

Рис. 7-1. У эукариотических организмов процесс фотосинтеза происходит в хлоропластах. Световые реакции осуществляются в тилакоидах, где обнаружены молекулы хлорофиллов и других пигментов. В хлоропластах тилакоиды упакованы в дископодобные стопки, называемые гранами. Серия реакций, с помощью которых энергия переносится к углеводосодержащим соединениям, происходит в строме, которая окружает тилакоиды

В предыдущей главе мы описали процесс расщепления углеводов, который поставляет энергию, необходимую для деятельности живых систем. Теперь мы опишем способ, с помощью которого энергия, поступающая от Солнца в виде света, поглощается и преобразуется в химическую энергию.

Процесс фотосинтеза — это основной путь, по которому практически вся энергия входит в нашу биосферу. Каждый год в процессе фотосинтеза на земном шаре образуется более 150 млрд. т сахара. Значение фотосинтеза, однако, не ограничивается производством этого продукта. Без притока энергии от Солнца, в основном преобразуемой в хлоропластах эукариотических клеток (рис. 7-1), жизнь на нашей планете, постепенно подчиняясь неумолимому второму закону термодинамики, вероятно, прекратилась бы навсегда.

### ОБЩИЙ ОБЗОР ФОТОСИНТЕЗА

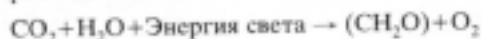
Значение фотосинтеза не осознавалось до сравнительно недавнего времени. Аристотель и другие ученые Греции, наблюдая, что жизненные процессы животных зависят от потребления пищи, полагали, что растения добывают свою «пищу» из почвы.

Немногом более 300 лет назад в одном из первых тщательно продуманных биологических экспериментов голландский врач Ян Баптист ван Гельмонт (1577—1644) представил первое доказательство того, что не одна почва кормит растение. Ван Гельмонт выращивал маленькое дерево ивы в глиняном горшке, добавляя в него только воду. Через пять лет масса ивы увеличилась на 74,4 кг, в то время как масса почвы уменьшилась только на 57 г. На основании этих данных ван Гельмонт сделал вывод о том, что все вещества растения образуются из воды, а не из почвы и воздуха!

В конце XVIII в. английский ученый Джозеф Пристли (1733—1804) сообщил, что он «случайно обнаружил метод исправления воздуха, который был испорчен горением свечей». 17 августа 1771 г. Пристли «поместил живую веточку мяты в закрытый сосуд, в котором сторела восковая свеча», а 27-го числа того же месяца обнаружил, что «другая свеча снова могла гореть в этом же сосуде». «Исправляющим началом, которым для этих целей пользуется природа, — полагал Пристли, — было растение». Он расширил свои наблюдения и скоро показал, что воздух, «исправляемый» растением, не был «совсем неподходящим для мыши». Опыты Пристли впервые позволили логически объяснить, почему воздух на Земле остается «чистым» и может поддерживать жизнь, несмотря на горение бесчисленных огней и дыхание множества животных. Приведем цитату из речи, которую он произнес, когда его награждали медалью за открытие: «Благодаря

этим открытиям мы уверены, что растения произрастают не напрасно, а очищают и облагораживают нашу атмосферу». Сегодня мы объяснили бы опыты Пристли, просто сказав, что растения поглощают углекислоту, образуемую при сжигании или в процессе дыхания животных, а животные в свою очередь вдыхают кислород, выделяемый растениями.

Позднее голландский врач Ян Ингенхауз (1730—1799) подтвердил работу Пристли и показал, что воздух «исправляется» только на солнечном свете и только зелеными частями растения. В 1796 г. Ингенхауз предположил, что углекислота разлагается при фотосинтезе с образованием углерода и кислорода, а кислород выделяется в виде газа. Впоследствии было обнаружено, что соотношение атомов углерода, водорода и кислорода в сахарах и крахмале таково, что один атом углерода приходится на одну молекулу воды ( $\text{CH}_2\text{O}$ ), на что и указывает слово «углеводы». Таким образом, в суммарном уравнении фотосинтеза

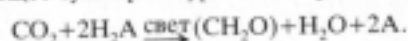


считалось общепринятым, что углеводы образуются из углерода и воды, а кислород выделяется из углекислоты. Эта вполне разумная гипотеза была широко признана, но, как позднее выяснилось, она была совершенно неверной.

Исследователем, который опроверг эту общепринятую теорию, был Корнелис ван Ниль из Станфордского университета, который, будучи еще студентом-дипломником, исследовал метаболизм различных фотосинтезирующих бактерий. Одна группа таких бактерий, а именно пурпурные серные бактерии, восстанавливает углерод до углеводов, но не выделяет кислород. Пурпурным серным бактериям для фотосинтеза необходим сероводород. В результате фотосинтеза внутри бактериальных клеток накапливаются частицы серы (рис. 7-2). Ван Ниль обнаружил, что для этих бактерий уравнение фотосинтеза может быть записано следующим образом:

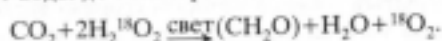


Этот факт не привлекал внимания исследователей до тех пор, пока ван Ниль не сделал смелого обобщения и не предложил следующее суммарное уравнение фотосинтеза:



В этом уравнении  $\text{H}_2\text{A}$  представляет собой либо воду, либо другое окисляемое вещество, например сероводород или свободный водород. У водорослей и зеленых растений  $\text{H}_2\text{A}$  — это вода (рис. 7-3). Короче говоря, ван Ниль предположил, что вода, а не углекислота разлагается при фотосинтезе.

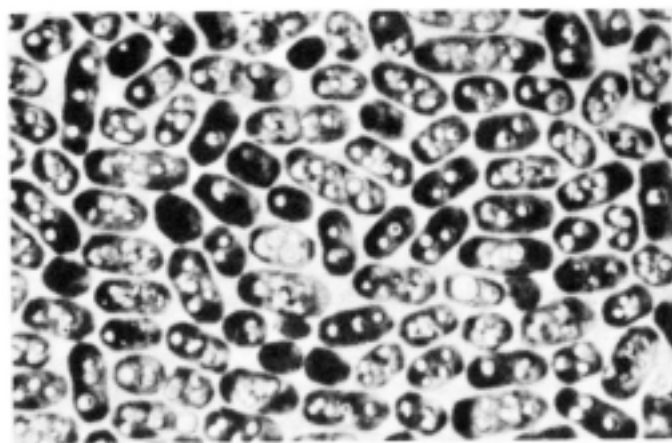
Эта блестящая идея, выдвинутая в 30-е годы, экспериментально была доказана позднее, когда исследователи, используя тяжелый изотоп кислорода ( $^{18}\text{O}_2$ ), проследили путь кислорода от воды до газообразного состояния:



Таким образом, для водорослей или зеленых растений, у которых вода служит донором электронов, суммарное уравнение фотосинтеза записывается следующим образом:



Около двухсот лет назад, как упоминалось выше, было обнаружено, что для процесса, называемого сейчас фотосинтезом, необходим свет. В настоящее время известно, что фотосинтез проходит в две стадии, но только одна из них — на свету. Доказательства двухстадийности процесса впервые были



25 мкм

Рис. 7-2. Пурпурная серобактерия. В этих клетках сероводород играет ту же роль, что и вода в процессе фотосинтеза у растений. Сероводород расщепляется, а выделяемая сера аккумулируется в виде глобул, видимых внутри клеток

получены в 1905 г. английским физиологом растений Ф. Ф. Блэкменом, который исследовал влияние освещенности и температуры на скорость фотосинтеза.

На основании экспериментов Блэкмен сделал следующие выводы: (1) Имеется одна группа светозависимых реакций, которые не зависят от температуры. Скорость этих реакций в диапазоне низких освещенностей могла возрастать с увеличением освещенности (рис. 7-4, А), но не с увеличением температуры (рис. 7-4, Б). (2) Имеется вторая группа реакций, зависимых от температуры, а не от света. Оказалось, что обе группы реакций необходимы для осуществления фотосинтеза. Увеличение скорости только одной группы реакций усиливает скорость всего процесса, но только до того момента, пока вторая группа реакций не начнет задерживать первую (т. е. становится лимитирующей). После этого необходимо ускорить вторую группу реакций, чтобы первые могли проходить без ограничений.

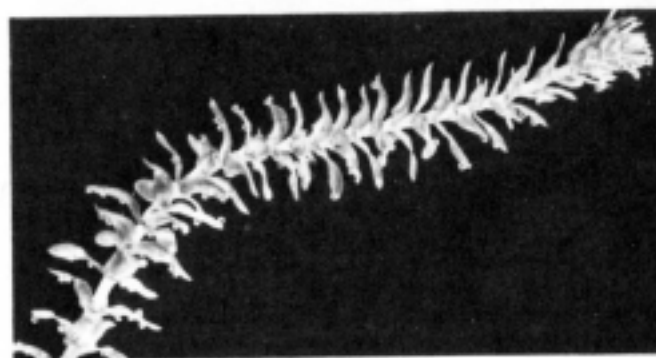


Рис. 7-3. На листьях элодеи под водой — пузырьки кислорода, одного из продуктов фотосинтеза. Ван Ниль первым высказал предположение, что кислород, выделяющийся при фотосинтезе, образуется в результате расщепления воды, а не распада двуокиси углерода

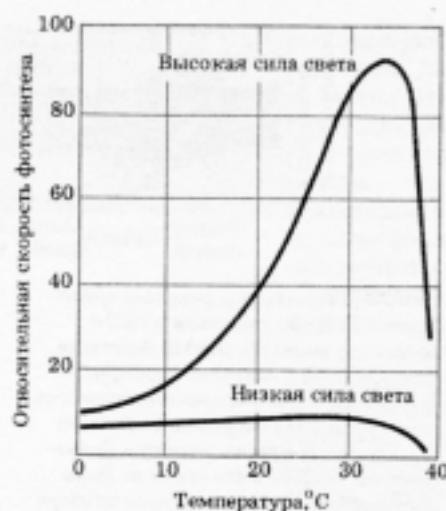
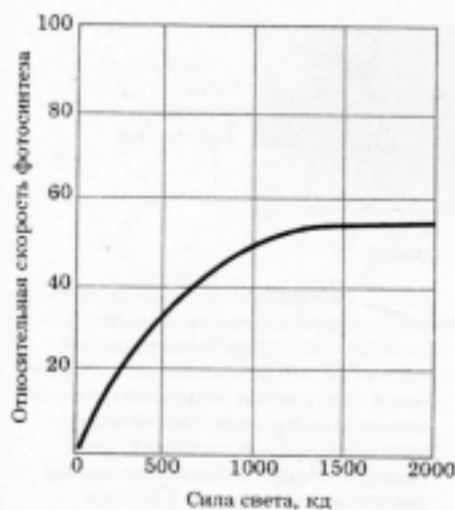


Рис. 7-4. А. При слабой освещенности ее увеличение ускоряет фотосинтез, но при высокой освещенности дальнейшее увеличение не дает эффекта. Кривая, представленная здесь, показывает, что существует другой фактор, который лимитирует скорость фотосинтеза в данном эксперименте. Обычно концентрация  $CO_2$  ограничивает фотосинтез. Б. При низкой интенсивности освещения увеличение температуры не повышает скорость фотосинтеза (нижняя кривая). При высокой интенсивности, однако, увеличение температуры оказывает значительный эффект (верхняя кривая). На основании этих данных Блэкмен сделал заключение, что фотосинтез представляет собой совокупность как светозависимых, так и независимых от света реакций

А Таким образом, было показано, что обе стадии светозависимы: и «световая», и «темновая». Важно помнить, что темновые реакции нормально проходят на свету и нуждаются в продуктах световой стадии. Выражение «темновые реакции» просто означает, что свет как таковой в них не участвует.

Скорость темновых реакций возрастает с увеличением температуры, но только до  $30^{\circ}C$ , и затем начинает падать. На основании этого факта предположили, что темновые реакции катализируются ферментами, поскольку скорость ферментативных реакций, таким образом, зависит от температуры. Впоследствии оказалось, что данный вывод был сделан правильно.

На первой стадии фотосинтеза (световые реакции) энергия света используется для образования АТФ (из АДФ) и высокоэнергетических переносчиков электронов. На второй стадии фотосинтеза (темновые реакции) энергетические продукты, образовавшиеся в световых реакциях, используются для восстановления  $CO_2$  до простого сахара (глюкозы). Таким образом, химическая энергия переносчиков запасается в удобной для транспорта и хранения форме; в то же время углеводы, образовавшиеся в световых реакциях, представляют собой структурные компоненты клетки. Превращение  $CO_2$  в органические соединения называют *фиксацией углерода*.

## СВЕТОВЫЕ РЕАКЦИИ

### Роль пигментов

Первый этап преобразования световой энергии в химическую — это поглощение света. *Пигмент* представляет собой соединение, которое поглощает видимый свет. Некоторые пигменты поглощают свет любой длины волны и поэтому кажутся черными. Другие — свет только определенной длины волны, а остальной пропускают или отражают. Хлорофилл — это пигмент, который обуславливает зеленый цвет листьев; он поглощает в основном фиолетовые и синие лучи, а также красный свет, при этом отражая зеленый (поэтому он и кажется зеленым).

*Спектр поглощения* хлорофилла представлен на рис. 7-5 (спектр поглощения характеризует долю энергии поглощенного света в зависимости от длины волны).

Доказательство того, что хлорофилл — это основной пигмент, участвующий в фотосинтезе, заключается в сходстве

его спектра поглощения со спектром действия фотосинтеза (рис. 7-6). *Спектр действия* определяет относительную эффективность различных длин волн света для таких светозависимых процессов, как фотосинтез, цветение, фототропизм (изгибание растения по направлению к свету). Сходство спектра поглощения пигмента и спектра действия процесса считается доказательством того, что именно данный пигмент обеспечивает осуществление этого процесса (рис. 7-7).

Когда пигменты поглощают свет и электроны поднимаются на более высокий энергетический уровень, дальнейшие события могут развиваться следующим образом: (1) энергия электрона рассеивается в виде тепла; (2) немедленно выделяется в виде световой энергии большей длины волны (это явление называют флуоресценцией, однако когда происходит испускание света с некоторой задержкой, то данное явление называют фосфоресценцией) или (3) энергия запасается в форме химических связей, что и происходит в процессе фотосинтеза.

Если выделить молекулы хлорофилла и осветить их, они флуоресцируют. Иными словами, молекулы пигмента поглощают световую энергию, поэтому электроны немедленно поднимаются на более высокий энергетический уровень, а затем спускаются на более низкий, при этом выделяя большую часть поглощенной энергии в виде света. Свет, поглощенный изолированными молекулами хлорофилла, не может преобразоваться в какую-либо другую форму энергии, полезную для живых систем. Хлорофилл способен преобразовать энергию света в химическую только в комплексе с определенными белками, находящимися в тилакоидах.

### Фотосинтетические пигменты

Пигменты, которые участвуют в процессе фотосинтеза, — это хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины.

Обнаружено несколько форм хлорофилла, которые различаются по молекулярной структуре. Хлорофилл *a* (рис. 7-8) характерен для всех фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий. Полагают, что это основной пигмент, участвующий в процессах фотосинтеза у данных организмов.

Сосудистые растения, мхи, зеленые и эвгленовые водоросли содержат и хлорофилл *b*. Это вспомогательный пигмент, который расширяет спектр поглощения света в процессе фотосинтеза.

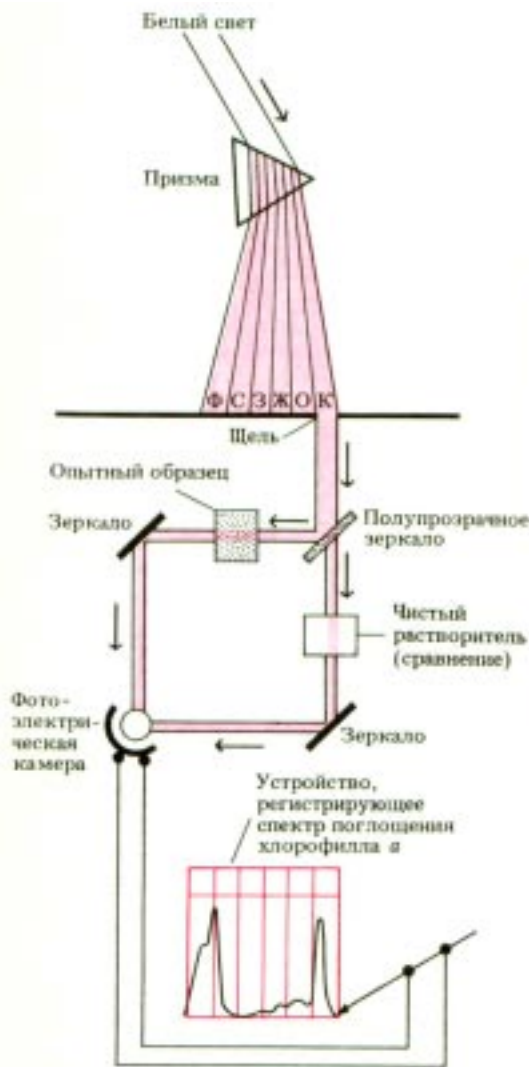


Рис. 7-5. Спектр поглощения хлорофилла а, измеренный на спектрофотометре. Луч света определенной длины волны направляется на исследуемый объект, и регистрируется процент света, поглощенного пигментом в опытном образце по сравнению с исходным, контрольным. При этом с помощью специального зеркала половина света отражается, а другая — пропускается. Фотоэлектрическая ячейка, соединенная с электронным устройством, регистрирует процент поглощения света любой длины волны

Когда молекула хлорофилла *b* поглощает свет, то возбужденный электрон передает свою энергию хлорофиллу *a*, который затем в процессе фотосинтеза преобразует ее в энергию химических связей. Поскольку хлорофилл *b* поглощает свет других длин волн, нежели хлорофилл *a*, то тем самым расширяется диапазон длин волн, которые могут использоваться для фотосинтеза (рис. 7-7). Содержание хлоро-



Рис. 7-6. Результаты опытов, проведенных Т. В. Энгельманом в 1882 г., позволили выявить спектр действия фотосинтеза у нитчатой водоросли. Энгельман, как и современные исследователи, определял скорость выделения  $O_2$ , чтобы измерить скорость фотосинтеза. Однако в то время не было достаточно чувствительного прибора для определения кислорода. В качестве индикатора концентрации кислорода он выбрал бактерии, которые нуждаются в нем. Ученый заменил в световом микроскопе зеркало и диафрагму, используемые для освещения объекта, на «микроспектральный аппарат», который дает тонкие лучи света различной длины волны. Затем Энгельман поместил аппарат под микроскоп над сте-

плом с препаратом. Нитчатую водоросль он расположил параллельно спектру. Бактерии, нуждающиеся в кислороде, концентрировались в основном в том участке тела водоросли, на который падал свет, соответствующий красной и фиолетовой зонам спектра. Можно видеть, что спектр действия фотосинтеза в опытах Энгельмана соответствует спектру поглощения хлорофилла (см. рис. 7-5). Ученый сделал заключение, что фотосинтез зависит от света, поглощаемого хлорофиллом. Это прекрасный пример эксперимента, который ученые называют «элегантным», поскольку он был не только блестящим, но и просто выполнен и дал окончательный ответ на интересующий исследователя вопрос

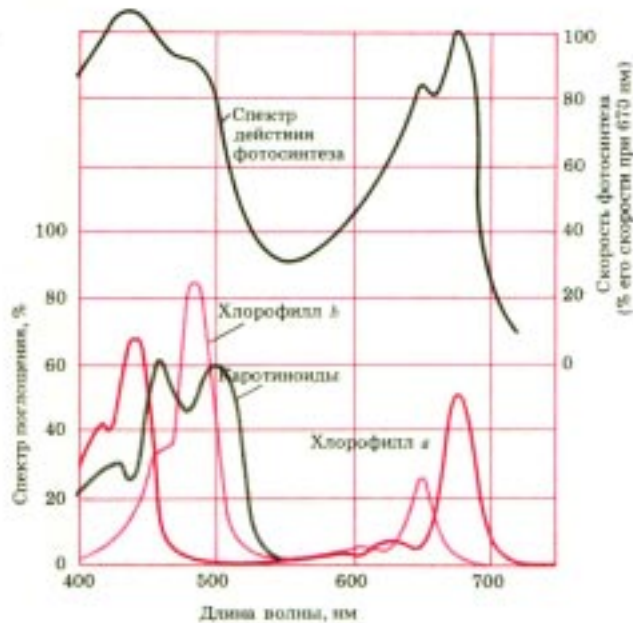


Рис. 7-7. Верхняя кривая показывает спектр действия фотосинтеза, а нижние кривые — спектры поглощения в хлоропласте хлорофиллов а и b и каротиноидов. Совпадение спектров свиде-

тельствует о том, что свет, поглощаемый хлорофиллами а и b и каротиноидами, используется при фотосинтезе

филла *b* в листьях зеленых растений составляет в целом 1/4 общего количества хлорофилла.

У некоторых групп водорослей, в основном бурых и диатомовых, вместо хлорофилла *b* функционирует хлорофилл *c*. Фотосинтезирующие бактерии (не цианобактерии) не могут использовать электроны воды и поэтому не выделяют кислород. Они содержат либо бактериохлорофилл (пурпур-

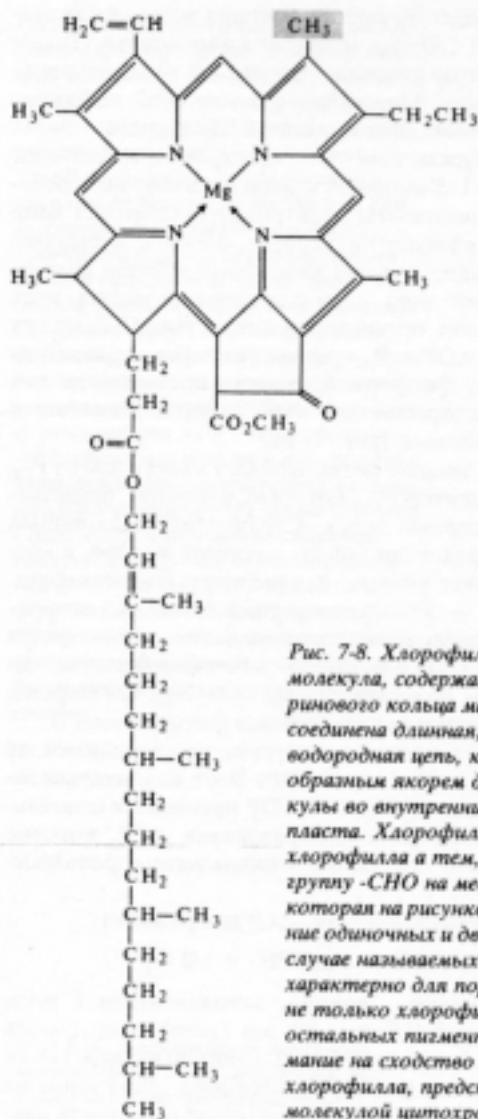


Рис. 7-8. Хлорофилл а — это большая молекула, содержащая в центре порфиринового кольца магний. К кольцу присоединена длинная, нерастворимая углеводородная цепь, которая служит своеобразным якорем для закрепления молекулы во внутренних мембранах хлоропласта. Хлорофилл в отличается от хлорофилла а тем, что содержит группу  $-CHO$  на месте группы  $-CH_3$ , которая на рисунке окрашена. Чередование одиночных и двойных связей (в этом случае называемых сопряженными) характерно для порфиринового кольца не только хлорофиллов, но и всех остальных пигментов. Обратите внимание на сходство между молекулой хлорофилла, представленной здесь, и молекулой цитохрома (рис. 6-9)

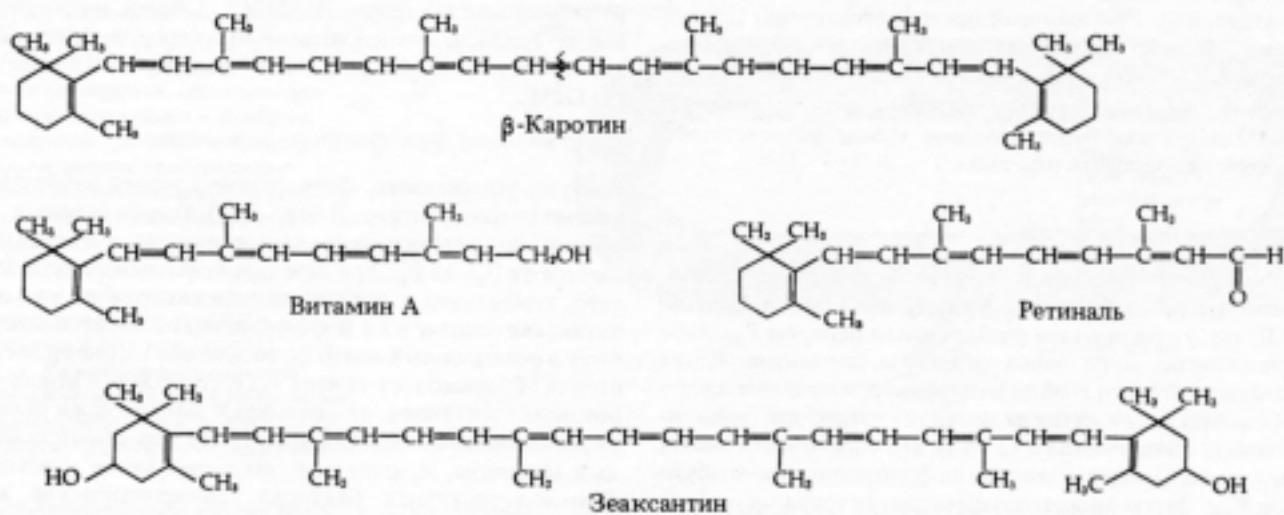


Рис. 7-9. Группа родственных каротиноидов. Расщепление молекулы бета-каротина в указанном участке приводит к образованию двух молекул вита-

мина А. Окисление витамина А дает ретиналь — пигмент, участвующий в зрении. У каротиноидов сопряженные

связи расположены в углеводных цепях. Зеаксантин — пигмент, обуславливающий желтую окраску зерен кукурузы

ные бактерии), либо хлоробиум-хлорофилл (зеленые серные бактерии). Хлорофиллы b и c, а также фотосинтетические пигменты бактерий — это химические вариации основной структуры, показанной на рис. 7-8.

В преобразовании энергии участвуют и другие типы пигментов — каротиноиды и фикобилины. Энергия, поглощенная вспомогательными пигментами, должна быть перенесена на хлорофилл а; заменить его в процессе фотосинтеза данные пигменты не могут.

Каротиноиды — это красные, оранжевые или желтые жирорастворимые пигменты, обнаруженные в хлоропластах и у цианобактерий. Подобно хлорофиллам, каротиноиды хлоропластов погружены в тилакоидные мембраны. В хлоропластах обычно присутствуют две группы каротиноидов — каротины и ксантофиллы (последние в отличие от каротинов содержат кислород). Бета-каротин, обнаруженный в растениях, служит основным источником витамина А, необходимого человеку и животным (рис. 7-9). В зеленых листьях каротиноиды маскируются большим количеством хлорофилла.

Фикобилины характерны для цианобактерий и хлоропластов красных водорослей. В отличие от каротиноидов фикобилины растворяются в воде.

### Фотосистемы

В хлоропластах (рис. 7-1) хлорофилл и другие пигменты, погруженные в тилакоиды, собраны в функциональные единицы, называемые фотосистемами (рис. 7-10). Каждая фотосистема содержит около 250—400 молекул пигментов.

Все пигменты фотосистемы могут поглощать фотоны (частицы световой энергии, см. приложение 1 к этой главе), но только одна молекула хлорофилла данной фотосистемы может использовать поглощенную энергию в фотохимических реакциях. Эта молекула хлорофилла называется реакционным центром фотосистемы, а другие молекулы пигментов называются антенными, поскольку они, подобно антеннам, собирают свет.

Световая энергия, поглощенная молекулой пигмента, переносится на другую молекулу, пока не достигнет реак-



0,2 мкм

Рис. 7-10. Внутренняя поверхность тилакоида; препарат получен методом замораживания-скальвания. Полагают, что частицы, погруженные в мембраны, представляют собой структурные единицы фотосистем, участвующие в световых реакциях

ционного центра, где локализована специальная молекула хлорофилла *a*. Когда эта молекула поглощает световую энергию, электроны поднимаются на более высокий энергетический уровень и переносятся на молекулу акцептора, вызывая поток электронов. Таким образом, молекула хлорофилла окисляется и становится положительно заряженной.

Имеются доказательства существования двух типов фотосистем. В фотосистеме I реакционный центр образован специфической молекулой хлорофилла *a* и обозначается как  $P_{700}$  ( $P$  означает пигмент, от англ. pigment; 700 — оптимум поглощения, нм). Реакционный центр фотосистемы II тоже образован специфической молекулой хлорофилла *a* и обозначается  $P_{680}$  (оптимум поглощения — при 680 нм).

В целом обе фотосистемы работают синхронно и непрерывно. Однако, как будет показано ниже, фотосистема I может функционировать отдельно.

#### Модель световых реакций

Рис. 7-11 иллюстрирует совместную работу двух фотосистем. Согласно данной модели, энергия света входит в фотосистему II, где утилизируется реакционным центром  $P_{680}$  либо непосредственно, либо через молекулы пигментов. Когда  $P_{680}$  возбуждается, его возбужденные энергизованные электроны (парами) переносятся на молекулу акцептора (возможно, хинона), обозначаемого  $Q$  из-за его способности гасить (от англ. quench) потерю энергии на флуоресценцию возбужденного  $P_{680}$ . Затем происходит реакция, которая на сегодня недостаточно хорошо изучена. Молекула  $P_{680}$ , потерявшая свои электроны, может заменить их электронами молекулы воды. Когда электроны воды идут к  $P_{680}$ , молекула воды диссоциирует на протоны и кислород. Это светозависимое окис-

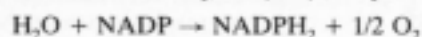
лительное расщепление молекул воды называют *фотолизом*. Ферменты, осуществляющие фотолиз воды, локализованы на внутренней стороне мембраны тилакоидов. Таким образом, фотолиз воды участвует в создании градиента протонов через мембрану. Марганец — важнейший кофактор ферментов, обеспечивающих выделение кислорода.

Электроны «спускаются» по электронотранспортной цепи к фотосистеме I. Компоненты этой цепи световых реакций напоминают компоненты электронотранспортной цепи дыхания; в ее состав входят цитохромы, белки, содержащие железо и серу, хиноны, а также хлорофилл и белок пластоцианин, содержащий медь. Электронотранспортная цепь между фотосистемами организована так, что АТФ может образовываться из АДФ и  $P_i$ , причем этот процесс аналогичен окислительному фосфорилированию, происходящему в митохондриях. В хлоропластах этот процесс называется *фотофосфорилированием* (рис. 7-12).

В фотосистеме I энергия света передает электроны от  $P_{700}$  на электронный акцептор  $P_{430}$ , который, вероятно, представляет собой железосерный белок. Следующий электронный переносчик — ферредоксин («фер» означает железо, а «редоксин» подчеркивает участие в окислительно-восстановительных реакциях) — это железосерный белок, но отличающийся от  $P_{430}$ . Ферредоксин затем передает свои электроны на кофермент NADP, который восстанавливается до  $NADPH_2$ ; при этом окисляется молекула  $P_{700}$ . Электроны молекулы  $P_{700}$  замещаются электронами фотосистемы II.

Таким образом, на свету электроны перемещаются от воды к фотосистемам II и I и NADP. Этот односторонний поток электронов от воды к NADP называется *нециклическим потоком электронов*; образование АТФ, которое при этом происходит, называется *нециклическим фотофосфорилированием*.

Изменение свободной энергии ( $\Delta G$ ) для реакции



составляет 51 ккал/моль. Энергия, эквивалентная 1 моль фотонов света с длиной волны 700 нм (эквивалент 1 моль фотонов называется эйнштейном, Э), равна 40 ккал/Э. Необходимо четыре фотона для переброски двух электронов на уровень  $NADPH_2$ , т. е. 160 ккал. Примерно одна треть энергии запасается в форме  $NADPH_2$ . Общай энергетический выход нециклического потока электронов (идет 12 пар электронов от  $H_2O$  до NADP) составляет 12 АТФ и 12  $NADPH_2$ .

#### Циклическое фотофосфорилирование

Как уже упоминалось, фотосистема I может работать независимо от фотосистемы II (рис. 7-13). В этом процессе, называемом *циклическим потоком электронов*, электроны передаются от  $P_{700}$  на  $P_{430}$  при освещении фотосистемы I. Вместо того чтобы идти к NADP, электроны идут по «запасному пути», связанному с I и II фотосистемами, и затем возвращаются в реакционный центр фотосистемы I. При этом образуется АТФ; поскольку синтез АТФ сопряжен с циклическим потоком электронов, его называют *циклическим фотофосфорилированием*. Предполагают, что это самый примитивный механизм, и, очевидно, он имеет место у некоторых фотосинтезирующих бактерий. Эукариотические клетки тоже способны синтезировать АТФ при циклическом переносе электронов. Однако при этом не происходит разложения  $H_2O$ , выделения  $O_2$  и образования  $NADPH_2$ .

Полагают, что циклический транспорт электронов и

Рис. 7-11. Нециклический поток электронов и фотофосфорилирование. Эта зигзагообразная схема (Z-схема) показывает путь потока электронов от воды (внизу слева) к NADP (вверху справа) и энергетические взаимоотношения. Чтобы поднять энергию электронов от воды до уровня, необходимого для восстановления NADP до NADPH<sub>2</sub>, электроны должны высвободиться дважды (коричневые линии) под действием фотонов света, поглощаемого фотосистемами I и II. После этого высокоэнергетические потоки электронов спускаются по путям, указанным черными стрелками. Процесс фотофосфорилирования ADP с образованием ATP сопряжен с потоком электронов в электроотранспортной цепи, связывающей фотосистему II с фотосистемой I (рис. 7-12). Ферредоксин является донором электронов для восстановления NADP до NADPH<sub>2</sub>. Кроме того, ферредоксин выполняет и другие функции в хлоропласте: он отдает свои электроны ферментам, участвующим в биосинтезе аминокислот и жирных кислот

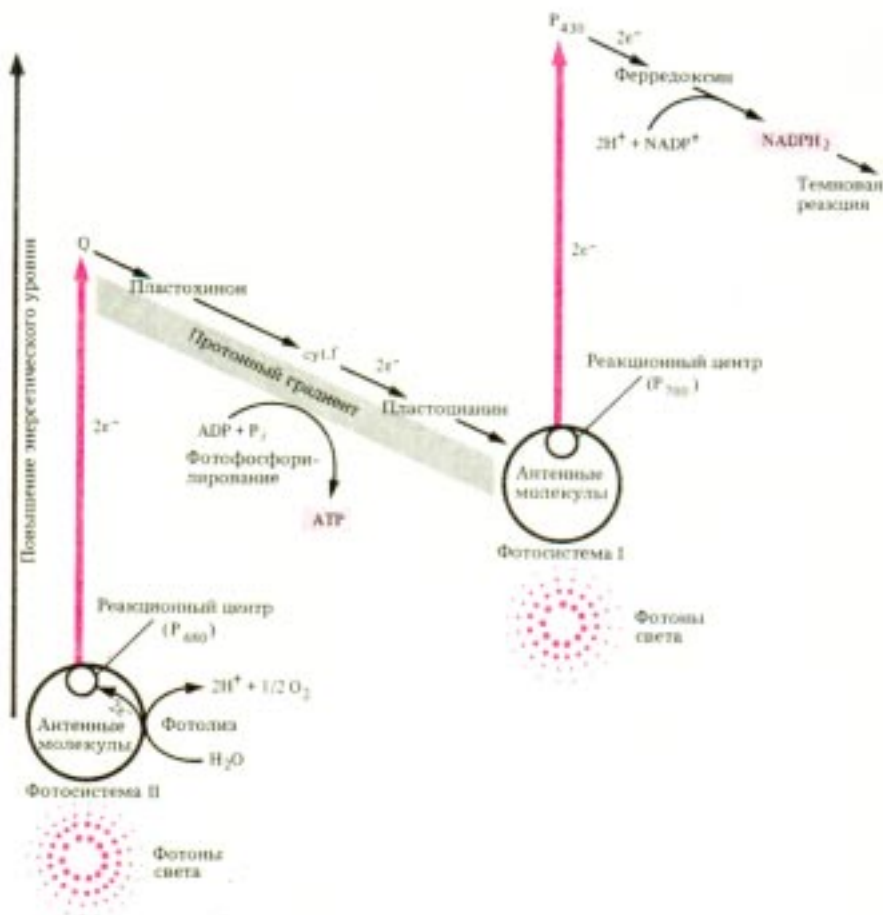
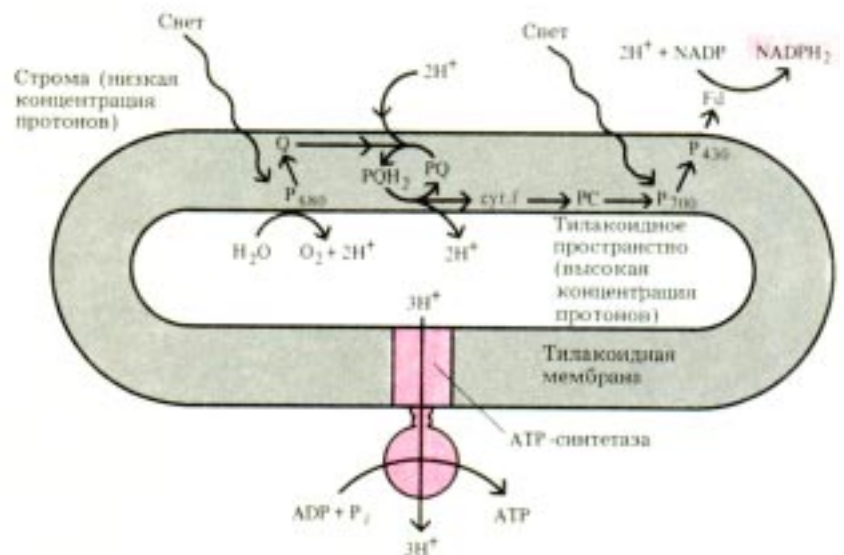


Рис. 7-12. Иллюстрация гипотезы хемосмотического сопряжения как механизма фотофосфорилирования. Согласно гипотезе, протоны «накачиваются» через тилакоидную мембрану из стромы (внешняя среда) внутрь (тилакоидное пространство) с помощью переносчиков электронов, определенным образом расположенных в мембране. Концентрация протонов в тилакоидном пространстве увеличивается частично за счет расщепления воды, частично в результате окисления пластохинона (PQ) на внутренней стороне мембраны. Когда протоны идут обратно по градиенту из тилакоидного пространства в строму, ADP фосфорилируется до ATP с помощью ATP-синтазы. На каждые три протона, которые проходят через ATP-синтазу, синтезируется одна молекула ATP. PC — пластоцианин; Fd — ферредоксин



## ТЕМНОВЫЕ РЕАКЦИИ

На второй стадии фотосинтеза химическая энергия, запасенная в световых реакциях, используется для восстановления углерода. Углерод, доступный для фотосинтезирующих кле-

фотофосфорилирование происходит в том случае, когда клетка с избытком снабжается восстановителем в форме NADPH<sub>2</sub>, но при этом требуется дополнительный ATP для других метаболических реакций.

Рис. 7-13. Циклическое фотофосфорилирование происходит только в фотосистеме I; ATP образуется из ADP так же, как показано на рис. 7-12, но кислород при этом не выделяется и NADP не восстанавливается

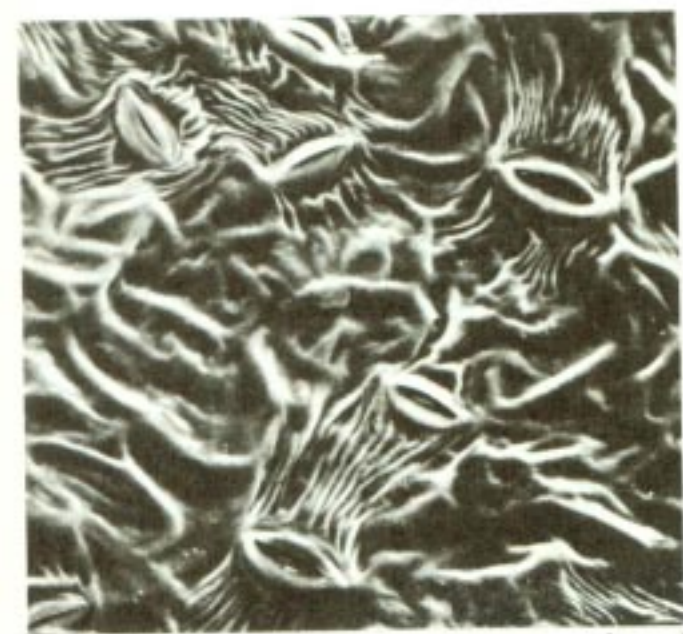
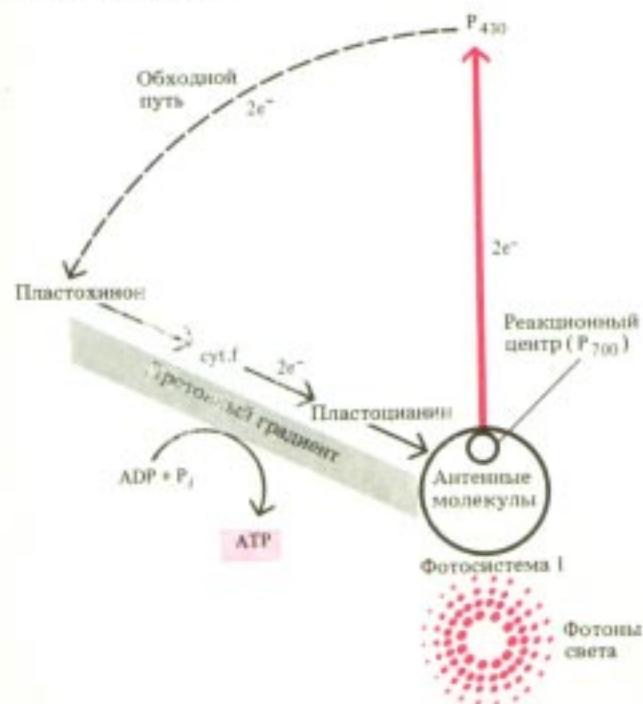


Рис. 7-14. Микрофотография (сканирующий электронный микроскоп) устьиц на нижней поверхности листа тополя (*Populus*). Углекислота поступает к фотосинтезирующим клеткам через устьица

ток, поставляется в виде двуокиси углерода. Обнаружено, что водоросли и цианобактерии усваивают двуокись углерода, растворенную в воде. У большинства растений  $\text{CO}_2$  поступает к фотосинтезирующим клеткам через специальные отверстия, называемые устьицами, которые находятся в листьях и зеленых стеблях (рис. 7-14).

### Цикл Кальвина: $\text{C}_3$ -путь

Восстановление углерода происходит в строме хлоропласта в цикле реакций, которые известны как цикл Кальвина (названного в честь Мелвина Кальвина, который получил Нобелевскую премию за его открытие). Цикл Кальвина аналогичен циклу Кребса, поскольку в конце цикла происходит регенерация исходного соединения.

Исходное (или конечное) соединение цикла Кальвина — пятиуглеродный сахар с двумя фосфатными группами — рибулозо-1,5-бисфосфат (РБФ). Процесс начинается, когда двуокись углерода входит в цикл и фиксируется на РБФ. Образованное при этом соединение затем расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицерата (рис. 7-15). (Каждая молекула 3-фосфоглицерата состоит из трех атомов углерода, отсюда другое название цикла Кальвина —  $\text{C}_3$ -путь.)

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза — фермент, катализирующий эти ключевые реакции, — самый распространенный в хлоропласте; его содержание составляет 15% от общего количества белка хлоропласта. (Говорят, что это самый распространенный белок в мире, можете вы сказать почему?) Данный фермент локализован на поверхности тилакоидных мембран.

Полный цикл представлен на рис. 7-16. Как и в цикле Кребса, отдельные реакции катализируются специфическим ферментом. В течение каждого оборота цикла одна молекула  $\text{CO}_2$  восстанавливается, а молекула РБФ — регенериру-

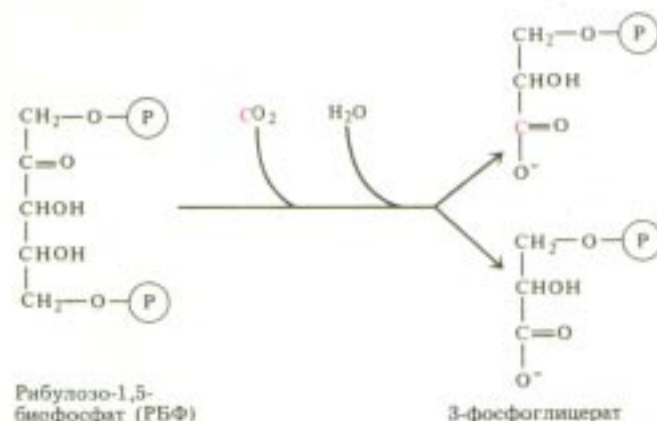
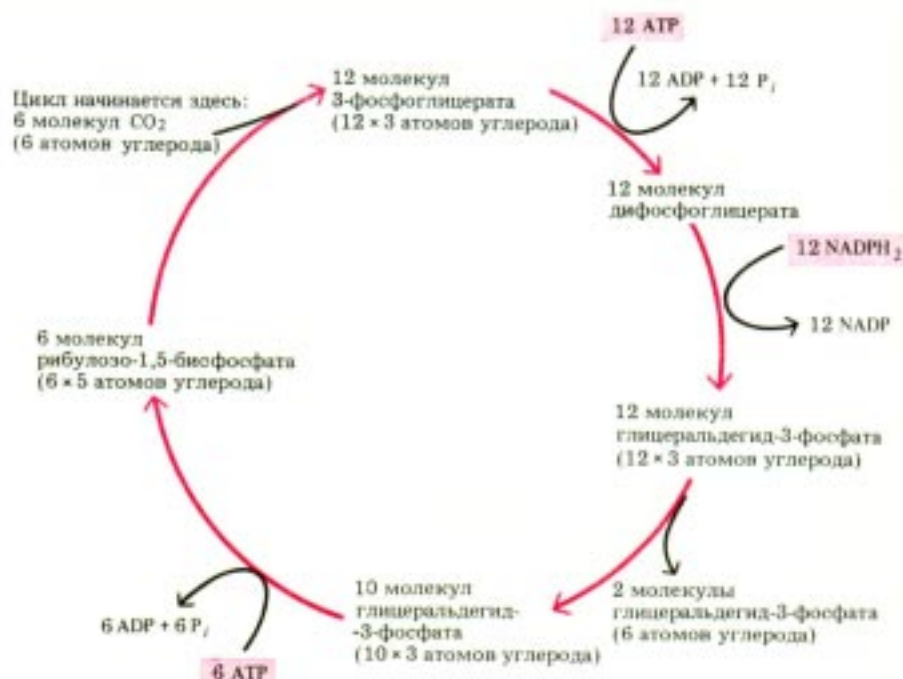


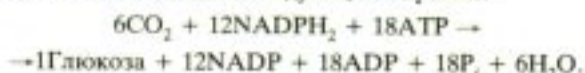
Рис. 7-15. Кальвин и его сотрудники проводили кратковременное освещение фотосинтезирующих водорослей в атмосфере радиоактивного углекислого газа ( $^{14}\text{CO}_2$ ). Они обнаружили, что радиоактивный углерод сначала включается в рибулозо-1,5-бисфосфат, который после этого немедленно расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицерата. Радиоактивный углерод (он обозначен другим цветом) обнаруживается затем в одной из двух образовавшихся молекул. С данной реакции и начинается цикл Кальвина



Рис. 7-16. Общий итог цикла Кальвина. При каждом обороте в цикл входит одна молекула углекислоты. Здесь показан результат шести оборотов (для синтеза двух молекул глицеральдегид-3-фосфата необходимо шесть молекул  $\text{CO}_2$ ). Шесть молекул рибулозо-1,5-бисфосфата, пятиуглеродного соединения, реагируют с шестью молекулами  $\text{CO}_2$ , образуя таким образом двенадцать молекул 3-фосфоглицерата, трехуглеродного соединения, которые затем превращаются в двенадцать молекул глицеральдегид-3-фосфата. Десять из них перераспределяются с образовавшимся шести пятиуглеродных молекул рибулозо-1,5-бисфосфата. Оставшиеся две молекулы глицеральдегид-3-фосфата представляют собой «чистый доход» цикла Кальвина. Энергия, обеспечивающая цикл Кальвина, поставляется в форме  $\text{ATP}$  и  $\text{NADPH}_2$ , образовавшихся в световых реакциях



ется. Шесть оборотов цикла с поглощением шести атомов углерода необходимо совершить, чтобы образовался шестиуглеродный сахар — глюкоза. Суммарное уравнение синтеза глюкозы можно записать следующим образом:



Промежуточный продукт цикла — глицеральдегид-3-фосфат. Это же соединение образуется в процессе гликолиза при расщеплении фруктозо-1,6-бисфосфата. В аналогичных, но обратных реакциях идет синтез глюкозы из глицеральдегид-3-фосфата с использованием энергии фосфатных связей.

### $\text{C}_4$ -путь фотосинтеза

Цикл Кальвина — не единственный путь фиксации углерода в темновых реакциях. У некоторых растений первый продукт фиксации — не трехуглеродная молекула 3-фосфоглицерата, как в цикле Кальвина, а четырехуглеродное соединение — оксалоацетат (который образуется и в цикле Кребса). Растения, которые осуществляют этот путь, называются  $\text{C}_4$ -растениями в отличие от  $\text{C}_3$ -растений, где функционирует только цикл Кальвина. ( $\text{C}_4$ -путь называют также циклом Хэтча — Слэка в честь австралийских физиологов растений, которые сыграли решающую роль в его открытии.)

Оксалоацетат образуется, когда  $\text{CO}_2$  фиксируется на фос-

фоенолпирувате. Эта реакция катализируется ферментом фосфоенолпируваткарбоксилазой (рис. 7-17). Оксалоацетат затем восстанавливается до малата или превращается с добавлением аминогруппы в аспартат. Эти реакции происходят в клетках мезофилла. Следующий этап паразителем: малат (или аспартат — в зависимости от вида растения) перемещается из клеток мезофилла в клетки обкладок сосудистых пучков листа, где декарбоксилируется с образованием  $\text{CO}_2$  и пирувата.  $\text{CO}_2$  затем вступает в цикл Кальвина, реагирует с РБФ с образованием фосфоглицерата и других промежуточных соединений цикла, в то время как пируват возвращается в клетки мезофилла, где реагирует с  $\text{ATP}$ , образуя фосфоенолпируват (рис. 7-18). Таким образом, анатомия растения способствует пространственному разделению  $\text{C}_4$ -пути и цикла Кальвина в листьях  $\text{C}_4$ -растений.

Два первичных карбоксилирующих фермента используют различные формы  $\text{CO}_2$  в качестве субстрата. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза использует  $\text{CO}_2$ , который присутствует в клетке в концентрации около 15—20 мкМ в равновесии с воздухом. В то же время фосфоенолпируваткарбоксилаза использует гидратированную форму двуокиси углерода —  $\text{HCO}_3^-$ . При pH 8,0  $\text{HCO}_3^-$  обнаруживается в клетке в концентрации 15—20 мкМ в равновесии с воздушной фазой. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза найдена в хлоропластах, в то время как фосфоенолпируваткарбоксилаза находится в основном веществе цитоплазмы.

Рис. 7-17. Фиксация углекислоты по  $\text{C}_4$ -пути. Углекислота взаимодействует с фосфоенолпируватом при участии фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы. Образующийся в этой реакции оксалоацетат либо восстанавливается до малата, либо превращается в аспартат в реакции аминирования (добавления  $\text{NH}_2$ -группы). Эти этапы будут рассмотрены дальше вместе с процессом выделения  $\text{CO}_2$ , вступающего в цикл Кальвина

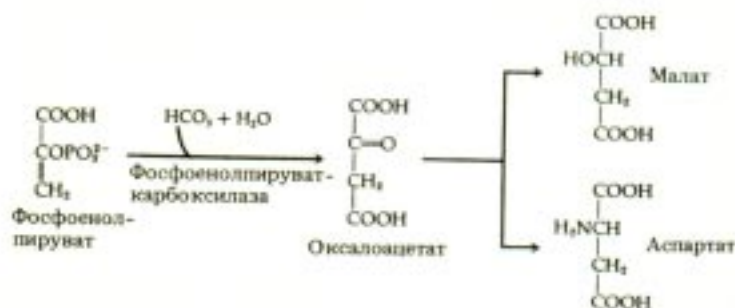
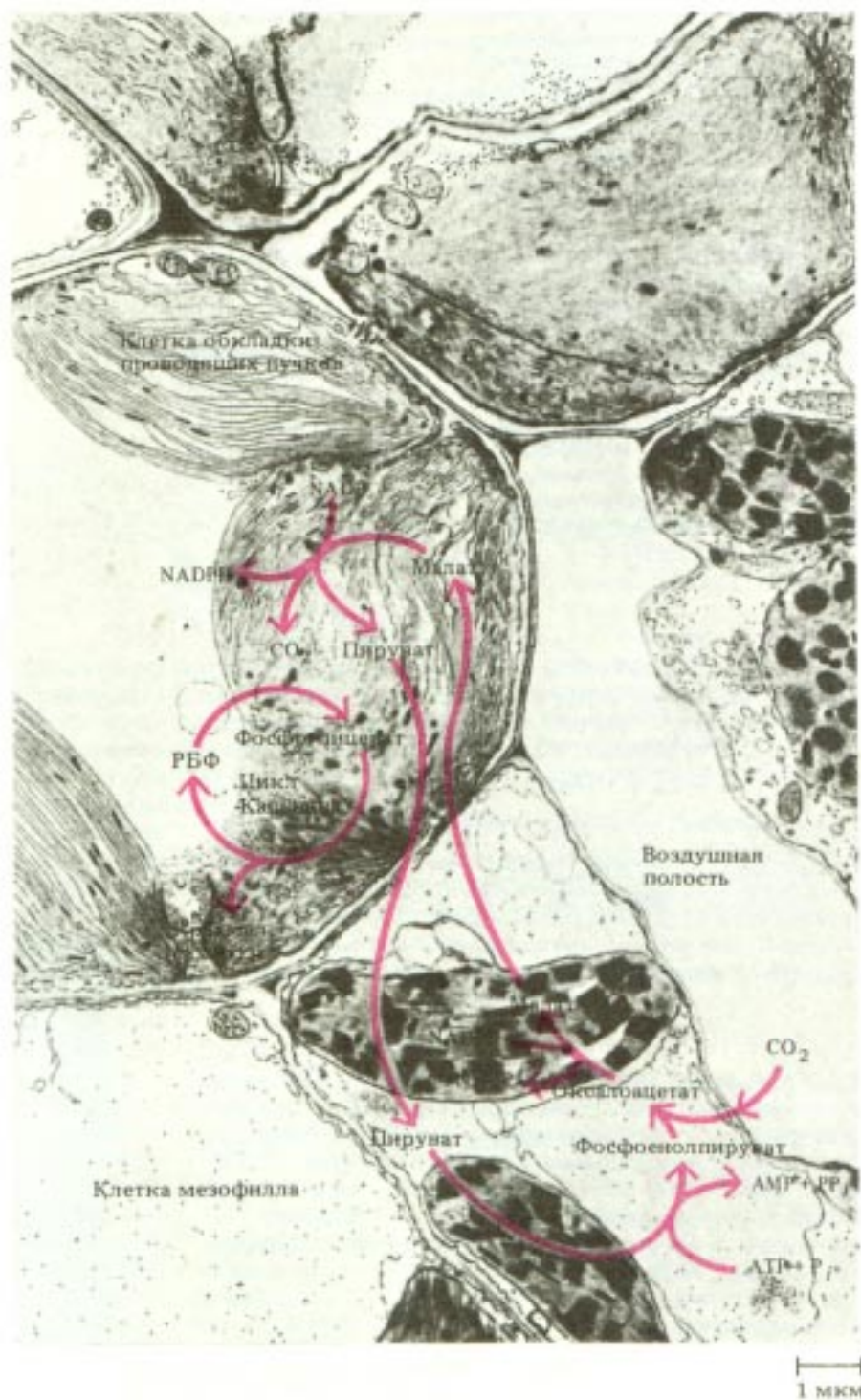


Рис. 7-18. Путь фиксации углерода у  $C_4$ -растений.  $CO_2$  на начальном этапе фиксируется в клетках мезофилла с образованием оксалоацетата, который быстро превращается в малат. Затем малат транспортируется в клетки обкладки, где выделяется  $CO_2$ . Выделяемый  $CO_2$  утилизируется в цикле Кальвина; при этом образуются крахмал и сахара. Пируват возвращается в клетку мезофилла для регенерации фосфоенолпирувата. Здесь показан лист одного из  $C_4$ -растений, а именно кукурузы (*Zea mays*)



Обычно листья  $C_4$ -растений характеризуются особым расположением клеток мезофилла вокруг слоя больших клеток обкладок, поэтому вместе они образуют два концентрических слоя вокруг сосудистого пучка (рис. 7-19). Эта кольцеобразная организация клеток получила название крапцанатомия (Kranz — по-немецки «венчик»).

У некоторых  $C_4$ -растений хлоропласты клеток мезофилла имеют хорошо развитые граны, в то время как в клетках обкладки граны развиты слабо или отсутствуют совсем (рис. 7-18). Кроме того, в хлоропластах клеток обкладки во

время фотосинтеза, как правило, образуются более крупные и многочисленные зерна крахмала, чем в хлоропластах мезофилла.

#### Эффективность $C_4$ -растений

Фиксация  $CO_2$  у  $C_4$ -растений требует более высоких энергетических затрат, чем у  $C_3$ -растений. В  $C_4$ -пути на каждую ассимилированную молекулу  $CO_2$  должна образоваться молекула фосфоенолпирувата; при этом тратятся две высо-

Рис. 7-19. Поперечный срез участка листа кукурузы (*Zea mays*). Как у типичного  $C_4$ -растения, сосудистые пучки окружены крупными, содержащими хлоропласты клетками обкладки, которые в свою очередь окружены слоем клеток мезофилла.  $C_4$ -путь осуществляется в клетках мезофилла, а цикл Кальвина — в клетках обкладки



коэнергетические фосфатные группы АТФ.  $C_4$ -растениям нужно затратить пять молекул АТФ на фиксацию одной молекулы  $CO_2$ , а  $C_3$ -растениям — только три молекулы АТФ.

Может возникнуть вопрос, почему у  $C_4$ -растений в процессе эволюции возник такой сложный и энергетически дорогой способ обеспечения цикла Кальвина углекислотой. Это станет ясно, если уточнить, что фотосинтез у  $C_3$ -растений всегда сопровождается фотодыханием — процессом, в ходе которого на свету потребляется кислород и выделяется  $CO_2$  (рис. 7-20). Фотодыхание — это расточительный процесс. По сравнению с митохондриальным дыханием фотодыхание не сопровождается окислительным фосфорилированием и не дает АТФ. Более того, фотодыхание отвлекает восстановитель, образуемый в световой стадии, от биосинтеза глюкозы на восстановление кислорода. При нормальных атмосферных условиях до 50% углерода, ассимилированного при фотосинтезе у  $C_3$ -растений, может реокисляться до  $CO_2$  в процессе фотодыхания. Таким образом, столь активное фотодыхание у  $C_3$ -растений ограничивает в значительной степени их эффективность, а у  $C_4$ -растений оно практически отсутствует.

Основной субстрат, окисляемый при фотодыхании у  $C_3$ -растений, — это гликолевая кислота. Она окисляется в пероксисомах фотосинтезирующих клеток и образуется при окислительном расщеплении рибулозобисфосфата с помощью рибулозобисфосфаткарбоксилазы — основного фермента, превращающего  $CO_2$  в фосфоглицерат. Как это происходит?

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза может способствовать взаимодействию РБФ либо с  $CO_2$ , либо с  $O_2$ . Когда концентрация  $CO_2$  высокая, а кислорода — относительно низкая, то рибулозобисфосфаткарбоксилаза фиксирует  $CO_2$  на РБФ с образованием фосфоглицерата. В случае низкой концентрации  $CO_2$  и относительно высокой концентрации  $O_2$  фермент проявляет оксигеназную активность и «сажает»  $O_2$  на РБФ; при этом образуется фосфогликолевая кислота и фосфоглицерат вместо двух молекул фосфоглицерата, образуемых в норме при карбоксилировании. Фосфогликолевая кислота затем превращается в гликолевую кислоту — субстрат фотодыхания.

Высокая концентрация  $CO_2$  и низкая  $O_2$  ограничивают фотодыхание. Соответственно  $C_4$ -растения имеют значительное преимущество перед  $C_3$ -растениями, поскольку  $CO_2$ ,

фиксируемый в  $C_4$ -пути, перекачивается активно из клеток мезофилла в клетки обкладки, тем самым поддерживая высокое отношение  $CO_2/O_2$  в участках, где сосредоточена активность рибулозобисфосфаткарбоксилазы. Это благоприятствует реакции карбоксилирования. Кроме того, цикл Кальвина и фотодыхание проходят во внутреннем слое клеток обкладок проводящих пучков, и  $CO_2$ , выделяемый при фотодыхании, может быть рефиксирован в наружном слое клеток мезофилла в  $C_4$ -пути, который здесь осуществляется. Таким образом,  $CO_2$ , образующийся при фотодыхании, не выходит из листа. Более того,  $C_4$ -растения по сравнению с  $C_3$ -растениями лучше утилизируют внешний  $CO_2$ ; это обусловлено тем, что фосфоенолипируваткарбоксилаза не ингибируется  $O_2$ . В результате скорость нетто-фотосинтеза у  $C_4$ -трав, таких, как кукуруза (*Zea mays*), сахарный тростник (*Saccharum officinale*), сорго (*Sorghum vulgare*), может быть в 2—3 раза выше, чем у  $C_3$ -трав, таких, как пшеница (*Triticum aestivum*), рожь (*Secale cereale*), овес (*Avena sativa*) и рис (*Oryza sativa*).

$C_4$ -растения появились в процессе эволюции преимуще-

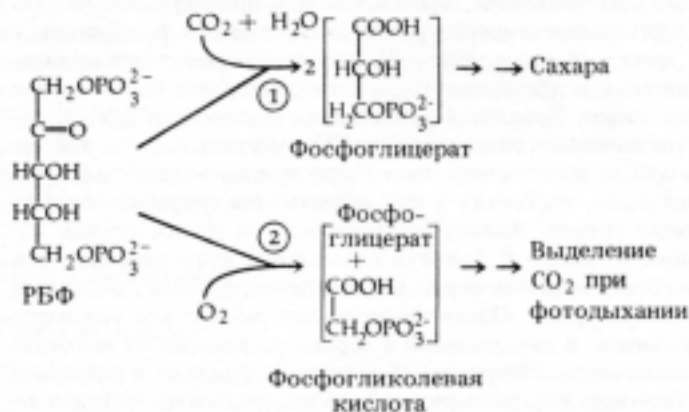


Рис. 7-20. Реакции, катализируемые рибулозобисфосфаткарбоксилазой. Для реакции 1 благоприятны высокая концентрация  $CO_2$  и низкая концентрация кислорода. Реакция 2 обычно протекает при низкой концентрации  $CO_2$  и высокой концентрации кислорода (нормальные условия атмосферного воздуха)



Рис. 7-21. Цифры указывают процент травянистых видов, фиксирующих  $CO_2$  по  $C_4$ -пути, в 32 пунктах Северной Америки. Самый высокий процент характерен для районов с высокой температурой вегетационного периода

ственно в тропиках; особенно хорошо они адаптированы к высокой инсоляции, повышенным температурам и засухе. Оптимальная температура для осуществления фотосинтеза у  $C_4$ -растений выше, чем у  $C_3$ -растений;  $C_4$ -растения цветут даже при температурах, которые были бы летальны для многих  $C_3$ -видов.  $C_4$ -растения, обладая более эффективным способом использования  $CO_2$ , могут достигать той же скорости фотосинтеза, что и  $C_3$ -растения, но с меньшей потерей воды, поскольку у них может быть открыто меньшее число устьиц. Анализ географического распределения  $C_4$ -видов в Северной Америке показывает, что в основном они наиболее многочисленны в климатических зонах с высокими температурами. Однако существуют различия между однодольными и двудольными в характере реакции на высокую температуру. Например,  $C_4$ -злаки преобладают в районах с очень высокой температурой, приходящейся на вегетационный сезон (рис. 7-21). В то же время  $C_4$ -двудольные широко распространены в тех районах, где вегетационный сезон характеризуется чрезмерной засушливостью.

Яркую иллюстрацию особого типа роста у  $C_4$ -растений можно найти на газонах, которые в северных районах США состоят из  $C_3$ -трав, таких, как мятлик луговой (*Poa pratensis*) или полевица тонкая (*Agrostis tenuis*). Росичка кровяная (*Digitaria sanguinalis*), которая часто подавляет эти темно-зеле-

ные тонколистные травы своими желтовато-зелеными широкими листьями, относится к  $C_4$ -злакам и растет быстрее в жаркое лето, чем умеренные  $C_3$ -злаки.

В настоящее время известно, что все растения с  $C_4$ -фотосинтезом — это цветковые из 19 семейств (3 — однодольных и 16 — двудольных растений), однако нет семейства, которое состояло бы только из  $C_4$ -видов. Несомненно, этот путь фотосинтеза возникал в ходе эволюции многократно и независимо.

#### Метаболизм по типу толстянковых

Метаболизм органических кислот по типу толстянковых, обозначаемый как САМ-метаболизм<sup>1)</sup>, возник в процессе эволюции у многих суккулентных растений, включая кактусы (*Cactaceae*) и толстянки (*Crassulaceae*). Растения относят к типу САМ, если их фотосинтезирующие клетки могут фиксировать  $CO_2$  в темноте с помощью фосфоенолпируваткарбоксилазы, образуя яблочную кислоту, которая запасается в вакуолях. В течение последующего светового периода яблочная кислота декарбоксилируется и  $CO_2$  переносится на РБФ цикла Кальвина в пределах той же клетки. Таким образом, САМ-растения, подобно  $C_4$ -растениям, используют и  $C_3$ - и  $C_4$ -путь, но отличаются от  $C_4$ -растений тем, что для них характерно разделение этих путей только во времени, но не в пространстве, как у  $C_4$ -растений.

САМ-растения сильно зависят от накопления углерода для фотосинтеза в ночные часы, поскольку их устьица закрыты в течение дня, чтобы предотвратить потерю воды. Это создает очевидное преимущество в условиях высокой инсоляции и нехватки воды, где обитают САМ-растения. Если все поглощение атмосферного  $CO_2$  у САМ-растений происходит ночью, то эффективность использования воды у этих растений может быть выше, чем у  $C_3$ - или  $C_4$ -растений. В течение периодов продолжительной засухи некоторые САМ-растения могут держать свои устьица закрытыми и ночью, и днем, поддерживая низкую скорость метаболизма за счет рефиксации  $CO_2$ . При этом ночью фиксируется значительное количество  $CO_2$  в составе яблочной кислоты, а на следующий день  $CO_2$  высвобождается и вновь фиксируется в цикле Кальвина.

САМ-метаболизм более распространен среди сосудистых растений, чем  $C_4$ -фотосинтез. Он характерен по крайней мере для 23 семейств цветковых растений, главным образом двудольных, включая такие привычные домашние растения, как каланхоэ Дегремона (*Kalanchoe daigremontiana*), восковое дерево (*Hoya carnosa*), сансевьера цейлонская (*Sansevieria zeylanica*). Но не все САМ-растения суккуленты; два примера меньшей суккулентности — ананас (*Ananas comosus*) и бородач мох (*Tillandsia usneoides*); оба относятся к семейству бромелиевых (однодольные). Есть данные, что некоторые нецветковые растения проявляют признаки САМ-метаболизма, включая экзотическое голосеменное растение, *Welwitschia mirabilis* (см. рис. 18-35), полушник (*Isoetes*, рис. 17-19, 17-20) и некоторые папоротники.

#### Адаптивное значение фотосинтетических механизмов

Из приведенного выше обсуждения  $C_3$ -,  $C_4$ - и САМ-типов фотосинтеза становится очевидным, что фотосинтетический

<sup>1)</sup> По начальным буквам «Crassulacean acid metabolism» — *Прим. ред.*

механизм не является единственным фактором, определяющим местообитание растения. Хотя это чрезвычайно важный фактор, все три типа фотосинтетических механизмов имеют свои преимущества и недостатки, и растение может успешно бороться за существование только в том случае, когда выгода того или иного типа фотосинтеза будет перевешивать другие факторы. Например, хотя  $C_4$ -растения в целом более устойчивы к высоким температурам и засухе, чем  $C_3$ -виды, при температуре ниже  $25^\circ\text{C}$  они не могут успешно конкурировать с ними, отчасти из-за большей чувствительности к холоду. Далее, САМ-растения лучше адаптированы к суровой засухе; они запасают воду, закрывая устьица в течение дня. Однако это свойство значительно уменьшает их способность поглощать и ассимилировать  $\text{CO}_2$ . Поэтому САМ-растения растут медленно и слабо конкурируют с  $C_3$ - и  $C_4$ -видами при менее экстремальных условиях. Таким образом, каждый тип фотосинтеза растений в какой-то мере становится жертвой собственного механизма.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При фотосинтезе световая энергия превращается в химическую и углерод «фиксируется» в виде органических соединений.

Суммарное уравнение фотосинтеза следующее:



где  $\text{H}_2\text{A}$  представляет воду или другое соединение, которое может быть окислено, т. е. может отдать электроны.

Первый этап фотосинтеза — это поглощение энергии света молекулами пигментов. Пигменты, участвующие в фотосинтезе эукариот, включают хлорофиллы и каротиноиды, которые упакованы в тилакоиды хлоропластов в виде фотосинтетических единиц, называемых фотосистемами. Свет, поглощенный молекулами пигментов, поднимает их электроны на более высокий энергетический уровень. Молекулы пигментов упакованы в фотосистемах таким образом, что способны передавать эту энергию на специальную молекулу пигмента, называемую реакционным центром. Имеются две фотосистемы: фотосистема I и фотосистема II.

Не все фотосинтетические реакции требуют света. Совокупность реакций, которая требует света, относится к «световым реакциям», а та, которая не нуждается в свете, относится к «темновым реакциям».

Согласно общепринятой схеме световых реакций фотосинтеза, энергия света улавливается реакционным центром  $\text{P}_{680}$  фотосистемы II. Электроны от  $\text{P}_{680}$  поднимаются на более высокий уровень к электронному акцептору. Когда электроны  $\text{P}_{680}$  удаляются, они замещаются электронами молекулы воды, и образуется кислород. Пары электронов затем «спускаются» по электротранспортной цепи к фотосистеме I; при переносе электронов возникает протонный градиент, который способствует синтезу АТФ из АДФ и фосфата (фотофосфорилирование). Тем временем световая энергия, поглощенная фотосистемой I, поступает в ее реакционный центр  $\text{P}_{700}$ . Энергизованные электроны обязательно взаимодействуют с коферментом NADP, а в  $\text{P}_{700}$  ушедшие электроны замещаются электронами из фотосистемы II. Энергия, выделяемая в световых реакциях, запасается в виде молекул  $\text{NADPH}_2$  и АТФ, образуемого при фотофосфорилировании. Фотофосфорилирование происходит и при циклическом переносе электронов в обход фотосистемы II.

Подобно окислительному фосфорилированию, происхо-

дядшему в митохондриях, фотофосфорилирование в хлоропластах — тоже хемиосмотический процесс. Когда электроны переносятся по электротранспортной цепи от фотосистемы II к фотосистеме I, протоны выкачиваются из стромы в тилакоидное пространство, создавая градиент потенциальной энергии. Когда протоны преодолевают этот градиент, переходя из тилакоидного пространства обратно в строму, они идут через АТФ-синтазу и образуется АТФ.

В темновых реакциях, которые происходят в строме хлоропласта, используется  $\text{NADPH}_2$  и АТФ, образуемые в световых реакциях, чтобы восстановить двуокись углерода до органического углерода. Это осуществляется в цикле Кальвина. Молекула двуокиси углерода объединяется с исходным субстратом, пятиуглеродным сахаром — рибулозо-1,5-бисфосфатом (РБФ), и в результате образуется трехуглеродное соединение — 3-фосфоглицерат. При каждом обороте один атом углерода включается в цикл. Три оборота цикла дают трехуглеродную молекулу — глицеральдегид-3-фосфат, две молекулы которого (шесть оборотов цикла) могут объединяться с образованием молекулы глюкозы. При каждом обороте цикла происходит регенерация рибулозобисфосфата.

Растения, у которых цикл Кальвина — единственный путь фиксации углерода и 3-фосфоглицерат — первый стабильный продукт ассимиляции  $\text{CO}_2$ , называются  $C_3$ -растениями. У так называемых  $C_4$ -растений двуокись углерода сначала фиксируется на фосфоенолпируват с образованием оксалоацетата — четырехуглеродного соединения. Оксалоацетат затем быстро превращается либо в малат, либо в аспартат, которые переносят  $\text{CO}_2$  к РБФ цикла Кальвина. У  $C_4$ -растений цикл Кальвина функционирует в клетках обкладок проводящих пучков, а  $C_4$ -путь — в клетках мезофилла.  $C_4$ -растения более экономно утилизируют  $\text{CO}_2$ , чем  $C_3$ -растения, частично благодаря тому, что фосфоенолпируваткарбоксилаза не ингибируется  $\text{O}_2$ , и, таким образом,  $C_4$ -растения обладают способностью поглощать  $\text{CO}_2$  с минимальной потерей воды. Кроме того, у  $C_4$ -растений практически отсутствует фотодыхание — процесс выделения  $\text{CO}_2$  и поглощения  $\text{O}_2$  на свету.

Метаболизм по типу толстянковых (САМ) обнаружен у многих суккулентных растений. У САМ-растений фиксация  $\text{CO}_2$  фосфоенолпируваткарбоксилазой с образованием  $C_4$ -соединения происходит ночью, когда открыты устьица.  $C_4$ -соединения, запасенные в ночное время, затем в течение дня, когда устьица закрыты, отдают  $\text{CO}_2$  в цикл Кальвина на РБФ. У САМ-растений и цикл Кальвина, и  $C_4$ -путь осуществляются в одной клетке; таким образом, оба данных пути, которые в  $C_4$ -растениях пространственно разделены, у САМ-растений разделены во времени.