

толстянковых<sup>1</sup>. Метаболизм этого типа широко распространен у покрытосеменных растений семейств Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Crassulaceae, Euphorbaceae, Liliaceae, Orchidaceae и т. д. У этих растений днем устьица обычно закрываются, что предотвращает потерю воды. Устьица у них открываются по ночам.  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ . Высвободившаяся  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  с образованием малата (ночью) и декарбоксилирование малата с высвобождением углекислоты и образованием пирувата (днем) разделены во времени. У  $\text{C}_4$ -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  $\text{C}_3$ -растения.

### 6.7. Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты

В настоящее время очень много внимания уделяется изучению фотодыхания (т. е. стимулированного светом быстрого высвобождения  $\text{CO}_2$  листьями), которое существенно отличается от протекающего в митохондриях листьев «темнового» дыхания с выделением  $\text{CO}_2$ . Растения сильно различаются по скорости фотодыхания. У не-

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

которых растений с малой эффективностью фотосинтеза интенсивность фотодыхания может достигать 50% от интенсивности фотосинтеза. Эксперименты с радиоактивной меткой — тяжелым изотопом кислорода  $^{18}\text{O}$  — показали, что у растений, характеризующихся высокой скоростью фотодыхания, одним из первичных продуктов,

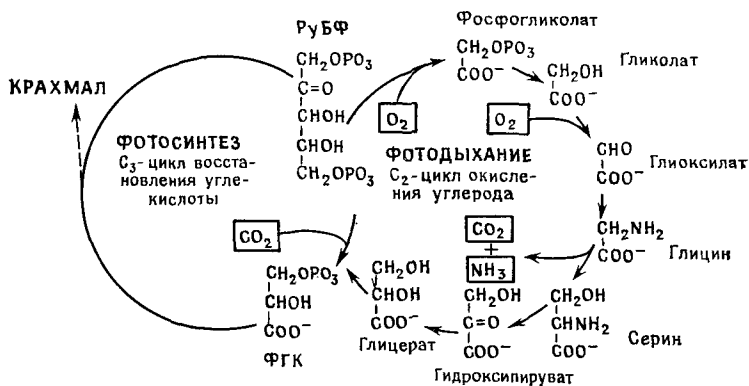
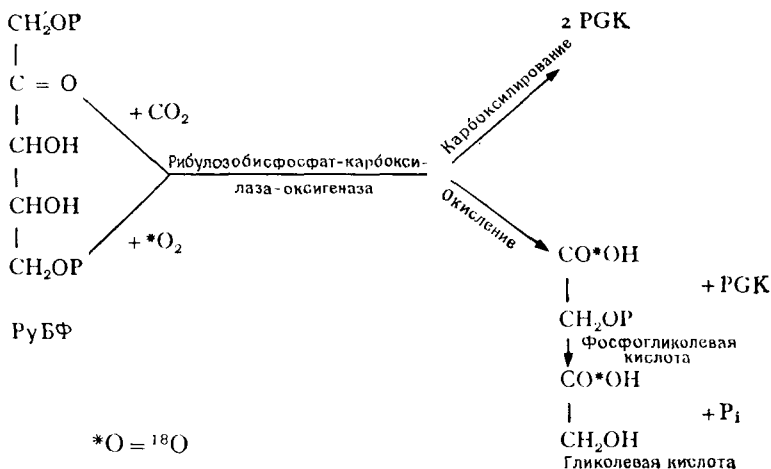


Рис. 6.9. Интегрированные циклы восстановления углекислоты при фотосинтезе и выделения углекислоты при фотодыхании. (Loggner G. H. et al., Proc. 4th Intl. Cong. on Photosynthesis (Hall et al., eds.), p. 312, 1978).

содержащих метку  $^{18}\text{O}$ , является содержащая 2 атома углерода гликолевая кислота, позднее образуются глицин, серин и 3-фосфоглицериновая кислота (ФГК) — промежуточный продукт цикла Кальвина. Предполагаемый метаболический путь окисления гликолевой кислоты, приводящий к образованию CO<sub>2</sub> (в процессе превращения глицина в серин), показан на рис. 6.9. Вполне возможно, что существуют и другие окислительные реакции, сопровождающиеся выделением CO<sub>2</sub>. Как же образуется в хлоропластах гликолевая кислота? Сравнительно недавно было обнаружено, что рибулозобисфосфат-карбоксилаза, т. е. фермент, связывающий CO<sub>2</sub> в цикле Кальвина (разд. 6.2), может функционировать так же, как оксигеназа, катализируя окисление рибулозобисфосфата до 2-фосфогликолевой кислоты и ФГК. Далее происходит гидролиз фосфогликолевой кислоты с образова-



нием неорганического фосфата и гликолевой кислоты. Молекулы  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  конкурируют между собой, стремясь реагировать с рибулозобисфосфатом в одном и том же активном центре фермента. Поэтому при высоких концентрациях  $\text{CO}_2$  и низких концентрациях  $\text{O}_2$  преобладает карбоксилирование, тогда как высокие концентрации  $\text{O}_2$  и низкие концентрации  $\text{CO}_2$  (условия, обычные в атмосфере) благоприятствуют окислению, а следовательно, и образованию фосфогликолевой кислоты. Обнаружено также, что повышение температуры ускоряет окисление, но не карбоксилирование. Кроме того, гликолевая кислота может образовываться в хлоропласте и в других реакциях.

К внешним признакам фотодыхания относятся: 1) подавление фотосинтеза при высоких концентрациях  $\text{O}_2$ , 2) высокие значения положения углекислотного компенсационного пункта (30—50 ч. на млн.  $\text{CO}_2$  в воздухе при  $25^\circ\text{C}$ ), 3) зависимость положения компенсационного пункта от концентрации кислорода, температуры и условий освещенности.

У  $\text{C}_4$ -растений и у растений с метаболизмом по типу толстянковых не обнаружено перечисленных признаков, хотя кинетические характеристики фермента рибулозобисфосфат-карбоксилазы, выделенной из этих растений и из  $\text{C}_3$ -растений или даже из фотосинтезирующих бак-

Таблица 6.1. Общие свойства  $C_3$ -растений ( $C_3$ ),  $C_4$ -растений ( $C_4$ ) и растений с метаболизмом кислот по типу толстянковых (МКТ)

$C_3$	$C_4$	МКТ
1. Обычно растут в умеренном климате, например шпинат, пшеница, картофель, табак, сахарная свекла, соя, подсолнечник	Обычно растут в тропической или субтропической зонах, например кукуруза, сахарный тростник, <i>Amaranthus</i> , <i>Sorghum</i> , травы саванн. Растения приспособлены к высокой освещенности, высокой температуре, к ползучим условиям	Обычные виды, растущие в засушливых зонах, например кактусовые, орхидные, <i>Agave</i> , суккуленты
2. Продуктивность средняя. Урожай могут достигать 30 т сухого веса с гектара. (Подсолнечник имеет высокую продуктивность)	Продуктивность высокая. Сахарный тростник может давать урожай до 80 т с гектара	Обычно продуктивность очень низкая. (Ананас имеет высокую продуктивность)
3. Анатомия «кранц-типа» для листьев не характерна. Клетки обычно не имеют периферического ретикулума. Имеется только один тип хлоропластов	Характерные черты — анатомия «кранц-типа» и наличие периферического ретикулума. Часто встречаются два типа хлоропластов, различных по структуре	Анатомии «кранц-типа» нет. Периферический ретикулум отсутствует. Имеется только один тип хлоропластов
4. Первичный акцептор $CO_2$ — рибулозобисфосфат, сахар с 5 атомами углерода	Первичный акцептор $CO_2$ — фосфоенолпируват, кислота с 3 атомами углерода	Акцепторы углекислоты: фосфоенолпируват в темноте, рибулозобисфосфат на свету
5. Первичный продукт фиксации $CO_2$ — фосфоглицерат, кислота с 3 атомами углерода	Первичный продукт фиксации $CO_2$ — оксалоацетат, кислота с 4 атомами углерода	Продукты фиксации $CO_2$ : оксалоацетат в темноте, фосфоглицерат на свету
6. Единственный путь фиксации $CO_2$	Два пути фиксации $CO_2$ , разделенные пространственно	Два пути фиксации $CO_2$ , разделенные во времени
7. Высокие скорости синтеза гликолата. Обнаруживается фотодыхание	Низкие скорости синтеза гликолата. Фотодыхание не обнаруживается по газообмену	Так же, как у $C_4$ -растений
8. Низкая эффективность использования воды и малая устойчивость к солям (ионам)	Высокая эффективность использования воды, высокая устойчивость к засоленности	Так же, как у $C_4$ -растения

C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	МКТ
9. Насыщение фотосинтеза происходит при интенсивностях света, равных $\frac{1}{5}$ полного солнечного света	Даже на ярком свете насыщения фотосинтеза практически не происходит	Так же, как у C <sub>4</sub> -растений
10. Высокий CO <sub>2</sub> -компенсационный пункт	Низкий CO <sub>2</sub> -компенсационный пункт	Высокое сродство к углекислоте ночью
11. Устьица открыты днем	Устьица открыты днем	Устьица открыты ночью

терий, одинаковы. Дело в том, что у C<sub>4</sub>-растений этот фермент локализован преимущественно в хлоропластах клеток обкладки, которые сами по себе не находятся в непосредственном равновесии с CO<sub>2</sub> и O<sub>2</sub> атмосферы. Концентрация CO<sub>2</sub> в клетках обкладки может оказаться гораздо выше, чем в атмосфере, поскольку в этих клетках происходит образование *in situ* углекислоты в результате декарбоксилирования малата, поступающего из клеток мезофилла (см. разд. 6.5). Это позволяет карбоксилированию более эффективно конкурировать с окислением за связанный с ферментом рибулозобисфосфат. Вместе с тем CO<sub>2</sub>, генерируемая у C<sub>4</sub>-растений при фотодыхании, может оказаться в хлоропластах в «ловушке», включившись во внутренний цикл под действием ФЕП-карбоксилазы [реакция (6.9)] клеток мезофилла, что предотвратит утечку CO<sub>2</sub> в атмосферу. У растений с метаболизмом по типу толстянковых картина несколько иная. По ночам они синтезируют большие количества малата. Декарбоксилирование малата и фиксация CO<sub>2</sub> в цикле Кальвина происходят у этих растений днем, когда устьица закрыты (см. разд. 6.6). Поэтому внутренняя концентрация CO<sub>2</sub> у таких растений может быть гораздо выше концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере, и, следовательно, карбоксилирование будет преобладать над окислением. Показано, что C<sub>3</sub>-растения, помещенные в искусственную атмосферу с низким парциальным давлением O<sub>2</sub> и высокой концентрацией CO<sub>2</sub>, ведут себя подобно C<sub>4</sub>-растениям, т. е. имеют низкий уровень фотодыхания.