

目 录

第一章 叶绿体遗传系统	1
第一节 叶绿体的基本结构及其主要功能复合体	1
一、叶绿体的基本结构	2
二、叶绿体的主要功能复合体	2
第二节 叶绿体 DNA 和叶绿体基因组的组织结构	10
一、叶绿体 DNA 的物理化学性质	11
二、叶绿体基因组的组织结构	14
第三节 叶绿体基因组基因表达的调节	23
一、叶绿体的多顺反子转录单位	23
二、叶绿体的 RNA 聚合酶	24
三、转录水平的调节	25
四、转录后调节和修饰	31
五、翻译调节和翻译后修饰	38
六、细胞核和质体基因组的相互作用	41
第四节 叶绿体蛋白质的合成和运输	43
一、叶绿体蛋白质合成系统	43
二、叶绿体蛋白质的输入	44
三、研究叶绿体离体合成的实验方法	48
第五节 叶绿体基因组的起源和进化	52
一、基因组的大小和构型的比较	52
二、重复 DNA 序列	52
三、基因含量和基因排列顺序	54
四、内含子	56
参考文献	56
第二章 线粒体遗传系统	59
第一节 线粒体的结构和功能	60

第二节 线粒体基因组组织和基因含量	62
一、线粒体 DNA 的大小和构型	62
二、线粒体基因组的组织	69
三、线粒体基因组的基因含量	76
第三节 线粒体的蛋白质合成	79
一、遗传密码和 tRNA 基因	79
二、转录和 mRNA	80
三、蛋白质合成系统	83
四、离体翻译产物	86
第四节 线粒体蛋白质的输入	87
一、输入蛋白质的前序列加工	88
二、蛋白质输入所需要的组分	90
三、蛋白质运输的能量需要	93
四、蛋白质定位运输举例	96
第五节 线粒体中的编辑事件	98
一、植物线粒体编辑的若干特点	99
二、编辑机制	102
三、编辑的生物学意义	105
第六节 线粒体与植物细胞质雄性不育	105
一、植物细胞质雄性不育现象	105
二、CMS 的各种表型和特征	106
三、CMS 的线粒体改变	107
四、细胞质雄性不育机制的探讨	111
五、其他植物的雄性不育	113
六、植物线粒体的质粒状 DNA	115
七、绒毡层细胞特异表达的基因	116
参考文献	117
第三章 植物基因的类型	121
第一节 植物基因的概况	121
一、植物基因的类型	121

二、植物基因的克隆和研究方法	123
三、植物基因的特点	125
第二节 植物细胞结构蛋白基因	127
一、细胞核结构蛋白及其基因	127
二、植物细胞壁和细胞质膜蛋白基因	133
三、细胞质结构蛋白基因	142
第三节 植物细胞优势表达基因	148
一、种子贮存蛋白基因	148
二、营养器官特异基因	153
三、果实特异基因	159
四、特化器官特异基因	162
五、环境诱导基因	167
六、细胞代谢酶基因	174
参考文献	177
第四章 基因表达的调节	180
第一节 基因表达在染色质结构水平上的调节	181
第二节 转录水平上的调节	185
一、RNA聚合酶Ⅱ	187
二、普遍性转录因子	192
三、转录起始复合物	196
四、特异性转录因子	199
五、转录元件	207
第三节 转录后调节	217
一、核前体mRNA的剪接反应	218
二、剪接反应的顺式元件和反式因子	219
三、选择性剪接类型及其功能意义	226
四、剪接位点的活性和选择特异性	229
五、植物基因剪接系统的一些特点	231
第四节 翻译及翻译后加工的调节	233
一、翻译系统及翻译调节	234

一、翻译后加工	243
参考文献	260
第五章 植物胚胎发生的分子生物学	264
第一节 植物发育的特点	265
第二节 合子胚胚胎发生	267
一、胚胎发生过程	268
二、胚胎发育中的模式建成和发育的区域性	273
三、胚胎发生突变体	285
四、胚胎发生中的基因表达	287
第三节 胚胎发育的极性	294
一、极性轴的形成	297
二、极性轴的固定	297
三、极性的表达	301
四、极性的改变	303
第四节 体细胞胚胎发生	306
一、愈伤生长细胞	307
二、体胚的发生	308
三、体胚发生过程中的生理生化变化	309
四、体胚发生突变体	311
五、体胚发生的相关基因	312
参考文献	315
第六章 营养器官的发育	318
第一节 根的发育	318
一、根的基本结构	318
二、根的早期发育	322
三、根毛的发育	327
第二节 茎的发育	331
一、茎端分生组织的结构	331
二、茎端分生组织的早期发育	333
三、茎分生组织中的基因表达	335

四、茎的发育	336
第三节 叶的发育	339
一、叶序的形成	340
二、叶片的起始	341
三、叶发育的程序	342
第四节 毛状体的发育	343
一、叶毛状体的发生与分布	343
二、毛状体的遗传控制	345
参考文献	351
第七章 花的发育	353
第一节 花的典型结构与早期形态发育	354
一、拟南芥菜花的发育时期和形态结构	354
二、金鱼草花的形态结构	357
第二节 花的起始与诱导	358
一、影响植物开花因子的多样性	358
二、诱导开花的生理信号及其遗传学基础	359
三、分生组织类别的决定	367
第三节 花序分生组织和花分生组织的发育	373
一、花序的类型与体节结构	374
二、花分生组织的结构	375
三、影响花序分生组织和花分生组织发育的基因	376
四、基因间的相互作用	382
五、金鱼草 <i>FLO</i> 基因	389
第四节 花器官的发育	391
一、花器官类别基因的作用模型	392
二、花器官基因的结构与突变表型	398
三、双突变分析及基因间的相互作用	412
四、花器官特化的分子基础	420
第五节 居间调节基因	430
一、 <i>FIM</i> 基因	431

二、 <i>UFO</i> 基因	434
第六节 成花逆转	440
一、成花逆转类型与影响因素	440
二、花序逆转	442
三、花逆转	443
四、逆转结构的决定	445
五、逆转的意义	445
参考文献	447
第八章 光与植物的生长发育	452
第一节 影响植物生长发育的光环境	452
一、光周期	453
二、光强与光质	458
第二节 光受体与植物生长发育	463
一、光敏色素	463
二、蓝光、紫外光受体	473
三、其他光受体	476
第三节 植物光信号转导途径	477
一、单子叶植物 <i>PHYA</i> 基因的光调节模型	477
二、光信号途径成分	479
三、植物光信号途径的确立	483
第四节 植物基因的光调节表达	485
一、植物光调节基因的研究	486
二、植物基因光调节转录元件	491
参考文献	495
第九章 植物冷驯化和热激反应的分子基础	499
第一节 低温诱导蛋白的性质、结构与功能	500
一、低温诱导蛋白防止细胞冰冻缺水	502
二、低温诱导蛋白保护酶在低温下正常行使功能	505
三、低温诱导具调节功能的蛋白	506
四、低温诱导热激蛋白	507

五、两种低温诱导蛋白可能是激酶调节因子	508
六、低温诱导产生对 RNA 起稳定作用的蛋白质	509
七、低温诱导一些酶蛋白的积累	509
八、一种富含脯氨酸的低温诱导蛋白	510
第二节 低温诱导基因的表达调控	511
一、拟南芥的低温诱导基因	511
二、大麦的低温诱导基因	519
第三节 脂肪酸的去饱和作用和植物的低温耐性	522
第四节 植物的热激蛋白	526
一、热激蛋白及热激基因	528
二、热激蛋白与植物生长和发育的关系	543
三、热激蛋白基因转录活性的调节	545
参考文献	547
第十章 植物与病原微生物相互作用的分子生物学	550
第一节 病原菌致病相关基因	552
一、毒性基因	553
二、无毒基因	555
三、决定寄主范围的基因	559
第二节 植物感病的分子基础	559
一、植物感病的遗传和分子模式假说	562
二、双子叶植物与根瘤农杆菌亲和互作系统的研究	563
三、其他植物与病原菌亲和互作系统的研究概况	566
第三节 植物抗病的分子基础	567
一、植物抗病基因	568
二、植物抗病机制	578
三、植物抗病反应的信号转导模式	581
第四节 植物抗病性的进化	584
一、抗病基因座的复合性	584
二、抗病基因座的起源和进化	587
三、抗病基因座上各基因决定不同抗病专化性的分子基础	589

第五节 植物抗病基因工程	589
一、植物抗病基因工程的基本途径	589
二、植物抗病基因工程的研究进展	590
三、抗病基因和植物抗病机制的应用前景	592
参考文献	594
第十一章 植物转座子	596
第一节 转座现象和转座子	596
一、转座子的类型	599
二、转座子的结构特点	600
三、转座子编码的蛋白	604
四、转座子影响基因表达	605
第二节 转座机制	606
第三节 转座子标签法	612
参考文献	616
附录 I	618
附录 II	619
索引	620

第一章 叶绿体遗传系统

第一节 叶绿体的基本结构及其 主要功能复合体

上世紀末本世紀初的兩項研究使人们对叶绿体遗传学問題產生了兴趣。一項是有关藻类的研究，Strasburger (1882) 观察到藻类中叶绿体能够分裂，并且在细胞分裂过程中，完成了分裂的叶绿体能够进入子代细胞。当时、其他研究者亦认为，质体（对叶绿体、有色体、淀粉体的总称）并不是重新产生的，而是由已经存在的质体分裂形成的。另一項是关于花斑叶的遗传学实验，Baur 和 Correns (1909) 注意到紫茉莉植株有三种不同颜色的枝条，当分别用白色、绿色和花斑枝条的花粉给三种颜色的枝条授粉时，杂种植株的表型与提供花粉的枝条无关，而完全取决于母本枝条的表型，说明花斑性状是通过母本细胞质传递的，与父本花粉携带的核基因没有直接关系，因而推测与质体有关。后来 Renner (1929) 在研究月见草属 (*Oenothera*) 时提出更广泛的证据，并开始用原质体这一术语来描述质体中的遗传系统，由此逐渐产生所谓自主性遗传的概念。然而叶绿体发育的自主性問題仍然存在争论，因为控制叶绿体组分的许多基因是以孟德尔方式遗传的，因此它们应该位于细胞核内。另外叶绿体的大多数蛋白质是在细胞质中合成的，叶绿体生物发生的连续性并不足以说明它的增殖与核的控制无关，所以严格地说叶绿体的遗传并非自主的。它的形成（生物发生）是细胞器基因组和核基因组之间复杂的相互作用的结果，属于一种半自主系统 (semiautonomous system)。

一、叶绿体的基本结构

叶绿体呈扁平的椭圆形，宽和长约为 $5\sim10\mu\text{m}$ ，厚 $2\sim3\mu\text{m}$ ，周围由两层光滑的被膜包被(Mackender, 1970)。外被膜的化学组成为脂蛋白，膜中埋有特殊的运输蛋白，作为某些物质输入的载体。外被膜对 CO_2 气体通透性高，能容许离子、溶质分子如无机盐、有机酸、甘油、葡萄糖、氨基酸、ATP等通过，甚至一些分子量达到 10kDa 的大分子也能通过，存在一种非特异的通道。内被膜为一种选择性半透膜，起着防止叶绿体中的酶和底物被稀释的作用，但对诸如磷酸二羟基丙酮酸、3-磷酸甘油酸等小分子是通透的。

利用低渗缓冲液和蔗糖梯度纯化叶绿体，结合改变渗透压使之涨破和差速离心的方法可分离被膜。被膜的主要组分是半乳糖甘油脂和磷脂酰胆碱(phosphatidyl choline)，唯一的色素是类胡萝卜素，蛋白质含量少，主要是一些分子量为 $14\sim100\text{kDa}$ 的蛋白(Heber, 1981)。被膜内充满流动的基质，基质中有许多片层结构，每个片层由周围闭合的双层膜组成，呈扁平盘状，称类囊体。类囊体堆积形成基粒，这部分类囊体称为基粒类囊体。另一类较大的类囊体贯穿两个以上的基粒之间，形成基质片层，这部分类囊体称基质类囊体。因此叶绿体由几个不同部分组成：外被膜、内被膜、膜空间、类囊体膜、类囊体腔，每个部分都具其特有的功能。

二、叶绿体的主要功能复合体

叶绿体的主要功能是光合作用。光合作用分成光反应和暗反应两个阶段。光反应在类囊体中进行；暗反应在叶绿体基质中进行。吸收光能进行光化学反应、电子传递反应，与电子传递过程偶联的光合磷酸化作用，合成高能ATP和还原物质NADPH，放

出分子氧。这些功能主要在类囊体膜上一些组织结构极其复杂的功能复合物上完成。为了研究类囊体膜上的蛋白，早期用对蛋白质侧链具有反应的试剂如放射性标记的对（重氮）苯磺酸与膜反应，然后用 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳分离，鉴定这些分部过的放射性多肽；或用表面活性剂如毛地黄皂苷或 Triton X-100 处理类囊体，可以得到两种类型的颗粒状复合物，较小的颗粒是光系统 I (PS I)， 110 \AA ；较大的是光系统 II (PS II)， 175 \AA 。一般基粒类囊体膜含 PS I 和 PS II，而基质类囊体膜仅含 PS I。为了更进一步研究这些颗粒上的电子载体的组成，可以用纯化的电子载体作为抗体，观察它们对电子载体功能的抑制以了解它们的功能意义。经过一些逐步剥蚀实验，迄今知道，类囊体膜上主要由 5 个功能复合物构成：光系统 I、光系统 II、细胞色素 b/f 复合物、ATP 酶复合物、捕光叶绿素蛋白复合物 (Melis, 1991; 王国强, 1992)。下面简要介绍它们的结构和功能方面的情况。

1. 光系统 I (PS I)

光系统 I 是类囊体膜上一个光化学装置，它吸收光能并转化为化学能，用以产生还原铁氧还蛋白和 NADP^+ 的强还原剂，介导光诱导的电子从质体蓝素转移到铁氧还蛋白。它由 PS I 核心和附属的叶绿素 a-b 捕光天线 (LHC-I) 组成 (Anderson, 1983)。在高等植物中，PS I 含有 13 种蛋白，分别称为 PS I P700 脱辅基蛋白、A1、A2、9kDa 蛋白；其他依次为 D 蛋白、E 蛋白，直到 N 蛋白。有人 (Haworth 和 Watson 等, 1983) 认为另外还有 5 种蛋白属于 PS I。A1、A2、9kDa、I 和 J 这 5 种蛋白由叶绿体基因组编码，其余由核编码。A1、A2 与 9kDa 蛋白构成反应中心的核心 (Kirsch, 1986)，在光合生物中有高度的保守性。P700 是光能转换色素，大约 100 个分子非共价结合到反应中心的大亚基上，大亚基还带有原初电子受体 A_o 以及中间电子受体 A₁ 和 Fx；小亚基有铁硫中心 FA、B。电子传递的顺序为：质体青 (PC) \rightarrow P700 \rightarrow A_o \rightarrow A₁ \rightarrow Fx (A₂) \rightarrow FA/B (P430)。在此复合物中，Psa D 和 Psa F 的产物分

别是铁氧还蛋白和质体蓝素的停靠位点，其他蛋白的功能还不清楚。但多种蛋白具有多种同工型形式，如 PS I D、H、L 均有两种同工型形式，在电泳时有不同的迁移率，而且 D 的同工型有不同的氨基酸序列，说明由两个基因编码；PS I E 有 4 种同工型，以其 N 端不同分为两类。通过检查番茄 (*Lycopersicon esculentum*)、拟南芥菜 (*Arabidopsis thaliana*)、红豆、玉米 (*Zea mays*)，发现核编码的 PS I 亚基，除 PS I K、G 以外，一般都是两种同工型（表 1-1），而它们的基因都属于多基因家族。PS I 附属捕光天线 (LCH-I) 含有 80~120 个叶绿素 a-b 分子，两者比例为 3.5:1，与 LHC-I 缔合的蛋白分子量在 20~25kDa 范围。

表 1-1 烟草的 PS I 蛋白复合物各亚基及多态性

亚基	同工型	分子量 (kDa)	基因
PS I A		82	<i>psaA</i>
PS I B		83	<i>psaB</i>
PS I D	PS I D1	19	<i>psaDb</i>
	PS I D2	17.5	<i>psaDa</i>
PS I F	PS I F1	16.1	<i>psaF</i>
	PS I F2	15.9	
PS I L	PS I -L1	15.4	<i>psaL</i>
	PS I -L2	15.2	
PS I E	PS I -E1	14.4	<i>psaEa</i>
	PS I -E2	14.3	
	PS I -E3	14.1	
	PS I -E4	14.0	<i>psaEb</i>
12.5kDa 蛋白		12.5	
	PS I -H1	10.4	<i>psaHb</i>
	PS I -H2	9.0	<i>psaDc</i>
PS I G		8.0	<i>psaG</i>
PS I C		9.0	<i>psaC</i>
PS I K		5.6	<i>psaKa</i>
PSI I		4.5	<i>psaI</i>
PSI J		3.0	<i>psaJ</i>

2. 光系统Ⅱ (PSⅡ)

光系统Ⅰ是进行光合作用中的原初光化学反应的功能复合物，在其电荷分离时产生一种强氧化剂以裂解水并释放氧。该复合物由至少12种叶绿体基因组编码的蛋白 (Vernaas, 1993)、三种核基因组编码的蛋白以及近50种辅助因子如叶绿素、类胡萝卜素、脱镁叶绿素、质体醌、脂、镁离子等组成。PSⅡ核心包含叶绿体基因组编码的亚基P5 (47~50kDa)、P6 (43~47kDa)、D1、D2 (33~34kDa) 和细胞色素 b559 (Nambo, 1987)，这些蛋白结合 PSⅡ核心的大部分叶绿素，形成核心天线。P5-叶绿素和 P6-叶绿素复合物(Bricker, 1990)分别称为 CPⅢ 和 CPⅣ(藻类)或 CP47 和 CP43(高等植物)，它们分别由 *psbB*、*psbC*、*psbA1*、*psbA2*、*psbD*、*psbE* 和 *psbF* 基因编码 (表 1-2)。这几种蛋白不仅作为 PSⅡ的反应中心，而且其保守的氨基酸序列说明它们也是一组电子传递组分 Fe、QA、QB、原初给体叶绿素 p680 和脱镁叶绿素 (I 中间体) 的结合位置，进行顺序为 DEC→Z、D→p680→I→QA→QB 的电子传递。细胞色素 b559 在水氧化中有氧化还原功能，参与 PSⅠ 电子传递，从玉米和菠菜中纯化到的细胞色素 b559 蛋白为 9~10kDa 的多肽，其亚铁原卟啉位于两个组氨酸残基之间，通过基因 (*psbE* 和 *F*) 的序列分析表明，细胞色素 b559 是由两个亚基 (一个 83 个氨基酸，一个 39 个氨基酸) 组成的杂合异源二聚体 (匡廷云等, 1995)。

一些研究证实，水的裂解与光系统Ⅱ密切相关，推测其中存在一个放氧复合物使水裂解产生电子、质子和氧。经过很长时间的研究，现在初步了解到，PSⅡ核心与三种膜外周蛋白紧密结合，这些蛋白质参与光裂解水产氧过程(oxygen evolving enhancer)，分别称为 OEE1 (29~33kDa)、OEE2 (20~24kDa) 和 OEE3 (16~18kDa) (Glick 和 Melis 等, 1988; Ghanotakis, 1990)，这三种蛋白质在水的氧化过程中有特别的功能，OEE1 稳定锰离子与类囊体膜的结合，OEE2 和 OEE3 将 Ca^{2+} 和 Cl^- 吸收在放氧位点附近，

除此以外，还鉴定出一个 5kDa 的疏水蛋白，可能亦与放氧有关 (Ghanotakis, 1990)。

表 1-2 光系统 II 的蛋白及其基因 (Vermaass, 1993)

基因	蛋白及其分子量 (kDa)	功能
<i>psb A</i>	D1 (32)	反应中心蛋白
<i>psb B</i>	CP47 (47)	天线蛋白
<i>psb C</i>	CP43 (43)	与水裂解有关
<i>psb D</i>	D2 (34)	反应中心蛋白
<i>psb E</i>	α -cytb559 (10)	反应中心蛋白
<i>psb F</i>	β -cytb559 (4)	反应中心蛋白
<i>psb H</i>	PS I H (8~11)	增加光敏感性
<i>psb I</i>	PS I I (4)	靠近反应中心
<i>psb K</i>	PS I K (3)	使 PS I 功能更正常
<i>psb L</i>	PS I L (4)	
<i>psb M</i>	PS I M (4)	
<i>psb N</i>	PS I N (5)	
<i>psb O</i>	PS I O, MSP (33)	稳定锰蛋白
<i>psb P</i>	PS I P (23)	
<i>psb Q</i>	PS I Q (16)	
<i>psb R</i>	PS I R • (10)	外周蛋白

通过近十年的努力，用分离各种突变体的方法以及用非变性凝胶电泳、抗体染色和去污剂剥蚀等方法研究 PS I 蛋白的积累、叶绿素结合和组分装配，大致搞清楚了 PS I 各组分的合成和装配情况：P5、P6 彼此独立合成和积累，合成之后迅速结合叶绿素。装配从 P5、D1、D2 开始，然后结合 P6，最后与 OEE 亚基结合。在细胞中合成的、输入到叶绿体中的 OEE 亚基在缺乏 PS I 核心时独立地积累在类囊体腔中，只有在 P6 存在时才结合并插入到类囊体非堆叠膜区。这些亚基复合物再侧向转位到堆叠膜区，成为成熟的 PS I 复合物。

3. ATP 合酶复合体

在光合膜上，叶绿体的电子传递系统与 ATP 合酶偶联产生

光合磷酸化反应。其中 ATP 合酶是一个结构复杂的复合体（表 1-3），也称为偶联因子（CF），它包括在膜表面上的 CF₁ 和膜内的 CF₀，CF₀ 整个构成质子通道（Sebald, 1979），六聚体的亚基Ⅲ为质子通道本身，它也是结合 DCCD（二环乙脂碳化二肼，封闭质子通道化合物）的位点。亚基Ⅰ中一个围绕质子通道，与亚基Ⅳ一起稳定整个复合物，而亚基Ⅴ则是 CF_c 和 CF₁ 的结合部件，两者以疏水相互作用来维持这种结合。光合磷酸化反应必须在有 CF₁ 存在的情况下才能进行。CF₁ 是一种对热敏感的 ATP 合酶，分子量为 400kDa (Moroney, 1983)，当用 EDTA 处理叶绿体，CF₁ 便脱离类囊体膜。CF₁ 由 5 种亚基组成 (Baird, 1979)， α 、 β 、 ϵ 亚基由叶绿体基因组编码并在叶绿体中合成，玉米的 CF₁A、B、E 基因已经定位，B、E 靠近 *rbcL* 而且二者有 4 个碱基重叠，而 A 远离 B、E，相隔 40kb。 $\gamma\delta$ 亚基由核编码，在细胞质中合成。由于高等植物和单细胞真核绿藻菜因衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 的 ATP 合酶亚基一样，所以用绿藻作材料进行遗传学的研究较为方便。Wollman (1989) 将分离到的一系列叶绿体突变体划分为 5 个互补群，检查到互补群 I 不合成 β 亚基，即基因 *atpB* 缺陷；互补群 II 的 α 和 β 亚基超产，说明这两个亚基的基因 (*atpA* 和 *atpB*) 表达的调节发生改变；互补群 III 不合成 ϵ ，即基因 *atpE* 发生了改变；互补群 IV 不合成亚基 I，即基因 *atpF* 发生改变；互补群 V 不合成亚基 IV，即基因 *atpI* 改变。另外分离到一些核突变体如 F54 不合成亚基 α ，说明该基因参与 α 亚基合成的调节；Ac46 不合成亚基 III、IV，说明该基因参与 *atpH* 和 *atpI* 基因的转录翻译调节。由此区分出叶绿体基因组中的基因和核基因。一些是这些亚基的结构基因，一些是调节基因。此外，利用 CF₁ 各亚基制备抗体，可以研究各亚基的功能，如 α 和 β 的抗体抑制磷酸化反应，所以认为这是磷酸化的活性位点。在重构实验中，加入 δ 亚基可以增加 CF₁ 与膜的结合能力， ϵ 亚基可能起一种调节作用，它似乎是 ATP 合酶活性的一个抑制剂，例如从纤细裸藻分离的 ϵ 亚基可以抑制已活化的菠菜 ATP 合酶。

表 1-3 ATP 合酶复合物各个亚基的性质

	亚基	化学计量	分子量 (kDa)	可能的功能	基因
CF _I	α	2	59.0	结合核苷	<i>atpA</i> , 叶绿体编码
	β	2	56.0	ATP 合成和水解	<i>atpB</i> , 叶绿体编码
	γ	1	37.0	参与质子转移	核编码
	δ	1	17.5	和叶绿体膜结合	核编码
	ε	2	13.0	抑制 ATP 合酶活性	<i>atpE</i> , 叶绿体编码
CF _o	I		15.5	和 CF _I 结合	<i>atpF</i> , 叶绿体编码
	II	6	12.5	防止六聚体脂蛋白解聚	核编码
	III	6	8	六聚体脂蛋白形成质子通道	<i>atpH</i> , 叶绿体编码
	IV			稳定整个复合物	<i>atpI</i> , 叶绿体编码

4. 捕光叶绿素 a-b 蛋白复合体

在叶绿体的类囊体膜上存在三种类型的叶绿素蛋白复合体。一种与光系统 I 有关，包括光系统 I 反应中心和与它紧密结合的天线叶绿素，此复合物称之为 CP I；第二种与光合系统 II 有关，包括光系统 II 反应中心和与它紧密结合的天线叶绿素，此复合体称之为 CP II 或 CPa；第三种类型是捕光叶绿素 a-b 蛋白复合体 (chlorophyll a-b light-harvesting protein complex, LHCP, 或 LHC)，这是叶绿素含量最多的一种叶绿素蛋白复合体，所含叶绿素为光合膜全部叶绿素的 50%。在高等植物和绿藻中，光能的吸收主要是由捕光叶绿素 a-b 蛋白复合物实施的，光系统 I 和光系统 II 分别有各自附属的捕光叶绿素 a-b 蛋白复合体，前者为 LHC-I，后者为 LHC II (Camm, 1989)。LHC I 含有 80~120 个 chla 和 chlb，两者的比例为 3.5 : 1。LHC I 中的多肽分子量在 20~25kDa，免疫学上与 LHC-II 的多肽有所不同，虽然 LHC-II 的多肽分子量也在 20~25kDa 范围。LHC I 多肽由核的 Cab 基因家族编码，目前显示有 5 个不同的 Cab 家族，从对来自不同物种的 20 个