

ACTIVATED OXYGEN SPECIES IN PLANTS

M. N. MERZLYAK

The current data on activated oxygen species (oxygen radicals, hydrogen peroxide and singlet oxygen) properties, their formation and roles in normal functioning and etiology of pathological states in plants are briefly considered.

Рассмотрены современные представления о формах активированного кислорода: свободных кислородных радикалах, пероксиде водорода, синглетном кислороде, путях их образования, роли в нормальном функционировании и развитии патологических состояний растений.

АКТИВИРОВАННЫЙ КИСЛОРОД И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ

М. Н. МЕРЗЛЯК

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Появление в атмосфере Земли молекулярного кислорода как побочного продукта фотосинтеза древних фототрофов явилось событием в биологической эволюции и имело два важных следствия. Во-первых, в клетке возникли механизмы его использования в качестве универсального конечного акцептора электронов при дыхании, а также при окислении различных субстратов. Во-вторых, постоянно сталкиваясь с кислородом, живые организмы были поставлены перед необходимостью выработать эффективные способы для предотвращения его токсического действия. В становление представлений об участии форм *активированного кислорода* (АК) и свободных радикалов в биохимических процессах большое значение имели теория перекисного окисления Баха–Энглера (еще в начале века А.Н. Бах писал: “Организм... обладает способностью переводить свободный кислород из недеятельного состояния в деятельное”), теория цепного свободнорадикального окисления, разработанная Н.Н. Семеновым, а также исследования американского ученого И. Фридовича, показавшего образование кислородных радикалов в ферментативных реакциях и открывшего способность уничтожать (дисмутировать) некоторые свободные радикалы кислорода с помощью ферментов, получивших название *супероксиддисмутаз* (СОД).

Молекулярный кислород в основном состоянии (рис. 1) представляет собой триплет (имеет два неспаренных электрона с параллельными спинами, которые локализованы на различных орбиталях). Большинство органических молекул синглетны, их электроны обладают антипараллельными спинами. Вследствие различий в направлении спинов электронов взаимодействие органических молекул с молекулой кислорода протекает достаточно медленно. Однако в клетке существует вероятность образования некоторых форм молекулярного кислорода, которые обладают необычайно высокой “агрессивностью” и способны повреждать практически все компоненты клетки, включая белки, ферменты, ДНК и мембранные структуры. Образование таких форм АК, которые представляют собой свободнорадикальные частицы (супероксидный анион-радикал, перекисные радикалы, гидроксильный радикал)

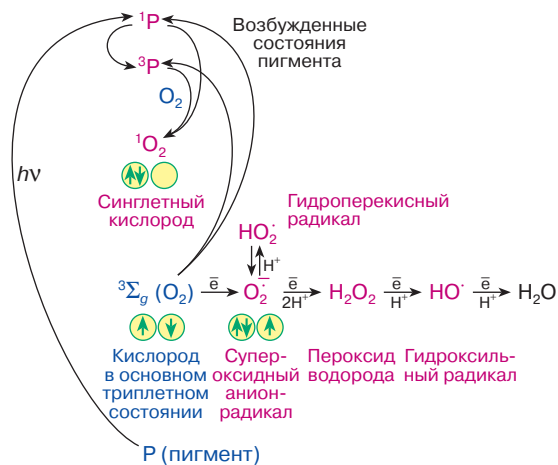


Рис. 1. Основные формы активированного кислорода. Стрелками в кружках показаны направления спинов электронов молекулярного кислорода, супероксидного аниона и синглетного кислорода.

В основном состоянии молекулярный кислород находится в триплетном состоянии ($^3\Sigma_g$) с параллельными спинами и малоактивен. Формы АК (выделены красным цветом), к которым относят кислородные радикалы, возникающие из них продукты, и синглетный кислород обладают высокой реакционной способностью и повреждают липиды, ферменты, нуклеиновые кислоты, мембранные структуры клетки.

Схематично показаны основные этапы последовательного одноэлектронного восстановления молекулярного кислорода до воды, в ходе которого образуются супероксидный анион-радикал, пероксид водорода и гидроксильный радикал.

Возникновение синглетного кислорода связано преимущественно с фотохимическими реакциями: поглощением пигментом (P) кванта света ($h\nu$) и переносом энергии с его возбужденных синглетных (1P) и триплетных (3P) состояний на молекулярный кислород.

или нейтральные молекулы (пероксид водорода и синглетный кислород), происходит как в неферментативных, так и ферментативных реакциях под действием многих токсических агентов, видимого света, ионизирующего, ультрафиолетового излучений (рис. 1). Важно, что клетка обладает значительным арсеналом средств, которые контролируют образование всех форм АК и обеспечивают защиту от них. Вместе с тем при патологических состояниях как животных, так и растительных организмов часто происходит накопление тех или иных форм АК. Более того, есть определенные свидетельства того, что именно неконтролируемое или несбалансированное образование этих форм является непосредственной причиной злокачественного роста, многих заболеваний, интоксикаций, физиологических расстройств и т.д. Многие аспекты этой широкой проблемы уже обсуждались в «Соросовском Образовательном Журнале» В.П. Скулачевым [5] и В.И. Кулинским [8].

Эта проблема особенно интересна в приложении к растениям, поскольку они, осуществляя фотосинтез, постоянно подвергаются действию представляющего опасность светового излучения и существуют при высоких концентрациях молекулярного кислорода, выделяя его в результате фотоокисления воды в хлоропластах. Неудивительно, что у растений появилась сложная и достаточно эффективная система защиты от токсичности кислорода. Несмотря на это, растения часто оказываются в состоянии так называемого окислительного стресса, которое обусловлено образованием повышенных количеств АК в тех или иных структурах клетки (рис. 2). Вместе с тем в последнее время получены указания на то, что некоторые из форм АК выполняют определенные функции в нормальном организме и в некоторых случаях выступают в качестве тех сигнальных молекул, которые контролируют важные регуляторные механизмы и физиологические ответы растительной клетки.

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ АКТИВИРОВАННОГО КИСЛОРОДА, ИХ ОБРАЗОВАНИЕ И СВОЙСТВА

Свободные радикалы, радикалы кислорода и пероксид водорода

Свободный радикал представляет собой частицу, имеющую неспаренный электрон на внешней электронной орбитали (см. [5, 7]). Такую частицу обозначают символом \cdot . Важными свойствами свободного радикала является его высокая химическая активность и то, что он не может исчезнуть, пока не прореагирует с другим свободным радикалом в реакции, которую называют реакцией *рекомбинации* или *дисмутации*. В биологической литературе, посвященной изучению окислительных повреждающих реакций, долгое время оставалось неясным, в каких именно реакциях образуются и что представляют собой первичные свободные радикалы. Теперь становится все более очевидным, что ими чаще всего являются свободные радикалы молекулярного кислорода, и в первую очередь супероксидный анион $O_2^{\cdot-}$. Образование кислородных радикалов, а также некоторых других форм АК можно представить как последовательные этапы одноэлектронного восстановления молекулярного кислорода до воды (рис. 1). Первичным продуктом такого восстановления является $O_2^{\cdot-}$ или при слабощелочных значениях pH – его протонированная форма, гидроперекисный радикал (HO_2^{\cdot}). Эти радикалы обладают слабыми окислительно-восстановительными свойствами и сами по себе редко вызывают повреждение биологических молекул. Однако $O_2^{\cdot-}$ представляет большую опасность, поскольку он имеет большое время жизни и становится источником других форм АК.

Образование пероксида водорода (H_2O_2) происходит при последующем получении еще одного

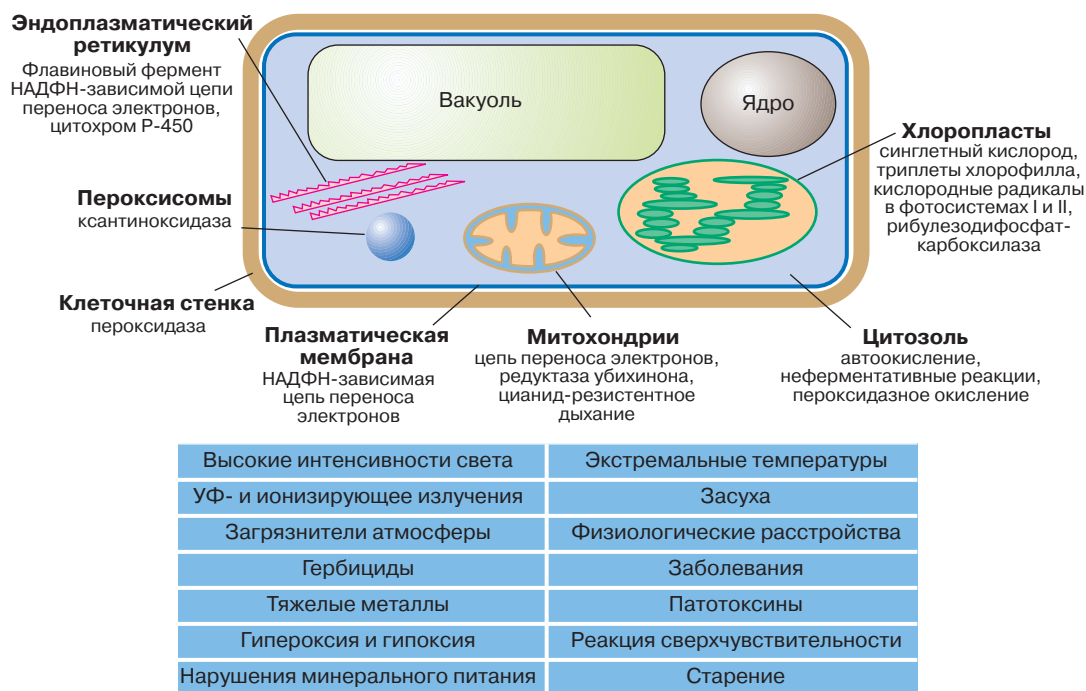
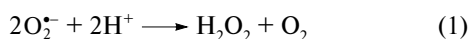


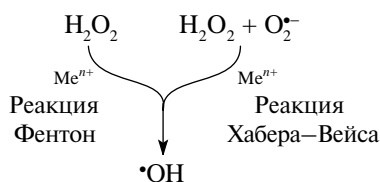
Рис. 2. Основные места образования форм активированного кислорода в растительной клетке и список патологических состояний растений, в развитии которых предполагается их участие.

Образование АК происходит во многих структурах растительной клетки, но механизмы их возникновения различны. Предполагается, что в хлоропластах возникают как синглетный кислород (в светозависимых реакциях при участии триплетных состояний хлорофилла), так и кислородные радикалы (при функционировании цепей переноса электронов, фотоокислении воды, фиксации углекислоты). Генерация АК (супероксидного радикала) обнаружена в митохондриях, пероксисомах микросомальных и плазматических мембранах, а также в цитозоле и клеточной стенке. Неконтролируемое образование различных форм АК является причиной многих патологических состояний растительного организма, возникающих в результате изменений физиологических условий, а также действия экстремальных и абиогенных факторов. Вместе с тем образование АК является необходимым для некоторых реакций, протекающих в нормальных условиях (метаболизм чужеродных веществ, фитогормонов, синтез лигнина, старение), а также в защите растений от патогенных микроорганизмов

электрона (рис. 1) и также в результате взаимодействия (дисмутации) двух молекул $O_2^{\cdot -}$:



При дальнейшем одноэлектронном восстановлении (рис. 1) возможно появление гидроксильного радикала $\cdot OH$, который является необыкновенно сильным окислителем. Его появление в биологических системах связывают с двумя основными реакциями, протекающими при участии пероксида водорода и восстановленных ионов металлов переменной валентности (Me^{n+}), в частности меди и железа:



Природа агента, инициирующего окислительные реакции, до сих пор остается неясной, и не во всех

ситуациях окончательно доказана роль $\cdot OH$, возникающего по реакциям Фентон или Хабера-Вейса. Некоторые авторы в этой связи предполагают участие комплексов металлов переменной валентности с кислородом.

Образование $O_2^{\cdot -}$ (и как следствие – других форм АК) происходит в различных структурах растительной клетки (см. рис. 2). Это связано как с неферментативными (например, окислительно-восстановительные реакции фенолов, хинонов, флавинов, автоокисление гем- и SH-содержащих соединений), так и с ферментативными процессами. Значительный вклад в образование АК вносит также функционирование цепей переноса электронов в мембранных структурах клетки. В хлоропластах возникновение $O_2^{\cdot -}$ происходит как в фотосистеме I (в основном при участии ферредоксина), так и в фотосистеме II (в процессе фотоокисления воды). Кроме того, в этих структурах источником супероксидного радикала в некоторых ситуациях может быть ключевой фермент фиксации углекислоты –

рибулезодифосфаткарбоксилаза. В митохондриях растений образование супероксидного радикала связано с окислительно-восстановительными превращениями убихинона, а также с так называемым цианид-резистентным дыханием (более подробно см. [5]). В эндоплазматическом ретикулуме, в котором происходит метаболизм чужеродных веществ (ксенобиотиков), генерация $O_2^{\cdot -}$ обусловлена цитохромом P-450, а также окислением НАДФН при участии флавиносодержащего фермента (цитохром *c* редуктазы). В плазматических мембранах окисление восстановленных пиридиннуклеотидов (НАДН) также сопровождается генерацией этого радикала. Недавно в пероксисомах растений был обнаружен фермент ксантиноксидаза, которая в определенных условиях способна продуцировать большие количества $O_2^{\cdot -}$. Возникновение свободных кислородных радикалов в растениях часто сопровождается окисление многих субстратов ферментом пероксидазой, локализованной в цитозоле и многих структурах клетки.

Синглетный кислород

Как отмечалось, среди форм АК важное место принадлежит синглетному кислороду (1O_2). Хотя эта частица может возникать в некоторых темновых ферментативных процессах, основной путь его появления обусловлен световыми реакциями, которые опосредованы пигментами-фотосенсибилизаторами (обозначены буквой Р на рис. 1). В биологической литературе токсичность пигментов, которая проявляется на свету и в присутствии кислорода, называют фотодинамическим действием. Образование синглетного кислорода происходит следующим образом (см. рис. 2). Поглощая квант света ($h\nu$), пигмент-фотосенсибилизатор переходит в синглетное (1P) и затем в триплетное (3P) возбужденные состояния. Молекулы пигмента в обоих возбужденных состояниях, сталкиваясь с O_2 , передают на него свою энергию, в результате чего и образуется химически очень активный синглетный молекулярный кислород (1O_2). Основное значение в его генерации имеют триплеты пигментов, которые обладают значительно большим временем жизни. Кроме того, возможен и другой механизм фотодинамического действия — образование свободных радикалов при диссоциации комплекса триплетной молекулы пигмента, кислорода и субстрата.

В растениях присутствуют несколько пигментов, которые способны выступать в качестве сильных фотосенсибилизаторов. Примером этого является гиперин, который содержится в зверобое (*Hypericum*). Травоядные животные избегают это растение, поскольку после поедания листьев этот пигмент попадает в кровь и затем на свету вызывает эритемы. Пигменты-фотосенсибилизаторы используют не только растения. Так, церкоспорин, токсин патогенных грибов рода *Cercospora*, на свету вызы-

вает повреждения и гибель клеток растения в результате образования 1O_2 . После этого патоген способен колонизировать растение. Интересно, что обработка церкоспорином растений имитирует симптомы заболевания, вызываемого этими грибами. Эффективным генератором синглетного кислорода является важнейший пигмент фотосинтеза — хлорофилл, и в клетках растений всегда имеется опасность того, что этот пигмент проявит свое повреждающее действие. Следует отметить, что вследствие выраженного токсического действия некоторые пигменты-фотосенсибилизаторы, так же как и агенты, продуцирующие кислородные радикалы, находят в настоящее время применение в медицине, включая терапевтическое воздействие на злокачественные новообразования.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЗАЩИТЫ ОТ АКТИВИРОВАННОГО КИСЛОРОДА

Растительные организмы обладают достаточной устойчивостью к окислительным повреждениям, и повреждения такого рода возникают, как правило, лишь при резком изменении физиологического состояния растения и/или воздействии различных внешних факторов. Это обусловлено существованием в растительной клетке эффективных антиоксидативных систем, то есть систем, способных обеспечить защиту как от кислородных радикалов, так и от синглетного кислорода.

Основную роль в снижении уровня супероксидного радикала играет фермент супероксиддисмутаза (СОД), которая катализирует реакцию дисмутации $O_2^{\cdot -}$ (уравнение (1)). Эта способность была выявлена в начале 70-х годов у многих уже известных к тому времени белков. В растениях присутствуют несколько СОД, содержащих в активных центрах ионы Cu—Zn, Fe или Mn. В наиболее высокой концентрации этот фермент локализован в хлоропластах. Наряду с этим в удалении $O_2^{\cdot -}$ важную роль играют такие низкомолекулярные соединения, как аскорбат и восстановленный глутатион, которые в высоких концентрациях присутствуют в хлоропластах и других структурах клетки. Недавно было обнаружено, что аскорбат локализован не только внутри, но и во внеклеточном пространстве (апопласте). Оказалось, что апопластный аскорбат защищает от повреждающего действия озона и других загрязнителей атмосферы, которые проникают в ткань листа через устьица.

В детоксикации пероксида водорода важную роль играют каталаза (в пероксисомах) и различные пероксидазы, которые присутствуют во многих компартментах растительной клетки. В строме хлоропластов, где образуются значительные количества H_2O_2 , в его элиминировании участвуют несколько сопряженных ферментативных систем (рис. 3). Согласно этому механизму, пероксид водорода, образующийся при неферментативной или ферментативной

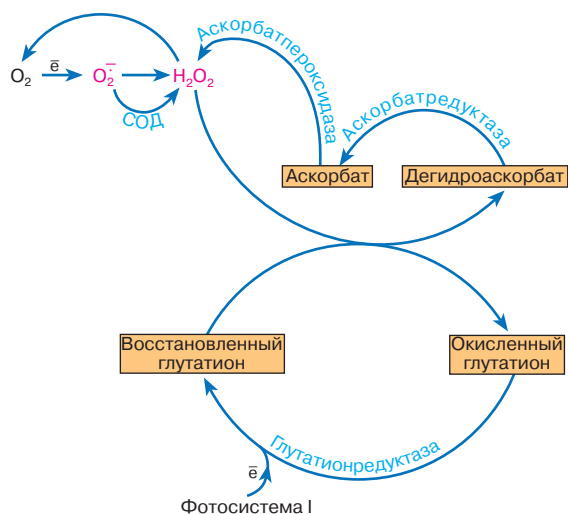


Рис. 3. Деактивация супероксидного радикала и пероксида водорода в хлоропластах. Возникающий в хлоропластах супероксидный радикал превращается в пероксид водорода при участии супероксиддисмутазы. Удаление H_2O_2 осуществляется в результате сопряженного действия нескольких ферментов: аскорбатпероксидазы, аскорбатредуктазы и глутатионредуктазы. Окисленные продукты (дегидроаскорбат и окисленный глутатион), образующиеся в ходе реакций, восстанавливаются за счет электронов, поступающих от электрон-транспортной цепи хлоропластов. Благодаря этому циклу обеспечивается высокая эффективность удаления $O_2^{\cdot -}$ и H_2O_2 в хлоропластах

дисмутации $O_2^{\cdot -}$, устраняется пероксидазой, специфичной к аскорбату. Окисленный в этой реакции аскорбат восстанавливается ферментом аскорбатредуктазой, который использует в этой реакции восстановленный глутатион. В свою очередь, глутатион регенерируется ферментом глутатионредуктазой, получающей электроны от фотосистемы I.

В устранении синглетного кислорода основное значение имеют соединения, способные тушить возбужденные (в основном триплетные) состояния пигментов и синглетный кислород. Среди них наиболее эффективны каротиноиды (например, β -каротин), содержащие 11 сопряженных двойных связей. Восприняв энергию возбуждения, такие каротиноиды рассеивают ее в тепло, предотвращая тем возможность химических реакций. Действие каротиноидов настолько эффективно, что практически каждое столкновение с триплетами возбужденного пигмента или 1O_2 приводит к их полной деактивации. Именно по этой причине нежизнеспособны мутанты микроорганизмов и растений, лишенные каротиноидов: они быстро погибают на свету в результате фотоокисления. Как правило, в тканях листьев при осеннем старении и в плодах при их созревании сохраняются высокие количества каротиноидов, которые не проявляют фотосенсиби-

лизирующих свойств и способны дезактивировать многие формы АК (особенно 1O_2). Это рассматривается как естественный механизм защиты от фотодинамического повреждения, направленный на сохранение чувствительных внутриклеточных компонентов в период “демонтажа” фотосинтетического аппарата растений (см. также [9]).

В защите растений от окислительных повреждений участвуют также вещества, обладающие способностью нейтрализовать (перехватывать) свободные радикалы. Наиболее хорошо в этом отношении изучен локализуемый в мембранах α -токоферол (витамин E), недостаточность которого у животных и человека приводит к целому ряду нарушений. Хотя токоферол обладает способностью взаимодействовать с $O_2^{\cdot -}$ и 1O_2 , основная его роль как антиоксиданта определяется способностью устранять свободные радикалы мембранных липидов.

Кроме этого следует отметить так называемые вторичные антиоксиданты. Под этим подразумевают ферменты, которые способны обнаруживать первичные окислительные повреждения и устранять их. Так, установлено, что фосфолипазы узнают и избирательно выселяют окисленные жирные кислоты из мембранных липидов. Некоторые протеолитические ферменты находят белки, имеющие неглубокие повреждения в результате взаимодействия с АК, и расщепляют их до свободных аминокислот. Затем эти аминокислоты могут вновь включиться в клеточный метаболизм.

АКТИВИРОВАННЫЙ КИСЛОРОД И ПОВРЕЖДЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Список патологических состояний растений, опосредованных образованием форм АК, весьма обширен (см. рис. 2). Вкратце остановимся на некоторых из них.

С интенсификацией окислительных процессов связана гибель водорослей и высших растений под действием высоких интенсивностей света (так называемая фотоокислительная смерть). Этот феномен можно наблюдать летом, когда (особенно при недостатке влаги) растительность “выгорает”. С этим же типом повреждений, который является основным фактором, лимитирующим продуктивность культур цианобактерий, сталкиваются при интенсивном массовом культивировании этих организмов.

В некоторых регионах Земли обеднение стратосферы озоном приводит к возрастанию потока УФ-радиации, к которой очень чувствителен фотосинтетический аппарат растений. Вызванные ультрафиолетовым светом повреждения цепей переноса электронов приводят к активации свободнорадикальных окислительных реакций.

Образованием кислородных радикалов объясняется токсическое действие таких широко используемых гербицидов, как паракват и дикват. Эти соеди-

нения способны восстанавливаться в хлоропластах, а также в мембранах эндоплазматического ретикулума до соответствующих анион-радикалов и после взаимодействия с O_2 продуцировать очень большие количества супероксидных радикалов. Другой гербицид, норфлуразон, блокирует десатуразу – фермент, участвующий в синтезе каротиноидов. В результате в хлоропластах устраняется защитный механизм, подавляющий образование синглетного кислорода. С генерацией 1O_2 также связано действие так называемых лазерных гербицидов, являющихся предшественниками синтеза хлорофилла. Так, обработка δ -аминолевулиновой кислотой усиливает синтез тетрапирролов (в частности, протопорфирина), которые являются мощными фотосенсибилизаторами и на свету вызывают гибель растений. Важно отметить, что в отличие от синтетических гербицидов, δ -аминолевулиновая кислота подвергается биологической деградации и в значительно меньшей степени загрязняет окружающую среду.

Основные газообразные загрязнители атмосферы, которые образуются в результате антропогенной деятельности, попадая в растения, вызывают образование свободных радикалов. Это относится к некоторым компонентам смога (пероксиацетилнитраты), диоксиду серы и озону. Было обнаружено, что диоксид серы, в больших количествах выбрасываемый в атмосферу металлургическими заводами и являющийся основным фактором, ответственным за кислотные дожди, в хлоропластах при участии O_2^- продуцирует токсичные серосодержащие свободные радикалы. Действие озона, которое опосредовано АК, приводит к образованию перекисных продуктов липидов, окислению SH-групп белков и другим повреждениям окислительного характера в клетках растений.

Гибель термофильных (теплолюбивых) растений при действии низких положительных температур также является примером фотоокислительного повреждения. Например, в опытах с листьями огурца повреждения такого рода в хлоропластах наблюдали на свету при температуре 4–6°C. Плоды томата, перца и огурца подвергаются солнечному ожогу, когда формируются в неблагоприятных температурных условиях. Восприимчивость плодов к этому повреждению особенно велика в периоды, когда в их тканях снижена активность СОД. Недавно было показано, что засоление резко увеличивает уровень кислородных радикалов в тканях растений вследствие резкого снижения активности каталазы в этих условиях.

Окислительные повреждения возникают не только внутри клеток. Подкожный загар яблок, физиологическое расстройство, развивающееся при хранении яблок и некоторых других плодов при пониженных температурах, обусловлен свободнорадикальным окислением ненасыщенного углеводорода (α -фарнезена) и образованием в результате его

токсичных перекисей в липидах кутикулярного слоя. Для предотвращения побурения плодов широко применяют синтетические антиоксиданты.

СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ РАСТЕНИЙ

Полученные к настоящему времени данные показывают, что устойчивость растительных организмов к разнообразным воздействиям во многом определяется состоянием систем детоксикации АК. Накоплен обширный экспериментальный материал, который свидетельствует, что более устойчивые формы растений обладают более высоким содержанием аскорбата, α -токоферола, активностью СОД, каталазы, глутатионредуктазы и других ферментов, участвующих в элиминировании кислородных радикалов. Замечательным свойством растений является их способность к индукции активности своих антиоксидативных систем в неблагоприятных условиях. Обычно это происходит за счет увеличения активности отдельных компонентов этой системы (чаще всего СОД), но иногда индуцируются сразу несколько компонентов.

Для борьбы с сорняками часто применяют гербициды типа параквата. В результате возникли генотипы растений (*Conyza laterolia*, *Lolium perrene*, *Nicotiana tabacum*), устойчивые к таким гербицидам и обладающие более высокой активностью СОД. Проростки тополя очень чувствительны к диоксиду серы. Однако было обнаружено, что предварительная обработка низкими концентрациями этого загрязнителя атмосферы в несколько раз увеличивает активность СОД в растениях, повышая их устойчивость к действию значительно более высоких доз загрязнителя.

Повреждения растений возникают как при избытке, так и при недостаточности кислорода. Некоторые виды растений в условиях вынужденной гипоксии, возникающей при затоплении полей и лугов в Шотландии, быстро погибают при последующей реоксигенации в результате окислительных повреждений мембран. Однако у устойчивых видов (например, *Iris pseudoacorus*) благодаря способности к многократному увеличению активности СОД такие повреждения не возникают.

Очень важно, что в некоторых случаях в результате индукции защитных антиоксидативных систем растения приобретают устойчивость не только к действующему агенту (например, гербициду), но и к другим воздействиям, вызывающим окислительные повреждения. Эти наблюдения послужили мощным стимулом для попыток создания с помощью методов генной инженерии форм растений, обладающих повышенной устойчивостью к гербицидам, заболеваниям, загрязнителям атмосферы и другим биогенным и абиогенным факторам внешней среды [10]. В литературе уже сообщалось о создании таких форм, имеющих необыкновенно высокую ак-

тивность СОД, — аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы.

Образование различных форм АК играет роль не только в повреждении, но несет и важнейшие для выживания растений функции. Наиболее ярко свидетельствуют об этом результаты изучения инфекционных заболеваний. Одна из активных систем генерации кислородных радикалов локализована на поверхности растительной клетки: в плазматической мембране и клеточной стенке. Эти системы участвуют в метаболизме фенольных соединений, и в частности в синтезе лигнина — полимера, обеспечивающего механическую прочность клеточной стенки и играющего роль в устойчивости растений. Наряду с этим имеется много данных, показывающих, что образующиеся в матриксе клеточной стенки кислородные радикалы способны атаковать и повреждать патогенную микрофлору. Таким образом создается внеклеточный защитный барьер, препятствующий проникновению патогенных микроорганизмов внутрь растительной клетки.

Кислородные радикалы играют важную роль в иммунитете растений, обеспечивая не только неспецифическую, но и селективную защиту от болезнетворных организмов. Это касается реакции сверхчувствительности (СВЧ), которую растения, обладающие генами устойчивости, проявляют против определенных патогенов. В результате этой реакции ограниченное число клеток растения-хозяина погибает (вместе с клетками внедрившегося паразита), но само растение не заболевает. Ключевой стадией этого взаимодействия является фаза, в течение которой растение узнает или не узнает определенные метаболиты патогена. В результате изучения фитофтороза, одного из наиболее вредоносных заболеваний картофеля, было обнаружено, что ранним ответом растения-хозяина, предшествующим СВЧ, является мощная генерация супероксидных радикалов. Этого не происходило в тех случаях, когда паразит проникал в ткани растений неузнанным. Интересно, что инфильтрация в ткани растений СОД подавляла как генерацию супероксидных радикалов, так и СВЧ-гибель клеток. Позднее активация образования кислородных радикалов и их роль в реакции СВЧ были показаны и для многих других инфекционных заболеваний растений. В проявлении этих реакций обнаруживается определенное сходство с клеточным иммунитетом животных: такой важнейший процесс, как фагоцитоз, осуществляемый лейкоцитами крови, сопровождается окислительным взрывом и образованием различных кислородных радикалов, направленным на повреждение и уничтожение чужеродных клеток.

Рассматривая роль кислородных радикалов во взаимоотношениях патогена с растением-хозяином, необходимо остановиться еще на одном обстоятельстве. В последние годы появились данные о том, что некоторые формы АК (в частности, перок-

сид водорода или близкие ему по свойствам соединения), возникающие в ходе окислительного взрыва, являются не только непосредственной причиной СВЧ-гибели, но и представляют собой именно те агенты, которые вызывают индукцию генов, включающих другие более поздние защитные реакции в клетках растений. Эти данные, а также возрастающее число свидетельств в пользу участия кислородных радикалов в других важнейших физиологических процессах (метаболизм и синтез фитогормонов, регуляция фотосинтетических реакций и митохондриального окисления, апоптоз, старение), возможно, заставят уже в ближайшее время по-новому взглянуть на биологическую роль АК в жизнедеятельности растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Свободные радикалы в биологии / Под ред. У. Прайора. М.: Мир, 1979. Т. 1. 318 с.
2. Свободные радикалы в биологии / Под ред. У. Прайора. М.: Мир, 1979. Т. 2. 328 с.
3. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. 1989. Т. 6. 167 с.
4. Merzlyak M.N., Hendry G.A.F. Free Radical Metabolism, Pigment Degradation and Lipid Peroxidation in Leaves during Senescence // Proc. Royal Soc. Edinbrough. 1994. Vol. 102B. P. 459–471.
5. Скулачев В.П. Кислород в живой клетке: добро и зло // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 3. С. 4–10.
6. Noctor G., Foyer C. Ascorbate and Glutathione: Keeping Active Oxygen under Control // Annu. Rev. Plant Physiol. 1998. Vol. 49. P. 249–279.
7. Тихонов А.Н. Электронный парамагнитный резонанс в биологии // Соросовский Образовательный Журнал. 1997. № 11. С. 8–15.
8. Кулинский В.И. Активные формы кислорода и оксидативная модификация макромолекул: польза, вред и защита // Там же. 1999. № 1. С. 2–7.
9. Мерзляк М.Н. Пигменты, оптика листа и состояние растений // Там же. № 4. С. 19–24.
10. Глеба Ю.Ю. Биотехнология растений // Там же. № 6. С. 3–8.

* * *

Марк Нисонович Мерзляк, профессор кафедры клеточной физиологии и иммунологии биологического факультета МГУ, доктор биологических наук. Область научных интересов — мембранология, свободные радикалы в биологии, биофизика, биохимия и физиология растений. Автор 160 научных работ.