

**Анатомия листа C_3 и C_4 растений.
Особенности фиксации диоксида
углерода в клетках мезофилла.
Акцепторы диоксида углерода.**

Цель обучения

- 11.1.2.4 - изучать пути фиксации углерода у C_3 - и C_4 -растений

- 
- **Анатомия листьев растений C3 и C4.**
 - **Диморфизм хлоропластов у растений C4.**
 - **Особенности фиксации углекислого газа в клетках мезофилла C4 растений .**
 - **Путь Хэтча-Слэка.**
 - **Акцепторы углекислого газа.**
 - **Значение растений C3 и C4.**

Просмотр видео

- <https://youtu.be/13h5oC4jlsk>

Photosynthesis

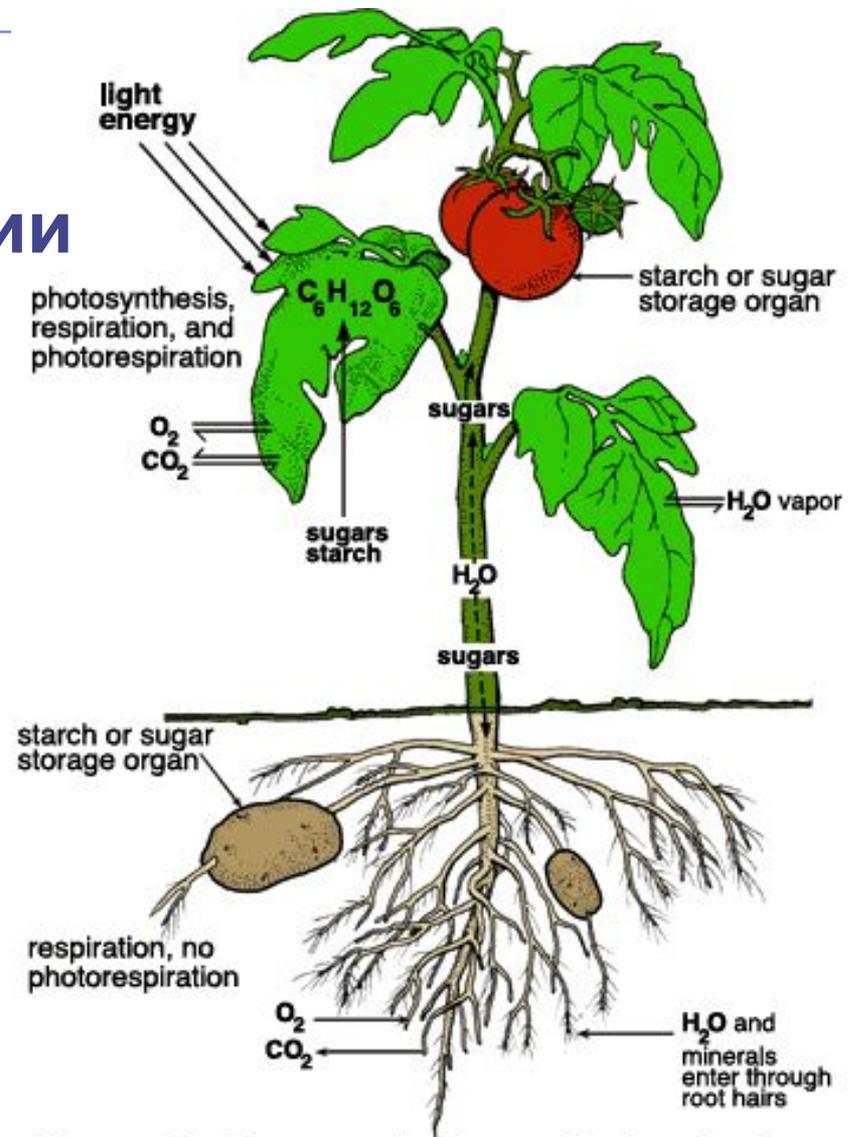
◆ Световые реакции

- Свет ← Солнце

- H_2O ← Почва

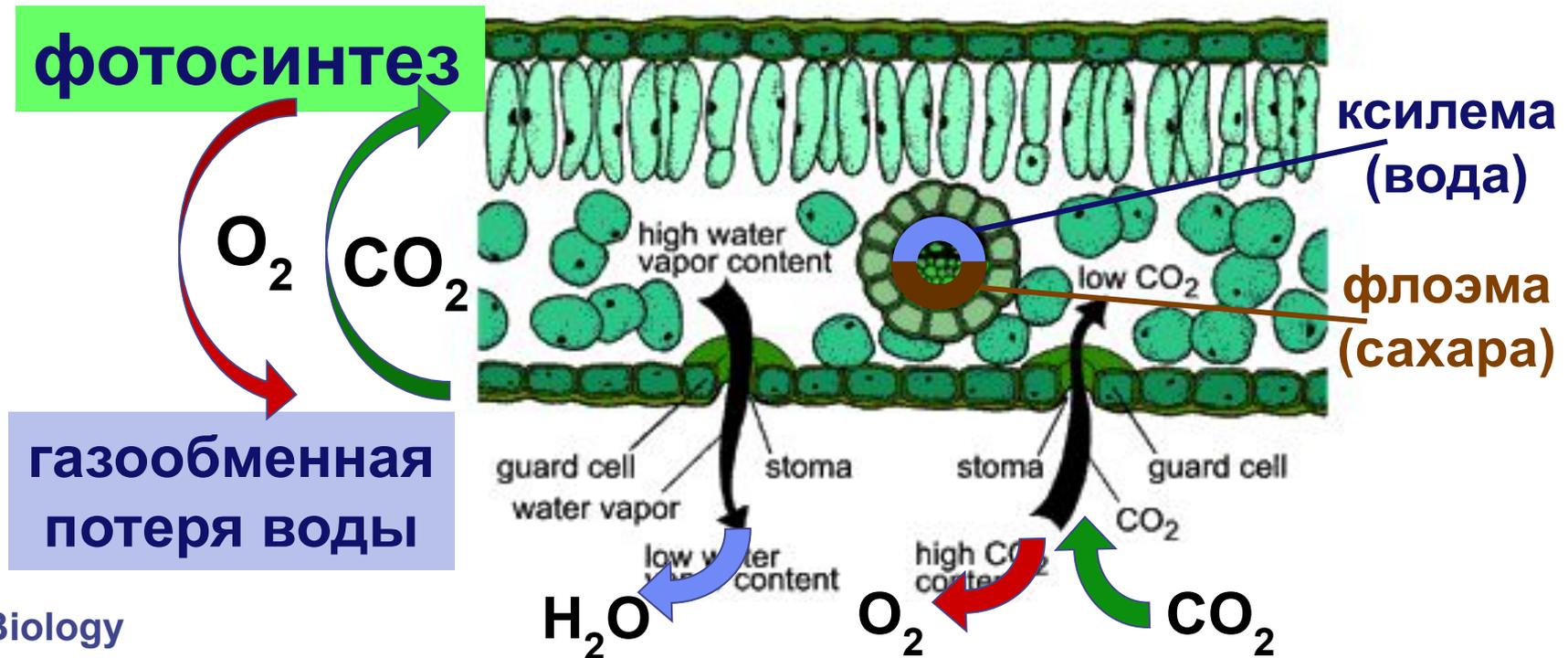
◆ Цикл Кальвина

- CO_2 ← Воздух



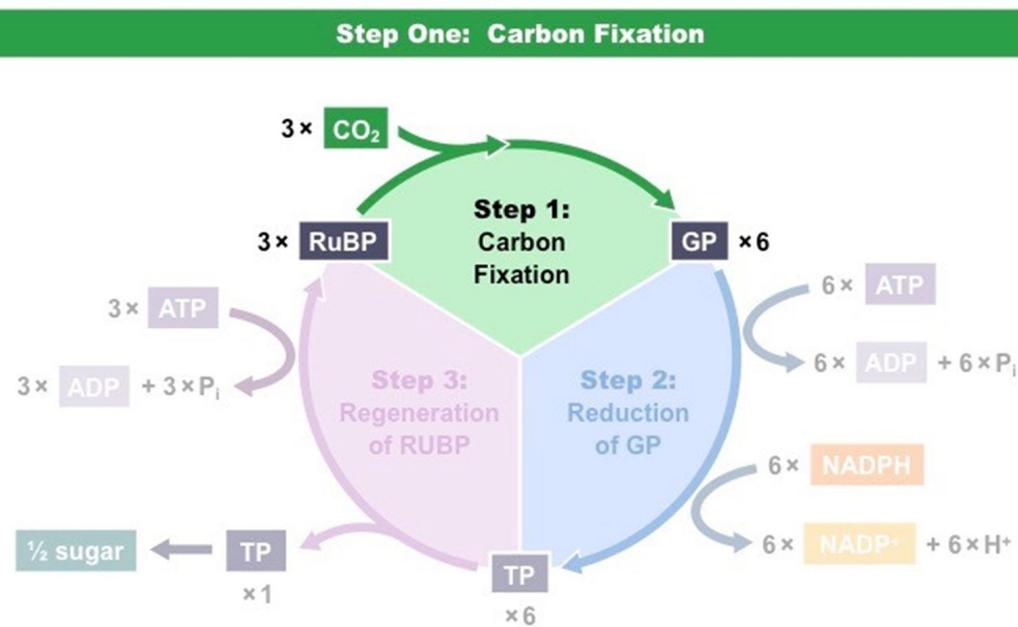
■ Газообмен и поток воды

- ◆ CO_2 ВХОДИТ → **в Цикл Кальвина**
- ◆ O_2 ВЫХОДИТ → **продукт световой реакции**
- ◆ H_2O ВЫХОДИТ → **используется в фотолизе**



Рибулзобисфосфаткарбоксилаза

- Катализирует присоединение углекислого газа к **рибулозо-1,5-бисфосфату** на первой стадии **цикла Кальвина**, а также реакцию окисления рибулзобисфосфата на первой стадии



RuBP = Ribulose bisphosphate (5C)

GP = glycerate-3-phosphate (3C)

TP = triose phosphate (3C)

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза

Рубиско или РуБФ-карбоксилаза

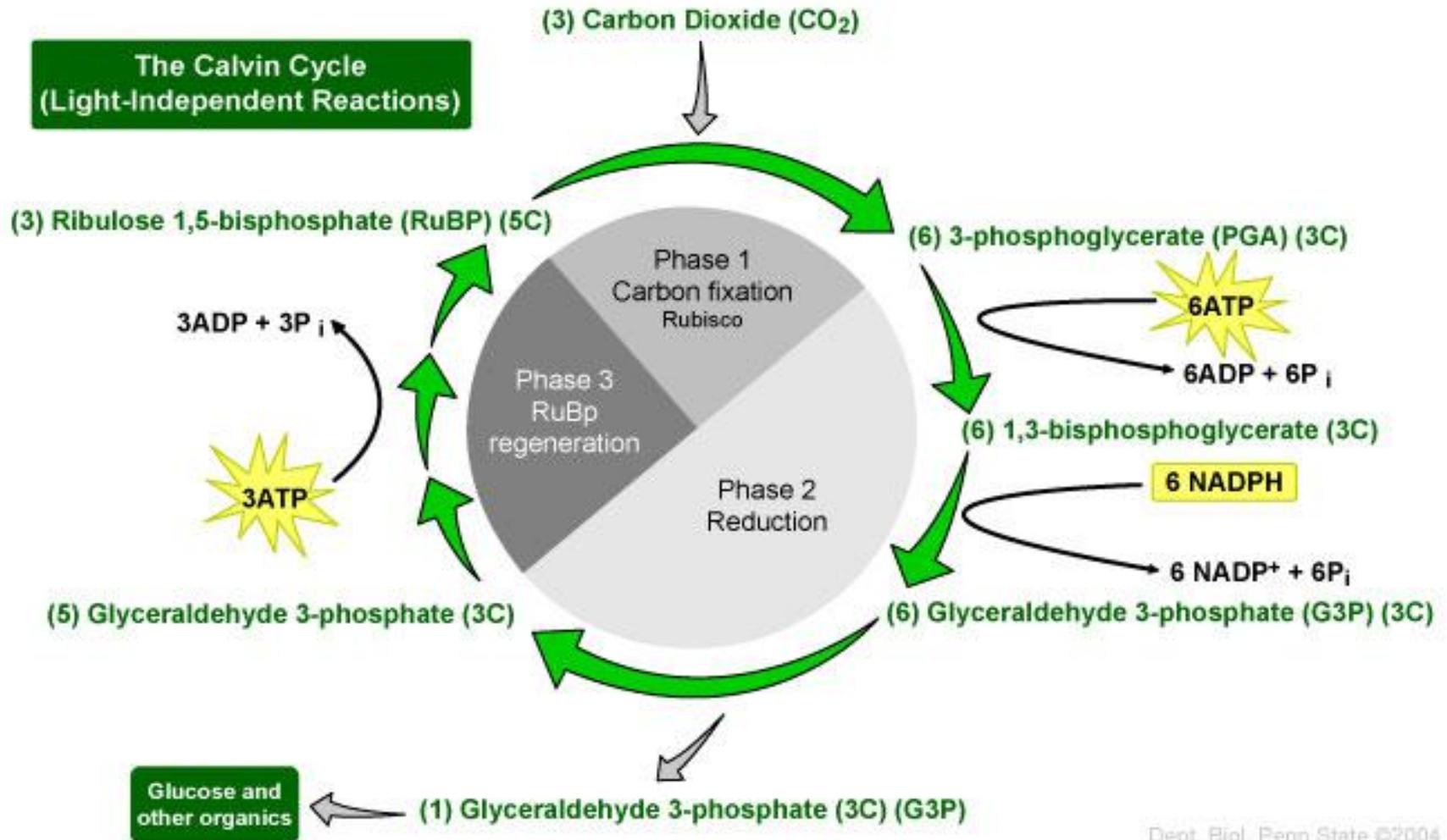
Цикл Кальвина

- ◆ Фиксация углекислого газа
 - обычно связывается с Рубиско
 - восстановление РуБФ (рибулозо-1,5-бисфосфата)
 - образование сахаров
- ◆ Когда концентрация O_2 высока
 - Рубиско связывает O с РуБФ
 - O_2 альтернативный субстрат
 - окисление РуБФ
 - расщепление сахара

ФОТОСИНТЕЗ

ФОТОДЫХАНИЕ

Обзор цикла Кальвина



Dept. Biol. Penn State ©2004

C4 - фотосинтез

- 1965 г было обнаружено, что первыми продуктами фотосинтеза у сахарного тростника (кукуруза, сорго, просо, в основном тропические и субтропические растения) – первыми продуктами фотосинтеза являются орг.кислоты (щавелевоуксусная, аспарагиновая, яблочная кислоты) в состав которых входит 4 атома углерода, а не 3С кислота (фосфоглицериновая).
- Исследователи Хэтч и Слек показали, что C4-растения значительно эффективнее, чем C3-растения, поглощают диоксид углерода.

C₄

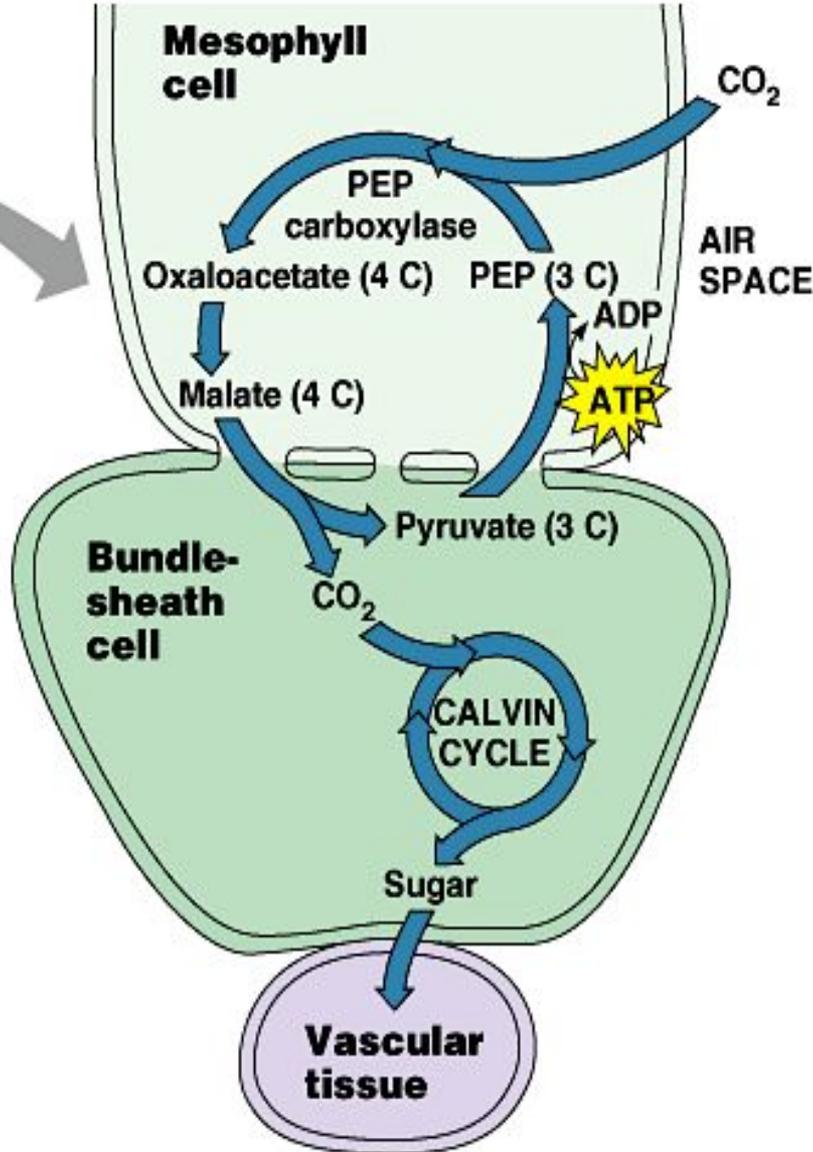
Фотосинтез

Первым продуктом фиксации CO₂ является малат (C₄) в клетках мезофилла, а не 3-фосфоглицериновая кислота (3-PGA), как у растений C₃. Он транспортируется в клетки обкладки проводящего пучка

CO₂ выделяется из малата в клетки обкладки проводящего пучка, где он снова фиксируется Рубиско, и цикл Кальвина продолжается. Фосфоенолпируват / ФЕП возвращается в клетки мезофилла.

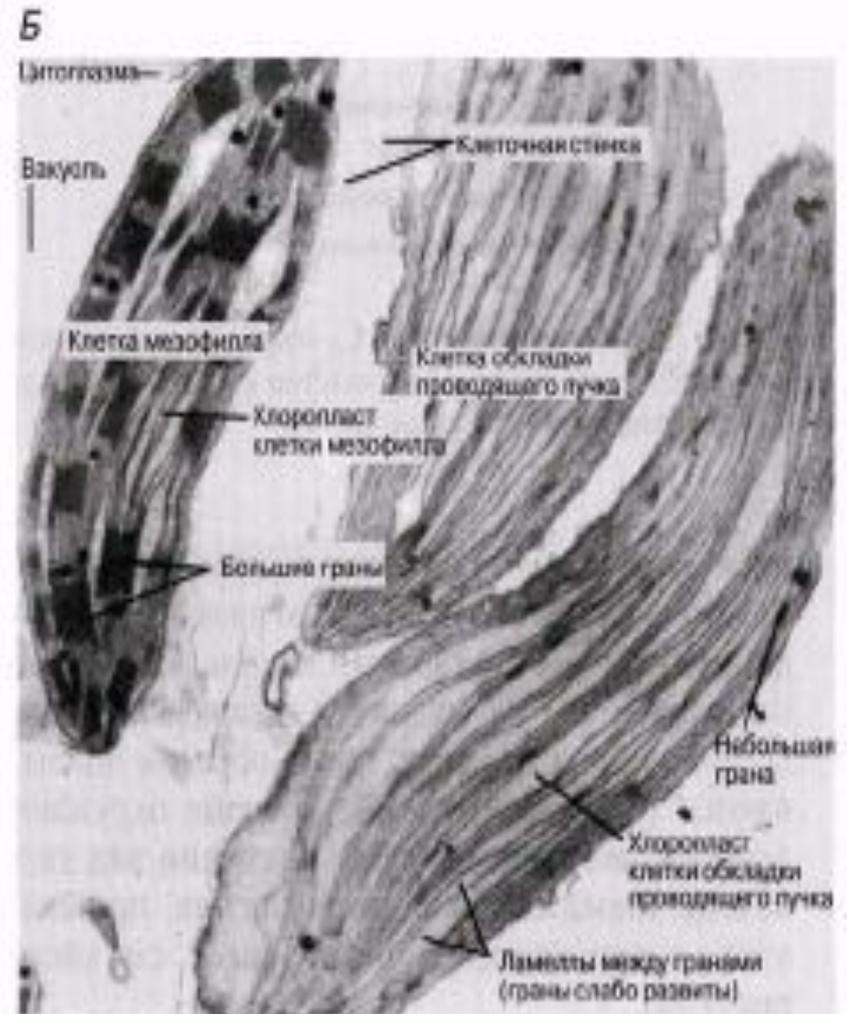
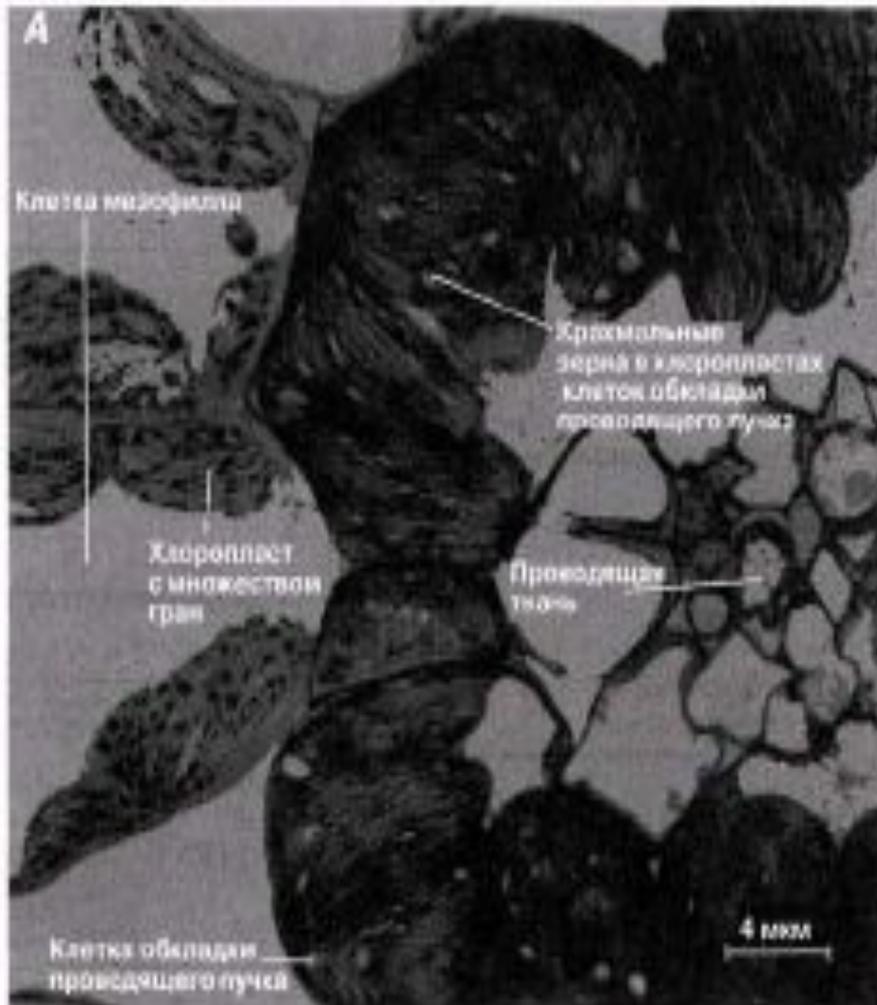
Декарбоксилирование малата (выделение CO₂) создает более высокую концентрацию CO₂ в клетках обкладки пучка, чем в фотосинтезирующих клетках растений C₃.

Это позволяет растениям C₄ поддерживать более высокие темпы фотосинтеза. И, как следствие, концентрация CO₂ в клетках оболочки пучка выше, скорость фотодыхания ниже.



The C₄ pathway

Диморфизм хлоропластов C_4 растений.



C₃ Plant
Elm



Carbon Dioxide

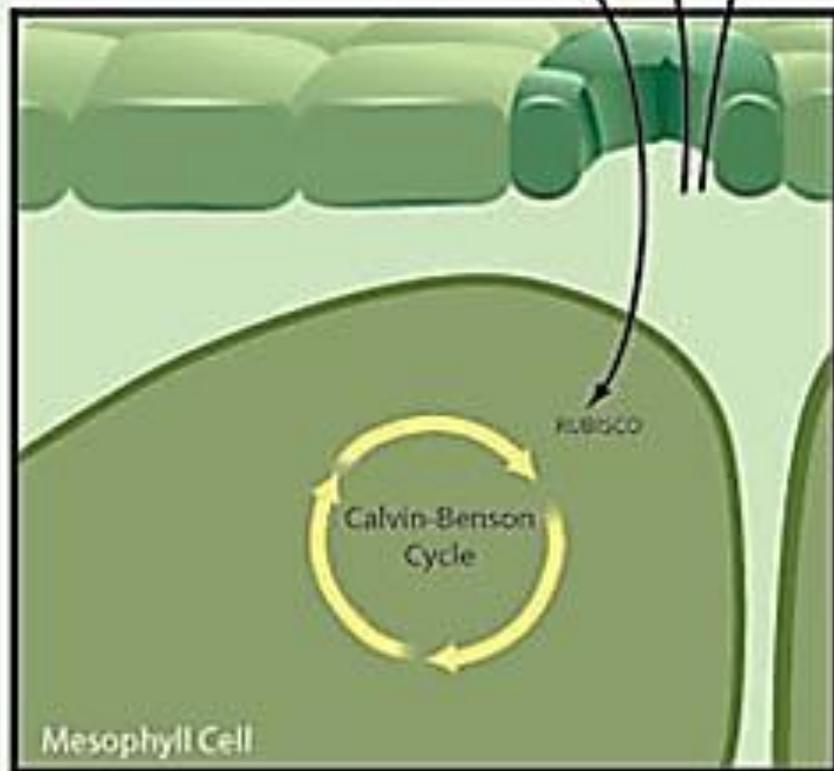
CO₂

Oxygen

O₂

Water

H₂O



C₄ Plant
Corn



Carbon Dioxide

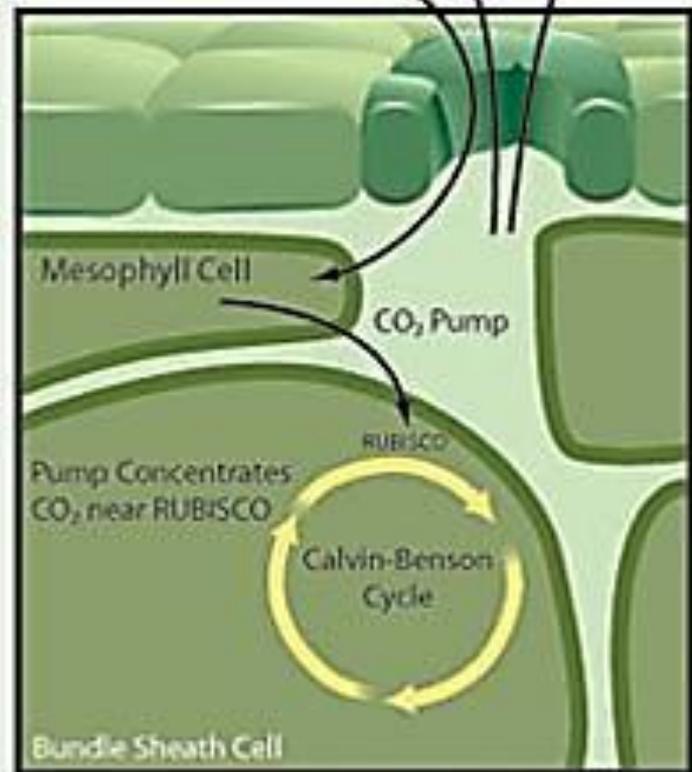
CO₂

Oxygen

O₂

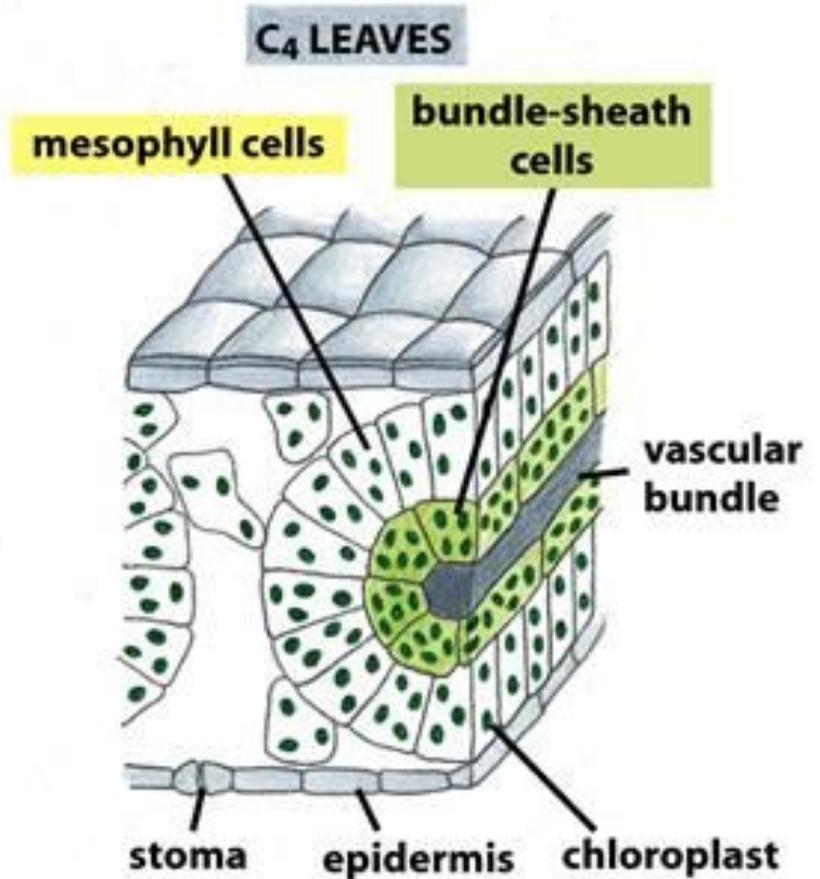
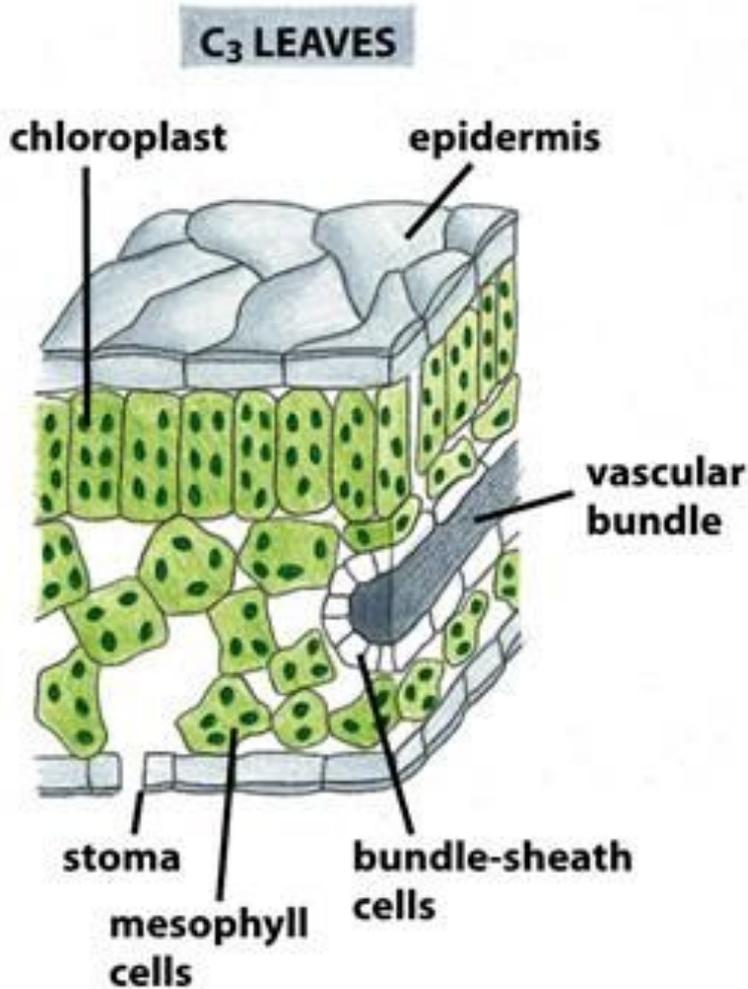
Water

H₂O



| Хлоропласты клеток мезофилла | Хлоропласты клеток обкладки проводящего пучка |
|--|--|
| Большие грани | Грани отсутствуют (либо их немного) |
| Преобладают световые реакции и генерируются большее количество АТФ, восстановленного НАДФ и O ₂ | Следовательно, световые реакции протекают с очень низкой скоростью и генерируется мало продуктов |
| Фактически нет РибФ-карбоксилазы, поэтому CO ₂ не фиксируется (CO ₂ фиксируется в цитоплазме ФЕП -карбоксилазой) | Высокая концентрация РибФ-карбоксилазы приводит к тому, что CO ₂ фиксируется как C ₃ -растениях, но более эффективно |
| Мало крахмальных зерен | Множество крахмальных зерен |

Анатомия листьев C3 и C4 растений.



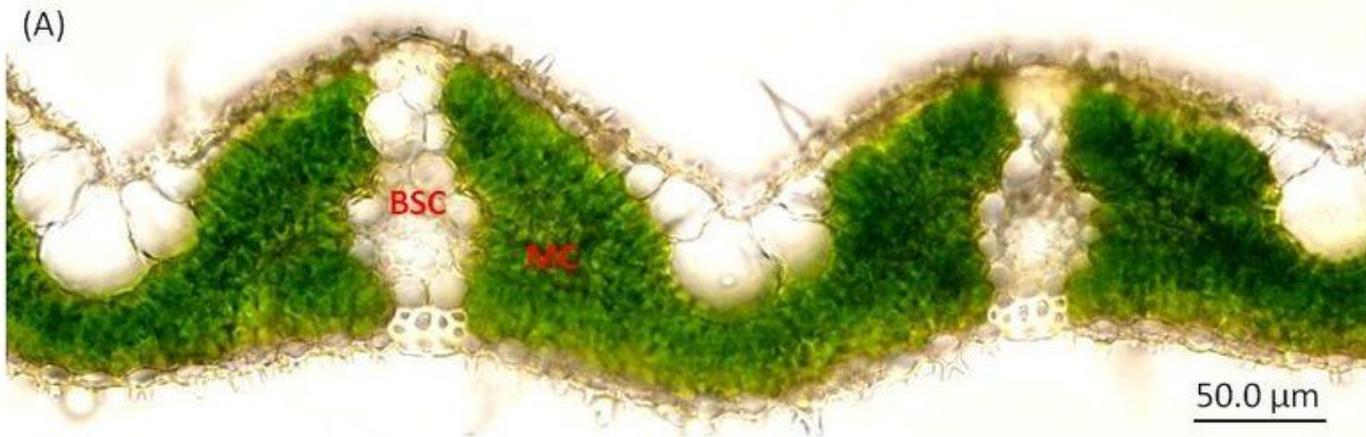
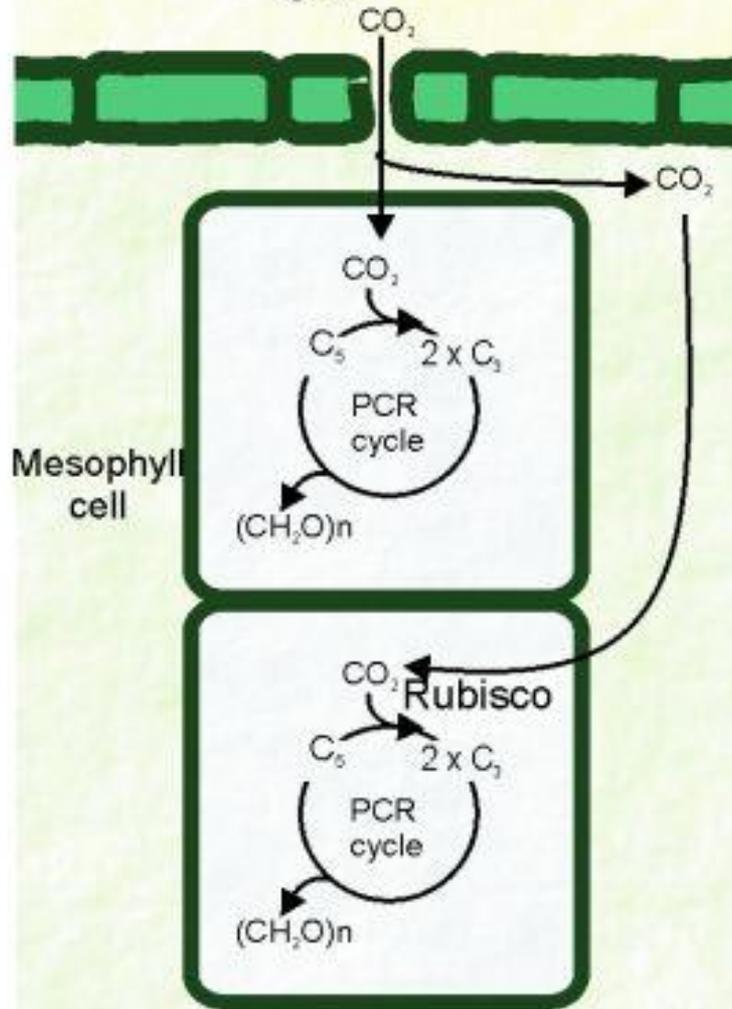
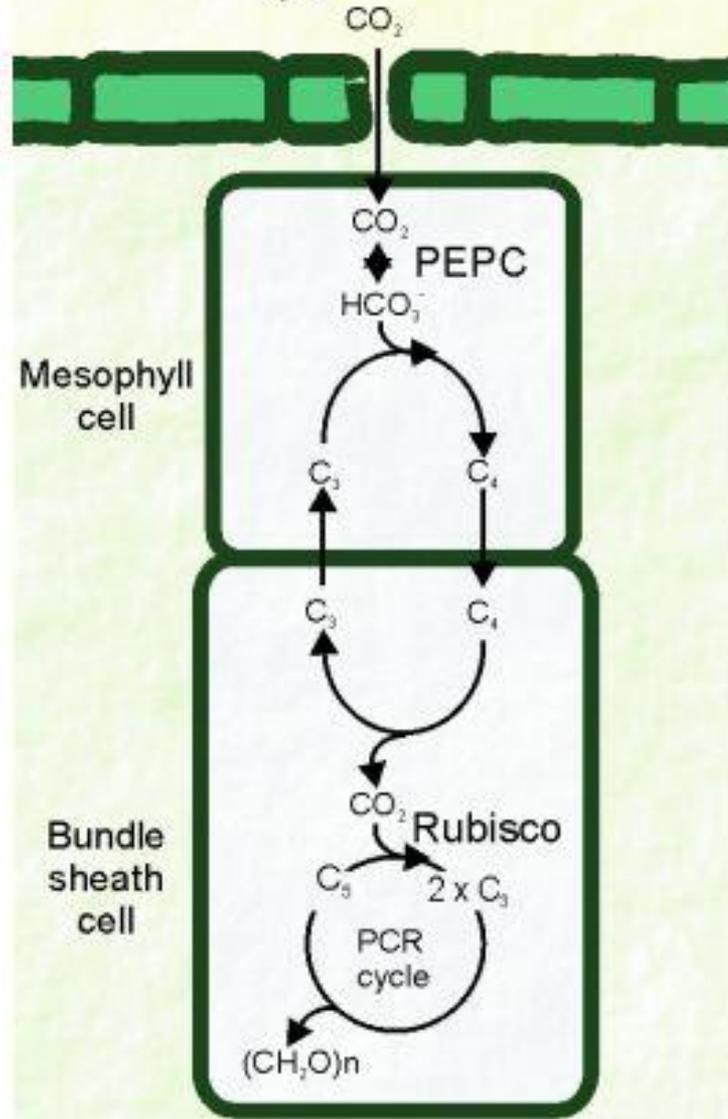


Figure 1

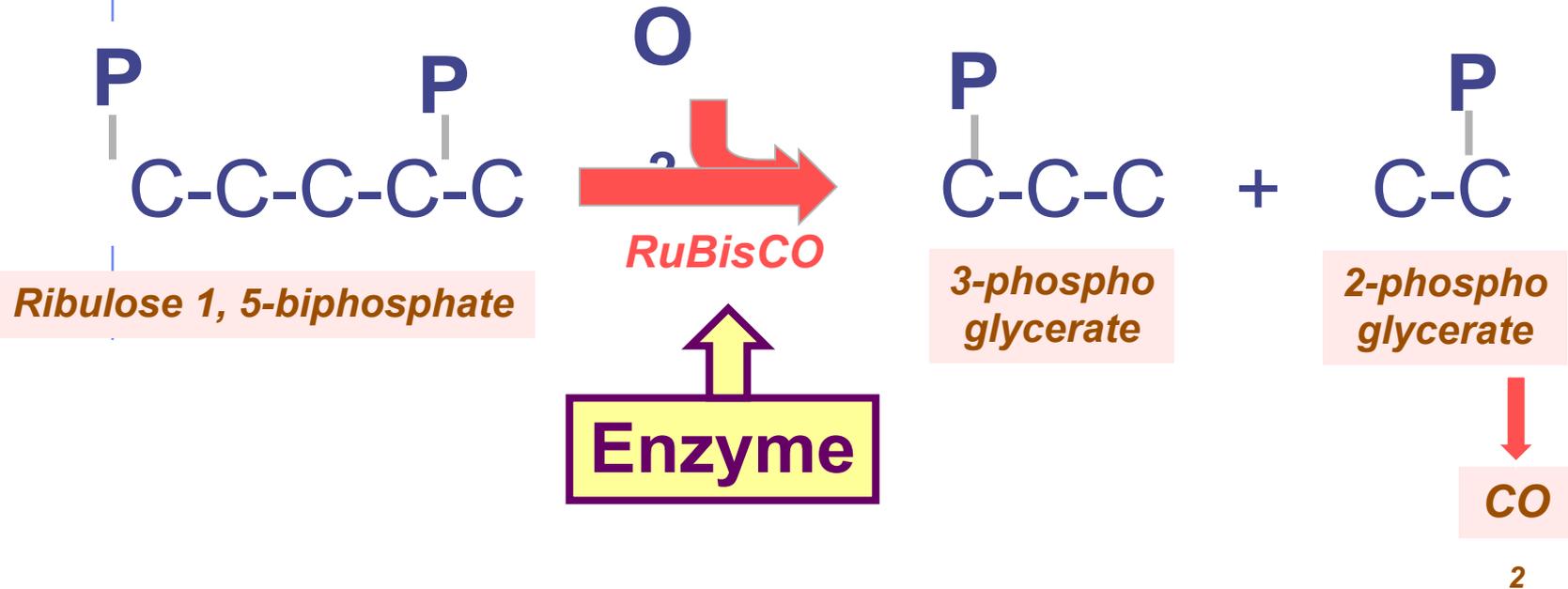
C₃ plants



C₄ plants



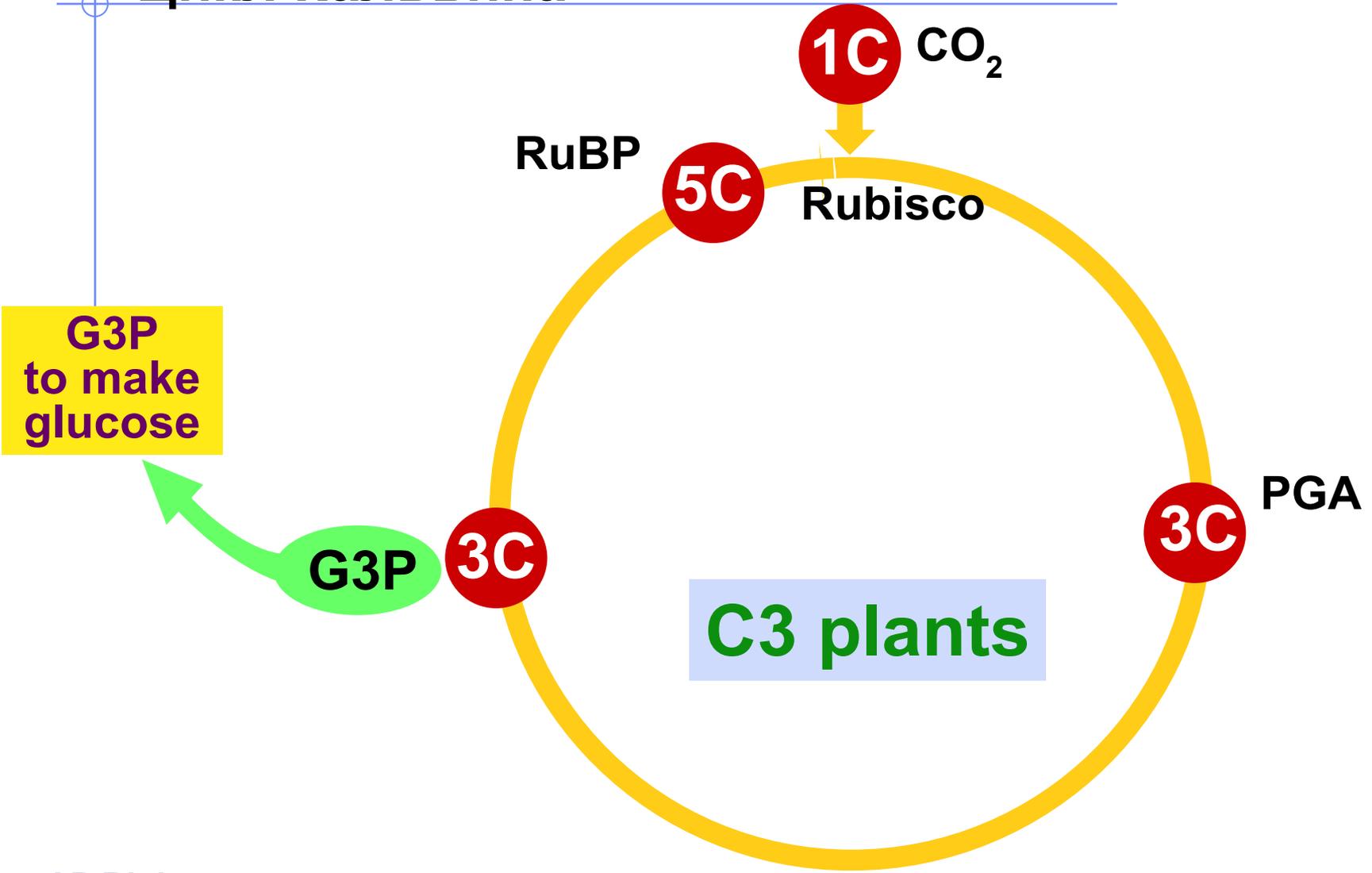
Хотя при фотосинтезе Рубиско действует как карбоксилаза, он также может выступать в качестве оксигеназы при наличии O₂. O₂ и CO₂ конкурируют за один и тот же активный сайт!



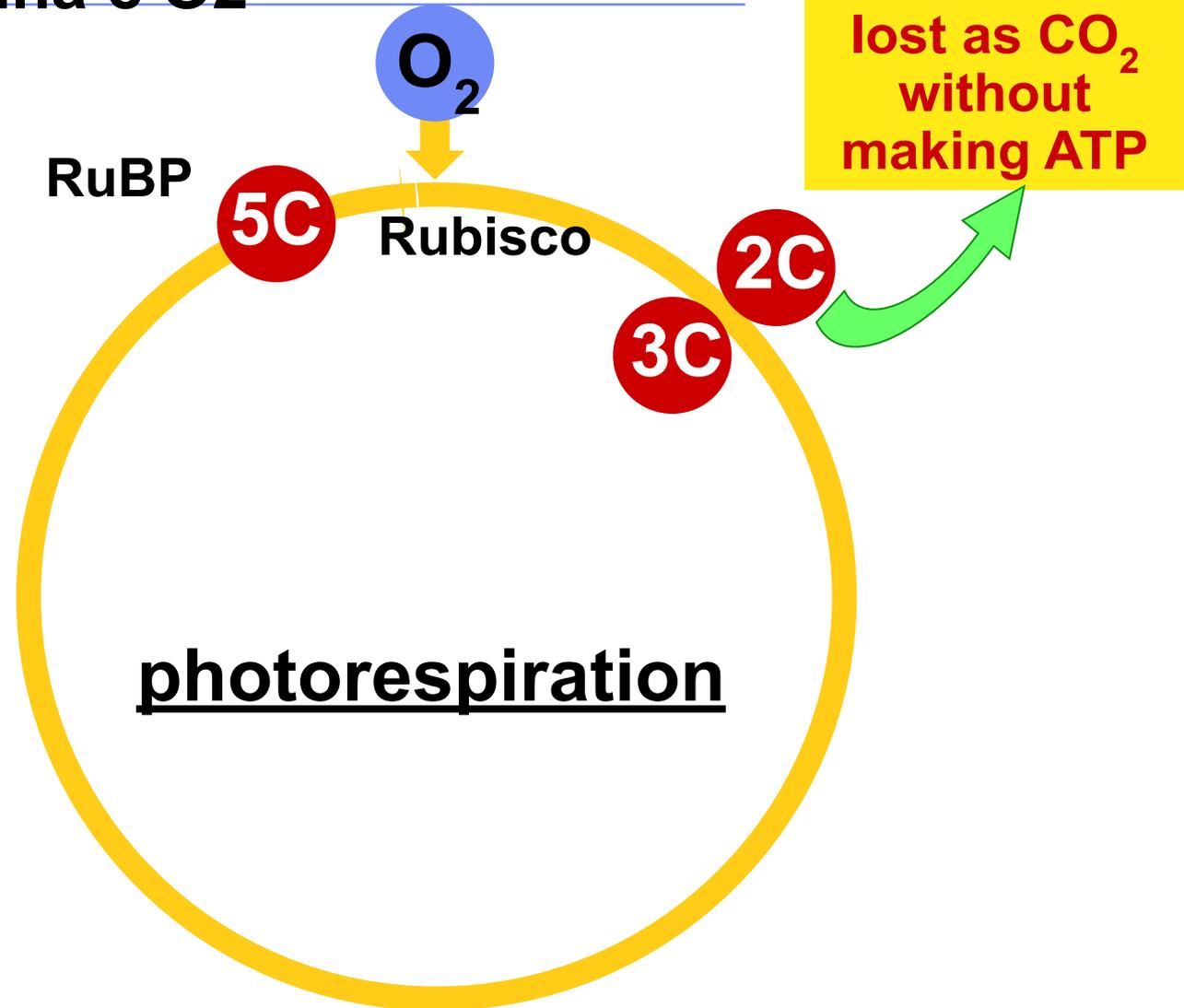
Это становится проблемой, когда скорость фотосинтеза высока, то есть фотосистема II производит много O₂.

Это называется **Фотореспирация**

Цикл Кальвина



Цикл Кальвина с O₂



Влияние фотодыхания

- ◆ восстановление РуБФ (рибулозо-1,5-бисфосфата)
- ◆ короткая цепь цикла Кальвина
- ◆ потеря углерода в CO₂
 - может потерять 50% углерода, зафиксированного циклом Кельвина
- ◆ Уменьшает выделение продуктов фотосинтеза
 - АТФ не производится
 - Не образуется C₆H₁₂O₆
- ◆ Если бы можно было уменьшить фотореспирацию, растения стали бы более эффективным на 50%

Уменьшение фотодыхания

- **Отдельная фиксация углерода из цикла Кальвина**
 - ◆ **C4 растения**
 - физически отделить углеродную фиксацию от фактического цикла Кельвина
 - ФЕП карбоксилаза накапливает углерод в соединениях 4С
 - различная структура листьев
 - ◆ **САМ растения**
 - отдельная фиксация углерода от фактического цикла Кальвина по времени суток
 - ◆ Захват углерода (CO_2) в течение ночи
 - выполняет цикл Кальвина в течение дня

C4 растения

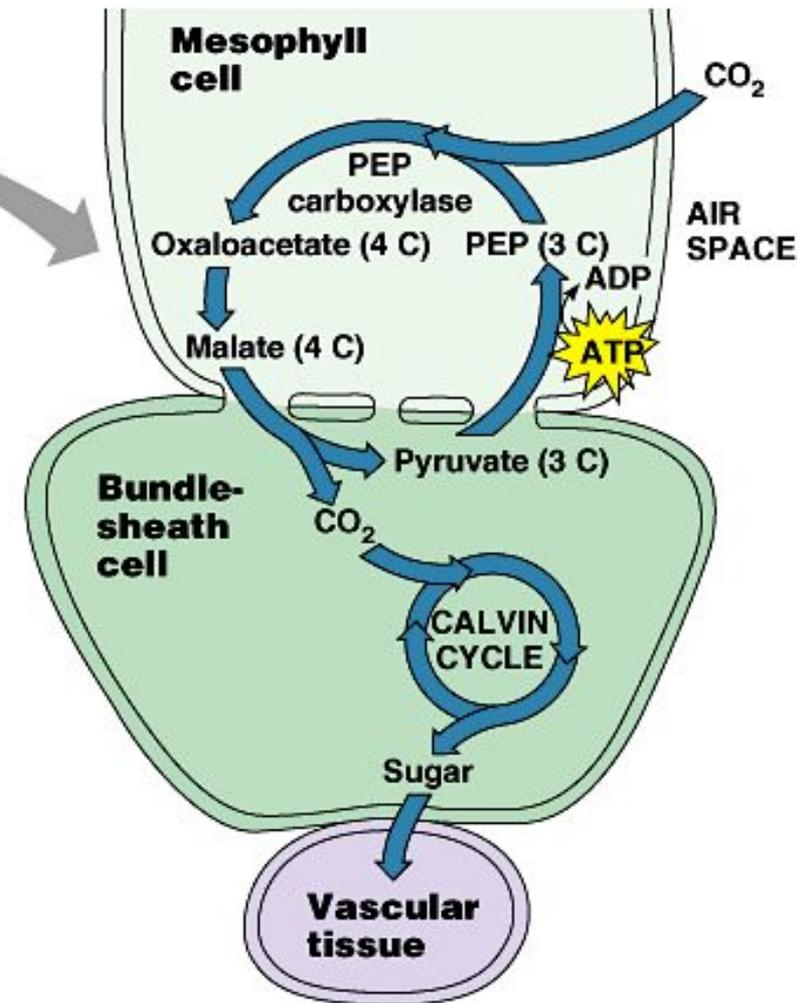
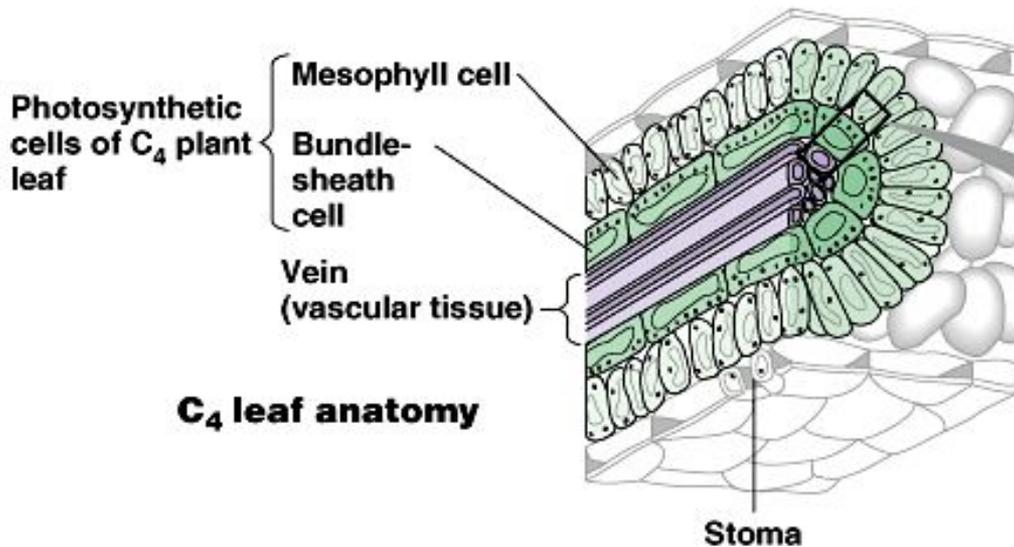
Лучший способ улавливать CO₂

- ◆ 1-й шаг перед циклом Кальвина, зафиксировать углерод с ферментом ФЭП-карбоксилазой
 - соединение 4C / малат
- ◆ адаптация к жаркому, сухому климату
 - приходится закрывать много устьиц
 - анатомия разных листьев
- ◆ сахарный тростник, кукуруза и другие травы...



ФЭП-карбоксилаза

Световая реакция



- PEP carboxylase фермент
 - ◆ более высокое сродство к CO₂, чем к O₂ (лучше, чем к Rubisco)
 - ◆ фиксация CO₂ в соединении 4C/матат
 - ◆ восстанавливает CO₂ во внутренних клетках для Рубиско

The C₄ pathway



- фотосинтетическая адаптация к периодической засухе. Это позволяет газообмену происходить ночью, когда температура воздуха ниже, а давление фотосинтетическая адаптация к периодической засухе. Это позволяет газообмену происходить ночью, когда температура воздуха ниже, а давление водяного пара ниже. Потеря воды через открытые устья ночью меньше, на порядок, чем в течение дня.

САМ растения

- ◆ Различная адаптация к жаркому, сухому климату
- ◆ фиксация углерода из цикла Кальвина по времени
 - устьица закрыты днем
 - ночью устьица открыты
- ◆ ночью открывают устьица и фиксируют углерод в «хранилищах» соединений
 - Органические кислоты: яблочная кислота, изоцитарная кислота
- ◆ днем закрывают устьица и выделяют CO₂ из «хранилищ» соединений в цикле Кальвина
 - увеличивая концентрацию CO₂ в клетках
 - суккуленты, некоторые кактусы, ананас

It's all in the timing!



CAM

Впервые обнаружен у суккулентов толстянковых: например, седумов

Использует пути C₄, но разделяет ассимиляцию CO₂ и цикл Кальвина между днем и ночью

CAM растения открывают свои устьица ночью. Это сохраняет H₂O. CO₂ ассимилируется в яблочную кислоту и хранится в высоких концентрациях в вакуолях клеток

В течение дня происходит рециркулирование яблочной кислоты и выделение CO₂ в цикле Кальвина.



C4 против CAM обзор

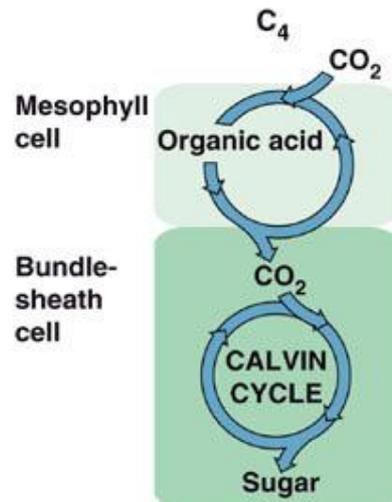
решает проблему газообмена CO₂ / O₂ и проблему потери H₂O



Sugarcane

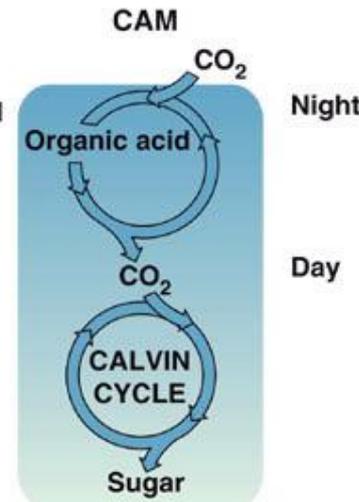


Pineapple



1 CO₂ incorporated into four-carbon organic acids (carbon fixation)

2 Organic acids release CO₂ to Calvin cycle



CAM plants

Отдельные 2 этапа фиксации C во времени в 2 разных время дня

C4 plants

отдельные 2 этапа фиксации анатомически в 2 разных клетках



| | C3 , большинство видов | C4 , например, сахарный тростник, кукуруза | СAM , например кактус |
|---|--|---|--|
| Структура листа | В клетках обкладки недостаток хлоропластов | Клетки обкладки имеют хлоропласты | Клетки мезофилла имеют большие вакуоли |
| Эффективность на свету | Может быть на свету или в тени | неэффективны в тени | Улавливание CO ₂ ночью |
| Типичные характеристики среды обитания | Относительно влажные места обитания | Засушливая или тропическая | Засушливая окружающая среда |
| Продуктивность | Умеренная | Высокая | Низкая |
| Оптимальная температура | 15-25°C | 30-40°C | 35°C |

Почему возникает проблема с C3 растениями?

We've all got baggage!

■ Возможно эволюционный багаж

- ◆ Рубиско эволюционировал в атмосфере с высоким содержанием CO₂
 - не было сильного конкуренции против активного сайта Рубиско, принимающего как CO₂, так и O₂

■ Сегодня это имеет значение

- ◆ 21% O₂ против 0.03% CO₂
- ◆ фотодыхание может отвести 50% углерода, зафиксированного циклом Кельвина в жаркий и сухой день

