

ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНА НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ И ПРЕСНОВОДНЫХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ (ОБЗОР)

Представлен обзор современной литературы, касающейся влияния селена на жизнедеятельность морского и пресноводного фитопланктона. Рассмотрены вопросы распределения селена в водных экосистемах, эссенциальности и токсичности различных молекулярных форм селена для микроводорослей, а также особенности их ассимиляции и метаболизма у различных видов.

Селен относится к группе относительно редко встречающихся в природе (рассеянных) химических элементов. Его содержание в земной коре составляет всего лишь $9 \cdot 10^{-6} \%$ [1]. Однако число публикаций, посвященных распределению селена в водных экосистемах, трансформации химических форм и их влиянию на жизнедеятельность гидробионтов, только за последние 20 лет насчитывает более тысячи. Такой повышенный интерес к минорному компоненту среды объясняется существенным увеличением антропогенного вклада в динамику содержания селена в атмосфере и океане и усилением его роли в формировании структуры и продуктивности морских и пресноводных сообществ [12,14-16,18,25,39]. Установлено, что селен является жизненно необходимым (эссенциальным) микроэлементом для всех водных животных, большинства водорослей и микроорганизмов. В то же время, при повышенных концентрациях в воде соединения селена являются сильнейшими токсикантами, вызывающими нарушение обмена веществ, угнетение роста и репродуктивной способности, развитие уродств, а в отдельных случаях массовую гибель растительных и животных организмов. Действие токсиканта на обитателей водной среды усиливается, по сравнению с его воздействием на наземные организмы, непосредственным контактом и сравнительно легкой проницаемостью наружных покровов для низкомолекулярных соединений селена [18,19, 25,45,47,60].

Биогеохимический цикл селена в Мировом океане очень сложен и включает в себя биологическую и химическую трансформацию различных молекулярных форм элемента. Оба эти процесса существенно зависят от особенностей гидрологических условий (температуры, pH, солености, содержания кислорода) конкретного региона [15,23,30,52,57].

Ключевую роль в биотрансформации селена в водных экосистемах играют бактерио- и фитопланктон, причем в поверхностных водах первенство принадлежит фитопланктону. Микроводоросли ассимилируют селен из воды, переводят его в органическую форму и передают на более высокие уровни пищевой цепи, обеспечивая тем самым всю цепь эссенциальным микроэлементом [10,14,18,19,27,38,42,44,45]. Хотя экспериментально показано, что в организм ракообразных, моллюсков и рыб селен может поступать непосредственно из воды (через кутикулу, эпителий жабр и ротовой полости), все же основную часть необходимого им селена они получают с пищей [14,18,29,45,47,43,56]. Утилизация селена микроводорослями сопровождается многократным концентрированием элемента, по сравнению с его содержанием в окружающей среде. Коэффициент ассимиляции (отношение содержания селена в биомассе к его содержанию в воде) у некоторых видов достигает 1000 и даже 10000, что существенно превышает данный показатель у макрофитов и животных [9,10,27,28,45,59,63]. Некоторая часть неорганического селена метилируется фитопланктоном в растворимые в воде органические селениды, менее токсичные для водных организмов, и экскретируется за пределы клеток [37,59,20]. Не потребленный консументами фитопланктон после отмирания оседает на дно, увлекая за собой селен из фотического слоя на глубины, где в условиях аноксии микроорганизмы минерализуют органические соединения (включая селениды) до элементарного селена [8,18,20,25,35,36,61].

Учитывая все выше изложенное, а также высокую продуктивность микроводорослей, можно без особого преувеличения сказать, что именно фитопланктон является главным фактором, контролирующим концентрацию селена в поверхностных горизон-

тах водной толщи и принимающим на себя основной удар в случае загрязнения водной среды.

Данный обзор посвящен характеристике влияния селена на жизнедеятельность морского и пресноводного фитопланктона. Главное внимание уделяется рассмотрению вопросов распределения селена в водных экосистемах, эссенциальности и токсичности селена для микроводорослей различных молекулярных форм, а также особенностей их ассимиляции и метаболизма у различных видов.

Распределение селена в морских и пресноводных водоемах. Селен присутствует в природных водах в нескольких химических формах, характеризующихся различной степенью окисления элемента: Se (+VI) (селенаты), Se (+IV) (селениты), Se (0) (элементарный селен в коллоидной форме) и Se (-II) (неорганические селениды и органические соединения селена). Соотношение форм селена в различных районах (открытых океанических водах, прибрежных и эстуарных зонах, пресноводных озерах, прудах и реках) существенно варьирует в зависимости от конкретного сочетания биологических, гидрологических и гидрохимических факторов. При этом поверхностные воды открытых районов Атлантического, Тихого, и Антарктического океанов по концентрации общего селена и соотношению его растворимых соединений различаются мало. Уровень общего селена находится в пределах 50-100 нг Se/л и практически не подвержен сезонным флуктуациям. Доминирующей формой селена являются его органические соединения. Содержание Se (+IV) – наиболее предпочитаемой микроводорослями формы – составляет не более 10% общего селена. Соотношение Se (+IV)/ Se (+VI) практически всегда в пользу Se (+VI), как из-за его меньшего выноса фитопланктоном, так и вследствие спонтанного химического окисления Se (+IV) в Se (+VI) в хорошо окисгенированных водах. Вертикальные профили селена в открытых зонах различных океанов также сходны. Содержание общего селена и его растворимых неорганических соединений увеличивается с глубиной примерно в 2-3 раза, а содержание органических соединений падает. В донных осадках и грунтах преобладают элементарный (коллоидный) селен (красные осадки) и Se (+VI). Именно здесь сосредоточена основная масса селена, определяемого в море. Селен, аккумулированный на больших глубинах, мало влияет на состояние поверхностных вод. Основным источником пополнения пула селена в верхних горизонтах морских и океанических вод является атмосфера. В районах апвеллингов поверхностные слои обогащаются Se (+VI) вследствие поднятия глубинных вод [11,15,17,23,30,52].

Более пестрая картина наблюдается в прибрежных и эстуарных зонах, подверженных влиянию пресных вод, обогащенных селеном. Основным источником загрязнения являются стоки горных рек, дренажные воды, а также промышленные отходы, сбрасываемые в водоемы. Наиболее ощутимый вред прибрежным экосистемам наносят сбросы горно-перерабатывающей, металлургической, химической и электронной промышленности, а также сбросы тепловых электростанций, работающих на природном топливе [6,8,14,15,18, 25,38,47-50,57,60]. Содержание общего селена в лагунах эстуарных зон в летний период может увеличиваться на порядок, по-видимому, прежде всего за счет снижения уровня воды, вызванного усилением испарения и изменением интенсивности водообмена с прилегающими к ним бухтами. Характер геохимической трансформации форм селена в таких водоемах в значительной мере зависит от динамики солёности и содержания кислорода в воде. Так, в лагунах дельты Нила при пониженных концентрациях кислорода Se (+IV) (38-47% общего селена) и органический селен (37%) доминируют над Se (+VI), в то время как в смежных бухтах преобладают селенаты (67-72%). Селениты составляют лишь 8-11%, а органические соединения - 20-22% общего селена [6]. Отличительной особенностью эстуарных и прибрежных вод является увеличение доли коллоидного элементарного селена. По [48], его содержание увеличивается по мере снижения солёности и составляет 0, 40 и 70 % общего селена в Чесапикском заливе, эстуариях и реках Канады, соответственно. Разнообразие распределения селена в пресноводных озерах, прудах и реках настолько велико, что его характеристика выходит за рамки данного обзора. Стоит лишь акцентировать внимание на том, что уровень общего селена может различаться в сотни и даже тысячи раз и на несколько порядков превышать содержание селена в море. Например, в озерах Финляндии концентрация селена в

придонных слоях варьирует от 4 до 2720 мкг/л [8]. Главной причиной высоко токсичного уровня селена в мелководных водоемах и реках являются расположенные вблизи промышленные предприятия. Характер вертикальных профилей распределения соединений селена в таких случаях определяется главным образом их поступлением из высоко токсичных осадков, поддерживающих устойчивое хроническое загрязнение воды за счет окисления микроорганизмами элементарного селена, и трансформации его в растворимые соединения [8,14,16,25,36,61]. В озерах и прудах, удаленных от источников загрязнения, содержание селена в фотическом слое и вертикальные профили распределения его форм аналогичны таковым открытых районов океана [33,50].

Эссенциальность и токсичность селена для микроводорослей Вопрос об эссенциальном значении селена для одноклеточных микроводорослей до сих пор остается дискуссионным. В большинстве работ, посвященных исследованию влияния высоких концентраций этого элемента на представителей морского и пресноводного фитопланктона, показано мощное ингибирующее действие различных молекулярных форм селена на жизнедеятельность водорослей [5,12,16,19,25,53-55 и др.]. Более того, в отдельных работах приводятся экспериментальные данные, демонстрирующие нормальный рост и размножение некоторых видов при их выращивании на средах, не содержащих селен. Так, проведено тестирование 27 морских видов, представляющих 4 класса микроводорослей (Bacillariophyceae, Dinophyceae, Prymnesiophyceae, Cyanophyceae), обитающих в северо-восточной части Тихого океана, на требовательность к селену [22]. Пятнадцать из двадцати проанализированных видов диатомовых водорослей, а также динофлагеллята *Scrippsiella trochoidea* при отсутствии селена в искусственной морской воде прекращали рост уже на 2-3 сутки эксперимента или существенно его снижали при концентрациях селенита ниже 10^{-8} М, обычно регистрируемой в прибрежных районах Тихого океана [23]. У некоторых видов, обладающих повышенной чувствительностью к дефициту селена (например, *Thalassiosira pseudonana* и *Corethron criophilum*), наблюдались существенные морфологические изменения клеток. Их длина увеличивалась в 2-5 раза, а ширина уменьшалась в полтора раза по отношению к контролю. Клетки, в норме короткоцилиндрические, приобретали нитевидную, изогнутую полукругом или искривленную форму. Добавление селена в среду приводило к возобновлению роста. Скорость ответной реакции у разных видов варьировала от 2 до 7 дней. В отдельных случаях, когда период селен-дефицитного состояния культуры продолжался более пяти дней, восстановления скорости роста не происходило. В другой работе этих же авторов отмечены ультраструктурные изменения клеток диатомовых при недостатке селена, выражающиеся в дезинтеграции мембран эндоплазматического ретикула, митохондрий и хлоропластов, а также в нарушении митотического цикла [40].

Пять видов диатомовых, два вида динофлагеллят (*Gymnodinium simplex* и *G. sanguineum*), примнезиевые *Chrysochromulina ericina* и *Ch. polylepis*, а также сине-зеленые водоросли *Synechococcus* sp. в селене не нуждались. Кривые роста этих видов в опыте и контроле, содержащем селенит натрия (10^{-8} моль/л), совпадали.

Объяснение этого феномена с учетом общепризнанных представлений о принципиальном сходстве структуры клеточных мембран на всех уровнях жизни и универсальности системы антиоксидантной защиты клеток, важным звеном которой является селеносодержащий фермент глутатионпероксидаза, вызывает определенные затруднения. Наличие этого фермента и участие селена в регуляции его активности показано и для микроводорослей [39]. Самое простое, на наш взгляд, объяснение полученных результатов может заключаться в том, что авторам, несмотря на использование для приготовления среды деионизированной воды и химически чистых реактивов, все-таки не удалось в полной мере устранить присутствие селена, так как для этого необходимо применение специальных методов очистки [4]. Потребность же водорослей в селене, судя по широкому диапазону концентраций, стимулирующих их рост (от сотых долей микрограмма до десятков миллиграммов на литр), существенно различается. По всей вероятности, следовые количества селена вполне удовлетворяли запросы водорослей, проявивших индифферентную реакцию. Можно предположить, что именно эти виды,

наряду с *Peridinium cinctum* [26], могут пополнить список тест-объектов для индикации и мониторинга уровня загрязнения селеном природных вод.

Необходимо отметить, что число работ, специально направленных на решение вопроса о незаменимости селена для микроводорослей, довольно ограничено. В дополнение к [22] мы можем привести лишь работу Линдстрема [26], убедительно доказавшего эссенциальность селена для пресноводных динофлагеллят *Peridinium cinctum* и *Peridonopsis borgei*. Что касается других многочисленных публикаций на эту тему, то в них положительное заключение сделано на основе результатов, показывающих стимулирующее влияние низких концентраций селена (0,01-50 мкг/л) на скорость роста практически всех исследованных в этом отношении объектов [32,42,44,49,51,53 и др.].

Характер реакции одноклеточных водорослей на уровень селена в среде существенно зависит не только от его концентрации, но и от молекулярной формы, в которой он находится. Эта особенность была установлена еще в конце 70 - начале 80-х годов 20-го столетия и нашла свое подтверждение во многих работах [38,41,45,51,53]. Так, на примере 4 видов, принадлежащих к различным таксономическим группам (*Platymonas subcordiformis*, *Dunaliella primolecta*, *Chlorella sp.* и *Porphyridium cruentum*) было показано, что летальные дозы селената натрия (Se VI) по меньшей мере на порядок ниже, чем у селенита (Se IV) [53]. При концентрации 10 мкг Se (VI)/л все водоросли через 4-5 дней после начала эксперимента погибали, в то время как при таком же содержании Se (IV) наиболее чувствительный вид *P. subcordiformis* на седьмой день снизил скорость роста на 30% и поддерживал ее на этом уровне до конца эксперимента. *Chlorella sp.* все 15 дней продолжала расти быстрее, чем контроль. Гибель культур не наступала даже при повышении уровня Se (IV) до 100 мкг/л [53].

Еще более высокие концентрации селената (10^{-5} - 10^{-2} М) и селенита натрия (10^{-7} - 10^{-3}) испытывали в течение 80-100 дней на других представителях шести классов морского фитопланктона [55]. Минимальные концентрации обеих форм селена стимулировали (в разной степени) скорость роста и урожайность большинства видов при полном ингибировании роста всех водорослей в наиболее острых вариантах опыта. У некоторых видов, остававшихся жизнеспособными при максимальных концентрациях (*Amphidinium carterae*, *Dunaliella tertiolecta*, *Pavlova lutherii*) резко снижались процент двигающихся клеток ($\approx$ до 5%) и их двигательная активность. Длина жгутиков у клеток, сохранивших способность двигаться, существенно уменьшилась, а живые, но неподвижные клетки полностью их утратили. Степень угнетения роста промежуточными концентрациями варьировала в зависимости от вида водорослей, формы и концентрации селена, но почти во всех случаях селенат был токсичнее селенита. У *D. tertiolecta* при содержании ее в течение 17 дней в среде с добавлением Se (IV) в концентрации 10^{-4} М отмечено увеличение числа митохондрий, уплотнение их матрикса, а также необычная «упаковка» крист. Кроме того, у этого же вида и *P. lutherii* наблюдалось уменьшение объема хлоропласта, пиреноида и сокращение количества крахмальных зерен.

Ультраструктурные изменения были обнаружены и у *Cricosphaera elongata* в присутствии 50 мкг/л селенита натрия. Они состояли в появлении между плазмалеммой и эндоплазматическим ретикулом плотных гранул. Хотя природа гранул не была установлена, методом количественного рентгеноструктурного анализа показано, что селен они не содержат [12].

Снижение темпов роста селенатом по сравнению с селенитом продемонстрировано на пресноводном фитопланктоне даже при концентрациях солей равных 10 мкг/л [42].

Сравнение токсичности разных молекулярных форм селена (IV) (селенита натрия и оксида селена) показало, что для зеленых водорослей *Selenastrum capricornutum*, *Scenedesmus obliquus*, *Chlorella sp.* и *Monoraphidium convolutum* последний более токсичен, чем селенит, в то время как сине-зеленые водоросли *Anabena flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Oscillatoria agardii* значительно лучше росли в присутствии оксида селена и угнетались селенитом [5].

Следует отметить, что сине-зеленые водоросли в ряду других представителей фитопланктона занимают особое место. Практически во всех работах, где в состав обь

ектов исследования входили сине-зеленые водоросли, отмечалась их своеобразная реакция на неорганические соединения селена [5,32,24,63]. В то время как для зеленых водорослей концентрация Se (IV) 100 мкг/л признана сублетальной [5,49,51,55] (а для отдельных видов, например *Selenastrum capricornutum*, она в два раза выше летальной [54], верхние границы концентраций Se (IV), стимулирующих рост цианобактерий *Anabena flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, достигают величин на порядок выше (1,0 и 3,2 мг/л) [5]. Кифни и Найт [24] отметили первые признаки угнетения культуры *A. flos-aquae* при концентрациях селенита и селената 3 мг/л. Еще более высокой устойчивостью к селену обладает род *Spirulina*. В экспериментах [63] *S. maxima*, *S. subsalsa* и *S. platensis* продолжали хорошо расти до тех пор, пока уровень Se (IV) не повысили до 20-40 мг/л, а летальная доза для *S. maxima* составляла 400 мг/л. По нашим данным, максимальная продуктивность и удельная скорость роста *S. platensis* в накопительной культуре отмечаются при концентрациях Se (IV) 5-10 мг/л [3].

Одна из возможных причин устойчивости Cyanophyta к летальным для абсолютного большинства микроводорослей дозам селена может заключаться в их способности секретировать экстрацеллюлярные полианионные полисахариды, адсорбирующие селениты и селенаты на своей поверхности и тем самым частично предотвращающие поступление токсикантов внутрь клетки. Это свойство цианобактерий используется при создании систем биологической очистки сточных вод на основе искусственных микробиоценозов. В большинстве случаев доминирующим компонентом таких сообществ являются сине-зеленые водоросли [9].

Среди других видов, проявляющих высокую толерантность к Se (VI) и Se (IV), можно отметить *Porphyridium cruentum* (Rodophyta) и *Chlorella sp* (Chlorophyta), способных выносить концентрации до 100 мг/л [13,53]. Высокое содержания белка в клетках всех устойчивых к селену видов (40-60 % сухой массы) [31], а также наличие в составе пигментов у порфиридиума и спироулины фикобиллипротеинов наводит на мысль о возможной причастности белков к формированию этой особенности.

Водорастворимые органические соединения селена (за исключением диметилдиселенида), по [51], полученным для пресноводной *Chrysochromula breviturrita* (Prymnesiophyceae), менее токсичны, чем селенаты. При равных концентрациях различных молекулярных форм (50 мкг/л) диметилселенид стимулировал рост водорослей в равной степени с селенитом натрия, а селенометионин способствовал увеличению биомассы *C. breviturrita* на 25% по отношению к приросту, полученному в присутствии селенита. Летучий диметилдиселенид, образующийся в клетках бактерий при метилировании селената [20,37], не только не проявил стимулирующего эффекта, но и снизил биомассу водорослей по отношению к контролю примерно на 50% [51]. В то же время для сине-зеленой *A. flos-aquae* сублетальная концентрация селено-L-метионина была в 30 раз ниже, чем для селенита и селената [24].

Резюмируя данные экспериментальных работ по исследованию эссенциальности и токсичности селена для массовых видов фитопланктона, можно сделать вывод, что в монокультуре границы между необходимым и токсическим уровнями селена довольно широки и видоспецифичны. Однако следует с большой осторожностью переносить эти результаты на природные сообщества, подвергающиеся одновременному воздействию различных по токсичности химических форм селена, и представляющие собой сложный комплекс видов с различной требовательностью и чувствительностью к микроэлементу. Прогнозирование реакции фитопланктонных сообществ на острое и хроническое загрязнение селеном должно основываться на анализе особенностей геохимического цикла селена в данном регионе (интенсивности окислительно-восстановительных превращений элемента в воде и осадках, обмена между ними разными формами, испарения летучих компонентов и др.), оценки масштабов ассимиляции и трансформации селена другими членами водных экосистем (бактериопланктоном, макрофитами и животными), а также определении доминирующих в фитопланктоне видов [14,42].

Особенности ассимиляции и метаболизма селена у микроводорослей. Механизм ассимиляции селена микроводорослями до настоящего времени остается не вполне ясным. Тем не менее, многое в этом плане уже известно и не вызывает сомнений. Видо-

вая специфичность, влияние концентрации селена и факторов среды на его поглощение вынуждают нас указывать все эти моменты при характеристике работ на данную тему. С нашей точки зрения, такой подход является необходимым условием понимания особенностей процесса утилизации селена микроводорослями, хотя это и делает описание несколько громоздким.

В конце 70-х-начала 80-х годов 20-го столетия в экспериментальных работах с использованием радиоактивного изотопа ^{75}Se было показано, что микроводоросли не просто адсорбируют селен на своей поверхности, но довольно быстро инкорпорируют его в молекулярные в структуры клетки [56,53]. При этом Уиллер с соавторами [53] первоначально не обнаружили особых различий в скорости ассимиляции селенитов и селенатов. Более детальные исследования показали, что при низких концентрациях селена в среде (сопоставимых с природными) селениты, как правило, ассимилируются различными видами значительно быстрее, чем селенаты [56,49,42]. Так, через 30 мин после добавления в среду меченых по ^{75}Se селенитов и селенатов в концентрации 10^{-10} М в клетках морской динофлагелляты *Cachonina nlei* обнаруживалось 12,5% селенитов и только 2,4% селенатов. Через 24 ч количество инкорпорированных селенитов выросло до 66,1%, а содержание селенатов практически не изменилось и составило 2,9% от внесенной дозы [49]. В краткосрочных экспериментах [41] средняя за 24 ч скорость ассимиляции селенатов бактерио- и фитопланктонным сообществом, выделенным из природной озерной воды, составляла лишь 23% от скорости ассимиляции селенитов (при концентрации обеих солей 127 нМ). Причем селениты поглощались из воды фитопланктоном в 2 раза быстрее, чем бактериями. В экспериментах продолжительностью 14 дней показано, что селен более активно инкорпорируется как фито-, так и бактериопланктоном в период логарифмической стадии роста, что, по мнению авторов, свидетельствует о том, что скорость ассимиляции элемента является функцией физиологической активности клеток, хотя, определенную роль может играть увеличение поверхности адсорбции при увеличении числа клеток. Фазы роста водорослей и бактерий во времени не совпадали, и доля их участия в освобождении среды от селена была пропорциональна биомассе каждого компонента сообщества в данный момент времени. Скорость включения метки и в том, и в другом случае увеличивалась пропорционально концентрации солей в среде и в первые 12 ч росла практически линейно. На 10-й день эксперимента фитопланктон снизил скорость ассимиляции примерно в два раза по отношению к первым суткам, а бактериопланктон продолжал поддерживать ее на том же уровне [42].

На примере морских микроводорослей китайскими исследователями показано, что величины потребления Se (IV) смешанными культурами выше, чем суммированное поглощение отдельных монокультур при тех же самых условиях. Ими еще раз была подтверждена избирательность водорослей по отношению к различным формам селена. При этом скорость ассимиляции селенитов, как и в случае пресноводных водорослей, была максимальной в первые два дня, а затем снижалась. К концу эксперимента 60,6% внесенного в среду селена оказалось аккумулярованным в водорослях. Было отмечено, что на логарифмической стадии роста морские водоросли экскретируют в среду растворимые органические соединения селена [59].

На способность зеленых пресноводных микроводорослей (в частности, *Ankistrodesu* sp., *Chlorella vulgaris* и *Selenastrum* sp.) метилировать селенат- и селенит-ионы в органический триметилселеноний-ион указывают [37]. В проведенных экспериментах образование метилселенидов достигало максимума на 2-4 день с момента внесения инокулятов в питательную среду, и их концентрация в растворе составляла 0,001% внесенного в среду селена, а в водорослях - 0.04-0.3% общего аккумулярованного селена [37]. Считается, что способность к биометилированию, заключающемуся в ферментативно опосредованном присоединении одного или двух атомов металлов к атому углерода, повсеместно распространена в природе. В настоящее время этот процесс рассматривают как один из механизмов в детоксикации тяжелых металлов и кислородсодержащих анионов растительными и животными организмами, а также как важную составляющую в биогеохимическом цикле селена [20]. Однако, судя по приведенным выше данным, не стоит преувеличивать в этом плане роль фитопланктона, так как несравнимо

большее значение в биотрансформации селенидов и селенатов в летучие органические селениды в водных экосистемах имеет бактериопланктон [20]. Для микроводорослей же более характерно аккумулялирование селена в составе высокомолекулярных соединений (белков, полисахаридов, липидов) и процессы накопления элемента здесь существенно преобладают над процессами его экскреции. Более подробно эти вопросы будут рассмотрены ниже.

Что касается скорости ассимиляции органических соединений, составляющих значительную часть общего растворенного селена в эстуарных зонах и пресноводных водоемах, то имеющиеся по этому поводу сведения далеко неоднозначны. При сравнении скорости поглощения ^{75}Se -селенометионина и ^{75}Se -натрий селенита пресноводной водорослью *Scenedesmus dimorphus* установлено, что при одинаковой концентрации ($0,001\mu\text{M}$) ассимиляция органической формы составляла 62%, а неорганической — менее 2% от их содержания в среде [45]. Эти данные хорошо согласуются с уже цитированной нами работой [51], показавшей, что селенометионин стимулировал рост пресноводных водорослей в большей мере, чем другие источники селена. Избирательное накопление и передачу селенометионина на более высокие уровни пищевой цепи (*Chlamidomonas reinhardtii* → *Daphnia magna* → *Lepomis macrochirus*) в лабораторных условиях показали Бессер с соавторами [10].

Высказано предположение об активном транспорте селенометионина через наружную клеточную мембрану водорослей. Оно основывается на двух убедительных фактах: а) метионин конкурентно снижает включение меченого селенометионина (на 15%); б) добавление в среду метаболитических ингибиторов 2,4-динитрофенола (ингибитор неспецифических фосфорилаз) и цианида калия (ингибитор электронтранспортных цепей) также приводит к резкому падению скорости его поглощения [45]. В этой же работе показано, что ингибиторы не влияют на накопление селенидов, что, по мнению авторов, указывает на пассивный транспорт неорганических соединений селена в клетку. В качестве доказательства приведены данные, демонстрирующие равную степень накопления селена живым зоопланктоном и сухим кормом для рыб. Надо полагать, что используя выражение "пассивный транспорт" применительно к сухому корму, авторы все же имели в виду физическую адсорбцию селенита поверхностью частиц. Действительно, как мы уже упоминали, физическая адсорбция, обусловленная высоким содержанием полигликанов в клетках некоторых водорослей, имеет определенное, а у отдельных видов решающее значение в утилизации селена водорослями. Так, *Spirulina subsalsa* накапливает селен в беспрецедентных количествах преимущественно этим способом (до 700 мкг / г) [63]. По нашим данным, уровень селена в *S. platensis* при оптимальных для роста концентрациях селенита может достигать 14,3–24,6 мкг/г [3]. Для сравнения укажем, что его содержание в морском фитопланктоне, собранном в открытых районах различных морей и океанов, редко превышает 1–2 мкг/г [11,27,45].

Однако в получившей широкое признание работе [49], выполненной на шести видах морского фитопланктона, а также работе [24] (объект исследования сине-зеленая *A. flos-aquae*) сведения о предпочтительном поглощении ими селеноаминокислот, по сравнению с селенитами, а также о существенном вкладе адсорбции в поглощении селена подтверждения не получили [24,49]. Возможно, это свидетельствует о существовании определенных различий в адаптационных механизмах морских и пресноводных организмов к избыточному содержанию селена в среде.

Интенсивность инкорпорирования водорослями различных молекулярных форм селена в значительной мере определяется гидрохимическими параметрами среды, прежде всего концентрацией кислородсодержащих анионов и катионов некоторых металлов, pH, температуры и др. [26,41,53,54]. Поглощение селенатов и, следовательно, ингибирование ими роста водорослей, значительно снижаются при увеличении экзогенной концентрации сульфат-ионов. И наоборот, токсический эффект селенатов усиливается при снижении уровня сульфатов. Впервые антагонизм сульфатов и селенатов у водорослей был показан на примере *Chlorella vulgaris* в 1954 г [46]. Сульфат-ион и метионин снимали подавление роста хлореллы селенатом, как порознь, так и совместно. Количество ак

кумуляции селена зависело от молярного соотношения серы и селена, а не от концентрации селена в среде. Позднее аналогичные результаты были получены для восьми морских видов (*Chlorella* sp., *Dunaliella primolecta*, *Platimonas subcordiformis*, *Platimonas* sp., *Porphyridium cruentum*, *Tetraselmis chuii*, *Cosmarium obustatum*, *Closterium lanceolatum*) [53] и пресноводной *Selenastrum capricornutum* [54]. На уровне гипотезы считается, что в основе антагонизма лежит конкурентное торможение селенатом синтеза цистеина и, следовательно, и метионина (поэтому его добавление снижает токсичность селенатов), а также конкуренция очень близких по свойствам ионов за общий транспортный путь в клетку. Сведения о том, может ли сульфат-анион тормозить ассимиляцию других форм селена, нам обнаружить не удалось, за исключением работы [53], в которой установлено усиление токсического действия селенитов при снижении концентрации сульфатов в культуральной среде. На высших животных показано, что сульфаты не влияют на действие селенометионина [1].

Из других факторов среды, влияющих на усвояемость селена микроводорослями, можно отметить pH. В природных условиях в щелочных кальцинированных прудах с $\text{pH} > 8$ опасность органических соединений селена для водорослей, чем в закисленных с $\text{pH} < 5$ [26]. Ассимиляция селенитов *Chlamidomonas reinhardtii* (Chlorophyta) существенно снижалась при увеличении pH от 5 до 9, в то время как селенаты поглощались практически независимо от концентрации водородных ионов. Отмечен лишь небольшой максимум при $\text{pH}=8$. Поглощение селенатов усиливалось ионами кальция, магния и аммония, а селениты хуже усваивались при повышенном содержании фосфат-ионов [41]. Стимуляция усвоения селената ионами магния и кальция, усиливающих действие транспортных фосфатаз [2], по нашему мнению, может свидетельствовать в пользу активного транспорта SeO_4^{2-} через клеточную мембрану.

Метаболизм селена в клетках микроводорослей изучен далеко неполно. Во всяком случае эссенциальность этого микроэлемента для микроводорослей и его токсичность при высоких концентрациях в среде исчерпывающего объяснения с биохимической точки зрения пока не получило. Некоторые сведения, касающиеся характера включения селена в молекулярные структуры, а также его участия в отдельных метаболических процессах приводятся ниже.

Установлено [49], что у *Cachonina niei* 41% от всей ассимилированной водорослями из селенита натрия метки (^{75}Se) обнаруживается через сутки в свободных аминокислотах, около 31% в белках и 0,5% в липидах. Метка, введенная в состав селената, через такой же промежуток времени была обнаружена на 52,6% в белках и только на 22,4% в аминокислотах. О том, что эти результаты не являются случайными, свидетельствует характер динамики содержания изотопа в течение суток. В случае селената натрия количество метки в аминокислотах неуклонно уменьшалось, а в белках и липидах увеличивалось. При добавлении в среду меченого селенита динамика активности изотопа была противоположной. В клетках *Dunaliella* sp. через 14 дней после введения в среду ^{75}Se в составе селенита в концентрациях 10^{-10} – 10^{-7} М соотношение селена, обнаруженного в белках и аминокислотах, находилось в обратной зависимости от концентрации. При минимальной дозе селен накапливался в аминокислотах в полтора раза быстрее, чем в белках, а при максимальной, наоборот, более 55% всей метки было обнаружено в белковой фракции и только 23% во фракции свободных аминокислот [49]. Эти данные с определенной степенью осторожности позволяют предположить наличие двух независимых метаболических путей у форм элемента с разной степенью окисления.

Хроматографический анализ меченых свободных аминокислот и белкового гидролизата, полученного ферментативным путем, показал, что селен замещает серу в серо-содержащих аминокислотах (главным образом в метионине и цистеине) с образованием селеноаминокислот [56]. Выдвинута гипотеза, согласно которой при больших концентрациях селена в среде образование селеноаминокислот происходит при участии ферментативного комплекса, синтезирующего S-аминокислоты. При низких концентрациях элемента синтез осуществляется селеноспецифичными ферментами [13]. Считается, что Se-аналоги принимают участие в обмене наряду с S-аминокислотами, а возможно и бо

лее активно, так как для этого есть все предпосылки - ионизационный потенциал и энергия связи Se-H ниже, чем у S-H связи [13,34].

На примере *S. maxima* показано [63], что белки не всегда могут доминировать в накоплении селена. При культивировании спироурины в присутствии очень высоких концентраций элемента (8 мг Se(IV) /л) 16, 55% всего поглощенного селена было сосредоточено в липидах (при содержании в белках 14,63%). Значительное количество селена координирующими связями удерживалось в экстрацеллюлярных полисахаридах, а внутриклеточные полисахариды в накоплении селена участия не принимали.

Хроматографический анализ селеносодержащих липидов, выделенных из *Dunaliella primolecta* и *Porphyridium cruentum*, выращенных также в присутствии высоких (сублетальных) концентраций Se(IV), показал, что селен присутствует во всех липидных фракциях за исключением насыщенных углеводов. Причем его максимальное содержание отмечено во фракции каротиноидных пигментов. Механизм включения элемента в различные классы липидов пока неясен. Предполагается, что селен не связан с липидами ковалентно и что селеносодержащие липиды метаболически неактивны [21].

Принципиальное значение для понимания причины эссенциальности селена для микроводорослей имеют работы [39,58], показавшие, что при культивировании морской диатомовой водоросли *Thalassiosira pseudonana* в искусственной морской воде с добавлением ^{75}Se -натрий селенита в концентрации, близкой к природной (10^{-8} М), значительная часть селена сосредоточена в селеноэнзиме глутатионпероксидазе [39] и что увеличение концентрации селена в среде приводит к активизации синтеза глутатиона [58]. Кроме того, установлено [7], что при дефиците селена в среде содержание полиненасыщенных жирных кислот ряда ω 3 в клетках *Scenedesmus quadricauda* уменьшается вдвое, по сравнению контролем, культивировавшимся в присутствии селена [7].

При испытании действия токсичных концентраций селенита натрия на *S. maxima*, получены прямые доказательства участия селена в элиминировании гидроксорадикалов (HO^*) в клетках водоросли при содержании Se(IV) <20 мг/л [62]. При увеличении содержания селена выше указанной границы отмечено усиление уровня перекисного окисления липидов, которое регистрировалось по увеличению продукции малонового диальдегида, уменьшению содержания общих липидов, каротиноидов, полиненасыщенных жирных кислот (линоленовой и эйкозодиеновой) и увеличению доли насыщенных жирных кислот (каприловой и стеариновой). При этом низкие концентрации селенита (до 20 мг(Se IV)/л) стимулировали образование хлорофилла а, в то время как увеличение уровня селена в среде приводило к ингибированию его биосинтеза [62].

Таким образом, данные, полученные на одноклеточных микроводорослях, указывают на принципиальное сходство некоторых черт метаболизма селена и, в частности, его участие в регуляции свободно-радикального окисления липидов у всех растений и животных независимо от уровня их организации.

Заключение. За последнее время получен значительный фактический материал, касающийся распределения селена в водных экосистемах и его влияния на рост и продуктивность массовых видов морского и пресноводного фитопланктона. Для многих из них определены пороговые концентрации элемента при различных условиях обитания. Изучены важные особенности аккумуляции селена микроводорослями, что является необходимой предпосылкой прогнозирования влияния элемента (как стимулирующего, так и токсического) на непосредственных потребителей фитопланктона и конечные уровни пищевых цепей.

Тем не менее, многие, несомненно, интересные и заслуживающие глубокого исследования стороны метаболизма селена у микроводорослей остаются неясными. Прежде всего, это касается механизмов транспорта различных молекулярных форм селена через клеточную мембрану, особенностей их трансформации внутри клетки, позволяющих микроводорослям не только переносить высокие концентрации элемента с меньшими потерями, чем это свойственно более сложным организмам, но и накапливать селен в больших количествах.

Неизвестно, являются ли селеноаминокислоты и другие органические соединения селена, образующиеся в результате ассимиляции неорганических селенитов и селе-

натов, жизненно необходимыми для водорослей или это только результат конкурентного участия селена в метаболизме серы.

Абсолютно неясно, каким образом селен участвует в регуляции биосинтеза полиненасыщенных жирных кислот микроводорослей, каротиноидов и пигментов, что важно не только в теоретическом плане, но и с точки зрения практических задач аквакультуры и использования микроводорослей в составе пищевых добавок для человека.

Относительно мало известно о кумулятивном действии селена и других токсикантов.

Однако одной из наиболее важных в современных условиях задач является разработка комплексных систем мониторинга элемента в морских и пресноводных водоемах, позволяющих прогнозировать судьбу водных экосистем в условиях острой и хронической интоксикации селеном.

1. В.В. Ермаков, В.В. Ковальский. Биологическое значение селена. Селеновые эндемии // Успехи современной биологии.-1968.- 65.-Вып. 2.- С.267-284.
2. Ленинджер А. Биохимия.- М.: Мир, 1974.- 958 с.
3. Минюк Г.С., Тренкениш Р.П., Алисиевич А.В. и др. Влияние селена на рост *Spirulina platensis* (Nordst.) в накопительной и квазинепрерывной культуре // Экология моря.-2000.- Вып. 53.- С.
4. Назаренко И.И., Ермаков А.Н. Аналитическая химия селена и теллура.-М.:Наука, 1971.- 251с.
5. Abdel-Hamid M.I., Skulberg O.M. Effect of selenium on the growth of some selected green and blue-green algae // Lakes Reservoirs: Res. Manage. 1995 - 1, no. 3.- P. 205-211.
6. Abdel-Moati M.A.R. Speciation of selenium in a Nile Delta Lagoon and SE Mediterranean Sea mixing zone // Estuar. Coast. Shelf Sci. -1998.- 46,- no. 5.- P. 621-628.
7. Ahlgren G., Forsberg C. Effects of selenium on fatty acid content in the green alga *Scenedesmus quadricauda* // Meet. Phycol. Soc. America, Ames, IA (USA), 1-5 Aug 1993.- J. Phycol. -1993.- 29, no. 3.- suppl.- P. 20.
8. Alfthan G., Wang D., Aro A. et al. The geochemistry of selenium in groundwaters in Finland // Sci. Total Environ. -1995.- 162, no. 2-3.- P. 93-103.
9. Bender J., Lee R.F., Phillips P. Uptake and transformation of metals and metalloids by microbial mats and their use in bioremediation // J. Ind. Microbiol. 1995.- 14, no. 2.- P. 113-118.
10. Besser J.M., Ganfield T.J., La-Point T.W. Bioaccumulation of organic and inorganic selenium in a laboratory food chain // Environ. Toxicol. Chem.- 1993. - 12, no. 1.- P. 57-72.
11. Boisson F., Romeo M. Selenium in plankton from the northwestern Mediterranean Sea // Water Res.- 1996.-3-, no.11.- P.2593-2600.
12. Boisson F., Romeo M., Gnassia-Barelli M. Effect of selenium on marine algae // Mar. Tech. Rep. Ser. -1994.- 79.-P. 13-31.
13. Bottino N.R., Banks C.H., Irgolic K.J. et al. Selenium-containing amino acids and proteins in marine algae // Phytochemistry.- 1984.- 23, no. 11.- P. 2445-2452.
14. Bowie G.L., Sanders J.G., Riedel G.F. et al. Assessing selenium cycling and accumulation in aquatic ecosystems // Water, Air Soil pollution.-1996.-90, no. 1-2.-P.93-104.
15. Burau R.G. Environmental chemistry of selenium // Calif. Agric. -1985.- 39, no. 7-8.- P. 16-18.
16. Canton S.P., Van-Derver W.D. Selenium toxicity to aquatic life: An argument for sediment-based water quality criteria // Environ. Toxicol. Chem.-1997.-16, no. 6.-P.1255-1259.
17. Cutter G.A., Cutter L.S. Behavior of dissolved antimony, arsenic, and selenium in the Atlantic Ocean // Mar. Chem. -1995.- 49, no. 4.- P. 295-306.
18. Davis, E.A., Maier, K.J., Knight, A.W. The biological consequences of selenium in aquatic ecosystems // Calif. Agric. -1988.-42, no. 1.- P. 18-20.
19. Dobbs M.G., Cherry D.S., Cairns J.Jr. Toxicity and bioaccumulation of selenium to a three-trophic level food chain // Environ. Toxicol. Chem.- 1996.-15, no. 3.- P. 340-347.
20. Fatoki O.S. Biomethylation in the natural environment. A review // S. Afr. J. Sci.-1997.-93.- no. 8.- p.366-368.
21. Gennity J.M., Bottino N.R., Zingaro R.A. et al. The binding of selenium to the lipids of two unicellular marine algae // Biochem. Biophys. Res. Commun.- 1984. -118, no. 1.- P. 176-182.
22. Harrison P.J., Yu P.W., Thompson P.A. et al. Survey of selenium requirement in marine phytoplankton.- Mar. Ecol.Prog.Ser.-1988.-47.-P.89-96.
23. Kai N., Ueda T., Nagatomo K. et al. The oxidation state and its distribution of selenium in the ocean - 2. The vertical distribution of selenium in the Pacific Ocean and the Bay of Bengal //J. Shimono-seki Univ. Fish. Suisandai Kenpo. - 1993. -41, no. 2.- P. 61-64.

24. Kiffney P., Knight A. The toxicity and bioaccumulation of selenate, selenite and seleno-L-methionine in the cyanobacterium *Anabaena flos-aquae* // Arch. Environ. Contam. Toxicol.- 1990.- 19, no. 4. - P. 488 - 494
25. Lemly A.D. A position paper on selenium in ecotoxicology: A procedure for deriving site-specific water quality criteria // Ecotoxicol. Environ. Saf.- 1998.- 39, no. 1.- P. 1 - 9.
26. Lindstroem K. Selenium as a growth factor for plankton algae in laboratory experiments and in some Swedish lakes // Hydrobiologia.- 1983.- 101, no. 1-2. - P.35 - 48.
27. Liu D.L., Yang Y.P., Hu M.H. et al. Selenium content of marine food chain organisms from the coast of China //Mar. Environ. Res.- 1987.- 22, no. 2.- P. 151-165.
28. Maher W.A. Selenium in macroalgae // Bot. Mar.- 1985.- 28, no. 7.- P. 269 - 273.
29. Malchow D.E., Knight A.W., Maier K.J. Bioaccumulation and toxicity of selenium in *Chironomus decorus* larvae fed a diet of seleniferous *Selenastrum capricornutum* // Arch.-Environ. Contam. - Toxicol. - 1995. - 29, no. 1.- P. 104 - 109.
30. Measures C.I., Burton J. The vertical distribution and oxidation states of dissolved selenium in the northeast Atlantic Ocean and their relationship to biological processes. Earth Planet. Sci. Lett.- 1980. - 46, no. 3.- P. 385 - 396.
31. Miyachi S. Diversity of microalgae and their possible application // Environmental impacts of aquatic-biotechnology.- Paris-France :OECD, 1995. - P. 28 - 31.
32. Moede AR., Greene W., Spenser D.F. Effect of selenium on the growth and phosphorus uptake of *Scenedesmus dimorphus* and *Anabena cylindrica* // Environ. Exp. Bot.-1980.- 20.- P. 207 - 212.
33. Nakaguchi Y., Hiraki K. Selenium (IV), selenium (VI) and organic selenium in Lake Biwa, the Yodo River and Osaka Bay// Geochem.J.- 1994. - 28, no. 6.- P. 347 - 374.
34. Olson R., Schwarz K., Horwitt M. et al. Nutrition symposium: interrelationships among vitamin E, coenzyme Q and selenium // Fedn. Proc.fedn Am. Socs exp. Biol. - 1965. - 24. - P. 55 - 92.
35. Oremland R.S., Steinberg N.A., Presser T.S. et al. In situ bacterial selenate reduction in the agricultural drainage systems of western Nevada. // Environ. Microbiol. - 1991.- 57, no. 2. - P. 615 - 617.
36. Oremland R.S., Zehr J.P. Formation of methane and carbon dioxide from dimethylselenide in anoxic sediments and by a methanogenic bacterium // Appl. Environ. Microbiol. 1986.- 52, no. 5.- P. 1031-1036.
37. Oyamada N., Takahashi G., Ishizaki M. Methylation of inorganic selenium compounds by freshwater green algae, *Ankistrodesmus* sp., *Chlorella vulgaris* and *Selenastrum* sp. // Eisei Kagaku.- 1991. - 37, no. 2.- P. 83-88.
38. Patrick R. Effects of trace metals in the aquatic ecosystem // Am. Sci., 1978 -66, no2.- P. 185-191.
39. Price N.M., Harrison P.J. Specific selenium-containing macromolecules in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* // Plant Physiol. -1988.- 86, no. 1.- P. 192-199.
40. Price N.M., Thompson P.F., Harrison P.G. Selenium: an essential element for growth of the coastal marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) // J. Phycol.- 1987.-23. - P. 1-9.
41. Riedel G.F., Sanders J.G. The influence of pH and media composition on the uptake of inorganic selenium by *Chlamydomonas reinhardtii* // Environ. Toxicol. Chem. -1996. - 15, no. 9. - P. 1577 - 1583.
42. Riedel G.F., Sanders J.G., Gilmour C.C. Uptake, transformation, and impact of selenium in freshwater phytoplankton and bacterioplankton communities // Aquat. Microb. Ecol. 1996 -11, no. 1.-P. 43-51.
43. Rosetta T.N., Knight A.W. Bioaccumulation of selenate, selenite, and seleno-DL-methionine by the brine fly larvae *Ephydra cinerea* Jones // Arch. Environ. Contam. Toxicol.- 1995. - 29, no. 3.- P. 351-357.
44. Sanders R.W., Gilmour C.C. Accumulation of selenium in a model freshwater microbial food web // Appl. Environ. Microbiol. - 1994. - 60, no. 8. - P. 2677 - 2683.
45. Sandholm M., Oksanen H.E., Pesonen L. Uptake of selenium by aquatic organisms // Limnol. Oceanogr. - 1973. - 18. -P. 496 - 499.
46. Shrift A. Sulfur selenium antagonism. I. Antimetabolite action of selenate on the growth of *Clorella vulgaris*. // Am.J.Bot. - 1954. - 41. - P. 223 - 230.
47. Srivastava A.K., Srivastava A.K. Review of investigations on biological effects of selenium on fish // J. Freshwat. Biol. - 1994. - 6, no. 4. - P. 285 - 293.
48. Takayanagi K., Wong G.T.F. Organic and colloidal selenium in southern Chesapeake Bay and adjacent waters // Mar. Chem. - 1983. - 14, no.2. - P. 141 - 148.
49. Vandermeulen J.H., Foda A. Cycling of selenite and selenate in marine phytoplankton // Mar.-Biol. 1988. - 98, no. 1. -P. 115 - 123.
50. Wang D., Alfthan G., Aro A. et al. The impact of selenium supplemented fertilization on selenium in lake ecosystems in Finland // Agric.Ecosyst.Environ. - 1995. - 54, no. 1-2. - P. 137 - 148.

51. Wehr J.D., Brown L.M. Selenium requirement of a bloom-forming planktonic algae from softwater and acidified lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. - 1985. - 42. - P. 1983 - 1877.
52. Weiping X., Haishen Z., Jianan T. Biogeochemical cycles of selenium in Antarctic water // J. Environ. Sci. China. - 1996. - 8, no. 1. - P. 1 - 126.
53. Wheeler A.E., Zingaro R.A., Irgolic K. et al. The effect of selenate, selenite, and sulfate on the growth of six unicellular marine algae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1982. - 57. - P. 181 - 194.
54. Williams M.J., Odle R.S., Knight A.W. et al. Effect of sulfate on selenate uptake and toxicity in green alga *Selenastrum capricornutum*. - Frch. Environ. Contam. Toxicol. - 1994. - 27, no. 4. - P. 449-453.
55. Wong D., Oliveira L. Effects of selenite and selenate on the growth and motility of seven species of marine microalgae. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. - 1991. - 48, no. 7. - P. 1193 - 1200.
56. Wrench J.J. Selenium metabolism in the marine phytoplankters *Tetraselmis tetrathele* and *Dunaliella minuta* // Mar. Biol. - 1978. - 49. - P. 231 - 236.
57. Wrench, J.J., Measures C.I. Temporal variations in dissolved selenium in a coastal ecosystem // Nature, Lond. - 1982. - 299. - P 431 - 433.
58. Yamaoka Y., Takimura O., Fuse H. et al. Biosynthesis of glutathion and environmental factors relating to selenium accumulation by algae // Program of the First International Marine Biotechnology Conference (IMBC '89). - Tokyo, 1989. - P. 63.
59. Yang Yiping., Hu Minghui. Uptake and transformation of selenium by marine phytoplankton // J. Oceanogr. Taiwan Strait Taiwan Haixia. - 1996. - 15, no. 4. - P. 319 - 323.
60. Yuanxun Z., Moro R., Gialanella G. Toxic effects of selenium on marine fish // J. Environ. Sci. China. - 1996. - 8, no. 2. - P. 151 - 156.
61. Zhang Y., Moore J.N. Reduction potential of selenate in wetland sediment // J. Environ. Qual. - 1997. - 26, no. 3. - P. 910 - 916.
62. Zhou Z.G., Liu Z.L. Effects of selenium on lipid peroxidation in *Spirulina maxima* // Bot.-Mar. - 1997. - 40, no. 2. - P. 107 - 112.
63. Zhou Z., Li P., Liu Z. et al. Study on the accumulation of selenium and its binding to the proteins, polysaccharides and lipids from *Spirulina maxima*, *S. platensis* and *S. subsalsa* // Oceanol. Limnol. Sin. Haiyang Yu Huzhao. - 1997. - 28, no. 4. - P. 363 - 370.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь

Получено 01.09.2000

G.S. MINYUK, I.V. DROBETSKAYA

THE EFFECT OF SELENIUM ON THE ACTIVITY OF MARINE AND FRESHWATER MICROALGAE (REVIEW)

Summary

The review of modern literature concerning the effect of selenium on the activity (functional characteristics) of marine and freshwater phytoplankton is represented. The problems of selenium distribution in aquatic ecosystems, essentiality and toxicity of various molecular forms of selenium for microalgae are discussed, also the characters of selenium assimilation and metabolism in different species are studied.