsaL 位于“三聚化结构域”中靠近 C<sub>3</sub> 轴的位置, 形成单体之间的大部分接触。N 端环位于基质侧含三个小  $\beta$  链和一个  $\alpha$ -螺旋。短腔环连接第一和第二跨膜  $\alpha$ -螺旋。相应地, 第二和第三跨膜  $\alpha$ -螺旋通过短基质环连接。将 C-末端折叠成位于腔中的短  $\alpha$ -螺旋。添加 Ca<sup>2+</sup>刺激 PS I 三聚体的形成。PsaL 协调三个天线 Chl<sub>a</sub> 并与类胡萝卜素形成疏水接触。

PsaI 含有一个跨膜螺旋, 位于 PsaL 和 PsaM 之间[31], PsaI 与 PsaL 接触并且稳定了三聚体形态, 该子单元不绑定任何 Chl<sub>a</sub>, 但与类胡萝卜素分子形成疏水相互作用[32]。

PsaI 和 PsaL 在高等植物中的紧密相互作用的存在表明这些小亚基的排列是在进化过程中保守的基序。三聚体对于最佳光捕获至关重要, 外部光捕获复合物 LHCI 和 PsaL 之间的紧密接触, 证实了 PsaL 的功能是促进来自植物外部天线复合物的激发能量“输入” [33]。

PsaM 是光系统 I 的最小亚基, 预计只含有一个跨膜  $\alpha$ -螺旋[30]。该亚基仅在蓝藻光系统 I 中发现。迄今为止在植物光系统 I 的任何制备中均未发现该亚基。蓝细菌中缺失 PsaM 似乎对系统的稳定性和电子传递反应有间接影响[31]。它靠近单体/单体界面, 位于 PsaI 和 PsaB 附近, N-末端位于管腔中, C-末端位于基质中。PsaM 与类胡萝卜素分子形成疏水接触, 并参与一个 Chl<sub>a</sub> 的配位。

#### 2) 远端亚基 PsaF, PsaJ, PsaX 和 PsaK

PsaF 是位于光系统 I 的腔侧的外在亚基, PsaF 的结构由两个域组成, N-末端结构域位于复合物的腔侧, C 末端结构域主要位于膜内侧, 在  $\alpha$ -螺旋纤维起皱后沿连到基质侧与 PsaE 形成接触[34]。PsaF 仅含有一个跨膜  $\alpha$ -螺旋 Ff, 接着是两个较短的疏水性  $\alpha$ -螺旋 Fg 和 Fh [35], 疏水性  $\alpha$ -螺旋 Fh 从基质侧进入膜, 并在膜的前三分之一处结束, 亲水性  $\alpha$ -螺旋平行于膜平面。PsaF 与几种类胡萝卜素形成疏水相互作用, 保护脂质相中的类胡萝卜素和叶绿素。在蓝细菌中 PsaF 与藻胆体的外部天线系统相互作用, 在植物中 PsaF 与光捕获系统直接接触, 植物亚基 PsaF 被分离为具有 LHCI 蛋白的 Chl-蛋白质复合物[36]。

PsaJ 位置靠近 PsaF, PsaJ 的 N 末端位于基质中, C 末端位于腔中。PsaJ 含有一个跨膜  $\alpha$ -螺旋。它结合三种叶绿素并与类胡萝卜素形成疏水接触。

PsaX 被确定为光系统 I 中的第 12 个亚基, 其结构模型包含 29 个残基, 可能由于该部分结构是柔性的, 在结构中未鉴定出六个基质上位于 N 末端的氨基酸。

PsaK 位于光系统 I 复合物的外围, 含有两个跨膜  $\alpha$ -螺旋[30], PsaK 不与任何其他小膜内在蛋白质接触。PsaA 是 PsaK 附近唯一的亚单位。蛋白质协调两个叶绿素并与类胡萝卜素形成接触。PsaG 是植物特有的亚基, 与 PsaK 具有序列相似性, 这些蛋白具有相同的遗传起源[37]。可以推测, 植物中的 PsaG 可能位于靠近 PsaB 的 PS I 复合体的相对位置[38]。

### 2.1.4. 光系统 I 天线系统

由四种多肽组成的外部天线, 属于 Lhc 家族, 命名为 Lhca1-4, 分子量在 21 到 24 kDa 之间[39] [40]。这些多肽通过与 PsaF, PsaG 和 PsaK 亚基的相互作用结合核心复合物的一侧[41] [42] [43]。LHCI 蛋白协调 Chl a, Chl b, 叶黄素, 紫黄质和少量  $\beta$ -胡萝卜素[44] [45]。PSI-LHCI 超分子复合物的吸收光谱的特征在于叶绿素形式的存在, 其以比 RC 更低的能量吸收。已经证明, 在室温下, 超过 80%的能量以这些形

式存在, 并且必须在能量上转移以用于光合作用[46]。人们认为 LHCI 由两个部分组成: 一个没有红色形式, 一个是 LHCI-680 (富含 Lhca2 和 Lhca3), 另一个是红色形式, LHCI-730 (富含 Lhca1 和 Lhca4)。

两个二聚体具有相同的 Chl a/b 比和相当类似的吸收光谱, 这种相似性不仅限于吸收, 而是延伸到大多数光谱性质, 包括长波发射和荧光量子产率(F)。从功能的角度来看, PSI 因此具有两个相同的天线单元, 从而将伪二元对称性扩展到外部天线系统。

尽管光捕获代表了 Lhca 复合物的主要任务, 但它们也参与了光保护: 在高光条件下, 它们可以充当“融合”并消散多余的能量, 以最大限度地减少对核心复合物的光损伤[47]。在这方面, 数据显示两种二聚体的功能性明显不同: 光处理导致 Lhca2/3 的单体化而不是 Lhca1/4 的单体化。在 PSI-LHCI 中, Lhca2/3 的单体化可能诱导二聚体从核心复合物中解离。在这种情况下, Lhca2/3 不能将其激发能量转移到 P700, 这导致激发态寿命的增加, 从而增加形成 Chl 三联体的可能性[47]。

### 3. 光系统 II

光系统 II 是多亚基膜复合物, 位于堆积的格拉纳区域[48] [49], 蓝藻中的光系统 II 超复合物包括 RC 蛋白 D1 和 D2, 天线亚基 CP47 和 CP43, 膜内小亚基(PsbE, PsbF, PsbH-M, PsbN, PsbX, PsbY, PsbZ 和 PsbYcf12)和 3 个外在亚基(PsbO, PsbU 和 PsbV) (如图 2)。

#### 3.1. 光系统 II 反应中心亚基

光系统 II 的核心是由约 25~30 个亚基组成的多亚基复合物, 亚基的确切数目似乎是物种特异性的。它们主要涉及光系统 II 的组装, 修理和调节[50] [51]。大多数蛋白质亚基具有低( $\leq 15$  kDa)或非常低的分子量( $\leq 5$  kDa)。核心复合物内的催化中心由四个最大的膜内在亚基 PsbA (D1), PsbB (CP47), PsbC (CP43) 和 PsbD (D2)组成。具体而言, D1 和 D2 形成光化学 RC, 其负责电荷分离和电子转移, 都包含五个跨膜螺旋的膜蛋白并形成异二聚体, 全部相对于膜平面倾斜[52] [53], 并且 CP47 和 CP43 围绕 D1-D2 核心, 具有类似的六个螺旋结构, 充当内部天线蛋白, 参与从外围天线到 RC 的光捕获和能量传输, 并且 D1-D2 复合物与 Cyt b559 (由 PsbE 和 PsbF 亚基组成)构成了光系统 II 复合体的中心, 因为它在该光系统的光催化活性中结合大多数辅因子[54]。

其他膜内在小亚基包括 PsbE, PsbF, PsbH-M, PsbTc, PsbW, PsbX 和 PsbZ。12 个低分子量(MM)的跨膜亚基围绕反应中心, 形成带状结构。除了具有两个螺旋的 PsbZ 之外, 大多数这些亚基在结构上是保守的, 具有单个跨膜螺旋。这些亚基对核心复合物的二聚化和稳定化以及核心复合物和外围天线复合物之间的关联都是必不可少的。另外, 它们结合细胞色素 *b*-559 保护光系统 II 复合物免受光损伤。三个外在亚基 PsbO, PsbP 和 PsbQ 构成析氧复合物, 其还包括 CP43 的腔结构域和 D1 的 C 末端结构域, 屏蔽水分解机器。其中, PsbO 稳定 Mn 络合物, 而 PsbP 和 PsbQ 参与优化钙和氯离子物理浓度下的析氧。

#### 3.2. 天线系统

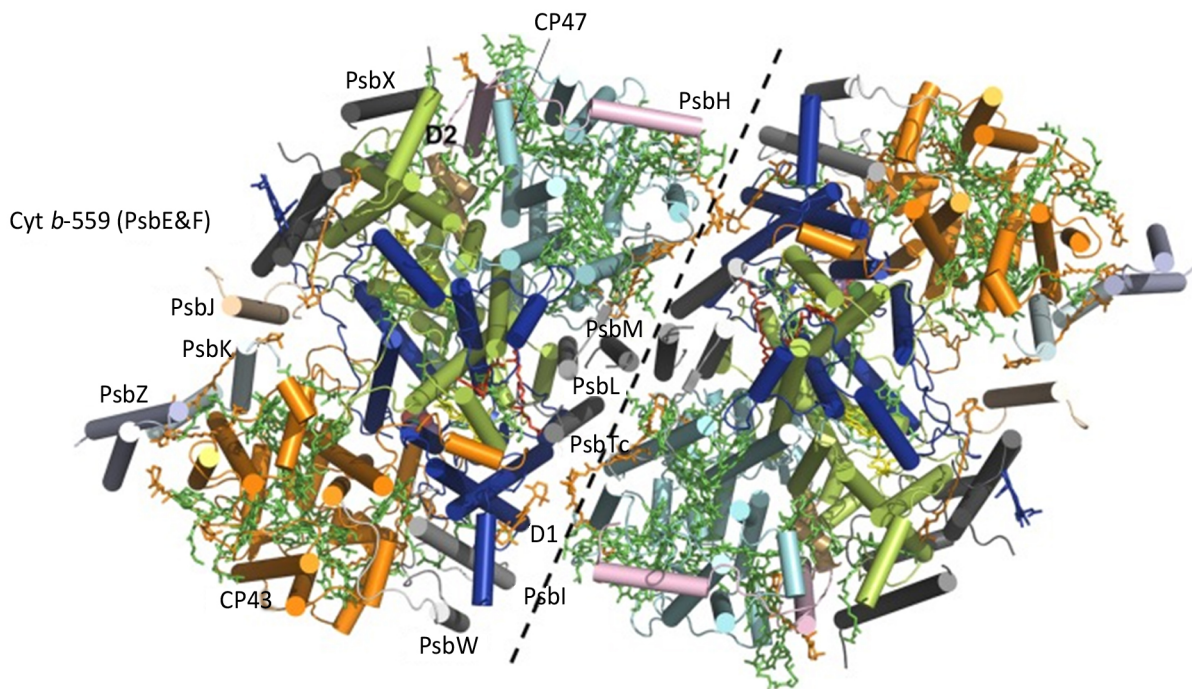
外部天线系统由单体色素-蛋白质复合物组成, 光系统 II 核心和三聚体 LHCII 直接接触。植物 LHCII 占叶绿体膜中总蛋白质的约 30%, 代表地球上最丰富的膜蛋白[55] [56]。LHCII 作为由 Lhcb1, Lhcb2 和 Lhcb3 构成的异源三聚体。每个多肽跨越类囊体膜三次, 其 C 末端位于腔侧[57]。LHCII 复合物对光合作用和叶绿体形成是至关重要的。

第一个功能, LHCII 异源三聚体通过次天线亚基 Lhcb4 (CP29), Lhcb5 (CP26)和 Lhcb6 (CP24)与光系统核心复合物连接。在菠菜 PSII-LHCII 超复合物中, 两个 LHCII 异源三聚体与两个 CP26 蛋白从两侧侧接核心二聚体复合物[58]。植物中主要类型的超复合物的结构为  $C_2S_2M_2$ (C: PSII 核心复合物; S: 强结合的 LHCII; M: 中等结合的 LHCII), 这个超复合物中有四个 LHCII 三聚体, 其中两个强结合的 LHCII 三

聚体(S<sub>2</sub>)以及 CP26 和 CP24, 以及中等结合的三聚体(M<sub>2</sub>)与 CP29 一起包含电子传输的核心复合体[59] [60]。

第二个功能, LHCII 三聚体的基质表面带负电荷, 而其 N 末端前 15 个残基含有 4 个带正电荷的残基。这种引人注目的电荷模式类似于“类 Velcro”模式, 保证了 LHCII 三聚体在相邻类囊体膜中的非特异性相互作用, 这对于叶绿体形成是必不可少的。Lhcb1 的组成型表达强有力地增加了转基因烟草植株中的格拉纳堆积[61], 而打击 Lhcb1 和 Lhcb2 对形成基粒叠层的妨碍[62] [63] [64]。

PSII-LHCII 超复合物中的辅助因子对于此超复合物发挥适当功能是必不可少的。辅因子主要包括叶绿素, 类胡萝卜素, 脂质等, 在高等植物 C<sub>2</sub>S<sub>2</sub>M<sub>2</sub>PSII-LHCII 超复合物中, 总共有 105 个叶绿素分子, 28 个 β-胡萝卜素和叶黄素, 一个血红素, 一 Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub> 簇, 一个质体醌和许多脂质。有趣的是, LHCII 单体显示出与 CP29 相同的氨基酸序列和结构相似性, 然而, 它们结合的叶绿素的类型, 数量和位置有显著差异[56] [65] [66]。作为最大的发色团结合的天线亚基, LHCII 含有吸收不同波长 660 ± 20 nm 的太阳辐射的 Chls。



**Figure 2.** Structural model of plant photosystem II  
**图 2.** 植物光系统 II 的结构模型

#### 4. 展望

在这篇综述中, 我们总结了植物光系统的一些特征, 它们是高度有组织的色素蛋白超复合物, 可将光能转化为化学能并维持地球上的生命。这两个光系统结合相似的辅因子, 具有一些相似的亚基并暴露于相同的环境, 因此它们具有许多共同的宏观特性。然而, 由于必须催化不同的反应, 在进化过程中, 已经调整了与两个光系统结合的辅助因子的性质, 以便能够串联工作。PSII 和 PSI 是可能在最强氧化(PSII)和最低还原(PSI)氧化还原电位下运行的酶。

尽管现在可以获得关于植物光系统中激发能量转移和电子转移机制的非常详细的信息, 但是关于这些超复合物如何达到其最大的光化学效率(总是超过 80%)的许多细节仍然是未知的。此外, 导致在自然波动的光环境下, 特别是在整个超复合物水平上调节光系统活性的详细机制仍有待阐明。

## 参考文献

- [1] Bekker, A., Holland, H.D., Wang, P.L., Rumble, D., Stein, H.J., Hannah, J.L., Coetzee, L.L. and Beukes, N.J. (2004) Dating the Rise of Atmospheric Oxygen. *Nature*, **427**, 117-120. <https://doi.org/10.1038/nature02260>
- [2] Hohmann-Marriott, M.F. and Blankenship, R.E. (2011) Evolution of Photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, **62**, 515-548. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103811>
- [3] Hasan, S.S., Yamashita, E., Ryan, C.M., Whitelegge, J.P. and Cramer, W.A. (2011) Conservation of Lipid Functions in Cytochrome BC Complexes. *Journal of Molecular Biology*, **414**, 145-162. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2011.09.023>
- [4] Paul, M. (2013) Photosynthesis. Plastid Biology, Energy Conversion and Carbon Assimilation. *Annals of Botany*, **99**, 972.
- [5] Horton, P., Ruban, A.V. and Walters, R.G. (1996) Regulation of Light Harvesting in Green Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **47**, 655-684. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.47.1.655>
- [6] Jansson, S. (2006) Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment. In: Demmig-Adams, B., Adams III, W.W. and Mattoo, A.K., Eds., *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Vol. 21, Springer, Dordrecht, 145-153.
- [7] Golbeck, J.H. (1994) The Molecular Biology of Cyanobacteria. In: Bryant, D.A., Ed., *Advances in Photosynthesis: Vol. 1*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 319-360.
- [8] Chitnis, P.R. (1996) Photosystem I. *Plant Physiology*, **111**, 661-669. <https://doi.org/10.1104/pp.111.3.661>
- [9] Döring, G., Bailey, J.L., Kreutz, W., et al. (1968) Some New Results in Photosynthesis. *Die Naturwissenschaften*, **55**, 219-224. <https://doi.org/10.1007/BF00606205>
- [10] Norris, J.R., Uphaus, R.A., Crespi, H.L., et al. (1971) Electron Spin Resonance of Chlorophyll and the Origin of Signal I in Photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **68**, 625-628. <https://doi.org/10.1073/pnas.68.3.625>
- [11] 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. <https://doi.org/10.1038/35082000>
- [12] Ben-Shem, A., Frolow, F. and Nelson, N. (2003) Crystal Structure of Plant Photosystem I. *Nature*, **426**, 630-635. <https://doi.org/10.1038/nature02200>
- [13] Schubert, W.D., Klukas, O., Saenger, W., et al. (1998) A Common Ancestor for Oxygenic and Anoxygenic Photosynthetic Systems: A Comparison Based on the Structural Model of Photosystem I. *Journal of Molecular Biology*, **280**, 297-314. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1998.1824>
- [14] Fromme, P., Schubert, W.D. and Krauß, N. (1994) Structure of Photosystem I: Suggestions on the Docking Sites for Plastocyanin, Ferredoxin and the Coordination of P700. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, **1187**, 99-105. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(94\)90092-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(94)90092-2)
- [15] Deisenhofer, J., Epp, O., Sinning, I., et al. (1995) Crystallographic Refinement at 2.3-Angstrom Resolution and Refined Model of the Photosynthetic Reaction Centre from *Phodopseudomonas Viridis*. *Journal of Molecular Biology*, **246**, 429-457. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1994.0097>
- [16] Rhee, K.H. and Morris, E.P. (1998) Three Dimensional Structure of the Photosystem II Reaction Centre at 8 Å. *Nature*, **396**, 283-286. <https://doi.org/10.1038/24421>
- [17] Zouni, A., Witt, H.T., Kern, J., et al. (2001) Crystal Structure of Photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å Resolution. *Nature*, **409**, 739-743. <https://doi.org/10.1038/35055589>
- [18] Hippler, M., Reichert, J., Sutter, M., et al. (1996) The Plastocyanin Binding Domain of Photosystem I. *EMBO Journal*, **15**, 6374-6384. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1996.tb01028.x>
- [19] Hoj, P.B., Svendsen, I., Scheller, H.V., et al. (1987) Identification of a Chloroplast-Encoded 9-kDa Polypeptide as a 2[4Fe-4S] Protein Carrying Centers A and B of Photosystem I. *Journal of Biological Chemistry*, **262**, 12676-12684.
- [20] Golbeck, J.H. (1992) Structure and Function of Photosystem I. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**, 3204-3210. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.001453>
- [21] Lelong, C., Boekema, E.J., Kruij, J., et al. (1996) Characterization of a Redox Active Cross-Linked Complex between Cyanobacterial Photosystem I and Soluble Ferredoxin. *EMBO Journal*, **15**, 2160-2168. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1996.tb00569.x>
- [22] Chitnis, V.P., Jung, Y.S., Albee, L., et al. (1996) Mutational Analysis of Photosystem I Polypeptides Role of PsaD and the Lysyl 106 Residue in the Reductase Activity of Photosystem I. *Journal of Biological Chemistry*, **271**, 11772-11780. <https://doi.org/10.1074/jbc.271.20.11772>
- [23] Chitnis, V.P., Ke, A. and Chitnis, P.R. (1997) The PsaD Subunit of Photosystem I. Mutations in the Basic Domain



- Reduce the Level of PsaD in the Membranes. *Plant Physiology*, **115**, 1699-1705. <https://doi.org/10.1104/pp.115.4.1699>
- [24] 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 PsaD and PsaE in Ferredoxin Binding. *Biochemistry*, **37**, 16233-16241. <https://doi.org/10.1021/bi981379t>
- [25] Pandini, V., Alessandro Aliverti, A. and Zanetti, G. (1999) Interaction of the Soluble Recombinant PsaD Subunit of Spinach Photosystem I with Ferredoxin I. *Biochemistry*, **38**, 10707-10713. <https://doi.org/10.1021/bi990423h>
- [26] Sonoike, K., Hatanaka, H. and Katoh, S. (1993) Small Subunits of Photosystem I Reaction Center Complexes from *Synechococcus elongatus*. II. The PsaE Gene Product Has a Role to Promote Interaction between the Terminal Electron Acceptor and Ferredoxin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Bioenergetics*, **1141**, 52-57. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90188-L](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90188-L)
- [27] Weber, N. and Strotmann, H. (1993) On the Function of Subunit PsaE in Chloroplast Photosystem I. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1143**, 204-210. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90144-5](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90144-5)
- [28] Rousseau, F., Sétif, P. and Lagoutte, B. (1993) Evidence for the Involvement of PSI-E Subunit in the Reduction of Ferredoxin by Photosystem I. *EMBO Journal*, **12**, 1755-1765. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1993.tb05823.x>
- [29] Zhao, J., Snyder, W.B., Mühlenhoff, U., et al. (2010) 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>
- [30] Mühlenhoff, U., Haehnel, W., Witt, H., et al. (1993) Genes Encoding Eleven Subunits of Photosystem I from the Thermophilic Cyanobacterium *Synechococcus* sp. *Gene*, **127**, 71-78. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90618-D](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90618-D)
- [31] Schluchter, W.M., Shen, G., Zhao, J., et al. (2010) Characterization of PsaI and PsaL Mutants of *Synechococcus* sp. Strain PCC 7002: A New Model for State Transitions in Cyanobacteria. *Photochemistry & Photobiology*, **64**, 53-66. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1996.tb02421.x>
- [32] Xu, Q., Dan, H., Chitnis, V.P., et al. (1995) Mutational Analysis of Photosystem I Polypeptides in the Cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. Targeted Inactivation of PsaI Reveals the Function of PsaI in the Structural Organization of PsaL. *Journal of Biological Chemistry*, **270**, 16243-16250. <https://doi.org/10.1074/jbc.270.27.16243>
- [33] Fromme, P. (1996) Structure and Function of Photosystem I. *Current Opinion in Structural Biology*, **6**, 473-484. [https://doi.org/10.1016/S0959-440X\(96\)80112-6](https://doi.org/10.1016/S0959-440X(96)80112-6)
- [34] Armbrust, T.S., Chitnis, P.R. and Guikema, J.A. (1996) Organization of Photosystem I Polypeptides Examined by Chemical Cross-Linking. *Plant Physiology*, **111**, 1307-1312. <https://doi.org/10.1104/pp.111.4.1307>
- [35] Fischer, N., Boudreau, E., Hippler, M., et al. (1999) A Large Fraction of PsaF Is Nonfunctional in Photosystem I Complexes Lacking the PsaJ Subunit. *Biochemistry*, **38**, 5546-5552. <https://doi.org/10.1021/bi982821a>
- [36] Anandan, S., Vainstein, A. and Thornber, J.P. (1989) Correlation of Some Published Amino Acid Sequences for Photosystem I Polypeptides to a 17 kDa LHCI Pigment-Protein and to Subunits III and IV of the Core Complex. *Febs Letters*, **256**, 150-154. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(89\)81737-5](https://doi.org/10.1016/0014-5793(89)81737-5)
- [37] Kjaerulff, S., Andersen, B., Nielsen, V.S., et al. (1993) The PSI-K Subunit of Photosystem I from Barley (*Hordeum vulgare* L.). Evidence for a Gene Duplication of an Ancestral PSI-G/K Gene. *Journal of Biological Chemistry*, **268**, 18912-18916.
- [38] 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>
- [39] Klimmek, F., Ganeteg, U., Jansson, S., et al. (2005) Structure of the Higher Plant Light Harvesting Complex I: *In Vivo* Characterization and Structural Interdependence of the Lhca Proteins. *Biochemistry*, **44**, 3065-3073. <https://doi.org/10.1021/bi047873g>
- [40] Croce, R., Mozzo, M., Morosinotto, T., et al. (2007) Singlet and Triplet State Transitions of Carotenoids in the Antenna Complexes of Higher-Plant Photosystem I. *Biochemistry*, **46**, 3846-3855. <https://doi.org/10.1021/bi602531k>
- [41] Croce, R., Morosinotto, T., Castelletti, S., et al. (2002) The Lhca Antenna Complexes of Higher Plants Photosystem I. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1556**, 29-40. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(02\)00304-3](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(02)00304-3)
- [42] Amunts, A., Drory, O. and Nelson, N. (2007) The Structure of a Plant Photosystem I Supercomplex at 3.4 Å Resolution. *Nature*, **447**, 58-63. <https://doi.org/10.1038/nature05687>
- [43] Morosinotto, T., Breton, J., Bassi, R., et al. (2003) The Nature of a Chlorophyll Ligand in Lhca Proteins Determines the Far Red Fluorescence Emission Typical of Photosystem I. *Journal of Biological Chemistry*, **278**, 49223-49229. <https://doi.org/10.1074/jbc.M309203200>
- [44] Croce, R., Chojnicka, A., Morosinotto, T., et al. (2007) The Low-Energy Forms of Photosystem I Light-Harvesting Complexes: Spectroscopic Properties and Pigment-Pigment Interaction Characteristics. *Biophysical Journal*, **93**, 2418-2428. <https://doi.org/10.1529/biophysj.107.106955>

- [45] Schmid, V.H.R., *et al.* (2002) Pigment Binding of Photosystem I Light-Harvesting Proteins. *Journal of Biological Chemistry*, **277**, 37307-37314. <https://doi.org/10.1074/jbc.M205889200>
- [46] Croce, R., Zucchelli, G., Garlaschi, F.M., *et al.* (1996) Excited State Equilibration in the Photosystem I? Light-Harvesting I Complex: P700 Is Almost Isoenergetic with Its Antenna. *Biochemistry*, **35**, 8572-8579. <https://doi.org/10.1021/bi960214m>
- [47] Wientjes, E. and Croce, R. (2011) The Light-Harvesting Complexes of Higher-Plant Photosystem I: Lhca1/4 and Lhca2/3 form Two Red-Emitting Heterodimers. *Biochemical Journal*, **433**, 477-485. <https://doi.org/10.1042/BJ20101538>
- [48] Albertsson, P. (2001) A Quantitative Model of the Domain Structure of the Photosynthetic Membrane. *Trends in Plant Science*, **6**, 349-354. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02021-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02021-0)
- [49] Dekker, J.P. and Boekema, E.J. (2005) Supramolecular Organization of Thylakoid Membrane Proteins in Green Plants. *BBA Bioenergetics*, **1706**, 12-39.
- [50] 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>
- [51] Shi, L.X. and Schröder, W.P. (2004) The Low Molecular Mass Subunits of the Photosynthetic Supracomplex, Photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1608**, 75-96.
- [52] Zouni, A., Kern, J., Loll, B., *et al.* (2001) Biochemical Characterization and Crystal Structure of Water Oxidizing Photosystem II from *Synechococcus elongatus*. *Science Access*, **3**.
- [53] Kamiya, N. and Shen, J.R. (2003) Crystal Structure of Oxygen-Evolving Photosystem II from Thermo *Synechococcus vulcanus* at 3.7 Å Resolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 98-103. <https://doi.org/10.1073/pnas.0135651100>
- [54] Stefano, C., Tania, T., Robert, J., *et al.* (2014) A Comparison between Plant Photosystem I and Photosystem II Architecture and Functioning. *Current Protein & Peptide Science*, **15**, 296-331. <https://doi.org/10.2174/1389203715666140327102218>
- [55] Peter, G.F. and Thornber, J.P. (1991) Biochemical Composition and Organization of Higher Plant Photosystem II Light-Harvesting Pigment-Proteins. *Journal of Biological Chemistry*, **266**, 16745-16754.
- [56] Standfuss, J.A., Lamborghini, M. and Kühlbrandt, W. (2005) Mechanisms of Photoprotection and Nonphotochemical Quenching in Pea Light Harvesting Complex at 2.5 Å Resolution. *EMBO Journal*, **24**, 919-928. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600585>
- [57] Kühlbrandt, W., Wang, D.N. and Fujiyoshi, Y. (1994) Atomic Model of Plant Light-Harvesting Complex by Electron Crystallography. *Nature*, **367**, 614-621. <https://doi.org/10.1038/367614a0>
- [58] Wei, X., Su, X., Cao, P., *et al.* (2016) Structure of Spinach Photosystem II-LHCII Supercomplex at 3.2Å Resolution. *Nature*, **534**, 69. <https://doi.org/10.1038/nature18020>
- [59] Su, X., Ma, J., Wei, X., *et al.* (2017) Structure and Assembly Mechanism of Plant C<sub>2</sub>S<sub>2</sub>M<sub>2</sub>-Type PSII-LHCII Supercomplex. *Science*, **357**, 815-820. <https://doi.org/10.1126/science.aan0327>
- [60] Van Bezouwen, L.S., Caffarri, S., Kale, R.S., *et al.* (2017) Subunit and Chlorophyll Organization of the Plant Photosystem II Supercomplex. *Nature Plants*, **3**, Article No. 17080. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.80>
- [61] Labate, M.T., Ko, K., Ko, Z.W., *et al.* (2004) Constitutive Expression of Pea Lhcb 1-2 in Tobacco Affects Plant Development, Morphology and Photosynthetic Capacity. *Plant Molecular Biology*, **55**, 701-714. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-1963-7>
- [62] Jenny, A., Mark, W., Walters, R.G., *et al.* (2003) Absence of the Lhcb1 and Lhcb2 Proteins of the Light-Harvesting Complex of Photosystem II—Effects on Photosynthesis, Grana Stacking and Fitness. *The Plant Journal*, **35**, 350-361. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01811.x>
- [63] Garab, G. (2014) Hierarchical Organization and Structural Flexibility of Thylakoid Membranes. *BBA—Bioenergetics*, **1837**, 481-494. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2013.12.003>
- [64] Garab, G. (2016) Self-Assembly and Structural-Functional Flexibility of Oxygenic Photosynthetic Machineries: Personal Perspectives. *Photosynthesis Research*, **127**, 131-150. <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0192-z>
- [65] Liu, Z., Yan, H., Wang, K., *et al.* (2004) Crystal Structure of Spinach Major Light-Harvesting Complex at 2.72 Å Resolution. *Nature*, **428**, 287-292. <https://doi.org/10.1038/nature02373>
- [66] Pan, X., Li, M., Wan, T., *et al.* (2011) Structural Insights into Energy Regulation of Light-Harvesting Complex CP29 from Spinach. *Nature Structural & Molecular Biology*, **18**, 309-315. <https://doi.org/10.1038/nsmb.2008>

**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：2168-5665，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：[br@hanspub.org](mailto:br@hanspub.org)