



ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Научная статья

УДК 581.133.032

doi: 10.17308/sorpchrom.2022.22/10605

Тонкослойная хроматография фосфолипидов растений *Zea mays* (L.) в условиях дефицита кислорода

Антонина Николаевна Ершова¹✉, Ирина Владимировна Тюрина²

¹Воронежский государственный педагогический университет, Воронеж, Россия, profershova@mail.ru✉

²Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия

Аннотация. Факторы внешней среды оказывают существенное влияние на состав и свойства липидов растений. Однако липидный обмен растений в условиях гипо- или аноксии на данный момент изучен гораздо в меньшей степени, чем белковый и углеводный. Исследовали динамику содержания отдельных классов фосфолипидов проростков кукурузы в условиях кратковременной (до суток) гипоксии и среды высоких концентраций диоксида углерода. Пробы фиксировали кипящим изопропанолом и экстрагировали смесью гексан : изопропанол (3:2). После очистки от нелипидных примесей липиды упаривали на роторном испарителе и растворяли в хлороформе. Фосфолипиды выделяли методом тонкослойной хроматографии на пластинках с силикагелем W и далее разделяли на классы на пластинках с силикагелем 60G (Merk, Германия). Показано, что содержание суммарных фосфолипидов в клетках растений в условиях обычной гипоксии снижалось до 82.4% и почти в два раза в среде двуокиси углерода по отношению к аэрируемому проросткам. Установлено, что в растениях кукурузы доминировали такие классы фосфолипидов, как фосфатидилхолин (ФХ) и фосфатидилэтаноламин (ФЭ). Содержание ФХ составляло 13.86 ± 1.00 , а ФЭ – 9.98 ± 0.30 мкгР г⁻¹ сыр веса соответственно, что в сумме составляло до 78% от всех фосфолипидов проростков. Отмечено, что соотношение ФХ/ ФЭ в условиях дефицита кислорода возрастало с 1.12 при аэрации до 1.73 при гипоксии и 1.97 в среде повышенных концентрации диоксида углерода. Одновременно в проростках в условиях гипоксии падало содержание фосфатидилсерина и несколько повышалось к концу опыта содержание фосфатидилглицерина. В первые часы опыта в проростках отмечалось увеличение содержания фосфатидных кислот в результате активации соответствующих фосфолипаз. Наблюдаемые изменения в содержании как отдельных классов фосфолипидов, так и суммарных фосфолипидов в клетках проростков кукурузы, проявлялись более значительно в условиях высоких концентраций диоксида углерода, чем гипоксии, вызванной инертным газом.

Проведенные нами исследования подтвердили, что способность растений приспосабливаться к действию повреждающих факторов, включая и дефицит кислорода, в значительной степени обусловлена теми сдвигами, которые происходят в содержании как суммарных фосфолипидов, так и отдельных классов фосфолипидов, включая и фосфатидные кислоты, которые являются продуктам их деградации.

Ключевые слова: тонкослойная хроматография, фосфолипиды, содержание, проростки кукурузы, гипоксия, CO₂-среда.

Для цитирования: Ершова А.Н., Тюрина И.В. Тонкослойная хроматография фосфолипидов растений *Zea mays* (L.) в условиях дефицита кислорода // *Сорбционные и хроматографические процессы*. 2022. Т. 22, № 4. С. 502-511. <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2022.22/10605>

Original article

Thin-layer chromatography of phospholipids in *Zea mays* (L.) under oxygen deficit

Antonina N. Ershova¹✉, Irina V. Tyurina²

¹Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, Russian Federation, profershova@mail.ru✉

²Voronezh State University, Voronezh, Russian Federation



Abstract. Environmental factors have a significant impact on the composition and properties of the lipids of plants. However, up to now, the lipid metabolism in plants under conditions of hypoxia or anoxia has not been studied as thoroughly as protein and carbohydrate metabolism. In our study, we analysed the dynamics of the concentration of certain classes of phospholipids in maize seedlings under the condition of short-term (24 hours) hypoxia and large concentrations of carbon dioxide. The samples were fixed using boiling isopropanol and extracted using a mixture of hexane:isopropanol (3:2). After purification from nonlipid impurities, lipids were evaporated on a rotary evaporator and dissolved in chloroform. Phospholipids were obtained by means of thin-layer chromatography on silica gel W plates and were then separated into classes on plates with silica gel 60G (Merk, Germany). The article demonstrates that the total concentration of phospholipids in plant cells subjected to hypoxia decreased to 82.4% and was almost two times lower in the carbon dioxide medium than it was for aerated plants. The study determined that phosphatidyl-choline (PC) and phosphatidylethanolamine (PE) were dominant in maize seedlings. The concentration of PC was 13.86 ± 1.00 , and the concentration of PE was $9.98 \pm 0.30 \mu\text{g P g}^{-1}$ of raw weight respectively which was up to 78% of all the phospholipids in the seedlings. We should note that the PC/PE ratio under oxygen deficit increased from 1.12 (for aerated seedlings) to 1.73 under hypoxia and 1.97 in the media with increased concentrations of carbon dioxide. At the same time, hypoxia was accompanied by a decrease in the concentration of phosphatidylserine and a slight increase in the concentration of phosphatidylglycerol. During the early hours of the experiment, we observed an increase in the concentration of phosphatidic acids in the seedlings as a result of activation of the corresponding phospholipases. The observed fluctuations in the concentrations of certain classes of phospholipids and the total concentration of phospholipids in the cells of maize seedlings were more significant at large concentrations of carbon dioxide rather than under hypoxia caused by a noble gas.

Our study confirmed the assumption that the ability of plants to adapt to the effect of adverse factors, including a lack of oxygen, is to a large degree determined by the changes that occur in the total concentration of phospholipids as well as the concentrations of certain types of phospholipids, including phosphatidic acids, which form as a result of their degradation.

Keywords: thin-layer chromatography, phospholipids, concentration, maize seedlings, hypoxia, CO₂-medium.

For citation: Ershova A.N., Tyurina I.V. Thin-layer chromatography of phospholipids in *Zea mays* (L.) under oxygen deficit. *Sorbtsionnyye i khromatograficheskiye protsessy*. 2022. 22(4): 502-511. (In Russ.). <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2022.22/10605>

Введение

Среди химических компонентов растительных клеток важная роль принадлежит липидам, которые являются важнейшим структурным и функциональным компонентом. Ацильные липиды подразделяют на полярные и неполярные. К полярным липидам относят фосфолипиды и гликолипиды, которые являются интегральными компонентами клеточных мембран растений [1]. В последнее время стали говорить о липидоме, как совокупности всех липидов растительных клеток [2]. Факторы внешней среды оказывают существенное влияние на состав и свойства липидов растений [2, 3]. Влияя на распад биополимеров и липидов стрессовые факторы, как предполагается [4], включают особые триггерные механизмы, которые и обеспечивают выживаемость растительных организмов. Установлено [3], что при

стрессовых воздействиях в клетках растений происходят изменения в содержании разных классов фосфолипидов, что может быть связано с адаптационными механизмами. Так, предварительное многократное выдерживание проростков растений в условиях водного дефицита повышала их устойчивость к более длительному водному стрессу. При этом в растениях наряду с понижением содержания ацильных липидов, повышался уровень стеринов и возрастало отношение стерины/фосфолипиды. Однако соотношение основных классов фосфолипидов, таких как фосфатидилхолина (ФХ) к фосфатидилэтаноламину (ФЭ) значительно снижалось [2, 5]. При закаливании растений к низким температурам, наоборот отмечалось повышение содержания в клетках фосфолипидов [6] и происходило увеличение соотношения ФХ/ФЭ, но только во время первой фазы закаливания [7]. Именно изменение таких параметров, как соотношение

ФХ/ФЭ могут быть направлены на сохранение упорядоченности и структурированности мембран, необходимое для сохранения их проницаемости и функциональной активности [7].

Прогнозируемое потепление климата должно привести к затоплению обширных районов нашей планеты, при котором сельскохозяйственные растения, а также растения дикой флоры будут испытывать острое кислородное голодание [8.9]. Данные о влиянии дефицита кислорода на процессы, связанные с превращением липидов, весьма немногочисленны. Показано, что фосфолипиды были более чувствительны к дефициту кислорода, чем общие липиды [10-12]. Уменьшение содержания суммарных липидов, в основном за счет группы полярных липидов, наблюдали при анаэробном выращивании растений с разной устойчивостью [11.13]. Однако липидный обмен растений в условиях гипоксии или аноксии на данный момент изучен гораздо в меньшей степени, чем белковый и углеводный [14.15]. На наш взгляд, это связано не только с более сложными методами выделения и анализа липидных компонентов растений, но и недостаточностью сведений о их роли в растениях при стрессовых условиях. В связи с этим с использованием метода тонкослойной хроматографии исследовали динамику изменения содержания отдельных классов фосфолипидов растений при действии условий кратковременной гипоксии и высоких концентраций диоксида углерода.

Экспериментальная часть

В качестве объекта исследования использовали 10-12 дневные проростки кукурузы (*Zea mays L.*) сорта «Воронежская 76», выращенные методом гидропоники. Этиолированные проростки (5.0-6.0 г) без корней и семядолей помещали на 3-24 часа в затемненные вакуум – эксикаторы, через которые пропускали разные газовые среды: воздух (контроль) или азот

(содержание кислорода менее 1.0 % v/v) и CO₂ из баллона.

Пробы фиксировали кипящим изопропанолом, что способствовало инактивации эндогенных фосфолипаз. Липиды экстрагировали смесью гексан : изопропанол (3:2) по методу [13]. Водорастворимые примеси отделяли и верхний гексановый слой, содержащий липиды, отбирали и упаривали на ротаторном испарителе Aid type-309 (MPW, Польша) при +40°C. Полученную липидную фракцию растворяли в 2 см³ хлороформа.

Выделение фосфолипидов из липидной фракции проводили методом тонкослойной хроматографии на пластинках (6x9 см) с силикагелем W с добавлением 5% гипса (Merk, Германия). Перед использованием пластинки активировали в течение 1 часа при +110°C. На пластинки наносили 1.0-1.5 см³ липидной фракции. Хроматографическое разделение липидов проводили в растворителе ацетон: уксусная кислота : вода в соотношении 100:2:1. Пластинки высушивали и в парах йода определяли присутствие липидных фракций, которые проявлялись в виде светлых пятен на темном фоне. Идентификацию липидных компонентов проводили по величине R_f и свидетелям. В данной системе растворителей фосфолипиды оставались на старте. [16].

Фракцию фосфолипидов, которая оставалась на старте, переносили микрошпателем на пластинки (9x12см) с силикагелем 60G (Merk, Германия). Разделение фосфолипидов на классы проводили в системе хлороформ : метанол : вода в соотношении 65:25:4. Присутствие отдельных классов фосфолипидов определяли в парах йода и идентифицировали по величине R_f и свидетелям [13].

Содержание фосфолипидов рассчитывали по неорганическому фосфору, который определяли по методу [13]. Для этого участки силикагеля, содержащие отдельные фосфолипиды, переносили микрошпателем в жаростойкие пробирки и нагревали в течении 20-30 минут при



+180-200°C, предварительно добавив 0.7 см³ обугливателя (97% серная кислота и 60% хлорная кислота в соотношении 1:1). Обугливание заканчивалось, когда бесцветный раствор в пробирках становился желтым за счет выделения хлора. После охлаждения в пробы добавляли 4 см³ 1% раствора молибдата аммония и 0.2 см³ восстановителя, который содержал 0.25 г 1-амино-2-окси-4-нафтилинсульфоновой кислоты (эйконогена), 1 г сульфита натрия в 100 см³ 15% водного раствора пиросульфата натрия. Пробирки еще раз нагревали 10 мин при +100°C. Для контрольных холостых проб использовали участок силикагеля, который был равен среднему размеру пятен фосфолипидов и находился до стартовой зоны. После охлаждения проб развившуюся окраску измеряли при 830 нм на СФ-26 (Ломо, Россия). Содержание фосфора рассчитывали по предварительно построенным калибровочным кривым и выражали в мкг Р·г⁻¹ сыр веса.

Опыты проводили в двух биологических и двух аналитических повторностях. Каждый эксперимент повторяли не менее 2-3 раз. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические значения и их стандартные отклонения, которые брали из одного из типичных опытов. Для расчетов использовали пакет программ Microsoft Excel. Обсуждаются статистически достоверные различия при $p < 0.05$.

Обсуждение результатов

Изучению особенностей обменных процессов растений в условиях дефицита

кислорода посвящен целый ряд работ как отечественных, так и зарубежных исследователей [8, 9]. Однако метаболизм липидов у растений в условиях гипо- или аноксии исследован в меньшей степени. Основное внимание обычно уделялось рассмотрению особенностей обмена отдельных групп липидов с точки зрения различной устойчивости растений к недостатку кислорода [10, 11]. При этом использовались, как правило, довольно длительные сроки инкубации. Поэтому в дальнейшей работе мы исследовали метаболизм липидов, в частности фосфолипидов, у растений в условиях кратковременного (до суток) анаэробно-анаэробного замещения воздуха инертными газами или атмосферой двуокиси углерода. Для выделения фосфолипидов из общей липидной фракции применяли метод тонкослойной хроматографии. Использование тонкослойной хроматографии, на наш взгляд, было более предпочтительным перед другими методами, например жидкостной хроматографии, так как появлялась возможность использования выделенных фосфолипидов для анализа их жирных кислот [16]. Объектом исследования были этиолированные проростки кукурузы, которые помещали в условия разных газовых сред на 3-24 часа. Результаты содержания фракции фосфолипидов приведены в таблице 1. Из данных таблицы 1 видно, что содержание фосфолипидов у проростков, находящихся в среде двуокиси углерода через 9 часов снижалось более, чем в два раза, и составляло 57.9% от содержания фосфолипидов у проростков, находящихся в условиях

Таблица 1. Влияние сроков экспозиции растений в условиях разных газовых сред на содержание суммарных фосфолипидов проростков кукурузы (% от аэрируемого контроля)

Table 1. The influence of the duration of exposition of plants to various gaseous media on the total concentration of phospholipids in maize seedlings (% of the concentration in the aerated control group)

Вариант	Экспозиция, час			
	3	6	9	24
аэрация	100	100	100	100
гипоксия	126.0±2.5	101.5±3.8	91.4±3.0	82.4±1.6
СО ₂ -среда	115.1±0.8	110.7±1.6	57.9±0.8	67.8±1.2

нормальной аэрации. В условиях же гипоксии содержание фосфолипидов снижалось менее значительно. Через 24 часа оно составляло 82.4% по отношению к контрольным растениям. Уменьшение содержания полярных липидов при дефиците кислорода и накопление свободных жирных кислот наблюдали ранее и для неустойчивых к аноксии растений [10].

Для анализа динамики содержания отдельных классов фосфолипидов проростков кукурузы в разных условиях аэрации, использовали разделение суммарных липидов методом тонкослойной хроматографии на пластинках с силикагелем 60 G. Величина R_f в использованной системе растворителей для отдельных классов фосфолипидов составляла: для фосфатидилсирин (ФС) – 0.05, ФХ – 0.18, ФЭ –

0.27, фосфатидилглицерин (ФГ) – 0.43, фосфатидных кислот (ФК) – 0.59 (табл. 2). Показано, что в этиолированных проростках кукурузы преобладали следующие классы фосфолипидов – ФХ, ФЭ, ФС, ФГ и ФК (табл. 3). Среди фосфолипидов в растениях кукурузы доминировали ФХ и ФЭ, содержание которых составляло 13.86 ± 1.00 и 9.98 ± 0.30 мкг Р г⁻¹ сыр. веса соответственно. В сумме содержание этих двух классов фосфолипидов составляло до 78% от всех ФЛ, что было характерно и для других растений, включая и высшие водные растения [3, 18]. Гораздо меньше во фракции фосфолипидов присутствовали ФС (3.76 ± 0.70 мкг Р г⁻¹ сыр веса) и ФГ (1.54 ± 0.09 мкг Р г⁻¹ сыр веса), и это хорошо согласуется с результатами других работ [11, 17]. Содержание

Таблица 2. Хроматографический анализ фосфолипидов проростков кукурузы и набора свидетелей в системе хлороформ : метанол : вода (65:25:4).

Table 2. Chromatographic analysis of phospholipids in maize seedlings and a set of control samples in the system chloroform:methanol:water (65:25:4).

Фосфолипид	R_f	Стандартные свидетели
Фосфатидилсирин	0.05	Фосфатидилсирин
Фосфатидилхолин	0.18	Лецитин
Фосфатидилэтаноламин	0.27	Фосфатидилэтаноламин
Фосфатидилглицерин	0.43	Фосфатидилглицерин
Фосфатидные кислоты	0.59	Фосфатидная кислота

Таблица 3. Содержание отдельных классов фосфолипидов проростков кукурузы в условиях дефицита кислорода и CO₂-среды (мкг Р г⁻¹ сыр. веса)

Table 3. Concentrations of certain classes of phospholipids in maize seedling under oxygen deficit and in a CO₂ medium ($\mu\text{g P g}^{-1}$ of raw weight)

Экспозиция, час		ФС	ФХ	ФЭ	ФГ	ФК
3	аэрация	3.76 ± 0.70	13.86 ± 1.00	9.99 ± 0.30	1.54 ± 0.09	0.98 ± 0.03
	гипоксия	3.92 ± 0.14	14.6 ± 0.40	7.90 ± 0.10	1.72 ± 0.10	2.17 ± 0.05
	CO ₂ -среда	2.33 ± 0.07	12.8 ± 0.10	10.18 ± 1.9	3.80 ± 0.20	3.20 ± 0.10
6	аэрация	1.38 ± 0.02	13.62 ± 0.60	6.68 ± 0.14	2.48 ± 0.12	1.38 ± 0.10
	гипоксия	1.81 ± 0.06	10.30 ± 0.39	6.71 ± 0.31	2.74 ± 0.80	2.51 ± 0.07
	CO ₂ -среда	2.30 ± 0.45	10.62 ± 0.10	7.41 ± 0.56	2.20 ± 0.10	2.89 ± 0.23
9	аэрация	3.98 ± 0.23	10.62 ± 0.14	7.31 ± 0.59	2.64 ± 0.20	1.43 ± 0.02
	азот	2.30 ± 0.06	11.12 ± 0.75	6.80 ± 0.42	2.30 ± 0.10	1.45 ± 0.01
	CO ₂ -среда	2.31 ± 0.07	9.86 ± 0.73	7.32 ± 0.11	1.24 ± 0.09	1.51 ± 0.08
24	аэрация	3.00 ± 0.23	9.78 ± 0.07	8.51 ± 0.37	1.43 ± 0.03	–
	азот	2.55 ± 0.06	12.58 ± 0.26	7.23 ± 0.13	1.82 ± 0.06	–
	CO ₂ -среда	1.89 ± 0.07	12.33 ± 0.16	6.52 ± 0.90	2.45 ± 0.31	–



ФК определяли в первые 3-9 часов опыта и оно было наименьшим (0.98 ± 0.03 мкг Р г⁻¹ сыр веса) в клетках растений кукурузы. В условиях дефицита кислорода в проростках кукурузы отмечалось увеличение содержания ФХ, которое к концу опыта повышалось на 25%. Содержания ФЭ возрастало только в первые 3 и 6 часа действия гипоксии, а затем снижалось. Можно предположить, что повышение содержания ФЭ в первые часы действия гипоксии могло отражать накопление этанола и носит, как считает ряд авторов [19], адаптивный характер. Содержание ФС в условиях гипоксии на всех этапах опыта снижалось на 30-40%, а ФГ к концу опыта повысилось на 20% в условиях гипоксии и на 40% при действии среды диоксида углерода. В первые часы опыта в проростках отмечалось и накопление ФК, которые являются продуктом распада фосфолипидов. Содержание ФК в клетках возрастало на 25% при гипоксии и на 40% в среде диоксида углерода. Нужно отметить, что наблюдаемые изменения в содержании как отдельных классов фосфолипидов, так и суммарных фосфолипидов в клетках проростков кукурузы, проявлялись более значительно в условиях высоких концентраций диоксида углерода, чем гипоксии, вызванной инертным газом.

Заключение

Вопрос о влиянии анаэробных условий на липидный обмен растений пока еще нельзя считать достаточно выясненным, хотя подобные исследования ведутся в течение ряда лет [10.11.13]. С использованием метода тонкослойной хроматографии в наших опытах было показано, что после небольшого повышения на начальных этапах действия условий дефицита кислорода содержание фосфолипидов существенно снижалось. Торможение синтеза ФЛ при длительных сроках отмечалось ранее и для проростков пшеницы [6]. При этом рядом авто-

ров [20] предполагается, что возможность синтеза липидов у растений в отсутствие кислорода на первых этапах, способствует регенерации восстановленных пиридиновых нуклеотидов в клетках. Наряду с образованием этанола, синтез липидов в условиях анаэробноза в этот период может обеспечивать потребности растений в окисленных формах нуклеотидов. Однако такая активация синтеза липидов в наших опытах была лишь временной и, с увеличением экспозиции, отмечалось торможение образования липидов, включая и фосфолипиды. Подобная закономерность отмечалась ранее и для менее устойчивых растениям по отношению к более устойчивым [14]. Наряду с торможением синтеза липидов в условиях дефицита кислорода мог усиливаться и их распад. Об этом свидетельствовало увеличение содержания ФК при действии гипоксии и, особенно, среды диоксида углерода. Именно ФК являются продуктом отщепления жирных кислот от молекул фосфолипидов под действием фосфолипазы Д. Активация фосфолипазы Д отмечалась при дефиците кислорода и в клетках других растений [21]. Нельзя исключить и усиление процессов перекисного окисления липидов при дефиците кислорода в растениях кукурузы за счет активации фермента липоксигеназы [16]. В наших исследованиях в клетках проростков кукурузы было обнаружено не только падение содержания полярных липидов, но и изменение содержания отдельных классов фосфолипидов. Это проявлялось в увеличении содержания ФХ, ФГ и падение содержания ФЭ, ФС, что особенно значительно проявлялось к концу опыта. Отношение основных классов липидов ФХ/ФЭ в условиях кратковременного дефицита кислорода к концу опыта возрастало до 1.73 при гипоксии и 1.97 в среде повышенных концентрации диоксида углерода, что превышало на 54 и 76% эти показатели по отношению к аэрированным растениям соответственно.

Как известно, именно изменение соотношение между разными классами липидов, как и изменение молекулярного состава отдельных классов липидов, могло способствовать изменению и свойств биологических мембран при стрессах, включая дефицит кислорода [2, 3, 6].

Таким образом, проведенные нами исследования метаболизма фосфолипидов с использованием метода тонкослойной хроматографии подтвердили, что способность растений приспосабливаться к действию повреждающих факторов, включая и дефицит кислорода даже при кратковременных 3-24 часовых экспозициях, в значительной степени обусловлена теми сдвигами, которые происходят в составе и соотношении липидов, включая фосфолипидные

компоненты клеток. Подобная закономерность изменения в липидоме клеток, вероятно, носит общебиологический характер, так как проявлялась не только у растений при действии стрессов [5, 12], но и животных [22]. Однако характер изменений в составе и соотношении отдельных классов липидов, как показали наши опыты, зависит как от природы действующего стрессового фактора, включая гипоксию и среду диоксида углерода, так и определяются видовыми особенностями исследуемых растений.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет известных финансовых конфликтов интересов или личных отношений, которые могли бы повлиять на работу, представленную в этой статье.

нения при их температурном закаливании // *Прикладная биохимия и микробиология*. 1992. Т. 28. №2. С. 134-139.

7. Нохсоров В., Дударева Л.В, Петров К.А. Сезонная динамика липидов и их жирных кислот в почках *Betula pendula* Roth и *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus в условиях криолитозоны // *Физиология растений*. 2020. Т. 67. № 3. С. 319-328.

8. Vartapetian B.B. Plant anaerobic stress as a novel trend in ecological physiology, biochemistry, and molecular biology: 2. Further development of the problem // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005. Vol. 53. No 6. pp. 711-738.

9. Behr J.H, Bouchereau A., Berardocco S., Seal C.E., Flowers T.J., Zorb C. Metabolic and physiological adjustment of *Suaeda maritime* to combined salinity and hypoxia // *Annals of Botany*. 2017. Vol. 119. pp. 965-976.

10. Crawford R.M.M. Walton J.C., Wollen B. "Similarities between post-ischemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants", *Proceedings of the Royal Society of Edinburg, United Kingdom*. 1994. Vol. 102B. pp. 325-332.

Список литературы

1. Kim H.U. Lipid Metabolism in Plants // *Plants*. 2020. Vol. 9. No 7. pp. 871-874.

2. Cheong B.E., Yu D., Martinez-Seidel F., Ho W.W., Rupasinghe T.W.T., Dolferus R., Roessner U. The Effect of Cold Stress on the Root-Specific Lipidome of Two Wheat Varieties with Contrasting Cold Tolerance // *Plants*. 2022. Vol. 11. No 10. pp.1364-1393.

3. Озолиня Н.В., Гурина В.В., Нестеркина И.С., Нурминский В.Н. Динамика содержания фосфолипидов вакуолярной мембраны корнеплодов столовой свеклы при абиотических стрессах // *Физиология растений*. 2018. Т.65. № 5. С.358-365.

4. Тарчевский И.А. Регуляторная роль деградации биополимеров и липидов // *Физиология растений*. 1992. Т. 39. № 6. С. 1215-1223.

5. Norberg P., Lilienberg C. Lipids of plasma membranes prepared from oat root cells: effects of induced water-deficit tolerance // *Physiol. Plantarum*. 1991. Vol. 96. No 4. pp. 1136-1141.

6. Новицкая Г.В., Борезю К.К., Суворова Т.А. Липидный состав плазмалеммы проростков озимой пшеницы и его изме-



11. Генерозова И.П., Вартапепян Б.Б. О физиологической роли анаэробно синтезируемых липидов у проростков риса *Oryza sativa* L. // *Физиология растений*. 2005. Т. 52. № 4. С. 540-548.

12. Ершова А.Н. Метаболическая адаптация растений к гипоксии и повышенному содержанию диоксида углерода. Воронеж. Воронеж. гос. ун-т. 2007. 264 с.

13. Ершова А.Н., Чурикова В.В., Стерлигова И.А. Влияние кинетина на содержание фосфолипидов проростков кукурузы в модифицированных газовых средах // *Физиология и биохимия культурных растений*. 1991. Т. 23. № 3. С. 250-256.

14. Dongen J. T, Licausi F. Oxygen Sensing and Signaling // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2015. Vol. 66. pp. 345-367.

15. Шикова А. Е., Чиркова Т. В, Емельянова В. В., Постаноксия: причины, последствия и возможные механизмы // *Физиология растений*. 2020. Т. 67. № 1. С. 50-66.

16. Ершова А.Н., Тюрина И.В. Газохроматографический анализ жирных кислот фосфолипидов растений кукурузы в условиях разной аэрации // *Сорбционные и хроматографические процессы*. 2020. Т.20. № 2. С. 207-214.

17. 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. № 6. С. 466-476.

18. Розецвет О.А, Саксонов С.В., Козлов В.Г., Конева Н.В. Эколого-биохимический подход к изучению липидов высших водных растений // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2000. Т. 2. № 2. С. 358-365.

19. Fagerstedt K.V., Naahijarve A.M. Cytoplasmic acids and Irises // In: Abst. Symposium of the Int. Society for Plant Anaerobiosis, 1995. Lammi. Acad. of Finland. 1995. pp. 17.

20. Fox T.C., Kennedy R.A., Rumpho M.E. Energetics of plant growth under anoxia: metabolic adaptations of *Oryza sativa*

and *Echinochloa phyllopogon* // *Annals of Botany*. 1994. Vol. 74. No 3. pp. 445-455.

21. Premkumar A, Lindberg S., Lager I., Rasmussen U., Schul A. Arabidopsis PLDs with C₂-domain function distinctively in hypoxia // *Physiol. Plantarum*. 2019. Vol. 167. No 1. pp. 90-110.

22. Szachowicz-Petelska В. Изменения биологических мембран под воздействием экзогенных и эндогенных факторов // *Биохимия*. 2019. Т. 84. № 2. С. 261-268.

References

1. Kim H.U. Lipid Metabolism in Plants. *Plants*. 2020; 9(7): 871-874. <https://doi.org/10.3390/plants9070871>

2. Cheong B.E., Yu D., Martinez-Seidel F., Ho W.W., Rupasinghe T.W.T., Dolferus R., Roessner U. The Effect of Cold Stress on the Root-Specific Lipidome of Two Wheat Varieties with Contrasting Cold Tolerance. *Plants*. 2022; 11(10): 1364-1393. <https://doi.org/10.3390/plants11101364>

3. Ozolinya N.V., Ghurina V.V., Nesterkina I.S., Nurminskiy V.N., Dimanima sodержania fosfolipidod vakuolyarnoi membrany korneplodov stolovoy svekly pri abioticheskikh stressah, *Russian Journal of Plant Physiology*. 2018; 65(5); 358-365. <https://doi.org/10.1134/S0015330318050238> (In Russ.)

4. Tarchevsky I.A., Regulatornaya rol degradacii biopolimerov i lipidov. *Russian Journal of Plant Physiology*. 1992; 39(6): 1215-1223. (In Russ.)

5. Norberg P., Lilienberg C., Lipids of plasma membranes prepared from oat root cells: effects of induced water-deficit tolerance. *Physiol. Plantarum*. 1991; 96(4): 1136-1141. <https://doi.org/10.1104/pp.96.4.1136>

6. Novitskaya G.V., Borezyu K.K., Suvorova T.A., Lipidnya sostav plazmalemy prorostkov ozimoy pshenitsy I ego izmeneniya pri ih temperaturnom zakalivanii. *Russian Journal of Applied Biochemistry and Biotechnology*. 1992; 28(2): 134-139. (In Russ.)

7. Nokhsorov V., Dudareva L.V., Petrov K.A., Sezonnaya dinamika lipidov I ih



- zhirnykh kislot v pochkah *Betula pendula* Roth i *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus v usloviyakh kriolitozony. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020; 67(3): 319-328. <https://doi.org/10.31857/S0015330320030185> (In Russ.)
8. Vartapetian B. B. Plant anaerobic stress as a novel trend in ecological physiology, biochemistry, and molecular biology: 2. Further development of the problem, *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005; 53(6): 711-738. <https://doi.org/10.1134/S102144370606001X>
9. Behr J.H, Bouchereau A., Berardocco S., Seal C.E., Flowers T.J., Zorb C. Metabolic and physiological adjustment of *Suaeda maritima* to combined salinity and hypoxia, *Annals of Botany*. 2017; 119: 965-976. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw282>
10. Crawford R.M.M. Walton J.C., Wollen B. "Similarities between post-ischemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants", *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, United Kingdom*. 1994; 102B: 325-332.
11. Generozova I.P., Vartapetian B.B. O fiziologicheskoy roli anaerobno sinteziruemyykh lipidov u prorstkov risa *Oryza sativa* L. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005; 52(4): 540-548. (In Russ.)
12. Ershova A.N. Metabolicheskaya adaptatsiya rastenij k gipoksii i povyshennomu sodержaniyu dioksid ugleroda. Voronezh. Voronezh State University. 2007. 264 p. (In Russ.)
13. Ershova A.N., Churikova V.V., Sterligova I.A., Vliyanie kinetina na sodержanie fosfolipidov prorstkov kukuruzy v modifitsirovannykh gazovykh sredah. *Russian Journal of Physiology and Biochemistry of cultured plants*. 1991; 23(3): 250-256. (In Russ.)
14. Dongen J. T, Licausi F. Oxygen Sensing and Signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2015; 66: 345-367. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114813>
15. Shishkova A.E., Shirkova T.V., Emelyanova V.V., Postanoksia: pichinay, posledstvia i vozmozhnye mehanizmy. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020; 67(1): 50-66. <https://doi.org/10.31857/S0015330320010200> (In Russ.)
16. Ershova A.N., Tyurina I.V. Gasochromatographicheskiy analiz zhirnykh kislot fosfolipidov rastenij kukuruzy v usloviyakh raznoj aeracii, *Russian Journal of Sorption Processes*. 2020; 20(2): 207-214. <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2020.20/2774> (In Russ.)
17. Valitova Yu.N., Khabibrakhmanova V.R., Belkina A.V., Renkova A.G., Minimaeva F.V. Lipidnyaa profil korney pshe-nitsy pri deistvii membranotropnykh agentov. *Russian Journal of Biological Membranes*. 2020; 37(6): 466-476. <https://doi.org/10.31857/S0233475520060080> (In Russ.)
18. Rozethvet O.A., Saksonov S.V., Kozlov V.G., Konevva N.V. Ekologo-bio-khimicheskij podhod k izucheniyu lipidov vysshyyh vvodnykh rastenij. *Proceedings of Samara Scientific Center of Russian Academy of Science*. 2000; 2(2): 358-365. (In Russ.)
19. Fagerstedt K.V., Haahjarve A.M. "Cytoplasmic acidosis and Irises", *Abst. Symposium of the Int. Society for Plant Anaerobiosis*, 1995, Lammi, Acad. of Finland. 1995; 12: 17.
20. Fox T.C., Kennedy R.A., Rumpho M.E., Energetics of plant growth under anoxia: metabolic adaptations of *Oryza sativa* and *Echinochloa phyllopogon*. *Annals of Botany*. 1994; 74(3): 445-455. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1140>
21. Premkumar A, Lindberg S., Lager I., Rasmussen U., Schul A., Arabidopsis PLDs with C2-domain function distinctively in hypoxia. *Physiol. Plantarum*. 2019; 167(1): 90-110. <https://doi.org/10.1111/ppl.12874>
22. Szachowicz-Petelska B., Izmeneniya biologicheskikh membran pod vozdejstviem ekzogennykh i endogennykh faktorov. *Russian Journal of Biochemistry*. 2019; 84(2): 261-268. <https://doi.org/10.1134/S032097251902009X> (In Russ.)



Информация об авторах / Information about the authors

А.Н. Ершова – профессор кафедры биологии растений и животных, д.б.н., Воронежский государственный педагогический университет, Воронеж, Россия

И.В. Тюрина – студент, Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия

A.N. Ershova – prof., grand PhD (biology), department of plant and animal biology, Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, Russian Federation, email: aershova@vspu.ac.ru

I.V. Tyurina – student, Voronezh State University, Voronezh, Russian Federation

Статья поступила в редакцию 19.07.2022; одобрена после рецензирования 28.09.2022; принята к публикации 12.10.2022.

The article was submitted 19.07.2022; approved after reviewing 28.09.2022; accepted for publication 12.10.2022.