

РАФТООБРАЗУЮЩИЕ ЛИПИДЫ МЕМБРАН МИТОХОНДРИЙ И ХЛОРОПЛАСТОВ ГАЛОФИТА *HALOCNEMUM STROBILACEUM*

© 2021 О.А. Розенцвет, В.Н. Нестеров

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал
Самарского федерального исследовательского центра РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 12.02. 2021

Аннотация. В работе исследован состав липидов рафтовых структур, выделенных из мембран митохондрий и хлоропластов однолетних побегов дикорастущего галофита *Halocnemum strobilaceum*. В зоне опалесценции, полученной центрифугированием биологического материала в градиенте сахарозы, обнаружено высокое содержание стерина, цереброзидов и насыщенных жирных кислот в составе липидов. На основании полученных данных сделано предположение, что функциональная роль рафтов может быть связана с солеустойчивостью галофита *Halocnemum strobilaceum*.

Ключевые слова: *Halocnemum strobilaceum*, галофиты дикой флоры, хлоропласты, митохондрии, липидные рафты, липиды и жирные кислоты.

Достижениями последних лет показано наличие дискретных областей в биологической мембране, которые называют липидными или мембранными рафтами, микро- или нанодоменами и т. д. (Simons, Ikonen, 1997; Pike, 2006; Nickels et al., 2017). Несмотря на различные подходы к терминологии и классификации, общепризнано, что такие области мембраны представляют собой небольшие (10–200 нм), гетерогенные, высоко динамичные участки (Pike, 2006). При определенных условиях микродомены могут агрегировать с образованием макродоменов.

Эти области мембран (далее липидные рафты или микродомены) отличаются большей плотностью упаковки, устойчивы к действию детергентов, обладают специфическим составом липидов и белков в сравнении с остальными участками мембран (Laloi et al., 2007). Липидами, образующими рафты, считают стерины (СТ), сфинголипиды/цереброзиды (ЦР) и глицеролипиды (ГЛ) с насыщенными жирными кислотами (ЖК) (Lingwood, Simons, 2010; Mongrand et al., 2010).

В настоящее время липидные рафты исследуют с помощью биофизических (Hullin-Matsuda, Kobayash, 2007), микроскопических (Nickels et al., 2017) и биохимических методов (Ozolina et al., 2013). Однако именно биохимические техники позволяют изучать многочислен-

ные виды липидов и белков, присутствующих в микродоменах (Carmona-Salazar et al., 2011).

Первоначально микродомены были обнаружены и хорошо изучены в плазмалемме клеток животных и дрожжей (Harder et al., 1998; Martin, Копорка, 2004). Позже подобные структуры обнаружены в различных внутриклеточных мембранах клеток человека и растений, таких как митохондриальная мембрана (Garofalo et al., 2015), тонопласт (Нестеркина и др., 2016; Ozolina et al., 2013), мембраны эндоплазматического ретикулума (Lingwood, Simons, 2010; Mongrand et al., 2010). В наших предыдущих исследованиях приведены доказательства присутствия рафтов в мембранах хлоропластов (Нестеров и др., 2017).

Многочисленными исследованиями показано, что рафтовые структуры участвуют в различных биологических процессах, таких как трансдукция сигнала (Cacas et al., 2012), сборка мембран (Lang et al., 2001), организация цитоскелета (Cargoni, 2001), липидная сортировка и обмен/рециркуляция белка (Simons, Ikonen, 1997; Laloi et al., 2007).

Для растительных клеток установлено, что липидом рафтов включает все структурные и сигнальные липиды, характерные для животных клеток (Mongrand et al., 2010). Показано, что при помощи рафтов в клетки-хозяева растений вторгается широкий спектр патогенов, включая вирусы, бактерии и прионы (Bagam et al., 2017). Процесс вторжения происходит за счет рецепторов, локализованных в липидных рафтах (Ott, 2017).

Кроме того, доказано участие рафтов в ответе растительной клетки на биотическое и абиотиче-

Розенцвет Ольга Анатольевна, гл. науч. сотр., докт. биол. наук, olgarozen55@mail.ru; Нестеров Виктор Николаевич, ст. науч. сотр., канд. биол. наук, nesvikl@mail.ru

ское стрессовое воздействие (Валитова и др., 2010). Однако, по-прежнему существенно меньше данных о физиологической значимости рафтов в растительной клетке, особенностях состава их липидов и белков, количестве, изомерном положении и распределении в бислое и пр. (Malinsky et al., 2013).

Важной особенностью галофитов, приспособившихся к засолению почвы, является быстрый транспорт поглощенных неорганических ионов (Cosentino, 2008; Bassil et al., 2011), дифференциальное распределение в тканях надземных органов (Балнокин и др., 2004), а также защита активно метаболизирующих частей растения и генеративных органов от накопления Cl^- и Na^+ путем их депонирования в отдельных органах, тканях и клеточных компартментах. Механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку, связаны с защитными свойствами мембран, что является дополнительным аргументом в поиске рафтовых структур, их идентификации и анализе состава рафтообразующих липидов.

Известно, что рафты, полученные из определенного типа мембран, отражают их специфику, т.е. состав их компонентов сходен (Mongrand et al., 2010). Так, в липидных рафтах, выделенных из плазматической мембраны клеток *Populus tremula*, обнаружен идентичный состав липидных компонентов, но с преобладанием доли сфинголипидов и СТ (Bessueille et al., 2009). Липидные рафты тонопласта *Beta vulgaris* содержали в два раза меньше структурных компонентов, присущих мембране, и в 1,5–2 раза больше сфинголипидов и СТ (Ozolina et al., 2013). Рафты, полученные из митохондрий Т-клеток человека отличались высоким содержанием ганглиозидов и СТ при относительно низких значениях ФЛ (Garofalo et al., 2015).

Цель данной работы – исследовать состав липидов рафтовых структур в мембранах хлоропластов и митохондрий однолетних побегов соленакапливающего галофита *Halocnemum strobilaceum* Vieb.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Растительный материал отбирали в бассейне соленого оз. Эльтон (Волгоградская обл., Россия) в июне 2016 г. Однолетние побеги в количестве 200 г сырой массы, собранные с 15–20 типичных растений, замораживали в жидком азоте и хранили до начала анализов. В лабораторных условиях с помощью метода дифференциального центрифугирования осуществляли, как описано ранее, выделение хлоропластов и митохондрий (Розенцвет и др., 2012). Контроль чистоты фракций хлоропластов и митохондрий проводили с

использованием инвертированного биологического микроскопа Axio observer Z1 («Carl Zeiss», Германия), а также по содержанию маркерных липидов – сульфохиновозилдиацилглицерола в сумме пластидных липидов в случае с хлоропластами и дифосфатидилглицерола в сумме фосфолипидов в случае с митохондриями.

Для выделения детергент устойчивой области мембран (липидных рафтов) фракции хлоропластов и митохондрий солибилизировали 1% Тритоном X-100, 30 мин при 4°C, вносили под градиент сахарозы 35–25–15–5% и центрифугировали в течение 2-х ч при 200000 g (Ozolina et al., 2013). После центрифугирования в области 15% градиента сахарозы были выявлены опалесцирующие зоны.

Экстракцию и анализ липидов из зон опалесценции, а также из хлоропластов и митохондрий проводили, используя методические рекомендации М. Кейтса (1975).

ЖК анализировали в виде их метиловых эфиров, используя газовый хроматограф Кристалл-5000.1 («Хроматэк», Россия), в изотермическом режиме на капиллярной колонке Rtx T-2330 («Restek», США) длиной 105 м и диаметром 0,25 мм. Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C, скорость тока газаносителя (гелий) – 2 мл/мин.

Результаты представлены в виде средних величин и их стандартных ошибок. Расчеты проводили с помощью программ Statistica 6.0 for Windows, Past 3 и Microsoft Excel 2003. Сравнение количественных характеристик данных проводили с использованием дисперсионного анализа (One-way ANOVA) с последующим использованием критерия Тьюки для сравнения средних значений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Микродоменные участки мембран, устойчивые к действию детергента, были обнаружены в результате дифференциального центрифугирования фракций хлоропластов и митохондрий. Появление зоны опалесценции в области 15% градиента сахарозы стало одним из первых признаков, в которой, судя по литературным данным, содержится наибольшее количество рафтовых структур (Mongrand et al., 2010). Изучение особенностей состава липидов рафтовых структур в эндомембранах проводилось в сравнении с составом липидов соответствующих органелл.

Исследования показали, что основная доля липидов в мембранах хлоропластов приходилась на ГЛ и составляла 95% от суммы мембранных липидов хлоропластов. На долю СТ+ЦР приходилось не более 5%. В составе липидов, полу-

ченных из опалесцирующих зон, соответствующих рафтовым структурам, также преобладали ГЛ – 73%, но доля рафтоспецифичных липидов

(СТ+ЦР) была в 5 раз выше, чем у органелл и достигала третьей части от суммы мембранных липидов (табл. 1).

Таблица 1

Состав липидов субклеточных мембран и их рафтов эуhalофита *H. strobilaceum*
Composition of lipids of subcellular membranes and their rafts of euhalophyte *H. strobilaceum*

Классы липидов	Содержание липидов, % от суммы			
	хлоропласты	рафты хлоропластов	митохондрии	рафты митохондрий
ГЛ	95±9a	73±4b	86±8a	26±3c
ЦР	3±0b	7±1a	8±1a	9±1a
СТ	2±0d	20±2b	6±0c	65±5a

Примечание. Каждое значение представляет собой среднее ± ст. ош. ($n = 20$). Разные буквы указывают на разницу между органеллами и рафтами ($P < 0,05$).

Доля ГЛ в мембранных липидах фракции митохондрий составляла 86 % от суммы всех выделенных липидов (табл. 1). Сумма СТ и ЦР равнялась 14%. В рафтах, выделенных из мембран митохондрий, рафтообразующие липиды становятся доминирующим компонентом и составляют уже 74%. В отличие от хлоропластов доля СТ в составе рафтообразующих липидов митохондриальной фракции была преобладающей – 65%. Похожие результаты были получены при исследовании рафтов, выделенных из митохондрий Т-клеток

человека, которые отличались высоким содержанием ганглиозидов и СТ при относительно низких значениях ФЛ (Garofalo et al., 2015).

Еще одной особенностью состава липидов рафтов является высокая степень насыщенности ЖК. Так доля насыщенных ЖК в липидах рафтов мембран хлоропластов составила 50%, в рафтах мембран митохондрий – 65% от суммы ЖК. Анализ ЖК липидов фракций хлоропластов и митохондрий показал высокую степень их ненасыщенности – около 70% от суммы ЖК (табл. 2).

Таблица 2

Состав ЖК липидов субклеточных мембран и их рафтов эуhalофита *H. strobilaceum*
Composition of FAs of lipids of subcellular membranes and their rafts of euhalophyte *H. strobilaceum*

ЖК	Содержание, % от суммы ЖК			
	хлоропласты	рафты хлоропластов	митохондрии	рафты митохондрий
<C14:0	0,3±0c	2,0±0,1b	0,2±0d	2,8±0,2a
C14:0	–	6,5±0,5a	–	7,5±0,5a
C14:1	–	0,8±0,1a	–	1,0±0,1a
C15:0	0,1±0b	2,4±0,2a	0,1±0b	2,8±0,2a
C15:1	–	0,7±0a	–	0,6±0b
C16:0	24,0±1,5c	30,8±2,5b	24,0±1,8c	39,0±3,2a
C16:1	1,4±0,1c	11,7±1,1a	1,4±0,1c	7,4±0,7b
C17:0	0,2±0d	0,6±0b	0,4±0c	0,8±0a
C17:1	–	0,9±0,1a	–	1,1±0,1a
C18:0	3,1±0,2c	10,0±0,8b	3,5±0,2c	14,6±1,0a
C18:1	8,0±0,5c	24,0±1,7a	12,0±1,1b	13,0±0,9b
C18:2	11,7±1,2b	5,1±0,3c	19,1±2,0a	3,2±0,2d
C18:3	48,4±3,2a	0,6±0c	36,0±1,5b	0,1±0d
C20:0	1,0±0b	0,1±0c	1,5±0,1a	0,1±0c
>C20:0	0,8±0d	2,3±0,1b	1,7±0,1c	6,9±0,5a
X	1,0±0,1b	1,5±0,2a	0,1±0c	0,1±0c
Сумма насыщенных ЖК	28,4	50,4	29,5	64,8
Сумма ненасыщенных ЖК	69,5	43,8	68,5	25,4

Примечание. X – неизвестные ЖК. Каждое значение представляет собой среднее ± ст. ош. ($n = 20$). Разные буквы указывают на разницу между органеллами и рафтами ($P < 0,05$).

Полученные данные являются еще одним свидетельством того, что полученные рафтовые структуры, состоят из более плотно упакованных слоев липидов, чем мембраны, из которых они выделены. Основной насыщенной ЖК для мембран органелл – митохондрий и хлоропластов, была пальмитиновая ЖК (C16:0), доля которой составляла 24% от суммы ЖК. Для рафтов хлоропластов и митохондрий относительное содержание C16:0 увеличивалось до 31% и 39%, соответственно. Относительный вклад другой насыщенной ЖК – стеариновой (C18:0), также увеличивался до 10–15 % против 4%. Содержание главной ненасыщенной ЖК (линоленовой C18:3) в рафтах мембран обеих органелл отмечено в следовых количествах, в то время как в липидах фракции хлоропластов и митохондрий содержание данной ЖК составляло 48% и 36%, соответственно. Кроме того, в составе ЖК рафтов выявлено низкое относительное содержание линолевой ЖК (C18:2) – не более 5%, тогда как в мембранных фракциях митохондрий и хлоропластов относительное содержание C18:2 было 19% и 12%, соответственно.

Наряду с повышенной насыщенностью ЖК в липидах рафтов установлено высокое содержание моноеновых ЖК, которые в сумме составили 38% (для хлоропластных рафтов) и 23% (для митохондриальных рафтов). Основной среди моноеновых ЖК была олеиновая ЖК (C18:1) – 24% (рафты хлоропластов) и 13% (рафты митохондрий) от суммы ЖК.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как отмечалось выше, характерными чертами рафтовых структур являются – устойчивость к детергентам, плотность упаковки, особый состав белков, липидов и ЖК. Зоны опалесценции, свидетельствующие о концентрации рафтов, были обнаружены при выделении рафтов как из фракции митохондрий, так и хлоропластов.

Анализ состава липидов фракций хлоропластов и митохондрий и их рафтов показал, что состав структурных компонентов рафтов и мембран, из которых они получены, сходен и в рафтовых структурах наблюдается тот же качественный состав компонентов, но обогащенный СТ и/или ЦР. Эти данные согласуются с литературными данными. Например, анализ липидов фракции плазмалеммы и выделенных из нее рафтов культуры клеток гибридной осины показал сходство их состава (Bessueille et al., 2009). При этом рафты на 30 % были больше обогащены сфинголипидами и практически вдвое СТ.

Предполагают, что высокое относительное содержание СТ в мембране или ее части может быть связано с защитной реакцией растительной клетки на колебания факторов окружающей среды, в которых произрастают растения (Beck et al., 2007). Изменение в содержании и составе СТ может приводить к множественным дефектам роста и развития, как показано на растениях *Arabidopsis thaliana* (Clouse, 2000). Данное утверждение особенно справедливо для галофитов, которым помимо засоления среды, приходится переносить и достаточно суровые засушливые условия в сочетании с высоким уровнем освещенности (Розенцвет и др., 2017).

Наряду с общеизвестным фактом о повышенной насыщенности ЖК в липидах рафтов, нами установлено высокое содержание моноеновых ЖК, основной среди которых была олеиновая ЖК (C18:1). В литературных источниках отмечено, что дикий тип океанических сине-зеленых водорослей из рода *Synechococcus*, толерантных к NaCl, содержит до 50% мононенасыщенных ЖК и практически такой же % насыщенных ЖК в составе липидов (Allakhverdiev et al., 2001).

В целом микродомены отличаются низкими значениями ненасыщенности ЖК за счет уменьшения количества полиненасыщенных ЖК и увеличением насыщенных и мононенасыщенных ЖК.

В наших экспериментах мембраны хлоропластов и митохондрий тоже отличались высокой степенью ненасыщенности, но при этом их микродомены были насыщенными, что способствует более плотной упорядоченности липидов. Возможно, что наличие в мембранной системе органелл *H. strobilaceum* рафтов, с одной стороны упорядочивает их, а с другой – способствует сохранению высокой степени ненасыщенности липидов, т.е. позволяет тем самым осуществлять хлоропластам и митохондриям их функции и одновременно сохраняет их целостность.

Таким образом, полученные данные, основанные на устойчивости к детергенту отдельных участков мембран и особом составе липидов и ЖК, дают основание заключить о существовании рафтовых структур в мембранах хлоропластов и митохондрий галофитного растения *H. strobilaceum*. Рафтовые структуры обогащены СТ (десятикратно) и/или ЦР (двукратно, в случае с хлоропластными рафтами) в сравнении с органеллами, из которых они были выделены. Липиды микродоменов имеют вдвое большую степень насыщенности ЖК. Подобные особенности структурной организации микродоменов мембран хлоропластов и митохондрий могут быть связаны с солеустойчивостью галофита *H. strobi-*

laseum, эволюционно приспособленного к аккумуляции солей в своих клетках.

Благодарности / Acknowledgements. Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук И.С. Нестеркиной-Капустиной и док-

тору биологических наук Н.В. Озолиной (СИФИБР СО РАН, г. Иркутск) за помощь в освоении современных методов исследования.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Список русскоязычной литературы

Балнокин Ю.В., Куркова Е.Б., Мясоедов Н.А., Луньков Р.В., Шамсутдинов Н.З., Егорова Е.А., Бухов Н.Г. Структурно-функциональное состояние тилакоидов у галофита *Suaeda altissima* L. в норме и при нарушении водно-солевого режима под действием экстремально высоких концентраций NaCl // Физиология растений. 2004. № 51. С. 905-912.

Валитова Ю.Н., Котлова Е.Р., Новиков А.В., Шаварда А.Л., Артеменко К.А., Зубарев Р.А., Минибаева Ф.В. Связывание стероидов влияет на функционирование мембран и состав сфинголипидов в корнях пшеницы // Биохимия. 2010. Т. 75. С. 644-653.

Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М.: Мир, 1975. 322 с.

Нестеров В.Н., Нестеркина И.С., Розенцвет О.А., Озолина Н.В. Обнаружение липид-белковых микродоменов (рафтов) и изучение их функциональной роли в хлоропластных мембранах галофитов // Доклады Академии наук. 2017. Т. 476. С. 350-352.

Нестеркина И.С., Озолина Н.В., Бадиев Б.К., Фёдорова Г.А., Нурминский В.Н., Спиридонова Е.В., Салыев Р.К. Рафты вакуолярной мембраны столовой свеклы содержат V-H⁺-АТФ-азу // Биол. мембраны. 2016. Т. 33. С. 450-453.

Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Синюткина Н.Ф., Танкелюн О.В. Влияние ионов Cu⁺² и Cd⁺² на метаболизм мембранных липидов и белков *Hydrilla verticillata* // Биол. мембраны. 2012. Т. 29. С. 284-292.

Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиол. растений. 2017. Т. 64. С. 251-265.

Общий список литературы / Reference List

Balnoikin Yu.V., Kurkova E.B., Myasoedov N.A., Lunkov R.V., Shamsutdinov N.Z., Egorova E.A., Bukhov N.G. Structural and functional state of thylakoids in halophyte *Suaeda altissima* L. in norm and in violation of the water-salt regime under the influence of extremely high concentrations of NaCl // Physiology Plants. 2004. No. 51. P. 905-912. (In Russian).

Valitova Yu.N., Kotlova E.R., Novikov A.V., Shavarda A.L., Artemenko K.A., Zubarev R.A., Mini-baeva F.V. Binding of sterols affects the functioning of membranes and the composition of sphingolipids in wheat roots // Biochemistry. 2010. V. 75. P. 644-653. (In Russian).

Kates M. Technique of lipidology. Isolation, analysis and identification of lipids. Moscow: Mir, 1975. 322 p. (In Russian).

Nesterov V.N., Nesterkina I.S., Rozentsvet O.A., Ozolina N.V. Detection of lipid-protein microdomains (rafts) and study of their functional role in chloroplast

membranes of halophytes // Doklady Akademii nauk. 2017. V. 476. P. 350-352. (In Russian).

Nesterkina I.S., Ozolina N.V., Baduev B.K., Fedorova G.A., Nurminsky V.N., Spiridonova E.V., Salyaev R.K. Rafts of the vacuolar membrane of table beet contain V-H⁺ -ATP-ase // Biol. Membranes. 2016. V. 33. P. 450-453. (In Russian).

Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Sinyutina N.F., Tankelyun O.V. Influence of Cu⁺² and Cd⁺² ions on the metabolism of membrane lipids and proteins *Hydrilla verticillata* // Biol. Membranes. 2012. V. 29. P. 284-292. (In Russian).

Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Structural and physiological-biochemical aspects of salt tolerance of halophytes // Physiology Plants. 2017. V. 64. P. 251-265. (In Russian).

Allakhverdiev S.I., Kinoshita M., Inaba M., Suzuki I., Murata N. Unsaturated fatty acids in membrane lipids protect the photosynthetic machinery against salt-induced damage in *Synechococcus* // Plant Physiol. 2001. V. 125. P. 1842-1853.

Bagam P., Singh D.P., Inda M.E., Batra S. Unraveling the role of membrane microdomains during microbial infections // Cell Biol. Toxicol. 2017. V. 33. P. 429-455.

Bassil E., Ohto M., Esumi T., Tajima H., Zhu Z., Cagnac O., Belmonte M., Peleg Z., Yamaguchi T., Blumwald E. The *Arabidopsis* intracellular Na⁺/H⁺ antiporters NHX5 and NHX6 are endosome associated and necessary for plant growth and development // Plant Cell. 2011. V. 23. P. 224-239.

Beck J.G., Mathieu D., Loudet C., Buchoux S., Dufourc E.J. Plant sterols in «rafts»: a better way to regulate membrane thermal shocks // FASEB J. 2007. V. 21. P. 1714-1723.

Bessueille L., Sindt N., Guichardant M., Djerbi S., Teeri T.T., Bulone V. Plasma membrane microdomains from hybrid aspen cells are involved in cell wall polysaccharide biosynthesis // Biochem. J. 2009. V. 420. P. 93-103.

Cacas J.-L., Furt F., Le Guedard M., Schmitter J.-M., Bure C., Gerbeau-Pissot P., Moreau P., Bessoule J.-J., Simon-Plas F., Mongrand S. Lipids of plant membrane rafts // Prog. Lipid Res. 2012. V. 5. P. 272-299.

Carmona-Salazar L., El Hafidi M., Enriquez-Arredondo C., Vazquez-Vazquez C., Gonzalez de la Vara L.E., Gavilanes-Ruiz M. Isolation of detergent-resistant membranes from plant photosynthetic and non-photosynthetic tissues // Anal. Biochem. 2011. V. 417. P. 220-227.

Caroni P. Actin cytoskeleton regulation through modulation of PI(4,5)P₂ rafts // EMBO Journal. 2001. V. 20. P. 4332-4336.

Clouse S.D. Plant development: A role for sterols in embryogenesis // Curr. Biol. 2000. V. 10. P. 11601-11604.

- Cosentino C.** Na⁺/H⁺ transporters of the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. Ph.D. Thesis, Vom Fachbereich Biologie der Technischen Universität Darmstadt, Darmstadt, 2008. 72 p.
- Garofalo T., Manganeli V., Grasso M., Mattei V., Ferri A., Misasi R., Sorice M.** Role of mitochondrial raft-like microdomains in the regulation of cell apoptosis // *Apoptosis*. 2015. V. 20. P. 621-634.
- Harder T., Scheiffele P., Verkade P., Simons K.** Lipid-domain structure of the plasma membrane revealed by patching of membrane components // *J. Cell Biol.* 1998. V. 141. P. 929-942.
- Hullin-Matsuda F., Kobayashi T.** Monitoring the distribution and dynamics of signaling microdomains in living cells with lipid-specific probes // *Cell. Mol. Life Sci.* 2007. V. 64. P. 2492-2504.
- Pike L.J.** Rafts defined: a report on the keystone symposium on lipid rafts and cell function // *J. Lipid Res.* 2006. V. 47. P. 1597-1598.
- Simons K., Ikonen E.** Functional rafts in cell membranes // *Nature*. 1997. V. 387. P. 569-572.
- Laloi M., Perret A.-M., Chatre L., Melser S., Cantrel C., Vaultier M.-N., Zachowski A., Bathany K., Schmitter J.-M., Vallet M., Lessire R., Hartmann M.-A., Moreau P.** Insights into the role of specific lipids in the formation and delivery of lipid microdomains to the plasma membrane of plant cells // *Plant Physiol.* 2007. V. 143. P. 461-472.
- Lang T., Bruns D., Wenzel D.R., Holroyd P., Thiele C., Jahn R.** SNAREs are concentrated in cholesterol-dependent clusters that define docking and fusion sites for exocytosis // *EMBO Journal*. 2001. V. 20. P. 2202-2213.
- Lingwood D., Simons K.** Lipid rafts as a membrane-organizing principle // *Science*. 2010. V. 327. P. 46-50.
- Martin S.W., Konopka J.B.** Lipid raft polarization contributes to hyphal growth in *Candida albicans* // *Eukaryot. Cell*. 2004. V. 3. P. 675-684.
- Malinsky J., Opekarova M., Grossmann G., Tanner W.** Membrane microdomains, rafts, and detergent-resistant membranes in plants and fungi // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013. V. 64. P. 501-529.
- Mongrand S., Stanislas T., Bayer E.M., Lherminier J., Simon-Plas F.** Membrane rafts in plant cells // *Trends Plant Sci.* 2010. V. 15. P. 656-663.
- Nickels J.D., Chatterjee S., Stanley C.B., Qian S., Cheng X., Myles D.A.A., Standaert R.F., Elkins J.G., Katsaras J.** The in vivo structure of biological membranes and evidence for lipid domains // *PLoS Biology*. 2017. V. 15. e2002214.
- Ott T.** Membrane nanodomains and microdomains in plant-microbe interactions // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2017. V. 40. P. 82-88.
- Ozolina N.V., Nesterkina I.S., Kolesnikova E.V., Salyaev R.K., Nurminsky V.N., Rakevich A.L., Martynovich E.F., Chernyshov M.Y.** Tonoplast of *Beta vulgaris* L. contains detergent-resistant membrane microdomains // *Planta*. 2013. V. 237. P. 859-871.

RAFT-FORMING LIPIDS OF MEMBRANES OF MITOCHONDRIA AND CHLOROPLASTS OF HALOPHYTE *HALOCNEMUM STROBILACEUM*

© 2021 O.A. Rozentsvet, V.N. Nesterov

Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – branch
Samara Federal Research Center RAS, Togliatti (Russia)

Abstract. The composition of lipids of raft structures isolated from the membranes of mitochondria and chloroplasts of annual shoots of the wild halophyte *Halocnemum strobilaceum* was investigated. In the zone of opalescence obtained by centrifugation of biological material in a sucrose gradient, a high content of sterols, cerebrosides and saturated fatty acids was found. Based on the data obtained, it was suggested that the functional role of rafts may be associated with the salt tolerance of the halophyte *Halocnemum strobilaceum*.

Key words: *Halocnemum strobilaceum*, halophytes, chloroplasts, mitochondria, lipid rafts, lipids and fatty acids.