

УДК 543.383.2: (582.232:577.115) [(582.263 + 582.232) 547.29]:001.891

**В. А. Медведь, А. С. Потрохов, О. Г. Зиньковский,
А. В. Курейшевич**

**ВЛИЯНИЕ ГУМАТОВ ЩЕЛОЧНЫХ МЕТАЛЛОВ НА
ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
СИАНОПРОКАРЫОТА И СНОЛОРОПНУТА**

Представлены данные о влиянии гумата натрия и калия на концентрацию хлорофилла *a* и суммы каротиноидов, а также интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) у некоторых видов Cyanoprokaryota и Chlorophyta. В большинстве случаев гуматы калия и натрия в концентрации 5 и 10 мг/дм³ оказывали стимулирующее воздействие на функционирование зеленых микроводорослей, в то время как на функционирование цианопрокариот — угнетающее. Реакция исследованных водорослей на воздействие гуматов щелочных металлов зависела от видовых особенностей тест-культур и концентрации действующего вещества.

Ключевые слова: Cyanoprokaryota, Chlorophyta, гумат натрия, гумат калия, хлорофилл *a*, каротиноиды, интенсивность перекисного окисления липидов.

Гумусовые вещества — основная органическая составляющая почвы, воды, а также твердых горючих ископаемых. Они образуются при разложении растительных и животных остатков под действием микроорганизмов и абиотических факторов среды [24]. Гумусовые вещества в поверхностных водах находятся в растворенном, взвешенном и коллоидном состояниях, соотношения между которыми определяются химическим составом вод, pH, биологической ситуацией в водоеме и другими факторами [23]. В днепровских водохранилищах их содержание в общей сумме растворенных органических веществ составляет 65—90% [17]. Это достаточно сложная смесь органических полиэлектролитов, отличающихся между собой размерами молекул, молекулярной структурой и наличием разнообразных функциональных групп [17]. Наличие в структуре фульво- и гуминовых кислот карбоксильных и фенолгидроксильных групп, а также аминокгрупп способствует образованию прочных комплексных соединений гумусовых веществ с металлами. Комплексообразующие свойства ГВ в определенной степени компенсируют отрицательный эффект антропогенного воздействия [35], в качестве примера можно упомянуть снижение содержания подвижных форм некото-

© В. А. Медведь, А. С. Потрохов, О. Г. Зиньковский, А. В. Курейшевич,
2018

рых тяжелых металлов [8], а также регуляцию влияния кислых атмосферных осадков [44]. Повышенное содержание гумусовых веществ может оказывать отрицательное влияние на развитие водных растительных и животных организмов в результате резкого снижения концентрации растворенного кислорода в водоеме, расходуемого на их окисление [23].

Гумусовые вещества способны к реакциям ионного обмена, в результате чего образуются комплексные соединения с одно- и двухвалентными металлами [22]. Часть этих веществ находится в воде в виде малодиссоциированных солей — гуматов и фульватов. Гуматы щелочных металлов хорошо растворяются в воде. Механизм действия гуматов определяется основными функциями гуминовых кислот, из которых они образовались в биосфере. Их действие может быть как прямым — связывание, например, ионов тяжелых металлов в комплекс с функциональными группами [15], так и косвенным — стимулирование активности живых организмов [35, 39]. Они активизируют ферментативные процессы в растении, повышают проницаемость клеточных мембран, в связи с чем в растение энергичнее поступает вода и элементы питания [29]. Под влиянием гуматов в растениях усиливаются азотный, фосфорный, калийный и углеводный обмены [37]. Их действие рассматривают как регуляторное: они влияют на синтез сахаров, хлорофилла, белка и, особенно, на окислительные процессы у растений. В тестах с водорослями по изменению показателя флуоресценции хлорофилла и численности клеток было установлено, что действие гуматов видоспецифично [39]. В частности, зеленая водоросль *Chlorella vulgaris*, по сравнению с другим представителем Chlorophyta — *Scenedesmus quadricauda*, оказалась намного чувствительнее к действию этого препарата

Биологическая активность гуматов и препаратов, полученных на их основе, связана с влиянием этих веществ на окислительно-восстановительные процессы, и этот эффект объясняется наличием в составе гуминовых кислот, из которых они образовались, химических группировок (полифенолы, оксифеноны, хиноны), которые выполняют роль переносчиков кислорода, что стабилизирует в живом организме внутриклеточное дыхание. В малых дозах они стимулируют рост и развитие растений [37], а в больших — оказывают угнетающее действие на растения [38]. Гуминовые препараты широко применяются в растениеводстве, животноводстве, ветеринарии и аквариумистике [15, 39]. Преимуществом этих препаратов, в отличие от классических фитоадаптогенов (женьшень, элеутерококка, родиолы розовой), является возможность их производства промышленным путем из широко доступного сырья [24].

Учитывая, что гуматы калия и натрия используют в качестве удобрений, а гумусовые вещества могут составлять 65—90% растворенного органического вещества [3, 17], эти соединения могут присутствовать в водоемах в значительных количествах и влиять на состав альгосообществ [12, 13, 41]. Поэтому информация об их влиянии на микроводоросли представляет существенный интерес.

В литературе имеются сведения о влиянии гуминовых кислот на ростовые и физиолого-биохимические характеристики водорослей [2, 11, 18, 19,

1. Экологические характеристики исследуемых видов цианопрокариот и зеленых водорослей

| Виды | Распространение |
|---|---|
| <i>Microcystis aeruginosa</i> | Планктон, возбудитель «цветения» воды [1] |
| <i>Anabaena cylindrica</i> | Планктон [1], перифитон [5] |
| <i>Phormidium autumnale f. uncinata</i> | Перифитон [36], бентос [1] |
| <i>Tetraëdron caudatum</i> | Планктон, бентос [1] |
| <i>Desmodesmus brasiliensis</i> | Планктон, бентос [1] |

28, 31], в то же время данные о реакции микроводорослей на присутствие в водной среде гуматов немногочисленны. В связи с этим, целью настоящей работы было исследование влияния препаратов гумата натрия и калия на концентрацию фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a* и каротиноиды) и интенсивность процессов ПОЛ в клетках некоторых видов цианопрокариот и зеленых водорослей.

Материал и методика исследований. В работе использовали культуры цианопрокариот — *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. HPDP-6, *Anabaena cylindrica* Lemm. HPDP—1, *Phormidium autumnale f. uncinata* (Ag.) Kondrat. HPDP—18 и зеленых водорослей — *Tetraëdron caudatum* (Corda) Hansg. IBASU-A 319 и *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. IBASU-A. В таблице 1 представлены данные относительно биотопической приуроченности исследованных видов.

Микроводоросли выращивали в стерильных условиях в непроточной накопительной культуре на среде Фитцджеральда в модификации Цендера и Горэма N 11 [21] при температуре 23—25°C и освещении лампами дневного света в течение 16 ч/сут (освещенность 2,5 клк). Контрольные и опытные варианты культур водорослей перед внесением в среду гумата калия/натрия были выравнены по плотности.

В исследованиях были использованы гумат натрия и гумат калия, полученные титрованием щелочью (KOH или NaOH) гуминовой кислоты (марки ТУ 6-69-10-316-75 Олайнского завода химреактивов, Латвия).

Исследуемые препараты добавляли в культуральную среду на стационарной фазе роста водорослей в концентрации 5 и 10 мг/дм³. Через сутки после добавления гуматов в культурах учитывали содержание хлорофилла *a* и каротиноидов, сухую массу водорослей, а также количество продуктов перекисного окисления липидов.

Содержание хлорофилла *a* в культурах водорослей определяли стандартным спектрофотометрическим методом [45]. Концентрацию пигмента рассчитывали по уравнениям С. Джеффри и Ф. Хамфри [40], а суммарное содержание каротиноидов — по формулам Т. Парсонса и Дж. Стрикленда [43].

Об интенсивности процессов перекисного окисления липидов судили по содержанию продуктов ПОЛ — диеновых конъюгатов, гидроперекисей липидов и малонового диальдегида [33]. Учет сухого вещества водорослей проводили весовым методом [21].

Результаты исследований и их обсуждение

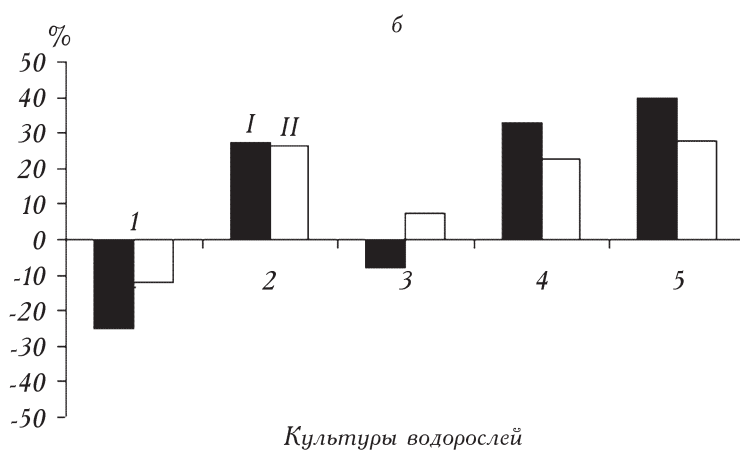
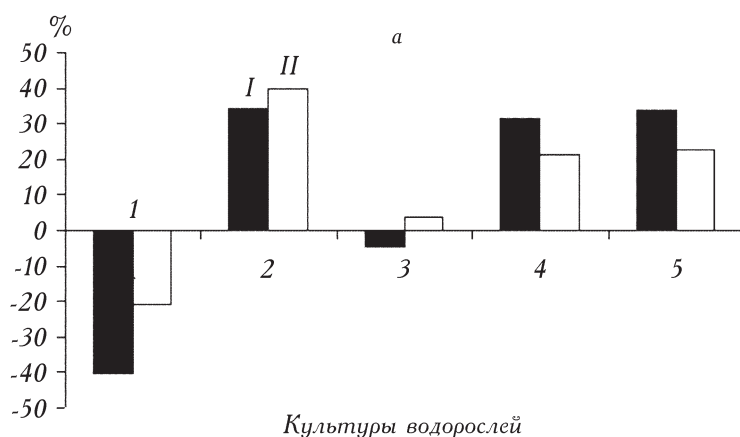
Изменение содержания фотосинтетических пигментов у исследованных видов зеленых микроводорослей и цианопрокариот под воздействием гумата натрия и гумата калия. Анализ полученных данных по содержанию хлорофилла *a* в биомассе культур (в пересчете на сухую массу) свидетельствует о том, что характер изменения величины этого показателя у различных видов Суанорокарыота в опытных вариантах с гуматом натрия существенно отличался от контрольных (рис. 1). Так, у планктонной цианопрокариоты *M. aeruginosa* при концентрации 5,0 и 10,0 мг/дм³ гумата через сутки зарегистрировано снижение содержания хлорофилла *a* соответственно на 40,2 и 20,8% по сравнению с контролем.

У другого вида Суанорокарыота — *A. cylindrica*, обитающего и в планктоне, и в перифитоне, под воздействием гумата натрия мы наблюдали иную реакцию — содержание хлорофилла *a* в ее биомассе повысилось соответственно на 34,1 и 39,7% при концентрациях 5,0 и 10,0 мг/дм³ этого вещества. У представителя перифитона *Ph. autumnale* f. *uncinata* величина исследуемого показателя в опытных вариантах эксперимента достоверно не отличалась от его значений в контроле. Причиной этого может быть то, что *Ph. autumnale* f. *uncinata* оказался нечувствительным к влиянию гумата натрия, как и к некоторым другим абиотическим факторам [16].

В культурах зеленых водорослей через сутки после добавления гумата натрия наблюдалось повышение содержания хлорофилла *a* в биомассе по сравнению с контролем (см. рис. 1). Наиболее существенные изменения исследуемого показателя у *T. caudatum* и *D. brasiliensis* отмечены при внесении в культуры 5,0 мг/дм³ исследуемого препарата. Содержание пигмента увеличилось в этих условиях соответственно на 33,7 и 31,7% по сравнению с контролем.

Выявленные нами эффекты, как индукции, так и ингибирования образования хлорофилла *a* у исследованных видов водорослей под воздействием гумата натрия, наблюдались и для других представителей альгофлоры [9]. Полученные нами данные согласуются с выводами других авторов о том, что влияние гумусовых веществ на содержание пигментов зависит как от их концентрации, так и от вида растения [39].

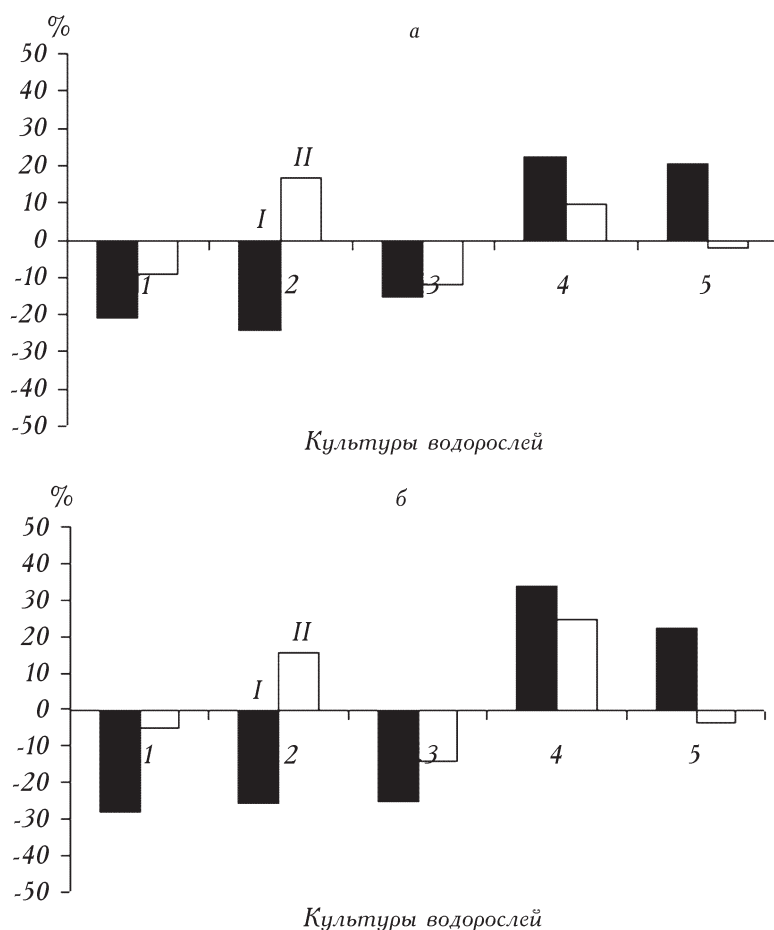
Поскольку каротиноиды, выполняя функции антенных пигментов, защищают фотосинтетические структуры от деструктивного действия активных форм кислорода [4], существенный интерес представляло исследовать также изменение их содержания у микроводорослей в условиях влияния гуматов. Установлено, что характер изменения общего содержания каротиноидов под воздействием гумата натрия в основном совпадал с динамикой хлорофилла *a* у исследованных видов Суанорокарыота и Chlorophyta (см. рис. 1).



1. Изменение содержания хлорофилла *a* (а) и суммы каротиноидов (б) по сравнению с контролем (принятым за 100%) в культурах различных видов водорослей через сутки после внесения в среду гумата натрия (I — 5,0 мг/дм³, II — 10,0 мг/дм³). Здесь и на рис. 2: 1 — *Microcystis aeruginosa*; 2 — *Anabaena cylindrica*; 3 — *Phormidium autumnale* f. *uncinata*; 4 — *Tetraëdron caudatum*; 5 — *Desmodesmus brasiliensis*.

Это можно объяснить прямой зависимостью между количеством этих пигментов в клетках микроводорослей. Известно, что у водорослей желтые пигменты находятся в определенном соотношении с хлорофиллом *a*, величина которого может изменяться в зависимости от вида [32].

Внесение в культуральную среду микроводорослей гумата калия вызвало у исследованных видов водорослей несколько иную реакцию по сравнению с гуматом натрия. Уменьшение количественных показателей как хлорофилла *a*, так и суммы каротиноидов в этих условиях наблюдалось в большинстве случаев у всех исследованных цианопрокариот. Так, через сутки содержание хлорофилла *a* в биомассе *M. aeruginosa* уменьшилось по сравнению с контролем на 9,1 и 21,0%, а у *Ph. autumnale* f. *uncinata* — на 26,0 и 11,9% при концентрации в среде гумата калия соответственно 5,0 и 10,0 мг/дм³ (рис. 2).



2. Изменение содержания хлорофилла *a* (а) и суммы каротиноидов (б) по сравнению с контролем (принятым за 100%) в культурах различных видов водорослей через сутки после внесения в среду гумата калия (I — 5,0 мг/дм³, II — 10,0 мг/дм³).

У *A. cylindrica* этот эффект не отмечен только при концентрации 10,0 мг/дм³ гумата в среде. При этом характер изменения концентрации каротиноидов в биомассе микроводорослей в основном совпадал с динамикой содержания хлорофилла *a* (см. рис. 2). Следует отметить, что при ингибирующем влиянии гуматов калия и натрия на образование как хлорофилла *a*, так и каротиноидов у исследуемых микроводорослей закономерность доза — эффект не всегда соблюдалась, что отмечено ранее и другими авторами [39].

В культуре зеленой водоросли *T. caudatum* через сутки после добавления гумата калия, так же как и гумата натрия, регистрировалось повышение содержания в биомассе хлорофилла *a* и каротиноидов (см. рис. 2). При этом оно было менее существенным, чем с гуматом натрия. Наиболее заметно эти показатели увеличились при меньшей добавке препарата (соответствен-

но на 33,1 и 33,5% для хлорофилла *a* и суммы каротиноидов). У другого вида зеленых водорослей, *D. brasiliensis*, небольшое повышение содержания хлорофилла *a* и суммы каротиноидов по сравнению с контролем (не более 20%) отмечено лишь при меньшей добавке гумата калия.

Влияние гумата натрия и калия на содержание продуктов ПОЛ у исследованных видов цианопрокариот и зеленых микроводорослей. Процессы ПОЛ характеризуют состояние биомембран клеток, которые первыми воспринимают влияние экологических факторов. Поэтому, оценивая интенсивность пероксидации мембранных липидов, можно судить о первичных адаптационных процессах растений к различным негативным воздействиям [10]. Как известно, диеновые конъюгаты (ДК) и гидропероксиды липидов (ГПЛ) относятся к первичным молекулярным продуктам ПОЛ [25]. В наших опытах через сутки после добавления гумата натрия в культуральную среду цианопрокариот в клетках *M. aeruginosa* и *Ph. autumnale* f. *uncinata* наблюдалось увеличение содержания ДК по сравнению с контролем (табл. 2). Наиболее значительное увеличение этого показателя зарегистрировано при большей концентрации гумата натрия в среде (у *M. aeruginosa* и *Ph. autumnale* f. *uncinata* — соответственно на 114,4 и 88,2%). Концентрация ГПЛ у этих видов также возрасла более существенно в условиях воздействия 10,0 мг/дм³ гумата натрия (соответственно на 40,8 и 68,7% по сравнению с контролем). Известно, что чрезмерное накопление этих продуктов ПОЛ негативно влияет на функциональное состояние биомембран [26], следствием чего может быть нарушение метаболизма в растительной клетке [20].

Как известно, первичные продукты ПОЛ претерпевают дальнейшие превращения, в результате чего образуются вторичные продукты ПОЛ, к числу которых относится малоновый диальдегид (МДА), изменение содержания которого является одним из основных показателей степени устойчивости растений к стрессу.

В наших исследованиях через сутки после добавления в культуральную среду 5,0 и 10,0 мг/дм³ гумата натрия содержание МДА выросло в культуре *M. aeruginosa* соответственно на 74,2 и 86,6% по сравнению с контролем. Повышение концентрации продуктов ПОЛ в клетках *M. aeruginosa* согласуется с данными о существенном уменьшении в его биомассе содержания фотосинтетических пигментов (см. рис. 1). Важно отметить, что у *Ph. autumnale* f. *uncinata* во всех вариантах эксперимента с этим препаратом содержание МДА практически не изменилось по сравнению с контролем. Известно, что увеличение количества МДА свидетельствует об интенсификации процессов ПОЛ, а уменьшение — о снижении интенсивности окисления мембранных липидов у гидробионтов [10]. При накоплении первичных и вторичных продуктов ПОЛ в мембранных липидах уменьшается количество ненасыщенных жирных кислот, что сопровождается снижением текучести и повышением проницаемости клеточных мембран [26, 27]. Следствием таких процессов может быть нарушение протекания метаболизма и даже гибель растений [20]. Учитывая то, что степень липидной пероксидации у растений достоверно коррелирует с накоплением малонового альдегида [30], очевидно, что представитель перифитона *Ph. autumnale* f. *uncinata* менее чувствителен к исследуемым концентрациям гумата натрия по сравнению с планктон-

2. Изменение содержания продуктов ПОЛ в клетках исследованных микроводорослей под воздействием гумата натрия

| Варианты опыта | Диеновые конъюгаты, мкМ/г сухой массы | Гидроперекиси липидов, у.е./г сухой массы | Малоновый диальдегид, мкМ/г сухой массы |
|---|---------------------------------------|---|---|
| <i>Microcystis aeruginosa</i> | | | |
| Контроль | 7,30 ± 0,25 | 48,08 ± 0,42 | 5,6 ± 0,15 |
| 5 мг/дм ³ | 9,54 ± 0,29 | 61,82 ± 0,36 | 9,69 ± 0,17 |
| 10 мг/дм ³ | 15,65 ± 0,32 | 67,72 ± 0,56 | 10,38 ± 0,23 |
| <i>Anabaena cylindrica</i> | | | |
| Контроль | 21,82 ± 1,84 | 184,52 ± 3,77 | 0,48 ± 0,05 |
| 5 мг/дм ³ | 27,55 ± 1,31 | 224,19 ± 13,39 | 0,47 ± 0,16 |
| 10 мг/дм ³ | 19,50 ± 0,80 | 180,05 ± 3,27 | 0,51 ± 0,05 |
| <i>Phormidium autumnale f. uncinata</i> | | | |
| Контроль | 34,34 ± 1,59 | 91,01 ± 2,94 | 1,93 ± 0,42 |
| 5 мг/дм ³ | 38,19 ± 1,04 | 126,62 ± 3,84 | 1,85 ± 0,14 |
| 10 мг/дм ³ | 64,62 ± 2,12 | 153,54 ± 2,60 | 1,99 ± 0,10 |
| <i>Tetraëdron caudatum</i> | | | |
| Контроль | 37,85 ± 0,76 | 68,84 ± 0,65 | 15,90 ± 0,23 |
| 5 мг/дм ³ | 40,33 ± 0,87 | 77,04 ± 0,27 | 16,47 ± 0,27 |
| 10 мг/дм ³ | 25,12 ± 0,55 | 51,24 ± 0,27 | 12,45 ± 0,19 |
| <i>Desmodesmus brasiliensis</i> | | | |
| Контроль | 37,42 ± 0,34 | 39,81 ± 2,01 | 16,83 ± 0,12 |
| 5 мг/дм ³ | 35,92 ± 0,47 | 43,60 ± 2,67 | 13,24 ± 0,12 |
| 10 мг/дм ³ | 19,89 ± 0,26 | 39,73 ± 2,13 | 12,84 ± 0,07 |

ным видом *M. aeruginosa*. Это согласуется с данными о незначительном изменении в его биомассе содержания фотосинтетических пигментов в условиях влияния этого соединения (см. рис. 1).

Реакция *A. cylindrica* на добавление в культуральную среду гумата натрия была иной, чем у *M. aeruginosa* и *Ph. autumnale f. uncinata*. Показатели содержания продуктов ПОЛ в опытных вариантах *A. cylindrica* практически не отличались от значений в контроле. Это согласуется с данными о существенном увеличении в ее биомассе содержания фотосинтетических пигментов по сравнению с контролем в условиях воздействия гумата натрия (см. рис. 1).

Что касается обеих культур зеленых водорослей (*D. brasiliensis* и *T. caudatum*), то при добавлении в их культуральную среду 5,0 мг/дм³ гумата на-

трия содержание всех продуктов ПОЛ в их биомассе мало отличалось от значений в контроле, а при 10 мг/дм³ — наблюдалось даже снижение величины указанного показателя. Это согласуется с данными об увеличении в их биомассе содержания фотосинтетических пигментов (см. рис. 1). Известно, что существенные отличия в интенсивности протекания процессов ПОЛ наблюдаются у растений с разной восприимчивостью к влиянию внешних факторов: резкая активация — у чувствительных и торможение — у стойких (толерантных) видов [14]. В таблице 3 приведены результаты определения содержания продуктов ПОЛ в биомассе водорослей при добавлении в среду гумата калия.

Полученные экспериментальные данные показывают, что в клетках *M. aeruginosa* и *Ph. autumnale* f. *uncinata* через сутки после добавления гумата калия наблюдается некоторое снижение содержания ДК (см. табл. 3). Так, их количество в опытных вариантах первой культуры уменьшилось на 6,5 и 34,3%, второй — на 30,5 и 25,5% соответственно при 5,0 и 10,0 мг/дм³. Однако содержание ГПЛ при концентрации гумата калия в среде 10,0 мг/дм³, напротив, увеличилось на 72,1 и 9,9% соответственно у *M. aeruginosa* и *Ph. autumnale* f. *uncinata* по сравнению с контролем (см. табл. 3).

Важно отметить, что концентрация конечного продукта ПОЛ — малонового диальдегида увеличилась на 33,9 и 25,2% у *M. aeruginosa*, а у *Ph. autumnale* f. *uncinata* — на 11,2 и 8,9% соответственно при концентрации гумата калия 5,0 и 10,0 мг/дм³.

У третьего вида Суанорокарыота, *A. cylindrica*, через сутки после внесения этого препарата происходило существенное повышение содержания молекулярных продуктов липопероксидации по сравнению с контролем, причем наибольшая разница отмечена при количестве гумата калия в среде 10,0 мг/дм³ (ДК — на 106,7%, ГПЛ — на 104,9, МДА — на 83,4%). Известно, что чрезмерное накопление продуктов ПОЛ негативно влияет на функциональное состояние биомембран [26]. У *A. cylindrica* зафиксировано увеличение их количества в клетках в условиях влияния гумата калия, что может, с одной стороны, указывать на повышенную чувствительность этой цианопрокариоты к гумату калия, а с другой — на активацию свободнорадикального окисления липидов в клетках. Известно, что как недостаток калия, так и его избыток вызывает нарушение в протекании физиолого-биохимических процессов в клетке [6].

У зеленой водоросли *T. caudatum* через сутки после добавления в среду гумата калия (10,0 мг/дм³) зарегистрирована тенденция к уменьшению содержания продуктов ПОЛ (ДК — на 35,3%, ГПЛ — на 17,9, МДА — на 36,2% по сравнению с контролем), что может свидетельствовать о снижении интенсивности окисления мембранных липидов (см. табл. 3). Следует отметить, что при внесении в среду 5,0 мг/дм³ этого препарата уровень ДК повысился на 73,6%, тогда как содержание ГПЛ и МДА в клетках водоросли уменьшилось на 33,8%. Известно, что регуляция ПОЛ осуществляется сбалансированной системой антиоксидантной защиты и естественной детоксикации. Можно предположить, что накопление одного из продуктов ПОЛ в клетках не связано с активацией проокислительных центров [7], и стрессовая ситуа-

3. Изменение концентрации продуктов ПОЛ в клетках водорослей под воздействием гумата калия

| Варианты опыта | Диеновые коньюгаты, мкМ/ г сухой массы | Гидроперекиси липидов, у.е./г сухой массы | Малоновый диальдегид, мкМ/ г сухой массы |
|---|--|---|--|
| <i>Microcystis aeruginosa</i> | | | |
| Контроль | 4,87 ± 0,94 | 48,08 ± 0,34 | 4,16 ± 0,24 |
| 5 мг/дм ³ | 4,55 ± 0,24 | 54,88 ± 0,29 | 5,57 ± 0,14 |
| 10 мг/дм ³ | 3,20 ± 1,07 | 82,76 ± 0,39 | 5,21 ± 0,19 |
| <i>Anabaena cylindrica</i> | | | |
| Контроль | 22,39 ± 1,56 | 184,52 ± 9,57 | 0,65 ± 0,09 |
| 5 мг/дм ³ | 46,28 ± 1,03 | 378,07 ± 12,60 | 1,19 ± 0,28 |
| 10 мг/дм ³ | 37,68 ± 0,84 | 255,28 ± 1,28 | 1,12 ± 0,07 |
| <i>Phormidium autumnale f. uncinata</i> | | | |
| Контроль | 10,01 ± 0,83 | 91,01 ± 1,84 | 1,34 ± 0,15 |
| 5 мг/дм ³ | 6,95 ± 0,32 | 66,24 ± 0,39 | 1,49 ± 0,04 |
| 10 мг/дм ³ | 7,45 ± 0,74 | 100,00 ± 0,82 | 1,47 ± 0,07 |
| <i>Tetraëdron caudatum</i> | | | |
| Контроль | 37,85 ± 0,76 | 68,84 ± 0,65 | 15,89 ± 0,23 |
| 5 мг/дм ³ | 65,73 ± 0,39 | 45,59 ± 0,37 | 10,53 ± 0,15 |
| 10 мг/дм ³ | 24,48 ± 0,19 | 56,52 ± 0,36 | 10,14 ± 0,17 |
| <i>Desmodesmus brasiliensis</i> | | | |
| Контроль | 44,02 ± 0,90 | 65,64 ± 1,20 | 23,80 ± 0,20 |
| 5 мг/дм ³ | 37,42 ± 0,34 | 39,81 ± 2,01 | 16,83 ± 0,12 |
| 10 мг/дм ³ | 30,01 ± 0,51 | 44,89 ± 0,95 | 17,99 ± 0,13 |

ция у *T. caudatum* не выходит за границы ее физиологического порога. Это согласуется с увеличением содержания как хлорофилла *a*, так и суммы каротиноидов у *T. caudatum* в условиях влияния гумата калия (см. рис. 2). Живые организмы представляют собой сложноорганизованную систему различных оксидантов — ферментов и биоантиоксидантов (низкомолекулярные антиоксиданты). В такой системе изменение уровня одного из компонентов комплексной антиоксидантной защиты клетки может быть компенсировано индукцией другого защитного компонента [7].

Важно отметить, что у другого вида зеленых водорослей, *D. brasiliensis*, под воздействием 5,0 и 10 мг/дм³ гумата калия, как и гумата натрия, отмечено уменьшение по сравнению с контролем количества всех продуктов ПОЛ. Это согласуется с увеличением содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в культуре *D. brasiliensis* при концентрации этого препарата 5 мг/дм³ и прак-

тически неизменными их показателями по сравнению с контролем при 10 мг/дм³ гумата калия (см. рис. 2).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о неодинаковой чувствительности разных видов микроводорослей к гуматам щелочных металлов, что согласуется с данными других авторов [39]. Механизм влияния исследованных гумусовых веществ может быть связан как с их прямым действием на молекулы растительной клетки, так и с изменением их физико-химического окружения в мембране. При этом происходит изменение проницаемости клеточной мембраны, вязкости и коллоидной структуры протоплазмы, синтеза полимеров [42]. Другое объяснение действия гумусовых веществ на водоросли может быть связано с опосредованным влиянием гуматов щелочных металлов на биоту, которое проявляется в изменении условий окружающей среды, в частности в изменении ионного состава воды и биодоступности питательных веществ [42]. При этом наблюдаемые отличия в воздействии исследованных гуматов на водоросли обусловлены не только их разной чувствительностью и заданными условиями эксперимента, но и присутствием в их составе разных катионов (калия или натрия). Известно, что калий является основным внутриклеточным катионом у большинства живых существ, а во внеклеточных жидкостях преобладает натрий [6]. Эти катионы выполняют важнейшую функцию во многих проявлениях жизнедеятельности организма, обеспечивая осмотический и электрохимический потенциал клетки, участвуя в регуляции водного обмена. Калий входит в состав нескольких десятков ферментов, играющих ключевую роль во многих метаболических процессах.

Заключение

Реакция исследованных видов Chlorophyta и Cyanoprokaryota на гуматы калия и натрия видоспецифична. У зеленых водорослей *D. brasiliensis* и *T. caudatum* и цианопрокариоты *A. cylindrica* в условиях влияния гуматов происходило в большинстве случаев увеличение содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a* и каротиноиды), у планктонного вида *M. aeruginosa* — снижение, а у представителя перифитона *Ph. autumnale f. uncinata* — достоверной реакции не отмечено.

При добавлении в среду гумата натрия количество продуктов ПОЛ наиболее существенно возрастало у планктонной цианопрокариоты *M. aeruginosa*, а у другого вида — *A. cylindrica* — и зеленых водорослей *T. caudatum* и *D. brasiliensis* значительного повышения этого показателя не наблюдалось. В условиях воздействия гумата калия у цианопрокариот *M. aeruginosa* и *A. cylindrica* также отмечено повышение содержания продуктов ПОЛ, тогда как у зеленых водорослей *T. caudatum* и *D. brasiliensis* наблюдалось уменьшение их количества по сравнению с контролем.

Наиболее толерантным к гуматам оказался перифитонный вид *Ph. autumnale f. uncinata*. Это объясняется тем, что он, в силу своей экологии, более устойчив к изменению факторов среды. В то же время, исследованные виды Chlorophyta *T. caudatum* и *D. brasiliensis* оказались менее чувствительными по сравнению с

представителями Cyanoprokaryota *M. aeruginosa* и *A. cylindrica* к воздействию гуматов.

Полученные данные могут представлять интерес при прогнозировании формирования альгосообществ в водоемах, содержащих в значительных количествах гумусовые вещества.

**

Досліджено вплив гумату натрію та гумату калію на концентрацію хлорофілу а і суми каротиноїдів, а також інтенсивність перекисного окиснення ліпідів у деяких видів Cyanoprokaryota та Chlorophyta. Встановлено, що реакція досліджених водоростей на вплив гуматів лужних металів залежала від видових особливостей Cyanoprokaryota та Chlorophyta і концентрації діючої речовини. У більшості випадків гумати калію і натрію в концентрації 5 і 10 мг/дм³ стимулювали функціонування зелених мікрободоростей, в той час як ціанопрокаріот — пригнічували.

**

The effect of sodium humate and potassium humate on the concentration of chlorophyll a and carotenoids and intensity of lipid peroxidation in some species of Cyanoprokaryota and Chlorophyta has been investigated. It was established that the reaction of studied algae on the effect of alkali metal humates depend on the species features of Cyanoprokaryota and Chlorophyta and also of active ingredient concentrations. In most cases humates of potassium and sodium in concentrations of 5 and 10 mg/dm³ stimulated the functioning of investigated species of green microalgae while Cyanoprokaryota species were suppressed.

**

1. Баринова С.С., Мегвегева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. — Тель-Авив, 2006. — 498 с.
2. Василенко О.В., Клоченко П.Д., Васильчук Т.О. Вплив гумінових кислот на функціонування синьозеленої водорості *Calothrix braunii* // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2012. — Т. 4 (53). — С. 34—42.
3. Васильчук Т.А., Клоченко П.Д. Компонентный состав растворенных органических веществ некоторых притоков р. Днепр и его взаимосвязь с развитием планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 2003. — Т. 39, № 5. — С. 101—114.
4. Вершинин А.О., Камнев А.Н. Каротиноиды некоторых морских водорослей и их светозависимые превращения // Альгология. — 1993. — Т. 3, № 1. — С. 34—40.
5. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьозелені водорості — Cyanophyta. Ч. 2., Класс гормогонієві — Hormogoniophyceae / Н. В. Кондратьєва. — К.: Наук. думка, 1968. — 523 с.
6. Высоцкая Р.У., Каймина Н.В., Сигоров В.С. Влияние различных солей калия на активность некоторых ферментов развивающейся икры радужной форели // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 3, № 6. — С. 82—90
7. Довженко Н.В., Куриленко А.В., Челомин В.П. Исследование реакции антиоксидантной системы двустворчатого моллюска *Modiolus modiolus* на аноксию и аккумуляцию металлов // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы междунар. конф., 6—9

- сент. 2004 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, РФ). — Петрозаводск, 2004. — С. 54—15.
8. Жилин Д. М., Перминова И. В. Ртуть в водоемах: превращения и токсичность // Природа. — 2000. — № 11. — С. 43—50.
 9. Изосимов А. А. Физико-химические свойства, биологическая активность и детоксицирующая способность гуминовых препаратов, отличающихся генезисом органического сырья. Автореф. дис.... канд. биол. наук. — М., 2016. — 23 с.
 10. Кияк Н., Микієвич І. Вплив абіотичних стресових факторів на інтенсивність ПОЛ і активність супероксиддисмутази у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — Вип. 53. — С. 181—187.
 11. Клоченко П.Д., Васильчук Т.А., Мегведь В.А., Борисова Е.В. Влияние гумусовых веществ на рост планктонных синезеленых и зеленых водорослей // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2005. — Т. 1—2 (25). — С. 99—102.
 12. Клоченко П.Д., Мегведь В.А., Васильчук Т.А., Василенко О.В. Особенности влияния гуминовых кислот на развитие планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 2010. — Т. 46, № 5. — С. 102—110.
 13. Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Васильчук Т.А. и др. К экологии фитозпи- фитона водоемов бассейна р. Днепр // Там же. — 2014. — Т. 50, № 1. — С. 44—59.
 14. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 290 с.
 15. Куликова Н.А. Защитное действие гуминовых веществ по отношению к растениям в водной и почвенной средах в условиях абиотических стрессов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2008. — 48 с.
 16. Курейшевич А.В., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. и др. Перекисное окисление липидов в клетках некоторых видов Суанорphyта и Chlorophyta при воздействии нефтепродуктов // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 4. — С. 96—106.
 17. Линник П.Н., Васильчук Т.А. Роль гумусовых веществ в процессах комплексообразования и детоксикации (на примере водохранилищ Днепра) // Там же. — 2001. — Т. 37, № 4. — С. 98—112.
 18. Мегведь В.А., Клоченко П.Д., Васильчук Т.А. Влияние гуминовых веществ на рост диатомовой водоросли *Navicula atomus* (Kütz.) Grun. // Физиология микроорганизмов в природных и экспериментальных системах (памяти д.б.н. проф. М.В. Гусева): Материалы междунар. науч. конф., Москва, МГУ, биол. факультет, 16—19 мая 2006 г. — М.: Макс Пресс, 2006. — С. 88—89.
 19. Мегведь В.А., Шевченко Т.Ф., Васильчук Т.А., Клоченко П.Д. Влияние гуминовых кислот на функциональную активность природных сообществ водорослей // Гідрологія, гідрохімія, гідроекологія: Матеріали Четвертої Всеукр. наук. конф., 29 вер. — 2 жовт. 2009 р., м. Луганськ. — Луганськ: Вид-во СНУ, 2009. — С. 135—137.

20. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. — 1989. — Т. 6. — 167 с.
21. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидро-биологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
22. Орлов Д.С. Гуминовые вещества в биосфере. — М.: Наука, 1993. — 300 с.
23. Осагчая Н.В., Осагчий В.И. Оценка выноса растворенных органических веществ гумусовой природы со стоком р. Припять // Тр. УкрНИГМИ. — 2001. — Вып. 249. — С. 161—177.
24. Павлова О.Н. Роль биомассы спирулины, шротов семян винограда и кунжута, а также гумата калия в модуляции некоторых составляющих гомеостаза: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Казань, 2015. — 49 с.
25. Пестова Е.Л. Влияние салициловой кислоты на состояние перекисного гомеостаза растений гороха при преадаптации к тепловому шоку: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Нижний Новгород, 2007. — 22 с.
26. Попов В. Н., Антипина О. В., Пчёлкин В. П., Цыгенгамбаев В. Д. Изменение содержания и жирнокислотного состава липидов листьев и корней табака при низкотемпературном закаливании // Физиология растений. — 2012. — Т. 59, № 2. — С. 203—209.
27. Попов В.Н., Антипина О.В., Трунова Т.И. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака // Там же. — 2010. — Т. 57, № 1. — С. 153—156
28. Пунева И.Д. Влияние гуминовых веществ на рост культивируемых микроводорослей // Там же. — 2005. — Т. 52, № 3. — С. 463—466.
29. Ржевская В.С., Омельченко А.В., Теплицкая Л.М. Влияние совместного применения гумата натрия и микробиологического препарата «Эмбико» на ростовые показатели растений огурца сорта нежинский 12 // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. Сер. Биология, химия. — 2011. — Т. 24 (63), № 4. — С. 218—223.
30. Россихіна-Галича Г. Компоненти прооксидантно-антиоксидантної системи вегетативних органів рослин кукурудзи як показники їх реакції на дію гербіцидів // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. — 2013. — Вип. 62. — С. 315—324.
31. Синюк О.А., Грубинко В.В., Клоченко П.Д., Васильчук Т.В. Особенности энергетического, азотного и фосфорного обмена у синезеленых и зеленых водорослей при действии гуминовых кислот // Гидробиол. журн. — 2008. — Т. 44, № 4. — С. 78—87.
32. Сиренко Л.А., Паршикова Т.В. Каротиноиды гидробионтов // Экология моря. — 2005. — Вып. 76. — С. 63—67.
33. Современные методы в биохимии. — М.: Медицина, 1977. — С. 63—68.
34. Соколова И. В., Чайковская О. Н., Нечаев Л. В. Фотопроцессы в водных средах с участием гуминовых веществ // Болота и биосфера: Материалы VII Всерос. с междунар. участием науч. школы, 13—15 сент. 2010 г., Томск. — Томск: Изд-во Томск. пед. ун-та, 2010. — С. 242—247.

35. Чуков С. Н. Структурно-функциональные параметры органического вещества почв в условиях антропогенного воздействия. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2001. — 216 с.
36. Шевченко Т.Ф. Видовой состав водорослей фитоперифитона водохранилищ Днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 3. — С. 3—44.
37. Шрамко Г.А. Эколого-агрохимическая оценка применения электрохимически активированной воды при некорневой подкормке растений озимой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Краснодар, 2014. — 49 с.
38. Юшкова Е.И. Биологическая активность гуминового комплекса различного происхождения и его влияние на рост и развитие растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Воронеж, 2010 — 20 с.
39. Якименко, О. С. Терехова В. А. Гуминовые препараты и оценка их биологической активности // Почвоведение — 2011. — № 11. — С. 1334—1343.
40. Jeffrey S.W., Humphrey F.H. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. — 1975. — Bd. 167. — P. 171—194.
41. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko G.V. Structural and functional organization of phytoplankton in the thickets and in the section free of vegetation in the lakes of Kiev // Hydrobiol. J. — 2015. — Vol. 51, N 3. — P. 45—60.
42. Kulikova N.A., Stepanova E.V., Koroleva O.V. Mitigating activity of humic substances: direct influence on biota. Use of humate to remediate polluted environments: From theory to practice. // Ed. by I.V. Perminova, Kirk Hatfield and Norbert Hertkorn. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences, Springer. — 2005. — Vol. 52. — P. 285—309.
43. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments and carotinoids // J. Marine. Res. — 1963. — Vol. 21, N 3. — P. 155—163.
44. Santos E.B.H., Esteves V.I., Rodrigues J.P. C., Duarte A.C. Humic substances' proton-binding equilibria: assessment of errors and limitations of potentiometric data // Anal. Chim. Acta. — 1999. — V. 392. — N 2—3. — P. 333—341.
45. SCOR-UNESCO. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanogr. methodology, 1. — Paris: UNESCO, 1966. — P. 9—18.