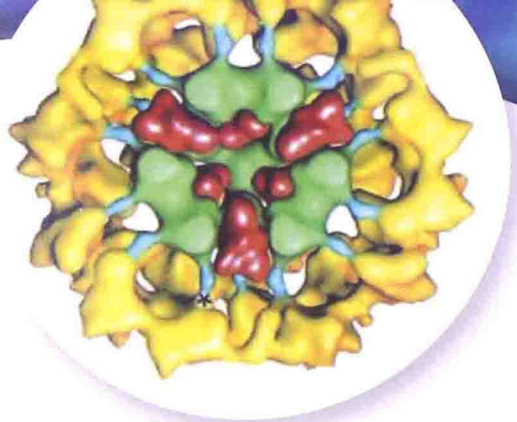


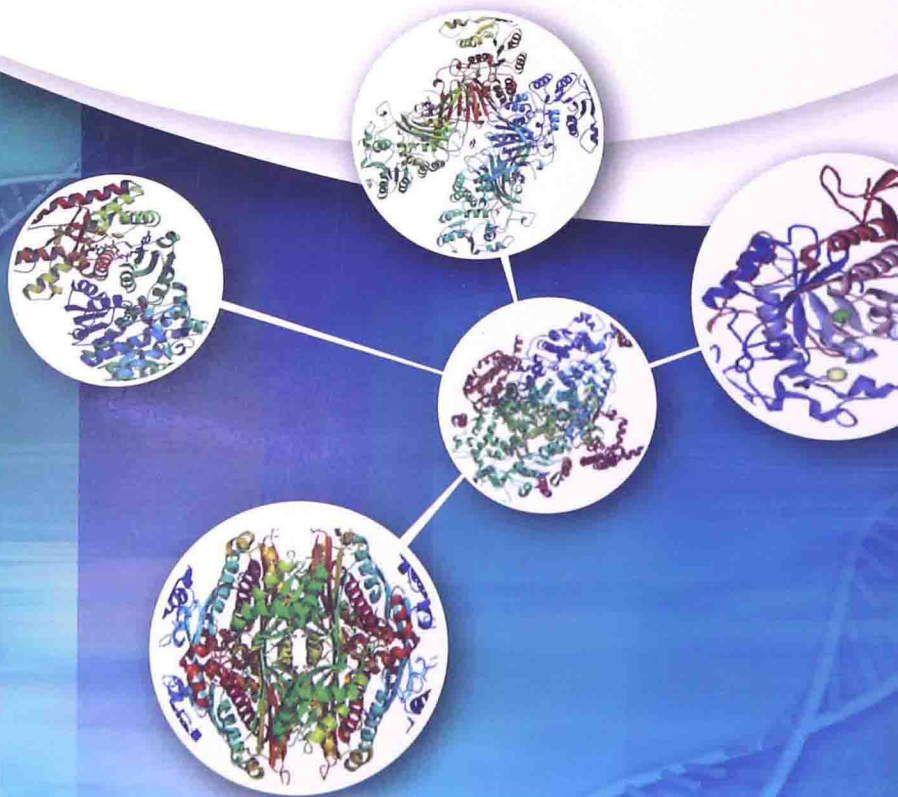


SHENGWU HUAXUE YU
FENZI SHENGWUXUE YUANLI

生物化学与 分子生物学原理

(附考研习题解析)

王联结 编



化学工业出版社

生物化学与分子生物学原理

(附考研习题解析)

王联结 编



化学工业出版社

· 北 京 ·

本书是作者根据自己长达 35 年的本科生物化学与分子生物学教学体会及研究生入学考试辅导经验写成的。特意将糖、脂、蛋白质和核酸的知识归结在各自一章叙述。对生物化学和分子生物学的基本原理、基本概念和研究方法进行了归纳和总结,对每一章的知识重点、难点和学习方法以及考研的要点做了仔细分析和提示。对习题类型、解答的方法和注意事项做了实例说明。提供了各章节列举的蛋白质、酶的晶体结构图。最后提供了从全国多所、各种类型院校、研究单位硕士研究生入学考试试题整理而来的多套练习题及答案。

本书既可作为高等院校生命科学、医学、农学、林学、食品等专业师生的教学教材,也适合于高等院校生命科学、医学、农学各专业报考硕士研究生的本科生学习和参考,以及在校研究生和青年教师进一步自修学习参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学与分子生物学原理/王联结编. —北京:
化学工业出版社, 2014. 7
ISBN 978 - 7 - 122 - 20786 - 9

I. ①生… II. ①王… III. ①生物化学 - 研究 ②分子生物学 - 研究 IV. ①Q5 ②Q7

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 108788 号



责任编辑: 尤彩霞
责任校对: 吴 静

文字编辑: 张春娥
装帧设计: 关 飞

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)
印 装: 大厂聚鑫印刷有限公司

787mm × 1092mm 1/16 印张 22 字数 573 千字 2014 年 11 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询: 010 - 64518888 (传真: 010 - 64519686) 售后服务: 010 - 64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 48.00 元

版权所有 违者必究

前言

生物化学和分子生物学的内容已经迈向数字化、信息化，是生物学、医学、农林、食品等学科的基础课或专业基础课，而且一直是生物、医药学、农林、食品等学科、专业的考研课程。相对而言，生物化学与分子生物学是最能全面集中体现这些专业知识前沿的课程，但真正全面系统地掌握这门课的知识却非常难。要在有限的时间内，学习好这门课程，满足本科生的基本要求，特别是在学习完教材内容之后，进一步理顺全部内容，掌握其中的重点，领会其中的基本原理、基本概念、基本规律和基本研究方法，进而满足报考研究生的需要，一直是本科学生特别是报考研究生的学生迫切需要解决的问题。

本书旨在帮助学生在学完这门课之后，能够很好地将其中的知识糅合起来，整理出头绪，总结出其中的重点、难点和内在联系，帮助读者准备各种考试。

本书以高等教育出版社出版的王镜岩教授等编写的《生物化学》（以下简称为教材）为基础，覆盖了医学、农林和食品等专业生物化学教材内容，同时包括了分子生物学的基本内容。习题的内容参考、包括了 30 余年收集整理的高水准的、囊括了科研院所、综合、理工、师范、医药学、农林学、食品、生物等专业门类的 150 余份试题，适合于报考各类专业的生物化学与分子生物学考试（硕士、博士入学）的学生参考。

对于那些在教科书中多用图表说明的内容，本书尽可能直接叙述，因为考试时这些内容主要是要用文字而非图表来回答的。实践中发现不少学生往往疏忽了这一转化过程，翻开教科书时能理解这些图表，但要用文字叙述时则容易丢三忘四。另外，对于每一个重要的知识点，尽可能用简单明确、层次分明的叙述来完成。考虑到生物化学与分子生物学专业知识发展迅速，本书对最新的和已基本肯定的新知识也做了介绍，供读者参考。所以，本书中多数知识点的叙述自成体系，总结和归纳多些，使用时难免要返回去翻阅教科书，由此促使学生多读几遍教科书，从而减少自划重点、人为遗漏的现象。

本书分为糖、脂质、蛋白质、核酸、生物氧化与调控、实验原理和练习题与习题分析等共 9 章。生物大分子糖、脂质、蛋白质、核酸的全部内容均在各自一章内完成。

四大生物大分子内容的介绍采取一致的思路顺序：从生物合成→性质、结构与功能→分解、转化。将糖、脂质、蛋白质、核酸的知识分别单独介绍，便于读者系统、完整地学习。

在有关章节举例涉及到的蛋白质，尽可能提供其在生物大分子数据库中的人源和高等植物 ID 编号，包括序列号和三维结构及其代码。限于篇幅，对于每一种蛋白质，没有详细介绍，但有了提供的晶体结构图代码，很容易找到详细的资料。

因当前高校生物化学与分子生物学两门课已合并成为一门课，因此在蛋白质、核酸内容中，加入了关于分子生物学的知识。其中的实验原理和方法方面的知识介绍得比较详细，目的在于提高完成分析综合试题的能力。

全书贯穿重点、难点提示，内容分析，概念区分、实验方法分析、历年考研试题类

型分析。

用这样的方法写成此书是一种尝试，不仅要满足报考硕士研究生读者的要求，还要满足教学和进一步自修参考，难度可想而知。书中如有不妥之处请读者随时批评指正，衷心欢迎每一位使用本书的读者及时反映自己的见解，以利今后再版时修改。

编 者

2014 年 7 月

目 录

◎ 第 1 章 糖的生物化学与分子生物学 / 1

1.1 糖的自然来源——光合作用 / 1

1.1.1 光反应——叶绿体类囊体膜的分子组成、结构与功能 / 2

1.1.2 暗反应 / 9

1.2 糖的结构与性质 / 10

1.2.1 单糖 / 10

1.2.2 单糖的聚合物 / 11

1.3 糖的分解 / 22

1.3.1 糖类的水解和裂解 / 22

1.3.2 糖的分解特点 / 23

1.3.3 糖的分解途径 / 23

1.3.4 糖代谢的意义 / 32

1.3.5 生物质能源 / 32

◎ 第 2 章 脂质（脂类）生物化学与分子生物学 / 33

2.1 脂质的结构与性质 / 33

2.1.1 脂肪酸 / 33

2.1.2 甘油磷脂 / 35

2.1.3 鞘磷脂 / 35

2.1.4 糖脂 / 36

2.1.5 萜和固醇类 / 37

2.2 脂质的消化吸收与转运 / 39

2.2.1 脂质的消化 / 39

2.2.2 脂质水解产物的吸收 / 39

2.3 脂质的生物合成 / 43

2.3.1 脂肪酸生物合成 / 43

2.3.2 甘油三酯的合成 / 44

2.3.3 磷脂的合成 / 45

2.3.4 鞘脂的合成 / 45

- 2.3.5 胆固醇的合成 / 46
- 2.3.6 类二十烷酸合成 / 47
- 2.4 脂肪酸的分解 / 50
- 2.5 胆固醇转化 / 51
- 2.6 脂质代谢调控与疾病 / 51

第3章 蛋白质生物化学与分子生物学 / 53

- 3.1 肽和蛋白质的全水解及氨基酸组分测定 / 54
- 3.2 多肽或蛋白质的氨基酸序列测定 / 55
- 3.3 蛋白质的二级结构 / 58
- 3.4 蛋白质的超二级结构 / 59
- 3.5 蛋白质的三级结构、四级结构 / 60
- 3.6 蛋白质的构象运动 / 61
- 3.7 氨基酸代谢 / 63
 - 3.7.1 氨基酸的脱氨基、转氨基及氨的去路 / 63
 - 3.7.2 碳骨架的分解 / 65
 - 3.7.3 氨基酸代谢缺陷症 / 66
 - 3.7.4 氨基酸的生物合成 / 67
- 3.8 氨的来源——生物固氮 / 67
- 3.9 泛素与细胞内蛋白质降解 / 68
- 3.10 蛋白质生物合成 / 68
 - 3.10.1 遗传密码 / 68
 - 3.10.2 蛋白质的生物合成过程 / 75
 - 3.10.3 真核生物与原核生物蛋白质合成的不同点 / 93
 - 3.10.4 蛋白质的跨膜运输 / 96
 - 3.10.5 翻译后加工 / 99
 - 3.10.6 寡肽的生物合成 / 103
 - 3.10.7 蛋白质折叠 / 103
- 3.11 酶 / 106
 - 3.11.1 酶的作用特点 / 106
 - 3.11.2 酶的结构特点 / 106
 - 3.11.3 酶促反应的动力学 / 107
 - 3.11.4 酶抑制剂作用动力学 / 109
 - 3.11.5 pH 和温度对酶促反应速度的影响 / 110
 - 3.11.6 酶活力的表示 / 110
 - 3.11.7 酶的提取 / 110
 - 3.11.8 维生素和辅酶 / 110

3.12 食用蛋白 / 111

3.12.1 肉类蛋白 / 111

3.12.2 乳蛋白 / 111

3.12.3 种子蛋白 / 111

3.12.4 单细胞蛋白 / 111

3.12.5 禽蛋蛋白质 / 112

3.13 毒蛋白与毒肽 / 112

3.14 多肽生长因子 / 112

第4章 核酸生物化学与分子生物学 / 114

4.1 核酸的降解 / 114

4.2 核酸的测序 / 116

4.2.1 染色体步行和染色体跳跃 / 117

4.2.2 物理图谱 / 118

4.2.3 DNA 测序技术 / 118

4.2.4 核酸一级结构与遗传信息 / 119

4.3 基因组特点 / 120

4.3.1 原核生物基因组特点 / 120

4.3.2 真核生物基因组特点 / 120

4.4 质粒 DNA 特点 / 120

4.5 线粒体 DNA 特点 / 120

4.6 叶绿体 DNA / 120

4.7 以 RNA 为遗传信息载体的基因结构特点 / 121

4.8 重要概念 / 122

4.8.1 基因组、染色体外遗传因子 / 122

4.8.2 转录单元、多顺反子、操纵子、调节单元 / 122

4.8.3 重叠基因、重复序列、卫星 DNA / 122

4.8.4 不连续基因、内含子、外显子、介入顺序 / 123

4.8.5 假基因、转位因子、插入顺序 / 123

4.8.6 基因家族、重复顺序 / 123

4.9 核酸二级结构 / 124

4.10 DNA 的构象异构 / 124

4.11 核酸一级结构与种属差异 / 125

4.11.1 DNA 链的长度、数目与 C 值矛盾 / 125

4.11.2 嘧啶和嘌呤类核苷酸分布的不均一性 / 125

4.11.3 相邻核苷酸顺序的差异 / 125

4.11.4 反向重复序列 / 126

- 4.11.5 Cot 值与基因组大小 / 126
- 4.11.6 编码蛋白质、tRNA、rRNA 的序列和非编码序列的特点 / 126
- 4.12 核苷酸代谢 / 127**
 - 4.12.1 核苷酸的分解代谢 / 127
 - 4.12.2 核苷酸的生物合成 / 127
- 4.13 DNA 的生物合成 / 128**
 - 4.13.1 原核生物 DNA 的复制 / 128
 - 4.13.2 真核生物中 DNA 的复制 / 135
 - 4.13.3 以 RNA 为模板的 DNA 的合成 (逆/反转录) / 137
- 4.14 DNA 损伤、突变、人工诱变、癌变 / 140**
- 4.15 基因重组的原理 / 142**
 - 4.15.1 遗传重组 / 142
 - 4.15.2 细菌的重组 / 143
 - 4.15.3 DNA 重组 / 143
- 4.16 RNA 的生物合成 / 150**
 - 4.16.1 原核生物基因的转录 / 150
 - 4.16.2 真核生物编码蛋白质的基因转录 / 158
- 4.17 DNA - 蛋白质和蛋白质 - 蛋白质相互作用与基因转录调控 / 167**
 - 4.17.1 生物基因转录调控中 DNA - 蛋白质的相互作用 / 167
 - 4.17.2 真核生物基因转录过程 DNA - 蛋白质和蛋白质 - 蛋白质的相互作用 / 170
- 4.18 转化、转染、转导、转基因 / 178**
- 4.19 PCR 技术 / 178**
- 4.20 生物工程、基因工程、细胞与组织工程、生物制药 / 178**
- 4.21 生物芯片 / 179**
- 4.22 反义 RNA、干扰 RNA、基因沉默 / 180**
- 4.23 单核苷酸多态性(SNP)、限制性片段长度多态性 (RFLP) / 181**
- 4.24 核酸酶的专一性 / 182**

► 第 5 章 生物膜与生物氧化 / 183

- 5.1 生物膜 / 183**
- 5.2 生物氧化 / 183**
 - 5.2.1 生物氧化的物理化学基础 / 183
 - 5.2.2 线粒体的结构——生物氧化的细胞学基础 / 184
 - 5.2.3 氧化磷酸化要点 / 184

► 第 6 章 代谢调节 / 186

- 6.1 代谢调节的方式和水平 / 186**

6.2 酶水平的调节 / 186

6.2.1 酶量的调节 / 186

6.2.2 原核生物基因表达的调节 / 187

6.2.3 真核生物基因表达调控 / 191

6.3 激素调节 / 191

6.3.1 生物信息 / 191

6.3.2 G 蛋白 / 192

6.3.3 甾体激素受体超家族 / 193

6.3.4 第二信使的生物学功能 / 193

6.3.5 磷酸化与脱磷酸化 / 193

6.4 癌变与代谢调节 / 193

6.4.1 癌基因 / 194

6.4.2 癌基因的表达产物 / 194

6.4.3 抑癌基因 / 194

6.4.4 癌变与病毒 / 194

6.4.5 生物基因组自身发生癌变 / 195

6.5 蛋白质与 DNA、蛋白质与蛋白质的相互作用机理 / 196

6.6 生物大分子结构数据库与生物信息学 / 197

6.6.1 生物大分子结构数据库 / 197

6.6.2 生物大分子结构数据库的作用 / 197

6.6.3 生物信息学 / 197

第 7 章 生物化学与分子生物学实验技术原理 / 198

7.1 分离提取纯化技术 / 200

7.1.1 离心技术 / 200

7.1.2 凝胶过滤 / 200

7.1.3 离子交换 / 201

7.1.4 电泳技术 / 201

7.2 标记示踪 / 201

7.2.1 放射自显影 / 202

7.2.2 磷光成像 / 202

7.2.3 液体闪烁计数 / 203

7.2.4 非放射性标记示踪 / 203

7.3 核酸杂交 / 203

7.3.1 筛选过程中使用的杂交技术 / 204

7.3.2 DNA 测序中使用的杂交技术 / 208

7.3.3 蛋白质工程中使用的杂交技术——位点突变 / 211

- 7.3.4 DNA-蛋白质相互作用分析中使用的杂交技术 / 213
- 7.4 分子克隆方法 / 220
 - 7.4.1 基因克隆与亚克隆 / 220
 - 7.4.2 限制性内切酶的作用 / 221
 - 7.4.3 原核生物基因克隆的载体及其使用方法 / 223
 - 7.4.4 用特殊的探针区分特殊克隆 / 227
 - 7.4.5 末端填充 (标记) / 228
 - 7.4.6 聚合酶链式反应 / 228
 - 7.4.7 建立 cDNA 库 / 229
- 7.5 生物大分子空间结构研究技术 / 232
 - 7.5.1 X 射线衍射技术 / 232
 - 7.5.2 核磁共振技术 / 234
 - 7.5.3 免疫电子显微镜 / 237
 - 7.5.4 中子衍射分析 / 237

► 第 8 章 如何解答练习题 / 238

- 8.1 计算题 / 239
 - 8.1.1 pH 和 pI 的计算 / 239
 - 8.1.2 静电荷计算 / 240
 - 8.1.3 肽和蛋白质的多样性 / 241
 - 8.1.4 序列测定 / 241
 - 8.1.5 同位素在生物化学与分子生物学中的应用 / 243
 - 8.1.6 图表分析 / 245
 - 8.1.7 酶活性的计算 / 246
- 8.2 基础知识 / 246
 - 8.2.1 结构式的书写 / 246
 - 8.2.2 辨认结构式 / 247
 - 8.2.3 化学反应式 / 248
 - 8.2.4 选择题、填空题、是非题 / 249
 - 8.2.5 概念题 / 256
- 8.3 回答或简答题 / 256
- 8.4 论述题 / 257
- 8.5 实验设计问题 / 258

► 第 9 章 研究生考试模拟题与答案 / 259

参考文献 / 342

第1章

糖的生物化学与分子生物学

糖是地球上最基本的有机物。从现有的证据看来，自然界有机物是从糖衍生而来的。自然界中，现今只发现有光合作用能将水和二氧化碳结合成为糖，由此储存了每天大约1%的太阳能。化石能源归根结底来自光合作用。

由于糖的知识分散在有机化学、生物化学和糖分子生物学三门课中，受不同学校、专业的限制，一般做不到完整、系统的学习。为此，本书将糖的知识集中在一章，按照“碳循环”（二氧化碳→糖→二氧化碳）的过程进行整理，便于读者实现对糖的知识系统完整的学习。内容分析如下：

（1）光合作用是糖的自然来源，重点在于光反应机理。由于光合作用机理悬而未决，目前主要是学习、理解概念（什么叫什么）。难点是能量转化，即太阳能的捕捉收集、太阳能又转化为化学能、再转化为生物能。这一难题的学习需要和生物氧化章节的内容统一起来。暗反应需要和本章节的糖分解部分的磷酸戊糖途径联系起来。

归根结底，糖的从头生物合成——光合作用就是在光的驱使下二氧化碳被还原为糖。

自然界有两大从头合成——糖和有机氮的合成，它们都是无机物的还原过程。

对于光合作用，过去许多的概念已经被分辨率不断提高的晶体结构具体化。了解这些晶体结构的知识可以加深对概念的理解，加深概念印象。现在和今后，光合作用机理的每一步进步，都是用新的蛋白质晶体结构图和分辨率再提高的晶体图反映出来的。

（2）糖的结构与性质。单糖的立体结构、多糖结构和糖链序列是重点知识，特别是糖链知识，其中有许多典型的例子需要仔细琢磨，这些知识是多学科的专业基础知识。

（3）糖的分解。核心是糖彻底分解为二氧化碳和水及其能量平衡。从中要理解生物水解、分解和能量代谢的特点。

1.1 糖的自然来源——光合作用

糖的最大天然来源是光合作用。迄今光合作用还是一个世界性难题，缺少完整的解释机理，人工模拟也没有根本突破。

生物学中的光合作用、生物固氮、氧化磷酸化（ATP的生物合成）三大难题有一个共同的特点，那就是这些难题涉及的酶均为存在多种无机离子的金属酶类，均属于通过电子在酶分子中的移动实现催化的酶类。这类问题的重要性已经促使一门新的学科——生物无机化学的问世。

金属酶类催化机理的研究焦点在于，一是通过高分辨率的静态观察，了解金属离子和氨基酸残基序列之间的关系；二是通过高分辨率的动态观察，了解这些金属离子在传递电子时的变化。

现在读的这些还只是限于局部的、肤浅的知识。

光合作用是在太阳光光能推动下，植物将二氧化碳和水聚合为糖并使放出氧气的过程。光合作用的根本意义在于由此植物将太阳能转化为地球上生物需要的能，同时实现将无机物转化为有机物。

揭示光合作用机理，依赖于人们对光合作用细胞器组织结构的深入观察和人们对光合作用理化和生物反应机理的认识。前者属于细胞学内容，“把看不见的变得看得见”是生物学永远的研究主题。显微技术的不断改进，将生物学引向一个个新的境界；后者属于生物化学与分子生物学内容。

按照现有的知识，光合作用可以划分为光反应和暗反应：光反应直接需要光，在植物的类囊体膜中进行，实现日光促使下的水分子裂解，产生氧气和高能电子，这一步叫做原初反应。其后是来自水分子的高能电子还原 NADP 成为 NADPH，同时生成高能磷酸化合物——ATP，这一步叫做光合磷酸化。暗反应不需要直接光照，在基质中进行，利用 ATP 和 NADPH 将二氧化碳还原为葡萄糖。

光合作用研究的难点在光反应。叶绿体类囊体膜的分子结构与功能是光合作用知识的重点和难点。叶绿体类囊体膜蛋白质、色素和无机离子之间形成的复合体的分离、提取、纯化、结构解析和功能定位是破解光合作用机理的核心任务。限于目前的水平，已知的知识来自光合细菌、藻类、菠菜（*Spinacia oleracea*）和拟南芥以及一些低等动物，例如囊包虫类（*Alveolata*）和蝶螈等。来自高等植物光合作用的知识还比较少。

1.1.1 光反应——叶绿体类囊体膜的分子组成、结构与功能

叶绿体类囊体膜是植物光合作用光反应的场所。人们对光合作用细胞器——叶绿体的解剖还在深入之中。目前的焦点集中在叶绿体类囊体膜的结构和功能。叶绿体有三种膜，即外膜、内膜和类囊体膜，目前认为类囊体膜具有光反应能力，这一能力来自类囊体膜分布的蛋白质、脂质和色素。类囊体膜的主要成分是蛋白质和脂类，蛋白质主要有捕光复合物、放氧复合体、细胞色素 b_6/f 复合体、质体醌（PQ）、质体蓝素（PC）、铁氧化还原蛋白、黄素蛋白、光系统 I、光系统 II 复合物等。脂类中的脂肪酸主要是不饱和脂肪酸（约 87%），具有较高的流动性。

当研究不同的生物膜，例如叶绿体和线粒体膜，特别是类囊体膜结构的水平深入到了分子、亚分子水平时，不同的研究角度、方法汇集到了当今生物学热点——生物膜结构与功能。不同的细胞器，其生物膜结构、功能不同。适于储存太阳能，适于转化化学能成为生物能，适于物质、信号转运的不同膜的结构各不相同。叶绿体类囊体膜的最大特点在于感受、接收太阳光能。

目前已从叶绿体的片层结构中分离出两个光合系统，即 PS I 和 PS II，它们都是蛋白复合体，实际上就是多酶复合体，其中既有光合色素，又有电子传递体。

（1）类囊体膜中的色素

光合作用过程中直接吸收太阳光的物质是叶绿体中的色素。色素通常和蛋白质结合成为色素蛋白。依据吸收的光波具有的能量差异，叶绿体中的色素划分为主色素和辅助色素两类。

主色素主要是指叶绿素 a（也有教材包括叶绿素 b），分子结构属于含镁的卟啉类（血红素是含铁的卟啉）。叶绿素 a 吸收光波的范围偏向 700nm 的最红光端，这一区段的可见光具有最小的激发能。

辅助色素结构有类胡萝卜素和藻胆素以及除了叶绿素 a 以外的其余叶绿素（叶绿素 b、叶绿素 c、叶绿素 d 等）。藻胆素的结构属于展开的四氢吡咯衍生物，类胡萝卜素结构属于异戊二烯聚合物。辅助色素——类胡萝卜素吸收 400 ~ 500nm 的可见光，辅助色素吸收的可见光激发能大于主色素吸收的红光波激发能。

主色素接受辅助色素传递来的激发能实现光化学反应。大部分主色素也有收集太阳光能的能力。

(2) 类囊体膜中的蛋白质

光合作用过程是一种酶促反应过程。类囊体膜中的蛋白质大多数是酶。一类酶催化接收太阳能反应，一类酶转化太阳能成为光解水的反应能量，一类酶用于传递电子和光合磷酸化，合成 NADPH 和 ATP。光合作用光反应的三组件依此来划分。

类囊体膜中参与光反应的蛋白质有多少种？需要通过植物叶绿体类囊体膜蛋白组研究回答这一问题。这部分内容在植物生理学、细胞生物学也要做介绍，尤其是生物信息学课程。这一研究已经取得了一定的进展，但总体上尚无根本性突破。对一些类囊体组分分子结构的介绍尚处于支离破碎阶段，读者如果想深入学习，可以在蛋白质结构数据库（PDB）中进行查询，例如输入“chloroplast thylakoid membrane proteins”关键词后回车，即可看到当前此时此刻已经分离、提取和测序并且用 X 射线衍射、核磁共振等方法测知的空间结构。

类囊体膜系统主要包括四种高丰度的多亚基膜整合蛋白复合体，即 PSI、PSII、Cytb₆f 及 ATP 合酶，共含有约 70 种蛋白质。限于目前的知识水平，需要分 3 类情况阐述光反应：紫色细菌；绿色硫细菌；高等植物、蓝细菌和藻类。这些知识不可混淆，一定要注意对号入座。

① 紫色细菌 紫色细菌将激发的电子通过脱镁叶绿素或细菌叶褐素传给醌。紫色细菌缺少在光合作用下合成 NADPH 的能力。

紫色细菌光合中心结构与功能：已经有了紫色细菌光合作用中心的 X 射线衍射结果。详细结果可在 PDB 数据库中阅读。组成包括 4 个多肽亚基（L、M、H 和 c 型细胞色素亚基）；13 个色素辅基：分别为 4 个细菌叶绿素，2 个细菌脱镁叶绿素，2 个醌分子，4 个血红素基和一个非血红素铁原子。相对分子质量为 145×10^3 。整个结构由 c 型细胞色素亚基的 N-末端氨基酸残基——半胱氨酸 Cys 上的二脂酰甘油脂肪酸链锚定在膜的周质面。

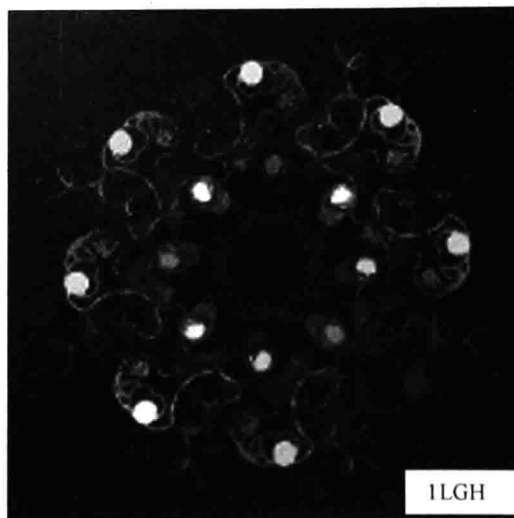
紫色细菌光合中心和绿色硫细菌光合中心的 3 个共同组件为：光感受组件，也叫做光捕获复合物，电子传递组件和 ATP 合成酶。

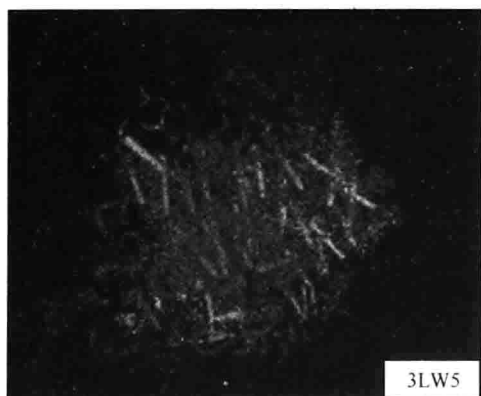
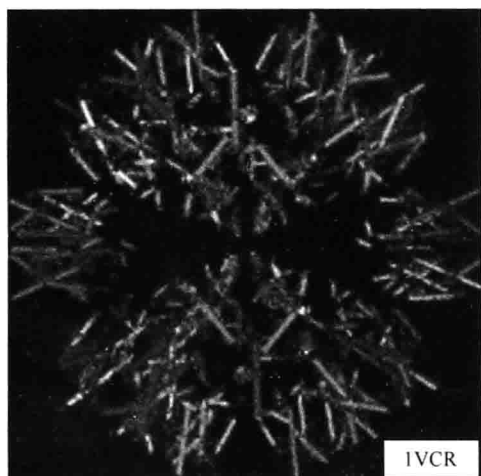
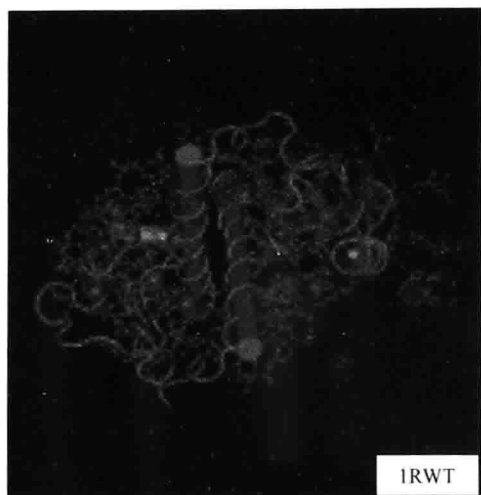
紫色硫细菌（*Rhodospirillum rubrum*）捕光复合物 [light-harvesting complex II (B800-850)] 的晶体结构如右图所示（PDB ID: 1LGH）。分辨率为 2.4 Å（1 Å = 0.1 nm）。

② 绿色硫细菌 绿色硫细菌光合中心比紫色细菌光合中心多了铁硫中心、或曰铁氧还蛋白，电子经过此蛋白传递后可以形成 NADPH。

③ 高等植物和藻类及蓝细菌 中国科学院植物研究所 2004 年在世界上首次获得菠菜光捕获复合物晶体结构（PDB ID: 1RWT）。分辨率达到 2.7 Å。

来自豌豆叶绿体内囊体膜的光捕获叶绿素 a/b 蛋白复合物的晶体结构的二十面体组件见 PDB ID: 1VCR。





高等植物和藻类及蓝细菌有 PS I、PS II 两个光合系统。PS I 含绿色硫细菌光合中心具有的铁氧还蛋白，担负 NADPH、ATP 的合成功能；PS II 含类似于紫色细菌的光合中心的叶绿素——醌型中心，担负感受、收集太阳光，光解水，产生高能电子和释放氧气的功能。从功能上比较，高等植物、藻类和蓝细菌集合了紫色细菌光合中心和绿色硫细菌光合中心各自的功能。这是一种物种进化的分子水平证据。

① PS I 的结构与功能 PS I 颗粒较小，直径为 11nm，多位于类囊体膜的基质侧。PS I 中心色素为 P700，PS I 组成包括两个部分：核心复合体和外周天线系统。

在高等植物中，豌豆 (*Pisum sativum*) 的光合作用系统研究较多。其光合系统-I 的晶体结构 PDB ID: 3LW5。氨基酸组成数是 A 链 738、B 链 733、C 链 81、D 链 138、E 链 64。

蓝藻 (*Cyanobacteria*) PS I 已经用 X 射线衍射解析。晶体结构见图。包括 12 个蛋白亚基 (PDB ID: 1JB0)。

蛋白和黄素氧还蛋白提供停泊位点。电子传递体还有醌。

② PS II 的结构与功能 PS II 复合体是进行光合作用原初反应的重要场所，其主要功能是吸收光能，进行光诱导的电荷分离，产生电子传递并催化水的光解。随着 PS II 结构研究的深入，其高分辨率晶体结构也得到解析，PS II Mn_4CaO_5 分子团组成的催化中心以 1.9Å 的分辨率提供了足以能确定蛋白质亚单元的分配以及 Mn_4CaO_5 分子团的几何排列。

蓝细菌 (*Cyanobacteria*) (蓝藻) 的光合系统 II 结构见图 (PDB ID: 3bZ1)。由同源二聚体形成的 $2 \times 5 = 10$ 聚体 (不包括非肽链组分)，5 种肽链，氨基酸组成数为：A 链，344；B 链，510；C 链，473；D 链，352；E 链，84。

在此要提醒的是，光解水的过程需要锰离子参与。这一点要联想到锰的化学性质及其应用。锰可以有 1 ~ 7 个正化合价。锰在冶金工业被用做除氧、除硫剂。这一点在生物中有类似之处。大跨度的钢屋顶就是用锰钢做的。

③ 细胞色素 b_6f 复合体 (cytochrome b_6f complex)
细胞色素 b_6f 复合体是一种酶，属于类囊体膜上最简单的复合体蛋白，其结构与功能与线粒体呼吸链上的细胞色素 bc_1 很相似。细胞色素 b_6f 复合体在 PS

II 和 PS I 光反应复合体间执行电子传递功能，催化 PQ 的氧化和 PC（质体蓝素）的还原，并偶联地将质子从类囊体的基质转移到类囊体腔，形成跨膜的 pH 梯度。此外，细胞色素 b_6f 复合体可以通过某种未知途径来关闭电子传递链而调节 PS II 和 PS I 间能量分配及 NADPH 和 ATP 的比例。而且，细胞色素 b_6f 复合体可以通过激活一蛋白激酶来调节光系统的状态转变。

嗜热蓝藻层理鞭枝藻（*Mastigocladus laminosus*）细胞色素 b_6f 复合体由 10 条肽链组成，氨基酸数为：A 链，215；B 链，160；C 链，289；D 链，179；E 链，32；N 链，215；O 链，160；P 链，289；Q 链，179；R 链，32。形成 5 个同源二聚体亚基（A - N、B - O、C - P、D - Q、E - R）（PDB ID: 1VF5），晶体结构见右图。

④ 叶绿体 ATP 合酶（chloroplast ATP synthase）

叶绿体 ATP 合酶是叶绿体膜组分中最受关注的组分之一。

ATP 合酶是多蛋白复合物，在叶绿体、线粒体和细菌中都有分布，均采用一种跨膜质子动力（transmembrane proton motive force, Δp ）作为驱动膜旋转机制动力，膜旋转导致 $\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP}$ 反应进行。这样的机制已经被广泛接受，但其他的细节知道的不多，例如，细菌、线粒体、叶绿体 ATP 合酶的调节机理不同，它们的分子基础不同，它们的作用机理研究刚刚开始。特别是 Δp 如何让驱动旋转，旋转如何传递能量到酶的催化位点和旋转如何继续进行。发现这个酶分子的转子（rotor）上的 C 环（8 ~ 15 个相同的 C 亚基组成的环）的对称性被认为是一个机理上的突破。所谓的旋转就是这一环的形变。合成 ATP 需要的能量并没有一个普遍的值，多细胞生物 ATP 合酶需要的能量最小，而在单细胞生物，叶绿体合成一个 ATP 需要的能量较多。这个超大分子复合物形成的酶，可能有特殊的脂类。这些脂可能是这一超大复合物的脊柱。

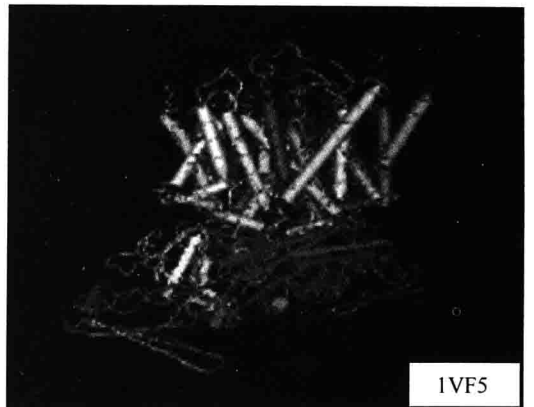
ATP 合酶的结构细节还在研究之中，基本的框架在过去叫三分子（头、颈和基部）体。近年来又称之为分子马达，有定子（ F_0 ）和转子（ F_1 ）两部分。 F_0 形成跨膜的质子通道，并为 F_1 提供膜上的结合位点，可能由于定子（ F_0 ）的易碎性，到目前为止还没有结晶出完整的 ATP 合酶。

菠菜（*Spinach*）叶绿体 ATP 合酶 C 亚基由 78 个氨基酸组成，三维结构已经测知（PDB ID: 2W5J_C）。豌豆叶绿体 ATP 合酶 C 亚基由 79 个氨基酸组成（PDB ID: 3V3C）。

（3）类囊体膜中的脂类物质

在类囊体膜中发现 4 种膜脂，分别为单半乳糖甘油二酯、双半乳糖甘油二酯、磷脂酰甘油和硫代异鼠李糖甘油二酯，其中单半乳糖甘油二酯和双半乳糖甘油二酯所占比重很大，可达总脂的 75%。类囊体类脂含高比例的多不饱和脂肪酸，主要是亚麻酸，可达 90% 以上，高比例的多不饱和脂肪酸被认为与膜的高度流动性有关，是类囊体膜上进行高效光化学反应的基本特征。

光合链——Z 链：对于光合作用机理的学习，最核心的就是对 Z 图、链的理解。





在光反应中，由水至 NADP^+ 的电子传递是两个反应中心 PS I、PS II 和其余电子传递体完成的。各电子传递体具有不同的氧化还原电位，根据氧化还原电势高低排列，呈“Z”字形电子定向转移。这一系列互相衔接的电子传递常被称为光合链、Z 方案、Z 图。简单地说，Z 方案就是光合电子传递链。需要注意的是，在 Z 图（图 1.1）中，光合系统 PS II 在左侧、PS I 在右侧，违背了从左到右的命名和阅读习惯，这是由于光合系统发现和命名早于光合链、Z 图的设计。在叙述和学习光合链知识时，要**从左到右**，即先从光合系统 PS II 开始，因为光反应的原初反应在此进行。用文字叙述光合作用机理，也最好从水的光解开始，直到最后。

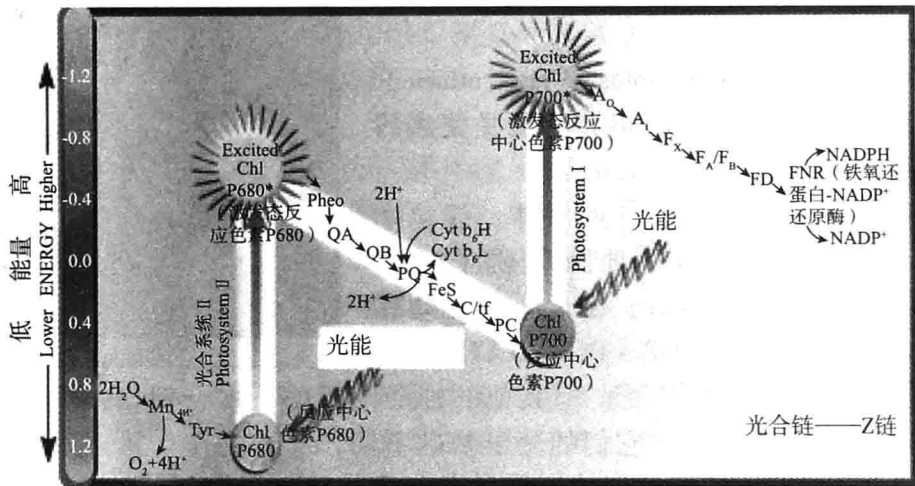


图 1.1 光合链——Z 链

对于 Z 图的解释，首先从 PS II 分解水和放氧开始，这是光反应的第二阶段。接收的太阳能通过光解水，产生高能电子，高能电子随后的传递结果是合成 ATP 和 NADPH。ATP 和 NADPH 是光合作用暗反应所需的能源和还原力。

PS II 中 P680 被激发放出一个电子而转变为 P680^+ ，它必须获得一个电子才能返回基态。在从水中获得电子的过程中，2 分子水裂解，产生 4 个电子、4 个质子和 1 个氧分子。但一个可见光子的能量不足以破裂水分子中的键，水的光解需要 4 个光子。每吸收 2 个光子，一个电子从 H_2O 流到 NADP^+ ，为形成一个分子 O_2 ，四个电子从 H_2O 传递给两个 NADP^+ 总共需要吸收 8 个光子，每个光系统吸收 4 个光子。从水中获取的 4 个电子不是直接传递给 P680^+ ， P680^+ 一次只能接纳一个电子。

质体蓝素（plastocyanin, PC）是一个含铜离子水溶性电子载体蛋白，能在类囊体腔中扩散，适合穿梭在 Cytb_6/f 复合体与 PS I 之间传送电子。PC 分子含有一个 Cu 原子，当 Cu 在 Cu^+ 与 Cu^{2+} 之间交替氧

