

doi:10.3969/j.issn.1672-5565.2014.04.01

齿肋赤藓早期光诱导蛋白 ELIPs 的生物信息学分析

周雅¹,高贝²,张道远^{1*}

(1.中国科学院新疆生态与地理研究所,中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室,新疆乌鲁木齐 830011

2.中国科学院大学,北京 100049)

摘要:从齿肋赤藓转录组数据库出发,共得到39条注释的早期光诱导蛋白 ScELIPs unigene,其中2条(ScELIP1与ScELIP2)具有完整ORF。利用多种生物信息学分析工具,对这2条ScELIPs序列的同源性、理化性质、保守域、信号肽、疏水性、亚细胞定位、二级结构、跨膜结构、三维结构、活性位点等方面进行分析。结果表明:2条ScELIPs序列的ORF全长分别为711 bp和624 bp,分别编码236和207个氨基酸,二者都具有完整的Chloroa_b-bind功能域,定位于叶绿体类囊体膜,含有3个跨膜 α 螺旋,第1、3螺旋通过Glu和Arg残基形成双重对称结构,且具有至少4个叶绿素结合活性位点。通过对得到的2条ScELIPs进行氨基酸序列比对及基因树分析,得出ScELIP1与小立碗藓、山墙藓及盐生杜氏藻聚为一支,而ScELIP2与高等植物聚为一支,表现出ELIP从低等到高等植物的进化特征。本研究为ScELIPs基因后续的克隆和功能研究奠定了基础。

关键词:早期光诱导蛋白;生物信息学;齿肋赤藓

中图分类号:Q-3 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-5565(2014)-04-233-09

Bioinformatics analysis of early light-induced protein(ELIPs) in *Syntrichia caninervis*

ZHOU Ya¹,GAO Bei²,ZHANG Daoyuan^{1*}

(1.Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Science,
Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Urumqi 830011, China;

2.University of Chinese Academy of Sciences,Beijing 100049, China)

Abstract:Thirty nine ScELIPs unigenes were obtained based on the transcriptome data of *Syntrichia caninervis*, an extremely desiccation tolerance moss. ScELIP1 and ScELIP2 have complete ORF. Several bioinformatics methods were utilized to analyze and verify the characteristics of ScELIPs such as homologous relationships, physicochemical properties, conserved domain, signal peptide, hydrophobicity, subcellular localization, secondary structure, transmembrane structure, functional domain, three dimensional structure, active sites and so on. The results showed that ORF of ScELIP1 and ScELIP2 are 711 bp and 624 bp and encode 236 and 207 amino acids, respectively. Both of them contain a complete Chloroa_b-bind-functional domain. Subcellular location prediction revealed that the two ScELIPs are both located at the thylakoid membrane of chloroplast. Secondary structure prediction demonstrated that they both have three transmembrane helices, among which the first and the third one form a double symmetric structure through the Glu and Arg residues. The ScELIPs has at least four active chlorophyll a binding sites. Finally, protein sequence alignment and phylogenetic analysis revealed that ScELIP1 has the closest relationship with moss *physcomitrella patens* and *Tortula ruralis*, while ScELIP2 is closer to higher vascular plants, showing the evolutionary trend clue from moss to vascular plants. This study laid a solid foundation for the subsequently cloning and functional research of ELIPs.

Keywords: Early light-induced protein; Bioinformatics; *Syntrichia caninervis*

收稿日期:2014-08-18;修回日期:2014-10-24.

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973计划)(No.2014CB954203)资助。

作者简介:周雅,女,在读硕士,研究方向:植物分子抗逆;E-mail:zhouya19900505@sina.com.

*通信作者:张道远,女,博士,研究员,研究方向:植物抗逆与分子育种;E-mail:zhangdy@ms.xjb.ac.cn.

植物光合器官长时间暴露在强光下,会诱发单线态氧(1O_2)产生,进而导致严重光氧化伤害。UV、干旱、高盐等不良环境条件能加重强光对植物的光氧化伤害^[1-4]。为了在逆境中生存,植物进化出多种光保护机制,如叶黄素循环、Mehler反应、光呼吸、降低PS II光化学活性、产生抗氧化物质等^[5]。

早期光诱导蛋白(ELIPs)在成熟植株受到强光、UV和高盐、ABA、低温等非生物胁迫时含量升高,可以推测ELIPs蛋白是一种胁迫诱导蛋白^[6-10],可能具有光保护作用^[11]。其最早是在黄化的豌豆幼苗变绿过程的早期被发现^[12],此时叶绿体结构并未发育完整,因其mRNA和蛋白质比其他光诱导蛋白出现的时间都早,并在光合器官发育完全后迅速消失,具有瞬时积累的特性而得名^[13]。绝大多数ELIPs蛋白都是由核基因编码,在核糖体上合成后,通过一条涉及到叶绿体信号识别颗粒(The chloroplast signal recognition particle, cpSRP)的路径,在叶绿素a的参与下插入类囊体膜上^[14];少数ELIPs蛋白由叶绿体基因组编码,如真核生物反应中心异源二聚体PS I -A/B、D₁/D₂, PS II -CP₄₃/CP₄₇等^[15]。ELIPs蛋白含3个跨膜 α 螺旋,其中1、3螺旋高度保守并通过谷氨酸和精氨酸残基结合形成双重对称结构,能结合至少4个叶绿素和2个类胡萝卜素,结合位点的谷氨酸和天冬酰胺完全保守,主要有色素临时载体、抑制叶绿素合成等功能^[16]。

苔藓植物是最早的陆生植物,陆地高浓度的氧含量、强烈的大气辐射以及剧烈的温度变化催生了该类植物体内抗逆基因的积累,以分布在沙漠环境下的极端耐干藓类最为显著^[17]。

本实验的研究对象齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)是古尔班通古特沙漠生物结皮的优势种,属于极端耐干藓类,能在极端干旱、高辐射等条件下以休眠状态存在,一旦遇水,30s内迅速变绿并恢复光合作用^[18],这可能与其体内强大的细胞保护和细胞修复机制有关,而ELIPs的抗逆功能已在耐干藓类模式种-山墙藓(*Tortula ruralis*)中得到证实^[19]。因此对齿肋赤藓ELIP蛋白的生物信息学研究有助于进一步理解极端耐干藓类特殊的耐干过程以及快速光合恢复机制,并为后期ScELIPs基因实验克隆和功能验证奠定基础。

1 材料与方法

1.1 数据收集与预处理

齿肋赤藓转录组数据库的获得参考Gao Bei^[20]。对转录组数据进行NR蛋白库注释,挑选出可能的

ELIP序列;建立本地转录组数据库,对挑选出的ELIP序列进行Blast检索;用ORF finder预测ELIP的开放阅读框并翻译成蛋白序列;通过NCBI-Blastp比对分析,鉴定翻译出的序列是否为ELIP蛋白。

1.2 齿肋赤藓ELIPs蛋白(ScELIPs)同源性分析

从NCBI-Blastp的比对结果中挑选几种同源性较高且具有代表性的物种,如拟南芥、大麦、豌豆、山墙藓、小立碗藓、盐生杜氏藻等,下载其ELIP蛋白序列,利用MEGA6.0进行序列比对并构建进化树。

1.3 ScELIPs的生物信息学分析

利用NCBI、ExPASy、ProtFun 2.2 Server等公共数据库及在线软件包对ScELIPs序列进行生物信息学分析,包括氨基酸序列信息、保守域、理化性质、信号肽、疏水性、亚细胞定位、跨膜结构域、二级结构、三维建模等,所使用的主要在线分析工具见表1。

表1 ScELIPs序列分析所用的主要生物信息学工具

Table 1 The main Web-based bioinformatic tools used for sequence analysis of ScELIPs

分析内容(Items)	分析工具(Softwares)
保守域	CDD-- http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi
理化性质	EXPASY-- http://web.expasy.org/protparam/
疏水性	ProtScale-- http://web.expasy.org/cgi-bin/protscale/protscale.pl
亚细胞定位	POSTR Prediction-- http://psort.hgc.jp/form.html WoLF POSTR-- http://wolfsort.org/
跨膜结构域	DAS-- http://mendel.imp.ac.at/sat/DAS/DAS.html
信号肽	ChloroP-- http://www.cbs.dtu.dk/services/ChloroP/ TargetP-- http://www.cbs.dtu.dk/services/TargetP/
二级结构	PSIPRED-- http://bioinf.cs.ucl.ac.uk/psipred/ ProteinPrediction-- https://www.predictprotein.org/
三维模型	SWISSMODEL-- http://swissmodel.expasy.org/
活性位点分析	NPS@ -- https://npsa-prabi.ibcp.fr/
功能分析	SRTING-- http://string.embl.de/

2 结果与讨论

2.1 ScELIPs基因序列信息

本实验从齿肋赤藓转录组数据库中共得到39条注释的ScELIPs unigene,通过一系列筛选和鉴定,得到2条ELIP序列:ScELIP1与ScELIP2(GeneBank序列号分别为KM363766和KM363767),全长分别为995 bp和904 bp;二者均具有完整的ORF,长度分别为711 bp和624 bp;氨基酸序列与小立碗藓的ELIP8、拟南芥的ELIP1和ELIP2等蛋白同源性很

高,且长度与山墙藓的两条 ELIP 蛋白接近^[19],分别含 236 和 207 个氨基酸。

2.2 ScELIPs 同源性分析

ScELIPs 与其他所筛选物质,包括山墙藓、小立碗藓、拟南芥、大麦等,氨基酸序列比对结果如图 1 所示。从图中可看出 ScELIPs 具有决定 ELIPs 功能的保守区(图中以下划线标出)及氨基酸残基-精氨酸(Arg)、谷氨酸(Glu)、天冬酰胺(Asn)(以三角符号标出),两段保守区之间也高度同源,保守的氨基酸残基完全相同,且各自之间的相对位置一致,这些都与已知 ELIPs 蛋白的结构特征一致^[21],说明本实验中的两条氨基酸序列为 ELIPs 蛋白。

ScELIP1 序列在保守区的 125、137、145、193、200、212 等位置的氨基酸分别为:T、W、N、P、R、S,与山墙藓、小立碗藓、盐生杜氏藻相同但与高等植物

不同,而 ScELIP2 在相应位点多与大麦、小麦等高等植物一致;ScELIP1 的第 189 位氨基酸残基在盐生杜氏藻中为谷氨酰胺,在苔藓中为天冬氨酸,在所有高等植物和 ScELIP2 中都为叶绿素结合位点-谷氨酸,这一变化说明随着植物由低等到高等的进化,ELIPs 蛋白结合色素的功能不断增强。

由 ScELIPs 与拟南芥等 18 个物种的 ELIP 序列构建的系统进化树如图 2 所示。从图中可以看出 ScELIP2 与拟南芥、豌豆、大麦等高等植物亲缘关系较近而聚在一支中,ScELIP1 与山墙藓、小立碗藓、盐生杜氏藻亲缘关系比较近而聚在另一支中,说明齿肋赤藓体内 ELIP 蛋白分化差异大。苔藓植物做为从水生环境到陆地的拓荒者^[22],环境条件发生巨大变化,齿肋赤藓等极端耐干苔藓变化最为显著,其体内的基因分化差异大是适应环境的必然结果。

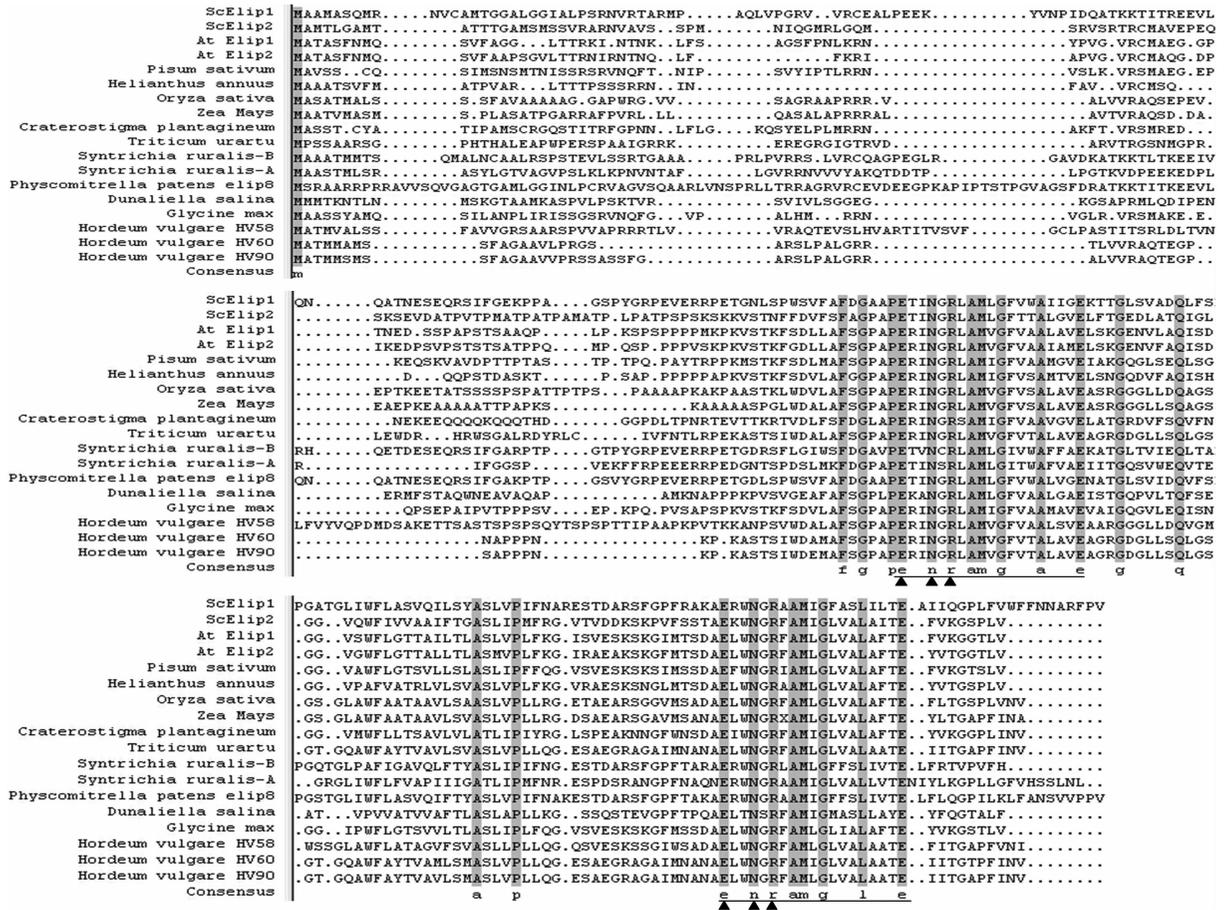


图 1 ELIPs 序列的 MEGA6.0 比对结果
Fig.1 The sequence alignment of ELIPs by MEGA6.0

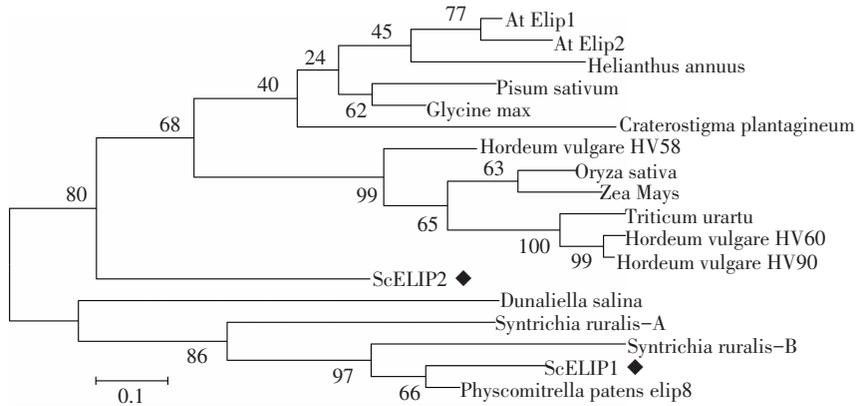


图 2 通过 MEGA6.0 获得的不同物种 ELIP 蛋白序列系统进化树

Fig.2 The phylogenetic tree inferred from the protein sequence of ELIP in different species by MEGA6.0

注:ScELIPs 以“◆”标出。

Notes:ScELIPs are marked by “◆”.

2.3 ScELIPs 保守域及功能分析

本实验利用 CDD 数据库对 ScELIPs 序列进行保守域分析,结果如图 3 所示(ScELIP2 图未显示)。

两条 ScELIP 序列的保守域、超家族及功能域分析都显示为 Chloroa_b-bind, 所在氨基酸范围分别为 117~218 和 108~200, 对应的氨基酸序列分别为 LGFVWAHGEKTTGLSVADQLFSPGATGLIWFLASVQ

ILSYASLVPIFNARESTDARSFGPFRAKAERWNGRA AMIGFASLILTEA 和 AMLGAMLGFTTALGVELFTGE DLATQIGLGGVQWFIVVAAIFTGASLIPMFRGVTVDD KSKPVFSSTA EKWNGRFAMIGLVALAITEF, 说明 Sc-ELIPs 含有叶绿素结合保守域,属于 CABs 超家族,具有叶绿素结合功能。

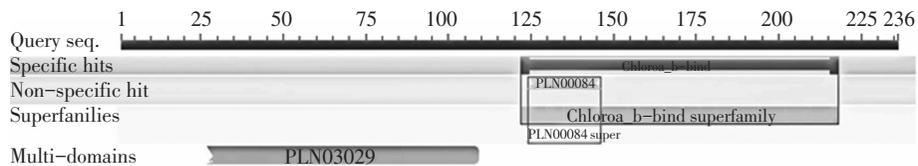


图 3 ScELIP1 的 CDD 保守域预测结果

Fig.3 The CDD prediction of ScELIP1

本实验用 STRING 数据库来分析 ScELIPs 的功能。STRING 是一个通过蛋白之间的相互作用来预测蛋白功能的数据库,结果如图 4 所示。

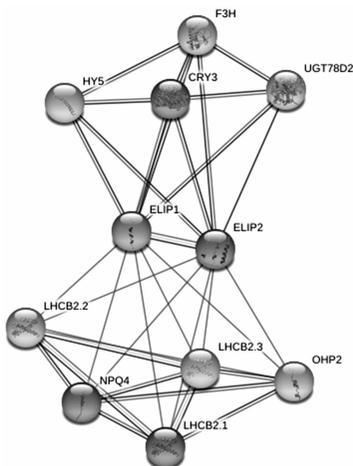


图 4 STRING 预测的 ScELIPs 蛋白相互作用网

Fig.4 The protein interaction of ScELIPs predicted by STRING

ScELIPs 与 LHCs、OHPs 等 ELIP 同源蛋白以及 NPQs (非光化学猝灭蛋白)等光保护蛋白有复杂相互作用,可推测 ScELIPs 蛋白可能具有色素结合、光保护等功能。

2.4 ScELIPs 蛋白理化性质分析

利用 ExPASy-ProtParam 对 ScELIPs 进行理化性质分析,结果如表 2 所示。

表 2 ProtParam 对 ScELIPs 的理化性质预测

Table 2 Physicochemical property of ScELIPs predicted by ProtParam

理化性质	ScELIP1	ScELIP2
氨基酸数	236	207
分子式	C ₁₁₅₁ H ₁₈₀₇ N ₃₂₁ O ₃₂₈ S ₉	C ₉₆₀ H ₁₅₄₈ N ₂₅₄ O ₂₈₅ S ₁₅
等电点 (PI)	9.33	9.57
负电氨基酸残基数	20	13
正电氨基酸残基数	24	17
体外半衰期	30h	30h
稳定性指数	48.56	40.77
脂肪族氨基酸指数	82.37	78.26
消光系数 (M ⁻¹ · cm ⁻¹)	32 095	11 000

从表中可以看出 ScELIP1 和 ScELIP2 均为带正电的碱性蛋白;蛋白结构很不稳定;脂肪族氨基酸含量较高;ScELIP1 在 280 nm 下的摩尔消光系数远大于 ScELIP2,说明 ScELIP1 中芳香族氨基酸含量大于 ScELIP2。且以中心氨基酸为界,ScELIPs 的 C 端带 2 个正电,N 端带 1 个负电,可知其 N 端在膜外。

2.5 ScELIPs 疏水性分析和亚细胞定位

本实验使用 ExPASy-ProtScale 对 ScELIPs 进行疏水性分析,结果如图 5 所示。0 刻度以上代表疏水性,以下代表亲水性,且分值越高,疏水性越大且预测越可靠。

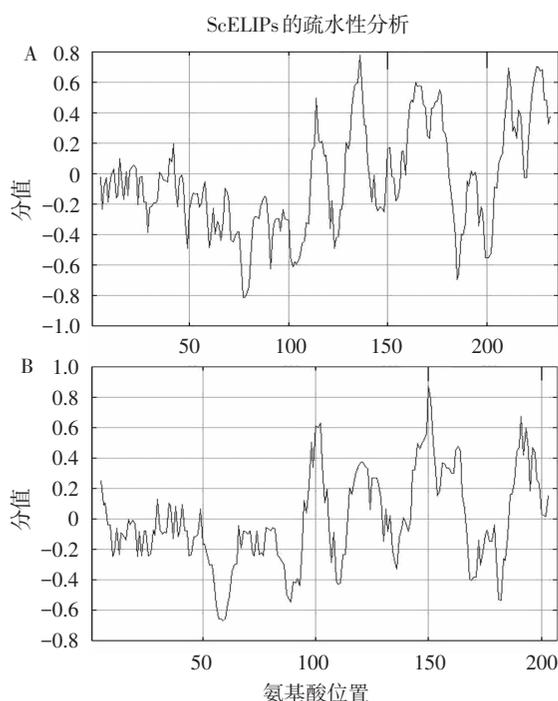


图5 ProtScale 对 ScELIPs 的疏水性分析

Fig.5 The hydrophobicity analysis of ScELIPs by ProtScale

注:A 图为 ScELIP1, B 图为 ScELIP2。

Notes: A means ScELIP1, B means ScELIP2.

由图中可以看出 ScELIP1 和 ScELIP2 均含有 3 个以上明显的疏水区,且都分布在第 100 个氨基酸之后。

本实验使用 WoLF PSOTR、PSOTR Prediction、PredictProtein 等在线工具来对 ScELIPs 进行亚细胞定位分析。WoLF PSOTR 及 PSOTR Prediction 结果类似,如表 3 所示(以 PSOTR Prediction 为例),分值在 0~1,越高说明预测越可靠。由图可知,ScELIPs 定位在叶绿体类囊体膜的可能性最高。ProteinPrediction 的预测结果也为叶绿体类囊体膜,可靠性在 65% 以上^[23]。

表3 PSOTR 对 ScELIPs 亚细胞定位分析

Table 3 Subcellular location of ScELIPs predicted by PSOTR

亚细胞定位	ScELIP1	ScELIP2
叶绿体类囊体膜	0.844	0.850
线粒体内膜	0.785	0.700
细胞质膜	0.513	0.389
叶绿体基质	0.485	0.373

2.6 ScELIPs 信号肽预测

本实验先用 TargetP 1.1 Server 对是否有信号肽进行预测,结果如表 4 所示。cTP 代表叶绿体定位信号肽,可知 ScELIPs 含叶绿体定位信号肽的可能性最高,且预测比较可靠(RC 值在 1~5,越小预测越可靠)。

表4 TargetP 1.1 对信号肽的分析结果

Table 4 The result of signal peptide by TargetP 1.1

导肽类型	cTP	mTP	sP	others	Loc	RC
预测 ScELIP1	0.484	0.413	0.016	0.050	C	2
概率 ScELIP2	0.787	0.233	0.003	0.061	C	2

ChloroP 1.1 Server 用于检验某信号肽是否为叶绿体定位肽,其对 ScELIPs 的预测结果如表 5 所示。结果显示两条 ScELIPs 含叶绿体定位肽,结果比较可信(Score 在 0~1,大于 0.5 可确定含有叶绿体定位肽,且越大预测越准确);二者包含氨基酸个数分别为 45 和 49。

表5 ChloroP 预测结果

Table 5 The prediction result of ChloroP

	cTP	Score	cTP 长度
ScELIP1	是	0.525	45
ScELIP2	是	0.568	49

2.7 ScELIPs 跨膜结构域预测

本实验中跨膜结构域预测分别用 DAS、TMPred (http://www.ch.embnet.org/software/TMPRED_form.html)、SPLIT SERVER (<http://split.pmfst.hr/split/4/>)、TMHMM Server 2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/>)、TOPPED (<http://mobylye.pasteur.fr/cgi-bin/portal.toppred>) 等在线工具。其中 DAS、SPLIT SERVER 和 TMPred 以阈值代表预测准确性,三者结果均显示 ScELIPs 有 3 个明显的跨膜区,如图 6 所示(以 DAS 为例),虚线代表阈值,峰值超过阈值即为跨膜区,峰值超过实线(严格阈值)则表示预测非常可靠;图中还显示 ScELIP1 的 N 端也有一个小的峰值,推测其属于信号肽所在位置。TMHMM Server 2.0 和 TOPPED 以 Probability 值代表预测准确

性,二者结果均显示两条 ScELIP 序列的第 2,3 个跨膜区 Probablity 值大于 1,可确定为跨膜区,第 1 个跨膜区 Probablity 值在 0.8 左右(图未显示)。

综合以上结果可以断定两条 ScELIPs 蛋白均含有 3 个跨膜区,所在位置与疏水区一致,证明了预测的可靠性。三个跨膜区跨越的氨基酸范围见表 6。

表 6 ScELIPs 跨膜结构域所在位置

Table 6 The location of transmembrane structure of ScELIPs

跨膜螺旋序号	1	2	3
ScELIP1	124~145	160~173	196~220
ScELIP2	110~130	144~155	178~202

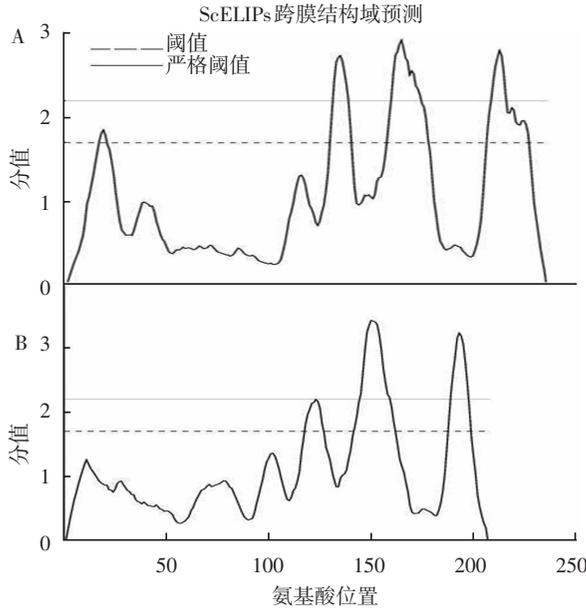


图 6 DAS 对 ScElips 跨膜结构预测结果

Fig.6 Transmembrane domain of ScElips predicted by DAS

注:A 图为 ScELIP1,B 图为 ScELIP2。

Notes:A means ScELIP1,B means ScELIP2.

2.8 ScELIPs 二级结构预测

PSIPRED 软件对 ScELIPs 二级结构预测的结果如图 7 所示,圆柱体代表 α 螺旋(H),箭头表示 β 折叠(E),直线代表卷曲螺旋(C),可靠性在 76.5%~78.3%^[25]。从图中可以看出,ScELIP1 含有 7 个 α 螺旋,1 个 β 折叠和 8 个卷曲螺旋,ScELIP2 含有 6 个 α 螺旋和 7 个卷曲螺旋。

PredictProtein 对 2 条 ScELIPs 二级结构的预测结果与 PSIPRED 大致相同,且大部分氨基酸残基都是暴露在二级结构外侧,不含二硫键桥,预测可靠性在 76%以上^[26]。

另外,JPred3 Server、APSSP2 Server 和 HMM-SAM 等蛋白二级结构分析工具对 ScELIPs 分析后也得出了类似的结果。

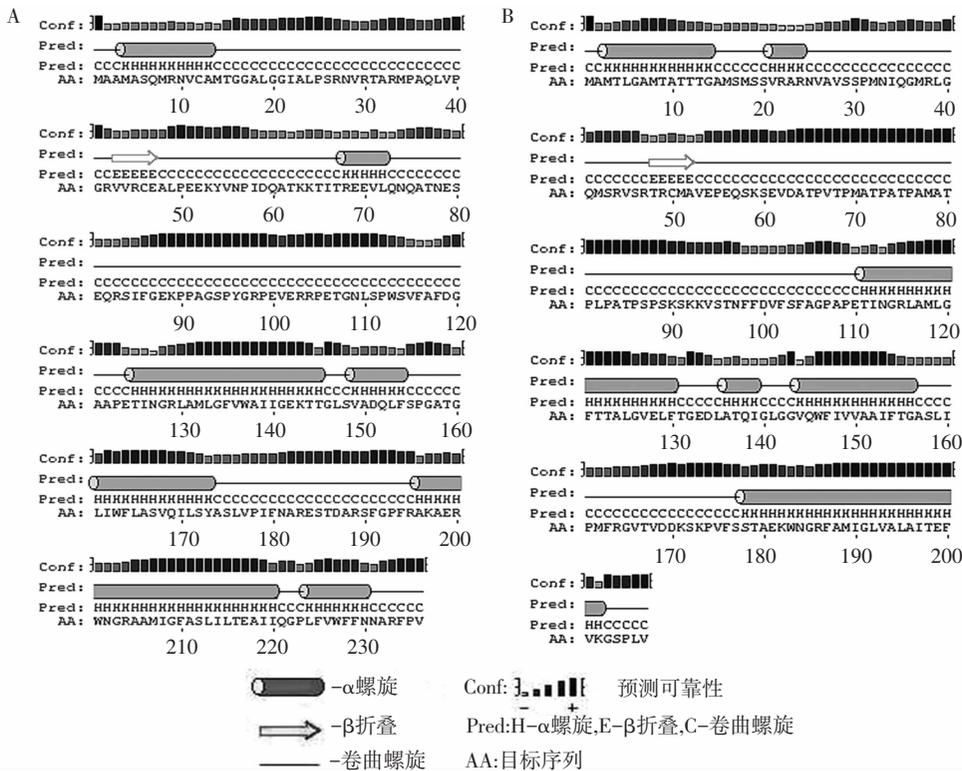


图 7 PSIPRED 对 ScElips 蛋白二级结构的预测结果

Fig.7 The secondary structure of ScElips predicted by PSIPRED

注:A 图为 ScELIP1,B 图为 ScELIP2。

Notes:A means ScELIP1;B means ScELIPs.

2.9 ScELIPs 活性位点分析

利用 NPS@ 提供的 PROSITE 对 ScELIPs 进行活性位点分析,结果发现 ScELIPs 含 4 类活性位点: N-糖基化位点、蛋白激酶 C 磷酸化位点、酪蛋白激酶 II 磷酸化位点、N-豆蔻酰化位点。



图 8 NPS@ 对 ScELIPs 的叶绿素结合位点及结构特征的预测结果

Fig.8 The distribution of chlorophyll binding site and structure characters of ScELIPs predicted by NPS@

2.10 ScELIPs 三维模型构建

本实验分别利用了 Phyre2 和 SWISS-MODEL 对 ScELIPs 进行三维结构预测,可靠性 99.8% 以上。进而用 PyMOL 软件分析 ScELIPs 内部的相互作用位点,结果分别如图 9、10 所示。

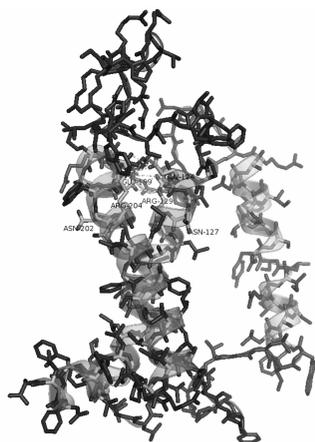


图 9 SWISS-MODEL 预测的 ScElip1 蛋白三维模型

Fig.9 The Three-dimensional model of ScElip1 predicted by SWISS-MODEL

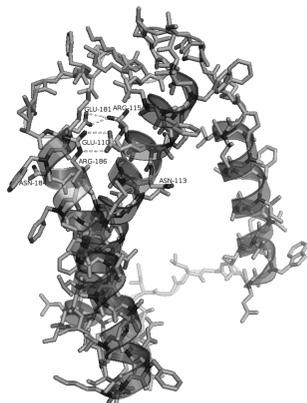


图 10 SWISS-MODEL 预测的 ScELIP2 蛋白三维模型

Fig.10 The Three-dimensional model of ScElip2 predicted by SWISS-MODEL

利用 NPS@ 提供的 Geno3D 对两条 ScELIPs 序列进行分析,得出二者均属于 Chlorophyll a/b binding 6 (CAB6) 蛋白家族,然后从 RSCB-PDB 中找出相似度最高的 CAB6 蛋白模型做参考^[24],预测结果如图 8 所示,可以看出 ScELIPs 含有多个叶绿素 a 和 b 结合位点。

两种工具预测出的三维模型均与 CABs 蛋白的模型同源性最高;其中,二级结构及数量符合本实验中二级结构的预测结果,证明预测的可靠性;第一、三 α 螺旋与 LHCs 蛋白一样通过精氨酸和谷氨酸之间的相互作用交叉相连,形成对称结构^[27]。

3 结论

本研究以齿肋赤藓转录组数据库为基础,通过多次比对和筛选最终获得 2 条含有完整 ORF 的 ELIP 序列: ScELIP1 和 ScELIP2,全长分别为 995 bp 和 904 bp, ORF 分别为 711 bp 和 624 bp,编码的蛋白序列分别含 326 和 307 个氨基酸。

氨基酸序列同源性分析发现, ScELIP1 与苔藓及绿藻聚为一支,亲缘关系较近;而 ScELIP2 与其他高等植物聚为一支,亲缘关系较近。说明齿肋赤藓体内的 ELIP 蛋白出现较大的分化差异,暗示 ELIPs 蛋白结合色素的功能随着植物从低等到高等的进化逐渐增强。

ScELIPs 保守区为 Chloroa_b-bind 结构域,属于 CABs 超家族。理化性质分析得出 ScELIPs 蛋白是带正电的弱碱性蛋白,结构不稳定。

信号肽预测结果显示,两条 ScELIP 均有一段叶绿体信号肽,分别含有 45 和 49 个氨基酸;亚细胞定位分析表明二者定位于叶绿体类囊体膜。

ScELIPs 的二级结构包括 α 螺旋, β 折叠和卷曲螺旋。跨膜结构域为 3 个 α 螺旋疏水区,保守域位于第 1、3 跨膜 α 螺旋区。三维模型显示 1、3 跨膜螺旋通过谷氨酸和精氨酸形成双重对称结构,叶绿素结合位点也分布在 1、3 跨膜螺旋,所以本实验中的两个 ScELIPs 具有叶绿素结合功能。

综上所述,本实验获得的两条 ScELIPs 具有

ELIPs 蛋白的一般特性,含有发挥功能所必须的结构域和保守位点,确实是两个具有功能的 ELIPs 蛋白。

参考文献(References)

- [1] 陶宗娅,邹琦.植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制[J].西南农业学报,1999,12:9-18.
TAO Zongya, ZOU Qi. The molecular mechanism of photoinhibition and photoprotection of plant photosynthesis [J]. The Journal of Southwest Agricultural, 1999, 12: 9-18.
- [2] 周党卫,韩发,滕中华,等.UV-B 辐射增强对植物光合作用的影响及植物的相关适应性研究[J].西北植物学报,2002,22(4):1004-1010.
ZHOU Dangwei, HAN Fa, TENG Zhonghua, et al. UV-B increase the influence to plant photosynthesis and the adaptation of plant [J]. The Journal of Southwest Plant, 2002, 22(4):1004-1010.
- [3] 付秋实,李红岭,崔健,等.水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J].中国农业科学,2009,42(5):1859-1866
FU Qiushi, LI Hongling, CUI Jiang, et al. The influence of water stress to photosynthesis and related Physiological characteristics of pepper [J]. China Agricultural Science, 2002, 22(4):1004-1010.
- [4] 朱新广,张其德.NaCl 对光合作用影响的研究进展[J].植物学通报,1999,16(4):332-338.
ZHU Xinguang, ZHANG Qide. Research progress of influence of NaCl to photosynthesis [J]. The Journal of Botany, 1999, 16(4):332-338.
- [5] 贾虎森,李德全,韩亚琴,等.高等植物光合作用的光抑制研究进展[J].植物学通报,2000,17(3):218-224.
JIA Husen, LI Dequan, HAN Yaqin, et al. The research progress of photoinhibition of photosynthesis in high plants [J]. The Journal of Botany, 2000, 17(3):218-224.
- [6] LERS A, LEVY H, ZAMIR A, et al. Co-regulation of a gene homologous to early light-induced genes in higher plants and β -carotene biosynthesis in the alga *dunaliella bardawil* [J]. J Biol Chem, 1991, 266: 13698-13705.
- [7] ADAMSKA I, KLOPPSTECH K, OHAD I. UV light stress induces the synthesis of the early light-inducible protein and prevents its degradation [J]. The Journal of Biological Chemis, 1992, 267(34): 24732-24137.
- [8] SAVENSTRAND H, OLOFSSON M, SAMUELSSON M, et al. Induction of early light-inducible protein gene expression in *pisum sativum* after exposure to low levels of UV-B irradiation and other environmental stresses [J]. Plant Cell Rep, 2004, 22: 532-536.
- [9] BARTELS D, HANKE C, SCHNEIDER K, et al. A desiccation-related elip-like gene from the resurrection plant *cratogeomys plantagineum* is regulated by light and ABA [J]. The EMBO Journal, 1992, 11(8): 2771-2778.
- [10] IWONA A, KLOPPSTECH K. Low temperature increases the abundance of early light-inducible transcript under light stress conditions [J]. The Journal of Biological Chemis, 1994, 269(48): 30221-30226.
- [11] 李先念,谢素霞,张苏锋,等.植物早期光诱导蛋白基因研究进展[J].植物生理学报,2011,47(6):540-544.
LI Xiannian, XIE suxia, ZHANG Sufeng, et al. The research progress of early light-induced protein in plant [J]. The Journal of Plant Physiology, 2011, 47(6): 540-544.
- [12] GRIMM B, KRUSE E, KLOPPSTECH K, et al. Transiently expressed early light-inducible thylakoid proteins share transmembrane domains with light-harvesting chlorophyll binding proteins [J]. Plant Molecular Biology, 1989, 13: 583-593.
- [13] MEYER G, KLOPPSTECH K. A rapid light-induced chloroplast protein with a high turnover coded for by pea unclear DNA [J]. Eur. J. Biochem, 1984, 138: 201-207.
- [14] HUTIN C, NUSSAUME L, MOISE N, et al. Early light-induced proteins protect arabidopsis from photooxidative stress [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100(8): 4921-4926.
- [15] GREEN B R, DUMFORD D G. The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis [J]. Plant Mol. Biol., 1996, 47: 685-714.
- [16] IWONA A. ELIPs-Light-induced stress proteins [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 100(4): 794-805.
- [17] DALE H. V. Patterns of growth of the drought tolerant moss, *acomitrium microcarpon*, over a three year period [J]. Lindbergia, 1989, 15: 181-187.
- [18] DUFF R J, OLIVER M J, WOOD A J, et al. A *tortula ruralis* cDNA encoding small-subunit ribosomal protein S3a: polysomal retention of transcript in response to desiccation and rehydration [J]. Bryologist, 1999, 102(3): 418-425.
- [19] ZENG Q, CHEN X B, WOOD A J, et al. Two early light-induced protein (ELIP) cDNAs from the resurrection plant *tortula ruralis* are differentially expressed in response to desiccation, rehydration, salinity, and high light [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(371): 1197-1205.
- [20] GAO Bei, ZHANG Daoyuan, LI Xiaoshuang, et al. De novo assembly and characterization of the transcriptome in the desiccation-tolerant moss *syntrichia caninervis* [J]. BMC Research Notes, 2014, 7:490.
- [21] HEDDAD M, ADAMSKA I. Light stress-regulated two-helix proteins in *arabidopsis thaliana* related to the chlorophyll a/b-binding gene family [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 3741-3746.

- [22] 郝守刚,王德明,王祺,等.陆生植物的起源和维管植物的早期演化[J].北京大学学报(自然科学版),2002,38(2):286-293.
HAO Shougang, WANG Deming, WANG Qi, et al. The origin of terrestrial plants and the early evolution of vascular plant[J]. Journal of Beijing University(The edition of natural science), 2002, 38(2):286-293.
- [23] GOLDBERG T, HAMP T, ROST B, et al. LocTree2 predicts localization for all domains of life[J]. Bioinformatics, 2012, 28:458-465.
- [24] AMUNTS A, TOPORIK H, BOROVIKOVA A, et al. Structure determination and improved model of plant photosystem I[J]. J.Biol.Chem,2010, 285(5):3478-3486.
- [25] JONES D T. Protein secondary structure prediction based on position-specific scoring matrices [J]. J. Mol. Biol, 1999, 292: 195-202.
- [26] ROST B, YACHDAV G, LIU J, et al. The predictprotein server[J]. Nucleic Acid Res., 2004,32: 321-326.
- [27] KUHLEBRANDT W, WANG D N, FUJIYOSHI Y, et al. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography[J]. Nature, 1994, 367(17): 614-621.