

Ю. С. КАРПИЛОВ, К. Я. БИЛЬ

**ТРАНСПОРТ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА
ПО ЦИТОПЛАЗМЕ КЛЕТОК АССИМИЛЯЦИОННЫХ
ТКАНЕЙ C_4 -РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 19 VIII 1975)

При кооперативном фотосинтезе C_4 -растений взаимодействуют две ассимиляционные ткани: в клетках мезофилла углекислота фиксируется ФЭП-карбоксилазой*, синтезируется яблочная и аспарагиновая кислоты и ФГК восстанавливается до уровня сахаров. В паренхимных обкладках сосудистых пучков C_4 -кислоты декарбоксилируются, а образующаяся углекислота реассимилируется РДФ-карбоксилазой в цикл Кальвина, часть ФГК из которого выводится для восстановления в хлоропласты мезофилла (^{1, 2}).

В процессе восстановления углекислоты до конечных соединений у C_4 -растений часть промежуточных продуктов фотосинтеза должна перемещаться между ассимиляционными тканями: малат, аспартат и, вероятно, диоксиацетонфосфат — из мезофилла в обкладочные клетки, а аланин, пируват и ФГК — в обратном направлении. При этом яблочная кислота, пируват и фосфолированные соединения, метаболизм которых локализован в хлоропластах (^{1, 2}), преодолевают на своем пути не только две мембраны плазмалеммы клеток мезофилла и паренхимных обкладок, но и ограничивающие оболочки пластид.

Быстрый обмен смежных клеток ассимиляционных тканей промежуточными продуктами обеспечивается их активным транспортом (³) по объединенным в единый симпласт многочисленным плазмодесмами цитоплазм. Необходимая для активного транспорта энергия, по-видимому, освобождается при гидролизе АТФ локализованной в плазмодесмах и мембранах плазмалеммы АТФазой (⁴). Предполагается (⁵), что АТФаза, обнаруженная в оболочках хлоропластов, работает сопряженно со специфическими транслокаторами дикарбоксилатов (малата, аспартата, оксалацетата) и фосфорилированных соединений (ФГК, диоксиацетонфосфата). Эти переносчики функционируют в мембранах оболочек хлоропластов (⁶) и, возможно, в плазмалемме и плазмодесмах автотрофных клеток у C_4 -растений. Транслокаторы, работающие комплексно с АТФазой, могут обеспечить активный перенос ионов в мембранах. Однако они полностью не могут решить задачу передвижения промежуточных продуктов кооперативного фотосинтеза. В метаболическом взаимодействии двух ассимиляционных тканей при восстановлении CO_2 участвует большое количество хлоропластов (20—30 в мезофильной и 40—60 в обкладочной клетках), которые, могут, по крайней мере в мезофилле, пассивно с током цитоплазмы и активно перемещаться в клетках. Хотя показано (³), что хлоропласты в клетках растений через выпячивания периферического ретикулума и непосредственно могут контактировать с плазмалеммой, прямая передача ассимилятов между этими структурами едва ли является основной формой транспорта, так как не все хлоропласты находятся у стенок.

* Приняты сокращения: ФЭП — фосфоэнзопировиноградная кислота; ФГК — фосфоглицериновая кислота; РДФ — рибуллозодифосфат; АТФ — аденозинтрифосфорная кислота; ПВК — пировиноградная кислота.

Поэтому продукты, кроме мембран оболочек хлоропластов и плазмалеммы, должны передвигаться по цитоплазме клеток мезофилла и паренхимных обкладок.

Проведенные нами электронно-микроскопические исследования не выявили особых мембранных образований, соединяющих хлоропласты с плазмалеммой в автотрофных клетках листьев C_4 -растений. Более того, они отличаются почти полным отсутствием эндоплазматического ретикула. Поскольку в цитоплазме нет постоянных мембранных образований,

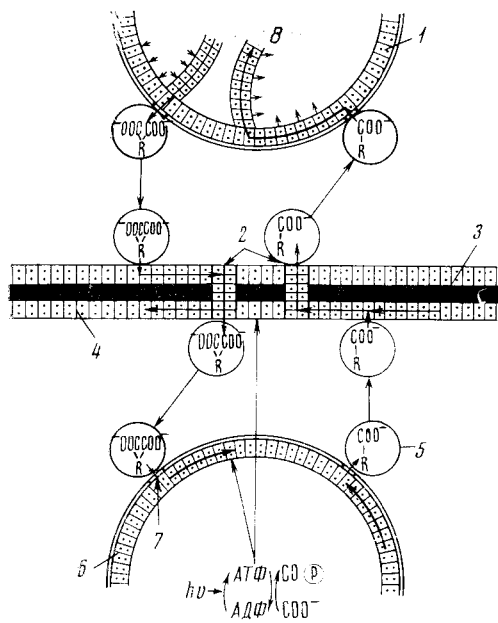


Рис. 2. Гипотетическая схема транспорта промежуточных продуктов фотосинтеза между ассимиляционными тканями C_4 -растений. 1 — транслокаторы оболочки хлоропласта мезофилла, 2 — плазмодесмы, 3 — клеточные стенки, 4 — транслокаторы плазмалеммы, 5 — плазматический пузырек, 6 — транслокаторы оболочки хлоропласта обкладки, 7 — пора во внешней мембране

Образование пузырьков в цитоплазме не индуцируется процедурой гистохимического анализа АТФаз. Они также хорошо проявляются и при контрастировании осадками другого происхождения, например в случае восстановления серебра в листьях C_4 -растения антефоры (8). Пузырьки не имеют двойной мембраны (рис. 1) и поэтому не могут рассматриваться как отшнуровывания части хлоропластов или каких-то других органоидов клетки. Они, по-видимому, образуются в местах вывода несущих заряд метаболитов, под действием которых белки цитоплазмы могут образовывать временную мембрану вокруг капли. Подобное формирование микросфер из протеиноидов в присутствии солей наблюдалось в модельных опытах (9), где они обладали полупроницаемой мембраной и распадались при изменении pH и концентрации $MgCl_2$.

В клетках ассимиляционных тканей пузырьки, нагруженные заряженными метаболитами, вероятно, передвигаются в цитоплазме и могут притягиваться мембранами оболочек хлоропластов и плазмалеммы под влиянием локальных зарядов, создаваемых АТФазами. Во время контакта с

которые могли бы создавать изолированные компартменты для тока метаболитов между плазмодесмами и хлоропластами, а в то же время при активном транспорте не должно происходить их рассеивания по всему объекту цитоплазмы, можно предполагать существование каких-то временных каналов или транспортных структур, возможность образования которых уже была показана (7). Действительно, в цитоплазме клеток C_4 -растений обнаруживается большое количество мелких пузырьков, преимущественно сосредоточенных около хлоропластов и у плазмалеммы в районе пор. Они становятся хорошо заметными на снимках при гистохимическом определении АТФаз. Осадок фосфата свинца, образующийся Mg^{2+} -зависимым ферментом хлоропластных оболочек и плазмалеммы (5), при продолжительной реакции оседает на расположенных рядом пузырьках и делает их хорошо видимыми (рис. 1 см. вкл. к стр. 1473).

Эти пузырьки имеют обычную форму микросфер или эллипсоидов и размер 0,1—0,5 мкм.

мембраной заряженные метаболиты могут «выкачиваться» транслокаторами, а белковые оболочки пузырьков распадаются.

Перенос в изолированных пузырьках не только предотвратит рассеивание и взаимодействие метаболитов с ферментами цитоплазмы, но и может обеспечить распределение промежуточных продуктов между отдельными пластидами в клетке в зависимости от потребности в субстратах фотосинтетического углеродного метаболизма (см. схему рис. 2).

При фотосинтезе АТФ в основном используется в реакциях восстановления углекислоты, локализованных в стромах хлоропластов вблизи от мест фотофосфорилирования. В мезофилле это пировуватфосфаткиназная и фосфоглицераткиназная реакции, переносящие макроэргический фосфат на ПВК и ФГК. В клетках паренхимных обкладок АТФ потребляется реакциями цикла Кальвина при восстановлении углекислоты, образующейся за счет декарбоксилирования C_4 -кислот. В обоих случаях субстрат реакций, использующих АТФ, транспортируется между ассимиляционными тканями.

Заряд на оболочке хлоропласта, притягивающий пузырек с несущим обратный заряд метаболитом, может создаваться АТФазой только при поступлении к ней АТФ, усиливающимся при истощивании пулов субстратов фотосинтетического углеродного метаболизма.

Таким образом, в клетках освещенного листа может работать саморегулирующаяся система, обеспечивающая притягивание капель с промежуточными продуктами фотосинтеза к пластидам, в которых из-за их недостатка создается избыток АТФ. Не исключено, что АТФазные системы работают в ритме, обеспечивающем последовательное создание зарядов на оболочках хлоропластов и плазмалемме и соответственно передвижение пузырьков с метаболитами между ними.

Система активного транспорта по цитоплазме имеет особое значение для C_4 -растений, у которых между тканями передвигаются несущие заряд промежуточные продукты фотосинтеза. Вывод в проводящую систему конечных продуктов у них, так же как у C_3 -видов (¹⁰), может преимущественно происходить по свободным пространствам клеток.

Необходимы дальнейшие исследования для выяснения механизма действия отдельных звеньев в предложенной схеме транспорта метаболитов по цитоплазме.

Институт фотосинтеза
Академии наук СССР
Пушино Московской обл.

Поступило
23 VII 1975.

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ю. С. Карпилов, О. Г. Малышев и др., В сб.: Фотосинтез кукурузы. Пушино, 1974, стр. 79. ² C. C. Black, Ann. Rev. Plant Physiol., v. 24, 253 (1973). ³ Ю. С. Карпилов, К. Я. Биль, О. Г. Малышев, Физиол. раст., т. 22, 910 (1975). ⁴ Ю. С. Карпилов, К. Я. Биль, И. А. Гукасян, Физиол. раст., т. 22, 1113 (1975). ⁵ К. Я. Биль, Л. К. Белобродская, Ю. С. Карпилов, ДАН, т. 226, № 5 (1975). ⁶ H. W. Heldt, L. Rapley, FEBS Letters, v. 10, 143 (1970). ⁷ Н. В. Парамонова, В сб.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях, Петрозаводск, 1974, стр. 84. ⁸ N. Brown, U. H. Mollenhauer, C. Johnson, Am. J. Bot., v. 49, 57 (1962). ⁹ S. W. Fox, Naturwiss., B. 56, 1 (1969). ¹⁰ А. Л. Курсанов, В сб.: Транспорт ассимилятов и отложения веществ в запас у растений, Владивосток, 1973, стр. 8.

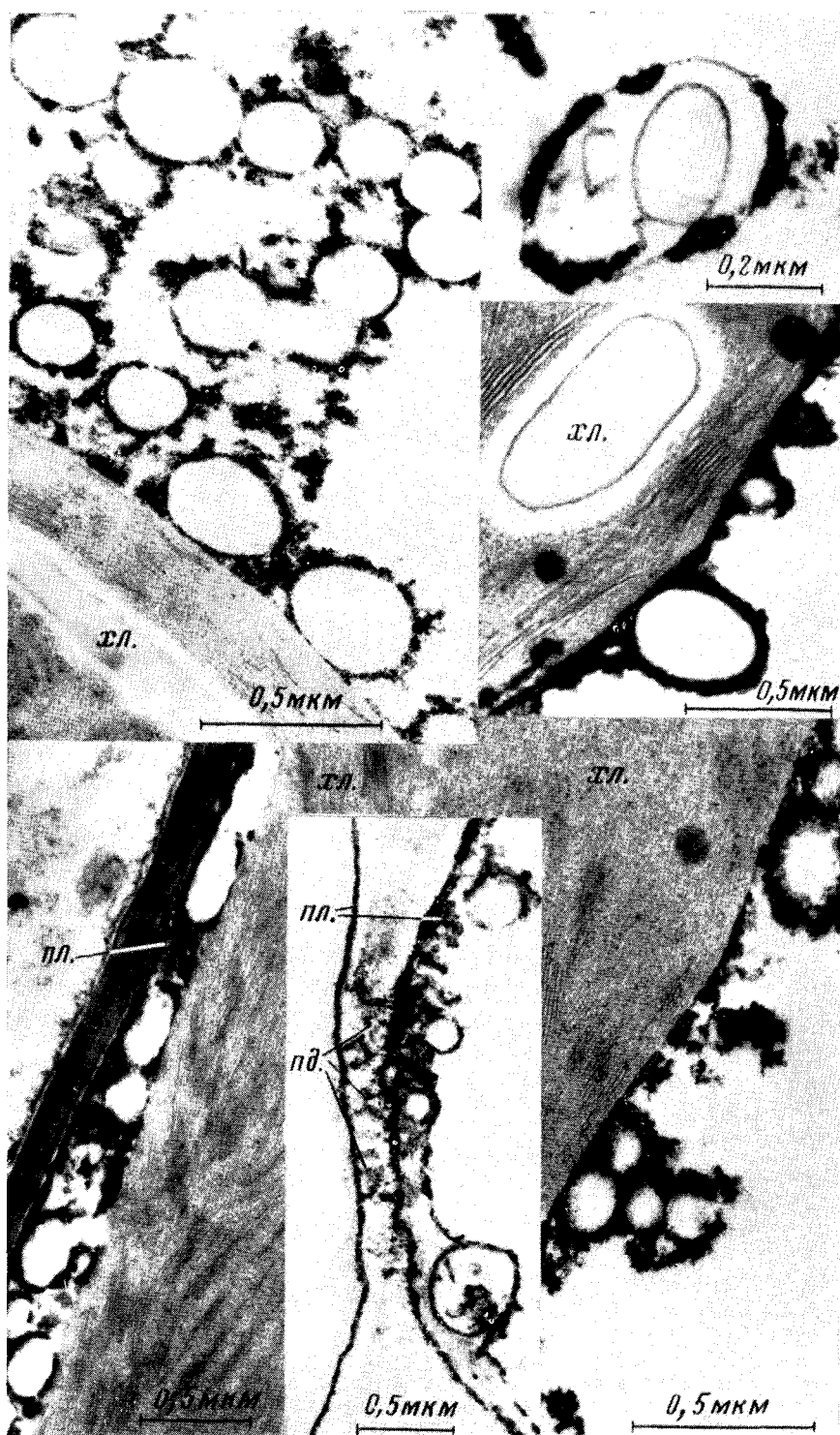


Рис. 1. Пузырьки в цитоплазме клеток паренхимных обкладок листьев шпринги, контрастированные осадком фосфата свинца, у оболочек хлоропластов (хл.), между хлоропластом и плазмалеммой (пл.), в районе поры, около плазмодесмы (пд.) на границе с мезофильной клеткой. Материал фиксирован для гистохимического анализа АТФаз^(*) и дофиксирован четырехокисью осмия