

**ВЛИЯНИЕ КСЕНОБИОТИКОВ
НА ФЕРМЕНТАТИВНУЮ АКТИВНОСТЬ В ТКАНЯХ
ВОДНОГО ПОГРУЖЕННОГО РАСТЕНИЯ
*CERATOPHYLLUM DEMERSUM***

© 2012 О.Н. Макурина, С.А. Розина¹

В статье рассматривается влияние стрессовых концентраций ионов свинца (100 мкМ/л), катионных синтетических поверхностно-активных веществ (СПАВ) (1 %) и их сочетания на ферментативную активность в тканях водного погруженного растения *Ceratophyllum demersum*.

Ключевые слова: *Ceratophyllum demersum*, водные растения, тяжелые металлы, поверхностно-активные вещества, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, аскорбинатоксидаза, фенольные соединения, окислительный стресс.

В связи с увеличивающимся антропогенным воздействием загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ), в число которых входят ртуть, свинец, кадмий, медь, цинк и некоторые другие, становится одной из острых экологических проблем современности. Попадая различными путями в окружающую среду, ТМ поступают сначала в растения, а затем — в организмы животных и человека. Среди неорганических загрязнителей ТМ являются наиболее токсичными и представляют серьезную угрозу для многих форм жизни [1].

В последние два десятилетия значительно возрос интерес к экологическим аспектам загрязнения водных объектов синтетическими поверхностно-активными веществами (СПАВ), получаемыми из углеводородов нефти. Это обусловлено, с одной стороны, возрастающими масштабами производства и объемами использования этих соединений в различных отраслях промышленности и сельского хозяйства, в том числе в производстве синтетических моющих средств (СМС), а с другой — чрезвычайно широким диапазоном отрицательного влияния СПАВ как на водные экосистемы, так и на организм человека, а также их устойчивостью к биodeградации [2; 3]. При этом наиболее опасными для живых организмов являются катионные СПАВ [4–6].

Активные формы кислорода (АФК), образующиеся при поступлении поллютантов в организм, способны повреждать нативную структуру клеточных мембран и инициировать процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ), что может привести к развитию окислительного стресса. Вместе с тем в клетках существуют антиоксидантные системы, включающие ферменты (каталазу, пероксидазу (ПО), супероксиддисмутазу и др.) и низкомолекулярные соединения, которые обеспечивают защиту живых организмов от АФК [7–10].

¹Макурина Ольга Николаевна (makurina.on@mail.ru), Розина Светлана Алексеевна (gabrielfore@inbox.ru), кафедра биохимии Самарского государственного университета, 443011, Российская Федерация, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

К настоящему времени ответные реакции высших водных растений, являющихся важным объектом биотестирования и биоиндикации природных вод, на воздействие ксенобиотиков остаются малоизученными. Кроме того, практически отсутствуют сведения о возможности выведения поллютантов из организмов высших водных растений.

Целью нашей работы явилось исследование динамики каталазной, ПО, полифенолоксидазной (ПФО), аскорбинатоксидазной (АО) активности, содержания малонового диальдегида (МДА) и фенольных соединений в тканях водного погруженного растения *Ceratophyllum demersum* L. при воздействии ионов ТМ (на примере свинца), катионных СПАВ (на примере ополаскивателя для белья "Dosia") и их сочетания, а также в период реабилитации, после удаления поллютантов из воды.

Объект и методы исследования

Объектом исследования был выбран пресноводный макрофит роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.) [11]. Роголистник часто используется в опытах из-за высоких показателей роста и хорошей приспособленности к искусственным условиям выращивания.

Эксперимент проводился в лабораторных условиях при одинаковой интенсивности и регулярности светового потока, а также при постоянной температуре (20 °С). Для этого в опыте была использована комбинация люминесцентных ламп и установлен постоянный период освещения, равный 18 ч.

В ходе эксперимента растения были разделены на 4 группы, различающиеся средой выращивания. Контрольная группа растений находилась в среде отфильтрованной водопроводной воды, одна опытная инкубировалась в присутствии сочетания $Pb(CH_3COO)_2$ и катионных СПАВ в концентрациях 100 мкМ/л и 1 % соответственно, другие две — в присутствии взятых по отдельности ксенобиотиков в указанных концентрациях. Непосредственно перед началом исследований фрагменты растений длиной до 50 мм, считая от точки роста, помещали в стеклянные емкости объемом 1 дм³.

Продолжительность воздействия выбранных нами поллютантов составила 3 суток. По истечении указанного периода экспозиции часть растений из каждой группы отбирали на исследования, а часть переносили в чистую отфильтрованную воду для реабилитации (длительностью 5 суток). После реабилитации также проводили измерения биохимических показателей.

Методы исследования. В тканях исследованных растений определяли каталазную активность по М.А. Королюк и Л.И. Ивановой [12]. Определение пероксидазной активности осуществляли по А.М. Бояркину (метод основан на определении скорости реакции окисления бензидина до образования синего продукта окисления определенной концентрации) [13]. Активность аскорбатоксидазы определяли по методу, предложенному Д.К. Асамовым, С.Т. Рахимовой, основанному на свойстве аскорбиновой кислоты поглощать свет с максимумом при длине волны 265 нм. Об активности фермента судили по уменьшению величины оптической плотности, учитывая, что степень окисления аскорбиновой кислоты пропорциональна количеству фермента [14]. Активность полифенолоксидазы определяли спектрофотометрическим методом, который основан на измерении оптической плотности продуктов реакции, образовавшихся при окислении пирокатехина за определенный промежуток времени [15]. Проводили исследование содержания водорастворимых белков по методу М. Брэдфорд [16] и выражали ферментативную активность в

удельных единицах на 1 г белка. Содержание растворимых фенольных соединений определяли по методу Т. Свейна и У. Хиллиса [17]. Определение содержания малонового диальдегида проводили по А.С. Лукаткину и В.С. Головановой [18]. Полученные экспериментальные данные обрабатывали с использованием стандартных статистических методов. Достоверность различий измеряемых величин между контрольными и опытными вариантами устанавливали на основании t-критерия Стьюдента при доверительном интервале $P \leq 0,05$.

Результаты исследований и их обсуждение

Исследования показали, что для пресноводного макрофита *C. demersum* катионные СПАВ являются более агрессивным поллютантом, чем ионы свинца. После 3-суточной инкубации в среде 100 мкМ/л ионов свинца у растений опытной группы наблюдались признаки хлороза, проходящие после периода реабилитации. Воздействие 1 % катионных СПАВ приводило к фрагментации растения вплоть до отдельных листьев, окруженных осадком хлопьев поллютанта, реабилитация не прошла. Сочетанное действие ксенобиотиков вызвало хлороз и фрагментацию растений на отдельные мутовки, способные к дальнейшему вегетативному размножению, осадка катионных СПАВ не наблюдалось. Динамика ферментативной активности, содержания МДА и фенольных соединений свидетельствует о разнонаправленном характере действия ионов свинца и катионных СПАВ; в сочетанном действии преобладают эффекты катионных СПАВ.

Динамика каталазной активности представлена на рис. 1.

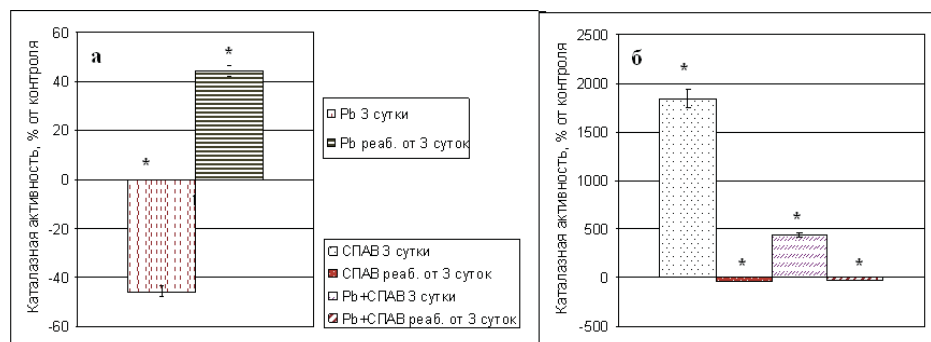


Рис. 1. Динамика каталазной активности в тканях *C. demersum* в период инкубации с добавлением ионов свинца (а), катионных СПАВ и их сочетания (б), а также во время реабилитации, контроль принят за нулевой уровень; * — степень достоверности $p < 0,001$

Каталазная активность растений опытной группы после воздействия ионов свинца снизилась в 1,8 раза, после реабилитации уровень ферментативной активности превысил контрольные значения в 1,4 раза. Из данных, приведенных на рис. 1 б, видно, что к концу 3 суток инкубации растений в среде катионных СПАВ каталазная активность в опытной группе превысила контрольные значения в 19 раз. Однако на пятые сутки реабилитации ферментативная активность снизилась и составила всего 72 % от контрольных значений. Очевиден разнонаправленный характер действия ксенобиотиков. Вероятно, в период инкубации каталазная активность ингибировалась вследствие поступления ионов свинца внутрь

пероксисом, где сосредоточен большой пул фермента каталазы. В период реабилитации, по-видимому, происходило удаление ионов свинца из этих органелл, что приводило к восстановлению уровня каталазной активности до нормальных физиологических значений.

Интересно отметить многократное повышение каталазной активности в период инкубации растений в среде 1 % катионных СПАВ. ПАВ имеют свойство образовывать пленки на границе раздела фаз. Вероятно, в условиях данного эксперимента пленки катионных СПАВ на поверхности воды и клетки препятствовали нормальному дыханию растительного организма, поэтому многократное повышение каталазной активности следует рассматривать как компенсаторный механизм. Снижение ферментативной активности на пятые сутки реабилитации на 28 % от контрольных значений могло быть обусловлено истощением пула каталазы.

Динамика каталазной активности в опыте с сочетанным действием ксенобиотиков была сходна с таковой при воздействии только 1 % катионных СПАВ, что позволяет выделить последние как более мощного токсиканта. После трех суток инкубации ферментативная активность возросла в 5,4 раза по сравнению с контролем, а на пятые сутки реабилитации каталазная активность составила 78 % от контрольных значений. Таким образом, ионы свинца, вероятно, смягчают действие катионных СПАВ.

На рис. 2 представлена динамика ПО активности в тканях *C. demersum* после воздействия поллютантов. Действие ионов свинца в концентрации 100 мкМ/л приводило к значительному снижению ПО активности в опытной группе относительно контроля — на 69,6 %. В период реабилитации наблюдалось дальнейшее снижение уровня ПО активности опытной группы по сравнению с контрольными значениями — на величину 84,7 %. После 3-суточной инкубации растений в среде катионных СПАВ ПО активность опытной группы возросла в 2,2 раза относительно контроля, а в постстрессовый период, напротив, происходило снижение величины данного показателя на 60,2 % по сравнению с контрольными значениями. Сочетанное действие ксенобиотиков приводило к многократному повышению уровня ПО активности в опытной группе растений. Так, в период инкубации растений в среде поллютантов ПО активность превышала контрольные значения в 2,2 раза, а во время реабилитации — в 18,3 раза.

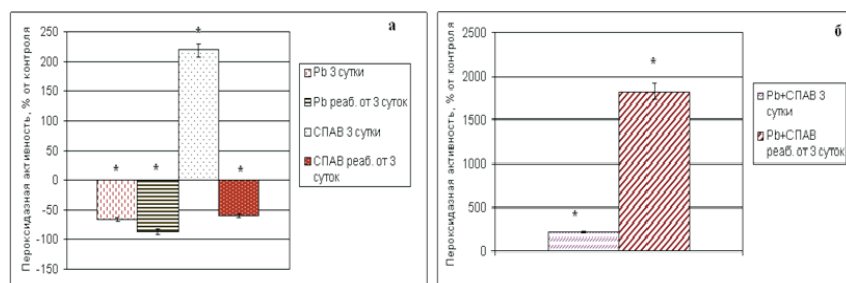


Рис. 2. Динамика ПО активности в тканях *C. demersum* после воздействия 100 мкМ/л ионов свинца, 1 % катионных СПАВ (а) и их сочетания (б), контроль принят за нулевой уровень; * — степень достоверности $p < 0,001$

Похожий эффект воздействия ТМ на ПО активность был отмечен в обзоре [19]. Из литературных данных известно, что двухвалентные ионы ТМ в высоких концентрациях способны частично или полностью вытеснить металлы из

активного центра ферментов, в результате чего теряется их активность [20; 21]. На наш взгляд, в случае ПО, по-видимому, происходило вытеснение кальция из молекул фермента ионами свинца, что и приводило к значительному ингибированию ПО активности в тканях *C. demersum* в нашем эксперименте (таким образом, проявлялось прямое воздействие поллютанта на молекулы фермента). После реабилитации растений роголистника в чистой воде ПО активность в опытной группе еще более снизилась относительно контроля, а также по сравнению с пробами, исследованными на 3 сутки эксперимента, — в 3,9 и 1,5 раза соответственно. Мы предположительно связываем такой эффект с накоплением ионов свинца в митохондриях и пластидах, где, согласно литературным данным [22; 23], сконцентрирован большой пул фермента ПО. Поскольку выведение металла из органелл, окруженных двумя мембранами, было затруднено, то высокие концентрации свинца (100 мкМ/л), находящиеся внутри данных органелл, по-видимому, не позволяли растению восстанавливать ПО активность через 5 суток после перенесения в чистую воду. Дальнейшее снижение уровня ПО активности в опытной группе растений, наблюдаемое в период реабилитации, как мы предполагаем, могло быть вызвано продолжающимся ингибированием фермента ПО либо ионами свинца непосредственно, либо высокими концентрациями АФК.

Токсический эффект СПАВ на ПО активность может проявляться по-разному. В исследованиях [24; 25] показано, что СПАВ способны не только вызывать активацию фермента ПО, но и приводить к ингибированию его активности, воздействуя как на молекулы фермента непосредственно, так и на его мембранное окружение, либо на состояние субстрата. После удаления катионных СПАВ из воды (период реабилитации) ПО активность не восстанавливалась до нормального физиологического уровня, поэтому мы предполагаем, и такой эффект также известен из литературы [24], что в проведенных нами экспериментах происходила необратимая денатурация данного фермента под воздействием катионных СПАВ. Кроме того, возможно, имело место косвенное воздействие катионных СПАВ на фермент ПО: индуцирование в растениях окислительного стресса, вызванного солюбилизацией катионными СПАВ белков и липидов клеточных мембран и развитием процессов ПОЛ [18; 26–28], сопровождалось образованием большого количества АФК, которые и повреждали молекулы фермента.

Дальнейшее понижение уровня ПО активности в период реабилитации по сравнению с 3 сутками эксперимента, по-видимому, было обусловлено солюбилизацией катионными СПАВ мембран митохондрий и пластид [29], где сосредоточен большой пул фермента ПО, с последующим проникновением ксенобиотика внутрь этих органелл и повреждением им содержащихся здесь молекул фермента. В результате фермент терял свои нативные свойства, что и приводило к ингибированию его активности.

Сочетанное действие ксенобиотиков приводило к многократному повышению уровня ПО активности в опытной группе растений. Динамика изменения концентрации фермента в период инкубации была сходна с таковой при воздействии только катионных СПАВ, а следовательно, механизм действия поллютантов в обоих случаях, по-видимому, был во многом схож. После 5-суточной реабилитации растений в чистой воде ПО активность возросла в 18,3 раза по сравнению с соответствующими показателями контрольной группы. Мы предположительно связываем такой эффект с солюбилизацией катионными СПАВ мембран митохондрий и пластид, в результате чего, по-видимому, усиливалось проникновение ионов свинца внутрь этих органелл и развивался окислительный стресс.

Исследования показали, что ПФО активность снизилась на третьи сутки инкубации в присутствии 100 мкМ/л ионов свинца на 89,1 % по сравнению с контролем, однако по истечении пяти суток реабилитации ферментативная активность достигала контрольных значений (рис. 3, а). Инкубация в течение трех суток в присутствии 1 % катионных СПАВ привела к значительному возрастанию ПФО активности (в 2,5 раза) и ее резкому снижению в реабилитационный период (на 52,2 % от контроля). Сочетанное действие ксенобиотиков привело к многократному возрастанию уровня ферментативной активности на третьи сутки инкубации и пятые сутки реабилитации — в 6,6 и 10,6 раз соответственно (рис. 3, б).

Динамика содержания фенольных соединений представлена на рис. 4. Концентрация фенольных соединений достоверно отличалась от контрольных значений только в эксперименте с катионными СПАВ и на этапе воздействия сочетания ксенобиотиков (на 15,1 %, 16,2 % и 11,8 % выше контрольных значений).

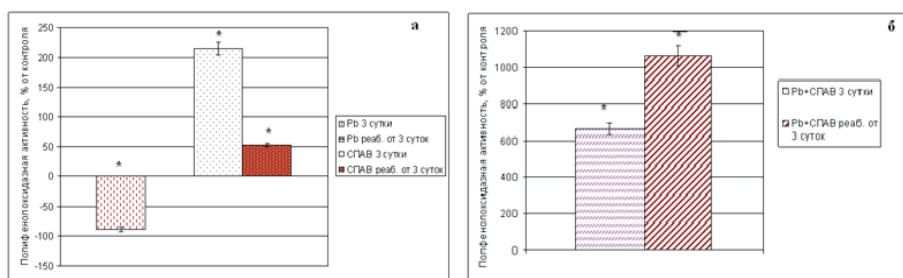


Рис. 3. Динамика ПФО активности в тканях *C. demersum* после воздействия 100 мкМ/л ионов свинца, 1 % катионных СПАВ (а) и их сочетания (б), контроль принят за нулевой уровень; * — степень достоверности $p < 0,001$

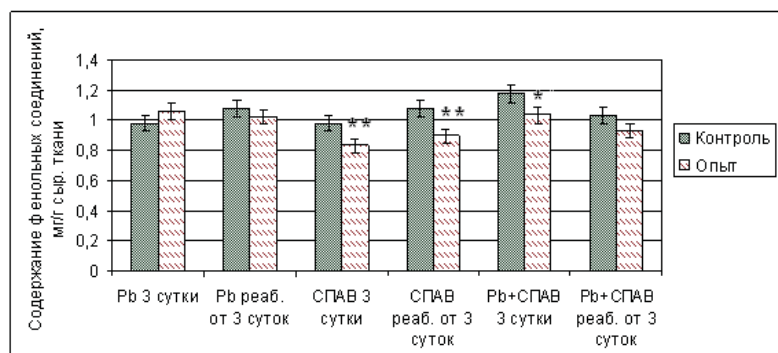


Рис. 4. Динамика содержания фенольных соединений в тканях *C. demersum* в период инкубации с добавлением ксенобиотиков и во время реабилитации; * — степень достоверности $p < 0,005$, ** — степень достоверности $p < 0,001$

Простые фенольные соединения могут участвовать в регуляции клеточного метаболизма и в биосинтетических процессах. Многие фенольные соединения в мономолекулярной форме выполняют функции дыхательных катализаторов и участвуют в окислительно-восстановительных процессах клеток, при этом функцию их

окисления выполняют полифенолазы и пероксидазы. При нарушении состояния редокс-равновесия клеток фенольные соединения преобразуются в дубильные вещества [30].

Из полученных данных видно, что действие ионов свинца отклоняло клеточное равновесие, но система восстанавливалась после удаления ксенобиотика. Катионные СПАВ и сочетание токсикантов нарушали равновесие клетки без дальнейшего восстановления метаболизма. Катионные СПАВ разрушали клеточные мембраны, приводя к дефрагментации растения, потому, возможно, повышалось содержание фенольных соединений для укрепления клеточной стенки. Возможно, многократное повышение активности ПФО служило ответом клетки на возросшие потребности в дыхании, так как катионные СПАВ образуют пленку на стеблях и листьях, препятствуя проникновению кислорода внутрь.

Динамика АО активности во всех трех опытных группах была сходна с такой ПФО активности (рис. 5).

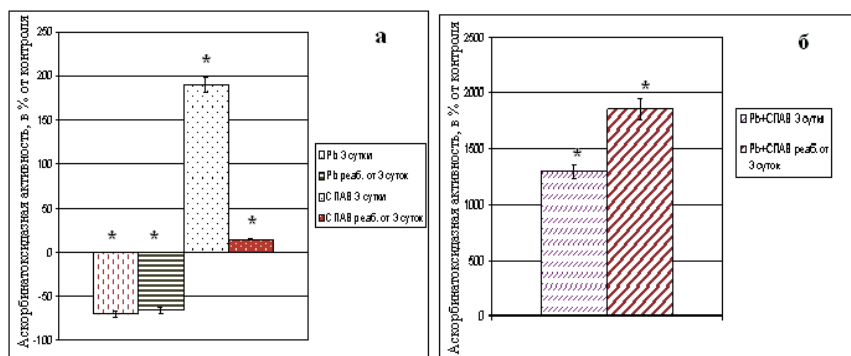


Рис. 5. Динамика АО активности в тканях *C. demersum* после воздействия 100 мкМ/л ионов свинца, 1 % катионных СПАВ (а) и их сочетания (б), контроль принят за нулевой уровень; * — степень достоверности $p < 0,001$

АО активность после трех суток инкубации растений в среде 100 мкМ/л ионов свинца и во время реабилитации снизилась на 70,6 % и на 66,1 % соответственно по сравнению с контролем (рис. 5, а). По-видимому, происходило вытеснение меди из молекул ПФО и АО [31], что приводило к значительному ингибированию их активности в тканях *C. demersum* в эксперименте. Таким образом, проявлялось прямое воздействие поллютанта на молекулы ферментов. С другой стороны, снижение АО и ПФО активности в опытной группе растений, выращенных в среде высоких концентраций ионов свинца (100 мкМ/л), могло быть обусловлено повреждением молекул ферментов высокими концентрациями активных форм кислорода (таким образом проявлялось косвенное воздействие ксенобиотика на фермент).

АО активность тканей *C. Demersum* по истечении трех суток инкубации превышала контрольные значения в 2,9 раза, а к концу пятых суток реабилитации снизилась и практически достигла уровня данного показателя в контрольной группе (рис. 5, а). Действие катионных СПАВ привело к разрушению мембран клеток и дезинтеграции растений. АО представляет собой мембранно-связанный белок, дезактивирующий свободные радикалы и особенно синглетный кислород, потому вероятной причиной повышения активности фермента были высвобождение его

из мембран после их разрушения и активная работа по устранению свободных радикалов.

Сочетанное действие ксенобиотиков вызвало повышение АО активности в 12,9 раз на третьей сутки инкубации и в 18,5 раз в постстрессовый период. Полученные данные по ПФО и АО активности позволяют сделать вывод о преобладающем эффекте катионных СПАВ при сочетании действия ксенобиотиков с главным эффектом — солиubilизацией мембран и выходом пула ферментов. Одновременно повышенные потребности клетки в дыхании и борьбе с АФК стимулировали повышение АО и ПФО активности.

Содержание МДА — конечного продукта ПОЛ — позволяет судить об уровне окислительного стресса. Динамика данного показателя представлена на рис. 6.

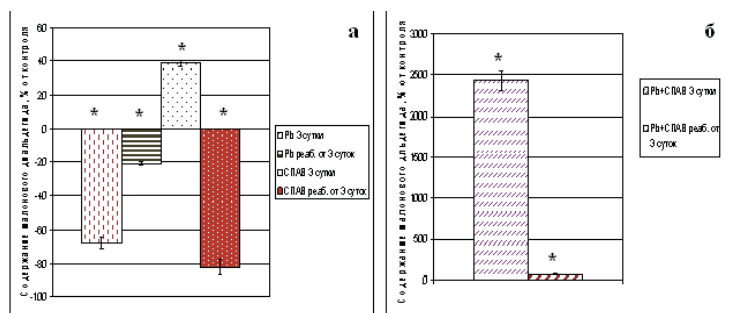


Рис. 6. Динамика содержания МДА в тканях *C. demersum* после воздействия 100 мкМ/л ионов свинца, 1 % катионных СПАВ (а) и их сочетания (б), контроль принят за нулевой уровень; * — степень достоверности $p < 0,001$

Интересно отметить, что в период воздействия ионов свинца содержание МДА было ниже контрольных значений на 67,9 %, а во время реабилитации — на 21,1 %. Можно предположить, что антиоксидантная система справилась с окислительным стрессом, вызванным токсическим действием ионов свинца. В опыте с катионными СПАВ содержание МДА сначала повысилось на 38,9 %, однако в постстрессовый период величина этого показателя снизилась на 82,1 % относительно контроля. Учитывая данные по всем показателям, можно сделать вывод о необратимом нарушении метаболизма *C. demersum* в случае воздействия 1 % катионных СПАВ. В то же время сочетанное действие ксенобиотиков приводило к возрастанию содержания МДА в 24,3 раза в стрессовый период и на 70,6 % во время реабилитации. Сочетанное действие ксенобиотиков вызвало, по-видимому, сильный окислительный стресс, но растение справилось с ним, многократно повысив активность ферментов антиоксидантной системы защиты. Вероятно, борьбе способствовало и разрушение мембран, приводящее к значительному выходу ферментов из органелл.

Заключение

Стрессовая концентрация ионов свинца приводила к малообратимым изменениям в тканях *C. demersum*. Возможно, антиоксидантная система растений роголистника недостаточно развита, чтобы скомпенсировать действие АФК, либо ионы свинца замещают ионы металлов в активных центрах ключевых ферментов,

снижая их активность. Следует отметить, что роголистник является растением-концентратором, то есть борется с тяжелыми металлами, поглощая их и консервируя на поверхности клеточной стенки с помощью фитохелатинов. Воздействие 1 % катионных СПАВ привело к необратимым изменениям в тканях роголистника, включая его фрагментацию, выход ферментов и полное нарушение метаболизма. Превалирующий эффект катионных СПАВ прослеживается в сочетанном воздействии ксенобиотиков, однако восстановление метаболизма вполне возможно в этом случае.

Литература

- [1] Antosiewicz D.M. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals // Act. Soc. Bot. Pol. 1992. V. 61. P. 281–299.
- [2] Микробиологическая очистка воды от поверхностно-активных веществ / С.С. Ставская [и др.]. Киев: Наукова думка, 1988. 184 с.
- [3] Поверхностно-активные вещества и полимеры в водных растворах / К. Холмберг [и др.]. М.: БИНОМ; Лаборатория знаний, 2007. 528 с.
- [4] Айздайчер Н.А., Маркина Ж.В. Токсическое действие детергентов на водоросль *Plagioselmis prolonga* (Cryptophyta) // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 1. С. 50–54.
- [5] The relationship between the interfacial properties of surfactants and their toxicity to aquatic organisms / M.J. Rosen [et al.] // Environ. Sci. Technol. 2001. V. 35. № 5. P. 954–959.
- [6] Ying G.G. Fate, behavior and effects of surfactants and their degradation products in the environment // Environ. Int. 2006. V. 32. № 3. P. 417–431.
- [7] Mohd M., Taqi A.K., Firoz M. Role of nitric oxide in regulation of H₂O₂ mediating tolerance of plants to abiotic stress: A synergistic signaling approach // J. Stress Physiol. Biochem. 2011. V. 7. № 2. P. 34–74.
- [8] Reactive oxygen species in plant signaling / ed. by L.A. Rio, A. Pупpo. Berlin: Springer, 2009. 245 p.
- [9] Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants // Curr. Sci. 2005. V. 89. № 7. P. 1113–1121.
- [10] Dubey R.S. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants / Ed. by S. Dutta Gupta. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2010. P. 177–203.
- [11] Жизнь растений: в 6 т. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. С. 188–190.
- [12] Метод определения активности каталазы / М.А. Королюк [и др.] // Лаб. дело. 1988. № 1. С. 16–19.
- [13] Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Т. 16. Вып. 4. С. 352–355.
- [14] Асамов Д.К., Рахимова С.Т. К методике определения активности аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы и пероксидазы // Актуальные вопросы физиологии, биохимии и биотехнологии. Ташкент: Изд-во ТГУ, 1991. С. 122–126.
- [15] Методы биохимического исследования растений / А.И. Ермаков [и др.]. Л.: Агропромиздат, 1987. С. 43–44.

- [16] 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. V. 72. P. 248–254.
- [17] Swain T., Hillis W.E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. I. The quantitative analysis of phenolic constituents // *J. Sci. Food Agric.* 1959. V. 10. № 1. P. 63–68.
- [18] Лукаткин А.С., Голованова В.С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // *Физиология растений.* 1988. Т. 35. Вып. 4. С. 773–780.
- [19] Jouili H., Bouazizi H., Ferjani E.E. Plant peroxidases: Biomarkers of metallic stress // *Acta Physiol. Plant.* 2011. V. 33. P. 2075–2082.
- [20] Прохорова Н.В., Матвеев Н.М., Павловский В.А. Аккумуляция тяжелых металлов дикорастущими и культурными растениями в лесостепном и степном Поволжье. Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1998. 131 с.
- [21] Schützendübel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: Heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. № 372. P. 1351–1365.
- [22] Воронков Л.А., Живописцева И.В. Изучение каталитических свойств пероксидазы хлоропластов // *Физиология и биохимия здорового и больного растения.* М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 305–311.
- [23] Plesnicar M., Bonner W.D., Storey B.T. Peroxidase associated with higher plant mitochondria // *Plant Physiol.* 1967. V. 42. № 3. P. 366–370.
- [24] Влияние поверхностно-активных веществ на активность пероксидазы. II. Влияние катионных ПАВ / А.И. Давлетшин [и др.] // *Биоорг. химия.* 1998. Т. 24. № 6. С. 430–432.
- [25] Влияние ПАВ различной природы на активность пероксидазы и трипсина / А.И. Давлетшин [и др.] // *Вестн. Моск. ун-та.* 1998. Сер. 2. Химия. Т. 39. № 4. С. 272–275.
- [26] Proteoliposomes and plant transport proteins / G. Hanke [et al.] // *J. Exp. Bot.* 1999. V. 50. № 341. P. 1715–1726.
- [27] Helenius A., Simons K. Solubilization of membranes by detergents // *Biochim. Biophys. Acta.* 1975. V. 415. P. 29–79.
- [28] Seddon A.M., Curnow P., Booth P.J. Membrane proteins, lipids and detergents: not just a soap opera // *Biochim. Biophys. Acta.* 2004. V. 1666. P. 105–117.
- [29] Rinallo C., Bennici A., Cenni E. Effects of two surfactants on *Triticum durum* Desf. plantlets // *Env. Exp. Bot.* 1988. V. 28. № 4. P. 367–374.
- [30] Блажей А., Шутый Л. Фенольные соединения растительного происхождения. М.: Мир, 1977. С. 120.
- [31] Oxidative signals in tobacco increase cytosolic calcium / A.H. Price [et al.] // *Plant Cell.* 1994. V. 6. № 9. P. 1301–1310.

**EFFECTS OF POLLUTANTS ON ENZYME ACTIVITIES
IN WATER SUBMERGED PLANT *CERATOPHYLLUM
DEMERSUM***

© 2012 O.N. Makurina, S.A. Rozina²

In this paper the effects of heavy metal ions (Pb²⁺) and cationic surfactants combination on enzyme activities in water submerged plant *Ceratophyllum demersum* are considered.

Key words: *Ceratophyllum demersum*, water plants, heavy metals, surfactants, catalase, peroxidase, polyphenol oxidase, Askorbinatoxidase, phenol compounds, oxidative stress.

Paper received 8/XI/2012.

Paper accepted 8/XI/2012.

²Makurina Olga Nikolaevna (makurina.on@mail.ru), Rozina Svetlana Alexeevna (gabrielfore@inbox.ru), the Dept. of Biochemistry, Samara State University, Samara, 443011, Russian Federation.