

УДК 577.152.087:581.2

ЛІПОКСИГЕНАЗНА АКТИВНІСТЬ В ОНТОГЕНЕЗІ *EQUISETUM ARVENSE* L.

Л.М. БАБЕНКО¹, Л.В. ВОЙТЕНКО¹, Т.Д. СКАТЕРНА², Л.І. МУСАТЕНКО¹

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: lilia.babenko@gmail.com

²Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії Національної академії наук України
02660 Київ, вул. Мурманська, 1

Досліджували ліпоксигеназну активність (13-ЛОГ, 9-ЛОГ) у генеративних і вегетативних пагонах *Equisetum arvense* L. 13-ЛОГ-активність у генеративних пагонах виявлено в надземних органах рослини (стробіли, міжвузля, листки) і кореневищі, 9-ЛОГ — у кореневищі та стробілах. У вегетативних пагонах 13-ЛОГ-активність виявлено тільки в надземній частині рослини, 9-ЛОГ — лише у підземній (кореневищі). Подібний тип розподілу ЛОГ-активності характерний для вищих рослин.

Ключові слова: *Equisetum arvense* L., ліпоксигеназа, жасмонова кислота.

Ліпоксигенази (лінолеат : кисень : оксидоредуктази, КФ 1.13.11.12, ЛОГ) — це клас негемових залізовмісних діоксигеназ, які каталізують окиснення поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), до складу яких входить 1,4-*цис-цис*-пентадієнова система, з утворенням *транс-цис*-кон'югованих гідропероксидів [12]. Ця реакція є ключовою у ліпоксигеназному каскаді [3]. Подальші перетворення за участю ферментів ліпоксигеназної системи призводять до утворення окиснених похідних ПНЖК, у тому числі фізіологічно активних сполук — оксиліпінів, які забезпечують відповідь організму на дію абіотичних та біотичних стресових чинників, участь у процесах росту, розвитку, старіння клітин, апоптозі, захисті при патогенному ураженні [5, 21].

ЛОГ-активність виявлено у широкому спектрі організмів, включаючи тварин, вищі рослини, папоротеподібні, прокаріотичні й еукаріотичні водорості, пекарські дріжджі та інші гриби, ціанобактерії [9, 16, 24, 25, 31].

Більшість ліпоксигеназ є розчинними цитоплазматичними ензимами. Крім того, вони виявлені у хлоропластах, мітохондріях, вакуолях. Високий вміст і відносна стабільність дали змогу виділити деякі ЛОГ вищих рослин, очистити їх до гомогенного стану, а також детально схарактеризувати структуру і властивості цих речовин [23, 26, 33]. На жаль, чітка картина поширення ЛОГ у нижчих рослин відсутня.

Метою роботи було дослідження ліпоксигеназної активності в органах спороносних, асиміляційних пагонів і кореневищі хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) на різних стадіях його розвитку.

Методика

В експерименті використано пагони *Equisetum arvense* L., що росте в природних умовах Північного Лісостепу України на науково-виробничій базі «Феофанія» Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Зразки відбирали в березні—липні 2009—2013 рр. Досліджували свіжозібрані спороносні та вегетативні пагони хвоща польового на різних стадіях їх розвитку. Пагони розділяли на органи: стробіли (закриті, відкриті), міжвузля і кільця листків (нижні та верхні яруси), кільця гілок першого порядку, довжина яких залежала від стадії розвитку вегетативних пагонів рослин, і кореневища. Нумерували органи в обох типах пагонів, починаючи від кореневища.

Проби ґрунту відбирали з місць зростання *Equisetum arvense* L. для характеристики його кислотного-лужного стану. Досліджували рН водної та сольової витяжок ґрунту. Ступінь кислотності ґрунту визначали за таблицею кислотності [2].

Для отримання ензимного екстракту наважки тканин гомогенізували в охолоджену до 4 °С 0,1 М фосфатному буфері (рН 6,3) з додаванням 2 мМ фенілметилсульфонілфториду (ФМСФ). Після екстракції упродовж 30 хв при перемішуванні гомогенат центрифугували (на центрифугі «WPW-310», Польща) за 10 000 об/хв протягом 20 хв. Отриману надосадову рідину використовували для встановлення ензиматичної активності. Вміст білка визначали за методом Бредфорда [11]. Кінетичні вимірювання проводили на спектрофотометрі СФ 46 (Росія). Для побудови рН-залежностей стаціонарних швидкостей реакції ліпоксигеназного окиснення лінолевої кислоти застосовували такі буферні розчини: рН 4,0—5,5 — 0,1 М натрійацетатний, рН 6—8 — 0,1 М натрійфосфатний; рН 8,0—9,5 — 0,1 М натрійборатний. Реакційна суміш для визначення активності 9-ЛОГ загальним об'ємом 2,5 мл містила 0,1 М натрійацетатний буферний розчин (рН 4,2), 100 мкМ лінолеву кислоту, 0,02 % луброл РХ; для визначення активності 13-ЛОГ — 0,1 М натрійфосфатний буферний розчин (рН 7,2), 100 мкМ лінолеву кислоту [1]. Реакцію ініціювали додаванням 20—30 мкл розчину ферменту (концентрація білка 1,0—1,4 мг/мл) і проводили її за сталої температури 25±0,1 °С. Спостерігали за перебігом реакцій, врахувавши зростання оптичної густини реакційної суміші при $\lambda = 235$ нм, що відповідає максимальному поглинанню спряженого дієнового хромофору в молекулі гідропероксиду лінолевої кислоти, молярний коефіцієнт поглинання якої становить 23 000 М⁻¹ · см⁻¹ [14]. Досліди проводили в трьох біологічних і трьох аналітичних повторностях. При побудові кінетичних залежностей використовували середні значення стаціонарної швидкості (V_{st}) ліпоксигеназного окиснення лінолевої кислоти, які визначали у трьох вимірюваннях (різниця між величинами не перевищувала 5 %). Результати оброблено статистично за допомогою критерію Стьюдента. Статистично вірогідною вважали різницю за $p \leq 0,05$.

Результати та обговорення

Хвощі представлені переважно викопними формами. Вони з'явилися у девоні й досягли свого розквіту в кам'яновугільному періоді, утворивши найрізноманітніші форми. Налічується близько 32 видів сучасних хвощів, які представлені дрібними формами, з них 9 — ростуть в Україні.

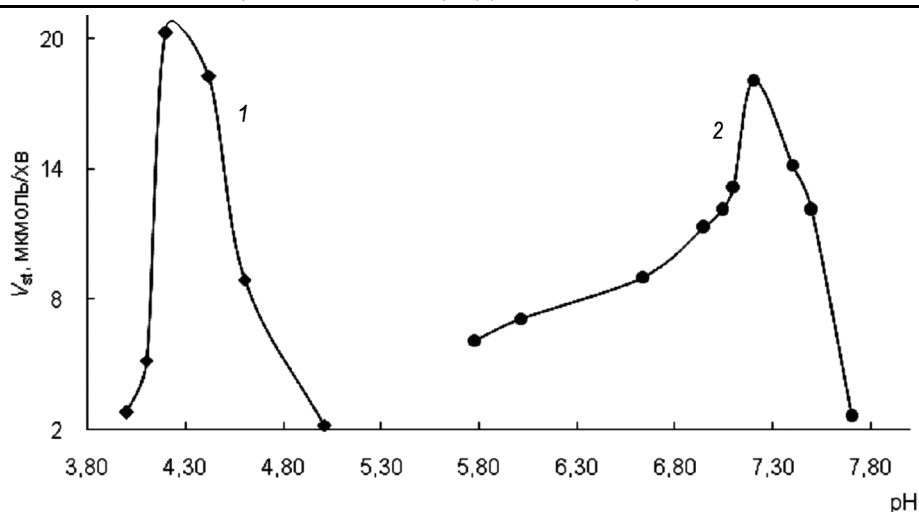
Найпоширенішим є хвощ польовий — багаторічна трав'яниста рослина, що має пагони двох типів: репродуктивні (спороносні) і вегетативні (асимілювальні). Спороносні пагони — рожево-бурі, нерозгалужені, членисто-кільчастої будови. Складаються із 6—7 міжвузлів і коротких вузлів, від яких відходять розміщені кільцями листки, зрослі між собою при основі, вони утворюють потовщені кільцеві піхвові прилистки з 8—10 чорно-бурими зубцями. Спороносні пагони з'являються навесні (березень—початок травня), на верхівках містять яйцеподібно-циліндричні стробіли зі спорангіями, в яких утворюються спори. Після дозрівання спор репродуктивні пагони відмирають, а замість них розвиваються вегетативні. Міжвузля вегетативних пагонів зелені, шорсткі, з борозенками. У вузлах кріпляться листки, зрослі при основі у циліндричні зелені піхви, що нещільно прилягають до міжвузлів і закінчуються опуклими, ланцетними, загостреними, чорно-бурими, вузько-біло-облямованими верхівками з більш-менш виразною кільцевою борозною, та кільця тричотиригранних, без серединної порожнини гілок. Листки іноді зростаються по два або по три.

Гілки, як і стебла, мають членисто-кільчасту будову. У вузлах гілок першого порядку, з нижнього ярусу, згодом починають формуватись гілки другого порядку і т.д. Пагони завдовжки 15—50 см. Гілки, як і стебла, зелені, вони беруть участь у процесі фотосинтезу.

Кореневище у хвоща польового двох типів: горизонтальне і вертикальне. Воно бурувато-чорне, без серединної порожнини, повзуче, членисте, сильно розгалужене, з довгими міжвузлями і короткими вузлами, що мають листові піхви. У другій половині липня на кореневищах формуються бульбочки, що є видозміненими, сильно потовщеними і вкороченими міжвузлями діаметром 2—5 мм. Вони слугують місцем накопичення запасних речовин, а також органами вегетативного розмноження [8].

Довжина спороносного пагона хвоща на досліджуваних стадіях розвитку становила $23,6 \pm 1,5$ см, діаметр — $0,2-0,4$ см, довжина листка (від основи вузла до зазубрини) — $1,2 \pm 0,02$ см, довжина міжвузля — $3,8 \pm 0,1$ см. Безпосередньо перед висипанням спор маса усередненого стробіла дорівнювала $560 \pm 8,6$ мг, після висипання — $542 \pm 6,4$ мг, його довжина — $4,2 \pm 0,3$ см. Вологість закритих стробілів у період дозрівання спор — близько 62 %, відкритих — 48 %, що свідчить про завершення спороношення, зневоднення і початок процесу відмирання генеративного пагона. У 15-сантиметрових вегетативних пагонів довжина усереднених гілок першого порядку становила $1,5 \pm 0,04$ см, у 25-сантиметрових — $4,0 \pm 0,1$ (на цій стадії розвитку у вузлах гілок першого порядку починають формуватись гілки другого порядку завдовжки $0,8 \pm 0,01$ см), у 30-сантиметрових — $6,5 \pm 0,3$ (гілки другого порядку — $1,5 \pm 0,03$), у 40-сантиметрових — $14,4 \pm 1,5$ см (гілки другого порядку — $2,2 \pm 0,1$ см). Варіабельність морфометричних показників рослин хвоща значною мірою залежала від умов навколишнього середовища, зокрема освітлення і вологості [8].

У результаті ЛОГ-активності в спороносних і вегетативних пагонах *Equisetum arvense* L. виявлено наявність 13 (цитозольної)- і 9 (мембранозв'язаної)-ЛОГ. Для встановлення оптимальних умов функціонування 9-ЛОГ і 13-ЛОГ було визначено залежність стаціонарної швидкості V_{st} ліпоксигеназного окиснення лінолевої кислоти від рН реакційної суміші. При знаходженні активності ЛОГ враховували фізико-хімічні



Залежність стаціонарної швидкості V_{st} реакції окиснення лінолевої кислоти 9-ЛОГ (1) та 13-ЛОГ (2) із пагонів *Equisetum arvense* L. від pH інкубаційного середовища

умови перебігу реакції окиснення лінолевої кислоти як практично водонерозчинної сполуки в нейтральному і кислому середовищах. Показано, що оптимальним для перебігу реакції 9-ЛОГ окиснення лінолевої кислоти є pH 4,2 за наявності детергенту луброл РХ (0,02 %) (рисунок). У літературі ми не знайшли даних стосовно ліпоксигеназ із таким кислим рН-оптимумом. Кислий рН-оптимум відомий для низки ЛОГ, зокрема рису (4,8), троянди (4,5–5,0), пшениці твердих сортів (4,8) [13, 19, 32]. Для перебігу реакції 13-ЛОГ окиснення лінолевої кислоти оптимальним є рН 7,2 (див. рисунок).

Можливо, наявність ліпоксигенази з таким рН-оптимумом (4,2) — один із механізмів адаптації *Equisetum arvense* L. до високої кислотності ґрунту (рН 4,8). Як відомо, хвощі є природними індикаторами кислотності ґрунту [8]. Визначено, що рН водної витяжки ґрунту, де зростає досліджуваний вид хвоща, становив 4,5, рН сольової витяжки — 4,8. Такі значення рН характерні для сильнокислих ґрунтів [2]. Ймовірно, хвощі не тільки є індикаторами ступеня кислотності ґрунту, а й самі сприяють його закисленню. Ми дослідили розподіл ЛОГ-активності (13-ЛОГ, 9-ЛОГ) в органах спороносного пагона хвоща польового, який, імовірно, пов'язаний з його адаптацією до умов навколишнього середовища. 13-ЛОГ-активність виявлено в надземній (стробіли, міжвузля, листки) і підземній (кореневище) частинах рослини, 9-ЛОГ — лише у стробілах й кореневищі (табл. 1). У результаті аналізу розподілу ЛОГ-активності в органах спороносного пагона *Equisetum arvense* L. встановлено певні закономірності: найвища 13-ЛОГ-активність характерна для стробілів, причому на стадії їх дозрівання вона була втричі вищою, ніж у період висипання спор (див. табл. 1). Відносно невелика 9-ЛОГ-активність спостерігалась у закритих і відкритих стробілах і майже втричі вища — в кореневищах як на стадії закритих, так і відкритих стробілів. Причому активність цієї ЛОГ значно зростала в кореневищі після висипання спор — на початку процесу відмирання генеративного пагона (див. табл. 1). Ймовірно, висока 13-ЛОГ-активність у закритих стробілах зумовлена перебігом активних метаболічних процесів, пов'язаних із дозріванням спор. Відомо, що 13-ЛОГ не характерна для кореневої системи вищих

ЛИПОКСИГЕНАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ В ОНТОГЕНЕЗЕ *EQUISETUM ARVENSE* L.

ТАБЛИЦЯ 1. Ліпоксигеназна активність у спороносних пагонах *Equisetum arvense* L. (мкмоль ГЛК/(хв · мкг білка))

Орган	13-ЛОГ	9-ЛОГ
Закритий стробіл		
Стробіл	16,9±1,2	7,3±0,7
4—6-те верхні міжвузля	11,0±0,7	0
4—6-те кільця верхніх листків	8,9±0,5	0
1—3-те нижні міжвузля	2,7±0,1	0
1—3-те кільця нижніх листків	1,5±0,1	0
Кореневище	9,1±0,4	23,3±1,49
Відкритий стробіл		
Стробіл	5,3±0,4	1,65±0,1
4—6-те верхні міжвузля	3,5±0,3	0
4—6-те кільця верхніх листків	1,9±0,05	0
1—3-те нижні міжвузля	0,8±0,001	0
1—3-те кільця нижніх листків	0,60±0,002	0
Кореневище	2,7±0,1	39,10±1,12

*Тут і в табл. 2: ГЛК — гідропероксид лінолевої кислоти.

рослин, бо є хлоропластасоціюваною [26]. Можливо, цим і пояснюють-ся відносно низькі кількості згаданого ензиму в кореневищах спороносного пагона хвоща.

При дослідженні вегетативного пагона 13-ЛОГ-активність ідентифікована в надземній частині рослини (міжвузля, гілки), а 9-ЛОГ — тільки у кореневищі (табл. 2). Подібний тип розподілу ЛОГ-активності характерний для вищих рослин, зокрема для картоплі, в якій 13-ЛОГ міститься тільки у листках і стеблах, а 9-ЛОГ — у бульбах [18].

Дослідженням ліпоксигеназної активності в органах вегетативного пагона виявлено найвищу активність 13-ЛОГ у міжвузлях і гілках нижньої частини пагона (див. табл. 2). При цьому простежується тенденція до зростання ЛОГ-активності в гілках у процесі послідовного проходження рослиною стадій свого розвитку (довжина пагонів від 15 до 40 см). Так, у 1—5-му кільцях нижніх гілок 40-сантиметрових вегетативних пагонів ЛОГ-активність була вдвічі вищою, ніж в аналогічних 15-сантиметрових. Ферментативна активність у міжвузлях на різних стадіях розвитку рослин змінювалась менш виражено і досягала свого максимуму на стадії 40-сантиметрового пагона (див. табл. 2). 9-ЛОГ-активність у кореневищах вегетуючих рослин майже не змінювалась протягом росту й розвитку *Equisetum arvense* L. у першій половині літа (див. табл. 2). Ймовірно, це є свідченням гальмування метаболічних процесів у кореневищі на початку літа та підвищенням їх активності у вегетуючих органах.

Як відомо, основними продуктами ліпоксигеназних реакцій є моногідроперокси, які виконують різні фізіологічні функції, при цьому 9-ЛОГ каталізує реакцію утворення 9-гідропероксидів, 13-ЛОГ — 13-гідропероксидів ПНЖК [3, 12]. 13-Гідроперокси є попередниками біологічно активних речовин, таких як травматин, жасмонова кислота (ЖК) та її похідні (метилжасмонат, 7-ізожасмонат, жасмоїлглюкозиди, аміно-

ТАБЛИЦЯ 2. Ліпоксигеназна активність у вегетативних пагонах *Equisetum arvense* L. (мкмоль ГЛК/(хв · мкг білка))

Стадія розвитку вегетативного пагона (його довжина, см)	13-ЛОГ				9-ЛОГ
	10—14-те верхні міжвузля	1—5-те нижні міжвузля	10—14-те кільця верхніх гілок	1—5-те кільця нижніх гілок	Кореневище
15	48,0±1,7	52,5±2,8	80,4±3,3	110,3±3,8	28,2±1,3
25	49,6±1,6	50,8±2,6	78,3±3,1	104,6±3,2	25,4±1,1
30	49,4±1,6	59,6±3,2	156,7±4,1	170,4±4,1	28,5±1,8
40	54,9±2,6	65,4±3,4	196,4±4,9	221,8±5,3	26,8±1,3

кислотні кон'югати ЖК). Першим етапом біосинтезу ЖК є окиснення ліноленової кислоти до 13-гідропероксиду ліноленової кислоти. Процес синтезу розпочинається у хлоропластах і закінчується в пероксисомах, а фермент локалізується у цитозолі хлоропластів.

ЖК та її похідні ідентифіковані більш як у 200 видах рослин, що належать до 150 родин, у тому числі водоростях, мохах, хвощах, папороте-подібних, голонасінних, грибах [27, 31]. Досі залишається відкритим питання: жасмонати є гормонами чи факторами стресу при старінні органів? На користь гормональної природи жасмонатів свідчать їхнє поширення, специфіка реакцій рослин на екзогенну обробку, взаємодія з іншими фітогормонами, подібність дії жасмонової й абсцизової кислот [27]. Жасмонати чинять стимулювальну та інгібувальну дію. Так, за концентрації 10^{-3} М вони пригнічують ріст пагонів і коренів, проростання пилку, ріст калюсу. Водночас жасмонати стимулюють синтез алкалоїдів, утворення коренів із меристем бульб картоплі [27]. Встановлено, що вміст жасмонатів в окремих органах рослин різний. Так, у надземних органах *Vicia faba* L. — квітках, молодих листках, плодах — вміст жасмонатів великий (10—30 мкг/г сирової речовини), тоді як у коренях, зрілих і старих листках — слідові кількості [7, 30].

ЖК та її похідні здатні впливати на активність певних ферментів як безпосередньо, так і опосередковано, що реалізується в індукції експресії генів і наступному синтезі жасмонат-індукованих білків. Серед них є інгібітори протеїнази і трипсину, напін, круциферин, вегетативні запасні білки, фенілаланінамонійліаза, халконсинтетаза, десатурази ω -3 жирних кислот, ЛОГ1, ЛОГ2, а також аленоксидсинтаза [4, 10, 20, 22, 28]. Жасмонати беруть участь у трансдукції сигналу у віддалені від місця дії стресу тканини та формуванні системної відповіді [3, 7]. Все це дає підставу вважати, що жасмоновий сигнальний шлях залучений у передачу інформації на відстань [30]. Встановлено, що метилжасмонат стимулює процес фотофосфорилування білків сильніше, ніж цАМФ [4, 29].

9-Гідроперокси ПНЖК є попередниками сполук, що стимулюють синтез кетолів, які індукують цвітіння, визначають забарвлення квітів *Tulipa gesneriana* L., забезпечують захист та апоптоз за мікробіологічного ураження патогенами листків *Capsicum annuum* L., регулюють бульбоутворення *Solanum tuberosum* L. [6, 15, 17]. В умовах *in vivo* ці продукти ліпоксигеназної реакції індукували бульбоутворення, зумовлювали переорієнтацію мікротрубочок, що приводило до збільшення радіального розтягування клітин і сприяло розвитку бульби [6, 18]. Ймовірно, високий вміст 9-ЛОГ у кореневищах хвоща, як і в коренях вищих рослин

(картопля), відіграє ключову роль в утворенні крохмаловмісних бульбочок, що формуються у вузлах кореневища наприкінці періоду вегетації пагона.

Отже, у *Equisetum arvense* L. вперше ідентифіковано дві форми ліпоксигенази: 13-ЛОГ і 9-ЛОГ. Встановлено залежність їх розподілу в різних органах надземної й підземної частин репродуктивного і вегетативного пагонів хвоща на різних стадіях його розвитку.

1. Бабенко Л.М., Войтенко Л.В., Скатерна Т.Д., Мусатенко Л.І. Ідентифікація ліпоксигеназної активності в спороносних пагонах *Equisetum arvense* L. // Доп. НАН України. — 2012. — № 12. — С. 163–167.
2. Гордій М.М., Лісовел А.П., Бикін А.В. Агрохімічний аналіз. — К.: Арістей, 2005. — 467 с.
3. Гречкін А.Н., Тарчевський І.А. Ліпоксигеназна сигнальна система // Физиология растений. — 1999. — 46, № 1. — С. 132–142.
4. Каримова Ф.Г., Тарчевський І.А., Мурсалімова Н.У. Влияние продукта липоксигеназного метаболизма — 12-гидроксидедееновой кислоты на фосфорилирование белков растений // Там же. — С. 148–152.
5. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. — Киев: Основа, 2010. — 350 с.
6. Лемеза О., Зубо Я., Кузнецов В. Регуляция экспрессии генов липоксигеназы в мини-клубнях картофеля под действием фитогормонов // Физиология растений. — 2010. — 57, № 5. — С. 765–770.
7. Панюта О.О., Шаблій В.А., Белова В.Н. Жасмонова кислота та її участь у захисних реакціях рослинного організму // Укр. біохім. журн. — 2009. — 81, № 2. — С. 14–26.
8. Флора Беларуси. Сосудистые растения / Под ред. В. Парфенова. — Минск: Беларуская навука, 2009. — Т. 1. — 197 с.
9. Beneytout J., Andrianarison R., Tixiu I. Properties of a lipoxygenase in green algae (*Oscillatoria* sp.) // Plant Physiol. — 1989. — 9, N 1. — P. 367–372.
10. Ben-Hayyim G., Gueta-Dahan Y., Avsian-Kretchmer O. Preferential induction of a 9-lipoxygenase by salt in salt-tolerant cells of *Citrus sinensis* L. Osbeck // Planta. — 2001. — 212. — N 3. — P. 367–375.
11. 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. — P. 248–254.
12. Feussner I., Wasternack C. The lipoxygenase pathway // Annu. Rev. Plant Biol. — 2002. — 53. — P. 275–297.
13. Fukuchi-Mizutani M., Ishiguro K., Nakayama T., Utsunomiya Y. Molecular and functional characterization of a rose lipoxygenase cDNA related to flower senescence // Plant Sci. — 2000. — 160, N 1. — P. 129–137.
14. Gibian M., 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, N 2. — P. 343–349.
15. Grechkin A., Mukhtarova L., Hamberg M. The lipoxygenase pathway in tulip (*Tulipa gesneriana*): detection of the ketol route // Biochem. J. — 2000. — 352. — P. 501–509.
16. Hamberg M. Isolation and structure of lipoxygenase from *Saprolegnia parasitica* / Biochem. biophys. acta. — 1986. — 34. — P. 688–692.
17. Hwang I.S., Hwang B.K. The pepper 9-lipoxygenase gene *CaLOX1* functions in defense and cell death responses to microbial pathogens // Plant Physiol. — 2010. — 152, N 2. — P. 948–967.
18. Kolomiets M., Hannapel D., Chen H. et al. Lipoxygenase is involved in the control of potato tuber development // Plant Cell. — 2001. — 13. — P. 613–626.
19. McDonald C. Lipoxygenase and lutein bleaching activity of durum wheat semolina // Chemistry. — 1979. — 56, N 2. — P. 84–89.
20. Melan M., Dong X., Endara M. An *Arabidopsis thaliana* lipoxygenase gene can be induced by pathogens, abscisic acid, and methyl jasmonate // Plant Physiol. — 1993. — 101, N 2. — P. 441–450.
21. Nemchenko A., Kunze S., Feussner I., Kolomiets M. Duplicate maize C-lipoxygenase genes are differentially regulated by circadian rhythm, cold stress, wounding, pathogen infection, and hormonal treatments // J. Exp. Bot. — 2006. — 57, N 14. — P. 767–779.
22. Nishichi T., Hamada T., Kodama H. Wounding changes the spatial expression pattern of the *Arabidopsis* plastid ω -3 fatty acid desaturase gene (FAD7) through different signal transduction pathways // Plant Cell. — 1997. — 9, N 10. — P. 1701–1712.
23. Poca E., Rabinovich-Chable H., Cook-Moreau J. et al. Lipoxygenases from *Zea mays* L. Purification and physicochemical characteristics // Biochem. Biophys. Acta. — 1990. — 1045, N 2. — P. 107–114.

24. Prado C., Rosa M., Pagano E. et al. Seasonal variability of physiological and biochemical aspects of chromium accumulation in outdoorgrown *Salvinia minima* // Chemosphere. — 2010. — **81**, N 5. — P. 584–593.
25. Radmark O., Samueleson B. 5-lipoxygenase: mechanism of regulation // J. Lipid Res. — 2009. — Supl. — P. 40–45.
26. Schechter G., Grossman S. Lipoxygenase baker's yeast: purification and properties // Int. J. Biochem. — 1983. — **15**. — P. 1295–1304.
27. Sembdner G., Parthier B. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates // Annu. Rev. Plant Physiol. — 1993. — **44**. — P. 569–589.
28. Sofo A., Dichio B., Xiloyannis C. Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress // Physiol. Plant. — 2004. — **121**, N 1. — P. 58–65.
29. Tarchevsky I.A., Karimova F.G., Grechkin A.N. Influence of (9Z)-12-hydroxy-9-dodecenoic acid and methyl jasmonate on plant protein phosphorylation // Biochem. Soc. Transact. — 2000. — **28**, N 6. — P. 870–871.
30. Tuteja N., Sopory S. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants // Plant Signal. Behav. — 2008. — **3**, N 8. — P. 525–536.
31. Vick B., Zimmerman D. The biosynthesis of jasmonic acid: a physiological role for plant lipoxygenase // Biochem. Biophys. Res. Comm. — 1983. — **1**. — P. 470–477.
32. Wang Ren, Wen-biao Shen, Ling-long Liu et al. Prokaryotic expression, purification and characterization of a novel rice seed lipoxygenase gene *OsLO* // Rice Sci. — 2008. — **15**, N 2. — P. 88–94.
33. Zimmerman D., Vick B. Lipoxygenase in *Chlorella pyrenoidosa* // Lipids. — 1973. — **8**, N 5. — P. 264–266.

Отримано 27.08.2013

ЛИПОКСИГЕНАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ В ОНТОГЕНЕЗЕ *EQUISETUM ARVENSE* L.

Л.М. Бабенко¹, Л.В. Войтенко¹, Т.Д. Скатерна², Л.И. Мусатенко¹

¹Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев

²Институт биоорганической химии и нефтехимии Национальной академии наук Украины, Киев

Исследовали липоксигеназную активность (13-ЛОГ, 9-ЛОГ) в генеративных и вегетативных побегах *Equisetum arvense* L. 13-ЛОГ-активность в генеративных побегах обнаружена в надземных органах растения (стробилы, междоузлия, листья) и корневище, 9-ЛОГ — в корневище и стробилах. В вегетативных побегах 13-ЛОГ-активность обнаружена только в надземной части растения, 9-ЛОГ — лишь в подземной (корневище). Подобный тип распределения ЛОГ-активности характерен для высших растений.

LIPOXYGENASE ACTIVITY IN *EQUISETUM ARVENSE* L. ONTOGENESIS

L.M. Babenko¹, L.V. Voytenko¹, T.D. Skaterna², L.I. Musatenko¹

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01661, Ukraine

²Institute of Bioorganic Chemistry and Oil Chemistry, National Academy of Sciences of Ukraine

1 Murmanska St., Kyiv, 02660, Ukraine

The 13LO activity was found in the above-ground generative shoot organs (strobilus, interstice, leaves) and in rhizome, 9LO — in rhizome and strobilus. On the contrary, in vegetative shoots 13LO was found in the above-ground parts of plant and 9LO in the underground part rhizome only. This difference is typical for embryophyt plants.

Key words: *Equisetum arvense* L., lipoxygenase, jasmonic acid.