

**ФУНКЦИИ МИКРОДОМЕНОВ ВАКУОЛЯРНОЙ МЕМБРАНЫ**

*И.С. Нестёркина<sup>1</sup>, Н.В. Озолина<sup>1</sup>, Е.В. Спиридонова<sup>1</sup>,  
В.В. Гурина<sup>1</sup>, В.Н. Нурминский<sup>1</sup>, А.В. Третьякова<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>ФГБУН Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,  
Иркутск, e-mail: nirinka24@mail.ru

<sup>2</sup>ФГБОУ ВПО Иркутский государственный университет, Иркутск

По современным представлениям, биологические мембраны содержат в своём составе различные липид-белковые микродомены, которые отличаются по биохимическим характеристикам и выполняемым функциям. В 2006 г. на симпозиуме по липидным рафтам и клеточным функциям (Keystone Symposium of Lipid Rafts and Cell Function) мембранные микродомены были определены как упорядоченные, наноразмерные (10–200 нм), гетерогенные, высоко динамичные домены, которые могут принимать участие в регуляции клеточных процессов (Pike, 2006).

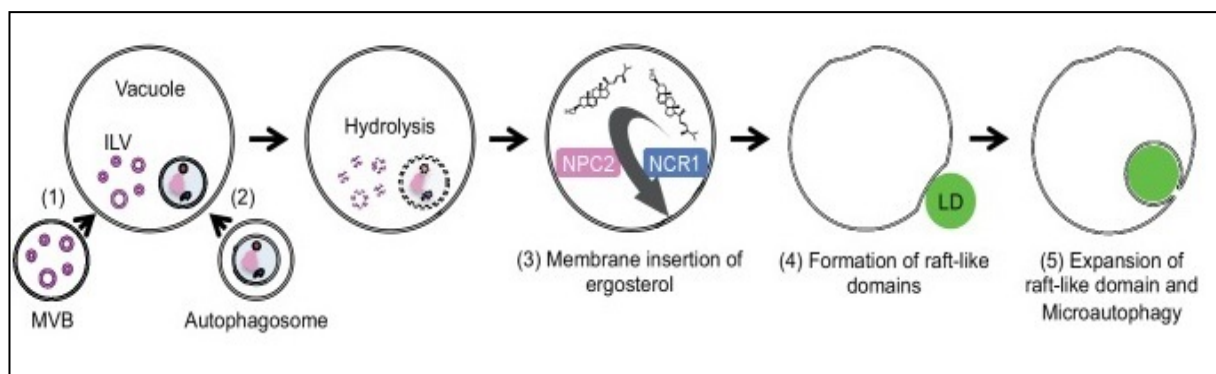
Липидные рафты содержат в большом количестве гликофинголипиды, ганглиозиды, стерины и липиды с насыщенными жирными кислотами, что обеспечивает более существенную, чем в мембране, упорядоченность липидного бислоя и даёт возможность их выделения из мембран неионными детергентами при низкой температуре (Плескова и др., 2015). Повышенная концентрация сфинголипидов, в частности ганглиозида GM1, и холестерина является характерным признаком этих структур. Мембранные микродомены участвуют в таких клеточных процессах, как эндоцитоз, сортировка и доставка белков, через эти структуры осуществляется проникновение вирусов внутрь клетки и взаимодействие с внеклеточным матриксом. Микродомены участвуют в импорте и экспорте различных молекул, обеспечивают процессы передачи клеточных сигналов (сигнальную трансдукцию) внутри и вне клетки (Asano et al., 2009; Mongrand et al., 2010).

На данный момент рафты в растениях выявлены в плазматической мембране, в мембранах эндоплазматического ретикулума, аппарата Гольджи, в мембранах митохондрий и в мембранах хлоропластов (Mongrand et al., 2010; Нестеров и др., 2017). В вакуолярной мембране присутствие этих микродоменов впервые было показано в наших исследованиях (Ozolina et al., 2013). Несколько позже эти данные были подтверждены японскими коллегами (Yoshida et al., 2013). Кроме рафтов вакуолярной мембраны растений, активно исследуются рафты вакуолярной мембраны дрожжей (Tsuji et al., 2017).

Известно, что вакуоль в клетках растений выполняет ряд важных функций: накопление питательных веществ, деградация конечных продуктов метаболизма, детоксикация вредных для клетки веществ и др. Вакуоли клеток растений функционируют аналогично лизосомам в клетках животных, они участвуют в запрограммированной гибели клеток. По последним данным рафты вакуолярной мембраны могут принимать участие в выполнении почти всех перечисленных функций.

Доказано, что в микродоменах тонопласта содержатся белки обеспечивающие транспорт метаболитов через вакуолярную мембрану, такие как V-АТФаза, ионные транспортеры, переносчики сахаров, Са-АТФаза, аквапорины. В связи, с чем сделан вывод, что рафты вовлечены в главную функцию тонопласта – регулирование процессов мембранного транспорта. Интересно, что некоторые белки семейства SNF7, которые являются частью эндосомального сортировочного комплекса, локализованы в липидных рафтах. В настоящее время считается, что комплекс ESCRT участвует в сортировке трансмембранных белков в вакуоле. Кроме того, в рафтах вакуолярной мембраны найдены белки DRP1A, 1C, 2A и 2B, на основании чего предполагается, что рафты тонопласта могут участвовать в аутофагии (Yoshida et al., 2013; Нестеркина и

др., 2016). Участие вакуолярных рафтов в аутофагии было подтверждено при исследовании роли белка NPC (белок транспортирующий холестерин) в микроаутофагии в клетках дрожжей (Tsuji et al., 2017). Авторами данной работы был сделан вывод, что расширенные с помощью микроаутофагического механизма рафтовые домены поглощают липидные капли (см. рис. 1).



**Рис. 1.** Цитировано по: Tsuji et. al., 2017. Предполагаемый механизм микроаутофагии, способствующий образованию рафтов, происходящий в вакуолях дрожжей.

(1) Активированный MVB (мульти-везикулярные тела) путь доставляет обогащенные стеролом ILV (интралюминальные везикулы) к вакуоле; (2) аутофагосомы сливаются с вакуолярной мембраной для доставки сфинголипидов; (3) белки NPC транспортируют стерол от разрушенной ILV до вакуолярной мембраны; (4) формируется рафтовый домен; (5) рафтовый домен расширяется, чтобы поглотить вещества, способствующие микроаутофагии.

Таким образом, можно сделать вывод, что успешное выполнение вакуолью её функций во многом зависит от присутствия на вакуолярной мембране рафтовых структур.

#### Литература

Нестёркина И.С., Озолина Н.В., Бадуев Б.К., Федорова Г.А., Нурминский В.Н., Спиридонова (Колесникова) Е.В., Саляев Р.К. Рафтывакуолярной мембраны столовой свеклы содержат V-H<sup>+</sup>-АТФ-азу // Биологические мембраны. – 2016. – Т. 33, № 6. – С. 450–453.

Нестеров В.Н., Нестёркина И. С., Розенцвиг О.А., Озолина Н.В., Саляев 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.

Asano A., Selvaraj V., Buttke D., Nelson J., Green K., Evans J., Travis A. Biochemical characterization of membrane fractions in murina sperm: identification of three distinct sub-types of membrane rafts // J. Cell. Physiol. – 2009. – V. 218 (3). – P. 537–548.

Mongrand S., Stanislas T., Bayer E., Lherminier J., Simon-Plas F. Membrane rafts in plant cell. // Trends Plant Sci. – 2010. – V. 15 (12). – P. 656–663.

Ozolina N.V., Nesterkina I.S., Kolesnikova E.V., Salyaev R.K., Nurminsky V.N., Rakevich A.L., Martynovich E.F., Chernyshov M.Yu. Tonoplast of Beta vulgaris L. contains detergent-resistant membrane microdomains. // Planta. – 2013. – V. 237 (3). – P. 859–871.

Pike L. Rafts defined: a report on the Keystone Symposium on Lipid Rafts and Cell Function // J. Lipid Res. – 2006. – V. 47. – P. 1597–1598.

Tsuji T., Fujimoto M., Tatematsu T., Cheng J., Orii M., Takatori S., Fujimoto T. Niemann-Pick type C proteins promote microautophagy by expanding raft-like membrane domains in the yeast vacuole, eLife 2017;6:e25960 DOI: <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.25960>.

Yoshida K., Ohnishi M., Fukao Y., Okazaki Y., Fujiwara M., Song C., Nakanishi Y., Saito K., Shimmen T., Suzuki T., Yayashi F., Fukaki H., Maeshima M., Mimura T. Studies on vacuolar membrane microdomains isolated from Arabidopsis suspension-cultured cells: local distribution of vacuolar membrane proteins // Plant Cell Physiol. – 2013. – V. 54 (10). – P. 1571–1584.