目　　录

前言……（ i ）
国际光合作用研究近况……沈允钢　施教耐　周佩珍　戴云玲（ 1 ）
类囊体的静电特性与结构功能的关系……曹华顺（ 8 ）
光系统 I、光系统 II 以及集光色素复合物的研究……
……戴云玲　匡廷云　储钟稀　郝迺斌　李桐柱　张正东　许春辉　娄世庆（ 15 ）
光系统 II 有关蛋白质功能的初步探讨……周佩珍　李良璧　张正东　马桂芝（ 30 ）
小麦叶绿体膜的发育……林世青　张其德　娄世庆　唐崇钦　左宝玉　匡廷云（ 40 ）
叶绿体光合磷酸化系统结构和功能的研究……李淑俊　王国强（ 54 ）
叶绿素 a 的电子跃迁谱及其光合作用的模拟研究……
……唐树延　金长清　杨善元　陈连春　孟继武　金昌根（ 74 ）
光合作用原初过程机理的模型体系研究……郭础　张兴康（ 83 ）
铁氧化还原蛋白-循环光合磷酸化的电子传递途径和能量保存……
……沈巩棣　钱露萍　叶济宇（ 99 ）
光合磷酸化与电子传递的偶联机理及其调节控制……
……沈允钢　李有则　黄卓辉　卫　瑾　魏家绵　徐春和　冯　愈（109）
1,5-二磷酸核酮糖羧化酶的光活化……吴光耀（121）
C_4 植物磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶调节特性的研究……施教耐　吴敏贤（129）
光合作用及其产物的转化、积累与输出……
……夏叔芳　沈允钢　李德耀　张振清　许大全（146）
光呼吸与光合碳代谢的关系……高煜珠（160）
光合、固氮和氢代谢在满江红-鱼腥藻共生体中的整合……施定基　汤佩松（172）
荚膜红假单胞菌（*Rhodopseudomonas capsulata*）的光合、固氮与放氢……宋鸿遇（194）
海藻光合作用和进化……曾呈奎　周百成（202）

需要全本请访问 www.ertongbook.com

国际光合作用研究近况

沈允钢　　施教耐　　周佩珍　戴云玲
（中国科学院上海植物生理研究所）　（中国科学院植物研究所）

1 引　　言

1980年9月在希腊召开了第五届国际光合作用会议，我国王天铎同志出席了此次会议。这是光合作用研究的一次国际盛会，虽然它的内容偏重机理研究，但也包含了其他方面的一些探讨[1]。1983年8月将在比利时举行第六届国际光合作用会议，已发出了第一轮通知，从所列项目来看，其范围和第五届类似，但对光合作用应用研究似更为重视。这两届会议的专题讨论题目如下：

第五届国际光合作用会议专题讨论题目

（1）光物理过程
（2）原初光化学反应
（3）生物力能学与电子传递：光系统II的供体与受体部位
（4）生物力能学与电子传递：中间成员
（5）生物力能学与电子传递：光合磷酸化偶联因子的结构功能
（6）生物力能学与电子传递：膜的能化
（7）光合膜的结构与分子组成
（8）色素蛋白复合体
（9）光合碳同化与调节作用(三次)
(10) 光合机构与生态适应
(11) 叶绿体发育：各种组成的生物合成及装配
(12) 叶绿体发育：叶绿体发育的控制
(13) 真核、原核光合微生物的发育与分化

第六届国际光合作用会议专题讨论题目(暂定)

（1）激发能传递;天线复合体
（2）作用中心;原初反应
（3）氧释放
（4）次级电子传递(植物的)
（5）次级电子传递(细菌的)
（6）膜电位、离子运转和氢离子梯度

（7）偶联因子，腺三磷酶
（8）碳代谢与调节
（9）光合膜的分子结构（包括动态、满溢及垛叠及磷酸化等）
（10）光合机构的发育
（11）分子遗传，基因组表达
（12）光合作用与作物生产
（13）光合模型，太阳能转化，生物量
（14）环境关系
（15）光合作用与逆境

1981年8月在澳大利亚召开的第十三届国际植物学会议中，光合作用的讨论是以分子植物学及代谢植物学的重要内容，在环境植物学、海水与淡水植物学及应用植物学等专题内也有不少与光合作用有关的论文[2]。

分析这些会议的情况，可以看到，光合作用研究在继续深入探讨复杂的反应步骤的同时，正着重注意叶绿体中的膜和一些蛋白复合体的结构与功能及各种水平的调节控制。关于叶绿体遗传和发育、光合作用演化、光合作用联系食物、能源、环境、固氮等问题的研究也在加强。

才出版的第三版《光合作用》（D. O. Hall 等，1981；第二版中译本已出版，第三版在排印中）中[3]，对目前正在大力研究的光合作用问题所归纳的13个方面也反映了上述趋势，现摘载如下：

（1）叶绿体、原生质体和细胞的其他部分　由于分离技术的改善，现在有很多工作是在利用某些制剂研究叶绿体与细胞中其他部分的关系，探讨底物、代谢产物、离子和气体进出细胞和叶绿体的特性。

（2）光在调节光合作用中的作用　这是当今研究很活跃的一个方面。二氧化碳固定途径中的许多酶（包括辅酶II磷酸甘油醛脱氢酶、果糖-1，6-二磷酸酶、景天糖-1，7-二磷酸酶、核酮糖-1，5-二磷酸羧化酶、磷酸核酮糖激酶、丙酮酸磷酸双激酶、苹果酸脱氢酶等）都受光的调节。已经提出了好几种光活化这些酶的机理，如间质中的pH及Mg^{++}浓度的增加、氧化还原电位的变化、一些蛋白质因子及效应剂的参与等。间质中高含量的抗坏血酸及谷胱甘肽的氧化还原变化也可能有作用。

（3）淀粉和蔗糖合成　叶绿体和细胞质间代谢产物的运转会影响光合作用的特性和速度。研究细胞中淀粉和蔗糖合成的控制及蔗糖从细胞和叶片的输出，对进一步了解整个植物的光合作用及生产力是很重要的。

（4）“次级”反应　固氮、硝酸盐及硫酸盐的还原、蛋白质合成及许多其他反应都依赖于光合作用所提供的能量（腺三磷、还原的铁氧化还原蛋白及还原辅酶II）。这些反应的重要性不亚于二氧化碳固定，并且对整个植物的光合作用是必需的，光合作用这些反应的控制和整合还知道得很少。

（5）整体植物研究和生物生产力　分析为人类提供食物、燃料及其他产物需要的生产力时，了解温度、水分、盐碱等逆境对整体植物光合作用效率的影响是很重要的。环境污染对植物的影响最初常常表现在降低植物光合作用的能力。

（6）叶绿体结构　叶绿体被膜究竟有什么结构和酶活性使它能执行特殊的功能，这

是现在大量研究的对象。关于类囊体膜的分子结构，即蛋白质和脂质物质的定向排列、色素蛋白复合体的组成及分布等，人们正逐渐有所了解（图 1）。对于类囊体膜垛叠成基粒的机理和这一现象的生化意义还知道得很少。至于光系统 I 和 II 颗粒在基粒膜和间质膜间的相对分配看来和基粒垛叠有某种关系。

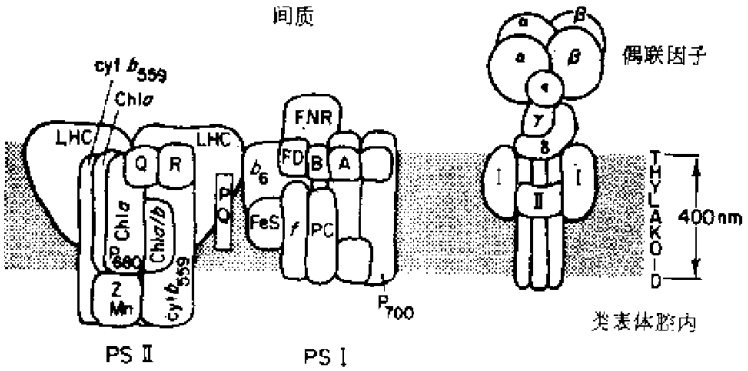


图 1　根据现有知识推测叶绿体膜中各种多肽排列的图解

（7）叶绿体起源和发育　有些绝对光自养生物如蓝柱藻（*Cyanophora*）中的共生藻是否为蓝藻和叶绿体之间进化链环中的现代代表？关于蓝藻和真核生物叶绿体间的紧密相似性的支持证据越来越多。叶绿体各种组份的生物合成及装配是另一个活跃的研究领域。哪些组份的合成是由叶绿体基因组控制，而哪一些是由核基因组控制的？哪些在细胞质中合成的组份如何输入并装配于叶绿体膜中的？在暗中生长的植物或藻类中的前质体在见光时，怎样分化成为正常质体和类囊体的？

（8）遗传　我们对叶绿体脱氧核糖核酸、叶绿体蛋白的合成部位及运输、蛋白质合成的调节等了解得越来越多，这有助于在将来开辟操纵叶绿体中光合反应的可能性。

（9）非循环及循环光合磷酸化的电子传递顺序　光系统 II 与放氧有关的反应、原初电子受体、作用中心的组成等还知道得很少。各组份在膜中的定向排列是很重要的而且是很多研究的对象。光系统 II 和 I 之间巨大的质体醌库的作用是引人寻味的。

（10）离子的运输　叶绿体"泵动"许多阳离子（如 Ca^{2+}、Na^+、K^+）和阴离子（如 PO_4^{3-}、Cl^-）是细胞中离子转移和贮存的重要组成部分，其中的机理还不大知道。此外，光诱导 Mg^{2+} 及 H^+ 透过类囊体膜的运动牵涉到 CO_2 固定的调节和膜本身的表面电荷，关于这些离子运动的作用理解得还很不够。

（11）腺三磷形成机理　质子泵和电场梯度与腺三磷形成的关系正在利用亚叶绿体膜颗粒、抗体、藻的突变种、抑制剂和解联剂等活跃地进行研究。腺三磷形成的部位还不是很明确。光合磷酸化的准量关系仍然未能肯定，ATP/2e 的比例有 1.0、1.33 或 2.0 三种意见，其确切的数值与同化一个分子 CO_2 的量子需要量有关。偶联因子的结构及五种不同亚单位的性质将逐渐地搞清楚。

（12）光系统 II 的放氧反应　这光合作用的关键反应仍是重大的奥秘。一个光系统 II 的蛋白复合体被分离了出来，当它在脂质体中与残缺膜重组时可恢复放氧反应。锰的作用仍不清楚，特别是已知至少有两个锰库。光吸收、S 状态的氧化、质子的排出和氧的释放的顺序仍不清楚。光系统 II 组份在膜中的定向排列逐渐有所了解，氧和质子是在类

囊体膜内侧释放的。

（13）模拟光合作用　光化学家和光生物学家在活跃地寻找能利用太阳能分解水的人工系统。脂质体作成的合成膜已可装上捕捉光能和进行电子传递的色素、蛋白质及其他催化物。有些锰化合物已合成出来，正在研究它们是否适于催化水的分解。最近，制备了许多含锰及(或)钛的半导体催化剂，它们在光下可以从水中释放氧气。人们正在研究可用光还原二氧化碳成甲酸或甲醇的人工系统。在叶绿体膜系统中的铁氧化还原蛋白当与氢酶或铂结合时，可被光还原并从水中产生氢气。

虽然这样的归纳难免有顾此失彼，不够确切的地方，可是终究能大体反映光合作用研究的动态和趋势。现在再对近几年光合作用研究中一些比较引人注目的工作简单地作些叙述。

2　光能吸收、传递与光化学反应

关于光能吸收、传递问题，自从七十年代分离出光系统 I 蛋白复合体、光系统 II 蛋白复合体及集光色素蛋白复合体三大类颗粒以来，人们进行了大量研究。澳大利亚的 CSIRO 植物工业系的 J. M. Anderson 等[2] 最近作了较有系统的比较，认为所有植物光合机构中均有光系统 I 和 II 的蛋白复合体，而集光色素蛋白复合体则在不同植物中差异很大，在红藻及蓝藻中是藻胆蛋白，在杂色藻中是叶绿素 c_1 和 c_2 及墨角藻黄质或多甲藻黄素（peridinin）的蛋白复合体，而在原绿藻、绿藻及高等植物中则为含叶绿素 a 和 b 的蛋白复合体。在后一类植物中的类囊体有暴露于间质的及垛叠的区分。他们发现，垛叠部分的类囊体中无光系统 I 复合体，只含光系统 II 复合体及集光色素复合体，而暴露于间质的类囊体含光系统 I 复合体。这对光合作用能量转化的结构和功能的认识有很大的影响，许多实验室在进一步探讨。

英国沃威克（Warwick）大学的 Bennett 等对集光叶绿素蛋白复合体吸收的光能分配给光系统 I 和 II 的协调问题提供了新的资料。它可被磷酸化和再被去磷酸化，在被磷酸化时光能分配给光系统 I 的数量增加，而催化此磷酸化的蛋白质激酶的活性受电子传递体质体醌的还原程度所调节。光系统 II 的反应使质体醌还原，而还原的质体醌可活化此激酶使集光色素蛋白复合体暴露在膜表面的部分磷酸化，从而有利于光能传递给光系统 I。这样，在两个光系统间的能量分配上，有了一个使之趋向平衡的反馈机理。

当光能传到作用中心后可引起光化学反应。人们对光合细菌的作用中心及光化学反应已研究得比较清楚。已经分离到纯化的作用中心，它是由四个细菌叶绿素和两个去镁细菌叶绿素组成，这对原初反应的研究有巨大推动作用。植物的看来也有许多共同之处。美国加州大学的 Sauer 在第五届国际光合作用会议上对作用中心的反应扼要归结如下：

（1）任何天线色素吸收的光能，以单线激发态在几微微秒（ps）内传到了作用中心，一般效率很高。未传到作用中心的即变成萤光或热能耗散。

（2）达到开放的作用中心的激发能，使作用中心作为原初电子供体的叶绿素或细菌叶绿素处于激发单线态 $^1P^*$。

（3）于是在 5 微微秒内发生电荷分离，$^1P^*_{A_1} \rightarrow {}^1(P^+A_1^-)$（$A_1$ 表示原初电子受体），其中的电子旋转开始是反平行的，与其单线态前体中一样（此阶段的逆转会回到基态或单

需要全本请访问 www.ertongbook.com

线激发态 $^1P^*$，这可导致作用中心的萤光)。

(4) 量子力学的混合使三重线态性质的出现 $^1(P^+A_1^-)\longleftrightarrow{}^3(P^+A_1^-)$，电子旋转失去原有相关。电子旋转极化发生(此阶段逆转可发生作用中心三重线态 $^3P^*$，可用光谱或用顺磁共振的特征极化图象测得)。

(5) 电子传递与次级受体，$P^+A_1^-A_2\longrightarrow P^+A_1A_2^-$，在约 200 微微秒内进行，此时配对中基团的相互作用减弱，但仍可测得(此时逆反应较少，因距离及能障较大，如发生逆转，则为延迟萤光)。

(6) 次级电子供体、受体完成电荷分离，成为 $D_m^+\cdots D_2D_1PA_1A_2\cdots A_n^-$ (D、A 分别为电子供体、受体，右下角数字代表顺序)，光能稳定成贮存化学势。以下列形式用于细胞生化，如氧化还原物质、膜内外电场、离子梯度等。

3 电子传递和光合磷酸化

作用中心进行的光化学反应所引起的电荷分离，经过电子传递[即上述过程的(6)]和光合磷酸化使它变成了较稳定的化学能，携带在还原辅酶 II 和腺三磷上。

关于电子传递途径，现在最流行的看法仍是将两种光化学反应串联起来的电子传递链——Z 方案(图 2)[3]。但美国加州大学的 Arnon 等又提出了新的看法[1]。他们观察到，

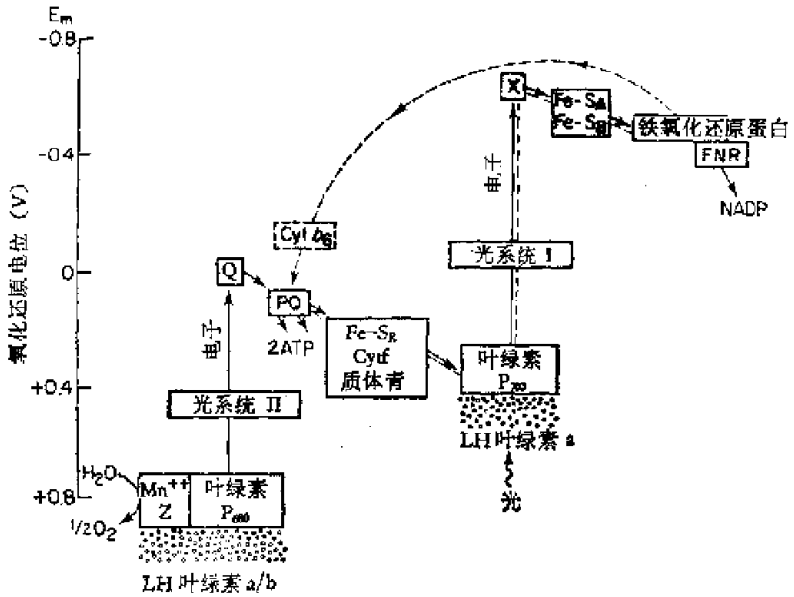


图 2 流行的光合电子传递图解 (Hall 等，1981)[3]

有解联剂存在时，即使用二溴百里香醌等抑制质体醌运转，叶绿体在光下仍能还原辅酶 II，因此他们认为光系统 II 和光系统 I 不是如流行概念中所述的那样串联着，而基本上是彼此独立的。在使水氧化和辅酶 II 还原的光合电子传递途径中有光系统 II 进行两个光反应，一个使电子从水由膜中传至膜外的铁氧化还原蛋白再交与辅酶 II，另一个引起包括质体醌在内的一串循环氧化还原反应，使伴随水氧化而产生在膜中的氢离子输入膜腔内可用于磷酸化。至于光系统 I 的光反应的作用则是引起另一串包括质体醌和铁氧化还

原蛋白在内的循环氧化还原反应，使氢离子由膜外传至膜内可用于磷酸化（图 3）[3]。这

可能以两个分子量各为29,000的多肽组成二聚体起作用，它的与底物结合的部位含赖氨酸，可能还含精氨酸。澳大利亚 Monazh 大学的 Canny 等观察到一个引人注目的现象，他们发现小麦叶片中刚刚被同化的放射性碳化合物(主要是蔗糖)集中在细胞核中，其浓度为叶绿体的20倍，他们认为细胞核在光合产物运输中可能起着重要作用。

参 考 文 献

[1] Fifth International Congress on Photosynthesis Abstract, 1980: Greece.

[2] XIII. International Botanical Congress Abstracts, 1981: Australia.

[3] Hall, D. O., and K. K. Rao, 1981: Photosyunthesis. (3rl ed.), Edward Arnold.

[4] Thomas, H., and H. Maugh, A New Light on Photosynthesis, 1981: *Science*, **213**(4511): 994—996.

[5] Williams, R. J. P., 1981: *TIBS*, **6**(10).

[6] Green, D. E., 1981: *PNAS*, **78**(4) 2240—2243.

类囊体的静电特性与结构功能的关系

曹 华 顺
（英国温室植物研究所）

叶绿体的类囊体的一个突出的特征，除了膜的高色素的本质外，是由间质片层连接的类囊体垛叠的外貌。这或许与它的高色素有关。这样的结构使它具有一个高的表面积与体积的比值。本文略述这样表面的一个方面——即它的静电特性与类囊体结构和垛叠形成的关系。关于这个问题 Barber（1980）已发表了一个详细的评论。

1 膜上的非扩散电荷

类囊体膜中的蛋白复合体和某些脂质是这些膜上全部负电荷的来源。这些电荷被看作是不扩散的，即它们不能在溶液主体和膜之间自由扩散，虽然我们将看到它们在植物膜中有横向地扩散。已经作过膜表面单位面积的负电荷（σ）的估计。根据粒子电泳测定往往产生较低的 σ 值，即在 $-0.01cm^{-2}$ 范围内[Mercer 等，1955；Nakatani（中谷）等，1978]。荧光探测剂如 9-氨基吖啶给出 σ 值在 -0.01—$0.03cm^{-2}$ 范围内 [Chow（曹华顺）和 Barber，1980]。人们必须记住在一个膜表面上的电荷分布可能是不均匀的。事实上，已经估计得到的局部的表面电荷强度在光系统 II 供体侧附近是 $-0.034cm^{-2}$，近光系统 II 受体侧是 $-0.021cm^{-2}$（Yerkes 和 Babcock 1981），在光系统 I 受体侧是 $-0.015cm^{-2}$ [Itoh（伊藤），1979]。

2 扩散的电双层

图 1 描述了沉浸在一个电解质的介质中一个负电荷的膜表面。相反的离子（阳离子）趋向于在膜表面附近积聚，而相同的离子（阴离子）却与表面相斥。在膜表面的电位（ϕ_0）是负的，并随与膜表面的距离增加而趋向零。事实上，一个特定的离子种类在任意点上的浓度将按照 $C = C_\infty \exp(-ZF\phi/RT)$ 公式而随局部电位（ϕ）变化，这里 C_∞ 是在溶液主体中的浓度，Z、F、R、T 分别是价数、法拉第常数、气体常数和绝对温度。在这个关系中重要的是价数而不是离子的化学特性。这关系也适用于质子。假如膜上非扩散电荷是可以被质子化的，那末在膜表面将发生电荷基团和质子浓度之间的酸碱平衡。

当沉浸在一种离子介质中的两个带负电荷膜表面足够接近时，它们的双层将相互作用。在这相干介质中离子分布是这样的，在渗透压高的区域中，两个膜有被推开的趋势。下面我们将考虑表面电位，可移动离子的表面浓度和负电荷膜间的静电排斥或在单个膜中负电荷蛋白复合体间的静电排斥。

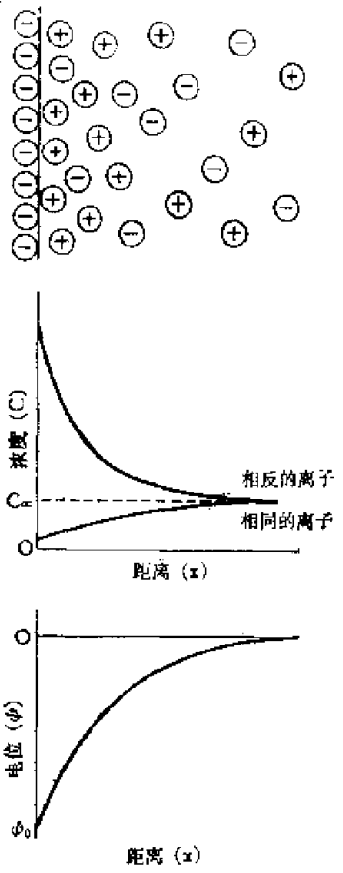


图 1　扩散电双层的模式图

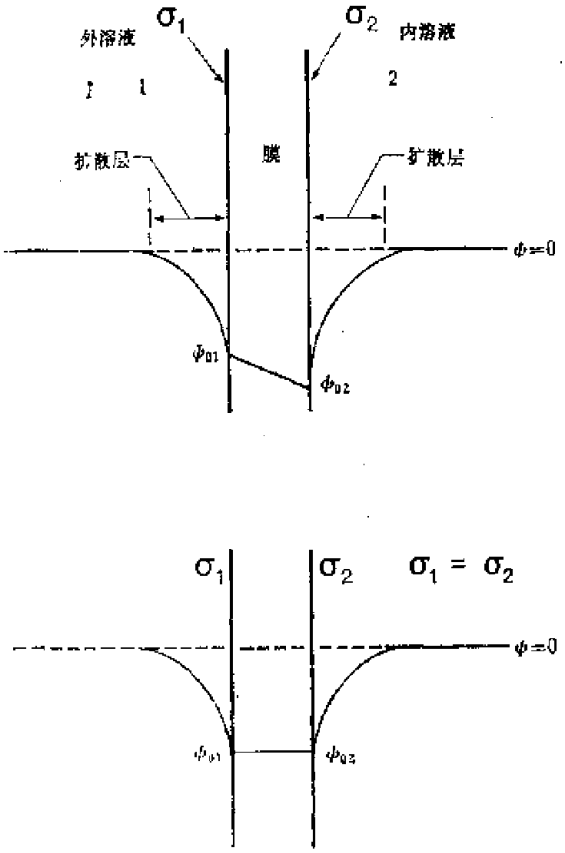


图 2　通过类囊体膜的电位剖面图

3 表 面 电 位

靠近一个负电荷膜的表面电位是负的。它的大小不是常数，而随着膜表面的单位面积上非扩散电荷(σ)和介质中的离子组成而变化。一般说来，σ 在一个膜的两侧是不一样的。就类囊体来说，有人认为膜内表面每单位面积比外表面有更负的电荷（图 2；Duniec 和 Thorne, 1979)。这和最近对内外反转的和正常的类囊体的电泳迁移率的测定是一致的（R. Mansfield，私人通讯)。因此，在黑暗条件下，ϕ_0 在类囊体内表面上较在外表面上更负些（图 2，上)。当光诱导电子从位于内侧的一个供体传递到位于外表面的一个受体时，这个差别可以有助于在反应中心稳定电荷分离。Yerkes 和 Babcock（1981）估计这个电位梯度(电场)可以减慢有害的电荷再结合的速率一倍。

由于光下质子泵入类囊体腔内的结果，内表面的 σ 值因负电荷基团的质子化而降低了。所以类囊体腔内的平均电位 (ϕ_0) 变成负得较少，造成可移动的离子再分布而满足一个光下的新的平衡。当考虑到腔内各种离子电的平衡，唐南 (Donnan) 渗透平衡和酸碱平衡时，可预测到光诱导的可移动离子再分布的数值。这与实验结果相当一致 (Chow 等，1976)。

必须提到，变更一个膜的两表面电位中的一个或另一个将会改变它们之间的差值，因而改变了膜内的电场。这个常常是用酸碱转变或快速加盐而获得的。这可引起一个膜的

两面表面电荷之间差异的短暂变化。

4 可移动离子的表面浓度

对于发生在膜表面的光合作用反应，反应速率可依赖于近膜表面的带电荷的底物浓度，而它又决定于 ϕ_{00}。一个例子就是用铁氰化物氧化 P_{700} [Itoh (伊藤), 1979]。如果外加氯化钾使 ϕ_0 负得较少，在反应位置上铁氰化物的浓度将增加而产生一个快的反应速率(图 3)。另一些例子是还原型的铁氧化还原蛋白的氧化作用 (Olsen 和 Cox, 1980)，在光系统 II 氧化侧用抗坏血酸盐还原 Z^+ 的作用 (Yerkes 和 Babcock, 1981) 和在光系统 II 还原侧用铁氰化合物氧化 $\bar{Q}$ 的作用 (Itoh, 1979)。离子载体对于非专一离子的存在也可以是敏感的。例如 K^+/H^+ 交换者——尼日尼亚菌素的有效程度随着完整叶绿体间质中的镁离子浓度而不同，因为镁离子使 ϕ_0 负得较少，导致在与 H^+ 交换的表面上产生一个低的钾离子浓度梯度 (Ben-Hayyim 和 Kraus, 1980)。

随介质中的离子组成而定，表面 pH 一般不同于溶液主体中的 pH。发生在膜表面的某些反应可以依赖于局部的 pH 或反应物的质子化程度。例如，蛋白质修饰剂醋酸酐与膜蛋白的某些未质子化的氨基团作用。已经发现垛叠的类囊体比未垛叠的类囊体反应进行得更迅速 (Prochaska 和 Dilley, 1978)。这可被解释如下：外加氯化镁到垛叠的类囊体致使 ϕ_0 负得较少，同时相应地增加了表面 pH 和氨基团的去质子化，因此与醋酸酐有一

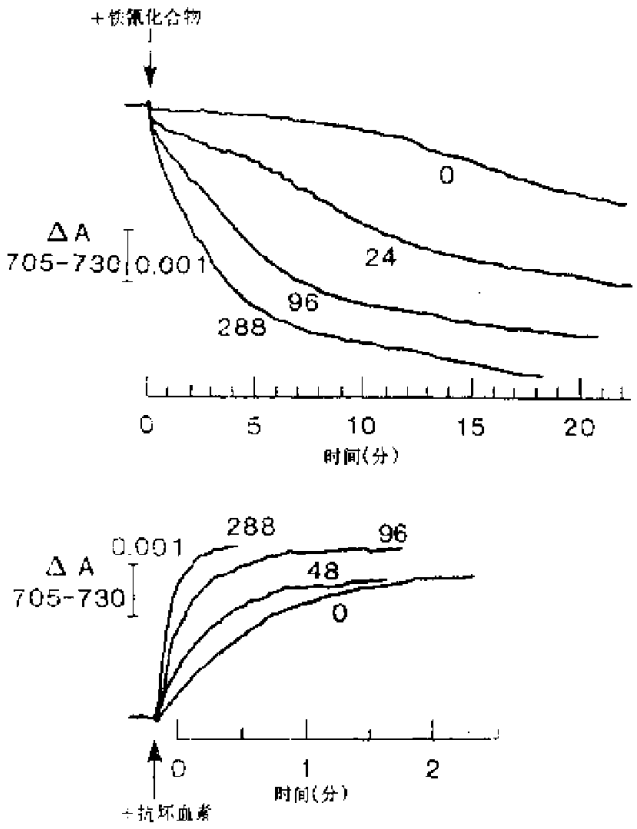


图 3 在所示的各种浓度的氯化钾时类囊体中用铁氰化合物氧化 P_{700} (上) 和用抗坏血酸还原 P_{700} (下) 在氯化钾浓度高时反应进行快[摘自 Itoh (伊藤), 1979]

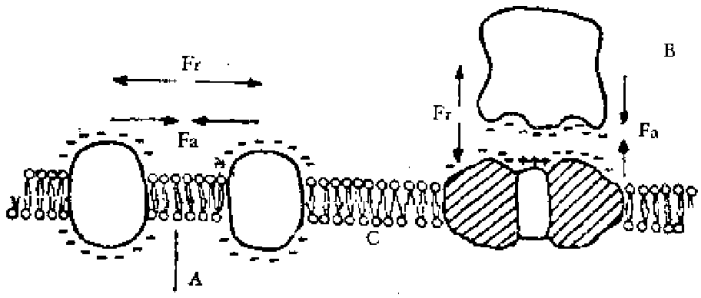
需要全本请访问 www.ertongbook.com

个高的反应速率。顺便需注意到上面的乙酰作用反应增加 σ 的数值，因为反应后的氨基基团在生理 pH 下不易被质子化。

5 静电排斥和范德瓦耳斯吸引之间的相互作用

两个负电荷表面之间的净力决定于静电排斥和范德瓦耳斯 (van der Waals) 吸引(图4)。当 σ 是常数时，静电排斥决定于悬浮介质的离子组成。范德瓦耳斯吸引起源于分子的电子云起伏而在所有原子和分子之间起作用。它对介质的离子组成是相对地不敏感。两个力之间相互作用的一个例子是偶联因子 CF_1 对 CF_0 的吸附作用和解吸附作用。CF_1 对 CF_0 的吸附作用似乎发生在吸引超过排斥，例如有降低静电排斥的非专一的盐存在的时候 (Talfer 等，1980)。当盐水平被降低时，排斥占主导，CF_1 被解离而导致类囊体的解联。

看来，排斥和吸引的力也在一个类囊体膜中的蛋白复合体之间作用。可能复合体的大小决定吸力的强度，复合体上负电荷决定在一个特定的离子介质中的排斥程度。让我



A. 未打乱的脂质双层； B. 外在的蛋白质(如 CF_1) C. 结合的蛋白质 (如叶绿素蛋白、CF_0、电子传递成分)

图 4 结合起来的膜蛋白之间和外在的蛋白质与膜表面之间相互作用的可能力的示意图(摘自 Barber，1980)

Fr. 是静电斥力；Fa. 是范德瓦耳斯吸力。
改变离子条件将发生 Fr 改变。也可以导致改变各种蛋白质之间的空间分隔

们考虑一下，在类囊体膜中的光系统 II/集光复合体和光系统 I 复合体。这两种不同类型的复合体可能有不同的大小和 σ 值 (见图 5)。鉴于它们能够在一个流动膜的平面中扩散，它们的相互混合程度就可能依赖于光系统 II 与光系统 II、光系统 I 与光系统 I、光系统 I 和光系统 II 复合物之间的净力。因此将有可能用改变静电排斥 (如改变介质中的离子成分)去改变它们相互混合的程度。外加盐如氯化镁 (好的静电屏蔽) 可变更蛋白质与蛋白质的相互作用而使光系统 II 与光系统 I 在一膜的平面中分离上。事实上，这已在冰冻蚀刻的电子显微镜中被发现 (Arntzen，1978)。当光系统 II 和光系统 I 是随机地相互混合时，在一个类囊体膜平面中它们之间的平均距离是小的，因而有利于激发能从光系统 II 向光系统 I 满溢(伴随着光系统 II 发出的荧光降低)。这种情况发生于当(例如)介质中含有少量 mM 毫克分子的氯化钾而不含氯化镁，即使悬浮液中叶绿体不垛叠的时候。事实上，在类囊体垛叠的程度，光系统 II 发出的萤光产额和计算所得的膜间静电排斥之间常存在着一个好的相关 (图 6；Rubin 等，1981)。

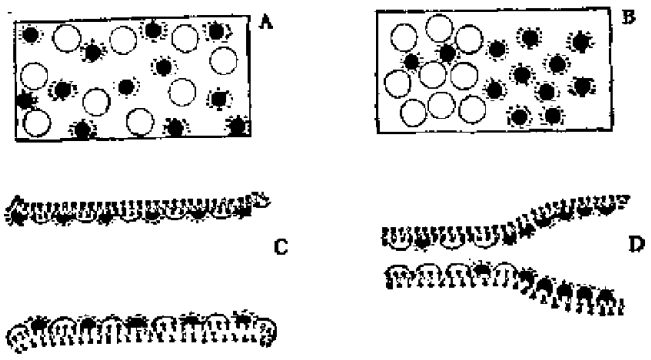


图 5　用阳离子改变静电屏蔽诱导膜垛叠和蛋白复合体横扩散的一个简单模型

差的电静屏蔽　　好的静电屏蔽

A. 低荧光，好的满溢　　B. 高荧光，差的满溢；

C. 未垛叠；　　D. 基粒和间质片层。

白的粒子表示一个集光叶绿素 a/b-光系统 II 复合体的暴露部分，黑粒子是光系统 I-叶绿素 a-集光蛋白复合体的表面，白的粒子是相对地粗大，带有少量的负电荷和在室温下有高的叶绿素 a 荧光，此时黑的粒子被负充电和在室温下有低的叶绿素荧光(这就是荧光淬灭)(摘自 Barber，1980)

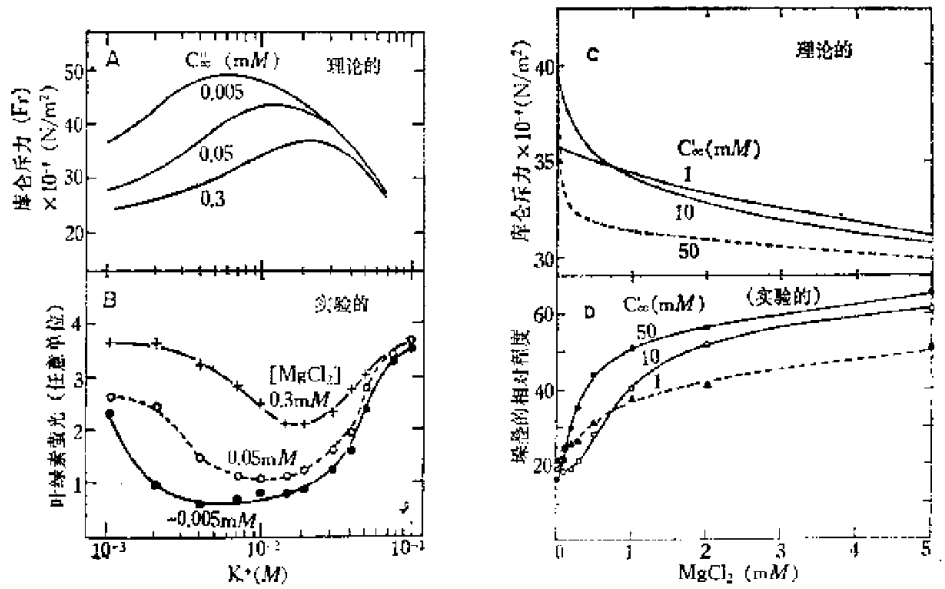
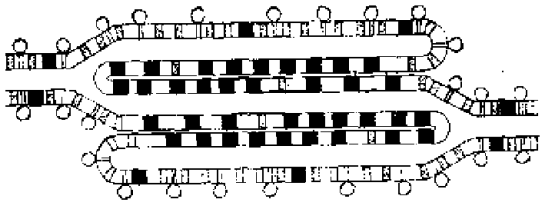


图 6　在各种离子条件下计算的静电斥力和叶绿素荧光及垛叠的相对程度之相互关系

(A) 和 (B) 是在各种浓度的氯化镁中，以氯化钾的浓度作用而计算的斥力和叶绿素荧光比较。垛叠相对程度相似但未出示；(C) 和 (D) 是在各种浓度的氯化钾中，以氯化镁的浓度作用而计算的斥力和叶绿素荧光比较，叶绿素荧光相似，但未出示(摘自 Rubin，1981)

既然蛋白复合体在流动的类囊体膜中扩散是可能的，我们就不必期待在一个类囊体膜的特定的区域内光系统 I 和光系统 II 是固定以 1:1 的比值相联系。事实上，一般已知道基粒堆的分隔膜是富含光系统 II/集光复合体的，相对地具有很少的光系统 I 中心。一个最近的研究认为在分隔膜中几乎没有任何的光系统 I 中心 (Andersson 和 Anderson 1980; Anderson，1981；图 7)。在两个光系统之间如此一个大空间的分隔，假如证明正确的话，将使得有必要去重新考虑 Z 方案上的概念。两个空间上分隔的光系统之间的电子是怎样传递的？有如此安排的生理上的好处是什么？质体醌是否能足够快速扩散而在光系统间



▩ 光系统 I 复合体； ⚲ 偶联因子 ■ 光系统 II 复合体和集光复合体

图 7 设想的在含基粒的叶绿体中，光系统 I 和光系统 II 复合体及相联的集光叶绿素 a/b-蛋白复合体的区域化作用。注意在分隔膜中极少数的光系统 I 复合体(摘自 Anderson, 1981)

穿梭传递电子和温度是怎样影响它的扩散速率的？质体醌的还原氧化的动力学如何随着类囊体垛叠程度而变的？为什么阴生植物在它们的叶绿体中发育大的基粒堆叠？激发能在活体中从光系统 II 向光系统 I 的满溢是怎样调节到使两个光系统都获得最适的激发的？回答这些使人感兴趣的问题可以有助于改善在光反应受限制条件下植物中的光合作用。

（魏家绵译；沈允钢校）

参 考 文 献

[1] Anderson, J. M., 1981: Consequences of spatial separation of photosystem 1 and 2 in thylakoid membranes of higher plant chloroplasts. *FEBS Letters*, **124**: 1—10.

[2] Andersson, B. and Anderson, J. M., 1980: Lateral heterogeneity in the distribution of chlorophyll-protein complexes of the thylakoid membranes of spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta*, **593**: 427—440.

[3] Arntzen, C. J., 1978: in Current Topics in Bioenergetics (Sanadi, D. R. and Vernon, L. P. eds.) vol. 8, pp. 111—160, Academic Press, New York.

[4] Barber, J., 1980: Membrane surface charges and potentials in relation to photosynthesis. *Biochim. Biophys. Acta*, **594**: 253—308.

[5] Ben-Hayyim, G. and Krause, G. H.,1980: Transport of mono- and divalent cations across chloroplast membranes mediated by the ionophore A23187. *Arch. Biochem. Biophys.*, **202**: 546—557.

[6] Chow, W. S. (曹华顺) and Barber, J., 1980: Salt-dependent changes of 9-aminoacridine fluorescence as a measure of charge densities of membrane surfaces. *J. Biochem. Biophys. Methods*, **3**: 173—185.

[7] Chow, W. S., (曹华顺) Wagner, G. and Hope, A. B., 1976: Light-dependent redistribution of ions in isolated spinach chloroplasts. *Aust. J. Plant Physiol.*, **3**: 853—861.

[8] Duniec, J. T. and Thorne, S. W., 1979: An explanation of the proton uptake of chloroplast membranes in terms of asymmetry of the surface charges. *FEBS Letters*, **105**: 1—4.

[9] Itoh, (伊藤) S., 1979: Surface potential and reaction of the membrane-bound electron transfer components. II. Integrity of the chloroplast membrane and reaction of P-700. *Biochim. Biophys. Acta*, **548**: 596—607.

[10] Mercer, F. V., Hodge, A. J., Hope, A. B. and McLean, J. D., 1955: The structure and swelling properties of *Nitella* chloroplasts. *Aust. J. Biol. Sci.*, **8**: 1—18.

[11] Nakatani (中谷), H. Y., Barber, J. and Forrester, J. A., 1978: Surface charges on chloroplast membranes as studied by particle electrophoresis. *Biochim. Biophys. Acta*, **504**: 215—225.

[12] Olsen, L. F. and Cox, R. P., 1980: Effects of cations on ferrodoxin-dependent reactions in chloroplasts. *Photobiochem. Photobiophys.*, **1**: 147—153.

[13] Prochaska, L. J. and Dilley, R. A., 1978: Chloroplast membrane conformational changes measured by chemical modification. *Arch. Biochem. Biophys.*, **187**: 61—71.

[14] Rubin, B. T., Chow, W. S. and Barber, J., 1981: Experimental and theoretical considerations of mechanisms controlling cation effects on thylakoid membrane stacking and chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, **634**: 174—190.

[15] Telfer, A., Barber, J. and Jagendorf, A. T., 1980: Electrostatic control of chloroplast coupling factor binding to thylakoid membranes as indicated by cation effects on electron transport and reconstitution of photophosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta*, **591**: 331—345.

[16] Yerkes, C. T. and Babcock, G. T., 1981: Surface charge asymmetry and a specific calcium ion effect in chloroplast photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta*, **634**: 19—29.

光系统 I、光系统 II 以及集光色素复合物的研究*

戴云玲　匡廷云　储钟稀　郝通斌
李桐柱　张正东　许春辉　娄世庆
（中国科学院植物研究所光合作用研究室）

1 引　言

植物的光合器是由在结构上、功能上都迥然不同的三部分——光系统 I (PSI)、光系统 II (PSII) 和集光色素列阵——组成的。这每一部分可析为一种以上的色素-蛋白质复合物[1,2,3]。为了更好地阐明光合作用中能量转换的机理，以及为光合作用原初反应研究创造条件，分离和鉴定这些复合物并进行深入的研究是非常必要的。

一种常用的分离植物色素蛋白质复合物的方法是将叶绿体膜的去垢剂 SDS（十二烷基硫酸钠）提取物经聚丙烯酰胺凝胶电泳进行分离。这方法简称为 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳 (SDS-PAGE)。最早用这技术于叶绿体膜的是 Ogawa（小川）等人。他们在 1966 年用 SDS-PAGE 从菠菜叶绿体膜分离出三条含叶绿素的带来[4]。10 年以来有不少人进行这方面工作，但也只分离出这三条带。经鉴定这三条带是：CPI-P700 · Chla · 蛋白质复合物；CPII-集光 Chl a/*b* · 蛋白质复合物 (LHCP)；CPIII-与 SDS 结合的游离色素[5]。近来，Wessels、Anderson、Thornber 等实验室改进了 SDS-PAGE 技术[6]，对叶绿素-蛋白质复合物的分离有了较大推进，分离的带增多了，游离色素的量减少了。如 Anderson 等人[7] 1978 年从菠菜叶绿体膜分离出了 6 条叶绿素-蛋白质复合物带，游离色素的量减少到占总叶绿素的百分之十几（原先占 1/2 左右）。多分出的 4 条复合物带，一条属 SPII，一条属 PSI，两条属 LHCP。现在不少实验室用改进了的 SDS-PAGE 方法进行了大量的关于色素-蛋白质复合物的研究工作[1,2,3]。

我们 1978 年开始用 SDS-PAGE 技术于光合研究。三年多来，我们应用这技术从小麦[8,9,10,11]、向日葵[12,14]、菠菜[13,14]、一叶沼兰 [*Malaxis monophyllos* (L.) Sw.][12,13,14]、冠毛吊兰 [*Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques][13]、大豆[15] 等高等植物，蓝藻类的柱孢鱼腥藻 (*Anabaena cylindrica*)[16]、海产绿藻类的刺松藻 [*Codium fragile* (Sur.) Hariot][17] 等藻类光合膜中分离了色素-蛋白质复合物，并进行了吸收、萤光光谱、叶绿素分布、叶绿素 a/b 值、多肽分子量等方面研究。我们希望回答下列几个问题：

---

* 文中缩写：Chl. 叶绿素；CP. 叶绿素-蛋白质复合物；LHCP. 集光叶绿素 a/b-蛋白质复合物；P700. 光系统 I 的反应中心叶绿素；PAGE. 聚丙烯酰胺凝胶电泳；PSI. 光系统 I；PSII：光系统 II；SDS. 十二烷基硫酸钠。

(1) 叶绿素-蛋白质复合物在叶绿体膜的正常发育中起不起作用？起什么作用？

(2) 不同系统发育的植物在叶绿素-蛋白质复合物有无不同？有什么不同？高等植物与藻类的色素-蛋白质复合物有什么不同？

(3) 用 SDS-PAGE 分离的叶绿素-蛋白质复合物能不能反映植物体内的情况？叶绿素-蛋白质在光合膜上是怎样排列的？

此外，我们将除去阳离子的叶绿体膜用 Triton X-100（聚乙二醇辛基苯基醚）破碎后再经过蔗糖梯度离心，得到了高度纯化的集光 Chl a/b-蛋白质复合物，并研究了其吸收、荧光光谱等特性[18,19]。

在下面将分段、扼要地报道我室过去三、四年来有关这些方面的研究工作*。

2 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳方法的改进以及新带的分离和鉴定

我们参照了几个实验室的、主要是 Anderson 实验室的方法[7] 制定了 SDS-PAGE 步

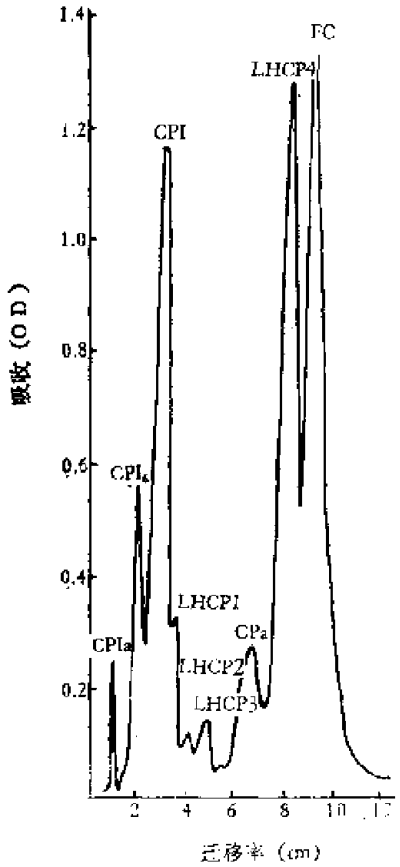


图 1 小麦凝胶柱在 675nm 的光密度 (OD) 的扫描[9]

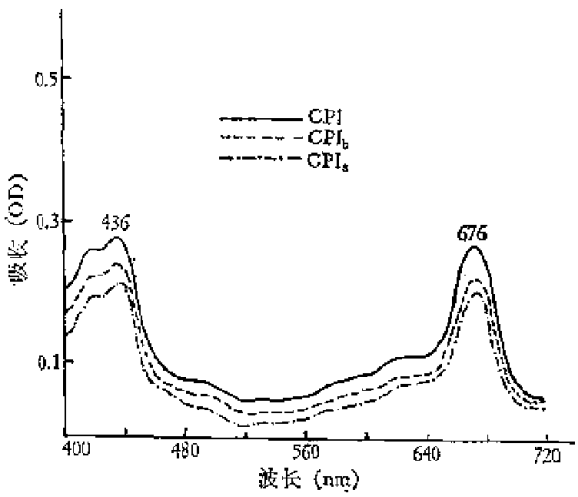


图 2 CPI_a、CPI_b 和 CPI 的吸收光谱[9]

* (1) 所用资料大部分引自已发表(或将发表)于学报、论文集的论文，小部分引自未发表资料。我室这些工作是在汤佩松教授指导下进行的。(2) 在开展这方面研究之前，未在室内做统一叶绿素-蛋白质复合物名称的工作。在原始论文中复合物名称的使用是不统一的。(3) 刺松藻的工作是与我院青岛海洋研究所曾呈奎教授、周百成同志等人协作进行的。

需要全本请访问 www.ertongbook.com