

植物光合作用中的捕光调节

许大全*, 陈根云*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海200032

摘要: 在光波动的自然界中, 植物已经发展出一系列捕光调节策略, 以确保在弱光下实现光能利用最大化, 而在强光下又避免光破坏。这些策略至少包括快响应(在几分钟内完成), 如叶片运动、叶绿体运动与状态转换, 以及慢适应(在几小时或几天内发生), 如捕光天线蛋白丰度变化(天线大小的慢变化)与分子组成的改变。本综述从快响应到慢适应逐一讨论这些策略, 特别是根据作者研究组的研究及有关新进展讨论天线大小的快变化, 即光系统II一些捕光复合体(LHCII_s)从核心复合体的可逆脱离。

关键词: 叶绿体运动; 叶片运动; 光系统II; LHCII; 反馈去激发; 可逆脱离

光合作用为地球生物圈内几乎所有生物的生存和繁衍提供必需的食物、能量和氧气。太阳光是植物光合作用的基本能源。阳光不足必然限制光合作用, 反之, 阳光过量会引起光合作用的光抑制甚至光合机构的光破坏。植物总是生活在光波动的环境中, 经常遇到光不足(早晨、傍晚、阴天, 特别是冠层中下层叶片)和光过量(晴天中午上层叶片)的情况。因此, 捕光调节是光合作用所必需的, 以便在弱光下实现光能使用的最大化, 而在强光下又能够避免过量光对光合机构的破坏。植物在漫长的演化期间已经发展出一系列捕光调节策略。

捕光调节策略有多种, 包括快调节和慢调节: 快调节可以在几分钟内发生, 例如叶片运动、叶绿体运动、状态转换和捕光天线(light-harvesting complex, LHCII)可逆地从光系统II (photosystem II, PSII)核心复合体(即反应中心复合体)脱离; 慢调节在几小时或几天内完成, 例如捕光天线蛋白质丰度或天线大小的变化以及叶片分子组成的改变。这些调节分别在器官(叶片运动)、亚细胞(叶绿体运动)、类囊体膜(状态转换)和分子[叶绿素(chlorophyll, Chl)、花色素苷和胁迫蛋白含量的变化]等不同水平运转。当然, 捕光天线大小的变化包括对光强变化的短期响应(一些捕光天线LHCII从PSII核心复合体的可逆脱离)和长期适应(通过基因表达和发育变化)两种不同情况。

关于植物光合作用中的捕光调节, 已经有大量研究报告和综评文章(例如Pascal等2005; Kouril等2013; Kreslavski等2013; Ruban 2013, 2016; Belgio等2014; Rochaix 2014; Xu等2015)。本文结合笔者研究组的研究成果, 简要介绍近年来这方面的研究进展。

1 叶片运动

一些植物特别是豆科(Leguminosae)植物的叶运动, 是一种重要的捕光调节方式。在弱光和低温下, 积光叶运动(light-accumulating leaf movement)可以增加光吸收和提高叶温, 从而加强光合作用; 而在强光和高温下, 避光(light-avoiding或paraheliotropic)叶运动则可以降低光吸收和叶温, 从而避免或减轻光合机构的光破坏。如果人为地使叶片保持水平位置, 则会导致叶片发生光破坏, 而且破坏程度随处理时间的延长而增加。与受到人为限制的叶片相比, 叶片的避光运动可以使到达叶片表面的入射光减少30%~60%, 叶片温度降低5~10°C (Ludlow和Björkman 1984; Gamon和Percy 1989; Pastenes等2005)。此外, 在强光下羊蹄甲(*Bauhinia tenuiflora*)叶片自身的合拢可以弥补其生理防御能力的不足(Huang等2012)。与此相类似, 黄柄鞘竹芋(*Calathea lutea*)叶片姿态也会随光环境变化(图1): 早晨弱光下叶片舒展向光, 增加光吸收; 而中午强光下叶片收拢避光, 减少光吸收。

豆科植物通过每个小叶基部马达细胞膨压的变化实现叶片运动。在光下, 钾离子通过质膜进入马达细胞, 同时大量水伴随进入, 从而使这些细胞膨压提高, 叶片平展。而在黑暗中相反的过程发生, 导致叶片合拢。光是叶片运动的原初推动力, 并且受水分状况和温度调节。长期以来, 叶片运动的分子机制不清楚, 直到2000年发现控制叶

收稿 2016-07-01 修定 2016-10-28

资助 国家重点基础研究发展规划(2015CB150104)。

* 共同通讯作者(E-mail: dqxu@sinp.ac.cn; chenggy@sibs.ac.cn)。

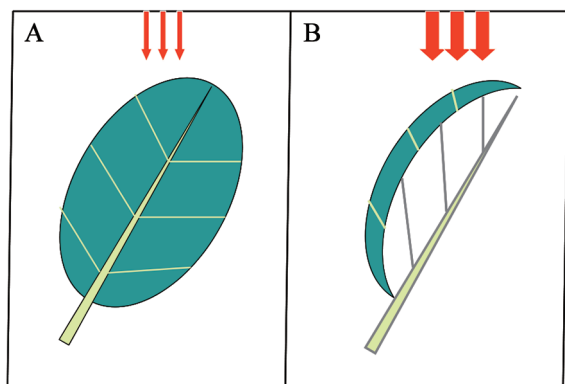


图1 黄柄鞘竹芋叶片姿态随光环境变化的示意图
Fig.1 Scheme depicting the change with light environment in leaf poses of *C. lutea*

A: 早晨弱光下叶片呈平展向光状态, 增加光吸收; B: 中午强光下叶片收拢呈避光状态, 减少光吸收(许大全2013)。

片运动的糖-酚化合物, 这个机制才被揭示出来(Ueda和Nakamura 2010)。这些化合物与马达细胞质膜上特殊的靶蛋白相作用, 并且在不同属植物中有不同的开关化合物和靶蛋白。

2 叶绿体运动

在对光强变化的响应中, 叶绿体运动是另一种捕光调节的迅捷方式, 这种调节方式普遍存在于植物界。在叶肉细胞内, 叶绿体与细胞骨架的肌动蛋白微丝相联系, 后者控制前者在细胞内的确定位置。弱光下叶绿体沿着细胞的上下壁排列, 其扁平面与光线垂直, 从而能最大限度捕光; 而在强光下, 它们移动到细胞的侧壁, 与光线平行, 通过相互遮荫而减少入射光。光是叶绿体运动的推动力。在大部分种类植物中, 引起叶绿体运动的有效波长在蓝光区, 但是对低等植物蕨类和苔藓地衣红光也有效。关于叶绿体运动, 可以参阅一些专门的评论文章(例如Wada等2003; Sato和Kadota 2006)。

拟南芥控制叶绿体运动的蓝光受体向光素或向光蛋白及其受体蛋白已经被鉴定, 揭示了叶绿体避光运动的分子机制(Kagawa等2001)。在两种向光素PHOT1和PHOT2中, PHOT2参与积光和避光两种叶绿体运动, 而PHOT1只参与积光运动。向光素不仅调节叶绿体运动, 而且还调节气孔开放和茎的向光弯曲。通过调整叶片向光性、叶绿体定位和气孔开度, 使净光合速率最大化。所以,

在光合作用中向光素实际上是光方向和强度的传感器。向光素由蓝光吸收区和蛋白激酶区两部分组成: 前者通过其结合的黄素单核苷酸(flavin mononucleotide, FMN)吸收蓝光, 并促进激酶活性, 后者与信号转导有关(Kagawa 2003)。叶绿体避光运动速度依赖光强, 而且可能还与光活化的PHOT2数量有关。在黑暗条件下向光素位于细胞质膜, 在照射蓝光后一些向光素进入细胞质。

叶绿体运动过程包括对光的感知、信号转导和叶绿体重新定位并锚定三个阶段, 涉及质膜上钙离子通道的活化, 但是向光素下游的信号转导事件还不清楚。叶绿体运动的适应性好处是在光强波动环境下实现有效的光合作用。实验结果表明, 叶绿体避光运动可以保护光合机构免于强光引起的光破坏, 不能进行这种运动的突变体比野生型早发生叶片失绿变白现象(Kasahara等2002)。然而, 叶绿体运动对于恒定光下生长的植物不是那么重要。

3 类囊体膜的状态转换

类囊体膜的状态转换是维持两个光系统(PSI和PSII)光能分配和反应中心光激发平衡的一个调节机制。由于两个光系统光吸收特性的差异和入射到叶片上太阳光光质或波长的日变化, 两个光系统之间光能分配和光激发不平衡的情况经常发生, 所以状态转换是调节光合作用经常需要的一种方式。PSI优先吸收远红光(波长 >700 nm), 而PSII优先吸收红光(波长 <700 nm)。这样, 当类囊体膜受到红光照射时PSII吸收的光能多于PSI吸收的光能, 类囊体膜转变为状态2, 导致PSI吸收的光能增加, 从而使两个光系统吸收的光能达到新的平衡。相反, 当类囊体膜受到远红光照射时PSI吸收的光能多于PSII吸收的光能, 类囊体膜则转变为状态1, 导致PSII吸收的光能增加, 结果也使两个光系统吸收的光能达到新的平衡。状态转换主要是高等植物对光质变化的响应, 不同于光强变化引起的叶片运动和叶绿体运动。

绿色植物的PSII超分子复合体(Kouril等2012)由核心复合体和天线复合体LHCII组成。核心复合体包括核心蛋白D1、D2, 核心天线CP43、CP47以及细胞色素 b_{559} 。核心复合体结合一些主要的(major)天线复合体(LHCII三聚体)和次要的(minor)

天线复合体(CP24、CP26和CP29单体)。主要的LHCII三聚体通过次要的LHCII单体(注意: LHCII三聚体的单体与次要的LHCII单体CP24、CP26和CP29的一级结构是多种不同的多肽)与核心复合体的核心天线CP43、CP47相连接, 构成PSII超分子复合体。这样, PSII-LHCII超复合体包含两层LHCII蛋白: 内层是CP29 (Lhcb4)、CP26 (Lhcb5) 单体和强结合的LHCII三聚体(LHCII-S), 外层是CP24 (Lhcb6)和至少两个分别为中等强度、松弛结合的LHCII三聚体(LHCII-M和LHCII-L) (Betterle等2009), 外层的LHCII也被称为外周天线复合体。LHCII三聚体的主要成分是Lhcb1~3 (分子质量分别为28、27和25 kDa), 它们的主要作用是为光合作用捕光。此外, Lhcb1和Lhcb2在对不同光条件的适应中发挥作用, 而Lhcb3则是Lhcb1和Lhcb2向反应中心传递光能的媒介(Standfuss和Kühlbrandt 2004)。菠菜叶片LHCII三聚体中单体的晶体结构已经被解析, 它结合8个Chl *a*和6个Chl *b*分子, 还有4个类胡萝卜素分子结合部位(Liu等2004)。无论是主要的天线——LHCII三聚体, 还是次要的天线——CP24、CP26和CP29单体, 都是PSII的天线复合体, 都可以称为LHCII。但是, 在许多文献(包括本文)中, 为简明起见, “LHCII”一词往往是指主要的天线——LHCII三聚体, 如果是指次要的天线, 则总是同时标明其具体名称CP24、CP26或CP29。

状态转换的关键反应是PSII捕光复合体LHCII的蛋白磷酸化和去磷酸化: 当被红光照射时类囊体膜从状态1向状态2转换, 一些LHCII蛋白被磷酸化, 并且转移到PSI, 与PSI结合, PSI的H亚单位是这种结合所必需的(Lunde等2000); 当被远红光照射时类囊体膜从状态2向状态1转换, 磷酸化的LHCII蛋白被去磷酸化, 并且脱离PSI, 返回到PSII。LHCII蛋白的去磷酸化需要一种专一的蛋白磷酸酯酶(Shapiguzov等2010)。催化LHCII蛋白磷酸化的蛋白激酶(绿藻的Stt7和高等植物的STN7)已经被鉴定(Depege等2003; Bonardi等2005), 并且已经知道这些酶活化或失活的氧化还原传感器是光合电子传递链上的质体醌(plastoquinone, PQ)库和细胞色素 b_6f (Cyt b_6f)复合体。当PQ被还原时, 蛋白激酶被活化, 而当PQ被重新氧化时蛋白激酶失活。PQ库氧化还原状态对蛋白激酶的影响已经

被实验证明(Ruban和Johnson 2009)。有趣的是, STN7不仅参与植物对光的短期响应(例如状态转换), 而且还参与对光的长期适应(Pesaresi等2009)。STN7能磷酸化LHCII蛋白, 也能磷酸化PSII核心天线CP43蛋白, 并且CP43蛋白磷酸化在有限光下最小, 而在过量光下最大(Tikkanen等2010), 这意味着它们在防御光破坏上发挥作用。

尽管在恒定的弱光下拟南芥的*stn7*突变体没有可见的表型变化, 但是其在波动光下还是发生了明显的表型变化(Tikkanen和Aro 2012), 表明在波动光下状态转换仍是植物生存所必需的。

状态转换还参与代谢控制和信号转导(Eberhard等2008), 特别是绿藻的状态转换可以加强PSI的功能, 是一个从非循环电子传递优先转向循环电子传递优先的开关(Finazzi等2002)。在绿藻中, 含PSI、Cyt b_6f 和铁氧还蛋白-NADP⁺氧化还原酶以及铁氧还蛋白-PQ还原酶(PGRL1)的超复合体参与循环电子传递(Iwai等2010)。在拟南芥中, PGRL1和质子梯度调节蛋白(PGR5)参与非循环和循环电子传递之间的转换(DalCorso等2008)。藻和高等植物状态转换的双重作用是维持PQ库的平衡和代谢响应所需要的(Rochaix 2014)。另一方面, 绿藻和高等植物又有所不同, 强光可以诱导绿藻的qE [依赖能量的猝灭(energy-dependent quenching)或反馈去激发(feedback de-excitation)]和状态1向状态2的转换, 在强光适应期间具有防御光破坏的作用(Allorent等2013)。

过去, 人们普遍认为: 两个光系统之间光能分配与激发的平衡, 在短期内由状态转换来维持, 而在长期内由两个光系统比例调整来实现, 并且参与向状态2转换的蛋白激酶受强光抑制。然而, 这些观念受到如下实验结果的严峻挑战: 在强、中和弱光下拟南芥都有一些LHCII三聚体与PSI结合, 呈现典型的状态2特征(Wientjes等2013a)。

4 天线大小的快变化——LHCII可逆脱离

早在30多年前, 就有学者(Sundby和Andersson 1985)提出: LHCII从PSII的可逆脱离可能是防止强光下PSII破坏的一个短期调节机制。可是在其后的十多年里一直没有见到支持这个假说的实验证据。

4.1 实验证据

从1990年代末开始, 笔者研究组陆续获得了

一些支持这个假说的生物化学(蔗糖密度梯度离心、电子传递速率测定) (Hong和Xu 1999a; Cai和Xu 2002; Zhang和Xu 2003; Chen和Xu 2006)、生物物理学(低温荧光分析) (Hong和Xu 1999a; Cai和Xu 2002; Chen和Xu 2006)、植物生理学(叶片光合气体交换测定) (Chen和Xu 2006)和相关的分子生物学(LHCII大量减少的水稻突变体光合速率对光

强转换响应模式的改变, 如图2) (Chen和Xu 2006; Liao和Xu 2007)等证据, 证明在饱和光下大豆(*Glycine max*)和水稻(*Oryza sativa*)等叶片内确实会发生一些LHCII从PSII核心复合体的可逆脱离。后来, 其他一些研究组也报告了光诱导的LHCII从PSII核心复合体脱离(例如Miloslavina等2008; Betterle等2009; Holzwarth等2009)。

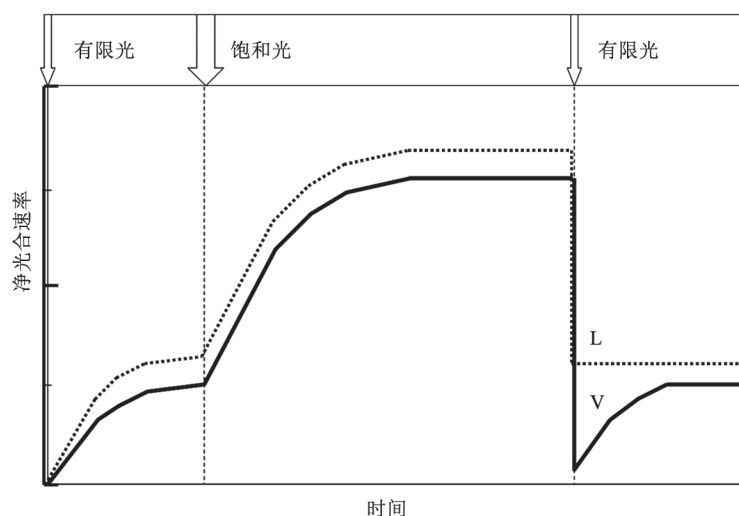


图2 叶片光合作用对光强变化响应的两种不同方式

Fig.2 The two different patterns of leaf photosynthetic response to changes in light intensity

V型: 当饱和光变为有限光时, 叶片净光合速率急剧降低到一个比饱和光照射前还低的水平, 然后逐步上升到之前有限光下的稳态水平, 这个变化轨迹形似字母V, 因此称之为V型; 大豆和水稻等多种植物表现为V型。L型: 当饱和光变为有限光时, 叶片净光合速率立即降低到与之前有限光下相同的稳态水平, 没有一个逐渐上升的过程, 这个变化轨迹形似字母L, 因此称之为L型; 小麦和玉米等多种植物表现为L型。V型响应方式与饱和光下部分脱离的天线复合体LHCII在有限光下又逐渐重新结合PSII核心复合体密切相关。

值得注意的是, 上述饱和光引起的一些LHCII从PSII核心复合体可逆脱离的现象, 只发生在大豆和水稻等一些三碳植物, 而在小麦(*Triticum spp.*)和棉花(*Gossypium spp.*)等其他三碳植物及玉米(*Zea mays*)等四碳植物中观察不到(Chen和Xu 2006; 陈悦和许大全2007)。

需要指出, 这种由一些捕光天线LHCII可逆脱离引起的PSII反应中心的可逆失活(Hong和Xu 1999b)或下调, 实际上只是由捕光天线变小而非反应中心本身结构破坏导致的表观失活(Cai和Xu 2002)。

4.2 保护作用

在光合作用过程中PSII反应中心使用的光能主要来自LHCII, 并且饱和光引起的一些LHCII脱离依赖蛋白激酶催化的类囊体膜蛋白磷酸化,

因此有理由预期: 在强光下蛋白激酶抑制剂处理阻止LHCII脱离PSII核心复合体, 肯定会导致以D1蛋白损失和PSII活性降低为特征的反应中心破坏。相关的实验结果证明了这个预期, 饱和光下一些LHCII脱离确实能够保护PSII核心复合体免于光破坏(Zhang和Xu 2003)。

当然, 这种LHCII可逆脱离的保护作用是有限的, 因为高等植物的LHCII只有15%~20%可以在两个光系统之间移动。所以, 在很强的光下, 尽管有LHCII可逆脱离的保护, 光合机构还是不可避免地被破坏, 其特征是PSII单体比例增高, D1蛋白数量减少, 光饱和的PSII电子传递速率降低(Cai和Xu 2002)。

如今, 关于PSII的光破坏, 一个新观点是: PSII放氧复合体中锰簇的光吸收引起原初破坏——放

氧复合体破坏, 而天线的过量光吸收引起的活性氧积累抑制PSII的修复过程——阻碍PSII核心蛋白D1的从头合成, 导致次级破坏(Takahashi和Badger 2011; Kreslavski等2013)。

4.3 与状态转换的异同

这种LHCII可逆脱离与状态转换的相同之处, 是都涉及部分LHCII从PSII核心复合体脱离, 并且都与蛋白激酶/蛋白磷酸酯酶催化的蛋白磷酸化/去磷酸化有关; 不同之处在于前者总是在强光下发生, 而后者总是在弱光下完成, 因为强光不利于状态转换(Tikkanen等2010), 特别是饱和光下脱离的LHCII不与PSI结合(Hong和Xu 1999a; Chen和Xu 2006, 2009), 而状态1向状态2转换的基本特征则是脱离的LHCII与PSI结合(Lunde等2000; Pesaresi等2002)。

4.4 与蛋白磷酸化的关系

根据蛋白磷酸酯酶抑制剂NaF对低温荧光参数暗恢复的抑制推断, 这种LHCII可逆脱离与其自身蛋白磷酸化有关(Hong和Xu 1999a), 然而, 这个推论受到一些实验结果的严峻挑战。在低于生长光强的弱光下, LHCII磷酸化水平比较高, 而PSII核心蛋白例如D1、D2和CP43磷酸化水平比较低; 相反, 在强光下PSII核心蛋白的磷酸化水平比较高, 而LHCII蛋白激酶受抑制, 导致LHCII去磷酸化(Tikkanen等2010)。并且, PSII核心蛋白和LHCII蛋白的磷酸化分别需要两个不同的蛋白激酶STN8和STN7 (Bonardi等2005)。这些蛋白的磷酸化是它们沿着类囊体膜移动, 尤其是遭受强光破坏的PSII单体从基粒片层向间质片层移动以便在那里修复所需要的(Tikkanen和Aro 2012)。因此, LHCII可逆脱离究竟是LHCII蛋白自身还是PSII核心蛋白磷酸化的结果, 仍是一个需要进一步探讨的问题。根据弱光下LHCII蛋白磷酸化导致两个光系统之间激发能分配平衡, 而在强光下PSII核心蛋白磷酸化导致LHCII吸收的光能被自身热耗散(既不传递给PSII, 也不传递给PSI)的模型(Tikkanen等2010)和在强光下位于PSII核心复合体与LHCII三聚体之间的CP29被磷酸化的实验结果(Yakushevskaya等2003), 以及CP29是光破坏防御的一个决定因素的观点(de Bianchi等2011), 笔者设想, 饱和光引起的一些LHCII的可逆脱离及其后来的热耗散可能是PSII核

心蛋白磷酸化的结果, 当然这还有待实验证明。

5 脱离的LHCII的能量耗散机制

虽然在田间和生长室内生长光强波动的环境下拟南芥的两种突变体(分别缺乏PsbS蛋白和去环氧酶, 因此缺乏qE)种子产量明显少于其野生型的实验结果已经证明捕光快调节的好处, 并且断言qE的适应性好处是由于提高了植物对光强变化而不是强光本身的耐受性(Kühlheim等2002), 然而实现qE的机制还不清楚。笔者猜想, 这个机制很可能涉及前述饱和光下一些LHCII的可逆脱离。

5.1 qE和LHCII脱离的关系

有证据表明, 当qE形成时, 一部分主要的LHCII脱离PSII核心复合体, 并且这种脱离依赖 ΔpH 、PsbS和玉米黄质(zeaxanthin, Zea) (Miloslavina等2008; Holzwarth等2009)。也有研究结果表明, 由单体CP29、CP24和三聚体LHCII-M这五个亚单位组成的复合体的脱离是强光下启动非光化学猝灭(non-photochemical quenching, NPQ)所必需的, 并且这个超复合体的结合/脱离受PsbS蛋白控制(Betterle等2009)。直接的结构证据表明, 光破坏防御态的形成需要PSII-LHCII超分子复合体的重组, 这种重组涉及LHCII从PSII核心复合体脱离以及脱离的LHCII聚合, 而且这种重组与qE形成和弛豫或衰减在时间上相一致(Johnson等2011)。有趣的是, 叶绿体蛋白质合成抑制剂林可霉素长时间处理会导致拟南芥PSII反应中心减少, LHCII增加, 并且大部分LHCII是与PSII核心复合体分离的, 同时光化学效率降低, 而NPQ增加(Belgio等2012)。

5.2 qE的部位

植物LHCII不仅是光合作用捕光的重要调节者, 也是热耗散的基本部位(Elrad等2002)。在光过量条件下, LHCII能够可逆地从有效的捕光态转变为热耗散态, 从而防御光合机构的光破坏(Pascal等2005)。高等植物至少有两个NPQ部位: 一个在从PSII核心复合体脱离并聚合的主要的LHCII上(原来中等强度结合的LHCII-M和松散结合的LHCII-L), 依赖PsbS (Q1), 另一个在仍与PSII核心复合体结合的次要的LHCII上, 即CP29和CP24, 依赖Zea (Q2) (Holzwarth等2009; Jahns和Holzwarth 2012)。除了主要天线LHCII以外, 次要天线复合体对qE也有贡献(Ballottari等2010)。设想脱离的LHCII-CP24-CP29

复合体处于猝灭态(Betterle等2009)。用单分子荧光显微镜研究发现, 单个LHCII三聚体能够在猝灭态和非猝灭态之间可逆转换(Krüger等2010)。许多研究表明, qE发生于捕光天线(Ruban 2013), 并且, qE可以发生在捕光天线的多个部位, 包括次要天线CP24和CP29, 而不只是主要天线LHCII一个部位(Rochaix 2014)。

最近, Holzwarth和Jahns (2014)根据自己和他人的实验结果提出高等植物NPQ的四态二部位模型: 态I是完全弛豫(>30 min)的暗态, 两个猝灭部位Q1和Q2均失活; 态II形成于照光的初期(1~2 min), Q1活化, Q2失活; 态III是充分光活化(10~20 min)的NPQ稳态, Q1和Q2均活化, 有Zea参与; 态IV是部分弛豫(2~5 min)的暗态, Q1失活, 而Q2仍活化, 也有Zea参与。Q1发生在脱离PSII核心复合体的主要的LHCII三聚体聚合物中, 有质子化的PsbS和次要的LHCII单体CP24参与, 而Q2则发生在仍然与PSII核心复合体结合的次要的LHCII单体CP24和CP29中。

需要指出, 尽管Belgio等(2014)根据Holzwarth及其同事所用方法的问题(还不清楚这些问题究竟在多大程度上影响结论的正确性)对关于qE形成时一部分主要的LHCII脱离PSII核心复合体的结论(Miloslavina等2008; Holzwarth等2009)提出质疑, 但是笔者很难信服他们(Belgio等2014)根据自己实验结果得出的NPQ期间PSII天线大小不减反增的结论, 因为笔者自己的一系列实验结果(见第4.1节)不支持这个结论。既然承认NPQ形成时发生LHCII的重排或聚合(Ruban 2016)是事实, 那么一部分LHCII脱离PSII核心复合体就是不可避免的, PSII天线大小的不减反增的结论也就是难以理解的。

5.3 PsbS蛋白: qE的调节者

由核基因组编码的PsbS蛋白含205个氨基酸残基, 分子质量为22 kDa, 其晶体的原子结构已经被解析(Fan等2015), 它可能是qE的调节者(Niyogi 2005)。缺乏PsbS蛋白的拟南芥突变体几乎完全没有qE (Li等2000), 而PsbS蛋白的过表达成比例地增强qE。PsbS蛋白作为类囊体腔pH的传感器, 可能通过其暴露于类囊体腔的酸性区域质子化, 促进天线的异寡聚体脱离PSII核心复合体, 迅速活化qE (Betterle等2009)。也有学者认为PsbS是LHCII构

象变化的催化剂(Horton等2005; Bonente等2008)。PsbS控制类囊体膜蛋白之间的相互作用与结合(Kereiche等2010)。有趣的是, 在黑暗条件下, PsbS蛋白以双体形式存在, 并与PSII核心复合体结合, 而照光后它发生单体化, 并与LHCII结合(Bergantino等2003)。也有研究报告揭示, 在黑暗条件下PsbS蛋白存在于PSII超复合体周围, 而在光下类囊体膜的能量耗散态PsbS蛋白优先与主要天线LHCII三聚体结合(Correa-Galvis等2016)。

与高等植物不同, 绿藻没有PsbS蛋白, 但是有与胁迫有关的捕光复合体LHCSR (light harvesting complex stress-related)蛋白。在强光下绿藻积累与qE能力有关的LHCSR蛋白(Peers等2009), 形成的PSII-LHCII-LHCSR3超复合体完成能量耗散(Tokutsu和Minagawa 2013)。在绿藻中, LHCSR既是 ΔpH 的传感器, 又是过量光能的耗散部位; 而在陆生植物中, PsbS只是 ΔpH 的传感器或qE的调节者, 不是能量耗散部位(Rochaix 2014)。

5.4 Zea和叶黄素在qE上的作用

陆生植物有两种叶黄素(xanthophyll)循环: 一种是所有陆生植物都有的紫黄质(violaxanthin)循环, 从紫黄质可逆地经过花药黄质(antheraxanthin)转变为Zea; 另一种是叶黄素环氧化物循环, 从环氧化物可逆地转化为去环氧化物(lutein, Lut), 它只存在于部分种类的植物中。Lut有3个重要功能: 一是稳定天线蛋白的结构, 二是捕光并将激发能传递给Chl, 三是在NPQ过程中猝灭激发态Chl (^3Chl 和 ^1Chl) (Jahns和Holzwarth 2012)。这两个循环都参与PSII天线从捕光态向能量耗散态(涉及强光下去环氧的Lut)的转换(Jahns和Holzwarth 2012)。高水平的Zea加速qE形成, 而减缓qE弛豫或衰减(Johnson等2008; Nilkens等2010)。在qE过程中, Zea可能发挥两种不同的作用: 一是在Chl到Zea的能量传递(Frank等2000)或向相邻Chl传递电子形成 $\text{Zea}^+/\text{Chl}^-$ 态(Holt等2005; Ahn等2008; Avenson等2009)的直接作用, 二是作为变构调节者控制qE的效率和动力学的间接作用(Johnson等2008)。Zea的作用主要是使单线激发态 $^1\text{Chl}^*$ 去激发, 而Lut的独特功能是使三线激发态 $^3\text{Chl}^*$ 失活(Jahns和Holzwarth 2012), 之前强光下贮存的Zea能够比较快地触发qE (Dall'Osto等2005)。

5.5 qE的物理机制

qE有两种可能的物理机制, 一是电荷传递机制: 在qE期间, 激发能从激发的Chl分子传递给Chl-Zea异二聚体, 导致其电荷分离和后来的电荷重新结合($\text{Chl}^* \rightarrow \text{Chl-Zea} \rightarrow \text{Chl}^\bullet\text{-Zea}^{+\bullet} \rightarrow \text{Chl-Zea}$), 在此过程中激发能以热的形式耗散(Holt等2005)。这种电荷传递机制可以在位于PSII核心复合体和主要LHCII天线复合体之间的次要天线复合体CP29、CP26和CP24内运转, 并且CP29可逆构象变化调节qE运转期间Chl-Zea异二聚体在能量传递态和电荷传递态之间转换(Ahn等2008)。当然, Lut也可能参与在CP26运转的电荷传递机制(Avenson等2009)。

二是能量传递机制, 也称激子相互作用(Bode等2009)或者激子耦联机制, 能量从激发态Chl传递给类胡萝卜素Lut1, 形成激发态Lut1, 在主要的天线复合体LHCII三聚体内运转(Ruban等2007), 猝灭部位可能在两个Chl区域(Chl *b* 606-607和Chl *a* 610-611-612-Lut) (Liu和Chang 2008)。

此外, 也有学者提出, qE可能是LHCII天线复合体内色素间相互作用的结果, Chl-Chl相互作用可以参与qE (Horton等2005; Pascal等2005; Miloslavina等2008; Holzwarth等2009)。有实验结果支持如下观点: 激发能猝灭可能是由于Chl-Chl相互作用, 而不是由于Chl-类胡萝卜素之间的电荷传递(Muller等2010)。

为了绘制光合作用捕光与能量耗散过程中可能的能量传递或激子相互作用的详细图解, 今后的研究需要回答何种膜结构、蛋白和色素优势地参与由为光合作用捕光向能量耗散转换的问题(Holleboom和Walla 2014)。本文作者猜想LHCII捕光态与能量耗散态之间的可逆转换如下: 在饱和和光下PSII核心复合体的一些亚单位如D1蛋白和核心天线CP43以及次要天线CP29被磷酸化, 于是因磷酸化的CP29带负电的磷酸根(PO_3^{2-})和磷酸化的D1蛋白与CP43同样带负电的磷酸根相互排斥, CP29与其结合的主要天线LHCII一起脱离PSII核心复合体。同时, PsbS蛋白双体变为单体, 这些单体附着在主要天线LHCII和次要天线CP29上, 导致这些蛋白的构象变化和从捕光态变为能量耗散态。这时, 天线复合体内Chl分子吸收的光能分别全部传递给主要天线LHCII复合体内Lut分子和次

要天线CP29内的Chl-Zea异双体, 然后分别通过能量传递机制和电荷传递机制将激发能变成热耗散。相反, 在有限光下可逆反应发生, 从能量耗散态回到有效捕光态(Xu等2015)。最近, 出现一些描述NPQ物理机制的假说, 涉及参与NPQ的色素分子Zea、Lut和Chl *a*, Zea在次要天线CP29复合体中, 而Lut则结合在主要的和次要的LHCII上(Ruban 2016); 并解释了它们如何耗散过量的激发能(Chmeliov等2015; Duffy和Ruban 2015)。

5.6 qE是NPQ的重要组成部分

根据Chl荧光诱导和暗弛豫动力学特征的不同, 过去人们往往将NPQ分为快、中和慢三个不同组分: 高能态或依赖能量的猝灭(qE)、状态转换猝灭(qT)和光抑制猝灭(qI) (Horton和Hague 1988)。可是在最近出版的一些文献中, 在论述NPQ的时候, 已经不再提qT (例如Holzwarth和Jahns 2014; Logan等2014; Ruban 2016), 其原因很可能是意识到把状态转换引起的PSII荧光猝灭称为非光化学猝灭不够恰当, 因为当类囊体膜由状态1转变到状态2时, PSII接受的光能减少, 而PSI接受的光能增加, 虽然PSI增加的这部分光能不能用于PSII的光化学反应, 但是却可以用于PSI的光化学反应, 并不是以热的形式耗散(许大全2013)。不久前Nilkens等(2010)定义了一个依赖Zea的NPQ新组分qZ, 它在强光下10~30 min内发生, 而在弱光下10~60 min内消失, 似乎是一种对强光胁迫的“记忆态” (Horton等2005)。于是, NPQ仍然包括快、中和慢三个组分——qE、qZ和qI, 只是qZ这个中组分比之前的qT慢得多, 似乎与qI纠缠在一起。由于qI的高度复杂性以致难以解释以及qE定量的时间尺度不明确, Ruban (2016)在论述NPQ机制时, 干脆以NPQ (包括所有中速和慢可逆组分, 但是与不可逆的光破坏无关)替代qE。

有趣的是, 除了硅藻(Goss和Lepetit 2015)和高等植物这些真核生物以外, 原核生物蓝细菌也通过天线复合体的可逆脱离反应中心减少到达反应中心的激发能, 防御反应中心遭遇过量光能的破坏。强光下一些高等植物可逆脱离的天线复合体是膜蛋白复合体LHCII (已如上述), 硅藻可逆脱离的外周天线复合体是岩藻黄质叶绿素结合蛋白(fucoxanthin chlorophyll binding protein, FCP), 而蓝

细菌可逆脱离的是膜外在天线复合体藻胆体(phycoobilisome, PBS)。此外, 蓝绿光诱导的PBS吸收的过量光能的热耗散也是蓝细菌防御光破坏的一个重要保护机制, 橘色类胡萝卜素蛋白(orange carotenoid protein, OCP)和荧光恢复蛋白(fluorescence recovery protein, FRP)参与这个机制的运转。OCP是光强传感器和能量耗散诱导者, 强蓝绿光诱导OCP结构变化, 转变为红色的活化型, 通过与PBS核心相作用, 增加PBS的热耗散, 减少输入反应中心的能量。在弱光下FRP从PBS上去掉红色的OCP, 使其变为橘色的失活型, 从而恢复PBS为反应中心捕光的功能(Kirilovsky等2014)。

NPQ在不同种类生物中表现出丰富的多样性。最近, Goss和Lepetit (2015)介绍了高等植物和多种藻类(绿藻、硅藻和褐藻等) NPQ的最新知识, 聚焦于天线复合体结构变化和热耗散增强的分子机制, 提出高等植物和硅藻NPQ的最新模式, 比较了多种藻类与高等植物的NPQ特征, 还探讨了NPQ的演化方面, 即植物从水生发展到陆生过程中对NPQ需求的变化。许多研究结果表明, 多种藻类和高等植物都以NPQ为光破坏防御的一个重要机制, 这种机制都以天线复合体的结构变化(包括天线复合体的聚合和/或从反应中心复合体的脱离)为基础, 这种结构变化依赖属于LHC蛋白家族成员的特种蛋白, 受控于叶黄素循环, 而且藻类、苔藓地衣和高等植物使用不同的蛋白(例如PsbS、LHCSR等)和不同的叶黄素循环。

6 天线大小的慢变化——LHCII蛋白丰度变化

上述一些LHCII从PSII核心复合体可逆脱离是对短期(数分钟)强光的快响应, 而LHCII蛋白丰度的减少则是对长期(几小时或几天)强光的慢适应。

在光合作用中正常发挥功能作用的是PSII-LHCII超分子复合体的双体, 其中的每个PSII-LHCII单体可以结合4个LHCII三聚体。可是, 大部分PSII-LHCII单体只含有2或3个而不是4个LHCII三聚体, 这意味着存在一些脱离的或松散结合的LHCII三聚体(Dekker和Boekema 2005)。可能PSII核心复合体通过Lhcb4 (CP29)和Lhcb5 (CP26)只结合一个LHCII三聚体, 形成一个基本的超分子复合体, 这被看作强光下生长的植物PSII的主要存在形式(Boekema等1999; Frigerio等2007)。而在中、弱

光下生长的植物, 核心复合体还结合不止一个次要的LHCII单体Lhcb5 (CP24)和另两个LHCII三聚体(中等强度结合的LHCII-M和松散结合的LHCII-L), 以便增强捕光能力(Ballottari等2007)。显然, 植物生长光强对游离的和结合的LHCII三聚体数量有重要影响, 导致形成不同类型的PSII-LHCII超复合体, 也就是一个PSII核心双体(C_2)结合不同数量和类型(S和M, 分别是与核心复合体强结合的和中等强度结合的, 见前面状态转换部分)的LHCII三聚体, 例如 $C_2S_2M_2$ 、 C_2S_2M 和 C_2S_2 (Kouril等2012)。在强光和弱光下生长的植物其PSII-LHCII超分子复合体通常分别是 C_2S_2 和 $C_2S_2M_2$ (Daum等2010)。然而, 在强光下生长的拟南芥中也观测到 $C_2S_2M_2$ (Kouril等2012)。此外, 似乎还有不在PSII超复合体内的额外的LHCII三聚体, 一些额外的LHCII三聚体在光下和光胁迫条件下与PSI结合, 但是在黑暗中又脱离(Wientjes等2013b)。

将植物从弱光转移到强光环境几小时后, PSII天线变小, 主要发生于PSII结合的LHCII三聚体中的Lhcb1、Lhcb2和Lhcb6(CP24)蛋白, 很少发生于CP26、CP29和PSI结合的Lhca蛋白(Ballottari等2007)。这种天线变小主要是由于这些色素蛋白复合体的蛋白合成减少(McKim和Durnford 2006), 其调节发生在转录后水平(Ballottari等2007; Frigerio等2007), 受控于PQ的氧化还原状态(Frigerio等2007; Floris等2013), 同时也与这些蛋白的降解增强有关。随着光强增高, 这些天线蛋白的降解加强(Frigerio等2007)。图3描述了LHCII参与捕光调节的几种不同方式。

7 分子组成的改变

在光强、温度和水分供应条件变化后, 叶片内一些组分的含量发生变化。通常, 在弱光下生长的植物叶片Chl含量增加, 以便增加光捕获, 而在强光、低温或紫外辐射下生长的植物叶片花色素苷含量增加, 以便减轻对光合机构的光破坏, 因为这些酚类化合物可以吸收可见光和紫外辐射(Merzlyak等2008), 减少到达叶绿体的入射光。

强光下高等植物积累的早期光诱导蛋白(ELIP) (Heddad等2006)和蓝细菌的强光诱导蛋白(HLIP) (Havaux等2003)可以暂时结合色素蛋白复合体破坏时释放的Chl分子, 防止活性氧的形成, 并参与激

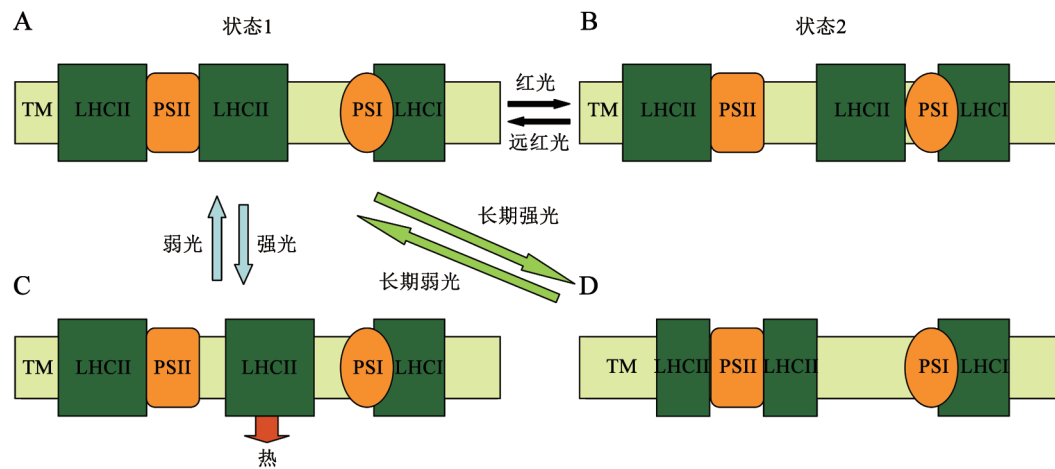


图3 LHCII参与捕光调节的几种不同方式

Fig.3 The several different patterns of LHCII-involved light-harvesting regulation

LHCI: PSI的捕光天线复合体; LHCII: PSII的捕光天线复合体; PSI: PSI核心复合体; PSII: PSII核心复合体; TM: 类囊体膜。A: 状态1; B: 状态2, 磷酸化的LHCII脱离PSII核心复合体, 与PSI核心复合体结合, 增加PSI的光吸收; C: 短期强光下部分LHCII脱离PSII核心复合体, 但是不与PSI结合, 其吸收的光能以热的形式耗散; D: 在适应长期强光后, PSII的LHCII变小, 减少对光能的吸收与向PSII反应中心的光能传递。

发能的非光化学猝灭。此外, 强光下HLIP还可以通过触发PSI的三体化而稳定PSI复合体(Wang等2008)。这两种蛋白和前面提到的LHCII、PsbS都属于捕光复合体蛋白超家族成员。它们之间在功能和演化上有密切的关系, 而LHCII三聚体似乎是这个演化过程的末端产物(Engelken等2012)。

实际上, 植物光合机构对光环境的适应是一个比较缓慢而复杂的过程, 除了前面所述分子水平的变化——叶片组成成分的改变以外, 还通过多种途径实现叶片形态结构的宏观改变。例如, 适应强光的植物叶片与茎夹角变小, 从而减少叶片的光吸收(Mooney等1977)。又如, 强光和干旱条件下生长的植物叶片表面特性改变, 叶表面积累蜡、盐, 长出茸毛等。通常, 叶片将入射光的5%~10%反射回去, 而发生这种改变后反射掉的入射光达到20%~25% (Mooney等1977; Ehleringer和Björkman 1978; Ehleringer等1981; Barker等1997)。再如, 适应强光的植物叶片变厚, 栅栏细胞层数增加, 叶绿体内基粒及垛叠减少, 基粒直径变小(Khattoon等2009; Herbstova等2012); 相反, 适应弱光的植物每个叶绿体有较多基粒, 类囊体膜垛叠与非垛叠比例较高, PSII反应中心与PSI反应中心比例比较高(Anderson 1986; Anderson等1988), 这些变化有利于增加光捕获。

8 结束语

在上述的捕光调节策略中, 对环境光变化的快响应如叶片运动和叶绿体运动等通常发生在已经存在的叶片、叶绿体中, 而慢适应如LHCII蛋白丰度变化和叶片分子组成的改变则发生在那些正在发育的叶片、叶绿体。所有这些调节策略, 无论快的还是慢的, 都是相互协作的, 而不是相互排斥的。这些策略的巧妙协作保证植物有效而安全地利用光能, 也就是在光波动环境中实现弱光下光吸收最大, 而强光下避免光合机构的光破坏。

关于植物光合作用中的捕光调节, 虽然已经有许多研究报告和假说, 但是关于qE还存在不少问题和一些矛盾的解释, 需要通过深入的研究来回答和澄清, 特别是强光下一些LHCII从PSII核心复合体可逆脱离及其热耗散的分子机制还不很确定, 例如, 脱离的LHCII是否结合PsbS蛋白、CP29和CP24? 脱离的LHCII蛋白是否被磷酸化以及是否因其蛋白没有被磷酸化而不能移动到PSI并与其结合? 脱离的LHCII如何耗散其吸收的光能? 在qE期间, 电荷传递和能量传递这两个可能的物理机制哪个是主要的? 强光诱导的类囊体膜重组和LHCII聚合的生理作用是什么? 在对LHCII可逆脱离的深入研究中, 使用缺乏qE的突变体(*npq4*和*npq1*, 分别缺乏PsbS蛋白和紫黄质脱环氧化物)可能

是有益的。回答上面这些问题, 无疑有助于深刻理解自然光合作用, 有助于应用来自自然光合作用的原理和灵感发展人工光合作用, 解决人类面临的粮食、能源和环境等迫切问题。

参考文献

- Ahn TK, Avenson TJ, Ballottari M, Cheng YC, Niyogi KK, Bassi R, Fleming GR (2008). Architecture of a charge-transfer state regulating light harvesting in a plant antenna protein. *Science*, 320: 794–797
- Allorent G, Tokutsu R, Roach T, Peers G, Cardol P, Girard-Bascou J, Seigneurin-Berny D, Petroustos D, Kuntz M, Breyton C, et al (2013). A dual strategy to cope with high light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell*, 25: 545–557
- Anderson JM (1986). Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annu Rev Plant Physiol*, 37: 93–136
- Anderson JM, Chow WS, Goodchild DJ (1988). Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *Aust J Plant Physiol*, 15: 11–15
- Avenson TJ, Ahn TK, Niyogi KK, Ballottari M, Bassi R, Fleming GR (2009). Lutein can act as a switchable charge transfer quencher in the CP26 light-harvesting complex. *J Biol Chem*, 283: 2830–2835
- Ballottari M, Dall'Osto L, Morosinotto T, Bassi R (2007). Contrasting behavior of higher plant photosystem I and II antenna systems during acclimation. *J Biol Chem*, 282: 8947–8958
- Ballottari M, Girardon J, Betterle N, Morosinotto T, Bassi R (2010). Identification of the chromophores involved in aggregation-dependent energy quenching of the monomeric photosystem II antenna protein Lhcb5. *J Biol Chem*, 285: 28309–28321
- Barker DH, Seaton GGR, Robinson SA (1997). Internal and external photoprotection in developing leaves of the CAM plant *Cotyledon orbiculata*. *Plant Cell Environ*, 20: 617–624
- Belgio E, Johnson MP, Juric S, Ruban AV (2012). Higher plant photosystem II light-harvesting antenna, not the reaction center, determines the excited-state lifetime—both the maximum and the nonphotochemically quenched. *Biophys J*, 102: 2761–2771
- Belgio E, Kapitonova E, Chemeliov J, Duffy CDP, Ungerer P, Valkunas L, Ruban AV (2014). Economic photoprotection in photosystem II that retains a complete light-harvesting system with slow energy traps. *Nature Commun*, 5: 4433
- Bergantino E, Segalia A, Brunetta A, Teardo E, Rogoni F, Giacometti GM, Szabo I (2003). Light- and pH-dependent structural changes in the PsbS protein of photosystem II. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 15265–15270
- Betterle N, Ballottari M, Zorzan S, de Bianchi S, Cazzaniga S, Dall'Osto L, Morosinotto T, Bassi R (2009). Light-induced dissociation of an antenna hetero-oligomer is needed for non-photochemical quenching induction. *J Biol Chem*, 284: 15255–15266
- Bode S, Quentmeier CC, Liao PN, Hafi N, Barros T, Wilk L, Bittner F, Walla PJ (2009). On the regulation of photosynthesis by excitonic interactions between carotenoids and chlorophylls. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 12311–12316
- Boekema EJ, van Roon H, Van Breemen JF, Dekker JP (1999). Supramolecular organization of photosystem II and its light-harvesting antenna in partially solubilized photosystem II membranes. *Eur J Biochem*, 266: 444–452
- Bonardi V, Pesaresi P, Becker T, Schleiff E, Wagner R, Pfannschmidt T, Jahns P, Leister D (2005). Photosystem II core phosphorylation and photosynthetic acclimation require two different protein kinases. *Nature*, 437: 1179–1182
- Bonente G, Howes BD, Caffarri S, Smulevich G, Bassi R (2008). Interactions between the photosystem II subunit PsbS and xanthophylls studied *in vivo* and *in vitro*. *J Biol Chem*, 283: 8434–8445
- Cai SQ, Xu DQ (2002). Light intensity-dependent reversible down-regulation and irreversible damage of PSII in soybean leaves. *Plant Sci*, 163: 847–853
- Chen Y, Xu DQ (2006). Two patterns of leaf photosynthetic response to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species. *New Phytol*, 169: 789–798
- Chen Y, Xu DQ (2007). Species-dependence of the pattern of plant photosynthetic rate response to light intensity transition from saturating to limiting one. *J Plant Physiol Mol Biol*, 33 (6): 538–546 [陈悦, 许大全(2007). 植物光合速率对光强从饱和到有限转变响应方式的物种依赖性. *植物生理与分子生物学报*, 33 (6): 538–546]
- Chen Y, Xu DQ (2009). Dissociation of photosystem II light-harvesting complex (LHC II) from the reaction center complex induced by saturating white irradiation differs from the transition from state 1 to state 2 induced by weak red irradiation. *Acta Bot Yunnanica*, 31: 67–74
- Chmeliov J, Bricker WP, Lo C, Jouin E, Valkunas L, Ruban AV, Duffy CDP (2015). An 'all pigment' model of excitation quenching in LHCII. *Phys Chem Chem Phys* 17: 15857–15867
- Correa-Galvis W, Poschmann G, Melzer M, Stuhler K, Jahns P (2016). PsbS interactions involved in the activation of energy dissipation in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2: 15225
- DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, Aseeva E, Schunemann D, Finazzi G, Joliot P, Barbato R, Leister D (2008). A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis*. *Cell*, 132: 273–285
- Dall'Osto L, Caffarri S, Bassi R (2005). A mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26. *Plant Cell*, 17: 1217–1232
- Daum B, Nicastro D, Austin II J, McIntosh JR, Kuhlbrandt W (2010). Arrangement of photosystem II and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea. *Plant Cell*, 22: 1299–1312
- de Bianchi S, Betterle N, Kouril R, Cazzaniga S, Boekma E, Bassi R, Dall'Osto L (2011). *Arabidopsis* mutants deleted in the light-harvesting protein Lhcb4 have a disrupted photosystem II macrostructure and are defective in photoprotection. *Plant J*, 23: 2659–2679
- Dekker JP, Boekema EJ (2005) Supermolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants. *Biochim Biophys Acta*, 1706: 12–39

- Depege N, Bellaïre S, Rochaix JD (2003). Role of chloroplast protein kinase Stt7 in LHCII phosphorylation and state transition in *Chlamydomonas*. *Science*, 299: 1572–1575
- Duffy CDP, Ruban AV (2015). Dissipative pathways in the photosystem-II antenna in plants. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 152: 215–226
- Eberhard S, Finazzi G, Wollman FA (2008). The dynamics of photosynthesis. *Annu Rev Genet*, 42: 463–515
- Ehleringer JR, Björkman O (1978). Pubescence and leaf spectral characteristics of a desert shrub *Encelia farinosa*. *Oecologia*, 36: 151–162
- Ehleringer JR, Mooney HA, Glumon SL, Rundel PW (1981). Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia*, 71: 318–320
- Elrad D, Niyogi KK, Grossman AR (2002). A major light-harvesting polypeptide of photosystem II functions in thermal dissipation. *Plant Cell*, 14: 1801–1816
- Engelken J, Funk C, Adamska I (2012). The extended light-harvesting complex (LHC) protein superfamily: classification and evolutionary dynamics. In: Burnap RL, Vermaas WFJ (eds). *Functional Genomics and Evolution of Photosynthetic Systems*. Dordrecht: Springer, 265–284
- Fan M, Li M, Liu Z, Cao P, Pan X, Zhang H, Zhao X, Zhang J, Chang W (2015). Crystal structures of the PsbS protein essential for photoprotection in plants. *Nat Struct Biol*, 22: 729–735
- Finazzi G, Rappaport F, Furia A, Fleischmann M, Rochaix JD, Zito F, Forti G (2002). Involvement of state transitions in the switch between linear and cyclic electron flow in *Chlamydomonas reinhardtii*. *EMBO Rep*, 3: 280–285
- Floris M, Bassi R, Robaglia C, Alboresi A, Lanet E (2013). Post-transcriptional control of light-harvesting genes expression under light stress. *Plant Mol Biol*, 82: 147–154
- Frank HA, Bautista JA, Josue JS, Young AJ (2000). Mechanism of nonphotochemical quenching in green plants: energies of the lowest excited singlet states of violaxanthin and zeaxanthin. *Biochemistry*, 39: 2831–2837
- Frigerio S, Campoli C, Zorzan S, Fantoni LI, Crosatti C, Drepper F, Haehnel W, Cattivelli L, Morosinotto T, Bassi R (2007). Photosynthetic antenna size in higher plants is controlled by the plastoquinone redox state at the post-transcriptional rather than transcriptional level. *J Biol Chem*, 282: 29457–29469
- Gamon JA, Pearcy RW (1989). Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia*, 79: 475–481
- Goss R, Lepetit B (2015) Biodiversity of NPQ. *J Plant Physiol*, 172, 13–32
- Havaux M, Guedeney G, He Q, Grossman AR (2003). Elimination of high-light-inducible polypeptides related to eukaryotic chlorophyll *a/b*-binding proteins results in aberrant photoacclimation in *Synechocystis* PCC6803. *Biochim Biophys Acta*, 1557: 21–33
- Hedddad M, Noren H, Reiser V, Dunaeva M, Andersson B, Adamska I (2006). Differential expression and localization of early light-induced proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 142: 75–87
- Herbstova M, Tietz S, Kinzel C, Turkina MV, Kirchhoff H (2012). Architectural switch in plant photosynthetic membranes induced by light stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 20130–20135
- Holleboom CP, Walla PJ (2014). The back and forth of energy transfer between carotenoids and chlorophylls and its role in the regulation of light harvesting. *Photosynth Res*, 119: 215–221
- Holt NE, Zigmantas D, Valkunas L, Li XP, Niyogi KK, Fleming GR (2005). Carotenoid cation formation and the regulation of photosynthetic light harvesting. *Science*, 307: 433–436
- Holzwarth AR, Jahns P (2014). Non-photochemical quenching mechanisms in intact organisms as derived from ultrafast-fluorescence kinetics studies. In: Demmig-Adams B, Garab G, Adams III WW, Govindjee (eds). *Non-photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer, 129–156
- Holzwarth AR, Miloslavina Y, Nilkens M, Jahns P (2009). Identification of two quenching sites active in the regulation of photosynthetic light-harvesting studied by time-resolved fluorescence. *Chem Phys Lett*, 483: 262–267
- Hong SS, Xu DQ (1999a). Reversible inactivation of PS II reaction centers and the dissociation of LHC II from PS II complex in soybean leaves. *Plant Sci*, 147: 111–118
- Hong SS, Xu DQ (1999b). Light-induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_0 level and the reversible inactivation of PSII reaction centers in soybean leaves. *Photosynth Res*, 61: 269–280
- Horton P, Hague A (1988). Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in isolated barley protoplasts. IV. Resolution of non-photochemical quenching. *Biochim Biophys Acta*, 932: 107–115
- Horton P, Wentworth M, Ruban AV (2005). Control of the light harvesting function of chloroplast membranes: the LHCII-aggregation model for non-photochemical quenching. *FEBS Lett*, 579: 4201–4206
- Huang W, Zhang SB, Cao KF (2012). Evidence for leaf fold to remedy the deficiency of physiological photoprotection for photosystem II. *Photosynth Res*, 110: 185–191
- Iwai M, Takizawa K, Tokutsu R, Okamuro A, Takahashi Y, Minagawa J (2010). Isolation of the elusive supercomplex that drives cyclic electron flow in photosynthesis. *Nature*, 464: 1210–1213
- Jahns P, Holzwarth AR (2012). The role of the xanthophylls cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. *Biochim Biophys Acta*, 1817: 182–193
- Johnson MP, Davison PA, Ruban AV, Horton P (2008). The xanthophylls cycle pool size controls the kinetics of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 582: 259–263
- Johnson MP, Goral TK, Duffy CDP, Brain APR, Mullineaux CW, Ruban AV (2011). Photoprotective energy dissipation involves the reorganization of photosystem II light harvesting complexes in the grana membranes of higher plant chloroplasts. *Plant Cell*, 23: 1468–1479
- Kagawa T (2003). The phototropin family as photoreceptors for blue light-induced chloroplast relocation. *J Plant Res*, 116: 77–82
- Kagawa T, Sakai T, Suetsugu N, Oikawa K, Ishiguro S, Kato T, Tabata S, Okada K, Wada M (2001). *Arabidopsis* NPL: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science*, 291: 2138–2141

- Kasahara M, Kagawa T, Oikawa K, Suetsugu N, Miyao M, Wada M (2002). Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plant. *Nature*, 420: 829–832
- Kereiche S, Kiss AZ, Kouril R, Boekema EJ, Horton P (2010). The PsbS protein controls the macro-organization of photosystem II complexes in the grana membranes of higher plant chloroplasts. *FEBS Lett*, 584: 759–764
- Khatoun M, Inagawa K, Pospisil P, Yamashita A, Yoshioka M, Lundin B, Horie J, Morita N, Jajoo A, Yamamoto Y (2009). Quality control of photosystem II: thylakoid unstacking is necessary to avoid further damage to the D1 protein and to facilitate D1 degradation under light stress in spinach thylakoids. *J Biol Chem*, 284: 25343–25352
- Kirilovsky D, Kana R, Prasil O (2014). Mechanisms modulating energy arriving at reaction centers in cyanobacteria. In: Demmig-Adams B, Garab G, Adams III WW, Govindjee (eds). *Non-photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer, 471–501
- Kouril R, Dekker JP, Boekema EJ (2012). Supramolecular organization of photosystem II in green plants. *Biochim Biophys Acta*, 1817: 2–12
- Kouril R, Wientjes E, Bultema JB, Croce R, Boekema EJ (2013). High-light vs. low-light: Effect of light acclimation on photosystem II composition and organization in *Arabidopsis thaliana*. *Biochim Biophys Acta*, 1827: 411–419
- Kreslavski VD, Zorina AA, Los DA, Fomina IR, Allakhverdiev SI (2013). Molecular mechanisms of stress resistance of photosynthetic machinery. In: Rout GR, Das AB (eds). *Molecular Stress Physiology of Plants*. New Delhi: Springer India, 21–51
- Krüger TPJ, Novoderezhkin VI, Hioaia C, van Grondelle R (2010). Fluorescence spectral dynamics of single LHCII trimers. *Biophys J*, 98: 3093–3101
- Kühlheim C, Ågren J, Jansson S (2002). Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science*, 297: 91–93
- Li XP, Björkman O, Shih C, Grossman AR, Rosenquist M, Jansson S, Niyogi KK (2000). A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature*, 403: 391–395
- Liao Y, Xu DQ (2007). Novel evidence for reversible dissociation of light-harvesting complex II from photosystem II reaction center complex induced by saturating light illumination in soybean leaves. *J Intl Plant Biol*, 49: 523–530
- Liu Z, Chang W (2008). Structure of the light-harvesting complex II. In: Fromme P (ed). *Photosynthetic Protein Complexes: A Structural Approach*. Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 217–242
- Liu Z, Yan H, Wang K, Kuang T, Zhang J, Gui L, An X, Chang W (2004). Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. *Nature*, 428: 287–292
- Logan BA, Demmig-Adams B, Adams III WW, Bilger W (2014). Content, quantification, and measurement guide for non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence. In: Demmig-Adams B, Garab G, Adams III WW, Govindjee (eds). *Non-photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer, 187–201
- Ludlow MM, Björkman O (1984). Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta*, 161: 505–518
- Lunde C, Jensen PE, Haldrup A, Knoetzel J, Scheller HV (2000). The PSI-H subunit of photosystem I is essential for state transitions in plant photosynthesis. *Nature*, 408: 613–615
- McKim SM, Durnford DG (2006). Translational regulation of light-harvesting complex expression during photoacclimation to high-light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol Biochem*, 44: 857–865
- Merzlyak MN, Chivkunova OB, Solovchenko AE, Naqvi KR (2008). Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *J Exp Bot*, 59: 3903–3911
- Miloslavina, Wehner A, Lambrev PH, Wientjes E, Reus M, Garab G, Croce R, Holzwarth AR (2008). Far-red fluorescence: a direct spectroscopic marker for LHCII oligomer formation in non-photochemical quenching. *FEBS Lett*, 582: 3625–3631
- Mooney HA, Ehleringer JR, Björkman O (1977). The energy balance of leaves of the evergreen shrub (*Atriplex hymenolytra*). *Oecologia*, 29: 301–310
- Muller MG, Lambrev P, Reus M, Wientjes E, Croce R, Holzwarth AR (2010). Singlet energy dissipation does not involve energy transfer to carotenoids. *Chem Phys Chem*, 11: 1289–1296
- Nilkens M, Kress E, Lambrev PH, Miloslavina Y, Muller M, Holzwarth AR, Jahns P (2010). Identification of a slowly inducible zeaxanthin-dependent component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence generated under steady state conditions in *Arabidopsis*. *Biochim Biophys Acta*, 1797: 466–475
- Niyogi KK (2005). Is PsbS the site of nonphotochemical quenching in photosynthesis? *J Exp Bot*, 56: 375–382
- Pascal AA, Liu Z, Broess K, van Oort B, van Amerongen H, Wang C, Horton P, Robert B, Chang W, Ruban A (2005). Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting. *Nature*, 436: 134–137
- Pastenes C, Pimentel P, Lillo J (2005). Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *J Exp Bot*, 56: 425–433
- Peers G, Truong TB, Ostendorf E, Busch A, Elrad D, Grossman AR, Hippler M, Niyogi KK (2009). An ancient light-harvesting protein is critical for the regulation of algal photosynthesis. *Nature*, 462: 518–521
- Pesaresi P, Hertle A, Pribl M, Kleine T, Wagner R, Strissel H, Ihnatowicz A, Bonardi V, Scharfenberg M, Schneider A, et al (2009). *Arabidopsis* STN7 kinase provides a link between short- and long term photosynthetic acclimation. *Plant Cell*, 21: 2402–2423
- Pesaresi P, Lunde C, Jahns P, Tarantino D, Meurer J, Varotto C, Hirtz RD, Soave C, Scheller HV, Salamini F, et al (2002). A stable LHCII-PSI aggregate and suppression of photosynthetic state transition in the *pase1-1* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 215: 940–948
- Rochaix JD (2014). Regulation and dynamics of the light-harvesting system. *Annu Rev Plant Biol*, 65: 287–309

- Ruban AV (2013). Adaptations of the photosynthetic membrane to light. In: Ruban AV (ed). The Photosynthetic Membrane: Molecular Mechanisms and Biophysics of Light Harvesting. Singapore: John Wiley & Sons, Ltd, 197–240
- Ruban AV (2016). Non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol*, 170: 1903–1916
- Ruban AV, Berera R, Iliaia C, van Stokkum IHM, Kennis JTM, Pascal AA, van Amerongen H, Robert B, Horton P, van Grondelle R (2007). Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants. *Nature*, 450: 575–578
- Ruban AV, Johnson MP (2009). Dynamics of the photosystems cross-section associated with the state transition in higher plants. *Photosynth Res*, 99: 173–183
- Sato Y, Kadota A (2006). Chloroplast movements in response to environmental signals. In: Wise RR, Hooper JK (eds). The Structure and Function of Plastids. Dordrecht: Springer, 527–537
- Shapiguzov A, Ingelsson B, Samol I, Andres C, Kessler F, Rochaix JD, Vener AV, Goldschmidt-Clermont M (2010). The PPH1 phosphatase is specifically involved in LHCII dephosphorylation and state transitions in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 4782–4787
- Standfuss J, Kühlbrandt W (2004). The three isoforms of light-harvesting complex II: spectroscopic features, trimer formation, and functional roles. *J Biol Chem*, 279: 36884–36891
- Sundby C, Andersson B (1985). Temperature-induced reversible migration along the thylakoid membrane of photosystem II regulates its association with LHC-II. *FEBS Lett*, 191: 24–28
- Takahashi S, Badger MR (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends Plant Sci*, 16: 53–60
- Tikkanen M, Aro EM (2012). Thylakoid protein phosphorylation in dynamic regulation of photosystem II in higher plants. *Biochim Biophys Acta*, 1817: 232–238
- Tikkanen M, Grieco M, Kangasjarvi S, Aro EM (2010). Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light. *Plant Physiol*, 152: 723–735
- Tokutsu R, Minagawa J (2013). Energy-dissipative supercomplex of photosystem II associated with LHCSR3 in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 10016–10021
- Ueda M, Nakamura Y (2010). Plant phenolic compounds controlling leaf movement. In: Santos-Buelga C, Escribano-Bailon MT, Lattanzio V (eds). Recent Advances in Polyphenol Research. Singapore: Wiley-Blackwell Publishing Ltd, 226–237
- Wada M, Kagawa T, Sato Y (2003). Chloroplast movement. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 455–468
- Wang Q, Jantaro S, Lu B, Majeed W, Bailey M, He Q (2008). The high light-inducible polypeptides stabilize trimeric photosystem I complex under high light conditions in *Synechocystis* PCC 6803. *Plant Physiol*, 147: 1239–1250
- Wientjes E, Drop B, Kouril R, Boekema EJ, Croce R (2013a). During state 1 to state 2 transition in *Arabidopsis thaliana*, the photosystem II supercomplex gets phosphorylated but does not disassemble. *J Biol Chem*, 288: 32821–32826
- Wientjes E, van Amerongen H, Croce R (2013b). LHCII is an antenna of both photosystems after long-term acclimation. *Biochim Biophys Acta*, 1827: 420–426
- Xu DQ (2013). The Science of Photosynthesis. Beijing: Science Press (in Chinese) [许大全(2013). 光合作用学. 北京: 科学出版社]
- Xu DQ, Chen Y, Chen GY (2015). Light-harvesting regulation from leaf to molecule with the emphasis on rapid changes in antenna size. *Photosynth Res*, 124: 137–158
- Yakushevskaya AE, Keegstra W, Boekema EJ, Dekker JP, Andersson J, Jansson S, Ruban AV, Horton P (2003). The structure of photosystem II in *Arabidopsis*: localization of the CP26 and CP29 antenna complexes. *Biochemistry*, 42: 608–613
- Zhang HB, Xu DQ (2003). Role of light-harvesting complex 2 dissociation in protecting the photosystem 2 reaction centres against photodamage in soybean leaves and thylakoids. *Photosynthetica*, 41: 383–391

Light-harvesting regulation in plant photosynthesis

XU Da-Quan*, CHEN Gen-Yun*

Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Abstract: In the light-fluctuating nature plants have developed a series of strategies of light-harvesting regulation to ensure maximizing light utilization at low light and avoiding photodamage at high light. The strategies include at least rapid responses (performed within several minutes) such as leaf movement, chloroplast movement and state transitions, and slow acclimations (occurred in several hours or days) such as changes in the protein abundance of light-harvesting antenna (slow change in antenna size) and modifications of molecular compositions. This review discusses successively these strategies from fast responses to slow acclimations, especially the rapid change in antenna size, i.e. reversible dissociation of some light-harvesting complex of the photosystem II (LHCII) from photosystem II core complexes, based on the studies of author's group and new progress in this respect.

Key words: chloroplast movement; leaf movement; photosystem II; LHCII; feedback de-excitation; reversible dissociation

Received 2016-07-01 Accepted 2016-10-28

This work was supported by the State Key Basic Research and Development Plan (Grant No. 2015CB150104).

*Co-corresponding authors (E-mail: dqux@sippe.ac.cn; chenggy@sibs.ac.cn).