

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ

СТРОМУЛЫ ПЛАСТИД КАК СПЕЦИФИЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ МНОГОФУНКЦИОНАЛЬНОГО ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКОГО РЕТИКУЛУМА

© Г. А. Великанов,¹ Л. П. Белова, Т. М. Ильина

Казанский институт биохимии и биофизики Казанского научного центра РАН;

¹электронный адрес: velikanov1807@rambler.ru

В результате мечения стромы пластид зеленым флуоресцирующим белком (GFP) во всех основных типах пластид были выявлены тонкие динамичные выпячивания флуоресцирующей стромы, названные стромулами (Köhler et al., 1997; Köhler, Hanson, 2000). Сохраняющееся до последнего времени представление о стромулах состоит в следующем: 1) стромула содержит в своей структуре обе мембраны пластидной оболочки; 2) стромулы являются самостоятельной принадлежностью, подлинной особенностью и свойством пластид; 3) стромулы и трубчатые элементы эндоплазматического ретикулума — две разные структуры растительной клетки (Hanson, Sattarzadeh, 2011, 2013; Schattat et al., 2011, 2012; Mathur et al., 2013).

Совместное изучение динамики стромул и динамики близко соседствующих со стромулами элементов эндоплазматического ретикулума (ЭР) в одной клетке было предпринято в работе (Schattat et al., 2011). При визуализации GFP-меченных стромул и ЭР, меченного RFP-белком (red fluorescent protein), было обнаружено, что динамика стромул и динамика плотно контактирующих со стромулами мембран ЭР совпадали. Более того, по мнению самих авторов исследования, результаты этого и подобных экспериментов свидетельствовали о том, что стромулы (зеленая флуоресценция) растягивались и втягивались внутри трубочек ЭР. При этом сами пластиды (хлоропласты) были полностью и без просветов внедрены в RFP-меченный ЭР. К сожалению, как при постановке экспериментов, так и при интерпретации их результатов авторы (Schattat et al., 2011) ориентировались на сложившееся и устоявшееся представление о том, что стромулы и трубчатые элементы ЭР — это разные структуры клетки; что стромулы — это специфическая принадлежность пластид, не имеющая никакого родства с ЭР.

Впервые гипотеза о том, что наружная мембрана пластид совместно с мембраной ЭР могут представлять собой единую мембранную систему, была сформулирована и непротиворечиво обоснована большим количеством фактического материала (Gamalei, 1997; Гамалей, 2009). Автор развивает гипотезу эндосимбиогенеза в том ее варианте, согласно которому автотрофные цианобактерии (предшественники хлоропластов), появившиеся внутри гетеротрофной клетки-хозяина вследствие фагоцитозного захвата, стали лидером совместного развития, генератором потока фотосинтатов и единого трофического и транспортно-компартамента (эндопласта), включающего

в себя органеллы и межклеточную эндоплазматическую сеть. В рамках этой гипотезы обсуждается сходство структуры сети стромул в живых клетках растений, наблюдаемых с помощью конфокальной флуоресцентной микроскопии, и эндоплазматической сети на снимках фиксированных для электронной микроскопии препаратов. Было сделано заключение об идентичности этих эндомембранных сетей (Гамалей, 2006, 2009).

Уже в первом исследовании GFP-меченных стромул (Köhler et al., 1997) были получены данные, позволившие долгое время считать, что белок GFP мог перемещаться между пластидами через стромулу. Однако множественные и разнообразные эксперименты, поставленные с использованием техники новых флуоресцирующих белков, способной локально изменять цвет флуоресценции, позволили сделать заключение о том, что каждая пластида поддерживает свою дискретную цветовую идентичность и не обменивается с другими пластидами флуоресцирующими белками посредством стромул. При этом возможность движения более мелких по размеру молекул не исключалась (Schattat et al., 2012).

Недавно на страницах журнала *Plant Cell* по этому поводу (о возможности транспорта GFP через стромулы) возникла дискуссия (Hanson, Sattarzadeh, 2013; Mathur et al., 2013). В результате обе авторитетные группы исследователей остались на своих исходных позициях. С одной стороны, были представлены новые данные, демонстрирующие обмен белков между пластидами через стромулы (Hanson, Sattarzadeh, 2013), с другой — обоснована безукоризненность экспериментов с фотопревращаемым флуоресцентным белком, свидетельствующих об отсутствии его сквозного движения между пластидами через стромулы (Mathur et al., 2013). Вместе с этой коллизией между двумя сторонами дискуссии наметилось твердое согласие в том, что стромулы не образуют единую сеть, тождественную сети ЭР, т. е. была подтверждена сформировавшаяся парадигма о стромулах как специфической принадлежности пластид (Hanson, Sattarzadeh, 2013; Mathur et al., 2013).

Упомянутые выше исследования Гамалея послужили основой для последовательной разработки нами представления об участии мембранных контактных сайтов в организации квазиединого эндопласта как транспортно-распределительной системы (Великанов, 2013). Основываясь на результатах этой разработки, мы предлагаем

компромисс между разными группами исследователей стромул. Он может заключаться в том, что наружная мембрана стромул вместе с наружной мембраной исходной пластиды являются специфичным доменом многофункционального ЭР. Такой домен имеет транспортно-распределительную для фотосинтатов пластид функцию и взаимодействует с другими мембранами клетки и другими функциональными доменами ЭР посредством мембранных контактных сайтов, проницаемых для небольших молекул (предположительно до 1.5 кДа; литературу см.: Великанов, 2009, 2013).

Список литературы

Великанов Г. А. 2009. Стромулы: их природа, структура и функции в растительной клетке. Биол. мембраны. 46 (6) : 468—478.

Великанов Г. А. 2013. Эндоплазматический ретикулум: мембранные контактные сайты. Цитология. 55 (7) : 445—451.

Гамалей Ю. В. 2006. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в растительных клетках. Цитология. 48 (4) : 271—282.

Гамалей Ю. В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. Цитология. 51 (5) : 375—387.

Gamalei Yu.V. 1997. Supercellular plant organization. Rus. J. Plant Phys. 44 : 706—730.

Hanson M. R., Sattarzadeh A. 2011. Stromules: recent insights into a long neglected feature of plastid morphology and function. Plant Physiol. 155 : 1486—1492.

Hanson M. R., Sattarzadeh A. 2013. Trafficking of proteins through plastid stromules. Plant Cell. 25 : 2774—2782.

Köhler R. H., Cao J., Zipler W. R., Webb W. W., Hanson M. R. 1997. Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids. Science. 276 : 2039—2042.

Köhler R. H., Hanson M. R. 2000. Plastid tubules of higher plant are tissue-specific and developmentally regulated. J. Cell Sci. 113 : 81—89.

Mathur J., Barton K. A., Schattat M. H. 2013. Fluorescent protein flow within stromules. Plant Cell. 25 : 2771—2772.

Schattat M., Barton K., Baudisch B., Klösgen R. B., Mathur J. 2011. Plastid stromule branching coincides with contiguous endoplasmic reticulum dynamics. Plant Physiol. 155 : 1667—1677.

Schattat M. H., Griffiths S., Mathur N., Barton K., Wozny M. R., Dunn N., Greenwood J. S., Mathur J. 2012. Differential coloring reveals that plastids do not form networks for exchanging macromolecules. Plant Cell. 24 : 1465—1477.

Поступила 27 XI 2013

PLASTID STROMULES AS SPECIFIC ELEMENTS OF THE MULTIPURPOSE ENDOPLASMIC RETICULUM

G. A. Velikanov,¹ L. P. Belova, T. M. Il'ina

Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Centre of Science, RAS;

¹ e-mail: velikanov1807@rambler.ru

It is supposed, that the compromise between all groups of researchers of stromules can be reached if to accept, that an external membrane of stromules together with an external membrane of initial plastid are the specific domain of endoplasmic reticulum. Such domain co-operates with other membranes of a cell by means of membrane contact sites with free permeability for small molecules (presumably to 1.5 kDa).

Key words: stromules, origin, endoplasmic reticulum, membrane contact sites.