

Активные формы кислорода в биологии семян: от регуляторных функций к окислительному стрессу

Смоликова Г. Н.^{А*}

^А Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра физиологии и биохимии растений, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: g.smolikova@spbu.ru

Хорошо известно, что у растений генерация активных форм кислорода (АФК) зависит не только от окружающих условий, но и от стадий онтогенеза. В биологии семян также существуют стадии, когда АФК играют важные регуляторные функции. Наиболее известным является процесс прорастания, когда происходит инициация роста осевых органов, визуально проявляющаяся в «проклевывании» зародышевого корня [1, 2]. Генерация АФК, таких как гидроксил-радикал ($\cdot\text{OH}$) и супероксид-радикал ($\text{O}_2\cdot^-$), приводит к повреждению полисахаридов клеточных стенок и «снижению прочности клеток на разрыв», что позволяет растущему корню разорвать семенную кожуру и прилегающие к ней ткани эндосперма [3]. Предполагают, что АФК также способны окислять негативные регуляторы прорастания, приводя к активации передачи сигналов гиббереллинов (ГК) и инактивации сигналов абсцизовой кислоты (АБК) [4].

Вторым важным, но менее известным процессом, является т.н. «дозревание» семян (after-ripening). Это сложный биохимический процесс, происходящий в сухих зрелых семенах после опадения с материнского растения, в результате которого они выходят из покоя и приобретают готовность к прорастанию [5]. Молекулярная природа этого процесса долгое время оставалась загадкой, потому что он происходит на фоне отсутствия в клетках свободной воды. Однако, в последние годы активно развивается гипотеза о том, что выход из покоя у сухих семян обеспечивается за счет неферментативных процессов окисления и карбонилирования белков, приводящий к их модификации и изменению активности [6-8]. Что интересно, для успешного выхода из покоя важен порог влагосодержания: вода в клетках должна находиться только в связанном состоянии. Как только в покоящихся семенах появляется свободная вода, процесс дозревания прекращается и начинается процесс т.н. «старения» (seed ageing). Старение запускается тем, что начинается неконтролируемая генерация АФК, которая приводит к окислительному стрессу и связанному с ним повреждению клеточных мембран, белков и т.д. [9, 10].

Еще менее известным примером редокс-метаболизма, успешность которого зависит от баланса окислительно-восстановительных процессов, является фотосинтез, который имеет место в формирующихся семенах [11]. В ряде работ было показано, что фотосинтез может происходить не только в листьях [12-16]. Еще в 2003 году Aschan и Pfanzen [13], основываясь

на доступности атмосферного углекислого газа, выделили в растениях две группы фотосинтетически активных органов: (i) листья, стебли и зеленые органы цветков характеризуются чистой фотосинтетической ассимиляцией с использованием атмосферного CO₂; (ii) содержащая хлорофилл кора и древесные ткани, большинство плодов, корней и плодоносящих цветочных органов в основном выполняют нефотосинтетические функции, но способны усваивать CO₂, выделяемое при дыхании. По этой причине фотосинтез в нелистовых тканях (non-foliar photosynthesis) часто интерпретируют как процесс рефиксации CO₂, вырабатываемого в результате клеточных метаболических процессов.

Нелистовой тип фотосинтеза присущ также формирующимся семенам многих видов растений [11, 17-23]. При этом установлено, что функционирование фотосинтетического аппарата семян направлено не на синтез моносахаридов, как в листьях, а на синтез запасных соединений [24-27]. НАДФН и АТФ, образующиеся в семядолях, далее расходуются на превращение поступающей из материнского растения сахарозы в ацетил-СоА, жирные кислоты и триглицериды [18, 23, 25, 26, 28]. Однако механизмы фотозависимых синтетических реакций, связанные с накоплением запасных питательных веществ в семенах, требуют более глубокого изучения. Часто возникает вопрос как зародыши семян, покрытые тканями перикарпия и кожуры, получают достаточное количество света для обеспечения энергией фотохимических реакций. Нами было показано, что фотохимически активная радиация, проходящая сквозь покровные ткани плодов гороха и достигающая семядолей на фотохимически активных ранней и средней стадиях созревания семян, характеризовалась высокой долей зеленого и дальнего красного света, при этом синий свет отсутствовал, а количество красного света составляло около 2% [29]. При этом, несмотря на низкую энергетическую освещенность и спектральные диапазоны, не характерные для фотосинтеза листа, семядоли были фотохимически активными.

В докладе на примере растений гороха (*Pisum sativum* L.) будет проведен сравнительный анализ фотохимической активности в листьях и нелистовых зеленых тканях (перикарпия, кожуры и семядолей) на основе методологии РАМ-флуориметрии [21, 22, 30]. Данная методология позволяет оценить эффективность преобразования световой энергии в химическую путем анализа кинетики возбуждения и гашения флуоресценции хлорофиллов (Хл). Флуоресценция испускается, в основном, молекулами Хл *a* антенных комплексов фотосистемы 2 (ФС II) и ее кинетика напрямую связана с окислительно-восстановительными реакциями в цепи переноса

электронов [30]. Полученные нами данные позволяют глубже понять механизмы протекания фотохимических реакций, которые в значительной степени влияют на процессы эмбриогенеза.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 20–16–00086–П.

Библиографические ссылки

1. Smolikova G., Medvedev S. Seed-to-seedling transition: Novel aspects. *Plants* 2022, 11: 1988.
2. Smolikov, G., Strygina K., Krylova E., Leonov, T., Frolov A., Khlestkina E., Medvedev S. Transition from seeds to seedlings: hormonal and epigenetic aspects. *Plants* 2021, 10: 1884.
3. Steinbrecher T., Leubner-Metzger G. Tissue and cellular mechanics of seeds. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2018, 51: 1–10.
4. Bailly, C. The signalling role of ROS in the regulation of seed germination and dormancy. *Biochem. J.* 2019, 476: 3019–3032.
5. Chahtane H., Kim W., Lopez-Molina L. Primary seed dormancy: a temporally multilayered riddle waiting to be unlocked. *J. Exp. Bot.* 2016, 68: erw377.
6. Oracz K., Bouteau H.E.M., Farrant J.M., Cooper K., Belghazi M., Job C., Job D., Corbineau F., Bailly C., El-Maarouf Bouteau, H. et al. ROS production and protein oxidation as a novel mechanism for seed dormancy alleviation. *Plant J.* 2007, 50: 452–65.
7. El-Maarouf-Bouteau, H., Bailly, C. Oxidative signaling in seed germination and dormancy. *Plant Signal. Behav.* 2008, 3: 175–182.
8. Leonova T., Popova V., Tsarev A., Henning C., Antonova K., Rogovskaya N., Vikhnina M., Baldensperger T., Soboleva A., Dinastia E. et al. Does protein glycation impact on the drought-related changes in metabolism and nutritional properties of mature pea (*Pisum sativum* L.) seeds? *Int. J. Mol. Sci.* 2020, 21: 567.
9. Sano, N., Rajjou, L., North, H.M., Debeaujon, I., Marion-Poll, A., Seo, M. Staying alive: molecular aspects of seed longevity. *Plant Cell Physiol.* 2016, 57, : 660–674.
10. Smolikova G., Leonova T., Vashurina N., Frolov A., Medvedev S. Desiccation tolerance as the basis of long-term seed viability. *Int. J. Mol. Sci.* 2020, 22: 101.
11. Смоликова Г.Н., Медведев С.С. Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов. *Физиология растений* 2016, 63: 3–16.
12. Lawson T., Milliken A.L. Photosynthesis – beyond the leaf. *New Phytol.* 2023, 238, 55–61.
13. Aschan, G., Pfanz, H. Non-foliar photosynthesis - A strategy of additional carbon acquisition. *Flora* 2003, 198: 81–97.
14. Burgess A.J., Degen G.E. Pod power: Soybean pod and seed photosynthesis contributes to yield. *Plant Physiol.* 2023, 193: 886–887.
15. Cho Y.B., Stutz S.S., Jones S.I., Wang Y., Pelech E.A., Ort D.R. Impact of pod and seed photosynthesis on seed filling and canopy carbon gain in soybean. *Plant Physiol.* 2023, 193: 966–979.
16. Yanykin D., Sundyreva M., Khorobrykh A., Semenova G., Savchenko T. Functional characterization of the corticular photosynthetic apparatus in grapevine. *Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.* 2020, 1861: 148260.

17. Borisjuk L., Rolletschek H., Walenta S., Panitz R., Wobus U., Webe, H. Energy status and its control on embryogenesis of legumes: ATP distribution within *Vicia faba* embryos is developmentally regulated and correlated with photosynthetic capacity. *Plant J.* 2003, 36: 318–329.
18. Allorement G., Osorio S., Ly Vu J., Falconet D., Jouhet J., Kuntz M., Fernie A.R., Lerbs-Mache S., Macherel D., Courtois F., et al. Adjustments of embryonic photosynthetic activity modulate seed fitness in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 2015, 205: 707–719.
19. Brazel A.J., Ó'Maoiléidigh D.S. Photosynthetic activity of reproductive organs. *J. Exp. Bot.* 2019, 70: 1737–1754.
20. Smolikova G., Dolgikh E., Vikhnina M., Frolov A., Medvedev S. Genetic and hormonal regulation of chlorophyll degradation during maturation of seeds with green embryos. *Int. J. Mol. Sci.* 2017, 18: 1993.
21. Smolikova G., Kreslavski V., Shiroglazova O., Bilova, T., Sharova E., Frolov A., Medvedev S. Photochemical activity changes accompanying the embryogenesis of pea (*Pisum sativum*) with yellow and green cotyledons. *Funct. Plant Biol.* 2018, 45: 228.
22. Smolikova G., Shiroglazova O., Vinogradova G., Leppyanen I., Dinastiya E., Yakovleva O., Dolgikh E., Titova G., Frolov A., Medvedev S. Comparative analysis of the plastid conversion, photochemical activity and chlorophyll degradation in developing embryos of green-seeded and yellow-seeded pea (*Pisum sativum*) cultivars. *Funct. Plant Biol.* 2020, 47: 409–424.
23. Shackira A.M., Sarath N.G., Aswathi K.P.R., Pardha-Saradh, P., Puthur J.T. Green seed photosynthesis: What is it? What do we know about it? Where to go? *Plant Physiol. Reports* 2022, 27: 573–579.
24. Neuhaus H.E., Emes M.J. Nonphotosynthetic metabolism in plastids. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2000, 51: 111–140.
25. Ruuska S.A., Schwender J., Ohlrogge J.B. The capacity of green oilseeds to utilize photosynthesis to drive biosynthetic processes. *Plant Physiol.* 2004, 136: 2700–2709.
26. Allen D.K., Ohlrogge J.B., Shachar-Hil Y. The role of light in soybean seed filling metabolism. *Plant J.* 2009, 58: 220–234.
27. Hu Y., Zhang Y., Yu W., Hänninen H., Song L., Du X., Zhang R., Wu J. Novel insights into the influence of seed sarcotesta photosynthesis on accumulation of seed dry matter and oil content in *Torreya grandis* cv. “Merrillii.” *Front. Plant Sci.* 2018, 8: 2179.
28. Puthur J.T., Shackira A.M., Saradhi P.P., Bartels D. Chloroembryos: A unique photosynthesis system. *J. Plant Physiol.* 2013, 170: 1131–1138.
29. Смоликова Г.Н., Степанова Н.В., Камионская А.М., Медведев С.С. Фотохимическая активность формирующихся семядолей гороха (*Pisum sativum* L.) зависит от светопропускания покровных тканей и спектрального состава света. *Вавиловский журнал генетики и селекции* 2023, 27: 980–987.
30. Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений. *Физиология Растений* 2016, 63: 881–907.