

РОЛЬ ЛИПИДНЫХ РАФТОВ В ЗАЩИТНЫХ МЕХАНИЗМАХ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

И.С. Нестеркина¹, Н.В. Озолина¹, Е.В. Спиридонова¹, В.В. Гурина¹,
В.Н. Нурминский¹, А.В. Третьякова², В.Н. Нестеров³

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия, *nirinka24@mail.ru*

²Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

³Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Аннотация. В последнее время исследователями доказано участие липидных рафтов в ответе растительной клетки на биотическое и абиотическое стрессовое воздействие. Участие рафтов в защитных механизмах клетки обеспечивается как белковой, так и липидной составляющей. Доказано, что в рафтах обнаружены белки, которые задействованы в процессах: микробно-растительного взаимодействия, эндоцитоза, апоптоза и транспорта. Показано, что рафтообразующие липиды влияют на устойчивость растений к низким температурам и к засолению. В связи, с чем можно сделать вывод, что липидные рафты участвуют в различных защитных механизмах растительной клетки.

Ключевые слова: *липидные рафты, защитные механизмы, растительная клетка*

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-544-548

Известно, что неблагоприятные условия среды (экстремально низкие и высокие температуры, засоление почвы и пр.) вызывают изменения в растительном организме и затрагивают клеточные мембраны, нарушая их молекулярную организацию и функциональную деятельность, что может играть ключевую роль в устойчивости растений к воздействию стрессовых факторов.

В настоящее время достигнуто понимание того, что различные мембраны клетки имеют сходство в структурной организации и химическом составе. Понимание этого позволяет рассматривать растительный организм как систему единообразных структурных элементов. Нарушение любого из факторов молекулярной организации этой хрупкой системы мембран может оказаться неблагоприятным для организма [Болдырев, 2006]. Однако, что бы этого не произошло, мембраны способны задействовать защитные механизмы, к которым кроме прочих относится изменение структурной организации липидного бислоя мембраны.

Согласно современному представлению концепция строения клеточной мембраны отражает динамическую реструктуризацию с формированием молекулярных высокоуровневых кластеров, необходимых клетке для выживания.

Важной особенностью мембраны так же является возможность образования вокруг определённых белков специфических областей, обогащенных гликофинголипидами, стеринами и липидами с насыщенными жирными кислотами. Эти области липидного бислоя клеточной мембраны, участки плотноупакованных липидов, плавающих на поверхности жидких фосфолипидов, получили название липидный рафт (от англ. lipid raft - липидный плот) [Плескова и др., 2015]. Липидные рафты можно найти во всех типах клеток, что объясняет повышенный интерес к их исследованию. В последнее время исследователями доказано участие мембранных рафтов в ответе растительной клетки на биотическое и абиотическое стрессовое

воздействие [Валитова, 2010]. Одним из доказательств участия рафтов в этих процессах является выяснение их роли в механизмах микробно-растительного взаимодействия. Особое внимание в этих исследованиях уделяется взаимодействию растение-патоген, в котором основным звеном взаимодействия являются липидные рафты [Ott, 2017]. Ранее было показано, что липидные рафты участвуют во взаимодействии микробов и вирусов с клетками живых организмов, через рафт-ассоциированные белки. Установлено, что реморин – это специфичный рафт-ассоциированный белок, который локализован в мембране растений [Raffaele et al., 2009]. Ранее функции этого белка были неизвестны, однако сейчас доказана их роль во взаимодействии растений и микроорганизмов. Показано, что реморины, ингибируют движение вируса в листьях картофеля за счет взаимодействия с белком этого вируса TGBp1 [Perraki et al., 2014]. Так же было показано, что при заражении растений бактерией семейства Rhizobiaceae наблюдается накопление рафт-ассоциированного белка реморина (MtSYMREM1) [Lefebvre et al., 2010]. Возможно, это объясняется тем, что некоторые реморины, локализуясь в липидных рафтах, способны собирать сигнальные комплексы из цитоплазматических белков и белков плазмалеммы [Jarsch and Ott, 2011].

Так же было доказано, что через рафты в клетки-хозяева вторгается широкий спектр патогенов, включая вирусы, бактерии и прионы [Bagam et al., 2017]. Процесс вторжения происходит за счет «входных» рецепторов, через которые идет процесс заражения. Доказано, что большая часть таких рецепторов локализована в липидных рафтах [Ott, 2017].

Интересен тот факт, что иммобилизации патогенов предшествуют появление подвижных цитозольных везикул - эндосом, через 6-24 часа после инокуляции [Haney et al., 2011]. Сайты взаимодействия патогена с клеткой хозяина обрастают пузырьками, которые образуются при помощи рецепторно-опосредованного эндоцитоза. Затем эндосомы с патогеном доставляются к лизосомам где и происходит их деградация [Parton, Richards, 2003]. Кроме этого известно, что эндоцитоз имеет большое значение как в нормальных условиях жизнедеятельности растения так и при стрессовом воздействии. Это объясняется тем, что кроме растительно-микробного взаимодействия эндоцитоз принимает участие в таких важных клеточных процессах как передача сигнала и поглощение питательных веществ. Недавние свидетельства доказывают, что липидные рафты задействованы в процессах эндоцитоза [Fan et al., 2015]. Например, показано участие рафт-ассоциированного белка флотиллин 1 (Flot1) в клатрин-независимом эндоцитозе в растениях *Arabidopsis thaliana* [Li, et al. 2012]. Так же на растениях было показано, что транспортные белки плазмалеммы, такие как KAT1 (K⁺) и SUT1 (сахароза) могут образовывать кластеры мембранных микродоменов. Кластеризация липидных рафтов, необходима для образования активных олигомеров, которые иницируют клеточные ответы на внеклеточные стимулы. Кроме этого, кластеризация мембранных микродоменов регулирует активность белков. Эти данные показывают, что механизм кластеризации может быть задействован в регуляции процессов эндоцитоза [Fan et al., 2015].

В настоящее время показано участие липидных рафтов и в программируемой клеточной смерти (ПКС). Большое внимание ученых к ПКС объясняется тем, что она, происходит в растениях во время таких процессов как гаметогенез, развитие эндосперма, старение. Более того, ПКС может быть индуцирована, в ответ на абиотические стрессы и патогенную атаку [Потапнев, 2014]. Участие липидных рафтов в апоптозе объясняется тем, что они включают в себя белки, которые задействованы в сигнальной (Fas/CD95 рецепторы) и деградиационной (RING1 E3 убиквитинлигаза) фазе апоптоза [Lin et al., 2008].

Современные исследования показывают, что функциональные белки невозможно рассматривать в изоляции, без учета их локализации в клетке и особенностей молекулярного окружения. Так например, исследователями отмечалось, что при низкотемпературном закаливании растений арабидопсиса наблюдается увеличение доли РІР аквапоринов и АТРаз Р типа, которые были обнаружены в составе липидных рафтов [Белугин и др., 2010]. Наличие аквапоринов в липидных рафтах свидетельствует о том, что они участвуют в прохождении воды через мембрану. Водная проницаемость мембран, как известно, важна для роста и развития растения в нормальных и в стрессовых условиях.

В последние годы появляется все больше доказательств локализации определенного пула Na,K-АТФазы и Н-АТФазы в рафтах [Нестеркина и др., 2016]. В этих специализированных липидных микродоменах мембраны, Na,K-АТФаза и Н-АТФаза за счет взаимодействия с молекулярным окружением образует регуляторные мультимолекулярные комплексы и реализует, кроме основных-транспортных, новые функции, в частности сигнальную. Доказано, что липидные рафты регулируют функции белков при помощи своего липидного состава. Было установлено, что снижение уровня холестерина в плазматической мембране стимулирует эндоцитоз и деградацию $\alpha 1$ -изоформы Na,K-АТФазы через Src- и убиквитин-зависимые пути регуляции. Однако, нарушение экспрессии $\alpha 1$ -изоформы Na,K-АТФазы влияет на формирование кавеол (вид рафтов), синтез холестерина и его транспорт. Приведенные выше данные позволяют говорить о системе взаимной реципрокной регуляции между $\alpha 1$ -изоформой Na,K-АТФазы и холестерином, осуществляемой при участии кавеолина-1 [Кривой, 2014].

В ответных механизмах клетки на стресс участвует не только белки входящие в состав рафтов, но и липиды, являющиеся его основой. Последние исследования показали, что холодовая акклиматизация ведет к изменению липидного профиля рафтовых структур. В основном уменьшается доля фосфолипидов и увеличивается доля содержания сфинголипидов и стерина. В совокупности эти результаты показывают, что холодовая акклиматизация индуцирует изменения состава липидов в рафтах, что приводит к изменениям термодинамических свойств и физиологических функций микродоменов, что, следовательно, влияет на устойчивость растений к низким температурам [Takahashi et al., 2016].

Выявлено также различие в составе рафтоспецифичных липидов у галофитов, различающихся по стратегии соленакопления, что дает основание предполагать, что функциональная роль данных структур связана с характером солеустойчивости и подтверждает участие рафтов в адаптации растений к абиотическим факторам окружающей среды [Нестеров и др., 2017].

Таким образом, показана важная роль липидных рафтов в защитных механизмах клетки при разных видах стрессового воздействия.

Литература

Болдырев А.А., Кяйвяряйнен Е.И., Илюха В.А. Биомембранология: Учебное пособие. – Петрозаводск: Изд-во Кар НЦ РАН, 2006. – 226 с.

Белугин Б. В., Жесткова И. М., Трофимова М. С. Сродство РІРаквапоринов к стерин обогащенным доменам плазмалеммы клеток этиолированных проростков гороха // Биологические мембраны. – 2010. – Т. 27, № 5. – С. 394–403.

Валитова Ю.Н., Котлова Е.Р., Новиков А.В., Шаварда А.Л., Артеменко К.А., Зубарев Р.А., Минибаева Ф.В. Связывание стерина влияет на функционирование мембран и состав сфинголипидов в корнях пшеницы // Биохимия. – 2010. – Т. 75, № 5. – С. 644 – 653.

Кривой И.И. Функциональные взаимодействия Na,K-АТФазы с молекулярным окружением // Биофизика. – 2014. – Т. 59, №. 5. – С. 871–882.

Нестёркина И.С., Озолина Н.В., Бадурев Б.К., Фёдорова Г.А., Нурминский В.Н., Спиридонова Е.В., Салеев Р.К. Рафты вакуолярной мембраны столовой свёклы содержат V-H⁺-АТФазу // Биологические мембраны. – 2016. – Т. 33, № 6. – С. 450–453.

Нестеров В.Н., Нестёркина И.С., Розенцвет О.А., Озолина Н.В., Салеев Р.К. Обнаружения липид-белковых микродоменов (рафтов) и изучение их функциональной роли в хлоропластных мембранах галофитов // Доклады академии наук. – 2017. – Т. 476, № 3. – С. 350–352.

Плескова С.Н., Крылов В.Н., Дерюгина А.В. Функциональные особенности планарных рафтов и кавеол в клеточной физиологии // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 6. – С. 590–598.

Потапнев М.П. Аутофагия, апоптоз, некроз клеток и иммунное распознавание своего и чужого // Иммунология. – 2014. – Т. 35, № 2. – С. 95–102.

Bagam P., Singh D.P., Inda M.E., Batra S. Unraveling the role of membrane microdomains during microbial infection // Cell Biol Toxicol. – 2017 – V. 33. – P. 429–455.

Fan L., Li R., Pan J., Ding Z., Lin J. Endocytosis and its regulation in plants // Trends in Plant Science. – 2015. – V. 20, № 6. – P. 388–397.

Haney C.H., Riely B.K., Tricoli D.M., Cook D.R., Ehrhardt D.W., Long S.R. Symbiotic rhizobia bacteria trigger a change in localization and dynamics of the Medicago truncatula receptor kinase LYK3 // Plant Cell. – 2011. – V. 23. – P. 2774–2787.

Jarsch I.K., Ott T. Perspectives on remorin proteins, membrane rafts, and their role during plant–microbe interactions // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2011. – V. 24, №. 1. – P. 7–12.

Lefebvre B., Timmersa T., Mbenguea M., Moreaua S., Hervéa C., Tóthb K., Silvestreb J.B., Klausa D., Deslandesa L., Godiarda L., Murrayc J.D., Udvardic M.K., Raffaeled S., Mongrand S., Cullimorea J., Gamasa P., Niebela A., Ott T. A remorin protein interacts with symbiotic receptors and regulates bacterial infection // PNAS. – 2010. – V. 107, № 5. – P. 2343–2348.

Li R., Liu P., Wan Y., Chen T., Wang Q., Mettbaach U., Baluska F., Samaj J., Fang X., Lucas W.J., Lin J. A membrane microdomain-associated protein, Arabidopsis Flot1, is involved in a clathrin-independent endocytic pathway and is required for seedling development // Plant Cell. – 2012. – V. 24. – P. 2105–2122.

Lin S.S., Martin R., Mongrand S., Vandenabeele S., Chen K.C., Jang I.C., Chua N.H. RING1 E3 ligase localizes to plasma membrane lipid rafts to trigger FB1-induced programmed cell death in Arabidopsis // The Plant Journal. – 2008. – V. 56. – P. 550–561.

Ott T. Membrane nanodomains and microdomains in plant–microbe interactions // Current Opinion in Plant Biology. – 2017. – V. 40. – P. 82–88.

Perraki A., Binaghi M., Mecchia M.A., Gronnier J., German-Retana S., Mongrand S., Bayer E., Zelada A.M., Germain V. StRemorin1.3 hampers Potato virus X TGBp1 ability to increase plasmodesmata permeability, but does not interfere with its silencing suppressor activity // FEBS Letters. – 2014. – V. 588. – P. 1699–1705.

Parton R.G., Richards A.A. Lipid rafts and caveolae as portals for endocytosis: new insights and common mechanisms // Traffic. – 2003. – V. 4. – P. 724–738

Raffaele W.S., Bayer E., Lafarge D., Cluzet S., Retana S.G., Boubekur T., Leborgne-Castel N., Carde J., Lherminier J., Noirot E., Satiat-Jeunemaître B., Laroche-Traineau J., Moreau P., Ott T., Maule A.J., Reymond P., Simon-Plas F., Farmer E.E., Bessoule J., Mongrand S. Remorin, a Solanaceae protein resident in membrane rafts and plasmodesmata, impairs potato virus x movement // The Plant Cell. – 2009. – V. 21. – P. 1541–1555.

Takahashi D., Imai H., Kawamura Y., Uemura M. Lipid profiles of detergent resistant fractions of the plasma membrane in oat and rye in association with cold acclimation and freezing tolerance // *Cryobiology*. – 2016. – V.72. – P. 123 – 134.

ROLE OF LIPID RAFTS IN THE PROTECTIVE MECHANISMS OF THE PLANT CELL

I.S. Nesterkina¹, N.V. Ozolina¹, E.V. Spiridonova¹, V.V. Gurina¹, V.N. Nurminsky¹,
A.V. Tretiyakova², V.N. Nesterov³

¹Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia,
nirinka24@mail.ru

²Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

³Institute of Ecology of the Volga Basin RAS, Togliatti, Russia

Abstract. Recently, researchers have demonstrated the involvement of lipid rafts in the response of a plant cell to the influence of biotic and abiotic environmental factors. The participation of rafts in the protective mechanisms of the cell is provided both by the protein and lipid components. Proved that in the rafts found proteins that are involved in the processes: microbial-plant interaction, endocytosis, apoptosis and transport. It is shown that the raft-forming lipids affect the resistance of plants to low temperatures and to salinity. It can be concluded that the lipid rafts participate in various defense mechanisms of the plant cell.

Keywords: *lipid rafts, protective mechanisms, plant cell*