

УДК 581.1+577.152.1+633.15+632.954

**СТАН АНТИОКСИДАНТНОЇ ФЕРМЕНТАТИВНОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН
КУКУРУДЗИ ЗА ДІЇ ГРУНТОВИХ ГЕРБІЦИДІВ І ПОСУХИ****Г. Россихіна**

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

Досліджено реакцію-відповідь ферментів антиоксидантного захисту рослин кукурудзи на комбіновану дію ґрунтових гербіцидів (Фронт'єр, Мерлін) і ґрунтову посуху. Показано підвищення активності супероксиддисмутази (СОД), пероксидази та зміни каталазної активності.

Ключові слова: кукурудза, гербіциди, посуха, супероксиддисмутаза, пероксидаза, каталаза.

Стан сільськогосподарських культур у промислових регіонах Придніпров'я значною мірою лімітується факторами зовнішнього середовища, які мають природне чи антропогенне походження. До численних стресових чинників, кожен із яких суттєво впливає на фізіолого-біохімічні процеси та відбивається на культурі, належать гербіциди і посуха [6–9, 12, 14, 24, 35, 36]. Відомо, що одним із результатів негативного впливу екзогенних абіотичних факторів на рослинні організми є активація пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), що призводить до порушення рівноваги в системі *прооксиданти–антиоксиданти* і супроводжується розвитком окисного стресу [10, 11, 15, 17, 18, 20, 28, 40]. Процес адаптації рослин до стресових умов існування включає активну участь компонентів ферментативної системи захисту: супероксиддисмутази (СОД), каталази та пероксидази, які відіграють важливу роль у захисних реакціях рослин [3, 16, 22]. Антиоксиданти здатні зв'язувати вільні радикали, які діють у напрямі розвитку деструктивних окисних процесів, що посилюються за умов впливу на клітину певних фізичних і хімічних факторів різного походження. Накопичення антиоксидантів сприяє інгібуванню деструктивних реакцій вільнорадикального окиснення [13, 18, 19, 33]. У вирішенні питання адаптації культурних рослин до комбінованого впливу несприятливих умов і вироблення захисних механізмів проти гербіцидів і посухи важливу роль відіграє вивчення стану антиоксидантної системи рослин кукурудзи у стресовий і післястресовий періоди. У зв'язку з цим головною метою даної роботи було вивчення динаміки активності ключових антиоксидантних ферментів (СОД, каталази та пероксидази) у листках і коренях рослин кукурудзи різних генотипів за послідовного впливу ґрунтових препаратів Фронт'єр, Мерлін та посухи.

Для модельного експерименту в умовах ґрунтової посухи відбирали неушкоджене чисте насіння рослин кукурудзи: посухостійкого ранньостиглого гібриду Білозірський 295 СВ та менш стійкого до посухи гібриду Дніпровський 310 МВ, селекції Інституту зернового господарства УААН, які вирощували у вегетаційному будинку в пластикових посудинах об'ємом 1 л на чорноземі звичайному важкосуглинковому, малогумусному. Дослідження дії ґрунтових гербіцидів на рослинний організм проводили на прикладі Фронт'єру (діюча речовина – д.р. – диметенамід) та Мерліну (д.р. – ізоксафлютол),

які вважають одними з найефективніших для контролювання бур'янів, особливо бур'янів-алергенів [26, 27]. Гербіцидні препарати в концентраціях: $1,79 \cdot 10^{-2}$ моль/л (Фронт'єр), $0,12 \cdot 10^{-2}$ моль/л (Мерлін) вносили у ґрунт одразу після висіву зерна. Концентрації гербіцидів максимально наближені до концентрацій, які використовуються у сільському господарстві. Вологість ґрунту в посудинах підтримували на рівні 60% від повної вологоємності (ПВ) ваговим методом. У 2-добовому віці проростків створювали модельну посуху шляхом припинення поливу рослин – 30% ПВ, що наставала на 4 добу досліду. За такої вологості ґрунту дослідні рослини витримували 3, 7, 10 діб [4, 38]. Контрольні рослини продовжували вирощувати за 60% ПВ до закінчення експерименту. Матеріал для аналізів відбирали на 3, 7, та 10 добу дії посухи (30% ПВ) та на 2 добу після відновлення поливу.

Активність супероксиддисмутази оцінювали за рівнем гальмування ферментом процесу відновлення нітросинього тетразолію у присутності NADH і феназинметасульфату згідно з [31, 37]. Активність бензидин-пероксидази визначали за швидкістю реакції окиснення бензидину до утворення продукту окиснення синього кольору згідно з [29]. Активність каталази визначали за кількістю розкладеного перекису водню під дією ферментного препарату шляхом титрування перманганатом калію [32]. Статистичну обробку одержаних цифрових даних здійснювали на 5%-ному рівні значущості за допомогою електронних таблиць “Microsoft Excel”. На рис. 1–7 наведено середні значення показників, їхні стандартні похибки [34].

Результати дослідження послідовної дії ґрунтових препаратів і посухи на динаміку активності ключового ферменту антиоксидантної системи – супероксиддисмутази – представлені на рис. 1–4. Аналіз динаміки супероксиддисмутази активності рослин посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ показав її збільшення за впливу як індивідуальної дії 3-добової 30% ґрунтової посухи, так і при накладанні її на гербіцидний вплив у листках відповідно в 1,3 і 1,32 (за дії Фронт'єру), в 1,48 (Мерлін) рази щодо контролю, а в коренях – в 1,2, 1,22, 1,28 рази. Наступний етап (7 доба зневоднення) характеризувався максимумом супероксиддисмутази активності, рівень якої перевищував контроль в 1,4 і 1,3 рази (посуха), в 1,42 і 1,32 рази (за дії Фронт'єру) та в 1,58 й 1,28 рази (за дії Мерліну). На десяту добу ґрунтової посухи відзначено тенденцію до певного наближення ферментативної активності до контролю (рис. 1, 2).

Більш чутливий гібрид Дніпровський 310 МВ реагував на дані стресові чинники сильніше. Встановлено, що в умовах дії 3-добової 30% ґрунтової посухи активність СОД зростала в листках і коренях проростків порівняно з відповідними контролями в 1,65 і 1,45 рази. При накладанні зневоднення на гербіцидний вплив хлорацетаніліду – Фронт'єр активність зростала в 1,85 та 1,67 рази, а на фоні блокатора р-гідроксифенілпіруватдіоксигенази – Мерліну – в 2,00 та 1,55 рази відповідно. Після 7 діб утримання рослин без поливу в їхніх листках і коренях відзначено зростання супероксиддисмутази активності в 1,75 і 1,55 рази порівняно з контролем, а на фоні Фронт'єру в 1,97 і 1,78 рази та в 2,1 і 1,65 рази за впливу Мерліну. В умовах 10-добової ґрунтової посухи рівень ензиматичної активності продовжував збільшуватися щодо контролю в 1,85 і 1,67 рази – в листках і корінні, а на тлі препарату Фронт'єр – в 2,06 і 1,89 рази, Мерлін – в 2,2 і 1,75 рази (рис. 3, 4).

З поновленням поливу для стійких рослин супероксиддисмутаза активність відповідала значенням контролю; для більш чутливих – достовірно перевищувала контроль.

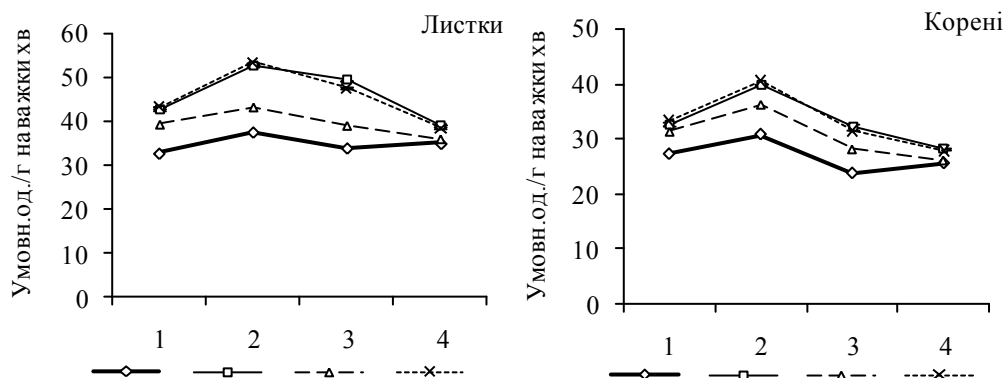


Рис. 1. Супероксиддисмутазна активність проростків кукурудзи посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ за умов посухи та обробки препаратом Фронт'єр: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Фронт'єр; -I- Фронт'єр+посуха.

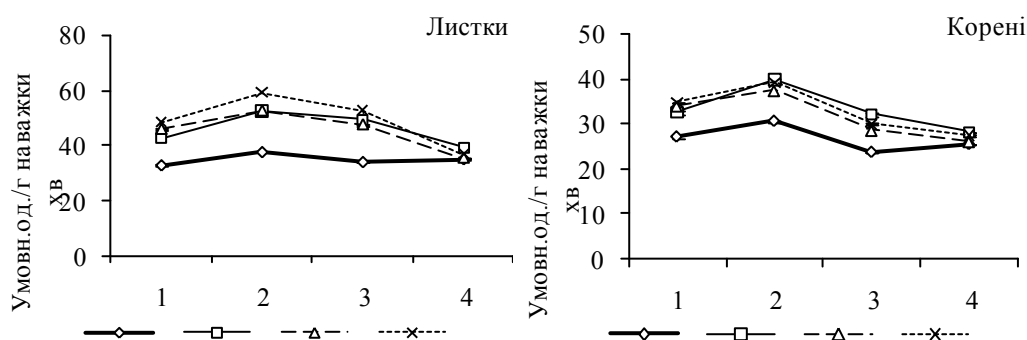


Рис. 2. Супероксиддисмутазна активність проростків кукурудзи посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ за умов посухи й обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Мерлін; -I- Мерлін+посуха.

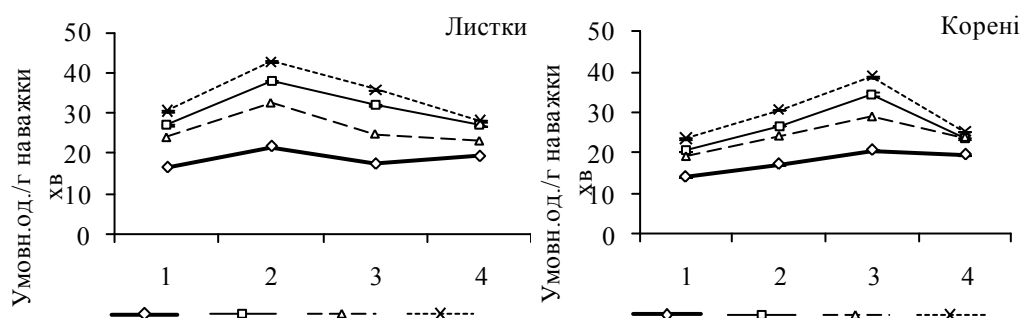


Рис. 3. Супероксиддисмутазна активність проростків кукурудзи менш посухостійкого гібриду Дніпровський 310 МВ за умов посухи та обробки препаратом Фронт'єр: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Фронт'єр; -I- Фронт'єр+посуха.

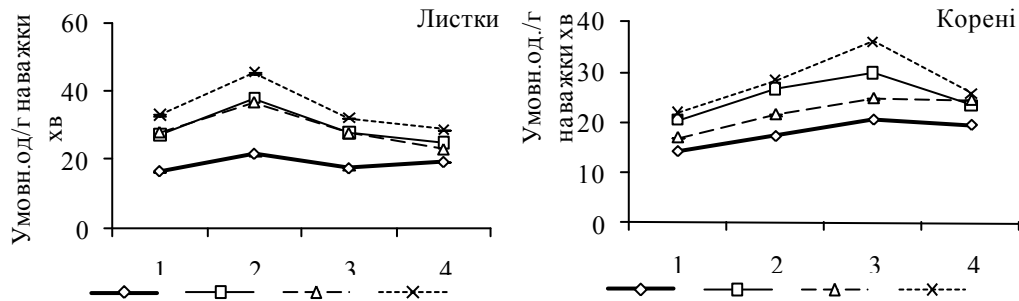


Рис. 4. Супероксиддисмутазна активність проростків кукурудзи менш посухостійкого гібриду Дніпровський 310 МВ за умов посухи й обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -Δ- Мерлін; -I- Мерлін+посуха.

Із літературних джерел відомо, що за участю СОД антиоксидантний захист забезпечується не повністю, оскільки при дисмутації супероксидного радикала утворюється пероксид водню – біологічно активний інтермедіат кисню. У підтриманні нормального рівня H_2O_2 у клітині першочергову роль відіграє синергіст супероксиддисмутази – каталаза [25], активність якого представлена на рис. 6. Зафіксовано, що за 3-добової ґрунтової посухи активність каталази листків і коренів, стійких до посухи, гібриду Білозірський 295 СВ перевищувала контроль в 1,3 і 1,2 разу, а на гербіцидному фоні – в 1,35 і 1,23 разу (Фронт'єр) та в 1,4 і 1,22 разу (Мерлін). Із напруженням дії водного стресу до 7–10 доби для каталазної активності характерним було певне зниження, але ферментативний рівень перевищував контрольний в 1,45–1,4 разу (дія посухи) та в 1,47–1,42 разу (гербіциди+посуха) відповідно *листки–корені*.

Протилежну тенденцію виявлено для рослин гібриду Дніпровський 310 МВ. Упродовж експерименту каталазна активність була достовірно інгібована як за окремого впливу стресорів, так і за їхнього комбінювання достовірно інгібована в середньому в 1,5–1,4 (зневоднення) та в 1,67–1,47 разу (ксенобіотики+зневоднення) (рис. 5).

Поряд із каталазою детоксикація пероксиду водню забезпечується також пероксидазами різної субстратної специфічності [23]. Із рис. 6, 7 видно, що впродовж експерименту пероксидазна активність усіх досліджуваних рослин перевищувала контроль. Рівень ферментативної активності в листках і коренях проростків чутливих рослин гібриду Дніпровський 310 МВ до зневоднення за короткотривалої дії 30% ґрунтової посухи (3 доби) перевищував контроль у 2,0 і 1,8 разу. У посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ даний показник менш виражений порівняно з чутливими рослинами та був збільшений щодо контролю лише в 1,4 і 1,3 разу. За накладання стресових чинників показник активності ферменту зростає: на фоні впливу Фронт'єру перевищував контроль у 2,2 і 2,0 разу (листки і корені гібриду Дніпровський), в 1,42 й 1,33 разу (Білозірський). За дії Мерліну рівень активності пероксидази гібриду Дніпровський 310 МВ перевищував контроль у 2,34 – 1,85 разу (листки – корені), гібриду Білозірський 295 СВ – в 1,56 й 1,38 разу відповідно.

За більшої тривалості водного стресу (7–10 діб) активність ферменту в листках і коренях гібриду Білозірський 295 СВ перевищувала контроль в 1,5–1,45 і 1,4–1,35 разу, а при накладанні стресової дії посухи на попередній гербіцидний вплив – в 1,65–1,38 та

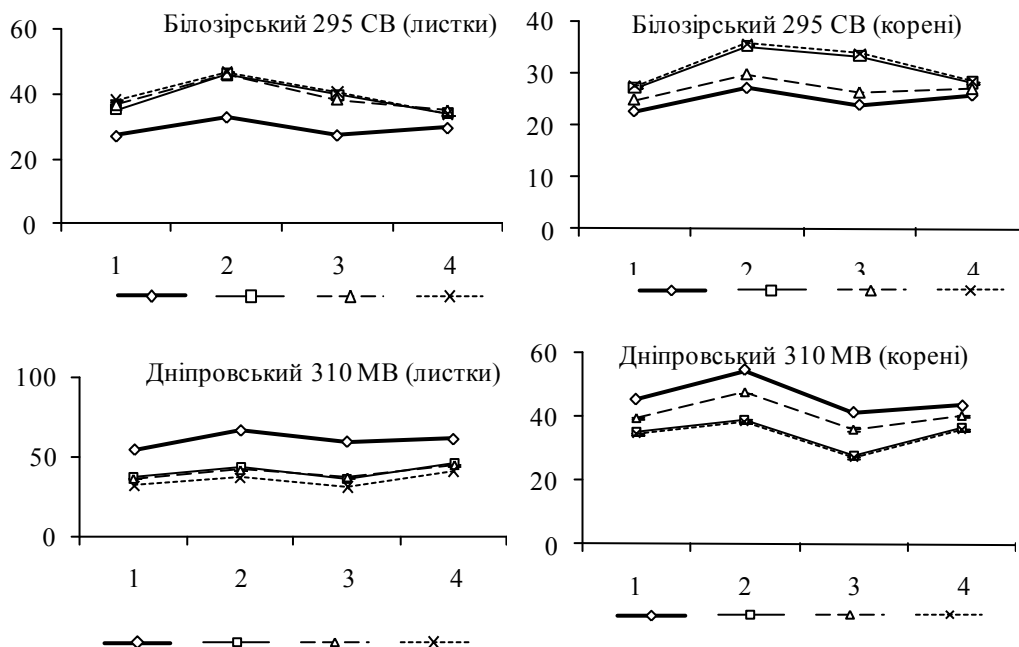


Рис. 5. Каталазна активність проростків кукурудзи за умов посухи й обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Мерлін; -×- Мерлін+посуха, ммольН₂О₂/г наважки •хв.

1,54–1,36 разу. Для рослин гібриду Дніпровський 310 МВ рівень пероксидазної активності за індивідуальної дії 7–10-добової посухи перевищував контроль у листках і коренях у 2,2–2,4 рази та 1,9–2,0 рази, а за дії гербіцидного стресу – в 2,5–2,4 та 1,95–2,05 рази.

Після поновлення поливу пероксидазна активність у посухостійких рослин наближалася до контролю, а у чутливих залишалася на достатньо високому рівні.

Між активністю СОД і пероксидази, СОД і каталази, пероксидази та каталази у рослин гібриду Білозірський 295 СВ встановлено тісну позитивну кореляцію, коефіцієнт (r) якої в середньому коливався від 0,95 до 0,99, при $p < 0,05$ за дії ґрунтової посухи та від 0,97 до 0,997 – за дії сумісного впливу ґрунтових гербіцидів і посухи. Для рослин гібриду Дніпровський 310 МВ при комбінуванні стресових чинників спостерігався тісний від'ємний кореляційний зв'язок між активністю СОД і каталази та пероксидази і каталази (в середньому $r = -0,9$ – $-1,0$, $p < 0,05$).

Одержані результати визначення активності оксидоредуктаз рослин кукурудзи узгоджуються з даними багатьох дослідників, у працях яких вказується, що активність антиоксидантних ферментів, у тому числі й СОД, каталази та пероксидази в рослинних організмах збільшується за дії посухи, гербіцидів, гіпоксії, температури, засолення тощо [1–3, 5, 11, 14, 21, 30]. Це свідчить про адаптацію останніх до тих чи інших умов.

Порівняльний аналіз впливу ґрунтових препаратів і посухи на активність СОД, каталази та пероксидази рослин кукурудзи різних генотипів виявив, що зміни активності даних ферментів у динаміці пов'язані з вихідною посухостійкістю гібридів і стійкістю до гербіцидного стресу.

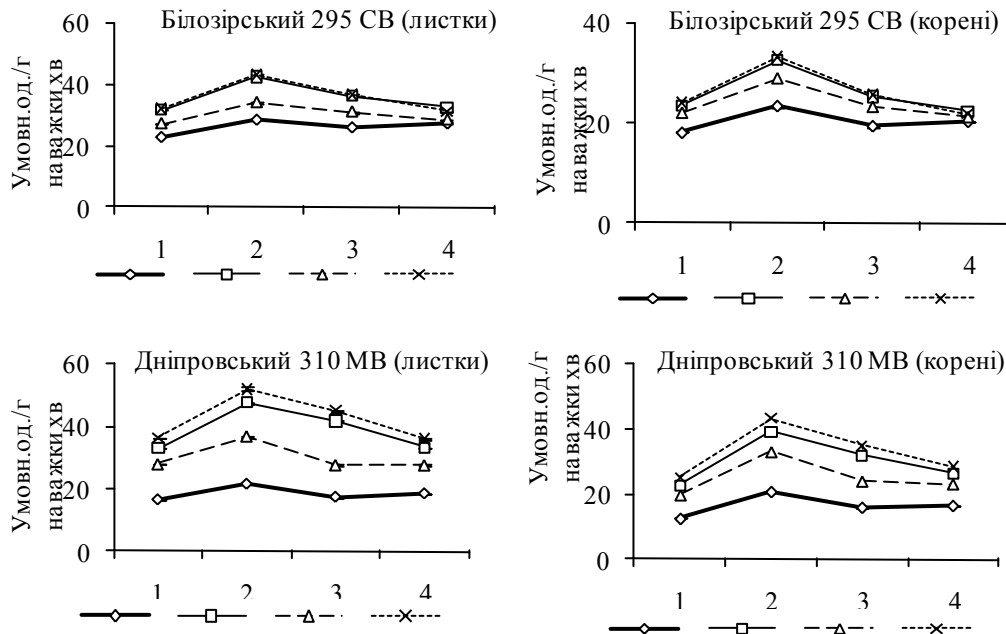


Рис. 6. Peroxidазна активність проростків кукурудзи за умов посухи й обробки препаратом Фронт'єр: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Фронт'єр; -×- Фронт'єр+посуха.

У посухостійких рослин протягом експерименту активність супероксиддисмутази та каталази була підвищеною і перебувала на певному незмінному рівні, а в після-стресовий період майже відповідала контрольним значенням, що згідно з [2] вказує на стабілізацію захисних реакцій та адаптацію цих рослин до стресових умов.

Чутливі рослини характеризувались істотним збільшенням активності СОД протягом досліджуваних етапів до посухи та гербіцидів порівняно зі стійкими рослинами, що свідчить про суттєву інтенсифікацію процесів ПОЛ. На 2 добу після поновлення поливу цей показник виявлявся достовірно зниженим у більшості варіантів, що, ймовірно за все, є наслідком утворення надлишкової кількості пероксиду водню, виснаження СОД і зсуву прооксидантної-антиоксидантної рівноваги в бік інтенсифікації процесів ліпопероксидації. Підтвердженням цього факту є низький рівень каталазної активності, відзначений на початку експерименту (посуха тривалістю 3 доби), який у подальшому при посиленні зневоднення продовжував знижуватися щодо контролю, а в післястресовий період так і залишався низьким. Це, ймовірно, може свідчити про утворення надлишкової кількості пероксиду водню внаслідок інтенсивної роботи супероксиддисмутази (яку ми реєстрували).

Стимулювання пероксидазної активності, зафіксоване у всіх досліджуваних рослин в умовах водного дефіциту та її комбінації з гербіцидними препаратами, може бути безпосередньою відповіддю рослин на встановлене нами раніше зростання інтенсивності ПОЛ, яке сильніше виражене у гібриду кукурудзи Дніпровський 310 МВ та лінії ДК 424. Зазначена нами інтенсифікація активності пероксидази в органах посухочутливих

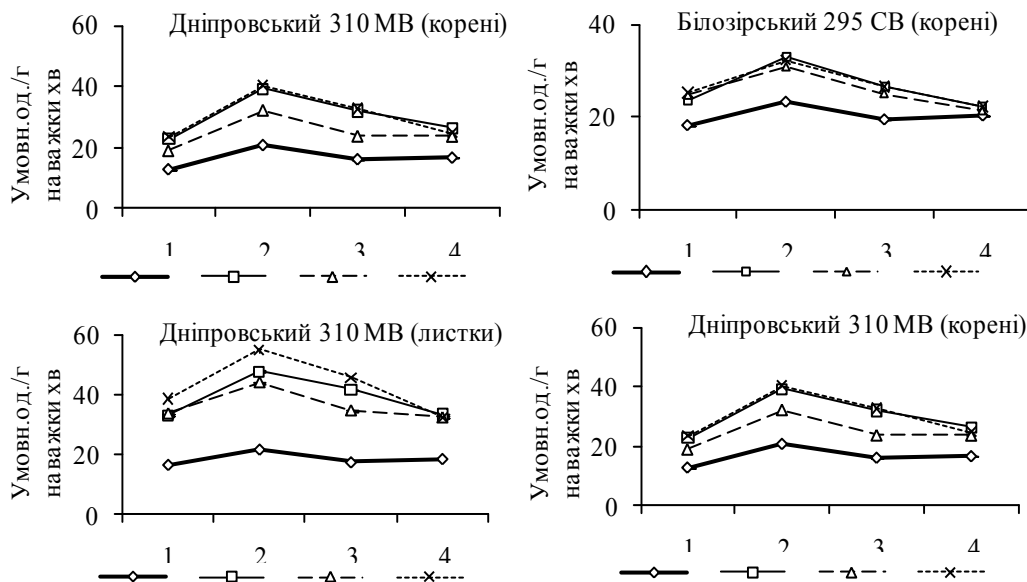


Рис. 7. Peroксидазна активність проростків кукурудзи за умов посухи та обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10 доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Мерлін; -×- Мерлін+посуха.

рослин протягом експерименту і в післястресовий період може бути пов'язана з участю ферменту не лише в детоксикації пероксиду водню, а й в утворенні АФК [23]. Крім того, згідно з [39], що більша дана величина (ріст активності пероксидази) щодо контролю, то значніший ступінь негативного впливу будь-якого фактора на фізіологічний стан тканин рослин (більший ступінь ураження, зараження, старіння, фітотоксичної дії пестицидів).

Динаміка активності пероксидази посухостійких рослин свідчить про те, що у підтриманні сталого рівня прооксидантно-антиоксидантної рівноваги за дії на рослини водного та комбінованого стресів, крім СОД і каталази, активну участь беруть пероксидази. При цьому зафіксоване швидке досягнення рівня контрольних рослин у післястресовий період, що є свідченням зміцнення зв'язків ферменту з мембранним матриксом, тобто стабілізацією структури. Це є позитивним чинником для рослин [39] у формуванні їхнього адаптивного потенціалу до стресових чинників.

Отже, отримані результати дають змогу зробити такі висновки: 1) Стресові умови стимулюють активність СОД і пероксидази у всіх досліджуваних рослин. При цьому у посухостійких рослин гібриду Білозірський 295 СВ простежується тенденція до наближення їхніх рівнів до контролю, а у менш стійкого гібриду Дніпровський 310 MB та непосухостійких рослин лінії ДК 424 – суттєво підвищується протягом експерименту і залишається більш високою, ніж активність у контролі до завершення посухи та в післястресовий період. Ймовірно, це свідчить про наявність надлишкової кількості субстратів ферментативних реакцій: супероксидних аніон-радикалів для СОД і пероксиду водню, гідропероксидів ліпідів – для пероксидази. 2) Характер каталазної реакції вказує на неоднозначність впливу посухи та гербіцидів на її активність у рослин кукурудзи: сти-

муляція у стійких організмів та інібування – у чутливих. Низький рівень каталазної активності, швидше за все, свідчить про зсув прооксидантно-антиоксидантної рівноваги в напрямі посилення генерації активних форм кисню за дії гербіцидів, водного дефіциту та їхньої комбінації. 3) Необхідно відзначити, що у посухостійких рослин реакція оксидоредуктаз на індивідуальну дію посухи та накладання її на препарат Фронт'єр була однаковою і сильніше вираженою, ніж за окремої дії гербіциду, а на вплив препарату Мерлін і водного дефіциту окремо та в комбінації – майже однаковою. 4) Для нестійких рослин потужність дії стресових чинників на активність СОД і пероксидази можна розташувати за наростанням рівня оксидоредуктаз у більшості варіантів таким чином: гербіциди → посуха → послідовне накладання стресорів, а для каталази – по зростанню гальмування активності: гербіциди → посуха, послідовне накладання стресорів.

Представлена різниця в активності антиоксидантних ферментів різних за генотипом рослин кукурудзи відображає їхні фізіологічно-генетичні особливості й особливості, пов'язані з типом стресора.

Подальші дослідження у цьому напрямі можуть дати: важливі результати для прогнозування стійкості гібридів кукурудзи в умовах комбінованої дії абіотичних факторів і сприятимуть впровадженню у практику сільського господарства та селекційний процес гібридів і ліній із комплексною стійкістю до несприятливих умов Степового Придніпров'я.

1. *Барабой В. А., Олійник С. А., Хмелевський Ю. В.* Стан антиоксидантної системи за дії іонізуючої радіації у низьких дозах та низької інтенсивності // Укр. біохім. журн. 1999. Т. 66. № 4. С. 3–18.
2. *Бараненко В. В.* Активність супероксиддисмутази в рослинах гороху за кліностагування // Наук. записки Терноп. пед. ун-ту. Сер. біол. 2002. Т. 1. № 16. С. 38–42.
3. *Бараненко В. В.* Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48. № 6. С. 465–474.
4. *Вайда П. В.* Метаболізм ^{14}C -глутамінової кислоти в рослинах озимої пшениці за післядії посухи // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2004. Вип. 14. С. 112–114.
5. *Василюк Е. М.* Исследование влияния гербицидов на активность каталазы некоторых самоопыленных линий кукурузы в условиях вегетационного эксперимента // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. біол., екол. 1997. Вип. 3. С. 179–187.
6. *Вінниченко О. М.* Захисні механізми рослин за дії гербіцидів // Наук. записки Терноп. пед. ун-ту. Сер. біол. 2002. № 3 (18). С. 90–92.
7. *Вінниченко О. М.* Метаболічна адаптація сільськогосподарських культур до дії гербіцидів // Укр. біохім. журн. 2002. Т. 74. № 46 (додаток 2). С. 118–119.
8. *Вінниченко О. М., Россихіна Г. С.* Вплив ґрунтових гербіцидів на ріст та пероксидазну активність рослин кукурудзи гібридів Кадр 267 МВ, Хмельницький 280 СВ, Білозерський 295 СВ // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: у 2 т. Т. 2 / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин. К.: Логос, 2009. С. 62–68.
9. *Григорюк І. П., Жук О. І.* Ріст пшениці і кукурудзи в умовах посухи та його регуляція. К.: Наук. світ, 2002. 118 с.
10. *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.

11. *Закржевский Д. А., Балахнина Т. И., Степневский В.* и др. Окислительные и ростовые процессы в корнях и листьях высших растений при различной доступности кислорода в почве // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 2. С. 272–280.
12. *Заморуєва Л. Ф.* Дія гербіциду трофі на склад та метаболізм ліпідів у зерні кукурудзи // Наука і освіта 2003: Матеріали VI Міжнар. наук.-практ. конф. Т. 2. Біологія. Дніпропетровськ: Наука і освіта, 2003. С. 16–17.
13. *Калашиников Ю. Е., Балахнина Т. И., Бенничелли Р. П.* и др. Активность антиокислительной системы и интенсивность перекисного окисления липидов в растениях пшеницы в связи с сортовой устойчивостью к переувлажнению почвы // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 268–275.
14. *Калашиников Ю. Е., Закржевский Д. А., Балахнина Т. И.* и др. Действие почвенной засухи и переувлажнения на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях ячменя // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 2. С. 263–269.
15. *Карпец Ю. В., Колупаев Ю. Е., Ястреб Т. О.* и др. Влияние кратковременного теплового закаливания и повреждающего нагрева на показатели про-антиоксидантного равновесия в проростках пшеницы // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 2 (14). С. 53–59.
16. *Карташов А. В., Радюкина Н. Л., Иванов Ю. В.* и др. Роль системы антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 4. С. 516–522.
17. *Колупаєв Ю. Є.* Роль основних сигнальних інтермедіатів у формуванні адаптивних реакцій рослин на дію абіотичних стресорів // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: у 2 т. Т. 1 / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин. К.: Логос, 2009. С. 166–195.
18. *Колупаєв Ю. Є.* Стресові реакції рослин. Харків: Харків. держ. аграрн. ун-т, 2001. 173 с.
19. *Колупаєв Ю. Є., Карпець Ю. В.* Активність супероксиддисмутази і каталази у колеоптилях пшениці за дії пероксиду водню і нагрівання // Фізіологія та біохімія культ. рослин. 2007. Т. 39. № 4. С. 319–325.
20. *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.
21. *Курганова Л. Н., Веселов А. П., Сеницына Ю. В.* и др. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитием стресс-реакции у растений // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 218–222.
22. *Лукаткин А. С.* Вклад окислительного стресса в развитие холодого повреждения в листьях теплолюбивых растений. 2. Активность антиоксидантных ферментов в динамике охлаждения // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 6. С. 878–885.
23. *Лукаткин А. С.* Вклад окислительного стресса в развитие холодого повреждения в листьях теплолюбивых растений. 3. Повреждение клеточных мембран при охлаждении теплолюбивых растений // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 2. С. 271–274.
24. *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 Терноп. пед. ун-ту. Сер. біол. 2002. № 3 (18). С. 112–115.
25. *Маменко Т. П., Ярошенко О. А.* Зміна активності антиоксидантних ферментів у листках сортів озимої пшениці за дії посухи та у післястресовий період // Фізіоло-

- гія рослин: проблеми та перспективи розвитку: у 2 т. Т. 2 / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин. К.: Логос, 2009. С. 327–334.
26. *Матюха Л. А.* Слагаемые эффективной защиты посевов кукурузы от сорняков // Бюл. Ин-ту зернового хозяйства. 2003. № 20. С. 28–30.
 27. *Матюха Л. П., Хейлик С. Й.* Гербициды: агроекологічна прийнятність // Захист рослин. 1999. № 1. С. 8–10.
 28. *Мерзляк М. Н.* Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Соросовский образовательный журн. 1999. № 9. С. 20–26.
 29. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И. Ермакова, 3-е изд. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
 30. *Нижник Т. П., Григорюк І. П., Михальська Л. М.* Інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів і активність антиоксидантних ферментів у листках картоплі за дії посухи та полістимуліну К // Укр. біохім. журн. 2004. Т. 76. № 1. С. 130–135.
 31. *Переслегина И. А.* Активность антиоксидантных ферментов слюны здоровых детей // Лаб. дело. 1989. № 11. С. 20–23.
 32. *Плешков Б. П.* Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. 183 с.
 33. *Рогожин В. В., Верхотуров В. В., Курилюк Т. Т.* Антиоксидантная система в прорастании семян пшеницы // Известия РАН. Сер. биол. 2001. № 2. С. 165–173.
 34. *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа, 1973. 320 с.
 35. *Россихіна Г. С.* Післядія ауксиноподібних препаратів на процеси перекисного окислення і функціонування ферментів антиоксидантного захисту в проростках кукурудзи // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. 2004. Вип. 14. С. 127–130.
 36. *Філонік І. О., Хромих Н. О., Садовська О. Ф.* та ін. Вплив залишкових кількостей гербициду трофі в зерні кукурудзи на фізіолого-біохімічні процеси в паростках на ранніх етапах розвитку // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. біол., екол. 2001. Т. 2. Вип. 9. С. 50–57.
 37. *Чевари С., Чаба И., Секей Й.* Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лаб. дело. 1985. № 11. С. 678–681.
 38. *Шматько І. Г., Садовий А. П., Федоров В. М.* та ін. Біоелектрична реакція листків озимої пшениці на водний стрес різної напруженості // Физиология и биохимия культурных растений. 1994. Т. 26. № 5. С. 494–501.
 39. Пат. 1063329 СССР, А 01 G 7/00. Способ определения физиологического состояния тканей растений по активности пероксидазы / Л.Н. Логинова, А.Л. Шарков, М.В. Волокитина. Опубл. 30.12.83. Бюл. № 48.
 40. *Smirnoff N.* Plant resistance to environmental stress // Current Opinion in Biotechnology. 1998. Vol. 9. N 2. P. 214–219.

**CONDITION OF ANTIOXIDANTE ENZYM SYSTEM OF MAIZE PLANTS
TO THE ACTION OF SOIL HERBICIDES AND DROUGHT****A. Rossihina**

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

Reaction of antioxidant enzymes of maize to the combined action of soil herbicides (Frontier, Merlin) and soil drought was studied. The increase of superoxide dismutase and peroxidase activity and oscillation in the catalase enzymatic activity were shown.

Key words: maize, herbicides, drought, superoxidedismutase, peroxidase, catalase.

**СОСТОЯНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ СИСТЕМЫ
РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ПОЧВЕННЫХ
ГЕРБИЦИДОВ И ЗАСУХИ****А. Россихина**

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

Исследована ответная реакция ферментов антиоксидантной защиты растений кукурузы на комбинированное воздействие почвенных гербицидов (Фронтьер, Мерлин) и почвенной засухи. Показано повышение активности супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы и колебания каталазной активности.

Ключевые слова: кукуруза, гербициды, засуха, супероксиддисмутазы, пероксидаза, каталаза.

Стаття надійшла до редколегії 05.02.10
Надійшла після доопрацювання 04.03.10
Прийнята до друку 09.03.10