

线粒体和叶绿体中能量转化问题研究

魏和平, 曾德二*, 许远, 郑彦坤, 李从虎, 吴娟

(安庆师范学院生命科学学院, 皖西南生物多样性研究与生态保护安徽省重点实验室, 安徽安庆 246011)

摘要 该研究探讨了在线粒体和叶绿体中质子驱动力和三磷酸腺苷(ATP)生成的关系。质子驱动力是驱动ATP生成最直接的因素。结合线粒体内膜的电子传递链系统和叶绿体内囊体膜上的光合系统, 分析了线粒体内膜电子传递链、ATP合成酶以及叶绿体内囊体光反应和暗反应的转化机制, 并且对线粒体和叶绿体系统中的能量转化效率问题进行了定量计算。

关键词 线粒体; 叶绿体; 能量转化; 电子传递链; 质子驱动力

中图分类号 S432.2⁺2 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)01-040-03

DOI:10.13989/j.cnki.0517-6611.2016.01.012

Study on the Transformation of Energy in Mitochondria and Chloroplasts

WEI He-ping, ZENG De'er*, XU Yuan et al (Key Laboratory of Biodiversity Protection and Ecological Protection in Southwest Anhui, College of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246011)

Abstract The relationship between PMF and ATP generation in mitochondria and chloroplasts was discussed. PMF is the most direct factor of ATP generation. Combined with the mitochondrial electron transport chain system and photosynthetic system on chloroplast thylakoid membrane, energy transformation mechanism of mitochondrial electron transport chain, ATPase, and light reaction and dark reaction of chloroplast thylakoid were analyzed. Energy conversion efficiency of mitochondrion and chloroplast were quantitatively calculated.

Key words Mitochondrion; Chloroplast; Energy transformation; Electron transport chain; Proton motive force (PMF)

生命系统是一个可以和外界环境进行物质和能量交换的开放系统。从物质代谢的角度看, 生命过程需要自身物质的不断更新以维持其结构和功能; 从信息代谢的角度看, 生命系统需要不断摄入信息熵, 即负熵以维持机体有序化的生命特征; 从能量的角度看, 生命过程需要利用外界的能量来维持其正常的生命活动。根据利用能量的方式, 将生物分为自养型和异养型。自养生物一般为蓝藻类和绿色植物, 利用太阳光在叶绿体细胞器中进行光反应和暗反应, 从而将太阳能转化成储存在葡萄糖中的化学能, 最后生成ATP供机体利用; 异养生物直接摄入能量物质, 通过在线粒体中进行有氧化彻底生成ATP供机体利用^[1]。虽然历来教材对线粒体有氧化过程以及叶绿体的光合作用都有阐述, 但过于笼统, 在教学中学生不易理解和掌握。为此, 笔者从最基本的问题开始, 探讨能量转化细节以及转化效率问题。

1 质子驱动力和ATP生成

三羧酸循环的最终结果是将储存在葡萄糖中不活泼的化学能转化还原物质NADH的化学能。要释放NADH的化学能, 必须经过线粒体内膜上的氧化还原酶系即电子传递链, 逐步地释放NADH上活泼电子的电势能, 最后到达电子传递链的末端和氧结合生成水^[2]。由于电势能的释放是逐级的渐进过程, 释放的能量在线粒体中必须有一个“蓄能的池子”。Mitchell的化学渗透学说认为, 这个“蓄能的池子”就是线粒体内膜腔, NADH释放的能量以H⁺电化学梯度的能量储存在内膜腔中。电化学梯度的形成需要内膜上质子泵的功能^[3-4]。NADH释放的电势能在质子泵的作用下形成

H⁺的电化学梯度, 相当于“充电”的过程。这种中间能量状态不够稳定, 还需要通过定位在线粒体内膜上的ATP合成酶进一步“放电”转化生成稳定的ATP。

H⁺离子的跨膜运动取决于内膜内外两侧H⁺的浓度以及H⁺受到的电场力两个重要的因素。离子扩散总是从高浓度的一侧扩散到低浓度的一侧, H⁺则沿着电势梯度下降的方向运动。人们把物质浓度梯度和电势梯度总称为电化学梯度。正由于线粒体内膜两侧电化学梯度的形成, 才产生H⁺顺着电化学梯度返回到线粒体基质的驱动力, 即质子驱动力。因此, 质子驱动力是驱动H⁺在ATP合成酶作用下返回基质生成ATP的直接动力。为了便于分析, 我们来推导质子驱动力的物理公式。

假设某1 mol X^{m+}离子沿着电化学梯度从A侧运动到B侧, 则这个过程自由能变化为:

$$\Delta G = -mF\Delta\psi + 2.3RT\lg\left(\frac{[X^{m+}]_B}{[X^{m+}]_A}\right) \quad (1)$$

式中, $\Delta\psi$ 为A、B两侧的电势差; $[X^{m+}]_A$ 、 $[X^{m+}]_B$ 为A、B两侧离子的浓度; m 为该离子所带的电荷数; F 为法拉第常数(96 485 C/mol); R 为气体常数(8.31 J/(mol·K)); T 为热力学温度。考虑到该实例中质子H⁺, $m=1$, $\Delta PH = PH_A - PH_B$, 则公式(1)可以变换成:

$$\Delta G = -F\Delta\psi + 2.3RT\Delta PH \quad (2)$$

质子驱动力(PMF)定义为: $\Delta P = \frac{\Delta G}{-F}$, 即

$$\Delta P = \Delta\psi - 0.059\Delta PH \quad (3)$$

此时, 质子驱动力的量纲为伏特。如果以mV作为单位, 那么可以将式(3)转化为更简单的形式。

$$\Delta P = \Delta\psi - 59\Delta PH \quad (4)$$

根据式(4), 可以很方便地计算线粒体和叶绿体的质子驱动力, 并且根据最后ATP的生成量计算出线粒体和叶绿体在电子传递链上能量转化的效率。

基金项目 国家自然科学基金青年基金项目(31400714); 安徽高校自然科学基金研究项目(KJ2015A168)。

作者简介 魏和平(1964-), 男, 湖北鄂州人, 副教授, 博士, 从事植物生理学方面的研究。* 通讯作者, 讲师, 博士, 从事系统生物学及植物抗逆基因功能方面的研究。

收稿日期 2015-11-30

2 线粒体中能量转化效率问题

从式(4)可以明显地看出,质子动力势包含电势梯度和质子浓度梯度(ΔPH)两个部分。线粒体质子动力势主要由电势梯度构成,内膜内外两侧的 PH 相差小于0.3,一般测得线粒体内膜两侧的电势差为170 mV,代入式(4)可以得出线粒体内膜腔中的质子动力势为187.7 mV。现在来计算线粒体中能量转化效率问题。由图1可知,电子传递链复合物I、III和IV除了传递NADH电子外,还充当质子泵的功能,电子在传递链上释放的电势能将线粒体基质质子逆着质子电化学梯度向内膜腔转移,以质子驱动力的能量形式暂时储存起来。这个能量储存的效率就是质子泵的效率,将其定义为 η_1 。之后质子驱动力驱动质子通过ATP合成酶返回基质,在这个过程中将有ATP的生成。ATP储存的自由能和质子驱动力的能量比值就是ATP合成酶的能量转化效率,将其定义为 η_2 。最后,ATP总的自由能和NADH化学能的比值为线粒体电子传递链总的能量转化效率,将其定义为 η_3 。质子泵和ATP合成酶是两个独立的能量转化装置,因此可得到 $\eta_3 = \eta_2 \times \eta_1$ 。

研究表明,呼吸链中的电子载体有严格的排列顺序和方向,按氧化还原电位从低到高排列。其中, $NAD^+ / NADH$ 的氧化还原电位最低为-0.32 V,而末端 O_2 / H_2O 最高为+0.82 V。电子沿着氧化还原电位从低到高的方向传递,将

伴随着自由能的释放。因此,1 mol NADH在电子传递中释放的自由能为:

$$\Delta G_1 = -nF\Delta\psi = 2 \times 96\,485 (-0.32 - 0.82) \text{ J/mol} = -220 \text{ kJ/mol}$$

由图1可知,1 mol NADH在电子传递过程中共有10个 H^+ 被泵到内膜腔。由于质子逆着电化学梯度的方向运动,质子储存的能量刚好和质子再返回到基质释放的自由能大小相等,符号相反。线粒体内膜两侧的电势差为170 mV,内膜两侧的 ΔPH 为0.3,代入式(4)得到质子驱动力(ΔP)为187.7 mV。因此,质子返回基质释放的自由能为:

$$\Delta G_2 = -nF\Delta P = -10 \times 96\,485 \times 0.188 \text{ J/mol} = -181.4 \text{ kJ/mol}$$

1 mol NADH在线粒体内膜上彻底氧化,可以生成约3 mol ATP。1 mol ATP在人体中水解可以释放52.5 kJ的自由能。

$$\Delta G_3 = -3 \times 52.5 \text{ kJ/mol} = -157.5 \text{ kJ/mol}$$

由此可知, $\eta_1 = \frac{\Delta G_2}{\Delta G_1} \times 100\% = 85.5\%$, $\eta_2 = \frac{\Delta G_3}{\Delta G_2} \times 100\% = 84\%$,代入式(5),得 $\eta_3 = \eta_1 \times \eta_2 = 69.3\%$ 。这就是线粒体内膜能量转化的最终效率。考虑到热机的效率在40%左右,这个效率非常高。同时,ATP合成酶的转化效率为84%。

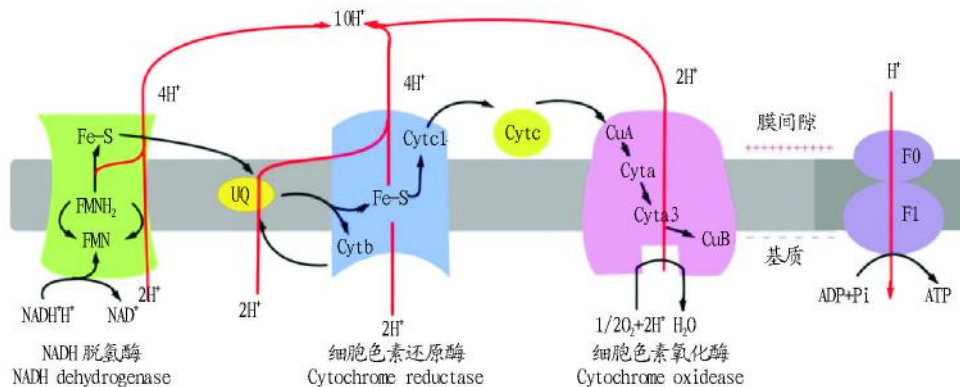


图1 线粒体内膜电子传递链及电子、质子转移

Fig.1 Mitochondrial inner membrane electron transport chain, electron and proton transfer

3 叶绿体中光合作用的能量转化效率问题

叶绿体是自养生物进行能量代谢的主要细胞器。它的主要功能是光合作用。光合作用是将自然界光能转换为化学能的主要途径,其本质可视为线粒体呼吸作用的逆过程。线粒体电子传递链的有氧氧化过程是一个自由能减少的自发过程,而它的逆过程——光合作用则需要太阳光能提供能量才能发生。高等植物的光合作用分两步反应协同完成,分别为光反应和碳同化反应。光反应包括原初反应和电子传递及光合磷酸化两个步骤,将光能转化成活跃的的化学能NADPH和ATP,同时产生光反应的副产物(O_2)。暗反应是在NADPH和ATP的驱动下, CO_2 被还原成葡萄糖分子的过程。这两个过程分别在叶绿体内囊体膜上和叶绿体基质中进行,都有各自的能量转化效率。

首先,分析光反应过程的能量转化效率。在非循环光合

作用过程中,水光解产生的电子经历光系统II(PSII)和光系统I(PSI)传递到 $NADP^+$,最后将 $NADP^+$ 还原为NADPH。在光能作用下PSII和PSI经过了两次能量跃升(图2中红色箭头所示)。每个电子的每次能量提升,需要消耗一个光子。经PSII完成第一次能量提升的电子以“下山”的方式流过电子传递链,期间经过细胞色素b6f复合物时驱动质子移动穿过内囊体膜,同时水分子裂解产生质子且放在内囊体腔内,产生质子驱动力,最后在ATP合成酶作用下生成ATP。现以1 mol水分子的光解为例,分析光反应系统的能量转化效率。1 mol水分子的光解将产生4 mol的电子,经过光系统II和光系统I,最后还原 $NADP^+$ 生成2 mol NADPH;期间经过细胞色素b6f复合物时有8 mol H^+ 泵向内囊体腔,同时水光解产生4 mol H^+ ,共有12 mol H^+ 形成质子驱动力。质子电化学梯度的能量和NADPH储存的能量之和,即是光反应系统转

化太阳光的能量。由于叶绿体内囊体膜的特性,膜内外的电势差为0,膜内外的PH差为3.3。根据公式(3),可知叶绿体内囊体膜内的质子驱动力 $\Delta P = \Delta \Psi - 59\Delta PH = 0 - 59 \times (-3.3) \text{ mV} = 194.7 \text{ mV}$ 。因此,质子驱动力这部分自由能 $\Delta G_2 = -nF\Delta P = -12 \times 96\,485 \times 0.195 \text{ J/mol} = -225.8 \text{ kJ/mol}$ 。同时, $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$ 的氧化还原电位为 -0.35 V , $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ 为 $+0.82 \text{ V}$,因此储存在 NADPH 中的 4 mol 电子最终氧化释放的自由能 (ΔG_3) = $-nF\Delta \Psi = -4 \times$

$96\,485 \times (-0.35 - 0.82) \text{ J/mol} = -451.5 \text{ kJ/mol}$ 。最后,计算光子的自由能 ΔG_1 。由于每个电子经历光反应会消耗 2 个光子,共有 8 mol 的光子,因此 $\Delta G_1 = -8 \text{ NA} \times h\nu$ 。其中, NA 为阿伏伽德罗常数, h 为普朗克常数, ν 为光的频率。为计算方便,取波长为 700 nm ,代入数据,得 ΔG_1 为 $-1\,366.4 \text{ kJ/mol}$ 。因此,光反应系统的能量转化效率 (η_1) = $\frac{\Delta G_2 + \Delta G_3}{\Delta G_1} \times 100\% = 49.7\%$ 。

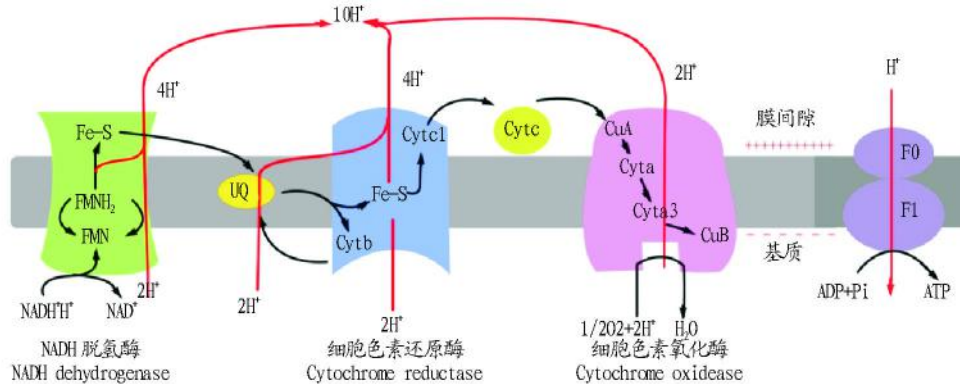
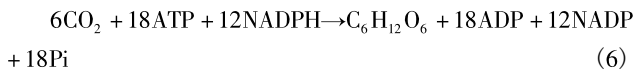


图2 叶绿体光反应进程及电子、质子转移

Fig. 2 The chloroplast light reaction process and electron, proton transfer

最后,根据卡尔文循环净反应式来分析暗反应能量转化的效率。卡尔文净反应可表示为:



生成 1 mol 葡萄糖最终氧化分解释放的自由能 $2\,826 \text{ kJ}$ 需要消耗 $18 \text{ mol ATP} + 12 \text{ mol NADPH}$ 的自由能,即 $3\,654.6 \text{ kJ}$ 。因此,暗反应的能量转化效率 (η_2) = $\frac{2\,826}{3\,654.6} \times 100\% = 77.3\%$

4 结语

线粒体和叶绿体是生命系统中涉及到能量代谢的最重要的细胞器。该研究分析了质子驱动力对 ATP 合成酶形成

ATP 的机制,同时对线粒体和叶绿体中能量的转化及效率问题进行了深入的推导和分析,有利于我们理解生命系统中能量代谢的本质和机理,也激发我们从能量的角度探讨生命系统的一般规律。

参考文献

(上接第 32 页)

暴露,铅和镉残留呈一定的协同效应。其他组织中的残留则呈中间效应。在食用整鸡的过程中应尽量将鸡只的肾脏清理干净,并应尽可能避免摄入禽类肾脏。肌胃作为家禽的研磨器官,与饲料、饮水中的重金属接触比较充分,处理过程中应避免内容物的污染,去除鸡内脏后应充分清洗。

参考文献

- [1] 王夔. 生命科学中的微量元素(下卷) [M]. 北京:中国计量出版社, 1992:176-204,566-587.
- [2] PALACIOS H, IRIBARREN I, OLALLA M J, et al. Lead poisoning of horses in the vicinity of a barely recycling plant [J]. The science of the total environment, 2002, 290:81-89.
- [3] SKOCZYŃSKA A, WRÓBEL J, ANDRZEJAK R. Lead-cadmium interaction effect on the responsiveness of rat mesenteric vessels to norepinephrine and angiotensin II [J]. Toxicology, 2001, 162(3):157-170.

- [1] 翟中和, 王喜忠, 丁明孝. 细胞生物学 [M]. 4 版. 北京:高等教育出版社, 2011.
- [2] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学 [M]. 3 版. 北京:高等教育出版社, 2002.
- [3] MITCHELL P. Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism [J]. Nature, 1961, 191 (4784): 144-148.
- [4] POLLARD T D, EARNSHAW W C, LIPPINCOTT-SCHWARTZ J. Cell biology [M]. Saunders, Philadelphia, PA: Elsevier Medicine, 2007.
- [4] SALOVSKY P, SHOPOVA V, DANCHEVA V, et al. Combined effects of cadmium and lead on some biochemical markers in rat bronchoalveolar lavage fluid [J]. Toxicology letters supplement, 1995, 78:73.
- [5] HANEED S S, SWARUP D, DWIVEDI S K, et al. Effects of concurrent exposure to lead and cadmium on renal function in goats [J]. Small ruminant research, 1998, 28:257-261.
- [6] ANTONIO GARCIA T, CORREDOR L. Biochemical changes in the kidneys after perinatal intoxication with lead and/or cadmium and their antagonistic effects when coadministered [J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2004, 57:184-189.
- [7] 王学谦, 白雪涛, 尹先仁. 铅镉联合作用对大鼠肾小管上皮细胞 β -乙酰氨基葡萄糖苷酶的影响 [J]. 环境与健康杂志, 2002, 14(1):306-309.
- [8] 常学秀, 文传浩, 王焕校. 重金属污染与人体健康 [J]. 云南环境科学, 2000(1):59-61.
- [9] 中华人民共和国卫生部. 食品安全国家标准-食品中污染物限量:GB 2762-2012 [S]. 北京:中国标准出版社, 2013.
- [10] 刘宗平. 动物中毒病学 [M]. 北京:中国农业出版社, 2006:394-402.