

# ATP 和 [H] 在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移

黄建华 (江苏省南通大学附属中学 南通 226019)

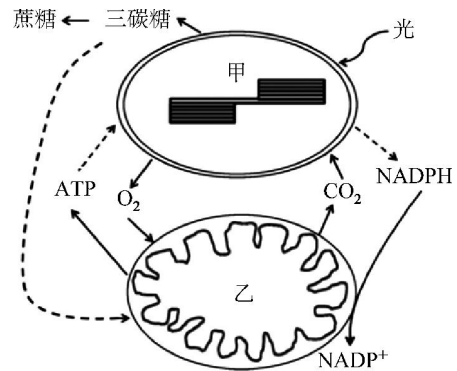
**摘要** 以2018年江苏高考题为例,简述ATP和[H]在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移方向和转移形式,以期解决中学教师对此问题认知的困惑。

**关键词** ATP [H] 细胞器间穿梭

2018年江苏高考29题以叶绿体和线粒体间的物质和能量代谢为背景考查光合作用和呼吸作用的过程,试题创设了叶绿体和线粒体间能量代谢的新情境,要求学生在新情境中应用所学知识解决问题,是对学生科学思维的考查。

## 1 例题

右图为某植物叶肉细胞中有关甲、乙两种细胞器的部分物质及能量代谢途径示意图(NADPH指[H]),请回答下列问题:



$$|p_2 - q_2| = \frac{|p_0 - q_0|}{4}$$

2.3  $F_3$ 代  $X^A$  基因频率的数学模型建构 依次类推,在  $F_3$ 代中,雌雄群体  $X^A$  的基因频率及其差值的绝对值分别为:

$$p_3 = \frac{p_0 + 3q_0}{4}$$

$$q_3 = \frac{3p_0 + 5q_0}{8}$$

$$|p_3 - q_3| = \frac{|p_0 - q_0|}{8}$$

2.4  $F_n$ 代  $X^A$  基因频率的数学模型建构 用数学归纳法(过程略),可推知在  $F_n$ 代中:

$$p_n = \frac{[2^{n-1} - (-1)^{n-1}]p_0 + [2^n - (-1)^n]q_0}{3 \times 2^{n-1}} \quad ①$$

$$q_n = \frac{[2^n - (-1)^n]p_0 + [2^{n+1} - (-1)^{n+1}]q_0}{3 \times 2^n} \quad ②$$

$$|p_n - q_n| = \frac{|p_0 - q_0|}{2^n} \quad ③$$

## 3 相关推论

由上述分析所得的公式①、②和③可知:

(1) 种群中雌雄个体每随机交配一代,雌雄种群中  $X^A$  基因频率差值的绝对值减少一半。

(2) 常染色体上的等位基因只需一个世代的随机交配便可达到平衡,而 X 连锁的基因需要很多世代的

随机交配才可以达到平衡,且初始基因频率差异越大,达到平衡所需时间就越长<sup>[2]</sup>。

(3) 经过多个世代的随机交配,X 连锁的基因会达到平衡。通过分析①和②可知,当  $n$  很大时:

$$p_n = q_n = \frac{p_0 + 2q_0}{3}$$

这就说明,在一个平衡的种群中,X 连锁基因的基因频率在雌雄中是一致的。事实上,在一般情况下,对于一个由 XY 性染色体决定性别的种群而言,雌雄个体数量相等,X 染色体有  $2/3$  存在于雌性中,有  $1/3$  存在于雄性中。因此达到平衡时, $X^A$  的基因频率:

$$p_{\text{♀}} = q_{\text{♂}} = \frac{p + 2q}{3}$$

通过以上过程可以看出,理论分析与实际推导结果能够很好地吻合。

(基金项目:2016年度河北省教育科学研究“十三五”规划课题重点资助课题“新课程背景下高中育人策略的研究”,No.1602001;2018年度保定市教育科学研究“十三五”规划课题立项课题“基于学生核心素养的高中生物教学典型案例研究”,No.182047)

## 主要参考文献

[1] 戴灼华,王亚馥,栗翼玫.遗传学[M].北京:高等教育出版社,2007:478-486.

[2] 丁建华,张海军.伴性基因遗传平衡中的通式及其在教学中的应用[J].生物学杂志,2016,33(4):118-120.◆

(1) 甲可以将光能转变为化学能,参与这一过程的两类色素为\_\_\_\_\_,其中大多数高等植物的\_\_\_\_\_需在光照条件下合成。

(2) 在甲发育形成过程中,细胞核编码的参与光反应中心的蛋白,在细胞质中合成后,转运到甲内,在\_\_\_\_\_ (填场所) 组装;核编码的 Rubisco(催化  $\text{CO}_2$  固定的酶) 小亚基转运到甲内,在\_\_\_\_\_ (填场所) 组装。

(3) 甲输出的三碳糖在氧气充足的条件下,可被氧化为\_\_\_\_\_后进入乙,继而在乙的\_\_\_\_\_ (填场所) 彻底氧化分解成  $\text{CO}_2$ ;甲中过多的还原能可通过物质转化,在细胞质中合成 NADPH, NADPH 中的能量最终可在乙的\_\_\_\_\_ (填场所) 转移到 ATP 中。

(4) 乙产生的 ATP 被甲利用时,可参与的代谢过程包括\_\_\_\_\_ (填序号)。

①  $\text{C}_3$  的还原 ② 内外物质运输 ③  $\text{H}_2\text{O}$  裂解释放  $\text{O}_2$  ④ 酶的合成

参考答案 (1) 叶绿素、类胡萝卜素 叶绿素

(2) 类囊体膜上 基质中

(3) 丙酮酸 基质中 内膜上

(4) ①②④

从试题中可以看出叶绿体产生的 [H] 通过一系列转移后可在线粒体内膜上反应,并将能量转移到 ATP 中,线粒体和细胞质基中产生的 ATP 可参与叶绿体的多种代谢过程。由于高考题的篇幅等因素的限制,图中只表示了 ATP 和 [H] 在叶绿体、细胞质基质、线粒体间转移的部分过程,除了图中过程外,还有其他的转移途径,本文就此相关内容作个简述,望能解决一线教师的一些困惑。

## 2 ATP 和 [H] 在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移方向

### 2.1 ATP 和 [H] 在叶绿体和细胞质基质间的转移

叶绿体中产生的 ATP 基本不转移至细胞质基质, [H] (NADPH) 能转移至细胞质基质中;细胞质基质中的 ATP 和 [H] (NADH) 都能转移至叶绿体中。

在有光照的条件下,叶绿体类囊体膜上的光反应过程产生 ATP 和 [H] 并参与光合作用的暗反应,光反应过程通过非环式电子传递链产生 ATP 和 [H] 的比例约是 4 : 3,而暗反应固定  $\text{CO}_2$  消耗 ATP 和 [H] 的比例是 3 : 2<sup>[1]</sup>,暗反应中相对缺少 ATP,叶绿体中环式电子传递(此过程只产生 ATP,不产生 [H]) 可补充少量 ATP,但环式电子传递只占有非环式电子传递的 5% 左右<sup>[1]</sup>。所以叶绿体是处于相对缺少 ATP、过剩 [H] 的状态,此时叶绿体需从细胞质基质中吸收 ATP 参与暗反应,将过剩的 NADPH 转移出叶绿体参与其他代

谢,使叶绿体内的 ATP、NADPH 达到一个协调状态。在特殊情况下,叶绿体的 ATP 有过剩的时候,有少量 ATP 也能通过膜上载体转移至细胞质基质中<sup>[2]</sup>。在叶绿体发育成熟前和黑暗条件下,叶绿体不能通过光反应产生 ATP 和 NADPH,此时叶绿体内的很多代谢过程也需 ATP 和 [H],所需的这些 ATP 和 [H] 就是从细胞质基质转移进来的。

### 2.2 ATP 和 [H] 在线粒体和细胞质基质间的转移

线粒体产生的 ATP 和 [H] 都可转移至细胞质基质中;细胞质中的 ATP 不转移至线粒体中, [H] 能转移至线粒体。

线粒体内通过底物水平磷酸化和氧化磷酸化产生大量 ATP,线粒体内不缺 ATP,所以线粒体只转移出 ATP,不转移进 ATP。线粒体产生的 [H] (NADH) 主要在线粒体内膜上通过电子传递链进行氧化磷酸化合成 ATP,当细胞质中缺少 [H] 时,线粒体中的 [H] 也会转移至细胞质基质中参与代谢。细胞质基质中的 [H] 有糖酵解过程产生的 NADH、磷酸戊糖途径产生 NADPH 以及叶绿体转移出来的 NADPH 等,这些 [H] 一部分参与细胞质基中的代谢过程,一部分可转移至线粒体,经电子传递链进行氧化磷酸化合成 ATP。

## 3 ATP 和 [H] 在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移方式

### 3.1 叶绿体和细胞质基质间通过磷酸甘油酸/磷酸二羟丙酮穿梭实现 [H] 的转移

有光照时,光合作用暗反应过程中的磷酸甘油酸与 [H] (NADPH) 反应生成磷酸二羟丙酮,磷酸二羟丙酮再运到细胞质基质中,在脱氢酶的作用下生成磷酸甘油酸和 [H] (NADPH),磷酸甘油酸再运到叶绿体中参与反应生成磷酸二羟丙酮,通过这个循环实现叶绿体内的 [H] (NADPH) 向细胞质基质的转移。在叶绿体没有发育成熟和没有光照时,细胞质基质中的磷酸甘油酸和 [H] (NADH) 反应生成磷酸二羟丙酮,磷酸二羟丙酮再运到叶绿体中,在脱氢酶的作用下生成磷酸甘油酸和 [H] (NADPH),同时产生 ATP,磷酸甘油酸再运到细胞质基中反应生成磷酸二羟丙酮,通过这个循环实现细胞质基质中的 [H] (NADH) 向叶绿体的转移,同时也实现了细胞质基质中的 ATP 向叶绿体的转移<sup>[2]</sup> (图 1)。

### 3.2 叶绿体和细胞质基质间通过 ADP-ATP 运载体和磷酸甘油酸/磷酸二羟丙酮穿梭实现 ATP 的转移

叶绿体形成初期膜上有较多的 ADP-ATP 运载体,将 ATP 转移进叶绿体参与相关的代谢过程,叶绿体成熟后,膜上的 ADP-ATP 运载体就相对较少了,叶绿体转移进 ATP 主要通过甘油酸/磷酸二羟丙酮穿梭实现的 (图 1),此途径同时也将 [H] 转移进叶绿体。在特殊情况下,当叶绿体的 ATP 过剩时,有少量 ATP 也能通

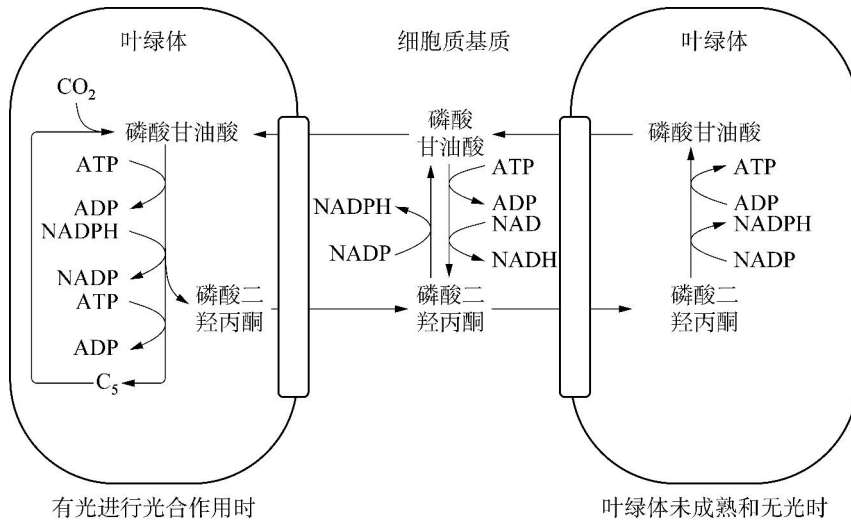


图1 叶绿体和细胞质基质间 [H] 的转移途径

过膜上专一性的载体转移至细胞质基质中。

3.3 细胞质基质和线粒体间通过草酰乙酸/苹果酸穿梭和直接的电子传递实现 [H] 的转移 当线粒体中没有 [H] 大量积累的时候,细胞质基质中 [H] (NADH、NADPH) 将草酰乙酸还原为苹果酸,苹果酸进入线粒体转化为草酰乙酸,同时生成 NADH,草酰乙酸再进入细胞质基质转化为苹果酸,这样实现了细胞质基质中的 [H] 向线粒体转移,生成的 NADH 通过电子传递链进行氧化磷酸化合成 ATP。线粒体内膜外表面还有 NADH 和 NADPH 脱氢酶,该酶能将 NADH 和 NADPH 的电子输入电子传递链进行氧化磷酸化合成

ATP,这个过程本质就是将细胞质基质的 [H] “转移”至线粒体进行氧化磷酸化<sup>[2]</sup>。当细胞质基质中缺少 [H] 时,线粒体中 [H] (NADH、NADPH) 将草酰乙酸还原为苹果酸,苹果酸进入细胞质基质转化为草酰乙酸,同时生成 [H],草酰乙酸再进入线粒体转化为苹果酸,这样实现了线粒体中的 [H] 向细胞质基质转移<sup>[2]</sup> (图 2)。

3.4 线粒体通过膜上的 ADP-ATP 运载体将线粒体内的 ATP 转移至细胞质基质中 线粒体内膜上有 ADP-ATP 运载体,能将 ADP 转移进线粒体,将 ATP 转移出线粒体。

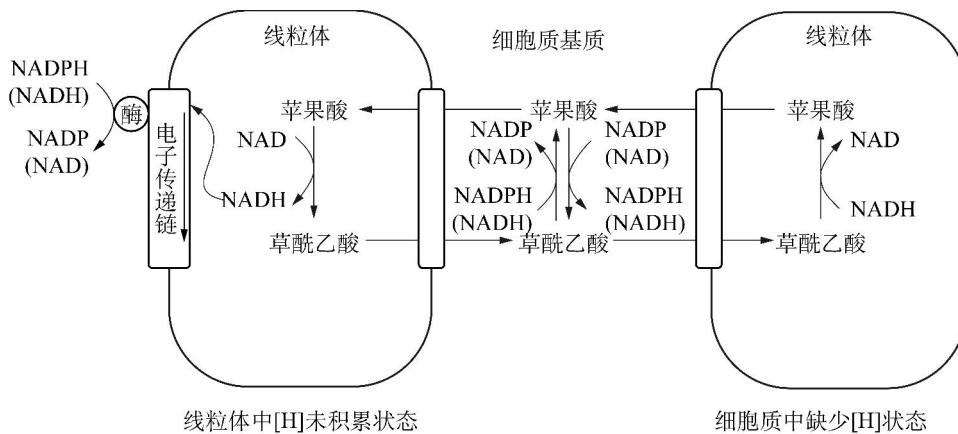


图2 细胞质基质和线粒体间 [H] 的转移途径

以上介绍了 ATP 和 [H] 在叶绿体、细胞质基质、线粒体间的转移方向和转移形式,细胞内物质和能量的转移是取决于整个细胞的生理状态及环境因素,在生物进化的过程中,有需求就会有满足这些需求的相关机制,否则细胞就无法正常代谢,科学家持续在进行这方面的研究,相信以后还有其他相应的转移机制被发现。

主要参考文献

[1] 王镜岩,朱圣庚,徐长法.生物化学(第3版)下册[M].北京:高等教育出版社,2015:217-218.  
 [2] HOEFNAGEL MHN, ATKIN OK, WISKICH JT. Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1998(1366): 235-255. ◆