

光合膜蛋白复合物中的脂分子和色素分子的概述

季 婕¹, 褚佳辰², 范 培¹, 华 春², 陈全战², 周 峰²

(1. 南京晓庄学院 行知学院, 江苏 南京 211171; 2. 南京晓庄学院 生物化工与环境工程学院, 江苏 南京 211171)

摘 要:介绍了植物类囊体膜上光合膜蛋白中的脂分子及其作用,同时介绍了植物类囊体膜上的色素分子。其中,PSII 单体有 25 个脂分子和 35 个叶绿素 a 分子,Cyt b₆f 有 3 个脂分子、1 个叶绿素 a 分子和 1 个类胡萝卜素分子,PSI 单体有 4 个脂分子和 167 个叶绿素分子。

关键词:光合膜蛋白;脂分子;色素分子

中图分类号:Q 946 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)02-0186-03

光合作用是绿色植物(包括藻类)利用太阳能,把二氧化碳和水合成富能的有机物,并释放氧气的过程,它被誉为是地球上最重要的化学反应。类囊体膜是光合作用原初光能转化的场所。它上面镶嵌着的很多膜蛋白复合体,主要包括四大类:光系统 II(PSII)复合体、光系统 I(PSI)复合体、细胞色素 b₆f(Cyt b₆f)复合体和 ATP 合酶复合体。PSII 和 PSI 复合体还有各自的捕光色素蛋白复合体,分别被称为 LHCII 和 LHCI,它们能将吸收到的光能有效、快速地集中到光系统的反应中心色素^[1]。

在高等植物中,类囊体膜的生理功能对膜脂存在很大的依赖性,因此膜脂的组成和含量会影响类囊体膜的结构与功能。类囊体膜脂主要是由不带电荷的糖脂组成,包括单半乳糖甘油二酯(MGDG)和双半乳糖甘油二酯(DGDG),这 2 种膜脂占到了膜脂总量的约 80%;磷脂含量较少,主要是磷脂酰甘油(PG),约占 5%~12%;此外,类囊体膜还含有独特的硫脂—硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG),含量也在 5%~12%。光合膜脂与光合膜蛋白的研究是膜生物学研究领域中的重要问题,而且首先要了解 4 种类囊体膜蛋白上的脂分子组成和功能。近年来,晶体学技术在光源、探测器和计算技术方面发展迅速,以及优质晶体的获取,提供了更精细的光合膜蛋白复合体上脂分子的结构和功能信息^[2]。

1 PSII 的脂分子

PSII 的生理功能是利用光能氧化水和还原质体醌,在类囊体两侧建立质体梯度,产生电子传递并催化水的裂解放氧。它在体内以二聚体形式存在,每个 PSII 单体有 25 个脂分子,包括 11 个 MGDG 分子,7 个 DGDG 分子,5 个 SQDG 分子和 2 个 PG 分子,含量分别占 44%,28%,20%和 8%。头部带负电荷的 PG 和 SQDG 位于胞质侧,不带电荷的 DGDG 位于囊腔侧,而 MGDG 在两侧均有分布。25 个脂分子中有 15 个内嵌脂分子通过极性头部的氢键或盐键与 PSII 复合体的 2 个亚基连接,有 3 个脂分子与 PSII 复合体的 4 个亚基相连。这些脂分子在 PSII 复合体的组装和稳定性方面起重要作用^[3-4]。

目前为止,在豌豆中的捕光复合体 LHCII 晶体中,没有发现脂分子。但是,在一种腰鞭毛虫(*Amphidinium carterae*)的晶体中发现捕光复合体 LHCII 具有 2 分子 DGDG^[6],而且在高等植物菠菜中的捕光复合体 LHCII 晶体中也发现 1 分子 PG^[6]。PG 分子通过头部与胞质侧相连,PG 分子在 LHCII 形成三聚体过程起到非常重要的作用。捕光复合体 LHCII 在晶体中先组装成 1 个 20 面体形状的空心球体。在这个空心球体中除了三体中必需的 1 个 PG 分子外,还可以看到三体和三体之间还有 2 个 DGDG 分子,这些 DGDG 不但介导了三体间的主要相互作用,而且和三体形成了球形蛋白脂质体。

2 Cyt b₆f 的脂分子

Cyt b₆f 在体内是以二聚体形式存在,分子量约为 105 kDa,它在光合作用电子传输链中占据重要位置。2007 年,在莱茵衣藻里(*Chlamydomonas reinhardtii*)发现 3 分子脂。其中 1 分子 SQDG 通过它的头部定位于基质侧,2 个 MGDG 分子通过头部指向囊腔侧。SQDG 脂分子通过脂分子头部与 Cyt b₆f 的 Cyt f、Cyt b 和亚基 IV 的氨基酸残基相互作用。它们在维持单体内部亚基间的稳定性方面起作用,但在 Cyt b₆f 单体与单体之间

第一作者简介:季婕(1990-),女,江苏南通人,本科,研究方向为植物生理生化。

责任作者:周峰(1978-),男,山东淄博人,博士,副教授,现主要从事植物生理生化等研究工作。

基金项目:江苏省高等教育教改重点资助项目(2011);江苏省高等学校大学生实践创新训练计划项目(2011);江苏省植物生理学精品课程建设资助项目(2010);江苏省现代教育技术研究重点课题资助项目(2010)。

收稿日期:2011-10-31

不起主要作用^[7]。在层理鞭枝藻(*Mastigocladus laminosus*) Cyt b_6f 发现 2 分子 1,2-二油酸甘油-3-磷脂酰胆碱(DOPC)和 1 分子 SQDG。它们位于 Cyt b_6f 质膜循环的空穴内,1 分子 DOPC 朝向胞质侧,1 分子 DOPC 朝向囊腔侧。它们在维持进行质膜循环的空穴稳定性方面具有重要作用^[8]。

3 PSI 的脂分子

蓝藻(*Synechococcus elongatus*) PSI 复合体为三聚体,呈铁饼状,每个单体 PSI 都呈假 C2 对称,其单体有 4 个脂分子,1 个 MGDG 分子和 3 个 PG 分子,它们沿着 PsaA 和 PsaB 亚基的假 C2 对称轴排列,都朝向胞质侧。MGDG 与 LHCl 相连,PG 分子与 PSI 核心紧密相连。1 分子 PG 邻近 PSI 的 PsaA 和 PsaE 亚基;1 分子 PG 邻近 PSI 的 PsaA 亚基;1 分子 PG 邻近 PSI 的 PsaB 和 PsaX 亚基,通过氢键和疏水键与这 2 个亚基相互作用,这表明磷脂在 PsaX 与 PSI 核心的连接中起重要作用。目前,没有证据表明 PG 分子直接参与 PSI 的三聚体形成,但是在 PG 缺失的 PSI 中,PSI 单体的稳定性降低,进而影响 PSI 的单体与单体连接,最后导致 PSI 三聚体的解体。最近,通过对豌豆的 PSI 进行高效液相色谱和电喷雾串联质谱分析,发现 PSI 包含 MGDG、DGDG、PG 和 SQDG,但是还没有确定具体数目^[8]。

4 ATP 合酶的脂分子

叶绿体的 ATP 合酶是由 CF₁ 和 CF₀ 组成。CF₁ 分子量约 400 kDa,由 5 个亚基组成;CF₀ 分子量约 170 kDa,由 4 个亚基组成。大肠杆菌 ATP 合酶有多个磷脂酰乙醇胺(PE)脂分子与 ATP 合酶的氨基酸残基连接。这些脂分子起封闭作用,阻止离子和质子通过脂双层,从而维持跨膜的质子驱动力。最近的研究发现,叶绿素和类胡萝卜素并不是定位于 ATP 合酶的 C 亚基上,而是与 ATP 合酶上的脂分子交互作用内嵌在 C 环上^[9]。

5 叶绿素分子

除了光合膜蛋白和光合膜脂,色素也是植物类囊体膜上的重要成份。高等植物的光合色素有 2 类:叶绿素和类胡萝卜素,排列在类囊体膜上。绝大部分叶绿素分子具有收集和传递光能的作用。当然,最为神奇的是少数特殊状态的叶绿素 a 分子对,它们具有将光能转换为化学能的作用。这少数特殊状态的叶绿素 a 分子对位于 PSII 的反应中心。叶绿素 a 的结构式,它含有 4 个吡咯环,它们和 4 个甲烯基连接成 1 个大环,叫做卟啉环,镁原子居于其中央。另外,甲醇与 1 个含有羰基和羧基的副环结合,有 1 条长的疏水链即叶绿醇与吡咯环侧链上的丙酸相结合。此外,位于反应中心的叶绿素 a 分子的蛋白微环境是很特殊的,那里有一些氧化还原辅因子琨等。只要这些辅因子与叶绿素 a 分子的距离合适,受

到光激发的叶绿素 a 分子就会具有氧化还原能力。这种特殊蛋白微环境只有在反应中心有,在天线蛋白中是没有的。

在蓝藻的 PSII 中,每个单体含有 35 个叶绿素 a 分子,其中 11 个叶绿素 a 分子都有 1 个脂分子与它们的卟啉环邻近。6 个叶绿素分子通过叶绿醇的羧基氧与脂分子形成的氢键相互作用。菠菜 LHClI 三聚体中有 42 个叶绿素分子、12 个类胡萝卜素分子;PSI 单体包括 167 个叶绿素分子,其中 LHCl 含有 90 个叶绿素 a 分子和 22 个类胡萝卜素分子;每个 Cyt b_6f 单体除了含有 1 个叶绿素 a 分子、1 个类胡萝卜素分子^[10]。叶绿素分子与脂分子发生交互作用时,叶绿素分子的极性头部区域会影响脂分子亲水头部区域的构象与电荷变化,以及脂分子的水合性。叶绿素的疏水尾链(叶绿醇链)还可与脂分子的疏水脂肪链相互作用,从而改变不同脂分子之间的相互作用。叶黄素位于 LHClI 上,它们与 LHClI 上的 DGDG 和 PG 以及叶绿素分子相互作用,植物通过叶黄素循环耗散 PSII 的过剩能量,保护脂类,调节类囊体膜的物理性质。

参考文献

- [1] 周峰. 光合膜蛋白晶体的结构与功能[J]. 生命的化学, 2007, 27(5): 370-372.
- [2] 周峰, 华春, 张薇. 膜脂的分子组装及其与膜蛋白的相互作用[J]. 生命的化学, 2009, 29(1): 49-52.
- [3] Guskov A, Kern J, Gabdulkhakov A, et al. Cyanobacterial photosystem II at 2.9 Å resolution: role of quinones, lipids, channels and chloride[J]. Nat Struct Mol Biol, 2009, 16: 334-342.
- [4] Jones M R. Lipids in photosynthetic reaction centres: structural roles and functional holes [J]. Prog. Lipid Res, 2007, 46: 56-87.
- [5] Dörmann P, Benning C. Galactolipids rule in seed plants[J]. Trends in Plant Science, 2002(7): 112-118.
- [6] Liu Z, Yan H, Wang K B, et al. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution[J]. Nature, 2004, 428: 287-292.
- [7] Kern J, Zouni A, Guskov A. Lipids in the structure of photosystem I, photosystem II and the cytochrome b_6f complex, in: Wada H, Murata M (Eds.), Lipids in photosynthesis-essential and regulatory functions [M]. Springer Science Business Media, 2009: 203-242.
- [8] Yamashita E, Zhang H, Cramer W A. Structure of the cytochrome b_6f complex: quinone analogue inhibitors as ligands of heme c_h [J]. J Mol Biol, 2007, 370: 39-52.
- [9] Yao H, Shi Y, Gao R, et al. Isolation of lipids from photosystem I complex and its characterization with high performance liquid chromatography/electrospray ionization mass spectrometry[J]. J Chromatogram B, 2006, 837: 101-107.
- [10] Guskov A, Kern J, Gabdulkhakov A, et al. Cyanobacterial photosystem II at 2.9 Å resolution: role of quinones, lipids, channels and chloride[J]. Nat Struct Mol Biol, 2009, 16: 334-342.

(该文作者还有周泉澄, 工作单位为南京晓庄学院生物化工与环境工程学院。)

转基因胡萝卜的研究进展

朱晓艳, 于丽杰

(哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 黑龙江 哈尔滨 150025)

摘要:转基因胡萝卜近年来在分子生物学上研究广泛,在基础研究和生产实践上都具有重要意义。现对转基因胡萝卜在耐盐、抗病、抗寄生方面以及以胡萝卜作为生物反应器的研究进展进行了综述,并对转基因胡萝卜在其它领域的发展前景进行了展望。

关键词:转基因植物;胡萝卜;研究进展

中图分类号:S 631.203.6 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)02-0188-03

近年来,随着植物分子生物学的飞速发展,生物技术为培育高抗、高产、优良的新品种提供了科学的手段,为育种、病虫害防治及品种改良做出了巨大的贡献,在基础研究和生产实践上都具有十分重要的意义。转基因植物已成为国内外基因工程领域的研究热点之一,大多数用于研究的植物种类多为番茄、马铃薯、胡萝卜、生菜、大白菜、黄瓜等。

胡萝卜(*Daucus carota* L.)作为一种组织培养研究中的经典材料,一种重要的世界性蔬菜,因其非常适于作为农杆菌转化系统的转基因受体以及其在肉质根中具有高水平稳定的可溶性蛋白表达量,具有良好的组织培养和遗传转化基础,成为了大多数转基因植物研究的选择品种。

第一作者简介:朱晓艳(1986-),女,吉林珲春人,硕士,研究方向为植物分子生物学研究。

责任作者:于丽杰(1961-),女,黑龙江齐齐哈尔人,博士,教授,现主要从事分子生物学等研究工作。

基金项目:黑龙江省自然科学基金资助项目(C0014);黑龙江省普通高等学校骨干教师创新能力计划资助项目。

收稿日期:2011-11-09

1 胡萝卜作为生物反应器的研究

应用基因工程植物系统作为生物反应器生产人类所需的各种疫苗、抗体、蛋白质或多肽等药物是20世纪90年代国际上新兴的一个重要领域,构成分子农业的主体。随着转基因技术的不断成熟。近年来,植物生物反应器的种类逐渐增多,如马铃薯、西红柿、烟草、拟南芥、芜菁、油菜、胡萝卜等,表达产物包括抗体、疫苗及其片段、酶、细胞因子以及其它生物活性肽和药用蛋白等^[1]。利用植物生物反应器,尤其是以胡萝卜为材料表达外源蛋白获得了突破性的进展,其主要通过根癌农杆菌介导法以及基因枪法对胡萝卜进行遗传转化,采取的外植体类型包括子叶、下胚轴、肉质根等。目前,已有多种利用外源基因成功转化的胡萝卜。

自1988年比利时PGS公司在烟草中研制出一种神经肽,随后1989年美国Serippe研究所将抗体的重链和轻链基因分别克隆并转入烟草中,然后使2种转基因烟草杂交,在子代烟草叶片中产生了大量的抗体蛋白^[2],开创了利用转基因植物生产药用蛋白的新时代。世界范围内已有多种药用蛋白和多肽在胡萝卜植株中得到成功表达。

The Lipid and Pigment Molecules of Photosynthetic Membrane Protein Complexes

Ji Jie¹, CHU Jia-chen², FAN Pei¹, HUA Chun², CHEN Quan-zhan², ZHOU Feng², ZHOU Quan-cheng²

(1. School of Xingzhi, Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171; 2. School of Biochemical and Environmental Engineering, Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171)

Abstract: The composition and function of lipid and pigment molecules in plant thylakoid membrane proteins were introduced. PSII monomer contained 25 lipid molecules and 35 chlorophyll a molecules; Cyt b₆f contained 3 lipid molecules, 1 chlorophyll a molecule and 1 carotenoid molecule; PSI monomer contained 4 lipid molecules and 167 chlorophyll molecules.

Key words: photosynthetic membrane protein; lipid; pigment molecules