



Определение степени упорядоченности липидов микродоменов хлоропластов листьев пшеницы в условиях почвенной засухи

И.С. Капустина*, В.В. Гурина*, Е.В. Спиридонова*✉,
Н.В. Озолина*, Т.В. Липчанская*, А.В. Третьякова**

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация

**Иркутский государственный университет, Иркутск, Российская Федерация

Аннотация. Целью исследования являлось определение степени упорядоченности липидного матрикса микродоменов хлоропластов листьев двух сортов (засухоустойчивый сорт – Бурятская остистая, чувствительный к влаге сорт – Диамант 2) пшеницы в контрольных условиях и условиях длительного дефицита воды (10 дней). Упорядоченность липидов оценивали по значениям генерализованной поляризации, которые получали при помощи липофильного зонда – лаурдана. Стресс оценивали по уровню активных форм кислорода. Отмечено, что у обоих сортов в контроле происходило увеличение значений генерализованной поляризации в рафтах первой зоны (P1), тогда как в рафтах второй зоны (P2) у устойчивого сорта эта величина не изменялась, а у неустойчивого к дефициту влаги сорта снижалась на 4-й и 10-й день по сравнению с 1-м днем. В условиях засухи значения генерализованной поляризации в P1 у устойчивого сорта снижались на 4-й и 10-й день. Снижение генерализованной поляризации отмечено и в P2 – особенно заметно оно также на 4-й день. Увеличение значений генерализованной поляризации происходило в микродоменах обеих зон сорта Диамант 2 за исключением 7-го дня, когда было отмечено снижение микровязкости. Таким образом, изменения микровязкости, выявленные в липидах исследуемых микродоменов как в контроле, так и в условиях стресса, позволяют предположить, что микродомены мембран хлоропластов листьев пшеницы могут не только быть задействованы в ответных реакциях клетки на стрессовое воздействие, но и, возможно, принимать участие в других физиолого-биохимических процессах.

Ключевые слова: хлоропласты, липиды, микродомены, генерализованная поляризация, засуха

Благодарности. Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук В.Н. Нурминскому (Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия) за помощь при подготовке текста настоящей статьи.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН № 0277-2022-0005 на оборудовании Центра коллективного пользования «Биоаналитика» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск, Россия).

Для цитирования: Капустина И.С., Гурина В.В., Спиридонова Е.В., Озолина Н.В., Липчанская Т.В., Третьякова А.В. Определение степени упорядоченности липидов микродоменов хлоропластов листьев пшеницы в условиях почвенной засухи // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2026. Т. 16. N 1. С. 52–60. DOI: 10.21285/achb.1018. EDN: BSIFGL.

Determination of lipid ordering in chloroplast microdomains of wheat leaves under soil drought conditions

Irina S. Kapustina*, Veronica V. Gurina*, Ekaterina V. Spiridonova*✉,
Natalia V. Ozolina*, Tatyana V. Lipchanskaya*, Anastasiya V. Tret'yakova**

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation

**Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

Abstract. The degree of lipid matrix ordering in the chloroplast microdomains of leaves from two wheat cultivars – a drought-tolerant Buryatskaya Ostistaya and a moisture-sensitive Diamant 2 – was studied under control conditions and under prolonged water deficit (10 days). Lipid ordering was assessed based on generalized polarization values obtained using the Laurdan lipophilic probe. Stress intensity was evaluated according to the level of reactive oxygen species. Under control conditions, both cultivars showed an increase in the generalized polarization values in rafts of zone 1 (R1). In contrast, in rafts of zone 2 (R2), this parameter remained unchanged in the drought-tolerant cultivar, whereas in the moisture-sensitive cultivar it decreased on days 4 and 10 relative to day 1. Under drought conditions, the generalized polarization values in R1 of the tolerant cultivar decreased on days 4 and 10. A decrease in generalized polarization was also observed in R2, with the most pronounced reduction occurring on day 4. An increase in the generalized polarization values was observed in the microdomains of both zones in Diamant 2, except on day 7, when a decrease in microviscosity was recorded. Hence, the microviscosity changes detected in the lipids of the studied microdomains, under both control and stress conditions, suggest that chloroplast membrane microdomains in wheat leaves may not only be involved in cellular responses to stress, but may also participate in other physiological and biochemical processes.

Keywords: chloroplasts, lipids, microdomains, generalized polarization, drought

Acknowledgments. The authors express their gratitude to V.N. Nurminsky, Cand. Sci. (Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia) for his assistance in preparing the text of this article.

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences no. 0277-2022-0005 on the equipment of the Bioanalytics Collective Use Center of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Irkutsk, Russia).

For citation: Kapustina I.S., Gurina V.V., Spiridonova E.V., Ozolina N.V., Lipchanskaya T.V., Tret'yakova A.V. Determination of lipid ordering in chloroplast microdomains of wheat leaves under soil drought conditions. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2026;16(1):52-60. (In Russian). DOI: 10.21285/achb.1018. EDN: BSIFGL.

ВВЕДЕНИЕ

Засуха оказывает значимый отрицательный эффект на развитие растений [1]. Ответная реакция растений зависит от интенсивности и продолжительности стресса, генотипа растения, стадии развития и экологических факторов, обуславливающих стресс. Лучшее понимание механизмов, позволяющих растениям адаптироваться и обеспечивать рост и продуктивность во время стресса, важно для развития новых стратегий в селекции устойчивых генотипов посредством генетических манипуляций [2]. Адаптивные возможности растений в значительной степени зависят от того, насколько они способны сохранять текучесть мембран и предотвращать фазовый переход липидов при действии стрессоров [3]. В условиях стресса биологические мембраны меняют свои свойства, что отражается на их биофизических параметрах. Важным показателем физико-химического состояния биологических мембран

является микровязкость их липидного матрикса. Данный показатель определяет работу многочисленных мембраносвязанных ферментных комплексов, в том числе компонентов сигнальных систем, запускающих ответные реакции на стресс и адаптационные процессы. Известно, что биологические мембраны неоднородны по своей структуре, в них имеются более упорядоченные, плотно упакованные области, именуемые липидными рафтами, или микродоменами [4]. Микродомены высокодинамичны, они быстро образуются и также быстро распадаются в зависимости от функций, выполняемых мембраной [5]. Показано, что бислойная липидная мембрана обладает транслатеральной асимметрией и рафты могут существовать независимо друг от друга во внешнем и внутреннем листах биомембраны [4]. Доказано, что рафтовые структуры принимают участие во многих клеточных процессах, таких как передача сигнала, эндоцитоз, импорт дезоксирибонуклеиновых

кислот, участие в механизмах защиты растений от неблагоприятных факторов [6]. Таким образом, сумма новых знаний и экспериментальных наработок в этой области мембранологии, полученных в последнее время, позволяет считать, что рафтовые липидные домены являются одним из принципов, организующих функционирование биологических мембран [7].

Мембраны хлоропластов интересны тем, что они задействованы в процессе фотосинтеза и выполняют множество разных функций, от которых, в частности, зависит урожайность сельскохозяйственных зерновых культур [8]. Известно, что мембранные белки особенно важны для функционирования фотосинтетического аппарата. В свою очередь, функционирование мембранных белков зависит от липидного матрикса, в который они погружены, и изменения в физических свойствах основных мембранных липидов могут оказывать влияние на структуру и функции белковых комплексов хлоропластов [2]. В настоящее время доказано, что белки были обнаружены в составе липидных рафтов [9]. Ранее нами было показано наличие двух видов микродоменов в мембранах хлоропластов пшеницы [10]. Оценка вязкости липидных микродоменов в условиях стресса может способствовать пониманию фундаментальных механизмов стрессовой устойчивости растений. Целью данной работы являлось изучение степени упорядоченности липидного матрикса микродоменов мембран хлоропластов листьев устойчивого (Бурятская остистая) и чувствительного (Диамант 2) к дефициту влаги сортов пшеницы в условиях почвенной засухи.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Объектами исследования являлись два сорта мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): устойчивый к засухе сорт Бурятская остистая и чувствительный к влаге сорт Диамант 2, которые были выращены в контролируемых условиях климатической камеры CLF PlantMaster (CLF Plant Climatics GmbH, Германия), установленной на фитотроне Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск, Россия). В качестве субстрата использовали почву (смесь перегноя, песка и торфа в соотношении 1:1:1). В камере поддерживался 16-часовой фотопериод с интенсивностью света 300 мкМоль (фотон)/м²×с⁻¹, дневной/ночной температурой 23/16 °С и относительной влажностью 60%. Для каждого сорта одну группу растений поддерживали в состоянии оптимального влагообеспечения 60% от полной влагоемкости почвы (контроль), тогда как во второй группе растений начиная со стадии трех листьев полив ограничивали до тех пор, пока содержание воды в почве не снизится до 30% от полной влагоемкости почвы (водный дефицит или засуха). Уровень воды в почве поддерживали весовым методом. Отбор листьев проводили в разные дни продолжительности засухи: 1-й день, 4-й, 7-й и 10-й дни ограничения полива. Образцы листьев пшеницы полностью срезали с растения и замораживали в жидком азоте.

Хлоропласты типа В (неразрушенные хлоропласты) получали с помощью метода дифференциального

центрифугирования [11]. Контроль чистоты фракций хлоропластов и оценку их интактности проводили с использованием инвертированного биологического микроскопа Axio observer Z1 (Carl Zeiss, Германия).

Определение количества активных форм кислорода (АФК) проводили при помощи 2',7'-дихлорофлуоресцеин диацетата (H₂DCF-DA). Флуоресценцию образовавшегося DCF измеряли на спектрофлуориметре RF-5301 PC (Shimadzu, Япония). Для возбуждения флуоресценции DCF использовали свет с длиной волны 480 нм, испускание регистрировали на длине волны 524 нм. Содержание АФК рассчитывали в относительных единицах на миллиграмм белка [12]. Количество белка в полученных образцах определяли методом Бредфорда [13].

Выделение липидных рафтов из суспензии хлоропластов проводили по модифицированному нами методу. После центрифугирования в области 5 и 15% градиента сахарозы были выявлены две опалесцирующие зоны. Показано, что обе зоны относятся к липидным рафтам [10]. В связи с этим для настоящего исследования были взяты обе опалесцирующие зоны: зона 1 (P1; 5%) и зона 2 (P2; 15%). Эти градиенты собирали и хранили во фризере при минус 80 °С до начала проведения экспериментов.

Степень упорядоченности липидного бислоя оценивали с помощью липофильного зонда – лаурдана (2-диметиламино-6-додеканоилнафталин). Применение этого зонда обусловлено тем, что положение максимумов его экстинкции и эмиссии определяется соотношением жидко- и твердофазных доменов в мембране, которое обычно оценивается по генерализованной поляризации (ГП) флуоресценции лаурдана $G_{Pex} = (I_{440} - I_{490}) / (I_{440} + I_{490})$, где I_{440} и I_{490} – интенсивность флуоресценции лаурдана при 440 и 490 нм соответственно. Величины ГП ниже +0,25 соответствуют неупорядоченным жидкофазным доменам, а выше +0,5 – упорядоченным твердофазным [14]. Концентрация лаурдана должна быть достаточно низка, чтобы, с одной стороны, не было влияния на ацильные цепи липидов в мембране, а с другой стороны, чтобы избежать быстрого тушения флуоресценции [5]. Зонд лаурдан добавляли к выделенным рафтам (40 мкг белка/мл) до конечной концентрации 5 мкМ и инкубировали в течение 30 мин при температуре 23 °С. Спектры флуоресценции регистрировали в кювете длиной 1 см на спектрофлуориметре RF-5301 PC (Shimadzu, Япония) при температуре 23 °С.

Для проведения статистической обработки данных использовали программные пакеты Microsoft Excel и SigmaPlot 12.5. Эксперименты проводили в 3–5 независимых повторностях. Полученные данные представляли в виде средней арифметической M , а разброс значений – в виде стандартного отклонения $\pm SD$. С помощью критерия Шапиро – Уилка проверяли нормальность распределения¹ [15]. При нормальном распределении для доказательства наличия значимых различий между средними применяли t-тест. Различия между экспериментальными данными считали статистически значимыми при $P < 0,05$ и $P < 0,001$.

¹ГОСТ Р ИСО 5479-2002. Статистические методы. Проверка отклонения распределения вероятностей от нормального распределения. М.: Госстандарт России, 2002. 31 с

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Различные стрессовые факторы, в том числе и засуха, способны приводить к образованию в клетках растений АФК и, как следствие, к изменению важных физиолого-биохимических процессов в растительном организме. Показано, что большие количества АФК оказывают повреждающее действие, вызывая окисление липидов, белков и ферментов, необходимых для функционирования хлоропластов и клетки в целом, в то время как в небольших количествах АФК функционируют как сигнальные молекулы [16]. В то же время степень повреждения растительной клетки в результате действия абиотических стрессовых факторов зависит от вида и сорта растения, продолжительности воздействия и переносимости стресса [17]. В связи с этим для исследования нами были выбраны сорта яровой пшеницы с разной степенью устойчивости к дефициту влаги. Для оценки стрессового воздействия проанализировано накопление АФК в изолированных хлоропластах исследуемых сортов. Полученные результаты (таблица) показывают индукцию окислительного стресса в хлоропластах листьев сорта Диамант 2 начиная с 4-го дня почвенной засухи, максимум отмечался на 7-й день и снижался к 10-му дню стрессового воздействия по сравнению с контролем.

Отмечено, что в контроле по всем дням содержание АФК снижалось на 4-й и 7-й день роста растений, а к 10-му дню становилось на уровне с 1-м днем. В варианте с засухой содержание АФК по сравнению с 1-м днем поднималось и держалось примерно на одном уровне. Ранее в работе [18] было показано, что окислительный стресс развивается интенсивнее в листьях ячменя сорта, который менее устойчив к дефициту влаги, так как содержание АФК увеличивалось на 100% по сравнению с контролем. В этой же работе показано, что в листьях засухоустойчивого сорта ячменя содержание АФК увеличивалось на 50%. Количество АФК в хлоропластах листьев Бурятской остистой в условиях почвенной засухи по сравнению с контролем увеличивалось только на 7-й день и на 10-й день снова снижалось.

Известно, что первичной мишенью стрессовых воздействий являются клеточные мембраны. В связи с этим большинство косвенных методов оценки устойчивости растений к стрессовым факторам основано на определении состояния мембранных систем клеточных органелл [19]. Важным показателем физико-химического состояния биологических мембран является микровязкость мембран, которая определяется природой мембранных липидов. Степень микровязкости мембран зависит от многих факторов, например содержания стероидов, состава жирных

кислот, состояния и количества белков в мембране, pH, ионной силы и т.д. Все эти факторы влияют на характер упаковки бислоя и подвижность его компонентов. Микровязкость мембранных липидов является своеобразным «датчиком», который запускает ретроградные сигналы, контролируемые, к примеру, экспрессию десатураз, тем самым адаптируя мембрану к изменениям окружающей среды и оптимизируя преобразование энергии в фотосинтезирующих организмах [20]. Степень упорядоченности липидного матрикса микродоменов хлоропластов пшеницы анализировали с помощью флуоресцентного липофильного зонда – лаурдана (рис. 1, 2).

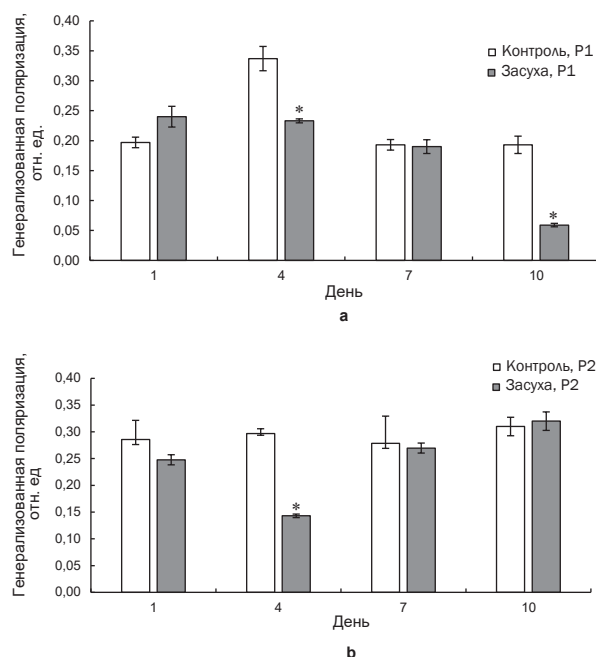


Рис. 1. Генерализованная поляризация рафтов зоны 1 (P1) (a) и рафтов зоны 2 (P2) (b) хлоропластов пшеницы сорта Бурятская остистая в контроле и в условиях засухи (* – наличие статистически значимых различий между вариантами контроля и засухи по дням ($P \leq 0,001$), значимость различий рассчитана с помощью t-теста)

Fig. 1. Generalized polarization of rafts of zone 1 (P1) (a) and rafts of zone 2 (P2) (b) of chloroplasts of wheat of the Buryatskaya ostistaya variety in the control and under drought conditions (* – presence of statistically significant differences between the control and drought variants by days ($P \leq 0.001$), the significance of differences was calculated using the t-test)

Содержание активных форм кислорода в хлоропластах листьев пшеницы, отн. ед. / 1 мг белка

Content of active oxygen forms in chloroplasts of wheat leaves, relative units / 1 mg protein

День	Сорт пшеницы			
	Бурятская остистая		Диамант 2	
	Контроль	Засуха	Контроль	Засуха
1	38±0,9	24±1,5*	47±1,3	37±1,7*
4	19±0,3	13±1,2*	40±0,6	52±1,5*
7	24±0,3	32±0,6*	36±1,2	55±0,3*
10	59±1,2	43±0,3*	46±1,0	55±0,6*

Примечание. * – наличие статистически значимых различий между вариантами контроля и засухи по дням ($P \leq 0,001$), значимость различий рассчитана с помощью t-теста.

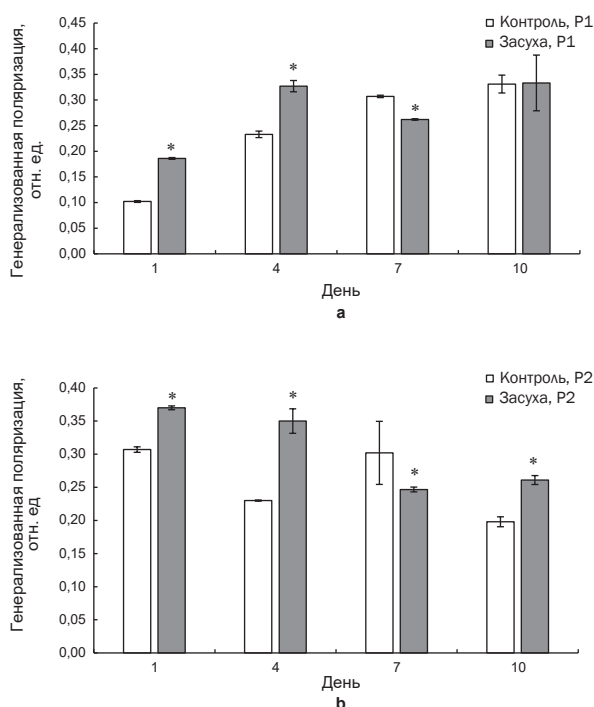


Рис. 2. Генерализованная поляризация рафтов зоны 1 (P1) (a) и рафтов зоны 2 (P2) (b) хлоропластов пшеницы сорта Диамант 2 в контроле и в условиях засухи (* – наличие статистически значимых различий между вариантами контроля и засухи по дням ($P \leq 0,05$), значимость различий рассчитана с помощью t-теста)

Fig. 2. Generalized polarization of rafts of zone 1 (P1) (a) and rafts of zone 2 (P2) (b) of chloroplasts of wheat variety Diamant 2 in control and under drought conditions (* – presence of statistically significant differences between control and drought variants by days ($P \leq 0.05$), the significance of differences was calculated using the t-test)

Рассматривая изменения значений ГП в рафтовых структурах изучаемых сортов (см. рис. 1, 2), можно отметить, что микровязкость липидов увеличивалась в 1-й день засухи в рафтах P1 у сорта Бурятская остистая (от 0,20 до 0,24), а также в рафтах P1 (от 0,10 до 0,19) и рафтах P2 (от 0,31 до 0,37) у сорта Диамант 2. На 4-й день величина ГП увеличивалась только у сорта Диамант 2 в P1 (от 0,23 до 0,33) и в P2 (от 0,23 до 0,35). На 10-й день засухи степень упорядоченности липидов возрастала только в P2 у сорта Диамант 2 (см. рис. 1, 2). Ранее показано, что обезвоживание приводило к повышению микровязкости липидного матрикса мембран хлоропластов, выделенных из 4- и 7-дневных листьев ячменя, что вместе с данными о повышении содержания пигментов и белков свидетельствует в пользу снижения подвижности липидов фотосинтетических мембран молодых проростков. В старых листьях ячменя наблюдался обратный эффект. Умеренное обезвоживание 11-дневных проростков приводило к снижению содержания белка и увеличению «текучести» липидного бислоя, что может быть связано со снижением уровня гранальности фотосинтетических мембран. Таким образом, фотосинтетические мембраны стареющих листьев ячменя являются наиболее чувствительными к обезвоживанию [21]. Следует

отметить, что изменение микровязкости микродоменов по мере роста как в контроле, так и в условиях засухи (по сравнению с 1-м днем) сортоспецифично (см. рис. 1, 2). У засухоустойчивого сорта (Бурятская остистая) микровязкость липидов в P1 существенно снижалась к 10-му дню роста (от 0,19 до 0,06), тогда как в P2 не данный показатель изменялся. Обратная тенденция наблюдалась у сорта, неустойчивого к дефициту влаги (Диамант 2). Микродомены в P1 становились плотнее начиная с 3-го дня, особенно в контроле, в то время как в P2, наоборот, происходило понижение значений ГП (см. рис. 2).

Известно, что пигменты виолаксантин и зеаксантин могут быть включены в регуляцию молекулярной динамики мембран хлоропластов и оказывают большее влияние на их термодинамические параметры по сравнению с другими каротиноидами. Существуют экспериментальные доказательства определенной ориентации зеаксантина в липидных бислоях, где длинная ось зеаксантина расположена перпендикулярно к поверхности мембран. Результатом такой ориентации является заметное уменьшение текучести липидов, кристаллизация мембран и уменьшение мембранной проницаемости для малых молекул [22]. Кроме этого показано, что превращение виолаксантина в зеаксантин делает тилакоидную мембрану более упорядоченной, так как значения генерализованной поляризации постепенно увеличивались [23].

Липидный состав микродоменов зависит от мембраны, из которой они были получены. В настоящее время известно, что липиды мембран хлоропластов представлены в основном моногалактозилдиацилглицеролом (МГДГ) и дигалактозилдиацилглицеролом (ДГДГ [24]. В микродоменах хлоропластов галофитов в нормальных условиях также преобладает МГДГ. Известно, что при воздействии солевого стресса содержание МГДГ в рафтах хлоропластов существенно снижалось [25]. Показано, что чем выше содержание МГДГ в липосомах ДГДГ-МГДГ (70:30), тем ниже значение ГП (0,4) [23].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ степени упорядоченности липидного матрикса исследуемых микродоменов показал, что эти структуры участвуют в ответных реакциях на создаваемые условия стресса. Особенно это наблюдается в изменениях ГП P1 исследуемых сортов. Кроме того, показаны изменения ГП и в контрольных вариантах, что также указывает на вовлечение микродоменов в физиологические процессы, проходящие с участием мембран хлоропластов. Из полученных результатов видно, что хлоропласты неустойчивого к стрессу сорта генерируют высокий уровень АФК, что, возможно, отражается на степени упорядоченности липидов исследуемых микродоменов. Таким образом, оценка уровня АФК показала, что в хлоропластах засухоустойчивого сорта (Бурятская остистая) содержание АФК было ниже контроля, а в сорте, неустойчивом к дефициту влаги (Диамант 2), наоборот, превышало контрольные значения. Эти данные свидетельствуют о наличии окислительного стресса в хлоропластах листьев неустойчивого к дефициту влаги сорта (Диамант 2). Возможно, в связи с этим больше значимых отличий в значениях ГП выявлено в микродоменах этого же сорта.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Плотникова Л.Я., Глушаков Д.А., Юсов В.С. Результаты изучения засухоустойчивости твердой пшеницы и ее компонентов в Западной Сибири // Вестник Омского государственного аграрного университета. 2022. Т. 4. N 48. С. 56–70. DOI: 10.48136/2222-0364_2022_4_56. EDN: KRNNCU.
2. Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Rustamova S.M., Aliyev J.A. Drought-induced changes in photosynthetic membranes of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // Biochemistry (Moscow). 2009. Vol. 74, no. 8. P. 903–909. DOI: 10.1134/S0006297909080124. EDN: ХМСВВВ.
3. Валитова Ю.Н., Хабибрахманова В.Р., Белкина А.В., Ренкова А.Г., Минибаева Ф.В. Липидный профиль корней пшеницы при действии мембранотропных агентов // Биологические мембраны. 2020. Т. 37. N 6. С. 466–476. DOI: 10.31857/S0233475520060080. EDN: EIFYJM.
4. Zhukov A., Popov V. Eukaryotic cell membranes: structure, composition, research methods and computational modelling // International Journal of Molecular Sciences. 2023. Vol. 24, no. 13. P. 11226. DOI: 10.3390/ijms241311226.
5. Нурминский В.Н., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Ракевич А.А., Букин Ю.С., Капустина И.С. [и др.]. Анализ упорядоченности липидов рафтовых структур в мембранах митохондрий галофитов с применением флуоресцентной микроскопии // Биологические мембраны. 2021. Т. 38. N 4. С. 306–314. DOI: 10.31857/S0233475521040083.
6. Regen S.L. The Origin of lipid rafts // Biochemistry. 2020. Vol. 59, no. 49. P. 4617–4621. DOI: 10.1021/acs.biochem.0c00851.
7. Radyukhin V.A., Baratova L.A. Molecular mechanisms of raft organization in biological membranes // Russian Journal of Bioorganic Chemistry. 2020. Vol. 46, no. 3. P. 269–279. DOI: 10.1134/S1068162020030164. EDN: ICMPEP.
8. Петров Н.Ю., Онищенко Н.С. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность сортов озимой пшеницы в зависимости от применяемых биопрепаратов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2012. N 10. С. 23–25. EDN: PDFOST.
9. Gajate C., Mollinedo F. Lipid raft isolation by sucrose gradient centrifugation and visualization of raft-located proteins by fluorescence microscopy: the use of combined techniques to assess Fas/CD95 location in rafts during apoptosis triggering // Lipid Rafts. Methods in Molecular Biology / E. Bieberich. New York: Humana, 2021. Vol. 2187. P. 147–186. DOI: 10.1007/978-1-0716-0814-2_9.
10. Капустина И.С., Гурина В.В., Спиридонова Е.В., Озолина Н.В. Характеристика мембранных структур хлоропластов пшеницы // Биологические мембраны. 2023. Т. 40. N 6. С. 472–478. DOI: 10.31857/S0233475523060051. EDN: FMXCTT.
11. Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Nesterov V.N., Kosobryukhov A.A. Daytime dynamics of the photosynthetic apparatus' structural and functional parameters in wild halophytes // Russian Journal of Plant Physiology. 2019. Vol. 66, no. 6. P. 901–910. DOI: 10.1134/S1021443719060104. EDN: FNDLNG.
12. Korsukova A.V., Grabelnykh O.I., Pobezhimova T.P., Koroleva N.A., Fedoseeva I.V., Pavlovskaya N.S., et al. Cold hardening prevents H₂O₂-induced programmed cell death in maize coleoptiles // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. 2013. Vol. 9, no. 1. P. 246–257. EDN: PNGTDX.
13. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 72. P. 248–254. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3.
14. Белугин Б.В., Жесткова И.М., Трофимова М.С. Сродство PIP-аквапоринов к стерин-обогащенным доменам плазмалеммы клеток этиолированных проростков гороха // Биологические мембраны. 2010. Т. 27. N 5. С. 394–403. EDN: MVSKSF.
15. Гланц С. Медико-биологическая статистика / пер. с англ. М.: Практика, 1999. 462 с.
16. Yurina N.P., Odintsova M.S. Chloroplast retrograde signaling system // Russian Journal of Plant Physiology. 2019. Vol. 66, no. 4. P. 509–520. DOI: 10.1134/S1021443719040149. EDN: IATOLZ.
17. Osipova S.V., Ostrovskaya R.M., Tret'yakova A.V. Genetic aspects of drought resistance in polyploid plants by the example of wheat *Triticum aestivum* L. // Russian Journal of Plant Physiology. 2022. Vol. 69, no. 3. P. 44. DOI: 10.1134/S1021443722020145. EDN: QJKNKC.
18. Курьянчик Т.Г., Козел Н.В. Фотосинтетический аппарат растений ячменя, обработанных 5-аминолевулиновой кислотой: механизмы адаптации к засухе // Экспериментальная биология и биотехнология. 2022. N 3. С. 26–38. DOI: 10.33581/2957-5060-2022-3-26-38. EDN: EKULWY.
19. Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. Индукция флуоресценции хлорофилла и оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. N 6. С. 444–458. EDN: IBGYDH.
20. Vershubskii A.V., Tikhonov A.N. Structural and functional aspects of electron transport thermoregulation and ATP synthesis in chloroplasts // Biochemistry (Moscow). 2021. Vol. 86, no. 1. P. 92–104. DOI: 10.1134/S0006297921010090. EDN: KFCDOC.
21. Кабашникова Л.Ф. Фотосинтетический аппарат и стресс у растений: монография. Минск: Белорусская наука, 2014. 272 с. EDN: UGOKDB.
22. Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф., Слемнев Н.Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81. N 4. С. 297–310. DOI: 10.31857/S0044459620040065. EDN: XSLDGB.
23. Szilágyi A., Selstam E., Åkerlund H.-E. Laurdan fluorescence spectroscopy in the thylakoid bilayer: the effect of violaxanthin to zeaxanthin conversion on the galactolipid dominated lipid environment // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes. 2008. Vol. 1778, no. 1. P. 348–355. DOI: 10.1016/j.bbamem.2007.10.006.
24. Zhukov A.V. On qualitative composition of membrane lipids in plant cells // Russian Journal of Plant Physiology. 2021. Vol. 68, no. 2. P. 367–383. DOI: 10.31857/S001533032101022X. EDN: UDXOWC.
25. Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Nurminsky V.N., Nesterov V.N., Chernyshov M.Yu. Detergent-resistant membranes in chloroplasts and mitochondria of the halophyte *salicornia perennans* under salt stress // Plants. 2023. Vol. 12, no. 6. P. 1265. DOI: 10.3390/plants12061265.

REFERENCES

1. Plotnikova L.Ya., Glushakov D.A., Yusov V.S. Results of the study of drought resistance of durum wheat and its components in Western Siberia. *Vestnik of Omsk SAU*. 2022;4(48):56-70. (In Russian). DOI: 10.48136/2222-0364_2022_4_56. EDN: KRNNCU.
2. Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Rustamova S.M., Aliyev J.A. Drought-induced changes in photosynthetic membranes of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Biochemistry (Moscow)*. 2009;74(8):903-909. DOI: 10.1134/S0006297909080124. EDN: XMCBUB.
3. Valitova J.N., Khabibrakhmanova V.R., Belkina A.V., Renkova A.G., Minibayeva F.V. The lipid profile of wheat roots treated with membranotropic agents. *Biologicheskie membrany*. 2020;37(6):466-476. (In Russian). DOI: 10.31857/S0233475520060080. EDN: EIFYJM.
4. Zhukov A., Popov V. Eukaryotic cell membranes: structure, composition, research methods and computational modelling. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(13):11226. DOI: 10.3390/ijms241311226.
5. Nurminsky V.N., Nesterov V.N., Rosentsvet O.A., Rakevich A.L., Bukin Yu.S., Kapustina I.S., Ozolina N.V. Analysis of lipid order of raft structures in mitochondrial membranes of halophytes with the aid of fluorescent microscopy. *Biologicheskie membrany*. 2021;38(4):306-314. (In Russian). DOI: 10.31857/S0233475521040083.
6. Regen S.L. The Origin of lipid rafts. *Biochemistry*. 2020;59(49):4617-4621. DOI: 10.1021/acs.biochem.0c00851.
7. Radyukhin V.A., Baratova L.A. Molecular mechanisms of raft organization in biological membranes. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*. 2020;46(3):269-279. DOI: 10.1134/S1068162020030164. EDN: ICMPEN.
8. Petrov N.Yu., Onishchenko N.S. Photosynthetic activity and productivity of winter wheat varieties depending on applied biological products. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2012;10:23-25. (In Russian). EDN: PDFOST.
9. Gajate C., Mollinedo F. Lipid raft isolation by sucrose gradient centrifugation and visualization of raft-located proteins by fluorescence microscopy: the use of combined techniques to assess Fas/CD95 location in rafts during apoptosis triggering. In: Bieberich E. (ed.). *Lipid Rafts. Methods in Molecular Biology*. New York: Humana; 2021, vol. 2187, p. 147-186. DOI: 10.1007/978-1-0716-0814-2_9.
10. Kapustina I.S., Gurina V.V., Spiridonova E.V., Ozolina N.V. Characteristics of membrane structures of wheat chloroplasts. *Biologicheskie membrany*. 2023;40(6):472-478. (In Russian). DOI: 10.31857/S0233475523060051. EDN: FMXCTT.
11. Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Nesterov V.N., Kosobryukhov A.A. Daytime dynamics of the photosynthetic apparatus' structural and functional parameters in wild halophytes. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66(6):901-910. DOI: 10.1134/S1021443719060104. EDN: FNDLNG.
12. Korsukova A.V., Grabelnykh O.I., Pobezhimova T.P., Koroleva N.A., Fedoseeva I.V., Pavlovskaya N.S., et al. Cold hardening prevents H₂O₂-induced programmed cell death in maize coleoptiles. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013;9(1):246-257. EDN: PNGTDX.
13. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3.
14. Belugin B.V., Zhestkova I.M., Trofimova M.S. Affinity of PIP-aquaporins to sterol-enriched domains in plasma membrane of the cells of etiolated pea seedlings. *Biologicheskie membrany*. 2010;27(5):394-403. (In Russian). EDN: MVSKSF.
15. Glantz S.A. Primer of biostatistics; 1992, 472 p. (Russ. ed.: *Mediko-biologicheskaya statistika*. Moscow: Praktika; 1999, 462 p.).
16. Yurina N.P., Odintsova M.S. Chloroplast retrograde signaling system. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66(4):509-520. DOI: 10.1134/S1021443719040149. EDN: IATOLZ.
17. Osipova S.V., Ostrovskaya R.M., Tret'yakova A.V. Genetic aspects of drought resistance in polyploid plants by the example of wheat *Triticum aestivum* L. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(3):44. DOI: 10.1134/S1021443722020145. EDN: QJKNKC.
18. Kuryanchyk T.G., Kozel N.V. Photosynthetic apparatus of barley plants treated with 5-aminolevulinic acid: mechanisms of adaptation to drought. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2022;3:26-38. (In Russian). DOI: 10.33581/2957-5060-2022-3-26-38. EDN: EKULWY.
19. Nesterenko T.V., Tikhomirov A.A., Shikhov V.N. Induction of chlorophyll fluorescence and assessment of plant resistance to adverse effects. *Zhurnal obshchei biologii*. 2007;68(6):444-458. (In Russian). EDN: IBGYDH.
20. Vershubskii A.V., Tikhonov A.N. Structural and functional aspects of electron transport thermoregulation and ATP synthesis in chloroplasts. *Biochemistry (Moscow)*. 2021;86(1):92-104. DOI: 10.1134/S0006297921010090. EDN: KFCDQC.
21. Kabashnikova L.F. *Photosynthetic apparatus and stress in plants*. Minsk: Belorusskaya nauka; 2014, 272 p. (In Russian). EDN: UGOKDB.
22. Maslova T.G., Markovskaya E.F., Slemnev N.N. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (an overview). *Zhurnal obshchei biologii*. 2020;81(4):297-310. (In Russian). DOI: 10.31857/S0044459620040065. EDN: XSLDGB.
23. Szilágyi A., Selstam E., Åkerlund H.-E. Laurdan fluorescence spectroscopy in the thylakoid bilayer: the effect of violaxanthin to zeaxanthin conversion on the galactolipid dominated lipid environment. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2008;1778(1):348-355. DOI: 10.1016/j.bbame.2007.10.006.
24. Zhukov A.V. On qualitative composition of membrane lipids in plant cells. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2021;68(2):367-383. DOI: 10.31857/S001533032101022X. EDN: UDXOWC.
25. Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Nurminsky V.N., Nesterov V.N., Chernyshov M.Yu. Detergent-resistant membranes in chloroplasts and mitochondria of the halophyte *salicornia perennans* under salt stress. *Plants*. 2023;12(6):1265. DOI: 10.3390/plants12061265.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Капустина Ирина Сергеевна,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
nirinka24@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5159-9816>

Гурина Вероника Валериевна,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
nichka.g@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7552-0818>

Спиридонова Екатерина Владимировна,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
✉ yatakol@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7440-5658>

Озолина Наталья Владимировна,
д.б.н., заведующий лабораторией,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
ozol@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0436-8166>

Липчанская Татьяна Валерьевна,
ведущий инженер,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
t20010305@gmail.ru
<https://orcid.org/0009-0000-7956-966X>

Третьякова Анастасия Валерьевна,
к.б.н., доцент, доцент,
Иркутский государственный университет,
664003 г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1,
Российская Федерация,
Anastasiya_chepi@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1995-09>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Irina S. Kapustina,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
nirinka24@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5159-9816>

Veronica V. Gurina,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
nichka.g@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7552-0818>

Ekaterina V. Spiridonova,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
✉ yatakol@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7440-5658>

Natalia V. Ozolina,
Dr. Sci. (Biology), Head of the Laboratory,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
ozol@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0436-8166>

Tatyana V. Lipchanskaya,
Lead Engineer,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
t20010305@gmail.ru
<https://orcid.org/0009-0000-7956-966X>

Anastasiya V. Tret'yakova,
Cand. Sci. (Biology), Associate Professor,
Associate Professor,
Irkutsk State University,
1, Karl Marks St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
Anastasiya_chepi@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1995-09>

Вклад авторов

И.С. Капустина – разработка концепции.
В.В. Гурина – проведение исследования.
Е.В. Спиридонова – написание
черновика рукописи.
Н.В. Озолина – научное руководство.
Т.В. Липчанская – проведение исследования.
А.В. Третьякова – редактирование рукописи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии
конфликта интересов.

*Все авторы прочитали и одобрили
окончательный вариант рукописи.*

Информация о статье

Поступила в редакцию 12.03.2025.
Одобрена после рецензирования 26.06.2025.
Принята к публикации 13.02.2026.

Contribution of the authors

Irina S. Kapustina – conceptualization.
Veronica V. Gurina – investigation.
Ekaterina V. Spiridonova – writing – original draft.
Natalia V. Ozolina – supervision.
Tatyana V. Lipchanskaya – investigation.
Anastasiya V. Tret'yakova – editing.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interests
regarding the publication of this article.

*The final manuscript has been read
and approved by all the co-authors.*

Information about the article

The article was submitted 12.03.2025.
Approved after reviewing 26.06.2025.
Accepted for publication 13.02.2026.