УДК [577.125:58.04]582.263

А.І. ГОРДА

Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль 46027, Україна

РЕГУЛЯЦІЯ БІОСИНТЕЗУ ЛІПІДІВ У *CHLORELLA VULGARIS* BEIJER. ІОНАМИ Mn^{2+} ТА Zn^{2+}

Досліджували вплив Mn^{2+} та Zn^{2+} на інтенсивність біосинтезу ліпідів у одноклітинної водорості *Chlorella vulgaris* Beijer. В усіх випадках спостерігали загальну тенденцію до накопичення в її клітинах триацилгліцеролів, диацилгліцеролів і неетерифікованих жирних кислот, які беруть участь у захисті клітин від несприятливої дії, та зменшення вмісту фосфоліпідів. За дії Zn^{2+} ^{14}C-ацетат натрію максимально включається у фосфоліпіди, за дії Mn^{2+} – у диацилгліцероли, а синтез ліпідів інших класів пригнічується. Вміст хлорофілів *a* і *b* за дії іонів цинку достовірно зростає, а за дії іонів марганцю – зменшується. Обговорюється регуляторна роль та токсичний вплив досліджених іонів металів щодо ліпідного обміну у хлорели.

Ключові слова: іони марганцю і цинку, ліпіди, включення ^{14}C-ацетату, хлорофіли, Chlorella vulgaris Beijer.

У багатьох життєвих процесах, які відбуваються у рослинному організмі на молекулярному рівні, активну участь беруть такі мікроелементи як Zn, Cu, Mn, Mo, Fe, Co, B, Se, Br та ін., які є активаторами або інгібіторами ферментів, а тому регуляторами швидкості та спрямованості метаболічних перетворень, що залежить від природи, концентрації і форми знаходження цих металів у середовищі існування та організмі [3, 7, 9].

Цинк, як важливий біогенний елемент, міститься у складі біля 40 ферментів, що беруть участь у енергетичному і білковому обмінах, фотосинтезі і регуляції окисно-відновних процесів у клітинах, активуючи переважно відновні реакції, необхідний для синтезу та утворення дихальних ферментів (цитохромоксидаза), цитохромів ***a*** і ***b*** та хлорофілу, а також посилює біосинтез нуклеїнових кислот та активізує нуклеїновий обмін загалом [9, 23, 24, 26].

Марганець сприяє фіксації рослинами CO_2 в реакціях карбоксилювання, чим підвищує інтенсивність фотосинтезу, бере участь у процесах відновлення нітратів і асиміляції азоту, регулює співвідношення $Fe^{2+} \leftrightarrow Fe^{3+}$, впливаючи таким чином на окисно-відновні процеси, а також входить до складу багатьох ферментних систем [9, 23, 24, 26]. Нестача марганцю небезпечна для хлоропластів, оскільки він бере участь у розщеплені води фотосистеми II, яка забезпечує фотосинтез електронами [28]. Разом з тим, надлишок іонів марганцю перешкоджає поглинанню, транспортуванню та використанню у клітинах вищих рослин деяких інших основних елементів (Ca, Fe, Cu, Al, Si, Mg, K, P і H) [33].

Щодо водоростей, то у певних концентраціях ці метали виявляють стимулюючу дію як мікроелементи, а за перевищення їх фізіологічного рівня стають щодо них стресовими чинниками [1, 12, 21].

Активну роль у захисті водоростей від надлишкових кількостей металів відіграють адаптивні метаболічні системи, зокрема кількісні і якісні зміни у біосинтезі ліпідів і білків та утворення їх комплексів, що пропонують використовувати у біотехнології направленого отримання корисних продуктів [15, 30, 41]. Згідно з нашими попередніми даними [5, 6, 12], іони металів є активними регуляторами інтенсивності та спрямованості біосинтезу ліпідів, співвідношення їх окремих класів та жирнокислотного складу, у низки водяних рослин.

Метою цього дослідження було з'ясування біосинтетичної активності у одноклітинної зеленої водорості *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії іонів Mn^{2+} та Zn^{2+}.

Матеріал і методи досліджень

Досліди проводили на одноклітинній зеленій водорості *Chlorella vulgaris* Beijer., культуру якої вирощували при температурі 20±1°C і освітленні 2500 лк в люменостаті у скляних колбах (250 мл) на мінеральному середовищі Фітцжеральда в модифікації Цендера і Горхема, що містив згідно пропису, крім інших катіонів, 0,058 мг/дм^3 Mn^{2+} і 0,023 мг/дм^3 Zn^{2+} [10, 13]. В експериментальних умовах до культури водорості додавали водні розчини $MnSO_4$, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ з розрахунку на іон: Mn^{2+} − 0,2 мг/дм^3 (кінцева концентрація – 0,25 мг/дм^3), що відповідає 2

ГДК для водойм рибогосподарського призначення, Zn^{2+} – 5,0 мг/дм^3 (кінцева концентрація – 5,023 мг/дм^3), що відповідає 5 ГДК [8].

Період інкубації культури водорості з солями металів склав 3 і 7 діб. Концентрації іонів металів і тривалість їх дії вибрані у зв'язку із раніше встановленою нами найбільшою вираженістю структурно-метаболічних перебудов у клітинах хлорели при вказаних концентраційно-часових градієнтах [5, 13] з врахуванням їх молярної токсичності для водоростей [8]. Контрольними були рослини, які росли у середовищі без додавання солей металів в експериментальних кількостях.

Інтенсивність біосинтезу ліпідів оцінювали за включенням [1-^{14}C]-ацетату натрію при 20ºС і освітленні 2500 лк протягом 120 хв. Після зупинення реакції трихлороцтовою кислотою ліпіди екстрагували, розділяли на фракції методом тонкошарової хроматографії на скляних пластинках з силікагелем L 5/40 в системі гексан–діетиловий ефір–льодяна оцтова кислота (70:30:1) і кількісно визначали згідно методики Нічалса (Nichols) в модифікації [34]. Кількість неполярних ліпідів визначали біхроматним методом на спектрофотометрі при довжині хвилі 615 нм, а вміст фосфоліпідів після їх мінералізації при 180ºС визначали за кількістю неорганічного фосфору за методом Васьковського [40].

Радіоактивність зразків вимірювали на сцинтиляційному лічильнику LS-100C «Beckman» (США) і виражали в імп/хв*мг.

Визначення хлорофілів у суспензії водоростей здійснювали спектрофотометрично за диференціальними спектрами їх поглинання [19, 20].

Одержані експериментальні дані опрацьовані методами варіаційної статистики [14].

Результати досліджень та їх обговорення

У клітинах хлорели, культуру якої культивували в середовищі із солями досліджуваних металів, вміст ліпідів за дії іонів марганцю зростає на 47%, цинку – на 15% відповідно порівняно з показниками водорості, вирощеної в контрольних умовах (рис. 1).

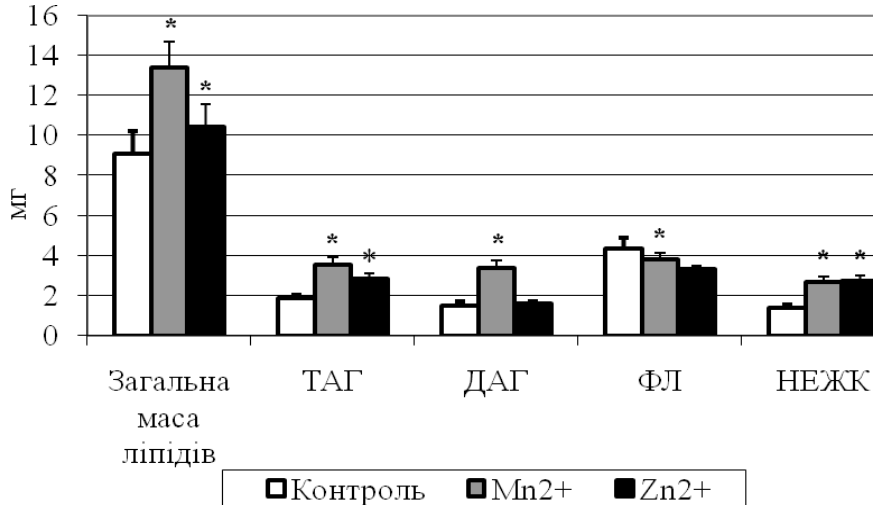

Рис. 1. Вміст триацилгліцеролів (ТАГ), диацилгліцеролів (ДАГ), фосфоліпідів (ФЛ), неетерифікованих жирних кислот (НЕЖК) і загальний вміст ліпідів у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії Mn^{2+} та Zn^{2+}

Примітки: * – $p<0,05$ – 0,001 за t -критерієм Стьюдента (по відношенню до контролю)

Щодо фракційного складу (рис. 2), то вміст ТАГ, ДАГ і НЕЖК збільшується за дії марганцю на 90%, 125% і 91%, за дії цинку – на 53%, 6% і 96% відповідно. Вміст ФЛ за дії Mn^{2+} і Zn^{2+} зменшується на 12% і 24% відповідно порівняно з контролем. Разом з тим дещо інакше змінюється співвідношення відносного вмісту ліпідів.

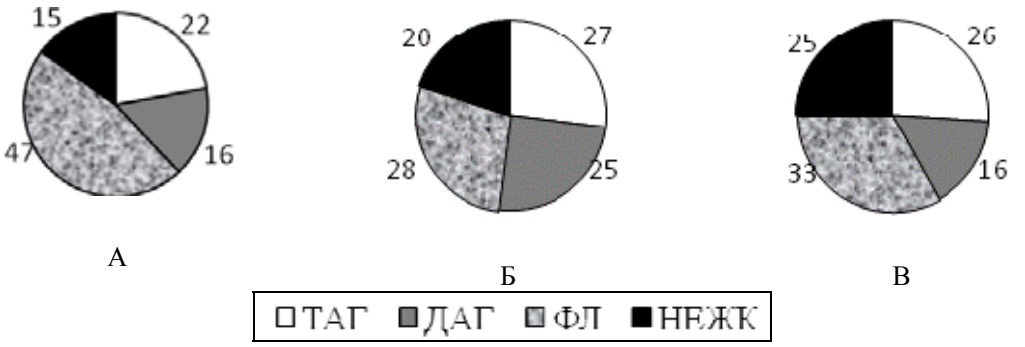

Рис. 2. Відносний вміст окремих класів ліпідів (%) у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії іонів металів: А – контроль; Б – Mn^{2+} (2 ГДК, 3 доби); В – Zn^{2+} (5 ГДК, 7 діб)

За дії іонів марганцю відносний вміст ТАГ, ДАГ і НЕЖК зростає на 23%, 56% і 33% відповідно, і лише ФЛ зменшується на 40%. За дії іонів цинку відносний вміст ТАГ і НЕЖК збільшується на 18% і 67% відповідно, вміст ДАГ залишається незмінним, а ФЛ зменшується на 30%.

Підвищення абсолютного вмісту ТАГ та їх відносної частки за дії іонів марганцю і цинку відбувається унаслідок необхідності ущільнення клітинних мембран як захисний механізм на їх дію [11, 13, 16], що узгоджується з даними про зростання вмісту ТАГ в клітинах хлорели при стресових ситуаціях до 80% їх сухої біомаси [2]. Збільшення вмісту ТАГ це також один із факторів стабілізації мембран, тому що вони є попередниками утворення ДАГ і НЕЖК. Зростання вмісту ДАГ та, відповідно, НЕЖК за стресової дії також пояснюється активацією ліпаз і фосфоліпаз [18, 37].

Фосфоліпіди, як складові біологічних мембран, впливають на їх пластичність і текучість, формують мікросередовище для мембранних ферментів, іонні канали, створюють умови для нормального функціонування мембранних білків, а також регулюють зв'язок клітин з середовищем їх існування [27]. Тому зменшення вмісту ФЛ під впливом іонів металів може призводити до змін агрегатного стану мембран, порушення їх функціонування, а також пошкодження, що призводить до зниження захисних властивостей організму. За дії Mn^{2+} і Zn^{2+} вміст ФЛ зменшується, що можна пояснити їх участю у зв'язуванні металів і виведенні із метаболічного пулу завдяки їх високій абсорбційній здатності [41].

Вміст НЕЖК є показником посиленого синтезу омилених ліпідів або їх розщеплення, що залежить від спрямованості метаболізму [11, 37]. В цілому збільшення вмісту НЕЖК при дії досліджуваних металів є наслідком розщеплення фосфоліпідів, вміст яких, як зазначалося, зменшується.

Одержані дані підтверджуються при вивчені інтенсивності включення ^{14}C-ацетату в ліпіди різних класів (рис. 3).

Інтенсивність включення ^{14}C-ацетату за дії іонів марганцю в ТАГ, ФЛ і НЕЖК зменшується на 9%, 2,5% і 17% відповідно, а в ДАГ – збільшується на 11% проти контролю. Включення міченого ацетату в ТАГ, ФЛ, НЕЖК за дії іонів цинку збільшується на 6%, 30% і 1,5% відповідно, в ДАГ – суттєвих змін немає.

Отже, за дії Zn^{2+} спостерігається тенденція до зростання включення міченого ацетату в ФЛ, а Mn^{2+} – в ДАГ з одночасним зниженням включення мітки в ліпіди інших класів. Отримані дані свідчать про те, що зростання вмісту ТАГ і ДАГ є не стільки наслідком їх синтезу de novo, скільки перерозподілом в клітині, що має місце у процесі адаптивної перебудови мембран у відповідь на дію іонів металів [12, 13]. Іони цинку, очевидно, активують тільки синтез ФЛ, хоча їх відносна частка порівняно з ліпідами інших класів знижується, можливо, у зв'язку з участю у зв'язуванні металу [41].

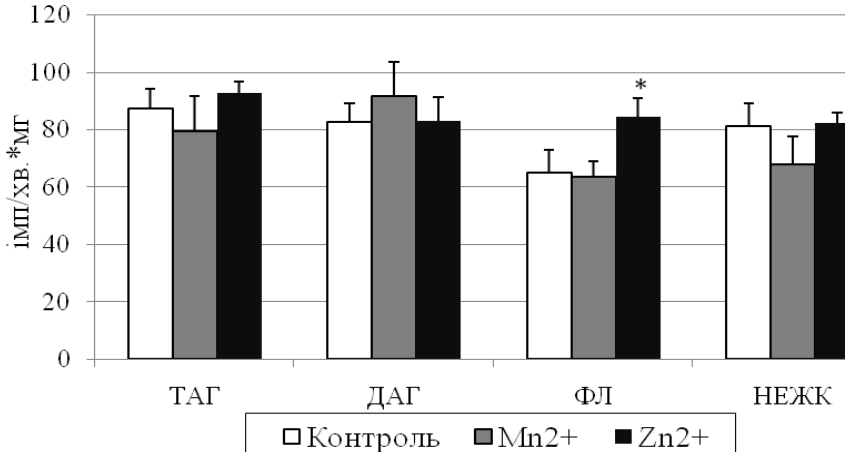

Рис. 3. Включення ^{14}C-ацетату в ліпіди різних класів у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії Mn^{2+} та Zn^{2+}

Примітка. * – p≤0,05 за t-критерієм Стьюдента (по відношенню до контролю)

Як відомо, синтез ліпідів у рослин відбувається переважно в хлоропластах [37], тому становило інтерес дослідження реакції на дію іонів металів хлорофілу хлорофілів (табл. 1).

Таблиця 1

Вміст хлорофілів у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії Mn^{2+} та Zn^{2+}

Умови культивування	Вміст хлорофілів, мкг/дм^3		Співвідношення *a*/*b*
	хлорофіл *a*	хлорофіл *b*	
Контроль	273,29±27,47	183,27±14,36	1,49
Mn^{2+}, 3 доби	188,42±17,38*	106,72±11,42**	1,77
Zn^{2+},7 діб	603,94±62,62**	310,63±23,83**	1,94

Примітки: * – p<0,005; ** – p<0,002 за *t* -критерієм Стьюдента (по відношенню до контролю)

Одержані експериментальні дані свідчать про те, що вміст хлорофілу ***a*** і ***b*** за дії Zn^{2+} збільшується на 121% і 69% відповідно, а за дії Mn^{2+} знижується на 31% і 42% відповідно порівняно з контролем. Вплив іонів цинку на вміст хлорофілів можна пояснити його високою проникністю, рухливістю в клітині та комплексоутворюючою здатністю [4, 17, 42]. Дані досліджень [39] свідчать про те, що максимальний вміст хлорофілів ***a*** і ***b*** у *Cicer arietinum* спостерігається за дії низької концентрації Zn^{2+} (25 мМ), а мінімальний вміст пігментів – за концентрації іонів цього металу 100 мМ. Підвищені концентрації цинку впливають на вміст фотосинтезних пігментів, виділення і поглинання CO_2, а причиною пригнічення фотосинтезу є порушення цими іонами електрон-транспортного ланцюга і окислювального фосфорилювання [4, 8, 21]. Так, більш електронегативні іони (Zn^{2+}, Cd^{2+}, Pb^{2+}) інгібують електронний транспорт, а електропозитивні (Cu^{2+}, Hg^{2+}) прискорюють його [22].

Зниження вмісту хлорофілів за дії марганцю можна пояснити підвищеною активністю ферменту хлорофілази, що руйнує пігмент [31]. Це також може бути пов'язано з зв'язуванням Mn^{2+} з ендогенними хелаторами – переносниками Fe^{2+} до місць їх включенням в метаболізм порфіринів або вибірково заміщенням іонами марганцю іонів заліза в активних центрах низки ферментів, включно тих, що беруть участь у синтезі тетрапіролів, які входять до складу хлоропластів [21, 25, 29]. У роботі [29] показано, що вміст пігментів у синьозеленої водорості *Anacystis nidulans* за дії марганцю при нестачі азоту знижується, що пояснюють здатністю іонів марганцю конкурувати з іонами заліза за деякі функціональні сайти, що беруть участь в синтезі тетрапіролів. Токсичну дію марганцю пов'язують з утворенням Mg-протопорфіринів, у зв'язку з чим місце дії Mn^{2+} може знаходитися після вставки (введення) Mg^{2+} у протопорфіринове кільце. Інгібуючий вплив марганцю на вміст пігментів також спостерігали у *Pisum sativum* [35] та молодих рослин ячменю при зростанні у середовищі з іонами металу [38]. Надмірна кількість марганцю у рослинах рису пригнічує фотосинтез завдяки накопиченню металу в

тилакоїдах хлоропластів, що може пошкоджувати їх структуру [32]. Отже, метаболічні ефекти, які викликають іони марганцю, переважно інгібуючого типу, пов'язані з його дією на металзалежні метаболіти, що визначають інтенсивність протікання ряду фізіологічно важливих процесів.

Співвідношення хлорофілів ***a***/***b*** в цілому має тенденцію до зростання. Разом з тим, за дії Mn^{2+} і Zn^{2+} цей показник зростає на 19% і 30% відповідно. В цілому, зростання кількості та переважання хлорофілу ***a*** над хлорофілом ***b*** співвідноситься з загальною тенденцією до зростання за дії досліджених металів вмісту ліпідів в хлоропластах [5], де вони переважно синтезуються, та адаптивною відповіддю фотосинтезного апарату клітин водяних рослин на токсичний стрес, викликаний високими концентраціями іонів Mn^{2+} та Zn^{2+} [4, 21].

Отже, іони марганцю та цинку в досліджених концентраціях і термінах їх дії виявили різноспрямовану дію щодо зміни деяких досліджених показників (включення міченого ацетату і вміст хлорофілів) Так, максимальне зростання вмісту три- та диацилгліцеролів у клітинах хлорели спостерігається за дії Mn^{2+}, неетерифікованих жирних кислот – Zn^{2+}. Включення міченого ацетату в ТАГ зростає лише за дії Zn^{2+}, в ДАГ – максимально зростає за дії Mn^{2+}, у ФЛ – Zn^{2+}. За дії іонів марганцю вміст хлорофілів знижується, а вміст ТАГ і ДАГ зростає. Ці ефекти можуть бути пов'язані з переміщенням синтезу ліпідів цих класів з хлоропластів у цитоплазму, що спостерігається за стресового впливу на рослини різних чинників, і має адаптивне значення [37].

Відмінності впливу металів ймовірно пов'язані не стільки з їх концентрацією та часом дії, а, насамперед, визначаються їх хімічною природою, токсичністю та механізмами дії [36]. Одним з визначальних механізмів дії металів є стійкість їх хелатів, що утворюються унаслідок зв'язування їх надлишку рослинами з утворення комплексів з функціональними групами різних органічних сполук, стабільність яких визначається рядом стійкості Ірвінга-Вільямса: Cd~Mn<Co<Zn<Ni<Cu<Pb<Hg [4]. Ступінь хелатування металів впливає на рухливість іонів в клітині і дію на молекули-мішені, як наприклад, цинку на ферменти дихання водних рослин [21].

Висновки

Отже, іони досліджених металів викликають різноспрямовані зміни ліпідного складу клітин хлорели, що, ймовірно, пов'язане з різними механізмами їх дії на метаболізм клітин та його адаптивні перебудови, спрямовані на зменшення впливу металів. Разом з тим, досліджені метали викликали тенденцію до накопичення ліпідів і посилення синтезу окремих їх класів, особливо ТАГ, ДАГ і зростання вмісту НЕЖК. Це є проявом формування захисних систем у клітинах від токсичної дії металів на рівні мембран [12], а, разом з тим, може бути використано для регуляції біосинтезу ліпідів в біотехнологічних умовах культивування водоростей. Найяскравіші ефекти щодо ліпідного обміну виявили іони марганцю, що вибірково стимулювали синтез і накопичення окремих біотехнологічно важливих класів ліпідів.

1. *Боднар О. І.* Адаптивні властивості водоростей за дії іонів металів : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук. Спец. "Гідробіологія" / О. І. Боднар. – Київ, 2008. – 22 с.
2. *Верещагин А. Г.* Биохимия триглицеридов / А. Г. Верещагин – М. : Наука, 1972. – 307 с.
3. *Власюк П. А.* Участие микроэлементов в обмене веществ растений / П. А. Власюк, В. А. Жидков, В. И. Ивченко [и др.] // Биологическая роль микроэлементов – М. : Наука, 1983. – С. 97–105.
4. *Влияние* тяжелых металлов на растения и механизмы защиты / Растение и стресс. Курс лекций. – Екатеринбург. 2008. – С. 215–232. – Режим доступу: http://elar.usu.ru/bitstream/1234.56789/1580/7/1333214_program.pdf
5. *Горда А. И.* Регуляция биосинтеза липидов у *Chlorella vulgaris* Beijer. ионами цинка и свинца / А. И. Горда // III международная конференция-школа «Соврем. проблемы физиол. и биохим. водн. организмов», 22–26 июня 2010, Петрозаводск. – Петрозаводск, 2010. – С. 40–42.
6. *Горда А. І.* Інтенсивність біосинтезу протеїнів, вуглеводів та ліпідів у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії іонів цинку і свинцю / А. І. Горда, В. В.Грубінко // Укр. біохім. журн. — Т. 82 (Спец. вип. Мат. X Укр. біохім. з'їзду, 13-17 вересня 2010, Одеса), №4 (додаток 1). — С. 167.
7. *Грубінко В. В.* Регуляторная роль металлов в адаптации гидробионтов: эволюционно-екологические аспекты / В. В. Грубінко // III международная конференция-школа «Соврем. проблемы физиол. и биохим. водн. организмов», 22–26 июня 2010 г. – Петрозаводск. – С. 43–46.
8. *Давыдова С. Л.* Тяжелые металлы как супертоксиканты XXI века : Учебн. пос. / С. Л. Давыдова, В. И. Тагасов. – М., 2002. –140 с.

9. *Дмитриева А. Г.* Физиология растительных организмов и роль металлов / А. Г. Дмитриева, О. Н. Кожанова, Н. Л. Дронина. – М. : Изд-во МГУ, 2002. – 160 с.
10. *Золоторьова О. К.* Перспективи використання мікроводоростей у біотехнології / О. К. Золоторьова, Є. І. Шнюкова, О. О. Сиваш, Н. Ф. Михайленко. – Київ : Альтерпрес, 2008. – 234 с.
11. *Крепс Е. М.* Липиды клеточных мембран / Е. М. Крепс. – Л. : Наука, 1981. – 144 с.
12. *Костюк К. В.* Структурно-функціональні реакції клітин водних рослин на дію токсикантів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук. Спец. "Гідробіологія" / К. В. Костюк. – Київ, 2011. – 25 с.
13. *Костюк К.* Вплив іонів цинку, свинцю та дизельного палива на ліпідний склад мембран клітин водних рослин / К. Костюк, В. Грубінко // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – Львів : ЛНУ, 2010. – Вип. 54. – С. 257–264.
14. *Лакин Г. Ф.* Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высшая школа,1990. – 352 с.
15. *Лебедева А. Ф.* Устойчивость цианобактерий и микроводорослей к действию тяжелых металлов: роль металлсвязующих белков / А. Ф. Лебедева, Я. В. Саванина, Е. Л. Барский, М. В. Гусев // Вест. Моск. ун-та. – Сер. 16. Биология. – 1998. – № 2. – С. 42–48.
16. *Лось Д. А.* Восприятие стрессовых сигналов биологическими мембранами / Д. А. Лось // Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты. – М.–Ижевск : НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2007. – С. 329–360.
17. *Мецлер Д.* Биохимия. Химические реакции в живой клетке: в 3 т. / Д. Мецлер. – М. : Мир, 1980. – Т.1. – С. 264–267.
18. *Мецлер Д.* Биохимия. Химические реакции в живой клетке : в 3 т. / Д.Мецлер. – М. : Мир, 1980. – Т. 2. – С. 609.
19. *Определение* содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов / Сост. Л. А. Сиренко, А. В. Курейшевич. – Київ : Наукова думка, 1982. – 52 с.
20. *Оцінка* стану водоймищ шляхом визначення пігментів фітопланктону / Методичний посібник з визначення якості води. – Київ, 2005. – С. 16–19.
21. *Пасічна О. О.* Газообмін та пігментна система макрофітів за дії іонів міді (II) і марганцю (II) водного середовища : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук. Спец. "Гідробіологія" / О. О. Пасічна – Київ, 2004. – 24 с.
22. *Поліщук А. В.* Влияние ионов тяжелых металлов на перенос электронов на акцепторной стороне фотосистемы II / А. В. Поліщук, Н. Н. Топчий, К. М. Сытник // Доповіді НАН України. – 2009. – № 6. – С. 203–210.
23. *Романенко В. Д.* Основи гідроекології / В. Д. Романенко. – Київ : Обереги, 2001. – 728 с.
24. *Физиология* растительных организмов и роль металлов / Под ред. Н. М. Чернавской. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 157 с.
25. *Шалыго Н. В.* Влияние катионов Mn^{2+} на накопление ранних порфириновых предшественников хлорофилла в проростках ячменя / Н. В. Шалыго, В. В. Воронецкая, Н. Г. Аверина // Весці НАН Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 1997. – № 1. – С. 25–29.
26. *Школьник М. Я.* Растения в экстремальных условиях минерального питания / М. Я. Школьник. – Л. : Наука, 1983. – 176 с.
27. *Abbas C. A.* The relationship between growth temperature, fatty acid composition and the physical state and fluidity of membrane lipids in *Yersinia enterocolitica* / C. A. Abbas, G. L. Card. // Biochim. Biophys. Acta. − 1980. – Vol. 602, № 3. − P. 469–476.
28. *Buchanan B.* Biochemistry and molecular biology of plants / B. Buchanan, W. Grusen, R. Jones // American Society of Plant Physiologists. – Maryland, 2000. – 1367 p.
29. *Csatorday K.* Mn^{2+} and Co^{2+} toxicity in chlorophyll biosynthesis / K. Csatorday, Z. Gombos, B. Szalontai // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 1984. – Vol. 81, № 2. – P. 476–478.
30. *Foulkes E. C.* Transport of Toxic Heavy Metals Across Cell Membranes / E. C. Foulkes // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. – 2000. – Vol. 223, № 3. – P. 234–240.
31. *Howe P.* Manganese and Its Compounds: Environmental Aspects / P. Howe, H. Malcolm, S. Dobson. − Geneva : World Health Organization, 2004. − 70 p.
32. *Lidon F. C.* Rice tolerance to excess Mn: Implications in the chloroplast lamellae and synthesis of a novel Mn protein / F. C. Lidon, M. G. Teixeira // Plant Physiol. Biochem. – 2000. – № 38. – P. 969–978.
33. *Mukhopadhyay M.* Manganese in cell metabolism of higher plants / M. Mukhopadhyay, A. Sharma // Bot. Rev. – 1991. –Vol. 57, № 2. – P. 117–149.
34. *Nichols B. W.* Separation of lipid of Photosynthetic Tissues: Improvement in Analysis by Thin-Layer Chromatography / B. W. Nichols // Biochim. Biophys. Acta. – 1963. – Vol. 70, № 1. – P. 417–422.
35. *Rezai K.* Manganese Toxicity Effects on Chlorophyll Content and Antioxidant Enzymes in Pea Plant (*Pisum sativum* L. *c.v qazvin*) / K. Rezai, T. Farboodnia // Agricultural Journal. – 2008. – Vol. 3, № 6. – P. 454–458.

36. *Rozentsvet O. A.* Effect of heavy metals upon lipid metabolism in *P. Perfoliatus* / O. A. Rozentsvet, E. S. Bosenko, I. A. Guschina // 16th Intern. Plant Lipid symposium. Budapest, Hungary, 1-4 June 2004: Oral and poster presentations. – Budapest, 2004. – P. 202–204.
37. *Schmid K. M., Ohlrogge J. B.* Lipid metabolism in plants / Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes / Ed. D. E. Vance, J. E. Vance. – Amsterdam : Elsevier, 2002. − P. 93–126.
38. *Stoyanova Z.* Effect of Cu and Mn toxicity on growth parameters and photosynthetic pigments of young barley plants / Z. Stoyanova, L. Simova-Stoilova, K. Demirevska-Kepova, E. Smilova // Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci. – 2002. – Vol. 55, № 8. – P. 83–88.
39. *Sharma S.* Morphological and Biochemical Response of *Cicer arietinum* Var.-Pusa-256 Towards an Excess Zinc Concentration / S. Sharma, P. Sharma, Sh. P. Datta, V. Gupta // African Journal of Basic & Applied Sciences. – 2009. – Vol. 1, № 5-6. – P. 105–109.
40. *Vaskovsky V. E.* A universal reagent for phospholipids analisis / V. E.Vaskovsky, E. V. Kastetsky, I. M. Vasedin // J. Chromatogr. – 1985. – Vol. 114, № 1. – P. 129–141.
41. *Wang L.* Contribution of Cell Outer Membrane and Inner Membrane to Cu^{2+} Adsorption by Cell Envelope of *Pseudomonas putida* 5-x. / L. Wang, Q. Zhou, H. Chua. // J. Environ. Science and Health. Part A. − 2004. – Vol. 39, № 8. − P. 2071–2080.
42. *Webb M.* Metallothionein in regeneration, reproduction and development / M. Webb // Exp. Suppl. – 1987. – Vol. 52. – P. 483–498.

А.И. Горда
Тернопольский национальный педагогический университет им. В. Гнатюка, Украина

РЕГУЛЯЦИЯ БИОСИНТЕЗА ЛИПИДОВ У *Chlorella vulgaris* BEIJER. ИОНАМИ Mn^{2+} И Zn^{2+}

Исследовали влияние Mn^{2+} и Zn^{2+} на интенсивность биосинтеза липидов в одноклеточной водоросли *Chlorella vulgaris* Beijer. Во всех случаях наблюдали общую тенденцию к накоплению в клетках водоросли триацилглицеролов, диацилглицеролов и неэтерифицированных жирных кислот, которые участвуют в защите клеток от неблагоприятного воздействия, и уменьшение содержания фосфолипидов. При действии Zn^{2+} ^{14}C-ацетат натрия максимально включается в фосфолипиды, при действии Mn^{2+} – в диацилглицеролы, а синтез других классов липидов угнетается. Содержание хлорофиллов *a* и *b* при действии ионов цинка существенно возрастает, а при действии ионов марганца – уменьшается. Обсуждается регуляторная роль и токсическое воздействие исследованных ионов металлов на липидный обмен у хлореллы.

Ключевые слова: ионы марганца и цинка, липиды, включение 14С-ацетата, хлорофиллы, Chlorella vulgaris Beijer.

A.I. Gorda
Volodymyr Gnatyuk Ternopil National Pedagogical University, Ukraine

REGULATION OF LIPID BIOSYNTHESIS IN *CHLORELLA VULGARIS* Beijer. BY Mn^{2+} AND Zn^{2+}

Investigated influence of Mn^{2+} and Zn^{2+} on intensity of biosynthesis of lipids in unicellular algae *Chlorella vulgaris* Beijer. In all cases there is a general tendency to the accumulation of triacylglycerols, dyacylglycerols and nonesterified fatty acids, which participate in protecting of cages of algae from an unfavorable action, and diminishing content of phospholipids. For the actions of Zn^{2+} ^{14}C-acetate is maximally included in phospholipids, for the actions of Mn^{2+} − in dyacylglycerols, and the synthesis of other classes of lipids was inhibited. The content of chlorophylls *a* and *b* are grows substantially for the actions of ions of zinc, and for the actions of ions of manganese – diminishes. We discuss the regulatory role and toxic influence of ions of metals on lipid metabolism in chlorella.

Keywords: ions of manganese and zinc, lipids, including ^{14}C-acetate, chlorophylls, Chlorella vulgaris Beijer.

Рекомендує до друку
В.В. Грубінко

Надійшла 21.02.2011