НАУКОВІ ГОРИЗОНТИ
SCIENTIFIC HORIZONS
ISSN: 2663-2144 (Print)
http://www.znau.edu.ua
doi: 10.33249/2663-2144-2020-89-4-94-100

UDC 581.19[633.35:631.811.98]

LIPOPEROXIDATION AND ENZYMATIVE PROCESSES IN WINTER PEA PLANTS UNDER THE APPLICATION OF BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES

V. Karpenko, Y. Boiko

Article info

Received 21.03.2020
Accepted 30.04.2020

Uman National University of Horticulture
1, Instytutska Str., Uman, Cherkasy region, 20300, Ukraine

E-mail: 92boiko@gmail.com

Karpenko, V., Boiko, Y. (2020). Lipoperoxidation and enzymative processes in winter pea plants under the application of biologically active substances. Scientific Horizons, 04 (89), 94–100. doi: 10.33249/2663-2144-2020-89-4-94-100.

Herbicides are able to penetrate plants, where they undergo metabolic transformations (detoxification), as a result is changes in lipoperoxidation processes and enzymatic reactions. The article presents the results of the vegetative exeperiment to study on the influence of biologically active substances (herbicide, plant growth regulator and microbial preparation) on the way of reactions of lipid peroxidation and on the activity of glutathione-S-transferase enzyme in winter pea plants. The objects of the study were winter pea (Pisum sativum L.) of NS Moroz variety, MaxiMox herbicide (0,8; 0,9; 1,0 and 1,1 l/ha), applied separately and in mixtures with the Agriflex Amino plant growth regulator (1,0 kg/ha) with pre-sowing bacterization (and without pre-sowing bacterization) of seeds by the microbical preparation Optimize Pulse (3,28 l/t).

Analysis were performed on the third and tenth day after spraying the plants with preparations. The experiment was performed under strictly controlled conditions with the requirements of the vegetative method. During a research experiment, it was found that treatment of plants with the herbicide separately and in combination with the plant growth regulator and microbial preparation, the course of reactions of lipid peroxidation in winter pea plants changed significantly. In particular, the variants of complex used herbicide, plant growth regulator and microbial preparation showed the lowest level of lipid peroxidation (the content of malondialdehyde was lower by 14-27 % than in herbicide-based variants) with the highest activity of glutathione-S-transferase enzyme. This indicates a faster rate of neutralization of the toxicant, which generally contributed to the reduction level of lipid peroxidation on the background of the highest activity of glutathione-S-transferase enzyme.

Key words: *lipid peroxidation, malondialdehyde, glutathione-S-transferase, herbicide, plant growth regulator, microbial preparation, winter pea.*

ЛІПОПЕРОКСИДАЦІЙНІ Й ФЕРМЕНТАТИВНІ ПРОЦЕСИ У РОСЛИНАХ ГОРОХУ ОЗИМОГО ЗА ДІЇ БІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ РЕЧОВИН

В. П. Карпенко, Я. О. Бойко
Уманський національний університет садівництва
вул. Інститутська, 1, м. Умань, 20300, Україна

Гербіциди здатні проникати у рослини, де вони піддаються метаболічним перетворенням (детоксикації), наслідком яких є зміни в ліпопероксидаційних процесах та ферментативних реакціях. У статті наведено результати вегетаційного досліду із вивчення впливу біологічно активних речовин (гербіциду, регулятора росту рослин та мікробіологічного препарату) на проходження реакцій пероксидного окиснення ліпідів та на активність ферменту глутатіон-S-трансферази в рослинах гороху озимого. Дослідження проводили у лабораторних умовах на рослинах Pisum sativum L. сорту

НС Мороз. Гербіцид МаксіМокс, РК з різними нормами витрати застосовували окремо та у сумішах з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно. Насіння гороху озимого перед посівом інокулювали мікробіологічним препаратом Оптімайз Пульс, РК з нормою витрати 3,28 л/т (фон). Виконання аналізів проводили на третю та десяту добу після обробки рослин препаратами. Дослід виконували в суворо контрольованих умовах з додержанням вимог вегетаційного методу. У ході досліджень встановлено, що за обробки рослин гербіцидом окремо і в комплексі з регулятором росту рослин і мікробним препаратом, перебіг реакцій пероксидного окиснення ліпідів у рослинах гороху озимого істотно змінювався. Зокрема, у варіантах досліду з комплексним застосуванням гербіциду, регулятора росту рослин та мікробного препарату спостерігався найнижчий рівень перекисного окиснення ліпідів (вміст малонового диальдигіду був нижчим на 14–27 %, ніж у варіантах з самостійним застосуванням гербіциду) за найвищої активності ферменту глутатіон-S-трансферази. Це свідчить про більш швидкі темпи нейтралізації токсиканта, що в цілому сприяло зниженню рівня перекисного окиснення ліпідів на фоні найвищої активності ферменту глутатіон-S-трансферази.

***Ключові слова**: пероксидне окиснення ліпідів, малоновий диальдегід, глутатіон-S-трасфераза, гербіцид, регулятор росту рослин, мікробний препарат.*

Вступ

У підтриманні внутрішньоклітинного гомеостазу і стресостійкості рослин важливе значення відіграють системи антиоксидантного захисту. Ключовим компонентом таких систем є глутатіон і пов'язані з ним ферменти, у тому числі глутатіон-S-трансферази. Вивчення активності глутатіон-S-трансфераз представляє великий інтерес, оскільки одержані дані можуть бути використані на практиці для підвищення стресостійкості та продуктивності сільськогосподарських культур (*Baymuhametova et al.,* 2016).

Відомо, що ефективним шляхом детоксикації гербіцидів у культурних рослинах є процес їх кон'югації з глутатіоном (*Gronwald et al.,* 1987; *Gronwald et al.,* 1998), який каталізують глутатіон-S-трансферази. Разом з тим однією з причин зміни активності ферментів під дією гербіцидів учені називають продукування активних форм кисню (АФК), які утворюються в результаті діяльності Р450-монооксигеназної системи (*Foyer et al.,* 2001). Продукування активних форм кисню у культурних рослинах за дії гербіцидів може мати негативні наслідки, оскільки при цьому запускаються реакції пероксидного окиснення ліпідів (*Shevchenko et al.,* 1980; *Fridovich,* 1999), що викликають порушення процесів метаболізму та призводять до ушкодження мембран, нуклеїнових кислот і білків. Отже, пероксидне окиснення ліпідів нині є однією з основних причин пошкодження і загибелі клітин внаслідок дії активних форм кисню (*Halliwell et al.,* 1989). Фермент глутатіон-S-трансфераза каталізує детоксикацію пероксидів ліпідів, зв'язуючи глутатіон з гідрофобними електрофілами, або ж він може діяти як пероксидаза проти гідропероксидів вільних жирних кислот, захищаючи клітинні мембрани від ушкоджень, пов'язаних з пероксидацією ліпідів (*Lamoureux et al.,* 1989; *Taran et al.,* 2004).

За стійкість рослин до гербіцидів відповідають υ і τ класи глутатіон-S-трансфераз, які в більшій мірі проявляють субстратну специфічність у відношенні до хлортріацинів, тіокарбаматів, дифеніліту і арилоксифеноксіпропіонату. Це обумовлено їх здатністю каталізувати утворення кон'югатів – гербіцид-GSH (*Edwards et al.,* 2000).

Перспективність досліджень (*Akram et al.,* 2013) з вивчення дії біологічно активних речовин на активність та стан ферментної системи сільськогосподарських рослин у напряму зменшення стресових чинників, у тому числі й негативної дії гербіцидів, доведена численними дослідами зарубіжних і вітчизняних учених (*Zhang et al.,* 2008; *Bilonozhko et al.,* 2012; *Averina et al.,* 2014). Так, у дослідах *I. Cummins et al.* (2010) встановлено, що глутатіон-S-трансферази в рослинах кукурудзи забезпечують стійкість рослин до гербіцидів на основі хлоротріазину, хлороацетаніліду та тіокарбаматів.

V. Karpenko et. al. (2019) довели, що обробка рослин пшениці полби звичайної баковою сумішшю гербіциду Пріма Форте 195 у нормах 0,5; 0,6 і 0,7 л/га з регулятором росту рослин Вуксал Біо Vita 1,0 л/га на фоні передпосівної обробки насіння цим же регулятором росту у нормі 1,0 л/т забезпечила зростання показників активності глутатіон-S-трансферази порівняно до контролю (без обробки препаратами) на 40; 49 і 53 %.

На прикладі рослин соризу досліджено, що найбільш оптимальні умови в подоланні окиснювального стресу рослинами створюються за використання гербіциду Пік 75 WG у нормах 10–25 г/га в комплексі з регулятором росту Регоплант (50 мл/га – внесення по сходах, 250 мл/т – обробка посівного матеріалу), де зниження рівня ліпопероксидаційних процесів відносно до варіантів самостійного застосування гербіциду складало до 20 %, а підвищення активності глутатіон-S-трансферази – до 32 % (*Karpenko et al.,* 2018).

Тому, зважаючи на вищевикладений матеріал та відсутність літературних джерел із досліджень ліпопероксидаційних та ферментативних процесів у рослинах гороху, завданням нашого експерименту було дослідження ліпопероксидаційних процесів та вплив ферменту глутатіон-S-трансферази на детокискацію ксенобіотика у рослинах гороху озимого за дії гербіциду внесеного за різних способів використання з регулятором росту рослин та інокулянтом.

Матеріали та методи

Метою досліджень було вивчення впливу різних норм гербіциду, регулятору росту та мікробіологічного препарату на перебіг ліпопероксидаційних реакцій та активність глутатіон-S-трансферази (GST) у прилистках рослин гороху озимого.

Дослідження проводили у лабораторії кафедри біології Уманського національного університету садівництва протягом 2018 р. на рослинах гороху озимого (*Pisum sativum*) сорту НС Мороз.

Схема досліду включає варіанти: контроль (без застосування препаратів); МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га (окремо та в бакових сумішах з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п., 1,0 кг/га). Застосування препаратів проводили на фоні так і без нього – передпосівна бактеризація насіння мікробіологічним препаратом Оптімайз Пульс, РК, 3,28 л/т.

Гербіцид МаксіМокс, РК (діюча речовина – імазамокс 40 г/л) системної дії, селективний, проявляє ефективність проти однорічних злакових та дводольних бур'янів. Регулятор росту рослин Агріфлекс Аміно, п. містить комплекс з 18 типів вільних L-амінокислот (не менше 50 %) рослинного походження. До складу мікробіологічного препарату Оптімайз Пульс, РК входять: штам бактерій *Rhizobium leguminosarum*, мінімум 2×10^9 живих клітин/мл та ліпо-хітоолігосахарид 1×10^{-7} % у водному розчині (*Perelik …*, 2018).

Аналізи в дослідах проводили на третю та десяту добу після внесення препаратів у відібраних рослинних зразках. Інтенсивність перебігу реакції ПОЛ у прилистках гороху озимого оцінювали за методикою Ю. А. Владимирова і А. І. Арчаковим, що викладена у модифікації В. В. Рогожина (*Rogozhin,* 2006).

Накопичення малонового диальдегіду (МДА) визначали за реакцією із тіобарбітуровою кислотою (ТБК) за довжини хвилі 532 нм (*Rogozhin,* 2006). Активність ферменту глутатіон-S-трансферазу (GST) – за методикою W. B. Jacoby (1985) у модифікації В. Н. Гришка (*Grishko et al.,* 1999). оцінюнюючи швидкість утворення глутатіон-s-кон'югантів між відновленим глутатіоном і 1-хлор-2,4-динітробензолом. Концентрацію яких вимірювали спектрофотометрично на LEKI SS1104 за довжини хвилі 340 нм.

Досліди виконували в суворо контрольованих умовах за методикою ведення вегетаційного досліду (*Eschenko et. al.,* 2014). Статистичну обробку даних проводили згідно загальноприйнятих методик (*Didora et. al.,* 2013).

Результати досліджень та обговорення

У ході проведених досліджень встановлено залежність дії гербіциду МаксіМокс, РК регулятору росту рослин Агріфлекс Аміно, п. та мікробіологічного препарату Оптімайз Пульс, РК на перебіг та проходження ліпопероксидаційних реакцій і ферментативної активності глутатіон-S-трансферази у рослинах гороху озимого. Так, за використання гербіциду МаксіМоксу, РК, регулятору росту рослин Агріфлекс Аміно, п. та біопрепарату Оптімайзу Пульс, РК вміст малонового діальдегіду в прилистках гороху озимого збільшувався, проте у варіантах з використанням гербіциду без регулятору росту рослин та мікробного препарату відбувалось найістотніше зростання вмісту ТБК-активних продуктів (табл. 1). За обробки рослин гороху гербіцидом МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га перевищення вмісту малонового діальдегіду в прилистках гороху на третю добу після внесення препарату відносно контролю становило 3,8; 7,9; 14,4 і 18,2 мкМоль/г сирої речовини та 6,9; 12,1; 20,3 і 26,4 мкМоль/г сирої речовини – на десяту добу, що, очевидно, може бути наслідком утворення активних форм кисню у відповідь на дію ксенобіотика.

Сумісне використання гербіциду МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п., 1,0 кг/га зумовлювало зниження рівня ліпопероксидаційних процесів у рослинах гороху відносно варіантів із самостійним внесенням гербіциду на 6–12 % (третя доба) і 6–8 % (десята доба). Вищезазначене може свідчити про позитивну дію регулятору росту рослин у напряму активізації систем антиоксидантного захисту, чим забезпечувалось більш активне знешкодження як токсиканту так і активних форм кисню (*Karpenko et al.,* 2016). Аналіз ліпопероксидаційних процесів на десяту добу після внесення препаратів показав збереження тенденції до їх зростання. Так, якщо на третю добу вміст малонового діальдегіду в контролі становив 12,3 мкМоль/г сирої речовини, то на десяту – 15,2 мкМоль/г сирої речовини, що може бути наслідком активізації ростових процесів, побічним продуктом яких також є активні форми кисню.

Застосування гербіциду МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га на фоні передпосівної обробки насіння мікробним препаратом Оптімайз Пульс, РК з нормою витрати 3,28 л/т, суттєво не вплинуло на проходження в рослинах ліпопероксидаційних реакцій, що підтверджувалося відповідною концентрацією малонового діальдегіду у варіантах досліду, де гербіцид використовували на фоні необробленого насіння біопрепаратом Оптімайз Пульс, РК.

Комплексне застосування гербіциду МаксіМокс, РК з вищезазначеними нормами витрати у суміші регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п. на фоні передпосівної обробки насіння мікробним препаратом Оптімайз Пульс, РК забезпечило на третю добу визначення зниження вмісту в рослинах гороху малонового діальдегіду порівняно з варіантами самостійного застосування гербіциду на 2,3–7,1 мкМоль/г сирої речовини або 14–27 %, на десяту добу – 4,2–6,2 мкМоль/г сирої речовини або 17–19 % відповідно.

Таблиця 1. **Вплив гербіциду, регулятору росту рослин та мікробіологічного препарату на проходження у рослинах гороху озимого ліпопероксидаційних процесів**

Варіант досліду	МДА, мкМоль/г сирої речовини	
	на третю добу	на десяту добу
Контроль (без застосування препаратів)	12,3	15,2
МаксіМокс, РК, 0,8 л/га	16,1	22,1
МаксіМокс, РК, 0,9 л/га	20,2	27,3
МаксіМокс, РК, 1,0 л/га	26,7	35,5
МаксіМокс, РК, 1,1 л/га	30,5	41,6
Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	9,5	13,3
МаксіМокс, РК, 0,8 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	15,2	20,8
МаксіМокс, РК, 0,9 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	18,5	24,8
МаксіМокс, РК 1,0 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	23,4	32,7
МаксіМокс, РК, 1,1 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	27,7	37,5
Оптімайз Пульс, РК, 3,28 л/т – фон	11,6	13,9
Фон + МаксіМокс, РК, 0,8 л/га	16,2	21,9
Фон + МаксіМокс, РК, 0,9 л/га	19,7	26,4
Фон + МаксіМокс, РК, 1,0 л/га	25,2	33,4
Фон + МаксіМокс, РК, 1,1 л/га	29,1	38,8
Фон + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	8,9	12,0
Фон + МаксіМокс, РК, 0,8 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	13,8	17,9
Фон + МаксіМокс, РК, 0,9 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	15,9	22,1
Фон + МаксіМокс, РК, 1,0 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	19,6	29,3
Фон + МаксіМокс, РК, 1,1 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	24,4	36,0
$НІР_{01}$	*0,19*	*0,26*

Примітка: МДА – малоновий діальдегід.

Аналізуючи фермент глутатіон-S-трансферазу в рослинах гороху озимого, можна відмітити, як і в випадку з ліпопероксидаційними реакціями, залежність його активності від дії біологічно активних речовин (табл. 2).

Таблиця 2. **Активність у рослинах гороху озимого ферменту глутатіон-S-трансферазу залежно від застосування гербіциду, регулятору росту рослин та мікробіологічного препарату**

Варіант досліду	GST, мкМоль/г сирої речовини за 1 хв	
	на третю добу	на десяту добу
Контроль (без застосування препаратів)	2,44	2,76
МаксіМокс, РК, 0,8 л/га	2,92	3,64
МаксіМокс, РК, 0,9 л/га	3,19	4,08
МаксіМокс, РК, 1,0 л/га	3,27	4,22
МаксіМокс, РК, 1,1 л/га	2,55	2,94
Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	2,83	3,10
МаксіМокс, РК, 0,8 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	2,98	3,83
МаксіМокс, РК, 0,9 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	3,31	3,99
МаксіМокс, РК 1,0 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	3,44	4,26
МаксіМокс, РК, 1,1 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	2,89	3,35
Оптімайз Пульс, РК, 3,28 л/т – фон	2,77	3,06
Фон + МаксіМокс, РК, 0,8 л/га	2,85	3,57
Фон + МаксіМокс, РК, 0,9 л/га	3,18	3,85
Фон + МаксіМокс, РК, 1,0 л/га	3,38	4,11
Фон + МаксіМокс, РК, 1,1 л/га	2,72	3,13
Фон + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	2,94	3,17
Фон + МаксіМокс, РК, 0,8 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	3,22	3,97
Фон + МаксіМокс, РК, 0,9 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	3,97	4,16
Фон + МаксіМокс, РК, 1,0 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	4,05	4,47
Фон + МаксіМокс, РК, 1,1 л + Агріфлекс Аміно, п, 1,0 кг/га	3,08	3,54
HIP_{01}	*0,03*	*0,04*

Примітка: GST – фермент глутатіон-S-трансферазу.

Так, у варіантах із застосуванням МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 і 1,1 л/га активність ферменту глутатіон-S-трансферазу перевищувала контроль на 0,48; 0,75; 0,83 та 0,11 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв відповідно на третю добу і на 0,88; 1,32; 1,46 та 0,18 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв. десяту добу визначення. За внесення сумішей препаратів гербіциду МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п. (1,0 кг/га) перевищення показників активності ферменту глутатіон-S-трансферазу на третю добу до контролю складало в середньому 0,45–1,0 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв та на 0,59–1,5 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв – на десяту добу відповідно. Підвищення показників активності глутатіон-S-трансферазу у варіантах з сумісним застосуванням гербіциду і регулятору росту рослин, очевидно, може бути результатом безпосереднього стимулювального впливу екзогенного рістрегулятора на стан ферменту (*Hrytsayenko et al.,* 2011).

Обробка рослин гороху озимого гербіцидом МаксіМокс, РК у вищезгаданих нормах на фоні передпосівної обробки насіння мікробним препаратом Оптімайз Пульс, РК з нормою витрати 3,28 л/т забезпечила зростання показників активності глутатіон-S-трансферазу відносно контролю в середньому на 0,28–0,37 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв (третя доба) та на 0,37–1,35 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв (десята доба) відповідно.

Найбільшу активність ферменту глутатіон-S-трансферазу було відмічено у варіантах досліду із застосуванням бакових сумішей гербіциду МаксіМокс, РК у нормах 0,8; 0,9; 1,0 та 1,1 л/га з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п., 1,0 кг/га на фоні передпосівної бактеризації

насіння мікробним препаратом Оптімайз Пульс, РК з нормою витрати 3,28 л/т (зростання щодо контролю складало в середньому 0,64–1,61 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв – третя доба і на 0,78–1,71 мкМоль/г сирої речовини за 1 хв – десята доба відповідно), що опосередковано дає підставу до констатації активізації у рослинах гороху детоксикаційних процесів (*Karpenko et al.*, 2016).

Висновки

Комплексне застосування гербіциду МаксіМокс, РК з нормами витрати 0,8–1,1 л/га у поєднанні з регулятором росту рослин Агріфлекс Аміно, п., 1,0 кг/га на фоні передпосівної обробки насіння мікробіологічним препаратом Оптімайз Пульс, РК (3,28 л/т) забезпечує зниження в рослинах гороху озимого проходження ліпопероксидаційних процесів на фоні зростання активності ферменту глутатіон-S-трансферази (у середньому на 2-24 % за зниження показників ліпопероксидаційних реакцій на 13–27 %).

Подальші дослідження слід зосередити у напряму з'ясування проходження в рослинах фізіолого-біохімічних процесів за поєднаного використання гербіцидів, регуляторів росту рослин і бактеріальних препаратів.

References

Akram, N. A. & Ashraf, M. (2013). Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5-Aminolevulinic Acid. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32, 663–679.

Averina, N. G., Nedved, Ye. L., Shcherbakov, R. A., Vershilovskaya, I. V. & Yaronskaya, Ye. B. (2014). Rol 5-aminolevulinovoy kisloty v formirovanii ustoychivosti rasteniy ozimogo rapsa k sulfonilmochevinnym gerbitsidam [Role of 5-aminolevulinic acid in the formation of winter rape resistance to sulfonylurea herbicides]. *Fiziologiya rasteniy*, 61 (5), 721–729. doi: https://doi: 10.7868/S0015330314040034 [in Russian].

Baymuhametova, E. A., Taipova, R. M. & Kuluev, B. R. (2016). Glutation i glutation-S-transferazyi: vazhneyshiye komponenty sistemy antioksidantnoy zashchity rasteniy [Glutathione and glutathione s-transferases: key components of the antioxidant protection system of plants]. *Biomika*, 4, 311–322 [in Russian].

Bilonozhko, V. Ya., Karpenko, V. P. & Poltoretskyi, S. P. (2012). Fiziolohichne obhruntuvannia mekhanizmiv znyzhennia nehatyvnoi dii herbitsydiv na kulturni roslyny [Physiological substantiation of mechanism of negative impact of herbicides on agricultural crops]. *Visnyk Cherkaskoho universytetu. Ser. Biolohichni nauky*, 2, 7–11 [in Ukrainian].

Cummins, I., Dixon, D. & Skipsey, M. (2010). Multiple roles for plant glutathione transferases in xenobiotic detoxification. *Drug Metabolism Reviews*, 43, 266–280. doi: https://doi:10.3109/03602532.2011.552910.

Didora, V. H., Smahlii, O. F., Ermantrau, E. R., Hudz, V. P., Moiseienko, V. V., Manko, Yu. P. ... Khrapiichuk, P. P. (2013). Metodyka naukovykh doslidzhen v ahronomii [Methods of scientific research in agronomy]. Kyiv : Tsentr uchbovoi literatury [in Ukrainian].

Edwards, R. & Dixon, D. P. (2000). The role of glutathione transferases in herbicide metabolism. *Herbicides and Their Mechanisms*, 3, 38–71.

Yeshchenko, V. O., Kopytko, P. H., Kostohryz, P. V. & Opryshko, V. P. (2014) Osnovy naukovykh doslidzhen v ahronomii [Fundamentals of scientific research in agronomy]. Vinnytsia : Edelveis i K. [in Ukrainian].

Foyer, C. H., Theodoulou, F. L. & Delrot, S. (2001). The function of inter and intracellular glutathione transport systems in plants. *Trends in plant Science*, 6 (10), 489–492. doi: https://doi:10.1016/s1360-1385(01)02086-6.

Fridovich, I. (1999). Fundamental aspects of reactive oxygen species or what's the matter with oxygen? *Ann. N.Y. Acad. Sci*., 893, 13–18. doi: https:// doi.org/10.1111/j.1749-6632.1999.tb07814.x.

Grishko, V. N. & Syshchikov, D. V. (1999). Pereksidnoye okisleniye lipidov i funktsionirovaniye nekotorykh antiokislitelnykh fermentnykh sistem u kukurudzy i ovsa pri ostrom porazhenii ftoristym vodorodom [Lipid peroxidation and the functioning of some antioxidant enzyme systems in corn and oats in acute lesions with hydrogen fluoride]. *Ukrainskyi biokhichnyi zhurnal*, 71 (3), 51–57 [in Russian].

Gronwald, J. W. & Plaigance, K. L. (1998). Isolation and characterization of glutathione Stransferase isozymes from sorghum. *Plant Physiol*, 117 (3), 877–892. doi: https://doi: 10.1104/pp.117.3.877.

Gronwald, J. W., Fuerstb, E. P., Eberleinb, C. V. & Eglib, M. A. (1987). Effect of herbicide antidotes on glutathione content and glutathione S-transferase activity of sorghum shoots. *Pesticide Biochem.*

Physiol., 29 (1), 66–76. doi: https:// doi.org/10.1016/ 0048-3575(87)90085-X.

Halliwell, B. & Gutteridge, J. M. C. (1989). Free Radicals in Biology and Medicine. Oxford : Clarendon Press.

Hrytsaienko, Z. M., Pozhyvilova, O. V. & Karpenko, V. P. (2011). Fizioloho-biokhimichni ta anatomo-morfolohichni mekhanizmy formuvannia vysokoi produktyvnosti yachmeniu yaroho za kompleksnoi dii herbitsydiv riznykh khimichnykh klasiv i ristrehuliuiuchykh preparativ [Physiological, biochemical and anatomical and morphological mechanisms of formation of high productivity of spring barley by the complex action of herbicides of different chemical classes and regreasing preparations]. *Osnovy biolohichnoho roslynnytstva v suchasnomu zemlerobstvi* : zbirnyk naukovykh prats Umanskoho NUS (pp. 25–38). Uman [in Ukrainian].

Jacoby, W. B. (1985). Glutathion transferases: methods in enzymology. Ahead. Press INC.

Karpenko, V. P. & Shutko, S. S. (2018). Lipoperoksydatsiini ta fermentatyvni protsesy v roslynakh soryzu za vykorystannia herbitsydu i rehuliatora rostu roslyn [Lipoperoxidation and enzymative processes in sorghum plants under using of herbicide and plant growth regulator]. *Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy*, 76 (6), Retrieved from http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2018.06.016/10652 doi: https://dx.doi.org/10.31548/dopovidi2018.06.016 [in Ukrainian].

Karpenko, V. P., Prytuliak, R. N., Datsenko, A. A. & Ivasiuk, Yu. I. (2016). Fizioloho-biokhimichni mekhanizmy intehrovanoi dii herbitsydiv i rehuliatoriv rostu roslyn [Physiological and biochemical mechanisms integrated herbicide and plant growth regulator]. *Visnyk Umanskoho natsionalnoho universytetu sadivnytstva*, 1, 72–75 [in Ukrainian].

Karpenko, V., Pavlyshyn, S., Prytuliak, R. & Naherniuk, D. (2019). Content of malondialdehyde and activity of enzyme glutathioneS-transferase in the leaves of emmer wheat under the action of herbicide and plant growth regulator. *Agronomy Research*, 17(1), 144–154. doi: http://dx.doi.org/10.15159/ar.19.014.

Lamoureux, G. L. & Rusness, D. G. (1989). The role of glutathione-S-transferases in pesticide metabolism, selectivity and mode of action in plants. In Dolphin, D., Paulson, R. & Avramovic, O. (Eds.). *Glutathione: chemical, biochemical and medical aspects* (part B.) (pp. 154–196). New York : John Wiley & Sons, Inc.

Ministerstvo enerhetyky ta zakhystu dovkillia (2018). Perelik pestytsydiv ta ahrokhimikativ, dozvolenykh do vykorystannia v Ukraini [List of pesticides and agrochemicals authorized for use in Ukraine]. Kyiv: Yunivest media [in Ukrainian].

Rogozhin, V. V. (2006). Praktikum po biologicheskoy khimii [Workshop on biological chemistry]. Sankt-Peretburg : Lan [in Russian].

Shevchenko, N. V., Pogosyan, S. I. & Merzlyak, M. N. (1980). Perekisnoe okislenie membrannyih lipidov pri deystvii na rasteniya galoidfenoksikislot [Peroxidation of membrane lipids by the action of halofenoxy acids on plants]. *Fiziologiya rasteniy*, 27 (2), 363–369 [in Russian].

Taran, N. Yu., Okanenko, O. A. & Batsmanova, L. M. (2004). Vtorynnyi oksydnyi stres yak element zahalnoi adaptyvnoi vidpovidi roslyn na diiu nespryiatlyvykh faktoriv [Secondary oxide stress as an element of the overall adaptive response of plants to the effects of adverse factors]. *Fiziologiya i biohimiya kulturnyih rasteniy*, 36 (1), 3–13 [in Ukranian].

Zhang, W. F., Zhang, F., Raziuddin, R., Gong, H. J., Yang, Z. M., Lu, L. Ye. & Zhou, W. J. (2008). Effects of 5-Aminolevulinic Acid on Oilseed Rape Seedling Growth under Herbicide Toxicity Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27, 159–169.