

Fru2,6P₂ 和植物碳水化合物代谢

宋 松 泉

(长沙水电师院生物系)

提 要

Fru2, 6P₂ 是一个新近发现的调节代谢物。它广泛存在于植物体内, 控制碳水化合物的合成和降解, 参与光合代谢的精细调节和光合产物的分配, 也调节植物的呼吸代谢。

1981 年, 在研究激素对肝脏果糖磷酸激酶 (PFK) 调节机制的工作中, 美国的 Pilkis 和 Uyeda 及比利时的 Van Schaftingen 等三个实验室几乎同时发现并报道了在哺乳类动物的肝脏细胞中含有一种不寻常的、具有调节功能的糖磷酸——果糖 2, 6-二磷酸 (Fru2, 6P₂)^[1]。它分别活化和抑制肝脏 PFK 和果糖 1, 6-二磷酸酶 (Fru1, 6P₂ 酶) 的活性。其后的报道表明, Fru2, 6P₂ 不仅以 $\mu\text{mol/L}$ 的浓度水平在大鼠的肝、肌肉、心脏和脑组织中存在, 还发现它存在于酵母, 以及菠菜、绿豆等植物的叶片和贮藏组织中^[1,2]。近年来 Fru2, 6P₂ 已经成为对各种生物和组织进行研究的重要课题^[3]。本文综述了 Fru2, 6P₂ 和植物碳水化合物代谢的研究进展。

一、果糖 2, 6-二磷酸系统的一般特征

1. 动物和酵母

Fru2, 6P₂ 的一般特征是: (a) Fru2, 6P₂ 是 PFK 的一种非常有效的激活剂, 是 Fru1, 6P₂ 酶的抑制剂。在微克分子浓度, 或者更低时, 它改变酶的活性, 和改变酶对其他效应物, 特别是腺苷酸调节的敏感性。(b) 果糖 6-磷酸-2-激酶 (Fru6P, 2-激酶) 和果糖 2, 6-二磷酸酶 (Fru2, 6P₂ 酶) 分别催化 Fru2, 6P₂ 的合成和降解。在肝脏中, 这两种酶活性由一种

蛋白分子承担。(c) 高浓度的 Fru2, 6P₂ 有助于糖酵解, 而低浓度的 Fru2, 6P₂ 则有助于糖原异生。低浓度的 Fru2, 6P₂ 通过阻止糖酵解竞争碳水化合物, 也有利于贮藏和运输的碳水化合物(例如肝脏中的糖原和葡萄糖)的相互转变。

2. 植物中 Fru2, 6P₂ 浓度的控制

几个实验室的研究已经证实, Fru2, 6P₂ 系统的基本成分存在于植物中。Fru2, 6P₂ 广泛分布在光合和非光合的植物组织中^[3-7], 因为 Fru6P, 2-激酶和 Fru2, 6P₂ 酶负责它的合成和降解^[6,8]。在由代谢物调节的敏感性方面, 植物中 Fru6P, 2-激酶与肝脏和酵母中相对应的酶很相似。所有这些酶被 Fru6P 和 Pi 激活, 被三碳 (C₃) 代谢物抑制^[3,7]。在植物中, 最有效的 C₃ 代谢物是磷酸甘油酸 (PGA) 和磷酸二羟丙酮。而在肝脏中, 最有效的 C₃ 代谢物是甘油-3-磷酸和乳酸。

最近, 已经在菠菜叶子中发现了 Fru6P, 2-激酶和 Fru2, 6P₂ 酶的昼夜变化^[7]。在用乙烯处理胡萝卜或者马铃薯后, Fru6P, 2-激酶的活性也上升^[9]。

3. 植物中 Fru2, 6P₂ 的靶酶

在哺乳动物和酵母中, Fru2, 6P₂ 调节催化磷酸已糖和磷酸丙糖相互转变的酶。在植物中发现了相似的作用位点, 但具有两个重要的

差别。第一,依赖于 ATP 的 PFK 不被 Fru2, 6P₂调节。这个发现已在许多实验室被证实^[6]。相反,植物含有一种新的酶,称为焦磷酸果糖 6-磷酸 1-磷酸转移酶 (PFP),它利用 PPi 作为磷酸基供体,催化果糖 6-磷酸 (Fru6P) 的可逆磷酸化作用^[4-6]。PFP 广泛分布在植物组织中,经常以活性状态存在,它的活性类似或者超过 PFK 的活性。当 PFP 在催化消耗 PPi (糖酵解),以及产生 PPi (糖原异生)的反应中,Fru2, 6P₂ 激活 PFP。第二个主要区别在于 Fru2, 6P₂ 的作用在细胞中有固定位置。在叶子中,非水的密度梯度离心表明,Fru2, 6P₂ 和 PFP 一样,被限制在细胞质中。

二、蔗糖合成的调节

为了证实 Fru2, 6P₂ 起调节代谢的作用,必须证明 (a) 有一种潜在的靶酶, (b) 输出的变化伴随有 Fru2, 6P₂ 的变化, (c) 靶酶的底物和产物变化在某种程度上与这种酶的调节一致,在产生输出的变化过程中,这种酶是一个重要的因子。此外,还需要解释 Fru2, 6P₂ 的浓度为什么会发生变化。

1. 蔗糖合成和光合产物可用性的协调

在光合作用期间,叶绿体把 CO₂ 和 Pi 转变成成为磷酸丙糖,磷酸丙糖被运输到细胞质,并转变成成为蔗糖和 Pi。Pi 返回到叶绿体逆向地交换更多的磷酸丙糖,这种交换由磷酸易位体催化。当蔗糖合成的速度降低,不能释放足够的 Pi 来维持基质的 Pi 浓度时,光合作用将被抑制。但是,如果磷酸丙糖输出得太迅速,光合作用也将被抑制,因为这就导致了 Benson-Calvin 环库的衰竭^[7,10]。

在细胞质中生成蔗糖的第一个不可逆反应是由细胞质的 Fru1, 6P₂ 酶催化,这个酶被 Fru2, 6P₂ 抑制^[7,10]。当光合作用增加时,Fru2, 6P₂ 的水平逐渐下降,使 Fru1, 6P₂ 酶的活性增加,以及允许磷酸丙糖运输供蔗糖合成。Fru2, 6P₂ 的下降可能是由于增加的磷酸丙糖和 PGA 抑制 Fru6P, 2-激酶的活性,以及当细胞质的 Pi 下降时,激活 Fru2, 6P₂ 酶和抑制 Fru6P,

2-激酶的活性所致。

2. 控制蔗糖和淀粉之间的分配

许多证据表明,Fru2, 6P₂ 参与控制蔗糖和淀粉之间的分配。在光期,在整个菠菜植物中,在离体叶中,或者当叶圆片漂浮在糖溶液中,当蔗糖在叶子中积累时,Fru2, 6P₂ 上升 2—3 倍^[7,10]。增加的 Fru2, 6P₂ 限制蔗糖的合成,使细胞质中磷酸丙糖的水平增加,以及更多的光合产物被保留在叶绿体中转变成淀粉^[7]。

引起 Fru2, 6P₂ 增加的机制至少有二。一是在光期在菠菜叶子中 Fru6P, 2-激酶: Fru2, 6P₂ 酶的比例增加^[7]。二是磷酸蔗糖合酶的调节在控制分配中也起决定性的作用^[6,10]。Huber 及其同事^[6]已经证实,磷酸蔗糖合酶的活性在广泛的环境条件和物种范围内与蔗糖合成同时变化。在光期在菠菜中当磷酸蔗糖合酶的活性下降时,细胞质中有磷酸已糖的积累^[7]。这可能导致 Fru2, 6P₂ 的增加,因为 Fru6P 激活 Fru6P, 2-激酶和抑制 Fru2, 6P₂ 酶的活性^[7,8]。

三、呼吸代谢的调节

1. 在呼吸代谢期间 Fru2, 6P₂ 的变化

与动物和酵母相似,Fru2, 6P₂ 促进植物糖酵解。在植物组织中,增加碳水化合物分解和糖酵解的处理,导致 Fru2, 6P₂ 的增加。这些实例包括菊芋^[3], 马铃薯和胡萝卜^[11]中伤害诱导的呼吸作用,向胡萝卜或者马铃薯的贮藏组织提供乙烯^[9],和向叶组织提供高浓度的外源糖^[10,11]。

应该注意的是,在控制动物和酵母的糖酵解中,特别是在涉及能量供应变化的情况下,例如作功的肌肉,或者在巴氏德效应中,Fru2, 6P₂ 不总是一种主要因子。在植物中呼吸作用上升,而没有 Fru2, 6P₂ 变化的一个例子是在斑叶阿若母佛焰花序中的热生成。

2. 焦磷酸果糖 6-磷酸 1-磷酸转移酶

目前已在约 100 种以上的植物中测得了 PFP 的活性。这些植物包括具 C₃、C₄、和 CAM 光合作用的植物。在豌豆种子萌发过程中分离的 PFP,具有两种分子量不同的类型^[12],且交

替变化着。大分子量酶型对 Fru2, 6P₂ 相当不敏感, 并且具有较高的酵解/生糖活性比值。小分子量酶型对 Fru2, 6P₂ 很敏感, 但具有较高的生糖/酵解活性比值。这一发现经应用蔗糖密度梯度技术得到进一步的证实。测定结果表明小分子量酶型的沉降系数(S)为 6.3, 而大分子量酶型为 12.7。两种酶型可以相互转化, 加入 Fru2, 6P₂ 诱导酶结合成大分子量酶型, 并有效地防止如酸碱度 (pH), 高浓度 PPI 或一些变性剂如低浓度尿素对酶的解离效应。

吴敏贤等从黄化玉米叶片中部分纯化了 PFP^[13]。纯化过程中酶的生糖方向活性对酵解方向活性的比值逐渐增加。Fru2, 6P₂ 的参与使这一比值由 13.7 降至 1.5 左右。萌发绿豆中的 PFP 活性几乎完全依赖 Fru2, 6P₂, 它的存在导致 K_m (Fru6P) 值的下降和表现最大反应速度的增加, 而使酶活化近 500 倍^[2]。Kombink 等对蓖麻种子的 PFP 酶活性动力学进行分析得到了大致类似的结果。而菠菜叶片中高活性的 PFP 对 Fru2, 6P₂ 却不甚敏感^[14]。

另外, Fru2, 6P₂ 对不同来源酶的正反应的活化常数 (K_a) 均在 nmol/L 的浓度水平。菠菜叶片的 K_a 是 12nmol/L^[15], 而 Schaftingen 等^[16]报道马铃薯块茎的 K_a 值是 5 nmol/L。萌发豌豆和玉米叶片中测得的 K_a 值均为 15 nmol/L^[12,13]。Fru2, 6P₂ 的 K_a 值受一些因素的影响, 无机磷的存在使 K_a 值大大增加, 反应系统中高浓度的阴离子也影响 Fru2, 6P₂ 的活化效应。

3. 蔗糖和淀粉

在含有淀粉(马铃薯、保卫细胞)和含有蔗糖(胡萝卜)的组织中, 当碳水化合物分解和/或呼吸作用被促进时, Fru2, 6P₂ 增加, 这表明 Fru2, 6P₂ 能够促进这些碳水化合物的呼吸利用。有效的证据是低浓度的 Fru2, 6P₂ 促进淀粉和蔗糖的相互转变。例如, 在疆南星属

(*Arum*) 的佛焰花序中^[4], 在马铃薯的块茎中^[11,17], 在淀粉积累期间, Fru2, 6P₂ 不上升, 在马铃薯冷变甜, 淀粉转变成蔗糖的过程中, Fru2, 6P₂ 仍然是低的, 或者甚至减少^[17]。

从植物中 Fru2, 6P₂ 的研究, 我们可以认为, Fru2, 6P₂ 在控制植物代谢中起重要作用。在光合作用期间, 在叶绿体和细胞质作用的协调, 光合产物分配的调节中, Fru2, 6P₂ 是一种主要的因子, 它还调节植物呼吸代谢, 也可能参与对激素和受伤的反应。显然, 在上述反应中, 控制 Fru2, 6P₂ 水平的因子的研究可能揭示植物中更重要的控制反应靶子和导致对植物代谢的许多方面更完整的理解。

参 考 文 献

- [1] Pilkis, S. J. et al.: *Mol. Cell. Endocrin.*, 1982, **25**, 245.
- [2] Sabularse, D. C. et al.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1981, **100**, 1423.
- [3] Hers, H. G. et al.: *Curr. Top. Cell Regul.*, 1985, **27**, 399.
- [4] Heath, R. L., Preiss, J.: *Regulation of Carbon Partitioning in Photosynthetic Tissue*, American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, 1985, 76--92.
- [5] Heath, R. L., Preiss, J.: *Regulation of Carbon Partitioning in Photosynthetic Tissue*, American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, 1985, 45--62.
- [6] Huber, S. C.: *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1986, **37**, 233.
- [7] Stitt, M. et al.: *Physiol. Plant*, 1987, **69**, 377.
- [8] Cseke, C. et al.: *FEBS Lett.*, 1983, **155**, 139.
- [9] Stitt, M. et al.: *Plant Physiol.*, 1986, **80**, 264.
- [10] Hatch, M. D., Boardman, N. K.: *The Biochemistry of Plants*, Vol. 8, Academic Press, New York, 1987.
- [11] Gibbs, M.: *Hungarian-USA Binational Symposium on Photosynthesis*, Salve Regina College, 1987.
- [12] Wu M-X. et al.: *Plant Physiol.*, 1983, **73**, 188.
- [13] 吴敏贤等:《植物生理学报》, 1986, **12**(44), 344.
- [14] Black, C. C. et al.: *In Nitrogen Fixation and CO₂ Metabolism*, Ludden P. W. & Burris J. E. eds, Elsevier Sci. Publi. Co., Inc., 1985, 361--370.
- [15] Cseke, C. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1982, **79**, 4322.
- [16] Van Schaftingen E. et al.: *Eur. J. Biochem.*, 1982, **129**, 191.
- [17] Morrell, S. et al.: *Phytochemistry*, 1986, **7**, 1579.

[本文于 1988 年 1 月 29 日收到]