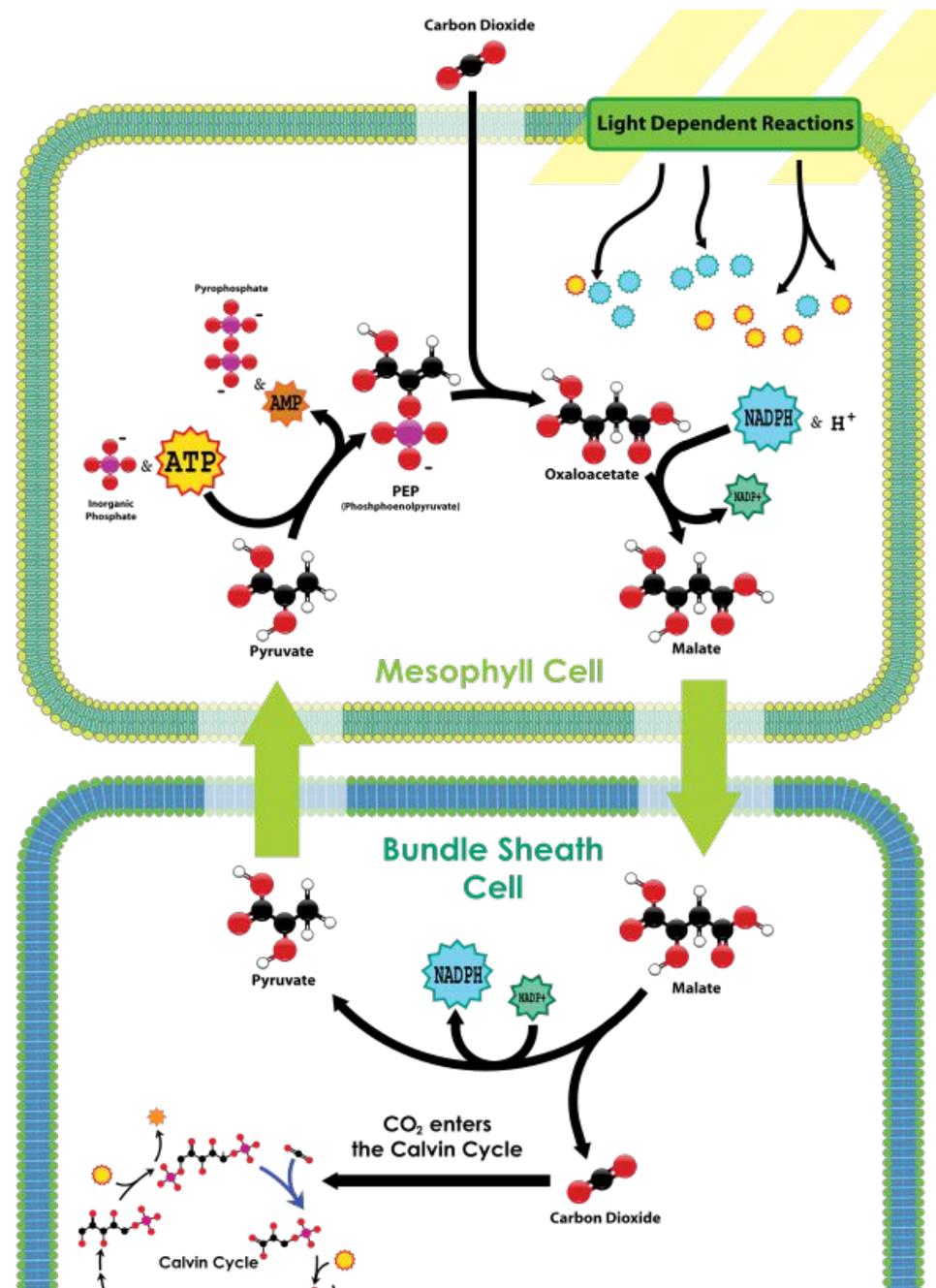


# Клеточная биология (ЦИТОЛОГИЯ)

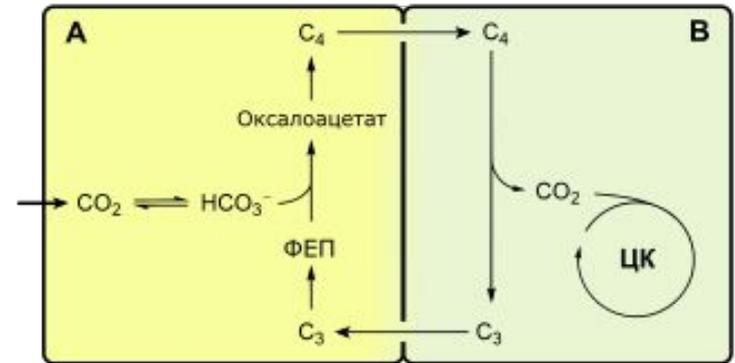
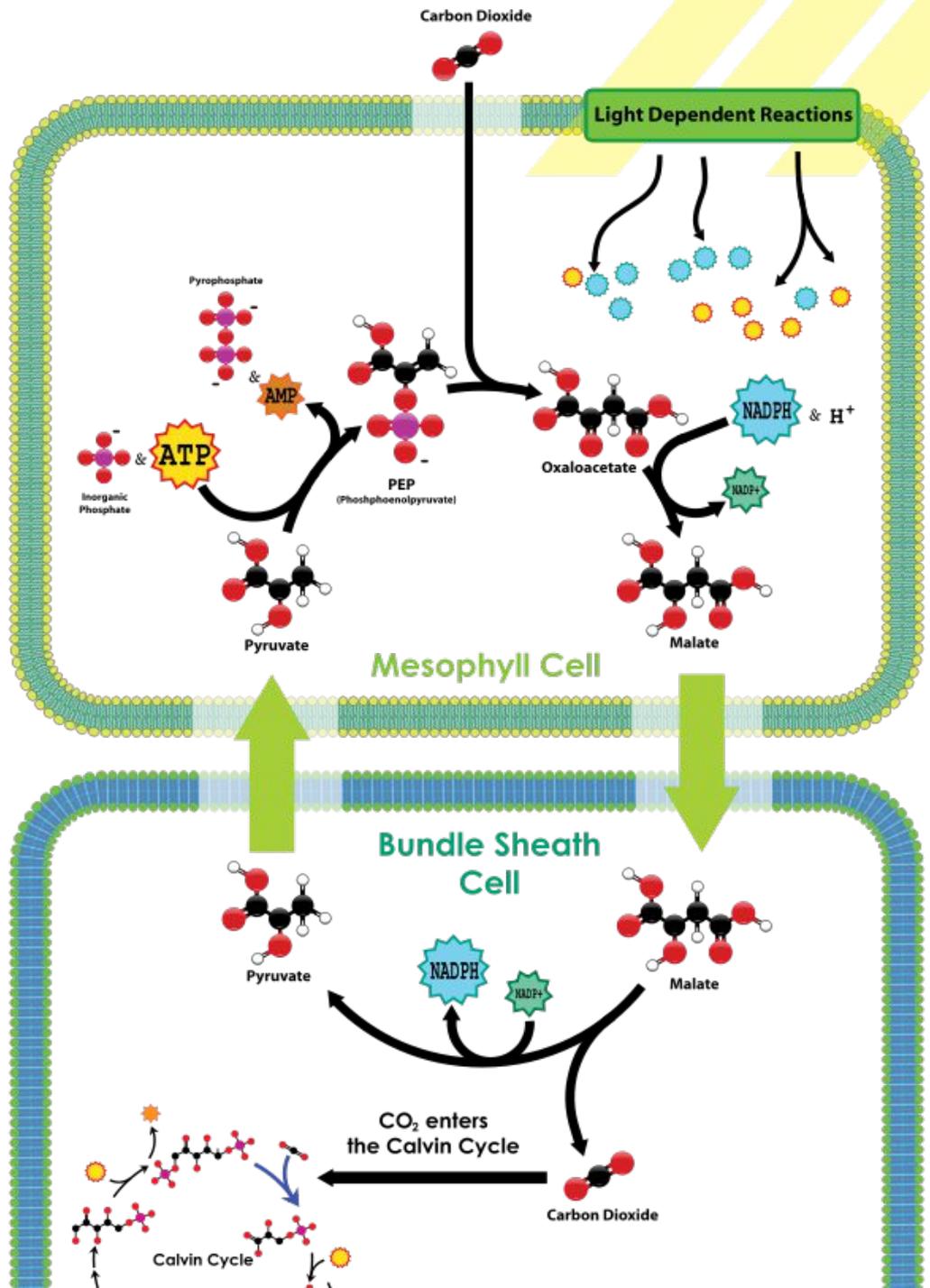
Н.Б. Рубцов



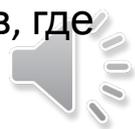


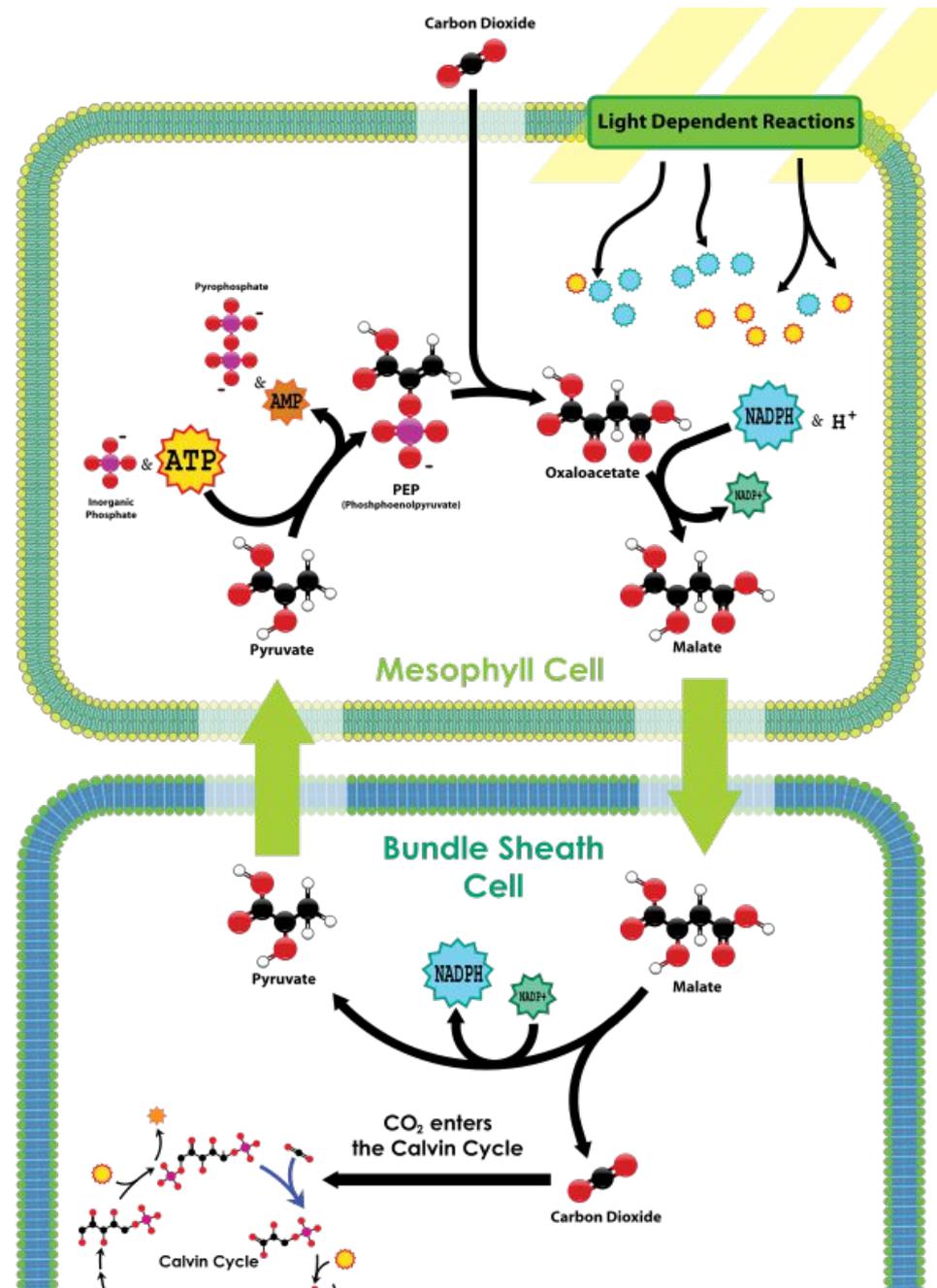
**C<sub>4</sub>-фотосинтез, или цикл Хэтча — Слэка,** — путь связывания углерода, характерный для высших растений, первым продуктом которого является четырёхуглеродная щавелевоуксусная кислота, а не трёхуглеродная 3-фосфоглицериновая кислота, как у большинства растений с обычным C<sub>3</sub>-фотосинтезом.





C<sub>4</sub>-растения выработали механизм концентрирования CO<sub>2</sub> в месте локализации Рубиско, создающий благоприятные условия для работы этого фермента у C<sub>4</sub>-растений. CO<sub>2</sub> ассимилируется в клетках мезофилла в виде четырёхуглеродной органической кислоты, которая затем транспортируется в клетки обкладки сосудистых пучков, где декарбоксилируется, высвобождая CO<sub>2</sub>.

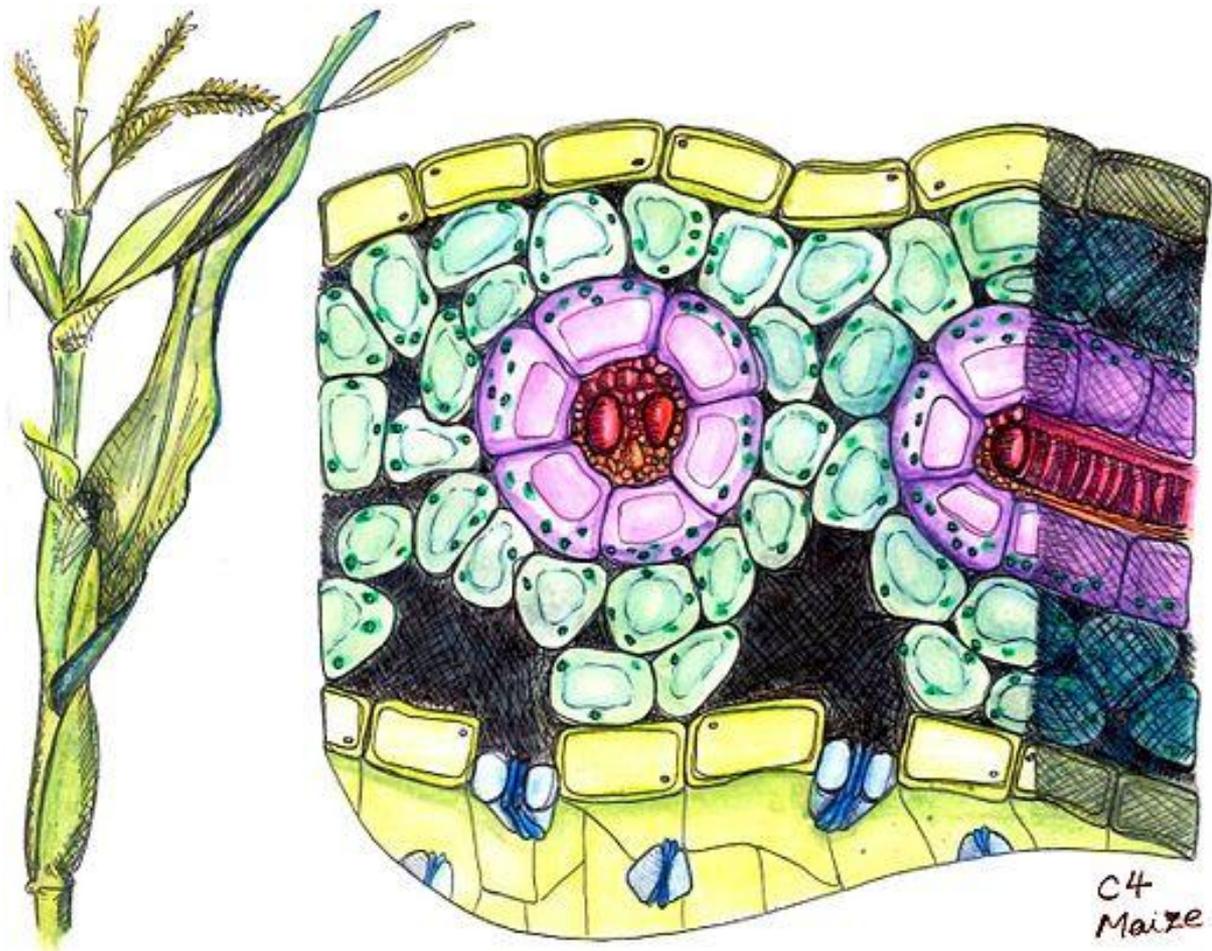




Дополнительные шаги по фиксации углерода в C<sub>4</sub>-пути требуют дополнительных затрат энергии в форме АТФ.

Для регенерации акцептора углерода в цикле Хэтча — Слэка, то есть превращения пирувата в ФЕП, требуются дополнительно 2 молекулы АТФ. В итоге на одну молекулу CO<sub>2</sub> в C<sub>4</sub>-пути расходуется 5 молекул АТФ и 2 молекулы НАДФН.

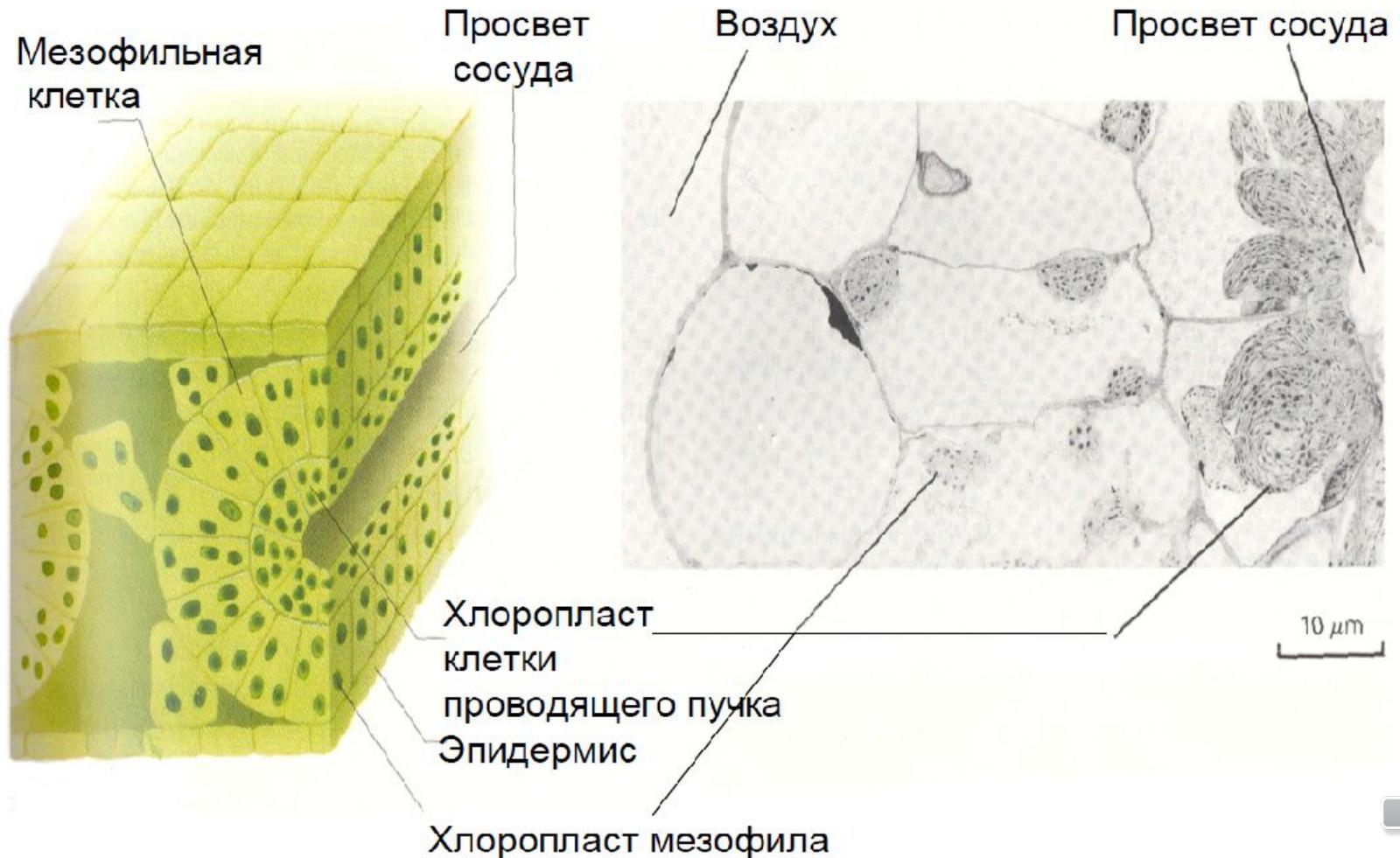


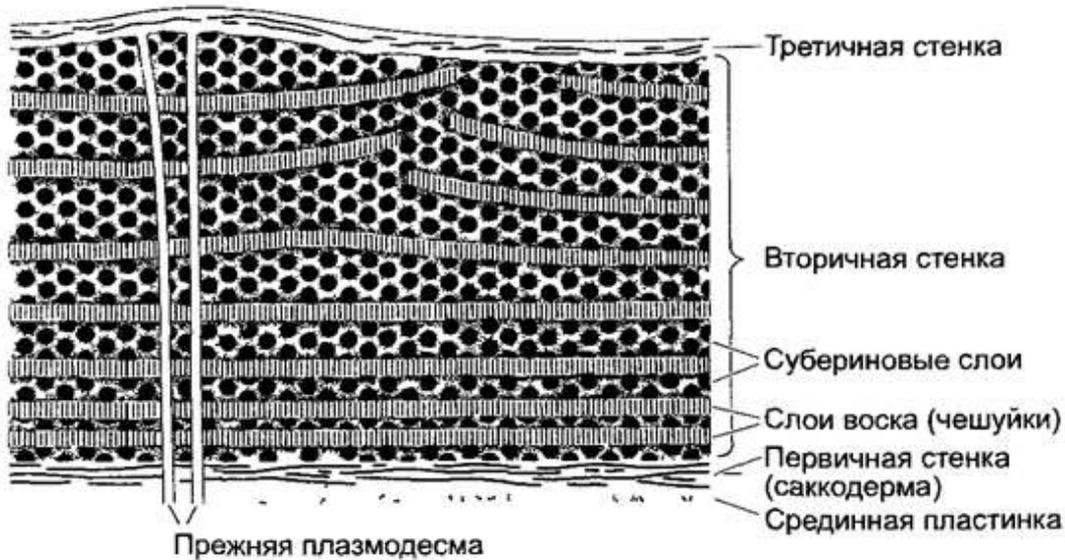


Особая структура листа  $C_4$ -растений (*кранц-анатомия*, нем. *Kranz* — корона, венец). Первое описание сделано в 1884 году немецким ботаником Готлибом Габерландтом.



# Специализация хлоропластов у C4 растений





## СУБЕРИНОВЫЙ СЛОЙ

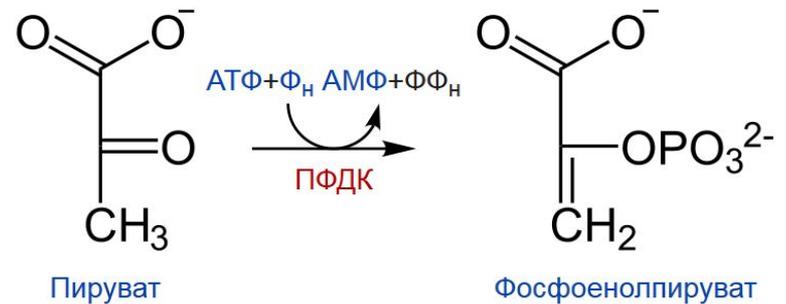
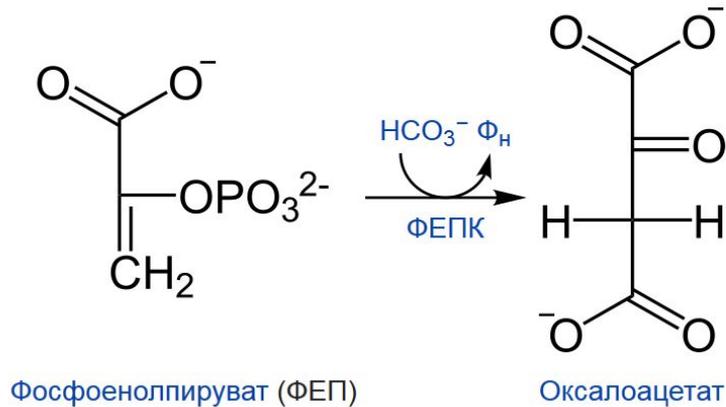
— часть вторичной утолщенной оболочки растительной клетки, пропитанной суберином. Оболочки клеток, в которых возникает субериновый слой, становятся непроницаемыми для воды и газов (напр., клетки пробки).

Первичную фиксацию  $\text{CO}_2$  у  $\text{C}_4$ -растений осуществляет фермент фосфоенолпируваткарбоксилаза, расположенная в клетках мезофилла. В отличие от Рубиско, она фиксирует углекислый газ в форме гидрокарбонат-иона  $\text{HCO}_3^-$ , а не  $\text{CO}_2$ .

Образование  $\text{HCO}_3^-$  из  $\text{CO}_2$  происходит с участием цинк-содержащего фермента карбоангидразы, которая также локализована в цитозоле клеток мезофилла и ускоряет установление равновесия между двумя формами углекислоты:



ФЕП-карбоксилаза катализирует необратимую конденсацию молекул ФЕП и  $\text{HCO}_3^-$  с образованием оксалоацетата



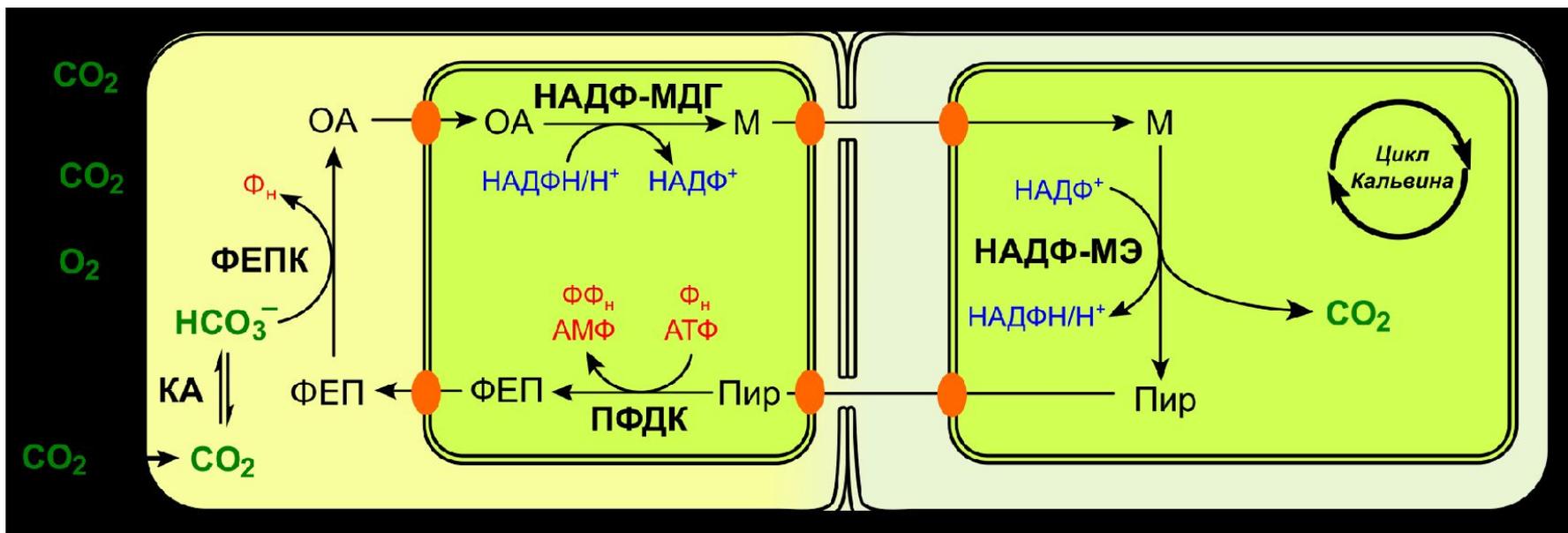
На первой, обратимой стадии реакции один фосфатный остаток передаётся с АТФ на неорганический фосфат с образованием пирофосфата, а второй ( $\Phi_\beta$ ) присоединяется к пирувату. Локализованная в строме хлоропластов пирофосфатаза мгновенно гидролизует образовавшийся пирофосфат, что делает реакцию необратимой.



## Три типа $C_4$ -фотосинтеза

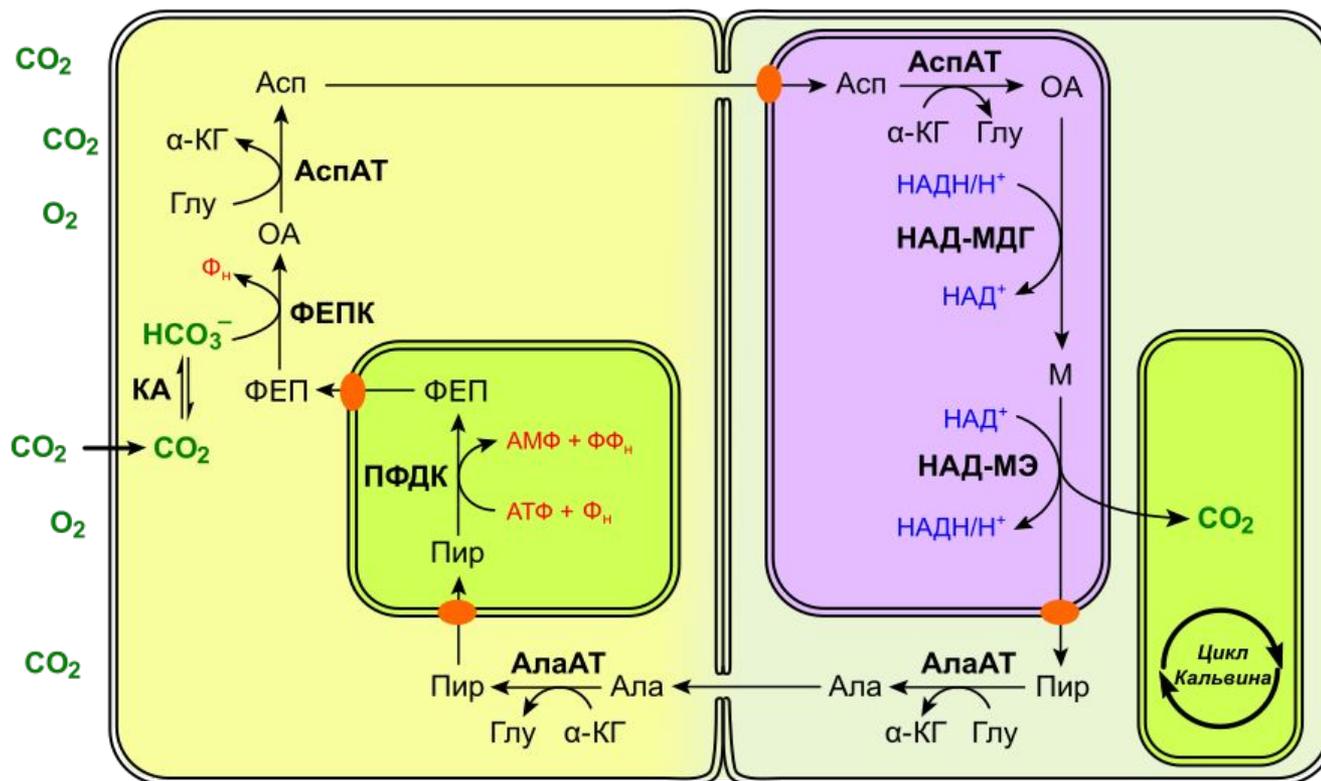
- *НАДФ<sup>+</sup>-малатдегидрогеназный тип.*
- *НАД<sup>+</sup>-малатдегидрогеназный тип.*
- *ФЕП-карбоксикиназный тип.*





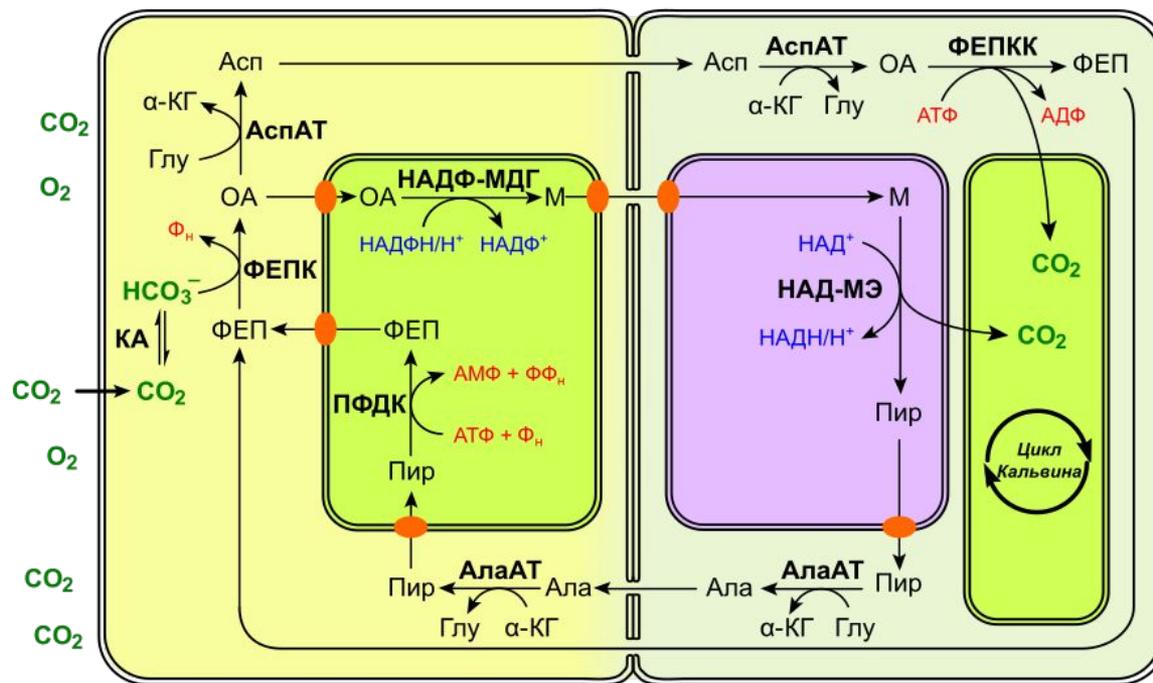
НАДФ-МДГ тип C<sub>4</sub>-фотосинтеза. ФЕП = фосфоенолпируват; ОА = оксалоацетат; М = малат; Пир = пируват; ФЕП-карбоксилаза; ПФДК = пируватфосфатдикиназа; НАДФ-МДГ = НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа; НАДФ-МЭ = НАДФ-зависимый малик-энзим.





НАД-МДГ тип C4-фотосинтеза. М = Малат; ФЕП = Фосфоенолпируват; ОА = оксалоацетат; Пир = пируват; Асп = аспартат; Ала = аланин; Глу = глутамат;  $\alpha$ -КГ =  $\alpha$ -кетоглутарат; КА = карбоангидраза; ФЕПК = ФЕП-карбоксилаза; ПФДК = пируватфосфатдикиназа; НАД-МДГ = НАД-зависимая малатдегидрогеназа; НАД-МЭ = НАД-зависимый малик-энзим; АлаАТ = аланинаминотрансфераза; АспАТ = аспартатаминотрансфераза

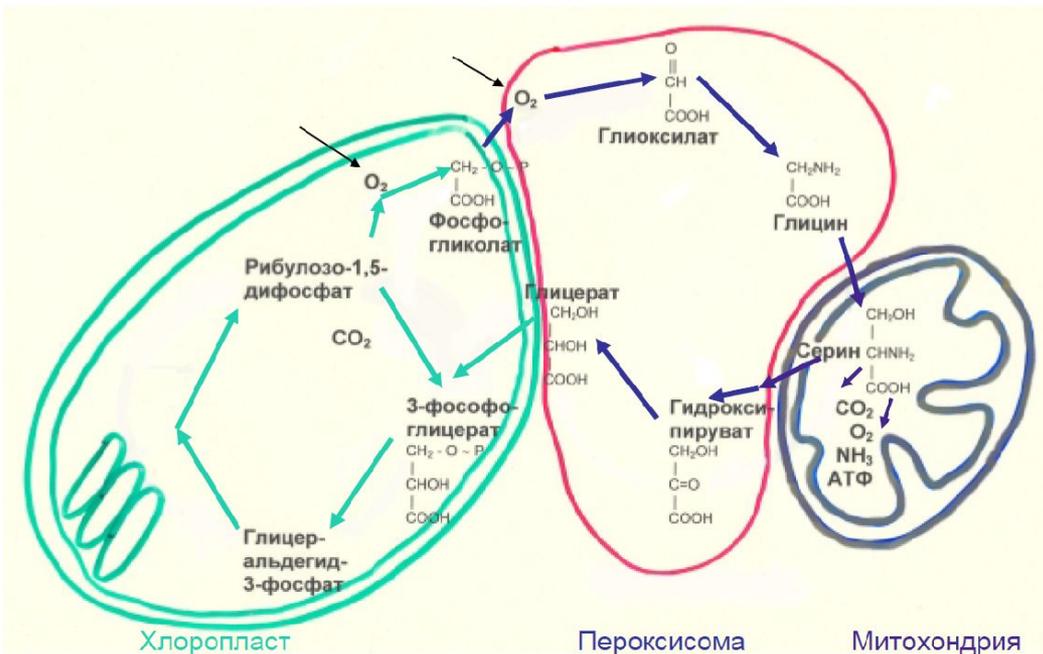




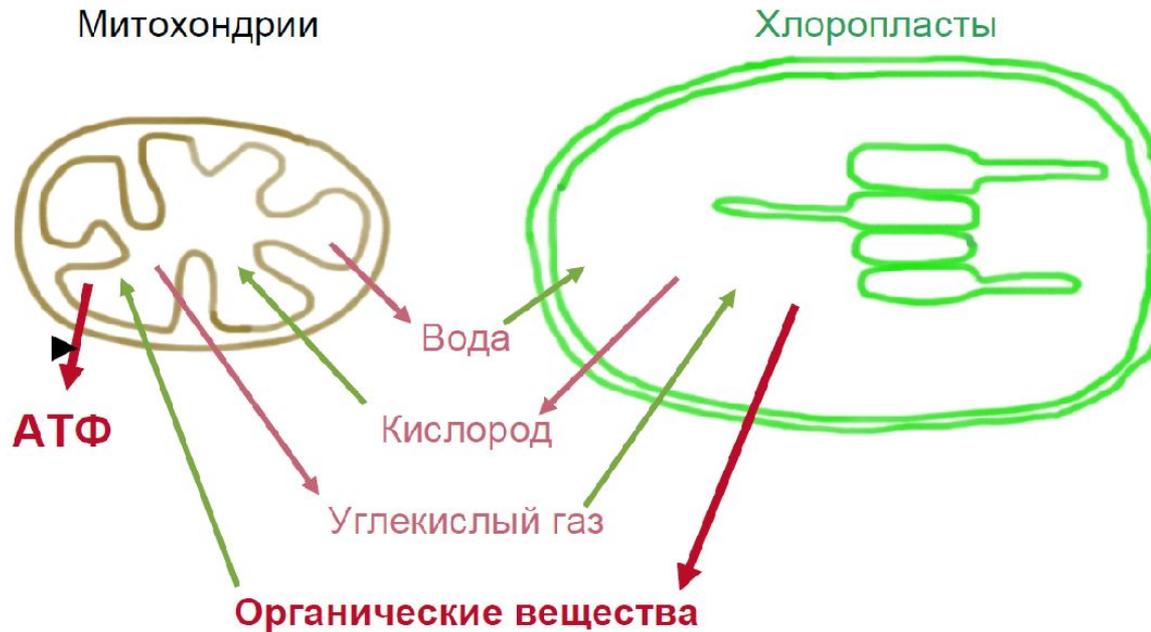
ФЕПКК тип C<sub>4</sub>-фотосинтеза. М = Малат; ФЕП = Фосфоенолпироват; ОА = оксалоацетат; Пир = пироват; Асп = аспарат; Ала = аланин; Глу = глутамат; α-КГ = α-Кетоглутарат; КА = карбоангидраза; ФЕПК = ФЕП-карбоксилаза; ПФДК = пироватфосфатдикиназа; НАДФ-МДГ = НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа; НАД-МЭ = НАД-зависимый малик-энзим; АлаАТ = аланинаминотрансфераза; АспАТ = аспартатаминотрансфераза; ФЕПКК = фосфоенолпироваткарбоксикиназа



# Кооперация органоидов во время фотодыхания



# Сравнение роли митохондрий и хлоропластов в клеточном метаболизме



# Симбиоз в ходе эволюции

## Эволюция

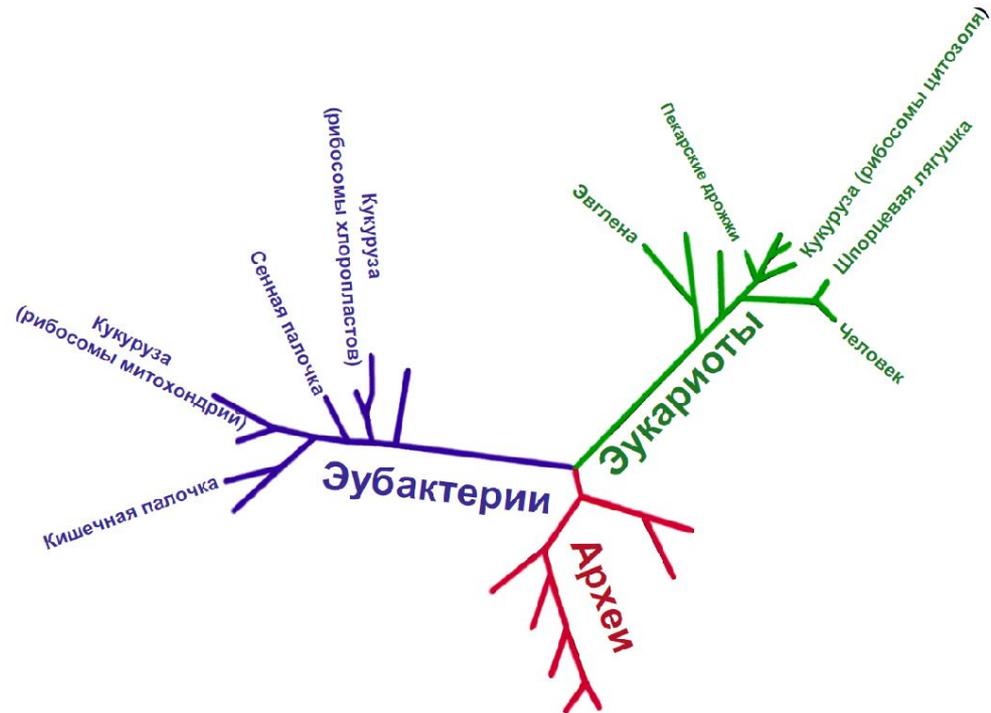
Первые высказывания о симбиотическом происхождении клеток эукариот мы находим уже в работах конца XIX века:

1887 г., 1907 г. А.С.Фаминицын

1889 г. С.Швенденер

20-е годы XX в. К.С.Мережковский, Б.М.Козо-Полянский

В 60-е г. XX в. эту тему развивала Линн Маргелис



Филогенетическое дерево, построенное по результатам сравнения последовательности нуклеотидов в гене rРНК малой субъединицы рибосом



## Отличия в генетическом коде митохондрий указывают скорее на особенности их эволюции как изолированных структур, а не на древность их происхождения

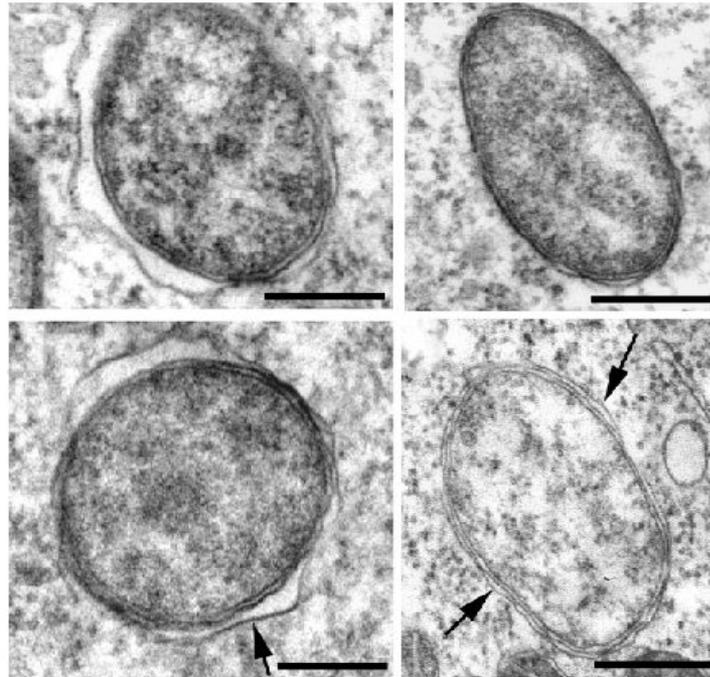
Сравнение генетического кода митохондрий разных видов по сравнению с универсальным кодом

Кодон	Универсальный код	Митохондриальный код			
		Кукуруза	Дрозофила	Дрожжи	Человек
УГА	Стоп	Стоп	Три	Три	Три
АУА	Илей	Илей	Мет	Мет	Мет
ЦУА	Лей	Лей	Лей	Тре	Лей
АГА	Арг	Арг	Сер	Арг	Стоп
АГГ	Арг	Арг	Сер	Арг	Стоп



Известны симбионты животных клеток, которые не встречаются вне клеток. Например, бактериоиды рода *Wolbachia* в клетках *Drosophila melanogaster*.

Только анализируя их последовательность ДНК, можно установить достоверно принадлежность симбиотических и свободноживущих видов к одному роду.



Бактериоиды рода *Wolbachia* в клетках *Drosophila melanogaster*

