



<http://dx.doi.org/10.15407/dopovidi2016.08.101>

УДК 58.036:577/.112/.152.1./19:582.542.11

Л. М. Бабенко¹, Т. Д. Скатерна², І. В. Косаківська¹

¹Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ

²Інститут біохімії ім. О. В. Палладіна НАН України, Київ

E-mail: lilia.babenko@gmail.com

Ліпоксигеназна активність в онтогенезі водної папороті *Salvinia natans* (L.) All.

(Представлено членом-кореспондентом НАН України Я. П. Дідухом)

Уперше ідентифіковано і досліджено характер змін активності ліпоксигенази (ЛОГ) та вміст розчинних білків в органах однорічної різноспорової водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. в онтогенезі. Встановлено, що у плаваючих ваях міститься 13-ЛОГ із значенням pH_{opt} 8,0, у занурених — 13-ЛОГ із pH_{opt} 8,0 на початкових стадіях та 9-ЛОГ із pH_{opt} 5,5 на подальших етапах онтогенезу, у спорокарпіїх ідентифіковано 9-ЛОГ із pH_{opt} 5,5. У порівнянні з вищими рослинами вегетативні та генеративні органи *S. natans* характеризуються низьким вмістом розчинних білків. У плаваючих ваях вміст розчинних білків у ході онтогенезу зростає, сягаючи максимуму на стадії формування спорокарпіїв, тоді як у занурених ваях зафіксовано зростання вмісту розчинних білків у середині вегетації і поступове зниження наприкінці. Характер розподілу активності ЛОГ і динаміка змін у вмісті розчинних білків у органах папороті відповідають фізіологічним процесам на досліджуваних стадіях онтогенезу.

Ключові слова: *Salvinia natans* (L.) All., ліпоксигеназа, розчинні білки, онтогенез.

Ліпоксигенази (лінолеат : кисень : оксидоредуктази, КФ 1.13.11.12 (ЛОГ) — ферменти ліпідного обміну, які каталізують регіо- та стереоспецифічне введення молекулярного кисню до 1,4-цис,цис-пентадієнового фрагмента поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), що призводить до утворення відповідних гідропероксидів [1, 2]. ЛОГ знайдені як у тканинах багатоклітинних організмів, зокрема тварин, покритонасінних, хвощах, червоних і зелених морських водоростях, мохах, дріжджах, грибах, коралах, асцидіях, так і в одноклітинних — амебах і ціанобактеріях [3, 4]. Утворення гідропероксидів *транс*- та *цис*-кон'югованих дієнів є ключовою реакцією в ліпоксигеназному каскаді, що спричиняє виникнення біологічно

активних речовин — оксиліпінів, які забезпечують відповідь на дію біотичних, абіотичних стресорів, а також залучені в процеси росту, розвитку, старіння клітин і апоптозу, захисту від патогенного ураження. До головних фізіологічних функцій ЛОГ належать участь у процесах пероксидного окиснення ліпідів і синтезі сигнальних сполук, а також мобілізація запасних ліпідів [1, 3].

Папоротеподібні (*Polypodiophyta*) — найчисленніша група судинних рослин після покритонасінних, яка за кількістю видів посідає перше місце серед сучасних вищих спорових рослин. Нині налічується більше 12 тисяч видів папоротей, які є одним із головних компонентів, що утворюють рослинний покрив суходолу [5, 6]. Папороті поширені практично в усіх регіонах земної кулі й зустрічаються майже в усіх біоценозах, починаючи від пустель і закінчуючи болотами, озерами, солоними водоймами. Результатом адаптації до умов існування стала поява різних життєвих форм папоротей, які різняться за будовою й фізіологічними особливостями. Останнім часом папороті привертають особливу увагу дослідників у зв'язку з вивченням еволюції метаболічних шляхів рослинного царства. Проте фізіолого-біохімічні характеристики, регуляція метаболічних процесів, участь окремих ферментів і білків в онтогенезі різних життєвих форм папоротеподібних залишаються мало вивченими. Порівняння протеомних профілів чоловічого та жіночого гаметофітів у папороті *Blechnum spicant* L. виявило участь окремих груп білків у детермінації статі [7]. Встановлено, що в чоловічому гаметофіті переважали білки, задіяні в загальних метаболічних процесах, вуглецевому обміні, а також стресові білки, тоді як у жіночому превалювали транспортні та фотосинтетичні білки. У спорах водної папороті *Ceratopteris richardii* Brongn. ідентифіковано білок AN11, який зв'язується з гідрофобними молекулами антеридіогену, що передбачає можливість функціонування його як позаклітинного транспортера цього гормону [8]. Однак відомості про функціонування ЛОГ в онтогенезі і метаболізмі вищих спорових рослин обмежені [9] та потребують подальшого вивчення. Тому мета нашого дослідження полягала в ідентифікації, встановленні особливостей функціональної активності ліпоксигенази та визначенні вмісту розчинних білків у вегетативних і репродуктивних органах в онтогенезі однорічної різноспорової водної папороті сальвінії плаваючої *Salvinia natans* (L.) All.

Матеріали і методи. Водна папороть сальвінії плаваюча *S. natans* належить до однорічних гідрофітів із літньо-зеленим феноритмотипом [5, 6]. Має розгалужене стебло завдовжки 3–8 см. Містить у кільцях по три ваї, з яких дві — цільнокраї плаваючі, а третя — розсічена на 9–14 часток, занурена у воду, виконує функцію кореня і, водночас, містить асиміляційні тканини, хлоропласти, які активно фотосинтезують, принаймні на початкових етапах вегетації рослини в червні й першій декаді липня [10]. Плаваючі ваї овально-еліптичні, тупі, на верхньому боці із щетинистими білими волосками, на нижньому — з бурими. Біля основи занурених вай розташовані кулеподібні, зібрані в групи по 4–5 штук спорокарпії (соруси). Коренева система у цього виду відсутня. Рослини сальвінії плаваючої збирали влітку в штучних водоймах Деснянського району Києва починаючи з червня 2015 р. з інтервалом один місяць. Виокремлювали занурені (підводні) та плаваючі (надводні) ваї, а на заключному етапі розвитку спорофіту — спорокарпії. Дослідження проводили на таких стадіях онтогенезу: I — інтенсивного росту спорофіту (червень), II — стаціонарного росту спорофіту (липень), III — формування спорокарпіїв (серпень), IV — зрілих спорокарпіїв (вересень). Для аналізу матеріал зважували, фіксували в рідкому азоті і зберігали при $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Для виділення препарату ЛОГ плаваючі та занурені ваї і спорокарпії *S. natans* гомогенізували в охолодженому до $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 0,1 М фосфатному буфері (рН 6,3), який містив 2 мМ фенілметилсульфонілфториду (ФМСФ), 0,04% натрію метабісульфіту. Гомогенат цен-

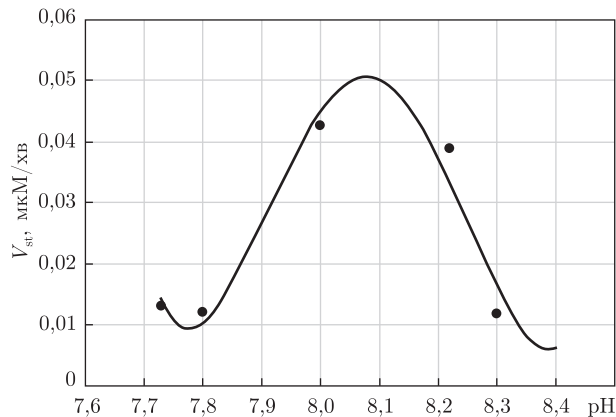


Рис. 1. Залежність стаціонарної швидкості реакції (V_{st}) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища у ваях *S. natans* (13-ЛОГ)

трифугували на центрифугі “WPW-310” (Польща) при 10 000 об/хв протягом 30 хв при 4 °С. Отриманий супернатант використовували для визначення активності ЛОГ. Для побудови кривих рН-залежності стаціонарних швидкостей реакції ліпоксигеназного окиснення лінолевої кислоти використовували 0,1 М натрій-ацетатний (рН 4,0–5,5), 0,1 М натрій-фосфатний (рН 6–8) і 0,1 М боратний (рН 8,0–9,5) буферні розчини. Стандартна реакційна суміш для визначення активності ЛОГ загальним об’ємом 2,5 мл у першому випадку містила 40 мкМ лінолевої кислоти в 0,1 М натрій-фосфатному буфері (рН 8,0), у другому — 100 мкМ лінолевої кислоти й 0,02% луброл в 0,1 М натрій-ацетатному буфері (рН 5,5). Визначення активності ЛОГ проводили на спектрофотометрі Specord M-40 (“Carl Zeiss”, Німеччина). Реакцію ініціювали шляхом додавання 50–100 мкл розчину ферменту (концентрація білка 0,5–1,0 мг/мл) і проводили за умов постійної температури $25 \pm 0,1$ °С. За перебігом реакції спостерігали, враховуючи збільшення оптичної густини реакційної суміші при $\lambda = 235$ нм, що відповідає максимальному поглинанню спряженого дієнового хромофору в молекулі гідропероксиду лінолевої кислоти, молярний коефіцієнт екстинкції якого становить $23000 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ [11]. Для виділення розчинних білків рослинний матеріал гомогенізували в порцеляновій ступці на холод, білок екстрагували в 50 мМ *трис*-НСІ буфері (рН 6,8), який містив 0,3 М сахарози, 8 мМ ЕДТО, 4 мМ дитіотреїтолу (ДТТ), 2 мМ ФМСФ. Гомогенат центрифугували при 10 000 об/хв протягом 30 хв при 4 °С на центрифугі “WPW-310” (Польща). Вміст білка визначали за методом Bredford [12]. Досліди проводили у двох біологічних та трьох аналітичних повторах. При побудові кінетичних залежностей використовували середні значення V_{st} , які визначали у трьох вимірюваннях (різниця між величинами становила не більше 5%). Статистичну обробку результатів проводили *t*-тестом Стьюдента, статистично достовірною вважали різницю при $p \leq 0,05$.

Результати і обговорення. Уперше ідентифіковані ліпоксигеназна активність рН_{опт} 8,0 та рН_{опт} 5,5 і визначена ліпоксигеназна активність в органах різноспорової однорічної папороті-гідрофіту *S. natans* на різних стадіях онтогенезу. Встановлено, що у плаваючих ваях міститься 13-ЛОГ із значенням рН_{опт} 8,0, у занурених — 13-ЛОГ із рН_{опт} 8,0 — на перших двох стадіях та 9-ЛОГ із рН_{опт} 5,5 на третій стадії онтогенезу, у спорокарпіях знайдено 9-ЛОГ із рН_{опт} 5,5 (рис. 1–3). Виявлені особливості у розподілі активності ЛОГ в органах *S. natans* на досліджуваних стадіях онтогенезу дають підстави вважати ЛОГ одним із ендогенних факторів, який забезпечує успішність існування *S. natans* на межі повітряного

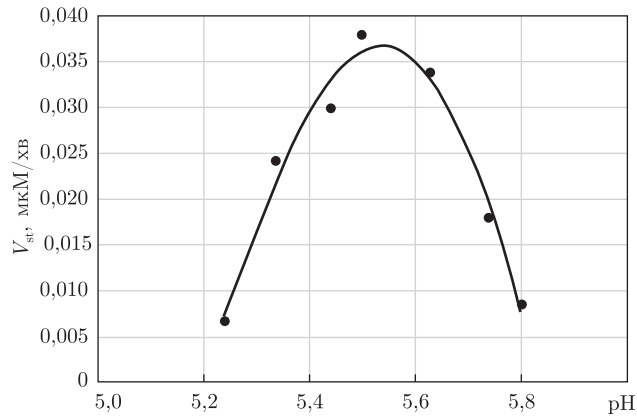


Рис. 2. Залежність стаціонарної швидкості реакції (V_{st}) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища у занурених ваях і спорокарпіїх *S. natans* (9-ЛОГ)

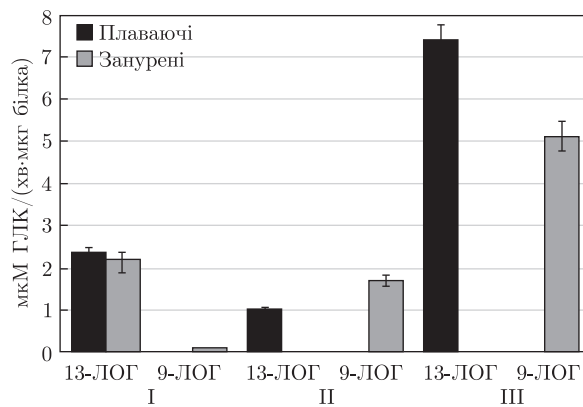


Рис. 3. Розподіл активності ЛОГ по органах *S. natans* на різних стадіях онтогенезу: I — інтенсивного росту спорофіту; II — стаціонарного росту спорофіту; III — формування спорокарпіїв

і водного середовищ. Характер локалізації і зміни активності ізоформ ЛОГ у плаваючих і занурених ваях папороті відповідає фізіологічним функціям останніх на певних стадіях онтогенезу [10]. У плаваючих ваях на стадії інтенсивного росту спорофіту активність 13-ЛОГ становила 2,63 мкМ ГЛК/(хв · мг білка) (ГЛК-гідропероксид лінолевої кислоти). Впродовж другої стадії її активність поступово знижувалася, після чого знову зростала, сягаючи максимуму стадії формування спорокарпіїв, що, збігається в часі зі значними змінами ультраструктури клітин, зокрема руйнуванням тилакоїдних мембран і формуванням значної кількості пластоглобул у стромі хлоропластів клітин плаваючих вай (див. рис. 3). Активність 13-ЛОГ у занурених ваях ідентифікована лише на стадії інтенсивного росту спорофіту. Активність 9-ЛОГ виявлена в занурених ваях і спорокарпіїх. На стадії формування спорокарпіїв у занурених ваях зафіксовано пік активності 9-ЛОГ (див. рис. 3). На початку формування спорокарпіїв активність ЛОГ у цих органах досягала 1,32 мкМ ГЛК/(хв · мг білка), тоді як на стадії повної зрілості спорокарпіїв і відмерлій вегетативній частині спорофіту — 4,26 мкМ ГЛК/(хв · мг білка). Слід зазначити, що величина ліпоксигеназної активності папоротеподібних, як і хвощів, була значно нижчою, ніж у квіткових рослин [4].

У порівнянні з вищими рослинами [13] органи спорофіту *S. natans* характеризувалися низьким вмістом розчинних білків. У плаваючих ваях вміст розчинних білків у ході

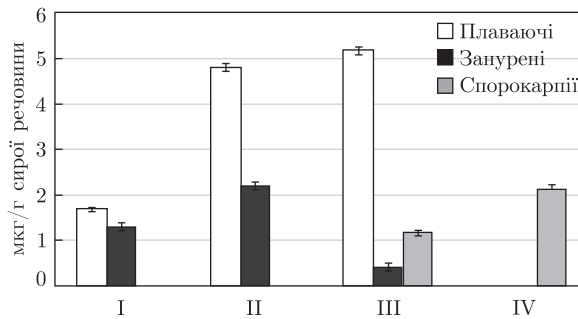


Рис. 4. Вміст розчинних білків у органах *S. natans* на різних стадіях онтогенезу: I — інтенсивного росту спорофіту; II — росту спорофіту; III — формування спорокарпіїв; IV — стадія зрілих спорокарпіїв

онтогенезу збільшувався, сягаючи максимум на стадії формування спорокарпіїв. Водночас у занурених ваях зафіксовано зростання вмісту розчинних білків у середині вегетації і поспуове зниження наприкінці. Збільшення вмісту розчинних білків у плаваючих ваях відповідає їхній фотосинтетичній активності і асимілюючій функції під час онтогенезу, тоді як у занурених ваях фотосинтетична активність у другій половині літа затухає і вони починають виконувати переважно всисну функцію [10]. Максимальний вміст розчинних білків у спорокарпіїх відмічений на завершальній стадії дозрівання (рис. 4).

Основними продуктами ліпоксигеназних реакцій є моногідроперокси ПНЖК. 13-гідропероксид є попередником жасмонової кислоти (ЖК) і її похідних та терпеноїдних легких органічних сполук (ЛОС). ЖК, як сигнальна біологічно активна сполука, задіяна в регуляції ростових процесів і формуванні реакцій-відповідей на широкий спектр біотичних і абіотичних стресів [1, 2, 14]. Квасоля, кукурудза, бавовна, тополя, тютюн, картопля, арабідопсис та інші покритонасінні у відповідь на механічне ушкодження активно синтезують у листках ЖК [15]. Утворення ЛОС у папоротеподібних відбувається ЖК-залежним шляхом. Показано, що екзогенна обробка вай папоротеподібних ЖК призводить до інтенсивного викиду суміші ЛОС [9]. Подібно до вищих рослин, терпеноїдні ЛОС утворюються в папоротеподібних ЖК-залежним шляхом. Проте після механічного ушкодження в папоротеподібних синтезується значно менше терпеноїдів, ніж у вищих рослин, що опосередковано вказує на відсутність у них досконалого механізму непрямого захисту. Встановлено, що папороті синтезують високотоксичні інданони й ціаногенні глікозиди, і, можливо, тому захист за участю ЛОС не настільки виражений, хоча такий шлях синтезу в них присутній [14, 15].

У квіткових рослин 13-ЛОГ асоційована із хлоропластами і міститься переважно в пагонах [1, 2]. На пізніх стадіях онтогенезу в занурених ваях відбувається редукція фотосинтетичної функції, що збігається з втратою ними активності 13-ЛОГ і може свідчити про те, що у *S. natans* функціонування 13-ЛОГ пов'язано з хлоропластами плаваючих і занурених вай.

Відомо, що наявність активності 9-ЛОГ характерна для кореневої системи вищих рослин, де фермент локалізований у цитозолі клітин [1, 2]. 9-гідроперокси ПНЖК вищих рослин є попередниками сполук, які стимулюють синтез кетолів, які індують цвітіння, забезпечують забарвлення квітів, захист та апоптоз листків при ураженні патогенами, регулюють бульбоутворення [2]. У наших попередніх дослідженнях судинної спорової рослини *Equisetum arvense* активність 13-ЛОГ була ідентифікована в надземній (стробіл, міжвузля, листки) і підземній (кореневище) частинах генеративного пагона, тоді як 9-ЛОГ — лише у стробілі та кореневищі [4]. Активність 9- та 13-ЛОГ змінювалася залежно від стадії онтогенезу *E. arvense*, що корелює з отриманими у даній роботі даними для *S. natans*. Активність

9-ЛОГ у кореневищі після висипання спор (на початку процесу відмирання генеративного пагона) значно зростала, а 13-ЛОГ, навпаки, знижувалася. У кінці вегетації асиміляційних пагонів *E. arvense* висока активність 9-ЛОГ спостерігалася в кореневищах, що відповідало утворенню на них крохмалевмісних бульбочок [4]. У *S. natans* значне зростання активності 9-ЛОГ відмічено на завершальній стадії формування спорокарпіїв, при фактично відмерлій вегетативній частині спорофіту. Певне зростання активності 9-ЛОГ відбувається також у занурених ваях на початку формування спорокарпіїв. Отже, між змінами в активності і локалізації цього ферменту і процесами формування та дозрівання генеративних органів існує певний зв'язок. Слід відзначити, що фізіологічна функція 9-гідропероксиду ПНЖК у судинних спорових рослинах поки що не встановлена.

Таким чином, уперше в органах однорічної різноспорової папороті-гідрофіта *Salvinia natans* ідентифіковані дві ізоформи ліпоксигенази — 13-ЛОГ і 9-ЛОГ й визначена їх активність відповідно до стадії онтогенезу рослини. Встановлено характер розподілу ферменту в плаваючих і занурених ваях й спорокарпіїх на різних етапах онтогенезу. Показано, що у плаваючих ваях вміст розчинних білків у ході онтогенезу зростає, сягаючи максимуму на стадії формування спорокарпіїв, тоді як у занурених — зменшувався. Характер розподілу активності ЛОГ і динаміка змін у вмісті розчинних білків у органах папороті відповідають фізіологічним процесам на досліджуваних стадіях онтогенезу. Виявлені особливості в розподілі активності ЛОГ в органах *S. natans* онтогенезу опосередковано вказують на залучення цього ферменту перетворення ПНЖК у протіканні різних стадій онтогенезу і дають підстави розглядати ЛОГ як один із ендогенних факторів, продукти активності якого можуть підтримувати успішне існування папороті на межі повітряного і водного середовищ.

Цитована література

1. Joo Y.-C., Oh D.-K. Lipoxygenases: Potential starting biocatalysts for the synthesis of signaling compounds // *Biotechnol. Advances*. – 2012. – **30**. – P. 1524–1532.
2. Бабенко Л. М., Косаківська І. В., Скатерна Т. Д., Харченко О. В. Ліпоксигеназа рослин в адаптації до дії абіотичних стресових чинників // *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол.* – 2013. – Вип. 2. – С. 6–19.
3. Ivanov I., Heydeck D., Hofheinz K., Roffeis J., O'Donnell V., Kuhn H., Walther M. Molecular enzymology of lipoxygenases // *Arch. Biochem. Biophys.* – 2010. – **503**. – P. 161–174.
4. Бабенко Л. М., Войтенко Л. В., Скатерна Т. Д., Мусатенко Л. І. Ліпоксигеназна активність в онтогенезі *Equisetum arvense* L. // *Физиология растений и генетика*. – 2014. – **46**, № 1. – С. 37–44.
5. Бабенко Л. М., Шейко О. А., Косаківська І. В., Веденичова Н. П., Негрецький В. А., Вашека О. В. Структурно-функціональні особливості папоротеподібних (Polypodiophyta) // *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол.* – 2015. – Вип. 1. – С. 80–103.
6. Nagalingum N. S., Schneider H., Pryer K. M. Comparative morphology of reproductive structures in heterosporous water ferns and a reevaluation of the sporocarp // *Int. J. Plant Sci.* – 2006. – **167**. – P. 805–815.
7. Villedor L., Menéndez V., Canal M. J., Revilla A., Fernández H. Proteomic approaches to sexual development mediated by antheridiogen in the fern *Blechnum spicant* L. // *Proteomics*. – 2014. – **14**. – P. 2061–2071.
8. Wen C., Smith R., Banks J. ANI: a Sex Pheromone-Induced Gene in *Ceratopteris* Gametophytes and Its Possible Role in Sex Determination // *Plant Cell*. – 1999. – **11**. – P. 1307–1317.

9. Radhika V., Kost C., Bonaventure G., David A. Volatile emission in bracken fern is induced by jasmonates but not by *Spodoptera littoralis* or *Strongylogaster multifasciata* herbivore // Plant Physiol. – 2012. – **1**, No 151. – P. 1130–1138.
10. Холодный Н. Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans*. – Киев: Изд-во АН УССР, 1958. – 480 с. – (Избр. тр.: В 3 т. Т. 1. Работы по физиологии растений).
11. Gibian M. J., Vandenberg P. Product yield in oxygenation of linoleate by soybean lipoxygenase: The value of the molar extinction coefficient in the spectrophotometric assay // Anal. Biochem. – 1987. – **163**, No 2. – P. 343–349.
12. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – **72**, No 2. – P. 248–254.
13. Бабенко Л. М. Вплив температури на пігменти і розчинні білки контрастних за ознакою термостійкості сортів *Triticum aestivum* L. // Физиология растений и генетика. – 2015. – **47**, № 6. – С. 500–513.
14. Babenko L. M., Kosakivska I. V., Skaterna T. D. Jasmonic acid: a role in the regulation of biotechnology and biochemical processes in plants // Biotechnol. Acta. – 2015. – **8**, No 2. – P. 36–51.
15. Chehab E. W., Kaspi R., Savchenko T., Rowe H., Negre-Zakharov F., Kliebenstein D., Dehesh K. Distinct roles of jasmonates and aldehydes in plantdefense responses // PLoS One. – 2008. – **34**. – P. 1904–1915.

References

1. Joo Y.-C., Oh D.-K. Biotechnol. Advances, 2012, **30**: 1524–1532.
2. Babenko L. M., Kosakivska I. V., Skaterna T. D., Kharchenko O. V. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biol., 2013, Iss. 2: 6–19 (in Ukrainian).
3. Ivanov I., Heydeck D., Hofheinz K., Roffeis J., O'Donnell V., Kuhn H., Walther M. Arch. Biochem. Biophys., 2010, **503**: 161–174.
4. Babenko L. M., Voytenko L. V., Skaterna T. D., Musatenko L. I. Physiologia rasteniy i genetika, 2014, **46**, No 1: 37–44 (in Ukrainian).
5. Babenko L. M., Sheyko O. A., Kosakivska I. V., Vedenychova N. P., Nehretskiy V. A., Vasheka O. V. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biol., 2015, Iss. 1: 80–103 (in Ukrainian).
6. Nagalingum N. S., Schneider H., Pryer K. M. Int. J. Plant Sci., 2006, 167: 805–815.
7. Valledor L., Menéndez V., Canal M. J., Revilla A., Fernández H. Proteomics, 2014, **14**: 2061–2071.
8. Wen C., Smith R., Banks J. Plant Cell, 1999, **11**: 1307–1317.
9. Radhika V., Kost C., Bonaventure G., David A. Plant Physiol., 2012, **1**, No 151: 1130–1138.
10. Kholodny N. G. On the metamorphosis of plastids hairs underwater leaves of *Salvinia natans*, Selected works: 3 v., V.1. Work on plant physiology, Kiev: Publ. AS USSP, 1958 (in Russian).
11. Gibian M. J., Vandenberg P. Anal. Biochem, 1987, **163**, No 2: 343–349.
12. Bradford M. M. Anal. Biochem., 1976, **72**, No 2: 248–254.
13. Babenko L. M. Physiologia rasteniy i genetika, 2015, **47**, No 6: 500–513 (in Ukrainian).
14. Babenko L. M., Kosakivska I. V., Skaterna T. D. Biotechnol. Acta, 2015, **8**, No 2: 36–51.
15. Chehab E. W., Kaspi R., Savchenko T., Rowe H., Negre-Zakharov F., Kliebenstein D., Dehesh K. PLoS One, 2008, **34**: 1904–1915.

Надійшло до редакції 11.02.2016

Л. М. Бабенко¹, Т. Д. Скатерная², И. В. Косаковская¹

¹Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев

²Институт биохимии им. А. В. Палладина НАН Украины, Киев

E-mail: lilia.babenko@gmail.com

Липоксигеназная активность в онтогенезе водного папоротника *Salvinia natans* (L.) All.

Впервые идентифицированы и исследован характер изменений активности липоксигеназы (ЛОГ) и содержание растворимых белков в органах однолетнего разноспорового водного папоротника *Salvinia natans* (L.) All. в онтогенезе. Показано, что в плавающих ваях содержится 13-ЛОГ со значением рН 8,0, в погруженных — 13-ЛОГ с рН_{опт} 8,0 на начальных стадиях и 9-ЛОГ с рН_{опт} 5,5 на последующих этапах онтогенеза, в спорокарпиях идентифицирована 9-ЛОГ с рН_{опт} 5,5. По сравнению с цветковыми растениями вегетативные и генеративные органы *S. natans* характеризуются низким содержанием растворимых белков. В плавающих ваях содержание растворимых белков в ходе онтогенеза возрастает, достигая максимума на стадии формирования спорокарпиев, тогда как в погруженных ваях зафиксирован рост содержания растворимых белков в середине вегетации и постепенное снижение в конце. Характер распределения активности ЛОГ и динамика изменений в содержании растворимых белков в органах папоротника соответствуют физиологическим процессам на исследуемых стадиях онтогенеза.

Ключевые слова: *Salvinia natans* (L.) All., липоксигеназа, растворимые белки, онтогенез.

L. M. Babenko¹, T. D. Skaterna², I. V. Kosakivska¹

¹M. G. Kholodny Institute of Botany of the NAS of Ukraine, Kiev

²Palladin Institute of Biochemistry of the NAS of Ukraine, Kiev

E-mail: lilia.babenko@gmail.com

Lipoxygenase activity of *Salvinia natans* (L.) All. in ontogenesis

The pattern of changes in the lipoxygenase (LOX) activity and the content of dissolved proteins in organs of the annual heterosporous water fern *Salvinia natans* (L.) All. is identified and studied in ontogenesis for the first time. Floating leaves were revealed to contain 13-LOX with values of рН 8.0, submerged ones — 13-LOX (рН_{opt} 8.0) — at the initial stages and 9-LOX (рН_{opt} 5.5) at the later stages of ontogenesis. In sporocarps, 9-LOX (рН_{opt} 5.5) was identified. As compared to higher plants, vegetative and generative organs of *S. natans* are characterized by a low content of dissolved proteins. During ontogenesis, the dissolved protein content in floating leaves increases and reaches its maximum at the stage of sporocarp formation, while submerged leaves show some increase in the content of dissolved proteins in the middle of vegetation and its gradual decrease at the end. The pattern of the LOX -activity distribution and the dynamics of changes of the dissolved proteins in the fern organs correspond to physiological processes during the studied stages of ontogenesis.

Keywords: *Salvinia natans* (L.) All., lipoxygenase, dissolved proteins, ontogenesis.