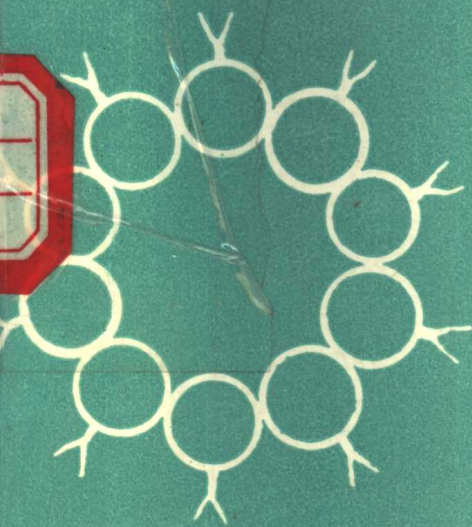
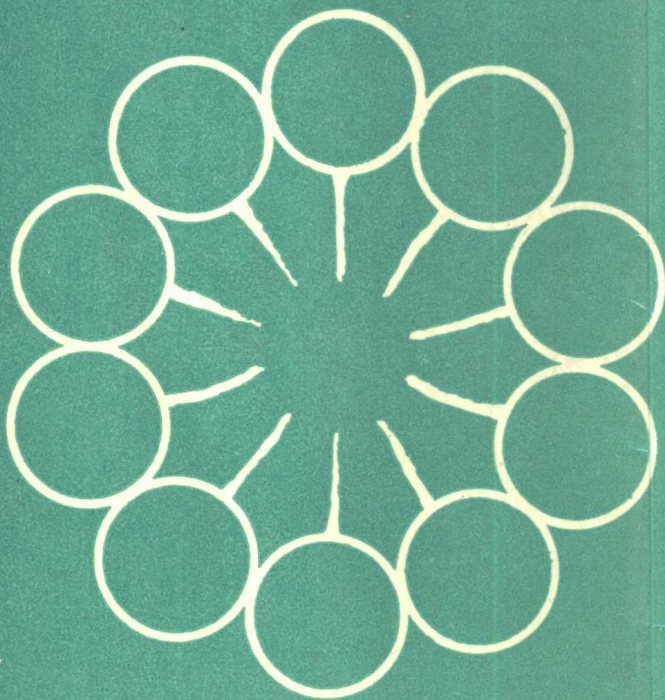
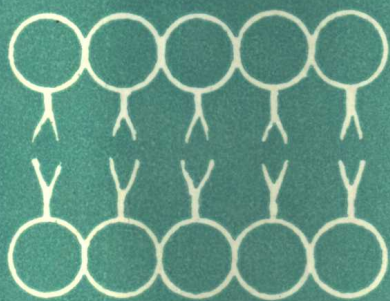


簡明植物生物化學

李雄彪 張金忠 編



南開大學出版社

简明植物生物化学

李雄彪 张金忠 编

南开大学出版社

〔津〕新登字(90)011号

内 容 简 介

本书系统介绍了植物生物化学的有关知识,着重论述了光合作用、植物细胞壁、植物的寡糖和多糖、植物的蛋白质、植物的脂类物质、植物激素、植物次生物质及豆科植物与根瘤菌的共生固氮作用等内容。可供大专院校生物系师生及有关科技人员使用。

简明植物生物化学

李雄彪 张金忠 编

南开大学出版社出版

(天津八里台南开大学校内)

邮政编码300071 电话349318

新华书店天津发行所发行

河北省邮电印刷厂印刷

1992年10月第1版 1992年10月第1次印刷

开本: 850×1168 1/32 印张: 13.25

字数: 342千 插页: 2 印数: 1—3 000

ISBN 7-310-00473-6/Q·18 定价: 7.60 元

序

尽管国内外各种版本的生物化学教科书很多，但是植物生物化学的教材却屈指可数，而内容侧重于植物化学、避免与普通生物化学相重复的植物生物化学教材就更少。近年来，有的学校专门开设了植物生物化学课程，有的则开设植物生物化学专题课，以加强主修植物学的学生们的植物生物化学的理论基础。在这种情况下，我们以北京大学植物生理专业和植物学专业四年级植物生物化学专题课的讲义为基础，编写了这本书，希望能作为读者学习植物生物化学的参考资料。

光合作用是植物最重要的代谢活动之一，因此我们在本书第一章以较多的文字进行讨论。在植物生理学课程中介绍植物生长物质时常常偏重于它们的生理作用，本书则试图更多地从生物化学角度对其进行讨论。近年来，植物细胞壁的生物化学研究以及植物与其根瘤菌的共生固氮研究取得了很大进展，像以往的某些书中那样寥寥数语已远不能反映这些方面的研究成果，因此，我们设“植物细胞壁”和“豆科植物与根瘤菌的共生固氮作用”两章，以简单介绍这些方面的资料。关于植物次生物质的讨论是植物生物化学中一个重要组成部分，所以在这本书中也有它的一席之地。即使是普通生物化学教科书中常常介绍的糖类、脂类和蛋白质类，在这本书中，我们也尽可能地突出其“植物”的特点。

光合作用一章的资料是张金忠在日本研究光合作用以完成博士论文时收集的。植物细胞壁一章的资料则是李雄彪在美国研究细胞壁蛋白以完成博士论文时收集的。所以，这本书的出版，也是对我们获得博士学位的一点纪念。

囿于作者的文字和专业水平，书中错漏之处一定不少，我们怀着感激的心情恳请读者批评指正。

李雄彪 于北京大学生物学系

张金忠 于南开大学生物学系

目 录

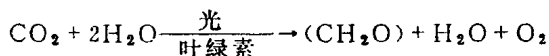
第一章 光合作用	(1)
一、光合器官	(1)
二、光合色素	(16)
三、反应中心与原初光化学反应	(23)
四、同化力的形成	(35)
五、光合碳同化	(44)
第二章 植物细胞壁	(56)
一、细胞壁多糖	(57)
二、细胞壁蛋白	(83)
三、初生壁中各种组分的相互联系	(96)
四、木质素	(99)
五、角质和蜡	(108)
第三章 植物的寡糖和多糖	(115)
一、核苷二磷酸糖	(116)
二、植物的寡糖	(118)
三、果聚糖	(122)
四、淀粉	(125)
五、淀粉与蔗糖生物合成的调节	(131)
六、淀粉的降解及其与蔗糖的相互转化	(137)
第四章 植物的蛋白质	(142)
一、植物的贮存蛋白	(142)
二、植物凝集素	(162)
三、植物甜蛋白	(176)

四、阿拉伯半乳聚糖蛋白·····	(182)
第五章 植物的脂类物质 ·····	(188)
一、脂类的结构·····	(188)
二、脂类的分布·····	(195)
三、脂类的功能·····	(201)
四、脂类的代谢·····	(216)
第六章 植物激素 ·····	(238)
一、生长素类·····	(239)
二、赤霉素类·····	(259)
三、细胞分裂素·····	(275)
四、脱落酸·····	(287)
五、乙烯·····	(293)
六、芸苔甾类及其它植物生长物质·····	(297)
第七章 植物次生物质 ·····	(305)
一、非蛋白氨基酸·····	(308)
二、类萜和甾醇·····	(320)
三、酚类化合物·····	(332)
四、类黄酮·····	(341)
五、生物碱·····	(348)
六、生氰糖苷·····	(360)
第八章 豆科植物与根瘤菌的共生固氮作用 ·····	(365)
一、根瘤的形成·····	(365)
二、固氮酶复合物·····	(375)
三、根瘤蛋白·····	(394)
四、根瘤中的吸氢酶与氢的吸收·····	(398)
五、共生固氮的初级产物及其利用·····	(402)

第一章 光合作用

光合作用对于生命现象来说是极其重要的。这是因为，几乎所有生物的食物，其最终来源都可以追溯到光合作用。地球上每年大约有2000亿吨碳被光合作用所同化，也就是说，每秒钟内光合作用可以将6000多吨碳转化为15000多吨碳水化合物。这几个数字使我们可以想像到光合作用的巨大规模。

绿色植物的光合作用可以用下面这个简单的反应式来表示：



$$\Delta G = 4.8 \times 10^6 \text{ J mol}^{-1}$$

然而，光合作用事实上是一个极其复杂的过程，包括一系列的物理、化学和生物反应，在大分子、细胞器、细胞、组织、器官、个体和群体的不同层次上受到内部和外部诸多因素的调节。在这一章中，我们从生物化学角度对光合器官、光合色素、反应中心与原初光化学反应、同化力的形成、光合碳同化等几个方面进行简单的讨论。

一、光合器官

(一) 光合器官的形态结构

植物细胞的光合作用是在叶绿体中进行的。细胞内叶绿体的数目、形状和大小因植物种类不同而有很大差别。在高等植物的叶细胞中，一般有50~200个叶绿体，而在某些藻类细胞（例如衣藻和

小球藻)中只有一个叶绿体。在高等植物中,叶绿体一般为扁平的椭圆形,直径约为5~10微米,厚约2~3微米。但在藻类细胞中,叶绿体的形状因种类不同可有很大变化,它们可以是带状、板状、球状或星状。

一个典型的叶绿体由被膜、内部片层结构和基质三部分组成(图1.1)。光合作用的光反应发生在内部片层结构上,而基质是光合作用暗反应的场所。

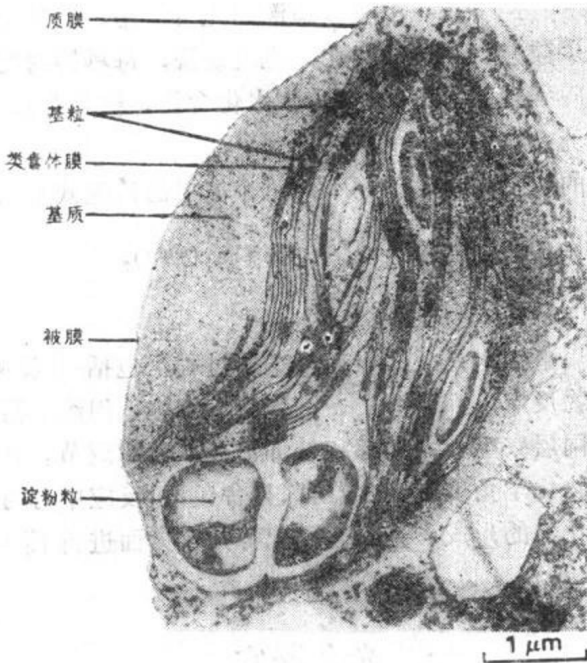


图 1.1 高等植物细胞叶绿体的电镜照片

叶绿体的被膜是两层单位膜。被膜内是流动的基质,基质中有许多片层结构,每个片层是由闭合的两层膜组成的,呈扁囊状,称为类囊体。类囊体腔内是水溶液。类囊体堆积在一起形成基粒,其中的类囊体称为基粒类囊体,组成基粒的片层则称为基粒片层。一些大的类囊体贯穿于两个或两个以上的基粒之间,它们露在基粒外

面的部分叫基质片层，构成基质片层的类囊体叫基质类囊体。

在叶绿体基质中，除各种可溶性的酶和其它细胞代谢物外，还有淀粉粒、质体小球以及DNA纤维等。

光合作用的捕光和电子传递过程是在类囊体膜上进行的，因此类囊体膜亦称光合膜。

如上所述，在高等植物中，大部分类囊体组成基粒，但在低等藻类中，其叶绿体的类囊体并不组成基粒，而是单独存在。在不同门类的真核藻类细胞中，可以看到类囊体由单独存在到组成基粒的各种过渡类型。例如，在红藻中的类囊体是单独存在的，类囊体与叶绿体的长轴平行，贯穿于整个叶绿体中。在黄褐藻的叶绿体中，可以看到二个或三个类囊体堆积在一起的情况。在褐藻和眼虫藻的叶绿体中，可以看到三个以上的类囊体堆积在一起。在一些绿藻中则可以看到同高等植物叶绿体中的基粒相似的结构（图1.2）。

原核光合生物的细胞还没有分化出专门的光合器官。蓝绿藻的类囊体分布在细胞的周边部位。在光合细菌中，光合作用的光反应是在含有光合色素的细胞内膜上进行的，这种内膜呈小泡状或扁囊状，分布于细胞周围，它们有一个特别的名称——载色体。

（二）类囊体膜的主要成分

同其它生物膜一样，类囊体膜的主要成分是脂类和蛋白质。不过，由于在类囊体膜上进行复杂的捕光和电子传递反应，所以和质膜相比，类囊体膜中的蛋白质与脂类的比值偏高。按重量计算，类囊体膜由50%的蛋白质、40%的酰基脂类和10%的色素组成。

1. 类囊体膜脂类

本书有专门一章介绍植物脂类，这里仅对与光合作用有关的类囊体膜脂做一简单介绍。

在一般的生物膜复合脂类中，磷脂占的比例很大，而在类囊体膜中，复合脂类主要是糖脂，这是类囊体膜脂成分的一个重要特点。类囊体膜脂分为可皂化的和不可皂化的两种。可皂化的脂类主要是

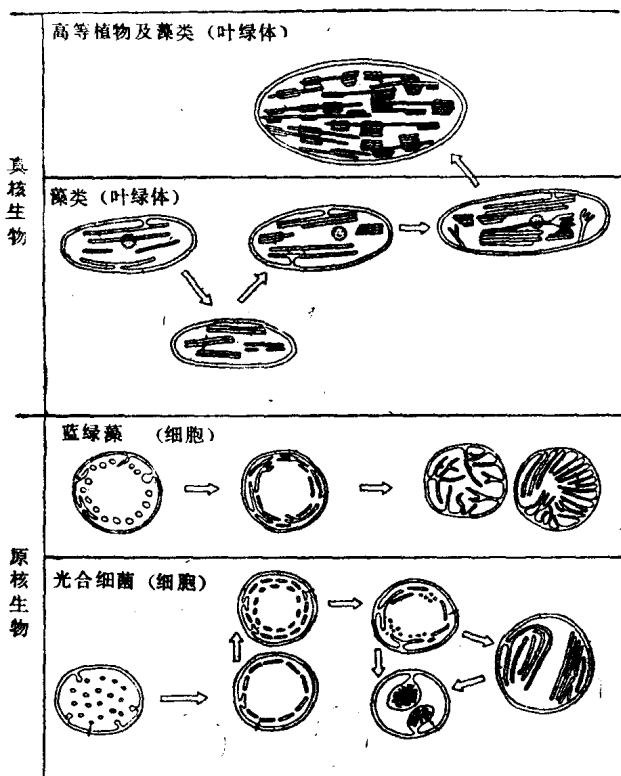


图 1.2 光合膜的结构和演化方式

二酰基甘油酯，它们组成膜的基质；不可皂化的脂类主要是各种色素和醌。色素存在于蛋白质复合体内，醌存在于疏水的膜基质中。

在类囊体膜中，主要的二酰基甘油酯是半乳糖甘油酯。其中单半乳糖基二酰基甘油(MGDG)和双半乳糖基二酰基甘油(DGDG)分别占酰基脂类的45~50%和25~35%。除MGDG和DGDG外，类囊体膜中的酰基甘油酯还有硫喹诺糖基二酰基甘油(SQDG)、磷脂酰甘油(PG)和磷脂酰胆碱(PC)(图1.3)。

上述每一类酰基甘油酯，由于它们所含脂肪酸的性质(C_{18} 或

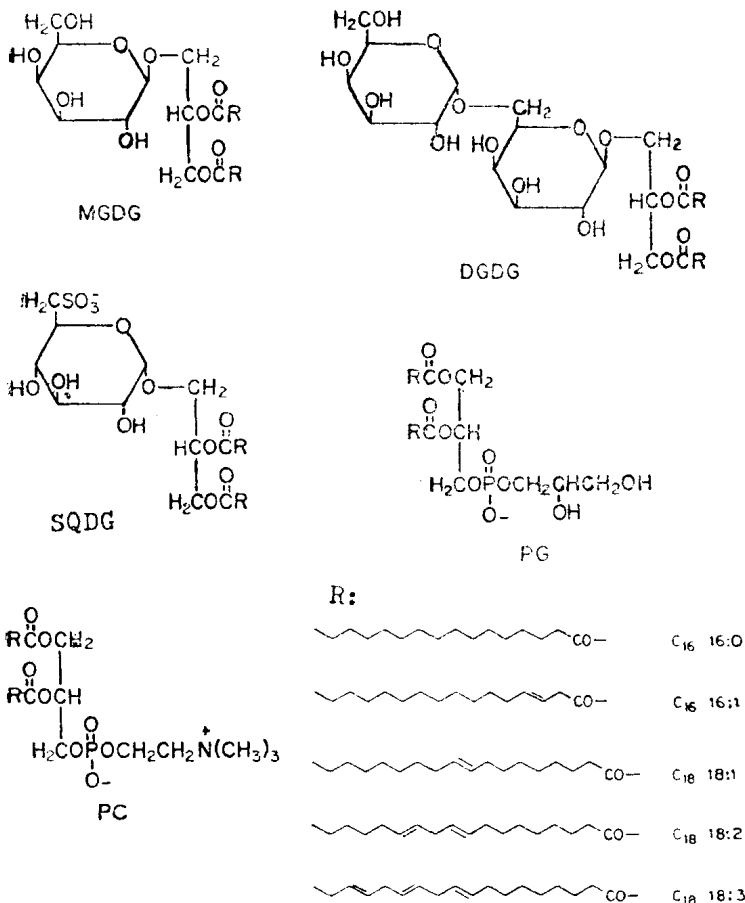


图 1.3 类囊体膜中 5 种主要的酰基甘油酯 R = 酰基

C_{18})、脂肪酸在甘油上的位置以及脂肪酸不饱和程度的不同,从而形成了多种化合物。在不同生物之间,类囊体膜中 5 种酰基甘油酯的含量以及每种酰基甘油酯中所含各种脂肪酸的情况略有差别。作为一个例子,表 1.1 列举了豌豆类囊体膜中 5 种酰基甘油酯的存在情况。

表 1.1 豌豆类囊体膜中的酰基甘油酯及其脂肪酸成分

	相对含量 (摩尔%)	脂 肪 酸(摩尔%)						双键指数
		16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3	
MGDG	42	2	0	1	1	4	92	5.7
DGDG	28	8	0	2	2	2	86	5.2
SQDG	10	25	0	5	2	6	62	3.8
PG	12	29	17	3	6	10	35	3.0
PC	8	24	0	6	4	33	33	3.3

从表1.1可以看出，类囊体膜中的脂肪酸是高度不 饱 和的，在 5 种酰基甘油酯中脂肪酸的双键指数在 3 ~ 6 之间。类囊体膜中的不饱和脂肪酸主要是亚油酸，它是一种十八碳三烯酸。在MGDG和DGDG中亚油酸高达92%和86%。在所谓的“16:3”植物(如菠菜)中，MGDG还含有二个特别的脂肪酸，即十六碳三烯酸。

在其余的三种酰基甘油酯中，磷脂酰甘油含有一个不寻常的脂肪酸——16:1反式-3位棕榈酸。在类囊体膜脂类中几乎不含甾醇，20%的脂类(SQDG和PG)带有净负电荷。

在类囊体膜中脂类形成双分子层，双分子层可作为膜的基质和骨架。膜脂有很强的流动性，光合电子传递链中的一些成分可以在其中自由扩散，以沟通彼此分离的蛋白质复合体，使得光合作用能顺利进行。另外，脂类分子形成的膜基质还限制大多数亲水溶质的跨膜运动，防止蛋白质的非专一性聚集。

类囊体膜脂中的另外两大类物质——光合色素和醌是光合作用的重要成员，光合色素参与光合作用的捕光过程和原初光化学反应，醌是重要的电子和质子载体。有关光合色素和醌的详细内容将在第二、三节中介绍。

2. 类囊体膜蛋白质

类囊体膜是光合作用中光反应的场所，其上分布着与捕光和电子传递有关的一系列蛋白质多肽，它们的总数超过40种。这些蛋白

质多肽被组织成几个具有不同功能的蛋白质复合体。这些复合体包括：光系统Ⅰ核心复合体、光系统Ⅰ集光复合体、光系统Ⅱ核心复合体、光系统Ⅱ集光复合体、细胞色素 b_6/f 复合体和ATP合成酶复合体等。前4个复合体含有叶绿素，是叶绿素蛋白质复合体，其中光系统Ⅰ和光系统Ⅱ核心复合体分别含有光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的反应中心，是进行将光能转变成化学能的原初光化学反应的场所。光系统Ⅰ和光系统Ⅱ集光复合体是光合作用的天线色素复合体，它们将吸收的光传递给反应中心叶绿素分子。细胞色素 b_6/f 复合体和ATP合成酶复合体也是光合电子传递链中的重要成员，它们直接参与跨膜质子梯度的建立和ATP的形成（图1.4）。

除了上述蛋白质复合体外，类囊体膜还有其它一些蛋白质成分，如叶绿素酶、激酶和磷酸酶等。

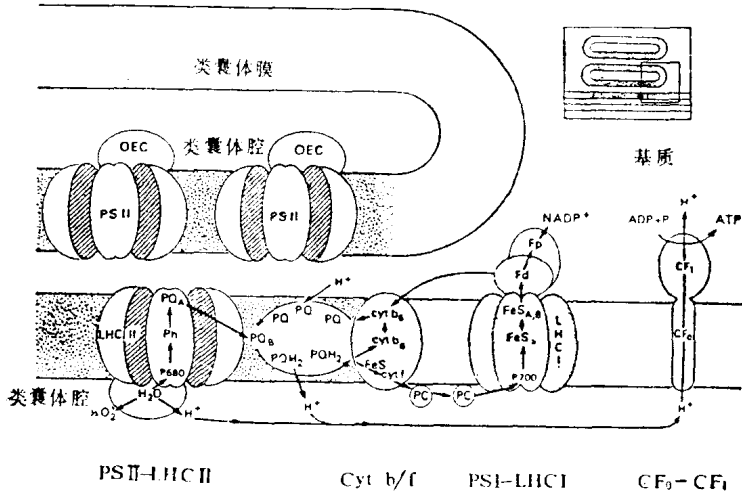


图 1.4 在类囊体膜上蛋白质多肽组成几个蛋白质复合体，这些复合体协同作用完成光合作用的光反应 PSⅡ，光系统Ⅱ核心复合体；LHCⅡ，光系统Ⅱ集光复合体；Cytb₆/f，细胞色素 b_6/f 复合体；PSI，光系统Ⅰ核心复合体；LHCI，光系统Ⅰ集光复合体；CF₀·CF₁，ATP合成酶复合体；OEC，放氧复合体

(三)类囊体膜的组织结构

前面已经介绍过,在类囊体膜上参与光合作用光反应的复合体至少有6个,这些复合体协同作用完成光合作用的捕光、电子传递、原初光化学反应和光合磷酸化等。因此,在证实了光合作用的光反应发生在有组织的类囊体膜上之后,人们一度认为上述这些复合体在类囊体膜上是有序地排列在一起的。然而,事实上并非如此。

研究发现,在电镜下观察到的叶绿体中类囊体的堆积状态不是一成不变的。例如,通过改变分离的叶绿体悬浮液的离子强度,便可使堆积的类囊体解除堆积(去堆积)和重新堆积。在植物体内,类囊体的堆积程度也随植物生长条件的改变而发生变化。更重要的是,利用冰冻蚀刻电镜技术发现,伴随类囊体堆积状态的变化,膜上蛋白质复合体的侧向分布情况也发生特征性的变化。因此,人们推测,蛋白质复合体在堆积和非堆积这两种类囊体膜上的分布情况可能并不相同。

1964年,Boardman和Anderson用毛地黄皂苷处理类囊体膜,得到只含光系统Ⅰ复合体或只含有光系统Ⅱ复合体的膜碎片。他们的先驱性工作表明,与光合作用光反应有关的几个蛋白质复合体在类囊体膜上可能是相互分离的,即它们分别存在于不同的膜区域。以后,包括使用去垢剂、物理分级分离、冰冻蚀刻电镜以及相分配法等在内的一系列实验证实了上述想法,即光系统Ⅱ核心复合体和光系统Ⅱ集光复合体主要存在于堆积的膜区域,而光系统Ⅰ复合体和ATP合成酶复合体主要存在于非堆积的膜区域,细胞色素 b_6/f 复合体在两种膜区域都存在。图1.5是Boardman和Anderson根据这些结果描绘的上述蛋白质复合体在类囊体膜上组织方式的一个模式图。

从图1.5可以看出,在讨论类囊体膜时,使用紧贴膜(appressed membrane)和非紧贴膜(unappressed membrane)(或使用堆积和非堆积(stacking和unstacking)膜)比使用基粒片层和

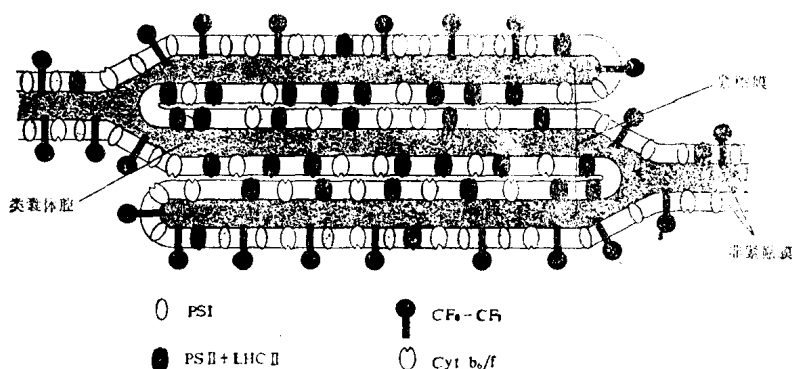


图 1.5 在类囊体膜上, PS I 和 LHC II 主要存在于紧贴膜区域, PS I 和 CF₀-CF₁ 主要存在于非紧贴膜区域, Cyt b₆/f 在两种膜区域都存在

基质片层(或基粒类囊体和基质类囊体)更准确。紧贴膜是基粒当中的隔膜,其表面与邻近的膜紧密接触。非紧贴膜包括了基质片层和基粒的末端膜区域,它们的外表面直接暴露在叶绿体的基质中。这种划分强调了这两种膜区域在物理和化学性质上的差别。

那么,图1.5所表示的蛋白质复合体在类囊体膜上侧向分离的(相距100Å以上)现象在光合作用中的意义是什么呢?一般的解释是,如果两个光系统复合体高密度地存在于同一类囊体膜区域,光系统 II 吸收的光子中的很大一部分能量将被传递给光系统 I,使光系统 II 没有足够的能量进行本身的原初光化学反应。原因是光系统 II 的激发态(P680*)高出其基态的能量水平,较之光系统 I 的激发态(P700*)高出其基态的能量水平要高得多。两个光系统分别位于紧贴膜和非紧贴膜区域就可有效地解决上述问题。

ATP合成酶复合体由CF₀和CF₁两部分组成,CF₀位于膜内,是质子通道,而CF₁位于类囊体膜的外表面,它有ATP合成酶的催化位点。ATP合成酶复合体位于非紧贴膜区域,使它的CF₁部分有足够的伸展空间,并容易从基质中得到合成ATP所需的ADP和无机磷酸。光系统 II 复合体在光反应中与很小的极性电子供体水

和脂溶性的电子载体质体醌相互作用，所以位于紧贴膜区域不会影响其正常工作。按照现在的观点，同一叶绿体中所有类囊体有一个共同的内部空间，所以，虽然光系统Ⅱ复合体和ATP合成酶复合体处在不同的膜区域，但光系统Ⅱ所释放的质子同样可以被ATP合成酶复合体所利用。

参与光反应的几个蛋白质复合体在类囊体膜上侧向分离的现象表明，在类囊体膜中一定存在一些可以扩散或移动的成分，它们将彼此分离的蛋白质复合体有机地联系起来。根据图1.4描绘的光合电子传递系统，充当这种联系者的分子有3个，它们是光系统Ⅱ复合体和细胞色素 b_6/f 复合体之间的质体醌（PQ/PQH₂）、细胞色素 b_6/f 复合体和光系统Ⅰ复合体之间的质体蓝素（PC）以及光系统Ⅰ复合体与铁氧还蛋白-NADP⁺还原酶复合体之间的铁氧还蛋白（Fd）。

类囊体膜中的质体醌主要是质体醌-9，它含有一个由9个类异戊二烯单位组成的疏水的“尾巴”，可以在类囊体膜的基质中自由扩散和移动。质体醌的还原形式质体醌醇（PQH₂）是光合电子传递链中一个重要的电子和质子载体。在类囊体膜中，质体醌有很高的浓度，估计每条电子传递链含有6~7个质体醌的分子库。

质体蓝素和铁氧还蛋白是两个水溶性的小分子蛋白，它们都是光合电子传递链中的电子载体。

除了上面介绍的3种可扩散的小分子外，类囊体膜上的蛋白质复合体也可以发生侧向移动，其主要功能是调整光能在两个光系统之间的分布。例如，光系统Ⅱ集光复合体（LHCⅡ）主要充当光系统Ⅱ的天线色素，它们将吸收的光能传给位于光系统Ⅱ核心复合体中的反应中心叶绿素分子。然而，在某些条件下，LHCⅡ可以移动到光系统Ⅰ复合体附近，充当光系统Ⅰ的天线色素。这个所谓的“机动天线模式”已得到很多实验的支持。如图1.6所示，在非磷酸化状态下，LHCⅡ在紧贴膜中和光系统Ⅱ核心复合体（PSⅡ）紧密结合；经磷酸化作用后，它离开PSⅡ，移动到非紧贴膜中的光