

## PSII组装与修复循环机制研究进展

宋奇娉, 封鹏雯, 刘洋, 杨兴洪\*

山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

**摘要:** PSII超级复合体由反应中心和外周捕光色素复合体组成, 其组装过程包括PSII反应中心的形成、初级PSII复合体组装完成以及捕光色素复合体的装配。在PSII超级复合体的组装过程中, 以TPR家族和HCF家族为代表的多种蛋白因子作为组装辅因子参与装配。光抑制是光破坏和修复的平衡, 快速的蛋白降解和替换是应对光破坏的一种重要保护机制。PSII的自我修复循环系统会快速降解损坏的D1蛋白及其他组分, 重新合成PSII超级复合体, 这对于植物体快速修复光合系统, 恢复光合作用起到了重要作用。

**关键词:** 光合作用; PSII组装; PSII修复循环; 光抑制

生物的光合作用为自然界提供了氧气, 固定太阳能并将其转化为化学能, 是地球上最重要化学反应。叶绿体是植物进行光合作用的场所, 主要由双层的叶绿体被膜、充盈其中的叶绿体基质和类囊体组成。作为光反应重要的反应部位, 类囊体膜上附着光系统等色素蛋白复合体, 类囊体膜上有两个光系统, 分别是位于类囊体膜外侧的进行长波光反应的光系统I (PSI)复合体以及位于膜内侧进行短波光反应的光系统II (PSII)复合体, 这两者与Cytb<sub>6/f</sub>复合体共同组成电子传递的总轨道, 使光合作用有条不紊地进行。而以蓝藻为代表的藻类, 虽无叶绿体但细胞质中含有众多的光合膜, 其上附着各类光合色素, 光合作用过程便在此进行。与高等植物类似, 蓝藻等藻类也具有PSII等光合结构。本文结合已经发表的相关光合系统的研究成果, 对高等植物与藻类的PSII复合体的组装以及PSII的修复循环进行综述。

### 1 PSII组装与辅因子

PSII与PSI位于叶绿体类囊体膜上色素蛋白复合体中, 其中研究得较为透彻的是位于类囊体膜内侧的PSII。PSII蛋白复合体颗粒相比于PSI蛋白复合体颗粒体积较大, 且至少含有12种多肽分子, 其中最大的两个多肽CP43和CP47可与叶绿体色素及其余小分子物质如Psb蛋白家族等结合, 构成PSII的捕光色素复合体(PSII light harvesting complex, LHCI)。Komenda等(2002)使用模式植物*Synechocystis* sp. PCC 6803的相关突变体, 分离提取不同株

系不同时期的光合蛋白并通过蓝绿温和凝胶电泳/第二向SDS凝胶电泳(two-dimensional BN/SDS PAGE)和放射性同位素脉冲技术相结合的方式, 构建了PSII组装过程的基本模型。此模型认为PSII复合体的形成是以反应中心(reaction center, RC)为基础, 而后通过各类组装因子的逐一添加, 逐步组装为成熟的PSII。对于真核藻类和高等植物而言, 这一组装模型也可以大致地表述从反应中心形成开始到成熟PSII的组装顺序。

#### 1.1 PSII组装的早期阶段

PSII的组装可分为早期、中期和末期三个时期。相对于中期和末期, 早期持续的时间最短, 是形成反应中心的重要时期。首先, 细胞产生的Cytb<sub>559</sub>与D2蛋白结合形成D2-Cytb<sub>559</sub>复合体, 以此复合体作为平台, 接纳由D1前体(pD1)和PsbI聚合而成的二聚体, 与此同时二聚体中D1前体的C末端经CtpA (C-terminal processing protease)改造成为成熟的D1蛋白。

在组装早期, 许多组装因子有序地调节着组装的每一个关键步骤。蓝藻细胞在D1前体的修饰过程中, TPR (tetratricopeptide repeat)家族中的PratA因子可以直接与D1蛋白C末端的 $\alpha$ -螺旋结构相互作用(Schottkowski等2009), 而在拟南芥和衣藻中也存在与PratA因子特征相类似的因子, 分别是LPA1与REP27 (Park等2007)。Plücken等(2002)在拟南芥

收稿 2018-12-07 修定 2019-01-16

资助 国家自然科学基金(31870216和31470341)。

\* 通讯作者(xhyang@sdau.edu.cn)。

*bcf136*突变体中,发现了第一个PSII组装因子——HCF136。HCF136是存在于类囊体内腔中的可溶性蛋白,它对于反应中心的稳定有重要作用(Plözchinger等2016)。在*Synechocystis* sp. PCC 6803中,HCF136的同源蛋白YCF48通过结合在D2-Cytb<sub>559</sub>复合体上,对体内新合成的D1前体起到稳定作用(Komenda等2008)。在拟南芥中,另一个组装因子HCF243同样起到了稳定D1蛋白的作用,与存在于类囊体内腔中的HCF136不同,HCF243是一个膜融合蛋白且尚未在低等藻类中发现它的同源蛋白(Nickelsen和Rengstl 2013)。Armbruster (2010)在拟南芥和*Synechocystis* 6803中发现了与LPA1相似的蛋白——PAM68,它有可能对RC及PSII [1]复合体的形成起到过渡作用。

## 1.2 PSII组装的中期阶段

PSII组装的中期阶段大致可分为三个阶段。首先,反应中心复合体与内部天线蛋白CP47结合形成RC47a复合体,但转变为最终的RC47复合体还需要部分低分子量蛋白(low molecular mass protein, LMM)亚基参与,如蓝藻中的PsbH、PsbM、PsbT以及PsbR (Lu 2016; Boehm等2012)。整合完成的RC47复合体与第二个天线蛋白CP43结合,形成PSII-Psb27复合体,这个过程同样需要PsbK、PsbZ、Psb30等LMM亚基参与,而在*Chlamydomonas reinhardtii*等藻类或高等植物的叶绿体中只有PsbK参与其中,形成PSII-LPA19复合体。蓝藻在形成PSII-Psb27复合体后,继续添加PsbO、PsbP、PsbQ、PsbU及PsbV等可以稳定锰簇的外在亚基,完成中期阶段的组装。随着物种的不断进化,在高等植物叶绿体中,这些亚基只有PsbO、PsbP与PsbQ,而这三者的组合被称为放氧复合体(oxygen-evolving complex, OEC),主要负责水的光解与放氧。

在中期阶段,组装辅因子根据作用时期不同分为三类,第一类是Psb家族的三种蛋白: Psb27、Psb28与Psb29。研究表明,*Synechocystis* sp. PCC 6803中Psb29和其在拟南芥中的同源蛋白Thf1对PSII超级复合体的形成以及PSII修复循环中D1蛋白的降解起到了重要作用(Shi等2012); Psb28可与RC47、PSII [1]及CP47单体相互作用,但具体的调控机制还不清楚(Boehm等2012)。存在于蓝藻细

胞中的Psb27无论是在PSII的从头组装还是修复循环中,都需要通过结合PSII中间体从而保证组装顺序的正确性(Roose等2008),同时Psb27还可以稳定CP43单体并协助CP43蛋白正确转移到RC47复合体上(Liu等2011a,b; Michoux等2012)。拟南芥中Psb27的两个同源蛋白——LPA19 (Psb27-H2)和Psb27-H1,分别在D1前体的C末端加工(Wei等2010)以及光合磷酸化后PSII活性调控(Chen等2006)中起到重要作用。

第二类是与CP43与RC47的结合有关的组装辅因子,以此为代表的是*Synechocystis* sp. PCC 6803中的SLL0606蛋白,它不仅影响组装中期相关组分的结合,也影响类胡萝卜素的转运以及脱辅基蛋白的插入调节(Zhang等2010),但目前这种蛋白只在低等藻类中发现,高等植物中还未见报道。

第三类主要包含CYP38和LTO1两种来自拟南芥中的组装辅因子(Karamoko等2011),它们对于锰簇(Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub> cluster)与PSII的结合、D1蛋白的折叠以及PsbO分子内二硫键的形成有重要作用。

## 1.3 PSII组装的末期阶段

当以反应中心(RC)为基础的PSII [1]构建完成后,理论上讲生物便可以通过反应中心的原初反应进行光合作用释放氧气,但是自然的生存法则往往更加青睐于进化更加完备的生物,如蓝藻的外围天线系统(peripheral-antenna system)和叶绿体中的捕光色素复合体(PSII light harvesting complex, LHCI)使它们可以捕获利用更多的光能。在PSII组装的末期,外围天线系统或捕光色素复合体组装到PSII [1]上并发生二聚化反应,形成PSII [2]超级复合体。叶绿体的不同发育状态决定了LHCII的产生部位,正在发育的叶绿体中LHCII的合成起始于叶绿体被膜,而在成熟叶绿体中LHCII却在类囊体膜上进行装配。通常认为,LHCII的产生可分为四个关键步骤(Lu 2016): (1) LHCP (light-harvesting chlorophyll *a/b*-binding protein)脱辅基蛋白部分插入到叶绿体被膜当中;(2)在膜上结合叶绿素分子并达到稳定的结合态;(3)将剩余的蛋白结构域全部嵌入膜中;(4)更多色素分子和蛋白分子装配到色素蛋白复合体上。在叶绿体被膜上组装好的色素蛋白复合体可以通过叶绿体产生的囊泡转移到

类囊体膜上(Karim和Aronsson 2014)。而在已经成熟的叶绿体上, LHCP蛋白通过叶绿体信号识别颗粒途径(chloroplast signal recognition particle, cpSRP)转运并融合到类囊体膜上(Jeong等2017)。其中, 关键的辅因子主要调控了PSII单体的二聚化以及外周天线系统或捕光色素复合体的连接, 但研究较为深入的辅因子只有调控PSII二聚复合体形成的FKBP20-2蛋白和发生光抑制后在PSII修复循环中调控D1蛋白降解的Deg1蛋白(Sun等2010)。

## 2 PSII修复循环机制

### 2.1 植物的光破坏防御机制

PSI与PSII作为两个重要的光合系统, 无论是在正常生长条件还是逆境胁迫条件下, 都对植物的生长发育起到了关键作用。随着地球环境的不断恶化, 干旱、高温、强光等非生物因素胁迫影响植物的生长发育。为了应付各种环境胁迫, 保护自己尤其是最先遭到破坏的光合系统, 植物进化出了各种保护修复机制。

研究表明, 当PSII中心组分行使其功能时会频繁发生氧化还原反应, 所产生的活性氧会使PSI的反应活性下降, 因此PSII组分活性的抑制并不仅仅是由于逆境胁迫直接导致的光合系统损伤, 也是植物体自身对于PSI的保护(Tikkanen等2014)。一些光破坏防御机制同样是依赖于PSII与PSI两个光系统的相互协作, 例如: (1)光合磷酸化是以调节PSII与PSI两个光系统中能量分配平衡的一种机制(Horton等1991), 当PSII中光能获取接近其最大耐受值时, 磷酸化的LHCII可促使部分LHCII向PSI系统中迁移并且使PSII面积缩小、PSI面积增大从而减少PSII接受的光能, 使两个光系统间的光能分配达到平衡, 有效提升PSI的利用率, 减轻PSII的损坏(Snellenburg等2017)。(2)植物两个光系统的状态转换对于减轻光抑制也起到了关键的作用: 高等植物可以通过能量满溢、捕光截面积变化等方式进行状态转换, 有效地调节激发能在两个光系统之间的分配, 提高光能利用效率。状态转换是由两个光系统处于不平衡的激发态引起的。当植物光系统处于状态I时PSI吸收的光能多于PSII, 激发能向PSII分配的比例增加; 植物光系统的状态II则

与状态I刚好相反, 此时PSII吸收的光能多于PSI, 激发能向PSI的分配比例增加。植物光系统状态转换机制的出现避免了由于能量不均衡产生的光氧化, 提高了生物体内的光能利用效率。

除此以外, 植物在适应不断变化的环境中也逐渐演化出了其他的光破坏防御机制来耗散过多的激发能, 如植物在强光胁迫下会激活Mehler反应的发生, 消耗植物体内过剩光能的同时所产生大量有害的活性氧也会被植物体内的活性氧清除系统催化形成水, 这个过程又称为水-水循环。叶黄素循环是一种典型的非光化学猝灭过程, 由紫黄质(V, violaxanthin)到花药黄质(A, antheraxanthin)再到玉米黄质(Z, zeaxanthin)的三种物质的循环耗散PSII光系统中多余的能量(Berne等2018)。植物为了保护自身不受强光破坏, 除了体内生理生化特性的改变, 形态结构的变化同样也是行之有效的保护措施, 比如改变叶片的方向减少光能吸收、通过增加叶片表面的蜡质或表皮毛从而增加光的反射等。

### 2.2 PSII的修复循环

在逆境条件下, 植物体内大量产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)会导致D1蛋白的降解从而产生光抑制。研究表明, 在一定光照强度范围内, 光抑制的程度随着光强的增加而增加, 即使在弱光条件下, PSII反应中心蛋白也会有不同程度的降解(Tyystjarvi和Aro 1996), 因此植物体内PSII需要不停地进行自我修复更新。一旦光破坏的速度快于植物自我修复的速度, 植物的光合活性便会下降从而影响植物的生长发育。人们最初发现PSII时认为它是一个会随细胞凋亡或环境胁迫而发生自我降解的系统, 但随着研究的不断深入, PSII的自我修复功能逐渐被发现。

PSII的修复循环包含了PSII反应中心的光破坏降解过程和新PSII复合体的形成。首先, 受损的PSII超级复合体分别通过STN7、STN8激酶以及PSII核心磷酸酶PBCP (the photosystem II core phosphatase) (Samol等2012)、PPH1/TAP38 (phosphatase1/thylakoid-associated phosphatase38) (Pribil等2010; Shapiguzov等2010)的磷酸化和去磷酸化作用, 转移到基质类囊体结构域中等待修复。随

后, PSII复合体被专一酶类分解形成PSII单体, 其中PSII反应中心受损严重的D1蛋白被FtsH蛋白酶(Yang等2018)和Deg蛋白酶(Knopf和Adam 2018)降解, 而经核糖体翻译产生新的D1蛋白则由易位子SecY介导插入到类囊体相关结构域中参与PSII的重新组装。研究表明, 蛋白酶FtsH对于D1蛋白的降解具有重要作用: 缺失FtsH2的集胞藻*Synechocystis* sp. PCC 6803 *FtsH2*突变体和缺失FtsH2与FtsH5的拟南芥突变体(Kato和Sakamoto 2009)在D1蛋白降解方面出现功能缺陷; Komenda等(2007)在对D1蛋白降解的研究过程中发现当D1蛋白的N端20个氨基酸降解转移后, D1蛋白的降解速度显著下降。在蓝藻细胞中, 蛋白酶FtsH可单独作用于D1蛋白并使其降解; 在集胞藻属中, 损伤的D1蛋白从N末端开始被蛋白酶水解, 此过程迅速且无中间产物形成, 一定程度上保证了PSII的快速修复(Komenda等2007); 而在高等植物叶绿体中, D1蛋白的降解会产生N端23 kDa片段和C端10 kDa两个中间片段, 然后再被蛋白酶FtsH1降解。集胞藻属*Synechocystis* sp. PCC 6803中的四类FtsH蛋白酶(Lindhahl等2000)类似于高等植物叶绿体, 其中slr0228可以降解由于光破坏和高温破坏的D1蛋白(Komenda等2007), 且slr0228与拟南芥中的FtsH2高度同源(Silva等2003)。

不同于蛋白酶FtsH, 蛋白酶Deg不依赖于ATP。在拟南芥中含四种定位于叶绿体的Deg蛋白酶: Deg1、Deg2、Deg3和Deg4。在体外实验中, Deg2选择性分解暴露于基质的DE-loop上的损伤的D1蛋白, 生成N端23 kDa与C端10 kDa两条片段后, 再经FtsH1等蛋白酶进行下一步水解(Lindhahl等2000)。拟南芥*deg2*突变体在强光下D1蛋白的周转与野生型并没有明显差异, 表明体内Deg2蛋白酶并不是D1蛋白周转的主要参与者(Huesgen等2006)。相比于*deg2*突变体, 拟南芥*deg1*突变体对强光更为敏感, 并且与野生型拟南芥相比*deg1*突变体体内积累了更多的D1蛋白而非已经分解的蛋白片段。而拟南芥*deg5*突变体、*deg8*突变体和*deg5deg8*双突变体植株在强光下也出现了明显的光抑制现象, 并且D1蛋白的周转与降解以及PSII的修复循环受到了抑制(Sun等2007), 这表明在拟南芥

中蛋白酶Deg1、Deg5、Deg8很可能是D1蛋白周转的主要参与者。

蛋白质的磷酸化反应与去磷酸化反应在PSII修复循环中起重要作用, PSII核心蛋白与捕光色素复合体只有经过STN7/STN8的磷酸化修饰(Bonardi等2005)以及PPH1/TAP38磷酸酶与PSII核心磷酸酶PBCP等的去磷酸化修饰才可以参与后期PSII修复。在植物感知到逆境信号后, PSII相关蛋白迅速磷酸化, 从而保护PSII重要蛋白不受蛋白磷酸酶的降解(Koivuniemi等1995)。D1、D2、CP43、PsbH等PSII核心蛋白以及LHCII等捕光色素复合体蛋白都可以通过可逆磷酸化作用调节PSII复合体的状态与功能: STN7专一地磷酸化LHCII蛋白(Bonardi等2005), 可以在一定程度上减轻过多的激发能对光系统的破坏; STN8专一磷酸化D1等PSII核心蛋白(Bonardi等2005), 这被认为是对于PSII不可逆损伤最重要最有效的光破坏防御机制(Samol等2012)。在拟南芥中*stn8*突变体以及*stn7/stn8*双突变体中并没有出现明显的光抑制敏感表型, 这说明在拟南芥中STN8介导的PSII核心蛋白光合磷酸化并不是D1蛋白周转和PSII修复的主要途径; 而在水稻的*stn8*突变体中, 光抑制敏感表型尤其明显(Nath等2013), 这说明对于STN7与STN8磷酸化PSII核心蛋白的功能可能相互重叠或者相互交流(cross-talk), 而且单子叶植物水稻要弱于模式双子叶植物拟南芥。而在水稻中STN8的缺失直接抑制了PSII核心蛋白磷酸化, 表明STN8在光抑制条件下PSII的修复循环过程中对以D1蛋白为主PSII核心蛋白磷酸化有着重要作用(Krishna等2013)。PSII核心蛋白的可逆磷酸化修饰不仅可以辅助PSII修复的起始与修复中大分子复合体的拆卸与折叠, 而且可以增加其蛋白膜的流动性以加快暴露在强光环境下蛋白复合体的移动, 最大程度地保护PSII复合体不受强光损害。

在PSII相关蛋白完成磷酸化之后, 磷酸酶结合到磷酸化蛋白上, 释放出磷酸基团终止磷酸化的信号(Schönberg和Baginsky 2012)。这种可逆的终止方式更加节省原料, 同时节省了蛋白重新合成的时间, 维持了PSII较高的修复速率, 保证了植物的正常生理活动。首先, LHCII蛋白最先快速地去

磷酸化,按速度其后依次是D1和D2蛋白、CP43蛋白和PsbH蛋白。在这个过程中,磷酸酶PPH1/TAP38 (Pribil等2010; Shapiguzov等2010)和PSII核心磷酸酶PBCP (Samol等2012)分别对LHCII与PSII核心蛋白进行去磷酸化作用,抵消了STN7与STN8的磷酸化作用。虽然PPH1/TAP38可以抵消STN7的磷酸化作用,但有研究表明,在转录水平上植物体内编码PPH1蛋白的基因并不与编码STN7蛋白的基因共同转录,这表明PPH1/TAP38并不是唯一参与LHCII蛋白的磷酸化的磷酸酶。PSII核心磷酸酶PBCP不仅可以使STN8磷酸化的PSII核心蛋白脱磷酸化,而且与类囊体的垛叠也有关系(Samol等2012)。类似于STN7与STN8, PPH1/TAP38与PBCP的功能也有重叠的部分:在PBCP的过表达植株中,植株的状态转换以及LHCII的磷酸化作用动力学受到了轻微影响,然而,PSII修复机制中是否包含LHCII蛋白的磷酸化过程还不清楚。

损坏的D1蛋白降解后,D1蛋白的从头合成以及PSII复合体的组装也开始快速进行,D1蛋白前体(pre-D1)的合成以及损伤D1蛋白的替换是PSII修复循环中的关键步骤,尤其是强光条件下D1蛋白的从头合成是PSII修复终止前的关键一步。在叶绿体中,四种主要的信号识别颗粒(the signal recognition particle, SRP) CpSRP54、CpSRP43、CpFTSY和ABL3在PSII后期修复装配上起到了重要作用:cpSRP54将刚从核糖体中翻译出来的D1连接到cpFTSY上,再通过cpFTSY移位酶的作用将cpFTSY-D1蛋白复合物共转移到还未组装CP43的PSII单体上(Walter等2015);cpSECY可与ABL3相互作用,这对于D1蛋白的装配有重要作用;紧接着,CP43大亚基组装到PSII单体上,作为参与这一反应的重要蛋白,LPA3 (low PSII accumulation 3)可以稳定地与LPA2及ALB3蛋白相互作用,而与CP43的相互作用却只持续片刻。在拟南芥*lpa3*突变体中,CP43的合成明显受到了抑制,进一步研究发现,LPA3蛋白可以与LPA2蛋白相互作用从而使CP43蛋白可以正确折叠组装到PSII反应中心。

拟南芥和玉米中的MET1蛋白(mesophyll enriched thylakoid protein 1)以及它在衣藻属中的直系同源基因TEF30 (thylakoid enriched fraction 30)

包含有TPR和PDZ结构域,它们存在于类囊体膜的基质侧并被强光诱导表达,可以与PSII单体相互作用(Bhuiyan等2015; Muranaka等2016)。*met1/tef30*双突变体在正常生长条件下与野生型相比在表型上并没有明显的差异,但是在强光条件下突变体的D1、D2和CP43等蛋白亚基的降解速度要快于野生型,PSII超级复合体的形成受到抑制,由此导致了PSII循环受到损坏(Bhuiyan等2015; Muranaka等2016)。拟南芥中的MET1蛋白无论是在PSII复合体的从头合成还是修复循环中都对PSII核心蛋白的组装起到了重要作用,而在衣藻属中其同源的TEF30蛋白只在PSII修复循环中发挥作用,这可能是为了防止新生成的D1或CP43进入到无效循环中,即D1或CP43单体重复降解后再重新合成的过程而并没有实际参与到PSII的修复循环中去,或者是防止在PSII修复过程中离开修复区域从而过早的形成PSII二聚体复合物,产生有缺陷的或无法发挥正常功能的PSII超级复合物(Muranaka等2016)。

PSII核心蛋白修复完成后,锰簇以及外围天线复合物部分会重新附加到PSII核心蛋白上整合为完整的PSII,标志着PSII的修复循环完成且PSII重新恢复功能。研究发现,蓝藻细菌中的Psb27蛋白可以与包含有新合成D1蛋白的PSII复合物相互作用,这主要依赖于Psb27蛋白与D1蛋白C末端以及CP43蛋白内腔结构域的相互作用(Cormann等2016)。拟南芥和集胞藻属的*psb27*突变体在正常生长条件下PSII的功能并没有明显缺失,但一旦暴露在强光下,其PSII的修复活性便受到了抑制,这表明Psb27蛋白可以在修复过程中结合到PSII修复复合物上,促进锰簇的生成(Chen等2006)。而在拟南芥中,Psb27的同源蛋白LPA19 (low PSII accumulation 19)存在于内腔侧的类囊体膜上并且可以与D1蛋白的可溶性C末端结合。拟南芥*lpa19*突变体在正常生长情况下,PSII核心蛋白的积累量减少并且D1蛋白前体的生产也存在缺陷,表明LPA19蛋白在PSII的从头合成中可以通过防止OEC外周蛋白过早的结合到D1蛋白前体上从而促进D1蛋白前体的产生(Wei等2010)。

植物在生物胁迫和非生物胁迫下都会产生大量的ROS,即使ROS可以被酶类或者非酶类的抗氧

化物质分解,但当遭受逆境后,植物体内ROS的产生和分解一旦出现不平衡的现象,积累的ROS会损害植物细胞,影响植物的生长发育。以前人们往往认为逆境会加快PSII的损伤从而影响植物的光合作用,但是后来的研究结果表明,逆境条件下光合作用降低根本的原因是由于逆境产生的ROS能抑制D1蛋白的合成,进而使PSII的修复循环受阻,因此光合效率降低。为了保护PSII不受到氧化损伤,PSII进化出了高效的抗氧化防御机制用来清除ROS。首先,激发能传递以及电子传递载体的能级和氧化还原电位随时检查和严密调控着ROS产生与降解的平衡关系。其次,逆境条件下植物体内产生的大量ROS会通过羧基化反应修饰体内部分蛋白,使它们转变为非功能构象从而影响蛋白活性及功能(Pospíšil 2012)。

### 3 总结与展望

随着科学技术的进步与发展,PSII的组装与修复的机理以及其中各类辅因子的功能与结构也逐渐被揭示,但光合生物体内是否还存在其他的辅因子辅助PSII的组装?PSII各个大亚基结构解析是否完整?是否存在特殊的结构行使特殊的功能?这一系列的问题有待进一步探究。作为大自然的生产者,光合生物通过自身的光合作用固定太阳的辐射能,给自然界提供源源不断的有机物,但高温严寒等极端天气或是盐碱、重金属污染等非生物胁迫往往使植物体内产生大量活性氧,导致光合系统遭到损伤从而产生光抑制现象。因此,研究作物的光合系统组装修复对提高抗逆能力、实现高产、高效具有重要意义。而对于藻类等较为原始的生物光合系统组装修复的研究,不仅仅可以推演生物由原始低等向高等的演化过程,更能推动以藻类为原料的生物能源的发展。此外,探明PSII组装的调控与受损PSII的修复也可以为人工模拟光合系统奠定基础。

#### 参考文献(References)

- Armbruster U, Zühlke J, Rengstl B, et al (2010). The *Arabidopsis* thylakoid protein PAM68 is required for efficient D1 biogenesis and photosystem II assembly. *Plant Cell*, 22 (10): 3439–3460
- Berne N, Fabryova T, Bistaz F, et al (2018). The peculiar NPQ regulation in the stramenopile *Phaeomonas* sp. challenges the xanthophyll cycle dogma. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 1859 (7): 491–500
- Bhuiyan NH, Friso G, Poliakov A, et al (2015). MET1 is a thylakoid-associated TPR protein involved in photosystem II supercomplex formation and repair in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (1): 262–285
- Boehm M, Yu J, Reisinger V, et al (2012). Subunit composition of CP43-less photosystem II complexes of *Synechocystis* sp. PCC 6803: implications for the assembly and repair of photosystem II. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 367 (1608): 3444–3454
- Bonardi V, Pesaresi P, Becker T, et al (2005). Photosystem II core phosphorylation and photosynthetic acclimation require two different protein kinases. *Nature*, 437 (7062): 1179–1182
- Chen H, Zhang D, Guo J, et al (2006). A Psb27 homologue in *Arabidopsis thaliana* is required for efficient repair of photodamaged photosystem II. *Plant Mol Biol*, 61 (4-5): 567–575
- Cormann KU, Möller M, Nowaczyk MM (2016). Critical assessment of protein cross-linking and molecular docking: An updated model for the interaction between photosystem II and Psb27. *Front Plant Sci*, 7: 157
- Horton P, Ruban AV, Rees D, et al (1991). Control of the light-harvesting function of chloroplast membranes by aggregation of the LHCII chlorophyll-protein complex. *FEBS Lett*, 292 (1-2): 1–4
- Huesgen PF, Schuhmann H, Adamska I (2006). Photodamaged D1 protein is degraded in *Arabidopsis* mutants lacking the Deg2 protease. *FEBS Lett*, 580 (30): 6929–6932
- Jeong J, Baek K, Kirst H, et al (2017). Loss of CpSRP54 function leads to a truncated light-harvesting antenna size in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 1858 (1): 45–55
- Karamoko M, Cline S, Redding K, et al (2011). Lumen Thiol Oxidoreductase1, a disulfide bond-forming catalyst, is required for the assembly of photosystem II in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (12): 4462–4475
- Karim S, Aronsson H (2014). The puzzle of chloroplast vesicle transport-involvement of GTPases. *Front Plant Sci*, 5: 472
- Kato Y, Sakamoto W (2009). Protein quality control in chloroplasts: a current model of D1 protein degradation in the photosystem II repair cycle. *J Biochem*, 146 (4): 463–469
- Knopf RR, Adam Z (2018). Lumenal exposed regions of the D1 protein of PSII are long enough to be degraded by the chloroplast Deg1 protease. *Sci Rep*, 8 (1): 5230
- Koivuniemi A, Aro EM, Andersson B (1995). Degradation

- of the D1- and D2-proteins of photosystem II in higher plants is regulated by reversible phosphorylation. *Biochemistry*, 34 (49): 16022–16029
- Komenda J, Kuvikov S, Granvogl B, et al (2007). Cleavage after residue Ala352 in the C-terminal extension is an early step in the maturation of the D1 subunit of photosystem II in *Synechocystis* PCC 6803. *Biochim Biophys Acta*, 1767 (6): 829–837
- Komenda J, Lupinkov L, Kopeck J (2002). Absence of the psbH gene product destabilizes photosystem II complex and bicarbonate binding on its acceptor side in *Synechocystis* PCC 6803. *Eur J Biochem*, 269 (2): 610–619
- Komenda J, Nickelsen J, Tichy M, et al (2008). The cyanobacterial homologue of HCF136/YCF48 is a component of an early photosystem II assembly complex and is important for both the efficient assembly and repair of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Biol Chem*, 283 (33): 22390–22399
- Krishna N, Roshan Sharma P, Joon-Seob E, et al (2013). Loss-of-function of osstn8 suppresses the photosystem II core protein phosphorylation and interferes with the photosystem II repair mechanism in rice (*Oryza sativa*). *Plant J*, 76 (4): 675–686
- Lindahl M, Spetea C, Hundal T, et al (2000). The thylakoid FtsH protease plays a role in the light-induced turnover of the photosystem II D1 protein. *Plant Cell*, 12 (3): 419–431
- Liu H, Huang RY, Chen J, et al (2011b). Psb27, a transiently associated protein, binds to the chlorophyll binding protein CP43 in photosystem II assembly intermediates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (45): 18536–18541
- Liu H, Roose JL, Cameron JC, et al (2011a). A genetically tagged Psb27 protein allows purification of two consecutive photosystem II (PSII) assembly intermediates in *Synechocystis* 6803, a cyanobacterium. *J Biol Chem*, 286 (28): 24865–24871
- Lu Y (2016). Identification and roles of photosystem II assembly, stability, and repair factors in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 7: 168
- Michoux F, Takasaka K, Boehm M, et al (2012). Crystal structure of the Psb27 assembly factor at 1.6 : implications for binding to photosystem II. *Photosynth Res*, 110 (3): 169–175
- Muranaka LS, Rtgers M, Bujaldon S, et al (2016). TEF30 interacts with photosystem II monomers and is involved in the repair of photodamaged photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol*, 170 (2): 821–840
- Nath K, Poudyal RS, Eom JS, et al (2013). Loss-of-function of OsSTN8 suppresses the photosystem II core protein phosphorylation and interferes with the photosystem II repair mechanism in rice (*Oryza sativa*). *Plant J*, 76 (4): 675–686
- Nickelsen J, Rengstl B (2013). Photosystem II assembly: from cyanobacteria to plants. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 609–635
- Park S, Khamai P, Garcia-Cerdan JG, et al (2007). REP27, a tetratricopeptide repeat nuclear-encoded and chloroplast-localized protein, functions in D1/32-kD reaction center protein turnover and photosystem II repair from photodamage. *Plant Physiol*, 143 (4): 1547–1560
- Plochinger M, Schwenkert S, Sydow LV, et al (2016). Functional update of the auxiliary proteins PsbW, PsbY, HCF136, PsbN, TerC and ALB3 in maintenance and assembly of PSII. *Front Plant Sci*, 7: 423
- Plucken H, Muller B, Grohmann D, et al (2002). The HCF136 protein is essential for assembly of the photosystem II reaction center in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 532 (1): 85–90
- Pospisil P (2012). Molecular mechanisms of production and scavenging of reactive oxygen species by photosystem II. *Biochim Biophys Acta*, 1817 (1): 218–231
- Pribil M, Pesaresi P, Hertle A, et al (2010). Role of plastid protein phosphatase TAP38 in LHCII dephosphorylation and thylakoid electron flow. *PLoS Biol*, 8 (1): e1000288
- Roose JL, Pakrasi HB (2008). The Psb27 protein facilitates manganese cluster assembly in photosystem II. *J Biol Chem*, 283 (7): 4044–4050
- Samol I, Shapiguzov A, Ingelsson B, et al (2012). Identification of a photosystem II phosphatase involved in light acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (6): 2596–2609
- Schonberg A, Baginsky S (2012). Signal integration by chloroplast phosphorylation networks: an update. *Front Plant Sci*, 3: 256
- Schottkowsky M, Gkalypoudis S, Tzekova N, et al (2009). Interaction of the periplasmic PratA factor and the PsbA (D1) protein during biogenesis of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Biol Chem*, 284 (3): 1813–1819
- Shapiguzov A, Ingelsson B, Samol I, et al (2010). The PPH1 phosphatase is specifically involved in LHCII dephosphorylation and state transitions in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (10): 4782–4787
- Shi LX, Hall M, Funk C, et al (2012). Photosystem II, a growing complex: updates on newly discovered components and low molecular mass proteins. *Biochim Biophys Acta*, 1817 (1): 13–25
- Silva P, Thompson E, Bailey S, et al (2003). FtsH is involved in the early stages of repair of photosystem II in *Synechocystis* sp PCC 6803. *Plant Cell*, 15 (9): 2152–2164
- Snellenburg JJ, Wlodarczyk LM, Dekker JP, et al (2017). A

- model for the 77K excited state dynamics in *Chlamydomonas reinhardtii* in state 1 and state 2. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 1858 (1): 64–72
- Sun X, Min O, Guo JK, et al (2010). The thylakoid protease Deg1 is involved in photosystem-II assembly in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 62 (2): 240–249
- Sun X, Peng L, Guo J, et al (2007). Formation of DEG5 and DEG8 complexes and their involvement in the degradation of photodamaged photosystem II reaction center D1 protein in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (4): 1347–1361
- Tikkanen M, Mekala NR, Aro EM (2014). Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects photosystem I from irreversible damage. *Biochim Biophys Acta*, 1837 (1): 210–215
- Tyystjärvi E, Aro EM (1996). The rate constant of photoinhibition, measured in lincomycin-treated leaves, is directly proportional to light intensity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93 (5): 2213–2218
- Walter B, Hristou A, Nowaczyk MM, et al (2015). In vitro reconstitution of co-translational D1 insertion reveals a role of the cpSec-Alb3 translocase and Vipp1 in photosystem II biogenesis. *Biochem J*, 468 (2): 315–324
- Wei L, Guo J, Ouyang M, et al (2010). LPA19, a Psb27 homolog in *Arabidopsis thaliana*, facilitates D1 protein precursor processing during PSII biogenesis. *J Biol Chem*, 285 (28): 21391–21398
- Yang Y, Guo R, Gaffney K, et al (2018). Folding-degradation relationship of a membrane protein mediated by the universally conserved ATP-dependent protease FtsH. *J Am Chem Soc*, 140 (13): 4656–4665
- Zhang S, Frankel LK, Bricker TM (2010). The Sll0606 protein is required for photosystem II assembly/stability in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Biol Chem*, 285 (42): 32047–32054

## The research progress of the mechanism on PSII assemble and repair circulation

SONG Qi-Ping, FENG Peng-Wen, LIU Yang, YANG Xing-Hong\*

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China

**Abstract:** The PSII super complex consists of a reaction center and a peripheral light-harvesting pigment complex. The assembly process includes the formation of a PSII reaction center, the assembly of the primary PSII complex, and the assembly of the light-harvesting pigment complex. In the assembly process of the PSII super complex, various protein factors represented by the TPR family and the HCF family are involved in assembly as an assembly cofactor. Photoinhibition was historically described as an imbalance between PSII photodamage and its subsequent repair, rapid protein degradation and replacement is an important response to photodamage and a means of photoprotection. The repair cycle system of PSII rapidly degrade the damaged D1 protein and other components, and re-synthesize the PSII super complex, which will restore photosynthesis from the rapid restoration of photosynthetic systems in plants.

**Key words:** photosynthesis; PSII assemble; repair cycle of PSII; photoinhibition

Received 2018-12-07 Accepted 2019-01-16

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31870216 and 31470341).

\*Corresponding author (xhyang@sdau.edu.cn).