

УДК (581.19:582.263):001.891

В. Д. Романенко, Н. И. Кирпенко, И. Н. Коновец,
Ю. Г. Крот

**ВИДОСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА
ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИ ДОПОЛНИТЕЛЬНОМ
УГЛЕРОДНОМ ПИТАНИИ. СООБЩЕНИЕ 1.
СКОРОСТЬ РОСТА ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИ
МАКСИМАЛЬНОМ НАСЫЩЕНИИ СРЕДЫ CO₂ В
ОТКРЫТОЙ КУЛЬТИВАЦИОННОЙ СИСТЕМЕ**

Установлено влияние повышенной концентрации углекислого газа на ростовые показатели некоторых видов зеленых водорослей при выращивании на разных минеральных средах в культиваторах открытого типа. Показано, что наибольшей скоростью роста и способностью утилизировать CO₂ обладают водоросли *Chlorella vulgaris* Beijer. (штаммы HPDP-119, ЛАРГ-3 HPDP-120), *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. (штамм HPDP-109), *D. armatus* (Chod.) Hegew. (штамм HPDP-110).

Ключевые слова: зеленые хлорококковые и вольвоксовые водоросли, скорость роста, углекислый газ, питательные среды, величина рН.

Углерод, являющийся наряду с азотом основным компонентом в жизнедеятельности растений, наиболее эффективно ассимилируют микроскопические водоросли. Потребляя 1,8 мг углекислоты и выделяя при этом примерно 1,6 мг кислорода, они синтезируют около 1 мг биомассы [12].

Несмотря на то, что в отдельных случаях увеличение концентрации CO₂ может вызывать отрицательный эффект [20, 21], физиологическую роль ассимиляции углекислоты для микроводорослей трудно переоценить. Так, у *Chlorella vulgaris* при дефиците CO₂ прекращается фотосинтез, измельчаются клетки, уменьшается количество хлорофилла и запасных веществ, в частности углеводов, более чем в 1,5 раза [3]. В то же время при интенсивном культивировании насыщение суспензии водорослей воздухом, обогащенным углекислым газом до 1,5—2,0%, позволяет повышать ее продуктивность до 25—27 г сухого вещества с 1 дм³ в сутки [2]. Увеличение содержания CO₂ до 2% при освещенности 10 000 лк и температуре 35—37°C увеличивало накопление органического вещества в клетках *Chlorella pyrenoidosa* с 7,4-кратной до 425-кратной величины [9].

© Романенко В. Д., Кирпенко Н. И., Коновец И. Н., Крот Ю. Г., 2010

Изучение особенностей роста водорослей при повышенных концентрациях углекислоты представляет значительный интерес в связи с тенденцией увеличения содержания CO_2 в атмосфере. Кроме того, исследования подобного рода важны при создании технологий промышленного фотосинтеза и автономных систем жизнеобеспечения.

В связи с этим целью исследований было проведение сравнительного анализа ростовых характеристик некоторых видов зеленых хлорококковых и вольвоксовых водорослей при высоких концентрациях CO_2 в культуральной среде разного состава в реакторах открытого типа.

Материал и методика исследований. Исследования проводили на альгологически чистых культурах зеленых водорослей коллекции Института гидробиологии НАН Украины: *Chlorella vulgaris* Beijer. HPDP-119, *C. vulgaris* шт. ЛАРГ-3 HPDP-120, *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. HPDP-109, *D. armatus* (Chod.) Hegew. HPDP-110, *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. HPDP-128, *Dunaliella salina* Teod. HPDP-112, *Selenastrum gracile* Reinsch. HPDP-115.

Для получения инокулята водоросли выращивали 4—5 суток до достижения ими логарифмической фазы роста. В некоторых вариантах использовали *C. vulgaris*, предварительно адаптированную к дополнительной нагрузке CO_2 . Для этого инокулят подращивали в условиях подачи углекислого газа по схеме, примененной в опытных вариантах. В дальнейшем водоросли выращивали в накопительной культуре при температуре $31,5 \pm 1,5^\circ\text{C}$, круглосуточном освещении лампами ДС с интенсивностью 5,5 клк, на минеральных средах Фитцджеральда (№11), Тамия и АА-8 (классические среды для выращивания зеленых водорослей в мировой практике) [8, 14]. Кроме того, использована среда А-5 в модификации Упитиса (А-5м), разработанная для интенсивного выращивания зеленых водорослей, в частности хлореллы [16].

В опытные реакторы подавали баллонный углекислый газ по 1 мин дважды в день со скоростью $150 \text{ дм}^3/\text{ч}$, а в контрольные — сжатый атмосферный воздух, содержащий 0,03 об.% CO_2 [11]. Газы подавали в течение пяти дней, последнее измерение показателей производили на 8-е сутки, т.е. через два дня после прекращения продувки. Расход газов определяли ротаметром РМА-1. Подсчет количества клеток производили в камере Горяева при помощи светового микроскопа МББ-1А.

Удельную скорость роста, которая характеризует количество делений клеток в единицу времени [18], рассчитывали по формуле:

$$\mu = \frac{N_{t_1} - N_{t_2}}{N_{t_1} \cdot \Delta t},$$

где N_t — количество клеток в момент времени t ; t — промежуток времени между измерениями, ч.

Для сравнения интенсивности ростовых процессов водорослей в опытных и контрольных вариантах вычисляли коэффициенты прироста их численности

$$k = \frac{N_{t_{\text{опыт}}} - N_{t_{\text{контроль}}}}{N_0},$$

где N_0 — исходное количество клеток; $N_{t_{\text{опыт}}}$ и $N_{t_{\text{контроль}}}$ — количество клеток в опытном и контрольном варианте в момент времени t .

Контроль содержания основных биогенных элементов в среде проводили общепринятыми методами: аммонийного азота — с реактивом Несслера, азота нитритов — с реактивом Грисса, нитратов — с салициловой кислотой, растворенного фосфора — с молибдатом аммония [8]. Активную реакцию среды (рН) контролировали при помощи прибора рН-150М.

Результаты исследований и их обсуждение

Изучение реакции зеленых водорослей на повышенную концентрацию углекислого газа проводили на нескольких видах и штаммах Chlorophyta, которые выращивали на разных питательных средах (табл. 1).

Пресноводные водоросли, в отличие от морских, способны поглощать свободную углекислоту, которая является субстратом для рибулозобифосфаткарбоксилазы. Для ряда водорослей показана способность усваивать гидрокарбонатные ионы, возможно, в результате образования CO_2 за счет дегидратационной активности карбоангидразы [13]. Существует также мнение, что одноклеточные водоросли усваивают углекислоту как в свободном виде, так и в форме карбонатных ионов. Установлено, что в свободном виде ее могут использовать все штаммы хлореллы, а в форме HCO_3^- — только адаптированные к наличию этих ионов [17].

В растворах с рН менее 8,0—8,5 углерод представлен в виде углекислоты и гидрокарбонатных ионов (HCO_3^-) в различном соотношении [5]. При величине рН, равной 8,0, более 97% общего углерода представлено гидрокарбонатными ионами, а на свободный CO_2 приходится всего 2,4% [7]. При уровне рН > 8,5 в растворах находятся карбонатные и гидрокарбонатные ионы, а доля CO_2 составляет менее 1% [6, 13]. Таким образом, соотношение форм углерода тесно связано с рН культуральной среды.

Анализ изменения уровня рН в опытах свидетельствует, что подача углекислого газа значительно сдвигает кислотно-щелочное равновесие в средах. При барботации углекислым газом суспензии водорослей рН снижался до 4,8—5,5 (табл. 2, данные за 4-е сутки). Следовательно, большая часть подающегося CO_2 накапливалась в средах в виде свободной углекислоты. После прекращения подачи CO_2 в течение последующих дней эксперимента в результате обмена с газовой фазой, а также фотосинтеза водорослей величина рН повышалась до 7,0—11,3.

Таким образом, после прекращения подачи CO_2 уровень рН суспензий водорослей восстанавливался до контрольных величин или несколько превышал их. При этом наиболее существенное превышение рН опытных культур над контрольными отмечено в тех вариантах, где рост водорослей отличался максимальной интенсивностью.

1. Культуры водорослей и среды, использованные в экспериментальных исследованиях

Культуры	Среды*
<i>Chlorella vulgaris</i>	Фитцджеральда, А-5м, АА-8
<i>Chlorella vulgaris</i> (штамм ЛАРГ-3)	Тамия, А-5м
<i>Desmodesmus communis</i>	Фитцджеральда, А-5м, АА-8
<i>Desmodesmus armatus</i>	А-5м, АА-8
<i>Selenastrum gracile</i>	А-5м, АА-8
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	Специальная
<i>Dunaliella salina</i>	Специальная

* Среды готовили согласно [14].

2. Изменение величины рН культуральной среды в условиях подачи CO₂

Используемые среды	Контроль		Опыт		
	4 сут	8 сут	4 сут		8 сут
			перед подачей CO ₂	после подачи CO ₂	
<i>Chlorella vulgaris</i> (не адаптированная к CO ₂)					
Фитцджеральда	10,96	11,03	6,67	5,42	11,26
АА-8	10,34	10,61	6,93	5,38	11,11
А-5м	7,41	7,83	6,60	5,43	8,46
<i>Chlorella vulgaris</i> (адаптированная к CO ₂)					
А-5м	7,11	7,14	5,97	5,13	7,19
<i>Chlorella vulgaris</i> ЛАРГ-3 (адаптированная к CO ₂)					
А-5м	7,09	7,07	6,26	5,42	7,12
<i>Desmodesmus communis</i>					
Фитцджеральда	10,85	11,12	6,23	5,27	11,21
АА-8	10,42	11,02	6,31	5,25	11,13
А-5м	8,58	8,85	5,99	5,53	8,81
<i>Desmodesmus armatus</i>					
АА-8	10,76	11,10	6,15	5,22	11,18
А-5м	7,34	7,31	5,26	4,81	7,04

Значительное подкисление культуральной среды характеризует наличие в ней большого количества свободного CO₂. Однако если на средах Фитцджеральда и АА-8 под влиянием углекислого газа рН сдвигается в среднем более чем на 4 единицы по сравнению с контролем, то на среде А-5м подкисление вдвое слабее, что может быть связано с ее более высокой буферной

емкостью. Низкий уровень pH, зафиксированный в опытных вариантах на 5-е сутки, по сравнению с величиной этого показателя в контроле, свидетельствует, что при таком режиме подачи CO₂ водоросли не успевали ассимилировать весь поступивший углекислый газ. Это подтверждается также значительным повышением величины pH культуральных сред после прекращения подачи CO₂.

Для таких видов водорослей, как *C. reinhardtii*, *D. salina* и *S. gracile*, насыщение среды CO₂ сопровождалось угнетением роста. В то же время по имеющимся литературным данным два первых вида характеризуются положительным откликом на дополнительную нагрузку CO₂. Так, повышение его концентрации до 5% увеличивало биомассу *D. salina* в 2 раза [10, 15]. Скорость прироста биомассы водорослей рода *Chlamydomonas* при постоянном освещении 65 клк и концентрации углекислоты 1,8—2,0% достигала в среднем 0,27 г/дм³/час, что составляло 65% от продуктивности хлореллы, культивируемой в аналогичных условиях. При этом важно отметить, что дальнейшее повышение концентрации углекислоты до 5% не отражалось на скорости роста этого вида [6]. Отсутствие в условиях наших опытов положительного отклика указанных видов на CO₂ может быть следствием неблагоприятного влияния избытка недиссоциированного углекислого газа при низких уровнях pH.

Изучение реакции на дополнительное углеродное питание *C. vulgaris*, как наиболее перспективного вида, проводили на неадаптированном и адаптированном штаммах водоросли, а также штамме ЛАРГ-3, созданном для промышленного культивирования [1].

Насыщение среды углекислым газом значительно ускоряло рост хлореллы во всех вариантах опыта. Исключение составила лишь культура *C. vulgaris* штамм ЛАРГ-3, выращиваемая на среде Тамия, где наблюдалось угнетение роста водоросли (табл. 3). По-видимому, оно было вызвано избытком углекислого газа, поскольку после прекращения его подачи (на 5-е сутки эксперимента) интенсивный рост культуры восстанавливался. О возможном угнетающем действии избытка CO₂ свидетельствует также увеличение численности хлореллы после прекращения его подачи еще в трех вариантах опыта.

Необходимо отметить, что рост неадаптированного штамма хлореллы в опытном варианте на среде Фитцджеральда к 7 суткам также замедлился, что может быть связано с прекращением подачи CO₂, но не снижением уровня биогенных элементов в среде, поскольку при выращивании этой культуры на среде АА-8, где уменьшение количества биогенных элементов было еще более выраженным (табл. 4), численность водорослей достигла вдвое больших значений.

Потребление водорослями биогенных элементов из среды Фитцджеральда, в первую очередь соединений азота, происходило не пропорционально увеличению количества клеток. Согласно литературным данным, CO₂ стимулирует ассимиляцию нитрата клетками водорослей [4]. На примере хлореллы показано, что углеродное состояние клетки контролирует метаболизм

3. Показатели роста *Chlorella vulgaris* при дополнительном углеродном питании

Экспозиция, ч	N, 10 ⁴ кл/см ³		Коэффициент прироста численности (k)
	контроль	опыт	
Неадаптированная культура, среда Фитцджеральда			
0	109 ± 9	109 ± 9	
24	361 ± 13	118 ± 13	-2,23
48	442 ± 6	465 ± 30	0,21
72	533 ± 87	1090 ± 190	5,11
96	555 ± 55	1460 ± 50	8,30
162*	1130 ± 20	1330 ± 110	1,83
Неадаптированная культура, среда АА-8			
0	100 ± 11	100 ± 11	
24	143 ± 6	124 ± 23	-0,19
48	178 ± 32	309 ± 35	1,31
72	380 ± 21	1345 ± 95	9,65
96	485 ± 55	1340 ± 160	8,55
162*	1115 ± 25	2640 ± 220	15,25
Неадаптированная культура, среда А-5м			
0	37 ± 2	37 ± 2	
24	70 ± 2	75 ± 3	0,14
48	120 ± 4	288 ± 12	4,54
72	152 ± 6	555 ± 15	10,89
96	280 ± 50	1080 ± 100	21,62
162*	320 ± 30	1215 ± 205	24,19
Адаптированная культура, среда А-5м			
0	105 ± 4	105 ± 4	
24	155 ± 13	120 ± 8	-0,33
48	188,5 ± 23,5	550 ± 40	3,44
72	174 ± 9	790 ± 10	5,87
96	375 ± 75	710 ± 30	3,19
162*	485 ± 65	1830 ± 210	12,81
Штамм ЛАРГ-3, среда Тамия			
0	76 ± 6	76 ± 6	
24	217 ± 8	45 ± 7	-2,27

Продолжение табл. 2

Экспозиция, ч	N, 10 ⁴ кл/см ³		Коэффициент прироста численности (k)
	контроль	опыт	
48	274 ± 24	44 ± 8	- 3,03
72	336 ± 14	38 ± 1	- 3,92
96	302 ± 22	37 ± 1	- 3,49
162*	360 ± 19	590 ± 32	3,03
Штамм ЛАРГ-3, среда А-5м			
0	115 ± 18	115 ± 18	
24	119 ± 9	148 ± 7	0,25
48	177 ± 12	730 ± 70	4,81
72	225 ± 1	1080 ± 30	7,43
96	205 ± 1	990 ± 30	6,83
162*	315 ± 25	2235 ± 125	16,70

* Показатели роста на третьи сутки после прекращения подачи CO₂.

4. Концентрация растворенных форм азота и фосфора при выращивании *Chlorella vulgaris* (неадаптированная культура, 162 ч экспозиции)

Концентрация, мг/дм ³		Среда	
		Фитцджеральда	АА-8
N – NH ₄ ⁺	Исходная*	Отсутствует	Отсутствует
	Контроль	1,08	1,81
	Опыт	1,01	1,45
N – NO ₂ ⁻	Исходная*	Отсутствует	Отсутствует
	Контроль	0,05	0,20
	Опыт	0,08	0,06
N – NO ₃ ⁻	Исходная*	81,7	75,6
	Контроль	6,2	17,5
	Опыт	6,2	Следы
P – PO ₄ ³⁻	Исходная*	7,1	7,7
	Контроль	4,7	3,2
	Опыт	2,9	1,0

* Расчетные величины.

нитратного и аммонийного азота на уровне поступления ионов в клетку, при этом пусковым механизмом для него служит азотное состояние клетки [19].

Низкий уровень ассимиляции хлореллой в наших опытах как нитратной, так и аммонийной форм азота при росте на среде Фитцджеральда свидетельствует о рассогласовании азотного и углеродного обменов, что, по-видимому, и послужило причиной прекращения роста водоросли в этом варианте к пятым суткам.

В основном, при подаче CO_2 интенсивность роста хлореллы увеличивалась более, чем в 3 раза — среднесуточная удельная скорость ее роста составляла 1,44—7,05 по сравнению с 0,20—1,64 сут⁻¹ в контроле. Наиболее значительное увеличение численности клеток по сравнению с контролем отмечено при выращивании неадаптированного штамма хлореллы на всех используемых средах, а также штамма ЛАРГ-3 на среде А-5м.

В то же время в контрольных реакторах более высокие абсолютные показатели численности хлореллы отмечены на среде Фитцджеральда, несколько ниже — на среде АА-8, в первые трое суток. В остальных вариантах увеличение количества клеток *C. vulgaris* происходило значительно медленнее (см. табл. 3). Для штамма ЛАРГ-3 и адаптированной культуры на среде А-5м без подачи CO_2 были получены более низкие показатели численности клеток.

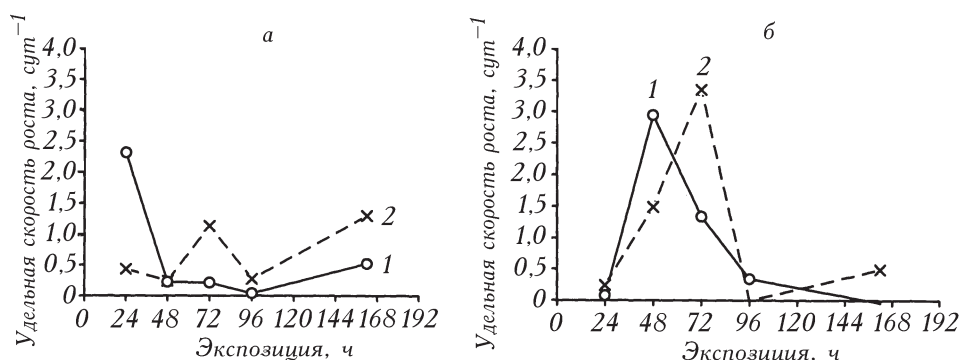
Изменения удельной скорости роста неадаптированного штамма *C. vulgaris* при дополнительном углеродном питании на всех изученных средах носят сходный характер, максимумы этого показателя близки по величине, но различаются во времени (рис. 1, 2). Для среды АА-8 максимальная скорость роста отмечена на сутки позже, чем на средах Фитцджеральда и А-5м.

Высокие показатели удельной скорости роста используемых штаммов *C. vulgaris* на среде А-5м при дополнительном углеродном питании свидетельствуют о значительном ростовом потенциале этого вида водорослей (рис. 2).

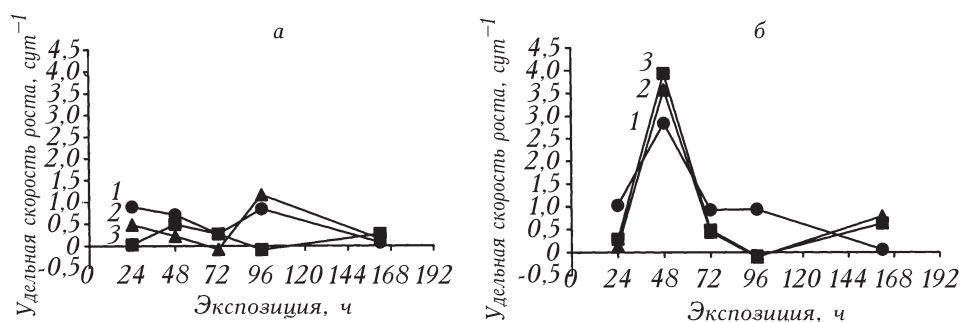
При интенсификации условий выращивания различия в максимальной удельной скорости роста неадаптированной культуры и штамма ЛАРГ-3 не столь велики, как можно было бы ожидать. К тому же эти различия нивелируются при предварительной адаптации водорослей. Кривые изменения их удельной скорости роста практически совпадают, что свидетельствует о высоких потенциальных возможностях вида, которые могут быть реализованы при оптимизации условий выращивания. Более низкие показатели прироста биомассы штамма ЛАРГ-3 можно также объяснить тем, что при использовании сред и штаммов, созданных для интенсивного культивирования, в экстенсивных условиях выращивания их урожайность может быть значительно ниже, чем у обычных штаммов водорослей [2].

Таким образом, анализ изменений удельной скорости роста *C. vulgaris* свидетельствует о резком повышении этого показателя при подаче дополнительного углеродного питания независимо от среды культивирования.

Изучение влияния повышенной концентрации CO_2 на изменение численности двух видов водорослей, относящихся к роду *Desmodesmus* показа-



1. Удельная скорость роста неадаптированной культуры *Chlorella vulgaris* в контроле (а) и при дополнительном углеродном питании (б) на разных средах: 1 — Фитцджеральда; 2 — АА-8.



2. Удельная скорость роста культуры *Chlorella vulgaris* на среде А-5м в контроле (а) и при дополнительном углеродном питании (б): 1 — неадаптированная; 2 — адаптированная; 3 — штамм ЛАРГ-3.

ло, что динамика их роста в общих чертах была сходна с таковой *C. vulgaris* (табл. 5).

При подаче углекислого газа в среду культивирования *Desmodesmus*, во всех вариантах опыта начальная скорость роста водорослей была ниже, чем в контроле, что может быть связано с процессом их адаптации к новым условиям. Исключение составила культура *D. armatus*, выращиваемая на среде А-5м и АА-8, при этом на среде А-5м зафиксирована максимальная среди всех вариантов начальная удельная скорость роста (рис. 3).

Увеличение численности *D. communis* характеризовалось более низкой скоростью по сравнению с предыдущей культурой. Для этого вида влияние дополнительного углеродного питания оказалось менее существенным, а на среде Фитцджеральда в условиях подачи CO₂ зафиксировано даже угнетение роста по сравнению с контролем. Об этом свидетельствуют и величины удельной скорости роста, которые в опыте также были ниже в течение всего эксперимента (рис. 4). На среде АА-8 у культуры *D. communis* зафиксировано небольшое увеличение скорости роста на третьи сутки эксперимента, а также после прекращения подачи CO₂, а наиболее существенное однократное увеличение скорости роста этого вида отмечено на среде А-5м.

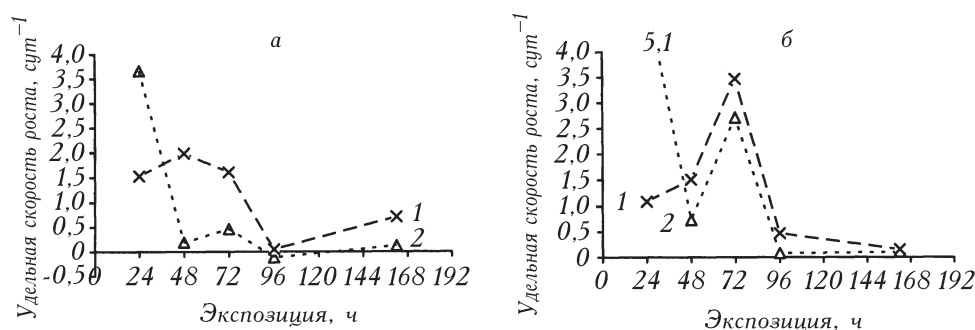
5. Показатели роста водорослей рода *Desmodesmus* при дополнительном углеродном питании

Экспозиция, ч	$N, \cdot 10^4$ кл/см ³		Коэффициент прироста численности (k)
	контроль	опыт	
<i>Desmodesmus communis</i> , среда Фитцджеральда			
0	74 ± 9	74 ± 9	
24	90 ± 14	67 ± 12	-0,31
48	168 ± 38	135 ± 17	-0,45
72	440 ± 9	288 ± 43	-2,05
96	1028 ± 8	425 ± 15	-8,15
162*	650 ± 50	495 ± 65	-2,09
<i>Desmodesmus communis</i> , среда АА-8			
0	43 ± 5	43 ± 5	
24	66 ± 10	63 ± 10	-0,07
48	135 ± 11	116 ± 21	-0,44
72	222 ± 6	300 ± 40	1,81
96	330 ± 30	370 ± 60	0,93
162*	680 ± 20	1110 ± 130	10,00
<i>Desmodesmus communis</i> , среда А-5м			
0	33 ± 1	33 ± 1	
24	97 ± 9	84 ± 16	-0,39
48	153 ± 3	415 ± 65	7,94
72	142 ± 10	480 ± 40	10,24
96	185 ± 45	585 ± 75	12,12
162*	248 ± 5	500 ± 60	7,64
<i>Desmodesmus armatus</i> , среда АА-8			
0	34 ± 6	34 ± 6	
24	86 ± 14	71 ± 21	-0,44
48	256 ± 44	178 ± 2	-2,29
72	665 ± 35	795 ± 45	3,82
96	700 ± 70	1170 ± 203	13,82
162*	1700 ± 130	1520 ± 80	-5,29
<i>Desmodesmus armatus</i> , среда А-5м			
0	38 ± 2	38 ± 2	
24	177 ± 23	234 ± 2	1,50

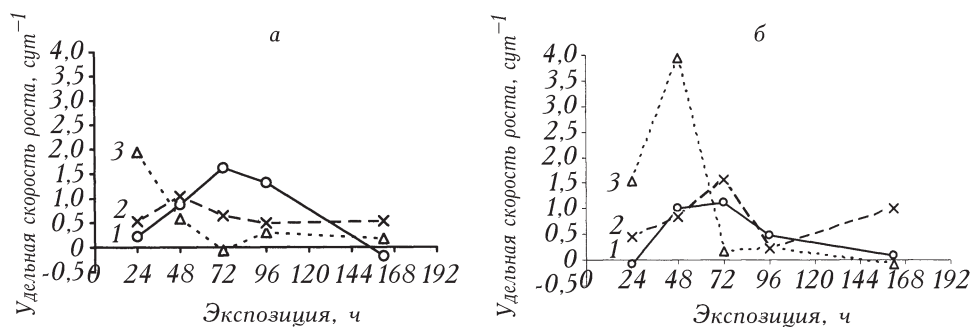
Продолжение табл. 2

Экспозиция, ч	$N, \cdot 10^4 \text{ кл/см}^3$		Коэффициент прироста численности (k)
	контроль	опыт	
48	221 ± 14	405 ± 15	4,84
72	323 ± 27	1505 ± 25	31,11
96	285 ± 5	1620 ± 60	35,13
162*	353 ± 37	1930 ± 250	41,50

* Показатели роста на третьи сутки после прекращения подачи CO_2 .



3. Удельная скорость роста *Desmodemus armatus* в контроле (а) и при дополнительном углеродном питании (б) на разных средах: 1 — АА-8; 2 — А-5м.



4. Удельная скорость роста *Desmodemus communis* в контроле (а) и при дополнительном углеродном питании (б) на разных средах: 1— Фитцджеральда; 2— АА-8; 3— А-5м.

Столь существенные различия в интенсивности роста двух представителей одного рода свидетельствуют о видоспецифичности отклика водорослей на такой важный компонент минерального питания, как углерод.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что при дополнительном углеродном питании в культиваторах открытого типа у ряда изученных видов Chlorophyta происходит увеличение интенсивности роста, которое зависит от физиологических особенностей водорослей и применяе-

мых культуральных сред. Представители рр. *Chlorella* и *Desmodesmus* отличаются значительным положительным откликом на повышение концентрации CO₂.

Заклучение

В условиях насыщения культуральных сред CO₂ существенно увеличивалась интенсивность роста зеленых водорослей, относящихся к рр. *Chlorella* и *Desmodesmus*. В данных условиях они характеризовались значительным потенциалом к ассимиляции углерода углекислого газа, отличались высокой скоростью роста и проявляли толерантность к низким величинам pH. При этом наиболее оптимальной средой культивирования водорослей являлась среда А-5 в модификации Упитиса.

**

Додаткове вуглецеве живлення суттєво збільшує інтенсивність росту зелених водоростей рр. Chlorella та Desmodesmus. За цих умов вони характеризувалися значним потенціалом асиміляції вуглецю з вуглекислого газу, відзначалися високою швидкістю росту і виявляли толерантність до низького рівня pH. В умовах високого навантаження CO₂ найбільш придатним з досліджених культуральних середовищ виявилось середовище А-5 у модифікації Упітіса внаслідок його значної буферної ємності.

**

Additional carbon nourishment considerably increases growth rate of green algae of genera Chlorella and Desmodesmus, which possess under these conditions high reproduction rate and tolerance to low pH levels. Among used cultivation media the most appropriate results are obtained with A-5 medium in Upitis modification due to its high buffer capacity.

**

1. А. с. 1530637 А1. Штамм водоросли *Chlorella vulgaris* — продуцент зеленой биомассы / В. Е. Семенов, М. Г. Владимиров, З.М. Рамазанов, М.Э. Лойде // Бюл. изобретений промышленных образцов и товарных знаков. — 1989. — №47. — С. 123.
2. Владимиров М.Г., Таутс М.И., Феоктистова О.И., Семенов В.Е. Физиологические особенности *Chlorella* в связи с длительным интенсивным культивированием водорослей // Тр. МОИП. — 1966. — Т. 24. — С. 142—153.
3. Демидов Э.Д., Павлова Е.А., Романова А.К. Участие CO₂ в восстановлении нитрата и ассимиляции аммония клетками хлореллы // Физиология растений. — 1989. — Т. 36, вып. 6. — С. 1164—1171.
4. Демидов Э.Д., Павлова Е.А., Романова А.К. Участие фотосинтеза и дыхания в ассимиляции минерального азота клетками хлореллы в норме и при азотном голодании // Там же. — 1992. — Т. 32, вып. 4. — С. 796—805.
5. Масюк Н.П. Карбонати та бікарбонати як стимулятори росту і нагромадження каротину в культурі *Dunaliella salina* Теод. // Укр. ботан. журн. — 1965. — Т. 23, вып. 6. — С. 18—22.

6. Мелешко Г.И., Лебедева Е.К., Антонян А.А., Сигоренко Л.А. *Chlamydomonas reinhardtii* 499 в интенсивной культуре // Экспериментальная альгология. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1977. — С. 47—67.
7. Мережко А.И., Шиян П.Н. Источники углерода для фотосинтеза погруженных водных растений // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 1. — С. 103—115.
8. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 256 с.
9. Пименова М.Н., Максимова И.В. Накопление органического вещества в автотрофных культурах водорослей // Тр. МОИП. — 1966. — Т. 24. — С. 131—141.
10. Работнова И.Л., Милько Е.С. Влияние условий культивирования на образование каротина водорослью *Dunaliella salina* // Там же. — 1966. — Т. 24. — С. 115—123.
11. Романенко В.Д. Основы гидрoэкологии. — К.: Генеза, 2004. — 664 с.
12. Русина О.Н. Массовое культивирование микроводорослей // Водоснабжение и сантехника, 1980. — № 7. — С. 6—8.
13. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии: Пер. с англ. — М.: Мир, 1990. — 597 с.
14. Сиренко Л.А., Рыбак Н.В., Паршикова Т.В., Пахомова М.Н. Коллекция живых культур микроскопических водорослей (Акроним коллекции — HPDP).— К.: Фитосоциоцентр, 2005. — 53 с.
15. Спекторова Л.В., Альбицкая О.Н. Установка для производства морских микроводорослей // Рыб. хоз-во. — 1985. — № 4. — С. 35—37.
16. Упит В.В. Микроэлементы в минеральном питании хлореллы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Киев: 1979. — 40 с.
17. Чорик Ф.П., Набережный А.И., Шубернецкий И.В. Современное состояние и перспективы промышленного культивирования водных организмов // Культивирование водных организмов. — Кишинев: Штиинца, 1983. — С. 6—26.
18. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур) / Под общ. ред. К. М. Хайлова. — Киев: Наук думка, 1971. — 207 с.
19. Di Martino R.V., Martello A., Di Martino C., Rigano C. Effect of CO₂ and phosphatase deprivation on the control of nitrate, nitrite and ammonium metabolism in *Chlorella* // Physiol. Plant. — 1985. — Vol. 63, N 3. — P. 241—246.
20. Dixon G.K., Holligan P.M. Studies on the growth and nitrogen assimilation of the bloom dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulburt // J. Plankton Res. — 1989. — Vol. 11, N 1. — P. 105—118.
21. Poskuta J.W. Toxicity of heavy metals to growth, photosynthesis and respiration of *Chlorella pyrenoidosa* cells, growth either in air or 1% CO₂ // Photosynthetica. — 1991. — Vol. 25, N 2. — P. 181—188.