

КОМПОНЕНТИ ПРООКСИДАНТНО-АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ РОСЛИН КУКУРУДЗИ ЯК ПОКАЗНИКИ ЇХ РЕАКЦІЇ НА ДІЮ ГЕРБІЦИДІВ

Г. Россихіна-Галича

*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара
пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ 49010, Україна
e-mail: anna-rossihina@rambler.ru*

У польовому експерименті досліджено вплив гербіцидів (Харнес, Фронт'єр, Мерлін) на прооксидантно-антиоксидантну рівновагу вегетативних органів *Zea mays* L. Виявлено, що дія гербіцидів призводить до посилення процесу ліпопероксидації, про що свідчить підвищений вміст прооксидантних компонентів (дієнових і триєнових кон'югатів, ТБК-активних продуктів). Виявлено зростання активності супероксиддисмутази, каталази та пероксидази в коренях і листках кукурудзи.

Ключові слова: *Zea mays* L., вегетативні органи, гербіциди, антиоксидантні ферменти, дієнові кон'югати, триєнові кон'югати, ТБК-активні продукти.

Гербіциди – клас хімічних речовин, які використовуються для управління ростом і розвитком небажаної рослинності [7, 27, 42, 43]. Проникаючи у рослини, вони індукують різні реакції-відповіді, які призводять до їх пошкодження і загибелі [7]. Згідно з [8, 27], кожен із гербіцидів має свій механізм дії на бур'яни, не завдаючи шкоди при цьому культурним організмам. Але відомо, що ксенобіотики інгібують проростання насіння культурних рослин, уповільнюють ріст кореня і пагона, викликають хлороз [9, 13, 37]; знижують інтенсивність транспірації [38]; пригнічують дихання та фотосинтез [9]; змінюють співвідношення жирних кислот [28]; вміст і перерозподіл фосфоліпідів, активність ліпаз [5, 41]; впливають на процеси переамінування [17, 36] і вміст вільних амінокислот [40]; викликають зростання ураженості рослин пухирчатою сажкою, кореневими та стебловими гнилями [11], нагромадження фенольних сполук у проростках кукурудзи [39]; впливають на нагромадження елементів живлення [26] та компоненти врожайності [44].

Біодеградація ксенобіотиків у рослинній клітині здійснюється в ендоплазматичному ретикулумі, в результаті чого можливе збільшене утворення супероксидного аніон-радикала, який є джерелом більш агресивних активних форм кисню (гідроксильного радикала та пероксиду водню) [20, 21, 30, 45, 47]. Тому механізм дії різних класів гербіцидів (хлорацетамідів, сульфонілсечовини, похідних бензойної кислоти, інгібіторів транспорту електронів та ін.) пов'язаний із розвитком оксидативного стресу, який проявляється у інтенсифікації перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ), генерації супероксидного аніон-радикала [4, 7, 27, 45, 54]. Нагромадження радикальних і молекулярних продуктів ПОЛ є сигналом для активації захисних систем, експресії генів і процесів, що призводять до підвищення стійкості рослин [19].

Підтримка балансу окисно-відновних реакцій рослинних клітин за дії чинників навколишнього середовища, в тому числі гербіцидів, забезпечується великою групою ферментів: супероксиддисмутазою (СОД), каталазою, пероксидазами і трансферазами, які характеризуються високою специфічністю дії до певних форм кисню [7, 25, 48, 53].

Вищевикладене зумовило мету нашої роботи – з'ясувати зміни компонентів прооксидантно-антиоксидантної рівноваги вегетативних органів рослин кукурудзи за впливу гербіцидів у польових умовах.

Матеріали та методи

Об'єктами польових досліджень були вегетативні органи кукурудзи (*Zea mays* L.) гібриду Кадр 267МВ, вирощеного на дослідних ділянках Інституту сільського господарства степової зони НААНУ (м. Дніпропетровськ) у 2004/2005 рр. На дослідних ділянках вносили за допомогою ранцевого обприскувача у ґрунт хлорацетанлідні гербіциди Харнес (д.р. ацетохлор) у дозі (2,5 л/га) і Фронт'єр (д.р. диметенамід) – (1,5 л/га) та блокатор ферменту р-гідроксифенілпіруват діоксигенази Мерлін (д.р. ізоксофлютол) – (0,13 кг/га). Контрольні рослини вирощували без гербіцидної обробки. Ґрунт дослідних ділянок – чорнозем звичайний малогумусний (вміст гумусу в орному шарі 3,8–4,2%, загального азоту – 0,18–0,20%, фосфору – 0,12–0,15%, обмінного калію – 2,1–2,12%), реакція ґрунтового розчину нейтральна (рН=6,75–7,0). Облікова площа ділянок – 10 м², повторність чотириразова.

Розвиток оксидативного стресу оцінювали за нагромадженням первинних (ДК, ТК) і вторинних – (ТБКАП) продуктів ПОЛ. Дієнові й триєнові кон'югати (ДК, ТК) визначали спектрофотометрично за методикою Л. Н. Курганової [18]. Інтенсивність утворення ТБК-активних продуктів – визначали спектрофотометричним методом за реакцією малонового діальдегіду з тіобарбітуровою кислотою за М. М. Мусієнко [29].

Стан антиоксидантної системи рослин оцінювали за активністю основних ферментів-детоксикаторів активних форм кисню. Ферментативну активність СОД (КФ 1.15.1.11) визначали за здатністю ферменту конкурувати з нітросинім тетразолієм за супероксидні аніони, які утворюються внаслідок аеробної взаємодії відновленої форми нікотинамідаденідинуклеотиду та феназинметасульфату [32]. Активність каталази (КФ 1.11.1.6) визначали за кількістю розкладеного пероксиду водню під дією ферментативного препарату шляхом титрування перманганатом калію [33], а бензидин-пероксидази (КФ 1.11.1.7) – за швидкістю окиснення бензидину згідно з А. Н. Бояркіним [23].

Статистичну обробку даних, отриманих у трьох аналітичних повторностях, проведено за допомогою програми Microsoft Statistica 6.0.

Результати і їхнє обговорення

Як відомо [12, 22], у біологічних мембранах окиснення зазнають, головню, поліненасичені жирні кислоти, тому і виявлення дієнових кон'югатів (ДК) може бути чутливим тестом процесу їх окиснення. Делокалізація подвійних зв'язків дієнових кон'югатів робить їх термодинамічно стійкішими, що дає змогу легко їх визначити за поглинанням в ультрафіолеті [6, 12]. Установлено, що одним із найбільш чутливих прооксидантних компонентів до дії гербіцидних препаратів Харнес, Фронт'єр, Мерлін виявилися дієнові кон'югати, кількість яких як у коренях, так і в листках кукурудзи фази проростків зростала щодо необроблених рослин відповідно на 47–55, 33–55 і 54–63% (рис. 1). При переході рослин до фази 3-5 листків рівень кон'югатів у контрольних рослин зростав у 1,8 разу, а у дослідних – удвічі порівняно з фазою проростків. При цьому вміст ДК у варіанті застосування гербіциду Харнес перевищував контрольні показники на 70–72%, Фронт'єру – на 50–72% і Мерліну – на 65–81%. Максимальний вміст ДК відзначено у рослин кукурудзи у фазу викидання волоті-цвітіння.

Зростання вмісту дієнових кон'югатів за дії гербіцидів супроводжувалось одночасним нагромадженням у клітинах триєнових кон'югатів (ТК). У коренях і листках кукурудзи гібриду Кадр 267МВ на початковому етапі онтогенезу (фаза проростків)

фіксували підвищену їх кількість за впливу гербіциду Харнес на 40–56%, Фронт'єру – на 37–56%, Мерлін – на 54–63% (рис. 2). По досягненню фази 3–5 листків кількість триєнових кон'югатів достовірно зростала в 1,5–1,6 разу у контрольних рослин та в 1,7–2,0 рази у дослідних, порівняно з попереднім етапом розвитку. Вміст триєнових кон'югатів у всіх дослідних варіантах перевищував контроль на 113–73% (Харнес), на 50–73% (Фронт'єр), на 68–80% (Мерлін). Найвищі значення ТК відзначені у фазу викидання волоті-цвітіння.

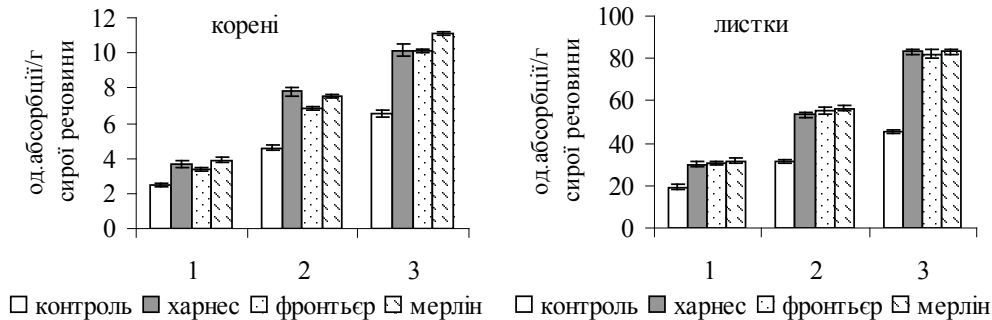


Рис. 1. Вміст дієнових кон'югатів у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Похибка вибірки не перевищує 5% від середніх значень.

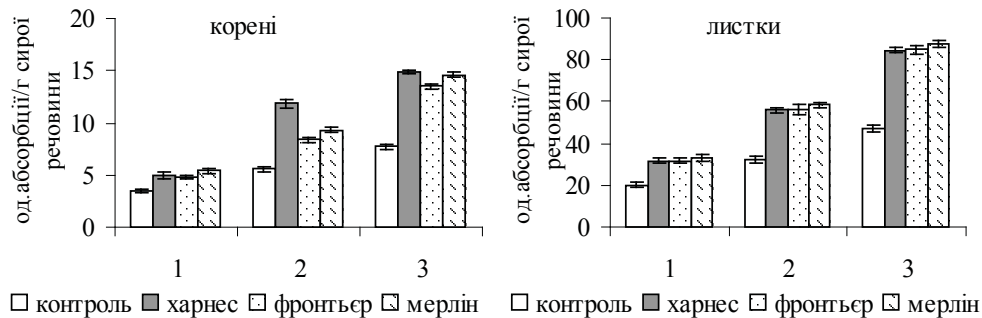


Рис. 2. Вміст триєнових кон'югатів у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Позначення ті ж, що й на рис. 1.

Згідно з А. Н. Єршовою і В. А. Хріпач [12], виявлене нами збільшення вмісту первинних продуктів ліпопероксидації (ДК і ТК) може вказувати на інтенсифікацію процесів ПОЛ. Для підтвердження цього ми оцінювали вміст вторинних продуктів ПОЛ за вмістом ТБК-активних продуктів (ТБКАП), оскільки найчастіше ступінь ліпідної пероксидації в рослинах корелює з нагромадження саме цих сполук.

Результати визначення вмісту ТБК-активних продуктів показали, що в коренях і у листках кукурудзи, обробленої гербіцидами рівень процесів ПОЛ був вищим, ніж у контрольних рослин (рис. 3). Динаміка накопичення вторинних продуктів перекисного окислення була схожою з динамікою первинних продуктів. У фазу проростків рівень ТБКАП у рослин, які зазнали гербіцидного стресу, перевищував контроль на 43–52% (Харнес), на 35–51% (Фронт'єр), на 41–53% (Мерлін). Щодо наступної фази цей показник збільшувався в 1,6–1,4 разу у контрольних рослин та в 1,9–1,6 разу – у дослідних. Від фази 3–5 листків

до фази викидання волоті-цвітіння зафіксовано достовірне зростання вмісту ТБК-активних продуктів від 57 до 64% у коренях та від 67 до 83% – у листках. Слід зазначити, що пероксидація досягала вищого рівня в листках, ніж у коренях, що узгоджується з відомими даними [3] і пояснюється тим, що хлоропласти є тими органелами клітин, які суттєво впливають на розвиток ПОЛ, оскільки містять велику кількість ненасичених жирних кислот у мембранах тилакоїдів, а також є потужним джерелом активних форм кисню [46]. Аналогічно нашим результатам, описано збільшення рівня ТБК-активних продуктів у виноградній лозі за обробки ацетохлором [56], у листках зернових за обробки рослин арилоксифеноксипропіоном [52], у листках вівсюгу за дії Гранстару [7], при високих концентраціях Гліфосату й Атразину [14, 53].

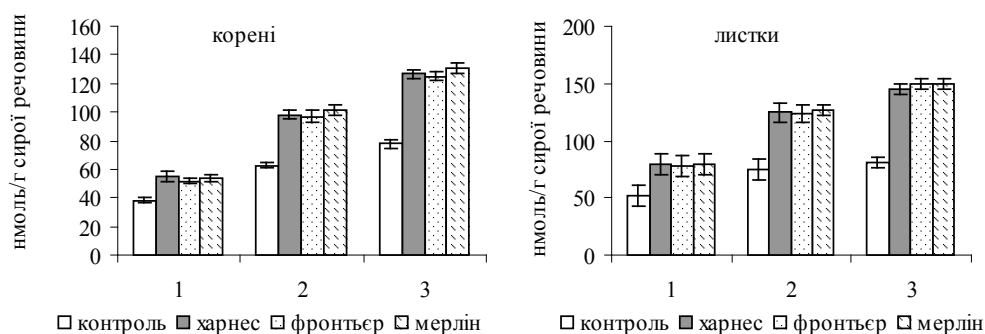


Рис. 3. Вміст ТБК-активних продуктів у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Позначення ті ж, що й на рис. 1.

Між вмістом ТБК-активних продуктів і нагромадженням ДК і ТК за дії вказаних гербіцидів виявлено тісний позитивний корелятивний зв'язок. При цьому коефіцієнт кореляції у досліджувані фази онтогенезу коливався від 0,88 до 0,83, від 0,85 до 0,88 та від 0,89 до 0,96 у коренях; від 0,93 до 0,95, від 0,97 до 0,99, від 0,89 до 0,91 – у листках ($p \leq 0,05$).

Відомо, що посилене утворення ТБКАП є наслідком окислення лінолевої та ліноленової кислот фосфоліпідів і галактоліпідів мембран, тобто вміст ТБКАП характеризує загальний пул продуктів окиснення ліпідів [3]. Ці сполуки здатні взаємодіяти з вільними аміногрупами білків, компонентами фосфоліпідів, ініціювати появу в мембранах етилену. Усе це може призвести до змін властивостей як мембран загалом, так і їхніх окремих компонентів, що позначиться на окисному-відновному гомеостазі клітини [18].

Використання кількох методичних підходів для визначення ПОЛ на ранніх його стадіях (за утворенням дієнових і триєнових кон'югатів) та на більш пізніх етапах (за вмістом ТБКАП) дало змогу встановити, що гербіциди посилювали процеси пероксидації. Відомо, що продукти ПОЛ беруть участь у передачі сигналів від первинних месенджерів, спрямованих на запуск каскаду реакцій, потрібних для пристосування і виживання організмів в екстремальних умовах [10]. Підтвердженням цього є зростання активності ферментів-детоксикаторів вільних радикалів та існуючі позитивні кореляційні зв'язки між продуктами ПОЛ і активністю ферментів антиоксидантої системи рослин.

Отримані результати свідчать, що на збільшення вмісту продуктів ПОЛ супероксиддисмутаза – ензим, який контролює вміст аніон-радикалів супероксиду в клітинах, – реагувала інтенсифікацією активності. Від фази проростків до викидання волоті-цвітіння активність ферменту в коренях за дії гербіцидів збільшувалася від 42 до

63%, а у листках – від 52 до 75% (рис. 4), що, як відомо, може призвести до нагромадження значної кількості перекису водню у клітині [24].

Нами виявлено тісний кореляційний зв'язок між накопиченням продуктів ПОЛ і активністю СОД упродовж онтогенезу в коренях у середньому ($r=0,89-0,91$, $p \leq 0,05$) і ($r=0,95-0,97$, $p \leq 0,05$) у листках.

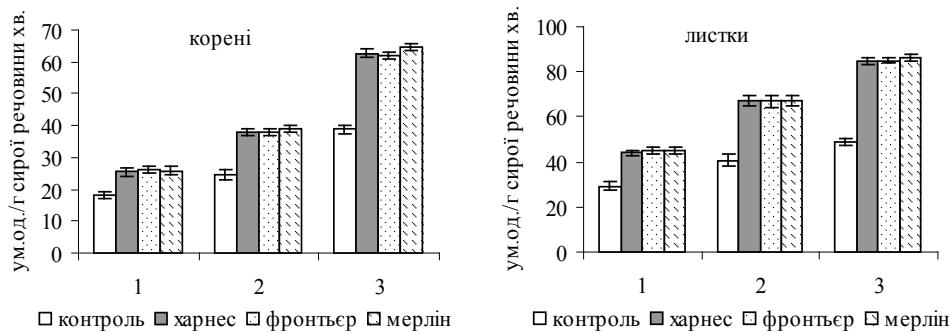


Рис. 4. Активність супероксиддисмутази у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Позначення ті ж, що й на рис. 1.

Виявлене нами підвищення активності СОД у вегетативних органах кукурудзи упродовж досліджуваних фаз вегетації має захисний характер і узгоджується з літературними даними, наведеними для гороху за умов кліностагування [2], для рису при засоленні [51], проростків огірків за теплової обробки [50], при гербіцидному стресі у вегетативних органах проростків кукурудзи [35] та ін. Збільшення активності СОД згідно з [15, 49] може відбуватися за рахунок активації латентних форм ферменту і синтезу *de novo*.

Відомо, що за несприятливих умов порушується функціонування електронтранспортного ланцюга і замість звичайного 4-електронного відновлення кисню здійснюється 1- або 2-електронне відновлення [31]. Найчастіше результатом такого процесу є утворення супероксидного аніона, який за участі фермента СОД перетворюється на пероксид водню (H_2O_2). Такі ферменти розщеплення пероксиду, як каталази (локалізовані в пероксисомах, гліоксисомах і мітохондріях), можуть моделювати гомеостаз пероксиду і відповідно його сигнальну здатність. Каталаза активує розщеплення пероксиду водню до кисню і води, запобігаючи тим самим його токсичному ефекту. Тільки синхронна дія супероксиддисмутази і каталази захищає клітинні компартменти від можливих деструкційних змін [31, 55].

Поряд зі збільшенням інтенсивності ПОЛ і активності СОД показано поступове підвищення активності каталази у вегетативних органах рослин кукурудзи, яка зростала за дії гербіцидів у польових умовах (рис. 5), що, ймовірно, зумовлено стимуляцією синтезу фермента й наявності його субстрату [15]. Нами виявлено тісний кореляційний зв'язок між активністю каталази і СОД у середньому $r=0,95-0,99$, $p \leq 0,05$; між активністю каталази і вмістом продуктів ПОЛ – $r=0,89-0,93$, $p \leq 0,05$.

Отримані нами результати узгоджуються з даними О. Ю. Макаринського [20], згідно з якими активність каталази рослин гороху протягом онтогенезу за дії гербіцидів зростала.

Серед ферментів антиоксидантного захисту особлива роль у підтриманні окисно-відновного гомеостазу належить пероксидазі. Вона реагує на широкий спектр факторів, що призводять до нагромадження активних форм кисню у рослин, двома шляхами – змінюючи набір ізоферментів або підвищуючи активність уже існуючих молекулярних форм [1, 16, 34, 57].

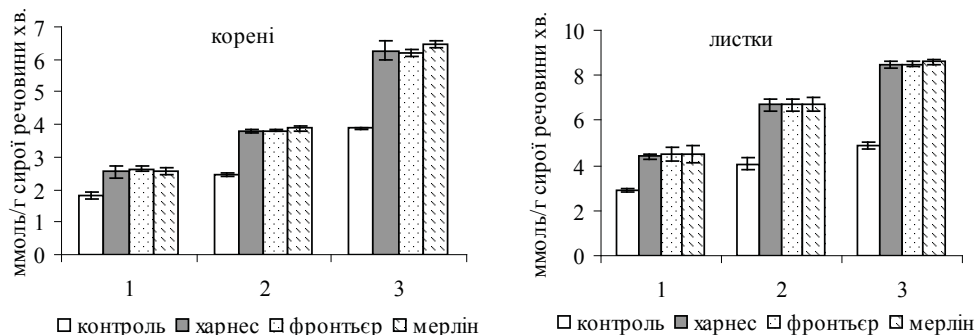


Рис. 5. Активність каталази у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Позначення ті ж, що й на рис. 1.

Як показали результати нашої роботи, в ході онтогенезу кукурудзи гібриду Кадр 267МВ спостерігали зростання активності пероксидази у вегетативних органах рослин. У фазу проростків активність цього фермента за дії препаратів Харнес, Фронт'єр і Мерлін збільшувалася щодо необроблених рослин на 37–49, 40–46 і 43–48% відповідно (рис. 6). У наступні етапи онтогенезу рослин (фаза 3–5 листків і викидання волоті-цвітіння) виявлено активацію пероксидази у коренях від 51 до 58%; у листках – від 64 до 75%. Аналізуючи зв'язки між активністю пероксидази та процесами ПОЛ, між ними встановлено високу позитивну кореляційну залежність – коефіцієнт (r) якої для коренів коливався від 0,88 до 0,97, а для листків – від 0,91 до 0,99.

Ймовірно, пероксидазна система кукурудзи бере участь у регуляції метаболізму в ході онтогенезу досліджуваних рослин за дії гербіцидів і відіграє важливу роль у їхньому пристосуванні до мінливих умов середовища.

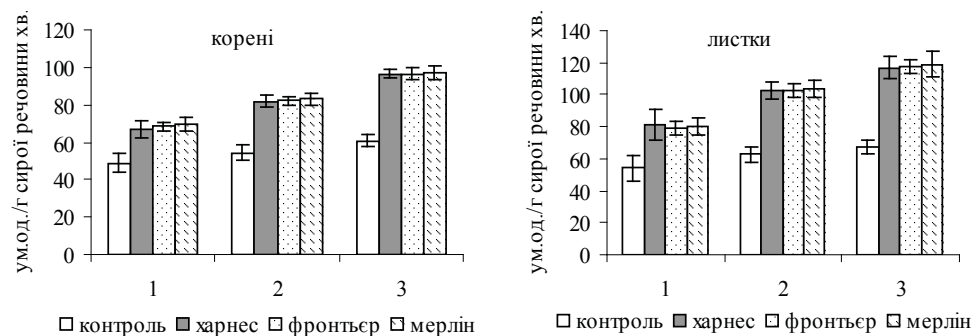


Рис. 6. Активність пероксидази у вегетативних органах кукурудзи за умов гербіцидної дії: 1 – фаза проростків; 2 – фаза 3-5 листків; 3 – фаза викидання волоті-цвітіння. Позначення ті ж, що й на рис. 1.

Отже, за впливу гербіцидів у польових умовах у вегетативних органах досліджуваних рослин кукурудзи відбувалась активація окисно-відновних процесів. При цьому нагромадження прооксидантних компонентів мало сигнальне й адаптивне значення при перебудові метаболізму організмів до зміни умов існування. Виявлена нами своєчасна мобілізація антиоксидантного захисту забезпечувала обмеження високого рівня пероксидації та пристосування організмів до стресової дії гербіцидів. Слід зазначити, що застосовані

гербіцидні препарати хоча й мають різний сайт дії на бур'яни [27], але рослини кукурудзи на реалізацію їх фітотоксичної дії реагували розвитком оксидативного стресу одного рівня.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андреева В. А. Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 1988. 128 с.
2. Бараненко В. В. Активність супероксиддисмутази в рослинах гороху за кліностатування // Наук. записки Тернопіль. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2002. № 1 (16). С. 38–42.
3. Бараненко В. В. Інтенсивність пероксидного окислення ліпідів у рослинах гороху при кліностатуванні // Укр. ботан. журнал. 2002. Т. 59. № 2. С. 212–217.
4. Вінниченко О. М., Більчук В. С., Россихіна Г. С. Вплив гербіцидної обробки на інтенсивність перекисного окислення ліпідів в зерні кукурудзи // Бюлетень Ін-ту зернового господарства. 2003. № 20. С. 30–31.
5. Вінниченко О. М. Захисні механізми рослин за дії гербіцидів // Наук. записки Тернопіль. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2002. № 3 (18). С. 90–92.
6. Владимиров Ю. А., Арчаков А. И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972. 252 с.
7. Гарькова А. Н., Русяева М. М., Нуштаева О. В. и др. Обработка гербицидом Гранстар вызывает окислительный стресс в листьях злаковых // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 6. С. 930–943.
8. Гольдфельд М. Г., Карапетян Н. В. Физико-химические основы действия гербицидов // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Биол. химия. 1989. Т. 30. С. 1–144.
9. Грицаенко З. М., Леонтьюк І. Б. Озима пшениця: вплив гербіцидів та біостимуляторів росту на анатомічну будову листків // Захист рослин. 2000. № 11. С. 11–12.
10. Дубинина Е. Е. Роль активных форм кислорода в качестве сигнальных молекул в метаболизме тканей при состояниях окислительного стресса // Вопросы медицинской химии. 2001. Т. 47. № 6. С. 561–581.
11. Дудка Е. Л., Левада С. О., Ковтун М. В. Гербіциди та ефективність хімічних засобів захисту кукурудзи від хвороб // Вісник аграрної науки. 1991. № 7. С. 15–17.
12. Ершова А. Н., Хрипач В. А. Влияние эпибрассинолида на процессы перекисного окисления липидов *Pisum sativum* в нормальных условиях и при кислородном стрессе // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 6. С. 870–873.
13. Зарич Л., Стефанович Л., Керечкин Б. и др. Влияние алахлора и низких температур на растения кукурузы // Кукуруза и сорго. 1999. № 1. С. 18–20.
14. Иванов С. В., Алексеева В. С., Каранов Е. Н. Кумулятивный эффект низкой и высокой концентрации атразина на растения *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 243–249.
15. Калашиников Ю. Е., Балахнина Т. И., Закржевский Д. А. Действие почвенной засухи и переувлажнения на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях и листьях ячменя // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 2. С. 259–263.
16. Карпин О., Джура Н., Цвілинюк О. та ін. Вплив нафтового забруднення ґрунту на ростові показники вмісту пероксиду водню і активність пероксидази рослин бобу (*Vicia Faba* L.) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 47. С. 160–165.
17. Коцюбинская Н. П. Эколого-физиологические аспекты адаптации культурных растений к антропогенным условиям среды. Днепропетровск: ДГУ, 1995. 172 с.
18. Курганова Л. Н., Веселов А. П., Гончарова Т. А. и др. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 5. С. 725–730.

19. Лобачевська О. В. Механізми толерантності рослин та їх адаптація до стресу // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Восьма наук. конф. молодих учених. (Львів, 2007). С. 25–33.
20. Макаринський О. Ю. Вплив гербіцидів Базаграну, Агрітоксу і Пантери, внесених окремо та сумісно з емістимом С, на активність окисно-відновних ферментів у рослинах гороху // Наук. записки Тернопіль. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2002. № 3 (18). С. 112–115.
21. Мерзляк М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Сорос. образов. журнал. 1999. № 9. С. 20–26.
22. Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительных клеток // Итоги науки и техники. Сер. физиология растений. Т. 6. М.: ВИНТИ, 1989. 167 с.
23. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова, 3-е изд. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
24. Минибаева Ф. В., Гордон Л. Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 459–464.
25. Митева Л. П.–Е., Иванов С. В., Алексеева В. С. Изменение пула глутатиона и некоторых ферментов его метаболизма в листьях и корнях растений гороха, обработанных гербицидом глифосатом // Физиология растений. 2010. Т. 57. С. 139–145.
26. Михальская Л. М., Швартау В. В. Влияние гербицидов Дерби и Аксиал на накопление элементов питания растениями озимой пшеницы // Вісн. Дніпропетровськ. ун-ту. Сер. біол., екол. 2012. Вип. 20. Т. 2. С. 38–45.
27. Мордерер Е. Ю. Избирательная фитотоксичность гербицидов. К.: Логос, 2001. 240 с.
28. Мордерер С. Ю., Ходєєва Л. В., Мережинський Ю. Г. Неспецифічні реакції рослин на дію гербіцидів інгібіторів проростання в зв'язку з їх антагоністичною дією з гербіцидами інгібіторами фотосинтезу // Доклади Академії наук України. 1994. № 8. С. 157–163.
29. Мусянко М. М., Паршиков Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. К.: Фітосоціоцентр, 2001. 200 с.
30. Паланія М. П., Трач В. В., Мордерер С. Ю. Генерування активних форм кисню за дії грамініцидів і модифікаторів їх активності // Физиология и биохимия культ. растений. 2009. Т. 414. С. 328–334.
31. Пацула О., Кобилецька М., Терек О. та ін. Оксидативні реакції рослин прирусової ділянки ріки Тиса // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 48. С. 201–204.
32. Переслєгіна І. А. Активність антиоксидантних ферментів слюни здорових дітей // Лабораторное дело. 1989. № 11. С. 20–23.
33. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. 183 с.
34. Половникова М. Г., Воскресенская О. Л. Активність компонентів антиоксидантної захисти і поліфенолоксидази у газонних рослин в онтогенезі в умовах городської середовища // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 5. С. 777–785.
35. Россихина А. С., Винниченко А. Н. Участие супероксиддисмутазы в адаптации растений к действию гербицидов // Вісн. Дніпропетровськ. ун-ту. Сер. біол., екол. 2005. № 3/1. С. 232–235.
36. Рябченко Н. А., Коцюбинская Н. П., Домашнева Е. В. и др. Адаптогенез растений к пестицидам. Днепрпетровск: Пороги, 2000. 193 с.
37. Спиридонов Ю. Я., Жемчужин С. Г. Современные проблемы изучения гербицидов (2006–2008 г.) // Агрехимия. 2010. № 7. С. 73–91.

38. Сауляк П. М. Вплив гербіцидів на інтенсивність транспірації кукурудзи // Вісн. аграрної науки. 1991. № 7. С. 44–46.
39. Феденко В. С., Шемет С. А., Стружко В. С. Вплив ацетохлору на нагромадження фенольних сполук у проростках кукурудзи // Физиология и биохимия культ. растений. 2004. Т. 36. № 5. С. 419–426.
40. Філонік І. О. Вивчення процесів білкового, амінокислотного, ліпідного обміну в кукурудзи на ранніх етапах розвитку при комплексній дії ксенобіотиків // Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин: Всеукр. наук.-практ. конф. (Дніпропетровськ, 2005). С. 60–61.
41. Філонік І. О., Заморюєва Л. Ф. Ліпіди зрілого зерна кукурудзи гібриду Кадр 267МВ під впливом гербіцидних композицій // Вісн. Дніпропетровськ. ун-ту. Сер. біол., екол. 2004. Вип. 12. Т. 1. С. 176–181.
42. Матюха В. Л., Хромих Н. О., Россихіна-Галича Г. С., Лашко В. В. Зміни структури врожаю та якості зерна озимої пшениці за гербіцидної обробки // Карантин і захист рослин. 2012. № 12. С. 11–12.
43. Хромих Н. О. Еколого-фізіологічні аспекти гербіцидної дії на амброзію полинолисту (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в умовах степового Придніпров'я: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. Дніпропетровськ, 2008. 20 с.
44. Хромих Н. О., Россихіна Г. С., Лашко В. В. Вплив гербіцидів нового покоління на фізіолого-біохімічні показники насіння кукурудзи // Вісн. Харків. нац. аграрного ун-ту. Сер. біол. 2011. Вип. 3. С. 50–55.
45. Шевякова Н. И., Бакулина Е. А., Кузнецов Вл. В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 736–742.
46. Asada K. Radical production and scavenging in the chloroplasts // Photosynthesis and the Environment. Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 1996. P. 123–150.
47. Hassan N. M., Alla M. N. Oxidative Stress in Herbicide-Treated Broad Bean and Maize Plants // Acta Physiol. Plant. 2005. Vol. 27. P. 429–438.
48. Jung S. Expression Level of Specific Isozymes of Maize Catalase Mutants Influences Other Antioxidants on Norflurazon-Induced Oxidative Stress // Pest. Biochem. Physiol. 2003. Vol. 75. P. 9–17.
49. Kaminaka H., Morita S., Tokumoto M. et al. Differential gene expression of rice superoxide dismutase isoforms to oxidative and environmental stresses // Free Radical Research. 1999. Vol. 31. P. 219–225.
50. Kang H.-M., Saltveit M. E. Activity of enzymatic antioxidant defense systems in chilled and heat shocked cucumber seedling radicles // Ibid. 2001. Vol. 113, N 4. P. 548–556.
51. Lee D. H., Kim Y. S., Lee C. B. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.) // J. Plant Physiol. 2001. Vol. 158. P. 737–745.
52. Lukatkin A. S., Gar'kova A. G., Bochkarjova A. S. et al. Treatment with the herbicide TOPIK induces oxidative stress in cereal leaves // Pesticide Biochemistry and Physiology. 2013. Vol. 105. P. 44–49.
53. Miteva L., Tsoneva J., Ivanov S., Alexieva V. Alterations of the Content of Hydrogen Peroxide and Malondialdehyde and the Activity of Some Antioxidant Enzymes in the Roots and Leaves of Pea and Wheat Plants Exposed to Glyphosate // Compt. R. Acad. Bulg. Sci. 2005. Vol. 58. P. 733–738.
54. Nakamura A., Otori Y., Watanabe K. et al. Peroxidative Formation of Lipid Hydroperoxides in Etiolated Leaves // Pest. Biochem. Physiol. 2000. Vol. 66. P. 206–212.
55. Polidoros A. N., Scandalos J. S. Role of hydrogen peroxide and different classes of antioxidant in the regulation of catalase and glutathione-S-transferase gene expression in maize (*Zea*

- mays* L.) // *Physiologia Plantarum*. 1999. Vol. 106. P. 112–120.
56. Tan W., Li Q., Zhai H. Photosynthesis and growth responses of grapevine to acetochlor and fluoroglycofen // *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 2012. Vol. 103. P. 210–218.
57. Zhang J., Kirkham M. B. Drought-stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species // *Plant Cell Physiol*. 1994. Vol. 35. P. 785–791.

Стаття: надійшла до редакції 18.02.13

доопрацьована 29.04.13

прийнята до друку 30.04.13

COMPONENTS PROOXIDANT-ANTIOXIDANT SYSTEM IN VEGETATIVE ORGANS OF CORN PLANTS AS AN INDICATOR OF THEIR RESPONSE TO THE EFFECTS OF THE HERBICIDE

A. Rossikhina-Galycha

Dnipropetrovsk National University of Oles Honchar
72, Gagarin Ave., Dnipropetrovsk 49010, Ukraine
e-mail: anna-rossihina@rambler.ru

In a field experiment investigated the effect of soil herbicides (Harnes, Frontier, Merlin) on prooxidant-antioxidant balance in the vegetative organs of *Zea mays* L. Shown that the human factor leads to increased lipid peroxidation, as evidenced by the high content of prooxidant components (diene and triene conjugates, TBA-active products). Found a protective increase in activity of superoxide dismutase, catalase and peroxidase in roots and leaves of corn.

Keywords: *Zea mays* L., vegetative organs, herbicides, antioxidant enzymes, diene conjugates triene conjugates TBA-active products.

КОМПОНЕНТЫ ПРООКСИДАНТНО-АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ИХ РЕАКЦИИ НА ДЕЙСТВИЕ ГЕРБИЦИДОВ

A. Россихина-Галыча

Днепропетровский национальный университет имени Олесь Гончара
пр. Гагарина, 72, Днепропетровск 49010, Украина
e-mail: anna-rossihina@rambler.ru

В полевом эксперименте исследовано влияние почвенных гербицидов (Харнес, Фронтьер, Мерлин) на прооксидантно-антиоксидантное равновесие в вегетативных органах *Zea mays* L. Выявлено, что действие гербицидов приводит к усилению процесса липопероксидации, о чем свидетельствует повышенное содержание прооксидантных компонентов (диеновых и триеновых конъюгатов, ТБК-активных продуктов). Выявлено защитное возрастание активности супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы в корнях и листьях кукурузы.

Ключевые слова: *Zea mays* L., вегетативные органы, гербициды, антиоксидантные ферменты, диеновые конъюгаты, триеновые конъюгаты, ТБК-активные продукты.