



pH 值对紫色光合细菌 *Rhodopseudomonas palustris* 外周捕光天线的影响

冯娟*, 李雪峰, 刘艳

电子科技大学, 生命科学与技术学院, 成都 610054

* 联系人, E-mail: fengjuan@uestc.edu.cn

收稿日期: 2007-09-07; 接受日期: 2008-04-07

国家自然科学基金(批准号: 20373079)资助项目

摘要 采用稳态吸收光谱、圆二色谱、亚微秒时间分辨光谱手段检测了不同 pH 值对 *Rhodopseudomonas palustris* 的外周捕光天线 LH2 复合物的结构及色素功能的影响, 发现: (i) 在强酸性 pH 诱导下, B800 细菌叶绿素分子在分钟时间尺度上逐渐转化成游离色素, 而类胡萝卜素分子(Car)的光谱变化与 B850 的变化基本同步. 伴随着 B800 的缺失, 其 Q_y 带对应的圆二色信号消失; (ii) 在强碱性条件下, B800 分子比较稳定, B850 分子的 Q_y 带从 852 nm 蓝移至 837 nm 左右, 其近红外区域的 CD 信号也发生了相应蓝移; 不同 pH 值条件下可见光区域 Car 分子均呈现出特征的 CD 信号; (iii) 在生理及碱性情况下, 采用 532 nm 激光脉冲直接激发 Car 分子, 在亚微秒时间尺度上观察到类胡萝卜素的 $T_0 \leftarrow T_1$ 吸收; 而在强酸性 pH 下仅观察到无特征的弱吸收带. 以上实验结果表明 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物在酸性条件下 B800 发生缺失, Car 的光保护功能受到影响; 而在强碱性条件下环状聚集体结构仍然保持, Car 能正常发挥其光保护功能.

关键词

pH 诱导

B800 缺失

三重态

光保护

在紫细菌光合作用过程中, 太阳能的捕获、传递和转换是通过由外周捕光天线(LH2)、内周捕光天线(LH1)和反应中心(RC)^[1]共同组成的超分子网络完成的. 大量研究表明: 两类捕光天线均是由 α 、 β -脱辅基蛋白、细菌叶绿素(BChl)及类胡萝卜素(Car)分子通过疏水相互作用、离子键、氢键、配位键等作用组装而成的环状聚集体^[2]. 各种影响这些弱相互作用的因素, 如去垢剂浓度^[3]、盐浓度、温度^[4,5]、压力^[6]等都会影响整个环状结构的稳定性; 此外, 环境的 pH 值也会对色素-蛋白复合物的结构及功能产生影响, 如酸性 pH 会诱导 *Rd. sphaeroides*^[7], *Rd. capsulatus*^[8], *Rps. acidophila*^[9] 的 LH2 复合物中 B800 细菌叶绿素分子缺失. 这类 B800 缺失的复合物经过分离、纯化后, 可与

各种细菌叶绿素类似物进行体外重建, 重建后的复合物是研究 B800 $\rightarrow$ B850 能量传递机制的理想模型^[10]. 本文选择了紫色光合细菌 *Rps. palustris* 作为研究对象, 它的光合单元组成^[11]、核心复合物结构^[12]及 LH2 复合物的结构^[13]均已报道, 但关于体外重建及其中 B800 $\rightarrow$ B850 能量传递机制的研究尚未见任何报道, 究其原因主要是 B800 对于外界酸、碱都呈现出较强的抵抗能力. 本文通过对稳态吸收光谱、圆二色谱、亚微秒时间分辨光谱的研究发现: 在强酸性 pH 下, B800 细菌叶绿素分子能够从蛋白上特定的结合位点脱落下来. 伴随着 B800 的缺失, Car 正常的光保护功能受到影响. 此外, 还发现在强碱性条件下 B800 稳定存在, 而 B850 分子与某些氨基酸残基之间的相互

作用被削弱, 但环状聚集体结构仍然保持着, Car 分子能正常发挥其光保护功能. 相关工作为进一步研究 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物的体外重建及 B800→B850 能量传递机制奠定了基础.

1 材料与方法

1.1 *Rps. palustris* 的 LH2 的分离、纯化及样品处理

按照参考文献[14]的步骤, 获得溶解于含 0.1% LDAO, 20 mmol/L Tris-HCl, pH 8.0 的缓冲体系中的 LH2 复合物. 在对样品进行极端 pH 处理时, 主要通过向适当浓度的 LH2 样品中直接滴加少量 HCl 或 NaOH 来实现所需要的 pH 值. 当 pH 发生突变时, 溶液变得浑浊, 将沉淀过滤后测其紫外-可见吸收光谱. 待吸收光谱基本不随时间变化后(大于 10 h), 反应结束, 样品置于 4℃ 保存, 用于吸收、圆二色谱、亚微秒时间分辨吸收光谱的测定.

1.2 稳态吸收光谱及圆二色谱

稳态吸收光谱是在 Hitachi 的 U-3310 吸收光谱仪上完成的. 圆二色谱采用日本 Jasco 公司的 CD6 圆二色谱仪进行检测, 样品池的光径为 1 cm.

1.3 亚微秒时间分辨吸收光谱

亚微秒时间分辨吸收光谱的激发光源为 Nd:YAG 激光器(571C, Quantel International), 它输出波长为 532 nm, 脉宽为~10 ns, 重复频率为 10 Hz 的激光脉冲. 在到达样品前单脉冲能量需降至约 2~3 mJ, 以免样品发生光破坏反应. 探测光源为氙闪光灯(L7685, Hamamatsu Photonics). 它输出的白光脉冲在通过样品后经多色仪分光, 并由硅光二极管阵列 (1420, EG&G, 门宽约为 50 ns) 进行检测. 脉冲延时器(DG535, Stanford Research System)被用来调节激发脉冲与门脉冲之间的延时, 后者与探测光脉冲同步.

2 结果

2.1 不同 pH 值下 B800-850 复合物的稳态吸收光谱

图 1 给出了 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物分别在生理条件(pH 8.0)、酸性(pH 1.8)、碱性(pH 13.0)条件

下的紫外-可见及近红外吸收光谱. 从图中可知, 随着 pH 值不同, LH2 复合物中细菌叶绿素分子的光谱行为发生了显著变化, 概括如下: (i) 在生理环境下, 近红外区域同时存在 B800, B850 两类细菌叶绿素分子 Q_y 带吸收的贡献(图 1(a)), 两者在 802 nm 及 856 nm 处的吸光度值接近; (ii) 如图 1(b)所示, 当采用酸性 pH 处理样品后, 虽然 B850 细菌叶绿素分子 Q_y 带吸收峰未发生显著位移, 但 B800 细菌叶绿素分子缺失, 同时在 760 nm 左右产生新的吸收峰. 除了上述近红外区域的变化外, 在可见光区域 ~526 nm 附近、紫外区域细菌叶绿素 Soret 带的短波附近(~364 nm), 均观察到新的吸收峰出现. 此外, 在此酸性 pH 环境下, 类胡萝卜素的振动精细结构也变得模糊; (iii) 与酸性条件不同, 在碱性 pH 环境下(图 1(c)), B800 分子的吸收谱带几乎不受影响, 但 B850 细菌叶绿素的 Q_y 带吸收峰却从 856 nm 蓝移至 835 nm; 同时, 可见光区域的 Q_x 带跃迁也从 592 nm 蓝移至 587 nm. 上述 B850 的蓝移并未显著影响类胡萝卜素的特征吸收区域(450 ~ 550 nm).

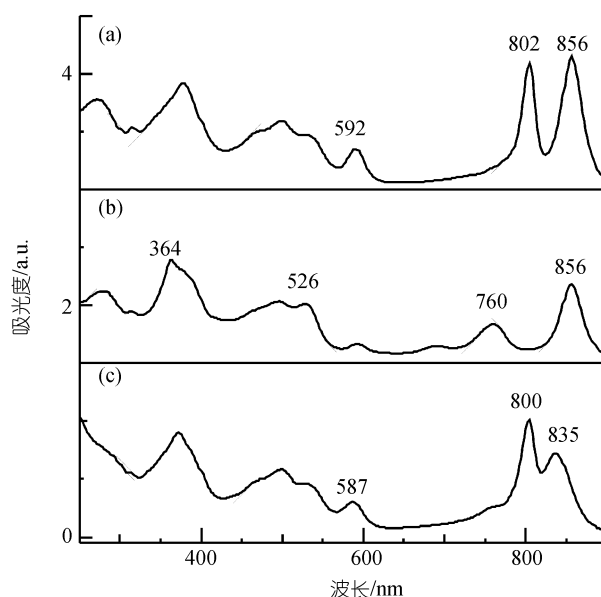


图 1 不同 pH 值下, *Rps. palustris* 的 LH2 复合物的紫外-可见及近红外吸收光谱

(a) 生理条件, pH 8.0; (b) 酸性环境, pH 1.8; (c) 碱性环境, pH 13.0. 其中酸、碱处理的样品在 4℃ 放置足够长时间(>10 h)至吸收光谱基本不变

2.2 不同 pH 值下 LH2 复合物的圆二色谱

如图 2(a)中曲线 1 所示, 在 pH 值接近生理条件下, 可以清楚观察到在近红外区域 B800, B850 分子的 Q_y 带对应的圆二色信号, 前者呈现出较强的负信号, 来源于 B800 分子与蛋白及临近色素分子之间的相互作用及 B850 上激子态的共同贡献; 后者表现为对称的正、负峰, 零点位置接近 850 nm 左右, 来源于 B850 分子之间较强的激子耦合^[15]. 同时, 在 BChl 的 Soret 带、 Q_x 带附近均观察到典型的 CD 信号(图 2(b)曲线 1). 至于类胡萝卜素分子, 伴随着其与蛋白上特定氨基酸残基及与 BChl 吡咯环的相互作用, 在其吸收光谱区域也出现了较强的 CD 信号^[16]. 当 pH 值调节至酸性范围时, 最明显的变化发生在近红外区域, 即在 800 nm 左右较强的负 CD 信号消失, 取而代之的是较宽和较弱的负信号; 同时 B850 对应的对称的 CD 信号也变成了负峰(图 2(a)曲线 2). 在碱性条件下 B800 的负信号保持, 但 B850 的 CD 信号的零点发生了蓝移, CD 谱变得不对称(图 2(a)曲线 3). 在此碱性条件下, 可见光区域 Car 的 CD 信号几乎未发生明显变化; 而在酸性环境下, 可见光区域 Car 圆二色信号强度明显减弱, 振动精细结构变得模糊, 这与吸收光谱上观察到的现象基本一致.

2.3 不同 pH 值下 LH2 复合物的亚微秒时间分辨吸收光谱

用波长为 532 nm 的纳秒激光脉冲选择性地激发 Car 分子至其 S_2 态, 在一系列延时上记录到如图 3 所示的时间分辨吸收光谱. 光谱的动力学变化可归纳如下: (i) 在生理条件(图 3(a))或碱性 pH 值(图 3(c))下, 在 0.05 μ s 延迟时刻均能观察到三重态 Car 的 $T_n \leftarrow T_1$ 正吸收信号出现在基态漂白信号(410 ~ 520 nm)的长波方向, 而在酸性条件下没有观察到 Car 三重态的信号, 取而代之的是一个几乎覆盖了整个检测范围的宽的正吸收信号和 520 nm 左右的负漂白信号(图 3(b)); (ii) 在室温下观察到三重激发态 Car 的 $T_n \leftarrow T_1$ 吸收主峰(565 nm)的短波侧存在一个弱的肩峰 (545 nm). 通过拟合 565 nm 及 545 nm 的动力学衰减曲线, 发现在生理条件、碱性条件下 565 nm 处对应的 Car 三重态寿命分别为 1.60 s, 1.80 μ s, 明显长于 545 nm 的寿命 1.10 s, 1.40 μ s(图未给出).

2.4 酸性 pH 值下 B800 缺失的动力学

为了研究 pH 值诱导的 B800 缺失的动力学过程, 本研究在 pH 1.8 的条件下检测了不同时刻的稳态吸收光谱, 并从中获得了不同波长下的动力学衰减曲线(图 4 和 5). 由图 4 可知, 在酸性 pH 诱导下, LH2

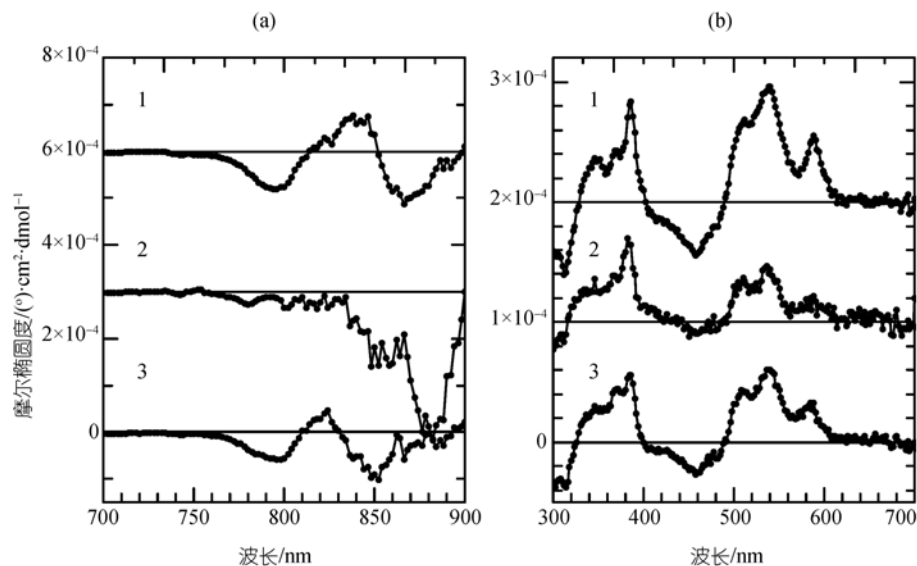


图 2 不同 pH 值下 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物的圆二色谱

(a) 近红外区域的圆二色谱, 经过平滑处理; (b) 可见光区域的圆二色谱. 曲线 1: 生理条件; 曲线 2: 酸性环境; 曲线 3: 碱性环境. 酸、碱处理的样品在 4°C 放置足够长时间(>10 h)至吸收光谱基本不变

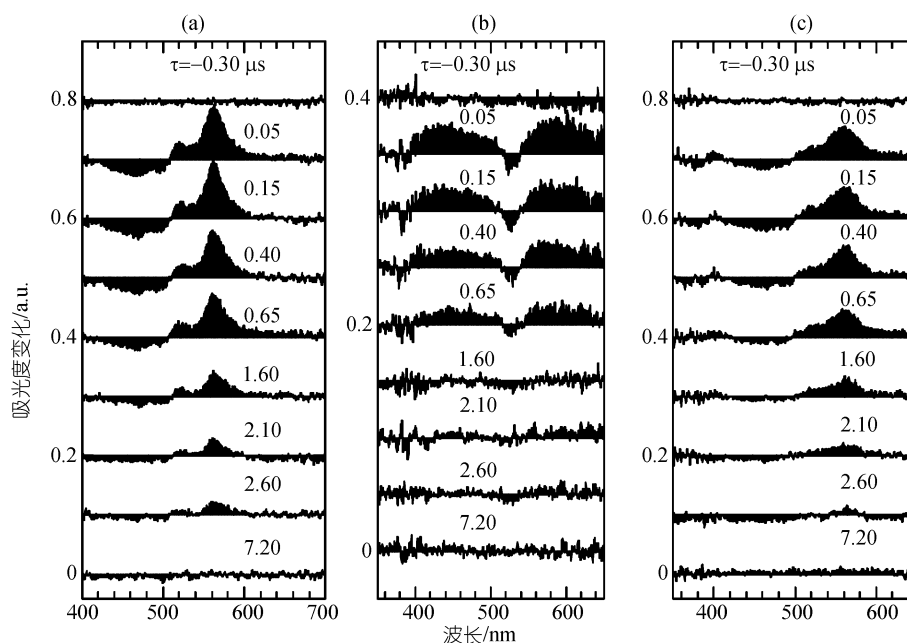


图 3 不同 pH 值下紫色光合细菌 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物的亚微秒时间分辨吸收光谱

(a) 生理条件; (b) 酸性环境; (c) 碱性环境. 激发波长为 532 nm, 其中酸、碱处理的样品在 4°C 放置足够长时间(>10 h)至吸收光谱基本不变

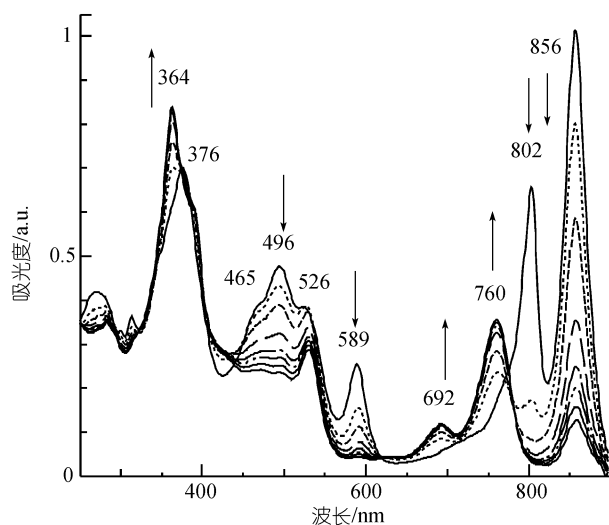


图 4 室温、pH 1.8 条件下 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物的吸收光谱随时间的变化

从上往下检测时间分别是 0, 20, 50, 100, 200, 310, 410, 550 及 700 min

复合物中 B800 及 B850 细菌叶绿素分子的 Q_y 带及 589 nm 处的 Q_x 带强度逐渐减弱. 同时, 类胡萝卜素分子在 465, 496 nm 处的吸光度值也逐渐减弱. 与此

相反的是 760, 692 和 364 nm 处的吸光度值逐渐增加. 图 5(a)给出了 802, 856 nm 两处的动力学衰减曲线. 前者服从双指数衰减模型, 而后者呈现非指数形式衰减. 通过对前者进行双指数拟合, 获得了表观寿命分别为 26.4 (占 85.7%) 和 107.8 min (占 14.3%) 的两个组分. 图 5(b)显示出了类胡萝卜素区域的吸光度值随时间的变化, 其中 465, 496 nm 两处的衰减规律与 B850 的类似.

3 结果与讨论

本研究通过吸收光谱、圆二色谱、亚微秒时间分辨吸收光谱手段研究了酸性 pH 值对 *Rps. palustris* 的 LH2 中处于不同环境的细菌叶绿素分子光谱性质的影响, 发现酸性 pH 条件会诱导 B800 细菌叶绿素分子的 Q_y 带及相应的 CD 信号消失, 这一方面可能是由于在中性条件下 β -脱辅基蛋白上的天冬氨酸残基参与了 B800 细菌叶绿素分子中心镁的配位, 而在酸性条件下羧酸根负离子被氢离子中和所致. 另一方面酸性 pH 可能也削弱了细菌叶绿素分子与蛋白质氨基酸之间的氢键. 随着检测时间的延长, 发现 B850 吸收峰的强度也显著减弱, 这可能是因为夹在 α , β -

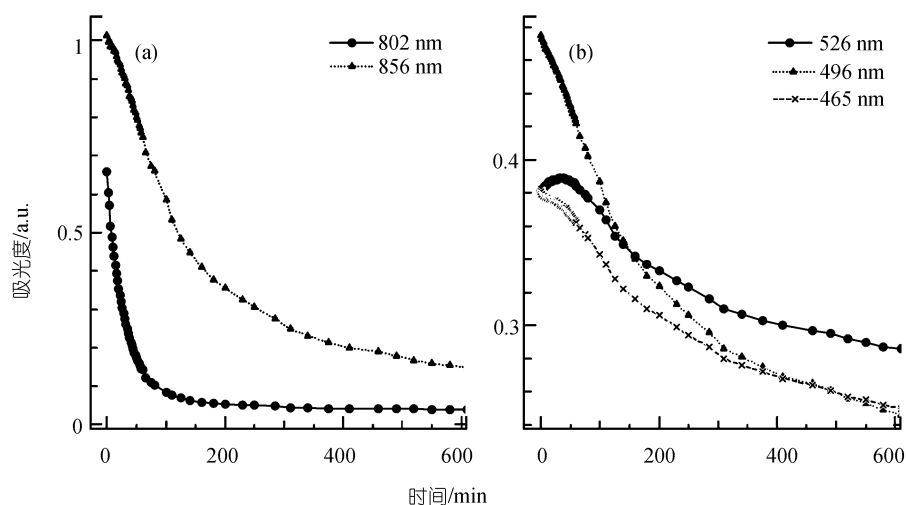


图5 pH 1.8 条件下 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物中细菌叶绿素(a)及类胡萝卜素(b)的动力学衰减曲线

脱辅基蛋白之间的 B850 分子之间的耦合能降低所致。伴随着 B800 和 B850 细菌叶绿素分子的减少, 在 760 nm 左右观察到一个新的吸收峰出现, 它归属于游离细菌叶绿素的 Q_y 带跃迁。此吸收峰强度随时间逐渐增加, 表明在酸处理过程中游离色素含量会逐渐提高。在这里需要注意的是, 在酸性条件下, 游离细菌叶绿素中心的镁离子可能会被氢质子所取代, 形成脱镁细菌叶绿素, 后者的 Q_x 带及 Soret 带分别位于 587 及 364 nm 左右(图 1(b))。上述细菌叶绿素分子变化的同时, 类胡萝卜素分子的光谱行为也发生了一些变化, 即随着检测时间的延长, 类胡萝卜素吸光度值逐渐降低, 这可能是因为结合在色素、蛋白复合物中的类胡萝卜素分子部分发生了解离。鉴于其变化趋势与 B850 几乎同步, 均是在起始诱导时间内呈现非指数衰减, 因此推测类胡萝卜素分子与 B850 的相互作用更强。在这种情况下, 即便 B800 细菌叶绿素分子完全缺失, 仍有少量 Car 分子结合在蛋白特定的位置, 与临近的色素分子之间存在相互作用, 因此可见光区域仍然能观察到胡萝卜素分子的 CD 信号(图 2(b))。当 pH 值调节至碱性范围时, 近红外吸收及 CD 谱上均显示出 B800 吸收带几乎不受影响, 但 B850 的 Q_y 带吸收发生了显著蓝移, 相应的圆二色谱上零点位置也发生了蓝移。CD 信号的存在证明 B850 分子之间强烈的激子耦合作用仍然存在, 即环状聚集体的结构仍然保持着, 所以光谱蓝移产生的原因可能

是由于某些碱性氨基酸残基在碱性条件下达到等电点, 与细菌叶绿素分子之间的相互作用被削弱所致。至于上述极端酸性或碱性 pH 诱导的光谱变化是否与蛋白变性有关, 主要从两个方面分析: (i) 在样品制备过程中, 发现当 pH 突变时, 析出少量沉淀, 这可能与蛋白变性有关; (ii) 无论在 B800 缺失或 B850 蓝移的情况下, 色素分子的圆二色信号仍然保留, 这表明部分蛋白的结构并未遭到显著破坏, 详细的工作尚待采用远紫外圆二色谱或 FTIR 等手段深入研究。

众所周知, 类胡萝卜素分子在光合作用体系中主要扮演两个角色, 一方面它可以作为辅助色素参与捕光, 并将激发能传递给细菌叶绿素分子; 另一方面 Car 可以发挥光保护功能, 既可以直接清除体系中产生的单线态氧, 又可以通过猝灭 BChl 三重态而阻断单线态氧的产生。在光保护过程中涉及胡萝卜素三重态的产生, 可以借助时间分辨光谱对此瞬态物种进行检测。在本文中为了探讨酸性 pH 条件下类胡萝卜素的光保护功能, 选择 532 nm 激光脉冲激发体系, 在亚微秒时间尺度上未能观察到 Car 三重态的吸收信号。这可能有以下几方面的原因: (i) 在 B800 缺失的情况下, Car 向 BChl 的单重态—单重态传能过程受到部分抑制; (ii) BChl 向 Car 的三重态—三重态能量传递过程可能受阻; (iii) 由于脱镁细菌叶绿素在 532 nm 处也有竞争吸收, 因此激光脉冲可能同时激发了大量的 Bpheo 分子, 它的 $T_1 \rightarrow T_n$ 吸收干扰了类胡萝卜

素三重态的检测. 与酸性条件不同, 在生理或碱性 pH 条件下, 在亚微秒时间尺度上观察到了 Car 的 $T_0 \leftarrow T_1$ 吸收主峰(565 nm)的短波侧存在一个弱的肩峰(545 nm). 依据本体系多种 Car 共存的特点, 分析光谱增宽和不对称性可能是由于 532 nm 激光脉冲同时激发了多种 Car 分子, 导致在亚微秒时间尺度上同时存在多种三重激发态 Car 分子的贡献. 一般而言, 随着 Car 共轭体系的增大, 其三重态能量降低, 导致系间窜跃速率加快, 三重态寿命缩短^[17], 但在本研究中发现, 545 nm 处对应的短链 Car 三重态比 565 nm 对应的长链 Car 三重态衰减更快. 此反常现象在以前的文章中已报导, 解释为不同链长的 Car 之间的三重态能量传递^[18].

除了从上述吸收、圆二色、亚微秒时间分辨光谱获取相关色素光谱行为变化的信息外, 通过研究不同波长对应的吸光度值随时间变化的曲线, 还初步获得了一些关于 B800 缺失的动力学信息. 根据前述对 800 nm 衰减动力学曲线进行双指数拟合的结果, 将 800 nm 处的吸光度值表示为:

$$A_{800} = A_1 \exp(-k_1 t) + A_2 \exp(-k_2 t) \quad (\text{式 1}),$$

其中 $k_1 = 1/26.44 = 0.0378/\text{min}$, $k_2 = 1/107.82 = 0.00927/\text{min}$. 由于在 LH2 复合物中 B800 细菌叶绿素所处的环境是均相的, 所以首先排除了 k_1 , k_2 分别代

表不同微环境下 B800 的可能性; 其次, 假设体系中同时存在 B800 $\rightarrow$ B780 及 B850 $\rightarrow$ B780 反应, 它们的速率常数分别是 k_3 和 k_4 . 鉴于在 800 nm 左右同时存在 B800, B850 及游离色素 B780 吸收的贡献, 经过相关推导, 可以将 A_{800} 表示为:

$$A_{800} = \varepsilon_{B800} A_{B800} \exp(-k_3 t) + \varepsilon_{B850} A_{B850} \exp(-k_4 t) + \varepsilon_{B780} A_{B800} (1 - \exp(-k_3 t)) + \varepsilon_{B780} A_{B850} (1 - \exp(-k_4 t)) \quad (\text{式 2}).$$

比较 1 式和 2 式, 发现 B800 $\rightarrow$ Bchl 的平衡常数 k_3 可能就是 k_1 . 至于 B850 $\rightarrow$ Bchl 的速率常数 k_4 与 k_2 的关系, 尚待进一步探讨.

本文通过研究 *Rps. palustris* 的 LH2 复合物在不同 pH 值下的吸收光谱、CD、亚微秒时间分辨吸收光谱, 发现复合物中处于不同色素-蛋白环境的细菌叶绿素分子对酸碱的抵抗能力不同. 分布于外圈 β -脱辅基蛋白之间的 B800 细菌叶绿素分子具有抗碱, 但不耐酸的性质, 即在极端酸性 pH 值诱导下, B800 更容易从蛋白上脱落下来, 转化成游离色素, 此过程发生在缓慢的分钟时间尺度. 伴随着 B800 的缺失, 类胡萝卜素的光保护功能受抑制. 而另一类处于 α , β -脱辅基蛋白之间的 B850 细菌叶绿素分子对碱性条件比较敏感, 在极端碱性 pH 值下发生了显著蓝移, 但在此情况下环状聚集体结构仍然保持, Car 能发挥正常的光保护功能.

致谢 感谢中国科学院化学研究所张建平、艾希成研究员提供仪器的测试及指导, 感谢王雪飞博士、张友昕同学给予的帮助, 感谢中国科学院生物物理研究所黄有国、张旭家研究员在制备样品方面提供的大力协助.

参考文献

- 1 Bahatyrova S, Frese R N, Siebert C A, et al. The native architecture of a photosynthetic membrane. *Nature*, 2004, 430(7003): 1058—1062 [\[DOI\]](#)
- 2 Papiz M Z, Prince S M, Howard T, et al. The structure and thermal motion of the B800-850 LH2 complex from *Rps. acidophila* at 2.0 Å resolution and 100K: new structural features and functionally relevant motions. *J Mol Biol*, 2003, 326(5): 1523—1538 [\[DOI\]](#)
- 3 Arluison V, Seguin J, Robert B. The reaction order of the dissociation reaction of the B820 subunit of *Rhodospirillum rubrum* light-harvesting I complex. *FEBS Lett*, 2002, 516(1-3): 40—42 [\[DOI\]](#)
- 4 Pandit A, Visschers R W, van Stokkum I M, et al. Oligomerization of light-harvesting I antenna peptides of *Rhodospirillum rubrum*. *Biochemistry*, 2001, 40(43): 12913—12924 [\[DOI\]](#)
- 5 Pandit A, Ma H, van Stokkum I M, et al. Time-resolved dissociation of the light-harvesting 1 complex of *Rhodospirillum rubrum*, studied by infrared laser temperature jump. *Biochemistry*, 2002, 41(51): 15115—15120 [\[DOI\]](#)
- 6 Gall A, Ellervee A, Sturgis J N, et al. Membrane protein stability: high pressure effects on the structure and chromophore-binding

- properties of the light-harvesting complex LH2. *Biochemistry*, 2003, 42(44): 13019—13026 [\[DOI\]](#)
- 7 Bandilla M, Ucker B, Ram M, et al. Reconstitution of the B800 bacteriochlorophylls in the peripheral light harvesting complex B800-850 of *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1 with BChla and modified (bacterio-)chlorophylls. *Biochim Biophys Acta*, 1998, 1364(3): 390—402 [\[DOI\]](#)
 - 8 Buche A, Ellis G, Ramirez J M. Probing the binding site of 800-nm bacteriochlorophyll in the membrane-linked LH2 protein of *Rhodobacter capsulatus* by local unfolding and chemical modification. *Eur J Biochem*, 2001, 268: 2792—2800 [\[DOI\]](#)
 - 9 Fraser N J, Dominy P J, Ucker B, et al. Selective release, removal, and reconstitution of bacteriochlorophyll a molecules into the B800 sites of LH2 complexes from *Rhodopseudomonas acidophila* 10050. *Biochemistry*, 1999, 38(30): 9684—9692 [\[DOI\]](#)
 - 10 Buche A, Ramirez J M, Picorel R. Effects of acid pH and urea on the spectral properties of the LHII antenna complex from the photosynthetic bacterium *Ectothiorhodospira* sp. *Eur J Biochem*, 2000, 267(11): 3235—3243 [\[DOI\]](#)
 - 11 Scheuring S, Gonçalves R P, Prima V, et al. The photosynthetic apparatus of *Rhodopseudomonas palustris*: structures and organization. *J Mol Biol*, 2006, 358(1): 83—96 [\[DOI\]](#)
 - 12 Roszak A W, Howard T D, Southall J, et al. Crystal structure of the RC-LH1 core complex from *Rhodopseudomonas palustris*. *Science*, 2003, 302(5652): 1969—1972 [\[DOI\]](#)
 - 13 Hartigan N, Tharia H A, Sweeney F, et al. The 7.5 Å electron density and spectroscopic properties of a novel low-light B800 LH2 from *Rhodopseudomonas palustris*. *Biophys J*, 2002, 82(2): 963—977
 - 14 冯娟, 王千, 张旭家, 等. 光合细菌 *Rhodopseudomonas palustris* 捕光天线 LH2 中类胡萝卜素分子间三重态能量传递的光谱学证据. *中国科学 B 辑: 化学*, 2003, 33(5): 385—396
 - 15 Georgakopoulou S, Frese R N, Johnson E, et al. Absorption and CD spectroscopy and modeling of various LH2 complexes from purple bacteria. *Biophys J*, 2002, 82(4): 2184—2197
 - 16 Georgakopoulou S, van Grondelle R, van der Zwan G. Circular dichroism of carotenoids in bacterial light-harvesting complexes: experiments and modeling. *Biophys J*, 2004, 87(5): 3010—3022 [\[DOI\]](#)
 - 17 Rondonuwu F S, Taguchi T, Fujii R, et al. The energies and kinetics of triplet carotenoids in the LH2 antenna complexes as determined by phosphorescence spectroscopy. *Chem Phys Lett*, 2004, 384: 364—371 [\[DOI\]](#)
 - 18 Feng J, Wang Q, Wu Y S, et al. Triplet excitation transfer between carotenoids in the LH2 complex from photosynthetic bacterium *Rhodopseudomonas palustris*. *Photosynth Res*, 2004, 82(1): 83—94 [\[DOI\]](#)