

- Лекция 6

- Гипоксия стресінің өсімдіктерге әсері.

- Гипоксия стресінің өсімдіктерге әсері.

- **Гипо- и аноксия**

- **Гипоксия** – оттегінің уақытша жетіспеген жағдай
- **Аноксия** – оттегінің толық жоқтығы полное отсутствие кислорода
- Ағзалардың **гипо-** немесе аноксияға жақсы көтеру қабілеті табиғатта кең таралған, жануарлар мен МО-дерде жақсы зерттелген.
- Өсімдіктерде ол стресс аз зерттелген.
- Ол өте маңызды зерттеулер, себебі, ылғалдалған райондарда өсімдіктер **гипо – және аноксияға** ұшырайды. Соңғы кезде Европа елдердің жерлерін қатты жаңбыр жауғаннан су алып кетті.

-

- Су басқанда және батпақтанғанда ауа сумен шығарылады.
-
- Ауаның диффузиясы суда газдарағ қарағанад өте баяу жүреді.
-
- - Жертезек-батпақ топырақта /торфяно-болотные почвы/ оттегінің мөлшері - **1% -дан төмен,**
- - байламаның сазында / в глине на дне прудов/ **-0,035%,**
- - жер астындағы суларда- нольге тең.
- Қыстық бидайлар оттегі жетіспеушілікке жиі ұшырайды. (бидай, **қарабидай, арпа**), тағы соя, күріш, мақта хлопчатник (суарғанда), кейбір ағаштар (тал, шырша) и т. д.

-
- Тамырларға қалыпты күйде өсу үшін оттегінің мөлшері **20% -дан аз болмау керек.**
- Бірақ әр түрлі өсімдіктерде ол мөлшер әртүрлі болады.
- Италияның ғалымдары **А. Бертани и И. Бромбилла:**
- - күріштің тамырлары зат алмасудың анаэробты түріне оттегінің мөлшері **5-10% болғанда көшеді**, ал төзімсіз өсімдіктер, мысалы, бидай, оттегінің мөлшері **10%-здан көп болғанда.**

Зат алмасудың анаэробты түріне
көшу

Күріш

5-10% O_2

Бидай

5-10% O_2

- оттегінің мөлшері **1%-ға** өсімдіктер **келгенде** анаэробты режимге **толық өтеді**
- Зат алмасудың әр түрлі процестері оттегінің әр түрлі мөлшерін қажет етеді.
- Мысалы, тамырдың өсуі тыныс алуға қарағанда оттегінің мөлшері көбірек болғанда тежеледі.

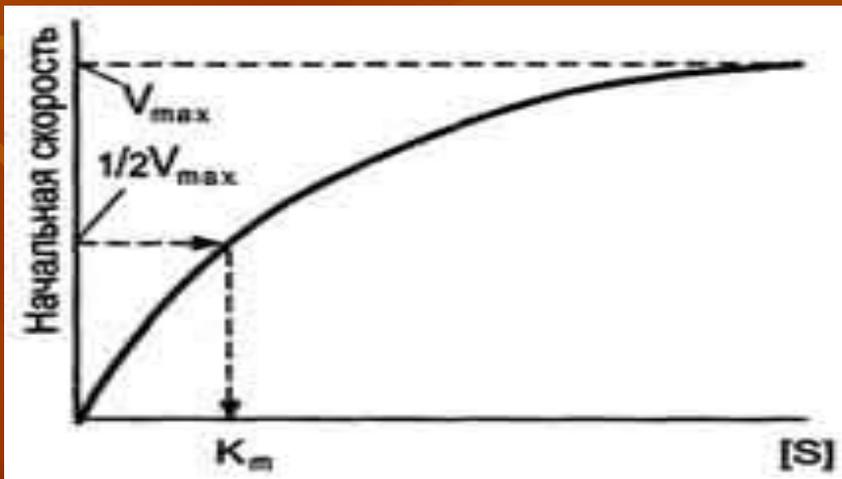
- Гипоксияда аноксияға қарағанда **тек оттегімен әрекеттесу қабілеті төмен жүйелер жұмыс істеуді тоқтатады**
- Оттегінің аз мөлшерінде **тек цитохромоксидаза оттегіге қанығады**
Цитохромоксидазаның K_m 1 мкмоль O_2 -ден төмен.
- Флавинді ферменттердің оттегімен әрекеттесу қабілеті өте төмен. Олар оттегінің көп мөлшерін қажет етеді.

■ Ферменттік реакцияның жылдамдығы субстраттың концентрациясынан тәуелділігі осы теңдікпен белгіленеді.

■ Михаэлис-Ментен теңдігі

$$V = \frac{V_{\max}[S]}{K_m + [S]}$$

■ Егер реакция жылдамдығы максимальдының жартысына тең болғанда $K_m = [S]$



- **Сонымен, Михаэлис константасы** реакция жылдамдылығы **максимальдының** жартысына тең болғандағы **субстраттың** концентрациясына тең болады
- **Уравнение Михаэлиса-Ментен - основное уравнение ферментативной кинетики, описывающее зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата**

■ Цитохром жүйесі.

- Оксидазалардың ішінде ең маңызды құрамында темір бар ферменттер және цитохром жүйесінің құрамын кіретін тасмалдаушылар.
- Оларға цитохромдар мен цитохромоксидаза жатады.
- Электрондар флавопротеиндерден молекулалық оттегіне тасмалданады.
- Цитохром жүйесінде темір-порфириндік белоксыз топ болады.

- Электрондар цитохром арқылы тасмалданғанда темір қайтымды тотығып-тотықсызданады, валенттігін өзгертіп.
- Тыныс алу жүйеде электрондар цитохромдардың тотығу-тотықсыздану деңгейі (потенциал) бойынша тасмалданады :



■

- *Аэробты дегидрогеназалар – екі бөліктен тұрады – флавин ферменттері (флавопротеиндер)*
- Құрамына белок әне кофермент — **рибофлавин** (витамин В2) кіреді.
- Коферменттің екі түрі болады :
- - **флавинмононуклеотид (ФМН)** немесе тыныс алудың сары Варбург ферменті
- - **флавинадениндинуклеотид (ФАД)** .
-

- Оттегімен әрекеттесу қабілеттері *полифенолоксидазада, аскорбатоксидазада төмен*
- Сондықтан, гипоксияда *цитохромоксидаза өте маңызды болады, ЭТТ жартылай істей алады.*
- *Аноксияда ЭТТ толық істемеді егер оттегінің орынында басқа акцептор болмаса.*
- Кейбір өсімдіктер су басқанда тез өліп қалады, басқалар – оттегі жетіспегенде де тірі қалады.
- Бірақ өсімдіктер аэробты болғандықтан олар тек уақытша гипоксия аноксияда өмір сүреді.

- **2. Тамыр гипоксияға морфологиялық-анатомиялық бейімдеулері.**
- •
- Морфологиялық өзгерістер - тамырлар қысқарады, жуандайды, тамыр түтікшелері аз болады
- Кейбір өсімдіктерде шалағай тамырлар пайда болады /поверхностные/, немесе қосымша тамырлар өседі
- (рис. 1).

Морфологические изменения корней

```
graph TD; A[Морфологические изменения корней] --> B[Укорачивание]; A --> C[Утолщение]; A --> D[Не образуют достаточного количества корневых волосков]; A --> E[Развивают дополнительные корни, когда основные погибают при погружения в воду]; B --> F[Поверхностная корневая система]; C --> F; D --> G[Развивают дополнительные корни, когда основные погибают при погружения в воду]; E --> G;
```

Укорачивание

Утолщение

Не образуют достаточного количества корневых волосков

Поверхностная корневая система

Развивают дополнительные корни, когда основные погибают при погружения в воду

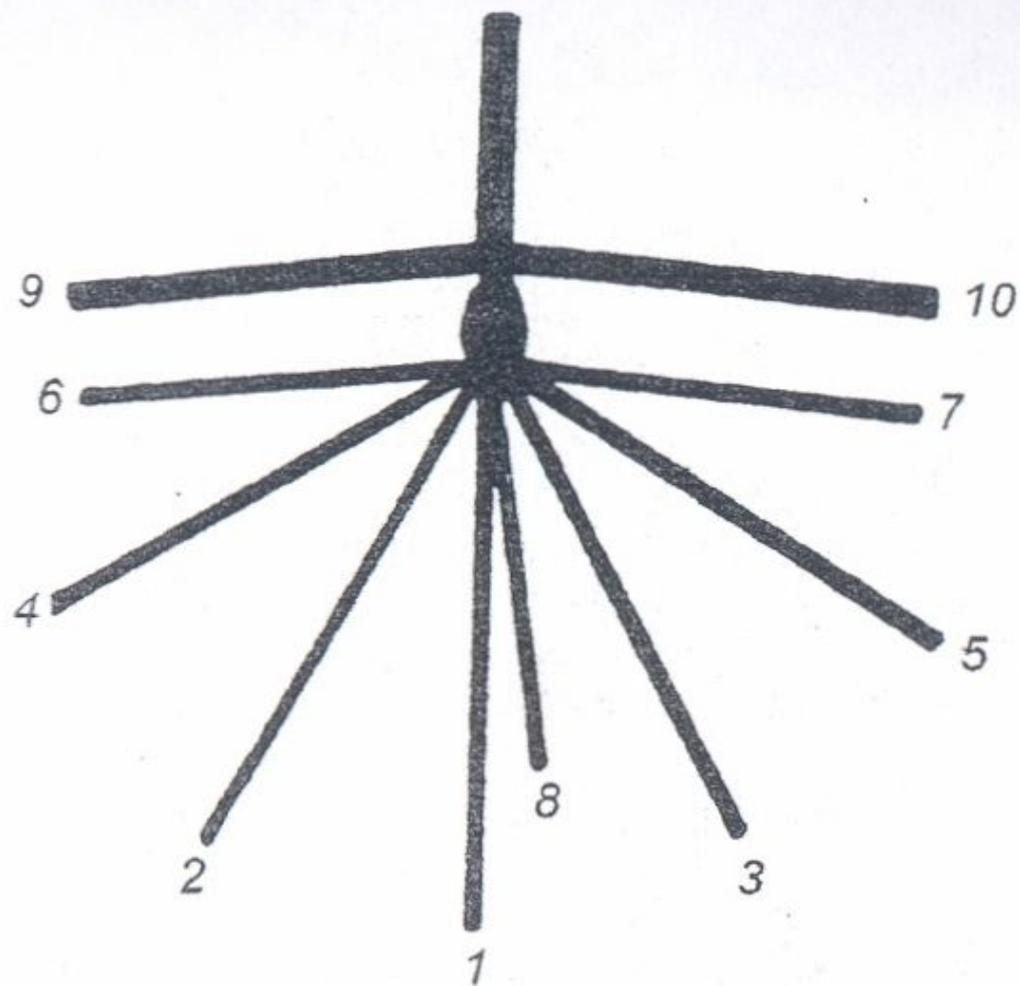


Рис. 2. 1. Корневая система десятидневных проростков пшеницы.

1 – главный корень, 2–8 – последовательно образующиеся корни в процессе прорастания; 9, 10 – дополнительные корни, появляющиеся после четырех дней корневого анаэробноза.

- **Батпақ жерде өсетін өсімдіктерде анатомиялық құрылысында қатты өзгерістер пайда болады ней – ауа сақталатын құыстар – аэренхима пайдаболады, олар арқылы ауа жер үсті мүшелерден тамырларға барады.**
- **Ондай эренхима тек гигрофиттерде емес, кейбір мезофиттерде де байқалады – жүгері, арпа, бидай**
- **Төзімді өсімдіктерде клетка аралық құыстар көп болады.**
- **(рис. 2).**

- **Адвентивные корни** (от латинского **adventicius** - пришлый), придаточные корни, корни, возникающие на различных частях растения (кроме обычных).
- У винограда адвентивные корни (при достаточной влажности и температуре) могут развиваться на вызревших и зеленых побегах, рукавах, черешках листьев, ножках соцветий и ягод.

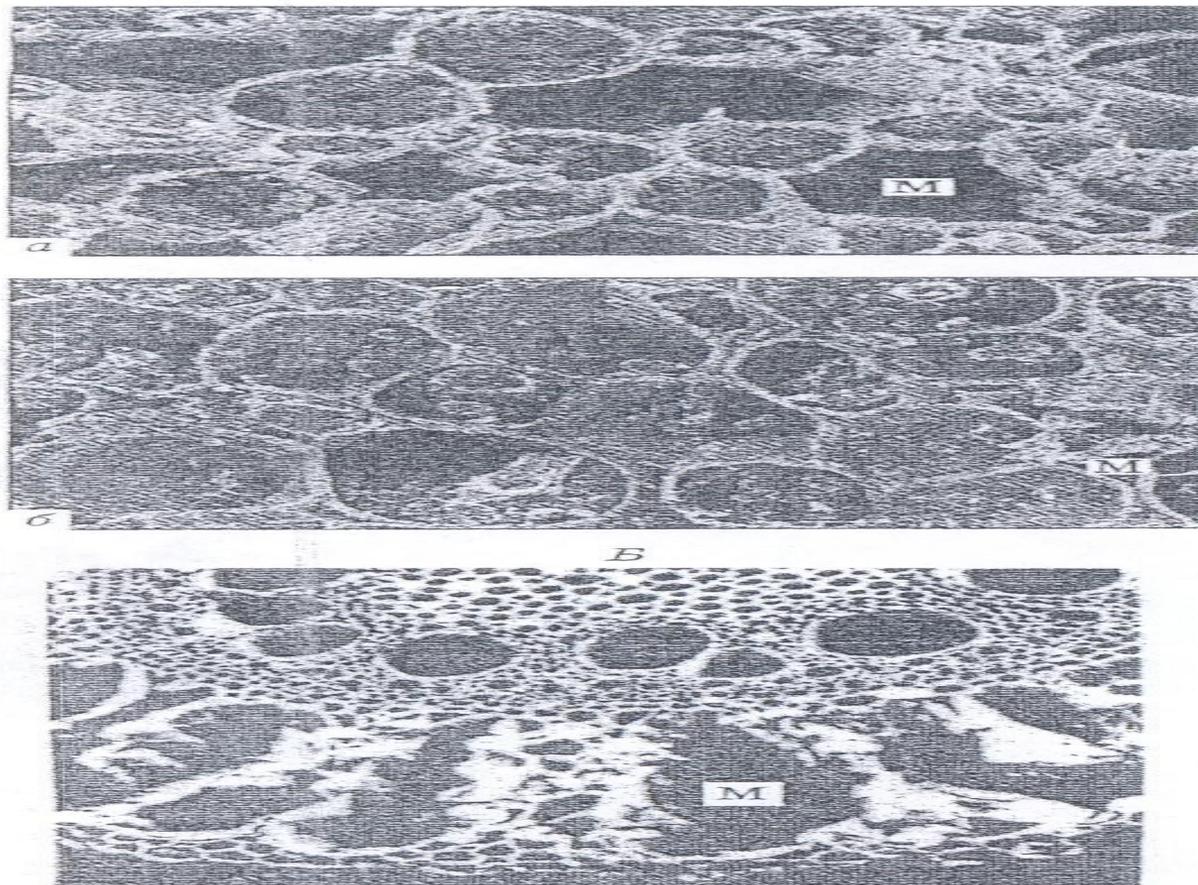


Рис. 2. 2. Электронные микрофотографии поперечных срезов корневищ двух видов ирисов (*А*) и корня кукурузы, выращенной в неаэрируемом питательном растворе (*Б*).

а – устойчивый, *б* – неустойчивый к затоплению виды ириса. *М* – межклетник.

- Жапырақтардың метаболикалық бейімделу процестер өте маңызды. Олар қосымша оттегіні сіңіріп тамырларға тасмалдануын қамтамасыз етеді.
- Сезімдал өсімдіктерде ондай бейімделу уақытша істейді.
- Ағаш өсімдіктерде жапырақты 6-7 рет түсіретін қысқа күндік тамырларға оттегі тек жапырақ арқылы келмейді. Олардың бұтақтарында чечевички болады.
- В той или иной степени используются и внутренние запасы кислорода. Например, у **лобелии** имеются огромные вместилища газов, откуда воздух транспортируется по растению.

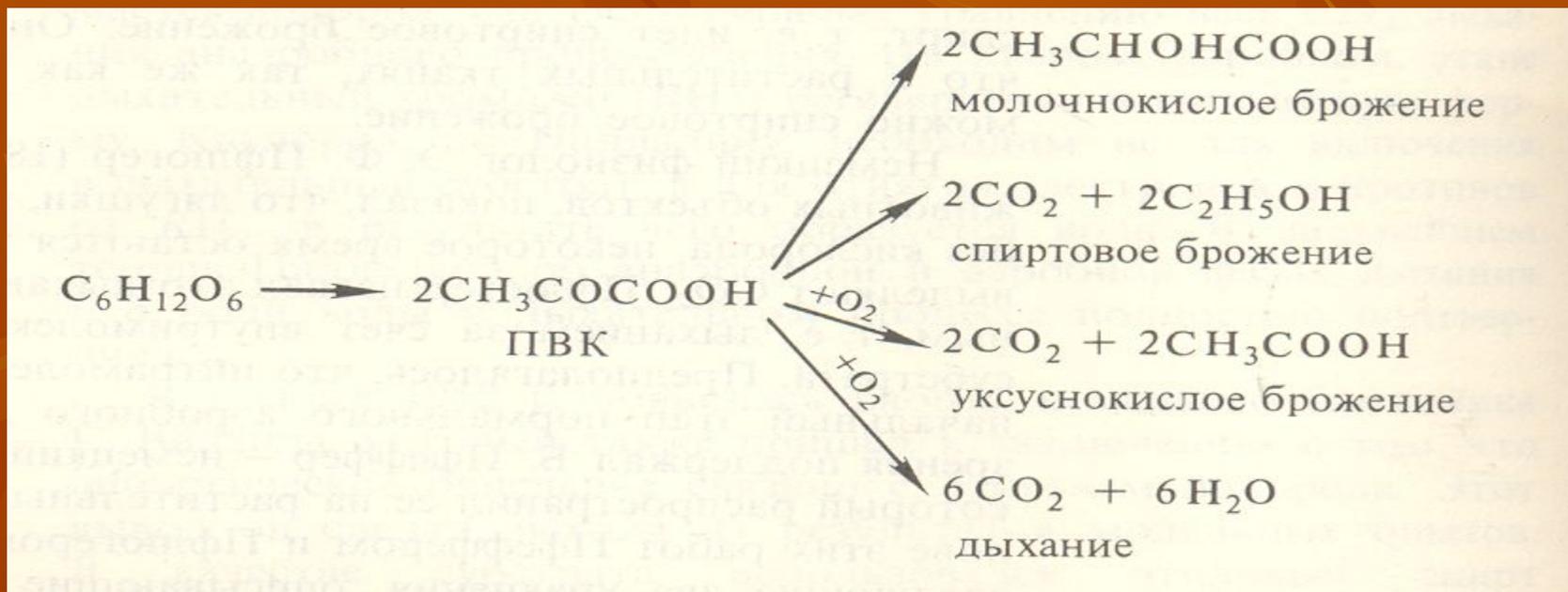
- **ЧЕЧЕВИЧКИ** (lenticellae)- перидерманың бос орналасқан клеткалары бар бөліктер. , онда газ алмасу процесс жүреді.
- К зиме они закрываются тонким замыкающим слоем; весной он разрывается при возобновлении деятельности феллогена. По мере утолщения ветвей Ч. растягиваются (у берёзы имеют вид чёрточек, у осины — ромбов).
- **Чечевички** — особые образования в пробковой ткани стебля, появляющиеся на смену бывших в эпидермисе устьиц. Ч. служат вентиляторами, при помощи которых происходит обмен газов между внутренней атмосферой стебля и окружающим воздухом

■ Лобелия



- Попытка уйти от кислородной недостаточности корней путем транспорта атмосферного кислорода из надземной части оказывается важным способом адаптации растений, особенно при образовании дополнительных морфологических и анатомических приспособлений.
- Однако не только у мезофитных растений, но даже и у гигрофитов при продолжительном и особенно полном затоплении вентиляция корней, прежде всего их дистальных концов, может оказаться недостаточной. Об этом можно судить по ответным реакциям растений, указывающим на дефицит кислорода: **понижению интенсивности дыхания корней при затоплении.**

■ Костычев - 1912-1928 ж. – өсімдік клетада тыныс алу ашу процесс ПЖҚ арқылы байланысы екенін көрсетті.



- Төзімді өсімдіктерде **этанол жиналады**, минералдық заттардың сіңіру жылдамдылығы төмендейді алкогольдегидрогеназаның активтігі жоғарылайды (АДГ).
- Более того, не у всех влаголюбивых растений хорошо представлена аэренхима, способная быть резервуаром для воздуха.

- **Пр гипоксии :**
- **-Накопление у приспособленных растений этанола хотя и не столь значительному как у неприспособленных,**
- **- торможение скорости поглощения минеральных веществ,**
- **- падение энергетического заряда,**
- **- повышение активности алкогольдегидрогеназы (АДГ).**

- **Более того, не у всех влаголюбивых растений хорошо представлена аэренхима, способная быть резервуаром для воздуха.**

Гипоксия

```
graph TD; A[Гипоксия] --> B[Этанолдың жиналуы]; A --> C[Энергия потенциалының төмендеуі]; B --> D[Минералдық заттардың сіңіруі төмендейді]; C --> E[Алкогольдегидрогеназаның Активтігі төмендейді];
```

Этанолдың жиналуы

**Минералдық заттардың
сіңіруі төмендейді**

**Энергия
потенциалының
төмендеуі**

**Алкогольдегидрогеназаның
Активтігі төмендейді**

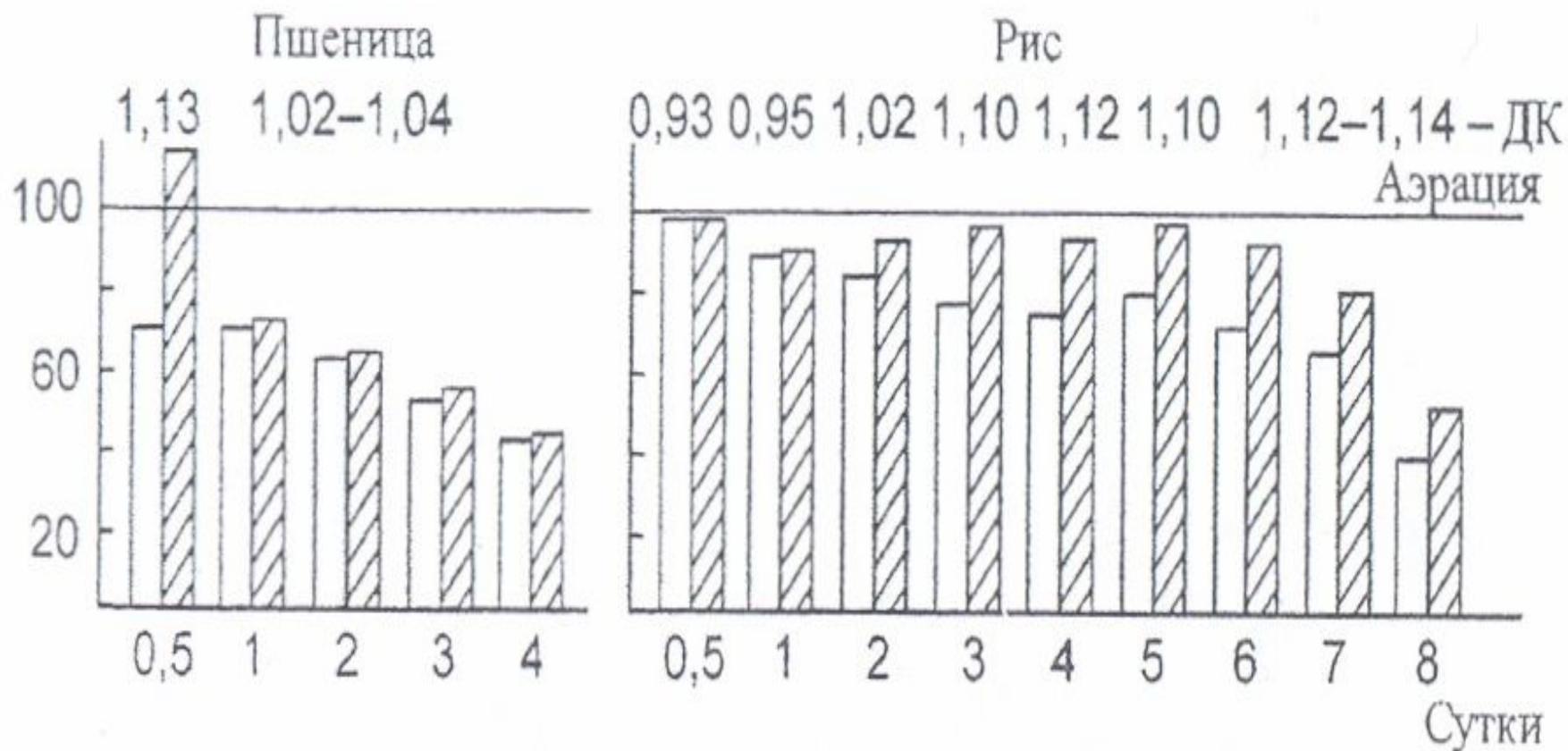


Рис. 2. 3. Интенсивность дыхания и дыхательный коэффициент (значения вверху – ДК) корней проростков пшеницы и риса после выдерживания в атмосфере азота, проценты к контролю при аэрации.

Светлые столбики – О₂, заштрихованные – СО₂.

■ 2. Гипоксиядағы гликолиз бен ПФЖ өзара қатынасы

- Гликолиз – гипоксияда глюкозаның ыдырауының негізгі жолы.
- Бірақ, осы жолға ауысуы, оның деңгейі және динамикасы төзімді және сезімтал өсімдіктерде әр түрлі болады.
- (рис. 5).
- Сезімтал өсімдіктерде гликолиздің активтігі кенет жоғарылайды бірінші сағаттарда, бірақ өте аз уақыт жүреді.

- Однако **скорость переключекния на этот путь его предельный уровень и динамика различаются у растений, контрастных по устойчивости к гипоксии (рис. 5).**
- У **неустойчивых объектов резкое увеличение доли и активности гликолиза наблюдается в первые часы анаэробного воздействия, но оказывается весьма кратковременным.**

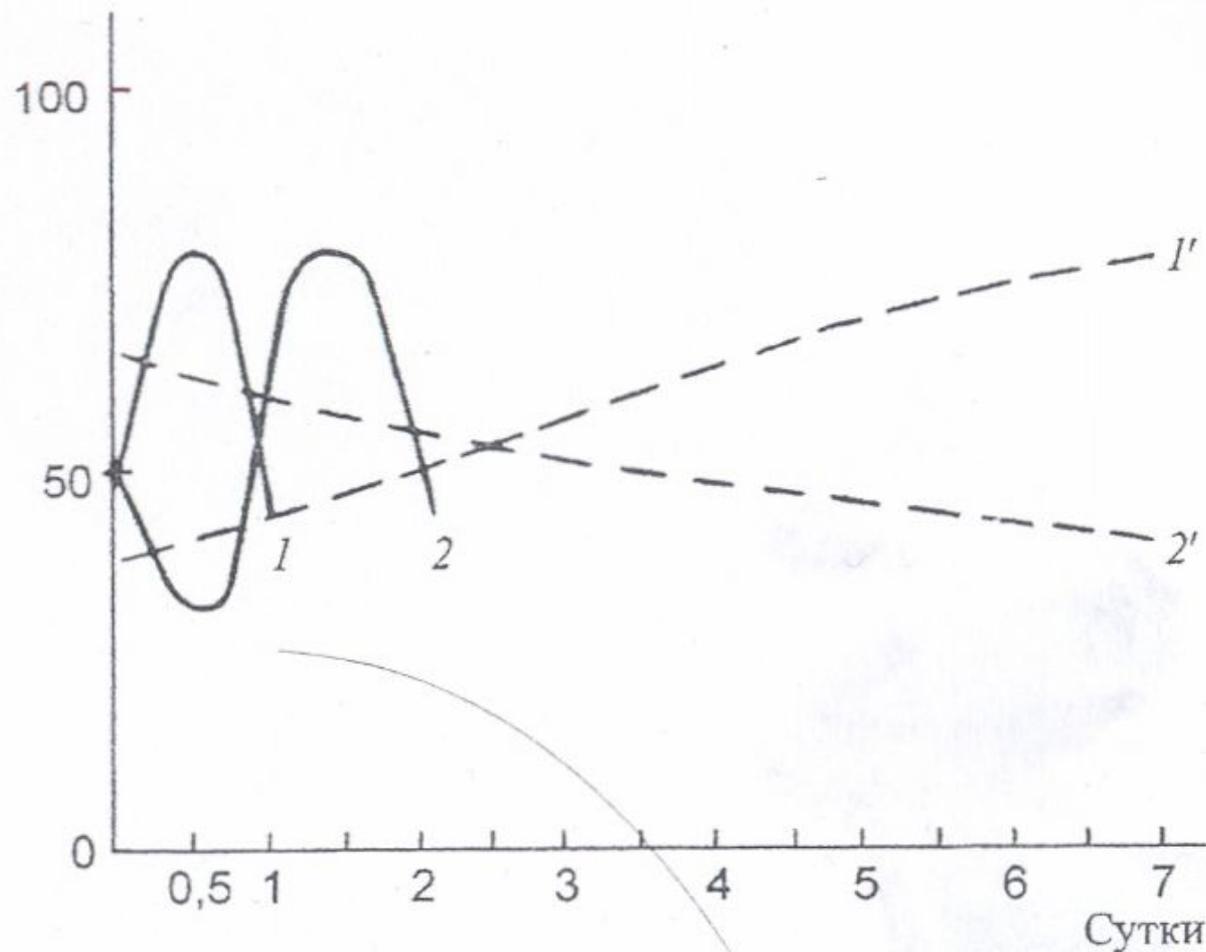


Рис. 2. 5. Изменения под влиянием анаэробноза соотношения гликолиза (1, 1') и пентозофосфатного пути (2, 2') растений, неустойчивых (1, 2) и устойчивых (1', 2') к недостатку кислорода

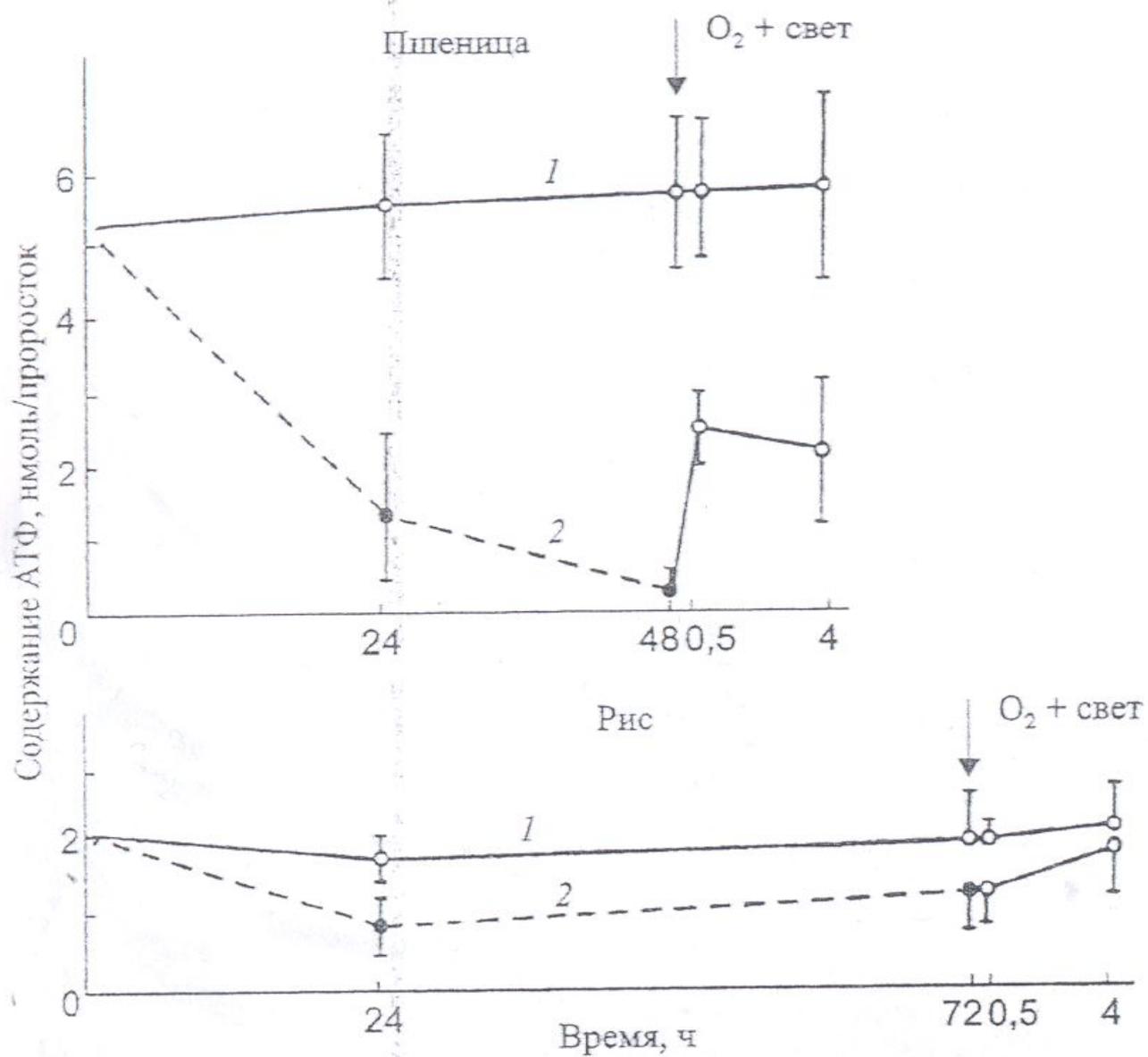


Рис. 2. 6. Содержание АТФ в листьях проростков пшеницы и риса сразу после выдерживания в темноте при аэрации или аноксии и через 0,5 и 4 ч после возвращения растений в условия нормальной аэрации и освещения.

1 - аэрация, 2 - аноксия.

- **Субстраттар, интермедиаттар және тыныс алудың алмасу процестің соңғы өнімдері.**
- Гликолиз ұлғайғанда көмірсулардың шығымы көбею керек (моноқанттардың).
- Батпақта өсетін өсімдіктерде, олардың тамырларының құрамында көп крахмал болады (50% -ға дейін).
- Төзімді өсімдіктерде моноқанттар аз жұмсалады

- Сезімтал өсімдіктерде ауа жоқ жағдайда көмірсулардың тапшылығынан емес оттегінің тапшылығынан зардап шегеді.
- Себебі бар қанттардың метаболизациясы бұзылғандықтан оларды пайдаланалмайды
- Аноксия да Кребс цикліндегі реакциялар дұрыс жүрмейді.
- .

- Дгликолиздің жылдамдылығы жоғары болған өсімдіктерде тотықсызданған коферменттердің қайтадан тотығуы қажет болады. Олар ЭТТ істемеген кезде тек спирттік немесе сүттік ашу реакциялардың соңында тотығады
- (рис. 2. 7).

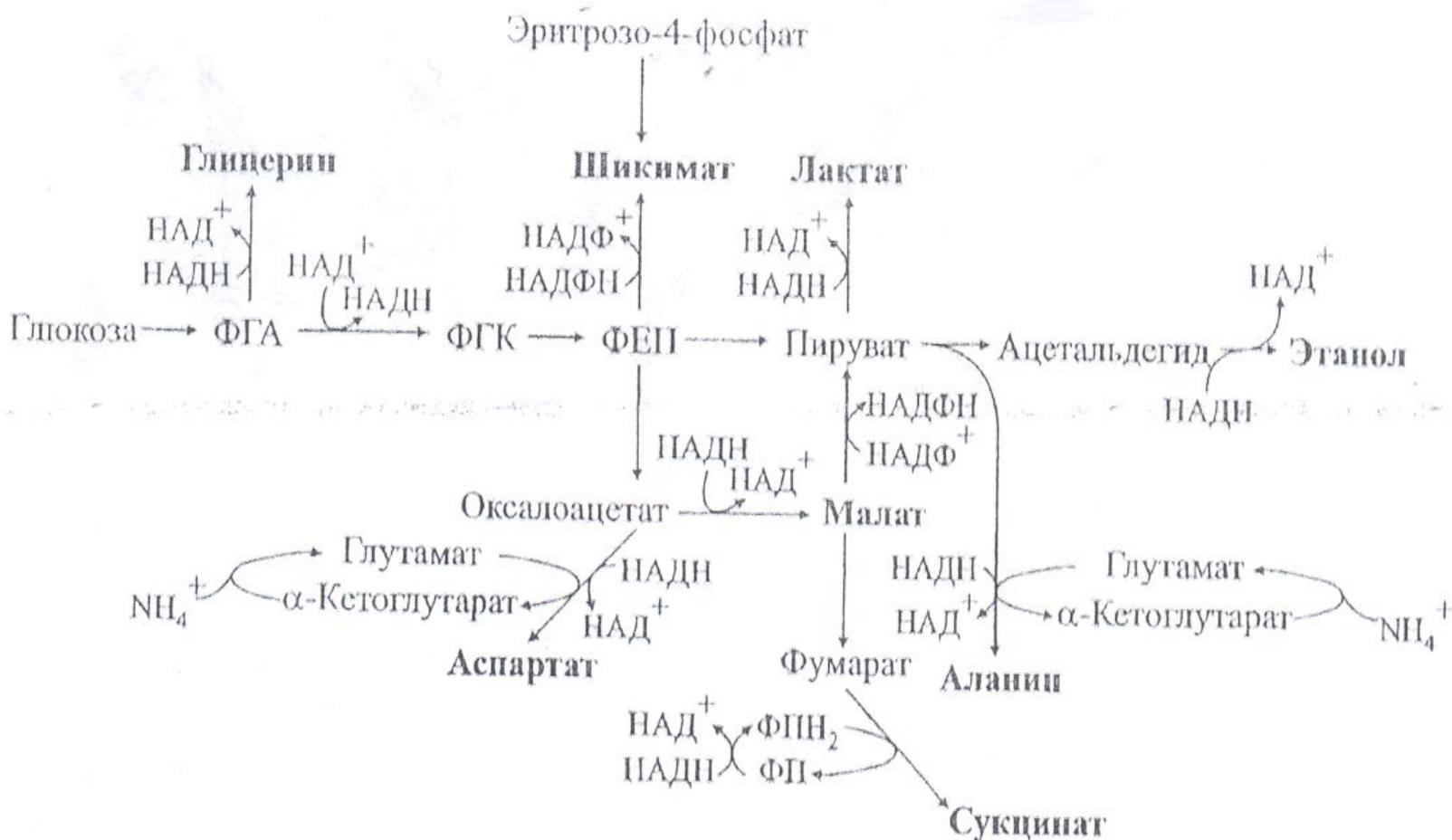


Рис. 2. 7. Различные пути окисления восстановленных коферментов в условиях гипоксии и аноксии у растений.

ФГА – фосфоглицериновый альдегид, ФГК – фосфоглицериновая кислота, ФЕП – фосфоенолпируват, ФПН₂ – флавопротеин восстановленный, ФП – флавопротеин окисленный.

- Онда ашудың соңғы өнімдері **этанол жинақталады.**
- **Этанол**, аноксияда сезімтал өсімдіктерде көп жиналады, ал төзімді өсімдіктерде - жәй жиналады, және соңында мөлшері азаяды
- **Этанолдың жинақталуының тоқтайтындығы:- тамырды қоршаған ортаға этанолдың бөлінуі (рис. 2. 8),**

Этанолдың жинақталуының тежелуі

Этанолдың тамырды қоршаған ортаға блінуі

Төзімді өсімдіктер

Сезімтал өсімдіктер

Ұлпадағы этанолдың азаюы

Тамырда этанолдың ұлғаюы

Ұлпаларда этанолдың деңгейі жоғарылайды, ол организмге кері әсер етеді.

Анаэробты зат алмасудың Транспирациямен жер үсті мүшелерге көтеріледі (этанол, ацетальдегид, сүт қышқылы) с транспирационным током атмосфераға шығады (ацетальдегида) немесе жапырақтың метаболизміне катысады

Ашу өнімдерінің жинақталуы әр түрлі болады, ол төзімді өсімдіктерде аз түзіледі немесе олар зат алмасу процесіте пайдаланады.

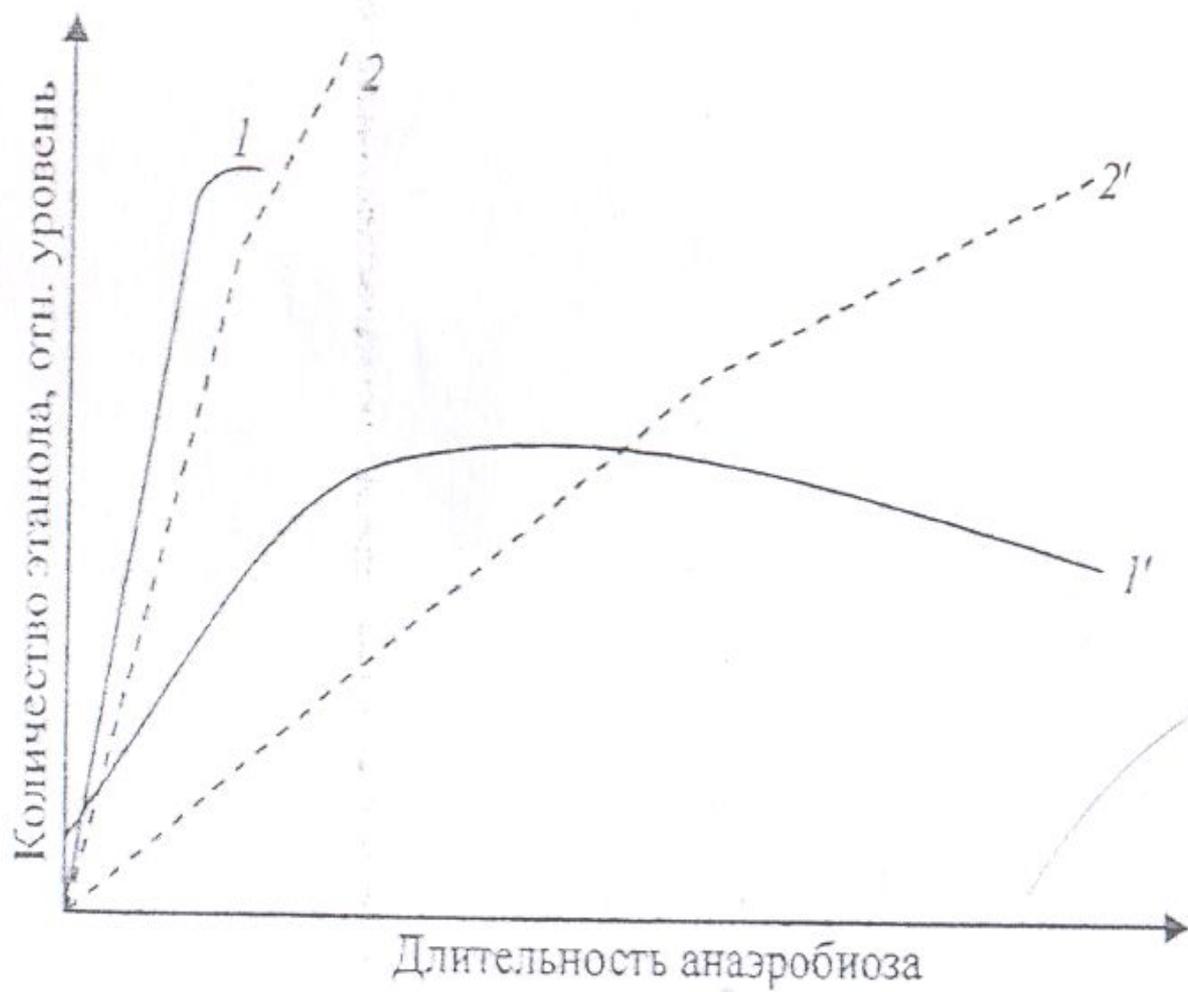


Рис. 2. 8. Накопление этанола в корнях (1, 1') и в околокорневых растворах (2, 2') растений, неустойчивых (1, 2) и устойчивых (1', 2') к недостатку кислорода, при анаэробном воздействии

- Этанолдың жинақталуының алдында сүт қышқылы түзіледі (**лактата**), ол клетканың ішін қышқылдатады.
- **Лактат** қанттардан гликолиз арқылы түзіледі, және малаттан, оның декарбоксилденуінен.



Аноксияда **Н-АТФаза** инактивацияланады, тонопластың өткізгіштігі бұзылады, вакуольден **Н⁺** протондар шығады. Ол декарбоксилдену ферменттердің активациялануына әкеледі, үшкарбондық қышқылдардың деградациясына әкеледі.

Төзімді өсімдіктерде **Н-помпаның жұмысы қатты бұзылмайды**

Сезімтал өсімдіктерде **ПДК, АДГ, ЛДГ** активтігі ұлғаяды пируваттың және ацетальдегидтің тотықсыздану жағына, ол ашу процестің өнімдерінің жинақталуына әкеледі.

Бірақ кері байланыс принцип бойынша олардың мөлшерінің жоғарылауы анаэробтық дегидрогеназалардың жұмысын тежейді, яғни, пируваттың переработкасын.

Однако по принципу обратной связи рост их содержания должен затормозить реакции анаэробных дегидрогеназ и, следовательно, дальнейшую переработку пирувата.

Их блокада делает невозможной регенерацию НАД, а значит, и индукцию гликолиза, что влечет за собой дезорганизацию метаболизма и гибель растений.

Аноксия

**Инактивация Н-
АТФазы**

**Нарушение
проницаемости тонопласта**

**Интенсивный выход Н⁺
из вакуоли**

**Активация
декарбоксилирующих
ферментов**

**Деградация
трикарбоновых кислот**

- У **приспособленных растений** при возрастании доли и скорости гликолиза интенсивность накопления конечных продуктов анаэробного обмена, как указывалось выше, сдерживается, чему способствует отсутствие резкого роста содержания лактата.
- Поэтому кислотность внутриклеточной среды длительно сохраняется близкой к нейтральной (рис. 2. 9.).
- В работах **японских исследователей** последних лет приводятся доказательства связи **закисления цитоплазмы** с увеличением уровня **Фнг**, накапливающегося в результате **инактивации синтеза АТФ в стрессовых условиях**, в том числе и при аноксии.

- Однако в устойчивых растениях этот процесс идет не столь интенсивно, как в неустойчивых, о чем можно судить и по менее интенсивному снижению содержания АТФ (рис. 2. 6) и, в целом, энергетического заряда (рис. 2. 9).
- У приспособленных растений выше также стойкость мембран, поэтому выход ионов водорода из вакуоли в цитоплазму у них идет медленнее и осуществляется в меньшей степени, т. е. лучше поддерживается гомеостаз клетки (рис. 2. 9).

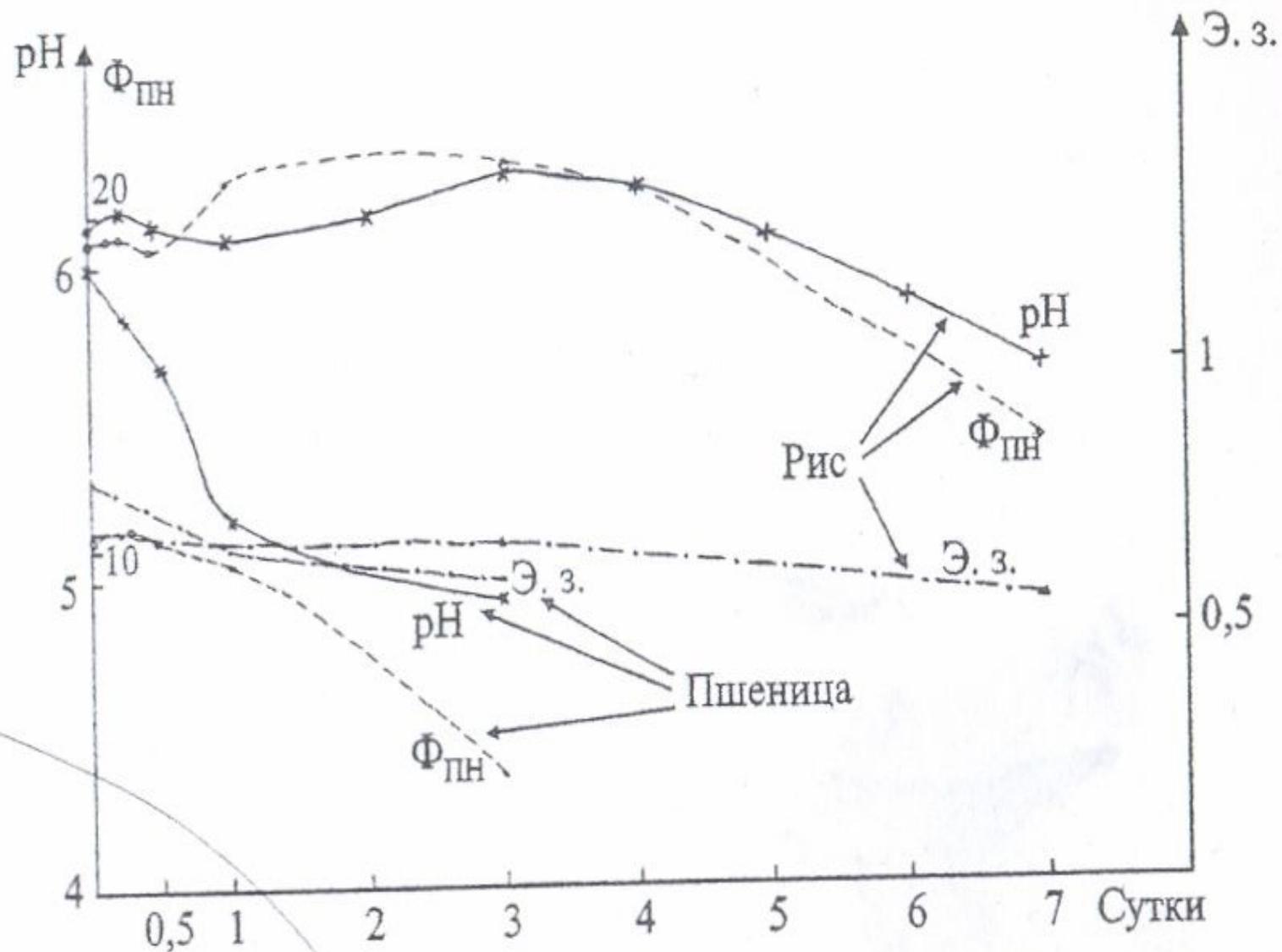


Рис. 2. 9. Изменение рН, энергетического заряда (Э. з.) и соотношения окисленных и восстановленных форм пиридиновых нуклеотидов ($\Phi_{\text{пн}}$) в корнях пшеницы и риса при аэрации (сплошные линии) и после условий

- Длительное сохранение уровня кислотности цитоплазмы и близким к нейтральному в условиях аноксии ведет у растений **устойчивых**, в отличие от неустойчивых, к **сдвигу равновесия реакций АДГ и ЛДГ в обратном направлении** — окисление этанола и лактата, т. е. **увеличивается активность дегидрогеназ с субстратами этанолом и лактатом**.
- Особенно активно происходит окисление этанола с образованием **ацетальдегида** при окислении после анаэробного воздействия.
- Поскольку конечные этапы брожения в обычном направлении у приспособленных растений в меньшей мере используются для реокисления НАДН, но гликолиз по мере усиления анаэробноза не тормозится, а еще больше возрастает, должны существовать иные пути для окисления НАДН.

■

- Эти пути связаны с переключением реакций с образования этанола на синтез ряда других соединений.
- Например, **окисление НАДН**, необходимое для работы цикла Кребса, связывают с сопряжением его реакций с процессами синтеза липидов, что, как указано выше, установлено для ежевника.
- В **бескислородной** среде цикл ДТК, особенно устойчивого к аноксии растения лишь незначительно ингибируется и активно идет метаболизация вносимых экзогенно субстратов.

- Одним из вспомогательных путей окисления восстановленных коферментов может быть обращение дикарбоновой части цикла Кребса, хорошо показанное для микроорганизмов и животных (рис. 2. 7).
- При этом происходит окисление НАДН в МДГ- и СДГ-реакциях. Такой комплекс под влиянием кислородной недостаточности включается и у некоторых растений, в частности у зеленых водорослей (*Selenastrum minimum*).
- Считают, что в процессе эволюции цикл Кребса складывался при встречном развитии двух его составляющих, причем дикарбоновая часть реакций в обратном восстановительном направлении более древняя, чем трикарбоновая, и ее формирование относится к анаэробному периоду в развитии планеты.

- У синезеленых водорослей а также у ряда пурпурных и зеленых серобактерий обе половины цикла ДТК не соединены друг с другом на уровне **α-кетоглутарата**.
- Обращение дикарбоновой части цикла Кребса и **накопление сукцината**, по-видимому, можно отнести к приспособлениям в условиях дефицита кислорода.
- Способность к **окислению янтарной кислоты**, т. е. включение трикарбоновой части цикла, связывают с увеличением содержания кислорода в биосфере.
- Из этого следует, что **древнейшие механизмы энергообмена** (гликолиз, обращение дикарбоновой части цикла Кребса) оказываются важным для адаптации организмов к временному отсутствию кислорода в современных условиях обитания.

- В пользу указанных предположений свидетельствуют экспериментальные доказательства принадлежности **ди- и трикарбоновой частей цикла ДТК** к разным **метабономам** (ферментным комплексам, связанным со структурами клетки), а также возможности их несинхронного и независимого друг от друга функционирования.
- Нельзя отрицать вероятности оттока метаболитов цикла Кребса в цитоплазму и использования их в **анаэробических реакциях окисления НАДН**, в том числе и в **МДГ-реакции**.

- При гипо- и аноксии происходит накопление не только малата, сукцината, но и других метаболитов (прежде всего аланина, а также шикимата, глицерина, аспартата), сопряженное с окислением восстановленных коферментов (см. рис. 2. 7).
- Такие реакции, в большей мере характерные для устойчивых растений, не заменяют гликолиз, но дополняют его, обеспечивая не только окисление **НАД(Ф)Н**, но и образование нетоксичных интермедиатов.
- Тем самым у приспособленных растений в дополнение к энергетической решаются и остальные задачи компенсаторности обмена в стрессовых условиях.

- Частичная переработка образовавшегося этанола также способствует меньшему накоплению его в тканях устойчивых растений.
- Об этом свидетельствует повышение активности АДГ в присутствии экзогенного этанола в анаэробных условиях, сопровождающееся расширением ее изозимного спектра (рис. 2. 10).
- При возобновлении нормальной аэрации вновь образовавшиеся изозимы исчезают.
- После анаэробных условий устойчивые растения, в отличие от неустойчивых, даже предпочитают использовать в качестве субстрата дыхания не глюкозу, а именно этанол.
- К процессу окисления спирта АДГ могут подключаться нитраты как акцепторы электронов, поступающих от НАД (Ф)Н.
- Наименее изучены вопросы о количественной стороне и механизме метаболизации этанола в бескислородной среде.

- Вопрос о токсичности этанола остается дискуссионным.
- Одни исследователи подвергли сомнению представление о токсичности этилового спирта, поскольку были получены данные о том, что его содержание в растительных тканях в анаэробных условиях редко превышает **10 ммоль/1 г сырой массы**.
- Повреждающий же эффект экзогенный этанол оказывает при концентрациях **в 10—100 раз более высоких**.
- Однако позднее появились данные о том, что многие ткани чувствительны к концентрациям этанола ниже **20 ммоль**.
- Кроме того, при использовании экзогенного этанола трудно сделать корректные выводы, поскольку молекулярные механизмы реакции клетки на **экзогенный и эндогенный этанол** неидентичны и эндогенный алкоголь более токсичен, чем введенный извне, даже если растения могут выдерживать воздействие экзогенного этанола в гораздо больших концентрациях, чем обнаруживаемые в клетках, его нельзя считать обычным метаболитом даже у более резистентных к нему растений, поскольку у них разными способами снижается количество этанола в тканях.

- Таким образом, стратегия избавления от высоких концентраций этанола включает разные механизмы.
- Способность тканей к **детоксикации** продуктов анаэробного обмена играет важную роль в устойчивости растений к гипо- и аноксии.
- **Приспособленные растения** отличаются также **толерантностью к таким высоким концентрациям этанола**, которые для неустойчивых растений оказываются токсичными.
- Эта толерантность связана, возможно, с большей способностью к включению спирта в обмен веществ.

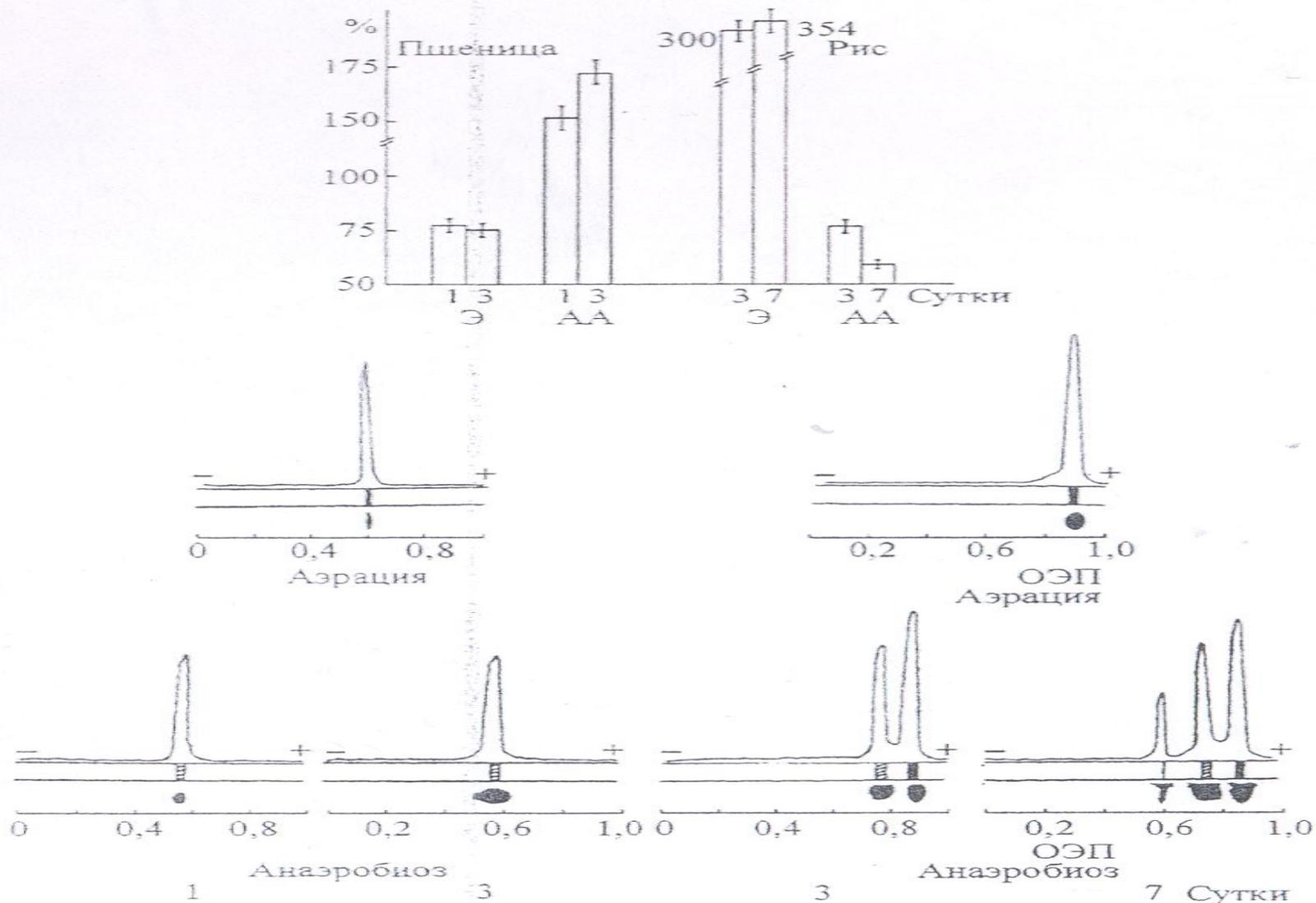


Рис. 2. 10. Активность и электрофоретический спектр АДГ корней пшеницы и риса в условиях аэрации и после различных сроков анаэробноза. Э – субстрат этанол, АА – субстрат ацетальдегид, ОЭП – относительная электрофоретическая подвижность (то же для рис. 2. 13 и 2. 14).

■ Конечные этапы дыхания

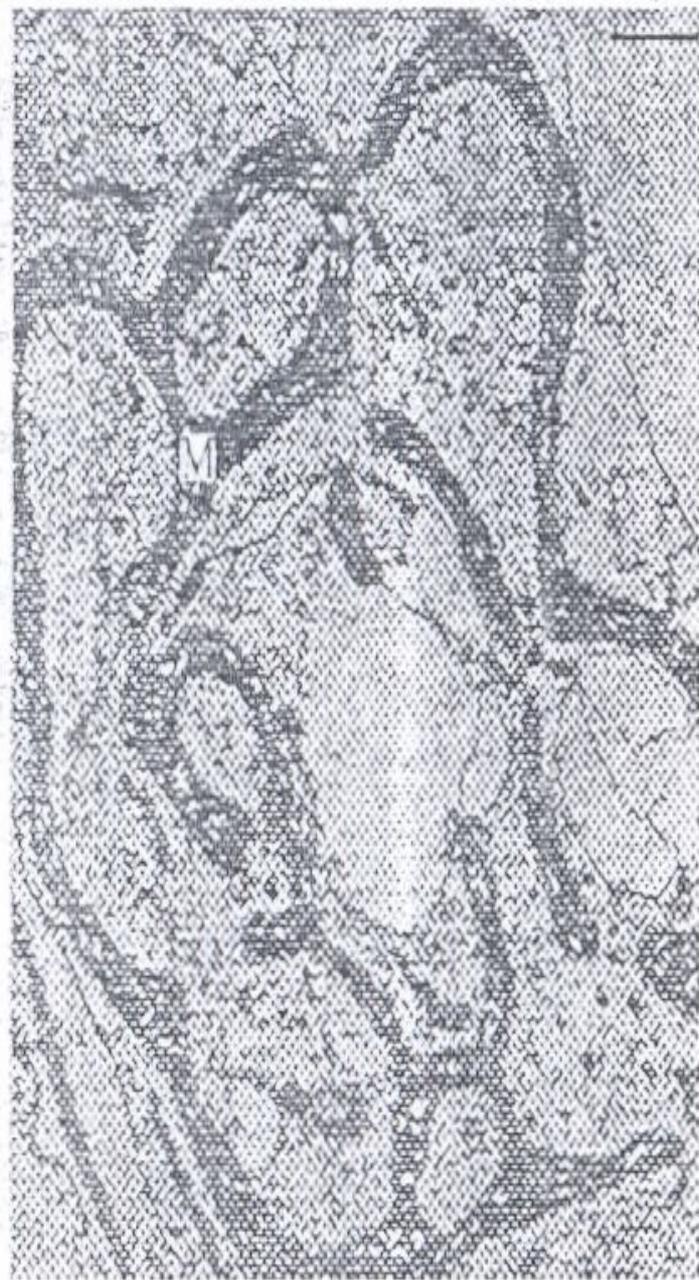
- При **аноксии** наиболее ранние и сильные изменения характерны для компонентов **ЭТЦ митохондрий**, что связано с высокой чувствительностью энергетических и транспортных процессов в митохондриях к кислороду.
- У факультативных анаэробов животных ЭТЦ митохондрий имеет определенные особенности: поток электронов от НАДН и сукцината направляется на витамин К, а далее разветвляется на две цитохромные цепочки - классическую (**b, c, a, a₃**) и специфическую (**b552, b 556**).
- **Цитохромы b 552 и b 556** могут использовать в качестве конечного акцептора электронов и протонов не только **кислород**, но и **фумарат**.

- В строго анаэробных условиях *цитохромоксидаза* не функционирует и основной поток электронов идет на **фумарат**.
- Восстановление фумарата в сукцинат осуществляется *фумаратредуктазой* при участии **НАДН**, окисляющегося до **НАД+**.
- У микроорганизмов, гельминтов и других облигатных анаэробов при анаэробной передаче электронов на фумарат происходит генерация **АТФ**.
- Возможность синтеза АТФ при образовании сукцината обнаружена и у водорослей (*Selenastrum minimum*).

- Среди растений своеобразием ЭТЦ выделяется ежевник.
- У него в состав ЭТЦ входит **цитохром 429**, который обнаружен и у бактерий.
- При действии ингибиторов основного и альтернативного путей митохондрий альтернативное дыхание ежевника подавляется на 60-70%, тогда как у большинства растений на 80-90%.
- Возможно, у ежевника имеется дополнительная **терминальная оксидаза d**, включающая цитохром и нечувствительная к цианиду.
- В таком необычном пути транспорта электронов альтернативным акцептором электронов могут быть нитраты.
- В целом же вопрос о возможности перехода электронов после воздействия аноксии на альтернативный цитохромоксидазе HCN-устойчивый путь исследован недостаточно.

- Известно, что кислород необходим для переключения электронов на альтернативный путь, а с другой — получены данные об активации этого пути в результате анаэробного воздействия.
- Развитие цианид-устойчивого пути способствуют также вещества, образующиеся при **гипо- или аноксии**: ацетальдегид, этанол, этилен.
- Физиологическая роль усиления альтернативного пути после анаэробных условий состоит, вероятно, в необходимости окисления избытка накопленных восстановленных пиридиновых нуклеотидов и, в регуляции рН.

- В клетках анаэробно выращенных проростков наиболее устойчивых к аноксии растений: риса и ежовника, митохондрии сходны с митохондриями из клеток аэробно растущих организмов.
- Если же растения выращивались в нормальных условиях аэрации, то при анаэробном воздействии дыхательная цепь отключалась, но ее компоненты сохраняли некоторое время потенциальную активность, которая возобновлялась при возвращении в аэробную среду.
- У приспособленных растений этот период довольно длительный, поэтому они могут восстанавливать работу ЭТЦ после продолжительного выдерживания в условиях аноксии.
- Под влиянием анаэробнозиса некоторых растений (например, проростков тыквы) значительная часть митохондрий морфологически изменяется, приобретая форму митохондриального ретикулума (рис. 2. 11). Иногда длина этой сети достигает 50—60 мкм. т. е. в 50—100 раз превышает длину обычных митохондрий.
- К таким митохондриям тесно примыкают укороченные профили ЭРР. несущие множество рибосом. Подобные митохондрии часто встречаются у одноклеточных зеленых водорослей, например хлореллы.



*Рис. 2. 11. Ультраструктура
митохондрий (М) клетки коровой
паренхимы корня тыквы в условиях
72-часовой аноксии
[по: Б. Б. Вартапетян, 1985]*

- Появление единой гигантской разветвленной митохондриальной структуры в условиях анаэробноза объясняют необходимостью образования АТФ в любой точке внутренней мембраны митохондрий.
- В этом случае АТФ может поступать в ту часть цитоплазмы, где возникает необходимость в снабжении энергией, т. е. **разветвленные митохондрии** представляют собой своеобразные «электрические кабели».
- **Физиологическое значение** возникновения митохондриального ретикулума в условиях кислородной недостаточности - приспособление для увеличения контактирующей поверхности мембран митохондрий с цитоплазмой, где происходит гликолиз, и с мембранами ЭПР (рибосомы), где идет синтез стрессовых белков.
- Таким образом, когда митохондрии лишены возможности аэробной генерации энергии, они могут, вероятно, функционировать как **коллекторы и трансформаторы энергии гликолиза**, а также как **транспортеры ее** в различные части клетки.

- Вместе с тем у таких **устойчивых растений**, как рис или ежевник, **ЭТЦ** работает даже при отсутствии кислорода, но только в том случае, если он заменен другими акцепторами электронов, например, как отмечалось для ежевника **нитратами**.
- Внесение нитратов в питательный раствор способствует нормализации обмена веществ в условиях гипо- и аноксии:
 - -уменьшается количество этанола в тканях,
 - - тормозится снижение рН цитоплазмы,
 - -активируются окислительные процессы,
 - -возрастают количество аминокислот и содержание сухой массы.

- В результате создаются условия для поддержания синтеза белка и продлевания жизнедеятельности растений в бескислородной среде.
- Обычно **использование нитратов** клетками растений в анаэробных условиях называют **«нитратным дыханием»** и относят к **эндогенному аноксическому окислению**.
- Правда, в настоящее время остается открытым вопрос о соотношении скоростей редукции нитратов и окисления НАДН.
- Определение такого соотношения позволило бы установить масштабы восстановления нитратов и значение этого процесса для устойчивости растений к недостатку кислорода.

- **К аноксическому эндогенному окислению** относится также гидрирование двойных связей ненасыщенных соединений, например, **жирных кислот, фосфолипидов**, поэтому при глубокой аноксии увеличивается доля их насыщенных компонентов.
- Эти изменения у приспособленных растений сдвинуты на более поздние сроки анаэробноза.
- Если растениям не удастся избежать анаэробноза с помощью транспорта кислорода, то в приспособлении дыхания к условиям гипо- и аноксии используются различные метаболические решения, затрагивающие в той или иной степени и начальные, и промежуточные и конечные его этапы.

- Более того, поскольку **дыхание является центральным процессом** в обмене веществ, приспособленные изменения его у растений, устойчивых к дефициту кислорода, влекут за собой сдвиги в белковом, гормональном, липидном метаболизме, составе и функциональных особенностях мембран, в своеобразии работы систем регуляции.