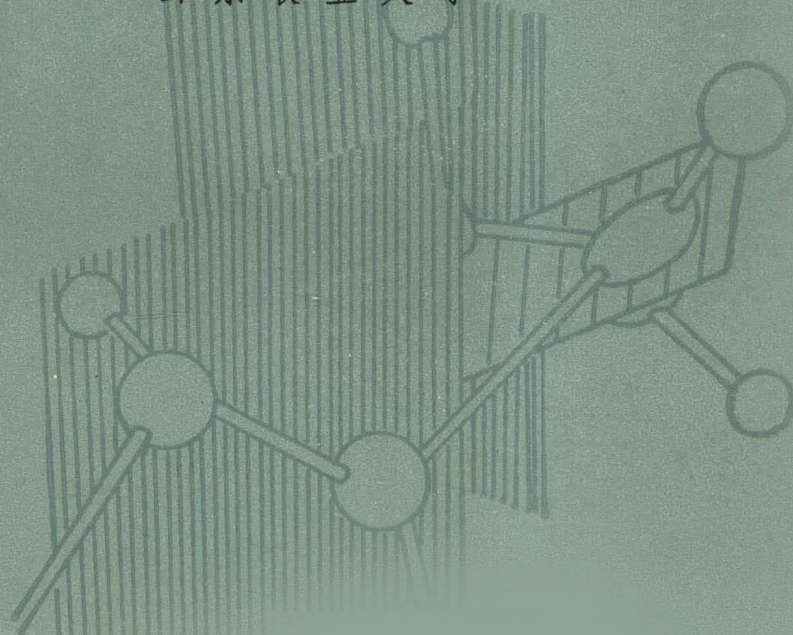


植物生物化学

(中 册)

北 京 农 业 大 学
西 北 农 业 大 学 主 编
山 东 农 业 大 学



一九八五年十一月

植物生物化学

中 册

北京农业大学
西北农业大学 主编
山东农业大学

一九八五年十一月

主 编

北京农业大学

西北农业大学

山东农业大学

编写单位

(按编写章节顺序排列)

北京农业大学

上海农学院

山东农业大学

华中农业大学

西北农业大学

广西农学院

贵州农学院

浙江农业大学宁波分校

沈阳农业大学

湖南农学院

南京农业大学

华南农业大学

目 录

(中 册)

第 五 章 光合作用	1
第一节 原初反应	1
一、光能的吸收	1
二、捕光色素与光合单位	2
三、能量转移	3
四、反应中心与电荷分离	3
五、荧光	4
第二节 光合电子传递链	5
一、由 H_2O 至 PS II (氧的释放)	5
二、由 PS II 至 PS I	6
三、由 PS I 至 NADP	7
第三节 光合磷酸化	7
一、电子传递与磷酸化关系	7
二、光合磷酸化的机理——化学渗透学说	7
三、偶联因子 (coupling factor)	8
四、环式光合磷酸化	8
五、假环式光合磷酸化	9
第四节 碳的同化途径及其调节	9
一、 C_3 途径	9
二、 C_4 途径	12
三、CAM	14
第 六 章 碳水化合物的生物化学	16
第一节 磷酸己糖的合成和降解	16
一、还原磷酸戊糖途径	16
二、葡萄糖的异生作用	20
三、磷酸己糖的氧化	22
第二节 糖核苷酸在植物中的转化	25
一、单糖的活化——激酶	25
二、糖核苷酸的形成	27
三、糖核苷酸的降解	30
四、糖核苷酸的差向异构酶	30

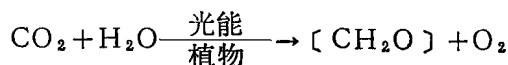
第三节 蔗糖的生物合成和代谢	31
一、蔗糖的生物合成	31
二、蔗糖与淀粉的转化	34
三、萌发种子中蔗糖的形成和转移	34
四、蔗糖的降解	36
五、蔗糖与寡糖的移位	36
第四节 寡聚糖	37
一、初生寡聚糖类	37
二、次生寡聚糖	44
第五节 淀粉的合成和降解	47
一、淀粉的生物合成	47
二、淀粉的降解	54
第六节 纤维素的生物合成	59
一、纤维素的生物合成	60
二、纤维素微纤丝形成的物理机制	62
三、纤维素微纤丝的定向	62
第七节 细胞壁多糖和糖蛋白的生物合成	63
一、果胶物质	64
二、半纤维素	65
三、多糖合成中的糖脂	67
四、衬质多糖合成的部位	68
五、细胞壁中的糖蛋白	69
第七章 脂类及其代谢	73
第一节 酰基甘油类	73
一、植物脂肪酸	73
二、酰基甘油	79
三、三酰甘油的生物合成	84
四、三酰甘油的氧化分解	94
第二节 磷脂	105
一、磷脂的化学	105
二、磷脂的代谢	108
第三节 硫脂	113
一、硫脂的结构、分布与功能	113
二、硫脂的代谢	114
第四节 糖脂	116
一、糖脂的结构、分布与功能	116
二、糖脂的代谢	118
第五节 植物蜡、角质和木栓质	121

一、植物蜡、角质和木栓质的化学	121
二、植物蜡、角质和木栓质的代谢	124
三、角质蜡的功能	132
第八章 固氮作用	134
第一节 固氮微生物和固氮体系	134
一、固氮微生物	134
二、固氮体系	137
第二节 固氮作用的生物化学和生理学	137
一、固氮酶	138
二、固氮酶催化作用的机制	139
三、编码固氮酶的遗传基因	142
四、固氮酶的防氧保护	144
五、固氮作用的调节	144
六、氢酶与固氮微生物还原 N_2 的关系	146
第三节 根瘤菌和豆科植物共生固氮体系	148
一、根瘤的结构与功能	148
二、光合作用与固氮作用的关系	153
三、共生关系的发生和形成	155
第九章 氨基酸及其代谢	164
第一节 氨基酸的种类及其功能	164
一、蛋白质氨基酸	164
二、蛋白质的稀有氨基酸	169
三、非蛋白质氨基酸	170
第二节 氨基酸的生物合成	171
一、丙氨酸和丝氨酸族	171
二、组氨酸和芳香族氨基酸族	174
三、谷氨酸族	177
四、天冬氨酸族	179
第三节 氨基酸的生物降解	185
一、脱氨基作用	185
二、转氨基作用	188
三、脱羧基作用	190
四、羟化作用	192
第四节 氨基酸的自动分析	196
一、原理	196
二、离子交换树脂	197
三、氨基酸的分离和洗脱	199

四、氨基酸的显色测定	201
第十章 核苷酸代谢	203
第一节 核苷酸的生物合成	203
一、嘌呤核苷酸的生物合成	203
二、嘧啶核苷酸的生物合成	208
三、脱氧核糖核苷酸的生物合成	213
四、环式核苷酸的生物合成	215
五、几种辅酶核苷酸的生物合成	216
第二节 核苷酸的降解代谢	218
一、核苷酸和核苷的降解	218
二、嘌呤的分解	219
三、嘧啶的分解	219
第十一章 核酸及蛋白质的生物合成	222
第一节 DNA的生物合成	222
一、DNA的半保留复制	222
二、DNA复制所需的酶及有关因子	223
三、DNA的复制	228
四、DNA复制的调控	230
五、DNA的损伤及修复	231
六、在RNA指导下DNA的合成	233
第二节 RNA的生物合成	234
一、RNA聚合酶	234
二、RNA的转录机制	235
三、原核生物和真核生物mRNA转录的特点	239
四、转录后RNA的加工	240
第三节 RNA的结构、功能及蛋白质的生物合成	242
一、遗传密码	242
二、tRNA的结构与功能	248
三、mRNA的结构与功能	250
四、核糖体的结构与功能	253
五、蛋白质的生物合成	254

第五章 光合作用

光合作用是植物利用光能以合成有机物的过程。从生物化学的角度来看,这是在生物活细胞内进行的将 CO_2 还原为碳水化合物的过程。这是一个吸能(endergonic)反应,其能量来源为光能。对高等植物来说,作为这个还原反应的还原剂是 H_2O 分子。因此光合作用的总反应可写作:



过去将光合作用的整个过程分为光反应和暗反应两部分:在光合反应中生成还原 CO_2 所需要的ATP和NADPH;在暗反应中 CO_2 被固定和还原以生成碳水化合物。但实际上,光作为能量来源,只参与光合作用原初反应中色素分子的激发。因此光合作用过程可细分为下列步骤:

- ①光能的吸收:光能被捕光色素分子吸收,色素分子被激发。
 - ②能量转移:激发态的色素分子将能量转移给反应中心的色素分子。
 - ③原初反应:在反应中心将光能转变为化学能。反应中心的叶绿素分子被激发后,放出一个电子(本身被氧化);这电子被原初电子受体接受而被还原,于是发生电荷分离。
 - ④电子传递:在光合电子传递链中发生一系列氧化还原反应,最后使 H_2O 被氧化成 O_2 , NADP^+ 被还原生成NADPH,同时偶联磷酸化生成ATP。
 - ⑤ CO_2 固定和还原: CO_2 被固定并还原生成碳水化合物。
- 下面按上述步骤进行讨论。

第一节 原初反应

原初反应可视为光能的捕获及其转变为化学能的过程。这个过程是在反应中心中进行的。在发生原初反应之前,光能先被捕光色素吸收并转移至反应中心。

一、光能的吸收

(一) 光的能量

光的吸收是指物质获得电磁辐射能。光同时具有粒子的性质和电磁波的性质。光的粒子称为光量子(light quantum)或光子(photon),其能量为:

$$E = h\nu = h \cdot \frac{c}{\lambda} = \frac{28600}{\lambda(\text{nm})} \text{Kcal} \cdot \text{mole}^{-1}$$

上式中的 h 为普朗克常数(Planck's constant), $h = 6.63 \times 10^{-34} \text{ J} \cdot \text{sec} = 4.14 \times 10^{-15} \text{ ev} \cdot \text{sec} = 1.58 \times 10^{-34} \text{ cal} \cdot \text{sec}$; ν 为光的频率; λ 为光的波长; c 为光速, $c = 2.998 \times 10^8$

$\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ 。从上式看出，一个光量子的能量，与其波长成反比。不同波长的光量子的能量见表5—1。

表5—1 可见光的光量子能量

波 长	颜 色	$\text{J}\cdot\text{mole}^{-1}$	$\text{Kcal}\cdot\text{mole}^{-1}$	$\text{ev}\cdot\text{mole}^{-1}$
700 nm	红	17.10×10^4	40.87	1.77
650 nm	橙红	18.40×10^4	43.98	1.91
600 nm	黄	19.95×10^4	47.68	2.07
500 nm	蓝	23.95×10^4	57.24	2.48
400 nm	紫	29.93×10^4	71.53	3.10

(二) 光能吸收的基本定律

关于光能的吸收，有三个基本定律或法则：

1. Grotthuss-Draper定律：只有被吸收的光子才是光化学上活泼的 (Draper, 1872)。

2. 爱因斯坦定律 (The law of Einstein)：每吸收一个光子，引起色素分子的一个原初化学变化 (Einstein, 1905)。

3. E. Warburg法则 (The rule of E. Warburg)：在光化学上，是按被吸收的光子数而不是按其所含能量计算的 (E. Warburg, 1920)。

(三) 跃迁与激发

当物质分子吸收一个光量子后，便引起核与电子之间的平衡发生变化，其结果是使物质分子从一个能态跃迁 (transition) 至另一能态。分子处于最低能量水平的状态称为基态 (ground state)，而电子被提高至较高能量水平的状态称为激发态 (excited state)。所以物质分子吸收光量子后，便从基态转变为激发态。物质分子的能量是不连续的 (discrete)，只有当光子的能量 E 等于两个能态之间的能量之差时，才发生吸收。因此，吸收光谱也是不连续的，而只在光谱的某些部分出现吸收带。对于叶绿素a来说，41大卡能量足以把它激发到第一激发态，这相当于波长为663nm的光量子；而波长为410nm的光 (65大卡/爱因斯坦) 则足以将之激发到第二激发态。因此，叶绿素a的吸收峰也就出现在这两个波长处。

二、捕光色素与光合单位

在一个完整的叶绿体内，光合电子传递链每转换一次需时15毫秒，即每秒可转换67次。但在强阳光下，平均每个叶绿素分子要100毫秒才能吸收1个光量子 (每秒吸收10个光量子)；在有云的天气，甚至要10秒才吸收到1个光量子。如果每一次反应只由1个叶绿素分子驱动的话，那么所吸收的光能便远远不能满足需要。因此，在植物叶绿体内配备了收集光能的“捕光色素” (light harvesting pigments)，也叫做“天线色素” (antennae pigments)。在高等植物中，叶绿素和类胡萝卜素起着捕光色素的作用。

早在1932年，Emerson和Arnold用小球藻进行闪光试验，发现每闪的最大产量是每2500个叶绿素分子放出1个 O_2 分子。他们提出“光合单位”的概念，认为每2500个叶绿

素分子组成一个光合单位，用以还原1分子 CO_2 。这个概念对推动光合作用的研究起很大的作用，并沿用至今。但由于后来的研究表明每还原1个 CO_2 分子至少要8个光量子，因此每个光合单位含有约300个（或250个）叶绿素分子，这些叶绿素分子起着捕光的作用。据近年的研究，每个类囊体约有200条电子传递链和约100,000个色素（包括叶绿素a、b和类胡萝卜素）分子，即每条链配备有约500个天线色素分子。

在每个光合单位中有一个反应中心，由捕光色素收集的光能，转移至反应中心的色素分子（在光系统I中是P700），引起反应中心色素发生光化学反应。

光合单位在开始时仅是一个统计学上的概念，它是否是以一个实体存在仍有争论。近年的研究表明，所有的捕光叶绿素均是和蛋白质结合的，形成所谓“捕光叶绿素-蛋白复合物”（light harvesting chlorophyll-protein complex, LHC）。这LHC与含有反应中心色素及其他成分的“核心复合物”（core complex）结合在一起，组成光系统I或II的复合物。将豌豆叶绿体的PS II制剂进行凝胶电泳，已分离出10条以上的多肽，其中的分子量在25—27KD之间的几条多肽被认为是LHC。从PSI也分离出多条多肽，其中的LHC在20—23KD之间。

反应中心的色素也与蛋白质结合成复合物。在豌豆叶绿体PS II制剂电泳中分离出分子量为40—50KD的多肽，这些多肽被认为是反应中心复合物。从PS I制剂中也已分离出反应中心复合物。

三、能量转移

捕光色素吸收的光能以后转移至反应中心。能量转移有两个类型：一个是异质转移（heterotransfer），即在两种化学性质不同的色素分子之间的转移，例如由chl b至chl a；另一是同质转移（homotransfer），即在相同的色素分子之间转移。

能量转移的发生受其转移的速率或转移时间影响。如果转移速率高于受激分子发生荧光或以热能状态散失的速率，则转移发生的概率较大，反之则小。异质转移受下述因子影响：①转移速率与供体和受体分子间距离的6次方成反比；②转移速率随供体的发射（荧光）光谱与受体的吸收光谱的重叠程度而异。

能量转移的效率是很高的，一般可达90%以上。但能量从胡萝卜素转移至叶绿素a的效率较低。

现在一般认为，能量是以激子（exciton）形式转移的。激子是绝缘体或半导体的一种激发态，在其中进行能量转移而不发生电荷转移，可视为电子与空穴的结合。

四、反应中心与电荷分离

光合作用的反应中心（reaction center）可定义为能进行光化学电荷分离的单位。反应中心包括原初电子供体和原初电子受体，近年还发现有所谓中间受体（intermediate acceptor）。（表5—2）

当反应中心被激发时，发生电荷分离：原初供体（D）失去电子而带正电荷（ D^+ ），受体（A）获得电子而带负电荷（ A^- ）：

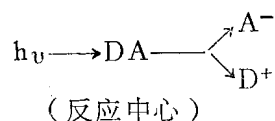


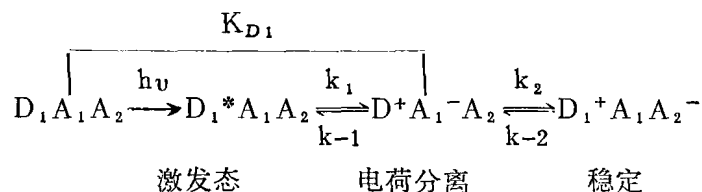
表 5—2 绿色植物反应中心的供体和受体

		PS I	PS II
原 初 供 体	符 号	P700, D I	P680, D II
	化学名称	(Chl)*	(Chl)*
中 间 受 体	符 号	I, A _I , 1	I, W, A _{II} , 1
	化学名称	(Chl), n=1或2	脱镁叶绿素
原 初 受 体	符 号	X, A _I , 2	Q, C550, X320, A _{II} , 2
	化学名称	FeS(?)	PQFe ²⁺
次 级 受 体	符 号	FeS-B, A _I , 3, P430 ?	R, B, A _{II} , 3
	化学名称	FeS-A, A _I , 4 P4, 30 ?	PQFe ²⁺

* 叶绿素, 性质未确定。

于是发生跨类囊体膜的电荷分离, 在膜的内侧带正电, 外侧带负电。假定其电位差为 1 V (实际上大于 1 V), 类囊体膜厚度为 10^{-6} cm, 则所产生的电场为 $10^6 \text{ V} \cdot \text{cm}^{-1}$, 这是十分大的。

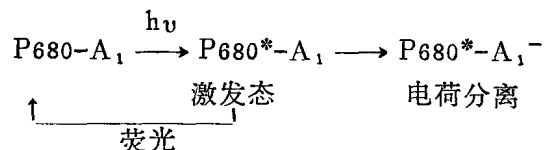
上述电荷分离所产生的 D^+A^- 对可以发生再结合, 引致激发能的损失。为要防止其再结合, 电子必须从原初受体 A_1 转移至次级受体 A_2 , 生成 $D^+A_1A_2^-$:



这便可以使之稳定, 此时必须 $k_2 > K_{D1}$ 。

五、荧光

激发态色素可以放射出辐射能而回复至基态, 这称为荧光 (fluorescence):



在发生荧光时部分能量损失, 根据 $E = h\nu = h \frac{C}{\lambda}$ 公式, E 值变小, 则 λ (波长) 变大, 故荧光的波长大于吸收光的波长。这叫做斯托克迁移 (Stokes' shift)。 λ 的变化通常为 15 nm。

绿叶和叶绿体制剂也能发生荧光, 但其荧光产额很低, 只有约 1%。高等植物和绿藻的荧光主要是由 PS II 产生的。

第 二 节 光合电子传递链

在发生电荷分离之后,电子便可以在光合膜上的电子载体之间传递,形成光合电子传递链,简称光合链。现在的试验证据认为,在光合膜上存在两个光系统,而且这两个光系统是串联起来的。

整个光合链可以分为三段:①由 H_2O 至PS II,②由PS II至PS I,③由PS I至NADP,分述如下:

一、由 H_2O 至PS II (氧的释放)

此部分由于在进行试验时极易钝化,在研究上有很大困难,所以一直了解得很少,被称为光合作用研究的“内殿”(inner sanctum,意为神秘的地方)。但近年来已开始对它有所了解。

(一) 组分

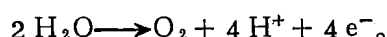
Cl^- : 分离叶绿体重复洗涤除去 Cl^- 离子后,即失去用 H_2O 作电子供体的能力,加入 Cl^- 则恢复这个能力,说明此部分反应有 Cl^- 参与,但其作用机理尚未清楚,推测可能与放氧的酶相互作用。

Mn: 藻类在缺Mn溶液中培养则失去放氧能力;分离叶绿体在高pH下用Tris溶液处理去除Mn,亦不能用 H_2O 作为电子供体,说明放氧反应需Mn。已知每个反应中心含4个Mn原子。据认为Mn是与蛋白质结合的。

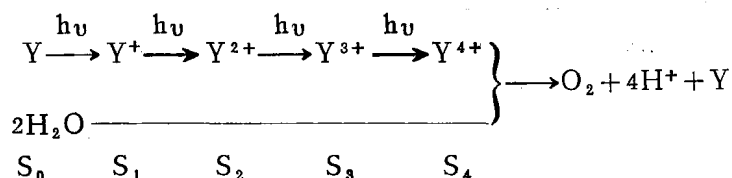
Cyt b559: Cyt b559可能有多个功能,其中之一可能是 H_2O 裂解的电子载体,因为在低温下(77°K)它可被PS II能化的光反应氧化。但在室温下,它却被PS I氧化而被PS II还原,故其在此部分反应中的功用仍不清楚。

(二) 电荷积累

由 H_2O 分子放 O_2 需要放出4个电子:



但PS II每吸收1个光子只转移1个电子,故必须将4个氧化当量积累起来,才能引起放出1个 O_2 分子。用小球藻作闪光试验发现,放 O_2 是周期性的,每4次闪光发生1次放 O_2 高峰,说明存在电荷的积累。根据这些试验提出下列反应模式:



上式中的Y为催化电子由 H_2O 传至 $P680^+$ 的酶复合物,其性质不清楚。S表示状态。在上式中,在 $Y^0 \longrightarrow Y^+$ 、 $Y^{2+} \longrightarrow Y^{3+}$ 分别放出1 H^+ , $Y^{3+} \longrightarrow Y^{4+} \longrightarrow Y^0$ 放出2 H^+ ; $Y^+ \longrightarrow Y^{2+}$ 无 H^+ 放出。

(三) 抑制剂

通常用Tris加高浓度 NH_3 或甲胺在碱性pH下或轻微加热以抑制此部分反应,其作用是除去锰。加羟胺亦有同样作用。用CCCP(carbonylcyanide-m-chloro phenyl-

hydrazine) 亦可抑制此部分电子传递。

二、由PS II至PS I

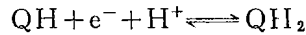
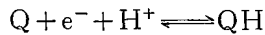
(一) 组分

脱镁叶绿素 (pheophytin, Phe): 近年的研究表明脱镁叶绿素是在Q之前作为电子受体, 称为中间受体 (intermediate acceptor)。

Q: 此名由猝灭剂 (quencher) 而来, 因在氧化态时能使荧光猝灭。Q可能是醌与Fe的复合物。

R (或B, AII, 3): 亦为一种质醌, 可能亦与 Fe^{2+} 结合。 Fe^{2+} 的功能不明, 它不是电子载体。

质醌 (plastoquinone, PQ): 在叶绿体内含有大量PQ, 大部分存在于类囊体膜内, 其功能不明, 与电子传递无关。在光合膜内, 每一条光合链约有10个分子PQ (每50chl分子有1个PQ)。PQ的还原反应包括电子和质子:



Cytf: 每条光合链约含1分子。

Cytb563 (b6) -f复合物: 含FeS中心和5条多肽, 每1Cytf含2Cytb6、2非血红素Fe。此复合物从 PQH_2 接受电子。

质兰素 (plastocyanin, PC): 为蓝色铜蛋白。

(二) Q循环

Mitchell (1975, 1976) 提出Q循环, 用以解释 $\text{H}^+/\text{e}^- = 2$ 的现象。此循环如图5-1所示。

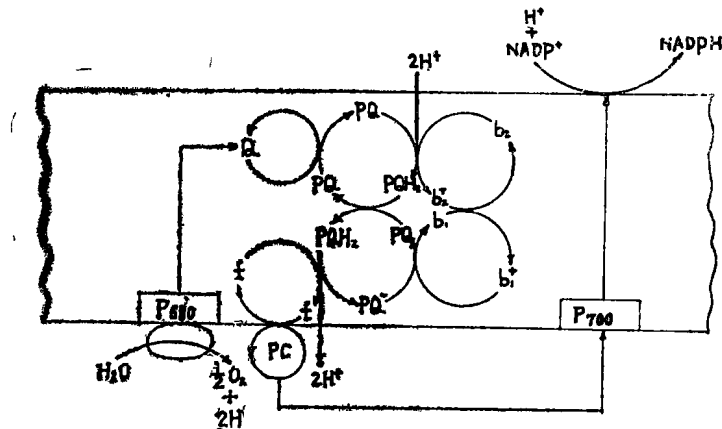
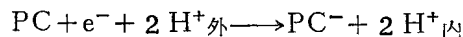


图5-1 Q循环示意

Q循环的总反应是:



即1 e^- 由Q传至PC, 同时将2 H^+ 由类囊体膜外传至膜内。但Q循环不能解释Cytb氧化与Cytc(f)还原紧密联系的现象, 用传统的线性反应方案则可以解释。

(三) 抑制剂

此部分反应可被二氯苯二甲脒 (DCMU) 抑制, 其作用部位在Q-R处。二溴百里香醌 (DBMIB) 在PQ部位抑制。较高浓度的KCN在PC部位抑制。

三、由PS I至NADP

此部分的组分是:

Chla: 为Chla的二聚体, 作为PS I的中间受体。

X: 可能是一种Fe-S中心, 或一有机自由基-Fe²⁺复合物。

Fe-S中心A和B: 为结合态Fe-S中心, 作为次级受体。在PS I反应中心颗粒中, 每分子P700含10—12个酸不稳定硫化物和10—12个非血红素Fe。目前仍不清楚Fe-S-A和Fe-S-B从X接受电子后是串联(B先于A)还是并联。

铁氧还蛋白(ferredoxin, Fd): 为可溶性Fe-S蛋白, 每分子含2 Fe-S, 传一个电子。

铁氧还蛋白-NADP还原酶: 催化最后一步的电子传递由Fd至NADP。为一与膜弱结合的FAD黄素蛋白。

第三节 光合磷酸化

一、电子传递与磷酸化关系

磷酸化与电子传递密切偶联, 不仅磷酸化完全依赖电子传递, 电子传递亦部分地依赖于磷酸化。有下列证据:

1. ATP/2e⁻比

这是指在光合链中每传递一对电子形成ATP的量, 一般ATP/2e⁻=0.9~1.3。

在光合链中有两个部位与磷酸化偶联: ①在PS II的氧化端(由H₂O至Q或R), ATP/2e⁻=0.4或0.6; ②在PQ→Cyt f处, ATP/2e⁻=0.6。

2. 光合控制 (photosynthetic control)

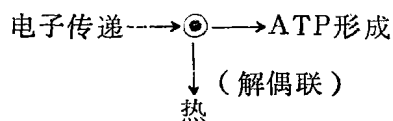
通常以“光合控制”来估算磷酸化对电子传递链的控制作用。所谓光合控制, 是指在发生磷酸化时(偶联状态)的电子传递速率与不发生磷酸化时的速率(基本速率)的比率。分离叶绿体的比率在3~4左右, 即基本速率约占20~30%。这表明在不发生磷酸化时, 仍有小量电子流(基本电子流), 但有磷酸化时, 则电子传递速率大大加快。

3. 解偶联剂

解偶联是指电子传递与磷酸化分离。已知的解偶联剂有铵盐(10⁻³~10⁻²M)、甲胺盐(10⁻³~10⁻²M)、CCCP(10⁻⁶~10⁻⁵M)、砷酸盐等。

二、光合磷酸化的机理——化学渗透学说

在光合作用中光行为(photoact)产生氧化还原能量, 在电子沿氧还电位向较氧化(正)电位流动时, 释放出的能量可用以生成ATP。这个偶联的关键是生成一高能中间状态“⊙”:



Mitchell (1961) 提出化学渗透学说, 认为此⊙是一个热力学状态, 相当于一个质子浓度电池。当电子流动时, 在偶联部位即有H⁺从类囊体膜外移入膜内, 于是在膜内外建立电化学梯度, 这就形成高能态, 用以驱动ATP形成。这个电化学梯度包括两个

部分: ①一个质子浓度梯度 (APH), 类囊体内酸性较高。据Nernst方程,

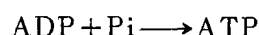
$$E = 0.06 \log \left(\frac{[H^+]_{\text{内}}}{[H^+]_{\text{外}}} \right) = 0.06 \cdot \text{APH} \text{ (V)}$$

②一个电梯度 (亦叫膜电位) ($\Delta\Phi$), 膜内为正, 故

$$\text{pmf} = \Delta\Phi + 0.06 \cdot \Delta\text{pH} \text{ (V) (25}^\circ\text{C)},$$

pmf为质子动力 (proton motive force)。在适宜条件下达到恒态时, ΔpH 约为 3—4。 $\Delta\Phi$ 的数值视测定方法不同而异, 在照光 1 秒内可达 200mV, 以后下降至 20mV。

以后, 质子通过ATP合酶 (ATP synthase) (CF_0 — CF_1) 作用, 从膜内回流至膜外, 其能量即用以合成ATP:



三、偶联因子 (coupling factor)

催化ATP合成的酶一般叫偶联因子 (CF)。高度提纯的酶 $\text{MW} = 325,000$, 由 5 种不同亚基组成 (表 5—3):

表 5—3 CF_1 的亚基

亚基	α	β	γ	δ	ϵ
数 目	2	2	1	1	2
分 子 量	59000—61000	54000—57000	34000—39000	17000—20800	13000—15700
功 能	调节部位	催化部位	质子进入, 调节	与膜结合	调节

上述 5 种亚基组成 CF_1 , CF_1 通过 CF_0 与膜结合。 CF_0 是一种疏水性的膜蛋白, 是质子通过膜的通道, 如图 5—2 所示。

四、环式光合磷酸化

Arnon 等 (1954) 发现, 分离叶绿体加入外源电子载体 2-甲基-1,4-萘醌 (vit K_3) 并照光时, 能形成 ATP, 但不生成还原产物, 称之为环式光合磷酸化。环式光合磷酸化不被 DCMU 抑制; 在 700nm 波长附近, 随波长增加, 反应加快, 这均与非环式光合磷酸化不同。故认为环式光合磷酸化是在 PS I 进行的:

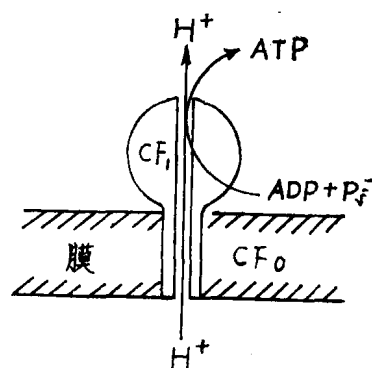
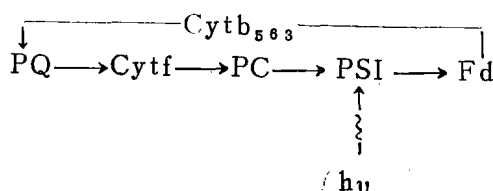


图 5—2 偶联因子模型

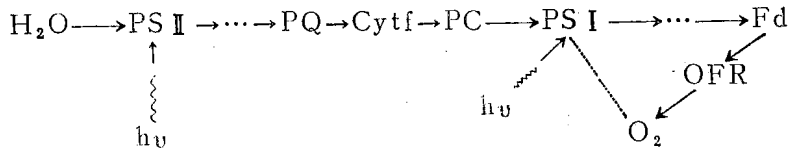


每还原 1 分子 CO_2 需要 2 NADPH 和 3 ATP, 如 $\text{ATP}/2e^- = 1$, 则由非环式光合磷酸化提供的 ATP 不足用, 故认为环式光合磷酸化有补充 ATP 的功能。但用抑制剂

抑制环式光合磷酸化, 对 CO_2 固定速率并无明显影响, 故环式光合磷酸化的功能尚未清楚。有人认为它可能在 CO_2 同化的诱导期起作用, 但在恒态时则不需要。

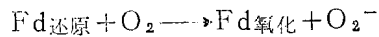
五、假环式光合磷酸化

这是指以分子 O_2 代替 NADP^+ 作为光合电子传递链的最终受体。Mehler (1951) 发现在进行光合作用时有 O_2 的吸收, 故又叫“Mehler 反应”。假环式光合磷酸化被 DCMU 抑制, 其电子载体与非环式光合磷酸化基本相同, 反应过程是:

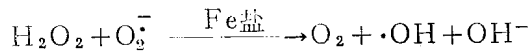
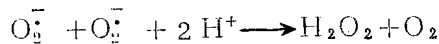


OFR 是氧还原因子 (O_2 reducing factor) 是一种酚类化合物, 可能是香豆酸的衍生物。

Fd 的氧化为单电子传递, 生成超氧化物自由基 (O_2^-):



O_2^- 可进一步反应生成羟自由基 ($\cdot\text{OH}$):



羟自由基对细胞有很大的伤害作用, 它能使 DNA 的碱基羟基化, 引致突变; 又能破坏膜结构。在叶绿体内有超氧化物歧化酶, 催化上述 $2\text{O}_2^- + 2\text{H}^+ \longrightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$ 的反应, 迅速除去 O_2^- , 起保护作用。

假环式光合磷酸化可能也起着提供 ATP 的作用。

第四节 碳的同化途径及其调节

光合电子传递及磷酸化生成的 NADPH 和 ATP 是不稳定的, 它们不能供贮藏及运输至其他非绿色细胞之用, 故需要将其贮藏的能量转变为有机碳化物的键能, 同时生成有机物供建造细胞之用, 这就是碳的同化作用。NADPH 和 ATP 合称为同化力。

高等植物碳同化途径已知有 3 个类型, 即 C_3 、 C_4 和 CAM 途径。但 C_4 和 CAM 途径均依赖 C_3 途径以合成碳水化合物, 故实际上所有高等植物均通过 C_3 途径将 CO_2 合成有机物, C_4 植物和 CAM 植物不过附加固定 CO_2 部分的反应。

一、 C_3 途径

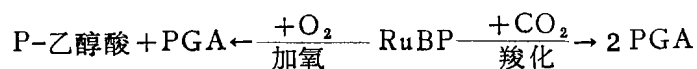
C_3 途径的化学过程已详见植物生理学和生物化学教科书, 在此不详述。

(一) C_3 途径的酶

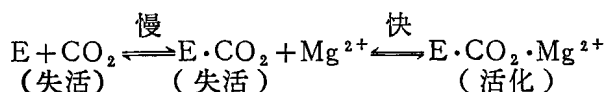
1. RuBP 羧化/加氧酶 (RuBisCo)

此酶在 1947 年由 Wildman 和 Bonner 发现, 开始时叫第 I 部分蛋白 (fraction I protein), 占绿叶可溶蛋白 50%。MW = 550,000, 含 8 个大亚基 (MW 55,000) 和 8 个小亚基 (MW 15,000)。活性中心在大亚基。具两层结构, 每层含大、小亚基各 4 个。

大亚基在叶绿体内合成,小亚基在细胞质内合成。 $K_m(\text{CO}_2) = 12\mu\text{M}$, $K_m(\text{O}_2) = 250\mu\text{M}$, $K_m(\text{RuBP}) = 40\mu\text{M}$, $\Delta G' = -8.4$ 千卡。此酶具双功能,可催化羧化和加氧反应:



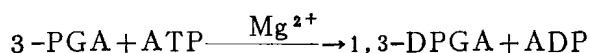
此酶被 CO_2 和 Mg^{2+} 活化,活化过程:



此酶在光下活化,在黑暗中失活。认为照光时 H^+ 从间质进入类囊体,间质pH由7.0升至8.0;同时 Mg^{2+} 由类囊体内进入间质,使RuBisCo活化。

2. PGA激酶

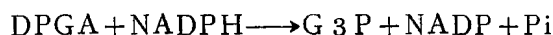
催化下列反应:



此反应的 $\Delta G = 4.5$ 千卡,故平衡偏于形成PGA,要求高的 $[\text{PGA}][\text{ATP}]/[\text{DPGA}][\text{ADP}]$ 才能向右进行。在叶绿体内 $[\text{PGA}]$ 高而 $[\text{DPGA}]$ 低,利于反应向右进行。

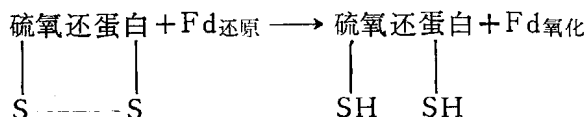
3. 磷酸甘油醛(G 3 P)脱氢酶

催化下列反应:



此酶可以单体($\text{MW} = 100,000 \sim 145,000$)和寡聚体($\text{MW} = 600,000$)存在,寡聚体在体外要求NADH,单体偏于用NADPH。 NADP^+ 、NADPH、 Pi 、ATP均可促进寡聚体离解成单体。

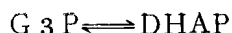
此酶受光活化,但速率较慢(10~15分钟达到完全)。可能是通过硫氧还蛋白(thioredoxin)的作用。硫氧还蛋白为小分子的对热稳定的蛋白,它可被Fd还原还原:



还原态硫氧还蛋白对此酶起活化作用。

4. 磷酸丙糖异构酶

催化下列反应:



在 C_3 环中,2/5的磷酸丙糖以DHAP态被利用。此反应偏向右,平衡时22/23呈DHAP态。此酶可被磷酸乙醇酸抑制。

5. 醛缩酶

催化下列反应:

