

植物质体末端氧化酶的分子特性与生理学功能

钱昱琪*, 王丹凤*, 付爱根**

西北大学生命科学学院, 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 陕西省生物技术重点实验室, 西安710069

摘要:传统的观点认为耗氧的呼吸电子传递链存在于线粒体中, 放氧的光合电子传递链位于叶绿体中。质体末端氧化酶(plastid terminal oxidase, PTOX)的发现证实叶绿体中也存在着一条耗氧的呼吸电子传递途径。本文从拟南芥的*immutans*条斑突变体入手, 回顾了PTOX的发现历史, 简单介绍了PTOX基因的特性和PTOX蛋白的结构与活性, 重点论述了PTOX对植物的光保护作用、类胡萝卜素的生物合成、叶绿体的早期发育等重要过程中的生理作用。

关键词:质体末端氧化酶; 叶绿体呼吸; 条斑化突变体; 叶绿体发育

质体是植物细胞特有的细胞器。根据发育时间和组织定位的不同, 质体可分为叶绿体、有色体、黄化体、白色体、淀粉体、蛋白体、油体等。各种质体都由分生组织中的原质体发育而来, 彼此之间可以相互转换。质体起源于生命演化早期的一次内共生事件, 其前身是原始的蓝细菌(Leister 2003)。叶绿体是最重要的质体, 是光合作用发生的场所。由于起源于原核的蓝细菌, 叶绿体拥有一套原核的遗传系统, 被称之为半自主细胞器(Cavalier-Smith 2002)。植物细胞中另一个半自主细胞器是线粒体, 它是呼吸作用的场所, 来源于古老的 α -变形菌(α -proteobacteria) (Siedow和Umbach 1995; Mackenzie和MacIntosh 1999)。叶绿体和线粒体都是能源细胞器, 对维护植物细胞的生命与功能有不可或缺的作用。

1 叶绿体呼吸电子传递链的概念

叶绿体中发生的是放氧光合作用, 其光反应过程主要由位于叶绿体类囊体膜上的光合电子传递链(photosynthetic electron transfer chain, PETC)来完成。光合电子传递链的组分由光合系统II (photosystem II, PSII)、质体醌(plastoquinone, PQ)、细胞色素 b_6f 复合体(cytochrome b_6f complex, Cytb $_6f$)、质体蓝素(plastocyanin, PC)和光合系统I (photosystem I, PSI)组成(Hasan等2013)。线粒体中的呼吸电子传递链(respiratory electron transfer chain, RETC)由NADH脱氢酶(NADH dehydrogenase, NDH, Complex I)、泛醌(ubiquinone, UQ)、琥珀酸脱氢酶(succinate dehydrogenase, SDH, Complex II)、细胞色素 bc_1 复合体(cytochrome bc_1 complex, Cytbc $_1$, Complex III)、细胞色素 c (cytochrome c , Cyt c)和细胞色素 c 氧化酶(cytochrome c oxidase, COX, Complex IV)组成(Moller 2001; Schertl和Braun 2014)。叶绿体的

PETC和线粒体的RETC有很大的相似性。在原核的蓝细菌中, PETC和RETC共存于类囊体膜上, 分享一些相同的电子传递中间组成成分(Myers 1986; Cooley等2000)。而叶绿体由蓝细菌演化而来, 人们猜测叶绿体在拥有PETC的同时, 可能也存在一条RETC。

1982年, Bennoun报告莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的叶绿体在黑暗中有一个以NAD(P)H为底物的耗氧呼吸作用, 他认为来自NAD(P)H的电子经由NDH复合体传递到PQ, 然后经一种氧化酶的作用将电子传递至 O_2 而生成 H_2O , Bennoun将此过程称为叶绿体呼吸作用(chlororespiration) (Bennoun 1982)。叶绿体呼吸的电子传递链应该有NDH复合体和质体末端氧化酶(plastid terminal oxidase, PTOX)的共同参与, 是一条叶绿体中依赖 O_2 的电子传递途径(Bennoun 2002)。由于当时没有鉴定到PTOX, Bennoun的叶绿体呼吸作用概念并不为大众所接受。直到PTOX在高等植物拟南芥中被发现, 这种现象才得到改观。

2 植物条斑化突变体*immutans*与PTOX的鉴定

植物的条斑化现象是指植物表面色素分布不均匀的现象(Rodermel 2002; Sakamoto 2003)。在分子遗传学层面上, 植物的条斑化现象的原因有3种: 一是由转座子造成的(Bellaoui和Gruissem 2004), 这种现象的特征是不同的组织有不同的基因型, 转座子的插入造成了植物叶绿体发育基因的失活; 二是叶绿体或线粒体基因的失活, 这类现象的特

收稿 2016-09-02 修定 2016-11-02

资助 国家自然科学基金(31270284)。

* 并列第一作者。

** 通讯作者(E-mail: aigenfu@nwu.edu.cn)。

征是母性遗传(Johnson等1991; Stoike和Sears 1998); 三是由核基因突变造成的, 通常是编码某个叶绿体或线粒体蛋白的核基因失活, 它们是典型的Mendal遗传(Han等1992; Chen等2000)。

拟南芥*immutans* (*im*)突变体是典型的由核基因突变造成的条斑化突变体(Redei 1963, 1967)。它的叶片上有非常明显的白色斑块组织; 绿色部分的细胞含有正常的叶绿体, 白色组织的细胞表现出质体不均一性, 含有缺乏叶绿素和类囊体结构的非正常质体, 表现正常的叶绿体极少(图1)。拟南芥*im*是一个光敏感的突变体, 它的条斑化程度和光强密切相关。高光条件下, 突变体发育出较多的白色组织, 而弱光下则产生更多绿色组织(Wetzel等1994; Aluru等2001)。



图1 拟南芥*im*突变体
Fig.1 The *Arabidopsis im* mutant

在*im*突变体中, 叶绿素合成完全正常, 叶绿素合成相关基因功能都正常, 在*im*的白色组织中, 发现有大量的八氢番茄红素(phytoene)的积累, 说明类胡萝卜素途径中的关键酶八氢番茄红素脱氢酶(phytoene desaturase, PDS)没有活性(Wetzel等1994), 但*im*基因不是PDS的编码基因(Wetzel和Rodermeil 1998)。

1999年两个不同的实验室分别用图位克隆和转座子标记的方法克隆了*IM*基因(Wu等1999; Carol等1999), 发现*IM*基因编码一个和线粒体交替氧化酶(alternative oxidase, AOX)同源的叶绿体蛋白。AOX主导呼吸电子传递链COX介导的主途径之外的一个旁路, 它直接将电子从还原型的泛醌

(ubiquinol, UQH₂)转给O₂生成H₂O; 本质上, AOX是一个UQH₂氧化酶(Moore和Sideow 1992; Moore等2002)。UQH₂在叶绿体中的对应物是还原型的质体醌(PQH₂), 因此人们推测IM蛋白是一个PQH₂氧化酶, 就是叶绿体的呼吸电子传递链的最后一个环节, 因而将IM蛋白重新命名为质体末端氧化酶(Josse等2000, 2003; Carol和Kuntz 2001; Bennoun 2002)。

3 PTOX的分子特性

PTOX和AOX都是双铁氧化酶, 在它们的活性中心有两个铁原子以及与它们整合的两个His和4个Glu残基(Siedow等1995; Albury等1998, 2002; Ajayi等2002)。但PTOX和AOX的同源性很低, 例如拟南芥中的5个AOX蛋白(AOX1a、AOX1b、AOX1c、AOX1d和AOX2)和拟南芥PTOX的相似度都在26%以下(Wu等1999; Fu等2005)。从系统进化上来看, PTOX和AOX来源于一个古老的双铁氧化酶, 但它们在线粒体和叶绿体形成之前就走上了不同的进化路线(Finnegan等2003; Suzuki等2005; McDonald和Vanlerberghe 2006; Nobre等2016)。

有意思的是, 现存的不少原核蓝细菌都失去了PTOX (Atteia等2004; Stenmark和Nordlund 2003), 例如在聚球藻属(*Synechococcus*)中就没有PTOX基因。PTOX可能对原核蓝细菌的生命活动意义不大。在真核光合藻类生物中, PTOX基因广泛存在, 而且大多真核藻类拥有2个PTOX基因。人们推测PTOX蛋白在真核藻类中出现了功能分化(Wang等2009; Houille-Vernes等2011; Nawrocki等2015)。苔藓植物小立碗藓(*Physcomitrella*)拥有3个PTOX基因(McDonald等2011; Nawrocki等2015), 有可能是基因重复的结果, 也可能是基因横向流动的结果。高等植物大多只拥有一个PTOX基因(McDonald等2011; Johnson和Stepien 2016), 如拟南芥、水稻(*Oryza sativa*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)等。水稻和番茄的PTOX缺失突变体和拟南芥*im*突变体一样, 都呈现出条斑化现象, 很明显PTOX的功能对高等植物至关重要、不可替代。PTOX基因在由低等植物向高等植物演化的过程十分独特, 也很让人费解。

AOX是线粒体中的UQH₂氧化酶, 主导一个氧化物不敏感的呼吸电子传递链的交替途径(Siedow等1995; Berthold等2000, 2002)。叶绿体中没有

UQH₂, 与之相对应的是PQH₂ (Gray等1999; Rhee 2001; Rochaix 2011), 因此PTOX被认为是一个PQH₂氧化酶。体外的酶活实验证明, 外源表达的PTOX可以催化PQH₂依赖的耗氧反应, 说明PTOX的确是一个PQH₂氧化酶(Josse等2003; Fu等2005, 2009); 和AOX一样, PTOX催化的耗氧反应也对氰化物不敏感。最近的一个研究表明, PTOX在底物浓度较高和pH 8.0的条件下, 可以催化活性氧(reactive oxygen species, ROS)的形成(Feilke等2014; Yu等2014)。

目前所有的体外酶活实验都说明PTOX和AOX有各自的底物特异性: 当PTOX的底物为PQH₂时, PTOX有较强的氧化酶活性, 当底物为UQH₂时, 则没有氧化酶活性。AOX则相反, 只利用UQH₂, 不利用PQH₂ (Josse等2003, Fu等2012; Yu等2014)。但在植物体内, PTOX和AOX的底物特异性可能没有人们认为的那么严格。将线粒体的AOX1a通过基因工程的办法导入到叶绿体中, AOX1a可以恢复PTOX缺失突变体*im*的条斑化表型, 植物有明显的转绿现象(Fu等2012), 这说明AOX1a在叶绿体中有

PTOX的功能, 可以利用PQH₂为底物。AOX2进入叶绿体也可以代替PTOX的功能, 进一步说明AOX是可以利用PQH₂作为底物的(Fu等2012)。现在还没有实验表明PTOX进入线粒体也可以代替AOX的功能, 主要是因为AOX的突变体没有像PTOX突变体那么明显的表型。

最开始人们认为AOX是一个拥有4个跨膜结构的跨膜蛋白, 那么PTOX也应该是这样的蛋白(Siedow等1995; Berthold等2000, 2002)。但PTOX的两个 α -螺旋结构很短, 不足于构成跨膜结构, AOX和PTOX后来被认为是面向基质侧的膜镶嵌蛋白(图2)。最近的AOX晶体结构分析结果证实了这一点(Shiba等2013)。在一级结构上, PTOX和AOX有两个显著的不同: AOX在N-端有一个双体结构域, PTOX则没有; PTOX在第3和第4个 α -螺旋之间有个特有的区域(Fu等2005), 这种结构的不同可能反映了PTOX和AOX在底物的特异性、调节的方式上的不同(Fu等2009)。

AOX在线粒体内膜上有双体和单体两种形式, 由-S-S-链接的双体是非活性形式, -S-S-后

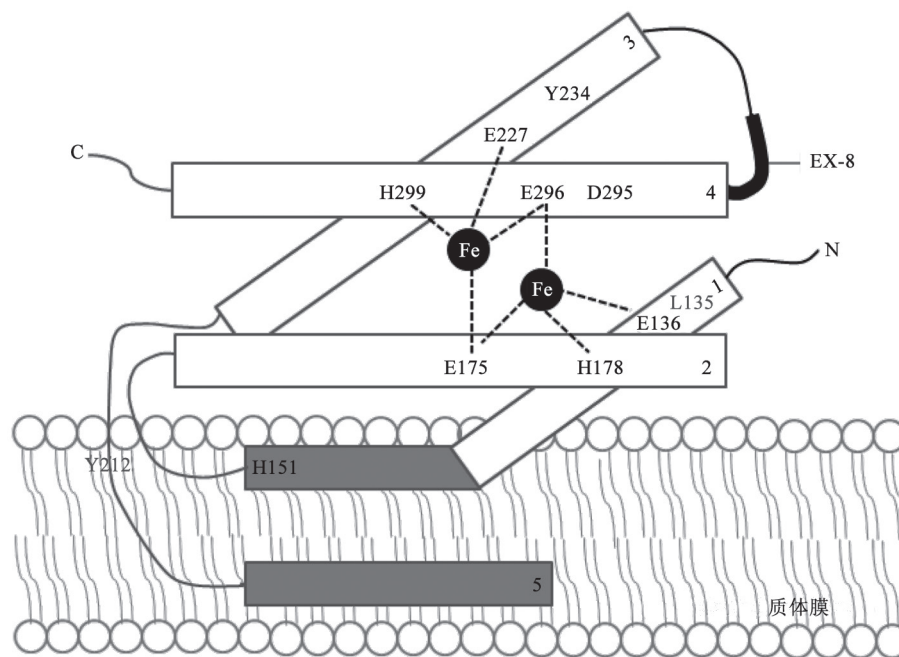


图2 PTOX的结构模式图

Fig.2 Structural model of PTOX

PTOX拥有4个 α -螺旋区和1个双铁中心。EX-8序列是PTOX所特有。两个铁原子和它们整合的六个氨基酸残基(E136、E175、H178、E227、E295和H299)构成活性中心, 此外L135、H151、Y212、Y234、D295等氨基酸残基也对PTOX的活性至关重要。参考Fu等(2009)并略有改动。

打开形成的单体是活性形式(Chaudhuri等1998; Af-fourtit等2002)。PTOX缺乏AOX的双体结构域,也没有保守的Cys构成-S-S-,有实验证明拟南芥的PTOX以单体形式定位于类囊体膜上(Fu等2012),但也有实验证明在大肠杆菌(*Escherichia coli*)中表达的水稻PTOX可以形成多聚体(Ahmad等2012),绿藻的PTOX在烟草(*Nicotiana tabacum*)中过表达也可以形成双体(Yu等2014)。现在还不知道什么原因造成PTOX多聚化现象实验结果的差异,有待于进一步探究。

4 PTOX的生理功能

4.1 光保护作用

在强光胁迫下,光合电子传递链会处于过度还原的状态,PTOX可以作为一种有效的电子安全阀(safety valve)防止PQ库过度还原,从而保护光合电子传递链,特别是PSII反应中心,使其免于光损伤(Niyogi 2000; Johnson和Stepien 2016)。

植物在无胁迫条件及适度的光照下,PTOX含量低(每100个PSII约1个PTOX蛋白)(Lennon等2003),而在高温、强光干旱(Quiles 2006)、高盐(Stepien和Johnson 2009)、高光低温(Ivanov等2012)、紫外光(Laureau等2013)等条件下,PTOX含量明显增高,可见,PTOX是一个胁迫相关蛋白,在胁迫条件下表达量升高以应对胁迫。PTOX在PSII的光保护作用中发挥着重要的作用,它可将过量的电子传递至氧(Streb等2005)。PTOX也可限制PSI受体侧电子压力并保护PSI不受光抑制(Rumeau等2007)。番茄PTOX缺失的突变体*ghost*的绿色叶片在强光条件下发生了比野生型植物叶片明显增高的光抑制现象,说明PTOX能降低强光造成的光损伤作用(Shahbazi等2007)。

一般都认为PTOX是一个安全阀,可以保护光合机构。也有一篇反面的报道,Rosso等(2006)通过较长时间的弱光生长,将*im*突变体培养得和野生型植株没有明显的区别,都是绿色,没有白斑。此时,*im*突变体和野生型植株在不同的光强下表现相同,PTOX与拟南芥应对光强胁迫的能力无关,所以他们得出结论认为PTOX不是一个安全阀。

从绝大多数研究来看,PTOX是一个胁迫相关蛋白,在一定程度上有减轻各种胁迫伤害的作用。很自然,人们认为通过基因工程的方法来提

高PTOX在植物中的表达水平,也许可以提高植物对逆境的抵抗能力(Sun和Wen 2011; Johnson和Stepien 2016)。在拟南芥中提高PTOX的蛋白水平到野生型的16倍,并没提高转基因植物对高光、低温等胁迫的抵抗能力(Rosso等2006)。在烟草中过表达拟南芥的PTOX蛋白,也没有发现转基因植物对高光强胁迫有较强的抵抗力,相反,过表达PTOX蛋白的转基因植物在强光下的光抑制现象比野生型植株更为强烈(Heyno等2009)。将莱茵衣藻的PTOX1基因通过叶绿体转化的手段整合到烟草的叶绿体基因组中,成功地过表达了莱茵衣藻PTOX1。和上一个实验相似,过表达PTOX1的转基因植株也对高光强胁迫表现出更高的敏感性(Ahmad等2012)。最近,PTOX的体外活性实验表明,PTOX有产生ROS的功能,也许高表达PTOX的转基因植物产生了更多的ROS,从而伤害了光合机构(Yu等2014; Krieger-Liszkay和Feilke 2016)。

4.2 类胡萝卜素合成

类胡萝卜素是植物叶绿体膜系统的重要组成部分,在叶绿体中有非常重要的功能。类胡萝卜素是光合作用反应中心的组成部分和捕光色素,直接参与光合作用(Fromme等2001; Rhee 2001)。类胡萝卜素也有能稳定类囊体膜结构的功能(Havvaux 1998)。最重要的是,类胡萝卜素在光保护过程中有不可替代的作用:没有类胡萝卜素的保护作用,叶绿素和光合结构在正常光下也很容易被破坏(Demmig-Adams等1996; Tracowell等2001)。

类胡萝卜素是四萜化合物及其衍生物,是由异戊二烯多聚合成的产物。一般认为无色的八氢番茄红素是类胡萝卜素合成途径的第一个产物(Hirschberg 2001)。八氢番茄红素在PDS的作用下,经过两步脱氢反应生成有颜色的胡萝卜素,然后经各种催化反应生成其他的类胡萝卜素(Cunningham和Gantt 1998; Hirschberg 2001)。

PDS是类胡萝卜素合成途径的关键酶,PDS活性的丧失会导致整个类胡萝卜素合成的受阻(Chamovitz等1993)。氧化型的PQ是PDS活性所必需的,它是八氢番茄红素脱氢反应的电子受体(Norris等1995, 1998)。PQ的类似物达草灭(norflurazon)可以有效地抑制PDS的活性,从而很快地使植物失绿变白(Breitenbach等2001)。

在拟南芥*im*突变体的白色区域积累八氢番茄红素, PDS不能将无色八氢番茄红素转化为有颜色、有活性的类胡萝卜素, 这说明PTOX在*im*的白色区域中是PDS活性所必需的。PTOX是一个PQH₂氧化酶, 而PDS又需要氧化型的PQ作为电子受体, 一个很合理的解释是: PDS在脱氢的过程中, PQ接受电子成为PQH₂, 而PTOX将PQH₂转化为PQ, 使PDS的脱氢过程继续下去。在*im*的绿色组织中, 由于光合电子传递链的Cytb₆f有强大的PQH₂氧化酶活性, 不需要PTOX也可使PDS行使正常的功能, 因而叶子是正常绿色的(Wu等1999)。叶绿体是由分生组织中的原质体发育而来的, 此时的光合电子传递链还没有形成(Vothnecht和Westhoff 2001)。PTOX是原质体中维持PQ库氧化还原的主要力量, 处于光胁迫下的原质体由于缺乏PTOX, PDS不能正常行使功能; 没有类胡萝卜素的合成, 原质体就不能正常发育出叶绿体。突变体中的某些原质体可能处于非光胁迫下, 原质体可以发育出正常的叶绿体。PTOX在叶绿体的发育早期有至关重要的作用, 可能是原质体中唯一的PQH₂氧化酶(Rosso等2009; Foudree等2012; Fu等2012)。

番茄的绿色果实含叶绿体, 在成熟的过程中叶绿体则转变为含大量类胡萝卜素的有色体。番茄*ghost*突变体是一个PTOX缺陷的条斑化突变体(Josse等2000; Barr等2004), *ghost*植株上有白色和绿色的枝条, 分别结白色和绿色的果实。*ghost*的白色枝条和果实都没有类胡萝卜素的合成, 但有大量的无色八氢番茄红素的积累。绿色果实在成熟的过程中可以正常转化为含有大量番茄红素的红色果实。有意思的是, 白色果实在成熟的过程中可以转化为黄色的果实, 含有红色果实一半水平的类胡萝卜素, 也就是说, 在番茄果实的成熟过程中, 白色果实中类胡萝卜素的合成能力得到了一定程度的恢复(Barr等2004; Shahbazi等2007)。问题是*ghost*白色果实中的PDS是如何被激活的, 氧化型的PQ又从何而来? 一种可能是某种未知的PQH₂氧化酶在果实的成熟过程中被激活, 发挥了PTOX相同的作用; 另外的一种可能是线粒体中的AOX2可能进入叶绿体行使PTOX的功能(Kambakam等2016), 因为AOX2是一个既定位于线粒

体、又可定位于叶绿体的蛋白(Fu等2012)。

5 叶绿体呼吸作用的生理意义

叶绿体呼吸作用是发生在叶绿体中的一种不同于光呼吸和Mehler反应的过程, 类似于线粒体的呼吸作用, 简单是指非光化学的、耗氧的PQ库的还原与氧化过程(Nixon 2000; Bennoun 2002; Peltier和Cournac 2002)。现在一般认为叶绿体呼吸作用的电子传递链主要包括3个组成成分: NDH、PQ库和PTOX (Aluru等2006; Nawrocki等2015)。由于NDH和PTOX都已经从植物中鉴定出来, 叶绿体呼吸作用的概念得到了普遍承认。叶绿体呼吸作用的电子一般认为来源于NADPH, 但也有人认为来源于还原型的铁氧还蛋白(ferredoxin, FD) (Yamamoto等2011; Shikanai 2014, 2016)。

叶绿体呼吸作用最开始被认为是叶绿体在黑暗中传递电子、产生质子梯度、生成ATP的主要动力(Bennoun 1982)。在真核的绿藻中, 人们发现PTOX驱动的叶绿体呼吸作用不产生跨膜的质子梯度, 也不导致ATP的形成(Houille-Vernes等2011)。而高等植物的叶绿体类囊体膜在黑暗条件下基本处于氧化状态, 没有足够的还原势来驱动跨膜的质子梯度和ATP的形成(Trouillard等2012)。可以肯定地说, NDH和PTOX驱动的叶绿体呼吸作用不是ATP形成的主要动力(Trouillard等2012; Nawrocki等2015)。相反, PTOX可以直接将电子传递给氧分子, 在光照条件下, PTOX会分散掉一些光合电子传递链的电子流, 可能会降低跨膜的质子梯度和ATP的产量。

虽然叶绿体呼吸作用不是ATP产生的主要动力, 但它在维护叶绿体类囊体膜的氧化还原状态上有关键作用(Kambakam等2016)。在黑暗中, 光合电子传递链不再行使功能, PTOX将PQ库转化为氧化状态, 为下一次光照到来时的光合作用做充分准备。在叶绿体发育的早期, PQ库的氧化还原状态决定着叶绿体的发育。

植物经常处于光强和光质不断变化的环境之中, PSII和PSI的能量经常不平衡, 影响了光合作用的高效进行。植物发展出一种叫状态转换(state transition)的机制来应对PSII和PSI的能量不平衡问题(Wollman 2001; Rochaix 2011)。在光照有利于PSII时, 捕光色素复合体II (light harvesting complex

II, LHCII)和PSII分离, 朝着PSI移动; 在光照有利于PSI时, LHCII则向PSII迁移。LHCII在PSII和PSI之间的这种迁移叫状态转换(Wollman 2001; Rochaix 2011)。状态转换中LHCII的迁移由LHCII的磷酸化与去磷酸化反应来实现, 而LHCII的磷酸化与去磷酸化则由类囊体膜上的氧化还原状态所决定(Vener 1997; Zito 1999)。在光照条件下, PTOX所驱动的叶绿体呼吸作用可以控制PQ库的氧化还原状态来调节光合系统的状态转换。

光合电子传递链有线性电子传递(linear electron transfer, LET)和环式电子传递(cyclic electron transfer, CET)两种。LET的电子流向为: PSII→PQ→Cytb6f→PC→PSI→FD→NADPH; 而CET是指围绕PSI的一种电子流向, 具体为: PSI→FD→NADPH→PQ→Cytb6f→PC→PSI, 不涉及PSII (Shikanai 2014)。CET会消耗掉一些还原能NADPH, 但会产生更多的ATP, 总的后果是光反应的ATP/NADPH比例更高, 以满足暗反应中的能量要求(Shikanai 2014)。PGR5是CET中的一个关键蛋白, PGR5蛋白的失活会导致CET受阻, 降低ATP的合成 (Munekage等2004)。有意思的是PGR5的失活可以部分挽救拟南芥*im*的条斑化表现(Okegawa等2010), 说明CET和PTOX介导的叶绿体呼吸有密切的关系。PGR5可能是PQ库电子的一个入口, 使PQ库处于一种更还原的状态; 而PTOX是PQ库电子的一个出口, 使PQ库处于更氧化的状态; PGR5和PTOX同时失活, 可以使PQ库处于一个较为平衡的状态(Okegawa等2010)。

6 对植物发育和叶绿体发生的影响

叶绿体的发生和植物的发育都是严格受光控的过程(Pfannschmidt等1999)。PTOX不但在叶绿体中有所表达, 而且在所有的质体中都有表达, 说明PTOX对各种不同形式质体的功能都有影响。在拟南芥*im*突变体中, 白色组织的形态和叶绿体大小与数目和野生型有明显的不同, 也说明PTOX对植物的发育与叶绿体的发生有重要的影响(Aluru等2001)。

拟南芥*im*长有白色和绿色枝条, 白色枝条结白色种子, 而绿色枝条结绿色种子, 成熟以后种子都是黄褐色的。不管种子是来自于白色还是绿色枝条, 成熟后的生命力是一样的。在强光下萌发

出白色幼苗, 在弱光下出绿色的幼苗, 在合适的一定强度的光下产生条斑化幼苗(Wetzel 1994), 这说明PTOX不影响原质体的功能, 白色的质体只要转变成原质体, 一样可以正常发育。种子萌发初期的光强决定了*im*幼苗的颜色与形态, 而一旦叶绿体发育完成, 后期的光强对其影响不大, 说明PTOX在叶绿体发育的早期有重大作用(Wetzel 1994)。最近的一个对*im*叶原基的分析说明, *im*的条斑化模式在叶原基中就已经形成, 可见PTOX对叶绿体发育的影响是在原质体发育成叶绿体的最初始阶段(Foudree等2012)。

水稻的PTOX缺失突变体也表现出叶片条斑化现象, 也发现PTOX与独角金内酯(strigolactone)的合成有关(Tamiru等2014)。独角金内酯是一类与植物根的发育与茎的分枝有关的新植物激素(Seto等2012)。水稻的PTOX缺失突变体比野生型的分枝要多, 这与独角金内酯突变体的表型很像, 添加外源的独角金内酯可以有效地消除PTOX突变体分枝多的表型(Tamiru等2014)。在拟南芥*im*突变体, 也发现有多分枝现象, 外源的独角金内酯也能逆转这种表型, 但独角金内酯不影响水稻和拟南芥中PTOX突变体的条斑化表型(Tamiru等2014)。独角金内酯是类胡萝卜素合成途径的末端衍生物, PTOX的缺失可能影响类胡萝卜素的合成, 从而进一步影响独角金内酯在细胞内的水平, 当然也不排除PTOX直接参与了独角金内酯在植物体内的合成。

拟南芥*im*经历前期数周的弱光生长后是全绿的, 但营养生长期要比野生型长。将营养生长期非常长的*gigantea*突变体与*im*杂交, 可以有效地减轻*im*的条斑化表现。PTOX与植物的发育十分相关, 这可能与脱落酸(abscisic acid, ABA)的合成相关, 因为ABA也是类胡萝卜素的衍生物, ABA的减少进一步影响了赤霉素(gibberellin, GA)和细胞分裂素(cytokinin, CK)信号途径(Putarjunan和Rodermel 2014)。最近的一份对拟南芥*im*突变体白色与绿色组织的形态、细胞成分的详细对比发现PTOX对细胞的很多生理过程有重要的影响, 如叶片发育的形态建成、细胞壁的生物合成、对生物病原菌的响应、叶绿体对细胞的逆向信号传导、ROS的形成等(Pogorelko等2016)。

7 总结与展望

在过去的十几年中,通过应用遗传学、分子生物学、生物信息学方法来阐明PTOX的结构和酶活,对PTOX的生理功能有了一定的了解。虽然研究显示PTOX对植物细胞的生命活动有广泛的影响,但这些影响可能是其PQH₂氧化酶活性的间接作用。基本来说,PTOX是一个位于叶绿体类囊体膜上的PQH₂氧化酶,对PQ库氧化还原状态的维护有至关重要的作用。由于PQ库的氧化还原状态对植物细胞的活动有广泛而重要的影响,因而PTOX的作用很重要。

植物无法移动,不能有效避开不良环境的影响,只能发展出不同的机制来应对逆境的影响。植物线粒体的电子传递链就有多个电子入口和出口,保证电子传递链的灵活性(flexibility)。同理,植物的光合作用电子传递链也有多个入口和出口,也可以保证光合电子链的灵活性,来应对各种环境的作用(图3)。PTOX是保持光合电子链灵活性的一个重要因素,对PQ库的氧化还原状态有重要的条件作用,在光合系统正常发育之前的作用更是无法代替。

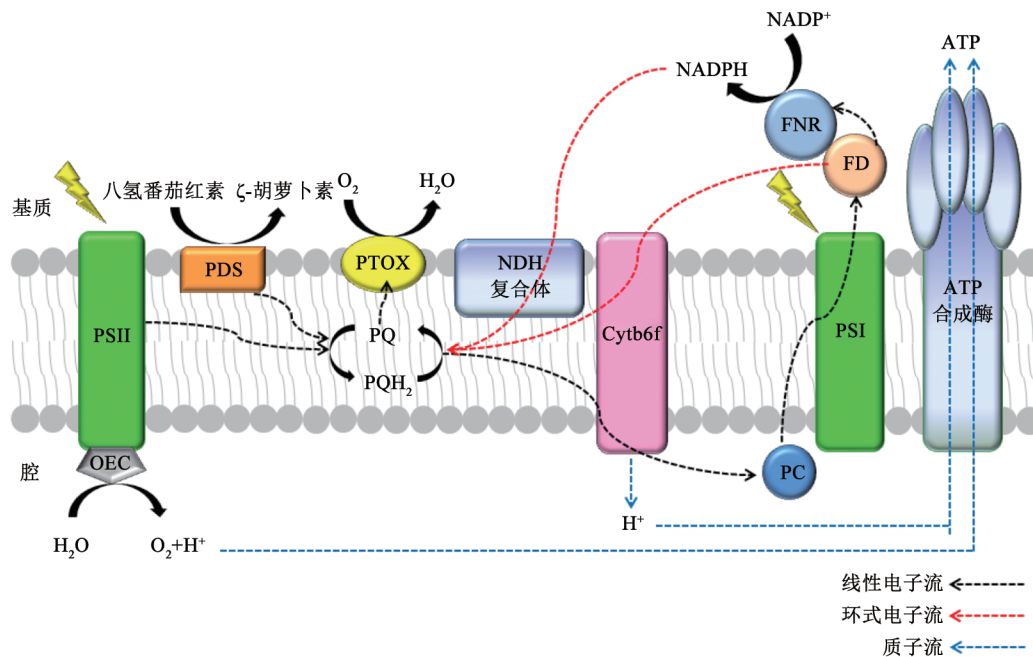


图3 PTOX作为PQH₂氧化酶在叶绿体类囊体膜上的工作模式图

Fig.3 Model of PTOX as a PQH₂ oxidase on the thylakoid membrane

FNR: ferredoxin-NADP⁺ reductase (铁氧还蛋白-NADP⁺还原酶); OEC: oxygen-evolving complex (放氧复合体)。PTOX是一个调节叶绿体类囊体膜上PQ库氧化还原状态的PQH₂氧化酶。PQ库的电子来源有非环式电子流的PSII,有环式电子流的NDH或FD,还有PDS; PTOX将电子从PQ库直接转移到氧分子,使PQ库处于氧化态。参考Foudree等(2012)并略有改动。

但在这一领域还有很多值得研究的地方。例如我们对PTOX的结构还不太清楚,只能从AOX的结构来推测PTOX可能的结构与作用机制。但PTOX和AOX区别很大,很难从AOX的结构中推导出PTOX结构的特异性。现在AOX的晶体结构已经解析,为PTOX的结构解析提供了良好的前例,希望在近年内PTOX的结构能被解析,从而可对该酶的特性进行详细的分析。

在PTOX的研究中,我们对PTOX如何感知外

界胁迫、如何做出相应反应一无所知。PTOX对光合电子传递链如此重要,植物细胞应该有相应的机制在基因表达和表达后水平上来调节PTOX的表达与活性。未来的研究还应集中精力探索PTOX的调控机理,寻找鉴定PTOX的相关联蛋白,提高我们对PTOX的认识。

参考文献

Affourtit C, Albury SM, Crichton PG, Moore AL (2002). Exploring the molecular nature of alternative oxidase regulation and cataly-

- sis. FEBS Lett, 510 (3): 121–126
- Ahmad N, Michoux F, Nixon PJ (2012). Investigating the production of foreign membrane proteins in tobacco chloroplasts: expression of an algal plastid terminal oxidase. PLoS ONE, 7 (7): e41722
- Ajayi WU, Chaudhuri M, Hill GC (2002). Site-directed mutagenesis reveals the essentiality of the conserved residues in the putative diiron active site of the trypanosome alternative oxidase. J Biol Chem, 277 (10): 8187–8193
- Albury MS, Affourtit C, Crichton PG, Moore AL (2002). Structure of the plant alternative oxidase: site-directed mutagenesis provides new information on the active site and membrane topology. J Biol Chem, 277 (2): 1190–1194
- Albury MS, Affourtit C, Moore AL (1998). A highly conserved glutamate residue (Glu-270) is essential for plant alternative oxidase activity. J Biol Chem, 273 (46): 30301–30305
- Aluru M, Bae H, Wu D, Rodermel S (2001). The *Arabidopsis immutans* mutation affects plastid differentiation and the morphogenesis of white and green sectors in variegated plants. Plant Physiol, 127 (1): 67–77
- Aluru MR, Yu F, Fu A, Rodermel S (2006). *Arabidopsis* variegation mutants: new insights into chloroplast biogenesis. J Exp Bot, 57 (9): 1871–1881
- Atteia A, Lis RV, Hellemond JJV, Tielens AGM, Matrin W, Henze K (2004). Identification of prokaryotic homologues indicates an endosymbiotic origin for the alternative oxidase of mitochondria (AOX) and chloroplasts (PTOX). Gene, 330: 143–148
- Barr J, White WS, Chen L, Bae H, Rodermel S (2004). The GHOST terminal oxidase regulates developmental programming in tomato fruit. Plant Cell Environ, 27 (7): 840–852
- Bellaoui M, Gruissem W (2004). Altered expression of the *Arabidopsis* ortholog of DCL affects normal plant development. Planta, 219 (5): 819–826
- Bennoun P (1982). Evidence for a respiratory chain in the chloroplast. Proc Natl Acad Sci USA, 79 (14): 4352–4356
- Bennoun P (2002). The present model for chlororespiration. Photosynth Res, 73 (1–3): 273–277
- Berthold DA, Andersson ME, Norlund P (2000). New insight into the structure and function of the alternative oxidase. Biochim Biophys Acta, 1460 (2–3): 241–254
- Berthold DA, Voevodskaya N, Stenmark P, Gräslund A, Nordlund P (2002). EPR studies of the mitochondrial alternative oxidase. Evidence for a diiron carboxylate center. J Biol Chem, 277 (46): 43608–43614
- Breitenbach J, Zhu C, Sandmann G (2001). Bleaching herbicide norflurazon inhibits phytoene desaturase by competition with the cofactors. J Agr Food Chem, 49 (11): 5270–5272
- Carol P, Stevenson D, Bisabanz C, Breitenbach J, Sandmann G, Mache R, Coupland G, Kuntz M (1999). Mutations in the *Arabidopsis* gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation. Plant Cell, 11 (1): 57–68
- Carol P, Kuntz M (2001). A plastid terminal oxidase comes to light: implications for carotenoid biosynthesis and chlororespiration. Trends Plant Sci, 6 (1): 31–6
- Cavalier-Smith T (2000). Membrane heredity and early chloroplast evolution. Trends Plant Sci, 5 (4): 174–182
- Chamovitz J, Sandmann G, Hirschberg J (1993). Molecular and biochemical characterization of herbicide-resistant mutants of cyanobacteria reveals that phytoene desaturation is a rate-limiting step in carotenoid biosynthesis. J Biol Chem, 268 (23): 17348–17353
- Chaudhuri M, Ajayi W, Hill GC (1998). Biochemical and molecular properties of the *Trypanosoma brucei* alternative oxidase. Mol Biochem Parasitol, 95 (1): 53–68
- Chen M, Choi Y, Voytas DF, Rodermel S (2000). Mutations in the *Arabidopsis* VAR2 locus cause leaf variegation due to the loss of a chloroplast FtsH protease. Plant J, 22 (4): 303–313
- Cooley JW, Howitt CA, Vermass WF (2000). Succinate:quinol oxidoreductases in the cyanobacterium *synechocystis* sp. strain PCC 6803: presence and function in metabolism and electron transport. J Bacteriol, 182 (3): 714–722
- Cunningham FX, Gantt E (1998). Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 49: 557–583
- Demmig-Adams B, Gimore AM, Adams III WW (1996). *In vivo* functions of carotenoids in higher plants. FASEB J, 10 (4): 403–412
- Feilke K, Yu Q, Beyer P, Sétif P, Krieger-Liszkay A (2014). *In vitro* analysis of the plastid terminal oxidase in photosynthetic electron transport. Biochim Biophys Acta, 1837 (10): 1684–1690
- Finnegan PM, Umbach AL, Wilce JA (2003). Prokaryotic origins for the mitochondrial alternative oxidase and plastid terminal oxidase nuclear genes. FEBS Lett, 555 (3): 425–430
- Foudree A, Putarjunan A, Kambakam S, Nolan T, Fussell J, Pogorelko G, Rodermel S (2012). The mechanism of variegation in *immutans* provides insight into chloroplast biogenesis. Front Plant Sci, 3: 260
- Fromme P, Jordan P, Krau N (2001) Structure of photosystem I. Biochim Biophys Acta, 1507 (1–3): 5–31
- Fu A, Park S, Rodermel S (2005). Sequences required for the activity of PTOX (IMMUTANS), a plastid terminal oxidase: in vitro and in planta mutagenesis of iron-binding sites and a conserved sequence that corresponds to Exon 8. J Biol Chem, 280 (52): 42489–42496
- Fu A, Aluru M, Rodermel S (2009). Conserved active site sequences in *Arabidopsis* plastid terminal oxidase (PTOX): in vitro and in planta mutagenesis studies. J Biol Chem, 284 (34): 22625–22632
- Fu A, Liu H, Yu F, Kambakam S, Luan S, Rodermel S (2012). Alternative oxidases (AOX1a and AOX2) can functionally substitute for plastid terminal oxidase in *Arabidopsis* chloroplasts. Plant Cell, 24 (4): 1579–1595
- Gray MW, Burger G, Lang BF (1999). Mitochondrial evolution. Science, 283 (5407): 1476–1481
- Han CD, Coe EH, Martienssen RA (1992). Molecular cloning and characterization of *iojap* (*ij*), a pattern striping gene of maize. EMBO J, 11 (11): 4037–4046
- Hasan S, Yamashita E, Cramer WA (2013). Transmembrane signaling and assembly of the cytochrome *b₆*-lipidic charge transfer complex. Biochim Biophys Acta, 1827 (11–12): 1295–308
- Havaux M (1998). Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. Trends Plant Sci, 3 (4): 147–151

- Heyno E, Gross CM, Laureau C, Culcasi M, Pietri S, Krieger-Liszkay A (2009). Plastid alternative oxidase (PTOX) promotes oxidative stress when overexpressed in tobacco. *J Biol Chem*, 284 (45): 31174–31180
- Hirschberg J (2001). Carotenoid biosynthesis in flowering plants. *Curr Opin Plant Biol*, 4 (3): 210–218
- Houille-Vernes L, Rappaport F, Wollman FA, Alric J, Johnson X (2011). Plastid terminal oxidase 2 (PTOX2) is the major oxidase involved in chlororespiration in *Chlamydomonas*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (51): 20820–20825
- Ivanov AG, Rosso D, Savitch LV, Stachula P, Rosembert M, Oquist G, Hurry V, Hüner NPA (2012). Implications of alternative electron sinks in increased resistance of PSII and PSI photochemistry to high light stress in cold-acclimated *Arabidopsis thaliana*. *Photosynth Res*, 113 (1–3): 191–206
- Johnson EM, Schbabelrauch LS, Sears BB (1991). A plastome mutation affects processing of both chloroplasts and nuclear DNA-encoded plastid proteins. *Mol Gen Genet*, 225 (1): 106–112
- Johnson GN, Stepien P (2016). Plastid terminal oxidase as a route to improving plant stress tolerance – known knowns and known unknowns. *Plant Cell Physiol*, doi: 10.1093/pcp/pcw042
- Josse EM, Simkin AJ, Gaffe J, Laboure A, Kuntz M, Carol P (2000). A plastid terminal oxidase associated with carotenoid desaturation during chromoplast differentiation. *Plant Physiol*, 123 (4): 1427–1436
- Josse EM, Alcaraz JP, Laboure AM, Kuntz M (2003). *In vitro* characterization of a plastid terminal oxidase (PTOX). *Eur J Biochem*, 270 (18): 3787–3794
- Kambakam S, Bhattacharjee U, Petrich J, Rodermel S (2016). PTOX mediates novel pathways of electron transport in etioplasts of *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 9 (9): 1240–1259
- Krieger-Liszkay A, Feilke K (2016). The dual role of the plastid terminal oxidase ptox: between a protective and a pro-oxidant function. *Front Plant Sci*, 6: 1147
- Laureau C, De Paepe R, Latouche G, Moreno-Chacon M, Finazzi G, Kuntz M (2013). Plastid terminal oxidase (PTOX) has the potential to act as a safety valve for excess excitation energy in the alpine plant species *Ranunculus glacialis* L. *Plant Cell Environ*, 36 (7): 1296–1310
- Leister D (2003). Chloroplast research in the genomic age. *Trends Genet*, 19 (1): 47–56
- Lennon AM, Prommeenate P, Nixon PJ (2003). Location, expression and orientation of the putative chlororespiratory enzymes, Ndh and IMMUTANS, in higher plants. *Planta*, 218 (2): 254–260
- Mackenzie S, MacIntosh L (1999). Higher plant mitochondria. *Plant Cell*, 11 (4): 571–585
- McDonald AE, Vanlerberghe GC (2006). Origins, evolutionary history, and taxonomic distribution of alternative oxidase and plastoquinol terminal oxidase. *Comp Biochem Physiol D*, 1 (3): 357–364
- McDonald AE, Ivanov AG, Bode R, Maxwell DP, Rodermel SR, Hüner NPA (2011). Flexibility in photosynthetic electron transport: the physiological role of plastoquinol terminal oxidase (PTOX). *Biochim Biophys Acta*, 1807 (8): 954–967
- Myers J (1986). Photosynthetic and respiratory electron transport in a cyanobacterium. *Photosynth Res*, 9 (1–2): 135–147
- Moller IM (2001). Plant mitochondria and oxidative: electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 561–591
- Moore AL, Albury MS, Crichton PG, Affoutit C (2002). Function of the alternative oxidase: is it still a scavenger? *Trends Plant Sci*, 7 (11): 478–481
- Moore AL, Sideow JN (1992). The regulation and nature of the cyanide-resistant alternative oxidase of plant mitochondria. *Biochem Soc Trans*, 20 (2): 361–363
- Munekage Y, Hashimoto M, Miyake C, Tomizawa KI, Endo T, Tasaka M, Shikanai T (2004). Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 429 (6991): 579–582
- Nawrocki WJ, Tourasse NJ, Taly A, Rappaport F, Wollman FA (2015). The plastid terminal oxidase: its elusive function points to multiple contributions to plastid physiology. *Annu Rev Plant Biol*, 66: 49–74
- Nixon PJ (2000). Chlororespiration. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 355 (1402): 1541–1547
- Niyogi KK (2000). Safety valves for photosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 3 (6): 455–460
- Nobre T, Campos MD, Lucic-Mercy E, Arnholdt-Schmitt B (2016). Misannotation awareness: a tale of two gene-groups. *Front Plant Sci*, 7: 868
- Norris SR, Barrette TR, DellaPenna D (1995). Genetic dissection of carotenoid synthesis in *Arabidopsis* defines plastoquinone as an essential component of phytoene desaturation. *Plant Cell*, 7 (12): 2139–2149
- Norris SR, Shen X, DellaPenna D (1998). Complementation of the *Arabidopsis pds1* mutation with the gene encoding *p*-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase. *Plant Physiol*, 117 (4): 1317–1323
- Okegawa Y, Kobayashi Y, Shikanai T (2010). Physiological links among alternative electron transport pathways that reduce and oxidize plastoquinone in *Arabidopsis*. *Plant J*, 63 (3): 458–468
- Peltier G, Cournac L (2002). Chlororespiration. *Annu Rev Plant Biol*, 53: 523–550
- Pfannschmidt T, Nilsson A, Allen JF (1999). Photosynthetic control of chloroplast gene expression. *Nature*, 397 (6720): 625–628
- Pogorelko GV, Kambakam S, Nolan T, Foudree A, Zobotina OA, Rodermel SR (2016). Impaired chloroplast biogenesis in *immutans*, an *Arabidopsis* variegation mutant, modifies developmental programming, cell wall composition and resistance to *Pseudomonas syringae*. *PLoS ONE*, 11 (4): e0150983
- Putarjunan A, Rodermel S (2014). *gigantea* suppresses *immutans* variegation by interactions with cytokinin and gibberellin signaling pathways. *Plant Physiol*, 166 (4): 2115–2132
- Quiles MJ (2006). Stimulation of chlororespiration by heat and high light intensity in oat plants. *Plant Cell Environ*, 29 (8): 1463–1470
- Redei GP (1963). Somatic instability caused by a cysteine-sensitive gene in *Arabidopsis*. *Science*, 139 (3556): 767–769
- Redei GP (1967). Biochemical aspects of a genetically determined variegation in *Arabidopsis*. *Genetics*, 56 (3): 431–443
- Rhee KH (2001). Photosystem II: the solid structural era. *Annu Rev Biophys Biomol Struct*, 30: 307–328

- Rochaix JD (2011). Regulation of photosynthetic electron transport. *Biochim Biophys Acta*, 1807 (3): 375–383
- Rodermel S (2002). *Arabidopsis* variegation mutants. *Arabidopsis Book*, 1: e0079
- Rosso D, Ivanov AG, Fu A, Geisler-Lee J, Hendrickson L, Geisler M, Stewart G, Krol M, Hurry v, Rodermel SR, Maxwell DP, Hünner NPA (2006). IMMUTANS does not act as a stress-induced safety valve in the protection of the photosynthetic apparatus of *Arabidopsis* during steady-state photosynthesis. *Plant Physiol*, 142 (2): 574–585
- Rosso D, Bode R, Li W, Krol M, Saccon D, Wang S, Schillaci LA, Rodermel SR, Maxwell DP, Hünner NP (2009). Photosynthetic redox imbalance governs leaf sectoring in the *Arabidopsis thaliana* variegation mutants *immutans*, *spotty*, *var1*, and *var2*. *Plant Cell*, 21 (11): 3473–3492
- Rumeau D, Peltier G, Cournac L (2007). Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response. *Plant Cell Environ*, 30 (9): 1041–1051
- Sakamoto W (2003). Leaf-variegated mutations and their responsible genes in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Genet Syst*, 78 (1): 1–9
- Seto Y, Kameoka H, Yamaguchi S, Kyojuka J (2012). Recent advances in strigolactone research: chemical and biological aspects. *Plant Cell Physiol*, 53 (11): 1843–1853
- Shahbazi M, Gilbert M, Laboure AM, Kuntz M (2007). Dual role of the plastid terminal oxidase in tomato. *Plant Physiol*, 145 (3): 691–702
- Schertl P, Braun HP (2014). Respiratory electron transfer pathways in plant mitochondria. *Front Plant Sci*, 5 (4): 163–163
- Shiba T, Kido Y, Sakamoto K, Inaoka DK, Tsuge C, Tatsumi R, Takahashi G, Balogun EO, Nara T, Aoki T, et al (2013). Structure of the trypanosome cyanide-insensitive alternative oxidase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (12): 4580–4585
- Shikanai T (2014). Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis. *Curr Opin Biotechnol*, 26 (7): 25–30
- Shikanai T (2016). Chloroplast NDH: a different enzyme with a structure similar to that of respiratory NADH dehydrogenase. *Biochim Biophys Acta*, 1857 (7): 1015–1022
- Siedow JN, Umbach AL (1995). Plant mitochondria electron transfer and molecular biology. *Plant Cell*, 7 (7): 821–831
- Siedow JN, Umbach AL, Moore AL (1995). The active site of the cyanide-resistant oxidase from plant contains a binuclear iron center. *FEBS Lett*, 362 (1): 10–14
- Stenmark P, Nordlund P (2003). A prokaryotic alternative oxidase present in the bacterium *Novosphingobium aromaticivorans*. *FEBS Lett*, 552 (2–3): 189–192
- Stepien P, Johnson GN (2009). Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte *Arabidopsis thaliana* and the halophyte *Thellungiella halophila*. Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink. *Plant Physiol*, 149 (2): 1154–1165
- Stoike LL, Sears BB (1998). Plastome mutator-induced alterations arise in oenothera chloroplast DNA through template slippage. *Genetics*, 149 (1): 347–353
- Streb P, Josse EM, Gallouet E, Baptist F, Kuntz M, Cornic G (2005). Evidence for alternative electron sinks to photosynthetic carbon assimilation in the high mountain plant species *Ranunculus glacialis*. *Plant Cell Environ*, 28 (9): 1123–1135
- Sun X, Wen T (2011). Physiological roles of plastid terminal oxidase in plant stress responses. *J Biosci*, 36 (5): 951–956
- Suzuki T, Hashimoto T, Yabu Y, Majiwa PA, Ohshima S, Suzuki M, Lu S, Hato M, Kido Y, Sakamoto K, et al (2005). Alternative oxidase (AOX) genes of African trypanosomes: phylogeny and evolution of AOX and plastid terminal oxidase families. *J Eukaryot Microbiol*, 52 (4): 374–381
- Tamiru M, Abe A, Utsushi H, Yoshida K, Takagi H, Fujisaki K, Undan JR, Rakshit S, Takaichi S, Jikumaru Y, et al (2014). The tillering phenotype of the rice plastid terminal oxidase (PTOX) loss-of-function mutant is associated with strigolactone deficiency. *New Phytol*, 202 (1): 116–31
- Tracewell CA, Vrettos JS, Bautista JA, Frank HA, Brudvig GW (2001). Carotenoid photooxidation in photosystem II. *Arch Biochem Biophys*, 385 (1): 61–69
- Trouillard M, Shahbazi M, Moyet L, Rappaport F, Joliot P, Kuntz M, Finazzi G (2012). Kinetic properties and physiological role of the plastoquinone terminal oxidase (PTOX) in a vascular plant. *Biochim Biophys Acta*, 1817 (12): 2140–2148
- Vothnecht UC, Westhoff P (2001). Biogenesis and origin of thylakoid membranes. *Biochim Biophys Acta*, 1541 (1–2): 91–101
- Vener AV, van Kan PJ, Rich PR, Ohad I, Andersson B (1997). Plastoquinol at the quinol oxidation site of reduced cytochrome b₆ mediates signal transduction between light and protein phosphorylation: thylakoid protein kinase deactivation by a single-turnover flash. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (4): 1585–1590
- Wang J, Sommerfeld M, Hu Q (2009). Occurrence and environmental stress responses of two plastid terminal oxidases in *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae). *Planta*, 230 (1): 191–203
- Wetzel CM, Jiang CZ, Meehan LJ, Voytas DF, Rodermel SR (1994). Nuclear–organelle interactions: the *immutans* variegation mutant of *Arabidopsis* is plastid autonomous and impaired in carotenoid biosynthesis. *Plant J*, 6 (2): 161–175
- Wetzel CW, Rodermel SR (1998). Regulation of phytoene desaturase expression is independent of the leaf pigment content in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 37 (6): 1045–1053
- Wollman FA (2001). State transitions reveal the dynamics and flexibility of the photosynthetic apparatus. *EMBO J*, 20 (14): 3623–3630
- Wu D, Wright DA, Wetzel C, Voytas DF, Rodermel SR (1999). The IMMUTANS variegation locus of *Arabidopsis* defines a mitochondrial alternative oxidase homolog that functions during early chloroplast biogenesis. *Plant Cell*, 11 (1): 43–55
- Yamamoto H, Peng L, Fukao Y, Shikanai T (2011). An Src homology 3 domain-like fold protein forms a ferredoxin binding site for the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (4): 1480–1493
- Yu Q, Feilke K, Krieger-Liszkay A, Beyer P (2014). Functional and molecular characterization of plastid terminal oxidase from rice (*Oryza sativa*). *Biochim Biophys Acta*, 1837 (8): 1284–1292
- Zito F, Finazzi G, Delosme R, Nitschke W, Picot D, Wollman FA (1999). The Qo site of cytochrome b₆f complexes controls the activation of the LHCII kinase. *EMBO J*, 18 (11): 2961–2969

Molecular features and physiological roles of plant plastid terminal oxidase

QIAN Yu-Qi*, WANG Dan-Feng*, FU Ai-Gen**

College of Life Sciences, Northwest University; Key Laboratory of Resources Biology and Biotechnology in Western China (Ministry of Education); Shaanxi Province Key Laboratory of Biotechnology, Xi'an 710069, China

Abstract: It is well known that mitochondria possess oxygen-consuming respiratory electron pathways, and the oxygen-evolving photosynthetic electron pathway is located in chloroplasts. The discovery of a plastid terminal oxidase (PTOX) in the chloroplast demonstrates that chloroplasts also harbor an oxygen-consuming respiratory electron pathway. This paper reviews the characterization of PTOX from the famous *Arabidopsis* variegation mutant *immutans*. It focuses on the molecular features of PTOX and its global physiological roles in a number of essential processes, such as photoprotection, carotenoid biosynthesis, and early stages of chloroplast development.

Key words: plastid terminal oxidase; chlororespiration; variegation mutants; chloroplast development

Received 2016-09-02 Accepted 2016-11-02

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270284).

*Co-first authors.

**Corresponding author (E-mail: aigenfu@nwu.edu.cn).