

УДК 528.23/26-113

О. И. Боднар¹, П. Д. Клоченко², В. В. Грубинко¹,
Е. В. Борисова³

**ВЛИЯНИЕ ИОНОВ СВИНЦА НА
ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ДИАТОМОВОЙ
ВОДОРΟΣЛИ МАУАМАЕА АТОМУС**

Исследовано влияние ионов свинца на активность ключевых ферментов энергетического и азотного обмена у диатомеи *Maуamaea atomus*, а также определен уровень накопления данного металла клетками водоросли. Установлено, что максимальное поглощение ионов свинца происходит в первые часы после внесения металла в среду. Показано, что сукцинатдегидрогеназа и цитохромоксидаза более чувствительны к Pb^{2+} на уровне 1 ПДК, чем при 5 ПДК, что свидетельствует о сложной специфике концентрационной зависимости дыхательных процессов в клетках диатомовой водоросли. Обнаружено, что глутаминсинтетаза практически не испытывала токсического воздействия металла при исследованных концентрациях.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, ионы свинца, накопление, сукцинатдегидрогеназа, цитохромоксидаза, глутаминсинтетаза.

В настоящее время в связи с усилением антропогенного пресса значительно возрос уровень загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами, которые среди химических элементов являются наиболее токсичными и уступают по этому признаку только пестицидам. Токсичность тяжелых металлов обусловлена их физико-химическими свойствами: ионизацией, величиной окислительно-восстановительного потенциала, сродством к различным химическим и функциональным группам. Для них также характерно наличие высокой биологической активности, способности аккумулироваться живыми организмами, широкая распространенность и легкость переноса в окружающей среде [9, 24]. К числу основных загрязнителей водных экосистем, относятся свинец, кадмий и ртуть. Данные литературы свидетельствуют об их негативном влиянии на гидробионтов, в том числе на водоросли как первичных продуцентов [3, 8, 10, 18, 24]. Попадая в растительные клетки, они ингибируют многие жизненно важные физиолого-биохимические процессы, нарушая нормальное и согласованное действие ферментных систем. Вместе с тем, имеются сведения о способности водорослей противостоять токсическому действию повышенных концентраций тяжелых металлов благодаря специфическим реакциям организма, включающим как механизмы их изоляции, так и метаболические процессы адаптационного характера [6, 8].

© Боднар О. И., Клоченко П. Д., Грубинко В. В., Борисова Е. В., 2011

Свинец не является микроэлементом, необходимым для роста водорослей. Однако последние способны накапливать его в значительных количествах. Данные относительно влияния ионов свинца на жизнедеятельность водорослевых клеток немногочисленны и довольно противоречивы. Тем не менее, они свидетельствуют о существовании связи между внутриклеточным накоплением данного металла водорослями и нарушением их функционального состояния, структуры клеточных компонентов, процессов роста и размножения [19, 27—30].

Целью данной работы было изучение особенности накопления ионов свинца клетками *Mayamaea atomus* (Bacillariophyta) и ответных реакций функциональных систем данной водоросли на воздействие исследуемого токсиканта.

Материал и методика исследований. Объектом исследований служила диатомовая водоросль *Mayamaea atomus* (Kütz.) Lange-Bert. (= *Navicula atomus* (Kütz.) Grun.) АСКУ-12-02, которую выращивали в условиях лабораторной культуры на среде Болда [31]. Источником ионов свинца служила соль $Pb(NO_3)_2$. Количество вносимой в среду соли определяли из расчета получения концентрации ионов Pb^{2+} 0,03 мг/л и 0,15 мг/л, что соответствует 1 и 5 ПДК [1]. Контролем служила культура, выращиваемая на среде без ионов свинца. Отбор проб для анализов осуществляли в начале опыта (через 2 ч после внесения металла), а также на 1, 3, 5, 10 и 15-е сутки.

Для изучения активности ферментов *M. atomus* ее клетки отделяли от среды с помощью мембранных фильтров Сынпор № 4. Затем готовили гомогенаты биомассы на 0,005 моль трис-НСl буфере (рН 7,6), который содержал 0,005 моль ЭДТА и 0,002 моль $MgSO_4$, в соотношении 1:5 (сырая биомасса : объем буфера), в механическом гомогенизаторе при 7000 об/мин. В дальнейшем гомогенаты центрифугировали при 5000 об/мин в течении 15 мин. Полученную таким образом суспензию использовали в последующих экспериментальных работах, которые осуществляли при охлаждении до 4°C [20, 21].

Активность глутаминсинтетазы (КФ 6.3.1.2) исследовали в синтетазной реакции. Реакционная смесь при определении активности фермента фосфатным методом [12] содержала 0,25 моль трис-НСl буфер (рН 7,2), 0,06 моль NH_4Cl , 0,16 моль глутамата натрия, 0,015 моль АТФ, 0,06 моль $MgSO_4$ и ферментный экстракт в количестве, необходимом для образования 1—10 мкмоль глутамин в течении 45 мин при 25°C. Реакцию останавливали добавлением 4,0 мл 1,8%-ного р-ра $FeSO_4$ в 0,3 моль H_2SO_4 и 0,4 мл 6,6%-ного р-ра $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ в 7,5 моль H_2SO_4 , а затем фотометрировали на спектрофотометре СФ-46 при 700 нм для выявления прироста гидролизованного фосфора. Активность фермента выражали в мкмоль P_n /мг белка·мин.

Активность сукцинатдегидрогеназы (КФ 1.3.99.1) определяли фероцианатным методом [20]. При этом инкубационная смесь содержала 0,1 моль янтарную кислоту, 0,025 моль ЭДТА, 0,025 моль $K_3Fe(CN)_6$, 0,1 моль фосфатный буфер (рН 7,8). Реакцию останавливали внесением 20%-ной трихлоруксусной кислоты. Спектрофотометрию осуществляли при длине волны

420 нм. Ферментную активность выражали в нмоль сукцината на мг белка за 1 мин.

Активность цитохромоксидазы (КФ 1.9.3.1) устанавливали, используя методику [37] и выражали в мкг индофенола синего в расчете на мг белка за 20 мин. Инкубационная смесь содержала 0,2 моль фосфатный буфер (рН 7,8), 0,1%-ный раствор α -нафтола, 0,1%-ный раствор парафенилендиамин-гидрохлорида и 0,02%-ный р-р цитохрома с. Реакцию останавливали добавлением эфирно-спиртовой смеси (9:1) и фотометрировали при длине волны 540 нм.

Содержание свинца определяли атомно-адсорбционным методом на спектрофотометре Selmi C-115M. Количество накопленного клетками водоросли металла устанавливали по разнице между содержанием металла в контроле и в опытных образцах и выражали в мкг на 1 г сухой массы [2]. Содержание белка в клетках водоросли определяли по методу Лоури [35]. Полученные данные обработаны методами вариационной статистики [17].

Результаты исследований и их обсуждение

Особенности накоплены Pb^{2+} водорослевыми клетками. Водоросли, как и высшие водные растения разных экологических групп, в условиях загрязнения среды ионами тяжелых металлов способны накапливать их в значительных количествах, что до определенного предела не влияет на жизнеспособность их клеток. Однако дальнейшее увеличение внутриклеточной концентрации данных ионов может вызывать необратимые изменения и гибель организма [23]. Данные литературы показывают, что при накоплении ионов свинца срабатывают механизмы, включающие ионный обмен, хелатообразование и процессы, сопровождающиеся осаждением металла на клеточных стенках водорослей [13, 36].

Данные о динамике накопления ионов свинца диатомовой водорослью *M. atomus* представлены в таблице 1. Они свидетельствуют о том, что максимальное поглощение исследуемого металла водорослевыми клетками происходило в первые часы после его внесения в среду. При концентрации ионов свинца в среде 0,03 мг/л его количество в клетках *M. atomus* увеличилось в 13 раз по сравнению с контролем после 2 ч экспозиции, а при концентрации 0,15 мг/л — в 48 раз. При дальнейшем культивировании *M. atomus* накопление металла водорослями шло менее интенсивно. Наблюдалось лишь незначительное увеличение содержания ионов свинца в биомассе водоросли по сравнению с первоначальным значением (в среднем на 17—25%). Результаты по изучению накопления свинца водорослевыми клетками подтверждаются данными по изменению содержания его ионов в среде культивирования. Установлено, что к концу опыта количество металла в среде составляло около 67 и 65% от первоначально вносимого (соответственно 0,03 и 0,15 мг/л). Полученные нами данные согласуются со сведениями других авторов, касающимися представителей Chlorophyta и Cyanoprocarvota [5, 26, 27, 32, 33].

1. Динамика накопления Pb^{2+} клетками *M. atomus* при разной концентрации ионов металла в среде ($M \pm m, n = 5$)

Период культивирования, сут	Содержание Pb^{2+} в клетках водорослей, мкг/г сухой массы		
	1	2	3
0*	0,60 ± 0,02	7,55 ± 0,76	28,44 ± 2,00
1	0,61 ± 0,02	8,10 ± 0,73	29,13 ± 2,33
3	0,69 ± 0,02	8,62 ± 1,21	29,86 ± 2,69
5	0,62 ± 0,02	9,04 ± 0,78	35,57 ± 3,91
10	0,70 ± 0,02	9,11 ± 0,99	40,65 ± 3,52
15	0,68 ± 0,02	9,25 ± 0,74	41,79 ± 4,17

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: концентрация Pb^{2+} в среде: 1 — контроль; 2 — 0,03 мг/л; 3 — 0,15 мг/л; * через 2 ч после внесения Pb^{2+} в среду.

Следует отметить, что на протяжении всего периода культивирования изменялся коэффициент накопления свинца ($K_n = \text{содержание металла в сухой биомассе} : \text{содержание металла в среде}$) *M. atomus*. Он также отличался от показателей абсолютного содержания свинца в клетках данной диатомовой водоросли. Так, при концентрации свинца в среде 0,03 мг/л значение K_n составляло 250 в начале опыта и 310 в конце, а при 0,15 мг/л — соответственно 190 и 280.

Влияние Pb^{2+} на ферментные системы. Энергетические параметры функционирования метаболических систем в клетках водорослей являются одним из первостепенных биомаркеров их физиологического состояния. Одним из ключевых ферментов энергетического обмена клеток является сукцинатдегидрогеназа, которая также играет важную роль в адаптации клеток к неблагоприятным факторам окружающей среды. Известно, что сукцинатдегидрогеназа владеет значительным запасом каталитической активности, которая может быть реализована при разных физиологических состояниях организма, а также принимает участие в осуществлении регуляции и взаимосвязи отдельных путей не только окислительного, но и пластического обмена [6, 15].

Проведенные нами исследования показали, что активность сукцинатдегидрогеназы диатомовой водоросли *M. atomus* изменялась под воздействием ионов свинца в зависимости от их концентрации в среде культивирования. Наблюдалось парадоксальное явление ингибирования активности данного фермента при меньшей концентрации ионов свинца (на уровне 1 ПДК) и стимулирования ее — при большей (на уровне 5 ПДК). При концентрации Pb^{2+} 0,03 мг/л (1 ПДК) угнетение активности сукцинатдегидрогеназы на 23—41% по сравнению с контролем было зафиксировано уже через 2 ч после внесения металла в среду и наблюдалось в течение последующих 5 сут эксперимента (табл. 2). На 10-е сутки активность исследуемого фермента практически стабилизировалась и на 15-е сутки незначительно (на 7%) превышала таковую в контроле.

2. Активность сукцинатдегидрогеназы *M. atomus* при разной концентрации Pb^{2+} в среде ($M \pm m, n = 5$)

Период культивирования, сут	Активность фермента, нмоль сукцината / мг белка-мин		
	1	2	3
0*	22,93 ± 1,06	15,81 ± 0,57	23,02 ± 1,12
1	23,65 ± 1,01	14,07 ± 0,46	37,71 ± 1,44
3	22,84 ± 0,09	17,65 ± 0,85	29,79 ± 1,07
5	23,31 ± 1,05	16,98 ± 0,72	28,41 ± 0,95
10	22,58 ± 1,12	21,36 ± 1,04	27,35 ± 1,16
15	22,17 ± 1,14	23,64 ± 0,93	22,96 ± 1,15

В то же время, при концентрации ионов свинца в среде 0,15 мг/л (5 ПДК) активность сукцинатдегидрогеназы в начале значительно возросла (на 63%) на 1-е сутки опыта, а затем на 3, 5 и 10-е сутки снижалась, оставаясь выше контрольной на 21—30%, и постепенно стабилизировалась к концу опыта (см. табл. 2). Можно предположить, что отсутствие ингибирующего эффекта связано со стимуляцией активности дыхательной цепи за счет окисления сукцината, который образуется в процессе компенсаторного приспособления окислительного обмена в неблагоприятных условиях среды [14].

Интересен также факт нормализации функционального состояния звена дыхательной цепи по истечении двух недель культивирования *M. atomus*, несмотря на разное содержание ионов свинца в среде (1 и 5 ПДК) и вызванный ими противоположный эффект (активирующий или ингибирующий).

Цитохромоксидаза играет основную роль в регуляции скорости окислительного фосфорилирования, а следовательно, и в энергетическом обеспечении процессов поглощения, связывания и детоксикации тяжелых металлов [15, 22, 29, 34, 38]. Цитохромоксидаза, как и сукцинатдегидрогеназа диатомовой водоросли *M. atomus* была более чувствительна к действию ионов свинца на уровне 1 ПДК, чем 5 ПДК (табл. 3). Однако в отличие от сукцинатдегидрогеназы, изменение активности цитохромоксидазы фиксировалось, в основном, в начале эксперимента. Наличие ионов свинца в среде культивирования на уровне 1 и 5 ПДК в первые часы опыта стимулировало активность фермента соответственно на 13 и 16%. Затем, при содержании ионов свинца в среде 0,03 мг/л наблюдалось незначительное снижение активности цитохромоксидазы на 1-е сутки и последующая ее стабилизация, а при 0,15 мг/л — активность цитохромоксидазы оставалась стабильно выше (на 15—17%) начиная с 5-х суток и до конца эксперимента.

Возможно, это связано с тем, что действие ионов тяжелых металлов на активность ферментов может осуществляться не только прямым путем [4, 8]. Кроме того, известно, что при их воздействии на живые организмы в концентрациях, превышающих физиологическую норму, не всегда отмеча-

3. Активность цитохромоксидазы *M. atomus* при разной концентрации Pb^{2+} в среде ($M \pm m, n = 5$)

Период культивирования, сут	Активность фермента, мкг индофенола синего / мг белка·20 мин		
	1	2	3
0*	29,12 ± 0,97	32,93 ± 1,45	33,99 ± 1,36
1	30,24 ± 1,36	27,90 ± 1,37	36,40 ± 1,51
3	28,85 ± 1,12	28,40 ± 0,93	30,15 ± 0,90
5	30,08 ± 1,26	29,60 ± 1,36	34,80 ± 1,54
10	29,65 ± 0,89	29,05 ± 1,38	34,56 ± 1,65
15	29,43 ± 1,24	28,76 ± 1,41	33,85 ± 1,40

ется прямая зависимость между дозой и эффектом [29]. Так, при изучении влияния йодида свинца на водоросли показано, что его цитотоксичность возрастала до концентрации $1,9 \cdot 10^{-4}$ М, а затем, несмотря на увеличение его концентрации в среде, снижалась [25]. Поэтому описанное выше изменение активности ключевых ферментов энергетического обмена, вероятно, можно объяснить проявлением специфического компенсаторного механизма клеток диатомовой водоросли в процессе ее адаптации к действию ионов свинца.

Поскольку исследование активности взаимосвязанных ферментов организма, который подвергается токсическому воздействию тяжелых металлов, дает возможность оценить состояние отдельных звеньев метаболических путей и определить направление обмена веществ [6, 22], представлялось целесообразным изучить активность глутаминсинтетазы, одного из ключевых ферментов, участвующих в ассимиляции неорганических форм азота, как важного лимитирующего фактора ростовых процессов у водорослей. Глутаминсинтетаза играет важную роль в ассимиляции аммиака у растений, катализируя синтез глутамина из глутаминовой кислоты, метаболита, который связывает энергетический и азотный обмен, и может выступать энергетическим субстратом [16, 22].

В течение всего эксперимента активность глутаминсинтетазы диатомовой водоросли *M. atomus* практически не изменялась при исследуемых концентрациях ионов свинца в среде (табл. 4). Только незначительное повышение активности фермента отмечалось в начале опыта на уровне 1 ПДК и незначительное снижение — в конце опыта на уровне 5 ПДК. Вполне возможно, это связано как с устойчивостью глутаминсинтетазы *M. atomus*, так и локализацией аккумулированного металла в водорослевой клетке. По данным электронно-микроскопических исследований, проведенных на *Stigeoclonium tenue* (Chlorophyta), показано, что ионы свинца поступают в цитоплазму и откладываются на клеточных оболочках и в вакуолях, но не в митохондриях, пластидах и ядрах, что, вероятно, способствует уменьшению их токсического воздействия на ферментные системы (цит. по [28]). Кроме того, важным аспектом регуляции активности глутаминсинтетазы является ее сложное строение и наличие множественных молекулярных форм фермента.

4. Активность глутаминсинтетазы *M. atomus* при разной концентрации Pb^{2+} в среде ($M \pm m, n = 5$)

Период культивирования, сут	Активность фермента, мкмоль $P_n \cdot 10^{-2}$ /мг белка·мин		
	1	2	3
0*	2,57 ± 0,13	2,68 ± 0,13	2,43 ± 0,11
1	2,48 ± 0,12	2,60 ± 0,14	2,54 ± 0,12
3	2,52 ± 0,08	2,56 ± 0,09	2,610 ± ,13
5	2,46 ± 0,11	2,44 ± 0,10	2,49 ± 0,09
10	2,54 ± 0,12	2,49 ± 0,12	2,46 ± 0,10
15	2,45 ± 0,09	2,55 ± 0,12	2,32 ± 0,10

Они имеют одинаковую каталитическую функцию, но разную локализацию в клетке — цитозольную и хлоропластную или митохондриальную, что, в свою очередь, обусловлено особенностями метаболизма исследуемых организмов [7, 11, 16].

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что максимальное поглощение ионов свинца клетками диатомовой водоросли *M. atomus* происходит в первые часы после их внесения в среду.

Временное возрастание активности ключевых ферментов энергетического обмена (сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы) у *M. atomus*, по-видимому, связано с увеличением энергозатрат на детоксикацию ионов свинца и обеспечением энергией определенных адаптивных реакций водорослевых клеток при повышенных концентрациях металла в среде. При этом ионы свинца в исследуемых концентрациях (0,03 и 0,15 мг/л) не оказывали влияния на активность глутаминсинтетазы.

Таким образом, ионы свинца, поглощенные клетками диатомовой водоросли *M. atomus*, обуславливают адаптивный ответ ее энергетического и азотного метаболизма, не оказывая при этом деструктивного влияния на активность ферментных систем.

**

*Досліджено вплив іонів свинцю на активність ключових ферментів енергетичного та азотного обміну у діатомовій водорості *Mayamaea atomus*, а також визначено рівень накопичення даного металу клітинами водорості. Встановлено, що максимальне поглинання іонів свинцю відбувається в перші години після внесення металу в середовище. Показано, що сукцинатдегідрогеназа та цитохромоксидаза більш чутливі до Pb^{2+} на рівні 1 ГДК, ніж при 5 ГДК, що свідчить про складну специфіку концентраційної залежності дихальних процесів у клітинах діатомовій водорості. Доведено, що глутамінсинтетаза практично не зазнавала токсичного впливу металу при досліджуваних концентраціях.*

**

*The effect of lead ions on activity of the key enzymes of the energetic and nitrogen metabolisms in the diatom alga *Mayamaea atomus* was studied as well as the level of Pb^{2+} accumulation by algal cells was determined. It was established that the maximum of Pb^{2+} accumulation was during the first hours after introduction them into the medium. Algal succinat dehydrogenase and cytochrom-c-oxidase were more sensitive to Pb^{2+} at 1 LPC then 5 LPC concentration, that indicated the existence of specific concentration relationship of respiratory processes in the diatom cells. At the same time glutamine synthetase was not undertaken the toxic affect of lead ions under both concentration.*

**

1. Алтунин В.С., Белявцева Т.М. Контроль качества воды: Справочник. — М.: Колос, 1993. — 367 с.
2. Атомно-абсорбционная спектроскопия: методические указания. — Л.: Химия, 1983. — 144 с.
3. Балогэ М.Я. Влияние изменений микрокомпонентного состава морской среды на развитие монокультур одноклеточных водорослей Рижского залива // Эксп. вод. токсикология. — 1981. — Вып. 7. — С. 142—157.
4. Гандзюра В.П., Грубінко В.В. Поняття шкодочинності в екології // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. — 2007. — № 1 (31). — С. 11—31.
5. Горюнова С.В., Максимов В.Н., Плеханов С.Е. Поглощение смесей цинка, кадмия и кобальта водорослями *Scenedesmus quadricauda* // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. — 1996. — № 1. — С. 54—59.
6. Грубінко В.В. Інтегральна оцінка токсичного ураження у біологічних системах // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. — 2005. — № 3 (26). — С. 111—114.
7. Грубінко В.В. Індукція аміаком синтезу множинних молекулярних форм глутамінсинтетази коропа // Там же. — 2007. — № 1 (31). — С. 141—148.
8. Гуменюк Г.Б., Грубінко В.В. Вплив важких металів (Zn^{2+} , Pb^{2+}) на активність NADP-залежної глутаматдегідрогенази в печінці та м'язах м'ялюска *Unio pictorum* L. // Там же. — 2005. — № 3(26). — С. 127—129.
9. Дмитриева А.Г., Кожанова О.Н., Дронина Н.Л. Физиология растительных организмов и роль металлов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002. — 159 с.
10. Зайцева И.И. Экспериментальное изучение влияния тяжелых металлов на планктонные водоросли // Ботан. журн. — 1999. — Т. 84, № 8. — С. 33—41.
11. Евстигнеева З.Г. Глутаминсинтетаза: роль в азотном метаболизме растений, регуляция и структура. — М.: Наука, 1988. — 64 с.
12. Евстигнеева З.Г., Громыко Е.А., Асеева К.Б. Определение активности глутаминсинтетазы // Биохим. методы. — М.: Наука, 1980. — С. 84—86.
13. Золотухина Е.Ю. Аккумуляция некоторых металлов морскими макроводорослями в зависимости от таксономической принадлежности // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. — 2000. — № 3. — С. 31—39.
14. Кондрашова М.Н. Взаимодействие процессов переаминирования и окисления карбоновых кислот при разных функциональных состояниях ткани // Биохимия. — 1991. — Т. 56, № 3. — С. 388—404.

15. Кретович В.Л. Биохимия растений. — М.: Высш. шк., 1980. — 445 с.
16. Кретович В.Л. Усвоение и метаболизм азота в растениях. — М.: Наука, 1987. — 486 с.
17. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
18. Линник П.Н., Искра И.В. Кадмий в поверхностных водах: содержание, формы нахождения, токсическое действие // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 6. — С. 72—85.
19. Мацевич Л.Л., Лукаш Л.Л. Генетична активність важких металів у еукаріотичних клітинах // Біополімери і клітина. — 2001. — Т. 17, № 1. — С. 5—19.
20. Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен) : учебное пособие / Под ред. М. И. Прохоровой. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. — 273 с.
21. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Под ред. А. В. Топачевского. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
22. Мецлер Д. Биохимия: Химическая реакция в живой клетке: В 3 т. — М.: Мир, 1990. — Т. 2. — 1990. — 608 с.
23. Микрякова Т.Ф. Накопление тяжелых металлов макрофитами в условиях различного уровня загрязнения водной среды // Водн. ресурсы. — 2002. — № 2. — С. 253—255.
24. Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. Контроль и оценка влияния. — М.: Мир, 1987. — 286 с.
25. Реутова Н.В., Шевченко В.А. О мутагенном действии двух различных солей свинца // Генетика. — 1991. — Т. 27, № 7. — С. 1275—1279.
26. Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Гусев М.В. Микроводоросли и цианобактерии: устойчивость к действию тяжелых металлов // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. — 2001. — № 3. — С. 14—24.
27. Сафонова Т.А. Накопления ртути и других тяжелых металлов водорослями и водными растениями // Поведения ртути и других тяжелых металлов в экосистемах: Сб. науч. трудов. — Новосибирск, 1989. — Ч. 1. — С. 64—100.
28. Упиттис В.В. Макро- и микроэлементы в оптимизации минерального питания микроводорослей. — Рига : Зинатне, 1983. — 239 с.
29. Фарабронтов М.Г. Функциональное состояние митохондриальных процессов при длительном влиянии малых доз свинца // Механизмы аварийного регулирования и адаптации при действии экстремальных факторов: Сб. науч. трудов. — Свердловск, 1984. — С. 40—46.
30. Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг морских вод тяжелыми металлами / Отв. ред. И. А. Скульский. — Л. : Наука, 1989. — 192 с.
31. Beakes G., Canter H.M., Jaworski G.H.M. Zoospores ultrastructure of *Zygorhizidium affluences* Canter and *Z. planktonicum* Canter, two chytrids parasitizing the diatom *Asterionella formosa* Hassall. // Canad. J. Bot. — 1988. — Vol. 66, N 6. — P. 1054—1067.
32. Brady D., Letebele B., Duncan J.R., Rose P.D. Bioaccumulation of heavy metals by *Scenedesmus*, *Selenastrum* and *Chlorella* algae // Water. S. Afr. — 1994. — Vol. 20, N 3. — P. 231—218.

33. *Cho D.Y., Lee S.T., Park S.W., Chung A.S.* Studies on the biosorption of heavy metals on *Chlorella vulgaris* // J. Environ. Sci. and Health. A. — 1994. — Vol. 29, N 2. — P. 389—409.
34. *Kadenbach B.* Regulation of respiration and ATP synthesis in higher organisms: hypothesis // J. Bioenerg. Biomembr. — 1986. — Vol. 18. — P. 39—54.
35. *Lowry O. H., Rosenbroug N. I., Farr A. L., Randall R. I.* Protein measurement with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N 1. — P. 265— 275.
36. *Raize O., Argaman Y., Yannai S.* Mechanisms of biosorption of different heavy metals by brown marine macroalgae // Biotechnol. and Bioeng. — 2004. — Vol. 87, N 4. — P. 451—458.
37. *Straus W.* Colometric microdetermination of cytochrome c oxidase // J. Biol. Chem. — 1954. — Vol. 207, N 2. — P. 733.
38. *Villani G., Attardi G.* In vivo control of respiration by cytochrome c oxidase in wild-type and mitochondrial DNA mutation-carrying human cells // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. — 1997. — Vol. 94. — P. 1166—1171.

¹ Тернопольский национальный педагогический университет

² Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

³ Институт ботаники НАН Украины, Киев

Поступила 05.05.10