

УДК (574.64:546.56) + 581.526.3

Е. А. Пасичная¹, О. М. Арсан¹, О. А. Годлевская²

ГАЗООБМЕН МАКРОФИТОВ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ИОНОВ МАРГАНЦА (II) ВОДНОЙ СРЕДЫ

Установлены закономерности действия ионов марганца (II) в концентрации, которая соответствует их реальному уровню в природных водах, на фотосинтез и дыхание погруженных высших водных растений *Najas guadelupensis* L., *Ceratophyllum demersum* L. и зеленых нитчатых водорослей *Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. Обнаружено, что влияние 5—20 мкг/дм³ Mn²⁺ на протяжении 24 ч увеличивает интенсивность фотосинтеза и дыхания макрофитов. Результаты двухнедельных экспериментов показали, что у *N. guadelupensis* и *C. demersum* угнетение процессов газообмена происходит при более низкой концентрации ионов марганца в водной среде (50 мкг/дм³ Mn²⁺), чем у *Cl. glomerata* (100—200 мкг/дм³ Mn²⁺); токсичности 5—200 мкг/дм³ Mn²⁺ для газообмена *Oe. cardiacum* не обнаружено. Исследована аккумуляция ионов марганца макрофитами. По способности к накоплению металла их можно расположить в ряд: *Cl. glomerata* > *Oe. cardiacum* > *N. guadelupensis* > *C. demersum*. Рекомендовано использование *Oe. cardiacum* и *Cl. glomerata* как биомониторов загрязнения воды ионами марганца.

Ключевые слова: макрофиты, водная среда, марганец, фотосинтез, дыхание, аккумуляция, биомониторы.

Металлы, содержащиеся в природных водах в виде разных соединений, разделяют на две группы: природного (Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, V и др.) и антропогенного (Hg, Cd, Cr, Pb) происхождения [26]. Ионы металлов первой группы, так называемых биометаллов, входя в состав тканей растительного организма, принимают участие в осуществлении практически всех основных жизненных функций, поскольку являются необходимыми компонентами многих ферментных систем и обеспечивают их структурную организацию и функционирование [16, 25, 46]. В частности, марганец, благодаря возможности легко изменять свою валентность, прямо или опосредованно принимает участие во многих окислительно-восстановительных реакциях зеленых растений [20]. Доказано, что марганец играет важную роль и в осуществлении фотосинтеза [13, 20], а также поддерживает нормальное протекание реакций дегидрогенизации и декарбоксилирования, способствуя тем самым функционированию цикла Кребса [20, 46]. Выявлено, что в молекулах многих ферментов, с участием которых осуществляется выделение кислорода при фотосинтезе и окисление органических веществ при дыхании, комплексы марганца являются каталитическими центрами [5].

© Пасичная Е. А., Арсан О. М., Годлевская О. А., 2009

В то же время следует отметить, что в условиях возрастания антропогенного загрязнения окружающей среды происходит значительное накопление тяжелых металлов растениями. Известно, что поступление в растительный организм избыточного количества металлов может привести к нарушению его функционирования и даже гибели. Об этом свидетельствуют результаты исследований, которые показали, что при увеличении концентрации тяжелых металлов, в т. ч. и марганца, в окружающей среде и накоплении в растительном организме их в избытке, ослабляется его жизнедеятельность вследствие нарушения различных физиолого-биохимических процессов [7, 10, 22, 39, 41, 47—51, 54, 55], что и было положено в основу при разработке методов биотестирования токсичности водной среды [7, 9, 29, 30, 42, 45]. Следует отметить чувствительность к изменению концентрации металлов в среде таких физиологических функций, как фотосинтез и дыхание [2, 8, 19, 21, 27, 29, 36]. В частности, было установлено, что при воздействии избыточного количества Mn^{2+} на растительный организм происходит угнетение реакции Хилла и ингибирование фотосинтеза [14, 43, 46]. Также доказано, что повышенная концентрация ионов марганца инактивирует ферментные системы митохондрий и приводит к уменьшению скорости дегидрирования промежуточных соединений цикла Кребса, а, следовательно, к нарушению функционирования дыхательной цепи [17].

Однако в литературных источниках найдено сравнительно мало сведений о влиянии Mn^{2+} на гидрофиты [8, 18, 43, 50, 55]; исследования, в основном, проводились на наземных растениях. В частности выявлено, что внесение в питательную среду с рН 7,3—7,6 марганца в концентрации 0,001 мг/дм³ стимулирует развитие синезеленых водорослей *Aphanizomenon*, а его содержание 0,1 мг/дм³ и выше — задерживает [43]. В работе [8] показано, что уменьшение фотосинтеза фитопланктона происходит при действии сернокислого марганца в концентрации 0,5 мг/дм³. В хроническом эксперименте установлено, что выделение O_2 у бурой водоросли *Sargassum swartzii* тормозится при 0,04 мг/дм³ Mn^{2+} в водной среде [18]. Отмечается, что при накоплении избыточного количества Mn^{2+} в клетках зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* происходило снижение содержания хлорофилла *a* [50].

Следует подчеркнуть, что стимулирующее или токсическое действие ионов тяжелых металлов на жизнедеятельность растения зависит от уровня их накопления в его организме. Таким образом, исходя из изложенного выше, возникает необходимость изучения особенностей влияния ионов марганца в концентрациях, которые соответствуют реальным уровням загрязнения природных вод, на процессы фотосинтеза и дыхания водных макрофитов одновременно с исследованием их способности к аккумуляции Mn^{2+} .

Материал и методика исследований. Исследовали погруженные высшие водные растения: наяду *Najas guadelupensis* L. (на Украине этот вид произрастает только в лабораторных условиях) и роголистник *Ceratophyllum demersum* L., а также зеленые нитчатые водоросли: эдогониум *Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr. и кладофору *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. Для стандартизации условий проведения опытов высшие водные растения и зеленые

нитчатые водоросли выращивали в лабораторных условиях на разведенной в 20 раз среде Успенского № 1 [12, 31]. В такой модификации концентрация биогенных элементов в среде понижается до среднего уровня, характерного для природных вод, при этом их соотношение остается сбалансированным, оптимальным для роста и развития растений. Макрофиты выращивали при температуре $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и комбинированном освещении лампами накаливания и дневного света ($150\text{—}200 \text{ Вт/м}^2$) на протяжении 14 ч/сутки. pH среды измеряли с помощью иономера ЭВ-74.

Молодые побеги погруженных высших водных растений и талломы нитчатых водорослей помещали в стеклянные емкости с водной средой без добавления фосфатов и карбонатов, с которыми ионы металлов образуют нерастворимые соли, и микроэлементов согласно с методикой проведения токсикологических исследований [44], приготовленной с использованием отстоянной водопроводной воды из расчета: 2 г сырой массы на 3 дм^3 среды, в которую добавляли марганец ($\text{MnSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) в концентрации 5, 20, 50, 100 и 200 мкг/дм^3 (по ионам Mn^{2+}). Такие концентрации ионов марганца в воде соответствуют их 0,5, 2, 5, 10 и 20 рыбохозяйственным ПДК (ПДК $\text{Mn}^{2+} = 10 \text{ мкг/дм}^3$ [1]). Фоновое содержание марганца в воде составляло $0,24 \pm 0,02 \text{ мкг/дм}^3$.

Растения экспонировали при указанных выше освещении и температуре на протяжении 1 и 14 суток (со сменой растворов на седьмые сутки согласно методике [23, 38]), т. е. проводили как острые, так и хронические эксперименты. Смену раствора проводили в связи с тем, что для рыбохозяйственных водоемов ПДК рассчитана на неоднократное поступление токсиканта в водную среду. Поэтому считается, что методика со сменой раствора дает более надежные данные и предлагается как стандартная [6]. Контрольными были гидрофиты, экспонированные в идентичных условиях, но без добавок соли марганца.

Интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания макрофитов определяли путем регистрации количества выделенного на свету и поглощенного в темноте кислорода с помощью специально разработанной установки, работа которой основана на использовании полярографического (амперометрического) метода определения содержания кислорода в водной среде [29].

С целью выяснения условий возникновения токсического эффекта проводили исследование накопления марганца макрофитами при повышении концентрации его ионов в водной среде. Для этого по истечении сроков экспозиции растительный материал ополаскивали дистиллированной водой и $0,02 \text{ М}$ раствором ЭДТА (для удаления адсорбированного на поверхности металла), затем озоляли концентрированной азотной кислотой при нагревании [32]. Параллельно определяли процентное содержание сухой массы. Содержание марганца в озолонном материале определяли на атомно-адсорбционном спектрофотометре ААС-3 (Германия). Количество аккумулярованного макрофитами металла рассчитывали в микрограммах на 1 г сухой массы растения. Все опыты проводили в четырех-пяти повторностях. Полученные данные обработаны статистически с использованием специальной компьютерной программы «STATISTICA».

Результаты исследований и их обсуждение

Газообмен погруженных высших водных растений при воздействии ионов марганца (II) водной среды. Результаты исследований влияния ионов марганца на фотосинтез и дыхание наяды показали, что Mn^{2+} в концентрации от 5 до 200 мкг/дм³ через 24 ч стимулирует ее газообмен (рис. 1). При этом максимальное увеличение интенсивности фотосинтеза (на 48,5% по сравнению с контролем) происходит при действии 100 мкг/дм³ Mn^{2+} и накоплении в наяде 181 мкг Mn/г сухой массы (рис. 2, а). Наибольшая стимуляция процесса поглощения O_2 в темноте (на 36,1% по сравнению с контролем) наблюдается при 200 мкг/дм³ Mn^{2+} в водной среде. В этом случае содержание марганца в тканях наяды составляет 283 мкг/г сухой массы.

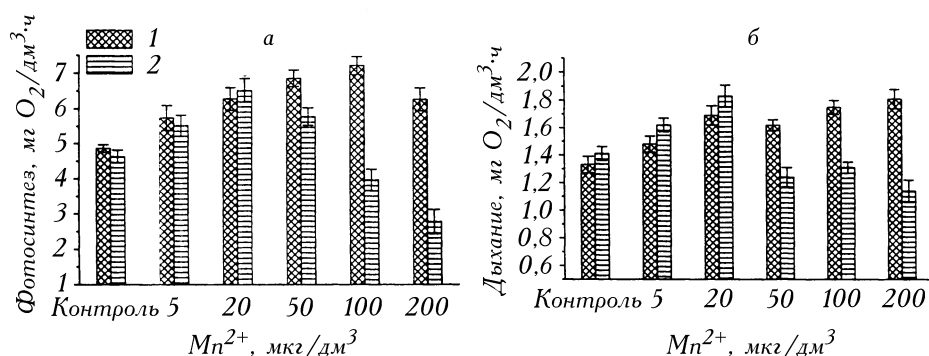
Через 14 сут максимальные значения интенсивности фотосинтеза и дыхания наяды (соответственно 136,4% и 129,8% относительно контрольных) зарегистрированы при 20 мкг/дм³ Mn^{2+} в водной среде (см. рис. 1) и обусловлены повышением содержания металла в растительном организме в 2,9 раза по сравнению с контрольным (см. рис. 2, а).

Следует отметить, что двухнедельное влияние Mn^{2+} в концентрации 100—200 мкг/дм³ на наяду приводит к уменьшению интенсивности фотосинтеза на 16,9—41,8% по сравнению с контролем (см. рис. 1, а). При таком количестве ионов марганца в водной среде проявляется также тенденция к угнетению дыхания (см. рис. 1, б).

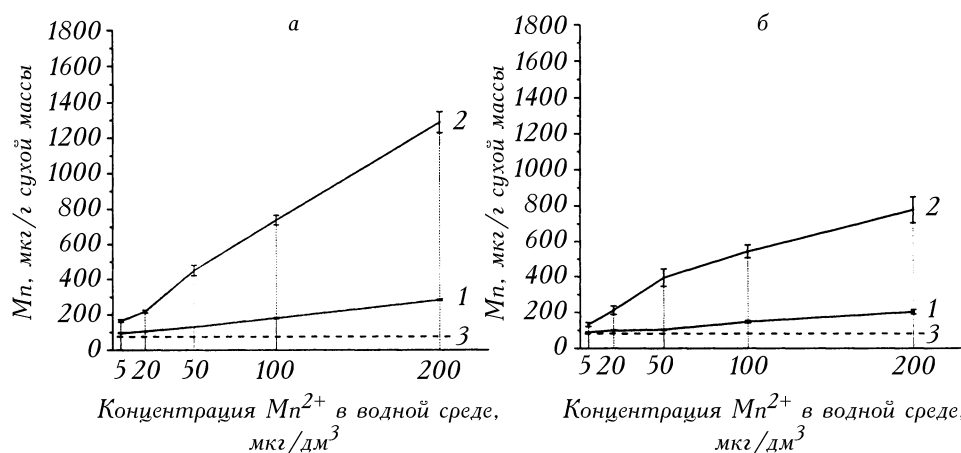
Таким образом, повышение содержания марганца в наяде в 2,4 и 2,9 раза по сравнению с контрольным (соответственно при влиянии 100 мкг/дм³ Mn^{2+} на протяжении суток и двухнедельном действии 20 мкг/дм³ Mn^{2+}) приводит к максимальной стимуляции фотосинтеза, а в 2,9 и 3,7 раза (при длительном воздействии 20 мкг/дм³ Mn^{2+} и кратковременном — 200 мкг/дм³ Mn^{2+}) — дыхания. В то же время при возрастании содержания металла в организме наяды в 10,0—17,4 раза по сравнению с контролем (при этом концентрация марганца в тканях наяды достигает 739—1286 мкг/г сухой массы) проявляется его токсичность для процессов газообмена.

Исследование 24-часового влияния ионов марганца в концентрации от 5 до 200 мкг/дм³ на роголистник также показало отсутствие их токсичности для газообмена (рис. 3). Установлено, что наибольшее количество кислорода (144,4% относительно контроля) выделяется при концентрации ионов марганца в водной среде 50 мкг/дм³ и накоплении в тканях роголистника 103 мкг Mn/г сухой массы (см. рис. 2, б). При этом также происходит и наибольшая активация дыхания (на 36,3% по сравнению с контролем).

Двухнедельное воздействие 5—20 мкг/дм³ Mn^{2+} на роголистник также повышает интенсивность его газообменных функций (см. рис. 3). Вместе с тем дальнейшее повышение концентрации Mn^{2+} в воде от 50 до 200 мкг/дм³ приводит к уменьшению интенсивности фотосинтеза (до 66,3% по сравнению с контролем при 200 мкг/дм³ Mn^{2+}). Угнетение процесса дыхания происходит при влиянии 100—200 мкг/дм³ Mn^{2+} на протяжении 14 сут. Следует подчеркнуть, что наибольшее накопление марганца роголистником



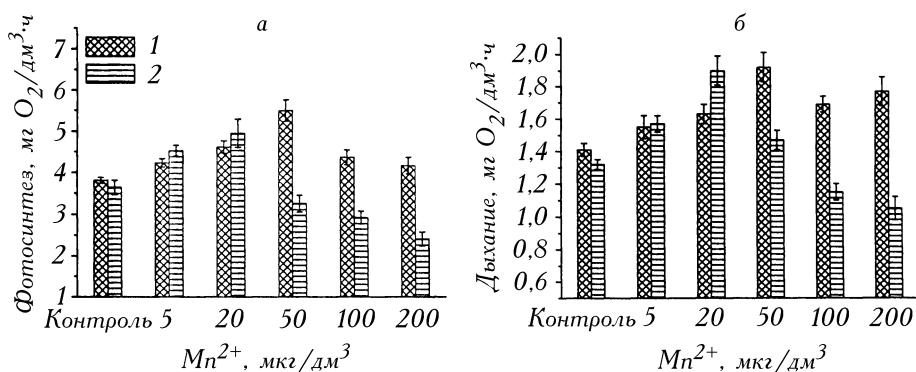
1. Интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) наяды при воздействии ионов марганца (II) водной среды ($M \pm m, n = 4-5$). Здесь и на рис. 3—6: 1 — через сутки; 2 — через 14 сут.



2. Накопление марганца наядой (а) и роголистником (б) при повышении концентрации Mn²⁺ в водной среде ($M \pm m, n = 4-5$). Здесь и на рис. 5: 1 — через сутки; 2 — через 14 сут; 3 — контроль.

(776 мкг/г сухой массы при 200 мкг/дм³ Mn²⁺ в водной среде (рис. 2, б)) соответствует наиболее значительному токсическому эффекту.

Таким образом, проведенные исследования кратковременного (24 ч) влияния ионов марганца на фотосинтез и темновое дыхание высших водных растений наяды и роголистника показали, что 5—200 мкг/дм³ Mn²⁺ в водной среде стимулирует их газообмен. Увеличение интенсивности фотосинтеза при действии ионов марганца связано, очевидно, с тем, что они принимают участие в работе фотосистемы II, поскольку входят в состав кислородовыделяющего комплекса (КВК) [43]. Согласно работе [43] КВК содержит 2—4 атома Mn, 5—7 мембранных белков, ионы Ca²⁺ и Cl⁻, цитохром *b*-559, пластохиноны, феофитин, набор хлорофиллов, в том числе P₆₈₀ и каротиноиды. Также Mn²⁺ играет важную роль в протекании редокс-процессов, связанных с окислением воды до молекулярного кислорода. Наряду со «структурными» функциями марганца, показана его каталитическая роль в обра-



3. Интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) роголистника при воздействии ионов марганца (II) водной среды ($M \pm m$, $n = 4-5$).

зовании O_2 [5]. Марганец в малом количестве также повышает активность таких окислительных ферментов, как полифенолоксидаза, пероксидаза, цитохромоксидаза [13, 46], а также необходим для функционирования цикла Кребса [20, 32].

Результаты хронических исследований показали, что концентрация ионов марганца в воде 50 мкг/дм³ и больше является токсической для фотосинтеза и темнового дыхания высших водных растений, что связано со значительным накоплением ими металла. Следует отметить, что молекулярные механизмы токсического действия ионов марганца практически не изучены. Существует предположение, что они отличаются от известных механизмов токсичности других тяжелых металлов, в частности меди, поскольку Mn^{2+} выявляют меньшее сродство к SH-группам белков и другим функциональным группам ферментов [18]. Возможно, при поступлении большого количества Mn^{2+} в хлоропласты макрофитов снижается активность КВК вследствие уменьшения содержания пигментов [33], что является результатом ингибирования их синтеза и обновления, а также деструкции, которая непосредственно связана с нарушением фотосинтетического электронного транспорта [19].

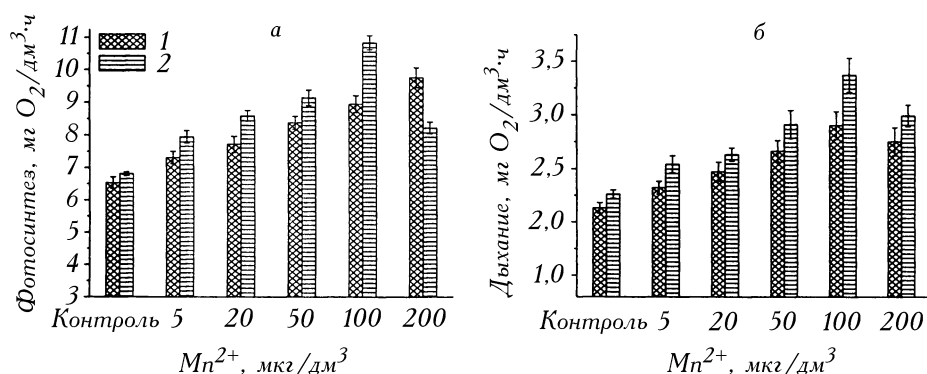
Уменьшение интенсивности фотосинтеза при стрессовом влиянии тяжелых металлов связывают также с понижением содержания АТФ в хлоропластах [3]. При этом указывается, что нарушение их структуры и функций происходит в такой последовательности: влияние токсиканта → денатурационные изменения белков хлоропластов → нарушение упорядоченности размещения элементов структуры хлоропластов → нарушение механизма использования энергии фотовозбуждения электронов для синтеза макроэргических связей молекул АТФ → дефицит АТФ → неспецифические изменения в фотосинтетическом метаболизме.

Необходимо отметить, что при исследовании действия высоких концентраций (50—200 мкг/дм³) ионов марганца на погруженные высшие водные растения выявлена двухэтапная реакция их дыхательной системы: повыше-

ние интенсивности поглощения O_2 в темноте через сутки и уменьшение — через две недели. Подобная двухфазная реакция была зафиксирована и при изучении влияния повышенной концентрации Mn^{2+} на чувствительные сорта пшеницы: угнетение дыхания происходило лишь после первоначальной его стимуляции [54]. Очевидно, накопление растениями значительного количества ионов марганца при длительном действии их высоких концентраций приводит к нарушениям в функционировании цикла Кребса. Это связано с тем, что, согласно [3], повышенные концентрации ионов марганца снижают активность дегидрогеназ изолимонной, янтарной, пировиноградной и яблочной кислот. Некоторые литературные источники [3, 43] свидетельствуют также о снижении активности цитохромоксидазы у растений при высоких дозах марганца в окружающей среде. А поскольку цитохромоксидаза принимает участие в процессе дыхания [46], то ингибирование этого фермента, наряду с нарушениями в цикле Кребса [3], очевидно, и приводит к уменьшению количества поглощенного макрофитами кислорода при высоких концентрациях Mn^{2+} (50 мкг/дм³ и больше) в воде и накоплении ≥ 451 мкг Mn/г сухой массы в наяде и ≥ 542 мкг Mn/г сухой массы в роголистнике.

Сравнение результатов исследований влияния повышенной концентрации Mn^{2+} на погруженные высшие водные растения с аналогичными данными относительно действия Cu^{2+} [33, 35] свидетельствует о том, что ионы марганца при большем их накоплении в растительном организме являются менее токсическими для газообменных функций. Об этом свидетельствует тот факт, что 24-часовое влияние ионов марганца в концентрации 5—200 мкг/дм³ не приводит к уменьшению интенсивности фотосинтеза и дыхания наяды и роголистника, тогда как 10—20 мкг/дм³ Cu^{2+} уже через сутки ингибирует процесс выделения O_2 у высших водных растений [35]. Следует обратить внимание на работу [53], в которой показано, что при замене Mg на Cu хлорофилл теряет свои функции. В то же время в литературных источниках имеется информация о том, что марганец легко поступает в ядро хлорофилла и полученный продукт является окисленной формой, которая под действием видимого света превращается в восстановленную [14]. При этом авторы утверждают, что производные хлорофилла, которые содержат марганец, способны к окислительно-восстановительным реакциям на свету, что может быть одной из причин отсутствия токсического влияния ионов марганца на процесс выделения кислорода у макрофитов при кратковременной экспозиции.

Газообмен зеленых нитчатых водорослей при воздействии ионов марганца (II) водной среды. После изучения влияния Mn^{2+} водной среды на фотосинтез и дыхание погруженных высших водных растений представляло интерес выяснить действие Mn^{2+} в концентрации 5—200 мкг/дм³ на газообмен зеленых нитчатых водорослей. Следует отметить, что указанные группы растительных организмов являются филогенетически близкими, так как зеленые нитчатые водоросли по своему морфологическому строению, биохимическому составу, физиологическим функциям и эволюционному развитию более сходны с высшими растениями, чем другие группы водорослей [12, 28].



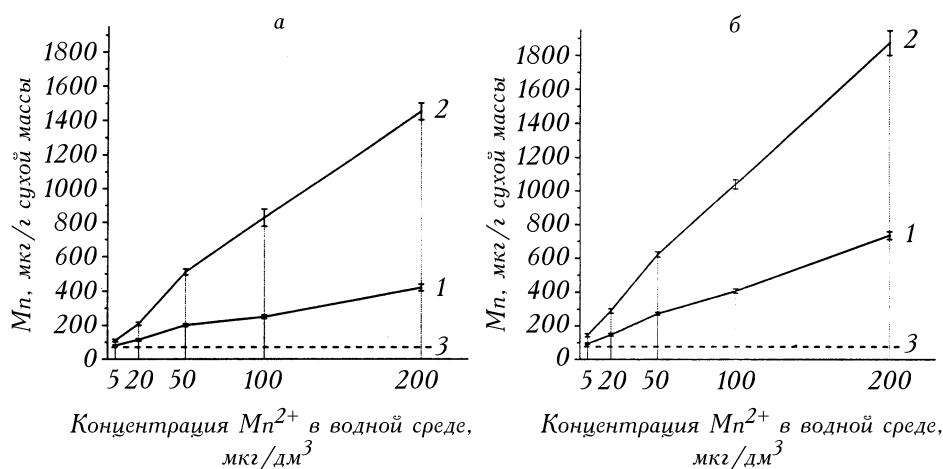
4. Интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) эдогониума при воздействии ионов марганца (II) водной среды ($M \pm t$, $n = 4-5$).

Полученные данные относительно действия ионов марганца водной среды на эдогониум представлены на рисунке 4 и свидетельствуют о нетоксичности исследованных концентраций Mn^{2+} для его газообменных процессов. Результаты исследований 24-часового влияния 5—200 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ Mn^{2+} на эдогониум дают возможность сделать вывод, что при увеличении концентрации Mn^{2+} в водной среде и накопления металла в водорослях (рис. 5, а) возрастает интенсивность фотосинтеза и дыхания по сравнению с контролем.

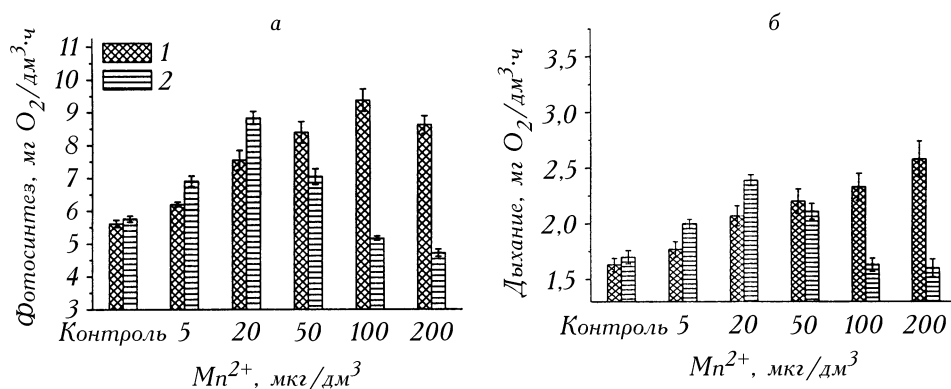
Увеличение длительности влияния 5—100 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ Mn^{2+} на эдогониум до 14 суток приводит к возрастанию интенсивности фотосинтеза и темнового дыхания водорослей по сравнению с одними сутками и контролем (см. рис. 4). Следует отметить, что при двухнедельном влиянии ионов марганца в концентрации 100 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ и накоплении в водорослях 829 $\mu\text{кг}$ Mn /г сухой массы интенсивность фотосинтеза и дыхания эдогониума является максимальной и составляет соответственно 161,4 и 152,4% относительно контроля.

Как показано на рисунке 6, при воздействии исследуемых концентраций Mn^{2+} на протяжении 24 ч у кладофоры так же, как и у эдогониума, происходит стимуляция фотосинтеза и дыхания. В этом случае у кладофоры максимальное увеличение интенсивности фотосинтеза (на 66,7% по сравнению с контролем) наблюдается при 100 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ Mn^{2+} в водной среде, а дыхания (на 58,4%) — при 200 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ Mn^{2+} . Установлено, что двухнедельное влияние ионов марганца в концентрации 100—200 $\mu\text{кг}/\text{дм}^3$ приводит к угнетению фотосинтеза кладофоры (рис. 6, а), что, очевидно, связано со значительным накоплением металла в водорослях (1043—1874 $\mu\text{кг}/\text{г}$ сухой массы (рис. 5, б)).

Стимуляция фотосинтеза у кладофоры ионами марганца через сутки и его угнетение при двухнедельном действии Mn^{2+} могут быть связаны с тем, что органические кислоты водорослей, которые локализованы по периферии клеточных оболочек, при кратковременном действии повышенных концентраций Mn^{2+} защищают внутриклеточные структуры, в частности хлоропласты, от повреждений [37]. Благодаря высокой катионной емкости этих кислот вокруг и внутри хлоропласта, очевидно, образуется такая кон-



5. Накопление марганца эдогониумом (а) и кладофорой (б) при повышении концентрации Mn^{2+} в водной среде ($M \pm m, n = 4-5$).



6. Интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) кладофоры при воздействии ионов марганца (II) водной среды ($M \pm m, n = 4-5$).

центрация марганца, которая стимулирует фотосинтез. С увеличением длительности экспозиции возрастает накопление Mn^{2+} в клетках и избыток ионов проникает внутрь хлоропластов водорослей, вызывая токсические эффекты.

Таким образом, среди исследуемых видов зеленых нитчатых водорослей кладофора является более чувствительной к влиянию ионов марганца по сравнению с эдогониумом. Относительная стойкость эдогониума к повышению концентрации ионов марганца в водной среде может быть связана с более низкой интенсивностью аккумуляции Mn^{2+} водорослями данного вида. В то же время разница в накоплении марганца кладофорой и эдогониумом, очевидно, связана с особенностями анатомического строения их талломов, в частности, клеточных оболочек [34].

Заключение

Проведенные нами исследования по влиянию повышенной концентрации ионов марганца водной среды на фотосинтез и темновое дыхание водных макрофитов показали, что 5—200 мкг/дм³ Mn²⁺ через сутки стимулирует их газообмен. Результаты хронических (двухнедельных) исследований дают возможность сделать вывод, что концентрация ионов марганца в воде 50 мкг/дм³ и выше является токсической для фотосинтеза и темнового дыхания погруженных высших водных растений. У кладофоры при длительном действии 100—200 мкг/дм³ Mn²⁺ уменьшается лишь интенсивность фотосинтеза. Следует отметить, что ионы марганца в концентрации 5—200 мкг/дм³ не являются токсичными для газообмена эдогониума.

Таким образом, по чувствительности к ионам марганца исследуемые виды макрофитов можно расположить в такой ряд: наяда > роголистник > кладофора > эдогониум. В то же время по способности к накоплению марганца их можно представить в такой последовательности: кладофора > эдогониум > наяда > роголистник.

Очевидно, что разное проявление токсичности одинаковых концентраций марганца для макрофитов непосредственно связано с количеством аккумулированного металла и эффективностью их защитных механизмов, которые направлены на поддержку нормальной внутриклеточной концентрации Mn²⁺. Известно, что эти механизмы функционируют в основном за счет связывания в комплексы наиболее токсичной ионной формы металла и выведения его избытка в свободном или связанном состоянии [4, 15, 20, 38]. На основании результатов наших исследований, которые показали сравнительно низкую чувствительность кладофоры и эдогониума к ионам марганца при большом их накоплении, можно сделать вывод, что нитчатые водоросли обладают значительной способностью к детоксикации избытка Mn²⁺ в клетках. Такое устранение токсичности ионов марганца, очевидно, осуществляется путем их связывания в комплексы с органическими соединениями, которые в большом количестве находятся в оболочке и внутри клеток водорослей [12], а также с синтезированными металлотионеинами и другими «стресс»-белками [15, 24, 40, 43, 52], что обуславливает инактивацию ионов металла внутри растительного организма и обеспечивает относительную стойкость водорослей к повышению их концентрации. Следует отметить, что в работе [54] на примере разных сортов пшеницы было показано, что устойчивость к марганцу может быть достигнута путем повышения образования органических кислот с последующим формированием комплексов металл-органических кислот в цитозоле или вакуоле.

Сравнение результатов действия повышенной концентрации Mn²⁺ на водные макрофиты с влиянием Cu²⁺ [33—35] показало, что ионы марганца при большом их накоплении в растительных организмах оказывают меньшее токсическое воздействие на их газообмен.

Полученные данные относительно накопления значительного количества марганца в эдогониуме и кладофоре без нарушения их физиологических функций свидетельствуют не только об относительной стойкости этих водорослей к избытку Mn²⁺ в водной среде, а и об их повышенной адаптационной способности к

ионам металла. Таким образом, кладофора и эдогониум отвечают требованиям, предъявляемым к видам-мониторам: способность к аккумуляции значительного количества металлов, достаточная стойкость к увеличению их концентрации, интенсивный рост [11]. Это дает возможность рекомендовать использование эдогониума и кладофоры как биомониторов загрязнения воды ионами марганца, а также для удаления их из воды с целью ее очищения (с последующим извлечением биомассы водорослей для предотвращения вторичного загрязнения водной среды после гибели и разложения растительных организмов). Следует также учитывать, что при большой биомассе нитчатых водорослей происходит обогащение воды органическими веществами, которые они выделяют внеклеточно [12]. Это дает возможность сделать вывод, что при умеренном развитии нитчатых водорослей доминируют процессы очищения воды, при гиперпродукции и отмирании — загрязнения.

**

*Встановлено закономірності дії іонів марганцю (II) у концентрації, що відповідає їх реальному рівню у природних водах, на фотосинтез і дихання занурених вищих водяних рослин *Najas guadelupensis* L., *Ceratophyllum demersum* L. і зелених нитчастих водоростей *Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. Виявлено, що вплив 5—20 мкг/дм³ Mn²⁺ протягом 24 год стимулює фотосинтез і дихання макрофітів. Результати хронічних (двотижневих) дослідів показали, що у *N. guadelupensis* і *C. demersum* пригнічення процесів газообміну відбувається при нижчій концентрації іонів марганцю у водному середовищі (50 мкг/дм³ Mn²⁺), ніж у *Cl. glomerata* (100—200 мкг/дм³ Mn²⁺); токсичності 5—200 мкг/дм³ Mn²⁺ для газообміну *Oe. cardiacum* не виявлено. Досліджено акумуляцію іонів марганцю макрофітами. За здатністю до накопичення металу їх можна розташувати у такий ряд: *Cl. glomerata* > *Oe. cardiacum* > *N. guadelupensis* > *C. demersum*. Рекомендовано використання *Oe. cardiacum* і *Cl. glomerata* як біомоніторів забруднення водного середовища іонами марганцю, а також для очищення від них води (з наступним видаленням біомаси водоростей).*

**

*Regularities of influence of manganese ions on photosynthesis and respiration of the submersed higher aquatic plants *Najas guadelupensis* L., *Ceratophyllum demersum* L. and green filamentous algae *Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. have been established. The concentrations of Mn²⁺ in the aquatic environment were similar to the ones really existing in natural waters. It has been found that influence 5—20 mg/l Mn²⁺ during 24 hours stimulate photosynthesis and respiration of the macrophytes. The results of chronic (fortnight) investigations have showed that the less quantity of Mn²⁺ in the aquatic environment depress gas exchange functions of *N. guadelupensis* and *C. demersum* (50 mg/l Mn²⁺) than ones of *Oe. cardiacum* and *Cl. glomerata* (100—200 mg/l Mn²⁺); toxicity of 5—200 mg/l Mn²⁺ for gas exchange functions of *Oe. cardiacum* hasn't been found. Accumulation of copper and manganese ions by the macrophytes has been studied. For their ability to accumulate the metals they can be placed in a row: *Cl. glomerata* > *Oe. cardiacum* > *N. guadelupensis* > *C. demersum*. Use of *Oe. cardiacum* and *Cl. glomerata* as species-monitors for control the level of manganese ions in the aquatic environment has been recommended. These species of algae can be also used for removing of Mn²⁺ from water (then it is necessary to extract the biomass of algae).*

**

1. Алтунин В.С., Белавцева Т.М. Контроль качества воды (справочник). — М.: Колос, 1993. — 368 с.
2. Багнюк В.М., Миронюк В.І., Погорванов В.В., Сігнєв Ю.П. Особливості взаємодії золів металів з мікрowodоростями *Chlorella vulgaris* Beyer та *Dunaliella salina* Teod. // Доп. НАН України. — 1997. — № 11. — С. 155—159.
3. Биохимия и биофизика фотосинтеза / Под ред. А.А.Красновского. — М.: Наука, 1965. — 320 с.
4. Божков А.И., Моголянская С.М. Адаптация *Dunaliella viridis* Teod. к различным концентрациям сернокислой меди. Роль системы экскреции ионов меди в среду // Альгология. — 1996. — Т. 6, № 2. — С. 122—132.
5. Бойченко Е.А. Значение биогенных комплексов металлов в эволюции гидросферы // Тр. Междунар. симп. «Взаимодействие между водой и живым веществом». — М.: Наука, 1979. — Т. 2. — С. 169—174.
6. Брагинский Л.П. Биотесты на токсичность водной среды на нитчатых водорослях рода кладофора // Симп. по вод. токсикологии: Тез. докл., Ленинград, 28—30 янв. 1969 г. — Л.: Б.и., 1969. — С. 3—4.
7. Брагинский Л.П. Интегральная токсичность водной среды и ее оценка с помощью методов биотестирования // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 6. — С. 66—73.
8. Брагинский Л.П., Бескаравайная В.Д. Кислородный метод изучения первичной продукции и деструкции как биотест на присутствие токсикантов // Теоретические вопросы биотестирования. — Волгоград: ИБВВ, 1983. — С. 145—152.
9. Буравлев Е.П., Сиренко Л.А., Стрижак П.Е., Смирнова Н.Н. Использование тест-реакций для первичной оценки биологической активности некоторых тяжелых металлов и радионуклидов // Физиология растений. — 1994. — Т. 41, № 2. — С. 299—304.
10. Буравлев Е.П., Стрижак П.Е., Смирнова Н.Н., Сиренко Л.А. Влияние растворенных в воде соединений 3d-переходных металлов на био- и химические тест-системы // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 6. — С. 71—79.
11. Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. — 158 с.
12. Величко И.М. Экологическая физиология зеленых нитчатых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1982. — 198 с.
13. Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. — Киев: Наук. думка, 1969. — 516 с.
14. Власюк П.А., Клімовицька З.М. Фізіологічне значення марганцю // Укр. ботан. журн. — 1968. — Т. 25, № 3. — С. 3—14.
15. Гапочка Л.Д. Популяционные аспекты устойчивости цианобактерий и микроводорослей к токсическому фактору: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1999. — 64 с.
16. Гэлстон А., Дэвис П., Сеттер Р. Жизнь зеленого растения. — М.: Мир, 1983. — 552 с.
17. Ершов Ю.А., Плетенева Т.В. Механизмы токсического действия неорганических соединений. — М.: Медицина, 1989. — 272 с.

18. Золотухина Е.Ю., Гавриленко Е.Е. Тяжелые металлы в водных растениях. Аккумуляция и токсичность // Биол. науки. — 1989. — № 9. — С. 93—106.
20. Золотухина Е.Ю., Гавриленко Е.Е., Бурдин К.С. Влияние ионов цинка и меди на фотосинтез и дыхание морских водорослей // Физиология растений. — 1987. — Т. 34, вып. 2. — С. 266—275.
21. Ильин В.Б. Элементный химический состав растений. — Новосибирск: Наука, 1985. — 129 с.
22. Караваяев В.А., Баулин А.М., Гордиенко Т.В., Довыдьков С.А. Изменение фотосинтетического аппарата листьев бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // Физиология растений. — 2001. — Т. 48, № 1. — С. 47—54.
23. Клоченко П.Д., Мегведь В.А. Влияние свинца и меди на некоторые показатели жизнедеятельности зеленых и синезеленых водорослей // Гидробиол. журн. — 1999. — Т. 35, № 6. — С. 52—62.
24. Король В.М. Проведение токсикологических исследований на высших водных растениях // Методы биотестирования водной среды. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. — С. 34—40.
25. Лебедева А.Ф., Саванина Я.В., Барский Е.А., Гусев М.В. Устойчивость цианобактерий и микроводорослей к действию тяжелых металлов: роль металлосвязывающих белков // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. — 1998. — № 2. — С. 42—49.
26. Линник П.Н., Набиванец Б.И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. — Л.: Гидрометеиздат, 1986. — 270 с.
27. Линник П.Н., Набиванец Б.И., Брагинский Л.П. Формы существования, основные закономерности превращений и биологическая роль соединений тяжелых металлов в природных водах // Вод. ресурсы. — 1987. — № 5. — С. 84—96.
28. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. — К.: Наук. думка, 1988. — 188 с.
29. Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. — К.: Академперіодика, 2002. — 178 с.
30. Мережко А.И., Пасичная Е.А., Пасичный А.П. Биотестирование токсичности водной среды по функциональным характеристикам макрофитов // Гидробиол. журн. — 1996. — Т. 32, № 1. — С. 87—94.
31. Методы биоиндикации и биотестирования природных вод: Сб. науч. тр. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — Вып. 2. — 276 с.
32. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Л.А.Сиренко, А.И.Сакевич, Л.Ф.Осипов и др. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
33. Никаноров А.М., Жулигов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. — Л.: Гидрометеиздат, 1985. — 143 с.
34. Пасічна О.О., Арсан О.М. Індивідуальний та сумісний вплив іонів міді та мангану на кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum* L.) // Доповіді НАН України. — 2002. — № 1. — С. 180—184.

35. Пасичная Е.А., Арсан О.М. Накопление меди и марганца некоторыми погруженными высшими водными растениями и нитчатými водорослями // Гидробиол. журн. — 2003. — Т. 39, № 3. — С. 65—73.
36. Пасічна О.О., Арсан О.М., Посудін Ю.І., Годлевська О.О. Акумуляційні властивості та газообмін макрофітів за дії іонів міді (II) водного середовища // Наук. вісник Нац. агр. ун-ту. — № 90. — 2005. — С. 120—129.
37. Полищук Р.А. К вопросу о выборе тестов для оценки альгицидности ядов (фотосинтез, дыхание и фотосинтетические пигменты) // Биология моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — Вып. 35. — С. 58—65.
38. Полищук Р.А. Реакция макрофитов обрастания на воздействие ионов тяжелых металлов // Биологические основы борьбы с обрастанием. — Киев: Наук. думка, 1973. — С. 155—193.
39. Растения в экстремальных условиях минерального питания: Эколого-физиологические исследования / Под ред. М.Я.Школьника, Н.В.Алексеевой-Поповой — Л.: Наука, 1983. — 176 с.
40. Романенко В.Д., Євтушенко М.Ю., Линник П.М. та ін. Комплексна оцінка екологічного стану басейну Дніпра. — К.: Ін-т гідробіології НАН України, 2000. — 103 с.
41. Ручко М.В., Городня Е.П., Сорочинский Б.В. Металлотионеины растений // Укр. биохим. журн. — 1998. — Т. 70, № 6. — С. 24—34.
42. Сиренко Л.А. Альгофизиология и проблемы ее развития // Развитие гидробиологических исследований в Украине. — Киев: Наук. думка, 1993. — С. 36—52.
43. Смирнова Н.Н., Сиренко Л.А. Цитофизиологический метод экспресс-оценки токсичности природных вод // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 4. — С. 95—101.
44. Физиология растительных организмов и роль металлов / Под ред. Н.М.Чернавской. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. — 157 с.
45. Хоботьев В.Г. Вопросы стандартизации методик при проведении токсикологических исследований по водной токсикологии // Методики биологических исследований по водной токсикологии. — М.: Наука, 1971. — С. 7—13.
46. Цаценко Л.В., Малюга Н.Г. Чувствительность различных тестов на загрязнение воды тяжелыми металлами и пестицидами с использованием ряски малой *Lemna minor* L. // Экология. — 1998. — № 5. — С. 407—409.
47. Чернавина И.А. Физиология и биохимия микроэлементов. — М.: Высшая шк., 1970. — 310 с.
48. Bot J.Le, Kirkby E.A., van Beusichem M.L. Manganese toxicity in tomato plants: Effects on cation uptake and distribution // J. Plant. Nutr. — 1990. — Vol. 13, N 5. — P. 513—525.
49. Caldwell Ch.R. Effect of elevated manganese on the ultraviolet- and blue light-absorbing compounds of cucumber cotyledon and leaf tissues // Ibid. — 1998. — 21, N 3. — P. 435—445.
50. El-Jaoual T., Cox D.A. Manganese toxicity in plants // Ibid. — 1998. — Vol. 21, N 2. — P. 353—386.

51. *Fargasova A.* Accumulation and toxic effects of Cu^{2+} ; Cu^+ ; Mn^{2+} ; VO_4^{3-} ; Ni^{2+} and MoO_4^{2-} and their associations: Influence on respiratory rate and chlorophyll *a* content of the green alga *Scenedesmus quadricauda* // J. Trace and Microprobe Techn. — 1998. — Vol. 16, N 4. — P. 481—490.
52. *Gonzales A., Steffen K.L., Lynch J.P.* Light and excess manganese: Implications for oxidative stress in common bean // Plant Physiol. — 1998. — Vol. 118, N 2. — P. 493—504.
53. *Juing W., Manping Zh., Jigui Xu, Yi W.* Reciprocal effect of Cu, Cd, Zn on a kind of marine alga // Wat. Res. — 1995. — Vol. 29, N 1. — P. 209—214.
54. *Küpper H., Küpper F., Spiller M.* Environmental relevance of heavy metal-substituted chlorophylls using the example of water plants // J. Exp. Bot. — 1996. — Vol. 47, N 295. — P. 259—266.
55. *Macfie S.M., Cossing Ed.A., Taylor G.J.* Effects of excess manganese on production of organic acids in Mn-tolerant and Mn-sensitive culti vars of *Triticum aestivum* L. (wheat) // J. Plant Physiol. — 1994. — Vol. 143, N 2. — P. 135—144.
56. *Sinha S., Rai U.N., Chandra P.* Accumulation and toxicity of iron and manganese in *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleiden // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. — 1994. — Vol. 53, N 4. — P. 610—617.

¹ Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

² Национальный аграрный университет, Киев

Поступила 31.01.08