

蓝细菌光敏色素的分子结构、生物合成和可逆光致变色效应

马琼^{1,2}, 周志^{1,2}, 董静洲¹, 周明³

(1. 湖北民族学院生物资源保护与利用湖北省重点实验室, 湖北恩施 445000; 2. 湖北民族学院生物科学与技术学院, 湖北恩施 445000; 3. 华中农业大学农业微生物学国家重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 蓝细菌光敏色素 (CBCRs) 是蓝细菌中感受光的重要光受体, 能够响应从紫外光到红外光范围内的光信号, 进而影响蓝细菌的光化学行为。蓝细菌光敏色素通过 N-末端 GAF (cGMP phosphodiesterase, adenylyl cyclase and FhlA domain) 结构域中保守性半胱氨酸共价结合藻胆色素, 形成具有感光生理功能的色素蛋白质。本文重点在分子水平上综述了蓝细菌光敏色素的分子结构、生物合成和可逆光致变色效应机理, 并基于最新的研究进展, 就蓝细菌光敏色素今后的研究方向进行了展望。

关键词: 蓝细菌光敏色素; 藻胆色素; GAF; 光受体

中图分类号: Q71

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2014)05-0522-09

Molecular Structure, Biosynthesis and Photoreversibility of Cyanobacteriochromes

MA Qiong^{1,2}, ZHOU Zhi^{1,2}, DONG Jing-Zhou¹, ZHOU Ming³

(1. Key Laboratory of Biologic Resources Protection and Utilization of Hubei Province, Hubei University for Nationalities, Enshi, Hubei 445000, China; 2. Biological Scientific and Technical College, Hubei University for Nationalities, Enshi, Hubei 445000, China; 3. State Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Cyanobacteriochromes (CBCRs) are important photoreceptors in cyanobacteria that respond to ultraviolet to infrared light, thus affecting photochemical behavior of cyanobacteria. Via covalently binding phycobilin with conservative cysteine in GAF (cGMP phosphodiesterase, adenylyl cyclase and FhlA domain) of the N-terminal, CBCRs exhibit photosensitive biological functions. The present review summarizes the molecular structure, biosynthesis and mechanisms of photoreversibility, and prospects for future research of CBCRs based on latest research progress.

Key words: Cyanobacteriochrome; Phycobilin; GAF; Photoreceptor

光不仅是光合生物重要的能量来源, 而且是重要的环境信号。为了感知光强、光质、光向并对其变化做出响应, 光合生物进化出了一套完整的光感受系统。光敏色素是存在于光合生物中感受光的功能色素蛋白质, 是光感受系统的主要光受体, 在光合生物的光信号响应及光形态建成中发挥重要作用^[1,2]。1959 年 Butler 等在植物体内检测到了一种红光/远红光光受体, 并把这种色素蛋白质命名

为植物光敏色素 (phytochromes, Phys)^[3]。随着 Phys 的发现, 学者们对各种蓝细菌的光受体进行了研究。1996 年, Kehoe 和 Grossman 通过对发菜 (*Fremyella diplosiphon*) 的补充光适应性观察与分析, 确定了与 Phys 相关的、具有光适应性的 *Fd rcaE* 基因, 同时还指出其它蓝细菌中也具有与 Phys 类似的基因^[4,5], 这一开拓性的工作极大地促进了蓝细菌中光敏色素的深入研究。随后 Lam-

收稿日期: 2013-10-08, 退修日期: 2014-02-28。

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31070743); 经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室开放基金 (2011BLKF 53); 湖北省自然科学基金面上项目 (2014CFB400); 湖北民族学院博士启动基金项目 (MY2013B013)。

作者简介: 马琼 (1979-), 女, 博士, 副教授, 研究方向为蓝细菌光敏色素与光信号传递 (E-mail: maqiong110@126.com)。

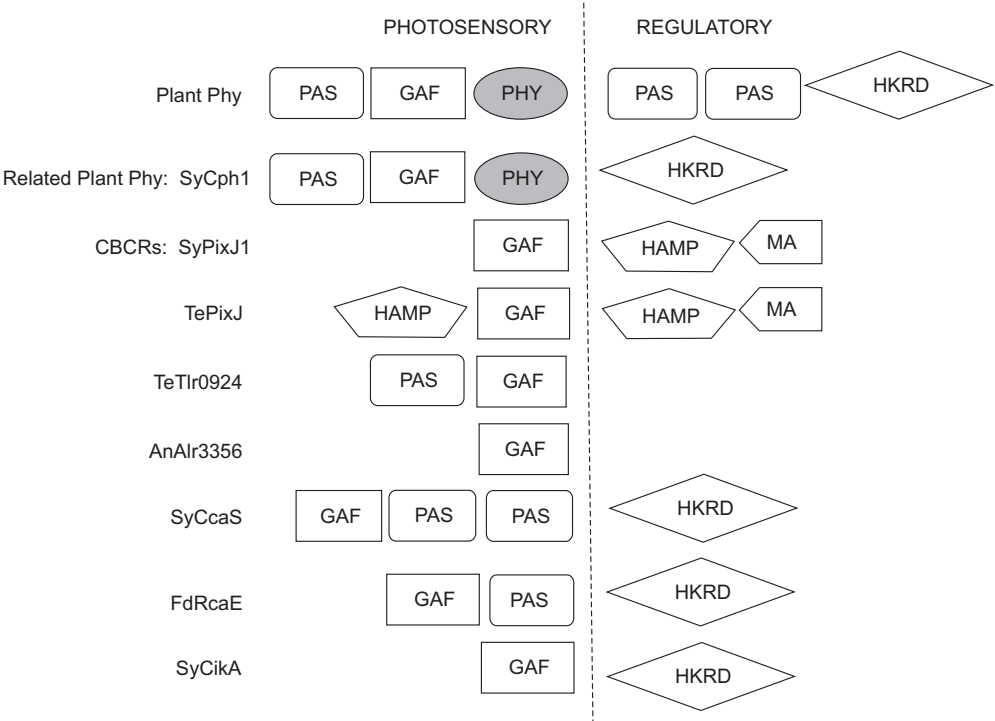
parter 等在集胞藻 6803 (*Synechocystis* sp. PCC 6803) 中发现 *Sy cph1* 基因编码光受体，该光受体能够结合藻胆色素，具有与 Phys 类似的红光/远红光可逆光效应，因此将 SyCph1 称为类植物 Phys (related plant phytochromes)^[6]。迄今，已在念珠藻、集胞藻、嗜热藻、聚球藻等蓝细菌中发现了上百个蓝细菌光敏色素 (cyanobacteriochromes, CBCRs)^[7-9]，并用不同波长的单色光诱导其可逆光致变色效应验证 CBCRs。

1 CBCRs 的结构

高等植物的 Phys 由 2 个结构域构成：N-末端的光感受区和 C-末端的光调节区 (图 1)。光感受区包括胆素裂合酶结构域 (bilin lyase domain, BLD) 和光敏色素结构域 (phytochrome domain, PHY)^[10]。BLD 包含光敏色素的保守性 GAF 结构域 (cGMP phosphodiesterase, adenylyl cyclase

and FhlA domain)，GAF 结构域与生色团共价结合；当用红光/远红光照射光敏色素时，生色团发生互变异构，从而形成红光或远红光吸收型光敏色素^[11,12]。PHY 结构域位于光感受区的 C-端，与 GAF 结构域具有相似的折叠模式，是保持 Phys 吸收光谱完整所必需的部分^[13]。光调节区域含有 PAS (Per/Arnt/Sim) 同源重复序列和类组氨酸激酶结构域 (histidinekinase-related domain, HKRD)^[14]，在光信号的转导过程中发挥着重要作用。因此，植物 Phys 由 PAS-GAF-PHY 复合结构域组成，在 PAS 与 GAF 之间形成“8”字型的套索结构。类植物光敏色素 SyCph1 也具有 PAS-GAF-PHY 复合结构域，其吸收光谱与植物 Phys 具有相似特征。

CBCRs 与 Phys 在结构域组成上有较高的同源性，大多数 CBCRs 由 N-端光感受区和 C-端光调节区组成。CBCRs 的 N-端光感受区含有高度保守的 GAF 结构域，GAF 结构域与生色团结合，在



Plant Phy: 植物光敏色素; SyCph1: 类植物光敏色素; CBCRs 包括 SyPixJ1、TePixJ、TeTlr0924、AnAlr3356、SyCcaS、FdRcaE 和 SyCikA。
Plant phy means phytochrome from plant. SyCph1 is related plant phytochrome. CBCRs contain SyPixJ1, TePixJ, TeTlr0924, AnAlr3356, SyCcaS, FdRcaE and SyCikA.
Sy: *Synechocystis* sp. PCC 6803; Te: *Thermosynechococcus elongatus*; An: *Anabaena* sp. PCC 7120; Fd: *Fremyella diplosiphon*.

图 1 蓝细菌光敏色素和植物光敏色素的结构域组成
Fig. 1 Domain architecture of CBCRs and Phys

蓝细菌中作为光受体感知光信号；C-端光调节区含有多个光信号调节结构域，包括组氨酸激酶结构域 HAMP (histidine kinase/adenylate cyclase/ methyl-binding protein/phosphodiesterase)、类组氨酸激酶 HKRD 结构域、REC(response regulator receiver) 结构域等(图 1)。有些 CBCRs 的 C-端光调节区含有多个激酶结构域，与 N-端光感受区的 GAF 结构域组成双组分信号转导系统。在双组分信号转导系统中，CBCRs 可以发生自身磷酸化或转移磷酸基团，从而调节光信号的响应及其传递过程。

与 Phys 不同的是，CBCRs 无 PHY 和 PAS 结构域，因此 CBCRs 不含有 PAS-GAF-PHY 复合结构域，不能形成“8”字型套索结构。还有少数 CBCRs 仅含 GAF 结构域，无 C-端的光信号调节结构域。但“8”字型套索结构或 C-端光信号调节结构域的缺乏并不影响 CBCRs 与藻胆色素的共价结合及其吸收光谱的完整性^[15]。

2 CBCRs 的生物合成

CBCRs 的生物合成包含两个方面：(1) 藻胆色素的生物合成；(2) 藻胆色素与 CBCRs 辅基蛋白的自催化共价偶联。

2.1 藻胆色素的生物合成

藻胆色素生色团是由 4 个相互连接的吡咯环组成的开链结构化合物。在 CBCRs 中共发现了 2 种藻胆色素生色团(图 2)：藻蓝胆素(phycocyanobilin, PCB) 和藻紫胆素(phycoviolobilin, PVB)。PCB 和 PVB 是同分异构体，分子量为 586，均含有 10 个双键，包括 2 个酮基(C=O)、7 个碳碳双

键(C=C)和 1 个碳氮双键(C=N)，两者的差异表现在共扼双键的数目和位置不同。PCB 有 9 个共扼双键，PVB 有 7 个共扼双键，随着共扼双键数目的减少，藻胆色素的吸收波长也相应减小，游离 PCB 的吸收波长为 660 nm，而游离 PVB 的吸收波长为 590 nm^[16]。

藻胆色素的生物合成源于生物细胞内普遍存在的血红素，血红素在血红素氧化酶 HO1 和胆绿素还原酶 PcyA 的催化作用下转化成藻蓝胆素 PCB^[17-18]。CBCRs 的 GAF 结构域与藻胆色素生色团共价结合，形成完整的、有生理活性的 CBCRs。某些含有保守 DXCF(Asp-Xaa-Cys-Phe) 基序或 QTCF(Gln-Thr-Cys-Phe)、DPCL(Asp-Pro-Cys-Leu) 等衍生 DXCF 基序的 GAF 结构域还具有异构酶的功能，DXCF GAF 能通过饱和 PCB 的 C4 = C5 双键、去饱和 C2-C3 单键的形式，将初始结合的 PCB 部分或全部异构为 PVB(图 2)^[17]。

2.2 藻胆色素与 CBCRs 辅基蛋白的共价偶联

蓝细菌结构简单，遗传背景清楚，CBCRs 可在蓝细菌细胞内有效表达。Hübschmann 等将 *Sy cph1* 基因添加 His 标签后转入集胞藻 6803(*Synechocystis* sp. PCC 6803) 中表达，采用镍柱亲和层析法提纯，获得了蓝细菌体内表达的 Sy-Cph1^[18]。随后，Narikawa 等采用同样的方法在鱼腥藻 PCC 7120(*Nostoc* sp. PCC 7120) 中成功获得了 AnPixJ^[19]。

与大肠杆菌表达系统相比，蓝细菌表达蛋白周期长，目的蛋白难以提纯，因此研究者试图在大肠杆菌中表达 CBCRs。Lamparter 等将蓝细菌血红素氧化酶基因 *ho1*、胆绿素还原酶基因 *pcyA* 与 Sy

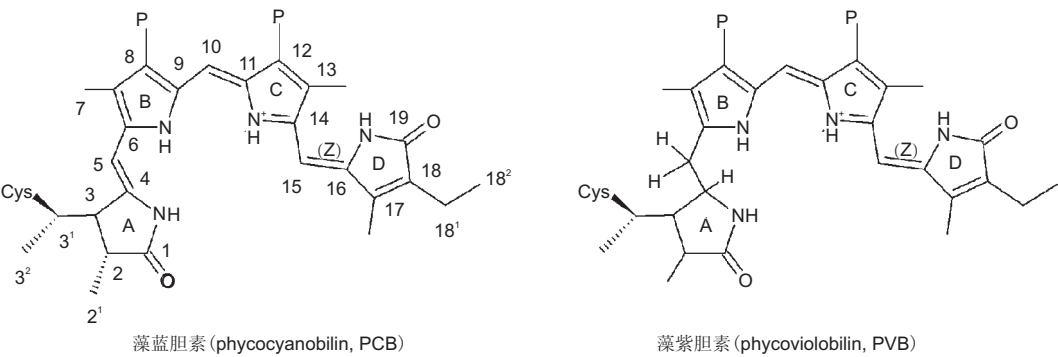
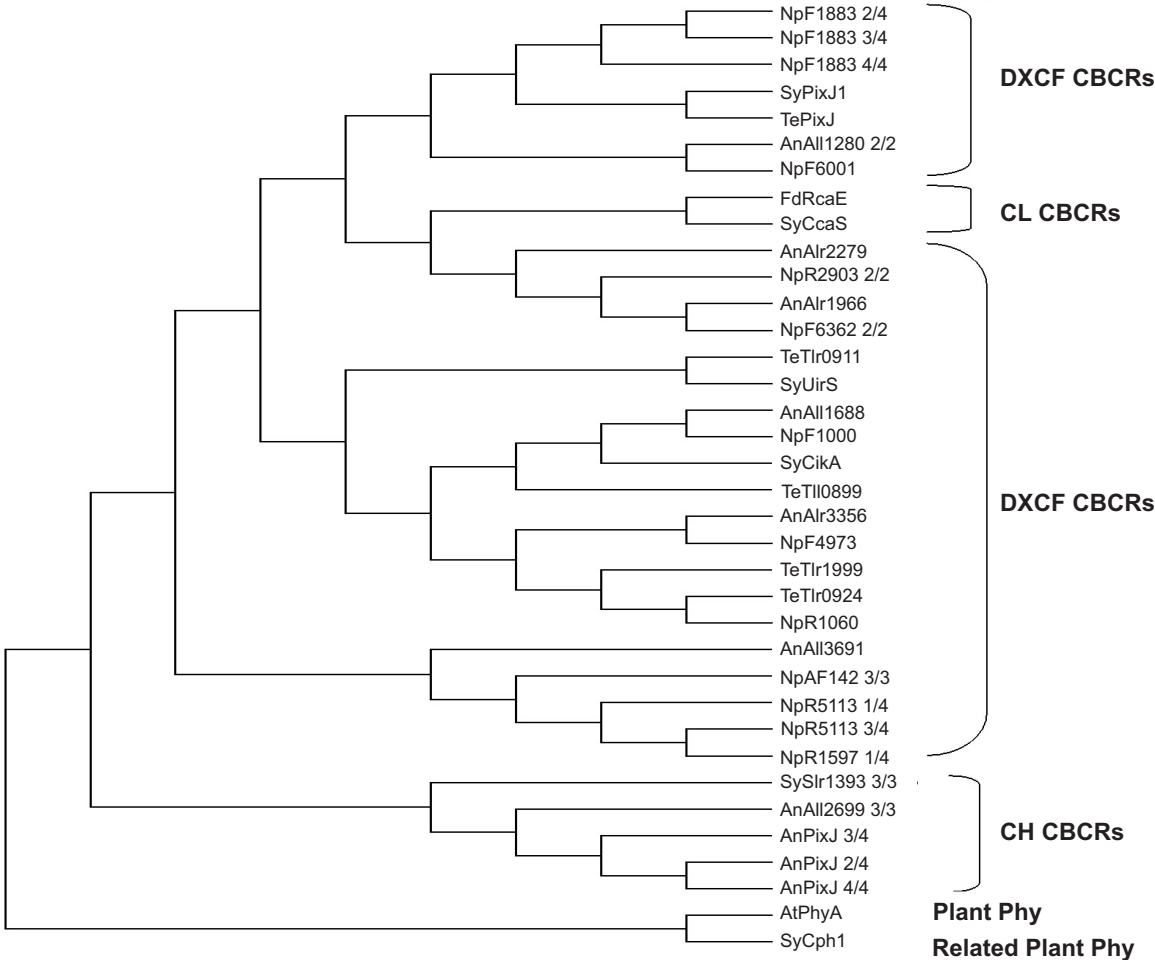


图 2 藻胆色素 PCB 与 PVB 的结构图
Fig. 2 Structure model of PCB and PVB

cph1 同时导入大肠杆菌，并在大肠杆菌细胞内共表达。在蓝细菌血红素氧化酶(HO1)和胆绿素还原酶(PcyA)存在的条件下，大肠杆菌内源血红素转化为藻蓝胆素 PCB，PCB 与辅基蛋白 CphI 共价结合，形成了完整的光敏色素 SyCphI^[20,21]。随后，利用大肠杆菌在蓝细菌细胞外表达了来自各种蓝细菌的 CBCRs，均获得了与蓝细菌细胞内表达的、性质相似的光敏色素^[22-24]。藻胆色素与 CBCRs 辅基蛋白以共价键结合，CBCRs 辅基蛋白固定了藻胆色素发色团的构型，完整的 CBCRs 具有比游离藻胆色素更强的吸收光谱和荧光光谱，可以实现高效率的能量接收及传递。

2.3 CBCRs 辅基蛋白与生色团的共价结合位点

CBCRs 通过 N-末端 GAF 结构域中保守性半胱氨酸(Cysteine, Cys)的巯基共价结合藻胆色素，GAF 结构域在 CBCRs 中起着结合色素并稳定色素共轭结构的作用。大多数 CBCRs 及 Phys 的 GAF 结构域均含有保守 CH(Cys-Phe)基序(图 3)，CH 基序中的 Cys 与藻胆色素的 C-3₁共价结合，形成第一个典型的硫醚键，CH 基序中的保守性 Cys 简称为 Cc^[15,16,25,26]，仅通过 Cc 共价结合藻胆色素的 CBCRs 被归类为 CH CBCRs(图 3)，如 *Synechocystis* Cph2(SyCph2)、鱼腥藻 PCC 7120 AnPixJ、集胞藻 6803 Slr1393 GAF3 等。



DXCF CBCRs 为含有 Asp-Xaa-Cys-Phe 基序或衍生基序的蓝细菌光敏色素，CH CBCRs 为含有 Cys-Phe 基序的蓝细菌光敏色素，CL CBCRs 为含有 Cys-Leu 基序的蓝细菌光敏色素。
DXCF CBCRs contain Asp-Xaa-Cys-Phe motif or its derivative motif. CH CBCRs contain Cys-Phe motif, while CL CBCRs contain Cys-Leu motif.
NpF: *Nostoc punctiforme* ATCC 29133; Sy: *Synechocystis* sp. PCC 6803; Te: *Thermosynechococcus elongatus*; An: *Anabaena* sp. PCC 7120; Fd: *Fremyella diplosiphon*; NpR: *Nostoc punctiforme* PCC 73102; At: *Arabidopsis thaliana*.

图 3 蓝细菌光敏色素和植物光敏色素 GAF 结构域的进化树
Fig. 3 Phylogenetic tree of GAF domains of CBCRs and Phys

近年来，在蓝细菌中又发现了另一种类型的 CBCRs 即 DXCF CBCRs (图 3)^[17, 25-28]，这类 CBCRs 不仅具有保守性 CH 基序，还具有保守性 DXCF 基序或 QTCF、DPCL 等衍生的 DXCF 基序。与 CH CBCRs 相似，DXCF CBCRs 中 CH 基序的 Cys 为共价结合藻胆色素的第一个 Cys，形成结合藻胆色素的第一个硫醚键；而 DXCF 基序中的 Cys 与藻胆色素共价结合形成第二个硫醚键。多数学者认为第二个 Cys 与藻胆色素的 C-10 结合^[21, 27, 28]，但也有少数研究者认为第二个 Cys 与藻胆色素的 C-5 结合^[25]。第二个硫醚键的形成打破了藻胆色素原有的共轭体系，从而赋予 DXCF CBCRs 在蓝光或蓝光波段附近具有吸收峰^[26]。由于第二个 Cys 与藻胆色素结合位置还没有完全确定，故该 Cys 被简称为 Cx^[25]。

此外，蓝细菌中还存在一种特殊的蓝细菌光敏色素 FdRcaE^[29] 和 SyCcaS^[30]。与其它 CBCRs 不同的是，FdRcaE 和 SyCcaS 中没有 CH 保守性基序，仅含有 CL (Cys-Leu) 基序，并且通过 CL 基序中的 Cys 共价结合藻胆色素，因此 FdRcaE 和 SyCcaS 被归类为 CL CBCRs。

3 细菌光敏色素的可逆光致变色效应

Yang 等^[31]用 X-射线衍射法测定了细菌光敏色素 BrBphp 突变体的三维结构，发现 BrBphp 突变体处于红光吸收态 (Pr) 时，生色团四吡咯环的 C15 = C16 双键为 Z 反式构型。Wormald 等^[32]利用核磁共振分析了 SyCph1 的三维结构，发现 SyCph1 处于远红光吸收态 (Pfr) 时，生色团四吡咯环

环的 C15 = C16 双键为 E 顺式构型。这些研究结果验证了细菌光敏色素的可逆光致变色效应机理，即在受到特定波长的光饱和照射后，细菌光敏色素生色团的 C 环与 D 环之间的 C15 = C16 双键发生顺反异构，简称 15Z/15E 异构(图 4)。随着生色团在 C15=C16 双键发生顺反异构，细菌光敏色素的构象也随之发生 15Z/15E 顺反异构，从而导致细菌光敏色素的光谱性质及其颜色发生改变。

此外，DXCF CBCRs 的可逆光致变色效应也遵循细菌光敏色素的可逆光致 15Z/15E 顺反异构机理，但在 DXCF CBCRs 的 15Z/15E 顺反异构过程中(图 5)，还存在着藻胆色素的其它异构平衡^[17, 25]。首先，DXCF CBCRs 中保守性 CH 基序中的 Cc 与藻胆色素的 C-3_i结合，形成第一个结合藻胆色素的硫醚键；当用某一波长的单色光饱和照射 DXCF CBCRs 后，DXCF CBCRs 处于 15Z 构型，色素蛋白中的藻胆色素以 15Z-PCB/PVB 存在(图 5: a)。随后保守性 DXCF 基序中的 Cx 与藻胆色素的 C-10 结合，形成第二个结合藻胆色素的硫醚键。此时，藻胆色素 PCB/PVB 在 C 环与 D 环之间形成双吡咯环结构，以类胆红素 15Z-TPcR/TPvR 形式存在(图 5: b)，从而使 DXCF CBCRs 15Z 构型在蓝光或蓝光波段附近具有吸收峰。当用另一波长的单色光饱和照射 DXCF CBCRs 15Z 构型时，DXCF CBCRs 中处于 15Z-TPcR/TPvR 的类胆红素转换为 15E-TPcR/TPvR(图 5: c)，随后 15E-TPcR/TPvR 中的第二个硫醚键因不稳定而断裂，色素转换为 15E-PCB/PVB(图 5: d)。故可将 DXCF CBCRs 的可逆光致变色效应机理归纳为：

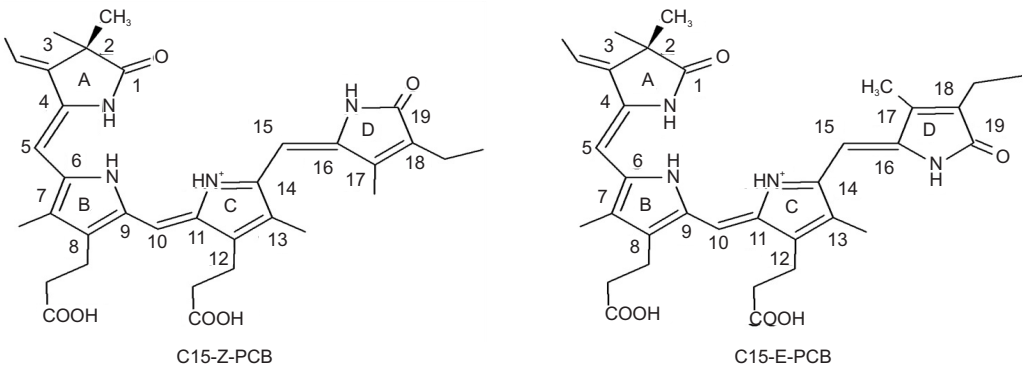


图 4 藻蓝胆素 (PCB) C15=C16 双键的顺反异构
Fig. 4 Isomerization of phycocyanobilin at C15=C16 double bond

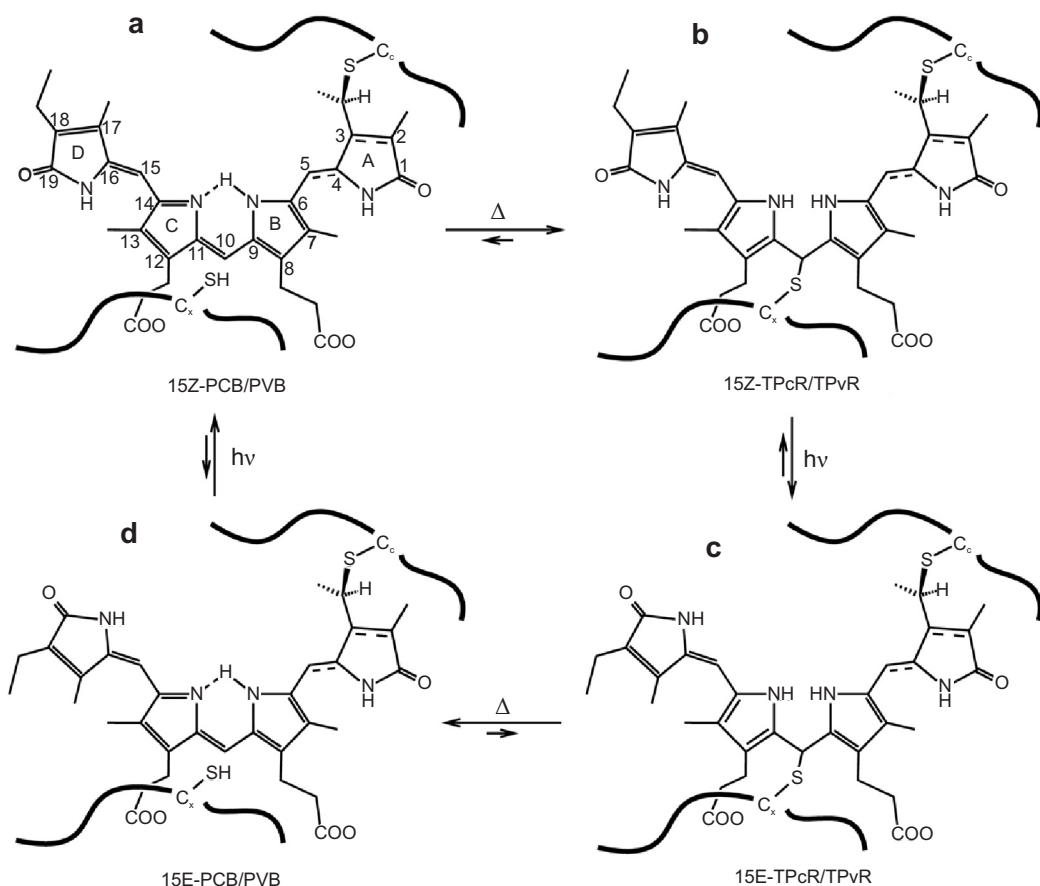


图5 DXCF CBCRs 中藻胆色素的顺反异构^[17]
Fig. 5 Isomerization of phycobilin in DXCF CBCRs

DXCF CBCRs 的可逆光致变色效应是由于 C15 = C16 双键的互变异构引起的, 在其可逆光致变色效应过程中, 还存在 1 个硫醚键与 2 个硫醚键结合色素的平衡, 存在 PVB 与 PCB 的异构平衡。这种 15Z/15E PCB/TPcR 和 15Z/15E PVB/TPvR 相互平行的、相互联系的光循环同时进行, 使得 DXCF CBCRs 的可逆光致变色效应更为复杂。

由于其可逆光致变色效应, CBCRs 具有 15Z/15E 两种不同的状态。根据 CBCRs 15Z/15E 两种状态吸收峰的波长不同, 可以将 CBCRs 分为 5 种光受体: (1) 红光/远红光受体, 如 *Nostoc* sp. PCC 7120 的 AphC GAF1^[33] 和 *Synechocystis* sp. PCC 6803 的 Cph2^[34]; (2) 红光/绿光受体, 包括 *Nostoc* sp. PCC 7120 的 AnpixJ GAF2^[19] 和 *Synechocystis* sp. PCC 6803 的 Slr1393 GAF3^[35]; (3) 绿光/红光受体, 包括 *Tolypothrix* sp. PCC 7601 的 RcaE^[11] 和 *Synechocystis* sp. PCC 6803

的 CcaS^[30]; (4) 红光/橙光受体, 如 *Nostoc* sp. PCC 7120 的 AphC GAF3^[33]; (5) 近紫外光受体, 包括 *Thermosynechococcus elongatus* BP-1 的 TePixJ^[36]、*Synechocystis* sp. PCC 6803 的 UirS^[37] 及 *Nostoc* sp. PCC 7120 的 Ali1280 GAF2 等^[17]。因此, 蓝细菌中 CBCRs 光受体在近紫外光、蓝光、绿光、黄光、橙光、红光、红外光等波段都具有强吸收或可逆光致变色效应, 各种 CBCRs 以不同方式调节着蓝细菌对从紫外光到红外光范围内光信号的响应, 从而影响蓝细菌的光化学行为, 使蓝细菌在特殊的物理化学条件下找到生长和新陈代谢的最佳光环境^[38-40]。

4 展望

在较早的光生物学、生物生化解析的基础上, 近年来利用分子生物学和基因工程技术对 CBCRs 的分子结构、生物合成、可逆光致变色效应等方面

的研究已取得了较大进展,但同时也出现了一些亟待深入阐释的问题,突出表现在以下几个方面:第一,大多数 CBCRs 具有组氨酸激酶和磷酸转移酶功能,还需进一步探讨 CBCRs 光调控调节激酶的活性,研究 CBCRs 光调控酶的功能,进而启动双组分系统信号转导的过程;第二,虽然 CBCRs 的可逆光致变色效应机理已经阐明,但如何通过蛋白质结构分析,分子设计 CBCRs 的可逆光致变色效应,人为改变 CBCRs 的吸收光谱和荧光光谱性质,使之更好地为人类服务还未实现,需借助分子生物学技术将该领域的工作深入研究;第三,Phys 在植物的光形态形成、光信号反应、基因表达调控等方面具有重要的作用,其生理功能已较清楚。但 CBCRs 的生理功能鲜有研究报道,如 CBCRs 在转录水平调控特异基因的表达,绿光受体 SyCcaS 通过信号转导双组分系统调节藻胆体连接蛋白 CpcG2 的表达^[30],红光受体 FdRcaE 通过自磷酸化作用调控藻蓝蛋白的表达^[38],及 SyPixJ^[7]和 SyUirS^[37]具有调控蓝细菌趋光性运动的功能,进而影响蓝细菌的光合作用效率。随着科学研究的深入,CBCRs 的其它重要生理功能或光生物学作用将被揭示,这些工作将有利于我们对 CBCRs 调控的信号转导网络的认识。

参考文献:

- [1] 苏平. 蓝藻藻蓝蛋白和变藻蓝蛋白生物合成的研究[D]. 武汉: 华中科技大学图书馆, 2008.
- [2] 王静, 王艇. 高等植物光敏色素的分子结构、生理功能和进化特征[J]. 植物学报, 2007, 24(5): 649–658.
- [3] Butler WL, Norris KH, Siegelman HW, Hendricks SB. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1959, 45(12): 1703–1708.
- [4] Kehoe DM, Grossman AR. Similarity of a chromatic adaptation sensor to phytochrome and ethylene receptors[J]. *Science*, 1996, 273(5280): 1409–1412.
- [5] Kehoe DM. Chromatic adaptation and the evolution of light color sensing in cyanobacteria[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(20): 9029–9030.

- [6] Hughes J, Lamparter T, Hartmann E, Gartner W, Wilde A, Borner T. A prokaryotic phytochrome[J]. *Photochem Photobiol*, 1997, 386(6626): 663.
- [7] Ng WO, Grossman AR, Bhaya D. Multiple light inputs control phototaxis in *Synechocystis* sp. strain PCC6803[J]. *J Bacteriol*, 2003, 185(5): 1599–1607.
- [8] Moon YJ. The role of cyanopterin in UV/blue light signal transduction of cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 phototaxis[J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(6): 969–980.
- [9] Narikawa R, Suzuki F, Yoshihara S, Higashi S, Watanabe M, Ikeuchi M. Novel photosensory two-component system (PixA-NixB-NixC) involved in the regulation of positive and negative phototaxis of cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(12): 2214–2224.
- [10] Wu SH, Lagarias JC. Defining the bilin lyase domain: lessons from the extended phytochrome superfamily[J]. *Biochemistry*, 2000, 39: 13487–13495.
- [11] Montgomery BL, Lagarias JC. Phytochrome ancestry: sensors of billins and light[J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 357–366.
- [12] Rockwell NC, Lagarias JC. The structure of phytochrome: a picture is worth a thousand spectra[J]. *Plant Cell*, 2006a, 18(1): 4–14.
- [13] Rockwell NC, Su YS, Lagarias JC. Phytochrome structure and signaling mechanisms[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006b, 57: 837–858.
- [14] Scheer H, Zhao KH. Biliprotein maturation: the chromophore attachment[J]. *Mol Microbiol*, 2008, 68(2): 263–276.
- [15] Zhao KH, Haessner R, Cmiel E, Scheer H. Type I reversible of phycoerythrobilin involves Z/E-isomerization of alpha-84 phycoviolobilin chromophore[J]. *Biochim et Biophys Acta*, 1995, 1228: 235–243.
- [16] Zhao KH, Scheer, H. Type I and type II reversible photochemistry of phycoerythrobilin alpha-subunit from *Mastigocladus laminosus* both involve Z, E isomerization of phycoviolobilin chromophore and are controlled by sulfhydryls in apoprotein[J].

- Biochim Biophys Acta-Bioenergetics*, 1995, 1228: 244–253.
- [17] Ma Q, Hua HH, Chen Y, Liu BB, Krämer AL, Scheer H, Zhao KH, Zhou M. A rising tide of blue-absorbing biliprotein photoreceptors: Characterization of seven such bilin-binding GAF domains in *Nostoc* sp. PCC7120 [J]. *FEBS J*, 2012, 279 (21): 4095–4108.
- [18] Hübschmann T, Börner T, Hartmann E. Characterization of the Cph1 holo-phytochrome from *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. *Eur J Biochem*, 2001, 268(7): 2055–2063.
- [19] Narikawa R, Fukushima Y, Ishizuka T, Itoh S, Ikeuchi M. A novel photoactive GAF domain of cyanobacteriochrome AnPixJ that shows reversible green/red photoconversion[J]. *J Mol Biol*, 2008, 380(5): 844–855.
- [20] Beale SI, Cornejo J. Biosynthesis of phycocyanobilin from exogenous labeled biliverdin *Cyanidium caldarium* [J]. *Arch Biochem Biophys*, 1983, 227(1): 279–286.
- [21] Beale SI, Cornejo J. Biosynthesis of phycobilins: Ferredoxin-mediated reduction of biliverdin catalyzed by extracts of *Cyanidium caldarium* [J]. *J Biol Chem*, 1991, 266: 22328–22332.
- [22] Kim PW, Freer LH, Rockwell NC, Martin SS, Lagarias JC, Larsen DS. Femtosecond photodynamics of the red/green cyanobacteriochrome NpR6012g4 from *Nostoc punctiforme* reverse dynamics[J]. *Biochemistry*, 2012a, 51(2): 619–630.
- [23] Rockwell NC, Martin SS, Feoktistova K, Lagarias JC. Diverse two-cysteine photocycles in phytochromes and cyanobacteriochromes[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(29): 11854–11859.
- [24] Rockwell NC, Njuguna SL, Roberts L, Castillo E, Parson VL, Dwojak S, Lagarias JC, Spiller SC. A second conserved GAF domain cysteine is required for the blue/green photoreversibility of cyanobacteriochrome Tlr0924 from *Thermosynechococcus elongatus* [J]. *Biochemistry*, 2008, 47 (27): 7304–7316.
- [25] Rockwell NC, Martin SS, Gulevich AG, Lagarias JC. Phycoviolobilin formation and spectral tuning in the DXCF cyanobacteriochrome subfamily[J]. *Biochemistry*, 2012, 51(7): 1449–1463.
- [26] Uliasz AT, Cornilescu G, von Stetten D, Cornilescu C, Velazquez EF, Zhang J, Stankey RJ, Rivera M, Hildebrandt P, Vierstra RD. Cyanochromes are blue/green light photoreversible photoreceptors defined by a stable double cysteine linkage to a phycoviolobilin-type chromophore [J]. *J Biol Chem*, 2009, 284(43): 29757–29772.
- [27] Kim PW, Freer LH, Rockwell NC, Martin SS, Lagarias JC, Larsen DS. Second-chance forward isomerization dynamics of the red/green cyanobacteriochrome NpR6012g4 from *Nostoc punctiforme* [J]. *J Am Chem Soc*, 2012b, 134(1): 130–133.
- [28] Enomoto G, Hirose Y, Narikawa R, Ikeuchi M. Thiol-based photocycle of the blue and teal light-sensing cyanobacteriochrome Tlr1999 [J]. *Biochemistry*, 2012, 51(14): 3050–3058.
- [29] Terauchi K, Montgomery BL, Grossman AR, Lagarias JC, Kehoe DM. RcaE is a complementary chromatic adaptation photoreceptor required for green and red light responsiveness[J]. *Mol Microbiol*, 2004, 51(2): 567–577.
- [30] Hirose Y, Narikawa R, Katayama M, Ikeuchi M. Cyanobacteriochrome CcaS is the green light receptor that induces the expression of phycobilisome linker protein[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(28): 9528–9533.
- [31] Yang XJ, Emina AS, Jane K, Moffat K. Crystal structure of the chromophore binding domain of an unusual bacteriophytochrome, RpBphP3, reveals residues that modulate photoconversion [J]. *PANS*, 2007, 104(7): 12571–12576.
- [32] Van Thor JJ, Mackeen M, Kuprov I, Dwek RA, Wormald MR. Chromophore structure in the photocycle of the cyanobacterial phytochrome Cph1 [J]. *Biophys J*, 2006, 91(5): 1811–1822.
- [33] Chen Y, Zhang J, Luo J, Tu JM, Zeng XL, Xie J, Zhou M, Zhao JQ, Scheer H, Zhao KH. Photophysical diversity of two novel cyanobacteriochromes with phycocyanobilin chromophores: photochemistry and dark reversion kinetics [J]. *FEBS J*, 2012(1), 279: 40–54.

- [34] Wilde A, Fiedler B, Börner T. The cyanobacterial phytochrome Cph2 inhibits phototaxis towards blue light[J]. *Mol Microbiol*, 2002, 44(4): 981–988.
- [35] Zhang J, Wu XJ, Wang ZB, Chen Y, Wang X, Zhou M, Scheer H, Zhao KH. Fused-gene approach to photoswitchable and fluorescent biliproteins[J]. *Angew Chem Int Ed Engl*, 2010, 49(32): 5456–5458.
- [36] Ishizuka T, Narikawa R, Kohchi T, Katayama M, Ikeuchi M. Cyanobacteriochrome TePixJ of thermosynechococcus elongatus harbors phycoviolobin as a chromophore[J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48(9): 1385–1390.
- [37] Song JY, Cho HS, Cho JI, Jeon JS, Lagarias JC, Park YI. Near-UV cyanobacteriochrome signaling system elicits negative phototaxis in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. *PANS*, 2011, 108(26): 10780–10785.
- [38] Ryan PB, David MK. Functional characterization of a cyanobacterial OmpR/PhoB class transcription factor binding site controlling light color responses[J]. *J Bacteriol*, 2010, 192(22): 5923–5933.
- [39] Rockwell NC, Lagarias JC. A brief history of phytochromes[J]. *Chem Phys Chem*, 2010, 11(6): 1172–1180.
- [40] Ikeuchi M, Ishizuka T. Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria[J]. *Photochem Photobiol Sci*, 2008(10), 7: 1159–1167.

(责任编辑: 刘艳玲)

欢迎订阅 2015 年《植物科学学报》

双月刊 大 16 开本 国内定价 50 元 全年 300 元

邮发代号 38-103(国内) BM872(国外)

刊号 CN 42-1817/Q ISSN 2095-0837

《植物科学学报》是中国科学院主管、中科院武汉植物园主办、科学出版社出版、国内外公开发行的植物学综合性学术期刊, 主要刊载植物学及各分支学科的原始研究论文。

栏目设置: 特邀综述、系统与进化、生态与生物地理、遗传与育种、生理与发育、资源与植物化学、技术与方法、研究快报、学术讨论、重要书刊评介和学术动态等。

读者对象: 科研院所和高等院校从事植物科学研究的科研人员、教师和研究生, 以及相关学科、交叉学科的科技工作者。

《植物科学学报》为中国自然科学核心期刊, 已被中国科学引文数据库核心库、《中文核心期刊要目总览》、中国科技论文与引文数据库、中国生物学文献数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、中国知识资源总库《中国科技期刊精品数据库》、中国期刊全文数据库、《中国药学文摘》、美国《化学文摘》、美国《生物学文摘》、美国《剑桥科学文摘: 自然科学》、俄罗斯《文摘杂志》、日本《科学技术文献速报》、英国《国际农业与生物科学研究中心》文摘、波兰《哥白尼索引》、万方数据——数字化期刊群、中国学术期刊(光盘版)等二十多种国内外检索期刊、数据库作为核心期刊或统计源期刊收录。本刊曾相继获全国优秀科技期刊奖、中国科学院优秀期刊奖、湖北省优秀期刊奖。

本刊已开通了网站和远程稿件管理系统(<http://www.plantscience.cn>), 目前本刊所有过刊及现刊已全部上网, 欢迎广大新老作者和读者在线投稿、查询下载使用过刊, 继续关注和支持本刊。

订阅方式: ①全国各地邮局均可订阅(邮发代号: 38-103); ②直接与本刊编辑部联系订阅(免收邮挂费)。

通讯地址: 武汉市武昌磨山 中科院武汉植物园内《植物科学学报》编辑部, 邮编: 430074

电话: 027-87510755, 027-87510579; QQ: 424353337

E-mail: editor@wbpcas.cn; zwkxbjb@wbpcas.cn;

<http://www.plantscience.cn>

欢迎赐稿, 欢迎订阅, 欢迎刊登广告