

文章编号: 1004 - 7271(2007)02 - 0185 - 07

· 综述 ·

杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白的研究现状

毕燕会, 周志刚

(上海水产大学农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室, 上海 200090)

摘要:褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白(FCP)由核基因家族编码, 镶嵌在杂色藻类的类囊体膜中, 结合褐藻素、叶绿素 *a* 和叶绿素 *c*, 起着捕获并向两个光反应中心平均分配和传递光能的作用。前体 N-末端存在一个信号肽和一个转运肽, 成熟 FCP 具 3 个 α -螺旋跨膜区, 分子量在 17 ~ 22 kDa 之间, 结合叶绿素 *a* 的氨基酸高度保守, 但结合褐藻素和叶绿素 *c* 的不太保守。*fcp* 基因一般存在一个内含子, 其蛋白编码区同源性达 80% 以上, 而 5' 和 3' 非翻译区保守性相对较低。*fcp* 基因表达量在红光及相对强光强下一般较高, 且可能还存在日周变化。具 4 个 α -螺旋的叶绿素 *a/b* 结合蛋白的第 4 个 α -螺旋区缺失可能导致了具 3 个 α -螺旋的 FCP 的产生。

关键词:杂色藻类; 褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白; 结构; 基因; 演化

中图分类号: Q 816

文献标识码: A

A review of fucoxanthin chlorophyll *a/c* binding proteins from chromophytes

BI Yan-hui, ZHOU Zhi-gang

(Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquaculture Ecosystem Certified by the Ministry of Agriculture, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

Abstract: Fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding protein is termed for proteins encoded by a nuclear multigene family. Members of the proteins are integrated into the thylakoid membrane of the chromophyte chloroplasts. Each fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding protein can bind three kinds of pigments including fucoxanthin, chlorophyll *a* and chlorophyll *c*, which can harvest light energy and transfer it equally and efficiently to reaction centers of PS I and PS II. The premature protein sequence of every FCP contains a signal peptide followed by a transit peptide at the N-terminal, and the mature protein consists of three α -helices and its molecular weight ranges from 17 kDa to 22 kDa. Amino acid residues binding chlorophyll *a* are conservative in chlorophyll *a/b*-binding proteins as well as in FCPs, while chlorophyll *c* bound sites are divergent. Generally, there is one intron in a *fcp* gene. The sequence similarity of the ORFs is more than 80%, however, the homology of 5' and 3' UTRs is comparatively low. As for the gene expression level, it is higher under the red light and increases with the enhancement of light irradiance below the saturation light flux, and the expression pattern of *fcp*s comes out to be circadian in some species. Three α -helices-structured FCPs might be evolved from the four helices-structured light-harvesting proteins by deleting the fourth one.

收稿日期: 2006-02-05

基金项目: 上海市教育委员会重点研究项目(04KA02); 国家自然科学基金项目(30471328)及上海市重点学科建设项目(Y1101)

作者简介: 毕燕会(1982-), 女, 山东菏泽人, 硕士研究生, 专业方向为藻类生物技术。

通讯作者: 周志刚, Tel: 021 - 65710533, E-mail: zgzhou@shfu.edu.cn

Key words: chromophytes; fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding protein; structure; gene; evolution

植物体中的捕光蛋白是一类镶嵌于类囊体膜上、结合天线或辅助色素,为光合反应中心捕获与传递光能的蛋白。不同种类的植物体因结合的色素种类不同,捕获蛋白也不尽一样。根据捕光蛋白所结合的天线色素种类,藻类可分成三大类:(1)红藻和蓝藻,主要利用藻胆体捕获和传递光能,其原始的捕光蛋白只结合叶绿素 *a*,对光能的捕获起辅助作用^[1,2];(2)绿藻,与高等植物一样利用叶绿素 *a/b* 结合蛋白(chlorophyll *a/b*-binding protein, CAB)结合叶绿素 *a*、叶绿素 *b* 及类胡萝卜素等以形成捕获蛋白复合体^[3];(3)杂色藻类,例如褐藻、金藻和硅藻,它们利用褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白(fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding protein, FCP 或 light-harvesting complex containing fucoxanthin, LHCF)以结合叶绿素 *a*、叶绿素 *c* 及褐藻素等以形成捕获蛋白复合体。

自 Barrett 和 Anderson^[4]于1977年从褐藻门辐射昆布(*Ecklonia radiata*)中分离出褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白开始,人们对杂色藻类 FCP 的研究从蛋白质分离、吸收光谱、结构功能、捕光蛋白基因以及基因表达与调控等层面展开。虽然研究日渐全面和深入,但对其认识仍不及高等植物、蓝藻和红藻捕光蛋白的研究。本文根据迄今有关 FCP 的研究报道,从捕光蛋白性质与结构功能、编码基因与表达调控、捕光蛋白的起源与演化等三个方面综述其研究进展,并对该类蛋白以后的研究提出了展望。

1 杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白

1.1 分类与命名

杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白一直都没有统一的命名,但由于其结合的天线色素主要是褐藻素、叶绿素 *a* 和叶绿素 *c*,已报道的文献中常出现的命名均与其色素有关。例如硅藻捕光蛋白称为 FCP^[5-11],褐藻中的巨藻(*Macrocystis pyrifera*)也遵照其规则命名^[12];而褐藻中的糖海带(*Laminaria saccharina*)和海带(*L. japonica*)的光捕获蛋白称为 LHCF^[13-15];金藻中的光捕获蛋白则命名为 CAC(chlorophyll *a/c*-binding protein)^[16]等。鉴于目前这种命名较为混乱的状况, Jansson 等^[17]提议用 LHC(light-harvesting complex)命名法来称呼杂色藻类的光捕获蛋白,即在 LHC 后增加一个能代表该捕光蛋白所属自养生物类别的字母,如 LHCR 为红藻的 LHC, LHCD 为甲藻的 LHC,而用 LHCF 表示含褐藻素的藻类(如硅藻、褐藻、金藻)的 LHC。这样杂色藻类光捕获蛋白就有了比较统一的命名。但为了保持与原文献在基因、蛋白命名上的一致性,本综述仍沿用 FCP、LHCF 等多种名称。

1.2 分离与纯化

杂色藻类的 FCP 蛋白复合体是结合在类囊体膜上,分离纯化 FCP 的方法与其他膜结合蛋白一样。可首先利用超声或 French 压力^[15,18]技术破碎藻类细胞,然后将细胞碎片或分离的叶绿体经蔗糖或氯化铯密度梯度离心,可根据褐藻素与叶绿素的颜色,分别回收带褐色和绿色部分,加入表面活性去污剂后再用离子交换柱层析^[15,19]、凝胶电泳^[18]或高压液相色谱^[8]等以达到纯化的目的。

1.3 理化性质

FCP 是由核基因编码,在核中转录并剪接成成熟的 mRNA,然后在细胞质中翻译的一类蛋白^[5,16,20,21]。FCP 前体序列的 N-末端通常存在信号肽,便于引导 FCP 转运至叶绿体内。杂色藻的叶绿体周围常包裹有两层内质网膜,称为质体内质网^[22],提示杂色藻类可能由不具光合作用的宿主与具有光合作用的真核生物所产生的二次胞内生作用所产生。因此,FCP 蛋白在细胞质中合成后,必须先后穿过内质网和叶绿体共四层膜才能到达类囊体。与之相对应,FCP 前体的信号肽也由两部分构成^[14-16]:第一部分为质体内质网信号序列,引导捕光蛋白穿过包裹叶绿体的内质网膜,其特征是带正电荷的氨基酸后紧接着 10~12 个氨基酸残基组成的疏水区,信号序列只有疏水区的氨基酸保守,通常富含氨基酸 Phe、Ile、Leu、Met、Val 和 Trp,不含有 Asp、Glu、Arg、Lys、His、Gly、Pro、Gln、Asn、Ser、Thr 和 Tyr;第二部分类似转运肽结构,即将蛋白转运至叶绿体内,该结构在杂色藻类中高度保守,说明叶绿体转运需要识别

特殊的氨基酸。前体 FCP 经过两次穿膜进入叶绿体后,因信号肽被切除而变为成熟的 FCP 蛋白,其分子量大小在 17 ~ 22 kDa 之间^[6,18,20]。叶绿体内的成熟 FCP,与高等植物及绿藻的 CAB 一样,在位于叶绿体基质中的叶绿体信号识别颗粒(signal recognition particle)引导下,利用 GTP 供能,镶嵌于类囊体膜上;或者自发地镶嵌在类囊体膜上^[23]。后者的途径在高等植物及绿藻中却没有,可能是在进化过程中丧失了。

前体 FCP 的质体内质网信号肽有两种判断方法:一是根据质体内质网信号序列的共同特征,即 N-末端具有 1 ~ 2 个碱性氨基酸,随后是一段保守的疏水区和一段可变区^[24],并结合 Von Heijne^[25] 描述的信号肽酶切位点标准来确定;二是通过与其他物种已发表的且高度同源的捕光蛋白序列进行比对来确定。FCP 转运肽的酶切位点判断通常也有两种方法:一是在已知该成熟蛋白序列情况下,通过比对 ORF(open reading frame) 编码的氨基酸序列和成熟蛋白序列,确定酶切位点;二也是通过其他物种已发表的且高度同源的捕光蛋白序列进行比对来确定。

1.4 结构

镶嵌在类囊体膜上的成熟 FCP,与其他成分共同组成蛋白复合体行使捕获并传递光能的功能,但目前仍缺少探讨 FCP 的结构如 X-衍射或核磁共振等方面的直接资料。鉴于与高等植物 CAB 的结构和功能的高度相似性,通过氨基酸序列比对、免疫学等实验,借鉴 Kühlbrandt 等^[26] 有关豌豆 LHClI 的电子结晶学原子模型,人们开始认识杂色藻类 FCP 的结构以及色素结合位点等^[8]。

杂色藻类成熟 FCP 在类囊体膜中的插入方向如何?同高等植物及绿藻 CAB 一样,杂色藻类成熟 FCP 的 N-末端突出于叶绿体基质中,并且具有磷酸化位点^[14],其 C-末端位于类囊体腔中^[27]。从结构域上来讲,杂色藻类成熟都具有 3 个 α -螺旋的跨膜区,其中第一、第三螺旋的氨基酸序列在植物界中高度保守,并且与 CAB 的一样,FCP 的这两个螺旋也是通过 Glu-Arg 和 Arg-Glu 盐桥(salt bridge)形成稳定的 X 型空间结构,固定在类囊体的双层磷脂膜上并结合色素^[14,16]。但杂色藻类的第二螺旋与绿藻的不同,绿藻中该螺旋的氨基酸序列相似性仅为 20% ~ 40%,而 FCP 的该螺旋氨基酸序列相似性为 65% ~ 86%,显示了较强的进化选择压力^[16],暗示其可能具有特殊的功能,鉴于豌豆 LHClI 的电子结晶学原子模型显示该区域含有叶绿素 *b* 的结合位点^[26],有人推测它可能是杂色藻中叶绿素 *c* 的结合区域^[16],并认为该螺旋处的保守氨基酸残基为每个叶绿素 *c* 的结合位点。另外,每个 FCP 的 α -螺旋前均有两个 β -折叠,位于相邻的两个 α -螺旋之间的连接环上,协助 α -螺旋发生转弯以便于插入类囊体膜中。通常 FCP 中第二螺旋前的两个 β -折叠比较保守,氨基酸序列一般是 FPGD 和 FDPLG^[14]。至于色素结合位点,结合叶绿素 *a* 的氨基酸在 FCP 和 CAB 中高度保守,例如糖海带中一捕光蛋白有 7 个叶绿素 *a* 结合位点与高等植物的一致^[16],并且与巨藻 FCP 蛋白中被推测的叶绿素 *a* 结合位点完全一样。但结合类胡萝卜素和其他辅助色素如叶绿素 *c* 的氨基酸不太保守,这可能是因为叶绿素 *c* 的化学结构不止一种,以致捕光蛋白就以不同的氨基酸残基结合相应类别的叶绿素 *c*^[9]。在褐藻中,FCP 的 C-末端存在一个含 12 个氨基酸的延伸段,而其 N-末端有一个较长的前序列,这点与硅藻不一样^[12]。

与高等植物 CAB 所结合叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 的比值是 1 有所不同,FCP 所结合的褐藻素、叶绿素 *a* 与叶绿素 *c* 等色素的比例变化较大^[18],一般来讲,类胡萝卜素特别是褐藻素与叶绿素的比值比高等植物的高。通过 8 个物种的研究,Passaquet 等^[18] 发现叶绿素 *a*、叶绿素 *c*、褐藻素与莖菜黄素的比值在 100 : 18 : 76 : 6 至 100 : 30 : 107 : 17 之间。褐藻中的网地藻(*Dictyota dichotoma*) 每个光捕获蛋白分子结合 10 个褐藻素、1 个莖菜黄素、3 个叶绿素 *c* 和 13 个叶绿素 *a*^[28]。硅藻中的梅尼小环藻(*Cyclotella meneghiniana*) 含有的叶绿素 *a*、褐藻素与叶绿素 *c* 等三种色素分子的比例是 4 : 4 : 1^[29]。值得指出的是,在同一个物种中,这个比例也会随环境条件发生变化,暗示了与色素相结合的氨基酸就有可能随环境条件发生变异。

1.5 功能

FCP 主要功能是利用其结合的天线色素吸收光能,并将光能传递给光反应中心,使光合作用顺利进行。杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白没有像高等植物及绿藻那样具有分别向 PSI 和 PSII 提供能

量的 LHCI 和 LHCII 之分,通过 FCP 蛋白复合体吸收的能量可以在 PSI 和 PSII 两个光反应中心之间平均分配。水中主要是蓝光和绿光,杂色藻类主要利用褐藻素和叶绿素 *c* 取代高等植物及绿藻所具有的叶绿素 *b* 捕获这部分光能^[28]。只有当 FCP 组装成完整的复合体,褐藻素吸收的光能才可以直接或通过叶绿素 *c* 高效传至叶绿素 *a*,其中叶绿素 *c* 至叶绿素 *a* 的传递效率可达 100%^[29]。

在光照强度超过光合作用所需的最大光通量时,藻类细胞可通过调整捕光蛋白基因表达量,降低类囊体膜结合的色素并减少光能的传递,以对叶绿体进行光保护,防止其出现不可修复性损伤^[30]。在光照过弱及营养不足等胁迫条件下,通过合成一些捕光蛋白复合体中的相关蛋白,参与光能的捕获、传递、色素合成与贮藏以及其他未知功能以适应变化的环境^[10,31,32]。

2 杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白的基因及表达

2.1 编码基因与结构

FCP 属核基因编码的蛋白,同高等植物及绿藻相似,*fcp*s 为多基因家族^[6,10,16,23,24,28],该家族基因不仅在杂色藻类中高度保守,与高等植物 *cab* 基因也有很大相似性,尤其是基因的蛋白编码区。Bhaya 等^[6]从基因组 DNA 水平分析了三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)光系统 II 的 6 个捕光蛋白基因,发现他们的编码区同源性高达 86%~99%,Grossman 等^[5]也从这个藻中克隆了三个光捕获蛋白基因 cDNA,所编码的氨基酸序列与高等植物捕光蛋白 CAB 相似。糖海带与巨藻 FCP 的氨基酸序列同源性为 81%~96%,而对应的核酸序列相似性为 91%~93%^[15]。Kioth-Pancic^[7]克隆了中华盒形藻(*Odontella sinensis*)两个 *fcp* 基因,二者的 cDNA 序列相似性为 95%,所编码的氨基酸序列与高等植物叶绿素 *a/b* 结合蛋白也很相似。FCP 基因家族序列与 CAB 的高度相似性虽然为借鉴高等植物及绿藻 CAB 的研究成果来探讨它的各种特性提供了极有帮助的参考价值,但同时也为人们在目前实验条件下分离获得单一目的蛋白增加了难度。

杂色藻类 *fcp* 不同基因编码序列 3 非翻译区之间虽然不存在相似性与可识别的二级结构,但不同物种相应的 *fcp* 基因之间,其 5' 和 3' 非翻译区还存在着一定的保守性,推测它们在基因的表达中可能起调控因子的作用^[12,15],相对硅藻来说,褐藻的 3' 非翻译区较长^[12]。

从目前的研究报道来看,*fcp* 的基因结构比较简单,硅藻的 *fcp*^[6]与金藻的 *cac*^[16]基因无内含子,但褐藻具有内含子。Caron 等^[14]发现糖海带捕光蛋白基因结构中有一个内含子。De Martino 等^[15]自糖海带分离的 6 个捕光蛋白基因中,发现其中的 5 个分别具有一个内含子,而基因 *lhcf3* 有两个内含子。相比较而言,大多数高等植物及绿藻的 *cab* 基因含有的内含子不止一个,进一步体现了物种遗传的多样性。

2.2 基因表达调控

2.2.1 影响 *fcp* 基因表达的外界因子及调控机制

fcp 基因的表达受外界因子例如光强和光质的影响。Passaquet 和 Lichtl^[16]通过 Northern 杂交显示金藻中的 *Giraudyopsis stellifer-cac* 基因转录受光诱导,黑暗中该基因不表达。Oeltjen 等^[11]发现,小环藻(*Cyclotella cryptica*)的 *fcp1* *fcp2* *fcp3* 与 *fcp5* 基因的转录水平在一天中随光强增加而升高,约在中午时分即日出后约 6 小时达最大,下午开始下降;并且所有 *fcp* 基因在红光条件下,转录量最高,绿光下处于中间水平,而蓝光可抑制它们的表达。巨藻的大部分 *fcp* 基因在低白光或低蓝光下的转录量是高光强下的 2 倍或更多,同样的高光强下,红光更能提高 *fcp* 基因的表达量,但 *fcpD* 在白光、蓝光和红光条件下的转录量无显著差异^[12]。

一些光受体如光敏色素可能参与硅藻 *fcp* 基因的转录调控,但具体调控机理目前尚不清楚^[33]。虽然已有很多有关蓝光影响褐藻配子体生长发育的报道^[34],但至今在褐藻中没有发现蓝光受体,至于其 *fcp* 基因的转录是否也有光受体参与仍有待进一步研究。

2.2.2 控制 *fcp* 基因表达的内部因子

除受外界光强和光质的调控外,同高等植物及绿藻 *cabs* 基因类似,硅藻的 *fcp* 基因表达也存在着生物节律性的规律。Oeltjen 等^[35]通过 RNA 斑点杂交研究小环藻 *fcp2* 和 *fcp6* 两基因一天内 mRNA 浓度的变化,发现这两个基因在一天内无论在正常白天/黑夜交替,还是持续黑暗,均保持固定的变化模式,说明这两个基因的表达受体内生物钟调控。中心硅藻纲的威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*) *fcp* 基因的 mRNA 浓度也具有类似的变化规律^[33]。由于目前对杂色藻类 *fcp* 基因时空表达的研究不是很多,其他如褐藻的 *fcp* 基因表达是否也存在生物节律性,生物钟模式如何,以及它们的分子基础都有待进一步研究。

在藻类不同发育阶段,一些 *fcp* 基因也可能优先表达。De Martino 等^[15]发现 *lhcf* 中的一些基因在糖海带孢子体或配子体特定发育阶段优先转录,并认为伴随着多样性的 *fcp* 基因启动子,基因表达调控机理也可能存在多样性,推测基因表达的调控元件除调控光外还可能执行着其他的功能。近期,我们也发现海带雄配子体在相同的诱导条件下优先表达 *lhcf6* (GenBank 登录号: DQ250739) 基因。

3 杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白起源与演化

真核生物所有核基因组编码的天线色素结合蛋白可能来自一个共同祖先蛋白。Wolfe 等^[36]利用免疫学实验发现红藻 PSI 结合的天线色素复合体中有 4 至 5 个多肽与 CAB 及 FCP 中的蛋白有亲缘关系,相似性甚至达 30%。基因序列比对及 Southern 点杂交都说明 *fcp* 与 *cab* 具有相似性并都属于多基因家族^[37]。高等植物和绿藻的 CAB 蛋白都包含 4 个 α -螺旋区,可能由原始类型具两个 α -螺旋区的蛋白经自身重复而来的,而第 4 个 α -螺旋区的缺失有可能导致具有 3 个 α -螺旋区的 FCP 蛋白产生^[32,37,38,39]。

从原始类型的自养生物到高等的绿色植物,捕光蛋白经历了复杂的演化过程。在原始类型的自养生物如红藻和蓝藻中,捕获并传递光能的功能主要由藻胆蛋白承担,而原始的 LHC 只行使辅助作用。当处于营养和光等胁迫条件下,藻胆蛋白易降解以提供生物体生存生长所必需的营养物质如氮素^[37],这样假想中含藻胆蛋白的原始真核生物,为确保光合作用的正常进行,其原始的 LHC 通过结合更多种的色素以吸收波长更广泛的光来显露其捕获并传递光能的作用。红藻的 LHC 只结合叶绿素 *a* 且与 PS I 有关。在杂色藻类中,FCP 与 PS I 和 PS II 均有关,但它们还没有发生功能上的分工。Durnford 等^[8]在利用杂色藻类的 FCP、甲藻的 iPCP (intrinsic peridinin-chlorophyll proteins) 以及高等植物的 LHC I、CP29、CP24、LHC II 等序列构建的进化树中,发现 FCP 与甲藻的 iPCP 聚于一支,而未与 LHC I、CP29、CP24、LHC II 聚在一起,说明 FCP 还没有 LHC I、LHC II 的分化。但 FCP 已取代藻胆蛋白,在光能捕获与传递中起主要作用。藻类进化到绿藻,光捕获蛋白 CAB 才有了 LHC I 和 LHC II 的分化,后者分别为 PS I 和 PS II 提供能量。由于红藻只有 LHC I 而无 LHC II,因此,LHC I 类基因演化史较长,推测 LHC II 可能起源于 LHC I^[37],并且可能是伴随着绿藻的出现,LHC II 才从 LHC I 分化出来^[38]。

4 杂色藻类褐藻素-叶绿素 *a/c* 结合蛋白的研究展望

目前,已从杂色藻类的 12 个物种中分离了 FCP,并克隆了相应的基因。伴随蛋白质分析手段如高压液相色谱与质谱联用、2D 电泳、生物信息学及蛋白组学的发展,将会从更多的杂色藻类中获得第一手的 FCP 资料。FCP 蛋白清晰的三维结构将有助于色素的结合位点、FCP 各组分是如何协作完成能量的高效传递等基础问题的探讨,便于绘制能量传递框架,但至今还没有揭示 FCP 结构的 X-衍射、核磁共振等方面的资料。了解 *fcp* 基因的结构以及转录的内外调控因子和具体的调控机制,将有利于选取有效的方法定点控制 *fcp* 的转录,以研究 FCP 的功能及 FCP 与杂色藻类的生长发育、系统演化等关系,但目前尚缺乏有关 *fcp* 转录调控分子机制的报道。相信随着 FCP 资料的累积、*fcp* 基因的克隆及转录调控机理研究的深入,人们对杂色藻类 FCP 的认识和利用将更加系统和全面。

参考文献:

- [1] Gantt E. Phycobilisomes[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1981, 32: 327 - 347.
- [2] Glazer A N. Light harvesting by phycobilisomes[J]. *Annu Rev Biochem*, 1985, 14: 47 - 77.
- [3] Green B R. The chlorophyll-protein complexes of higher plant photosynthetic membranes, or just what green brand is that? [J]. *Photosynth Res*, 1988, 15: 3 - 32.
- [4] Barrett J, Anderson J M. Thylakoid membrane fragments with different chlorophyll *a*, chlorophyll *c* and fucoxanthin compositions isolated from the brown seaweed *Ecklonia radiata*[J]. *Plant Sci Lett*, 1977, 9: 275 - 283.
- [5] Grossman A, Manodori A, Snyder D. Light-harvesting proteins of diatoms; their relationship to the chlorophyll *a/b* binding proteins of higher plants and their mode of transport into plastids[J]. *Mol Gen Genet*, 1990, 224: 91 - 100.
- [6] Bhaya D, Grossman A R. Characterization of gene clusters encoding the fucoxanthin chlorophyll proteins of the diatom *Phaeodactylum tricorutum*[J]. *Nucl Acids Res*, 1993, 21: 4458 - 4466.
- [7] Kroth-Pancic P G. Nucleotide sequence of two cDNAs encoding fucoxanthin chlorophyll *a/c* proteins in the diatom *Odontella sinensis*[J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 27: 825 - 828.
- [8] Durnford D G, Aebersold R, Green B R. The fucoxanthin-chlorophyll proteins from a chromophyte alga are part of a large multigene family: structural and evolutionary relationships to other light harvesting antennae[J]. *Mol Gen Genet*, 1996, 253: 377 - 386.
- [9] Eppard M, Rhiel E. The genes encoding light-harvesting subunits of *Cyclotella cryptica* (Bacillariophyceae) constitute a complex and heterogeneous family[J]. *Mol Gen Genet*, 1998, 260: 335 - 345.
- [10] Eppard M, Kühlbrandt W E, von Haeseler A, *et al.* Characterization of *fcp4* and *fcp12*, two additional genes encoding light harvesting proteins of *Cyclotella cryptica* (Bacillariophyceae) and phylogenetic analysis of this complex gene family[J]. *Plant Biol*, 2000, 2: 283 - 289.
- [11] Oeltjen A, Kühlbrandt W E, Rhiel E. Investigations on transcript sizes, steady state mRNA concentrations and diurnal expression of genes encoding fucoxanthin chlorophyll *a/c* light harvesting polypeptides in the centric diatom *Cyclotella cryptica*[J]. *Plant Biol*, 2002, 4: 250 - 257.
- [12] Apt K E, Clendennen S K, Powers D A, *et al.* The gene family encoding the fucoxanthin chlorophyll proteins from the brown alga *Macrocystis pyrifera*[J]. *Mol Gen Genet*, 1995, 246: 455 - 464.
- [13] Douady D, Rousseau B, Caron L. Fucoxanthin-chlorophyll *a/c* light-harvesting complexes of *Laminaria saccharina*; partial amino acid sequences and arrangement in thylakoid membranes[J]. *Biochemistry*, 1994, 33: 3165 - 3170.
- [14] Caron L, Douady D, Quinet-Szely M, *et al.* Gene structure of a chlorophyll *a/c*-binding protein from a brown alga: presence of an intron and phylogenetic implications[J]. *Mol Evol*, 1996, 43: 270 - 280.
- [15] De Martino A, Douady D, Quinet-Szely M, *et al.* The light-harvesting antenna of brown algae: Highly homologous proteins encoded by a multigene family[J]. *Eur J Biochem*, 2000, 267: 5540 - 5549.
- [16] Passaquet C, Lichtl C. Molecular study of a light-harvesting apoprotein of *Giraudyopsis stellifer* (Chrysophyceae) [J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 29: 135 - 148.
- [17] Janson S, Green B, Grossman A, *et al.* A proposal for extending the nomenclature of light-harvesting proteins of the three transmembrane helix type[J]. *Plant Mol Biol Rep*, 1999, 17: 221 - 224.
- [18] Passaquet C, Thomas J C, Caron L, *et al.* Light-harvesting complexes of brown algae. Biochemical characterization and immunological relationships[J]. *FEBS Lett*, 1991, 280: 21 - 26.
- [19] De Martino A, Douady D, Rousseau B, *et al.* Characterization of two light-harvesting subunits isolated from the brown alga *Pelvetia canaliculata*: heterogeneity of xanthophylls distribution[J]. *Photochem Photobiol*, 1997, 66: 190 - 197.
- [20] Fawley M W, Grossman A R. Polypeptides of light-harvesting complexes of the diatom *Phaeodactylum tricorutum* are synthesized in the cytoplasm of the cell as precursors[J]. *Plant Physiol*, 1986, 81: 149 - 155.
- [21] Friedman A L, Alberte R S. Biogenesis and light regulation of the major light harvesting chlorophyll-protein of diatoms[J]. *Plant Physiol*, 1986, 80: 43 - 51.
- [22] Gibbs S P. The chloroplast endoplasmic reticulum: structure, function and evolutionary significance[J]. *Int Rev Cytol*, 1981, 72: 49 - 99.
- [23] Lang M, Kroth P G. Diatom fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding protein (FCP) and land plant light-harvesting proteins use a similar pathway for thylakoid membrane insertion[J]. *J Biol Chem*, 2001, 276: 7985 - 7991.
- [24] von Heijne G. Signal sequences the limits of variation[J]. *Mol Biol*, 1985, 184: 99 - 105.
- [25] von Heijne G. A new method for predicting signal sequence cleavage sites[J]. *Nucl Acids Res*, 1986, 14: 4683 - 4690.
- [26] Kühlbrandt W, Wang D N, Fujiyoshi Y. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography [J]. *Nature*, 1994, 367: 614 - 621.

- [27] Westermann M, Rhiel E. Localisation of fucoxanthin chlorophyll *a/c*-binding polypeptides of the centric diatom *Cyclotella cryptica* by immuno-electron microscopy[J]. *Protoplasma*, 2005, 225: 217 – 223.
- [28] Katoh T, Mimuro M, Takaichi S. Light-harvesting particles isolated from a brown alga, *Dictyota dichotoma*. A supramolecular assembly of fucoxanthin-chlorophyll-protein complexes[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 976: 233 – 240.
- [29] Papagiannakis E, van Stokkum I H M, Fey H, *et al.* Spectroscopic characterization of the excitation energy transfer in the fucoxanthin-chlorophyll protein of diatoms[J]. *Photosynth Res*, 2005, 86: 241 – 250.
- [30] Dion G D, Julie A P. Light-harvesting complex gene expression is controlled by both transcriptional and post-transcriptional mechanisms during photoacclimation in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Physiol Plant*, 2003, 118: 193 – 205.
- [31] Dolganov N A M, Bhaya D, Grossman A R. Cyanobacterial protein with similarity to the chlorophyll *a/b* binding proteins of higher plants: evolution and regulation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 636 – 640.
- [32] Green B R, Kühlbrandt W. Sequence conservation of light-harvesting and stress-response proteins in relation to the three-dimensional molecular structure of LHC II [J]. *Photosynth Res*, 1995, 44: 139 – 148.
- [33] Leblanc C, Falciatore A, Watanabe M, *et al.* Semi-quantitative RT-PCR analysis of photoregulated gene expression in marine diatoms[J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 40: 1031 – 1044.
- [34] Dring M J. Photocontrol of development in algae[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1988, 39: 157 – 174.
- [35] Oeltjen A, Marquardt J, Rhiel E. Differential circadian expression of genes *fcp2* and *fcp6* in *Cyclotella cryptica*[J]. *Int Microbiol*, 2004, 7: 127 – 131.
- [36] Wolf G R, Cunningham F X, Grabowski B, *et al.* Isolation and characterization of photosystems I and II from the red alga *Porphyridium cruentum*[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1994, 1188: 357 – 366.
- [37] Green B R, Durnford D G. The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47: 685 – 714.
- [38] LaRoche J, Henry D, Wyman K, *et al.* Cloning and nucleotide sequence of a cDNA encoding a major fucoxanthin-, chlorophyll *a/c*-containing protein from the chrysophyte *Isochrysis galbana*; implications for evolution of the *cab* gene family[J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 25: 355 – 368.