



ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Научная статья

УДК 81.133.032

doi: 10.17308/sorpchrom.2023.23/11722

Тонкослойная хроматография фосфолипидов растений *Zea mays* (L.) при действии фитогормона кинетина в разных условиях аэрации

Антонина Николаевна Ершова¹✉, Ирина Александровна Стерлигова²

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

²Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия

Аннотация. При экстремальных погодных условиях посевы сельскохозяйственных культур подвергаются воздействию избыточных осадков, что вызывает острое кислородное голодание растений. Для повышения устойчивости к стрессам растения стали обрабатывать фитогормонами. С использованием метода тонкослойной хроматографии исследовали действие фитогормона кинетина на содержание фосфолипидов растений при разных условиях аэрации. В отделенные от корней этиолированные проростки кукурузы методом насасывания с транспирационным током вводили раствор кинетина (10 мг/дм³) и переносили в условия аэрации, гипоксии или среды диоксида углерода (9 час). Контрольные растения не обрабатывались кинетином. Пробы фиксировали кипящим изопропанолом и экстрагировали смесью гексан:изопропанол (3:2). После очистки от нелипидных примесей липиды упаривали и растворяли в хлороформе. Фосфолипиды выделяли на пластинках с силикагелем W и далее разделяли на классы на пластинках с силикагелем 60G. («Merk», Германия). Установлено, что содержание суммарных фосфолипидов в проростках кукурузы снижалось до 84.9% в условиях гипоксии и до 54.5% в CO₂-среде. Если растения предварительно обрабатывались кинетином, содержание суммарных фосфолипидов практически не менялось (96.2%), а в условиях CO₂-среды повышалось до 88.5%. При обработке растений кинетином в условиях аэрации возрастало содержание фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилсерина (ФС) и фосфатиллэтаноламина (ФЭА), а фосфатидилглицерин (ФГ) снижалось почти на 40%. В условиях дефицита кислорода изменения в составе фосфолипидов были иными. Содержание ФС и ФХ у проростков увеличивалось в 1.5-2.0 раза, а содержание ФГ и ФЭА снижалось до 27.2% и 20.0% от контроля. Обработка проростков кукурузы кинетином уменьшала действие газовых сред на содержание всех анализируемых классов фосфолипидов у растений, особенно это проявлялось в условиях CO₂-среды.

Таким образом можно считать доказанным, что защитное действие кинетина на растения реализуется за счет способности этого фитогормона поддерживать оптимальное, свойственное данному типу тканей, содержание и соотношение фосфолипидных компонентов растений, испытывающих воздействие различных неблагоприятных факторов внешней среды, включая дефицит кислорода и высокие концентрации диоксида углерода.

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

Для цитирования: Ершова А.Н., Стерлигова И.А. Тонкослойная хроматография фосфолипидов растений *Zea mays* (L.) при действии фитогормона кинетина в разных условиях аэрации // *Сорбционные и хроматографические процессы*. 2023. Т. 23, № 5. С. 879-886. <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2023.23/11722>

Original article

Thin layer chromatography of plant phospholipids of *Zea mays* (L.) under the action of the phytohormone kinetin in different aeration conditions

Antonina N. Ershova¹✉, Irina A. Sterligova²

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

²Voronezh State University, Voronezh, Russia

Abstract. Under extreme weather conditions, crops are exposed to excess rainfall, causing the acute oxygen starvation of plants. The treatment of plants with phytohormones started in order to increase plant resistance to stresses. Using thin layer chromatography, the effect of the phytohormone kinetin on the content of plant phospholipids was studied under different aeration conditions. A kinetin solution (10 mg l^{-1}) was injected into the etiolated maize seedlings separated from the roots by the suction method with a transpiration current and seedlings were transferred to aeration conditions, hypoxia or carbon dioxide (9 hours). Control plants were not treated with kinetin. Samples were fixed with boiling isopropanol and extracted with a hexane:isopropanol mixture (3:2). After purification from non-lipid impurities, lipids were evaporated and dissolved in chloroform. Phospholipids were isolated on silica gel W plates and further separated into classes on silica gel 60G plates. ("Merk", Germany). It was found that the content of total phospholipids in maize seedlings decreased to 84.9% under hypoxic conditions and to 54.5% in CO_2 . If plants were pre-treated with kinetin, the content of total phospholipids practically did not change (96.2%), and in CO_2 it increased to 88.5%. When plants were treated with kinetin under aeration conditions, the content of phosphatidylcholine (PC), phosphatidylserine (PS) and phosphatidylethanolamine (PEA) increased, and phosphatidylglycerol (PG) decreased by almost 40%. Under conditions of oxygen deficiency, changes in the composition of phospholipids were different. The content of PS and PC in seedlings increased by 1.5-2.0 times, and the content of PG and PEA decreased to 27.2% and 20.0% of the control. Treatment of maize seedlings with kinetin reduced the effect of gaseous media on the content of all analysed classes of phospholipids in plants, this was especially evident in CO_2 .

Thus, it can be considered proven that the protective effect of kinetin is realized due to the ability of this phytohormone to maintain the optimal content and ratio of phospholipid components characteristic of a given tissue in plants exposed to various unfavourable environmental factors, including oxygen deficiency and high concentrations of carbon dioxide.

Keywords: thin layer chromatography, phospholipids, content, kinetin, maize seedlings, hypoxia, CO_2 .

For citation: Ershova A.N., Sterligova I.A. Thin layer chromatography of plant phospholipids of *Zea mays* (L.) under the action of the phytohormone kinetin in different aeration conditions. *Sorbtsionnye i khromatograficheskie protsessy*. 2023. 23(5): 879-886. (In Russ.). <https://doi.org/0.17308/sorpchrom.2023.23/11722>

Введение

В последнее время все чаще наблюдаются экстремальные погодные условия, при которых посевы сельскохозяйственных культур подвергаются воздействию избыточных осадков, что приводит к заболачиванию почв [1]. В результате этого культурные растения, а также растения дикой флоры начинают испытывать острое кислородное голодание [2,3]. Показано, что действие комбинированных стрессов, таких как заболачивание и высокая температура, бывает даже более разрушительным для растений, чем любой из них по отдельности [4].

Для повышения устойчивости к стрессам сельскохозяйственные растения стали обрабатывать различными группами фитогормонов, включая и цитокинины [1,5,6]. Цитокинины являются одним из важнейших компонентов фитогормонального комплекса растений. Они участвуют в регуляции всех жизненных функций организма, включая клеточное деление, образования меристем. При

этом они играют важную роль и в реакции растений на температуру, засуху, осмотический и солевой стрессы [7,8]. Предполагают даже, что одной из основных стратегий развития биотехнологии будет воздействие на регуляцию в растениях содержания эндогенного цитокининов, и это будет способствовать стабилизации урожайности сельскохозяйственных культур в изменяющихся климатических (экологических) условиях [9].

Механизм действия цитокининов обсуждается в ряде обзоров [8-10]. Установлено, что обработка БАП снижает уровень окислительного стресса у растений, повышая активность антиоксидантных ферментов и снижая содержание в клетках пероксида водорода, защищая таким образом клеточные мембраны от окислительного повреждения [10,11]. Кинетин влияет на активность липоксигеназы, участвующей в процессах окисления жирных кислот, свободных и связанных в фосфолипидах [12]. Методом газожид-



костной хроматографии нами было показано, что предобработка проростков кукурузы кинетином предотвращала в условиях даже кратковременной гипоксии накопление в клетках ненасыщенных свободных жирных кислот, образование которых связано с превращением фосфолипидов [12].

Однако исследования, посвященные изучению влияния фитогормонов, в частности кинетина, на метаболизм фосфолипидов немногочисленны [8], а в условиях дефицита кислорода практически единичны [12]. В связи с этим с использованием метода тонкослойной хроматографии исследовали влияние фитогормона кинетина на фосфолипидные компоненты растений в условиях аэрации, кратковременной гипоксии и высоких концентраций диоксида углерода.

Экспериментальная часть

В качестве объекта исследования использовали 12-дневные проростки кукурузы (*Zea mays* L.) сорта «Пионер», выращенные методом гидропонии. В отделенные от корней этиолированные проростки методом насыщения с транспирационным током в течение 12 часов в темновых условиях вводили раствор кинетина (10 мг/дм^3) в трис-НС1 буфере рН 7.4. Далее растения переносились в затемненные влажные камеры, через которые в течение 9 часов пропускали разные среды: воздух (аэрация), гелий (гипоксия) или углекислый газ из баллонов. В качестве контроля служили растения, не обработанные кинетином и находившиеся в течение всего времени опыта в условиях нормальной аэрации.

Навеску растений (5.0-6.0 г) фиксировали кипящим изопропанолом для инактивации эндогенных фосфолипаз. Липиды экстрагировали смесью гексан: изопропанол (3:2) по методу [13], водорастворимые примеси отделяли обработкой раствором 1% Na_2SO_4 . Верхний гексановый слой, содержащий липиды, отбирали и упаривали на роторном испарителе Aid

type-09 (MPW, Польша) при $+40^\circ\text{C}$. Полученную липидную фракцию растворяли в 2 см^3 хлороформа.

Выделение фосфолипидов проводили методом тонкослойной хроматографии на пластинках (6x9 см) силикагеля W с добавлением 5% гипса (Merk, Германия). 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 идентифицировали по R_f и свидетелям. В данной системе растворителей фосфолипиды оставались на старте.

Фракцию фосфолипидов переносили микрошпателем на пластинки (9x12см) с силикагелем 60G (Merk, Германия). Разделение фосфолипидов проводили в системе хлороформ: метанол: вода в соотношении 65:25:4. Присутствие классов фосфолипидов определяли в парах йода и идентифицировали по величине R_f и свидетелям, как это было описано в нашей предыдущей работе [13].

Содержание фосфолипидов в пробах определяли по неорганическому фосфору [13]. После проведения обугливания и охлаждения в пробы добавляли 4 см^3 1% раствора молибдата аммония и 0.2 см^3 восстановителя (0.25 г 1-амино-2-окси-4-нафтилинсульфоновой кислоты (эйконогена), 1 г сульфита натрия в 100 см^3 15% водного раствора пиросульфата натрия.) и еще раз прогревали 10 мин при $+100^\circ\text{C}$. После охлаждения развившуюся окраску проб измеряли при 830 нм на СФ-26 (Ломо, Россия). Содержание фосфора рассчитывали по предварительно построенным калибровочным кривым и выражали в мкг P/г сыр веса.

Опыты проводили в двух биологических и двух аналитических повторностях. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические значения и их стандартные отклонения. Для расчетов

Таблица 1. Влияние кинетина на содержание суммарных фосфолипидов проростков кукурузы через 9 часов в разных газовых средах (мкг Р г⁻¹ сыр веса)

Table 1. Effect of kinetin on the content of total phospholipids in maize seedlings after 9 hours in different gaseous media (µg P g⁻¹ fresh weight)

Вариант	Содержание фосфолипидов			
	- Кинетин	%	+ Кинетин	%
аэрация	6.15±0.22	100	6.35±0.16	101.2
гипоксия	5.31±0.30	84.9	6.01±0.26	96.2
СО ₂ -среда	3.41±0.04	54.5	5.52±0.25	88.5

использовали пакет программ Microsoft Excel. Обсуждаются статистически достоверные различия при $p < 0.05$.

Обсуждение результатов

Так как фосфолипиды являются наиболее лабильными компонентами биологических мембран и изменения в их составе отражают адаптацию клетки к действию различных факторов среды [14], провели изучение влияния фитогормона кинетина на содержание и состав фосфолипидов растений, находившихся в разных условиях газового режима. Как известно [8] используются разные способы обработки растений кинетином, это опрыскивание листьев [15,16], введение путем инъекции в стебли злаковых растений, инкубация растений в течение нескольких дней на растворах кинетина [11] или введение в прикорневую зону [17]. В своих опытах мы использовали 10-дневные этиолированные проростки кукурузы сорта «Пионер». В отделенные от корней проростки в течение 12 часов в темновых условиях проводили введение раствора кинетина методом насасывания с транспирационным током, который использовали и ранее [12]. Далее проростки переносились в затемненные влажные камеры, через которые в течение 9 часов пропускали разные газовые среды. Экспозиция 9 часов была выбрана в связи с тем, что, как показали проведенные ранее опыты [13], именно при этом сроке воздействия газовых сред выявлялись наибольшие различия в липидном обмене растений. В табл. 1 приведены результаты опыта по влиянию кинетина на содержание суммарных фосфолипидов в

проростках кукурузы. Предварительно нами было показано, что инкубация растений в растворе кинетина в течение 12 часов увеличивала содержание фосфолипидов по сравнению с контрольными растениями почти в 1.5 раза. Однако через 9 часов, как видно из результатов, приведенных в таблице 1, после прекращения поступления препарата эти различия становились менее выраженными. При перемещении проростков в условия дефицита кислорода происходило уменьшение содержания суммарных фосфолипидов. Особенно это было характерно для растений, находившихся в среде углекислого газа. Содержание фосфолипидов в этом варианте опыта составляло лишь 54.5% от уровня аэрируемого контроля, в то время как в варианте с условиями обычной гипоксии она была 84.9%. Если же растения перед перенесением в условия гипоксии обрабатывали кинетином, то содержание суммарных фосфолипидов оставалось практически на уровне контроля (96.2%). В случае действия СО₂-среды, содержание фосфолипидов у проростков возрастало почти в полтора раза, но оставалось еще ниже, чем у растений контрольного варианта.

Для выявления влияния кинетина на содержание отдельных классов фосфолипидов проростков кукурузы в разных условиях аэрации, использовали разделение суммарных липидов методом тонкослойной хроматографии на пластинках с силикагелем 60 G. По величине R_f в данной системе растворителей и свидетелям [13] были идентифицированы следующие

Таблица 2. Содержание отдельных классов фосфолипидов проростков кукурузы при действии кинетина в разных условиях аэрации (мкг Р г⁻¹ сыр веса)

Table 2. Content of individual classes of phospholipids in maize seedlings under the influence of kinetin under different aeration conditions (μg P g⁻¹ fresh weight)

Вариант	Аэрация	Гипоксия	СО ₂ -среда
Фосфатидилсирин			
	0.84±0.02	2.21±0.11	2.26±0.06
+ Кинетин	1.78±0.12	1.69±0.05	0.99±0.03
Фосфатидилхолин			
	0.78±0.01	1.12±0.09	1.57±0.07
+ Кинетин	1.73±0.18	1.21±0.07	0.78±0.08
Фосфатидилэтаноламин			
	0.22±0.02	0.03±0.01	0.06±0.01
+ Кинетин	0.79±0.11	0.09±0.01	0.19±0.02
Фосфатидилглицерин			
	0.35±0.01	0.13±0.01	0.07±0.01
+ Кинетин	0.21±0.01	0.07±0.01	0.17±0.02

классы фосфолипидов: фосфатидилсирин (ФС), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭА) и фосфатидилглицерин (ФГ). Анализ количественного содержания отдельных классов фосфолипидов показал (табл. 2), что в этиолированных проростках кукурузы доминируют ФХ и ФС, гораздо меньше содержится ФЭА и ФГ, что согласуется с полученными нами ранее результатами и литературными данными [13,18]. Содержание двух классов фосфолипидов ФХ и ФЭА составляло более 50% от суммарных фосфолипидов, что было характерно и для других растений [18]. Следует отметить, что как кинетин, так и природа газовой среды не влияли на качественный состав фосфолипидов, поскольку во всех вариантах опыта был обнаружен один и тот же набор отдельных классов фосфолипидов. Обработка растений кинетином вызывала лишь ряд изменений в количественном соотношении классов фосфолипидов.

По сравнению с контролем, у обработанных кинетином проростков в условиях аэрации возрастал уровень ФС и ФХ почти вдвое, а ФЭА в 2.5 раза. Количество ФГ у проростков этого варианта, наоборот, снижалось почти на 40% (табл. 2). При воздействии на растения модифицированных газовых сред изменения в

составе фосфолипидов были иными. Содержание ФС и ФХ у проростков возрастало, а ФГ и ФЭА снижалось по сравнению с аэрируемыми растениями. Отмеченные изменения в содержании отдельных классов фосфолипидов, как мы наблюдали это ранее [13, 17], были более значительными у растений, помещенных в среду двуокиси углерода, чем гипоксии. Обработка проростков кукурузы кинетином практически полностью снимала проявление действия газовых сред на содержание фосфолипидов у растений. Так, под действием кинетина у проростков снижался уровень ФС и ФХ практически до уровня аэрируемых растений, а содержания ФЭА и ФГ, наоборот, возрастало почти до контрольного значения. Однако, нужно отметить, что подобный эффект наблюдался только у растений в среде высоких концентраций СО₂. В условиях обычной гипоксии эти изменения в содержании классов индивидуальных фосфолипидов под действие фитогормона кинетина были выражены в меньшей степени.

Заключение

Изучение влияния фитогормона кинетина на процессы жизнедеятельности растений, включая изменения в липид-

ном обмене (липидоме) растений в разных условиях аэрации продолжает вызывать интерес исследователей. Это связано с возможностью их использование для сохранения урожайности сельскохозяйственных культур в условиях резко меняющихся климатических условий [5,6] Однако механизм защитного действия цитокнинов на растения еще далеко не ясен [8].

С использованием метода тонкослойной хроматографии в наших опытах было показано, что в проростках кукурузы в условиях кратковременного дефицита кислорода (9 час) содержание фосфолипидов существенно снижалось, что отмечалось и ранее [13, 14]. В то же время, если растения предварительно обрабатывались фитогормоном кинетином, содержание суммарных фосфолипидов оставалось практически на уровне азрированного контроля. Полученные результаты хорошо согласуются с данными других авторов, показавших, что у растений, обработанных кинетином, повышается содержание полярных липидов и общих фосфолипидов [19]. Это может быть результатом предотвращения распада фосфолипидов за счет активации фосфолипаз [20] и процессов их перекисного окисления [11,12, 21].

При разделении фракции фосфолипидов методом тонкослойной хроматографии на пластинках с силикагелем 60 G. было получено 5 фракций, из которых четыре были идентифицированы как ФС, ФХ, ФЭА, ФГ. После обработки кинетином отмечалось увеличение содержания ФХ. Подобное увеличение содержания ФХ наблюдали и при обработке растений другим фитогормоном АБК, что, как предполагают авторы [22], вызывает модификацию физического состояния кле-

точных мембран. Увеличение содержания фосфатидилхолина в мембранах по мнению этих авторов, лишь немногим меняет параметр упорядочения, но снижает свободу движения молекул, что может указывать на некоторое увеличение жесткости гидрофобной части мембран растительных клеток.

В условиях воздействия кратковременной гипоксии и особенно СО₂-среды изменения в составе фосфолипидов были иными. Содержание ФС и ФХ у проростков возрастало, а ФГ и ФЭА снижалось по сравнению с азрируемым контролем. Обработка проростков кукурузы кинетином уменьшала действие газовых сред на содержание всех анализируемых классов фосфолипидов у растений, особенно это проявлялось в условиях СО₂-среды. Вероятно, под влиянием кинетина у растений в неблагоприятных условиях среды может замедляться распад фосфолипидов. за счет фосфолипаз [21] и процессов их перекисного окисления [10,12].

Таким образом можно считать доказанным, что защитное действие кинетина на растения реализуется за счет способности этого фитогормона поддерживать оптимальное, свойственное данному типу тканей, соотношение фосфолипидных компонентов растений, испытывающих воздействие различных неблагоприятных факторов внешней среды., включая дефицит кислорода и высокие концентрации диоксида углерода.

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.

Список литературы/References

1. Zhang W., Wang B., Zhang A., Zhou Q., Li Y., Li L., Ma S., Fan Y., Huang Z., Exogenous 6-benzylaminopurine enhances

waterlogging and shading tolerance after anthesis by improving grain starch accumulation and grain filling, *Frontiers in Plant Science*, 2022; 13: 1-19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1003920>



2. Vartapetian B.B., Plant anaerobic stress as a novel trend in ecological physiology, biochemistry, and molecular biology: 2. Further development of the problem, *Rus. Journal of Plant Physiol.*, 2005; 53(6): 711-738. <https://doi.org/10.1134/S102144370606001X>
3. 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; 119(6): 965-976. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw282>
4. Shao J.Y., Li X.F., Yu W.Z., Liu P., Zhao B., Zhang J.W., Ren B.Z., Combined effects of high temperature and waterlogging on yield and stem development of summer maize, *Crop Journal*, 2023; 11(2): 651-660. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2022.08.005>
5. Xu Y., Li K., Zhu K., Tian Y., Yu Q., Zhang W., Wang Z., Effect of exogenous plant hormones on agronomic and physiological performance of a leaf early-senescent rice mutant osled, *Plant Growth Regulation*, 2020; 92: 517-533. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00653-w>
6. Hudecek M., Nozkova V., Plíhalova L., Plíhal O., Plant hormone cytokinin at the crossroads of stress priming and control of photosynthesis, *Front. Plant Sci.*, 2023; 13: 1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1103088>
7. Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmülling T., Cytokinin action in response to abiotic and biotic stresses in plants, *Plant Cell Environ.*, 2019; 42(3): 998-1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
8. Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakov N.V., Kuznetsov V.V., Rol tsitokininov v stress-ustoichivosti rastenij, *Fiziologiya rastenij*, 2017; 64(1): 19-32. <https://doi.org/10.7868/S001533031701016X>
9. Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.P., Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses, *Trends Plant Sci.*, 2012; 17(31): 72-81. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.12.005>
10. Hönig M., Plíhalová L., Husičková A., Doleža K., Role of Cytokinins in Senescence, Antioxidant Defence and Photosynthesis, *International Journal of Molecular Sciences*, 2018; 19(12): 4045-4068. <https://doi.org/10.3390/ijms19124045>
11. Zavaleta-Mancera H.A., López-Delgado H., Loza-Tavera H., Mora-Herrera M., Trevilla-García C., Vargas-Suárez M., Ougham H., Cytokinin promotes catalase and ascorbate peroxidase activities and preserves the chloroplast integrity during dark-senescence, *Journal of Plant Physiology*, 2007; 164(12): 1572-1582. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.02.003>
12. Ershova A.N., Sterligova I.A., Study of phytohormone kinetin effect on free fatty acids composition in maize plants under hypoxic stress by gas-liquid chromatography method, *Sorbtsionnyye i khromatograficheskiye protsessy*, 2019; 19(6): 735-741. <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2019.19/2241>
13. 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. <https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2022.22/9016>
14. Rawyler A., Apragaus S., Braendle R., Impact of Oxygen Stress and Energy Availability on Membrane Stability of Plant Cells, *Annals of Botany*, 90(4): 499-507. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf126>
15. Ren B., Yuling Z., Jiwang Z., Shuting D., Peng L., Bin Z., Effects of spraying exogenous hormone 6-benzyladenine (6-BA) after waterlogging on grain yield and growth of summer maize, *Field Crops Research*, 2016; 188(3): 96-104. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.10.016>
16. Zhu K., Ren W., Yan J., Zhang Y., Zhang W., Xu Y., Wang Z., Yang J., Grain yield and nitrogen use efficiency are increased by exogenous cytokinin application through the improvement in root physiological traits of rice, *Plant Growth Regulation*,



- 2022; 97: 157-169. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00808-x>.
17. Liu X., Huang B., Cytokinin Effects on Creeping Bentgrass Response to Heat Stress: II. Leaf Senescence and Antioxidant Metabolism, *Crop Science*, 2002; 42(2): 466-472. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.4660>
18. Ozolinya N.V., Gurina V.V., Nesterkina I.S., Nurminskij V.N., Dinamika sodержaniya fosfolipidov vakuolyarnoj membrany korneplodov stolovoj svekly pri abioticheskikh stressah, *Fiziologiya rastenij*, 2018; 65(5): 358-365. <https://doi.org/10.1134/S0015330318050238>
19. Yash P., Gupta S., Effect of kinetin (6-furfurylamino purine) on changes in membrane lipids in relation to growth of isolated cotyledons of vegetable marrow *Cucurbita pepo* L., *Plant Sci.*, 1988; 55(2): 83-92. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(88\)90163-X](https://doi.org/10.1016/0168-9452(88)90163-X)
20. 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>
21. Sasidharan R., Hartman S., Liu Z., Martopawiro S., Sajeev N., Veen H., Yeung E., Voesecka L.A.C.J., Signal Dynamics and Interactions during Flooding Stress, *Plant Physiology*, 2018; 176: 1106-1117. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01232>
22. Farkas T., Singh B., Nemecek G., Abscisic Acid-related changes in composition and physical state of membranes in bean leaves, *J Plant Physiol.*, 1985; 118(4): 373-382. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(85\)80197-8](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(85)80197-8)

Информация об авторах / Information about the authors

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

И.А. Стерлигова – студент, Воронежский государственный университет, Воронеж

A.N. Ershova – prof., grand PhD (biology), department of plant and animal biology, Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, Russia, email: profershova@mail.ru

I.A. Sterligova – student, department of biology, Voronezh State University, Voronezh, Russia

Статья поступила в редакцию 04.07.2023; одобрена после рецензирования 26.07.2023; принята к публикации 02.08.2023.

The article was submitted 04.07.2023; approved after reviewing 26.07.2023; accepted for publication 02.08.2023.