

УДК [577.112+577.114+577.115] : 582.263 : 581.524.13

Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко, Т. О. Мусий

**ВЛИЯНИЕ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ФАКТОРА НА
ФОРМИРОВАНИЕ СООТНОШЕНИЯ БЕЛКОВ,
УГЛЕВОДОВ И ЛИПИДОВ В КЛЕТКАХ ЗЕЛЕННЫХ
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**

На основании анализа динамики содержания белков, углеводов и липидов показаны существенные биохимические перестройки в клетках культур 12 видов зеленых водорослей в ответ на их совместное выращивание или добавление культуральных фильтратов других видов.

Ключевые слова: зеленые водоросли, белки, липиды, углеводы, аллелопатия.

Как известно, биохимический состав водорослей формируется не только за счет их генетически обусловленных метаболических особенностей, но и реакции на влияние разнообразных абиотических и биотических факторов. Одним из наиболее интересных и наименее исследованных биотических факторов является аллелопатическое взаимодействие разных видов водорослей, которое осуществляется с помощью экзогенных метаболитов. Известно, что аллелопатическое влияние может вызывать заметные биохимические изменения. Например показано, что у некоторых цианобактерий в ассоциациях со стрептомицетами происходит существенное увеличение концентрации хлорофилла *a* и возрастание фотосинтетической и азотфиксирующей активности [11], а в ассоциациях с растительными партнерами — перестройка углеводного метаболизма [1]. Установлено, что содержание белков в биомассе водорослей, вегетирующих совместно с другим видом, значительно отличается по сравнению с монокультурами. Так, если в клетках монокультуры *Scenedesmus intermedia* количество сырого белка составляло 50%, а *Chlorella* sp. — 46%, то при совместном культивировании этих видов в пилотной установке оно не превышало 27—40% [13]. Накопление белков в моно- и смешанных культурах может отличаться более чем в 2 раза, как в сторону увеличения, так и снижения количества [5]. Было замечено, что с наличием аллелопатического фактора, наряду с влиянием низких температур и повышенной концентрации углекислого газа, связано увеличение степени ненасыщенности жирных кислот в клетках [4]. Однако биохимических исследований водорослей в условиях аллелопатического взаимовлияния

© Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко, Т. О. Мусий, 2016

крайне мало. В связи с этим, на примере культур ряда зеленых водорослей проведено изучение влияния аллелопатических взаимодействий на динамику общего содержания белков, углеводов и липидов. При этом использован большой спектр водорослей, различающихся как по уровню накопления исследуемых биохимических компонентов, так и по силе отклика на аллелопатическое воздействие.

Материал и методика исследований. Исследования проводили на культурах 12 видов зеленых микроводорослей: *Acutodesmus acuminatus* (Lagerh.) Hegew. P. Tsarenko IBASU-A 245, *A. dimorphus* (Turpin) P. Tsarenko IBASU-A 251, *A. obliquus* (Turpin) P. Tsarenko HPDP 139, *Desmodesmus armatus* (Chodat) E. Hegew. HPDP 101, *D. brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. IBASU-A 273, *D. communis* (E. Hegew.) E. Hegew. HPDP 109, *D. subspicatus* (Chodat) E. Hegew. et A. Schmidt IBASU-A 302, *Scenedesmus ellipticus* Corda IBASU-A 272, *Sc. obtusus* Meyen IBASU-A 308, *Monoraphidium contortum* (Thur.) Komárek-Legn. HPDP 105, *Selenastrum gracile* Reinsch IBASU-A 317 и *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg HPDP 116. Водоросли выращивали на среде Фитцджеральда в модификации Цендера и Горэма, при интенсивности освещения 2,5 клк и чередовании светового и темного периодов 16 : 8.

Опыты по изучению влияния аллелопатического фактора проводили по следующей схеме. В каждом опыте использовали по два вида водорослей. Одновременно сеяли на свежую среду семь вариантов культур: два контрольных с монокультурами обоих исследуемых видов; два с монокультурами для последующего получения культуральных фильтратов; два опытных, в которые в дальнейшем прибавляли фильтрат вида-партнера, а также смешанную двувидовую культуру, в которую вносили половинный объем инокулята каждого вида (во избежание различий в плотности моно- и смешанной культур). Для получения фильтратов культуры водорослей через неделю выращивания (что необходимо для накопления в среде экзометаболитов) освобождали от клеток путем фильтрования. Фильтраты добавляли в опытные колбы в количестве 10% от объема культур. После семи суток культивирования в двух контрольных и трех опытных вариантах анализировали биохимический состав биомассы водорослей по общей схеме. Параллельно проводили учет численности клеток в моно- и смешанных культурах и определяли относительную скорость роста ($\mu = \frac{N_n - N_0}{N_0 \cdot n}$, сут⁻¹, где N_0 и N_n — количество клеток в начальный и конечный момент времени, n — длительность культивирования в сутках).

Содержание биохимических компонентов определяли в биомассе водорослей, отделенной от культуральной среды путем фильтрования через обеззоленные бумажные фильтры (синяя лента). Содержание сухого вещества в биомассе определяли методом высушивания до постоянного веса [10]. Навески для определения белков, углеводов и липидов замораживали и хранили в замороженном состоянии до момента проведения анализа. Для определения биохимических показателей биомассу гомогенизировали в фарфоровой ступке со стеклянным песком. Общее содержание белков определяли методом Лоури [15], общее содержание углеводов и липидов — гравиметрическим методом после экстракции соответственно водным раствором этило-

вого спирта (75%) или хлороформно-метаноловой смесью в соотношении 2 : 1 [3, 9, 12]. Показатели рассчитывали в миллиграммах на грамм сухого вещества. Для оценки степени изменений вычисляли отклонения биохимических показателей под влиянием аллелопатического фактора ($\Delta = A_o - A_k$, мг/г сухой массы, где A_o и A_k — содержание того или иного компонента в клетках опытной или контрольной культуры). Для унификации данных и удобства сравнения, учитывая, что доля этих компонентов у разных водорослей может существенно отличаться, — количество белков, углеводов и липидов, как и относительную скорость роста в опытных вариантах, выражали в процентах относительно показателей монокультур ($a = \frac{A_o \cdot 100}{A_k}$, %, где A_o — показатель смешанной культуры (с фильтратом), A_k — показатель контрольной монокультуры). Результаты обработаны статистически с помощью пакета программ Microsoft Excel (уровень достоверности в основном составлял $\geq 0,95$).

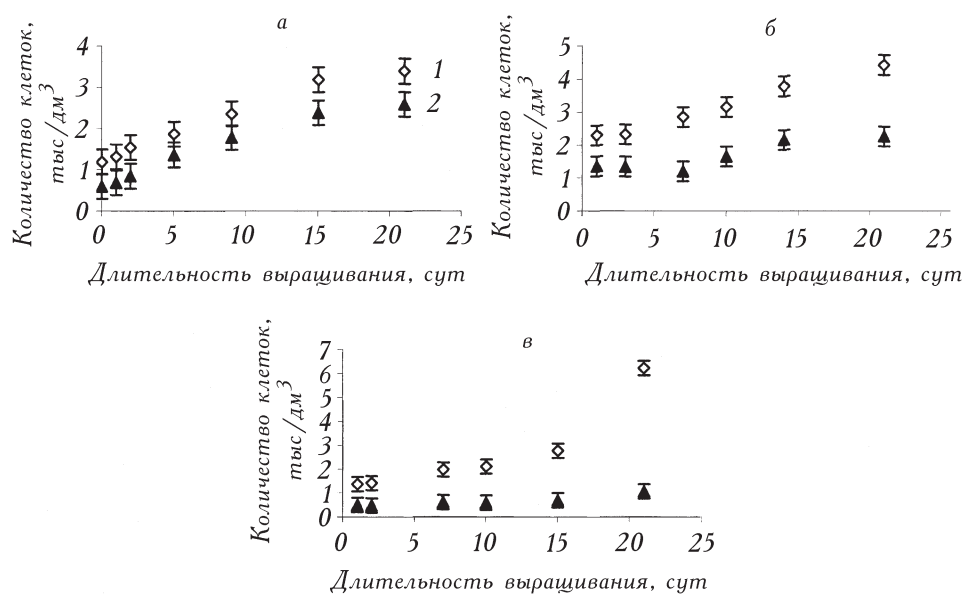
Результаты исследований и их обсуждение

Динамика численности клеток в смешанных культурах зеленых водорослей свидетельствует, что интенсивность их роста отличается по сравнению с ростом в монокультурах, но степень изменений существенно зависит от задействованных видов. Например, на интенсивность роста *Selenastrum gracile* практически не действовал *Acutodesmus dimorphus*, тогда как *Scenedesmus ellipticus* вызывал временное (3—7 сут) незначительное торможение размножения, а *Desmodesmus armatus* (так же, как и *D. communis* и *Sc. obtusus*) — существенное продолжительное угнетение (рис. 1).

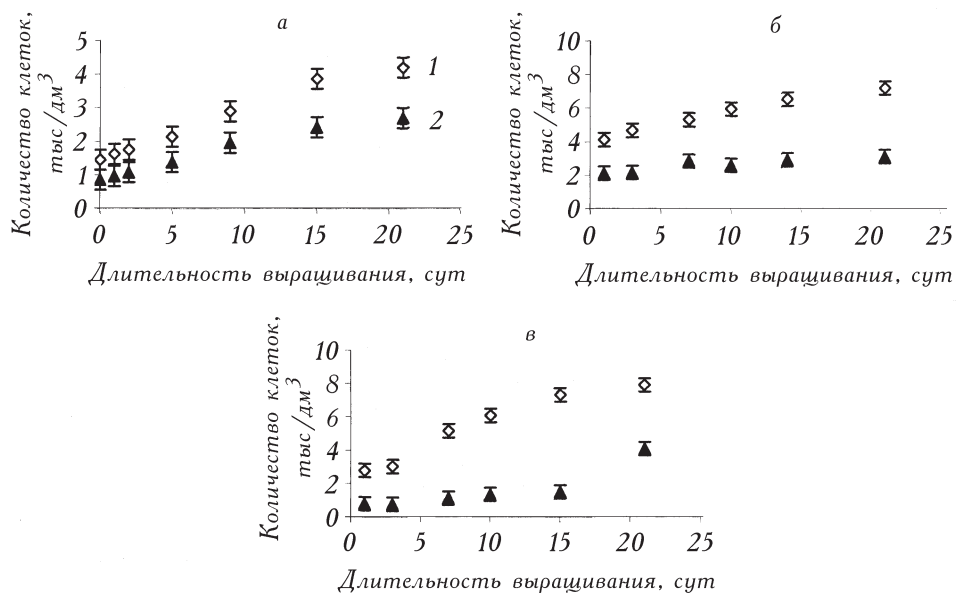
Рост *Acutodesmus obliquus* несколько замедлялся в смешанной культуре с *Desmodesmus communis*, под влиянием *Scenedesmus obtusus* его угнетение усиливалось, а в смешанной культуре с *D. brasiliensis* в течение двух недель его размножение практически отсутствовало. Однако в дальнейшем водоросль, очевидно, адаптировалась к присутствию другого вида, и ее рост восстановился (рис. 2).

Для *Scenedesmus obtusus* наблюдалось некоторое временное усиление роста в смешанной культуре с *Acutodesmus obliquus* (на 7-е сутки $\mu = 0,136 \text{ сут}^{-1}$ в опыте и $0,014 \text{ сут}^{-1}$ — в контроле) и незначительное торможение в присутствии *Selenastrum gracile* (на 16-е сутки $\mu = 0,043 \text{ сут}^{-1}$ в опыте и $0,051 \text{ сут}^{-1}$ — в контроле), однако появление в смешанной культуре *Desmodesmus communis* сопровождалось значительным длительным угнетением роста *Sc. obtusus* (рис. 3).

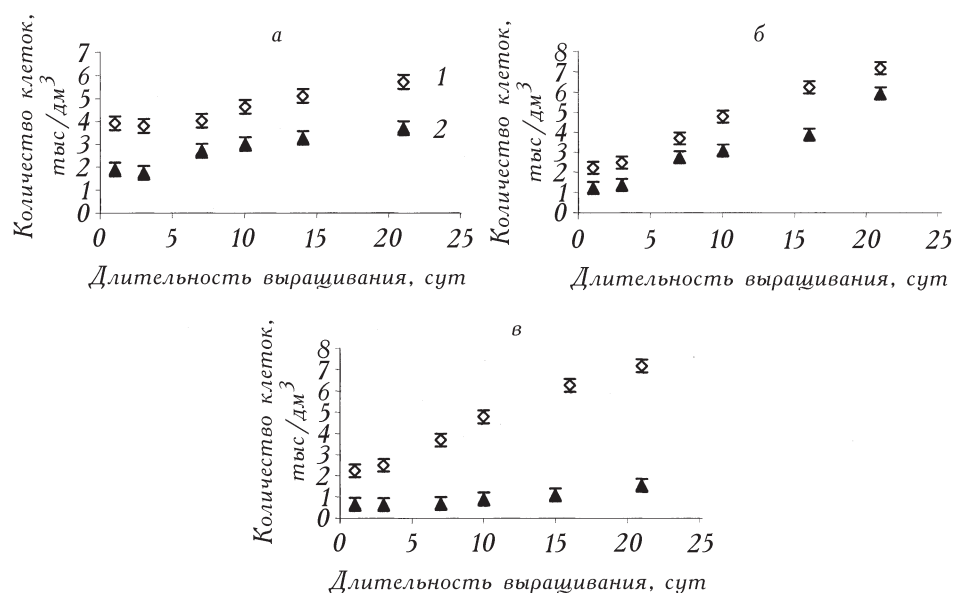
Таким образом, присутствие в среде обитания водорослей других видов, обычно сопровождающееся накоплением разнообразных экзометаболитов, в том числе и аллелопатически активных [6], заметно отражается на интенсивности их ростовых процессов. Как свидетельствуют приведенные результаты, в смешанных культурах могут формироваться не только индифферентные взаимоотношения, но и некоторая стимуляция или угнетение разной степени и длительности, как это установлено и другими авторами для других видов водорослей [16].



1. Количество клеток в процессе выращивания *Selenastrum gracile* в моно- (1) и смешанных (2) культурах: а — *Selenastrum gracile* + *Acutodesmus dimorphus*; б — *Selenastrum gracile* + *Scenedesmus ellipticus*; в — *Selenastrum gracile* + *Desmodesmus armatus*.



2. Количество клеток в процессе выращивания *Acutodesmus obliquus* в моно- (1) и смешанных (2) культурах: а — *Acutodesmus obliquus* + *Desmodesmus communis*; б — *Acutodesmus obliquus* + *Scenedesmus obtusus*; в — *Acutodesmus obliquus* + *Desmodesmus brasiliensis*.



3. Количество клеток в процессе выращивания *Scenedesmus obtusus* в моно- (1) и смешанных (2) культурах: а — *Scenedesmus obtusus* + *Acutodesmus obliquus*; б — *Scenedesmus obtusus* + *Selenastrum gracile*; в — *Scenedesmus obtusus* + *Desmodesmus communis*.

На биохимическом уровне водоросли также по-разному реагировали на влияние аллелопатического фактора. Различия наблюдались в отношении разных классов биохимических соединений и величины отклонений их количества по сравнению с монокультурами, при этом степень изменений зависела от вида сопутствующих водорослей. Если проанализировать показатели смешанных культур и соответствующих монокультур, становится очевидным, что при совместном выращивании водорослей далеко не всегда экспериментально установленное содержание исследуемых биохимических компонентов совпадает с теоретическими величинами, рассчитанными как среднее между показателями соответствующих монокультур, которые росли в тех же условиях (табл. 1).

Например, при совместном выращивании *Selenastrum gracile* и *Acutodesmus dimorphus* на момент анализа биохимического состава (14-е сутки) в смешанной культуре находилось 2,39 тыс. кл/дм³ *S. gracile* и 2,55 тыс. кл/дм³ *A. dimorphus*, то есть примерно одинаковое количество клеток обоих видов, а значит и количество биохимических соединений могло быть близким к среднему между монокультурами. В действительности количество белков заметно превышало показатели обеих монокультур, количество углеводов соответствовало уровню монокультуры *Acutodesmus dimorphus*, то есть было ниже среднего, а содержание липидов было существенно ниже, чем в обеих монокультурах.

В целом, значительных отклонений, когда содержание исследуемых компонентов превышало максимальные значения монокультур или было ниже

1. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе моно- и смешанных культур водорослей (мг/г сухой массы; n = 3)

Культуры водорослей	Белки	Углеводы	Липиды
<i>Acutodesmus acuminatus</i>	268,7	234,0	190,3
<i>Desmodesmus subspicatus</i>	180,0	207,4	190,5
<i>Acutodesmus acuminatus</i> + <i>Desmodesmus subspicatus</i>	<u>224,4</u> 152,7 *	<u>220,7</u> 225,1	<u>190,4</u> 125,1 *
<i>Acutodesmus dimorphus</i>	219,4	207,7	155,2
<i>Selenastrum gracile</i>	141,5	348,5	223,2
<i>Acutodesmus dimorphus</i> + <i>Selenastrum gracile</i>	<u>180,5</u> 230,1 * *	<u>278,1</u> 207,9 *	<u>189,2</u> 102,2 *
<i>Acutodesmus obliquus</i>	270,7	150,4	158,7
<i>Desmodesmus brasiliensis</i>	162,6	147,6	143,6
<i>Acutodesmus obliquus</i> + <i>Desmodesmus brasiliensis</i>	<u>216,7</u> 223,2	<u>149,0</u> 135,2	<u>151,2</u> 109,1 *
<i>Selenastrum gracile</i>	243,2	206,9	489,2
<i>Scenedesmus obtusus</i>	155,7	160,5	204,9
<i>Selenastrum gracile</i> + <i>Scenedesmus obtusus</i>	<u>199,5</u> 192,8	<u>183,7</u> 294,7 * *	<u>347,1</u> 301,2 *
<i>Selenastrum gracile</i>	243,2	206,9	489,2
<i>Desmodesmus communis</i>	142,3	211,1	152,3
<i>Selenastrum gracile</i> + <i>Desmodesmus communis</i>	<u>192,8</u> 212,0	<u>209,0</u> 134,8 *	<u>320,8</u> 230,3 *
<i>Scenedesmus obtusus</i>	155,7	160,5	204,9
<i>Desmodesmus communis</i>	142,3	211,1	152,3
<i>Scenedesmus obtusus</i> + <i>Desmodesmus communis</i>	<u>149,0</u> 99,9 *	<u>185,8</u> 194,5	<u>178,6</u> 155,8 *
<i>Scenedesmus obtusus</i>	178,9	168,0	156,6
<i>Acutodesmus obliquus</i>	385,6	180,9	114,8
<i>Scenedesmus obtusus</i> + <i>Acutodesmus obliquus</i>	<u>282,3</u> 266,5	<u>174,5</u> 161,1	<u>135,7</u> 133,3
<i>Desmodesmus armatus</i>	131,4	149,2	152,4
<i>Monoraphidium contortum</i>	71,7	266,7	212,0
<i>Desmodesmus armatus</i> + <i>Monoraphidium contortum</i>	<u>101,6</u> 117,2 * *	<u>208,0</u> 164,4 *	<u>182,2</u> 163,7

Примечание. Над чертой — рассчитанное среднее между показателями монокультур; под чертой — экспериментально установленные показатели; * достоверное снижение показателей; ** достоверное возрастание показателей.

их минимальных показателей (см. табл. 1), зафиксировано больше, чем вариантов, в которых количество этих соединений было близким к теоретически рассчитанным величинам, средним между соответствующими монокультурами. Интересно отметить, что сравнительно меньшие отклонения наблюдались в отношении количества белков, тогда как амплитуда колебаний содержания углеводов и липидов была намного больше.

Поскольку в двувидовых культурах невозможно понять, какой именно вид водорослей в большей степени реагирует на аллелопатическое влияние, проведена серия опытов, в которых это влияние моделировали путем добавления культуральных фильтратов, то есть питательной среды, содержащей экзометаболиты водорослей, но не содержащей их клеток. Ранее нами было установлено, что направленность действия таких фильтратов в основном соответствует влиянию нативных культур водорослей [5].

Исследования показали, что в подавляющем большинстве случаев аллелопатический фактор существенно влияет на содержание белков, углеводов и липидов в клетках водорослей (табл. 2).

Анализ результатов экспериментов свидетельствует, что только в незначительном количестве случаев отклонения содержания компонентов в опыте не превышали $\pm 10\%$ относительно величин, установленных для контрольных монокультур. Количество белков могло снижаться или повышаться более чем на 50%, содержание углеводов колебалось от 66,6 до 233,6%, а липидов — от 47,9 до 214,0% по сравнению с монокультурами, то есть под влиянием аллелопатического фактора в клетках водорослей происходят довольно существенные метаболические перестройки. Обращает на себя внимание и тот факт, что при аллелопатических взаимодействиях содержание белков могло увеличиваться или уменьшаться примерно с одинаковой частотой, тогда как количество углеводов в биомассе смешанных культур преимущественно повышалось (61% случаев), а липидов — снижалось (57%) (рис. 4).

В общем, стабильные тенденции к увеличению содержания белков наблюдались у *Acutodesmus obliquus*, который характеризуется максимальным среди исследованных видов содержанием этих компонентов, а к снижению — у *Scenedesmus obtusus*, — одного из видов с минимальным их количеством. В клетках *Selenastrum gracile* культуральные фильтраты других зеленых водорослей (*Scenedesmus obtusus*, *Desmodesmus armatus*, *D. communis*) существенно снижали накопление белков (47,3—75,2% по сравнению с монокультурой), однако под воздействием фильтрата *Acutodesmus dimorphus* этот показатель достиг 167,1%.

Содержание углеводов в ответ на аллелопатическое влияние наиболее сильно возрастало у *Selenastrum gracile*, который является самым активным продуцентом этих соединений среди монокультур. Следует однако отметить, что подобный положительный эффект проявлялся лишь в ответ на добавление культуральных фильтратов, тогда как в двувидовых культурах *S. gracile* с другими видами усиление накопления углеводов происходило не всегда.

2. Содержание белков, углеводов и липидов в биомассе водорослей под влиянием фильтратов других видов по сравнению с контрольными монокультурами (a, %; n = 3)

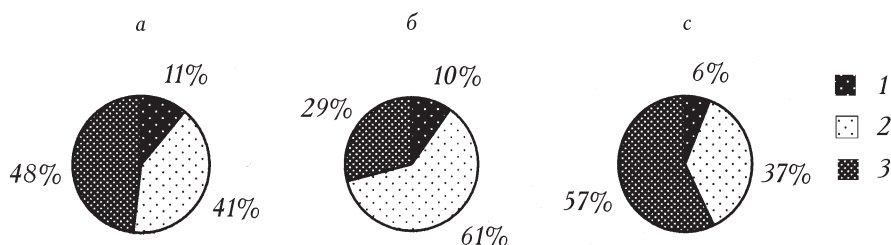
Водоросли, от которых взят фильтрат	Белки	Углеводы	Липиды
<i>Acutodesmus acuminatus</i>			
<i>Desmodesmus communis</i>	83,2	110,0	138,9
<i>Desmodesmus subspicatus</i>	121,7	94,2	81,3
<i>Acutodesmus dimorphus</i>			
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	125,2	116,6	121,9
<i>Selenastrum gracile</i>	99,4	111,1	47,9
<i>Tetraedron caudatum</i>	92,3	118,4	89,7
<i>Acutodesmus obliquus</i>			
<i>Desmodesmus brasiliensis</i>	100,6	77,3	98,2
<i>Desmodesmus communis</i>	129,6	205,8	124,1
<i>Scenedesmus obtusus</i>	112,5	97,7	105,9
<i>Desmodesmus armatus</i>			
<i>Selenastrum gracile</i>	130,1	128,1	96,3
<i>Monoraphidium contortum</i>	84,7	110,3	65,9
<i>Desmodesmus brasiliensis</i>			
<i>Acutodesmus obliquus</i>	94,5	79,3	94,6
<i>Scenedesmus obtusus</i>	106,2	137,5	73,0
<i>Desmodesmus communis</i>			
<i>Acutodesmus acuminatus</i>	95,4	98,8	156,6
<i>Acutodesmus obliquus</i>	80,1	76,7	214,0
<i>Scenedesmus obtusus</i>	123,8	102,2	134,8
<i>Selenastrum gracile</i>	122,9	66,6	125,9
<i>Desmodesmus subspicatus</i>			
<i>Acutodesmus acuminatus</i>	85,7	113,3	115,2
<i>Scenedesmus ellipticus</i>			
<i>Acutodesmus dimorphus</i>	55,2	100,1	100,9
<i>Selenastrum gracile</i>	124,0	114,5	90,7
<i>Scenedesmus obtusus</i>			
<i>Acutodesmus obliquus</i>	87,5	97,0	126,2
<i>Desmodesmus brasiliensis</i>	97,4	108,8	107,9
<i>Desmodesmus communis</i>	98,9	111,3	73,5
<i>Selenastrum gracile</i>	91,9	85,1	50,2

Продолжение табл. 2

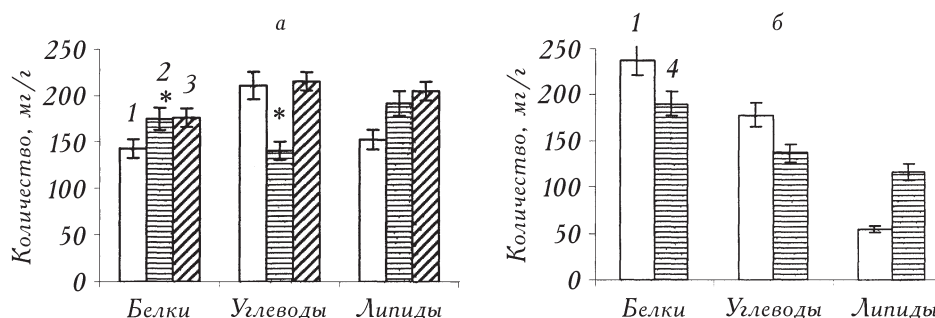
Водоросли, от которых взят фильтрат	Белки	Углеводы	Липиды
<i>Selenastrum gracile</i>			
<i>Acutodesmus dimorphus</i>	167,1	164,0	54,5
<i>Desmodesnus armatus</i>	75,2	233,6	100,6
<i>Desmodesmus communis</i>	59,3	108,9	78,4
<i>Scenedesmus obtusus</i>	57,3	119,3	95,6
<i>Tetraedron caudatum</i>			
<i>Acutodesmus dimorphus</i>	124,7	123,4	67,2
<i>Monoraphidium contortum</i>			
<i>Desmodesnus armatus</i>	125,0	104,5	82,7

Количество липидов у *Selenastrum gracile* было выше в монокультуре. Как уже отмечалось, количество липидных соединений снижалось в большинстве вариантов смешанных культур, причем как в двувидовых культурах, так и под влиянием культуральных фильтратов. На наш взгляд это подтверждает стрессовый характер аллелопатических взаимодействий [7], поскольку известно, что стрессовые влияния любой природы требуют значительных энергетических затрат для стабилизации статуса клеток [2]. В то же время среди исследованных водорослей обнаружен один вид, у которого при совместном выращивании с другими видами содержание липидов стабильно и довольно заметно повышалось — *Desmodesmus communis* (рис. 5).

Содержание углеводов у этой водоросли либо снижалось, либо оставалось на том же уровне, однако в ответ на добавление фильтратов других исследованных видов количество липидных компонентов увеличивалось на 26—56% и даже более чем вдвое — на 114% по сравнению с содержанием в монокультуре (рис. 6). Это позволяет предполагать, что у *D. communis* именно липидам в большей мере свойственны стабилизирующие функции при аллелопатических взаимодействиях.

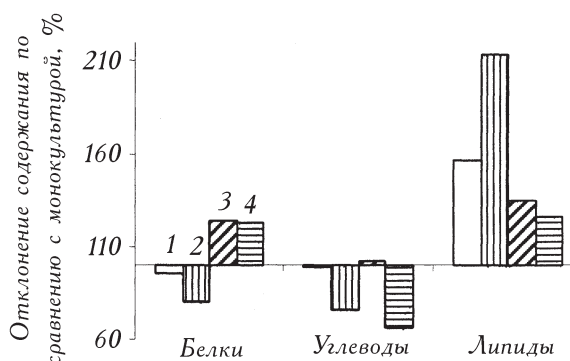


4. Частота изменений содержания белков (а), углеводов (б) и липидов (в) под влиянием аллелопатического фактора: 1 — незначительные колебания (в пределах $\pm 1-2\%$); 2 — увеличение содержания; 3 — уменьшение содержания.



5. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе *Desmodesmus communis* в монокультуре (1) и при добавлении фильтратов: а — фильтрат *Selenastrum gracile* (2), фильтрат *Scenedesmus obtusus* (3), б — фильтрат *Acutodesmus obliquus* (4). * $P < 0,95$.

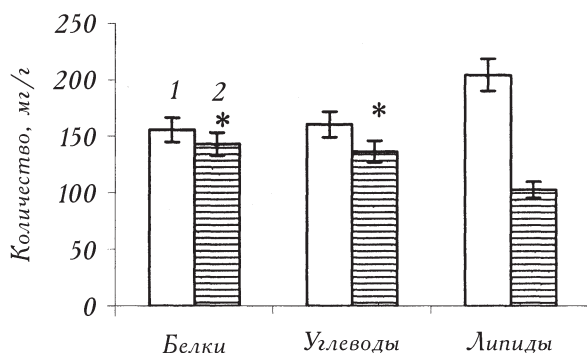
Некоторые виды сравнительно слабо реагируют на присутствие метаболитов других водорослей, например содержание белков, углеводов и липидов у *Acutodesmus obliquus* мало изменялось при добавлении фильтрата *Scenedesmus obtusus*, так же *Sc. obtusus* меньше реагировал на фильтраты *Desmodesmus brasiliensis* и *D. communis*. В целом, *Sc. obtusus* на биохимическом уровне оказался довольно устойчивым к влиянию других видов.



6. Относительное содержание (%) белков, углеводов и липидов в биомассе *Desmodesmus communis* под влиянием фильтратов *Acutodesmus acuminatus* (1), *Acutodesmus obliquus* (2), *Scenedesmus obtusus* (3) и *Selenastrum gracile* (4).

Наряду с тем, что относительная скорость его роста по сравнению с монокультурой колебалась от 42—78 до 117—178% при добавлении фильтратов соответственно *D. communis* и *Selenastrum gracile*, его биохимические показатели изменялись меньше, чем у других видов водорослей, за исключением варианта с фильтратом *S. gracile*, в котором количество липидов в клетках сценедесмуса заметно снизилось — на 102,1 мг/г, что составляет почти половину от его содержания в биомассе этой водоросли в контроле (рис. 7).

В то же время *Selenastrum gracile* отличается значительной чувствительностью к влиянию аллопатического фактора на уровне как ростовых, так и биосинтетических процессов — амплитуда колебаний содержания всех исследованных биохимических компонентов — белков, углеводов и липидов — в его клетках при добавлении фильтратов большинства других видов может достигать значительных величин (см. табл. 2). При этом интересно, что количество белков в клетках этой водоросли при аллопатическом влиянии может как возрастать, так и снижаться, количество липидов преимущест-

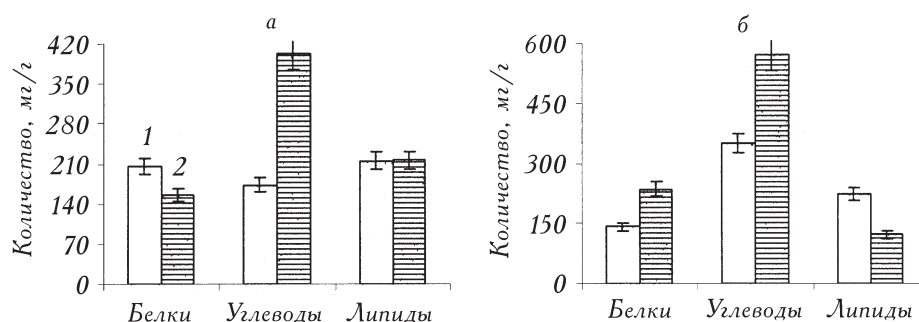


7. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе *Scenedesmus obtusus* в монокультуре (1) и при добавлении фильтрата *Selenastrum gracile* (2). * $P < 0,95$.

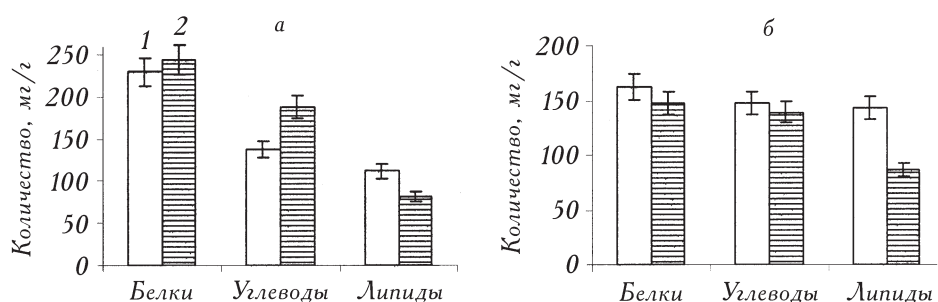
венно снижается, тогда как содержание углеводов чаще заметно возрастает под влиянием метаболитов других видов (рис. 8). Очевидно, у *S. gracile* именно углеводы ответственны за поддержание гомеостаза при ухудшении условий существования, поскольку увеличение их количества мы наблюдали также при резких колебаниях температуры [8].

В ответ на влияние аллелопатического фактора обычно происходит перераспределение соотношения биохимических компонентов. Например, в клетках *Desmodesmus brasiliensis* под влиянием фильтрата *Scenedesmus obtusus* относительное содержание липидов уменьшилось на фоне возрастания количества белков и углеводов, тогда как фильтрат *Acutodesmus obliquus* вызывал у *D. brasiliensis* снижение содержания соединений всех трех биохимических классов (рис. 9).

Обращает на себя внимание тот факт, что чаще всего в ответ на аллелопатическое влияние наблюдается увеличение количества углеводов в клетках водорослей, что еще раз подтверждает их защитную роль как стабилизирующего или энергоемкого компонента. Например, как уже отмечалось, существенное увеличение количества углеводных соединений наблюдалось в культуре *Selenastrum gracile*. Подобная закономерность выявлена также у *Desmodesmus brasiliensis* при добавлении фильтрата *Scenedesmus obtusus*, и особенно заметна у *Acutodesmus obliquus* под влиянием фильтрата *D. communis* (рис. 10).

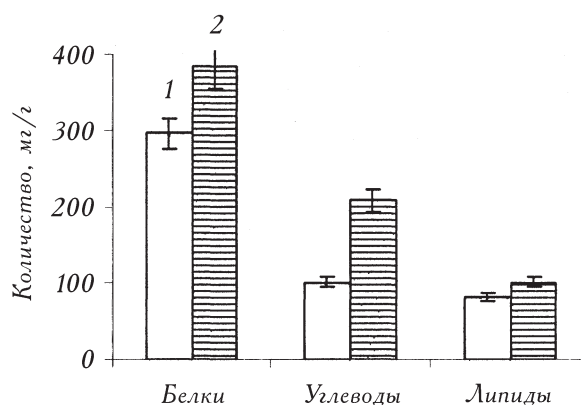


8. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе *Selenastrum gracile* в монокультуре (1) и при добавлении фильтратов (2) *Desmodesmus armatus* (а) и *Acutodesmus dimorphus* (б).



9. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе *Desmodesmus brasiliensis* в монокультуре (1) и при добавлении фильтратов (2) *Scenedesmus obtusus* (а) и *Acutodesmus obliquus* (б).

Таким образом, при аллелопатических взаимодействиях количество углеводов повышается у водорослей и с высоким, и со сравнительно низким фоновым их содержанием, причем, как свидетельствуют результаты экспериментов, в ответ на действие экзометаболитов других видов оно может возрастать в 1,5—2,5 раза. Интересно, что способность регулировать содержание углеводов рассматривают как один из способов повышения конкурентоспособности *Microcystis aeruginosa* при совместном выращивании с *Scenedesmus quadricauda* [14]. Выявлены также существенные отличия углеводного обмена у симбиотических цианобактерий (синезеленых водорослей) по сравнению со свободноживущими [1]. Таким образом, повышение содержания углеводных соединений при аллелопатических взаимодействиях может выполнять не только защитную роль, но и отвечать за усиление аллелопатического потенциала.



10. Количество белков, углеводов и липидов в биомассе *Acutodesmus obliquus* в монокультуре (1) и при добавлении фильтрата *Desmodesmus communis* (2).

В целом, приведенные данные свидетельствуют о значительных изменениях биохимического состава водорослей под влиянием аллелопатического фактора. Выявленные особенности могут найти практическое применение при промышленном выращивании водорослей, в частности для повышения, в зависимости от цели, содержания белков, углеводов или липидов. Анализ полученных результатов показывает, что при подборе соответствующих взаимодействующих видов водорослей, прирост Δ количества белков в их клетках может достигать 18—88 мг/г, углеводов — 19—230 мг/г, липидов —

20—62 мг/г. Таким образом, детальное изучение аллелопатических взаимодействий может стать основой для использования аллелопатического фактора в практических целях, а именно для целенаправленной регуляции состава водорослевой биомассы, обогащения ее биологически ценными соединениями. Использование современных методов анализа и соответствующей аппаратуры дадут возможность влиять на накопление водорослями отдельных наиболее ценных компонентов.

Заключение

В процессе аллелопатического взаимодействия зеленых микроводорослей изменяется как интенсивность их роста, так и количество белков, углеводов и липидов в клетках. Несмотря на значительные видоспецифические различия, сравнительно меньшие отклонения наблюдаются в накоплении белков, в то время как амплитуда колебаний содержания углеводов и липидов существенно выше.

При аллелопатических взаимодействиях количество белков у разных водорослей увеличивается или уменьшается примерно с одинаковой частотой, тогда как содержание углеводов преимущественно повышается, а липидов — снижается. Максимальный прирост количества белков и углеводов аллелопатический фактор вызывает у наиболее активных продуцентов этих соединений. Так количество белков в клетках *Acutodesmus obliquus* при добавлении культурального фильтрата *Desmodesmus communis* превысило показатели монокультуры почти на 30%, а содержание углеводов в биомассе *Selenastrum gracile* под влиянием фильтратов *Acutodesmus dimorphus*, *Desmodesmus armatus*, *D. communis* и *Scenedesmus obtusus* составляло от 108,9 до 233,6% по сравнению с монокультурой.

Стабильное усиление накопления липидов под влиянием аллелопатического фактора наблюдалось только у *Desmodesmus communis*, в клетках которого содержание этих соединений при добавлении фильтратов исследованных водорослей достигало 125,9—214,0% по сравнению с контролем.

**

На прикладі культур 12 видів зелених водоростей показано, що при алелопатичній взаємодії (при спільному вирощуванні або додаванні культуральних фільтратів) їхній біохімічний склад зазнає суттєвих змін, причому вміст білків змінюється приблизно з однаковою частотою у бік зростання або зниження, тоді як кількість ліпідів переважно знижується, а вуглеводів — підвищується.

**

Allelopathic interaction between green algae was studied on the example of the cultures of 12 their species. It has been found that under conditions of mixed cultures or after the addition of cultural filtrates biochemical composition of algae essentially changed. In this case, the content of proteins either increased or decreased, the content of lipids mainly decreased, whereas the amount of carbohydrates increased.

**

1. Баулина О.И. Ультраструктурная пластичность цианобактерий в ассоциациях с растениями // Материалы междунар. конф. по грибам и воро-

- дослям в биоценозах: Тез. докл., Москва, 31 янв. — 3 февр. 2006 г. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. — С. 23—24.
2. Браун А.Д., Моженко Т.П. Неспецифический адаптационный синдром клеточной системы. — Л.: Наука, 1987. — 232 с.
 3. Горга А.І., Грубінко В.В. Вплив дизельного палива на біосинтез протеїнів, вуглеводів і ліпідів у *Chlorella vulgaris* Beijer. // Біотехнологія. — 2011. — Т. 4, № 6. — С. 74—81.
 4. Золотарьова О.К., Шнюкова Є.І., Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф. Перспективи використання мікроводоростей у біотехнології / Під ред. О. К. Золотарьової. — К.: Альтерпрес, 2008. — 234 с.
 5. Кирпенко Н.И., Курейшевич А.В. Содержание белков в биомассе монокультур и смешанных культур водорослей // Альгология. — 2010. — Т. 20, № 2. — С. 168—176.
 6. Кирпенко Н.И., Курашов Е.А., Крылова Ю.В. Компонентный состав экзо-метаболитов в культурах некоторых водорослей // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 1. — С. 56—77.
 7. Кирпенко Н.И. Аллелопатическое взаимовлияние пресноводных водорослей. — Киев: Наук. думка, 2013. — 254 с.
 8. Кирпенко Н.И., Усенко О.М., Мусий Т.О. Содержание белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей при кратковременных колебаниях температуры // Гидробиол. журн. — 2016. — Т. 52, № 5. — С. 54—64.
 9. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. — Л.: Наука, 1981. — 339 с.
 10. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидро-биологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
 11. Омарова Е.О., Зенова Г.М., Орлеанский В.К. и др. Экологические особенности взаимодействия синезеленых водорослей (цианобактерий) и стрептомицетов как компонентов альгобактериальных ассоциаций // Материалы междунар. конф., посвященной 75-летию биол. ф-та. МГУ им. М. В. Ломоносова по грибам и водорослям в биоценозах, Москва, 31 янв. — 3 февр. 2006 г. — М., 2006. — С. 116—117.
 12. Практикум по общей биохимии / Ю. Б. Филиппович, Т. А. Егорова, Г. А. Севастьянова. — М.: Просвещение, 1975. — 318 с.
 13. Erchul B.A.F., Isenberg D.L. Protein quality of various algal biomasses produced by a water reclamation pilot plant // J. Nutrition. — 1968. — Vol. 95 (3). — P. 374—380.
 14. Hu Xiao-zhen, Jin Xiang-can, Chu Zhao-sheng et al. Light competition between *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda* from Taihu Lake and the dominance process simulation in microcosm // Nongye huanjing kexue xuebao = J. Agro-Environ. Sci. — 2005. — Vol. 24, N 3. — P. 538—543.
 15. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193 (1). — P. 265—275.
 16. Wang You, Yu Zhi-ming, Song Xiu-xian, Zhang Shan-dong. Effects of macroalgae on growth of 2 species of bloom microalgae and interactions between these microalgae in laboratory culture // Huanjing kexue = Environ. Sci. — 2006. — Vol. 27, N 2. — P. 274—280.