

6.3. Взаимосвязь структуры и функции

Для изучения фиксации CO_2 в изолированных хлоропластах необходимо выделять их весьма осторожно, чтобы сохранить все участвующие в реакциях компоненты. В 1954 г. в лаборатории Арнона (Агноп) были поставлены опыты, показавшие, что задача эта вполне осуществима. При этом были определены все продукты фиксации CO_2 . Однако скорость фиксации в их опытах не достигала одной десятой доли той скорости, которая наблюдалась в целых листьях, и достичь лучших результатов не удавалось до самого последнего времени, т. е. до работ, проведенных в лабораториях Уолкера и Бассэма (Walker, Bassham), когда путем тщательного подбора сред и способов выделения были получены хлоропласты, способные фиксировать CO_2 со скоростями, близкими к скоростям фиксации CO_2 в целых листьях. И снова в качестве продуктов фотосинтеза были обнаружены те же соединения, которые группа Кальвина обнаружила в целых водорослях, а сотрудники лаборатории Арнона (в своих первых работах) — в выделенных хлоропластах.

Эти исследования еще раз подчеркивают, сколь важное значение имеет целостность структуры для того, чтобы понять, как в действительности работают субклеточные органеллы, например хлоропласты. Теперь ясен путь для изучения большего числа реакций синтеза различных продуктов, например крахмала и сахарозы, в изолированных хлоропластах. Транспорт неорганического фосфата и сахарофосфатов внутрь хлоропласта и из него строго регулируется в зависимости от потребностей метаболизма. В целом можно сказать, что световые реакции фотосинтеза происходят в ламеллах гран, или мембранах, тогда как темновые реакции осуществляются в строме, или растворимой части хлоропласта.

6.4. Энергетика фиксации CO_2

Если снова взглянуть на суммарное уравнение фотосинтеза и на уравнения, описывающие отдельные реакции, легко различить те участки цикла фиксации CO_2 , где энергия запасается, и те, где она расходуется.

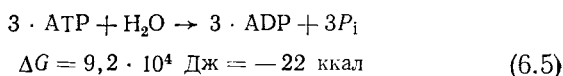
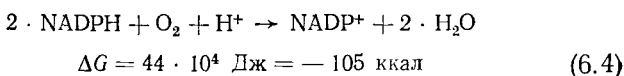
Общее уравнение образования глюкозы имеет следующий вид:



Оно означает, что количество энергии, необходимой для восстановления 1 моля CO_2 до уровня глюкозы, составляет $48 \cdot 10^4$ Дж. Большая положительная величина изменения свободной энергии ΔG соответствует большому потреблению энергии в этой реакции.

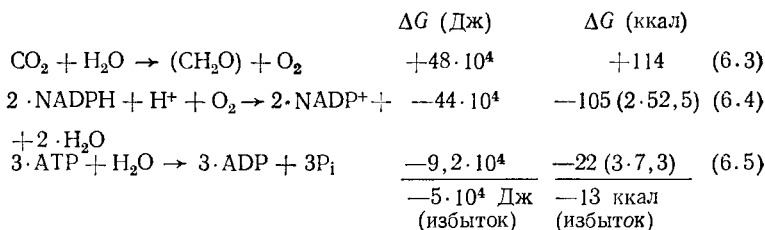
Мы уже выяснили, что эту энергию поставляют продукты световых реакций фотосинтеза. Ее можно охарактеризовать как «ассимиляционную силу» NADPH и АТФ. Для фиксации 1 молекулы CO_2 нужны 2 молекулы NADPH и 3 молекулы АТФ (см. рис. 6. 4 и 6.5).

Запас энергии у молекул NADPH и АТФ можно оценить, исходя из следующих уравнений:

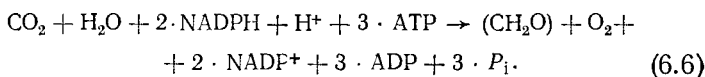


Этой энергии достаточно, чтобы восстановить одну молекулу CO_2 до уровня глюкозы, причем еще останется неизрасходованным около $5 \cdot 10^4$ Дж = 13 ккал [Уравнение (6.4) + уравнение (6.5) — уравнение (6.3)].

Еще раз выпишем отдельные уравнения:



Суммарное уравнение таково:



Итак, мы видим, что фотосинтез — по существу восстановительный процесс, поскольку большая доля энергии

$$\frac{44 \cdot 10^4 \text{ Дж}}{53,2 \cdot 10^4 \text{ Дж}} = 83\%,$$

необходимой для фиксации углекислоты, обеспечивается участием в темновых реакциях сильного восстановителя, NADPH, окислительно-восстановительный потенциал которого равен $-0,34$ В. Поскольку окислительно-восстановительный потенциал сахаров несколько ниже этой величины, его можно считать равным $-0,43$ В. Очевидно, что для фиксации CO_2 требуется еще энергия АТФ.

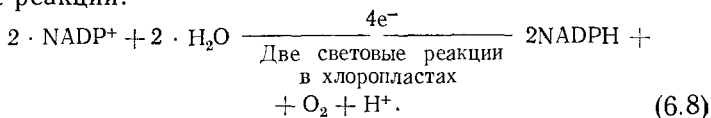
Мы знаем, что окислительно-восстановительный потенциал для $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2$ равен $+0,82$ В. Поэтому полное изменение потенциала от $+0,82$ до $-0,43$ В составляет $1,25$ В. Можно перейти от величин потенциала к энергетическим единицам, воспользовавшись уравнением

$$\begin{aligned} \Delta G &= -n \cdot F \cdot \Delta E = -4 \cdot 9,64 \cdot 10^4 \text{ Дж/В} \cdot 1,25 \text{ В} = \\ &= 48,2 \cdot 10^4 \text{ Дж} = 116 \text{ ккал}, \end{aligned} \quad (6.7)$$

где n — число электронов ($=4$ электронам на одну молекулу O_2), F — число Фарадея ($9,64 \cdot 10^4$ Дж/В), ΔE — разность окислительно-восстановительных потенциалов. Очевидно, что полученная величина ΔG весьма близка к той, которая необходима для фиксации 1 моля CO_2 [уравнение (6.3)]. Таким образом, преобразование энергии можно выражать и в джоулях, и в единицах окислительно-восстановительного потенциала.

В заключение обсудим вопрос о квантовой эффективности фиксации CO_2 . Энергия одного моля квантов красного света с длиной волны 680 нм равна $17,6 \cdot 10^4$ Дж. Поскольку эта величина в $2,7$ раза меньше необходимой затраты энергии, ΔG ($48 \cdot 10^4 / 17,61 \cdot 10^4$ Дж), очевидно, что для фиксации 1 молекулы CO_2 нужно по крайней мере 3 кванта света с длиной волны 680 нм. В действительности, как показывают опыты, для выделения 1 молекулы O_2 или фиксации 1 молекулы CO_2 потребляется 8—10 квантов. На основе наших представлений о нециклическом фосфорилировании при фотосинтезе можно сделать вывод о том, что в восстановлении NADP^+ элект-

ронами молекулы H_2O участвуют две различные световые реакции:



Таким образом, нужно не менее 8 квантов (4 кванта, по одному на перенос каждого из четырех электронов, необходимых для выделения молекулы O_2 , умножаются на 2 — число световых реакций), чтобы одновременно восстановить NADP^+ и синтезировать АТФ в нужных количествах.

Тем не менее, согласно данным измерений, при фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза используется лишь около 30% энергии света (потребляется 8—10 квантов там, где должно бы хватить энергии 2,7 кванта). Если принять во внимание, что средняя эффективность использования фотосинтетически активного солнечного света целыми растениями не превышает 1% (см. гл. 1), то можно согласиться с тем, что в этих процессах растрачивается очень много энергии и что эффективность их следовало бы повысить.

6.5. C_4 -путь фиксации CO_2

Как уже упоминалось, многие травы, растущие в тропиках, и такие растения, как сахарный тростник и кукуруза, способны фиксировать CO_2 не только в реакциях цикла Кальвина, но и иным путем, связывая углекислоту сразу в соединения, содержащие четыре атома углерода, например в оксалоацетат ($\text{COOH}-\text{CO}-\text{CH}_2\text{COOH}$), малат ($\text{COOH}-\text{CHON}-\text{CH}_2\text{OON}$) и аспартат ($\text{COOH}-\text{CH}_2-\text{NHCOOH}$). Выше уже говорилось (разд. 3.4), что



в листьях этих растений обнаружены хлоропласты двух типов — в клетках обкладки и в клетках мезофилла. У C_4 -растений устьица обычно расположены так, что полость под устьищем находится совсем рядом с хлоропластами клеток мезофилла. CO_2 , диффундирующая в лист через устьица, быстро попадает в цитоплазму хлоропластов мезофилла, где при участии фермента фос-