

周 峰. 植物光系统 II 的磷酸化及其调控研究进展[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(9): 10–11.

植物光系统 II 的磷酸化及其调控研究进展

周 峰

(南京晓庄学院生物化工与环境工程学院, 江苏南京 211171)

摘要:植物光系统 II (photosystem II, PS II) 主要是由 PS II 核心复合体 (PS II core complexes, PS II CC) 和捕光天线复合物 II (light harvesting complex, LHC II) 组成。PS II – LHC II 超分子复合物是构成 PS II 颗粒的基本单元。PS II 的磷酸化作用在光合作用调控中具有重要意义, 是研究热点。本文介绍了近年来 PS II – LHC II、PS II CC、LHC II 的磷酸化作用及其调控的研究进展。

关键词:光系统 II; 捕光天线 II; 磷酸化; 调控

中图分类号: Q945.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002–1302(2013)09–0010–02

光系统 II (photosystem II, PS II) 是光合作用中最重要的光合膜蛋白复合体, 其作用是通过吸收光能来裂解水释放出氧气和质子, 并从水分子中提取电子, 将电子通过醌库、Cytb6/f 复合物和质体蓝素传递到 PS I。PS II 是由 PS II 核心复合体 (PS II core complexes, PS II CC) 和捕光天线复合物 II (light harvesting complex, LHC II) 组成。本文介绍了 PS II – LHC II、PS II CC、LHC II 的磷酸化作用及其调控的研究进展, 旨在揭示磷酸化在光合作用中的重要作用。

1 PS II – LHC II 复合物的磷酸化蛋白

LHC II 在类囊体膜中与 PS II 核心复合物结合, 形成 PS II – LHC II 超分子复合物, 是构成 PS II 颗粒的基本单元^[1]。PS II CC 能发生磷酸化的蛋白有核心蛋白 D1、D2 和内周天线蛋白 CP43。PS II 蛋白小亚基 PsbH 和 TSP9 (thylakoid – soluble phosphoprotein 9 kDa) 蛋白的苏氨酸位点也会发生磷酸化。LHC II 三聚体中, Lhcb1 和 Lhcb2 蛋白 N 末端苏氨酸位点会发生可逆磷酸化, 磷酸化的位点是在 LHC II N 末端的 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。但 Lhcb3 不能发生磷酸化。另外 3 个 LHC II 单体蛋白 Lhcb4 (CP29)、Lhcb5 (CP26)、Lhcb6 (CP24) 中, 只有 CP29 会发生磷酸化^[2]。

PS II – LHC II 超分子复合物的磷酸化主要通过 STN7 (state transition 7) 和 STN8 激酶作用, 并由叶绿体基质中的氧化还原电位调控。PS II CC 主要受 STN8 激酶调控, 但在弱光下还可受 STN7 激酶调控。Lhcb1 和 Lhcb2 蛋白 N 末端磷酸化只通过 STN7 起作用, 去磷酸化则是通过组成性激活的磷酸酶 TAP38 (thylakoid – associated phosphatase 38 kDa) 或 PPH1 (protein phosphatase 1) 完成^[3]。

2 PS II – LHC II 复合物磷酸化的作用

研究表明, Lhcb1 和 Lhcb2 蛋白通过磷酸化和脱磷酸化

调控 PS II 和 PS I 之间的激发能分配。磷酸化的 Lhcb1 和 Lhcb2 可从富含 PS II 的基粒膜区迁移到富含 PS I 的间质膜区, 从而调节激发能, 有利于向 PS I 的分配^[4]。但还没有确凿证据表明, 弱光下磷酸化的 Lhcb1 和 Lhcb2 会移动到间质膜区进行 PS I 的激发能调控。实验室中的研究证明, Lhcb1 和 Lhcb2 移动调控激发能的强光试验, 在自然界中是不存在的, 而且没有找到生理上的相关证据^[5]。因此, LHC II 磷酸化的作用可能并不是调控激发能在 PS II 和 PS I 之间的分配。强光应该对植物整个光合器官有影响, 而不仅是 PS II 和 PS I。强光产生的过多光能与非光化学猝灭 (non – photochemical quenching, NPQ) 有关。NPQ 的变化会对 PS II 的激发能产生影响, 为保持电子传递链的还原状态以及对 PS I 的激发能调控, LHC II 磷酸化的作用很可能是和 NPQ 共同影响 PS I 的捕光调控; 以及在不同光强下, 通过 LHC II 磷酸化保持 PS II 和 PS I 反应中心的修复和周转。所以, LHC II 磷酸化、NPQ 和 STN7 激酶一起形成调节网络系统, 保证不同光强下类囊体膜的最佳状态^[6]。

3 不同光强下的 PS II – LHC II 磷酸化调控

弱光下, LHC II 三聚体的 Lhcb1、Lhcb2 发生强烈的磷酸化作用, 而 PS II CC 蛋白 CP43、D1、D2 蛋白发生去磷酸化, PsbS 蛋白发生去质子化。这种情况下激发能的热耗散最小, 而从 LHC II 到 PS II CC 的激发能最高。SIN 激酶依赖的 LHC II 磷酸化能调控 PS I 的激发能分配, 从而保持 PS II 和 PS I 之间的激发能和氧化还原电势的平衡^[7]。

强光下, PsbS 蛋白发生质子化, 同时天线系统重新调整为耗散状态, 过多的激发能超过了反应中心需要能量。这时 STN7 激酶被抑制, 而 STN8 被激活使得 LHC II 发生去磷酸化, PS II CC 磷酸化。这种情况下会发生 NPQ, PS II – LHC II 的磷酸化将不能在 PS II 和 PS I 之间的能量分配中起作用。进一步增加光强会损害 PS II, 反过来会需要 PS II 的修复循环。在这种情况下, 磷酸化的 PS II 会破坏 PS II – LHC II 结合紧密程度, 使受损的 PS II 脱离 PS II – LHC II, 移动到间质膜区进行修复, 而 LHC II 去磷酸化会帮助实现这个过程^[7]。

收稿日期: 2013–03–02

基金项目: 江苏省自然科学基金青年基金 (编号: BK2012073)。

作者简介: 周 峰 (1978—), 男, 山东淄博人, 博士, 副教授, 从事植物生理生化研究。E – mail: zfbcas@163.com。

4 PS II CC 复合物的磷酸化作用

研究表明,强光下 D1 蛋白发生部分损伤,D1、D2、CP43 发生磷酸化。LHC II 从 PS II CC 二聚体上解离,形成 PS II CC 的单体化。受损伤的 PS II CC 单体化从基粒迁移到基质类囊体膜上,在这里 D1、D2、CP43 发生去磷酸化,PS II CC 复合体发生部分解离,产生一个瞬间存在的缺少 D1 的 PS II CC 复合体,复合体的外周蛋白解离释放到囊腔或松散结合在膜上。为了使新合成的 D1 蛋白能组装成有功能的 PS II 复合体,受损的 D1 蛋白首先必须被降解^[8]。然而,近期在 *stn7*、*stn8* 突变体的研究中发现,PS II CC 的磷酸化并没有影响光抑制和 D1 蛋白的周转。这些在突变体上的研究表明,PS II CC 的磷酸化并没有直接调控 D1 蛋白的降解,而是使受损的 PS II CC 移动到基质类囊体膜进行修复,并且使受损的 D1 蛋白脱离 PS II CC^[9]。

STN8 依赖的 PS II CC 磷酸化使 PS II 复合体的解离更容易,可使受损 PS II 单体从基粒区移至基粒边缘区,然后移至基质区。移动后 D1 蛋白才发生去磷酸化,然后被 FtsH (filamentation temperature sensitive H) 蛋白酶和 Deg (degradation of periplasmic) 蛋白酶降解。受损的 PS II CC 单体移动到基质膜区后,会与抑免蛋白 AtCYP38 磷酸酶相互作用,使磷酸酶脱离 AtCYP38,脱离下来的磷酸酶使受损的 D1 蛋白发生去磷酸化,使 D1 蛋白更容易被降解。而解离下来的 AtCYP38 会与 PS II CC 结合,对 PS II CC 进行修复,等待新合成的 D1 蛋白再结合到 PS II CC 上,最终完成 D1 蛋白的修复和周转^[7,10]。

5 LHC II 单体 CP29 的磷酸化作用

在 LHC II 单体蛋白中,只有 CP29 能发生磷酸化作用,CP29 的磷酸化也是 SIN7 激酶所依赖。CP29 的磷酸化在调节 PS II 和 PS I 之间的光能平衡即状态转换中起重要作用。状态转换中,CP29 的可逆磷酸化可决定 LHC II 与 PS II 或 PS I 的亲合力^[11]。关于 CP29 与 NPQ 的关系一直有 2 种观点:一种观点认为 CP26 和 CP29 在光保护中起重要作用,参与 NPQ;与之相反,Andersson 等对缺失 CP29 的拟南芥反义突变体的研究表明,缺少 CP29 并不改变 NPQ^[12]。现在认为,NPQ 与 CP29 的蛋白含量有关,但并不是 CP29 磷酸化后的状态,CP29 并不直接参与 NPQ。

最新研究发现,在逆境条件下单子叶植物磷酸化的 CP29 可由基粒区移到基质区,然后在组成性激活的磷酸酶作用下发生去磷酸化,CP29 的移动可导致 PS II - LHC II 复合物解体,从 PS II - LHC II 脱离下来的 LHC II 三聚体在 CP29 的伴随下移向 PS I。但逆境条件下双子叶植物的 CP29 既没有发生磷酸化,也没有发生移动^[13]。因此植物在不同逆境条件下 CP29 的分子调控机制尚须深入研究,是未来研究的一个热点问题。

参考文献:

- [1] Bumba L, Vácha F E. Electron microscopy in structural studies of photosystem II [J]. *Photosynthesis Research*, 2003, 77 (1): 1 - 19.
- [2] Vener A V. Environmentally modulated phosphorylation and dynamics of proteins in photosynthetic membranes [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2007, 1767 (6): 449 - 457.
- [3] Vainonen J P, Hansson M, Vener A V. STN8 protein kinase in *Arabidopsis thaliana* is specific in phosphorylation of photosystem II core proteins [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280 (39): 33679 - 33686.
- [4] Allen J F, Forsberg J. Molecular recognition in thylakoid structure and function [J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6 (7): 317 - 326.
- [5] Tikkanen M, Grieco M, Kangasjarvi S, et al. Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light [J]. *Plant Physiology*, 2010, 152 (2): 723 - 735.
- [6] Pesaresi P, Pribil M, Wunder T, et al. Dynamics of reversible protein phosphorylation in thylakoids of flowering plants; the roles of STN7, STN8 and TAP38 [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2011, 1807 (8): 887 - 896.
- [7] Tikkanen M, Aro E M. Thylakoid protein phosphorylation in dynamic regulation of photosystem II in higher plants [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1817 (1): 232 - 238.
- [8] Aro E M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation protein damage and turnover [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1993, 1143 (2): 113 - 134.
- [9] Tikkanen M, Suorsa M, Gollan P J, et al. Post - genomic insight into thylakoid membrane lateral heterogeneity and redox balance [J]. *FEBS Letters*, 2012, 586 (18): 2911 - 2916.
- [10] Reiland S, Finazzi G, Endler A, et al. Comparative phosphoproteome profiling reveals a function of the STN8 kinase in fine - tuning of cyclic electron flow (CEF) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108 (31): 12955 - 12960.
- [11] Horton P, Johnson M P, Perez - Bueno M L, et al. Photosynthetic acclimation; does the dynamic structure and macro - organisation of photosystem II in higher plant grana membranes regulate light harvesting states? [J]. *The FEBS Journal*, 2008, 275 (6): 1069 - 1079.
- [12] Andersson J, Walters R G, Horton P, et al. Antisense inhibition of the photosynthetic antenna proteins CP29 and CP26; implications for the mechanism of protective energy dissipation [J]. *Plant Cell*, 2001, 13 (5): 1193 - 1204.
- [13] Chen Y E, Zhao Z Y, Zhang H Y, et al. The significance of CP29 reversible phosphorylation in thylakoids of higher plants under environmental stresses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (5): 1167 - 1178.