

核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco)

November 2000 Molecule of the Month by David Goodsell

译者: 余 宁 (中国水稻研究所)

张 萌 (中国水稻研究所)

冯晓旭 (农科院棉花所)

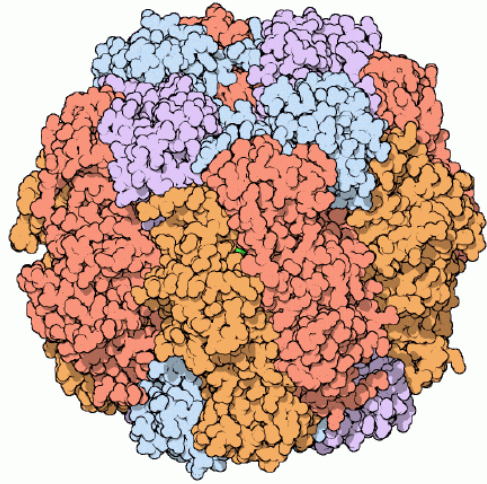
关键词: 磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶, 光呼吸, 碳固定, 光合作用, 叶绿体

固碳

碳是生命的必需元素。所有分子都是在有机碳骨架的基础上形成的。遗憾的是, 土地和空气中的碳元素被以高价氧化态的形式固定, 例如碳酸盐矿物和二氧化碳气体。要想能够利用这些碳元素, 那么必须要将它们转变成更加有机的形式, 即富含碳-碳键并连接氢原子的形式。植物以阳光的能量作为动力, 实现了碳元素固定形式的转换。

在植物细胞内部, 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 能够将空气中无机形式的二氧化碳转变成有机碳, 成为无机碳转变成有机碳的桥梁。在这个过程中, 首个反应的参与者除了 Rubisco 和二氧化碳外, 还包括 1,5-二磷酸核酮糖。

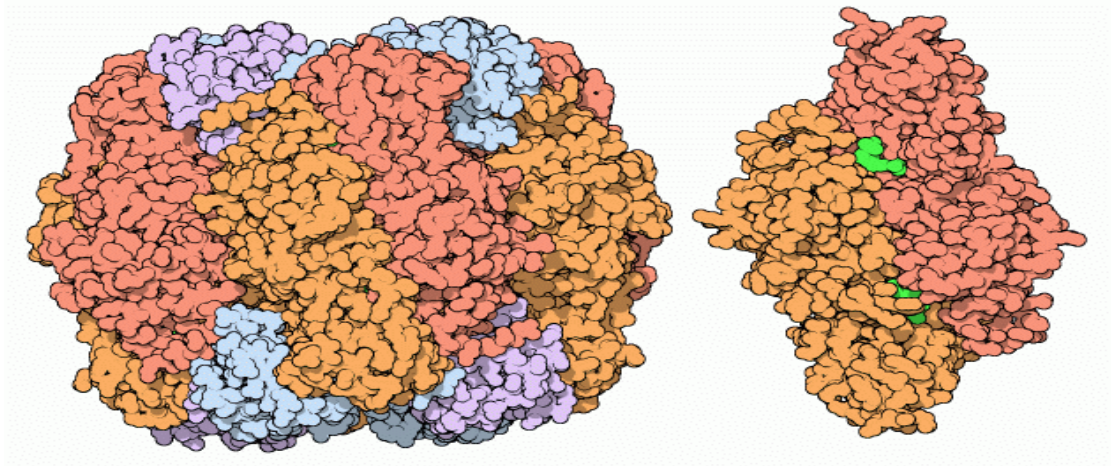
1,5-二磷酸核酮糖是一条拥有 5 个碳原子的短糖链, 其在 Rubisco 催化下与二氧化碳分子结合, 之后被 Rubisco 水解为各含有三个碳原子的两分子 3-磷酸甘油酸。3-磷酸甘油酸是细胞中常见的分子, 可以参与许多代谢合成途径。经由 Rubisco 生成的大多数 3-磷酸甘油酸分子被循环利用, 合成 1,5-二磷酸核酮糖。而 1,5-二磷酸核酮糖又是碳固定循环反应的原料。在完成一次循环的过程中, 会生成 6 个 3-磷酸甘油酸, 其中 5 个用于合成 1,5-二磷酸核酮糖, 剩下的 1 个则被用于合成蔗糖。合成的蔗糖可以直接供植物体利用, 也可以以淀粉的形式储存起来。



缓慢且稳定

虽然 Rubisco 的作用很重要, 但是与其他酶相比, 其催化效率相当低。一般的酶可以在一秒钟之内催化 1000 个分子, 而在同样的时间内 Rubisco 仅能固定大约 3 个二氧化碳分子。为此, 植物细胞通过合成大量 Rubisco 来弥补其效率低下带来的不足。叶绿体中富含 Rubisco, 其数量为所有蛋白的一半。因此, Rubisco 是地球上数量最多的单酶。

Rubisco 还表现出非特异性。氧气分子和二氧化碳分子在结构和化学性质上均相似。由于二氧化碳分子稍微比氧气分子大, 所以二氧化碳分子可以被肌红蛋白这类结合氧气分子的蛋白排除。而对于 Rubisco, 氧气分子可以很好的结合在原本应与二氧化碳分子结合的位点上。之后氧气被用于与糖链结合, 形成错误的氧化产物。这个错误最终会被植物细胞通过一系列高代价的补救反应来纠正。

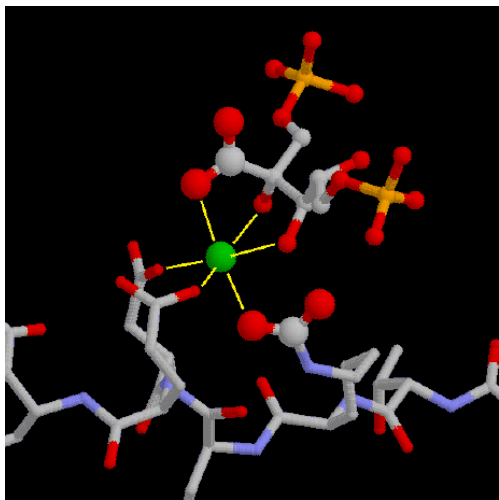


16 条多肽链构成一个酶分子

植物和藻类的 Rubisco 具有大而复杂的结构（如左图所示），其包括一大一小两条蛋白链各 8 个拷贝（大链以橙色和黄色表示，小链以蓝色和紫色表示）。图示的 Rubisco 来自菠菜叶片（相关数据可以通过登录号 1rcx 在 PDB 中看到；烟草 Rubisco 的相关信息则可通过登录号 1rlc 在 PDB 中查询）。许多酶都形成相似的对称复合体。通常，不同链之间的相互作用被用以在变构效应中调控酶的活性。然而 Rubisco 活性位点各自独立运作，似乎就像岩石一样死板。实际上，光合细菌的 Rubisco 比植物的要小些（如右图所示，来自 PDB，登录号为 9rub）。其仅仅包含两条链，但同样能行使催化功能。那么，为什么植物的 Rubisco 要如此大而复杂？这可能要归因于植物 Rubisco 发挥功能时所处的拥挤的环境。通过将许多多肽链包装成紧密的复合体，蛋白可以减少被自身周围的水分弄湿的表面面积。这可以让更多的多肽链、更多的活性位点被包裹在相同的空间。

结构的探索

Rubisco 的活性位点位于一个镁离子的周围。图中所画内容采用了 PDB 中的信息，登录号 8ruc；其中镁离子以绿色表示，画在中心。镁离子上面是一个与 rubisco 催化产物相似的小的糖分子，底部为蛋白链的一段短的延伸片段。实际上，Rubisco 蛋白链是完全缠绕这些分子的，但出于清晰度考虑，图中并没有画出。



镁离子被三个氨基酸紧紧托住，其中包括一个具有特异修饰形式的赖氨酸（链接离子和蛋白的键以向下的黄色线条表示）。一个额外的二氧化碳分子（图中为镁离子下方的大球体）紧紧的附在弯曲的赖氨酸侧链末端。在植物细胞中，这个作为催化剂的二氧化碳分子与碳固定反应中的二氧化碳分子不同。其在白天与 Rubisco 结合，开启 Rubisco 的活性；到了晚上便离开，关闭 Rubisco 的活性。镁离子裸露的位点既可以与带有两个氧原子（以红色小球表示）

的 1,5-二磷酸核酮糖结合，也可以与将要加在糖链上的二氧化碳分子结合。在这张结构图中，在镁离子上方的以大圆球表示的二氧化碳分子已经与糖链结合。