

УДК 581.1+577.152.1+633.15+632.954

## ІНТЕНСИВНІСТЬ УТВОРЕННЯ ПРООКСИДАНТНИХ КОМПОНЕНТІВ В РОСЛИНАХ КУКУРУДЗИ РІЗНОЇ СТІЙКОСТІ ДО ДЕФІЦИТУ ВОЛОГИ ТА ГЕРБІЦИДІВ

Россихіна Г. С.<sup>1</sup>, Вінниченко О. М.<sup>2</sup>, Лихолат Ю. В.<sup>2</sup>

**Інтенсивність утворення прооксидантних компонентів в рослинах кукурудзи різної стійкості до дефіциту води та гербіцидів.** — Г. С. Россихіна<sup>1</sup>, О. М. Вінниченко<sup>2</sup>, Ю. В. Лихолат<sup>2</sup>. — Досліджено зміни активності ліпоксигенази та інтенсивності процесів пероксидного окиснення ліпідів за дії комбінованої дії ґрунтових гербіцидів (Харнес, Фронт'єр, Мерлін) і ґрунтової посухи у рослин кукурудзи. Встановлено взаємозв'язок між активністю ліпоксигенази та рівнем вмісту продуктів пероксидного окиснення ліпідів – гідропероксидів ліпідів та малонового діальдегіду в рослинних органах. Припускають, що стимуляція активності ліпоксигенази та швидка пероксидація ліпідів є загальною відповіддю на дію ксенобіотиків та ґрунтову посуху.

**Ключові слова:** кукурудза, посуха, гербіциди, малоновий діальдегід, гідропероксили ліпідів, ліпоксигеназа.

**Адреса:** <sup>1</sup> – Науково-дослідний інститут біології Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010, Україна; <sup>2</sup> – Кафедра фізіології та інтродукції рослин Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010, Україна; e-mail: anna-rossihina@rambler.ru; Lykholat2006@ukr.net

**Intensity of prooxidant components formation in corn plants with different resistance to deficiency of the moisture and herbicides.** — A. Rossihina, O. Vinnichenko, Y. Lykholat. — The change of lipoxygenase activity and intensity of lipid peroxidation process under the combined action of soil herbicides (Harnes, Frontier, Merlin) and soil drought of the plants maize was studied. The close correlation between lipoxygenase activity and the level of lipid peroxidation products content – hydroperoxide lipids and malonyl dialdehyde – in the plant organs were ascertained. It is supposed that stimulation of lipoxygenase activity and fast lipid peroxidation is a common response of plants to the influence of xenobiotics and soil drought.

**Key words:** maize, drought, herbicides, malonyl dialdehyde, hydroperoxide lipids, lipoxygenase.

**Address:** <sup>1</sup> – Scientific-Research of Biology, Oles Gonchar' National University of Dnipropetrovsk, 72, Gagarin av., Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine; <sup>2</sup> – Department of plants physiologies and introduction, Oles Gonchar' National University of Dnipropetrovsk, Gagarin av., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine; e-mail: anna-rossihina@rambler.ru; Lykholat2006@ukr.net

### Вступ

На сьогоднішній день у зоні нестійкого зволоження північного Степу України головним фактором, який лімітує ріст і розвиток рослин кукурудзи, є ґрунтова волога, дефіцит якої довершують рудеральні рослини. Вони чинять значні збитки сільському господарству, позбавляючи культурні рослини поживних речовин, вологи, світла, заглушають їх, знижують врожай та погіршують якість продукції. У боротьбі з рудеральною рослинністю вирішальну роль відіграють гербіциди [17, 27, 28, 30, 34], які представлені доволі складними органічними сполуками високої фізіологічної активності й відносяться до небезпечних речовин антропогенного походження. Із літературних джерел відомо про існування рослинних організмів у несприятливих зовнішніх умовах [1, 4, 5, 8 – 11, 15, 16, 22]. У ряді праць відмічено, що за індивідуального впливу як гербіцидних препаратів, так і посухи відбуваються зміни росту та розвитку [10, 15, 25, 26, 28], геному рослин [10], фотосинтезу [20, 28, 31], енергетичного [12], азотного [1, 9] та ліпідного обміну [9, 11, 33], прооксидантно-антиоксидантної рівноваги [8, 9, 19, 28, 32].

Рядом авторів показано, що під дією різноманітних стресових факторів в рослинних організмах відбувається ряд біохімічних перебудов, які призводять до підвищення інтенсивності процесів пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) [13, 21, 23, 24]. Перекисне окиснення ліпідів відіграє важливу роль у функціонуванні клітинних мембран [38]. Процес ПОЛ відбувається з утворенням радикальних (супероксидного аніон радикалів, гідроксильних радикалів) та молекулярних продуктів (гідропероксидів, спиртів, кетонів, альдегідів). До цього процесу в мембранах схильні в першу чергу ненасичені жирні кислоти ліпідів, при цьому швидкість утворення перекисів різко збільшується по мірі зростання ступеня ненасиченості жирних кислот. В результаті проникність мембран й активність зв'язаних з ними ферментів різко змінюється, що відображається на життєдіяльності органел і клітини в цілому. Таким чином, розвиток процесів ПОЛ є важливим фактором окисного пошкодження рослинного організму [23]. Важливу роль в ПОЛ грають й ферментативні реакції, а саме, реакції, які каталізують ліпоксигенази (ЛОГ). Існує достатньо інформації, щоб вважати ліпоксигеназний шлях перетворення мембранних ліпідів самостійною сигна-

льною системою [3, 13]. Дані ферменти беруть участь у становленні метаболізму при перетворенні поліненасичених жирних кислот [6], каталізують приєднання молекулярного кисню до одного з атомів вуглецю 1,3-цис, цис-пентадієнового радикала жирних кислот [2, 3, 18]. В нормі ліпоксигенази не активні. Вони відіграють важливу роль у підтриманні гомеостазу та стійкості рослинних клітин до дії чинників навколишнього середовища. При цьому активність ензиму змінюється у відповідь як на абіотичні, так і біотичні стресори. Відомо, що механічне пошкодження [13, 42, 43], висока температура, дія озону [13, 41], еліситерів, що утворюються патогенними мікроорганізмами, іонів кальцію [13] підвищують активність ензиму, а низькі температури [24, 41], поліаміни [13, 40] – інгібують. Оскільки роль пероксидного окиснення, як індикатора первинних реакцій організму на будь який стресовий вплив та ліпоксигеназної активності при визначенні чутливості рослин до дії гербіцидів та посухи є актуальною проблемою. То метою нашої роботи – виявити реакцію рослинних організмів на послідовний вплив ґрунтових препаратів Харнес, Фронт'єр, Мерлін та посухи за зміною активності ЛОГ та інтенсивністю накопичення продуктів ПОЛ гідропероксидів ліпідів і ТБК-активних продуктів у корінні та листках проростків кукурудзи різних генотипів.

#### Матеріал та методика досліджень

Для модельного експерименту в умовах ґрунтової посухи відбирали неушкоджене чисте насіння рослин кукурудзи: посухостійких ранньостиглого гібриду Білозірський 295 СВ; відносно стійких до посухи гібридів Дніпровський 310 МВ та Кадр 267 МВ, селекції Інституту Зернового господарства УААН, які вирощували у вегетаційному будинку в пластикових посудинах об'ємом 1 л на чорноземі звичайному важко суглинковому, малогумусному. Дослідження дії ґрунтових гербіцидів на рослинний організм проводили на прикладі Харнесу (діюча речовина – д.р. – ацетохлор), Фронт'єру (д.р. – диметенамід), Мерліну (д.р. – ізоксафлютол), які вважають одними із найефективнішими для контролювання смітної рослинності, особливо бур'янів-алергенів [27]. Гербіцидні препарати в концентраціях:  $2,89 \cdot 10^{-2}$  моль/л (Харнес),  $1,79 \cdot 10^{-2}$  моль/л (Фронт'єр),  $0,12 \cdot 10^{-2}$  моль/л (Мерлін) вносили в ґрунт одразу після висіву зерна. Концентрації гербіцидів максимально наближені до концентрацій, що використовуються в сільському господарстві. Вологість ґрунту в посудинах підтримували на рівні 60% від повної вологості (ПВ) ваговим методом. У 2-добовому віці проростків створювали модельну посуху створювали шляхом припинення поливу рослин – 30% ПВ, що наступала на 4-у добу дослідів. За такої вологості ґрунту дослідні рослини витримували 3, 7, 10 діб [7, 39]. Контрольні рослини продовжували вирощувати за 60% ПВ до закінчення експерименту. Матеріал для аналізів відбирали на 3-, 7-, та 10-у добу дії посухи (30% ПВ) та на 2-добу після відновлення поливу.

Активність ліпоксигенази визначали методом, заснованим на обробці жиру сумішшю оцтової кислоти та хлороформу розчином йодистого калію й титрування вільного йоду розчином тіосульфату натрію за [14]. Вміст малонового діальдегіду оцінювали методом в основі якого лежить реакція між МДА і тіобарбітуровою кислотою згідно з [29], гідропероксидів ліпідів за допомогою роданістого амонію визначали згідно [21]. Статистичну обробку одержаних цифрових даних здійснювали на 5%-ому рівні значущості за допомогою електронних таблиць "Microsoft Excel". На рисунках наведено середні значення показників, їх стандартні похибки [35].

#### Результати досліджень

Стан компонентів прооксидатної системи листків та коренів молодих рослин кукурудзи значним чином залежав як від терміну дії посухи, гербіциду, так і від генотипу кукурудзи. Показано, що за дії 3-ї добової 30% ґрунтової посухи активність ліпоксигенази перевищувала контроль у посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ в 1,3 рази (листки) та 1,2 рази (коріння); у менш стійкого гібриду Кадр 267 МВ в 1,4 та 1,3 рази відповідно. При накладанні впливу зневоднення на дію хлорорганічних препаратів Харнес і Фронт'єр цей показник був збільшеним в 1,35 – 1,23 рази (надземна – підземна частина стійких рослин) та 1,55 – 1,45 рази – більш чутливих, а на фоні гербіциду Мерлін – в 1,4 – 1,22 рази та в 1,68 – 1,32 рази відповідно. На 7-му добу водного дефіциту фіксували максимум ферментативної активності й дослід перевищував контроль в 1,4 і 1,3 рази (надземні й підземні органи гібриду Білозірський 295 СВ) та в 1,5 і 1,4 рази (гібрид Кадр 267 МВ). Комбінування стресорів викликало незначне збільшення активності ЛОГ в 1,42 і 1,33 рази в листках та корінні рослин стійкого генотипу. Для відносно нестійкого Кадр 267 МВ дія посухи на фоні хлорацетанілідів ферментативний рівень виявився вищим за контроль в 1,65 і 1,55 рази, а на фоні Мерліну – відповідно в 1,78 та 1,42 рази. До 10-ї доби посухи відмічено певне зниження ліпоксигеназної активності, але рівень активності відповідав значенням 7-ми добової посухи. Аналогічну тенденцію реєстрували при накладанні дефіциту вологи на дію гербіцидних препаратів (рис. 1, 2).

Протилежну тенденцію на стресовий вплив відмічено в реакції рослин гібриду Дніпровський 310 МВ. Так, за помірної 3-ї добової посухи ліпоксигеназна активність була достовірно зниженою порівняно з контролем в 1,4 (листки) та 1,3 рази (коріння). На тлі хлорацетанілідів ступінь пригнічення ферменту збільшувався й рівень ЛОГ було заінгібовано в 1,56 та 1,38 рази відповідно, а інгібітору р-гідроксифенілпіруватдіоксигенази – в 1,65 та 1,32 рази. З посиленням стресової дії водного дефіциту до 7-ми діб рівень даного показника було знижено в 1,5 і 1,4 рази (надземні та підземні органи). Послідовна дія факторів сприяла ще більш вираженому гальмуванню активності в 1,67 і 1,47 рази відповідно (на тлі Харнесу та Фронт'єру) та в 1,75 і 1,43 рази (на тлі Мерліну). Для 10-ї доби зневоднення характерною була тенденція стійкого пригнічення ліпоксигенази в 1,6 – 1,5 рази (ли-

стки – коріння – за дії посухи), в 1,78 – 1,58 рази (посу-ха+хлорорганічні препарати), в 1,85 – 1,52 рази (посу-ха+Мерлін).

В післястресовий період при поновленні поливу протягом 2-х діб рівень ліпоксигеназної активності гіб-

риду Білозірський 295 СВ та Кадр 267 МВ відповідно відповідав та наближався до контрольного, в той час як у Дніпровського 310 МВ залишався достовірно зниже-ним (рис. 1, 2).

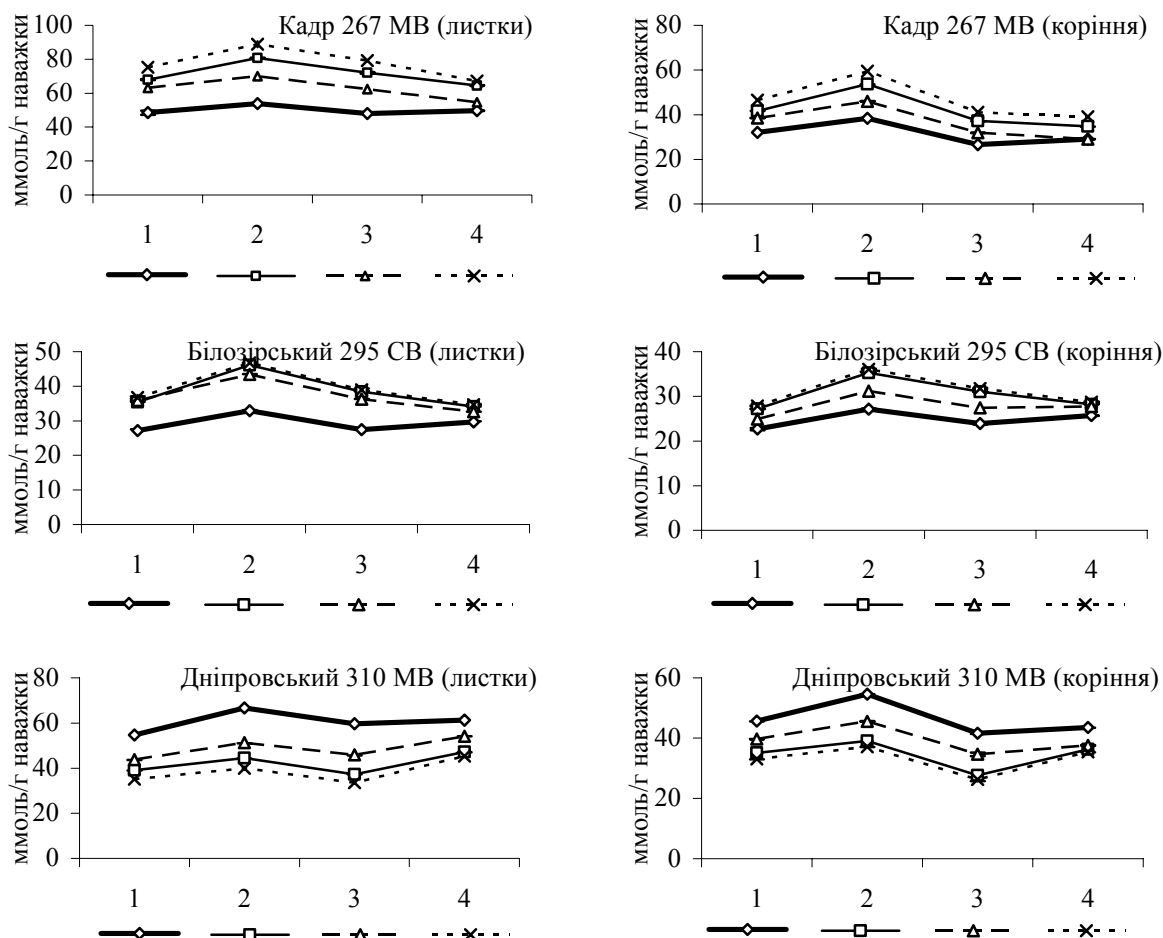


Рис. 1. Ліпоксигеназна активність проростків кукурудзи за умов посухи та обробки препаратом Фронт'єр: 1, 2, 3 – 3, 7, 10-доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -Δ- Фронт'єр; -×- Фронт'єр+посуха

Fig. 1. Lipoxygenase activity of the corn sprouts under droughts and Frontier influence: 1, 2, 3 – 3, 7, 10-day at a drought accordingly; 4 – 2 day of renewal water; -◇- the control; -□- a drought; -Δ- Frontier; -×- Frontier+drought

Аналіз одержаних результатів вказує на те, що динаміка активності ліпоксигенази в процесі дії комплексу біотичних стресорів на рослини різних гібридів кукурудзи неоднозначні. У гібридів Кадр 267 МВ, Білозірський 295 СВ показано чітку індукцію ферментативної активності та наближення її значень до контрольних в післястресовий період. А це свідчить про розвиток адаптаційних процесів в даних рослинних організмах. Оскільки, активація ЛОГ призводить до підвищення вмісту й зміни співвідношення різних оксипінів, що приймають безпосередню участь в підвищенні імунітету рослин [18]. Згідно літературних даних [38], висока активність ліпоксигенази також, свідчить про достатню кількість субстратів своєї реакції – ненасичених жирних кислот (лінолевої та ліноленової) в наслідок

високої активності гідролітичних ферментів за умов негативного середовища, що є свідченням захисного значення підвищення активності катаболічних ферментів при стресах. Збільшення вмісту НЖК при різних впливах під дією цих ферментів сприяє підвищенню стійкості мембран. Це пояснюється більш рихлою упаковкою ПНЖК, ніж насичених, в "бішарі" та області контакту фосфоліпідів з білками, що надає мембрані більшу пластичність, плинність та гнучкість. Рослини, мембрани яких містять підвищену кількість НЖК, не накопичують інтермедіатів, що пошкоджують клітини. У рослин гібриду Дніпровський 310 МВ навпаки активність ЛОГ пригнічена. Це, можливо, пов'язано з тим, що перекисні сполуки, що утворюються здатні інактивувати ліпоксигеназу [6], тобто активність

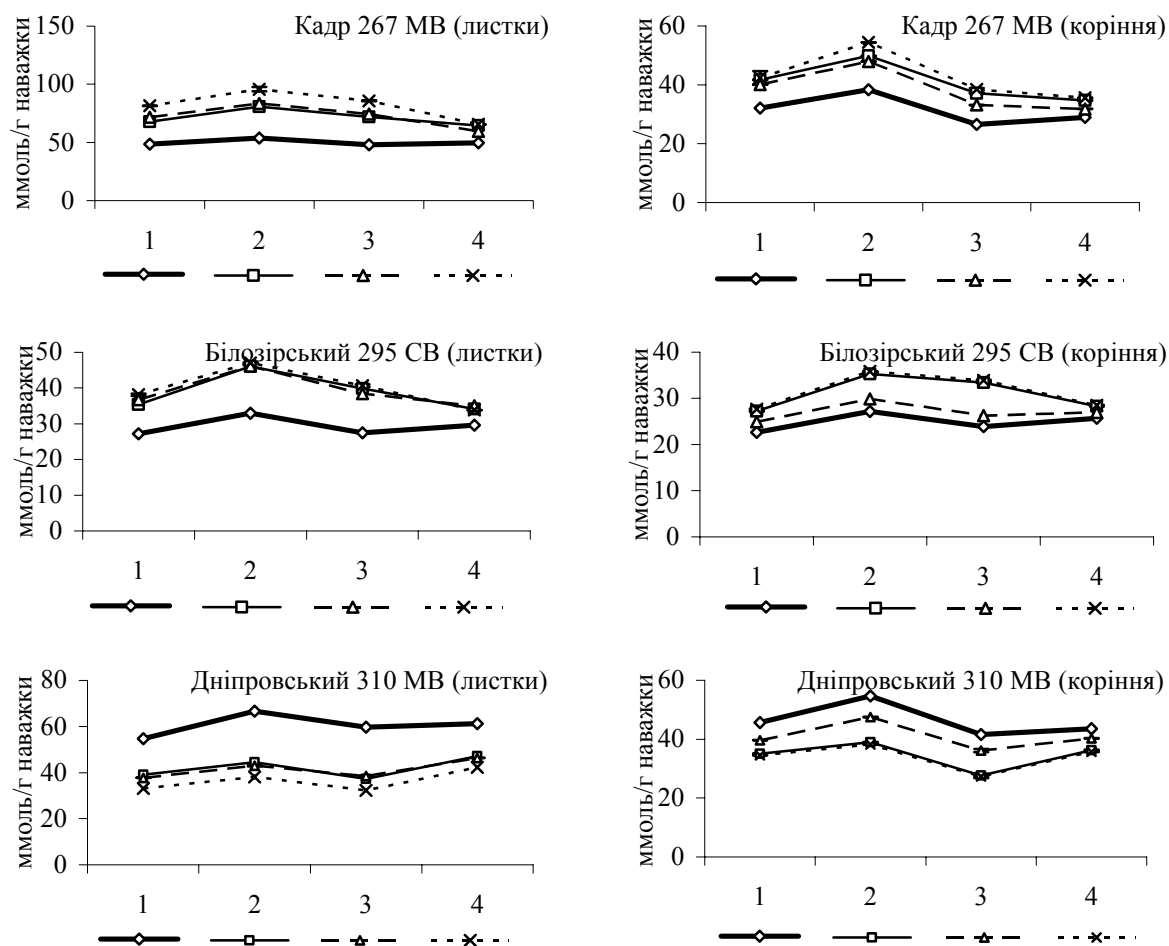


Рис. 2. Ліпоксигеназна активність проростків кукурудзи за умов посухи та обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10-доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -Δ- Мерлін; -×- Мерлін+посуха

Fig. 2. Lipoxygenase activity of the corn sprouts under droughts and Merline influence : 1, 2, 3 – 3, 7, 10-day at a drought accordingly; 4 – 2 day of renewal water; -◇- the control; -□- a drought; -Δ- Merline; -×- Merline +drought

ферменту знаходиться під контролем зі сторони продуктів ліпоксигеназної реакції за принципом оберненого зв'язку. Отже, у даного гібриду ймовірно за все відбувалась значна інтенсифікація пероксидного окиснення ліпідів.

Для перевірки цього припущення та з'ясування можливої участі ПОЛ у перебудовах рослинних клітин й тканин в умовах комбінованого стресу ми вивчали інтенсивність ліпопероксидації по накопиченню молекулярних продуктів: гідропероксидів та малонового діальдегіду (ТБК-активних продуктів). Встановлено зростання інтенсивності пероксидного окиснення ліпідів у фотосинтетичних тканинах та коренях кукурудзи всіх гібридів за умов водного дефіциту та сумісного впливу посухи на гербіцидному фоні. Так, тридобова 30% ґрунтова посуха за умов поодинокі дії та комбінування з гербіцидними препаратами індукувала збільшення вмісту первинних та вторинних молекулярних продуктів ПОЛ – гідропероксидів ліпідів і МДА в листках – корінні гібриду Білозірський 295 СВ відносно контролю в 1,3 – 1,2 рази (посуха), в

1,3 – 1,2 рази (хлорацетаніліди+посуха) та в 1,48 – 1,28 рази (Мерлін+посуха). Для рослин гібридів Кадр 267 MB та Дніпровський 310 MB ці показники перевищували контрольні значення в 1,65 – 1,45 рази (зневоднення), в 1,85 – 1,67 рази (Харнес, Фронт'єр+посуха) та в 2,0 – 1,6 рази (Мерлін+зневоднення).

При 7-добовій ґрунтовій посузі відмічено подальше підвищення рівня ГП та МДА: в 1,75 (Кадр 267 MB, Дніпровський 310 MB); 1,4 (Білозірський 295 СВ) рази в листках та в 1,55; 1,3 рази в коренях. Слід відмітити, що при послідовному накладанні водного дефіциту на гербіцидну дію Харнесу, Фронт'єру – Мерліну рівень продуктів ПОЛ відносно контрольних значень зростав в надземних органах в 1,97 – 2,1 (більш чутливі гібриди); 1,42 – 1,58 рази (посухостійкі рослини), а в корінні – в 1,78 – 1,65; 1,32 – 1,28 рази відповідно. За дії посухи доволі високої напруги – 10 діб рівень вмісту гідропероксидів і малонового діальдегіду у гібриду Білозірський 295 СВ достовірно перевищував контроль в 1,45 (листки) та в 1,35 рази (корін-

ня). У менш стійких Кадр 267 МВ та Дніпровський 310 МВ ці показники становили вище контролю в 1,6 та 1,45 рази. Дія посухи на фоні гербіцидного впливу хлорацетанілідів (Харнес, Фронт'єр) в 1,4 і 1,32 рази в надземній і підземній частинах посухостійких рослин, в 1,85 і 1,65 рази – більш чутливих Кадр 267 МВ та Дніпровський 310 МВ. На фоні Мерліну – в 1,46 – 1,26 рази (Білозірський), в 2,2 – 1,75 рази (Кадр, Дніпровський).

У післястресовий період рівень вмісту ГП та МДА у посухостійких рослин гібриду Білозірський 295 СВ майже відповідав контрольному; менш посухостійкого Кадр 267 МВ мав тенденцію до наближення до контрольного рівня, а у рослин Дніпровського 310 МВ залишався достовірно вищим за контроль (рис. 3, 4). При цьому коефіцієнт кореляції  $r$  між ГП та МДА компонентами за дії посухи дорівнював 0,98 в листках та 0,99 в корінні,

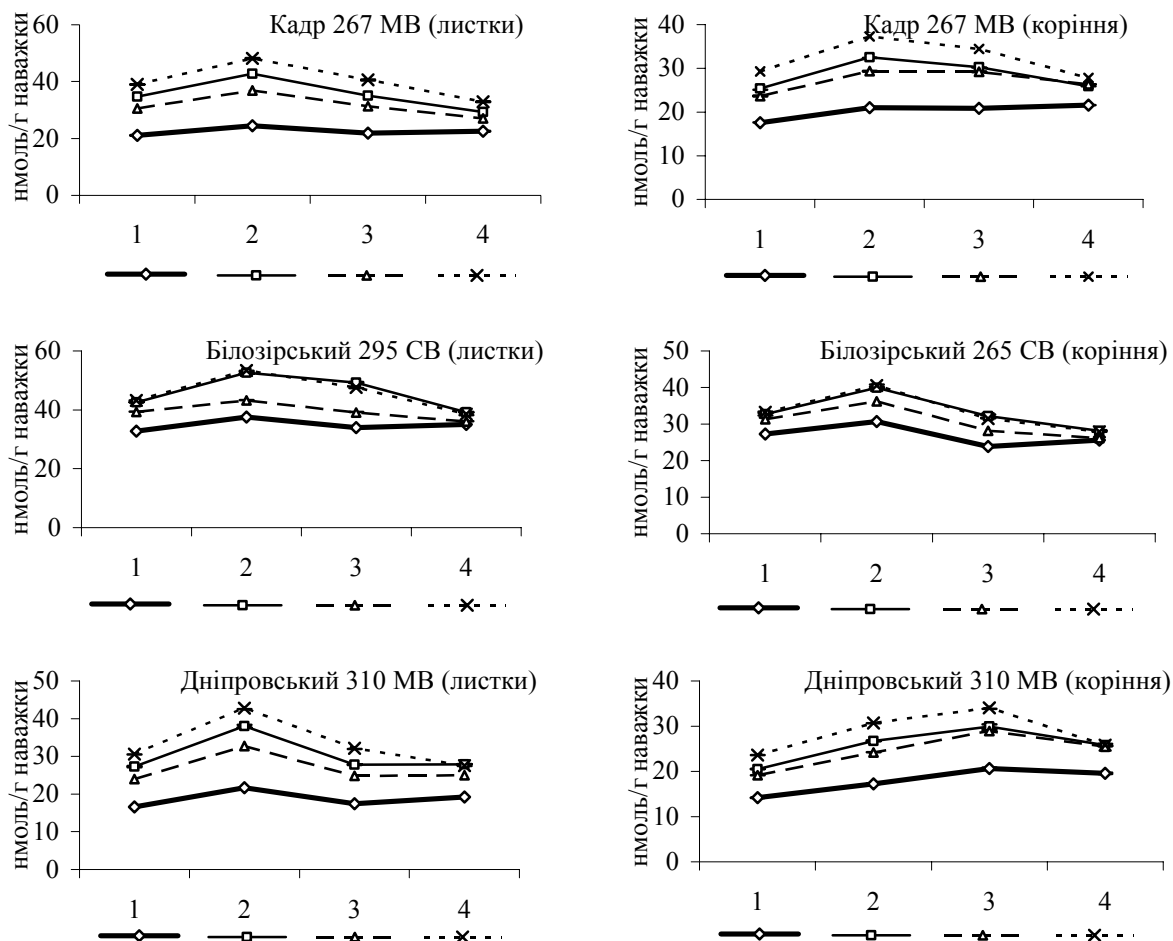


Рис. 3. Вміст малонового діальдегіду в проростках кукурудзи за умов посухи та обробки препаратом Фронт'єр: 1, 2, 3 – 3, 7, 10-доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -Δ- Фронт'єр; -×- Фронт'єр+посуха

Fig. 3. Malonyl dialdehyde content in the corn sprouts under droughts and Frontier influence : 1, 2, 3 – 3, 7, 10-day at a drought accordingly; 4 – 2 day of renewal water; -◇ – the control; -□ – a drought; -Δ – Frontier; -× – Frontier+drought

ці величини пов'язані між собою лінійною залежністю. За сумісного впливу досліджуваних гербіцидів (Харнес, Фронт'єр і Мерліну) та посухи відмічена тісна позитивна кореляція ( $r = 1,0$ ,  $p < 0,05$ ) для всіх гібридів. Між активністю ЛОГ та вмістом продуктів ПОЛ для гібридів Кадр 267 МВ і Білозірський 295 СВ за водного дефіциту та комбінації його з гербіцидними препаратами зареєстровано позитивний тісний кореляційний зв'язок ( $r = 0,96 - 1,0$ ), а для рослин гібриду Дніпровський 310 МВ – тісний від'ємний ( $r = -0,98 - -1,0$ ,  $p < 0,05$ ).

Використання трьох незалежних підходів дослідження інтенсивності ПОЛ дало можливість докладніше вивчити перебіг реакцій пероксидації за дії гербіцидів, посухи та їх комбінації, оскільки вони дають подібну інформацію щодо ПОЛ. Так, ГП та МДА є продуктами окиснення ненасичених жирних кислот, передусім лінолевої та ліноленої, тобто вміст гідропероксидів та ТБК-активних продуктів характеризує загальний пул окиснених ліпідів, тим часом як активність ЛОГ – свідчить про наявність достатньої кількості субстратів – лі-

нолевої та лінолевої кислот та продуктів її реакції – ГП. Виявлене в результаті наших досліджень накопичення компонентів прооксидантної системи в листі та корінні кукурудзи є аргументом на ко-

ристь твердження того, що продукти ПОЛ являються медіаторами, необхідними для запуску захисних реакцій рослинного організму.

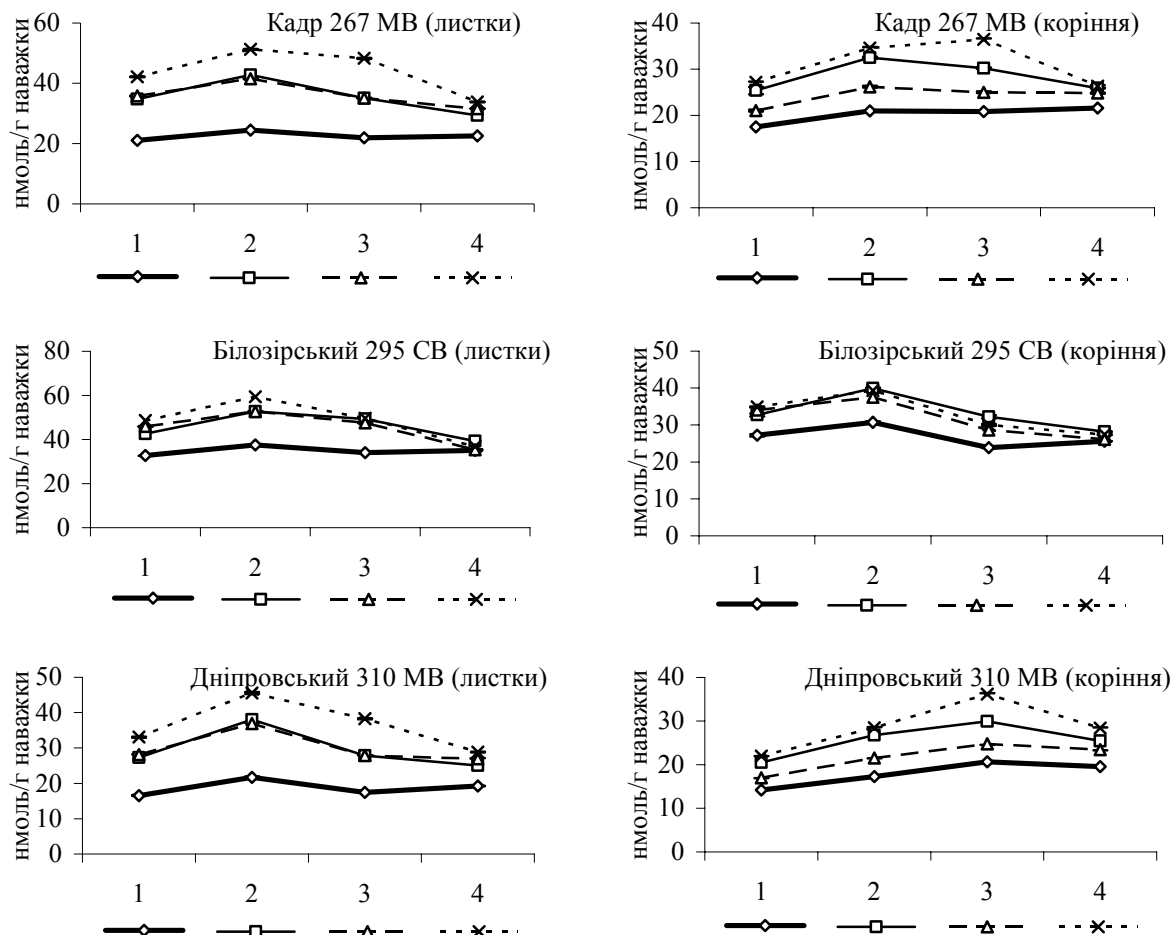


Рис. 4. Вміст малонового діальдегіду в проростках кукурудзи за умов посухи та обробки препаратом Мерлін: 1, 2, 3 – 3, 7, 10-доба дії посухи відповідно; 4 – 2 доба поновлення поливу; -◇- контроль; -□- посуха; -△- Мерлін; -×- Мерлін+посуха

Fig. 4. Malonyl dialdehyde content in the corn sprouts under droughts and Merline influence : 1, 2, 3 – 3, 7, 10-day at a drought accordingly; 4 – 2 day of renewal water; -◇- the control; -□- a drought; -△- Merline; -×- Merline +drought

## Висновки

Порівняння впливу ґрунтових препаратів та посухи на активність ліпоксигеназ та вміст продуктів пероксидації – гідропероксидів ліпідів та малонового діальдегіду рослин кукурудзи різних генотипів виявив, що зміни ліпоксигеназної активності та інтенсивність ПОЛ пов'язані з вихідною посухостійкістю гібридів та стійкістю до гербіцидного стресу:

**1.** Вплив стресових чинників викликає посилене накопичення ГП та МДА у всіх досліджуваних рослинах. Динаміка акумуляції первинних (гідропероксиди ліпідів) та вторинних (малоновий діальдегід) молекулярних продуктів ПОЛ у стійких та нестійких рослин однакова, але різна за ступенем прояву. У чутливих гібридів Кадр 267 MB та Дніпровський 310 MB рівень цих показників ви-

ражений набагато сильніше, ніж у посухостійкого гібриду Білозірський 295 СВ, що, ймовірно, свідчить про здатність останніх підтримувати стабільність прооксидантно-антиоксидантної рівноваги за умов послідовно діючих стресових абіотичних факторів.

**2.** За потужністю дії на вміст МДА та ГП стресові чинники розташовані в наступному порядку: гербіциди (хлорацетаніліди) → посуха → сумісна дія; гербіциди (Мерлін), посуха → сумісна дія – для листків та гербіциди (Мерлін), → посуха → сумісна дія – для коріння.

**3.** Період поновлення поливу підтвердив та виявив:

- стійкість гібриду Білозірський 295 СВ до дії зовнішніх факторів – посухи, гербіцидів та їх комбінації за рахунок повного розкриття запрограмованих генетичних адаптаційних можливостей їх організмів;

• суттєву чутливість до цих чинників рослин гібриду Дніпровський 310 МВ.

4. Характер ліпоксигеназної реакції рослин різних генотипів за комбінування факторів навколишнього середовища вказує на участь ферменту в підвищенні адаптаційної спроможності рослин до цих умов існування:

• стимуляція активності ЛОГ і швидка помірна пероксидація ліпідів у рослин гібриду Білозірський 295 СВ в період 3–10 добової посухи та чітке наближення її значень до контрольних в післястресовий період можуть розглядатись як загальна адаптаційна відповідь даних рослин на дію гербіцидів та посухи;

• суттєва інтенсифікація процесів ПОЛ та гальмування ліпоксигеназної активності у рослин гібриду Дніпровський 310 МВ в стресовий та післястресовий періоди експерименту є одними з основних показників прояву окисного стресу та чутливості рослинних організмів до комбінованої дії гербіцидів та посухи.

5. Для нестійкого гібриду Дніпровський 310 МВ потужність дії стресових чинників на активність ЛОГ можна розташувати за гальмуванням ензимної активності наступним чином: гербіциди (Харнес, Фронтє) → посуха → послідовний вплив стресорів; гербіциди (Мерлін) → посуха → послідовний вплив стресорів – для листків та гербіциди (Мерлін), посуха → послідовний вплив стресорів – для коріння.

Для стійкого гібриду Білозірський 295 СВ потужність дії даних факторів на ЛОГ розташована за зростанням рівня активності: гербіциди (Харнес, Фронтєр) → посуха, послідовний вплив стресорів.

6. Активність ЛОГ та вміст основних продуктів ПОЛ можуть слугувати маркерами розвитку системної індукованої стійкості у рослинних тканинах.

Очевидно, що подальші дослідження у цьому напрямку можуть дати важливі результати для прогнозування стійкості гібридів кукурудзи в умовах комбінування абіотичних стресових факторів.

1. Авксентьева О. А. Влияние водного стресса на азотный обмен в листьях и корнях проростков озимой пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. – 2004. – Т. 36, № 2. – С. 131 – 138.
2. Бабенко Л. М., Мартин Г. Г., Мусатенко Л. І. та ін. Ліпоксигеназна активність і субструктура клітин зародкової осі при проростанні насіння квасолі // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Біологія. – 2002. – № 3. (18) – С. 69 – 74.
3. Бабенко Л. М., Мусатенко Л. І., Харченко О. В. Ліпоксигеназна активність в зародкових осях проростаючої насіння квасолі // Доповіді НАН України. – 2003. – № 3. – С. 170 – 173.
4. Барабой В. А., Олійник С. А., Хмелевський Ю. В. Стан антиоксидантної системи за дії іонізуючої радіації у низьких дозах та низької інтенсивності // Український біохімічний журнал. – 1999. – Т. 66, № 4. – С. 3 – 18.
5. Бараненко В. В. Активність супероксиддисмутази в рослинах гороху за кліматостатування // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія – біологія. – 2002. – № 1 (16). – С. 38 – 42.
6. Барсуков В. І., Беккер А. М., Николаева М. Г. Изменение активности липоксигеназы в процессе стратификации семян яблони // Физиология и биохимия культурных растений. – 1985. – Т. 17, № 2. – С. 168 – 188.
7. Вайда П. В. Метаболізм <sup>14</sup>С-глютамінової кислоти в рослинах озимої пшениці за післядії посухи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія – біологія. – 2004. Вип. 14. – С. 112 – 114.
8. Василюк Е. М. Исследование влияния гербицидов на активность каталазы некоторых само опыленных линий кукурузы в условиях вегетационного эксперимента // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 1997. – Вип. 3 – С. 179 – 187.
9. Вінниченко О. М. Захисні механізми рослин за дії гербіцидів // Наукові записки Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія – біологія. – 2002. – №3 (18). – С. 90 – 92.
10. Генкель П. А. Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений // Физиология засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1971. – 307 с.
11. Глубока В. М., Заморуєва Л. Ф., Філонік І. О. Вплив важких металів і гербіцидів на склад ліпідів і ліпідний обмін у зерні та колеоптилях кукурудзи // Збірник Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Біологія. – 2002. – № 3 (18). – С. 153 – 157.
12. Григорук І. П., Михальський М. Ф., Серга О. І. Біоенергетичні аспекти стійкості рослин до посухи // Физиология и биохимия культурных растений. – 2003. – Т. 35, № 6. – С. 494 – 504.
13. Еришова А. Н., Хрипач В. А. Влияние эпибрасинолида на процессы перекисного окисления липидов *Pisum sativum* в нормальных условиях и при кислородном стрессе // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, №6. – С. 870 – 873.
14. Жеребцов Н. А., Попова Т. Н., Зяблова Т. В. Идентификация каталитически активных групп липоксигеназы зародышей семян пшеницы // Прикладная биохимия и микробиология. – 2001. – Т. 37, № 2. – С. 164 – 169.
15. Жук О. И. Влияние водного стресса на рост клеток в меристеме первичного корня кукурузы // Физиология и биохимия культурных растений. – 1993. – Т. 25, № 6. – С. 569 – 575.
16. 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.
17. Іващенко О. О., Матюха Л. П. Захист від бур'янів в умовах посухи // Захист рослин. – 2000. – № 1. – С. 10 – 12.
18. Ильинская Л. И., Переход Е. А., Чаленко Г. И. и др. Активность липоксигеназы в растениях с индуцированной устойчивостью // Физиология растений. – 2000. – Т. 47, № 4. – С. 516 – 523.
19. 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.
20. Кислюк И. М., Буболо Л. С., Васковский М. Д. Увеличение длины и количества мембран тилакоидов в хлоропластах листьев пшеницы в результате теплового стресса // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 1. – С. 39 – 44.
21. 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.
22. Курганова Л. Н., Веселов А. П., Синицына 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.
23. Ланкин В. З., Осис Ю. Г., Тих азе А. К. Гидроперокси- и гидроксипроизводные свободных ненасыщенных жирных кислот и фосфолипидов как модификаторы структуры липосомальных мембран // Доклады Академии Наук. – 1996. – Т. 351, № 2. – С. 269 – 271.
24. Луцишина О. Г., Панченко О. К., Присяжнюк Л. М. Фосфорный стресс и антиоксидантная активность корня пшеницы // Украинский биохимический журнал – 1997. – Т. 69, № 2. – С. 58 – 66.

25. Мао Ц., Ванг Ю., Ма С. и др. Длительная почвенная засуха усиливает экспортную функцию листа *Betula platyphylla* // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 4. – С. 563 – 568.
26. Мао Ц., Дзян Х., Ванг Ю. и др. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 5. – С. 773 – 777.
27. Матюха Л. П., Хейлик С. Й. Гербициды: агроекологічна прийнятність // Захист рослин. – 1999. – № 1. – С. 8 – 10.
28. Мордерер Е. Ю. Избирательная фитотоксичность гербицидов. – Київ.: Логос, 2001. – 240 с.
29. Мусієнко М. М., Паришков Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. – К.: Фотосоціоцентр, 2001. – 200 с.
30. Нечаев В. Ф. Эффективность технологий возделывания кукурузы // Кукуруза и сорго. – 2001. – № 3. – С. 2 – 5.
31. Нижник Т. П., Григорюк І. П., Лихолат Д. А. Динаміка інтенсивності фотосинтезу, фотодихання і дихання в листках картоплі за умов посухи та протекторна роль полістимуліну К // Физиология и биохимия культурных растений. – 2004. – Т. 36, № 2. – С. 103–108.
32. 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 // Український біохімічний журнал. – 2004. – Т. 76, № 1. – С. 130 – 135.
33. Оканенко А.А., Мусієнко Н.Н., Таран Н.Ю. Липиды фотосинтетических тканей и засуха // Физиология и биохимия культурных растений. – 1992. – Т. 24, № 5. – С. 429 – 438.
34. Рибка В. С., Шевченко М. С., Ляшенко Н. О. Економічні аспекти застосування гербицидів нового покоління в технології вирощування кукурудзи в умовах ринку // Хранение и переработка зерна. – 2000. – № 8. – С. 10 – 13.
35. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 с.
36. Россихина Г. С. Післядія ауксиноподібних препаратів на процеси пероксидного окислення та функціонування антиоксидантного захисту в проростках кукурудзи // Науковий вісник Ужгородського університету. Біологія. – 2004. – Вип. 14. – С. 127 – 130.
37. Россихина Г. С., Вінниченко О. М. Вплив гербицидної обробки на ліпопероксидацію і системи її регулювання в зерні кукурудзи // Вісник Львівського університету. Біологія. – 2004. – Вип. 37. – С. 227 – 231.
38. Чиркова Т. В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 9. – С. 12 – 17.
39. 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.
40. Maccarrone M., Veldink G. A., Vliegenhart F. G. Thermal injury and ozone stress affect soybean lipoxygenases expression // FEBS Lett. – 1992. – Vol. 309/ – P. 225 – 230.
41. Macri F., Braidot E., Petrucci E. Lipoxygenase activity associated to isolated soybean plasma membranes // Biochim. Biophys. Acta. – 1994. – Vol. 1215. – P. 109 – 114.
42. Rosahl S. Lipoxygenases in plants – their role in development and stress response // Z. Naturforsch. Bio. Sci. – 1996. – Vol. 51. – P. 123 – 138.
43. Semadeni G., Parthier B. The biochemistry and the physiological and molecular action of jasmonates // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1993. Vol. 44. – P. 569 – 589.

Отримано: 10 січня 2010 р.

Прийнято до друку: 4 лютого 2010 р.