

Г. К. БАРАШКОВ

**Сравнительная  
биохимия  
водорослей**

Г. К. БАРАШКОВ

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОХИМИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Москва

Издательство «ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»  
1972

**Сравнительная биохимия водорослей.** Барашков Г. К. 1972.

Монография является сводкой по эволюционной и экологической биохимии водорослей.

Рассматриваются взаимоотношения водорослей между собой и со средой с точки зрения их химического состава. На основании многочисленных литературных и авторских данных приводится частная химия 11 отделов водорослей, таблица их химического состава и гипотетическая схема филогенетических взаимоотношений. Оценивается роль водорослей в природе. Уделено внимание сезонным изменениям их химизма.

Таблиц 13. Иллюстраций 21. Список литературы — 1368 названий. Формул 15.

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. М. М. ГОЛЛЕРБАХ,  
д-р биол. наук М. В. ГУСЕВ,  
д-р биол. наук П. А. КОЛЕСНИКОВ

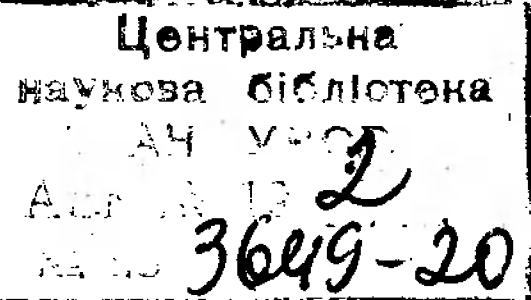
**Comparative Biochemistry of Algae.** Barashkov G. K.

Publishing House «Food Industry», 1972.

The monograph embraces the problems of the algal phylogenetic relationships and of their relation to the environment from the biochemical point of view. The chemistry of all 11 divisions of algae and the table of their chemical composition and the hypothetic scheme of their phylogenetic relationships are given on the basis of extensive bibliographical and author's actual data. The attention is drawn to the influence of ecological factors upon the chemical composition of algae, in particular, to its seasonal variations. The role of the algae in nature is esteemed from the view point of the food value and effects of their excretions upon the other organisms.

The book consists of 3 parts («Chemistry of algae», «Chemical composition of algae with respect to their phylogeny», «Chemical composition of algae with respect to their ecology») and 17 chapters.

The bibliography involves 270 russian and about 1100 foreign titles.



3-17-4  
110-72

«По мере углубления исследований биолог неизбежно перейдет от морфологических признаков к физиологическим и биохимическим свойствам. Будущее принадлежит дифференциальной систематике на основе биохимических и физиологических отличий в пределах видов» (ВАВИЛОВ [41])

## ВВЕДЕНИЕ

Основные вопросы биологии — изучение причин разнообразия органического мира и путей его эволюции.

Характерной чертой истории изучения растительности земного шара является, с одной стороны, дифференциация представлений об основных систематических единицах, с другой — потребность интеграции, установления родственных связей в хаосе бесконечного множества форм. Познание эволюции отдельных групп растительного мира, в частности водорослей, очень важно для понимания процесса становления современного органического мира. Интерес к изучению эволюции водорослей обусловливается тем обстоятельством, что эта разнообразная группа растений является уникальной в таксономическом отношении. Они имеют черты сходства и с бактериями, и с высшими растениями, и с грибами, и с животными [146].

Внедрение методов физики и химии, под знаком которого идет развитие современной биологии, в классические науки, в частности в систематику, дает новое мощное средство познания филогенетических связей в развитии органического мира. Сейчас все чаще в качестве основного принципа классификации выступают биохимические особенности (набор пигментов, природа запасных веществ, строение основных веществ клеток, особенности обмена).

Мнение Линнея, высказанное им в 1751 г. в «Философии ботаники», что родственные растения, как правило, подобны по своему составу, слабо учитывалось в систематике и эволюционной ботанике и по существу было забыто в течение целого столетия. Попытку сравнить внешний вид растений и их классификацию со свойствами, ценными для медицины, предпринимал в 1804 г. Де Кандоль [677]. То, что между систематическим положением растения и его химическими продуктами существу-

ет определённая связь, было вновь отмечено в 1854 г. Ф. Рохледером. В «Фотохимии» он писал, что «родство растений обуславливается одновременным присутствием у них многих тел одинаковой химической природы» [113].

К подобному выводу пришли также И. П. Бородин, Н. А. Монтеверде, Ю. Визнер и Х. Аббот, но систематически вопросами эволюционной биохимии растительного мира впервые с 1907 г. начал заниматься С. Л. Иванов. На основании исследований высших растений он вывел «основной биохимический закон», включающий 3 положения:

каждый вид при постоянстве внешних условий существования сохраняет постоянную способность вырабатывать свойственные ему вещества, которые служат его физиолого-химическими признаками;

каждый вид разделяет свои физиолого-химические признаки с видами, связанными с ним генетически; чем ближе родство, тем богаче виды общими признаками;

с удалением родства появляются новые вещества, которые находятся в простых химических отношениях с исходными признаками, из которых они произошли. Физиолого-химические признаки эволюционируют [112].

Исследования высших растений были осуществлены А. В. Благовещенским [33, 35], Н. И. Вавиловым [41], А. М. Голдовским [66—71], Б. А. Келлером [120], В. Л. Комаровым [131, 132], В. И. Ниловым [178—180], А. Л. Тахтаджяном [235]. Позднее появились подобные обобщающие работы по хемотаксономии растений за рубежом [606, 638], среди них довольно подробные монографии [288, 676, 1247, 1318].

Таким образом, имеются специальные исследования и обобщающие работы по вопросам эволюционной биохимии высших растений. Однако подобных работ о водорослях нет. Между тем назрела потребность в таких исследованиях и обобщениях и в первую очередь в эволюционной ботанике и гидробиологии. К настоящему времени накопилось достаточно данных о химизме водорослей, чтобы попытаться осмыслить некоторые вопросы их филогении и экологии.

В течение последних 25—30 лет опубликовано несколько монографий и сборников [72, 423, 562, 1135, 1201], в том числе о хозяйственном использовании и применении водорослей [14, 18, 257, 731], а также их физио-

логических и биохимических особенностях [17, 81, 558, 862].

Для эволюционной ботаники сравнительные биохимические и физиологические исследования открывают пути создания более обоснованных филогенетических схем взаимоотношений водорослей и других организмов, а также единой систематики низших растений.

Для гидробиологии физиолого-биохимические исследования водорослей чрезвычайно важны, поскольку они позволяют существенно расширить и углубить наши представления о проблеме продуктивности, т. е. о поступлении и расходовании энергии, накоплении живого вещества, борьбе «за отрицательную энтропию» [243]. Большое значение имеют физиолого-биохимические данные также для понимания механизмов взаимных влияний организмов посредством их выделений (аллелопатия) [83].

Около  $\frac{3}{4}$  поверхности нашей планеты занимают различные водоемы. Условия для осуществления фотосинтеза в них по некоторым соображениям благоприятнее, чем на суше (обеспеченность водой и питательными солями, большая глубина фотосинтетической зоны, отсутствие надобности в структурных тканях и отсутствие энергетических затрат на испарение, сравнительно большое постоянство внешних условий и т. п.). Если считать, что эффективность утилизации энергии Солнца одинакова у водных и наземных растений [52], а водные растения продуцируют около  $7 \cdot 10^{13}$  т органического вещества [37], то можно сделать вывод, что от  $\frac{1}{2}$  до  $\frac{9}{10}$  общего количества органики и кислорода на земном шаре образуют водоросли [51, 139, 1086].

Биология стоит сейчас перед необходимостью перейти к экспериментальному изучению эволюции [51, 117, 491, 1057].

Из-за очень широкой вариабельности, изменчивости состава, зависимости химизма от факторов внешней среды большое значение приобретает изучение вопросов экологической биохимии для обсуждения вопросов эволюции и в первую очередь для ответа на вопрос о биохимической специфичности отдельных таксонов водорослей.

Под влиянием сезонных колебаний экологических факторов в водорослях происходят крупные физиологические изменения, что сказывается на их химическом со-

ставе. Понятно, что необходимы прямые исследования биохимической специфики того или иного вида в ходе его жизненного цикла, однако таких исследований не проводилось. Поэтому на примере сравнительного изучения сезонных колебаний химического состава водорослей можно выявить лишь общие тенденции связи факторов среды с обменом веществ.

Исходя из изложенного, книга подразделена на три части. В первой собраны литературные данные и данные автора по химическому составу водорослей всех отделов. Во всех 11 разделах материал расположен в аналогичном порядке.

Сравнительно небольшое место отведено для данных по минеральному составу: с одной стороны, в подавляющем большинстве случаев наличие или отсутствие того или иного элемента не является специфичным для водорослей, с другой — имеются хорошие сводки по элементарному химическому составу водорослей [54, 1328]. Отметим, что в тексте приведены названия видов водорослей в соответствии с оригинальными работами, даже если они отличаются от современного названия.

Во второй части книги приведена таблица химического состава водорослей всех отделов и гипотетическая схема филогенетических взаимоотношений водорослей. Сделана попытка составить простой химический «определитель» водорослей, правда, пока лишь для крупных систематических единиц — отделов.

В третьей части книги приведены данные по отдельным вопросам экологической биохимии, в первую очередь касающимся сезонных изменений химизма морских водорослей и влияния некоторых экологических факторов на химический состав.

В заключение оценивается роль водорослей в природе, как начальных звеньев пищевых цепей и как источника физиологически-активных веществ, выделяемых в окружающую среду.

Автор выражает сердечную признательность профессорам М. М. Голлербаху, А. В. Топачевскому, докторам биол. наук А. Д. Александровой-Зиновой, К. А. Гусевой, М. В. Гусеву, П. А. Колесникову и Л. А. Сиренко; кандидатам биол. наук С. А. Баранову, Л. А. Эрману и доценту М. М. Телитченко за доброжелательную критику рукописи. Автор искренне благодарит акад. А. И. Опарина за постоянное внимание к работе над книгой.

## ЧАСТНАЯ ХИМИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Понятие «водоросли» — собирательное. К ним относятся низшие растения, обитающие в водоемах или других влажных местах и в почве. В систематическом отношении эта группа растений чрезвычайно разнообразна. В ботанике наблюдается некоторое расхождение в терминологии при обозначении определенных систематических подразделений водорослей. Большинство современных ботаников называет отдельные наиболее крупные родственные группы водорослей отделами («division»), другие делят водоросли на группы в ранге типов или классов. По Международным правилам ботанической номенклатуры высшие таксоны водорослей следует называть «отделами». Сейчас насчитывается 11 таких отделов [1195]:

1. Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta)
2. Красные водоросли (Rhodophyta)
3. Крeптофитовые водоросли (Cryptophyta)
4. Перидиниевые, или пиррофитовые, водоросли (Pyrrhophyta)
5. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta)
6. Бурые водоросли (Phaeophyta)
7. Золотистые водоросли (Chrysophyta)
8. Желто-зеленые водоросли (Xanthophyta)
9. Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)
10. Зеленые водоросли (Chlorophyta)
11. Харовые водоросли (Charophyta)

Водоросли каждого из названных отделов заметно отличаются от представителей других или по строению клеток, или по особенностям размножения, или по обмену веществ, что проявляется в разном химическом составе как самих клеток водорослей, их пигментном составе, так и запасных веществ.

Иногда перечисленные выше отделы водорослей делят на две большие группы, основываясь только на величине и морфологическом строении растений. Крупные, многоклеточные растения, относящиеся к бурым,

красным, зеленым и харовым водорослям, называются в этой терминологии «макрофитами», остальные, микроскопические растения — «микрофитами». Главным образом последние составляют группу водорослей, называемую гидробиологами «фитопланктоном», в отличие от «фитобентоса».

Вышеприведенный порядок перечисления отделов водорослей отражает современные представления ботаников о родстве отдельных типов. Еще недавно широко распространенная схема Пашера [146, 1030] в настоящее время не удовлетворяет ботаников, поскольку в ней жгутиковые приняты за первичные формы водорослей.

### СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДРОСЛИ (СУАНОРНУТА)

В отдельные периоды года в водоемах разных широт сине-зеленые водоросли составляют значительную долю фитопланктона. Набор пигментов в них сходен с таковым у красных водорослей, но преобладание фикоциана над фикоэритрином и различные соотношения фикобилинов с хлорофиллом и каротиноидами обуславливают их синевато-зеленую окраску. Для этих водорослей характерен прокариотный тип внутриклеточной организации: отсутствие видимого деления содержимого их клеток на протоплазму, дифференцированное ядро и пластиды. У них не обнаружено организованных хромосом, телец Гольджи и митохондрий, т. е. в этом отношении они напоминают бактерии. Это сходство дополняется отсутствием гистонов, не обнаруженных в водорослях родов *Oscillatoria*, *Aphanocapsa*, *Anabaena* и *Polycystis* [490]. Нередко сине-зеленые водоросли живут в условиях (температура, освещение, радиация), при которых другие организмы не встречаются. Например, *Romeria gracilis* и *Synechocystis minuscula* росли и размножались в контурах ядерного реактора при уровне радиации 10 рад/ч, довольствуясь светом от эффекта Черенкова, возникающим при сильном облучении воды [707].

Представители сине-зеленых водорослей нередко являются объектами лабораторных исследований, причем некоторые из них обладают способностью усваивать атмосферный азот. В настоящее время проведено много исследований по фотосинтезу, минеральному питанию и

азотфиксации водорослей, поэтому все большее внимание уделяется изучению химического состава как основы для понимания происходящих в водорослях процессов [32, 81, 222].

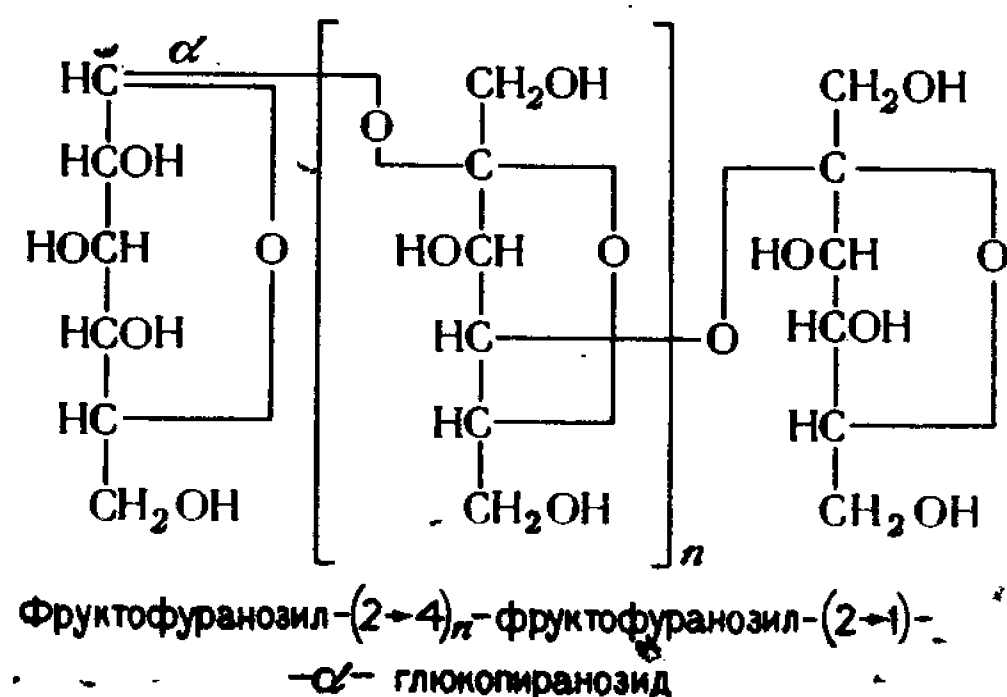
**Углеводы.** Общее количество углеводов в сине-зеленых водорослях достигает в отдельных случаях 70%, т. е. столько же, сколько в красных и бурых водорослях. Обычно же оно меньше. Так, у *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena flos-aquae*, собранных в период цветения Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ, углеводов было соответственно 6,6 и 11,5% органической части водорослей [186]. У *Aph. flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, собранных в Цимлянском водохранилище, содержание углеводов равнялось соответственно 40,3 и 52,2% сухого вещества [55]. У *A. variabilis* углеводов было 25,6%, у *Calothrix elenkinii* — 51%. У *A. oscillarioides*, *Sphaeronostoc coeruleum*, *Amorphanostoc paludosum* и *Stratonostoc linckia* общее количество углеводов колебалось между указанными величинами. При этом относительное количество углеводов увеличивалось при недостатке в среде азота [204]: у *Nostoc sp.* до 21,3%, у *Pseudonostoc sp.* до 49%, причем все исследованные виды и штаммы, а их было соответственно 11 и 14, имели различное соотношение отдельных углеводных фракций: экстрагированные 10%-ной трихлоруксусной кислотой, экстрагированные 6%-ным едким кали и нерастворимый остаток [135].

Определение восстанавливающих сахаров в спиртовых экстрактах сине-зеленых водорослей при помощи жидкости Фелинга обычно дает отрицательный результат. С помощью хроматографии на бумаге и на колонках из целлюлозы и угля удается обнаружить до 40 мг% сухого вещества моноз. Столько же глюкозы, галактозы, фруктозы, ксилозы, рамнозы и неидентифицированной ангидрогексозы было обнаружено в этанольных экстрактах *Rivularia bullata* и *Nostoc commune*. Было найдено также 300—400 мг% полиолов, главным образом маннита с примесью глицерина, сорбита и неидентифицированного гептита [1083].

Из дисахаридов в сине-зеленых водорослях встречается трегалоза, которая отмечена еще лишь у грибов и красных водорослей. У *Rivularia bullata* содержание трегалозы достигало 550 мг%. Кроме того, обнаружено



20 мг% сахарозы, а также фруктозиды. У *Nostoc commune* трегалозы не найдено, а фруктозидов было больше, чем у *Rivularia*. Фруктозиды сине-зеленых по строению не совсем обычны. Например, среди олигосахаридов *Tolypothrix tenuis* обнаружены представители нового типа природных фруктанов — фруктофуранозил-(2 → 4)<sub>n</sub>-фруктофуранозил-(2 → 1)-α-глюкопиранозиды [1289].



Полисахариды сине-зеленых водорослей исследованы недостаточно. Большинство исследователей считают, что основным компонентом этих водорослей являются слизеподобные полиозы, сходные с таковыми у красных водорослей [559, 560]. Следует отметить, что успехи в выяснении структуры этих полиоз были весьма незначительными отчасти из-за их исключительной устойчивости как к кислотному, так и к щелочному гидролизу.

Кроме слизей и «крахмала», изредка находят вещество, реагирующее как целлюлоза при окраске йодом и серной кислотой [828]. С помощью электронного микроскопа в оболочках были обнаружены фибриллы целлюлозоподобного вещества [509, 1170]. Однако целлюлоза в *Oscillatoria splendida* не была найдена [75].

Слизеподобные полисахариды сине-зеленых водорослей хорошо извлекаются с помощью экстракции горячей водой [708, 828, 1038, 1039]. В гидролизатах пресноводных водорослей *Phormidium tenue* была найдена рамноза, манноза, глюкоза и галактоза, маннуриновая кислота, а в *Rivularia bullata* и *Nostoc commune*, кроме того, арабиноза [1038]. В составе слизеподобного поли-

сахарида из *Calothrix scopulorum* нашли эфирносвязанную серную кислоту, нейтрализованную кальцием. Небольшое количество сульфополиоз отмечено при гистохимическом изучении *Microcystis aeruginosa* [184]. Это сходство с полиозами красных водорослей дополняется трудностью гидролиза. Так, слизь *Nostoc muscorum* гидролизовалась примерно на 60% [708]. Остальная часть слизи была значительно устойчивее к гидролизу и состояла из уруновых кислот: глюкуроновой, галактуроновой, а также лактона глюкуроновой кислоты. Удалось установить, что, несмотря на устойчивость к гидролизу этого полисахарида, в нем имеется около 30% глюкуроновых кислот, 10% рамнозы, 25% ксилозы и 35% галактозы с небольшой примесью глюкозы и неидентифицированного сахара.

Очень устойчивый к гидролизу полисахарид выделен из *Anabaena cylindrica*. После продолжительного гидролиза в нем обнаружили галактозу, глюкозу, ксилозу, арабинозу и глюкуроновую кислоту в соотношении 1:5:4:1:1:4. На основании положительного вращения экстрактов можно полагать, что большинство связей в этой полиозе находится в α-форме. После гидролиза ацетилированного полисахарида были обнаружены те же сахара, что и без ацетилирования его [357].

«Крахмал сине-зеленых» — слизеподобный полисахарид, который у сине-зеленых водорослей имеет функцию запасного вещества. Он обнаруживается по красно-коричневой окраске йодом [401, 675], хорошо растворим в воде, имеет в растворе большое положительное вращение, легко гидролизуется солодовой вытяжкой и минеральными кислотами, но не уксусной кислотой [708]. При ферментативном гидролизе получается мальтоза и глюкоза [828], что позволяет предполагать наличие α-1,4-связей, хотя этот тип связи может быть не единственным. Существуют данные о наличии в этих водорослях гликогена, однако не исключено, что в этом случае за гликоген принимают описываемую полиозу.

Крахмал сине-зеленых, синтезированный из глюкозо-1-фосфата ферментами из *Oscillatoria princeps*, содержал 14—16 глюкозных остатков в молекуле. Остальные свойства, такие, как растворимость в холодной воде и окраска йодом, совпадали со свойствами природного полисахарида. Интересно отметить, что состав изофер-

ментов, катализирующих синтез полиглюкозидов у *Oscillatoria princeps*, оказался качественно подобным таковому у красных водорослей *Rhodomenia pertusa* и зеленых *Spirogyra* sp., но их соотношение было различным [574—576, 578]. Ассимилированный пленкой *Synechococcus* sp. C<sup>14</sup> из меченого бикарбоната оказывался сначала в основном в полисахаридах, затем постепенно переходил в липиды и оболочки клеток [389].

В оболочках *Anacystis nidulans* найдено 23,8% углеводов, 8,9% азота, 27,6% белка и 36% липидов. Полисахаридная фракция, выделенная из них фенол-водной экстракцией, после кислотного гидролиза состояла главным образом из маннозы и небольших количеств глюкозы, галактозы и фукозы [511].

Исследование оболочек, выделенных из *Phormidium uncinatum*, показало наличие в них мукополимеров в количестве до 50% сухого вещества. В качестве мономеров были найдены мураминокислота и глюкозамин в соотношении 2:3. Электронномикроскопические наблюдения подтвердили наличие мукополимерного каркаса, обеспечивающего жесткость оболочек. Мукополимеры хорошо гидролизуются лизоцимом, а их синтез в растущих водорослях можно было нарушить добавлением пенициллина, который блокирует этот синтез и у бактерий [573]. В клеточных оболочках *Chlorogloea fritschii* и *Anacystis nidulans* были обнаружены лишь следы глюкозы. Вместо целлюлозы и пектиновых веществ в них имелся мукополимер, который состоял из глюкозамина (1,34 молярной единицы), галактозамина (1,2 молярной единицы), мураминокислоты (1,07 молярной единицы), диаминопимелиновой кислоты (1,0 молярная единица), глутаминовой кислоты (1,52 молярной единицы) и аланина (2,4 молярной единицы). Следовательно, состав оболочек сходен с таковыми у грамотрицательных бактерий и риккетсий [510]. Около 50% структурного вещества оболочек клеток *Anacystis nidulans*, *Phormidium foveolarum* и *Tolypothrix tenuis* составлял мукополимер «муреин». В его состав входит несколько компонентов: N-ацетил-мураминокислота и N-ацетил-глюкозамин, которые связаны в длинную цепь глюкозидными связями типа 1,4 и 1,6. Кроме того, в муреин входят глутаминовая и диаминопимелиновая кислоты и аланин. Обычное молярное соотношение этих

компонентов (соответственно 1:1:1:1:2) у разных водорослей может колебаться. Наибольшие изменения претерпевает количество глюкозамина. Так, у *Anacystis nidulans* на 1 моль диаминопимелиновой кислоты приходилось около 2 молей ацетил-глюкозамина, т. е. наблюдалось соотношение 1:2:1:1:2 [695].

**Азотсодержащие вещества.** Количество азотсодержащих веществ в сине-зеленых водорослях довольно велико. Общее содержание азота в *Anabaena cylindrica* достигало 6,51% сухого вещества, белка — примерно 35% [568]. У *A. variabilis* и *A. oscillarioides*, а также четырех других видов содержание общего азота колебалось от 5,1 до 8,3%, а белков — от 23,7 до 40% сухого вещества [204]. Такие же величины получены для безбактериальных культур *Mastigocladus laminosus*, *Nostoc muscorum*, *Lyngbya aestuarii*, *Phormidium uncinatum* — 6,5—7,5% общего азота. У азотфиксирующих видов *M. laminosus* и *P. uncinatum* оказалось меньше аспарагиновой и глутаминовой кислот, чем у других видов, росших на нитрате [207]. У *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena flos-aquae* азота было соответственно 13,9 и 10,4%, а белка 82,6 и 57,9% органической части водорослей. Это весьма большая величина, если учесть, что зольность водорослей составляла всего 4,75 и 9,2% сухого вещества [186]. В отличие от большинства водорослей у сине-зеленых нет связи между низким содержанием липидов и высоким содержанием азота в клетках [453].

Аминокислотный состав водорослей независимо от видовой и даже типовой принадлежности в общем сходен. Так, в клеточных оболочках сине-зеленых *Lyngbya* sp. и *Nostoc* sp. и зеленых водорослей *Chlorella pyrenoidosa*, *C. vulgaris*, *C. ellipsoidea*, *Scenedesmus obliquus* в отличие от характерных для каждого вида комбинаций аминотетраозидов найдены общие для всех видов аминокислоты. Лишь у *Nostoc* sp. обнаружен оксипролин. У обеих сине-зеленых водорослей найдены составные части мукополимера: мураминовая и диаминопимелиновая кислоты [1080].

Из индивидуальных белков в сине-зеленых водорослях известны билипротейны фикоэритрин и фикоциан, являющиеся дополнительными пигментами. Сравнительное исследование этих белков у *Arthrospira* sp. показало



ло, что имеется 2 фикоциана — С-фикоцианин и алло-фикоцианин, отличающиеся максимумами спектров поглощения [615, 634, 998]. С помощью хроматографии на сефадексе водного экстракта из *Phormidium autumnale* обнаружено, что фикоэритринов также два — С-фикоэритрин и В(С)-фикоэритрин с максимумами поглощения 543 и 565 нм [992]. Кроме того, в клетках некоторых водорослей были обнаружены гранулы, состоявшие из запасного билипротеина цианофизина [1365]. В *Tolypothrix tenuis* и *Anabaena cylindrica* обнаружен синий фикобилиновый пигмент, предположительно билитриен, сходный по оптическим свойствам с биливердином. Он, по-видимому, является составной частью фикоэритрина и сходен также с билидиеновым фикоэритробилином [592, 593].

С-фикоцианин из *N. muscorum* состоял из аминокислот (85,21%), а С-концевой аминокислотой оказался серин в количестве 2 остатка на молекулу [1087]. Полная молекула С-фикоцианина из *Plectonema calothricoides*, по данным электронного микроскопирования и применения контрастной техники, вероятно, состояла из 6 глобулярных мономеров, электростатически связанных в гексаметры. Хлорофилл может соединяться с любым из мономеров этого гексаметра, что способствует передаче энергии [345].

Обнаружено, что образование того или иного фикобилинового пигмента зависит от спектрального состава света. Красный свет (600—650 нм) вызывает образование фикоцианина и тормозит синтез фикоэритрина. Зеленый свет, наоборот, приводит к синтезу фикоэритрина [590]. Подобные результаты получены с *Nodularia sp.*, *Anabaena variabilis* и *Halosiphon fontinalis* [103].

Большое внимание уделяется сейчас изучению простетических групп билипротеинов — фикобилинов, которые имеют те же тетрапиррольные группировки, что и хлорофилл, но не замкнутые в виде кольца. Найдены некоторые индивидуальные отличия у фикобилинов *Arthrospira maxima*, *Nostoc muscorum*, *Anabaena cylindrica* и *A. variabilis*, в частности в способности к изомеризации и устойчивости к кислотному гидролизу [1001]. Химическое сходство фикобилинов и хлорофилла проявляется и в том, что скорость включения  $C^{14}$  в их тетрапиррольные группировки при разных температурных

условиях у *Oscillatoria subbrevis* сравнима между собой [598]. Простетическую группу фикоцианина из *Anacystis nidulans* выделяли экстракцией хлороформом после 5 мин гидролиза концентрированной HCl. По максимуму при 620 нм ее идентифицировали как мезобиливиолин [210]. Хромофором аллофикоцианина из *Phormidium luridum*, *Anabaena variabilis* и *Plectonema boryanum* оказался билитриеновый фикоцианобилин. Он же входит в состав С-фикоцианина, а различие в спектрах поглощения в области 580—660 нм объясняется не разными хромофорами, а различиями характера связи с белком. В составе же фикоцианина из красных водорослей *Rhodomenia palmata*, кроме фикоцианобилина, обнаружен фикоэритробилин [421]. Изучение встречаемости фикобилинов у сине-зеленых и красных водорослей дало основание предположить, что если первые предшествовали вторым, то эволюция сопровождалась уменьшением билитриенового фикоцианобилина и увеличением билидиенового фикоэритробилина [422].

Биологическая роль фикобилиновых пигментов заключается в том, что они усваивают свет в тех областях спектра, который не абсорбирует хлорофилл, с последующей передачей энергии на хлорофилл. Так, в процессе выделения кислорода в реакции Хилла фикоцианин в бесклеточных экстрактах из *Anabaena variabilis* непосредственной роли не играл [1246]. Однако связь его с хлорофиллом очень тесная. У *Phormidium uncinatum* спектр действия фотосинтеза и фототаксиса имел основную активную область в главном максимуме поглощения фикоэритрина (560 нм). В области поглощения фикоцианинов и хлорофилла (613—680 нм) активность обоих процессов ниже [993]. Таким образом, как и у красных водорослей, билипротеины сине-зеленых водорослей играют большую роль в фотосинтезе в качестве фотосенсибилизаторов.

Белки сине-зеленых водорослей состоят из обычных аминокислот, но характеризуются высоким содержанием аргинина и амидов. Содержание аргинина равно 14% от суммы аминокислот у безгетероцистной *Anabaena naviculoides*. При образовании гетероцист относительное содержание его уменьшалось, а абсолютное — не менялось. Почти вдвое увеличивалось содержание лейцина, изолейцина, валина и аспарагиновой

кислоты, но уменьшалось количество серина и глицина. У гетероцистной культуры появлялась  $\gamma$ -аминомасляная кислота, по-видимому, в результате декарбоксилирования глутаминовой кислоты [1021].

В гидролизатах некоторых водорослей найдена  $\alpha$ , $\epsilon$ -диаминопимелиновая кислота в количестве 0,01—0,8% сухого вещества [701, 1353]. Она обнаружена также в некоторых бактериях и в зеленой водоросли *Chlorella ellipsoidea*, однако в других водорослях она пока не найдена [560]. Как известно, ее наличие характерно для организмов, в составе которых имеются мукополимеры.

Нуклеиновые кислоты сине-зеленых водорослей по своему качественному составу не отличаются от нуклеиновых кислот других организмов. Хроматография нуклеиновых кислот *Anacystis nidulans* на колонке из метилированного альбумина показала наличие ДНК, растворимой РНК и 2 фракций (16-S и 23-S) рибосомальной РНК [1113]. Содержание РНК в клетках *A. nidulans* составляло 0,37—0,5% сухого вещества. Из нуклеотидов преобладала гуаниловая кислота. В составе цитидиловой кислоты найдена 2-О-метилрибоза [358, 359]. Примерно такое же содержание РНК отмечено у термофильной *Mastigocladus laminosus* — 0,23%. Содержание ДНК в этой водоросли составляло всего 0,05%. По составу РНК была явного ГЦ-типа, а ДНК слабого ГЦ-типа [99]. У отдельных видов возможен АТ-тип ДНК, как у *Aphanizomenon flos-aquae*, и АУ-тип РНК, как у *Amorphonostoc punctiforme* [218]. Содержание НК может быть и большим. У массовых видов сине-зеленых водорослей р. Волги содержание РНК достигало 3,56—3,12, а ДНК — 3,85% органической части водорослей [186]. Выращенные в лабораторных условиях 7 видов водорослей отличались от 15 видов бактерий меньшим содержанием ДНК в расчете на сухое вещество и клеточный азот. Например, у *Chlorogloea fritschii* эти величины равны 0,70% и 0,074‰, тогда как у *Escherichia coli* соответственно 3,74% и 0,36‰, однако у всех водорослей и бактерий содержание ДНК в расчете на 1 клетку оказалось одинаковым ( $1,9—3,6 \times 10^{14}$  г). Содержание в ДНК ГЦ колебалось от 41% у *Anabaena variabilis* до 53% у *Anacystis nidulans* [472].

Отношение пуринов к пиримидинам может отличать-

ся у разных видов. В ДНК оно может изменяться от 0,79 [1190] до 1,04 [885]. В составе ДНК *Plectonema boryanum* в небольших количествах обнаружили 5-метилцитозин и 6-метиламинопурин. Центрифугирование в градиенте плотности CsCl на ультрацентрифуге показало, что ДНК состояла из двух фракций — основной и минорной с плавучей плотностью соответственно 1,706 и 1,697 г/см<sup>3</sup>. Основная ДНК, очевидно, соответствовала ядерной ДНК и содержала 47% ГЦ, а минорная ДНК — ДНК фотосинтетических ламелл и содержала 38% ГЦ [786].

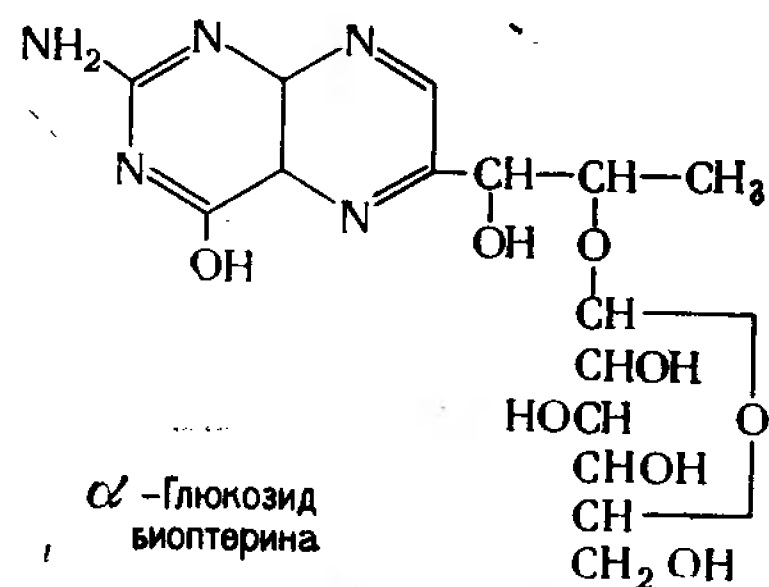
Известно, что нуклеотидный состав ДНК пытаются использовать в качестве показателя филогенетического родства. Группа американских ученых [529] показала, что расхождения в величине % ГЦ внутри семейств довольно значительны.

Водоросли	% ГЦ	Водоросли	% ГЦ
<b>I. Порядок Chroococcales</b>		<i>Microcoleus</i> sp. . . . .	45
<b>Семейство Chroococcaceae</b>		<i>M. vaginatus</i> . . . . .	48
<i>Anacystis marina</i> . . . . .	69	<i>Phormidium luridum</i> var. <i>olivacea</i> . . . . .	47
<i>A. nidulans</i> . . . . .	56	<b>2. Подпорядок Nostochineae</b>	
<i>Anacystis</i> sp. . . . .	56	<b>Семейство Nostocaceae</b>	
<i>Coccochloris peniocystis</i> . . . . .	71	<i>Anabaena spiroides</i> . . . . .	46
<i>Coccochloris</i> sp. . . . .	63	<i>A. variabilis</i> . . . . .	44
<i>Gleocapsa alpicola</i> . . . . .	35	<i>Anabaenopsis</i> sp. . . . .	42
<b>II. Порядок Chamaesiphonales</b>		<i>Nostoc</i> sp. . . . .	44
<b>Семейство Dermocarpaceae</b>		<i>N. punctiforme</i> . . . . .	44
<i>Dermocarpa violacea</i> . . . . .	44	<i>N. muscorum</i> . . . . .	43
<b>III. Порядок Oscillatoriales</b>		<i>Nodularia sphaerocarpa</i> . . . . .	39
<b>1. Подпорядок Oscillatorineae</b>		<b>Семейство Scytonemataceae</b>	
<b>Семейство Oscillatoriaceae</b>		<i>Fremyella diplosiphon</i> . . . . .	42
<i>Lyngbya</i> sp. . . . .	47	<i>Plectonema</i> sp. . . . .	43
<i>Lyngbya</i> sp. . . . .	51	<i>P. boryanum</i> . . . . .	48
		<i>P. calothricoides</i> . . . . .	48
		<i>Tolypothrix</i> sp. . . . .	43
		<b>Семейство Rivulariaceae</b>	
		<i>Calothrix parietina</i> . . . . .	43

Нуклеиновые кислоты в водорослях могут образовывать комплексы с другими веществами. Например, из

*Anabaena variabilis* был выделен РНК-полифосфатный комплекс, образовавшийся после 9-часового освещения. На каждый нуклеотид приходилось по 7 остатков фосфорной кислоты полифосфата. Состав нуклеотидов в % мол. был следующим: ЦМФ 22,8, АМФ 20,9, ГМФ 31,6, УМФ 24,7, т. е. явный ГЦ-тип [469].

В *Anacystis nidulans*, *Anabaena variabilis*, *Nostoc muscorum* были обнаружены птеридины в количестве 0,1—0,2% сухого вещества — 2-амино-4-оксиптеридин и 2-амино-4-окси-6-карбоксиптеридин, или биоптерин [565]. Позже из *A. nidulans* был выделен  $\alpha$ -глюкозид биоптерина [566], который участвует в биосинтезе фолевой кислоты в качестве составной части.



Давно было замечено, что в водоемах, цветущих сине-зелеными водорослями, наряду с уменьшением нитратного и аммонийного азота наблюдается рост количества органического азота, главным образом в виде аминокислот. Фиксируемый элементарный азот может выделяться в среду также в виде амидов и пептидов, что было показано на культурах *Anabaena cylindrica* [557] и морских водорослей *Nostoc entophytum*, *Calothrix scopulorum* [1229, 1230]. Последняя в среднем выделяла 40% фиксированного азота, но при смене условий эта величина достигала 68%.

Таким образом, из 2,5 г фиксированного азота на 1 м<sup>2</sup> в год до 1,7 г могло выделяться в воду [752]. Альгологически чистая культура *C. elenkinii*, выделенная из рыбноводного пруда, фиксировала за 50 дней в 100 мл среды 5,52 мг азота и выделяла 12,5% из этого количества. Безбактериальная культура за это же время фик-

сировала 6,82 мг азота, но выделяла лишь 7%. *Nostoc paludosum* и *Anabaena variabilis* выделяли до 1/3 фиксированного азота. Недельными культурами ежедневно фиксировалось соответственно 12,5 и 11,4 мг азота на 1 л среды [228]. При экспоненциальном росте азотфиксирующих водорослей *Mastigocladus laminosus* и *N. muscorum* в среду выделялось 16 и 31% фиксированного азота [206]. При старении культур выделение связанного N в среду падало [185], темпы накопления N снижались по сравнению с приростом биомассы у *Hapalosiphon fontinalis* [93].

Выяснение условий фиксации азота у *Cylindrospermum sphaerica* показало, что сравнительно большое количество органического азота выделялось клетками в начальный, логарифмический, период роста. Максимальное выделение азота происходило при pH около 7,5 на свету. В темноте рост водорослей и выделение азота уменьшались, как и при наличии в среде нитрата [1301]. По-видимому, фиксируемый водорослями азот выступает дополнительным по отношению к углекислоте акцептором электронов и водорода, выделяемых в результате фотохимической реакции фотосинтеза [177, 547]. В темноте азотфиксация мала и стимулируется сахарозой [546]. Благоприятствует азотфиксации у *Anabaena cylindrica* низкая интенсивность света и отсутствие в среде азотистых солей [444].

Вероятно, ключевые позиции в процессе фиксации азота у *Nostoc commune* занимают аспарагиновая и глутаминовая кислоты, причем для нормального протекания процесса необходимы кальций, кобальт и молибден [1256]. Об этом свидетельствуют также опыты по включению и обмену меченых атомов C из разных соединений. Так, в строго автотрофных условиях *Anacystis nidulans* использовала ацетат, меченный C<sup>14</sup> по C<sub>1</sub> и C<sub>2</sub>. Метка оказывалась главным образом в отмеченных аминокислотах. Часть метки обнаруживалась в пролине, лейцине и аланине белка, а также в липидах [693].

В настоящее время фиксации азота сине-зелеными водорослями уделяется большое внимание. Данные, полученные при изучении этого процесса, систематизируются [258, 561]. Достаточно обоснованно мнение об очень большом экологическом значении способности сине-зеленых водорослей к азотфиксации. Активный

рост водорослей, которые в присутствии кислорода не способны к фиксации азота, в восстановительных условиях свидетельствует о значительно большем масштабе биологического связывания азота в природе, чем это обычно принимается.

**Липиды.** Содержание липидов в сине-зеленых водорослях варьирует в небольших пределах. Так, у *Anabaena cylindrica* и *Oscillatoria sp.* липиды составляли от 2 до 12% сухого вещества [453], у волжской *Aphanizomenon flos-aquae* — 3,75% органической части, у двух видов *Anabaena*, *Calothrix elenkinii*, *Sphaeronostoc coeruleum*, *Amorphonostoc paludosum* и *Stratonostoc linkia* — 3,3—7,6% сухого вещества.

Жиры в *Gloeotrichia echinulata* примерно на 60% состояли из ненасыщенных жирных кислот [915]. До 21% всех липидов составляла  $\alpha$ -линоленовая кислота в виде галактолипидов [849]. Найдены и сульфолипиды [451]. В *Anabaena cylindrica* обнаружили неизвестный ацил-липид без линоленовой кислоты и липофильный гликозид, встреченный в гетероцистах этих водорослей [1312].

Большое филогенетическое значение имеет изучение путей биосинтеза жирных кислот. Так, по обнаружению метки из добавленного в среду стеарата и олеата в соответствующих ненасыщенных кислотах — линолевой и линоленовой — у *Anabaena variabilis* и *Anacystis nidulans* сделано весьма обоснованное заключение о большом различии обмена у сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий. В то же время, несмотря на отсутствие у *A. nidulans* некоторых полиеновых жирных кислот, имевшихся у другой водоросли, пути обмена в водорослях оказались сходными. В отличие от фотосинтезирующих бактерий у водорослей имелись системы, отнимающие водород непосредственно от насыщенных жирных кислот (десатурация) с образованием ненасыщенных соединений большого молекулярного веса. А по наличию полярных липидов, таких, как моно- и дигалактозил-диглицериды, сульфохиновозил-диглицерид и фосфатидил-глицерин, эти водоросли сходны с зелеными водорослями и высшими растениями [984]. Правда, по включению в липидные фракции метки из 2- $C^{14}$ -ацетата сине-зеленые водоросли заметно отличались от *Chlorella vulgaris*. В *Anabaena variabilis* и *Ana-*

*cystis nidulans* отсутствует фосфатидил-холин, фосфатидил-инозит и фосфатидил-этанолламин, кроме того, отличается кинетика включения  $C^{14}$  в другие фракции липидов [983]. Состав жирных кислот в некоторых культурах приведен в табл. 1 [986].

ТАБЛИЦА 1  
Состав жирных кислот в некоторых водорослях

Водоросли	16:0	16:1	16:2	18:0	18:1	18:2	18:3 (9, 12, 15)	18:3 (6, 9, 12)
<i>Spirulina platensis</i>	43,4	9,7	+	2,9	5,0	12,4	+	21,4
<i>Myxosarcina chroococcoides</i> . . . . .	38,2	8,6	1,2	4,0	6,8	9,2	33,3	—
<i>Chlorogloea fritschii</i> . . . . .	42,3	4,9	+	5,4	14,3	17,2	15,8	—
<i>Anabaena cylindrica</i>	46,0	6,4	5,6	3,6	6,0	24,0	11,2	—
<i>A. flos-aquae</i> . . . . .	39,5	5,5	4,3	1,0	5,2	36,5	10,7	—
<i>Mastigocladus laminosus</i> . . . . .	38,5	42,5	—	+	16,8	2,1	—	—

Примечание. В головке табл. 1 и последующих таблицах и тексте первая цифра обозначает число C в формуле кислоты, вторая — число ненасыщенных связей.

Обращает на себя внимание присутствие в *S. platensis*  $\gamma$ -линоленовой кислоты (6,9,12—18:3) во фракциях моно- и дигалактозил-диглицеридов. Эта кислота ранее была найдена в некоторых животных, реснитчатых простейших и зоофлагеллятах, а также в грибах-фикомицетах. В водорослях она синтезируется путем прямой десатурации линолевой кислоты (9,12—18:2). Поскольку  $\gamma$ -линоленовая кислота может быть промежуточным веществом в биосинтезе  $C_{20}$ -кислот, которые отмечены у высших морских водорослей, диатомей, мхов и папоротников, можно полагать, что имеется филогенетическое родство между ними и некоторыми классами сине-зеленых водорослей.

Наличие полиненасыщенных жирных кислот в совокупности с составом ДНК и присутствием в клетках моно- и дигалактозил-диглицеридов может иметь филогенетическое значение. Так, исследовали 43 штамма разных сине-зеленых водорослей с точки зрения эволю-



ции фотосинтеза от прокариотов к эукариотам. Большинство нитевидных форм в отличие от одноклеточных водорослей содержат много полиненасыщенных жирных кислот и оба галактозил-диглицерида. Большинство одноклеточных форм или не имеет, или имеет мало полиненасыщенных жирных кислот, которые у эукариотов связаны с аппаратом фотосинтетического выделения кислорода. Зеленые бактерии не содержат ди-галактозил-диглицерида, связанного с окислением воды во II фотохимической реакции, а пурпурные бактерии не содержат и моногалактозил-диглицерида [789].

Некоторые группы нефотосинтезирующих бактерий имеют, видимо, родственные связи с сине-зелеными водорослями. Так, у *Chlorogloea fritschii* после выращивания на среде с ацетатом обнаружен поли-β-оксибутират [407]. Эту кислоту обнаружили и у бесцветной *Beggiatoa* sp. [1073] в качестве запасного питательного вещества. Ранее это вещество было найдено лишь у бактерий. По качественному составу жиров морские бактерии и водоросли различаются. У морских бактерий нет высоконенасыщенных жирных кислот, но имеются кислоты с разветвленной цепью, которых нет у водорослей. Считают, что по наличию разных жирных кислот можно определить генезис осадков. Наличие редко встречаемых жирных кислот в отдельных сине-зеленых водорослях может иметь филогенетическое значение. Так, у *Trichodesmium erythraeum* обнаружили до 50% C<sub>10:0</sub> [1026]. При перегонке среды, в которой выращивали нитчатые водоросли *Symploca muscorum*, и последующей эфирной экстракции отгона был выделен «геозмин» — нейтральное масло C<sub>12</sub>H<sub>22</sub>O. Это вещество имеет землистый запах и содержится в среде в заметном количестве (0,6 мг/л). Ранее оно было выделено из актиномицетов *Streptomyces* [1140]. Хотя на основании этого трудно судить о родстве сине-зеленых водорослей с актиномицетами, нельзя исключить такую возможность. Одновременно можно полагать, что некоторые виды этих водорослей могут быть источником землистого запаха в водоемах.

Среди неомыляемых липидов отмечают наличие спиртов и углеводов, а также неидентифицированных стеролов [620]. Вместе с тем при исследовании сине-зеленых водорослей стеролов в них не оказалось

[411], не найдены они и среди липидов *Nostoc muscorum*, *Anabaena variabilis* и *Anacystis nidulans* [850].

**Пигменты.** Общее количество пигментов у *Nodularia spumigena* Каспийского моря достигало 722 мкг/г сырого вещества, а у *Aphanizomenon flos-aquae* Азовского моря 1257 мкг/г [55]. Из пигментов отмечают хлорофилл и β-каротин [458], причем хлорофилл а составляет 67—81% от суммы спирторастворимых пигментов [201]. Общее содержание хлорофилла у *Microcystis aeruginosa*, *A. flos-aquae* и *Oscillatoria planctonica*, собранных во время цветения рыбоводных прудов в Подмоскowie [148], достигало соответственно 308, 483 и 201 мг% сырого вещества.

Хлорофилла b в сине-зеленых водорослях нет. Очевидно, редкое присутствие следов хлорофилла b в этих водорослях обусловлено феофорбидом а, который может образоваться при обработке проб перед анализом. Кроме хлорофилла а (0,93% сухого вещества), других хлорофиллов у *Agmenellum quadruplicatum* не обнаружено. Содержание каротиноидов составило 0,408%, причем 0,162% приходилось на долю антераксантина [1028]. В ацетоновых экстрактах солоноводной *Arthrospira platensis* содержание β-каротина составило 396‰ на сырое вещество, что более чем в 5 раз превышает содержание этого пигмента в зеленой водоросли *Dunaliella* sp. [1242, 1250]. В *Microcystis aeruginosa* содержание каротина составило 16‰ сырого вещества [149].

В сине-зеленых водорослях обнаружены также миксоксантин, миксоксантофилл и осциллаксантин [770]. Присутствие миксоксантина очень специфично и может служить показателем эволюции водорослей этого типа по результатам изучения осадков в разных водоемах [1298]. На долю каротина приходится 30—60%. Из других каротиноидов отмечают также эхиненон и зеаксантин. С помощью тонкослойной хроматографии на целлюлозе у *Phormidium luridum* разделили хлорофилл а, β-каротин, миксоксантин, зеаксантин и миксоксантофилл [1183].

Что касается лютеина, то содержание его неопределенно. Многие исследователи его вообще не находят в сине-зеленых водорослях [618, 843, 1276]. У нескольких видов *Phormidium*, *Nostoc*, *Anabaena* и *Microcystis* обнаружен виолаксантин [221], а у *Amorphonostoc pun-*



*ctiforme*, *Anabaena variabilis* и *M. muscicola*, полученных в культуре, в-каротин. По наличию максимумов поглощения ацетонового экстракта при 446 и 476 нм предполагают присутствие α-каротина [199].

В разных условиях отношение каротиноиды: хлорофилл меняется. Оно увеличивается с повышением интенсивности света и при наличии в среде окисленных соединений углерода [230] или при увеличении содержания в среде кислорода. Изменение соотношения пигментов шло быстрее у *Anabaena variabilis*, чем у *Nostoc fontinalis*. В период максимального содержания пигментов 60—70% всех каротиноидов составлял β-каротин, 20% миксоксантофилл, остальное приходилось на эхиноенон и зеаксантин. При этом качественный состав каротиноидов на разных стадиях культивирования не менялся [89]. Эти результаты подтверждают точку зрения, что каротиноиды играют защитную роль, предохраняя фотосинтетический аппарат растений от окисления.

**Другие вещества.** Содержание золы может достигать 10—20%, увеличиваясь у водорослей, растущих в более соленых водах, и уменьшаясь у пресноводных водорослей. У *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, собранных в Цимлянском водохранилище, содержание золы составило соответственно 5,3 и 4,94% сухого вещества [55].

Основную часть золы составляют сернокислые соли железа, магния, кальция и калия. Чем больше в окружающей воде ионов  $Cl^-$ , тем больше в водорослях накапливается ионов  $SO_4^{2-}$ . В золе обнаружены также J, В, Zn, Cu, Na и Cl [818]. Водоросли родов *Oscillatoria*, *Amorphanostoc*, *Rivularia* и *Lyngbya* накапливали из среды в заметных количествах Sr, причем коэффициент накопления увеличивался при уменьшении концентрации элемента в среде [1].

Ферменты сине-зеленых водорослей изучаются в настоящее время очень интенсивно, что вызвано как способностью к азотфиксации, так и облигатной автотрофностью сине-зеленых. Одной из характерных особенностей автотрофности сине-зеленых можно назвать то, что терминальной оксидазой окислительного фосфорилирования у *Anacystis nidulans* и *Phormidium luridum* является гемопротейн, а не обычный флавопротеин

[352]. В клетках обнаружены липаза, каталаза, протеиназа, причем каталаза термоустойчивой *Oscillatoria sp.* имела обычные свойства [821, 1199]. Отсутствуют амилаза, инулаза, раффиназа, целлюлаза, пектиназа, сомнительно наличие инвертазы [639]. Отсутствие основных ферментов, свойственных крахмалонакапливающим высшим растениям (амилаза, инвертаза), заставляет считать название полиглюкана сине-зеленых водорослей «крахмалом» условным. Целесообразнее называть его «крахмалом сине-зеленых».

В *Anacystis nidulans* отсутствовала альдолаза [1110], что указывает на необычный путь образования гексоз при фотосинтезе. В отличие от хлореллы у этой водоросли значительная доля  $C^{14}$  из  $C^{14}O_2$  накапливалась в аминокислотах и фосфорных эфирах низкомолекулярных кислот [1111]. Однако детальный анализ этого распределения показал, что оно сходно с таковым у хлореллы. Следовательно, или альдолаза у сине-зеленых водорослей очень лабильна, или она не нужна для фотосинтетического цикла Кальвина и фотовосстановление  $CO_2$  может идти на свету не по пути нормального обратного гликолиза, а через пока неизвестный лабильный промежуточный продукт [765, 797]. Более вероятно первое предположение. При изучении биосинтеза полиоз, выделяемых *Anabaena flos-aquae*, попутно определяли активность разных ферментов. Обнаружена фруктозо-дифосфат-альдолаза, фосфофруктокиназа и фосфатаза фруктозодифосфата, однако не найдена фосфогексоизомераза. Среди продуктов фотосинтеза найдены метаболиты, участвующие в фотосинтетическом цикле Кальвина,—рибулез-1,5-дифосфат, фруктозо-1,6-дифосфат, фруктозо-6-фосфат, глюкозо-6-фосфат, 3-фосфоглицериновая кислота и седогептулеза, а также комплексы нуклеотидов с сахарами [952]. Обнаружена также фосфо-2-кето-3-дезоксисигептонатаальдолаза с явной зависимостью от наличия *l*-тирозина [1321].

По-видимому, в темноте основным путем превращения гексоз у сине-зеленых водорослей является пентозо-фосфатный. Об этом свидетельствует большая активность ферментов пентозо-фосфатного цикла, дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата. Надо отметить, что обычные ферменты гликолитического цикла в этих водорослях присутствуют. Найдены гексокиназа,

глюкозо-6-фосфат-изомераза, фосфогексокиназа и дегидрогеназа 3-фосфоглицеринового альдегида [550]. У *Tolypothrix tenuis* в темноте ресинтез глюкозы шел из метаболитов пентозо-фосфатного цикла, поскольку при добавлении к культуре 2-С<sup>14</sup>-глюкозы метка оказывалась в С<sub>1</sub>, С<sub>2</sub> и С<sub>3</sub> глюкозы образующегося полисахарида. На свету же этого не происходило, т. е. был обычный гликолиз [427]. Однако *Anabaena flos-aquae* и *Oscillatoria sp.* имели среди метаболитов фосфогликолат, а в бесклеточных экстрактах активную оксидазу гликолевой кислоты. Фермент дезактивировался при хранении при 4°С, но не восстанавливал своей активности после добавления ФМН, как это наблюдается в случае высших растений. Лишь у *Oscillatoria sp.* ФМН слабо стимулировал активность [629]. Изучение образования С<sup>14</sup>О<sub>2</sub> клетками *A. cylindrica* из глюкозы, меченной по С<sub>1</sub>, С<sub>2</sub> или С<sub>6</sub>, также привело к выводу, что пентозо-фосфатный путь превращения глюкозы не единственный, имеется обычный гликолиз с альдолазой в качестве одного из ферментов [1345]. Обычный гликолиз, по-видимому, был и у *Agmenellum quadruplicatum* и *Anacystis marina* в условиях обильного нормального питания, поскольку в их бесклеточных экстрактах найдена энолаза — обязательный фермент гликолитического цикла [295].

Подобные исследования имеют существенное значение, поскольку показывают способность сине-зеленых водорослей использовать восстановленные органические соединения. Этим сине-зеленые водоросли напоминают бактерии. Однако существуют пределы такого сходства. Так, при росте на среде с меченым ацетатом и глюкозой несомненных автотрофов *Anabaena variabilis* и *Anacystis nidulans* на свету метка оказывалась в составе клеток только при одновременном присутствии в среде СО<sub>2</sub>. В отличие от бактерий дыхание клеток водорослей не стимулировалось ни ацетатом, ни глюкозой. Вероятно, у водорослей в этих условиях основными для утилизации ацетата и глюкозы были ферменты ЦТК [408].

Обычно адаптация водорослей к какому-либо органическому субстрату приводит к изменению активности ферментов, принимающих участие в утилизации этого субстрата. Однако у сине-зеленых водорослей подобной адаптации не наблюдается. Хотя причину этого можно

видеть в барьере проницаемости, для ацетата и глюкозы это объяснение, вероятно, не подходит. Тем не менее никакого активирования ферментов ЦТК и глиоксилатного цикла в присутствии этих веществ нет. То, что не активируется изоцитрат-лиаза, которая у многих микроорганизмов имеет адаптивную природу, считают доказательством отсутствия у сине-зеленых водорослей глиоксилатного цикла [1040]. В связи с этим следует еще раз сказать о необходимости тщательного продумывания методики подобных исследований. Например, нестерильная культура *Microcystis aeruginosa* на среде с сахарозой росла со скоростью, пропорциональной количеству сахарозы. С расходом сахарозы рост *M. aeruginosa* прекращался. Логичнее было бы сделать вывод об утилизации сахарозы водорослями. Но безбактериальная культура строгого автотрофа *Oscillatoria rubescens* не реагировала на добавку сахарозы. Нестерильная культура вела себя, как *M. aeruginosa* потому что в системе водоросли — бактерии последние потребляют сахарозу и выделяют СО<sub>2</sub>, которая используется водорослями. При истощении субстрата бактерии начинают разлагать комплексобразующие соединения, что приводит к выпадению микроэлементов в осадок и резкому прекращению роста клеток водорослей и их обесцвечиванию [835].

Изучение ферментов, синтезирующих полинуклеотиды в *Anacystis nidulans*, показало, что функции полинуклеотид-фосфорилазы и РНК-полимеразы в фотосинтезирующих клетках подобны их функциям у бактерий и животных [1112]. Найдены кислые фосфатазы, которые у *Anabaena cylindrica* локализованы главным образом на поверхности клеток и более активны при недостатке в среде фосфатов [1266]. В суспензиях клеток *A. nidulans*, *Oscillatoria prolifera*, *Nostoc muscorum*, *Anabaena sp.* и *Plectonema boryanum* после их разрушения ультразвуком обнаружили низкую активность РНК-азы, причем оптимум рН у разных видов был в кислой или в щелочной области. Относительная активность ДНК-азы у сине-зеленых водорослей по сравнению с таковой у бурых, красных и зеленых водорослей была выше, чем РНК-азы, однако у *A. nidulans* она была значительно ниже, чем у остальных видов, в 6—46 раз. β-РНК-аза у *Anacystis nidulans*, по-видимому,

локализована *in vivo* на клеточной оболочке или вблизи нее, что приводит к легкому переходу фермента в среду.  $\alpha$ -РНК-аза необычно специфична по отношению к 2-О-метилированным нуклеотидам в РНК и, вероятно, распределена внутри клетки [991].

*Plectonema boryanum*, выращиваемая на среде без  $O_2$  и без связанного N, фиксировала  $N^{15}$ , восстанавливала ацетилен до этилена с помощью нитрогеназы. Фермент ингибировался  $O_2$ , CO и  $NH_4^+$  [1230]. У *Microcystis aeruginosa* обнаружена активная нитратредуктаза, позволявшая водорослям сравнительно легко расти в восстановительных условиях среды, при наличии органического и аммонийного азота [197].

Как и у других водорослей, у представителей сине-зеленых найдена ангидраза угольной кислоты [879]. Показано наличие окислительно-восстановительной системы, действующей на пирокатехин и пирогаллол, у *Microcystis aeruginosa* и *Phormidium uncinatum* [170]. С помощью бесклеточных экстрактов из *Nostoc muscorum* осуществили несколько реакций орнитинового цикла, в частности конденсацию карбамилфосфата и орнитина до цитруллина. Однако дальнейшего образования аргинина не отмечено. Показано также образование карбамилфосфата из аммония, бикарбоната и АТФ [700].

Экстракты *A. nidulans*, *Anabaena variabilis*, *N. muscorum* и *Synechococcus* sp. имели ферменты, которые способствуют превращению глутаминовой кислоты в аргинин через ацетилированные промежуточные продукты. В частности, у них найдена N-ацетилглутамат-фосфокиназа, которая специфически ингибируется аргинином, и трансацетилаза, которая катализирует образование орнитина из глутамата и  $\alpha$ -N-ацетилорнитина [694]. Здесь удачно выявлена разница в обмене сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий, с одной стороны, и прочих бактерий — с другой. На рис. 1 показан цикл реакций синтеза орнитина у сине-зеленых водорослей.

Ферментами, участвующими в цикле орнитина, являются: N-ацетилглутамат-синтетаза, N-ацетилглутамат-фосфокиназа, N-ацетилглутамил- $\gamma$ -фосфат-НАД-редуктаза,  $\alpha$ -N-ацетилорнитин- $\sigma$ -трансаминаза и N-ацетилглутамат-орнитин-трансацетилаза. В отличие от указан-

ного цикла у большинства бактерий присутствие аргинина в среде ингибирует уже N-ацетилглутамат-синтетазу. Кроме того, вместо N-ацетилглутамат-орнитин-трансацетилазы у бактерий имеется деацетилаза, которая катализирует образование орнитина и ацетата из  $\alpha$ -N-ацетилорнитина в присутствии глутатиона и  $CO_2^{2+}$ .

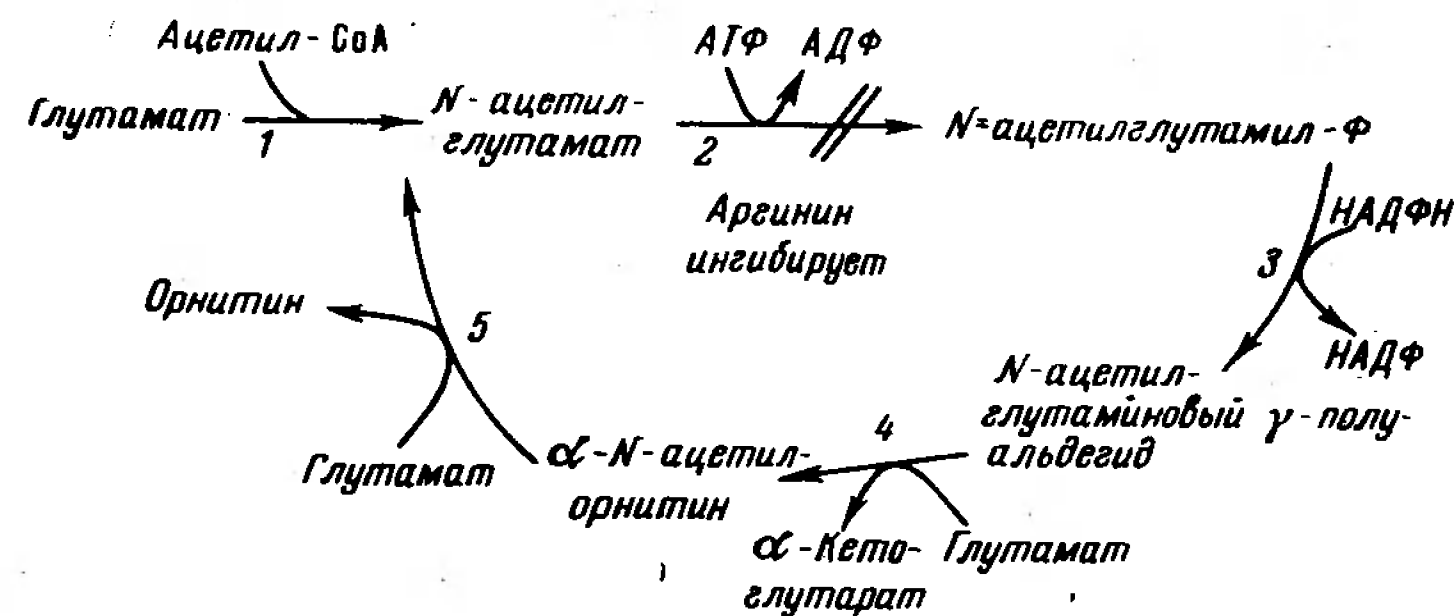


Рис. 1. Схема синтеза орнитина у сине-зеленых водорослей.

Подобные исследования имеют существенное хемотаксономическое и филогенетическое значение.

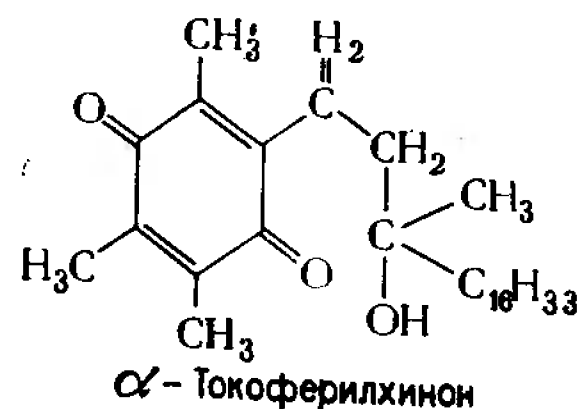
Экстракты сине-зеленых водорослей *Synechococcus lividis*, *Plectonema calothricoides*, *Phormidium luridum*, а также красных *Porphyridium aerugineum*, *P. cruentum* и криптофитовых *Cyanidium caldarium*, полученные с помощью лизоцима, а также препараты фикоцианина из этих водорослей обладали уреазной активностью. Следовательно, водоросли могут использовать мочевины в качестве источника азота [346]. Мочевая кислота использовалась *Anacystis nidulans* на свету, причем ее фотоокисление было максимальным при 750 нм, что предполагает участие неидентифицированного пигмента, напоминающего бактериофеофитин [1300]. В отличие от перечисленных видов водорослей у гонидий азотфиксирующих водорослей в составе лишайников уреазы не нашли [910].

Ферментные системы обнаруживают также при исследовании отдельных сторон физиологии водорослей. Так, при изучении дыхания у *Saprospira grandis*, *Leucothrix mucor* и *Vitreoscilla* sp. обнаружили цитохромы b и c и терминальную оксидазу, содержащую цитохром c. Не найдено цитохромоксидазы. По чувствительности



к ингибиторам отдельные фракции этих водорослей напоминали бактериальные, но отличались от фракций зеленых водорослей или высших растений [1323]. В экстрактах *Oscillatoria sp.*, *Anabaena cylindrica* и *Anacystis nidulans* обнаружена довольно активная сульфит-редуктаза [1144].

Отмечалось, что сине-зеленые водоросли очень хорошо приспособляются к неблагоприятным условиям. Сильное облучение ультрафиолетовыми лучами обычно приводит к разрушению ДНК у облучаемых организмов. Устойчивость к облучению в таком случае зависит от эффективности защитных механизмов. В водорослевом соке из *Plectonema boryanum* присутствуют неизвестные ферменты, осуществляющие фотореактивацию поврежденной ДНК. Фотореактивация наблюдалась при освещении светом как с длиной волны 360—500 нм, так и с длиной волны («темный свет») 300—400 нм в отличие от вирусов, для которых темный свет не активен [1329].



До 90% токоферилхинона находилось в ламеллах хлоропластов [406]. Однако в липидной фракции *Anacystis nidulans* не обнаружили ни  $\alpha$ -токоферола, ни  $\alpha$ -токоферилхинона. Обнаружен пластохинон, который по  $R_f$  и степени разложения при выделении отличался от пластохинонов А, В, С и D, полученных из хлоропластов высших растений. Найдено также 2 нафтохинона [685]. При дальнейшем изучении токоферолов в сине-зеленых водорослях выяснили, что *A. nidulans* действительно является нетипичной. Остальные виды, такие, как *Anabaena variabilis*, *N. muscorum* и *Fremyella diplosiphon*, имели обычные для высших растений  $\alpha$ - и  $\beta$ -токоферолы. Очевидно, они поддерживают структуру хлоропластов, а токоферилхиноны участвуют в фотосинтетическом выделении  $O_2$ . У *A. nidulans* функции последних могут выполнять нафтохиноны, в частности оксифиллохинон [1060]. Отсутствие у этих водорослей  $\alpha$ -токоферилхинона отмечают также Кэр и другие [409]. У других видов водорослей обычны филлохинон (витамин  $K_1$ ), пластохинон-9 и  $\alpha$ -токоферилхинон в соотношении 0,1:1:1 в расчете на 100 мкМ хлорофилла. Ни в одной водоросли не обнаружен убихинон (витамин  $K_2$ ). В то же время бесцветная водоросль *Beggiatoa sp.* отличается от других сине-зеленых водорослей присутствием убихинона, а также особой формой миксотрофии с экстенсивным гетеротрофным метаболизмом, причем он отличен от обмена хемоавтотрофных бактерий тем, что продуктом окисления сернистого железа является серная кислота, а запасным питательным веществом при наличии в среде органических соединений — поли- $\beta$ -оксимасляная кислота [1074].

Выделения некоторых сине-зеленых водорослей могут оказывать вредное влияние на запах и качество воды и делают ее ядовитой для животных и рыб. Выделяемые в больших количествах при массовом развитии водорослей («цветении» водоемов) вещества, очевидно, могут играть также значительную роль в образовании сапропелей, грязей и гуминовых комплексов почв. Существует несколько объяснений вредного влияния цветения водоемов: выделяемые водорослями вещества токсичны; развитие водорослей вызывает вторичные явления, такие, как выделение сероводорода или гидроксиламина, а также изменение физико-химических особенностей среды, в частности изменения  $\text{rH}_2$  среды [162].

В настоящее время установлено, что бактериальное загрязнение в культурах *Microcystis flos-aquae*, *Oscillatoria chalybia* и *Anabaena sp.* может быть причиной появления серусодержащих соединений, таких, как меркаптан, диметилсульфид, изобутил- и *n*-бутил-меркаптаны. Кроме того, известно, что при активном росте *M. flos-aquae* выделяется, очевидно, водорослью изопропилмеркаптан [742]. Термофильная *Synechococcus lividus* из источника в Йеллоустонском парке (США) выделяла сероводород в анаэробных условиях и на свету, и в темноте в присутствии в среде тиосульфата или сульфата, причем десульфогидразы цистеина у водорослей не обнаружили [1182]. Изучением причин вредного влияния водорослей занимаются многие ученые [32, 254, 261].

Для водохранилищ Волги установлены химические (солевое и органическое питание), физические (свет, температура, прозрачность среды), физико-химические (газовый режим) и гидрологические условия, благоприятствующие цветению сине-зелеными водорослями [90]. Исследованиями цветения Днепра подтверждено, что массовое развитие сине-зеленых водорослей обусловливается экологической системой водоема, совокупностью всех перечисленных выше условий [242]: снижение содержания  $\text{O}_2$  в воде, падение  $\text{rH}_2$  придонных слоев воды как результат замедления течения реки при постройке плотин, способность сине-зеленых водорослей легко переключать тип питания и защищаться от имеющегося в воде кислорода слизью (*Microcystis aeruginosa*), содер-

жащей много восстанавливающих соединений (SH-группы); повышение температуры воды как результат образования мелководий в водохранилищах равнинных рек [224]. Развитию сине-зеленых водорослей благоприятствует их способность хорошо использовать конденсированные фосфаты (триполифосфат, пирофосфат, гексаметафосфат) [489]. Известно, что они в больших количествах поступают в водоемы в составе моющих средств, а другими водорослями используются слабее. Следует отметить также, что пленка этих водорослей на поверхности воды значительно уменьшает освещенность толщи воды, затрудняет развитие других светлюбивых водорослей. Только испарение с поверхности цветущего водоема (Куйбышевского водохранилища) увеличивалось на 20—23% [38]. Наконец, необходимо отметить, что выделения сине-зеленых водорослей, подавляющие развитие других водорослей, существенно изменяют среду обитания гидробионтов.

В настоящее время доказана токсичность некоторых видов сине-зеленых водорослей в определенных условиях. К токсигенным видам можно отнести *M. aeruginosa*, *M. toxica*, *M. flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena variabilis*, *Gloeotrichia echinulata*, *G. pisum*, *Rivularia fluitans*, *Nodularia spumigena*, *Coelosphaerium kützingianum* [79]. При помещении дафний в культуры *Anabaena variabilis*, *Amorphonostoc punctiforme*, *Lyngbya criptovaginata* токсичной оказывалась *A. variabilis*, если она находилась в активной стадии роста [88]. Выделения ее оказывали токсическое действие также на *Bacterium coli* и карпов (логарифмическая фаза роста при содержании клеток в культуре не менее 1 млн/мл и при pH 7—8) [237].

Данные об условиях, в которых сине-зеленые водоросли бывают токсичными, весьма противоречивы. Например, *Microcystis aeruginosa* нижней Волги не были токсичными ни в свежем, ни в разложившемся виде. Однако высушенные они становились токсичными, и крысы, которым парентерально вводили эти водоросли в дозе 2 мг/100 г сухого вещества, быстро погибали [175]. В другом исследовании найдено, что *M. aeruginosa*, а также *Anabaena flos-aquae* были токсичными в свежем виде, при разложении их токсичность уменьшалась. Высушенные водоросли сохраняли прежнюю сте-



пень токсичности. Ежедневное в течение месяца скормливание белым мышам свежих и разлагающихся водорослей при дозе до 0,5 г сухого вещества не сказывалось на росте животных. Увеличение дозы приводило к гибели животных. Оба вида водорослей обладали также антибиотической активностью против *B. coli* [173].

Смесь *M. aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* при введении зондом в желудок крыс (по 3 мл в сутки) вызывала интоксикацию и гибель животных через 5 недель опыта (поражались печень и нервная система [239]).

Антибиотическая активность, как и токсичность, наблюдается не у всех водорослей. Экстракты *Agmenellum quadruplicatum* и *Anacystis marina* не обладали антибиотической активностью против 9 видов морских и 14 видов сапрофитных и патогенных бактерий [522]. По-видимому, как и токсичность, антибиотическая активность зависит от многих факторов. Так, водоросли *Anabaena nassalei*, *A. variabilis*, *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa* лишь в первый период вегетации подавляли развитие бактерий. В дальнейшем стимулировался рост бактерий — спутников из родов *Pseudomonas* и *Chromobacterium* — аммонификаторов, денитрификаторов и олигонитрофилов. Вместе с тем обнаружены бактерии-антагонисты [254]. Показана избирательность действия фильтратов 1,5-месячных культур некоторых грибов на *Nostoc muscorum* и *A. cylindrica*, и наоборот. Метаболиты *N. muscorum* подавляли рост и спороношение *Penicillium* sp. и *Trichoderma lignorum*, но не влияли на *Fusarium* sp. Фильтраты *Phormidium tenue* снижали рост исследованных грибов и подавляли спорообразование [12].

В настоящее время большинство ученых склоняются к выводу, что прижизненные выделения водорослей оказывают существенное влияние не только на окружающие организмы, но и на сами продуценты, играя роль саморегуляторов жизнедеятельности, подобно тому как это предполагается у зеленых водорослей («хлореллин» Прата). Однако влияние выделений водорослей на другие организмы, по-видимому, следует считать главной функцией этих веществ.

Так, выделяемые сине-зелеными водорослями вещества значительно ослабляли ингибирующее действие

на рост водорослей полимиксина В. Если учесть, что в местах массового скопления сине-зеленых водорослей широко распространен В. polymixa, очевидна экологическая роль выделений водорослей. Эти защитные вещества представляют полипептиды с максимумом абсорбции 280—290 нм и со сходным аминокислотным составом. В значительных количествах в них был обнаружен аланин, серин и глицин. Оказалось, что состав полипептидов сходен у *Anabaena cylindrica*, *A. variabilis*, *Anacystis nidulans*, *Calothrix* sp., *Chlorogloea fritschii*, *Cylindrospermum* sp., *Mastigocladus laminosus*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc* sp., *N. commune*, *Pseudanabaena* sp., *Synechocystis salina*, *Microcystis aeruginosa* и *Oscillatoria planctonica*. Общее количество выделяемых водорослями полипептидов достигало примерно 50% сухого вещества [1338]. Следует думать, что ингибирующее действие полимиксина ослабляют не только полипептиды. На разные виды водорослей полимиксин влияет не одинаково. Свет увеличивает его токсичность. При старении клеток водорослей их устойчивость повышается. Ионы Na, Mg, Ca, Cu, Ni, Co и Mn не влияли на токсичность полимиксина [1339, 1340]. По-разному ведут себя водоросли и по отношению к токсичным хинонам. Так, для *Anacystis nidulans* 2,3-дихлор-1,4-нафтохинон и 9,10-фенантрохинон были токсичными при концентрациях 10—1000 мкг/л, причем свет усиливал действие 2,3-дихлор-1,4-нафтохинона. Добавление в среду недиализуемых веществ из культуральной жидкости *A. nidulans*, *Anabaena cylindrica*, *A. flos-aquae* и *Chlorogloea fritschii* заметно уменьшало токсичность указанных хинонов. Добавление витамина K<sub>3</sub> увеличивало токсичный эффект обоих хинонов, а добавление витамина K<sub>1</sub> уменьшало его [1341].

Сильное токсическое действие на мышей с LD<sub>50</sub> 0,47 мг/кг живой массы оказывал циклический полипептид с молекулярным весом около 1200, выделяемый *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena flos-aquae* (FDF) и действовавший также на других млекопитающих. По составу содержал 10 аминокислот: аспарагиновую (1), глутаминовую (2), d-серин (1), валин (1), орнитин (1), аланин (2) и лейцин (2). Кроме этого токсина, обнаружен еще один, образовавшийся сопутствующей микрофлорой [623]. Одним из условий выделения эндотокси-

на водорослями оказалось снижение температуры на 7° ниже оптимальной для роста водорослей.

Что касается экзотоксина, образующегося бактериями, то факт развития разных бактерий в скоплениях сине-зеленых водорослей не вызывает сомнений. Так, в скоплениях *M. aeruginosa* в Кременчугском водохранилище найдены бактерии, которые осуществляли гомо- и гетероферментативное молочнокислое брожение, а также маслянокислое и ацетоно-бутиловое. В природных условиях в первую очередь сбраживались внеклеточные слизеподобные полисахариды [223]. Правда, в этом случае токсичного эффекта от развития бактерий не было. Условия появления экзотоксинов в природных водах изучены недостаточно.

В целом природа токсинов практически не изучена. Приведенные выше данные свидетельствуют, что выделяемый *M. aeruginosa* токсин — циклический полипептид. Большинство данных свидетельствует о том, что токсины сине-зеленых водорослей представляют собой эндотоксины и выделяются в среду при отмирании водорослей [1186]. Это будет справедливым, если токсины во всех случаях представляют собой полипептид. Однако есть и другие предположения.

Анализ некоторых массовых отравлений, например, дафний при цветении прудов *Oscillatoria lacustra*, уток при питании отмирающими *Nodularia spumigena* и *M. flos-aquae* [1023], рыб и дафний в воде Рыбинского водохранилища при его цветении *Aphanizomenon flos-aquae*, в культурах и вытяжках из клеток *Coelosphaerium dubium*, *M. aeruginosa* и *Anabaena sp.* привел к предположению, что токсичным началом является фикоциан [227]. Это предположение не единственное. Например, токсичные вещества фильтратов 5—6-недельных культур *Nostoc muscorum* оказались хорошо растворимыми в жировых растворителях, обладали щелочной реакцией и флуоресцировали при УФ-облучении [732].

Эфирорастворимые вещества, выделенные из *M. aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Phormidium uncinatum*, были разделены с помощью тонкослойной хроматографии в смеси бензол — петролейный эфир (1:1). Обнаружено несколько пятен, которые при УФ-облучении обладали голубой флуоресценцией. Из них 2 вещества с *Rf* 0,11 и 0,16, обладавшие сильным ингибирую-

щим действием на прорастание семян редиса, рост культуры *Scenedesmus acuminatus*, а также клетки самих выделителей, условно названы «микроцистином». В присутствии этих веществ быстро погибали находящиеся в воде дафнии. Наибольшее биологическое действие выделения исследованных водорослей оказывали на стадии активного деления и роста водорослей; при старении водорослей биологическое действие их выделений уменьшалось. Брожение водорослей зачастую увеличивало биологическую активность выделенных веществ. По химической природе одно из них представляло собой производное циклических терпеновых кетонов [241].

Для характеристики систематического положения отдельных видов водорослей благоприятные перспективы открывает также изучение физиологических реакций водорослей на различные воздействия (источник С, источник N, содержание O<sub>2</sub>, способы получения энергии и т. п.). Сформулированы принципы физиологической классификации [87]. В качестве примера приведем исследование влияния различных сахаров на рост *Anacystis nidulans*. Оказалось, что эта водоросль использует лактозу только в конструктивных процессах, арабинозу и глюкозу только в энергетических процессах, а мальтозу и в тех и в других процессах [58]. При сравнительных исследованиях можно было бы получить дополнительные данные для характеристики отдельных видов.

При добавках биологически активных органических соединений наблюдается ускорение или замедление роста водорослей. Так, при добавлении гибберелловой кислоты в концентрации 2 мг/л скорость деления клеток *Trichodesmium erythraeum* увеличивалась в 2—3 раза [1088]. При добавлении различных аминокислот в культуры *M. aeruginosa* и *M. pulverea* выявились особенности их действия. Наибольший стимулирующий эффект на рост и фотосинтез водорослей оказывали аминокислоты с высоким удельным содержанием углерода (лейцин, глутаминовая кислота, триптофан, валин), причем введение в молекулу фенильного радикала (β-фенил-α- и β-аланин) и индольного радикала (триптофан) стимулировало, а введение имидазольного радикала (гистидин), тиогруппы (цистин, метионин), меркаптогруппы (цистеин), гуанидиновой группы (аргинин) значительно подавляло его. С помощью меченых аминокислот

обнаружили, что метка быстро оказывалась во фракции спирто-водонерастворимых веществ, а также в составе пигментов — хлорофилле и каротиноидах [143].

**Заключение.** Из приведенных данных следует, что сине-зеленые водоросли — своеобразная группа растений. Содержание углеводов в них достигает 70, белков 50, липидов 10, золы и других элементов 10—20% сухого вещества. В них обнаружены: структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлоза (?), производные моноз и уроновых кислот — пектиновые вещества; мукополимеры; запасные вещества — дисахарид — трегалоза, производное глюкозы — крахмал сине-зеленых, фикобилин — цианофитин; билипротеины — С-фикоцианин, аллофикоцианин, С-фикоэритрин, В(С)-фикоэритрин (?), нуклеиновые кислоты — РНК ГЦ-типа, ДНК ГЦ-АТ-типа, хлорофилл  $\alpha$ , каротины —  $\beta$ -каротин,  $\epsilon$ -каротин(?); ксантофиллы — миксоксантин, миксоксантофилл, эхиненон, осциллоксантин, зеаксантин, флаваксин, афаницин (?), афанизофилл (?), лютеин (?); неомыляемые вещества — стеролов нет (?).

Биохимические особенности сине-зеленых водорослей выделяют их среди других водорослей. Можно отметить способность некоторых родов водорослей фиксировать атмосферный азот. У сине-зеленых водорослей отмечаются специфичные ксантофиллы, в оболочках имеется мукополимер, отсутствуют стеролы, что, по-видимому, можно связать с отсутствием у них процесса полового воспроизведения.

Отдельные черты сближают их, с одной стороны, с бактериями, с другой — с грибами и красными водорослями. По наличию фикобилиновых пигментов они приближаются к криптофитовым водорослям. Специфичность химического состава и обмена сине-зеленых водорослей позволяет полагать, что филогенетически это очень древняя группа.

## КРАСНЫЕ ВОДРОСЛИ (RHODOPHYTA)

Красные водоросли, как и бурые, почти все морские растения, многоклеточные, часто крупные и сложнорасчлененные, своим названием они обязаны содержащемуся в них красному пигменту фикоэритрину. Различные соотношения фикоэритрина с хлорофиллом и синим

пигментом фикоцианом обуславливают цвет красных водорослей от ярко-малинового до синеватого. Репродуктивный процесс у них очень специфичный. Общая продуктивность красных водорослей ниже, чем бурых.

Представители красных водорослей, как и бурых, широко используются человеком в пищу, а также для удобрения полей, получения йода и солей. Однако особое значение они имеют как источник слизиобразующих полисахаридов, в частности агара, широко применяемого в текстильной и пищевой промышленности, в микробиологических исследованиях и т. д. Биохимики очень давно и подробно изучают красные водоросли, особенно их углеводный состав [457, 691, 953, 1206].

**Углеводы.** Общее содержание углеводов в красных водорослях, как в сине-зеленых и бурых, может достигать 70%, сахара, хроматографически обнаруженная у *Ceramium rubrum*, *Chondrus crispus*, *Dasya pedicellata* и *Porphyra umbilicalis* составляла 0,003—0,02% сухого вещества [349]. В экстрактах *Sacheria fluviatilis*, *Bostrychia scorpioides*, *Callithamnion tetricum* и *Bornetia secundiflora* количество сахарозы составило 1—2% [1082]. Из дисахаридов в красных водорослях встречается также трегалоза, довольно редкий сахар в растениях [446, 1153]. В красных водорослях содержатся также сахарные спирты, в основном дульцит и сорбит [643, 644, 663]. Кроме того, в *Porphyra umbilicalis* обнаружен сахарный спирт — 7-атомный волемит, а также маннит [876]. До сих пор считалось, что маннит имеется только в бурых водорослях. В *P. perforata* обнаружены также инозитсодержащие вещества — ламинит (С-метиринозит) и С-инозит [1243].

Широко распространены в красных водорослях соединения галактозы и маннозы с глицерином, флоридозид и маннозидоглицерат. Количество флоридозидов может достигать 15% сухого вещества [447, 450, 827]. В водорослях рода *Porphyra* флоридозидная фракция является смесью 1- и 2-О- $\alpha$ -D-галактопиранозил-D-глицерина [876]. Собственно флоридозидом называется производное глицерина-С<sub>2</sub>, обычно преобладающее в красных водорослях, а второе производное — глицерина-С<sub>1</sub> — изофлоридозид. Флоридозид представляет собой один из основных углеводов, быстро синтезируемых красными водорослями из порядков Bangiales (*Porphy-*



*ridium* sp.), Nemalionales (*Batrachospermum* sp.), Cryptonemiales (*Corallina officinalis*), Gigartinales (*Ahnfeltia plicata*, *Gigartina stellata*) и Bonnemaisoniales (*Trailliella intricata*, *Polyides rotundus*, *Cystoclonium purpureum* и *Phycodrys rubens*) в присутствии  $C^{14}O_2$ . Лишь у Ceramiales включение  $C^{14}$  во флоридозид было очень низким или отсутствовало совсем (*Ceramium rubrum*, *Polysiphonia nigrescens*). У них  $C^{14}$  оказывался в составе трегалозы, маннита и глюкозы [900]. Кроме «чистого» флоридозида, в *Furcellaria fastigiata* найдено его производное — 3-флоридозид- $\alpha$ -маннозид [875].

Маннозидоглицерат, обнаруженный в представителях Ceramiales, Gigartinales и Cryptonemiales, представляет собой  $\alpha$ -*d*-маннопиранозидо-2-*d*-глицериновую кислоту [301, 381, 784]. При удалении спирта из спиртового экстракта *Leptosiphonia schousboei* (*Polysiphoniaceae*) маннозидоглицерат выпадал в виде кристаллов, а в растворе оставался флоридозид [302].

Из полисахаридов красных водорослей широко известен агар [1037], называемый также желозой, или кантенон. Из основных агароносов умеренных широт его можно получить в среднем до 30% сухого вещества, хотя летом содержание агара в водорослях может достигать 55—60% [257].

Основными агарофитами в Японии являются *Acanthopeltis japonica*, разные виды *Gelidium* и *Gracilaria*, в СССР *Ahnfeltia plicata*, в Австралии и Новой Зеландии разные *Pterocladia*, в остальных странах в основном *Gelidium* и *Gracilaria*. В соответствии с фармакопеей США агар — это полисаколлоид, не растворимый в холодной воде, но растворимый в горячей. 1,5%-ный раствор прозрачный и маловязкий, но при охлаждении ниже 32—39°C дает прочный эластичный студень — гель, который не плавится до 85°C [1165]. Около  $\frac{2}{3}$  всего количества сахаров в агаре составляет галактоза [324]. Кроме того, в агаре найдена 3,6-ангидро-*l*-галактоза, идентифицированная среди продуктов гидролиза метилированного агара [654, 1046]. Важной составной частью агара является эфирносвязанная серная кислота [549], содержание которой в агаре меньше, чем в других слизистых полиозах красных водорослей, и редко превышает 1%. Агар не имеет постоянного молекулярного веса: он колеблется от  $1 \cdot 10^5$  до  $5 \cdot 10^5$  [140].

Предложенная для агара структурная формула основана на результатах, полученных при изучении этого полисахарида с помощью метилирования, ацетилирования и последующего определения продуктов гидролиза. Полагают, что отдельные фрагменты агара представляют собой десятичленные цепочки, состоящие из галактопиранозных остатков, 9 из которых представляют собой *d*-галактопиранозу и 3,6-ангидро- $\alpha$ -*l*-галактопиранозу, соединенные  $\beta$ -1,3-связями, а десятый остаток *l*-галактозный, присоединенный к цепочке  $\beta$ -1,4-связью и эстеифицированный у  $C_6$  серной кислотой [753]. Найдены и другие соотношения *d*- и *l*-галактозных остатков: не 9:1, а 15:2 [1047].

Одна из попыток объяснить довольно большое варьирование в разных препаратах соотношений *d*- и *l*-галактозных остатков и  $SO_4^{2-}$  заключается в том, что в синтезе агара, по-видимому,  $SO_4^{2-}$  играет роль, аналогичную роли фосфатного остатка в синтезе крахмала у высших растений. На протяжении жизни водорослей сульфатные остатки постепенно удаляются из молекул агара с образованием 3,6-ангидро-*l*-галактозы [753].

Очевидно, более верным является то, что агар подобно крахмалу высших растений представляет собой смесь не менее 2 полиоз — агарозы и агаропектина. В японских образцах агара из *Gelidium amansii* было до 70% растворимой в хлороформе агарозы. И агароза, и агаропектин состоят из агаробиозы [297]. Кроме того, в объяснении причин разного соотношения отдельных сахарных компонентов, конечно, нужно учитывать природу водорослей, из которых получены образцы агара для анализа, а также внешние условия.

Качество агара, в частности сила агарового геля, зависит от содержания серы в молекуле. Чем меньше серы, тем выше качество агара. При облучении образцов агара из *Gelidiella acerosa*, *Gelidium micropterum*, *Gracilaria miliardetii* и *Hypnea musciformis* небольшой дозой  $\gamma$ -лучей  $Co^{60}$  сила геля из-за разрыва сульфатных связей в агаре увеличивалась в 1,3—2,5 раза. При этом доза облучения для каждого образца варьировала. При увеличении дозы выше критической сила геля уменьшалась [505, 506]. Прямое определение  $SO_4^{2-}$  в разных образцах агара подтвердило его отрицательное влияние на силу геля [507].

Несколько отличается от агара другой полисахарид красных водорослей — каррагинан, который выделяется в основном из *Chondris crispus* и *Gigartina stellata*. Как и агар, каррагинан находится в растениях в качестве компонента клеточной оболочки в виде смеси солей натрия, калия, кальция и соответствующей кислоты. При гидролизе он дает в основном *d*-галактозу, серную кислоту и кальций. Как и в агаре, в каррагинане найдено 3,6-ангидропроизводное галактозы, но не *l*-, а *d*-формы [1011]. Считают, что он представляет собой смесь не менее 2 полиоз, названных по отношению к иону калия  $\kappa$ - и  $\lambda$ -каррагинаном [622, 981, 1203]. Общее содержание каррагинана у *Eucheuma spinosum* достигало 55% сухого вещества. Соотношение форм  $\kappa/\lambda$  зависело от вида водорослей, сезона года и условий произрастания водорослей. В образцах изменялось также содержание отдельных компонентов, что видно из табл. 2 [367].

Анализы основных составляющих каррагинана, полученных в чистом виде, показали, что  $\lambda$ -каррагинан состоит в основном из сульфатированного поли-*d*-галактана, а  $\kappa$ -каррагинан содержит примерно в равном соотношении *d*-галактозу и 3,6-ангидро-*d*-галактозу [1204]. Других углеводных остатков у него не обнаружено. Важной составной частью каррагинана является эфирносвязанная серная кислота, но существенным отличием этого полисахарида от агара является значительно большее содержание  $\text{SO}_4^{2-}$  (20—30%). Если у агара сульфатная группа приходится примерно на 40 остатков гексоз, то у каррагинана — на 1 гексозу. Содержание  $\text{SO}_4^{2-}$  во фракции  $\kappa$  равно 23—28%, во фракции  $\lambda$  24—33% [500, 503]. Можно думать, что  $\lambda$ -форма биологически предшествует  $\kappa$ -каррагинану, который образуется постепенно с помощью ферментов, превращающих 6-сульфат-галактозу в 3,6-ангидропроизводное способом, аналогичным действию щелочи [1206].

После гидролиза метилированных и ацетилированных каррагинана и агара получают такие соединения, которые могут образоваться только при типе связи 1,3 [394, 496, 749]. Однако этот тип связи не единственный, могут быть связи 1,6 и 1,4. Принимается, что  $\text{SO}_4^{2-}$  присоединен к  $\text{C}_4$ . Положительное вращение каррагинана и его производных — свидетельство  $\alpha$ -формы связи. Этим каррагинан отличается от агара, у которого

$\beta$ -форма связи [954]. Молекулярный вес каррагинана такой же, как у агара, т. е. 100—500 тыс.

ТАБЛИЦА 2  
Соотношение форм каррагинана и его состав

Вид водорослей	Форма	Выход, % сухого вещества	$\kappa/\lambda$	Галактоза, % полисахарида	$\text{SO}_3\text{Na}$ , %	3,6-Ангидро-галактоза, %
<i>Chondrus crispus</i>	$\kappa$ -	25,5	3,4	28,3	29,8	25,2
	$\lambda$ -	7,6	—	38,6	32,3	9,1
<i>Gigartina stellata</i>	$\kappa$ -	15,7	1,3	34,8	30,1	22,6
	$\lambda$ -	12,5	—	41,5	28,3	15,9
<i>G. radula</i>	$\kappa$ -	27,8	3,5	29,1	31,0	23,2
	$\lambda$ -	7,9	—	37,0	35,6	9,6
<i>G. acicularis</i>	$\kappa$ -	4,5	0,15	—	29,8	23,2
	$\lambda$ -	29,8	—	43,1	37,0	3,5
<i>G. pistillata</i>	$\kappa$ -	8,4	0,27	35,0	35,0	12,8
	$\lambda$ -	31,7	—	43,6	41,1	4,2
<i>Eucheuma spinosum</i>	—	55,5	—	30,3	37,8	19,0
<i>Polyides rotundus</i>	—	11,1	—	25,4	36,3	2,8
Июль 1963 г.						
<i>C. crispus</i> (Нортумберленд)	$\kappa$ -	23,2	2,2	33,2	25,7	21,6
	$\lambda$ -	10,2	—	44,8	37,2	5,3
Сентябрь 1963 г.						
	$\kappa$ -	17,6	2,1	30,6	26,9	22,8
	$\lambda$ -	8,3	—	40,7	35,9	4,4
Ноябрь 1963 г.						
	$\kappa$ -	21,1	3,05	31,7	28,2	23,7
	$\lambda$ -	6,9	—	44,3	34,2	4,0

В результате изучения обоих каррагинанов с помощью ИК-спектроскопии и рентгеноскопии определено, что молекулярный вес  $\lambda$ -каррагинана достигает 500—700 тыс., а  $\kappa$ -каррагинана около 300 тыс. Молекула  $\kappa$ -каррагинана, по-видимому, разветвлена, в его главном звене связано два трисахарида, каждый из которых состоит из двух остатков *d*-галактозы, связанных



между собой  $\alpha$ -1,3-связью и с остатком 3,6-ангидрогалактозы  $\beta$ -1,4-связью.

Молекула  $\lambda$ -каррагинана представляет собой периодически повторяющиеся звенья, состоящие из трех дисахаридов. Каждый из дисахаридов представляет собой соединение сульфатированных остатков *d*-галактозы  $\alpha$ -1,3-связью. Через неопределенные промежутки количество сульфатных групп может меняться. В молекуле нерасфракционированного каррагинана имеется по две молекулы каждого компонента, которые располагаются параллельно друг другу, образуя микрокристаллы, чувствительные к  $K^+$  [325, 1166].

В настоящее время изложенные выше данные о каррагинане подвергаются серьезной критике. В результате исследования растворимости каррагинанов из *Chondrus crispus*, *Gigartina stellata* и *G. scottsbergii* в растворе KCl разной концентрации выяснено, что растворимость каррагинанов связана с содержанием в них ангидрогалактозы. Чем больше в молекуле полисахарида ангидрогалактозы, тем больше его осаждаемость. Содержание сульфата в осаждаемых фракциях, наоборот, меньше, чем в растворимых. Легко осаждаемые фракции более способны к гелеобразованию. Однако нет связи растворимости и осаждаемости фракций с их молекулярным весом. Это позволило группе норвежских ученых заключить, что каррагинан следует рассматривать как химически гетерогенное вещество, содержащее серию молекул различного химического состава, а не смесь фракций  $\lambda$  и  $\kappa$  [1052].

Содержание разных полисахаридов в водорослях может иметь таксономическое значение. Сопоставление данных о полиозах более чем 60 видов красных водорослей показало, что их систематическое положение можно контролировать присутствием в одних водорослях агара, в других каррагинана [1233].

Для более четкого определения агарофитов и каррагенов водные экстракты красных водорослей обрабатывали специфичной гидролазой  $\kappa$ -каррагиназой. Оказалось, что 30 исследованных видов можно разделить на три группы. В первой группе оказываются некоторые виды *Gigartina* и *Iridophycus*, содержание  $\kappa$ -каррагинана в которых ниже, чем в *Chondrus crispus*. Во вторую группу отнесены *Rhodoglossum affine*, *Gigartina stella-*

*ta*, *G. stiriata*, *Furcellaria fastigiata* и *Endocladia muricata*. В этой группе содержание  $\kappa$ -каррагинана примерно такое же, как в *C. crispus*. Наконец, в третью группу вошли *Hypnea musciformis* и *Yatabella sp.*, у которых  $\kappa$ -каррагинана больше, чем в *C. crispus*. Отмечено отсутствие и агарозы и  $\kappa$ -каррагинана в исследованных представителях Rhodymeniales и Ceramiales [1361]. Здесь представители рода *Gigartina* попадают в разные группы по содержанию  $\kappa$ -каррагинана. Возможно, что использованный фермент не так специфичен, как это предполагается. Кроме того, следует учитывать возможную гетерогенную природу каррагинана. Определение собственно полисахаридов, а не их фракций представляется более правильным.

Слизистые полиозы из разных видов водорослей, зачастую добываемые одинаковым способом, несколько отличаются друг от друга. Поэтому для ряда полиоз-слизей имеются индивидуальные названия. Например, полисахарид из Phyllophora, сходный с агаром, назван «агароидом» [102, 635] (в зарубежной литературе его называют «филлофораном»). Этот полисахарид накапливается в период максимального фотосинтеза водорослей. Летом его содержание в *P. nervosa* достигало 61—64% сухого вещества, а к весне оно уменьшалось до 54%. Однако качество весеннего агароида значительно ниже с точки зрения желеобразующей способности [152].

Изучение физико-химических свойств агароида из *P. nervosa* Черного моря показало, что в его составе есть растворимая в 40%-ном этаноле фракция — агароидин, в котором содержится почти в 2 раза меньше серы, чем в нерастворимом агароиде. Удельное вращение обеих фракций положительное, но у агароида оно больше, чем у агароидина  $[\alpha]_D^{28} = 52,5$  и  $20^\circ$ , что свидетельствует об  $\alpha$ -форме связи. На основании измерений осмотического давления рассчитан молекулярный вес (около 5 тыс.). По-видимому, агароид является полимером сульфата  $\alpha$ -галактопиранозил-1,4-галактофуранозы [86].

«Порфиран» — полисахарид водорослей рода Porphyra. Содержание его в *P. umbilicalis* достигало 41,7%. Основным углеводным компонентом порфирана, как и у большинства полиоз красных водорослей, является галактан. Однако соотношение *d*- и *l*-галактоз и их про-

изводных в *P. umbilicalis* и *P. capensis* оказалось равным [994, 1291]. Полисахарид из *P. perforata* содержал *d*-галактозу, 6-О-метил-*d*-галактозу, 3,6-ангидро-*l*-галактозу и  $\text{SO}_4^{2-}$  в отношении 1:1:2:1. Галактоза присутствовала в виде смеси *d*- и *l*-форм в отношении 1,3:1. Следовательно, порфиран — каррагинаноподобный полисахарид, отличающийся наличием естественной 6-метилгалактозы [1243]. Соотношение компонентов порфирана из *P. umbilicalis* несколько отличалось: *d*- и *l*-галактоза (1:1,1) — 100, 6-О-метил-*d*-галактоза — 57, 3,6-ангидро-*l*-галактоза — 35,  $\text{SO}_4^{2-}$  — 65 [1042].

В отличие от других водорослей рода *Porphyra* полисахарид из *P. naiadum* по структуре и свойствам оказался специфичным. Главное отличие его в том, что галактозы почти в 2 раза меньше, чем  $\text{SO}_4^{2-}$  в виде 1,2- или 1,4-*l*-галактозо-сульфата. Найдено также около 3% 3,6-ангидрогалактозы, менее 2% 6-О-метилгалактозы и 10—20% ксилозы. Все это позволило выделить *P. naiadum* в отдельный род *Smithora naiadum* [1096].

«Иридофицин» — очень близкое к каррагинану вещество, выделяемое из *Iridea laminarioides* (*Iridophycus flaccidum*) и представляющее собой натриевую соль эфира серной кислоты и галактана [664]. Остатки *d*-галактозы соединены между собой  $\alpha$ -1,3-связью [954]. Сульфатная группа присоединена к  $\text{C}_6$  и отчасти к  $\text{C}_4$ . Каррагинаноподобный полисахарид «фурцелларан» выделен из *Furcellaria fastigiata* [828]. Он обладает свойствами и агара, и каррагинана, но в то же время отличается от них: от агара легкой растворимостью в воде при температуре около 70°C, от каррагинана низким содержанием  $\text{SO}_4^{2-}$ . Одна сульфатная группа приходится здесь на 3—4 галактозных остатка. Как и другие вещества, имеющие в молекуле сульфатную группу, образуемый гель имеет большую силу при добавлении  $\text{K}^+$ . Соотношение *d*- и *l*-форм галактозы равно 3:1 (18,5%), найдено также 5,1% глюкозы и 3,7% ксилозы [1155]. В других образцах найдено 43,1% галактозы, 30,3% 3,6-ангидро-*d*-галактозы, соединенных  $\alpha$ -1,3-связью и 20,1%  $\text{SO}_3\text{Na}$  [1020]. Близкий к фурцелларану полисахарид «гипнеан» выделен из *Hypnea musciformis*. Анализ дал 47,4% галактозы, 31,4% 3,6-ангидро-*d*-галактозы и 21,2%  $\text{SO}_3\text{Na}$ , т. е. в молярных отношениях 1,4:1,1:1. Остатки сахаров соединены  $\alpha$ -1,3-связью,  $\text{SO}_4^{2-}$

присоединен к  $\text{C}_4$  [443]. Подобный полисахарид «эухе-ман» выделен из водорослей рода *Eucheuma*, но отношение  $\text{SO}_4^{2-}$ : сахара равно 1:1 [630, 975].

«Фуноран» — вещество, полученное при обработке водой или водяным паром водорослей рода *Gloiopeltis*, в котором сульфатных групп значительно больше, чем карбоксильных, и которые нейтрализованы кальцием и калием. По некоторым свойствам, в частности по степени электролитической диссоциации и вязкости при pH от 1 до 6, этот полисахарид сходен с сульфатом целлюлозы [779]. Найдено, что при соотношении сульфата и карбоксилатов, равном 1—2, фуноран дает плотный гель, при соотношении около 6 образует неплотный гель, при соотношении более 9 геля совсем не образует. Скорость отщепления  $\text{SO}_4^{2-}$  у фунорана меньше, чем у сульфата целлюлозы, и увеличивалась при возрастании температуры и концентрации раствора [780]. Из фунорана выделен диметилацеталь агаробиозы, что предполагает сходство его с агаром [690].

Слизистые полиозы из *Dilsea edulis* и *Dumontia incrassata* не имеют специальных названий. Химически они сходны. По аналогии с другими эти полиозы можно было бы назвать «думонтенаном» или «дильсенаном». Они представляют собой серные эфиры галактана и отличаются от каррагинана и иридофицина меньшим содержанием серы, наличием уроновых кислот и отсутствием *l*-галактозы. Ацетилирование и окисление периодатом показали, что на девять молекул галактозы приходится одна молекула уроновой кислоты. Связь в полисахариде  $\alpha$ -1,3 может чередоваться также со связью  $\alpha$ -1,4. Ответвлений 1,6, по-видимому, нет. На каждые 10 молекул сахара приходится 2 сульфата, присоединенных у  $\text{C}_4$  концевых остатков галактозы [319, 501, 502].

Целлюлозу определяют в общих анализах водорослей в количестве 1—8% [94, 122, 1134]. Она дает обычные цветные реакции и после гидролиза распадается до глюкозы. Основная масса целлюлозы сосредоточена в оболочках водорослей [303]. В оболочках *Bornetia secundiflora* целлюлоза составляла многочисленные ламеллы, отделенные друг от друга галактозосодержащей сульфатированной слизью [1084]. Рентгенограммы получаются нечеткими, поскольку степень кристаллиза-

ции микрофибрилл низкая [579]. Целлюлоза не единственный структурный полисахарид красных водорослей. Кроме нее, можно назвать ксилан и маннан.

Ксилан обнаружен в *Rhodymenia palmata* [318], а также в некоторых *Nemalionales* [303]. Основной составной частью ксилана является ксилоза, эфирно связанная с  $\text{SO}_4^{2-}$ . Содержание сульфата 3,6%. Нейтрализация осуществляется в основном Са (1%). Типов связи в ксилане как минимум две:  $\beta$ -1,3 и  $\beta$ -1,4. Молекула состоит из цепочки, имеющей 20—21 остаток *d*-ксилозы [1050]. Соотношение связей в молекуле ксилана из *R. palmata* равнялось примерно 1:2, причем цепочки с обоими типами связи не имели закономерностей в распределении, разные типы связи распределялись случайно [360]. При фракционировании получали фракции с различной степенью полимеризации, но не различного состава [321]. Таким образом, ксилан водорослей отличается от ксилана высших растений и аналогичен лихенину, который также имеет связи 1,3 и 1,4, но между остатками глюкозы, а не ксилозы. Ксилан с  $\beta$ -формой связи обнаружен также в *Bangia sp.*

В кутикуле оболочек *Porphyra umbilicalis* обнаружили кристаллиты маннана, не имевшие фибриллярной структуры. По составу это был  $\beta$ -1,4-маннан. Пространственно он отделен от микрофибрилл собственно клеточных оболочек, которые состояли из спиралеобразных цепей  $\beta$ -1,3-ксилана. Кутикула в красных водорослях может содержать не только маннан. Так, кутикула у *Bornetia secundiflora* состояла из ацетилированного хитина. В его составе были глюкозамин и ацетилглюкозамин без урановых кислот [1085].

Все перечисленные полиозы, в том числе слизиобразующие, могут выполнять роль структурных веществ. Их локализацию в оболочках можно определять с помощью различных красителей. Не так давно показано, что с помощью алциановых красок можно определить локализацию кислых сульфатированных и несulfатированных полиоз в срезах водорослей [1025].

Из запасных веществ, кроме флоридозиды и трегалозы, в красных водорослях известен крахмал, называемый «багрянковым», или «флоридным» [825]. Его содержание у кальцинированной водоросли *Joculator maximus* составляло около 3% сырого вещества [1018].

Раствор флоридного крахмала с йодом в КJ опалесцирует, при нагревании окраска пропадает, а при охлаждении вновь появляется [320]. Слоистые гранулы флоридного крахмала у красных водорослей, как и у других растений, наблюдаются вне хроматофоров [378].

При кислотном гидролизе красных водорослей флоридный крахмал дает 96% глюкозы. Других сахаров обычно не обнаруживают. Как и у большинства полиоз красных водорослей, в составе флоридного крахмала найдено до 10%  $\text{SO}_4^{2-}$  [320]. Остатки глюкозы соединены связями  $\alpha$ -1,4 и отчасти  $\alpha$ -1,3 [930, 1041]. По другим данным связей типа 1,3 во флоридном крахмале из *Laingia pacifica* нет. Хроматография на бумаге и на ионообменных смолах, результаты периодатного окисления показали, что он построен по типу амилопектина с длиной цепи 17—20 остатков глюкозы и  $[\alpha]_D^{20} = 182^\circ$  (*c* 0,59; 0,1 н. NaOH) [138]. Результаты периодатного окисления и метилирования флоридного крахмала из кальцинированной *Joculator maximus* также привели к заключению об отсутствии связей 1,3. Удельное вращение составило  $[\alpha]_D^{10} = 195,5^\circ$  (*c* 1,263;  $\text{H}_2\text{O}$ ), максимум поглощения комплекса с йодом был равен 550 нм [1018]. Флоридный крахмал хорошо атакуется  $\beta$ -амилазой, т. е. молекула сильно разветвлена. Лабильность флоридного крахмала напоминает лабильность ламинарана бурых водорослей [152]. Однако предположение о сходстве с ламинараном не подтвердилось рентгенограммой, которая оказалась сходной с рентгенограммой лихенина [928]. Разница в скорости расщепления флоридного крахмала из разных видов водорослей оказалась небольшой [931], что предполагает большое сходство флоридного крахмала у разных видов красных водорослей.

**Азотсодержащие вещества.** Содержание азотсодержащих веществ в красных водорослях представлено ниже (в % сухого вещества).

Таким образом, содержание белков в водорослях этого отдела в среднем составляет около 20% сухого вещества (до 40%).

Индивидуальные белки, выделенные из некоторых водорослей, представляют собой пигменты — фикобилинсодержащие билипротеины, или билихромпротеины. Как большинство пигментов, билипротеины имеют ха-

рактёрные максимумы поглощения, по которым их определяют [1002]. В фикоэритрине из *Phodymenia palmata* содержится 14,6, а в фикоцианине 15,8% азота [471].

Вид водорослей	Белок	Данные
<i>Callithamnion corymbosum</i> . . . . .	29,71	[5]
<i>Grateloupia dichotoma</i> . . . . .	26,23	[5]
<i>Gelidium crinale</i> . . . . .	22,42	[5]
<i>Phyllophora nervosa</i> . . . . .	17,96	[5]
<i>Rhodomela larix</i> . . . . .	18,28	[123]
<i>Callymenia sp.</i> . . . . .	20,2	[123]
<i>Rhodymenia palmata</i> . . . . .	18,6	[123]
<i>Callymenia sp.</i> . . . . .	31,7	[123]
<i>Plilota pectinata</i> . . . . .	21,4	[123]
<i>Iridaea sp.</i> . . . . .	11,8	[123]
<i>Phyllophora sp.</i> . . . . .	28,3	[123]
<i>Ahnfeltia plicata</i> . . . . .	27,6	[123]
<i>Turnerella sp.</i>		
май . . . . .	29,5	[123]
июнь . . . . .	32,6	[123]
август . . . . .	35,6	[123]
<i>Laurencia pinnatifida</i> . . . . .	10,2	[94]
<i>Gelidium latifolium</i> . . . . .	12,1	[94]
<i>Nemalion lubricum</i> . . . . .	11,7	[94]
<i>Phodymenia palmata</i> . . . . .	20,5	[417]
	23,5	[337]
<i>Gracilaria salicornia</i> . . . . .	10,62	[844]
<i>Hydroclathrus cancellatus</i> . . . . .	8,96	[844]
<i>Hypnea musciformis</i> . . . . .	10,34	[844]
<i>Furcellaria fastigiata</i> с глубины		
6 м . . . . .	17,97	[86]
7 м . . . . .	24,79	[86]
<i>Gigartina pistillata</i> . . . . .	12,3	[604]
<i>Ahnfeltia plicata</i> . . . . .	азот	
беломорская . . . . .	2,93	[167]
дальневосточная . . . . .	5,65	[644]
<i>Bostrychia scorpioides</i> . . . . .	2,84	[644]
<i>Chondrus crispus</i> . . . . .	2,33	[644]
	1,22	[914]
26 разных видов . . . . .	1,5—4,8	[1134]

Из *Porphyra (Smithora) naiadum* выделили как минимум два типа фикоэритринов и два типа фикоцианинов [281]. Фикоэритрин из *Porphyridium cruentum* также состоял из двух субъединиц. Одна хромофорная группа имела максимум поглощения при 500, другая — при 545 и 565 нм. В последней фракции хромофор был

связан через SH-группу белка. Не исключена возможность, что оба фикоэритрина состоят из еще более мелких субъединиц [589].

Основной простетической группой R-фикоэритрина из *Ceramium rubrum* и *Rhodymenia palmata* является фикоэритробилин, по оптическим свойствам напоминающий животный d-уробилин [445] в количестве 25 остатков на 1 моль билипротеина; кроме того в R-фикоэритрине найдено около 12 остатков фикоуробилина на 1 моль билипротеина. Поскольку оптические свойства фикоэритринов, выделенных из разных водорослей, несколько различаются, были попытки использовать их для таксономических целей. При этом исходили из того, что С-фикоэритрин сине-зеленых водорослей однопиковый (550 нм), В-фикоэритрин *Bangiophycidae* двухпиковый (565 и 550 нм), а R-фикоэритрин *Florideophycidae* трехпиковый (565, 540 и 496 нм). Однако таксономическое значение этих билипротеинов оказалось не очень надежным. Так, спектрофотометрически у эндофитных *Acrochaetium (Chantransia) endophyticum* и *A. asparagopsis*, выделенных соответственно из *Heterosiphonia plumosa* и *Bonnemaisonia hamifera*, у эндозойных *A. infestans* из *Obetia geniculata* и литоральной эпифитной *A. virgatulum* оказались разнопиковые фикоэритрины, хотя они все принадлежат к одному и тому же роду в порядке Nemalionales. У *A. endophyticum* оказался двухпиковый (570 и 498 нм) R-фикоэритрин, у *A. virgatulum* двухпиковый (547, 495 нм) В-фикоэритрин, у остальных трехпиковый (568—570, 545—550, 495—498 нм) R-фикоэритрин, как у высших красных водорослей [377].

Характерным билипротеином красных водорослей является R-фикоцианин (553 и 615 нм). Ранее считали, что это смесь С-фикоцианина и фикоэритрина. Однако тщательная очистка этого билипротеина, выделенного из *Porphyra laciniata* и *Ceramium rubrum* с помощью хроматографии на  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , электрофореза на крахмальном геле и хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе, показала, что он является не смесью билипротеинов, а индивидуальным веществом [995]. Тем не менее полной ясности здесь еще нет, поскольку данные, полученные при определении N-концевых аминокислот этого билипротеина, не исключают прежней точки зрения.



У всех фикоэритринов, выделенных из *Porphyra laci-niata*, *Ceramium rubrum*, *Rhodochorton floridum* и из сине-зеленых *Phormidium pericinum*, единственной N-концевой аминокислотой является метионин. Его приходилось по 13—14 остатков на молекулу R- (у *Porphyra* и *Ceramium*) и В-форм (*Rhodochorton*) и 8 остатков на молекулу С-формы. Согласно этим же определениям, R-фикоцианин имел молекулярный вес 273 тыс. и содержал 1,3 N-концевых остатков треонина и пять остатков метионина. Это объясняют, как свидетельство наличия двух полипептидных цепей, одна из которых подобна фикоэритрину, а другая С-фикоцианину [410]. R-фикоэритрин из *C. rubrum* содержал 84,66% аминокислот, причем С-концевой оказался аланин в количестве 12 остатков на одну молекулу, в отличие от С-фикоцианина из сине-зеленой водоросли *Nostoc muscorum*, у которого С-концевой аминокислотой оказался серин в количестве двух остатков на одну молекулу [1087]. В гомогенатах *Rhodymenia palmata*, кроме фикоэритрина и фикоцианина, найден аллофикоцианин (562, 648 нм) [1363].

В билипротеинах, помимо аминокислот, обнаружены также углеводы. Чистые препараты фикоэритрина и фикоцианина из *P. tenera* содержали в гидролизатах рамнозу, ксилозу, маннозу, глюкозу и галактозу [1150].

Биологическая функция фикобилинов заключается в фотосенсибилизации. Количественно их может быть намного больше, чем основного фотосинтетического пигмента хлорофилла. Так, у *Phyllophora nervosa* фикоэритрина в 4—6 раз больше, чем хлорофилла [154]. По-видимому, роль разных билипротеинов в фотосинтезе неодинакова. По одной из самых обоснованных гипотез энергия света, абсорбированного фикоэритрином, через фикоцианин передается на хлорофилл для осуществления фотолиза воды. Эти передачи энергии могут осуществляться при помощи механизма индуктивного резонанса и наличия комплексов между пигментными молекулами [1239]. Потери энергии при подобной передаче возбуждения незначительны [541]. Сравнение эффективности передачи энергии на первом этапе между разными хромофорами фикоэритрина из *Antithamnion sp.* (фикоэритробилин-565 и 538, фикоуробилин-497) показало высокую эффективность. Вероятно, остатки фико-

эритробилинов заключены внутри белка, поскольку при денатурации и вызванной ею развертке полипептидной цепи спектр флуоресценции заметно менялся [892].

Интересно, что при интенсивности света, поглощаемого фикобилинами, ниже критической величины фотосинтез у *Porphyridium cruentum*, несмотря на достаточное поглощение света хлорофиллом [1271], прекращался. Это свидетельствует о том, что у некоторых красных водорослей фотосенсибилизация фикобилинами более важна, чем адсорбция света самим хлорофиллом. Предполагают наличие в *P. cruentum* двух фотохимических систем [373, 391, 525].

Выше отмечены попытки использовать билипротеины для таксономических целей. Есть попытки использовать эти белки как показатель филогенетического родства с помощью иммунохимических тестов. Из разных представителей красных, сине-зеленых и криптофитовых водорослей выделяли С- и R-фикоцианины, аллофикоцианин, а также С-, В- и R-фикоэритрины и использовали их для стимуляции антител у кролика. При этом определяли антигенные и иммунологические взаимоотношения этих белков методом двойной диффузии. С- и R-фикоцианины по своим свойствам оказались очень сходными. Очевидно, они родственны не фикоэритринам, а аллофикоцианину. С-фикоцианин из криптофитовой водоросли *Cyanidium caldarium* давал сильную реакцию с С-фикоцианином из флоридной *Ceramium rubrum* [344]. Фикоэритрины отличались по антигенным реакциям. Предполагают, что эволюция красных водорослей шла от сине-зеленых водорослей или от общих с ними предков. При этом эволюционный процесс сопровождался уменьшением билитриенового фикоцианобилина и увеличением билидиенового фикоэритробилина [422].

По аминокислотному составу белки красных водорослей не отличаются от белков других отделов водорослей. В гидролизатах преобладают аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты. В белках индийских водорослей, собранных в феврале, *Chondrococcus hornemanii*, *Centroceras clavulatum*, *Spyridia fusiformis*, *Laurencia papillosa*, *Chondria dasyphylla*, *Calliblepharis jubata*, *Hypnea musciformis* найдено 24 аминокислоты, из которых 21 встречена у всех видов. Лишь β-аланин, 2-аминокаприловая кислота и гомоцистин были найдены не



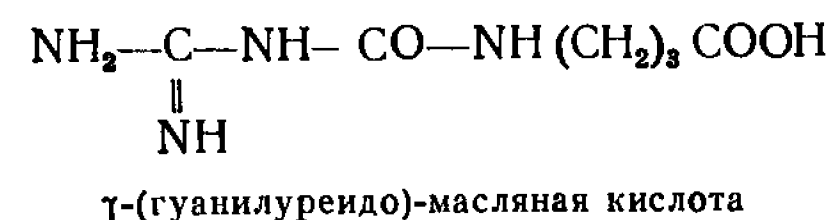
у всех. В свободном виде обнаружен карнозин [865]. Этот дипептид найден и у представителей *Acanthophora* [868]. В табл. 3 приведен состав аминокислот у марсельской *Callithamnion granulatum* и бомбейских водорослей [1044].

ТАБЛИЦА 3  
Состав аминокислот некоторых водорослей (в % азота)

Аминокислота	<i>Callithamnion granulatum</i>	<i>Spyridia insignis</i>	<i>Gratelou- pia indica</i>	<i>Gratelou- pia filli- cina</i>
Аланин . . . . .	5,7	3,94	4,58	3,87
γ-Аминomásляная . .	0,7	0,70	0,73	0,83
Изолейцин . . . . .	4,0	—	—	—
Аллоизолейцин . . . .	Следы	6,53	7,87	6,47
Лейцин . . . . .	5,9	—	—	—
Глицин . . . . .	8,5	3,37	4,58	3,08
Валин . . . . .	4,9	3,77	5,68	3,55
Серин . . . . .	4,4	5,04	4,38	3,97
Треонин . . . . .	4,7	3,11	3,75	3,59
Аспарагиновая . . . .	9,0	6,48	7,81	6,59
Глутаминовая . . . .	16,0	8,46	9,79	11,76
Аргинин . . . . .	5,3	8,15	7,76	7,34
Лизин . . . . .	4,7	3,86	3,86	3,59
Орнитин . . . . .	—	0,57	2,76	2,45
Цистин . . . . .	2,0	3,46	3,18	2,84
Гомоцистин . . . . .	—	1,75	2,08	2,57
Метионин . . . . .	5,4	3,29	3,70	4,46
Фенилаланин . . . . .	4,3	7,36	9,95	8,21
Тирозин . . . . .	3,5	5,04	4,94	3,24
Гистидин . . . . .	1,5	8,98	8,39	6,83
Оксипролин . . . . .	—	+	+	+
Пролин . . . . .	3,8	5,87	5,31	7,26
Трипрофан . . . . .	0,6	+	+	+
Глюкозамин . . . . .	Не определяли	+	+	+
Этаноламин . . . . .	+	+	+	+
Левулиновая . . . . .	Не определяли	+	+	+
Аммиак . . . . .	2,0	+	+	+

Как в некоторых зеленых и бурых водорослях, в *Porphyra tenera*, *Gelidium amansii*, *Griffithsia japonica*, *Hypnea saidana*, *Gymnogongrus flagelliformis*, *Gracilaria verrucosa* найдена серусодержащая аминокислота — таурин [721], который входит в состав нового соединения, обнаруженного в *Chondria crassicaulis* и названного первоначально «юнаином», а позже хондрином.

Это соединение оказалось 1-SO<sub>2</sub>-1,4-тиазин-3-карбоновой кислотой [1264]. Из спиртовых экстрактов *Gymnogongrus flagelliformis* выделена новая аминокислота, идентифицированная как γ-(гуанилуреидо)-масляная кислота, или 1-амидино-3-(3-карбоксипропил)-мочевина [722],



Из свободных аминокислот в *Delesseria sanguinea*, *Polysiphonia nigrescens*, *Rhodymenia palmata* было до половины пролина, у *Dilsea carnosus*, *Furcellaria fastigiata*, *Gracilaria verrucosa*, *Chondrus crispus*, *Gigartina stellata* и *Polysiphonia lanosa* 15,2—53,9% цитруллина, *Gastroclonium ovatum* и *Gracilaria verrucosa* 24,3% метионина и 23,9% аргинина [435]. У *Rhodomela larix*, помимо обычных аминокислот, в свободном виде обнаружили таурин и родоевую кислоту, а у *Chondrus ocellatus* — хондрин, цитруллин и орнитин [1260]. Из свободных аминокислот в *Chondria crassicaulis* было много хондрина, в *Neodilsea yendoana* — таурина, у *Laurencia nipponica* — глутаминовой кислоты и валина. В *N. yendoana* и *L. nipponica* найдено немного S-оксиметил-1-гомоцистеина и орнитина, а в *N. yendoana* — цитруллина [1261].

Наличие свободных аминосульфоновых кислот, вероятно, характерно для морских водорослей. В *Gloiopeltis furcata*, *Gelidium amansii* и *Laurencia intermedia* нашли таурин и N,N-диметилтаурин, а у *Grateloupia livida* 2 неидентифицированные аминосульфоновые кислоты [950].

Содержание ДНК у *Griffithsia globulifera* составляло 540 мкг/100 г сухого вещества. Сумма Г + Ц в этой ДНК составляла 42% [978]. Тонкая структура ДНК из *Laurencia spectabilis* была такой же, как у других водорослей. Обнаруженные в хлоропластах этих водорослей фибриллы ДНК состояли из центрального стержня различной формы с диаметром 200—300 Å, от которого радиально отходили мелкие фибриллы с диаметром 20—30 Å [353].

В водорослях широко представлены нуклеотиды, играющие важную роль в реакциях трансглюкозилирования, так как активируют молекулы разных сахаров. Из *Porphyra perforata* с помощью этанольной экстракции выделены АМФ, УМФ, ГМФ, ИМФ, АДФ, УДФ, ИДФ, ДПН, ТПН, УДФ-*d*-глюкоза, УДФ-*d*-галактоза, УДФ-глюкуроновая кислота, ГДФ-*d*-манноза и ГДФ-*l*-галактоза. Предложенная на рис. 2 схема объясняет взаимосвязи обмена углеводов в красных водорослях с помощью уридиндифосфатов сахаров [1082].

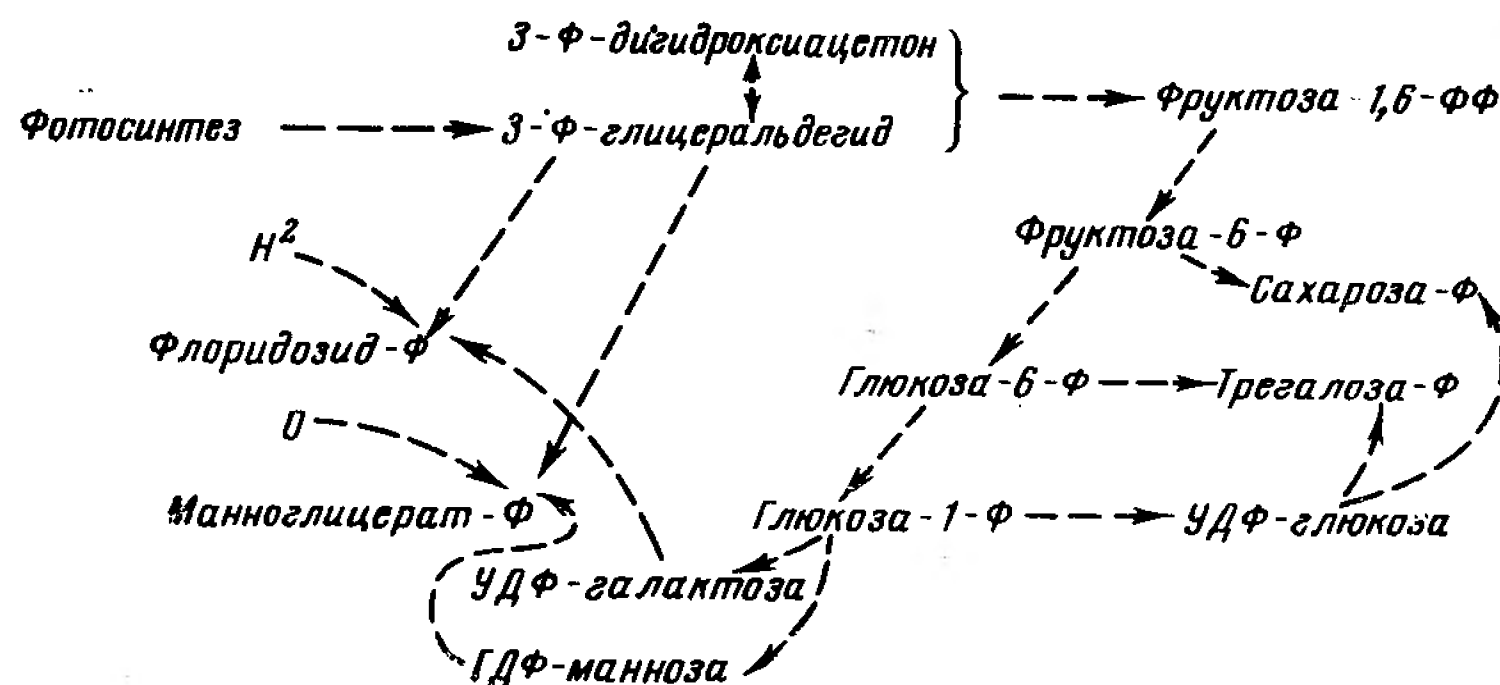


Рис. 2. Схема обмена углеводов в красных водорослях.

Итак, характерной особенностью полиоз красных водорослей является их этерификация серной кислотой. Механизм этого процесса неясен. В связи с этим интересно обнаружение в них 3',5'-пирофосфата аденозина. Предполагается, что этот новый нуклеотид активирует неорганический сульфат до активного сульфата типа аденозин-3'-фосфат-5'-фосфосульфата, который участвует в сульфировании полисахарида. В то же время этот циклический аденозинпирофосфат можно рассматривать как фосфаген, т. е. предшественник КоА [1243].

**Липиды.** Содержание липидов в красных водорослях невелико и составляет у разных видов 0,4—3,2% [1134]. Содержание жиров и фосфолипидов увеличивается в период образования спор. Среди жирных кислот у *Laurencia obtusa* и *Porphyridium cruentum* преобладали C<sub>20</sub>-полиеновые кислоты с 4 и 5 двойными связями [1058].

В составе липидов японских красных водорослей

*Rhodoglossum pulchrum*, *Pterocladia tenuis* и у нескольких видов *Gelidium* был найден холестерол C<sub>27</sub>H<sub>46</sub>O [1287]. Его обнаружили также в *Chondrus crispus* в количестве 0,01% сухого вещества [1143].

**Пигменты.** Красные водоросли содержат пигменты хлорофилл а, фукоксантин, α- и β-каротины [458, 1142], небольшое количество хлорофилла d. В мае содержание каротинов в норвежских *Rhodymenia palmata* достигало 38,8 мг% сухого вещества. Соотношение α- и β-каротинов было примерно равным [669]. В *Porphyra tenera* 60% приходилось на β-каротин, 18% — лютеин, 16% — α-каротин и 6% — зеаксантин. Имелись следы неидентифицированного ксантофилла, отсутствовали эпоксидные ксантофиллы [773]. В *Antithamnion plumula* и *Erythrotrichia carnea*, *Rhodosorus marinus* и *Polysiphonia fastigiata* был найден зеаксантин, а в *Nemalion multifidum* и *A. plumula* — неоксантин [285]. Каротинов в красных водорослях, в частности в шотландских [1017], обычно меньше, чем ксантофиллов. Отношение каротиноидов к хлорофиллу в *Rhodosorus marinus* равно 2,5 [611]. В *Polysiphonia nigrescens* обнаружен пигмент флоридорубин, который встречается, вероятно, у всех водорослей семейства Rhodomelaceae порядка Ceramiales. Кроме того, в них содержится новый пигмент, который был ранее выделен из *Laurencia pinnatifida*, — 0,3% (максимум поглощения в воде 328 нм). Пигмент отличался светло-синей флуоресценцией и содержал 23,8% хлора. Оказалось, что он представляет собой соединение валина и 4-хлорфталевой кислоты [1000].

Следует сказать, что пигментная система красных водорослей исследована далеко недостаточно. Много пигментов не идентифицировано. Однако известно, что красные водоросли обладают огромной способностью усваивать свет всего видимого спектра, что очень важно в экологическом отношении. Оказалось, что *Rhodosorus marinus* при условии поглощения одинакового числа квантов света разного спектрального состава синтезировала одинаковые в количественном и качественном отношении вещества [962]. Однако качество света заметно влияло на количество поглощаемых при данном освещении квантов. Усвоение этими водорослями C<sup>14</sup>O<sub>2</sub> при зеленом свете было максимальным, при синем — минимальным [612].

Связь различных пигментов между собой хорошо проявляется во флуоресценции фикоэритрина, которая индуцируется хлорофиллом. Об этом же свидетельствует способность *Phyllophora nervosa*, *Callithamnion corymbosum* и *Ceramium rubrum* в отличие от зеленых и бурых водорослей к фотосинтезу в лучах сине-фиолетовой области спектра [266].

**Другие вещества.** Содержание золы в красных водорослях в среднем составляет около 20% сухого вещества, иногда значительно больше. Следует отметить высокое содержание  $\text{SO}_4^{2-}$  (0,5—19,1%) [1134]; К (1,7—6,7%) [122, 897]. В *Dumontia incrassata*, *Gracilaria compressa*, *Rhodomenia palmata*, *Griffithsia corallinoides* и *G. flosculosa* Na содержалось 1,8—3,6%, Ca 0,1—0,8%, Mg 0,3—1,5% сухого вещества, а К 15—23,5% и Cl до 30,7% золы. Соотношение Na : К в *D. incrassata* составляло 4,1% [1240]. Содержание К в *Odonthalia dentata* и *Ptilota plumosa* Белого моря зависело от места и сезона сбора, а также метеорологических условий во время взятия проб [40], и составляло в среднем 15—20 г/кг сырого вещества.

В водорослях, относящихся к семействам Corallinales и Chaetangiaceae, накапливается много карбоната кальция, в основном в виде кальцита, однако реже он встречается и в виде арагонита. В арагоните ямайских *Amphiroa* sp. содержалось до 7% Mg, у *Goniolithon* — 6,7% Mg и соответственно 0,27 и 0,28% Sr [787]. Очевидно, Mg в кальцитном скелете этих водорослей находится в виде бруцита  $\text{Mg}(\text{OH})_2$  [1322]. С помощью электронной микроскопии, ЯМР, ИК-спектроскопии и рентгено-скопии установлено, что бруцит концентрируется в открытых порах скелетных структур [1163]. Механизм поглощения Ca у этих водорослей, по-видимому, очень специфичен. В водорослях кальций откладывается в основном в виде карбонатов. Возможно, что большую роль в отложении кальция в водорослях, как и в высших растениях, играют органические кислоты, которых в кораллиновых водорослях *Amphiroa aberrans* и *Joculator maximus*, хетангиевых *Galaxaura fastigiata*, *G. falcata* и *Actinotrichia fragilis* было в 2 раза больше, а в расчете на содержание азота в 5 раз больше, чем в некальцинированных водорослях *Pterocladia tenuis* и *Gracilaria textorii*. В *J. maximus* наблюдалось максимальное количест-

во яблочной кислоты — 775 мг% сухого вещества, лимонной 615 и янтарной 322 мг% [594]. У представителей Gelidiales из Бордо *Gelidium attenuatum*, *G. latifolium* и *G. sesquipedule* содержание лимонной кислоты составляло 178—597 мг% сухого вещества, у представителей Cryptonemiales лимонной кислоты было значительно меньше: у *Tenarea tortuosa* — 24, *Jania rubens* — 59, у *Lithophyllum incrustans* — 40, у *Dumontia filiformis* — 95 мг% сухого вещества.

В золе красных водорослей встречаются также другие элементы и микроэлементы, которые могут концентрироваться. Среди них следует отметить йод: у *Rhodomenia palmata* содержание его составило 0,021%, у *Ptilota pectinata* — 0,168% [122]. У мурманских водорослей *P. plumosa* и *Phyllophora brodiaei* содержание йода составило соответственно 0,042 и 0,026% сырого вещества, причем с глубиной оно увеличивалось [53]. Как правило, в красных водорослях йода накапливается меньше, чем в бурых, но больше, чем в зеленых [768].

В отдельных красных водорослях накапливается много брома. Так, у *Odonthalia corymbifera* [1165] содержание брома составило 6%, у японской *Rhodomela larix* — около 3%. У стадии *Trailiella intricata* — тетраспорофита *Bonnemaisonia nootkana* — и у стадии *Falkenbergia* — тетраспорофита *Asparagopsis armata* — в секреторных клетках отмечены преломляющие включения, в составе которых обнаружен Br. Эти включения образовывались только в присутствии Br в среде, причем от этого зависело окисление йодида среды до  $\text{I}_2$ . Очевидно, Br-активирует йодидоксидазу [1351]. Среди других веществ, обнаруженных в красных водорослях, следует отметить бромфенольное соединение из *Polysiphonia morrowii*, имеющее общую формулу  $\text{C}_7\text{H}_5\text{O}_3\text{Br}$  — 5-бром-3,4-диоксибензальдегид [1154]. В *Polysiphonia fastigiata* в отличие от *Leptosiphonia schousboei* содержится бромфенольное соединение [302].

Содержание витамина  $\text{B}_{12}$  в красных водорослях в среднем составляет 0,27 мкг/г сухого вещества, но синтезируется он, вероятно, не водорослями, а эпифитными бактериями. Следует, однако, отметить, что корриноидные соединения обнаруживаются у *Rhodosorus marinus* при культивировании в стерильных условиях. Выделения водорослей способны экзогенно превращать

одни формы витамина В<sub>12</sub> в другие корриноидные производные, в частности замещать цианидную группу гидроксиллом с образованием аквакобаламина [979].

Содержание ниацина в норвежской *Ceramium tenuicorne* составляло 1 мкг/г сухого вещества [888]. У черноморской *Gelidium crinale* содержание этого витамина было почти таким же (1,11 мг%), у *Phyllophora nervosa* — 3,78, у *Callithamnion corymbosum* — 5,27, *Grateloupia dichotoma* — 5,55 мг% сухого вещества. Содержание тиамина и рибофлавина в этих водорослях было равно соответственно: 0,55 и 0,303; 0,54 и 0,29; 0,72 и 0,825; 0,555 и 1,627 мг% [5].

В марте содержание витамина С в японских *Porphyra tenera* составило 448 мг%, в *P. hemiphylla* 475, в *P. marginata* 420, в *P. suborbiculata* 346, в *P. yezoensis* 420 мг% сухого вещества. Сезонные колебания в содержании витамина С были незначительными [1184].

Ферменты в красных водорослях, особенно ферменты углеводного обмена, изучены довольно подробно. Оксидоза из *Iridophycus flaccidum* имела оптимум рН 5,0 для окисления глюкозы до глюконовой кислоты, галактозы до галактоновой кислоты, мальтозы, лактозы и целлобиозы до соответствующих альдобиноновых кислот [326]. При этом оказалось, что окисление кислородом воздуха с образованием Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub> происходит в тканях и частично ведет к образованию соответствующих озонидов. Зато в экстрактах этих же тканей обнаруживается меньше озонидов, но больше альдобиноновых кислот. По-видимому, имеется два типа ферментов, один из которых окисляет сахара до озонидов, а другой до альдобиноновых кислот [327].

В экстрактах из *Rhodymenia palmata* были обнаружены карбогидразы различных сахаров [523], такие как α-галактозидаза, α-глюкозидаза, β-глюкозидаза, амилаза, β-глюконаза, маннаназа. В экстрактах *Porphyra umbilicalis* найдена также сульфатаза, гидролизующая порфиран [1043], а в *Phyllophora nervosa* — полиаза, гидролизующая агароид [154]. Бесклеточные экстракты неаполитанских *Ceramium rubrum*, *Nitophyllum punctatum*, *Griffithsia* sp., *Gelidium latifolium*, *Gracilaria confervoides*, *Scinaia furcellata* содержали дегидрогеназы глутаминовой и яблочной кислот и трансаминазы глутамат-оксалацетата и глутамат-пирувата.

В этих водорослях не нашли ни альдолазы, ни оксидаз гликолевой и щавелевой кислот [1005].

Сравнение ферментов углеводного обмена красных и зеленых водорослей показало, что красные не содержат ферменты обычного для высших растений процесса гликолиза, такие, как альдолаза и триозофосфат-дегидрогеназа, а также окислительную дегидрогеназу глюкозо-6-фосфата. Не найдено также гексокиназы и алкоголь-дегидрогеназы, однако обнаружена дегидрогеназа яблочной кислоты, обычная для ЦТК [734]. Вероятно, реакции цикла трикарбоновых кислот у красных водорослей имеются, однако первые этапы гликолиза могут отличаться от первых этапов гликолиза у высших растений и зеленых водорослей. Правда, не исключена возможность, что отсутствие указанных ферментов зависит от методики исследований, а именно: изучения лишь бесклеточных экстрактов водорослей. Очевидно, следует учитывать также активность частиц и органелл клеток.

В красных водорослях обнаружена каталаза с оптимумом рН 7,17—8,04 и температуры от 5 до 15°С [1257, 1258]. Из автолизатов *Porphyra tenera* была выделена протеиназа типа папаиназ или катепсинов [1270], т. е. в этом отношении красные водоросли не отличаются от других водорослей.

*P. perforata*, *Ahnfeltia plicata*, *Zanardinula lanceolata* и *Gigartina cristata* обладают пирогликолатной активностью, которая, помимо того что помогает клетке получать РО<sub>4</sub>— из среды, каким-то путем связана с защитными механизмами клетки против инфекции [537]. В *Furcellaria fastigiata* найдены многоатомные фенолы типа пирокатехинов [1129].

В отличие от других водорослей красные, в частности кораллиновые, могут утилизировать ион НСО<sub>3</sub><sup>—</sup>. Объясняется это, по-видимому, присутствием в красных водорослях ангидразы угольной кислоты. Она обнаружена в *Porphyridium* sp. [879].

В автолизатах *Porphyra tenera* обнаружена довольно активная сульфитредуктаза, участвующая в биосинтезе серусодержащих аминокислот. Этот фермент найден также в экстракте *Gelidium subcostatum*, *Carpopeltis angustum*, *Procamium telfairiae*, *Chondrus ocellatus* и *Meristotheca papulosa* [1144].



Выделение органического вещества характерно для всех водорослей. Так, 20-дневная культура *P. cruentum* около 15% органического вещества выделяла в среду в виде слизи. Оказалось, что выделяется кислый белково-полиозный комплекс, содержащий 6—7% белка и сходный с веществом клеточных стенок водорослей. Углеводная часть комплекса представляла собой агароподобный полисахарид с 10% связанного сульфата [755].

Некоторые из выделяемых водорослями веществ отличаются антибиотической активностью. Так, *Laurencia obtusa* из окрестностей Пуэрто-Рико подавляла рост *Streptococcus aureus* и *Escherichia coli*. Активность колебалась в течение года и увеличивалась зимой. Антибиотическая активность других водорослей была значительно слабее [286]. У *Callophyllis megalocarpa*, *Halosaccion glandiforme* и *Iridophycus flaccidum* с побережья центральной Калифорнии, наоборот, активность против *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus*, *Pseudomonas aeruginosa* отмечалась лишь весной и осенью [1063].

Сильно подавляли рост грибов гомогенаты сине-зеленых водорослей *Lyngbya majusculata* и *L. obtusa*, в то время как гомогенаты красных водорослей *Chondria littoralis* и *Acanthophora spicifera* стимулировали их развитие [1327]. Стимуляторы роста бактерий выделяли *Furcellaria fastigiata*, *Rhodomela larix* и *Polysiphonia nigrescens*. Из них следует отметить птероил-триглутаминовую, фоллиевую и фолевую кислоты и тимидин [540]. В *Rhodomela subfusca* и *Chondrus crispus* обнаружены конъюгированные птерины типа фолевой кислоты в количестве 0,2—2 мкг/г сухого вещества и неконъюгированные типа биоптерина примерно в таком же количестве [1368]. В спиртовых и водных экстрактах из *Furcellaria fastigiata* имелись стимуляторы роста плесневых грибов и дрожжей, по-видимому, витамины группы В [482].

Из *Digenea simplex* были выделены кайниновая и  $\alpha$ -аллокайниновая кислоты, из *Chondria armata* домоевая кислота, отличающиеся глистогонными свойствами. Из *Phyllophora nervosa* выделено антилипемическое вещество. В английских *Polysiphonia fastigiata* обнаружены вещества с очень широким спектром действия. Противобактериальная активность отмечена также у *Halid-*

*rys siliquosa*, которая сильно колебалась по сезонам [426].

Считается, что низшие растения не выделяют в среду такие соединения, как ауксины. Однако из *Botryocladia botryoides*, *Rissoella verruculosa* и *Zaurencia obtusa* были выделены ростовые вещества с ауксиноподобным действием [304], в частности индол-уксусная кислота. В щелочных гидролизатах *Ceramium rubrum*, *Nemalion multifidum*, *Furcellaria fastigiata* Балтийского моря среди ауксинов также преобладала индол-3-уксусная кислота (ИУК). Кроме нее, были установлены еще 2—3 индольных производных [1157]. ИУК синтезировалась из добавленного индол-3-ацетонитрила через стадию ацетамиды. У исследованных водорослей отмечено присутствие ингибиторов ИУК-оксидазы. Окисление ИУК до индол-3-карбоксальдегида и индол-карбоновой кислоты зависело в основном от действия морских эпифитных микробов [1158].

Красные водоросли выделяют небольшое количество летучих веществ. В частности, в *Porphyra*, *Digenea* и *Polysiphonia fastigiata* обнаружены многие характерные для зеленых и бурых водорослей терпены и кислоты [772]. В сухих *Porphyra tenera* найдено 0,037—0,085% эфирных масел. Кроме того, обнаружены муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная и валериановая кислоты. В спиртовых экстрактах из *Polysiphonia lanosa* и *Leptosiphonia schousboei* обнаружен диметилсульфид —  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$  [302], ранее отмеченный у *Polysiphonia fastigiata* при нарушении нормального обмена [641].

Продуктивность водорослей очень хорошо характеризует роль их в природе. К концу вегетации биомасса представителей родов водорослей *Porphyra*, *Gigartina* и *Iridophycus* (Iridaea) составляет 300—760 г/м<sup>2</sup>, или в 10 раз выше, чем у зеленой водоросли *Ulva lactuca*, однако почти в 10 раз меньше, чем у бурой водоросли *Laminaria digitata* [369]. В установках открытого типа *Porphyridium cruentum* давала ежедневно 10—20 г сухого вещества на 1 м<sup>2</sup> культиватора, что сходно с продуктивностью зеленой водоросли *Kirchneriella obesa* (15 г/м<sup>2</sup> в сутки) и больше, чем у сине-зеленой водоросли *Anabaena variabilis* [192].

Большое значение для нормального роста и развития водорослей имеет наличие или отсутствие физиологи-

чески активных веществ и биогенов. Так, *Porphyridium cruentum* хорошо росла при наличии в среде 2—10 мМ нитратов, но так же хорошо росла и на аммонийном азоте. На *l*-аминокислотах роста ее не наблюдалось, а на *l*-аспарагиновой кислоте она росла нормально [756]. *Goniotrichum elegans* лучше росла на нитратах, чем на нитритах, причем при добавлении в среду углеводов скорость роста ее увеличивалась вдвое [586]. Стадия *Conchocelis* из *Porphyra tenera* хорошо росла на нитратах, мочеvine, аспарагине и лизине. Хорошо усваивался ею и глицерофосфат [728]. Для ее роста были необходимы витамин В<sub>12</sub> или его аналоги. В присутствии В<sub>12</sub> добавление пуринов ксантина, гипоксантина, аденина, гуанина и пиримидинов урацила, метилцитозина и тимина благоприятствовало росту *Porphyra tenera*, так же как и добавление кинетина и индолуксусной кислоты [727].

Присутствие витамина В<sub>12</sub> или его аналогов было необходимо для роста *Goniotrichum elegans*. В то же время при добавлении одного из трех неизвестных факторов X<sub>3</sub>, Z<sub>1</sub> или Z<sub>3</sub>, не содержащих нуклеотидов, цианкобаламин и его аналоги не требовались [585]. Для нормального роста *Porphyridium cruentum* необходимо какое-то неизвестное вещество из сточной жидкости, которое не заменялось ни витамином В<sub>12</sub> в любой концентрации, ни деятельностью бактерий [617].

Интересно, что проростки *Antithamnion plumula*, *Spermothamnion* sp. и *Callithamnion tetricum* способны значительно увеличивать скорость роста и деления их клеток под влиянием канцерогенных полициклических, ароматических углеводов [374]. Эта особенность может быть использована для быстрого обнаружения канцерогенных веществ. Проростки *Plumaria elegans*, *Antithamnion plumula*, *Polysiphonia brodiaei* были с успехом использованы для изучения действия важных биологически активных соединений — кумаринов. 200 мг/л кумарина полностью ингибировало рост проростков, а 10 мг/л значительно, почти в 2 раза, стимулировало его. Очевидно, это вещество действует на проницаемость оболочек и на интенсивность дыхания [376].

**Заключение.** Итак, следует отметить, что основные составные компоненты красных водорослей сходны, общий качественный состав у большинства порядков ана-

логичен. Общее количество углеводов достигает 70%, белков 20% (до 40%), липидов до 3%, золы и других веществ 20% сухого вещества.

Красные водоросли содержат структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлозу, сульфатированные производные галактозы и ее производных — агар, каррагинан, агароид, порфиран, фуцелларан, фунорин и т. п., производное ксилозы — ксилан, маннозы — маннан, глюкозамина и его ацетильного производного — хитин; резервные вещества — дисахариды трегалозу, сахарозу (?), сахарные спирты — дульцит, сорбит, маннит, волемит, ламинит (С-метиринозит), С-инозит, эстеры глицерина с галактозой и маннозой — флоридозид и маннозидоглицерат, производное глюкозы — флоридный крахмал; белки — R-фикоэритрин, В-фикоэритрин, В-фикоцианин, С-фикоцианин, аллофикоцианин; азотсодержащие вещества — серусодержащую аминокислоту — таурин, дипептид — карнозин, нуклеотид — 3,5-пирофосфат-аденозин; неомыляемые липиды — фукостерол, ситостерол, холестерол, углеводород — генейкозан; терпены — 1,8-цинеол, *p*-цимен, линалоол, гераниол; хлорофиллы — хлорофилл а, хлорофилл d; каротины — α- и β-каротины, ксантофиллы — лютеин, неоксантин, зеаксантин, фукоксантин (?); серусодержащие летучие вещества — метанетиол; птерины — фолевую, фолиевую, птероил-триглутаминовую кислоты, биоптерин.

Большинство водорослей содержит сульфатированные слизеподобные полиозы, являющиеся полимерами обеих форм галактозы и их производных, в частности 3,6-ангидро-. Несколько отличаются в этом отношении представители Rhodymeniales и Nemalionales, содержащие в качестве основного структурного полисахарида ксилан. Некоторые Bangiales имеют в своем составе маннан, ксилан и слизеподобные полиозы, содержащие среди других остатки 6-метил-*d*-галактозы.

По остальным компонентам красные водоросли сходны между собой. Исследование ферментов и отдельных путей обмена веществ показывает, что, по-видимому, начальные этапы гликолиза у красных водорослей отличаются от начальных этапов гликолиза известных для высших растений и зеленых водорослей. Характерным для красных водорослей является наличие билипротенинов, отличающихся от подобных пигментов в других

отделах водорослей, а также соединений глицерина с галактозой и маннозой, дисахарида трегалозы и, кроме того, большая роль серы в обмене.

Недостаточность полных исследований химического состава и обмена красных водорослей пока не позволяет охарактеризовать отдельные порядки. Лишь *Rhodymeniales* несколько выделяются в этом отношении. Отличаются своеобразием также известковые кораллиновые водоросли *Cryptonemiales*.

Красные водоросли имеют черты сходства с сине-зелеными и криптофитовыми водорослями.

## КРИПТОФИТОВЫЕ ВОДРОСЛИ (CRYPTOPHYTES)

Еще совсем недавно водоросли этого отдела считали «жгутиковыми» и относили к пиррофитам, однако они существенно отличаются от них набором пигментов. Данных о химическом составе представителей этого отдела и их обмене очень мало. Эта группа растений включает 1 порядок с 2 семействами. Если отнести к этому отделу растений *Cyanidium caldarium*, то число порядков удвоится.

**Углеводы.** Данных об углеводах криптофитовых водорослей нет, однако считают, что в оболочках их имеется целлюлоза, а в качестве запасного вещества накапливается крахмал.

**Азотсодержащие вещества.** Из индивидуальных белков в криптомонадах содержатся фикобилиновые пигменты — фикоэритрин и фикоцианин. Кривые спектров поглощения фикоэритринов *Hemiselmis rufescens*, *H. virescens*, *Cryptomonas* sp., *Rhodomonas* sp., *Cryptochrysis* sp. и *Sennia* sp. по виду оказались сходными, с максимумом 545—554 нм [999]. Пигментные белки типа фикоэритрина обнаружены в *Rhodomonas* sp. и *Cryptomonas ovata* var. *palustris* [674]. Фикоэритрин найден и у других криптомонад [283]. Анализ спектров флуоресценции билипротеинов из культур криптомонад показал незначительные их отличия от соответствующих билипротеинов красных и сине-зеленых водорослей [1003].

Спектр поглощения фикоцианина из *H. virescens* имел максимум при 588 и 615 нм [999]. При инкубировании *Cyanidium caldarium* с 4-С<sup>14</sup>-δ-аминолевулиновой кислотой и последующем разделении пигментов на

колонке из брутита и ДЭАЭ-целлюлозы нашли, что С<sup>14</sup> накапливался в порфобилиногене и фикоцианобилине. Диметиловый эстер фикоцианобилина был спектрально и хроматографически неотличим от соответствующего пигмента, выделенного из С-фикоцианина сине-зеленой водоросли *Phormidium luridum*. Следовательно, у фикоцианинов водорослей разных отделов хромофором является фикоцианобилин (мезобиливиолин), а его синтез осуществляется из аминолевулиновой кислоты через порфобилиноген [1284]. Этот процесс происходит на свету, причем в эквимольном соотношении с выделяемым СО из d-метиновых групп предшественников гема. Механизм катаболизма водорослевого гема сходен с описанным для млекопитающих [1285]. Синтез фикоцианина, очевидно, происходит в результате одновременного синтеза апопротеина и полипиррола. Белковая и пиррольная части пигмента образуются в стехиометрическом соотношении 1:1 [1286].

Нуклеиновые кислоты *C. caldarium* при хроматографировании на колонке из метилированного альбумина разделялись на ДНК, две фракции растворимой РНК и три фракции рибосомальной РНК, из которых две оказались 16-S- и 23-S-компонентами [1113].

**Пигменты.** Криптофитовые водоросли содержат хлорофилл а и хлорофилл с. Общее количество хлорофиллов в *Cryptomonas ovata* достигало 240 мг% сырого вещества [148]. Из *C. ovata* и *Rhodomonas lens* выделена еще одна хлорофильная фракция, которая не была идентифицирована. Однако было принято, что это продукт разрушения хлорофилла а. Интересно, что при подобной обработке других водорослей эта фракция не образовалась.

Общее содержание каротинов в *C. ovata* достигало 20 мг% сырого вещества. Преобладающим каротиноидом в этих водорослях является ксантофилл, сходный с зеаксантином или диатоксантином. Кроме β-каротина, имеется α-каротин и, вероятно, ε-каротин. Полиоксикаротиноидов не найдено [674]. С помощью тонкослойной хроматографии на смеси силикагеля и Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> в чистых культурах *C. ovata* var. *palustris*, *Rhodomonas* sp. и *H. virescens* обнаружены аллоксантин — 75—90% от каротиноидов, монадоксантин (около 15%) и крококсантин (5—15%), причем аллоксантин по спектру в гекса-



не (480 и 451 нм) сходен с зеа- и диатоксантином, монадоксантином (475, 445 и 422 нм) — с лютеином, крококсантином (475, 445 и 422 нм) — с  $\alpha$ -криптоксантином и 4-окси- $\alpha$ -каротином. Однако все они отличались от перечисленных пигментов температурой плавления (соответственно 186—188, 165 и 163—165°С), а также хроматографическими свойствами [418].

**Другие вещества.** КRYPTOФИТОВЫЕ водоросли *Chilomonas* sp. содержат полифосфаты [823].

Данных о содержании витаминов очень мало. В *Cryptomonas ovata* найдено довольно большое количество аскорбиновой кислоты: 168 мг% сырого вещества [149] (правда, здесь не учитывалась эпифитная микрофлора, что могло исказить результаты).

Ферменты криптофитовых водорослей почти совсем не изучены. Известно, например, что в бесклеточных экстрактах из *Cryptomonas* sp. и *Hemiselmis virescens* содержится энолаза — фермент гликолитического цикла [295].

Выделения и вытяжки из *Cryptomonas* sp., *H. virescens* и *Rhodomonas lens* обладали антибиотической активностью по отношению к 9 видам морских и 14 видам сапрофитных и патогенных бактерий. Антибиотическая активность была значительно больше, чем у зеленых *Dunaliella tertiolecta* и *Tetraselmis maculata*, и примерно равна активности экстрактов из перидинии *Amphidinium carteri* [522].

В сосуде со средиземноморской *Cryptomonas* sp., как и с другими морскими планктонными водорослями, довольно быстро изменялись условия, pH за 12 дней увеличивался с 7,9 до 8,39 в результате действия, по-видимому, бактерий в системе водоросли — бактерии. Кроме того, возможно влияние системы культуральная среда — культуральный сосуд — атмосфера [151]. КRYPTOФИТЫ, по-видимому, способны к активному хемогетеротрофному росту, а также к фотогетеротрофному (миксотрофному). Например, *Chroomonas salina* хорошо росла в темноте в присутствии глицерина в отличие от *Rhodomonas lens* и *Hemiselmis virescens*. Активный рост сопровождался обогащением среды крахмалом, что имеет большое экологическое значение. Все перечисленные виды, однако, хорошо росли на свету в присутствии 0,05 М

глицерина. Подобным свойством обладала также хризомонада *Prumnesium parvum* [425].

**Заключение.** Данных о биохимии криптофитовых водорослей очень мало. КRYPTOФИТОВЫЕ водоросли содержат: структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлозу (?); запасные вещества — производное глюкозы — крахмал; билипротеины — фикоцианин, фикоэритрин, С-фикоцианин (?), хлорофиллы — хлорофилл а, хлорофилл с, каротины —  $\beta$ -каротин,  $\alpha$ -каротин,  $\epsilon$ -каротин (?); ксантофиллы — зеаксантин, диатоксантин (?), лютеин (?), криптоксантин (?), аллоксантин (?), монадоксантин (?), крококсантин (?).

Без более подробных исследований этих водорослей трудно судить о специфичности и характерных особенностях их. У криптофитовых водорослей наблюдаются черты сходства как с красными и сине-зелеными водорослями, так и с группой водорослей, родственных золотистым водорослям.

## ПИРРОФИТОВЫЕ ВОДРОСЛИ (PYRROPHYTA)

Эти водоросли, довольно широко встречающиеся в водах различной солености, представляют собой отдельные подвижные клетки с двумя неравными жгутиками. Клетки могут быть различной окраски чаще всего золотисто-зеленого или коричневого цвета, что обусловлено наличием различных пигментов, в частности перидинина [881].

**Углеводы.** Углеводный комплекс пиррофитов изучен недостаточно. Примерное содержание углеводов в черноморских *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata* и *Gymnodinium milffii* во время их массового развития достигало 70% [150].

У *Ceratium hirundinella*, *C. tripos* и *P. micans* имеется внутренняя обособленная от внешней углеводная оболочка. Во внешней оболочке, кроме углеводов, имеются соли кремнекислоты [80]. Природа углеводов еще не изучена, однако считают, что это целлюлоза и пектин [558]. Убедительных доказательств наличия целлюлозы в перидиниях пока нет. С помощью рентгенограмм клеточных стенок *Peridinium westii* ни целлюлоза, ни ламинан не были обнаружены, а в оболочках не было вещества, которое растворялось бы в реактиве Швейцера.



В то же время ИК-спектроскопия показала наличие  $\beta$ -формы связи, а при мягком ацетоллизе образовывались целлотриоза, целлобиоза, ламинаритриоза и ламинарибиоза. Кислотный гидролизат содержал d-глюкозу с примесью маннозы, фукозы и рамнозы. При действии  $\beta$ -глюкозидазы освобождалась глюкоза. Таким образом, структурным полисахаридом этой водоросли является глюкан, отличающийся от целлюлозы и содержащий в молекуле  $\beta$ -1,4 и  $\beta$ -1,3-связи [980]. Установлено, что запасным полисахаридом пиррофитовых водорослей является вещество, близкое к крахмалу [587].

**Азотсодержащие вещества.** Содержание азота у исследованных черноморских перидиней колебалось от 2 до 5% сухого вещества [150]. В собранной в побережье Южной Калифорнии *Gonyaulax polyedra* насчитывалось 25—30% белка. Состав аминокислот был похож на состав аминокислот казеина с преобладанием аспарагиновой и глутаминовой кислот. Сезонные колебания были незначительными. Кормление крыс в течение месяца рационами, в которых белковым компонентом были водоросли и казеин, показало, что заметных различий в состоянии животных не было [1036]. Аминокислотный состав *Amphidinium carterae* и *Exuviaella* sp. был обычным с преобладанием аргинина, аланина, глицина и аспарагиновой кислоты [1028]. В небольших количествах у *A. carterae*, *E. cassubica* и *Peridinium trochoidum* найдены фосфоаланин, 2-аминоэтилфосфониевая кислота, моно- и триметильные производные последней [800].

При изучении токсических экстрактов из *Gonyaulax catenella* обнаружили среди азотистых веществ водоросли также триметиламин, холин, бетаин, креатин и тауробетин [881].

По содержанию ДНК, РНК и белка зооксантеллы из четырех видов кишечнорастворимых с коралловых рифов северного побережья Ямайки составляли около 15% от массы целых организмов, причем уже через 4 ч фотосинтеза с  $C^{14}$  24—40% фотосинтата оказывалось в составе тканей животных. У всех зооксантелл состав и распределение  $C^{14}$  по разным фракциям был разным [702].

Несмотря на примитивный митоз и другие особенности эукариотных организмов, есть черты, сближающие

перидиней с прокариотами. Среди них — отсутствие гистонов. Наконец, отличием перидиней от эукариотов является то, что хромосомы в интерфазе видны, причем они не деспирализуются [1249].

**Липиды.** Содержание сырого жира у черноморских *Exuviaella cordata* и *Gymnodinium wulffii* колебалось от 3,5 до 5,0% сухого вещества, причем наибольшее количество жиров в клетках отмечалось в период отмирания водорослей в море [150]. Исследование липидов *Gonyaulax polyedra* с помощью газовой хроматографии метиловых эстеров жирных кислот показало, что в основном они состоят из кислот 18:4 (14%), 20:5 (14%), 22:6 (23%) и 16:0 (36% липидов).  $\alpha$ -Линоленовая кислота (чис-9,12,15—18:3) составляла не более 1% всех жирных кислот. Очевидно, у перидиней, как и у диатомей, линоленат в фотосинтетических процессах заменен более длинноцепочечными полиеновыми кислотами. Среди фракций липидов обнаружены фосфатидил-глицерин, моно- и дигалактолипиды, лецитин и лизофосфатиды [1035]. Много кислот 18:0 (57,5%) и 18:1 (11%) обнаружили в составе жирных кислот *Amphidinium carterae* [1346].

В перидинейях масло, так же как и крахмал, является запасным веществом. Так, у зооксантелл из мадрепоровых кораллов *Scolymia lacera* свыше 90% усвоенного  $C^{14}$  оказалось в составе липидной фракции [702]. В зооксантеллах из *Pseudoplexaura crassa* и *P. porosa* накапливалось до 3% сесквитерпенового углеводорода кадинола и до 8% терпеноидного лактона красина в виде ацетата  $C_{22}H_{32}O_5$ . В составе неомыляемой фракции этих зооксантелл найден стерол с общей формулой  $C_{30}H_{50}O$  — горгостерол [432].

**Пигменты.** Пиррофитовые водоросли отличаются от других водорослей содержащимися в них некоторыми специфическими пигментами, ксантофиллами.

В перидинейях имеются хлорофиллы а и с. У *Amphidinium carterae* и *Exuviaella* sp. в экспоненциальной фазе роста хлорофилла а было соответственно 0,85 и 0,72%, хлорофилла с — 1,10 и 0,06%. Как видно, у *A. carterae* хлорофилла с было больше. Его абсорбционные максимумы в эфире 447—450, 578—581, 627—633 нм, в метаноле 450, 584 и 633 нм [1028]. Соотношение хло-

рофиллов с: а у *Gymnodinium sp.* с возрастом изменялось незначительно — 1,3—1,84 [712].

Среди ксантофиллов перидиней обнаружены диадиноксантин, неодиادينоксантин, диноксантин, неодиноксантин и перидинин. Перидинин обычно составляет до 70% от каротиноидов, имеет максимумы в гексане 454 и 485 нм [624, 740, 1054]. Все перечисленные ксантофиллы найдены только в перидинях, кроме диадиноксантина, который обнаружен также в диатомеях. С помощью тонкослойной хроматографии в *Amphidinium klebsii* был найден неоперидинин [397].

Возможно, что у *Peridinium trochoideum* имеется не перидинин, а фукоксантин [1121]. Один из ксантофиллов аксеничной культуры *Gyrodinium resplendes* оказался пирроксантином — щелочелабильным кетозпоксидом. Что касается диадиноксантина, то по спектру поглощения, полярности, числу 5,6-эпоксидных групп и отсутствию аллильных ОН-групп он оказался идентичным антераксантину из *Euglena gracilis*. Однако ко-хроматографирование их стереоизомеров после изомеризации йодом показало небольшие отличия. Очевидно, диадиноксантин является *цис*-изомером антераксантина. У этой водоросли 4 ксантофилла, составляющие в сумме 91% каротиноидов, были 5,6-моноэпоксидами. Еще один каротиноид похож на диэпоксид (3%). Обилием эпоксиксантофиллов (94% каротиноидов) перидиней отличаются от эвгленовых и желто-зеленых водорослей. Один из оставшихся пигментов похож на  $\epsilon$ -каротин [882].

Биологическая роль каротиноидов изучена не полностью. Помимо их роли как фотосенсибилизаторов, отмечают возможное участие их в фототоксических реакциях. На примере *Prorocentrum sp.* показано участие каротино-протеидов в этих реакциях [652]. Из *Gonyaulax polyedra* был выделен перидинин-хлорофилл-белковый комплекс с молекулярным весом около 38 тыс. Роль комплекса не ясна, поскольку при облучении в присутствии феррицианида, 2,6-дихлорфенол-индофенола или хлоропластов шпината фотовосстановления последних не отмечалось, т. е. электронный перенос отсутствовал [649].

**Другие вещества.** Ферменты перидиней изучены слабо. Как у большинства других организмов, большая

часть ферментов, по-видимому, не специфична и о них можно судить косвенно по химическому составу. Таким образом, можно полагать, что у перидиней имеется обычный гликолитический цикл обмена углеводов. То, что в бесклеточных экстрактах из *Amphidinium carterae* не нашли характерного для гликолиза фермента эналазы [295], не является доказательством отсутствия гликолиза в частицах водорослей.

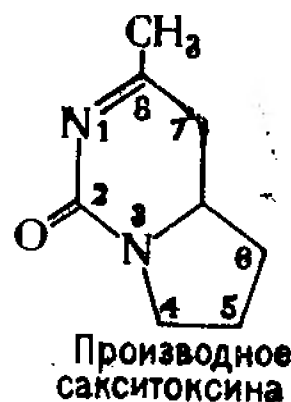
У этих водорослей обнаружена ангидраза угольной кислоты, которая может быть связана с фотосинтезом. Однако прямого доказательства такой связи не получено. Этот же фермент обнаружен у сине-зеленых, красных, диатомовых и зеленых водорослей [879]. Можно предполагать, что механизм действия фермента у водорослей связан с гидрированием и дегидрированием  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , как у млекопитающих.

**Выделения.** Некоторые пиррофитовые водоросли при массовом развитии выделяют в воду вещества, обладающие токсическим действием, сходным с действием кураре [314]. Из них следует отметить *Gonyaulax catenella*, *G. tamarensis*, *G. polyedra*, *G. monilata*, *Gymnodinium breve*, *G. veneficum*, *Amphidinium carterae*, *A. rhynchocephalum*, *Pyrodinium phoneus*, *Prorocentrum sp.* [881, 1098]. Наиболее массовые формы токсигенных перидиней у западных и восточных берегов Северной Америки. *Gonyaulax tamarensis* и *G. catenella* выделяют токсины в воду в конце логарифмической фазы роста, т. е. в конце июня — начале августа. Это связано с наличием в воде витаминов  $\text{B}_1$  и  $\text{B}_{12}$ , соленостью, температурой и концентрацией клеток [1061].

Выделенный из *G. catenella* токсин — сакситоксин оказался белым, очень гигроскопичным водорастворимым порошком, хорошо растворимым также в метаноле и этаноле, но плохо растворимым в других растворителях. Общая молекулярная формула сакситоксина  $\text{C}_{10}\text{H}_{17}\text{O}_4\text{N}_7 \cdot 2\text{HCl}$ , молекулярный вес 372. В его состав входит гуанидин, глицин, серин и  $\beta$ -аланин в виде  $\beta$ -гуанидопропионовой кислоты [918]. В результате гидролиза сакситоксина фосфорной кислотой получается 57% 8-метил-2-оксо-2,4,5,6-тетрагидропирроло-[1,2-с]-пиримидина ( $\text{C}_8\text{H}_{10}\text{N}_2\text{O}$ ) [1168].

Токсин из *Gymnodinium veneficum* — недиализуемое высокомолекулярное вещество, растворимое в этаноле,

неустойчивое к действию кислот и щелочей, а в нейтральной среде термостабильное. Действие этого токсина проявлялось в нарушении связи нерва с мышцей, по видимому, из-за деполяризации мембран вследствие



быстрого поступления внутрь клетки  $\text{Na}^+$  [272]. Сильный ихтиотоксин был выделен из *Peridinium polonicum*. Его летальная концентрация составляла 13,2 мкг в 100 мл воды, но проявлялась токсичность только при pH 8,0—9,5. Его называли «гленодинином». Предполагают, что это алкалоид, содержащий amino- и сульфогруппы, легко извлекается водой, разбавленными кислотами, низшими спиртами. При высыхании разрушается и дает красное неядовитое вещество [659].

Пытались установить природу веществ, выделяемых *A. carterae*. Оказалось, что при прохождении логарифмической фазы роста выделяются вещества, реагирующие с N-этилкарбазолом с образованием синего производного. Это низкомолекулярные вещества, которые удаляются при диализе. Предполагают, что это аналоги ацетилхолина [1315], которые могут быть обнаружены также по сильной УФ-абсорбции [473].

Перидиней, как и другие водоросли, выделяют в среду азотсодержащие метаболиты. Так, в воде восточной части Мексиканского залива, которая «цвела» *G. breve*, после гидролиза извлеченных органических соединений обнаружили много аспарагиновой и глутаминовой кислот, а также лейцина и изолейцина. Количество органического азота в воде было высоким — до 20 мкг/л и состояло в основном из аминокислот [504, 1349].

Одноклеточные морские водоросли во время бурного развития выделяют много диметилсульфида. Этот тиоэфир, обнаруженный в гетеротрофной культуре *Gyrodinium cohnii* [720], синтезировался ферментативным путем из имевшегося в клетках диметил-β-пропиотетина и выделялся с максимальной скоростью при pH 5,1 и

температуре 27°С. Увеличение в среде концентрации солей Li, Ca, Mg и особенно K и Na значительно ускорило распад  $(\text{CH}_3)_2$ -пропиотетина в клетках и выделение  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$  в среду [760]. В клетках культивируемых *A. carterae*  $(\text{CH}_3)_2$ -пропиотетина было до 0,65% сухого вещества [278]. *Amphidinium carterae* и *Glenodinium sp.* выделяли  $\text{H}_2\text{S}$  [719].

Большинство перидиней могут расти аутотрофно и миксотрофно, используя для роста различные органические вещества, как-то: витамины, некоторые аминокислоты (аргинин, аланин, метионин, аспарагиновая), органические фосфаты (глицерофосфат, АМФ и др.). Это обнаружили у *Exuviaella cassubica*, *Peridinium balticum*, *P. chattoni*, *A. carterae* и *A. rhynchocephalum* [1078]. Однако добавление глицерина к *Amphidinium carteri* не влияло на рост ни в темноте, ни на свету [425]. Наличие в среде витаминов и метаболитов может существенно изменить влияние добавляемых антиметаболитов, например, ингибирующих обмен НК и синтеза ДПН, КоА и фолевой кислоты. Кроме того, на реакции водорослей сильно влияют индивидуальные отличия разных видов, что обнаружили у *P. trochoideum* и *Gymnodinium veneficum* [747]. Изменения реакции водорослей на внешние воздействия можно проследить и по другим показателям. Например, теплоустойчивость клеток *P. bipes* увеличилась с повышением температуры воды в водоеме [160].

Как правило, добавление в среду витаминов вызывает бурный рост перидиней. Так, добавление тиамина и цианкобаламина заметно ускоряло рост *Glenodinium halli* [616]. Однако это не единственные вещества, влияющие на рост и развитие перидиней. В условиях природной популяции добавление гиббереллинов  $\text{A}_4$ ,  $\text{A}_5$  и  $\text{A}_7$  в концентрациях  $10^{-3}$ — $10^{-9}$  г/мл также стимулировало рост *Peridinium sp.* [748].

Разные виды перидиней не только по-разному отвечают на внешние воздействия, но и имеют разную скорость фотосинтеза в оптимальных условиях. У *Prorocentrum micans* она была значительно выше, чем у *Gymnodinium kowalewskii*, однако у обеих культур при оптимальных условиях освещения (36,5—38 кал/(см<sup>2</sup>·ч)) доля энергетических затрат на дыхание составляла одинаковую величину (10—25% от фотосинтеза) [3].



Нельзя думать, что массовое развитие водорослей обязательно губительно сказывается на других гидробионтах. Например, мальки лобана и серебристой кефали переходили на питание *Kryptoperidinium sp.*, когда эстуарий реки в Джорджии зацвел этими водорослями. Продуктивность их была весьма высокой — 2,18—13,7 мг С/л в сутки. Смена типа питания отмечалась несмотря на то, что в воде было достаточное количество диатомей и детрита — обычного корма мальков. Отрицательных последствий при этом не отмечено [996]. Непрочная пелликула *Gymnodinioideae* в водах Канады, Балтики, Средиземноморья, Северной Атлантики и Индийского океана легко разрушается при резком изменении солености воды, заметно обогащая воду зернами свободного крахмала [398].

**Заключение.** Биохимия пиррофитовых водорослей изучена довольно слабо.

В них обнаружены: структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлоза (?), производное моноз — пектиноподобный полисахарид, в оболочках — кремнезем (?); запасные вещества — производное глюкозы — крахмал, ненасыщенные жиры — масло; хлорофиллы — а, с, каротины —  $\beta$ -каротин,  $\alpha$ -каротин,  $\varepsilon$ -каротин (?); ксантофиллы — диадиноксантин (антераксантин ?), неодиадиноксантин, диноксантин, неодиноксантин, перидинин, неоперидинин, фукоксантин (?), пирроксантин (?); углеводороды — кадиол, крассин, стеролы — горгостерол; выделения — сакситоксин, диметилсульфид.

По ряду свойств (отдельные пигменты, кремнезем в оболочках) перидиней напоминают диатомей и отличаются от них только наличием глюкановой оболочки и крахмала в качестве запасного вещества.

С точки зрения продукции органического вещества пиррофитовые водоросли занимают второе после диатомей место, что позволяет надеяться на более пристальное внимание к ним со стороны альгологов и биохимиков.

## ДИАТОМОВЫЕ ВОДРОСЛИ (BACILLARIOPHYTA)

Диатомовые водоросли широко распространены в природе, особенно в морях, где образуют колоссальные количества органического вещества. По примерным под-

счетам продукция диатомей составляет половину синтезируемого за год органического вещества на всей Земле. Водоросли отличаются бурым цветом с различными оттенками желтизны и зелени, что обусловлено наличием в них комплекса дополнительных к хлорофиллу пигментов, известных под названием «диатомина». В отличие от других водорослей у диатомей имеется характерная кремневая оболочка, состоящая из двух половинок. Составной частью оболочки являются пектиновые вещества, продуктом ассимиляции и запасным веществом — масло [104, 714].

**Углеводы.** Об углеводном составе диатомей обычно судили по результатам качественных реакций [583, 870, 902]. Однако эти реакции далеко не всегда дают однозначные результаты. Например, рутений красный, по реакциям с которым были обнаружены пектиновые вещества, может окрашивать и другие полисахариды со свободными карбоксилами, а также коагулированную протоплазму, клеточное ядро и некоторые липиды [1278]. Качественные реакции могут привести к неверным выводам. Например, по окрашиванию клеток водорослей хлоргидратом ванилина [415] в морских диатомеях *Licetophora lyngbyei* нашли фукозан — полисахарид бурых водорослей. В некоторых монографиях указывается на наличие в диатомеях целлюлозы, хотя даже качественно она не обнаруживается [1337].

В 1952 г. в МГУ были начаты исследования химического состава природных диатомей [13, 15, 214]. Пробы собранного в мае—июне у восточного берега Камчатки и в Анадырском заливе фитопланктона на 99% состояли из диатомей: *Thalassiosira nordenskiöldii* (60—90% биомассы), *T. gravida*, *Fragilaria oceanica*, *Biddulphia aurita*, *Bacterosira fragilis*, *Chaetoceros sp.* Качественный анализ углеводов по группам проводили по схеме Кизеля [26, 595]. Содержание углеводов в смеси *T. nordenskiöldii* (90%) и *T. gravida* (5%) приведено ниже (в %).

Видно, что основное количество углеводов хорошо растворимо в 75—80%-ном спирте. Крахмала, гемицеллюлоз, целлюлозы и сахарозы практически нет. Хроматография на бумаге гидролизатов разных фракций показала, что углеводный комплекс диатомей представляет собой легко гидролизуемые соединения. Содержание



олигосахаридов в них велико. Очевидно, они являются продуктом распада глюкана, который может растворяться в спирте высокой концентрации с постепенным гидролизом до глюкозы. Это напоминает свойства ламинарана бурых водорослей и хризолaminaрана золотистых. Этот полисахарид содержит также ксилозу, галактозу и рамнозу. Уроновых кислот, являющихся характерной составной частью пектиновых веществ, не обнаружено. После предварительной экстракции теплой водой пектиновые вещества в водорослях также не были обнаружены [386].

	На сухое вещество	На органи- ческую часть
Монозы . . . . .	3,82	8,03
Сахара типа сахарозы . . . . .	0,0	0,0
Сахара типа мальтозы . . . . .	7,69	16,09
Сахара типа декстринов . . . . .	2,51	5,28
Крахмал . . . . .	0,22	0,55
Гемицеллюлозы . . . . .	0,30	0,59
Целлюлоза . . . . .	0,0	0,0

За исключением рамнозы подобный набор моноз в полиозах отмечен у морских водорослей *Coscinodiscus concinnus*, *C. granii* и *Biddulphia sinensis*. Полисахарид, состоявший из глюкозы и ксилозы, найден в пресноводной *Melosira varians* [803]. Анализы углеводов в *Rhabdonema adriaticum* и *Chaetoceros decipiens* подтвердили, что в период массового развития водоросли в основном содержат полиозы типа декстринов. Водорастворимый полисахарид первой водоросли состоял исключительно из глюкозы. В незначительном количестве были найдены сахара типа гемицеллюлоз, состоявшие из глюкозы, галактозы, маннозы, рамнозы и неидентифицированного сахара типа тивелезы [216].

Вышеперечисленные водоросли относятся к классу центрических. Однако подобные результаты были получены и на представителях пеннатных диатомей — морских *Amphipleura rutilans* [860] и выращенных в культуре *Phaeodactylum tricornutum* [861]. Указанные работы также свидетельствуют об отсутствии в диатомеях пектиновых веществ. В гидролизатах найдены глюкоза,

ксилоза, манноза, следы рамнозы и два неидентифицированных сахара с малой подвижностью на хроматограммах. Ни уроновых кислот, ни гексозаминов не было. В гидролизатах капсулярного слизистого вещества овальных клеток *P. tricornutum* найдены ксилоза, манноза, фукоза и галактоза. В веретеновидных клетках *P. tricornutum* этого полисахарида не было.

В то же время имеются данные, свидетельствующие о том, что в неблагоприятных условиях существования (недостаток биогенов) диатомеи образуют специфические пектиновые вещества. Так, в студенистой капсуле *Navicula pelliculosa*, которая появлялась при недостатке в среде Si, N или P, содержится много глюкуроновой кислоты [853].

По-видимому, полисахариды являются необходимым элементом при построении клеточной оболочки. С помощью электронного микроскопирования окрашенных уранилацетатом клеток *Cylindrotheca fusiformis* установлено, что каждая частица кремнеземной оболочки прочно связана с окружающим ее полисахаридом [1099].

Особенности диатомей могут привести к результатам, которые не имеют аналогов в случае исследования других растений. При изучении слизи, выделяемой планктонной эвригалинной диатомеей *T. fluviatilis*, выяснилось, что она состояла в основном из поли-N-ацетил-d-глюкозамина с  $\beta$ -1,4-связями. Слизь, выделяемая водорослями, составляла 31—38% сухого вещества клеток. Ее получили в кристаллическом виде и дали название «хитан», поскольку имелись отличия от известного хитина. В самих клетках этого соединения нет, его нити образуются на поверхности протопласта и выделяются через центральную и краевые поры створок в среду в виде тонких фибрилл [925]. Такой же аминополисахарид был обнаружен в фибриллах *Cyclotella cryptica* [924]. Однако в последующем оказалось, что хитан обеих диатомей дает рентгенограммы и ИК-спектры, идентичные с депротеинизированными трубками погонифора *Oligobrachia ivanovi*. У *O. ivanovi* встречается  $\beta$ -форма хитина, т. е. в отличие от широко распространенного  $\alpha$ -хитина с параллельной системой цепей. У кристаллов  $\alpha$ -хитина цепи расположены беспорядочно [368]. У хитина из *T. fluviatilis* ИК-спектр имел характерные полосы при 1626, 3474 и 3434  $\text{см}^{-1}$ . При дейст-

вии на него горячего 50%-ного раствора тиоцианата лития он за несколько секунд необратимо превращался в обычный  $\alpha$ -хитин [545].

Большое количество веществ углеводной природы в диатомеях наряду со значительными колебаниями их в зависимости от прохождения разных стадий развития этих водорослей заставляет сделать вывод, отличающийся от общепризнанных представлений: очевидно, углеводы наряду с маслом могут играть роль запасных веществ у диатомей.

**Азотсодержащие вещества.** Среднее количество азота в диатомеях достигает более 3% [54]. Если учесть высокое содержание в них золы (более 50%), следует признать, что органическое вещество диатомей богато азотистыми веществами. Распределение форм азота в смеси *Thalassiosira* приведено ниже (в % сухого вещества) [214].

Общий . . . . .	4,34
Небелковый . . . . .	2,12
Липидный . . . . .	1,25
Белковый . . . . .	2,22
Аминный . . . . .	0,21
Белка ( $N \times 6,25$ ) . . . . .	13,87; 29,06 органического вещества

Величины распределения форм азота в смесях водорослей этих видов были подтверждены позже [215]. Высокое содержание белка обнаружено у азовской *Coscinodiscus jonesianus* (27,8%), у каспийской *Rhizosolenia calcar-avis* белка было меньше — 17,6% [7]. В овальных клетках *P. tricornutum* содержание белка достигало 39%, в веретеновидных — 47% органической части клеток [861].

Аминокислотный состав диатомей у всех исследованных водорослей качественно подобен [884]. Однако количественные соотношения аминокислот могут значительно различаться. У морских видов рода *Coscinodiscus* и у *Biddulphia sinensis* содержание белка было почти в 2,5 раза больше, чем у пресноводной *Melosira varians*, причем в составе белков морских водорослей было почти на 34% больше ароматических аминокислот фенилаланина и тирозина. Если у морских водорослей преобладали глутаминовая и аспарагиновая кислоты, то у

пресноводных — аланин, глицин и аргинин. В свободном виде найдены в основном аланин и глутаминовая кислота, а также серин и треонин [803].

У пресноводных *Navicula pelliculosa* обнаружены свободные аминокислоты: цистеинолевая кислота (2-амино-3-окси-1-пропан-сульфоновая  $\text{HOCH}_2\text{—CHNH}_2\text{—CH}_2\text{SO}_3\text{H}$  и сульфопропанедиол (2,3-диокси-1-пропан-сульфоновая кислота)  $\text{HOCH}_2\text{—CHOH—CH}_2\text{SO}_3\text{H}$ . Цистеинолеву кислоту находили также в микроскопических красных, бурых и зеленых водорослях [399]. Присутствие этих соединений, так же как и таурина в макрофитах, свидетельствует об обычном для фотосинтезирующих зеленых организмов сульфогликолитическом обмене.

Количественные анализы нуклеиновых кислот показали, что в сумме они составляют около 5% сухого вещества. При этом пуринов было найдено больше, чем пиримидинов (1,0:0,7) [216]. ДНК исследованных диатомей оказалась АТ-типа [217], причем в количестве примерно в 4 раза превосходившем содержание РНК [186]. Преобладание пуринов над пиримидинами было отмечено у пресноводных *N. pelliculosa* (1,03), *Nitzschia palea* (1,04) и у морских *Cylindrotheca gracilis* (1,01). Во всех случаях качественный состав оснований был таким же, как в препаратах из других источников; 5-метилцитозин не был обнаружен [885, 1103].

**Липиды.** Содержание липидов в диатомеях достигает 35% сухого вещества [436, 453, 495, 559]. В состав жиров, составляющих 80,5% всех липидов, входят триглицериды, содержащие по 1—2 остатков линоленовой кислоты [778]. Жиры диатомей в основном ненасыщенные [883].

В морской планктонной *Biddulphia sinensis* найдены ненасыщенные кислоты 6, 9, 12, 15—16:4; 6, 9, 12—16:3; 9—16:1 [805]. Очевидно, их синтез преобладает у диатомей. Схематично возможный биосинтез жирных кислот у диатомей можно представить так [277].

По-видимому, диатомей в нормальных условиях не накапливают много полиненасыщенных кислот. Так, у *Skeletonema costatum* из общего количества липидов жиров было 34%, свободных жирных кислот 15%, глицеридов 11% и галактолипидов 12,4%. Распределение жирных кислот приведено в табл. 4 [390].

		Ацетат и др.	
		14:0	
		18:1 $\omega$ 9	
( $\omega$ 6)	18:2 9, 12	( $\omega$ 3)	18:3 9, 12, 15
	18:3 6, 9, 12		18:4 6, 9, 12, 15
	20:3 8, 11, 14		20:4 8, 11, 14, 17
	20:4 5, 8, 11, 14		20:5 5, 8, 11, 14, 17
	22:4 7, 10, 13, 16		22:5 7, 10, 13, 16, 19
	22:5 4, 7, 10, 13, 16		22:6 4, 7, 10, 13, 16, 19

где  $\omega$  — число атомов С от ультимативной двойной связи до концевой метильной группы.

ТАБЛИЦА 4  
Соотношение жирных кислот у *S. costatum*

Фракции липидов	14:0	14:1	16:0	16:1	16:2	16:3	16:4	18:1	18:5	20:5
Галактолипиды . . .	13	2	3	14	12	14	10	1	7	21
Триглицериды:										
$\alpha$ - . . . . .	29	5	13	26	6	4	3	1	1	5
$\beta$ - . . . . .	9	3	2	31	15	11	9	1	3	20
Лецитин . . . . .	33	2	4	11	2	4	4	3	17	16

Сравнение состава жирных кислот *S. costatum*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Cyclotella cryptica* и *T. fluviatilis* с составом жирных кислот 8 видов перидиней, криптонад, красных, золотистых, желто-зеленых и зеленых водорослей показало, что у диатомей более 70% составили  $C_{16}$  кислоты, было мало  $C_{18}$  и  $C_{22}$  кислот, до 10%  $C_{14}$  и до 5%  $C_{20}$  кислот. Наблюдались следы линолевой кислоты (18:2 $\omega$ 6) [279]. Хотя на содержание жира в водорослях и степень ненасыщенности жирных кислот большое влияние оказывают внешние условия, не меньшее значение имеют и свойства организмов. В экологических экспериментах, например, была установлена связь состава жирных кислот и видового разнообразия сообщества. Диатомовый придонный перифитон содержал больше 16:1 и 20:5 кислот, но меньше 18:1, 18:2 и 9, 12, 15—18:3 (линоленовой) кислот, чем сообщество сине-зеленых водорослей [919].

При хранении проб диатомей количество свободных

жирных кислот уменьшается, а содержание углеводов, в частности гентриаконтана, увеличивается. Среди неомыляемых веществ *Rhizosolenia alata* был обнаружен ситостерол [436]. В *Navicula pelliculosa* найдено 0,01—0,06% сухого вещества стеролов, основным из которых был хондрилостерол [884]. В двух пробах морского диатомового фитопланктона, состоящего из *Chaetoceros didymus*, *C. pseudocurvisetus*, *C. brevis*, *C. affinis*, *C. curvisetus*, *Eucampia zoodiacus*, *Rhizosolenia stouterfothii*, *Grammatophora marina* и других видов, обнаружили значительные количества холестерина (73—84% от стеролов), метилен-24-холестерола (10—16%), 2,4—5,4% кампестерола, 1,8—3,9%  $\beta$ -ситостерола и 1—1,7% стигма- или фукостерола [380].

Диатомей являются первичным звеном большинства важнейших пищевых цепей в водоемах. Поэтому интересно проследить за изменениями липидов по пищевым цепям. В результате исследования цепи диатомей — калянус — сельдь, имеющей важное значение в водах высоких и умеренных широт [15], а также изучения модельной пищевой цепи в аквариуме [785], выяснилось, что по пищевым цепям содержание жира в липидах увеличивается. Одновременно увеличивается содержание высших полиненасыщенных кислот, хотя в среднем их молекулярный вес уменьшается. В то же время вероятно, что полиненасыщенные кислоты, в частности 5, 8, 11, 14, 17-эйкозопентаеновая, могут накапливаться в организме животных-фильтраторов, таких, как устрицы, питающихся фитопланктоном [279].

**Пигменты.** В диатомовых водорослях найдены хлорофиллы а и с и каротиноиды, составляющие, в частности, диатомин — диадиноксантин, диатоксантин, неофукосантин [458]. У *Skeletonema costatum* было обнаружено хлорофилла а 1,00, с — 0,56 и каротиноидов — 0,28% сухого вещества, а у *Phaeodactylum tricornutum* соответственно 1,44; 0,87 и 0,63% [1028]. Хлорофилл с у волжского фитопланктона, состоявшего из диатомей, составлял 22—37% от суммы всех пигментов и 44% от всех хлорофиллов [201]. С содержанием хлорофилла связана фотосинтетическая активность у *Cyclotella meneghiniana*, которая не менялась в зависимости от объема клеток [758]. Поскольку хлорофилл с поглощает свет с длиной волны менее 500 нм, по-видимому, его

биологическая роль заключается в фотосенсибилизации.

В *P. tricornutum* обнаружен фукоксантин [1121]. Очень вероятно, что диатомеи содержат комплекс хлорофилл — белок — фукоксантин. К такому выводу пришли при изучении абсорбции света спиртовыми экстрактами и живыми клетками *Nitzschia dissipata* [1319]. Подобные соединения, вероятно, вообще широко распространены в фотосинтезирующих организмах, и позволяют передавать энергию поглощенного кванта с помощью механизма миграции энергии.

**Другие вещества.** Содержание золы в диатомеях очень велико и у морских форм составляет половину сухого вещества и более. У пресноводных форм диатомей содержание золы обычно меньше.

В состав оболочки диатомей входит кремнезем, близкий по составу к опалу [10]. Содержание  $\text{SiO}_2$  в оболочках водорослей связано обратно пропорциональной зависимостью с числом клеток в популяции [531], так как диатомеи по мере роста выделяют в среду вещества, тормозящие ассимиляцию Si [757]. По-видимому, Si играет большую роль в жизнедеятельности водорослей. Известно, например, что добавление солей Si вызывает значительно большее увеличение скорости фотосинтеза в обедненных питательными солями областях океана, чем добавление азотных и фосфорных солей [1137]. Лимитирующее влияние Si по сравнению с нитратами показано также при культивировании *Stenophanodiscus hantzschii* [1248]. При добавлении силиката в среду с культурой *Navicula pelliculosa* отмечалось заметное уменьшение содержания Si в среде и одновременно быстрое увеличение количества его в составе оболочек клеток [857]. При недостатке в среде Si, так же как и при недостатке N и P, обмен диатомей изменяется [560], клетки перестают делиться и обволакиваются студенистой капсулой, состоящей из специфических пектиновых веществ [853].

После исключения кремнекислоты из среды при культивировании *Cyclotella cryptica* со сменой освещения и темноты через 12 ч наблюдались типичные изменения, подавлялось клеточное деление, блокировался синтез белка, ДНК и каротинов, затем РНК, ослаблялся фотосинтез, количество углеводов сокращалось на одну треть. Специфическая активность альдолазы уве-

личивалась на 75%, активность трансаминазы глутамат-оксалацетат-аспартат-аминотрансферазы оставалась неизменной. В клетках накапливались липиды. У этих водорослей в нормальных условиях обнаружили две фракции кремнекислоты. Одна из них была плазматической и при воздействии на нее минеральных кислот быстро переходила в полимерную форму, такую же, как в оболочках. Вероятно, поэтому ее ранее не обнаруживали [1330]. Функция этой фракции, вероятно, заключается в быстром запасании кремнекислоты при затенении культуры. Сравнение культуры, которая освещалась непрерывно, с культурой предварительно затененной показало, что при затенении образовывалось больше биомассы, белка, хлорофилла и ДНК и культура позже переходила к стационарной фазе роста [1333].

Обнаружена еще не совсем понятная связь между обменом  $\text{SiO}_2$  у диатомей и активностью в их бесклеточных экстрактах лактат-дегидрогеназы. Активность этого фермента у диатомей была в 40—60 раз больше, чем в мышцах животных, и в 100 раз больше, чем у *Euglena gracilis*. При оптимальных условиях клетки *C. cryptica* и *Navicula pelliculosa* перерабатывали до 1000 мкг лактата на 1 г сухого вещества [1331].

О структуре кремнекислоты в оболочках диатомей пока еще нет определенного мнения. Некоторые считают, что она имеет аморфный характер, и этим объясняют большую адсорбционную силу оболочки и ее активное участие в обмене веществ между протоплазмой и средой [683, 1332]. Однако эти данные, полученные при электронном микроскопировании, не подтверждаются при рентгенокопии, которая свидетельствует о том, что  $\text{SiO}_2$  в оболочках находится в кристаллическом состоянии в основном в виде  $\alpha$ -кварца. Органические вещества оболочек — белки и полисахариды — обычно маскируют кристаллическую структуру  $\alpha$ -кварца. Их присутствием легко объясняются активные обменные свойства оболочек [493]. Кремнеземные створки у *N. pelliculosa* образуются интрацеллюлярно под специальной трехслойной мембраной силикалеммой. В последующем они вместе с органической оболочкой располагаются экстрацеллюлярно [857, 1100]. Такая же трехслойная оболочка имеется у *Phaeodactylum tricornutum*, несмотря на



то, что у них обычная кремневая оболочка отсутствует [1101].

Ассимиляция  $\text{SiO}_2$  клетками диатомей связана с процессом аэробного дыхания. Оба процесса ингибируются цианидом, флуоридом и азидом в концентрациях, подавляющих дыхание. Поглощение Si подавляется также динитрофенолом, который обычно действует на окислительное фосфорилирование. Напротив, разные органические вещества, стимулирующие дыхание, стимулируют и поглощение Si. У *N. pelliculosa* добавление в среду Si стимулировало дыхание в темноте, причем содержание трифосфатов нуклеозидов уменьшалось, т. е. поглощение Si сопровождалось утилизацией энергии [463]. Вероятно, АТФ расходовался на транспорт, накопление Si и образование оболочек [464]. При частичном ингибировании поглощения Si способность водорослей к его ассимиляции восстанавливается при добавлении в среду серусодержащих соединений, таких, как глутатион, l-цистеин, метионин, тиосульфат и  $\text{Na}_2\text{SO}_3$ , а также смеси сульфата с аскорбиновой кислотой [852, 854]. Очевидно, они свойственны и другим диатомеям. Специфичным ингибитором роста диатомей оказался  $\text{GeO}_2$  в концентрациях 1—10 мг/л. Обнаружена связь между ингибирующей активностью и окремнелостью оболочек. На рост *P. tricornutum*, створки которой содержат мало Si, присутствие  $\text{GeO}_2$  оказывало небольшое влияние, а рост зеленой водоросли *Chlamydomonas moewusii* не подавлялся даже высокими концентрациями  $\text{GeO}_2$  [856].

Помимо Si, в смеси *Skeletonema*, *Thalassiothrix* и *Chaetoceros* было обнаружено 0,003—0,23% J. Можно предполагать, что J в жире рыб имеет «диатомовое» происхождение благодаря пищевым цепям [54]. Выяснилось, что J необходим для нормального роста диатомей [1234].

Очевидно, большое значение для развития диатомей имеет В. Без него *Cylindrotheca fusiformis* не могла размножаться, хотя рост ее проходил без заметных отклонений от нормального. В длительных опытах рост *C. fusiformis* зависел от отношения Si : В. Очевидно, В необходим для образования клеточной оболочки [855].

Из ферментов у диатомей отмечают очень активную хлорофиллазу, которую обнаружили у *P. tricornutum*,

*S. costatum* и *Thalassiosira* sp. [316]. В условиях обильного питания у *P. tricornutum*, *S. costatum* и *Cyclotella nana* нашли активную кислую фосфатазу, но не обнаружили щелочной фосфатазы [294]. Однако в неблагоприятных условиях, например, при недостатке в среде фосфора этот фермент не только содержался в клетках *P. tricornutum*, но и выделялся в среду [822].

В бесклеточных экстрактах из *P. tricornutum*, *S. costatum* и *C. nana* найдена энолаза — обычный фермент гликолитического цикла [295]. У *Nitzschia closterium* обнаружена ангидраза угольной кислоты, которая, возможно, участвует в усвоении углекислого газа [879]. Действительно, морская *N. closterium* утилизировала ионы бикарбоната [704]. Вероятно, это общераспространенное явление. Сообщение, что диатомей могут утилизировать лишь свободный углекислый газ, не подтверждается точными экспериментами с  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  [989].

Отметим также, что при изучении цепи переноса электронов в фотосинтетической системе *Navicula pelliculosa* нашли НАДФ<sup>+</sup>-редуктазу с ФАД в качестве простетической группы. Этот фермент обладал также НАДФ-2,6-дихлорфенол-индофенол-редуктазной и трансгидрогеназной активностью [1359].

Содержание витаминов тиамина, рибофлавина и ниацина у каспийских *Rhizosolenia calcar-avis* было значительно выше количества витаминов у азовских *Coscinodiscus jonesianus* и равнялось соответственно 6,2 и 0,7; 25,0 и 4,0; 625,0 и 83,3 мг% [7]. По сравнению с другими отделами водорослей у диатомей этих витаминов больше.

Рост *Navicula pelliculosa* и *Nitzschia foticola* наблюдается как в темноте без  $\text{CO}_2$  на глюкозной среде, так и на свету при добавлении в качестве источника С глюкозы, фруктозы или глицерина [851]. В темноте диатомей могут полностью переходить на гетеротрофное питание. В естественной смеси 21 вида зеленых, сине-зеленых и диатомовых водорослей через 77 дней в неполном сосуде 94% всех выживших клеток составляли диатомей *Achnanthes minutissima* [1176]. Однако *P. tricornutum* и *Skeletonema costatum* не могли использовать ацетат и гликолат в качестве единственных источников углерода [519].

Большинство диатомей в качестве источника азота в

равной степени использует нитраты и нитриты, хотя одни виды предпочитают аммиачный азот, другие — могут использовать мочевины и мочевую кислоту. Диатомей легко утилизируют глутамин [636]. Минимальной концентрацией для роста *Fragilaria crotonensis* из оз. Лага-Маджоре была 0,05 мг/л, а для *Tabellaria fenestrata* и *Asterionella formosa* 0,2 мг/л [1147], оптимальные концентрации N в среде Аллена-Нельсона для роста клеток *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* sp. и *Proocentrum micans* были значительно выше, чем для максимальной скорости фотосинтеза [106]. *Melosira nummuloides* отлично усваивала аргинин, хорошо росла и на глутамине, пролине, аспарагиновой и глутаминовой кислотах, слабо росла на глицине, аланине и триптофане и совершенно не росла на остальных аминокислотах, хотя поглощала их из среды. Органические вещества, не содержащие в молекуле азота (сахара, органические кислоты и др.), водорослями не поглощались [682]. *Nitzschia ovalis* хорошо росла на среде с мочевиной при температуре 19—22°С, pH 8,2—8,5 и освещенности 600—800 лк [163]. Бесцветная *N. putrida* хорошо росла на солях аммония и на органических источниках N, но не на нитратах и витаминах. При обильном питании в клетках накапливались полифосфаты, тогда как при голодании — жир [1073].

Оптимальная освещенность у разных видов разная. *N. closterium* и *Skeletonema costatum* на минеральной среде лучше росли при освещенности 4500 лк, чем при 7300 лк [712]. Скорость фотосинтеза водорослей была максимальной при интенсивности света 0,1 кал/(см<sup>2</sup> × мин). По измерению величины поглощения C<sup>14</sup> скорость роста составляла 40% от чистого фотосинтеза, а дыхание 10% [916]. Напротив, у *S. costatum* в Токийском заливе даже при освещенности 140 тыс. лк, т. е. выше максимального естественного освещения, не снижалась скорость фотосинтеза [697]. У пресноводной *N. kuetzingiana* и морской *N. ovalis* увеличение освещенности с 2 до 4 тыс. лк не оказывало заметного влияния на первичную продукцию, а повышение температуры с 10 до 20°С оказывало положительное действие [250]. Для приспособления к меняющимся условиям освещения диатомеям нужен сравнительно небольшой период адаптации. Так, *Cyclotella meneghiniana* для

адаптации к освещенности от 3 до 30 тыс. лк и, наоборот, требовалось всего 24 ч [759].

Для нормального роста диатомей нуждаются в небольшом количестве кобаламина, что показано у *S. costatum* [513, 514]. На этом основан очень чувствительный метод определения этого витамина с помощью эвригалинной и эвритермной *C. nana*. Существует линейная зависимость между скоростью роста и концентрацией витамина от 0 до 2 нг/мл [1138, 1139]. Разные виды диатомей образовывали одинаковые количества клеточного вещества на единицу В<sub>12</sub> при прочих равных условиях [637]. 3 апохлоротичных, нефотосинтезирующих вида *Nitzschia* — *N. putrida*, *N. leucosigma* и *N. alba*, хорошо росли в искусственной морской воде, в которую был добавлен 1 мкг/л кобаламина, 10 г/л лактата, 1 г/л KNO<sub>3</sub> и 1 мг/л тиамин. Рост всех водорослей был примерно одинаковым [858].

Добавление к диатомеям гиббереллинов, как правило, ингибирует их развитие [747]. Но у *Melosira sulcata* добавление 1 мг/л гибберелловой кислоты вызывало увеличение в 2—3 раза скорости деления клеток [1088]. Подобные реакции могут иметь и практическое значение. Например, при добавлении антибиотика нистатина наблюдалось замедленное развитие большинства водорослей в культуре, в то время как на диатомеях он не действовал [834].

Большое значение имеют наблюдения за реакциями разных видов водорослей на одинаковые внешние воздействия. Так, разные диатомеи довольно сильно отличаются по реакции на изменение температуры, причем разные клоны одного и того же вида могут в этом отношении отличаться сильнее, чем разные виды, обитающие в одинаковых условиях. Стенотермные виды *Detonula confervacea*, *Thalassiosira fluviatilis*, *Rhizosolenia setigera* и клон *C. nana* имели низкие дыхательные коэффициенты, а у эвритермных *S. costatum* и другого клона *C. nana* они приближались к 2 [1139].

Выделения диатомей в природе имеют большое значение. Наличие минимальных количеств выделяемых диатомеями веществ обеспечивает нормальное протекание важных процессов, таких, например, как поддержание во взвешенном состоянии яиц копепода, которые в чисто минеральной среде имеют отрицательную плавучесть.

честь и гибнут. Как правило, разные виды водорослей несколько различаются между собой по количеству выделяемых фотосинтатов. Так, при изучении выделений диатомей в природных популяциях и в культурах нашли, что наибольшее количество гликолата выделяла *Chaetoceros pelagicus*. Во всех случаях гликолат составлял значительную часть выделений диатомей. Уменьшение освещенности сопровождалось увеличением выделения органических веществ при уменьшении выделения гликолата [681]. Диатомовый морской фитопланктон выделял все три группы ростовых веществ — ауксины, гиббереллины и кинетины. Однако в *Phaeodactylum tri-cornutum* находили лишь кинетин, причем влияние этого вещества на рост водорослей, как и добавляемых гиббереллинов А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, А<sub>3</sub> и А<sub>4</sub>, в основном зависело от состава среды и физиологического состояния клеток. Рост *Skeletonema costatum* стимулировался ИУК лишь в бедной среде [339]. Это напоминает о сложности экологической интерпретации и необходимости быть весьма осторожным в общих суждениях.

Массовое развитие в воде планктонных диатомей приводит к появлению разных запахов и привкусов. В частности, развитие *Stephanodiscus hantzschii* и *S. meneghiniana* вызывало появление рыбного запаха в водопроводной воде из каналов в Донбассе. Этот запах появлялся также при массовом развитии перифитонных *Melosira varians*, *Gomphonema parvulum*, *Rhoicosphenia curvata*, *Cocconeis pediculus*, *Navicula cryptocephala* и *Dratoma vulgare* [181].

Выделения диатомей имеют антибиотические свойства. Они были обнаружены в морской воде, а также в *Thalassiosira nana* [988], *Coscinodiscus corcinnus* и *Skeletonema costatum* [520]. Вместе с тем выделения *S. costatum* не оказывали угнетающего действия на клетки желто-зеленых водорослей *Olisthodiscus luteus* [1067]. *Cyclotella nana* выделяла в среду тиоэфир диметилсульфид [719]. Выделения водорослей существенно изменяют условия в культуральных сосудах, вызывая замедление роста в результате самоингибирования каких-либо процессов, как это отмечалось при усвоении Si. Кроме того, в культурах наблюдается подщелачивание среды до pH 8,4—8,9 при стационарном состоянии. Такие pH отмечены у культур черноморских *Chaetoceros*

*lauderii*, *Amphiprora* sp., *S. costatum*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Coscinodiscus granii* и *Grammatophora marina* [151].

Очень плохо изучены превращения, происходящие с диатомеями после их отмирания. Выяснено, что в процессе минерализации остатков планктонных водорослей в первые 11 месяцев азот освобождается почти полностью, зато кальций почти весь остается [801]. Что касается фосфора, то половина его выделяется в среду даже во время роста, причем часть выделенного органического фосфора (до 30%) гидролизуетс<sup>я</sup> имеющимися в прибрежных морских водах фосфатазами [744].

**Заключение.** Биохимия диатомовых водорослей изучена недостаточно. Содержание белков в них составляет 20—30%, липидов 5—20, углеводов 12—20 и золы 20—60% сухого вещества. Диатомовые водоросли содержат: структурные полиозы — производное глюкозы — глюкан; производное уроновых кислот — пектиноподобные вещества (?); производное ацетилглюкозамина — хитан (β-хитин); в оболочках — кремнезем, запасные вещества — производное глюкозы — глюкан типа хризол-аминарана, ненасыщенные жиры — масла; неомыляемые вещества — стеролы — фукостерол, хондрилостерол, ситостерол, углеводород — гентриаконтан; нуклеиновые кислоты — ДНК АТ-типа, хлорофиллы — а, с, каротины — β-каротин, ε-каротин, α-каротин (?), ксантофиллы — фукоксантин, неофукоксантин, диатоксантин, диатиноксантин, лютеин (?).

Диатомеи имеют характерные особенности. Наличие АТ-типа ДНК свидетельствует о возможной прогрессивности всей этой группы растений с эволюционной точки зрения. Наибольшее сходство у диатомей наблюдается с золотистыми водорослями.

## БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (РНАЕОРНУТА)

Бурые водоросли распространены в основном в морях. Это многоклеточные, часто очень крупные и сложнорасчлененные растения, нередко образующие обширные заросли в прибрежных районах моря. Своим названием эти водоросли обязаны присутствующему в них бурому пигменту фукоксантину. Различные соотношения его с хлорофиллом и каротиноидами обуславливают



различную окраску водорослей от оливково-зеленой до темно-бурой.

Бурые водоросли широко используются в промышленности в качестве корма для животных и для удобрения полей. В настоящее время значительно развита промышленная переработка этих водорослей с целью получения альгинатов и водорослевой муки. Альгинаты широко применяются в текстильной и мыловаренной промышленности, в производстве пластмасс и в ряде других производств. Из золы получают J, KCl и  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ . В отличие от других водорослей бурые, особенно их углеводный состав, изучены биохимиками довольно хорошо [691, 913, 953, 1164, 1206].

**Углеводы.** Содержание углеводов в бурых водорослях достигает 73—74%.

Считают, что в бурых водорослях нет свободных восстанавливающих сахаров. Содержание их в количестве 0,05% сухого вещества, а также 0,018% сахарозы в *Sargassum filipendula* [349] обычно объясняется неудовлетворительной подготовкой материала для анализа — высушиванием на воздухе, что могло сопровождаться ферментативным разложением полиоз.

Бурые водоросли содержат значительное количество низкомолекулярных углеводов — в основном многоатомный спирт маннит [825, 1224] и его производные маннитан [642], моноацетат маннита,  $\beta$ -D-глюкопиранозид-маннит-1, ди-( $\beta$ -D-глюкопиранозид-маннит-1,6 [874], ламинарибиозу, ламинаритриозу и C-метиринозит-«ламинит» [876, 877].

Содержание маннита в водорослях сильно колеблется в течение года [48, 833, 966, 1105, 1106, 1227, 1228], а также в зависимости от условий обитания. В пробах 27 видов бурых китайских водорослей содержание маннита было больше у тех растений, которые произрастали на северных станциях. В *Laminaria japonica* его накапливалось осенью до 19% сухого вещества [255].

Маннит, по-видимому, выполняет функции запасного вещества. Во всяком случае у *Fucus vesiculosus* большая часть меченного по  $\text{C}^{14}$  маннита оказывалась в составе нерастворимых углеводов, причем он мало расходовался на дыхание. Небольшое количество  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  появлялось не из маннита, а из вещества, которое медленно из него образовывалось [351].

Возможно, что в некоторых условиях водоросли могут активировать маннит для участия в процессах обмена. При 5-часовом инкубировании нефертильных верхушек слоевищ *Fucus vesiculosus* с  $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$  при pH 7,5  $\text{C}^{14}$  быстро оказывался в составе маннита как одного из основных фотосинтатов.  $\text{C}^{14}$ -маннит быстро расходовался в темноте для дыхания. Небольшая часть  $\text{C}^{14}$  маннита участвовала в процессах синтеза полиоз [348]. До 70%  $\text{C}^{14}$  из карбоната оказывалось в составе маннита за 5 мин фотосинтеза у *Eisenia bicyclis*. В темноте  $\text{C}^{14}$  быстро перераспределялся и накапливался в ламинаране [1356].

Ламинит был обнаружен в морской *Macrocystis pyrifera*. Вероятно, это соединение является обычным для морских водорослей, содержащих сульфатированные полиозы. Считают, что присутствие ламинита свидетельствует о механизме трансэтерификации при образовании сульфатов полиоз. В этих водорослях нашли также таурин — аминокислоту, характерную для водорослей, содержащих сульфаты полиоз [1173].

В настоящее время известно довольно много полисахаридов бурых водорослей. Из них наиболее ценной является альгиновая кислота [1218—1220], найденная во всех крупных бурых водорослях в количестве до 40% сухого вещества [269, 448, 767]. Количество альгиновой кислоты в бурых водорослях, как и маннита, колеблется в течение года, но размах ее колебаний существенно меньше. Сезонные колебания содержания альгиновой кислоты у *Laminaria digitata* в Норвегии в какой-то степени сходны с колебаниями содержания золы, но отличаются от колебаний количества ламинарана и маннита [668]. У *L. digitata* с банки Кальвадос в Испании в мае максимальное содержание альгината достигало 26,1%, а в августе и январе уменьшилось до 14% (устерильных экземпляров). У плодоносящих водорослей максимальное содержание альгината достигало в мае — июне — 20,1%, минимальное в августе — 12% и в январе — 11,6% [1051].

Альгиновую кислоту из водорослей можно выделить разными способами. Для этого на измельченные водоросли, сырые или сухие, действуют слабой кислотой для перевода альгинатов кальция, магния и железа в свободную альгиновую кислоту. Затем ее экстрагируют



раствором соды или слабой щелочи. Однако извлечь альгинат полностью не удается, что объясняется наличием разных форм этого вещества в водорослях. Поэтому существует даже специальный термин «альгина» для обозначения суммы всех разновидностей этого вещества. Важнейшими источниками альгината являются *Macrocystis pyrifera*, *Laminaria cloustoni* (*L. hyperborea*), *L. saccharina*, *L. digitata*, *Nereocystis luetkeana* и *Ascophyllum nodosum*.

Широкое применение в промышленности альгинаты получили благодаря физико-химическим свойствам, из которых самое замечательное — поглощение 200—300-кратных весовых количеств воды с образованием вязких растворов [257, 891, 1171, 1212, 1213].

Гидролиз альгинатов водой или кислотами никогда не доходит до конца даже при повышенном давлении. Около 50—60% альгинатов остается неизменным [449, 692]. При таком неполном гидролизе обычно преобладает *d*-маннуроновая кислота. Это позволило предполагать, что полисахарид представляет собой полиманнуронид. Однако в составе альгинатов 22 видов бурых водорослей обнаружили также *l*-гулуруоновую кислоту. В гидролизатах разных препаратов соотношения маннуроносовой и гулуруоновой кислот составляло от 2:1 до 1:2 [556]. Отношение этих кислот у норвежских водорослей *L. digitata* было равно 3,1, у *L. hyperborea* — 1,6, у *Fucus vesiculosus* — 1,3, у *F. serratus* — 2,7, у *Cystoseira barbata* — 0,7, у *C. abrotanifolia* — 1,9 [667]. От соотношения этих кислот в альгинатах зависит содержание в них кальция, магния и стронция. Так, в гулуруоновой кислоте в системе кальций — магний в результате ионообменных реакций накапливается кальций, а в системах стронций — кальций и стронций — магний в основном стронций [672]. Из альгиновой кислоты после 6 ч гидролиза слабой HCl можно выделить до 10—12% белого порошка олигогулуруонида с  $[\alpha]_D^{25} = -128^\circ$  (*c* 1,0; H<sub>2</sub>O) [713].

В разных фракциях альгиновой кислоты содержание маннуроносовой и гулуруоновой кислот разное. Так, соотношение этих кислот в альгинате из *L. digitata* равнялось 3, а в растворимой в 3%-ном растворе соды фракции — 1. Следовательно, альгинат является гетерогенным веществом [666]. То же оказалось при разделении

альгинатов из *Ascophyllum nodosum* с помощью электрофореза. Большая часть даже названа аскофилланом [838]. Эффективное разделение альгината на фракции разного состава возможно при смешивании 0,1—0,25%-ного раствора полисахарида из *L. digitata* и *L. hyperborea* с равными объемами растворов 0,1 н. CaCl<sub>2</sub> и 0,3 н. MgCl<sub>2</sub> [671]. По-видимому, в молекуле альгиновой кислоты есть гомополимерные блоки из остатков только гулуруоновой или только маннуроносовой кислоты, перемежающихся с фрагментами смешанного состава [673].

Альгинаты находятся в основном в клеточных стенках. При экстрагировании обычно в раствор переходит главным образом полиманнуроносовая кислота, а полигулуруоновая остается в клеточных стенках и маскируется целлюлозой [580]. Особенно четко разная растворимость этих кислот отмечалась у *Himanthalia elongata* и *Chorda filum*. Нахождение в энзиматическом гидролизате альгината олигосахаридов, содержащих остатки обеих уроновых кислот [1362], не противоречит представлению о гетерогенном характере альгиновой кислоты.

Остатки уроновых кислот связаны β-1,4-связью [887]. Полисахарид имеет общую формулу (C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>7</sub>)<sub>n</sub>, где *n* равно 80—83. Молекулярный вес разных препаратов может сильно различаться в зависимости от способа получения и объекта и в среднем равен 120 тыс., варьируя от 48 до 185 тыс.

С помощью алциановых красок установили, что альгиновая кислота *Macrocystis spp.* и *Pelagophycus spp.* локализована в межклеточных промежутках, в оболочках клеток и во внутренней коре, тогда как во внешней коре, кутикуле и слизистых порах локализованы сульфатированные полиозы [1025]. Присутствие альгинатов в оболочках клеток водорослей в значительной степени определяет их ионообменные свойства. Замена ионов Ca<sup>2+</sup> на ион H<sup>+</sup> у частиц *L. digitata* зависела в основном от концентрации соляной кислоты, а также от времени обработки, скорости перемешивания и величины частиц. Характер этих зависимостей предполагает наличие механизма оболочковой диффузии [972]. У сульфатированных полиоз механизм обмена ионов отличается, что видно при изучении обмена ионов у частиц *Ascophyllum nodosum* [973].

В некоторых бурых водорослях найдена фуциновая кислота — соединение, близкое к альгиновой кислоте [826]. Вполне возможно, что эта пектиноподобная кислота является какой-либо разновидностью альгиновой кислоты. Возможно также, что это один из сульфатированных полисахаридов водорослей.

Полисахарид, найденный в фукусах, называется фукоиданом и представляет собой кальциевую соль фукоидановой кислоты. Фукоидан определяют в водорослях обычно по содержанию в гидролизатах *l*-фукозы. Количество его может составлять до 20% сухого вещества и более. У ламинарий содержание фукозы обычно не превышает 4% [825]. Кроме фукозана, состоящего только из фукозы, фукоидан содержит до 30% эфирносвязанной серной кислоты. Остатки фукозы соединены  $\beta$ -1,2-связью [454].

Фукоидан образует очень вязкие растворы, обладающие коллоидными свойствами. При действии на эти растворы кислот, щелочей и при повышении температуры коллоидные свойства их теряются. В составе разных препаратов фукоидана находят 31—72% фукозы, 5—31% галактозы, небольшие количества маннозы, ксилозы и арабинозы. Растворы фукоидана обладают антилипемическим и антитромботическим действием, сходным с действием гепарина, причем антитромботическое действие растворов фукоидана не зависит от их вязкости [1165].

Чистые препараты получали с помощью цетилпиридиниум-хлорида после удаления альгиновой кислоты осаждением с  $\text{CaCl}_2$ . Кислотные гидролизаты фукоидана из *Pelvetia wrightii* исследовали с помощью хроматографии на бумаге. Оказалось, что фукоидан представляет собой галактофукан-сульфат с соотношением галактозы и фукозы примерно 1:10 [293]. Полагают, что роль фукоидана и, возможно, альгиновой кислоты не ограничивается только строительными функциями. Считают, что фукоидан у фукоидов является запасным питательным веществом вместо ламинарана, содержание которого в них очень низко [364].

При детальном изучении сульфатированных полиоз *Ascorphyllum nodosum* после удаления альгиновой кислоты получили с помощью электрофореза еще три фракции. Большая часть оказалась аскофилланом. В угле-

водной части найдены *l*-фукоза, *d*-ксилоза, *l*-глюкуроновая кислота и сульфат в разных соотношениях. Считают, что аскофиллан представляет собой молекулу, состоящую из полиуронидного скелета, к которому глюкозидной связью присоединены фукозо-ксилозо-сульфатные боковые цепи, а они в свою очередь соединены с полипептидными цепями очень прочной связью неустановленной природы. Наличие в этих водорослях полисахаридно-белковых комплексов установлено впервые [839].

Бурые водоросли, кроме перечисленных полиоз, содержат целлюлозу, несколько отличающуюся от обычной, поэтому ее называют альгулезой. Содержание целлюлозы у *Laminaria digitata* достигало 3,7%, у *L. saccharina* — 5,7%. Рентгеноструктурный анализ показал, что она находится в кристаллической форме и дает четкие рентгенограммы целлюлозы [579], т. е.  $\beta$ -1,4-глюкопиранозид [1048].

В каллусе ситовидных трубок ламинариевых водорослей *Macrocystis* sp. обнаружили  $\beta$ -1,3-*d*-глюкопиранозид, т. е. каллозоподобный полисахарид [1024].

При сравнительном изучении лигнификации клеточных оболочек у разных растений обнаружили у *Laminaria* sp. 0,93% групп —  $\text{OCH}_3$ , а у *Fucus* sp. до 1,7%. Содержание негидролизуемого остатка у них было равно соответственно 1,93 и 10,22%. При окислении негидролизуемого остатка нитробензолом в щелочной среде получили соответственно 0,34 и 1,0% ароматических альдегидов, в частности *n*-оксибензальдегида и ванилина. Таким образом, в оболочках бурых водорослей, во всяком случае высших, может быть небольшое количество лигниноподобных веществ [155].

В бурых водорослях содержится также ламинаран, который встречается почти во всех водорослях и считается запасным веществом этого отдела растений. Известны две формы ламинарана, различающиеся только по способности к растворению в воде. Очевидно, нерастворимая форма ламинарана с молекулярным весом около 3500 относится к растворимой форме с молекулярным весом 5300, как амилопектин к амилозе [584]. При гидролизе освобождается только один моносахарид — глюкоза, соединенная  $\beta$ -1,3-связью [317, 1049]. В отличие от большинства полисахаридов ламинаран

растворяется в 85%-ном спирте [1106]. Поскольку обе формы ламинарана в гидролизате всегда дают, кроме глюкозы, маннит, считают, что в молекуле ламинарана цепи глюкана присоединены к 1С и 2С маннита.

**Азотсодержащие вещества.** Содержание азотистых веществ в бурых водорослях приведено ниже (% сухого вещества, количество белка рассчитывалось с помощью коэффициента 6,25).

<i>Fucus vesiculosus</i> . . . . .	5—15 белка	[1205]
<i>Ecklonia bicyclis</i> . . . . .	8,99	[122]
<i>Cystophyllum fusiforme</i> . . . . .	8,42	[122]
<i>Laminaria japonica</i> . . . . .	8,9—12	[123]
<i>Sargassum tenerrimum</i> . . . . .	17,65	[863]
<i>S. cinereum</i> . . . . .	7,39	[863]
<i>Laminaria digitata</i> . . . . .	7—13	[361]
<i>L. saccharina</i> . . . . .	15,4—20,5	[365]
<i>Cystoseira barbata</i> . . . . .	9,76	[5]
<i>Padina pavonia</i> . . . . .	9,83	[5]
<i>Sargassum siliculosum</i> . . . . .	8,75	[844]
<i>S. granuliferum</i> . . . . .	9,87	[844]
<i>S. binderi</i> . . . . .	8,06	[844]
<i>S. silicifolium</i> . . . . .	7,01	[844]
<i>Colpomenia sinuosa</i> . . . . .	7,01	[1091]
<i>Dictyopteris australis</i> . . . . .	8,95	[1091]
<i>Spathoglossum variable</i> . . . . .	17,45	[1091]
То же (ноябрь)		
<i>Padina tetrastromatica</i> . . . . .	19,67	[865]
То же (декабрь)	14,46	[865]
<i>Alaria esculenta</i> . . . . .	1,59 азота	[48]
<i>L. saccharina</i> . . . . .	1,73	[48]
<i>Ascophyllum nodosum</i> . . . . .	1,05	[48]
<i>Desmarestia aculeata</i> . . . . .	1,29	[48]
<i>F. serratus</i> . . . . .	1,48	[48]
<i>Macrocystis pyrifera</i> . . . . .	1,82—2,84	[1145]
<i>Pelvetia canaliculata</i> . . . . .	2,19	[644]
<i>Scytosiphon lomentaria</i> . . . . .	1,83	[94]
<i>Ectocarpus siliculosus</i> . . . . .	2,03	[94]
<i>E. confervoides</i> . . . . .	2,07	[94]

Итак, у водорослей разных видов наблюдаются значительные колебания количества азотсодержащих веществ. В среднем содержание белков колеблется от 5 до 15% сухого вещества. В состав белков входят обычные аминокислоты. Содержание азота в белках бурых водорослей в среднем составило около 10%, т. е. применение коэффициента 6,25 занижает результаты. Тем не менее этот коэффициент применяют очень широко.

Начинают изучать фракции белков. С помощью дискового электрофореза гомогенатов морских *Chorda filum* и *Chordaria flagelliformis* нашли 5—7 фракций белков, т. е. меньше, чем у красных (7—9) или зеленых (11—13) водорослей [1363].

Некоторая качественная особенность бурых водорослей состоит в том, что они содержат заметные количества моно- и дийодаминокислот. Среди них моно- и дийодтирозин [1174], дийодтиронин и тироксин [471]. Йод в бурых водорослях может входить в состав и других азотистых соединений. Так, многие разновидности *Costaria turneri* содержали йодистоводородную соль алкалоида бруцина [955].

Состав свободных аминокислот бурых водорослей отличается видовой специфичностью. Так, бумажные хроматограммы экстрактов из *Lessonia nigrescens* и *Durvillaea antarctica* отличались между собой несколькими неидентифицированными аминокислотами [1196]. В ламинариевой водоросли *Undaria pinnatifida*, как и в красных водорослях, найден хондрин [1279]. В частности, он обнаружен у *Desmarestia ligulata* [1259]. В фукоидах *Sargassum serratifolium*, *S. thunbergii* и хордариевой *Hizikia fusiforme* обнаружены d-цистеинолевая кислота и таурин, а в *Undaria pinnatifida* — таурин [721]. Таурин найден также в *Macrocystis pyrifera*. Считают, что он типичен для водорослей, содержащих сульфаты полиоз [1173]. Из *Laminaria angustata* получена новая основная аминокислота ламинин — триметил-(5-амино-5-карбоксипентил)-аммоний-диоксалат. Обнаружены также этаноламин и холин — составные части соответствующих липидных фракций [1265].

Среди свободных аминокислот *Fucus spiralis* преобладали глутаминовая кислота (41,9—51% от свободных аминокислот), аланин (16,8—19,6%), аспарагиновая кислота (9,2—10,2%), серин (2,9—7,7%) и аргинин (5,2—9,4%). В составе белков преобладали глутаминовая (36,0—16,3% от связанных аминокислот), аланин (25,6—11,1%) и глицин (13,6—10%). С возрастом содержание свободных аминокислот увеличивалось, а белка уменьшалось [434]. Из свободных аминокислот у *Undaria pinnatifida* обнаружили много аланина, глицина, пролина и немного аллоизолейцина, а у *Sargassum confusum* — орнитина [1261].



Нуклеиновые кислоты бурых водорослей исследованы недостаточно. Общее содержание их у черноморской *Cystoseira barbata* составляет 0,75—0,8% органического вещества. Содержание гуанина в составе ДНК достигало 29,5 молярных процентов, аденина — 20,8, цитозина — 29,3, тимина — 20,4. Отношение пуринов к пиримидинам в ДНК равно 1,01, отношение АТ/ГЦ — 0,7% [217].

В настоящее время большое внимание уделяется изучению роли и функций ДНК хлоропластов, особенно зеленых водорослей. Подобные исследования проводятся и с бурными водорослями. В опытах по включению  $H^3$ -тимидина в клетки *Dictyota dichotoma* и *Padina* sp. выяснено, что метка даже при быстром делении клеток быстро оказывалась не в ядрах, а в хлоропластах. Очевидно, тимидинкиназа присутствует только в хлоропластах. Метка появлялась в них сразу после начала синтеза ДНК. Этот период по времени расположен непосредственно перед делением и переходом метки в дочерние хлоропласты [1223]. Эти данные подтверждаются гистохимически. В срезах *Egregia menziesii* участки ДНК обнаружены по краям хлоропласта в виде фибрилл толщиной 15—25 Å. Подобные участки обнаружены и в митохондриях. Все эти участки исчезали при обработке клеток ДНК-азой [354]. Эти участки (генофоры) передавались при делении в дочерние половины хлоропластов. Этот процесс происходил в хлоропластах *Sphacelaria* sp. во время их удлинения перед делением [355]. Исследования морфогенеза бурых водорослей очень удобно проводить при оплодотворении их яйцеклеток. Обычно такие работы проводят на яйцах морских ежей и звезд. Особенно крупные яйцеклетки, которые легко отделить для опытов, имеются у фукоидов. С помощью добавления  $H^3$ -тимидина и меченых аминокислот к только что оплодотворенным клеткам *Fucus vesiculosus* метки быстро оказывались в составе РНК и белка. В дальнейшем скорость синтеза РНК (в начале фазы клеточного деления) уменьшалась, в то время как синтез белка шел с высокой скоростью [808].

Известно, что роль нуклеотидов связана с биосинтезом полисахаридов. У бурых водорослей найдены соответствующие метаболиты. Из *Fucus gardneri* выделены гуанозиндифосфат-*d*-маннуроновая кислота и ГДФ-*l*-гу-

куроновая или ГДФ-*d*-глюкуроновая кислота [871]. Так как других нуклеотидов уроновых кислот не найдено, считают, что эти ГДФ-уроновые кислоты являются предшественниками в биосинтезе альгиновой кислоты [872]. При инфильтрации в талломы этой водоросли меченых маннозы и глюкозы метка быстро оказывалась в фосфатах и нуклеотидах этих сахаров, в полимерах фукозы и глюкозы и в альгиновой кислоте. Поэтому считают, что имеется ферментная система, катализирующая цепь реакций манноза → маннозо-6-фосфат → маннозо-1-фосфат → ГДФ-манноза → ГДФ-маннуроновая кислота → альгиновая кислота [873].

**Липиды.** Содержание липидов в бурых водорослях зависит от внешних условий и физиологического состояния растений. Чем выше на литорали произрастает растение, тем больше в нем липидов. Кроме того, они накапливаются в период образования спор. В среднем содержание липидов невелико и составляет 1—3%.

Большая часть липидов — триглицериды ненасыщенных жирных кислот [644], относящиеся в основном к типу линолевой и линоленовой кислот [806]. По содержанию ненасыщенных кислот бурые водоросли занимают промежуточное положение между зелеными и красными водорослями. У красных водорослей относительно больше полиеновых кислот с  $C_{20}$  и более, а у зеленых — наоборот с  $C_{16-18}$ . Правда, эти отличия установить крайне трудно, поскольку систематические различия перекрываются сезонными и местными вариациями состава масел. В табл. 5 приведен состав жирных кислот красных и бурых водорослей, собранных в марте у о. Мэн (Англия) [431]. Анализ проводили с помощью газо-жидкостной хроматографии. Полагают, что неидентифицированные кислоты  $X_1$  и  $X_2$  являются разветвленными жирными кислотами.

Данные, приведенные в табл. 5, типичны для морских бурых водорослей и хорошо согласуются с данными, полученными ранее менее точными методами [883]. Кроме того, они совпадают с данными, полученными при газовой хроматографии метильных эстеров жирных кислот морских *Dictyopteris polypodioides*, *Styptocaulon scoparium*, *Taonia atomaria* и *Undaria pinnatifida*. В отличие от приведенных в табл. 5 данных у этих водорослей нашли  $C_{12:0}$  в количествах соответственно 0,2; 8,6;



ТАБЛИЦА 5  
Состав жирных кислот у некоторых морских водорослей

Кислоты	<i>Rhodomenia palmata</i>	<i>Laurencia pinnatifida</i>	<i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	<i>F. serratus</i>	<i>Pelvetia canaliculata</i>	<i>Laminaria saccharina</i>	<i>L. digitata</i>
8:0	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1
10:0	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2
14:0	11,9	4,6	8,9	15,3	14,5	7,9	10,9	8,1
14:1	2,2	2,0	0,9	1,5	—	0,3	1,1	1,0
16:0	22,0	27,5	9,5	13,3	15,8	8,6	21,3	24,5
16:1	5,7	19,6	3,9	2,4	7,1	2,4	10,7	11,8
18:0	2,2	5,2	—	—	1,0	2,3	2,4	2,3
18:1	30,3	28,2	44,8	48,8	36,3	46,6	30,6	29,6
18:2	8,8	1,2	9,5	12,3	15,5	14,5	10,5	8,3
20:0	—	3,7	—	—	—	—	—	—
20:2	—	—	3,4	—	—	—	—	—
20:3	4,3	—	6,2	—	—	1,2	—	—
20:4	6,7	4,4	7,2	4,0	6,0	11,2	7,0	6,1
20:5	—	2,6	1,8	—	—	1,0	2,1	3,9
X <sub>1</sub>	3,3	0,7	2,5	2,2	4,2	3,6	2,3	3,0
X <sub>2</sub>	2,4	—	1,8	—	0,2	1,2	0,8	1,1

0,7 и 0,6% от общего содержания жирных кислот и C<sub>22:0</sub> в количестве 1,1; 1,2; 1,4 и 0,3% [1058].

В составе неомыляемой фракции в бурых водорослях обнаружены фукостерол [679] и пельвестерол [1191]. Общее количество стеролов составляет до 0,1% сухого вещества [364, 1145].

**Пигменты.** В бурых водорослях содержится, кроме хлорофилла а, хлорофуцин, или хлорофилл с, или γ-хлорофилл [372, 1236]. Кук в обзоре пигментов водорослей отмечает наличие в бурых водорослях фукоксантина, неоксантина, неофукоксантина, β- и α-каротинов и нескольких неидентифицированных пигментов [458]. Каротинов в макрофитах Шотландии было больше, чем ксантофиллов [1017], тогда как у черноморской *Cystoseira barbata* содержание ксантофиллов (в основном фукоксантина) почти в 10 раз превышало содержание каротинов [268].

Содержание каротиноидов у фукоидов Тронхеймс-фиорда в мае 1954 г. составляло 78 мг/1000 г сухого ве-

щества у *Ascophyllum nodosum*, 205 у *F. serratus*, 200 у *F. vesiculosus*, 110 у *F. spiralis* и *Pelvetia canaliculata* и заметно колебалось по сезонам [669].

**Другие вещества.** Содержание золы в бурых водорослях составляет в среднем 20—35% [122, 255, 362]. Отмечаются большие сезонные колебания содержания золы, а также составляющих ее компонентов — йода и калия [157, 256]. Сильно влияют на содержание золы и ее компонентов также внешние условия. Опресненность вызывает снижение содержания золы, и наоборот [967]. У *Fucaceae* из залива Сан-Мало (Франция) максимальное содержание золы наблюдалось зимой, минимальное — летом. Амплитуда колебаний была наибольшей у водорослей нижней литорали. В рецептакулах *F. vesiculosus* и *F. spiralis* содержание золы выше, чем в талломах [1077].

Водоросли накапливают многие элементы очень активно. Например, содержание Са в водорослях превосходит содержание его в воде в 23, Ва — в 1800 раз [382]. В *L. longicrurus* Zn было в 1—3 тыс. раз, J — в 500—600 тыс. раз больше, чем в воде [1364]. В течение года с внешней средой черноморская *Cystoseira barbata* обменивала в 100 раз больше Са и в 25 раз Sr, чем их содержалось в этой водоросли [24]. Подобные обменные процессы в биогеохимическом плане, очевидно, более важны, чем концентрирующая способность водорослей.

В разных *Fucales*, в *Laminaria saccharina* и *Saccorhiza polyschides* содержание Са достигало 1%, Mg — 1,5—2,0% сухого вещества. Содержание К в фукоидах составляло 1,5—2,5%, в *Chorda filum* — 11,5%. Na в фукоидах было в 1,4—2,8 раза больше, а в ламинариевых в 1,5—2,0 раза меньше, чем К [1240]. Содержание К в стерильных фукоидах *Pelvetia canaliculata*, *Fucus platycarpus*, *F. vesiculosus* и *F. serratus* увеличивалось с глубиной. Очевидно, К играет какую-то роль в способности фукоидов переносить высушивание талломов при отливах [1076]. Количество Ru уменьшалось с глубиной [1288]. В декабре абсолютное содержание Zn в испанских *Laminaria digitata* достигало 210‰, в марте уменьшалось до 105—108‰. Количество Zn в *Fucus spiralis* в августе достигало 230‰, к апрелю и октябрю уменьшалось до 155—160‰. Содержание Си в *L. digitata* в январе составляло 21‰, в апреле около 16‰. В *F. spiralis* макси-

мальное содержание Си наблюдалось в августе — 16‰; минимальное в марте—апреле — 3—5‰ [1071]. Накопление  $Zn^{65}$  в *F. vesiculosus* достигало 1,5—1,65 мкг/г сырого вещества, в *Ascophyllum nodosum* — 0,5 мкг/г, в *F. platycarpus* — 1,5 мкг/г [1283]. Следовательно, в *A. nodosum* Zn накапливалось в 518, а фукусов в 1200 раз больше, чем в воде [932].

Сопоставление экспериментальных данных показало, что механизмы поглощения ионов, их переноса и регулирования ионного обмена у разных видов различны, несмотря на сходство внешних условий [791, 792]. Едва ли сейчас можно дать удовлетворительную интегральную схему процессов минерального обмена.

В бурых водорослях накапливается значительное количество серы, причем она быстро оказывается в составе полиоз. У *Fucus vesiculosus*  $S^{35}$  обнаруживалась в фукоидане быстрее, чем в белках [351]. Иногда, например, у водорослей рода *Desmarestia* наблюдается высокое содержание свободной серной кислоты в вакуолях, поэтому рН вакуолярного сока уменьшается до 1—2 [929].

Водоросли быстро выделяют фосфор: через 22 ч после их отмирания его остается лишь 59%. Около  $\frac{1}{5}$  выделяемого фосфора входит в состав органических веществ [696]. Процесс реминерализации имеет большое значение в круговороте фосфора в море и может осуществляться с большой скоростью. Очевидно, большое значение в этом процессе имеет полифосфатаза, способная быстро минерализовать конденсированные фосфаты после отмирания водорослей.

Содержание йода в водорослях, в частности в мурманских *Laminaria digitata*, достигает 1,5% сухого вещества [20]. Значительная часть поглощенного йода оказывается в составе йодаминокислот, хотя обычно находится в основном в виде йодидов. Содержание йода в ламинариях претерпевает сезонные колебания и зависит от экологических факторов. Механизм поглощения  $J^{131}$  у *L. flexicaulis*, по-видимому, таков же, как у тканей щитовидной железы животных. На добавление ингибиторов процесса поглощения йода, если они поступают в клетки, ткани животных и водорослей реагируют одинаково [291].

Ферменты бурых водорослей изучены слабо. Имеют-

ся сообщения о присутствии в них каталазы [1257, 1258]. У *L. japonica* максимум активности каталазы наблюдался в августе [157]. Есть сведения о содержании в водорослях некоторых карбогидраз [523]. У *Scytosiphon omentaria* и *Egregia laevigata* на клеточных оболочках найдена пирофосфатаза. При этом энергия, освобождающаяся при гидролизе конденсированных фосфатов, частично идет для поглощения ортофосфата [537].

В бесклеточных экстрактах *Ectocarpus* sp. и *Dictyota dichotoma* из бухты Неаполя обнаружены дегидрогеназы глутаминовой и яблочной кислот, трансаминазы глутамат-ацетата и глутамат-пирувата. Установлено, что в экстрактах *Cystoseira mediterranea* содержались какие-то вещества, подавлявшие все ферментные реакции промежуточного обмена в бесклеточных экстрактах [1005]. В экстрактах 8 видов водорослей, в том числе *Myelophycus caespitosus*, *Padina arborescens*, *Ishige okamurai*, *E. foliacea* и *Hizikia fusiforme* отсутствовала сульфитредуктаза, фермент, необходимый для синтеза серусодержащих аминокислот [1144]. При выращивании *F. vesiculosus* на  $C^{14}$ -ацетате в темноте выяснилось, что активируются ферменты глиоксилатного цикла, а также фосфоэнолпируват-карбоксилаза, которая катализирует образование из фосфоэнолпирувата  $C^{14}$ -оксалоацетата [351].

Среди фукоидов встречается довольно много видов, содержащих воздушные пузыри, в которых содержание угарного газа повышено. Так, у калифорнийских *Nereocystis luetkeana* и *Pelagophycus* sp. имеются ферментные системы, которые продуцируют до 6% CO за 4 дня, если пузыри были заполнены  $O_2$ . При заполнении их воздухом за 2 дня образуется до 2% CO. Если воздушные пузыри заполняли  $N_2$ , то CO не образовывался [419].

**Витамины.** В *Pelvetia canaliculata*, *Fucus serratus*, *F. vesiculosus* обнаружены большие количества аскорбиновой кислоты: соответственно 289, 414 и 495 мг% [645]. В *Laminaria japonica* количество ее достигало 111 мг%, в *Undaria pinnatifida* — 174 мг% [1184]. Содержание витамина А в марокканских *L. ochroleuca* достигало 10,8 мг/кг сырого вещества, рибофлавин — 6 мг/кг и биотин 15 мг/кг. Содержание витамина  $D_3$  у *F. spiralis* равно 0,11, витамина Е у *F. vesiculosus* — 64 мг/кг [603]. Содержание ниацина в норвежской *Ala-*

*ria esculenta* достигало 63 мкг/г сухого вещества. Сезонные колебания ниацина были небольшими.

В большинстве морских водорослей содержится витамин В<sub>12</sub>. Как правило, бурые водоросли не богаты этим витамином, содержат в среднем 0,07 мкг/г. В красных водорослях содержится в среднем 0,27 мкг/г, в зеленых 0,35 мкг/г В<sub>12</sub>. Считают, что витамин В<sub>12</sub> не синтезируется самими водорослями этих отделов, а аккумулируется ими из продуктов выделений бактерий-эпифитов. Содержание витамина В<sub>12</sub> в водорослях, таким образом, определяется типом бактерий, обитающих на поверхности водорослей или в непосредственной близости от них, а также способностью водорослей концентрировать витамин [888]. Очевидно, этим можно объяснить сходные величины содержания цианкобаламина в пластинах и черешках *Laminaria hyperborea* (0,04 мкг/г) и в пластинах *L. digitata* (0,05) и *Alaria esculenta* (0,06). Летом содержание витамина В<sub>12</sub> в пластинах водорослей незначительно снижалось [769]. В *F. serratus*, *L. digitata*, *Halidrys siliquosa* были найдены конъюгированные птерины типа фолевой кислоты (0,2—2 мкг/г сухого вещества) и неконъюгированные птерины типа биоптерина (примерно такое же количество) [1368]. В норвежских водорослях в среднем содержалось 0,5—1,0 мкг/г сухого вещества фолевой кислоты. Минимальное количество фолевой кислоты было у *Ascophyllum nodosum* — 0,07 мкг/г сухого вещества. Содержание фолиниевой кислоты существенно ниже и в среднем достигало 0,1 нг/г. В содержании этих веществ наблюдались большие сезонные колебания. Максимальное количество фолевой кислоты у *Alaria esculenta* наблюдалось весной, фолиниевой — в январе [888].

**Выделения.** Из выделяемых водорослями веществ следует отметить птероилглутаминовую, N<sub>10</sub>-формилптероевую, N<sub>10</sub>-формилфолиевую, фолиниевую и фолевую кислоты и тимидин [540].

Летучие выделения женских гамет *Ectocarpus siliculosus* оказывали хемотактическое и хемотактическое действие на мужские гаметы. Природа этих выделений не известна. Установлено, что они растворимы в парафиновом масле [964]. При газовой хроматографии получается однородная фракция — гамон [965]. По составу летучие вещества бурых водорослей сходны с лету-

чими веществами зеленых водорослей, однако в бурых не содержится (CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>S и акриловой кислоты, которые обнаружены в зеленых водорослях. Идентификация неомыляемой части некоторых выделений *F. vesiculosus* и *Dictyopteris* sp. показала, что в их составе есть углеводороды: в *F. vesiculosus* — гентриаконтан, в *Dictyopteris* sp. — кадиол [772].

Эфирные и водные экстракты из калифорнийских *Egregia menziesii*, *Macrocystis pyrifera*, *Nereocystis luetkeana*, *Pelvetia fastigiata*, *Postelsia palmaeformis* отличались антибиотической активностью с апреля до октября [1063], у английских *L. saccharina* и *Pelvetia canaliculata* антибиотическая активность также наблюдалась только в определенное время. Химическая природа веществ, вызывающих антибиотическую активность, неизвестна, но предполагают, что ими являются какие-то хлорофиллоподобные соединения [426].

Природа большинства выделяемых *F. vesiculosus* веществ носила фенольный характер. Это были танины флаванолового или катехинового типа, содержащие флороглюцин [473]. В сравнительно небольших концентрациях они подавляли рост других видов водорослей [922]. Полифенолы, обладающие дубильными свойствами, обнаружены в физодах у *Ascophyllum nodosum* и *Sargassum ringgoldianum*. Еще один фенол, обладающий антигельминтным действием, найден в *S. confusum*. При соединении его с аргинином получается соединение, названное по роду водорослей саргалином. Саргалин, обнаруженный в водорослях, обладает свойством уменьшать содержание сахара в крови человека [1165]. Из *S. confusum* выделяются УФ-абсорбирующие вещества при наличии в окружающей воде K<sup>+</sup> и pH 5—8. Ионы S<sup>2+</sup>, Mg<sup>+2</sup> и NH<sub>4</sub><sup>+</sup> тормозили выделение этих веществ [717]. *Ralfsia verrucosa* также выделяли активные таниноподобные вещества. Эти водоросли обитали в ваннах литорали, при отливе выделяли желто-бурые вещества, оказывавшие губительное влияние на некоторые организмы. Щелочная реакция морской воды способствует выделению этих веществ. Их обнаружили также в выделениях *Fucus vesiculosus* [455]. Вещества полифенольной природы могут длительное время существовать в естественных водах, поскольку химически инертны и устойчивы к бактериальному разложению.



В разных ламинариях и *Ascophyllum nodosum* найдены ауксины. В составе ауксиноактивной фракции *Pylaiella littoralis* обнаружили индол-3-карбоксальдегид и индол-3-карбоновую кислоту — продукты окисления индолуксусной кислоты. Однако этот процесс зависел в основном от активности эпифитных морских микробов [1158]. У *F. vesiculosus* обнаружили гиббереллиноподобные вещества, причем одна из фракций по свойствам близка к гибберелловой кислоте [961]. Аналогичные результаты получены при изучении экстрактов из *Ecklonia radiata* и из зеленых *Enteromorpha prolifera* [743]. Правда, пока еще точно не установлен источник этих веществ. Если будет исключена возможность, что эти вещества продуцируются сопутствующей микрофлорой, то наши представления о распространенности ауксинов в разных типах растительного мира потребуют пересмотра.

Интересны данные о продуктивности некоторых бурых водорослей родов *Coilodesme*, *Alaria*, *Fucus* и *Laminaria*. Максимальной продуктивностью отличались ламинарии — 4,4 кг органического вещества с 1 м<sup>2</sup> площади дна за сезон. Продуктивность бурых водорослей в 16 раз превышала продуктивность зеленых и в 6 раз продуктивность красных водорослей [369].

Сублиторальные водоросли высоких широт Арктики и Антарктики (выше 75°) получают слишком мало световой энергии для жизнедеятельности и воспроизводства. Тем не менее они хорошо растут и размножаются. Существует гипотеза, объясняющая это способностью бурых водорослей-макрофитов ассимилировать растворенные в воде органические вещества [1344]. Следует заметить, что способность водорослей к гетеротрофному росту часто игнорируется при определении продуктивности, так же как и наличие в водах морей растворенных органических веществ, обладающих антибиотическими свойствами. Это может приводить к ошибочным заключениям, особенно при расчетах продуктивности.

**Заключение.** У бурых водорослей общее количество углеводов достигает 70, белков 5—15, липидов 1—3, зола и других веществ 20—35% сухого вещества.

Бурые водоросли содержат структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлозу (альгулезу) и каллозу (?); производные маннуриновой и гулуриновой кислот — альгиновую и фуциновую (?) кислоты; сульфатиро-

ванное производное фукозы — фукоидан, аскофиллан, аминокислоты — серусодержащие хондрин, таурин, цистеинолеву кислоту; йодсодержащие моно- и дийодтирозин, дийодтиронин, тироксин; резервные вещества — сахарные спирты маннит, С-метилюозит (ламинит) и их эстеры с глюкозой; производные глюкозы и маннита — ламинаран; нуклеиновые кислоты — ГЦ-типа; стеролы — фукостерол, саргастерол, пельвестерол; углеводороды — гентриаконтан, кадиол; терпены —  $\alpha$ -пинен, *d*-лимонен, терпинолен, 1,8-цинеол, карвон, линалоол, гераниол; хлорофиллы — а, с; каротины —  $\beta$ -каротин,  $\alpha$ -каротин; ксантофиллы — фукоксантин, неофукоксантин, неоксантин, виолаксантин, флавоксантин, лютеин (?); птерины — птероилглутаминовую, формилптероевую, формилфолиниевую, фолиниевую и фолевую кислоты.

Водоросли различаются по соотношению химических компонентов. Ламинариевые и фукусовые водоросли, например, содержат разное количество ламинарана и фукоидана.

Имеются черты сходства у диатомей, перидиней, золотистых и желто-зеленых водорослей.

## ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHRYSOPHYTA)

Эти водоросли представлены в основном одноклеточными и колониальными жгутиковыми формами, оболочка которых может содержать значительные количества кремнезема. В составе пигментов встречаются желтые каротиноидные пигменты, часто объединяемые под названием фикохризин.

**Углеводы.** Общее количество углеводов у собранных в море клеток *Phaeocystis pouchetii* достигало 55,6% органической части при общей зольности 52,7% сухого вещества [186]. У *Prymnesium parvum* углеводов было 24,6% сухого вещества [1116].

Из моноз у золотистых водорослей отмечают глюкозу. В экстрактах *Ochromonas malhamensis* недавно нашли неизвестную ранее в природных объектах альдогексозу, которая оказалась аллозой [781]. В этой водоросли обнаружили также изофлоридозид (О- $\alpha$ -*d*-галактопиранозил-1,1-глицерин), который быстро образовывался в клетках при наличии в среде сахарозы. Быстрый синтез этого вещества позволяет водорослям сба-



лансировать изменившееся осмотическое давление в среде, причем накопление изофлоридозидов шло пропорционально концентрации добавляемой в среду сахарозы [782].

В *Hydrurus foetidus* был обнаружен глюкозан лейкозан, который по свойствам оказался сходным с ламинараном. Выделенный лейкозан имел удельное вращение  $-6^\circ$ , что позволяет предполагать наличие  $\beta$ -формы связи. Минимальное количество глюкозных остатков, соединенных между собой по типу 1,3, оказалось равным 8 в отличие от ламинарана (16). Поэтому было предложено называть этот полисахарид хризолaminaраном [1081]. В дальнейшем обнаружили 12 глюкозных остатков, соединенных  $\beta$ -1,3-связью. Ветвление происходит с помощью  $\beta$ -1,6-связей. Соотношение этих связей 11:1 [328].

Много углеводов золотистые водоросли выделяют в среду. Безбактериальные культуры морских *Isochrysis galbana* и *Prymnesium parvum* выделяли в среду до 25% от общего количества углеводов. С максимальной скоростью этот процесс шел в стационарной фазе роста, с минимальной — в логарифмической. Выделению углеводов способствовало изменение солености среды, уменьшение интенсивности освещения и недостатка азота. В гидролизате нашли глюкозу, галактозу, арабинозу, в небольших количествах ксилозу, рибозу и следы рамнозы. Состав выделяемых углеводов совпадал с составом углеводов клеток [905]. В культуральной среде после культивирования *O. malhamensis* с помощью цетилпиридиний-хлорида выделили кислый полисахарид. Его разделили на ДЭАЭ-целлюлозе на 4 фракции, отличающиеся соотношением рамнозы, галактозы, глюкозы, ксилозы и маннозы. Кроме того, в гидролизатах нашли глюкуроновую кислоту, метил-4-О-метилглюкуроновую и альдобииуриновую кислоты. Альдобииуриновую кислоту по хроматографическим свойствам идентифицировали как 6-О-глюкуронозил-галактозу [783].

Пути углеводного обмена в хризифитах, по-видимому, мало отличаются от обычных. Так, в опытах с меченой по разным атомам С глюкозой было установлено, что у *O. malhamensis* основной путь распада глюкозы гликолитический [1095]. Такой вывод последовал после выделения  $C^{14}O_2$  из меченой по  $C_1$  или  $C_6$  глюкозы в соотношении  $C_6:C_1$  более 1 (1,1—1,5) при гетеротрофных

условиях. Это же показали опыты по определению активности этанола, образующегося при усвоении  $C_1$  или  $C_6$  глюкозы. В обоих случаях она оказалась одинаковой [1251].

**Азотсодержащие вещества.** Количество общего азота в *Phaeocystis pouchetii* составило 6,65, белка 38,43% органической части водорослей при зольности 52,7% сухого вещества [186]. Количество белка у *Chrysochromulina kappa*, *C. polylepis* и *P. parvum*, собранных в конце логарифмической фазы роста, составило соответственно 31,3; 30,0 и 29,4% сухого вещества [1116].

Аминокислотный состав хризифитов не отличается от состава других растений. Однако, в отличие от диатомей *Cyclotella nana* у хризифитов *Coccolithus huxleyi* и *Syracosphaera elongata* обнаружены небольшие количества фосфоаланина, 2-аминоэтилфосфоновой кислоты и ди- и триметильных производных последней [800]. Ранее 2-аминоэтилфосфоновую кислоту нашли также в гидролизатах *Monochrysis lutheri* [313]. Замечена связь между образованием некоторых аминокислот и наличием в среде цианкобаламина. Так, в опытах с *Ochromonas* sp. биосинтез валина, метионина, фенилаланина, тирозина и в меньшей степени серина и глицина при отсутствии  $B_{12}$  оказался значительно слабее [299]. С увеличением в среде концентрации  $B_{12}$  возрастает скорость роста, значительно увеличивается содержание белка, ДНК и РНК, рибофлавина, никотиновой и пантотеновой кислот, хлорофилла, однако уменьшается содержание азота свободных аминокислот [564].

Содержание РНК у *Phaeocystis pouchetii* составляло 1,22, ДНК — 1,92% органической части водорослей, т. е. в общем более 1,5% сухого вещества [186]. Примерно одинаковые количества НК были найдены у *Chrysochromulina kappa*, *C. polylepis* и *Prymnesium parvum*: соответственно 1,42; 1,02 и 2,42% сухого вещества. Однако в этом случае ДНК было меньше, чем РНК: соответственно 0,42; 0,31 и 0,55% [1116].

**Липиды.** В составе жирных кислот выделенных после омыления липидной фракции *Synura petersenii*, с помощью газо-жидкостной хроматографии их метиловых эстеров обнаружили 7,29% от общего количества липидов кислот  $C_{14:0}$ , 10,08%  $C_{16:0}$ , 7,1%  $C_{16:1}$ , 9,84%  $C_{18:0}$ , 16,04%  $C_{18:1}$ , 26,98%  $C_{18:2}$  и 5,36%  $C_{18:3}$ . Были найде-

ны также жирные кислоты в количествах более 1%:  $C_8:0$ ,  $C_{10:0}$ ,  $C_{12:0}$ ,  $C_{15:0}$ ,  $C_{17:0}$  и  $C_{17:1}$ . Очевидно, свободные жирные кислоты, выделяемые в окружающую воду участвуют в создании вкуса и запаха воды [452].

У хризофитов найдены разные сложные липиды. В конце логарифмической фазы роста у *C. kappa*, *C. polylepis* и *P. parvum* обнаружены фосфолипиды в количествах соответственно 2,44; 2,4 и 1,5% сухого вещества [1116]. Один из фосфолипидов оказался 6-сульфо- $\alpha$ -D-хиновозилпиранозил-D-глицерином. Он быстро становился радиоактивным при культивировании *O. danica* в присутствии  $S^{35}O_4^{2-}$ , причем в автотрофных условиях радиоактивность была в 5—6 раз больше, чем в гетеротрофных [947].

В хлороформных экстрактах *Ochromonas malhamensis* и *O. danica* обнаружены сульфолипиды неопределенной природы при культивировании на среде с  $SO_4^{2-}$ . Один из четырех сульфолипидов этих водорослей найден также у зеленой *Chlorella pyrenoidosa*. Общее содержание сульфолипидов достигало 47% всех липидов, причем одного из них было в 8—10 раз больше, чем остальных вместе взятых. Все они, по-видимому, структурно связаны друг с другом и не участвуют в синтезе серусодержащих аминокислот [651].

В *O. malhamensis*, *O. sociabilis*, *O. minuta* и криптомонады *Chilomonas paramecium* среди неомыляемых веществ обнаружен стигмастерол, а у *C. paramecium*, кроме того, и эргостерол. В культуральных средах, кроме того, нашли следы холестерина. Считают, что стигмастерол в этих водорослях встречается в виде изомера — пориферастерола. Все стеролы играют центральную роль в формировании клеточных оболочек [305].

**Пигменты.** У золотистых водорослей найдены пигменты, характерные для диатомей, перидиней, красных и бурых водорослей — хлорофиллы а и с,  $\beta$ -каротин, фукоксантин и диадinoxантин. В *Isochrysis galbana* найдены также диатоксантин, неофукоксантин и несколько неидентифицированных ксантофиллов [397]. У этой водоросли из семейства Haptophyceae нашли также диноксантин. У других представителей этого же семейства *Dicrateria inornata* и *Coccolithus huxleyi*, помимо этого, нашли неидентифицированный ксантофилл,

возможно неодиноксантин. Хлорофилл b не был обнаружен [1121]. Наличие хлорофилла с зависело от условий выращивания. Так, у гетеротрофной культуры *O. danica* его не нашли [1115], тогда как у *Prymnesium parvum*, *C. kappa*, *C. polylepis* количество его достигало 0,7% сухого вещества [1116].

Содержание хлорофилла а у *Monochrysis lutheri* и кокколитофорида *Syracosphaera carterae* равнялось соответственно 0,55 и 0,65% сухого вещества, хлорофилла с — 0,03 и 0,15%, каротиноидов — 0,22 и 0,32%. Почти половину каротиноидов составлял фукоксантин, а около трети диадinoxантин [1028]. Соотношение хлорофиллов а и с у *Hymenomonas* sp. было равно 5:1, у *Coccolithus huxleyi* 1,5:1 и с возрастом не менялось [741].

**Другие вещества.** Ферменты хризофитов исследованы слабо. В морской *Sphaleromantis* sp. обнаружена активная хлорофиллаза, которая уже на начальных стадиях автолиза способствует появлению хлорофиллида [316]. У *Monochrysis lutheri* и *Isochrysis galbana* обнаружена активная кислая фосфатаза [294]. В бесклеточных экстрактах этих водорослей найдена также энолаза (2-фосфоглицерат-гидролиаза) — характерный фермент обычного гликолитического цикла [295]. Цитохимически установлено наличие в клетках *Ochromonas danica* щелочной фосфатазы, широко распространенной в клетках животных, а также сукцинатдегидрогеназы и липазы [633].

С помощью электронной микроскопии установлено, что ферменты, гидролизующие АМФ, АДФ и АТФ в присутствии  $MgCl_2$ , локализованы у *Prymnesium parvum* в пристеночных областях клетки, гаптонеме, тельцах Гольджи, вакуолях, ядре и ядрышке, но не в митохондриях и пластидах. Полагают, что перенос ионов у этих организмов идет с помощью ферментов, отличных от ферментов животных [1117].

**Выделения.** Большинство водорослей прижизненно выделяют в среду летучие вещества, обладающие антибиотическим действием например у *Phaeocystis pouchetii*, и содержащие серу [1193]. У *Monochrysis lutheri* и *Syracosphaera carterae* отмечают выделяемые вещества, абсорбирующие УФ-лучи. Природа этих веществ пока не изучена [473].

*Prymnesium parvum*, выращенная при постоянном

свете после помещения в темноту, т. е. в конце логарифмической фазы роста, в заметном количестве выделяла в среду ихтиотоксины неопределенной природы [1116, 1217]. Подобный ихтиотоксин был обнаружен также у *Ochromonas*. В частности, *O. danica* отличалась токсичностью лишь наполовину меньшей, чем *P. parvum*. Токсичность *O. malhamensis* была слабее [1097]. Впоследствии этот токсин был назван примнезином. Его выделяют растущие клетки *P. parvum*, однако полностью условия выделения не ясны. Тесной корреляции между количеством токсина в воде и количеством клеток водорослей нет. Водоросли легко лизируются при добавлении в воду 10 мг%  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ . Однако появление токсина в воде в этом случае мало зависит от количества лизированных клеток [1187, 1188].

На свету примнезин разрушается. При добавлении к среде аланина и глицерина количество выделяющегося токсина не меняется. Добавление серина вызывает почти трехкратное увеличение плотности культуры и выхода токсина. Выход токсина в среду стимулирует также чередование освещения и темноты [1032].

Токсин нерастворим в ацетоне, зато растворим в метаноле, на чем основан метод выделения токсина. В водных растворах токсин не диализуется, не задерживается ионообменными смолами, катионитами, анионитами, термолабилен и разрушается при температуре 70°С и выше [1189]. Это вещество липидного характера, причем в водных растворах оно находится в соединении с какими-то гидрофильными веществами в виде слизи.

В качестве тест-объекта используют гамбузию *Gambusia affinis*. Рыбок помещают в воду, содержащую токсин и синергист, в качестве которого используют полиамины, в частности, 3,3-диаминодипропиламин, спермин,  $\alpha$ - $\omega$ -диамины  $\text{C}_7$ ,  $\text{C}_9$  и  $\text{C}_{10}$ , при pH 9, затем их переводят в воду, содержащую  $\text{J}^{125}$  или трипановый синий. Через несколько минут определяют степень окраски жабр или радиоактивность рыбок. Существует прямая зависимость между токсичностью и степенью поглощения краски или  $\text{J}^{125}$ . Полагают, что механизм действия токсина включает две стадии. В первой, обратимой, токсин нарушает проницаемость жаберной ткани, во второй, необратимой, рыбки становятся чувствительными к другим токсичным веществам, имеющимся в среде, и гиб-

нут. Следовательно, свойства и функции примнезина очень напоминают свойства поверхностно-активных веществ — детергентов, в частности сапонинов [1294, 1295]. Действие токсина заключается в блокировании нейромускульной связи. LD<sub>50</sub> для рыб составляет около 75 мг/кг живого веса (массы). Обнаружена также гемолитическая и цитолитическая активность токсина [1027]. Температура и pH влияли на лизис опухолевых асцитных клеток Эрлиха под действием токсина. При pH 6,4 и 27°С опухолевые клетки лишь набухали, а лизис наступал при pH 7,4 и температуре 37°С. Дальнейшее уменьшение pH или снижение температуры препятствовало лизису [481].

Хризифиты способны легко приспосабливаться к разным условиям питания и освещения и хорошо растут в условиях гетеротрофной и даже фаготрофной культуры. Так, *Poterochromonas stipitata* хорошо росла при наличии в среде простых моноз. Аминокислоты и полиспирты оказались мало пригодными для снабжения водорослей углеродом [963]. *Prymnesium parvum* активно росла на 0,05 М и 0,5 М глицерина и в темноте, и на свету [425]. Добавление в среду ацетата или гликолата не оказывало никакого действия на фото- и хемотрофный рост культур *Monochrysis lutheri*, *Isochrysis galbana*, *P. parvum*, *Apistonema* sp. и *Cricosphaera elongata* [519]. Для развития *O. malhamensis* и *O. danica* даже в автотрофных условиях необходим тиамин, биотин и витамин В<sub>12</sub>. Оба вида хорошо развивались при добавлении в среду высушенных клеток *Thiobacillus* sp., т. е. фаготрофно [271].

Потребность *Monochrysis lutheri* в витамине В<sub>12</sub> для нормального роста измеряли в приборе — хемотросте. Выяснилось, что оптимальная концентрация витамина равнялась 2—6 нг/мл. Выход клеток достигал  $0,25 \times 10^6$  клеток/нг В<sub>12</sub> [515]. В опытах в хемотросте получены величины, значительно сниженные по сравнению с опытами в простых сосудах, по-видимому, из-за значительного связывания в последнем случае В<sub>12</sub> и выделения его в среду в виде комплекса с белком. Поэтому удельная скорость роста культуры в хемотросте зависела от концентрации В<sub>12</sub> в клетках, а не в среде [518].

Разные требования, предъявляемые разными видами водорослей к условиям среды и питания, продемонстри-



рованы при сравнении условий культивирования *Coccolithus huxleyi*, *Pavlova gyrans*, *Ochrosphaera neapolitana*, *Syracosphaera sp.* и *Hymenomonas sp.* Оказалось, что они требуют разное количество тиамина, биотина и цианкобаламина и способны к гетеротрофному питанию в разной степени. В частности, способностью усваивать мочевины обладает лишь *Syracosphaera sp.* В то же время *P. gyrans* оказалась неспособной усваивать органический азот. Степень усвоения органического С также оказалась разной. Более эвригалинными и способными к гетеротрофному питанию оказались виды, которые в естественных условиях обитают в литорали. Океанические виды в этом отношении уступали литоральным [1055]. *Monochrysis lutheri* оказалась очень чувствительной к наличию в среде производных мочевины — фенурона, монурона, диурона и небурона, что позволяет использовать ее в качестве индикатора на подобные соединения [1293].

При образовании кокколитов у *Coccolithus huxleyi* в 4-часовых опытах отметили большую эффективность при поглощении  $C^{14}$  синего света, чем при фотосинтетическом поглощении [1019]. Таким образом, для отправления физиологических функций у разных хризифитов имеются различные требования к факторам среды. Большой диапазон колебаний этих факторов делает хризифиты весьма интересным объектом для исследований.

**Заключение.** Химический состав золотистых водорослей исследован слабо. Вместе с тем легкая приспособляемость этих водорослей к разным условиям питания удобна для изучения процесса эволюции питания микроорганизмов. В золотистых водорослях имеются структурные вещества — производное моноз — пектиноподобный полисахарид; в оболочках — кремнезем; запасные вещества — производное глюкозы — хризоламинаран (лейкозин); ненасыщенные жиры — масла; немомыляемые вещества — фукостерол, эргостерол (?), стигмастерол, пориферастерол (?), холестерол (?); хлорофиллы — а, с; каротины —  $\beta$ -каротин; ксантофиллы — лютеин, фукоксантин, неофукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин, диноксантин, неодиноксантин (?).

Золотистые водоросли обладают рядом биохимических особенностей: состав ксантофиллов, запасных ве-

ществ, наличие  $SiO_2$  в оболочках, что сближает их с диатомеями, желто-зелеными и бурыми водорослями.

## ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ХАНТОРНУТА)

Эти водоросли отличаются характерной окраской, зависящей от избытка ксантофиллов в хлоропластах. Большинство родов этих водорослей встречаются редко, за исключением распространенных в значительном количестве в пресных и морских водах *Tribonema*, *Botrydium*, *Halosphaera*.

Среди этого типа водорослей встречаются одноклеточные подвижные коккоидные и сифоновые, а также колоннальные, пальмеллоидные и нитевидные формы.

**Углеводы.** Об углеводном комплексе желто-зеленых водорослей обычно судят по результатам цитохимических реакций. Считается, что в их клетках крахмал не накапливается, а оболочки содержат пектиновые вещества вместе с солями кремния. В *Monodus subterraneus* было около 27% углеводов, из них около 7% сухого вещества простых моноз — глюкозы, маннозы и ксилозы и олигосахарида из глюкозы, маннозы и галактозы.

В полиозах преобладал  $\beta$ -глюкан. Около 85% входящей в его состав глюкозы было связано  $\beta$ -1,4-связью, а остальные 15% —  $\beta$ -1,3-связью, т. е. полисахарид по строению был близок к лихенину. Не исключено, что он является смесью целлюлозы и  $\beta$ -1,3-глюкана типа ламинарана. В желто-зеленых водорослях найдено около 2% сульфатсодержащей полиозы, углеводный скелет которой состоял из глюкозы, галактозы, маннозы и ксилозы [329].

С помощью рентгеноструктурного анализа в *Tribonema sp.* обнаружена целлюлоза. В оболочках некоторых видов желто-зеленых водорослей был обнаружен ацетилглюкозамин, составная часть хитина [987].

**Азотсодержащие вещества.** Содержание белка в выращенных *Meringosphaera sp.* достигало 35% [912].

**Липиды.** Содержание липидов, в основном ненасыщенных, в желто-зеленых водорослях составляет 5—10% сухого вещества [558].

**Пигменты.** В *Tribonema bombycinum* были найдены хлорофиллы а и е,  $\beta$ -,  $\alpha$ - и  $\epsilon$ -каротины, флавацин, виола- и флавоксантины и неидентифицированные ксантофиллы [802, 1237]. В *Olisthodiscus sp.* присутствовал также хло-



рофилл с (но не хлорофилл b) [1116]. Хлорофилл b найден у *Bumilleriopsis brevis* (однако сейчас его систематическое положение пересматривается и он, возможно, будет отнесен к зеленым водорослям) [412]. По этому же признаку считают, что *Chlorocloster solani* также должен быть отнесен к зеленым водорослям [413].

Стероиды у желто-зеленых водорослей подобны стероидам высших растений и объединяются под общим названием ситостерол [411].

**Другие вещества.** Разножгутиковые водоросли богаты витаминами. В норвежских *Vaucheria dichotoma* содержалось до 2,8 мкг/г сухого вещества витамина B<sub>12</sub> [888]. Остальные витамины встречаются примерно в таких же количествах, как в зеленых водорослях.

Выделения, которые образовывались в *Tribonema sp.*, оказывают мутагенное действие на растущие клетки лука и вызывают разрушение хромосом. При выяснении природы этих веществ оказалось, что действующее вещество в значительной степени идентично хлорофиллу [1179]. В *Olisthodiscus sp.* наблюдалось выделение УФ-абсорбирующего вещества, сходного по спектру с выделениями бурых водорослей и окрашивающего воду в желтый цвет. У бурых водорослей эти вещества имели полифенольную природу [473].

Как и другие водоросли, желто-зеленые могут использовать разные органические вещества. Так, *Chlorocloster engadinensis* в отличие от *Monodus subterraneus* активно использовал в темноте и на свету глюкозу, фруктозу и аминокислоты. Лишь лизин даже в небольших концентрациях угнетал рост *C. engadinensis* [441]. *M. subterraneus* использовал глутамин, предварительно дезаминируя его до глутаминовой кислоты. Сходные результаты получены у *Botrydiopsis intercedens* и *Tribonema minus*. Из глутамин и аспарагин не усваивались. Поскольку зеленые водоросли *Chlorella vulgaris* и *Bumilleriopsis brevis* также использовали глутамин, но в среде не накапливалась глутаминовая кислота, можно предполагать, что желто-зеленые водоросли выделяют в среду глутаминазу [335].

При добавлении в среду 1% разных сахаров и 0,01 М органических кислот большинство исследованных видов водорослей хорошо усваивали органические вещества. Среди них можно отметить *Pleurochloris commutata*,

*Chloridella neglecta*, *Botrydiopsis arhiza*, *Nephrodiella brevis*, *Heterococcus caespitosus* [413].

**Заключение.** Желто-зеленые водоросли исследованы далеко не полно. Содержание углеводов в них составляет около 30, липидов около 10% сухого вещества.

В их состав входят структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлоза, сульфатированное производное моноз — сульфатированный пектиноподобный полисахарид; производное ацетилглюкозамина — хитин (?); в оболочках — кремнезем; запасные вещества — сахарный спирт маннит (?); производное глюкозы — глюкан типа лихенина, ненасыщенные жиры — масла; стеролы — ситостерол; хлорофиллы — а, е, с (?); каротины — β-каротин, α-каротин (?), ε-каротин (?); ксантофиллы — флавоксантин, виолаксантин, неоксантин (?), флавацин, лютеин (?).

Желто-зеленые водоросли морфологически очень напоминают зеленые, но существенно отличаются от них отсутствием крахмала, наличием кремнезема в оболочках и избытком каротина в хлоропластах. Однако благодаря именно этим свойствам желто-зеленые водоросли во многом напоминают диатомовые и золотистые водоросли.

## ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (EUGLENOPHYTA)

Эвгленовые водоросли представляют собой небольшую группу водорослей, включающую один порядок с тремя семействами. Это зеленые или бесцветные формы одноклеточных жгутиковых водорослей с одним или двумя жгутиками. Хлоропласт, если он есть, окрашен в чисто-зеленый цвет. Все хлорофиллсодержащие виды эвгленовых водорослей имеют красную стигму.

Существует мнение [423], что эвгленовые не являются растениями. Такая точка зрения вызывает возражения поскольку они обладают свойственной лишь растениям способностью к фотосинтезу. Так, *Euglena sp.*, *E. acus*, *E. proxima*, *Colacium vesiculosum*, *Trachelomonas volvocina* участвуют в обогащении кислородом в прудах, покрытых льдом [98].

**Углеводы.** Углеводный состав эвгленовых водорослей почти не изучен. Считают, что в результате фотосинтеза у них накапливается парамилон — вещество, близкое к крахмалу. В *Euglena sp.* обнаружены обычные для рас-

тений фосфаты гексоз [558], а также инозит [716]. Обнаруженных у *E. gracilis* углеводов было мало — всего 2,8% органической части водорослей [186]. При выращивании этих водорослей в присутствии  $C^{14}O_2$ , добавленной в среду в небольших количествах, около 42%  $C^{14}$  оказывалось в составе парамиллона [847]. У *E. gracilis* var. *bacillaris* выращиваемой в темноте на 2- $C^{14}$ -ацетате, как минимум 58%  $C^{14}$  содержалось в парамиллоне. Кроме того, среди меченых продуктов обнаружили трегалозу и небольшие количества ламинарибиозы и ламинаритриозы [909], которые, по-видимому, являются метаболитами при обмене парамиллона. Во всяком случае ламинарибиоза стимулировала парамилон-синтетазу [904].

**Азотсодержащие вещества.** Азотсодержащие вещества эвгленовых водорослей почти не изучены, однако их довольно много. В *E. gracilis* общий азот составляет 13,9%, белок 78,8% органической части, азот нуклеиновых кислот 1,33%. Почти половина белка состоит из гистидина, аргинина, аланина, лейцина и изолейцина [186]. В *Euglena* sp. обнаружен холин [716].

Установлено, что структурные тилакоидные белки у *E. gracilis* необходимы для синтеза хлорофилла в клетках, который синтезировался со скоростью, прямо пропорциональной количеству  $\delta$ -аминолевулиновой кислоты, также связанной с синтезом каротиноидов. Однако для этого синтеза нужны тилакоидные белки в стехиометрических, а не в каталитических количествах. Ингибирование синтеза белков приводило к замедлению синтеза пигментов [799]. Включение аминокислот в белки у автотрофной *E. gracilis* подчинялось суточному ритму. Однако в полной темноте циркадность сохранялась. Вероятно, механизм биологических часов включал изменения скорости синтеза белка, или количеств активированных для синтеза аминокислот [548].

Изучены условия образования лизина в белках *E. gracilis* в зависимости от добавления в среду различных меченных по  $C^{14}$  аминокислот. При добавлении меченой аспарагиновой кислоты  $C^{14}$  оказывается не в лизине, как у зеленой хлореллы, а в аспарагиновой кислоте белков, как у высших грибов Ascomycetes, Basidiomycetes, Mucorales [1306].

Содержание нуклеиновых кислот высокое: РНК 2,85%, ДНК 5,47% органической части [186], причем РНК и

ДНК относятся к ГЦ-типу [213], но ДНК из малой фракции хлоропластов была АТ-типа. В отличие от ядерной, ДНК хлоропластов не содержала 5-метилцитозина [385, 1093]. АТ-тип ДНК был обнаружен в митохондриях, выделенных из *E. gracilis* var. *bacillaris*. Общее количество этой сателлитной фракции ДНК было в 3—4 раза меньше, чем основной. Обе фракции отличались плавучей плотностью: у сателлитной 1,691 г/см<sup>3</sup>, у основной 1,707 г/см<sup>3</sup> [528].

В настоящее время в связи с исследованиями по выяснению механизмов внехромосомной наследственности стали изучать образование ДНК и ее обмен в хлоропластах у разных культур *E. gracilis*. Под действием УФ-облучения клетки синхронных культур водорослей бледнеют, количество ДНК хлоропластов удваивается в цитокинезе или сразу после него, тогда как содержание общей клеточной ДНК удваивается во второй половине светового периода. Результаты опытов не подтверждали ни независимость синтеза ДНК хлоропластов, ни его зависимость от ядра [461]. В целом при синхронизации культуры синтез ДНК наступал примерно через 8 ч после начала светового периода и заканчивался к его окончанию, тогда как содержание РНК увеличивалось на протяжении всего светового периода [530]. Опытами по включению в ДНК хлоропластов меченых оснований было доказано, что в хлоропластах нет ферментов, способных использовать добавленные в среду пиримидины тимин, урацил и цитозин, однако есть ферменты, способные использовать пурины аденин и гуанин [1141]. Подобные исследования привели к точке зрения, что по меньшей мере основная часть информации для образования хлоропластов находится в них самих [1160]. Факт, что для предотвращения деления хлоропластов в *E. gracilis* требуется УФ-облучение в 5,6 эрг/мм<sup>2</sup>, тогда как для инактивации развития хлоропластов из пропласта требуется облучение в 200—300 эрг/мм<sup>2</sup>, позволил предположить, что репликация ДНК значительно более чувствительна к ультрафиолетовому облучению, чем транскрипция информации в РНК [497]. В клетках *E. gracilis* имеются не только ядерная и хлоропластная ДНК, но в темноте образуется еще низкомолекулярная ДНК с плавучей плотностью 1,690 г/см<sup>3</sup> и молекулярным весом  $3 \cdot 10^6$ . Молекулярный вес ДНК хлоропластов 20—40  $\cdot 10^6$ ,

плавающая плотность  $1,685 \text{ г/см}^3$ . Как уже говорилось выше, низкомолекулярная ДНК локализована в митохондриях [1094, 1160].

Содержание РНК тесно связано с функциональным состоянием клеток. Так, в стационарной фазе роста *E. gracilis* var. *bacillaris* фосфора РНК было  $3\text{—}6 \cdot 10^6 \text{ мкг}$  на одну клетку, а в середине логарифмической фазы оно увеличивалось вдвое [911]. Сравнение состава РНК у зеленых и бесхлорофилльных растений показало, что он у них сходен. По-видимому, функциональная роль РНК в значительной степени связана с синтезом хлорофилла. В гидролизатах РНК во всех случаях находили неидентифицированный 5-й нуклеотид с максимумом поглощения  $258 \text{ нм}$  [384]. При росте этиолированных клеток *E. gracilis* на среде с  $4\text{—}5 \text{ мкг Р/мл}$  отмечалось параллельное увеличение содержания фракции РНК и хлорофилла [396]. Как и у зеленых водорослей, у *E. gracilis* обнаружен серусодержащий нуклеотид, содержание которого изменялось параллельно количеству клеток в синхронной культуре, т. е. он как-то связан с митозом и цитокинезом [460].

**Липиды.** Жиры у эвгленовых водорослей в основном ненасыщенного характера, причем все двойные связи *цис*-конфигурации. В составе жирных кислот обнаружено заметное количество пента- и даже гексаеновых кислот [809]. Циклических жирных кислот и кислот с разветвленной цепью не найдено. Можно полагать, что механизм синтеза жирных кислот у эвгленовых водорослей сходен с механизмом синтеза кислот у других растений [810]. В этиолированных растениях большая часть жирных кислот имела  $C$  не более 17. У культур на свету было больше инозито-, уронидо-, галакто- и сульфолипидов. До 25% всех липидов составлял воск, а в темноте — даже до 50%. Воск представлял собой смесь эстеров насыщенных спиртов  $C_{10\text{—}17}$  и кислот  $C_{10\text{—}18}$ . Основную часть воска составлял миристилмиристенат [1130]. По-видимому, воск аккумулировал энергию для процессов обмена. В условиях углеродного голодания более половины кислот составляли  $C_{19\text{—}22}$ , в основном арахидоновая кислота. Они были локализованы преимущественно в мембранной системе пелликул. В гетеротрофных условиях кислоты были в основном  $C_{12\text{—}15}$ , а на свету —  $C_{16\text{—}18}$  с 3—4 двойными связями [1131].

При затенении в клетках отмечалась потеря фосфатидил-глицерина, а также фотосинтетических пигментов [684]. При нахождении в среде S-аденозилметионина или смеси метионина и АТФ освещение не изменяло процессов синтеза лецитина. Цитидиндифосфохолин не утилизировался ни на свету, ни в темноте [1275]. В хлоропластах было около 85% всего количества линоленовой кислоты клеток, составлявшей примерно 7,8% жирных кислот [542]. При активном синтезе большая часть жиров содержала 60—70% жирных кислот с 16—20 атомами углерода [711]. Синтез жиров в экстрактах *E. gracilis* штамма Z проходил с помощью ацетил-КоА, но не малонил-КоА, т. е. напоминал путь синтеза жиров в митохондриях печени крыс, который включал энолирование ацетил-КоА [424].

При увеличении освещенности с 120 до 600 фут-свечей содержание хлорофилла и липидов падало, а содержание линоленовой и 4,7,10,13-гексатетраеновой кислот заметно увеличивалось, особенно во фракциях хлоропластов и моногалактозил-глицеридов. Увеличение ненасыщенности липидов в этом случае шло параллельно с увеличением активности реакции Хилла, что позволяет предполагать участие полиненасыщенных жирных кислот в процессах выделения  $O_2$  при фотосинтезе [456]. Ненасыщенные кислоты образуются из насыщенных с помощью фермента, требующего присутствия НАДФ<sup>+</sup> и  $O_2$ , т. е. типичной оксигеназы. Механизм его действия пока не ясен: происходит ли образование сложного метаболита, возможно, гидроперекиси, или прямое отделение 2H от цепи без образования связи C—O—. От 9 до 22% синтезированных меченых кислот в клетках водорослей оказывалось в виде тиоэстеров [640]. В темноте этот синтез осуществляется, по-видимому, с помощью тиоэстеров ненасыщенных ацил-КоА [974].

В эвгленовых водорослях обнаружены сульфолипиды. При добавлении в культуру *E. gracilis* меченого сульфата  $S^{35}$  находили 6-дезоксиглюкопиранозил-диглицерид. Поскольку добавление молибдата снижало включение  $S^{35}$ , считают, что в биосинтезе этого сульфолипидов участвует аденозин-3'-фосфат-5'-сульфофосфат [1488].

**Пигменты.** В эвгленовых водорослях содержатся хлорофиллы а и b,  $\beta$ -,  $\alpha$ - и  $\epsilon$ -каротины, зеаксантин, виолак-



сантин, флавоксантин и неоксантин [1235]. Помимо них, в *Trachelomonas volvocina* содержится атаксантин, который считают конечным продуктом обмена каротиноидов у животных, и кето-каротиноиды, являющиеся промежуточными продуктами при превращении  $\beta$ -каротина в атаксантин [627]. Содержание каротиноидов в *T. volvocina* достигало 25, а хлорофиллов 300 мг% сырого вещества [148]. Кроме того, в *E. gracilis* содержатся также эхиненон, эвгленанон, криптоксантин, *цис*- и *транс*-антераксантины, троллеин и оксиэхиненон [648, 816]. Эхиненон входит также в состав пигментного комплекса сине-зеленых водорослей [621]. На хроматограммах из тонких слоев обработанной целлюлозы в экстрактах *E. gracilis* обнаружили диадиноксантин [1183], который называют еще антераксантином.

Известно, что эвгленовые водоросли активно реагируют на свет, т. е. обладают фототаксисом. Свет поглощается рецептором, причем для фототактической реакции необходимы стигма и хлоропласт. Хлоропласт, вероятно, играет роль «светового выключателя» [652]. Спектр фототаксиса подобен спектру поглощения гранул, выделенных из стигмы. Поэтому считают, что именно она ответственна за фототаксис. В гранулах стигмы найдены  $\beta$ -каротин, криптоксантин и неидентифицированный пигмент [323]. Спектры действия положительного фобо- и топотаксиса и отрицательного фобифототаксиса имели главные пики при 480 и 375 нм, а при фобифототаксисе также при 450 и 412 нм. Из опытов с поляризованным светом заключили, что молекулы длинноволновой системы фоторецепторных пигментов (400—550 нм) расположены в стигме параллельно длинной оси клеток, а молекулы коротковолновой, защитной, системы (ниже 400 нм) расположены перпендикулярно продольной оси. Хотя точной идентификации пигментов по спектрам действия провести нельзя, считают, что в первичном фотоакте участвует флавиновый пигмент [498]. Исследование модели фототаксиса на компьютере (ЭВМ) показало, что отрицательный фототаксис является результатом серии шоковой реакции клеток при интенсивности света более 40 эрг·см<sup>-2</sup>·сек<sup>-1</sup> [499].

При освещении темновой культуры *E. gracilis bacillaris* фотосинтез отмечался не сразу, а после 4-часового лаг-периода. За это время в клетках появляется неоксантин,

которого нет у темновой культуры. Начинается также синтез других каротиноидов. Если у темновой культуры их было 104,5 мг/г сырого вещества, то у световой на среде с маннитом — 1390,6 мг/г [816].

Синтез хлорофилла проходил в три последовательные стадии в большом соответствии с синтезом сульфолипидов. Синтез хлорофилла не связан с синтезом галактолипидов [1133].

Однако галактолипиды необходимы для перевода хлорофилла в фотоактивное состояние. Розенберг [1132], исходя из свойств галактозил-диглицеридов, быстро появляющихся на свету в клетках эвгленовых водорослей, предложил гипотезу, согласно которой фитольная часть хлорофилла растворяется в жирнокислотных остатках галактозил-диглицеридов, что способствует образованию фотоактивного хлорофилл-белково-липидного комплекса.

Наличие лаг-фазы перед появлением фотосинтеза у освещаемых клеток отмечено при изучении образования структуры хлоропластов. Во время этой фазы, кроме синтеза хлорофилла и каротиноидов, происходит развитие ламеллярной структуры пластид. В отличие от высших растений кинетика образования пластид линейно связана со временем освещения. Эффективность передачи энергии от каротиноидов к хлорофиллу, измеренная по фотосенсибилизированной флуоресценции хлорофилла, ниже у клеток, которые выращивались при слабом освещении, т. е. в данном случае принципиальной разницы у водорослей с высшими растениями нет [1226]. В опытах с дихлорфенил-диметилмочевинной установлено, что на свету у *E. gracilis* активируются синтетические процессы, внешние по отношению к развивающимся хлоропластам, т. е. наличие фотосинтеза не необходимо для развития хлоропластов [1161]. Наличие стрептомицина в среде вызывало прекращение синтеза хлорофилла уже через 3 генерации. Однако структура пластид и после 11 генераций была сходна с нормальными пропластидами темновых клеток [338].

В отличие от пигментов накопление стеролов проходило независимо от интенсивности функции хлоропластов. Во всех штаммах *E. gracilis*, отличавшихся по потребностям к питанию и освещенности, обнаружили эргостерол [1225].



**Другие вещества.** Содержание золы у *E. gracilis* было равно 13%, причем 2,7% приходилось на фосфор, 0,7% — на серу [186].

Ферменты у *E. gracilis* изучены недостаточно. В них содержится кислая фосфатаза, активность которой уменьшалась при добавлении в среду  $\text{PO}_4^{3-}$  [1068]. Она локализована в основном в тельцах Гольджи, парамилонных зернах и околовacuолярных пузырьках, а также в пелликулах и цитостоме [1209]. По наличию этого фермента делали заключения о родстве отдельных видов водорослей. Так, поскольку при выращивании на бесфосфорной среде *E. gracilis* выделяет в среду кислую фосфатазу, а *Astasia longa* — нет, предположение, что последняя является апохлоротичной расой *E. longa*, опровергается [371]. В обеих водорослях нашли обычные ферменты фотосинтетического цикла. Отмечено, что обработка клеток *A. longa* кислородом вызывает заметное увеличение активности алкоголь-дегидрогеназы в 10 раз [333].

Найдена также дегидрогеназа молочной кислоты, активируемая цинком и сходная с ферментом митохондрий дрожжевых и животных клеток [1069]. Возможно также, что активирование зависит от изменения активности дегидрогеназы пиридиннуклеотида.  $\text{Zn}$  входит в состав этого фермента. При недостатке  $\text{Zn}$  в среде дыхание уменьшалось наполовину. Если в качестве субстрата в среде был использован этанол или ацетат, это уменьшение достигало соответственно 25 и 16% от нормального [1070]. В экстрактах *E. gracilis* обнаружена сульфитредуктаза [1144].

Эвгленовые водоросли по содержанию витаминов сходны с зелеными водорослями. В *Trachelomonas volvocina* витамина С содержалось около 441 мг% сырого вещества, витамина Е около 20 мг% [148]. В зеленых и этиолированных клетках *E. gracilis* обнаружили пластохинон, убихинон (витамин  $\text{K}_2$ ),  $\alpha$ -токоферилхинон и нафтохинон. В зеленых клетках  $\text{K}_2$  был локализован в митохондриях, остальные хиноны находились в хлоропластах. В этиолированных клетках содержание  $\alpha$ -токоферола, пластохинона и нафтохинона уменьшалось. Вследствие непроницаемости клеточных мембран не обнаружено включения в эти терпеноидные хиноны 2- $\text{C}^{14}$ -мевалоновой кислоты. Несмотря на это, не отрицается основная роль этой кислоты в биосинтезе хинонов [1273].

В отличие от других водорослей у эвгленовых выделения изучены меньше. На свету и в темноте, особенно при высокой температуре и недостатке магния, *E. gracilis* var. *bacillaris* выделяла значительные количества протопорфирина IX, который не был предшественником в биосинтезе хлорофилла, поскольку при добавлении подавлял синтез хлорофилла. Без добавления протопорфирина IX за 72 ч образовывалось 330 пг хлорофилла на 1 клетку, а при добавлении — 155 пг хлорофилла на 1 клетку [521]. *Astasia longa* и *E. gracilis* выделяли меркаптан [719].

Обмен эвгленовых водорослей сильно зависит от применяемого в данном опыте типа питания [538, 558]. Основной обмен в миксотрофных условиях относится к так называемому ацетатному типу, т. е. имеется глиоксилатный цикл [1350]. Сильное освещение приводило к уменьшению активности малат-синтетазы. При этом активность аконитазы в отличие от изоцитрат-лиазы также уменьшалась [462]. *E. gracilis* — организм, способный к прямой ассимиляции ацетата. Присутствие его в среде индуцирует необходимые для усвоения ферменты, независимо от освещения [1343].

Ацетат не единственный источник энергии и углерода; однако он наиболее легко усваивается и, кроме того, требует минимального времени для адаптации. В отличие от зеленых водорослей в эвгленовых он активируется ацетат-тиокиназой, обнаруженной также в дрожжах и некоторых высших растениях [1006]. В гетеротрофных условиях активность этого фермента в 5—10 раз выше, чем в автотрофных [1007].  $\text{C}^{14}$  меченого ацетата у гетеротрофной культуры *E. gracilis* оказывается распределенным в основном в спиртонерастворимой фракции. До 75—80%  $\text{C}^{14}$  оказывалось в парамилоне, около 9% в белках и около 2% в липидах [908]. У фотосинтезирующих клеток метка из 2- $\text{C}^{14}$ -ацетата включалась в основном в белки (65%) и жиры (15%), а из  $\text{C}^{14}$ -сукцината — в жиры (40%) и белки (25%) [874], причем  $\text{C}^{14}$ -сукцинат не расщеплялся до ацетата в клетках, что позволяет предполагать небольшую роль ЦТК в конечном окислительном метаболизме этих водорослей [846].

Наиболее благоприятным для роста *E. gracilis* оказался этанол, тогда как ацетат ускорял деление клеток

при концентрациях 1,0—5,0 мМ [848]. Оптимальная концентрация этанола для выращивания бесцветной *Astasia longa* составляла 0,2 моль при рН 6,7 в присутствии  $\text{CaCl}_2$ . Деление клеток синхронизировалось при смене температур (при 13°С за 18 ч и при 28,5°С за 6 ч). В этих условиях до 72% сухого вещества оказывалось в виде липидов и липопротеинов. Энергия активации для ферментов, обеспечивающих рост водорослей на этаноле, при 13°С составляла 66 ккал, при 25°С — около 20 ккал [395]. Субстрат заметно влиял на скорость дыхания и даже на структуру митохондрий. Например, в присутствии в среде 33 ммоль лактата в клетках синхронной культуры *E. gracilis*, штамм Z, появлялись гигантские хондриомы, а скорость дыхания более чем в 2 раза превышала скорость дыхания на среде со смесью 14 ммоль глутамата и 15 ммоль яблочной кислоты (соответственно 46 и 20 мкл  $\text{O}_2/\text{ч} \cdot 10^6$  клеток) [404]. Во втором случае в клетках было примерно на 20% меньше фосфолипидов, причем это уменьшение зависело главным образом от содержания фосфатидилхолина (47—66% фосфолипидов). Содержание фосфатидилэтаноламина и фосфатидилглицерина на обоих субстратах было одинаковым. На лактате в клетках водорослей было в 2 раза меньше дифосфатидилглицерина независимо от наличия освещения. При всех условиях найдены небольшие количества лизофосфатидил-холина и этанол-амина [405].

В автотрофных условиях в клетках водорослей обнаружили все ферменты обычного гликолитического цикла и другие ферменты зеленых водорослей, за исключением глутамикодегидрогеназы, трансаминазы глутаматпирувата и лактат-дегидрогеназы [512]. При смене типа питания быстро менялась активность ферментов. При затенении культуры *E. gracilis* активность глутамат-дегидрогеназы уменьшалась. Фотосинтетические ферменты — НАДФ-глицеринальдегид-3-фосфат-дегидрогеназа и карбоксидисмутаза — заметно уменьшали свою активность, а цитоплазматические — альдолаза, транскетолаза, дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата, 6-фосфат-глюконата и НАД-глицеринальдегид-3-фосфата, гексокиназа и фосфоглюкомутаза — увеличивали свою активность. Присутствие глюкозы на свету не изменяло активности ферментов, а добавление ацетата приводило к перестройке ферментной системы на гетеротрофный тип [715].

Окислительная система бесцветной *Astasia longa* не содержит цитохромоксидаз, но имеет а-тип цитохрома, отличающийся от того, какой известен для зеленых и сине-зеленых водорослей, высших растений, дрожжей и животных [1324].

**Заключение.** Несмотря на то что биохимические особенности эвгленовых водорослей изучены недостаточно, основные пути обмена у них сходны с обменом большинства других растений.

Эвгленовые содержат запасные вещества — производное глюкозы — парамилон, ненасыщенные жиры — масла; нуклеиновые кислоты — РНК ГЦ-типа, ДНК ГЦ-АТ-типа; хлорофиллы — а, b; каротины —  $\beta$ -каротин,  $\alpha$ -каротин,  $\gamma$ -каротин; ксантофиллы — зеаксантин, виолаксантин, флавоксантин, неоксантин, эхиненон, эвгленанон, антраксантин, криптоксантин, астаксантин, троллеин, миксоксантофилл (?), лютеин (?); стеролы — эргостерол.

Некоторые особенности обмена эвгленовых водорослей, отмеченные выше, сближают их с зелеными водорослями. Кроме того, у них имеются черты сходства с дрожжами и даже животными. Все это позволяет полагать, что, несмотря на недостаточность наших знаний, эвгленовые водоросли филогенетически древняя и сравнительно мало специализированная группа растений.

## ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Зеленые водоросли очень широко распространены в природе. Свое название получили благодаря окраске клеток большинства представителей этого отдела растений. Цвет обусловлен тем, что дополнительные пигменты каротины и ксантофиллы не маскируют зеленой окраски хлорофилла.

Несмотря на большое распространение зеленых водорослей в природе, они до последнего времени не играли заметной роли в хозяйственной деятельности человека. Лишь сравнительно недавно было обращено внимание на способность некоторых водорослей, в основном протококковых (*Chlorella*, *Scenedesmus* и др.) быстро размножаться в лабораторных условиях. В настоящее время во многих странах занимаются массовым культивированием этих водорослей с целью получения растительной биомассы и различных продуктов для пищевой промыш-

ленности, в частности каротина, и для технических целей. Их используют для очистки сточных вод, воздуха и создания биологического круговорота веществ в замкнутых системах. Эти водоросли находят все большее применение в исследованиях общих закономерностей обмена веществ и фотосинтеза растений. По существу современные представления о механизмах основных физиологических функций растений основаны на исследованиях отдельных представителей этих водорослей. Имеется обзор биохимии одноклеточных зеленых водорослей [601].

**Углеводы.** В зеленых водорослях может содержаться до 50% сухого вещества углеводов. Однако обычно их значительно меньше. Из моноз в них преобладают глюкоза и фруктоза примерно в равном соотношении. В меньшем количестве встречаются ксилоза, галактоза и рибоза. В световой культуре *Scenedesmus quadricauda* накапливалось до 8,83% от органической части водорослей моноз. Обычно же их значительно меньше [186]. В *Trebouxia glomerata* и *T. erici*, выделенных из лишайников, обнаружена экскреция сахарозы и рибита. Оба эти вещества были найдены в клетках водорослей [907]. Симбиотические водоросли полипов *Chlorohydra viridissima* выделяли мальтозу, которая затем усваивалась животными клетками [1127]. У хлореллы обнаружен инозит [716], однако в сфингогликолипидах из *Scenedesmus obliquus* его не было [1308].

Из олигосахаридов, кроме небольших количеств сахарозы [939], отмечены также стахиоза и раффиноза [933].

Общее содержание углеводов в зеленых водорослях значительно колеблется в зависимости от условий выращивания. У *Chlorella vulgaris*, выращенной в открытых бассейнах, содержание углеводов составляло только 8—9% сухого вещества [137]. Вместе с тем у темновой культуры *S. quadricauda* было 60,7% углеводов от органической части в основном в виде гемицеллюлоз и крахмала. У световой культуры *S. quadricauda* углеводов было меньше (47,2%) [186]. При недостатке в среде азота в клетках хлореллы содержалось 60% углеводов, тогда как нормальное количество их составляло не более 11% [127].

Общепринятые качественные реакции на крахмал и целлюлозу оказываются положительными при обработке

клеток разных видов зеленых водорослей [72, 928, 1274, 1337]. Необходимо отметить, что эти полиозы не совсем идентичны целлюлозе и крахмалу высших растений.

Целлюлоза в оболочках зеленых водорослей содержится в виде мицелл, вкрапленных в аморфное вещество [1199, 1215], причем без какой-либо локализации [990]. У представителей порядка *Cladophorales* *Cladophora rupestris* и *Chaetomorpha melagonium* микрофибриллы целлюлозы были расположены в аморфном веществе клеточных стенок в виде параллельных пучков. Находящиеся рядом пучки были расположены примерно под прямым углом друг к другу. У представителей порядка *Ulvales* *Enteromorpha sp.* и *Ulva lactuca* микрофибриллы находились в оболочках в беспорядочном состоянии. В гидролизатах микрофибрилл была обнаружена смесь сахаров: кроме глюкозы, было много ксилозы, а у *Enteromorpha sp.* — следы рамнозы [475].

Ксилан обнаружили в клеточных стенках некоторых *Codiales* — *Bryopsis maxima* и *Caulerpales* — *Caulerpa anceps*, *C. brachypus*, *Halimeda cuneata* и *Chlorodesmus formosana*. В гидролизате было 76—79% *d*-ксилозы и 8,4—9,2% глюкозы. Остатки моноз были соединены  $\beta$ -1,3-связью [718].

Маннан был выделен из сифоновых водорослей порядка *Codiales* — *Codium fragile*, *C. latum*, *C. intricata*, *C. adhaerens*, *Derbesiales* — *Derbesia lamourouxii* и *Dasycladales* — *Acetabularia calyculus* и *Halicoryne wrightii*. Гидролиз дает 91—93% *d*-маннозы. По результату окисления периодатом степень полимеризации равна 16 при связи  $\beta$ -1,4 [943].

Установлено, что микрофибриллы из ксилана имеют двойное лучепреломление, которое у *Bryopsis* маскируется положительным лучепреломлением  $\beta$ -1,3-глюкана, сопутствующего ксилану. Рентгеноструктурный анализ показал, что цепи ксилана в оболочке свернуты в спираль, ось которой совпадает с осью волоконца. Расстояние между витками спирали во влажном состоянии было больше. Каждый виток состоял из 6 ксилозных остатков. В отличие от микрофибрилл ксилана маннан находился не в виде волоконца, так как его цепочки коротки [579, 581]. Кристаллиты маннана в оболочках водорослей составляют 2 слоя. Во внешнем слое они пересекают ось сифона, во внутреннем слое идут вдоль нее [582].



Нахождение в сифоновых водорослях полисахаридов типа ксилана и маннана делает вероятным, что обнаруженная в них ранее «каллоза» химически является ксиланом и маннаном. Кроме того, благодаря этим полисахаридам можно судить о таксономическом положении водорослей. Так, присутствие ксилана в представителях рода *Pseudodichotomosiphon* свидетельствует об их родстве не с желто-зелеными *Vaucheriales*, в которых основным полисахаридом является целлюлоза, а с сифоновыми зелеными водорослями.

При исследовании клеточных оболочек *Prasiola japonica* обнаружили ксилманнан, содержащий 93% маннозы и 7% ксилозы. Кроме того, гистохимически в оболочках было найдено еще несколько слоев, которые состояли из целлюлозы и полиуронидоподобного полисахарида. Кроме того, была выделена рамнозосодержащая фракция. В оболочках *Prasiola* отсутствовала галактоза. У *Prasiola* каркас клеток образует не маннан, а целлюлоза. Совокупность свойств полиоз оболочек, выделенных из *Prasiolaceae*, подтверждает целесообразность выделения их из *Ulotrichales* в порядок *Schizogoniales*, предложенного ранее морфологами [1263].

Количество глюкофруктозана, обнаруженного в *Dasycladus vermicularis*, составляло 4,8% сухого вещества. После гидролиза была обнаружена фруктоза и глюкоза, а при мягком гидролизе, кроме того, сахароза, раффиноза и стахиоза [934]. Фруктозан был обнаружен также у *Cytosolia barbata* и *Acetabularia mediterranea* [439]. Этот полисахарид из *Batophora oerstedii* состоял только из фруктозы [926].

В клеточных оболочках многих зеленых водорослей содержится так называемое аморфное вещество, состоящее из полиоз типа гемицеллюлоз и пектиновых веществ и содержащее уроновые кислоты, пентозы и сульфат. В клеточных стенках высокотемпературного штамма *Chlorella pyrenoidosa* 7-11-05 после гидролиза найдены рамноза, галактоза, ксилоза и манноза. В отличие от обычного штамма в нем отсутствовала арабиноза [330].

В каждой исследованной водоросли наблюдался индивидуальный набор моноз в гидролизатах водо- и щелочерастворимой фракций [219, 475]. Состав клеточных оболочек нескольких видов семейства *Dasycladaceae* отличался по соотношению маннозы, галактозы и других

сахаров. У разных видов *Polyphysa* это соотношение было различным. Даже соотношение сахаров в полиозах шляпок и ножек у ацетабулярий отличалось большим содержанием галактозы в шляпках [1334—1336].

Крахмал легко выделяется из зеленых водорослей экстракцией горячей водой. Осадок крахмала, выпадающий из раствора при добавлении этанола, дает на рентгенограммах кольца, сходные с кольцами картофельного крахмала, полученного так же [927], и равен 45% из 55% углеводов, накапливаемых в некоторых условиях культурой хлореллы [126]. Наличие крахмала в зеленых водорослях считается настолько характерным, что это явилось одним из доказательств принадлежности представителей рода *Botryococcus* не к желто-зеленым водорослям [334], а к зеленым.

Зеленые водоросли довольно много углеводов выделяют в среду. Вольвоксовые водоросли выделяли 20—25% всего органического вещества. По составу это были гемицеллюлозы, содержавшие уроновые кислоты, арабинозу, галактозу, рамнозу и фукозу [859]. Максимум выделения отмечался в конце логарифмической фазы роста [951]. *C. pyrenoidosa* и *C. vulgaris* выделяли в среду до 15% общих углеводов клеток. В основном это были водорастворимые полиозы, состоявшие из галактозы, маннозы, арабинозы, ксилозы, рибозы, фукозы и рамнозы. В среде обнаруживали также следы сахарозы и ее составляющих [162].

**Азотсодержащие вещества.** Некоторое представление о содержании белков у отдельных представителей зеленых водорослей можно получить из следующих данных (% сухого вещества, данные по содержанию белка получены с помощью коэффициента 6,25). В выделенном из хлореллы белке было найдено около 16% азота, что оправдывает употребление этого коэффициента [270].

Таким образом, содержание белков в разных водорослях колеблется от 4 до 60% сухого вещества [187, 543, 544, 1116].

Изменение условий существования водорослей может сильно изменить соотношение веществ в их клетках. В среде с концентрацией азота ниже 0,001 М при сильном освещении в течение 2 месяцев в клетках хлореллы накапливалось до 80% сухого вещества липидов, правда, при уменьшенной общей продукции. Напротив, при



<i>Chlorella spp.</i> . . . . .	40	[270]
<i>C. ellipsoidea</i> . . . . .	37,5—46,7	[724]
<i>C. pyrenoidosa</i> . . . . .	26,9	[225]
<i>Cladophora utriculosa</i> . . . . .	8,31	[94]
<i>Enteromorpha intestinalis</i> . . . . .	5,81	[94]
<i>E. compressa</i> . . . . .	12,41	[124]
<i>E. intestinalis</i> . . . . .	10,19	[219]
<i>E. flexuosa</i> . . . . .	26,42	[306]
<i>Ulva lactuca</i> . . . . .	22,03	[306]
<i>U. pertusa</i> . . . . .	31,55	[1258]
<i>Caulerpa sertularioides</i> (март) . . . . .	32,8	[865]
То же (апрель) . . . . .	24,5	[865]
<i>Codium elongatum</i> . . . . .	3,85	[866]
<i>Chaetomorpha torta</i> . . . . .	13,7	[866]
<i>Codium sp.</i> . . . . .	4,97	[844]
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> . . . . .	59,6	[186]
<i>Lagerheimia ciliata</i> . . . . .	55,9	[186]
<i>Dunaliella salina</i> . . . . .	57,4	[186]
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> . . . . .	25,8	[186]

высокой концентрации азота более 0,01 М выход белка увеличивался до 75% [226, 1214]. При старении культур водорослей содержание белков в них уменьшалось, а липидов — увеличивалось, но уровень этих изменений был различным у разных видов [1064]. В содержании основных и кислых аминокислот и аланина в белках наблюдались периодические колебания, связанные с прохождением клетками разных стадий развития [665]. У *Chlorella ellipsoidea* белка было в 20—40 раз больше, чем свободных аминокислот и пептидов, причем у синхронной культуры на свету содержание белка уменьшалось, а низкомолекулярных азотистых веществ увеличивалось [762].

Из индивидуальных белков можно отметить выделение белка с АТФ-азной активностью, который был назван «альгомиозином» [56]. Из других белков, играющих большую роль в процессах обмена, можно отметить выделение из *Chlamydomonas reinhardi* белка цепи переноса электрона. В его составе имеется белок пластоцианин и цитохромы  $b_6$  и  $f$ . Концентрации и спектры поглощения этих компонентов у водорослей и у высших растений оказались аналогичными [1200], что свидетельствует о наличии единого для разных групп водорослей и вообще растений механизма переноса электрона по цепи, которая начинается от НАДФ.

Отметим также выделение из *Chlorella pyrenoidosa*

гликопептида. В его составе не было уроновых кислот. Углеводная часть молекулы содержала сиаловую кислоту. Мягкий кислотный гидролиз приводил к отщеплению N-ацетилнейраминовой кислоты, а при жестком гидролизе появлялись глюкозамин и l-рамноза. При щелочном гидролизе отщепления углеводной части не происходило [466]. Несколько ранее в клетках хлореллы с помощью качественной реакции был обнаружен хитозан — продукт деструкции хитина. В течение жизненного цикла содержание в клетках водорослей глюкозамина увеличивалось [938]. Возможно, что гликопептид является частью клеточной оболочки и дает при гидролизе глюкозамин, который рассматривается как часть хитина клеток. В клеточных оболочках нескольких видов макрофитов действительно содержалось 5,2—10,3% белков. В их составе были обнаружены оксипролин и много цистина, который при экстракции переходил в цистеиновую кислоту и, очевидно, благодаря своим связям S—S играл определенную роль в растяжимости оболочек [1277].

Сравнение белков разных видов водорослей может иметь большое филогенетическое значение. Однако о физико-химических свойствах водорослевых белков почти ничего неизвестно, в отличие от аминокислотного состава. Сравнительно простыми представляются в настоящее время работы по извлечению альбуминов и глобулинов с последующим разделением на ДЭАЭ-целлюлозе, сефадексах и электрофоретически. Следующим шагом можно было бы определить ферментативную активность выделенных фракций. Подобным путем в экстракте из *C. pyrenoidosa*, полученном с помощью гомогенизации в 0,1 М фосфатном буфере pH 7,2, выделили 6 фракций. Все они были неоднородны по электрическим свойствам и молекулярному весу [1148]. С помощью дискового электрофореза гомогенатов морских *Spongomorpha arcta*, *Ulva lactuca* и *Enteromorpha sp.* было обнаружено 11—13 фракций [1363]. Однако ферментную активность этих фракций не определяли.

Сравнительно большое количество работ посвящено исследованию аминокислотного состава протококковых водорослей, которые обладают большой потенциальной кормовой ценностью и содержат все незаменимые аминокислоты [247, 555, 600, 886]. При добавлении к 10 ча-

стям зерна или муки 1 части смеси одноклеточных водорослей, в основном хлореллы, получаемые вареные и печеные продукты были хороши по вкусу и содержали 22—29 г белка в 100 г продукта [459]. Сырой белок хлореллы у кроликов переваривался на 74%, однако при условии, что в рационе водорослей было не более 40% [764]. Если же водоросли добавлять в корм постепенно, то переваримость белка возрастает. Так, при постепенном увеличении доли хлореллы в рационе крыс с 5 до 60% за 3 месяца опыта масса подопытных животных была такой же, как у контрольных. Однако при даче водорослей у животных запаздывала первая беременность, т. е. функции половой системы угнетались [115].

Небелковый азот водорослей частично составляют свободные аминокислоты и в первую очередь глутаминовая кислота [1316], синтез которой у *Chlamydomonas reinhardi* шел по обычному пути, связанному с циклом Кребса [775]. В свободном виде встречаются также многие другие аминокислоты, в частности аланин [105, 568, 1169] и пептиды [754, 901, 997]. При культивировании *Chlorella vulgaris* на среде с  $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$  больше всего из свободных аминокислот образовывалось аланина, серина и глицина, причем в аланине и серине  $\text{C}^{14}$  оказывался в карбоксиле, а в глицине был распределен равномерно [1031].

Состав свободных аминокислот обычно повторяет состав пептидов и белков, однако есть и некоторые добавочные аминокислоты. В *Ulva pertusa* и *Enteromorpha linza*, как и в некоторых бурых водорослях, обнаружена d-цистеинолевая кислота [1261], в *Codium fragile* — таурин [721], а в хлорелле — холин [716]. Свободные аминокислоты у *Cladophora rupestris* и *E. compressa* наполовину состояли из пролина [435].

Для филогенетических целей важнее изучать пути синтеза и распада. Так, при изучении биосинтеза лизина у разных растений было выяснено, что существует 2 пути синтеза этой аминокислоты. У высших растений, зеленых водорослей и бактерий он идет через  $\alpha, \epsilon$ -диаминопимелиновую кислоту, тогда как у грибов и эвгленовых водорослей — через  $\alpha$ -аминоадипиновую кислоту [1306]. Без подобных работ трудно решить в каждом отдельном случае, имеем ли мы дело с аналогичным или с гомологичным химизмом. Лишь при гомологичном химизме

можно говорить о филогенетических связях. Однако исследований такого уровня пока очень мало. Исследование Фогеля [1306] интересно еще с точки зрения наличия хитина в водорослях. Обычно считают, что хитинсодержащие организмы имеют в своем составе диаминопимелиновую кислоту. Фогель установил, что наличие этой кислоты совсем не обязательно связывать с наличием хитина в водорослях.

Нуклеиновые кислоты у зеленых водорослей изучены довольно подробно. С помощью разделения на колонках из метилированного альбумина было показано наличие в пробах, выделенных из *Chlorella pyrenoidosa*, ДНК, 2 фракций растворимой и 3 фракций рибосомальной РНК. 2 фракции рибосомальной РНК представляли 16-S и 23-S формы [1113].

С помощью электронной микроскопии в хлоропластах *Chlamydomonas reinhardi* и *C. eugametos* обнаружена ДНК [1122]. В хлоропластах *Acetabularia mediterranea* также содержится ДНК в количестве, сопоставимом в расчете на одну пластиду с содержанием ДНК в частицах вирусов [608]. Выяснено, что в пластидах этих водорослей ДНК определяется совокупностью 4 разных методов лишь у 20—35% пластид. Остальные пластиды или не содержали ДНК, или она у них не была локализована. Поскольку у пластид с ДНК количество ДНК, очевидно, было неодинаковым, предположили произвольное деление пластид с необязательной передачей генетического материала дочерним пластидам [1352]. Детальное изучение мест синтеза белков хлоропластов с помощью ингибиторов хлорамфеникола и циклогексимида показало, что структурные белки дисковых мембран хлоропластов образуются в цитоплазме, тогда как белки цепи переноса электрона — в рибосомах хлоропластов [703]. Скорость восстановления фотофосфорилирования при зеленении этиолированных клеток *Chlamydomonas reinhardi* у — 1, т. е. полнота построения мембран хлоропластов была скоррелирована с коэффициентом абсорбции света хлорофиллом [1311].

Клетки *Chlorella ellipsoidea* содержали 2 фракции ДНК, различающиеся по составу оснований. Малая фракция оказалась связанной с хлоропластами и количественно составляла около 10% всей ДНК клетки. При фотоавтотрофном росте имевшийся в среде  $\text{P}^{32}$  быстро

оказывался в составе малой фракции ДНК, т. е. обмен хлоропластной ДНК шел значительно быстрее в присутствии света [725]. Из *C. pyrenoidosa* также выделили 2 фракции ДНК с помощью хроматографии на колонке из метилированного альбумина. Одна из фракций оказалась комплексом ДНК—РНК. Нуклеотидный состав комплексной и общей ДНК был разным и не зависел от времени инкубации клеток с  $P^{32}$  [1114]. У *Acetabularia mediterranea* обнаружили 4 фракции ДНК. Ядерная ДНК характеризовалась плавучей плотностью  $1,702 \text{ г/см}^3$  (43% ГЦ) и была основной в цистах. Хлоропластная ДНК —  $1,704 \text{ г/см}^3$  (45% ГЦ) — была основной в осадке гомогенизированных безъядерных клеток после 7-минутного центрифугирования при  $2400 \text{ g}$ . Найдены также митохондриальная ДНК —  $1,714 \text{ г/см}^3$  (55% ГЦ) и неизвестная фракция с плотностью  $1,722 \text{ г/см}^3$  ( $> 60\%$  ГЦ). У *Chlorella pyrenoidosa* с помощью аналитического ультрацентрифугирования обнаружили хлоропластную ДНК ( $1,687 \text{ г/см}^3$ ), ядерную ( $1,710$ ) и неизвестную ДНК ( $1,7235$ ) [1126].

Количество нуклеиновых кислот в зеленых водорослях сильно колеблется в зависимости от условий, вида водоросли и физиологического состояния. Так, у *Enteromorpha intestinalis* они составляли 0,7% сухого вещества, причем на долю РНК приходилось 57,5% общего количества. Содержание НК в *Scenedesmus acuminatus* достигало 6% [219], в *Pedinomonas minor* — 7,5%, из них на долю РНК приходилось 6,65% сухого вещества [1116]. В составе РНК хлореллы почти 70% ее нуклеотидов содержали 2-О-метилрибозу [467].

Исследование динамики образования т-РНК, р-РНК и ДНК в синхронной культуре *C. pyrenoidosa* с помощью хроматографии на колонке МАК показало, что около  $\frac{2}{3}$  общего количества ДНК в клетке синтезировалось в начале темнового периода, когда содержание р-РНК заметно уменьшалось. У молодых растущих клеток в начале светового периода заметно увеличивалось содержание т-РНК, а через 3 ч до конца светового периода преобладала скорость синтеза р-РНК. Очевидно, р-РНК тесно связана с образованием полифосфатов, которые расходуются на энергоемкие процессы, подобные синтезу ДНК [534]. На свету у хлореллы синтезировалась главным образом р-РНК, в темноте — содержание РНК

уменьшалось [298]. Что касается еще одной фракции РНК — м-РНК, то ее образование оказалось тесно связанным с содержанием цинка в клетках. Содержание Zn определяли активационным анализом, а м-РНК — по включению в нее  $C^{14}$ -гуанина [289].

Содержание ДНК увеличивалось при размножении *Spirogyra sp.* примерно на 200% у зигот и на 20% у конъюгационных трубок по сравнению с вегетативными клетками. Соотношение РНК и ДНК в вегетативных клетках было несколько больше, чем у зигот и конъюгационных трубок. При этом в ядерной фракции и хлоропластах увеличивалось количество основных белков. На последних стадиях конъюгации они подавляли синтез информационной м-РНК и ферментов эндогенного дыхания, таких, как НАД·Н<sub>2</sub>- и цитохром с-оксидаз, НАД·Н<sub>2</sub>- и сукцинат-цитохром с-редуктаз [1151].

В последние годы выясняется возможная роль ДНК не только в передаче генетической информации, но и в каких-то фотосинтетических процессах [632]. У *C. ellipsoidea* при переходе темновой культуры в световую в первый период фотосинтеза происходило нарастание количества белков и РНК. При синтезе ДНК суммарное количество РНК уменьшалось [723]. На свету общее количество НК в клетках и в хлоропластах *C. vulgaris* увеличивалось [982]. Ускоренное образование ДНК во второй половине светового и в начале темнового периода показано также у *C. pyrenoidosa* [1221]. Это позволило предположить, что соответствующие процессы идут в такой последовательности: фотосинтез — ассимиляция неорганического азота — синтез белков и РНК — синтез ДНК и хлорофилла.

Эта схема неожиданно получила подтверждение при изучении образования хлоропластов у водорослей другого отдела — *Euglena gracilis*. При выключении актиномицином Д синтеза РНК, проходящего в зависимости от ДНК, образование хлоропластов и хлорофилла подавлялось. Для нормального синтеза хлорофилла и образования хлоропластов необходима ДНК [917]. У бесхлорофильного мутанта *C. pyrenoidosa* свет стимулировал, видимо с помощью каротина, образование сначала РНК, а затем в меньшей степени ДНК [1178]. Как отмечалось, содержание РНК более изменчиво, чем содержание ДНК. Например, оно заметно изменялось во время ро-



ста и развития *Asteromonas gracilis*, а также в отличие от ДНК зависело от источника азотного питания [262].

Совокупность биохимических, генетических и морфологических данных свидетельствует о полуавтономной природе хлоропластов. Они, вероятно, играют значительную роль в явлениях нехромосомной наследственности [95]. Во всяком случае, меченый  $H^3$ -тимидин оказывался на концах пиреноида в хлоропластах, но не в ядрах у *Bryopsis plumosa*, причем этот процесс шел во время синтеза ДНК перед делением и переходом метки в дочерние хлоропласты. В связи с этим полагают, что тимидинкиназа присутствует в хлоропластах, но отсутствует в ядрах этих водорослей [1223]. Подобные результаты получены при работе с *Acetabularia mediterranea* с помощью добавления  $H^3$ -тимидина и  $H^3$ -уридина в присутствии актиномицина Д. Удаление ядра не влияло на включение тимидина в ДНК хлоропластов и мало влияло на включение уридина в РНК, тогда как актиномицин подавлял эти процессы и в безъядерных, и в интактных клетках [1181]. О разных путях синтеза ДНК в ядрах и хлоропластах свидетельствует и значительно большая скорость включения 5-бром-урацила в ядерную ДНК вместо тимина по сравнению с включением в ДНК хлоропластов. Этот аналог тимина замещал в ядерной ДНК тимин и цитозин, а в хлоропластной ДНК только цитозин [726]. У хлореллы синтез ядерной ДНК предшествовал синтезу хлоропластной ДНК [487].

Открыта важная роль АМФ в восстановлении сульфата в хлорелле. Из экстракта был выделен S-аденозинметионин [1159]. Выяснено, что присутствие серы абсолютно необходимо для осуществления клеточного деления, деления ядер и синтеза ДНК [660, 661]. Поглощаемая водорослями сера очень быстро оказывалась в составе различных нуклеотидов [1325] и в нуклеозидной фракции, в частности уридиновой. С пептидом этот нуклеозид был связан через  $C_2$  и  $C_3$  рибозы [1305].

Заметную роль в процессах синтеза белка в клетке играет полиуридиновая кислота. Так, наличие синтетической полиуридиновой кислоты существенно ускоряло включение меченых аминокислот в состав полипептидов в присутствии бесклеточных гомогенатов из *C. pyrenoidosa* [539].

С помощью хроматографии на бумаге смесью изо-

масляная кислота — уксусная кислота — вода (19:0,4:11) в этанольных экстрактах *C. pyrenoidosa* штамм 211-8е найдены свободные урацил, уридин, аденин, аденозин, гуанин, гуанозин и все 3 нуклеотида этих оснований, кроме ГТФ, цитозин, цитидин, гипоксантин, инозин, ИМФ и ИДФ [343, 1281].

В составе *C. ellipsoidea* обнаружены алифатические амины. Содержание этаноламина падало во время роста клеток и увеличивалось при их созревании, параллельно содержанию ДНК и НАДФ. Содержание спермидина почти не менялось в течение жизненного цикла, подобно содержанию РНК и белка. Найдены также путресцин, кадаверин и 1,3-диаминопропан. Предполагается, что этаноламин участвует в метаболизме фосфолипидов, спермидин регулирует синтез РНК и белка, а путресцин является предшественником спермидина [763].

**Липиды.** Содержание липидов в зеленых водорослях, как углеводов и азотсодержащих веществ, колеблется. Несмотря на то что абсолютная величина содержания липидов заметно ниже, чем белков и углеводов, условия культивирования могут резко повлиять на эту величину. Например, в среде с концентрацией азота ниже 0,001 М при сильном освещении в течение 2 месяцев в клетках хлореллы накапливалось до 80% сухого вещества липидов [1214].

Видимо, ускоренный синтез некоторых липидов при азотном голодании — общая реакция водорослей. Так, *C. pyrenoidosa* резко усиливала в этих условиях синтез жирных кислот с 18 атомами углерода, главным образом олеиновой кислоты (18:1), содержание которой увеличивалось до 40% от общего количества липидов [128]. Это, очевидно, происходит в результате образования новых или перестройки и активации ранее существовавших систем. Источник азотного питания влияет на синтез липидов. Например, при выращивании этой хлореллы на среде с ацетатом и глюкозой наличие  $NH_4^+$  и  $NO_3^-$  не влияло на включение  $C^{14}$  в разные фракции. Наличие  $10^{-4}$  М  $NO_2^-$  в темноте тормозило синтез липидов. Свет ускорял синтез, но состав жирных кислот менялся незначительно. Наличие в среде органических источников углерода, таких, как ацетат или глюкоза, вызывало колебания в количественном содержании жирных кислот, но мало изменяло их качественный состав [1102].



Выше отмечалось, что с возрастом содержание белков в клетках водорослей уменьшается, а липидов — увеличивается. У 4-недельной *Ankistrodesmus braunii* липидов было 18,6% сухого вещества, а у 7-недельной — 33,7%. При этом в составе жиров было 33%  $C_{16:0}$ , 54%  $C_{18:1}$  и 13%  $C_{18:3}$  кислот [1147]. Среди 11% сухого вещества жирных кислот в *Polytoma uvella* 23—33% их составляли насыщенные кислоты, 30% — моноеновые, 22—25% — диеновые, 10—12% — триеновые, 11—14% — тетраеновые и следы более ненасыщенных [878]. При анализе липидов хлорококковых водорослей в эфирной вытяжке 51—78% составляли жиры. В остатке содержались пигменты, воски, фосфатиды, углеводороды и стеролы [270]. У синхронной *Chlorella ellipsoidea* более 80% жирных кислот были ненасыщенными, однако наблюдалось заметное количество пальмитиновой ( $C_{16:0}$ ) кислоты. Все кислоты неполярной фракции (растворимой в хлороформе), кроме триеновых, интенсивно накапливались перед делением клеток, тогда как в полярной фракции (растворимой в метаноле) — на ранних стадиях развития. При делении клеток общее содержание жирных кислот уменьшалось, но на всех стадиях преобладала олеиновая ( $C_{18:1}$ ) кислота [774]. Во фракции диглицеридов преобладали  $C_{18:3}$  и  $C_{16:3}$  кислоты. Среди свободных жирных кислот было много линоленовой ( $C_{18:3}$ ) кислоты [1015]. В экстрактах липидной фракции *Botryococcus braunii* было мало свободных жирных кислот. В составе жиров преобладали пальмитиновая ( $C_{16:0}$ ), олеиновая ( $C_{18:1}$ ) и октакозеновая ( $C_{28:1}$ ) кислоты. Обнаружены также  $C_{18:2}$ ,  $C_{18:3}$ ,  $C_{26:1}$  кислоты и редкая в природе  $C_{28:2}$  кислота. Найдены некоторые  $\alpha$ -,  $\omega$ -дикарбоксильные кислоты с  $C_{14-19}$  [508].

На свету у синхронной культуры *C. vulgaris* увеличивалось соотношение полярных липидов в хлоропластах — галактозил-глицеридов, сульфохиновозил-глицеридов (сульфолипидов) и фосфатидил-глицерина. Миксотрофные условия выращивания не влияли на состав жирных кислот. На минеральной среде свет вызывал относительное увеличение содержания  $\alpha$ -линоленовой ( $C_{18:3}$ ) кислоты [982], а также линолевой ( $C_{18:2}$ ). На среде с углеводами метка из  $C^{14}O_2$  слабо включалась в высокомолекулярные кислоты. При выращивании только на  $CO_2$  метка быстро включалась в 18:1 кислоту, а на

$C^{14}$ -ацетате в стеариновую (18:0). Видимо, полиеновые  $C_{18}$  кислоты образуются из  $C_{18:0}$ . Поскольку метка во всех случаях включается в карбоксил ненасыщенной кислоты, как у сине-зеленых и красных водорослей, считают, что все эти три отдела водорослей родственны филогенетически [657]. В темноте на  $C^{14}$ -ацетате метка быстро оказывалась у *C. vulgaris* примерно на 30% в липидах, главным образом в  $C_{18:1}$  кислоте. На свету она оказывалась в составе жирных кислот фракций фосфатидил-глицерина, лецитина, моногалактозил-диглицерида и в нейтральных глицеридах. В состав жирных кислот фракций дигалактозил-диглицеридов, сульфолипидов, фосфатидил-этаноламина и фосфатидил-инозита метка включалась медленнее. Вероятно, первая группа липидов, с большей скоростью обмена, активно участвует в биосинтезе жирных кислот, а вторая в значительной степени является структурным компонентом клеточных органелл [985].

У *Pedinomonas minor* при общем содержании липидов 21,1% 4,6% составляли фосфолипиды [1116]. У *C. ellipsoidea* наблюдались значительные колебания в содержании сульфолипидов в зависимости от авто- или гетеротрофности, причем при автотрофности их было примерно в 5 раз больше, чем при гетеротрофности. С помощью  $C^{14}$  и  $S^{35}$  установили, что обе метки быстро оказывались в сульфолипидах. В гетеротрофных условиях они перераспределялись в другие вещества. По изменению распределения меток в разных условиях было установлено, что сульфолипиды играют роль резерва как углерода, так и серы. При недостатке обоих элементов в среде сульфолипиды деацилировались до жирных кислот и сульфохиновозил-глицерина, причем сульфохиновозил-глицерин разрушался, а сера оказывалась в составе белков и полиоз. При недостатке в среде углерода сульфолипиды расщеплялись до лизолипидов и далее [947, 948]. При этом в среду выделялись ферменты, имевшие сульфо-, фосфо-галактолипазную активность [946]. За 5 мин фотосинтеза с  $S^{35}O_4^{2-}$  в *C. pyrenoidosa* образовывалось 5 сульфолипидов, в том числе сульфогликолипид, сульфогликоглицерин и 8—10% лизосульфолипида. С увеличением экспозиции до 1 и 4 ч  $S^{35}$  значительно перераспределялась в другие соединения, что свидетельствует о высокой метаболической подвижности сульфолипидов

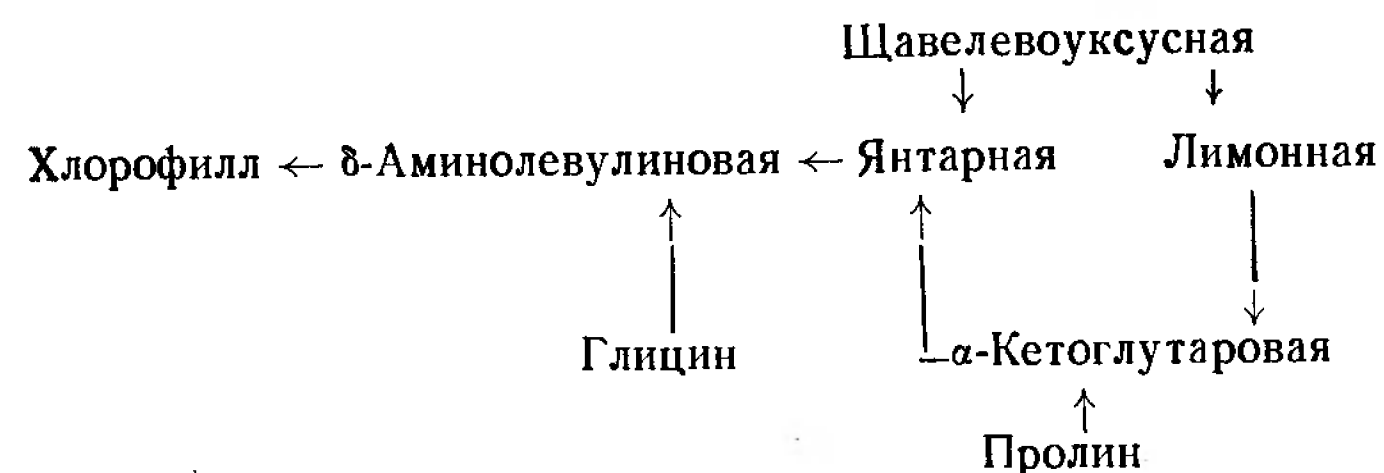
В темноте включение  $S^{35}$  в липиды уменьшалось в 3—4 раза, хотя скорость поглощения уменьшалась незначительно. Синтез сульфолипидов у взрослых клеток был меньше, чем у делящихся при образовании автоспор [147].

Среди стеролов обнаружено около 0,23% сухого вещества хондрилластера — исходного вещества для получения кортизона. Главным компонентом неомыляемой фракции липидов у хлореллы оказался эргостерол [729], а у *Polytoma uvella* — 7-дегидрохолестерол [878]. Содержание стероидов колеблется от 0,07% у *Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus quadricauda* до 0,5% у *S. spinosus* [1254]. Содержание эргостерола в течение цикла развития *C. ellipsoidea* почти не менялось. Зато содержание  $\Delta_5$ -3- $\beta$ -олстероида резко падало перед началом выхода аутоспор. Содержание стеролов кортикоидного типа возрастало в период активного фотосинтеза и увеличения биомассы клеток, но уменьшалось при их созревании [1014]. Среди 0,1% сухого вещества стеролов *C. vulgaris* 65% составлял хондрилластерол, 25%  $\Delta^7$ -эргостенол и 10%  $\Delta^7$ -хондрилластенол.  $\Delta^7$ -Эргостенол и  $\Delta^7$ -хондрилластенол впервые выделены из природных источников [1033]. С увеличением методических возможностей количество найденных в зеленых водорослях стеролов возрастает. Из *C. vulgaris*, *C. ellipsoidea* и *C. saccharophila* выделен хондрилластерол с  $\beta$ -ориентацией алкильной группы при  $C_{24}$  в противоположность  $\alpha$ -ориентации у высших растений. Основным стеролом у них был порифрастерол. Кроме них, впервые в растительных объектах обнаружены клионастерол и 22-дигидробрассикастерол [1034].

Содержание углеводов у *C. vulgaris* составляло 0,1—0,2% как в автотрофных, так и в гетеротрофных условиях на среде с глюкозой, причем в гетеротрофных условиях на среде с глюкозой основными *n*-парафинами выступали пента- и гептакозаны. В автотрофных условиях содержание парафинов с 17—36 C было равномерным. У *C. ellipsoidea*, *C. nocturna* и *C. vanniellii* найдены такие же парафины с соотношением углеводов с четным количеством C к таковому с нечетным числом 1:1, тогда как у высших растений оно менее 1 [1033]. Несколько гомологичных серий насыщенных углеводов и одну гомологичную серию ненасыщенных углево-

дородов обнаружили также в *Scenedesmus quadricauda*, причем соотношение четных и нечетных парафинов равно 1, несмотря на преобладание *n*- $C_{17}$  гомологов. Среди олефинов преобладали 1- $C_{27}$  алкены. Обнаружены также насыщенные неидентифицированные углеводороды [1238].

**Пигменты.** Зеленые водоросли содержат дополнительный к хлорофиллу а хлорофилл b [767, 1026, 1142]. Биосинтез хлорофилла давно привлекает внимание физиологов и биохимиков растений [65, 202]. Отметим, что биосинтез хлорофилла тесно связан с другими веществами водорослей. По степени включения  $C^{14}$  пролина, глутаминовой, янтарной и  $\delta$ -аминолевулиновой кислот в хлорофилл а предложена следующая схема [524]:



Функция хлорофилла а общепризнана. Он является единственным пигментом, способным с помощью поглощенной энергии осуществлять фотолиз воды и связанные с этим световые реакции. Помимо известных функций хлорофилла в фотосинтезе, он, по-видимому, ответствен за одну из фотореакций, приводящих к ориентированию хлоропластов в клетках [1167].

В настоящее время получила распространение точка зрения о двусветовой реакции фотосинтеза. Обе реакции, по-видимому, осуществляются комплексами хлорофиллов. В частности, из *Chlorella pyrenoidosa* выделен комплекс белка с хлорофиллом а и хлорофиллом b в эквимольных количествах с максимумом абсорбции в красной области спектра при 672 нм [284].

Микроспектрофотометрия отдельных клеток *Scenedesmus obliquus*, *Chlamydomonas* sp. и *Chlorella pyrenoidosa* показала комплексную природу хлорофиллов у этих водорослей. Хлорофилла b было 2 формы, а хлорофиллов а несколько [1272]. Подтверждается точка зре-

ния, что фотосистема I содержит несколько форм хлорофилла а с преобладанием длинноволновой формы — 680, а фотосистема II содержит коротковолновые формы хлорофилла а и b.

Комплекс белка с хлорофиллом может содержать разное количество последнего в зависимости от условий выращивания водорослей. Отношение хлорофилл:ламеллярный белок хлоропластов в темноте на безазотной среде увеличивалось, а при недостатке Fe, K, Mg и N в автотрофных условиях уменьшалось. Колебания этого отношения у *Chlamydomonas reinhardi* 0,63—0,97, у *Chlorella vulgaris* 1,01—1,60, у *C. pyrenoidosa* 0,73—1,23 [1056].

Содержание хлорофиллов по отношению ко всем пигментам клетки в выращенных под Ленинградом (под открытым небом) массовых культурах водорослей обычно составляло около трети. При общем содержании пигментов 1,1—4,6% сухого вещества у культур *Chlorella* хлорофиллов было меньше, чем каротиноидов, в 2,7 раз, у *Scenedesmus* — в 1,8 раз, у *Ankistrodesmus* — в 1,9 раз. Эти цифры получили при сравнении культур *C. pyrenoidosa*, *C. ellipsoidea*, *C. vulgaris*, *C. luteoviridis*, *C. zopfingensis*, *C. ovalis*, *C. saccharophila*, *S. obliquus*, *S. byngatus*, *S. quadricauda*, *S. dimorphus*, *S. naegeli*, *S. acuminatus*, *S. dispar*, *S. acutiformis*, *S. brasiliensis*, *A. falcatus*, *A. braunii* и *A. nannoselene*. Характерно, что индивидуальные колебания содержания отдельных пигментов, особенно ксантофиллов, у рода *Chlorella* были значительно большими, чем у других родов водорослей [191].

Содержание каротиноидов в разных зеленых водорослях может существенно различаться. Так, у *Dunaliella salina* содержание β-каротина составило 1100 мг%, у *Trentepohlia aurea* 700 мг%, у *T. umbrina* 300 мг%, у *Chlorella pyrenoidosa* 90—140 мг% воздушно сухого вещества [96]. У *D. salina* 90% каротинов составлял β-каротин и 10% α-каротин [60].

Обычно соотношение ксантофиллов и каротинов в зеленых водорослях колеблется около 6:1, хотя могут быть значительные вариации. В клетках *Acetabularia mediterranea* найдены лютеин, неоксантин, виолаксантин, эпоксид лютеина («лороксантин») и атаксантин (3,3-диокси-4,4-дикето-β-каротин) [1109, 1347]. Эпоксид лютеина нашли также у *Pedinomonas minor*, а ликопин — у *P. tuberculata*.

Кроме них, в обеих водорослях нашли оба хлорофилла, β-, α- и γ-каротины, лютеин, лютеоксантин, зеаксантин, виолаксантин, неоксантин и неохром [1117]. В *Cladophora fracta* обнаружены следы антераксантина и мутатоксантина. Возможно присутствие тараксантина [1276]. Красные пигменты атаксантин и после омыления астацин выделены из *Chlamydomonas nivalis* [1303] и *Chlorococcum wimmeri*, причем у *C. wimmeri* синтез этих пигментов зависел от интенсивности света и в меньшей степени от наличия красного света и от концентрации CO<sub>2</sub> [393]. Перечисленные пигменты были обнаружены у разных сценедесмусов [730]. Кроме атаксантина и астацина, у хламидомонады *Haematococcus pluvialis* найден гематоксантин [1355]. У *Chaetomorpha aurea* обнаружен β-каротин, виолаксантин и ауроксантин, а у *Ulva latissima* — флавохром [613, 614]. У *Chlamydomonas reinhardi* обнаружены также зеаксантин, троллеин и цис-изомер γ-каротина. У темновых культур содержание ксантофиллов было значительно ниже нормы [817]. При выращивании *Chlorella pyrenoidosa* на азотнедостаточной среде в ней обнаруживается кантаксантин (4,4'-дикето-β-каротин) [478]. В условиях миксотрофной культуры из *Crucigenia apiculata*, *Haematococcus pluvialis*, *Scenedesmus* sp., *S. basiliensis* выделили наряду с эфирами кантаксантина и атаксантина эхиненон (4-кето-β-каротин) [480]. Эхиненон появлялся также в составе *Dictyococcus cinnabarinus* при выращивании на среде, содержащей сахара [492]. В *Codium setchelli* обнаружен сифонаксантин и его эстер сифонеин [1183].

Обмен ксантофиллов у хлореллы аналогичен обмену их у высших растений. К такому выводу пришли после выяснения обмена лютеина, который окислялся через неоксантин до виолаксантина с последующим восстановлением до каротина [211]. На свету виолаксантин через антераксантин превращается в зеаксантин. Одновременно идут обратные процессы, требующие присутствия O<sub>2</sub>. Эти превращения индуцирует белый и красный свет (более 600 нм), т. е. акцептором его является хлорофилл [646, 647].

Роль каротиноидов в фотосинтезе заключается в том, что, помимо фотосенсибилизации, они защищают от окисления фотосинтетический аппарат клетки. Это об-



щее положение, однако, не исчерпывает возможных других ролей, которые могут выполняться каротиноидами. Есть любопытное наблюдение относительно роли этих пигментов в метаболизме *Chlorella pyrenoidosa*. Поскольку интенсивность освещения связана с синтезом нуклеиновых кислот, причем даже в присутствии ингибиторов фотосинтеза свет стимулировал образование ДНК и особенно РНК, заключили, что единственными пигментами, которые могли бы быть ответственными за это, являются каротиноиды, в частности каротин [1178].

Наличие разных каротиноидов в различных водорослях пытаются использовать в хемотаксономических целях. Например, по наличию вторичных каротиноидов, активности гидрогеназы и степени разжижения желатины, учитывая морфологию клеток, установили отличия 10 видов *Scenedesmus*, 6 видов *Ankistrodesmus* и 8 видов *Chlorella* [794]. У представителей *Scenedesmus* нашли эхиненон, отсутствовавший у представителей *Ankistrodesmus*. У всех обнаружены в разных соотношениях астаксантин и кантаксантин. Виды рода *Chlorella* мало отличаются морфологически, зато заметно биохимически. У других родов водорослей эти особенности обратные.

**Другие вещества.** Содержание золы зеленых водорослей колеблется у разных видов в зависимости от условий существования, в частности от опресненности обитания, от 10 до 34% [94, 123, 306, 416, 898]. В составе золы зеленых водорослей найдены многие элементы, обычно встречаемые и в других растениях. Обращает на себя внимание значительное накопление морскими водорослями *Ulva lactuca* J (до 50 мг%), Zn и Cu (до 62 мг%) [1364]. Следует отметить, что в темноте эта водоросль поглощала J активнее, чем на свету [1124]. Механизм поглощения J у морских *Caulerpa* sp. оказался подобным тому, какой имеется у ткани щитовидной железы животных [291, 869]. Около 50% поглощенного  $J^{131}$  обнаруживалось в белках и липидах *Chlorella vulgaris*, причем значительная его часть находилась в виде 3-йодтирозина и 3,5-дийодтирозина. 65,5% активности эфирной фракции обуславливалось неомыляемыми веществами, пигментами [292].

Нитчатки *Cladophora glomerata*, *Spirogyra* sp., а также хлорококковые *Scenedesmus* sp. энергично аккумули-

руют из водного раствора Fe, Zn, Sr, Co, Rb и другие радионуклиды [61—63, 795]. Поглощение  $Zn^{65}$ , а также других радионуклидов клетками *Chlorella vulgaris* осуществлялось пассивно. Степень концентрирования клетками была выше, чем содержание радионуклидов в среде, на 2—3 порядка, ингибиторы дыхания на поглощение радионуклидов не влияли. По степени поглощения составлен родственный ряд:  $Mg > Ca > Sr > Ba > Mn > Co > Ni > Zn > Cu > La > Cd$ . В целом ряд в таком случае подобен тому, какой наблюдается у ионообменной смолы амберлит ИКС-50. Поскольку ионообменные свойства смолы зависят от карбоксильных групп, предполагается, что из-за наличия карбоксилатов в оболочках клеток происходит пассивное поглощение указанных катионов. В отличие от названных поглощение K является активным процессом и происходит с затратой энергии клеток [315, 815]. Подобные результаты получены также на *Caulerpa racemosa* [657]. Однако нельзя исключить и активное поглощение некоторых ионов. При продувке воздухом культура хлореллы на свету активно поглощала Zn с коэффициентом накопления до 4500 против 130 у убитых клеток. Добавление  $5 \cdot 10^{-4}$  динитрофенола полностью подавляло активное поглощение Zn [551].

Роль отдельных элементов полностью еще не ясна. Обычно считают, что Zn необходим для синтеза хлорофилла. Оказалось, что поглощение водорослями  $Zn^{65}$  в первые часы опыта пропорционально истинному фотосинтезу [308]. Однако у *Chlorella vulgaris* скорость увеличения абсолютного содержания хлорофилла на среде с сахарозой (30 г/л) и без нее в отличие от накопления сухого вещества [347] не зависела от содержания Zn в среде. Добавление в среду другого микроэлемента — Mo — прямо влияло на скорость ассимиляции нитратов и синтез белков при культивировании *Oocystis marssonii* [1089].

В кальцинированных водорослях *Acetabularia mediterranea* найдено большое количество оксалата Ca в оболочках. В вакуолях же оказалось большое количество K [1267]. Процесс кальцификации у *Halimeda opuntia* и *H. discoidea* зависел от фотосинтеза и дыхания, увеличиваясь при усилении освещения, добавлении  $CO_2$  и при аэрации культур. Добавление источников N ингибировала-



ло осаждение  $\text{CaCO}_3$  на 15—45%. Обычно *H. opuntia* накапливала до 10 мг Са на 1 г растений на свету, а в темноте в 2 раза меньше [1222]. Оптимальная концентрация Са в среде для нормального размножения *Chlorella fusca* составляла  $3,4 \cdot 10^{-5}$  г-атом/л. Недостаток Са подавлял рост водорослей и десинхронизировал культуру [1208]. Больше всего в золе *Enteromorpha compressa* и *Ulva pertusa* было Mg (20,5—22,1%), затем S в виде  $\text{SO}_4^{2-}$  (12,3—17,8%) и заметные количества Na, K, Fe и Si [942].

При недостатке в среде K в клетках хлореллы наблюдается низкий уровень кислоторастворимых лабильных фосфатов, особенно полифосфатов, при относительно высоком содержании ортофосфата. Напротив недостаток в среде Mg и Mn приводит к относительному увеличению содержания лабильных фосфатов.  $\text{K}^+$  и  $\text{Mg}^{2+}$  способствовали образованию лабильных фосфатов и в темноте, и на свету [309].

Недостаток Mg в среде приводит к гигантизму клеток у хлореллы и к их гибели, избыток вызывает ускоренный рост [1104]. Правда, в последнем случае Mg участвовал в опыте в виде сульфата, так что трудно установить действительное влияние собственно Mg. Его роль как фактора, влияющего на синтез хлорофиллов, давно известна. Содержание Mg в среде влияет и на соотношение хлорофиллов и каротиноидов [49]. Выяснено также влияние Fe [141, 142] и Cu [356] на рост и фотосинтез хлореллы. Эти и подобные им работы по выяснению роли микроэлементов в жизнедеятельности водорослей подтверждают точку зрения, согласно которой они используются в качестве кофакторов разных ферментов.

Большого внимания заслуживают исследования обмена серы из-за ее первостепенной роли в метаболизме водорослей и морфогенезе. Далеко не вся усваиваемая клетками *Acetabularia mediterranea*  $\text{S}^{35}$  оказывалась в составе белка, а лишь  $1/10$ — $1/20$  часть ее [437]. Много метки было в липидной фракции [944], а также в составе нуклеотидов [662]. На свету талломы *Ulva pertusa* и *Monostroma nitidum* поглощали за 30 мин в 10 раз больше  $\text{S}^{35}$ , а за 24 ч — в 30 раз больше, чем в темноте. Значительная часть  $\text{S}^{35}$  накапливалась в этанолнерастворимой фракции, а та часть, которая была растворима в этаноле, содержала много d-цистеиновой кислоты [1152].

Абсорбция  $\text{SO}_4^{2-}$  очень сходна с абсорбцией  $\text{CrO}_4^{2-}$ . Процесс шел против концентрационного градиента у *Chlorella pyrenoidosa* и зависел от наличия SH-групп [1297].

Клеточное деление у *Chlorella ellipsoidea* наступало только при достаточном количестве S в клетках, в частности, в виде пантотеновой кислоты. Последняя, как составная часть КоА, не синтезировалась при добавлении к серонедостаточной культуре только сульфата. Лишь при одновременном внесении нитрата в условиях фотосинтеза содержание связанной пантотеновой кислоты в виде КоА сильно возрастало, снижалось количество липидов в клетках и начиналось клеточное деление [1013]. Возможно, имеется связь клеточного деления с энергетическим процессом, обеспечивающим деление, через ацетил-КоА. Очевидно, в эту энергетическую систему входят также серусодержащие нуклеотиды. Включение в них S показывалось неоднократно [746, 1307].

Выявлена важная роль P в процессах поглощения клетками сульфатов и наоборот. При недостатке в среде P в клетках увеличивалось содержание  $\text{SO}_4^{2-}$ , соединений восстановленной серы, сульфолипидов. Содержание белков уменьшалось. При поступлении P в среду потребление S в первые часы опыта резко тормозилось, но синтез ДНК и белка заметно ускорялся [830—832].

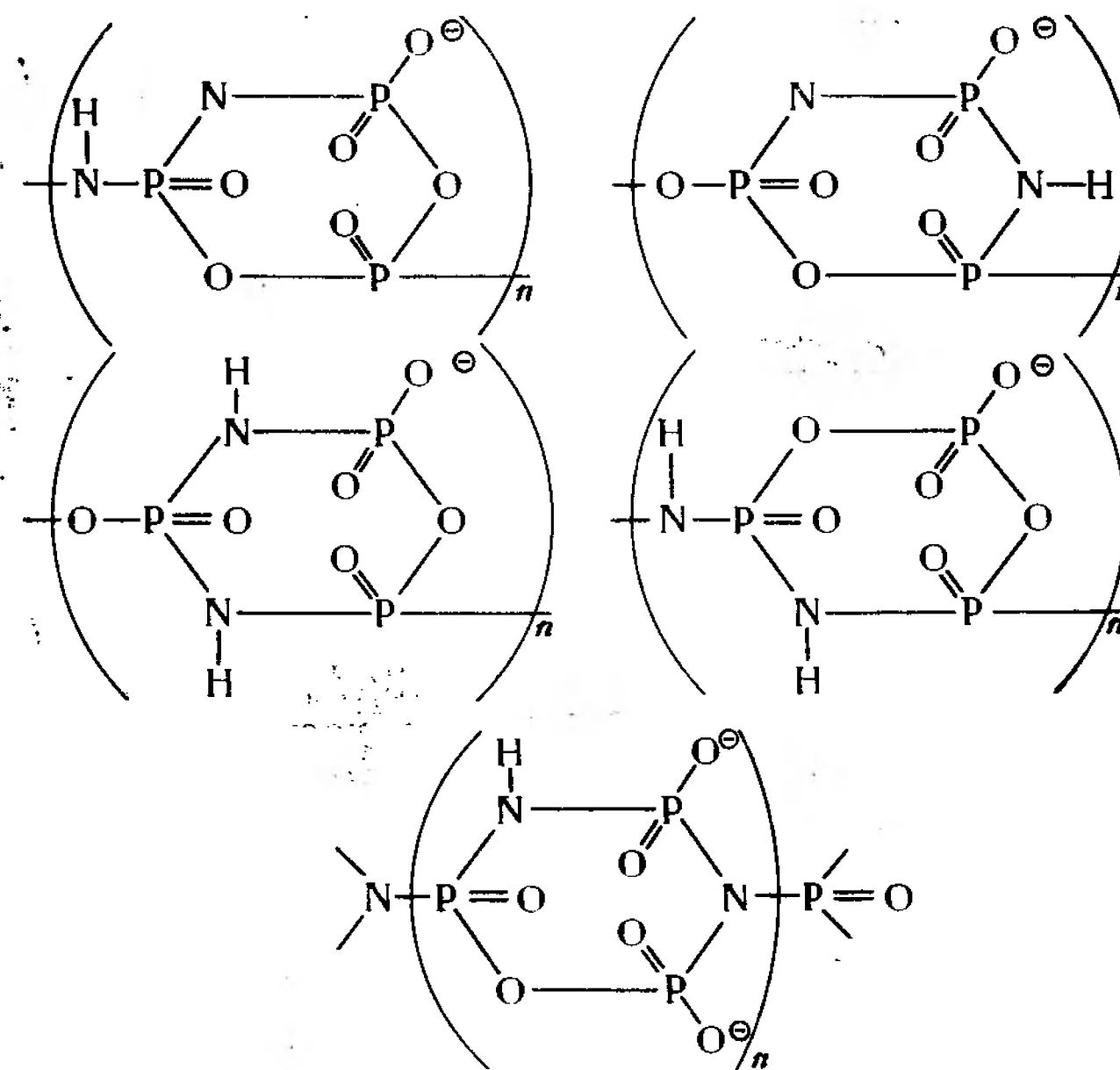
В качестве возможных механизмов, контролирующих накопление неорганического фосфата клетками *Chlorella pyrenoidosa*, называют изменение отношения АТФ/АДФ [477]. Так, *Scenedesmus quadricauda* перед ночной споруляцией и фазой деления при естественной смене дня и ночи значительно уменьшала содержание неорганического фосфата в среде. Отмечена прямая связь с ритмом клеточного деления содержания в клетках нерасстворимого в ТХУ фосфата [1016]. То же обнаружили у синхронизированной культуры *C. pyrenoidosa*. В конце периода клеточного развития, перед делением, синтез полифосфатов существенно замедлялся. Содержание липидного и кислотонерастворимого P эфиров и нуклеотидов увеличивалось [311, 312].

Полифосфаты в хлорелле находятся в виде волютиновых гранул. Энергия их разложения может быть использована в эндогенном метаболизме. В этом заключается, по-видимому, вторая функция полифосфатов, по-

мимо их роли как источника неорганического Р [814]. Заметим, что в выяснении функции полифосфатов существенное значение имеет методика обработки результатов. Например, при выражении результатов в процентах общего Р у *S. pyrenoidosa* выявляется обратная зависимость между содержанием полифосфатов и нуклеиновых кислот. Однако при расчете на клетку кривая изменения содержания полифосфатов получается линейной, а кривая изменения содержания нуклеиновых кислот почти логарифмической. Отсюда вывод, который в первом случае сделать было бы невозможно: в нормальных условиях роста полифосфаты, очевидно, не являются фосфорилирующими агентами для НК [686].

У *S. obliquus* в клетках найдены как низко-, так и высокополимерные фосфаты, причем с возрастом культуры значительно увеличивается содержание высокополимерных фосфатов за счет низкополимерных. У *Dunaliella viridis* полифосфаты отмечены лишь в начале логарифмической фазы роста с последующим исчезновением [42, 43]. Высокополимерные полифосфаты у хлореллы оказались смесью полифосфатов с числом  $n$  более 15. Кольцевых три- и тетраметафосфатов, пиро- и триполифосфатов клетки не накапливали [296]. Полифосфаты у *S. ellipsoidea* легко разделяли последовательными экстракциями 8% ТХУ (фракция А), холодной ( $0^\circ$ ) КОН при pH 9 (фракция В) и 2 н. КОН (фракция С). Остаток — фракция D. В нормальных условиях фракции В и D являлись аккумуляторами Р, а фракции А и С — метаболитами на путях обмена между фосфатами, ДНК и фосфопротеинами [761]. Фракция А накапливала  $P^{32}$  независимо от света, даже из внутриклеточных источников [945].

Недавно в полифосфатах хлореллы обнаружили имидодифосфатные связи. При ИК-спектроскопии получен пик при  $1400\text{ см}^{-1}$ . Анализ выделенных полифосфатов показал, что полимер состоит из субъединиц, которые являются циклическими и содержат как имидодифосфатные связи, так и обычные фосфорангидридные. На 1—2 моль фосфата в молекуле полимера приходится 1 моль аммиака. Гидролиз 1 н. кислотой при  $100^\circ$  давал не пиро- и триполифосфаты, а ди- и трифосфаты. Очевидно в полимере возможны следующие 5 типов остатков [468]:



Формулы возможных имидополифосфатов

Поглощение Р связано с поглощением катионов, причем этот процесс двусторонний. Выявлено активирующее действие  $Na^+$  на поглощение Р клетками *Ankistrodesmus braunii*. Это влияние особенно заметно при малых концентрациях фосфата: менее  $10^{-5}$  М. Включение фосфата при активировании шло главным образом в органическую, кислоторастворимую фракцию, т. е. в макроэргические соединения [1197]. Подобные результаты получены при изучении взаимозависимости поглощения Р, Са и К [572]. У *Scenedesmus obtusiusculus* обнаружена АТФ-аза, активируемая  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  и  $Na^+$ . Увеличение активности фермента на свету ускоряло обмен  $K^+$  и  $Na^+$  между клетками водорослей и средой [936]. АТФ-аза интактных клеток отличалась от фермента хлоропластов не одним оптимумом pH (7,2), а тремя (5,6; 6,4 и 7,2), причем АТФ-аза у клеток водорослей ингибировалась уабаином, а у хлоропластов — нет [937]. Вместе с тем клетки сценедесмуса при недостатке Р не поглощали  $Na^+$  до тех пор, пока в среду не добавляли  $PO_4^{3-}$  [831]. По-

глощение катионов клетками *C. pyrenoidosa* шло более активно, чем анионов, и почти не зависело от содержания катионов в полной среде. Это предполагает синтез самими клетками органических анионов [1156].

Ферменты зеленых водорослей по сравнению с ферментами других водорослей изучены сравнительно хорошо. Из *Cladophora rupestris* и *Ulva lactuca* выделены карбогидразы, действующие на  $\alpha$ - и  $\beta$ -глюкозиды, лактозу, маннан, ксилан, крахмал, гликоген, ламинаран, лихенин, глюкан, целлодекстрин и Na-карбоксиметилцеллюлозу [523]. На стационарной фазе роста у *Chlorella pyrenoidosa* обнаружили АДФ-глюкозо-пирофосфорилазу, участвующую в синтезе крахмала. Она активируется Mn в концентрации  $2-2,5 \cdot 10^3$  М и особенно Mg в концентрации  $10^{-2}-10^{-3}$  М. При достаточном количестве АДФ-глюкозы, что бывает во время активного фотосинтеза, этот фермент, а не трансгликозилаза, регулирует синтез крахмала [1146].

В *Hydrodictyon reticulatum* обнаружены амилаза, фосфорилаза, кислые фосфатазы, триозо-изомераза, фосфофрукто-альдолаза, фруктозо-6-фосфат-дегидрогеназа, дегидрогеназа молочной кислоты и альдолаза [1107, 1108]. В *Ulva lactuca* не найдена алкоголь-дегидрогеназа, характерная для высших растений. Не обнаружили также глицерофосфат-дегидрогеназы, фосфоглюко-мутазы, карбоксилазы и гексокиназы [734—738]. В бесклеточных экстрактах неаполитанских *Cladophora* sp., *U. lactuca*, *Enteromorpha compressa*, *Caulerpa prolifera*, *Valoniutricularis* обнаружены дегидрогеназы глутаминовой и яблочной кислот, альдолаза, трансаминазы глутамат-оксалацетата и глутамат-пирувата [1005].

Наблюдения за путями превращений разных атомов меченой глюкозы привели к выводу, что у хлореллы могут быть несколько путей превращений глюкозы [1251]. Минимально возможны 2 пути — через гликолиз и через пентозофосфатный цикл, ведущий к обмену аминокислот. Оба пути использования глюкозы при дыхании *Chlorella vulgaris* оказались равноценными [414, 1253]. Активность ферментов глиоксилатного цикла прямо пропорциональна скорости роста клеток на среде с ацетатом. Известно, что участниками этой модификации цикла трикарбоновых кислот являются неспецифичные ацето-КоА-киназа, цитрат-конденсирующий фермент, акони-

таза и малат-дегидрогеназа и специфичные малат-синтаза и изоцитрат-лиаза. При выращивании водорослей на среде с ацетатом в темноте активность малат-синтазы и изоцитрат-лиазы значительно увеличивается [1252]. Оба специфичных фермента глиоксилатного цикла найдены в *Polytomella caeca*, причем малат-синтаза локализовалась в клеточных частицах, а изоцитрат-лиаза была в основном цитоплазматической [650]. Изоцитрат-лиаза у термофильного штамма *Chlorella pyrenoidosa* 7-11-05 индуцировалась при помещении в темноту клеток, которые находились на разных стадиях жизненного цикла. Ингибирование синтеза цитоплазматических белков циклогексимидом не блокировало синтез фермента [310]. Белок изоцитрат-лиазы быстро исчезал из клеток этих водорослей при замене ацетата в среде глюкозой, причем изменение содержания остальных растворимых белков было значительно меньшим [745].

Во многих водорослях найдена каталаза [1004, 1107, 1257, 1258]. В клетках хлореллы не обнаружили цитохромоксидазы и полифенолоксидазы, но нашли оксидазы пиридиннуклеотидов в качестве терминальных [259]. В ацетоновых экстрактах мезофильной *Chlorella pyrenoidosa* и термофильной *C. vulgaris* была обнаружена пероксидазная активность при pH 7,5 [260].

Недавно обнаружили новый фермент у *Chlamydomonas reinhardi* с невыясненным механизмом действия. Он появлялся у спорангиев перед выходом спор и его единственной известной функцией явилось разрушение оболочек спорангиев. Этот фермент полностью специфичен для исследованных водорослей и не оказывал никакого видимого действия на клетки водорослей, которые не находились на стадии спорообразования. На клетки других видов водорослей (*Gonium sociale*, *Eudorina elegans*, *Pandorina morum* и *Volvox aureus*) он не действовал. В результате действия этого фермента не появлялись никакие диализуемые продукты. При сравнении его с другими ферментами никакого сходства не оказалось [1162].

С помощью разных субстратов изучали активность эстераз у *Trebouxia* sp., выделенных из лишайника *Lasallia papillosa*. Была установлена арил-, карбоксил-, ацетил-фосфодиэстеразная активность, а также обнару-



жена липаза, арилсульфатаза, глюкозо-6-фосфатаза и ортофосфорил-моноэстер-фосфогидраза. Обнаружена высокая специфическая активность на высокомолекулярные субстраты с  $C_{10-18}$  и на циклические системы с  $C_2$  в боковой цепи, но низкая активность на низкомолекулярные субстраты с  $C_{4-8}$ . Очевидно, эстеразная система водорослей используется и для гидролиза ( $C_{10-18}$ ), и для синтеза ( $C_{4-8}$ ), что важно для переноса субстратов в водорослях и между ними и микобионтами в лишайниках [1123]. У *Dunaliella tertiolecta*, выращивавшейся в условиях обильного питания, найдена кислая фосфатаза. Не исключена возможность образования щелочной фосфатазы при дефиците в среде каких-либо веществ или элементов [294]. Кислые фосфатазы разных водорослей могут отличаться по действию. Эти эстеразы у *Acetabularia mediterranea* и *Acicularia schenskii* специфичны для каждого вида, что позволяет выяснить влияние ядра и цитоплазмы одного вида на синтез специфичного белка в другом. Прививка одного вида водорослей на другой в любом варианте приводит к превращению фосфатазы *Acic. schenskii* в фермент, свойственный *A. mediterranea*. Фосфатаза *A. crenulata* при подобных прививках сохраняет свою специфичность [438].

Разные виды *Acetabularia* очень удобны для решения морфогенетических проблем, поскольку у крупной клетки этих водорослей легко удалить ядро и в дальнейшем наблюдать за образованием специфичных стебельков, мутовок и шляпок. Оказалось, например, что у *A. mediterranea* ферментная система, контролирующая образование шляпок, существует отдельно от ферментной системы, ответственной за образование стебельков и мутовок [1367].

У *A. mediterranea* нашли ферменты галактозного обмена — фосфоглюко-изомеразу, фосфоглюко-мутазу, УДФ-глюкопири-фосфорилазу, УДФ-глюкозо-4-эпимеразу и нуклеозиддифосфат-киназу [1366]. В бесклеточных экстрактах из *Dunaliella tertiolecta* и *Tetraselmis maculata* обнаружена энолаза — обычный фермент гликолитического цикла [295].

В водорослях родов *Ulva* и *Enteromorpha* и в *Chaetomorpha aerea*, как в бурых и красных водорослях, установлена пирофосфатазная активность на поверхности талломов [537]. Неорганическая пирофосфатаза обна-

ружена и у *Acetabularia mediterranea* [1366]. В хлорелле найдена аргиносукциназа [1310]. В бесклеточных экстрактах гомогенатов *U. lactuca* обнаружили также трансаминазную и дегидразную активность глутаминовой и аспарагиновой кислот [736, 737]. У *Chlorella vulgaris* и *Prototheca zopfii* обнаружили имидазолглицерофосфат-дегидрогеназу, участвующую в процессе синтеза предшественника гистидина — имидазолглицерина [1194]. В бесклеточных экстрактах *C. pyrenoidosa* найдены дегидрогеназы глутамата, аланина и глицина, специфичные к НАД, и глутамата и глицина, специфичные к НАДФ, а также глутаминсинтетаза. В присутствии  $NH_4^+$  активность дегидрогеназ аминокислот была выше, чем в присутствии  $NO_3^-$  [209]. Глутамин легко использовался клетками этих водорослей и превращался в глутаминовую кислоту, которая расщеплялась на пролин и  $\alpha$ -кетоглутаровую кислоту, вступавшую в ЦТК [889].

В некоторых видах найдена аллантиназная и аллантинказная активность, причем в пресноводных водорослях она выше [1304]. Нитритредуктаза появлялась у *C. pyrenoidosa* на свету при наличии в среде  $NO_2^-$  [807]. Активность этого фермента и нитратредуктазы у *Ankistrodesmus braunii* претерпевала сезонные колебания. Максимальная активность наблюдалась в июне — июле, минимальная — в октябре — ноябре [793]. Из свойств нитратредуктазы у *C. vulgaris* можно отметить большую чувствительность к аммонии, ингибирующей этот фермент [956, 1012]. В экстрактах 7 видов зеленых водорослей, в том числе в *Caulerpa brachypus* и *Cladophora glomerata*, обнаружена сульфит-редуктаза [1144].

Зато в присутствии  $NH_4^+$  у *C. vulgaris* значительно увеличивалась активность глутамат-дегидрогеназы на 40—100% по сравнению с выращиванием на  $NO_3^-$ . Источник азота не влиял на активность ферментов, не участвующих в азотном обмене, — малат-дегидрогеназу и изоцитрат-лиазу [957].

Обычно у зеленых водорослей не находят уреазной активности. Тем не менее большинство зеленых водорослей хорошо растут на мочеvine. Характер усвоения мочевины у *C. ellipsoidea* и ингибирование процесса ацетатом подобно выращиванию водорослей на среде с  $NH_4^+$  позволяет предполагать, что ассимиляция мочеви-



ны у этих водорослей сходна с ассимиляцией  $\text{NH}_4^+$  [1009]. Дегидрогеназа мочевины у зеленых водорослей отличается от фермента печени тем, что восстанавливает больше НАДФ, а не НАД [1010].

Известно, что эволюция фотосинтеза шла по пути замены восстанавливающих ферментных систем, приспособленных к водороду в газовой фазе, на окислительные системы, использующие  $\text{O}_2$  среды. И все же неиспользуемые в настоящее время восстановительные системы в некоторых водорослях иногда проявляются. Такое гидрогеназное действие характерно для водорослей родов *Scenedesmus* и *Chlamydomonas*. Фиксация  $\text{CO}_2$ , фоторедукция в атмосфере  $\text{H}_2$  при небольшой освещенности (1250 лк) весьма значительна и превышает фотосинтез в 2—4 раза [609, 610]. Гидрогеназа на свету, по видимому, инактивируется благодаря действию на нее появляющегося при фотосинтезе  $\text{O}_2$  [658]. Напротив  $\text{CO}_2$  стимулирует активность этого фермента. При pH 6,4 поглощение  $\text{H}_2$  клетками *C. pyrenoidosa* прекращалось после поглощения 3 молей  $\text{H}_2$  на 1 моль восстанавливаемого нитрита. Очевидно, гидрогеназа у водорослей образуется в той части механизма фотосинтеза, для которой также необходимо каталитическое действие  $\text{CO}_2$  [1231]. Любопытно, что вещества, находящиеся в прокипяченном морковном экстракте, каким-то образом предохраняют фермент от полной инактивации при фотосинтезе [428]. Видимо, среди этих веществ существенную роль играет глюкоза [1232]. На примере *Scenedesmus obliquus* было показано, что глюкоза действительно увеличивает максимальную активность гидрогеназы, хотя проявление этой активности у синхронных культур запаздывало на 12 ч. Существенным фактором для проявления гидрогеназной активности клеток было присутствие в среде Fe [1360].

Помимо нахождения гидрогеназы, о сохранении уже утраченных ныне функциональных систем у зеленых водорослей свидетельствует обнаружение *Chlorella* sp., способной усваивать метан. Ферментная система, обеспечивающая осуществление этого процесса, пока не изучена [533]. Как и многие другие водоросли, зеленые могут утилизировать ионы бикарбоната, вероятно, в связи с присутствием в них ангидроуглеродной кислоты [704].

Активность ферментов меняется не только по сезо-

нам, как активность нитратредуктазы, но и в ходе жизненного цикла. У синхронной культуры *C. pyrenoidosa* (14:10 ч) в середине светового периода наблюдалась максимальная активность альдолазы и НАДФ-глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназы. В это время активность НАДФ-глутамат- и глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназ была минимальной. Некоторые ферменты (глутамат-оксалацетат-трансаминаза и малат-дегидрогеназа) почти не меняли активности при смене освещения и темноты. При постоянном освещении такой культуры периодичность изменений ферментативной активности сохранялась [341]. При изучении связи активности ферментов с синтезом белка выяснили, что в условиях заторможенного любым способом роста культуры активность ферментов увеличивалась или уменьшалась под влиянием света. В обоих случаях это было следствием перестройки внутренних белков клеток [342]. Как выяснили на синхронной *Chlamydomonas reinhardtii* (12:12), в начале светового периода увеличивалась активность аламин-дегидрогеназы и орнитин-транскарбамилазы. Напротив, активность глутамат-дегидрогеназы, фосфоэнолпируват-карбоксилазы и аспартат-карбамоил-трансферазы увеличивалась в темноте. Синтез этих ферментов не был связан с временем дупликации генов, поскольку не было связи активности ферментов с числом клеток и периодичностью синтеза ДНК [777].

Зеленые водоросли могут выделять ферменты в среду. Эти внеклеточные ферменты гидролизуют полисахариды и пептиды в воде. Изучение этого явления позволит понять роль водорослей в очистных сооружениях и в процессах самоочищения водоемов, загрязненных органическими веществами.

Зеленые водоросли богаты почти всеми известными витаминами. Морские норвежские макрофиты в среднем содержали 0,35 мкг/г сухого вещества витамина  $\text{B}_{12}$ . Содержание фолевой кислоты у них достигало 15 мкг/г [888]. Содержание витамина E у пресноводных вольвоксовых *Volvox aureus*, *Pandorina morum*, *Gonium pectorale*, протококковых *Chlorella vulgaris*, *Oocystis submarina*, *Coelastrum sphaericum*, *Scenedesmus arcuatus*, *Micractinium quadrisetum*, а также у *Cladophora fracta*, *Spirogyra maxima*, *Mougeotia* sp., *Ulothrix zonata*, *C. globulosa* достигало в среднем 20 мкг% сухого вещества,

а аскорбиновой кислоты около 40 мг%. Содержание тиамин у *Ulothrix zonata* и *C. glomerata* в среднем составляло 1 мг%, ниацина (PP) 0,7—0,8 мг% [148]. У черноморских *Enteromorpha intestinalis* и *Ulva lactuca* содержание ниацина было больше: соответственно 4,91 и 3,36 мг%. Количество тиамин в них достигало примерно 0,5 мг%, а рибофлавин соответственно 0,249 и 0,342 мг% [5].

Содержание витаминов в водорослях непостоянно. В начале июля у *Ulothrix zonata* из рыбоводных прудов Подмосковья было 26,6 мг% сырого вещества аскорбиновой кислоты и 0,76 мг% сухого вещества тиамин, а в конце июля соответственно 66,0 и 0,66 мг%. У *Cladophora glomerata* в середине июля было 14 мг% сырого вещества аскорбиновой кислоты и 0,81 мг% сухого вещества ниацина, а в начале сентября — 22,0 и 0,93 мг% [149]. Максимальное содержание тиамин, рибофлавин, фолевой кислоты и биотин при 3-недельном культивировании *Chlorella vulgaris* и *C. pyrenoidosa* наблюдалось в первую неделю до середины второй, затем оно уменьшалось [1065].

Довольно много витаминов водоросли выделяют в среду. Например, у *C. pyrenoidosa* количество выделенного за 20 дней биотин на 1 мг сухого вещества достигало 0,45 нг. При этом витамин в водорослях находился в свободном виде. В водорослях других родов эти выделения могут быть больше. У *Coccotuxa* sp., выделенной из лишайника *Peltigera aphthosa*, выделения биотин, несмотря на то, что витамин находился в водорослях главным образом в связанном виде, за то же время достигали примерно 7,2 нг/мг. Несомненно экологическое значение выделения биотин лишайниковой водорослью. Содержание витамина в самой водоросли достигало 1,8 нг/мг, тогда как у *C. pyrenoidosa* было в 12 раз меньше — 0,16 нг/г [332].

*Nannochloris schopferi* и *Chlorocloster engadinensis* выделяли фолевую кислоту независимо от света, однако в обратной пропорциональной зависимости от скорости роста и клеточного деления. Наличие в среде  $K^+$  заметно увеличивало выделения фолевой кислоты, а  $Ca^{2+}$  — уменьшало его [440].

*C. vulgaris* и *C. pyrenoidosa* выделяли пантотеновую кислоту. В течение 3 недель ее накапливалось в среде

значительно больше, чем в клетках. У *C. vulgaris* количества выделенной и связанной пантотеновой кислоты оказались равными: соответственно 27,79 и 3,09, а у *C. pyrenoidosa* — 16,09 и 3,16 нг/кг сухого вещества [1066].

Некоторые штаммы *C. ellipsoidea*, а также экстракты из *Chlamydomonas reinhardi*, *Hydrodictyon reticulatum* и *Chaetomorpha okamurai* отличаются антибиотической активностью, вызываемой несколькими веществами, которые были обнаружены у микрофитов [134], *Chlorella pyrenoidosa* [1292], *Scenedesmus obliquus* и *Dunaliella* sp. [275, 276]. С марта по октябрь экстракты калифорнийской *Ulva linza* характеризовались антибиотической активностью против *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli* и *Pseudomonas aeruginosa* [1063].

Выявлено также сильное альгистатическое действие выделений из *S. obliquus*, *S. quadricauda* и *Ankistrodesmus arcuatus* на другие хлорококковые водоросли. При совместном культивировании их альгистатическое и бактерицидное действие частично суммировалось [156]. У зигнемовых *Spirogyra* sp. и *Mougeotia* sp. отсутствие эпифитов является результатом альгистатических выделений этих водорослей, вредных и для самих водорослей, из которых они выделяются. Предполагают, что активностью обладает какое-то таниноподобное дубильное вещество [1022].

Обычно при массовом развитии водорослей количество бактерий в среде уменьшается, что показано на примере совместного культивирования *Chlorella pyrenoidosa*, *C. vulgaris*, *S. quadricauda* с *Bac. cereus* и *Pseudomonas ovalis* [161, 1326]. Однако присутствие бактерий в культуре снижает самоингибирующий эффект выделений хлореллы при использовании той же среды, в которой выращивали водоросли [233]. Это ингибирование проявлялось в начале стационарной фазы роста при плотности культуры 2 млрд. клеток в 1 мл [234]. Главный компонент этих выделений у *C. ellipsoidea*, *Chlamydomonas reinhardi*, *Hydrodictyon reticulatum* и *Chaetomorpha okamurai* был назван хлореллином [1062], который является также регулятором роста зеленых водорослей [1244]. В химическом отношении он сходен с перекисью ненасыщенной жирной кислоты, еще не идентифицированной. Хлореллин появлялся в культуральной

среде *Chlorella vulgaris* в ощутимых количествах только при некоторых критических условиях [1175]. При изучении антибиотической активности *Scenedesmus obliquus* оказалось, что она зависит от веществ омыляемой природы из фракции жирных кислот и от производных хлорофиллов а и b [274].

Выделения зеленых водорослей родов *Chlorella* и *Pediastrum*, которыми кормятся планктонные рачки — филлоподы *Tanymastix lacunae*, задерживали вылупление личинок из яиц на 4—12 ч при температуре 22° С. Таким образом поддерживается стабильность популяции рачков в природных условиях. Выделяемые водорослями ингибиторы термолабильны, адсорбируются на активированном угле, проходят через миллиметровый фильтр и диализуются через целлофан [599].

В *Coelastrum microporum* из рыбоводных прудов Подмосквья обнаружили эфирорастворимые вещества, одно из которых оказывало ихтиотоксическое действие на рыбок гуппи *Lebistes reticulatus* и мальков карпа *Cyprinus carpio*. Кроме того, оно стимулировало прорастание семян редиса в концентрации  $5 \cdot 10^{-3}$  мг сухих водорослей на 1 мл, но ингибировало его при большей концентрации. При ультрафиолетовом облучении пятна этого вещества на тонкослойной хроматограмме флуоресцировали голубым светом, при опрыскивании диазотированным бензидином окрашивались в красный цвет, а также давали реакции на лактоны. По УФ- и ИК-спектрам, температуре плавления и способу выделения это вещество оказалось похожим на дигидрокумарин [23].

Кумарин в концентрации более  $1,37 \cdot 10^{-3}$  М задерживал рост *Chlorella vulgaris*, в концентрации  $6,85 \times 10^{-4}$  М рост клеток не подавлялся, однако увеличился их объем и выход  $O_2$  примерно на 20% [1128].

Отмечалось, что количество выделенных органических веществ и их роль в жизни отдельных биоценозов весьма велики. Особенно заметно влияние выделений водорослей на внешнюю среду в специфических условиях (культивирование, сточные воды, эстуарии рек и т. п.) [282, 307, 1292].

За несколько суток общее количество выделяемых *C. pyrenoidosa* и *C. vulgaris* веществ достигало 10% от общего количества органического вещества культуры, причем около трети из них приходилось на полиозы, са-

харозу, глюкозу, фруктозу, пировиноградную,  $\alpha$ -кетоглутаровую, гликолевую и глиоксилевую кислоты. У всех водорослей среди выделяемых веществ были вещества флавоновой природы [190]. Экскреция органических веществ *C. pyrenoidosa*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Scenedesmus quadricauda* и *Crucigenia tetrapedia* начиналась в начале стационарной фазы роста при плотности культуры  $5 \cdot 10^8$  клеток в 1 л. В среднем выделялось  $6 \cdot 10^{-8}$  мкг органического С на одну клетку в день, т. е. 15—16 мг органического вещества на 1 л [567].

При сравнении количества выделяемых веществ свободно живущей *Chlorella vulgaris*, а также *C. miniata*, *C. ellipsoidea*, *C. protothecoides* и *Selenastrum minutum* и культурами симбиотических водорослей, живущих в инфузориях *Paramecium bursaria*, губках *Spongilla sp.* и гидрах *Chlorohydra viridissima*, выявлено значительное преобладание выделений симбионтов. Они выделяли до 86,7% общего количества поглощенного при фотосинтезе  $C^{14}$ , главным образом в виде мальтозы. Свободно живущие водоросли выделяли до 7,6% фотосинтата главным образом в виде гликолевой кислоты [971].

Среди выделяемых водорослями веществ отмечают также глюконовую, яблочную и лимонную кислоты у *C. vulgaris* и *C. protothecoides* при росте в миксотрофных условиях на глюкозе [85]. В составе летучих веществ, выделяемых *C. vulgaris* и ее мутантами в присутствии сахара в среде, обнаружили остропахнущую эфирорастворимую летучую кислоту — до 11% от сухого вещества клеток, которая оказалась муравьиной кислотой [1172]. В автотрофных условиях эти водоросли выделяли гликолевую кислоту [977]. Максимальное выделение гликолата клетками *C. pyrenoidosa* наблюдалось при большей освещенности и недостатке  $CO_2$ . Величина pH влияла на выделение так же, как на рост культуры. При pH 8,3 культура росла хуже и выделение гликолата было меньше, чем при pH 6,4 [1320]. У *C. pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus* количество выделенного на свету в присутствии  $O_2$  гликолата достигало 35 мкг/ч на 1 мл 1%-ной суспензии водорослей, при добавлении 0,02 М  $KHCO_3$  оно увеличивалось до 55 мкг/ч. По неизвестным причинам добавление  $\alpha$ -окси-2-пиридин-метансульфоната способствовало увеличению в 2 раза фиксации  $CO_2$  у



*S. obliquus* и *S. quadricauda*, но величина выделения гликолата не изменялась [688].

Наличие гликолевой кислоты в среде было необходимо для роста *Nannochloris oculata*. В нейтральной среде водоросли росли лишь после лаг-периода, во время которого появлялись небольшие количества этой кислоты. Видимо, она требуется для связывания  $\text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза [515]. Гликолат не использовался 39 видами водорослей ни на свету, ни в темноте в нейтральной или слабощелочной природной воде [516]. Однако на свету 4 мг/л гликолевой кислоты более чем в 1,5 раза стимулировали рост *C. pyrenoidosa*. Очевидно на свету гликолат через глиоксилат превращается в глицин. Увеличение концентрации гликолевой кислоты в среде задерживало рост водорослей [1177], а потребление фосфата заметно угнеталось уже при  $2 \cdot 10^{-4}$  М гликолевой кислоты [1339]. На-Гликолат, однако, увеличивал включение  $\text{P}^{32}$  в клетки. Оказалось, что это является следствием присутствия не гликолевой кислоты, а  $\text{Na}^+$  [890].

При выяснении причин выделения гликолата в среду обнаружили, что в 5 штаммах *Chlorella* и *Scenedesmus* нет гликолат-оксидазы, а серин образовывался не из гликолата, как у высших растений, а из 3-фосфоглицерата. Неполный метаболизм гликолата в водорослях приводит к его выделению в среду [687]. По-видимому, процесс выделения гликолата водорослями и величина этого выделения зависят от соотношения скоростей обменных реакций, приводящих к синтезу углеводов, с одной стороны, и белков — с другой. Известно, что при синем свете в клетках происходит преимущественный синтез белков. Выделения гликолата в этих условиях не происходит, т. е. гликолевая кислота является промежуточным метаболитом при синтезе аминокислот. На белом и красном свете в клетках идет преимущественный синтез углеводов и в среду выделяется гликолат. Все это позволило схематично представить обмен и выделение гликолата клетками *C. vulgaris* и *C. pyrenoidosa* следующим образом [331] (рис. 3).

Указанные исследования имеют значение, поскольку их результаты позволяют сравнивать пути обмена отдельных веществ в представителях разных систематических подразделений растений. Однако при различии условий, в которых находятся организмы во время иссле-

дований, можно получить разные результаты о путях обмена и сделать неверные выводы о родстве или различии этих организмов.

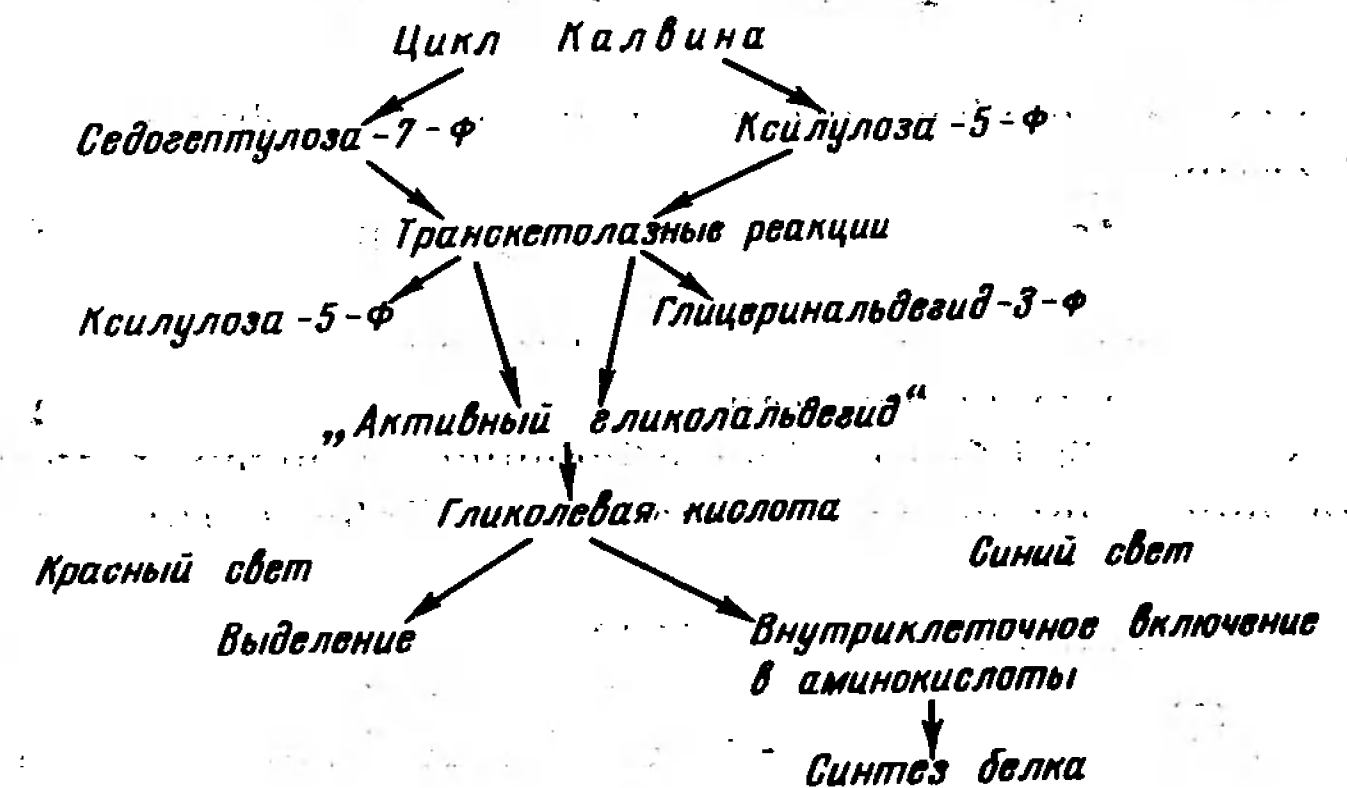


Рис. 3. Схема обмена и выделения гликолевой кислоты.

Следует подчеркнуть, что обмен веществ у зеленых водорослей чрезвычайно лабилен. Например, наличие вторичных каротиноидов и способность к разжижению желатины у 59 мутантов *C. pyrenoidosa* настолько изменчиво, что эти признаки не следует брать за основу при различении таксонов в роде *Chlorella* [794]. О лабильности обмена свидетельствуют многочисленные факты появления адаптивных ферментных систем, причем очень активных после адаптации. Так, при внесении в среду с 0,1% глюкозы бутирата, этанола и лактата *Prothotheca zopfii* могла немедленно ассимилировать глюкозу, этанол и лактат, а после 3 дней адаптации и бутират. На бутирате рост был более интенсивным, чем на этаноле и лактате, и сравним с ростом на глюкозе [476, 880]. *Brachiomonas submarina* и *Dunaliella tertiolecta* не реагировали на добавление в среду 0,05—0,5 М глицерина, тогда как *Tetraselmis maculata* и особенно *Nannochloris oculata* активизировали рост на свету [425].

Некоторые виды, очевидно, имеют неспецифичную систему, благодаря которой организм может активировать, а затем использовать ненативные вещества. Так, *C. ellipsoidea* и *Ankistrodesmus braunii* могли после определенного лаг-периода использовать хлорамфеникол в



качестве единственного источника азота. Ферментная система, ответственная за разложение этого вещества, оказалась связанной с органеллами клетки и не присутствовала в бесклеточных экстрактах [479].

В связи с изложенным можно еще раз отметить методические ошибки многих исследований ферментативной активности водорослей. Большинство исследователей имеют дело с бесклеточными экстрактами, как источником ферментов. Однако очень многие ферменты у водорослей в экстрактах не обнаруживаются.

Среди летучих веществ в зеленых водорослях найдены терпены. В *Ulva pertusa* обнаружены пинен, лимонен, линалоол, карвон, терпинолен, а в *Enteromorpha sp.* — также 1,8-цинеол [771].

В зеленых водорослях содержатся ауксины. В разных ацетабуляриях по специфичным реакциям обнаружили индол-3-уксусную кислоту [1268], найденную также в экстрактах *Enteromorpha prolifera*, *E. compressa* и *Cladophora sericea* вместе с несколькими индольными производными [1157]. Добавление  $10^{-3}$  М ИУК заметно стимулировало рост *Chlorella pyrenoidosa*, *Ankistrodesmus falcatus* и *Scenedesmus obliquus* [280]. Добавление в среду гибберелловой кислоты (0,01%) стимулировало рост клеток, увеличивало их объем и скорость деления у *C. pyrenoidosa* [336]. Если подтвердится, что водоросли сами вырабатывают ауксины, названные выше, то придется признать, что низшие растения способны синтезировать вещества, ранее приписывавшиеся лишь высшим растениям.

**Заключение.** Приведенный выше материал свидетельствует о значительном сходстве химического состава зеленых водорослей и высших растений. Среднее содержание углеводов составляет 30—35%, азотсодержащих веществ 40—45, липидов 1—10, золы и других веществ 10—20% сухого вещества. Следует отметить, что, как у других водорослей, у зеленых водорослей эти средние цифры можно рассматривать лишь в качестве ориентировочных из-за больших колебаний в зависимости от вида, условий произрастания, физиологического состояния клеток и т. п. Несколько отличаются по химическому составу водоросли, относившиеся ранее к порядку сифоновых водорослей. В последние годы находят химические отличия у водорослей, отделяемых некоторыми

альгологами в прازیновые, локсофитовые и рафидофитовые водоросли.

Зеленые водоросли содержат: структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлозу, производное ксилозы — ксилан, производное маннозы — маннан, производное фруктозы — глюкофруктозан, сульфатированное производное моноз и уроновых кислот — пектиноподобные гемицеллюлозы; производное глюкозамина — хитин (?); резервные вещества — дисахарид — сахарозу, производное глюкозы — крахмал; нуклеиновые кислоты — РНК ГЦ-типа, ДНК ГЦ-АТ-типа; ненасыщенные жиры — масла; стеролы — ситостерол, фукостерол, эргостерол, хондрилластерол, зимостерол (?); углеводороды — генейкозан, пентакозан, гептакозан, терпены — 1,8-цинеол, *p*-цимен, линалоол, гераниол, пинен, лимонен, карвон, терпинолен; хлорофиллы — а, b; каротины —  $\beta$ ,  $\alpha$ ,  $\gamma$  (?), ликопин (?); ксантофиллы — лютеин, виолаксантин, зеаксантин, неоксантин, астаксантин, астацин, тараксантин, антераксантин, ауроксантин, троллеин, мутатоксантин, лютеоксантин (?), флавоксантин (?), сифонеин (?), сифоноксантин (?), гематоксантин (?); серусодержащие летучие вещества —  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$ ; птерины — конъюгированные — фолевую кислоту; неконъюгированные — биоптерин, ауксины — индолуксусную кислоту.

## ХАРОВЫЕ ВОДРОСЛИ (CHAROPHYTA)

До недавнего времени эти водоросли относили (а многие и сейчас относят) к классу в отделе зеленых водорослей. Строение их слоевища муточатое, с хорошо развитыми узлами и междоузлиями. Систематическое деление харовых водорослей несложное, отдел содержит 1 порядок с 1 семейством.

Исследований по биохимии этих водорослей чрезвычайно мало. Лишь в последнее время благодаря особенностям строения харовых их все чаще используют в качестве объектов исследования обмена ионов, а также влияния на растительные клетки ростовых веществ [340].

**Углеводы.** Считается, что углеводный комплекс харовых водорослей близок к углеводному комплексу высших растений, т. е. представлен целлюлозой, гемицеллюлозой и крахмалом.

Среди свободных сахаров *Nitella translucens* найдены глюкоурановая кислота, глюкоза, галактоза, арабиноза, фруктоза и сахароза [290]. В гидролизате выделенной из этой водоросли целлюлозы была обнаружена только глюкоза, соединенная в молекуле  $\beta$ -1,4-связями [708].

Пектиновые вещества *N. translucens* и *Chara australis* (*C. corallina*) оказались очень слабо эстерифицированными (содержание метоксилов менее 0,5%). Содержание уроновых кислот в них, в основном галактуроновой кислоты, достигало 40% [290]. Уроновые кислоты, выделенные из клеточных стенок *C. australis* и представленные в основном неметилованной полигалактуроновой кислотой, составляли до 15% сухого вещества. Оказалось, что эти полиуроновые кислоты обуславливают ионообменные свойства оболочек, в частности анионные [484].

Исследование структуры клеточных стенок нителлы показало, что они состоят из кристаллических микрофибрилл, по-видимому, из целлюлозы, окруженных некристаллической матрицей — связующим веществом. В растущих клеточных стенках эти микрофибриллы расположены в поперечном направлении, а в уже выросших клеточных стенках теряется правильная ориентация и микрофибриллы расположены беспорядочно. Это происходит потому, что новые микрофибриллы образуются на внутренних поверхностях растущих клеточных стенок. По мере роста они пассивно перераспределяются в наружные слои оболочек [625, 626].

**Азотсодержащие вещества.** Аминокислотный состав *Chara brachypus* обычен. Особенно много в белках было  $\alpha$ -аланина, лейцина, пролина и тирозина [1296]. У индийских *C. corallina* насчитывалось 1,56% сырого вещества белка, причем в его составе не обнаружили серосодержащих аминокислот [733]. ДНК у *Chara sp.* и *Nitella sp.* относится к слабому АТ-типу, а РНК — ГЦ-типу [213].

**Липиды.** Жиры у *Nitella opaca* имели ненасыщенный характер. Жирных кислот с  $C_{14}$  было найдено 3%, с  $C_{16}$  34, с  $C_{18}$  23, с  $C_{20}$  13% от количества липидов. Насыщенных жирных кислот найдено значительно меньше, в частности с  $C_{14}$  6%, с  $C_{16}$  18 и с  $C_{18}$  3% от количества липидов [883].

**Другие вещества.** В индийских *Chara corallina* содержалось 1,92% Р, 0,44% Na, 0,085% К и 10,33% Са. Это объясняет большой эффект от удобрения этими водорослями полей, на которых особенно хорошо растет ячмень. Водоросли выполняют роль фосфорно-кальциевого удобрения [733]. Содержание Са в *Chara fragilis* достигало 20% и более от сухого вещества. В присутствии Ва в среде он также оказывался в клетках. Радиокристаллографический анализ показал, что в водорослях имеются три кристаллические формы кальцитов. Две из них — ромбоэдричные формы [кальцит и твердый раствор  $(Ba, Ca)CO_3$ ], одна — неустойчивая гексагональная система («ватерит»). У молодых талломов больше кальцита, у взрослых — твердого раствора [1314].

Зольные элементы внутри клеток *Nitellopsis obtusa* характеризовались несколькими ионными состояниями. Наиболее высокая концентрация ионов щелочных металлов и  $Cl^-$  наблюдалась в вакуоли. В протоплазме их содержание значительно ниже, хотя отношение Na:K сохранялось. Относительное содержание  $Cl^-$  в протоплазме было значительно меньше, чем в вакуоли [896]. Большое значение в поддержании сравнительно устойчивого концентрационного градиента различных ионов имеют тонопласт вокруг вакуоли и плазмалемма вокруг протоплазмы, которые активно поддерживают более низкое содержание Na в протоплазме [705]. У *Nitella translucens* концентрация  $K^+$  и  $Na^+$  была соответственно 93 и 37 мМ [699]. Недавно показано, что обмен  $K^+$  и  $Cl^-$  между клетками *Chara corallina* и средой зависит от физиологического состояния («типа») клеток. Их обнаружено 4 («А — D»), они различаются по реакциям на свет и по поведению ионов в присутствии конкурентных ионов [552].

Энергия для активного поглощения  $K^+$  плазмалеммой и  $Cl^-$  тонопластом у *N. translucens* поступает от светозависимого обмена, а не от дыхания [894], причем механизмы переноса катионов и анионов, по-видимому, различны [895]. Анионы, в частности  $SO_4^{2-}$  и  $Cl^-$  у *Chara foetida*, поглощались за счет энергии АТФ [1045]. Перенос  $Cl^-$  в вакуоль у *N. translucens*, вероятно, осуществляется в пиноцитных пузырьках, которые образуются из эндоплазматического ретикулума под плазмалеммой [470]. Плазмалемма и тонопласт имеют разные коэф-

фициенты проницаемости для нейтральной мочевины, а добавление сахарозы в высокой концентрации уменьшает проницаемость обеих мембран [485]. Наличие концентрационных градиентов различных ионов приводит к довольно заметным колебаниям электрического потенциала протоплазмы. Так, у этой водоросли он отрицателен по сравнению с внешней средой и составляет 140 мВ. Механизм биоэлектrogenеза выясняли сравнением активности ацетилхолинэстеразы у *Nitella sp.* и у животных клеток. Они оказались сходными [494]. Изменения потенциала у *N. translucens* при изменении температуры, очевидно, являются следствием разного изменения проницаемости плазмалеммы для  $K^+$  и  $Na^+$  [698]. Свет сильно влиял на величину проникновения  $K^+$  и  $Cl^-$  через плазмалемму в цитоплазму, по-видимому, в результате изменения коэффициентов проницаемости [699]. Что касается начального потенциала клеток по отношению к внешней среде, то ответственны за него главным образом  $K^+$  и  $Cl^-$  [1348]. Изменения же потенциала мембраны у *Chara australis* зависели главным образом от потенциала  $Na^+$ . К такому выводу пришли после измерений потенциалов действия и покоя при разных рН среды [836]. Изменения проницаемости мембран при замене  $Ca^{2+}$  в среде на  $Mg^{2+}$  свидетельствовали о том, что дивалентные ионы могут контролировать коэффициенты проницаемости ионов в покое, однако потенциалы действия зависели от присутствия  $Ca^{2+}$ , а не  $Mg^{2+}$  [1269]. Концентрации в среде  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  и  $H^+$  заметно влияли на электрические характеристики клеток этих водорослей, на потенциал покоя и сопротивление мембран [486]. В заключение отметим, что при определении коэффициентов проницаемости для веществ в ионной форме пока еще встречаются большие теоретические и практические трудности. Например, простое введение микроэлектродов в клетку *Nitella translucens* увеличивало сопротивление мембран за 5 ч опыта на 50% [1211].

В *Chara sp.* обнаружены некоторые обычные ферменты — мальтаза, сахараза, лактаза, амилаза. Метка от добавленной равномерно меченой  $C^{14}$  глюкозы быстро оказывалась в составе сахарозы, фосфатов моноз и в нерастворимых в 80%-ном этаноле соединениях [1207]. Таким образом, обмен харовых сходен с обменом выс-

ших растений. Об этом же свидетельствует нахождение в летних и осенних *C. foetida* и *C. hispida* ауксина — индолуксусной кислоты. Зимой ее не было [739, 1053].

**Заключение.** Данных о химическом составе харовых водорослей явно недостаточно.

Харовые содержат: структурные полиозы — производное глюкозы — целлюлозу, производное моноз и урсновых кислот — пектиновые вещества; резервные вещества — дисахарид сахарозу, производное глюкозы — крахмал, ненасыщенные жиры — масла; нуклеиновые кислоты — ДНК АТ-типа, РНК ГЦ-типа; стеролы — ситостерол, фукостерол; хлорофиллы — а, b; каротины —  $\beta$ ,  $\gamma$ , ликопин; ксантофиллы — лютеин, зеаксантин, виолаксантин, неоксантин.

По химическому составу харовые водоросли сходны с большинством зеленых водорослей.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДОРосЛЕЙ И ФИЛОГЕНИЯ

### ОСОБЕННОСТИ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДОРосЛЕЙ

#### О КРИТЕРИЯХ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ПРИ ПОСТРОЕНИИ ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ

Одним из крупнейших обобщений в биологии является концепция эволюции органического мира. Изучение развития разнообразных животных и растений от оплодотворенного яйца до взрослой особи привело к важному открытию, что организмы в ходе своего эмбрионального развития повторяют некоторые из соответствующих стадий развития их эволюционных предков. Этот факт получил название биогенетического закона или правила рекапитуляции.

Казалось бы, что с установлением этих понятий, а также с учетом ведущей роли биохимических признаков в специфичности растительных таксонов можно легко разрешить проблемы филогенеза. Тем не менее «...в области филогенеза пробелы, существующие в определении родства, даже среди классов, огромны. В современном мире живых организмов наблюдаются такие значительные разрывы преемственности, что некоторые авторы



пришли даже к полному отрицанию понятия эволюции. Можно констатировать наличие известных биохимических признаков в определенной таксономической группе. Однако мы не можем предложить для биохимического исследования какую-нибудь группу организмов, которая с уверенностью могла бы считаться непосредственным филогенетическим предшественником изучаемой группы» [251].

В качестве исходного пункта для рассуждений о филогении растений нельзя пользоваться каким-либо одним критерием. В противном случае легко впасть в ошибку из-за субъективности выбора признаков и неполноты имеющихся данных. Однако большинство филогенетических схем основано преимущественно на морфологических критериях (наличие и строение ядра, дифференциация многоклеточной структуры, способ размножения, структура жгутиков, строение клеток и т. п.).

Совершенно необходимыми представляются данные палеонтологии, поскольку они действительные фрагменты филемы. К сожалению, остатки древних растений свидетельствуют о филогенезе исключительно косвенным путем, а кроме того, они чрезвычайно малочисленны. Поэтому необходимо привлекать также данные генетических и онтогенетических исследований, морфологии, анатомии и экспериментальной морфологии, физиологии паразитизма и тератологии, несмотря на косвенный характер получаемых всеми этими методами сведений [129]. Большим вниманием начинают пользоваться цитологические методы, в частности основанные на определении числа и поведения хромосом при делении [1092]. На основании наличия гапло- или диплоидного набора хромосом даже строятся соответствующие схемы классификации водорослей [420]. Однако, как и получаемые другими методами, цитологические данные не могут быть решающими при построении филогенетических схем [680].

Современные таксономисты используют для своих целей новые методы изучения водорослей, в частности электронную микроскопию для исследования тонкой структуры оболочек и жгутиков. Шире используется микрофотографирование живых водорослей. Нетрудно видеть, что и в этих случаях упор делается на морфологические признаки. Предлагают шире использовать куль-

туральный метод, дающий возможность выяснить ряд физиологических особенностей, как-то: реакцию на свет, тип обмена веществ, взаимосвязь подвижных и неподвижных стадий в развитии [400]. Сравнительные физиологические исследования представляются весьма полезными для таксономии. К сожалению, они еще мало распространены как средство комплексного таксономического исследования.

Работы хемотаксономистов, в частности С. Л. Иванова, о которых говорилось выше, показывают справедливость биогенетического закона не только для уровня морфологической организации живой материи, но и для других уровней [174]. Этим самым химия и биохимия растений приобретают для современной филогении роль конструктивного орудия. Даже простые качественные анализы являются ценными для чисто таксономических целей, для точного определения порядков, семейств и родов [607]. В филогенетическом плане было бы очень важным проследить за этапами биохимической эволюции каждого вида макромолекул в гомологичных тканях по всем родственным поколениям. Однако наши знания в области сравнительной биохимии еще недостаточны.

Изучение эволюции на молекулярном уровне началось совсем недавно. Становится общепризнанным, что определяющим процессом в эволюции организмов является эволюция белков [9, 33, 34, 208]. Однако мы пока далеки от общей концепции молекулярной биологической эволюции, которая дала бы возможность понять и объяснить экспериментальные результаты. Впрочем можно думать, что, несмотря на выдающиеся успехи биологии, справедливость высказывания Макфедьена [164] всегда останется в силе: «Следует честно признать, что биологи вообще изучают удивительно сложный предмет, о котором они почти ничего не знают».

Существуют объективные трудности в интерпретации данных сравнительной биохимии, существующие потому, что эволюция обмена веществ не является единым процессом, который шел по прямой линии. «Возникающие в процессе эволюции новые сочетания биохимических реакций далеко не всегда полностью подменяют собой старые звенья обмена, а лишь дополняют их, являются как бы добавочными надстройками на прежних внутренних механизмах протоплазмы. На некоторых участках

обмена мы даже можем иногда наблюдать наличие 2 параллельных путей химических превращений, из которых один, более новый, широко используется в обмене, а второй, более старый, находится в резерве. Но он сохраняется неповрежденным и поэтому обладающий им организм может иногда, при коренном изменении условий существования, легко вернуться к этому пути» [182]. Наглядным примером этого положения является сохранение гидрогеназы у некоторых водорослей.

Существуют также другие факторы, ограничивающие таксономическое и филогенетическое значение химических характеристик растений. К ним относятся обусловленные как неверной идентификацией растительного материала и неполной документацией, так и объективными причинами. Среди них — наличие общих эволюционных тенденций в филогенетически отдаленных таксонах, параллелизм, возникающий в связи с адаптацией к внешней среде, а также случайный параллелизм [678].

Несмотря на отмеченные трудности, сравнительно биохимические исследования в эволюционном аспекте получают все большее распространение. В значительной мере они идут по пути изучения ферментов, в том числе у водорослей [577, 694]. Вместе с тем становится очевидным, что эволюция не определяется естественным отбором отдельных молекул. Этот фактор может действовать лишь на уровне комплексных образований типа клетки и еще более высоком уровне — в популяциях и сообществах организмов. Лишь комплексные — генетические, молекулярные, фенотипические, палеонтологические и другие — исследования могут помочь в решении проблем эволюции.

Выдающиеся успехи биохимии, которые привели к бурному развитию молекулярной биологии, в частности установление особой роли нуклеиновых кислот в синтезе белков, ферментов, открытия, связанные с тонким гистологическим изучением внутренних структур клетки, обратили внимание многих видных биохимиков на эволюционные проблемы в биологии. При этом выявились характерные особенности химического состава организмов. Наиболее важным представляется факт, что все современные организмы, независимо от степени их сложности, построены из сходных веществ: белков, углеводов, липидов, изопреновых и некоторых циклических соединений.

Объясняется это тем, что функционально вещества с общим планом химического строения могут быть весьма различными. Это и приводит к огромному разнообразию частных процессов обмена веществ, а следовательно, к многообразию морфологических форм организмов. Подсчитано, например, что всего 29 видов органических молекул достаточно для образования простейшего живого существа [1309].

Общность химического состава организмов удивительна хотя бы потому, что способы получения и расходования энергии для жизнедеятельности у разных организмов очень различны. У растений почти неизбежно мы встречаем процесс фотосинтеза, который заключается в использовании энергии солнечного излучения для преобразования одних видов молекул в другие, для конверсии электромагнитной энергии квантов излучения в химический потенциал. Важнейшим превращением такого рода является образование углеводов и кислорода из углекислого газа и воды.

Животные — организмы, возникшие в процессе эволюции, которые отличаются тем, что потребляют и расходуют энергию в большем объеме, чем она могла бы быть получена ими в результате фотосинтеза. Поэтому они паразитически зависят от растений. Сейчас картина живой природы такова, что каждый организм представляет собой звено в той или иной пищевой цепи. Макромолекулы клеток одного организма могут служить пищей, источником энергии и вещества для других организмов.

И вот выяснилось, что как у растений, так и у животных имеются ферменты, которые обеспечивают последовательность реакций цикла восстановления углерода, так называемый «цикл Калвина» — карбоксидисмутаза, или рибулозодифосфат-карбоксилаза, киназа фосfogлицериновой кислоты, дегидрогеназа фосfogлицеринового альдегида, триозофосфат-изомераза, фруктозо-1,6-дифосфатаза, транскетолаза, трансальдолаза, рибулозо-5-фосфатэпимераза, рибозофосфат-изомераза, рибулозо-5-фосфат-киназа. Следовательно, эти реакции на ранних стадиях не были связаны с превращениями световой энергии, поскольку последние вторичны [116].

Уже на ранних стадиях эволюции пути освобождения накопленной в виде органических соединений энергии оказались расчлененными на ряд промежуточных этапов,

как правило, в той или иной мере циклических. У большинства организмов основные цепи реакций сходны, что схематично изображено на рис. 4 [136].

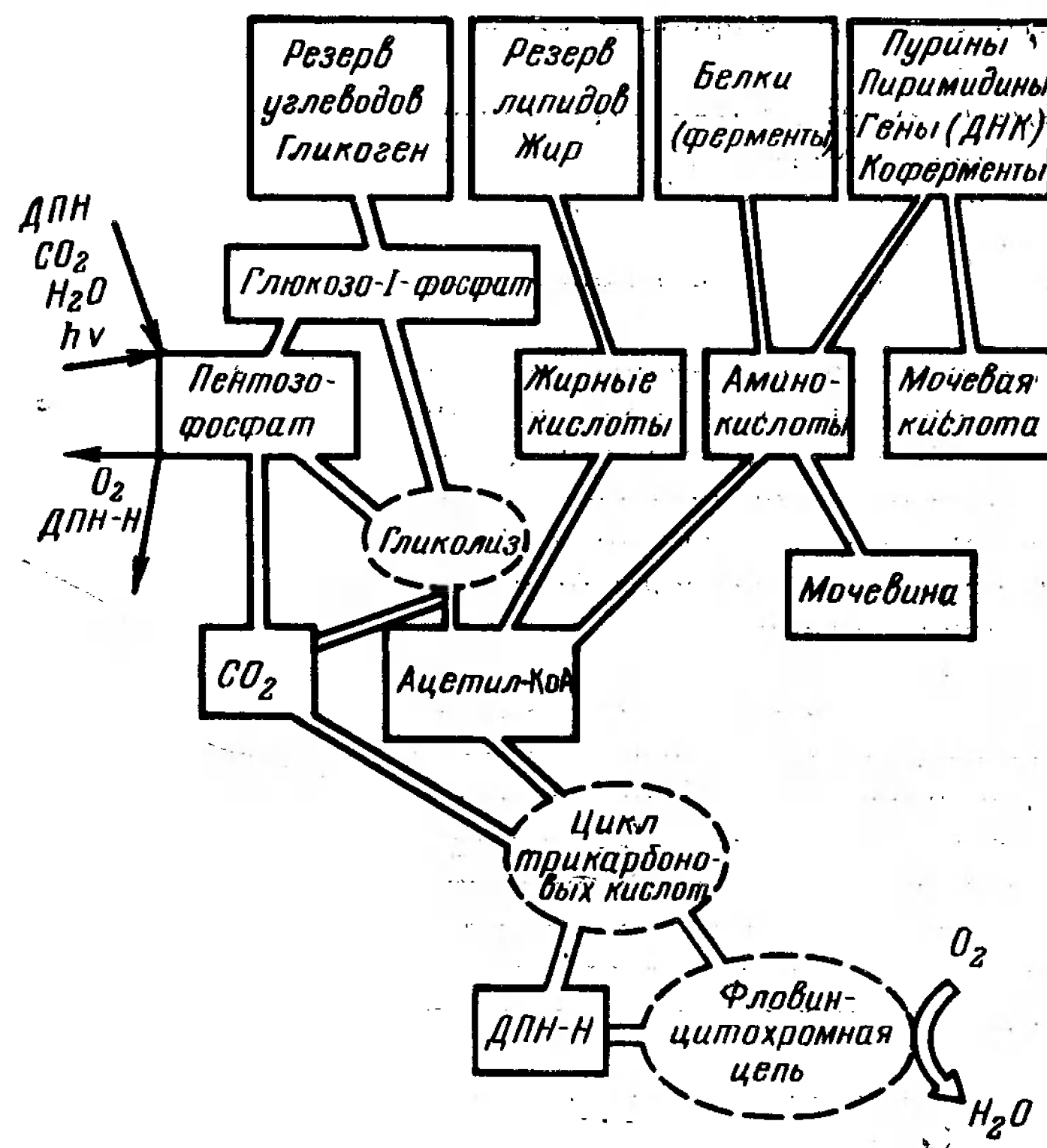


Рис. 4. Основные пути промежуточного обмена по Косову.

В основе эволюции живых систем лежали, очевидно, процессы брожения, но, вероятно, не в той форме, которую мы обычно имеем в виду в связи с гликолизом углеводов. Некоторые кардинальные пути обмена всех живых существ включают универсальные переносчики электрона (пиридиновые и флавиновые фосфонуклеотиды), макроэргические соединения (ДПН, или НАД, ТПН, или НАДФ, АТФ, КоА) и целый набор белков-ферментов [183].

Все эти особенности химического состава и обмена организмов привели к выводу о химической эволюции, которая предшествовала морфологической, органической. Наиболее четко это высказано Дж. Берналом [29] «...при рассмотрении биохимии в целом, включая процессы, протекающие у всех видов животных и растений, а также бактерий и вирусов, обнаружилось необычайное единство и экономичность. Все снова и снова мы встречаемся с одними и теми же химическими реакциями и структурами — вплоть до деталей атомной структуры. И даже там, где наблюдаются вариации, это вариации на одну и ту же тему. Так, например, порфирины используются в дыхательных ферментах, при фотосинтезе и при переносе кислорода у высших животных.

Все это привело нас к убеждению, что биохимия характеризуется некоторым внутренним единством, предполагающим существование биохимической эволюции, значительно более тонкой и значительно более ранней, чем та биологическая эволюция, которая дала все разнообразные формы, приспособления и особенности поведения современных растений и животных... Мы должны принять, что те химические вещества и те химические реакции, которые наиболее широко распространены в современных живых организмах повторяют, конечно, с некоторыми вариациями, те вещества и реакции, которые существовали при самом зарождении жизни или, строже говоря, до того как возникли какие-нибудь живые организмы как таковые». Это положение выражено Н. Пирри [194] на рис. 5. Здесь диаметр сечения конуса на каждом уровне времени дает число путей, по которым может создаваться живая система или система, аналогичная живой.

Современные представления о последовательных этапах эволюции представлены также в виде табл. 6 [59].

Гаффрон считает, что дарвиновская эволюция началась в глубине IV эры. Фотохимические превращения с участием порфиринов стали важным фактором уже в течение II эры. Господствующее значение хлорофилла утвердилось уже в IV эре. К этому же времени эволюция белковоподобных веществ привела к появлению гемопротейдов и цитохромов и их комплексов с появлением способности использовать в качестве донора водорода воду. Затем произошла эволюция обратных реакций в



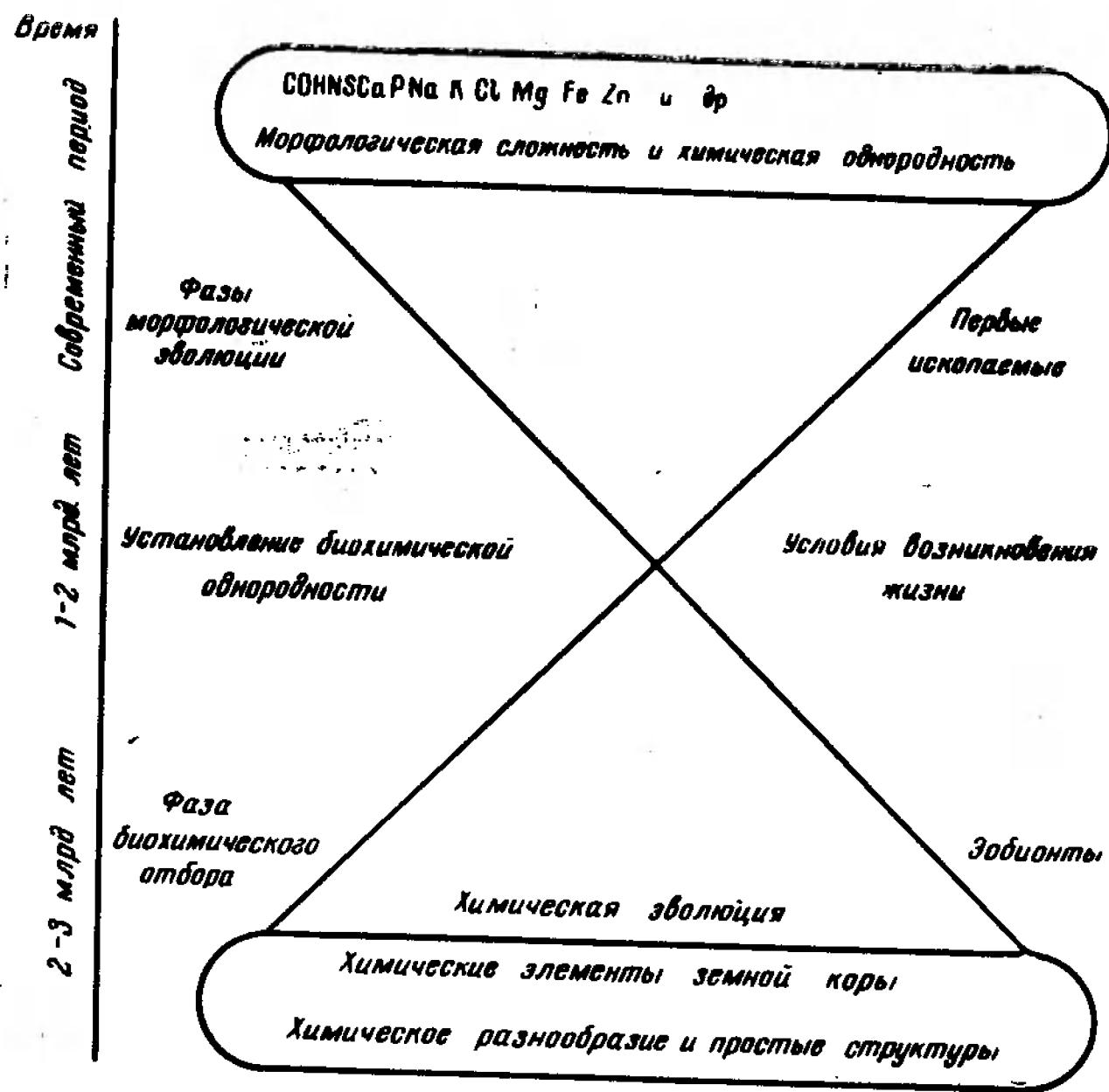


Рис. 5. Схема эволюции живой системы по Пери.

фосфорилирующих системах и сопряжение с реакциями, требующими АТФ, появление вспомогательных пигментов, других цитохромов, марганецсодержащего фермента и начало выделения кислорода, соединение процессов с каротиноидами и защита от фотоокисления, эволюция дыхания, причем цепь окислений, идущая от кислорода через цитохромы, флавины, пиридиннуклеотиды к органическим субстратам, могла развиваться из механизма фосфорилирования в фотосинтетическом аппарате, ЦТК — из того механизма, с помощью которого эти кислоты разлагаются на свету на углекислый газ и свободный водород.

Таким образом, по современным представлениям морфологической эволюции предшествовал длительный период биохимической эволюции, приведший к биохимической однородности всего живого. Однако важно знать, можно ли в таком случае использовать химические признаки в таксономии и для выяснения степени их фило-

ТАБЛИЦА

Краткий обзор современных представлений о последовательных этапах эволюции

Эра	Определяющие условия среды	Главные источники энергии	Результат
I	Анаэробные, сильно восстановительные	Ультрафиолет, тепло, электрические разряды	Простые радикалы. Накопление органических молекул в океане. Ацетат, глицин, урацил, аденин и т. п. (органический суп <sup>+</sup> )
Исчезновение водорода			
II	Анаэробные, следы O <sub>2</sub>	Ультрафиолет, тепло	Сложные органические соединения, каротины, нуклеотиды, пептиды, полифосфаты, пигменты, порфирины. Катализ металл-органическими соединениями. Примитивный катализ на поверхностях. Межмолекулярные окислительно-восстановительные реакции
Появление слоя озона (защита от ультрафиолета)			
III	Преимущественно анаэробные; некоторое количество CO <sub>2</sub> ; следы O <sub>2</sub>	Видимый свет	Эволюция "синтетических циклов". Многократная репликация. Специфический катализ и фотохимические процессы на поверхности больших органических молекул. Примитивные ферменты. Гены

Эра	Определяющие условия среды	Главные источники энергии	Результат
<i>Первые организмы</i>			
IV	Те же условия, что для эры III	Видимый свет (фото-восстановление)	Репликация метаболитических единиц за счет «пищи». Фотофосфорилирование. Фотоконверсия ацетата. Уменьшение запаса первоначальной органической «пищи». Фотовосстановление $\text{CO}_2$ за счет органических и неорганических доноров водорода
		Брожение	

*Появление больших количеств кислорода*

V	Преимущественно аэробные с отдельными анаэробными областями ( $\text{CO}_2$ сначала в большем, затем в меньшем количестве)	Видимый свет (фотосинтез)	Автотрофные растения. Новый источник пищи. Появление дышащих организмов. Автоокисление. Фотоокисление. Дифференцировка многоклеточных организмов. Растения и животные становятся полностью зависимыми от фотосинтеза, для которого необходима свободная $\text{CO}_2$ . Установление современных равновесных условий. Непрерывный кругооборот приблизительно постоянно объема органического материала
		Дыхание	

генетических взаимоотношений и каково значение разных признаков.

По единодушному мнению биохимиков, занимающихся эволюционными проблемами, наибольшую важность из всех классов веществ живых существ имеют белки. Они определяют специфику обмена, пути анаболизма и катаболизма, биосинтез разных соединений, играют определенную роль в процессах воспроизводства и передачи генетической информации. Со значительной долей вероятности можно постулировать, что полное объяснение процесса видообразования следует искать в структуре белков.

Изучение же состава белков самых разных организмов, относящихся к различным типам и даже разным царствам живых организмов, привело к поразительному, казалось бы, выводу, что даже полный аминокислотный состав сам по себе не характеризует данный белок ни в отношении его физических и химических свойств, ни с точки зрения его биологических функций. «В ограниченной степени данные по аминокислотному составу полезны для определения питательной ценности белка, но они совсем не могут объяснить его истинной биологической функции, а именно: почему один белок представляет собой фермент, второй — гормон, а третий — токсин» [182]. Действительно, например, витамин  $\text{B}_6$  (фосфолипидоксаль) является простетической группой не менее 15 различных ферментов. В зависимости от белка одни из них катализируют переаминирование аминокислот, другие — их декарбоксилирование, третьи — образование индола из триптофана, сероводорода из цистеина и т. д. Аминокислотный состав этих белков-ферментов сходен.

В белках почти всех организмов имеется набор 20 обычных аминокислот. В этом выявляется факт длительной химической эволюции белка, после которой выжили лишь организмы, достигшие стандартного химического состава. Если химическую однородность белков сравнить с многообразием важных функций, которые ими выполняются, то первостепенная роль этих веществ становится несомненной. С другой стороны подтверждается общность эволюционного происхождения всех живущих на Земле организмов [220]. К этому же выводу приводит и факт единообразия путей синтеза аминокис-

лот в растениях и животных. Напротив, пути азотистого катаболизма у различных организмов очень разнообразны [39].

Тем не менее изучение состава белков может иметь систематическое значение. Во-первых, отдельные типы водорослей все же содержат в составе белков заметные количества аминокислот, которые обычно встречаются в небольших количествах. У бурых водорослей это йод и бромиаминокислоты, у диатомовых — оксипролин. Во-вторых, изучение аминокислотного состава представляет собой самую элементарную часть химии белка. Следующим этапом на пути изучения белков является выяснение строения и функций белков. Несмотря на грандиозность такой задачи из-за значительно меняющегося состава белков с одинаковыми функциями и наоборот, она представляется принципиально выполнимой, так как функционально важные части белков содержат ограниченное число аминокислот. Эти части состоят, вероятно, из аминокислот строго определенного состава и построены у одинаковых белков разных организмов лишь с небольшими вариациями. Белки, возможно, имеют видовую специфичность в последовательности аминокислот. Достаточно специфичным признаком представляется наличие определенных индивидуальных белков у водорослей разных типов, например, билипротенинов у красных, сине-зеленых и криптофитовых водорослей. Существенным представляется присутствие или отсутствие белков отдельных классов. Так, у прокариотных сине-зеленых и эукариотных перидиней отсутствуют такие белки, как гистоны [1249].

По-видимому, важными будут исследования соотношений отдельных фракций белков и ферментативной активности, их «качества», т. е. способности ферментов уменьшать энергию активации катализируемых ими реакций [35], или определенный уровень в соотношении гидролитических и синтетических реакций [182].

Естественно, что критические замечания, высказанные по поводу построения различных схем филогенетического характера, которые исходят из какого-либо одного, но очень хорошо изученного признака, здесь правомерны в полной мере. Любые филогенетические схемы, построенные на основании представлений только о качестве ферментов, или только соотношений отдельных

фракций, или других подобных отдельных признаков, будут неполноценными и обреченными на неудачу. Наглядным примером провала однообразного биохимического подхода к филогении является некритическое использование данных серологических исследований, которое привело даже к крайнему взгляду, что «серодиагностика для установления родственных отношений в ботанике не пригодна» [129]. Вряд ли можно согласиться с таким выводом. Развитие техники эксперимента и установление пределов использования данного метода позволит использовать его шире и продуктивнее. Так, с улучшением методики иммуноэлектрофореза значительно увеличились возможности иммуногенетического метода. Но даже с помощью классического метода, когда использовались определенные белки разных организмов, выявили родственные реакции. Например, нашли тесную связь С-фикоцианинов из красных, сине-зеленых и криптофитовых водорослей, а также с аллофикоцианином. У фикоэритринов же обнаружили заметные антигенные отличия [344].

Методические вопросы имеют главенствующее значение для получения результатов. Так, фракционирование глобулинов *Chlorella pyrenoidosa* с использованием классического метода высаливания дало 2 фракции, применение электрофореза увеличило их число до 5, а хроматография на колонке из ДЭАЭ-сефадекса А-50 позволила получить 10 фракций [30].

Известно, что в свободном виде в растениях встречаются многие аминокислоты, которые не входят в состав белков. Однако таких данных в водорослях мало. До сих пор вопрос о специфичности каких-либо свободных аминокислот для определенных отделов водорослей остается неопределенным, хотя такая возможность существует [570].

Большая роль нуклеиновых кислот, в частности ДНК, в процессах биосинтеза белков, хранения и передачи наследственной информации делает весьма привлекательной возможность по итогам изучения ДНК судить о систематическом положении водорослей, их филогенетических связях и эволюции. Однако пока эти надежды не могут быть осуществлены.

Выяснено, что нуклеотидный состав ДНК всего органического мира складывается в основном из одних и тех же



4 дезоксирибонуклеотидов, причем макромолекула ДНК у всех организмов построена по одному и тому же типу и в основе ее строения лежат одни и те же закономерности нуклеотидных отношений. Поэтому значение нуклеотидного состава ДНК в настоящее время почти ничего не дает для решения вопросов видовой специфичности и филогенетических отношений. Выводы о родстве между отдельными формами, сделанные на основе изучения состава ДНК, полностью совпали с результатами фенетических исследований [483, 689]. Пока можно лишь предполагать, что преобладание в составе ДНК пары А+Т прогрессивно с эволюционной точки зрения [27, 44]. Правда, это предположение можно сделать при условии, что тип ДНК неизменен в ходе жизненного цикла и при разных условиях среды. В настоящее время строгих доказательств этого нет.

Возможно, существуют определенные сочетания и комбинации нуклеотидов, отражающие филогенетические связи организмов. Такие исследования, которые можно проводить как генетическими [906], так и биохимическими методами, в частности с помощью «гибридизации» ДНК, с использованием агаровых колонок [229, 1290] начинают появляться. Правда, при гибридизации ДНК еще не понятен механизм взаимодействия цепей ДНК, а следовательно, не ясны пределы интерпретации получаемых результатов [709]. Например, гибридизация ДНК из разных видов сине-зеленых водорослей была тем больше, чем больше было в этих ДНК пары оснований Г+Ц. В ряде случаев гибридизация ДНК водорослей была меньше, чем у ДНК водоросли и какой-либо бактерии или хлоропластной ДНК *Euglena gracilis* [472]. То же можно сказать о гибридизации молекул РНК и ДНК. Оказалось, что лишь около 30% РНК прочно связывается с собственной ДНК [751].

По некоторым данным [27] наличие разных типов ДНК у представителей какого-либо одного таксона можно рассматривать как свидетельство полифилетического происхождения. Такой вывод, например, сделан для сине-зеленых водорослей [45]. Однако этот вопрос еще далеко не ясен, поскольку он тесно связан с представлением о механизме репликации ДНК. Этот механизм пока еще не выяснен. В связи с этим приведем соответствующие рассуждения Б. Коммонера [133].

Если ДНК является самовоспроизводящейся молекулой и механизмом ее репликации выступает процесс матричного копирования, это будет означать, что водоросли с разным типом ДНК действительно имеют разное происхождение. Однако одновременно это будет означать восстановление опровергнутой развитием эмбриологии теории преформизма, так как в данном случае роль гомункулуса преформистов берут на себя последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.

Альтернативой теории преформизма является теория эпигенеза, исходящая из того, что характерные признаки взрослого организма не содержатся в зародышевой клетке, а постепенно возникают при взаимодействии специфических стимуляторов (внутренних или внешних) с первоначальной структурой развивающегося яйца. Исходя из этого, механизм репликации ДНК должен быть линейным, ход репликации при этом регулируется не всей структурой исходной молекулы, как это наблюдается при матричном копировании, а относительно небольшим концевым сегментом — стимулятором. В данном случае лишь часть необходимой информации содержится в структуре исходной молекулы ДНК, а остальная часть содержится в специфической каталитической системе. В этом случае возможностей для изменения ДНК значительно больше. Хотя строго научные рассуждения о химическом механизме репликации ДНК связываются с опровержением одной неверной теории (преформизма) в пользу другой, тоже неверной (эпигенеза), Б. Коммонер фактически приходит к синтезу обеих этих теорий, что совпадает с современной точкой зрения [117].

Отсюда вытекает второе объяснение факта одновременного нахождения ГЦ и АТ-типов ДНК у некоторых водорослей: он свидетельствует не о полифилетическом происхождении, а о лабильности обмена в процессе прогрессивно продолжающейся эволюции, в результате чего появляются новые эволюционно молодые формы. Этот вопрос должны решить дальнейшие исследования по молекулярной таксономии и по механизму репликации ДНК. Не исключена также возможность изменения типа ДНК в ходе онтогенетического развития и под влиянием разных внешних воздействий. Исходя из такой возможности, предположили, что степень вариабильности со-

става ДНК прямо пропорциональна абсолютному эволюционному «возрасту» этого таксона [8, 46].

Наконец, имеет значение, какая из фракций ДНК взята для анализа. Например, у *Acetabularia mediterranea* нашли в хлоропластах ДНК, содержащую лишь 45% ГЦ, тогда как в ДНК митохондрий сумма Г+Ц равна 55%. В цистах же основная ДНК, очевидно ядерная, имела около 43% ГЦ. Хотя основная ДНК *Euglena gracilis*, var. *bacillaris* относилась к ГЦ-типу, в митохондриальной этих нуклеотидов было лишь 31—32%, т. е. она оказалась АТ-типа [528]. Ясно, что в разных условиях, благоприятствующих фотосинтезу, или, наоборот, препятствующих ему, состав суммарной ДНК клеток водорослей сильно изменяется вслед за изменениями числа митохондрий и хлоропластов. Можно все же полагать, что при условии анализа лишь одной фракции ДНК, предпочтительно ядерной, ее состав специфичен у представителей разных таксонов. Как в случае белков, возможно, что видовая специфичность закодирована в последовательности нуклеотидов в ДНК [28].

Вопросы эволюции сахаров, сахарных спиртов, инозита и родственных циклических спиртов, олиго- и полисахаридов, жирных кислот, стеролов, фенолов, хинонов и других подобных соединений изучены несравненно слабее, чем белков и нуклеиновых кислот. Поэтому по их наличию в том или ином организме пока трудно давать определенное заключение. Так, изучение летучих масел и терпеноидов у некоторых высших растений привело к выводу, что вполне вероятны разные пути эволюционирования морфологических и химических характеристик. При неопределенности морфологических признаков химические могут оказаться существенными. Однако исследование только состава летучих масел не дает полной биохимической картины — надо знать и пути биосинтеза [920]. Вместе с тем совершенно очевидно, что синтез любого индивидуального вещества, особенно сложного строения, проходит ряд последовательных этапов. Формирование молекулярной структуры сложного строения требует множества реакций, следующих друг за другом в строгом порядке. Любое нарушение последовательности этих реакций приведет к образованию из тех же исходных продуктов совершенно иных конечных веществ. Отсюда следует, что наличие в тех или иных организмах

специфических веществ с достаточной долей вероятности позволяет считать, что цепь реакций, приведших к этому веществу, у них сходна, гомологична.

Гомологичность на уровне веществ, конечно, не может являться решающим доказательством исторического родства. Решающим является совпадение путей образования этих веществ и наличие ферментов, участвующих в этом процессе на разных его этапах [176]. Иными словами, «одним из основных вопросов, на который необходимо ответить для выяснения филогенетических взаимоотношений между различными формами жизни, состоит в следующем: содержат ли далекие друг от друга виды идентичные, или гомологичные, гены, или же сходные фенотипические признаки развиваются у них под влиянием аналогичных (не тождественных) генов, определяющих появление одинакового внешнего признака или функции различными путями» [9]. Одним из средств изучения генов на биохимическом уровне, очевидно, является исследование ферментов. Так, чрезвычайно малая активность ДНК-азы у *Anacystis nidulans* отличает этот вид от других исследованных сине-зеленых водорослей и подтверждает биохимические отличия, имеющиеся у этого вида по другим признакам.

К сожалению, сейчас мы не можем при обсуждении вопросов филогении и эволюции водорослей полностью перейти на данные о путях обмена, биосинтезе, определенных веществ, определяющих собой специфичность водорослей в химическом отношении, по той простой причине, что таких данных для водорослей, да и вообще для растений, очень мало, причем они получены для некоторых представителей всего 3—4 отделов. Именно поэтому в настоящее время основу хемотаксономического подхода к растениям составляет «описательная» хемотаксономия, а не «динамическая» [677]. Современное деление различных веществ растений на основные метаболиты (вещества промежуточного обмена в энергетических превращениях клетки), вторичные вещества и макромолекулы предполагает все более возрастающую в будущем роль изучения макромолекул в хемотаксономии [287, 1210]. Однако так произойдет, если динамическая хемотаксономия по-прежнему будет отставать.

Следовательно, наличие или отсутствие каких-либо специфических углеводов, или липидов, или вторичных

веществ [571] при условии, что это не есть результат сезонного изменения химического состава, приходится принимать за критерий химического состава данных водорослей. Это не снижает ценности информации о химизме водорослей именно в силу специфичности многих низкомолекулярных веществ. Поэтому использование в качестве критерия отдельных индивидуальных углеводов, пигментов, стеролов и других веществ вполне оправдано.

Конечно, чем больше имеется данных о химическом составе водорослей и путях биосинтеза различных веществ, тем больше шансов правильно оценить положение данного вида в системе и выяснить его филогенетические взаимоотношения с другими видами. В качестве примера приведем *Cyanidium caldarium* — вид неопределенного систематического положения, который сейчас по совокупности многих признаков, как морфологических, так и физиолого-химических (наличие зеаксантина, крахмала, фикоцианина) отнесен к криптофитовым водорослям.

Таблица химического состава

На основании материалов I части составлена табл. 7 химического состава водорослей всех отделов. При ее составлении использованы соответствующие таблицы пигментного состава водорослей [619, 1235] с дополнениями [17, 423, 558].

Легко прийти к выводу, что водоросли каждого отдела в химическом отношении разнокачественны, т. е. биохимические, или «физиолого-химические», признаки представителей различных отделов в достаточной степени специфичны.

Рассмотрим данные табл. 7, учитывая химическую природу отдельных веществ и их функциональную роль.

### Углеводы

Прежде всего отметим, что водоросли некоторых отделов почти не содержат моносахаридов в свободном виде. Это относится к сине-зеленым, красным и бурым водорослям. У водорослей остальных отделов они обнаруживаются в заметных количествах.

ТАБЛИЦА 7  
Химический состав водорослей (цифры — % сухого вещества)

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Углеводы</b>	До 70	70	—	—	20	70	—	30	—	40	—
<b>Резервные</b>	—	+++++	—	—	—	До 25 ?	—	?	—	—	—
<b>Сахарные спирты</b>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Маннит . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
С-инозит . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Дульцит . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сорбит . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Волемит . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
С-метилюнозит (ламинит) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Дисахариды</b>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Трегалоза . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сахароза . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Галактозилглицераты (флоридозид, изофлоридозид) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Маннозилглицерат . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Полисахариды</b>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Крахмал . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Флоридный крахмал . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Крахмал сине-зеленых («гликоген») . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ламинаран . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Парамилон . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 7.

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Лихенин (?) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хризоламинаран (лейкозан) . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Глюкофруктозан . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Структурные</b>											
«Каллоза»? . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Целлюлоза . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Фукоидан . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Альгиновая кислота . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Аскофиллан . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Фуциновая кислота (?) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пектиноподобные полиурониды	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ксилан и маннан . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сульфатированные производные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
галактозы (агар, каррагинан,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
агароид, фуцелларан, фуно-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ран, порфиран и т. п.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хитин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мукополимеры (муреин) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Азотсодержащие веще-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ства	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Белки</b>											
Билипротеины	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R-фикоэритрин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B-фикоэритрин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C-фикоэритрин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R-фикоцианин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 7.

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Аллофикоцианин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C-фикоцианин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Циаофицин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Таурин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хондрин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Карнозин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Моно-, дийодтирозин, дийодти-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ронин, тироксин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
РНК (тип) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ДНК (тип) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Липиды	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Пигменты</b>											
Хлорофиллы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
b . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
c . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
d . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
e . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Каротины</b>											
β . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
α . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
γ . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ε . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
φ-(флавацин) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ликопин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ксантофиллы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лютеин . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—



Продолжение табл. 7.

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Монадоксантин (?)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Лютеоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Тараксантин (эпоксид)	+	+	?	-	-	+	-	?	+	+	+
Зеаксантин	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Неоксантин	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+
Аллоксантин (?)	?	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-
Виолаксантин	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Гематоксантин (?)	-	?	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Фукоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Неофукоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Флавоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Астаксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Астацин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Антераксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диадинаксантин (?)	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
Ауроксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Афаницин	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Афанизофилл	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диатоксантин	-	-	?	-	+	-	+	-	-	-	-
Диноксантин	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
Неодиноксантин	-	-	-	+	-	-	?	-	-	-	-
Неодиадинаксантин (?)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Картаксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Криптоксантин	-	-	?	-	-	-	-	-	+	-	-
Крококсантин (?)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Миксоксантин	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Миксоксантофилл (?)	+	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-
Мутатоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Продолжение табл. 7

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Осциллоксантин	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Перидинин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Пирроксантин (?)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Неоперидинин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-
Сифонеин	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Сифоноксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Троллеин	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Эвгленанон	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Эхиненон	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Стероиды</i>											
Горгостерол	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Зимостерол	-	-	-	-	-	+	-	-	-	?	-
Пельвестерол	-	-	-	-	-	+	?	-	-	-	-
Пориферастерол	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
Саргастерол	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-
Ситостерол	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+
Фукостерол	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Холестерол	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Хондрилластерол	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Кампестерол	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Терпены</i>											
α-Пинен	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
d-Лимонен	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Scanned & Divided by Rahnua Yuri, Kiev-2007, e-mail: rahnua@ukr.net

Продолжение табл. 7

Вещества	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Терпинолен . . . . .											
1,8-Цинеол . . . . .											
Карвон . . . . .											
Линалоол . . . . .											
Гераниол . . . . .											
p-Цимен . . . . .											
<b>Углеводороды</b>											
Гентриаконтан . . . . .											
Кадиол . . . . .											
Генейкозан . . . . .											
Крассин . . . . .											
<b>Серусодержащие летучие вещества</b>											
Метанетиол . . . . .											
Диметилсульфид . . . . .											
Кремнезем в оболочках											

Обозначения: + вещество имеется; — вещество не найдено; ? — вещество отмечено у отдельных видов, нужны точные подтверждения; 1—Cyanophyta; 2—Rhodophyta; 3—Cryptophyta; 4—Pyrrhophyta; 5—Bacillariophyta; 6—Phaeophyta; 7—Chrysophyta; 8—Xanthophyta; 9—Euglenophyta; 10—Chlorophyta; 11—Charophyta.

Характерным для некоторых отделов является наличие в свободном виде сахарных спиртов. Так, у бурых и, возможно, желто-зеленых водорослей встречается маннит, причем у бурых водорослей в сильно меняющихся количествах — до 25% сухого вещества, а это является признаком, что маннит играет роль запасного вещества.

У бурых и красных водорослей встречаются также С-инозит и его метильное производное. Среди водорослей всех отделов по разнообразию и количеству сахарных спиртов выделяются красные. Кроме маннита и инозита, они содержат целый набор других спиртов, как шести-, так и семиатомных (дульцит, сорбит, волемит и др.). Возможно, что сахарные спирты встречаются и у водорослей других отделов. Например, инозит найден у зеленых и эвгленовых водорослей [716]. Однако недостаточное количество специальных исследований не позволяет в настоящее время утверждать это определенно.

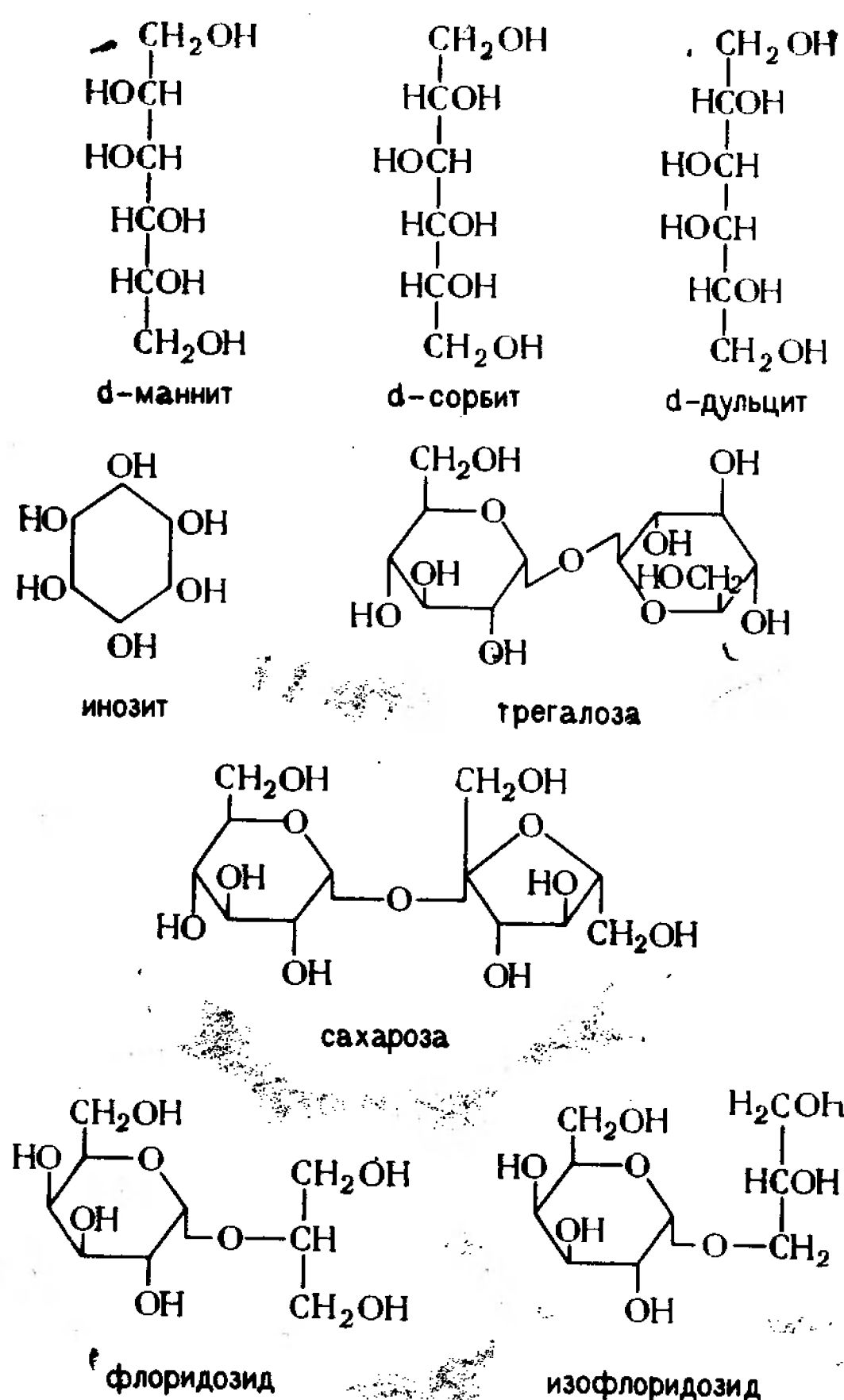
Из дисахаридов у представителей красных и синезеленых водорослей, а также эвгленовых найдена трегалоза (1,1- $\alpha$ -D-гликозил-D-глюкоза), чрезвычайно редко встречающийся в природных условиях сахар. Помимо указанных водорослей, этот дисахарид найден лишь в грибах.

В зеленых и харовых водорослях встречается сахароза (1,2- $\alpha$ -глюкозидо- $\beta$ -фруктозид). Вполне определенно можно говорить об ее отсутствии у водорослей большинства других отделов.

Глицераты сахаров до сих пор отмечены только у представителей красных и некоторых золотистых водорослей. Прежде всего это флоридозид (2-O-D-глицерин- $\beta$ -D-галактозид), а также изофлоридозид (1-глицерин-галактозид). Эти галактозилглицерины могут входить в состав более сложных соединений, как например, в 3-флоридозид- $\alpha$ -маннозид, выделенный из красной водоросли *Furcellaria fastigiata*.

В красных водорослях найден также глицерат одной маннозы, без промежуточного звена в виде галактозы в флоридозид-маннозиде. Глицерин здесь находится в виде кислоты.  $\alpha$ -D-Маннозил-2-O-D-глицериновая кислота встречается в меньших количествах, чем флоридозид, в виде солей. В заметных количествах она найдена у представителей порядков Gigartinales и Cryptonemiales.

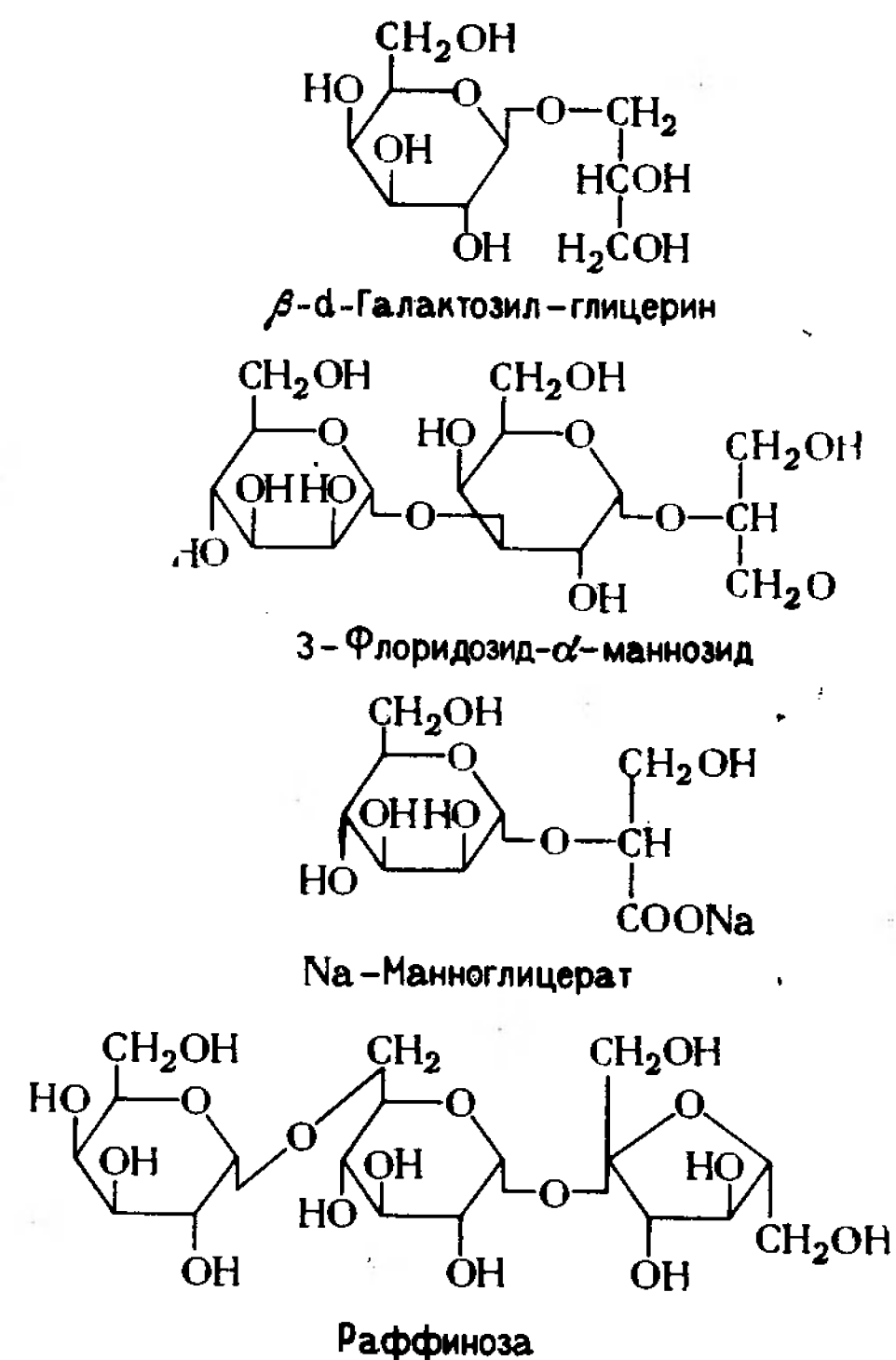
У водорослей других порядков, если она имеется, то в следовых количествах.



Из резервных полисахаридов в водорослях отмечаются только производные глюкозы в виде крахмала или крахмалоподобных полиоз. Лишь у некоторых видов водорослей отмечен глюкофруктозан, который при слабом гидролизе дает сахарозу, раффинозу и стахиозу. В некоторых зеленых водорослях семейства *Dasycladaceae* найден чистый фруктозан.

Крахмал найден у зеленых, харовых, пиррофитовых и криптофитовых водорослей. Его присутствие считается

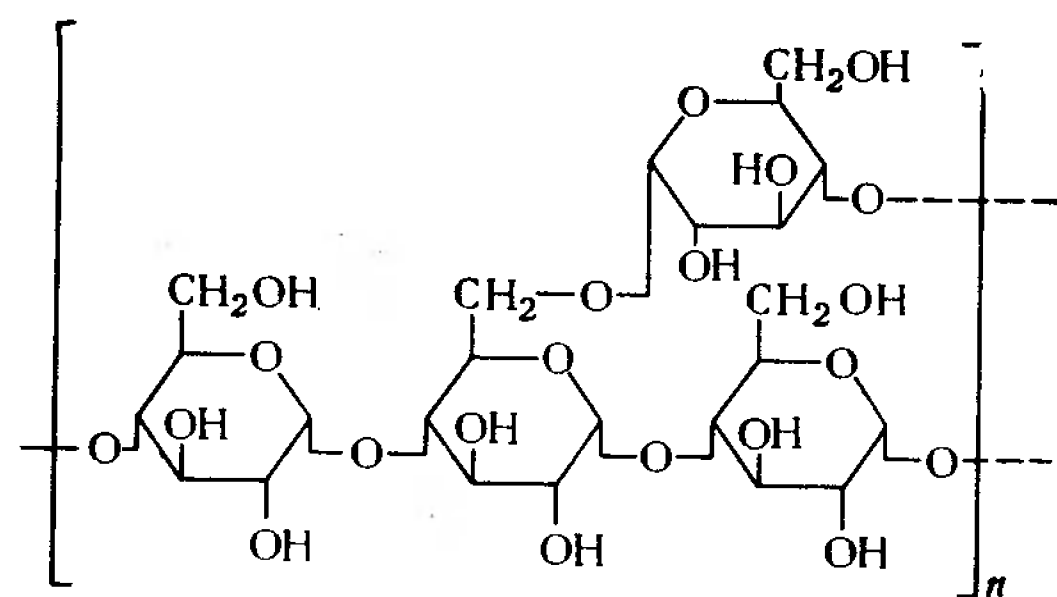
характерным признаком. Так, род *Botryococcus* при неопределенных морфологических признаках по наличию крахмала был отнесен к зеленым, а не к желто-зеленым водорослям. Обычно в составе крахмала водорослей больше амилопектина (до 84—97 %).



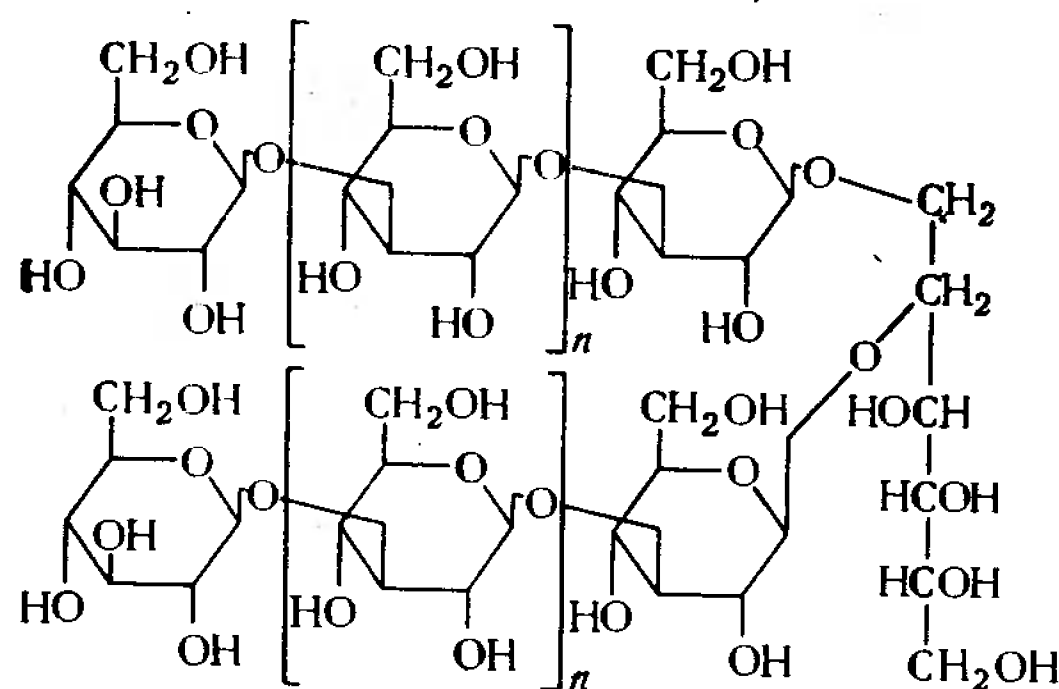
У красных водорослей крахмал несколько отличается от обычного крахмала величиной гранул, окраской йодом и другими признаками и поэтому назван «флоридным», или «багрянковым», крахмалом. Крахмалоподобная полиоза, напоминающая одновременно гликоген и амилопектин крахмала высших растений, находящаяся в сине-зеленых водорослях, называется «крахмалом сине-зеленых».

У бурых водорослей в качестве резервного полисахарида служит крахмалоподобное вещество ламинаран. Нативный ламинаран, как и крахмал, состоит из 2 ком-

понентов, подобных амилозе и амилопектину и называемых ламинарозой и ламинаритом. Отличием ламинарана является не  $\alpha$ -1,4-связь, а  $\beta$ -1,3. В состав ламинарана входит также маннит.



крахмал (амилопектин)



ламинаритол



целлюлоза

Подобный ламинарану полисахарид найден у эвгленовых водорослей — парамилон. Основной связью является  $\beta$ -1,3. Весьма близок к этим полиозам хризоламинан (лейкозан), отмеченный у золотистых и, возможно, у диатомовых водорослей. Его отличием являет-

ся большая разветвленность молекулы, что вызвано наличием, кроме  $\beta$ -1,3-связи,  $\beta$ -1,6-связей.

Из структурных полиоз каллоза, которая обычно представляет собой  $\beta$ -1,3-глюкан, названа в числе полиоз у некоторых видов бурых и зеленых водорослей. Однако наличие каллозы в водорослях весьма сомнительно. При детальном исследовании было обнаружено, что у зеленых водорослей так называли  $\beta$ -1,3-ксилан. В составе ксилана были найдены также остатки глюкозы, что повлекло за собой ошибочное заключение о присутствии каллозы. У бурых же водорослей ее определили микрохимической качественной реакцией.

Как известно, целлюлоза, является чрезвычайно широко распространенной полиозой и встречается у представителей обоих царств живого мира. В химическом отношении представляет собой  $\beta$ -1,4-глюкан. Целлюлозы нет только у диатомовых и, возможно, у золотистых водорослей. Нет определенных данных относительно наличия целлюлозы у криптофитов. По некоторым свойствам целлюлоза водорослей несколько отличается от целлюлозы высших растений и поэтому называется альгулезой, особенно если речь идет о красных и бурых водорослях.

Ксилан и маннан найдены в клеточных оболочках некоторых красных и зеленых водорослей. Ксилан представляет собой  $\beta$ -1,3-пентозан, маннан —  $\beta$ -1,4-гексозан. В ксилане, который особенно часто встречается в зеленых водорослях, нередко вместе с ксилозой связаны остатки глюкозы, что является причиной нахождения в них «каллозы». В маннине, который чаще отмечается в красных водорослях, вместе с маннозой иногда связаны остатки ксилозы.

Наличие ксилана в водорослях было использовано в качестве критерия систематического положения. Род *Pseudodichotomosiphon* благодаря присутствию ксилана относится к сифоновым зеленым водорослям, а не к желто-зеленым *Vaucheriales*, где ксилан не встречается.

Слизеподобные полиозы встречаются у всех водорослей и играют роль связующего аморфного вещества для фибрилл целлюлозы или других структурных соединений в клеточных оболочках водорослей. Только у эвгленовых водорослей такие полиозы пока не отмечены, что отчасти можно объяснить недостаточным количеством биохими-



ческих исследований представителей этого отдела. Однако химическая природа слизеподобных полиоз у водорослей разных отделов значительно различается [1206].

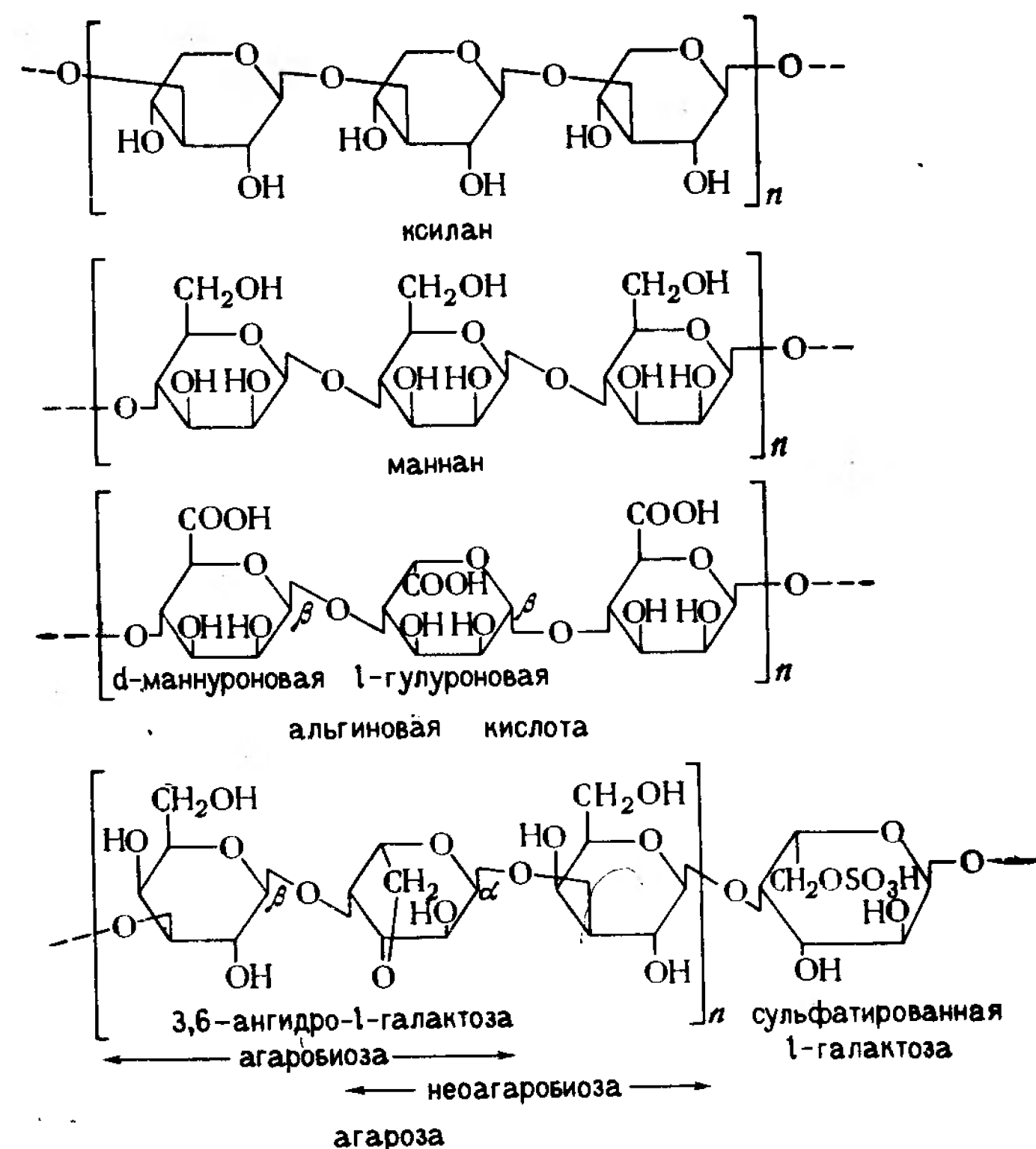
В построении слизеподобных полиоз водорослей большинства отделов существенную роль играет серная кислота. Эстерификацией полиоз водорослей объясняется в значительной мере почти уникальная способность этих полиоз образовывать вязкие растворы и давать при их охлаждении студни. В большем числе случаев этим же объясняется слизистый характер самих полиоз. Локализацию кислых сульфатированных и несulfатированных полиоз в срезах водорослей можно определить с помощью голубой и желтой алциановых красок [1025].

У большинства водорослей эти полисахариды представляют собой пектиноподобные полиурониды, в составе которых отмечаются также другие сахарные остатки. У бурых и красных водорослей многие полиозы индивидуализированы.

Специфичным полиуронидом бурых водорослей является альгиновая кислота, которая находится в водорослях в виде солей с Ca, Mg, Fe и Na. Основными составными частями этой полиозы являются *d*-маннурановая и *l*-гулурановая кислоты, находящиеся в молекуле в разных соотношениях. Считается, что нативная альгиновая кислота состоит из нескольких фракций, по меньшей мере двух, причем хуже растворимая часть содержит больше остатков ангидридов урановых кислот. Основной связью в альгиновой кислоте является  $\beta$ -1,4. В настоящее время имеются доказательства, что эта полиоза представляет собой гетерогенную смесь молекул уронидов с разным количеством маннурановой и гулурановой кислот.

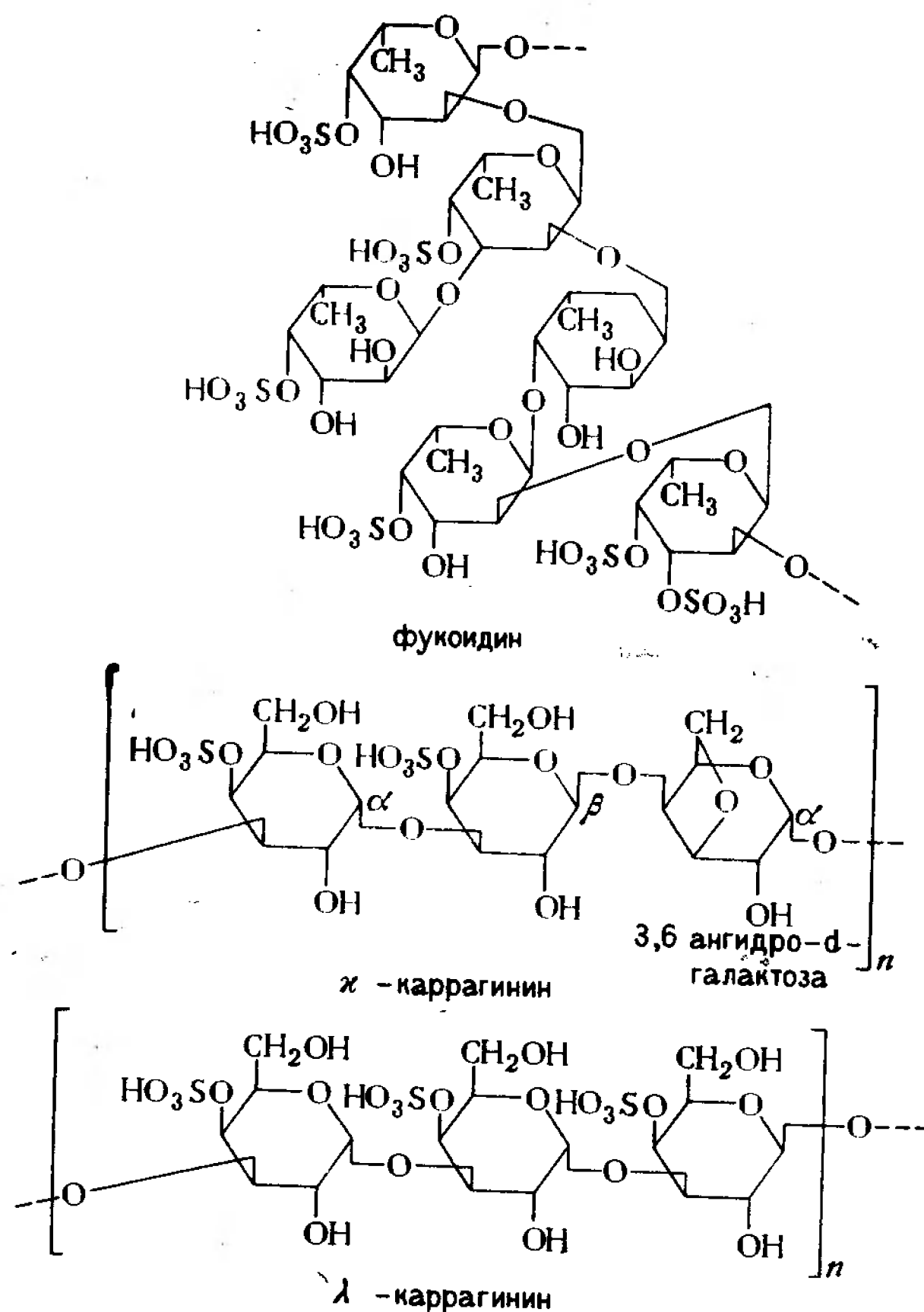
Фукоидан найден в фукусовых бурых водорослях; представляет собой сульфатированный полимер *l*-фукозы, содержащий главным образом  $\beta$ -1,2-связи, но отмечены также связи типа 1,3 и 1,4. Полисахарид специфичен и, как альгиновая кислота, в других водорослях не встречается.

Сульфатированные производные галактозы (агар, каррагинан, агароид, порфиран, фуцелларан, фуноран и т. п.) найдены в разных представителях красных водорослей, а в других водорослях не обнаружены.



Наиболее важным из галактанов в промышленном отношении является агар. Состоит в основном из *d*-галактозы и 3,6-ангидро-*l*-галактозы, связанных  $\beta$ -1,3-связями. Однако встречается и форма связи  $\alpha$ -, и типы связи 1,4- и 1,6-. Предполагают, что агар подобно крахмалу состоит из 2 компонентов — агарозы и агаропектина.

Каррагинан встречается в большем количестве у водорослей семейства Gigartinaceae. В других водорослях его значительно меньше или вовсе нет. В химическом отношении представляет собой более сульфатированную полиозу, чем агар. По общепринятым сейчас представлениям состоит из двух фракций:  $\kappa$ - и  $\lambda$ -каррагинанов, различающихся по растворимости в присутствии  $K^+$ . В отличие от агара каррагинан содержит 3,6-ангидро-производное *d*-галактозы. В отличие от агара у



каррагинана преобладающей формой связи является α-форма, хотя встречается и β-форма. По последним экспериментальным данным каррагинан представляет собой, по-видимому, не смесь 2 указанных фракций, а химически гетерогенный полисахарид.

Остальные галактаны красных водорослей отличаются лишь соотношением *d*- и *l*-галактозы, их 3,6-ангидропроизводных, количеством сульфатных групп. В порфиране, кроме того, найдена 6-О-метил-*d*-галактоза в количестве, соизмеримом с содержанием галактозы.

Наличие того или иного галактана может служить таксономическим признаком. Отличие полиозы, выделен-

ной из *Porphyra naiadum* от порфиранов, выделенных из других водорослей этого рода, явилось одной из причин, благодаря которой этот вид был выделен в отдельный род *Smithora*. Предпринимаются попытки использовать для определения родства отдельных видов результаты гидролиза экстрактов водорослей специфичной гидролазой κ-каррагиназой. Правда, пока результаты получаются не очень определенными.

Неясным является вопрос о наличии в водорослях хитина, обычного в оболочках некоторых беспозвоночных, бактерий, грибов и сосудистых растений. Хитин представляет собой поли-N-ацетил-*d*-глюкозамин с α-1,4-связью. Его присутствие в некоторых бурых, красных, зеленых и желто-зеленых водорослях было установлено с помощью микрохимических качественных реакций, а также по рентгенограммам клеточных оболочек. Кроме того, в гидролизатах клеточных оболочек указанных водорослей находили гексозамины. Однако количество хитина чрезвычайно мало. Гексозамины являются составными частями не только хитина, но и других соединений. Наличие хитина у водорослей указанных типов нуждается в точных подтверждениях.

Диатомовые водоросли в этом отношении отличаются от остальных водорослей. Показано, что при жизни они выделяют в среду около трети от сухого вещества клеток поли-N-ацетил-*d*-глюкозамина с β-1,4-связью, названного хитаном, чтобы отличить от известных исследованных образцов хитина. Внутри клеток водорослей этого вещества нет, его синтез, по-видимому, происходит на поверхности протопласта [925]. В последующем выяснилось, что хитан в отличие от широко распространенного α-хитина представляет собой β-хитин [368].

Здесь мы имеем дело с механизмом, который подобен таковому при образовании диатомеями в неблагоприятных условиях слизеподобных полиуронидов. Как хитан, так и полиурониды в самих клетках водорослей не встречаются. Это наблюдение делает важным методические приемы, позволяющие анализировать собственно клетки и отдельно выделения этих клеток. Отметим, кстати, что при исследовании водорослей, собранных в естественных условиях, неизбежно теряется часть материала, окружающая клетки снаружи, не говоря уже о выделяемых веществах. Особенно большие потери таких

веществ неизбежны при сборе планктонных водорослей. Выделяемые водорослями вещества можно удовлетворительно собрать и проанализировать лишь в искусственных культурах, что само по себе вносит ошибку при распространении полученных результатов на природные условия. Именно поэтому целесообразно проводить подобные исследования как на естественно выросших, так и на выращенных в искусственных условиях объектах с последующим сопоставлением полученных результатов.

При детальном изучении вещества, которое у сине-зеленых водорослей называлось хитином, выяснилось, что этим термином обозначали мукополимер — «мурин». Состав его сходен с таковым у граммотрицательных бактерий, что сближает эти большие группы растений и указывает на их отдаленное родство. Характерными веществами мукополимеров являются мураминокислота, гексозамины и отчасти диаминопимелиновая кислота. Если бы диаминопимелиновая кислота не была промежуточным веществом в одном из путей биосинтеза лизина, то по наличию ее в хлорелле можно было бы предположить, что у некоторых зеленых водорослей также имеются мукополимеры.

Подводя итог изложенным данным об углеводах водорослей, можно отметить, что по своему составу большинство углеводов сходно, набор моноз у большинства водорослей примерно одинаков. Несмотря на это, они довольно явно различаются строением и свойствами полиоз. Особенно заметно это выступает при рассмотрении резервных полиглюканов. Почти каждый отдел водорослей имеет свой собственный полиглюкан. В то же время некоторые полиозы специфичны и по составу. У бурых и красных водорослей они составлены из моноз, встречающихся почти исключительно только в этих водорослях. Это *d*-маннуриновая и *l*-гулуриновая кислоты и *l*-фукоза у бурых водорослей, *l*-галактоза и 3,6-ангидропроизводные обеих форм галактозы у красных водорослей.

Можно отметить некоторые особенности строения углеводов водорослей. Так, в составе многих слизистых полиоз имеется много уроновых кислот. Это сильно затрудняет процесс их изучения, поскольку уроновые связи значительно более устойчивы к кислотному гидролизу, чем глюкозидные. Отмечавшаяся ранее неполнота

гидролиза слизеподобных полиоз объясняется именно этим. Кроме того, при применении сильных воздействий образующиеся при гидролизе уроновые кислоты сразу же начинают разрушаться.

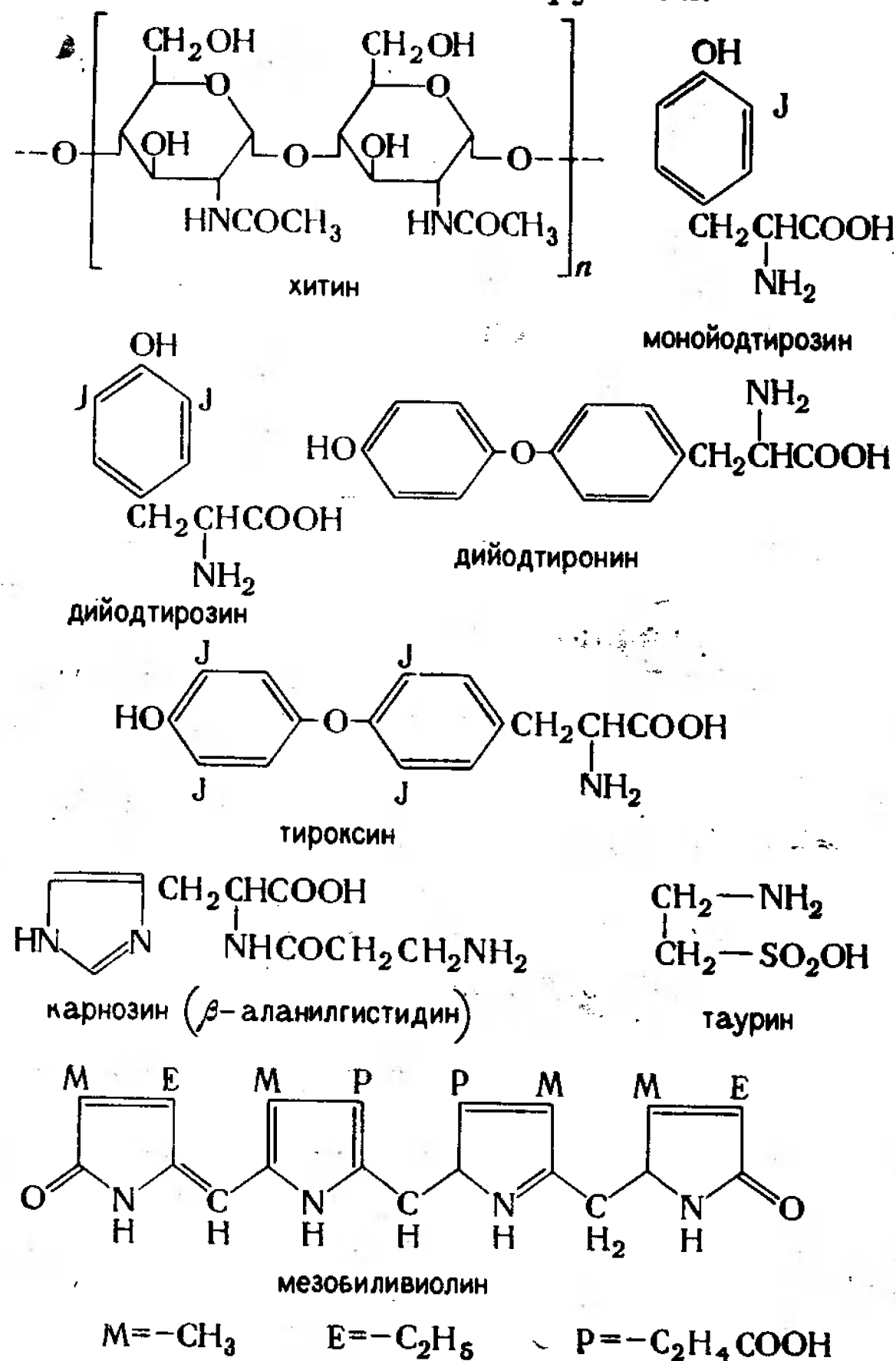
Другая особенность, представляющая специальный интерес — эстерификация серной кислотой. До сих пор неизвестно, почему сульфаты так широко встречаются в водорослевых полиозах, состоящих как из обычных, так и из отмеченных выше моносахаридов. Присутствие в молекулах полиоз эфирносвязанного сульфата увеличивает трудности их изучения из-за повышенной устойчивости к гидролизу, с одной стороны, и из-за облегчения образования 3,6-ангидропроизводных — с другой [691].

Таким образом, по набору углеводов и их свойствам как моноз, так и полиоз и мукополимеров можно довольно определенно судить о типовой принадлежности отдельных водорослей (конечно, в совокупности с другими признаками). Что касается более мелких систематических единиц, то современная изученность углеводов водорослей пока еще не позволяет по результатам анализа судить о принадлежности к тому или иному мелкому таксону. Детальные исследования могут открыть в составе углеводов водорослей даже такие монозы, которые еще не встречались в природных объектах, как, например, аллоза в экстрактах золотистой водоросли *Ochromonas malhamensis* [781]. Подобные находки не исключены и у водорослей других отделов.

### Азотсодержащие вещества

Большинство отделов водорослей исследованы с точки зрения качественного, а иногда и количественного содержания в них различных аминокислот. Белки у большинства водорослей разных видов и даже отделов состоят в основном из почти одинакового набора аминокислот. Лишь у некоторых водорослей отмечаются заметные количества аминокислот, которые у других водорослей или не найдены, или найдены в следовых количествах. Так, у перидиней и хризофитов можно отметить аминокислоты, у бурых водорослей найдены йодаминокислоты моно- и дийодтирозин, дийодтиронин, тироксин. У красных водорослей обнаружен дипептид карнозин, который стимулирует образование

АТФ и фосфагена в мышцах животных. Найденные в белках бурых и красных водорослей серусодержащая аминокислота таурин и хондрин в других водорослях, в том числе зеленых, пока не обнаружены.



Все перечисленные аминокислоты, кроме хондрина, и их производные интересны тем, что играют существенную роль в обмене животных. Это еще раз косвенно подтверждает идею единства всего органического мира. Что касается количественного соотношения отдельных аминокислот, то оно может изменяться как у разных водорослей, так и на разных стадиях развития одного и того же вида. Это видно из табл. 8 [205].

ТАБЛИЦА 8

Сравнительная характеристика аминокислотного состава разных водорослей (в % белкового азота)

Аминокислоты	1	2	3	4	5	6	7
Аспарагиновая . . .	6,4	2,2	6,9	5,28	5,53	7,2	9,0
Глутаминовая . . .	7,8	9,71	5,6	5,5	6,09	6,2	11,0
Треонин . . . . .	2,9	11,03	5,7	4,88	3,9	3,3	—
Серин . . . . .	3,3		2,4	3,83	4,25	4,8	3,5
Глицин . . . . .	6,2	3,09	5,5	7,0	5,57	7,5	5,4
Аланин . . . . .	7,7	8,83	6,0	8,09	7,38	7,9	5,4
Цистин . . . . .	0,2	3,53	—	+	+	+	—
Валин . . . . .	5,5	7,94	7,0	3,61	1,43	5,1	3,0
Метионин . . . . .	1,4	2,64	1,2	1,44	1,28	0,6	0,4
Изолейцин . . . . .	3,5	2,2	3,9	7,7	8,58	3,1	3,0
Лейцин . . . . .	6,1	5,95	6,12			4,6	5,0
Тирозин . . . . .	2,8	1,77	1,6	1,82	2,0	1,6	1,2
Фенилаланин . . . . .	2,8	4,0	2,9	1,72	1,76	3,1	2,6
Гистидин . . . . .	3,3	3,09	2,5	5,88	14,68	1,1	1,6
Лизин . . . . .	10,2	7,83	6,6	4,2	+	6,4	6,0
Аргинин . . . . .	15,8	26,4	11,7	21,95	13,56	10,8	9,4
Пролин . . . . .	7,2	—	5,0	+	+	3,6	3,3
Триптофан . . . . .	2,1	—	1,0	0,68	1,52	+	—

Обозначения: 1 — *Chlorella vulgaris* (зеленая); 2 — *Phormidium uncinatum*; 3 — *Anabaena cylindrica*; 4 — *A. flos-aquae*; 5 — *Aphanizomenon flos-aquae* (сине-зеленые); 6 — *Rhodomenia palmata* (красная); 7 — *Fucus vesiculosus* (бурая).

Из индивидуальных белков водорослей сравнительно хорошо благодаря возможности применять оптические методы исследования изучены билипротеины. Несколько ранее их называли билихромопротеинами. Эти белки-пигменты встречаются только у красных, сине-зеленых и криптофитовых водорослей. Простетической группой у них являются соединения, называемые фикобилинами. Часто последний термин употребляют неправильно для обозначения билипротеинов.

В зависимости от того, в каких водорослях обнаружены фикоэритрины и фикоцианины, у Rhodophyta или у Cyanophyta, перед их названием ставится буква соответственно R- или C-. По спектральным свойствам отличаются также фикоэритрин, встречающийся у красных водорослей порядка Bangiales. Перед его названием ставят букву B-. Билипротеины криптофитов пока еще не



исследованы в такой же степени, как у названных отделов, и поэтому для их обозначения употребляют название пигмента без дополнительных букв [842]. Поскольку спектральные характеристики билипротеинов из разных отделов водорослей иногда совпадают, сейчас С-фикоцианин найден, например, у некоторых красных водорослей.

У билипротеинов разных водорослей несколько отличаются как белковые части, так и фикобилины. Белковые части имеют разный молекулярный вес и их изоэлектрические точки отмечаются при разных рН — от 4,3 до 7,2. Химически они представляют собой глобулины и легко осаждаются сульфатом аммония. Фикобилины же отличаются главным образом положением двойных связей. В химическом отношении они подобны желчным пигментам животных, представляют собой производные тетрапиррольной системы, которая построена по типу открытой цепи, а не в виде закрытого порфиринового кольца, как у хлорофилла или гема. А у большинства билипротеинов водорослей простетическая группа оказалась идентичной мезобиливиолину («фикоцианобилину»). Поскольку у *Cyanidium caldarium* фикоцианобилин образовался в стехиометрически равном соотношении с СО, считают, что фикобилин образуется из предшественников гема, а механизм его катаболизма сходен с известным для млекопитающих [1285].

Весьма важными веществами являются нуклеиновые кислоты. Ввиду наличия очень многих фракций РНК в организмах и связанных с этим методических трудностей исследование РНК для целей таксономии и филогении еще не получило распространения. У всех водорослей суммарная РНК оказывается ГЦ-типа.

В отличие от РНК ДНК у водорослей варьирует по составу нуклеотидов, что приводит к наличию у разных таксонов как сильно выраженного ГЦ-типа, так и сильно выраженного АТ-типа. Поскольку наличие АТ-типа ДНК считается признаком большего прогресса с эволюционной точки зрения, следует предполагать, что харовые и диатомовые водоросли являются весьма прогрессивными отделами водорослей. В составе зеленых и сине-зеленых водорослей тоже наблюдаются отдельные виды водорослей с АТ-типом ДНК. Однако следует подчеркнуть, что вопрос о специфичности ДНК, выраженной коэффи-

циентом специфичности Г+Ц/А+Т, представляется в настоящее время слабо разработанным. Выяснено, например, что этот коэффициент у бактерий изменяется в зависимости от разных экологических условий [11]. Подобное явление, возможно, наблюдается и у водорослей.

Специфичность ДНК может реализоваться через последовательность нуклеотидов, причем при этом могут быть определенные сочетания и комбинации, отражающие филогенетические связи организмов [28]. Пока объем изучения ДНК у водорослей разных отделов как с точки зрения состава, так и структуры весьма незначителен.

Таким образом, можно отметить, что, несмотря на поразительную однотипность аминокислотного состава белков разных водорослей, по своим свойствам они все же несколько различаются. Сложность аналитических приемов установления структуры белковых веществ и нуклеиновых кислот ограничивает пока возможность познания их разнокачественности у водорослей разных таксонов. Учитывая, что химическая эволюция предшествовала морфологической эволюции, и поэтому у современных организмов состав биологически важных полимеров, таких, как белки и НК, в значительной степени стандартизирован, можно полагать, что специфичность этих соединений у водорослей разных отделов и более мелких систематических групп обнажится при исследовании именно структуры этих полимеров.

Вместе с тем мы пока еще очень мало знаем даже о химическом составе водорослей большинства отделов. Во многих исследованиях часть веществ остается неидентифицированной. Возможно, такие открытия, как, например, алкалоид бруцин у одного вида бурых водорослей, будут сделаны и в отношении других водорослей. Тогда придется пересматривать некоторые представления о специализированном обмене разных групп растений, потому что считается, что алкалоидов, как и ауксинов и некоторых других соединений, в низших растениях нет. Наконец, надо отметить очень незначительное количество работ об обмене у водорослей и об его изменениях под влиянием разных условий существования. Без этих данных любые построения только по наличию или отсутствию каких-либо веществ будут приближенными.

Обычно считают, что масло является запасным веществом у диатомей, перидиней, золотистых, желто-зеленых и некоторых зеленых водорослей. У некоторых бурых и сине-зеленых водорослей содержание масла может достигать значительных величин и также играть в этом случае роль запасного вещества. Другое дело — качественный состав липидов как жирных кислот, так и стеролов, углеводов, терпенов, а в будущем и веществ фенольной природы. В связи с быстрым распространением и улучшением методов газо-жидкостной хроматографии все эти вещества можно быстро и точно идентифицировать. Что касается жирных кислот, то отмечают преобладание у всех водорослей кислот ненасыщенного характера, но с некоторыми отличиями по составу у разных отделов (табл. 9).

Из табл. 9 видно, что у диатомей, золотистых и желто-зеленых, а также бурых водорослей имеется заметное количество кислоты  $C_{14:0}$ , диатомей отличаются малым количеством кислот  $C_{18}$ , зато кислот  $C_{16}$  у них более 70%. У перидиней распределение кислот по количеству  $C$  равномерное, много кислот  $C_{22}$ . У зеленых водорослей, наоборот, их нет. В то же время замечено, что пресноводные водоросли в отличие от морских водорослей не содержат полиненасыщенных жирных кислот  $C_{20}$  и  $C_{22}$ . Эти особенности пытаются связать с потерей этих кислот при переходе водорослей в процессе эволюции от морского к наземному существованию. Содержание полиненасыщенных кислот  $C_{18}$  у сине-зеленых водорослей в совокупности с наличием моно- и дигалактозилдиглицеридов связывают с эволюцией фотосинтетического аппарата у прокариотов к эукариотам [789].

Из неомыляемых веществ водорослей, помимо пигментов, для таксономических целей могут иметь значение также стеролы. Их нет у сине-зеленых водорослей, у бурых водорослей найдены сарга- и пельвестеролы, у зеленых — зимостерол. У зеленых и диатомовых водорослей найден хондрилластерол, а у красных и, возможно, золотистых — холестерол.

В химическом отношении стеролы представляют собой производные углеводорода холестана, имеющего циклопентанопергидрофенантроновый скелет. У холестеро-

ТАБЛИЦА 9

Состав жирных кислот у водорослей разных отделов (в % липидов)

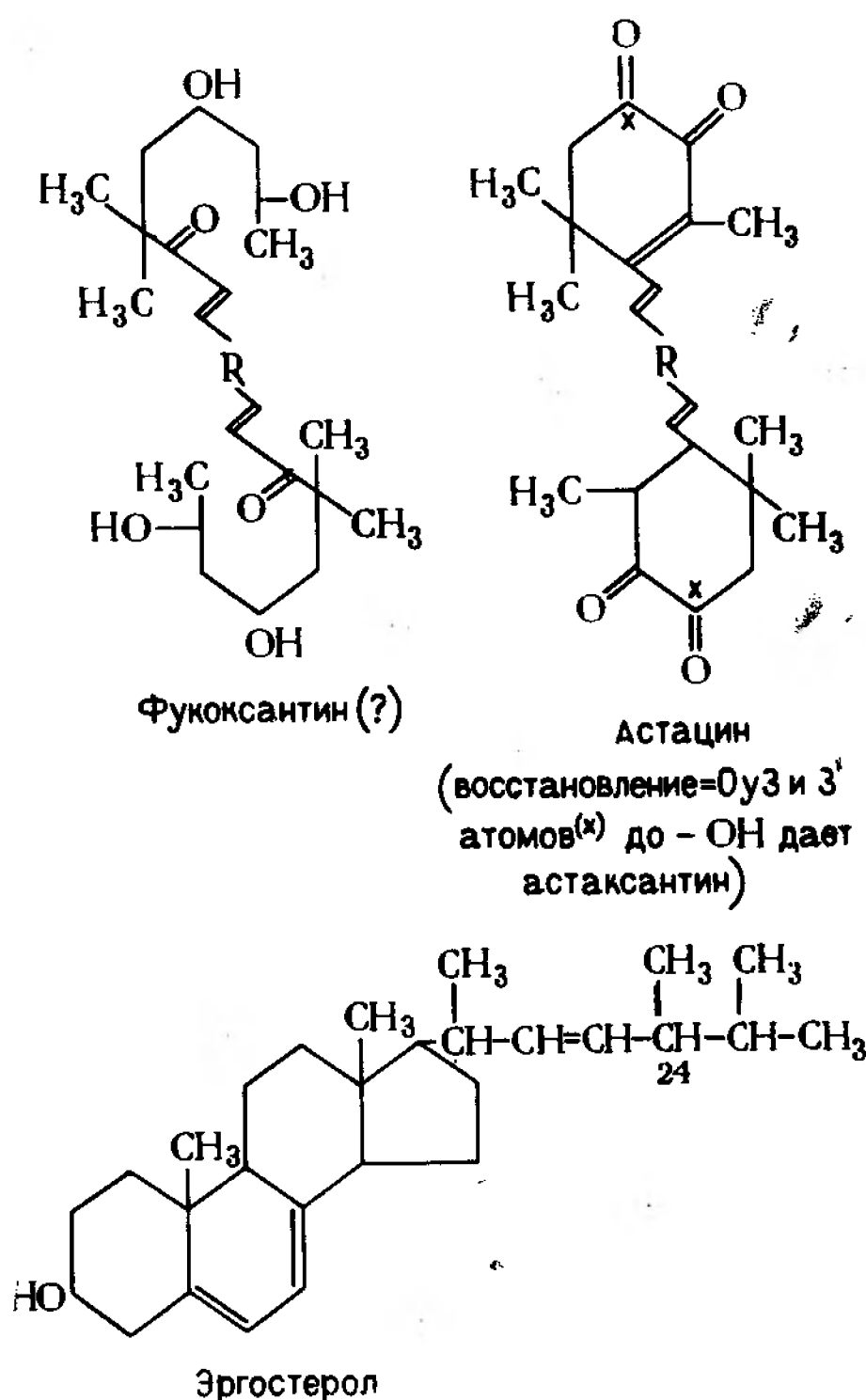
Кислоты	1	2	3	4	5
12:0	0,6	0,1	0,1	0,1	0,1
14:0	7,2	7,2	7,9	0,6	11,4
14:1 ω 5	0,9	0,1	0,1	0,2	0,2
15:0	—	1,3	1,0	0,1	0,2
15:1	—	1,3	0,2	0,6	—
16:0	27,9	27,8	23,2	21,8	15,1
16:1 ω 9	—	—	—	0,9	—
16:1 ω 17	7,8	42,4	44,8	2,0	23,2
16:1 ω 5	—	0,8	—	—	1,1
16:1 ω 13	—	—	—	—	1,1
16:2 ω 7	0,4	1,3	0,4	—	0,2
16:2 ω 4	—	1,3	2,4	3,8	1,7
16:3 ω 4	—	4,1	6,5	0,8	0,5
16:4 ω 1	—	0,2	0,1	—	0,3
17:0	—	0,3	0,2	0,1	—
17:1	—	0,2	0,1	0,2	0,1
18:0	1,8	0,3	0,3	0,7	—
18:1 ω 9	15,8	0,4	0,2	7,3	0,8
18:1 ω 7	—	0,1	0,1	1,1	2,5
18:2 ω 6	9,2	0,3	0,4	9,5	0,7
18:3 ω 6	—	0,1	0,2	—	0,1
18:3 ω 3	7,2	—	—	8,0	0,2
18:4 ω 3	6,9	2,6	0,2	24,1	4,0
19:0	0,2	—	—	—	—
20:0	1,8	—	—	—	—
20:4 ω 6	8,6	—	0,5	0,1	0,3
20:5 ω 3	3,4	7,5	8,0	3,9	16,3
22:0	0,3	—	—	?	—
22:6 ω 3	—	0,9	2,2	8,6	13,1

Продолжение табл. 9

Кислоты	6	7	8	9	10	11
12:0	0,5	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2
14:0	7,4	3,3	1,2	1,3	0,8	0,6
14:1 ω 5	0,4	—	0,1	0,1	0,1	0,1
15:0	0,4	0,3	0,1	1,3	0,1	0,1
15:1	—	—	—0	0,2	0,1	0,1
16:0	21,8	36,0	14,5	17,6	19,7	36,8
16:1 ω 9	0,1	0,2	0,5	0,2	1,0	—
16:1 ω 17	14,3	0,3	1,1	0,3	1,9	0,4
16:1 ω 5	2,8	—	—	—	—	—
16:1 ω 13	2,8	—	0,5	2,9	—	3,2
16:2 ω 7	0,2	—	—	—	—	—
16:2 ω 4	2,0	0,2	—	—	0,5	0,2
16:3 ω 4	0,1	—	—	—	0,7	0,1
16:4 ω 1	—	—	—	—	—	—
17:0	0,1	—	0,9	0,1	0,2	0,2
17:1	0,2	—	0,4	0,1	0,3	0,1
18:0	0,2	5,7	1,1	0,4	0,3	1,2
18:1 ω 9	0,5	7,5	3,0	1,4	8,8	1,4
18:1 ω 7	0,3	0,2	7,2	1,0	3,0	0,4
18:2 ω 6	0,9	0,1	10,5	5,1	3,3	7,6
18:3 ω 6	0,3	—	0,8	5,8	0,6	0,4
18:3 ω 3	6,8	0,1	23,0	37,4	18,9	0,2
18:4 ω 3	7,9	10,1	16,1	1,2	7,5	—
19:0	—	—	—	—	—	—
20:0	—	2,2	—	—	—	—
20:4 ω 6	1,2	—	?	—	1,3	24,3
20:5 ω 3	21,8	7,4	13,8	—	7,5	20,3
22:0	—	—	—	—	—	—
22:6 ω 3	3,0	25,4	0,7	—	1,4	—

Обозначения: 1 — *Undaria pinnatifida* (бурая) [1058]; 2 — *Cyclotella cryptica*; 3 — *Thalassiosira fluviatilis* (диатомеи); 4 — *Syracosphaera carterae*; 5 — *Monochrysis lutheri* (золотистые); 6 — *Olisthodiscus* sp. (желто-зеленая); 7 — *Amphidinium carteri* (перидиния); 8 — *Cryptomonas* sp. (криptomonата); 9 — *Dunaliella tertiolecta* (зеленая); 10 — *Tetraselmis (Platymonas)* sp. (зеленая); 11 — *Porphyridium* sp. (красная) [279].

ла к C<sub>3</sub> присоединена группа —ОН, а между C<sub>5</sub> и C<sub>6</sub> имеется двойная связь. У эргостерола 3 двойные связи и дополнительная группа —CH<sub>3</sub> в боковой цепи. У ситостерола по сравнению с эргостеролом нет двойных связей в боковой цепи и между C<sub>7</sub> и C<sub>8</sub>, а вместо группы —CH<sub>3</sub> у C<sub>24</sub> стоит группа —C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>.



Помещенные в табл. 7 терпены, углеводороды и серосодержащие летучие вещества исследовались лишь у 3—4 отделов водорослей. Поэтому в настоящее время их трудно использовать в качестве дополнительных признаков для таксономических целей.

Очевидно в скором времени можно будет использовать в качестве критериев химического состава данные по веществам фенольной природы, в частности хинонам. Например, *Anacystis nidulans* отличается от остальных

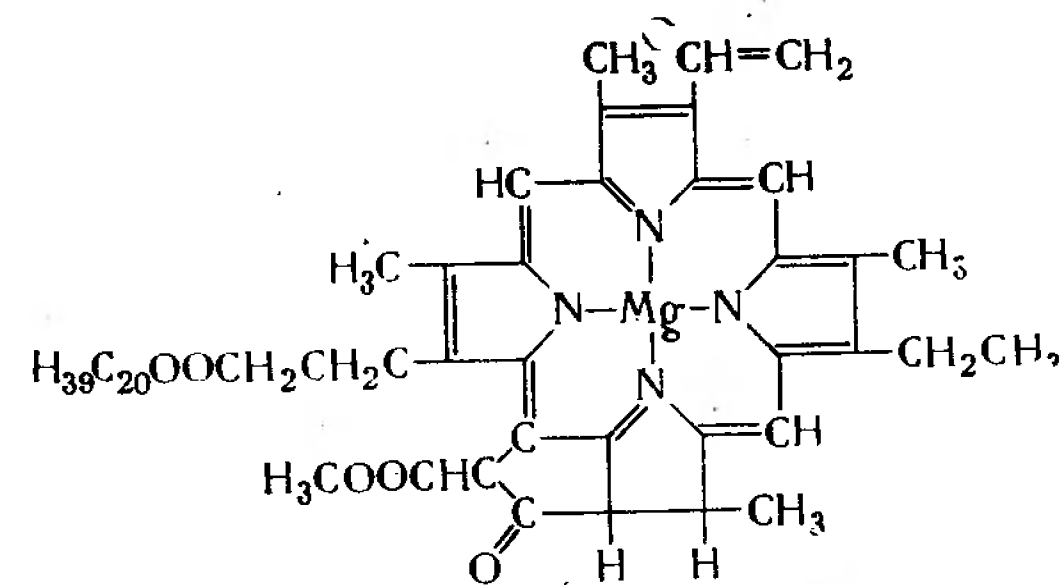
видов сине-зеленых водорослей, кроме других биохимических особенностей, также набором хинонов. Если в сине-зеленых водорослях обычны филлохинон (витамин K<sub>1</sub>), пластохинон-9 и α-токоферилхинон, то в *A. nidulans* α-токоферилхинона нет, а филлохинон заменен оксифиллохиноном. Еще один вид из этого отдела водорослей *Beggiatoa sp.*, также отличающийся по биохимическим и физиологическим свойствам от остальных видов сине-зеленых водорослей, содержит убихинон (витамин K<sub>2</sub>).

Таким образом, можно констатировать, что сравнительно хорошо изучены у водорослей лишь те вещества, которые можно исследовать с помощью хорошо разработанных методов, в частности спектрофотометрии и газо-жидкостной хроматографии.

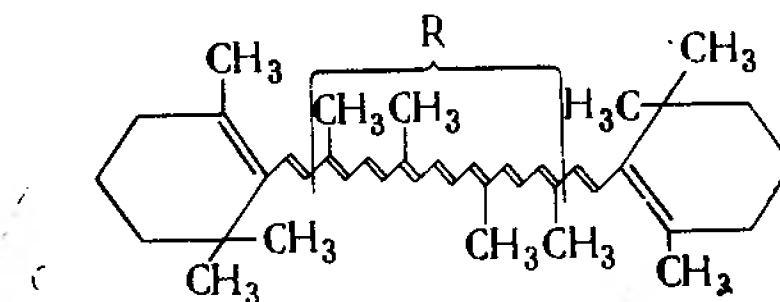
То, что планктонные водоросли, как правило, содержат больше липидов, чем макрофиты, по-видимому, отражает приспособительное значение этого класса веществ, уменьшая удельный вес клеток. Наблюдаемое у литоральных бурых водорослей увеличение содержания липидов в зависимости от высоты местообитания над нулем глубин также имеет, вероятно, приспособительный характер.

## Пигменты

Пигменты водорослей изучены относительно полно. Среди них несомненно важнейшим является хлорофилл а, который является обязательным компонентом подавляющего большинства фотосинтезирующих организмов. В химическом отношении представляет собой сложный эфир двуосновной кислоты и 2 спиртов — метанола и высокомолекулярного ненасыщенного спирта фитола. В основе структуры лежит порфириновое ядро, состоящее из 4 пиррольных колец. Порфирины имеют замечательно стабильную резонансную структуру, что позволило им занять решающие позиции в процессах фотосинтеза растений (хлорофилл) и переноса кислорода у животных (гем). У остальных хлорофиллов наблюдается разная степень окисленности и небольшие отличия в положении боковых групп. Поскольку даже небольшие отличия в молекуле отражаются на их спектральных свойствах, довольно просто установить наличие в растениях того или иного хлорофилла.

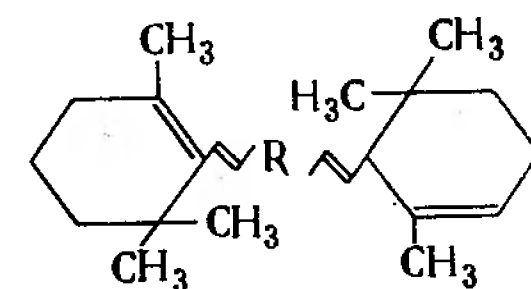


хлорофилл а



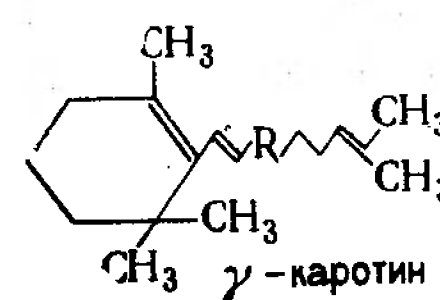
β-иононовое кольцо

β-каротин

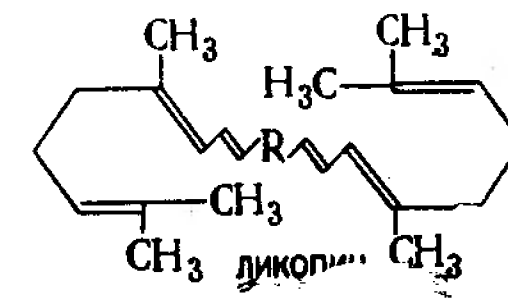


α-иононовое кольцо

α-каротин



γ-каротин



ликопин

Кроме хлорофилла а, водоросли разных отделов содержат и другие, в частности красные водоросли — хлорофилл d, эвгленовые, зеленые и харовые — хлорофилл b и желто-зеленые — хлорофилл e. У бурых, золотистых, диатомовых, пиррофитовых и криптофитовых водорослей отмечен хлорофилл c, что рассматривают как свидетельство их филогенетического родства.

У всех водорослей отмечен β-каротин, который, как и хлорофилл а, необходим для нормальной работы фотосинтетического аппарата. У некоторых отделов водорос-



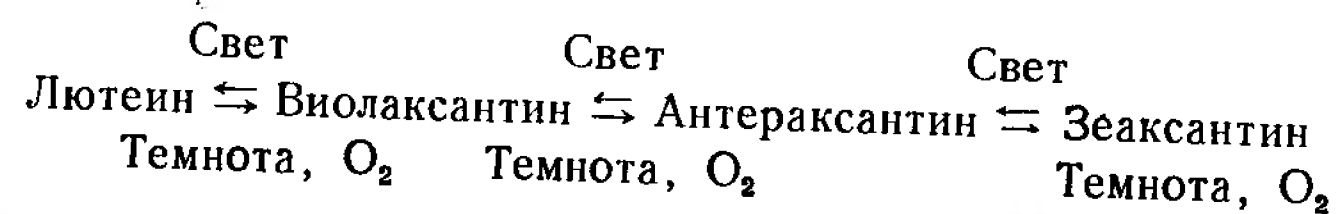
лей встречаются другие каротины. Так, у красных, зеленых, эвгленовых и криптофитовых водорослей имеется  $\alpha$ -каротин, у зеленых и харовых —  $\gamma$ -каротин, у сине-зеленых и желто-зеленых — флавацин ( $\zeta$ -каротин), у харовых — ликопин.

В химическом отношении каротиноиды представляют собой пигменты, построенные обычно из 8 изопреновых остатков, соединенных таким образом, что 2 ближайших к центру молекулы (метильные группы) находятся в положении 1:6, тогда как все другие боковые метильные группы стоят в положениях 1:5.  $\beta$ -каротин имеет симметричную молекулу с двумя  $\beta$ -иононовыми кольцами. Остальные каротины асимметричны и имеют или другие кольца, или открытую цепь.

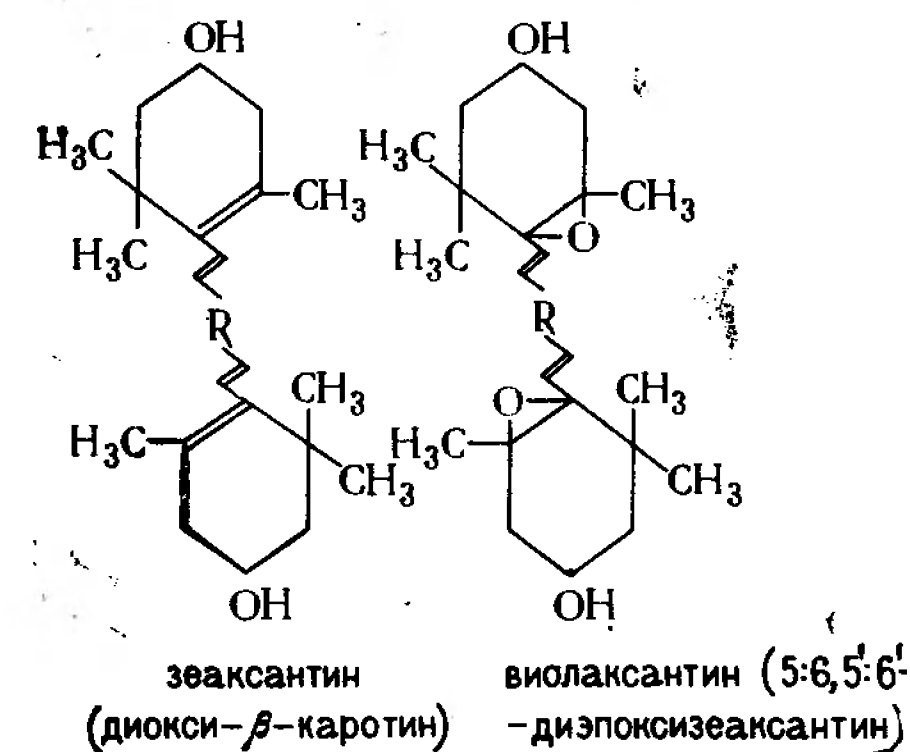
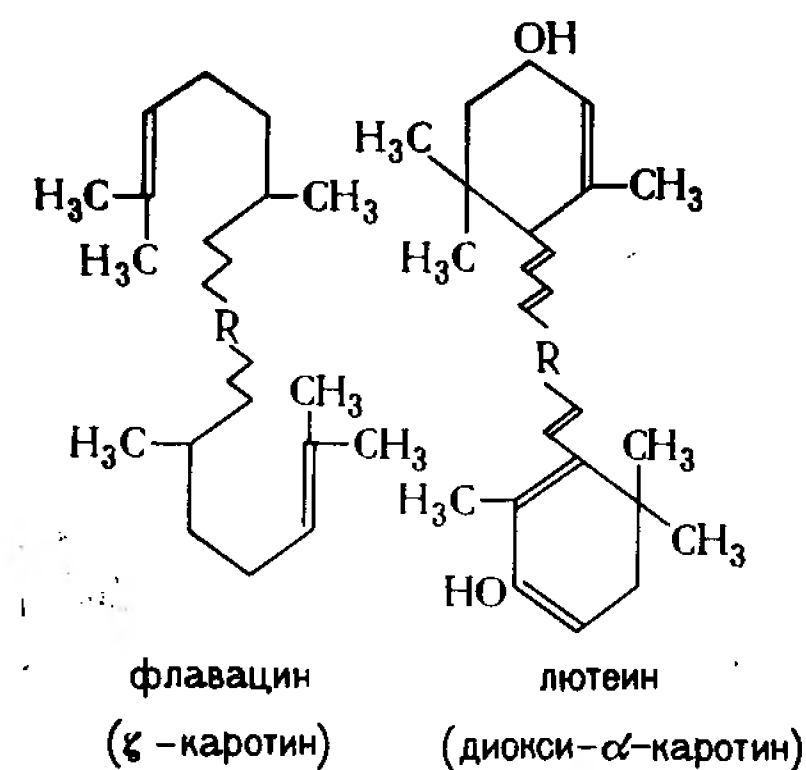
Ксантофиллы представляют собой, по-видимому, весьма удобные вещества для использования в таксономических целях. Так, у перидиней встречается специфичный набор ксантофиллов (диноксантин, неодиноксантин, перидинин), а также у сине-зеленых (миксоксантин, миксоксантофилл, осциллоксантин). Одинаковый набор ксантофиллов имеют золотистые водоросли и диатомовые. Лишь у них и у бурых водорослей встречен неофуксоксантин. Только у эвгленовых встречены эвгленанон и криптоксантин.

В химическом отношении ксантофиллы являются оксикаротиноидами.

Очевидно некоторые довольно широко распространенные ксантофиллы — производные  $\beta$ -каротина — связаны между собой, подобно виолаксантину, антераксантину и зеаксантину [1358].

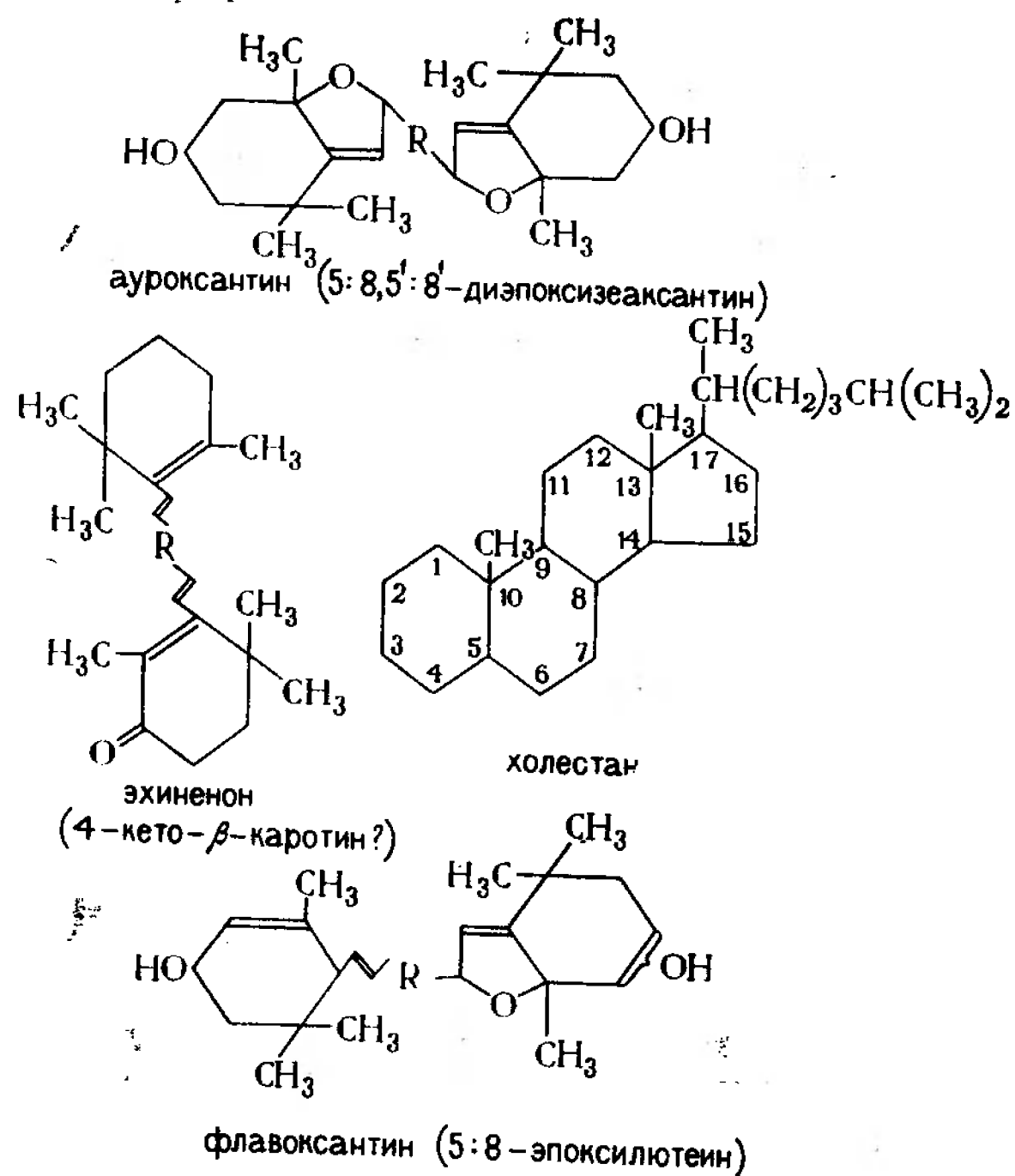


К сожалению, пути биосинтеза отдельных каротиноидов изучены чрезвычайно мало, что затрудняет использование данных о наличии каротиноидов в водорослях для таксономических и филогенетических целей. Затруднения вызываются также тем, что нередко один и тот же пигмент называется по-разному. Например, эпоксид лютеина называют также тараксантином. В частности, имеют одинаковые спектральные характеристики алло-



ксантин и зеаксантин, монадоксантин и лютеин, крококсантин и криптоксантин [418], диадиноксантин и антераксантин [882].

Распространенность каротиноидов у водорослей и их структура позволили сделать попытку ориентировочно разделить водоросли на 3 большие группы в соответствии с тем, синтезируют ли они главным образом несимметричные бициклические каротиноиды — производные  $\alpha$ -каротина (первая группа), симметричные бициклические каротиноиды — производные  $\beta$ -каротина (вторая группа) или смесь каротиноидов (третья группа). К первой группе Гудвин [619] относит часть красных водорослей и сифоновые зеленые водоросли. Смесь каротиноидов синтезируют остальные красные и зеленые водорос-



ли, а также криптофитовые и желто-зеленые. Все остальные отделы водорослей синтезируют главным образом производные  $\beta$ -каротина. Видно, что попытка Гудвина очень неубедительна, поскольку из-за неясностей в путях синтеза каротиноидов у разных водорослей приходится опираться только на факт наличия или отсутствия какого-либо каротиноида, а это приводит к сомнительным группировкам. Тем не менее такого рода попытки следует приветствовать, ибо они отражают процесс привлечения новых данных для решения проблем биологии.

### Минеральные вещества

В составе минеральных веществ водорослей, особенно морских, встречаются все микроэлементы, необходимые организму животных, причем в отношениях, весьма благоприятных для нормальных процессов обмена. Изучение механизмов накопления элементов водорослями

сейчас идет довольно интенсивно, в частности, накопления йода и радионуклидов.

Значительный интерес представляют исследования по изучению процессов накопления кремния. Вызван он тем, что диатомеи, золотистые и желто-зеленые водоросли, а возможно, и перидинеи имеют в оболочках в виде неотъемлемой части их структуры кремнезем. Преобладание кремния в неживой и углерода в живой природе и наличие обоих этих элементов в указанных водорослях интересно с эволюционной точки зрения. Кроме того, без кремния эти водоросли не могут нормально развиваться. Возможно, что кремнийорганические соединения играют большую роль в жизнедеятельности диатомей и других кремнийсодержащих водорослей. Лишь несовершенство аналитических методов ограничивает изучение важных процессов обмена кремния в водорослях. Очевидно, по этим же причинам еще слабо изучены серусодержащие соединения, а также обмен серы.

Значение исследований метаболизма отдельных элементов неизбежно будет возрастать. Пока же работы по количественному определению тех или иных элементов в водорослях ничего или почти ничего не дают для хемотаксономии и филогении.

### Химический „определитель“

Хотя процесс накопления данных для определения мелкого систематического положения растения можно продолжать до бесконечности (известно, что даже штаммы одного и того же вида физиологически и биохимически отличаются друг от друга весьма заметно), тем не менее достаточно определить то или иное ограниченное число специфических веществ или группу веществ, чтобы судить о принадлежности вида к определенному крупному таксону. Сделана попытка составить химический определитель водорослей разных отделов, исходя из данных табл. 7 и свойств перечисленных в ней веществ [19].

Этот определитель, конечно, ни в коей мере не претендует на замену имеющихся в ботанике определителей, основанных на морфологических признаках, особенностях размножения и т. п. Нет сомнений в том, что мало-мальски опытный альголог относительно легко, не прибегая к химическим определениям, сможет выявить

принадлежность водорослей к таким крупным систематическим подразделениям, как отдел. Однако обратить внимание специалистов-систематиков на химические показатели вполне своевременно, ибо морфологические особенности разных видов есть в конечном счете отражение биохимического своеобразия растений. Определитель — попытка, делающая шаг к определению принадлежности водорослей к тому или иному отделу, исходя из минимального количества по возможности специфичных химических критериев. В дальнейшем, по мере накопления данных подобный определитель можно будет довести и до более мелких таксонов.

- I. В водных экстрактах присутствуют билипротеины.
  1. Микроскопические безъядерные клетки содержат миксоксантин, а в оболочках мукополимеры . . . . . Cyanophyta.
  2. Мукополимеры отсутствуют, клетка с ядром
    - А. Многоклеточные растения содержат хлорофилл d, сахарные спирты (дульцит, сорбит), глицераты галактозы и (или) маннозы и сульфатированные производные галактозы . . . . . Rhodophyta
    - Б. Микроскопические клетки содержат хлорофилл с Cryptophyta.
- II. Билипротеины в водных экстрактах отсутствуют
  1. Целлюлоза присутствует
    - А. Сахароза присутствует
      - а. Мутовчатые макрофиты, содержащие ликопин, с АТ-типом ДНК . . . . . Charophyta
      - б. Морфологически разнообразные формы, содержащие эрго- и зимостерол, с разным типом ДНК Chlorophyta
    - Б. Сахароза отсутствует
      - а. Макрофиты, содержащие альгиновую кислоту, фукоидан, фуко- и неофукоксантин, сарга- и пельвестерол, хлорофилл с . . . . . Phaeophyta
      - б. Одноклеточные формы, не содержащие альгиновой кислоты, фукоидана, фуко- и неофукоксантина.
 

Присутствует хлорофилл b, эвгленанон, криптоксантин, астаксантин и астаксин, трегалоза . . . . .	Euglenophyta
Присутствует хлорофилл с, перидинин, дино-неодио- и диадинаксантин . . .	Ryugophyta
Присутствует флавацин, ситостерол, маннит . . . . .	Xanthophyta
  2. Целлюлоза отсутствует
    - А. Клетки заключены в 2 кремнеземные створки, содержат  $\epsilon$ -каротин, сито- и хондрилластерол . . . . . Bacillariophyta
    - Б. Жгутиковые клетки голые, иногда покрытые простым кремнеземсодержащим панцирем, не содержат  $\epsilon$ -каротина, сито- и хондрилластерола . . . . . Chrysophyta

Как видно, необходимые тесты не сложны и могут быть выполнены при наличии обычного лабораторного оборудования.

Современная таксономия исходит из филогенетических взаимоотношений. На основании вышеизложенных материалов рассмотрим возможные филогенетические связи между водорослями разных типов.

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Выяснение филогенетических взаимоотношений водорослей очень важно для понимания процесса становления современного органического мира. От этого зависит также разрешение таких важных биологических проблем, как морфологическая эволюция организмов, возникновение и развитие полового процесса, наличие онтогенеза и эмбрионального развития у одноклеточных, эволюция питания, развитие клеточной оболочки и жгутиков. Однако у альгологов до сих пор нет единого мнения о филогении этой многочисленной и разнообразной группы растений.

По наиболее распространенным представлениям группу водорослей делят на 11 отделов. Правда, в последнее время число отделов увеличивают за счет разделения зеленых и золотистых водорослей. В основу деления водорослей [1029, 1030] положено несколько общих принципов. Основными являются идея параллельного морфологического развития фил от первичных организмов и объединение водорослей в филы по пигментному признаку. Морфологические признаки (наличие и строение ядра, дифференциация многоклеточной структуры, структура жгутиков, процесс полового воспроизведения) являются ведущими в построении филогенетических схем. В последние годы существенно увеличивается доля физиолого-химических признаков в таких построениях (набор пигментов, природа запасных веществ, структура основных компонентов, состав оболочек, особенности обмена). Конечно, опытные альгологи учитывают максимальное количество разных сведений для построения филогенетических схем, но морфологические критерии остаются пока главными.

По Пашеру, растительный мир состоит из следующих отделов, каждый из которых имеет собственное происхождение и самостоятельное развитие до высших форм.

- I. Plantae holoplastideae
  1. Cyanophyta
  2. Schizomycophita
- II. Plantae euplastideae
  3. Chrysophyta
    - a. Chrysophyceae
    - b. Diatomeae
    - c. Heterocontae
  4. Phaeophyta
  5. Pyrrophyta
    - A. Cryptophyceae
    - B. Desmokontae
    - C. Dinophyceae
  6. Euglenophyta
  7. Chlorophyta
    - A. Chlorophyceae
    - B. Conjugatae
  8. Charophyta
  9. Rhodophyta
  10. Bryophyta
  11. Pterido-Anthophyta

Идею полифилетического происхождения водорослей поддерживают и другие ученые [172, 587, 588, 796]. Наглядно это показано в схеме основных групп растений по их филогенетическим связям [110], где растения разделены на следующие типы:

- I. Доклеточные организмы
  1. Бактерии (Bacteria)
  2. Сине-зеленые водоросли (Cyanophyceae)
- II. Клеточные организмы
  1. Слизевики (Mycetozoa)
  2. Грибы (Fungi)
  3. Лишайники (Lichenes)
  4. Красные водоросли (Rhodophyceae)
  5. Перидиней (Dinophyceae)
  6. Криptomonаты (Cryptophyceae)
  7. Золотистые водоросли (Chrysophyceae)
  8. Диатомовые водоросли (Bacillariophyceae)
  9. Бурые водоросли (Phaeophyceae)
  10. Желто-зеленые водоросли (Xanthophyceae, Heterocontae)
  11. Эвгленовые водоросли (Euglenophyceae)
  12. Мохообразные (Bryophyta)
  13. Папоротникообразные (Pteridophyta)
  14. Голосеменные (Gymnospermae)
  15. Покрывосеменные (Angiospermae)

На рис. 6 видна общность происхождения бактерий и сине-зеленых водорослей; криптофиты объединены с перидиней в единый тип пиррофитовых водорослей, а

золотистые с диатомеями — в тип золотистых водорослей, причем у диатомей намечаются связи с бурыми водорослями. Несколько по-иному представлена филема в

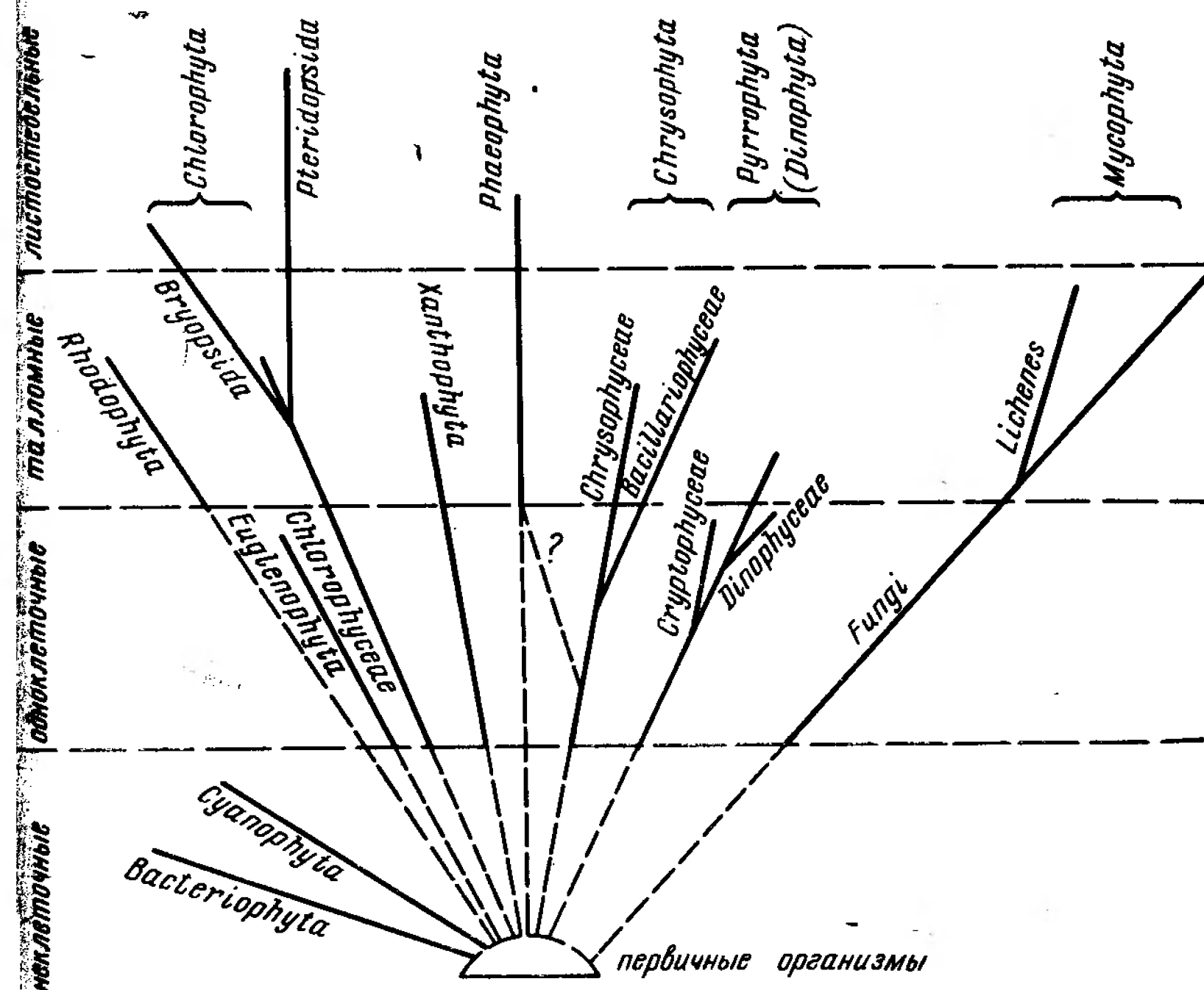


Рис. 6. Схема филогенетических связей по Зерову.

схеме Смита [1202] (рис. 7), который также поддерживает идею полифилетического происхождения водорослей.

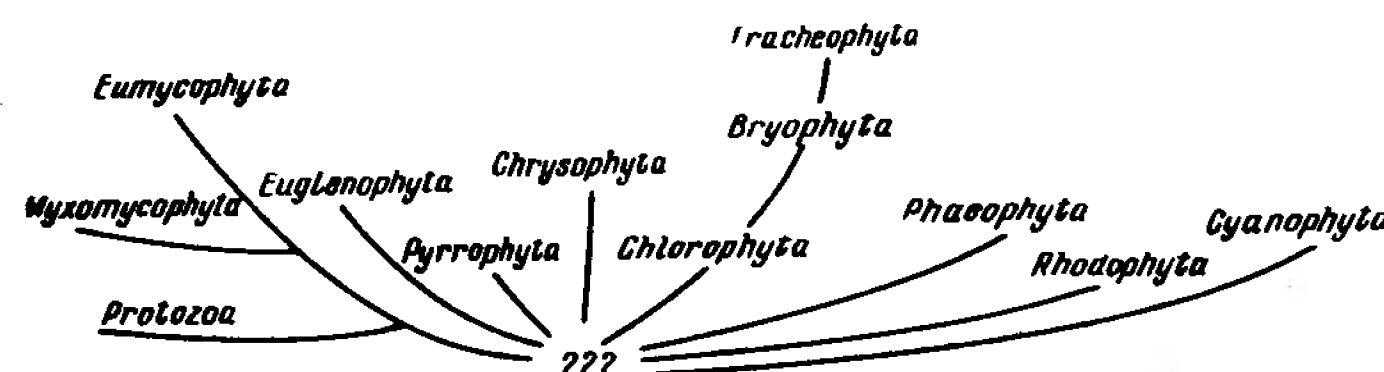


Рис. 7. Схема филогенетических связей по Смит.



Однако эта идея не завоевала всеобщего признания биологов. По мнению В. Л. Комарова [132], самостоятельное возникновение и развитие до высших форм более десятка отдельных растительных миров есть «своеобразная капитуляция перед трудностями постройки системы, дающей эволюционный порядок происхождения современного растительного мира».

Идея монофилетического происхождения растений также имеет своих сторонников [240]. Однако из-за того, что главными критериями в построении филогенетических схем рассматриваются разные признаки в силу их субъективной оценки, эти схемы также весьма отличны друг от друга. На разнообразие схем оказывает влияние также позиция, занимаемая тем или иным автором схемы по поводу первичности жгутиковой или амeboидной формы строения.

Из схем, в которых жгутиковым формам отводится центральное место, можно отметить схему Комарова [132] (рис. 8).

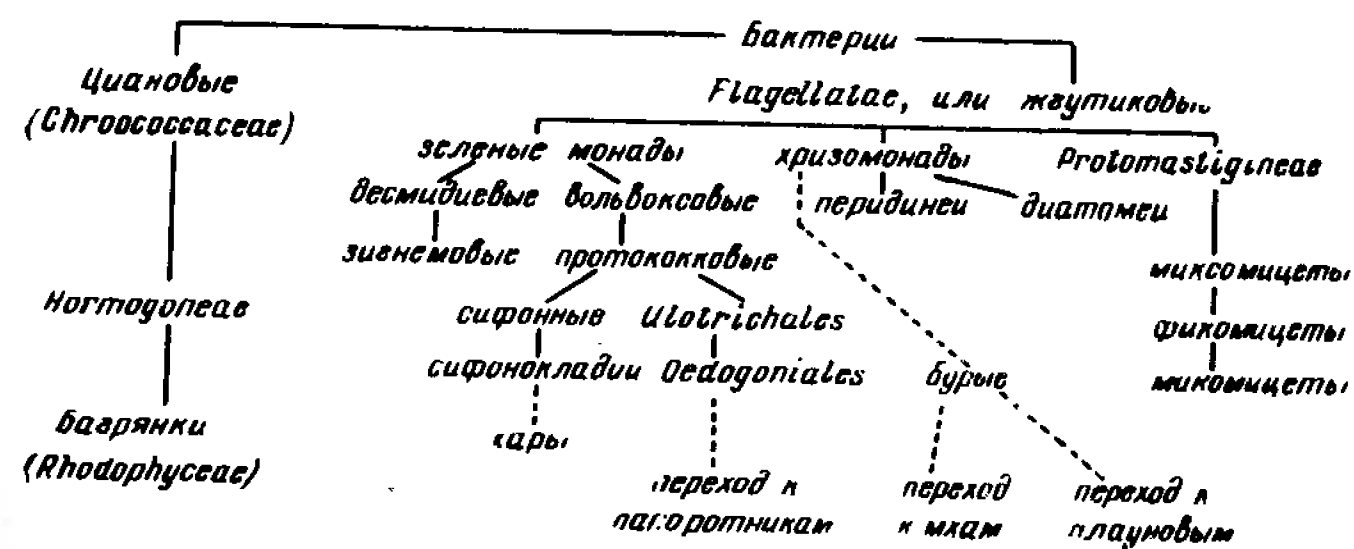


Рис. 8. Схема филогенетических связей по Комарову.

Еще в 1935 г. В. Л. Комаров при построении схемы большое значение отвел биохимическим признакам. Здесь привлекает внимание прежде всего родство бактерий, сине-зеленых и красных водорослей, а также хризомонад, диатомей, перидиней и бурых водорослей. По Комарову, мхи и плауны в отличие от папоротникообразных, родственных зеленым водорослям, близки бурым водорослям. Грибы же развились от каких-то форм жгутиковых и не имеют прямых родственных связей с существующими таксонами водорослей.

Христенсен [429, 430] в основу своей схемы положил

наряду с другими признаками строение жгутиков (рис. 9).

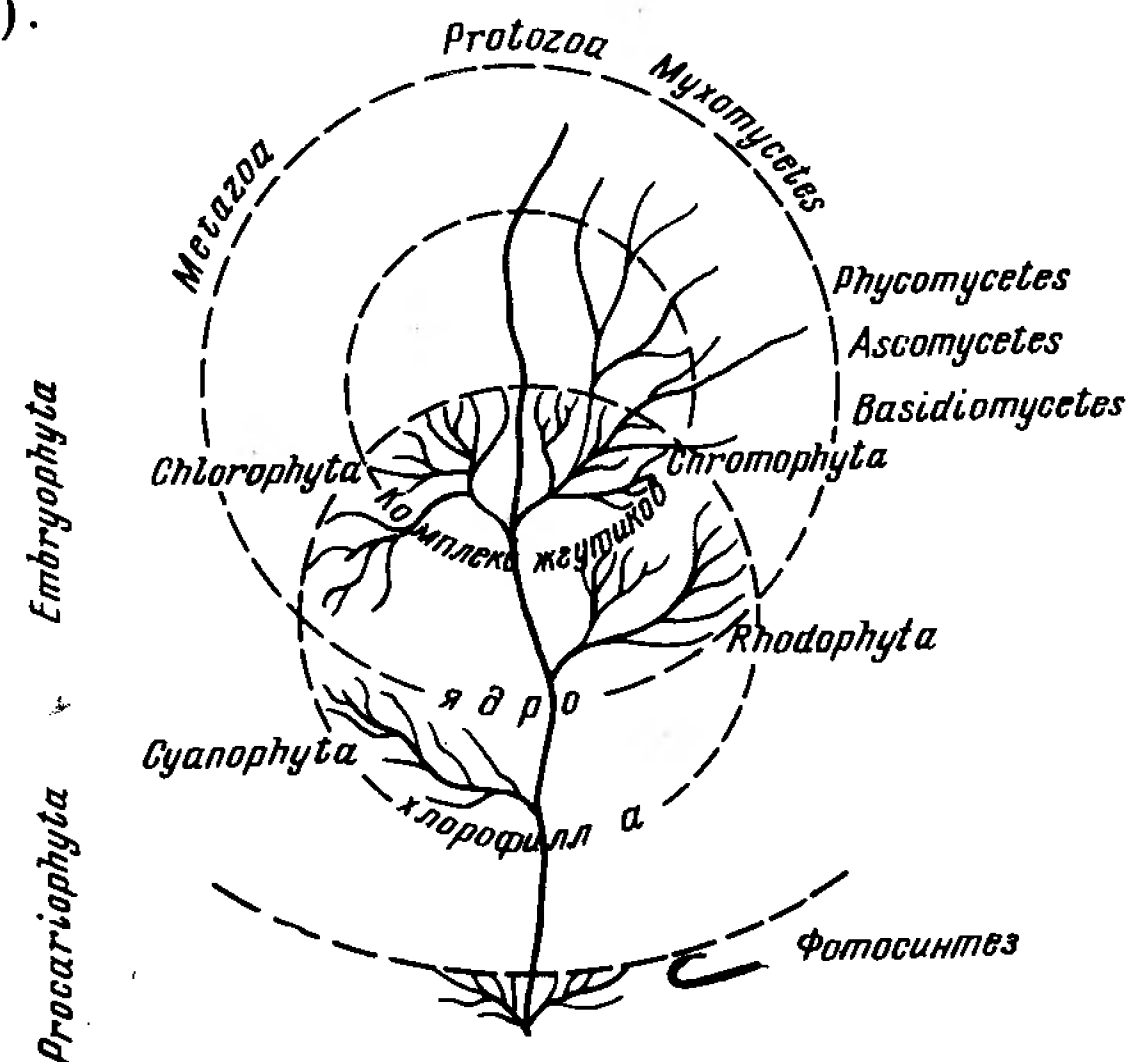


Рис. 9. Схема филогенетических связей по Христенсену.

Сине-зеленые водоросли отделяются от общей ветви развития раньше других групп организмов. Затем с появлением ядра отделяются красные водоросли. С появлением жгутиков отделяются ветви зеленых водорослей, куда относят также харовых и *Chromophyta*, объединяющих все остальные водоросли. Согласно рис. 9 разные классы грибов имеют родственные связи с разными отделами водорослей.

Термин Chromophyta был предложен в 1949 г. [415]. Появление этого названия оправдывается разукрупнением классов Пашера, проведенным в последние годы на основании главным образом морфологических признаков. Так, из зеленых водорослей выделены отдельные классы Loxophyceae, Prasinophyceae и Raphidophyceae, а из золотистых Haptophyceae и Craspedophyceae [429], а также Choanoflagellatae и Bicosoecaceae [1072]. Пока еще наблюдается сильная разноречивость в подобных разукрупнительных тенденциях. Зеленые водоросли, например, предлагают разделить на Chlorophyceae, Loxophyceae, Prasinophyceae и Conjugatophyceae [602]. Исходя в основном из строения жгутиков у разных золотистых

водорослей их разделили на 3 подкласса — Acontochrysophicidae (без зооспор или с зооспорами без жгутиков), Heterochrysophicidae (зооспоры с 1 или 2 жгутиками разного строения) и Isochrysophicidae (зооспоры с 2 одинаковыми жгутиками, часто с гаптонемой) [379]. Принимают во внимание также равно- и разножгутиковость, их внешние и внутренние отличия. Отсутствие жгутиков у красных водорослей считают доказательством их древнейшего происхождения [903].

Первичность жгутиковых форм подвергается большому сомнению. В отличие от Пашера и его последователей многие ученые считают более вероятной первичность амебоидных форм [101, 195, 240]. По А. В. Топачевскому [240], имеется ряд форм строения клеток водорослей, которые располагаются в такой последовательности: амебоидная (ризоподияльная), монадная (жгутиковая), пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, пластинчатая, разноритчатая (гетеротрихальная), сифональная и тканевая. Параллельность развития фил приводит к тому, что большинство указанных форм строения наблюдается у разных отделов водорослей, т. е. у них соблюдается закон гомологических рядов, сформулированный Вавиловым. Например, у желто-зеленых [168], зеленых [169] и золотистых водорослей [166] наблюдаются сходные формы строения.

Исходя из первичности амебоидной формы строения и принимая монофилетическое происхождение, составили несколько филогенетических схем. Так, Вага в 1952 г. [130] предложил следующую схему (рис. 10).

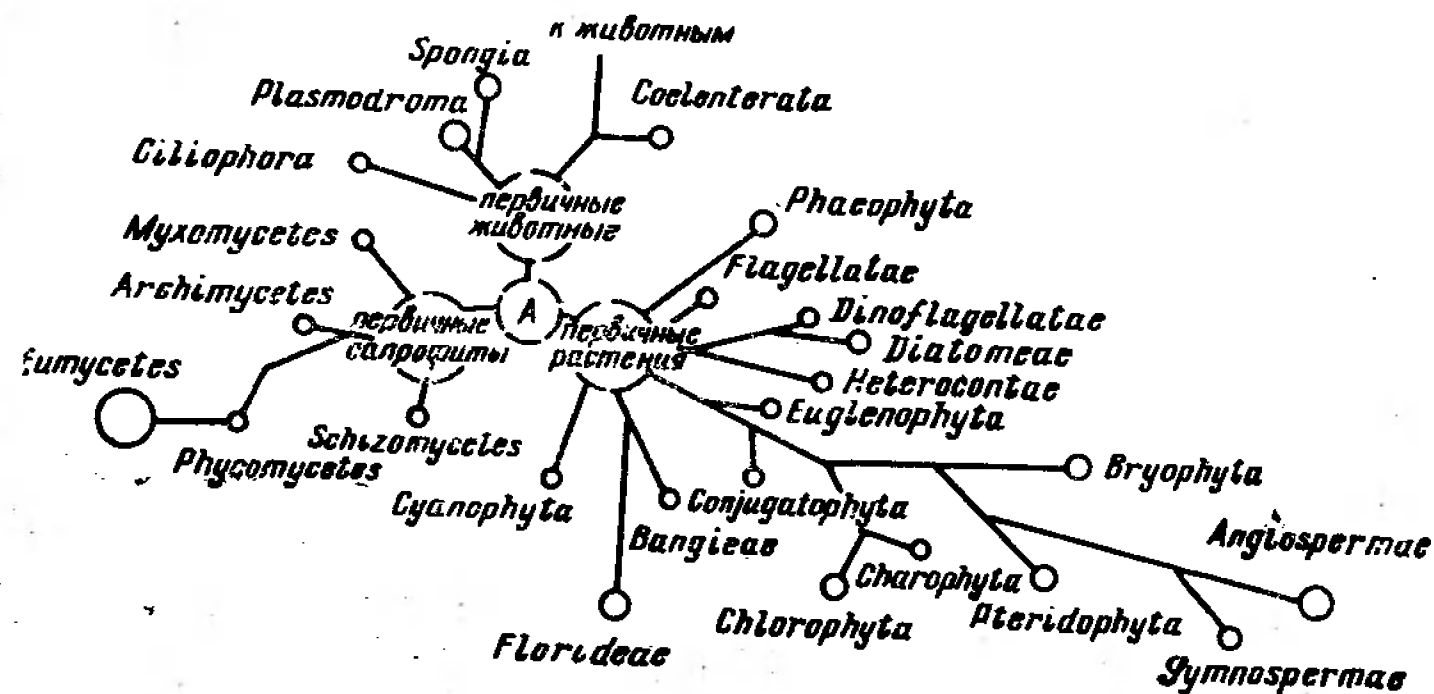


Рис. 10. Схема филогенетических связей по Ваге.

На рис. 10 предположено родство перидиней, диатомей и желто-зеленых водорослей, а также эвгленовых, харовых и красных водорослей. Вслед за Пашером здесь выделены Conjugatophyta, Cyanophyta, Rhodophyta и Phaeophyta, которые являются самостоятельными отделами, развившимися из первичных растений. Видно, что бактерии в этой схеме не связаны прямо с сине-зелеными водорослями. Еще одну схему (рис. 11) предложил Кронквист [474].

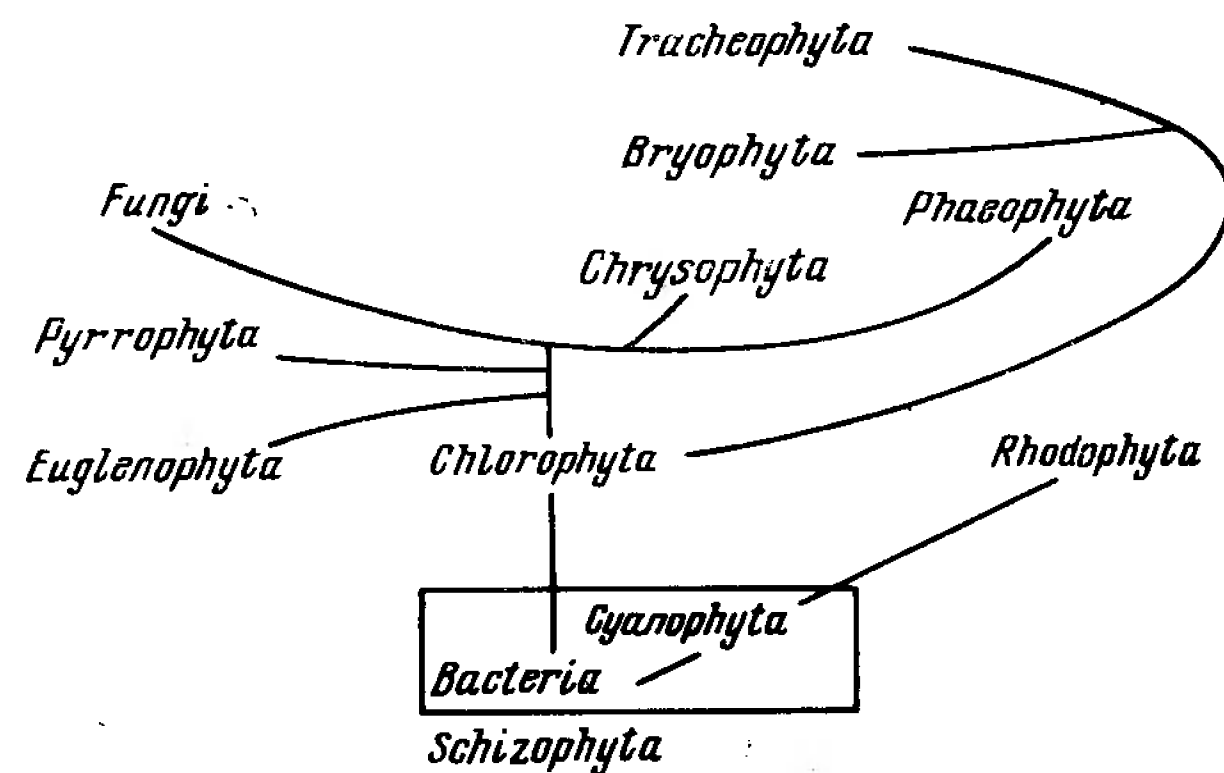


Рис. 11. Схема филогенетических связей по Кронквисту.

В отличие от рис. 10 на рис. 11 бактерии и сине-зеленые водоросли объединены в надтиповую группу Schizophyta. Зеленые водоросли произошли от бактерий с последующим отделением эвгленовых, пиррофитовых водорослей, сосудистых растений и мхов и группы бурых водорослей и хризифитов. От сине-зеленых водорослей произошли красные, а грибы — из каких-то зеленых водорослей.

Таким образом, наблюдается большое разнообразие филогенетических схем. Их количество можно было бы увеличить, однако и приведенных схем достаточно, чтобы убедиться в отсутствии единых критериев для суждения о родственных связях, о большом превалировании морфологических принципов построения схем. Обращает на себя внимание также то, что они построены вне шкалы времени, хотя в некоторых схемах и существуют попытки исторического подхода.

Как отмечалось, в построении филогенетических схем биохимические данные могут служить существенным дополнением. Однако использование данных лишь по одному какому-то классу соединений, каким бы важным он ни казался автору, приводит к мало реальным построениям. Например, в 1962 г. Гудвин [288] на основании данных о составе каротиноидов в водорослях предложил схему их филогенетических связей (рис. 12).

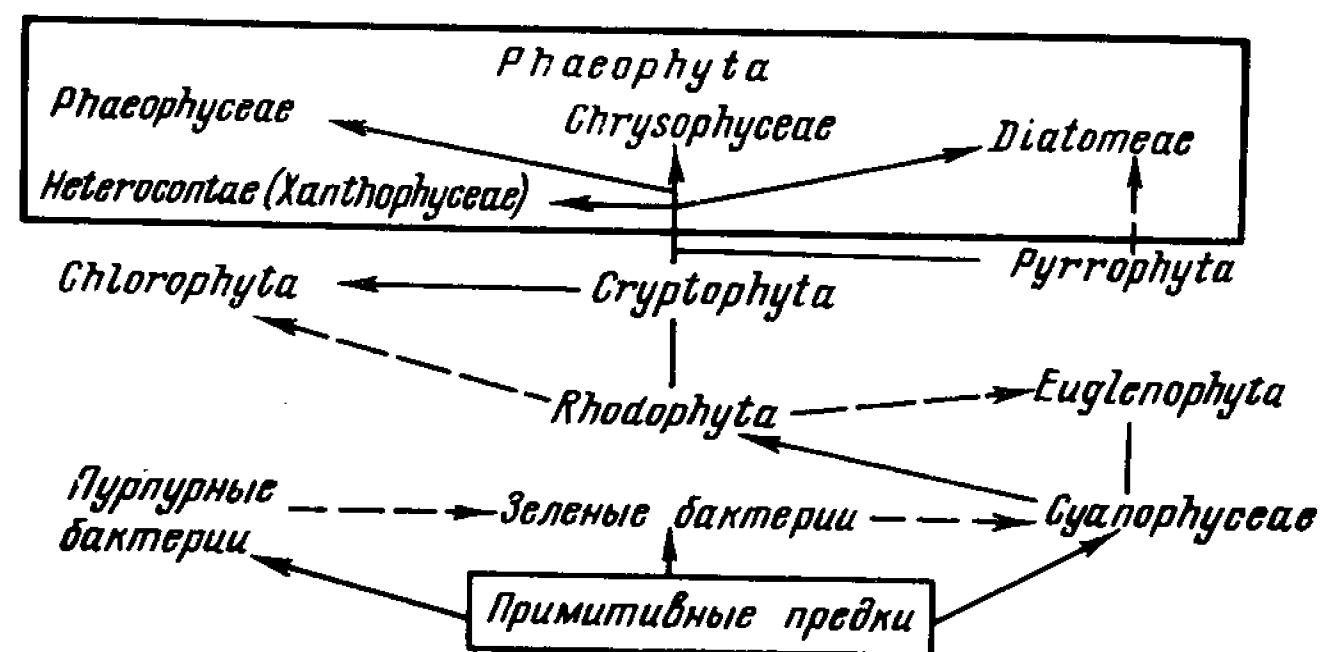


Рис. 12. Схема филогенетических связей по Гудвину.

По этой схеме эвгленовые и красные водоросли произошли от сине-зеленых, а от красных или от криптофитовых — зеленые водоросли. Криптофитовые, кроме того, дали начало пиррофитовым водорослям и большому классу бурых водорослей, в который помещены также желто-зеленые, золотистые и диатомовые водоросли. Здесь впервые отмечена возможная родственная связь красных и криптофитовых водорослей. В этой схеме есть несколько уязвимых мест, в частности пренебрежение данными морфологии привело к сомнительной идее происхождения зеленых водорослей от красных.

На основании таблицы химического состава водорослей, включающей 52 показателя, Чэпмен [423] объединил в отдел Euphycophyta — харовые, зеленые, бурые и красные водоросли, в отдел Chrysophycophyta — золотистые, желто-зеленые и диатомовые водоросли, в отдел Pyrrhophycophyta — криптофитовые и перидиниевые водоросли, а сине-зеленые водоросли названы им отделом Muxophycophyta. Вопреки мнению большинства альгологов Чэпмен эвгленовые водоросли считает жгутиковыми

животными. Такое объединение отдельных классов водорослей в указанные отделы вызывает сомнения. Особенно это касается состава Euphycophyta.

Составленная нами таблица химического состава водорослей (см. стр. 189) включает около 120 показателей, хотя наличие многих из них не проверялось у водорослей всех отделов без исключений. Из анализа этой таблицы можно сделать следующие заключения о родственных связях между отдельными отделами водорослей, при этом учитывались палеонтологические данные [73, 240, 1216], а также схемы, приведенные в этом разделе. В основу нижеизложенных соображений положена идея монофилетического происхождения.

С нашей точки зрения, прежде всего следует выделить группу отделов водорослей, содержащих билипротеины, которые являются весьма специфичными хромопротеидами, не встречающимися до сих пор у других растений. Их простетической группой являются фикобилины — вещества, очень близкие к желчным пигментам животных. Из трех содержащих билипротеины типов — Cyanophyta, Rhodophyta и Cryptophyta — Cyanophyta, очевидно, древнее остальных. У сине-зеленых водорослей не только нет четко выраженного ядра, пластид и полового процесса, но в оболочках имеются очень специфичные вещества — мукополимеры, свойственные также некоторым группам бактерий. Об их древности говорит также наличие лишь одной формы хлорофилла и полное отсутствие стеролов. Остатки этих водорослей известны палеонтологам уже с конца докембрия.

Больше того, сравнительно недавно в Северной Америке найдены нити и округлые тельца, напоминающие сине-зеленые водоросли, в породах, возраст которых более  $2000 \cdot 10^6$  лет, т. е. с начала архея. В них обнаружен фитан — продукт разложения хлорофилла. Особенности физиологии фотосинтеза свидетельствуют о том, что первыми фотосинтезирующими организмами, выделявшими  $O_2$  в атмосферу, могли быть именно сине-зеленые водоросли, а не фотосинтезирующие бактерии, которые не накапливают  $O_2$ . Существует гипотеза, что сине-зеленые водоросли представляют собой предшественников хлоропластов [172]. Основанием для этой гипотезы явилось сходство ультраструктуры единичной сферической клетки сине-зеленых водорослей и изолированного

хлоропласта, а также сходство близкой по типу специфической ДНК, выделенной из хлоропластов, бактерий и сине-зеленых водорослей [529]. Эту гипотезу подтверждает также факт существования зеленой водоросли *Glaucocystis nostochinearum*, которая осуществляет фотосинтез только с помощью живущей в ней сине-зеленой водоросли [527].

Имеются черты сходства сине-зеленых водорослей с некоторыми группами бактерий, но окончательно судить об этом еще преждевременно. О различиях в метаболизме бактерий и сине-зеленых водорослей свидетельствует потребление последними восстановленных органических соединений только при одновременном присутствии  $\text{CO}_2$  [408]. О существенном различии обмена водорослей и фотосинтезирующих бактерий свидетельствует способность водорослей непосредственно дегидрогенировать насыщенные длинноцепочечные жирные кислоты [984]. Отметим при этом, что у бактерий преобладает ацетатно-жировой метаболизм, свойственный также некоторым кремнеземсодержащим водорослям. И морфологически имеются существенные отличия сине-зеленых водорослей и бактерий, которые, в частности, проявляются в наличии скользящей подвижности у водорослей [1075].

Родство сине-зеленых и красных водорослей проявляется не только в наличии билипротеинов, но и в сходстве крахмалов (флоридного и сине-зеленых) и в наличии весьма редкого в растительном мире дисахарида — трегалозы, которая встречается также у грибов. Родство этих отделов водорослей признают многие альгологи [74, 131, 196, 829]. Однако имеются возражения, основанные главным образом на различиях в строении клеток и сложном половом процессе у красных водорослей. Некоторые исследователи считают эти отличия неуверенными [1072], а результаты иммунохимического изучения билипротеинов объясняют как свидетельство происхождения красных водорослей от сине-зеленых водорослей или от общих предков [344]. Достоверные остатки красных водорослей известны с кембрия. Некоторые исследователи считают, что от красных водорослей произошли грибы Ascomycetes [1216].

В отношении происхождения криптофитовых водорослей до сих пор наблюдаются значительные расхождения. Если у сине-зеленых водорослей нет дополнительных

хлорофиллов к хлорофиллу а, а у красных водорослей найден специфичный для них хлорофилл d, то хлорофилл с, обнаруженный у криптофитовых водорослей, имеется и у других отделов водорослей. Большинство альгологов объединяет криптофитовые водоросли с перидиниями в тип Ruggorphyta. Лишь некоторые исследователи выделяют их в отдельный тип неопределенного родства [624]. К сожалению, малое количество данных о химическом составе криптофитовых водорослей пока не позволяет говорить об их филогенетических связях без значительной доли гипотетичности. Тем не менее объединение их с перидиниями в один отдел представляется неоправданным. Против такого объединения говорит не только отсутствие у перидиней билипротеинов и крахмала, но и присутствие в них специфичного ксантофилла перидинина. Есть и морфологические отличия, в частности у криптонад жгутики имеют 2 ряда мерцательных придатков, которых нет у перидиней. Различно деление ядра и хроматофоров [1072].

Все три указанные отдела водорослей, по-видимому, являются одной из боковых ветвей эволюции и не дали переходов к другим растениям.

Еще одной родственной группой отделов водорослей являются зеленые, харовые и эвгленовые водоросли. Только у них найден хлорофилл b, эргостерол и сходный набор ксантофиллов. Харовые водоросли настолько близки по химическому составу с зелеными, что некоторые альгологи сомневаются в необходимости их разделения, несмотря на различия в строении и половом воспроизведении. Отмечают близкое родство Charales и зеленых Zygnematales [430]. Остатки харовых водорослей с их сложным морфологическим строением известны уже с девонского периода палеозоя. Наличие АТ-типа ДНК свидетельствует о том, что эта группа водорослей представляет собой прогрессивную ветвь эволюции.

Зеленые водоросли являются одним из древнейших отделов водорослей. Их остатки, причем уже сложной сифональной структуры, обнаружены в силурийском периоде палеозоя, т. е. раньше них известны, вероятно, только сине-зеленые водоросли. В пределах отдела эволюция протекала весьма разнообразно и привела к появлению множества форм с разной структурой, химизмом и обменом. Общие черты — наличие хлорофилла b, крахмала,



сахарозы, одинаковых стеролов и т. д. — позволяют довольно четко отличить их от других водорослей. По своему химизму и метаболизму зеленые водоросли близки к высшим растениям. Отметим, что у них метаболизм ориентирован преимущественно на углеводы в качестве промежуточных продуктов. Предполагают, что зеленые водоросли явились родоначальником высшей наземной растительности.

Эвгленовые водоросли отделились от основного пути эволюции, по которому пошли зеленые, очевидно, довольно рано, но позже, чем отделилась ветвь фикобилинсодержащих отделов. Об этом свидетельствует не только примитивная монадная организация их клеток, но и главным образом наличие некоторых веществ, весьма сходных с веществами животного происхождения, как-то: парамилона, напоминающего гликоген, и некоторых ксантофиллов (астаксантина и астацина), которые встречаются у некоторых классов животных. Специфическими ксантофиллами являются также эвгленанон и криптоксантин. О раннем отделении эвгленовых свидетельствует также отсутствие у них сахарозы, и отчасти пектиноподобных полиуронидов, и, кроме того, обнаружение у гетеротрофных культур трегалозы, свойственной сине-зеленым и красным водорослям. В то же время набор ксантофиллов и хлорофиллов и наличие эргостерола — общие признаки и зеленых и харовых водорослей. Объединение этих отделов еще не признано всеми альгологами. Некоторые исследователи объединяют эвгленовые водоросли с пиррофитовыми или с Chromophyta [415].

Оставшиеся 5 отделов водорослей по отдельным признакам очень близки. Наиболее родственны диатомеи и хризифиты, что отмечает большинство альгологов. О близком родстве свидетельствует состав хлорофиллов и каротиноидов, резервных веществ (хризолaminaран и масло), наличие кремнезема в оболочках и отсутствие целлюлозы. Диатомовые водоросли эволюционно прогрессивны и молоды, поскольку имеют АТ-тип ДНК, а их ископаемые остатки известны лишь с юрского периода мезозоя. Из двух классов диатомей древнее Centricae. Есть мнение, что второй класс Pennatae в будущем займет господствующее положение в водоемах земного шара благодаря, в частности, подвижности клеток [200].

Определенные черты сходства с этими близкородственными отделами имеют также пиррофиты, желто-зеленые и бурые водоросли, однако обмен у бурых водорослей в основном углеводный, а не жировой. У остальных 4 отделов этой группы обмен в значительной степени жировой, они накапливают в качестве запасного вещества масло. Возможно, что это связано в какой-то степени с наличием кремнезема в оболочках, отмечаемое у всех 4 отделов водорослей. Следует отметить, что специальных исследований обмена кремния у бурых водорослей не проводилось, так что отсутствие его у этих водорослей не подтверждено специальными анализами. Наличие  $\text{SiO}_2$  с большой степенью вероятности свидетельствует о большой специфичности обмена обладающих им организмов. Особенности кремния как элемента — большая слабость связей  $\text{Si}-\text{Si}$ , неспособность образовывать кратные связи  $\text{Si}=\text{Si}$  и  $\text{Si}\equiv\text{Si}$ , что приводит к образованию гигантских инертных полимеров, нестойкость цепей кремния и его соединений в присутствии  $\text{O}_2$ ,  $\text{NH}_3$  и  $\text{H}_2\text{O}$  [245] — позволяют почти категорически отрицать возможность вторичности появления этого признака. Потеря же  $\text{SiO}_2$  в ходе эволюции вполне допустима, как и отсутствие целлюлозы у золотистых и диатомовых водорослей. Наличие целлюлозы у бурых, перидиниевых и желто-зеленых водорослей свидетельствует о большей древности этих отделов по сравнению с двумя первыми, поскольку этот полисахарид почти универсален и встречается даже у животных.

С биохимической точки зрения сейчас можно лишь гадать о степени родства бурых, желто-зеленых и пиррофитовых водорослей, с одной стороны, с золотистыми и диатомовыми — с другой, а также между собой, поскольку есть некоторые противоречивые особенности. У всех перечисленных отделов водорослей обнаружен хлорофилл с, кроме желто-зеленых водорослей, у которых имеется хлорофилл е. Независимо от выяснения путей образования дополнительных хлорофиллов у водорослей, уже сейчас можно полагать, что эти очень специфичные молекулы образовались на самых первых этапах эволюции фотосинтетического аппарата [59, 116]. Поэтому можно считать, что наличие хлорофилла с отражает общность происхождения этих водорослей. По наличию хлорофилла е желто-зеленые водоросли менее

близки к золотистым и диатомовым водорослям, чем бурые и пиррофитовые. В то же время сходство набора ксантофиллов (нео-, виола- и флавоксантины, лютеин) и возможное наличие маннита позволяют предположить более близкое родство желто-зеленых и бурых водорослей. Родство бурых водорослей с диатомеями и хризифитами подтверждает также наличие в них фуко- и неофукоксантина и фукостерола, а пиррофитов — диадиноксантина. К шкале времени все эти отделы водорослей можно привязать по отмеченным находкам диатомей и остатков бурых водорослей. Бурые известны уже из силурийских отложений палеозоя, причем довольно сложного строения, напоминающего фукоиды и ламинариевые водоросли.

Следовательно, на основании отмеченных особенностей можно предполагать, что Xanthophyta и Rhaeophyta, с одной стороны, и Ruggophyta, — с другой, отделились от ветви эволюции, приведшей к современным Bacillariophyta и Chrysophyta, где-то в начале палеозоя и в дальнейшем развивались самостоятельно. Некоторые исследователи считают, что от желто-зеленых водорослей произошли грибы Archimycetes [1216]. Все эти 5 отделов водорослей, как и фикобилинсодержащие отделы, представляют, по-видимому, также боковую ветвь эволюции. Некоторые альгологи объединяют указанные отделы водорослей, но в нескольких случаях отдел Ruggophyta в эту родственную группу не включают. Между тем его родство с остальными 4 отделами вполне обосновано.

На основании вышеизложенного можно схематически представить себе филогенетические взаимоотношения водорослей [19] (рис. 13).

Предполагается, что от первичных водорослей отделились группы, давшие начало предкам современных сине-зеленых, золотистых, а также зеленых, эвгленовых и харовых водорослей. От сине-зеленых водорослей произошли красные и криптофитовые водоросли, от золотистых — бурые, желто-зеленые, пиррофитовые и диатомовые водоросли. Происхождение криптофитовых и желто-зеленых водорослей не очень ясно, но можно полагать, что они произошли соответственно от предков современных красных и бурых водорослей очень простого строения, которые впоследствии вымерли.

Можно ожидать, что новые данные по эволюционной биохимии водорослей и обоснованная критика указанной схемы (см. рис. 13) послужат прогрессу наших представлений о филогении этой большой и важной группы организмов.

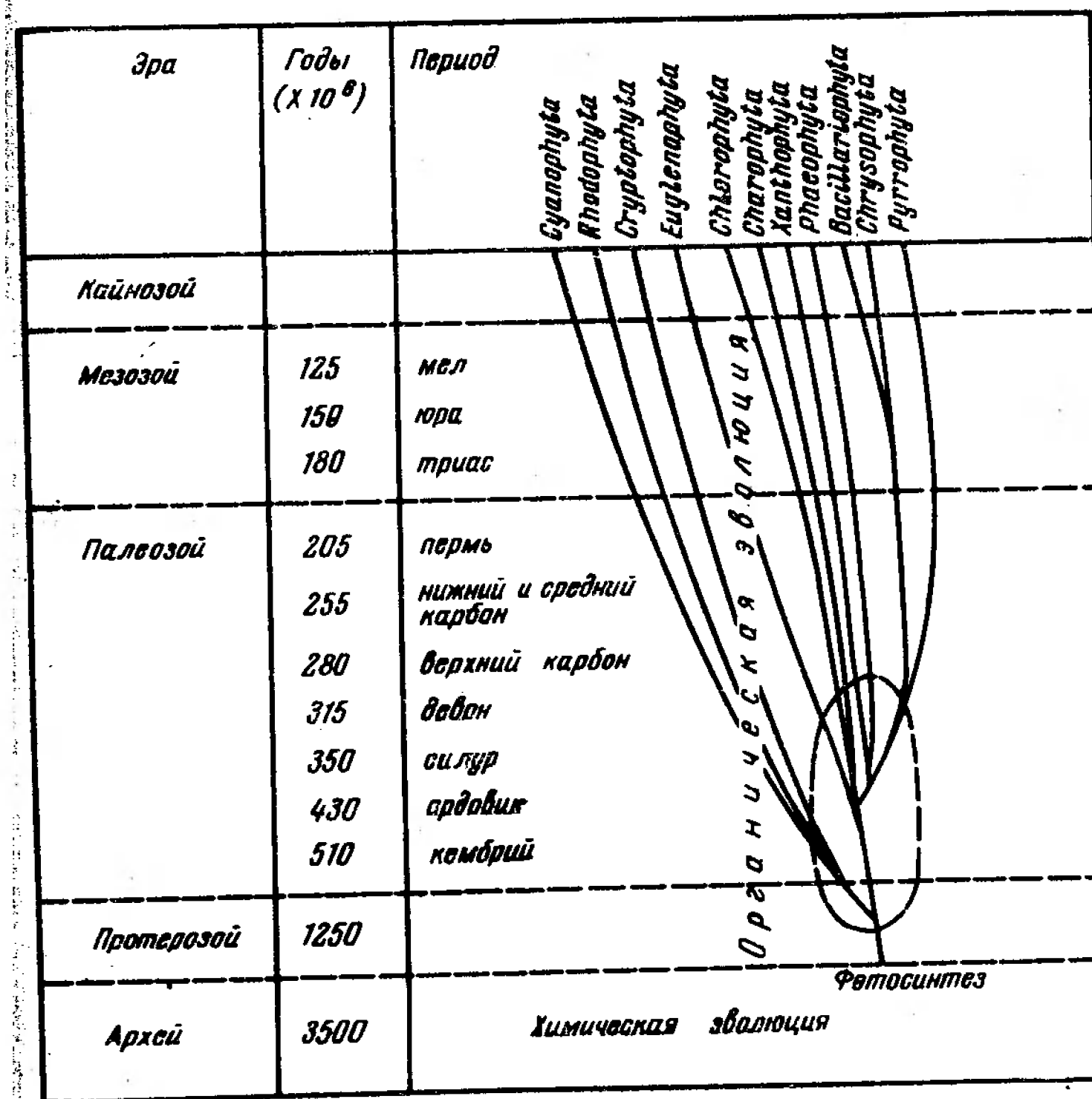


Рис. 13. Филогенетические взаимоотношения водорослей.

В настоящее время намечается ряд вопросов, которые следует решить для уточнения гипотетической схемы на рис. 13. Не вдаваясь в обсуждение различных морфологических признаков, все же можно полагать, что принцип параллельного морфологического развития отдельных фил водорослей, принятый Пашером, по-видимому, правилен. Он является, по сути дела, подтверждением закона гомологических рядов Вавилова. Это относится, следовательно, и к дифференцировке содержимо-

го клеток и талломов водорослей, и к появлению жгутиков и их структуре, и к морфологии оболочек. Намеченные ниже вопросы относятся только к химии и биохимии водорослей.

Прежде всего необходимо провести простые качественные анализы для определения наличия всех отмеченных в табл. 7 веществ у представителей разных отделов водорослей. Исследования химического состава, даже в самом общем виде, очень важны не только для рассуждений о филогенетических взаимоотношениях и эволюции, но и для более правильного представления о роли водорослей в природе, как продуцентов органического вещества и начальных звеньев подавляющего большинства пищевых цепей в водоемах, иными словами, для экологии. Подобные исследования позволяют объединить такие разные ветви современной биологии, как физиология и биохимия клетки, изучающие проблему наследственности, и экологию, разрабатывающую проблему движущих сил эволюции, естественного отбора, а также гидробиологию, где решающей является проблема накопления и использования энергии химических связей органических веществ по пищевым цепям.

Следует отметить исследования ДНК, в частности механизмов репликации ДНК. Интересным представляется вопрос о наличии дополнительных хлорофиллов у разных водорослей, в частности хлорофилла с. Решение его будет зависеть от развития представлений об эволюции хлорофиллов, о возможности параллельного появления одинаковых форм хлорофиллов у разных фил водорослей. Принципиально важным представляется изучение закона гомологических рядов на биохимическом уровне. Вполне возможно допущение, что отдельные классы веществ подобно морфологическим признакам протерпевали сходное параллельное изменение при развитии разных фил.

Наиболее существенного прогресса и выяснения филогенетических взаимоотношений можно ожидать при изучении путей обмена того или иного вещества или группы веществ, а не только химического состава. В частности, попытки разделения водорослей на отдельные группы по наличию в них каротиноидов разной структуры пока еще очень неубедительны главным образом потому, что неизвестны пути синтеза этих соединений.

Представляется весьма важным также изучение обмена кремния и серы у представителей отдельных фил.

Исследования химического состава водорослей и их обмена сложны из-за неразработанности методик и множественности факторов внешней среды, значительно изменяющих обмен и качественные характеристики отдельных компонентов состава. Поэтому представляется целесообразным производить сбор водорослей для последующих анализов минимум в 2 периода — в период логарифмической фазы роста для определения химизма молодых, растущих клеток, и в период конца стационарной фазы, в начале спороношения или полового воспроизведения для определения состава запасных и физиологически-активных веществ, растительных гормонов, терпенов и других вторичных веществ и макромолекул.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ЭКОЛОГИЯ

### ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В последние годы среди биологов огромное распространение получили идеи и методы молекулярной биологии, пытающейся истолковать биологические процессы и явления на основе молекулярных взаимодействий. Однако при этом часто упускают из виду, что жизнь протекает не на атомном и не на молекулярном уровне, а на организационно более высоком: на уровне интерфаз, жидких структур, коллоидов. Грамм вещества в коллоидальном диспергированном состоянии обладает поверхностью в целый квадратный километр. На этой обширной поверхности возникают электрические заряды, на нее опираются жидкие структуры, возникают силовые поля. И все это может мгновенно изменяться под влиянием даже малых электрических и магнитных сил и низкочастотных колебаний.

Движущим фактором эволюционного процесса является противоречивое взаимодействие популяций организмов и условий внешней среды. Они могут сильно изменяться в течение разных временных отрезков (сутки, месяц, год). Наблюдается универсальная особенность



эколого-физиологических явлений — множественность факторов, влияющих на открытые системы, какими являются все организмы, и вызывающих в них изменения. Изменяться же организмы могут бесчисленным количеством способов.

При обсуждении вопросов экологической биохимии надо иметь в виду, что влияние разных факторов среды на химизм водорослей идет на фоне и в результате меняющихся физиологических реакций. Описание же физиологии водорослей практически означает описание физиологии растений, поскольку большую часть деталей механизмов основных физиологических функций растений, таких, как фотосинтез, дыхание, минеральное питание, рост и развитие, изучали в значительной степени именно на водорослях. Учитывая сказанное, следует ограничить круг обсуждаемых вопросов. Основным для нас является вопрос, в какой мере влияние внешних факторов сказывается на специфичности качественного химического состава водорослей. Привлекаемые в этой части данные получены при изучении морских макрофитов.

Вкратце перечислим экологические факторы, оказывающие влияние на жизнедеятельность морских водорослей. Их подразделяют на физические, химические, биологические и динамические [423, 1201], или физиографические.

Из физиографических факторов важнейшими являются приливо-отливные явления и все, что с ними связано, — течения, время осыхания, резкие колебания температуры и освещенности. Периодическое осушение по-разному влияет на водоросли литорали и сублиторали. Поэтому эти зоны очень резко отличаются друг от друга по набору видов водорослей. Водоросли литорали легче переносят колебания условий существования, в частности большое опреснение, могут выдерживать довольно сильное высушивание. Потеря влаги у отдельных фукусов в некоторых случаях достигает 60%. Во время прилива в течение нескольких минут водоросли снова обретают свою обычную влажность и возвращаются к нормальной жизнедеятельности.

Действие льда в некоторых случаях заметно влияет на количественное распределение водорослей разных видов. Так, в Лумбовском заливе Кольского полуострова лед истирает литоральные водоросли, что приводит к огромному количественному преобладанию сублиторальных ламинариевых водорослей над литоральными фукоидами в прибрежье залива.

Действие волн и течений проявляется прежде всего как действие механического характера — мешает прикреплению спор, отрывает растения от субстрата. С другой стороны, отсутствие течения приводит к заилению, а это препятствует развитию обычных для дан-

ной местности видов водорослей. Волны и течения влияют также на морфологию. Например, *Fucus vesiculosus* на прибойных местах полностью лишен воздушных пузырей, которые в обычных условиях считаются характерным морфологическим признаком этого вида.

Из физических факторов — наиболее важны освещенность и температура, определяющие собой скорость фотосинтетических и других обменных процессов. Освещение — основной фактор, влияющий на фотосинтез водорослей. Солнечный свет поглощается в верхних слоях воды значительно больше, чем в нижних. Освещенность с глубиной меняется в соответствии с широтой местности и сезоном года. Обычно водоросли растут до глубин 40—60 м. При большой прозрачности воды, например, в некоторых частях Средиземного моря водоросли могут расти и на глубинах до 200 м.

С глубиной не только уменьшается интенсивность света, но и сильно меняется спектральный состав. Длинноволновый участок спектра, т. е. красные, желтые и зеленые лучи, поглощается больше, чем коротковолновый, т. е. синие и фиолетовые лучи. Поэтому на глубине могут расти лишь такие водоросли, пигменты которых используют для фотосинтеза коротковолновую часть спектра. Следовательно, этот фактор в значительной степени определяет качественный состав водорослей на разных глубинах.

Температура играет чрезвычайно важную роль в распределении водорослей, влияя как на скорость различных процессов обмена в самих водорослях, так и на другие экологические факторы, в особенности биологические. Температурные колебания в прибрежной зоне, в которой обитают водоросли — макрофиты, значительно больше, чем в открытом море, и это причина того, что состав водорослей на литорали разных участков моря часто имеет глубокие отличия.

Считается, что химическая природа субстрата, столь важная для наземной растительности, не существенна для морских водорослей. Субстрат служит только местом прикрепления, из которого водоросли не получают питательных веществ. Наоборот, физическая природа субстрата, степень твердости, шероховатость играют важную роль. Отдельные виды водорослей развиваются на определенных субстратах: на скалах, валунах, крупной гальке, в иле. Субстратом часто могут быть водоросли и животные. Например, на черешках ламинариевых водорослей, растущих вдоль побережья Мурмана, в изобилии встречаются эпифитные водоросли.

Из химических факторов наибольшее влияние на химизм водорослей оказывают соленость, наличие питательных солей и pH, меняющие условия для осуществления фотосинтеза. От кислотности среды зависит содержание в воде растворимой углекислоты. Питательные соли являются поставщиками азота для биосинтеза белков и физиологически важных азотистых соединений; фосфора для энергетических нужд растений; серы для биосинтеза белков и других специальных соединений, необходимых для жизнедеятельности; железа и магния для биосинтеза хлорофилла; других элементов, необходимых для нормального обмена веществ. Избыток кислорода в воде тормозит фотосинтез.

Влияние солености четко проявляется в содержании золь в водорослях: чем выше соленость, тем больше зольных элементов накапливается в водорослях. *Laminaria saccharina* в водах с пониженной до 1,5% концентрацией солей при прочих равных условиях



имеет влажность 86—92%. В воде с нормальной соленостью (3,3—3,5%) ее влажность уменьшается до 80—86%, а содержание золы увеличивается. При изменении солености среды изменяется также содержание белков, жиров, углеводов и пигментов.

Очень важны во всех отношениях биологические факторы, однако взаимоотношения организмов в сообществах с точки зрения биохимика исследованы еще недостаточно. Водоросли растут в тесном взаимодействии друг с другом и с животными. Для одних животных водоросли — пища, для других — субстрат для прикрепления и для откладывания икры, для третьих — защита от хищников. Своими выделениями водоросли влияют на состав морской воды, на окружающую флору и фауну, на свое развитие. Огромное, все возрастающее влияние на жизнь в водоемах земного шара оказывает деятельность человека [375].

Как видно из этого краткого и неполного перечисления экологических факторов, изучать влияние различных условий среды на природные объекты труднее из-за множественности факторов, чем в лабораторных, строго контролируемых условиях. Однако без них невозможно полностью объяснить природных явлений. Данные, полученные в лабораторных условиях и на природных объектах, взаимно дополняют друг друга.

Несмотря на взаимосвязанность факторов, влияющих на организмы в природных условиях, для исследования все же можно вычленить отдельные факторы. Например, совокупность факторов, связанных с приливо-отливными явлениями, поддается оценке. Еще один фактор, который можно вычленить, — опресненность. Если для учета фактора «литоральности» можно брать пробы с разных горизонтов литорали и сублиторали, то для учета опресненности хорошо использовать длинные вытянутые губы, в куттовую часть которых впадает речка или ручей, создающий градиент солености. Очевидно, в некоторых случаях, пользуясь методами математической статистики, можно исследовать и другие факторы.

В экологических исследованиях особую роль играют методические вопросы, поскольку от них зависит достоверность получаемых данных. В секции «Популяционная экология» симпозиума по использованию биологических ресурсов в рамках Международной биологической программы говорится, что в экологических исследованиях «статистическая достоверность желательна, хотя не всегда достижима» [198]. Имеются довольно полные монографии, посвященные получению максимально достоверных результатов в такого рода исследованиях [25, 84,

246, 790]. Можно отметить также специальную монографию по количественной экологии растений [82].

Например, при исследовании сезонных изменений химизма шотландских *Laminaria saccharina* выяснили, что различия между результатами в 2 пунктах достигают 60% сезонной амплитуды колебаний [366] (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Содержание различных веществ у шотландских *L. saccharina*

Вещество	Амплитуда колебаний, % сухого вещества		Процентное соотношение между сезонной амплитудой и местными различиями
	сезонная	местная (различия между 2 пунктами)	
Сырой белок . . . . .	14	2,5	18
Неорганический азот . . .	0,5	0,8	60
Маннит . . . . .	18	7,5	42
Ламинаран . . . . .	22	7	32
Зола . . . . .	25	9	36
Альгиновая кислота . . .	7,5	3,5	47

Данные табл. 10 свидетельствуют о методической сложности исследования природных явлений и химизма естественно растущих водорослей. Поэтому материалы двух последующих разделов следует рассматривать с учетом этого факта.

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДОРΟΣЛЕЙ

Изменение экологических факторов в природе в наибольших масштабах происходит в виде сезонных колебаний. Водоросли проходят определенный цикл развития, соответствующие стадии которого могут иметь разную направленность и активность синтетических и других процессов обмена. Если характер сезонных колебаний содержания отдельных веществ у водорослей, имеющих разный химический состав, например, у водорослей разных отделов, окажется сходным, то наиболее логичное

объяснение этого будет заключаться в том, что основные физиологические реакции у разных водорослей на одинаковые внешние воздействия также сходны. Известно, что колебания основных физиологических функций, таких, как фотосинтез и дыхание, не приводят к изменению специфичности химизма растений, хотя количественные изменения отдельных компонентов могут наблюдаться. Следовательно, сходство характера сезонных колебаний химического состава водорослей является косвенным доказательством специфичности их химизма.

Помимо выяснения теоретических вопросов, исследования сезонных изменений химического состава водорослей необходимы для практических целей, в частности, для установления оптимальных сроков добычи водорослей и разработки правильной технологии их переработки.

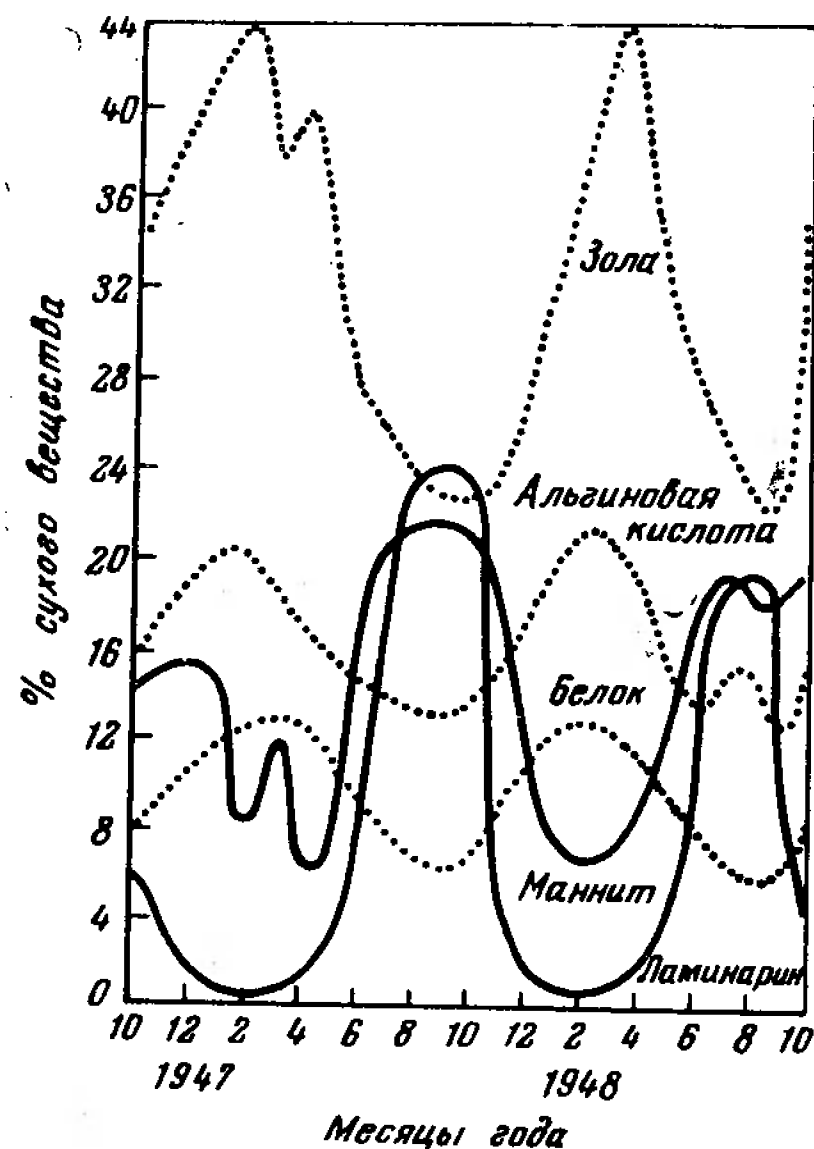


Рис. 14. Сезонные изменения химического состава *L. saccharina*.

правилу. Следовательно, для выяснения общего характера сезонных колебаний химизма водорослей достаточны наблюдения в течение года. Рассмотрим некоторые результаты исследований водорослей по каждому компоненту.

Изучение сезонных изменений химического состава некоторых бурых водорослей Шотландии, проводившееся в течение ряда лет, показало, что форма кривых этих изменений повторяется ежегодно [362, 363] (рис. 14).

Результаты исследований химического состава макрофитов Китая [255, 256], Японии [997], Северной Америки [1354], Канады [893], Индии [865—867], Испании [1071], Норвегии [668], а также Адриатики [966] не противоречат этому правилу.

Следовательно, для выяснения общего характера сезонных колебаний химизма водорослей достаточны наблюдения в течение года. Рассмотрим некоторые результаты исследований водорослей по каждому компоненту.

## ИССЛЕДОВАНИЕ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

**Углеводы.** На рис. 15 приведены графики сезонных изменений суммы углеводов у промысловых водорослей Мурмана [22].

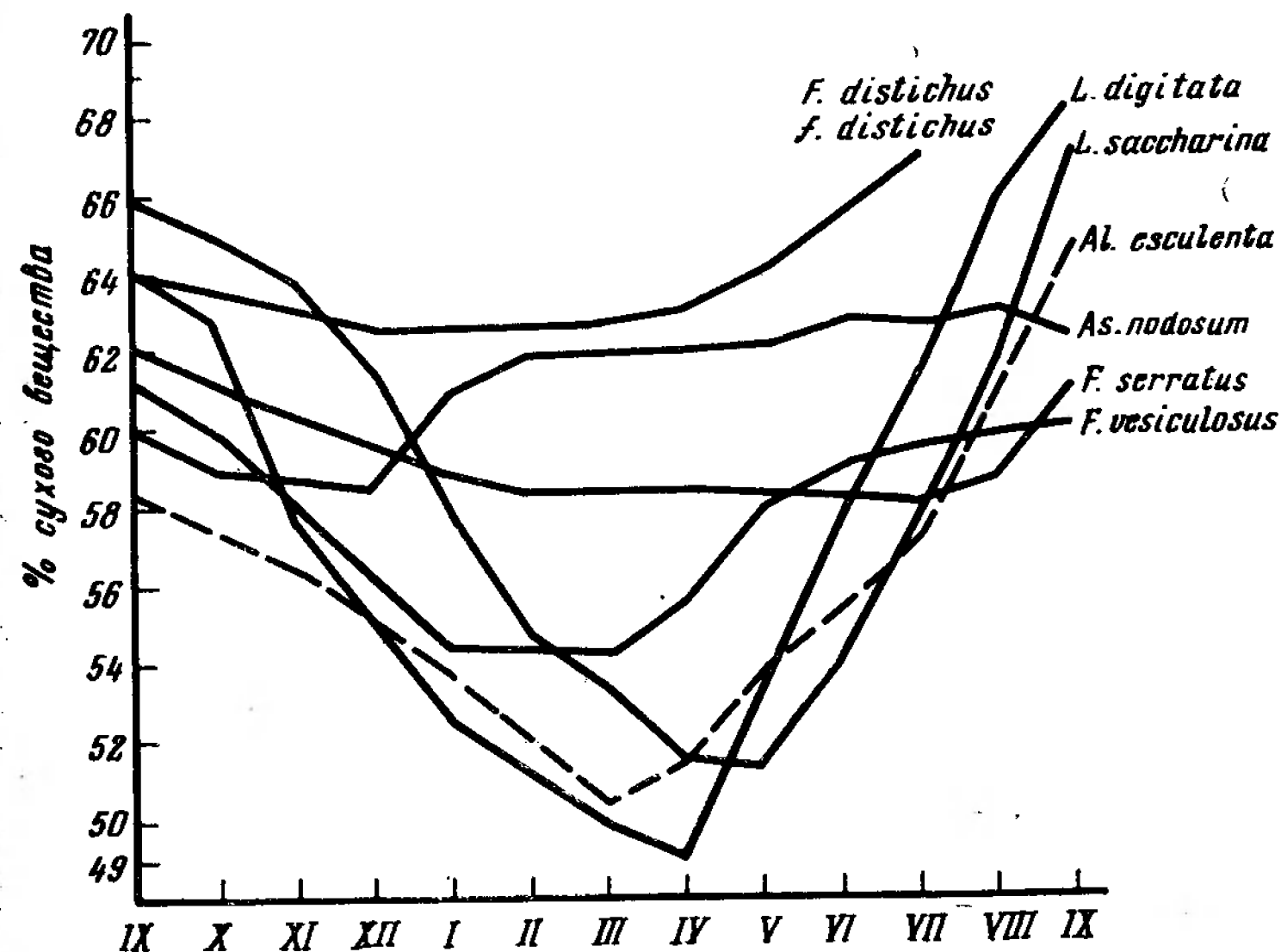


Рис. 15. Сезонные изменения суммы углеводов у промысловых водорослей Мурмана.

Видно, что по амплитуде изменений содержания суммы углеводов водоросли делятся на 2 группы. У всех сублиторальных ламинариевых водорослей отмечается четкий весенний минимум и осенний максимум содержания углеводов. Амплитуда составляет более 15% сухого вещества. Различия между отдельными видами водорослей наблюдаются лишь в сроке наступления минимума содержания углеводов.

В отличие от ламинариевых водорослей фукоиды имеют значительно меньшую амплитуду колебаний. Наибольшая амплитуда колебаний у *Fucus vesiculosus* составляет немногим более 5%. У других фукоидов она еще меньше. Характер изменений содержания углеводов у водорослей рода *Fucus* в общих чертах сходен и отличается лишь по времени достижения минимума содержания углеводов.

Следовательно, по амплитуде колебаний в какой-то степени можно судить о принадлежности растений в первую очередь к той или иной экологической группировке. Вместе с тем видно, что для тех отраслей промышленности, которые используют углеводные компоненты, наилучший период добычи водорослей на Мурмане июль — октябрь.

Известно, что углеводы бурых водорослей состоят из нескольких компонентов. Колебания в содержании суммы углеводов, естественно, отражают колебания в содержании углеводных компонентов. Условно их можно подразделить на 3 группы: щелочерастворимые пектиноподобные полиурониды (альгиновая кислота, фуцин), водорастворимые резервные вещества (ламинаран, маннит), водорастворимые слизеподобные полиозы, содержащие в своем составе сульфат (фукоидан) [913].

Среди всех углеводных компонентов бурых водорослей наибольшее значение имеет альгиновая кислота, содержание которой у водорослей в разных районах земного шара колеблется по-разному. У *Saccorhiza bulbosa* из Мессинского пролива максимальное содержание ее (16,2%) отмечалось в сентябре, одновременно с максимумом содержания маннита (25,7%). Напротив, содержание целлюлозы и ламинарана в это время уменьшилось [833]. У южноавстралийской аляриевой водоросли *Ecklonia radiata* резкое повышение содержания альгиновой кислоты наблюдалось осенью, начиная с февраля. Накопление альгиновой кислоты шло параллельно накоплению маннита. В отличие от *S. bulbosa* у *E. radiata* в этот же период (осенью) накапливались также ламинаран и фукоидан. Зимой ламинаран почти полностью исчезал [1228]. Максимальное содержание альгиновой кислоты (44%) и маннита (7%) у черноморской фукусовой водоросли *Cystoseira barbata* также отмечалось в сентябре [91]. Однако у другой формы этого вида, росшей не у берегов Болгарии, а в Одесском заливе, высокое содержание альгиновой кислоты наблюдалось в апреле — августе (44%). Уменьшение содержания этого вещества в другое время года составляло лишь несколько процентов [269]. Содержание маннита здесь изменялось параллельно.

На основании этих данных можно было бы сделать заключение о связи изменений содержания альгиновой

кислоты и маннита. Однако это неверно. У *C. barbata* из Северной Америки максимальное количество альгиновой кислоты наблюдалось в октябре (24%) и в мае (24,7%), уменьшалось с декабря до марта (20,6%) и еще более заметно — в июле — сентябре (17,9%). Напротив, максимальное содержание маннита наблюдалось в июне — июле (11,5%). У *C. abrotanifolia* максимальное содержание альгиновой кислоты наблюдалось в июне (23,3%) и в октябре (23,2%), уменьшалось в сентябре (18,4%), максимальное содержание маннита — в мае (9,5%) и в сентябре (9,23%). У других водорослей этого района максимальное содержание маннита наблюдалось уже в мае, а альгиновой кислоты — позже [966]. Зимой количество маннита составляло менее 1%, т. е. амплитуда колебаний была равна примерно 10%, тогда как колебания содержания альгиновой кислоты не превышали нескольких процентов. У *Laminaria japonica* Северного Китая изменения содержания альгиновой кислоты и маннита были противоположными. Если максимальное содержание полиозы отмечалось в июле (32%), а минимальное — в сентябре (17,1%), то маннита наоборот: максимальное количество в сентябре (29,8%), а минимальное — в июле (11%). Обратный характер изменений этих компонентов отмечен и у *Sargassum pallidum* [256]. Никакой связи между содержанием альгиновой кислоты и маннита не наблюдалось у египетских *S. linifolium*, *Cystoseira barbata* и *C. abrotanifolia*. В ноябре у *C. abrotanifolia* было больше маннита (10,7%), чем у *Sargassum* (6,7%) [273].

Характер изменений содержания альгиновой кислоты и маннита у шотландской *Laminaria saccharina* противоположен (см. рис. 14). Изменения содержания маннита сходны с изменениями содержания ламинарана [363]. У норвежских *Alaria esculenta*, *L. saccharina* и *L. digitata* максимальное содержание альгиновой кислоты наблюдалось в августе, причем уровень содержания ее был довольно постоянен. Максимальное количество маннита и ламинарана наблюдалось в октябре и уменьшалось зимой почти до полного исчезновения [665]. У египетских фукоидов в июне не было ламинарана, хотя в другие месяцы он отмечался в заметных количествах (2,2—4,4%). В течение года при сравнительно небольших колебаниях содержания альгиновой кислоты (23% в но-

ябре, 30% в августе) соотношение в ней маннуроновой и гулууроновой кислот менялось весьма значительно — от 1,8 в ноябре до 0,8 в августе [273].

Поскольку из всех углеводных компонентов наибольшим изменениям подвержены запасные вещества — ламинаран и маннит, а остальные компоненты, такие, как

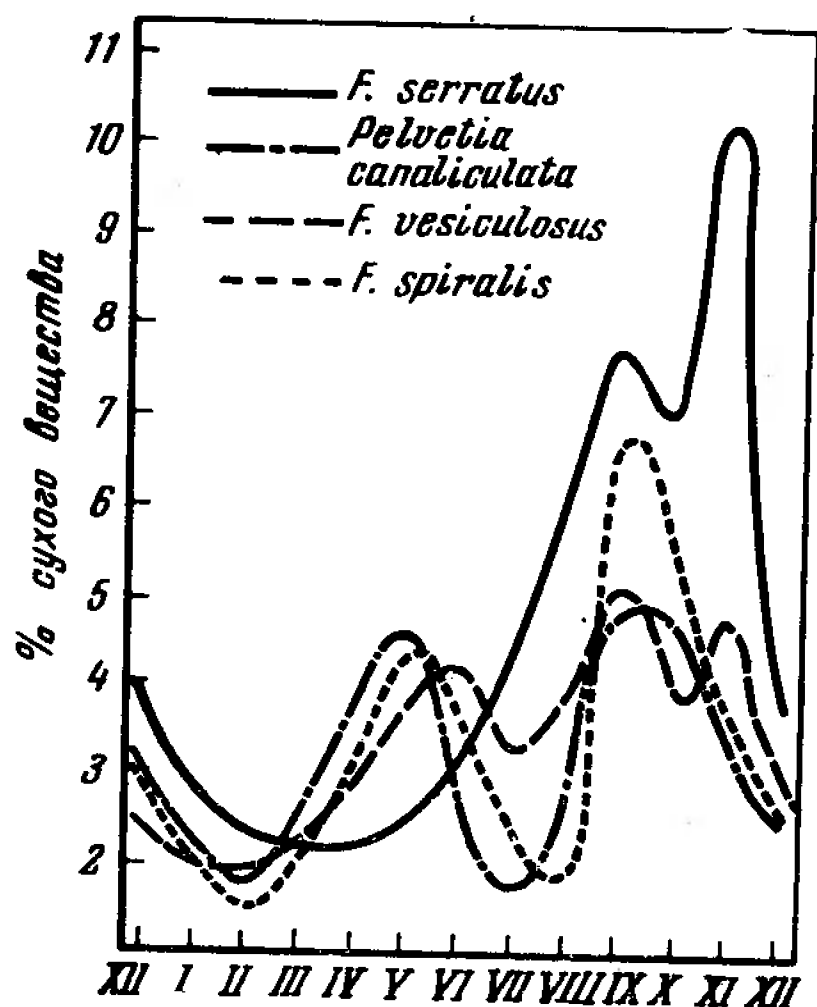


Рис. 16. Сезонные изменения содержания ламинарана у фукоидов Шотландии.

алгиновая кислота и фукоидан, в течение года претерпевают сравнительно небольшие колебания, можно заключить, что сезонные изменения суммы углеводов прежде всего зависят от колебаний в содержании запасных веществ.

У фукоидов изменения содержания запасных веществ носят значительно более непостоянный характер, чем у ламинариевых, что, вероятно, обусловлено непостоянством внешних условий на литорали по сравнению с сублиторалью. На рис. 16 приведены графики сезонных изменений содержания

ламинарана у фукоидов Шотландии [362]. Видны большие флуктуации в содержании ламинарана и неравномерность этих изменений. В методическом отношении большое значение имеет факт, что отдельные части растений содержат разное количество компонентов, имеют разный химический состав (в количественном отношении). Так, у *L. japonica* маннит накапливался в августе в средней и нижней частях пластины. В верхней части пластины и в черешке его почти не было [123]. У шотландских *L. saccharina* осенью в интеркалярной зоне было много маннита (20—30%), а ламинаран накапливался особенно активно в верхней части пластины (до 22%). Содержание алгиновой кислоты также было велико в верхней части пла-

стины (18,3%), тогда как в интеркалярной зоне ее было лишь 8,4% [364]. В черешке *L. digitata* с банки Кальвадос во Франции в течение почти всего года содержание алгиновой кислоты было больше, чем в пластине. В мае у нее наблюдалось максимальное содержание алгиновой кислоты (в черешке около 30%, в пластине около 25%) и дважды в январе и в августе (соответственно в черешке 18 и 16%, в пластине 14%) [1051] наблюдалось минимальное ее количество.

У аляриевой водоросли *Ecklonia radiata* накопление маннита и ламинарана также наблюдалось в пластине, причем в проходящей вдоль пластины жилке маннита было на 3% (13%), а ламинарана на 3,6% меньше (1,8%). В отличие от запасных углеводов содержание алгиновой кислоты и фукоидана было большим в жилке соответственно на 6% (26%) и 0,2% (1,2%) [1227]. У японских водорослей этого рода, а также *Eisenia sp.* содержание алгиновой кислоты в пластине и в черешке было примерно одинаковым [949]. Отсюда следует по меньшей мере один важный практический вывод — для выработки алгинатов черешки водорослей, которые до недавнего времени выбрасывались, являются не менее ценным сырьем, чем пластины.

При исследовании фукоидов также отмечали разное количество углеводов в отдельных частях растений. Так, у шотландских *F. vesiculosus*, росших в защищенных от прибоя местах, в верхних частях талломов содержание маннита, ламинарана и фукоидана с алгиновой кислотой было больше, чем в средней и нижней частях. В сентябре количество маннита, ламинарана и алгиновой кислоты в верхних частях водорослей было равно соответственно 15,7, 9,0 и 16,6%, в средних частях — 12,5, 5,0 и 12%, а в нижних частях талломов — 8,8, 2,8 и 10,8% [958]. Содержание маннита в рецептакулах было меньше, чем в частях талломов под ними. В июне количество маннита в мужских рецептакулах составило 5,55%, в женских — 5,88%, а в талломах под ними — соответственно 11,93 и 11,43%. Содержание алгиновой кислоты, напротив, в рецептакулах незначительно (на 1—1,5%) превышало ее содержание в нижележащих частях. Содержание маннита у стерильных пузырьков было еще выше — примерно на 1%, чем в подрецептакулярных ча-



стях, а альгиновой кислоты — на том же уровне, что в рецептакулах [959].

Таким образом, анализы без учета сезона года, физиологического состояния растений и внешних условий могут дать не совсем правильные представления о химическом составе водорослей. Например, в конце зимы может не быть ламинарана и маннита, особенно по сравнению с осенними сборами. Большое внимание надо уделять усреднению проб и результатов, что вызывается как большими колебаниями содержания резервных веществ в разных условиях, так и отличающимися количествами компонентов в различных частях одного и того же растения. Даже простые анализы у водорослей могут давать разные результаты в зависимости от условий при сборе проб [442].

**Азотсодержащие вещества.** Графики сезонных изменений содержания общего азота у промысловых водорослей Мурмана приведены на рис. 17 [21].

Амплитуда колебаний содержания азотистых веществ у сублиторальных ламинариевых водорослей выше, чем у литоральных фукоидов, и достигает более 1%, тогда как у фукоидов она не превышает 0,5%. Ламинариевые водоросли богаче фукоидов азотистыми веществами в течение всего года, кроме осени. У всех водорослей наблюдается сходный характер колебаний содержания азотистых веществ — увеличение в апреле — мае с резким уменьшением в июне — июле. Разница отмечается лишь во времени достижения максимума. Вероятно, это вызвано одним и тем же фактором — исчезновением в воде азотистых солей, которое отмечается раньше в густых зарослях верхней сублиторали и в литоральных ваннах, чем на литорали. В большей или меньшей степени выраженное увеличение азотсодержащих веществ в водорослях осенью, по-видимому, связано с появлением азотистых солей в водах побережья. Снижение кривых в декабре — январе, очевидно, отражает факт приостановления фотосинтеза, а у ламинариевых, возможно, связано и с ослаблением жизнедеятельности пластин, их ослизнением и отмиранием.

Изменения содержания белков сходны с изменениями содержания общего азота, которые прежде всего зависят от изменений белкового азота. что видно на рис. 18.

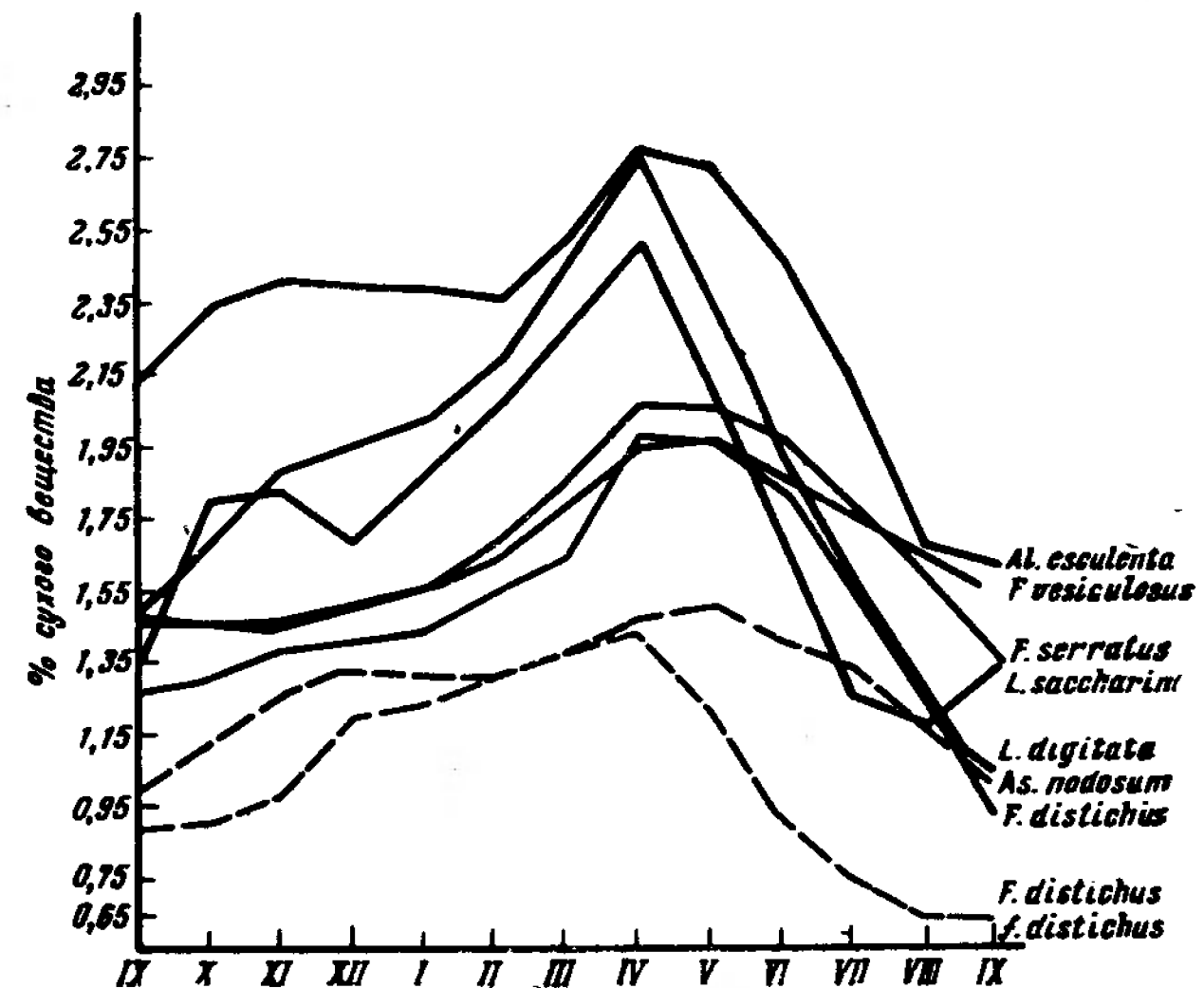


Рис. 17. Сезонные изменения содержания общего азота у макрофитов Мурмана.

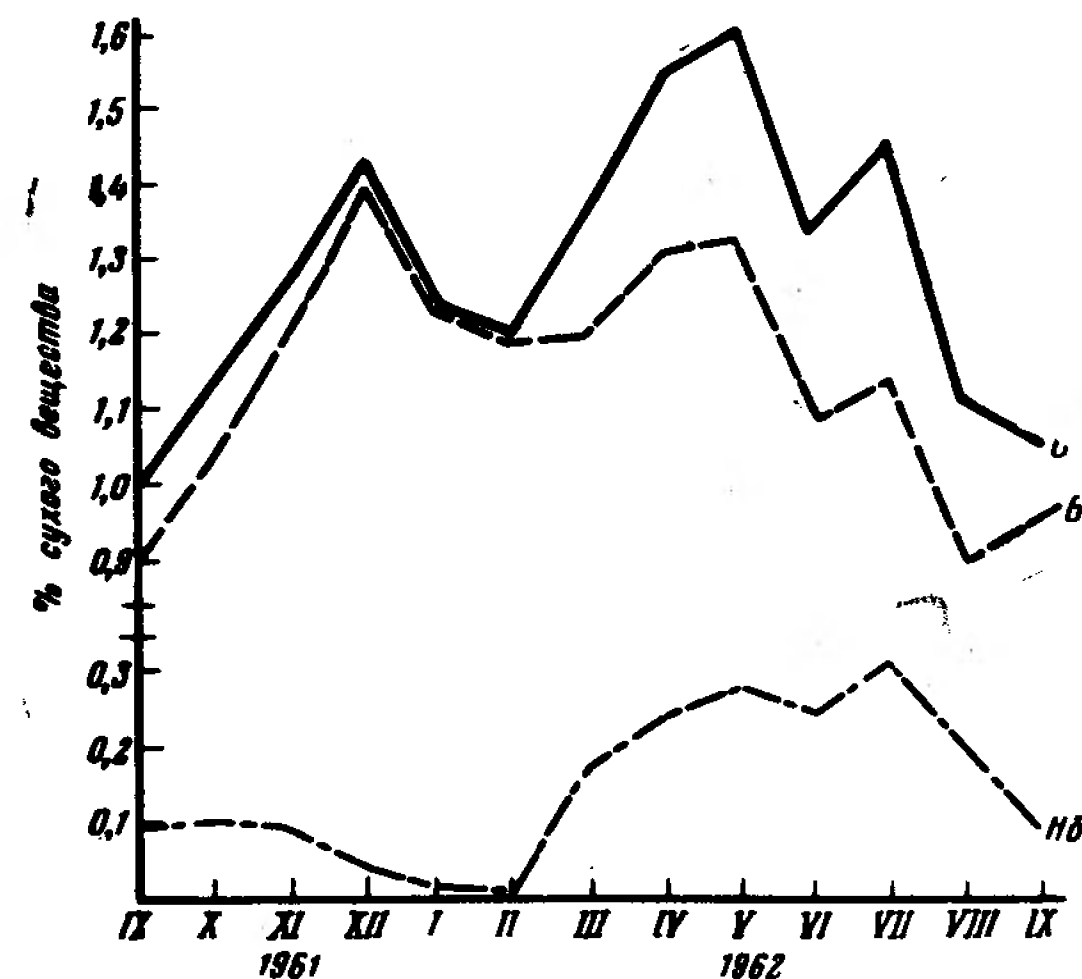


Рис. 18. Сезонные изменения содержания форм азота у *A. nodosum*.

Содержание небелкового азота заметно повышается (до 20% от общего) лишь в апреле — мае, когда процессы роста и синтеза белка идут наиболее интенсивно. У ламинариевых водорослей отмечается небольшое повышение содержания небелкового азота в октябре — ноябре, а у фукусов — в декабре. Подобное небольшое увеличение содержания сырого белка осенью наблюдали у черноморской *Cystoseira barbata* — от 11,66% в августе до 11,97% в октябре [4].

Весной увеличение содержания азотистых веществ отмечается у всех исследованных водорослей, как, например, у адриатических *C. barbata*, *C. spicata* и *C. abrotanifolia*, *Fucus virsoides*, *Sargassum vulgare*, *Dictyota dichotoma*, *Dictyopteris polypodioides*, *Padina pavonia* [966], дальневосточной *Laminaria japonica* [122—125], шотландских *L. saccharina*, *L. cloustoni* и *L. digitata* [361, 363] и *Ascophyllum nodosum* [362]. Осенью небольшое увеличение содержания сырого белка отмечалось также у северокитайской *L. japonica* (до 14% в сентябре — октябре). Такое же небольшое увеличение в августе наблюдали у *Sargassum kjellmanianum* из Циндао. Четкого соответствия изменений содержания альгиновой кислоты и белков, как, например, у шотландской *L. saccharina*, у *L. japonica* не обнаружили. Однако у *S. pallidum* такое соответствие существует [256]. Поскольку у *L. saccharina* увеличение содержания сырого белка по времени совпало с уменьшением содержания маннита, это позволило предположить, что для синтеза белков используется маннит [362].

Выяснено, что разные части одного и того же растения содержат неодинаковое количество азотистых веществ. Так, у шотландской *L. saccharina* осенью в интеркалярной зоне было меньше белка (15,4%), чем в средней (20,5%) и верхней частях пластины (18,2%) [364]. У шотландских *F. vesiculosus* наблюдалась обратная зависимость содержания органического азота и альгиновой кислоты. Если органического азота в верхней ростовой части было меньше, чем в нижней (соответственно 0,7 и 1,07%), то альгиновой кислоты в верхней части было больше (соответственно 16,6 и 10,8%), чем в нижней [958]. В генеративных органах в июне во время созревания гаметангиев азота обнаружено меньше (соответственно 1,39 и 1,47%), а в декабре, наоборот, боль-

ше (2,08 и 1,58%), чем в подрецептакулярных частях талломов [959].

Детальные анализы азотсодержащих соединений во многих водорослях Японии свидетельствуют о том, что качественный состав их в течение года не меняется, изменяются лишь соотношения отдельных компонентов [997]. Например, у *Laminaria ochotensis* соотношение глутаминовой и аспарагиновой кислот у однолетних растений равнялось 1:1, а у двухлетних — 2:1. Цистин найден у однолетних, но отсутствовал у двухлетних, а триптофан — наоборот — отсутствовал у однолетних, но присутствовал у двухлетних [1008]. У водорослей Индии в ходе их развития не менялось содержание важнейших аминокислот, как свободных, так и связанных [819]. У водорослей этого же района *Hydroclathrus clathratus*, *Rosenvingeia intricata*, *Dictyopteris muelleri*, *Stoechospermum marginale*, *Cystophyllum muricatum*, *Sargassum tenerrium* также не наблюдалось качественных отличий в составе аминокислот, но количественные отличия были [864].

Наконец, заметные количественные колебания в течение года претерпевают и другие вещества. Так, содержание витаминов группы В значительно уменьшалось осенью у черноморской *Cystoseira barbata*, что особенно отчетливо видно на примере никотинамида (с 4,39 мг% в августе до 2,26 мг% в октябре) [4].

**Липиды.** При сопоставлении данных, полученных при исследовании изменений содержания сырого жира, видно, что фукоиды по сравнению с ламинариевыми богаче липидами. Если у ламинариевых водорослей содержание сырого жира колеблется около 1% сухого вещества, то у фукоидов оно достигает 4% и более, редко опускаясь ниже 2%. Например, в литоральной *Pelvetia canaliculata* содержалось 6,2% сырого жира, тогда как в сублиторальной *L. digitata* — лишь 0,16% [1136]. В дальневосточной *L. japonica* содержание сырого жира колебалось от 0,5 до 1,2% [122]. По-видимому, существует правило, которое можно сформулировать так: чем выше на литорали обитает данный вид водорослей, тем больше в нем сырого жира при прочих равных условиях. Так, среднее содержание сырого жира у некоторых английских водорослей было следующим (в %):

<i>Pelvetia canaliculata</i>	(верхняя литораль) . .	4,8
<i>Ascophyllum nodosum</i>	(средняя литораль) . .	2,87
<i>Fucus vesiculosus</i>	(нижняя литораль) . .	2,60
<i>Halidrys siliquosa</i>	» . . . . .	2,18
<i>Himanthalia lorea</i>	» . . . . .	1,21
<i>Zaminaria digitata</i>	(сублитораль) . . . .	0,46

У выше растущих водорослей клеточные стенки оказываются толще. Толщина стенок и большее содержание сырого жира приводят к более медленной отдаче воды выше растущими водорослями при отливе, однако рост этих водорослей происходит медленнее [644].

Сезонные изменения содержания сырого жира у водорослей Мурмана представлены на рис. 19.

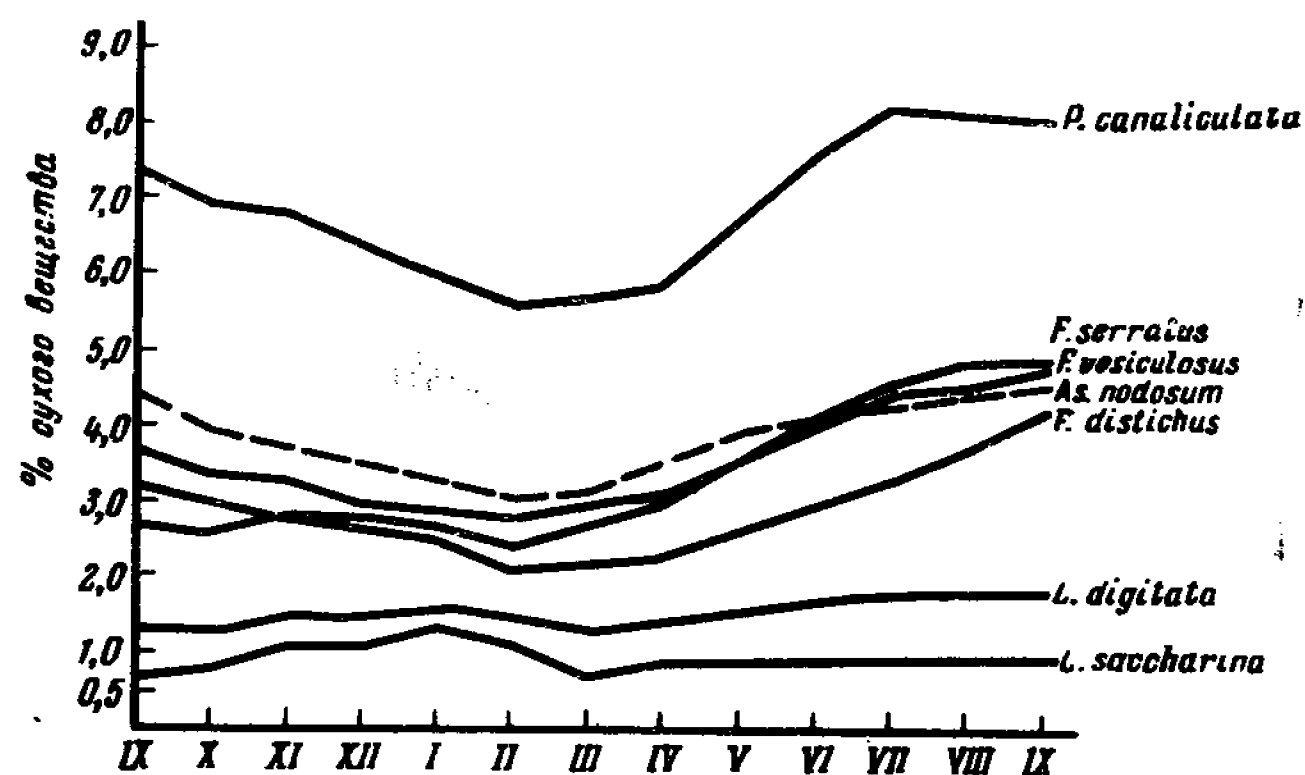


Рис. 19. Сезонные изменения содержания сырого жира у водорослей Мурмана.

Большее содержание сырого жира у *L. digitata*, чем у *L. saccharina*, можно объяснить большей толщиной клеточных оболочек у *L. digitata*, что вызвано большей приспособленностью к механическим воздействиям.

Компоненты, входящие в состав сырого жира, количественно изменяются в течение года. У черноморской *Cystoseira barbata* содержание хлорофилла в декабре почти вдвое превышало его содержание в мае. Сходно изменяется количество ксантофиллов и частично каротинов [268]. Содержание липидных компонентов, как и других веществ, в разных частях растений различно. Так, содержание фукостерола в интеркалярной зоне у

*Laminaria saccharina* достигало 0,1%, а в вышерасположенных частях слоевища лишь 0,06% [365].

Разные экологические условия вызывают заметные количественные изменения содержания липидов. У всех исследованных водорослей Мурмана общим является минимальное содержание сырого жира в феврале (лишь у ламинарий в марте). Увеличение содержания сырого жира совпадает с массовым созреванием гамет. У фукоидов максимальное содержание сырого жира приходится на июнь — июль, у ламинарий — на октябрь — декабрь. Разница в содержании сырого жира у отдельных видов 5 водорослей наблюдается лишь в уровне содержания и продолжительности максимума. У черноморской *C. barbata* при образовании рецептакулов увеличивалось содержание каротинов, которые, очевидно, принимают участие в процессе размножения [268]. Подобный вывод о зависимости накопления веществ липидного характера от образования репродуктивных органов был сделан также при изучении изменений химического состава у шотландских фукоидов [362] и у 11 видов индийских водорослей [818].

**Минеральные вещества.** Количество золы претерпевает изменения, отличные у разных видов, хотя заметна общая тенденция увеличения его зимой и весной. Амплитуда колебаний содержания золы у мурманских сублиторальных водорослей намного больше, чем у литоральных фукоидов, и достигает почти 13% у *L. digitata*. Колебания содержания золы у *F. vesiculosus* не превышает 7%, а у остальных фукоидов — не более 5%. Максимальное содержание золы у ламинарий наблюдается в марте — мае с последующим уменьшением его в течение лета.

Содержание золы у китайских *L. japonica* колебалось в таких же пределах (19—35% сухого вещества) с максимумом в июне. Содержание золы у *Sargassum pallidum* совпадало с содержанием альгиновой кислоты и было противоположно содержанию маннита. С другой стороны, у *S. kjellmanianum* наблюдались обратные изменения содержания золы и альгиновой кислоты [256]. В целом характер изменений содержания золы противоположен содержанию суммы углеводов. У черноморской *C. barbata* в августе содержание углеводов было 12,7%, золы 21,33%, а в октябре соответственно 22,24 и 17,73%.

Вероятно, колебания в содержании золы происходят не за счет пропорционального уменьшения или увеличения содержания всех элементов, а, как в случае органических компонентов, путем уменьшения или увеличения количества некоторых из них, в частности кальция [4].

Можно отметить, что, как правило, содержание золы в активно делящихся клетках больше. Так, в интеркалярной зоне *L. saccharina* золы было почти на 36% больше, чем в близлежащих частях пластины [364]. Верхние растущие части *F. vesiculosus* содержали 20,5% золы, тогда как нижние (не растущие) лишь 16%. Плодоносящие рецептакулы этих водорослей содержали золы почти вдвое больше (до 37,3% в августе), чем стерильные [958—960].

Из зольных элементов, содержание которых меняется от вида к виду, от времени взятия проб, от стадий развития растений, от местообитания и т. п., наиболее важным в медицинском отношении является йод. По уровню содержания йода из исследованных водорослей Мурмана можно выделить ламинарии и *Ascophyllum nodosum* [20]. У них отмечается заметное сезонное изменение содержания йода. Если у *A. nodosum* максимальное содержание йода 0,14%, то у *L. saccharina* и *L. digitata* соответственно 0,59 и 1,75%. У всех водорослей максимальное содержание йода достигает в феврале, некоторое увеличение его наблюдается также в октябре — ноябре (рис. 20).

Подобная особенность отмечалась раньше. Зимой у *L. saccharina* содержание йода увеличивалось до 0,43%, а у *L. digitata* до 0,83% [244]. В более теплых водах, чем на Мурмане, содержание йода в водорослях меньше. У адриатических *L. rodriguezii* содержание йода в конце января было 0,12%, а у *Halopteris scoparia* — 0,17% [966]. У дальневосточных *L. japonica* оно достигало в среднем 0,24% [124], причем к югу его было меньше. Наоборот, у китайских *L. japonica* и *Ecklonia sp.* максимальное содержание йода (0,3%) отмечали на южных станциях [255]. Вероятная причина этих расхождений — неучтенные экологические факторы.

Как в случае других компонентов, разные части растений содержат разное количество йода. В интеркалярной зоне у шотландских *L. saccharina* йода было 0,65%, а в пластине — 0,40—0,49% [364].

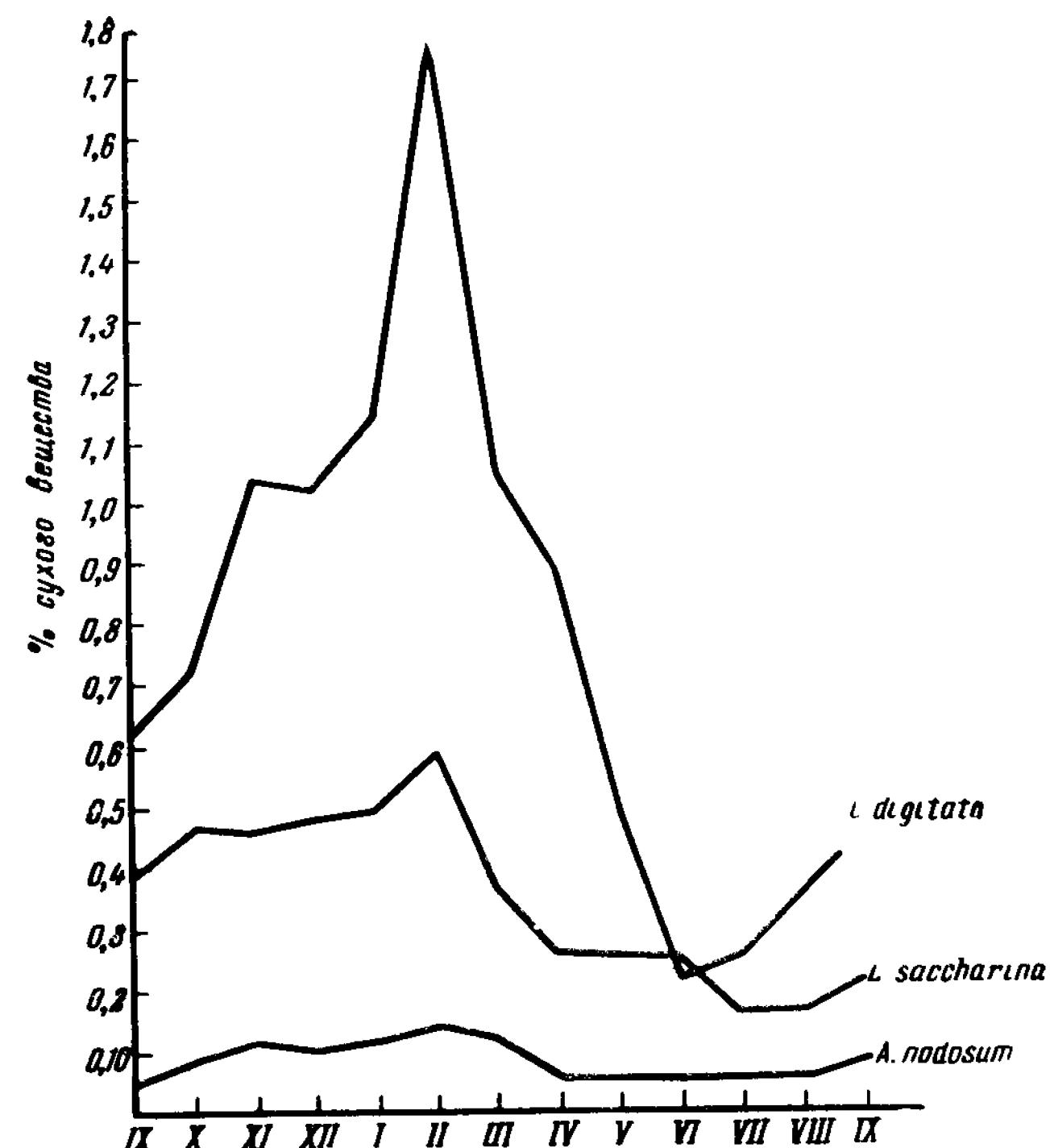


Рис. 20. Сезонные изменения содержания йода у водорослей Мурмана.

Итак, по имеющимся данным, сезонные изменения химического состава естественно растущих бурых водорослей затрагивают лишь его количественную сторону.

## ИССЛЕДОВАНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

**Углеводы.** По характеру изменений содержания углеводов мурманские водоросли отличаются друг от друга. У родимениевых водорослей *Rhodomenia palmata* и *Halosaccion ramentaceum* амплитуда колебаний достигает 20%, тогда как у *Porphyra umbilicalis* она не превышает 6%. Можно полагать, что основной причиной этого является разница в экологических условиях. Родимениевые водоросли растут в условиях нижней литорали, более



постоянных, чем условия верхней литорали, в которых обитает *P. umbilicalis*.

У *Turnerella* sp. Приморья максимальное содержание углеводов было в июне (41,8%), а уже в августе оно уменьшалось до 40,6%. Содержание альгулезы изменялось лишь на 1—2% и увеличивалось в августе [123]. У индийских *Gracilaria lichenoides*, *Chondria dasyphylla*, *Acanthophora spicifera*, *Laurencia papillosa*, *Hypnea musciformis*, *Sarconema filiforme* и *S. furcellatum* максимальное содержание углеводов наблюдалось в апреле — июне и уменьшалось в сентябре. Колебания содержания агара у этих водорослей были прямо пропорциональными колебаниям содержания серы [819], что вполне естественно, поскольку сера входит в состав агара. У *Gelidium cartilagineum* Северной Америки (США) максимальное содержание агара наблюдалось с мая по август, однако максимальный выход отмечался в июне [465]. Общее содержание агара колебалось незначительно.

Содержание агароида у черноморской *Phyllophora nervosa* весной было меньше, чем осенью, однако не много. Содержание же багрянкового крахмала претерпевало заметные колебания от максимального содержания осенью до почти полного исчезновения зимой и весной [154]. В течение года качество агароида менялось. Крепость студня агароида, извлеченного из летних водорослей в июне — августе, была максимальной, а из осенних — уменьшалось, однако была в 2 раза больше, чем из весенних водорослей [152]. Способность к гидролизу у агароида также увеличивалась к осени по сравнению с весной [267].

Итак, характер сезонных изменений суммы углеводов определяется прежде всего изменениями в содержании и соотношении резервных углеводов — сахарных спиртов, гликозидов и флоридного крахмала. Специфичность углеводных компонентов в течение года не меняется, хотя структура молекул отдельных полиоз, по-видимому, может незначительно видоизменяться.

**Азотсодержащие вещества.** По изменениям содержания азотистых веществ исследованные водоросли Мурмана несколько отличаются друг от друга (рис. 21).

Амплитуда колебаний общего азота у *Rhodymenia palmata* достигает 6%, тогда как у *Porphyra umbilicalis*

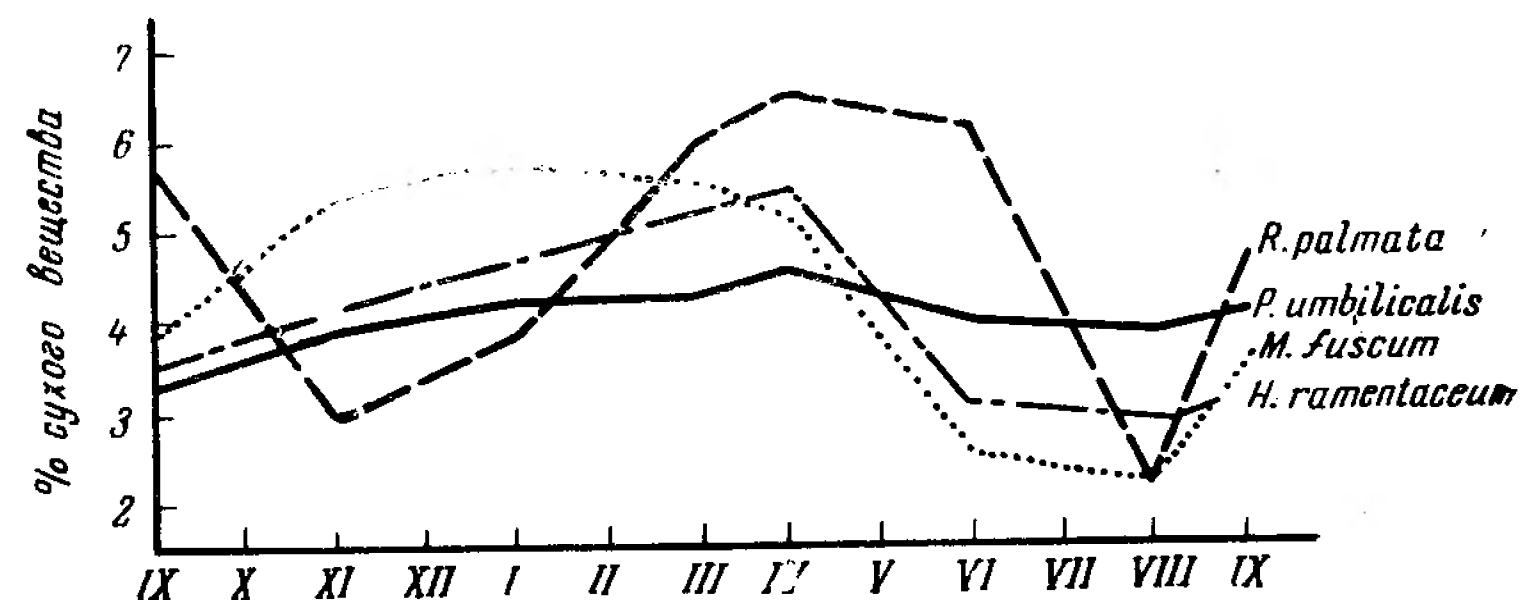


Рис. 21. Сезонные изменения содержания общего азота у водорослей Мурмана.

лишь 1%. У всех водорослей наблюдаются общие черты в содержании общего азота — максимум в апреле и минимум в августе. А у зеленой *Monostroma fuscum* максимум отмечен зимой. У водорослей Приморья также отмечали подобный характер изменений. Например, у *Porphyra tenera* в феврале общего азота было 6,07%, а в марте 1,85% [124].

Содержание билипротеинов у мурманских *R. palmata* и *Halosaccion ramentaceum* увеличивается с декабря. Максимум его наблюдается в апреле — мае с последующим уменьшением до минимума в августе. То же отмечено у черноморской *Phyllophora nervosa*. Содержание фикоэритрина колебалось от 1,3% осенью до 2,3% весной [153]. Следовательно, общий характер изменений содержания билипротеинов полностью совпадает с изменениями содержания белкового азота.

Около 90% небелкового азота у японской *Porphyra tenera* состояло в основном из свободных аминокислот (аланина, цистина, глутаминовой и аспарагиновой кислот), содержание летучего и амидного азота было низким.

Содержание азота пептидов и свободных аминокислот у индийских *Chondrococcus hornemanni*, *Centroceras clavulatum*, *Spyridia fusiformis*, *Calliblepharis jubata*, *Hypnea musciformis* было значительно меньше, чем белкового азота, причем качественный состав как свободных, так и связанных аминокислот с течением времени не менялся. Наблюдались большие качественные отличия

чия между отдельными видами [867]. У других видов водорослей Индии качественный состав связанных аминокислот также не менялся во время развития водорослей [820]. У японской *P. tenera* характер изменений общего азота определялся белковым азотом. Как у мурманских водорослей, у японских водорослей содержание азота сильно варьировало, причем у *Bangiophyceae* оно было выше, чем у водорослей другого класса [997].

Имеются данные, что в составе белка содержание отдельных аминокислот меняется в течение года. Так, в составе сырого белка японских водорослей зимой увеличивается содержание цистина, тогда как содержание остальных аминокислот и амидов изменяется мало. Отдельные части талломов водорослей физиологически и биохимически неоднородны. Например, отдельные части талломов *Gloiopeltis furcata* содержали разное количество белка. В молодых частях талломов его было больше, в них было больше лизина и меньше цистина, чем в старых [997]. Содержание азота у черноморской *Phyllophora nervosa* по краям талломов было выше, чем в срединных частях. Содержание билипротеинов в молодых частях талломов было выше, чем в старых [267].

**Липиды.** Тесную зависимость содержания липидов от прохождения генеративного цикла отметили при цитологическом изучении у 5 видов водорослей. Особенно много липидов обнаруживалось в карпо- и тетраспорах. В этот же период развития липидные глобулы появлялись и в некоторых вегетативных частях [899]. У пресноводной *Lemanea nodosa* в апреле содержание липидов было минимальным (0,183%), а в июне при созревании тетраспор достигало 1,41—1,60%. Менялось и количественное соотношение отдельных липидных компонентов, что проявлялось в снижении йодного числа от 68 в апреле до 57,3 в июле, т. е. ненасыщенность липидов уменьшалась [840]. У мурманских водорослей содержание сырого жира увеличивается в апреле — июне, когда, как правило, у них происходит созревание и выход спор.

Количество же неомыляемых веществ, стеролов и их эстеров с ненасыщенными жирными кислотами оставалось в течение развития водорослей примерно одинаковым. В дальнейшем были получены доказательства, что резервные жиры накапливаются только в органах размножения. Отмечено также, что соленость среды оказы-

вала на содержание липидов меньшее влияние, чем индивидуальные особенности разных видов и их физиологическое состояние [841].

У черноморской *Phyllophora nervosa* отдельные компоненты фракции сырого жира, в частности пигменты, также изменялись. Весной содержание хлорофилла а и каротиноидов уменьшалось: хлорофилла до 0,3%, каротинов 4 мг% и ксантофиллов 19 мг%, а осенью возрастало соответственно до 1,4%, 7 и 38 мг% [153]. С сентября — октября количество пигментов уменьшается, причем существует тесная прямая зависимость между содержанием хлорофилла и каротиноидов, в основном ксантофиллов [267]. У мурманских родимениевых водорослей максимум содержания хлорофилла приходится на апрель — май и октябрь. В остальное время содержание пигментов ниже.

Таким образом, сезонные изменения содержания сырого жира и его компонентов несколько отличаются у отдельных видов. Качественный состав липидов и пигментов не меняется, хотя их соотношение может меняться, приводя к изменениям качественных характеристик липидных экстрактов.

**Минеральные вещества.** У мурманской *P. umbilicalis* в отличие от родимениевых водорослей наблюдается уменьшение количества золы в январе — апреле. К сентябрю содержание золы увеличивается до 29,1% и сохраняется на таком уровне до декабря. У *H. ramentaceum* содержание золы достигает максимума в мае (40,5%), а минимума в декабре (20,8%). В отличие от *H. ramentaceum* у *R. palmata* максимальное содержание золы наблюдается в феврале — марте (39,8%) и уменьшается к сентябрю до 28%.

В составе золы наибольшее содержание К (до 14,5% от золы) отмечено у *R. palmata*. У остальных водорослей оно держится на примерно одинаковом уровне, в 2 раза меньшем, чем у *R. palmata*. Колебания в содержании К в течение всего года невелики. Отсутствие заметных сезонных изменений в содержании отдельных элементов ранее отмечали у канадских *Chondrus crispus* [1364], а также у приморских *Turnerella sp.* [122]. Содержание йода у красных водорослей невелико.

Подводя итог исследованию сезонных изменений химического состава красных водорослей, можно сделать

тот же вывод, что при изучении бурых водорослей. Изменение качественных характеристик отдельных веществ вызывается не изменениями их специфического качественного состава, а лишь количественными колебаниями соотношений отдельных компонентов.

### ИССЛЕДОВАНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРосЛЕЙ

Зеленые водоросли — макрофиты, — хотя и встречаются почти во всех водоемах земного шара, но почти нигде не являются объектом промысла. Поэтому исследований сезонных изменений химического состава зеленых водорослей в природных водоемах проведено мало.

**Углеводы.** В нашем исследовании содержание суммы углеводов у мурманской *Monostroma fuscum* претерпевало весьма существенные сезонные колебания с минимумом в январе (20,7%) и максимумом в июне (47,2%). Подобный характер сезонных изменений содержания углеводов отмечался также у японской *Enteromorpha compressa*. Минимум наблюдался в декабре (55,7%), максимум в июне (71,9%). Однако у *Ulva pertusa* содержание углеводов от максимума в январе (66,5%) уменьшалось в мае до 53% с последующим повышением, т. е. почти противоположно предыдущему виду.

Содержание целлюлозы у *E. compressa* изменялось обратно изменениям содержания суммы углеводов — от 3,5% в декабре до 2,6% в июне, а у *U. pertusa* все время сохранялось на примерно одинаковом уровне [940].

Следовательно, поскольку содержание структурных компонентов изменяется мало, характер изменений суммы углеводов определяется изменениями содержания резервных углеводов, в частности крахмала.

**Азотсодержащие вещества.** Содержание сырого белка у мурманской *M. fuscum* в течение зимы держится на высоком уровне. От апреля к июню — августу оно уменьшается от 22,9 до 11,1%. Подобные изменения белка наблюдаются у японской *E. compressa*. Максимальное содержание наблюдалось в декабре (25,2%), затем до июня (12,2%) происходило уменьшение содержания. Однако у *U. pertusa* максимальное содержание сырого белка наблюдалось в мае (17,3%), а в осталь-

ное время года количество его колебалось около 12%, уменьшаясь в январе до 10,1% [941]. У индийской *Sauclerpa sertularioides* f. *typica* содержание белкового азота уменьшалось от 6,24% в январе до 3,97% в марте, что в общем сходно с другими водорослями, т. е. резкое снижение содержания белка после периода бурного роста и развития.

Специфичность белков оставалась неизменной в течение года. Однако содержание отдельных аминокислот изменялось. В ноябре увеличивалось содержание гомоцистина, в январе — аргинина, глицина, тирозина, в феврале — орнитина, в марте —  $\gamma$ -аминомасляной кислоты, а в апреле — лизина. Менялось соотношение аминокислот также в пептидах и в свободном виде. Максимальное содержание свободных аминокислот отмечено в январе, во время интенсивного весеннего роста [865]. Подобные изменения содержания форм азота наблюдали у *Ulva reticulata*, *Valoniopsis pachynema*, *Cladophora fritschii*, *Chaetomorpha torta* и *Codium elongatum*. В феврале — марте качественный состав аминокислот, свободных и связанных, оставался неизменным, хотя их соотношение менялось. Количество свободных аминокислот у разных видов водорослей было различным [866].

У мурманской *M. fuscum* содержание небелкового азота было высоким (20% от общего азота) и увеличивалось весной до 31%. У японских *U. pertusa*, *Enteromorpha compressa* и *Prasiola japonica* также наблюдалось высокое содержание небелкового азота, достигающее в марте у *P. japonica* 40,8% от общего азота. Наблюдалось большое количество диаминокислот, в частности аргинина [997].

Отметим здесь также данные по изменению активности нитрат-редуктазы у культуры одноклеточной *Ankistrodesmus braunii*, совпадающему с изменениями содержания азотистых веществ у макрофитов. Несмотря на постоянство культуральных условий, максимум активности отмечался в июне — июле, минимум — в октябре — ноябре [793].

Максимумы содержания какого-либо вещества у разных водорослей одного района могут достигаться в разное время. Так, у японских *E. compressa* максимальное содержание тиамина отмечено в декабре с уменьшением в апреле (889,2 мкг% и 177,1 мкг%). У *U. pertusa* мак-



симальное содержание тиаминна наблюдалось в мае (722,2 мкг%) [940].

**Минеральные вещества.** Сезонные колебания содержания золы у мурманской *M. fuscum* достигают 10% (минимум в апреле). Подобны изменения у японской *U. pertusa*, у которой наблюдалось увеличение количества золы в январе (19%) — мае (25,1%) с последующим уменьшением его. Наоборот, у *E. compressa* содержание золы было максимальным в феврале — марте (19,1%) и уменьшалось в июне до 11,4% [941]. Уменьшение содержания золы в марте — апреле от 19,7 до 17,5% отмечено также для японской *M. nitidum*. При этом содержание в золе натрия уменьшалось с 18,45 до 16,1%, а калия — увеличивалось с 8,8 до 13,5% [898].

Подводя итоги исследования сезонных изменений химического состава зеленых водорослей, можно сделать те же выводы, что при исследовании красных и бурых водорослей. В течение года у отдельных видов водорослей качественный состав отдельных компонентов не меняется, хотя их соотношение может изменяться.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основное внимание здесь мы уделили вопросу о том, в какой мере количественные и качественные изменения химического состава водорослей в течение года могут влиять на ценность данных с точки зрения их последующего использования в обсуждении вопросов эволюции. С учетом некоторых ограничений это сводилось к тому, специфичны ли водоросли разных видов и меняется ли эта специфичность в течение года.

Оговоримся, что под изменением специфичности химического состава водорослей, очевидно, нужно понимать не изменения количественных соотношений отдельных их составляющих, например, аминокислот в белках и пептидах, или моноз в полиозах, а качественные изменения. Наблюдающееся действительное изменение качества (специфичности) того или иного полимера, например, белка или РНК, происшедшее в результате структурных изменений, перемены местоположения отдельных структурных единиц, изомеризации и т. п. и приведшее к изменению биологической функции, относят к качественным. Однако на таком уровне исследований сезонных

изменений химического состава не проводилось. Таким образом, обычно называемые «качественными» изменения отдельных характеристик сложных химических компонентов, например кислотных и иодных чисел жиров, или крепости студня выделяемых из водорослей полиоз, или активности белков-ферментов, основанные на изменениях соотношения отдельных составляющих, нельзя относить к качественным в полном смысле слова. Об этих изменениях следовало бы говорить не как об «изменениях качества», а как об «изменениях качественных характеристик».

На основании изложенного выше можно прийти к общему выводу, что характер сезонных изменений в целом определяется экологическими факторами. Например, характер сезонных изменений сублиторальных водорослей заметно отличается от характера сезонных изменений литоральных амплитудой колебания и небольшими флуктуациями. Наоборот, у литоральных видов водорослей изменения характеризуются небольшой амплитудой колебаний, но большими флуктуациями, причем чем выше на литорали расположен вид, тем больше выражена эта тенденция.

Сезонные изменения химического состава водорослей зависят от изменений количественных соотношений отдельных компонентов и их составляющих. Если отдельные систематические группировки водорослей могут отличаться друг от друга качественно, по составу компонентов, то каждый вид в течение года по качественному химическому составу однороден, во всяком случае на современном уровне исследований. Следовательно, валовой химический анализ естественно растущих водорослей в достаточной степени характеризует принадлежность к тому или иному крупному систематическому подразделению, например отделу, а в некоторых случаях и к более мелкому подразделению.

Можно отметить и некоторые практические выводы. Наиболее ценными водорослями с точки зрения содержания в них белка и азотистых веществ являются зеленые и красные водоросли. Стабильно высокое содержание белка отмечается у бангиевых красных водорослей. Максимальное содержание белка и небелкового азота у всех водорослей отмечается в период бурного весеннего роста, что, например, на Мурмане наблюдает-



ся в марте — апреле. В это время, очевидно, следует собирать водоросли для пищевых целей. Если же имеется в виду медицинская ценность водорослей, определяемая содержанием йода, то лучшим временем сбора здесь будет февраль. Для водорослевой промышленности, использующей главным образом полисахариды, лучшим временем сбора водорослей является осень, когда и содержание углеводов максимальное, и степень извлечения полисахаридов из водорослей большая, и качество студня выделенных полисахаридов выше.

За немногими исключениями исследования сезонных изменений химизма водорослей почти не затрагивают причин этих изменений, а ограничиваются лишь их констатацией. Поэтому наши знания о том, какие изменения химического состава у макрофитов можно ожидать в тех или иных условиях, очень скудны. Развивающиеся в последние годы исследования физиологии и биохимии микроскопических водорослей в контролируемых условиях культур в значительной мере специфичны и дают лишь самые общие и приблизительные данные для суждения о характере и механизмах изменений химизма макрофитов в естественных условиях.

Между тем такие данные очень важны для понимания внутренних механизмов эволюционного процесса у водорослей. Поскольку мы сейчас не можем изучать химические особенности вымерших видов водорослей, единственным источником сведений, которые можно экстраполировать в прошлое, являются ныне живущие виды. Их химический состав, как это видно на примере сезонных изменений, в количественном отношении непостоянен.

## **ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДРОСЛЕЙ**

Из-за множественности факторов, действующих на растения в природных условиях, почти никогда нельзя прямо использовать лабораторные опыты для анализа и объяснения природных явлений. Однако есть основания предполагать, что в какие-то периоды года или на некоторых фазах жизненного цикла определять развитие водорослей может один простой фактор.

Всякие, даже случайные изменения химизма можно было бы приписывать закономерному действию того или иного фактора, если бы были известны механизмы этого действия. Однако в подавляющем большинстве случаев нет ясных представлений о механизмах действия разных экологических факторов, хотя исследований в этом направлении проводится много. Тем не менее попытки теоретически осмыслить характер изменчивости растений все же имеются [31, 57, 653].

При изучении влияния климатических факторов на синтез и превращения эфирных масел в некоторых видах высших растений В. И. Нилов определил 3 вида изменчивости [179]:

онтогенетическую, являющуюся результатом исторического развития данного вида в определенной среде; этот тип изменчивости наследуется;

ненаследуемую изменчивость под влиянием разных факторов среды. Под этим понимается изменение количественных соотношений между компонентами данной группы веществ или между группами веществ (углеводы, белки, жиры). Этот тип изменчивости вскрывает потенциальную возможность данной формы (генотипа) синтезировать вещество или группу веществ в определенных количествах. Иными словами, имеются ненаследуемые изменения химизма в пределах определенной амплитуды изменчивости. Однако сама эта амплитуда наследуется;

наследуемую изменчивость, возникающую в результате мутаций или гибридизации.

Анализ всех этих типов изменчивости дал возможность установить, что в природе у растений при изменении условий существования проявляется изменчивость, смещающая только количественную сторону процессов. Несколько позже [180] было отмечено, что существует закономерность: чем меньше вещества содержится в растениях, тем больше амплитуда его варьирования, и наоборот. Поскольку значение каждого фактора меняется в онтогенезе, очень трудно установить общие для всех веществ и для всех видов закономерности влияния внешних факторов. Исходя из этого, основным предметом этого раздела является выяснение зависимости сезонных изменений химического состава водорослей от условий местообитания, в частности, от опресненности.

## ИССЛЕДОВАНИЕ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

**Соленость.** У всех исследованных водорослей Мурмана отмечается уменьшение при уменьшении солености воды содержания зольных элементов, небелкового азота и увеличение содержания сырого белка и углеводов. У растений с опресненных пунктов наблюдаются также большие флуктуации изменений всех компонентов [22]. То же было замечено у шотландских *Laminaria digitata* и *L. saccharina*. Амплитуда колебаний химического состава у них была меньше в более открытых и более солоноводных пунктах, чем в опресненном заливе [361].

Большое влияние опресненности на химический состав норвежских *Ascophyllum nodosum* проявлялось в прямой зависимости между соленостью воды и содержанием восстанавливающих веществ и обратной — между соленостью и содержанием ниацина и биотина [670]. Сильные различия в химическом составе наблюдали у *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* и *Pelvetia canaliculata*. Содержание золы, белков, маннита, биотина, ниацина и каротина было тесно связано с опресненностью разных пунктов Тронхеймс-фьорда [837].

Опыты в лабораторных условиях показали, что у *A. nodosum* содержание  $\text{Cl}^-$  и золы при повышении солености воды увеличивалось, особенно в период плодоношения. На стерильных растениях *A. nodosum* и *F. vesiculosus* была показана более тесная зависимость от солености, чем на фертильных [967]. Очень быструю реакцию водорослей на изменения солености отметили в отношении изменений сухой биомассы и содержания золы в клетках фукоидов *A. nodosum*, *F. vesiculosus* и *F. ceranoides*. Уже через 2—4 мин после помещения водорослей в воду с пониженной соленостью и сухая биомасса, и содержание золы заметно уменьшались. Размах этих колебаний зависел и от того, из какого места были взяты водоросли для опытов. Чем более солоноводным был пункт взятия проб водорослей, тем меньше были колебания при изменении солености [968, 969]. Таким образом, изменения солености местообитания вызывают соответствующие физиологические реакции водорослей на одинаковые воздействия среды.

**«Литоральность.»** Сравнение характера сезонных изменений химического состава у фукоидов и ламинарие-

вых, литоральных и сублиторальных водорослей показывает явную зависимость этих колебаний от степени литоральности. У сублиторальных водорослей большая амплитуда колебаний с небольшими флуктуациями, у литоральных — наоборот.

Приливо-отливные явления существенно влияют на обмен веществ литоральных водорослей. Например, при отливе у *Fucus vesiculosus* скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  уменьшалась в 30 раз, а скорость выделения  $\text{CO}_2$  при дыхании — в 75 раз [350].

Это замедление фотосинтеза и дыхания у литоральных водорослей имеет следствием значительно меньшую продуктивность этих водорослей по сравнению с сублиторальными. Быстрое обезвоживание литоральных водорослей при отливе приводит к изменению содержания в них некоторых веществ. Так, у *Pelvetia canaliculata*, *F. vesiculosus* и *F. serratus* содержание аскорбиновой кислоты при отливе уменьшалось, но быстро восстанавливалось при приливе [645].

Фукоиды в среднем богаче зольными элементами, чем сублиторальные ламинариевые водоросли. Некоторые виды обладают способностью активно накапливать катионы. Черноморская сублиторальная *Cystoseira barbata* очень активно поглощала из воды  $\text{Sr}^{90}$  [2]. Этот процесс у литорального *Ascophyllum nodosum* тесно связан с дыханием [788], поскольку накопление элемента против концентрационного градиента требует затраты энергии.

Поглощенный в виде йодида J довольно быстро оказывался в составе йодаминокислот [1174]. Такую же тесную связь поглощения J от дыхания наблюдали у *Fucus ceranoides* при понижении температуры до  $0^\circ\text{C}$  или при ингибировании дыхания цианидом [804]. Водоросли рода *Laminaria* очень активно поглощают и накапливают J. Его концентрация в водорослях выше, чем в окружающей морской воде, примерно в 30 тыс. раз. Особенно благоприятствует накоплению J невысокая освещенность в условиях начала активного фотосинтеза. Отсутствие активного поглощения J в бестемновых условиях отмечено у английских *L. digitata* [1180]. Разные водоросли накапливают J в разной форме: одни в виде йодидов, другие в органически связанном виде. У ламинариевой водоросли *Nereocystis luetkeana* до  $\frac{2}{3}$

связанного J обнаруживалось в виде связанных в белках моно- и диiodтирозина [1280].

По-видимому, форма накопления J зависит и от времени взятия проб водорослей для анализа. Имеет значение, какая часть таллома берется для анализа. Например, у диктиотовой водоросли *Dictyopteris membranacea* радиоактивный  $J^{131}$  после поглощения из среды накапливался в центральной части таллома [1125]. Таким образом, содержание J и его сезонные изменения мало связаны с разными стадиями развития водорослей, а зависят прежде всего от условий, влияющих на метаболизм. Некоторое уменьшение содержания J при опресненности местообитания, очевидно, является следствием пониженного дыхания.

**Освещенность.** С глубиной увеличивается содержание в водорослях белков [124]. Интенсивность освещения выше определенной величины приводит к уменьшению скорости фотосинтеза и увеличению дыхания, что сопровождается уменьшением содержания хлорофилла, а также скорости белкового синтеза с последующим ускорением синтеза углеводов. Повышение температуры до 21—22°С (при оптимальной температуре 16—18°С) в условиях максимальной интенсивности освещения у *Cystoseira barbata* ускоряло отмеченные изменения химического состава [269]. Повышение интенсивности освещения может приводить к поглощению тех или иных элементов выше уровня нормальной потребности растений в этом элементе. Такую зависимость установили для накопления сульфата у *F. vesiculosus* [351]. Качество облучения влияет на химический состав водорослей, как и у других растений, т. е. при освещении синей областью спектра увеличивается синтез азотсодержащих веществ, в первую очередь белков.

Другие источники электромагнитного облучения также существенно влияют на жизнедеятельность водорослей. Так, гаметофиты *L. japonica* ускоряли развитие при облучении рентгеновскими лучами, но замедляли его при повышении дозы выше 500 p. При 2—3 тыс. p наблюдали гибель 50% гаметофитов [248], причем женские гаметофиты менее устойчивы [249].

**Температура.** Температурный режим воды является важным фактором, ограничивающим распространение водорослей. Например, спорофиты *Alaria esculenta*, нор-

мально росшие при температуре менее 14°С, сильно замедляли рост при 16°С, а при 20°С отмирали [1245]. Известно, что *L. japonica* при повышенной температуре не может размножаться, хотя спорофит растет хорошо. Эта особенность привела к необходимости получать гаметофиты и молодые спорофиты при искусственном разведении морской капусты в Китае в специально охлаждаемых резервуарах. Можно утверждать на основании лабораторных опытов с микроводорослями, что температура влияет и на химизм растений. Много подобных фактов известно у высших растений [31].

**pH.** Большое значение в жизнедеятельности водорослей имеет pH воды. Обычно pH морской воды около 8, что приводит к превращению растворенной в воде  $CO_2$  примерно на 90% в  $HCO_3^-$ . Оказалось, что многие водоросли могут успешно расти и развиваться при повышенной pH, т. е. обладают способностью утилизировать бикарбонатные ионы, что было показано у водорослей родов *Desmarestia*, *Dictyoneurum*, *Egregia*, *Laminaria*, *Macrocystis* [370].

Итак, можно отметить, что в целом водоросли даже разных порядков сходно изменяют свой химический состав под влиянием сезонной смены экологических факторов. Это свидетельствует о наличии одинаковых элементарных механизмов связи водорослей со средой. Выяснение общих и частных реакций отдельных видов водорослей на то или иное внешнее воздействие может существенно облегчить, на базе углубленного знания физиологии данного вида, его искусственное культивирование и направленное изменение обмена в сторону синтеза нужных веществ.

## ИССЛЕДОВАНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

**Соленость.** Химический состав красных водорослей тесно связан с их физиологическим состоянием. Об этом свидетельствует запаздывание максимума содержания общего азота у мурманских *Rhodomenia palmata* и опережение его у *Halosaccion ramentaceum* при опреснении соответственно запаздыванию и опережению времени спороношения по сравнению с более солоноводным пунктом. При опресненности максимальное содержание хлорофилла наблюдалось в мае, а в более солоноводном пункте — в апреле.

При исследовании японской водоросли *Porphyra tenera*, росшей в опресненном прибрежье и на островах в океанском заливе, получены подобные результаты [1288] (табл. 11).

ТАБЛИЦА 11  
Влияние солености на химический состав *P. tenera*  
(% сухого вещества)

Аналитические показатели	Место сбора	Дата сбора			Среднее из 6 проб
		27/XII 1957	4/II 1958	24/III 1958	
Сумма восстанавливающих сахаров	Прибрежье	20,26	30,14	37,32	30,03
	Острова	39,98	37,03	53,21	45,94
Общий азот	Прибрежье	7,14	7,00	5,90	6,55
	Острова	3,52	5,19	2,96	3,21
Водорастворимый азот	Прибрежье	1,88	1,89	1,44	1,70
	Острова	0,72	1,80	0,60	0,79
Белковый азот	Прибрежье	5,26	5,21	4,46	4,85
	Острова	2,80	3,39	2,36	2,42
Аминный азот	Прибрежье	0,116	0,267	0,284	0,235
	Острова	0,145	0,281	0,104	0,133
Хлорофилл	Прибрежье	11,38	14,13	15,06	12,58
	Острова	4,77	10,76	6,37	5,95
Зола	Прибрежье	12,74	7,92	7,71	9,00
	Острова	17,13	13,23	9,16	12,97
Na	Прибрежье	0,45	0,30	0,46	0,411
	Острова	0,90	0,35	0,78	0,718
P	Прибрежье	0,66	0,68	0,47	0,58
	Острова	0,44	0,50	0,32	0,39
S	Прибрежье	2,15	1,64	1,98	1,95
	Острова	1,96	1,93	2,04	2,02
Si	Прибрежье	0,029	0,061	0,026	0,051
	Острова	0,069	0,091	0,075	0,078

Видно, что опресненность местообитания в первую половину года сопровождается уменьшением содержания золы, Na, Si, S и суммы восстанавливающих, свободных сахаров. Однако значительно возрастает содержание всех форм азота, в том числе в виде хлорофилла, а также P. Здесь принимали во внимание также температуру воды в разных пунктах, направление и скорость течения, содержание в воде биогенов, которые оказыва-

ли влияние на химизм, но меньшее, чем степень солености.

Много исследований проведено по выяснению физиологии морской одноклеточной *Porphyridium cruentum*, относящейся к бангиевым водорослям. Подмечено, что она эвригалинна и хорошо растет при солености 2,5—35‰, но максимум хлорофилла отмечался при 25‰ [921]. Увеличение солености среды с 3,5 до 4,6‰ не влияло на скорость роста культуры и коэффициент использования световой энергии. Лишь при концентрации солей 5,2‰ скорость роста начинала тормозиться, а цвет изменялся до коричневатого [617]. Морскую воду можно было с успехом заменить раствором бромистого или хлористого Na в той же концентрации [1120].

Обмен ионов у водорослей, а именно это лежит в основе изменений содержания золы при изменениях солености, изучать довольно сложно из-за больших методических трудностей работы с большими скоплениями неоднородных клеток у макрофитов. Так, у *R. palmata* большая часть K и около 60% Na все время показывали низкую скорость обмена со средой, а зависело это от наличия в центральной части таллома больших клеток. Они содержали до  $\frac{2}{3}$  всей внутриклеточной воды растений. Смена свет—темнота оказывала большее влияние на обмен K, чем на обмен Na [896]. Активный характер накопления K был также у *Porphyra perforata* [536].

**Освещенность.** Самым важным экологическим фактором, оказывающим наибольшее влияние на основные физиологические функции растений, считается свет [1239]. Водоросли на больших глубинах, получающие свет ослабленной интенсивности и по составу более коротковолновый, накапливают больше белков [124]. Затенение благоприятно сказывается на накоплении водорослями J. Мурманские сублиторальные водоросли *Ptilota plumosa*, *Phyllophora brodiaei* содержали больше J, чем литоральные *Rhodomenia palmata* и *Halosaccion ramentaceum* [53]. У балтийской *Furcellaria fastigiata* при увеличении глубины произрастания содержание золы и J также увеличивалось. На глубинах 6 и 7 м золы было соответственно 17,57 и 17,82%, а J 0,022 и 0,028%, а содержание белка увеличивалось с глубиной заметнее — 17,97 и 24,79% [86].



**Температура.** Роль температуры выясняли при культивировании *Porphyridium cruentum*. Оптимальными являются 21—26°С. Уже при 35°С рост и развитие *P. cruentum* полностью подавлялись, при 13°С рост был сильно заторможен [617]. Вследствие повышения температуры морской воды наблюдалось увеличение у 11 видов кораллиновых водорослей, а также у *Ceramium rubrum*, *Rissoella verruculosa*, *Liagora viscida*, *Peyssonnelia sp.* и *Cruoriella sp.* отношения Mg/Ca. Это не сказывалось, однако, на аллотропизме CaCO<sub>3</sub> в водорослях. Те, что накапливали кальцит, не образовывали арагонита, и наоборот [1313].

Оптимальные величины температуры и освещенности меняются в зависимости от сезона. Так, дыхательный коэффициент у *Chondrus crispus* в интервале 0—20°С был равен 2, причем зимой интенсивность дыхания при одинаковой температуре была в 2 раза больше, чем летом. Насыщение фотосинтеза при 2°С достигалось при интенсивности освещения 10 тыс. лк, а при 20°С — 15 тыс. лк. При 20°С фотосинтез в 4—5 раз больше интенсивности дыхания. Подобные результаты получены и для *Ceramium rubrum*, а также для зеленых *Ulva lactuca*, *Enteromorpha linza* и бурых *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* и *Laminaria sp.* [766].

**pH.** Известно, что HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> и CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> менее лабильны, чем CO<sub>2</sub>, и менее пригодны для фотосинтеза [1086]. Тем не менее морские водоросли хорошо усваивают HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Например, кораллиновые водоросли родов *Bossea*, *Corallina* осуществляют фотосинтез даже при pH около 10. Другие макрофиты, как красные, так бурые и зеленые водоросли, могут адаптироваться к присутствию HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, однако при pH более 9 этот процесс сильно затормаживается [370]. Обычно оптимальный интервал pH довольно широк и охватывает области от 5,2 до 8,3.

Следовательно, разные условия внешней среды так или иначе влияют на химический состав водорослей. Исследования влияния этих факторов на фотосинтез и химический состав водорослей в лабораторных условиях затруднительны из-за того, что многоклеточные виды водорослей плохо культивируются. Это объясняется довольно слабой изученностью физиологии красных водорослей из-за трудностей культивирования. Для выхода

из этого круга нужны исследования на большом числе объектов, поскольку требования каждого к условиям среды разные. Существенно облегчить эти исследования могут полевые опыты.

Экологические факторы, влияя на физиологические функции водорослей, изменяют обмен веществ. Внешне это проявляется в задержке или ускорении роста и развития растений, отражается на генеративном цикле. Изменения физиологических реакций, обмена веществ и химического состава у каждого вида водорослей носит индивидуальный характер, несмотря на сходство, в конечном счете, общего характера этих изменений. Это предполагает наличие единых элементарных механизмов, осуществляющих связь организмов со средой.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Исследований различных сторон физиологии, дыхания, минерального питания и обмена зеленых водорослей проведено очень много. Достаточно сказать, что большая часть наших современных представлений о механизме фотосинтеза основана на изучении зеленых водорослей. Большинство таких работ проведено на одноклеточных водорослях, что объясняется легкостью культивирования и смены условий. При изучении закономерностей основных физиологических функций и их механизма это вполне оправдано.

**Соленость.** Изменение проницаемости клеточных оболочек при разной солености среды приводит к изменениям, в частности, активности ферментов. При переносе балтийской *Ulva lactuca* из воды с соленостью 1,44‰ в разбавленную воду соленостью 0,43‰ активность альдозлазы и дегидрогеназы яблочной кислоты уменьшалась на 20—30%. Значительно уменьшалась также активность триозофосфат-дегидрогеназы — на 30—40% [738]. При переносе галофильной *Chlamydomonas sp.* из 10%-ного раствора NaCl в 2%-ный раствор клетки быстро набухали, но за 2—3 ч возвращались к норме.

Как показали опыты с добавлением ингибиторов SH-групп *n*-хлормеркурибензоата и *N*-этилмалеимида, в процессе переноса воды из клеток в гипотоничный раствор важную роль играет миозиноподобная АТФ-аза [1357].

У одноклеточной *Dunaliella salina* увеличение солености среды до 5 мМ NaCl приводило к увеличению содержания каротина на 50%, зеленые клетки становились красными [97]. Сивашская *Cladophora siwaschensis* в опресненной воде содержала в 1,5—2 раза меньше золы, но в 3—4 раза больше тиамина и ниацина. При опресненности соотношение витаминов  $B_1:PP:B_2$  равнялось 12,5:7,5:1, а при нормальной солености 1:0,8:1. Менялось при этом и морфологическое строение. В воде с низкой концентрацией солей растения были рыхлыми, таллом слабо ветвистый, ветви с длинными междоузлиями и тонкой оболочкой. В воде с высокой концентрацией солей они приобретали форму мелких комочков, более темных, с утолщенными оболочками [6].

Неясен механизм регуляции тургора клеток при различной солености среды. *Chaetomorpha linum*, перенесенная из морской воды в дистиллированную, быстро выделяла  $K^+$  и  $Cl^-$ , тогда как содержание  $Na^+$  изменялось незначительно. Напротив, увеличение солености воды приводило к накоплению  $K^+$  и  $Cl^-$  в клетках. Существен факт быстрого выделения этих ионов при переносе водорослей из морской воды в изотоническую среду без  $Ca^{2+}$ . Наблюдалось заметное разбухание оболочки, очевидно, из-за замены  $Ca^{2+}$  на  $Na^+$  [792].

Некоторые водоросли могут приспосабливаться к резко меняющимся условиям существования. Например, *Pseudococcomyxa adhaerens* хорошо переносила перемещение из дистиллированной воды в 24%-ный раствор  $MgSO_4$  и обратно [383]. *Valonia ventricosa* из Карибского моря хорошо переносила высыхание (на 90%) с быстрым последующим впитыванием воды и возвращением к нормальной жизнедеятельности [605].

Многие исследователи отмечают изменения химического состава водорослей в зависимости от возраста культур, освещения, условий минерального питания и наличия разных органических веществ [193, 225, 793, 1014, 1016, 1064, 1079, 1118, 1119, 1149, 1241, 1250].

**Температура.** У *Dunaliella salina*, *D. parva* и *D. eichloria* повышение температуры до 40°C угнетало рост и уменьшало содержание каротина на единицу объема культуры [263]. Снижение температуры у фотосинтезирующей культуры *Chlorella vulgaris* мало сказывалось на ненасыщенности жирных кислот. Однако в темноте

низким температурам соответствовало повышенное содержание  $C_{18}$  — ненасыщенных кислот. Такой же эффект в темноте оказывало добавление  $O_2$ . Следовательно, степень ненасыщенности жиров у водорослей зависит от концентрации  $O_2$  в водной фазе, потребного для действия десатуразы [656]. Варьирование температуры влияло на состав белков [824]. Например, у *Chlorella pyrenoidosa* при 4°C в составе белков оказывалось больше глицина, аспарагиновой и глутаминовой кислот, чем при 22°C [105]. То же самое отмечают в отношении нуклеотидов. При 0°C спиртовые экстракты этих водорослей содержали 22 нуклеотида и сопутствующих рибозидов и оснований. В обычных условиях при 27°C их было значительно меньше [970]. У *Spirogyra sp.* при 19°C меньше глюкозы,  $\gamma$ -аминомасляной кислоты, глутамина и серина (соответственно 0,3; 0,25; 0,34; 0,04), но больше крахмала и аланина (5,3 и 0,44%), чем при 4°C (0,8; 0,32; 0,52; 0,10; 2,8 и 0,35% сухого вещества) [824].

**Освещенность.** На примере бесхлорофилльной *Prototheca zopfii* показано, что белый свет при увеличении интенсивности тормозил рост культуры. При освещенности 50—60 клк фотосинтеза не было, затемнение снимало этот эффект [811, 812]. Прямое калориметрирование *Scenedesmus quadricauda* после продолжительной световой экспозиции дало величину 5824 кал/г сухого вещества. После 15 ч экспозиции клеток в темноте эта величина уменьшалась до 5792 кал/г [322]. Торможение роста, по-видимому, вызывалось светом, который абсорбировался цитохромом в период клеточного деления [535, 750]. Синий свет с максимумом 450 нм при интенсивности всего в 500 эрг · см<sup>-2</sup>/сек резко усиливал интенсивность дыхания у бесхлорофилльного желтого мутанта *Chlorella vulgaris*. В этом случае рецепторами света могли выступать флавины или *цис*-каротиноиды [813]. Возможно, что ингибирующее влияние света на рост водорослей есть главная причина явления синхронизации роста у зеленых и других водорослей. У *S. pyrenoidosa* при освещении увеличивалось содержание УМФ, а соотношение пурины:пиримидины становилось минимальным. В конце светового периода возрастало содержание ГМФ за счет УМФ, при неизменном содержании АМФ и ЦМФ. В темноте содержание УМФ и

РНК значительно увеличивалось и достигало 31,3 мол. % [596].

Свет разной длины оказывал влияние на скорость синтеза углеводов и белков. Их соотношение в темноте составляло у культур хлореллы 2,9—3,0, при синем свете с длиной волны менее 450 нм оно уменьшалось до 1,2—1,3, при зеленом свете увеличивалось и при красном свете (до 700 нм) достигало 3,5 [811]. Отсутствие света сказывалось на содержании пигментов. Так, у 20 видов *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* в темноте и при пониженных pH пигменты разрушались, причем более окисленные пигменты (хлорофилл b, лютеин) оказались более устойчивыми. Содержание каротиноидов колебалось значительно, чем содержание хлорофилла [47], что подтверждает отмеченную В. И. Ниловым закономерность: чем меньше содержание какого-либо вещества, тем больше колебания его количества.

Облучение культуры хлореллы  $\gamma$ -лучами приводило к уменьшению содержания РНК, а также скорости деления [1059]. С помощью измерения включения меченых по  $H^3$  лейцина в белок, уридина в РНК и тимидина в ДНК *Acetabularia mediterranea* выяснили, что большие дозы  $\gamma$ -облучения (125—200 крад) подавляли синтез РНК и ДНК. Синтез белка продолжался на предсуществовавших рибосомах с использованием долгоживущей и-РНК, которая, по-видимому, была защищена от облучения белком в комплексе РНК — белок [798].

**Азотное питание.** На соотношение различных аминокислот в белках хлореллы оказывает большое влияние источник азотного питания. На среде с мочевиной количество белкового азота составляло 1,71%, на среде с нитратами — 1,4% [416]. Очевидно, при этом имеет значение то, что мочевина может усваиваться и как источник C [532]. Египетские водоросли *C. vulgaris*, *C. pyrenoidosa*, *C. ellipsoidea*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. obliquus*, *Chlamydomonas* sp. и *Ankistrodesmus falcatus* на среде Бейеринка хорошо росли на мочеvine, нитрате и  $NH_4NO_3$  в качестве источников азота. Содержание белка у *C. vulgaris* на мочеvine достигало 51,9% сухого вещества [543]. Оптимальные условия для роста этой водоросли: температура 30°С, pH 8, освещенность 10 тыс. лк [544].

Разные водоросли реагируют на источник азота не-

одинаково. Так, *S. quadricauda* накапливала больше N при выращивании ее на среде с мочевиной и аммиаком, чем на среде с нитратами. Накопление органического материала было связано с увеличением количества белкового азота [264, 265]. То же было отмечено ранее для *C. pyrenoidosa* [416, 655]. При добавлении в среду  $NH_4NO_3$  или мочевины с одинаковым содержанием азота в среде у *Asteromonas gracilis* не наблюдалось отличий в содержании общего и белкового азота, общего P, белков, РНК, ДНК и полисахаридов и только количество золы на среде с мочевиной было ниже. Однако на среде с нитратами в составе белков водорослей оказалось значительно больше незаменимых аминокислот, что позволило рекомендовать выращивание водорослей в производственных условиях на среде с  $NH_4NO_3$  для дальнейшего добавления в кормовую смесь при питании мальков осетровых рыб [189].

С возрастом у водорослей меняется величина потребления разных форм азота. При старении культуры *C. vulgaris*, росшей на среде с  $NH_4NO_3$ , увеличивалось потребление иона  $NO_3^-$ . При этом возрастало количество гистидина в белках, но уменьшалось содержание аргинина [569].

Наличие в среде мочевины в общем благоприятствует росту зеленых водорослей. Так, оно способствовало ускоренному росту и синтезу хлорофилла у *Oocystis marssonii*. Подкисление среды до pH менее 5 подавляло синтез хлорофилла при выращивании культуры на среде с  $NO_3^-$ , тогда как при выращивании на среде с мочевиной и  $NH_4^+$  этого эффекта не наблюдалось [1090]. При наличии в среде мочевины в составе кислото-растворимых фосфорных соединений *C. vulgaris* встречается меньше ГМФ и ЦМФ, чем на среде с  $NO_3^-$ . В условиях быстрого роста и деления клеток в их составе было в 6 раз больше разных нуклеозид-3-фосфатов, чем в медленно размножавшихся клетках [188].

Потребление разных форм азота даже предложено считать систематическим признаком, что, очевидно, в отдельных случаях имеет смысл. Например, разные виды многочисленных родов *Chlamydomonas* и *Gloeocystis* используют разные источники азота по-разному, что можно использовать в качестве характеристики отдельных видов [402].



При азотном голодании у водорослей изменяется соотношение основных компонентов клеток. У *Chlorella vulgaris* гетерогенность белков в начале голодания уменьшалась, а затем вновь возрастала [19]. Если в нормальных условиях у *Chlorella pyrenoidosa* содержалось 78% рибосомальной РНК, 15% растворимой РНК и 7% ДНК, то при голодании соотношение изменялось соответственно до 20; 12 и 66% [597]. Добавление в таких условиях  $\text{NH}_4^+$  в среду с *Chlamydomonas reinhardtii* при гаметогенезе значительно усиливало синтез основных аминокислот, особенно аргинина, чем при вегетативном развитии [776]. Подобные изменения можно объяснить как изменениями активности ферментных систем клеток, так и внутренними структурными изменениями в клеточных органеллах.

**Органические вещества.** При добавлении в среду сахарозы, особенно в темноте, содержание пигментов у *Enteromorpha intestinalis* и *E. compressa* несколько увеличивалось [158, 159]. В отличие от этих видов пресноводные *Chlorella vulgaris* лучше использовали глюкозу, чем сахарозу. Несколько хуже потреблялась фруктоза и манноза. Эффективность окислительной ассимиляции глюкозы была очень высокой. Лишь 8% абсорбированной глюкозы полностью окислялось, остальное количество ее оказывалось в составе клеточных веществ [1282]. *C. pyrenoidosa*, штамм 7-11-05, в этих условиях превращала глюкозу в ксантофиллы. За 168 ч из 190 г/л глюкозы получено 90 г/л сухой биомассы водорослей, содержащей 450 мг ксантофиллов, которые рекомендуются употреблять для окрашивания яичных желтков и бройлеров [1262].

Добавление в среду с *C. pyrenoidosa* 100 мг и больше гибберелловой кислоты на 1 л среды вызывало заметное увеличение числа и объема клеток [336]. Наличие в среде тиамина увеличивало содержание белка и углеводов у 8 видов одноклеточных протококковых и хламидомонадовых водорослей [1169]. Добавление в среду с *Neochloris pseudoalveolaris*  $\text{B}_{12}$  приводило к стимулированию синтеза белков хлоропластов в результате усиления трансметилирования метильных групп метионина [526]. При выращивании *C. vulgaris* в гетеротрофных условиях на ацетате при условии активного роста значительная часть ассимилятов оказывалась в составе бел-

ков. Наоборот, при делении таких клеток синтезировались главным образом запасные углеводы [628].

Жизнедеятельность и выделения водорослей создают особый «микроклимат» в местах их массового развития. Так, *Enteromorpha* sp. выделяла в окружающую воду фосфаты [307], *Chlamydomonas pseudogloea*, *C. reinhardtii*, *C. moewusii*, *C. eugametos* выделяли лимонную, щавелевую, пировиноградную кислоты и полиозы [282]. Характеристики воды в местах массового скопления водорослей отличаются от характеристик окружающих вод, в частности, по размаху колебаний температуры, содержания  $\text{O}_2$ ,  $\text{CO}_2$ , изменений pH. Как правило, водоросли в природных условиях способны хорошо адаптироваться к большим колебаниям характеристик воды, а в некоторых случаях даже усиливать их. Очевидно, в течение суточного цикла водоросли способны к высокой метаболической активности лишь в определенное время. Скорость обмена ночью может уменьшиться, а его тип (аэробный и анаэробный, автотрофный и гетеротрофный и т. п.) — измениться на противоположный. То же может произойти при высокой концентрации  $\text{O}_2$  или при снижении и повышении температуры. В лабораторных условиях суточные колебания характеристик воды отличаются от характеристик воды в природных условиях. Этот факт подмечен для *Enteromorpha intestinalis* и *Chaetomorpha aerea* в лабораторных условиях и природных стоячих водах [935].

Способность разных водорослей к миксо- и гетеротрофному росту имеет большое практическое значение, особенно в разных очистных сооружениях. Из очистных прудов Техаса было выделено 39 видов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Chlorella*, *Ankistrodesmus*, *Dactylococcus*, *Scenedesmus*, *Chlorosarcinopsis* и *Stigeoclonium*, которые оказались способными к росту в условиях разной степени гетеротрофности [1342]. Видимо, некоторые эффекты, которые сейчас приписывают деятельности бактерий, могут быть результатом жизнедеятельности водорослей.

Упомянем также о работах, посвященных выяснению закономерностей поглощения йода. У морских *Caulerpa* sp. механизм поглощения J, по-видимому, такой же, как у щитовидной железы животных [869]. В естественных условиях скорость поглощения  $\text{J}^{131}$  в виде йодида у мор-



ских *Ulva lactuca* ночью была значительно больше, чем днем [1124]. Таким образом, имеется связь поглощения J с дыханием. Очевидно, механизм поглощения этого элемента у разных организмов аналогичен.

Таким образом, экологические факторы влияют прежде всего на фотосинтез, дыхание и проницаемость оболочек зеленых водорослей, что приводит к изменениям их химического состава. Эти изменения можно рассматривать как адаптационные. Так, морские хлореллы в отличие от пресноводных видов хорошо утилизируют  $\text{HCO}_3^-$  [704]. Присутствие  $\text{CO}_3^{2-}$  и  $\text{HCO}_3^-$  в среде с галофильной *Dunaliella salina* приводило к ускоренному синтезу каротина [165].

На изменения химического состава водорослей оказывают влияние также индивидуальные, возрастные и другие особенности разных видов, из которых большую роль играет преадаптация к тем или иным факторам внешней среды.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сейчас можно считать достоверным и обоснованным мнение о том, что дополнительные пигменты расширяют возможности для осуществления фотосинтеза растений. Каротиноидные пигменты, с одной стороны, билипротеины — с другой, тем не менее не способны осуществлять фотосинтез сами по себе. Осуществлять фотолиз воды может только система, содержащая хлорофилл а. Обязательным участником фотосинтетического аппарата у всех водорослей является также  $\beta$ -каротин, который, по видимому, предохраняет хлорофилл от фотоокисления [59].

Единство основного механизма фотосинтеза у растений приводит к сходному характеру изменений основных компонентов химического состава у разных водорослей. Как сезонные изменения химического состава, так и влияние на них экологических факторов, в частности, отмеченных выше, являются результатом сходного изменения фотосинтеза у представителей водорослей разных типов, несмотря на различия в наборе дополнительных фотосинтетических пигментов и разницу в химическом составе. У всех исследованных водорослей количественные изменения содержания основных химических компонентов под влиянием одинаковых внешних воздействий

показывают определенное сходство. Основной качественный состав водорослей под влиянием природных внешних воздействий не меняется.

Биохимические (физиолого-химические) признаки, свойственные водорослям, в природных условиях являются вполне специфичными. Даже при довольно резком изменении условий существования, например при фоторедукции, когда обмен водорослей изменен достаточно сильно, во всяком случае сильнее, чем это может быть в современных условиях, когда процессы синтеза идут без осуществления фотолиза воды, специфичность качественного состава остается неизменной.

Надо заметить, что изменения внешней среды в природных условиях в общем незначительны. Для водорослей сравнительное постоянство внешних факторов по сравнению с наземными условиями определяется самой средой их обитания. Многочисленные исследования состава белков разных организмов позволили даже заключить, что более или менее постоянный состав белков скорее является результатом постоянства окружающей среды, чем доказательством того, что белки представляют собой соединения с постоянным составом [182].

Известно, что какой бы химический признак ни был взят, он всегда оказывается чрезвычайно изменчивым с количественной стороны: изменяется общее содержание белковых веществ, углеводов, жиров, алкалоидов, витаминов, ферментов [33]. Этот факт, выявленный у высших растений, подтверждается исследованиями водорослей. В экспериментальных условиях можно подбором сред или условий культивирования достичь такого положения, что водоросли будут синтезировать преимущественно какие-то определенные вещества, которые в обычных условиях находятся в них в значительно меньших количествах и имеют, возможно, отличающиеся качественные характеристики. Так, подбором условий культивирования можно получить хлореллу с содержанием жира 80%. Однако и в этом случае водоросли синтезируют вещества, которые в качественном отношении свойственны им и в нормальных условиях. К изменяющимся качественным характеристикам отдельных полимерных веществ или их смесей можно отнести растворимость, расщепляемость ферментами, способность к денатурации, гидролизу, числа жиров, состав аминокислот в

белках и пептидах, моносахаридах и полисахаридах и т. д. Изменения же химического состава в результате критических внешних воздействий, как-то: большими дозами излучений или добавления мутагенов или ингибиторов — являются вопросами специального изучения и не входят в область затронутой нами проблемы.

Несмотря на специфичность химизма водорослей следует все же признать, что их химический состав в течение жизненного цикла может меняться. Речь идет о том, что в отдельные периоды роста и развития или при определенных условиях в составе водорослей может не быть тех или иных характерных соединений например запасных в начале жизненного цикла. Поэтому весьма важной представляется унификация периода сбора проб водорослей для анализов. Наиболее благоприятными являются минимально 2 легко контролируемых периода — период логарифмической фазы роста для определения состава молодых растущих клеток и период конца стационарной фазы роста при начале спороношения или полового воспроизведения — для определения запасных веществ и физиологически активных веществ, растительных гормонов и т. п.

## ВЫВОДЫ

1. Химический состав водорослей в течение года претерпевает заметные количественные изменения, весной обмен направлен в сторону синтеза белков, летом и осенью — углеводов. В более общем виде — в начале жизненного цикла водорослей направленность синтетических процессов у них структурная, в середине и конце жизненного цикла она меняется в сторону синтеза запасных веществ.

2. Количественные изменения химического состава зависят прежде всего от изменения условий для осуществления фотосинтеза и других физиологических функций. Общий характер этих изменений у разных водорослей сходен и определяется сходством экологических факторов.

3. Биохимические (физиолого-химические) признаки водорослей их качественный состав в природных условиях являются специфичными для данного таксона и в достаточной степени характеризуют принадлежность водорослей к определенным систематическим единицам.

## О РОЛИ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИРОДЕ О КОРМОВОЙ ЦЕННОСТИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Центральная проблема экологии — продуктивность экосистем — разработана пока недостаточно. Прогресс этой области связан с исследованием распределения

энергии между различными видами, в том числе по пищевым цепям. Следовательно, ведущим вопросом проблемы продуктивности является в свою очередь вопрос питания в широком смысле слова [119]. Сюда входят вопросы переваримости кормовых объектов и их усвояемости, т. е. в конечном счете биохимия кормовых объектов, химия составляющих их веществ.

Водоросли, их выделения и останки являются начальным звеном большинства пищевых цепей в водоемах. Для правильной оценки роли различных водорослей в природе нужно знать ценность разных водорослей для последующих звеньев пищевых цепей. О калорийности органического вещества водорослей разных отделов может дать представление табл. 12 [16]. Следует оговориться, что цифры в этой таблице необходимо рассматривать как ориентировочные.

ТАБЛИЦА 12

Химический состав (в %) и рассчитанная калорийность 100 г органического вещества водорослей (в кал)

Водоросли	Белки	Углеводы	Липиды	Калорийность
Бурые и красные . . . . .	20	79	1	415
Зеленые . . . . .	45	43	12	472
Сине-зеленые . . . . .	30	64	6	441
Диатомовые . . . . .	40	30	30	525

Рассчитанное значение калорийности, однако, еще не характеризует кормовой ценности, ибо не все вещества водорослей могут быть одинаково легко использованы потребляющими организмами. Так, основная часть калорийности бурых, красных и сине-зеленых водорослей определяется углеводами. Но они в названных водорослях представлены, как правило, трудно гидролизруемыми соединениями. Следовательно, их переваримость и усвояемость должны быть ниже, чем у других водорослей. Очевидно поэтому водоросли этих отделов относительно слабо потребляются морскими организмами и не имеют большого удельного веса в пищевых цепях водоемов.

Несмотря на то, что в пресных водах сине-зеленые водоросли могут образовывать большие массы органиче-

ского вещества, они, по-видимому, не имеют большого кормового значения для планктонных животных и рыб. Больше того, при массовом развитии в прудах сине-зеленых водорослей интенсивность роста двухлетков карпа, например, заметно уменьшалась [706]. Этот эффект можно объяснить также влиянием выделений. Однако в планктоне у северо-восточного побережья Южной Америки на 34 станциях прослежена четкая связь обилия сине-зеленых водорослей *Trichodesmium thiebautii* и питающихся ими веслоногих рачков *Macrosetella gracilis* [403]. К сожалению, в этой работе не проводилось определений кормовой ценности этих водорослей для копепод. Нельзя отрицать, что в отдельных случаях сине-зеленые водоросли могут иметь существенную кормовую ценность, особенно если учесть их богатство белком. Предлагают даже использовать в пищу массовые выбросы на северное побережье о. Чад *Spirulina platensis* [845].

Значение зеленых водорослей в пищевых цепях водоемов также изучено недостаточно. Занимаются главным образом выяснением пищевой ценности белков одноклеточных протококковых водорослей и имеют в виду прежде всего возможность их использования в искусственных экологических замкнутых системах в основном для млекопитающих и человека [145, 459, 553—555].

Отсутствие подробных и полных биохимических исследований желто-зеленых, золотистых, пиррофитовых, эвгленовых и криптофитовых водорослей затрудняет точную оценку их роли в природе, как начального звена пищевых цепей водоемов. По общей продуктивности в морях и океанах, по-видимому, второе место после диатомей занимают перидинеи. Например, они дают при цветении морей большую биомассу, которая хорошо потребляется мальками рыб, кефалью и лобаном [996]. Однако их значение в питании рыб в 2—3 раза меньше, чем значение диатомей [203].

Считается, что диатомей синтезируют около половины образующего за год на земном шаре органического углерода, т. е. около  $10^{11}$  т. Развитие этих водорослей в морях высоких и умеренных широт обеспечивает примерно 10-кратное преобладание первичной продукции и биомассы планктона в этих широтах по сравнению с тропическими областями [36]. Общепризнанным являет-

ся взгляд на диатомовый фитопланктон, как на источник питания планктонных ракообразных, в основном копепод, которые далее потребляются более крупными животными [107—109].

Калорийность органического вещества диатомовых водорослей составляет 525 кал. Высокий показатель калорийности в данном случае дополняется легкой переваримостью составляющих водоросли веществ, представляющих собой полноценную пищу. Углеводы состоят из очень легко гидролизуемых соединений, которые в основном содержат хорошо усвояемую всеми организмами глюкозу. Азотсодержащие вещества содержат довольно значительное количество свободных аминокислот, достигающее 0,2—0,3% сухого вещества. В составе белков обнаружены все незаменимые аминокислоты. Наличие в составе липидов большого количества свободных жирных кислот, в том числе незаменимой линолевой кислоты, также свидетельствует о высокой ценности этих веществ.

Наличие некоторых веществ в последующих звеньях пищевых цепей и их качественный состав зависят в конечном счете от наличия и качества этих веществ или группы веществ в начальных звеньях пищевых цепей. Например, считают, что йод в жире рыб имеет «диатомовое» происхождение благодаря пищевым цепям диатомовый фитопланктон — зоопланктон — рыбы [54]. Это можно в некоторой степени сказать вообще о жирах.

Для атлантической сельди основным кормовым объектом являются копеподы *Calanus finmarchicus*, а также капшак — рачки родов *Meganocyttiphanes*, *Thysanoessa*. Основным кормом этих рачков является диатомовый фитопланктон. Рачки калянусы могут поглощать ежедневно 150—200 клеток диатомей, которые за непродолжительное время пребывания в кишечнике рачков не успевают полностью перевариться, но обеспечивают быстрый откорм рачков и накопление в их теле жира. В табл. 13 представлены изменения жиров по этой пищевой цепи [15].

Видно, что количество свободных жирных кислот резко уменьшается в последующих звеньях пищевых цепей. При этом качественный состав липидов изменяется в сторону увеличения доли жиров. При аналогичном исследовании состава жирных кислот по модельной пище-

ТАБЛИЦА 13

Изменение жиров по пищевой цепи сельди  
Норвежского моря

Константы жиров	Смесь диатомей [436]	Калянус III—IV стадий		Сельдь V, VI, VI-II стадии зрелости (март-апрель)
		апрель	май	
Кислотное число . . . . .	—	37,95	38,2	7,56
Свободные жирные кислоты, % . . . . .	59	19,1	19,2	3,82
Число омыления . . . . .	—	167,2	166,8	181,4
Жиры, % липидов . . . . .	76	84,4	84,0	91,6
Средний молекулярный вес жирных кислот . . . . .	340	330	—	295

вой цепи: диатомей *Chaetoceros simplex* — зоопланктонные рачки, *Artemia salina* — рыбки гуппи *Lebistes reticulatus* выяснилось, что по цепи увеличивается содержание высших ненасыщенных кислот. У диатомей их почти не было, у рачков появлялись арахидоновая и пентаэикозановая кислоты, а у рыбок обнаружили, кроме того, тетра-, пента- и гексабегеновые кислоты [785].

Таким образом, диатомей в настоящее время представляют собой наиболее важную группу растений среди существующих как наземных растений, так и водорослей. Они не только синтезируют за год около половины органического С на земном шаре, но и обеспечивают своим развитием существование огромного количества морских организмов, являясь первым звеном большинства пищевых цепей в водоемах.

Это подтверждают прямые опыты по кормлению различных животных культурами водорослей. Помимо рачков, диатомей хорошо поедают другие животные, как-то: *Heteramoeba clara* (Амобеаеа) и *Philodina roseola* (Ротатория). Амебы активно питались также вольвоксовыми зелеными водорослями *Chlamydomonas pulsatilla*, *C. spreta*, *Brachiomonas submarina*, *Tetraselmis carteriaformis* и *T. tetrathele*, но не протококковыми *Nannochloris oculata* и *Chlorella ellipsoidea* и не золотистыми [517].

Известно, что много органического вещества водоросли выделяют в воду. И в этом отношении диатомей выделяются среди подавляющего большинства остальных видов и отделов водорослей. Прямое сравнение выделительной способности усвоенного  $C^{14}$  из меченого бикарбоната проводилось на 16 видах зеленых, 7 диатомовых и 1 сине-зеленой водоросли. При недостатке в среде  $CO_2$ , высокой плотности популяции и большой интенсивности света количество выделений возрастало у всех водорослей, но во всех случаях диатомей выделяли органического С больше остальных [976].

Разумеется, подобных исследований проведено больше. Они позволили определить, что водоросли, имеющие по своему химическому составу кормовую ценность для того или иного вида животных, могут тем не менее не потребляться ими по причинам или чисто механическим (величина большая, чем у потребителя), или потому что они токсичны. Следует отметить, что исследований эффективности передачи энергии по пищевым цепям, включая самые первые звенья водоросли — первичные потребители, проведено недостаточно.

## О ВЫДЕЛЕНИЯХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Выше упоминалось о выделениях водорослей разных отделов. Здесь затронуты вопросы, которым еще не уделялось достаточного внимания. Круг вопросов, связанных с выделениями, охватывает новое направление в гидробиологии, которое при изучении морей можно было бы называть «экологической биохимией моря» [252, 253], а в общем «экологической биохимией водоемов».

В зависимости от физиологического состояния водоросли выделяют в окружающую воду до 50% и более синтезируемых ими веществ [563]. По химическому строению продукты выделений могут быть самыми разнообразными — органические летучие кислоты, углеводы, аминокислоты, амины, полипептиды, органические перекиси неуставленной природы, таниноподобные вещества, витамины, ростовые гормоны, хелатообразователи, гуминовые кислоты и т. п. Естественно, что эти выделения играют большую экологическую роль, поскольку, как правило, физиологически активны. В некоторых случаях они оказывают токсическое действие на разные ор-



ганизмы — от бактерий до животных. Показано, например, что в смешанных культурах *Chlorella pyrenoidosa* и бактерий рост бактерий в большей мере зависит от роста водорослей, чем от посторонних добавок органических веществ [1317]. Выделения водорослей одновременно оказывают влияние на них самих и играют роль саморегуляторов процессов роста и развития.

В последние годы интерес к исследованиям выделений водорослей значительно возрос. Это вызвано в первую очередь большим размахом гидростроительства, созданием водохранилищ и развитием прудового рыбоводства. В результате наблюдается массовое развитие водорослей — цветение, которое в ряде случаев сопровождается гибелью рыбы, отравлением питьевой воды, закупоркой фильтров водонасосных станций и приданием воде разных запахов и привкуса. Подобные явления вызываются сине-зелеными, золотистыми, криптофитовыми, диатомовыми и зелеными водорослями. Конечно, выделения водорослей имеют разное физиологическое действие в зависимости от вида, фазы развития и внешних условий.

Среди исследований выделений водорослей относительно мало работ посвящено выяснению химической природы выделений с сильным физиологическим действием. Однако те, что имеются, не содержат данных, постулирующих качественные изменения выделений в ходе жизненного цикла. Токсичный эффект выделений некоторых видов, наступающий как бы внезапно, можно объяснить изменением концентрации выделяемых веществ в среде выше какого-то минимума или резким увеличением чувствительности других организмов к токсинам из-за каких-то изменений в среде. В случае отмирания водорослей и массового развития микрофлоры характер взаимосвязей организмов осложняется.

С 50-х годов нашего столетия изучение выделений водорослей подтолкнуло также открытие антибиотической активности выделений у некоторых видов. Эта активность претерпевает сезонные изменения и, следовательно, зависит от физиологического состояния и химизма водорослей. До сих пор не известна химическая природа подавляющей части физиологически активных веществ. Тем не менее необходимо их как-то систематизировать, провести первичную инвентаризацию.

Подобную попытку сделала С. В. Горюнова [78]. Она делит выделяемые вещества на 5 групп. В первую группу входят вещества, непосредственно участвующие в процессе репродукции или являющиеся его следствием. В качестве примера приводят выделения гамет противоположного знака у *Chlamydomonas moewusii* и *C. eugametos*, а также факт копуляции только тех клеток зеленых водорослей *Microspora amoena* и *Spirogyra crassa*, которые находятся в стадии препрофазы и, таким образом, готовы к делению. Очевидно, сюда мог бы относиться и «гамон», выделяемый женскими гаметами бурых *Ectocarpus siliculosus* [965].

Ко второй группе относят вещества, регулирующие рост и развитие в природных условиях. В качестве примера приводят саморегулятор роста зеленых водорослей хлореллин.

К третьей группе относят вещества, имеющие приспособительный и обменный характер, т. е. все вещества разной химической природы, функции которых в выделенном состоянии нельзя пока определить.

К четвертой и пятой группам относят вещества, которые трудно различить даже по их физиологическим функциям. В четвертую группу входят «вещества, обладающие защитными свойствами», а в пятую «вещества, свидетельствующие о патологическом состоянии организма». Если к четвертой группе относят вещества с явными альгицидными, альгистатичными, бактерицидными, бактериостатичными, фунгицидными и фунгистатичными свойствами, то в пятой группе — токсины, т. е. ихтиоциды и др.

Между тем перидиния *Gonyaulax catenella* выделяет ихтиотоксин прижизненно, причем по силе действия он приближается к такому яду, как токсин ботулизма. Если токсины сине-зеленых водорослей можно рассматривать, как эндотоксины, выделяемые в воду при отмирании водорослей, то этого нельзя сказать о токсинах перидиней и золотистых водорослей. Очевидно, в будущем можно будет классифицировать выделения водорослей не только по их физиологическому эффекту. Примером такой классификации можно назвать деление ауксинов, ингибиторов и токсинов по их действию на рост растений, принимая во внимание химическую природу [121]. В этом случае методически легче идентифицировать аук-

сины и ингибиторы. Классификация органических веществ природных вод только по их химической природе [212] почти ничего не дает в экологическом плане химического взаимодействия организмов между собой.

Среди вероятных причин того, что в современной гидробиологии пока трудно дать обоснованные прогнозы вредных последствий цветения разных водоемов, можно назвать незнание химической природы выделений, если вредны эти выделения, или других условий среды, изменяемых цветением, если вредны эти измененные условия. Действительно, известна химическая природа только двух токсинов водорослей — «сакситоксина» из перидиней *Gonyaulax catenella* и циклического полипептида из сине-зеленой *Microcystis aeruginosa*. Как правило, раньше биохимики относились к гидробиологам несколько свысока, считая методы их исследований гораздо менее точными, чем это принято в биохимии.

Фактически в данном случае причина была глубже. До последнего времени в распоряжении гидробиологов не было точного теста на токсичность того или иного вещества. В результате его нельзя было выделить и идентифицировать. Сейчас положение меняется. Предложен метод окрашивания жабр гамбузии трипановым синим или определение поглощения рыбками радиоактивного йода после кратковременного пребывания в воде с токсином [1294]. Сравнительно недавно разработанный метод кислотных эритрограмм [238] был с успехом применен в МГУ при изучении ихтиотоксического действия некоторых веществ [236]. Не исключено, что подходящие тесты будут разработаны с помощью других принципов, в частности, флуоресцентного метода или с помощью электрофореза белков сыворотки крови опытных рыб. Большие успехи могут быть достигнуты при использовании мощного арсенала технических средств современной аналитической химии — разных видов хроматографии, спектроскопии, электрохемолуминесценции. Все это позволяет надеяться, что в скором времени совместные усилия гидробиологов, биохимиков, микробиологов и токсикологов приведут к успеху в выяснении химической природы токсинов водорослей. Очевидно, в дальнейшем будет интересным выявить радикальные свойства биологически активных веществ, определение реакционных концентраций этих веществ и механизмов

их действия на разных уровнях организации, включая модельные опыты, например, по окислению олеиновой кислоты [231]. Так, летучие фракции сине-зеленых водорослей *Anabaena variabilis* и *Anacystis nidulans* окисляли ее при 18°С почти так же, как летучие фракции лука и чеснока [232].

Такие работы помогут объяснить наблюдаемое сейчас отсутствие корреляции между уровнем токсичности в водоеме и плотностью популяции водорослей. Часто большая токсичность наблюдается при небольшой концентрации клеток. С другой стороны, во многих случаях массовое развитие токсигенных водорослей не продуцирует токсичности в среде. Возможно, что токсичность регулируется генетическими факторами [1186]. В то же время многие факты можно объяснить выделением разными водорослями летучих серусодержащих ядовитых соединений, среди которых отмечают  $H_2S$ , меркаптан, диметилсульфид [719].

Важна разработка методов борьбы с вредным развитием водорослей. Оказалось, что многие гербициды не действуют на культуры сине-зеленых водорослей *Coccolysis penyocystis*, *Anabaena variabilis*, *A. spiroides*, *Nostoc sp.*, *Plectonema boryanum* и *Microcoleus vaginatus* [1185]. Сейчас можно на короткий срок подавить цветение в определенных водоемах или в их частях. Например, применение раствора коагулянта  $Al_2SO_4$  в экспериментальных водоемах в концентрации, несколько выше применяемой на очистных станциях, приводило через 10—20 мин после введения к отделению сине-зеленых водорослей. При этом *Aphanizomenon flos-aquae* выпадал в хлопьевидный осадок, а *Microcystis aeruginosa* флотировал и собирался с поверхности. Очистке воды способствовала предварительная обработка водоема монуроном в концентрации 1—2 мг/л [92]. В некоторых случаях, вероятно, можно прекратить развитие сине-зеленых водорослей с помощью специфических бактерий, вызывающих лизис клеток водорослей, или вирусов, названных по их действию «цианофагами».

Методически очень важно учитывать концентрацию действующего вещества, так как от этого зависит биологический эффект. Так, добавление пенициллина к культуре *Chlorella pyrenoidosa* в концентрации более 6 тыс. ед/мл ингибировало рост, а в концентрации около 1 тыс.

ед/мл при 18°C стимулировало эффект почти в 16 раз по сравнению с контролем [631]. Фенолы, в том числе выделенные из водорослей, оказались токсичными для диатомеи *Skeletonema costatum*, криптомонады *Cryptomonas* sp., хризофиты *Monochrysis lutheri*, зеленой *Dunaliella tertiolecta*, перидиней *Amphidinium carterae*, ксантофиты *Olisthodiscus* sp. и красной водоросли *Porphyridium* sp. Диоксифенолы значительно токсичнее монооксифенолов. Зеленая водоросль была наиболее устойчивой, а диатомея и желто-зеленая — наименее устойчивыми к действию фенолов при одинаковых концентрациях [924]. Поэтому способы борьбы с цветением должны быть разными в зависимости от вида развивающихся водорослей. Например, 2 мг/л дихлорметил-паранитробензола подавляли рост и лизировали клетки сине-зеленых *Anabaena* sp. и *Oscillatoria* sp., но стимулировали рост *Chlorella* sp.

В гидробиологии пока нет общепринятого метода, с помощью которого можно было бы оценить возможный характер цветения водоема. В этом отношении интересным представляется тест с *Microcystis aeruginosa*. Он позволяет количественно определить за сравнительно короткий срок вероятный размах цветения и был успешно применен для оценки качества вод Западного Берлина [387, 388].

В то же время следует отдавать отчет в том, что, вероятнее всего, полностью избавиться от цветения невозможно и сомнительно, что это нужно делать. Неизбежное увеличение загрязненности водоемов имеет удобри-тельный эффект и повышает их продуктивность [144]. В условиях ноогенеза [118] в ноосфере [50] гораздо перспективнее разработка каких-то методов использования огромных биомасс водорослей, образующихся при цветении. Эти методы должны предохранить водоем от вредных последствий выделений водорослей и разложения их останков, одновременно используя полезные следствия цветения. Ведь оно, по сути дела, является мощнейшим природным фактором самоочищения водоемов от загрязнений. Например, обнаружена тесная зависимость антибиотических свойств воды в море от состава фитопланктона [300]. Пока таких работ проводится мало.

Затронутыми здесь вопросами взаимоотношений во-

дорослей отнюдь не исчерпывается все многообразие биологических факторов, влияющих на химизм и метаболизм водорослей, процессы их роста и развития. Очевидно, в каждой экосистеме существуют какие-то свои специфические черты этих воздействий. Однако в целом можно утверждать, что наблюдается огромное, определяющее влияние водорослей, как самих, так и их выделений, на жизнь в экосистемах и биосфере. Среди всех групп водорослей несомненное превосходство в процессах биологического продуцирования имеют диатомовые водоросли. Меньшую роль играют перидиней. Роль остальных водорослей в создании органического вещества и обогащении атмосферы O<sub>2</sub> уступает названным.

\* \*

\*

Исследования изменений химического состава водорослей разных отделов в онтогенезе и их зависимости от факторов внешней среды имеют большое значение для выяснения многих вопросов макро- и микроэволюции, для систематики и филогении. Эти исследования имеют первостепенное значение для экологии и гидробиологии, а кроме того, для удовлетворения многих нужд народного хозяйства. Трудно найти более благодатный объект, чем водоросли, для биохимических исследований, результаты которых имеют такое большое значение как для разных областей теоретической биологии, так и для практики.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агре А. Л., Райко А. П. «Физиология растений», 1964. Т. 11, № 1, 135.
2. Акамсин А. Д., Парчевский В. П., Поликарпов Г. Г. «Природа», 1960. № 2, 95.
3. Акиннина Д. К. «Физиология растений», 1966. Т. 13, № 2, 226.
4. Алфимов Н. Н. «Ботанический журнал», 1960. Т. 45, № 8, 1196.
5. Алфимов Н. Н. «Ботанический журнал», 1963. Т. 48, № 1, 132.
6. Алфимов Н. Н., Прошкина-Лавренко А. И. ДАН СССР. Т. 136, № 1, 1961, 230.
7. Алфимов Н. Н., Прошкина-Лавренко А. И. «Ботанический журнал», 1966. Т. 51, № 9, 1276.
8. Антонов А. С. «Успехи современной биологии», 1965. Т. 60, № 2 (5), 161.
9. Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции. М., ИЛ, 1962.
10. Арнольди В. М. Введение в изучение низших организмов. М.—Л., 1925.
11. Ашмарин И. П., Лойцянская М. С., Поляков Е. Л. ДАН СССР. Т. 179, № 3, 1968, 705.
12. Бажина Е. В., Штина Э. А. Труды Кировского с.-х. института. Т. 20, № 40, 1967, 233.
13. Барашков Г. К. ДАН СССР. Т. 111, № 1, 1956, 148.
14. Барашков Г. К. Водоросли Баренцева моря. Мурманское книжное издательство, 1962.
15. Барашков Г. К. Труды ММБИ АН СССР. Т. 4. (8), 1962, 27.
16. Барашков Г. К. Труды ММБИ АН СССР. Т. 4 (8), 1962, 47.
17. Барашков Г. К. Химия водорослей. Изд-во АН СССР, 1963.
18. Барашков Г. К. Водоросли Мурмана. Мурманское книжное издательство, 1965.
19. Барашков Г. К. Сравнительное эколого-физиологическое исследование водорослей и некоторые вопросы их филогении. Изд-во МГУ, 1966.
20. Барашков Г. К., «Рыбное хозяйство», 1966, № 3, 69.
21. Барашков Г. К., Вахрашина А. В. «Прикладная биохимия и микробиология». 1965, № 1, № 4, 469.
22. Барашков Г. К., Вахрашина А. В., Петров Ю. Е. «Растительные ресурсы», 1966. Т. 2, № 2, 191.

23. Барашков Г. К., Богданова Л. А., Глазачева И. В. ДАН СССР. Т. 183, 1968, № 4, 951.
24. Баринов Г. В. Вопросы океанографии. Киев, изд-во «Наукова думка», 1967, 190.
25. Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., изд-во «Мир», 1964.
26. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., изд-во «Высшая школа», 1951.
27. Белозерский А. Н. Молекулярная биология. Изд-во «Наука», 1964, 5.
28. Белозерский А. Н. Молекулярная биология — новая ступень познания природы. Изд-во «Советская Россия», 1970.
29. Бернал Дж. Горизонты биохимии. М., изд-во «Мир», 1964, 14.
30. Берс Э. П. «Вестник ЛГУ». Сер. биол. 1965, № 9, 157.
31. Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М., изд-во «Мир», 1965.
32. Биология сине-зеленых водорослей. Изд-во МГУ, Т. I, 1964; Т. II, 1969.
33. Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., изд-во АН СССР, 1950.
34. Благовещенский А. В. Проблемы современной ботаники. М.—Л., изд-во «Наука». Т. 1, 1965, 28.
35. Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., изд-во «Наука», 1966.
36. Богоров В. Г. ДАН СССР. Т. 118, № 5, 1958, 917.
37. Богоров В. Г. «Гидробиол. журнал», 1967, № 5, 12.
38. Боровкова Т. Н. Сборник работ Комсомольской гидрометобсерватории, № 8, 1968, 39.
39. Браунштейн А. Труды Международного симпозиума о возникновении жизни на Земле, 19—24 августа 1957, М., изд-во АН СССР, 1957 (1959), 526.
40. Буюнов Н. Н. Тезисы доклада «6-я сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии». Петрозаводск, Книжное издательство, 1966, 126.
41. Вавилов Н. И. Избр. соч. Генетика и селекция. Изд-во «Колос», (1-е изд. 1920 г.), 1966, 57.
42. Вагабов В. М. Тезисы доклада I Всесоюзного биохимического съезда. Вып. II. 1964, 9.
43. Вагабов В. М., Серенков Г. П. «Вестник МГУ». Сер. биол. почвовед. 1963, № 4, 38.
44. Ванюшин Б. Ф. Труды Московского о-ва испыт. природы. Отдел биологии. Т. 13, 1965, 14.
45. Ванюшин Б. Ф., Кокурина Н. А., Белозерский А. Н. ДАН СССР. Т. 158, № 3, 1964, 722.
46. Ванюшин Б. Ф., Белозерский А. Н., Кокурина Н. А. Труды МОИП. Отдел биологии. Т. 24. 1966, 7.
47. Варасова Н. Н., Васильева В. Е., Пиневиц В. В. «Вестник ЛГУ». Сер. биол. 1965, № 15, 97.
48. Ведринский А. И. Труды Архангельск. водоросл. ин-та. Т. 1, 1938, 4.
49. Величко И. М. ДАН СССР. Т. 155, № 6, 1964, 1463.



50. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., изд-во «Наука», 1965.
51. Вилли К. Биология. М., изд-во «Мир», 1964.
52. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, изд-во АН БССР, 1960.
53. Виноградов А. П., Бергман Г. Г. Труды ВНИРО, Т. 7, 1938, 89.
54. Виноградов А. П. Труды ВНИРО. Т. 7, 1938, 97.
55. Виноградова З. А. Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.—Л., изд-во «Наука», 1965, 187.
56. Воробьева И. А., Поглазов Б. Ф. «Биофизика», 1963. Т. 8, № 4, 427.
57. Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М., изд-во «Наука», 1965.
58. Гапочка А. Д. «Бюллетень МОИП». Отдел биологии. Т. 72, № 2, 1967, 150.
59. Гаффрон Г. Горизонты биохимии. М., изд-во «Мир», 1964, 49.
60. Гелескул Ю. Ф. «Украинский биохимический журнал», 1964, Т. 36, № 5, 778.
61. Гилева З. А. ДАН СССР. Т. 132, № 4, 1960, 948.
62. Гилева З. А. ДАН СССР. Т. 149, № 5, 1963, 1157.
63. Гилева З. А. «Физиология растений», 1964, Т. 11, № 4, 581.
64. Гилева З. А. Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. М.—Л., изд-во «Наука», 1964, 17.
65. Годнев Т. Н. Хлорофилл. Его строение и образование в растениях. Минск, изд-во АН БССР, 1963.
66. Голдовский А. М. «Успехи современной биологии». Т. 14, № 1, 1941, 140.
67. Голдовский А. М. «Журнал прикладной химии». Т. 19, № 3, 1946, 279.
68. Голдовский А. М. «Вестник ЛГУ», 1947, № 7, 3.
69. Голдовский А. М. «Журнал общей биологии», 1948. Т. 9, № 3, 181.
70. Голдовский А. М. Известия АН СССР. Сер. биол. № 1, 1957, 31.
71. Голдовский А. М. «Биохимия», 1960, Т. 25, № 1, 3.
72. Голлербах М. М. Водоросли (их строение, жизнь и значение). Л., изд-во «Советская наука», 1951.
73. Голлербах М. М., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. Общая часть. М., изд-во «Советская наука», 1951.
74. Голлербах М. М., Кукк Э. Г. Сб. «Биология сине-зеленых водорослей». М., изд-во МГУ, 1964, 11.
75. Горюнова С. В. Химический состав и прижизненные выделения сине-зеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grew. М., изд-во АН СССР, 1950.
76. Горюнова С. В. Труды Института микробиологии. Т. 3, 1954, 194.
77. Горюнова С. В. Труды Института микробиологии. Т. 5, 1958, 199.
78. Горюнова С. В. «Гидробиол. журнал», 1966, Т. 2, № 4, 80.
79. Горюнова С. В. Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5, 1968, 683.

80. Горюнова С. В., Кабанова Ю. Г. Изв. АН СССР Сер. биол. № 4, 1958, 431.
81. Горюнова С. В., Ржанова Г. Н., Орлеанский В. К. Сине-зеленые водоросли (биохимия, физиология, роль в практике). М., изд-во «Наука», 1969.
82. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., изд-во «Мир», 1967.
83. Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, изд-во «Наукова думка», 1965.
84. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений, Киев, изд-во «Наукова думка», 1964.
85. Громов Б. В., Масленникова В. Г. Труды Петергоф. биологического института ЛГУ, № 19/a/, 1965, 145.
86. Грюнер В. С., Суйне О. Э. Труды Московского института народного хозяйства. Т. 24, 1963, 21.
87. Гусев М. В. «Успехи микробиологии». 1966, № 3, 74.
88. Гусев М. В., Телитченко М. М. Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 67, № 6, 1962, 134.
89. Гусев М. В., Василькова Е. И. ДАН СССР. Т. 160, № 5, 1965, 1209.
90. Гусева К. А. «Вестник АН СССР», № 12, 1962, 109.
91. Далев Д., Данчев Д., Лиджи Л. Изд. хим. ин-т Бълг. АН, 5, 1957, 135.
92. Данилевская И. П., Ткаченко М. С., Иванов А. И., Брагинский Л. П. «Гидробиол. журнал», 3, № 1, 1967, 68.
93. Дарканбаев Т. Б., Сачкова О. П. Вестн. АН КазССР, № 3, 1968, 24.
94. Желилева П. Д. Труды Карадаг. биостанции. Т. 12, 1952, 101.
95. Джинкс Дж. Нехромосомная наследственность. М., изд-во «Мир», 1966.
96. Дрокова И. Г. «Укр. ботан. журнал», Т. 17, № 2, 1960, 39.
97. Дрокова И. Г., Попова Р. Ц., Тупик Н. Д. «Укр. ботан. журнал». 1964, Т. 21, № 5, 44.
98. Евдушенко А. В. Тр. зональн. совещ. по тип. и биол. обоснов. рыбохоз. използ. внутр. (пресновод.) водоемов южной зоны СССР. Кишинев, изд-во «Штиинца», 1962, 111.
99. Евреинова Т. Н., Давыдова И. М., Суховер А. П., Горюнова С. В. ДАН СССР. Т. 137, № 1, 1961, 213.
100. Евтушенко В. А. «Коллоидный журнал», 1954. Т. 16, 5, I (255), II (340).
101. Еленкин А. А. Материалы ин-та спор. раст. глав. бот. сада. Т. 4, № 1, 1926, 1.
102. Елин В., Грагерова Р. «Лаборат. практика», 1932, 7.
103. Жевнер В. Д., Гусев М. В., Шестаков С. В. «Микробиология», 1965, Т. 34, № 2, 209.
104. Жузе А. П., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. под ред. А. Н. Криштофовича. Диатомовый анализ. Л., Госгеолгиздат, 1949.
105. Заленский О. В., Глаголева Т. А., Мамушина Н. С. «Физиология растений», 1965. Т. 12, № 6, 1081.
106. Згуровская Л. Н., Кустенко Н. Г. «Океанология», 1968, Т. 8, № 1, 116.

107. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., изд-во «Советская наука», 1951.
108. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., изд-во АН СССР, 1963.
109. Зернов С. А. Общая гидробиология. Гос. изд. биол. и мед. литературы, 1934.
110. Зеров Д. К. «Ботанический журнал АН УРСР», 1955, Т. 12, № 2, 3.
111. Иванов С. Л. Сообщ. бюро по частному растениевод. учен. комитета ГУЗ и З. 1914, № 2, 1.
112. Иванов С. Л. Изв. АН СССР, № 5, 6, 1926, 355.
113. Иванов С. Л. «Пробл. физич. географии», 1934, № 1, 113.
114. Ильин М. М. «Ботан. журнал», 1951. Т. 39, № 2, 129.
115. Калентьева Е. И. Пробл. созд. замкн. эколог. сист. М., изд-во «Наука», 1967, 67.
116. Кальвин М. Горизонты биохимии. М., изд-во «Мир», 1964, 24.
117. Камшилов М. М. Биотический круговорот. М., изд-во «Наука», 1970.
118. Камшилов М. М. Ноогенез. «Журнал общей биологии», 1970, № 1, 47.
119. Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, 1952.
120. Келлер Б. А. Основы эволюции растений. Тезисы. Ашхабад, изд. Туркмен. ФАН СССР. 1943, 3.
121. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. «Успехи современной биологии». Т. 57, № 1, 1964, 99.
122. Кизеветтер И. В., Вестн. Д.-В. ФАН СССР, 1936, Т. 19, 21.
123. Кизеветтер И. В. Вестн. Д.-В. ФАН СССР, 1936, Т. 20, 57.
124. Кизеветтер И. В. Вестн. Д.-В. ФАН СССР, 1938, Т. 31, 49.
125. Кизеветтер И. В. Изв. ТИНРО. Т. 14, 1938, 109.
126. Клячко-Гурвич Г. Л. «Физиология растений». Т. 11, № 6, 1964, 978.
127. Клячко-Гурвич Г. Л. Управляемый биосинтез. М., изд-во «Наука», 1966, 116.
128. Клячко-Гурвич Г. Л., Жукова Т. А. «Физиология растений», 1966, Т. 13, № 1, 13.
129. Козо-Полянский Б. М. Проблемы ботан. Изд-во АН СССР, 1, 1950, 28.
130. Козо-Полянский Б. М. Труды Воронежского института, почв.-ботан. Вып. 36. 1956, 3.
131. Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.—Л., изд-во АН СССР, 1940.
132. Комаров В. Л. Типы растений. Избр. соч. Т. 12. Изд. АН СССР, 255. 1-е изд. 1935, Л., 1958.
133. Коммонер Б. Горизонты биохимии. М., изд-во «Мир», 1964, 244.
134. Корш Л. Е. «Журн. гигиены, эпидемиол., микробиологии и иммунол.», (чехосл.). Т. 4, № 2, 1960, 217.
135. Косенко Л. В., Рашба О. Я. «Микробиол. журн.». Т. 29, № 6, 1967, 487.

136. Косовер Э. М. Молекулярная биология. М., изд-во «Мир», 1964.
137. Костина В. П. Вопросы биологии и краевой медицины. 7, Ташкент, изд-во АН УзССР, 1963, 128.
138. Кочетков Н. К., Усов А. И., Мирошникова Л. И. «Журн. общей химии», 1967. Т. 37, № 4, 792.
139. Красновский А. А. «Успехи биохимии», 1950, № 1, 473.
140. Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М., изд-во «Высшая школа», 1952.
141. Кузнецов Е. Д., Владимирова М. Г. «Физиология растений», 1964, Т. 11, № 4, 615.
142. Кузнецов Е. Д., Владимирова М. Г. «Физиология растений», 1965, Т. 12, № 1, 33.
143. Кузьменко М. И. Влияние аминокислот на продуктивность массовых видов сине-зеленых водорослей. Автореф. канд. дис. Киев, Кн. фабрика № 1, 1968.
144. Кузьменко М. И. «Гидробиол. журн.» 6, № 1, 1970, 109.
145. Куманов С. «Селскостоп. наука», 1962. Т. 1, № 10, 1150.
146. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. Курс низших растений. М., изд-во «Советская наука», 1945.
147. Кыдар М. М., Доман Н. Г. «Физиология растений». 1968. Т. 15, № 1, 161.
148. Лавровская Н. Ф. «Рыбоводство и рыболовство», 1966. № 4, 8.
149. Лавровская Н. Ф. «Гидробиол. журн.», 1966. Т. 2, № 5, 61.
150. Ланская Л. А., Пшенина Т. И. Труды Севастопольской биостанции. Т. 14. 1961, 292.
151. Ланская Л. А., Хайлов К. М. Исследования планктона южных морей. М., изд-во «Наука», 1966, 115.
152. Лебедев С. И., Ярцева И. А. ДАН СССР. Т. 109, № 1, 1956, 160.
153. Лебедев С. И. Проблемы фотосинтеза. М., изд-во АН СССР, 1959, 409.
154. Лебедев С. И. Вопросы ботаники. Л., изд-во АН СССР, Т. 3, 1960, 43.
155. Лебедев К. К., Черняева О. И., Ракитина М. А., Железнякова З. Н. Сб. Трудов Центр. НИИ проект. ин-та лесохим. промышленности № 16, 1965, 259.
156. Левина Р. И. «Микробиология», 1964. Т. 33, № 1, 140.
157. Ли Ай-цзе, Сунь Чжоу-тянь. «Шуйгань сюэбао», 1965, Т. 2, № 3, 77, РЖБХ, 1966, 23Ф1320.
158. Литвиненко Л. Г. «Укр. ботанический журнал», 1959. Т. 16, № 6, 49.
159. Литвиненко Л. Г. Влияние органических веществ на содержание пигментов, интенсивность фотосинтеза и дыхания морских водорослей. Автореф. канд. дисс. Киев, изд-во АН УССР, 1960.
160. Лукницкая А. Ф. «Цитол.» 1963. Т. 5, № 2, 135.
161. Максимова И. В., Ласточкина К. Д. Вестник МГУ. Сер. биол. № 3, 1964, 40.
162. Максимова И. В., Пименова М. Н. «Микробиология». 1966. Т. 35, № 4, 623.
163. Максимова И. В., Выборных С. Н. Научные доклады высшей школы. «Биол. науки», № 2, 1967, 89.

164. Макфедьен Э. Экология животных. М., изд-во «Мир», 1965.
165. Масюк Н. П. «Укр. бот. журнал». 1965. Т. 22, № 6, 18.
166. Матвиенко А. М. «Укр. бот. журнал». 1960. Т. 17, № 4, 3.
167. Медведева Е. И., Красильникова С. В. «Гидробиол. журн». 1968, Т. 4, № 4, 55.
168. Мейер К. И. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56, № 4, 1951, 50.
169. Мейер К. И. «Ботан. журн.», 1961. Т. 46, № 8, 1073.
170. Мережко А. И. Сб. 1-й науч. конфер. молодых ученых-биологов. Изд-во АН УССР, 1964, 31.
171. Мережко А. И. Эколого-физиологические особенности некоторых видов сине-зеленых водорослей. Киев. Тип. ОКМП МСС ЦСУ УССР. 1967.
172. Мережковский К. Biol. Zbl. 1905, Т. 25, 593.
173. Милова С. Н. «Гидробиол. журн.», Т. 2, № 2, 1966, 49.
174. Мирзоян Э. Н. Индивидуальное развитие и эволюция. М., изд-во АН СССР, 1963.
175. Михайлов В. В., Теплый Д. А. «Зоол. журн.», 1961, Т. 40, № 11, 1619.
176. Мотес К. Сб. «Проблемы эволюционной и технической биохимии». М., изд-во «Наука», 1964, 176.
177. Мохамед Самех Таха. «Физиол. растений». 1964. Т. 11, № 3, 424.
178. Нилов В. И. Труды по прикладн. бот., генетике и селекции. Сер. III, № 13, 1936, 5.
179. Нилов В. И. Труды Всесоюзного института эфиромасличной промышленности, № 1 [5], 3, 1936.
180. Нилов В. И. Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937, № 6, 1709.
181. Оксикюк О. П., Калининченко Р. А. Каналы СССР, Киев, изд-во «Наукова думка», 1968, 131.
182. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М., изд-во АН СССР, 1957.
183. Опарин А. И. Труды 5-го Международн. биох. конгр., III Симпоз. Т. 1, 1961, 15.
184. Осетров В. И., Шнюкова Е. И., Власишин В. Ф. «Гидробиол. журн.», 1969, Т. 5, № 1, 30.
185. Панкратова Е. М. Труды Кировского с.-х. института. Т. 20, 1967, № 40, 202.
186. Пахомова М. В. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 69, № 3, 1964, 110.
187. Пахомова М. В., Серенков Г. П. «Биохимия», 1963. Т. 28, № 5, 808.
188. Пахомова М. В., Зайцева Г. Н., Альбицкая О. Н. «Биохимия», 1965. Т. 30, № 6, 1204.
189. Пахомова М. В., Юрина Е. В. Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 4, 1967, 101.
190. Пименова М. Н., Максимова И. В. Управляемый биосинтез. М., изд-во «Наука», 1966, 165.
191. Пиневиц В. В., Берс Э. П., Васильева В. Е., Верзилин Н. Н., Маслов Ю. И. Изучение интенсивной культуры водорослей. (Докл. III координац. совещ. по проблеме 9,9 н.-т. сотрудничества СЭВ). Прага, 1965, 152.

192. Пиневиц В. В., Верзилин Н. Н., Ананьева Т. И. Rev. roumaine biol. Sér. bot. 13, 1968, № 1—2, 107.
193. Пиневиц В. В., Берс Э., Пасскел Г. Arch. Hydrobiol Suppl. 30, 1970, № 1—2, 38.
194. Пири Н. Сб. трудов Международн. симпоз. о возникновении жизни на Земле, 19—24 августа 1957. М., изд-во АН СССР, 1957 (1959), 79.
195. Полянский В. И. «Ботанический журнал». Т. 41, № 8, 1956, 1095.
196. Полянский В. И. Вестник ЛГУ. Сер. биол. Т. 21, № 4, 1959, 5.
197. Помилуйко В. П., Очківская М. В. «Гидробиол. журн.», 1970. Т. 6. № 4, 98.
198. Программа по изучению вторичной продуктивности наземных сообществ. Советский национальный комитет по МБП. Свердловское кн. изд-во. 1966.
199. Проценко Д. Ф., Сиренко Л. А., Богданова Т. Л., Батрак А. П. «Ботанический журнал», 1966. Т. 51, № 6, 820.
200. Прошкина-Лавренко А. И. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65, № 5, 1960, 52.
201. Пырина И. Л. Труды ин-та биол. внутр. вод. Т. 6. (9), 1963, 51.
202. Рабинович Е. И. Фотосинтез. М., ИЛ, 1951.
203. Райли Г. А. Bull. Bingham Oceanogr. Collection, № 7, 3. Цит. по С. В. Горюновой. 1941 (1950).
204. Ратушна М. Я., Косенко Л. В., Кириллова В. С., Сакода В. С. «Микробиол. журн.», 1967. Т. 29, № 1, 30.
205. Ржанова Г. Н., Горюнова С. В. «Микробиология», 1965. Т. 34, № 2, 268.
206. Ржанова Г. Н. «Микробиология», 1967. Т. 36, № 4, 639.
207. Ржанова Г. Н. Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1, 1968, 143.
208. Рич А. Горизонты биохимии. М., изд-во «Мир», 1964, 83.
209. Романов В. И., Евстигнеева З. Г., Кретович В. Л. «Прикладная биохимия и микробиология», 1965. Т. 1, № 5, 494.
210. Ротфарб Р. М., Годнев Т. Н., Гвардиян В. Н. Исследования по физиологии и биохимии растений. Минск, изд-во «Наука и техника», 1966, 10.
211. Сааков В. С. ДАН СССР. Т. 174, № 4, 1967. 978.
212. Семенов А. Д. Сб. «50 лет советской гидрохимии». Новочеркасское книжное издательство, 1966, 45, 155.
213. Серенков Г. П. Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6, 1962, 857.
214. Серенков Г. П., Барашков Г. К. Вестн. МГУ, № 12, 1954, 95.
215. Серенков Г. П., Пахомова М. В. Вестн. МГУ, № 12, 1955, 133.
216. Серенков Г. П., Пахомова М. В. Вестн. МГУ, № 2, 1959, 39.
217. Серенков Г. П., Пахомова М. В. Научн. докл. высш. школы. «Биол. науки». № 4, 1959. 156.
218. Серенков Г. П., Пахомова М. В. Сб. «Экол. и физиол. сине-зеленых водорослей». М., изд-во «Наука», 1965, 177.

219. Серенков Г. П., Пахомова М. В. Борисова И. Г. Вестн. МГУ. Сер. биол., почвов., геол., геогр., № 3, 1957, 77.
220. Синг Р. Сб. трудов Международн. симпоз. о возникнов. жизни на земле. М., изд-во АН СССР, 1957, 231.
221. Сиренко Л. А. Сб. «Фотосинтез и пигменты как факторы урожая». Киев, изд-во «Наукова думка», 1965, 152.
222. Сиренко Л. А. «Укр. ботан. журн.», 1968. Т. 25, № 1, 3.
223. Сиренко Л. А., Черноусова В. М., Нестеренко О. А. «Гидробиол. журн.», 1966. Т. 2. № 5, 71.
224. Сиренко Л. А., Черноусова В. М., Арендарчук В. В., Козицкая В. Н. «Гидробиол. журн.», 1969. Т. 5, № 33.
225. Сисакян Н. М., Безингер Э. Н., Шапошников М. Г. Сб. «Пробл. космич. биол.». № 1. Изд-во АН СССР, 1962, 371.
226. Смирнов Н. Н. Труды Моск. техн. ин-та рыбн. пром-сти и хоз-ва. Т. 10, 1959, 62.
227. Смирнов Н. Н., Феоктистова О. И. Труды Ин-та биол. водохранилищ. Т. 5. (8), 1963, 10.
228. Смирнова М. Н., Ратушная М. Я., Канцелярук Р. М., Жарова Л. Г. Сб. «Управляемый биосинтез». Изд-во «Наука», 1966, 185.
229. Спигелман С. Сб. «Молекулы и клетки». Изд-во «Мир», 1966, 49.
230. Станиер Р. Сб. «Структура и функция фотосинтетич. аппарата». М., ИЛ, 1962, 56.
231. Тамбиев А. Х., Телитченко М. М. Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 3, 1967, 52.
232. Тамбиев А. Х., Телитченко М. М., Ермолович Л. П. «Гидробиол. журн.», 1968. Т. 4, № 2, 55.
233. Таутс М. И. Сб. «Управляемый биосинтез». М., изд-во «Наука», 1966, 145.
234. Таутс М. И., «Физиол. раст.», 1968. Т. 15, № 4, 665.
235. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во ЛГУ, 1954.
236. Телитченко М. М., Говорова М. Ф. «Вопр. ихтиол.» Т. 2, № 3 (24), 1962, 393.
237. Телитченко М. М., Гусев М. В. Сб. «Биол. сине-зеленых водорослей». Изд-во МГУ, 1964, 99.
238. Терсков И. А., Гительзон И. И. «Биофизика», 1957. Т. 2, № 2, 259.
239. Толстопятова Г. В. «Гидробиол. журн.», 1970. Т. 6, № 1, 78.
240. Топачевский А. В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев, изд-во АН УССР, 1962.
241. Топачевский А. В., Сиренко Л. А., Сакевич А. И. «Гидробиол. журн.», 1968. Т. 4, № 2, 42.
242. Топачевский А. В., Брагинский Л. П., Сиренко Л. А. «Гидробиол. журн.», 1969. Т. 5, № 6, 5.
243. Тринчер К. С. Биология и информация. М., изд-во «Наука», 1965.
244. Трофимов А. В. Труды ВНИРО. Т. 7, 1938, 59.
245. Уолд Д. Сб. «Горизонты биохимии». М., изд-во «Мир» 1964. 102.

246. Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., изд-во «Наука», 1964, 343.
247. Урю С. 1963. «Тохо игаккай дзасси». Т. 10, № 1—2, 117. РЖБХ, 1965, 7Ф1662.
248. Фан Цзун-си, У Чао-юань, Цзян Бэй-юй, 1961, Кэсюэ Тунбао, № 8, 40, РЖБ, 1962, 15В11.
249. Фан Цзун-си, Ли Цзя-цзюнь, Чэнь Дэн-цин, «Хайян кэсюэ цзикань», 1964. № 6, 27. РЖБ, 1966, 6В91.
250. Федоров В. Д., Максимов В. Н., Хромов В. М. «Физиол. раст.», 1968. Т. 15, № 4, 640.
251. Флоркен М. Сб. трудов Международн. симпоз. о возникнов. жизни на Земле. М., изд-во АН СССР, 1957 (1959), 505.
252. Хайлов К. М. «Ботан. журн.», 1964. Т. 49, № 3, 338.
253. Хайлов К. М. «Океанол.», 1965. Т. 5, № 1, 3.
254. Цветение воды. Киев, изд-во «Наукова думка», 1968.
255. Цзи Мин-хоу, Чжан Янь-ся. «Хайян юй хучжао», 1962, 4, № 3—4, 161, РЖБ, 1964, 22В35.
256. Цзи Мин-хоу, «Хайян юй хучжао», 1963, Т. 5, № 1, 1.
257. Чэпмен В. Морские водоросли и их использование. М., ИЛ, 1953.
258. Штина Э. А. «Успехи соврем. биол.», 1963. Т. 56, № 2, 284.
259. Эйно́р Л. О., Колесников П. О. «Укр. ботан. журн.», 1962. Т. 19, № 1, 31.
260. Эйно́р Л. О., Тупик Н. Д., Колесников П. О. Допов. АН УРСР, № 2, 1964, 238.
261. Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М., изд-во «Наука», 1965.
262. Юрина Е. В., Пахомова М. В. Вестн. МГУ. Сер. биол. почвовед. № 5, 1966, 35.
263. Юркова Г. Н. «Укр. ботан. журн.», 1965. Т. 22, № 6, 51.
264. Яска В. Изв. АН ЭстССР, сер. биол. 14, № 2, 1965а, 175.
265. Яска В. Сб. «2-я Биох. конференция прибалт. республик и БССР, посвящ. восст. Сов. власти в Латв., Литов. и Эстон. ССР», Рига, изд-во «Зинатне», 1965б, 183.
266. Ярцева И. А. «Физиол. раст.», 1963, Т. 10, № 3, 288.
267. Ярцева И. А., Физиологические и биохимические особенности черноморской *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grev. Одесса, Тип. ОГУ, 1964.
268. Яценко Г. К. Прац. Одеськ. ун-ту. Природн. н. Т. 152, № 8, 1962, 97.
269. Яценко Г. К. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. № 1, 1963, 149.
270. Aach H. G. 1955. Kosmos (Stuttgart), 51, N 8, 352.
271. Aaronson S., Baker H. 1959. J. Protozool. 6, N 3, 282.
272. Abbot B. C., Ballantine D. 1957. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 36, N 1, 169.
273. Abdel-Fattah A. F., Hussein M. M. 1970. Phytochemistry, 9, N 4, 721.
274. Accorinti J. 1963. Comus Museo argent. cienc. natur. Hidrobiol. 1, N 3, 19.
275. Accorinti J. 1964. Фyton, 21, N 1, 95.
276. Accorinti J. 1964. Фyton, 21, N 1, 103.
277. Ackman R. G., Jangaard P. M., Hoyle R. J., Brockerhoff H. 1964, J. Fish. Res. Board Canada, 21, N 4, 747.



278. Ackman R. G., Tocher C. S., McLachlan J. 1966. J. Fish. Res. Board Canada, 23, N 3, 357.
279. Ackman R. G., Tocher C. S., McLachlan J. 1968. J. Fish. Res. Board Canada, 25, N 8, 1603.
280. Ahmad M. R., Winter A. 1968. Planta, 78, N 3, 277.
281. Airth R. L., Blinks L. R. 1957. J. Gen. Physiol. 41, N 1, 77.
282. Allen M. B. 1956. Arch. Mikrobiol. 24, N 2, 163.
283. Allen M. B., Dougherty E. C., McLaughlin J. 1959. Nature, 184, N 4692, 1047.
284. Allen M. B., Murchio J. C. 1963. Biochem. and Biophys. Res. Commun., II, N 2, 115.
285. Allen M. B., Fries L., Goodwin T. W., Thomas D. M. 1964. J. Gen. Microbiol. 34, N 2, 259.
286. Almodovar L. R. 1964. Bot. marina, 6, N 1—2, 143.
287. Alston R. E. 1965. Lloydia, 28, N 4, 300.
288. Alston R. E., Turner B. L. 1963. Biochemical systematics. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. N. Y.
289. Altmann H., Fetter F., Kaindl K. 1968. Z. Naturforsch. 23b, N 3, 395.
290. Anderson D. M. W., King N. J. 1961. Biochim. et Biophys. acta, 52, N 3, II—441, III—449.
291. André S. 1965 (1966). Compt. rend. Soc. biol. 159, N 12, 2327.
292. Anghileri L. J. 1965. Informe. Comis. nac. energia atom. N 132, 11.
293. Anno K., Terahata H., Hayashi Y., Seno N. 1966. Agric. and Biol. Chem. 30, N 5, 495.
294. Antia N. J., Watt A. 1965. J. Fish. Res. Board Canada, 22, N 3, 793.
295. Antia N. J., Kalmakoff J., Watt A. 1966. Canad. J. Biochem. 44, N 4, 449.
296. Aoki S., Miyachi S. 1964. Plant and Cell Physiol. 5, N 2, 241.
297. Araki C. 1956. Bull. Chem. Soc. Japan, 29, 543.
298. Arnaud M. 1970. Bull. inform. sci. techn. Com. énergie atom. 145, 57.
299. Arnstein H. R. V., White A. M. 1959. Biochim. et Biophys. acta, 36, N 1, 286.
300. Aubert M., Aubert J., Gauthier M. 1968. Rev. internat. océanogr. méd. 10, 137.
301. Augier J. 1954. Congr. internat. botan. Paris. Colloq. anal. plantes et problèmes engrais minéraux Sect. 17, 30.
302. Augier J. 1964. Bull. Centre études et rech. sci. Biarritz, 5, N 2, 203.
303. Augier J., Mérac M. L. 1956. C. r. Acad. sci. 243, N 22, 1785.
304. Augier H. 1965. Bull. Inst. océanogr. 65, N 1341, 18.
305. Avivi L., Iaron O., Halevy S. 1967. Compar. Biochem. and Physiol. 21, N 2, 321.
306. Axtmayer J. H., Estremera H. 1950. El. Crisol (Puerto Rico). 4, 19.
307. Baas B., Mackay M. 1956. Proc. Koninkl. nederl. akad. wet., B59, N 2, 118.

308. Bachmann R. W., Odum E. P. 1960. Limnol. and oceanogr. 5, N 4, 349.
309. Badour S. S. A. 1961. Flora, 151, N 1, 99.
310. Baechtel F. S., Hopkins H. A., Schmidt R. R. 1970. Biochim et biophys. acta, 217, N 1, 216.
311. Baker A. L., Schmidt R. R. 1963. Biochim. et biophys. acta, 74, N 1, 75.
312. Baker A. L., Schmidt R. R. 1964. Biochim. et biophys. acta, 82, N 3, 624.
313. Baldwin M. W., Braven J. 1968. J. Marin. Biol. Assoc. U. K. 48, N 3, 603.
314. Ballantine D., Abbot B. C. 1957. J. Gen. Microbiol. 16, N 1, 274.
315. Barber J. 1968. Biochim. et biophys. acta, 163, N 2, 141.
316. Barrett J., Jeffrey S. W. 1964. Plant Physiol. 39, N 1, 44.
317. Barry V. C. 1939. Sci., Proc. Roy. Dublin Soc. 22, 59.
318. Barry V. C., Dillon T. 1940. Nature, 146, N 3706, 620.
319. Barry V. C., Dillon T., 1945. Proc. Roy. Irish. Acad., B50, 349.
320. Barry V. C., Halsall T. G., Hirst E. L., Jones J. K. N. 1949. J. Chem. Soc. 1468.
321. Barry V. C., Dillon T., Hawkins B., O'Colla P. 1950. Nature, 166, N 4227, 788.
322. Bartošova E., Koniček J. 1967. Photosynthetica, I, № 1—2, 13.
323. Batra P. P., Tollin G., 1964. Biochim. et biophys. acta, 79, N 2, 371.
324. Bauer R. W. 1884. J. prakt. Chem. 30, 367.
325. Bayley S. T., 1955. Biochim. et biophys. acta, 17, N 2, 194.
326. Bean R. C., Hassid W. Z. 1956. Science, 124, N 3213, 171.
327. Bean R. C., Hassid W. Z. 1956. J. Biol. Chem. 218, N 1, 425.
328. Beattie A., Hirst E. L., Percival E. 1961. Biochem. J. 79, 531.
329. Beattie A., Percival E. 1961—1962. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 68, N 3, 171.
330. Becker M. J., Shefner A. M. 1964. Nature, 202, N 4934, 803.
331. Becker J.-D., Döhler G., Egle K. 1968. Z. Pflanzenphysiol. 58, N 3, 212.
332. Bednar T. W., Holm-Hansen O. 1964. Plant and Cell Physiol. 5, N 3, 297.
333. Bégin-Heick N. 1970. Can. J. Biochem. 48, N 3, 251.
334. Belcher J. H., Fogg G. E. 1955. New Phytologist, 54, N 1, 81.
335. Belmont L., Miller J. D. A. 1965. J. Exptl Bot. 16, N 47, 318.
336. Bendana F. E., Fried M. 1967. Life Sci. 6, N 10, 1023.
337. Bender A. E., Miller D. S., Tunnah E. J., Black W. A. P. 1953. Chem. Ind. N 50, 1340.
338. Ben-Shaul Y., Ophir I. 1970. Planta, 91, N 3, 195.
339. Bentley-Mowat J. A. 1967. Wiss. Z. Univ. Rostock. Math—nat. Reihe, 16, N 4—5, 445.

340. Bennett M. C. 1955. *J. Exptl Bot.* 6, N 17, 276.
341. Berger C. 1966. *Flora*, A157, N 3, 211.
342. Berger C., Pirson A. 1967. *Flora*, A158, N 2, 164.
343. Bergmann H., Müntz K., Rammelt R., Müller-Stoll W. R. 1967. *Flora*, A158, N 4, 384.
344. Berns D. S. 1967. *Plant Physiol.* 42, N 11, 1569.
345. Berns D. S., Edwards M. R. 1965. *Arch. Biochem. and Biophys.* 110, N 3, 511.
346. Berns D. S., Holohan P., Scott E. 1966. *Science*, 152, N 3725, 1077.
347. Bertrand D. 1965. *C. r. Acad. Sci.* 261, N 5, 1377.
348. Bidwell R. G. S. 1967. *Canad. J. Bot.* 45, N 9, 1557.
349. Bidwell R. G. S., Krotkov G., Reed G. B. 1952. *Canad. J. Bot.* 30, N 3, 291.
350. Bidwell R. G. S., Craigie J. S. 1963. *Canad. J. Bot.* 41, N 2, 179.
351. Bidwell R. G. S., Ghosh N. R. 1963. *Canad. J. Bot.* 41, N 1, 155, VI—209.
352. Biggins J. 1969. *J. Bacteriol.* 99, N 2, 570.
353. Bisalputra T., Bisalputra A.-A. 1967. *J. Ultrastruct. Res.* 17, N 1—2, 14.
354. Bisalputra T., Bisalputra A.-A. 1967. *J. Cell. Biol.* 33, N 3, 511.
355. Bisalputra T., Bisalputra A.-A. 1970. *J. Ultrastruct. Res.* 32, 5—6, 417.
356. Bishop C. T. 1964. *Nature*, 204, N 4956, 401.
357. Bishop C. T., Adams G. A., Hughes E. O. 1954. *Canad. J. Chem.* 32, N 11, 999.
358. Biswas B. B. 1956. *Nature*, 177, N 4602, 95.
359. Biswas B. B., Myers J. 1960. *Nature*, 186, N 4720, 238.
360. Björndal H., Eriksson K.-B., Garegg P. J., Lindberg B., Swan B. *Acta chem. scand.* 1965, 19, N 10, 2309.
361. Black W. A. P. 1948. *J. Soc. Chem. Ind.* 67, 165.
362. Black W. A. P. 1949. *J. Soc. Chem. Ind.* 68, 183.
363. Black W. A. P. 1950. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 29, N 1, 45.
364. Black W. A. P. 1954. *J. Sci. Food and Agric.* 5, N 9, 445.
365. Black W. A. P. 1954. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 33, N 1, 49.
366. Black W. A. P., Dewar E. T. 1949. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 28, N 3, 673.
367. Black W. A. P., Blakemore W. R., Colquhoun J. A., Dewar E. T. 1965. *J. Sci. Food and Agric.* 16, N 10, 573.
368. Blackwell J., Parker K. D., Rudall K. M. 1967. *J. Molec. Biol.* 28, N 2, 383.
369. Blinks L. R., 1955. In Smith G. M. 263.
370. Blinks L. R. 1963. *Protoplasma*, 57, N 1—4, 126.
371. Blum J. J., Sommer J. R., Kahn V. 1965. *J. Protozool.* 12, N 2, 202.
372. Bogorad L. 1962. In Lewin R. A., 385.
373. Bogorad L. 1965. *Rec. Chem. Progr.* 26, N 1, 1.
374. Boney A. D., Corner E. D. S. 1962. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 42, N 3, 579.

375. Boney A. D. 1965. *Advances Marine Biol.* 3, 105.
376. Boney A. D., 1967. *Planta*, 76, N 2, 114.
377. Boney A. D., White E. B. 1968. *Nature*, 218, N 5146, 1068.
378. Bouck G. B. 1962. *J. Cell Biol.* 12, N 3, 553.
379. Bourrelly P. 1965. *Rev. algol.* 8, N 1, 56.
380. Boutry J.-R., Jacques G. 1970. *Bull. Soc. chim. biol.* 52, N 3, 349.
381. Bouveng H., Lindberg B., Wickberg B. 1955. *Acta Chem. Scand.* 9, N 5, 807.
382. Bowen H. J. M. 1956. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 35, 451.
383. Braune W. 1964. *Arch. Mikrobiol.* 49, N 2, 176.
384. Brawerman G., Chargaff E. 1959. *Biochim et biophys. acta*, 31, N 1, 172.
385. Brawerman G., Eisenstadt J. M. 1964. *Biochim. et biophys. acta*, 91, N 3, 477.
386. Brigl P., Grüner H. 1936. *Hdb. Biol. Arbeitsmeth.*, Lief. 458, N 1, 7.
387. Bringmann G. 1967. *Gesundh.—Ingr.* 86, N 8, 256.
388. Bringmann G., Kühn R. 1965. *Gesundh.-Ingr.* 86, N 7, 210.
389. Brock T. D., Brock M. L. 1969. *Limnol. and Oceanogr.* 14, N 4, 604.
390. Brockerhoff H., Yurkowski M., Hoyle R. J., Ackman R. G. 1964. *J. Fish. Res. Board Canada*, N 6, 1379.
391. Brody M., Brody S. S., 1962. *Arch. Biochem. and Biophys.* 96, N 2, 354.
392. Brown F., Cuthbertson W. F. I., Fogg C. E. 1956. *Nature*, 177, 188.
393. Brown T. E., Richardson F. L., Vaughn M. L. 1967. *Phycologia*, 6, N 4, 167.
394. Buchanan J., Percival E. E., Percival E. G. V. 1943. *J. Chem. Soc.* 51.
395. Buetow D. E., Padilla G. M. 1967. *J. Protozool.* 14, N 3, 373.
396. Buetow D. E., Schuit K. E. 1968. *J. Protozool.* 15, N 4, 770.
397. Bunt J. S. 1964. *Nature*, 203, N 4951, 1261.
398. Bursa A. S. 1968. *J. Fish. Res. Board Can.* 25, N 6, 1269.
399. Busby W. F. 1966. *Biochim. et biophys. acta*, 121, N 1, 160.
400. Butcher R. W. 1965. *Brit. Phycol. Bull.* 2, N 6, 399.
401. Bütschli O. 1906. *Arch. Protistenk.*, 7, 197.
402. Cain B. J. 1965. *Canad. J. Bot.* 43, N 11, 1367.
403. Calef G. W., Grice G. D. 1966. *Ecology*, 47, N 5, 855.
404. Calvayrac R. 1970. *Arch. Mikrobiol.* 73, N 4, 308.
405. Calvayrac R., Douce R. 1970. *FEBS Lett.* 7, N 3, 259.
406. Carr N. G., Hallaway M. 1965. *Biochem. J.* 97, N 1, 9c.
407. Carr N. G., 1966. *Biochim. et biophys. acta*, 120, N 2, 308.
408. Carr N. G., Pearce J. 1966. *Biochem. J.* 99, N 2, 28.
409. Carr N. G., Flynn E. V., Hallaway M., Talukdar S. 1967. *Arch. Biochem. Biophys.* 120, N 3, 503.
410. Carra P. O. 1965. *Biochem. J.* 94, N 1, 171.
411. Carter P. W., Heilbron I. M., Lythgoe B. 1939. *Proc. Roy. Soc. (Lond.)*, R128, 82.

412. Casselton P. J. 1963. Brit. Phycol. Bull. 2, N 4, 261.
413. Casselton P. J. 1966. New Phytologist, 65, N 2, 134.
414. Casselton P. J., Syrett P. J. 1962. Ann. Bot. 26, N 101, 83.
415. Chadeaud M. M. 1949. C. r. Acad. Sci. 228, N 3, 270.
416. Champigny M.-L. 1957. J. rech. Centre nat. rech. sci. N 38, 72.
417. Channing D. M., Young G. T. 1953. J. Chem. Soc. 2481.
418. Chapman D. J. 1966. Phytochemistry, 5, N 6, 1331.
419. Chapman D. J., Tocher R. D. 1966. Canad. J. Bot. 44, N 10, 1438.
420. Chapman D. J., Chapman V. J. 1961. Ann. Bot. 25, N 100, 547.
421. Chapman D. J., Cole W. J., Siegelman H. W. 1967. Biochem. J. 105, N 3, 903.
422. Chapman D. J., Cole W. J., Siegelman H. W. 1968. Amer. J. Bot. 55, N 3, 314.
423. Chapman V. J. 1962. The algae. London—New York.
424. Cheniae G. M. 1964. Arch. Biochem. Biophys. 105, N 1, 163.
425. Cheng J. Y., Antia N. J. 1970. J. Fish. Res. Board Can. 27, N 2, 335.
426. Chesters C. G. C., Stott J. A. 1956. 2nd Internat. Seaweed Symp. (Trondheim, July, 1955), 49.
427. Cheung W. Y., Busse M., Gibbs M. 1964. Fed. Proc. 23, N 2, 226.
428. Chiba Y., Sasaki H. 1963. Plant and Cell Physiol. 4, N 1, 41.
429. Christensen T. 1962. In Böcher T. W., Lange M., Sørensen T., Botanik, Copenhagen, 2, N 2.
430. Christensen T. 1963. In Jackson D. F., 196.
431. Chuecas L., Riley J. P. 1966. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 46, N 1, 153.
432. Ciereszko L. S., Attaway D. H., Wole M. A. 1964. 8th Ann. Rep. Res., Petroleum Res. Fund., Amer. Chem. Soc. 33.
433. Cifferi O. 1956. Nature, 178, N 4548, 1475.
434. Citharel J., Villeret S. 1965. Bull. Soc. franç. physiol. veget. II, N 4, 343.
435. Citharel J. 1966. C. r. Acad. Sci. D262, N 13, 1495.
436. Clarke H. T., Mazur A. 1941. J. Biol. Chem. 141, N 1, 283.
437. Clauss H. 1961. Z. Naturforsch. 16b, N 11, 770.
438. Clauss H. 1962. Naturwissenschaften, 49, N 22, 523.
439. Clauss H., Keck K. 1959. Planta 52, N 5, 543.
440. Clemençon H. 1965. Arch. Mikrobiol. 51, N 3, 213.
441. Clemençon H., Erismann K. H. 1964. Naturwissenschaften, 51, N 9, 222.
442. Clendenning K. A. 1962. Bot. marina, 4, N 3—4, 204.
443. Clingmann A. L., Nunn J. R. 1959. J. Chem. Soc., 493.
444. Cobb H. D. Jr., Myers J. 1964. Amer. J. Bot. 51, N 7, 753.
445. Cole W. J., O'Heocha C., Moscowitz A., Krueger W. R. 1967. Europ. J. Biochem. 3, N 2, 202.
446. Colin H. 1934. Bull. Mus. Nat. Hist. 2, N 6, 153.
447. Colin H., Guegen E. 1930. C. r. Acad. Sci. 190, 653.

448. Colin H., Ricard P. P. 1930. C. r. Acad. Sci. 190, 1514.
449. Colin H., Ricard P. P. 1932. Bull. Soc. Chim. Biol. 3409.
450. Colin H., Augier J. 1933. C. r. Acad. Sci. 197, 423.
451. Collier R., Kennedy G. Y. 1963. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 43, N 3, I—605, II—613.
452. Collins R. P., Kalnins K. 1967. Lloydia, 30, N 4, 437.
453. Collyer D. M., Fogg G. E. 1955. J. Exptl Bot. 6, N 17, 256.
454. Conchie J., Percival E. G. V. 1950. J. Chem. Soc. 827.
455. Conover J. T., Sieburth J. McN. 1965—1966. Proc. 5th Internat. Seaweed Symp., Halifax, Pergamon Press, L.—N. Y., 99.
456. Constantopoulos G., Bloch K. 1967. J. Biol. Chem. 242, N 15, 3538.
457. Conway E., Young E. G. 1966. Science, 151, N 3708, 358.
458. Cook A. H. 1945. Biol. rev. 20, N 3, 115.
459. Cook B. B., Lau E. W., Bailey B. M. 1963. J. Nutr. 81, N 1, 23.
460. Cook J. R., Hess M. 1964. Biochim et biophys. acta, 80, N 1, 148.
461. Cook J. R., Hunt W. 1965. Photochem. and Photobiol. 4, N 5, 877.
462. Cook J. R., Carver M. 1966. Plant and Cell Physiol. 7, N 3, 377.
463. Coombs J., Darley W. M., Holm-Hansen O., Volcani B. E. 1967. Plant Physiol. 42, N 11, 1601.
464. Coombs J., Spanis C., Volcani B. E. 1967. Plant Physiol. 42, N 11, 1607.
465. Cooper N. C., Johnstone G. R. 1944. Amer. J. Bot. 31, 638.
466. Correll D. L. 1964. Science, 145, N 3632, 588.
467. Correll D. L. 1965. Phytochemistry, 4, N 3, 453.
468. Correll D. L. 1966. Science, 151, N 3712, 819.
469. Correll D. L., Tolbert N. E. 1962. Plant Physiol. 37, N 5, 627.
470. Costerton J. W. F., MacRobbie E. A. C. 1970. J. Exp. Bot. 21, N 68, 535.
471. Coulson C. B. 1953. Chem. and Ind. 38, 997.
472. Craig I. W., Leach C. K., Carr N. G. 1969. Arch. Mikrobiol. 65, N 3, 218.
473. Craigie J. S., McLachlan J. 1964. Canad. J. Bot. 42, N 1, 23.
474. Cronquist A. 1960. Botan. Rev. 26, 425.
475. Cronshaw J., Myers A., Preston R. 1958. Biochim. et biophys. acta, 27, N 1, 89.
476. Cullimore D. R. 1966. Nature, 209, N 5022, 531.
477. Curnutt S. G., Schmidt R. R. 1964. Biochim. et biophys. acta, 86, N 1, 201.
478. Czygan F.-C. 1964. Experientia, 20, N 10, 573.
479. Czygan F.-C. 1964. Naturwissenschaften, 51, N 22, 541.
480. Czygan F.-C. 1966. Z. Naturforsch. 21b, N 2, 197.
481. Dabni Z., Shilo M. 1966. J. Cell Biol. 28, N 3, 461.
482. Dagys J., Karaliute I. 1962. Liet. TSR aukstuju mokyklu mokslodarbai. Biol. N 2, 25.

483. Dahl E. 1964. Svensk naturvet. Statens naturvet. forskningsråd, Årsbok, Årg. 17, Stockholm, 211.
484. Dainty J., Hope A. B., Denby C. 1960. Austral. J. Biol. Sci. 13, N 3, 267.
485. Dainty J., Ginzburg B. Z. 1964. Biochim. et biophys. acta, 79, N 1, 122.
486. Dainty J., Zannoye R. J., Tarr S. E. 1970. J. Exp. Bot. 21, N 68, 558.
487. Dalmon J. 1970. Bull. inform. sci. techn. Com. énergie atom. N 145, 53.
488. Davies W. H., Mercer E. I., Goodwin T. W. 1966. Biochem. J. 98, N 2, 369.
489. Davis E. M., Wilcomb M. J. 1968. Water Res. 2, N 4, 311.
490. Deepesh De N., Ghosh S. N. 1965. J. Histochem. Cytochem. 13, N 4, 298.
491. Deevey E. S., Jr. 1964. Bio Science, 14, N 7, 33.
492. Dentice di Accadia F., Gribanovski-Sassu O., Romagnoli A., Tuttobello L. 1965. Nature, 208, N 5017, 1342.
493. Desikachary T. V., Dweltz N. E. 1961. Proc. Indian Acad. Sci. B53, N 4, 157.
494. Dettbarn W. D. 1962. Nature, 194, N 4834, 1175.
495. Deuticke H. J., Kathen H., Harden R. 1949. Naturwissenschaften, 36, N 2, 60.
496. Dewar E. T., Percival E. G. V. 1947. J. Chem. Soc. 1622.
497. Diamond J., Schiff J. A. 1970. Can. Bot. 48, N 6, 1277.
498. Diehn B. 1969. Biochem. et biophys. acta, 177, N 1, 136.
499. Diehn B. 1970. Photochem and Photobiol. 11, N 6, 407.
500. Dillon T., O'Colla P. 1940. Nature, 145, 749.
501. Dillon T., McKenna J. 1950. Proc. Roy. Irish. Acad. 53B, N 6, 45.
502. Dillon T., McKenna J. 1950. Nature, 165, 318.
503. Dillon T., O'Colla P. 1951. Proc. Roy. Irish. Acad. 54B, N 4, 51.
504. Donnelly P. V., Burklew M. A., Overstreet R. A. 1967. Profess. Papers Sev. Fla State Board Conservat. N 9, 90.
505. Doshi Y. A., Rao P. S. 1967. Indian J. Chem. 5, N 7, 342.
506. Doshi Y. A., Rao P. S. 1967. Nature, 216, N 5118, 931.
507. Doshi Y. A., Raju P. V., Rao P. S. 1968. Sci. and Cult. 34, N 12, 493.
508. Douglas A. G., Douraghi-Zadeh K., Eglinton G. 1969. Phytochemistry, 8, N 1, 285.
509. Drews G., Niklowitz W. 1956. Arch. Microbiol. 24, 147.
510. Drews G., Meyer H. 1964. Arch. Mikrobiol. 48, N 3, 259.
511. Drews G., Gollwitzer W. 1965. Arch. Mikrobiol. 51, N 2, 179.
512. Drobnica L., Ebringer L. 1963. Folia microbiol. 8, N 1, 56.
513. Droop M. R. 1955. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 34, N 2, 229.
514. Droop M. R. 1957. J. Gen. Microbiol. 16, N 1, 286.
515. Droop M. R. 1966. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 46, N 6, 659.
516. Droop M. R. 1966. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 46, N 6, 673.
517. Droop M. R. 1966. Some Contemporary in Marine Sci., Harold Barnes, Ed., George Allen and Unwin LTD, L. 269.
518. Droop M. R. 1968. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 48, N 3, 689.
519. Droop M. R., McGill S. 1966. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 46, N 6, 679.
520. Droop M. R., Elson K. G. R. 1966. Nature, 211, N 5053, 1096.
521. Dubash P. J., Rege D. V. 1967. Biochim. et biophys. acta, 141, N 1, 209.
522. Duff D. C. B., Bruce D. L., Antia N. J. 1966. Canad. J. Microbiol. 12, N 5, 877.
523. Duncan W. A. M., Manners D. J., Ross A. G. 1956. Biochem. J. 63, N 1, 44.
524. Duranton H., Schantz R. 1964. C. r. Acad. Sci. 259, N 22, 4114.
525. Duysens L. N. M., Ames J., Kamp B. M. 1961. Nature, 190, N 4775, 510.
526. Easley L. W. 1969. J. Protozool. 16, N 2, 286.
527. Echlin P. 1966. Sci. J. 2, N 4, 42.
528. Edelman M., Epstein H. T., Schiff J. A. 1966. J. Molec. Biol. 17, N 2, 463.
529. Edelman M., Swinton D., Schiff J. A., Epstein H. T., Zeldin B. 1967. Bacteriol. Revs, 31, N 4, 315.
530. Edmunds L. N., Jr. 1965. J. Cell. and Compar. Physiol. 66, N 2, 159.
531. Einsele W., Grim J. 1938. Zeitschr. Bot. 2, 545.
532. Ellner P. D., Steers E. 1955. Arch. Biochem. Biophys. 59, N 2, 534.
533. Enebo L. 1967. Acta chem. scand. 21, N 3, 625.
534. Enöckl F. 1968. Z. Pflanzenphysiol. 58, N 3, 240.
535. Epel B., Krauss R. W. 1966. Biochim. et biophys. acta, 120, N 1, 73.
536. Eppley R. W. 1959. J. Gen. Physiol. 43, N 1, 29.
537. Eppley R. W. 1962. Physiol. plantarum, 15, N 2, 246.
538. Epstein S. S. 1960. Nature, 188, N 4745, 143.
539. Erben K. 1967. Z. Pflanzenphysiol. 57, N 4, 329.
540. Ericson L. E., Widoff E., Banhidi Z. G. 1953. Acta chem. scand. 7, N 6, 974.
541. Eriksson C. E. A., Halldal P. 1965. Physiol. plantarum, 18, N 1, 146.
542. Erwin J., Bloch K. 1962. Biochem. Biophys. Res. Commun. 9, N 1—2, 103.
543. Ezz-Eldin M. T., Mamdouh Y. K. 1962 (1965). Unit. Arab. Rep. J. Bot. 5, 1.
544. Ezz-Eldin M. T., Mamdouh Y. K. 1962 (1965). Unit. Arab. Rep. J. Bot. 5, 13.
545. Falk M., Smith D. G., McLachlan J., McInnes A. G. 1966. Canad. J. Chem. 44, N 19, 2269.
546. Fay P. 1965. J. Gen. Microbiol. 39, N 1, 11.
547. Fay P., Fogg G. E. 1962. Arch. Mikrobiol. 42, N 3, 310.
548. Feldman J. F. 1968. Science, 160, N 3835, 1454.
549. Fellers C. 1918. Chem. Ztbl. 642.



550. Fewson C. A., Al-Hafifh M., Gibbs M. 1962. *Plant Physiol.* 37, N 3, 402.
551. Eindenegg G. R., Broda E. 1966. *Naturwissensch.* 53, N 14, 358.
552. Findlay G. P., Hope A. B., Pitman M. G., Smith F. A., Walker N. A. 1969. *Biochim. et biophys. acta*, 183, N 3, 565.
553. Fink H., Herold E. 1955. *Naturwissenschaften*, 42, N 18, 516.
554. Fink H., Herold E. 1956. *Naturwissenschaften*, 43, N 21, 498.
555. Fink H., Herold E. 1958. *Z. physiol. Chem.* 311, N 1—3, 13.
556. Fischer F. G., Dörfel H. 1955. *Hoppe-Seyl. Z. physiol. Chem.* 302, N 4—6, 186.
557. Fogg G. E. 1952. *Proc. Roy. Soc. B* 139, N 896, 372.
558. Fogg G. E. 1953. *The metabolism of algae*. London — New York.
559. Fogg G. E. 1956. *Ann. Bot.* 20, N 78, 265.
560. Fogg G. E., 1956. *Bacteriol. Revs.* 20, N 3, 148.
561. Fogg G. E. 1962. In Lewin R. A. 161, 475.
562. Fogg G. E. 1965. *Algal cultures and phytoplankton ecology*. Univ. Wisconsin Press, Madison and Milwaukee.
563. Fogg G. E., Westlake D. F. 1955. *Verhandel. internat. Ver. Limnol.* 12, 219.
564. Ford J. E., Goulden J. D. S. 1959. *J. Gen. Microbiol.* 20, N 2, 267.
565. Forrest H. S., Van Baalen C., Myers J. 1957. *Science*, 125, N 3250, 699.
566. Forrest H. S., Van Baalen C., Myers J. 1958. *Arch. Biochem. Biophys.* 78, N 1, 95.
567. Fosberg C., Taube O. 1967. *Physiol. plantarum*, 20, N 1, 200.
568. Fowden L. 1951. *Nature*, 167, N 4260, 1030.
569. Fowden L. 1952. *Biochem. J.* 52, N 2, 310.
570. Fowden L. 1962. *Endeavour*, 21, 35.
571. Fowden L. 1965. *Sci. Progr.* 53, N 212, 583.
572. Frank E. 1962. *Flora*, 152, N 1, 139.
573. Frank E., Lefort M., Martin H. H. 1962. *Biochem. and Biophys. Res. Commun.* 7, N 4, 322.
574. Fredrick J. F. 1951. *Physiol. plantarum*, 4, 621.
575. Fredrick J. F. 1952. *Physiol. plantarum*, 5, 37.
576. Fredrick J. F. 1953. *Physiol. plantarum*, 6, 100.
577. Fredrick J. F. 1959. *Physiol. plantarum*, 12, 511.
578. Fredrick J. F. 1964. *Phyton*, 21, N 1, 85.
579. Frei E., Preston R. D. 1961. *Nature*, 192, N 4806, 939.
580. Frei E., Preston R. D. 1962. *Nature*, 196, N 4850, 130.
581. Frei E., Preston R. D. 1964. *Proc. Soc. B* 160, N 980, 293.
582. Frei E., Preston R. D. 1967. *Proc. Roy. Soc. B* 169, N 1015, 127.
583. Frenzel N. 1897. *Naturwissenschaftl. Wochenschr.* 12, 14.
584. Friedlaender M. H. G., Cook W. H., Martin W. G. 1954. *Biochim. et biophys. acta*, 14, N 1, 136.

585. Fries L. 1960. *Physiol. plantarum*, 13, N 2, 264.
586. Fries L. 1963. *Physiol. plantarum*, 16, N 3, 695.
587. Fritsch F. E. 1935. *The structure and reproduction of the algae*. Cambridge, 1.
588. Fritsch F. E. 1944. *Botan. Rev.* 10, N 4, 223.
589. Fujimori E. 1964. *Nature*, 204, N 4963, 1091.
590. Fujita Y., Hattori A. 1960. *Plant and Cell Physiol.* 1, N 4, 281.
591. Fujita Y., Hattori A. 1960. *Plant and Cell Physiol.* 1, N 4, 293.
592. Fujita Y., Hattori A. 1962. *J. Biochem.* 51, N 1, 89.
593. Fujita Y., Hattori A. 1963. *J. Gen. and Appl. Microbiol.* 9, N 2, 253.
594. Furuya K. 1965. *Bot. Mag., Tokyo*, 78, N 926—927, 274.
595. Gaillard B. D. E. 1953. *Nature*, 171, N 4365, 1160.
596. Gallie G. 1965. *Flora*, 155, N 4, 596.
597. Gallie G. 1965. *Flora*, 156, N 2, 250.
598. Garnier J. 1964. *Physiol. veget.* 2, N 3, 273.
599. Garreau de Loubresse N. 1967. *C. r. Acad. Sci.* D265, N 25, 1980.
600. Gates J. A., Wilson W. B. 1960. *Limnol. Oceanogr.* 5, 171.
601. Genevois L. 1967. *Botaniste*, 50, N 1—6, 253.
602. Gerloff J. 1966. *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin*, 6, N 1—3, 18.
603. Gero De J. B. 1962. *Bull. Inst. peches marit. Maroc*. N 8, 29.
604. Gero De J. B. 1964. *Bull. Inst. peches marit. Maroc*. N 11, 13.
605. Gessner F., Hammer L. 1961. *Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente*, 1, N 1, 273.
606. Gibbs R. D. 1958. *J. Linnean Soc. London, Bot.* 56, N 365, Zool. 44, N 295, 49.
607. Gibbs R. D. 1965. *Lloydia*, 28, N 4, 279.
608. Gibor A., Izawa M. 1963. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 50, N 6, 1164.
609. Gingras G., Goldsby R. A., Calvin M. 1963. *Arch. Biochem. Biophys.* 100, N 2, 178.
610. Gingras G., Lavoire J. 1965. *Physiol. végét.* 3, N 2, 109.
611. Giraud G. 1959. *C. r. Acad. Sci.* 248, N 2, 277.
612. Giraud G. 1961. *Colloq. internat. Centre nat. rech. Sci.* N 103, 83.
613. Giudici De N. M. 1961. *Bol. Inst. bot. Univ. Catania*, 2, Ser. 3, 35.
614. Giudici De N. M., Tomaselli R. 1961. *Bol. Inst. bot. Univ. Catania*, 2, Ser. 3, 22.
615. Goedheer J. C., Birnie F. 1965. *Biochim. et biophys. acta*, 94, N 2, 579.
616. Gold K. 1964. *J. Protozool.* 11, N 1, 85.
617. Golueke C. G., Oswald W. J. 1962. *Appl. Microbiol.* 10, N 2, 102.
618. Goodwin T. W. 1957. *J. Gen. Microbiol.* 17, N 2, 467.
619. Goodwin T. W. 1961. *Proc. 5th Internat. Congr. Biochem. III Symp.* N 5, 18.
620. Goodwin T. W., Taha M. M. 1951. *Biochem. J.* 48, 513.

621. Goodwin T. W., Gross J. A., 1958. J. Protozool. 5, N 4, 292.
622. Gordon Y. E. 1961. Colloq. intern. Centre nat. rech. sci. N 103, 173.
623. Gorham P. R. 1962. Amer. J. Publ. Healt. 52, 12.
624. Graham H. W. 1951. In Smith G. M., 105.
625. Green P. B., Chapman G. B. 1955. Amer. J. Bot. 42, N 8, 685.
626. Green P. B. 1960. Biophys. and Biochem. Cytology, 7, N 2, 289.
627. Green J. 1963. Compar. Biochem. and Physiol. 9, N 4, 313.
628. Griffiths D. J. 1965. Sci. Progr. 53, N 212, 553.
629. Grodzinski B., Colman B. 1970. Plant Physiol. 45, N 6, 735.
630. Groot De J. E. 1947. Chronica Naturae, 103, 10.
631. Gruia L. 1966. Biol. plant. Acad. sci. bohemosl. 8, N 4, 273.
632. Gruner V. 1961. Colloq. intern. Centre nat. rech. sci. N 103, 183.
633. Grusky G. E., Aaronson S. 1969. J. Protozool. 16, N 4, 686.
634. Guérin-Dumartrait E. 1960. Année biol. 36, N 3—4, 171.
635. Guérin-Dumartrait E. 1966. Physiol. végét. 4, N 2, 135.
636. Guillard R. R. L. 1963. Sympos. Mar. Microbiol., Springfield. 93.
637. Guillard R. R. L., Cassie V. 1963. Limnol. and Oceanogr. 8, N 2, 161.
638. Guminsky S. 1960. Wiadomości botan. 4, N 2, 123.
639. Gupta A. B. 1953. Sci. and Culture, 19, 306.
640. Gurr N. I., Bloch K. 1966. Biochem. J. 99, N 2, 16c.
641. Haas P. 1935. Biochem. J. 29, N 6, 1297.
642. Haas P., Hill T. 1929. Biochem. J. 23, N 5, 1001.
643. Haas P., Hill T. 1931. Biochem. J. 26, N 5, 987.
644. Haas P., Hill T. 1933. Ann. Bot. 47, N 185, 55.
645. Hagene P. 1959. C. r. Acad. Sci. 248, N 4, 579.
646. Hager A. 1967. Planta, 74, N 2, 148.
647. Hager A. 1967. Planta, 76, N 2, 138.
648. Hager A., Meyer-Bertenrath T. 1967. Planta, 76, N 2, 149.
649. Haidak D. J., Mathews C. K., Sweeney D. M. 1966. Science, 152, N 3719, 212.
650. Haigh W. G., Beevers H. 1964. Arch. Biochem. and Biophys. 107, N 1, 152.
651. Haines T. H., Block R. J. 1962. J. Protozool. 9, N 1, 33.
652. Halldal P. 1963. Ber. Dtsch. bot. Ges. 76, N 8, 323.
653. Halldal P. 1967. Photochem. and Photobiol. 6, N 7, 445.
654. Hands S., Peat S. 1938. Nature, 142, N 3600, 797.
655. Hare T. A., Schmidt R. R. 1965. J. Cell. and Compar. Physiol. 65, N 1, 63.
656. Harris P., James A. T. 1969. Biochem. J. 112, N 3, 325.
657. Harris R. C. 1965. Ecology, 46, N 4, 539.
658. Hartman H., Krasna A. I. 1963. J. Biol. Chem. 238, N 2, 749.
659. Hashimoto Y., Okaichi T., Dang Le Dung, Noguchi T. 1968. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 34, N 6, 528.
660. Hase E., Morimura Y., Mihara S., Tamija H. 1958. Arch. Mikrobiol. 31, N 1, 87.
661. Hase E., Otsuka H., Mihara S., Tamija H. 1959. Biochim. et Biophys. acta, 35, N 1, 180.
662. Hase E., Mihara S., Tamija H. 1961. Plant and Cell Physiol. 2, N 1, 9.
663. Hassid W. Z. 1933. Plant physiol. 8, 480.
664. Hassid W. Z., 1935. J. Amer. Chem. Soc. 57, 2046.
665. Haug A. 1956. Tidskr. kjemi, bergves. of metallurgie, 16, N 1, 1.
666. Haug A. 1959. Acta chem. scand. 13, N 3, 601.
667. Haug A. 1961. Colloq. intern. Centre nat. rech. sci. N 103, 163.
668. Haug A., Jensen A. 1956. Proc. 2nd Internat. Seaweed Sympos., Trondheim, 1955, 10.
669. Haug A., Larsen B. 1956. 2nd Internat. Seaweed Sympos., 16.
670. Haug A., Larsen B. 1958. Nature, 181, N 4617, 1224.
671. Haug A., Smidsrød O. 1965. Acta chem. scand. 19, N 5, 1221.
672. Haug A., Smidsrød O. 1967. Nature, 215, N 5106, 1167.
673. Haug A., Myklestad S., Larsen B., Smidsrød O. 1967. Acta chem. scand. 21, N 3, 768.
674. Haxo F. T., Fork D. C. 1959. Nature, 184, N 4692, 1051.
675. Hegler R. 1901. Jahr. wiss. Botan. 36, 229.
676. Hegnauer R. 1962. Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 1. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart.
677. Hegnauer R. 1965. Lloydia, 28, N 4, 267.
678. Hegnauer R. 1967. Pure and Appl. Chem. 14, N 1, 173.
679. Heilbron J. M., Phipers R. F., Wright H. R. 1934. J. Chem. Soc. 1572.
680. Heiser C. B., Jr. 1966. Bioscience, 16, N 1, 31.
681. Hellebust J. A. 1967. Excretion of organic compounds by cultured and natural populations of marine phytoplankton, Estuaries, Washington, D. C. 361.
682. Hellebust J. A., Guillard R. R. L. 1967. J. Phycol. 3, N 3, 132.
683. Helmcke J.-G. 1954. Naturwissenschaften, 41, N 11, 254.
684. Helmy F. M., Hack M. H., Yaeger R. G. 1967. Compar. Biochem. and Physiol. 23, N 2, 565.
685. Henninger M. D., Bhagavan H. N., Crane F. L. 1965. Arch. Biochem. and Biophys. 110, N 1, 69.
686. Hermann E. C., Schmidt R. R. 1965. Biochim et biophys. acta, 95, N 1, 63.
687. Hess J. L., Tolbert N. E. 1967. Plant Physiol. 42, N 3, 371.
688. Hess J. L., Tolbert N. E., Pike L. M. 1967. Planta, 74, N 3, 278.
689. Heywood V. H., McNeill J. 1964. Nature, 203, N 4951, 1220.

690. Hirase S., Araki C., Ito T. 1958. Bull. Chem. Soc. Japan. 31, 428.  
 691. Hirst E., 1958. Proc. Chem. Soc. 177.  
 692. Hirst E., Jones J. K. N. 1938. J. Chem. Soc. 1174.  
 693. Hoare D. S., Moore R. B. 1965. Biochim. et biophys. acta, 109, N 2, 622.  
 694. Hoare D. S. Hore S. L. 1966. J. Bacteriol. 92, N 2, 375.  
 695. Höcht H., Martin H. H., Kandler O. 1965. Z. Pflanzenphysiol. 53, N 1, 39.  
 696. Hoffman C. 1953. Planta, 42, N 1/2, 156.  
 697. Hogetsu K., Sakamoto M., Sumikawa H. 1959. Bot. Mag. Tokyo, 72, N 856, 421.  
 698. Hogg J., Williams E. J., Johnston R. J. 1968. Biochim. et biophys. acta, 150, N 4, 640.  
 699. Hogg J., Williams E. J., Johnston R. J. 1969. Biochim. et biophys. acta, 173, N 3, 564.  
 700. Holm-Hansen O., Brown G. W., Jr. 1963. Plant and Cell Physiol. 4, N 4, 299.  
 701. Holm-Hansen O., Prasad R., Lewin R. A. 1965. Phycologia, 5, N 1, 1.  
 702. Holt C. von, Holt M. von, 1968. Compar. Biochem. and Physiol. 24, N 1, 73.  
 703. Hooper J. K. 1970. J. Biol. Chem. 245, N 17, 4327.  
 704. Hood D. W., Park K. 1962. Physiol. plantarum, 15, N 2, 273.  
 705. Hope A. B., Walker N. A. 1960. Austral. J. Biol. Sci. 13, N 3, 277.  
 706. Hortobágyi T. 1958. Acta agron. Acad. sci. hung. 8, N 1—2, 103.  
 707. Hortobágyi T., Vigassy J. 1967. Acta biol. Acad. sci. hung. 18, N 2, 151.  
 708. Hough L., Jones J. K. N., Wadman W. H. 1952. J. Chem. Soc. 3393.  
 709. Hoyer B. H., McCarthy B. J., Bolton E. T. 1964. Science, 144, 959.  
 710. Huffman G. W., Rebers P. A., Spriestersbach D. R., Smith F. 1955. Nature, 175, N 4466, 990.  
 711. Hulanicka D., Erwin J., Bloch K. 1964. J. Biol. Chem. 239, N 9, 2778.  
 712. Humphrey G. F. 1963. Austral. J. Marine and Freshwater Res. 14, N 2, 148.  
 713. Humphrey G. F. 1967. Carbohydrate Res. 4, N 6, 507.  
 714. Hustedt F. 1956. Kieselalgen (Diatomeen), Stuttgart.  
 715. Huth W. 1967. Flora, A158, N 1, 58.  
 716. Ikawa M., Borowski P. T., Chakravarti A. 1968. Appl. Microbiol. 16, N 4, 620.  
 717. Ikemori M., Nishida K. 1965. Annual Rept. Noto Marine Lab. 5, 23.  
 718. Iriki Y., Suzuki T., Nisizawa K., Miwa T. 1960. Nature, 187, N 4731, 82.  
 719. Ishida Y. 1968, Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ. N 94, 47.  
 720. Ishida Y., Kadota H. 1967. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 33, N 8, 782.  
 721. Ito K. 1963. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 29, N 8, 771.

722. Ito K., Hashimoto Y. 1965. Agric. and Biol. Chem. 29, N 9, 832.  
 723. Iwamura T. 1955. Biochem. 42, N 5, 575.  
 724. Iwamura T., Hase E., Morimura Y., Tamiya H. 1955. Suomalais. tiedekat. toimitus. Sar. A11, N 60, 80.  
 725. Iwamura T., Kuwashima S. 1964. Biochim et biophys. acta, 80, N 4, 678.  
 726. Iwamura T., Muto N. 1964. Plant and Cell Physiol. 5, N 3, 359.  
 727. Iwasaki H. 1965. Plant and Cell Physiol. 6, N 2, 325.  
 728. Iwasaki H. 1967. J. Phycol. 3, N 1, 30.  
 729. Iwata I., Sakurai Y. 1963. Agric. and Biol. Chem. 27, N 4, 253.  
 730. Iwata I., Sakurai Y. 1963. Agric. and Biol. Chem. 27, N 4, 259.  
 731. Jackson D. F., Ed. 1963. Algae and man. New York.  
 732. Jakob H. 1957. C. r. Acad. Sci. 244, N 14, 1968.  
 733. Jakob K. M., Venkataraman G. S. 1962, Phycos, 1, N 2, 105.  
 734. Jacobi G. 1957. Planta, 49, N 1, 1.  
 735. Jacobi G. 1957. Kieler Meeresforsch. 13, N 2, 212.  
 736. Jacobi G. 1957. Naturwissenschaften, 44, N 8, 265.  
 737. Jacobi G. 1957. Planta, 49, N 6, 561.  
 738. Jacobi G. 1959. Kieler Meeresforsch. 15, N 2, 161.  
 739. Jahnke E., Libbert E. 1964. Z. Bot. 52, N 3, 283.  
 740. Jeffrey S. W. 1965. Austral. J. Marine and Freshwater Res. 16, N 3, 307.  
 741. Jeffrey S. W., Allen M. B. 1964. J. Gen. Microbiol. 36, N 2, 277.  
 742. Jenkins D., Medsker L. L., Thomas J. F. 1967. Environ. Sci. and Technol. 1, N 9, 731.  
 743. Jennings R. C. 1968. Planta, 80, N 1, 34.  
 744. Johannes R. E. 1964. Limnol. and Oceanogr. 19, N 2, 224.  
 745. John P. C. L., Thurston C. F., Syrett P. J. 1970. Biochem. J. 119, N 5, 913.  
 746. Johnson R. A., Schmidt R. R. 1963. Biochim. et biophys. acta, 74, N 3, 428.  
 747. Johnston R. 1963. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 43, N 2, 409.  
 748. Johnston R. 1963. Limnol. and Oceanogr. 8, N 2, 270.  
 749. Johnston R., Percival E. G. V. 1950. J. Chem. Soc., 1994.  
 750. Joliot A. 1965. Physiol. végét. 3, N 4, 329.  
 751. Jona R. 1965. Ricerca sci., P. 2, Sez. B. 6, N 4, 369.  
 752. Jones K., Stewart W. D. P. 1969. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 49, N 2, 475.  
 753. Jones W. G. M., Peat S. 1942. J. Chem. Soc., 225.  
 754. Jones R. F. 1958. Rev. algol 4, N 2, 91.  
 755. Jones R. F. 1962. J. Cell. and Compar. Physiol. 60, N 1, 61.  
 756. Jones R. F. 1963. Physiol. plantarum, 16, N 3, 636.  
 757. Jørgensen E. G. 1953. Physiol. plantarum, 6, N 2, 301.  
 758. Jørgensen E. G. 1964. Physiol. plantarum, 17, N 2, 407.  
 759. Jørgensen E. G. 1964. Physiol. plantarum, 17, N 1, 136.

760. Kadota H., Ishida Y. 1968. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 34, N 6, 512.
761. Kanai R., Aoki S., Miyachi S. 1965. Plant and Cell Physiol. 6, N 3, 467.
762. Kanazawa T. 1964. Plant and Cell Physiol. 5, N 3, 33.
763. Kanazawa T., Yanagisawa T., Tamija H. 1966. Z. Pflanzenphysiol. 54, N 1—2, 57.
764. Kandatsu M., Yasui T. 1963. J. Japan Soc. Food and Nutrit. 16, N 4, 318.
765. Kandler O. 1961. Naturwissenschaften, 48, N 18, 604.
766. Kanwisher J. W. 1966. Some Contemp. Studies Marine Sci. 407. PЖБ, 1968, 1B107.
767. Kappanna A. N., Rao A. V., Mody I. C. 1962. Cur. Sci. 31, N 11, 463.
768. Kappanna A. N., Sitakara R. V. 1962. J. Sci. and Ind. Res. B 21, N 11, 559.
769. Karlström O. 1963. Rapp. Norsk inst. tang — of tare-forskn. A, N 29, 10.
770. Karrer P., Jucker E. 1950. Carotenoids. New York.
771. Katayama T. 1955. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 21, N 6, 412, 420, 425.
772. Katayama T. 1960. Bull. Japan Soc. Phycol. 8, 79.
773. Katayama T. 1964. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 30, N 5, 436.
774. Katayama M., Benson A. A. 1967. Plant Physiol. 42, N 3, 308.
775. Kates J. R., Jones R. F. 1964. Science, 143, N 3602, 145.
776. Kates J. R., Jones R. F. 1966. J. Cell. Physiol. 67, N 1, 101.
777. Kates J. R., Jones R. F. 1967. Biochim. et biophys. acta, 145, N 1, 153.
778. Kathen H. 1950. Arch. Microbiol. 14, 602.
779. Katsuura K. 1953. J. Chem. Soc. Japan, 56, 903.
780. Katsuura K., Suzuki S. 1956. Repts Fac. Engng Shizuoka Univ. N 7, VII—90, VIII—94.
781. Kauss H. 1965. Z. Pflanzenphysiol. 53, N 1, 58.
782. Kauss H. 1967. Nature, 214, N 5093, 1129.
783. Kauss H. 1968. Z. Pflanzenphysiol. 58, N 3, 281.
784. Kawaguchi K., Yamada S., Miyama S. 1953. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 19, N 5, 481.
785. Kayama M., Tsuchiya Y., Mead J. F. 1963. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 29, N 5, 452.
786. Kaye O. M., Salomon R., Fridlender B. 1967. J. Molec. Biol. 24, N 3, 479.
787. Keith M. L., Weber J. N. 1965. Science, 150, N 3695, 498.
788. Kelly S. 1953. Biol. Bull. 104, N 2, 138.
789. Kenyon C. N., Stanier R. Y. 1970. Nature, 227, N 5263, 1164.
790. Kershaw K. A. 1964. Quantitative and dynamic ecology. Edward Arnold Ltd, London.
791. Kessler H. 1964. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch. 10, N 1—4, 73.
792. Kessler H. 1964. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch. 11, N 3—4, 258.

793. Kessler E., Czygan F. C. 1963. Experientia, 19, N 2, 89.
794. Kessler E., Czygan F. C. 1966. Arch. Mikrobiol. 54, N 1, 37.
795. Kevern N. R. 1964. Science, 145, N 3639, 1445.
796. Kimura V. 1963. Sci. Repts Tohoku Univ., Ser. 4, 29, N 3—4, 295.
797. Kindel P., Gibbs M. 1963. Nature, 200, N 4903, 260.
798. Kirchmann R. J., Bonotto S. 1970. Improv. Plant Protein Nucl. Techniq. Vienna, 411.
799. Kirk J. T. O. 1968. Planta, 78, N 2, 200.
800. Kittredge J. S., Horiguchi M., Williams P. M. 1969. Compar. Biochem. and Physiol. 29, N 2, 859.
801. Kleerekoper H. 1953. J. Fish. Res. Board Canada, 10, 283.
802. Kleinig H., Egger K. 1967. Phytochemistry, 6, N 4, 611.
803. Kleinkauf H. 1964. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch. 11, N 1, 39.
804. Klemperer H. G. 1957. Biochem. J. 67, N 3, 381.
805. Klenk E., Eberhagen D. 1962. Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem. 328, N 3—6, 189.
806. Klenk E., Knipprath W., Eberhagen D., Koof H. P. 1963. Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem. 334, N 1—6, 44.
807. Knutsen G. 1965. Biochim. et biophys. acta, 103, N 3, 495.
808. Koehler L. D., Linskens H. F. 1967. Protoplasma, 64, N 2, 209.
809. Korn E. D. 1963. Biochem. and biophys., Res. Commun., 14, N 1, 1.
810. Korn E. D. 1964. J. Lipid Res. 5, N 3, 352.
811. Kowallik W. 1965. Planta, 64, N 2, 191.
812. Kowallik W. 1965. Flora, A156, N 2, 231.
813. Kowallik W. 1967. Plant Physiol. 42, N 5, 672.
814. Krauss R. W., Galloway R. A. 1963. Ann. N. Y. Acad. Sci. 102, N 3, 707.
815. Krausz H., Broda E. 1965. Monatsh. Chem. 96, N 2, 695.
816. Krinsky N. I., Gordon A., Stern A. I. 1964. Plant Physiol. 39, N 3, 441.
817. Krinsky N. I., Levine R. P. 1964. Plant Physiol. 39, N 4, 680.
818. Krisna Pillai V. 1956. Proc. Indian Acad. Sci. B44, N 1, 3.
819. Krisna Pillai V. 1957. Proc. Indian Acad. Sci. B45, N 2, 43.
820. Krisna Pillai V. 1957. Proc. Indian Acad. Sci. B45, N 3, 101.
821. Kubin S. 1959. Biol. plant. Acad. Sci. Bohemosl. 1, N 1, 3.
822. Kuenzler E. J., Guillard R. R. L., Corwin N. 1963. Deep-Sea Res. 10, N 6, 749.
823. Kuhl A. 1960. In Ergebnisse der Biol. Berlin. 23, 144.
824. Kull U., Hentschel G. 1966. Naturwissenschaften, 53, N 3, 83.
825. Kylin H. 1913. Z. physiol. Chem. 83, 171.
826. Kylin H. 1915. Z. physiol. Chem. 94, 337.



827. Kylin H. 1918. Hoppe — Seyler's Z. physiol. Chem. 101, 236.  
 828. Kylin H. 1943. Förn. Kgl. Fysiografiska Sällsk. Lund, 13, N 13, 1.  
 829. Kykin H. 1943. Förn. Kgl. Fysiografiska Sällsk. Lund, 13, N 17, 1.  
 830. Kylin A. 1964. Physiol. plantarum, 17, N 2, 384.  
 831. Kylin A. 1964. Physiol. plantarum, 17, N 2, 422.  
 832. Kylin A. 1964. Biochem. and biophys. Res. Commun. 16, N 6, 497.  
 833. Labruto G., Bruno E. 1960. Ann. chimica, 50, N 10, 1349.  
 834. Lampen J. O., Arnow P. 1961. J. Bacteriol. 82, N 2, 247.  
 835. Lange W. 1967. Nature, 215, N 5107, 1277.  
 836. Lannoye R. J., Tarr S. E., Dainty J. 1970. J. Exp. Bot. 21, N 68, 543.  
 837. Larsen B., Haug A. 1958. Rapp. Norsk inst. tang- og tare-forskn. N 20, 29.  
 838. Larsen B., Haug A. 1963. Acta chem. scand. 17, N 6, 1646.  
 839. Larsen B., Haug A., Painter T. J. 1966. Acta chem. scand. 20, N 1, 219.  
 840. Laur M.-H. 1959. C. r. Acad. Sci. 249, N 3, 453.  
 841. Laur M.-H. 1965. Rev. gén. bot. 72, N 849, 57.  
 842. Le Bourhis M. 1965. Recueil trav. Stat. marine Endoume, N 53, 37.  
 843. Lefrançois G. M. 1960. Rev. cytol. et biol végét. 22, N 1, 37.  
 844. Leon De A. I., Eufemio N., Pineda M. 1963. Philippine J. Sci. 92, N 1, 77.  
 845. Léonard J. 1968. Bull. Soc. roy. bot. Belg. 101, N 1, 179.  
 846. Levedahl B. H. 1965. Exptl. Cell Res. 39, N 1, 233.  
 847. Levedahl B. H. 1966. Exptl. Cell Res. 44, N 2—3, 383.  
 848. Levedahl B. H., Wilson B. W. 1965. Exptl. Cell Res. 39, N 1, 242.  
 849. Levin E., Lennarz W. J., Bloch K. 1964. Biochim. et biophys. acta, 84, N 4, 471.  
 850. Levin E. J., Bloch K. 1964. Nature, 202, N 4927, 90.  
 851. Lewin J. C. 1953. J. Gen. Microbiol. 9, 305.  
 852. Lewin J. C. 1954. J. Gen. Physiol. 37, N 5, 589.  
 853. Lewin J. C. 1955. J. Gen. Physiol. 39, N 1, 1.  
 854. Lewin J. C. 1955. J. Gen. Microbiol. 13, N 1, 162.  
 855. Lewin J. C. 1965. Naturwissenschaften, 52, N 3, 70.  
 856. Lewin J. C. 1966. Phycologia, 6, N 1, 1.  
 857. Lewin J. C., Reimann B. E., Busby W. F., Volcani B. E. 1966. In Cell Synchrony, Ed. Cameron I. L., Padilla G. M. Acad. Press Inc., New York, 169.  
 858. Lewin J. C., Lewin R. A. 1967. J. Gen. Microbiol. 46, N 3, 361.  
 859. Lewin R. A. 1956. Canad. J. Microbiol. 2, N 7, 665.  
 860. Lewin R. A., 1958. Limnol. and Oceanogr. 3, N 1, 111.  
 861. Lewin R. A., Lewin J. C., Philpott D. E. 1958. J. Gen. Microbiol. 18, N 2, 418.  
 862. Lewin R. A., Ed. 1962. Physiology and biochemistry of algae. New York—London.

863. Lewis E. J., Gonzalves E. A. 1960. New Phytologist. 59, N 1, 109.  
 864. Lewis E. J. 1962. Rev. algol. 6, N 3, 209.  
 865. Lewis E. J. 1963. Proc. Nat. Inst. Sci. India, B29, N 3, 263.  
 866. Lewis E. J. 1963. Rev. algol. 7, N 1, 15.  
 867. Lewis E. J. 1963. Proc. Nat. Inst. Sci. India, B29, N 2, 137.  
 868. Lewis E. J. 1964. Rev. algol. 8, N 3, 237.  
 869. Lewitus Z., Schreiber H. 1963. Nature, 200, N 4909, 893.  
 870. Liebisch W. 1929. Z. Botan. 22, N 1/2, 1.  
 871. Lin Tsau-yen, Hassid W. Z. 1964. J. Biol. Chem. 239, N 3, 944.  
 872. Lin Tsau-yen, Hassid W. Z. 1966. J. Biol. Chem. 241, N 14, 3283.  
 873. Lin Tsau-yen, Hassid W. Z. 1966. J. Biol. Chem. 241, N 22, 5284.  
 874. Lindberg B. 1953. Acta chem. scand. 7, N 7, 1119.  
 875. Lindberg B. 1954. Acta chem. scand. 8, 869.  
 876. Lindberg B. 1955. Acta chem. scand. 9, 1097.  
 877. Lindberg B., McPherson J. 1954. Acta chem. scand. 8, V (1547), VI (1875).  
 878. Links J., Verloop A., Havinga E. 1961. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol. 27, N 2, 161.  
 879. Litchfield C. D., Hood D. W. 1964. Verhandl. Intern. Verein. theoret. und angew. Limnol. 15, N 2, 817.  
 880. Lloyd D. 1965. Biochim. et biophys. acta, 110, N 2, 425.  
 881. Loeblich A. R., III. 1966. Phycos, 5, N 1—2, 216.  
 882. Loeblich A. R., III, Smith F. A. 1968. Lipids, 3, N 1, 5.  
 883. Lovern J. A. 1936. Biochem. J. 30, N 3, 387.  
 884. Low E. M. 1955. J. Marine Res. 14, N 2, 199.  
 885. Low E. M. 1958. Nature, 182, N 4642, 1096.  
 886. Lubitz J. A. 1963. J. Food. Sci. 28, N 2, 229.  
 887. Lucas H. J., Stewart W. T. 1940. J. Amer. Chem. Soc. 62, 1792.  
 888. Lundin H., Ericson L.-E. 1956. 2nd Internat. Seaweed Sympos., Trondheim, 1955, 39.  
 889. Lynch V. H., Gillmor R. G. 1966. Biochim. et biophys. acta, 115, N 2, 253.  
 890. Lysek G., Simonis W. 1968. Planta, 79, N 4, 319.  
 891. Maass H. 1962. Bot. marina, 3, Suppl. 86.  
 892. Macdowall F. D. H., Bednar T., Rosenberg A. 1968. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 59, N 4, 1356.  
 893. Macpherson M. G., Young E. G. 1952. Canad. J. Bot. 30, N 1, 67.  
 894. MacRobbie E. A. C. 1962. J. Gen. Physiol. 45, N 5, 861.  
 895. MacRobbie E. A. C. 1964. J. Gen. Physiol. 47, N 5, 859.  
 896. MacRobbie E. A. C., Dainty J. 1958. Physiol. plantarum, 11, N 4, 782.  
 897. MacRobbie E. A. C., Dainty J. 1958. J. Gen. Physiol. 42, N 2, 335.

898. Maeshige S. 1963. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 29, N 4, 359.  
 899. Magne F. 1958. C. r. Acad. Sci. 246, N 18, 2641.  
 900. Majak W., Craigie J. S., McLachlan J. 1966. Canad. J. Bot. 44, N 5, 541.  
 901. Makisumi S. 1959. J. Biochem. 46, N 1, 63.  
 902. Mangin L. 1908. Ann. Sci. naturelles Bot. 8, Ser. 9, 177.  
 903. Manton I. 1965. Advances Bot. Res. 2, 1.  
 904. Marechal L. R., Goldemberg S. H. 1964. J. Biol. Chem. 239, 3163.  
 905. Marker A. F. H. 1965. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 45, N 3, 755.  
 906. Marmur J., Falkow S., Mandel M. 1963. Ann. Rev. Microbiol. 17, 329.  
 907. Maruo B., Hattori T., Takahashi H. 1965. Agric. and Biol. Chem. 29, N 12, 1084.  
 908. Marzullo G., Danforth W. F. 1964. J. Gen. Microbiol. 34, N 1, 9.  
 909. Marzullo G., Danforth W. F. 1969. J. Gen. Microbiol. 55, N 2, 257.  
 910. Massé. 1969. S. r. Acad. Sci. D268, N 24, 2896.  
 911. Matsuoka S. 1963. Acta Scholae med. Gifu, 11, N 1, 1.  
 912. Matterne M. 1969. Kiel. Meeresforsch. 25, N 2, 290.  
 913. Mautner H. G. 1954. Econ. Bot. 8, 174.  
 914. Mazur A., Clarke H. T. 1938. J. Biol. Chem. 123, N 3, 729.  
 915. Mazur A., Clarke H. T. 1942. J. Biol. Chem. 143, N 1, 39.  
 916. McAllister C. D., Shah N., Strickland J. D. H. 1964. J. Fish. Res. Board Canada, 21, N 1, 159.  
 917. McCalla D. R., Allan R. K. 1964. Nature, 201, N 4918, 504.  
 918. McFarren E. F., Schafer M. L., Campbell J. E., Lewis K. H., Jensen E. T., Schantz E. J. 1960. Advan. Food. Res. 10, 135.  
 919. McIntire C. D., Tinsley I. J., Lawry R. R. 1969. J. Phycol. 5, N 1, 26.  
 920. McKern H. H. G. 1965. J. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, 98, N 1, 1.  
 921. McLachlan J. 1961. Canad. J. Microbiol. 7, N 3, 399.  
 922. McLachlan J., Craigie J. S. 1964. Canad. J. Bot. 42, N 3, 387.  
 923. McLachlan J., Craigie J. S. 1966. J. Phycol. 2, N 4, 133.  
 924. McLachlan J., Craigie J. S. 1966. Some Contemp. Studies Marine Sci. London, George Allen and Unwin, 511.  
 925. McLachlan J., McInnes A. G., Falk M. 1965. Canad. J. Bot. 43, N 6, 707.  
 926. Meeuse B. J. D. 1963. Acta Bot. Neerlandica, 12, 315.  
 927. Meeuse B. J. D., Kreger D. R. 1952. Biochim. et biophys. acta, 9, 300.  
 928. Meeuse B. J. D., Kreger D. R. 1954. Biochim. et biophys. acta, 13, N 4, 593.  
 929. Meeuse B. J. D., Kreger D. R. 1956. Biochim. et biophys. acta, 19, N 2, 372.

930. Meeuse B. J. D., Andries M., Wood J. A. 1960. J. Exptl. Bot. 11, N 32, 129.  
 931. Meeuse B. J. D., Smith B. N. 1961. Planta, 57, N 6, 624.  
 932. Mehran A.-R., Tremblay J.-L. 1965. Rev. canad. Biol. 24, N 1, 29.  
 933. Merac M.-L. 1955. C. r. Acad. Sci. 241, N 1, 88.  
 934. Merac M.-L. 1956. C. r. Acad. Sci. 243, 714.  
 935. Merola A., Rigano C. 1963 (1964), Delpinoa, 5, 43.  
 936. Meszes G., Erdei L. 1969. Acta biochim. biophys. Acad. sci. hung. 4, N 2, 131.  
 937. Meszes G., Erdei L. 1969. Acta biochim. biophys. Acad. sci. hung. 4, N 4, 357.  
 938. Mihara S. 1961. Plant and Cell Physiol. 2, N 1, 25.  
 939. Mirande R. 1913, C. r. Acad. Sci. 1956, 475.  
 940. Mita K. 1960. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 26, N 10, 1010.  
 941. Mita K. 1960. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 26, N 10, 1013.  
 942. Mita K. 1961. Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 27, N 3, 239.  
 943. Miwa T., Iriki Y., Suzuki T. 1961. Colloq. internat. Centre nat. rech. sci. N 103, 135.  
 944. Miyachi S., Miyachi S., Tamiya H. 1962. Plant and Cell Physiol. 3, N 2, 193.  
 945. Miyachi S., Kanai R., Mihara S., Miyachi S., Aoki S. 1964. Biochim. et biophys. acta, 93, N 3, 625.  
 946. Miyachi S., Miyachi S., Benson A. A. 1965. Plant and Cell Physiol. 6, N 4, 789.  
 947. Miyachi S., Miyachi S., Benson A. A. 1966. J. Protozool. 13, N 1, 76.  
 948. Miyachi S., Miyachi S. 1966. Plant Physiol. 41, N 3, 479.  
 949. Miyake S. 1959. J. Chem. Soc. Japan Industr. Chem. Soc. 62, N 3, 422.  
 950. Miyazawa K., Ito K., Matsumoto F. 1969. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 35, N 12, 1215.  
 951. Moore B. G., Tischer R. G. 1964. Science, 145, N 3632, 596.  
 952. Moore B. G., Tischer R. G. 1965. Canad. J. Microbiol. 11, N 6, 877.  
 953. Mori T. 1953. Advances in carbohydrat. chem. 8, 315.  
 954. Mori T., Fumoto S. 1949. J. Agric. Chem. Soc. Japan, 23, 81.  
 955. Morita M. 1957. J. Chem. Soc. Japan Pure Chem. Sec. 78, N 11, 1598.  
 956. Morris I., Syrett P. J. 1963. Arch. Mikrobiol. 47, N 1, 32.  
 957. Morris I., Syrett P. J. 1965. J. Gen. Microbiol. 38, N 1, 21.  
 958. Moss B. L. 1948. Ann. Bot. 12, N 47, 267.  
 959. Moss B. L. 1950. Ann. Bot. 14, N 55, 396.  
 960. Moss B. L. 1950. Ann. Bot. 14, N 55, 411.  
 961. Mowat J. A. 1964. C. r. 4e Congr. internat. algues marines, Biarritz. 1961. 352.  
 962. Moyse A. 1961. Colloq. intern. Centre nat. rech. sci. N 103, 69.  
 963. Mücke D., Dummier W. 1964. Z. allgem. Mikrobiol. 4, N 3, 259.

964. Müller D. G. 1967. *Naturwissenschaften*, 54, N 18, 496.  
 965. Müller D. G. 1968. *Planta*, 81, N 2, 160.  
 966. Munda I. 1961. *Rapp. et proc. verb. réun. Commiss. internat. explorat. sci. Mer méditerran.* 16, N 2, 509.  
 967. Munda I. 1963. *Bot. marina*, 5, N 2—3, 84.  
 968. Munda I. 1964. *C. r. 4e Congr. internat. algues marines*, Biarritz. 1961, 353.  
 969. Munda I. 1964. *Bot. marina*, 6, N 1—2, 158.  
 970. Müntz K. 1966. *Naturwissenschaften*, 53, N 8, 200.  
 971. Muscatine L., Karakashian S. J., Karakashian M. W. 1967. *Compar. Biochem. and Physiol.* 20, N 1, 1.  
 972. Myklestad S. 1968. *J. Appl. Chem.* 18, N 1, 30.  
 973. Myklestad S. 1968. *J. Appl. Chem.* 18, N 7, 222.  
 974. Nagai J., Bloch K. 1965. *J. Biol. Chem.* 240, N 9, 3702.  
 975. Nakamura T. 1958. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* 23, 647.  
 976. Nalewajko C. 1966. *Limnol. and Oceanogr.* 11, N 1, 1.  
 977. Nalewajko C., Chowdhuri N., Fogg G. E. 1963. *Studies on microalgae and photosynthetic bacteria*, Tokyo, 171.  
 978. Nasatir M., Brooks A. E. 1966. *J. Phycol.* 2, N 4, 144.  
 979. Neujahr H. Y., Fries L. 1966. *Acta chem. scand.* 20, N 2, 347.  
 980. Nevo Z., Sharon N. 1967. *Israel J. Chem.* 5, N 4a, 139.  
 981. Newman S., Loeb L., Conrad C. M. 1953. *J. Polymer Sci.* 10, 463.  
 982. Nichols B. W. 1965. *Biochim. et biophys. acta*, 106, N 2, 274.  
 983. Nichols B. W. 1968. *Lipids*, 3, N 4, 354.  
 984. Nichols B. W., Harris R. V., James A. T. 1965. *Biochem. and biophys. Res. Commun.* 20, N 3, 256.  
 985. Nichols B. W., James A. T., Breuer J. 1967. *Biochem. J.* 104, N 2, 486.  
 986. Nichols B. W., Wood B. J. B. 1968. *Lipids*, 3, N 1, 46.  
 987. Nicholasi E., Preston R. D. 1952. *Proc. Roy. Soc., B* 140, 244.  
 988. Nielsen E. Steeman, 1955. *Nature*, 176, N 4481, 553.  
 989. Nielsen E. Steeman 1963. *Physiol. plant.* 16, N 2, 466.  
 990. Northcote D. H., Goulding K. J., Horne R. W. 1958. *Biochem. J.* 70, N 3, 391.  
 991. Norton J., Roth J. S. 1967. *Compar. Biochem. and Physiol.* 23, N 2, 361.  
 992. Nultsch W. 1962. *Biochim. et biophys. acta*, 59, N 2, 213.  
 993. Nultsch W., Richter G. 1963. *Arch. Mikrobiol.* 47, N 2, 207.  
 994. Nunn J. R., Holdt M. M. von, 1957. *J. Chem. Soc.* 1094.  
 995. O'Carra P., O'hEocha C. 1965. *Phytochemistry*, 4, N 4, 635.  
 996. Odum W. E. 1968. *Chesapeake Sci.* 9, N 3, 202.  
 997. Ogino C. 1955. *J. Tokyo Univ. Fish.* 41, N 2, 108.  
 998. O'hEocha C. 1958. *Arch. Biochem. biophys.* 73, N 1, 207.  
 999. O'hEocha C., Raftery M. 1959. *Nature*, 184, N 4692, 1049.  
 1000. O'hEocha C. 1961. *Colloq. intern. Centre nat. rech. sci.* N 103, 121.

1001. O'hEocha C., Lambe R. F. 1961. *Arch. Biochem. and Biophys.* 93, N 2, 458.  
 1002. O'hEocha S. 1962. In Lewin R. A., 421.  
 1003. O'hEocha C., O'Carra P., Mitchell D. 1964. *Proc. Roy. Irish. Acad.* B63, N 10, 191.  
 1004. Ohmann E. 1962. *Flora*, 152, N 4, 610.  
 1005. Ohmann E. 1962—63. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 33, N 3, 331.  
 1006. Ohmann E. 1963. *Naturwissenschaften*, 50, N 17, 578.  
 1007. Ohmann E. 1964. *Biochim. et biophys. acta*, 82, N 2, 325.  
 1008. Oishi K., Kunisaki N., Okumura A. 1969. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 35, N 12, 1189.  
 1009. Okuda A., Ida S. 1966. *Soil. Sci. and Plant Nutr.* 12, N 1, 23.  
 1010. Omura H., Osajima Y., Uchio R., Nakamura Y. 1969. *Food and Nutr.* 22, N 3, 139.  
 1011. O'Neill A. N. 1955. *J. Amer. Chem. Soc.* 77, 6324.  
 1012. Osajima Y., Yamafuji K. 1964. *Enzymologia*, 27, N 2, 129.  
 1013. Otsuka H. 1961. *J. Gen. and Appl. Microbiol.* 7, Suppl. N 1, 353.  
 1014. Otsuka H. 1963. *Plant and Cell Physiol.* 4, N 3, 293.  
 1015. Otsuka H., Morimura Y. 1966. *Plant and Cell Physiol.* 7, N 4, 663.  
 1016. Overbeck J. 1961. *Naturwissenschaften*, 48, N 5, 137.  
 1017. Owen E. C. 1954. *J. Sci. Food Agr.* 5, 449.  
 1018. Ozaki H., Maeda M., Nisizawa K. 1967. *J. Biochem.* 61, N 4, 497.  
 1019. Paasche E. 1966. *Physiol. plantarum*, 19, N 3, 770.  
 1020. Painter T. J. 1960. *Canad. J. Chem.* 38, 112.  
 1021. Pandey D. C., Mitra A. K. 1964. *Naturwissenschaften*, 51, N 10, 248.  
 1022. Pankow H. 1961. *Arch. Protistenkunde*, 105, N 3, 417.  
 1023. Pankow H. 1964. *Naturwissenschaften*, 51, N 6, 146.  
 1024. Parker B. C. 1964. *Phycologia*, 4, N 1, 27.  
 1025. Parker B. C., Diboll A. G. 1966. *Phycologia*, 6, N 1, 37.  
 1026. Parker P. L., Baalen C. V., Maurer L. 1967. *Science*, 155, N 3763, 707.  
 1027. Parnas I., Abbot B. C. 1965. *Toxicon*, 3, N 2, 133.  
 1028. Parsons T. R. 1961. *J. Fish. Res. Board Canada*, 18, N 6, 1017.  
 1029. Pascher A. 1914. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 32, 136.  
 1030. Pascher A. 1931. *Bieh. Bot. Centralbl.* 48, N 2, 317.  
 1031. Passera C., Ferrari G., Gori F. 1966. *Agrochimica*, 10, N 3, 251.  
 1032. Paster Z., Reich K., Bergmann F., Rahat M. 1966. *Experientia*, 22, N 12, 790.  
 1033. Patterson G. W. 1967. *J. Phycol.* 3, N 1, 22.  
 1034. Patterson G. W., Krauss R. W. 1965. *Plant and Cell Physiol.* 6, N 2, 211.  
 1035. Patton S., Fuller G., Loeblich A. R., III, Benson A. A. 1966. *Biochim. et biophys. acta*, 116, N 3, 577.  
 1036. Patton S., Chandler P. T., Kalan E. B., Loe-

blich A. R., III, Fuller G., Benson A. A. 1967. Science, 158, N 3802, 789.

1037. Payen A. 1859. C. r. Acad. Sci. 49, 521.

1038. Payen J. 1938. Rev. algol. II, 1.

1039. Payen J. 1953. C. r. Acad. Sci. 236, N 18, 1811.

1040. Pearce J., Carr N. G. 1967. J. Gen. Microbiol. 49, N 2, 301.

1041. Peat S., Turvey J. R., Evans J. M. 1957. Nature, 179, N 4553, 261.

1042. Peat S., Turvey J. R., Rees D. A. 1961. J. Chem. Soc. 1590.

1043. Peat S., Rees D. A. 1961. Biochem. J. 79, N 1, 7.

1044. Pellegrini M. 1967. Ann. Fac. sci. Marseille, 39, 163.

1045. Penth B., Weigl J. 1969. Z. Naturforsch. 24b, N 12, 1668.

1046. Percival E. G. V., Somerville J. C., Forbes I. A. 1938. Nature, 142, N 3600, 797.

1047. Percival E. G. V., Thomson G. 1942. J. Chem. Soc. 750.

1048. Percival E. G. V., Ross A. G. 1948. Nature, N 4127, 895.

1049. Percival E. G. V., Ross A. G. 1951. J. Chem. Soc. 720.

1050. Percival E. G. V., Chanda S. K. 1950. Nature, 166, N 4227, 787.

1051. Perez R. 1967. Rev. trav. Inst. pêches marit. 31, N 2, 117.

1052. Pernas A. J., Smidsrød O., Larsen B., Haug A. 1967. Acta chem. scand. 21, N 1, 98.

1053. Péterfi S., Kiss S. 1961—1962—1963. Lucrările grădinii bot. Bucuresti, 2, 721.

1054. Pinckard J. H., Kittredge J. S., Fox D. L., Haxo F. T., Zechmeister L. 1953. Arch. Biochem. and Biophys. 44, N 1, 189.

1055. Pintner I. J., Provasoli L. 1963. Sympos. Marine Microbiol. Springfield, 114.

1056. Pirson A., Böger P. 1965. Nature, 205, N 4976, 1129.

1057. Platt R. B., Billings W. D., Gates D. M., Olmsted C. E., Shanks R. E., Tester J. R. 1964. Bio Science, 14, N 7, 25.

1058. Pohl P., Wagner H., Passig T. 1968. Phytochemistry, 7, N 9, 1565.

1059. Posner H. B. 1965. Radiat. Bot. 5, N 2, 129.

1060. Powls R., Redfearn E. R. 1967. Biochem. J. 104, N 2, 24c.

1061. Prakash A. 1967. J. Fish. Res. Board Canada, 24, N 7, 1589.

1062. Pratt R., Daniels T. C., Eiler J. J., Gunnison J. B., Kumler W. D., Oneto J. F., Strait L. A., Spoehr H. A., Hardin G. J., Milner H. W., Smith I. N. C., Strain H. H. 1944. Science, 99, 351.

1063. Pratt R., Mautner H., Gardner G. M., Sha Yi-Hsien, Dufrenoy J. 1951. J. Amer. Pharm. Assoc. (Sci. Ed.), 40, N 11, 575.

1064. Pratt R., Johnson E. 1963. J. Pharmac. Sci. 52, N 10, 979.

1065. Pratt R., Johnson E. 1965. J. Pharmac. Sci. 54, N 6, 871.

1066. Pratt R., Johnson E. 1966. J. Pharmac. Sci. 55, N 8, 799.

1067. Pratt D. M. 1966. Limnol. and Oceanogr. 11, N 4, 447.

1068. Price C. A. 1962. Biochem. J. 82, N 1, 61.

1069. Price C. A. 1962. Science, 135, N 3497, 46.

1070. Price C. A., Millar E. 1962. Plant Physiol. 37, N 3, 423.

1071. Primo C. 1956. 2nd Internat. Seaweed Symp., Trondheim, 1955, 44.

1072. Pringsheim E. G. 1966. Z. Pflanzenphysiol. 54, N 1—2, 99.

1073. Pringsheim E. G. 1967. Arch. Mikrobiol. 56, N 1, 60.

1074. Pringsheim E. G. 1967. Arch. Mikrobiol. 59, N 1—3, 247.

1075. Pringsheim E. G. 1967. Osterr. bot. Z. 114, N 3, 324.

1076. Priou M.-L. 1966. C. r. Acad. Sci. D263, N 21, 1576.

1077. Priou M.-L., Strauss R. 1965. Bull. sci. Bourgogne, 23, 125.

1078. Provasoli L., McLaughlin J. J. A. 1963. Sympos. Mar. Microbiol., Springfield, 105.

1079. Puiseux-Dao S. 1962. Rev. gén. bot. 69, N 819—820, 409.

1080. Punnett T., Derrenbacker E. C. 1966. J. Gen. Microbiol. 44, N 1, 105.

1081. Quillet M. 1955. C. r. Acad. sci. 240, N 9, 1001.

1082. Quillet M. 1965. C. r. Acad. sci. 260, N 23, 6192.

1083. Quillet M. 1967. C. r. Acad. sci. D264, N 13, 1718.

1084. Quillet M., Priou M.-L. 1962. C. r. Acad. sci. 254, N 12, 2210.

1085. Quillet M., Priou M.-L. 1963. C. r. Acad. Sci. 256, N 13, 2903.

1086. Rabinowitch E. 1951. Photosynthesis and related Processes. New York.

1087. Raftery M. A., O'hEocha C. O. 1965. Biochem. J. 94, N 1, 166.

1088. Ramamurthy V. D., Seshadri R. 1966. Proc. Indian Acad. Sci. B64, N 3, 146.

1089. Rao K. V. H. 1962. Phycos, 1, N 2, 84.

1090. Rao K. V. H. 1963. Indian J. Plant Physiol. 6, N 2, 135.

1091. Rao V. S., Tipnis U. K., Mrs. 1964. Current Sci. 33, N 1, 16.

1092. Rattenbury J. A. 1956. New Zealand Sci. Review, 14, N 1—2, 8.

1093. Ray D. S., Hanawalt P. C. 1964. J. Molec. Biol. 9, N 3, 812.

1094. Ray D. S., Hanawalt P. C. 1965. J. Molec. Biol. 11, N 4, 760.

1095. Reazin G. H., Jr. 1951. Plant Physiol. 31, N 4, 299.

1096. Rees D. A., Conway E. 1962. Nature, 195, N 4839, 398.

1097. Reich K., Spiegelstein M. 1964. Israel J. Zool. 13, N 3, 141.

1098. Reigel B., Stanger D. W., Wikholm D. M., Mold D. J., Sommer H. 1949. J. Biol. Chem. 177, 7.



1099. Reimann B. E. F., Lewin J. C., Volcani B. E. 1965. J. Cell Biol. 24, N 1, 39.
1100. Reimann B. E. F., Lewin J. S., Volcani B. E. 1966. J. Phycol. 2, N 2, 74.
1101. Reimann B. E. F., Volcani B. E. 1968. J. Ultrastructure Res. 21, 182.
1102. Reitz R. C., Hamilton J. G., Cole F. E. 1967. Lipids, 2, N 5, 381.
1103. Requera R. M., Asichrov J. 1950. J. Amer. Chem. Soc. 72, 12.
1104. Řetovský R., Klášterská I. 1961. Folia microbiol. 6, N 2, 115.
1105. Ricard M. P. 1930. Ann. Inst. Oceanogr. 8, 101.
1106. Ricard M. P. 1931. Bull. Soc. Chim. Biol. 13, 417.
1107. Richter G. 1956. Flora, 143, N 1, 161.
1108. Richter G. 1957. Z. Naturforsch. 12b, N 10, 662.
1109. Richter G. 1958. Naturwissenschaften, 45, N 24, 629.
1110. Richter G. 1959. Naturwissenschaften, 46, N 21, 604.
1111. Richter G. 1961. Biochim. et biophys. acta, 48, 606.
1112. Richter G. 1963. Biochim. et biophys. acta 72, 342.
1113. Richter G., Senger H. 1964. Ber. Dtsch. bot. Ges. 77, Sond N, 174.
1114. Richter G., Senger H. 1965. Biochim. et biophys. acta, 95, N 2, 362.
1115. Ricketts T. R. 1965. Phytochemistry, 4, N 5, 725.
1116. Ricketts T. R. 1966. Phytochemistry, N 1, 67.
1117. Ricketts T. R. 1967. Phytochemistry, 6, N 1, 19.
1118. Ried A. 1961. Ber. Dtsch. bot. Ges. 74, N 9, 431.
1119. Ried A., Soeder C. R., Müller I. 1963. Arch. Microbiol. 45, N 4, 343.
1120. Rieth A. 1962. Kulturpflanze, 10, 168.
1121. Riley J. P., Wilson T. R. S. 1965. J. Marine Biol. Assoc. U. K. 45, N 3, 583.
1122. Ris H., Plant W. 1962. J. Cell Biol. 13, N 3, 383.
1123. Roberts T. L., Rosenkrantz H. 1967. Tex. Repts Biol. and Med. 25, N 3, 432.
1124. Roche J. 1963. C. r. Soc. Biol. 157, N 7, 1412.
1125. Roche J., André S. 1962. C. r. Soc. Biol. 156, N 12, 1968.
1126. Rode A., Bayen M. 1970. C. r. Acad. sci. D270, N 15, 1932.
1127. Roffman B., Lenhoff H. M. 1969. Nature, 221, N 5178, 381.
1128. Ron A., Mayer A. M. 1959. Bull. Res. Council Israel, Sect. D. Bot. 7D, N 2, 94.
1129. Rönnerstrand S. 1961. Lunds univ. årsskr. Avd. II, 57, N 7, 15.
1130. Rosenberg A. 1963. Biochemistry, 2, N 5, 1148.
1131. Rosenberg A. 1967. Science, 157, N 3793, 1189.
1132. Rosenberg A. 1967. Science, 157, N 3793, 1191.
1133. Rosenberg A., Recker M. 1964. Biochemistry, 3, N 2, 254.
1134. Ross A. G. 1953. J. Sci. Food and Agric. 4, N 7, 333.

1135. Round F. E. 1965. The biology of the algae. Edward Arnold Ltd. London.
1136. Russell-Wells B. 1932. Nature, 129, 654.
1137. Ryther J. T., Guillard R. R. L. 1959. Deep-Sea Res. 6, N 1, 65.
1138. Ryther J. H., Guillard R. R. L. 1962. Canad. J. Microbiol. 8, N 4, 437.
1139. Ryther J. H., Guillard R. R. L. 1962. Canad. J. Microbiol. 8, N 4, 447.
1140. Safferman R. S., Rosen A. A., Mashni C. I., Morris M. F. 1967. Environ. Sci. and Technol. 1, N 5, 429.
1141. Sagan L. 1965. J. Protozool 12, N 1, 105.
1142. Sagromsky H. 1958. Ber. Dtsch. bot. Ges. 71, N 10, 435.
1143. Saito A., Idler D. R. 1966. Canad. J. Biochem. 44, N 8, 1195.
1144. Saito E., Tamura G., Shinano S. 1969. Agric. and Biol. Chem. 33, N 6, 860.
1145. Sannié C. 1951. C. r. Acad. Sci. 232, N 22, 2040.
1146. Sanwal G. G., Preiss J. 1967. Arch. Biochem. and Biophys. 119, N 1—3, 454.
1147. Saraceni C. 1967. Mem. Ist. ital. idrobiol. 21, 165.
1148. Sarang I., Radola B. J. 1965. Monatsh. Chem. 96, N 5, 1413.
1149. Sasa T. 1961. Plant and Cell Physiol. 2, N 3, 253.
1150. Sasaki T., Tsuchiya Y. 1961. Tohoku. J. Agric. Res. 12, N 1, 43.
1151. Sasaki T., Takaya K., Onoda T. 1966. Nature, 209, N 5027, 1042.
1152. Sato S., Ito K., Matsumoto F. 1967. Fac. Fish. and Animal Husb. Hiroshima Univ. 7, N 1, 1.
1153. Sauvageau C., Deniges G. 1930. C. r. Acad. Sci. 190, 958.
1154. Sayto A. 1955. J. Chem. Soc. Japan Pure Chem. Sec. 76, N 5, 478.
1155. Schachat R. E., Glicksman M. 1959. Econom. Bot. 13, N 4, 365.
1156. Schaedle M., Jacobson L. 1965. Plant. Physiol. 40, N 2, 214.
1157. Schiewer U. 1967. Planta, 74, N 4, 313.
1158. Schiewer U., Krienke H., Libbert E. 1967. Planta, 76, N 1, 52.
1159. Schiff J. A. 1959. Plant Physiol. 34, N 1, 73.
1160. Schiff J. A., Epstein H. T. 1965. In Reproduction, molecular, subcellular and cellular, Acad. Press. New York—London, 341.
1161. Schiff J. A., Zeldin M. H., Rubman J. 1967. Plant Physiol. 42, N 12, 1716.
1162. Schlösser U. 1966. Arch. Mikrobiol. 54, N 2, 129.
1163. Schmalz R. F. 1965. Science, 149, N 3687, 993.
1164. Schmid O. J. 1962. Bot. marina, 3, Suppl., 67.
1165. Schmid O. J., Hoppe H. A. 1965. Chemiker-Ztg. Chem. Apparat. 89, N 16, 549.

1166. Schmitt M. 1961. Colloq. intern. Centre nat. rech. sci. N 103, 199.  
 1167. Scholz A., Haupt W. 1968. Naturwissenschaften, 55, N 4, 186.  
 1168. Schuett W., Rapoport H. 1962. J. Amer. Chem. Soc. 84, N 11, 2266.  
 1169. Schückerk W. 1960. Arch. Mikrobiol. 35, N 3, 279.  
 1170. Schulz G. 1955. Arch. Microbiol. 21, 335.  
 1171. Schulzen H. 1962. Bot. marina, 3, Suppl., 75.  
 1172. Schwarze P. 1965. Z. Bot. 52, N 5, 526.  
 1173. Schweiger R. G. 1967. Arch. Biochem. and Biophys. 118, N 2, 383.  
 1174. Scott R. 1954. Nature, 173, 1098.  
 1175. Scutt J. E. 1964. Amer. J. Bot. 51, N 6 (10), 581.  
 1176. Seilheimer J. A., Jackson D. F. 1963. Trans. Amer. Microscop. Soc. 82, N 1, 78.  
 1177. Sen N. 1966. J. Indian Bot. Soc. 45, N 1—2, 175.  
 1178. Senger H., Bishop N. I. 1966. Plant and Cell Physiol. 7, N 3, 441.  
 1179. Sharma A. K., Gupta A. 1959. Nature, 184, N 4701, Suppl. N 23, 1821.  
 1180. Shaw T. I. 1959. Proc. Roy. Soc. B150, N 940, 356.  
 1181. Shéphard D. C. 1965. Biochim. et biophys. acta, 108, N 4, 635.  
 1182. Sheridan R. P., Castenholz R. W. 1968. Nature, 217, N 5133, 1063.  
 1183. Sherma J. 1970. Anal. Lett. 3, N 1, 35.  
 1184. Shi S. Y., Chi M. H. 1965. Oceanol. et limnol. sinica, 7, N 1, 67.  
 1185. Shilo M., 1965. Bamidgeh, Bull. Fish. Culture in Israel, 17(4), 83.  
 1186. Shilo M. 1967. Bacteriol. Revs, 31, N 3, 180.  
 1187. Shilo M., Shilo M. 1955. Proc. Internat. Assoc. theoret. and applied Limnol. 12, 233.  
 1188. Shilo M., Shilo M. 1961. Verh. Internat. Veren. Limnol. 14, 905.  
 1189. Shilo M., Rosenberger R. F. 1960. Ann. New York Acad. Sci. 90, N 3, 866.  
 1190. Shinke N., Ishida M. R., Ueda K. 1957. Publs Union internat. Sci. biol. B26, 54.  
 1191. Shirahama K. 1936. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 12, 521.  
 1192. Shukla P. 1966. Hydrobiologia, 27, N 3—4, 460.  
 1193. Sieburth J. M. 1960. Bacteriol. Proc. Soc. Amer. Bacteriologists. 1, 37.  
 1194. Siegel J. N., Gentile A. C. 1966. Plant Physiol. 41, N 4, 670.  
 1195. Silva P. C. 1962. In Lewin R. A., 827.  
 1196. Silva G. F., Etcheverry D. H., Quilhot P. W. 1965. Bot. marina, 8, N 2—4, 244.  
 1197. Simonis W., Urbach W. 1963. Arch. Mikrobiol. 46, N 3, 265.  
 1198. Simpson G. G. 1964. Science, 146, N 3651, 1535.  
 1199. Sisson W. A. 1940. Chem. Rev. 26, 187.

1200. Smillie R. M., Levine R. P. 1963. J. Biol. Chem. 238, N 12, 4058.  
 1201. Smith G. M., Ed. 1951. Manual of phycology. Waltham, U.S.A.  
 1202. Smith G. M. 1955. Cryptogamic Botany. McGraw-Hill, London.  
 1203. Smith D. B., Cook W. H. 1953. Arch. Biochem. and Biophys. 45, N 1, 232.  
 1204. Smith D. B., O'Neill A. N., Perlin A. S. 1955. Canad. J. Chem. 33, N 8, 1352.  
 1205. Smith D. G., Yong E. G. 1953. J. Biol. Chem. 205, N 2, 849.  
 1206. Smith F., Montgomery R. 1959. The chemistry of plant gums and mucilages and some related polysaccharides. Reinold Publ. Corp., New York.  
 1207. Smith F. A. 1967. J. Exptl. Bot. 18, N 55, 348.  
 1208. Soeder C. J., Thiele D. 1967. Z. Pflanzenphysiol. 57, N 4, 339.  
 1209. Sommer J. R., Blum J. J. 1965. J. Cell Biol. 24, N 2, 235.  
 1210. Sørensen N. A. 1967. Pure and Appl. Chem. 14, N 1, 169.  
 1211. Spanswick R. M. 1970. J. Exp. Bot. 21, N 68, 617.  
 1212. Speakman J. B. 1945. Nature, 1955, 655.  
 1213. Speakman J. B., Chamberlain N. H. 1944. J. Soc. Dyers and Colourists, 60, 264.  
 1214. Spoehr H. A., Milner H. W. 1956. Patent U.S.A., N 2, 732.661, 31.01.56, 47.  
 1215. Sponsler O. L. 1931. Protoplasma, 12, 241.  
 1216. Sporne K. R. 1959. Amer. J. Bot. 46, N 5, 385.  
 1217. Sproston N. G. 1946. Nature, 158, N 4002, 70.  
 1218. Stanford E. C. C. 1883. Chem. News, 47, 254.  
 1219. Stanford E. C. C. 1883. Pharm. J. 13, 1019.  
 1220. Stanford E. C. C. 1884. J. Soc. Arts. 32, 717.  
 1221. Stange L. 1961. Ber. Dtsch. bot. Ges. 74, N 9, 425.  
 1222. Stark L. M., Almodovar L., Krauss R. W. 1969. J. Phycol. 5, N 4, 305.  
 1223. Steffensen D. M., Sheridan W. F. 1965. J. Cell Biol. 25, N 3, 619.  
 1224. Stenhouse I. 1844. Ann. Chem. Pharmac. 51, 349.  
 1225. Stern A. I., Schiff J. A., Klein H. P. 1960. J. Protozool. 7, 52.  
 1226. Stern A. I., Schiff J. A., Epstein H. T. 1964. Plant Physiol. 39, N 2, V—220, VI—226.  
 1227. Stewart C. M., Higgins H. G. 1960. Nature, 187, N 4736, 511.  
 1228. Stewart C. M., Higgins H. G., Austin S. 1961. Nature, 192, N 4808, 1208.  
 1229. Stewart W. D. P. 1962. Ann. Bot. 26, N 103, 439.  
 1230. Stewart W. D. P., Lex M. 1970. Arch. Microbiol. 73, N 3, 250.  
 1231. Stiller M. 1966. Plant Physiol. 41, N 2, 348.  
 1232. Stiller M., Lee J. K. H. 1964. Biochim. et biophys. acta, 93, N 1, 174.  
 1233. Stoloff L., Silva P. 1957. Econ. Bot. 11, N 4, 327.

1234. Stosch H. A. von. 1962. *Naturwissenschaften*, 49, N 2, 625.
1235. Strain H. H. 1951. In Smith G. M., 243.
1236. Strain H. H., Manning W. M. 1942. *J. Biol. Chem.* 144, N 3, 625.
1237. Strain H. H., Manning W. M., Hardin G. 1944. *Biol. Bull.* 86, 169.
1238. Stranský K., Streibl M., Šorm F. 1968. *Collection of Czechoslovak Chem. Commun.* 33, 416.
1239. Strauss R. 1962. *Bull. Inst. oceanogr.* N 1253, 24.
1240. Strauss R. 1967. *C. r. Acad. Sci.* D264, N 10, 1270.
1241. Stross R. G. 1963. *Canad. J. Microbiol.* 9, N 1, 33.
1242. Subbaramaiah K., Rao V. S. 1965. *Indian J. Chem.* 3, N 4, 185.
1243. Su Jong-Ching, Hassid W. Z. 1962. *Biochemistry*, N 1, N 3, 468, 474.
1244. Suda S. 1960. *Sci. Repts Tohoku Univ. Ser.* 4, 26, N 2, 189.
1245. Sundene O. 1961. *Nytt mag. bot.* 9, 155.
1246. Susor W. A., Krogmann D. W. 1964. *Biochim. et biophys. acta*, 88, N 1, 11.
1247. Swain T., Ed. 1963. *Chemical plant taxonomy*. Acad. Press, London—New York.
1248. Swale E. M. F. 1963. *Arch. Mikrobiol.* 45, N 2, 210.
1249. Swaminathan M. S. 1967. *J. Indian Bot. Soc.* 46, N 2—3, 136.
1250. Subbaramaiah K., Rao V. 1965. *Ind. J. Chem.* 3, N 4, 185.
1251. Syrett P. J. 1958. *Nature*, 182, N 4651, 1734.
1252. Syrett R. J., Merrett M. J., Bocks S. M. 1963. *J. Exptl Bot.* 14, N 41, 249.
1253. Syrett P. J., Wong Hee-Aik. 1963. *Biochem. J.* 89, N 2, 308.
1254. Szabó E., Ruff F., Felföldy L. 1961. *Magyar tud. akad. Tihanyi biol. kutatóint. évk.* 28, 139.
1255. Taha E. E. M., Allam A. E. M. 1958. *Egypt. J. Chem.* 1, N 2, 385.
1256. Taha E. E. M., Elrefai A. M. H. 1962. *Arch. Mikrobiol.* 43, N 1, 67.
1257. Takagi M. 1953. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 19, N 7, 798.
1258. Tagaki M. 1953. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 19, N 7, 803.
1259. Takagi M., Nakamura S. 1964. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* 30, N 3, 279.
1260. Takagi M., Ishihara S., Nishide H., Yamada Y., Murayama H. 1964. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* 30, N 3, 284.
1261. Takagi M., Oishi K., Okumura A. 1967. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* 33, N 7, 669.
1262. Takashima K., Ishikama I. E., Hase E. 1964. *Plant and Cell Physiol.* 5, N 3, 321.
1263. Takeda H., Nishizawa K., Miwa T. 1967. *Bot. Mag.* 80, N 945, 109.
1264. Takemoto T. 1960. *Japan. J. Pharm. and Chem.* 32, N 9, 645.

1265. Takemoto T., Daigo K., Takagi M. 1964. *J. Pharmac. Soc. Japan.* 84, N 12, 1176.
1266. Talpasayi E. R. S. 1962. *Current Sci.* 31, N 10, 430.
1267. Tandler C. J. 1962. *Naturwissenschaften*, 49, N 5, 112.
1268. Tandler C. J. 1962. *Planta*, 59, N 1, 91.
1269. Tarr S. E., Lannoye R. J., Dainty J. 1970. *J. Exp. Bot.* 21, 68, 552.
1270. Tazawa Y., Miwa A. 1953. *Bot. Mag. Japan*, 66, N 777—778, 77.
1271. Thomas J. B., Govindjee. 1960. *Biophys. J.* 1, N 1, 63.
1272. Thomas J. B., Phondke G. P., Tatake V. G., Gopal-Ayengar A. R. 1970. *Indian J. Exp. Biol.* 8, N 3, 211.
1273. Threlfall D. R., Goodwin T. W. 1967. *Biochem. J.* 103, N 2, 573.
1274. Timberlake H. G. 1901. *Ann. Bot.* 15, 619.
1275. Tipton C. L., Swords M. D. 1966. *J. Protozool.* 13, N 3, 469.
1276. Tischer J. 1958. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.* 310, 1, 7.
1277. Thompson E. W., Preston R. D. 1967. *Nature*, 213, N 5077, 684.
1278. Tobler F. 1906. *Z. wiss. Mikrosk.* 23, 182.
1279. Tominaga F., Oka K. 1963. *J. Biochem.* 54, N 3, 222.
1280. Tong W., Chaikoff I. L. 1955. *J. Biol. Chem.* 215, N 2, 473.
1281. Tonomura B., Lewin R. A. 1965. *Plant and Cell Physiol.* 6, N 4, 671.
1282. Tóth L. 1965. *Magyar tud. akad. Tihanyi biol. kutatóint. évk.* 32, 297.
1283. Tremblay J. L., Mehran A. R. 1964. *Rev. canad. biol.* 23, N 2, 117.
1284. Troxler R. F., Lester R. 1967. *Biochemistry*, 6, N 12, 3840.
1285. Troxler R. F., Brown A., Lester R., White P. 1970. *Science*, 167, N 3915, 192.
1286. Troxler R. F., Brown A. 1970. *Biochim. et biophys. acta*, 215, N 3, 503.
1287. Tsuda K., Akagi S., Kishida Y. 1957. *Science*, 126, N 3279, 927.
1288. Tsuruga H. 1962. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* 28, N 3, 372.
1289. Tsusue Y., Yamakawa T. 1965. *J. Biochem.* 58, N 6, 587.
1290. Turner B. L. 1967. *Pure and Appl. Chem.* 14, N 1, 189.
1291. Turvey J. R. 1961. *Colloq. internat. Centre nat. rech. sci.* N 103, 29.
1292. Uhlmann D. 1961. *Internat. Rev. gesam. Hydrobiol.* 46, N 1, 115.
1293. Ukeles R. 1962. *Appl. Microbiol.* 10, N 6, 532.
1294. Ulitzur S., Shilo M. 1964. *J. Gen. Microbiol.* 36, 161.
1295. Ulitzur S., Shilo M. 1966. *J. Protozool.* 13, N 2, 332.
1296. Vaidya B. S. 1960—1961. *J. Univ. Bombay*, AB29, N 3—5, R151—153.

1297. Vallée M. 1969. *Biochim. biophys. acta*, 173, N 3, 486.
1298. Vallentyne J. R. 1954. *Science*, 119, N 3096, 605.
1299. Van Baalen C. 1961. *Science*, 133, N 3468, 1922.
1300. Van Baalen C. 1965. *Plant Physiol.* 40, N 2, 368.
1301. Venkataraman G. S. 1961. *Proc. Nat. Acad. Sci. India*, A31, N 1, 100.
1302. Venkataraman G. S., Neelakantan S. 1967. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 13, N 1, 53.
1303. Viala G. 1967. *Bull. Soc. bot. France*, 114, N 3—4, 75.
1304. Villeret S. 1958. *C. r. Acad. Sci.* 246, N 9, 1452.
1305. Virupuksha T. K., Shrift A. 1964. *Biochim. et biophys. acta*, 80, N 4, 587.
1306. Vogel H. J. 1959. *Biochim. et biophys. acta*, 34, N 1, 282.
1307. Vrana D., Fencel Z. 1964. *Folia microbiol.* 9 N 3, 156.
1308. Wagner H., Pohl P., Münzing A. 1969. *Z. Naturforsch.* 246, N 3, 360.
1309. Wald G. 1964. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 52, N 2, 595.
1310. Walker J. B., Myers J. 1953. *J. Biol. Chem.* 203, 143.
1311. Wallach D., Bar-Nun S., Ohad I. 1970. *Isr. J. Chem.* 8, 161.
1312. Walsby A. E., Nichols B. W. 1969. *Nature*, 221, N 5181, 673.
1313. Walter L. L., Strauss R. 1961. *Colloq. intern. Centre nat. rech. sci.* N 103, 39.
1314. Walter L. L., Strauss R. 1969. *C. r. Acad. Sci.* D269, N 24, 2453.
1315. Wangersky P. J., Guillard R. R. L. 1960. *Nature*, 185, N 4714, 689.
1316. Warburg O., Klotsch H., Krippahl G. 1957. *Z. Naturforsch.* 12b, N 10, 622.
1317. Ward C. H. 1967. *Rice Univ. Stud.* 53, Spec. number, 25.
1318. Wardlaw C. W. 1965. *Organization and evolution on plants.* Longmans, Green and Co Ltd., London.
1319. Wassink E. C., Kersten J. A. H. 1945. *Enzymology*, 11, N 2, 282.
1320. Watt W. D., Fogg G. E. 1966. *J. Exptl Bot.* 17, N 50, 117.
1321. Weber H. L., Böck A. 1968. *Arch. Mikrobiol.* 61, N 2, 159.
1322. Weber J. N., Kaufman J. W. 1965. *Science*, 149, N 3687, 996.
1323. Webster D. A., Hackett D. P. 1966. *Plant Physiol.* 41, N 4, 599.
1324. Webster D. A., Hackett D. P., Park R. B. 1967. *J. Ultrastruct. Res.* 21, N 5—6, 514.
1325. Wedding R. T., Black M. K. 1960. *Plant Physiol.* 35, N 1, 72.
1326. Weiszfeiler G. J., Tóth I., Biró G. 1966. *Proc. Microbiol. Res. Group Hung. Acad. Sci.* 1, 103.
1327. Welch A. M. 1962. *J. Bacteriol.* 83, N 1, 97.
1328. Welch P. S. 1952. *Limnology*, McGraw-Hill Book Co., N. Y. 2nd ed.
1329. Werbin H., Rupert C. S. 1968. *Photochem. and Photobiol.* 7, N 2, 225.
1330. Werner D. 1966. *Arch. Mikrobiol.* 55, N 3, 278.

1331. Werner D. 1967. *Naturwissenschaften*, 54, N 17, 474.
1332. Werner D. 1968. *Z. Naturforsch.* 23b, N 2, 268.
1333. Werner D., Pirson A. 1967. *Arch. Mikrobiol.* 57, N 1, 43.
1334. Werz G. 1963. *Planta*, 60, N 2, 205.
1335. Werz G. 1963. *Planta*, 60, N 2, 211.
1336. Werz G. 1963. *Planta*, 60, N 4, 322.
1337. Whistler R., Smart C. L. 1953. *Polysaccharide chemistry*. N.—Y.
1338. Whitton B. A. 1965. *J. Gen. Microbiol.* 40, N 1, 1.
1339. Whitton B. A. 1967. *Canad. J. Microbiol.* 13, N 8, 987.
1340. Whitton B. A. 1967. *Planta*, 74, N 2, 119.
1341. Whitton B. A., MacArthur K. 1967. *Arch. Mikrobiol.* 57, N 2, 147.
1342. Wiedeman V. E., Bold H. C. 1965. *J. Phycol.* 1, N 2, 66.
1343. Wiessner W. 1968. *Planta*, 79, N 1, 92.
1344. Wilce R. T. 1967. *Botan. marina*, N 3—4, 185.
1345. Wildon D. C., apRees T. 1965. *Plant Physiol.* 40, N 2, 332.
1346. Williams P. M. 1965. *J. Fish. Res. Board Canada*, 22, N 5, 1107.
1347. Williams V. R., McMillan R. 1961. *Science*, 133, N 3451, 459.
1348. Williams E. J., Bradley J. 1968. *Biochim. et biophys. acta*, 150, N 4, 626.
1349. Wilson W. B., Ray S. M. 1956. *Ecology*, 37, N 2, 388.
1350. Wilson W. B., Danforth W. F. 1958. *J. Gen. Microbiol.* 18, N 3, 535.
1351. Wolk C. P. 1968. *Planta*, 78, N 4, 371.
1352. Woodcock C. L. F., Bogorad L. 1970. *J. Cell Biol.* 44, N 2, 361.
1353. Work E., Dewey D. L. 1953. *J. Gen. Microbiol.* 9, 394.
1354. Wort D. J. 1955. *Canad. J. Bot.* 33, 323.
1355. Wygasch J. 1965. *Mikrokosmos*, 54, N 1, 8.
1356. Yamaguchi T., Ikawa T., Nisizawa K. 1966. *Plant and Cell Physiol.* 7, N 2, 217.
1357. Yamamoto H. Y. 1967. *Z. allgem. Mikrobiol.* 7, N 4, 267.
1358. Yamamoto H. Y., Nakayama T. O. M., Chichester C. O. 1962. *Arch. Biochem. Biophys.* 97, N 1, 168.
1359. Yamanaka T., Kamen M. D. 1966. *Biochim. et biophys. acta*, 112, N 3, 436.
1360. Yanagi S., Sasa T. 1966. *Plant and Cell Physiol.* 7, N 4, 593.
1361. Yappe W. 1959. *Canad. J. Bot.* 37, N 5, 751.
1362. Yoshikawa M., Kiyohara T. 1964. *Sci. Repts Hyogo Univ. Agric. Ser. Agric. Chem.* 6, N 2, 51.
1363. Young E. G. 1970. *Phytochem.* 9, N 10, 2167.
1364. Young E. G., Langille W. M. 1958. *Canad. J. Bot.* 36, N 3, 301.
1365. Zastrow E. M. von, 1953. *Arch. Mikrobiol.* 19, 174.
1366. Zetsche K. 1966. *Planta*, 68, N 3, 240.
1367. Zetsche K. 1966. *Planta*, 68, N 4, 360.
1368. Ziegler I., Ziegler H., Schmidt H. 1962. *Arch. Mikrobiol.* 42, N 1, 80.



# СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	3
Частная химия водорослей . . . . .	7
Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta) . . . . .	8
Красные водоросли (Rhodophyta) . . . . .	38
Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) . . . . .	66
Пиррофитовые водоросли (Pyrrhophyta) . . . . .	69
Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) . . . . .	76
Бурые водоросли (Phaeophyta) . . . . .	91
Золотистые водоросли (Chrysophyta) . . . . .	109
Желто-зеленые водоросли (Xanthophyta) . . . . .	117
Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) . . . . .	119
Зеленые водоросли (Chlorophyta) . . . . .	129
Харовые водоросли (Charophyta) . . . . .	167
Химический состав водорослей и филогения . . . . .	171
Особенности химического состава водорослей . . . . .	171
Филогенетические взаимоотношения водорослей . . . . .	221
Химический состав водорослей и экология . . . . .	237
Общие особенности экологии водорослей . . . . .	237
Сезонные изменения химического состава водорослей . . . . .	241
Влияние экологических факторов на химический состав водорослей . . . . .	264
О роли водорослей в природе . . . . .	282
Список использованной литературы . . . . .	294

# CONTENTS

Introduction . . . . .	3
Chemistry of algae . . . . .	7
Cyanophyta . . . . .	8
Rhodophyta . . . . .	38
Cryptophyta . . . . .	66
Pyrrhophyta . . . . .	69
Bacillariophyta . . . . .	76
Phaeophyta . . . . .	91
Chrysophyta . . . . .	109
Xanthophyta . . . . .	117
Euglenophyta . . . . .	119
Chlorophyta . . . . .	129
Charophyta . . . . .	167
Chemical composition of algae with respect to their phylogeny . . . . .	171
Chemical feature of algae . . . . .	171
Phylogenetic relationships of algae . . . . .	221
Chemical composition of algae with respect to their ecology . . . . .	237
General ecological features of algae . . . . .	237
Seasonal variations of chemical composition of algae . . . . .	241
Influence of environmental factors on chemical composition of algae . . . . .	264
About the role of algae in nature . . . . .	282
The List of Cited Literature . . . . .	294

## ГЕОРГИЙ КОНСТАНТИНОВИЧ БАРАШКОВ СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОХИМИЯ ВОДОРосЛЕЙ

Редактор С. Н. Шестак. Художник В. М. Аладьев. Худож. редактор В. В. Водзинский. Технический редактор Г. Г. Хацкевич. Корректоры Н. С. Козлова, Г. А. Дорошина.

Т-11728 Сдано в набор 3/IV-72 г. Подписано к печати 6/VII-72 г. Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub> Бумага типограф. № 2 Печ. л. 10,5=17,64 усл. п. л. Уч.-изд. л. 17,9 Тираж 1350 экз. Цена 1 р. 96 к. Зак. 998

Издательство «ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»  
113035, Москва, Ж-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12

Набрано в Московской типографии № 13 Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР. Москва, ул. Баумана, Денисовский пер., 30. Отпечатано в Московской типографии № 6 Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.