

УДК 577.355.3

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ТЕРМОГЕНЕЗ У РОСЛИН ТА ЙОГО МЕХАНІЗМИ

© 2016 р. Н. О. Білявська, В. В. Подорванов, О. М. Федюк

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)

Проаналізовано сучасні уявлення про механізми продукування тепла (термогенезу) у термогенних рослин. У деяких видів термогенез є адаптивною особливістю, що полегшує перехресне запилення, приваблення комах-запилювачів та ріст пилкових трубок. На клітинному рівні виявлено зміни в структурі мітохондрій термогенних органів. Виділення теплової енергії в клітинах термогенних квіток або суцвіть відбувається за рахунок прискорення мітохондріального дихання. Встановлено, що термогенез забезпечується такими компонентами мітохондрій, як альтернативні оксидази та білки-роз'єднувачі, що беруть участь в розсіюванні енергії дихального транспорту. На молекулярному рівні останнім часом відкрито ряд нових учасників процесів, які супроводжують термогенез.

Ключові слова: альтернативна оксидаза, білки-роз'єднувачі, дихання, мітохондрії, термогенез, терморегуляція

Термогенез, його поширення та фізіологічне значення

Термогенез – це здатність живих організмів виробляти тепло в ході життєдіяльності, що дозволяє їм підтримувати вищу температуру, ніж у навколишньому середовищі. Здатність регулювати температуру свого тіла притаманна гоміотермним (теплокровним) птахам, ссавцям і багатьом групам літаючих комах. Саме висока і стабільна температура тіла дозволяє їм бути активними за умов низьких температур. На відміну від пойкилотермних (холоднокровних), теплокровні види можуть ефективніше конкурувати за їжу і ареали, швидше розмножуватися, що за багатьох обставин є еволюційно вигіднішим.

Рослини в переважній більшості є пойкилотермними організмами, вони не здатні контролювати власну температуру, виробляючи тепло. Для уникнення несприятливого впливу низької температури у деяких стійких до холоду рослин існують фізіологічні і метаболічні реакції, які призводять до холодової акліматизації (Yamori et al., 2010). Проте існує одна група рослин, що була названа «термогенними росли-

нами», яка в ході еволюції розвинула здатність активувати певні метаболічні шляхи для підвищення температури конкретного органа або тканини.

Розігрів аруму європейського під час цвітіння вперше був описаний французьким біологом Жан-Батістом де Ламарком ще у 1778 році (Meeuse, 1975). З того часу значний розігрів квіток або суцвіть був задокументований у представників кількох родин рослин, які здебільшого є примітивними насінневими рослинами з досить великими, м'ясистими квітковими структурами. Запилення у цих рослин відбувається за участю жуків, бджіл або мух. Розмір рослини є важливою ознакою термогенних видів, оскільки рослини малих розмірів не здатні виробити достатню кількість тепла. Відомо, що 12 родин рослин виявляють квітковий термогенез, включаючи *Cycadaceae*, *Cyclanthaceae*, *Araceae*, *Annonaceae*, *Areaceae*, *Aristolochiaceae*, *Nymphaeaceae* (Endress, 1994; Seymour, Schultze-Motel, 1996), *Magnoliaceae* (Dieringer et al., 1999), *Illiciaceae* (тепер включено до *Schisandraceae* (Stevens, 2001)) (Dieringer et al., 1999); *Rafflesiaceae*, *Schisandraceae* (Patino et al., 2000; Thien et al., 2009) та *Hydnoraceae* (Seymour et al., 2009). Квітковий термогенез і його зв'язок з покрито-насінними було вперше відзначено Дієрінгером і співавт. (Dieringer et al., 1999) і більш деталь-

Адреса для кореспонденції: Білявська Нінель Олександрівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: nabel2@yandex.ua

но вивчено Азумою і співавт. (Azuma et al., 1999), Ціеном і співавт. (Thien et al., 2009) і Ендресом (Endress, 2010). Квітковий термогенез притаманний таксонам покритонасінних з протогінним типом запилення великих квіток, яке відбувається за допомогою комах (Thien et al., 2009), що також є характерним для родини *Nelumbonaceae*.

Існує три основних переваги продукування тепла у термогенних рослинах: 1) захист репродуктивного процесу від низьких температур (Knutson, 1974; Seymour et al., 2009), 2) випаровування сполук квітового аромату для приваблення комах-запилювачів (Meeuse, Raskin, 1988) і 3) забезпечення комах-запилювачів в квітках теплою атмосферою (Seymour et al., 2003).

Серед термогенних рослин були ідентифіковані два типи термогенезу. У деяких видів протягом усього періоду запилення підтримується стала температура квітки в межах певного діапазону, незалежно від умов навколишнього середовища. До цього типу належать такі термогенні види, як *Philodendron selloum* (Seymour, 1999), *Nelumbo nucifera* (Seymour, 1998) та *Symplocarpus foetidus* (Seymour, 2004). У рослинах інших термогенних видів виділення теплової енергії, як правило, відповідає періоду, коли жіночі органи квітки найбільш сприйнятливі до запилення і коли квіткові аромати бувають найсильнішими (при сонячному освітленні), наприклад, у *Dracunculus vulgaris*, *Helicodiceros muscivorus* (Seymour, 1999, Seymour, 2003), а також у видів магнолії (Wang et al., 2012a). Такі термогенні рослини іноді називають псевдотерморегулюючими видами. Термогенез безпосередньо винагороджує запилювачів теплом, особливо в нічний час, коли квіткові аромати не вивільняються (Seymour, 1997; 2003). Порівняно з квітками, здатними до терморегуляції, що виробляють тепло під час запилення, псевдотерморегулюючі види споживають менше енергії, оскільки генерація ними тепла пов'язана з циркадним ритмом. У них відбувається істотне підвищення температури тільки під час піків виділення аромату, щоб стимулювати вивільнення запаху та приваблювати комах-запилювачів. Псевдотерморегуляційна стратегія для приваблення запилювачів може бути більш ефективною, ніж стратегія терморегуляції тому, що вона потребує менше витрат.

Термогенні квітки, як правило, мають температуру вищу, ніж у навколишньому середовищі, в межах від 0,2°C на чоловічій фазі квіток

Magnolia tamaulipana A. Vázquez (Dieringer et al., 1999) до 25,6°C в початках *Symplocarpus foetidus* (L.) Salisb. ex Nutt. (Seymour, 2010). Фізіологічні дослідження показали, що термогенні рослини дуже точно регулюють вироблення тепла; наприклад, квітки *Nelumbo nucifera* Gaertn. підтримують свою температуру в межах 30-35°C під час квітіння (Seymour і Schultze-Motel, 1996). Генерація теплової енергії, як правило, збігається зі сприйнятливістю приймочки і виділенням запаху, хоча, зазвичай, цей феномен спостерігається ще до цвітіння і триває протягом кількох днів після нього, як у *N. nucifera* (Seymour, Blaylock, 2000).

Було висунуто ряд гіпотез, що пояснюють фізіологічну значимість теплопродукції термогенними квітками, більшість з яких визначають термогенез як адаптивну особливість до перехресного запилення. Зокрема, висловлюються припущення, що термогенез необхідний для підвищення швидкості випаровування речовин, що забезпечують рослинам сильний запах, який приваблює комах-запилювачів (Meeuse, 1975). В іншій роботі (Terry et al., 2004) показано тісний взаємозв'язок між репродуктивною активністю, яка супроводжується виділенням тепла і випаровуванням атрактантів, і поведінкою комах-запилювачів, притаманною специфічним господарям, у видів роду *Macrozamia* (*Cycadaceae*). На думку авторів, рослини тим самим пристосувалися до підтримки специфічності запилювачів, що, в свою чергу, забезпечує їм потенціал для збереження певного генетичного пулу (Terry et al., 2004). Інші дослідники припускають, що деякі рослини, пристосовані до запилення комахами-некрофілами, використовують підвищення температури для мімікрії. Так, наприклад, *Rhizanthus lowii* (*Rafflesiaceae*), паразитична безхлорофільна рослина, що не має кореня, стебла і листків, утворює великі квітки, які підтримують свою внутрішню температуру на рівні кількох градусів вище від температури навколишнього середовища протягом усього репродуктивного періоду. Мабуть, теплопродукція, яка необхідна квіткам для збільшення швидкості дифузії, має місце при диханні, а випаровування ароматичних речовин, що в сукупності забезпечує рослині схожість з зіпсованим м'ясом, допомагає «обманувати» запилювачів, які прагнуть відкласти яйця. З іншого боку, термогенез, який не припиняється після запилення, можливо, використовується для росту пилкової трубки і розвитку насіння (Patino et al., 2000). Багато видів термогенних рослин запилюються жуками-ендотермами. На підставі

цього факту Р. Сеймур (Seymour, 1997) робить висновок, що тепло, яке виробляється квітками, може приваблювати запилювачів як джерело необхідної їм для польоту енергії.

Цікаві дані були отримані при дослідженні теплопродукції і теплорегуляції ароїдної лілії *Symplocarpus foetidus*, що росте в Північній Америці. Було показано, що температура тканин початка може досягати 20°C при зовнішній температурі 14°C (Knutson, 1974). Є кілька передумов того, що теплопродукція у *S. foetidus* безпосередньо не пов'язана із запиленням. Ця рослина відрізняється здатністю починати квітнути ранньою весною при температурах, близьких до 0°C. При цьому нерідко квітки з'являються під сніговим покривом, і початок починає виділяти кількість тепла, достатню для танення снігу. Автор припускає, що термогенез у цьому разі може служити захисним механізмом проти шкідливого впливу низьких температур (Knutson, 1974; 1979). Показано, що суцвіття *S. foetidus* здатні витримувати негативні температури, залишаючись на кілька градусів теплішими від повітря. Крім того, термогенез у *S. foetidus* спостерігається на всіх фазах розвитку квітки, тоді як у більшості інших видів теплопродукція чітко пов'язана зі стадією дозрівання жіночої квітки і знижується після запилення.

Малоймовірною вважається потреба в залученні запилювачів на ранніх етапах, особливо коли температура повітря нижча від 0 °C (Seymour, Blaylock, 1999). За спостереженнями дослідників, квітки *S. foetidus* виділяють слабкий солодкуватий аромат, що приваблює невелику кількість запилювачів (Knutson, 1979). При дослідженні 195-ти суцвіть, що розпустилися, в них було виявлено лише незначну кількість безхребетних, з яких тільки дев'ять були потенційними запилювачами (Seymour, Blaylock, 1999). Ймовірно, що в процесі адаптації до холодного клімату теплопродукція у *S. foetidus* втратила тісний зв'язок з перехресним запиленням (Knutson, 1979).

Значення квіткового термогенезу полягає також в необхідності оптимального розвитку личинок комах (Thien et al., 2009). Ендотермічні жуки *Cyclocephala caelestis* Delgado і Radcliffe (*Scarabaeoidea*) знижують свою температуру під час нічного відвідування термогенних квіток магнолії (Dieringer et al., 1998). Дослідженнями на *Cyclocephala colasi* Endrödi, які відвідують нічні квітучі термогенні суцвіття філодендрона, було показано, що вони витрачають у 2,0-4,8 рази більше енергії, коли перебувають

поза квітками, ніж усередині них (Seymour et al., 2003). Таким чином, тепло квітки зменшує енергетичні витрати жуків на підтримання їх власної температури. У термогенних квітках енергія, що зберігається цими комахами, дозволяє їм добувати корм і спарюватися.

Квітки рослин роду *Nelumbo* зазвичай класифікуються як такі, що запилюються жуками, завдяки великому розміру їх квіток, численним пелюсткам оцвітини і тичинкам, тичинковим придаткам, протогінному типу розвитку квітки, сильному квітковому аромату і добовому руху пелюсток оцвітини, які утворюють камеру в нічний час (Bernhardt, 2000). Польові дослідження на *N. lutea* (Willd.) Pers., *N. pentapetala* (Walter) Fernald (syn. *N. lutea*) та *N. nucifera* виявили широкий таксономічний набір відвідувачів квіток, здатних переносити пилок між квітками, включаючи *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Diptera* і *Lepidoptera* (Bernhardt, 2000).

Вважається, що коли квіткові характеристики сприяють відвідуванню і запиленню їх жуками і бджолами середнього розміру, коло відвідувачів термогенних квіток таксономічно ширше (Seymour, Schultze-Motel, 1997). Такі характеристики квіток, як протогінія, рух листочків оцвітини і формування квіткової камери, є типовими для квіток, які запилюються жуками. Квітковий термогенез у рослин *Nelumbo lutea* характерний для квіток, що запилюються жуками і мухами, і служить для випаровування основного компонента їх квіткового аромату – 1,4-диметоксибензолу, що привертає увагу до квіток як представників *Chrysomelidae*, так і бджіл, які ефективно переносять пилок на приймочку (Dieringer et al., 2014). Однак припускається, що підвищення температури всередині квіток внаслідок терморегуляції заохочує поведінку комах на пошук квіток у другій половині дня як джерела тепла для вечірнього проживання, що, у кінцевому підсумку, сприяє перехресному запиленню термогенних рослин (Dieringer et al., 2014).

Більш того, було отримано несподівані дані, що деякі види термогенних рослин здатні не тільки до теплопродукції, а й до терморегуляції, що повністю суперечить загальноприйнятій точці зору про абсолютну пойкилотермічність рослин. Таку особливість мають члени двох родин, які можуть регулювати температуру своїх квіток, а саме, *Philodendron* (*Araceae*) та *Nelumbo* (*Nelumbonaceae*) (Seymour, Schultze-Motel, 1996; Gibernau et al., 1999). Встановлено, що температура їх квіток деякою мірою не за-

лежить від мінливості температури навколишнього середовища. При зниженні температури повітря температура тканин квітки залишається сталою, при цьому збільшується швидкість споживання кисню і зростає різниця між температурами тканин квітки і зовнішнього середовища (Seymour, Schultze-Motel, 1999).

Було встановлено, що квітки *S. foetidus* можуть регулювати свою температуру: зниження температури повітря спричиняє збільшення швидкості поглинання кисню і рівня теплопродукції, що забезпечує підтримку сталої температури тканин (Knutson, 1974). Подібний ефект був відзначений також і у декількох інших видів термогенних рослин (Seymour, Schultze-Motel, 1999; Seymour et al., 2003). При вивченні особливостей терморегуляції у *S. foetidus* в природних умовах було показано, що в інтервалі зовнішніх температур 3-24°C, температура початка змінювалася від 16 до 26°C, при цьому відзначалося зростання теплопродукції, саме коли температура навколишнього середовища падала. Однак, коли зовнішня температура опускалася нижче 3°C, температура початка і швидкість дихання також зменшувалися. Зі зниженням теплопродукції температура тканин квітки швидко знижувалася практично до 0°C. При підвищенні зовнішньої температури рослина могла відновлювати високий рівень теплопродукції, який досягав максимуму за температури початка 16°C. При вищих значеннях цієї граничної величини була помічена зворотна залежність між швидкістю поглинання кисню і температурою тканин: збільшення температури тканин вище 16°C призводило до зниження термогенезу (Seymour, Blaylock, 1999; Seymour, 2001).

Відзначається, що терморегулюючі рослини мають спільну рису, яка полягає в пролонгованій реакції рослин на зміни зовнішньої температури. Наприклад, було встановлено, що в разі, коли квітка *S. foetidus* опинялася під шаром снігу, що випав, початок спершу охолоджувався, але через деякий час теплопродукція в ньому підвищувалася, і його температура починала підніматися (Knutson, 1979). У відповідь на вечірнє зниження температури повітря *N. nucifera* (*Nelumbonaceae*) потрібно 2-3 год для посилення теплопродукції і приблизно такий же час для зниження інтенсивності термогенезу вранці (Seymour, 2010).

Понад 100 сполук дев'яти різних класів (монотерпени, сесквітерпени, жирні кислоти, кетони, спирти, альдегіди, індоли, феноли та сполуки сірки) вивільняються під час термоге-

неної активності у лілії *S. guttatum* (Skubatz et al., 1996), які у сукупності утворюють непріємний запах, привертаючи увагу, принаймні, 30 видів комах.

Крім ліпідів, як можливі субстрати для термогенезу досліджувалися і вуглеводи. У квітках *N. nucifera* кількість вуглеводів протягом термогенного періоду зменшувалася на 90%, в той час як вміст ліпідів залишався стабільним, тоді як у *P. selloum* рівень ліпідів (триацилгліцеридів) в стерильних чоловічих квітках значно знижувався, а у фертильних чоловічих квітках вміст ліпідів був низьким й істотно не змінювався протягом термогенезу (Lamprecht et al., 1998). З іншого боку, у фертильних чоловічих квітках було визначено вищий вміст крохмалю, ніж у стерильних чоловічих квітках. Концентрація крохмалю у фертильних чоловічих квітках протягом термогенного періоду знижувалася на 82%, тоді як в стерильних чоловічих квітках не спостерігалось ніяких змін цього показника. Вироблення теплової енергії в клітинах термогенних квіток відбувається за рахунок швидкого дихання.

У більшості термогенних видів, вивчених дотепер, субстратом для дихання є вуглеводи, які надходять у квітки з інших частин рослин, проте в *P. selloum* таким субстратом є ліпід, що зберігається в маленьких квітках до квітіння (Seymour et al., 1984). Прямий калориметричний і респірометричний аналізи продукування тепла показали, що енергія субстратів в *P. selloum* (Seymour et al., 1983) і в *N. nucifera* (Lamprecht et al., 1998) повністю вивільняється у вигляді тепла, хоча існує ймовірність, що незначна частина цієї енергії використовується для синтезу компонентів структури квіток.

Структурні особливості термогенних органів

Найбільшу увагу вчених, які вивчають структуру квіток, привернули кілька членів протогенічної родини ароїдних (Gibernau et al., 2005; Thien et al., 2009). Ці термогенні види поділяються на дві основні групи, з одностатевими і двостатевими квітками (Bown, 2000; Cabrera et al., 2008). У одностатєвого суцвіття чоловічі та жіночі квіточки розташовуються в окремих частинах квіткової камери. Як правило, жіночі квіточки розташовані біля основи початка суцвіття, а чоловічі квіточки містяться в його верхній частині (Meeuse, Raskin, 1988).

Слід зазначити, що у таких відомих термогенних видів, як *Arum maculatum*, *Arum italicum*, *Philodendron melinonii*, *Dracunculus vulgar-*

is, *Sauromatum guttatum* і *Helicodiceros muscivorus* тепло генерується чоловічими квіточками, що складаються з щільних тичинок, а не жіночими, що мають щільні маточки; крім того, їх чоловічі квіточки не містять розвинених пелюсток (Bown, 2000). Оскільки ці чоловічі суцвіття містять розвинені тичинки, але не маточки, і розвинені пелюстки, тичинки у них також можуть відігравати центральну роль у виробництві тепла.

Symplocarpus renifolius – єдиний термогенний вид родини ароїдних, який має двостатеві суцвіття, що містять велику кількість квіточок, розташованих на поверхні початка. Кожна квіточка складається з однієї маточки в оточенні чотирьох тичинок і чотирьох пелюсток. Найбільш вражаючою особливістю цього виду є те, що він може тримати температуру початка в межах 22-26°C, навіть якщо температура навколишнього середовища знижується до -10 °C (Knutson, 1974; Uemura et al., 1993; Seymour, 2004). Розвиток суцвіття *S. renifolius* можна розділити на чотири стадії: незріла, жіноча, двостатева і чоловіча (Uemura et al., 1993). На незрілій стадії суцвіття тільки формується, і генерація теплової енергії ще не відбувається. На жіночій стадії пелюстки ледве відкриваються і маточки стають напруженими. У той же час початок починає генерувати значну кількість тепла і може підтримувати свою внутрішню температуру близько 20°C. Ця жіноча фаза зазвичай триває $5,8 \pm 6,8$ днів (Uemura et al., 1993). На двостатевій стадії біля основи кожної приймочки над поверхнею початку починають з'являтися тичинки. На даному етапі початок може виробляти тепло, але його може бути недостатньо, щоб підтримувати внутрішню температуру сталою. Згодом завершується дозрівання всього початка, відбувається вивільнення пилку на чоловічій стадії і закінчується термогенез. Отже, розвиток суцвіття у *S. renifolius*, очевидно, тісно пов'язаний з термогенними етапами, що дозволяє припускати необхідність термогенезу для ефективного розвитку саме репродуктивних органів рослини.

У цьому дослідженні були детально вивчені структурні зміни у *S. renifolius* під час розвитку суцвіть. На відміну від пелюсток, маточок і серцевини, тичинки (особливо їх пиляки) зазнають значних структурних змін в процесі переходу до термогенної жіночої стадії. Ультраструктурний аналіз тканин пиляків *S. renifolius* показав, що внутрішньоклітинна структура мікроспор/пилку, тапетуму/периплазмодію і стінки пиляків зазнали зна-

чних перебудов під час жіночої стадії (Ito-Inaba et al., 2009). Щільність мітохондрій в клітинах мікроспор тичинок вища, ніж в усіх інших тканин, таких як пелюстки, маточки і серцевині. Всі тканини тичинок збільшують масу мітохондрій або їх метаболічну активність для того, щоб дати їм можливість поступово розвиватися в жіночій стадії. Таке посилення активності обміну речовин в тканинах тичинок може привести до масової генерації тепла у *S. renifolius*, оскільки тепло генерується багатьма екзотермічними реакціями в енергетичному обміні (Lowell, Spiegelman, 2000).

Оскільки пелюстки і маточки містять більше мітохондрій на термогенній жіночій стадії, ніж на нетермогенній чоловічій стадії, вони разом з тичинками можуть відповідати за виробництво тепла. Проте пелюстки і маточки не можуть виконувати провідну роль в термогенезі (щільність мітохондрій в цих тканинах значно менша, ніж в тичинках). Можливо, пелюстки підтримують тепло в початку. Пелюстки також можуть служити прикриттям для внутрішніх структур, особливо тичинок, що зменшує розсіювання тепла. Така щільно запечатана структура може відігравати важливу роль у підтриманні сталої температури початків протягом тривалого часу. Іншими словами, короткий 1-2-денний перехідний період термогенезу у чоловічих квітках термогенних видів аралієвих, пов'язаний з відсутністю підтримки з боку пелюсток і маточок, може бути причиною того, що чоловічі квіточки на суцвіттях відокремлені від жіночих квіточок і не мають пелюсток.

У бурій жировій тканині ссавців, яка бере участь в термогенезі, існує пряма кореляція між енергетичним метаболізмом і морфологічними параметрами мітохондрій, а саме, їх кількістю, розміром, площею поверхні і щільністю крист (Ghadially, 1988). Після акліматизації до 22°C у самок шурів, які демонструють вищий рівень споживання кисню порівняно із самцями, виявлено більшу кількість і більший розмір мітохондрій та більшу кількість крист, ніж у самців (Rodriguez-Cuenca et al., 2002). Такі пов'язані зі статтю відмінності у морфології і функції мітохондрій можуть свідчити про вищий термогенний потенціал у самок ссавців, ніж у самців. У термогенних рослин визначено, що популяційна щільність мітохондрій на жіночій стадії розвитку початку була вдвічі вищою, ніж на чоловічій (Ito-Inaba et al., 2009). Крім того, електронно-мікроскопічні дослідження вказують на те, що тичинки на термогенній жіночій стадії, особливо мікроспори і плазмодії, мають високу

щільність мітохондрій. Показано також, що маточки і пелюстки з початків на жіночій стадії містять більшу кількість мітохондрій, ніж на чоловічій. Отримані результати свідчать про те, що рослини могли б виробити значну кількість тепла в їх тканинах за рахунок збільшення кількості мітохондрій, як у бурій жировій тканині ссавців.

На підставі цитологічних даних була запропонована гіпотетична модель виробництва теплової енергії в початку термогенної рослини (Ito-Inaba et al., 2009). Згідно з нею протягом жіночої стадії різні метаболічні процеси у пиляках можуть виробляти тепло за рахунок підвищення їх активності і мітохондріального дихання. Пелюстки і маточки, очевидно, відіграють незначну роль у виробництві тепла. Також пелюстки можуть відігравати певну роль, утримуючи тепло у початку шляхом формування щільно запечатаної поверхневої структури. Протягом двостатевої стадії відбувається розтріскування пиляків і висипання пилку, що починається з верхньої частини початка, і, отже, термогенез в тичинках поступово припиняється від верху до низу початка. Поряд з цими змінами в тичинках може початися поступове збільшення розміру вакуоль, а також зменшення кількості мітохондрій в пелюстках і маточках. Вважається, що морфологічні зміни в тичинках можуть служити одним з тригерів, що спричиняє внутрішньоклітинні перебудови в пелюстках і маточках, які призводить до припинення їх синергічних ефектів на термогенез. На чоловічій стадії завершується розтріскування пиляків і висипання пилку впродовж всього початку, в клітинах пелюстки і маточки значний об'єм займають великі вакуолі, що веде до зупинки термогенезу.

Структурні параметри мітохондрій також вивчалися в клітинах листків на різних етапах вегетації рослин *Galanthus nivalis* L. – ранньовесняних ефемероїдів, здатних проривати сніжний покрив за рахунок термогенезу (Федюк, Білявська, 2015). Зокрема, встановлено, що на п'ятому році вегетації *G. nivalis*, коли вже закладена брунька, форма мітохондрій в листках динамічно змінюється залежно від періоду надземного розвитку рослини. В період вегетативного розвитку рослини до цвітіння квітки мітохондрії листків, як правило, мають видовжену форму і конденсовану конфігурацію, а їх кристи досягають значного розміру, що є характерним для активного продукування АТФ. Під час цвітіння переважна більшість мітохондрій листків набуває округлої форми, ортодоксальної

конфігурації з чітко вираженими кристами та зонами мітохондріального нуклеоїда, що є характерним для уповільненого продукування АТФ. Порівняно з фазою бутонізації на етапі цвітіння морфометричні показники мітохондрій, зокрема, їх довжина та ширина зменшилися на 31%, площа зрізу – на 46%, об'єм – на 36%; як і показники крист, зокрема їх довжина – на 33%, ширина – на 28%, площа зрізу – на 27%. Це, очевидно, свідчить про існування залежності ультраструктури мітохондрій від стадії розвитку термогенної рослини (Федюк, Білявська, 2015).

Було показано, що електронна щільність мітохондрій суцвіть термогенного виду *S. guttatum* також змінювалася в процесі розвитку (Skubatz et al., 2000). За 2-3 дні до початку виробництва теплової енергії мітохондрії накопичували осміофільний, електронно-щільний матеріал між внутрішньою і зовнішньою мембранами. У процесі термогенезу і виділення легких сполук атрактантів осміофільний матеріал зникав з міжмембранного простору. Відкладення з такою ж електронною щільністю також спостерігалися в ендоплазматичному ретикулумі (ЕР).

Електронно-мікроскопічний аналіз термогенних квіток *S. guttatum* показав, що для перенесення легких продуктів від внутрішньої до зовнішньої частини клітин в них утворюються канали за рахунок взаємодії ЕР з плазматичною мембраною (Skubatz et al., 1996). При цьому в ЕР, імовірно, формуються трубчасті тіла, які зливаються з плазматичною мембраною тільки в день відкриття суцвіття і з початком продукування ним тепла. Ці трубчасті тіла тісно пов'язані з ліпідними краплями, які під час розігріву суцвіття залучаються до реакції окиснення ліпідів з утворенням легких сполук.

Отже, на клітинному рівні виявлено якісні та кількісні зміни, в першу чергу, в структурі мітохондрій термогенних органів, а також у вакуолях та в ендоплазматичному ретикулумі. Ці дані свідчать про те, що рослини можуть виробляти значну кількість тепла в їх термогенних тканинах за рахунок збільшення популяції мітохондрій та активації в них термогенних систем.

Внесок різних термогенних систем у теплопродукцію рослин

У мітохондріях живої клітини тепло може утворюватися при гідролізі АТФ, а також при розсіюванні $\Delta \mu_{\text{H}^+}$ (роз'єднане дихання) і при окисненні субстратів системами, що не утворюють ні АТФ, ні $\Delta \mu_{\text{H}^+}$. Два останні про-

цеси В.П. Скулачов пропонує об'єднати під назвою «вільне окиснення» (Скулачев, 1989; Skulachev, 1998). Термогенез за рахунок вільного окиснення при гіпотермії продемонстровано на тканинах тваринного (Скулачев, 1989), а також рослинного походження (Войников, Корзун, 1984; Voinikov et al., 1984). Існує цілий ряд речовин, здатних роз'єднувати окиснення і фосфорилування. Показано, що при додаванні роз'єднувальних агентів до мітохондрій припиняється або зменшується синтез АТФ (Войников, 2013). При цьому швидкість транспорту електронів залишається високою, але не створюється протонний градієнт. Таким чином енергія реакції перенесення електронів перетворюється на тепло.

Ендотермічні тварини виробляють тепло, «спалюючи» жири та цукор при диханні. На противагу цьому показники дихання у більшості рослини занадто малі, щоб виробляти достатню кількість тепла для нагріву їх тканин. Проте рослини мають, принаймні, два механізми, за допомогою яких мітохондріальний транспорт електронів може від'єднуватися від синтезу АТФ, що дозволяє організму використовувати енергію для вироблення тепла. Перший з них включає в себе функціонування альтернативної оксидази, або ціанід-резистентний шлях дихання, який виявлено в усіх рослин, а також у грибів, прокариот і у тварин з багатьох таксонів (McDonald et al., 2009; Рогов, Звягильская, 2015). Другий механізм передбачає участь білків-роз'єднувачів, що, як відомо, присутні у багатьох еукаріотів (Vercesi et al., 2006). У мітохондрії термогенних рослин в нормі дихання пов'язане з фосфорилуванням і чутливе до ціаніду і антимицину А. При цвітінні в тканинах більшості термогенних рослин дихання від'єднується від фосфорилування і стає ціанід-резистентним (Miller et al., 2011).

Альтернативна оксидаза. Мітохондрії всіх досі вивчених рослин, більшості грибів, водоростей і деяких найпростіших, на додаток до канонічної цитохромоксидази основного дихального ланцюга, що інгібується ціанідом, містять нечутливу до дії ціаніду термінальну оксидазу, названу альтернативною оксидазою (АО) (Рогов і др., 2014).

Відкриття альтернативної оксидази тісно пов'язано з феноменом теплопродукції у термогенних рослин. Дослідження структурних і генетичних характеристик альтернативної оксидази почалися з 1987 року, коли її білок був вперше виділений з мітохондрій *S. guttatum*. У цих експериментах було отримано моно- і по-

ліклональні антитіла, які реагували на імуноблотах з трьома смугами білків з мол. масами 35, 36 і 37 кДа (Elthon, McIntosh, 1987).

Виявлено, що активний сайт альтернативної оксидази містить двовалентне залізо. Дослідниками була запропонована модель структури альтернативної оксидази, згідно з якою білок занурено у внутрішню мембрану мітохондрій двома гідрофобними α -спіральними ділянками, а на поверхні з боку матриксу виступають N- і C-кінцеві ділянки (Siedow, Umbach, 1995; Moore et al., 1995). На відміну від грибів, у яких функціональною одиницею є мономер, рослинний фермент має димерну структуру і є малоактивним, якщо його субодиниці ковалентно пов'язані дисульфідними містками. При вивченні особливостей регуляції активності АО рослин було виявлено, що вона помітно збільшується в присутності α -кетокислот, особливо пірувату, але тільки якщо фермент перебуває у відновленому стані. На активність АО також впливають редокс-стан мітохондрій та рівень відновленого убіхінону (Siedow, Umbach, 2000). Нуклеотиди (АМР) активують АО грибів, дріжджів і найпростіших, тоді як у рослин подібного ефекту не виявлено (Меденцев и др., 1999).

АО локалізована у внутрішній мітохондріальній мембрані, її активність не інгібується не тільки ціанідом, а й азидом, СО, антимицином А та міксотіазолом. Альтернативний шлях відгалужується від основного дихального ланцюга на рівні убіхінону і каталізує чотирьохелектронне окиснення відновленого убіхінону (убіхінолу) киснем до води незалежно від основного дихального ланцюга (Kern et al., 2007; Medentsev et al., 2002). Як уже зазначалося, перенесення електронів через АО не супряжене із синтезом АТФ і запасанням енергії, а енергія окиснення убіхінола киснем виділяється у вигляді тепла (Albury et al., 2009; Vanlerberghe et al., 2009, Juszczuk Rychter, 2003). Активність АО залежить від природи субстрату, що окиснюється, загальної концентрації убіхінона і його редокс-стану в мембрані, а також від концентрації кисню в клітині (Kern et al., 2007). Характерною особливістю альтернативного шляху є його ефективне інгібування ароматичними гідроксамовими кислотами з $K_i = 1,5$ мМ (типовий представник – саліцилгідроксамова кислота). І хоча тепер з'ясувалося, що гідроксамові кислоти не є «інгібіторами одного ферменту», проте вони залишаються найбільш зручним і популярним інструментом при виявленні ціанід-резистентної оксидази. Описано і деякі інші

інгібітори АО: 2,5-дибромо3-метил-6-ізопропіл-п-бензохінон, дисульфідрам, 5-децил-6-гідрокси-4,7-диоксобензотіазол, *n*-пропілгалат і різні гідроксоамінові кислоти (Veiga et al., 2003), аскофуранон (Kido et al., 2010).

Дані про спорідненість АО до кисню в основному суперечливі. Вважається, що критична концентрація кисню для альтернативного шляху вища, хоча й не набагато, ніж для основного дихального ланцюга (Albury et al., 2009; Vanlerberghe et al., 2009). Цікаво, що заміна Thr-179 або Cys-172 в АО, яку виділили з *S. guttatum*, приводила до дворазового збільшення спорідненості ферменту до кисню (Crichton et al., 2010).

У нормальних умовах (тобто за функціонування основного дихального ланцюга і відсутності стресу) активність АО або низька, або зовсім не виявляється. Однак вона значно зростає при інгібуванні термінальної частини основного дихального ланцюга в результаті: а) вирощування організмів на середовищах з дефіцитом іонів заліза, сірки або міді; б) вирощування або інкубації клітин, що перебувають в стані спокою, в присутності антимицину А, ціаніду або азиду; в) вирощування або інкубації клітин, що перебувають в стані спокою, в присутності інгібіторів мітохондріальної транскрипції і трансляції; г) мутаційних змін ядерного або мітохондріального геному; д) інгібування системи окиснювального фосфорилування; е) зниження концентрації кисню; ж) інгібування функціонування циклу трикарбонових кислот (Gupta et al., 2012). Висновки про такого роду зміни зроблено на підставі збільшення кількості транскриптів або білка АО, а також активації ціанідрезистентного окиснювального шляху, чутливого до дії гідроксамової кислоти (Dojcinovic et al., 2005; Zubo et al., 2014).

Функціонування ціанідрезистентного дихання в мітохондріях може бути пов'язано і зі зміною фізіологічного стану тканини, органа або цілого організму. Класичний приклад – це багаторазове, лавиноподібне зростання активності АО в термогенних тканинах ароїдних рослин протягом кількох днів (Ito et al., 2011; Rhoads, McIntosh, 1992; Zhu et al., 2011), при цьому АО залишається єдиною термінальною оксидазою і окиснення субстратів в дихальному ланцюгу супроводжується виділенням тепла, достатнього для формування летких атрактантів, які приваблюють комах, що запилюють ці рослини.

Вважається, що альтернативний дихальний шлях може також підтримувати мітохондріальний транспорт електронів при низьких температурах, що може призводити до зменшення утворення токсичних активних форм кисню (АФК). Ця роль підтверджується спостереженнями, що кількість білка альтернативної оксидази часто збільшується, коли рослини розвиваються за низьких температур (Nevo et al., 1992; Vanlerberghe, 2013).

Альтернативна оксидаза у вищих рослин кодується мультиплетною родиною генів (Vanlerberghe, McIntosh, 1997). Наприклад, при дослідженні геному рослин *Arabidopsis thaliana* було відкрито щонайменше чотири копії гена альтернативної оксидази (*AOX1a*, *AOX1b*, *AOX1c* і *AOX2*), транскрипція яких, очевидно, має специфічну для тканин регуляцію (Saisho et al., 1997). Три гени альтернативної оксидази було виявлено у рису (*AOX1a*, *AOX1b* і *AOX1c*) (Ito et al., 1997).

Встановлено, що саліцилова кислота (активатор експресії генів альтернативної оксидази) є одним з ендогенних сигналів для посилення активності альтернативного шляху дихання (Raskin et al., 1987). Рівень саліцилової кислоти значно збільшується в період цвітіння у ароїдних рослин, що відповідно викликає підвищення вмісту білка альтернативної оксидази і збільшення теплопродукції (Rhoads, McIntosh, 1992). Також показано, що саліцилова кислота збільшує швидкість ціанідрезистентного дихання у суспензійній культурі клітин тютюну (Kapulnik et al., 1992).

Дискусійним залишається питання про фізіологічну роль ціанідрезистентної оксидази. Можливо, вона полягає в компенсації дихання за умов, коли основний шлях є повністю насиченим або заінгібованим (Меденцев и др., 1999; Siedow, Umbach, 2000). Інші дослідники вважають, що альтернативний шлях перенесення електронів є необхідним для підтримки пулу відновленого убіхінону на такому рівні, за якого не утворюються активні форми кисню, що згубно діють на клітину (Popov et al., 1997; Siedow, Umbach, 2000; Casolo et al., 2000). Висуваються також гіпотези, згідно з якими альтернативна оксидаза бере участь в процесах диференціювання тканин, захисті від фітопатогенів, дозріванні фруктів та ін. (Шугаев, 1991; Меденцев и др., 1999).

Таким чином, незважаючи на накопичені дані про біохімічні та генетичні характеристики альтернативної оксидази, досі немає чіткого уявлення про фізіологічну роль ферменту.

Ймовірно, функціонування альтернативної оксидази є однією із системних реакцій рослинного організму на вплив стресового чинника, і її роль в метаболізмі багатозначна. З огляду на той факт, що не виявлено будь-яких структурних або регуляторних особливостей альтернативної оксидази у термогенних рослин порівняно з нетермогенними, можна припустити, що відмінності між цими рослинами можуть бути не стільки якісними, скільки кількісними. Так, у дослідженнях, проведених у лабораторіях I. Raskin (Ordentlich et al., 1991; Nevo et al., 1992; Moynihan et al., 1995) та В.К. Войникова (Грабельных, 2005; Грабельных и др., 2011; Войников, 2013), було висунуто припущення, що альтернативна оксидаза може виконувати терморегуляторну функцію при низькотемпературному стресі у нетермогенних рослин.

Таким чином, альтернативна оксидаза є енергетично-дисипативним ферментом, оскільки вона не сприяє формуванню протонного електрохімічного градієнту через внутрішню мембрану і, як наслідок, синтезу АТФ. Вважається, що різкий стрибок вільної енергії в результаті реакції, яку каталізує альтернативна оксидаза, в термогенній рослині супроводжується вивільненням тепла. Дійсно, велика ємність ціанідрезистентного дихання асоціюється з термогенезом у рослин, незалежно від того, чи є він тимчасовим або гомотермічним.

Оскільки клітини термогенних рослин містять як АО, так і білки-роз'єднувачі (БР), і ця функціональна кооперація є молекулярною основою виробництва тепла у таких видів (Ito, 1999; Onda et al., 2008; Zhu et al., 2011), необхідно детально розглянути і цей компонент мітохондрій.

Білки-роз'єднувачі. Як відомо, у ссавців вирішальну роль у продукції тепла відіграють білки-роз'єднувачі (БР), які містяться у внутрішній мітохондріальній мембрані і беруть участь в дисипації енергії протонного градієнту, що утворюється при роботі дихального ланцюга (Nicholls, Locke, 1984).

До природних ендогенних роз'єднувачів належать довголанцюгові жирні кислоти. Вільні жирні кислоти діють як роз'єднувачі окиснювального фосфорилування самостійно або при взаємодії зі специфічними білками. Всі відомі до теперішнього часу БР (UCPs, uncoupling proteins) належать до родини мітохондріальних аніонних переносників, локалізованих у внутрішній мембрані органел (Jezek et al., 1998). Це, зокрема, UCP-1, UCP-2, UCP-3, UCP-4, ADP/АТР-антипортер, PUMP, StUCP,

AtPUMP та інші переносники. UCP-подібні білки виявлено у представників тварин, рослин, грибів і найпростіших (Vercesi et al., 1995; Jarmuszkiewicz et al., 1998; 2000; Ricquier, Bouillaud, 2000).

Вперше рослинний роз'єднувальний мітохондріальний білок (PUMP, plant uncoupling mitochondrial protein) був виділений з бульб картоплі (Vercesi et al., 1995). Надалі імунохімічними методами була встановлена присутність мономерних та димерних форм PUMP в тканинах томату, кукурудзи, сої, шпинату, броколі і багатьох інших вищих рослин (Jezek et al., 1998; 2000; Liu et al., 2015). Показано, що PUMP, як і UCP-1 тварин, регулює протонний транспорт, що залежить від жирних кислот. Однак у рослинного білка слабше виявляється зниження активності нуклеотидами, ніж у UCP-1 тварин (Jezek et al., 1997; Jarmuszkiewicz et al., 1998).

Висловлювалися припущення про участь PUMP в процесах дозрівання (Jezek et al., 1996). Вивчення активності PUMP мітохондрій, виділених з плодів томатів, які перебувають на різних стадіях дозрівання, виявило, що мітохондрії червоних плодів були повністю роз'єднані, а у мітохондрій зелених плодів спостерігався високий ступінь сполучення (Costa et al., 1999). Автори пояснюють цей факт різницею в концентрації жирних кислот (субстратах PUMP) у зрілих і незрілих плодах томатів.

Іншою можливою функцією цього білка є захист клітини від АФК, що утворюються в мітохондріях. Зокрема встановлено, що інгібування PUMP призводить до підвищення вмісту H_2O_2 у бульбах картоплі (Kowaltowski et al., 1998).

Скрінінг набору генів картоплі (*Solanum tuberosum*) показав наявність ще одного рослинного БР, StUCP, який є на 44% гомологічним до UCP-1 людини. Його матрична РНК була виявлена в листках, коренях, стеблі і плодах картоплі, але не в бульбах. Встановлено, що вміст StUCP підвищується за низької температури, що може вказувати на участь цього білка в терморегуляції рослин (Laloi et al., 1997).

Комплементарна ДНК гена, що кодує рослинний білок AtUCP1, була виділена з *Arabidopsis thaliana*. Ступінь експресії генів AtUCP1 підвищується під впливом холодової обробки, у зв'язку з чим, а також з високим рівнем гомології даного поліпептиду до StUCP (81%), вважають, що AtUCP1 є БР і може брати участь у фізіологічних процесах, які потребують витрат тепла (Maia et al., 1998). У подаль-

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ТЕРМОГЕНЕЗ

шому у *Arabidopsis thaliana* був виявлений інший БР, названий AtUCP2, експресія гена якого, на відміну від більшості генів рослинних БР, не індукується низькими температурами. Було висловлено припущення, що у рослин, як і у тварин, родина UCP-подібних білків є мультигенною (Watanabe et al., 1999). На експресію гена *MzPUMP*, що кодує БР кукурудзи, також не впливають низькі температури, його індукцію спостерігали за умов окиснювального стресу, що дало підставу дослідникам припустити участь *MzPUMP* у захисті рослин від АФК (Brandalise et al., 2003).

БР виявлено також і в тканинах термогенних рослин. Було встановлено, що у *Symplocarpus foetidus* відбувається індукована холодом експресія двох генів, кДНК яких були виділені, а відповідні білки позначені як SfUCPa і SfUCPb. Оскільки експресія цих генів спостерігалася тільки у термогенних початках рослини, було зроблено висновок, що дані БР беруть участь в термогенезі ароїдних (Ito, 1999). Вивчаючи експресію генів UCP в квітках *S. renifolius*, вдалося визначити, що профілі експресії цих білків у тичинках, значно переважали ті, що належать до інших тканин квітки (Ito-Inaba et al., 2009). Аналіз експресії генів кДНК, виділеної з термогенних рослин *Philodendron selloum*, показав, що вони кодують БР, названий PsUCPa, який специфічно експресується тільки в термогенних стерильних чоловічих квітках (Ito, Seymour, 2005).

Таким чином, рослини, на відміну від тварин, мають щонайменше дві енергорозсіювальні системи (альтернативна оксидаза і білки-роз'єднувачі), на основі чого виникає питання про їхнє спільне регулювання. До останнього часу в літературі існувала обмежена кількість даних про внесок кожної з цих систем в термогенез рослин, але припускають, що альтернативна оксидаза і білки-роз'єднувачі функціонують послідовно протягом життя рослини (Подорванов, 2014). При дослідженні впливу вільних жирних кислот на активність альтернативної оксидази і PUMP у мітохондріях плодів томату було встановлено, що альтернативна оксидаза інгібується ліолевою кислотою (субстратом PUMP), і повністю перестає функціонувати при підвищенні рівня вільних жирних кислот в клітині (Sluse et al., 1998).

Відомо, що експресія генів як альтернативної оксидази (Gonzalez-Meler et al., 1996; Ito et al., 1997), так і більшості UCP-подібних білків (Laloï et al., 1997; Maia et al., 1998; Ito, 1999), індукується низькими температурами.

Показано також підвищення активності обох енергорозсіювальних систем при гіпотермії (Calegario et al., 2003), у зв'язку з чим можна припустити, що термогенез за рахунок вільного окиснення використовується рослинами при адаптації до холоду.

Крім того, БР – інтегральні мембранні білки, які існують як гомодимери у внутрішній мітохондріальній мембрані і вони кодуються ядром (Hourton-Cabassa et al., 2004; Vercesi et al., 2006). Їх спосіб дії відрізняється від АО в тому, що БР діють, розсіюючи протонний градієнт, який генерується при перенесенні електронів, що призводить до виникнення значних (роз'єднаних) потоків електронів до кисню через АО (Vercesi et al., 2006). У більшості рослин активність цих двох шляхів досить низька, і їх дія не спричиняє термогенез, але, ймовірно, може запобігати окиснювальному стресу в клітині (Vanlerberghe, McIntosh, 1997; Vanlerberghe, 2013). Отримані дані також свідчать про те, що провідна роль БР в рослинах може полягати в підвищенні фотосинтетичної активності (Sweetlove et al., 2006).

Наявність, принаймні, ще декількох потенційних учасників теплогенеруючих шляхів означає, що уявлення про механізм(и) теплоутворення в термогенних рослинах досі залишаються дискусійними.

Інші молекулярні механізми термогенезу. На жаль, існує обмаль інформації про молекулярні механізми, що регулюють квітковий термогенез. Різні типи експресії генів виявлено в термогенних квітках під час термогенної і пост-термогенної стадій квітіння (Ito-Inaba et al., 2012). Швидкі зміни в експресії генів в термогенних тканинах квітки під час цвітіння можуть вказувати на існування епігенетичної регуляції. Останнім часом було показано, що численні малі РНК відіграють важливу роль в епігенетичній модифікації генів (Baek et al., 2008). МікроРНК (міРНК) – клас некодуючих малих РНК, які регулюють генну експресію на пост-транскрипційному рівні (Bartel, 2004; Zhai et al., 2013). Ці міРНК, як повідомляється, відіграють провідну роль у різних біологічних процесах у рослин, в т.ч., у розвитку, диференціації, протівірусному захисті, реакціях на стрес і зміни метаболізму (Romanel et al., 2012; Wang et al., 2012b; Ding et al., 2013).

Щоб охарактеризувати роль міРНК в квітковому термогенезі, китайські вчені проаналізували експресію мікроРНК в квітках *Magnolia denudata* під час термогенного і нетермогенного етапів квітування (Liu et al., 2015). Секвену-

вання і подальший аналіз показав наявність 82 консервативних і 32 нових міРНК в квітках *M. denudata*. В цілому було передбачено 187 послідовностей, що могли б бути мішенню 63 міРНК. Цільові гени потрапили до 15 функціональних класів і залучені до 25 різних шляхів. Можна припустити, що міРНК відіграють визначну регуляторну роль в біологічних процесах, які відбуваються в квітках *M. denudata*.

Серед виділених міРНК 17 з'являються між нетермогенною і термогенною стадіями і, таким чином, можуть брати участь в регуляції квіткового термогенезу в *M. denudata*. Аналіз показав, що гени-мішені пов'язаних з термогенезом міРНК збагачені функціональними групами, які відносять до «поліпренілтрансферазної активності» і «фотосинтетичного електронного транспорту» (Wang et al., 2016). Поліпренілтрансфераза є ферментом, що локалізується в мітохондріях рослин. Вона бере участь в реакції перетворення поліпренілдифосфату а залишок бензохінону і обмежує швидкість біосинтезу коензиму Q (CoQ) (Forsgren et al., 2004; Quinzii et al., 2006). Оскільки CoQ є одним з найважливіших компонентів дихального ланцюга, у якому виробляється АТФ, міРНК може відігравати певну роль у диханні. З огляду на той факт, що квітковий термогенез у *M. denudata* асоціюється з сонячним світлом, зроблено висновок, що міРНК відіграють вирішальну роль в квітковому термогенезі квіток *M. denudata*, регулюючи клітинне дихання і світлові реакції (Liu et al., 2015).

В іншому дослідженні були проаналізовані профілі експресії і нативні структури дихальних компонентів мітохондрій з прийомочки початка гомотермогенної рослини *C. renifolius* та маточки *A. maculatum*, псевдотермогенної рослини (Kakizaki et al., 2012). Основна мета полягала у вивченні питання, чи мають мітохондрії цих рослин різні молекулярні механізми, що лежать в основі їх термогенної активності. З метою подальшого уточнення молекулярних основ видоспецифічного термогенезу в рослинах дослідники проаналізували структури і типи експресії мітохондріальних дихальних компонентів в *C. renifolius* і *A. maculatum*. Порівняльний аналіз показав, що деякі компоненти дихальних комплексів у обох рослин не були однаковими і їх гени мали різні рівні експресії в термогенних органах цих рослин. Так, достатньо великого розміру (340 кДа) комплекс II дихального ланцюга був виявлений у *S. renifolius*, але не у *A. maculatum*, що вказує на його олігомерність або надмолекулярну структуру в при-

родних умовах. Крім того, було показано, що експресія генів зовнішньої НАДН-дегідрогенази була вищою у *A. maculatum*, ніж у *S. renifolius*, тоді як у внутрішньої НАДН-дегідрогенази вона була на однаковому рівні у обох видів. Отже, результати свідчать про те, що дихальні шляхи, які, зазвичай, функціонують під час термогенезу, відрізняються у цих двох термогенних рослин.

Недавно з метою з'ясування загальної картини транскриптому термогенезу і набору генів, які беруть участь у виробництві тепла, проводили транскриптомний аналіз квіткових органів термогенної рослини *A. concinnatum* (Onda et al., 2015). Транскриптомний набір був представлений в цілому 158490 ненадлишковими транскриптами, 53315 з яких показали значний ступінь гомології з відомими генами. Для вивчення генів, пов'язаних з термогенезом, відфільтрували 1266 транскриптів, які показали істотну кореляцію між типом експресії і трендом температури для кожного зразка. Також було виявлено, що п'ять передбачуваних транскриптів АО, ключового гравця у термогенезі рослин, увійшли в групу відфільтрованих транскриптів. Аналіз відфільтрованих транскриптів також дозволяє припускати, що їх гени беруть участь в експресії генів 1-дезоксид-Д-ксилоза-5-фосфатсинтази (DXS), ключового ферменту для квіткового виробництва аромату. Профілі експресії генів транскриптів DXS в метил-Д-еритритол 4-фосфатному (МЕФ) шляху достовірно корелювали з рівнями термогенезу у рослин *A. concinnatum* (Onda et al., 2015). Вперше отримані результати свідчать про те, що МЕФ-шлях є основним у біосинтезі монотерпенів для отримання аромату в термогенній рослині *A. concinnatum*.

Також привернув увагу вчених механізм термогенезу за участю цистеїнпротеази (ЦП). З термогенних початків *Symplocarpus renifolius* ізолювали ген *SrCPA*, який кодує ЦП типу папаїну (Ito-Inaba et al., 2012). Білок SrCPA має 363 амінокислотних залишки і є типовою цистеїнпротеазою папаїнового типу, як папаїн та актинидин. Повноланцюгова SrCPA включає сигнальні послідовності (залишки 1-23) та N-термінальні послідовності (залишки 24-137), які видаляються при активації протеази. Також ця ЦП має каталітичні центри та шість консервативних Cys-залишків, які включаються у внутрішньомембранні дисульфідні містки. Ці ознаки є типовими для ЦП папаїнового типу.

Функції родини цистеїнпротеаз папаїнового типу полягають в сприйнятті атак патоген-

нів, протидії збудникам хвороб, захисті від комах та старінні (van der Hoorn, 2008). Так, в *Anthurium andraeanum* L. визначено дві ЦП, залежну та незалежну від старіння (Anth17 і Anth16) (Hayden et al., 2004), експресія генів яких суттєво відрізнялася. *Anth16*, перш за все, експресується у здорових непошкоджених листках, тоді як *Anth17* накопичується під час старіння зрілих листків. Оскільки експресія генів *SrCPA* відбувалася в процесі дозрівання при переході від чоловічої до жіночої фази, то ближче до них за експресією та ідентичністю послідовності був ген *Anth17*.

У незрілих початках та на ранній жіночій фазі транскрипти *SrCPA* не спостерігалися, проте вони з'являлися на пізній стадії у зовнішньому шарі зародків суцвіть (Ito-Inaba et al., 2012). В початках на двостатевій стадії транскрипти *SrCPA* були широко розповсюджені майже в усіх тканинах, окрім тичинок. У початку вміст транскриптів був дуже низьким на усіх стадіях його розвитку. За даними протеоміки ЦП локалізується у вакуолях (Carter et al., 2004). Ці дані наводять на думку про існування зв'язку між зростанням вмісту транскриптів генів ЦП і розвитком вакуоль у різних тканинах початків при переході між жіночою і чоловічою фазами. Отже, *SrCPA*, найбільш численна цистеїнпротеаза, яка широко розповсюджена на посттермогенезній стадії в усіх тканинах квітки *S. renifolius*, може відігравати ключову роль у переході між жіночою і чоловічою стадіями, прискорюючи старіння клітин та сприяючи зупинці термогенезу.

Таким чином, явище термогенезу у рослин, яке вивчається вже понад два століття, останнім часом отримало новий розвиток. Чітко встановлено, що теплоутворення відбувається за рахунок розсіювання енергії дихального транспорту. У рослин, на відміну від тварин, які мають тільки одну систему розсіювання енергії (білки-роз'єднувачі), виявлено декілька таких систем. До них, в першу чергу, належить альтернативна оксидаза, відкриття якої тісно пов'язане з вивченням феномену теплопродукції у термогенних рослин. Також встановлено наявність білків-роз'єднувачів у термогенних рослин. Останнім часом відкрито ряд нових учасників процесів, що зумовлюють термогенез, зокрема, НАДН-дегідрогенази, цистеїнпротеази та 1-дезоксид-Д-ксилоза-5-фосфатсинтази.

ЛІТЕРАТУРА

- Войников В. К. Энергетическая и информационная системы растительной клетки при гипотермии. – Новосибирск: Наука. – 2013. – 211 с.
- Войников В.К., Корзун А.М. Температура тканей побегов озимой пшеницы при холодовом шоке // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. – 1984. – Т. 2. – С. 22-25.
- Грабельных О.И. Энергетические функции митохондрий растений в стрессовых условиях // J. Stress Physiol. Biochem. – 2005. – V. 1, № 1. – P. 37-54.
- Грабельных О.И., Побежимова Т.П., Корзун А.М., Возненко С.А., Королева Н.А., Павловская Н.С., Боровик О.А., Войников В.К. Участие цианидрезистентного дыхания в термогенерации и антиокислительной защите клетки в проростках озимой пшеницы при холодовом воздействии // J. Stress Physiol. Biochem. – 2011. – V. 7, № 4. – P. 446-456.
- Меденцев И.Г., Аринбасорова А.Ю., Акименко В.К. Регуляция и физиологическая роль цианидрезистентной оксидазы у грибов и растений // Биохимия. – 1999. – Т. 64, № 11. – С. 1457-1472.
- Подорванов В.В. Термогенез у рослин // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71, № 1. – С. 96-103.
- Рогов А.Г., Звягильская Р.А. Физиологическая роль митохондриальной альтернативной оксидазы (от дрожжей до растений) (обзор) // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 4. – С. 472-479.
- Рогов А.Г., Суханова Е.И., Уральская Л.А., Аливердиева Д.А., Звягильская Р.А. Альтернативная оксидаза: распространение, индукция, свойства, структура, регуляция, функции // Успехи биол. химии. – 2014. – Т. 54. – С. 413-456.
- Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. – М.: Наука, 1989. – 564 с.
- Федюк О.М., Білявська Н.О. Ультроструктурні зміни мітохондрій листків *Galanthus nivalis* L. при вегетації за умов гіпотермії // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 2 (35). – С. 58-63.
- Шугаев А.Г. Некоторые особенности структурной организации и окислительной активности дыхательной цепи митохондрий растений // Успехи соврем. биологии. – 1991. – Т. 111, № 2. – С. 178-191.
- Albury M.S., Elliott C., Moore A.L. Towards a structural elucidation of the alternative oxidase in plants // Physiol. Plant. – 2009. – V. 137. – P. 316-327.
- Azuma H., Thien L.B., Kawano S. Floral scents, leaf volatiles and thermogenic flowers in Magnoliaceae // Plant Species Biol. – 1999. – V. 14. – P. 121-127.
- Baek D., Villen J., Shin C., Camargo F. D., Gygi S. P., Bartel D. P. The impact of microRNAs on protein output // Nature. – 2008. – V. 455. – P. 464-471.

- Bartel D.P.* MicroRNAs: genomics, biogenesis, mechanism, and function // *Cell*. – 2004. – V. 116. – P. 281-297.
- Bernhardt P.* Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms // *Plant System. Evolut.* – 2000. – V. 222. – P. 293-320.
- Borecky J., Nogueira F.T.S., De Oliveira K.A.P., Maia I.G., Vercesi A.E., Arruda P.* The plant energy-dissipating mitochondrial systems: depicting the genomic structure and the expression profiles of the gene families of uncoupling protein and alternative oxidase in monocots and dicots // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 849-864.
- Bown D.* Aroids: plants of the Arum family. – Portland: Timber Press, 2000. – 392 p.
- Brandalise M., Maia I., Borecky J., Vercesi A., Arruda P.* ZmPUMP encodes a maize mitochondrial uncoupling protein that is induced by oxidative stress // *Plant Sci.* – 2003. – V. 165. – P. 329-335.
- Cabrera L.I., Salazar G.A., Chase M.W., Mayo S.J., Bogner J., Davila P.* Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA // *Am. J. Bot.* – 2008. – V. 95. – P. 1153-1165.
- Calegario F., Cosso R., Fagian M., Almeida F., Jardim F., Jezek P., Arruda P., Vercesi A.* Stimulation of potato tuber respiration by cold stress is associated with an increased capacity of both plant uncoupling mitochondrial protein (pump) and alternative oxidase // *J. Bioenerg. Biomembr.* – 2003. – V. 35, № 3. – P. 211-220.
- Carter C., Pan S., Zouhar. J., Avila E. L., Girke T., Raikhel N.V.* The vegetative vacuole proteome of *Arabidopsis thaliana* reveals predicted and unexpected proteins // *Plant Cell*. – 2004. – V. 16. – P. 3285-3303.
- Casolo V., Braidot E., Chiandussi E., Macri F., Vianello F.* The role of mild uncoupling and non-coupled respiration in the regulation of hydrogen peroxide generation by plant mitochondria // *FEBS Lett.* – 2000. – V. 474. – P. 53-57.
- Costa A., Nantes I., Jezek P., Leite A., Arruda P., Vercesi A.* Plant uncoupling mitochondrial isolated from tomatoes at different stages of ripening // *J. Bioenerg. Biomemb.* – 1999. – V. 31. – P. 527-533.
- Crichton P.G., Albury M.S., Affourtit C., Moore A.L.* Mutagenesis of the *Sauromatum guttatum* alternative oxidase reveals features important for oxygen binding and catalysis // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2010. – V. 1797. – P. 732-737.
- Dieringer G., Cabrera L., Lara R. M., Loya L., Reyes-Castillo P.* Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae) // *Intern. J. Plant Sci.* – 1999. – V. 160. – P. 64-71.
- Dieringer G., Cabrera R. L., Mottaleb M. A.* Ecological relationship between floral thermogenesis and pollination in *Nelumbo lutea* (Nelumbonaceae) // *Amer. J. Bot.* – 2014. – V. 101. – P. 357-364.
- Ding Y., Tao Y., Zhu C.* Emerging roles of micrnas in the mediation of drought stress response in plants // *J. Exp. Bot.* – 2013. – V. 64. – P. 3077-3086.
- Dojcinovic D., Krosting J., Harris A. J., Wagner D. J., Rhoads D. M.* Identification of a region of the *Arabidopsis AtAOX1a* promoter necessary for mitochondrial retrograde regulation of expression // *Plant Mol. Biol.* – 2005. – V. 58. – P. 159-175.
- Elthon T. E., McIntosh L.* Identification of the alternative terminal oxidase of higher plant mitochondria // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1987. – V. 84. – P. 8399-8403.
- Endress P. K.* Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. – Cambridge: Cambridge University Press, 1994. – 513 p.
- Endress P. K.* The evolution of floral biology in basal angiosperms // *Phil. Trans. R. Soc. B.* – 2010. – V. 365. – P. 411-421.
- Forsgren M., Attersand A., Lake S., Grunler J., Swiezewska E., Dallner G., Climent I.* Isolation and functional expression of human *CoQ2*, a gene encoding a polyprenyl transferase involved in the synthesis of CoQ // *Biochem. J.* – 2004. – V. 382. – P.519-526.
- Ghadially F.N.* Ultrastructural pathology of the cell and matrix, 3rd edn. – London: Butterworth-Heinemann, 1988. – 1340 p.
- Gibernau M., Barabé D., Cerdan P., Dejean A.* Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana // *Intern. J. Plant Sci.* – 1999. – V. 160. – P.1135-1143.
- Gibernau M., Barabe D., Moisson M., Trombe A.* Physical constraints on temperature difference in some thermogenic aroid inflorescences // *Ann. Bot.* – 2005 – V. 96. – P.117-125.
- Gonzalez-Meler M. A., Ribas-Carbo M., Siedow J. N., Drake B. G.* Direct inhibition of plant mitochondrial respiration by elevated CO₂ // *Plant Physiol.* – 1996. – V. 112. – P. 1349-1355.
- Grant N.M, Miller R.E, Watling J.R, Robinson S.A.* Synchronicity of thermogenic activity, alternative pathway respiratory flux, AOX protein content and carbohydrates in receptacle tissues of sacred lotus during floral development // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 705-714.
- Gupta K. J., Shah J.K., Brotman Y., Jahnke K., Willmitzer L., Kaiser W.M., Bauwe H., Igamberdiev A.U.* Inhibition of aconitase by nitric oxide leads to induction of the alternative oxidase and to a shift of metabolism towards biosynthesis of amino acids // *J. Exp. Bot.* – 2012. – V. 63. – P. 1773-1784.
- Hayden D. M., Kristopher D. A.* Christopher Characterization of senescence-associated gene expression and senescence-dependent and -independent cysteine

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ТЕРМОГЕНЕЗ

- proteases differing in microsomal processing in *Anthurium* // *Plant Sci.* – 2004. – V. 166. – P. 779-790.
- Hourton-Cabassa C., Matos A., Zachowski A., Moreau F. The plant uncoupling protein homologues: a new family of energy-dissipating proteins in plant mitochondria // *Plant Physiol. Biochem.* – 2004. – V. 42. – P. 283-290.
- Ito K. Isolation of two distinct cold-inducible cDNAs encoding plant uncoupling proteins from the spadix of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*) // *Plant Sci.* – 1999. – V. 149. – P. 167-173.
- Ito K., Ogata T., Kakizaki Y., Elliott C., Albury M. S., Moore A. L. Identification of a gene for pyruvate-insensitive mitochondrial alternative oxidase expressed in the thermogenic appendices in *Arum maculatum* // *Plant Physiol.* – 2011. – V. 157. – P. 1721-1732.
- Ito K., Seymour R.S. Expression of uncoupling protein and alternative oxidase depends on lipid or carbohydrate substrates in thermogenic plants // *Biol. Lett.* – 2005. – V. 1. – P. 427-430.
- Ito Y., Saisho D., Nakazono M., Tsutsumi N., Hirai A. Transcript levels of tandem-arranged alternative oxidase genes in rice are increased by low temperature // *Gene.* – 1997. – V. 203. – P. 121-129.
- Ito-Inaba Y., Hida Y., Matsumura H., Masuko H., Yazu F., Terauchi R., Watanabe M., Inaba T. The gene expression landscape of thermogenic skunk cabbage suggests critical roles for mitochondrial and vacuolar metabolic pathways in the regulation of thermogenesis // *Plant Cell Environ.* – 2012. – V. 35. – P. 554-566.
- Ito-Inaba Y., Masuko H., Watanabe M., Inaba T. Isolation and gene expression analysis of a papain-type cysteine protease in thermogenic skunk cabbage (*Symplocarpus renifolius*) // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* – 2012. – V. 76. – № 10. – P. 1990-1992.
- Ito-Inaba Y., Sato M., Masuko H., Hida Y., Toyooka K., Watanabe M., Inaba T. Developmental changes and organelle biogenesis in the reproductive organs of thermogenic skunk cabbage (*Symplocarpus renifolius*) // *J. Exp. Bot.* – 2009. – V. 60. – P. 3909-3922.
- Jarmuszkiewicz W., Almeida A.M., Sluse-Goffart C.M., Sluse F. E., Vercesi A.E. Linoleic acid-induced activity of plant uncoupling mitochondrial protein in purified tomato fruit mitochondria during resting, phosphorylating, and progressively uncoupled respiration // *J. Biol. Chem.* – 1998. – V. 273. – P. 34882-34886.
- Jarmuszkiewicz W., Milani G., Fortes F., Schreiber A., Sluse F., Vercesi A. First evidence and characterization of an uncoupling protein in fungi kindrom: CpUCP of *Candida parapsilosis* // *FEBS Lett.* – 2000. – V. 467. – P. 145-149.
- Jezek P., Costa A., Vercesi A. Evidence for anion-translocating plant uncoupling mitochondrial protein in potato mitochondria // *J. Biol. Chem.* – 1996. – V. 271. – P. 32743-32748.
- Jezek P., Costa A., Vercesi A. Reconstituted plant uncoupling protein allows for proton translocation via fatty acid cycling mechanism // *J. Biol. Chem.* – 1997. – V. 272. – P. 24272-24278.
- Jezek P., Garlind K. D. Mammalian mitochondrial uncoupling proteins // *Biochim. Cell Biol.* – 1998. – V. 30. – P. 1163-1168.
- Juszczuk I.M., Rychter A.M. Alternative oxidase in higher plants // *Acta Biochim. Polon.* – 2003. – V. 50. – P. 1257-1271.
- Kakizaki Y., Moore A. L., Ito K. Different molecular bases underlie the mitochondrial respiratory activity in the homoeothermic spadices of *Symplocarpus renifolius* and the transiently thermogenic appendices of *Arum maculatum* // *Biochem. J.* – 2012. – V. 445. – P. 237-246.
- Kapulnik Y., Yalpani N., Raskin I. Salicylic acid induces cyanide resistant respiration in tobacco cell suspension cultures // *Plant Physiol.* – 1992. – V. 100. – P. 1921-1926.
- Kern A., Hartner F. S., Freiggassner M., Spielhofer J., Rumpf C., Leitner L., Fröhlich K. U., Gliede A. *Pichia pastoris* «just in time» alternative respiration // *Microbiology.* – 2007. – V. 153. – P. 1250-1260.
- Kido Y., Sakamoto K., Nakamura K., Harada M., Suzuki T., Yabu Y., Saimoto H., Yamakura F., Ohmori D., Moore A., Harada S., Kita K. Purification and kinetic characterization of recombinant alternative oxidase from *Trypanosoma brucei* // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2010. – V. 1797. – P. 443-450.
- Knutson R.M. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage // *Science.* – 1974. – V. 186. – P. 746-747.
- Knutson R.M. Plants in heat // *Natural History.* – 1979. – V. 88. – P. 42-47.
- Kowaltowski A.J., Costa A.D. T., Vercesi A.E. Activation of the potato plant uncoupling mitochondrial protein inhibits reactive oxygen species generation by the respiratory chain. // *FEBS Lett.* – 1999. – V. 425. – P. 213-216.
- Laloi M., Klein M., Riesmeier J. W., Müller-Röber B., Fleury C., Bouillaud F., Ricquier D. A. Plant cold-induced uncoupling protein // *Nature.* – 1997. – V. 389. – P. 135-136.
- Lamprecht I., Seymour R. S., Schultze-Motel P. Direct and indirect calorimetry of thermogenic flowers of the sacred lotus, *Nelumbo nucifera* // *Thermochim. Acta.* – 1998. – V. 309. – P. 5-16.
- Liu A., Chen S., Wang M., Wang Z., Zheng C., Zhao P., Guo D., Ahammed G. J. Silencing of mitochondrial uncoupling protein gene aggravates chilling stress by altering mitochondrial respiration and electron transport in tomato // *Acta Physiol. Plant.* – 2015. – V. 37. – P. 223-231.

- Liu X., Cao D., Xiangyu J. I., Zhang Z., Wang Y., Wang R. MicroRNAs play essential roles in the floral thermogenesis of *Magnolia denudata* (Magnoliaceae) // *Trees*. – 2015. – V. 29. – P. 35-42.
- Lowell B. B., Spiegelman B. M. Towards a molecular understanding of adaptive thermogenesis // *Nature*. – 2000. – V. 404. – P. 652-660.
- Maia I.G., Benedetti C.E., Leite A., Turcinelli S.R., Vercesi A.E., Arruda P. *AtPUMP*: an Arabidopsis gene encoding a uncoupling mitochondrial protein // *FEBS Lett.* – 1998. – V. 429. – P. 403-406.
- McDonald A.E., Vanlerberghe G.C., Staples J.F. Alternative oxidase in animals: unique characteristics and taxonomic distribution // *J. Exp. Bot.* – 2009. – V. 212. – P. 2627-2634.
- Medentsev A.G., Arinbasarova A.Y., Golovchenko N.P., Akimenko V.K. Involvement of the alter native oxidase in respiration of *Yarrowia lipolytica* mitochondria is controlled by the activity of the cytochrome pathway // *FEMS Yeast Res.* – 2002. – V. 2. – P. 519-524.
- Meeuse B. Thermogenic respiration in aroids // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1975. – V. 26. – P. 117-126.
- Meeuse B.D., Raskin I. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity // *Sex. Plant Reprod.* – 1988. – V. 1. – P. 3-15.
- Millar A.H., Whelan J., Soole K.L., Day D.A. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2011. – V. 62. – P. 79-104.
- Millar A.H., Wiskich J.T., Whelan J., Day D.A. Organic-acid activation of the alternative oxidase of plant-mitochondria // *FEBS Lett.* – 1993. – V. 329. – P. 259-262.
- Miller R.E., Grant N.M., Giles L., Ribas-Carbo M., Berry J.A., Watling J.R., Robinson S.A. In the heat of the night-alternative pathway respiration drives thermogenesis in *Philodendron bipinnatifidum* // *New Phytol.* – 2011. – V. 189. – P. 1013-1026.
- Moore A.L., Siedow J.N. The regulation and nature of the cyanide-resistant alternative oxidase of plant mitochondria // *Biochim Biophys Acta.* – 1991. – V. 1059. – P. 121-140.
- Moore A.L., Umbach A.L., Siedow J.N. Structure-function relationships of alternative oxidase of plant mitochondria: a model of the active site // *J. Bioenerg. Biomembr.* – 1995. – V. 27. – P. 367-377.
- Moynihhan M.R., Ordentlich A., Raskin I. Chilling-induced heat evolution in plants // *Plant Physiol.* – 1995. – V. 108. – P. 9959-9999.
- Nevo E., Ordentlich A., Belies A, Raskin I. Genetic divergence of heat production within and between the wild progenitors of wheat and barley: evolutionary and agronomical implications // *Theor. Appl. Gen.* – 1992. – V. 84. – P. 958-962.
- Nicholls D.G., Locke R.M. Thermogenic mechanisms in brown fat. // *Physiol. Rev.* – 1984. – V. 64. – P. 1-64.
- Onda Y., Kato Y., Abe Y., Ito T., Morohashi M., Ito Y., Ichikawa M., Matsukawa K., Kakizaki Y., Koiwa H., Ito K. Functional coexpression of the mitochondrial alternative oxidase and uncoupling protein underlies thermoregulation in the thermogenic florets of skunk cabbage // *Plant Physiol.* – 2008. – V. 146. – P. 636-645.
- Onda Y., Mochida K., Yoshida T., Sakurai T., Seymour R.S., Umekawa Y., Pirintsos S.A., Shinozaki K., Ito K. Transcriptome analysis of thermogenic *Arum concinatum* reveals the molecular components of floral scent production // *Sci. Rep.* – 2015. – V. 5. – P. 8753.
- Ordentlich A., Linzer R., Raskin I. Alternative respiration and heat evolution in plants // *Plant Physiol.* – 1991. – V. 97. – P. 1545-1550.
- Patino S., Grace J., Banziger H. Endothermy by flowers of *Rhizanthese lowii* (Rafflesiaceae) // *Oecologia.* – 2000. – V. 124. – P. 149-155.
- Popov V., Simonian R., Skulachev V., Starkov A. Inhibition of the alternative oxidase stimulates H₂O₂ production in plant mitochondria // *FEBS Lett.* – 1997. – V. 415. – P. 87-90.
- Quinzii C., Naini A., Salviati L., Trevisson E., Navas P., DiMauro S., Hirano M. A. Mutation in parahydroxybenzoate-polyprenyl transferase (CoQ2) causes primary coenzyme Q10 deficiency // *Amer. J. Human Gen.* – 2006. – V. 78. – P. 345-349.
- Raskin I., Ehmman A., Melander W. R., Meeuse B. J. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum* lilies // *Science.* – 1987. – V. 237. – P. 1601-1602.
- Rhoads D.M., McIntosh L. Salicylic acid regulation of respiration in higher plants: Alternative oxidase expression // *Plant Cell.* – 1992. – V. 4. – P. 1131-1139.
- Ricquier D., Bouillaud F. The uncoupling protein homologues: UCP1, UCP2, UCP3, StUCP and AtUCP // *J. Biochem.* – 2000. – V. 345. – P. 161-179.
- Rodriguez-Cuenca S., Pujol E., Justo R., Frontera M., Oliver J., Gianotti M., Roca P. Sex-dependent thermogenesis, differences in mitochondrial morphology and function, and adrenergic response in brown adipose tissue // *J. Biol. Chem.* – 2002 – V. 277. – P. 42958-42963.
- Romanel E., Silva T.F., Correa R.L., Farinelli L., Hawkins J.S., Schrago C.E., Vaslin M.F. Global alteration of microRNAs and transposon-derived small RNAs in cotton (*Gossypium hirsutum*) during cotton leafroll dwarf polerovirus (CLRDV) infection // *Plant Mol. Biol.* – 2012. – V. 80. – P. 443-460.
- Saisho D., Nambara E., Naito S., Tsutsumi N., Hirai A., Nakazono M. Characterization of the gene family for

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ТЕРМОГЕНЕЗ

- alternative oxidase from *Arabidopsis thaliana* // Plant Mol. Biol. – 1997. – V. 35. – P. 585-596.
- Seymour R. S. Plants that warm themselves // Scientific American. – 1997. – V. 276. – P.104-109.
- Seymour R. S. Diffusion pathway for oxygen into highly thermogenic florets of the arum lily *Philodendron selloum* // J. Exp. Bot. – V. 52. – 2001. – P. 1465–1472.
- Seymour R.S. Dynamics and precision of thermoregulatory responses of eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus* // Plant Cell Envir. – 2004. – V. 27. – P.1014-1022.
- Seymour R.S. Scaling of heat production by thermogenic flowers: limits to floral size and maximum rate of respiration // Plant Cell Environ. – 2010. – V. 33. – P. 1474-1485.
- Seymour R.S., Barnhart M. \C., Bartholomew G.A. Respiratory gas exchange during thermogenesis in *Philodendron selloum* Koch // Planta. – 1984. – V. 161. – P. 229-232.
- Seymour R.S., Blaylock A.J. Stigma peroxidase activity in association with thermogenesis in *Nelumbo nucifera* // Aquatic Bot. – 2000. – V. 67. – P. 155-159.
- Seymour R.S., Gibernau M., Ito K. Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse arum *Helicodiceros muscivorus*, a pseudothermoregulatory aroid associated with fly pollination // Funct. Ecol. – 2003. – V. 17. – P. 886-894.
- Seymour R.S., Maass E., Bolin J.F. Floral thermogenesis of three species of *Hydnora* (Hydnoraceae) in Africa // Ann. Bot. – 2009. – V. 104. – P. 823-832.
- Seymour R.S., Schultze-Motel P. Thermoregulating lotus flowers // Nature. – 1996. – V. 383. – P. 305.
- Seymour R.S., Schultze-Motel P. Heat producing flowers // Endeavour. – 1997. – V. 21. – P. 125-129.
- Seymour R.S., Schultze-Motel P. Respiration, temperature regulation and energetics of thermogenic inflorescences of the dragon lily *Dracunculus vulgaris* (Araceae) // Proc. Biol. Sci. – 1999. – V. 266. – P. 1975-1983.
- Seymour R.S., Schultze-Motel P., Lamprecht I. Heat production by sacred lotus flowers depends on ambient temperature, not light cycle // J. Exp. Bot. – 1998. – V. 49. – P.1213-1217.
- Seymour R.S., White C. R., Gibernau M. Heat rewards for insect pollinators // Nature. – 2003. – V. 426. – P. 243-244.
- Siedow J.N., Umbach A.L. Plant mitochondrial electron transfer and molecular biology // Plant Cell. – 1995. – V. 7. – P. 821-831.
- Siedow J.N., Umbach A.L. The mitochondrial cyanide-resistant oxidase: structural conservation amid regulatory diversity // Biochim. Biophys. Acta. – 2000. – V. 1459. – P. 432-439.
- Skubatz H., Howald W.N., Trenkle R., Mookherjee B. The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: Excretor pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects // New Phytol. – 1996. – V. 134. – P. 631-640.
- Skubatz H., Kunkel D. Developmental changes in the ultrastructure of the *Sauromatum guttatum* (Araceae) mitochondria // J. Electron Microsc. – 2000. – V. 49. – P. 775-782.
- Skulachev V. Uncoupling: new approaches to an old problem of bioenergetics // Biochim. Biophys. Acta. – 1998. – V. 1363. – P. 100-124.
- Sluse F.E., Almeida A.M., Jarmuszkiewicz W., Vercesi A.E. Free fatty acids regulate the uncoupling protein and alternative oxidase activities in plant mitochondria // FEBS Lett. – 1998. – V. 433. – P. 237-240.
- Sluse F.E., Jarmuszkiewicz W. Alternative oxidase in the branched mitochondrial respiratory network: an overview on structure, function, regulation, and role // Brazil. J. Med. Biol. Res. – 1998. – V. 31. – P. 733-747.
- Stevens P.F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, 2012. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Sweetlove L.J., Lytochenko A., Morgan M., Nunes-Nesi A., Taylor N.L., Baxter C.J., Fernie A.R. Mitochondrial uncoupling protein is required for efficient photosynthesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2006. – V. 103. – P. 19587-19592.
- Terry I., Moore C.J., Walter G.H., Forster P.I., Roemer R.B., Donaldson J.D., Machin P.J. Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia cycads* // Plant System. Evolut. – 2004. – V. 243. – P. 233-247.
- Thien L.B., Bernhardt P., Devall M.S., Chen Z.D., Luo Y.B., Fan J.H., Yuan L.C., Williams J.H. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade) // Amer. J. Bot. – 2009. – V. 96. – P. 166-182.
- Uemura S, Ohkawara K, Kudo G, Wada N, Higashi S. Heat-production and cross-pollination of the asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius* // Amer. J. Bot. – 1993 – V. 80. – P. 635-640.
- van der Hoorn R. A. Plant proteases: From phenotypes to molecular mechanisms // Annu. Rev. Plant Biol. – 2008. – V. 59. – P. 191-223.
- Vanlerberghe G.C. Alternative oxidase: a mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants // Int. J. Mol. Sci. – 2013. – V. 14. – P. 6805-6847.
- Vanlerberghe G.C., Cvetkovska M., Wang J. Is the maintenance of homeostatic mitochondrial signaling during stress a physiological role for alternative oxidase? // Physiol. Plant. – 2009. – V. 137. – P. 392-406.
- Vanlerberghe G.C., McIntosh L. Alternative oxidase: From gene to function. // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1997. – V. 48. – P. 703-734.

- Veiga A., Arrabaça J.D., Loureiro-Dias M.C. Cyanideresistant respiration, a very frequent metabolic pathway in yeasts, // *FEMS Yeast Res.* – 2003. – V. 3. – P. 239-245.
- Vercesi A.E., Borecky J., Maia Id.G., Arruda P., Cuccovia I.M., Chaimovich H. Plant uncoupling mitochondrial proteins // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2006. – V. 57. – P. 383-404.
- Vercesi A.E., Martins I.S., Silva M.A.P., Leite H.M.F., Cuccovia I.M., Chaimovich H. PUMPing plants // *Nature.* – 1995. – V. 375. – P. 24.
- Vojnikov V., Korzun A., Pobezhimova T., Varakina N. Effect cold shock on the mitochondrial activity and on the temperature of winter wheat seedlings // *Biochim. Physiol. Pflanz.* – 1984. – V. 179. – P. 327-330.
- Wang R.H., Xu S., Liu X.Y., Zhang Y.Y., Wang J.Z., Zhang Z.X. Thermogenesis, flowering and the association with variation in floral odour attractants in *Magnolia sprengeri* (Magnoliaceae) // *PLoS One.* – 2012a. – V. 9, 6. e99356; <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0099356>
- Wang Z.J., Huang J.Q., Huang Y.J., Li Z., Zheng B.S. Discovery and profiling of novel and conserved microRNAs during flower development in *Carya cathayensis* via deep sequencing // *Planta.* – 2012b. – V. 236. – P. 613-621.
- Wang R., Zhang Z. Floral thermogenesis: An adaptive strategy of pollination biology in Magnoliaceae // *Communic. Integr. Biol.* – 2016. – V. 8, 1. e992746, DOI: 10.4161/19420889.2014.992746.
- Watanabe A., Nakazano M., Tsutsumi N., Hirai A. AtUCP2: A novel isoform of the mitochondrial uncoupling protein of *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* – 1999. – V. 40. – P. 1160-1166.
- Watling J.R., Robinson S.A., Seymour R. Contribution of the alternative pathway to respiration during thermogenesis in flowers of the sacred lotus, *Nelumbo nucifera* // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 140. – P. 1367-1373.
- Yamori W., Noguchi K., Hikosaka K., Terashima I. Phenotypic Plasticity in Photosynthetic Temperature Acclimation among Crop Species with Different Cold Tolerances // *Plant Physiol.* – 2010. – V. 152. – P. 388-399.
- Zhai J., Zhao Y., Simon S.A., Huang S., Petsch K., Arikat S., Pillay M., Ji L., Xie M., Cao X.F., Yu B., Timmermans M., Yang B., Chen X., Meyers B.C. Plant microRNAs display differential 30 truncation and tailing modifications that are ARGONAUTE1 dependent and conserved across species // *Plant Cell.* – 2013. – V. 25. – P. 2417-2428.
- Zhu Y., Lu J., Wang J., Chen F., Leng F., Li H. Regulation of thermogenesis in plants: the interaction of alternative oxidase and plant uncoupling mitochondrial protein // *J. Integrat. Plant Biol.* – 2011. – V. 53. – P. 7-13.
- Zubo Y.O., Potapova T.V., Tarasenko V.I., Börner T., Konstantinov Y.M. The rate of transcription in *Arabidopsis* chloroplasts depends on activity of alternative electron transfer pathway in mitochondria // *Dokl. Biochem. Biophys.* – 2014. – V. 455. – P. 76-79.

Надійшла до редакції
14.04.2016 р.

MODERN CONCEPTIONS ON PLANT THERMOGENESIS AND ITS MECHANISMS

N. O. Bilyavska, V. V. Podorvanov, O. M. Fediuk

*M.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
e-mail: nabel2@yandex.ua*

The current state of the problem concerning heat production (thermogenesis) in thermogenic plants is analyzed. Thermogenesis is an adaptive feature that facilitates cross-pollination in some plant species, attraction of pollinator-insects, and growth of pollen tubes. At the cellular level, changes in structure of mitochondria in thermogenic organs were detected. The release of heat energy in the cells of thermogenic flowers or inflorescences is mainly due to the acceleration of mitochondrial respiration. It is shown that the basis of the molecular mechanism of thermogenesis is the dissipation of energy produced in the mitochondrial respiratory chain by means of alternative oxidase and mitochondrial uncoupling proteins. At the molecular level, it was recently discovered a number of new participants in the processes that accompany thermogenesis.

Key words: *alternative oxidase, respiration, mitochondria, thermogenesis, thermoregulation, uncoupling proteins*

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ТЕРМОГЕНЕЗ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ТЕРМОГЕНЕЗЕ У РАСТЕНИЙ И ЕГО МЕХАНИЗМАХ

Н. А. Белявская, В. В. Подорванов, О. М. Федюк

*Институт ботаники имени Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)
e-mail: nabel2@yandex.ua*

Проанализированы современные представления о механизмах продуцирования тепла (термогенеза) у термогенных растений. У некоторых видов термогенез является адаптивной особенностью, облегчающей перекрестное опыление, привлечение насекомых-опылителей и рост пыльцевых трубок. На клеточном уровне выявлены изменения в структуре митохондрий термогенных органов. Выделение тепловой энергии в клетках термогенных цветков или соцветий происходит за счет ускорения митохондриального дыхания. Установлено, что термогенез обеспечивается такими компонентами митохондрий, как альтернативные оксидазы и разобщающие белки, участвующие в рассеянии энергии дыхательного транспорта. На молекулярном уровне в последнее время открыт ряд новых участников процессов, которые сопровождают термогенез.

Ключевые слова: *альтернативная оксидаза, белки-разобщители, дыхание, митохондрии, термогенез, терморегуляция*