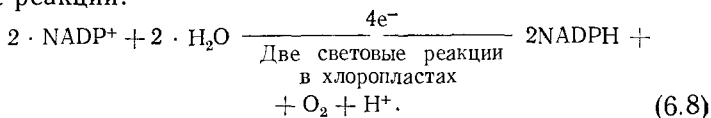


ронами молекулы H_2O участвуют две различные световые реакции:



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.

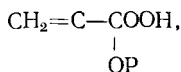
6.5. C_4 -путь фиксации CO_2

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

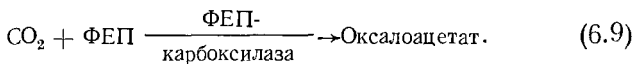


в листьях этих растений обнаружены хлоропласты двух типов — в клетках обкладки и в клетках мезофилла. У C_4 -растений устьица обычно расположены так, что полость под устьищем находится совсем рядом с хлоропластами клеток мезофилла. CO_2 , диффундирующая в лист через устьица, быстро попадает в цитоплазму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

фенолпируват-карбоксилазы вступает в реакцию с фосфенолпируватом (ФЕП)



образуя оксалоацетат:



Поскольку концентрация ФЕП-карбоксилазы в клетках мезофилла C_4 -растений достаточно высока, связывание CO_2 происходит быстро, и остаточная концентрация CO_2 в клетках не бывает большой. Образовавшийся оксалоацетат восстанавливается до малата за счет NADPH , образовавшегося в ходе обычных световых реакций. Опыты с радиоактивными метками ($^{14}\text{CO}_2$) показали, что после освещения растений в течение 1 с более 90% радиоактивности обнаруживается в составе C_4 -кислот. Затем малат переносится в клетки обкладки сосудистого пучка, где он декарбоксилируется до пирувата и CO_2 , и высвободившаяся CO_2 используется для синтеза крахмала и сахаров в цикле Кальвина. Малат может также принимать участие в реакциях цикла Кребса (цикла трикарбоновых кислот) или может аминироваться до аспартата (через промежуточное образование оксалоацетата), поступающего в аминокислотный пул. Упрощенная схема фиксации CO_2 C_4 -растениями показана на рис. 6.8.

Скорость фотосинтетической фиксации CO_2 у C_4 -растений не зависит от концентрации O_2 и CO_2 в окружающей среде. У C_3 -растений при высоких концентрациях O_2 и низких концентрациях CO_2 обычно усиливается фотодыхание и, следовательно, уменьшается общее потребление CO_2 . Эффективность использования воды, т. е. отношение массы ассимилированной углекислоты к массе воды, израсходованной при транспирации, у C_4 -растений зачастую вдвое выше, чем у C_3 -растений. Многим видам C_4 -растений присуща также устойчивость к солям. Все эти особенности позволяют C_4 -растениям выживать в сухих, засоленных местах. Хотя C_4 -растения произошли из тропической зоны и широко распространены в засушливых областях, они сумели физиологически адаптиро-

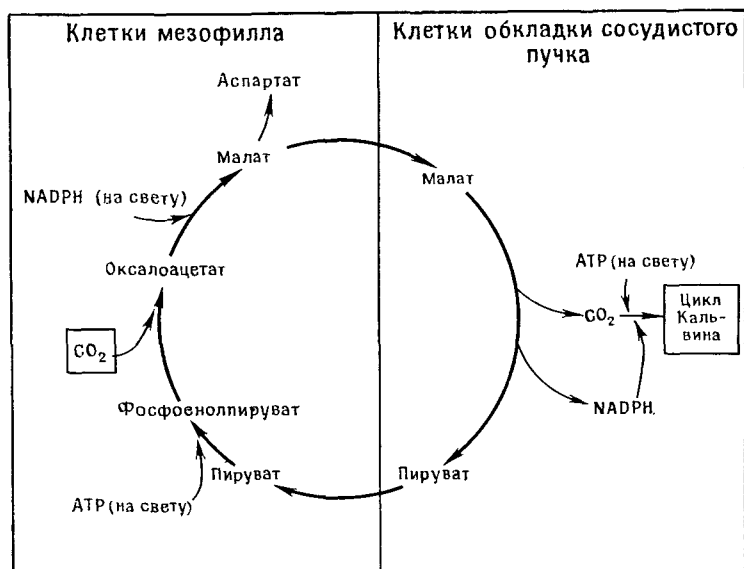


Рис. 6.8. Схема фиксации CO₂ в растениях C₄-типа.

ваться в умеренных климатических зонах. Например, Лонг (Long) и Вулхаус (Woolhouse) обнаружили у болотной травы *Spartina townsendi*, растущей в прибрежных районах Британии, много признаков, характерных для C₄-растений¹.

6.6. Метаболизм кислот по типу толстянковых (Crassulaceae)

Многие суккулентные растения, обитающие в засушливых, безводных областях, способны фиксировать CO₂ в темноте с образованием кислот, содержащих четыре атома углерода — оксалоацетата и малата. Это явление было тщательно исследовано у представителей семейства толстянковых Crassulaceae, откуда данный тип обмена и получил свое название — метаболизм кислот по типу

¹ Советские исследователи О. В. Заленский и В. И. Пьянков обнаружили типичных представителей C₄-растений на острове Врангеля, т. е. в субарктической зоне. — *Прим. перев.*