



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.*

толстянковых¹. Метаболизм этого типа широко распространен у покрытосеменных растений семейств Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Crassulaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae, Orchidaceae и т. д. У этих растений днем устьица обычно закрываются, что предотвращает потерю воды. Устьица у них открываются по ночам. CO_2 проникает в листья, где при участии содержащегося в цитоплазме клеток листа фермента ФЕП-карбоксилазы вступает в реакцию с фосфоенолпируватом, продуктом метаболизма крахмала, образуя оксалоацетат. Образовавшийся оксалоацетат восстанавливается под действием малатдегидрогеназы до малата, накапливающегося в вакуолях клеток листа. В течение дня, когда устьица закрыты, малат переносится в цитоплазму и там декарбоксилируется при участии малатдегидрогеназы (декарбоксилирующей), называемой также яблочным ферментом, образуя в результате пируват и CO_2 . Высвободившаяся CO_2 проникает в хлоропласты и фиксируется там с образованием сахаров в фотосинтетических реакциях цикла Кальвина.

Таким образом, у растений с метаболизмом кислот по типу толстянковых фиксация CO_2 с образованием малата (ночью) и декарбоксилирование малата с высвобождением углекислоты и образованием пирувата (днем) разделены во времени. У C_4 -растений эти же реакции разделены пространственно, первая из них протекает в хлоропластах мезофилла, вторая — в хлоропластах обкладки. При достаточном количестве воды растения с метаболизмом по типу толстянковых могут вести себя как C_3 -растения.

6.7. Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты

В настоящее время очень много внимания уделяется изучению фотодыхания (т. е. стимулированного светом быстрого высвобождения CO_2 листьями), которое существенно отличается от протекающего в митохондриях листьев «темнового» дыхания с выделением CO_2 . Растения сильно различаются по скорости фотодыхания. У не-

¹ Английский термин Crassulacean acid metabolism часто употребляется в сокращенном виде (CAM). — *Прим. перев.*