



УДК 581.1

Митохондриальная сигнальная система в клетках растений при температурных стрессах

В. К. Войников

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск
E-mail: vvk@sifibr.irk.ru

Аннотация. При температурных стрессах в клетках растений функционирует митохондриальный сигналинг, который включает в себя взаимодействие информационной и энергетической систем клетки. Показано, что флуктуации температуры вызывают изменения в энергетической активности митохондрий растений. Эти изменения связаны с перестройкой в составе липидов митохондриальных мембран, что вероятно, является сигналом о начале действия температурного стресса. Происходит изменение редокс-состояния митохондриальных мембран и формируется сигнал о стрессе. После трансдукции сигнала в ядро изменяется экспрессия стрессовых генов и происходит синтез стрессовых белков, которые попадают в различные компартменты клетки, изменяя ее метаболизм и устойчивость к стрессу.

Ключевые слова: температурный стресс, митохондрии, стрессовые белки.

Одной из центральных проблем современной фитобиологии является исследование механизмов генетической детерминации устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды, среди которых особая роль отводится температуре. Действительно, изменение внешних условий, в том числе действие стрессовых температурных факторов, вызывает значительные изменения в метаболизме растительных клеток. При этом реализуется программа избирательной экспрессии генов и осуществляются механизмы генетической детерминации устойчивости растений к стрессам. Осуществляется такая программа в системе целостной клетки и включает в себя множество этапов: рецепцию сигнала о действии стрессового фактора, трансдукцию сигнала в клетку и в геном, изменение экспрессии ряда генов, синтез белков (стрессовых белков) со специфическими функциями, функционирование этих белков, изменение метаболизма клетки. Протекают эти этапы согласованно, т. е. существует внутриклеточная интеграция, направленная на формирование устойчивости клетки к стрессу. Все указанные этапы вызывают значительный интерес, но в данной работе речь пойдет только о взаимодействии информационной и энергетической систем клетки при стрессах: об экспрессии стрессовых белков, о их функциях, о ядерно-митохондриальных взаимоотношениях при редокс-регуляции экспрессии генов во время низкотемпературного стресса.

Материал и методы

В работе использованы проростки и взрослые растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и ржи (*Secale cereale* L.), кукуруза (*Zea mays* L.), дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*), суспензионная и каллусная культура клеток арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*). Температурную обработку использованного в работе материала проводили как описано ранее [6; 7; 10; 11; 12]. Вся температурная обработка растительного материала была проведена в условиях контролируемого климата в климатических камерах фитотрона. Использовали ранее описанные методики для: выделения митохондрий [1], для анализа свободных жирных кислот [12], для выделения и изучения состава стрессовых белков [8; 9].

Результаты и обсуждение

Ранее было показано, что при флуктуациях температуры происходят сильные изменения в энергетической активности митохондрий и эти изменения генетически детерминированы [2]. Колебания температуры приводят к изменениям в составе липидов митохондриальных мембран и в количестве и степени насыщенности свободных жирных кислот [12]. Вероятно, эти события можно рассматривать как сигнал о действии стресса. Увеличение количества свободных жирных кислот приводит к изменению редокс-состояния внутренней митохондриаль-

ной мембраны. Был определен механизм разобщающего действия свободных жирных кислот [5] и определена роль разобщающего белка РUMP и АДФ/АТФ антипортера в этом процессе. Показана координация работы комплексов дыхательной цепи и систем, разобщающих окислительное фосфорилирование [9].

При гипотермии начинают работать классические разобщающие белки, свободные жирные кислоты и неспецифическая пора. Все это приводит к снижению сопряженности окислительного фосфорилирования, к уменьшению уровня свободных форм кислорода и к локальному термогенезу в клетках [5]. Показано, что термогенез, как механизм защиты от низкотемпературного стресса, широко распространен в растительном царстве и является одним из способов защиты растений, неадаптированных к низкой температуре, от повреждения.

При флуктуациях температуры одновременно с изменениями в митохондриальной активности происходит синтез стрессовых белков. Например, при охлаждении растений синтезируются многие стрессовые белки (рис. 1).

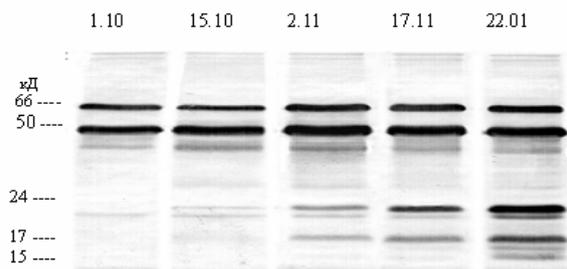


Рис. 1. Стрессовые белки узлов кушения озимой пшеницы. Сверху указаны даты отбора проб сезона 2001–2002 гг.

Показана дифференциальная экспрессия стрессовых генов. Установлено, что экспрессия этих генов зависит от типа стресса. В то же время имеются гены, которые экспрессируются при любых стрессах [3].

Оказалось, что митохондрии принимают участие в регуляции активности ряда стрессовых генов. Например, установлена зависимость экспрессии генов стрессовых белков от редокс-состояния дыхательной цепи митохондрий дрожжей. Показано, что при тепловом шоке происходит гиперполяризация внутренней митохондриальной мембраны, индукция экспрессии генов белков теплового шока и повышение устойчивости клеток к гипертермии.

Устранение гиперполяризации мембраны с помощью разобщителей окислительного фос-

форилирования или протонифоров приводит к прекращению экспрессии гена HSP 104 и к потере клетками устойчивости к действию температуры [10]. Следовательно, редокс-состояние внутренней митохондриальной мембраны регулирует экспрессию генов белков теплового шока и определяет уровень термотолерантности клеток (рис. 2).

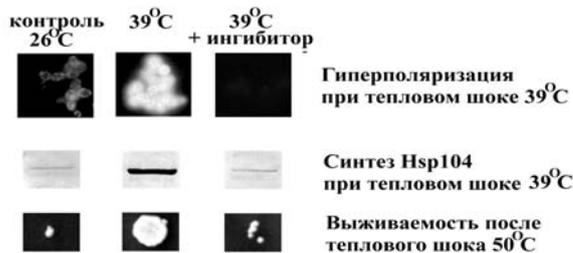


Рис. 2. Редокс-регуляция экспрессии генов теплового шока

С использованием суспензионных клеток и культур тканей трансгенных линий арабидопсиса со смысловой и бессмысловой последовательностью гена стрессового белка HSP 101 (растительный аналог белка HSP 104) показана зависимость термоустойчивости растительных клеток от синтеза этого белка [11]. Таким образом, при флуктуациях температуры в клетках растений функционирует связанная с митохондриями сигнальная система (рис. 3). Эта система воспринимает начало действия температурного стресса, передает сигнал о нем в геном и изменяет экспрессию соответствующих генов, контролирующих синтез стрессовых белков.

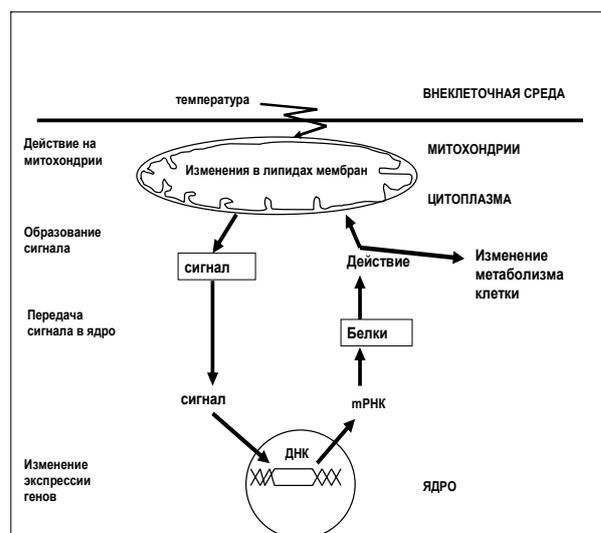


Рис. 3. Митохондриальная сигнальная система

Литература

1. Войников В. К. К вопросу о выделении интактных растительных митохондрий / В. К. Войников // Изв. Сиб. отд. АН СССР, Сер. биол. наук. – 1980. – № 10. – С. 121–125.
2. Войников В. К. Температурный стресс и митохондрии растений / В. К. Войников. – Новосибирск : Наука, 1987. – 142 с.
3. Войников В. К. Стрессовые белки растений / В. К. Войников, Г. Б. Боровский, А. В. Колесниченко и др. – Иркутск : Арт-пресс, 2004. – 129 с.
4. Колесниченко А. В. Белки низкотемпературного стресса растений / А. В. Колесниченко, В. К. Войников. – Иркутск : Арт-пресс, 2003. – 196 с.
5. Колесниченко А. В. Стрессовый белок БХШ 310: характеристика и функции в растительной клетке / А. В. Колесниченко, В. К. Войников, О. И. Грабельных и др. – Иркутск : Изд-во ин-та географии СО РАН, 2004. – 225 с.
6. Мишарин С. И. Влияние холодового шока на антигенный состав озимой ржи и пшеницы / С. И. Мишарин, А. И. Антипина, В. К. Войников // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1997. – Т. 29. – № 3. – С. 215–219.
7. Побежимова Т. П. Термоустойчивость и функциональная стабильность отдельных комплексов дыхательной цепи митохондрий кукурузы, инкубируемых *in vitro* / Т. П. Побежимова, В. К. Войников, Н. Н. Варакина // Физиол. растений. – 1997. – Т. 44, № 6. – С. 873–878.
8. Borovskii G. B. Accumulation of dehydrin-like-proteins in the mitochondria of cold-treated plants / G. B. Borovskii, I. A. Stupnikova, A. I. Antipina et al. // J. Plant Physiol. – 2000. – Vol. 156. – P. 797–800.
9. Kolesnichenko A. V. Non-phosphorylating bypass of the plant mitochondrial respiratory chain by stress protein CSP 310 / A. V. Kolesnichenko, O. I. Grabelnych, T. P. Pobezhimova et al. // Planta. – 2005. – Vol. 221. – P. 113–122.
10. Rikhvanov E. G. Do mitochondria regulate the heat-shock response in *Saccharomyces cerevisiae*? / E. G. Rikhvanov, N. N. Varakina, T. M. Rusaleva et al. // Curr Genet. – 2005. – 48(1). – P. 44–59.
11. Rikhvanov E. G. Nuclear-mitochondrial cross-talk during heat shock in *Arabidopsis* cell culture / E. G. Rikhvanov, K. Z. Gamburg, N. N. Varakina et al. // The Plant Journal. – 2007. – Vol. 52. – P. 763.
12. Vojnikov V. K. The composition of free fatty acids and mitochondrial activity in seedlings of winter cereals under cold shock / V. K. Vojnikov, G. Luzova, A. M. Korzun // Planta. – 1983. – Vol. 158. – P. 194–198.

Mitochondrial signal system in plant cells under temperature stresses

V. K. Voinikov

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS, Irkutsk

Abstract. A mitochondrial signal system has been found in plant cells during temperature stresses. Interaction energetic and information systems of cells take part when this system is functioned. Changes in energetic activity of plant mitochondria under temperature fluctuations were shown. These changes are connected with reorganizations of composition of mitochondrial membrane lipids and it is caused signal about temperature stress. Energetic-state mitochondrial membranes is modified and formed stress-signal for change of expression of stress-genes which determine thermotolerance of cell.

Key words: temperature stress, mitochondria, stress-proteins.

Войников Виктор Кириллович
 Сибирский институт физиологии и биохимии
 растений СО РАН
 664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
 доктор биологических наук, профессор
 тел.: (3952) 42–67–21, факс (3952) 51–07–54
 E-mail: vvk@sifibr.irk.ru

Voinikov Viktor Kirillovitch
 Siberian Institute of Plant Physiology
 and Biochemistry SB RAS
 664033, Irkutsk, 132, Lermontova St.
 D.Sc. in Biology, Prof.
 phone: (3952) 42–67–21, fax: (3952) 51–07–54
 E-mail: vvk@sifibr.irk.ru