

УДК 581.1.134.631.

ВПЛИВ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ НА ІНТЕНСИВНІСТЬ ГІДРОЛІЗУ САХАРОЗИ В ЛИСТКАХ ПРОРОСТКІВ КУКУРУДЗИ

В.Д. САКАЛО, К.А. ЛАРЧЕНКО, В.М. КУРЧІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17*

Вивчали вплив стресу водного дефіциту на активність ферменту гідролізу сахарози — інвертази, накопичення моноцукрів та на такі фізіологічні параметри посухостійкості, як індекс чутливості до посухи (ІЧП), відносна втрата води (ВВтВ) у листках проростків генотипів кукурудзи з різною стійкістю до посухи. Показано, що генотипи незалежно від їх посухостійкості реагували на стрес активацією кислої і лужної інвертаз, підвищенням вмісту моноцукрів за короткотривалої (2 доби) дії посухи. Після відновлення поливу активність інвертази починала стабілізуватись. Встановлено, що посухостійкі генотипи характеризуються меншою ВВтВ і нижчим ІЧП, ніж середньостійкі, позитивна кореляція цих показників передбачає можливість їх використання як допоміжних критеріїв оцінювання посухостійкості кукурудзи.

Ключові слова: *Zea mays* L., генотипи, посуха, інвертаза, моноцукри, ВВтВ, ІЧП.

Стрес водного дефіциту впливає на перебіг фізіолого-біохімічних процесів, серед яких чільне місце посідає вуглеводний метаболізм. Одним із механізмів адаптації рослин до умов водного дефіциту є регуляція осмотичного тиску, яка здійснюється накопиченням розчинних сполук, здатних підтримувати осмотичну рівновагу між цитоплазмою і вакуолею [9]. Збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням осмотичного потенціалу, в літературі розглядають як захисну реакцію й адаптацію до стресу [7, 13, 14]. Здатність накопичувати осмотично активні речовини великою мірою визначає стійкість рослин до стресів, причому найстійкішими вважають ті з них, які одночасно накопичують сполуки різних типів — пролін, сахарозу, моноцукри, рафінозу, стахіозу [11]. Накопичення розчинних вуглеводів, активність ферментів, які беруть участь у їх синтезі та метаболізмі за стресів різної інтенсивності, визначається як видом рослини, так і її здатністю адаптуватись до умов стресу. За стресу водного дефіциту відмічають активацію нейтральної інвертази, яка гідролізує дисахариди [5]. Характер вуглеводного обміну рослин за такого стресу інтенсивно вивчають, але на окремих генотипах кукурудзи, які різняться за своєю толерантністю до посухи, це питання досліджене мало. Вважають, що посухостійкість може бути пов'язана і з такими фізіологічними параметрами, як відносний вміст води (ВВмВ), відносна втрата води (ВВтВ) та індекс чутливості до посухи (ІЧП) ізольованих листків [1, 2].

У попередній роботі ми виявили, що в листках проростків генотипів кукурудзи з різною толерантністю до посухи залежно від тривалості вод-

ного стресу відбуваються істотні зміни в функціонуванні ферменту синтезу сахарози — сахарозофосфатсинтази (СФС) [4]. Активацію СФС в листках стійких генотипів за короткотривалого водного стресу ми розглядали як одну з перших реакцій фотосинтетичного метаболізму на водний дефіцит і її внесок в осморегуляцію.

Метою цієї роботи було вивчення спричинених посухою змін активності ферменту гідролізу сахарози — інвертази, накопичення моноцукрів, а також виявлення зв'язків між посухостійкістю й такими фізіологічними параметрами, як відносна втрата води та індекс чутливості до посухи в листках проростків генотипів кукурудзи з різною толерантністю до водного дефіциту.

Методика

Об'єктом дослідження були генотипи кукурудзи, що характеризуються різним ступенем адаптації до посухи: посухостійкі лінії Л 250, Л 390, гібрид F₁ Титан 220 СВ, нестійка до посухи лінія Л 240, середньостійкі гібриди F₁ Росава та F₁ Комета МВ.

Насіння вирощували в піщаній культурі за природного освітлення, температури 22—24 °С. Посуху створювали припиненням поливу 9-добових проростків протягом 2 або 4 діб, контрольні проростки продовжували поливати водою.

Ферментну фракцію, в якій визначали активність інвертази, виділяли за методом Губера [8], розробленим для сахарозофосфатсинтази й модифікованим стосовно культури.

Наважку листків масою 500 мг розтирали з 4 мл 50 мМ *Мопс*-NaOH буфера (рН 7,5), в який додавали 15 мМ MgCl₂, 6 мМ ДТТ, 1 мМ ЕДТА і 0,1 % (w/v) тритон X-100. Протиснений через капрон гомогенат центрифугували за 20 000 g протягом 15 хв. Для знесолення надосадової рідини проводили гель-фільтрацію на сефадексі G-25, який урівноважували тим самим буфером, але без тритону X-100.

Інкубаційне середовище для нейтральної інвертази: 1/15 М калійфосфатний буфер (рН 7,0) — 50 мкл, сахароза — 20 мкмоль, ферментний препарат — 50 мкл; для кислої інвертази: 1 М ацетатний буфер (рН 4,7) — 50 мкл, сахароза — 20 мкмоль, ферментний препарат — 50 мкл. Активність визначали за методикою Сомогі [13], вміст білка — за Лоурі [10].

Для визначення вмісту розчинних цукрів наважку проростків 500 мг фіксували киплячим етанолом і проводили триразове екстрагування 80 %-м етанолом. Надосадову рідину випарювали у фарфорових чашках, осад цукрів розчиняли у дистильованій воді і брали аліквоту для визначення моноцукрів арсеномолібдатним методом [13].

Фізіологічні параметри, що, за літературними даними, можуть характеризувати рівень посухостійкості рослин, визначали за методами, описаними Гунес та співавт. [1].

Для кожного генотипу кукурудзи визначали індекс чутливості до посухи як показник найменшого зниження маси при несприятливих умовах за формулою

$$ІЧП = (1 - Y_{п}/Y_{к})/(1 - X_{п}/X_{к}),$$

де $Y_{п}$ — маса сухих листків проростків певного генотипу в умовах посухи; $Y_{к}$ — маса сухих листків проростків певного генотипу в контрольних умовах; $X_{п}$ — середня маса сухих листків проростків усіх генотипів в умо-

вах посухи; X_k — середня маса сухих листків проростків усіх генотипів в контрольних умовах.

Відносну втрату води визначали за формулою

$$ВВтВ = [(B_0 - B_2) + (B_2 - B_4) + (B_4 - B_6)] / 3V_{\text{сух}} (T_2 - T_1),$$

де B_0 — маса сирих листків, зрізаних із 10 рослин; ці листки вміщували на 6 год у камеру з температурою 25 °С, зважували через 2, 4 і 6 год — відповідно B_2 , B_4 , B_6 ; потім залишали їх на 24 год у термостаті при 50 °С і знову зважували (маса сухих листків — $V_{\text{сух}}$); $T_2 - T_1$ — інтервал часу між двома послідовними зважуваннями (2 год).

У таблицях наведено усереднені дані з 4—5 дослідів та їх стандартні відхилення. Дані щодо ІЧП і ВВтВ оброблені статистично за допомогою електронних таблиць Microsoft Excel.

Результати та обговорення

Природа активації гідролітичних ферментів і деградації макромолекул у відповідь на стресові чинники досі мало досліджена. Для оцінювання фізіологічної ролі цих процесів потрібні дані про характер і механізм зміни активності ключових гідролітичних ферментів, їх функціонування у стресових умовах різних інтенсивності й динаміки, а також про роль низькомолекулярних сполук у стійкості рослинної клітини до стресів.

Метаболічний фонд цукрів створюється в цитоплазмі як внаслідок синтезу сахарози, так і гідролізу її інвертазою до моноцукрів. У листках проростків генотипів кукурудзи інвертаза представлена двома формами: кислою (вакуолярною) та лужною (цитоплазматичною). Аналізом впливу водного дефіциту на активність кислої інвертази листків проростків різних за стійкістю генотипів кукурудзи виявлено активування як питомої (мкмоль фруктози/(мг білка · год)), так і загальної (мкмоль фруктози/(г тканини · год)) активності цього ферменту. В умовах нетривалої (2 доби) посухи загальна активність кислої інвертази підвищувалась інтенсивніше, ніж питома активність, що підтверджує вищий вміст інвертазного білка в тканинах (табл. 1). За продовження посухи до 4 діб відмічено поступове зниження активності кислої інвертази, особливо відчутне у стійкої лінії Л 250 та гібрида F₁ Титан 220 СВ. За добової посухи загальна активність кислої інвертази в листках рослин усіх генотипів незалежно від їх стійкості до посухи знижувалась порівняно з коротким періодом посухи (2 доби). Разом з тим у посухостійкої лінії Л 390 відмічено незначне активування ферменту в період короткотривалої посухи (21—45 %) та його збільшення до 56—83 % у разі продовження періоду водного дефіциту (див. табл. 1).

Активність лужної інвертази значно нижча, ніж кислої, але її внеском у процес гідролізу дисахаридів нехтувати не можна, тим більше, що водний дефіцит також активував цей фермент, причому характер активації залежно від періоду посухи і стійкості до неї генотипів кукурудзи практично такий самий, як і для кислої інвертази (табл. 2). Отримані дані засвідчили, що в умовах посухи процес гідролізу сахарози відбувається як у вакуолях, так і в цитоплазмі. Однак виявлений нами характер активування кислої й лужної інвертази у листках проростків генотипів кукурудзи в умовах водного стресу різної тривалості все ж таки не пов'язаний з генотипними відмінностями в реакції рослин на цей стрес. Водночас не виключено, що генотипні відмінності можуть виявлятися у пізніші фази розвитку.

ТАБЛИЦЯ 1. Активність кислої інвертази у листках проростків генотипів кукурудзи, вирощених за умов водного дефіциту

Генотип	Фруктоза, мкмоль/(мг білка · год)		Фруктоза, мкмоль/(г сирової речовини · год)	
	Контроль	Посуха	Контроль	Посуха
Тривалість посухи 2 доби				
Лінія Л 240	$\frac{3,9 \pm 0,03}{100}$	$\frac{6,6 \pm 0,7^*}{168}$	$\frac{100,4 \pm 7,4}{100}$	$\frac{245,3 \pm 8,2^*}{244}$
F ₁ Комета МВ	$\frac{5,3 \pm 0,3}{100}$	$\frac{8,0 \pm 0,4^*}{151}$	$\frac{136,0 \pm 8,0}{100}$	$\frac{313,1 \pm 15,7^*}{230}$
F ₁ Росава	$\frac{4,4 \pm 0,2}{100}$	$\frac{8,4 \pm 0,7^*}{191}$	$\frac{143,1 \pm 1,6}{100}$	$\frac{315,5 \pm 10,0^*}{220}$
Лінія Л 250	$\frac{5,8 \pm 0,1}{100}$	$\frac{10,9 \pm 2,6^*}{188}$	$\frac{226,3 \pm 20,0}{100}$	$\frac{470,4 \pm 25,0^*}{208}$
F ₁ Титан 220 СВ	$\frac{3,8 \pm 0,2}{100}$	$\frac{6,7 \pm 1,4^*}{176}$	$\frac{128,5 \pm 7,8}{100}$	$\frac{277,7 \pm 3,1^*}{216}$
Лінія Л 390	$\frac{7,9 \pm 1,1}{100}$	$\frac{9,6 \pm 1,1^*}{121}$	$\frac{288,2 \pm 9,0}{100}$	$\frac{416,8 \pm 15,0^*}{145}$
Тривалість посухи 4 доби				
Лінія Л 240	$\frac{6,3 \pm 0,7}{100}$	$\frac{9,9 \pm 0,7^*}{157}$	$\frac{179,5 \pm 3,5}{100}$	$\frac{304,8 \pm 1,5^*}{170}$
F ₁ Комета МВ	$\frac{4,8 \pm 0,2}{100}$	$\frac{6,8 \pm 0,4^*}{142}$	$\frac{130,5 \pm 2,5}{100}$	$\frac{190,6 \pm 6,6^*}{146}$
F ₁ Росава	$\frac{6,2 \pm 0,9}{100}$	$\frac{9,3 \pm 1,2^*}{150}$	$\frac{199,6 \pm 6,4}{100}$	$\frac{403,8 \pm 10,2^*}{202}$
Лінія Л 250	$\frac{6,7 \pm 1,1}{100}$	$\frac{8,8 \pm 0,6^*}{131}$	$\frac{197,5 \pm 3,0}{100}$	$\frac{386,7 \pm 13,2^*}{196}$
F ₁ Титан 220 СВ	$\frac{8,8 \pm 1,5}{100}$	$\frac{10,2 \pm 1,1^*}{116}$	$\frac{279,4 \pm 8,0}{100}$	$\frac{357,5 \pm 15,0^*}{128}$
Лінія Л 390	$\frac{4,6 \pm 0,2}{100}$	$\frac{7,1 \pm 1,0^*}{156}$	$\frac{146,7 \pm 2,8}{100}$	$\frac{269,3 \pm 20,0^*}{183}$

*Тут і в табл. 2—4: різниця вірогідна за $P = 0,05$ відносно контролю.

Виявлене нами активування інвертази в листках проростків генотипів кукурудзи в умовах водного дефіциту швидше за все не є загальним для всіх рослин. Наприклад, показано, що під час наливання зерна рису в умовах водного стресу активність інвертази практично не змінювалась [15].

У проростках генотипів кукурудзи в умовах 2-добового водного стресу активування інвертази супроводжувалось накопиченням моноцукрів. У середньостійкого гібрида F₁ Росава вміст моноцукрів збільшувався на 48 %, у решти досліджених генотипів незалежно від їх стійкості до посухи цей параметр зростав незначно (від 10 до 30 %) (рис. 1). За продовження посухи до 4 діб у контрольних варіантах вміст моноцукрів був вищим, але посуха стимулювала збільшення вмісту моноцукрів на 29 % тільки у нестійкої лінії Л 240, в інших генотипів він знижувався або залишався на рівні контролю. Отже, активне включення моноцукрів у метаболізм великою мірою визначається тривалістю стресового чинника. Зниження активності інвертази та вмісту моноцукрів за тривалої посухи може бути результатом уповільнення загальної метаболічної активності, втім числі гідролітичних процесів унаслідок сильного зневоднення. Підвищення рівня моноцукрів за помірного зневоднення (2 доби), спричинене гідролізом дисахаридів, може бути першою захисною реакцією на стрес. Відомо, що в деяких видів рослин посуха

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА

ТАБЛИЦЯ 2. Активність лужної інвертази у листках проростків генотипів кукурудзи, вирощених за умов водного дефіциту

Генотип	Фруктоза, мкмоль/(мг білка · год)		Фруктоза, мкмоль/(г сирової речовини · год)	
	Контроль	Посуха	Контроль	Посуха
Тривалість посухи 2 доби				
Лінія Л 240	$1,3 \pm 0,03$ 100	$1,9 \pm 0,01^*$ 146	$38,5 \pm 5,0$ 100	$64,2 \pm 1,1^*$ 168
F ₁ Комета МВ	$1,4 \pm 0,3$ 100	$2,0 \pm 0,1^*$ 143	$37,4 \pm 0,3$ 100	$73,5 \pm 2,2^*$ 196
F ₁ Росава	$1,3 \pm 0,01$ 100	$2,2 \pm 0,02^*$ 169	$38,5 \pm 1,8$ 100	$83,3 \pm 4,3^*$ 216
Лінія Л 250	$1,0 \pm 0,05$ 100	$2,8 \pm 0,01^*$ 280	$36,2 \pm 1,5$ 100	$111,6 \pm 3,0^*$ 308
F ₁ Титан 220 СВ	$0,9 \pm 0,01$ 100	$1,4 \pm 0,03^*$ 156	$29,5 \pm 4,2$ 100	$47,6 \pm 1,6^*$ 161
Лінія Л 390	$2,4 \pm 0,1$ 100	$3,5 \pm 0,1^*$ 146	$48,2 \pm 4,0$ 100	$98,3 \pm 13,0^*$ 204
Тривалість посухи 4 доби				
Лінія Л 240	$1,6 \pm 0,03$ 100	$2,3 \pm 0,05^*$ 146	$51,8 \pm 4,2$ 100	$67,8 \pm 0,1^*$ 131
F ₁ Комета МВ	$1,2 \pm 0,02$ 100	$1,8 \pm 0,1^*$ 150	$42,4 \pm 2,0$ 100	$60,8 \pm 1,8^*$ 143
F ₁ Росава	$1,1 \pm 0,01$ 100	$1,7 \pm 0,03^*$ 157	$37,6 \pm 3,5$ 100	$73,0 \pm 13,0^*$ 194
Лінія Л 250	$1,6 \pm 0,1$ 100	$2,6 \pm 0,2^*$ 160	$50,0 \pm 7,8$ 100	$84,2 \pm 3,4^*$ 169
F ₁ Титан 220 СВ	$1,8 \pm 0,1$ 100	$2,1 \pm 0,06^*$ 118	$39,5 \pm 4,5$ 100	$51,2 \pm 2,5^*$ 130
Лінія Л 390	$0,95 \pm 0,01$ 100	$1,75 \pm 0,05$ 184	$32,4 \pm 1,4$ 100	$68,0 \pm 15,0^*$ 210

стимулювала збільшення вмісту цукрів. У конюшини редуруючі цукри акумулювались з посиленням посухи, водночас у ктенанти (*Ctenanthe setosa*) їх вміст знижувався в міру посилення посухи [3, 7].

Під впливом посухи уже за короткотривалого дефіциту води (2 доби) в листках проростків кукурудзи знижується рівень легкокорозчинних

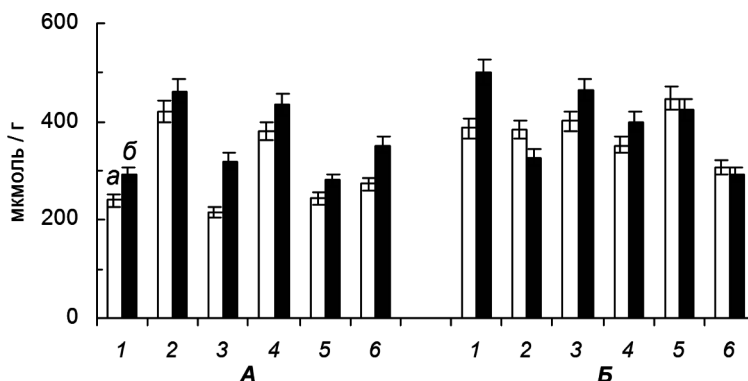


Рис. 1. Вплив водного дефіциту на вміст моноцукрів (мкмоль/г сухої речовини) у листках проростків кукурудзи за тривалості посухи 2 доби (А) і 4 доби (Б). Тут і на рис. 2:

1–6 – генотипи (1 – лінія Л 240, 2 – F₁ Комета МВ, 3 – F₁ Росава, 4 – лінія Л 250, 5 – F₁ Титан 220 СВ, 6 – лінія Л 390); а – контроль; б – посуха

ТАБЛИЦЯ 3. Вміст легкокорозчинних білків у листках проростків генотипів кукурудзи, вирощених за умов водного дефіциту

Генотип	Вміст, мг/г сухої речовини			
	Тривалість посухи 2 доби		Тривалість посухи 4 доби	
	Контроль	Посуха	Контроль	Посуха
Лінія Л 240	$287,3 \pm 8,6$ 100	$236,2 \pm 14,3^*$ 82	$265,2 \pm 26,2$ 100	$202,6 \pm 10,6^*$ 76
F ₁ Комета МВ	$178,6 \pm 9,3$ 100	$149,8 \pm 2,3^*$ 84	$285,4 \pm 20,0$ 100	$255,5 \pm 10,6^*$ 89
F ₁ Росава	$353,0 \pm 15,3$ 100	$207,4 \pm 3,0^*$ 59	$301,5 \pm 21,2$ 100	$219,0 \pm 9,2^*$ 73
Лінія Л 250	$255,0 \pm 10,0$ 100	$255,4 \pm 5,1^*$ 88	$262,2 \pm 10,0$ 100	$172,0 \pm 5,2^*$ 65
F ₁ Титан 220 СВ	$445,9 \pm 13,6$ 100	$423,3 \pm 5,1^*$ 95	$252,7 \pm 7,8$ 100	$153,6 \pm 9,8^*$ 61
Лінія Л 390	$310,7 \pm 12,5$ 100	$206,1 \pm 14,4^*$ 66	$323,1 \pm 20,0$ 100	$215,8 \pm 12,2^*$ 67

білків як у стійких, так і нестійких до посухи генотипів. За тривалішої посухи цей процес продовжується, причому у стійких генотипів інтенсивніше (33—39 %), ніж у середньостійких (11—24 %) (табл. 3). Зниження вмісту легкокорозчинних білків в умовах посухи за одночасного підвищення як питомої, так і загальної активності інвертази є побічним доказом пристосувальної реакції генотипів кукурудзи на стрес водного дефіциту.

Стійкість рослин до стресів мабуть визначається і їх здатністю відновлювати свої функції після припинення дії негативного чинника, тому цікаво визначити, чи змінюється активність інвертази в генотипах кукурудзи після припинення дії водного стресу — відновлення поливу. Як видно з рис. 2, посилена посухою (4 доби) активність кислої інвертази в листках стійких до водного стресу генотипів кукурудзи за 2-добового відновлення поливу практично досягала контрольного рівня. Водночас у середньостійких гібридів F₁ Комета МВ та F₁ Росава відмічено навіть не-

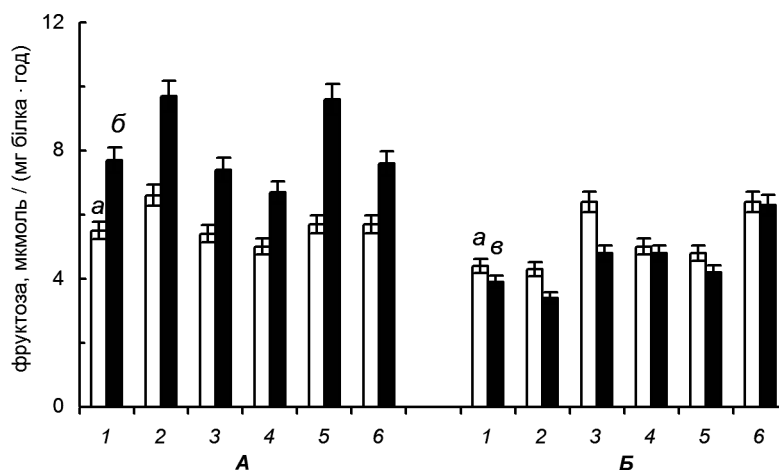


Рис. 2. Активність кислої інвертази (фруктоза, мкмоль/(мг білка · год)) у листках проростків кукурудзи за відновлення поливу після посухи тривалістю 4 доби:

A — 4 доби посухи; B — 2 доби відновлення поливу; a — контроль, б — посуха, e — відновлення поливу

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА

ТАБЛИЦЯ 4. Вплив посухи на індекс чутливості до посухи та відносну втрату води листками проростків генотипів кукурудзи

Генотип	ВВтВ, г/(г сирової речовини · год)		ІЧП	
	Контроль	Посуха 4 доби	Посуха 2 доби	Посуха 4 доби
Лінія Л 240	$\frac{0,28 \pm 0,01}{100}$	$\frac{0,18 \pm 0,02}{66}$	1,10	1,02
F ₁ Комета МВ	$\frac{0,14 \pm 0,14}{100}$	$\frac{0,08 \pm 0,01}{57}$	1,0	1,10
F ₁ Росава	$\frac{0,13 \pm 0,01}{100}$	$\frac{0,09 \pm 0,01}{69}$	0,85	0,94
Лінія Л 250	$\frac{0,23 \pm 0,02}{100}$	$\frac{0,17 \pm 0,01}{73}$	0,46	0,80
F ₁ Титан 220 СВ	$\frac{0,16 \pm 0,01}{100}$	$\frac{0,12 \pm 0,01}{75}$	0,90	0,92
Лінія Л 390	$\frac{0,27 \pm 0,02}{100}$	$\frac{0,22 \pm 0,01}{81}$	0,77	0,87
У середньому			0,85	0,94

значне інгібування кислої інвертази (на 21—25 %), тобто фермент гідролізу сахарози — інвертаза після відновлення поливу починав стабілізувати свою функцію.

Для оцінювання генотипної варіабельності посухостійкості пшениці й нута в літературі запропоновано показник відносної втрати води та індекс чутливості листків до посухи [1, 6, 12].

За даними, отриманими нами для листків проростків кукурудзи, відносна втрата води відокремленими від рослини листками була меншою у посухостійких генотипів. Так, нестійка до посухи лінія Л 240 та середньостійкі гібриди F₁ Комета МВ і F₁ Росава втрачали відповідно 34, 43 і 31 % води, а посухостійкі — лінія Л 250, гібрид F₁ Титан 220 СВ, лінія Л 390 за водного дефіциту — відповідно 27, 25 і 19 % води (табл. 4). Підтверджувалась також різна чутливість генотипів кукурудзи до посухи, ІЧП яких у період 2-добової посухи варіював від 0,46 до 1,10 із середнім значенням 0,85. При продовженні посухи до 4 діб ІЧП змінювався від 0,80 до 1,10 із середнім значенням 0,94 (див. табл. 4). Генотипи Л 240, F₁ Комета МВ за короткочасної посухи (2 доби) мали ІЧП 1,10—1,00, що перевищував середнє значення і підтверджував їх чутливість до посухи. Гібрид F₁ Росава мав ІЧП на рівні середнього значення в умовах як нетривалої, так і тривалої посухи. ІЧП ліній Л 250, Л 390 був нижчим від середнього значення, що свідчить про їх посухостійкість. Водночас ІЧП посухостійкого гібрида F₁ Титан 220 СВ за тривалості посухи 2 доби дорівнював 0,90, 4 доби — 0,92, що нижче від середнього значення (0,94), тобто за ІЧП стабільні результати отримано для стійких до посухи ліній Л 250, Л 390, гібрид F₁ Титан 220 СВ наближався до них за цим індексом, для гібрида F₁ Комета МВ та лінії Л 240 підтверджена чутливість до посухи, гібрид F₁ Росава за водного дефіциту виявляв середню посухостійкість. У табл. 5 наведено рівняння регресії і коефіцієнти кореляції між ІЧП і ВВтВ для різних генотипів кукурудзи. Між цими параметрами виявлено вірогідну позитивну кореляцію (*r*) як у контролі, так і за умов посухи. У менш стійких генотипів за умов посухи ВВтВ була більшою, а їх ІЧП змінювався сильніше, ніж у стійких.

Отже, виявлено істотні зміни у вуглеводному метаболізмі листків проростків генотипів кукурудзи за умов водного дефіциту. Проте акти-

ТАБЛИЦЯ 5. Рівняння регресії та коефіцієнти кореляції (r) між індексом чутливості до посухи та відносною втратою води листками проростків генотипів кукурудзи

Генотип	Контроль		Посуха	
	Рівняння	r	Рівняння	r
Лінія Л 240	$y = 9,667x - 1,6723$	0,9362*	$y = 8,3189x - 0,4997$	0,8593*
F ₁ Комета МВ	$y = 11,803x - 0,5342$	0,8758*	$y = 6,7679x + 0,5268$	0,8832*
F ₁ Росава	$y = 6,2651x + 0,1396$	0,7068**	$y = 5,6446x + 0,461$	0,8022**
Лінія Л 250	$y = 0,6764x + 0,6481$	0,9532*	$y = 0,7355x + 0,6707$	0,9575*
F ₁ Титан 220 СВ	$y = 2,8333x + 0,4654$	0,9584*	$y = 2,3981x + 0,634$	0,8402*
Лінія Л 390	$y = 4,8212x - 0,4377$	0,8667*	$y = 4,305x - 0,071$	0,8877*

* $P \leq 0,05$. ** $P < 0,10$.

ування інвертази, накопичення моноцукрів характерні для всіх генотипів незалежно від рівня їх стійкості до стресу, спричиненого посухою. ВВтВ посухостійкими генотипами була меншою, а їх ІЧП нижчим від середнього за умов довготривалої посухи. Вірогідна кореляція між ІЧП і ВВтВ підтвердила можливість їх використання як допоміжних показників посухостійкості.

1. Гунес А., Инал А., Адак М.С. и др. Влияние засухи до и после зацветания растений нута на ряд физиологических параметров — возможных критериев засухоустойчивости // Физиология растений. — 2008. — 55, № 1. — С. 64—72.
2. Келес Ю., Онсел И. Рост и содержание ряда растворимых метаболитов у двух видов пшеницы, подвергнутых совместному действию нескольких стресс-факторов // Там же. — 2004. — 51, № 1. — С. 228—233.
3. Саглам А., Кадиогулу А., Терци Р., Сарухан Н. Физиологические изменения у растений *Stenanthus setosa* при повторном действии засухи // Там же. — 2008. — 55, № 1. — С. 53—58.
4. Сакало В.Д., Ларченко К.А., Курчий В.М. Синтез і метаболізм сахарози в листках проростків кукурудзи в умовах водного дефіциту // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — 41, № 4. — С. 305—313.
5. Bianco R.L., Rieger M., Sung S.-Y.S. Effect of drought on sorption and sucrose metabolism in sink and sources of peach // *Physiol. Plant.* — 2000. — 108, N 1. — P. 71—78.
6. Dencic S., Kastori R., Kobiljiski B., Duggan B. Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions // *Euphytica.* — 2000. — 113. — P. 43—52.
7. Handa S., Bresson R.A., Handa A.K. et al. Solutes contributing to osmotic adjustment in cultured plant cells to water stress // *Plant Physiol.* — 1983. — 73. — P. 834—843.
8. Huber S.C. Role of sucrose phosphate synthetase in partitioning of carbon in leaves // *Ibid.* — 71, N 4. — P. 818—821.
9. Ingram J., Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1996. — 47. — P. 377—403.
10. Lowry O.N., Rosebrough N.J., Farr A.J., Rondall A.J. Protein measurement with the folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* — 1951. — 192, N 2. — P. 265—275.
11. Niu D.K., Wang M.G., Wang Y.E. Plant cellular osmotica // *Acta Biotheor.* — 1997. — 45, N 1. — P. 161—169.
12. Sairam R.K., Saxena D.C. Oxidative stress and antioxidants in wheat cultivars: possible mechanism of water stress tolerance // *J. Agron. Crop. Sci.* — 2000. — 184. — P. 55—61.
13. Somogyi M. Notes on sugar determination // *J. Biol. Chem.* — 1952. — 195, N 1. — P. 18—23.
14. Thomas H. Osmotic adjustment in *Lolium perenne*: Its heritability and the nature of solute accumulation // *Ann. Bot.* — 1990. — 66. — P. 521—530.
15. Yang J., Zhang J., Wang Z., Zhu Q. Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling // *J. Exp. Bot.* — 2001. — 52, N 364. — P. 2169—2179.

16. *Zayed M.A., Zeid I.M.* Effect of water and salt stress on growth, chlorophyll, mineral ions and organic solutes contents, and enzymes activity in mung bean seedlings // *Biol. Plant.* — 1997. — **40**, N 3. — P. 351–356.

Отримано 02.06.2009

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ГИДРОЛИЗА САХАРОЗЫ
В ЛИСТЯХ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

В.Д. Сакало, Е.А. Ларченко, В.М. Курчий

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Изучали влияние стресса водного дефицита на активность фермента гидролиза сахарозы — инвертазы, накопление моносахаров и на такие физиологические параметры засухоустойчивости, как индекс чувствительности к засухе (ИЧЗ), относительная потеря воды (ОПВ) в листьях проростков генотипов кукурузы с разной устойчивостью к засухе. Показано, что генотипы независимо от их засухоустойчивости реагировали на стресс активацией кислой и щелочной инвертаз, повышением содержания моносахаров при кратковременном (2 сут) действии засухи. После возобновления полива активность инвертазы начинала стабилизироваться. Установлено, что засухоустойчивые генотипы характеризуются меньшей ОПВ и более низким ИЧЗ, чем среднеустойчивые, положительная корреляция этих показателей предполагает возможность их использования в качестве вспомогательных критериев оценки засухоустойчивости кукурузы.

INFLUENCE OF WATER DEFICIT ON THE RATE OF SUCROSE HYDROLYSIS IN
THE MAIZE SEEDLING LEAVES

V.D. Sakalo, K.A. Larchenko, V.M. Kurchii

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The influence of water deficit on the activity of the enzyme of sucrose hydrolysis (invertase), monosugars accumulation, and such physiological parameters of drought resistance as index resistance to drought (IRD) and relative water lost (RWL) in the maize seedling leaves of cultivars with different resistance to drought was studied. It was shown that under influence of short (2 days) drought all genotypes, independently of drought resistance, responded to stress by activation of acid and alkaline invertase, increasing in monosugars content. Under renewal of watering the activity of invertase began to stabilize. It was found, that drought resistant genotypes possess in lower RWL and IRD in comparison to middle-resistant plants, the positive correlation of these parameters permit to use them as an additional criterion of maize resistance to water stress.

Key words: *Zea mays* L., cultivars, drought, invertase, monosugars, RWL, IRD.