

关于细胞器产水相关生理过程的探讨

王轶凡 张兴娟*

(河南省洛阳市第一高级中学 河南洛阳 471000)

摘要 高中生物学一般认为可产生水的细胞器主要有叶绿体、线粒体、高尔基体和核糖体。通过介绍这4种细胞器产生水的分子机制,进一步讨论相关过程,最后澄清对几个生理过程理解的误区。

关键词 产水细胞器 叶绿体 线粒体 高尔基体 核糖体

中国图书分类号: G633.91 **文献标识码:** A

在高中生物学的学习过程中,由于一些生理过程比较复杂,而教材内容受篇幅所限,无法阐明一些生理过程的具体机制,导致师生对一些问题的认识会产生偏差和误解,例如,叶绿体光合作用中暗反应生成水、有氧呼吸仅第3阶段产生水、高尔基体通过脱水缩合产生纤维素构成细胞壁、核糖体通过脱水缩合形成肽链等。本文从分子机制的角度对几个生理过程和其中存在的理解误区进行探讨。

1 光合作用中光反应净产生水而暗反应不产生水

叶绿体是一种与真核细胞相互适应的半自主性细胞器,具有独立于细胞核的基因组,并可独立进行一系列生理过程^[1]。叶绿体中可产生水的过程有很多,例如,在其内合成蛋白质、核酸等生物大分子时会产生水,光合作用中也会有水的产生。在2004年人教版高中生物学教材中明确提及,光反应中叶绿体利用太阳能光解水,并且介绍了利用同位素标记法证明光合作用释放的氧气全来自水的实验过程。考虑到光合作用释放的氧气全来自水,习惯于将光合作用总方程式写为 $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2^{18}\text{O} \rightarrow 6\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6^{18}\text{O}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ 。教材并没有提及为何产物中有不带同位素标记的水,大多数参考资料认为,暗反应阶段消耗还原氢时产生了水。但是,在了解具体生理过程后会发现,与呼吸作用不同,暗反应消耗还原氢时并不产生水。这6分子水到底是在什么阶段产生的?笔者从光合作用的分子机制中寻找答案。

1.1 光反应既消耗水也产生水 类囊体膜上的 $\text{CF}_1\text{-CF}_0$ ATP合酶可催化ATP的合成与水解,在

光合作用的光反应中利用光合电子传递链形成的质子动力势,催化ADP与 P_i 合成ATP并生成1分子水。而在电子传递链的放氧复合体中,又会利用光能裂解水而消耗水。由此可见,光反应既消耗水又生成水,在整个光反应过程中是消耗的水多还是生成的水多?

从电子传递链入手探讨此问题。对于最常见的非环式电子传递链,每光解2分子水会传递4个电子,同时水裂解产生的4个质子留在类囊体腔内,传递的4个电子会在电子传递链上完整地进行2次PQ循环,产生8个质子梯度^[2]。最后生成2个NADPH会消耗叶绿体基质中4个质子,又有光解时类囊体腔产生4个质子,2个反应加和产生了4个质子梯度。故每光解2个水分子产生12个质子梯度。因为4个质子梯度可偶联1分子ATP生成,所以,每2分子水光解产生3分子ATP同时脱去3分子水^[3]。由于光反应中每光解2分子水的同时又产生了3分子水,总反应净生成1分子水,由此可得出光反应是净产生水的过程的结论(图1)。

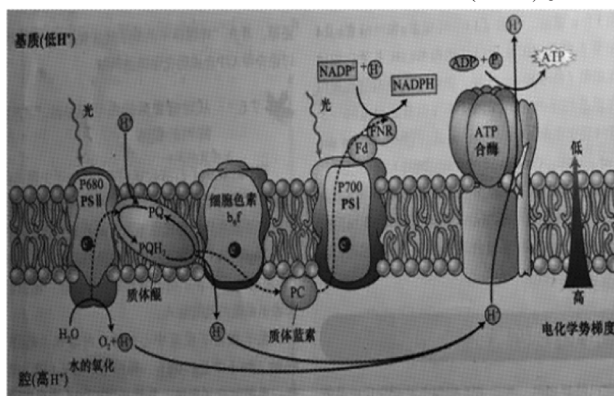


图1 光合电子传递链^[4]

* 通信作者

1.2 暗反应不产生水 有很多人认为暗反应阶段, NADPH 还原 C_3 时会伴随水的产生, 但事实上整个暗反应都不产生水, 反而是消耗水的一个过程^[4]。具体的反应过程见表 1。在表 1 中, 因为产物是六磷酸果糖, 所以还需要消耗 1 分子水将其水解才可产生六碳糖。从暗反应到生成光合作用总方程式里的六碳糖共需要消耗 12 分子水。总结: 若要生成 1 个六

碳糖, 光合作用过程中光反应水的光解消耗 12 分子水, 同时偶联光合磷酸化产生 18 分子水, 光反应净产生 6 分子水; 暗反应共消耗 12 分子水。总反应净消耗 6 分子水。其中只有光反应消耗的 12 分子水和生成的氧气带有同位素标记。这样就从具体反应机制角度验证了光合作用总方程式: $6CO_2+12H_2^{18}O\rightarrow 6C_6H_{12}O_6+6^{18}O_2+6H_2O$ 。

表 1 光合作用暗反应过程

酶	反应
1)核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶	6 核酮糖-1,5-二磷酸+6CO ₂ +6H ₂ O→12(3-磷酸甘油酸)+12H ⁺
2)3-磷酸甘油酸激酶	12(3-磷酸甘油酸)+12ATP→12(1,3-二磷酸甘油酸)+12ADP
3)NADP:甘油醛-3-磷酸脱氢酶	12(1,3-二磷酸甘油酸)+12NADPH+12H ⁺ →12 甘油醛-3-磷酸+12NADP ⁺ +12Pi
4)丙糖磷酸异构酶/甘油醛磷酸异构酶	5 甘油醛-3-磷酸→5 二羟丙酮-3-磷酸
5)醛缩酶	3 甘油醛-3-磷酸+3 二羟丙酮-3-磷酸→3 果糖-1,6-二磷酸
6)果糖-1,6-二磷酸酶	3 果糖-1,6-二磷酸+3H ₂ O→3 果糖-6-磷酸+3Pi
7)转羟乙醛酶/转酮醇酶	2 果糖-6-磷酸+2 甘油醛-3-磷酸→2 赤藓糖-4-磷酸+2 木酮糖-5-磷酸
8)醛缩酶	2 赤藓糖-4-磷酸+2 二羟丙酮-3-磷酸→2 景天庚酮糖-1,7-二磷酸
9)景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶	2 景天庚酮糖-1,7 二磷酸+2H ₂ O→2 景天庚酮糖-7-磷酸+2Pi
10)转羟乙醛酶/转酮醇酶	2 景天庚酮糖-7-磷酸+2 甘油醛-3-磷酸→2 核糖-5-磷酸+2 木酮糖-5-磷酸
11a)核酮糖-5-磷酸表(差向)异构酶	4 木酮糖-5-磷酸→4 核酮糖-5-磷酸
11b)核糖-5-磷酸异构酶	2 核糖-5-磷酸→2 核酮糖-5-磷酸
12)核酮糖-5-磷酸激酶	6 核酮糖-5-磷酸+6ATP→6 核酮糖-1,5-二磷酸+6ADP+6H ⁺

最终结果: $6CO_2+11H_2O+12NADPH+18ATP\rightarrow$ 果糖-6-磷酸+12NADP⁺+6H⁺+18ADP+17Pi

注: Pi 表示无机磷酸

2 线粒体和高尔基体中产生水的具体生理过程

人教版(2004)高中生物学教材明确提到线粒体是进行细胞呼吸的主要场所。在线粒体内膜进行的有氧呼吸第 3 阶段释放大能量, 并伴随着水的产生。在高中生物学学习中, 往往会忽略细胞质中进行的有氧和无氧呼吸第 1 阶段, 即糖酵解这一过程也会产水的事实。人教版(2004)高中生物学教材也提到高尔基体与细胞的分泌功能相关并可合成多糖物质, 很多参考资料由此认为高尔基体通过脱水缩合合成纤维素参与了细胞壁的形成, 但这种解释也是错误的。本文具体分析线粒体和高尔基体中可产生水的相关生理过程。

2.1 线粒体中有氧呼吸第 3 阶段产生水, 细胞质中有氧呼吸第 1 阶段也会产生水 线粒体与叶绿体一样, 都是真核生物细胞内的半自主性细胞器。笔者类比叶绿体中的产水过程, 简单分析 3 个线粒体内与产生水有关的生理过程。

第 1, 作为半自主性细胞器, 在线粒体内合成蛋白质与核酸等生物大分子时会产生水。第 2, 有氧呼吸第 3 阶段, 线粒体内膜上电子传递链以氧气作为最终电子受体接受电子并结合 NADH 提供的还原氢生成水。第 3, 有氧和无氧呼吸第 1 阶段糖

酵解过程中烯醇化酶催化 2-磷酸甘油酸生产磷酸烯醇式丙酮酸时也会产生水(图 2)^[3,5]。

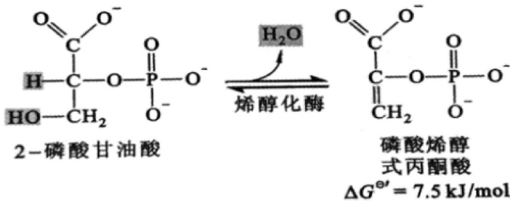


图 2 糖酵解中烯醇化酶催化底物脱水^[5]

2.2 高尔基体不能通过脱水缩合形成纤维素构建细胞壁 高尔基体中合成大分子多糖时会产生水, 蛋白质和膜脂在高尔基体糖基化的过程中也会产生水。但是这里存在一个很普遍的误区, 很多资料认为高尔基体中脱水缩合形成纤维素从而作为构成细胞壁的原料, 其实这种说法是错误的。虽然植物细胞分裂时细胞板的形成与高尔基体产生的囊泡密切相关, 但构成纤维素的葡聚糖链是由植物细胞质膜上的纤维素合酶催化形成的, 构成植物细胞壁的纤维素并不是高尔基体产生的^[4]。质膜上纤维素合酶催化产生的葡聚糖链在膜外形成有序的微纤丝并构成细胞壁的骨架。植物细胞壁中的基质多糖(例如半纤维素)才是高尔基体合成并通过囊泡分泌到质膜外的(图 3)^[4]。

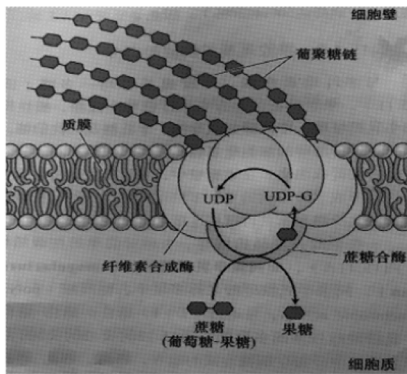


图3 植物细胞质膜上纤维素合酶催化葡聚糖链合成^[3]

3 在核糖体进行的转肽反应不生成水

高中生物学普遍认为核糖体是一种可产生水的细胞器,这主要基于氨基酸在核糖体脱水缩合形成肽链,所以得出核糖体是一种可产生水的细胞器的结论。但是通过深入了解蛋白质合成的具体分子机制和过程后可得出截然不同的答案。蛋白质的生物合成是一个十分复杂的生理过程,本文仅选取其中2个相关反应说明核糖体不是可产生水的细胞器。

3.1 tRNA与核糖体结合前游离氨基酸的活化 这一步的目的是通过活化,将氨基酸分子上的 α 羧基连接至同源tRNA的3'端羟基上形成氨酰tRNA。这一步反应由氨酰tRNA合酶催化,分为2步进行(图4):第1步,氨基酸(Amino acid)+ATP $\rightarrow$ 氨酰AMP(Aminoacyl adenylate)+PPi;第2步:氨酰AMP+tRNA $\rightarrow$ 氨酰tRNA(Aminoacyl tRNA)+AMP^[3,5]。

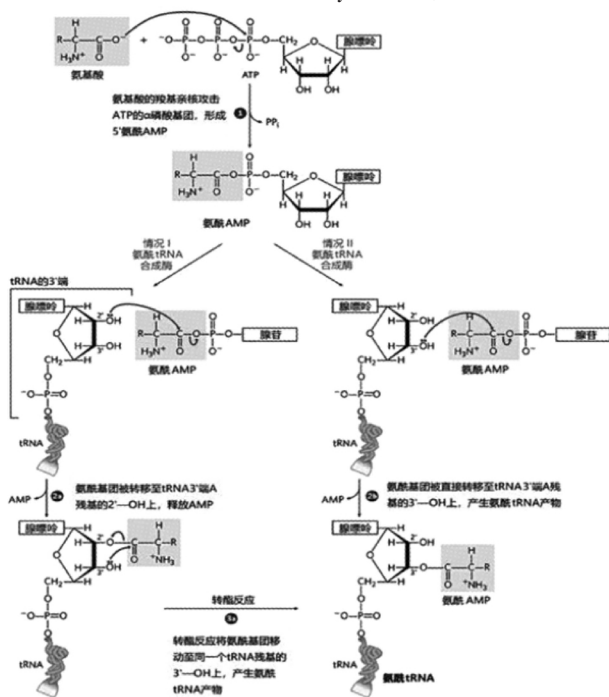


图4 氨酰tRNA合成酶的催化机理^[6]

从总反应分析,因为氨基酸通过羧基与tRNA的3'羟基相连,所以已脱去1分子水形成了酯键(此酯键为高能键在以后反应中直接驱动肽链合成)。

3.2 tRNA与核糖体结合后核糖体催化的转肽反应 当正确的氨酰tRNA进入核糖体的A位后,紧接着由核糖体大亚基的23S rRNA(转肽酶)催化发生转肽反应:与A部位结合的氨酰tRNA的氨基N亲核攻击结合在P位上的肽酰基或氨酰基(位于肽酰tRNA或氨酰tRNA上),并形成肽键。具体反应原理见图5。

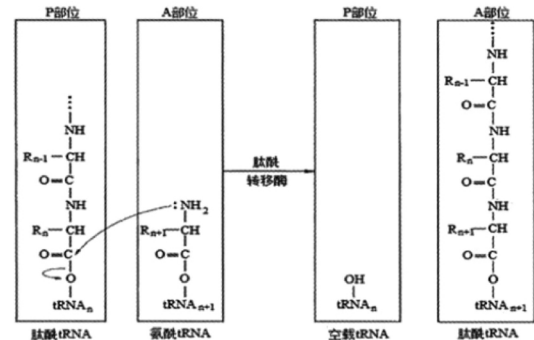


图5 肽链合成中的转肽反应^[1]

可发现这一步反应并没有脱水而是游离出1个tRNA,所谓脱水缩合中脱水反应其实在tRNA与mRNA识别前,形成氨酰tRNA时已经完成。虽然这与传统意义上教材上讲的脱水缩合反应不同,但是如果只看总反应其实也可算作脱水缩合反应,只是脱水的场所并不在核糖体,而是在细胞质基质。

生物体内无时无刻不在发生着纷繁复杂的反应,人们对于这些复杂的生理过程应该怀有探究其本质的决心。笔者围绕细胞器产水介绍了细胞中产生水的几个生理过程,对于细胞中所有的产水过程仅是冰山一角。希望可抛砖引玉,引起师生对各种生理过程的进一步探讨。

主要参考文献

- [1] 翟中和,王喜忠,丁明孝,等.细胞生物学.4版.北京:高等教育出版社,2011:104.
- [2] 李合生.现代植物生理学.3版.北京:高等教育出版社,2012:112,118.
- [3] 王镜岩,朱圣庚,徐长法,等.生物化学.3版.北京:高等教育出版社,2017:191,533.
- [4] Taiz L, Zeiger E. 植物生理学.5版.宋纯鹏,王学路,周云,等译.北京:科学出版社,2015:161,345.
- [5] 杨荣武.生物化学原理.2版.北京:高等教育出版社,2012:549,557.
- [6] Nelson D L, Cox M M. Lehninger Principles of Biochemistry. 7th edition. New York: W. H. Freeman, 2017:1094. (E-mail: wyf0115@qq.com)