**План:**

1. **ВВЕДЕНИЕ**
2. **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ**
3. **СРАВНЕНИЕ ДЫХАНИЯ ОРГАНОВ РАЗНОГО ВОЗРАСТА**
4. **ВЗАИМОСВЯЗЬ ДЫХАНИЯ И РОСТА РАСТЕНИЙ**
5. **ДЫХАНИЕ КЛЕТОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ РОСТА**
6. **ВЫВОД**
7. **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

**Введение.**

**Дыхание** - важнейший физиологический процесс, в результате которого происходит выделение энергии, необходимой для жизнедеятельности растительного организма. При дыхании поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Установлено, что дыхание животных и растений протекает однотипно, несмотря на отсутствие у растений специальных органов дыхания.

Наиболее простой механизм обмена газами у водорослей, которые не имеют тканей и органов, а воздух непосредственно проникает в каждую клетку. У мхов, папоротников, голосеменных и покрытосеменных воздух проходит более сложный путь. Через устьица он поступает в межклетники, которые пронизывают все растения, а оттуда - в клетки.

У наземных растений устьица, как правило, расположены на нижней стороне листа, а у живущих в воде - на верхней, так как нижней стороной он лежит на поверхности воды. Поступление воздуха в листья регулируется периодическим открыванием и закрыванием устьиц.

Внутрь стволов деревьев и кустарников, покрытых толстой пробкой или корой, воздух поступает через отверстия - чечевички. Хорошо видны чечевички у березы, они крупные (до 15 см) и имеют вид узких темных поперечных полосок.
У ряда болотных растений затруднено поступление воздуха в корни, так как в насыщенной влагой почве мало воздуха. У этих растений сформировались приспособления, обеспечивающие нормальный газообмен. Так, у некоторых растений образовались дыхательные корни, которые выступают над поверхностью воды, например у растений мангровых лесов.
Процесс дыхания связан с непрерывным потреблением кислорода клетками и тканями растений и осуществляется при участии различных ферментов. Вначале сложные органические вещества (белки, жиры, углеводы) под действием ферментов распадаются на более простые, которые при участии кислорода расщепляются до конца, т.е. до образования углекислого газа и воды. При этом освобождается энергия, которая используется растением (а также любым живым организмом) на процессы жизнедеятельности: поглощение из почвы воды и минеральных веществ, их передвижение, рост, развитие, размножение.

В освобождении энергии, заключенной в органических веществах, состоит главное значение дыхания. По существу, при дыхании освобождается солнечная энергия, которую растение использовало в процессе фотосинтеза на образование органических веществ и таким путем запасло ее.

В процессе дыхания окисление сложных органических веществ до углекислого газа и воды происходит постепенно и энергия освобождается небольшими порциями. Если бы энергия освобождалась вся сразу, тогда клетка сгорела бы.
Дыхание, подобно другим процессам жизнедеятельности, зависит от факторов среды: температуры, влажности, содержания кислорода, степени освещенности и др. Для протекания процессов дыхания требуются определенные температурные условия, причем они разные у каждого вида растений и его органов. У большинства растений для дыхания наиболее благоприятна температура 25 - 30°С. У некоторых видов растений дыхание происходит и при отрицательных температурах, хотя этот процесс протекает очень слабо. Например, почки лиственных и иглы хвойных деревьев дышат и при температуре - 20 - 25°С. У арктических растений даже при низких температурах интенсивность дыхания высокая.

Интенсивность дыхания растений зависит от содержания воды в клетках. Чем меньше воды в клетках, тем слабее идет в них дыхание. Очень слабо дышат сухие семена. С увеличением влажности дыхание семян возрастает в сотни и тысячи раз. Это отрицательно сказывается на хранении семян, так как они сильно разогреваются и погибают. Повышение интенсивности дыхания имеет огромное биологические значение для прорастания семян, поскольку усиление дыхания сопровождается освобождением большого количества энергии, необходимой для роста и развития зародыша.

На дыхание растений влияет содержание кислорода в окружающей среде. Угнетение дыхания начинается при уменьшении содержания кислорода до 5%. Недостаток кислорода испытывают подземные органы (корни и корневища) растений, обитающих на заболоченных и глинистых почвах.

В растениеводстве применяются различные агротехнические приемы для улучшения дыхания корней. Так, проводят комплексную обработку посевов машинами, чтобы сократить число обработок и уменьшить уплотненность почвы. Специальными культиваторами почву рыхлят и таким путем улучшают доступ воздуха к корням, при этом срезают сорняки, подкармливают культурные растения. Сильно увлажненные земли осушают, создают дренаж.

На дыхание растений влияет и свет, хотя дышат они днем и ночью, на свету и в темноте. Свет вызывает повышение температуры растения, отчего дыхание его усиливается. У светолюбивых растений, дыхание более интенсивное, чем у теневыносливых.

Изменения в окружающей среде, связанные с деятельностью человека, также воздействуют на дыхание растений. Отрицательно влияют на дыхание вредные примеси, пыль, выделяемые промышленными предприятиями.

Наиболее интенсивно дышат молодые органы и ткани растений, находящиеся в состоянии активного роста. Цветение и плодоношение сопровождаются усилением дыхания развивающихся цветков и плодов, что связано с образованием новых органов и тканей, обладающих высоким уровнем обмена веществ. В данном реферате мы попробуем изучить изменение дыхания растений в онтогенезе.

**ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ.**

Дыхание — процесс универсальный. Оно является неотъемле­мым свойством всех организмов, населяющих нашу планету, и при­суще любому органу, любой ткани, каждой клетке, которые ды­шат на протяжении всей своей жизнедеятельности. Дыхание всег­да связано с жизнью, тогда как прекращение дыхания — с гибелью живого. В связи с этим проблеме дыхания уделяется большое внимание в исследованиях биологов всех специальностей и профилей..

Жизнь организма в целом, как и каждое проявление жизне­деятельности, необходимо связаны с расходованием энергии. Кле­точное деление, рост, развитие и размножение, поглощение и передвижение воды и питательных веществ, разнообразные син­тезы и все другие процессы и функции осуществимы лишь при постоянном удовлетворении обусловленных ими потребностей в энергии и пластических веществах, которые служат клетке строительным материалом.

 Источником энергии для живой клетки служит химическая (свободная) энергия потребляемых ею питательных веществ. Рас­пад этих веществ, происходящий в акте дыхания, сопровождается освобождением энергии, которая и обеспечивает удовлетворение жизненных потребностей организма.

Сам же процесс дыхания представляет собой сложную много­звенную систему сопряженных окислительно-восстановительных процессов, в ходе которых имеет место изменение химической при­роды органических соединений и использование содержащейся в них энергии.

Ферментативные реакции, обеспечивающие биосинтез белков, нуклеиновых кислот, других полимеров и их различных производ­ных, называют анаболическими, в противоположность катаболическим, содержанием которых является разрушение, распад органи­ческих соединений.

 Совокупность ферментативных реакций, с помощью которых осуществляется процесс дыхания, относится к категории катаболических.

 На протяжении многих десятилетний биологическое значение дыхания сводилось только к высвобождению энергии дыхательного субстрата и использованию ее в процессах, осуществляющихся с затратой энергии. Детальное изучение биохимической природы и ферментативных механизмов, с которыми связан процесс дыхания, позволило убедиться в огромном значении промежуточных про­дуктов, которые возникают на пути преобразования органической молекулы и, являясь активными метаболитами, играют исключительно важную роль в созидательном, конструктивном обмене клетки.

 Растительная клетка использует в качестве дыхательного ма­териала самые разнообразные органические вещества, окислитель­но-восстановительные превращения которых осуществляются с участием весьма сложного комплекса каталитических механиз­мов: ферментов, активирующих водород; ферментов, активирую­щих кислород; ферментов, выполняющих роль промежуточных ме­диаторов (или переносчиков электронов); и вспомогательных фер­ментов. Таким образом, сложная цепь сопряженных окислительно-восстановительных процессов представляет собой многозвенное строго отрегулированное сочетание ферментативных систем раз­личной природы, осуществляющих различные функции. Большой набор ферментативных систем, участвующих в акте дыхания, обе­спечивает широкие адаптивные возможности растительного орга­низма к постоянно меняющимся условиям внешней среды (тем­пература, влажность, освещенность, концентрация кислорода и др.). С помощью каталитических систем дыхания запасы сво­бодной энергии, содержащиеся в молекуле органического веще­ства, являющегося дыхательным субстратом, превращаются в мо­бильную форму, легко используемую в любых процессах, связан­ных с потреблением энергии.

Как известно, энергия органических веществ, используемых в качестве дыхательного субстрата, ведет свое происхождение от кванта света, адсорбируемого зеленым растением и небольшой группой фотоавтотрофных микроорганизмов в процессе фотосин­теза. Образующиеся в ходе последнего органические соединении и являются практически единственным источником пластических и энергетических ресурсов, за счет которых и обеспечивается су­ществование всего живого населения земного шара. Необходимо, однако, подчеркнуть, что практически вся масса ассимилятов, со­здаваемых в процессе фотосинтеза, принадлежит к соединениям неспецифических, а в химическом отношении инертным. То же относится и к содержащейся в этих соединениях химической энер­гии, которая также не может быть непосредственно использована для осуществления какого-либо из видов клеточной «работы».

Придание этой потенциальной энергии активной формы, ее преобразование в «энергию действия», равно как и преобразова­ние неспецифических продуктов фотосинтеза в специфические для организма компоненты протопласта, иными словами ассимиляция этих соединений,— таково назначение функции, именуемой дыха­нием. Следовательно, так же как и фотосинтез, дыхание служит целям обеспечения материальных и энергетических потребностей организмов, и в первую очередь, естественно, гетеротрофных. Кроме того, только через системы дыхания удовлетворяются по­требности всех не зеленых клеток зеленого растения и также со­держащих хлорофилл клеток в отсутствие света.

Признавая огромную, ни с чем не сравнимую по значению роль фотосинтеза в становлении органической материи, мы вместе с тем не можем не учитывать, что все создаваемые в ходе этой уникальной функции богатства становятся эффективным достоя­нием живой клетки только благодаря существованию другой столь же важной по выполняемой ею роли, какой является ды­хание.

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ДЫХАНИЯ И РОСТА РАСТЕНИЙ**

Рост растения представляет собой интегральную функцию, на которую откладывает отпечаток вся совокупность процессов жизнедеятельности организма. В основе роста лежит непрерывное новообразование различных элементов структуры и, следователь­но, синтез самых разнообразных клеточных компонентов. Тесная связь дыхания с биосинтетическими функциями клетки позволяет уже априори предполагать, что дыхание должно также оказывать большое влияние и на ростовые процессы у растений.

Однако данные непосредственных наблюдении не всегда ук­ладываются в эту, казалось бы, бесспорную схему. Они свидетель­ствуют о том, что взаимосвязь процессов роста с окислительно-вос­становительными превращениями является сложной и до настоя­щего времени природа этой связи в общем недостаточно изучена. Нередки случаи, когда более активный рост вегетативных органов коррелирует с низкой величиной rН, пониженной активностью ря­да окислительных ферментов, высокой восстановительной актив­ностью тканей.

Для обсуждаемойпроблемы в особенности интересны данные по дыхательной активности клеток, находящихся на различных стадиях роста. Взаимосвязь дыхания и роста можно проследить на быстрорастущих органах различных тканей корней. Согласно исследованиям ряда лабораторий, клетки меристемы характери­зуются минимальной интенсивностью кислородного дыхания. Зо­на деления отличается, кроме того, высоким дыхательным коэффи­циентом, достигающим нередко величины 2 и больше. Это указы­вает на то, что в дыхательном метаболизме клеток меристемы су­щественное место занимают анаэробные процессы.

У клеток зоны растяжения, для которых характерно усилен­ное новообразование протоплазмы, наблюдается резкое усиление дыхательной активности. Это активирование обусловлено не толь­ко увеличением количества белка, приходящегося на долю мито­хондрий, но и возрастанием удельной активности каждой единицы белка.

Следует отметить, что дыхательная активность тесно связана с содержанием белка, причем в особенности отчетливо эта кор­реляция проявляется, если расчет ведется не на содержащийся в клетке белок, а на единицу белка, синтезируемого клеткой. Факт этот легко понять, если вспомнить, что именно синтетические про­цессы и являются непосредственными потребителями энергии ды­хания.

Вопрос о дыхательной активности клеток зоны дифференциа­ции оказался сложным и пока не может считаться решенным. Имеющиеся по этому вопросу экспериментальные материалы про­тиворечивы. Так, по данным некоторых исследователей, дыхатель­ная активность клеток зоны дифференцировкиниже, чем клеток зоны растяжения, тогда как, согласно данным Н. Г. Потапова и сотр., активность дыхания непрерывно растет от меристемы к клеткам, где формируются корневые волоски. Клетки зоны дифференцировки обладают наибольшей активностью дыхания в пе­ресчете как на белковый азот, так и на одну клетку. В клетках этой зоны наиболее активна цитохромоксидаза, подтверждением чего служит также максимальная величина подавления дыхания азидом .

Соотношения указанного типа не являются, однако, общей закономерностью, поскольку в ряде случаев максимальная интенсивность дыхания обнаруживается в клетках зоны растяжения. Такая закономерность выявляется при пересчете на белок, а так­же на единицу кислотонерастворимого фосфора. Вполне вероятно, что это обусловлено увеличением количества митохондрий, а так­же возрастанием их удельной активности. Большие различия в дыхании свойственны клеткам различных видов ткани. Так, на­пример, в точке роста стебля люпина дыхание клеток инициаль­ного конуса значительно выше, чем клеток окружающей туники. Очень интенсивно дышат клетки камбия, которые отличаются так­же и высокой активностью дегидрогеназ.

Имеются наблюдения, что факторы, ингибирующие анаэробную фазу дыхания, а также транспорт электронов и превращения в цикле Кребса, влияют аналогичным образом и на рост.

В работах лаборатории Тиманна подчеркивается важная роль цитохромной системы в процессах роста растений. Подтверждени­ем этого являются многочисленные опыты, в которых полное по­давление роста вызывалось с помощью СО, причем это подавле­ние снималось на свету.

В связи с проблемой взаимозависимости процессов роста и дыхания представляют интерес опыты, в которых изучалось влия­ние на окислительные процессы, оказываемое обработкой расти­тельных тканей различными ростактивирующими веществами (гетероауксин и др.). Основанием для проведения указанных опытов послужило представление о том, что стимулирующее действие ауксина на ростовые процессы обусловлено в первую очередь влиянием этих агентов на энергетический обмен клетки.

Результаты наблюдений оказались в значительной степени противоречивыми, что свидетельствует о большой сложности путей взаимосвязи роста с процессами образования и потребления энергии.

Так, в большом числе наблюдений установлено, что один из эффектов, вызываемых гетероауксином, состоит в активировании дыхания обработанной им ткани. Внутренняя природа и механизм этого влияния остаются, однако, до настоящего времени оконча­тельно невыясненными.

В серии работ Марре и сотр. развиваются представления о том. что в основе действия ауксина лежит увеличение содержания богатых энергией восстановленных соединений (аскорбиновая кис­лота, восстановленная кодегидрогеназа, восстановленный глутатион). Это приводит к некоторому снижению окислительного по­тенциала, что, в свою очередь, положительно влияет на процессы роста. Предполагается также, что гетероауксин ингибирует аскорбинатоксидазу, активность которой обусловлена сульфгидрильными группами ферментативного белка.

Интересны, но противоречивы данные, характеризующие влия­ние гетероауксина на накопление энергии в соединениях типа АТФ. Согласно Боннеру и сотр., гетероауксин обладает высокой фосфатазной активностью, в результате чего в обработанных им тканях снижается содержание АТФ. В этом отношении действие гетероауксина сходно с действием ядов-разобщителей. С другой стороны, в ряде работ показано, что ауксины активируют превращение в системе АТФ/АДФ. Гетероауксин**,** усиливая потребление макроэргических связей в АТФ, используемых на процессы роста, уве­личивает отношение АДФ к АТФ, результатом чего и является активирование аэробного дыхания.

В пользу этого предположения свидетельствуют опыты, в которых при искусственном подавлении роста не проявлялось и сти­мулирующее действие гетероауксина на дыхание.

Изучение непосредственного действия гетероауксина и гибберелина на процессы окислительного фосфорилирования в изолиро­ванных митохондриях, проведенное Якушкиной и сотр., показало, что под действием гетероауксина сопряжение дыхания и фосфо­рилирования возрастает, повышается количество макроэргического фосфора в АТФ и АДФ (табл. 1).

Изложенный материал показывает, что существует ряд про­тивоположных мнений о первичных механизмах действия ростакти­вирующнх веществ, и в частности ауксина. Вопрос о последова­тельности действия ауксина на энергетические и синтетические процессы нельзя считать окончательно решенным. Имеются, на­конец, наблюдения, что гетероауксин изменяет «качество» дыха­ния, в частности под его влиянием происходит активация дегидрогеназ апотомического цикла.

В ряде работ подчеркивается, что с уровнем энергетических процессов связана не только интенсивность, но и направление рос­та, например знак и величина геотропической реакции.

Наряду с использованием энергии новообразование элемен­тов структуры растения в процессах роста связано с затратой пла­стических веществ. С этой точки зрения представляется весьма важным вопрос о соотношении между количествами органических соединений, потребляемых на дыхание, с одной стороны, и на но­вообразование клеток — с другой.

В исследовании с изолированными зародышами кукурузы, выращенными в стерильных условиях, было найдено, что из трех молей потребленной ими глюкозы два моля затрачивались на по­строение новых клеток и один моль — на дыхание. Отношение 2 : 1 было максимальным, и оно отмечалось у пятидневных зародышей. .В другие сроки наблюдений это отношение было менее благо­приятным.

Наблюдения над молодыми проростками риса показали, что у этого объекта синтетический эффект составляет примерно 50%, т. е. на каждую единицу вновь образованных сухих веществ затра­чивалось такое же количество пластических соединений на ды­хание.

Наиболее высокий коэффициент использования в синтетичес­ких целях характерен для соединений, содержащих ацетильные, радикалы, для органических кислот цикла Кребса и некоторых других. В особенности продуктивно клетка использует в синтети­ческих целях пировиноградную кислоту, около половины углерода которой может быть обнаружено в составе сухих веществ мезокотиля проростков кукурузы.

### Таблица 1

**Влияние регулятора роста на окислительное фосфорилирование при обработке**

**изолированных митохондрий стеблей гороха**

**(по Г. М. Живухиной и Н. И. Якушкиной, 1966 г.)**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| О  | Р  | Р/О  |
| конт роль  | индолил-уксусная кислота  | гиббере-линовая кислота  | конт­роль  | индолил-уксусная кислота  | гиббере­линовая кислота  | конт­роль  | индолил-уксусная кислота  | гиббере-линовая кислота  |
| 0,94 1,801,82  | 1,35 2,10 2,40  | 2,0 2,55 1,92  | 0,68 0,91 1,04  | 2,03 1,80 3,68  | 2,03 1,80 1,33  | 0,730,51 0,61  | 1,500,87 1,53  | 1,0 1,070,69  |

**ДЫХАНИЕ КЛЕТОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ РОСТА.**

#### ИЗМЕНЕНИЯ ДЫХАНИЯ С ВОЗРАСТОМ ТКАНЕЙ

Совершенствование методов исследования сделало воз­можным изучение дыхания отдельных микроскопических участков тканей и облегчило выяснение значения фазы рос­та клеток для характера дыхательного процесса. Уже первые исследования, проведенные в этом направлении, дали ряд интересных и неожиданных результатов: оказалось, что не всегда более молодые клетки дышат интенсивнее, как можно было ожидать на основе данных, полученных при грубом сравнении дыхания органов разного возраста.

Дыхание меристематических тканей растений отличается рядом своеобразных особенностей. Это впервые показали Рулянд и Рамсгорн (1938), изучая дыхательный газообмен различных меристем (кончики корней бобов, камбий сирени и липы). Эти ученые обнаружили, что этим тканям свойст­венно аэробное брожение, т. е. наряду с кислородным дыха­нием в них осуществляется процесс спиртового брожения. Оказалось, что в камбии и кончиках корней содержится не­большое количество этилового спирта и уксусного альдегида. Дыхательный коэффициент этих тканей оказался повышен­ным и иногда достигал нескольких единиц

Как видно из приведенных данных, поглощение кислорода в меристемах значительно меньше по сравнению с клетками, перешедшими к растяжению или закончившими рост. Дыха­тельный коэффициент в камбии и кончиках корней всегда выше единицы и обычно резко уменьшается при переходе к зоне растяжения вследствие усиления поглощения кислорода.

При расчете на единицу белкового азота цифры поглощения кислорода были бы еще ниже по сравнению с другими тка­нями.

Увеличение меристематической активности (ускорение клеточных делений), что достигалось в исследованиях Рулян-да и Рамсгорна воздействием гетероауксина, приводит к еще более высоким величинам ДК, обусловленным снижением по­глощения кислорода. Одновременно при применении стиму­лятора увеличивается накопление продуктов спиртового бро­жения.

Г. Ваннер (1950) и др., изучая дыхание в разных срезах корней пшеницы, обнаружили, что в зоне растяжения при расчете на единицу белкового азота кислорода поглощается почти в три раза больше, чем в меристематической зоне. Это позднее было подтверждено опытами Л. Элиассона , 1955). Ваннер, 1950) получил подобные резуль­таты для корней лука, Г. Балдовинос (, 1953) и Д. Р. Годдард и Б. Дж. Меуз (, 1950) — для корней кукурузы. Годдард и Меуз обнаружили, что в ме­ристематической зоне корней интенсивность дыхания при расчете на единицу азота низкая, в зоне растяжения она сильно возрастает и достигает максимума, а после прекраще­ния роста снижается до постоянного уровня. Р. Броун и Д. Броадбент ,( 1950) не нашли столь значительных различий в интенсивности дыхания разных зон роста корней гороха. Таким образом, переход клетки от эмбрионального состояния к фазе растяжения обычно связан со значительным активированием кислородного дыхания. Причина этих изменений дыхания пока остается неясной. Не­которые исследователи считают, что более интенсивное ды­хание зоны растяжения является следствием того, что эта фаза роста клеток помимо поглощения воды, накопления осмотически активных веществ и роста клеточных оболочек связана также с интенсивным новообразованием цитоплаз­мы (Броун и Броадбент, 1950 и др.).

С приведенными данными вполне согласуются наблюде­ния над влиянием парциального давления кислорода на рас­пускание древесных почек: у некоторых деревьев, например у каштана, почки скорее трогаются в рост при пониженном содержании кислорода — до 2—5об.%. Многие способы ран­ней выгонки связаны с временным усилением анаэробных процессов.

Смирнов (1943), изучая дыхание зерна пшеницы при раз­ной влажности, нашел, что дыхательный коэффициент сухо­го зерна выше; он относил это за счет дыхания зародыша. Особенности дыхания растительных меристем интересно со­поставить с данными, характеризующими обмен веществ на разных фазах митотического деления клеток. Штерн (1959) считает, что митоз можно отнести к числу немногих функций, осуществление которых в клетках, нормально являющихся аэробными, частично или полностью возможно в отсутствие кислорода. У аэробных организмов во многих случаях, хотя и не всегда, доступ кислорода является существенным усло­вием, способствующим митозам, но даже в случае наличия потребности в кислороде эта потребность снимается перед окончанием профазы, а у некоторых клеток и при вхожде­нии в профазу, после чего до самого завершения митотиче­ского цикла клетки не нуждаются в доступе кислорода (В. С. Буллоу— 1952). В этом отношении наблю­дается неоднородность реакций даже среди аэробных кле­ток: у некоторых потребность в кислороде обнаруживается только на протяжении части профазы, у других—вся профаза проходит без кислорода, а у некоторых клеток уже перед на­чалом профазы эта потребность утрачивается.

Варбург (1956) высказывал предположение, что причина рака заключается в нарушении дыхательных систем, приво­дящих к нарушению дифференциации тканей при сохранении высокой активности митозов. Действительно, для многих опухолей характерно наличие интенсивного гликолиза при слабом дыхании **(**см**.** сводку Штерн, 1959). Однако Штерн считает, что возникновение подобных аномалий обмена чаще является следствием, чем причиной канцерогенезиса.

Неодинаковое отношение к кислороду митотического про­цесса у разных клеток пока *еще* не получило своего объяс­нения. Некоторые исследователи предполагают, что здесь может сказываться конкуренция в потреблении кислорода разными клеточными органоидами, изменяющаяся при диф­ференциации тканей **(**Штерн,1959). Благоприятное влияние дыхания на митотические движения отмечалось многими, оно возникает вследствие образования богатых энергией соеди­нений, прежде всего АТФ. Однако пока еще неясна роль образуемой при дыхании АТФ в процессе разделения хро­мосом. Если бы гликолиз не прекращался во время митоза, то он один был бы способен обеспечить энергией этот про­цесс, как предполагает Браше (1955 и др.). Однако пока еще нельзя считать доказанным, что гликолитический механизм остается активным на протяжении всех этапов митоза; имеется ряд фактов, говорящих об обратном. Напри­мер, микроспоры во время митотического интервала обладают очень слабой способностью вызывать распад сахара ферментами, катализирующими первичные реакции гликолиза, хотя в другое время эти ферменты у них очень активны.

В пыльниках лилейных во время деления ядер наблю­дается резкое падение потребления кислорода в микроспороцитах и микроспорах, что подтвердилось и в опытах с суспен­зиями микроспор (Р. О. Эриксон— 1947; Штерн и П. Л. Кирк — 1948 и др.). В синхронно делящейся культуре обнаружено прекращение поглощения кислорода во время деления клеток. Однако подобное явление наблюдается не всегда: у морских ежей нет подобного резкого снижения потребления кислорода клетками в момент деления, что, вероятно, связано с боль­шой массой цитоплазмы у их яйцеклеток (Штерн, 1956, 1959).

Предполагается, что нарушения синтетических процес­сов во время митотического деления клеток являются следствием временного ослабления активности аэробных си­стем, имеющих значение в образовании богатых энергией соединений. Для объяснения сравнительно малой потребно­сти митотического процесса в снабжении энергией сущест­вуют разные предположения. Как уже упоминалось, суще­ствует точка зрения Варбурга, заключающаяся в том, что гликолиз может служить единственным источником энергии для митоза. Буллоу (1952) -предполагает, что до наступления митоза предварительно создается резервуар энергии за счет аэробных процессов. Штерн (1959) считает, что дезорганизация ядра во время митоза каким-то образом прекращает функционирование митохондрий. Это пока труд­но достаточно ясно истолковать потому, что здесь было бы неправильно полагаться на аналогии с влиянием удаления ядра в опытах Браше (1955 и др.). Изменения состояния клетки и ее отдельных органоидов во время митоза свое­образны и трудно сравнимы со всякими другими состояниями, искусственно вызываемыми при выделении безъядерных фрагментов и т. д.

Для деления клеток характерны понижение окислительно-восстановительного потенциала и высокий уровень восстановленности, что было замечено для эмбриональных тканей животных (Вюрмзер, 1935 и др.), а также для растительных меристем, которым, присущи спиртовое бро­жение, высокий дыхательный коэффициент и сравнительно невысокая интенсивность поглощения кислорода (Рулянд и Рамсгорн, 1938; Ваннер, 1950; Элиассон, 1955 и др.). Здесь, вероятно, имеет значение характер биосинтезов, происходя­щих хотя и не в период самого деления клетки, а, по-видимому, во время интерфазы, но без совершения которых не может осуществляться митотический процесс. Имеется в виду синтез ядерной нуклеиновой кислоты — дезоксирибонуклеиновой (ДНК), содержание которой должно удвоиться, иначе не может происходить деление. ДНК характеризуется высоким уровнем восстановленности: в состав ее нуклеотидов входит дезоксирибоза— пентоза, отличающаяся от рибозы при равном числе водородных атомов меньшим чис­лом кислородных. Кроме того, в отличие от РНК, ДНК имеет в своем составе тимин (вместо урацила в РНК), который отличается от урацила большим числом метальных групп. Высокий уровень восстановленности говорит о необ­ходимости больших затрат энергии на синтез ДНК. Кроме того, самый характер биосинтеза ДНК требует предвари­тельного аккумулирования значительных количеств энергии макроэргических связей, которые могли бы обеспечить этот синтез своевременно и быстро. Действительно, имеющийся фактический материал, характеризующий условия, влияющие на деление клеток, показывает, что для интенсивного деления их необходима высокая активность процессов, способных обеспечить запасание энергии макроэргов. У растений все условия, способствующие фотосинтетическому или дыхатель­ному фосфорилированию, благоприятствуют интенсивному делению клеток, высокой активности меристем. Наоборот, все факторы, угнетающие энергетические процессы: недоста­ток света, недостаток фосфора при избытке азота, воздей­ствие специфическими ингибиторами дыхательных фер­ментов, или ингибиторами фосфорилирования, высоки­ми концентрациями ауксинов, угнетающими фосфорилирование, и т. д., приводят к торможению деления клеток, уменьшая синтез ДНК. Следствием подобных условий являет­ся обычно увеличение отношения РНК/ДНК при снижении общего содержания нуклеиновых кислот (Туркова и др., 1960 и др.).

Интересны данные по изучению относительной активности пентозофосфатного распада глюкозы в тканях разного воз­раста.

Джиббс и Биверс провели определение величины С6/С1 дыхания растительных тканей разного возраста (1955). Интересно, что только кончики корней давали близкие к еди­нице величины С6/С1, а по мере удаления от них наблюда­лось все большее уменьшение этой величины, т. е. у более старых частей корня анаэробная фаза дыхания менее выра­жена и начинает преобладать путь прямого окисления. Это подтверждает представления о сильно выраженном глико­лизе в активных меристемах растений, в частности в кончи­ках корней.

Джиббс и Биверс в стеблях и листьях различных растений также обнаружили, что по мере старения тканей возрастает доля участия в дыхании «апотомического» распада глюкозы. В этой работе для листьев и стеблей были получены менее высокие цифры изучаемого отношения, чем для корней. Во всех случаях наблюдается одна и та же закономерность: усиление прямого окисления глюкозы при старении.

Вместе с изменениями в дыхательном газообмене, сопро­вождающими рост клеток, и в характере путей распада глю­козы обнаружены изменения и в ферментных системах, участ­вующих в дыхании. Исследованиями В. Кемпвера (1936), Д. Р. Годдарда (1944) и др. было установлено наличие цитохромной системы в эмбриональных тканях растений: зародышах семян и др.

П. В. Марш и Годдард ,( 1939) обна­ружили, что листья разного возраста обладают качественно различными дыхательными системами. Анализируя листья моркови, они наблюдали, что наружные листья розетки мало чувствительны к действию цианидов, азида натра и окиси углерода, средняя часть — уже более чувствительна, а ды­хание самых молодых, внутренних, листьев розетки, еще не прекративших рост, почти полностью подавляется этими ингибиторами. Отсюда был сделан вывод, что при старении листьев увеличивается роль дыхательных ферментов, не со­держащих тяжелых металлов. В то время считалось, что флавиновыеферменты не содержат металлов и что поэтому они не ингибируются ядами металлосодержащих оксидаз.

Михлин и П. А. Колесников (1947) провели обстоятель­ные исследования изменения в дыхательных системах зародыша за период до 6-недельного возраста у нескольких растении из разных семейств: ячменя, *табака,* свеклы, цико­рия. Основными методами изучения окислительных систем служили: 1) применение специфических субстратов, 2) ис­пользование специфических ингибиторов и 3) спектроскопи­ческие исследования.

Цитохромную систему Михлив и Колесников обнаружили в изолированных зародышах, в проростках и корешках ячменя, в листьях табака (сорт Дюбек). В незеленых частях ячменя цитохром с нашли спектроскопически. В суспензии из 10-дневных проростков ячменя удалось обнаружить лишь следы цитохрома. О присутствии в зародышах и пророст­ках ячменя цитохромоксидазы можно было судить по погло­щению кислорода суспензией после прибавления к ней цито­хрома с и гидрохинона . Предварительные опыты с изолированными препаратами показали, что для цитохро­моксидазы преимущественным субстратом из полифенолов является гидрохинон, а для полифенолоксидазы — пирока­техин.

Результат опыта показал: влияние добавления цитохрома падает с возрастом ткани: у зародышей оно таково, что уве­личение поглощения кислорода возрастает в несколько раз, у проростков оно значительно меньше и заметно падает с каждым днем. Спектроскопические исследования подтверди­ли результаты опытов с добавлением цитохрома и гидрохи­нона; это дало право Михлину (1947, 1956) считать, что после 5—6 дней роста ячменя цитохромная система заме­няется какой-то другой. В надземных частях ячменя Михли­ну не удалось обнаружить наличие полифенолоксидазы; прибавление пирокатехина оказывало только тормозящее действие на дыхание. В листьях же цикория и свеклы была установлена высокая активность полифенолоксидазы.

После отравления цианидом у зародышей и корней ячме­ня в опытах Михлина и Колесникова наблюдалось значи­тельное «остаточное» дыхание, величина которого оказалась гораздо большей у нерастертых листьев 20-дневного возра­ста. Таким образом, при развитии ячменя цитохромная система в его тканях постепенно заменяется другой, мало чувствительной к цианидам и, как оказалось в других опы­тах, совсем не угнетаемой окисью углерода. Инфильтрованные в листья ячменя аминокислоты, в-оксимасляная кислота, глицериновый альдегид и гипоксантин окисляются даже в присутствии цианидов. Все это позволило авторам считать, что дыхание листьев ячменя осуществляется при активном участии флавиновых ферментов.

##### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рубин Б.И. и Ладыгина М.Е. Физиология и биохимия дыхания.-М.: Наука, 1974г.
2. Туркова Н.С. Дыхание растений. М. Изд-во Моск. ун-та, 1963г.
3. Куперман И.А., Хитрово Е.В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. - Новосибирск: Наука, 1977г.
4. Полевой В.В. Физиология растений. 1989г.