



## 藻胆体结构与功能的研究概况

王广策 曾呈奎

(中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放研究实验室, 青岛 266071)

### STRUCTURE AND FUNCTION OF PHYCOBILISOMES: A REVIEW

Wang Guangce Zeng Chengkui(C. K. Tseng)

(Experimental Marine Biology Laboratory, Institute of Oceanology, CAS, Qingdao, 266071)

**关键词** 藻胆体, 分子组装, 能量传递, 激发能调节

**Key words** Phycobilisome, Molecular assembly, Energy transfer, Regulation of excitation energy distribution

与隐藻及甲藻不同, 蓝藻和红藻中的藻胆蛋白并非独立地行使能量吸收与传递的功能, 而是通过连接多肽将不同类型的藻胆蛋白按照一定的次序组合在一起, 形成高度有序的超分子复合体——藻胆体, 存在于光合膜的表面, 作为光合作用能量吸收与传递的功能单位。藻胆体分子量的范围介于  $7 \times 10^6$  至  $15 \times 10^6$  道尔顿之间, 形状及大小与藻的种类密切相关。

#### 1 藻胆体的类型及分布

已知的藻胆体主要有以下几种: (1) 束状藻胆体, 这种藻胆体是由六根直径为 10—12nm, 长度为 50—70nm 的“杆”所组成, 每根“杆”均与细胞膜内表面成固定的角度, 形成了状似倒立三角烧瓶的束状结构。束状结构的基部是一个性质与组成还不太清楚的圆盘形结构, 藻胆体通过这个“圆盘状结构”与细胞膜内表面结合<sup>[1]</sup>。这种藻胆体仅在一种特殊类型的蓝藻 *Gloeobacter violaceus* 中发现, 这种蓝藻没有类囊体结构, 所有的光合作用蛋白质复合物存在于细胞膜内或者细胞膜内表面上<sup>[2]</sup>。(2) 半盘状藻胆体, 这种藻胆体存在于蓝藻和一些单细胞红藻中, 是最常见的一种藻胆体。它由“核心复合物”和“棒状复合物”二部分组成。“核心复合物”是由三个圆柱体组成, 每个圆柱体的直径大约为 11nm, 长度约为 12nm。在“核心复合物”外周沿同一平面有六个“棒状复合物”呈扇形排列, 每个“棒状复合物”是由 2—6 个盘状物垛叠而成, 每个盘状物的厚度为 6nm, 直径为 11—12nm。(3) 半椭球形藻胆体, 这种藻胆体主要存在于一些高等红藻和蓝藻中, 紫球藻的藻胆体也

是属于这种类型。第一个被发现的藻胆体就是紫球藻藻胆体,所以这种藻胆体研究得最深入。它的大小为  $40 \times 19 \times 28 \text{ nm}^3$ ,也是由“核心复合物”和“棒状复合物”二部分组成。大约 10—12 根“棒状复合物”呈放射状排列在“核心复合物”外周。(4) 双圆桶状(Bicylindrical)藻胆体,这种藻胆体仅在红藻 *Griffithsia pacifica* 中发现,它的大小大约是  $63 \times 38 \times 38 \text{ nm}^3$ 。

Westermann 等<sup>[4]</sup>发现用不同光质的光处理蓝藻 *Phormidium* sp. C86 细胞可以诱导产生两种不同类型的藻胆体。在红光下生长的细胞中可以分离得到半盘状藻胆体,这种藻胆体的异藻蓝蛋白与 C-藻蓝蛋白的摩尔比为 1:4.5,但不含藻红蛋白;而在绿光下,细胞中的藻胆体则变为半椭圆形,藻胆体的异藻蓝蛋白、C-藻蓝蛋白和藻红蛋白的摩尔比为 1:1:6.8,其主要组分是藻红蛋白;当细胞生长在白光下时,则既有半盘状藻胆体,也有半椭圆形藻胆体,而且还有介于二者之间的“中间类型”存在。研究表明,在许多藻类中,藻胆体“棒状复合物”的组成往往与培养条件有关,这些培养条件包括光强、温度、 $\text{CO}_2$  浓度和氮源等<sup>[5-10]</sup>。根据不同光质下,细胞内藻胆体组分的变化,可将蓝藻分为三大类,(I)在任何光质下,藻胆体的组分均不发生变化;(II)在不同光质下,细胞内仅藻红蛋白的表达量有差异,其它组分不变;(III)在不同光质下,藻红蛋白和藻蓝蛋白的相对浓度发生变化,例如细胞生长在红光下,可以诱导藻蓝蛋白的积累,而使藻红蛋白含量减少;如果细胞生长在绿光下,藻胆蛋白相对含量的变化正好与红光相反。

## 2. 藻胆体的分子组装

如前所述,藻胆体主要是由两部分组成,即“核心复合物”和外周的“棒状复合物”。“棒状复合物”的组分主要有藻蓝蛋白(PC)、藻红蛋白(PE)和藻红蓝蛋白(PEC);“核心复合物”则是由异藻蓝蛋白(AP)和异藻蓝蛋白 B(APB)组成,不同的藻胆蛋白分子间依靠连接多肽相互连接。连接多肽不仅起连接作用,而且在藻胆体的形成以及促进分子间的能量传递方面意义重大<sup>[11]</sup>。连接多肽缺失往往使细胞内不能形成稳定的藻胆体或者使藻胆体内的能量传递受阻<sup>[12]</sup>。

### 2.1 藻胆体外周“棒状复合物”的组装

目前对蓝藻 *Synechococcus* 7942 藻胆体“棒状复合物”的分子组装过程以及决定其长度的因素研究得最为深入。*Synechococcus* 7942 藻胆体形状为半盘状,其“棒状复合物”是由 C-藻蓝蛋白(CPC)和 4 种连接多肽所组成。这 4 种连接多肽的分子量分别为 27KD( $L_{R27}$ )、30KD( $L_{R30}$ )、33KD( $L_{R33}$ )和 9KD( $L_{R9}$ )。 $L_{R27}$ 的功能是使第一个六聚体 CPC 分子与“核心复合物”相连, $L_{R33}$ 使第二个 CPC 分子与第一个 CPC 分子相连, $L_{R30}$ 位于第二与第三个 CPC 分子之间起连接作用,而  $L_{R9}$ 主要结合在每个“棒状复合物”的顶端。由此可见,这个棒状复合物的分子排列次序为: $L_{R9}$ -CPC- $L_{R30}$ -CPC- $L_{R33}$ -CPC- $L_{R27}$ -“核心复合物”<sup>[13]</sup>。 $L_{R9}$ 的主要功能在于它能保持“棒状复合物”长度的均一性,它的结合位点可能是 CPC- $L_{R30}$ 复合物中远离“核心复合物”的那一端。 $L_{R9}$ 保持“棒状复合物”长度均一性的机理尚不清楚,推测其机制可能是如果没有  $L_{R9}$ 的存在,则 CPC- $L_{R30}$ 复合物中结合  $L_{R9}$ 的位点就会被另外一个 CPC- $L_{R33}$ 复合物所占据<sup>[14]</sup>。

Lundell 等<sup>[15]</sup>用体外重组的方法发现,在体外纯化的连接多肽可与藻蓝蛋白六聚体形

成复合物,甚至可形成聚集体。同时还发现连接多肽可使藻蓝蛋白的吸收光谱和荧光光谱红移,而且离“核心复合物”越远,连接多肽和藻蓝蛋白复合物的光谱红移程度越大,红移程度的次序依次为:  $L_{R9}-CPC > L_{R30}-CPC > L_{R27}-CPC$ , 这种逐步红移的现象有利于分子间的能量传递。然而, Bhalarao 等人<sup>[13]</sup>在不能产生  $L_{R33}$  的突变株中发现  $L_{R30}$  能正常表达,而且  $L_{R30}$  可以代替  $L_{R33}$  以保证“棒状复合物”的生物发生和结构的完整性。突变株藻胆体与野生型的相比,在能量吸收和传递方面几乎没有区别,由此他们认为连接多肽仅在决定“棒状复合物”长度方面起重要的作用,对藻胆蛋白的光谱特性影响较小,也就是说对分子间的能量传递的作用较弱。

Lipschultz 等<sup>[16]</sup>从红藻 *Porphyridium sordidum* 中分离出一个 B-藻红蛋白-R-藻蓝蛋白复合物,这个复合物相当稳定,而且能量完全偶联。将这个复合物解离,得到一种 B-藻红蛋白和二种 R-藻蓝蛋白,这两种 R-藻蓝蛋白的吸收光谱不同,一种吸收峰位于 622—633nm 之间,另一种吸收峰位于 617—620nm 之间。将分离的 B-藻红蛋白分别和这二种 R-藻蓝蛋白在体外重组,发现 B-藻红蛋白与吸收峰位于 622—633nm 的 R-藻蓝蛋白的体外重组率,远远高于与吸收峰位于 617—620nm 的 R-藻蓝蛋白。进一步分析发现吸收峰位于 622—633nm 的 R-藻蓝蛋白、含有一个分子量为 30KD 的连接多肽组分,而吸收峰位于 617—620nm 的 R-藻蓝蛋白,则不含有这个连接多肽组分。由此可见连接多肽在决定藻胆体“棒状复合物”的生物组装方面作用重大。

## 2.2 藻胆体“核心复合物”的结构与组装

藻胆体“核心复合物”的形状与藻种有关,它通常是由三个圆柱体构成,上面的一个圆柱体称为“顶部圆柱体”,下面的两个称为“基底圆柱体”。每个圆柱体主要是由三聚体的异藻蓝蛋白 (APC) 和连接多肽组成。“顶部圆柱体”是由四个三聚体的 APC 组成,其中二个带有小分子量的核心连接多肽  $L_C^8$ , 两个“基底圆柱体”也同样含有二个 APC ·  $L_C^8$  复合体。比较  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3$  和  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$ , 发现二者的光谱特性极为相似,但是  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$  复合物更稳定。在使  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3$  解聚为单位  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})$  的条件下,  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$  复合体仍很稳定,它似乎有抗解聚的能力。因而 Lundell 等<sup>[17]</sup>认为  $L_C^8$  能稳定 APC 三聚体,而且可以防止  $\alpha^{APC}$  在含有  $\alpha^{APC}$  的 APC 复合物与不含  $\alpha^{APC}$  复合物之间的转移。通过不能产生  $L_C^8$  的突变型和野生型的对比分析发现,含有  $L_C^8$  的藻胆体与不含  $L_C^8$  的藻胆体在功能上无显著差异,只是前者更稳定<sup>[18]</sup>。

1983 年, Gingrich 和 Lundell 等<sup>[19]</sup>分别报道了在藻胆体的“核心复合物”中存在着两种能量终端受体  $\alpha^{APB}$  和  $L_{CM}^{99}$  ( $L_{CM}^{75}$ ), 这两个能量终端受体均有 2 个拷贝, Glazer 等<sup>[20, 21]</sup>认为“核心复合物”的两个“基底圆柱体”均含有  $(\alpha^{APB}\alpha_2^{APC}\beta_3^{APC}) L_C^8$  和  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_2 \beta^{18.5} L_{CM}^{99}$  复合物, 这样在顶部圆柱体中就不含有  $L_{CM}^{99}$  和  $\alpha^{APB}$  组分。所以一般认为藻胆体“核心复合物”的“顶部圆柱体”仅含有  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3$  和  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$  各两个拷贝, 而两个“基底圆柱体”则分别含有四种组分, 即  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3$ ,  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$ ,  $(\alpha^{APB}\alpha_2^{APC}\beta_3^{APC}) L_C^8$  和  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_2 \beta^{18.5} L_{CM}^{99}$ 。每个“基底圆柱体”的四种组分的组装方式目前有两种假说, 一种是 Glazer 等<sup>[9]</sup>提出的, 他认为四种组分的排列方式为  $(\alpha^{APB}\beta^{APC})_3 * (\alpha^{APC}\beta^{APC})_2 \beta^{18.5} L_{CM}^{99} * (\alpha^{APB}\alpha_2^{APC}\beta_3^{APC}) L_C^8 * (\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8$ ; 另一种是由 Anderson 等和 Eiserling 等提出的<sup>[1]</sup>, 他们认为排列方式应为  $(\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 L_C^8 * (\alpha^{APC}\beta^{APC})_3 * (\alpha^{APC}\beta^{APC})_2 \beta^{18.5} L_{CM}^{99} * (\alpha^{APB}\alpha_2^{APC}\beta_3^{APC}) L_C^8$ 。Zilinskas 和 Mimuro 等在对 *Nostoc* sp. 藻胆

体进行充分研究之后,认为能量从异藻蓝蛋白向 $\alpha^{APB}$ 和 $L_{CM}^{99}$ 传递时,路径是各自独立的。Gillbro 等在对 *Synechococcus* sp. PCC6301 藻胆体进行时间荧光光谱研究后也得出了同样的结论,并且认为 $L_{CM}^{99}$ 和 $\alpha^{APB}$ 的室温荧光发射峰均位于 680nm。Reuter 等人<sup>[22]</sup>从蓝藻 *Mastigocladus laminosus* 藻胆体“核心复合物”中分离得到两种组分,一种是仅含 $L_{CM}^{99}$ 的 APC 复合物 $AP_{CM}$ ,另一种是既含有 $L_{CM}^{99}$ 又含有 $\alpha^{APB}$ 的 APC 复合物 $AP_C$ 。前一复合物的室温荧光发射峰位于 671nm,后一复合物的室温荧光发射峰有两个,分别位于 680nm 和 670nm,这说明两个能量终端受体的室温荧光发射峰不同: $L_{CM}^{99}$ 位于 671nm,而 $\alpha^{APB}$ 则位于 680nm;同时也说明两个终端受体在能量传递中的作用是不同的。“核心复合物”的 $\beta^{18.5}$ 组分是 Füglistaller 等人<sup>[23]</sup>发现的,后来 Rübner 等<sup>[24]</sup>测定了它的氨基酸全序列,但是它的功能和在藻胆体中的空间位置目前仍不太清楚,有人推测它可能参与能量向 PSII 传递的过程,即在藻胆体中能量传递的顺序为:藻蓝蛋白 $\rightarrow$ 异藻蓝蛋白 $\rightarrow\beta^{18.5}\rightarrow L_{CM}^{99}$ 或者 $\alpha^{APB}$ ,最后传给光合作用反应中心叶绿素 a<sup>[25]</sup>。

### 3. 藻胆体的能量传递

藻胆体内能量传递的效率不是百分之百,而是在 95% 左右<sup>[20]</sup>。目前最常用的研究藻胆体能量传递的方法有两种:(1)构建藻胆体组分缺失的突变体,研究各个组分在能量传递中的作用;(2)利用快速时间分辨技术研究能量传递的过程。藻胆体中各种藻胆蛋白间能量传递的机制主要有两种:一种是 Förster 的无辐射共振传能机制,另一种则是所谓的“激子偶联”传能方式。在藻胆体的“棒状复合物”中,往往有几个同种藻胆蛋白垛叠在一起,而且“棒状复合物”的长度可以随着培养条件的不同而变化,因此“棒状复合物”内能量传递的机制尤其引人注目。目前,对这一机制的描述主要有两种模型。一种是“自由传递陷阱限制”模型,这种模型认为,能量可以在“棒状复合物”内自由传递,限速步骤是在藻红蛋白与藻蓝蛋白交界处的能量传递,如果藻胆体没有藻红蛋白,则由藻蓝蛋白与异藻蓝蛋白交界处的“陷阱”代替;另一种模型是“限制扩散动力学”模型,这种模型认为能量在“棒状复合物”内传递时,盘与盘之间的能量传递是限速步骤。

### 4. 藻胆体与光合作用激发能的调节

在含有叶绿素 a / b-蛋白质复合物作为捕光色素系统的机体中,PSII 优先激发使质体醌还原,从而激活与类囊体膜结合的激酶,激酶使 LHCII 颗粒磷酸化,磷酸化的 LHCII 从垛叠的类囊体膜中侧向移至含有较多 PS I 的基质类囊体膜上,从而使 PS I 的吸收截面增加,这种状态称为状态 2。当 PS I 优先激发时,引起质体醌的氧化,从而使激酶钝化,细胞内的磷酸化酶使磷酸化的 LHCII 颗粒脱磷酸化,因而 LHCII 又回到富含 PSII 垛叠类囊膜上,这时称为状态 1。

Murata 等<sup>[26]</sup>对含藻胆体的红藻和蓝藻进行了激发能分配调节的研究,提出了激发能分配调节的模型。这个模型认为激发能在两个光系统间的分配受控于激发能的“满溢”流动,即在状态 2 中,激发能从 PSII 叶绿素 a 溢向 PS I 叶绿素 a 的速度高,而在状态 1 中,这种速度较低。这种“满溢”作用被后来的一系列实验所证实。

Allen 等对含有藻胆体的藻类的激发能分配调节提出了新的模型,这个模型类似于以

叶绿素 a / b-蛋白质复合物作为捕光系统的机体中的机制。模型认为藻胆体和 PS II 受到磷酸化和去磷酸化的作用,而且这种作用也与质体醌的氧化还原状态有关。在状态 2 中,藻胆体和 PS II 颗粒均磷酸化从而导致二者之间的相互排斥,于是藻胆体在类囊体膜上移动,并与 PS I 结合以增加 PS I 的吸收截面。在状态 1 中,藻胆体与 PS II 均去磷酸化,因而二者重新结合,PS II 吸收截面增加。

最近 Mullineaux 等<sup>[27]</sup>对 Allen 模型作了一些改进,认为磷酸化的藻胆体和 PS II 颗粒相互排斥时,移动的是 PS II 颗粒而不是藻胆体。当磷酸化的 PS II 颗粒移到 PS I 颗粒处时,藻胆体与二个光系统均保持解离状态,结果由于“满溢”引起的激发能从 PS II 向 PS I 的流动增加,而激发能从藻胆体向任一光系统的流动减小。在状态 2 中,并没有检测到藻胆体荧光的增加,因此推测体内可能存在着一种未知荧光淬灭剂,淬灭了藻胆体增加的荧光。在状态 1 中,PS I 优先激发,使 PS II 颗粒和藻胆体脱磷酸化,因而 PS II 与藻胆体重新结合。

Murata 的模型认为激发能在光系统间的分配调节不需要藻胆体的参与,而 Allen 和 Mullineaux 提出的模型中均要求有藻胆体的参与。对这一问题的研究目前主要应用两种方法,一种是光谱学方法,另一种则是用不含藻胆体的突变株。用光谱学方法研究时常有二个问题难以克服,一是用低温光谱测定时,细胞内容易产生冰晶,影响光谱测定,虽然可以加入甘油以防止冰晶的形成,但甘油会使藻胆体与光合作用反应中心的能量偶联解离;第二个问题是 PS II 和 PS I 的叶绿素的荧光光谱往往重叠。关于藻胆体是否是激发能分配调节的关键因素其研究仍在进行中<sup>[28]</sup>。Bruce 等<sup>[29]</sup>用缺失藻胆体的突变株进行研究发现藻胆体在激发能分配调节中的作用较小,然而 Mullineaux 等人<sup>[27]</sup>用时间分辨荧光光谱的方法研究发现藻胆体在激发能分配调节中起着重要的作用。

## 参 考 文 献

- [1] Guglielmi G, Cohen-Bazire G, Bryant D A. The structure of *Gloeobacter violaceus* and its phycobilisomes. *Arch. Microbiol.*, 1981, 129:181—189
- [2] Reuter W, Müller C. New trends in photobiology. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 1993, 21:3—27
- [3] Gantt E, Lipschultz C A. Structure and phycobiliprotein composition of phycobilisomes from *Griffithsia pacifica* (Rhodophyceae). *J. Phycol.*, 1980, 16:394—398
- [4] Westermann M, Reuter W, Schimek C. et al. Presence of both hemidiscoidal and hemiellipsoidal phycobilisomes in a *Phormidium* species (cyanobacteria). *Z. Naturforsch.* 1993, 48c:28—34
- [5] Bryant D A. Phycoerythrocyannin and phycoerythrin: properties and occurrence in cyanobacteria. *J. Gen. Bacteriol.* 1982, 128:835—844
- [6] Yamanaka G, Glazer A N. Dynamic aspects of phycobilisome; phycobilisome turnover during nitrogen starvation in *Synechococcus* sp. *Arch. Microbiol.*, 1980, 124:39—47
- [7] Yamanaka G, Glazer A N. Dynamic aspects of phycobilisome structure: modulation of phycocyanin content of *Synechococcus* phycobilisomes. *Arch. Microbiol.*, 1981, 130:23—30
- [8] Anderson L K, Rayner M C, Sweet R M. et al. Regulation of *Nostoc* sp. phycobilisome structure by light and temperature. *J. Bacteriol.*, 1983, 155:1047—1416
- [9] Raps S, Kycia J H, Ledbetter M C. et al. Light intensity adaptation and phycobilisome composition of *Microcystis aeruginosa*. *Plant Physiol.*, 1985, 79:983—987
- [10] Tandeau de Marsac N, Mazel D, Dauterval T. et al. Photoregulation of gene expression in the filamentous

- cyanobacterium *Calothrix* sp. PCC7601:light-harvesting complexes and cell differentiation. *Photosynth. Res.*, 1988, 18:99—132
- [11] Siebzehnrübl S, Fischer R, Scheer H. Chromophore assignment in C-phycocyanin from *Mastigocladus laminosus*. *Z Naturforsch.* 1987, 42c:258—262
- [12] Shen G, Boussiba S, Vermaas W F J. *Synechocystis* sp. PCC6803 strains lacking photosystem I nad phycobilisome function. *The Plant Cell*, 1993, 5:1853—1863
- [13] Bhalerao R P, Gillbro T, Gustafsson P. Structure and energy transfer of the phycobilisome in a linker protein replacement mutant of cyanobacterium *Synechococcus* 7942. *Biochim. Biophys. Acta*, 1991, 1060:59—66
- [14] Lorimier R, Bryant D A, Stevens Jr S E. Genetic analysis of a 9 KDa phycocyanin associated linker polypeptide. *Biochim. Biophys. Acta*, 1990, 1019:29—41
- [15] Lundell D J, Williams R C, Glazer A N. Molecular architecture of a light-harvesting antenna: *In vitro* assembly of the rod substructure of *Synechococcus* 6301 phycobilisome. *J. Biol. Chem.* 1981, 256:3580—3592
- [16] Lipschultz C A, Gantt E. Association of phycoerythrin and phycocyanin: *in vitro* formation of a functional energy transferring phycobilisome complex of *Porphyridium sordidum*. *Biochemistry*, 1981, 20:3371—3376
- [17] Lundell D J, Glazer A N. Molecular architecture of a light-harvesting antenna, core substructure in *Synechococcus* 6301 phycobilisomes: two new allophycocyanin and allophycocyanin B complexes. *J. Biol. Chem.*, 1983, 258:902—908
- [18] Maxson P, Sauer K, Zhou J. et al. Spectroscopic studies of cyanobacterial phycobilisomes lacking core polypeptides. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, 977:40—51
- [19] Gingrich C J, Lundell D J, Glazer A N. Core substructure in cyanobacterial phycobilisomes. *J. Cell Biochem.*, 1983, 22:1—14
- [20] Glazer A N. Light harvesting by phycobilisomes. *Ann. Rev. Biophys. Biophys. Chem.*, 1985, 14:47—77
- [21] Glazer A N, Clark J H. Phycobilisomes. Macromolecular structure and energy flow dynamics. *Biophys. J.*, 1986, 49:115—116
- [22] Reuter W, Wehrmeyer W, Core structure in *Mastigocladus laminosus* phycobilisomes. II. The central part of the tricylindrical core-AP<sub>CM</sub>-contains the 'anchor' polypeptide and no allophycocyanin B. *Arch. Microbiol.*, 1990, 153:111—117
- [23] Füglistaller P, Suter F, Zuber H. Minor polypeptides from phycobilisomes of the cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. Isolation, characterization and amino acid sequences of colorless 8.9 KD polypeptide and of a 16.2 KD phycobiliprotein. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.*, 1984, 365:1083—1096
- [24] Rübels R, Suter F, Wirth M. et al.  $\gamma$ -N-methylasparagine in phycobiliproteins from the cyanobacteria *Mastigocladus laminosus* and *Calothrix*. *FEBS. Lett.*, 1987, 221(1):1—2
- [25] Holzwarth A R. Structure-function relationships and energy transfer in phycobiliprotein antennae. *Physiol. Plant*, 1991, 83:518—528
- [26] Murata N. Control of excitation energy transfer in photosynthesis I. Light induced change of chlorophyll a fluorescence in *Porphyridium cruentum*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1969, 172:242—251
- [27] Mullineaux C W, Bittersmann E, Allen J F. et al. Picosecond time-resolved fluorescence emission spectra indicate decreased energy transfer from the phycobilisome to photosystem II in light-state 2 in the cyanobacterium *Synechococcus* 6301. *Biochim. Biophys. Acta*, 1990, 1015:231—242
- [28] Salehian O, Bruce D. Distribution of excitation energy in photosynthesis: quantification of fluorescence yields from intact cyanobacteria. *J. Lumn.*, 1992, 51:91—98
- [29] Bruce D, Brimble S. and Bryant D A. State transitions in a phycobilisome-less mutant of the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC7002. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, 974:66—73