

## ГЛИКОГЛИЦЕРОЛИПИДЫ ТОНОПЛАСТА ПОД ВЛИЯНИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВ

В.В. Гурина, Н.В. Озолина, И.С. Нестёркина, Е.В. Спиридонова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия, [nichka.g@bk.ru](mailto:nichka.g@bk.ru)

**Аннотация.** Проведено изучение содержания гликоглицеролипидов вакуолярных мембран корнеплодов столовой свеклы. При гиперосмотическом стрессе существенно уменьшалось соотношение ДГДГ/МГДГ и также снижалось количество МГДГ, что может являться защитной реакцией при данном виде стресса.

**Ключевые слова:** липиды, гликоглицеролипиды, абиотические стрессы, вакуолярные мембраны

**DOI:** 10.31255/978-5-94797-319-8-249-251

В природных условиях среды растения подвергаются абиотическим, биотическим и антропогенным стрессовым воздействиям. Известно, что биологические мембраны первыми реагируют на стрессовые факторы. Роль мембран очень разнообразна и зависит от качественного и количественного состава молекулярных структур, которые лежат в их основе. Большой интерес представляет вакуолярная мембрана, которая участвует в переносе ряда соединений, восприятию внутриклеточных сигналов и др. Мембраны состоят из липидов, белков, углеводов. Относительное содержание липидов и белков зависит от типа мембран. Липиды в мембранах выполняют не только структурную функцию, но также принимают участие в различных процессах, протекающих в клетках. Основная часть липидов не является высокомолекулярными соединениями и обычно они связаны с другими биополимерами. В тонопласте содержится до 80% липидов от общего веса и липидный состав не является случайным. Основную часть липидов тонопласта занимают фосфолипиды, гликоглицеролипиды (ГЛ) и в меньшей степени нейтральные липиды. Липиды неодинаковых типов обладают различными биофизическими и биохимическими характеристиками, и поэтому в гидратированных средах ведут себя по-разному. Моногалактозилдиацилглицерины (МГДГ), имея небольшую полярную группу, могут переходить в гексагональную фазу, тем самым, нарушая липидный бислои, а также инициировать образование дополнительных гидрофильных водных каналов в биологической мембране, позволяющих пассивную диффузию воды через мембраны [Hirayama and Mihara, 1987]. Дигалактозилдиацилглицерины (ДГДГ) образуют стабильные ламеллярные (двуслойные) структуры. ГЛ очень обогащены полиненасыщенными жирными кислотами, в частности гексадекатриеновой кислотой (16: 3) и  $\alpha$ -линоленовой кислотой (18: 3). Биосинтез МГДГ в растениях происходит путем переноса галактозы на диацилглицерин с помощью МГДГ-синтаз и ДГДГ путем галактозилирования МГДГ с УДФ-галактозой (UDP-Gal) в качестве донора сахара с помощью ДГДГ-синтаз. ГЛ наиболее распространены в пластидах, но и в других мембранах они играют важную роль. Снижение синтеза ГЛ влияет на ультраструктуру хлоропластов, на содержание хлорофилла и эффективность фотосинтеза [Jarvis et al., 2000]. Во время роста, ограниченного фосфатом, растения перестраивают свои мембраны, частично заменяя фосфолипиды ГЛ, чтобы сохранить фосфат для других метаболических процессов [Tawarayama et al., 2018]. Также исследователи предполагают участие ГЛ в ответе на различные абиотические стрессы. Например, экспрессия МГДГ-синтаз повышается при высоком засолении, затоплении и засухе в *Oryza sativa* L. и *Arabidopsis thaliana* [Qi et al., 2004; Klecker et al., 2014]. Увеличение количества

фермента MGD1 обеспечивает синтез ГЛ для восстановления мембран или в качестве предшественников оксипипина [Kobayashi et al., 2009; Böttcher and Weiler, 2007]. Другая реакция на стресс – это ацилирование углерода С6 галактозы МГДГ и ДГДГ у разных видов растений [Vu et al., 2014].

Цель работы – изучение динамики содержания гликоглицеролипидов вакуолярной мембраны вакуолярной мембраны столовой свеклы в условиях гипо-, гиперосмотического и окислительного стрессов. Объектом исследования были вакуолярные мембраны корнеплодов столовой свёклы (*Beta vulgaris* L.), выделенные по методу [Саляев и др., 1981]. Для создания гиперосмотического стресса корнеплоды подвергали подсушиванию в течение 3-х суток, гипоосмотического – в течение суток выдерживали в дистиллированной воде, окислительного стресса – кусочки ткани корнеплода инкубировали в растворе перекиси водорода. Для оценки влияния осмотического и окислительного стресса были использованы разные контроли, для осмотических стрессов корнеплоды, не подвергнутые стрессам, а для окислительного – кусочки ткани корнеплода, инкубированные в дистиллированной воде. Экстракцию липидов проводили по методу [Bligh and Dyer, 1959]. Для разделения липидов использовали одномерную систему: ацетон – бензол – вода (91:30:8). Обнаружение и идентификацию ГЛ в растительном материале проводили с помощью стандартов. Количество ГЛ определяли по методу Дюбуа [Dubois et al., 1956], в модификации Роугхана и Батта [Roughan and Batt, 1986].

Анализ полученных данных показал, что при воздействии осмотических стрессов содержание МГДГ уменьшалось, при окислительном стрессе наоборот увеличивалось по сравнению с контролем. При изучении гиперосмотического стресса на других объектах было также показано снижение содержания МГДГ, что вероятно объясняется устойчивостью этих растений к данному виду стресса, так как увеличение содержания МГДГ приводит к дестабилизации бислоя мембран, вызывая переход в гексагональную фазу липидов. Количество ДГДГ в условиях гиперосмотического стресса также достоверно снижалось, при гипоосмотическом существенных изменений выявлено не было. При окислительном стрессе содержание ДГДГ увеличивалось, что возможно связано со стабилизирующими свойствами этого ГЛ в мембране. Такие же данные были получены и при изучении влияния температурных стрессов [Chen et al., 2006] и засухи [Quartacci et al., 1995] на других мембранах.

Суммарное количество МГДГ и ДГДГ при гиперосмотическом стрессе достоверно снижалось, а при окислительном увеличивалось. Соотношение ДГДГ/МГДГ применяют для оценки стрессового воздействия и адаптационных возможностей мембраны. ДГДГ/МГДГ в условиях гипоосмотического и окислительного стрессов увеличивалось. Увеличение отношения ДГДГ/МГДГ характеризует увеличение стабильности бислоя, мембранную целостность и обеспечивает нормальное функционирование мембранных белков. При гиперосмотическом стрессе это соотношение уменьшалось, и это возможно является защитной реакцией, так как количество МГДГ тоже снижалось.

Гликоглицеролипиды в вакуолярных мембранах выполняют не менее важную функцию, чем в других клеточных мембранах, поэтому полученные результаты вносят вклад в исследование динамики липидов при воздействии абиотических стрессов.

#### Литература

Саляев Р.К., Кузеванов В.Я., Хаптагаев С.Б., Копытчук В.Н. Выделение и очистка вакуолей и вакуолярных мембран из клеток растений // Физиология растений. – 1981. – Т. 28. – С. 1295–1305.

Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of total lipid extraction and purification // *Can. J. Biochem. Physiol.* – 1959. – № 37. – P. 911–917.

Chen J., Burke J.J., Xin Z., Xu C., Velten J. Characterization of the Arabidopsis thermosensitive mutant *atts02* reveals an important role for galactolipids in thermotolerance // *Plant Cell Environ.* – 2006. – V. 29, № 7. – P. 1437–1448.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebers P.A., Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances // *Analyt. Chem.* – 1956. – V. 28, № 3. – P. 350–356.

Roughan P.G., Batt R.D. Quantitative analysis of sulfolipid (sulfoquinovosyl diglyceride) and galactolipids (monogalactosyl and digalactosyl diglycerides) in plant tissues // *Analytical biochemistry.* – 1986. – № 22. – P. 74–88.

Quartacci M.F., Pinzino C., Sgherri C.L., Navari-Izzo. F. Lipid composition and protein dynamics in thylakoids of two wheat cultivars differently sensitive to drought // *Plant Physiol.* – 1995. – № 108. – P. 191–197.

Hirayama O., Mihara M. Characterization of membrane lipids of higher plants different in salt-tolerance // *Agric. Biol. Chem.* – 1987. – V. 51, № 12. – P. 3215–3221.

Tawarayama K., Honda S., Cheng W., Chuba M., Okazaki Y., Saito K., Oikawa A., Maruyama H., Wasaki J., Wagatsuma T. Ancient rice cultivar extensively replaces phospholipids with non-phosphorus glycolipid under phosphorus deficiency // *Physiol Plant.* – 2018.

Vu H.S., Roth M.R., Tamura P., Samarakoon T., Shiva S., Honey S., Lowe K., Schmelz E.A., Williams T.D., Welti R. Head-group acylation of monogalactosyldiacylglycerol is a common stress response, and the acyl-galactose acyl composition varies with the plant species and applied stress // *Physiol Plant.* – 2014. – № 150. – P. 517–528.

Böttcher C., Weiler E. cyclo-Oxylipin-galactolipids in plants: occurrence and dynamics // *Planta.* – 2007. – № 226. – P. 629–637.

Qi Y., Yamauchi Y., Ling J., Kawano N., Li D., Tanaka K. Cloning of a putative monogalactosyldiacylglycerol synthase gene from rice (*Oryza sativa* L.) plants and its expression in response to submergence and other stresses // *Planta.* – 2004. – № 219. – P. 450–458.

Klecker M., Gasch P., Peisker H., Dörmann P., Schlicke H., Grimm B., Mustroph A. A shoot-specific hypoxic response of Arabidopsis sheds light on the role of the phosphate responsive transcription factor PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1 // *Plant Physiol.* – 2014. – № 165. – P. 774–790.

Jarvis P., Dörmann P., Peto C.A., Lutes J., Benning C., Chory J. Galactolipid deficiency and abnormal chloroplast development in the Arabidopsis MGD synthase 1 mutant // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – № 97. – P. 8175–8179.

Chen J., Burke J.J., Xin Z., Xu C., Velten J. Characterization of the Arabidopsis thermosensitive mutant *atts02* reveals an important role for galactolipids in thermotolerance // *Plant Cell Environ.* – 2006. – V. 29, № 7. – P. 1437–1448.

Quartacci M.F., Pinzino C., Sgherri C.L., Navari-Izzo. F. Lipid composition and protein dynamics in thylakoids of two wheat cultivars differently sensitive to drought // *Plant Physiol.* – 1995. – № 108. – P. 191–197.

## GLYCOGLYCEROLIPIDS OF TONOPLAST UNDER INFLUENCE OF ABIOTIC STRESSES

V.V. Gurina, N.V. Ozolina, I.S. Nesterkina, E.V. Spiridonova

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia, [nichka.g@bk.ru](mailto:nichka.g@bk.ru)

**Abstract.** The content of glyco-glycerolipids of vacuolar membranes of beet root (*Beta vulgaris* L.) was studied. With hyperosmotic stress, the DGDG/MGDG ratio was significantly decreased and the amount of MGDG also decreased, which may be a protective reaction for this type of stress.

**Keywords:** lipids, glyco-glycerolipids, abiotic stresses, vacuolar membranes