



ФОТОСИНТЕЗ

Абдумажидова Эъзоа

Специализированная школа имени Абу Али ибн Сины 7-Е класса

Аннотация: В работе рассмотрены особенности C2-фотосинтеза, который реализуется через механизмы улавливания и ассимиляции неорганического углерода, образующегося в процессе фотодыхания. В основном это достигается за счет особого расположения органелл внутри клетки. Отмечено, что C2-фотосинтез можно рассматривать как адаптивные изменения C3-фотосинтеза в условиях повышенной температуры, освещенности, низкой концентрации CO₂. Показано, что возможности инженерии C2-фотосинтеза могут быть достигнуты через ряд механизмов, однако их реализация ставит вопросы фундаментального характера.

Ключевые слова: фотодыхание, C2-фотосинтез, механизм концентрирования CO₂, продуктивность растений, улучшение фотосинтеза растений.

Увеличение продуктивности сельскохозяйственных культур – одна из важнейших проблем в обеспечении населения продовольствием и повышении производительности труда. Использование агротехнических приемов при возделывании растений, безусловно, является важным, но центральное место все же занимает создание новых сортов, в т. ч. трансгенных, для решения комплекса разных задач.

Фотосинтез как главный процесс обеспечивающий преобразование неорганического углерода в органические вещества, находится в центре внимания исследователей на протяжении нескольких десятилетий. При этом идеи 70 – 80-х годов прошлого века по индукции у C3-растений (к которым относят большинство сельскохозяйственных культур) пути метаболизма, сходного с C4-ассимиляцией CO₂, в последние годы получили дальнейшее развитие, благодаря изучению механизмов концентрирования углекислого газа за счет принципов, реализуемых у C4-растений или у бактерий.

С помощью математического моделирования была показана важность наличия особых свойств клеточной стенки, которые могли бы обеспечивать минимальные потери неорганического углерода, образуемого в ходе реакций фотодыхания. Формирование представлений о C2-фотосинтезе, предложенное



одним из самых активных исследователей фотодыхания в настоящее время нашло продолжение в направлении аналогичного использования подобных принципов сквозь призму накопленных знаний о его особенностях. Автор считает, что проектирование C2-фотосинтеза в традиционных C3-растениях является многообещающим для улучшения показателей фотосинтеза в силу более простых анатомических требований к листьям, а именно: отсутствия необходимости двух типов клеток либо наличия клеточной стенки с пониженной способностью для CO₂-потерь, связанных с фотодыханием.

Анализу этих положений и посвящена данная работа. Дыхание в продукционном процессе.

Понятие «чистой продуктивности фотосинтеза», введенное в 20-х годах прошлого столетия и связавшее физиолого-биохимический процесс с урожаем, приобрело большое практическое значение. При этом первое математическое выражение, объединяющее фотосинтез и продуктивность растений, было предложено Л.А. Ивановым. Следует отметить, что в уравнении учитывались не только фотосинтез, площадь листьев, но и дыхание как интегральный процесс.

Позднее было показано, что первый по порядку дыхательный процесс – фотодыхание – протекает не просто одновременно с фотосинтетической ассимиляцией углекислого газа, но и при участии того же самого фермента – D-рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы (Рубиско). Также было установлено, что дыхание в целом теснейшим образом связано с синтетическими процессами преобразования углеводов в самые разные органические вещества, представляющие собой другие группы органических соединений, такие как аминокислоты, пептиды, белки, липиды, нуклеотиды и др.

Однако взгляд на продуктивность как разницу между фотосинтезом (ассимиляцией CO₂) и дыханием (потерями CO₂) доминировал достаточно долго, несмотря на то что многие исследования показывали важную роль дыхания для реализации нормального продукционного процесса. В частности, исследования на мутантах и гибридах гороха привели к выводу о том, что более продуктивные сорта должны обладать не только более высокими показателями фотосинтетического процесса, но и более высоким дыханием, которое обеспечивало бы повышенные скорости образования других органических веществ растения.



Позже такая точка зрения все же получила широкое признание и экспериментальное подтверждение, но уже в другом аспекте, а именно: через поддержание высокой скорости фотодыхания за счет работы ключевого фермента цепи реакций преобразования фосфогликолата – глицин-декарбоксилазы.

Фотодыхание или C₂-фотосинтез?

Представления о фотодыхании сформировались достаточно давно. В ходе этого процесса для дальнейшего превращения фосфогликолевой кислоты (образованной в реакции окисления Дрибулозо-1,5-бисфосфата) в хлоропластах необходимо участие еще двух внутриклеточных мембранных компартментов – органелл (пероксисом и митохондрий). В результате ряда реакций и транспортных процессов из двух молекул исходного субстрата образуется одна молекула аминокислоты – серина и выделяется CO₂. Окисление D-рибулозо-1,5 бисфосфата кислородом воздуха (поглощение его) и выделение CO₂ в ходе описанных процессов дает основание говорить именно о дыхании, происходящем не просто на свету (фотодыхании), но об отдельном процессе, не имеющем никакой связи с дыханием традиционным (за счет реакций цикла Кребса, протекающем в митохондриях).

Более того, было многократно показано, что фотодыхание увеличивается в условиях жаркого и засушливого климата, засоления, повышенного освещения. В основе таких изменений лежит снижение концентрации CO₂ вокруг молекул Рубиско, а также изменения кинетики действия этого фермента.

В результате в эволюционном выигрыше оказались фотоавтотрофы, способные развить и сохранить в поколениях механизмы концентрирования CO₂, которые давали им преимущества в образовании и накоплении органического вещества и, следовательно, выживании в таких условиях среды.

Расширение полевых исследований в конце прошлого – начале нынешнего столетия и изучение растений, произрастающих в жестких экологических условиях (высокая освещенность, жара, засоление, нехватка воды), привели к обнаружению того, что у ряда растений CO₂, образованный за счет фотодыхания, вовсе не теряется, а вновь включается в реакцию с D-рибулозо-1,5-бисфосфатом, но с образованием фосфоглицерата и дальнейшего его превращения в другие органические вещества. Такая ситуация привела к тому, что у изученных растений процесс образования CO₂ в фотодыхании и его повторное включение в цикл Кальвина стали рассматривать как C₂-



фотосинтез, подразумевая под этим использование CO_2 глицина (как производного фосфогликолата – вещества, содержащего два атома углерода) в ассимиляционном процессе неорганического углерода в целом. Таким образом, исследователи обозначили такой процесс как новый (ранее неизвестный) механизм концентрирования CO_2 , позволяющий растениям выживать в сложных условия среды.

C2-фотосинтез как природное стабильное состояние

Показано, что растения с этим типом фотосинтеза широко распространены как в географическом, так и экологическом пространстве, и присутствуют во всех основных биомах растений и на всех континентах, кроме Антарктиды, с тенденцией более широкого распространения в более теплых местах обитания. При этом представители некоторых семейств (например, *Diplotaxis*, *Mollugo*) имеют гораздо более широкое распространение, чем другие, такие как *Alloteropsis*, *Euphorbia*, *Portulaca*. В то же время автор указывает на то, что физиология C2-фотосинтеза лежит в основе проявлений фотосинтеза так называемых C3C4-промежуточных видов, в связи с чем он предполагает существование возможностей для более быстрого преобразования обычных C3-растений в их способности к C4-фотосинтезу в процессе эволюции.

Однако дополнительных аргументов для этого автор не приводит. Более того, он отмечает, что «несмотря на биохимическое и экологическое давление отбора, у многих линий C2 полностью отсутствуют виды C4». Это еще раз указывает на необходимость анатомических изменений листовой пластинки (мембран клеток) для снижения потерь CO_2 фотодыхания. Видимо, по этой причине автор говорит об очень стабильном эволюционном состоянии C2-фотосинтеза растений, который может существовать очень долгое время (более 10 млн лет), и, более того, C2-фотосинтез не является обязательным шагом в эволюции для преобразования в C4-тип фотосинтеза. Особенности протекания C2-фотосинтеза

Активная работа C2-фотосинтеза у C3-растений достигается с помощью различных способов локализации органелл внутри растительной клетки. При этом основная часть хлоропластов должна располагаться ближе к центру клетки и какая-то часть – по ее краям. Митохондрии должны быть ориентированы рядом с хлоропластами, находящимися ближе к центральной части клетки. Важная роль в такой компартиментации органелл принадлежит и вакуолям, которые, в свою очередь, выполняют функции препятствия для



выхода (потерь) CO_2 фотодыхания за пределы клетки. Поэтому реализация C_2 -фотосинтеза создается главным образом за счет того, что органеллы в клетке должны располагаться соответствующим образом.

Результаты исследований, в т. ч. полевых, показывают важность оксигеназной реакции фотосинтеза для увеличения продуктивности растений. Поэтому автор резонно предполагает, что улучшение обычных C_3 -растений путем активации C_2 -фотосинтеза – это более простой путь увеличения продуктивности растений. В качестве шагов к этому рассматривается увеличение числа органелл в клетках обкладки сосудистых пучков листа C_3 -растения, перераспределение мест расположения органелл в таких клетках, снижение числа (площади) клеток мезофилла и инактивация в них фермента глицин-декарбоксилазы.

Такая картина вроде бы не требует кардинальной перестройки анатомии листа, но при этом клетки мезофилла и обкладки сосудистых пучков, которые у C_3 -растений различаются только местоположением, но не функциями, должны каким-то образом начать различаться по биохимическим показателям. При этом автор отмечает, что «для воссоздания глицинового челнока потребуются только изменения в регуляции и экспрессии», умалчивая (или не зная) о том, что проблемы регуляции процессов оказываются, как правило, едва ли не самыми сложными в биохимии и физиологии организмов.

В то же время приводятся результаты исследований C_2 , C_3 и C_4 фенотипов травы *Alloteropsis semialata*, у которых C_2 и C_3 типы «различались только по количеству клеток мезофилла, расположенных между жилками (сосудистыми пучками), причем растения C_2 имели в среднем меньшее число клеток мезофилла (от трех до шести), чем C_3 растения (от пяти до 11)». Также отмечалось, что плотность жилкования не различалась между C_3 и C_2 типами этого вида растения – *A. semialata*, но увеличивалась благодаря развитию малых жилок у растений *A. semialata*, в которых преобладал фотосинтез C_4 -типа

Инженерия C_2 -фотосинтеза

Важная роль в преобразовании C_3 -фотосинтеза в сторону появления C_2 -характеристик принадлежит не только вышеописанным изменениям. Как полагает автор [9], могут потребоваться дополнительные модификации для оптимизации соотношения количества Рубиско между клетками мезофилла и обкладки сосудистых пучков, а также потоков метаболитов, в результате чего



будет оптимизирован и метаболизм азота. При этом круг требуемых модификаций пока не может быть ограничен и/или четко определен.

Недавние исследования изучения растений риса (C3-растения) в свете потенциальной трансформации в C4-тип показали возможность увеличения числа хлоропластов в клетках обкладки главного сосудистого пучка, а также активности и содержания в них Рубиско и Рубискоактивазы, увеличения количества плазмодесм между клетками, изменения активности глицин-декарбоксилазы и др. При этом общая площадь хлоропластов и митохондрий не изменилась так, как это необходимо для реализации C2-фотосинтеза. При этом у C3 модельных видов *Arabidopsis thaliana* обнаружены особенности экспрессии генов AtGLDP1 и AtGLDP2, специфичные для клеток обкладки главного сосудистого пучка. Аналогичные данные об особенностях работы этих генов у C3 и C2 видов представителей рода *Moringandia* вселяют надежду в возможности инженерии C2-фотосинтеза

Также отмечено, что C2-фотосинтез все же существенно зависит от температуры, уровня освещенности и концентрации CO₂ в окружающей среде. Поэтому вполне резонно автор указывает на то, что C2фотосинтез может представлять собой особое физиологическое состояние растений в популяции так же, как и слабые физиологические эффекты, характерные для C4-фотосинтеза. В связи с этим необходимо четко представлять себе те физиологические особенности, которые нужно контролировать для обнаружения C2-фотосинтеза в ходе онтогенеза и адаптации растений к условиям среды.

Накопленные данные об особенностях физиологии C2 и C3фотосинтеза действительно показывают, что растения с C2-типом обладают более высокими показателями фотосинтеза и эффективности использования воды и азота. Моделирование потенциального C2фотосинтеза растений риса также показало возможность более высокой ассимиляции неорганического углерода при повышенных температурах, освещенности, низкой концентрации CO₂, а также в условиях изменения климата при повышении температуры и концентрации CO₂

Такие особенности предполагают большую гибкость C2фотосинтеза в условиях меняющегося климата, причем продуктивность растений будет выше, как если бы у C3-типа отключили (хотя бы частично) фотодыхание, в ходе которого может теряться до нескольких десятков процентов ассимилированного углерод.



Инженерия растений и придание им новых свойств фотосинтеза весьма актуальны в свете проблем повышения продуктивности сельскохозяйственных культур. При этом такие изменения сложно прогнозировать, поскольку даже ожидаемые результаты не смогут дать прямого ответа на фундаментальные вопросы типа: 1) в каких условиях С₂-тип фотосинтеза приведет к повышению продуктивности растений, 2) необходимы ли энергетические затраты при реализации С₂-фотосинтеза, 3) какие растения дадут больший эффект при трансформации их фотосинтетического процесса и т. п. В этой связи аналогичные преобразования фотосинтеза с функциями СО₂, концентрирующего механизма бактерий, также не дают ответа на подобные вопросы. При этом также не следует забывать и следует все время помнить о том, что фенотип (в т. ч. и продуктивность, как составная его часть) – это результат взаимодействия генотипа и среды, в связи с чем работы в направлении улучшения фотосинтеза растений не могут быть легкими и строго прогнозируемыми.

Список литературы

1. Иванищев В.В. Продукционный процесс у растений и его регуляция. Тула: Изд-во ТГПУ им. Л.Н. Толстого, 2011. 114 с.
2. Иванищев В.В. Об использовании принципа СО₂-концентрирующего механизма цианобактерий в С₃-растениях // Известия ТулГУ. Естественные науки. 2017. Вып. 4. С. 105 – 111.
3. Иванищев В.В. Проблемы фотосинтетической ассимиляции неорганического углерода высшими растениями // Вестник ГОУ ДПО ТО "ИПК и ППРО ТО". Тульское образовательное пространство. 2017. № 3. С. 59-65. Эл № ФС 77-59888.
4. Иванищев В.В. Эволюционные аспекты С₄-фотосинтеза // Известия ТулГУ. Естественные науки. 2017. Вып. 3. С. 64 – 77.
5. Иванищев В.В. Эволюционные и прикладные аспекты механизмов концентрирования СО₂ фотоавтотрофов // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. 2018. Вып. 2 (44). С. 6 – 17.