

# 光合细菌研究进展

赵志平, 聂鑫, 丁杰, 李再新, 张智, 谢万如

(四川理工学院化学与制药工程学院, 四川 自贡 643000)

**摘要:**光合细菌分布广泛,本身无毒,富含蛋白质、类胡萝卜素等多种营养物质,得到广泛应用。光合细菌的分子生物学研究已开展了 40 多年,在固碳和蛋白质表达系统研究方面取得了丰硕成果。阐述了光合细菌 *cbb* 操纵子固碳的分子机制和光合细菌作为新型蛋白质表达系统的研究进展,提出了未来的研究重点,为光合细菌的综合开发和利用提供了新思路。

**关键词:**光合细菌;固氮;CbbR 转录蛋白;表达系统

**中图分类号:**Q81

**文献标志码:**A

光合细菌分布广泛,遍及江河、沼泽、湖泊和海洋等,具有固氮、制氢、固碳、脱硫等作用<sup>[1]</sup>。光合细菌生命力强,容易培养,生长繁殖速度快,本身无毒,富含蛋白质、维生素、类胡萝卜素等<sup>[1-2]</sup>。光合细菌发现于 19 世纪 30 年代,直到 20 世纪 70 年代才进行了深入、广泛的研究,极大地推动了光合细菌的研究<sup>[3]</sup>。目前,光合细菌在固碳和蛋白质表达系统等方面的研究取得了丰硕的研究成果。

## 1 光合细菌固碳研究

光合细菌生命力旺盛,能够以好氧、厌氧和光合异养等多种方式生长,在其生长代谢过程中伴随固碳作用。光合细菌对二氧化碳的固定是通过卡尔文(Calvin - Benson - Bassham, CBB)循环,即戊糖磷酸途径实现<sup>[1]</sup>。光合细菌在自养生长条件下,CBB 循环中的关键酶可以得到诱导表达,如核酮糖 - 1.5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶和磷酸核酮糖激酶。在光合异养条件下,二氧化碳的固定能力是不固定的,与电子受体的还原势能有关<sup>[4]</sup>。电子受体如二甲亚砜 DMSO 能够抑制 CBB 循环酶的生物合成,从而失去固定二氧化碳的能力<sup>[5]</sup>。同

时,光照强度能够增强光合细菌固碳的能力<sup>[6]</sup>。光合细菌固碳对其生长和分泌有机酸以及捕光色素蛋白复合体、细菌叶绿素的生物合成都有一定的影响<sup>[7]</sup>。

光合细菌对二氧化碳的固定受到 *cbb* (CBB 循环中的关键酶结构基因)操纵子的严格调控,*cbb* 操纵子包括 *cbb<sub>I</sub>* 和 *cbb<sub>II</sub>* 两个操纵子,分布在基因组的不同位置,表达受 CbbR 转录蛋白的激活<sup>[8]</sup>。*cbb<sub>I</sub>* 操纵子编码 CBB 循环中的关键酶,主要包括 *cbbF<sub>I</sub>*、*cbbP<sub>I</sub>*、*cbbA<sub>I</sub>* 和 *cbbL<sub>I</sub>cbbS<sub>I</sub>* 基因。*cbbF<sub>I</sub>* 基因编码果糖 - 1,6 - 景天庚酮糖 - 1,7 - 二磷酸酶、*cbbP<sub>I</sub>* 基因编码磷酸核酮糖激酶、*cbbA<sub>I</sub>* 基因编码果糖 - 1,6 - 景天庚酮糖 - 1,7 - 二磷酸醛缩酶、*cbbL<sub>I</sub>cbbS<sub>I</sub>* 基因编码核酮糖 - 1.5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶<sup>[9]</sup>。*cbb<sub>II</sub>* 操纵子除编码 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子中 *cbbF<sub>I</sub>*、*cbbP<sub>I</sub>* 和 *cbbA<sub>I</sub>* 基因编码的关键酶的同功酶,其中的 *cbbT<sub>II</sub>* 基因编码转酮醇酶、*cbbG<sub>II</sub>* 基因编码甘油醛 - 3 - 磷酸脱氢酶、*cbbM<sub>II</sub>* 基因编码 II - 型核酮糖 - 1.5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶亚基<sup>[10]</sup>。

*cbb<sub>I</sub>* 操纵子的表达受转录蛋白 CbbR 的激活,同时也受 RegA/RegB 双组分信号转导系统中 RegA 蛋白的调控<sup>[8, 11]</sup>。*cbbR* 基因位于 *cbbF<sub>I</sub>* 基因的上游, DNase I 印

收稿日期:2012-08-17

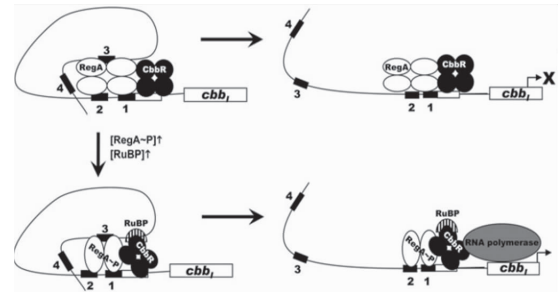
基金项目:国家自然科学基金项目(31100089);四川省教育厅项目(11ZB102);四川理工学院人才引进项目(2011RC12)

作者简介:赵志平(1981-),男,山东东明人,讲师,博士,主要从事光合细菌、蛋白疫苗和膜蛋白的表达纯化方面的研究,(E-mail)zhiping-zhao@suse.edu.cn

迹分析表明 CbbR 转录蛋白结合到 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子启动子转录起始位点的 -10 bp 和 -70 bp 区之间。DNase I 印迹也证明了 RegA 转录蛋白也能结合到 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子启动子区域,存在两个 DNA 结合位点,一个位于启动子调节区的 -301 bp 和 -415 bp 区域之间,另一个与 CbbR 蛋白结合位点重叠。RegA 和 CbbR 蛋白自身能够形成四聚体,RegA 蛋白能够促进 CbbR 蛋白与启动子的结合,但 RegA 与启动子的结合不需要 CbbR 蛋白的参与<sup>[12]</sup>。研究表明,CbbR 和 RegA 蛋白对 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子的调控需要 RuBP 蛋白的参与,RuBP 能促进 CbbR 和 RegA 蛋白的相互作用和增强 CbbR 蛋白与启动子的结合<sup>[13-14]</sup>,如图 1 所示。其中,CbbR、RegA 与 RuBP 蛋白共同作用才能使得 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子基因转录,在缺少 RuBP 蛋白的情况下,CbbR 和 RegA 蛋白不能调控 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子基因的表达。

目前,常见用于固碳研究的光合细菌有类球红细菌 *Rhodobacter (R.) sphaeroides*、荚膜红细菌 *Rhodobacter (R.) capsulatus* 和沼泽红假单胞菌 *Rhodospseudomonas (R.)*

*palustris*。*R. sphaeroides* CbbR 转录蛋白的大小约为 33.2 KDa,*R. capsulatus* CbbR1 和 CbbR2 转录蛋白的大小分别约为 31.77 KDa 和 33.7 KDa,*R. palustris* CbbR 转录蛋白的大小约为 35.09 KDa。利用 DNAMAN 软件分析 CbbR 序列表明 CbbR 蛋白具有相对较高的保守性,如图 2 所示。其中,荚膜红细菌 *R. capsulatus* CbbR1 和 CbbR2 转录蛋白的绝对同源性达到 36.31%。



图中黑色框代表 RegA 蛋白 DNA 结合位点,白色框代表 CbbR 蛋白 DNA 结合位点。

图 1 CbbR、RegA 蛋白对 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子表达的调控模式

<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	.MVRLDALTLKQPRALVAAGSNTGCGTHFLELPP2IHSCLRNDDEEFGVPL	54
<i>R. palustris</i> CGA009	MSRQKNTYSIRQLSALPAEITCSFTRAAAGHFNITP2VTLCLRNILALADLEP	55
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	...MRCTLRQIQVFEAARHASTHRAARELLDLP2PAVFTQVRLEDLQAVL	50
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	.MVRLDGITHKQPRALVAARWSSDRAAGQLELTP2IHTICIRGLDEDVQVRP	54
<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	RFPETGSEFTPLAGIEVTEAQRIVVILSQSCSYCVMAVSEGRAQVTLGVVST	109
<i>R. palustris</i> CGA009	QRS..NDGMRITDAGRELLLSERIEAIAACETSEMIAGKTPGKISIGPVST	108
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	RFI..GKRLFTDAGQVLLTRETLEGIERLEMCTADLCGLRRGKIRLAVVST	103
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	QRADGAGSDITDAGHLLAKKRIIDALSQAGADLAALSRKTKVTLGVVST	109
<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	FYFPELVKMLSLACPEIRIRIRVGNREQLDILARRHMVLAVLGGPFRQPVEAS	164
<i>R. palustris</i> CGA009	FYFVFFAISGFLKRFKIDVHSNGRQFEGADIRNYELIATLGGPFDVLEVDV	163
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	QYFPELVLGAFCTENECIEVWITINRQTVIARIANEDLCLGGPPEGLDVVA	158
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	FYFPELVKALSLSHETIEVIRVGNRETTIECLERGAFLIATLGGPFRPFVLA	164
<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	VALGFRPHGIVPFFHFLAGLAENVFVPLLSQFPLAREGSGTRVINSRYLDRLE	219
<i>R. palustris</i> CGA009	HLIGDHFHVIIPFTRPDLARKDNEAPRDIANETPVTRDGGSTRSLMQFEGGA	218
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	RPIARNAILVLPFGGELAGVIAFFAMIAZAFIILRGGSTRAAAARFFAENG	213
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	EPLGFRPHITLLVPEGRILLQGMADNILLDEVPLTRGGSTRILNERWLDREV	218
<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	EGQVVDLIDDSNEIRKSVVAGLCAALSLVVMDDREFCIVCAAGGFIBR	274
<i>R. palustris</i> CGA009	.ISFPIGIDSSNEIRKSVVAGLCAALSLVVMDDREFCIVCAAGGFIBR	272
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	.IRFQVRELSGNEIRKSVVAGLCAALSLVVMDDREFCIVCAAGGFIBR	267
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	DGRAFETIDDSNEIRKSVVAGLCAALSLVVMDDREFCIVCAAGGFIBR	273
<i>R. sphaeroides</i> 2.4.1	HWEIHFVDRPINFAPLRVCGEIVKLGAYLEGAA.....	310
<i>R. palustris</i> CGA009	QWEVNSRRKRVLPPARAMLEFKEGSHFLRTHGRMLRTPSPRGKR	321
<i>R. capsulatus</i> SB1003-1	VWVAYPRGHLSVAPARFLAHAGSAGPS.....	298
<i>R. capsulatus</i> SB1003-2	NWEMRRETEVPRVPERLWEALIRGVSFETIEMIDAS.....	313

图中 *R. capsulatus* SB1003-1 和 *R. capsulatus* SB1003-2 分别表示荚膜红细菌 *R. capsulatus* SB1003 CbbR1 和 CbbR2 转录蛋白。

图 2 CbbR 转录蛋白的保守性分析

*cbb<sub>II</sub>* 操纵子的表达也受转录蛋白 CbbR 和 RegA 的调控,与 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子的调控有所不同<sup>[15-16]</sup>。DNase I 印迹分析表明,CbbR 转录蛋白的 DNA 结合位点位于 *cbb<sub>II</sub>* 操纵子启动子的 +38 bp 和 -227 bp 区域之间,但 CbbR 转录蛋白对 *cbb<sub>II</sub>* 操纵子的调控能力比较弱。RegA 蛋白在启动子的 -227 bp 和 -1025 bp 区域之间存在 4 个 DNA 结合位点,在光合细菌任何生长条件下都能提高

*cbb<sub>I</sub>* 操纵子的表达。而 ReA 转录蛋白在 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子启动子的 -227 bp 和 -545 bp 区域之间仅存在一个能够提高 *cbb<sub>I</sub>* 操纵子表达的结合位点。此外,RegA 蛋白对 *cbb<sub>II</sub>* 操纵子的调控比 CbbR 蛋白更为重要。

## 2 光合细菌蛋白表达系统研究

光合细菌具有表达膜蛋白的天然优势,自身含有丰

富的膜蛋白<sup>[17]</sup>。光合细菌参与光合作用的蛋白多数属于膜蛋白,如捕光色素蛋白复合体 1(LH1)、LH2、光化学反应中心(RC)、类胡萝卜素和细菌叶绿素生物合成的结构蛋白和调控蛋白等,它们的含量达到光合细菌总膜蛋白含量的 50~70%。编码这些蛋白的基因非常有规律地分布在染色体 I。这些参与光合作用的膜蛋白分布在光合细菌的 ICM(Intracytoplasm membrane)系统中。此外,光合细菌基因组完全测通,遗传背景和调控机制清楚<sup>[18-19]</sup>。张世静等<sup>[20]</sup>等对光合细菌研究表明其具有较高的安全性。目前,用于异源表达蛋白质的光合细菌主要有 *R. sphaeroides*、*R. capsulatus*、脱氮副球菌 *Paracoccus denitrificans* 和深红螺菌 *Rhodospirillum rubrum* 等。

Graichen 等<sup>[21]</sup>于 1999 年成功利用 *R. sphaeroides* 成功表达了具有良好的生物活性的甲胺脱氢酶。Laible 等<sup>[22]</sup>于 2004 年利用 *R. sphaeroides* 和 *puf* 操纵子成功表达了 APC809 和 APC951 两种膜蛋白。Roy 等<sup>[23]</sup>于 2008 年成功利用 *R. sphaeroides* 和 *puf* 操纵子基因表达了的人 G-蛋白受体 GPCRs,放射性配体结合试验分析表明纯化的 GPCRs 具有良好的活性,这为利用光合细菌表达膜蛋白奠定了坚实的基础。2009 年,Ind 等<sup>[24]</sup>以 pIND4 为骨架载体并结合 pYanni3 的 *lacI<sup>r</sup>* 调控基因、pMG160 复制子和 pJBA24 的 *lac* 启动子 P<sub>A1/04/03</sub> 构建了光合细菌表达载体,并利用 *R. sphaeroides* 和 *Paracoccus denitrificans* 表达了光合细菌 Che Y6 蛋白。其中,Che Y6 蛋白在 *R. sphaeroides* 中的表达量达到 2.3 mg 每升细菌,在 *Paracoccus denitrificans* 中的含量达到 1.3 mg 每升细菌。该研究为商业化光合细菌表达载体的构建提供了理论和实践依据。2010 年,Butzin 等<sup>[25]</sup>利用 *Rhodospirillum rubrum* 表达了 *Pseudomonas aeruginosa* MscL 和 *CycB* 膜蛋白、*Streptomyces lividans* KcsA 膜蛋白,它们在每升细菌中的表达量分别达到 22.8~23.4 mg、6.7~7.4 mg 和 13.7~14.4 mg。2010 年,Ha z 等<sup>[26]</sup>利用大肠杆菌乳糖操纵子基因和 *R. sphaeroides puc* 操纵子启动子 *pucP* 构建了光合细菌用表达载体,该表达载体含有受外源 IPTG 和氧气浓度调控的杂合启动子,首次实现了对外源蛋白表达的精确调控;首次建立了一步法从 *R. sphaeroides* 中纯化蛋白质的方法技术体系<sup>[27]</sup>。2011 年,Zhao z 等<sup>[2]</sup>利用 *R. sphaeroides* 和 *puc* 操纵子建立了新型蛋白异源表达系统并表达了人  $\alpha$  防御素-3、GFP 等多个具有生物活性的蛋白质,极大地推动了光合细菌新型蛋白质表达系统的发展和开发利用。以上光合细菌表达系统都是基于 ICM 系统建立,如图 3 所示。光合细菌自身膜蛋

白和表达的外源蛋白质都将通过 *puc* 操纵子 PucC 蛋白的装配作用进入 ICM 系统<sup>[28]</sup>。*R. capsulatus* 也有望开发成为一种理想的蛋白质表达系统<sup>[29]</sup>,2002 年,Kappler 和 McEwan 利用 *R. capsulatus* 和 pDorEX 表达载体表达了细胞色素 C 氧化还原酶<sup>[30]</sup>。2005 年,Drepper 等<sup>[31]</sup>利用 *R. capsulatus* 和 T7 启动子表达了氢化酶。2010 年,Katzke 等<sup>[32]</sup>利用 *R. capsulatus* 和 T7 启动子表达了黄色荧光蛋白 YFP,实验证明 YFP 在 *R. capsulatus* 和大肠杆菌中表达量都达到了 80 mg/L。继续优化光合细菌表达载体和表达宿主,提高外源蛋白质表达水平,利用光合细菌表达具有重要生物学功能的蛋白质将是今后研究的重点。

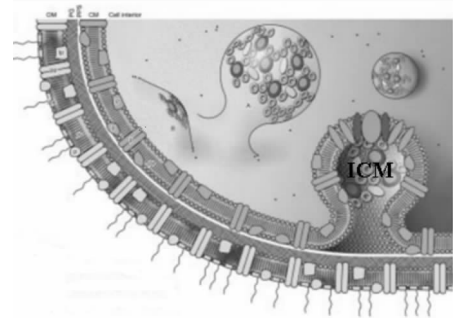


图 3 光合细菌 ICM 系统示意图

### 3 展望

目前,虽然光合细菌在蛋白质表达系统研究方面取得了较多成果,但仍需进一步开发与完善,主要集中在表达载体和表达宿主的优化。光合细菌在固碳方面的研究取得的进展为其应用奠定坚实的理论基础。利用光合细菌固碳、固氮的原理处理污水将是未来光合细菌应用研究的一个重要领域。此外,光合细菌已成为现代生物技术研究的重点,在诸多方面得到了一定的应用,如生物制氢、生物医药、保健品、水产养殖等<sup>[33]</sup>。随着光合细菌分子生物学研究的发展,光合细菌将会得到越来越广泛的应用。

#### 参考文献:

- [1] Wu J,Bauer C E.RegB/RegA,a global redox-responding two-component system[J]. Adv Exp Med Biol,2008, 631:131-148.
- [2] Zhao Z,Hu Z,Nie X,et al.A novel *Rhodobacter sphaeroides* expression system for real-time evaluation of heterologous protein expression levels[J].Protein Pept Lett, 2011,18(6):568-572.

- [3] Imhoff J F, Petri R, Suling J. Reclassification of species of the spiral-shaped phototrophic purple non-sulfur bacteria of the alpha-Proteobacteria: description of the new genera *Phaeospirillum* gen. nov., *Rhodovibrio* gen. nov., *Rhodothalassium* gen. nov. and *Roseospira* gen. nov. as well as transfer of *Rhodospirillum fulvum* to *Phaeospirillum fulvum* comb. nov., of *Rhodospirillum molischianum* to *Phaeospirillum molischianum* comb. nov., of *Rhodospirillum salinarum* to *Rhodovibrio salexigens*[J]. Int J Systematic Bacteriology, 1998, 48 (3): 793-798.
- [4] Gibson J L, Tabita F R. The molecular regulation of the reductive pentose phosphate pathway in Proteobacteria and Cyanobacteria[J]. Arch Microbiol, 1996, 166(3): 141-150.
- [5] Wang X, Falcone D L, Tabita F R. Reductive pentose phosphate-independent CO<sub>2</sub> fixation in *Rhodobacter sphaeroides* and evidence that ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activity serves to maintain the redox balance of the cell[J]. J Bacteriol, 1993, 175(11): 3372-3379.
- [6] Hauruseu D, Koblizek M. The influence of light on carbon utilization in aerobic anoxygenic phototrophs[J]. Appl Environ Microbiol, 2012. doi: 10.1128/AEM.01747-12.
- [7] Rudolf C, Grammel H. Fructose metabolism of the purple non-sulfur bacterium *Rhodospirillum rubrum*: effect of carbon dioxide on growth, and production of bacteriochlorophyll and organic acids [J]. Enzyme Microb Technol, 2012, 50(4-5): 238-246.
- [8] Dubbs J M, Bird T H, Bauer C E, et al. Interaction of CbbR and RegA \* transcription regulators with the *Rhodobacter sphaeroides* *cbb*<sub>1</sub> Promoter-operator region [J]. J Biol Chem, 2000, 275(25): 19224-19230.
- [9] Gibson J L, Falcone D L, Tabita F R. Nucleotide sequence, transcriptional analysis, and expression of genes encoded within the form I CO<sub>2</sub> fixation operon of *Rhodobacter sphaeroides* [J]. J Biol Chem, 1991, 266 (22): 14646-14653.
- [10] Chen J H, Gibson J L, McCue L A, et al. Identification, expression, and deduced primary structure of transketolase and other enzymes encoded within the form II CO<sub>2</sub> fixation operon of *Rhodobacter sphaeroides* [J]. J Biol Chem, 1991, 266(30): 20447-20452.
- [11] Wang D, Zhang Y, Pohlmann E L, et al. The poor growth of *Rhodospirillum rubrum* mutants lacking RubisCO is due to the accumulation of ribulose-1,5-bisphosphate [J]. J Bacteriol, 2011, 193(13): 3293-3303.
- [12] Dangel A W, Tabita F R. Protein-protein interactions between CbbR and RegA(PrrA), transcriptional regulators of the *cbb* operons of *Rhodobacter sphaeroides* [J]. Mol Microbiol, 2009, 71(3): 717-729.
- [13] Tichi M A, Tabita F R. Metabolic signals that lead to control of CBB gene expression in *Rhodobacter capsulatus* [J]. J Bacteriol, 2002, 184(7): 1905-1915.
- [14] Dangel A W, Gibson J L, Janssen A P, et al. Residues that influence in vivo and in vitro CbbR function in *Rhodobacter sphaeroides* and identification of a specific region critical for co-inducer recognition [J]. Mol Microbiol, 2005, 57(5): 1397-1414.
- [15] Dubbs J M, Tabita F R. Interactions of the *cbb*<sub>II</sub> promoter-operator region with CbbR and RegA (PrrA) regulators indicate distinct mechanisms to control expression of the two *cbb* operons of *Rhodobacter sphaeroides* [J]. J Biol Chem, 2003, 278(18): 16443-16450.
- [16] Romagnoli S, Tabita F R. A novel three-protein two-component system provides a regulatory twist on an established circuit to modulate expression of the *cbbI* region of *Rhodopseudomonas palustris* CGA010 [J]. J Bacteriol, 2006, 188(8): 2780-2791.
- [17] Golecki J, Drews G, Buhler R. The size and number of intramembrane particles in cells of the photosynthetic bacterium *Rhodopseudomonas capsulata* studied by freeze-fracture electron microscopy [J]. Cytobiologie, 1979, 18(3): 381-389.
- [18] Naylor W T, Adlesee H A, Gibson D C L. The photosynthesis gene cluster of *Rhodobacter sphaeroides* [J]. Photosynthesis research, 1999, 62: 121-139.
- [19] 赵志平, 胡宗利, 梁岩, 等. 紫细菌光合机构及光合作用基因的表达调控 [J]. 微生物学通报, 2008, 35(5): 830-835.
- [20] 张世静, 曾焕泰, 陈惠年, 等. 光合细菌对小白鼠毒性测试及生殖生长观察 [J]. 福建师范大学学报: 自然科学版, 1998, 17(2): 75-81.
- [21] Graichen M E, Jones L H, Sharma B V, et al. Heterologous expression of correctly assembled methylamine dehydrogenase in *Rhodobacter sphaeroides* [J]. J Bacte-

- riol,1999,181(14):4216-4222.
- [22] Laible P D,Scott H N,Henry L,et al.Towards higher-throughput membrane protein production for structural genomics initiatives[J].J Struct Funct Genomics,2004,5(1-2):167-172.
- [23] Roy A, Shukla A K, Haase W, et al. Employing *Rhodobacter sphaeroides* to functionally express and purify human G protein-coupled receptors [J]. Biol Chem,2008,389(1):69-78.
- [24] Ind A C,Porter S L,Brown M T,et al.Inducible-expression plasmid for *Rhodobacter sphaeroides* and *Paracoccus denitrificans* [J]. Appl Environ Microbiol,2009,75(20):6613-6615.
- [25] Butzin N C,Owen H A,Collins M L.A new system for heterologous expression of membrane proteins: *Rhodospirillum rubrum*[J].Protein Expr Purif,2010,70 (1): 88-94.
- [26] Hu Z,Zhao Z,Pan Y,et al.A powerful hybrid *puc* operon promoter tightly regulated by both IPTG and low oxygen level[J].Biochemistry(Mosc),2010,75(4):519-512.
- [27] Zhao Z,Hu Z,Liang Y,et al.One-step purification of functional light-harvesting 2 complex from *Rhodobacter sphaeroides*[J].Protein Pept Lett,2010,17(4):444-448.
- [28] Choudhary M,Kaplan S.DNA sequence analysis of the photosynthesis region of *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1 [J].Nucleic Acids Res,2000,28(4):862-867.
- [29] Katzke N,Bergmann R,Jaeger K E,et al.Heterologous high-level gene expression in the photosynthetic bacterium *Rhodobacter capsulatus*[J].Methods Mol Biol,2012,824:251-269.
- [30] Kappler U,McEwan A G.A system for the heterologous expression of complex redox proteins in *Rhodobacter capsulatus*:characterisation of recombinant sulphite:cytochrome c oxidoreductase from *Starkeya novella*[J].FEBS Lett,2002,529(2-3):208-214.
- [31] Drepper T,Arvani S,Rosenau F,et al.High-level transcription of large gene regions:a novel T(7)RNA-polymerase-based system for expression of functional hydrogenases in the phototrophic bacterium *Rhodobacter capsulatus*[J].Biochem Soc Trans,2005,33(Pt 1):56-58.
- [32] Katzke N,Arvani S,Bergmann R,et al.A novel T7 RNA polymerase dependent expression system for high-level protein production in the phototrophic bacterium *Rhodobacter capsulatus*[J].Protein Expr Purif,2010,69(2):137-146.
- [33] 揭晶,赵越.光合细菌应用研究进展[J].广东药学院学报,2006,22(1):113-115.

## Research Progresses on Photosynthetic Bacteria

ZHAO Zhi-ping, NIE Xin, DING Jie, LI Zai-xin, ZHANG Zhi, XIE Wan-ru

(School of Chemical and Pharmaceutical Engineering, Sichuan University of Science & Engineering, Zigong 643000, China)

**Abstract:** Photosynthetic bacteria are widespread, safe and rich in protein and carotenoids, and thus widely-used. So far molecular biology researches of photosynthetic bacteria have been performed over 40 years in wide research fields and a large number of research findings are obtained in carbon fixation and protein expression system. The present review describes the research progresses of photosynthetic bacteria in the mechanisms on carbon fixation by *cbb* operon and novel protein expression system. It puts forward the future research focus and supplies new insights into the comprehensive development and application of photosynthetic bacteria.

**Key words:** photosynthetic bacteria; carbon fixation; CbbR transcription protein; expression system