



天线蛋白和类囊体膜脂对光合系统 紫黄质循环的调节作用研究进展

朱素琴¹, 夏树林¹, 许 猷¹, 卢 颖¹, 季本华¹, 梁建生^{2*}

(1 南通大学 生命科学学院, 江苏南通 226007; 2 南方科技大学, 广东深圳 518055)

摘 要: 紫黄质循环是紫黄质(V)经过中间物单环氧玉米黄质(A)形成玉米黄质(Z)的可逆转换, 是光合系统聚光复合体在低光下的聚光状态与高光下的能量耗散状态之间的转换开关。叶黄素中的玉米黄质可钝化(去激发)激发三线态叶绿素($^3\text{Chl}^*$)和激发单线态氧($^1\text{O}_2^*$), 紫黄质循环可直接或间接地通过非光化学淬灭(NPQ)耗散 PS II 天线蛋白中的过量光能。天线蛋白被认为是依赖玉米黄质(Z)耗散过量光能的部位, 天线蛋白通过结合紫黄质循环组分(V, A 和 Z)来调节紫黄质循环。类囊体膜脂的性质和结构影响紫黄质循环组分(V, A 和 Z)间的转换, V 的脱环氧化速率依赖于 V 在类囊体膜脂上侧向扩散的速率, 紫黄质脱环氧化作用第一步(由 V 到 A 的转换)的速度常数是第二步(由 A 到 Z 的转换)速度常数的 4~6 倍。现有的结果表明, 天线蛋白和类囊体膜脂是紫黄质循环最基本的调节器。该文对近年来国内外关于紫黄质循环的基本反应及其功能、紫黄质循环酶结构性质和辅因子以及天线蛋白和类囊体膜脂对紫黄质循环的调节作用及其机理等方面的研究进展进行了综述。

关键词: 紫黄质循环; 天线蛋白; 类囊体膜脂; 紫黄质脱环氧化酶; 玉米黄质环氧化酶

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

Regulation of Xanthophyll Cycle of Photosystem by Antenna Proteins and Thylakoid Membrane Lipids

ZHU Suqin¹, XIA Shulin¹, XU Xian¹, LU Ying¹, JI Benhua¹, LIANG Jiansheng^{2*}

(1 School of Life Sciences, Nantong University, Nantong, Jiangsu 226007, China; 2 South University of Science and Technology of China, Shenzhen, Guangdong 518055, China)

Abstract: The violaxanthin cycle (V-cycle), reversible conversion of violaxanthin (V) to zeaxanthin (Z) via the intermediate antheraxanthin (A), is a reversible switch of photosynthetic light-harvesting complexes between a light-harvesting state under low light and a dissipative state under high light. Xanthophylls such as zeaxanthin are known to play a crucial role in deactivating triplet chlorophyll ($^3\text{Chl}^*$) and singlet oxygen ($^1\text{O}_2^*$). Violaxanthin cycle is further assumed to be involved either directly or indirectly in the non-photochemical quenching (NPQ) of excess light energy in the antenna of PS II. Binding of xanthophylls by antenna proteins of both photosystems is essential to the regulation and function of the V-cycle. Because antenna proteins bind the substrates, V and Z, of the two Vx-cycle enzymes, VDE and ZEP, respectively, and antenna proteins are supposed to be the site for the Z-dependent dissipation of excess light energy. The lipid properties of the thylakoid membrane have a strong impact on xanthophyll conversion. The kinetics of violaxanthin de-epoxidation is likely to be limited by xanthophyll diffusion within the membrane. This assumption is supported by the fact that the first step of de-epoxidation (the V to A conversion) exhibits a 4

收稿日期: 2012-08-08; 修改稿收到日期: 2012-11-30

基金项目: 国家自然科学基金(30270794); 江苏省自然科学基金(BK2007063, BK2005041)

作者简介: 朱素琴(1969—), 女, 教授, 博士, 主要从事植物逆境生理与分子生物学研究。E-mail: zhusuqin@ntu.edu.cn

* 通信作者: 梁建生, 教授, 博士生导师, 主要从事细胞信号转导与蛋白质组研究。E-mail: liang.js@sustc.edu.cn

~6 times higher rate constant than the second step (the A to Z conversion). The current knowledge supports the view that antenna proteins and thylakoid membrane lipids are essential modulators of violaxanthin cycle. Here a review is given on recent progress in the biochemical reaction and photoprotective functions of xanthophylls, structural properties of xanthophyll-cycle enzyme and cofactors, the regulation of xanthophyll cycle by antenna proteins and thylakoid membrane lipids.

Key words: violaxanthin cycle; antenna proteins; thylakoid membrane lipids; violaxanthine de-epoxidase (VDE); zeaxanthin epoxidase (ZEP)

绿色植物在光合作用过程中,叶绿素分子所捕获的光能主要有三条相互竞争的出路:光化学电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散^[1]。由于叶绿素荧光只消耗捕获光能的很少部分,逆境条件下当光化学反应受阻时,热耗散就成了消耗过剩光能的重要途径。热耗散的增加通常用叶绿素荧光的非光化学淬灭(NPQ)来检测,它依赖于跨类囊体膜的 ΔpH 和叶黄素循环^[2]。正常情况下,叶绿素分子吸收光能后转变为单线激发态($^1Chl^*$),激发能以诱导共振的形式在捕光色素蛋白复合物(light harvesting chlorophyll-protein complexes, LHC)中从一个叶绿素分子传递给另一个相邻的叶绿素分子($<1ps$)。但是在激发能到达反应中心之前 $^1Chl^*$ 可能形成三线激发态叶绿素($^3Chl^*$),在过分激发条件下,大约有4%~25%的激发能会形成 $^3Chl^*$ ^[3]。 $^3Chl^*$ 的生命周期(ms级)较 $^1Chl^*$ (ns级)长,能与 O_2 反应生成有害的单线态氧(1O_2)。结合于LHC II中的叶黄素能够通过叶黄素循环耗散过量的激发能从而淬灭 $^3Chl^*$,也可以直接清除 1O_2 ,在离体的LHC II中,这种耗散效率为100%^[4]。在正午田间条件下,当强光为唯一胁迫因子时,植物叶片所吸收的光能中约有75%是通过热耗散途径使 $^3Chl^*$ 去激发转变为热能消耗到体外的。缺乏有效的热耗散的突变体对强光表现得更敏感,尤其是在强光和其他逆境胁迫因子同时存在的条件下^[5]。实验证明,光合机构中热耗散(NPQ)与单环氧玉米黄质(A)和玉米黄质(Z)的含量(Z+A)呈正相关,Z(包括A)在耗散过多的激发能中起着非常重要的作用。二硫苏糖醇(DTT)可抑制叶片中NPQ的80%或更多。拟南芥 $npq1$ 突变体(缺乏紫黄质脱环氧化酶)中,NPQ水平仅是野生型的20%^[6]。因此,依赖于叶黄素循环的热耗散被认为是植物保护其光合机构免受过剩光能伤害的主要机制。另外,叶黄素循环还能防止膜脂过氧化^[7]、稳定类囊体膜的结构^[8]、参与ABA合成等。

目前发现有3种不同的叶黄素循环,即(i)紫黄质循环(Vx-cycle),发生在所有植物和绿藻中^[9];

(ii)硅甲藻黄质循环(Ddx-cycle),发生在某些藻类中^[10]; (iii)叶黄素环氧化物循环(the lutein-epoxide cycle, Lx-cycle),仅发生在少数植物中^[11-12]。本文仅概括近几年来高等植物中紫黄质循环机制和调节方面的研究进展。

1 紫黄质循环的基本反应和功能

高等植物和藻类的光合作用在叶绿体的类囊体膜上进行。类囊体膜上有光系统 II (PS II)、光系统 I (PS I)、细胞色素 b6/f 复合体和 ATP 酶复合体等与光合作用相关的蛋白复合体,在 PS II 和 PS I 上还结合有 LHC。LHC 的功能是捕获和传递光能、光保护和过剩能量耗散、调节光能在两个光系统中分配和维持类囊体膜的结构。PS I 和 PS II 都含有各自的 LHC,分别命名为 LHC II 和 LHC I。LHC II 又分为内周捕光天线和外周捕光天线,内周捕光天线含有 CP43 和 CP47 蛋白,外周捕光天线含有 LHC II a (Lhcb4, 或 CP29 蛋白单体)、LHC II b (Lhcb1、Lhcb2 和 Lhcb3 蛋白三聚体)、LHC II c (Lhcb5, 或 CP26 蛋白单体)和 LHC II d (Lhcb6, 或 CP24 蛋白单体)。根据含量多少,又把外周捕光天线分为大量捕光天线(LHC II b)和微量捕光天线(LHC II a、LHC II c 和 LHC II d)。PS II 的能量主要来自大量捕光天线 LHC II b,因为在 LHC II b 中含有约占类囊体膜总色素的 50% 的叶绿素和 1/3 的蛋白。叶黄素循环存在于植物类囊体膜的天线色素蛋白复合体上,其色素组分主要定位于 LHC II 和一些小的叶绿素结合蛋白(CP29、CP26 和 CP24)上^[13]。叶黄素循环是指由紫黄质(V)转化为环氧玉米黄质(A),进而由 A 转化为玉米黄质(Z)的过程。当植物叶片吸收的光能过剩,就会造成 Z 的积累。Z 不仅可以通过叶黄素循环产生,而且还可以通过 β -胡萝卜素在强光下直接合成。

所有高等植物和一些绿藻中存在的紫黄质循环,由紫黄质脱环氧化酶(violaxanthine de-epoxidase, VDE)和玉米黄质环氧化酶(zeaxanthin epoxidase, ZEP)催化的循环反应(图 1)。VDE 催化紫黄

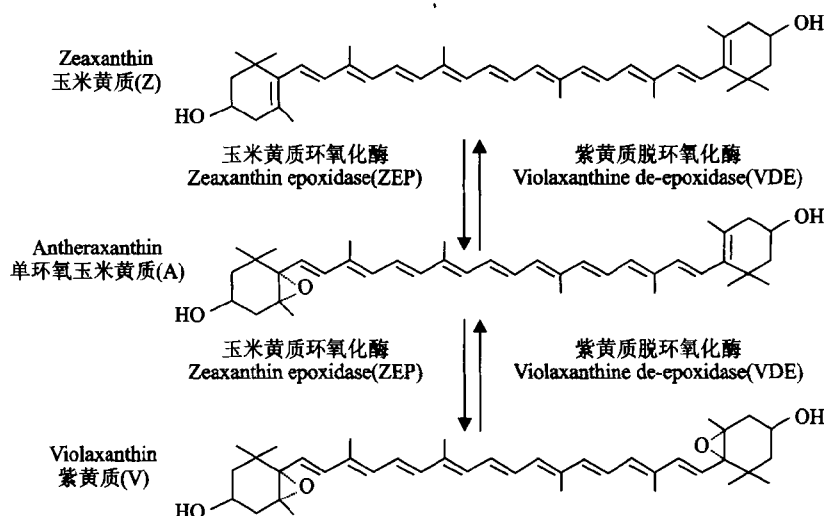
图1 紫黄质循环的生化反应^[17]

Fig. 1 Biochemical reaction of violaxanthin cycle

质(V)脱环氧生成单环氧玉米黄质(A),并继续催化A脱环氧生成玉米黄质(Z);ZEP催化相反的反应,将Z经第一次环氧化生成A,A再经过一次环氧化生成V。现已清楚,VDE位于类囊体腔,ZEP位于叶绿体基质。玉米黄质(Z)的生成与VDE活性有关,严格受类囊体腔pH的控制。在类囊体腔pH小于6.2^[14],且有抗坏血酸(ASC)^[15]作为辅因子时,VDE被激活。在离体或活体内,由V脱环氧化生成Z需10~30 min^[16]。VDE的活化受类囊体腔pH的控制说明只有在饱和光强下才有Z的积累,而在低光强或黑暗时,ZEP催化Z环氧化生成V^[17],这种环氧化反应所需时间是脱环氧化反应所需时间的5~10倍^[18]。目前,关于ZEP活性的调节还不太清楚,但有报道发现,在光氧化条件下,ZEP活性下调^[19-20]。

直到1987年,Z具有耗散PS II过量光能的作用^[21]搞清楚后,人们才知道紫黄质循环的功能,并以衣藻(*Chlamydomonas*)^[22]和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[23]紫黄质循环突变体为材料进行了大量的研究。其结果表明,Z在叶绿体多种光保护机制中起关键作用。其一是在PS II天线蛋白中参与非光化学淬灭(NPQ),耗散过量的激发能(所谓qE机制,qE是依赖于能量或跨类囊体膜质子梯度的NPQ组分);其二是作为类囊体膜脂相或蛋白质/脂界面的抗氧化剂^[24-25];其三是包含在NPQ的qI组分(与光抑制有关的组分)中,参与光抑制过程^[26-27];其四,Z(包括A和V)是脂溶性化合物,是类囊体膜脂组分,能强烈影响膜的热力学参数^[28]。而在qE机制中,Z是直接作用还是间接作用,仍在

争论中^[29]。

2 紫黄质循环酶和辅因子

2.1 紫黄质循环酶结构和性质

紫黄质循环酶主要包括VDE和ZEP,它们已知6个植物脂钙蛋白(lipocalin proteins)中的2个,也是迄今为止研究得最清楚的2个植物脂钙蛋白^[30-31]。动物和原核生物中脂钙蛋白已研究得很多,它们有相似的三级结构和相似的功能^[32]。脂钙蛋白含有8个反向平行的 β -片层和3个高度保守的模体^[33],模体I由第一个 β -片层及其N-末端的部分 α -螺旋组成,模体II是由第六和第七个 β -片层组成的套环结构,模体III由第八个 β -片层的尾部及其C-末端的部分 α -螺旋组成。脂钙蛋白的晶体结构研究表明, β -片层的特征结构是形成一个深的、圆锥形的“深洞”,用于结合底物,洞深约40 Å^[34]。所有脂钙蛋白都有这种“深洞”结构,能结合疏水性分子^[35]。研究表明,VDE中的“深洞”适宜结合紫黄质分子的3-OH-5,6-环氧结构(图2),且洞的深度与紫黄质的长度一致。

VDE由核基因编码,1996年首次从长叶生菜(*Lactuca sativa*)中克隆并在大肠杆菌中表达^[36]。VDE含348个氨基酸残基,推测分子量为39.9 kD,SDS-PAGE测得分子量为43 kD,等电点4.57,实测等电点5.4^[37]。此外,位于N-末端的半胱氨酸(Cys)富集区,是二硫苏糖醇DTT的抑制位点,常形成稳定的 α -螺旋,此区含有整个多肽13个Cys中的11个。在C-末端是富含谷氨酸的高电荷区,常形成稳定的 α -螺旋结构。氨基酸序列分析结果表明,不同

物种来源的 VDE 的一级结构高度相似,如组成拟南芥、烟草和莴苣 (*Lactuca sativa*) 的 VDE 的氨基酸仅有 9 个残基不同^[31]。在 pH 5.2 和 5.7 时 DTT 对 VDE 的抑制作用是可逆的,在 pH 7.2 时 DTT 对 VDE 无抑制作用^[38],这说明在酸性条件下 VDE 中的二硫键暴露在分子表面,而在中性 pH 下酶分子中的二硫键埋在分子内部。VDE 分子构象及其活性依赖于 pH 值的变化。通常,离体条件下测定 VDE 活性是在 pH 5.8 的反应液(含单半乳糖甘油二酯(MGDG)、紫黄质和抗坏血酸(ASC))中进行的^[39]。

ZEP 是第二个被鉴定的植物脂钙蛋白,已从皱叶烟草^[18]、辣椒^[17]、拟南芥和山杏^[31]等多种植物中克隆到 cDNA。与 VDE 一样,ZEP 含有脂钙蛋白结构,但在模体 I 和模体 II 之间的氨基酸残基数不同。例如,在烟草的 ZEP 中,该区含 103 个氨基酸残基,其他物种来源的 ZEP 的该区含 65~73 个残基。因此,不同物种来源的 ZEP 的序列相似性低,与 VDE 序列的相似性也低^[31]。值得注意的是保守氨基酸序列的相似性依然很高。ZEP 是单加氧酶,催化叶黄素环的 5,6 位环氧化^[31],环氧化反应是在黑暗或弱光中进行的^[40],ZEP 的最适 pH 为 7.5^[41]。

2.2 紫黄质循环酶共底物和辅因子

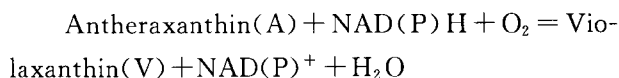
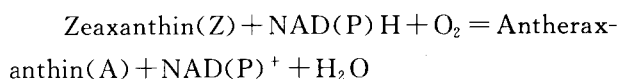
2.2.1 抗坏血酸(ASC) VDE 需要 ASC 作为还原剂将 V 转换为 A 并进一步转换为 Z^[42]。Bratt 等^[43]的研究证明,VDE 最适 pH 强烈依赖 ASC 浓度,它在最适 pH 为 4.7、4.8~4.9、5.0 时的 ASC 浓度分别相应为 0.5、3.0、30 mmol·L⁻¹。在 pH 4.5~5.5 范围,VDE 可被 10~20 mmol·L⁻¹ ASC 饱和;在 pH 6.0 时,VDE 还不能被 100 mmol·L⁻¹ ASC 饱和。尽管在逆境如高光、低温下 ASC 浓度会升高^[44],但推测叶绿体内 ASC 实际浓度范围在 10~50 mmol·L⁻¹^[45]之间。研究表明,离体或活体 VDE 依赖 ASC 浓度的最适 pH 特性是非常相似的^[42],只是纯化的离体 VDE 的最适 pH 较活体内的最适 pH 范围广、且偏向于较高 pH,这种差异说明,在高 pH 值下,由于 ASC 带负电荷,限制了 ASC 横穿类囊体膜进入类囊体腔,而逗留在叶绿体基质中。

这些结果说明 ASC 不仅是 VDE 的辅因子,而且是 VDE 的共底物,并测得 ASC 作为共底物的 K_m^{ASC} ^[46],且其 K_m^{ASC} 依赖于 pH 的变化,如在 pH 为 4.5、5.0、5.5、6.0 时的 K_m^{ASC} 依次为 0.3、1.0、2.5、10 mmol·L⁻¹。值得注意的是随着 pH 的下降, K_m^{ASC} 值越来越小。根据实测结果推测当 pH 4.1

时,值只有 0.1 mmol·L⁻¹。此时,抗坏血酸以酸性形式(ASCH)存在(假定 ASCH 的 pKa=4.1)。推测抗坏血酸作为 VDE 的共底物不是带负电荷的离子形式,而是以不带电荷的酸性形式(ASCH)。ASCH 作为内源的电子和质子供体有利于 VDE 催化紫黄质脱环氧化,以此来提高 VDE 的活性^[42-43,46]。Saga 等^[47]通过对拟南芥 VDE 基因进行定点突变,鉴定出酶分子中结合底物的氨基酸残基为 T112、D114、Q119 和 Y198/T245,进一步用 AutoDOCK 模拟构建了 VDE-紫黄质-抗坏血酸三元复合体的 3D 模型(图 2)。

2.2.2 紫黄质循环其他辅因子 紫黄质循环所需其他辅因子与催化紫黄质循环的逆反应有关,催化逆反应所需因子包括 ZEP、NADPH、FAD、铁氧化还原蛋白(Fd)和分子氧^[17]。已知与紫黄质循环氧化酶相似的其他环氧化酶还需要另外的因子。例如,鲨烯环氧化酶需要黄素蛋白氧化酶和 NADPH-Cyt P450 氧化酶,推测 ZEP 也需要上述因子。Bouvier 等^[17]认为来自 NADPH 的电子经过 Fd: NADP⁺氧化还原酶至 Fd,最后到 FAD。还原的 FAD 与 1 个氧分子结合形成 1 个疏水过氧化黄素中间物(hydroperoxiflavin intermediate)。该中间物裂解时,1 个氧原子与 Z 结合并产生 1 分子 A 和 1 分子 H₂O,下一步进行同样的反应,即中间物裂解时,1 个氧原子与 A 结合并产生 1 分子 V 和 1 分子 H₂O^[17]。

ZEP 催化下列反应:



3 紫黄质循环的调节

通过突变体 *npq1* (缺失 VDE) 和 *npq2* (缺失 ZEP) 的研究,人们才真正明确紫黄质循环的重要性^[23]。在 *npq1* 植物中,因无 VDE 而不能形成玉米黄质(Z),PS II 的伤害加重^[24],且脂质过氧化速率增加^[48]。该结果说明 Z 定位于脂相或蛋白质-脂质接触的界面,具有抗氧化剂功能。与此相反,在 *npq2* 突变植物中,由于缺失 ZEP 而积累了大量的 Z,结果在弱光或中等光强下都能进行旺盛的非光化学淬灭(NPQ)^[49]。研究还发现 *npq2* 植物的 NPQ 弛豫较野生型慢^[50]。除光能利用发生变化外,*npq2* 植物 LHC II 三聚体的稳定性差^[51-52]。上述结果说明,

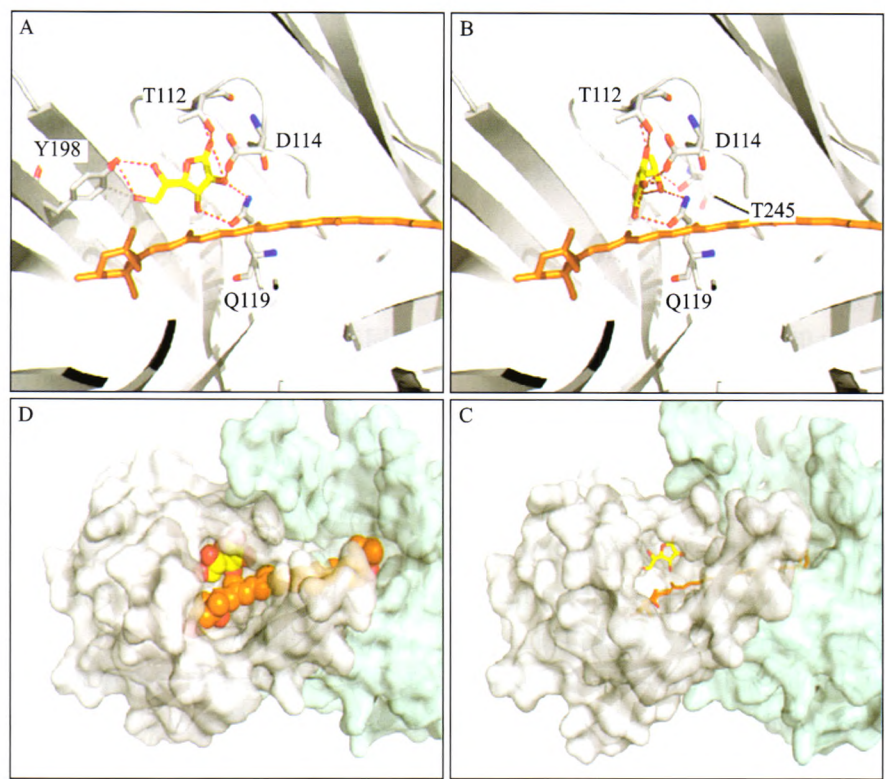


图 2 VDE-紫黄质-抗坏血酸三元复合体^[47]

A、B. ASC 分子在三元复合体中的两种不同结合模型,ASC 结合位点相同,但方向不同;C. VDE 结合底物(紫黄质和抗坏血酸)的“深洞”;D. VDE 结合底物(紫黄质和抗坏血酸)的“深洞”(旋转 20°)。二聚体 VDE 的一个亚基用灰色、另一亚基用淡蓝色表示;共底物 ASC 用黄色表示;紫黄质(V)用橙色表示

Fig. 2 VDE-violaxanthin-ascorbate complex^[47]

A and B. Two possible models were obtained from ascorbate docking in VDE structure. In both cases, binding occurs in same part of the protein, but ascorbate orientation and interactions with polypeptide chain are different. C. Subject-binding cavity of VDE (violaxanthin and ascorbate). D. Subject-binding cavity of VDE (violaxanthin and ascorbate), structure is rotated by 20°.

VDE dimer, one monomer is shown in gray, the other is shown in light blue; Yellow, ascorbate; Orange, violaxanthin

植物在生长过程中需要有效调节 Z 的浓度来适应不同的光照条件。

3.1 紫黄质脱环氧化作用的调节

Z 的形成实质上是受类囊体腔 pH 的调节,因为类囊体腔 pH 在多种水平上控制 V 的转换:(1) VDE 先结合到类囊体膜上,然后才被活化。只有当类囊体腔 pH 低于 6.5 时 VDE 才能结合到类囊体膜上^[14,43],且 VDE 与类囊体膜的结合或分离是在一个很窄的 pH 范围内(大约 1 个 pH 单位)^[43]。在弱光或黑暗条件下,类囊体腔的 pH 约为 7,此时, VDE 游离在类囊体腔中^[6]。(2) VDE 活性受类囊体腔 pH 的调控。菠菜和豌豆离体叶绿体的实验表明, VDE 与类囊体膜结合能诱导 VDE 的活性,当类囊体腔 pH≤5.8 时, VDE 活性最高^[53]。该结果在拟南芥 *pgr1* 突变株(类囊体腔 pH 高于 6)中得到证实^[54],因为该突变株中 V 的脱环氧化速率低于野

生型。(3)类囊体腔 pH 进一步控制 VDE 的 K_m^{ASC} (假定酸式 ASC 为 VDE 的底物)^[43,46],因而,紫黄质脱环氧化的 pH 调节依赖于类囊体腔中酸式 ASC 的浓度。在体内 ASC 浓度的重要性通过研究拟南芥 *vtc2* 突变株(体内 ASC 浓度只有野生型的 25%)得到证实^[55]。在强光下, *vtc2* 突变株体内 ASC 浓度下降,且伴随着 NPQ 的降低^[56]。(4)类囊体腔 pH 控制 V 从天线蛋白 V1 或 L2(V 的结合位点)位点的释放,详见“天线蛋白的作用”^[57-58]。此外, VDE 基因的表达水平^[59],类囊体膜脂的脂质环境^[60]也控制 V 的转换。

3.2 玉米黄质环氧化作用的调节

与 VDE 的情况不同,人们对 ZEP 的了解很少。跨膜 pH 梯度并不抑制 ZEP 的活性^[41],在活体内类囊体基质 pH 也不能控制 ZEP 活性^[41]。由于 ZEP 需要分子氧作为第二底物、NADPH 作为辅因子,

NADPH 能控制或限制 ZEP 的活性,氧是否限制 ZEP 的活性,还未见这方面的报道。在研究拟南芥 *nadk2* 突变株时发现 NADPH 的浓度影响 ZEP 的活性^[61]。该突变株缺失 NAD 激酶基因,体内 NADPH 的浓度仅有野生型的 50%,在弱光或黑暗条件下,植株体内积累了大量的 Z^[61]。

据报道,在强光下植物体内 Z 的环氧化作用削弱^[20,26-27]。在极端条件下如越冬的常青植物 PS II 活性逐渐下降,但体内仍然维持较高的 Z 水平^[62],其原因还不清楚。

3.3 天线蛋白的作用

PS II 天线蛋白主要有 6 种色素蛋白复合体组成,它们分别由 *Lhcb1*、*Lhcb2*、*Lhcb3*、*Lhcb4*、*Lhcb5*、*Lhcb6* 6 种基因编码的蛋白质与色素形成 *Lhcb1*、*Lhcb2*、*Lhcb3*、*Lhcb4*(CP29)、*Lhcb5*(CP26)、*Lhcb6*(CP24)6 种色素蛋白。这样,PS II 天线蛋白由三聚体 LHC II b(*Lhcb1*、*Lhcb2* 和 *Lhcb3*)和 3 个单体色素蛋白 *Lhcb4*(CP29)、*Lhcb5*(CP26)、*Lhcb6*(CP24)组成。PS I 天线蛋白由异源二聚体 LHC I -730 (*Lhca1*/*Lhca4*)和异源二聚体 LHC I -680 (*Lhca2*/*Lhca3*)共 2 个异源二聚体组成^[63]。在 LHC II b、*Lhca3* 和 *Lhcb5* 上都有 1 个结合 V 分子的 V1 位点。除 LHC II b、*Lhca3* 外,所有天线聚合体的单体上都有结合 V 分子的 L2 位点^[49],*Lhca1* 和 *Lhcb4* 上还有结合 V 分子的 N1 位点^[64]。在充分暗适应条件下,每个天线蛋白都结合至少 1 个 V 分子(表 1)。天线蛋白与 V 分子结合的准确化学计量关系目前还不清楚。

3.3.1 天线蛋白和紫黄质脱环氧化作用 由 V 转换成 Z 的反应在类囊体膜中进行^[14,46,57],V 的脱环氧化作用在含有单半乳糖甘油二脂(MGDG)的反六角相结构区(inverted hexagonal phase domains)

表 1 不同天线聚合体中 V-结合位点和 V 转换速率^[57]
Table 1 Violaxanthin binding sites and violaxanthin conversion rates in different antenna complexes^[57]

天线蛋白 Protein	V 结合位点 V binding site	V 转换速率 V conversion rate	时间 Time /min
LHC II b	V1	快 Rapid	10
Lhcb4	L2 (N1)	非常慢 Very slow	>90
Lhcb5	L2 (V1)	慢 Slow	90~120
Lhcb6	L2	慢 Slow	60
Lhca1	L2 (N1)	非常慢 Very slow	>90
Lhca2	L2	非常慢 Very slow	>90
Lhca3	V1	快 Rapid	10~20
Lhca4	L2	慢 Slow	90~120

中进行^[65-67]。V 的脱环氧化作用强烈依赖于 V 与其在天线蛋白中特异的结合位点之间的亲和力。在天线蛋白缺失的情况下,V 脱环氧化作用的程度和速率均增加,因此认为 V 必须脱离结合位点,VDE 的天然底物是无蛋白结合的 V,脱环氧化反应发生在类囊体膜的反六角相结构区中。另一方面,可以理解为 V 通过与天线蛋白的结合来限制 V 向 Z 的转换。离体叶绿体和突变体研究结果证明,结合在不同天线蛋白上的 V,其脱环氧化反应的速度不同^[58,68]。可归纳成三类(图 3 和表 1):第一类是非蛋白质结合的 V 和结合在 V1 位点(LHC II b 和 *Lhca3*)上的 V 能快速转换成 Z(10 min 左右);第二类是结合在 *Lhcb5*、*Lhcb6* 和 *Lhca4* 的 L2 位点上的 V 转换成 Z 很慢(约需 60 min 左右);第三类是结合在 *Lhcb4*、*Lhca1* 和 *Lhca2* 的 L2 位点上的 V 不能转换成 Z(图 3)。

3.3.2 天线蛋白与玉米黄质环氧化作用 有关天线蛋白影响 Z 转变为 V 的研究很少,因为还没有重组天线蛋白或分离的 ZEP 进行离体条件下的研究,现在所知的仅仅是活体内的一些研究结果。与天线蛋白对 V 脱环氧化反应的影响相比,天线蛋白对 Z 的环氧化作用似乎不一样。在缺失天线蛋白的豌豆^[69]和大麦^[70]突变体中的研究表明,Z 的环氧化速度比野生型减少了 2~10 倍。该结果说明 ZEP 需要天线蛋白结合的 Z 作为底物,而不是膜脂相中的 Z,这和 VDE(需要膜脂相中的底物 V 作为底物)完全不一样。值得指出的是 ZEP 催化的第二步反应

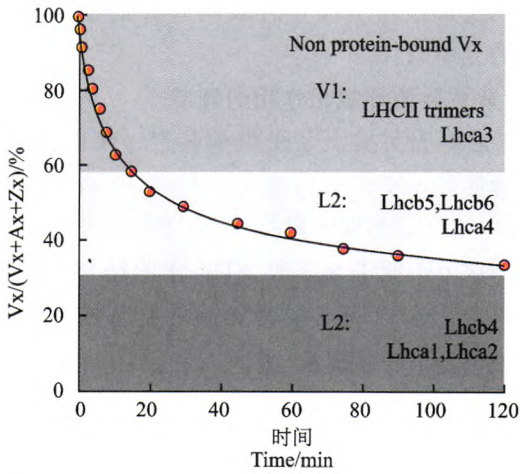


图 3 结合在不同天线蛋白上的 V 的脱环氧化作用^[58]
Non protein-bound Vx. 非蛋白结合的 Vx;
LHC II trimers. LHC II 三聚体
Fig. 3 Time course of V de-epoxidation
in different antenna complexes

(由 A $\rightarrow$ V)速度至多是第一步反应(由 Z $\rightarrow$ A)速度的一半^[69-70],这也和 VDE 催化的反应情况相反。显然,催化紫黄质循环的两个酶的作用机制完全不同,其原因目前还不清楚。

然而 ZEP 的作用机制可从藻类中的硅甲藻黄素(Ddx)循环^[11]得到启发,硅甲藻黄素(Ddx)转换成硅藻黄质(Dtx)仅有一步反应。在硅藻(*Bacillariophyceae*)、金藻(*Crysoophyceae*)、黄藻(*Xanthophyceae*)、定鞭藻(*Haptophyceae*)和甲藻(*Dinophyceae*)这些藻类中只有 Ddx 循环,但在三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)中除 Ddx 循环外,经过持续强光照射后还有紫黄质循环^[71]。与紫黄质循环中脱环氧化反应一样,在 Ddx 循环中 Ddx 脱环氧化形成 Dtx 需要在强光下类囊体腔低 pH 条件下进行,其反应动力学和紫黄质循环中的动力学一样。而 Dtx 回复到 Ddx 的逆反应则受跨膜 pH 梯度的调节,即受光下高 pH 梯度的抑制。在弱光下 Dtx 的环化作用在 15~30 min 内完成^[72],快于紫黄质循环中 Z 的环化作用。

在三角褐指藻中,同时存在紫黄质循环和 Ddx 循环,这样可以直接加以比较^[71]。Ddx 的脱环氧化作用比 V 的脱环氧化作用快 4 倍,Dtx 和 Z 的环氧化动力学相似。而在高等植物中 Z 的环氧化速度很慢,推测其原因可能是 ZEP、底物的可用性、脂环境三种中的一种与三角褐指藻中的不同。因此,需要进一步研究植物中 ZEP 和三角褐指藻中 Dtx 环氧化酶的活性。

3.4 膜脂类的作用

3.4.1 脂-蛋白相互作用 VDE 是类囊体腔中水溶性蛋白,在低 pH 时与类囊体膜结合,而高 pH 时与类囊体膜分离^[14];VDE 通过酶分子 C-末端与类囊体膜结合;VDE 分子中 His 残基在 VDE 与类囊体膜结合过程中起很重要的作用。在低 pH 条件下,该 His 质子化后带电荷,引起 VDE 构象变化,从而调节 VDE 与膜的结合和分离^[73]。另外,在 C-末端的 Glu 残基也有和 His 相似的作用^[31,32,36]。

人们早就知道,在 VDE 提取液中必须要有 MGDG,酶才有活性^[74]。根据 VDE 能与 MGDG 相互作用的特点,人们建立了 VDE 的脂亲和沉淀技术^[37],且用 MGDG 来亲和沉淀 VDE 的效率是其他类囊体膜脂的 4~38 倍。有关 MGDG 能维持 VDE 的活性和亲和沉淀 VDE 的机制直到后来才被搞清楚^[75]。于是认为 VDE 不是随机结合到类囊体膜上,而是结合在富含 MGDG 的地方,且脱环氧化反

应就在此发生^[65]。

另一方面,活体内 ZEP 的催化反应是否需要脂类还不清楚,尽管在体外测定 ZEP 活性时需要在含有 MGDG 和 DGDG 的反应液中进行^[17]。

3.4.2 脂类与膜特性 Yamamoto^[76]等首次提出了离体条件下 MGDG 有利于 V 脱环氧化的解释,认为 V 被包围在由 28 个 MGDG 分子组成的微团中,V 分子可以在微团中通过自由摆动与 VDE 结合,在 VDE 的催化下生成 A,A 仍然不断地摆动,继续在 VDE 的催化下完成第二次脱环氧化反应生成 Z。基于 MGDG 的物理化学特性^[77-78],在水溶液中 MGDG 不可能形成微团,更适合形成反相六角型结构(H_{II} 结构)^[79-80]。

Sprague 等^[81]构建了一个人工卵磷脂(PC)脂质体。该脂质体含有 MGDG 和 V/Ddx,类似于类囊体膜脂。结果表明,H_{II} 结构像在类囊体膜内部一样在人工脂质体的内部^[81]。

在人工脂质体中,V 或 Ddx 的脱环氧化作用依赖于 MGDG/V 或 MGDG/Ddx 的比例。V 在脂质体的双层膜中通过侧向扩散接近 MGDG 区,这样,V 的脱环氧化速率依赖于 V 侧向扩散的速率^[65-66]。由于 H_{II} 结构在 MGDG 区,脱环氧化形成的 A 可自由摆动和运动,这将更有利于 VDE 催化第二次脱环氧化反应生成 Z。用磷脂酰乙醇胺(PE)代替 MGDG 构建的脂质体,也得到了同样的实验结果^[78]。根据 PE 的化学性质,可以认为是脂质体的结构决定了 VDE 的活性,而不是 VDE 与脂的头部基团的相互作用决定 VDE 的活性^[60]。MGDG 和 DGDG 的头部基团是极性而不带电荷的,而 PE 和 PC 含有两性离子的头部。因为在 MGDG 和 PE 构成的人工脂质体中的 VDE 都有活性,所以认为 VDE 通过与脂头部基团形成的氢键(而不是离子相互作用)停泊在脂质体膜上的。

H_{II} 结构中溶解紫黄质循环的色素分子,大约每 20 个 MGDG(或 PE)分子中可溶解 1 个 V 分子。另外,每 100 个 DGDG(或 PC)分子中也能溶解 1 个 V 分子,但 V 在 DGDG(或 PC)形成的脂质体中不能脱环氧化,因为 PC 和 DGDG 不能形成六角状结构,只有在六角状结构中 VDE 才有活性。根据上述结果,可以认为在类囊体膜中 V 的脱环氧化作用在含有 H_{II} 结构的膜脂中进行^[60,65,67]。

V 和 Ddx 脱环氧化的产物 Z 和 Dtx 在调节膜流动性方面起着重要的作用。与胆固醇一样,Z 能调节类囊体膜的物理性质^[82]。Laurdan 荧光光谱

显示,V 转换成 Z 后类囊体膜的有序性增加而出现了“僵化”现象^[83],这可能是叶黄素循环自我调节的一种分子机制。例如,在强光下 Z 或 Dtx 的含量增加,叶黄素循环的底物 V 或 Ddx 在膜中侧向扩散的速度减慢,脱环氧化的速率也随之减慢^[65-67]。

4 紫黄质循环组分转换机理的模型

4.1 PS II /HLC II 超分子结构模型

叶绿体基粒片层上分布着 PS II 色素蛋白复合体、聚光色素蛋白复合体等不同层次的光合色素蛋白^[84-85]。Horton 等^[85]通过对这些不同层次的光合色素蛋白进行组合提出了 PS II /LHC II 超分子结构模型——C₂S₂M₂ 模型(图 4)。目前分离获得可行使电荷分离、质体醌还原和放氧功能的最小光系统 II (PS II)功能单位——PS II 放氧核心复合物(PS II core),它由反应中心 D1 蛋白、D2 蛋白、Cytb559 和 33 kD 锰稳定蛋白、以及核心天线 CP43/CP47 组成。PS II 放氧核心复合物外围的天线蛋白由三聚体 LHC II b(Lhcb1、Lhcb2 和 Lhcb3)和 3 个单体色素蛋白 Lhcb4(CP29)、Lhcb5(CP26)、Lhcb6(CP24)组成。这样就组成了 LHC II /PS II 超分子复合体。该 LHC II /PS II 超分子复合体有多种组合成分,其最小单位含有 2 个 PS II 放氧核心复合物(C₂)和 2 个紧密结合、携带 CP29 和 CP26 的三聚体(S-trimer)LHC II b(S₂),组成了 C₂S₂ 超分子复合体。若再加上 2 个适度结合的、携带 CP24 的三聚体(M-

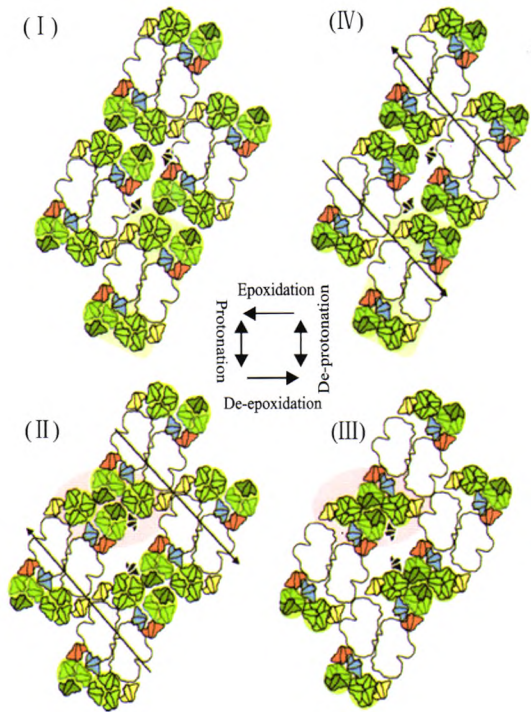


图 5 非光化学淬灭的四状态变构模型^[85]
黑色箭头表示 PsbS 诱导相邻超分子复合体中的 LHC II 构象发生变化并相互靠近,粉红色表示非光化学淬灭(NPQ)的部位
Fig. 5 Hypothetical structural basis of the four-state allosteric conformational change^[85]
PsbS induces a subtle shift in the macrostructure (black arrows) to bring about closer interactions between LHC II subunits that have undergone a conformational change attaining a quenched state; This NPQ locus is highlighted in pink

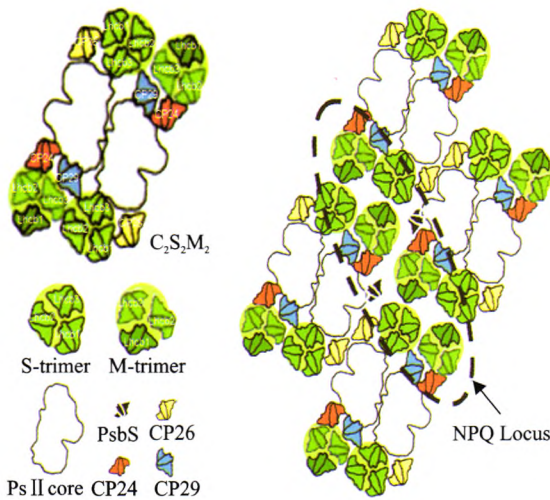


图 4 PS II /HLC II 复合体 C₂S₂M₂ 超复合体结构模型^[85]
S 和 M 分别代表紧密和适度结合的 LHC II
Fig. 4 C₂S₂M₂ supercomplexes of PS II /LHC II complex
S and M refer to strongly and moderately bound LHC II , respectively^[85]

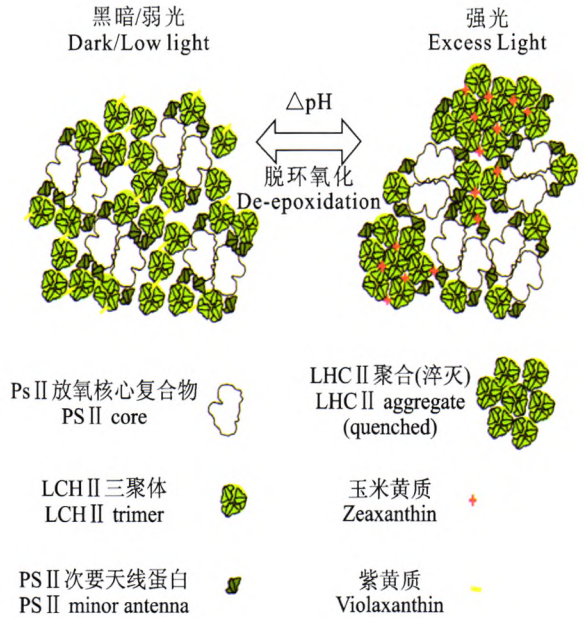


图 6 非光化学淬灭的结构模型^[92]
Fig. 6 Structural model of NPQ^[92]

trimer),则进一步组成了 $C_2S_2M_2$ 超分子复合体。 $C_2S_2M_2$ 超分子复合体是在拟南芥中发现的。

4.2 PsbS 蛋白的作用

Li 等利用拟南芥的一个突变体研究发现^[86],一种色素蛋白(PsbS 蛋白)复合体 CP22(分子量为 22 000),不是有效捕获光能和光合作用所必需,而是耗散过剩光能所必需的。进一步研究表明,PsbS 是脂溶性蛋白,可以在类囊体膜中自由移动^[87],它能可逆地与 PS II 结合或与 LHC II 天线结合^[88]。PsbS 蛋白虽不属于 PS II/LHC II 超分子复合体中的组分,但它能控制 PS II 天线的组成^[89]。因此,PsbS 如同光合细菌细胞膜上的 PufX 蛋白一样起着天线“组织者”的作用^[90]。在 qE(qE 是依赖于能量或跨类囊体膜质子梯度的 NPQ 组分)条件下,PsbS 呈质子化状态,LHC II 天线发生构象变化而成为淬灭状态。这样,PsbS 能迅速而可逆地调节 NPQ 的“开”或“关”^[91]。

4.3 以结构为基础的光保护能量耗散模型

Horton 等^[85]提出了非光化学淬灭的四状态变构模型(图 5),现概述如下。(I) 聚光状态。无光照时,类囊体腔 pH 接近中性。PsbS(图 5 中黑色)位于 PS II/LHC II 复合体的 $C_2S_2M_2$ 超复合体结构外围,PS II/LHC II 复合体呈非质子化的紫黄质结合状态(the nonprotonated violaxanthin-binding state),等待接受光量子。(II) 紫黄质的 qE 状态(violaxanthin qE state)。照光后,类囊体腔 pH 降低(质子化作用),PsbS 诱导(黑色箭头)相邻的超分子复合体中的 LHC II 构象发生变化并相互靠近。同时,紫黄质(V)在 VDE 催化下脱环氧化。 $C_2S_2M_2$ 超分子复合体进入淬灭状态(图 5, II)。(III) 结合玉米黄质的 qE 状态(zeaxanthin binding qE state)。一旦紫黄质经脱环氧化形成玉米黄质,相邻超分子复合体的 LHC II 之间的相互作用得到进一步加强,并导致更深层次的淬灭。(IV) 松弛态淬灭状态(partly locked in the quenched state)。由照光进入黑暗时,类囊体腔逐步去质子化,pH 接近中性。在此过程中,PsbS 的诱导作用逐渐消除、变构后的 LHC II 慢慢恢复天然构象(图 5 IV,黑色箭头,与 II 中箭头相反),玉米黄质在 ZEP 催化下逐渐环氧化生成紫黄质(V)。由于上述物理的、化学的过程进展较慢,在较长时间内 $C_2S_2M_2$ 超分子复合体仍然维持着部分淬灭状态,直到最后完全恢复为原初的聚光状态。

Johnson 等^[92]分别用照光和黑暗菠菜离体叶绿

体为材料,采用冷冻蚀刻电镜(freeze-fracture electron microscopy)和激光共聚焦显微镜(laser confocal microscopy)技术,找到了非光化学淬灭(NPQ)过程中 $C_2S_2M_2$ 超复合体构象变化的直接证据,并进一步证实了 Horton 等^[84]提出的非光化学淬灭的四状态变构模型的准确性。在此基础上,进一步完善了 Horton 的结构模型如图 6。过量光强下,类囊体腔内 pH 下降, ΔpH 激发超分子复合体中 LHC II 的构象发生变化。同时,紫黄质(V)脱环氧化生成玉米黄质(Z),V 的脱环氧化作用导致 LHC II 聚合并与 PS II 分离。

5 结 语

紫黄质循环是光合系统聚光复合体在低光下的聚光状态与高光下的能量耗散状态之间转换的开关。VDE 的活性严格受到类囊体腔 pH 值的调控,只有当类囊体腔 pH 值小于 6.5 时 VDE 才能结合到类囊体膜上,VDE 才被活化,催化 V 转变成 Z,以确保只有在饱和光强下才有 Z 的积累,耗散过量激发能,避免在弱光下产生 Z,消耗激发能。暗适应植物给予饱和光强,可以在 15~30 min 内达到最大脱环氧化的状态^[1]。紫黄质循环组分(V, A 和 Z)与光系统天线蛋白的结合对紫黄质循环的调节和功能的运行是十分必要的。天线蛋白结合着 V 和 Z,V 通过与天线蛋白 L2 位点的结合来限制 V 向 Z 的转换。类囊体膜脂的性质强烈影响紫黄质循环组分(V, A 和 Z)间的转换。一方面,V 的脱环氧化速率依赖于 V 在类囊体膜上的侧向扩散速率,另一方面,VDE 不是随机结合到类囊体膜上,而是结合在富含 MGDG,形成反相六角型结构(H_{II} 结构)的地方,在这个 H_{II} 结构中发生 V 的脱环氧化反应。ZEP 催化 Z 转变成 V,这个过程发生在弱光或暗条件下,ZEP 需要天线蛋白结合的 Z 作为底物,而不是膜脂相中的 Z,这一性质和 VDE 完全不同。

综上所述,在最近几十年中,紫黄质循环的光保护功能得到了充分研究,天线蛋白和膜脂对紫黄质循环的调节作用研究也取得了明显进展,这些结果为阐明植物响应环境胁迫机制提供了重要依据。然而目前关于植物紫黄质循环的调节机制还有很多工作要做,主要表现在:紫黄质循环的热耗散过程中,Z 在 qE 机制中,是直接作用还是间接作用,还存在争论;VDE、ZEP 的催化反应机制仍不很清楚;它们在催化反应过程中是否需要其他辅助因子,也需要进一步研究;紫黄质循环的调节受到多因子、多水平

的调节,如 VDE 的活性要受到类囊体腔 pH 值、天线蛋白的作用、类囊体膜脂的脂质环境、VDE 基因的表达水平等方面的共同影响,虽提出了 V、A、Z 间的转换模型,还需要进一步的实验证明;相对于

VDE 来说,关于 ZEP 活性调节的研究还很少。另外,紫黄质循环过程还受到高盐、高温、低温、干旱、ABA 等外界环境因子的影响,使相关研究变得更为复杂,因此还需要科学研究工作者不懈努力。

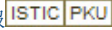
参考文献:

- [1] JAHNS P, HOLZWARTH A R. The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2012, 1817: 182—193.
- [2] KOTABOVÁ E, KANA R, JAREŠOVÁ J, *et al.* Non-photochemical fluorescence quenching in *Chromera velia* is enabled by fast violaxanthin de-epoxidation [J]. *FEBS Letters*, 2011, 585: 1 941—1 945.
- [3] FOYER C H, HARBINSON J. Relationship between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis [C]// FRANK H A, YOUNG A J, BRITTON G, *et al.* The photochemistry of carotenoids. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2004, 8: 305—325.
- [4] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species [J]. *Planta*, 1996, 198: 460—470.
- [5] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, 43: 599—626.
- [6] GILMORE A M. Xanthophyll cycle-dependent nonphotochemical quenching in photosystem II: mechanistic insights gained from *Arabidopsis thaliana* L. mutants that lack violaxanthin deepoxidase activity and/or lutein [J]. *Photosynthesis Research*, 2001, 67: 89—101.
- [7] SARRY J E, MONTILLET J L, SAUVAIRE Y, *et al.* The protective function of the xanthophyll cycle in photosynthesis [J]. *FEBS*, 1994, 353: 147—150.
- [8] RUBAN A V, JOHNSON M P. Xanthophylls as modulators of membrane protein function [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2010, 504: 78—85.
- [9] SIEFERMANN-HARMS D. Carotenoids in photosynthesis. I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1985, 811: 325—335.
- [10] STRANSKY H, HAGER A. Carotenoid pattern and occurrence of light induced xanthophyll cycle in various classes of algae [J]. *Arch. Mikrobiol.*, 1970, 73: 315—323.
- [11] BUNGARD R A, RUBAN A V, HIBBERD J M, *et al.* Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophyll cycle in plants [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96: 1 135—1 139.
- [12] GARCÍA-PLAZAOLA J I, MATSUBARA S, OSMOND C B. The lutein epoxide cycle in higher plants: its relationships to other xanthophyll cycles and possible functions [J]. *Funct. Plant Biol.*, 2007, 34: 759—773.
- [14] HAGER A, HOLOCHER K. Localization of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin deepoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a light-dependent pH decrease [J]. *Planta*, 1994, 192: 581—589.
- [15] YAMAMOTO H Y, WANG Y, KAMITE L. Chloroplast absorbance change from violaxanthin deepoxidation. A possible component of 515 nm changes [J]. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 1971, 42: 37—42.
- [16] SIEFERMANN-HARMS D. The xanthophyll cycle in higher plants [M]// TEVINI T, LICHTENTHALER H K. Lipids and lipid polymers in higher plants. Springer, Berlin, 1977: 218—230.
- [17] BOUVIER F, HARLINGUE A, HUGUENEY P, *et al.* Xanthophyll biosynthesis: cloning, expression, functional reconstitution, and regulation of β -cyclohexenyl carotenoid epoxidase from pepper (*Capsicum annuum*) [J]. *J. Biol. Chem.*, 1996, 271: 28 861—28 867.
- [18] MARIN E, NUSSAUME L, QUESADA A, *et al.* Molecular identification of zeaxanthin epoxidase of *Nicotiana glauca*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana* [J]. *EMBO J.*, 1996, 15: 2 331—2 342.
- [19] ADAMS W W, DEMMIG-ADAMS B, ROSENSTIEL T N, *et al.* Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants [J]. *Plant Biol.*, 2002, 4: 545—557.
- [20] REINHOLD C, NICZYPORUK S, BERAN K C, *et al.* Short-term down-regulation of zeaxanthin epoxidation in *Arabidopsis thaliana* in response to photo-oxidative stress conditions [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2008, 1 777: 462—469.
- [21] DEMMIG B, WINTER K, KRÜGER A, *et al.* Photoinhibition and zeaxanthin information in intact leaves. A possible role of the xantho-

- phyll cycle in the dissipation of excess light[J]. *Plant Physiol.*, 1987, 84: 218—224.
- [22] NIYOGI K K, BJÖRKMAN O, GROSSMAN A R. Chlamydomonas xanthophyll cycle mutants identified by video imaging of chlorophyll fluorescence quenching[J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 1 369—1 380.
- [23] NIYOGI K K, GROSSMAN A R, BJÖRKMAN O. *Arabidopsis* mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion[J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 1 121—1 134.
- [24] HAVAUX M, NIYOGI K K. The violaxanthin cycle protects plants from photo-oxidative damage by more than one mechanism[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96: 8 762—8 767.
- [25] JOHNSON M P, HAVAUX M, TRIANTAPHYLIDIS C, *et al.* Elevated zeaxanthin bound to oligomeric LHC II enhances the resistance of *Arabidopsis* to photooxidative stress by a lipid-protective, antioxidant mechanism[J]. *J. Biol. Chem.*, 2007, 282: 22 605—22 618.
- [26] VERHOEVEN A S, ADAMS III W W, DEMMIG-ADAMS B. Close relationship between the state of the xanthophyll cycle pigments and photosystem II efficiency during recovery from winter stress[J]. *Physiol. Plant*, 1996, 96: 567—576.
- [27] JAHNS P, MIEHE B. Kinetic correlation of recovery from photoinhibition and zeaxanthin epoxidation[J]. *Planta*, 1996, 198: 202—210.
- [28] KOSTECKA-GUGALA A, LATOWSKI D, STRZALKA K. Thermotropic phase behaviour of alpha-dipalmitoyl phosphatidylcholine multibilayers is influenced to various extents by carotenoids containing different structural features-evidence from differential scanning calorimetry[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2003, 1 609: 193—202.
- [29] PASCAL A A, LIU Z F, BROESS K, *et al.* Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting[J]. *Nature*, 2005, 436: 134—137.
- [30] BUGOS R C, HIEBER A D, YAMAMOTO H Y. Xanthophyll cycle enzymes are members of the lipocalin family, the first identified from plants[J]. *J. Biol. Chem.*, 1998, 273: 15 321—15 324.
- [31] HIEBER A D, BUGOS R C, YAMAMOTO H Y. Plant lipocalins: violaxanthin de-epoxidase and zeaxanthin epoxidase[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2000, 1 482: 84—91.
- [32] GRZYB J, LATOWSKI D, STRZALKA K. Lipocalins—a family portrait[J]. *J. Plant Physiol.*, 2006, 163: 895—915.
- [33] FLOWER D R, NORTH A C T, SANSOM C E. The lipocalin protein family: structural and sequence overview[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2000, 1 482: 9—24.
- [34] NEWCOMER M E, JONES T A, AQVIST J, *et al.* The 3-dimensional structure of retinol-binding protein[J]. *EMBO J.*, 1984, 3: 1 451—1 454.
- [35] PERVAIZ S, BREW K. Homology of beta-lactoglobulin, serum retinol-binding protein, and protein HC[J]. *Science*, 1985, 228: 335—337.
- [36] BUGOS R C, YAMAMOTO H Y. Molecular cloning of violaxanthin de-epoxidase from romaine lettuce and expression in *Escherichia coli* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, 93: 6 320—6 325.
- [37] ROCKHOLM D C, YAMAMOTO H Y. Violaxanthin de-epoxidase: purification of a 43-kilodalton luminal protein from lettuce by lipid-affinity precipitation with monogalactosyldiacylglyceride[J]. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 697—703.
- [38] ARVIDSSON P O, BRATT C E, CARLSSON M, *et al.* Purification and identification of the violaxanthin deepoxidase as a 43 kDa protein [J]. *Photosynth Res.*, 1996, 49: 119—129.
- [39] YAMAMOTO H Y, KAMITE L. The effects of dithiothreitol in violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500-nm region [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1972, 267: 538—543.
- [40] FROMMOLT R, GOSS R, WILHELM C. The de-epoxidase and epoxidase reactions of *Mantoniella squamata* (Prasinophyceae) exhibit different substrate-specific reaction kinetics compared to spinach[J]. *Planta*, 2001, 213: 446—456.
- [41] SIEFERMANN D, YAMAMOTO H Y. NADPH and oxygen-dependent epoxidation of zeaxanthin in isolated chloroplasts[J]. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 1975, 62: 456—461.
- [42] YAMAMOTO H Y. Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher-plants[J]. *Pure Appl. Chem.*, 1979, 51: 639—648.
- [43] BRATT C E, ARVIDSSON P O, CARLSSON M, *et al.* Regulation of violaxanthin de-epoxidase activity by pH and ascorbate concentration[J]. *Photosynth. Res.*, 1995, 45: 169—175.
- [44] SCHÖNER S, KRAUSE G H. Protective systems against active oxygen species in spinach: response to cold-acclimation in excess light [J]. *Planta*, 1990, 180: 383—389.
- [45] FOYER C H. Ascorbic acid[C]//ALSCHER R G, HESS J L. Antioxidants in higher plants. CRC Press, Boca Raton, 1993: 312—358.
- [46] ESKLING M, ARVIDSSON P O, ÅKERLUND H E. The xanthophyll cycle, its regulation and components[J]. *Physiol. Plant*, 1997, 100: 806—816.
- [47] SAGA G, GIORGETTI A, FUFUZAN C, *et al.* Mutation analysis of violaxanthin de-epoxidase identifies substrate-binding sites and resi-

- dues involved in catalysis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2010, 285: 23 763—23 770.
- [48] HAVAUX M, BONFILS J P, LUTZ C, *et al.* Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the *npq1 Arabidopsis* mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase[J]. *Plant Physiol.*, 2000, 124: 273—284.
- [49] KALITUHO L, BERAN K C, JAHNS P. The transiently generated nonphotochemical quenching of excitation energy in *Arabidopsis* leaves is modulated by zeaxanthin[J]. *Plant Physiol.*, 2007, 143: 1 861—1 870.
- [50] PÉREZ-BUENO M L, JOHNSON M P, ZIA A, *et al.* The Lhcb protein and xanthophyll composition of the light harvesting antenna controls the Δ pH-dependency of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*[J]. *FEBS Lett.*, 2008, 582: 1 477—1 482.
- [51] LOKSTEIN H, TIAN L, POLLE J E W, *et al.* Xanthophyll biosynthetic mutants of *Arabidopsis thaliana*: altered nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence is due to changes in photosystem II antenna size and stability[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2002, 1 553: 309—319.
- [52] DALL'OSTO L, CAFFARRI S, BASSI R A. Mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26[J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 1 217—1 232.
- [53] PFÜNDEL E E, DILLEY R A. The pH dependence of violaxanthin deepoxidation in isolated pea chloroplasts[J]. *Plant Physiol.*, 1993, 10: 65—71.
- [54] JAHNS P, GRAF M, MUNEKAGE Y, *et al.* Single point mutation in the Rieske iron sulfur subunit of cytochrome b(6)/f leads to an altered pH dependence of plastoquinol oxidation in *Arabidopsis*[J]. *FEBS Lett.*, 2002, 519: 99—102.
- [55] CONKLIN P L, SARACCO S A, NORRIS S R, *et al.* Identification of ascorbic acid-deficient *Arabidopsis thaliana* mutants[J]. *Genetics*, 2000, 154: 847—856.
- [56] MÜLLER-MOULE P, HAVAUX M, NIYOGI K K. Zeaxanthin deficiency enhances the high light sensitivity of an ascorbate-deficient mutant of *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 133: 748—760.
- [57] MOROSINOTTO T, CAFFARRI S, DALL L, *et al.* Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids[J]. *Physiol. Plant*, 2003, 119: 347—354.
- [58] WEHNER A, GRASSES T, JAHNS P. De-epoxidation of violaxanthin in the minor antenna proteins of photosystem II, LHCB4, LHCB5, and LHCB6[J]. *J. Biol. Chem.*, 2006, 281: 21 924—21 933.
- [59] NORTH H M, FREY A, BOUTIN J P, *et al.* Analysis of xanthophyll cycle gene expression during the adaptation of *Arabidopsis* to excess light and drought stress: changes in RNA steady-state levels do not contribute to short-term responses[J]. *Plant Sci.*, 2005, 169: 115—124.
- [60] LATOWSKI D, AKERLUND H E, STRZALKA K. Violaxanthin de-epoxidase, the xanthophyll cycle enzyme, requires lipid inverted hexagonal structures for its activity[J]. *Biochemistry*, 2004, 43: 4 417—4 420.
- [61] TAKAHASHI H, WATANABE A, TANAKA A, *et al.* Chloroplast NAD kinase is essential for energy transduction through the xanthophyll cycle in photosynthesis[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2006, 47: 1 678—1 682.
- [62] ÖQUIST G, HUNER N P A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants[J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2003, 54: 329—355.
- [63] DEKKER J P, BOEKEMA E J. Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2005, 1 706: 12—39.
- [64] CROCE R, MOROSINOTTO T, CASTELLETTI S, *et al.* The Lhca antenna complexes of higher plants photosystem I[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2002, 1 556: 29—40.
- [65] LATOWSKI D, KRUK J, BURDA K, *et al.* Kinetics of violaxanthin de-epoxidation by violaxanthin de-epoxidase, a xanthophyll cycle enzyme, is regulated by membrane fluidity in model lipid bilayers[J]. *Eur. J. Biochem.*, 2002, 269: 4 656—4 665.
- [66] LATOWSKI D, BURDA K, STRZALKA K. A mathematical model describing kinetics of conversion of violaxanthin to zeaxanthin via intermediate antheraxanthin by the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase[J]. *J. Theor. Biol.*, 2000, 206: 507—514.
- [67] GOSS R, LOHR M, LATOWSKI D, *et al.* Role of hexagonal structure-forming lipids in diadinoxanthin and violaxanthin solubilization and de-epoxidation[J]. *Biochemistry*, 2005, 44: 4 028—4 036.
- [68] JOHNSON M P, DAVISON P A, RUBAN A V, *et al.* The xanthophyll cycle pool size controls the kinetics of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*[J]. *FEBS Lett.*, 2008, 582: 259—263.
- [69] JAHNS P. The xanthophyll cycle in intermittent light grown pea plants: possible functions of chlorophyll a/b binding proteins[J]. *Plant Physiol.*, 1995, 108: 149—156.
- [70] HÄRTEL H, LOKSTEIN H, GRIMM B, *et al.* Kinetic studies on the xanthophyll cycle in barley leaves (influence of antenna size and re-

- lations to nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching[J]. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 471–482.
- [71] LOHR M, WILHELM C. Algae displaying the diadinoxanthin cycle also possess the violaxanthin cycle[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96: 8 784–8 789.
- [72] GOSS R, PINTO E A, WILHELM C, *et al.* The importance of a highly active and delta pH-regulated diatoxanthin epoxidase for the regulation of the PSII antenna function in diadinoxanthin cycle containing algae[J]. *J. Plant Physiol.*, 2006, 163: 1 008–1 021.
- [73] GISSELSSON A, SZILAGYI A, AKERLUND H E. Role of histidines in the binding of violaxanthin de-epoxidase to the thylakoid membrane as studied by site directed mutagenesis[J]. *Physiol. Plant*, 2004, 122: 337–343.
- [74] SIEFERMANN D, YAMAMOTO H Y. Properties of NADPH and oxygen-dependent zeaxanthin epoxidation in isolated chloroplasts[J]. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1975, 171: 70–77.
- [75] LATOWSKI D, KOSTECKA A, STRZALKA K. Effect of monogalactosyldiacylglycerol and other thylakoid lipids on violaxanthin de-epoxidation in liposomes[J]. *Biochem. Soc. Trans.*, 2000, 28: 810–812.
- [76] YAMAMOTO H Y, HIGASHI R M. Violaxanthin de-epoxidase: lipid composition and substrate specificity[J]. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1978, 190: 514–522.
- [77] FINER E G, DARKE A. Phospholipid hydration studied by deuterium magnetic-resonance spectroscopy[J]. *Chem. Phys. Lipids*, 1974, 12: 1–16.
- [78] SEN A, HUI S W. Direct measurement of headgroup hydration of polar lipids in inverted micelles[J]. *Chem. Phys. Lipids*, 1988, 49: 179–184.
- [79] SHIPLEY G G, GREEN J P, NICHOLS B W. Phase behavior of monogalactosyl, digalactosyl, and sulfoquinovosyl diglycerides[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1973, 311: 531–544.
- [80] SEN A, WILLIAMS W P, QUINN P J. The structure and thermotropic properties of pure 1, 2-diacylgalactosylglycerols in aqueous systems[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1981, 663: 380–389.
- [81] SPRAGUE S G, STAEHELIN L A. Effects of reconstitution method on the structural organization of isolated chloroplast membrane lipids[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1984, 777: 306–322.
- [82] GRUSZECKI W I, STRZALKA K. Does the xanthophyll cycle take part in the regulation of fluidity of the thylakoid membrane[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1991, 1 060: 310–314.
- [83] SZILAGYI A, SELSTAM E, AKERLUND H E. Laurdan fluorescence spectroscopy in the thylakoid bilayer: the effect of violaxanthin to zeaxanthin conversion on the galactolipid dominated lipid environment[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2008, 1 778: 348–355.
- [84] YAKUSHEVSKA A E, JENSEN P E, KEEGSTRA W, *et al.* Supermolecular organization of photosystem II and its associated light-harvesting antenna in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Eur. J. Biochem.*, 2001, 268: 6 020–6 028.
- [85] 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]. *FEBS J.*, 2008, 275: 1 069–1 079.
- [86] LI X P, BJORKMAN O, SHIH C, *et al.* A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting[J]. *Nature*, 2000, 403: 391–395.
- [87] TEARDO E, DE LAURETO P P, BERGANTINO E, *et al.* Evidences for interaction of PsbS with photosynthetic complexes in maize thylakoids[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2007, 1767: 703–711.
- [88] BERGANTINO E, SEGALIA A, BRUNETTA A, *et al.* Light- and pH dependent structural changes in the PsbS protein of photosystem II[J]. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2003, 100: 15 265–15 270.
- [89] KISS A Z, RUBAN A V, HORTON P. The PsbS protein controls the organisation of the photosystem II antenna in higher plant thylakoid membranes[J]. *J. Biol. Chem.*, 2008, 283: 3 972–3 978.
- [90] SIEBERT C A, QIAN P, FOTIADIS D, *et al.* The role of PufX in the molecular architecture of photosynthetic membranes in *Rhodobacter sphaeroides*[J]. *EMBO J.*, 2004, 23: 690–700.
- [91] KULHEIM C, AGREN J, JANSSON S. Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field[J]. *Science*, 2002, 297: 91–93.
- [92] JOHNSON M P, GORAL T K, DUFFY C D P, *et al.* Photoprotective energy dissipation involves the reorganization of photosystem II light-harvesting complexes in the grana membranes of spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell*, 2011, 23: 1 468–1 479.

作者: 朱素琴, 夏树林, 许献, 卢颖, 季本华, 梁建生, ZHU Suqin, XIA Shulin, XU Xian, LU Ying, JI Benhua, LIANG Jiansheng
作者单位: 朱素琴, 夏树林, 许献, 卢颖, 季本华, ZHU Suqin, XIA Shulin, XU Xian, LU Ying, JI Benhua(南通大学生命科学学院, 江苏南通, 226007), 梁建生, LIANG Jiansheng(南方科技大学, 广东深圳, 518055)
刊名: 西北植物学报 
英文刊名: Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica
年, 卷(期): 2013, 33(1)

参考文献(91条)

1. JAHNS P;HOLZWARTH A R [The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II](#) 2012
2. KOTABOV(aA. E;KANA R;JARESOVA J [Non-photochemical fluorescence quenching in Chromera velia is enabled by fast violaxanthin de-epoxidation](#) 2011
3. FOYER C H;HARBINSON J [Relationship between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis](#) 2004
4. DEMMIG-ADAMS B;ADAMS W W III [Xanthophyll cycle and light stress in nature:uniform response to excess direct sunlight among higher plant species](#)[外文期刊] 1996(3)
5. DEMMIG-ADAMS B;ADAMS W W III [Photoprotection and other responses of plants to high light stress](#) 1992
6. GILMORE A M [Xanthophyll cycle-dependent nonphotochemical quenching in photosystem II:mechanistic insights gained from Arabidopsis thaliana L. mutants that lack violaxanthin deepoxidase activity and/or lutein](#) 2001
7. SARRY J E;MONTILLET J L;SAUVAIRE Y [The protective function of the xanthophyll cycle in photosynthesis](#) 1994
8. RUBAN A V;JOHNSON M P [Xanthophylls as modulators of membrane protein function](#) 2010
9. SIEFERMANN-HARMS D [Carotenoids in photosynthesis. I Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function](#) 1985
10. STRANSKY H;HAGER A [Carotenoid pattern and occurrence of light induced xanthophyll cycle in various classes of algae](#) 1970
11. BUNGARD R A;RUBAN A V;HIBBERD J M [Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophyll cycle in plants](#) 1999
12. GARCIA-PLAZAOLA J I;MATSUBARA S;OSMOND C B [The lutein epoxide cycle in higher plants:its relationships to other xanthophyll cycles and possible functions](#) 2007
13. HAGER A;HOLOCHER K [Localization of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin deepoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a light-dependent pH decrease](#) 1994
14. YAMAMOTO H Y;WANG Y;KAMITE L [Chloroplast absorbance change from violaxanthin deepoxidation. A possible component of 515 nm changes](#) 1971
15. SIEFERMANN-HARMS D [The xanthophyll cycle in higher plants](#) 1977
16. BOUVIER F;HARLINGUE A;HUGUENEY P [Xanthophyll biosynthesis:cloning, expression, functional reconstitution, and regulation of \$\beta\$ -cyclohexenyl carotenoid epoxidase from pepper \(*Capsicum annuum*\)](#) 1996
17. MARIN E;NUSSAUME L;QUESADA A [Molecular identification of zeaxanthin epoxidase of *Nicotiana glauca*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana*](#) 1996
18. ADAMS W W;DEMMIG-ADAMS B;ROSENSTIEL T N [Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants](#) 2002
19. REINHOLD C;NICZYPORUK S;BERAN K C [Short-term down-regulation of zeaxanthin epoxidation in *Arabidopsis thaliana* in response to photo-oxidative stress conditions](#) 2008
20. DEMMIG B;WINTER K;KR(U)GER A [Photoinhibition and zeaxanthin information in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light](#) 1987
21. NIYOGI K K;BJORKMAN O;GROSSMAN A R [Chlamydomonas xanthophyll cycle mutants identified by video imaging of chlorophyll fluorescence quenching](#) 1997

22. [NIYOGI K K;GROSSMAN A R;BJ\(O\)RKMAN O Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion 1998](#)
23. [HAVAUX M;NIYOGI K K The violaxanthin cycle protects plants from photo-oxidative damage by more than one mechanism 1999](#)
24. [JOHNSON M P;HAVAUX M;TRIANAPHYLLOIDES C Elevated zeaxanthin bound to oligomeric LHC II enhances the resistance of Arabidopsis to photooxidative stress by a lipid-protective, antioxidant mechanism 2007](#)
25. [VERHOEVEN A S;ADAMS III W W;DEMMIG-ADAMS B Close relationship between the state of the xanthophyll cycle pigments and photosystem II efficiency during recovery from winter stress 1996](#)
26. [JAHNS P;MIEHE B Kinetic correlation of recovery from photoinhibition and zeaxanthin epoxidation\[外文期刊\] 1996\(2\)](#)
27. [KOSTECKA-GUGALA A;LATOWSKI D;STRZALKA K Thermotropic phase behaviour of alpha-dipalmitoyl phosphatidylcholine multibilayers is influenced to various extents by carotenoids containing different structural features-evidence from differential scanning calorimetry 2003](#)
28. [PASCAL A A;LIU Z F;BROESS K Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light harvesting 2005](#)
29. [BUGOS R C;HIEBER A D;YAMAMOTO H Y Xanthophyll cycle enzymes are members of the lipocalin family, the first identified from plants 1998](#)
30. [HIEBER A D;BUGOS R C;YAMAMOTO H Y Plant lipocalins: violaxanthin de-epoxidase and zeaxanthin epoxidase 2000](#)
31. [GRZYB J;LATOWSKI D;STRZALKA K Lipocalins-a family portrait 2006](#)
32. [FLOWER D R;NORTH A C T;SANSOM C E The lipocalin protein family: structural and sequence overview 2000](#)
33. [NEWCOMER M E;JONEST A;AQVIST J The 3-dimensional structure of retinol-binding protein 1984](#)
34. [PERVAIZ S;BREW K Homology of beta-lactoglobulin, serum retinol-binding protein, and protein HC 1985](#)
35. [BUGOS R C;YAMAMOTO H Y Molecular cloning of violaxanthin de-epoxidase from romaine lettuce and expression in Escherichia coli\[外文期刊\] 1996\(13\)](#)
36. [ROCKHOLM D C;YAMAMOTO H Y Violaxanthin de-epoxidase: purification of a 43-kilodalton luminal protein from lettuce by lipid affinity precipitation with monogalactosyldiacylglyceride 1996](#)
37. [ARVIDSSON P O;BRATT C E;CARLSSON M Purification and identification of the violaxanthin deepoxidase as a 43 kDa protein 1996](#)
38. [YAMAMOTO H Y;KAMITE L The effects of dithiothreitol in violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500-nm region 1972](#)
39. [FROMMOLT R;GOSS R;WILHELM C The de-epoxidase and epoxidase reactions of Mantiella squamata \(Prasinophyceae\) exhibit different substrate-specific reaction kinetics compared to spinach 2001](#)
40. [SIEFERMANN D;YAMAMOTO H Y NADPH and oxygen-dependent epoxidation of zeaxanthin in isolated chloroplasts 1975](#)
41. [YAMAMOTO H Y Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher-plants 1979](#)
42. [BRATT C E;ARVIDSSON P O;CARLSSON M Regulation of violaxanthin de-epoxidase activity by pH and ascorbate concentration 1995](#)
43. [SCH\(O\)NER S;KRAUSE G H Protective systems against active oxygen species in spinach: response to cold-acclimation in excess light 1990](#)
44. [FOYER C H Ascorbic acid 1993](#)
45. [ESKLING M;ARVIDSSON P O;AKERLUND H E The xanthophyll cycle, its regulation and components 1997](#)
46. [SAGA G;GIORGETTI A;FUFEZAN C Mutation analysis of violaxanthin de-epoxidase identifies substrate-binding sites and residues involved in catalysis 2010](#)
47. [HAVAUX M;BONFILS J P;LUTZ C Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf](#)

developmental stage in the npq1 Arabidopsis mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase[外文期刊] 2000(1)

48. KALITUHO L;BERAN K C;JAHNS P The transiently generated nonphotochemical quenching of excitation energy in Arabidopsis leaves is modulated by zeaxanthin[外文期刊] 2007

49. P(E)REZ-BUENO M L;JOHNSON M P;ZIA A The Lhcb protein and xanthophyll composition of the light harvesting antenna controls the Δ pH-dependency of non-photochemical quenching in Arabidopsis thaliana 2008

50. LOKSTEIN H;TIAN L;POLLE J E W Xanthophyll biosynthetic mutants of Arabidopsis thaliana: altered nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence is due to changes in photosystem II antenna size and stability 2002

51. DALLOSTO L;CAFFARRI S;BASSI R A Mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26 2005

52. PF(U)NDEL E E;DILLEY R A The pH dependence of violaxanthin deepoxidation in isolated pea chloroplasts 1993

53. JAHNS P;GRAF M;MUNEKAGE Y Single point mutation in the Rieske iron sulfur subunit of cytochrome b(6)/f leads to an altered pH dependence of plastoquinol oxidation in Arabidopsis 2002

54. CONKLIN P L;SARACCO S A;NORRIS S R Identification of ascorbic acid-deficient Arabidopsis thaliana mutants 2000

55. MULLER-MOULE P;HAHAUX M;NIYOGI K K Zeaxanthin deficiency enhances the high light sensitivity of an ascorbate-deficient mutant of Arabidopsis[外文期刊] 2003(2)

56. MOROSINOTTO T;CAFFARRI S;DALL L Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids[外文期刊] 2003(3)

57. WEHNER A;GRASSES T;JAHNS P De-epoxidation of violaxanthin in the minor antenna proteins of photosystem II, LHCB4, LHCB5, and LHCB6 2006

58. NORTH H M;FREY A;BOUTIN J P Analysis of xanthophyll cycle gene expression during the adaptation of Arabidopsis to excess light and drought stress: changes in RNA steady-state levels do not contribute to short-term responses 2005

59. LATOWSKI D;AKERLUND H E;STRZALKA K Violaxanthin de-epoxidase, the xanthophyll cycle enzyme, requires lipid inverted hexagonal structures for its activity 2004

60. TAKAHASHI H;WATANABE A;TANAKA A Chloroplast NAD kinase is essential for energy transduction through the xanthophyll cycle in photosynthesis 2006

61. OQUIST G;HUNER N P A Photosynthesis of overwintering evergreen plants 2003

62. DEKKER J P;BOEKEMA E J Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants 2005

63. CROCE R;MOROSINOTTO T;CASTELLETTI S The Lhca antenna complexes of higher plants photosystem I 2002

64. LATOWSKI D;KRUK J;BURDA K Kinetics of violaxanthin de-epoxidation by violaxanthin de-epoxidase, a xanthophyll cycle enzyme, is regulated by membrane fluidity in model lipid bilayers 2002

65. LATOWSKI D;BURDA K;STRZALKA K A mathematical model describing kinetics of conversion of violaxanthin to zeaxanthin via intermediate antheraxanthin by the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase[外文期刊] 2000(4)

66. GOSS R;LOHR M;LATOWSKI D Role of hexagonal structure-forming lipids in diadinoxanthin and violaxanthin solubilization and de-epoxidation[外文期刊] 2005(10)

67. JOHNSON M P;DAVISON P A;RUBAN A V The xanthophyll cycle pool size controls the kinetics of non-photochemical quenching in Arabidopsis thaliana 2008

68. JAHNS P The xanthophyll cycle in intermittent light grown pea plants: possible functions of chlorophyll a/b binding proteins 1995

69. H(A)RTEL H;LOKSTEIN H;GRIMM B Kinetic studies on the xanthophyll cycle in barley leaves (influence of antenna size and relations to nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching) 1996

如何学习天线设计

天线设计理论晦涩高深, 让许多工程师望而却步, 然而实际工程或实际工作中在设计天线时却很少用到这些高深晦涩的理论。实际上, 我们只需要懂得最基本的天线和射频基础知识, 借助于 HFSS、CST 软件或者测试仪器就可以设计出工作性能良好的各类天线。

易迪拓培训(www.edatop.com)专注于微波射频和天线设计人才的培养, 推出了一系列天线设计培训视频课程。我们的视频培训课程, 化繁为简, 直观易学, 可以帮助您快速学习掌握天线设计的真谛, 让天线设计不再难...



HFSS 天线设计培训课程套装

套装包含 6 门视频课程和 1 本图书, 课程从基础讲起, 内容由浅入深, 理论介绍和实际操作讲解相结合, 全面系统的讲解了 HFSS 天线设计的全过程。是国内最全面、最专业的 HFSS 天线设计课程, 可以帮助你快速学习掌握如何使用 HFSS 软件进行天线设计, 让天线设计不再难...

课程网址: <http://www.edatop.com/peixun/hfss/122.html>

CST 天线设计视频培训课程套装

套装包含 5 门视频培训课程, 由经验丰富的专家授课, 旨在帮助您从零开始, 全面系统地学习掌握 CST 微波工作室的功能应用和使用 CST 微波工作室进行天线设计实际过程和具体操作。视频课程, 边操作边讲解, 直观易学; 购买套装同时赠送 3 个月在线答疑, 帮您解答学习中遇到的问题, 让您学习无忧。

详情浏览: <http://www.edatop.com/peixun/cst/127.html>



13.56MHz NFC/RFID 线圈天线设计培训课程套装

套装包含 4 门视频培训课程, 培训将 13.56MHz 线圈天线设计原理和仿真设计实践相结合, 全面系统地讲解了 13.56MHz 线圈天线的工作原理、设计方法、设计考量以及使用 HFSS 和 CST 仿真分析线圈天线的具体操作, 同时还介绍了 13.56MHz 线圈天线匹配电路的设计和调试。通过该套课程的学习, 可以帮助您快速学习掌握 13.56MHz 线圈天线及其匹配电路的原理、设计和调试...

详情浏览: <http://www.edatop.com/peixun/antenna/116.html>



关于易迪拓培训：

易迪拓培训(www.edatop.com)由数名来自于研发第一线的资深工程师发起成立，一直致力和专注于微波、射频、天线设计研发人才的培养；后于 2006 年整合合并微波 EDA 网(www.mweda.com)，现已发展成为国内最大的微波射频和天线设计人才培养基地，成功推出多套微波射频以及天线设计经典培训课程和 ADS、HFSS 等专业软件使用培训课程，广受客户好评；并先后与人民邮电出版社、电子工业出版社合作出版了多本专业图书，帮助数万名工程师提升了专业技术能力。客户遍布中兴通讯、研通高频、埃威航电、国人通信等多家国内知名公司，以及台湾工业技术研究院、永业科技、全一电子等多家台湾地区企业。

我们的课程优势：

- ※ 成立于 2004 年，10 多年丰富的行业经验
- ※ 一直专注于微波射频和天线设计工程师的培养，更了解该行业对人才的要求
- ※ 视频课程、既能达到了现场培训的效果，又能免除您舟车劳顿的辛苦，学习工作两不误
- ※ 经验丰富的一线资深工程师主讲，结合实际工程案例，直观、实用、易学

联系我们：

- ※ 易迪拓培训官网：<http://www.edatop.com>
- ※ 微波 EDA 网：<http://www.mweda.com>
- ※ 官方淘宝店：<http://shop36920890.taobao.com>