

ОГЛЯДИ

УДК 577.12: 574.522 : 57.04

О. І. БОДНАР

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

АДАПТИВНІ ВЛАСТИВОСТІ ВОДОРОСТЕЙ ЗА ДІЇ МЕТАЛІВ

Вплив іонів металів на водорості і їх адаптивна відповідь на дію іонів визначається не тільки хімічною реактивністю металів і їх сполук, а й регулюється фізіолого-біохімічним статусом клітин водоростей. Насамперед, це пов'язано з реалізацією стратегії реалізації їх біопотенції і виживання, які здійснюються шляхом регуляції рівня активності накопичення та виведення металів, рівня продуктивності організмів, метаболічних адаптацій до металів з метою запобігання їх надходженню та надмірної біохімічної реактивності.

Ключові слова: водорості, метали, метаболізм, регуляція, адаптація

Сталий розвиток – загальна наукова концепція щодо формування та необхідності встановлення балансу між задоволенням сучасних потреб людства і захистом інтересів майбутніх поколінь, включаючи їх потребу в безпечному та здоровому довкіллі [3]. З екологічної точки зору, сталий розвиток має забезпечувати цілісність природних систем. Деградація екосистем, забруднення середовища та втрата біологічного розмаїття знижують здатність екологічних систем до саморегуляції, а від так і до самовідновлення [3, 4]. Тому, основна увага з метою збереження потенціалу екосистем приділяється питанням забезпечення ними динамічної адаптації до шкідливих факторів.

Мікрowodорості, як один із найважливіших компонентів водних екосистем і продуценти органічних сполук, завдяки своїй первинній ролі в трофічних ланцюгах визначають біопродукційні характеристики водойм [27]. Вони першими відчувають негативний вплив забруднюючих речовин, оскільки є менш стійкими, ніж багатоклітинні водорості, і швидше реагують на присутність у воді токсичних речовин, що дає можливість використовувати їх як тест-об'єкти екомоніторингу [26].

Разом з тим, за постійного впливу токсичних чинників водяні організми здатні виробляти в процесі онтогенезу адаптивні пристосування, що дозволяють їм стабільно функціонувати в екстремальних умовах природного та антропогенного походження [7, 20]. В основі всіх адаптивних перетворень є пристосувальні зміни на молекулярному та фізіолого-біохімічних рівнях [17].

Метаболічна активність мікрowodоростей, що лежить в основі їх продуктивності, визначається різними чинниками, серед яких важливу роль відіграють іони металів. Вони здатні проявляти високу біологічну активність щодо гідробіонтів, спричиняючи стимулюючий або інгібуючий вплив не тільки безпосередньо на певні ланки обміну речовин в окремому організмі, а й модифікувати популяційні та біопродукційні процеси у гідроекосистемах загалом [4, 7, 20]. Поряд з цим, окремі метали є необхідними компонентами мінерального живлення і в невеликих кількостях проявляють високу фізіологічну активність [16, 47]. В певних кількостях

вони здійснюють стимулюючу біологічну дію як мікроелементи, а за досягнення критичних рівнів накопичення впливають на гідробіонтів і стають щодо них стресорним чинником [15].

Різноманітні захисні механізми – перехід на анаеробний обмін, зміна інтенсивності і спрямування протікання пластичного та енергетичного обмінів, активності ферментів і процесів пер оксидного окиснення, ізолювання металів шляхом зв'язування їх металотіонеїнами та утворення нерозчинних альгінатів металів, зниження чутливості функцій на організмовому, клітинному та молекулярному рівнях – обумовлюють статус водоростей за впливу різних абіотичних чинників [2, 30].

Дія на організм будь-якого токсиканта обумовлена його взаємодією з клітинами, її компонентами або функціональними групами макромолекул [20]. Дія металів, насамперед, пов'язана з їх денатуруючим впливом на білки, серед яких найважливішими є ферменти, що регулюють всі обмінні процеси у клітині. Тому токсичність металів виявляється через характер їхньої взаємодії з біологічним субстратом: клітинною оболонкою, ферментними білками чи окремими молекулами тощо [20, 36].

З'ясовано, що одним з найважливіших механізмів захисту водоростей від дії токсикантів є структурні зміни їх метаболічних систем, що спрямовані на внутрішньоклітинне знешкодження та виведення надлишку металу з клітин [40]. Ці системи або наявні у клітині постійно, або активізуються при формуванні токсичного впливу [18, 25, 28]. Ендогенна стійкість до дії металів формується, перш за все, шляхом внутрішньоклітинної перебудови і зміни метаболічних процесів. До них, крім внутрішньоклітинного зв'язування і виведення іонів металів, належать і механізми, що забезпечують нейтралізацію наслідків токсичної дії металів (репарація ДНК, протеоліз пошкоджених білків, ліпідів та мембранні перебудови).

Підтримання структури обміну речовин та активізація обмінних процесів в клітинах водоростей, що сприяє виведенню токсичних речовин, супроводжується збільшенням використання АТФ і виснаженням енергетичних ресурсів клітини. Очевидно, саме з процесами детоксикації пов'язані активація фотосинтезу та дихання за впливу солей міді, заліза, срібла і золота на клітини *Chlorella vulgaris*, *Nostoc muscorum* і *Dunaliella salina* [1, 46].

В інших експериментах теж було показано [8], що основним загальним результатом окремої та сумісної дії невисоких концентрацій фенолу, міді та кадмію стало зниження приросту чисельності клітин *Scenedesmus quadricauda* з одночасним зростанням ефективності первинних реакцій фотосинтезу. Не виключено, що саме із зростанням фотосинтетичної активності при комбінованій дії токсикантів пов'язаний перерозподіл енергії, яка поглинається клітиною зі сповільненою швидкістю росту [34]. Дослідження свідчать і про те, що висока лабільність фотосинтетичного апарату на рівні первинних реакцій визначає адаптивні перебудови розвитку культури мікрowodоростей у несприятливих умовах. Первинні реакції, очевидно, оптимізують потік електронів та енергетичний баланс в клітинах водоростей. З одного боку, це забезпечує скидання надлишку енергії в умовах пристосувальної реакції при сповільненні інтенсивності росту, а з іншого – первинні фотосинтетичні реакції в цих умовах можуть бути пусковим механізмом регуляції співвідношення швидкостей світлових і темнових реакцій фотосинтезу, продукти якого і визначають подальшу ефективність адаптивних процесів [8, 9, 31].

Ще одним важливим чинником формування стійкості та адаптації до дії токсикантів у водоростей є специфічне зв'язуванням катіонів металів залишками цистеїну у молекулах низькомолекулярних білків металотіонеїнівта фітохелатинів, синтез яких індукується саме за дії важких металів, і які можуть зв'язувати до 20% металу від власної молекулярної маси [5, 18]. Так, у дослідах з *Anacystis nidulans* і *Nostoc muscorum* було показано, що майже 49% від загальної кількості зв'язаного клітиною ванадію взаємодіяло з цитоплазматичними білками, при цьому значно зростав фонд низькомолекулярних білків (~ 10 кДа) і концентрація SH-груп в клітинах [19].

Необхідно відмітити, що значну роль у детоксикації металів та толерантності гідрофітів відіграє вакуолярна компартменталізація. Якщо метал проник у клітину, то миттєво активізуються системи, які безпосередньо пов'язані з метаболізмом сірки, приводячи у кінцевому результаті до продукування фітохелатинів – рослинних металотіонеїнів. Ці сполуки

забезпечують транспортування іонів металів у вакуолі, де відбувається дисоціація фітохелатних комплексів, а вільні іони металів утворюють комплекси з органічними кислотами або амінокислотами, що входять до складу клітинного соку [32, 33]. Фітохелатні сполуки є одним з головних факторів детоксикації металу при будь-якій експозиції та концентраціях в межах від фізіологічно активної до гіперстресової [33]. Крім того, фітохелатини відіграють важливу роль у метаболізмі сірки та мікроелементів [39]. Це підтверджується і даними авторів робіт [38, 48], які виявили, що фітохелатинні металотіонеїни та зв'язані з ними метали (Cu, Cd, Fe, Mn, Zn) локалізуються переважно у вакуолях. У клітинах *Chlamydomonas reinhardtii* (за дії Co^{2+} і Cd^{2+}) та *Dunaliella salina* і *Chlamydomonas bullosa* (у присутності Cd^{2+} і Cu^{2+}) спостерігалася значна вакуолізація цитоплазми і поява у вакуолях щільних включень. Виведення зв'язаних іонів металів з вакуолей може відбуватися як шляхом обміну на вільні іони в цитоплазмі, так і шляхом виділення металічного комплексу з продуктами деградації металотіонеїнів, як це було показано на представниках *Bacillariophyta* – *Emiliana huxleyi* і *Thalassiosira weissflogii* [40].

У дослідах на клітинах діатомових мікроводоростей за дії сублетальних концентрацій металів встановлено, що кількість синтезованих металотіонеїнів є достатньою лише для запобігання загибелі клітин від летальних доз [32, 44]. Однак, надалі вмикаються інші механізми регулювання та функціонування метаболічних процесів у стресових умовах.

Слід зазначити, що синтез захисних білків є чутливішим до дії токсичного металу, ніж до металу, який виконує біологічну роль в організмі і є необхідним для перебігу метаболічних процесів [18]. Так, у діатомових водоростей *Ditylum brightwellii*, *Thalassiosira weissflogii* і *T. pseudonana* іони Cd^{2+} стимулювали синтез металотіонеїнів вже при концентрації $\sim 10^{-7}$ М, а іони Zn^{2+} починали проявляти ефект за вмісту $\sim 3 \cdot 10^{-4}$ М [32, 40].

У клітинах водоростей важливу захисну роль відіграють також і різні низькомолекулярні метаболіти. До них, насамперед, належать ті, з якими можливе утворення безпечних комплексів з іонами важких металів. Є й такі, що запобігають взаємодії металів з біомолекулами. Так, у клітинах *Chlamydomonas reinhardtii*, *Ch. bullosa* і *Dunaliella salina* дія Co^{2+} , Cd^{2+} і Cu^{2+} стимулювала синтез і накопичення крохмалю та інших полісахаридів [38, 48]. До переліку низькомолекулярних антиоксидантів належать також і деякі ліпіди діатомових водоростей, вітаміни В₂, Е, С, феноли, каротиноїди, глутатіон та екзо- й ендогенні тіоли. Крім того, мембранозв'язаний токоферол перетворював вільні радикали у стабільну форму та сприяв їх виведенню із мембран. У культурі морської ціанобактерії *Synechococcus* sp. PCC-7002 окисне руйнування пігментів інгібувалося вітаміном Е, а при низькому вмісті клітинного токоферолу знижувалися і захисні ефекти екзогенних тіолів [41, 42]. У деяких роботах відмічається здатність водоростей регулювати вміст фітохелатинів у власній клітині [32, 37].

Експериментальні дані підтверджують гіпотезу про те, що стійкість ціанобактерій та мікроводоростей визначається цілим комплексом захисних механізмів. Так, у чутливих видів *Anacystis nidulans* і *Dunaliella maritima*, у яких практично відсутні зовнішні пасивні захисні механізми, формування адаптації до ванадію, пов'язане з інтенсивним виділенням клітинами вуглеводів [14]. Завдяки зв'язуванню металу з цими сполуками відбувається зниження його токсичного впливу, а внутрішньоклітинна детоксикація пов'язана з нейтралізацією активних форм кисню за допомогою фізіологічних антиоксидантів – каротиноїдів та гліколату.

Підсумовуючи зазначене, можна стверджувати, що у водоростей основна кількість металів-мікроелементів знаходиться у вигляді сполук їх іонів з високомолекулярними комплексами. Зв'язування металів з молекулами клітини в нормі може розглядатися як регуляторний механізм, що забезпечує підтримання необхідної для клітин кількості металів при коливанні їх концентрації у середовищі, а також впливає на формування запасного пулу життєво важливих мікроелементів. При підвищенні концентрації металів у середовищі цей механізм здатний виконувати функцію «інактивації» їхнього надлишку, відіграючи роль буфера. Перевищення ємності цієї буферної системи призводить до зростання внутрішньоклітинної концентрації іонів металів до небезпечного рівня, який здатний спричинити токсичний ефект [6, 18, 21].

Отже, визначено, що важливим шляхом формування стійкості водоростей до важких металів є зміна толерантності їх ферментних систем, яка може відбуватися через синтез толерантніших до дії металів форм ферментів [2, 23]. Однак, поряд з якісними змінами молекулярних форм ферментів, під впливом важких металів відбувається перемикання цілих ферментативних систем (рис. 1). Наприклад, за дії іонів свинцю у рослин спостерігається активація глюкозо-6-фосфатдегідрогенази, ключового ферменту пентозофосфатного циклу на фоні пригнічення сукцинатдегідрогеназної ферментативної системи циклу Кребса [24, 29]. Не виключено, що таким самим чином на присутність токсиканту реагують і водоростеві клітини.

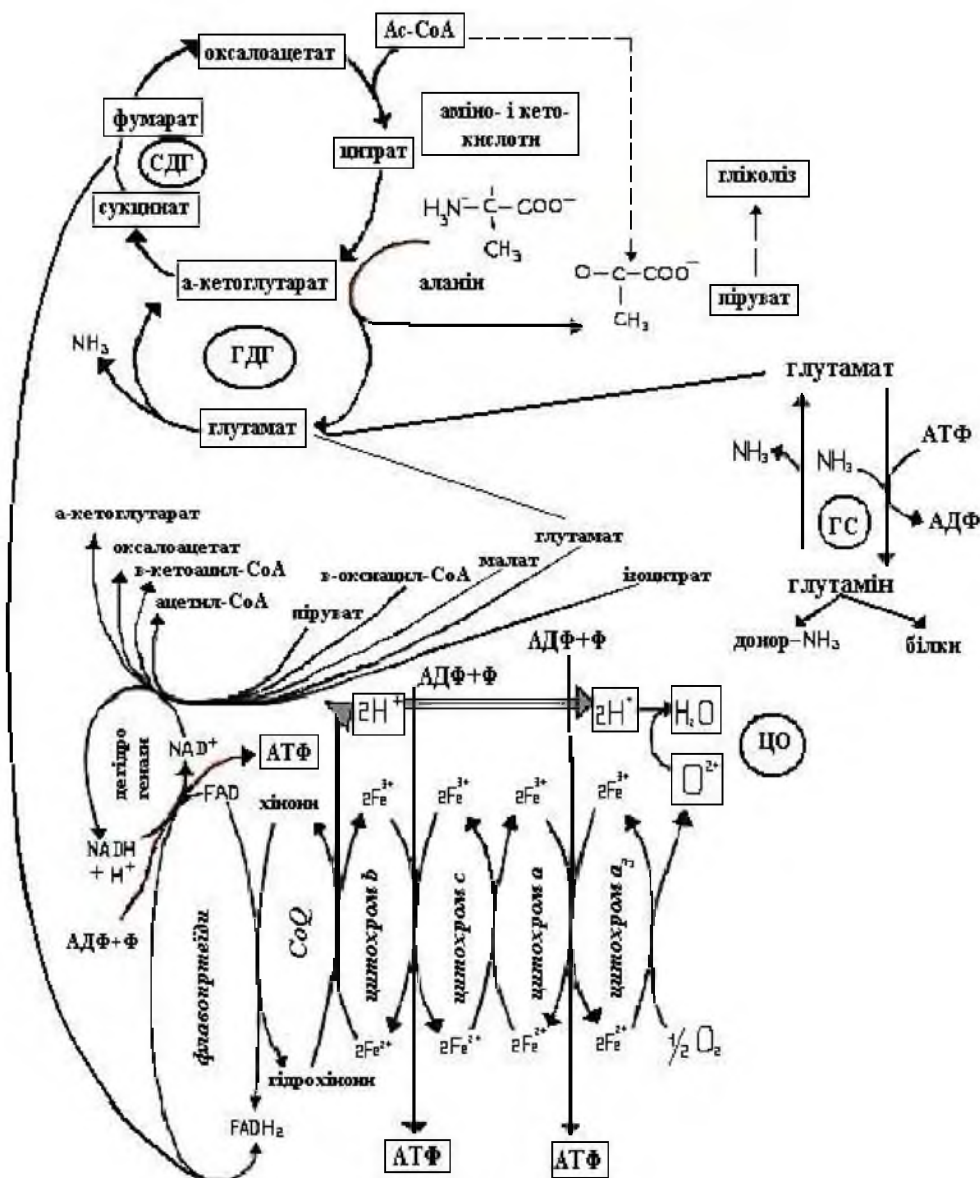


Рис. 1. Загальна схема взаємозв'язку метаболічних процесів [36].

Очевидно, що в умовах тривалої інтоксикації свинцем в клітинах включаються механізми, які спрямовані на відновлення вихідного метаболічного стану, або перемикають його на альтернативні шляхи функціонування. Підвищенні концентрації свинцю, гальмуючи активність ферментів циклу Кребса і збіднюючи клітини енергетично, сприяють перемиканню на пентозофосфатний шлях дихання. Його активатором можуть бути як підвищення вмісту окисненого НАДФ⁺, так і нестача фосфату, що безпосередньо може бути зумовлено дією свинцю [22]. Незважаючи на редукцію метаболічної активності, це все таки дає можливість клітині підтримувати її ріст та розвиток [23, 29].

Поряд з цим, було з'ясовано, що при надмірній активності циклу Кребса за дії негативних зовнішніх чинників у рослинних організмів активується альтернативний шлях дихання [10]. Він здатний забезпечувати додаткове окиснення надлишку відновлених у ЦТК нікотинамідів і запобігати перебудові пулу убіхінону, який може, у свою чергу, стимулювати утворення вільних радикалів [35, 45]. Це дозволяє розглядати альтернативний шлях дихання, як специфічний адаптивний механізм, що сприяє підтриманню клітинного гомеостазу у несприятливих умовах середовища [11].

Слід зазначити, що здатність водоростей адаптуватися до надлишку металів у середовищі без порушення фізіологічних функцій тісно пов'язана з процесом формування стійкості виду і популяції. Фенотипові адаптації реалізують наявні можливості клітин, які ґрунтуються на власних механізмах та ресурсах. Вони, як правило, виникають при впливі низьких концентрацій токсикантів і при пересіванні не зберігаються. Пристосування до дії металів здійснюються, переважно, при відборі готових резистентних форм у генетично неоднорідній популяції при елімінації її нестійкої чутливої частини. Отже, наступна резистентність культури водоростей визначається появою нового покоління резистентних клітин [9, 12].

Вважається, що висока стійкість окремих популяцій водоростей до токсичного чинника забезпечується фенотиповою адаптацією популяцій, яка формується у результаті збільшення чисельності клітин, зменшення їх просторової роз'єднаності та хімічної взаємодії на рівні метаболітів [8, 9]. Присутність толерантних до дії металів видів та супутніх мікроорганізмів (бактерій, грибів та ін.) у змішаній культурі або в природному угрупованні водоростей може зменшувати токсичність важких металів або взагалі зумовити відсутність токсичного ефекту внаслідок адсорбції на їх клітинних стінках та акумуляції ними частини токсиканту [13, 43].

Гетерогенність на рівні популяції підвищує шанси на її збереження в екстремальних умовах середовища і забезпечує відновлення чисельності водоростей за рахунок розмноження збереженої частки резистентних клітин [25].

Підсумовуючи літературні дані, можна зазначити, що адаптації водоростей до важких металів – багатоступеневий процес, який клітини намагаються контролювати на структурному та функціональному рівнях. Адаптивний синдром – це комплекс регуляторних механізмів, коли кожний із них діє окремо, але разом з тим, одночасно і узгоджено. Він складається із послідовної системи: мембранна і постмембранна регуляція транспорту у клітину → окремі ферментні адаптації → адаптивні перебудови метаболічних систем на фермент-субстратному та регуляторному рівнях → модифікація у клітинах різновидностей наявних синтез нових молекул і «протекторних» сполук з «металотіонеїновими» властивостями → формування фенотипової резистентності окремих клітин та нового рівня популяційної витривалості видів.

1. Багнюк В.М. Особенности взаимодействия металлов с водоростями *Chlorella vulgaris* / [В.М. Багнюк, В.И. Миронюк, В.В. Подорванов и др.] // Доповіді НАН України. — 1997. — № 11. — С. 155—159.
2. Базелян В.Л. Биохимические механизмы адаптации одноклеточных водорослей к тяжелым металлам / В.Л. Базелян, Г.Ю. Коломийченко, О.А. Семенова // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований : междунар. науч. конф., 24-27 июля, 2006 г.: тезисы докл. — Херсон, 2006. — С. 19—22.
3. Боголюбов В. М. Стратегія сталого розвитку : підруч. для ВНЗ / В. М. Боголюбов, М. О. Клименко, Л. Г. Мельник, В. А. Прилипка, Л. В. Клименко; ред.: В. М. Боголюбов. — Херсон: Олді-плюс, 2012. — 444 с.
4. Боднар О. І. Адаптивні властивості водоростей за дії іонів металів : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.17 «Гідробиологія» / О. І. Боднар. — Київ, 2009. — 22 с.
5. Бурдин К.С. Металлотіонеїни, их строение и функции / К.С. Бурдин, Е.Е. Полякова // Успехи современной биологии. — 1987. — Т. 103, № 3. — С. 390—400.
6. Гавриленко Е.Е. Изучение аккумуляции и токсичности некоторых тяжелых металлов у водных макрофитов : дис. на соиск. ученой степени кандидата биол. наук : 03.00.17 / Е.Е. Гавриленко. — М., 1988. — 217 с.
7. Гандзюра В.П. Поняття шкодочинності в екології / В.П. Гандзюра, В.В. Грубінко // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — 2007. — № 1 (31). — С. 11—31.

8. Гапочка Л.Д. Адаптационно-токсикологические аспекты комбинированного действия фенола, меди и кадмия на зеленые микроводоросли / [Л.Д. Гапочка, С.Е. Плеханов, М.И. Баттах и др.] // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 1995. — № 3. — С. 41—46.
9. Гапочка Л.Д. Формирование популяций микроводорослей и их устойчивость в условиях токсического воздействия / Л.Д. Гапочка, О.Б. Шавырина // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 2004. — № 4. — С. 22—28.
10. Головка Т.К. Альтернативное (цианидустойчивое) дыхание и соотношение дыхательных путей в листьях теневыносливого растения *Ajugareptans*L. / Т.К. Головка, Н.В. Пыстина // Вестник Башкирского университета. — 2001. — № 2 (I-II). — С. 24—28.
11. Головка Т.К. Дыхание растений: физиологические аспекты / Т.К. Головка. — С-Пб.: Наука, 1999. — 204, [2] с.
12. Горбатюк Л.О. Деякі аспекти токсичної дії важких металів на гідрофіти / Л.О. Горбатюк // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — 2006. — № 1 (27). — С. 112—122.
13. Горбунов М.Ю. Особенности действия металлов на организмы фитопланктона в культуре и природной среде / М.Ю. Горбунов // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке : всерос. науч. конф., 27-30 авг. 2001 г.: тезисы докл. — Саратов, 2001. — С. 243—246.
14. Гусев М.В. Устойчивость культур цианобактерии *Anacystis nidulans* и микроводоросли *Dunaliella maritima* к токсическому действию ванадия: влияние фосфата, железа и цистеина / [М.В. Гусев, А.Ф. Лебедева, Я.В. Саванина и др.] // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 1997. — № 2. — С. 17—21.
15. Ипатова В.И. Ответные реакции высших водных растений на загрязнение среды тяжелыми металлами / В.И. Ипатова, А.Г. Дмитриева // Гидробиотаника — 2005 : VI всерос. школа — конф. по водным макрофитам, Борок, 11-16 окт. 2005 г.: материалы. — Рыбинск, 2006. — С. 258—261.
16. Коженкова С.И. Микроэлементный состав зеленой водоросли из залива Петра Великого Японского моря / С.И. Коженкова, Е.Н. Чернова, В.М. Шулькин // Биология моря. — 2006. — Т. 32, № 5. — С. 342—352.
17. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів / І.В. Косаківська. — К.: Сталь, 2003. — 191 с.
18. Лебедева А.Ф. Распределение ванадия в клетках цианобактерий *Anacystis nidulans* и *Nostoc muscorum*: взаимосвязь с SH-содержащими низкомолекулярными белками / А.Ф. Лебедева, Я.В. Саванина, И.Б. Савельев // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 1993. — № 4. — С. 58—61.
19. Лебедева А.Ф. Устойчивость цианобактерий и микроводорослей к действию тяжелых металлов: роль металлосвязующих белков / [А.Ф. Лебедева, Я.В. Саванина, Е.Л. Барский и др.] // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 1998. — № 2. — С. 42—48.
20. Мур Дж. В. Тяжелые металлы в природных водах: контроль и оценка влияния / Дж. В. Мур, С. Рамамурти; пер. с англ. — М.: Мир, 1987. — 288 с.
21. Пиментел Флорес Хосе Луис. Микроводоросли как объект биомониторинга в условиях антропогенного стресса при действии тяжелых металлов: дис. ... канд. биол. наук:03.00.16; 03.00.18 / Пиментел Флорес Луис. — М., 2004. — 125 с.
22. Полевой В.В. Физиология растений : учебное пособие для студ. биол. спец. / В.В. Полевой. — М.: Высш. школа, 1989. — 464 с.
23. Речевська Н.Я. Адаптація мохів до токсичної дії важких металів / Н.Я. Речевська // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. — Т. 2. — К., 2001. — С. 98—101.
24. Речевська Н.Я. Вплив свинцю на активність внутрішньоклітинного метаболізму і його регуляція / Н.Я. Речевська, Л.О. Демків // Вісник Львівського державного університету. — Серія біологічна. — 1997. — Вип. 24. — С. 58—61.
25. Саванина Я.В. Микроводоросли и цианобактерии: устойчивость к действию тяжелых металлов / Я.В. Саванина, А.Ф. Лебедева, М.В. Гусев // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 2001. — № 3. — С. 14—24.
26. Савельев И.Б. Влияние ионов цинка на морфологию и ультраструктуру клеток цианобактерии *Anabaena nidulans* / И.Б. Савельев, И.О. Селях // Вестник Московского университета. — Серия 16. Биология. — 2000. — № 3. — С. 39—43.
27. Саут Р. Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик; пер. с англ. К.Л. Тарасова. — М.: Мир, 1990. — 595, [3] с.
28. Сенцова О.Ю. Влияние тяжелых металлов на микроорганизмы / О.Ю. Сенцова, С.Н. Максимов // Успехи микробиологии. — 1985. — № 20. — С. 227—252.

29. Феник С.И. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам / С.И. Феник, Т.Б. Трофимьяк, Я.Б. Блом // Успехи современной биологии. — 1995. — Т. 115, № 3. — С. 15—20.
30. Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг морских вод тяжелыми металлами / Н.К. Христофорова; отв. ред. И.А. Скульский. — Л.: Наука, 1989. — 192 с.
31. Чемерис Ю.К. Связь инактивации ФС II с накоплением продуктов фотосинтетического метаболизма при азотном голодании клеток хлореллы / [Ю.К. Чемерис, Л.В. Шендерова, В.В. Лядский и др.] // Физиология растений. — Т. 37, № 2. — 1990. — С. 668—673.
32. Ahner B.A. Phytochelatin production in marine algae. 1. An interspecies comparison. 2. Induction by various metals / Ahner B.A., Morel F.M.M. // Limnol. And Oceanogr. — 1995. — Vol. 40, № 4. — P. 658—665.
33. De D.N. Plant cell vacuoles: An Introduction / De D.N. — Collingwood, VIC. — Australia: CSIRO Publishing, 2000. — 288 p.
34. Elstner E.E. Oxygen activation and oxygen toxicity / E.E. Elstner // Ann. Rev. Plant Physiol. — 1982. — Vol. 33. — P. 73—96.
35. McIntosh L. Alternative oxidase: from gene to function / McIntosh L., Vanlerberghe G.C. // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1997. — Vol. 48, № 6. — P. 703—734.
36. Metzler D.E. Biochemistry: The Chemical Reactions of Living Cells. 2nd edition / D.E. Metzler. — New York — London: Academic Press, 2003. — 1973 p.
37. Morelli E. Production of phytochelatins in the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum* in response to copper and cadmium exposure / Morelli E., Pratesi E. // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. — 1997. — Vol. 59, № 4. — P. 657—664.
38. Purchase D. Cadmium uptake and nitrogen fixing ability in metal – resistant laboratory and field strains of *Rhizobium leguminosum* biovartrifolii / Purchase D., Miles R.J., Young T.W.K. // FEMS Microbiol. Ecol. — 1997. — Vol. 22, № 1. — P. 85—93.
39. Reddy C.N. Heavy metal – binding proteins/polipeptides: occurrence, structure, synthesis and function. A review / Reddy C.N., Prasad M.N.V. // Environ. Exp. Bot. — 1990. — Vol. 30, № 3. — P. 251—264.
40. Rijstenbil J.W. Interaction of toxic trace metals and mechanisms of detoxication in the planktonic diatoms *Ditylum brightwellii* and *Thalassio sirapseudonana* / [Rijstenbil J.W., Sandee A., Van Drie J., Wijnholds J.A.] // FEMS Microbiol. Rev. — 1994. — Vol. 14, № 4. — P. 387—396.
41. Sakamoto T. A laboratory model for the rapid disappearance of cyanobacteria in natural blooms / Sakamoto T., Bryant D.A. // Plant and Cell Physiol. — 1997. — Vol. 38, № 1000. — P. 125—131.
42. Sargent J.R. Protist as sources of essential (n-3) polyunsaturated fatty acids for predator development / Sargent J.R., Bell M.V., Henderson R.J. // Eur. J. Protistol. — 1995. — Vol. 31, № 4. — P. 460—461.
43. Silverberg B. Ultrastructural localization of lead in *Stigeo clonium tenue* (Chlorophyceae) as demonstrated by cytochemical and X — ray microanalysis / B. Silverberg // Phycologia. — 1985. — Vol. 14, № 2. — P. 265—274.
44. Stennard F.A. Effect of prior, low-level cadmium exposure in vivo on metallothionein expression in cultured lymphocytes / Stennard F.A., Stewart T.C., West A.K. // J. Appl. Toxicol. — 1995. — Vol. 15. — P. 63—67.
45. Vanlerberghe G.C. Molecular localization of a redox-modulated process regulating plant mitochondrial electron transport / Vanlerberghe G.C., McIntosh L., Yip J.Y. // Plant Cell. — 1998. — Vol. 10, № 9. — P. 1551—1560.
46. Verma S.K. Multiple metal resistance in the cyanobacterium *Nostoc muscorum* / Verma S.K., Singh S.P. // Bull. Environ. Contam. Toxicol. — 1995. — Vol. 54. — P. 614—619.
47. Villares R. *Ulva* and *Enteromorpha* as indicators of heavy metals pollution / Villares R., Puente X., Carballeira A. // Hydrobiologia — 2001. — Vol. 462. — P. 221—232.
48. Visviki I. Acute and chronic exposure of *Dunaliella salina* and *Chlamydomonas bullosa* to copper and cadmium: effects on ultrastructure / Visviki I., Rachlin J.W. // Arch. Env. Contam. Toxicol. — 1994. — Vol. 26. — P. 154—162.

О. И. Боднар

Тернопольский национальный педагогический университет имени Владимира Гнатюка

АДАПТИВНЫЕ СВОЙСТВА ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ИОНОВ МЕТАЛЛОВ

Влияние ионов металлов на водоросли и их адаптивный ответ определяется не только химической реактивностью металлов и их соединений, но и регулируется уровнем физиолого-биохимических активностей клеток водорослей. Прежде всего, это связано с реализацией их биопотенции и выживания, которые осуществляются путем формирования определенного

уровня активности накопления и выведения металлов; уровнем метаболической активности и биопродукции; метаболических адаптаций защиты от металлов с целью контроля за их поступлением и чрезмерной биохимической реактивности.

Ключевые слова: водоросли, металлы, метаболизм, регуляция, адаптация

O. I. Bodnar

Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University, Ukraine

ADAPTIVE PROPERTIES OF ALGAE UNDER THE INFLUENCE OF IONS OF METALS

Effect of metals on algae and aquatic adaptive response to the action of ions depends not only on the chemical reactivity of metals and their compounds, but also regulated the level of physiological and biochemical activity of algae cells. First of all, it is connected with the implementation of their strategy biopotential and survival, carried out by a certain level of activity on accumulation and excretion of metals; the level of metabolic activity and bioproduction and their regulation; metabolic adaptations protection of metals to control their intake and excessive biochemical reactivity.

Keywords: algae, metals, metabolism, regulation, adaptation

Рекомендує до друку

В. В. Грубінко

Надійшла 18.12.2014