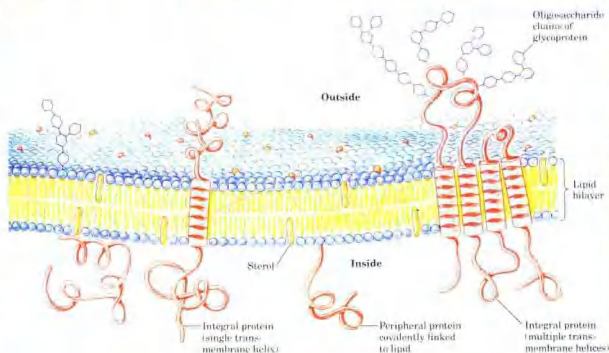




香山科學會議

(第200次)

21世纪我国生物膜研究 PROSPECTS OF BIOMEMBRANE STUDY IN CHINA



2003年1月13日—16日

香山飯店，北京

55.1782

X262

14955

香山科学会议第 200 次学术讨论会

—21 世纪我国生物膜研究

香山科学会议是由国家科技部（前国家科委）发起，在国家科技部和中国科学院的共同支持下于 1993 年正式创办，相继得到国家自然科学基金委员会、中国科学院学部、中国工程院、国家教育部、解放军总装备部和国防科工委等部门的支持与资助。香山科学会议是我国科技界以探索科学前沿、促进知识创新为主要目标的高层次、跨学科、小规模、常设性学术会议。会议实行执行主席负责制。会议以评述报告、专题发言和深入讨论为基本方式，探讨科学前沿与未来。

前 言

我国科学家在 50 年代即已开始生物膜研究，在能量转换膜(线粒体的氧化磷酸化，叶绿体的光合磷酸化)方面进行了卓有成效的研究并获得了优异的成果，引起了国际同行的注意。遗憾的是十年动乱中断了这方面研究。文革以后，我国生物膜研究才得以复兴并得到了比较全面的发展。从 1981 年开始，在中国科学院的支持下，中国生物化学学会，中国生物物理学会和中国细胞生物学学会联合召开了首届全国生物膜学术讨论会，以后每三年举行一次，迄今已连续举办了七次。1984 年，在国际生化学会、国际生物物理学会生物能力学小组和中国科学院的支持下，在北京还组织了一次〈国际生物膜与生物能力学学术讨论会〉。这些活动都对推动我国生物膜研究起了很好的作用。经过长期在艰苦条件下的努力奋斗，我国生物膜研究从无到有，从小到大，无论从广度到深度都已发生了明显的变化。近年来，随着年轻的生物膜学者不断从海外归来，我国生物膜研究队伍逐步扩大，实力明显增加。为了回顾过去，展望未来，在香山科学会议办公室的大力支持下，我们组织了这次会议。据统计，共有国内外 23 个科研单位和高等学校约 43 人参加，其中包括生物化学、生物物理学、生物信息学、稀土生物无机化学、细胞生物学、理论生物物理、化学生物学、医学、化学、物理、

植物生理生化等方面的专家。这是我国生物膜研究又一次盛会，也是一次典型的多学科交叉的学术讨论会。会议除几个总的评述报告外，将分膜蛋白结构、光合膜、受体与通道蛋白、信号跨膜转导、生物膜与细胞凋亡、研究生物膜的新方法、生物膜与医学、仿生物膜等专题进行。期待这次会议将给 21 世纪我国生物膜的研究带来重要的影响。

祝会议开得生动活泼，圆满成功！

中科院院士

杨福愉

2003. 1. 13

第 200 次香山科学会议组委会

执行主席

杨福愉 院 士 中科院生物物理所

林其谁 研究员 中科院上海生物化学所

林克椿 教 授 北京大学医学部

陈 侗 研究员 中科院动物所

秘书

张旭家 副研究员 中科院生物物理所

会议中心议题

1. 膜蛋白结构的研究;
2. 光合膜;
3. 受体与通道蛋白质;
4. 信息跨膜转导;
5. 生物膜与细胞凋亡;
6. 研究生物膜的新方法;
7. 生物膜与医学;
8. 仿生物膜的研究。

主题总评述报告

- | | |
|--|-----|
| 生物膜结构研究的一些进展 | 杨福愉 |
| 七次跨膜受体的二聚化
(Dimerization of 7 TM Receptors) | 林其雄 |
| 生物膜单分子研究
(Single molecule research in membrane) | 林克椿 |

第 200 次香山科学会议议程与时间安排

2003 年 1 月 12 日 (星期日)

18:00 报到

2003 年 1 月 13 日 (星期一)

9:00~9:30 开幕式致词
杨炳忻 教授 (香山会议)
杨福愉 院士

主题总评述报告

执行主席 杨福愉, 林其谁

9:30~10:00 杨福愉 院士: (中科院生物物理所)
生物膜结构研究的一些进展
10:00~10:10 会间休息
10:10~10:40 林其谁 教授: (中科院上海生化所)
Dimerization of 7 TM Receptors
10:40~11:10 林克椿 教授: (北京大学医学部)
Single molecule research in membrane
11:10~12:00 专题综合讨论, 自由发言
12:00~14:00 午餐

膜蛋白结构的研究

执行主席 陈 俊

14:00~14:25 尹长城 教授: (北京大学医学部)
新崛起的结构研究技术-冷冻电子显微术
14:25~14:50 张旭家 副研究员: (中科院生物物理所)
膜蛋白结构研究的现状
14:50~15:30 专题综合讨论, 自由发言
15:30~15:40 会间休息

光合膜

执行主席 陈 俊

15:40~16:05 沈允钢 研究员: (中科院上海植物生理所)
类囊体膜蛋白动态结构和光合能量转换功能的联系
16:05~16:30 匡廷云 研究员: (中科院植物所)
光合膜的研究

16:30~16:55	许亦农 研究员: (中科院植物所) 光合膜脂的生物合成及功能研究进展
16:55~18:00	专题综合讨论, 自由发言
18:00	晚餐

2003年1月14日 (星期二)

受体与通道蛋白

执行主席 林其谁, 林克椿

8:30~8:55	吉永华 研究员: (中科院上海生化所) 离子通道及其相关配体/调制剂的研究
8:55~9:20	徐天乐 教授: (中国科学技术大学) 膜受体: 从受体药理学到突触生理学
9:20~9:45	武维华 教授: (中国农业大学) 高等植物细胞跨膜运输蛋白研究现状
9:45~9:55	会间休息
9:55~12:00	专题综合讨论, 自由发言
12:00~14:00	午餐

信号跨膜转导

执行主席 林其谁, 林克椿

14:00~14:25	孙大业 院士: (河北师范大学) 生物膜与细胞信号转导
14:25~14:50	程和平 教授: (北京大学) Nanoscope Ca^{2+} Signaling Between L-type Ca^{2+} Channels and Ca^{2+} Release Channels (Ryanodine Receptors) in Heart Cells
14:50~15:15	廖侃 研究员: (中科院上海生化所) 脂质筏和质膜微囊在细胞信号转导中的作用
15:15~15:25	会间休息
15:25~15:50	屠亚平 博士: (美国西南医学中心) G 蛋白信号调节蛋白 (RGS): 一类新的药物治疗靶体
15:50~16:15	张传茂 教授: (北京大学) Ran GTP 酶调控细胞核核膜和核孔复合体装配
16:15~18:00	专题综合讨论, 自由发言
18:00	晚餐

2003 年 1 月 15 日 (星期三)

生物膜与细胞凋亡

执行主席 杨福愉, 陈佺

- 8:30~8:55 陈佺 研究员: (中科院动物所)
Some aspects of the recent progresses in apoptosis
- 8:55~9:20 宋建国 研究员: (中科院上海生化所)
Ceramide-induced cell signaling and apoptosis and their potential relationship
- 9:20~10:10 专题综合讨论, 自由发言
- 10:10~10:20 会间休息

研究生物膜的新方法

执行主席 杨福愉, 陈佺

- 10:20~10:45 陈润生 研究员: (中科院生物物理所)
基因网络和系统生物学
- 10:45~11:10 张建平 研究员: (中科院化学所)
光学和光谱学方法在生物膜研究中的新进展和新动向
- 11:10~12:00 专题综合讨论, 自由发言
- 12:00~14:00 午餐

生物膜与医学

执行主席 杨福愉, 陈佺

- 14:00~14:25 王夔 院士: (北京大学医学部)
从金属离子与生物膜相互作用研究中发现的问题
- 14:25~14:50 刘树森 研究员: (中科院动物所)
线粒体氧化磷酸化的缺陷与线粒体医学的研究
- 14:50~15:15 张志鸿 教授: (复旦大学)
Studies on the Abnormalities of Membrane Proteins in the Erythrocytes of Type 2 Diabetic Patients Using Proteome Analysis 专题综合讨论, 自由发言
- 15:15~15:25 会间休息
- 15:25~15:50 隋森芳 教授: (清华大学)
膜与脑内胆固醇转运
- 15:50~16:15 程时 教授: (北京大学医学部)
乙醇的毒性
- 16:15~18:00 专题综合讨论, 自由发言
- 18:00 晚餐

2003 年 1 月 16 日 (星期四)

仿生物膜

执行主席 林克椿

- 8:30~8:55 沈家聪 院士: (吉林大学)
仿生膜与层状组装技术
- 8:55~9:20 欧阳钟灿 院士: (中科院理论物理所)
生物膜形状的液晶模型理论研究
- 9:20~9:45 江龙 院士: (中科院化学所)
功能薄膜的生物膜模拟
- 9:45~10:10 李峻柏 研究员: (中科院化学所)
用于仿生膜研究的分子组装技术
- 10:10~10:20 会间休息

21 世纪我国生物膜研究的发展战略

执行主席 杨福愉, 林其谁

- 10:20~12:00 自由发言
- 12:00 午餐, 会议闭幕

生物膜结构研究的一些进展

杨福愉

中国科学院 生物物理所 生物大分子国家重点实验室

生物膜是由蛋白质、脂类及糖等组成的超分子体系。本文介绍膜蛋白、膜脂结构研究近年来的一些进展情况。

一、膜蛋白三维结构研究进展

膜蛋白是生物膜功能的主要体现者，可分为外周膜蛋白和内在膜蛋白(integral membrane protein)。后者部分或全部嵌入膜内，有的则跨膜分布。

真核细胞所含的蛋白质，据估计约 $1/4-1/3$ 为内在膜蛋白。人类基因组中编码并可表达为蛋白质的基因约为 30,000~40,000，据估计表达的蛋白质中内在膜蛋白也占 $1/4-1/3$ 。因此，无论从深入解析生物膜的功能，还是从后基因组研究考虑，内在膜蛋白三维结构的研究都是十分重要的。

由于内在膜蛋白三维结构的测定存在较多的困难，与水溶性蛋白质相比较，它们的进展情况明显滞后。至 1997 年，已获得高分辨率三维结构测定结果的蛋白质总数为 6300 左右，其中内在膜蛋白仅占 26 个。值得注意的是近 3~5 年在膜蛋白三维结构的研究获得明显的进展。至 2002 年，已获得高分辨率三维结构的蛋白质总数共计 17500 左右，其中内在膜蛋白已增至 69 个。而且，一些重要内在膜蛋白(如受体，通道，离子泵，运载体 transporter 等)的高分辨率三维结构的测定也已先后获得成功。本文以 K 通道、 Ca^{2+} -ATP 酶(Ca^{2+} 泵)，具有多药耐受性的运载体(Multi-Drug Resistance ATP Binding Cassette Transporter)为例，说明高分辨率三维结构的测定对深入了解内在膜蛋白功能的重要作用。

二、膜脂结构研究进展

膜脂主要包括甘油脂类(Glycerolipid)，鞘脂类(Sphingolipid)以及胆固醇(Cholesterol)。对于甘油脂类研究较多，它们不仅是生物膜结构的骨架，其中有些成员还参与了信号转导的过程，如磷脂酰肌醇(P1)的衍生物(PIP ， IP_3)，甘油二酯(Diglyceride DG)，磷脂酸(PA)等都是信号分子。鞘脂类与甘油脂类不同在于以鞘氨醇(Sphingosine)替代甘油，分子中含有较长并饱和的脂肪酰链。近年来发现鞘脂类及其组份(如，神经酰胺，鞘氨醇-1-磷酸)也是信号分子，鞘脂类与细胞的生长、分化、衰老，凋亡以及应急反应等都有密切关系，也与肿瘤、糖尿病、神经退行性疾病的发生有关联。目前鞘脂类的研究已经发展成为一个非常活跃而且具有很大力量的研究领域。

近年来的研究肯定了大多数哺乳动物细胞质膜有称为“脂筏 lipid raft”和 Caveolae 的微区结构存在。值得注意的是，它们富含鞘脂类和胆固醇，物理状态介于凝胶相与液晶相之间的 Lo 相(Liquid-ordered state)。这些微区结构不被去垢剂所溶解，还各自含有一定量的与信号传导等功能有关的蛋白质。因此，普遍认为，它们与信号转导以及物质的跨细胞运送等功能有密切的关系。总之，“脂筏”和 Caveolae 的发现与肯定对 1972 年 Singer & Nicolson 提出的生物膜“流体镶嵌”模型是一个重要的修正与补充。这方面研究正在进一步深入与发展。

信号转导受体的二聚体化

林其谁

中科院上海生化所

生物膜的流动性保证了膜上蛋白的侧向运动。膜上信号转导受体中相当一部分以单体形式存在,如表皮生长因子(EGF)受体。有的虽有一部份可以是二(多)聚体,但它们不是活性二聚体,如红细胞生成素(EPO)受体等。它们在与配基结合后,生成活性二聚体,启动了信号转导途径。

如果在 EPO 受体的胞外区通过引入半胱氨酸或加入二价单抗等,由于导致活性 EPO 受体二聚体的生成,就会在没有外加 EPO 时有较高的本底信号转导。。

一般认为 EGF 受体激活也通过相仿的机制。有实验表明,在 EGF-EGF 受体复合物中,可能 2 分子 EGF 同时与 2 分子 EGF 受体结合。近来 EGF 受体的胞外区与 EGF 或 TGF 结合的共晶 x 光衍射结果均表明配基与受体的复合物呈 $\text{EGF}_2\text{-EGFR}_2$ 或 $\text{TGF}_2\text{-EGFR}_2$ 结构。EGFR 虽然只有一个跨膜肽段,但这个膜内肽段的构象与受体的激活密切相关。

高表达 β_2 -肾上腺素受体的心肌细胞在没有外加配基时即显示了相当于配基存在下的活力。G 蛋白偶联受体是 7 次跨膜受体,通常单体与配基结合就能表现活力。但有一些 G 蛋白偶联受体会形成同源或异源二聚体,从而表现出功能的多样性。

生物膜的单分子研究

林克椿

(北京大学医学部)

分子生物学被普遍认为是二十世纪生命科学中最重要的成就之一,但仔细考察现有研究分子生物学的技术方法,绝大多数都是对大量分子进行探测后得到的平均结果,而并不能代表分子的真实行为。研究生物单分子就是对单个分子进行成像观察,构象变化,动力学,操纵以及相互作用的探讨,因而是分子生物学深入发展的需要,代表了21世纪这一领域的前沿。

研究生物单分子之所以有可能,是近年来各种新技术陆续出现的结果。由于生物单分子具有纳米(nm)水平的尺寸,因而这类技术都必需有nm级的分辨率。目前研究方法很多,但大体上可归纳为光学技术和扫描探针技术两大类,以及两者间的相互结合。例如全内反射荧光显微术(TIRFM),扫描近场光学显微术(SNOM),光钳(Tweezer),单粒子追踪术(SPD),原子力显微术(AFM)等。

生物单分子研究涵盖的面很广,其中对与生物膜相关的分子结构,功能及其变化的研究显然具有重要的生物学意义。近年来生物膜的单分子研究已开始取得了一些成果。报告中将以膜蛋白的解折叠,受体在膜上的分布,受体-配体相互作用与信号转导,通道的结构,功能与选择性,病毒粒子感染细胞的过程等为例,说明生物膜单分子研究的现状,并提出可能的发展前景。

新崛起的结构研究技术

—冷冻电子显微术

尹长城

北京大学医学部基础医学院生物物理系

人类对生物体系的研究经历了由个体到器官,由器官到组织,由组织到细胞,由细胞到生物大分子这样一个层次由高到低的过程。随着科学的发展,人们对生物体系的研究又转向由低层次到高层次,由简单体系到复杂体系。在此过程中,细胞作为生命的基本单位起着承上启下的重要作用。多少年来,科学家的一个梦想是能观察到生物大分子在细胞内的行为。几十年来,人们对大量的生物大分子及其复合物应用电子显微镜进行研究,发展出了强有力的电子显微学研究生物大分子结构的方法学。近年来,由于快速冷冻和低温冷台技术的引进,导致了冷冻电子显微学技术的诞生。辅以电子显微镜的改进,高速度,大存贮计算机的引进,图像处理技术的发展,电子显微学在研究生物大分子结构尤其是超分子体系的结构方面取得了突飞猛进的发展,在生物学领域的应用越来越受到重视,逐渐成为一种被普遍接受的公认的研究生物大分子尤其是超分子体系结构的有效手段,成为连接生物大分子和细胞的纽带和桥梁。

基于冷冻电子显微学在现代生物学中的重要性,世界上处于领先地位的大学和研究机构都先后建立了先进的冷冻电镜技术平台:如美国的哈佛大学,耶鲁大学,麻省理工学院,普渡大学,纽约大学,Brandeis大学,Baylor医学院,Lawrence Berkley国家实验室等,欧洲的MRC剑桥分子生物学实验室,欧洲分子生物学实验室,Max-Planck生物物理研究所,Max-Planck生物化学研究所,牛津大学,剑桥大学,伦敦大学帝国理工医学院等。在我国,虽然一些大学和研究所应用电子显微学开展了一些工作,但仍局限于传统的电子显微学领域。在方法学方面,我们仍局限于超薄切片,固定包埋,金属投影,染料负染等经典方法。到目前为止,冷冻电子显微学技术尚未在我国获得广泛应用。在仪器方面,我们的电子显微镜还是低档次的低压常规显微镜。这些因素严重的限制了我国与世界领先大学及研究机构的竞争能力。

报告将结合具体事例,介绍冷冻电子显微学技术的最新发展和趋势及其在生物膜研究的应用。适时建立先进的冷冻电镜技术平台,开展一些前沿性和挑战性的研究工作,将使我们及时赶上世界先进水平。建议我们要抓住机遇,建立先进的冷冻电镜技术平台,开展一些前沿性和挑战性的研究工作,赶超世界先进水平。

膜蛋白三维结构研究进展

张旭家

(中国科学院生物物理研究所 北京 100101)

基因组研究结果表明原核细胞和真核细胞的 1/4 至 1/3 基因负责编码内在的膜蛋白。这些膜蛋白在细胞的物质运送, 能量传递和信号转导等方面发挥着重要作用。解析内在膜蛋白的三维结构对于清楚了解这些膜蛋白的功能和作用机制是非常重要的, 也是必不可少的。

自从 1986 年第一个原子分辨率内在膜蛋白—光合反应中心解析至今的 14 年里, 尽管膜蛋白的三维结构解析在许多领域取得了世人瞩目的成果, 但是进展仍然十分缓慢。目前已知的具有原子分辨率或近原子分辨率内在膜蛋白的三维结构不到 100 个, 并且其中只有不到 50 种不相关的膜蛋白。这既与基因组编码的大量膜蛋白差距甚远, 同时与每年近 2000 种新的可溶性蛋白的解析相比也显得膜蛋白三维结构的研究进展十分滞后。

目前确定蛋白质三维结构有三种手段: X 射线晶体学、电子晶体学和核磁共振。比较这三种手段, 可以发现, X 射线晶体学是获得膜蛋白原子分辨率三维结构的主要手段, 但其前提条件必须获得高质量的单品。蛋白质的二维晶体是利用蛋白质的亲水与亲水的相互作用, 但由于膜蛋白的疏水表面以及在膜上不均一的取向, 使二维结晶极为困难。电子晶体学是近十年逐渐发展和完善起来的确定蛋白质三维结构的方法。由于电子与物质的相互作用远远大于 X 射线, 因此很薄和较小的二维晶体即可应用该方法。内在膜蛋白的二维晶体的形成是靠蛋白质的疏水—疏水相互作用, 鉴于膜蛋白的疏水性, 与三维晶体比较, 内在膜蛋白的二维晶体较易形成。由于膜蛋白分子量通常都较大, 并且不溶于水, 因此目前核磁共振还不适合膜蛋白三维结构的解析, 但该方法仍然在不断探索中。

解析膜蛋白三维结构的困难主要可归纳为如下几点: (1). 天然膜蛋白含量低, 如一些跨膜受体蛋白的含量为微克数量级; (2). 膜蛋白不稳定, 膜蛋白离开天然脂双层通常不稳定, 失去活性, 因此膜蛋白的分离、纯化比较困难, 只有用较剧烈的条件(如去垢剂、有机溶剂、超声波等)才能将它们溶解下来; (3). 膜蛋白晶体生长困难, 因为无论是用电子晶体学方法还是 X-射线晶体学方法, 都需要膜蛋白的二维或三维晶体, 晶体的生长成了目前解析膜蛋白三维结构的瓶颈。

类囊体膜蛋白动态结构和光合能量转换功能的联系

沈允钢 徐春和 许大全 魏家绵 米华玲

(中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 200032)

光合能量转换是在类囊体膜上进行的, 其过程主要由光系统 I 和 II、细胞色素 b₆/f、ATP 合酶和 NAD(P)H 脱氢酶 (NDH) 等蛋白复合体承担。它们的结构和功能是当前国际研究的热点。我们实验室着重探讨这些蛋白动态结构变化和光合能量转换功能调节的联系。

光合作用的光反应是在光系统 I 和 II 中完成的, 它们都是由一、二十种多肽组成, 含有吸收光能的天线色素、反应中心及原初电子供受体等。当入射光质变动时, 激发能如何在它们之间均衡分配是保证能量转换高效进行的重要条件, 已知这是通过状态转换来实现的。文献中一般认为这过程要几分钟才可观察到, 我们用荧光和毫秒延迟发光研究表明, 在 1 分钟内就有显著变化, 并对其机理作了初步分析。

当入射光过强时会引起光系统 II 反应中心破坏, D1 蛋白大量损失, 但在自然条件下, 光合机构常可启动防御机制改变膜的动态结构将多余的能量无害化耗散。我们的研究表明, 其耗散途径除文献中常提到的质子梯度、状态转换和叶黄素循环外, 在大豆等植物中, 光系统 II 反应中心的可逆失活也是非常重要的方式。

光系统 II 是和植物独有的放氧功能紧密联系在一起。放氧复合体包含二种外周多肽, 其中结合于光系统 II 囊腔内侧的 33Kda 蛋白特别重要。我们的研究表明: 它在高压下很容易变性, 结构具有较大柔性; 它在低 pH 下稳定, 有较大容纳 H⁺ 的能力; 其 241 位色氨酸残基对维持结构起关键作用。

在光合能量转换时, 如何使 ATP 和 NADPH 形成的比例适于碳同化等过程的需要是非常重要的问题。我们观察到光合机构中有不少调节此比例的机制, 尤其是 NAD(P)H 脱氢酶可介导围绕 PSI 的循环电子传递, 它是一种与线粒体复合体 I 高度同源的多亚基膜蛋白复合体。我们利用缺失不同 NDH 亚基的蓝藻和烟草突变体, 对 NDH 的结构和生理功能进行了研究。此外, 还了解到 NaHSO₃ 处理也能促进 PSI 的光合磷酸化, 增加 ATP 供应从而可提高不少作物的光合作用速率。

在类囊体膜上由光引起的定向电子传递耦联着跨膜质子动力势的形成, 它可通过膜上的 ATP 合酶催化由 ADP+P_i 合成 ATP 的反应。我们的研究进展为: (1) 获得了存在区域化质子的新证据 (2) 发现苹果酸、内源磷, NaCl 等可调节 ATP 合酶活性 (3) 运用酵母双杂交检测系统研究了叶绿体 ATP 合酶各亚基间相互作用, 提出了其空间分布的模型 (4) 用定点突变和缺失等方法研究了叶绿体 ATP 合酶 c 基结构与功能的关系, (5) 了解到叶绿体 ATP 合酶 δ 亚基的 N 端和 CF₁ 各亚基作用密切, 而 C 端上要参与和 CF₀ 各亚基相互作用。

光合膜脂的生物合成及功能研究进展

中国科学院植物研究所

许亦农

光合作用是地球上几乎所有生命赖以生存和繁衍的能量和物质基础。光合作用的光反应过程,如光能的吸收,光化学反应,电子传递等,都是在光合膜中进行的,因此,了解光合膜结构及其与功能的关系是阐明光合作用机理的关键。与其它生物膜不同,光合膜由四种特殊的甘油酯组成,它们是:单半乳糖甘油二酯(MGDG)、双半乳糖甘油二酯(DGDG)、硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)和磷脂酰甘油(PG)。这些特殊脂类物质的结构与功能不但是光合作用研究领域,也是生物膜研究领域中所关注的重要科学问题。

近年来,光合膜脂研究的最重要的成果之一是基本上阐明了光合膜脂的合成途径。大量的研究结果表明,高等植物光合膜脂具有两条生物合成途径。脂肪酸在质体内合成后,一部分可以在质体内被直接用于光合膜脂的合成,而另一部分则被运输到内质网上先合成光合膜脂的合成前体二脂酰甘油(DAG),DAG再被运输到叶绿体中参与MGDG、DGDG和SQDG的合成。阐明光合膜脂的合成途径为光合膜脂的分子生物学研究奠定了坚实的基础。

膜脂的功能是光合膜脂研究中人们最为关心的科学问题。由于光合膜脂是生物膜系统中最为特殊的脂类,因此,长期以来人们一直认为这些脂不但是光合膜的结构构成成分,它们还可能与膜蛋白有着特异性结合,在光合作用中起重要作用。生物化学和生物物理学手段在研究光合膜的功能方面发挥了重要的作用。例如,通过在低温下利用不同类型的脂酶缓慢水解膜脂,确定了各种脂在光合膜中的纵向不对称分布;利用体外重组和各种波谱等技术,揭示了光合膜某些脂类分子在维持膜蛋白复合体的结构与功能方面起重要的作用。最近,由于基因突变技术和基因重组技术在光合膜脂中的应用,大大加快了对光合膜脂功能的研究进展。到目前为止,人们已经获得了拟南芥、蓝细菌等光合生物的DGDG、SQDG和PG缺失或部分缺失突变体。对这些突变体的研究表明,某个膜脂的缺失不但影响光合膜的结构与功能,对光合生物的生长和发育也有着重要的影响。揭示光合膜脂的功能对阐明光合作用的机理和人工模拟光合作用具有重要意义。