

LA PRODUCTION DES ESPÈCES RÉACTIVES DE L'OXYGÈNE DANS LES CELLULES DES PLANTES

PRODUCEREA DE SPECII REACTIVE ALE OXIGENULUI IN CELULELE PLANTELOR

Antoanela PATRAȘ

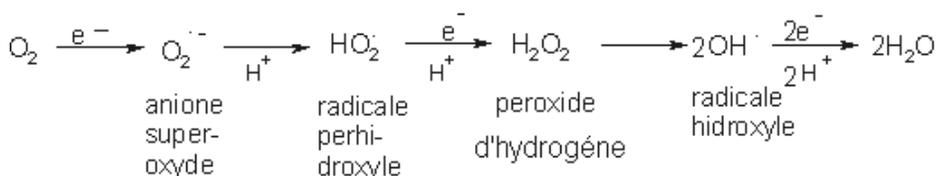
U.Ș.A.M.V. Iași

Rezumat: În organismele vegetale, în condiții fiziologice normale, poate avea loc o activare a oxigenului prin diferite mecanisme, formându-se specii reactive ale oxigenului, cum sunt: oxigenul singlet (1O_2), radicalul superoxid ($O_2^{\cdot-}$), peroxidul de hidrogen (H_2O_2) și radicalul hidroxil ($HO\cdot$). Ele pot fi generate în cloroplaste, microzomi, peroxizomi, mitocondrii, pereții celulari etc. Este cunoscut efectul nociv al speciilor reactive ale oxigenului, asupra tuturor organismelor vii. Însă, plantele posedă sisteme complexe antioxidante (enzimatice și neenzimatice), foarte eficiente în condiții normale. Pericolul apare în anumite condiții, când sunt generate cantități mari de specii reactive ale oxigenului și este depășită capacitatea de protecție antioxidantă a plantei, apărând stresul oxidativ, care determină fenomene fitotoxice.

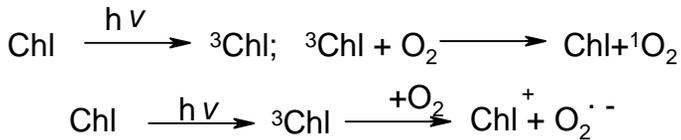
Dans les plantes, en conditions normales, a lieu une activation de l'oxygène, par différents mécanismes, conduisant aux espèces réactives de l'oxygène (ERO), tels que l'oxygène singulet (1O_2), le radical superoxyde ($O_2^{\cdot-}$), le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) et le radical hydroxyle ($HO\cdot$). Ainsi, on peut trouver des ERO dans les chloroplastes, les microsomes, les peroxysomes, les mitochondries et les parois cellulaires ³.

La formation des espèces réactives de l'oxygène dans les chloroplastes

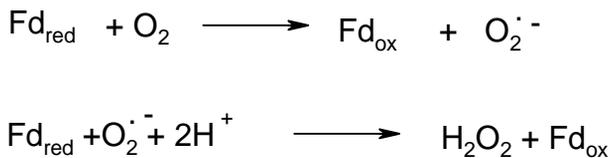
Les réactions à haute énergie appartenant à la chaîne photosynthétique, dans une atmosphère riche en oxygène, transforment les chloroplastes des plantes en une source d'espèces réactives de l'oxygène ¹⁰. Leur interconvertibilité peut être représentée par le schéma:



Les pigments excités en présence de lumière (par exemple, la chlorophylle triplet, ^3Chl), transfèrent de l'énergie à O_2 qui forme l'oxygène singulet ($^1\text{O}_2$) ou, par transfert d'électron, produisent le superoxyde:



Une forte intensité lumineuse peut provoquer la réduction excessive du photosystème I (PSI), empêchant la fixation du CO_2 et réduisant le NADP^+ . Dans ces conditions, O_2 entre en compétition pour les électrons du PSI et génère des ERO. L' O_2 accepte l'électron directement du photosystème, ou par des intermédiaires physiologiques, comme la ferrédoxine, qui produit du superoxyde ou de l'eau oxygénée dans la réaction de Mehler ⁹:



Quand la fixation du CO_2 est limitée par des conditions expérimentales comme les basses températures ou les faibles quantités de CO_2 (stomates fermés), la réduction excessive du PSI et la forte production d'ERO peuvent avoir lieu même sous faible intensité lumineuse. L'enlèvement efficace des ERO du chloroplaste est critique, parce qu'une concentration de H_2O_2 de $10 \mu\text{M}$ peut inhiber la photosynthèse de 50% ¹. La toxicité du $\text{O}_2^{\cdot-}$ et H_2O_2 eux-mêmes est réduite, mais c'est leur conversion métal-dépendante en $\text{OH}\cdot$ (très toxique) via la réaction Haber-Weiss qui est responsable de la majorité des détériorations biologiques associées à ces espèces, en attaquant les lipides, les protéines et l'ADN ¹¹.

Dans les chloroplastes il y a d'autres possibilités de production des ERO, en dehors du PSI. En effet, dans les chloroplastes isolés il y a plus de trois sites qui produisent des ERO ⁴: le photosystème I produit l'anion superoxyde par trois mécanismes différents; le photosystème II peut produire H_2O_2 en présence de certaines quinones (réaction controversée dans les chloroplastes intacts); diverses réactions photodynamiques dans des conditions de transfert d'électrons limitées, qui conduisent à la formation de l'oxygène singulet.

Pour résumer, la figure 1 représente le schéma du système de transport d'électrons dans la membrane thylakoïde avec trois sites possibles de production des ERO:

1. la production de l'oxygène singulet par la chlorophylle activée (triplet);

2. la génération de superoxyde et de peroxyde d'hydrogène par le PS II;
3. la réduction de l'oxygène triplet en superoxyde par la ferrédoxine du PS I.

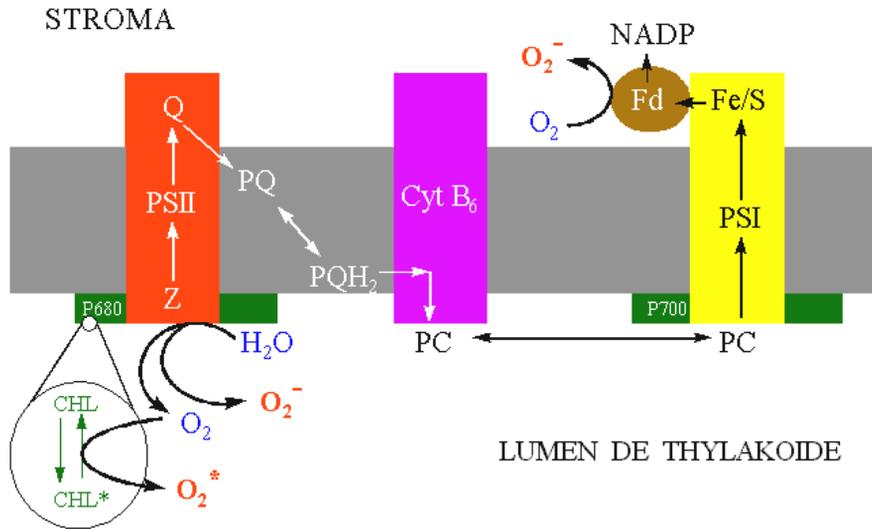


Figure 1. Représentation du système de transport d'électrons dans la membrane thylakoïde avec trois sites possibles de production des ERO (après Dr. Bryan D. McKersie, Université de Guelph, 1996, web site): CHL = molécule de chlorophylle; CHL* = molécule de chlorophylle à l'état excité; O_2^* = oxygène singulet; P680 = chlorophylle - centre PS II; Z = donneur primaire; Q = centre photochimique ouvert, extincteur de fluorescence; PQ = plastoquinone; PQH_2 = plastoquinone réduite; PC = plastocyanine; Cyt B₆ = cytochrome B₆; P700 = chlorophylle - centre PS I; Fe/S = cluster fer – soufre; Fd = ferrédoxine

L'activation de l'oxygène dans les microsomes

Les microsomes contiennent un système transporteur d'électrons, composé de flavoprotéines, de protéines ferriques nonhémiques et de cytochromes (le cytochrome P₄₅₀). Le NADPH joue le rôle de donneur d'électrons ¹².

Il a été observé que dans la membrane du réticulum endoplasmique, au niveau des systèmes impliqués dans la chaîne de transfert d'électrons microsomale, étaient libérés des anions superoxydes à la fois par le complexe oxy du cytochrome P-450 et par la NADPH-cytochrome P-450 réductase (qui est une flavoprotéine). L'eau oxygénée, aussi détectée dans ces systèmes, provient de la dismutation du superoxyde. La réductase est, dans la majorité des cas, impliquée dans l'activation de composés exogènes, lorsque celle-ci démarre par une réduction monoélectronique enzymatique du composé considéré et s'exprime par le transfert de cet électron à l'oxygène moléculaire ⁵.

La génération du peroxyde d'hydrogène dans les peroxysomes

Les peroxysomes génèrent du H_2O_2 pendant l'oxydation du glycolate, en produisant du glyoxylate, qui est décarboxylé spontanément par H_2O_2 , pour former le formiate et le CO_2 ¹³. D'un autre côté, les peroxysomes contiennent de grandes concentrations de catalase, qui doit dégrader assez vite le H_2O_2 pour empêcher toutes les réactions dépendantes de l'eau oxygénée. Cependant, il n'y a aucune indication pour la formation de l'anion superoxyde dans les peroxysomes et la superoxyde dismutase n'a pas été identifiée dans ces organelles^{2,8}.

La formation des espèces réactives de l'oxygène dans les mitochondries

Dans les mitochondries isolées, a été constatée une production de superoxyde et de H_2O_2 , qui se forment en même temps que la consommation du $NADH$ ³.

Deux sites enzymatiques de la membrane mitochondriale interne sont considérés comme responsables: d'une part l'ubiquinone-cytochrome C réductase et, d'autre part la NADH déhydrogénase (85% et 15% respectivement de la production de superoxyde)⁵. Ceci est lié aux propriétés d'autooxydabilité de l'ubisemiquinone pour le premier système, et à celles de la forme réduite à un électron du cofacteur flavinique (au niveau du noyau isoalloxazine), pour le second système. La génération du superoxyde dans les deux systèmes, étant illustrée dans la figure suivante:

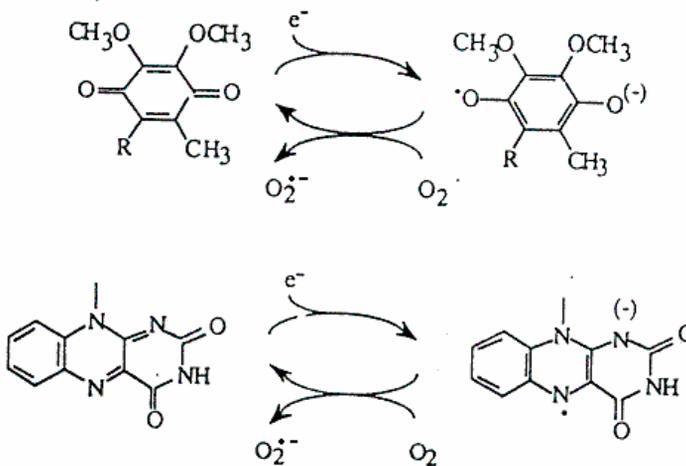


Figure 2. Recyclage rédox de cofacteurs quinoniques et flaviniques

La formation du superoxyde et du peroxyde d'hydrogène dans les parois cellulaires

La lignification des parois cellulaires nécessite la synthèse des précurseurs phénylpropanoïdes de la lignine et le peroxyde d'hydrogène est nécessaire pour leur polymérisation ⁶. L'anion superoxyde est formé comme produit intermédiaire dans la réaction qui conduit au peroxyde d'hydrogène. Les réactions qui fournissent l'oxygène activé utilisent des monophénols, Mn^{2+} , des peroxydases et le NADPH comme donneur d'électrons. Le NADPH provient de l'activité de la malate déshydrogénase, liée à la paroi cellulaire ⁷.

Dans les organismes vivants, les ERO générées par différents mécanismes peuvent être à l'origine de multiples dégâts. Pour minimiser les effets nocifs des ERO, les plantes possèdent des systèmes de défense antioxydante, enzymatiques et non enzymatiques. Malgré les capacités de protection antioxydante de la plante, il y a des cas particuliers, comme par exemple, ce du stress oxydative provoqué par des sources extérieurs, quand la production des ERO dépasse les capacités d'autoprotection de la plante. Dans ce cas, les structures interne et les processus métaboliques de la plante sont perturbés et on assiste aux phénomènes phytotoxiques.

REFERENCES

1. **Allen, R. D., (1995)**, *Dissection of Oxidative Stress Tolerance Using Transgenic Plants*, Plant Physiol., 107: 1049-1054
2. **Asada, K., Urano, M., Takahashi, M. (1973)**, *Subcellular location of superoxide dismutase in spinach leaves and preparation and properties of cristalline spinach superoxide dismutase*, Eur. J. Biochem., 36, 257-266
3. **Elstner, E. F. (1982)**, *Oxygen Activation and Oxygen Toxicity*, Ann. Rev. Plant Physiol., 33, 73-96
4. **Elstner, E., F. (1991)**, *Mechanisms of oxygen activation in different compartments of plant cells In: Active oxygen/oxidative stress and plant metabolism*. Pell E.J. et Steffen K.L. (eds) American Soc. Plant Physiol. Rockville, M.D., 13-25
5. **Fontecave, M., Pierre, J. L. (1991)**, *Activation et toxicité de l'oxygène. Principes des thérapeutiques antioxydantes*, Bull. Soc. Chim. Fr., 128, 505-520
6. **Gross G. G. (1980)** *The Biochemistry of Lignification*, Adv. Bot. Res. 8, 25-63
7. **Gross, G. G., Janse, C., Elstner, E. F. (1977)**, *Involvement of malate, monophenols, and the superoxyde radical in hydrogen peroxide formation by isolated cell walls from horseradish*, Planta, 136, 271-276
8. **Jackson, C., Dench, J., Moore, A. L., Halliwell, B., Foyer, C. H., Hall, D. O. (1978)**, *Subcellular localisation and identification of superoxide dismutase in the leaves of higher plants*, Eur. J. Biochem., 91, 339-344
9. **Lawlor, D. W. (1990)** *Photosynthesis: metabolism, control and physiology*, Longman Scientific & Technical, Essex, 102-103

10. **Salin, M., L. (1987)**, *Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast*, *Physiologia Plantarum* 72, 681-689
11. **Scandalios, J. G. (1997)** *Forum, Oxidative Stress and Defense Mechanisms in Plants*, 12. *Introduction*, *Free Rad. Biol. & Med.*, 23: 471-472
12. **White, R. E., Coon, M. J. (1980)**, *Oxygen activation by cytochrome P-450*, *Ann. Rev. Biochem.*, 49, 315-356
13. **Zelitch, I., (1972)**, *The photooxidation of glyoxylate by envelope-free spinach chloroplasts and its relation to photorespiration*, *Arch. Biochem. Biophys.*, 150, 698-707