

# 고등식물의 광계 II와 산소 방출

이 진 범

동의대학교 생물학과

# 서론

광합성에서 산소발생은 분자생화학적으로 중요한 관심사 중의 하나이다. 녹색식물의 광합성 초기에 일어나는 물의 광분할에 의한 산소발생은 약 200여년전 Priestly에 의하여 보고된 후, 많은 연구가 이루어져 왔다. 1930년초 van Niel은 녹색식물과 일부 세균의 전 광합성과정 사이의 유사성을 지적하면서 식물에 의해 방출되는 산소는  $CO_2$ 에서가 아니고 물로부터 유래된 것이라 하였으며, 인위적인 전자수용체와 분리엽록체를 이용한 Hill 반응으로써 실험적으로 밝혀졌다.

산소가 발생하는 광합성과정의 전자전달은 연속적으로 이어진 두개의 광화학반응으로 수행된다. 한 반응은  $NADP^+$ 를  $NADPH$ 로 전환시키는데 필요한 환원력을 생성하는 것이고, 다른 하나는 물을 산화하여 산소분자를 형성하는데 필요한 산화력을 생성하는 것이다. 광합성적 산소발생기구(photosynthetic oxygen evolving complex or photosynthetic water oxidase complex)는 오래전부터 광계 II(photosynthetic reaction center II complex)로부터 분리된 단백질 복합체일 것으로 여겨져 왔다. 그러나 최근 생화학적 연구의 결과 산소발생은 광화학반응과 밀접하게 짝지어져 있음이 제시되었다(Miyao and Murata, 1985).

광계 II 복합체는 복잡한 막단백질로써 적어도 20여개의 단백질, 엽록소, pheophytin(Pheo), 카로테노이드, 지질, quinone 및 무기이온들로 구성되었으며, 틸라코이드 막의 압착부위에 위치한다(Arntzen, 1978). 이 복합체에서 광수확 엽록소에 의해 빛에너지를 흡수하며, 흡수된 빛에너지는 광화학반응중심(P680과 Pheo)에서 양 및 음전하를 분리하는데 사용된다. 전자는 물분자로 부터 plastoquinone으로 전달되고, 두 개의 물분자의 탈수소반응 결과, 산소가 방출하게 된다(Murata and Miyao, 1989).

여기에서는 몇가지의 광계 II 복합체의 단백질 조성들의 특성 및 기능과 아울러 산소방출에 필수적인 무기이온들에 대해서 살펴보고자 한다.

# 본 론

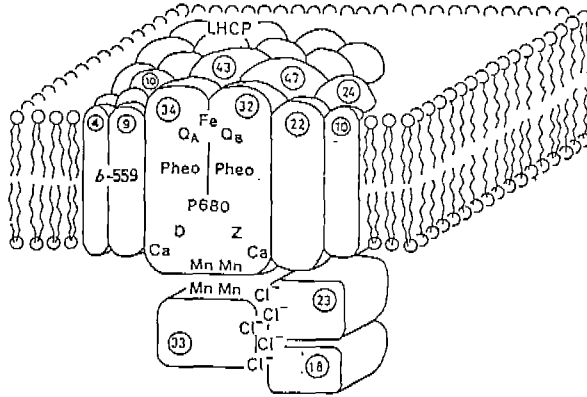
## 1. Photosystem II complex

최근 세척제를 이용한 생화학적인 기술의 개발로 틸라코이드 막으로 부터 여러종류의 PS II 복합체 및 sub-complexes들의 분리가 가능하여졌다. 첫째로 틸라코이드 막에 Triton X-100을 처리한 후, 원심분리를 통하여 다른 막 결합 단백질 복합체(photosystem I, cytochrome  $b_6/f$  및  $CF_1/CF_0$  복합체)와 거의 분리된 PS II 복합체를 포함하는 막을 얻을 수 있다. 이것을 PS II membrane (또는 PS II particle)이라 칭하며, 이의 산소방출 활성은  $300\sim 600 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  정도이고, intact thylakoid의 활성과 거의 유사하거나 약간 높다(Berthold et al., 1981). 또한  $0^\circ\text{C}$ 에서 일주일간 보관후에도 거의 70%의 활성을 유지한다.

PS II membrane에 octylglucoside를 처리함으로써 PS II 복합체로부터 sub-complex를 분리해낼 수 있는 데, 이는 47 kD, 43kD, 34kD, 32kD 단백질 및 cytochrome b-559와 33 kD인 외재성 단백질을 내포하는 산소방출 기능이 있는 PS II core 복합체이다(Ikeuchi et al., 1985). 유사한 형태의 복합체를 틸라코이드 막에 digitonin을 처리한 후, cation-exchange column chromatography를 통해서도 얻을 수 있다(Tang and Satoh, 1985). 이의 산소방출 활성은 충분한  $\text{Ca}^{2+}$  및  $\text{Cl}^-$  ion과 인위적인 전자수용체를 공급할 경우,  $1,200\sim 1,500 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 의 높은 활성을 보이나, 높은 pH를 처리하여 33kD의 외재성 단백질을 제거할 경우 더 이상의 산소방출을 하지 않는다. 그러나 광화학적 전하분리 기능은 그대로 유지한다(Tang and Satoh, 1985). 이것을 PS II core complex라 한다.

Triton X-100을 PS II 막에 처리한 후, cation-exchange column chromatography를 이용하여 보다 작은 sub-complex인 반응중심 복합체를 분리할 수 있는데, 여기에는 34 kD 및 32 kD 단백질과 cytochrome b-559를 내포한다(Nanba and Satoh, 1987). 이 복합체는 전자를 P680으로 부터 Pheo a로 전달하는

활성을 가지며, reaction center II 복합체로 불린다. PS II 복합체내에 단백질 조성외에 색소, 지질, quinone 과 무기이온 등 수많은 저분자량의 조성들이 존재한다.



**Fig. 1.** A model for PSII complex of spinach. P680 and pheophytin (pheo) are the electron donor and acceptor, respectively, of the photochemical reaction center. QA and QB are the primary and secondary quinone acceptor, respectively. Z and D are tyrosine residues of the 32-kDa and 34-kDa proteins, respectively, and Z acts as the electron donor to P680.

(From Murata and Miyao, 1989)

## 2. 단백질 조성의 기능

### (1) 내재성 단백질

SDS-PAGE에 의한 산소방출 PS II 복합체의 polypeptide 분석은 적어도 15개 이상의 단백질이 존재하는 것으로 알려지고 있다. PS II core complex의 단백질로서 47 kD, 43 kD, 34 kD, 32 kD, 9 kD 및 4 kD과 25-28 kD의 광수확단백질, 33 kD, 23 kD, 18 kD의 외재성 단백질 외 24 kD, 22 kD, 10 kD(I), 10 kD(II), 5 kD 등이 있으며, 최근 저분자량의 7 kD, 6.5 kD, 5.5 kD 등도 분리되었다.

PS II core complex의 47과 43 kD은 엽록소 a와 결합하는 단백질로서, antenna 색소의 결합부위이다. 또한 이들은 완전한 PS II의 산소방출계의 중요한 구조적 요소이며, 43 kD은 47 kD보다 느슨하게 반응중심에 결합되어 있다 (Ghanotakis et al., 1989). 32 kD과 34 kD은 반응중심의 요소로써 (각각 D<sub>1</sub> 와 D<sub>2</sub> 으로도 불림) P680, Pheo a 와 Q<sub>A</sub> 및 Q<sub>B</sub>의 결합부위이다. 이들은 박테리아의 반응중심인 L과 M subunit와 아미노산 서열 및 그들 유전자의 염기서열의 유사성을 가지며, 또한 32 kD과 L subunit는 herbicide 결합부위로서 특징을 갖는다 (Allen et al., 1988). Cytochrome b-559는 9 kD과 4 kD의 두개의 apoprotein 을 가지나, PS II에 있어 활성은 아직 불명확하다(Ghanotakis and Yocum, 1990). 이외에 24 kD은 또다른 엽록소 결합 단백질로 알려지고 있으며, 22 kD과 10 kD(I)은 외재성 단백질인 23 kD의 결합부위로 보고되고 있다. 또한 10 kD(II)과 5 kD도 분리되는 되었으나 아직 그 기능은 밝혀지지 않은 상태이다(Miyao and Murata, 1987).

## (2) 외재성 단백질

광합성에 의한 산소발생에 대한 생화학적 연구는 33 kD, 23 kD 및 18 kD의 외재성 단백질이 산소발생기구의 필수적인 요소로 밝혀졌다(Kuwabara and Murata, 1982). 세계의 외재성 단백질중 33 kD이 제일 먼저 분리되어 특성이 연구되었으며(Kuwabara and Murata, 1982), 뒤이어 23 kD과 18 kD 역시 분리되었다 (Jansson, 1984). 이들은 모두 친수성이며, PS II 복합체당 각각 한 분자씩 결합되어 있다.

33 kD 단백질은 1.0 M CaCl<sub>2</sub>(Ono and Inoue, 1983)이나 2.6 M urea(Miyao and Murata, 1984) 처리에 의해 광계 II 복합체로부터 방출되며, 18 kD와 23 kD 단백질은 1.0 M NaCl로써 방출시킬 수 있다. 또한 Tris나 Alkaline 처리에 의해 세계의 외재성 단백질을 모두 막으로부터 분리시킬 수가 있다. 100 mM 이하의 낮은 Cl<sup>-</sup>농도하에서 33kD 을 제거할 경우, 산소방출 활성을 상실하고 광계 II 복합체로부터 4개의 Mn원자중 2개가 떨어져 나가게된다. 이와같은 사실은 33 kD 단백질이 산소방출과 Mn 결합에 필수적임을 시사한다. 그러나 100 mM 이상의 높은

Cl<sup>-</sup> 농도는 산소방출과 Mn 보호에 부분적이거나 33 kD을 대신할 수 있다(Miyao and Murata, 1984). 여기에서 33 kD 단백질의 기능 형태를 두가지로 생각해 볼 수 있다. 하나는 33 kD이 직접 Mn과 결합하는 것이고, 다른 하나는 내재성 막단백질중 하나에 Mn이 결합하는데 33 kD이 안정화에 기여할 것이라는 점이다. 여기에는 연구자들간에 이견이 있으며, 앞으로 해결해야 할 문제이다.

23 kD 단백질의 기능은 23 kD과 18 kD이 결핍된 산소방출 복합체에서 연구되어질 수 있는데, 매우 낮은 산소방출 활성을 회복시킬 수 있으며, 5 mM Ca<sup>2+</sup>에 의해 대치될 수 있다(Ghanotakis et al., 1984). 23 kD은 배지내에 Ca<sup>2+</sup> 농도가 매우 낮을 때에도 산소방출 복합체에 Ca<sup>2+</sup>을 공급하는 것으로 보아, Ca<sup>2+</sup>-concentrator로써 작용함을 알 수 있다(Boussac et al., 1985). 이외에도 23 kD은 산소방출에 필요한 Cl<sup>-</sup>의 요구를 감소시킨다(Miyao and Murata, 1985). 그러나 Cl<sup>-</sup>에 대한 요구는 18 kD 단백질의 기능에서 보다 확실하다. 3 mM이하의 낮은 Cl<sup>-</sup> 농도에서 산소의 최대방출을 하기 위해서는 18 kD이 필수적임이 보고된 바 있다(Akabori et al., 1984).

한편, 이들 외재성 단백질들은 이들이 결핍된 산소방출 복합체에 재결합될 수 있으며, 이에 따라 산소방출 활성의 회복이 일어날 수 있다. 33 kD과 23 kD 단백질은 복합체에 직접 결합하는 것 같으며, 33 kD 단백질은 23 kD 단백질의 재결합을 촉진시켜준다(Anderson et al., 1984). 이들 단백질은 복합체의 내재성 단백질과 단백질-단백질 결합에 의해 결합되는 것으로 여겨지나 아직 확실하지는 않다. 한편 18 kD 단백질은 기능적으로 23 kD 단백질을 내포하는 산소방출 복합체와 재결합하는 것으로 보아, 이 단백질의 결합부위는 23 kD 단백질에 위치하는 것 같다(Miyao and Murata, 1983).

상기의 외재성 단백질의 기능을 요약하면 다음과 같다.

- 33 kD 단백질 : 1) Mn cluster의 안정화  
2) S<sub>3</sub>에서 S<sub>0</sub>로 S상태전이의 가속화  
3) 염소이온 요구의 감소  
4) 23 kD 단백질의 결합부위 제공
- 23 kD 단백질 : 1) Ca<sup>2+</sup> 농도의 조절

2) 염소 요구량의 감소

3) 18 kD 단백질의 결합부위 제공

18 kD 단백질 : 산소방출 활성에 10 mM 이하의 저농도의 염소이온 요구

**Table 1.** Proposed functions of the the proteins

Protein	Function
<i>PSII core complex</i>	
47 kDa, 43 kDa	Chlorophyll-binding
34 kDa, 32 kDa	Photochemical reaction center
9 kDa, 4 kDa	Cyt $b_{559}$
<i>Extrinsic proteins</i>	
33 kDa	Mn stabilizer
	Decrease in $Cl^-$ requirement
	Acceleration of $S_2 \rightarrow S_0$
23 kDa	$Ca^{2+}$ trap
	Decrease in $Cl^-$ requirement
18 kDa	Decrease in $Cl^-$ requirement
<i>Hydrophobic proteins</i>	
24 kDa	Minor Chl-binding protein

(From Miyao and Murata, 1987)

### 3. 산소방출 복합체의 구성

산소방출 광계 II 복합체에 있는 단백질들의 구성은 아직 확실치는 않다. 47 kD과 43 kD의 antenna 색소단백질인 이들은 들뜬 에너지를 LHCP로부터 반응중심으로 전달해야하기때문에 34 kD과 32 kD으로 구성된 반응중심에 밀접하게 위치해 있을 것으로 여겨진다. 산소방출기구의 가장 필수적인 부분인 Mn cluster의 결합부위는 거의 알려져 있진 않으나, 광화학반응 중심에 매우 가까이 있을 것

이다. 33 kD 단백질은 Mn의 상태에 매우 강한 영향을 미치는 것으로 보아 Mn cluster에 밀착되어 있을 것으로 알고 있다. 외재성 단백질인 23 kD은 33 kD 과 결합되어 있으며, Mn cluster에 역시 가까이 위치할 것으로 여겨진다(Ghanotakis et al., 1984). 또한 외재성 단백질인 18 kD은 23 kD에 위치해 있다. 최근 또다른 외재성 단백질로 간주되는 5 kD 단백질이 분리되었으나, 아직 기능이나 특성에 대해서는 전혀 알려져 있지 않고 있다(Ljungberg et al., 1986).  $Ca^{2+}$ 와  $Cl^{-}$ 의 위치는 아직 알려져 있지 않지만,  $Ca^{2+}$ 이 어떤 외재성 단백질이나, 소수성인 10 kD 과 22 kD 단백질과는 기능적으로 결합되어있지 않음은 확실한 것 같다. 왜냐하면 산소방출 복합체가 이들 단백질이 결합되어 있을 때에도  $Ca^{2+}$ 의 효과가 나타나기 때문이다. 아마도  $Ca^{2+}$ 은 PS II core complex의 내재성 단백질중 하나와 결합되어 있는 것 같다(Miyao and Murata, 1987).

**Table 2.** Essential components on the oxygen-evolving complex and PSII

Cofactor	Stoichiometry	Function	Polypeptide(s) involved in cofactor ligation*
Mn	4	H <sub>2</sub> O oxidation	? (47, 43, 33, D1, D2)
Ca <sup>2+</sup>	2-3	regulation of Mn function in H <sub>2</sub> O	? (47, 43, 33, D1, D2, 23)
Cl <sup>-</sup>	4-5(?)	oxidation	
PQ	2	electron acceptors (Q <sub>A</sub> and Q <sub>B</sub> )	34(D2), 32(D1)
Chl <i>a</i>	50	photochemistry/antenna	47, 43, D1, D2
Pheophytin <i>a</i>	2	charge separation	34(D2), 32(D1)
D <sup>+</sup>	1	oxidation of S <sub>0</sub> to S <sub>1</sub>	34(D2)
Z <sup>+</sup>	1	oxidation of Mn/reduction of P680 <sup>+</sup>	32(D1)
Non-heme Fe	1	regulation of Q <sub>A</sub> /Q <sub>B</sub> electron transfer	D1, D2
Heme Fe	2(b559)	?	9, 4.5 kDa

\*The numbers given are the estimated molecular masses in kDa

(From Ghanotakis and Yocum, 1990)

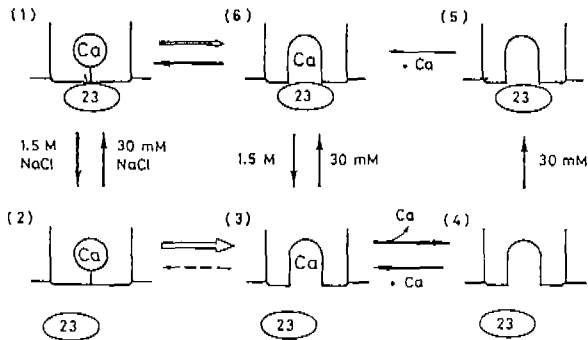


#### 4. 산소방출에 관련된 무기이온

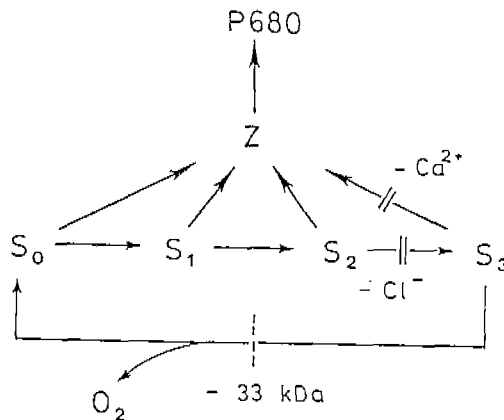
광계 II의 산소방출 반응에 inorganic cofactor로써 망간, 염소 및 칼슘이온이 요구된다는 사실은 많은 보고에 의해 알려져있다. 산소방출 복합체에 내포되어 있는 4개의 Mn 원자는 cluster 형태를 이루며, 물의 산화에 대한 촉매의 중심으로써 작용한다. Mn cluster의 특성은 EPR, NMR, EXAFX 및 optical 측정 등 주로 물리적인 기술을 이용하여 연구되어졌으나, 결합부위등 생화학적인 특성에 대해서는 아직 연구가 잘 이루어져 있지 않다. NMR 연구(Srinivasan and Sharp, 1986)나 Mn 원자의 산화환원에 따른 UV 흡광도 변화로써(Dismukes, 1986) S<sub>0</sub>에서 S<sub>3</sub>로의 전이는 Mn(III)에서 Mn(IV)로의 산화와 부합되며, S<sub>3</sub>에서 S<sub>0</sub>로의 전이는 Mn(IV)에서 Mn(III)로의 환원과 일치함이 제안되었다.

염소는 특히 외재성 단백질과의 상호관계에서 많이 연구되어졌는데, 200 mM 정도의 높은 염소이온의 농도는 33 kD 단백질을 일부 대체할 수가 있으며, 33 kD 단백질은 염소이온의 적정요구량을 30 mM, 23 kD 단백질은 10 mM로 낮추게 하나, 18 kD 단백질의 경우 적정요구량의 변화에는 관계치 않는다. 그러나 이 단백질은 3 mM 이하의 낮은 염소이온 농도에서도 산소발생 활성을 유지시킨다. 이와같은 효과는 24 kD 단백질이 존재하에서만 이루어지므로, 이러한 사실은 18 kD의 특이한 결합부위가 24 kD에 존재한다는 설명이 가능하다(Akabori et al., 1984). 그러나 염록체 내의 염소이온의 농도로 미루어보아(Demmig and Gimmler, 1983) 18 kD 단백질이 산소방출에 불필요한 것으로 사료되며, 그러므로 이 단백질의 생리적 기능에 대해서는 아직 불분명하게 남아있다. 한편 염소 결핍시 음이온의 첨가에 의한 활성의 회복이 이루어지는데 효율적인 순서는 Cl<sup>-</sup>>Br<sup>-</sup>>I<sup>-</sup>>NO<sub>3</sub><sup>-</sup>이다. F<sup>-</sup>와 OH<sup>-</sup>는 오히려 억제들 보인다(Kelley and Izawa, 1978).

칼슘이온이 산소방출에 요구된다는 사실은 23 kD과 18 kD 단백질이 결핍된 산소방출 복합체에 대한 이온들의 분석에 의해 증명되었다. 이들 단백질이 제거된 복합체에 칼슘을 처리하면 거의 원래 수준으로 활성의 회복을 가져올 수 있는데, 이는 23 kD 단백질의 재결합에 의한 양상과 유사하다. 그러나 Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>, Mn<sup>+</sup> 등 다른 양이온은 산소발생 활성을 회복시키지 못한다. 이러한 사실에서 칼슘이 산소방출계에서 23 kD 단백질을 대신할 수가 있을 것으로 생각되고 있다



**Fig. 2.** A scheme proposed for mechanism of effect of NaCl and light on the dissociation and reassociation of  $\text{Ca}^{2+}$  and the 23-kDa protein. This scheme does not include the 18-kDa and 33-kDa proteins and the intrinsic proteins other than the supposed  $\text{Ca}^{2+}$ -binding protein. The white arrows represent the light-dependent process. The bold black arrows represent fast processes which are completed within minutes in darkness. The broken arrow represents a process which requires a period of hours. This scheme is a modification of the model proposed previously (Miyao and Murata, 1986).



**Fig. 3.** Electron transport between the electron carriers and the S-state transitions in the oxygen-evolving PSII complex and the site of inhibition by elimination of ions and 33-kDa protein.

(Miyao and Murata, 1984). 칼슘이온의 산소방출 복합체의 기능적인 부위의 결합은 23 kD 단백질과 광에 의해 영향을 받는다. 광을 비추기 전에는 23 kD의 부재시에도 칼슘은 단단하게 기능부위에 결합되어 있으나, 광은 칼슘의 결합부위에 대한 높은 친화력을 낮게 전환시킴으로써 칼슘의 방출을 야기시킨다 (Ghanotakis *et al.*, 1984). 또한 23 kD 단백질은 칼슘이온의 기능부위로 부터의 방출뿐만아니라 기능부위로의 재결합 역시 방지하는 것으로 알려지고 있다 (Miyao and Murata, 1987).

한편 칼슘과 염소이온의 산소발생에 관한 전자전달과의 관계는 염소이온의 경우  $S_2$ 에서  $S_3$ 로의 전환에 요구되며, 칼슘이온은 S 상태에서  $Z^+$ 의 환원에 요구되는 것으로 알려졌는데, Boussac등(1985)은 칼슘 이온의 결핍이  $S_3$ 로부터  $S_0$ 로의 전이 즉  $S_3$ 에 의한  $Z^+$ 환원이 억제됨을 보고하였다.

## 결 론

산소발생을 수행하는 기능적인 복합체로서 광계 II 복합체들의 특성을 단백질의 조성 및 그들의 구성과 관련하여 보았고, 그 기능에 필수적인 무기이온들의 역할을 살펴보았다.

산소발생기구를 내포하는 광계 II 복합체는 적어도 20여개의 polypeptide를 포함하여 색소, 지질 및 여러 무기이온들로써 구성되어 있으며, 그들의 생화학적 특성은 현재 많은 보고 및 연구가 이루어지고 있으나, 아직 그들의 조립이 어떻게 이루어지는지가 확실치 않다. Cofactor들의 결합부위도 밝혀져야 할 것이며, polypeptide들간의 상호관계도 보다 명확한 규명이 뒤따라야 할 것이다. 특히 저분자량의 단백질의 산소발생에 대한 기능이 전혀 알려져 있지 않고 있으며, polypeptide의 구조가 산소발생 활성을 조절하는지 여부도 확실치 않다. 실제로 있어서 고등식물이 광합성을 수행하는 동안 태양에너지를 화학에너지로 저장하고, 이와 아울러 산소를 방출한다는 사실은 대기의 산소수준의 유지라는 관점에서 볼 때도 너무도 중요하다. 따라서 산소발생기구와 광계 II 구조사이의 관계 역시 보다 도해적이고 nonspecific한 모델의 제시가 요구된다.

## 참고 문헌

- Akabori, K., A. Imaoka and Y. Toyoshima. 1984. The role of lipid and 17-kDa protein in enhancing the recovery of O<sub>2</sub> evolution in cholate-treated thylakoid membranes. *FEBS Lett.* 173:36-40.
- Allen, J. P., G. Feher, T. O. Yeates, H. Komiya and D. C. Rees. 1988. Structure of the reaction center from *Rhodobacter Sphaeroides* R-26: protein cofactor (quinone and Fe<sup>2+</sup>) interactions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85:8487-8491.
- Andersson, B., C. Critchley, I. J. Ryrie, C. Jansson and C. Larsson. 1984. Modification of the chloride requirement for photosynthetic O<sub>2</sub> evolution. The role of 23 kDa polypeptide. *FEBS Lett.* 168:113-117.
- Arntzen, C. J. 1978. Dynamics structure features of chloroplast lamellae. *Curr. Top Bioenerg.* 8:111-160
- Berthold, D. A., G. T. Babcock and C. F. Yocum. 1981. A highly resolved, oxygen evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. *FEBS Lett.* 134:231-234.
- Boussac, A., B. Maisson-Peteri, A. L. Etienne and C. Vernotte. 1985. Reactivation of oxygen evolution of NaCl-washed photosystem II particles by Ca<sup>2+</sup> and/or the 24 kDa protein. *Biochim. Biophys. Acta* 808:231-234.
- Demmig, B. and H. Gimmler. 1983. Properties of the isolated chloroplast at cytoplasmic K<sup>+</sup> concentrations. I. Light-induced cation uptake into intact chloroplasts is driven by an electrical potential difference. *Plant Physiol.* 73:169-174.

- Dismukes, G. C. 1986. The metal centers of the photosynthetic oxygen evolving complex. *Photochem. Photobiol.* 43:99-115.
- Ghanotakis, D. F., G. T. Babcock and C. F. Yocum. 1984. Calcium reconstitutes high rates of oxygen evolution in polypeptide depleted photosystem II preparations. *FEBS Lett.* 167:127-130.
- Ghanotakis, D. F., J. C. de Paula, D. M. Demetriou, N. R. Bowlby and J. Petersen. 1989. Isolation and characterization of the 47 kDa protein and the D1-D2-cytochrome b559 complex. *Biochim. Biophys. Acta* 974:44-53.
- Ghanotakis, D. F. and C. F. Yocum. 1990. Photosystem II and the Oxygen-evolving complex. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41:255-276.
- Ikeuchi, M., M. Yuasa and Y. Inoue. 1985. Simple and discrete isolation of an O<sub>2</sub>-evolving PS II reaction center complex retaining Mn and the extrinsic 33 kDa protein. *FEBS Lett.* 185:316-322.
- Jansson, C. 1984. Proteins involved in photosynthetic oxygen evolution isolation and characterization. In Sybesma C (ed): "Advances in photosynthesis Research." The Hague: Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Pub. Vol I, pp375-378.
- Kelley, P. M. and S. Izawa. 1978. The role of chloride ion in photosystem II. I. Effects of chloride ion on Photosystem II electron transport and on hydroxylamine inhibition. *Biochem. Biophys. Acta* 502:198-210.
- Kuwabara, T and N. Murata. 1982. An improved purification method and a further characterization of the 33 kilodalton protein of spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 680:210-215.

- Ljungberg, U., T. Henrysson, C. P. Rochester, H-E. Akerlund and B. Andersson 1986. The presence of low-molecular-weight polypeptides in spinach photosystem II core preparation. Isolation of a 5 kDa hydrophilic polypeptide. *Biochim. Biophys. Acta* 849:112-120
- Miyao, M. and N. Murata. 1983. Partial disintegration and reconstitution of the photosynthetic oxygen evolution system- - Binding of 24 kilodalton and 18 kilodalton polypeptides. *Biochem. Biophys. Acta* 725:87-93.
- Miyao, M. and N. Murata. 1984. Role of the 33-kDa polypeptide in preserving Mn in the photosynthetic oxygen-evolution system and its replacement by chloride ions. *FEBS Lett.* 170:350-354.
- Miyao, M. and N. Murata. 1985. The Cl<sup>-</sup> effect on photosynthetic oxygen evolution: interaction of Cl<sup>-</sup> with 18-kDa, 24-kDa and 33-kDa proteins. *FEBS Lett.* 180:303-354.
- Miyao, M. and N. Murata. 1987. Photoinhibition of the oxygen-evolving complex of photosystem II. In Kyle, D. J., C. B. Osmond and C. J. Arntzen (eds): "Topics in photosynthesis Vol 9, Photoinhibition," Amsterdam: Elsevier Science Publishers BV, pp289-307.
- Murata, N. and M. Miyao. 1989. Photosystem II and Oxygen evolution. *Photosynthesis*, Alan R. Liss, Inc. pp59-70.
- Nanba, O. and K. Satoh. 1987. Isolation of a photosystem II reaction center consisting of D-1 and D-2 polypeptides and cytochrome b-559. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84:109-112.
- Ono, T. and Y. Inoue. 1983. Mn-preserving extraction of 33-, 24- and 16-kDa proteins from O<sub>2</sub>-evolving PS II particles by divalent salt washing. *FEBS Lett.* 164:255-260.
- Srinivasan, A. N. and R. R. Sharp. 1986. Flash-induced enhancements in the proton NMR relaxation rate of photosystem II particles. *Biochim. Biophys. Acta* 850:211-217.
- Tang, X-S. and K. Satoh. 1985. The oxygen-evolving photosystem II core complex. *FEBS Lett.* 179:60-64.