
*ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ВОДНЫХ
РАСТЕНИЙ*

УДК 582.232:547.29'05:581.19

**А. В. Курейшевич, А. С. Потрохов, О. Г. Зиньковский,
А. В. Калиновская, И. Н. Незбрицкая**

**АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ
ВИДОВ CHLOROPHYTA И CYANOPROKARYOTA
КАК ФАКТОР ИХ УСТОЙЧИВОСТИ К
ФЕНОЛКАРБОНОВЫМ КИСЛОТАМ**

Представлены данные о влиянии фенолкарбоновых кислот (ФК) на ростовые характеристики, концентрацию хлорофилла *a* и каротиноидов, суммарное содержание липидов, интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ), а также антиоксидантную активность некоторых видов Chlorophyta и Cyanoprokaryota. Показано, что у более устойчивых к воздействию ФК зеленых водорослей, по сравнению с исследованными Cyanoprokaryota, уровни антиоксидантной активности выше.

Ключевые слова: *Cyanoprokaryota, Chlorophyta, фенолкарбоновые кислоты, ростовые характеристики, интенсивность перекисного окисления липидов, антиоксидантная активность.*

В биологических системах скорость свободнорадикального окисления и содержание радикалов обычно поддерживается на определенном невысоком уровне. Активные формы кислорода (АФК) играют важную сигнальную и регуляторную роль в клетках растений [4, 5]. В то же время, неблагоприятное воздействие факторов внешней среды (УФ-облучение, ионизирующая радиация, высокая и низкая температура, загрязняющие вещества) приводит к возрастанию скорости протекания в клетках свободнорадикальных процессов и увеличению содержания АФК, а также продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) и других биополимеров [1, 3, 4, 7, 14, 16, 20, 21, 22]. Это может вызвать окислительный стресс, который сопровождается деструктивным повреждением основных биоструктур и в конечном счете приводит к нарушению физиологических функций организма [4].

Продукты ПОЛ у растений способны «запускать» процесс образования антиоксидантов [2, 5] — веществ, присутствующих в низких по сравнению с окисляемым субстратом концентрациях и существенно задерживающих или подавляющих его окисление [26]. Ферментативные системы катализируют главным образом детоксикацию супероксидного радикала и перокси-

© А. В. Курейшевич, А. С. Потрохов, О. Г. Зиньковский,
А. В. Калиновская, И. Н. Незбрицкая, 2012

дов. У растений, в том числе водорослей, эти АФК обезвреживаются индивидуально или кооперативно такими ферментами, как супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, глутатионпероксидаза, каталаза и др. [цит по 5]. Значительное количество АФК в растительных клетках утилизируется с помощью неферментативных низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО). К основным НМАО относятся водорастворимые соединения: глутатион, аскорбиновая кислота, некоторые фенольные соединения, а также группа антиоксидантов липидной фазы, в которую входят токоферолы, близкие к ним по строению убихинон и витамин К [5]. Среди низкомолекулярных антиоксидантов у водорослей заслуживают внимания каротиноиды и витамин С [8].

Фенолкарбоновые кислоты (ФК) при определенных концентрациях в водной среде усиливают процессы свободнорадикального окисления у микроводорослей [28]. Известно также, что ФК принадлежат к числу биологически активных веществ высших водных растений, способных, как и другие фенольные соединения, подавлять ростовые процессы водорослей [15, 19, 28]. При этом различные представители альгофлоры характеризуются неодинаковой чувствительностью к воздействию ФК — галловой, эллаговой, пирогалловой [28]. Наиболее толерантными к ним оказались диатомовые водоросли *Nitzchia palea* (Kütz.) W. Sm. и *Achnanthes minutissima* (Kütz. Czarn.), Наименее — синезеленая водоросль *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenkin. Устойчивостью к ФК отличались исследованные зеленые водоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. и *Selenastrum carpicornutum* Printz. Однако развитие этих видов также подавлялось при совместном действии нескольких ФК. Большую чувствительность планктонных синезеленых водорослей, по сравнению с зелеными, к влиянию ФК отмечали и другие авторы [15, 32].

Относительно антиоксидантной активности разных представителей пресноводных водорослей единой точки зрения нет. Имеются данные [12], что исследованные зеленые водоросли устойчивее, чем некоторые виды планктонных синезеленых (*Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs) к воздействию пероксида водорода и проявляют к нему более высокую антиоксидантную активность.

Согласно литературным данным, у разных видов микроводорослей активность каталазы существенно отличается [10]. Исследования с культурами показали, что основной возбудитель «цветения» воды *Microcystis aeruginosa* характеризуется более низкими показателями активности каталазы и повышенным содержанием малонового альдегида — конечного продукта ПОЛ — по сравнению с перифитонными видами *Cyanophyta* и планктонными *Chlorophyta*. Это может свидетельствовать о низкой антиоксидантной способности этого вида. Однако сравнительных данных по антиоксидантной активности различных видов пресноводных микроводорослей в литературе все же недостаточно.

В связи с этим существенный интерес представляло подобрать интегральный метод определения антиоксидантной активности микроводорослей и проанализировать ее показатели у видов, устойчивых и чувствительных к

воздействию биологически активных соединений высших водных растений, в частности фенолкарбоновых кислот. Данные такого рода важны для познания механизмов формирования альгоценозов и разработки методов целенаправленного воздействия на их состав.

Цель работы — исследовать влияние фенолкарбоновых кислот на ростовые характеристики, концентрацию хлорофилла *a*, суммарное содержание каротиноидов и липидов, интенсивность ПОЛ у представителей *Chlorophyta* и *Cyanoprokaryota*, а также определить их антиоксидантную активность.

Материал и методика исследований. В работе были использованы культуры синезеленых (*Anabaena variabilis* Kütz. HPDP-4, *Anabaena cylindrica* Lemmermen. HPDP-1, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Elenkin HPDP-6, *Microcystis pulvareta* (Woodw.) Forti emend Elenkin HPDP-30, *Phormidium autumnale* f. *uncinata* (C. Agardh.) N.V. Kondrat. (= *Phormidium uncinatum* (Ag.)) HPDP-36, *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot HPDP-48) и зеленых (*Acutodesmus obliquus* (Turp.) Hegew. et Hanagata Tsar. HPDP-104, *Chlorella vulgaris* Beijer. HPDP-19, *Scenedesmus brasiliensis* (Bohl) Hegewald IBASU-A 273 и *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg. IBASU-A 277) водорослей, которые выращивали на среде Фитцджеральда № 11 в модификации А. Цендера и П. Горема [11] при температуре 22—25°C и освещенности 2500 лк с чередованием светового и темнового периодов 16 : 8.

Кофеинную кислоту в культуральную среду добавляли на стационарной фазе роста водорослей в концентрации 1 мг/дм³, которая, по нашим данным [9], подавляла активность каталазы и рост микроводорослей. На третий сутки после добавления кофеинной кислоты определяли сухую массу водорослей, содержание хлорофилла *a* и каротиноидов, интенсивность перекисного окисления липидов, а также суммарное содержание липидов.

Предварительные эксперименты показали, что действующие концентрации бензойной и галловой кислот ниже по сравнению с кофеиной. Так, заметное уменьшение количества клеток по сравнению с контролем в культуре *M. pulvareta* наблюдалось только при концентрации бензойной кислоты 2 мг/дм³, галловой — 5 мг/дм³. В связи с этим бензойную и галловую кислоты добавляли к опытным вариантам водорослей на стационарной фазе роста в концентрациях 2 и 5 мг/дм³ соответственно, а учет исследуемых показателей проводили на 5-е сут после добавления к культурам водорослей ФК.

Для определения антиоксидантной активности микроводорослей применяли метод с окислением дезоксирибозы в системе, генерирующей радикалы [24]. Дезоксирибоза окисляется гидроксильными радикалами, образуемыми в реакции Фентона и распадается до малонового альдегида. Количество малонового альдегида, образующегося после воздействия сильного окислителя, находится в обратной зависимости от антиоксидантной активности водорослей. Антиоксидантную активность выражали в количестве малонового альдегида на 1 мг липидов и 1 мг сухой массы.

Об интенсивности перекисного окисления липидов в клетках водорослей судили по содержанию продуктов ПОЛ — гидроперекисей липидов, ди-

еновых конъюгатов и малонового альдегида [13, 17, 18]. Общее содержание липидов устанавливали согласно [27].

Содержание хлорофилла *a* в культурах водорослей определяли стандартным экстрактным спектрофотометрическим методом с помощью SPECORD UV-VIS [30]. Концентрацию хлорофилла *a* в ацетоновом экстракте рассчитывали по уравнению С. Джеффри и Ф. Хамфри [25], а суммарное содержание каротиноидов — по формулам Т. Парсонса и Дж. Стриклэнда [29]. Учёт сухого вещества водорослей проводили весовым методом [11]. Все исследуемые показатели измеряли в трех повторностях.

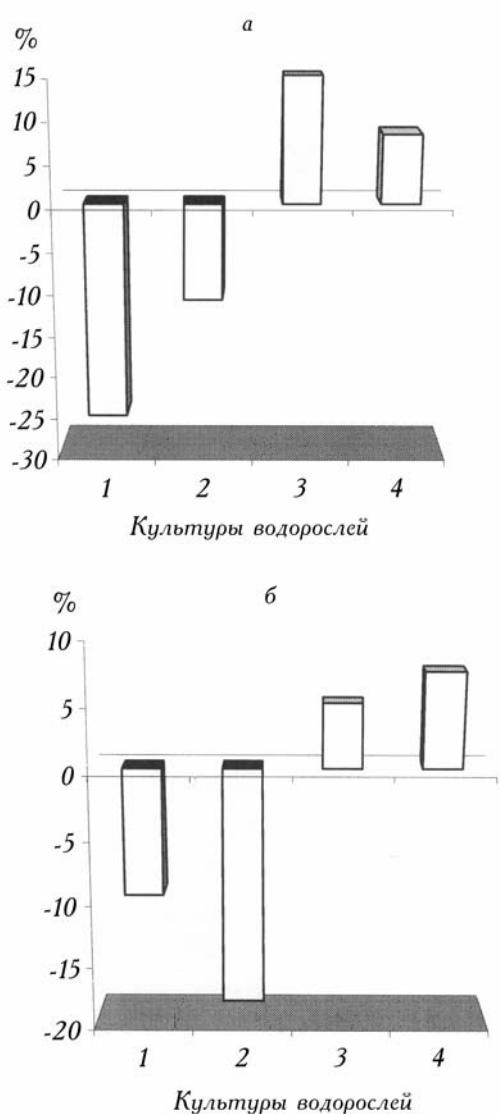
Результаты исследований и их обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о том, что кофейная кислота подавляла ростовые процессы синезеленых водорослей *Microcystis aeruginosa* и *M. pulvrea*. Так, масса сухого вещества в опытном варианте с *M. aeruginosa* и *M. pulvrea* снизилась по сравнению с контролем на третью сутки соответственно на 25,8 и 11,4%, содержание хлорофилла *a* в пересчете на единицу культуральной среды — на 10,0 и 18,5% (рис. 1). У представителей зеленых водорослей *Acutodesmus obliquus* и *Chlorella vulgaris* показатели содержания хлорофилла *a* и сухая масса в опытных вариантах были несколько выше по сравнению с контролем.

Добавление к культурам синезеленых водорослей кофейной кислоты в большинстве случаев приводило к увеличению количества продуктов ПОЛ — диеновых конъюгатов липидов (ДК), которые появляются на начальных этапах перекисного окисления [17], гидроперекисей липидов (ГПЛ), обнаруживаемых на более поздних этапах ПОЛ [13], и конечного продукта ПОЛ — малонового альдегида (МА) [18]. Так, количество ДК в пересчете на содержание липидов у исследуемых видов синезеленых водорослей *A. variabilis*, *N. punctiforme*, *M. pulvrea* и *M. aeruginosa*, *Ph. autumnale* f. *uncinata* на третью сутки после добавления в культуральную среду кофейной кислоты возросло соответственно в 2,5, 6,2, 2,3, 1,5, 1,6 раза, ГП — в 2,6, 3,5, 1,2, 1,2, 1,1 раза, МА — в 3,2, 2,4, 2,5, 2,0 и 1,7 раза (табл. 1).

У зеленой водоросли *Ch. vulgaris* увеличения количества продуктов ПОЛ в опытных вариантах не наблюдалось, а наоборот, отмечено уменьшение их содержания по сравнению с контролем. У *A. obliquus* количество продуктов ПОЛ в опытных вариантах увеличилось по сравнению с контролем несущественно. Таким образом, полученные нами материалы свидетельствуют о том, что у зеленых водорослей, которые, как это следует из литературных [15] и собственных данных, более устойчивы, по сравнению с синезелеными, к кофейной кислоте, в условиях наших опытов не наблюдалось интенсификации образования продуктов ПОЛ, в отличие от исследованных видов *Cyanoprotekaryota*.

Учитывая, что липидам отводят существенную роль в адаптации клеток водных растений к действию токсикантов [6], интересно было проанализировать изменения количества этих соединений у исследуемых водорослей в



1. Отклонение показателей сухой массы (а) и содержания хлорофилла а в единице объема культуральной среды (б) по сравнению с контролем (%) в культурах некоторых видов Синапрокариота (1, 2) и Chlorophyta (3, 4) при добавлении в среду кофейной кислоты: 1 — *Microcystis aeruginosa*; 2 — *Microcystis pulverea*; 3 — *Chlorella vulgaris*; 4 — *Acutodesmus obliquus*.

других синезеленых водорослей — *M. pulverea*, *N. punctiforme*, *Ph. autumnale* f. *uncinata*. У исследованных видов зеленых водорослей *Ch. vulgaris* и *A. obliquus* этот показатель оставался на уровне значений в контроле.

условиях воздействия кофейной кислоты. Полученные нами данные показали, что она неодинаково влияла на общее содержание липидов у разных культур (рис. 2). Так, у большинства синезеленых водорослей добавление в культуральную среду кофейной кислоты приводило к уменьшению суммарного содержания липидов в сухой массе по сравнению с контролем (наиболее существенно у *N. punctiforme* и *A. variabilis* — соответственно на 161,1 и 59,9%).

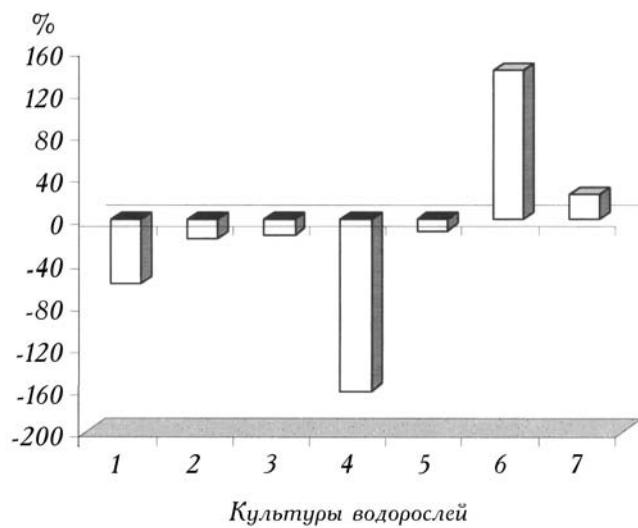
В то же время в культурах зеленых водорослей уменьшения содержания липидов в сухой массе по сравнению с контролем в условиях воздействия кофейной кислоты не происходило, а наоборот, наблюдалось увеличение этого показателя (у *A. obliquus* на 29,0%, а у *Ch. vulgaris* на 120,2%).

У планктонной водоросли *M. aeruginosa* в опытных вариантах не зафиксировано увеличения общего количества липидов по сравнению с контролем, а наоборот, этот показатель уменьшился на 18,6%. Однако у *M. aeruginosa* в условиях воздействия кофейной кислоты существенно возросло (на 64,6% по сравнению с контролем) общее содержание каротиноидов в сухой массе (рис. 3), которые, как известно, принимают участие в антиоксидантной защите клеток. Повышение суммарного содержания каротиноидов в сухой массе в условиях воздействия кофейной кислоты отмечено и у

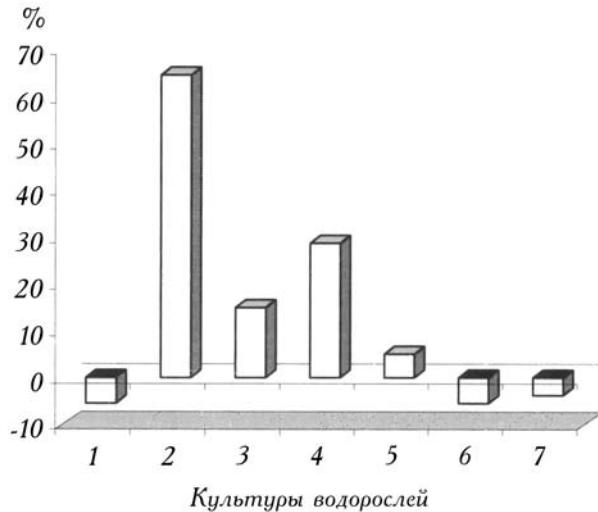
1. Изменение содержания продуктов ПОЛ у некоторых видов Chlorophyta и Cyanoprokaryota в условиях воздействия кофейной кислоты

Условия	ДК, мкМ/мг липидов, $M \pm m$	ГПЛ, у.е./мг липидов, $M \pm m$	МА, мкМ/мг липидов, $M \pm m$
<i>Anabaena variabilis</i>			
Контроль	0,411 \pm 0,003	2,291 \pm 0,111	0,021 \pm 0,002
Опыт	1,010 \pm 0,086	5,909 \pm 0,561	0,067 \pm 0,006
<i>Nostoc punctiformes</i>			
Контроль	0,470 \pm 0,025	1,895 \pm 0,189	0,022 \pm 0,001
Опыт	2,899 \pm 0,215	6,558 \pm 0,652	0,053 \pm 0,003
<i>Microcystis pulverea</i>			
Контроль	0,110 \pm 0,003	1,787 \pm 0,0724	0,006 \pm 0,000
Опыт	0,256 \pm 0,010	2,140 \pm 0,022	0,015 \pm 0,000
<i>Microcystis aeruginosa</i>			
Контроль	0,184 \pm 0,001	1,678 \pm 0,041	0,024 \pm 0,001
Опыт	0,270 \pm 0,010	1,902 \pm 0,067	0,049 \pm 0,002
<i>Phormidium autumnale f. uncinata</i>			
Контроль	0,389 \pm 0,001	1,362 \pm 0,045	0,010 \pm 0,001
Опыт	0,609 \pm 0,002	1,780 \pm 0,078	0,017 \pm 0,001
<i>Chlorella vulgaris</i>			
Контроль	0,355 \pm 0,010	1,336 \pm 0,068	0,014 \pm 0,001
Опыт	0,120 \pm 0,001	0,542 \pm 0,222	0,007 \pm 0,000
<i>Acutodesmus obliquus</i>			
Контроль	0,159 \pm 0,004	1,184 \pm 0,004	0,029 \pm 0,011
Опыт	0,208 \pm 0,009	1,279 \pm 0,004	0,035 \pm 0,002

Полученные нами на культурах водорослей данные нашли подтверждение в исследованиях с природными альгосообществами. Так, летом во время «цветения» воды синезелеными водорослями нами был осуществлен отбор проб воды в Киевском и Каневском водохранилищах Днепровского каскада как в зарослях высших водных растений, так и на чистоводе с целью определения в фитопланктоне отношения общего содержания каротиноидов к хлорофиллу *a* (Кар/Хл *a*). Установлено, что на Киевском водохранилище (район с. Лютежа), где наблюдалось существенное зарастание мелководий погруженными высшими водными растениями, соотношение этих пигментов оказалось выше (1,04), чем в зал. Оболонь Каневского водохранилища (0,75—0,79), где степень зарастания заметно ниже. В заросших макрофитами озерах Киева (Иорданское, Луговое) во время «цветения» воды синезелеными водорослями нами также были зафиксированы повышенные значения отношения Кар/Хл *a* (0,95—1,09).



2. Отклонение показателей общего содержания липидов по сравнению с контролем (%) у некоторых видов Cyanoprokaryota (1—5) и Chlorophyta (6, 7) в условиях воздействия кофейной кислоты. Здесь и на рис. 3: 1 — *Anabaena variabilis*; 2 — *Microcystis aeruginosa*; 3 — *Microcystis pulvnea*; 4 — *Nostoc punctiforme*; 5 — *Phormidium autumnale f. uncinata*; 6 — *Chlorella vulgaris*; 7 — *Acutodesmus obliquus*.



3. Отклонение показателей суммарного содержания каротиноидов в сухой массе по сравнению с контролем (%) у некоторых видов Cyanoprokaryota (1—5) и Chlorophyta (6, 7) в условиях воздействия кофейной кислоты.

среды в опытных вариантах *Sc. brasiliensis* и *T. caudatum* также существенно не изменилась по сравнению с контролем (рис. 5).

Следующая серия экспериментов с культурами водорослей была проведена с другими фенолкарбоновыми кислотами — бензойной и галловой. Наряду с исследованием влияния этих кислот на ростовые характеристики и содержание хлорофилла *a*, существенный интерес представляло сравнение антиоксидантной активности различных видов синезеленых и зеленых водорослей.

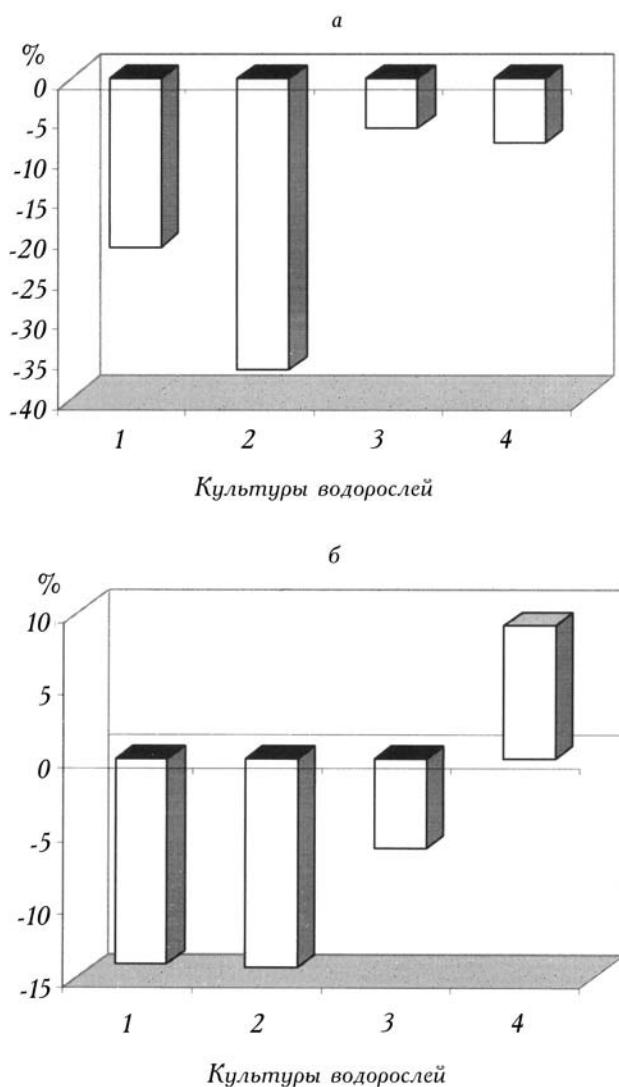
Полученные результаты свидетельствуют о том, что исследуемые концентрации бензойной и галловой кислот практически не вызывали подавление роста представителей зеленых водорослей *Sc. brasiliensis* и *T. caudatum*. Максимальное снижение показателя сухой массы по сравнению с контролем (8,1%) отмечено у *T. caudatum* при воздействии бензойной кислоты, тогда как в опытных вариантах этой водоросли с галловой кислотой наблюдалось даже некоторое увеличение этого показателя (на 9,2%) по сравнению с контролем (рис. 4).

Концентрация хлорофилла *a* в единице объема культуральной

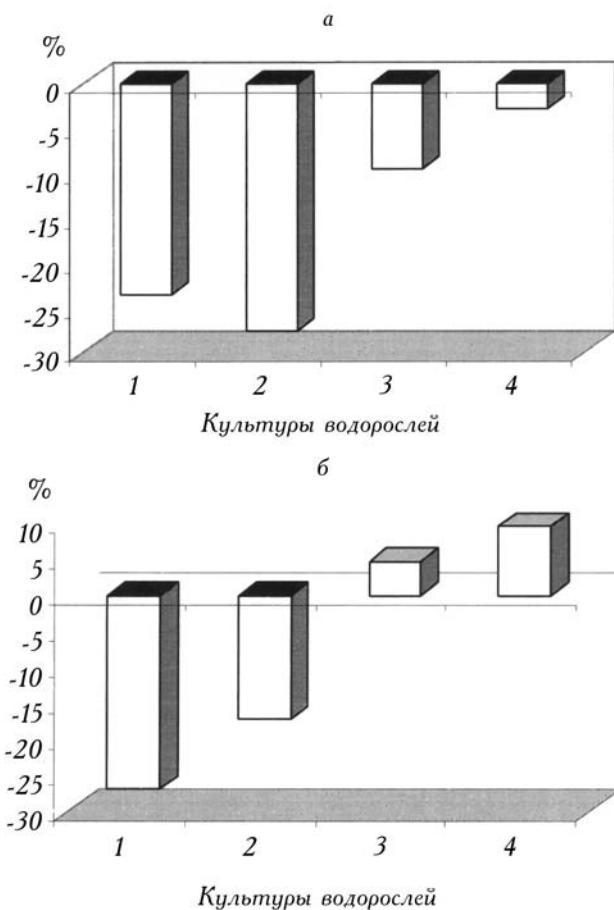
У планктонных видов синезеленых водорослей *M. aeruginosa* и *M. pulvrea*, в отличие от зеленых, в условиях влияния исследуемых концентраций бензойной и галловой кислот наблюдалось заметное угнетение ростовых процессов. Так, в вариантах опыта с добавлением бензойной кислоты сухая масса культуры *M. aeruginosa* уменьшилась по сравнению с контролем на 20,9%, *M. pulvrea* — на 36,3%. В условиях действия галловой кислоты изменения этого показателя были несколько ниже и составляли соответственно 14,0 и 14,3%.

В культурах *M. aeruginosa* и *M. pulvrea* как в вариантах опытов с добавлением бензойной, так и галловой кислот, наблюдалось также уменьшение содержания хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды. У *M. aeruginosa* этот показатель снизился по сравнению с контролем в опытном варианте с бензойной кислотой на 23,5%, с галловой — на 27,5, у *M. pulvrea* — соответственно на 26,8 и 17,2%.

Анализ полученных данных по антиоксидантной активности исследуемых микроводорослей свидетельствует, что показатели МА, образованного в условиях воздействия сильного окислителя (перекиси водорода), в пересчете на единицу содержания липидов (по данным методики определения



4. Отклонение показателей сухой массы по сравнению с контролем (%) в культурах некоторых видов Суперокарбога (1, 2) и Хлороргиги (3, 4) при добавлении в среду бензойной (а) и галловой (б) кислот. Здесь и на рис. 5: 1 — *Microcystis aeruginosa*; 2 — *Microcystis pulvrea*; 3 — *Scenedesmus brasiliensis*; 4 — *Tetraedron caudatum*.



5. Отклонение показателей содержания хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды по сравнению с контролем (%) у некоторых видов Суапорокарыота (1, 2) и Chlorophyta (3, 4) при добавлении в среду бензойной (а) и галловой (б) кислот.

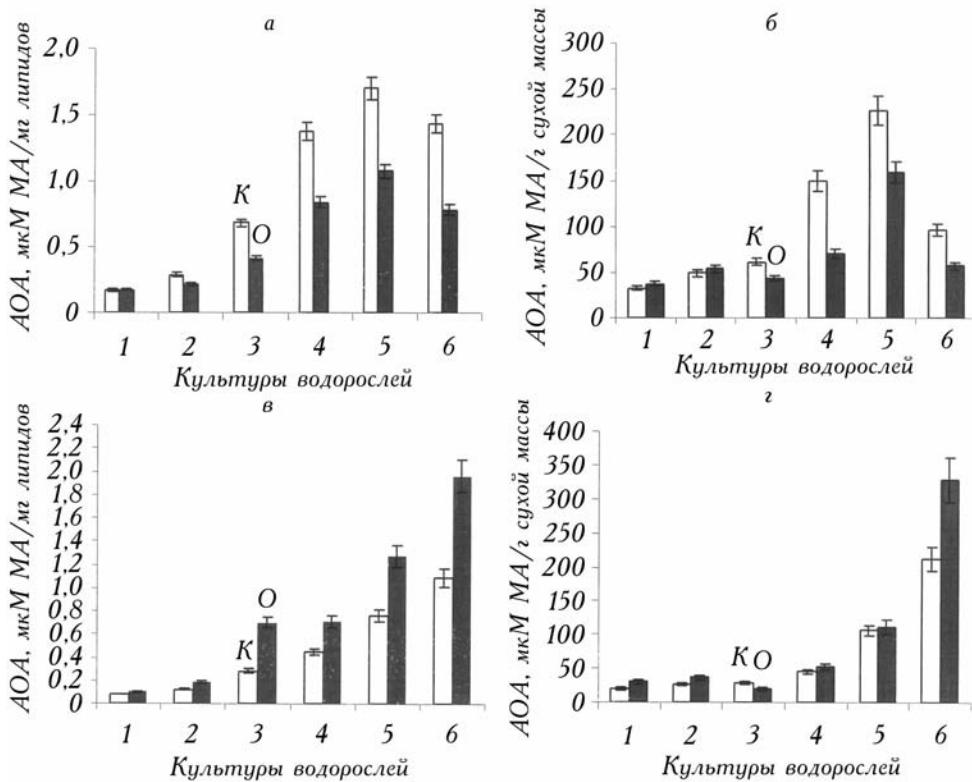
определенения АОА) на сухую массу его показатели у большинства синезеленных водорослей также были выше, чем у зеленых, как в опытных, так и контрольных вариантах с добавлением обеих фенолкарбоновых кислот (см. рис. 6). Исключение составлял лишь *M. aeruginosa*, у которого величины содержания МА в пересчете на сухую массу были сравнимы с таковыми для зеленых водорослей. Причиной этого явилась, на наш взгляд, сильная ослизненность культур водорослей, что могло естественно привести к существенному завышению массы сухого вещества и занижению содержания МА в пересчете на этот показатель.

Обращает на себя внимание тот факт, что величины содержания МА, рассчитанные по методике [18], в условиях воздействия бензойной кислоты у большинства исследованных водорослей в опытных вариантах были либо

АОА [24]) оказались ниже у исследуемых видов зеленых водорослей *Sc. brasiliensis* и *T. caudatum* по сравнению с синезелеными *M. pulvrea*, *M. aeruginosa*, *Ph. autumnale f. uncinata*, *A. cylindrica* (рис. 6, а, б). Эта закономерность прослеживалась как в контрольных вариантах без добавления ФК, так и в опытных — с добавлением бензойной и галловой кислот.

Из полученных результатов следует, что антиоксидантная активность исследуемых видов зеленых водорослей в условиях наших опытов оказалась выше по сравнению с синезелеными. Это согласуется с данными о незначительных изменениях показателей роста зеленых водорослей в опытных вариантах по сравнению с контролем.

При пересчете количества МА (методика

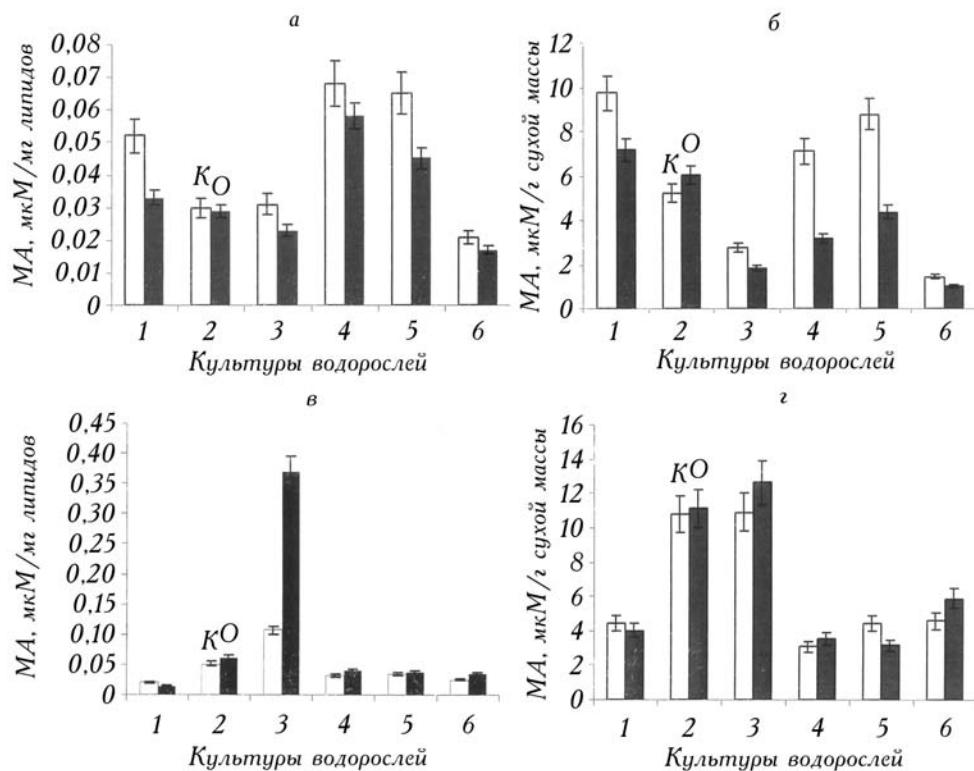


6. Антиоксидантная активность некоторых видов Chlorophyta (1, 2) и Cyanoprokaryota (3—6) в контрольных (К) и опытных (О) вариантах с добавлением бензойной (а, б) и галловой (в, г) кислот. Здесь и на рис. 7: 1 — *Scenedesmus brasiliensis*; 2 — *Tetraedron caudatum*; 3 — *Microcystis aeruginosa*; 4 — *Microcystis pulverea*; 5 — *Phormidium autumnale f. uncinata*; 6 — *Anabaena cylindrica*.

ниже, чем в контрольных, либо сравнимы с ними (рис. 7), что указывает на отсутствие усиления процессов ПОЛ у водорослей при добавлении к культурам исследуемой концентрации бензойной кислоты.

Что касается различий между показателями АОА в контрольных и опытных вариантах с добавлением бензойной кислоты, необходимо отметить, что они мало отличались между собой у зеленых водорослей, однако были существенно выше в опытных вариантах по сравнению с контролем у синезеленых (см. рис. 6). Результаты исследований показали, что после 5 сут роста синезеленых водорослей в среде с добавлением бензойной кислоты в концентрации 2 мг/дм³ их АОА повышалась (судя по уменьшению содержания МА). Этот факт может свидетельствовать о том, что в исследуемой концентрации бензойная кислота, угнетая в определенной степени ростовые процессы Cyanoprokaryota, не приводила к усилиению процессов ПОЛ в их клетках, а ингибировала другие стороны их метаболизма.

В условиях воздействия галловой кислоты картина была иной: судя по увеличению содержания МА, у большинства исследуемых синезеленых водорослей наблюдалось снижение АОА в опытных вариантах по сравнению с



7. Содержание малонового альдегида у некоторых видов Chlorophyta (1, 2) и Cyanoalgae (3—6) в контрольных (K) и опытных (O) вариантах с добавлением бензойной (а, б) и галловой (в, г) кислот.

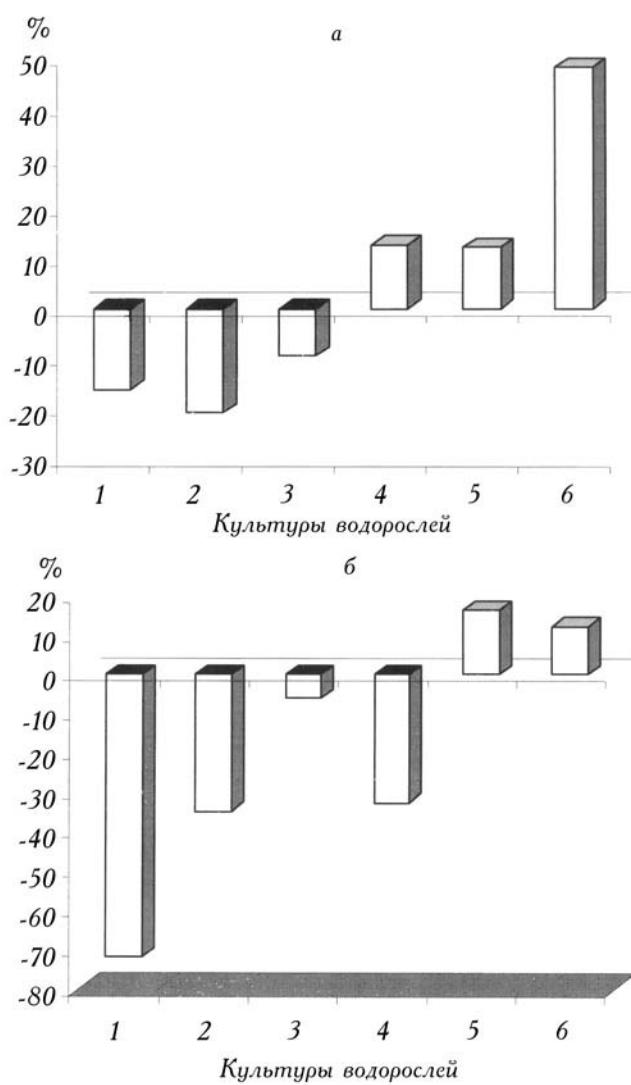
контролем, что особенно четко проявилось при пересчете показателя на содержание липидов (см. рис. 6).

Как уже отмечено ранее, исследуемая нами концентрация галловой кислоты составляла 5 мг/дм³ и была выше по сравнению с бензойной, так как при 2 мг/дм³ она практически не угнетала ростовые процессы у водорослей. Полученные данные показали, что исследуемая концентрация галловой кислоты приводила к увеличению процессов ПОЛ у большинства исследуемых видов Суапорокагута, так как содержание МА, определяемое по методике [18], у них увеличивалось (см. рис. 7). Наиболее существенно этот показатель возрос у планктонной синезеленой водоросли *M. aeruginosa* (в пересчете на содержание липидов — в 3,7 раз по сравнению с контролем). У зеленой водоросли *Sc. brasiliensis* и перифитонной синезеленой *Ph. autumnale* f. *uncinata* отмечено некоторое уменьшение количества МА по сравнению с контролем, а у зеленой водоросли *T. caudatum* — несущественное увеличение. Обращает на себя внимание то, что увеличение количества МА в опытных вариантах по сравнению с контролем у *M. aeruginosa* в пересчете на сухую массу было существенно ниже (в 1,2 раза), чем в пересчете на содержание липидов (в 3,7 раз). Указанный факт может косвенно свидетельствовать об уменьшении у *M. aeruginosa* под влиянием галловой кислоты количества

липидов, что подтверждалось при анализе данных по общему содержанию этих соединений (рис. 8).

Как и в опытах с кофейной кислотой, характер изменений общего содержания липидов у исследуемых видов зеленых и синезеленых водорослей существенно отличался. Так, у зеленых водорослей *Sc. brasiliensis* и *T. caudatum* в условиях воздействия бензойной и галловой кислот наблюдалось некоторое увеличение общего содержания липидов в сухой массе (наиболее существенное у *T. caudatum* в опыте с добавлением бензойной кислоты — на 48,1% по сравнению с контролем). В то же время у планктонных видов синезеленых водорослей *M. aeruginosa* и *M. pulvrea* при добавлении к культуральной среде бензойной и галловой кислот, наоборот, наблюдалось уменьшение этого показателя. Так, в условиях воздействия галловой кислоты содержание липидов в сухой массе у *M. aeruginosa* и *M. pulvrea* уменьшилось по сравнению с контролем соответственно на 74,9 и 34,8%.

Таким образом, вышеприведенные данные свидетельствуют о том, что одним из механизмов устойчивости зеленых водорослей к влиянию фенольных соединений высших водных растений может быть увеличение количества липидов, которое, согласно литературным данным, при неблагоприят-



8. Отклонение показателей общего содержания липидов по сравнению с контролем (%) у некоторых видов Chlorophyta (1, 2) и Синапрокариота (3—6) в условиях воздействия бензойной (а) и галловой (б) кислот: 1 — *Microcystis aeruginosa*; 2 — *Microcystis pulvrea*; 3 — *Anabaena cylindrica*; 4 — *Phormidium autumnale f. uncinata*; 5 — *Scenedesmus brasiliensis*; 6 — *Tetraedron caudatum*.

ных условиях происходит, главным образом, за счет увеличения фракции фосфолипидов — структурного материала клеточных мембран [6]. В то же время, уменьшение суммарного содержания липидов в сухой массе большинства исследованных видов синезеленых водорослей может свидетельствовать, очевидно, об усиленной трате, в условиях воздействия биологически активных соединений, триацилглицеридов — основного энергетического материала клеток.

У перифитонной водоросли *Ph. autumnale* f. *uncinata*, в отличие от планктонных видов *Cyanoprokaryota*, при воздействии бензойной кислоты отмечено увеличение общего содержания липидов, а при воздействии галловой — уменьшение, что может быть связано с различной степенью воздействия этих двух кислот на функционирование этого вида (см. рис. 8).

В экспериментах с кофейной кислотой количество МА у *Phormidium autumnale* f. *uncinata*, определяемое по методу [18], в опытных вариантах возрастило менее существенно по сравнению с другими видами синезеленых водорослей, а в опытах с галловой кислотой, наоборот, даже снижалось (см. табл. 1), что свидетельствует, очевидно, о толерантности этого вида к фенолкарбоновым кислотам. В опубликованных нами ранее данных отмечена также меньшая чувствительность *Ph. autumnale* f. *uncinata*, по сравнению с планктонными видами синезеленых водорослей, к воздействию нефтепродуктов [7]. Важно отметить, что *Ph. autumnale* f. *uncinata* является доминантом в фитоперифитоне днепровских водохранилищ [23]. Он интенсивно развивается на стенах шлюзов, буях, береговых откосах, то есть является достаточно стойким к влиянию различных абиотических факторов. В то же время обращают на себя внимание высокие показатели у этого вида количества МА, определяемого по методу [24], при воздействии как бензойной, так и галловой кислоты, что может свидетельствовать о сравнительно невысоком уровне его антиоксидантной активности и существовании других механизмов защиты от влияния биологически активных соединений. Не исключено, что устойчивость *Phormidium autumnale* f. *uncinata* к неблагоприятным воздействиям связана с морфологическими особенностями этого вида.

Заключение

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о существенных различиях в антиоксидантной активности разных видов микроводорослей. В условиях наших экспериментов АОА исследованных видов *Cyanoprokaryota* была ниже по сравнению с представителями *Chlorophyta*, что может быть одной из причин большей устойчивости зеленых водорослей, по сравнению с синезелеными, к влиянию фенолкарбоновых кислот.

Выявлено, что у зеленых водорослей в ответ на воздействие фенолкарбоновых кислот происходит повышение общего содержания липидов, тогда как у большинства исследованных видов *Cyanoprokaryota* зарегистрировано уменьшение количества этих соединений, что, очевидно, связано с усиленной тратой энергетического материала. В то же время, в большинстве случаев у *Cyanoprokaryota* в условиях воздействия кофейной кислоты отмечено существенное повышение

суммарного содержания каротиноидов в сухой массе, которые, как известно, принимают участие в антиоксидантной защите клеток.

Полученные данные могут представлять интерес при использовании фенолкарбоновых кислот как альгицидов для борьбы с «цветением» воды синезелеными водорослями.

**

Представлено дані щодо впливу фенолкарбонових кислот (ФК) на ростові характеристики, концентрацію хлорофілу а та суми каротиноїдів, сумарний вміст ліпідів, інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), а також антиоксидантну активність деяких видів Chlorophyta i Cyanoprokaryota. Показано, що більш стійкі до впливу фенолкарбонових кислот види зелених водоростей характеризувалися, у порівнянні з синьозеленими, вищою антиоксидантною активністю.

**

The data on the influence of phenol carbonic acids on the growth characteristics, the concentration of chlorophyll a and the sum of carotenoids, total lipid content, lipid peroxidation and antioxidant activity of some species of Chlorophyta and Cyanoprokaryota are presented. It is shown that more resistant to phenol carbonic acids species of green algae as compared to blue-green investigated are characterized by higher rates of antioxidant activity.

**

1. Барабой В.А., Орел В.Э., Карнаух И.М. Перекисное окисление и радиация. — Киев: Наук. думка, 1991. — 256 с.
2. Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи совр. биологии. — 1993. — Т. 113. — С. 456—470.
3. Ключенко П.Д., Сосновская О.А., Калиновская А.В., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. Влияние ультрафиолетового излучения на процессы перекисного окисления липидов у пресноводных водорослей // Гидробиол. журн. — 2008. — Т. 44, № 6. — С. 55—64.
4. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров; образование и возможные функции // Вестник Харьков. нац. ун-та. Сер. Биология. — 2007. — Вып.3 (12). — С. 6—26.
5. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю. В., Обозный А.И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // Там же. — 2011. — Вып. 1 (22). — С. 6—34.
6. Костюк К.В. Структурно-функціональні реакції клітин водних рослин на дію токсикантів: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 23 с.
7. Курейшевич А.В., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. и гр. Изменение процессов перекисного окисления липидов в клетках некоторых видов Cyanophyta и Chlorophyta под воздействием бензина // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 4. — С. 96—106.

8. Куцин О.Б. Водоросли макрофиты Черного моря как тест-объекты для оценки экологического состояния //Матеріали XII з'їзду Укр. ботан. тов-ва. — Одеса, 2006. — С. 231.
9. Медведь В.А., Курейшевич А.В. Зміни каталазної активності та вмісту каротиноїдів у водоростей за дії кофеїної кислоти // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — № 2 (43). — С. 347—350.
10. Медведь В.А., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. Перекисное окисление липидов у пресноводных водорослей в условиях культуры / / Материалы всерос. конф. Часть 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. — Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008. — С. 349.
11. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
12. Мурзаева С.В. Горохова О.Г. Перекись водорода и антиоксидантная активность микроводорослей // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья, 29 окт. — 3 ноября 2002 г., Борок, Россия. — Ярославль, 2002. — С. 218—219.
13. Романова Л.А., Стальная И.Д. Метод определения гидроперекисей липидов с помощью тиоцианата аммония // Совр. методы в биохимии — М.: Медицина, 1977. — С. 65—66.
14. Рубин А.Б. Биофизические методы в экологическим мониторинге / // Соросовский обозревательный журн. — 2000.— Т. 6, № 4. — С. 24—32.
15. Сакевич О.Й., Усенко О.М. Алелопатія в гідроекосистемах. — К.: Логос, 2008. — 304 с.
16. Скулачев В.П. Кислород в живой клетке: добро и зло // Соросовский обозревательный журнал. — 1996. — № 3. — С. 47—10.
17. Стальная И.Д. Метод определения диеновой конъюгации ненасыщенных высших жирных кислот // Совр. методы в биохимии — М.: Медицина, 1977. — С. 63—64.
18. Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Там же. — С. 66—68.
19. Струбицкий И.В. Регуляция системой «фенольные соединения: ферредоксин: тиоредоксин» ферментов энергетического обмена *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk // Гидробиол. журн. — 1987.— Т. 23, № 4. — С. 45—54.
20. Ткаченко Ф.П., Сытникова Ю.А., Куцын Е.Б. Состояние элементов антиоксидантной системы водорослей из разных по степени загрязнения районов Черного моря // Экология моря. — 2004. — Вып. 65. — С. 48—53.
21. Шахматова О.О. Активність антиоксидантної системи деяких чорноморських гідробіонтів у прибережній акваторії Севастополя: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Севастополь, 2004. — 21 с.
22. Шахматова О.А., Парчевская Д.С. Перекисное окисление липидов Некоторых видов черноморских водорослей и качество воды // Материалы XI съезда Рус. ботан. тов-ва. — Харьков, 2001. — С. 431—432.

23. Шевченко Т.Ф. Видовой состав водорослей фитоперифитона водохранилищ Днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 3. — С. 3—44.
24. Chung S.-K., Osawa T. Hydroxy radical scavengers from white mustard (*Sinapis alba*) // Food Science and Biotechnology. — 1998. — Vol. 7, N 4. — P. 209—213.
25. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c₁* and *c₂* in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. — 1975. — Vol. 167. — P. 191—194.
26. Gutteridge J.M.C. Signal, messenger and trigger molecules from free radical reactions, and their control by antioxidants // Signalling mechanisms — from transcription factors to oxidative stress / Ed. by L. Packer, K. Wirtz. — Berlin; Heidelberg; NewYork: Springer-Verlag, 1995. — P. 157—164.
27. Knight J.A., Anderson Sh., Rawle J.M. Chemical basis of the sulfo-phospho-vanillin reaction for estimating total serum lipids // Clinical chemistry. — 1972. — Vol. 18, N 3. — P. 199—202.
28. Nakai S., Yamane S., Hosomi M. Algal growth inhibition effects of *Myriophyllum spicatum* — releasing four allelopathic polyphenols // J. Japan Soc. Water Environ. — 2000. — Vol. 23, N 11. — P. 726—730.
29. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Marine Res. — 1963. — Vol. 21, N 3. — P. 155—163.
30. SCOR-UNESCO. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanogr. methodology, 1. — Paris: UNESCO, 1966. — P. 9—18.
31. Telfer A., Dhami S., Bishop S.M. et al. β-carotene quenches singlet oxygen formed by isolated photosystem II reaction centers // Biochemistry. — 1994. — Vol. 33, N 48. — P. 14469—14474.
32. Zhu J., Liu B., Wang J. et al. Study on the mechanism of allelopathic influence on Cyanobacteria and chlorophytes by submerged macrophyte (*Myriophyllum spicatum*) and its secretion // Aquat. Toxycol. — 2010. — Vol. 98, N 2. — P. 196—203.