

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Лекція 6

Тема: Фізіологія дихання рослин

Утворені в результаті фотосинтезу вуглеводи та інші органічні речовини використовуються клітинами рослинного організму (і тваринними організмами також) як поживні речовини. Найважливішим етапом живлення органічними речовинами на клітинному рівні виступає процес дихання.

Дихання – це складний, багатоступінчастий процес біологічного окиснення органічних речовин з використанням O_2 до простих неорганічних сполук CO_2 і H_2O з вивільненням енергії, яка використовується на життєдіяльність організму.

Значення дихання:

1. В процесі дихання відбувається дисиміляція органічних речовин з вивільненням енергії, яка запасається у вигляді макроергічної сполуки АТФ.

2. В процесі дихання утворюються проміжні продукти, що використовуються для синтезу інших сполук (амінокислоти, білки, пігменти (хлорофіли, каротиноїди), нуклеїнові кислоти, алкалоїди тощо).

3. Вода, яка утворюється в процесі дихання використовується рослиною при дефіциті води.

Значення дихання не обмежується тим, що цей процес поставляє енергію. Дихання, подібно до фотосинтезу, складний окислювально-відновний процес, що йде через етапів. На його проміжних стадіях утворюються органічні сполуки (органічні кислоти і пентози), які потім використовуються в різних метаболічних реакціях. Крім того, вода, що утворюється при диханні, в крайніх умовах зневоднення може бути використана рослиною і захистити організм від загибелі.

Таким чином, дихання – центральний метаболічний процес, що переплітається зв'язками іншими процесами обміну.

Основні положення теорії біологічного окиснення такі:

- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода, поряд із субстратом, який окиснюється, виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень зі субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають присутності молекулярного кисню;

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

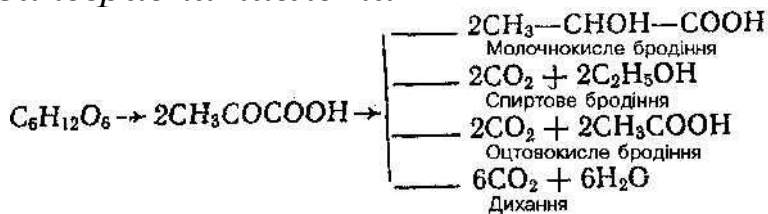


➤ молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води.

Розщеплення органічних речовин називають *дисиміляцією* або *катаболізмом*. Цей процес відбувається або анаеробно, тоді він називається **бродинням**, або аеробно – **диханням**.

Бродіння відкрив в 1860 р. Луї Пастер.

Бродіння є початковим етапом дихання. С.П. Костичев дослідив, що проміжним продуктом усіх бродінь і дихання є *піровиноградна кислота*



Залежно від напрямку перетворень ПВК відбувається певне бродіння або при наявності кисню повне окислення до CO_2 та H_2O .

Таким чином, саме С.П. Костичев в 1910 р. обґрунтував теорію про генетичний зв'язок дихання і бродіння, згідно з якою анаеробний розклад цукрів – початкова фаза, яка є спільною як для процесу бродіння, так, і для процесу дихання

Процес бродіння більш давній тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, тому що для одержання тієї самої кількості енергії при бродінні витрачається значно більше субстрату, ніж при диханні. Адже при диханні органічна речовина повністю перетворюється на H_2O та CO_2 і при цьому виділяється значна кількість енергії. В той же час при бродінні органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються різні багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу виникло в процесі еволюції і є одним з найважливіших пристосувань до умов життя.

Слід розрізняти:

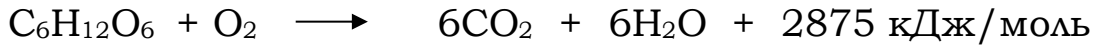
- Зовнішнє дихання – обмін газів між організмом і середовищем.
- Внутрішнє дихання – внутрішньоклітинні біохімічні процеси, які супроводжуються виділенням енергії.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Клітинне дихання – це окислювальний, за участю O_2 розпад органічних поживних речовин, що супроводжується утворенням хімічно активних метаболітів і вивільненням енергії, яка використовуються клітинами для процесів життєдіяльності.

Сумарне рівняння дихання:



Існує два основні шляхи перетворення дихального субстрата або окислення вуглеводів:

1. Дихотомічний: гліколіз + цикл Кребса;

2. Апотомічний: пентозофосфатний шлях.

Відносна роль цих шляхів дихання може мінятися залежно від типу рослин, віку, фази розвитку, а також залежно від умов зовнішнього середовища (наприклад, дихання здійснюється в діапазоні температур $-50 \dots +50 \text{ }^\circ\text{C}$).

Основним дихальним субстратом є вуглеводи. Також як субстрати використовуються білки, жири, органічні речовини. Жири, білки як субстрати дихання використовуються, наприклад, під час проростання насіння. Розщепленню субстратів у процесі дихання передують гідроліз: вуглеводів – до моносахаридів, жирів – до гліцерину, білків – до амінокислот.

Для характеристики якості і типу дихального субстрату використовується *дихальний коефіцієнт*.

Дихальний коефіцієнт – це співвідношення об'єму виділеного вуглекислого газу до об'єму поглинутого кисню в процесі дихання:

$$ДК = VCO_2 / VO_2$$

Якщо на дихання використовуються:

вуглеводи – то $ДК=1$;

білки і жири – $ДК<1$ (субстрати багаті на водень, тому кисень окиснює не лише вуглець, а водень);

органічні кислоти – $ДК>1$ (субстрат багатий на кисень).

Збільшення $ДК$ спостерігається й тоді, коли дихання пов'язане з бродінням. В першу чергу рослини використовують як дихальний матеріал вуглеводи. При нестачі вуглеводів можуть бути використані і інші субстрати.

Окиснення субстратів у ході дихання здійснюється ферментами

Існує 4 способи окиснення:

1. Віднімання e^- ;
2. Віднімання водню;
3. Приєднання O_2 ;

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



4. Утворення проміжної гідратованої сполуки з подальшим відніманням двох електронів і протонів.

Оскільки окиснення однієї речовини – Д (донора e^- чи H^+) пов'язано з відновленням іншої сполуки – А (їх акцептора), то ферменти (Ф), які каталізують ці реакції, називають **оксидоредуктазами** (каталізують реакції окиснення-відновлення)

Їх ділять на 4 підкласи:

1. Дегідрогенази – вони активують і переносять водень субстрату (активатори водню):

а) анаеробні (піридинові) – переносять водень не на кисень, а на якийсь інший акцептор, яким часто виступає інша дегідрогеназа. Анаеробні дегідрогенази – це протеїди, двохкомпонентні ферменти, коферментами яких є НАД⁺ (алкоголь-, лактат-, малатдегідрогенази) або НАДФ⁺ (ізоцитрат-, глюкозофосфатдегідрогенази).

б) аеробні (флавінові) – переносять водень та e^- з окиснюваної речовини безпосередньо на кисень повітря або оксидази цитохромної системи. Це також двохкомпонентні ферменти – флавопротеїни. Крім білку до їх складу входить міцно зв'язана простетична група – рибофлавін (вітамін В2).

Розрізняють два коферменти цієї групи: флавінмононуклеотид (ФМН) і флавінаденіндинуклеотид (ФАД).

2. Оксидази – ферменти, які активують кисень (можна сказати, що це аеробні дегідрогенази), тобто здатні транспортувати електрони від окиснювального субстрату лише на кисень. При цьому утворюються вода, якщо на O_2 переноситься 4 e^- , пероксид водню, якщо переноситься 2 e^- , супероксидний аніон кисню (O^-), якщо на O_2 переноситься 1 e^- .

H_2O_2 і O^- – токсичні і в клітинах швидко трансформуються на воду й кисень.

а) залізовмісні – простетична група представлена залізом (каталаза, пероксидаза, цитохромоксидаза). Серед залізовмісних оксидаз важливу роль відіграють ферменти **цитохромної системи**. До неї входять цитохроми (b, c1, c) і цитохромоксидаза (цит. a+a3). Уся система передає e^- від флавопротеїнів на молекулу кисню. В ланцюгу дихання напрям передачі e^- визначається величиною окисно-відновного потенціалу цитохромів:

б) мідьвмісні (поліфенолоксидаза, аскорбатоксидаза).

3. До ферментів, які активують кисень відносять оксигенази. В результаті кисень приєднується до молекули субстрату:

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



- диоксигенази – приєднують 2 атоми кисню;
- гідроксилази – приєднують 1 атом кисню (монооксигенази). В якості донора e^- оксигенази використовують НАД(Ф)Н, ФАДН₂ та ін. Беруть участь у гідроксилюванні багатьох ендогенних сполук (амінокислот, фенолів, стеринів), а також у детоксикації чужорідних токсичних речовин.

4. Допоміжні ферменти:

- а) фосфорилази (каталізують утворення фосфорних ефірів);
- б) ізомерази (перетворення сполук);
- в) карбоксилази (відщеплюють від сполук CO₂);
- г) трансферази (перенесення різних груп).

Розрізняють три етапи дихання:

Деполімеризація – гідроліз складних полімерних сполук на більш прості. Цей процес відбувається в цитоплазмі.

Анаеробне (неповне) окиснення. Цей процес також відбувається в цитоплазмі. Це розщеплення глюкози до ПВК (гліколіз), жирних кислот до ацетил КоА, амінокислот до кетокислот тощо.

Аеробне окиснення (повне), своєю чергою, включає 3 стадії:

Активування ПВК (відбувається в матриксі мітохондрій);

Перетворення ПВК в циклі Кребса (матрикс мітохондрій);

Перенесення електронів по ЕТЛ до O₂ (внутрішня мембрана мітохондрій). Саме на цьому етапі потрібен кисень.

Гліколіз – це процес розщеплення глюкози до 2-х молекул ПВК з утворенням АТФ. Гліколіз є спільним початковим етапом аеробного дихання та всіх типів бродіння.

Хоча гліколіз – процес анаеробний, однак часто він може відбуватися і за наявності кисню. Оскільки у вищих рослин стан анаеробіозу буває досить рідко, в клітинах вищих рослин гліколіз відбувається, як правило, в присутності кисню.

Гліколіз – найважливіший метаболічний шлях процесу дихання, оскільки він генерує енергію у формі АТФ у клітинах, де не відбувається фотосинтез. Особливо важливе його значення в нефотосинтезуючих органах і в тканинах насіння, що проростає.

Гліколіз складається із 3-х стадій:

Підготовчий етап – фосфорилювання гексози (глюкози) і її розщеплення на дві фосфотріози. Глюкоза фосфорилюється АТФ. Завершується цей етап утворенням фруктозо-1,6- дифосфату. В результаті витрачаються 2 молекули АТФ.

Перше субстратне фосфорилювання, яке починається з

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

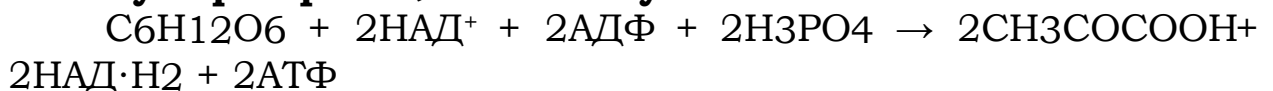


3- ФГА (фосфогліцеринний альдегід) і закінчується 3-фосфогліцериновою кислотою (3-ФГК). В результаті 2 етапу гліколізу утворюються на кожен тріоду (їх дві) 1 мол **АТФ** і відновлений **НАДН₂**.

Друге субстратне фосфорилування. 3-ФГК через 2-ФГК перетворюється у фосфоенолпіруват – сполуку, яка містить високоенергетичний фосфатний зв'язок. Цей фосфат при участі **піруваткінази** передається на АДФ з утворенням АТФ (на кожен тріоду 1 мол. АТФ), а енолпіруват переходить у більш стабільну форму – піруват.

Продуктами гліколізу є 2АТФ, 2НАДН₂ і 2 ПВК.

Сумарна реакція гліколізу:



Енергетичний вихід гліколізу:

На 2 і 3 етапах гліколізу утворюється 4 мол. АТФ і 2 мол. НАДН₂, а на першому витрачається 2 мол. АТФ. 1 мол. НАДН₂ енергетично рівноцінна 3-м молекулам АТФ. Таким чином, у процесі гліколізу утворюється **8 мол. АТФ**.

Вільна Е гідролізу 1 мол АТФ = 41,87 кДж/моль (10 ккал), 8 мол. АТФ дають 335 кДж/моль (80 ккал).

В результаті гліколізу звільняється 4 атоми водню, які транспортуються до електронно-транспортного ланцюга в мітохондрії.

Функції гліколізу в клітині:

- здійснює зв'язок між субстратами дихання й циклом Кребса;
- постачає на потреби клітини АТФ і НАДН (в умовах аноксії - основне джерело АТФ);
- продукує інтермедіати, необхідні для синтетичних процесів у клітині;
- у хлоропластах – дає АТФ; метаболізує крохмаль у тріози, які експортуються з хлоропластів.

Остаточна участь ПВК, яка утворилась в процесі гліколізу залежить від наявності в клітині кисню.

В анаеробних умовах піруват зброджує й перетворюється на етанол або молочну кислоту.

В аеробних – піруват переноситься **до мітохондрій**, де окиснюється повністю до CO₂ з виділенням значної кількості енергії

Схема окиснення ди- і трикарбонових кислот була запропонована англійським біохіміком Гансом Кребсом в 1937 р.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



(вивчав взаємоперетворення різних органічних кислот і їх вплив на дихання літального м'яза голуба), за що він був удостоєний Нобелівської премії.

Функціонування такого циклу в рослинних клітинах першим дослідив англійський дослідник А.Чібнел (1939).

Окиснення пірувату відбувається у дві стадії:

- окиснювальне декарбоксилювання пірувату до ацетил-КоА (утворюється ацетил-КоА, 1 мол. НАД $\cdot$ Н $_2$, 1 мол. СО $_2$);
- окиснення залишку ацетил-КоА в циклі Кребса (вивільняється по 6 мол. СО $_2$ і Н $_2$ О).

В **циклі Кребса** при наявності кисню піруват повністю окислюється до СО $_2$ і Н $_2$ О. Усі ділянки цього процесу локалізовані в матриксі або на внутрішній поверхні мітохондрій. Виділяють 8 етапів

Безпосередньо в циклі окислюється не сам піруват, а його похідне – ацетил-СоА. Тому перший етап – це утворення активного ацетилу в ході окисного декарбоксилювання. Цей процес здійснюється за участі **піруватдегідрогеназного мультиферментного комплексу** (входять 3 ферменти і 5 коферментів – тіамінпірофосфат, ліпоєва кислота, КоА-SH, НАД $^+$, ФАД $^+$). В ході складних перетворень через проміжні сполуки з коферментами з ПВК утворюються ацетил-КоА (із високоенергетичним тіоефірним зв'язком), СО $_2$ і НАДН $_2$.

Цикл Кребса починається із взаємодії ацетил-КоА з енольною формою щавлево-оцтової кислоти, які при дії **цитратсинтази** перетворюються в лимонну к-ту (цитрат). При цьому витрачається енергія тіоефірного зв'язку.

Наступний етап циклу включає дві реакції (перша – дегідратація цитрату, з утворенням цисаконітової кислоти, друга – гідратація цисаконітату з утворенням ізоцитрату). Перша реакція каталізується цитразою, друга – цисаконітазою.

Перша окисно-відновна реакція (ОВР). Ізолимонна к-та під дією НАД-залежної **ізоцитратдегідрогенази** окиснюється в нестійку сполуку – щавлевоянтарну к-ту, яка декарбоксилюється з утворенням α -кетоглутарової кислоти (виділяється вуглекислий газ).

Друга окисно-відновна реакція. α -кетоглутарат піддається реакції окиснювального декарбоксилювання $\rightarrow$ **α -кетоглутарат-дегідрогеназний мультиферментний комплекс** — в результаті чого виділяється СО $_2$, утворюється НАДН $_2$ і сукциніл-КоА – високоенергетичний тіоефір.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



При участі **сукцинатсинтази** із сукцинілу-КоА, АДФ і H_3PO_4 утворюється сукцинат (янтарна (бурштинова) к-та), АТФ (субстратне фосфорилювання – єдина реакція безпосереднього утворення макроергічного фосфатного зв'язку в циклі Кребса), регенерує молекула КоА (спочатку з ГДФ і H_3PO_4 утворюється ГТФ, яка при взаємодії з АДФ утворює АТФ).

Третя ОВР. Далі янтарна (бурштинова) к-та (сукцинат) окиснюється до фумарової. Акцептором протону в реакції є ФАД. Утворюється ФАДН₂.

Фумарова к-та, приєднуючи H_2O (гідратація), перетворюється в яблучну (малат).

Четверта ОВР. Яблучна з допомогою **малатдегідрогенази** окиснюється в щавлевооцтову, яка самочинно переходить в енольну форму, реагуючи з черговою молекулою ацетил-КоА і цикл повторюється.

В результаті одного обороту циклу при окисненні пірувату використовуються 3 молекули H_2O , виділяється 3 молекули CO_2 , 4 НАДН₂, 1 ФАДН₂, 1 АТФ. Отже, виділяється 5 пар атомів водню.

Оскільки 1 мол. НАДН₂ = 3-м молекулам АТФ, 1 мол. ФАД = 2 мол. АТФ, то **енергетичний вихід циклу Кребса** становить: 4 НАДН₂ x 3 = 12 АТФ, 1 ФАДН₂ x 2 = 2 АТФ: 12+2+1 = **15 мол. АТФ**. Оскільки в циклі Кребса беруть участь 2 мол. пірувату, то вихід – **30 мол. АТФ**.

Отже, при окисненні глюкози в процесі дихання при функціонуванні гліколізу й циклу Кребса утворюється 38 молекул АТФ (30 – з циклу Кребса, 8 – з гліколізу), що складає 380 ккал/моль.

Безпосередньо в циклі Кребса утворюється з однієї молекули ПВК 1 АТФ, а 14 – в ЕТА.

Значення циклу Кребса:

- Кінцевий етап окиснення вуглеводів, білків, жирів;
- Джерело енергії для клітини;
- Джерело проміжних продуктів окиснення

У рослин є також альтернативні шляхи ферментативного розщеплення вуглеводів – це **пентозофосфатний шунт (ПФШ)** або апотомічне окиснення.

Усі реакції проходять у цитозолі, пропластидах, хлоропластах.

У процесі ПФШ АТФ не утворюється, а енергія генерується у вигляді НАДФ·Н₂.

Цей шлях особливо активний у тих клітинах, де інтенсивно проходять синтетичні процеси. Це основне джерело надходження

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



в клітину пентоз – цукрів, що є складовою частиною АТФ, НАД, ФАД і нуклеїнових кислот. Пентозофосфатний цикл може функціонувати поряд із гліколізом і забезпечувати генерацію від 10 до 99 % енергії, яка надходить в клітину у разі розпадання вуглеводів у процесі дихання. Характерний в більшості для старих рослин. ПФШ подібний до циклу Кальвіна

Етапи ПФШ:

Пентозофосфатний цикл розпочинається на рівні глюкозо-6-фосфату гліколізу.

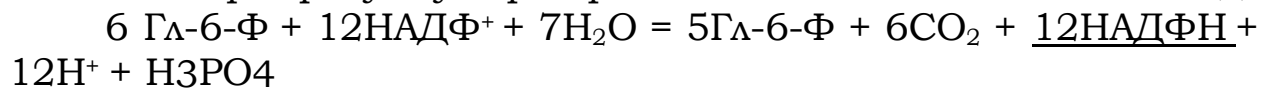
I. Відбувається окиснення (дегідрування) глюкозо-6-фосфату з утворенням рибульозо-5-фосфату і двох НАДФН.

II. Рекомбінація цукрів для регенерації вихідного субстрату.

З рибульозо-5-фосфату під дією **епімерази** утворюється ксилульозо-5-фосфат, а під дією **ізомерази** - рибозо-5-фосфат.

Рекомбінація цукрів з участю **транскетолази** і **трансальдолази** призводить до появи 3-ФГА і седогептульозо-7-фосфату, потім еритрозо-4-фосфату й фруктозо-6-фосфату. З них утворюються фруктозо-6-фосфати, які ізомеризуються (**гексозофосфатізомераза**) у глюкозо-6-фосфат.

В кінці з 6 молекул глюкозо-6-фосфату регенерує 5 молекул глюкозо-6-фосфату. Сумарне рівняння ПФШ має такий вигляд:



Енергетичний вихід ПФШ і його значення

При апотомічному окисненні Гл-6-Ф утворюється НАДФН, який окиснюється повільніше, ніж НАДН. Звичайно атоми водню передаються з НАДФН на НАД⁺, а лише потім на електронтранспортний ланцюг.

Енергетичний вихід ПФШ = 12НАДФН = 12·3 АТФ = 36 АТФ.

Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Тут можна виділити декілька аспектів:

ПФШ служить головним немітохондріальним джерелом НАДФН, який використовується переважно в синтетичних реакціях (синтез жирів, ізопреноїдів, відновлення SH-сполук).

В ході ПФ циклу синтезуються пентози, які входять до складу нуклеотидів, АТФ, коферментів НАД⁺, ФАД, коферменту А та ін. сполук.

ПФШ є джерелом вуглеводів із різним числом вуглецевих атомів – від С3 до С7, які є попередниками ароматичних амінокислот, вітамінів, дубильних, ростових та ін.. речовин.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Компоненти ПФШ приймають участь у темновій фіксації CO_2 . ПФШ є, по-суті, зворотнім циклом Кальвіна.

У хлоропластах ПФШ в темноті постачає НАДФН і, в тому числі, АТФ, з ФГК, підтримуючи їх кількість на певному рівні.

Гліоксилатний цикл вперше описаний в 1957 р. Г. Корнбергом, Г. Кребсом. Він відсутній у тварин. Його можна розглядати як модифікацію **циклу Кребса**. Функціонує в проростаючому насінні олійних культур і в тих об'єктах, де запасні жири перетворюються в цукри (глюконеогенез).

Гліоксилатний цикл локалізований у спеціальних органелах – гліоксисомах.

Гліоксилатний цикл одержав назву від гліоксилової кислоти, що входить до його складу. Сутність гліоксилатного циклу полягає в окисному перетворенні двох молекул оцтової кислоти на бурштинову кислоту з виділенням води.

Повна схема гліоксилатного циклу свідчить, що його проміжними продуктами є яблучна, щавлевооцтова, лимонна (цитратна), ізолимонна (ізоцитратна) кислоти.

Гліоксилова кислота є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу (вона необхідна для утворення амінокислоти глікоколя, а він є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу).

Особливістю гліоксилатного циклу є наявність двох входів, обидва пов'язані з поглинанням оцтової кислоти. Акцепторами оцтової кислоти, що попередньо активується ацетил-коферментом, у першому випадку є гліоксилієва, а в другому – яблучна кислота.

Гліоксилатний цикл зв'язує дихання рослин з обміном жирів і вуглеводів і має особливе значення при перетворенні жирів у вуглеводи. При проростанні олійних насінин внаслідок роботи гліоксилатного циклу з оцтової кислоти виробляються напівфабрикати молекул вуглеводів. Остаточний продукт гліоксилатного циклу – бурштинова (янтарна) кислота – зв'язує цей цикл із циклом Кребса.

Цикл Кребса, гліоксилатний і ПФ шляхи функціонують лише в умовах достатньої кількості кисню. В той же час O_2 безпосередньо не бере участі в реакціях цих циклів. Кисень необхідний для кінцевого етапу дихання, зв'язаного з окисненням відновлених коферментів НАДН і ФАДН₂ у дихальному ланцюгу (ЕТА) мітохондрій. З переносом e^- по ЕТА спряжений і синтез АТФ.

ЕТА локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій, служить для передачі e^- від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується трансмембранним переносом іонів H^+ . Таким

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



чином, ЕТА (як і тилакоїдів) виконує функцію окисно-відновної помпи.

Компоненти ЕТА розміщуються у напрямку зменшення від'ємного та збільшення позитивного ОВП (чим вище значення E^0 , тим яскравіше виражені окисні властивості речовини, чим воно нижче, тим більше виражені відновні властивості. Найвищий потенціал має кисень, а найнижчий – водень.

Пара e^- від НАДН або сукцинату (янтарна кислота) передається по електронно-транспортному ланцюгу до кисню, який, відновлюючись, утворює воду.

Згідно сучасних даних ЕТА включає в себе чотири мультиензимні комплекси і два невеликі за молекулярною масою компоненти – убихінон і цитохром с.

Комплекс I здійснює перенос e^- від НАДН до убихінону Q. До складу комплексу входить флавінова (ФМН-залежна) НАДН: убихінон-оксидоредуктаза, яка містить 3 заліzosірчані центри

Комплекс II каталізує окиснення сукцинату убихіноном. Цю функцію здійснює флавінова (ФАД-залежна) сукцинат: убихінон-оксидоредуктаза, до складу якої також входять три заліzosірчані центри.

Комплекс III переносить e^- від відновленого убихінону до *цитохрому с*, тобто функціонує як убихінол: цитохром с - оксидоредуктаза. У своєму складі він містить цитохроми *в556* і *в560*, *цитохром с1* і заліzosірчаний білок Ріске. У присутності убихінону комплекс III здійснює активний трансмембранний переніс H^+ .

В термінальному **комплексі IV** e^- переносяться від цитохрому с до кисню, тобто цей комплекс є *цитохром с*: кисень-оксидоредуктазою (цитохромоксидазою). До його складу входять чотири редокс-компоненти: *цитохроми а1*, *а3* і два атоми міді. *Цитохром а3* і CuВ здатні до взаємодії з киснем, на який передаються e^- з *цитохрому а*-CuА. Транспорт e^- через четвертий комплекс спряжений з активним транспортом іонів H^+ .

Показано, що комплекси **I**, **III** і **IV** перешнуровують мембрану. На внутрішній стороні мембрани з матриксу 2 e^- і 2 H^+ із НАДН поступають на ФМН комплексу **I**. Електрони передаються на FeS- центри, звідти – на убихінон, який приймає і 2 H^+ , і дифундує до комплексу **III**, приймаючи по дорозі ще 2 електрони і протони. Тут віддає 2 e^- *цит в556* і 2 e^- FeSR-*цит. с1*. В результаті 4 H^+ звільняються в міжмембранний простір мітохондрії.

Окиснені молекули убихінону знову дифундують до комплексу **I** і готові приймати від нього (чи від комп. **II**) e^- і H^+ .

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Водорозчинний *цит. с* на зовнішній стороні мембрани, отримавши $2e^-$ від FeSR-*цит с1*, передає їх на *цит. а*-CuA комп. IV. *Цит а3*-CuB, зв'язуючи кисень, переносить на нього ці $2e^-$, в результаті чого з участю двох H^+ утворюється вода.

Таким чином, із матриксу мітохондрій при транспорті кожної пари e^- від НАДН до $1/2 O_2$ в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану переносяться щонайменше $6H^+$ і при цьому синтезується 3 молекули АТФ.

Передача $2e^-$ від сукцинату на убихінон у комплексі II не супроводжується трансмембранним переносом протонів.

Відмінністю рослинних мітохондрій від тваринних є здатність окиснювати екзогенний НАДН. Вони містять спеціальні НАДН- дегідрогенази, локалізовані на зовнішніх частинах обох мембран.

Друга відмінність полягає у тому, що на внутрішній мембрані крім основного (цитохромного) шляху переносу e^- є альтернативний, стійкий до дії ціаніду.

Перенос e^- від НАДН до молекулярного кисню через ЕТЛ мітохондрій супроводжується втратою вільної енергії. При цьому утворюється АТФ. Це було встановлено працями В. Енгельгарда, В. Беліцера, Г. Калькара. Процес фосфорилування АДФ з утворенням АТФ, спряжений з переносом e^- по ЕТЛ мітохондрій, отримав назву **окиснювального фосфорилування**.

Потік e^- через систему молекул-переносників супроводжується транспортом іонів H^+ через внутрішні мембрани мітохондрій. В результаті на мембрані створюється електрохімічний потенціал іонів H^+ , який включає хімічний і електричний градієнти (електрохімічний потенціал). Електрохімічний трансмембранний потенціал іонів H^+ і виступає джерелом енергії для синтезу АТФ за рахунок зворотного транспорту іонів H^+ через протонний канал мембранної H^+ -АТФази.

Переносники перешнуровують мембрану, чергуючись таким чином, що в одну сторону можливий перенос e^- і H^+ , а у зворотну – лише e^- . В результаті іони H^+ накопичуються на одній стороні мембрани. Створений таким чином запас енергії використовується для синтезу АТФ, як результат розрядки мембрани при зворотному (по градієнту концентрації) транспорті протонів через АТФ-азу, яка працює в даному випадку як АТФ-синтетаза.

Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин:

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



гідрофобної, розміщеної в мембрані (CF0), і гідрофільної, яка знаходиться в матриксі мітохондрії (CF1). Протони проходять через канал в CF0, потрапляють в комплекс CF1, де процес транспорту іонів H^+ спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ.

Вважається, що синтез АТФ відбувається згідно теорії Мітчела або згідно з обмінно-зв'язуючим механізмом Бойера.

Хеміосмотична теорія Мітчела.

Згідно теорії, синтез АТФ відбувається таким чином. Спочатку АДФ і Фн зв'язуються з комплексом CF1 ферменту АТФ-ази. Потім протони, переміщуючись по протонному каналі, взаємодіють з одним з атомів кисню фосфорної кислоти, який виділяється у вигляді води.

Після цього АДФ через атом кисню з'єднується з фосфатом, утворюючи АТФ.

Обмінно-зв'язуючий механізм Бойера.

Цей механізм передбачає, що на першому етапі відбувається приєднання АДФ і Фн до активного центру ферменту і синтез АТФ без надходження енергії. На другому етапі іони H^+ , переміщуючись по каналу АТФ-ази CF0 викликають конформаційні зміни в каталітичному центрі F1, в результаті чого відбувається звільнення АТФ.

Дослідження, пов'язані з аналізом кінетики процесу синтезу АТФ, призвели до висновку, що синтез АТФ відбувається згідно обмінно-зв'язуючого механізму Бойера.

Залежність дихання від чинників зовнішнього середовища.

Концентрація O_2 .

При зниженні концентрації кисню від 21 до 9% інтенсивність дихання тканин змінюється лише трохи. Це пояснюється високою спорідненістю цитохромоксидази до кисню. А при тривалій дії високих концентрацій кисню рослина може загинути, оскільки в клітинах збільшуються вільнорадикальні реакції, які пошкоджують мембрани.

Концентрація CO_2 .

Підвищення концентрації вуглекислого газу як кінцевого продукту дихання призводить до зниження інтенсивності дихання і закислення тканин – ацидозу. Крім того, в цих умовах продири.

Температура.

Температурний оптимум дихання у більшості рослин помірних широт лежить в межах 35-40°C, а при 45-55°C

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



відбувається денатурація ферментів. В інтервалі температур від 0 до 20°C температурний коефіцієнт дихання $Q_{10}=2-3$, а при температурах вище за 20°C його величина може знижуватися через зменшення розчинності кисню при підвищенні температури.

Водний режим.

У листі проростків при швидкій втраті води спочатку спостерігається посилення дихання – короткочасна реакція на стрес. Водний дефіцит, який, поступове зниження інтенсивності дихання.

Дихання повітряно-сухого насіння (вміст води в яких 10-11%) вкрай мале. При підвищенні вологості насіння до 14-15% дихання зростає в 4-5 разів, а до 30-35% - в тисячі разів. Різкий підйом дихання набувнявілого насіння супроводжується значним виділенням тепла, що може привести до їх перегріву («самозагорання») при зберіганні.

Зміна інтенсивності дихання в онтогенезі.

Найбільш високу інтенсивність дихання мають молоді органи і тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту. Потім дихання знижується до рівня, приблизно рівного половині максимального і досить довго залишається без змін. Цвітіння і плодоношення супроводжуються посиленням дихання квіток і плодів. У період, передуючий повному дозріванню соковитих плодів (розм'якшенню), спостерігається значне короткочасне (на 2-3 дні) посилення дихання – клімактеричний підйом дихання, після чого неухильне падіння поглинання O_2 .