

УДК 582.132

**К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИИ ОТКРЫТИЯ C₄-ФОТОСИНТЕЗА.
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ****Магомедов И.М.***ООО «Амарант про», Санкт-Петербург, e-mail: mim39@mail.ru*

В статье рассматривается история открытия C₄-фотосинтеза, его особенности и перспективность индуцирования его элементов в C₃-растения.

Ключевые слова: фотосинтез, продуктивность, амарант

**ON THE HISTORY OF THE DISCOVERY C₄-PHOTOSYNTHESIS.
CURRENT STATE OF PROBLEM****Magomedov I.M.***Amaranth Pro, St. Petersburg, e-mail: mim39@mail.ru*

The article discusses the history of the discovery of C₄-photosynthesis, its features and prospects for inducing its elements in C₃-plants.

Keywords: photosynthesis, productivity, amaranth

На современном этапе исследований фотосинтеза C₄-растений сведения об открытии этого механизма метаболизма углерода довольно противоречивы. Мне хотелось бы внести ясность в суть этой проблемы, поскольку, начиная с 1963 г., я занимался исследованием роли органических кислот в фотосинтезе и дыхании растений на кафедре физиологии и биохимии растений (ФБР) Ленинградского государственного университета (ЛГУ-СПбГУ) и был активным участником обсуждения этого вопроса на различных конференциях и семинарах. Как известно, на кафедре ФБР ЛГУ, еще в 20 годах прошлого века начато было изучение роли органических кислот в обмене веществ растений академиками В.И. Палладиным и С.П. Костычевым и продолжено профессорами С.В. Солдатенковым и В.А. Чесноковым. В этих работах было показано разнообразие путей образования, накопления и использования органических кислот в различные периоды онтогенеза растений разных экологических групп. Позднее исследования органических кислот (и аминокислот) в той или иной степени было связано с функционированием основных метаболических путей углерода. Так, в 50 г.г. 20 века активно начали исследовать пути углерода в фотосинтезе высших и низших растений. Более того, в эти же годы в работах Л. А. Незговоровой –сотрудницы Института физиологии растений РАН было установлено, что при коротких экспозициях листьев кукурузы на свету ¹⁴C из ¹⁴CO₂ обнаруживается в аспарагиновой кислоте. Она пишет: «...Что касается первичного поступления углерода в процессе фотосинтеза

в аминокислоты и более позднего – в углеводы, следует отметить, что на примере однолетних растений кукурузы и овса наблюдается четкая закономерность этого процесса, более яркая у кукурузы и менее яркая у овса... Подобное различие в интенсивности процесса может зависеть от биологии растений» (1, 2). Таким образом, в этой работе впервые было отмечено первичное образование 4-х углеродной аспарагиновой кислоты в фотосинтезе и указано на дальнейшее превращение ее в углеводы, выявлены также различия в путях углерода между кукурузой и овсом.

В дальнейших исследованиях, как в нашей стране, так и за рубежом эти представления были развиты на основе широких физиолого-биохимических экспериментов, что и привело к открытию C₄-пути углерода. В 1960-1963 г.г. Ю.С. Карпилов представил данные о раннем образовании яблочной кислоты в листьях кукурузы (3). Корчак и др. в 1965 г. первые показали, что дикарбоновые кислоты (яблочная и аспарагиновая) составляют первичные продукты фиксации CO₂ в листьях сахарного тростника (4). Данные соединения превращаются в сахара через 3ФГК и гексозофосфаты. Как новый тип фиксации CO₂, принципиально отличающийся от пути Кальвина, в котором первичным продуктом усвоения углекислоты было 3-х углеродное соединение, этот цикл впервые описали Хеч и Слейк (5). Следует особо отметить весомый вклад в исследовании механизма C₄-фотосинтеза талантливого ученого, безвременно ушедшего из жизни Юрия Семеновича Карпилова. Думаю, что из специалистов нашей страны он был

первым среди равных исследователей углеродного метаболизма. Тем не менее, самым первым исследователем, который установил первичный продукт C_4 -фотосинтеза, была Н.А.Незговорова, имя которой незаслуженно забыто.

В последние 10-15 лет появились новые публикации о присутствии C_4 -типа углеродного метаболизма в пределах одной клетки C_3 растений (6) и об индуцировании C_4 -фотосинтеза в C_3 -растениях. В 2008г создан Международный консорциум для получения C_4 -риса (7) с целью повышения его урожайности, так как известно, что C_4 -фотосинтез обеспечивает более высокую продуктивность растений. Попытки подобных исследований предпринимались и ранее. Однако многие современные специалисты недостаточно знакомы с работами прежних исследователей этой проблемы в нашей стране, поэтому считаю необходимым остановиться на них.

В 1975 г. группа исследователей: Ю.С.Карпилов, К.Я.Биль и И.М.Магомедов по приглашению Э.А.Титлянова на базе Института биологии моря Дальневосточного Научного Центра исследовала углеродный метаболизм бурых водорослей в акватории острова Попова. Мы показали, что дикарбоновые кислоты образуются на ранних этапах фиксации CO_2 , но не сумели доказать, что они являются источником CO_2 для функционирования цикла Кальвина в пределах одной клетки. В 1976 г. на Биологическом факультете МГУ состоялось заседание Совета по фотосинтезу АН СССР. Во время дискуссий, я предложил усилить активность реакции бета – карбоксилирования в мезофильной клетке C_3 -растений. После этого, мы у себя в лаборатории фотосинтеза Биологического института ЛГУ и академик Ю.С.Насыров, который создал научную школу по генетике фотосинтеза в Таджикской ССР, независимо друг от друга начали изучать возможности повышения продуктивности C_3 -растений путем активации в них элементов C_4 - фотосинтеза. Насыров Ю.С и его ученики исследовали пути генетической модификации C_3 растений (8,9, 10). Мы сосредоточили свои усилия на исследовании физиологических особенностях углеродного метаболизма в листьях сахарной свеклы в условиях стресса и показали, что при искусственно созданных неблагоприятных условиях (засуха, засоление) в результате фиксации CO_2 в листьях на свету увеличивается образование дикарбоновых кислот (11). Мы предполагали, что эти кис-

лоты могут быть источником углекислоты для поддержания положительного баланса углерода в клетке при затруднении его внешнего поступления при частично закрытых устьицах для ограничения транспирации. Такая же картина характерна для суккулентов, когда возможна одновременная фиксация CO_2 с помощью РБФ-карбоксилазы и ФЕП-карбоксилазы. Мы пришли к выводу, что при определенных экологических условиях, например, дефиците воды, для сохранения жизнедеятельности клетки в C_3 -растениях увеличивается синтез C_4 -кислот, которые могут быть донорами углекислоты для продолжения работы цикла Кальвина в C_3 -растениях. Мы считали, что для проведения экспериментов самым подходящим объектом могут быть растения семейства Маревых, где сохранился наиболее древний НАД-малик-энзимный тип C_4 -фотосинтеза. Таким образом, еще в 70-х годах прошлого века проводились исследования по активизированию синтеза C_4 -кислот в C_3 растениях с помощью генетических и физиологических методов.

Что касается исследований по созданию C_4 -риса то, на наш взгляд, они могут дать сильный толчок для развития биотехнологии, но возможности получения при этом C_4 - риса весьма туманны. Более перспективным кажется обогащение известных углеводных форм C_4 -растений, таких как кукуруза и сорго качественным белком, путем внесения в них генов из близкого им по фотосинтезу C_4 -растения амаранта, обладающего самым высоким качеством белка. И в том случае, если белок кукурузы или сорго станет в результате этих трансформаций более качественным, можно сделать попытку использовать тот же способ для риса и других C_3 -растений.

В настоящее время продуктивность риса с гектара посева такова, что им можно прокормить 27 человек. При повышении количества и качества белка его эффективность значительно увеличивается. Вместе с тем, необходимо иметь в виду, что для риса наилучшим удобрением считается аммонийная форма азота, которая для C_4 -фотосинтеза является ингибитором. Поэтому работы по полному копированию C_4 -фотосинтеза кукурузы или сорго с «кранц» анатомией для риса, не сделает его C_4 -растением, а приведет к получению совершенно другой модификации риса с новыми характеристиками («биотехрис»). На данном этапе развития научных исследований усилия генной инженерии кажутся более перспективными

для внедрения лишь некоторых элементов C_4 -фотосинтеза в листья C_3 -растений такой культуры как амарант с целью увеличения качественного белка в листьях и в зерне.

Обращает на себя внимания такой факт: среди растений земного шара количество видов с C_4 -фотосинтезом составляет всего 4-5 %, однако, их вклад в продовольственное обеспечение населения мира весьма велик и составляет свыше 30%. Среди C_4 -культур, наиболее уникальной и значимой для продовольственной безопасности является именно амарант (12-21).

Эта очень древняя культура. В доколумбовые времена зерновой амарант был одной из основных пищевых культур Нового Света, почти такой же важной, как кукуруза и бобы. Помимо употребления в пищу, ацтеки и инки использовали амарант как источник пурпурной краски в языческих обрядах. С приходом испанских конкистадоров и внедрением христианства языческие ритуалы стали вытесняться, в том числе и имеющий к ним отношение амарант. Основными продовольственными культурами остались кукуруза и фасоль, а амарант был почти забыт. Так испанские завоеватели положили конец использованию амаранта как основной продовольственной культуры Нового Света, что значительно замедлило его распространение в мировом сельском хозяйстве как высокопитательного растения. Возобновление интереса к амаранту относится уже к XX веку. В настоящее время он широко распространен в Северной и Южной Америке, Азии (Индия, Китай), Африке. Его стали возделывать и использовать в пищу и в Европе. В нашей стране амарант не признавали культурным растением, так как у нас в основном были распространены его дикие формы. Однако на необходимость применения в сельском хозяйстве амаранта как новой силосной культуры в программе использования мировых растительных ресурсов указывал академик Н.И.Вавилов еще в 1932 году. Были получены прекрасные результаты, которые изложены в монографии в 1940 г. «Новые кормовые культуры» (22). Однако после гибели Н.И.Вавилова, начатая по его инициативе исследовательская работа с амарантом и другими новыми культурами, была прекращена.

Толчком к настоящему возрождению амаранта послужили работы по активному изучению механизма C_4 -фотосинтеза, который присущ и амаранту как «аспартатной» подгруппе C_4 -растений. Было установлено, что зерно и биомасса амаранта содержат

высококачественный белок. Это стало основанием для возобновления (с 1984 г.) исследований амаранта как источника белка для решения проблем кормопроизводства в нашей стране. Более того, во многих странах мира: США, КНР, Индии, Мексике, странах Южной Америки и др. из амаранта производят тысячи качественных диетических продуктов питания для профилактики различных болезней. Амарант стали называть культурой 21 века! Значительный вклад в возрождении амаранта внес Роберт Родейл (США), который создал Институт Амаранта для внедрения этой культуры во многих странах мира.

В нашей стране была создана Программа Амарант, я был назначен Председателем Головного Совета программы. До распада СССР было проведено несколько конференций, совещаний, семинаров. Возникли центры изучения амаранта: в Казани (Чернов И.А., Офицеров Е.Н.), в Воронеже (Макеев А.М., Мирошниченко Л.А.), в Новосибирске (Железнов А.В.), на Украине (Утеуш Ю., Головин В.П., Бугаев В.Д., Правдивая Н.П. и др.), в Белоруссии (Плашкевич Л.С., Ярошевич М.И.), в Баку (Алиев Д.А.), в Москве (Гинс В.К. и др.), в Нальчике (Фролов Н.А.), в Томске (Астафурова Т.П. и др.), в Элисте (Настинова Г.Э.), в Миллерово (Рубанов А.А.), в Новочеркасске (Иванова Н.П.) и в других регионах. Особо следует отметить вклад Чернова И.А. и его сотрудников в интродукцию амаранта в Татарстане и разработку технологии его переработки (Чернов, 1992).

В 1991 году, в г. Оломоуц (Чешская Республика) была учреждена Европейская Ассоциация «Амарант», где я был избран Первым Президентом. Проведено множество конференций, совещаний и круглых столов, посвященных интродукции амаранта. Во всем мире ведутся широкие исследования с амарантом, рассматривающие его как ведущую культуру 21 века.

Таким образом, исследование механизма C_4 -фотосинтеза привело к возобновлению выращивания и переработки уникальной культуры амаранта, необходимой для решения проблем продовольственной безопасности многих стран мира.

Список литературы

1. Незговорова Л.А. К вопросу о продуктах фотосинтеза // Физиология растений-1956.-Т.3.-№6.-С497-507.
2. Незговорова Л.А. Влияние водного режима растений на поступление и распределение углерода в процессе фотосинтеза // Физиология растений – 1957. – Т.4. – №5. – С440-449.

3. Карпилов Ю.С. Распределение радиоактивного углерода C14 среди продуктов фотосинтеза кукурузы // Труды Казанского с/х института. – 1960. – т. 42, №1. – С.15-24.
4. Kortchack H.P., Hart C.E., Burr G.O. Carbon dioxide fixation in sugar-cane Leaves // *Plant Physiol.* – 1965 – № 40. – P. 209-213.
5. Hatch M.D., Slack C.R. Photosynthesis by sugarcane Leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation // *Biochem.J.* -1966.-№101.-P.103-111.
6. Voznesenskaya E.V., Franceschi V.R., Kiirats O., Edward G.E. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C4 plant photosynthesis // *Nature* – 2001. –V 414. – P.543-546.
7. Karki S., Rizal G. and Quick W.P. Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) by inserting the C4 – pathway. – (<http://www.ricejournal.com/content/61/28/>)
8. Насыров Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата / Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С.146-164.
9. Abdullaev A. Gorenkova L., Ivanishev V. Distribution of some enzyme of C4-acid metabolism in rye chloroplasts // *Fiziologiya rasteni.* – 1989. – V.36. – N4. – P.665-668.
10. Abdullaev A., Gorenkova L.G., Abdurakhmanova Z.N., Nasyrov Y.S. Metabolism of C4 –dicarbonic acid in the chloroplasts and leaves // *Fisiologoa rateni.* – 1992. – V. 39 – P. 900-906.
11. Магомедов И.М., Тищенко Н.Н., Юзбеков А.К. Концентрирование CO2 в клетке – путь повышения продуктивности С3-растений // Труды по прикл. ботан., генетике и селекции ВНИИ растениеводства. – 1980. – Т.67. – Вып.2. – С.100-106.
12. Амарант. Агротехника, возделывания и использование. Под ред. Магомедова и др. – Л., 1990. – 27 с.
13. *Amaranth: Biology, Chemistry, and Technology.* Ed. Oktavio Paradez-Lopez. – 1994. – P.223.
14. Кононков П.Ф., Гинс В.К., Гинс М.С. «Амарант – перспективная культура XXI века». Издание II. – М: РУДН, 1999. – 298 с.
15. Чиркова Т.В. Амарант культура 21 века // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 10. – С.22-27.
16. Офицеров Е.Н., Костин В.И. Углеводы амаранта и их практическое использование. – Ульяновск, 2001. – 180 с.
17. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Бурмакина Н.В., Юдина Р.С. Амарант: научные основы интродукции. – Новосибирск, 2009. – С.236.
18. *Amaranth Future-Food. Newsletter.* – 2009. – N 3.
19. *Amaranto: Ciencia y Tecnologia.* Ed. Espita R.E. – 2012. – P.354.
20. Caselato-Sousa V.M, Amaya-Farfan J. State of Knowledge on Amaranth Grain: A Comprehensive Review // *J of Food Science* – 2012. – V.27. – N 4. – P.93-104.
21. Магомедов И.М. Амарант: Биология. Сельское хозяйство. Медицина. //Материалы XI Межд. научно-методической. конференции. – Махачкала. – 9-13 июня 2014. – Т.1. – С. 85-87.
22. Медведев П.Ф. Новые культуры. – Краснодар, 1940. – 109 с.
23. Чернов И.А. Амарант. Физиолого-биохимические основы интродукции. – Казань: Изд-во Казанского университета. – 1992. – 89 с.