

А. А. АНТОНЯН, В. В. ПИНЕВИЧ

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ХЛОРЕЛЛЫ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ПИТАТЕЛЬНОМ РАСТВОРЕ РАЗЛИЧНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ

В последнее время протококковые водоросли и прежде всего представители рода *Chlorella* стали объектом производственного культивирования как в установках под открытым небом [6, 10, 11, 22, 27, 72, 40, 66], так и в специальных реакторах с использованием искусственных источников радиации [8, 13, 21]. Биомасса водорослей рассматривается как перспективный дополнительный источник белков, липидов, витаминов, физиологически активных соединений. Специальный интерес низшие водоросли представляют в связи с проблемами очистки городских и промышленных сточных вод [7, 45, 61] и биологической стабилизацией условий в герметически замкнутых кабинах при длительных космических полетах и подводном плавании [34, 35, 43, 48]. Соответственно назрела необходимость в разработке частной физиологии и биохимии не только протококковых водорослей вообще, но и отдельных их родов и даже видов. С другой стороны, данные, характеризующие обмен веществ и характер процессов жизнедеятельности зеленых водорослей, представляют несомненный интерес для общей физиологии и биохимии растений.

Одноклеточные водоросли можно рассматривать как своеобразную физиолого-биохимическую единицу, модель, исключительно удобную для исследования ряда фундаментальных процессов обмена веществ. Как клетки, водоросли аналогичны по своей морфологии функциям структурной единицы любого многоклеточного растения. Вместе с тем, одноклеточные водоросли—целостные элементарные живые системы—организмы, осуществляющие всю полноту обмена веществ и физиологических функций в их связи с окружающей средой.

Одной из важных проблем, возникающих при культивировании водорослей, является выяснение их отношения к составу и осмотическому давлению питательного раствора. Экспериментальное решение соответствующих вопросов представляет общий интерес при определении пределов устойчивости живых систем к меняющимся условиям, позволяет очертить допустимые границы жизни, имеет прямое отношение к вопросам адаптации организмов к окружающей среде и должно учитываться при решении ряда проблем видообразования. К сожалению, имеющиеся в литературе данные по этой проблеме крайне противоречи-

вы [54, 56, 57, 58]. Исключительная эвригалинность многих протококковых водорослей не вызывает сомнения [20]. Очевидно, в этом отношении они существенно отличаются от высших растений, где толерантность к осмотическому давлению питательного раствора присуща узким экологическим группам в отдельных таксонах, и приближаются к большинству микроорганизмов [44]. Зеленые одноклеточные водоросли способны легко адаптироваться к меняющемуся составу среды [15, 47, 59, 60]. Не случайно, что до настоящего времени нет единого мнения об оптимальной концентрации питательных веществ в среде при культивировании протококковых водорослей. Несомненно, что интенсификация условий выращивания при накопительном режиме должна сопровождаться увеличением содержания солей в растворе [8]. Ряд исследователей установил влияние осмотического давления на интенсивность фотосинтеза [16, 60], характер деления у водорослей [49, 50].

В настоящей работе ставится задача изучить влияние возрастающей суммарной концентрации элементов в среде на характер роста, белковый, фосфорный, нуклеиновый обмены и пигментный состав мезофильного штамма *Chlorella pyrenoidosa*.

Культура водорослей была получена из коллекции Лаборатории микробиологии Биологического научно-исследовательского института ЛГУ.

Водоросли выращивались в литровых колбах Эрленмейера на специальной установке типа «качающегося подноса». Исходный раствор для выращивания водорослей имел следующий состав: KNO_3 —2; KH_2PO_4 —0,3; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ —0,3 г/л; и микроэлементы: CaSO_4 —10; $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$; $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ —0,01; $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ —0,04; $\text{MnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ —1; H_3BO_3 —0,57; $(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24}$ —0,5; EDTA—10; FeSO_4 —2,6 мг/л дистиллированной воды, при значении pH 5,2.

Выращивание водорослей в опытных вариантах осуществлялось при изменении концентрации раствора от 0,1 до 20-кратной от исходной. Соответственно в опыте были предусмотрены следующие варианты:

1. 0,1 нормы питательного раствора,
2. 1 норма (контроль),
3. 10 норм,
4. 20 норм.

Культура освещалась снизу люминесцентными лампами БС-40 в течение 12 часов в сутки при интенсивности света у дна колб 6000 лк и продувалась воздухом, содержащим 5% CO_2 (по объему). Перемешивание водорослей производилось автоматически—встряхиванием установки, на которой выращивалась культура. Температура поддерживалась в пределах 25—27°C. Исходная густота при засеве составляла около 5 млн на 1 мл клеток. Продолжительность опытов—21 день. Съем водорослей для учета урожая и биохимических анализов производился на 7, 14 и 21-й дни выращивания. О росте культуры водорослей судили по изменению сухой биомассы. Учитывалось также количество клеток в единице объе-

ма суспензии. Счет клеток проводился в камере Горяева [9]. Фосфор и азот определялись из одной навески водорослей. Формы азота (общий, белковый и небелковый) определялись после сжигания материала по общепринятой методике Кьельдаля. Белок осаждался 10% ТХУ на холоде [4, 23]. Определение фосфора велось по Аллену с использованием в качестве восстановителя амидола [39]. Фракционирование фосфорных соединений велось по видоизмененному методу Соколова [36]. Количество кислоторастворимого органического фосфора учитывалось по разнице между общим фосфором и суммой неорганического и кислотонерастворимого фосфора. Определение нуклеиновых кислот производилось в сухой массе водорослей, неоднократно обработанной 96% этанолом для удаления жиров и пигментов по методу Огур и Розена в модификации Спирина [37, 38]. Содержание нуклеиновых кислот выражалось в процентах на органическую часть сухого вещества водорослей. Для определения пигментов использовалась методика, разработанная Сапожниковым с сотрудниками [31, 32]. Определение зольности проводилось путем сжигания клеточной массы, предварительно высушенной при 105°C до постоянного веса в муфельной печи.

Результаты исследования

Изменение суммарной концентрации питательного раствора как в сторону увеличения, так и снижения существенно угнетает ростовые процессы у выбранного нами штамма хлореллы (табл. 1). Однако в течение опыта и в варианте I (0,1 нормы), и в варианте IV (20 норм) имело место увеличение сухого веса водорослей. К 7-му дню опыта в варианте IV наблюдалась резкая задержка в накоплении биомассы

Таблица 1

Сухой вес, содержание золы в водорослях при различных концентрациях питательных солей в растворе

Варианты	Дни опыта								
	7-й			14-й			21-й		
	а. с. в.		зола	а. с. в.		зола	а. с. в.		зола
	г/л	%	мг/г а. с. в.	г/л	%	мг/г а. с. в.	г/л	%	мг/г а. с. в.
I (0,1 нормы)	1,16	83	39	1,20	45	30	1,55	44	29
II (контроль)	1,40	100	60	2,67	100	55	3,50	100	59
III (10 норм)	1,10	79	62	2,00	75	58	2,90	83	55
IV (20 норм)	0,60	43	67	1,00	37	54	1,33	38	62

(43% к контролю). В дальнейшем, при повышении осмотического давления раствора водоросли по темпам возрастания клеточной массы фактически не отличались от контроля. Если при резком недостатке элементов в среде зольность клеток водорослей была ниже, чем в контроле, и в процессе культивирования неуклонно снижалась, то в вариантах III и IV она фактически мало отличалась от контроля во все три срока определения.

Таким образом, хлорелла оказалась способной активно регулировать поступление элементов в клетки, не обнаруживая даже при большом осмотическом давлении питательного раствора явления «прорыва непроницаемости» [28].

Таблица 2

Число (в млн на 1 мл) и вес (г) клеток водорослей при различных концентрациях питательных солей в растворе

Варианты	Дни опыта					
	7-й		14-й		21-й	
	число клеток	вес клетки	число клеток	вес клетки	число клеток	вес клетки
I (0,1 нормы)	69	$1,7 \times 10^{-8}$	104	$1,2 \times 10^{-8}$	174	$0,9 \times 10^{-8}$
II (контроль)	132	$1,1 \times 10^{-8}$	295	$0,9 \times 10^{-8}$	359	$1,0 \times 10^{-8}$
III (10 норм)	73	$1,5 \times 10^{-8}$	160	$1,3 \times 10^{-8}$	262	$1,1 \times 10^{-8}$
IV (20 норм)	37	$1,9 \times 10^{-8}$	69	$1,4 \times 10^{-8}$	114	$1,2 \times 10^{-8}$

Изменение сухого веса водорослей в вариантах опыта сопровождалось и соответствующим изменением в количестве клеток (табл. 2). При этом несомненный интерес представляют данные, характеризующие вес одной клетки. В первый срок учета (7-й день) изменение концентраций питательного раствора приводит к увеличению веса одной клетки. Повышение сухого веса отдельных клеток при воздействии высокими концентрациями питательного раствора отмечалось и рядом авторов [3, 14, 65, 67]. Аналогичная картина наблюдалась некоторыми исследователями также при недостатке всех или отдельных элементов в среде [5, 19, 46, 62]. Отличия от контроля на 7-й день были более значительны, чем на 14- и 21-й дни опыта. Это объясняется тем, что в первые 7 дней вследствие необычной для водорослей концентрации среды нарушается нормальный ход деления и клетки увеличиваются в размерах. Позже водоросли, по-видимому, приспособляются к среде с измененным осмотическим давлением.

Во всех опытных вариантах с увеличением возраста культуры имеет место снижение веса одной клетки. Однако в вариантах с повышенным осмотическим давлением питательного раствора во все сроки учета урожая вес клетки остается более высоким, чем в контроле. Определенная адаптация водорослей к высокой концентрации солей в среде—явление, отмечавшееся в литературе [58], не приводит к полному восстановлению нормальных темпов и механизмов споруляции. Задержка в сроках образования аутоспор и увеличение размеров клетки в концентрированной среде отмечались и для синхронной культуры хлореллы [63, 64].

Изменение осмотически активной концентрации элементов в среде, нарушая нормальный ход физиологических процессов в клетках водорослей, вызывает и ряд изменений их биохимического состава. Низкая осмотическая концентрация раствора и недостаток элементов питания существенно снижает содержание в клетках водорослей всех форм азота.

Десятикратное увеличение в содержании всех солей, и в том числе азота, в среде к концу первой недели опыта не сказалось значительно на содержании в клетках азотных соединений. Представляет интерес некоторое снижение количества небелкового азота и увеличение величины отношения азота белкового к небелковому. Последнее, очевидно, служит показателем способности клеток водорослей к активному регулированию азотного обмена в неблагоприятных условиях существования [1, 2, 15].

Таблица 3

Содержание азота в водорослях при различных концентрациях питательных солей в растворе (N мг/г а. с. в.)

Варианты	Дни опыта											
	7-й				14-й				21-й			
	общий	белковый	небелковый	белковый/небелковый	общий	белковый	небелковый	белковый/небелковый	общий	белковый	небелковый	белковый/небелковый
I (0,1 нормы)	26,1	23,1	3,0	7,7	21,7	15,6	6,1	2,5	16,9	15,6	1,3	12,0
II (контроль)	88,3	72,6	15,7	4,6	78,2	70,9	7,3	9,7	77,7	71,0	6,7	10,5
III (10 норм)	84,6	74,0	10,6	7,0	98,2	78,0	20,2	3,8	82,5	70,0	12,5	5,6
IV (20 норм)	76,3	63,7	12,6	5,0	74,6	63,3	11,3	5,6	72,4	60,1	12,3	4,8

24, 26]. Снижение содержания ряда азотистых соединений в клетках водорослей при существенном увеличении концентрации солей в питательном растворе отмечалось и другими исследователями [7], причем это явление наблюдалось и у высших растений [29].

Таблица 4

Содержание фосфорных соединений в водорослях при различных концентрациях питательных солей в растворе (P мг/г а. с. в.)

Варианты	Дни опыта											
	7-й				14-й				21-й			
	общий	неорганический	органический	неорганический/органический	общий	неорганический	органический	неорганический/органический	общий	неорганический	органический	неорганический/органический
I (1,0 нормы)	11,0	4,5	6,5	1,4	10,4	3,0	7,4	2,4	6,6	2,5	4,1	1,6
II (контроль)	16,3	4,0	12,3	3,0	13,2	3,0	10,2	3,4	12,3	4,0	8,3	2,1
III (10 норм)	19,5	7,0	12,5	1,8	19,5	4,8	14,7	3,0	17,0	6,5	10,5	1,6
IV (20 норм)	15,5	8,5	7,0	0,8	11,2	4,5	6,7	1,5	11,0	3,0	8,0	2,7

Недостаток в среде фосфора, наряду с другими элементами, резко нарушает фосфорный обмен водорослей (табл. 4). Во все сроки учета биохимического состава в варианте 1 наблюдается значительное снижение всех форм фосфора. Одновременно имеет место и значительное уменьшение (по сравнению с контролем) величины отношения Р органический

Р неорганический. При 10-кратном избытке элементов в среде наблюдается увеличение в содержании всех форм фосфорных соединений, особенно в последние сроки учета (14 и 21-й дни). Вместе с тем величина отношения Р органического к Р неорганическому в этом варианте ниже, чем в контроле. Последнее свидетельствует о снижении способности к эффективному использованию фосфорных соединений [1, 2, 26], об

Таблица 5

Содержание нуклеиновых кислот в водорослях при различных

концентрациях питательных солей в растворе (НК % на органическую часть с. в.)

Варианты	Дни опыта											
	7-й				14-й				21-й			
	РНК	ДНК	РНК+ДНК	РНК-ДНК	РНК	ДНК	РНК+ДНК	РНК-ДНК	РНК	ДНК	РНК+ДНК	РНК-ДНК
I (0,1 нормы)	0,95	0,95	1,90	1,0	1,24	0,95	2,19	1,3	1,24	0,99	2,23	1,2
II (контроль)	3,86	1,40	5,26	2,7	3,79	1,80	5,59	2,1	2,97	1,78	4,85	1,7
III (10 норм)	3,90	1,34	5,24	2,9	4,53	1,82	6,35	2,5	4,31	1,68	5,99	2,6
IV (20 норм)	3,37	1,33	4,70	2,5	4,17	1,90	6,07	2,2	3,33	1,80	5,13	1,8

известной регрессивности фосфорного обмена [30] в неблагоприятных условиях среды. В варианте IV, как и в случае азотного обмена, отмечается задержка поступления в клетки фосфора. Прекращение поступления фосфора в клетки хлореллы при его избытке в среде отмечалось Краусом и Портером [55], а для высших растений—Ковдой [18]. На седьмые сутки фосфорный обмен резко нарушается, что, несомненно, характеризует общее угнетенное состояние водорослей в гипертоническом растворе. Наблюдается значительное снижение органических форм фосфорных соединений и резкое падение величины отношения Р органического к Р неорганическому. Однако следует отметить, что к 21-му дню, когда наметилось восстановление нормальных темпов деления клеток, содержание органического фосфора и величина его отношения к неорганическому фактически стали равны контролю.

В табл. 5 представлены данные, характеризующие нуклеиновый обмен водорослей. Резкое снижение концентрации элементов в питательном растворе приводит к уменьшению содержания в клетках водорослей как суммы нуклеиновых кислот, так и отдельно РНК и ДНК. Количество ДНК во все три срока учета в этом варианте остается практически одинаковым. Содержание РНК сначала (на 7-й день) резко уменьшается, затем, в процессе роста водорослей, хотя и происходит увеличение в абсолютном содержании РНК, но оно всегда существенно ниже, чем в контроле. Аналогичные данные для других растительных организмов, в том числе дрожжей, были получены Г. И. Семененко [33].

Повышение осмотического давления раствора не вызвало значительного изменения в содержании нуклеиновых кислот у водорослей.

В варианте III на 7-й день нуклеиновый обмен не отличается от такового контроля В последующие дни имеет место определенной увеличение в содержании РНК при более или менее одинаковом количестве ДНК. Повышенное накопление РНК, очевидно, является результатом использования РНК для синтеза ДНК [51].

В варианте IV наблюдаемое в первые дни общее расстройство физиологических процессов и резкое снижение урожая вызывает и некоторое уменьшение в содержании НК. Позже, после известной адаптации к супергипертоническому раствору, происходит увеличение темпов деления клеток. Вместе с тем сохраняющиеся нарушения в механизме репродукции приводят к замедленному использованию РНК и соответственно абсолютному ее возрастанию в клетках водорослей [53].

Таблица 6

Содержание пигментов в водорослях при различных концентрациях питательных солей в растворе (мг/г а.с. в.)

Варианты	I (0.1 нормы)			II (контроль)				III (10 норм)		IV (20 норм)		
	Дни опыта											
	7-й	14-й	21-й	7-й	14-й	21-й	7-й	14-й	21-й	7-й	14-й	21-й
Хлорофилл а	6.2	7.5	2.2	21.6	22.9	15.4	20.9	21.6	8.6	19.0	12.9	10.6
Хлорофилл б	3.0	5.9	1.7	13.5	16.4	7.9	11.4	12.3	3.8	9.6	9.9	5.4
Каротин	0.43	0.6	0.17	1.47	1.43	0.62	1.13	1.27	0.35	1.5	1.60	0.30
Лютеин	0.8	2.2	1.2	3.7	3.6	3.5	3.2	3.6	1.1	3.5	2.8	1.6
Виолаксантин	0.3	0.9	0.2	1.1	1.5	0.9	1.6	1.5	0.3	1.4	2.0	0.4
Неоксантин	0.5	1.6	0.3	2.3	2.8	0.7	1.6	1.5	0.4	1.6	1.5	0.5
Сумма пигментов	11.2	18.8	5.8	43.7	48.4	29.0	39.8	41.8	14.5	36.8	30.7	18.8

Продолжительное культивирование водорослей в среде с различными осмотическими показателями вызвало изменения фотосинтетического аппарата клеток, что нашло соответствующее отражение в содержании пигментов (табл. 6). При недостатке элементов питания происходит резкое снижение абсолютных количеств как зеленых, так и желтых пигментов. Оно имеет место во все сроки учета урожая водорослей. Это явление для хлореллы в литературе отмечалось неоднократно [41, 42, 52, 53, 68, 73]. Избыток элементов питания в среде не оказывает столь резкого влияния на содержание пигментов в клетках водорослей. Наблюдается в целом незначительное уменьшение содержания порфириновых пигментов. При этом в IV варианте опыта в первые два срока съема оно более значительно, чем в III. Содержание желтых пигментов особенно существенно снижается в гипертоническом растворе к концу опыта. Следует отметить, что рядом авторов при повышении содержания в среде азота наблюдалось возрастание количеств зеленых пигментов в клетках водорослей [60, 69, 71]. В наших опытах концентрация азота увеличилась, наряду с другими элементами, в существенно больших количествах, что и обусловило, очевидно, другой эффект их действия на фотосинтетический аппарат клеток. Для ряда высших растений при повышении осмотического давления питательного субстрата также про-

исходило уменьшение содержания всех фотосинтетических активных пигментов [17, 12].

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Значительные изменения как в сторону снижения, так и увеличения концентрации питательных элементов в среде вызывают угнетение роста *Chlorella pyrenoidosa*. При этом происходит известное нарушение механизма деления, вследствие чего наблюдается укрупнение клеток.

2. В процессе культивирования водорослей имеет место определенная адаптация клеток к гипертоническому раствору, в результате чего происходит постепенное снижение в размерах клеток и восстановление темпов роста культуры.

3. Недостаток элементов в среде резко изменяет биохимический состав клеток водорослей, снижая в них содержание азотных, фосфорных соединений, НК и фотосинтетически активных пигментов.

4. При 10-кратной концентрации солей в растворе водоросли теряют способность к активному регулированию своего обмена, но не ограничивают поступление азота и фосфора в клетки. 20-кратная концентрация вызывает у водорослей реакцию задержки проникновения элементов в клетки и соответственно снижает в них содержание азотистых и фосфорных соединений.

5. Высокое осмотическое давление питательного раствора не вызывает значительных нарушений в метаболизме нуклеиновых соединений и фотосинтетическом аппарате клеток водорослей.

Ա. Ա. ԱՆՏՈՆՅԱՆ, Վ. Վ. ՊԵՆԵՎՅԱՆ

ԲԼՈՐԵԼԼԱՅԻ ԲԻՈԳԻՄՆԱԿԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ՏՈՒՅԱՆԻՇՆԵՐԻ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ԲՆՈՒՅԹԸ ՏԱՐԲԱՆ ԽՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄՆԵՒԱՐԱՐ ԼՈՒԾՈՒՅԹՈՒՄ ԱՃԵՑՆԵԼՈՒ ԳԵՊԳՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Քլորելլայի կուլտուրան աճեցվել է տարբեր խտությունների սննդարար լուծույթներում 21 օրվա ընթացքում: Աճման 7-րդ, 14-րդ և 21-րդ օրը կուլտուրան հնթարկվել է բիոքիմիական անալիզի: Ուսումնասիրվել է քլորելլայի ազոտային, ֆոսֆորական միացությունների, ինչպես նաև նուկլեինաթթուների և պիրիմիդինային կազմի քանակական փոփոխությունը: Այս ազդույթամբ ստացված տվյալները թույլ են տվել անելու հետևյալ եզրակացությունները՝

1. Սննդարար լուծույթի խտության նշանակալից իջեցումն ու բարձրացումը առաջ են բերում քլորելլայի աճի դանդաղում: Զգալիորեն խանգարվում է բջիջների կիսման մեխանիզմը, որի հետևանքով նկատվում է բջիջների խոշորացում:

2. Խիտ սննդարար լուծույթում ջրիմուռների մշակման ընթացքում ներկայացվում է որոշակի ազապտացիա դեպի հիպերտոնիկ միջավայր: Որոշակի չափով վերականգնվում են աճման տեմպերն ու կիսման պրոցեսի ինտենսիվությունը:

3. Մենդարար լուծույթում քիմիական էլեմենտների անբավարարությունը նշանակալի չափով փոխում է ջրիմուռների բիոքիմիական կազմը: Իջնում է ազոտային, ֆոսֆորական միացությունների, ԴՆԹ և ՌՆԹ-ի, ինչպես նաև ֆոտոսինթետիկ ակտիվ պիրոմանտների քանակը:

4. Ներմալ լուծույթի խտության 10 անգամյա բարձրացման դեպքում, չնայած խանգարվում է նյութափոխանակության կանոնավոր ռեգուլացիան, չնայած իսանդարվում է նյութափոխանակության մեջ չի սահմանափակվում, իսկ ազոտի և ֆոսֆորի ներմուծումը բջիջների մեջ չի սահմանափակվում, որի 20 անգամյա բարձրացումը առաջ է բերում այդ պրոցեսի դանդաղում, որի նկատմամբ ազոտի և ֆոսֆորի քանակը բջիջներում զգալիորեն ընկնում է:

5. Մենդարար լուծույթի բարձր օսմոտիկ ճնշումը նուկլեինային մեծամոլեկուլային մեջ նշանակալի փոփոխություններ չի առաջացնում:

A. A. ANTONYAN, V. V. PINEVICH

THE CHARACTER OF THE CHANGE OF SOMA BIOCHEMICAL INDICES OF CHLORELLA ALGAE WHEN GROWN IN A NUTRIENT SOLUTION WITH DIFFERENT CONCENTRATIONS.

Institute of agrochemical problems and hydroponics of the Armenian Academy of Sciences, Erevan.

Institute of biology, Leningrad.

Summary

The influence of different concentrations of nutrient media upon the growth and biochemical composition of Chlorella algae (Chlorella Pyrenoidosa) has been studied.

It has been determined that the fall as well as the increase of the concentrations of salts in a medium outside the allowed limits bring forth a depression in the growing processes as a result of the growth of cells. Apart from the dislocation of the physiological functions of the cells, there occurs a definite change in the biochemical composition of the algae. The contents of nitrogen, phosphorus and their fractions drop together with the total sum of pigments, while the quantity of RNA markedly decreases when mineral substances are not sufficient in the media.

When doses of salts in the medium of the depressive action were tenfold increased no marked changes were noticeable.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонян А. А. (а) Сб.: «Механизмы биологических процессов», Изд. ЛГУ, 1966.
2. Антонян А. А. (б). Там же.
3. Артари А. П. «Изв. Моск. техн. учил.», М., 1903.
4. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений, М., 1951.

5. Браун Т. К., Эйстер К., Таннер Г. Сб.: «Микроэлементы», М., ИЛ, 1962.
6. Винберг Г. Г. «Успехи совр. биологии», т. XIII, вып. 3, 1957.
7. Винберг Г. Г., Останеня П. В. Сб.: «Очистка сточных вод в биологических прудах». Минск, Изд. АН БССР.
8. Владимирова М. Г. Автореферат. 1966.
9. Владимирова М. Г., Семененко В. Е. Интенсивное культивирование водорослей. М., Изд. АН СССР, 1962.
10. Гаевская Н. С. «Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва», т. 5, 1953.
11. Гаевская Н. С. «Природа», № 4, 1956.
12. Генкель П. А. Тимирязевские чтения, 12. М., Изд. АН СССР, 1954.
13. Гительзон И. И., Терсков И. А., Ковров Б. Г., Войтович Я. В., Садикова Т. И. Сб.: «Управляемое культивирование микроводорослей». Изд. «Наука», 1964.
14. Годнев Т. Н., Ляхнович Я. П., Орловская К. И. Сб.: «Физиологические особенности культурных растений». Минск, Изд. БССР.
15. Громов Б. В., Авилон И. А., Скрупская В. С. «Вестник ЛГУ», сб. № 21, 1965.
16. Данилов А. Н. Тр. БИН, сер. IV, № 3, 1958.
17. Илясова С. Г. Тр. Узб. филиала АН СССР, сер. XI, вып. 5, 1942.
18. Ковда В. А. «Социал. сельское хозяйство Узбекистана», № 7, 8, 1940.
19. Кузнецов Е. Д. «Физиол. растений», т. 13, вып. 1, 1966.
20. Лебедев Е. К., Мелешко Г. И., Шахова Л. И. Сб.: «Проблемы космической биологии». Изд. «Наука», 1965.
21. Лисовский Г. М. Сб.: Управляемое культивирование водорослей. М., Изд. «Наука», 1964.
22. Ничипорович А. А. О производственной культуре одноклеточных водорослей. Изд. «Знание», 1961.
23. Пиневиц В. В. «Докл. ВАСХНИЛ», вып. 1, 1955.
24. Пиневиц В. В., Антонян А. А. (а) Тр. IV коорд. совещания по массовому культивированию водорослей. Краков, СЭВ, 1966 (в печати).
25. Пиневиц В. В., Антонян А. А. (б) Тр. IV коорд. совещания по массовому культ. водорослей.
26. Пиневиц В. В., Антонян А. А. (в) Тр. IV коорд. совещания по массовому культ. водорослей.
27. Пиневиц В. В. «Вестник ЛГУ», № 15, 1963.
28. Рихтер А. А., Верзилин Н. Н. «Журнал опыт. агрономии Юго-востока», т. 8, вып. 1, 1927.
29. Саакян Р. Г., Петросян Г. П. «Физиол. растений», т. II, № 4, 1964.
30. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд. АН СССР, 1955.
31. Сапожников Д. И., Бронштейн И. А., Красовская И. А. «Биохимия», т. 20, вып. 3, 1955.
32. Сапожников Д. И. (ред.) Сб.: «Пигменты пластид зеленых растений и методики их исследования». М.—Л., Изд. «Наука», 1964.
33. Семененко Г. И. Сб.: «К биохимии обмена нуклеиновых кислот у высших растений», Харьков, 1964.
34. Семененко В. Е., Владимирова. «Физиол. растений», т. 8, вып. 6, 1961.
35. Сисакян Н. М., Парин В. В., Черниговский В. Н., Яздовский В. И. Сб.: «Проблемы космической биологии», т. 1, М., изд. АН СССР, 1962.
36. Соколов А. В. «Хим. социал. земледелия», № 10, 1940.
37. Спирин А. С. «Биохимия», т. 23, вып. 5, 1958.
38. Чаргафф Э., Девидсон (ред.) Нуклеиновые кислоты и биология. Изд. ИП, 1957.

39. Чесноков В. А., Базирина Е. Н., Бушуева Г. М., Ильинская Н. П. Кн. «Выращивание растений без почвы». Изд. ЛГУ, 1960.
40. Чесноков В. А., Пиневич В. В., Верзилин Н. Н., Степанова А. М. «Вестник ЛГУ», № 3, вып. 2, 1960.
41. Aach H. G. „Arch. Mikrobiol.“, Bd. 17, H. 2, 1952.
42. Aach H. G. „Arch. Mikrobiol.“, Bd. 19, H. 2, 1953.
43. Bowman, G. O., w. Thomas. Aerospace Engng., V. 19, № 12, 1960.
44. Brown, A. H. P. Turner. „Nature“, V. 199, № 4890, 1963.
45. Cook, B. B. „Amer. Journ. Publ. Health“, V. 52, № 2, 1962.
46. Finkle, B. J., D. Appleman. „Plant Physiol.“, V. 28, № 4, 1953.
47. George, E. A. „Journ. Mar. Biol. Ass. U. K.“, V. 36, № 1, 1957.
48. Golueke, C. G., W. J. Oswald Ann. Rev. „Plant Physiol.“, V. 15, 1964.
49. Greenfield, S. S. „Science“, V. 93, № 2420, 1941.
50. Greenfield S. S. „Amer. Journ. Bot.“, V. 29, № 1, 1942.
51. Hase, F. „Physiology and Biochemistry of algae“ Acad. Press, N. Y.—London, 1962.
52. Iwamoto, H. W., Nagahasi. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan. № 4, v. 29, 1955.
53. Iwamura, T. W. „Physiology and Biochemistry of algae“, Acad. Press, N. Y.—London, 1962.
54. Ketchum, B. H. „Ann. Rev. Plant Physiol.“ V. 5, 1954.
55. Knauss, H. J., J. W. Porter. „Plant Physiol.“, V. 29, № 3, 1954.
56. Krauss, R. V. „Ann. Rev. Plant Physiol.“, V. 9, 1958.
57. Myers, J. „Ann. Rev. Microbiology“, V. 5, 1951.
58. Nakamura, H. Publ. Kyoritsu. Women's Univ. Tokyo, 1963.
59. Nakamura, N. Publ. Intern. Chlor. Union, Tokyo, 1964.
60. Nakanishi, N., M. Monst. „Journ. of the facult. of Science Univ. of Tokyo“, S. III, Botany, V. IX, 1965.
61. Oswald, W. J., H. B. Gotaas, H. F. Ludwiga. V. Zynch. Sewage and Industr. Wastes., V. 25, № 26, 1953.
62. Retovsky, R., J. Klasterka. „Folia microbiologica“, V. 5, № 1, 1960.
63. Ried, A. „Ber. Dtsch. Bot. Ges.“, Bd., 54, H. 9, 1961.
64. Ried, A., C. J. Soeder. „Naturwissenschaften“, Bd. 48, H. 4, 1961.
65. Rodriguez—Lopez, M. „Nautre“. V. 199, № 4892, 1963.
66. Soeder, C. J. „Flora“, Bd. 48, H. 4, 1960.
67. Sorokin, K. „Arch. Mikrobiol.“, Bd. 45, H. 1, 1963.
68. Spoehr, H. A., H. W. Milner. „Plant Physiol.“ V. 24, № 1, 1949.
69. Taha E. El—Din, M. Allam, Abd. El—Aziz, M. Egypt. „J. Chem“. V. 1, № 2, 1958.
70. Taha E. El—Din, M. Allam Abd. El—Aziz, M. „Arch. Mikrobiol.“, Bd. 34, H. 1, 1959.
71. Tamaja, H. „Ann. Rev. of Plant Physiol.“, V. 8, 1957.
72. Yentsch, C. S. Physiology and Biochemistry of algae, Acad. Press, N. Y.—London, 1962.