

Тема: ДИХАННЯ.
ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ДИХАННЯ РОСЛИН

1. Суть і значення дихання в житті рослин.
2. Теорії механізмів біологічного окиснення.
3. Взаємозв'язок між диханням і бродинням.
4. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.
5. Ферменти дихального циклу.

1. СУТЬ І ЗНАЧЕННЯ ДИХАННЯ В ЖИТТІ РОСЛИН

Утворені в результаті фотосинтезу вуглеводи та інші органічні речовини використовуються клітинами рослинного організму 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.

2. ТЕОРІЇ МЕХАНІЗМІВ БІОЛОГІЧНОГО ОКИСНЕННЯ

Початком розвитку вчення про дихання вважається остання чверть 18 ст., коли завдяки працям Прістлі, Лавуазьє було встановлено газовий склад повітря. В подальших роботах учених (**Я. Інгенхауз, Ж. Сенеб'є, Н. Сосюр, Ж. Бусенго**) було встановлено, що рослини виділяють кисень і поглинають вуглекислий газ. Основоположником вчення про дихання вважають Н. Сосюра. Він стверджував, що дихання в зелених частинах рослин відбувається тільки в темряві, а в незелених – і в темряві, і на світлі.

Спільними зусиллями вчених XIX ст. було запропоновано загальне рівняння дихання:



Q – енергетичний вихід (його значення залежить від субстрату дихання: для вуглеводів 2875 кДж / моль)

Французький вчений А. Лавуазьє в 1783 р. дійшов до висновку, що процеси дихання і горіння однакові процеси, адже в обох випадках поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ і тепло. Горіння, на його думку – це приєднання кисню до субстрату, а дихання – не що інше, як повільне згорання поживних речовин у живому організмі. Однак виникає запитання: «Як відбувається горіння у водному середовищі, адже до складу організму входить 80-90% води?».

Значний внесок у розкриття механізмів дихання зробили О.М. Бах, В.І. Палладін, С.П. Костичев, О. Варбург, Г. Віланд і ін.

1. Теорія Баха (пероксидна теорія біологічного окиснення) – 1897 р.:

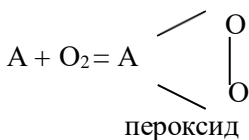
Основними учасниками дихання є кисень і субстрат. Молекулярний кисень за своїми хімічними властивостями є інертною сполукою і тому для окиснення субстрату він повинен активуватися. При цьому зв'язки, що утримують атоми в молекулі розриваються:

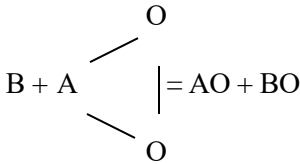


Молекулярний кисень

Активований кисень

Бах вважав, що в клітині міститься речовина А, яка може вступати у взаємодію з киснем і розривати його подвійний зв'язок – А-оксигеназа. В результаті цього утворюється пероксид, який і продовжує окиснення інших сполук.





Розроблена О. М. Бахом теорія окиснення ґрунтується на ідеї активації кисню. В даний час виявлено низку ферментів з оксигеназними функціями (наприклад, гідроксилази, ліпоксигенази), які беруть участь в процесах дихання. Після відкриття в 1925 р. Д. Кейліном у клітинах цитохромоксидази та низки цитохромів (а, в, с, d) було встановлено, що саме вони і забезпечують перенесення електронів і протонів на кисень O_2 з утворенням води або пероксидів.

2. Теорія Палладіна (теорія хімізму) (1903-1912 рр.):

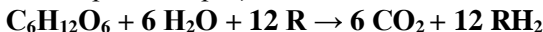
Теорія хімізму Палладіна можна окреслити такими основними положеннями:

- дихання – ферментативний процес;
- дихання базується на активації кисню і водню;
- дихання ділиться на 2 фази: анаеробну і аеробну.

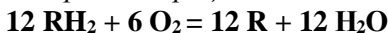
Палладін вважав, що в клітинах є дихальні пігменти R, які є акцепторами водню (забирають від води) і хромогени – RH_2 , які є акцепторами кисню. Хромогени при окисненні перетворюються на пігменти. Палладін зробив дослід. В пробірку налив метиленовий синій і помістив в неї проросле насіння. Відкачав з пробірки повітря і при цьому пігмент знебарвися. Коли ж знову в пробірку потрапило повітря, пігмент повернув забарвлення. Дослід можна пояснити так: в анаеробному середовищі дихальний пігмент R, акцептуючи водень ставав хромогеном RH_2 , який, своєю чергою, в аеробному середовищі акцептував кисень і ставав пігментом.

У вигляді рівняння це можна показати так:

1. Анаеробний процес:



2. Аеробний процес:



Випередивши тогочасний рівень знань, В. І. Палладін став автором наукової ідеї про те, що в живій клітині існують специфічні ферменти-переносники водневих атомів від субстрату та води. Саме тому в основі сучасних уявлень про механізм біологічного окиснення лежить теорія Баха-Палладіна, згідно з якою для дихання однаково необхідні як активатори водню, так і активатори кисню.

Отже, 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 від субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають присутності молекулярного кисню;
- молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води.

3. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК МІЖ ДИХАННЯМ І БРОДІННЯМ

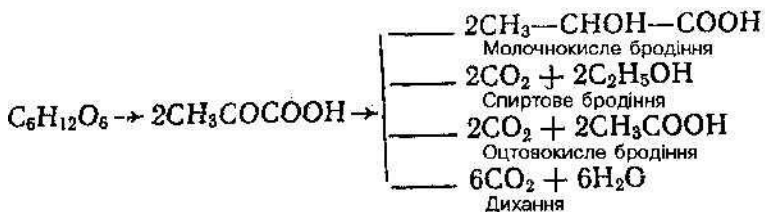
Розщеплення органічних речовин називають *дисиміляцією* або *катаболізмом*. Цей процес відбувається або анаеробно, тоді він називається **бродинням**, або аеробно – **диханням**.

Бродіння відкрив в 1860 р. Луї Пастер.

Бродіння є початковим етапом дихання. Стоїть питання, що є проміжним продуктом між цими процесами?

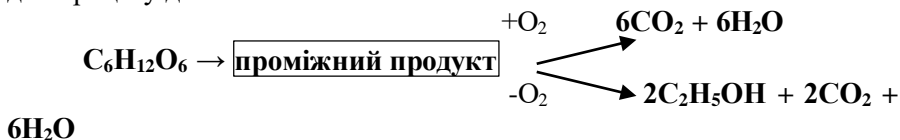
Вчений Пфлюгер показав, що у жаби відбувається анаеробне інтрамолекулярне дихання (за рахунок кисню, зв'язаного в органічних сполуках). Пфеффер переніс цю ідею на рослинний організм і вважав, що дихання розпочинається зі спиртового бродіння, тобто проміжним продуктом між бродінням і диханням є спирт. Однак, С.П. Костичев не погодився з такою думкою, оскільки спирт є отруйним і важко окиснюється.

Він дослідив, що проміжним продуктом усіх бродінь і дихання є *півовиноградна 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 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.

4. СУБСТРАТИ ДИХАННЯ, ДИХАЛЬНИЙ КОЕФІЦІЄНТ

Слід розрізняти:

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

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 тоді, коли дихання пов'язане з бродінням.

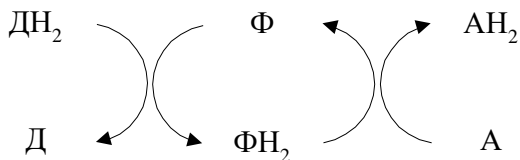
5. ФЕРМЕНТИ ДИХАЛЬНОГО ЦИКЛУ

Окиснення субстратів у ході дихання здійснюється ферментами (Ф).

Існує 4 способи окиснення:

1. Віднімання e^- ;
2. Віднімання водню;
3. Приєднання O_2 ;
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 оксидаз цитохромної системи. Це також двокомпонентні 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 O₂ переноситься 4 e^- , пероксид водню, якщо переноситься 2 e^- , супероксидний аніон кисню (O⁻)₂ якщо на O₂ переноситься 1 e^- .

H₂O₂ і O⁻₂ – 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 (в, с₁, с) і цитохромоксидаза (цит. а+а₃). 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).

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

- 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.

1. Допоміжні ферменти:

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

Контрольні запитання:

1. Суть процесу дихання і значення його в житті рослин.
2. Теорії механізмів біологічного окиснення.
3. Суть теорії біологічного окиснення Баха і Палладіна. Основні положення сучасної теорії біологічного окиснення.
4. Генетичний зв'язок між диханням і бродінням.
5. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.
6. Ферменти дихального циклу.