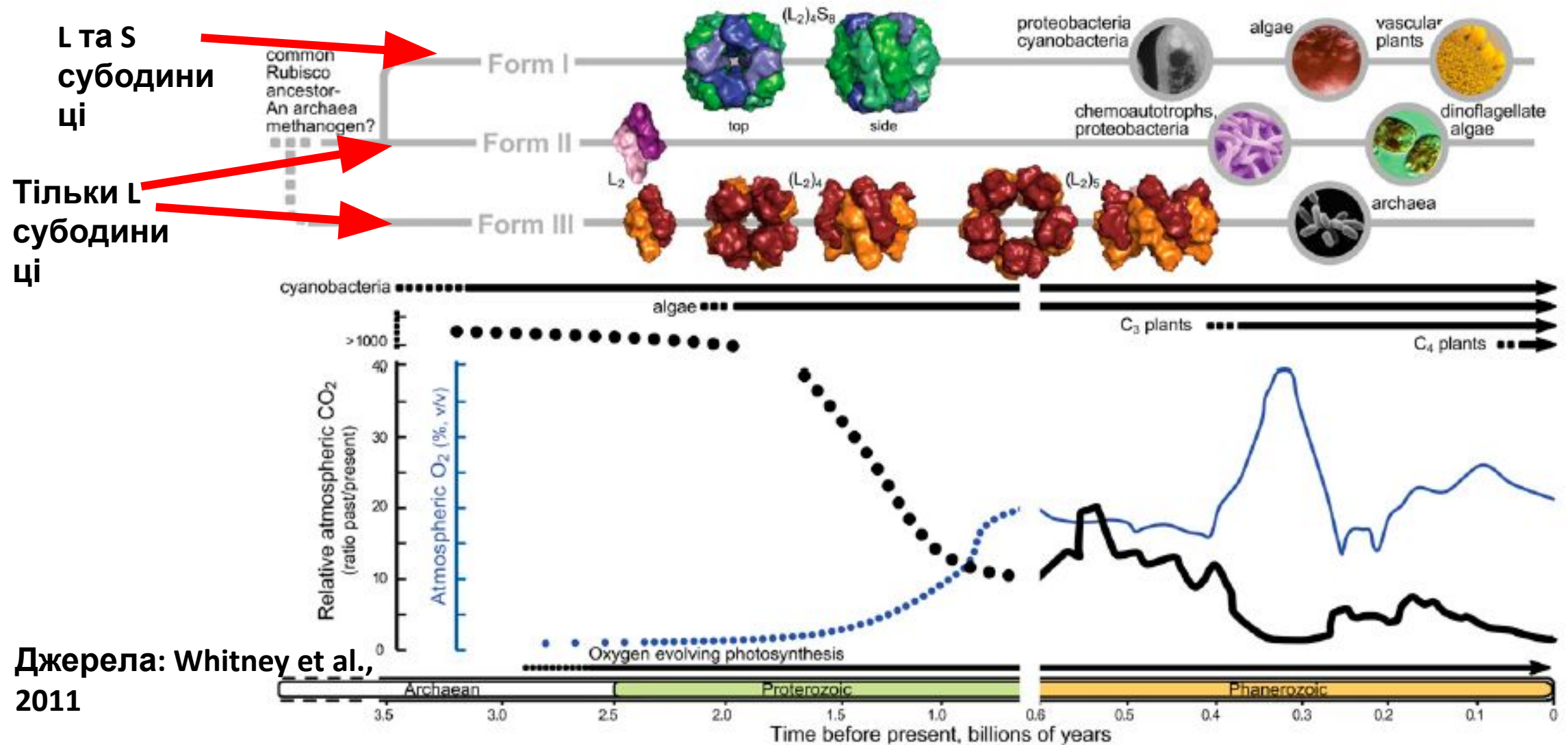


Специфічність РУБІСКО

Механізм роботи РУБІСКО



Еволюція РУБІСКО і зміна концентрацій O₂ та CO₂ в атмосфері



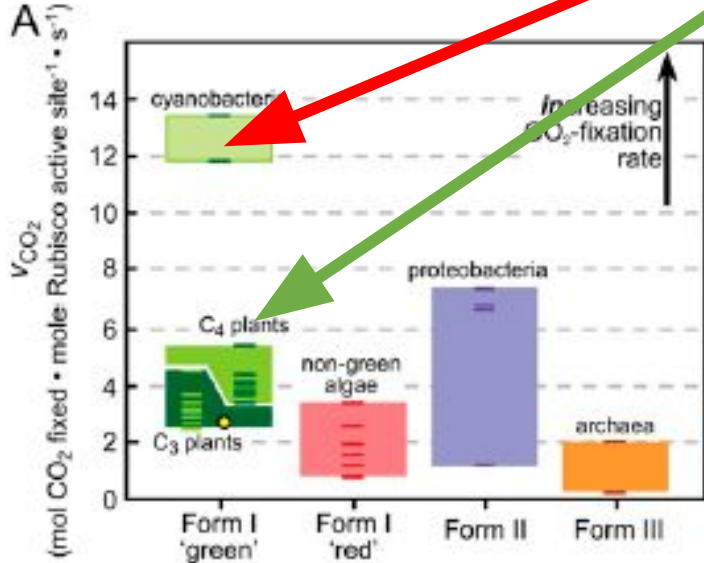
L та S субдиниці

Тільки L субдиниці

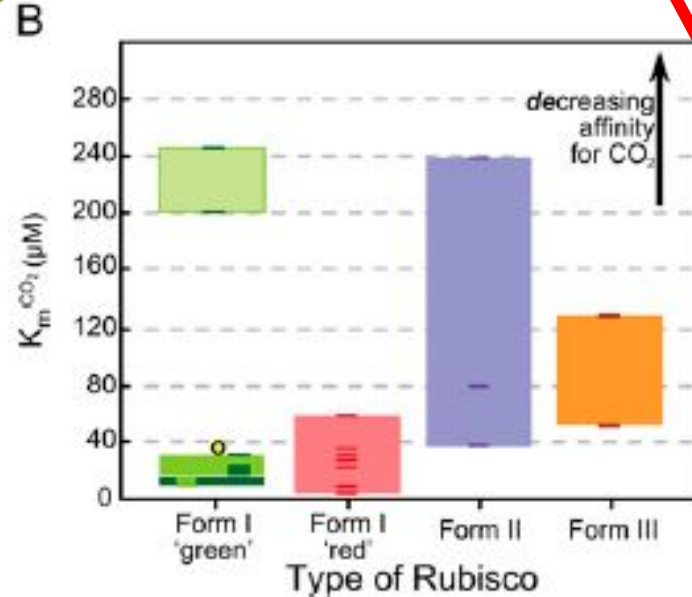
Джерела: Whitney et al., 2011

Каталітична активність різних форм РУБІСКО

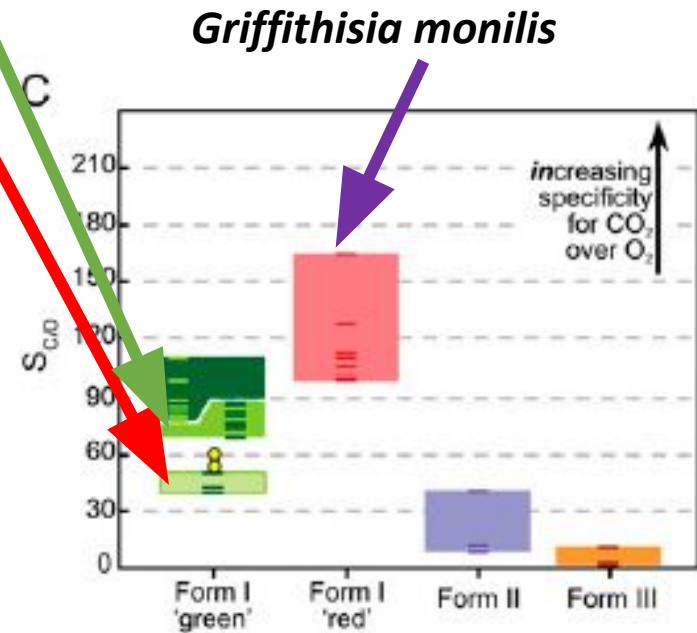
СО₂-концентруючі механізми:
низька специфічність,
високий вихід



Темпи фіксації СО₂



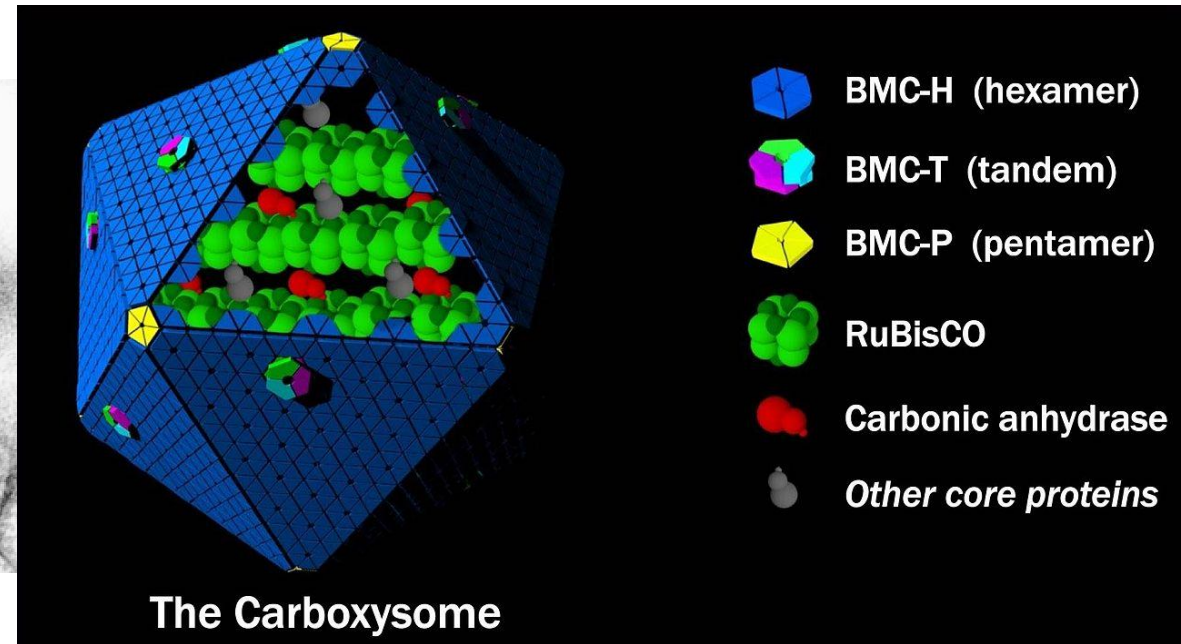
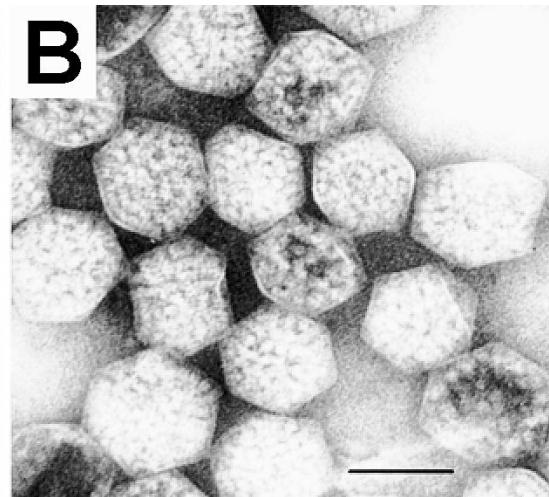
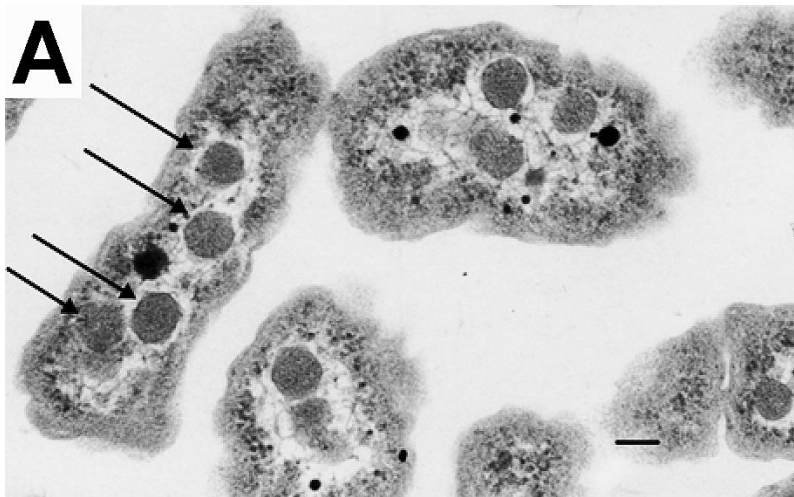
Зменшення афінності до СО₂
($K_m \sim 1/v$)



Специфічність до СО₂ понад О₂

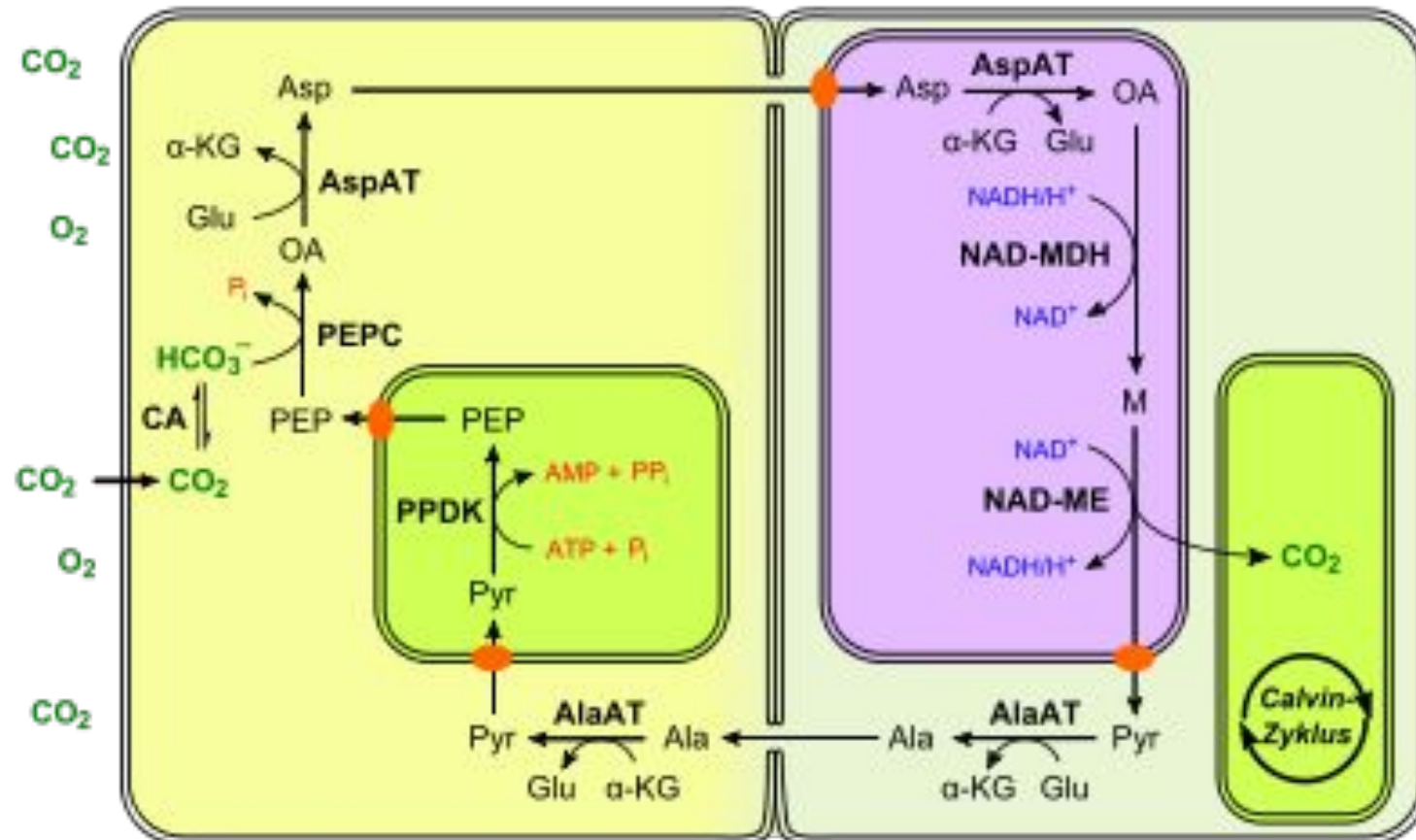
CO₂-концентруючі механізми Карбоксисоми ціанобактерій

- Бікарбонати з цитозолю -> карбоангідраза -> CO₂



C4 та САМ фотосинтез – вищі рослини

- Два цикла фіксації CO₂ у різних типах клітин/у різний час.



Кінетика РУБІСКО

$$\bullet \Omega = \frac{V_c \times K_o}{V_o \times K_c} = \frac{v_c \times [CO_2]}{v_o \times [O_2]}$$

$$\bullet P_n = v_c - t \times v_o = \frac{\left(V_c \times K_o \times \left([CO_2] - \frac{[O_2]}{\Omega} \right) \right)}{(K_o \times [CO_2] + K_c \times K_o + K_c \times [O_2])}$$

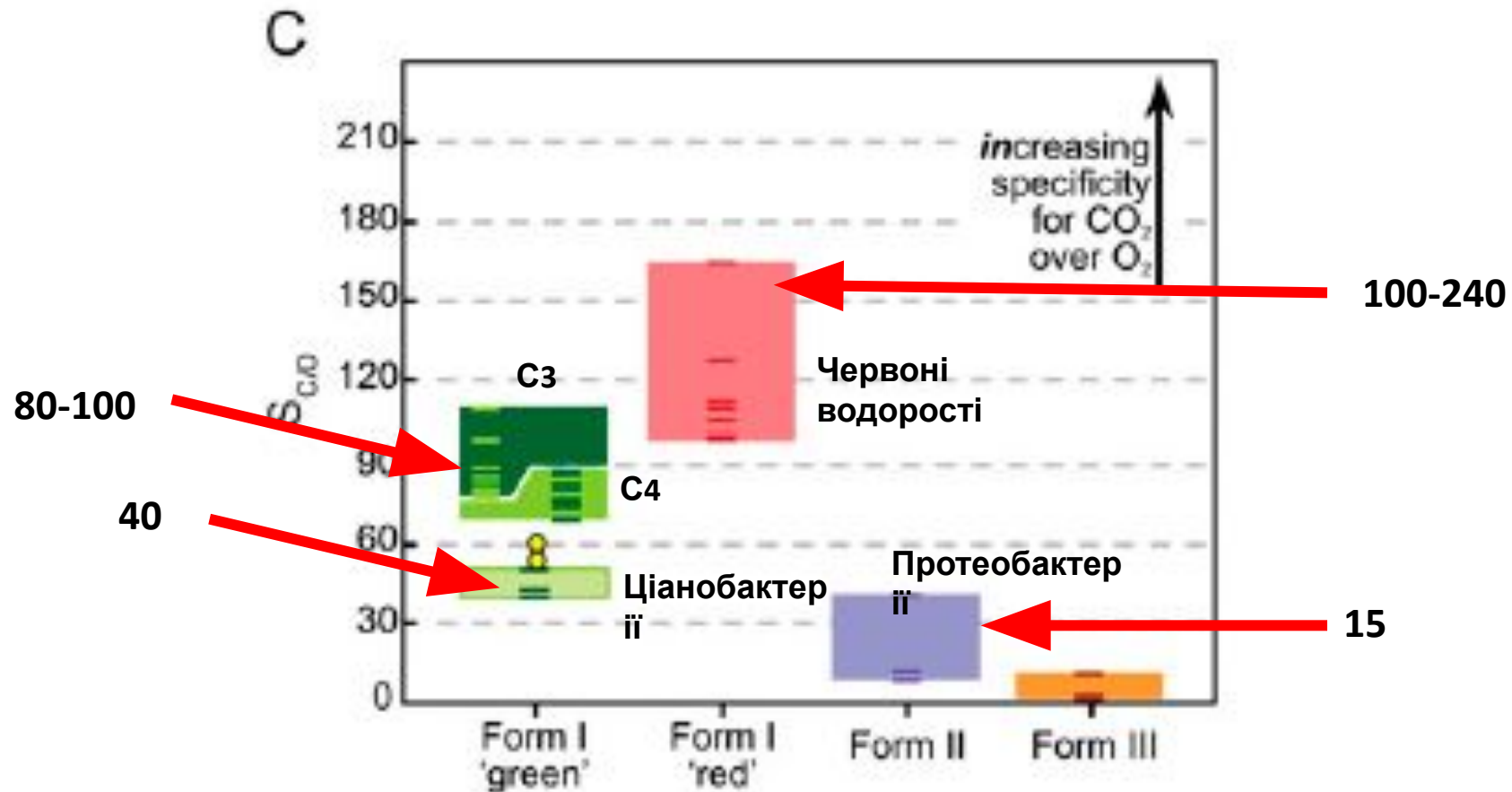
Ω – фактор специфічності РУБІСКО до CO_2 понад O_2 .

P_n (net photosynthesis) – кількість фіксованого CO_2 , враховуючи витрати на фотодихання.

K – константи Міхаеліса для 2х субстратів, V – максимальні швидкості реакції фіксації 2х субстратів.

t – кількість молей загубленого CO_2 на 1 моль фіксованого O_2 , $t=1/2$.

Ω для різних РУБІСКО



Два варіанта збільшення Pn

- Збільшення Pn за рахунок збільшення Ω – Rhodophyta.
- CO₂-концентруючі механізми (збільшення Pn за рахунок збільшення [CO₂] і зменшення [O₂]) – Cyanobacteria, Embryophyta.

$$\bullet \Omega = \frac{V_c \times K_o}{V_o \times K_c} = \frac{v_c \times [CO_2]}{v_o \times [O_2]}$$

$$\bullet Pn = v_c - t \times v_o = \frac{(v_c \times K_o \times ([CO_2] - \frac{[O_2]}{\Omega}))}{(K_o \times [CO_2] + K_c \times K_o + K_c \times [O_2])}$$

Ω – фактор специфічності РУБІСКО до CO₂ понад O₂.

Pn (net photosynthesis) – кількість фіксованого CO₂, враховуючи витрати на фотодихання.

K – константи Міхаеліса для 2х субстратів, V – максимальні швидкості реакції фіксації 2х субстратів.

t – кількість молей загубленого CO₂ на 1 моль фіксованого O₂, t=1/2.

Чому зміна Ω виявилася менш ефективною ніж CO₂-концентруючі механізми?

$$\bullet \Omega = \frac{V_c \times K_o}{V_o \times K_c} = \frac{v_c \times [CO_2]}{v_o \times [O_2]}$$

$$\bullet P_n = v_c - t \times v_o = \frac{\left(V_c \times K_o \times \left([CO_2] - \frac{[O_2]}{\Omega} \right) \right)}{(K_o \times [CO_2] + K_c \times K_o + K_c \times [O_2])}$$

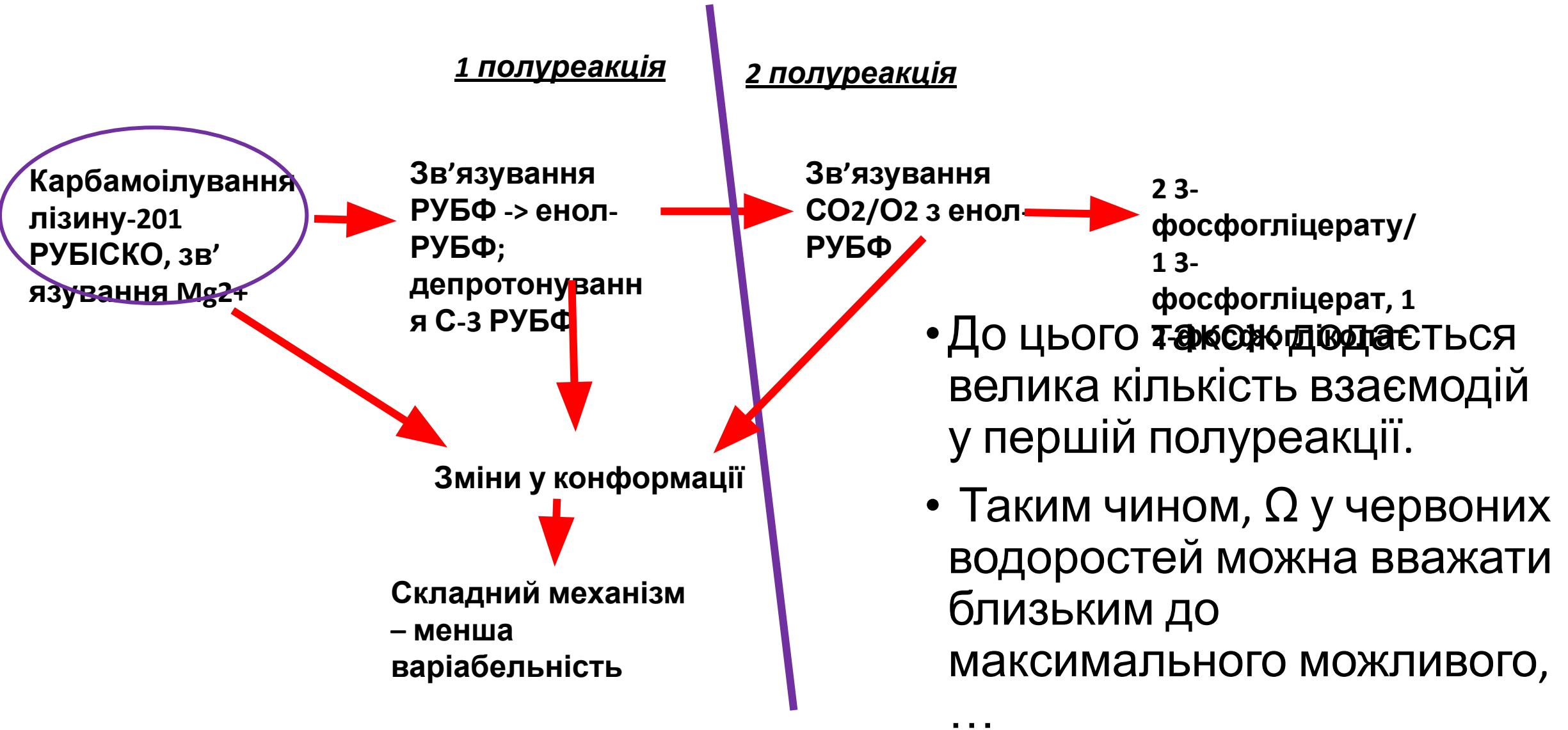
Ω – фактор специфічності РУБІСКО до CO₂ понад O₂.

P_n (net photosynthesis) – кількість фіксованого CO₂, враховуючи витрати на фотодихання.

K – константи Міхаеліса для 2х субстратів, V – максимальні швидкості реакції фіксації 2х субстратів.

t – кількість молей загубленого CO₂ на 1 моль фіксованого O₂, $t=1/2$.

Механізм роботи РУБІСКО

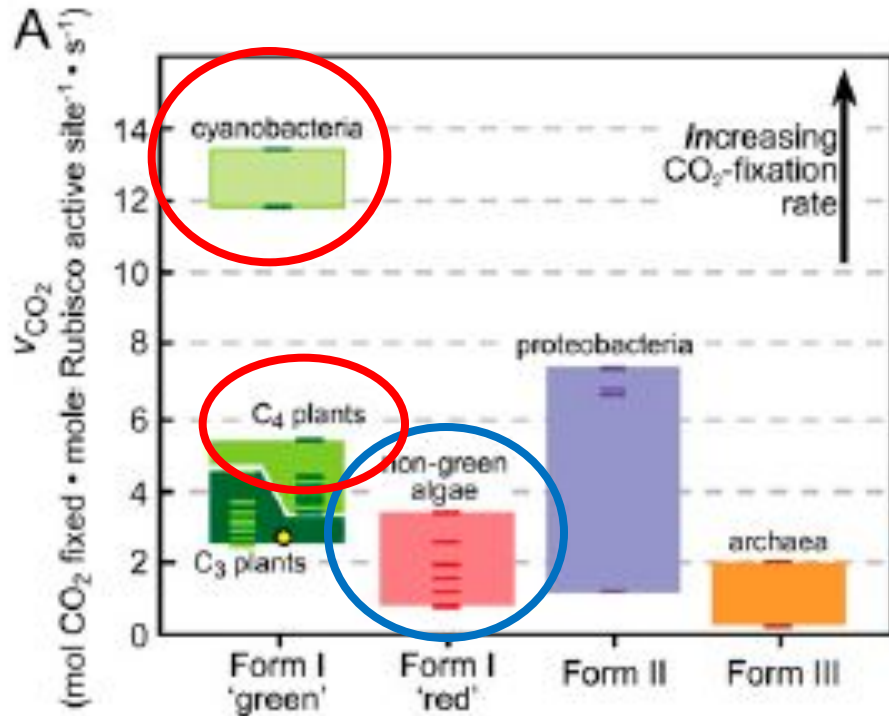


$$\bullet \Omega = \frac{V_{c \times K_o}}{V_o \times K_c} = \frac{v_c \times [CO_2]}{v_o \times [O_2]}$$

$$\bullet P_n = v_c - t \times v_o = \frac{\left(v_c \times K_o \times \left([CO_2] - \frac{[O_2]}{\Omega} \right) \right)}{\left(K_o \times [CO_2] + K_c \times K_o + K_c \times [O_2] \right)}$$

Ω – фактор специфічності РУБІСКО до CO₂ понад O₂.

P_n (net photosynthesis) – кількість фіксованого CO₂, враховуючи витрати



Червоні водорості
для 2х субстратів, V – максимальні швидкості

$$\Omega = \frac{V_c \times K_o}{V_o \times K_c} = \frac{v_c \times [CO_2]}{v_o \times [O_2]}$$

$$\bullet P_n = v_c - t \times v_o = \frac{\left(v_c \times K_o \times \left([CO_2] - \frac{[O_2]}{\Omega} \right) \right)}{\left(K_o \times [CO_2] + K_c \times K_o + K_c \times [O_2] \right)}$$

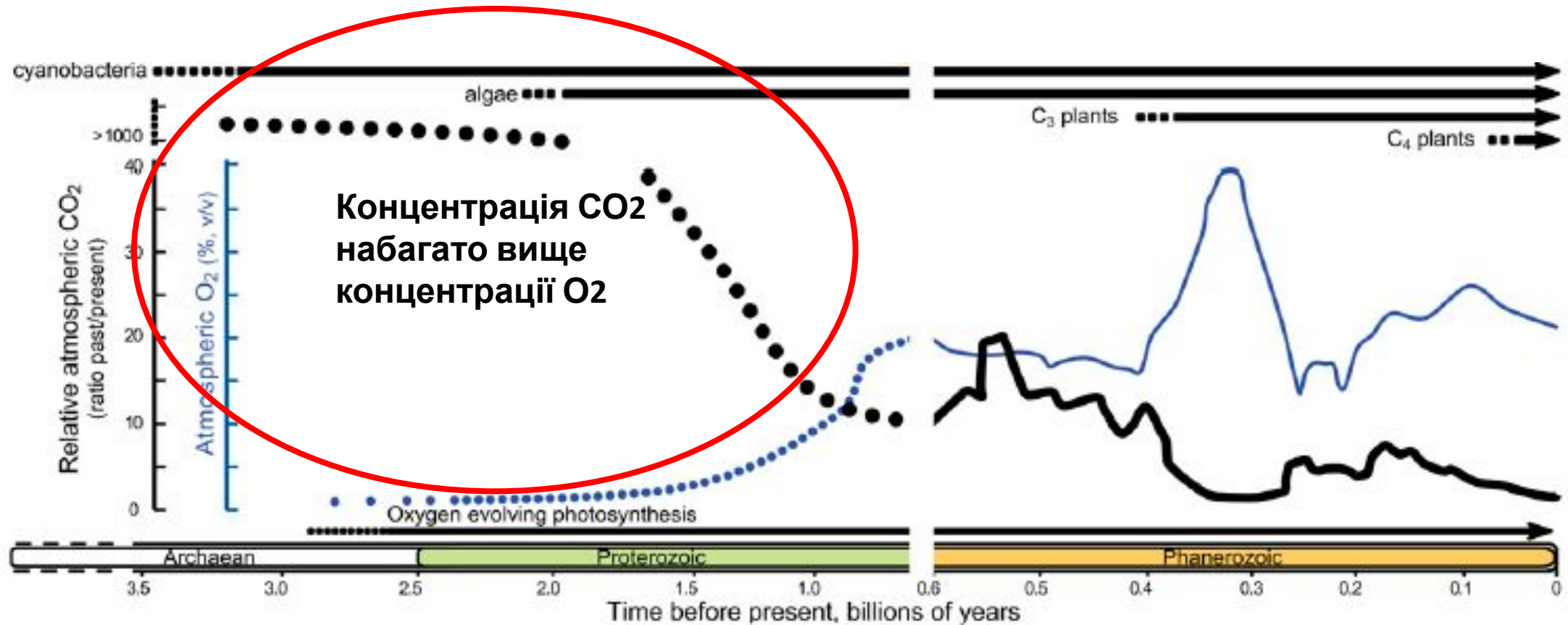
Ω – фактор специфічності РУБІСКО до CO₂ понад O₂
P_n (net photosynthesis) – кількість фіксованого CO₂, враховуючи витрати на фотодихання.

K – константи Міхаеліса для 2х субстратів, V – максимальні швидкості реакції фіксації 2х субстратів.

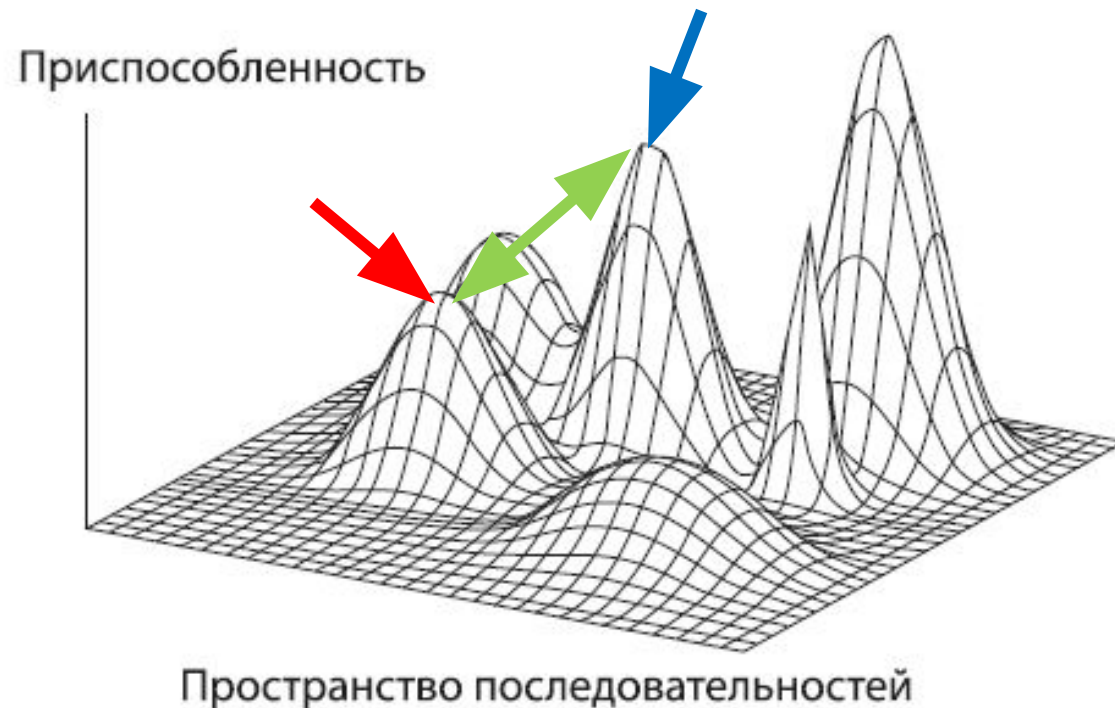
t – кількість молей загубленого CO₂ на 1 моль фіксованого O₂, t=1/2.

Ціанобактерії

Отже, низька специфічність РУБІСКО - релікт

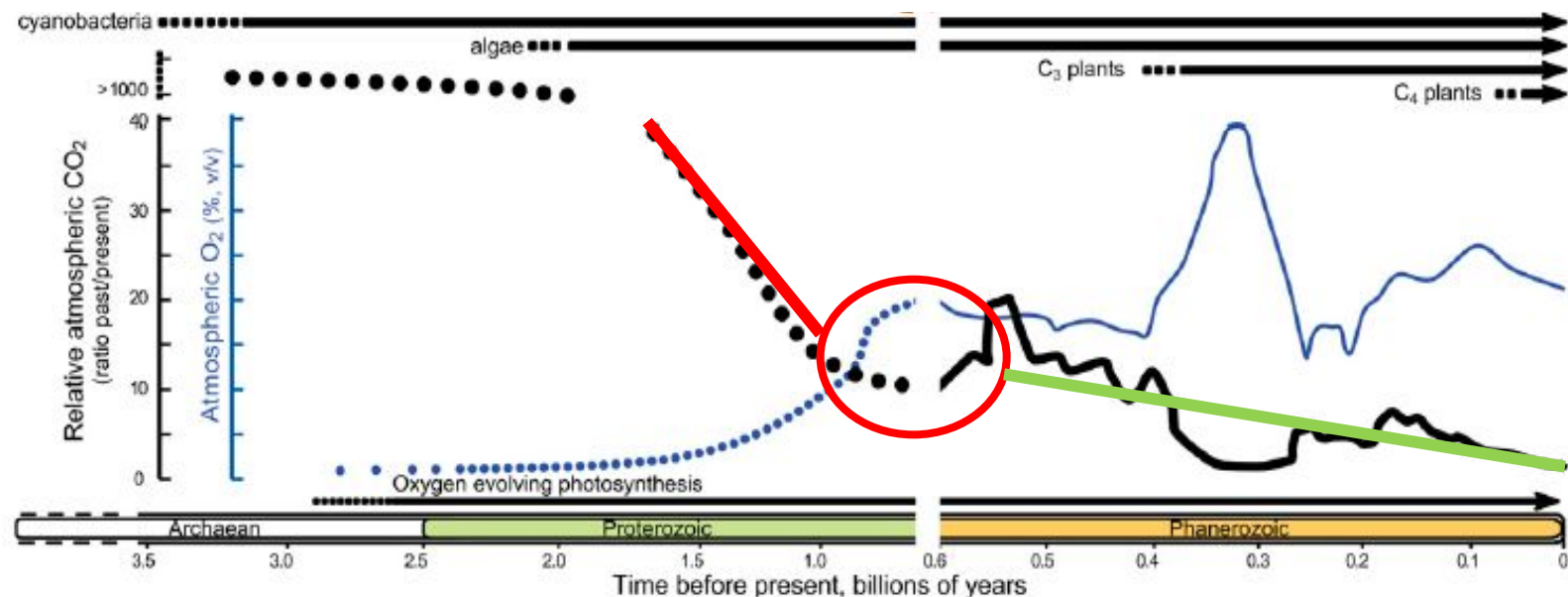


- Саме у ті часи РУБІСКО опинилась на такому піку ландшафту пристосованості, що перейти з нього на інший, що відповідає більш специфічному ферменту, зараз майже НЕМОЖЛИВО.



Контроль складу атмосфери?

- Відбутися перехід на відповідний пік ландшафту міг у період «Землі-сніжка» (бл. 700 млн), що міг бути частково визваний значною фотосинтетичною активністю, йому відповідає різке зменшення конц. CO₂, що призвело до зменшення парникового ефекту і зниження температури.
- У цей період міг йти добір на меншу специфічність РУБІСКО, адже після нього конц. CO₂ відносно постійно зменшується, однак менше ніж до нього.
- Мабуть, специфічність РУБІСКО регулює підтримання нормального співвідношення [CO₂]/[O₂] в атмосфері?



До цього етапу конц. CO₂ в атмосфері зменшувалася дуже різко

Джерела: Young et al., 2012

Висновки

1. Збільшувати специфічність ферменту менш вигідно ніж виробляти CO₂-концентруючий механізм.
2. Максимальна відома зараз специфічність РУБІСКО є близькою до максимально можливої, так як такі характеристики ферменту є реліктовими, адже довгий час він еволюціонував у умовах високої концентрації CO₂.
3. Можливо, активність РУБІСКО відіграє певну роль у регуляції складу атмосфери, таким чином вона «оптимізована» для підтримки нормального співвідношення концентрацій CO₂/O₂.

Дякую за увагу!