

УДК 582.232-113

В. А. Медведь¹, З. Н. Горбунова¹, Е. В. Борисова²

**РОСТ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В УСЛОВИЯХ
ВЛИЯНИЯ РАСТВОРЕННЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ
СОЕДИНЕНИЙ**

Исследовано влияние глюкозы и глутаминовой кислоты на прирост биомассы и содержание хлорофилла *a* у представителей диатомовых (*Mayamaea atomus*), зеленых (*Desmodesmus brasiliensis*), стрептофитовых (*Cosmarium polygonum* var. *acutius*) и эвгленовых (*Euglena gracilis*) водорослей. Выявлена способность всех исследованных видов к миксотрофному типу питания. Показано, что характер влияния глюкозы и глутаминовой кислоты на ростовые характеристики и содержание хлорофилла *a* у представителей разных отделов водорослей является неоднозначным и, по-видимому, обусловлен видоспецифичностью исследуемых организмов.

Ключевые слова: водоросли, растворенные органические соединения, сухая масса, удельная скорость роста, хлорофилл *a*.

Одной из актуальных проблем гидроэкологии является раскрытие механизмов функционирования водных экосистем, что влечет за собой необходимость глубокого познания процессов жизнедеятельности гидробионтов. Наряду с фитопланктоном, который является наиболее представленным в количественном отношении компонентом водных экосистем, существенную роль в их функционировании играет также фитоэпифитон — экологическая группа водорослей, которые развиваются на высших водных растениях. Их биомасса, особенно в зарастающих водоемах, часто не уступает биомассе фитопланктона. Согласно данным П. Г. Беляевой [2], эпифитон занимает по распространенности и продуктивности второе место. Установлено, например, что доля перифитона в общей первичной продукции оз. Нарочь достигает 40% [18]. Фитоэпифитон отличается от фитопланктона по флористическим спектрам, спектрам ведущих семейств, родов и комплексу доминирующих видов, который наряду с представителями Bacillariophyta и Chlorophyta включает виды из отдела Streptophyta [8—10, 26]. Общеизвестно, что структурные и функциональные характеристики водорослей тесно взаимосвязаны и зависят от воздействия экологических факторов, среди которых одно из важнейших мест принадлежит химическому составу воды [25]. Литературные данные свидетельствуют о высокой избирательности представителей отдела Streptophyta к условиям окружающей среды [16]. Оп-

© В. А. Медведь, З. Н. Горбунова, Е. В. Борисова, 2017

тимальными условиями для их развития являются водоемы с низким содержанием минеральных веществ и высоким содержанием органических соединений. В зарослях воздушно-водных растений с высоким содержанием органических веществ и освещенностью в среднем в 10 раз ниже, чем на открытых участках водоемов, создаются именно такие условия [10]. Предполагается, что виды водорослей, обитающие в слабоосвещенных участках водоемов с высокой трофностью, вполне довольствуются усвоением готовых органических веществ и лишь в незначительной степени осуществляют фотосинтез [12, 19]. По-видимому, эпифитные водоросли обладают эволюционно приобретенными особенностями, которые позволяют им недостаточное количество энергии солнечного света компенсировать энергией растворенных органических соединений и в течение вегетационного периода активно расти и размножаться, накапливая значительное количество биомассы.

Целью настоящей работы была сравнительная оценка возможности усвоения экзогенных органических веществ водорослями эпифитона (представителями Bacillariophyta, Chlorophyta, Streptophyta и Euglenophyta) и их способности осуществлять в этих условиях вегетативный рост.

Материал и методика исследований. В работе использовали альгологически чистые культуры водорослей: эвгленовую — *Euglena gracilis* Klebs шт. 114 из коллекции Института гидробиологии НАН Украины (HPDP), зеленую — *Desmodesmus brasiliensis* (Bohl.) Hegew. шт. 273 и стрептофитовую — *Cosmarium polygonum* var. *acutius* Messikommer шт. 438 из коллекции Института ботаники НАН Украины (IBASU-A) и диатомовую — *Mayamaea atomus* (Kütz.) Lange-Bert. (= *Navicula atomus* (Kütz.) Grun.) шт. 12-02 из коллекции Киевского национального университета (АСКУ).

Водоросли выращивали в условиях накопительной культуры на стандартных средах, оптимальных для каждого вида, в течение 26 суток. Для культивирования *D. brasiliensis* использовали среду Фитцджеральда № 11 в модификации А. Цендера и П. Горема [20], *M. atomus* и *C. polygonum* var. *acutius* — среду Болда (3N BBM) с добавлением витаминов В₁, В₁₂ и биотина [28], *E. gracilis* — среду Громова № 6 [13, 23].

D. brasiliensis, *E. gracilis* и *C. polygonum* var. *acutius* культивировали при температуре 22—25°C и освещении лампами дневного света в течение 16 ч/сут (интенсивность 10 Вт/м²), а *M. atomus* — при температуре 15—18°C в условиях естественного освещения (северная сторона). Исходная плотность культур составляла 19—67 мг/дм³.

Для изучения влияния экзогенных органических соединений на ростовые параметры исследуемых водорослей в среду вносили глюкозу и/или глутаминовую кислоту из расчета соответственно 100 и 20 мг/дм³. Контролем служили культуры, выращиваемые на среде без добавления вышеуказанных органических веществ. Отбор проб для анализов осуществляли в начале опыта (1-е сутки), а также на 5, 12, 20 и 26-е сутки.

При оценке влияния органических веществ на ростовые характеристики водорослей учитывали количество сухой массы в конце роста культуры и

темпы прироста биомассы водорослей за единицу времени (удельная скорость роста).

Сухую массу водорослей определяли весовым методом [20]. Клетки исследуемых видов водорослей отделяли от среды фильтрованием через мембранные фильтры Сынпор № 4 (диаметр пор 0,85 мкм) или центрифугированием при 8000 об/мин.

Изменение количества сухой массы в конце роста культуры рассчитывали по формуле N/N_0 , где N_0 — начальная сухая масса, N — сухая масса в конце роста культуры (26 сутки). Удельную скорость роста (μ) водорослей определяли по формуле $\mu = (N_t - N_0)/(N_0 \times \Delta t)$, где N_0 — начальная сухая масса, N_t — сухая масса в определенный период, Δt — количество суток между определениями [27]. Содержание хлорофилла a определяли экстрактным спектрофотометрическим методом [32]. Концентрацию пигмента рассчитывали по уравнению С. Джеффри и Ф. Хамфри [31].

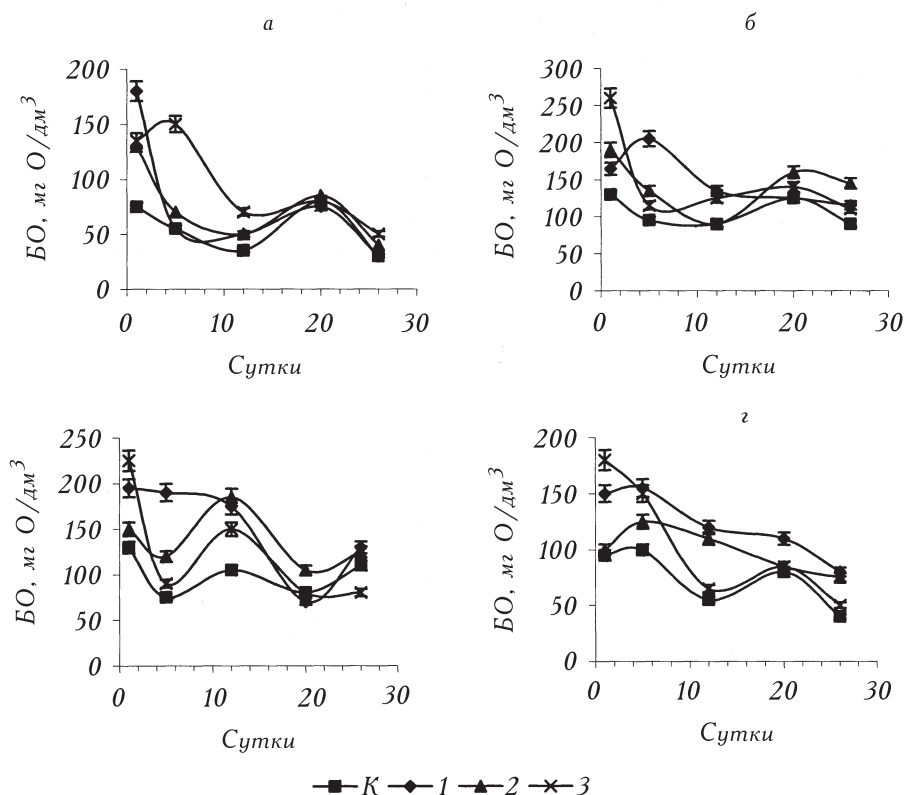
Количество растворенных органических веществ (РОВ) в культуральной среде оценивали методом бихроматной окисляемости (БО) [17]. Величину рН среды измеряли с помощью иономера ЭВ-74. Полученные результаты были обработаны статистически [6].

Результаты исследований и их обсуждение

Сравнительный анализ полученных данных показал, что все исследуемые виды водорослей при наличии в среде экзогенных органических соединений способны к миксотрофному типу питания. В первую очередь на это указывает изменение величины БО — показателя, по которому косвенно можно судить о потреблении растворимых органических веществ водорослями [4], а также увеличение прироста сухой массы водорослей и удельной скорости роста в опытных вариантах по сравнению с контролем (автотрофный рост на минеральной среде).

В культурах исследуемых водорослей при выращивании их на среде с глюкозой и/или глутаминовой кислотой отмечалось снижение величины БО значительно больше, чем в контроле (рис. 1). При этом у водорослей из разных отделов динамика этого показателя была разной. Так, величина БО у *M. atomus* к концу опыта (26-е сутки) снижалась по сравнению с контролем в 2 раза при выращивании на среде с глюкозой и глутаминовой кислотой, у *D. brasiliensis* — в 1,4 раза на среде с глюкозой.

Самое заметное уменьшение величины БО наблюдалось у *C. polygonum* var. *acutius*: в среде с глюкозой она снижалась в 2,5 раза по сравнению с исходной, а при внесении одновременно глюкозы и глутаминовой кислоты — в 4,2 раза. У *E. gracilis* наибольшее снижение БО (в 3,6 раза) также отмечалось при наличии в среде глюкозы и глутаминовой кислоты, в то время как в варианте только с глутаминовой кислотой снижение этого показателя было незначительным (в 1,3 раза). Таким образом, изменение показателя БО в опытных вариантах по сравнению с контролем зависело как от вида водоросли, так и от влияния определенных экзогенных органических веществ



1. БО в культурах исследованных видов водорослей в условиях влияния органических соединений. Здесь и на рис. 2—5: а — *Desmodismus brasiliensis*; б — *Cosmarium polygonum var. acutius*; в — *Mayamaea atomus* и г — *Euglena gracilis*; К — контроль; 1 — глюкоза; 2 — глутаминовая кислота; 3 — глюкоза и глутаминовая кислота.

или их совместного действия, что согласуется с литературными данными о видоспецифичности водорослей в отношении их способности ассимилировать разнообразные органические соединения [1, 5, 12, 14, 21, 24].

Учитывая данные о негативном влиянии подкисления или подщелачивания среды на процессы фотосинтеза, поглощения кислорода на свету и деградации органических веществ водорослями [3, 4, 11, 30], мы постоянно осуществляли контроль рН среды на протяжении всего периода культивирования (табл. 1).

Установлено увеличение этого показателя во всех культурах исследованных водорослей, кроме *C. polygonum var. acutius*. При этом рост *D. brasiliensis* и *M. atomus* во всех вариантах опыта, в основном, происходил в условиях щелочной реакции среды, *C. polygonum var. acutius* — нейтральной, *E. gracilis* — кислой. Однако динамика величины активной реакции среды в опытных вариантах с внесением глюкозы и/или глутаминовой кислоты существенно не отличалась от контроля (см. табл. 1).

1. pH среды при культивировании исследуемых видов водорослей (на 1-е—26-е сутки)

Виды водорослей	Варианты опыта			
	контроль	глюкоза	глутаминовая кислота	глюкоза + глутаминовая кислота
<i>Mayamaea atomus</i>	7,5—8,6	7,8—9,2	7,5—8,6	7,6—9,1
<i>Desmodesmus brasiliensis</i>	9,0—10,2	8,7—10,2	8,9—10,1	8,6—10,9
<i>Cosmarium polygonum</i> var. <i>acutius</i>	7,0—7,1	7,2—7,5	6,8—7,2	7,4—7,6
<i>Euglena gracilis</i>	3,7—5,3	3,6—4,8	3,6—5,2	3,4—4,5

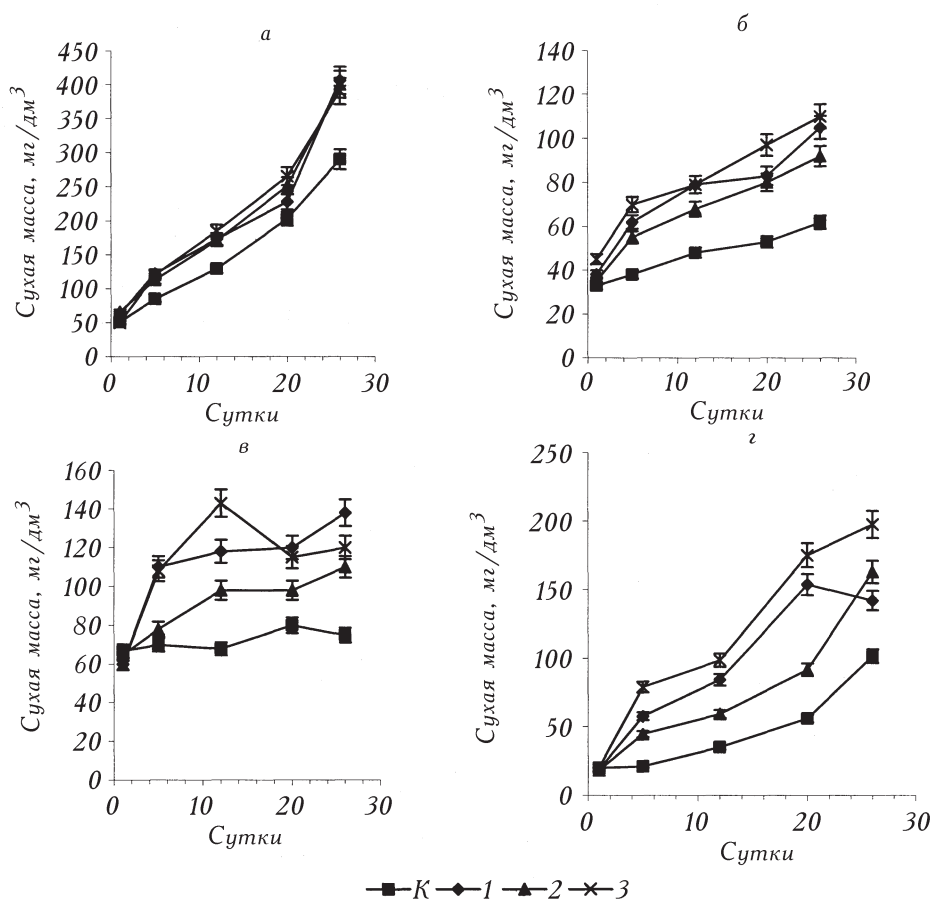
Полученные данные о приросте биомассы исследуемых видов водорослей, при выращивании их на среде с внесением экзогенных органических веществ, свидетельствуют об интенсификации роста всех водорослевых культур в опытных вариантах по сравнению с контролем (рис. 2).

Наиболее существенный прирост биомассы наблюдался у водорослей *M. atomus* и *E. gracilis* при наличии в среде глюкозы или глутаминовой кислоты — в 1,5—1,7 раза больше, чем в контроле. Несколько меньше — у *C. polygonum* var. *acutius*, где прирост сухой массы в опытных вариантах по сравнению с контролем был ниже в 1,4 раза. У *D. brasiliensis* прирост сухой массы в опытных вариантах мало отличался от контроля (в 1,1 раза).

Одновременное присутствие в среде глюкозы и глутаминовой кислоты также интенсифицировало рост водорослей *M. atomus*, *C. polygonum* var. *acutius*, *D. brasiliensis* и *E. gracilis*. Так, к концу эксперимента количество сухой массы этих видов в опытных образцах было в 1,3—1,6 раза больше, чем на среде без органических добавок. Однако незначительный синергизм — взаимное усиление стимулирующего действия этих двух органических соединений — нами наблюдался только у *D. brasiliensis*. При этом прирост сухой массы *M. atomus* и *C. polygonum* var. *acutius* был несколько меньше, чем при росте этих водорослей на среде с добавлением глюкозы или глутаминовой кислоты по отдельности. В культуре *E. gracilis* прирост сухой массы был одинаковым при наличии в среде только глутаминовой кислоты и при ее сочетании с глюкозой (см. рис. 2).

Одним из основных показателей, характеризующих рост культур водорослей, является удельная скорость роста (μ). Максимальное значение этого показателя у всех исследованных видов водорослей при внесении в среду глюкозы и/или глутаминовой кислоты наблюдалось в первые сутки роста (рис. 3).

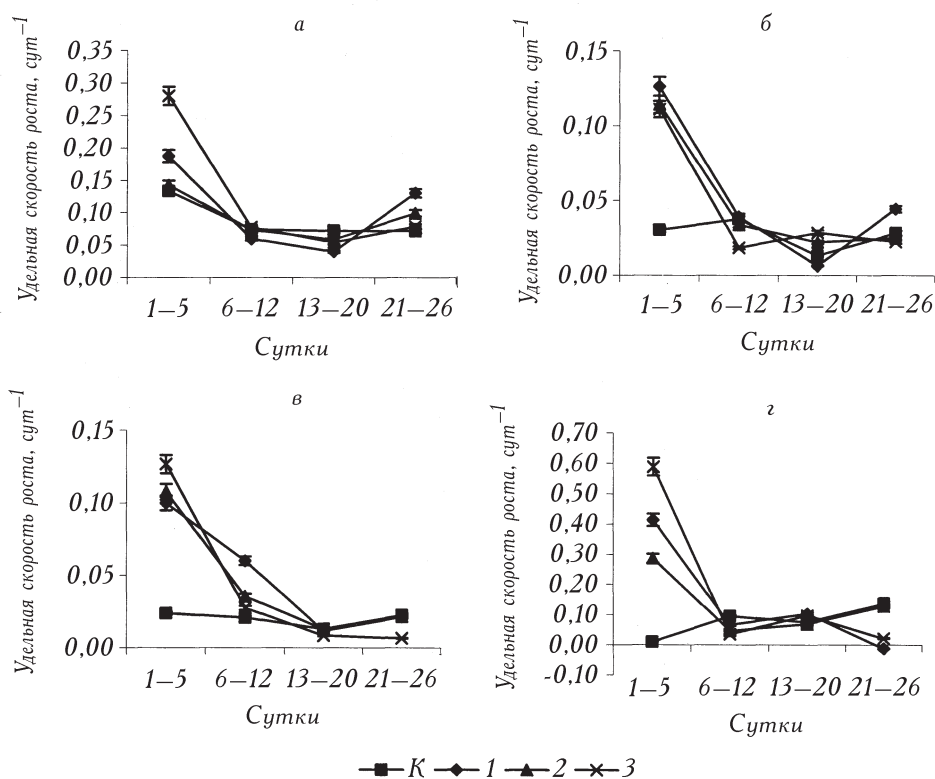
Удельная скорость роста отличалась у разных видов и колебалась в пределах 0,29—0,59 сут⁻¹ у *E. gracilis*, 0,11—0,13 сут⁻¹ — у *C. polygonum* var. *acutius*, 0,14—0,28 сут⁻¹ — у *D. brasiliensis* и 0,10—0,13 сут⁻¹ — у *M. atomus*. Тем не менее, средняя величина μ в культурах *E. gracilis*, *C. polygonum* var.



2. Сухая масса культур исследованных видов водорослей под влиянием органических соединений.

acutius и *M. atomus* за весь период роста водорослей была выше в 1,1—2,4 раза при наличии в среде экзогенных органических веществ, чем в контроле. В то же время увеличение удельной скорости роста в культуре *D. brasiliensis*, при выращивании данной водоросли на среде с глюкозой и/или глутаминовой кислотой, было незначительным и не превышало 1,1—1,4 раза по сравнению со значением μ при росте на минеральной среде.

Отмечены также небольшие различия в характере роста исследуемых видов водорослей, которые частично связаны с индивидуальной удельной скоростью роста. Например, увеличение биомассы водорослей в культурах *M. atomus*, *C. polygonum* var. *acutius* и *D. brasiliensis* происходило постепенно на протяжении всей экспозиции. Тогда как в культуре *E. gracilis* интенсивный рост наблюдался только до 20-х суток, а затем процесс накопления биомассы замедлялся, особенно в опытах с глюкозой. Возможно, обладая более высокой скоростью роста (в 3—4 раза выше, чем у других водорослей), *E. gracilis* быстро использует глюкозу как дополнительный источник углеро-



3. Удельная скорость роста культур исследованных видов водорослей под влиянием органических соединений.

да, что в итоге приводит к наблюдаемому снижению активности роста. Не исключается также возможность ускорения прохождения фаз роста и укорачивание цикла развития *E. gracilis* в присутствии глюкозы, которые наблюдались другими исследователями в культурах *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot [14, 15]. Кроме того, в альгологически чистой культуре *E. gracilis* количество глюкозы в среде может снижаться за счет развития специфической бактериальной микрофлоры.

Следует также отметить, что только у *E. gracilis* наблюдалась более интенсивная стимуляция роста культуры глутаминовой кислотой, чем глюкозой, что согласуется с данными литературы о положительном и отрицательном влиянии аминокислот на рост и развитие водорослей разных таксономических групп. Так, известен стимулирующий эффект аспарагиновой и глутаминовой кислот на рост *Anabaena cylindrica* Lemm., *N. punctiforme* [14] и *A. variabilis* [21] в лабораторных условиях. Установлено, что ряд аминокислот оказывает положительное влияние на развитие естественных популяций и чистых культур основных возбудителей «цветения» воды в днепровских водохранилищах — *Microcystis aeruginosa* Kütz emend. Elenk и *Aphanizomenon flos-aquae* (L) Ralfs. [12]. В то же время, описано ингибирующее действие аланина, лизина, тирозина и триптофана на развитие харовой водо-

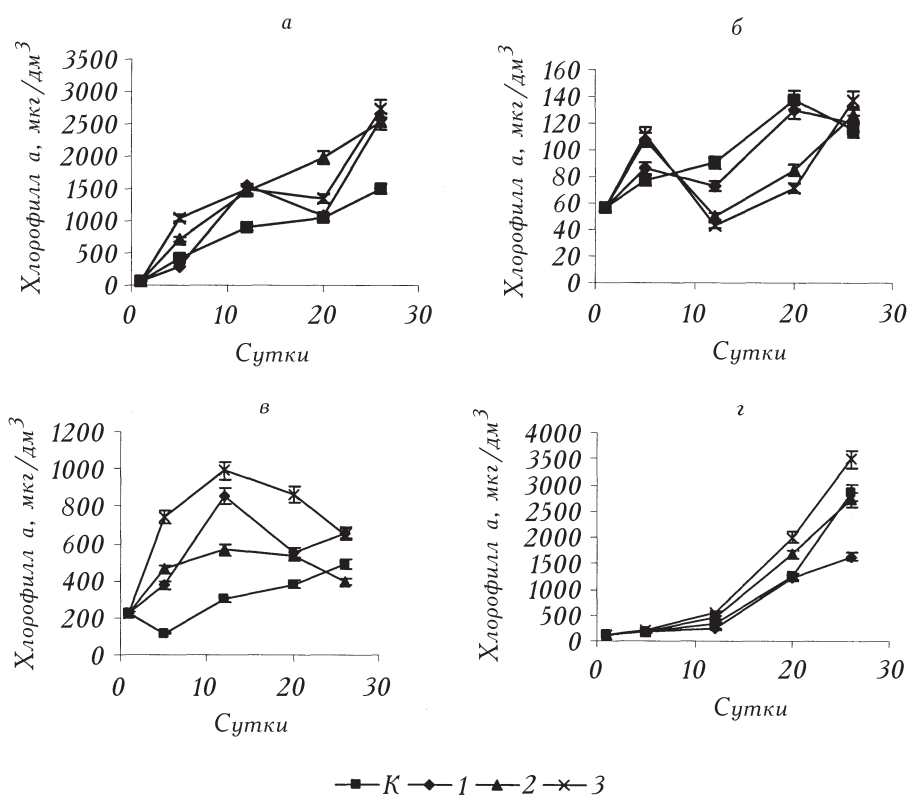
росли *Chara zeylanica* в культуре (цит. по [12]). Таким образом, полученные нами результаты по динамике прироста биомассы у исследованных видов водорослей в присутствии экзогенных органических соединений свидетельствуют об их способности к миксотрофии.

С точки зрения экологии, миксотрофия рассматривается как метаболическая стратегия некоторых организмов, объединяющая черты авто- и гетеротрофии, то есть использование различных источников углерода и энергии при наличии лимитирующих факторов. У водорослей чаще встречается вариант сочетания фотосинтеза с аэробной гетеротрофностью, которая осуществляется путем фагоцитоза (динофлагелляты, золотистые и криптофитовые водоросли) или осмотротрофным поглощением растворенных органических веществ (синезеленые, зеленые и красные водоросли) [7, 19, 29].

Способность к миксотрофии широко распространена среди водорослей и выражена у разных видов в неодинаковой степени. Однако точные данные о балансе авто- и гетеротрофии во время миксотрофного роста пока еще отсутствуют. Остается также открытым вопрос о механизме регуляции миксотрофии и факторах среды, влияющих на этот процесс. Во многих исследованиях высказывается предположение, что автотрофное питание преобладает при хорошем освещении и достаточной концентрации биогенных элементов, необходимых для фотосинтеза и роста, тогда как присутствие в среде подходящих органических субстратов способствует гетеротрофному питанию. Однако есть сведения о том, что некоторые организмы способны питаться миксотрофно и при хорошем освещении, и при достаточном количестве неорганических источников азота и фосфора. Более того, с увеличением освещенности уровень поглощения органических веществ у них может возрастать [19, 33, 34].

Одним из подходов в изучении особенностей авто-, миксо- и гетеротрофного роста водорослей является оценка фотосинтетической активности исследуемых организмов в совокупности с оценкой скорости роста популяции. Поэтому, наряду с исследованием ростовых характеристик водорослей, нами было проведено изучение влияния глюкозы и глутаминовой кислоты на содержание хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды и на его количество в биомассе (в пересчете на сухую массу) (рис. 4, 5).

Выращивание *D. brasiliensis* и *M. atomus* при добавлении в питательную среду исследуемых органических соединений приводит к увеличению содержания хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды. Так, у *D. brasiliensis* этот показатель на 26-е сутки роста был выше по сравнению с контролем на 71, 69 и 82% соответственно при добавлении глюкозы, глутаминовой кислоты и совместно глюкозы и глутаминовой кислоты, а у *M. atomus* наиболее заметное увеличение содержания зеленого пигмента в единице объема культуральной среды наблюдалось на 12-е сутки роста (соответственно на 125, 88,5 и 188% по сравнению с контролем). В то же время, на 26-е сутки роста культуры диатомовой водоросли этот эффект отмечен только в вариантах опыта с глюкозой и при одновременном внесении глюкозы и глутаминовой кислоты (увеличение по сравнению с контролем соответственно на 34 и 32%).

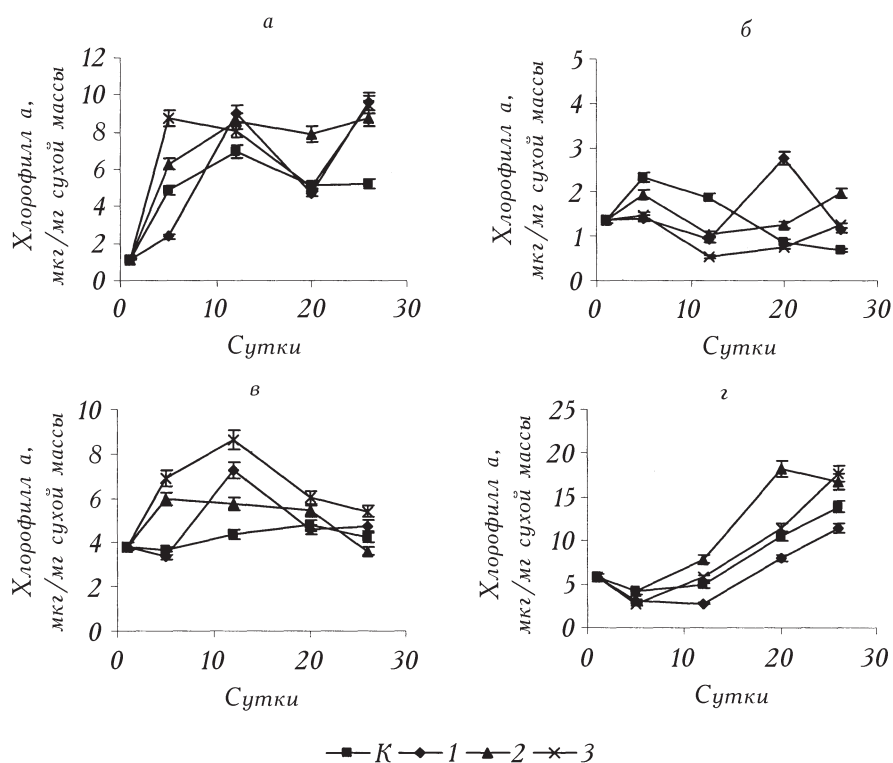


4. Содержание хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды исследованных видов водорослей под влиянием органических соединений.

У *C. polygonum* var. *acutius* в опытных вариантах по сравнению с контролем нами не отмечено существенных изменений содержания хлорофилла *a* на 26-е сутки роста культуры (см. рис. 4). В то же время содержание хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды на 26-е сутки по сравнению с контролем было выше только в вариантах опыта с глюкозой и при одновременном внесении глюкозы и глутаминовой кислоты (соответственно на 34 и 32%), а с глутаминовой кислотой, наоборот, было ниже на 20%.

Реакция *E. gracilis* на добавление в культуральную среду исследованных органических соединений была иной. Так, содержание хлорофилла *a* при внесении глюкозы уменьшилось (на 26-е сутки роста культуры) по сравнению с контролем на 43%, а совместно глюкозы и глутаминовой кислоты, наоборот, — увеличилось на 22%, тогда как добавление только глутаминовой кислоты не оказало влияния на величину этого показателя (см. рис. 4).

При изучении влияния исследуемых органических соединений на удельное содержание хлорофилла *a*, то есть на его количество в единице сухой массы, показано, что выращивание *D. brasiliensis*, *C. polygonum* var. *acutius* и *M. atomus* при добавлении в среду органических соединений приводит к



5. Удельное содержание хлорофилла *a* у исследованных видов водорослей под влиянием органических соединений.

увеличению этого показателя (см. рис. 5). Так, у *D. brasiliensis* на 26-е сутки роста удельное содержание хлорофилла *a* превышало значение в контроле на 86% — в варианте с глюкозой, на 69% — с глутаминовой кислотой и на 86% — при совместном присутствии глюкозы и глутаминовой кислоты; у *S. polygonum* var. *acutius* — соответственно на 71, 194 и 86%, у *M. atomus* — на 14, 17 и 47%. При этом у *E. gracilis* добавление в среду глюкозы приводило к снижению на 26-е сутки роста содержания хлорофилла *a* в биомассе на 26% по сравнению с контролем, а глутаминовой кислоты и глюкозы совместно с глутаминовой кислотой — к увеличению соответственно на 20 и 30% (см. рис. 5).

Сравнение данных по удельному содержанию хлорофилла *a* (средние за период роста культур) у исследованных видов водорослей выявило, что наибольшей величиной этого показателя характеризовалась *E. gracilis* (6,24—10,59 мкг/мг сухой массы), средней — *D. brasiliensis* (4,67—6,53 мкг/мг сухой массы) и *M. atomus* (4,19—6,16 мкг/мг сухой массы), а минимальной — *S. polygonum* var. *acutius* (1,08—1,52 мкг/мг сухой массы). Однако низкое значение удельного содержания хлорофилла *a* у представителя Streptophyta, по-видимому, обусловлено наблюдаемой сильной ослизненностью клеток, что приводило к существенному завышению сухого вещества

и, соответственно, снижению содержания пигмента в расчете на этот показатель.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют как о положительном, так и об отрицательном влиянии глюкозы и глутаминовой кислоты на содержание основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла *a* — как в единице объема культуральной среды, так и в пересчете на сухую массу. В частности, при внесении в среду глюкозы отмечено увеличение величины исследованных показателей на 26-е сутки эксперимента (по сравнению с контролем) у *D. brasiliensis*, *M. atomus* и *C. polygonum* var. *acutum* и уменьшение — у *E. gracilis*. При наличии в среде глутаминовой кислоты величина этих показателей у *D. brasiliensis* и *C. polygonum* var. *acutum* на 26-е сутки была выше, чем в контроле. У *M. atomus* и *E. gracilis* содержание хлорофилла *a* в единице объема культуральной среды при внесении в среду глутаминовой кислоты превышало значение в контроле только до 20-х суток роста. При этом у *E. gracilis* удельное содержание хлорофилла *a* было выше значения в контроле на протяжении всего эксперимента, а у *M. atomus* — только до 20-х суток. Добавление к культурам водорослей глюкозы совместно с глутаминовой кислотой сопровождалось увеличением (по сравнению с контролем) содержания хлорофилла *a* как в единице объема культуральной среды, так и в пересчете на сухую массу у всех исследованных видов водорослей на 26-е сутки эксперимента.

Полученные нами результаты согласуются с имеющимися литературными данными о том, что наличие в среде различных экзогенных органических соединений по-разному влияет на содержание фотосинтетических пигментов водорослей, в первую очередь на содержание хлорофилла [14, 15, 22, 24]. Наряду с данными об ингибировании его биосинтеза гистидином и триптофаном у *Chlorella vulgaris*, ацетатом — у *Golenkinia minutissima*, глюкозой, фруктозой и маннозой — у *Dictyococcus cinnabarinus* [цит. по 12], описан механизм редукции пигментного аппарата фотосинтеза ацидофильной красной водоросли *Galdieria partita* при гетеротрофном росте [24]. Согласно авторам, он заключается в ингибировании глюкозой биосинтеза хлорофилла и фикоцианобилина на стадии превращения их общего предшественника копропорфириногена III в протопорфиноген IX. Блокирование биосинтеза приводит к уменьшению содержания хлорофилла и фикоцианобилинов и редукции тилакоидов. При миксотрофном росте накопление пигментов протекает одновременно с увеличением экскреции копропорфириногена III, поскольку световая индукция биосинтеза осуществляется на более ранней метаболической стадии, чем воздействие глюкозы. Вследствие этого ингибирующее влияние глюкозы оказывается неполным, что позволяет клеткам водорослей лабильно изменять тип энергетических процессов при переходе от темновых к световым условиям обитания.

Заключение

Установлено, что водоросли, доминирующие в эпифитоне высших водных растений, при наличии в среде органических веществ, в частности углеводов (глюкоза) и аминокислот (глутаминовая кислота), могут переходить с автотрофного на миксотрофный тип питания. Прежде всего это касается исследованных

представителей Bacillariophyta, Streptophyta и Euglenophyta, в культурах которых происходило наибольшее снижение величины БО.

Характер влияния исследуемых органических веществ (глюкоза, глутаминовая кислота) на рост водорослей из разных отделов не был однозначным и, вероятно, обусловлен биологическими особенностями исследуемых видов. Интенсификация накопления биомассы при наличии в среде глюкозы наблюдается у всех исследованных видов водорослей, при добавлении глутаминовой кислоты — у *M. atomus*, *C. polygonum* var. *acutius* и *E. gracilis*, а при совместном внесении глюкозы и глутаминовой кислоты — у *M. atomus*, *D. brasiliensis* и *E. gracilis*.

Показано, что глюкоза и глутаминовая кислота в основном положительно влияют на содержание хлорофилла *a* как в пересчете на единицу культуральной среды, так и на единицу биомассы исследуемых видов водорослей.

Обнаруженные особенности роста представителей пресноводных водорослей под воздействием растворенных органических соединений, по-видимому, могут быть одним из факторов, оказывающих влияние на формирование альго-сообществ.

**

Досліджено вплив глюкози та глутамінової кислоти на приріст біомаси й вміст хлорофілу а у представників діатомових (Mayamaea atomus), зелених (Desmodesmus brasiliensis), стрептофітових (Cosmarium polygonum var. acutius) і евгленових (Euglena gracilis) водоростей. Виявлено здатність всіх досліджених видів до міксотрофного типу живлення. Показано, що характер впливу глюкози та глутамінової кислоти на ростові характеристики і вміст хлорофілу а у представників різних відділів водоростей є неоднозначним та, вірогідно, обумовлений видовою специфічністю досліджуваних організмів.

**

The influence of glucose and glutamic acid on the growth of biomass and chlorophyll a content and the representatives of diatoms (Mayamaea atomus), green (Desmodesmus brasiliensis), streptofit (Cosmarium polygonum var. acutius) and euglen (Euglena gracilis) algae. The ability of all species studied to mixotrophic type of food. It is shown that the effect of glucose and glutamic acid on growth characteristics and the chlorophyll a content in various representatives of algae is mixed and, apparently due to species-specific organisms investigated.

**

1. Авилов И.А. Усвоение некоторых углеводов водорослями рода *Chlorella* // Тр. Петергоф. биол. ин-та Ленингр. ун-та. — 1965. — № 19. — С. 131—136.
2. Беяева П.Г. Первичная продукция среднего течения реки Сылва // Первичная продукция водных экосистем: Материалы междунар. конф. Борок, 11—16 окт., 2004 г. — Борок, 2004 — С. 13—14.
3. Быкова С. Н. Динамика формирования микроперифитонных сообществ в закисленных водах // Диалоги о Науке. — 2009. — № 2. — С. 118 — 122.

4. *Величко И.М.* Экологическая физиология зеленых нитчатых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1982. — 200 с.
5. *Гусев М.В., Никитина К.А.* Цианобактерии (физиология и метаболизм). — М.: 1979. — 228 с.
6. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 423 с.
7. *Ильяш Л.В.* Взаимосвязь фотосинтетической активности и ассимиляции органических веществ у морских планктонных водорослей — проявление разных стратегий метаболизма // Журн. общ. биол. — 2000. — Т. 63. — С. 407—417.
8. *Клоченко П.Д., Харченко Г.В., Шевченко Т.Ф.* Особенности распределения водорослей эпифитона в водоемах г. Киева // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 1. — С. 43—56.
9. *Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Мегведь В.О. та ін.* Особливості формування структури угруповань епіфітних водоростей // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2011. — № 1(46). — С. 47—52.
10. *Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Васильчук Т.А. и др.* К экологии фитозпифитона водоемов бассейна р. Днепр // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 1. — С. 44—59.
11. *Козицкая В.Н.* Влияние рН на ростовые характеристики фитопланктона // Альгология. — 1992. — Т. 2, № 1. — С. 23—31.
12. *Кузьменко М.И.* Миксотрофизм синезелёных водорослей и его экологическое значение. — Киев: Наук. думка, 1981. — 210 с.
13. *Культивирование коллекционных штаммов водорослей* / Под ред. проф. Б. В. Громова. Межвуз. сб. — Л., 1983. — 152 с.
14. *Лось С.І.* Фікобіліпротеїни представників синьозелених водоростей в залежності від поживного середовища // Укр. ботан. журн. — 1995. — Т. 52, № 1. — С. 87—93.
15. *Лось С. И., Фомишина Р.Н.* Изменчивость пигментного аппарата *Cyano-phyta* в зависимости от условий углеродного питания // Альгология. — 1998. — Т. 8, № 4. — С. 360—367.
16. *Лукницкая А.Ф.* Водоросли болотных экосистем северо-запада России // Озерные экосистемы: биологические системы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы III Междунар. науч. конф., Нарочь, 17—22 сент. 2007 г. — Минск: Изд. Белорус. ун-та, 2007. — С. 156—157.
17. *Лурье Ю.Ю.* Унифицированные методы анализа вод. — М.: Химия, 1973. — 376 с.
18. *Макаревич Т.А.* Перифитон и его роль в продукции органического вещества и миграции радионуклидов в озерных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 1995. — 23 С.
19. *Матанцева О.В., Скарлато О.С.* Миксотрофия у микроорганизмов: экологические и цитофизиологические аспекты // Журн. эволюц. физиологии и биохимии. — 2013. — Т. 49, № 4. — С. 245—254.
20. *Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике.* — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.

21. Никитина К.А., Гусев М.В. Влияние некоторых органических веществ на рост на свету и отмирание в темноте сине-зеленой водоросли // Физиология растений. — 1976. — Т. 23, № 56. — С. 1219—1224.
22. Сиваш А.А., Лось С.И., Фомишина Р.Н., Золотарева Е.К. Регуляторная роль глюкозы в метаболизме некоторых представителей Cyanophyta // Альгология. — 2004. — Т. 14, № 1. — С. 39—47.
23. Сиренко Л.А., Рыбак Н.В., Паршикова Т.В., Пахомова М.Н. Коллекция живых культур микроскопических водорослей (акроним коллекции — НРДР). — Киев: Фитосоциоцентр, 2005. — 53 с.
24. Стагничук И.Н., Рахимбергьева М.Г., Бойченко В.А., Каранетян В.А., Селях Н.О., Болычевцева Ю.В. Ингибирование глюкозой пигментного аппарата фотосинтеза у *Galdieria partita* при гетеротрофном росте // Физиология растений. — 2000. — Т. 47, № 5. — С. 668—675.
25. Судницына Д.Н. Экология водорослей Псковской области. Учеб. пособие. — Псков: ПГПУ, 2005. — 128 с.
26. Харченко Г.В., Шевченко Т.Ф., Клоченко П.Д. Сравнительная характеристика фитоэпифитона водоемов г. Киева // Гидробиол. журн. — 2009. — Т. 45, № 3. — С. 15—23.
27. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). — Киев: Наук. думка, 1971. — 207 с.
28. Beakes G.W., Canter H.M., Jaworski G.H.M. Zoospores ultrastructure of *Zygorhizidium affluens* and *Z. planktonicum*, two chytrids parasitizing the diatom *Asterionella formosa* // Canad. J. Bot. — 1988. — Vol. 66, N 6. — P. 1054—1067.
29. Voëchat I.G., Weithoff G., Krüger A. et al. A biochemical explanation for the success of mixotrophy in the flagellate *Ochromonas* sp. // Limnol. Oceanogr. — 2007. — Vol. 52, N 4. — P. 1624—1632.
30. Greenwood J.L., Lowe R.L. The effects of pH on a periphyton community in an acidic wetland, USA // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 561, N 1. — P. 71—82.
31. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. — 1975. — Bd. 167. — S. 171—194.
32. SCOR-UNESCO. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic methodology, 1. — Paris: UNESCO, 1966. — P. 9—18.
33. Stickney H.L., Hood R.R., Stoecker D.K. The impact mixotrophy on planktonic marine ecosystems // Ecological Modelling. — 2000. — Vol. 125. — P. 203—230.
34. Stoecker D.K., Li A., Coats D.W. et al. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // Marine Ecology Progress Ser. — 1997. — Vol. 152. — P. 1—12.

¹ Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

² Институт ботаники НАН Украины, Киев