

да на вспышку составлял всего лишь 1 молекулу O_2 примерно на 2500 молекул хлорофилла. Следовательно, квант света поглощается одной молекулой из группы, состоящей примерно из 300 молекул.

2. Гафрон (Gaffron) и Воль (Wohl) рассчитали, что в растении, которое находится на слабом свете, каждая молекула хлорофилла поглощает квант света примерно один раз в несколько минут. В таких условиях отдельно взятой молекуле хлорофилла пришлось бы ждать почти час, чтобы накопить необходимое количество квантов и выделить одну молекулу O_2 . Однако опыт показывает, что, когда растение начинают освещать, скорость поглощения CO_2 и выделения O_2 быстро достигает максимального значения. Поэтому Гафрон и Воль постулировали, что энергия, собранная большим числом молекул хлорофилла, передается на один реакционный центр.

3. Гафрон и его сотрудники обнаружили также, что в золотисто-желтых листьях табака, содержащих очень мало хлорофилла, фотосинтез может идти почти с нормальной скоростью, но лишь при очень высоких интенсивностях света. Такие листья должны были содержать более значительную долю молекул хлорофилла специального типа, непосредственно связанных с компонентами электрон-транспортной цепи.

4. Данные дифференциальной спектрофотометрии свидетельствуют о важной роли некоторых специфических компонентов клетки, таких, как пигмент P_{700} [Кок (Kok), 1956] и цитохромы [Дюйзенс (Duysens), 1961], в фотохимических реакциях переноса электрона. У высших растений и водорослей на каждые 250 молекул хлорофилла приходится одна молекула цитохрома, участвующего в фотореакции, и одна молекула P_{700} .

3.4. Фотосинтетический аппарат растений C_4 -типа

Листья таких растений, как сахарный тростник, кукуруза, *Sorghum*, *Amaranthus*, а также многих тропических трав, содержат хлоропласты двух различных типов. Для листьев этих растений характерно анатомическое строение Kranz-типа (от нем. Kranz — венок). Хлоропласты находятся в клетках листа, расположенных вокруг сосу-

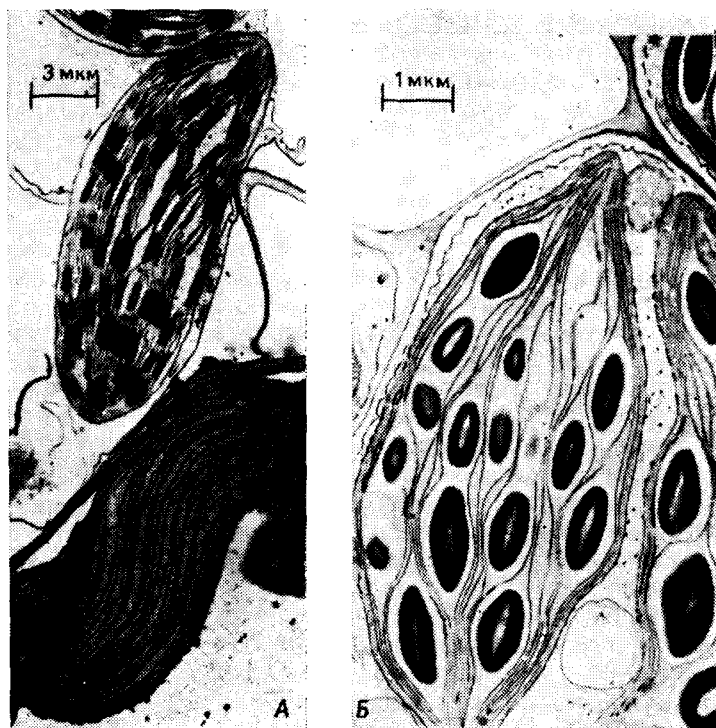


Рис. 3.12. А. Хлоропласты двух типов в клетках листа кукурузы (C_4 -растение). *Вверху* — содержащий граны хлоропласт мезофилла. *Внизу* — хлоропласт обкладки сосудистого пучка, не имеющий гран. Зерен крахмала в хлоропласте обкладки нет, потому что перед приготовлением образца для электронной микроскопии лист выдерживали 24 ч в темноте. [Печатается с любезного разрешения Монгеса (G. Montes King's College, London).] Б. Хлоропласт обкладки, не содержащий гран, из кукурузы (Whatley, Whatley, 1980).

дистого пучка двумя concentрическими слоями. Внутренний слой называют клетками *обкладки сосудистого пучка*, внешний слой — клетками *мезофилла*. В этих хлоропластах есть также система мембран, расположенных в периферической строме — *периферический ретикулум*, или сеть, которая соединяет мембраны тилакоидов и оболочку хлоропласта. Хлоропласты двух типов можно разделить, осторожно измельчая ткани и проводя центри-

фугирование в градиенте плотности. Как будет подробнее сказано в гл. 6, у таких растений фиксация CO_2 может осуществляться двумя различными путями.

А. Обычный цикл Кальвина, функционирующий в хлоропластах обкладки. Первичный продукт фиксации CO_2 представляет собой соединение, содержащее три атома углерода, — фосfogлицериновую кислоту. Этот путь получил название C_3 -путь.

Б. В хлоропластах мезофилла фиксация углекислоты происходит в результате присоединения CO_2 к фосфоенолпирувату, приводящему к образованию кислот с че-



Рис. 3.13. Различные структуры клеток листа, содержащих хлоропласты, у C_4 -растений (А) и у C_3 -растений (Б). Обратите внимание на отсутствие клеток обкладки сосудистого пучка у C_3 -растений. (По Zelitch I., Chemical and Engineering News, USA, 37, Feb. 5, 1979.)

тырьмя атомами углерода— оксалоацетата и малата. Это — «С₄-путь» фиксации СО₂. Растения, фиксирующие СО₂ только в цикле Кальвина, называют С₃-растениями; такие растения встречаются обычно в умеренном климате. К растениям С₃-типа принадлежат, например, пшеница, шпинат, дуб. Те растения, которые могут фиксировать СО₂ как в цикле Кальвина, так и в реакциях с образованием малата, относят к С₄-типу. Растут они обычно в более южных зонах и приспособлены к условиям более жаркого и (или) сухого климата.

Хлоропласты мезофилла в растениях С₄-типа (рис. 3.12, А) расположены в клетке беспорядочно, содержат стопки гран и небольшое количество зерен крахмала. Хлоропласты обкладки отличаются относительно большим размером, не имеют, как правило, гран и содержат много зерен крахмала (рис. 3.12, Б). В листе хлоропласты обкладки и мезофилла лежат близко друг к другу и могут легко обмениваться продуктами фотосинтеза (рис. 3.13, А). Для большинства растений, у которых обнаружены хлоропласты этих двух типов, характерны очень низкий уровень расположения компенсационного пункта и пониженный уровень фотодыхания и гликолатного метаболизма. Растут такие растения быстрее и дают более высокие урожаи.