

紫细菌光合机构及光合作用基因的表达调控

赵志平 胡宗利 梁岩 陈国平*

(重庆大学生物工程学院 重庆 400030)

摘要: 紫细菌是研究细菌光合作用的重要生物。介绍了紫细菌光合机构捕光色素蛋白复合体 I (light-harvesting I)、捕光色素蛋白复合体 II (light-harvesting II) 和光化学反应中心 (reaction center) 的结构, 并探讨了其光合作用基因的转录调控机制, 重点阐述了 PpsR/AppA 系统对紫细菌光合作用基因的转录调控。

关键词: 紫细菌, 光合机构, 光合作用基因, PpsR/AppA, 转录

Photosynthetic Apparatus and Regulation of Photosynthesis-gene Expression in Purple Bacteria

ZHAO Zhi-Ping HU Zong-Li LIANG Yan CHEN Guo-Ping*

(Bioengineering College of Chongqing University, Chongqing 400030)

Abstract: Purple bacteria are extensively used in bacterial photosynthesis research. This review describes the structure of light-harvesting I, light-harvesting II and reaction center of photosynthetic apparatus of purple bacteria and discusses the regulation mechanisms of photosynthesis (PS) gene transcription, with an emphasis laid on the transcriptional regulation of PS gene by PpsR/AppA system.

Keywords: Purple bacterium, Photosynthetic apparatus, Photosynthesis gene, PpsR/AppA, Transcription

紫细菌能以好氧、厌氧、发酵、厌氧光合作用等多种方式生长, 并能固定氮气和一氧化碳。它们只有一个光系统, 其光合机构在厌氧光合作用过程中发挥重要作用, 决定光合作用能否发生。光合机构由捕光色素复合蛋白体 (light-harvesting, LH1)、捕光色素蛋白复合体 (light-harvesting, LH2) 和光化学反应中心 (reaction center, RC) 组成。进行光合作用时, LH2 吸收光子经 LH1 传递到 RC, 然后发生电荷分离, 经一系列电子传递最后产生 ATP 并释放能量。其结构及功能与高等植物的光系统较为相似。

编码紫细菌光合机构的基因属于光合作用 (PS) 基因, 如 *puc* (编码 LH2), *puf* (编码 LH1, RC-L 亚基, RC-M 亚基), *puhA* (编码 RC-H 亚基)。另外, *bch* (编码细菌叶绿素, BChl) 和 *crt* (编码类胡萝卜素, Crt) 也属于 PS 基因。PS 基因只有在厌氧或低光照强度下才能表达, 它们的转录受 PpsR/AppA、Prr (Reg)、FnrL、IHF 和 TspO 等一系列调控蛋白的调控。同时, 在厌氧或低光照强度下, 细菌内膜内嵌, 为光合机构蛋白的大量合成提供足够的空间。由于光合机构在光合作用中的重要地位, 揭示紫细菌光合机构的结构并阐明其光合作用基因的表达调控机制, 对于紫细

菌及其他生物光合作用机理研究和在实际生产上的应用具有重要意义。

1 光合机构的结构

为了保证光合作用过程能快速、高效地完成能量及电子传递并确保对有机生物体的损伤减至最小,光合机构中的色素及蛋白的位置和取向都有极为精巧的安排。紫细菌光合机构中的主要色素为细菌叶绿素和类胡萝卜素。这些色素被非共价地结合到 LH2、LH1 和 RC 等膜蛋白上,从而形成完整的光合机构^[1]。

1.1 LH2 的结构

紫细菌的 LH1 和 LH2 具有非常相似的构造,基本结构单位都是由 α -亚基和 β -亚基组成的异质二聚体。LH2 包含 8 或 9 对 α/β -亚基, Kleinekofort 等报道, *Rhodospirillum(Rs.) molischianum* 的 LH2 有 8 对 α/β -亚基, Walz 等报道, *Rhodobacter(Rb.) sphaeroides* 的 LH2 有 9 对 α/β -亚基。八聚物和九聚物的形状如空圆柱, α -亚基分布在内部, β -亚基分布在外部(见图 1)。每一对 α/β -亚基非共价地结合 1 个 Crt 分子和 3 个 BChl 分子。BChl 的主要功能是吸收光子,Crt 的功能是保护光合机构免受光氧化作用破坏、驱散多余的辐射能量并有助于维持光合机构的结构。 α -亚基和 β -亚基的相互作用发生在膜蛋白和水相界面,绝大多数的 Crt 和 BChl 分子介导了 α/β -亚基的相互作用。Koepke 等报道 *Rs. molischianum* 的 LH2 非共价结合 24 个 BChl 分子,每个 BChl 分子的乙酰羰基都与邻近酪氨酸(α -Tyr44)或色氨酸(α -Trp45)形成氢键^[2],其中分布在 α -亚基和 β -亚基之间的 16 个 BChl 分子形成一个重叠的半径为 23Å 环,每个 BChl 分子都与 LH2 膜平面垂直,在 850 nm 处有光吸收,称 BChl-BChl-B850 分子;另外 8 个 BChl 分子形成一个 28Å 的环,每个 BChl 分子近乎与 LH2 膜平面平行,在 800 nm 处有光吸收,称 BChl-BChl-B800 分子。BChl-BChl-B850 分子和 BChl-BChl-B800 分子都是通过其 Mg^{2+} 与 LH2 上的氨基酸残基非共价结合, BChl-BChl-B800 的结合位点是 α -Asp6, BChl-BChl-B850 分子的结合位点 α -His34 和 β -His35^[3], BChl-BChl-B850 分子与 LH2 的结合缝隙随 LH2 的变化而变化^[4]。最终, α/β -亚基, BChl 和 Crt 组成有功能的 LH2。

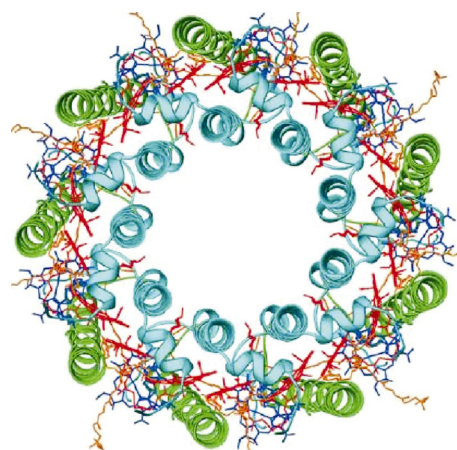


图 1 *Rhodospseudomonas acidophila* 的 LH2 九聚体俯视图(引自文献[35])

Fig. 1 Top view of LH2 from *Rhodospseudomonas acidophila* is an octamer(From [35])

注:内部螺旋表示 α -亚基,外部螺旋表示 β -亚基

Note: The α -subunit inside and the β -subunit outside

1.2 LH1 和 RC 的结构

紫细菌的 LH1 是由 16 对 α/β -亚基组成的异质二聚体,形状也类似空圆柱。Xiche Hu 等报道, *Rb. sphaeroides* 的 LH1 中相邻 $\alpha\beta$ -亚基组成的异质二聚体的距离是 9.5Å, α -亚基分布在内部, β -亚基分布在外部,内直径是 78Å,外直径是 108Å,总体直径是 118Å。每对 $\alpha\beta$ -亚基非共价结合 2 个 BChl 分子和 2 个 Crt 分子, BChl 分子的结合位点是 α -His32 和 β -His39, BChl 与膜平面垂直,相邻 BChl 分子上 Mg^{2+} 之间的距离是 9.2Å。LH1 和 LH2 中 BChl 分子的功能都是吸收光子, BChl 吸收光子使得 LH2 在 800 nm 和 850 nm 处有光吸收,而 LH1 在 875 nm 处有光吸收。LH1 的光吸收受 *pufX* 的影响, *pufX* 可以改变 LH1 与 RC 的结合状态,该状态的改变可以使 LH1 与 RC 之间的电子传递途径中断^[5]。

RC 与 LH2 和 LH1 的结构有很大的不同, Ermler 等报道, *Rb. sphaeroides* 的 RC 由 L-亚基、M-亚基、H-亚基 3 个蛋白亚基组成,其中 L-亚基和 M-亚基具有相似性(见图 2(a))。RC 中有很多色素分子,这些

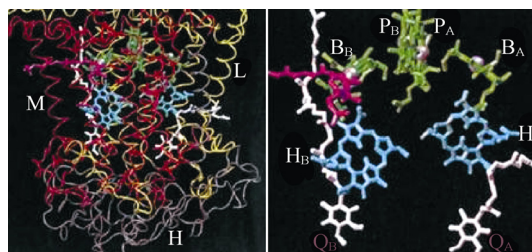


图 2 球形红假单胞菌光化学反应中心的结构(a)及辅助因子(b)(引自文献[6])

Fig. 2 Structure of RC from *Rb. sphaeroides* and its cofactors(From [6])

色素分子以近 C_2 对称结构分别镶埋于辅基蛋白, 其中包括: 2 个 BChl 分子形成的二聚体(简称 P)、辅助细菌叶绿素(简称 B)、2 个脱镁叶绿素分子(简称 H)、2 个泛醌(简称 Q_A 和 Q_B) 和一个非血红素铁, 构成近对称的 A, B 两个分支(见图 2(b)), RC 及其辅助因子在发生电荷分离的过程中发挥重要作用^[6]。

LH2, LH1 和 RC 在内膜中的分布是有规律的, RC 位于 LH1 的圆柱状结构内^[7], LH2 围绕在 LH1 的四周。当进行光合作用时, LH2 吸收光子经 LH1 传递到 RC, 在 RC 中发生电荷分离, 经一系列电子传递最后产生 ATP 并释放能量。

2 PS 基因的表达调控

紫细菌 PS 基因只有在厌氧或低光照强度下才能表达, 它们的转录受 PpsR/CrtJ, AppA, Prr/Reg, FnrL, Spb, PpaA, TspO, TrxA 等一系列调控蛋白的调控。PS 基因表达前后, 细菌在 800 nm 和 850 nm 的光吸收会发生从无到有的变化(见图 3), 875 nm 处的光吸收也会发生相同的变化; 外观颜色也会发生变化, 培养液颜色由橙色变为暗红色。

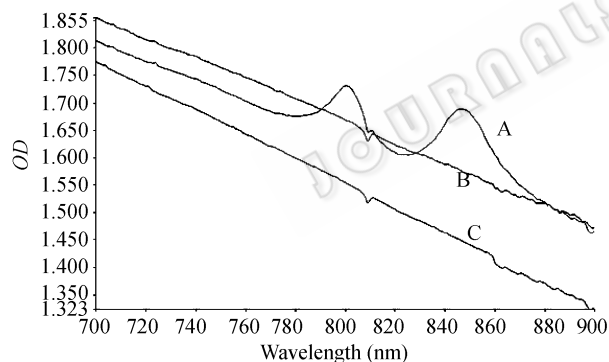


图 3 LH2 在 800 nm 和 850 nm 处的光谱吸收

Fig. 2 Spectral absorption of LH2 at 800nm and 850nm

- A: DD13(缺失 *pufBALMX* 和 *pucBA*) 半好氧条件下;
 B: DD13-pRKBC(带编码 LH2 的质粒 pRKBC)好氧条件下;
 C: DD13-pRKBC(带编码 LH2 的质粒 pRKBC)半好氧条件下
 A: DD13(a mutant strain of *Rb. Sphaeroides*, genomic deletion of *pufBALMX* and *pucBA*) grown in semi-aerobic conditions;
 B: DD13-pRKBC strain bearing pRKBC plasmid encoding LH2 grown in aerobic conditions;
 C: DD13-pRKBC strain bearing pRKBC plasmid encoding LH2 grown in semi-aerobic conditions

2.1 PpsR/AppA

PpsR-AppA 是一对主要的调控蛋白, 它们通过抑制与抗抑制作用调控 PS 基因的转录, 其中 PpsR

抑制 PS 基因的转录, AppA 间接激活 PS 基因的转录。

PpsR 是在 *Rb. sphaeroides* 中首次发现的能调节 PS 基因表达的蛋白, 是 PS 基因主要的转录调控蛋白之一。它既能直接抑制 *crt*, *bch*, *puc* 的转录^[8], 又能和其他调控蛋白相互作用间接抑制 *puf* 的转录^[9]。 *puc*, *bch* 和 *crt* 基因的启动子上游或者和启动子重叠的地方存在两个保守的 TGT-N₁₂-ACA 回文序列(N₁₂ 表示 12 个任意的碱基), PpsR C-末端的螺旋-转角-螺旋区域(HTH)能以四聚体的形式与该回文序列结合, 从而抑制 PS 基因的转录。HTH 对于 PpsR 的功能是必须的, 如果敲除此区域, PpsR 将不能抑制 PS 基因的转录^[8]。HTH 与 PS 基因的结合需要 Per-Arnt-Sim (PAS)提供准确的信息, 在 PpsR 的中心部分(150-400 氨基酸之间)有 2 个 PAS 区域存在(161-259 氨基酸和 279-367 氨基酸之间), 它们能为 PpsR 的表达及 PpsR-AppA 的相互作用提供准确的信息^[10]。

AppA 蛋白由 450 个氨基酸组成, 该蛋白质是一种黄素蛋白, 其 N-末端有黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD), FAD 参与了 AppA 的调控功能并发挥重要作用^[11]。目前, 从已知功能的蛋白质中还没发现和 AppA 蛋白具有相似功能的蛋白质。

PpsR/AppA 对 PS 基因的转录调控受氧气浓度和光照强度两种因素的制约。PpsR 中的两个半胱氨酸 Cys251 和 Cys424 的氧化-还原实现了 PpsR 与 DNA 结合位点(TGT-N₁₂-ACA)的结合。在好氧条件下, 这些氨基酸残基被氧化并形成分子内二硫键, 使得 PpsR 与 DNA 结合位点紧密结合; 同时, AppA 被氧气氧化成过氧化物和双氧水, 使得 AppA 不能与 PpsR 发生相互作用, 最终 PpsR 抑制 PS 基因的转录。厌氧条件下, Cys251 和 Cys424 残基以自由巯醇的形式存在, PpsR 虽然可以与 DNA 结合位点结合, 但结合力非常弱^[9]; 同时, AppA 与 PpsR 发生相互作用还原了 PpsR 的分子内二硫键, 二者以 1:2 的比例形成稳定的 AppA/PpsR_(1:2) 复合物, 从而解除了 PpsR 对 PS 基因转录的抑制^[12]。但是, 当有蓝光照射时, 即使在厌氧生长条件下, AppA 也不能和 PpsR 形成 AppA/PpsR_(1:2) 复合物^[13], 因为有一种蓝光受体 BLUF 非共价地结合在 AppA 蛋白的 FAD 上, 当有蓝光照射时, BLUF 吸收的蓝光信号使 AppA 受到

光化学激发, 然后与 BLUF 上 Tyr21 的氢键结合更加牢固, 从而使 AppA 发生结构变化, 该结构的变化降低了 AppA 和 PpsR 的亲合力, 最终导致 AppA 不能解除 PpsR 对 PS 基因转录的抑制。此外, 光还能够破坏 BLUF 上连接 Trp104 端的氢键, 此氢键的破坏是光诱导引起 AppA 结构变化所必须的^[14]。光还可以破坏 BLUF 上 Gln63 与 Trp104 之间的氢键, Gln63 与 Trp104 之间的结合对 AppA 解除 PpsR 的抑制功能起着重要的作用^[15]。AppA C-末端的血红素辅助因子对 PpsR/AppA 系统感应氧化还原信号和光信号起着重要作用, 它不但能够影响 PpsR 与 AppA C-末端的相互作用而且能够通过这种相互作用间接影响 BLUF 的功能^[16]。

虽然 PpsR 在大多数紫细菌中抑制 PS 基因的转录, 但 Anne-Soisig 等发现 *Rubrivivax gelatinosus* 中 PpsR 既能抑制 PS 基因的转录又能激活 PS 基因的转录^[17]。Marianne 等发现 *Bradyrhizobium* 中存在两种 PpsR(PpsR₁ 和 PpsR₂), PpsR₁ 激活 PS 基因的转录, PpsR₂ 抑制 PS 基因的转录, DNase I 足迹分析显示 PpsR₁ 和 PpsR₂ 都是与 TGT-N₁₂-ACA 结合。它们与 TGT-N₁₂-ACA 的竞争性结合可能受光和氧化还原作用势的调节, 光通过消除细菌光敏色素的功能而调节 PpsR₂ 与 TGT-N₁₂-ACA 的结合, 氧化还原作用势可以改变 PpsR₁ 的寡聚态进而调节其与 TGT-N₁₂-ACA 的结合^[18]。

2.2 Prr

Prr 系统是一个信号转导系统, 它由 PrrA 和 PrrB 双组分组成^[19]。紫细菌从好氧培养转换到厌氧培养后, Prr 系统能够调控 PS 基因及固氮和固碳基因的表达, 并能调控产能和耗能过程。PrrB 是一种膜相关感应激酶, 其实质是组氨酸感应激酶。厌氧条件下, PrrB 能自磷酸化, 然后把磷酸基传递到 PrrA^[20], 磷酸化的 PrrA 能够激活 *puf*、*puc*、*bch* 和 *crt* 等基因的转录^[21]。好氧条件下, *ccoNOQP* 操作子编码的 *cbb₃* 氧化酶能和 PrrB 发生相互作用^[22,23], *cbb₃* 氧化酶产生的抑制信号通过膜定位亚基 PrrC 转换后传递到 PrrA/PrrB 双组分调控系统, 该信号使得 PrrA/PrrB 双组分调控系统抑制 *puf*、*puc*、*bchl* 和 *crt* 等基因的转录^[24]。光信号能通过光合作用电子传递以及呼吸链传递, 最终通过 PrrA/PrrB 双组分调控系统影响 PS 基因的转录^[25]。

PpsR/AppA 系统和 PrrA/PrrB 双组分调控系统

在调控 PS 基因表达时能发生相互作用。研究发现, PrrA 缺失突变体不能以厌氧光合作用的方式生长, 而 PrrA-PpsR 缺失突变体能以厌氧光合作用的代谢方式生长^[9]; 此外, 某些依靠光诱导表达的 PS 基因, 它们的表达需要 PpsR/AppA 系统和 PrrA 的共同调节^[26], 这些都表明了 PpsR/AppA 系统和 PrrA/PrrB 双组分调控系统一起调控 PS 基因的表达。PpsR/AppA 系统和 PrrA/PrrB 双组分调控系统的相互作用有可能是通过控制彼此的合成或者活性实现的。

2.3 其它调控元件

PS 基因转录时除了受 PpsR/AppA 系统和 PrrA/PrrB 双组分调控系统的调控, 还受 FnrL, Spb, PpaA, TspO, TrxA 等蛋白的调控(见图 4)。FnrL 是一种 DNA 结合蛋白, 在厌氧条件下能够增强 PS 基因的转录^[27,28]。Spb 是一种反式作用蛋白, 它能结合到 *puf* 启动子区域, 在强光条件下抑制 *puf* 的转录^[29]。PpaA 位于 PS 基因簇内, 它可以提高光色素的合成, 并能在好氧生长条件下提高 *puc* 基因的转录^[30]。TspO 是一种外膜蛋白, 在 *Rb. sphaeroides* 中, TspO 可能使亚铁血红素/菌绿素生物合成路径上某些四吡咯中间产物积累, 这些中间产物可以作为辅抑制物抑制特定色素基因和 *puc* 的转录^[31]; TspO 也可能通过调节 PpsR/AppA 系统间接调控 PS 基因的转录^[32]。TrxA 是硫氧还蛋白, 在 *Rb. sphaeroides* 中能

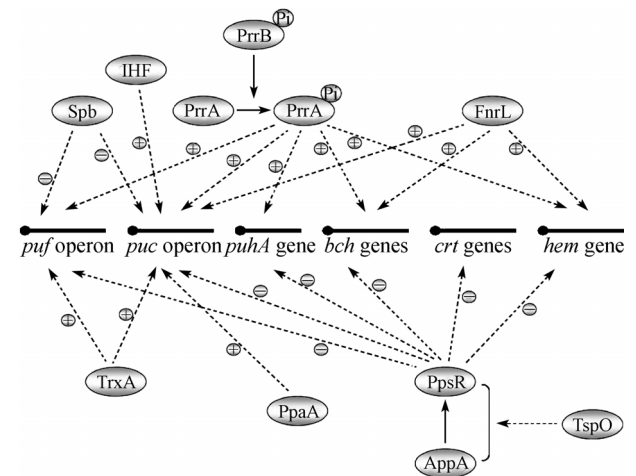


图 4 调控蛋白调控 PS 基因转录示意图(引自文献[36])

Fig. 4 Schematic overview of proteins involved in the regulation of the transcription of PS gene

注: +: 表示激活; -: 表示抑制; 实线: 直接调控; 虚线: 间接调控
Note: +: Represents activation; -: Represents repression; Solid line: direct regulation; Dash line: indirect regulation

调控 *puf* 和 *puc* 的转录, TrxA 的表达水平以及 TrxA 的氧化还原状态对光合机构的形成起着重要作用^[33,34]。

3 展望

紫细菌光合机构结构的研究已经比较成熟,但仍存在一些争议,如 LH1 封闭 RC 时是否需要色素 *bc_l* 复合体的辅助, LH2 结合的 BChl 分子和 Crt 分子的确切比例等。细菌 PS 基因转录水平的调控是一个非常复杂的过程,目前仍有很多机制尚未解释清楚,如 PpsR 与 DNA 结合位点结合的机制,光信号如何传递到 AppA C-末端以及光信号和氧化还原信号如何在 AppA 的 C-末端发生变化而影响形成 AppA/PpsR₍₁₋₂₎ 复合体, BLUF 影响 AppA-PpsR 之间相互作用的机制等。由于光合机构蛋白和调控蛋白都属于膜蛋白,因此,高纯度的膜蛋白是解决上述问题所必需的,另外,新的光谱探针技术也是解决上述问题的关键。紫细菌光合机构内部电子传递和 PS 基因的转录调控,尤其是 BLUF 蓝光受体,是今后研究的主要方向。

参考文献

- [1] 郭立俊, 刘秀莲, 郭俊华, 等. 紫细菌光合作用原初反应中的超快光动力学过程研究(I):紫细菌捕光天线系统. 河南大学学报, 2004, 34(2): 15-19.
- [2] 刘源, 高金鹏, 徐春和. 紫细菌捕光色素蛋白复合体及光化学反应中心的研究进展. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 3(6): 567-574.
- [3] Koepke J, Xu X, Münke C, *et al.* The crystal structure of the light harvesting complex II(B800-850) from *Rhodospirillum Moloschianum*. *Structure*, 1996, 4(5): 581-597.
- [4] Rutkuskas D, Olsen J, Gall A, *et al.* Comparative Study of Spectral Flexibilities of Bacterial Light-Harvesting Complexes: Structural Implications. *Biophys J*, 2006, 90(5): 2463-2474.
- [5] Geyer T. On the effects of PufX on the absorption properties of the light-harvesting complexes of *Rhodobacter sphaeroides*. *Biophys J*, 2007, 93(12): 4374-4381.
- [6] Ermler U, Fritzsche G, Buchanan S, *et al.* Structure of the photosynthetic reaction center from *Rhodobacter sphaeroides* at 2.65Å resolution: cofactors and protein-cofactor interactions. *Structure*, 1994, 2(10): 925-936.
- [7] Watson AJ, Hughes AV, Fyfe PK, *et al.* On the role of basic residues in adapting the reaction center-LH1 complex for growth at elevated temperatures in purple bacteria. *Photosynth Res*, 2005, 86(12): 81-100.
- [8] Choudhary M, Kaplan S. DNA sequence analysis of the photosynthesis region of *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1^T. *Nucleic Acids Research*, 2000, 28(4): 862-867.
- [9] Moskvina OV, Germeroth L, Gomelsky M. Transcriptome analysis of the *Rhodobacter sphaeroides* PpsR regulon: PpsR as a master regulator of photosystem development. *J Bacteriol*, 2005, 187(6): 2148-2156.
- [10] Gomelsky M, Horne IM, Lee HJ, *et al.* Domain structure, oligomeric state, and mutational analysis of PpsR, the *Rhodobacter sphaeroides* repressor of photosystem gene expression. *J Bacteriol*, 2000, 182(8): 2253-2261.
- [11] Gomelsky M, Kaplan S. AppA, a Redox Regulator of Photosystem Formation in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1, Is a Flavoprotein, IDENTIFICATION OF A NOVEL FAD BINDING DOMAIN. *J Biol Chem*, 1998, 273(52): 35319-35325.
- [12] Bratsch S, Gomelsky M, Kuphal S, *et al.* A single flavoprotein, AppA, integrates both redox and light signals in *Rhodobacter sphaeroides*. *Mol Microbiol*, 2002, 45(3): 827-836.
- [13] Kuphal S, Bauer CE. AppA is a blue light photoreceptor that antirepresses photosynthesis gene expression in *Rhodobacter sphaeroides*. *Cell*, 2002, 110(5): 613-623.
- [14] Anderson S, Dragnea V, Masuda S, *et al.* Structure of a novel photoreceptor, the BLUF domain of AppA from *Rhodobacter sphaeroides*. *Biochem*, 2005, 44(22): 7998-8005.
- [15] Masuda S, Tomida Y, Ohta H, *et al.* The critical role of a hydrogen bond between Gln63 and Trp104 in the blue-light sensing BLUF domain that controls AppA activity. *J Mol Biol*, 2007, 368(5): 1223-1230.
- [16] Han Y, Meyer MH, Keusgen M, *et al.* A haem cofactor is required for redox and light signaling by the AppA protein of *Rhodobacter sphaeroides*. *Mol Microbiol*, 2007, 64(4): 1090-1104.
- [17] Steunou AS, Astier C, Ouchane S. Regulation of photosynthesis genes in *Rubrivivax gelatinosus*: transcription factor PpsR is involved in both negative and positive control. *J Bacteriol*, 2004, 186(10): 3133-3142.
- [18] Jaubert M, Zappa S, Fardoux J, *et al.* Light and redox control of photosynthesis gene expression in *Bradyrhizobium*: DUAL ROLE OF TWO PpsR. *J Biol Chem*, 2004,

- 279(43): 44407–44416.
- [19] Laratta WP, Choi PS, Tosques IE, *et al.* Involvement of the PrrB/PrrA two-component system in nitrite respiration in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.3: Evidence for transcriptional regulation. *J Bacteriol*, 2002, **184**(13): 3521–3529.
- [20] Oh JI, Kaplan S. Redox signaling: globalization of gene expression. *EMBO*, 2000, **19**(16): 4237–4247.
- [21] Willett J, Smart JL, Bauer CE. RegA control of bacteriochlorophyll and carotenoid synthesis in *Rhodobacter capsulatus*. *J Bacteriol*, 2007, **189**(21): 7765–7773.
- [22] Oh JI, Ko IJ, Kaplan S. Reconstitution of the *Rhodobacter sphaeroides* cbb3-PrrBA signal transduction pathway *in vitro*. *Biochem*, 2004, **43**(24): 7915–7923.
- [23] Kim YJ, Ko IJ, Lee JM, *et al.* Dominant role of the *cbb₃* oxidase in regulation of photosynthesis gene expression through the PrrBA system in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1. *J Bacteriol*, 2007, **189**(15): 5617–5625.
- [24] Oh JI, I Kaplan S. Generalized approach to the regulation and integration of gene expression. *Mol Microbiol*, 2001, **39**(5): 1116–1123.
- [25] Happ HN, Braatsch S, Broschek V, *et al.* Light-dependent regulation of photosynthesis genes in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1 is coordinately controlled by photosynthetic electron transport via the PrrBA two-component system and the photoreceptor AppA. *Mol Microbiol*, 2005, **58**(3): 903–914.
- [26] Jäger A, Braatsch S, Haberzettl K, *et al.* The AppA and PpsR proteins from *Rhodobacter sphaeroides* can establish a redox-dependent signal chain but fail to transmit blue-light signals in other bacteria. *J Bacteriol*, 2007, **189**(6): 2274–2282.
- [27] Oh JI, Eraso JM, Kaplan S. Interacting regulatory circuits involved in orderly control of photosynthesis gene expression in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1. *J Bacteriol*, 2000, **182**(11): 3081–3087.
- [28] Ouchane S, Picaud M, Therizoles P, *et al.* Global regulation of photosynthesis and respiration by FnrL: THE FIRST TWO TARGETS IN THE TETRAPYRROLE PATHWAY. *J Biol Chem*, 2007, **282**(10): 7690–7699.
- [29] Shimada H, Ishida K, Machiya Y, *et al.* Isolation of SIP, a protein that Interacts with SPB, a possible transcriptional regulatory factor in *Rhodobacter sphaeroides*. *Plant and Cell Physiology*, 2007, **48**(10): 1504–1508.
- [30] Gomelsky L, Sram J, Moskvina OV, *et al.* Identification and *in vivo* characterization of PpaA, a regulator of photosystem formation in *Rhodobacter sphaeroides*. *Microbiol*, 2003, **149**(Pt2): 377–388.
- [31] Yeliseev AA, Kaplan S. TspO of rhodobacter sphaeroides. A structural and functional model for the mammalian peripheral benzodiazepine receptor. *J Biol Chem*, 2000, **275**(8): 5657–5667.
- [32] Zeng XH, Kaplan S. TspO as a modulator of the repressor/antirepressor (PpsR/AppA) regulatory system in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1. *J Bacteriol*, 2001, **183**(21): 6355–6364.
- [33] Li K, Pasternak C, Klug G. Expression of the *trxA* gene for thioredoxin 1 in *Rhodobacter sphaeroides* during oxidative stress. *Arch Microbiol*, 2003, **180**(6): 484–489.
- [34] Li K, Pasternak C, Härtig E, *et al.* Thioredoxin can influence gene expression by affecting gyrase activity. *Nucleic Acids Res*, 2004, **32**(15): 4563–4575.
- [35] Richard JC, Alastair TG, Aleksander WR, *et al.* Rings, ellipses and horseshoes: how purple bacteria harvest solar energy. 2004, **81**: 207–214.
- [36] Han Yuchen. Integration of redox and light signals by the regulator protein AppA in *Rhodobacter sphaeroides*. Gießen: Fachbereich Biologie und Chemie Justus-Liebig-Universität, 2006.



稿件书写规范

论文中统计学符号书写规则

统计学符号一般用斜体。本刊常用统计学符号介绍如下, 希望作者参照执行。

样本的算术平均数用英文小写 x , 不用大写 X , 也不用 *Mean*。标准差用英文小写 s , 不用 *SD*。标准误差用英文小写 $s_{\bar{x}}$, 不用 *SE*。 t 检验用英文小写 t 。 F 检验用英文大写 F 。卡方检验用希腊文小写 χ^2 。相关系数用英文小写 r 。样本数用英文小写 n 。概率用英文大写 P 。