C-藻蓝蛋白六聚体内能量传递途径及其机制*

张景民 郑锡光 赵福利 汪河洲**
(超快速激光光谱学国家重点实验室, 中山大学, 广州 510275)
赵继全 赵井泉 蒋丽金
(中国科学院感光化学研究所, 北京 100101)

摘要 利用皮秒级时间分辨荧光各向同性和各向异性光谱技术对 C-藻蓝蛋白六聚体内的能量传递过程进行了比较详细的研究. 从实验上证实: 在孤立的六聚体内, 连接 2 个 C-PC 三聚体的能量通道是由以 $1\beta_{155}\leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 为代表的两条途径来承担的, 并且其能量传递的时间分别为 20 和 10 ps 左右; 所探测到一个 45 ps 左右的时间常数来源于该六聚体内同一 C-PC 三聚体内 3 个简并 β_{84}-PCB 发色团间的能量传递过程. 这些能量传递的作用机制可用 Förster 偶极-偶极机制来描述.

关键词 C-藻蓝蛋白六聚体 藻胆体 时间分辨光谱技术 能量传递

根据 C-PC 晶体结构[1,2]和其内每个发色团的光谱性质[3,4], Sauer 等人[5,6]预测在 C-PC 六聚体内, 2 个三聚体之间的能量传递时间在 10～30 ps 范围内; Zhao 等人[7]利用 Monte Carlo 模拟技术确定在该六聚体内, 连接 2 个 C-PC 三聚体的能量传递通道是由以 $1\beta_{155}\leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 为代表的两条途径来承担的, 其能量传递时间分别为 8 和 15 ps 左右, 但这些结果还未从实验上得到证实. 虽然 Holzwarth 等人[8]曾报道了有关 C-PC 六聚体的一些实验结果, 但其与理论上预测的结果出入甚大, 其原因是在该六聚体内连接 2 个 C-PC 三聚体的能量传递通道是由等同发色团 $1\beta_{155}\leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 来承担的, 因此利用时间分辨各向同性光谱技术不可能探测到这些过程[9～12], 据此, 我们利用时间分辨荧光各向同性和各向异性光谱技术对 C-PC 六聚体内的能量传递过程分别进行了比较详细的研究, 从实验上证实了 C-PC 六聚体内 2 个三聚体之间的能量传递是由以 $1\beta_{155}\leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 为代表的两条途径来承担的, 其能量传递时间分别为 20 和 10 ps 左右, 同时也说明这些能量传递途径的作用机制可以用 Förster 偶极-偶极理论来描述.

1 材料与方法

1.1 C-PC 六聚体的分离

将大约 50 mL 多变鱼腥藻(*A. variabilis*)的 PBS 溶液($OD_{610nm}=80\sim100$)置于 5 mmol/L

1997-12-24 收稿, 1998-03-30 收修改稿
* 国家自然科学基金(批准号: 19574077)和广东省自然科学基金资助项目
** 联系人

磷酸盐缓冲液(含 0.1 mol/L NaCl, pH=7.0)中透析 24 h(4℃)使之解离,然后将其浓缩为 10 mL,并上羟基磷灰石柱(2.0 cm×8.0 cm)将变藻蓝蛋白(APC)与 C-PC 和 PEC 分开,再用 DEAE-cellulose DE-32(Wahtman)将 C-PC 与 PEC 分离(详见文献[13]). 将得到带有连接蛋白的 C-PC 于 50 mmol/L 磷酸盐缓冲液(pH=7.0)透析,将透析后的 C-PC 上线性蔗糖密度梯度为 0.2～0.5 mol/L (50 mmol/L 磷酸盐缓冲液 pH=7.0)的离心管中,在超速离心机 BECKMAN XL-90 Ti-41 swing-out rotor 上离心 16 h (43 000 RPM, 4℃),位于离心管上端的组分为$(\alpha\beta)_3^{PC}L_{RC}^{27}$,下端的组分为$(\alpha\beta)_3^{PC}L_R^{32.5}$;将所得的$(\alpha\beta)_3^{PC}L_{RC}{}^{27}$置于 600 mmol/L 的磷酸盐缓冲液(pH=8.0)中透析 12 h(4℃),然后再上线性蔗糖密度梯度为 0.2～0.5 mol/L (600 mmol/L 磷酸盐缓冲液 PH=8.0)的离心管中再离心 16 h,沉降系数 $S_{20,w}=11.5$ 的快速迁移组分即为 C-藻蓝蛋白六聚体$(\alpha\beta)_6{}^{PC}L_{RC}{}^{27}$.

1.2 稳态光谱的测定

吸收光谱由 Shimadzu UV-240 分光光度计测定,荧光光谱是在日立 F-4000 荧光分光光度计上测定,测量时样品的吸光度(最大吸收)调至 0.1 左右,以避免荧光再吸收.

1.3 皮秒级时间分辨光谱测定

皮秒级时间分辨光谱的测量是利用主动锁摸的 Nd^{3+}:YAG 激光器(Model 3000, Spectra physics)经 KDP 晶体倍频后输出波长为 0.532 μm 的激光脉冲列(重复频率为 82 MHz,平均功率约为 600 mW,脉冲的时间半宽度(FWHM)为 70 ps),该脉冲列同步泵浦 Rh-6G 染料激光器(spectra physics),并经腔倒空器产生的脉宽为 5 ps 的可调谐相干光脉冲列(可调谐范围为 567～638 nm,平均输出功率为 30 mW),重复频率为 4 MHz;该脉列经弱聚焦到样品上,探测系统为条纹相机(Hamamatus Model Cl587),时间分辨率小于 2 ps,仪器相应函数(IRF)小于 10 ps (FWHM). 样品的吸光度(OD_{623})在 0.1 左右,激发波长为 590 nm. 在进行荧光各向同性时间衰减测定时,其激发光束与检测的荧光光束成 54.7°. 各向同性时间衰减曲线的探测波长范围为 610～660 nm. 在进行荧光各向异性时间衰减测定时,起偏片的偏振方向分别平行或垂直于激发光电场的方向以分别探测偏振荧光的垂直或平行组分,探测波长分别选在 625, 630, 640, 650 和 660 nm 处; $G(\lambda)$因子的测定波长范围在 600～800 nm.

1.4 实验数据处理方法

各向同性的荧光衰减曲线用 Global 方法,即

$$I(\lambda,t)=\sum_{i=1}^{n}A_i\exp(-t/\tau_i)$$

进行拟合并同时解卷积,其拟合质量通过 χ^2 判据来评价;在计算荧光各向异性衰减曲线时,首先对 $I_{\parallel}$ 和 $I_{\perp}$ 进行解卷积以消除泵浦脉冲的影响,然后再根据 $r(t)=(I_{\parallel}-GI_{\perp})/(I_{\parallel}+G2I_{\perp})$计算出荧光偏振值 $r(t)$随探测时间的变化的函数,由

$$r(t)=r(\infty)+\sum_{i=1}^{2}A_i\exp(-t/\tau_{ri}),$$

并利用 Semi-linear Marquardt 算法对其进行拟合以便解出时间衰减的退偏振时间(τ_r)和荧光偏振值 $r(t)$.

2　结果与讨论

2.1　稳态光谱

从 C-PC 六聚体的稳态吸收和荧光发射谱(图 1(a))来看，其最大吸收峰位于 623 nm 处，而荧光发射最大峰值在 651 nm 波长处，与文献[14]中所报道的结果一致，这表明由此法分离得到的 C-PC 是以六聚体形式存在的，这一点也可从其沉降系数 $S_{20,w}=11.5$ 得到证实. 从其稳态的荧光偏振谱(图 1(b))来看，在所测定的波长范围内其值由 0.4(620 nm)下降到 0.2(700 nm)，这表明在该六聚体内能量传递是十分有效的[3]，同时也说明该六聚体无论从结构上还是从功能上都呈现出其以一个完整的单元存在的.

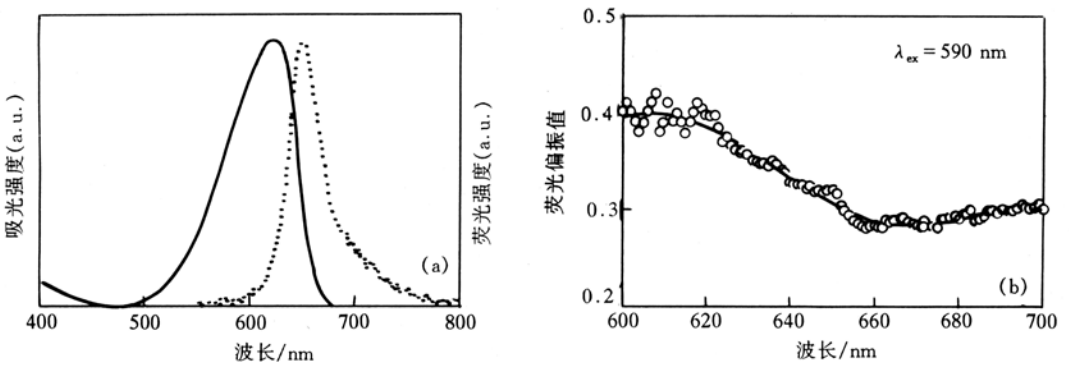


图 1　C-PC 六聚体的稳态吸收和荧光发射谱(a)及荧光偏振谱(b)

图(a)中实线为吸收光谱，虚线为荧光发射谱；$\lambda_{ex}=590$ nm

2.2　时间分辨光谱测量结果

2.2.1　时间分辨荧光各向同性衰减的测量结果　为了实时探测 C-PC 六聚体内不同种类发色团之间的能量传递途径，激发波长选在 590 nm，探测波长在 610～660 nm 波长区间，其时间衰减曲线由 Global 方法拟合结果见图 2. 从图 2 可知，在整个探测波长范围内，所有的实验曲线均可用二指数(56.6 和 1 800 ps)很好地拟合，与 Holzwarth 等人[8]的实验结果相比，并没有发现 10～20 ps 的快组分出现. 通过以 C-PC 晶体结构[1,2]和其内各自发色团的光谱性质[3,4]为条件，以 Förster 偶极-偶极作用机制的计算结果表明[5,6]：在 C-PC 六聚体内，的确存在能量传递时间为 10～20 ps 的能量传递过程，但是这些能量传递过程来源于六聚体内 2 个 C-PC 三聚体之间的传能通道；而计算机随机模拟(Monte Carlo)结果表明[7]：连接 2 个 C-PC 三聚体能量传递通道是由以

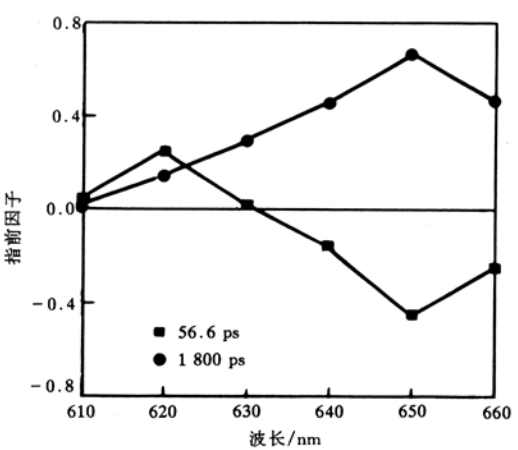


图 2　不同探测波长条件下荧光衰减相关曲线

$\lambda_{ex}=590$ nm

$2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$和$1\beta_{155}\leftrightarrow 6\beta_{155}$为代表 6 条传能途径来承担的. 由于上述能量传递过程发生在两个相同的发色团之间,以时间分辨荧光各向同性光谱技术是不可能探测到的[9~12],所以我们认为文献[8]中的拟合结果是不合理的. 由图 2 可以看出,在整个探测波长范围内,时间为 50 ps 组分的指前因子符号的变化(最大值和最小值)恰好对应于 β_{155}-,β_{84}-PCB 两个发色团的荧光发射峰值,负的指前因子代表着能量已经由给体传递到受体,这表明该时间常数对应于 C-PC 六聚体内同一单体中 β_{155}-,β_{84}-PCB 两个发色团之间的能量传递,这一指认可由 C-PC 单体和三聚体内的测量结果[11,12]及计算机模拟结果[7]得到证实.

2.2.2 时间分辨荧光各向异性衰减测量结果 为了探测两个相同发色团之间的能量传递过程,我们利用时间分辨荧光各向异性光谱技术对 C-PC 六聚体内的能量传递动力学过程进行实时探测,在不同探测波长处所测量的荧光强度均由该波长处的 G 因子进行校正,并且在计算荧光各向异性 $r(t)$之前,分别对实验曲线($I_{\parallel}$和 $I_{\perp}$)进行结卷积以消除泵浦脉宽的影响,然后再计算 $r(t)$和拟合之,其结果见表 1 和图 3~5 . 由表 1 可知,当探测波长为 625 nm 时,其荧光各向异性衰减曲线可用二指数(20.8 和 50.2 ps)很好的拟合,当探测波长在 640~660 nm 区间,其时间衰减常数变为 10 和 45 ps,并且这两个组分的指前因子变化明显地依赖所选择的探测波长.

表 1 C-PC 六聚体内荧光各向异性曲线衰减拟合结果及 G 因子(λ_{ex} = 590 nm)

λ_{em}/nm	$G(\lambda)$	τ_{r1}/ps	A_1/%	τ_{r2}/ps	A_2/%	$r(0)$	$r(\infty)$
625	0.648 9	20.8	50.6	50.6	40.2	0.39	0.04
640	0.665 0	11.5	48.2	44.8	59.8	0.28	0.02
650	0.679 1	10.8	25.4	45.2	74.6	0.28	0.01
660	0.694 6	9.6	9.3	47.6	90.7	0.26	0.02

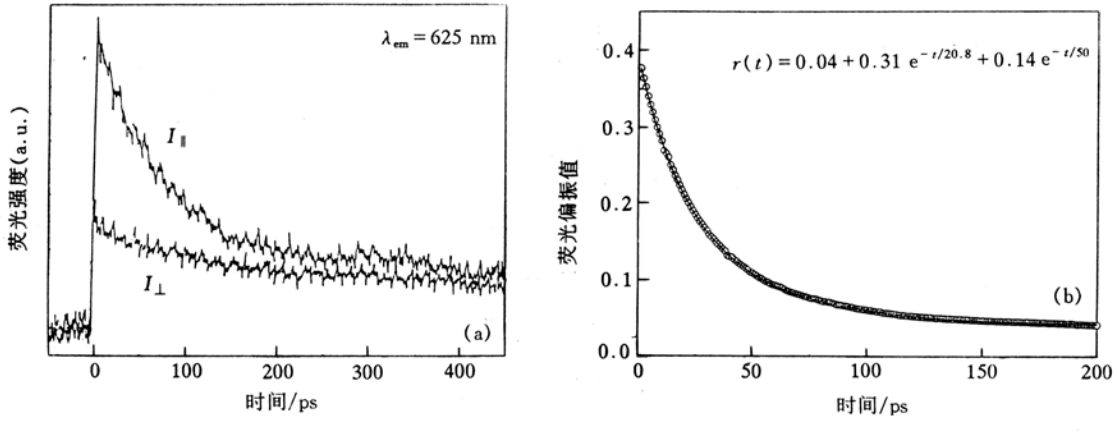


图 3 625 nm 探测波长条件下的平行和垂直荧光衰减曲线 (a) 和由解卷积的平行和垂直荧光衰减曲线计算的荧光各向异性衰减曲线(圈点线)和拟合结果(实线)(b)

当用 590 nm 波长的脉冲对 C-PC 六聚体进行激发时,该聚集体内的所有发色团均被激发,但此时 β_{155}-PCB 发色团被激发的几率高达 90%[4],而 α_{84}-,β_{84}-PCB 被激发的几率之和才为 10%,所以在该激发条件下,被激发的主要是 β_{155}-PCB;在探测波长选在 625 nm 情况下,3

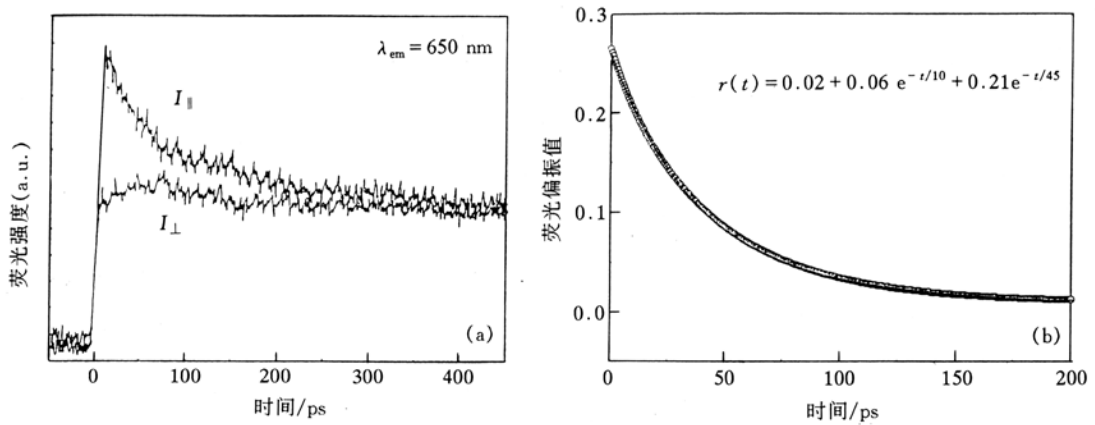


图 4　650 nm 探测波长条件下的平行和垂直荧光衰减曲线 (a) 和由解卷积的平行和垂直荧光衰减曲线计算的荧光各向异性衰减曲线(圈点线)和拟合结果(实线)(b)

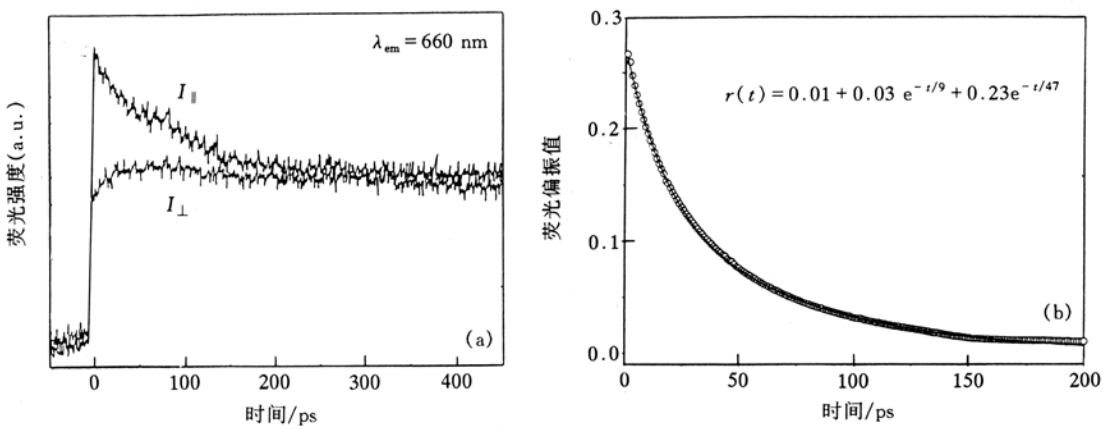


图 5　660 nm 探测波长条件下的平行和垂直荧光衰减曲线 (a) 和由解卷积的平行和垂直荧光衰减曲线计算的荧光各向异性衰减曲线(圈点线)和拟合结果(实线)(b)

类发色团 β_{155}-, α_{84}-和 β_{84}-PCB 所发射的荧光对实验所探测到信号的贡献分别为 8∶3∶1, 故此, 在该探测波长条件下, 所探测到的荧光衰减动力学信息主要来源于 β_{155}-PCB 色团. 当 β_{155}-PCB 被激发时, 其激发态可有如下动力学过程: (1) 荧光发射及无辐射跃迁到基态, (2) 将激发能传递给与其相邻的受体, (3) 系间窜跃等. 在一般情况下, 无辐射跃迁和系间窜跃等过程所发生的几率很小, 所以此时探测到的信息主要包括能量传递和荧光发射过程, 由模拟研究结果[7]可知, 此时 β_{155}-PCB 的主要传能通道是由 $1\beta_{155} \leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $1\beta_{155} \leftrightarrow 1\beta_{84}$ 两条途径来承担的, 因此在该探测波长所得到的 20.8 和 50.6 ps (见表 1 和图 3)两个退偏振时间应分别对应于上述两种能量传递时间. 实际上, 此时得到的 50.6 ps 与荧光各向同性衰减拟合的 56.6 ps 应来源于同一能量传递过程; 另外, 从该探测波长处的起始荧光各向异性 $r(0) = 0.39$ 与理论值 0.4 相近, 表明在发生 $1\beta_{155} \leftrightarrow 6\beta_{155}$ 和 $1\beta_{155} \leftrightarrow 1\beta_{84}$ 两条传能途径之前没有其他能量传递过程发生[11,12]. 这与计算机模拟结果[7]颇为一致, 从而说明我们的指认是合理的.

当探测波长增加到 640, 650 和 660 nm 时, 两个退偏振时间变为 10 和 45 ps, 并且其指前

因子的明显地依赖于所选择的探测波长，我们认为前者来源于以 $1\alpha_{84}\leftrightarrow 4\alpha_{84}$ 为代表的连接 2 个三聚体的 3 条对称传能通道的能量传递时间，后者则来源于同一 C-PC 三聚体内 3 个 β_{84}-PCB 之间的传能时间. 因为在这些探测波长条件下，与 α_{84}-PCB 和 β_{84}-PCB 色团所发射的荧光贡献相比 β_{155}-PCB 色团所发射的荧光贡献小于 20%[3,4]，所以在这些探测波长条件下，探测到的荧光各向异性衰减动力学信息主要来源于 α_{84}-PCB 和 β_{84}-PCB 色团的共同贡献，但是，相对于每个色团来讲，这种贡献应随探测波长的变化而随之改变，因为在不同的探测波长条件下，它们对给定条件下的实验信号的贡献是不同的，所以通过计算机拟合技术是可以将两个色团所发射的荧光强度对实验信号的贡献区分开来的. 当 α_{84}-PCB 色团被激发或接受能量时，其激发能的主要传能通道为：(1) 以 $1\alpha_{84}\leftrightarrow 2\beta_{84}$ 为代表的连接相邻单体间的传能通道；(2) 以 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 为代表的连接六聚体内 2 个三聚体的能量传递通道. 由于前者的传能时间在飞秒时域内，超出仪器的测量范围(分辨率小于 2 ps)，所以该能量传递的时间是无法直接探测到的，但从探测波长为 640～660 nm 区域内其起始荧光各向异性 $r(0)=0.28$ 和 0.26 来看(见表 1 和图 4、图 5)，该能量传递过程的确存在[11,12]. 在这些探测波长处所探测到的一个 10 ps 左右的退偏振时间则来源于以 $2\alpha_{84}\leftrightarrow 5\alpha_{84}$ 为代表的连接六聚体内 2 个三聚体的能量传递时间，由于其指前因子随探测波长的增加而减小，并且这种变化与 α_{84}-PCB 发色团的荧光贡献的改变存在一一对应关系，同时结合其与计算结果(72^{-1} ns^{-1})[7]颇吻合这一事实，表明该指认是有其根据的. 在这些探测波长下所探测到的另一个退偏振时间为 45 ps 的组分来源于 β_{84}-PCB 色团间的能量传递，因为在该探测条件下，β_{84}-PCB 所表现出来的动力学信息是不能排除的，对其分析见后文.

当 β_{84}-PCB 发色团处于激发态时，其能量传递途径主要出现在同一 C-PC 三聚体内 3 个简并 β_{84}-PCB 发色团间，这一点可从其晶体结构[1,2]和光谱数据[3,4]推断出来，因为 3 个简并 β_{84}-PCB 发色团间具有较短的距离(3.6 nm)和合适的取向($\kappa^2=0.51$)，以这种方式进行能量传递较为有利，故此其出现的几率也最大(见文献[12]). 同时根据指前因子变化与探测波长的对应关系，有理由认为 45 ps 左右的退偏振时间来源于同一 C-PC 三聚体内 3 个简并 β_{84}-PCB 发色团间的能量传递过程，并且这一指认可通过 Debreczeny 等人[12]的工作进行证实.

实际上，根据荧光偏振理论[9～12]，在实验上应该观测到 $I_{\parallel}$ 的时间衰减与 $I_{\perp}$ 的时间上升对应关系. 从图 4、图 5 中可以直接观测到 $I_{\perp}$ 的上升时间为 30～40 ps，这一时间分别为两个上升时间(10 和 45 ps)的线性组合，其组合内各组分系数与每一个组分在该探测波长下的指前因子相关，即 $\tau_{上升}=A_1\tau_1+A_2\tau_2$. 由此式的计算结果和实验曲线相吻合，这说明上述分析是有其物理意义的.

从量子动力学理论上来看，对于任一给体(D)-受体(A)组成的能量传递体系，其能量传递的速率可用下式来描述[15]：

$$k_{DA}=\frac{2\pi}{\hbar}\left|V_{DA}\right|^2 F_{DD}^{2\,*}\,F_{AA}^{2\,*}\,\rho,$$

其中 k_{DA} 为给体与受体间的能量传递速率常数，V_{DA} 为给体-受体内电子态相互作用矩阵元，F_{DD}^{*} 和 F_{AA}^{*} 分别为给体和受体 Franck-Condon 振动量子态重叠积分，ρ 为体系初态和终态布居数的密度.

(1) 当 $V_{DA}<\hbar\Delta\omega_j$($\Delta\omega_j$ 为体系内特定电子态内振动量子态的有效跃迁宽度)时，该体系

内给体和受体间的能量传递机制为 Förster 偶极-偶极相互作用机制，其能量传递速率常数可描述为：

$$k_{DA} \propto R_{DA}^{-6}, \tag{1}$$

R_{DA}为给体-受体间的距离.

(2) 当 $V_{DA} \geqslant \hbar \Delta\omega_j$(强耦合条件)时，体系内激发能是离域的形式存在给体和受体上的，给体和受体的电子态被强烈混合形成体系内新的本征电子态，此时体系内能量传递机制为激子相互作用机制，其能量传递速率常数可用下式描述：

$$k_{DA} \propto R_{DA}^{-3}. \tag{2}$$

在 C-藻蓝蛋白六聚体内，除同一三聚体内毗邻单体色素 $\alpha_{84}^{i}\beta_{84}^{i+1}$的耦合能(120 cm^{-1})[5,6]与特定电子态内振动量子态间的有效跃迁宽度相当外，其他色素间的耦合能均小于 20 cm^{-1}，所以在 C-藻蓝蛋白六聚体内，除同一三聚体内毗邻单体色素 $\alpha_{84}^{i}\beta_{84}^{i+1}$间的能量传递机制(可能为激子相互作用机制)外，其他色素间的能量传递机制完全符合 Förster 偶极-偶极相互作用机制.

3　结论

通过利用 ps 级时间分辨荧光各向异性光谱技术对 C-藻蓝蛋白六聚体内的能量传递过程进行了比较详细的研究. 从实验上证实：在该六聚体内，连接 2 个 C-PC 三聚体的能量通道是由以 $1\beta_{155} \leftrightarrow 6\beta_{155}$和 $2\alpha_{84} \leftrightarrow 5\alpha_{84}$为代表的两条途径来承担的，并且其能量传递的时间分别为 20 和 10 ps 左右. 同时也观测到一个 45 ps 左右的退偏振时间，并将其指认为来源于同一 C-PC 三聚体内 3 个简并 β_{84}-PCB 发色团间的能量传递过程，其六聚体内能量传递途径可用图 6 表示.

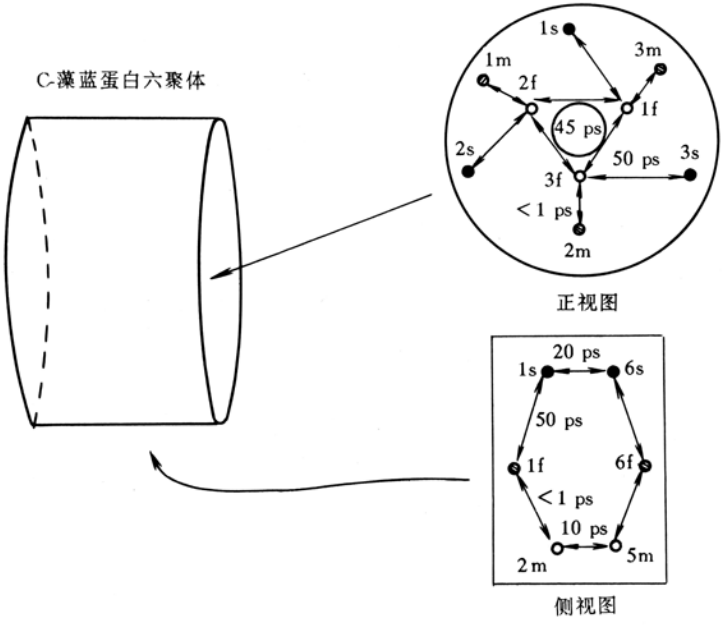


图 6　C-PC 六聚体内能量传递示意图

数字 1～6 分别代表单体的编号，s, m 和 f 分别代表 β_{155}-, α_{84}-和 β_{84}-PCB 发色团

致谢 十分感谢中国科学院植物研究所的路荣昭研究员和生物物理研究所的彭程航高级工程师给予的指导.

参 考 文 献

1 Schirmer T, Bode W, Huber R, et al. X-ray crystallographic structure of the light harvesting biliprotein C-phycocyanin from the thermophlic cyanobacterium *Mastigoclodus laminosus* and its resemblance to globin structures. J Mol Biol, 1985, 184: 257～277

2 Schirmer T, Bode W, Huber R. Refind three-dimensional structures of two cyanobacterial C-phycocyanins at 2.1Å and 2.5Å resolution: A common principle of phycobilin-protein interaction. J Mol Biol, 1987, 196: 677～695

3 Mimuro M, Fuglistaller P, Rumbeli R, et al. Functional assignment of chromophores and energy transfer in C-phycocyanin isolated from the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. Biochim Biophys Acta, 1986, 848: 155～166

4 Debreczeny M P, Sauer K, Zhou J H, et al. Monomeric C-phycocyanin at room temperature and 77 K: Resolution of the absorption and fluoresence spectra of the individual chromophores and the energy-transfer rate contants. J Phys Chem, 1993, 97: 9 852～9 862

5 Sauer K, Scheer H, Sauer P. Förster transfer calculations based on crystal structure data from *Agmenellum quadruplicatum* C-phycocyanin. Photochem Photobiol, 1987, 46: 427～440

6 Sauer K, Scheer H. Excitation transfer in C-phycocyanin Förster transfer rate and exciton calculation based on new crystal structure from *Agmenellum quadruplicatum*. Biochim Biophys Acta, 1988, 936: 157～170

7 Zhao J Q, Zhu J C, Jiang L J. Study on the energy transfer processes on phycobilisomes from blue-green algae by the use of stochastic simulation approach. Biochim Biophys Acta, 1995, 1 229: 39～48

8 Holzwarth A R, Wendler J, Suter G W. Studies on chromophe coupling in isolated phycobiliproteins. Ⅱ. Picosecond energy transfer kinetics and time-resolved fluorescence spectra of C-phycocyanin from *Synechocccus* 6301 as a function of the aggregation state. Biophys J, 1987, 51: 1～12

9 Demidov A A. Determination of fluorescence polarization of double-chromophore complexes. J Theor Biol, 1994, 170: 355～358

10 Demidov A A, Andrews D L. Determination of fluorescence polarization and absorption anisotropy in molecular complexes having threefold rotational symmetry. Photochem Photobiol, 1996, 63(1): 39～52

11 Debreczeny M P, Sauer K, Zhou J H, et al. Comparison of calculation and experimentally resolved rate constants for excitation energy transfer in C-phycocyanin. 1. Monomers. J Phys Chem, 1995, 99: 8 412～8 419

12 Debreczeny M P, Sauer K, Zhou J H, et al. Comparison of calculation and experimentally resolved rate constants for excitation energy transfer in C-phycocyanin. 2. Trimers. J Phys Chem, 1995, 99: 8 420～ 8 431

13 Zhang Jingmin, Zhao Jingquan, Jiang Lijin, et al. Studies on the energy transfer among the rod-core complex from phycobilisome of *Anabena variabilis* by time-resolved fluorescence emission and anisotropy spectra. Biochim Biophys Acta, 1997, 1 320: 285～296

14 Yu M-H, Glazer A N, Williams R C. Cyanobacterial phycobilisomes: phycocyanin assembly in the rod substructures of *Anabaena variabilis* phycobilisomes. J Bio Chem, 1981, 256(24): 13 130～13 136

15 Scholes G D, Ghiggino K P. Rate expressions for excitation transfer Ⅰ. Radiationless transition theory perspective. J Chem Phys, 1994, 101(2): 1 251～1 261