

ТЕРМОГЕНЕЗ У РОСЛИН

К л ю ч о в і с л о в а: терморегуляція, дихання, білки-роз'єднувачі, альтернативна оксидаза, двостатеві квітки

Термогенез – вироблення тепла у процесі життєдіяльності, що дає змогу живим організмам підтримувати температуру, вищу за температуру навколишнього середовища. Регулювання температури притаманне гомойотермним (теплокровним) організмам – птахам і ссавцям, а також багатьом групам літаючих комах. Висока і стабільна температура тіла забезпечує їм активність в умовах низької температури. Порівняно з пойкилотермними (холоднокровними) тваринами теплокровні види можуть краще конкурувати за їжу і території, швидше розмножуються, що вигідніше з еволюційного погляду в багатьох обставинах. Разом з тим гомойотермність значно підвищує енергетичні витрати організму. Рослини зазвичай пойкилотермні, оскільки вони не здатні контролювати власну температуру шляхом генерації тепла. Щоб уникнути загальних несприятливих впливів навколишнього середовища, таких як низька температура, у деяких стійких до холоду рослин часто формується низка фізіологічних і метаболічних реакцій, спрямованих на холододову акліматизацію [40, 47]. Існує ще одна група рослин, названа «термогенними», які здатні активувати певні метаболічні шляхи для підвищення температури конкретного органа або тканини. Термогенні квітки або суцвіття трапляються у представників *Araceae* [9, 16], *Annonaceae* [3], *Nymphaeaceae* [23], *Aristolochiaceae* [24], *Arecaceae* і *Cyclanthaceae* [3, 14], *Magnoliaceae* [2], *Nelumbonaceae* [25], *Rafflesiaceae* [22], у *Cycadaceae* – стробіли [3]. Розігрівання аруму європейського (*Arum italicum* Mill.) під час цвітіння описане французьким біологом Жан-Батістом де Ламарком ще в 1778 р. Відтоді значне саморозігрівання квіток або суцвіть було задокументовано у представників кількох родин рослин, які здебільшого належать до

неспеціалізованих і досить давніх за походженням груп насінних чи покритонасінних рослин з доволі великими і м'ясистими квітковими структурами, що запилюються з участю жуків, бджіл або мух. Спочатку гомойотермію в нерухомій квітці важко було пояснити. Розмір рослини є важливою ознакою термогенних видів, оскільки малі рослини не здатні виробити достатньої кількості тепла.

Розташування термогенних тканин

Суцвіття типової термогенної рослини з родини *Araceae* має приблизно 50–100 двостатевих квіток і складається з м'ясистого, червонувато-коричневого кольору покривала і трьох частин пуп'янка [30, 41]: фертильних чоловічих квіток на верхівці, стерильних чоловічих квіток у центрі і фертильних жіночих квіток знизу квіткової камери (рис. 1). Спеціальні дослідження [8] показали, що існують три види термогенних тканин: стерильний апендикс, фертильна чоловіча частина і стерильна зона, розташована нижче фертильної чоловічої частини.



Рис. 1. Теплове зображення суцвіття *Philodendron selloum* K. Koch під час термогенезу [5]. Стерильні чоловічі квітки в центрі суцвіття продукують тепло, фертильні чоловічі квітки виділяють меншу його кількість. Жіночі квітки знизу квіткової камери виробляють незначну кількість тепла

Fig. 1. Thermal image of *Philodendron selloum* K. Koch inflorescence in the course of thermogenesis [5]. Sterile male flowers in the center of spathe produce heat whereas fertile male flowers emit its lesser quantity. Female flowers at the bottom of the flower chamber produce little heat

Під час жіночого етапу цвітіння тепло продукується стерильним апендиксом і диференційованою стерильною зоною, розташованою нижче фертильної чоловічої частини. Середня температура суцвіття поступово збільшується від нижньої частини квіткової камери і сягає першого піку в середині диференційованої стерильної зони, що нижче фертильної чоловічої частини. Після цього вона поступово знижується до середини фертильної чоловічої частини і знову зростає, досягаючи другого (основного) піку на рівні 1/4 висоти. Від 1/4 до половини висоти стерильного апендикса температура майже не змінюється, а потім спадає [8]. Під час чоловічої фази цвітіння тепло генерується тільки у фертильній чоловічій частині. Стерильні чоловічі квітки в середній частині слугують для запобігання самозапиленню і виробництва тепла, підтримуючи постійну температуру, яка може бути на кілька десятків градусів вищою від температури довкілля.

Деякі види, як, приміром, *Arum italicum*, настільки інтенсивно розігріваються, що температура їхніх квіток може збільшитися на 35°C, а суцвіття *Philodendron selloum* K. Koch (Бразилія) здатні розігріватися до температури, яка на 40°C вища за температуру довкілля [19]. У Північній Америці та Японії симплокарп смердючий, або скуснова капуста (*Symplocarpus foetidus* Salisb.) може підтримувати температуру на 15°C вищою від нульової, коли в повітрі фіксується до -15°C, так що навколо нього часто тане сніг [21, 27].

Виробництво теплової енергії в клітинах термогенних квітів відбувається завдяки швидкому диханню. У клітинах деяких із них швидкість дихання є найвищою серед рослин і перевищує навіть дихальну активність теплокровних тварин. Наприклад, тканини *Arum maculatum* L. і *Helicodiceros muscivorus* Engl. виробляють до 400 міліват на грам (мВт/г) [12, 31], тоді як літаючі колібри – 240 мВт/г. За температури повітря 10°C 125 г суцвітть *P. selloum* дають приблизно вп'ятеро більше тепла, ніж 125 г тканин щура за тих самих умов. Такі високі показники виробництва тепла потребують значної кількості кисню. У квітки *P. selloum* це досягається за рахунок дифузії газу, який проникає всередину тканин через мережу крихітних міжклітинних порожнин. Потреба в кисні настільки висока, що його парціальний тиск у центрі квітки падає приблизно до

чверті атмосферного, але залишається вищим від критичного рівня, де поглинання кисню обмежується дифузією [26].

Понад 100 сполук дев'яти різних хімічних класів (монотерпени, сесквітерпени, жирні кислоти, кетони, спирти, альдегіди, індоли, феноли та сполуки сірки) вивільняються під час термогенної активності у *Typhonium venosum* (Dryand. ex Aiton) Hett. & P. C. Boyce [38], які сукупно формують неприємний запах, приваблюючи принаймні 30 видів комах. Електронна мікроскопія показала, що для перенесення летких продуктів з внутрішньої до зовнішньої частин клітини формуються канали внаслідок взаємодії ендоплазматичного ретикулуму (ЕР) з плазматичною мембраною. При цьому в ЕР, імовірно, утворюються трубчасті тіла, які зливаються з плазматичною мембраною тільки в день відкриття суцвіття і продукування тепла. Ці трубчасті тіла тісно пов'язані з ліпідними краплями, вміст яких під час розігрівання суцвіття окиснюється до летких сполук [38]. Окрім ліпідів, як можливих субстратів для термогенезу, досліджені також вуглеводи. У досі вивчених термогенних видів субстратом дихання є вуглеводи, які надходять з інших частин рослин, але в *P. selloum* субстратом слугує ліпід, що зберігається в маленьких квітках до цвітіння [28]. У квітках *Nelumbo nucifera* Gaertn. кількість вуглеводів протягом термогенного періоду зменшувалася на 90 %, тоді як вміст ліпідів лишився стабільним. У стерильних чоловічих квітках *P. selloum* рівень ліпідів (триацилгліцеридів), навпаки, значно знижувався, натомість у фертильних чоловічих він був постійно низьким й істотно не змінювався протягом усього термогенезу. З іншого боку, концентрація крохмалю у фертильних чоловічих квітках була значно вищою, ніж у таких стерильних. Упродовж термогенного періоду вміст крохмалю у фертильній чоловічій квітці знижувався на 82%, водночас жодних змін у стерильних чоловічих квітках не спостерігалось. Таким чином, встановлено, що як ліпіди, так і вуглеводи слугують дихальним субстратом для термогенезу.

Прямий калориметричний і респірометричний аналіз продукування тепла показав, що енергія субстратів у *P. selloum* [29] і *N. nucifera* [11] цілком вивільняється у вигляді тепла, хоча існує ймовірність, що незначна частина цієї енергії іде на формування квіткових структур.

Терморегуляція

У більшості термогенних рослин під час цвітіння на початку – в середині літа спостерігається тимчасове підвищення температури суцвіття, що триває приблизно 6 годин для *T. venosum* [24], один день – для дракункулюса (*Dracunculus vulgaris* Schott) і два дні – для філодендронів *P. selloum* [19, 30, 35]. Скуснова капуста (*Symplocarpus foetidus*), яка також належить до родини *Araceae*, цвіте на початку весни і підтримує температуру суцвіття близько 20°C протягом тижня, навіть коли температура навколишнього повітря опускається нижче нуля [5, 30, 35, 41]. Регулювання температури в *S. foetidus* у динамічних умовах довкілля відбувається з найбільшою точністю з-поміж вивчених термогенних рослин [6, 30], хоча природа цього контролю ще повністю не з'ясована [6]. Показано, що за певної температури запускається механізм стабілізації коливань температури в суцвітті *S. foetidus* за різних польових і лабораторних умов. Період коливань триває приблизно 60 хв за один цикл, а порогова температура, яка індукує такі періодичні коливання, становить щонайменше 0,9°C.

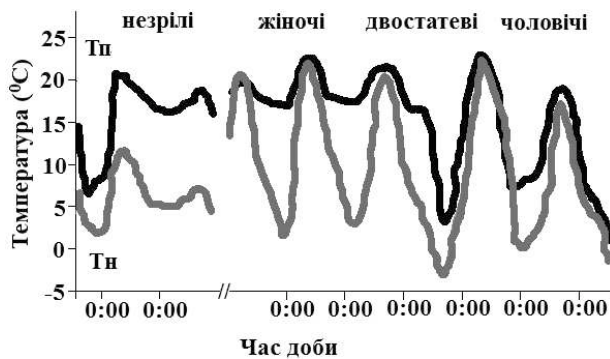


Рис. 2. Розвиток квітки *Symplocarpus renifolius* Salisb. тісно пов'язаний із переходом на термогенний етап. Зміни температури навколишнього повітря (Тн) і суцвіття (Тп). У незрілому суцвітті (сіра смуга) тепло не виробляється. Під час розвитку жіночих квіток (чорна смуга) суцвіття продукує тепло і підтримує внутрішню температуру близько 20°C. На двостатевому етапі суцвіття може виробляти тепло, але його недостатньо для утримання постійної температури. Під час розвитку чоловічих квіток м'яка частина суцвіття більше не в змозі продукувати тепло [7, 41]

Fig. 2. Floral development closely associated with the transition of thermogenic stage in skunk cabbage. Variations in ambient air (Тн) and spadix (Тп) temperatures. At the immature stage (grey line), heat production has not occurred. During the female stage (black line), spadices produce extensive heat, and maintain their internal temperature around 20°C. At the bisexual stage the spadix can produce heat, but not enough to keep a constant body temperature. At the male stage, spadices are no longer able to produce heat [7, 41]

Температура всередині суцвіття *S. foetidus* підтримується в діапазоні від 22,7 до 26,2 °C за коливань температур навколишнього середовища в інтервалі від –10,3 до 27,1 °C [27]. Дослідники *Symplocarpus renifolius* Salisb. [21] в Японії також спостерігали певне регулювання температури.

Термогенез у *S. renifolius* тісно пов'язаний з етапами розвитку суцвіття (рис. 2) [7, 41]. У суцвітті багатьох рослин родини *Araceae* зони з маточковими і тичинковими квітками розвиваються не водночас. Температурні дані чітко показують, що тепло спочатку продукується тільки на жіночому етапі розвитку. Термогенез слабкий на двостатевому етапі, і тепло практично неможливо виявити у незрілих або чоловічих квітках. Під час переходу від жіночого до чоловічого етапу пелюстки або маточки нарощують масу поступово, а вага тичинки зменшується, оскільки пилок вивільняється на чоловічій стадії розвитку. Серцевина центральної частини збільшує свою масу поступово, те саме відбувається і з загальною масою суцвіття. З переходом від жіночого до чоловічого етапу кількість квіток (близько 100) не змінюється. Ці дані свідчать, що в тичинок маса знижується, натомість вона стабільна в усіх інших тканин суцвіття. Крім того, на відміну від пелюстки і маточки, тичинки зазнають значних структурних змін під час переходу до термогенних етапів.

Роль альтернативної оксидази в термогенезі

Вважається, що виробництво тепла в термогенних рослин пов'язане з інтенсифікацією перенесення електронів у ціанідрезистентних шляхах мітохондрій [15]. Ці шляхи опосередковані «альтернативною оксидазою» (АО), яка приймає електрони від убіхінонового пулу і відновлює кисень з утворенням води. Вивільнена при цьому енергія не використовується для продукування АТФ, а втрачається у вигляді тепла. АО-шлях тією чи іншою мірою, мабуть, діє в усіх рослин, але особливо він активний у термогенних видів. Наприклад, тепло в термогенних клітинах священного лотоса (*Nelumbo nucifera Gaertn*) виробляється за рахунок збільшення дихання через АО [46]. Добре відомо, що у ссавців вирішальну роль у продукуванні тепла відіграють білки-роз'єднувачі (Б-Р) [21], які містяться в мітохондріальній внутрішній мембрані і беруть участь у дисипації енергії протонного градієнта, що утворюється під час функціонування дихального ланцюга. Термогенні клітини *S. renifolius*, які оточують

тичинки в квітці (рис. 2), ймовірно, містять як АО, так і Б-Р, і така функціональна кооперація є молекулярною основою виробництва тепла в цього виду [21].

АО та Б-Р повсюдно наявні у внутрішній мембрані мітохондрій рослин [48]. Це дві основні системи дисипації енергії, які врівноважують показники мітохондріального дихання і фосфорилування шляхом розсіювання енергії протонів окисно-відновних й електрохімічних градієнтів ($\Delta\mu\text{H}^+$) у вигляді тепла. АО та Б-Р мають схожі фізіологічні функції щодо виробництва тепла у теплокровних тварин і термогенних рослин. Існує п'ять ізоформ АО і шість типів Б-Р. Як АО, так і Б-Р кодується невеликими ядерними мультигенними родинами. Множинні ізоформи експресуються в різних тканинах або органах. Поглиблені дослідження, проведені в галузі термогенезу у вищих рослин, довели участь у його регулюванні АО та Б-Р.

Альтернативна оксидаза є другою термінальною оксидазою в мітохондріях рослин, яка окиснює убихінол і, в обхід мембранних комплексів III і IV, відновлює O_2 з утворенням води. АО – інтегральний мембранний білок, синтез якого кодується ядерним геном – *Aox1*. АО у формі гомодимеру наявна у внутрішній мітохондріальній мембрані всіх рослин [15, 43]. Замість передачі електронів через цитохромоксидазу до кисню електронний транспорт через АО відгалужується від основного мітохондріального електрон-транспортного ланцюга на рівні убихінону. Таким чином він значною мірою роз'єднується із синтезом АТФ, унаслідок чого частина енергії вивільнюється у вигляді тепла. [18]. Таку саму роль відіграють білки-роз'єднувачі [4, 44], що існують як гомодимери у внутрішній мітохондріальній мембрані, хоча механізм їх функціонування відрізняється від АО. У більшості рослин активність цих двох шляхів доволі низька, і їхнім функціональним призначенням у клітині є не термогенез, а, ймовірно, запобігання окисному стресу [15, 43]. За останніми даними, основним завданням білків-роз'єднувачів у рослинах може бути поліпшення фотосинтетичної ефективності [39].

Вважається, що альтернативний дихальний шлях може підтримувати мітохондріальний транспорт електронів за низьких температур, які могли би завдати йому і спричинити утворення токсичних активних форм кисню. Ця роль підтверджується тим фактом, що кількість альтернативної оксидази

часто збільшується у рослин, які зростають за низьких температур [20].

Коли листки *Triticum dicoccoides* L. і *Hordeum spontaneum* L. зазнавали впливу низької температури, швидкість виділення тепла, виміряна за 20°C, помітно зростала. Ця відповідь була значно більшою у конкретних сортів, узятих із холодніших регіонів.

У кількох видів квіткових рослин спостерігається потужний термогенез із постійною температурою в квітці або суцвітті, незалежно від температури зовнішнього повітря. Досить точну терморегуляцію виявлено в *Philodendron* [19], *Symplocarpus* [6, 9] та *Nelumbo* [34]. У цих випадках швидкість дихання підвищується майже лінійно, якщо температура довкілля опускається нижче 30°C, а середня температура квітки лишається майже незмінною (рис. 3).

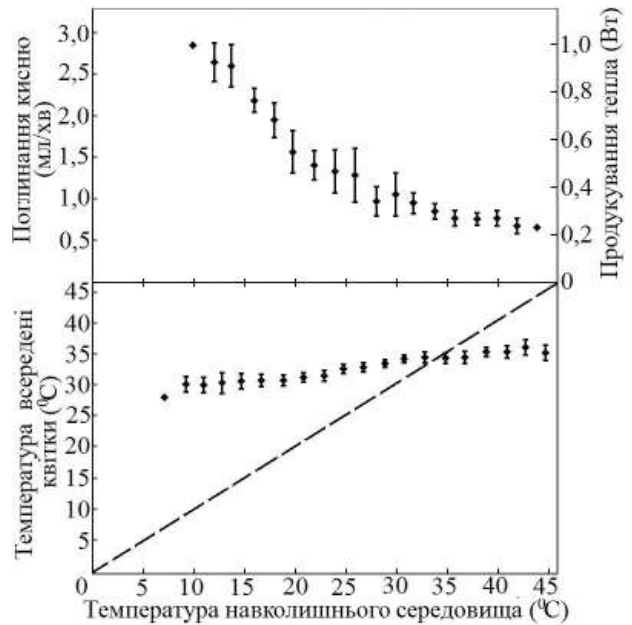


Рис. 3. Інтенсивність споживання кисню та продуктування тепла (вгорі) і температури центральної частини квітки (внизу) священного лотоса (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) за різних температур навколишнього середовища [33]. Пунктирна лінія – ізотерма, яка показує, що втрата тепла на випаровування переважає за високих зовнішніх температур, а виділення метаболічного тепла активніше за низької температури довкілля. Дані отримані з інтактних квітів у полі, під час терморегуляційного періоду, пов'язаного з цвітінням

Fig. 3. Effect of ambient temperature on mean rates of oxygen consumption and flower temperature in the sacred lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) thermoregulatory period in an outdoor pond [33]. The dashed line is isothermal. The data were obtained from intact flowers in the field, during the thermoregulating period associated with flowering

У разі коливання температури навколишнього середовища від 4 до 39°C на межі 35°C температура квітки змінюється лише на 6°C. За низьких нічних температур повітря, виділення теплової енергії квіткою зростає приблизно до 1 Вт, а в спекотні дні, навпаки, вона не виділяється, і температура всередині суцвіття падає на 10°C нижче від температури довкілля через охолодження шляхом випаровування. Хоча інтенсивність дихання тісно пов'язана з температурою навколишнього середовища, очевидно [33], квітки не сприймають цього безпосередньо і реагують на зміни температури власних клітин.

Фізіологічний механізм терморегуляції в рослин поки що не відомий. Однак цілком очевидно, що, на відміну від температури тіла в тварин, яка контролюється центральною нервовою системою залежно від температури довкілля та рівня продукування і втрати тепла, терморегулювання в рослин має відбуватися на біохімічному або молекулярному рівні. Ключовим є те, що швидкість АО-опосередкованого дихання мітохондрій, виділених з *Arum maculatum*, зростає з підвищенням температури до піку приблизно при 32°C, вище від якого різко падає [45]. Вивчення контролю активності АО показало, що відбуваються зміни в дисульфідних зв'язках, які пов'язують дві половини димеру АО [42] або ж активують α -кетокислоти [17]. Проте жоден із цих механізмів не годиться для *A. maculatum*. Отож, як було запропоновано раніше, можна пояснити механізм терморегуляції взаємодією теплового профілю АО і дегідрогеназ у метаболічному шляху [45].

Регулювання температури є важливим фактором для правильного розвитку й успішного запилення квітки. За штучно низької температури кількість насіння в термогенерувального *Nelumbo nucifera* зменшується [13]. *In vitro* схожість пилку в пилковій трубці в *Symplocarpus renifolius* оптимальна за 23°C, яка є регуляторною температурою; отже, зниження або підвищення температури навколишнього середовища унеможливає або значно ускладнює запилення [32]. Однак цілком імовірно, що еволюція термогенезу відбувалася у відповідь на температурну чутливість квіток, а не навпаки.

Фізіологічна роль термогенезу

Більшість дослідників вважає, що термогенез є адаптивною особливістю, яка полегшує перехресне запилення.

За найпоширенішою гіпотезою, тепло, що виробляється термогенними квітками, допомагає випаровуванню запашних сполук, які приваблюють до рослини запилювачів: мух-трупоїдів, жуків та інших комах [11]. Розкриття покривала супроводжується підвищенням температури пиляків на 12,5°C порівняно з температурою навколишнього середовища, і це підтримується протягом жіночої фази цвітіння. Висока температура посилює дурманливий запах суцвіття, тим самим притягуючи багатьох комах-запилювачів.

Наприклад, суцвіття *Amorphophallus titanum* (Весс.) Весс. ex Argang., розігриваючись, допомагає поширювати запах гнилого м'яса [10], який приваблює мух, і вони таким чином запилюють рослини. У цьому випадку тепло сприяє розповсюдженню запаху і кращому запиленню рослин. Згідно з іншими міркуваннями, запилювачі сідають на квітку, щоби зігрітися, і рослина запилюється завдяки пилку, який прилипає до тіла комах на іншій квітці. Ця точка зору підтримується менше, оскільки більшість термогенних рослин зростають у тропічному кліматі. Ще одна теорія прямо не пов'язує термогенез із запиленням і постулює, що тепло виробляється рослиною для захисту від заморозків. Це дає змогу термогенним видам проростати раніше, ніж інші рослини. Наприклад, скусова капуста завдяки генерації тепла проростає на початку весни через шар снігу, а за помірних температур розігрівання квітки допомагає поширювати її неприємний запах для приваблення запилювачів.

Регулювання температури не є обов'язковим для посилення випаровування ароматів; високої температури вистачило б і для швидшого дозрівання квіток, як це відбувається у суцвітті *D. vulgaris* [35]. Однак нині є докази того, що терморегуляція в квітів спрямована на сприйняття їх комахами-запилювачами [37]. У помірному поясі бракує активних комах-запилювачів, тому тільки 13% насіння *S. foetidus* запилюється [41]. Крім приваблювання таких комах запахом, термогенні квітки також притягують їх теплом. Температура квіток термогенних рослин варіює в діапазоні, необхідному ендотермічним комахам для їхнього існування [33].

Квіти, котрі виділяють тепло, часто запилюються великими комахами, які літають, зазвичай жуками, що залишаються в квітці приблизно на

добу. Наприклад, у лощинах Французької Гвіани великі жуки родини Scarabaeidae збираються ввечері всередині квіток *Philodendron solimoe Schott*, де активно спарюються протягом ночі. Ця активність можлива лише за високої температури тіла, тому жуки, щоб її підвищити, скорочують торакаїдальні м'язи, які генерують тепло. Однак витрати енергії на цю діяльність усередині камери суцвіття в 2 – 4 рази менші, ніж це було б знадвору, хоча температура в камері суцвіття лише на 4°C вища від зовнішнього повітря. Тоді як звичайні квіти забезпечують комах енергією у вигляді нектару, пилку або крохмалю, квіти-термогенератори пропонують їм безпосередню теплову енергію.

Висновки

Хоча явище термогенезу відоме понад 200 років, механізм теплоутворення прояснюється лише в дослідженнях останніх років. Доведено, що продукування тепла відбувається за рахунок розсіювання енергії дихального транспорту. На відміну від тварин, які мають тільки одну систему розсіювання енергії (білки-роз'єднувачі), у рослин виявлено кілька таких систем. До них, зокрема, належить альтернативна оксидаза, відкриття якої тісно пов'язане з вивченням феномена теплопродукції в термогенних рослин [24]. Збільшення активності альтернативної оксидази спостерігається також під час холодового стресу і в процесі адаптування рослин до холоду. Останнім часом встановлено наявність у «нетермогенних» рослин білків-роз'єднувачів, хоча раніше такий механізм захисту від низькотемпературного стресу вважався притаманним лише теплокровним тваринам [1, 40]. Таким чином, виявлені в термогенних рослин системи розсіювання енергії, можливо, беруть участь у захисті рослинних організмів від ушкоджувальної дії низьких температур.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Войников В.К., Колесниченко А.В., Побежимова Т.П., Грабельных О.И. Функционирование стрессового белка БХШ 310 связано с шунтированием транспорта электронов по дыхательной цепи митохондрий озимой пшеницы // Физиология растений. – 2006. – 53, № 3. – С. 371–379.
2. Azuma H., Thien L.B., Kawano S. Molecular phylogeny of *Magnolia* (Magnoliaceae) inferred from cpDNA sequences and evolutionary divergence of the floral scents // J. Plant Res. – 1999. – 112(1107). – P. 291–306.
3. Gottsberger G. Flowers and beetles in the South American tropics // Bot. Acta. – 1990. – 103. – P. 360–365.
4. Hourton-Cabassa C., Matos A.R., Zachowski A., Moreau F. The plant uncoupling protein homologues: a new family of energy-dissipating proteins in plant mitochondria // Plant Physiol. Biochem. – 2004. – 42. – P. 283–290.
5. Ito K., Seymour R.S. Expression of uncoupling protein and alternative oxidase depends on lipid or carbohydrate substrates in thermogenic plants // Biol. Lett. – 2005. – 1. – P. 427–430.
6. Ito K., Ito T., Onda Y., Uemura M. Temperature-triggered periodical thermogenic oscillations in skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*) // Plant Cell Physiol. – 2004. – 45. – P. 257–264.
7. 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. Experim. Bot. – 2009. – 60(13). – P. 3909–3922.
8. Ivancic A., Roupsard O., Quero-Garcia J., Sisko M., Krajnc A., Lebot V. Topology of thermogenic tissues of *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) inflorescences // Botany. – 2009. – 87. – P. 1232–1241.
9. Knutson R.M. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage // Science. – 1974. – 186. – P. 746–747.
10. Korotkova N., Barthlott W. On the thermogenesis of the Titan arum (*Amorphophallus titanum*) // Plant Signal Behav. – 2009. – 4(11). – P. 1096–1098.
11. Lamprecht I., Seymour R.S., Schultze-Motel P. Direct and indirect calorimetry of thermogenic flowers of the sacred lotus, *Nelumbo nucifera* // Thermochim. Acta. – 1998. – 309. – P. 5–16.
12. Lance P.C. Respiratory control and oxidative phosphorylation in *Arum maculatum* mitochondria // Plant Sci. Lett. – 1974. – 2. – P. 165–171.
13. Li J.-K., Huang S.-Q. Flower thermoregulation facilitates fertilization in Asian sacred lotus // Ann. Bot. – 2009. – 103. – P. 1159–1163.
14. Listabarth C. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level // Biotropica. – 1996. – 28. – P. 69–81.
15. McIntosh L. Molecular biology of the alternative oxidase // Plant Physiol. – 1994. – 105. – P. 781–786.
16. Meeuse B.J.D. Thermogenic respiration in aroids // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1975. – 26. – P. 117–126.
17. Millar A.H., Wiskich J.T., Whelan J., Day D.A. Organic-acid activation of the alternative oxidase of plant-mitochondria // FEBS Lett. – 1993. – 329. – P. 259–262.
18. Moore A.L., Siedow J.N. The regulation and nature of the cyanide-resistant alternative oxidase of plant mitochondria // Biochim. Biophys. Acta. – 1991. – 1059. – P. 121–140.
19. Nagy K.A., Odell D.K., Seymour R.S. Temperature regulation by the inflorescence of *Philodendron* // Science. – 1972. – 178. – P. 1195–1197.
20. Nevo E., Ordentlich, 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. – 84. – P. 958–962.

21. 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. – **146**. – P. 636–645.
22. Patino S., Grace J., Banziger H. Endothermy by flowers of *Rhizanthus lowii* (Rafflesiaceae) // *Oecologia.* – 2000. – **124**. – P. 149–155.
23. Prance G.T., Arias J.R. A study of the floral biology of *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae) // *Acta Amazonica.* – 1975. – **5**. – P. 109–139.
24. Raskin I., Ehmann A., Melander W.R., Meeuse B.J.D. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in Arum lilies // *Science.* – 1987. – **237**. – P.1601–1602.
25. Schneider E.L., Buchanan J.D. Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. XI. The floral biology of *Nelumbo pentapetala* // *Amer. J. Bot.* – 1980. – **67**. – P. 182–193.
26. Seymour R.S. Diffusion pathway for oxygen into highly thermogenic florets of the arum lily *Philodendron selloum* // *J. Experim. Bot.* – 2001. – **52**. – P. 1465–1472.
27. Seymour R.S. Dynamics and precision of thermoregulatory responses of eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus* // *Plant, Cell and Environ.* – 2004. – **27**. – P. 1014–1022.
28. Seymour R.S., Barnhart M.C., Bartholomew G.A. Respiratory gas exchange during thermogenesis in *Philodendron selloum* Koch // *Planta.* – 1984. – **161**. – P. 229–232.
29. Seymour R.S., Bartholomew G.A., Barnhart M.C. Respiration and heat production by the inflorescence of *Philodendron selloum* Koch // *Planta.* – 1983. – **157**. – P. 336–343.
30. Seymour R., Blaylock A. Switching off the heater: influence of ambient temperature on thermoregulation by eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus* // *J. Experim. Bot.* – 1999. – **50**. – P. 1525–1532.
31. Seymour R.S., Gibernau M., Ito K. Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse arum *Heliconia muscivora*, a pseudo-thermoregulatory aroid associated with fly pollination // *Funct. Eco.* – 2003. – **17**. – P. 886–894.
32. Seymour R.S., Ito Y., Onda Y., Ito K. Effects of floral thermogenesis on pollen function in Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius* // *Biol. Lett.* – 2009. – **4**. – P. 568–570.
33. Seymour R.S., Schultze–Motel P. Physiological temperature regulation by flowers of the sacred lotus // *Proc. Roy. Soc. Lond., Biol. Sci.* – 1998. – **353**. – P. 935–943.
34. Seymour R.S., Schultze–Motel P. Thermoregulating lotus flowers // *Nature.* – 1996. – **383**. – P. 305.
35. Seymour R.S., Schultze–Motel P. Respiration, temperature regulation and energetics of thermogenic inflorescences of the dragon lily *Dracunculus vulgaris* (Araceae) // *Proc. Roy. Soc. Lond., Biol. Sci.* – 1999. – **266**. – P. 1975–1983.
36. Seymour R.S., Schultze–Motel P., Lamprecht I. Heat production by sacred lotus flowers depends on ambient temperature, not light cycle // *J. Experim. Bot.* – 1998. – **49**. – P. 1213–1217.
37. Seymour R.S., White C.R., Gibernau M. Heat reward for insect pollinators // *Nature.* – 2003. – **426**. – P. 243–244.
38. Skubatz H., Kunkel D.D., Howald W.N., Trenkle R., Mookherjee B. The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: excretory pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects // *New Phytologist.* – 1996. – **134**(4). – P. 631–640.
39. 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. – **103**. – P. 19587–19592.
40. Thomashow M.F. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance // *Plant Physiol.* – 1998. – **118**. – P. 1–7.
41. Uemura S., Ohkawara K., Kudo G., Wada N., Higashi S. Heat-production and cross-pollination of the Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius* (Araceae) // *Amer. J. Bot.* – 1993. – **80**. – P. 635–640.
42. Umbach A.L., Siedow J.N. Covalent and noncovalent dimers of the cyanide-resistant alternative oxidase protein in higher-plant mitochondria and their relationship to enzyme-activity // *Plant Physiol.* – 1993. – **103**. – P. 845–854.
43. Vanlerberghe G.C., McIntosh L. Alternative oxidase: From gene to function // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1997. – **48**. – P. 703–734.
44. Vercesi A.E., Borecky J., Maia I.G., Arruda P., Cuccovia I.M., Chaimovich H. Plant uncoupling mitochondrial proteins // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2006. – **57**. – P. 383–404.
45. Wagner A.M., Krab K., Wagner M.J., Moore A.L. Regulation of thermogenesis in flowering Araceae: The role of the alternative oxidase // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2008. – **1777**. – P. 993–1000.
46. Watling J.R., Robinson S.A., Seymour R.S. Contribution of the alternative pathway to respiration during thermogenesis in flowers of the sacred lotus // *Plant Physiol.* – 2006. – **140**. – P. 1367–1373.
47. Yamori W., Noguchi K., Hikosaka K., Terashima I. Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances // *Plant Physiol.* – 2010. – **152**. – P. 388–399.
48. 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. Integr. Plant Biol.* – 2011. – **53**(1). – P. 7–13.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 29.10.2013 р.

В.В. Подорванов

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины,
г. Киев

ТЕРМОГЕНЕЗ У РАСТЕНИЙ

Проанализированы современные представления о механизмах продуцирования тепла (термогенеза) у семенных растений. У некоторых видов *Araceae*, *Cycadaceae* и *Annonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Aristolochiaceae*, *Arecaceae* и *Cyclanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Nelumbonaceae* и *Rafflesiaceae* термогенез является адаптивной особенностью, облегчающей перекрестное опыление. Выделение тепловой энергии в клетках термогенных цветов или соцветий происходит за счет ускорения митохондриального дыхания. Установлено, что на молекулярном уровне термогенез обеспечивается такими митохондриальными факторами, как альтернативные оксидазы и митохондриальные разобщающие белки, участвующие в рассеянии энергии дыхательного транспорта.

К л ю ч е в ы е с л о в а: терморегуляция, дыхание, белки-разобщители, альтернативная оксидаза, двуполые цветы.

V.V. Podorvanov

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of
Sciences of Ukraine, Kyiv

THERMOGENESIS IN PLANTS

The current state of the problem of heat production (thermogenesis) in plants is analyzed. Thermogenesis is an adaptive feature that facilitates cross-pollination in some species of *Cycadaceae*, *Araceae*, *Annonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Aristolochiaceae*, *Arecaceae* and *Cyclanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Nelumbonaceae*, *Rafflesiaceae*. The release of heat energy in the cells of thermogenic flowers or inflorescences is mainly due to the acceleration of mitochondrial respiration. According to current views, 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.

K e y w o r d s: thermoregulation, respiration, uncoupling proteins, alternative oxidase, bisexual flowers.