

УДК 582.26/27(577.1:575.2)

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДРОСЛЕЙ (ОБЗОР)

Проанализированы сведения литературы о биохимическом составе водорослей. Показано, что содержание в клетках основных биохимических компонентов характеризуется высокой видоспецифичностью и значительной зависимостью от воздействия разнообразных внешних факторов.

Ключевые слова: водоросли, биохимический состав, изменчивость, абиотические и биотические факторы.

В настоящее время несколько снизился интерес к изучению биохимического состава микроводорослей как такового. Причина этого кроется не в завершенности исследований и не в том, что проблема утратила теоретическое или практическое значение. С одной стороны, разработка новейших методов исследования открыла перспективы изучения более глубоких уровней жизни — информационных взаимодействий, участия белков в регуляции отклика на внешние воздействия, генетического кодирования и т. п., а с другой — химический состав клеток привлекает интерес больше с прикладной точки зрения — липиды как сырье для биотоплива, полисахариды как фармакологическое сырье и т. д. За этими важными, но частными вопросами осталась в стороне проблема *регуляции* биосинтеза в целом. После серии основополагающих работ второй половины XX в. [1, 12], выявивших общую направленность биохимических изменений в клетках водорослей в ответ на некоторые внешние воздействия, обстоятельные статьи по биохимии водорослей довольно редко появляются в научной литературе. Выяснение механизмов формирования биохимического состава клеток водорослей в разных условиях внешней среды необходимо и с теоретической, и с практической точки зрения, между тем в этой отрасли научного знания многие проблемы остаются нерешенными.

Г. К. Барашков [1] отмечал, что для водорослей характерна широкая вариабельность биохимического состава, его значительная зависимость от внешних факторов. Это, очевидно, объясняется открытостью метаболизма водорослевых клеток, его тесной связью с окружающей водной средой, выполняющей роль как поставщика элементов питания, так и временного депо

© Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко, Т. О. Мусий, 2014

для хранения «отработанных» или избыточных продуктов обмена веществ. Кроме того, особенности формирования биохимического состава водорослей обусловлены также широким спектром их жизненных стратегий вследствие огромного разнообразия условий произрастания. Для некоторых видов характерен узкий диапазон оптимумов внешних условий. Так, для роста диатомовых *Pseudonitzschia pungens* и *Skeletonema costatum* оптимальны температура 25°C и освещенность 7 клк в диапазоне 15—30°C и 1,5—7 клк [75]. Эпифитные диатомеи *Fragilaria barbararum* и *F. striatula* хорошо растут при температуре от 0 до 15°C и не выживают при 20°C [61].

В то же время синезеленые водоросли в гидротермах северного Забайкалья развиваются в диапазоне температур от 24 до 65°C, формируя для каждого температурного интервала определенный тип сообщества. Максимальное видовое разнообразие наблюдается при 35—40°C, а наиболее продуктивные сообщества развиваются при 35—50°C [33].

Водоросли могут использовать весь диапазон положительных температур, пригодных для существования живых организмов, однако оптимумы развития и функционирования подавляющего большинства видов альгофлоры лежат в более узкой области температур. Например, для видов рода *Cladophora* оптимум составляет 20°C, хотя они могут развиваться в гораздо более широком диапазоне температуры — от 2 до 40°C [50].

Значительные различия наблюдаются в отношении представителей альгофлоры ко многим другим внешним факторам — освещенности, минерализации, уровню pH, загрязненности, количеству и соотношению биогенных элементов, интенсивности ультрафиолетовой радиации.

Под влиянием разнообразных факторов в клетках водорослей происходят значительные физиологические изменения. Даже наличие или отсутствие сопутствующих видов отражается на их химическом составе [11]. В связи с этим, необходимы детальные исследования биохимической специфики видов в ходе их жизненного цикла. Основной вопрос сравнительной биохимии и экологии водорослей — в какой мере влияние внешних факторов сказывается на специфичности химического состава их клеток. Поставленный в XX в., этот вопрос до сих пор остается актуальным.

Для решения данной проблемы необходимо полное представление о фоновых величинах биохимических показателей в разных условиях роста водорослей, а это, в свою очередь, ставит вопрос об оптимумах внешних факторов: освещенности, обеспеченности биогенными элементами, температуры, pH, минерализации. В связи с этим, необходимо создание базы данных, включающей сведения по биохимическому составу широкого спектра водорослей в разнообразных условиях внешней среды. Задача существенно затрудняется тем, что количество тех или иных компонентов зачастую устанавливается различными методами, что вносит искажения и не позволяет получить цельную картину. Например, широко используемый метод Кьельдаля дает для водорослей несколько завышенные результаты [62], а для метода Лоури значение имеет используемый белковый стандарт и способ дезинтеграции клеток [9, 45, 69].

Задачу систематизации данных по биохимическому составу водорослей можно подразделить на такие основные составляющие: диапазон колебаний биохимических параметров в пределах нормы и направленность изменений биохимического состава клеток в зависимости от воздействия различных факторов.

Биохимический состав водорослей. Традиционно водоросли привлекают внимание как потенциальный сырьевой источник ценных биохимических компонентов — витаминов, белков для пищевых и кормовых целей, углеводов для фармакологии и пищевой промышленности, липидов для получения биотоплива и т.д. [8, 16, 21]. Считается, что биомасса водорослей содержит значительное количество белковых веществ — до 60—70%, что превосходит даже показатели таких традиционных белковых продуктов, как соевая мука и сухое молоко [43]. Например, в биомассе *Spirulina platensis* обнаружено 68% белка, характеризующегося ценным аминокислотным составом [27]. На этом основании водоросли рассматривают как возможный перспективный ресурс белковых веществ.

По данным ФАО [64], максимальное количество сырого протеина — 55,0—73,7%, обнаружено в нитчатых синезеленых водорослях, в частности представителей р. *Spirulina*, однако в целом содержание этого ценного компонента существенно ниже, а пределы колебаний довольно широки. В красных водорослях содержание белков составляет 4,9—28,7%, в биомассе зеленых водорослей, преимущественно представителей р. *Ulva*, — 6,0—25,7%, нитчатых зеленых водорослей — 15,8—31,8%. Сходные величины приводятся и в других источниках. Так, Дж. Фэбрегас и К. Герреро [56] в 16 различных видах водорослей определили от 6 до 73% сырого протеина, Э. В. Беккер в своей сводке [47] также указывает пределы от 6 до 71%.

Для представителей Chlorophyta содержание белков составляет 11,37—19,53%, Cryptophyta — 25,04, Dinophyta — 24,06, Heterokontophyta — 11,06—15,40, Prymnesiophyta — 16,98, Rhodophyta — 15,49—22,38% [45]. У представителей зеленых морских водорослей содержание сырого протеина определено на уровне 6,8—34,3%, бурых — 21,9, красных — 6,8—20,1% [54, 68]. Для *Rhodomonas salina* этот показатель составляет 29% [14], *Chlamydomonas reinhardtii* — 40,6—54,8, представителей р. *Ankistrodesmus* 40,12—55,31 [9] или 30—69 [19], *Phormidium* sp. — 35,1% [14].

Содержание белков является лабильным показателем, который зависит и от вида водорослей, и от влияния внешних факторов. Например, воздействие света повышенной интенсивности вызывает возрастание содержания не только фотопигментов (хлорофиллов и каротиноидов), но и белков [48]. В биомассе кладофоры из разных местообитаний количество белков достигает 24,6—27,2%, у *Microcystis aeruginosa* — 30—35, у представителей р. *Anabaena* — 24—40%. Клетки *Aphanizomenon flos-aquae* из природных популяций содержали более 40% белковых соединений, а у представителей р. *Nostoc* их количество в разных условиях выращивания колебалось от 17 до 30%, причем различия наблюдали даже на уровне штаммов [25, 50]. Сестон днепровских водохранилищ в период «цветения» синезеленых водорослей содержал 25—28%, а при доминировании диатомовых водорослей — 9,5% белков [37].

В клетках планктонных водорослей из р. Годовари (Индия) белки составляли 4—20%, с максимумом у синезеленых и минимумом — у зеленых водорослей [6]. То есть, отдельные виды водорослей чрезвычайно различаются по содержанию белковых веществ. Пределы их колебаний довольно широки: у зеленых — от 5,8 до 62,0% [1], у синезеленых — от 23,7 до 82,6% [4]. Важно отметить, что в биомассе видов, используемых для промышленного выращивания, количество белков различается на порядок. Например, Д. Ф. А. Коста с соавторами [53] указывают на величины от 6,7% для *Nannochloropsis* sp. и до 66,8% — для *S. platensis*.

Существенные различия в содержании белков наблюдаются даже для одного и того же вида водорослей. Так, Э. В. Беккер в обзоре зарубежной литературы [47] для *S. platensis* приводит колебания в пределах 46—63%, для *Euglena gracilis* — 39—61%.

Такие же различия можно обнаружить и при анализе сведений о содержании углеводов и липидов в биомассе водорослей. Так, *Rh. salina* содержит 30% углеводов [18], *Ankistrodesmus braunii* — 8,6—10,0 [40], *Cladophora* — 6,3—24,8 [50], *S. platensis* — только 2% [27]. В биомассе морских зеленых, бурых и красных водорослей содержание углеводов варьирует меньше, чем белков, и составляет 3,6—9,2% [54]. В то же время для некоторых видов эти колебания также довольно значительны. В частности, для представителей семейства *Carraephyucus* (красные водоросли) количество углеводов может составлять 2,7—27,4% сухой массы [68].

Необходимо отметить, что у водорослей содержание как белков, так и углеводных компонентов (моно- и дисахаридов, низкополимерных водорастворимых полисахаридов, запасных полиглюканов, структурных полисахаридов) различается даже на уровне штаммов [41].

Накопление липидов в биомассе водорослей также характеризуется очень широкой вариабельностью — от 5% у *S. platensis* [27] до 41% у *Rh. salina* [18] и 70—90% — у *Botryococcus braunii* [8]. Биомасса промышленных образцов и культур ряда зеленых и синезеленых водорослей содержит от 2 (*Cladophora patentiramea*) до 19,8% (*Schizochytrium* sp.) липидов [53]. Следовательно, содержание этих соединений также является довольно лабильным показателем. Можно ожидать, что количество липидов у водорослей, как и у высших растений, зависит от таксономического положения, стадии развития, сезона и условий обитания, воздействия различных факторов. В частности, под влиянием тяжелых металлов в растительных клетках снижается общее содержание липидов, изменяется соотношение их фракций и увеличивается насыщенность жирных кислот [35].

Содержание липидов у морских зеленых водорослей составляет лишь 2,5—6,0% [24], а у ряда красных — всего 0,74—1,09% [68]. У пресноводных водорослей эти показатели, как правило, выше. Например, в клетках хламидоноад количество веществ липидной природы достигает 18,0—22,3, эвглен — 24,5—26,0%. У представителей р. *Ankistrodesmus* оно колеблется от 9,0—13,0 до 25,9—36,4% сухого веса [10], а у представителей р. *Dunaliella* от

— 6,0—8,0 до 22,0—25,6% [63, 71]. То есть наблюдается существенное варьирование содержания липидов в биомассе водорослей.

Чем же вызваны столь значительные колебания содержания биохимических компонентов в клетках водорослей? Систематическая принадлежность не является определяющим фактором в формировании их соотношения, поскольку, как показано выше, существенные различия могут наблюдаться даже на уровне видов или штаммов водорослей и количество того или иного вещества является в значительной мере видоспецифичным. Существенная роль в накоплении разнообразных веществ, очевидно, принадлежит экологическим факторам.

Биохимический состав водорослей в зависимости от воздействия внешних факторов. Сравнительный анализ биохимического состава водорослей позволяет выделить наиболее перспективных продуцентов отдельных ценных веществ. Так, для получения максимального выхода белков, кроме синезеленых водорослей, рекомендуют использовать эвглену, углеводов — хламидомонаса, липидов — анкistroдесмуса, каротина и токоферола — дюналиеллу [10]. Однако, как показано выше, для разных видов приводятся довольно широкие пределы колебаний этих показателей, тогда как для промышленного получения биологически ценных веществ важны стабильность и программируемость состава биомассы.

Одно из возможных объяснений значительного варьирования содержания отдельных биохимических компонентов кроется в видоспецифических различиях метаболизма водорослей. Однако внешние факторы также вносят существенные коррективы, обуславливающие колебания количества биохимических компонентов. При этом реакция на условия выращивания может характеризоваться отличиями на уровне разных видов и даже разных штаммов одного вида водорослей [25]. Следует также иметь в виду, что широкомасштабное получение каких-либо ценных веществ требует высокой урожайности культур. Однако необходимо учитывать, что при условиях, оптимальных для роста водорослей, то есть, для максимального накопления биомассы, образование отдельных метаболитов, как правило, снижается.

Несмотря на обилие публикаций по изучению влияния на водоросли разнообразных факторов, получить цельную картину их реакции на внешние воздействия пока не представляется возможным: в некоторых случаях информация противоречива, а по ряду факторов можно найти лишь единичные сведения.

Одним из основных физических факторов внешней среды является **температура**. Общеизвестно, что водоросли используют чрезвычайно широкий диапазон температур — от 0 до 70°C. Наиболее холодоустойчивыми являются диатомовые, а теплоустойчивыми — синезеленые водоросли, выживать которым в условиях повышенных температур помогает особое коллоидное состояние цитоплазмы [28]. В горячих источниках развитие водорослей происходит при температуре свыше 60°C, однако максимальное видовое разнообразие, как и наивысшая продуктивность наблюдаются все же в более умеренных условиях — при 35—40°C [33].

Интересно, что для усиления роста водорослей более важны колебания температуры, а не поддержание ее постоянного уровня. Так, в оптимальном диапазоне температур 20—25°C (из исследованных 5—35°C) удельная скорость роста и фотосинтеза *Ulva pertusa* существенно повышалась при колебаниях температуры в пределах $\pm 3^\circ$, тогда как увеличение амплитуды колебаний вызывало негативный эффект [59].

Температура оказывает существенное влияние и на биохимический состав биомассы водорослей. Так, минимальное количество липидов (0,4—1%) в морских макрофитах зафиксировано аномально жарким летом 2010 г., когда температура воды в Черном море достигала 29°C, а максимальное регистрировалось в весенние сезоны, причем на фоне повышения загрязненности воды [24].

Среди важных экологических факторов, определяющих направленность биосинтетических процессов, особое место принадлежит **освещенности** — а именно интенсивности и спектральному составу света. Оптимум освещенности, от которой зависят ключевые процессы жизнедеятельности автотрофных клеток — рост и фотосинтез, для разных водорослей колеблется в широких пределах. Реакция водорослей на освещенность определяется комплексом внешних условий, причем различия могут наблюдаться как для разных видов одного рода [50], так и для разных штаммов одного вида [72]. Для интенсивного роста при высокой освещенности необходима высокая температура, а при низкой интенсивности света скорость роста от температуры зависит меньше [66, 70]. Так, при температуре 27°C оптимальной для хлореллы является освещенность 2,2 клк, а повышение температуры до 34°C сопровождается увеличением оптимума освещенности до 12 клк [42].

Следует отметить, что для водорослей большое значение имеет также наличие темнового периода. Непрерывное освещение у большинства видов угнетает общее состояние, о чем свидетельствует снижение продукции кислорода [58], а также синтеза биохимических компонентов, что, возможно, связано с накоплением продуктов фотосинтеза, отток которых происходит в темноте [10]. При непрерывном освещении продуктивность водорослей значительно ниже, чем при чередовании света и темноты. В частности, установлено, что при соотношении свето-темновых периодов 10 : 14 и 12 : 12 ч скорость накопления биомассы, белка и пигментов (хлорофилл, фикоцианин, каротиноиды) у *S. platensis* почти вдвое выше, чем при постоянном освещении [22]. К снижению скорости роста, интенсивности фотосинтеза и накопления биомассы может приводить и уменьшение длительности фотопериода в суточном цикле [44].

При экстенсивном культивировании водорослей повышение освещенности от 2 до 10 клк сопровождается ухудшением их физиологического состояния [15]. В то же время при интенсивном режиме культивирования переход к высокой интенсивности света способствует существенному повышению продуктивности, при этом увеличивается содержание углеводов, хотя параллельно уменьшается содержание белков [19]. Высокая интенсивность света позволяет избежать затенения клеток при большой плотности культур, которой стараются достичь при интенсивном выращивании водорос-

лей. Однако для наиболее продуктивного, максимально эффективного использования световой энергии все же предпочтительна невысокая плотность суспензий [39].

При использовании импульсного концентрированного солнечного света продуктивность хлореллы и сценедесмуса повышалась на 45 и 35%, содержание каротина — на 50 и 22, белка — на 15 и 20, липидов — соответственно на 33 и 30% [9]. С другой стороны, у *Ankistrodesmus angustus* и *A. braunii*, выращенных в установках под открытым небом, количество липидов снижалось в 1,5 раза по сравнению с лабораторными культурами, что авторы объясняют как раз увеличением интенсивности освещения до 50—60 клк [3]. Существенно изменялся белковый профиль *Chlamydomonas* sp. также и под действием УФ-В-света, в частности, образовывались новые пептиды с М.м. 20 и 21 кДа [60].

И. П. Муравьева [23] установила, что, несмотря на то, что *Ulva rigida* способна произрастать в различных экологических условиях, в частности в широком диапазоне освещенности, ее биомасса при отсутствии естественного освещения содержит меньше пигментов и белка, хотя общее количество углеводов отличается мало — 65,3 и 62,3%. Однако при снижении освещенности изменяется соотношение фракций углеводов: увеличивается доля трудногидролизуемой фракции и, в меньшей степени, — запасных полисахаридов, но уменьшается количество моносахаридов. В то же время, при загрязнении воды природными органическими веществами количество углеводов в биомассе ульвы снижалось. Нефтяное загрязнение сопровождалось увеличением доли белков, нуклеиновых кислот и нуклеотидов, а также липидно-углеводородного комплекса, и уменьшением содержания углеводов и суммы пигментов.

К числу регулирующих факторов можно отнести и **режим культивирования** водорослей. Установлено, что при экстенсивном или интенсивном выращивании *Closteriopsis acicularis* ее биомасса отличается по биохимическому составу [19]. Так, при культивировании водоросли в интенсивных условиях при высокой освещенности состав биомассы характеризовался более высоким, чем в лаборатории, содержанием углеводов (46% в пересчете на сухой вес), представленных преимущественно крахмалом [19]. В клетках представителей р. *Ankistrodesmus* при выращивании в лабораторных условиях содержание липидов составляло 26,0—28,0%, а в открытых лотковых установках — только 15,7—18,5% [3].

Содержание липидов, стеролов, свободных жирных кислот зависит от **типа питания** культур. Так, количество липидов у *A. braunii* в автотрофных условиях составляет 27,5% сухого вещества, в миксотрофных — 13,9, в гетеротрофных — 17,7% [74].

При уменьшении освещенности водоросли, отдающие предпочтение гетеротрофному типу питания, растут более интенсивно и могут накапливать во вновь созданных цитоплазматических гранулах запасные полисахариды. Например, *Galdieria* синтезирует уникальный полисахарид, являющийся, вероятнее всего, багрянковым крахмалом [38]. Гетеротрофная культура *Ch.*

zofingensis, растущая в темноте на глюкозе, наиболее пригодна для получения большого объема кетокаротиноида астаксантина [52].

Значительные отличия установлены также для качественного состава основных биохимических компонентов клеток водорослей, например, углеводов. Так, пределы колебаний доли их спирторастворимой фракции у *A. braunii* составляют 24,5—40,2%, водорастворимой — 2,5—10,5, запасных веществ — 2,3—14,8, гемицеллюлоз и пектинов — 22,6—41,4, клетчатки — 10,1—27,3% [40]. Как видим, содержание отдельных фракций изменяется в 2—6 раз. Такие колебания в данном случае автор объясняет зависимостью от **сезона культивирования** водорослей, что связано с перепадами температуры, освещенности или их совместным действием. Фактор сезонной изменчивости необходимо учитывать при промышленном сборе природных, в частности морских водорослей, поскольку изменяется их состав и биологическая ценность. Например, у некоторых морских водорослей в зимне-весенний период содержание протеинов заметно превышает летние и ранне-осенние показатели [68], а бактерицидная, цитотоксическая, антиоксидантная активность экстрактов существенно различается не только в теплый и холодный сезоны, но и в разные месяцы [21]. Фактор сезонности имеет значение и при выращивании водорослей в искусственных условиях. Так, установлено, что для выращивания в установках под открытым небом представителей р. *Ankistrodesmus* наиболее благоприятны весенний и осенний периоды, тогда как для *Chlamydomonas reinhardtii* шт. 449 — летние месяцы, когда продуктивность водоросли максимальна — 20,0—23,6 г/м² в сутки, а содержание ценных компонентов наиболее оптимально: каротина — до 94,4 мг%, сырого протеина — до 54,8, липидов — до 24,4% [9]. Считается, что у хлореллы весной обмен направлен в сторону синтеза белков, а летом — углеводов или жиров [1]. В то же время накопление биомассы термофильных синезеленых водорослей в Паратунском геотермальном источнике практически не зависело от сезона, очевидно вследствие стабильности температурного режима [14].

Синтез и соотношение биохимических компонентов могут быть подвержены присущей водорослям естественной ритмике, определяемой фазами их развития и воздействием внешних факторов. **Фаза развития** имеет очень большое значение в формировании биохимического состава, однако имеющиеся данные неоднозначны. С одной стороны считается, что больше ценных продуктов клетки водорослей содержат в активном состоянии в экспоненциальной фазе роста. Так, в биомассе хламидомонад, эвглен, дюналиелл при накопительном режиме выращивания максимальное содержание каротина, белка и липидов фиксировалось на 4—10-е сутки [9]. С другой стороны, многие экспериментальные результаты свидетельствуют, что молодые клетки более склонны к интенсивному образованию белковых веществ, а с возрастом усиливается синтез углеводов и липидов, но замедляется образование белков [4]. Например, биомасса *Dunaliella viridis* на экспоненциальной стадии роста содержала 37,1% белков, а на стационарной — 13,3%, углеводов — соответственно 15,2 и 18,4%, липидов — 8,4 и 18% [18]. В клетках *Ankistrodesmus braunii* 4-недельного возраста найдено 18,6% липидов, у 7-недельной культуры — 33,7% [73]. При старении культуры *Chlorella* sp. в ее био-

массе резко снижалось процентное содержание белка и повышалось содержание углеводов [12].

Следует отметить, что в большинстве случаев образование белков находится в обратной связи с метаболизмом липидов и, особенно, углеводов, однако у разных водорослей соотношение этих процессов отличается. Так, при изучении трех морских водорослей с целью выявления тенденций изменения содержания белков в их биомассе в зависимости от фазы роста установлено, что максимальное количество протеинов в клетках образуется на поздней логарифмической стадии [57]. В то же время содержание углеводов в этот период самое низкое, а резкое повышение их количества наблюдается на поздней стационарной стадии. Изменения накопления липидов более неоднозначны: они меньше зависят от фазы роста и отличаются более высокой видоспецифичностью. Так, у *Bracteococcus grandis* максимум их обнаружен на ранней логарифмической стадии, у *Neochloris oleoabundans* — на стационарной, а клетки *Phaeodactylum tricornutum* содержали примерно равное количество этих веществ на протяжении всего цикла развития [57]. Однако анализ зависимости биохимических показателей от фазы развития затрудняется тем, что наступление той или иной стадии роста, в свою очередь, существенно зависит от внешних факторов. Так, при более низкой температуре (20°C) стационарная фаза роста *Rhodomonas salina* наступала позже (на 13-е сутки) и длилась дольше, чем при 24°C (на 8-е сутки). При этом среднесуточный прирост биомассы был ниже в 2,5 раза [18].

Изменения в биохимическом составе клеток водорослей происходят и в более короткие промежутки времени. Так например, если в течение экспоненциальной стадии роста количество липидов у дикоалиеллы изменялось мало, то содержание углеводов значительно возрастало к концу этой фазы — до 20,6%, а затем опять снижалось [17]. Однако подобная закономерность отмечена только при накопительном режиме культивирования, тогда как при проточном выращивании состав биомассы практически не изменялся. Очевидно, это объясняется тем, что проточное культивирование позволяет постоянно поддерживать культуру на логарифмической фазе роста, а в накопительных культурах водоросли имеют возможность пройти все стадии цикла развития.

Интересно, что максимальное образование каротина также зависит от режима культивирования и происходит не параллельно с накоплением биомассы [17].

Анализ литературных данных позволяет сделать вывод о том, что при накопительном культивировании для получения максимального выхода биологически ценных компонентов необходимо изменять длительность выращивания водорослей в зависимости от конечной цели производства биомассы. В частности, для получения максимума белков нужна фаза интенсивного роста, углеводов — конец экспоненциальной стадии, липидов — стационарная фаза. В то же время, для интенсивного выращивания культур необходимо подбирать виды, характеризующиеся стабильно высоким содержанием необходимого компонента на логарифмической стадии роста.

Особое значение в регуляции роста водорослей имеет **химический состав водной среды**. Этот фактор обеспечивает питание водорослей в естественных и в искусственных условиях и, как известно, влияет на содержание в биомассе различных биохимических соединений, в частности белка, каротина и незаменимых аминокислот [9].

Установлено, что морская перифитонная водоросль *Gelidium latifolium* при плотной посадке только в течение первых суток может снижать концентрацию биогенных элементов в 2,5—10 раз. При этом средняя удельная скорость потребления азота может колебаться в пределах 37—71 мкг/г·ч, а фосфора — 6,4—9,6 мкг/г·ч [2].

Скорость потребления элементов регулируется комплексом внешних условий и может отличаться для отдельных соединений. Так, для поглощения фосфора красными микроводорослями оптимальной является более низкая освещенность (80—200 мкЕ/м²/с), чем для поглощения азота (100—240 мкЕ/м²/с) [67].

Заметное влияние на интенсивность роста водорослей и на содержание в их клетках белков, липидов, углеводов, терпеноидов и других метаболитов оказывают условия азотного питания [26, 65]. Соединения азота, в первую очередь нитраты, наряду с углекислым газом являются исходным субстратом для протекающих процессов в фотосинтетическом аппарате, поэтому удаление азота из среды приводит к снижению синтеза белков [29]. У 13 исследованных штаммов хлореллы недостаток азота вызывал однотипные изменения: усиление синтеза углеводов и жирных кислот за счет образования белков. У хламидомонады при отсутствии азота более чем на 50% усиливался синтез углеводов, у эвглены — липидов, тогда как содержание белка у обеих культур снижалось до 10% [9]. Для направленного биосинтеза белка у обеих культур оптимальная доза азота составляла 0,3 мг/мл. Однако для эффективного поглощения азота клетками водорослей необходима соответствующая интенсивность света, а повышение или снижение освещенности синтез белка не стимулирует. В то же время, количество липидных тел, в которых располагаются нейтральные липиды в клетках *Isochrysis galbana* и *Emiliania huxleyi*, возрастает при голодании и существенно снижается при длительной темноте [55].

Как правило, азотное лимитирование уменьшает содержание протеинов и повышает количество углеводов и липидов, а фосфорное — изменяет их внутриклеточное соотношение, однако эти изменения не специфичны и могут быть вызваны каким-либо другим лимитированием — по кремнию или неорганическому углероду, поскольку изменение уровня метаболизма водорослей при биогенном лимитировании сопровождается увеличением их способности к поглощению того или иного вещества [31].

Направленность биосинтетических процессов зависит не только от количества, но и от формы биогенных элементов. Считается, что для роста и образования ценных метаболитов у зеленых микроводорослей наиболее пригодны аммонийные формы азота [9]. Различия касаются лишь анионов: для одних видов предпочтителен фосфорнокислый аммоний, для других —

сернокислый. Однако было показано, что в биомассе хлореллы при интенсивном культивировании на среде с KNO_3 снижается содержание белков и усиливается синтез углеводов, а при использовании NH_4NO_3 содержание углеводов увеличивается, но параллельно со снижением количества белков уменьшается и содержание липидов [26]. Повышение содержания органического азота в клетках водорослей возможно при включении в питательную среду мочевины, хотя это еще требует подтверждения, поскольку имеются и противоположные данные [19]. Тем не менее, на средах с органическим азотом наблюдали максимальное накопление белков [9].

На карбамидном и нитратном азоте количество водорастворимых углеводов у *Ankistrodesmus braunii* практически не отличалось, в то же время содержание белков достигало 49,3% по сравнению с 32,5%. Такое же увеличение количества общего и белкового азота вызывал дефицит фосфора. Недостаток калия существенно не влиял на накопление водорастворимых углеводов, но несколько ослаблял синтез белков [20]. Таким образом, изменяя состав среды, можно регулировать количество биохимических компонентов в клетках. Такой подход рекомендуют для повышения эффективности промышленного выращивания водорослей [36], однако необходимо также учитывать, что в этом случае может нарушаться баланс между общей продуктивностью культуры и выходом целевого продукта.

Зависимость биосинтетических процессов от наличия и соотношения биогенных элементов позволяет рассматривать регулирование питания как один из возможных рычагов управления направленностью биосинтеза. Однако работы последнего времени показывают, что подобные зависимости отличаются довольно сложным характером. Общей закономерностью является то, что оптимальные условия способствуют максимальному росту водорослей, но снижают синтез отдельных метаболитов. Например, содержание фикоэритрина в клетках *Porphyridium cruentum* положительно коррелирует с концентрацией нитратного азота в среде и несколько слабее — с концентрацией фосфора, но отрицательно — со скоростью роста [7]. В каждом отдельном случае требуется тщательный подбор оптимальных условий для достижения поставленной цели. Например установлено, что поддержание в среде субоптимальных концентраций азота и фосфора значительно стимулирует рост дюналиеллы, но подавляет каротиногенез, а повышение содержания фосфора на фоне субоптимальных концентраций азота угнетает и рост культуры, и образование каротина. Исключение фосфора при внесении субоптимальных концентраций азота способствует более интенсивному накоплению β -каротина и росту культуры *D. salina*, чем исключение обоих биогенов либо исключение азота при субоптимальных концентрациях фосфора [13]. Возможен и другой путь индукции вторичного каротиногенеза: создание резкого положительного градиента освещенности в сочетании с острым дефицитом элементов питания и дополнительным внесением ацетата натрия для увеличения молярного соотношения C/N [51].

Важное значение в регуляции биосинтетических процессов водорослей принадлежит не только биогенным, но и другим компонентам химического состава водной среды. При длительном воздействии на клетки водорослей тяжелых металлов в процессе адаптации к неблагоприятным условиям мо-

жет снижаться количество белков и полисахаридов и повышаться содержание липидов [5].

На биохимический состав биомассы оказывают влияние и биотические факторы, в частности **аллелопатические взаимодействия**. Установлено, что при совместном выращивании цианобактерии *Oscillatoria terebriformis* и стрептомицета *Streptomyces odorifer* концентрация хлорофилла *a* увеличивалась на 23,9% [30]. Количество белков в биомассе монокультур существенно отличается по сравнению с водорослями, растущими совместно с другим видом: если в биомассе монокультуры *Scenedesmus intermedia* количество сырого протеина составляло 50%, а лабораторной культуры *Chlorella* sp. — 46%, то для биомассы, полученной на пилотной установке и состоящей из их смеси, оно не превышало 27—40% [49]. Накопление белков в моно- и смешанных культурах может отличаться в 2—3 раза как в сторону увеличения, так и снижения их количества [11].

Таким образом, направленность биосинтетических процессов в клетках водорослей обуславливают многие факторы. Так, снижение обеспеченности азотом и фосфором, усиление освещенности, влияние ионов марганца, дефицит кремния способствуют повышению содержания жирных кислот в клетках водорослей, а увеличение степени их ненасыщенности связано с влиянием низких температур, повышением концентрации углекислого газа и наличием аллелопатического фактора [8]. Следовательно, факторы, участвующие в регуляции биохимического состава биомассы водорослей, имеют самую разную природу — как абиотическую (дефицит элементов минерального питания и CO₂, изменение интенсивности освещения и температуры, спектральный состав света), так и биологическую (физиологические особенности клеток, фаза развития, биотические взаимовлияния).

Заключение

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что водоросли являются перспективным источником биологически ценных веществ. Однако биохимический состав их клеток характеризуется значительной вариабельностью, что обусловлено как видоспецифическими особенностями, так и воздействием факторов внешней среды. Видоспецифические отличия диктуют необходимость тщательного подбора видов-продуцентов и детального исследования каждого конкретного штамма, использование которого предполагается в качестве промышленного объекта. Вариабельность биохимического состава клеток водорослей под влиянием физико-химических факторов, в свою очередь, указывает на необходимость тщательной разработки условий получения биомассы водорослей, которые позволят достичь не только максимальной интенсивности их роста, но и наибольшего выхода биологически ценных компонентов.

**

Проведено аналіз літературних даних щодо біохімічного складу водоростей. Показано, що вміст у клітинах основних біохімічних компонентів характеризується високою видоспецифічністю й значною залежністю від впливу різноманітних зовнішніх чинників.

**

Literature data dealt with the study of the biochemical composition of algae are analyzed in the paper. It has been found that the content of the main biochemical components in algae cells is species specific. It depends to a large extent on various environmental factors.

**

1. Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. — М.: Пищ. пром-сть, 1972. — 336 с.
2. Беляев Б.Н. Скорость потребления биогенов при культивировании *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. ET Thur. (Rhodophyta) // Альгология. — 2008. — Т. 18, № 3. — С. 256—263.
3. Бердыкулов Х.А., Рахимов А.Р., Нуриева Д.А. и др. Массовое культивирование некоторых зеленых микроводорослей в лабораторных и открытых установках // Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве. — Ташкент: Фан, 1980. — С. 131—133.
4. Биохимия синезеленых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1978. — 264 с.
5. Горга А.І., Костюк К.В., Грубінко В.В. Біосинтез вуглеводів, білків і ліпідів у *Chlorella vulgaris* Beijer. за дії іонів важких металів // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — № 2(43). — С. 108—115.
6. Гуд М.Дж.П., Сешикала Д., Сингара Чаря М.А. Антибактериальная активность и биохимический состав некоторых пресноводных водорослей реки Годовари (Индия) // Альгология. — 2008. — Т. 18, № 1. — С. 21—28.
7. Гудвиллович И.Н., Лелеков А.С. Влияние различных концентраций минерального азота в среде на содержание β-фикоэритрина в клетках *Porphyridium cruentum* Nag. // Экология моря. — 2008. — Вып. 76. — С. 45—48.
8. Золотарьова О.К., Шнюкова Є.І., Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф. Перспективи використання мікрроводоростей у біотехнології / Під ред. О. К. Золотарьової. — К.: Альтерпрес, 2008. — 234 с.
9. Исмаилходжаев Б.Ш. Влияние экологических факторов на рост, продуктивность и биохимические особенности некоторых видов *Chlorella* Bey-er., *Scenedesmus* Meyen, *Ankistrodesmus* Corda, *Chlamydomonas* Ehr. в культуре: Дис. ... канд. биол. наук. — Ташкент, 1984. — 161 с.
10. Исмаилходжаев Б.Ш. Физиолого-биохимические особенности зеленых и эвгленовых микроводорослей и перспективы их применения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Ташкент, 1994. — 46 с.
11. Курпенко Н.И., Курейшевич А.В. Содержание белков в биомассе монокультур и смешанных культур водорослей // Альгология. — 2010. — Т. 20, № 2. — С. 168—176.
12. Клячко-Гурвич Г.А. Направленный биосинтез углеводов у хлореллы // Физиология растений. — 1964. — Т. 11, вып. 6. — С. 978—987.
13. Комаристая В.П., Антоненко С.П., Ругась А.Н. Культивирование *Dunaliella salina* Teod. при субоптимальных концентрациях азота и фосфора и исключении их из среды // Альгология. — 2010. — Т. 20, № 1. — С. 42—55.
14. Кузякина Т.И., Латкин А.С., Ефимов А.А., Ефимова М.В. Термофильные синезеленые водоросли (цианобактерии) Паратунского геотермального

- месторождения. Способы культивирования и использование в биотехнологии // Совр. пробл. науки и образов. — 2007. — № 6. — 121—126. Электр. журнал.
15. Курейшевич А.В., Козицкая В.Н. Влияние светового и температурного режимов на содержание хлорофилла *a* в биомассе микроводорослей // Альгология. — 1992. — Т. 2, № 3. — С. 37—43.
 16. Куэроз К., Ассис К., Медейрос В. и др. Цитотоксический эффект полисахаридов, выделенных из водорослей, на HL60 клетки // Биохимия. — 2006. — Т. 71, вып. 12. — С. 1613—1617.
 17. Ладыгина Л.В. Интенсивность роста и биохимический состав микроводоросли *Dunaliella viridis* Теод. в зависимости от условий культивирования // Экология моря. — 2005. — Вып. 6. — С. 56—59.
 18. Ладыгина Л.В. Микроводоросль *Rhodomonas salina* — перспективный кормовой объект в аквакультуре моллюсков // Там же. — 2010. — Спец. вып. 81. — С. 50—53.
 19. Левинских М.А. Физиолого-экологические характеристики одноклеточной водоросли *Closteriopsis acicularis* var. *africana* Hind. применительно к биологической системе жизнеобеспечения человека: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1983. — 26 с.
 20. Максимов В.А. Биохимические изменения у некоторых видов хлорококковых водорослей в зависимости от режима фосфорного и калийного питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1969. — 30 с.
 21. Мартыяс Е.А. Биологическая активность липидов и фотосинтетических пигментов водорослей дальневосточных морей: Дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2012. — 150 с.
 22. Мельников С.С., Самович Т.В., Мананкина О.Е., Бугакова О.А. Вплив чергування світлових і темнових періодів на продуктивність *Spirulina (Arthrospira) platensis* (Nordst.) Geitler (Cyanophyta) // Альгология. — 2012. — Т. 22, № 2. — С. 121—130.
 23. Муравьева И.П. Влияние освещенности и характера загрязнения на химический состав *Ulva rigida* Ag. // Экология моря. — 2004. — Вып. 66. — С. 72—78.
 24. Муравьева И.П., Миронова Т.О. Сезонная динамика липидно-углеводородного состава макрофитообрастаний гидротехнических сооружений Артиллерийской бухты (Севастополь, Чёрное море) // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. Серия: Биология, химия. — 2011. — Т. 24 (63), № 4. — С. 166—170.
 25. Мушак П.А. Внутрішньовидова та міжвидова реакція альгологічно чистих культур синьозелених водоростей на зміни умов вирощування // Укр. ботан. журн.— 2007. — Т. 64, № 1.— С. 132—139.
 26. Нефедова Е. Л., Красотченко Л.М. Влияние источника азота в среде на состав углеводов хлореллы при интенсивном непрерывном культивировании // Микроорганизмы в искусственных экосистемах. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 82—84.

27. Нечаева С.В., Горонкова О.И., Шаповалов Д.С. Штамм синезеленых водорослей *Spirulina platensis* (Nordst) Geitl как источник белка и биологически активных веществ // Патент RU 2096463. — Оpubл.: 20.11.1997.
28. Никитина В.Н. Синезеленые водоросли термальных источников Кавказа и Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1977. — 22 с.
29. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. — М.: Наука, 1988. — С. 5—28.
30. Омарова Е.О., Зенова Г.М., Орлеанский В.К. и др. Экологические особенности взаимодействия синезеленых водорослей (цианобактерий) и стрептомицетов как компонентов альгобактериальных ассоциаций // Материалы Междунар. конф. по грибам и водорослям в биоценозах, посвящ. 75-летию биол. фак-та Моск. ун-та, Москва, 31 янв.—3 февр. 2006 г. — М., 2006. — С. 116—117.
31. Особенности изучения процессов трансформации биогенных элементов и органических веществ в водных экосистемах и экспериментальных условиях // Динамические модели в биологии: Модели водных экосистем. — Кафедра биофизики МГУ. — 2013. Электр. докум.
32. Паламарь-Моргвинцева Г.М. Азотне живлення *Ankistrodesmus braunii* Brunth. // Укр. ботан. журн. — 1969. — Т. 26, вып. 4. — С. 64—69.
33. Потапова З.М. Видовой состав и экофизиология цианобактерий азотных термальных источников Северного Забайкалья: Дис. ... канд. биол. наук. — Улан-Удэ, 2010. — 131 с.
34. Рахимов А., Исмаилхожяев Б. О некоторых биологических особенностях *Ankistrodesmus angustus* Vern. в интенсивной культуре // Систематика, экология водорослей и грибов Средней Азии. — Ташкент: Фан. — 1977. — С. 70—74.
35. Розенцвет О.А. Липидный состав растений как показатель их адаптивных возможностей к различным экологическим условиям: Дис. ... докт. биол. наук. — Тольятти, 2006. — 436 с.
36. Рудик В.Ф., Чепой Л.Е. Оптимизация состава питательной среды и условий культивирования *Porphyridium cruentum* CNM-AR-01 // Альгология. — 1994. — Т. 4, № 4. — С. 51—58.
37. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. «Цветение» воды и евтрофирование. — Киев: Наук. думка, 1978. — 232 с.
38. Стадничук И.Н., Тропин И.В., Семенова Л.Р. и др. Адаптивное запасание высокоразветвленного полисахарида у экстермофильной одноклеточной водоросли *Galdieria* при смене углеродного типа питания // 6 Междунар. симп. по новым и нетрадиционным растениям и перспективам их использования: Тез. докл., Пушино, 13—17 июня 2005 г. — М., 2005. — Т. 1. — С. 380—382.
39. Тренкеншу Р.П. Ростовые и фотоэнергетические характеристики морских микроводорослей в плотной культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1984. — 26 с.

40. Шнюкова Є.І. Вуглеводний склад культур деяких зелених водоростей, його сезонна видова мінливість // Укр. ботан. журн. — 1980. — Т. 37, № 2. — С. 1—6.
41. Шнюкова Е.И., Мушак П.А., Тупик Н.Д. Продуктивность и биохимический состав микроводорослей рода *Spirulina* Turp. (Cyanophyta) // Альгология. — 1994. — Т. 4, № 4. — С. 17—24.
42. Шубернецкий И.В., Борщ З.Т. Культивирование хлореллы в различных температурных и световых условиях // Биологические основы культивирования водных организмов. — Кишинев: Штиинца, 1983. — С. 26—35.
43. Якубке Х.-Д., Ешкайт Х. Аминокислоты. Пептиды. Белки / Под ред. проф. Ю. В. Митина. — М.: Мир, 1985. — 455 с.
44. Avsiyan A.L. Influence of the diurnal light-dark regimen on growth and production characteristics of microalgae (review) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матеріали міжнарод. конф. молодих учених, Щолкіне, 18—22 червня 2013 р. — К.: Фітосоціоцентр, 2013. — С. 207—208.
45. Barbarino E., Lourenco S.O. An evaluation of methods for extraction and quantification of protein from marine macro- and microalgae // J. Appl. Phycol. — 2005. — Vol. 17. — P. 312—351.
46. Becker E.W. Microalgae in human and animal nutrition / Ed. by A. Richmond // Handbook of Microalgal Culture. Biotechnology and Applied Phycology. — Oxford: Blackwell Science. — 2004. — P. 312—351.
47. Becker E.W. Micro-algae as a source of protein // Biotechnol. Advances. — 2007. — Vol. 25. — P. 207—210.
48. Bercea V., Nicoară A., Dragoș N. Efectele intensității luminii și a duratei de expunere asupra manifestării fotoinhibiției la alga verde *Chlorella fusca* Shihira et Krauss // Stud. Univ. Babeș-Bolyai. Biol. — 2004. — Vol. 49, N 2. — P. 61—72.
49. Beverly A.F. Erchul, Don L. Isenberg. Protein quality of various algal biomasses produced by a Water Reclamation Pilot Plant // J. Nutrition. — 1968. — N 95. — P. 374—380.
50. Borgen K. Evaluation of physicochemical properties of modified algae protein adhesives // A thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree. Kansas state university. — Manhattan, Kansas, 2012. — 46 p.
51. Chelebieva E.A. Features of secondary carotenogenesis in green microalgae *Scenedesmus rubescens* (P.J.L. Dangeard) E. Kessler et. al. // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матеріали міжнарод. конф. молодих учених, Щолкіне, 18—22 червня 2013 р. — К.: Фітосоціоцентр, 2013. — С. 32—33.
52. Chen Feng. Methods for production of astaxanthin from the green microalgae *Chlorella* in dark-geterotropic cultures: Пат. 7063957 США, МПК7 C12P 23/00, C12P 1/00; The Univ. of Hong Kong. — N 10/809862; Заявл. 26.03.04; Опубл. 20.06.06.
53. Costa D.F.A., Isherwood P.I., Quigley S.P., McLennan S.R., Poppi D.P. Chemical Composition and *In Vitro* Degradability of Various Algae Species and

- Protein Supplements Commonly Fed to Ruminants // Proc. Aust. Soc. Anim. Prod. — 2010. — Vol. 28. — P. 61.
54. *El-Sarraf W.M., El-Shaarawy G.* Chemical composition of some marine algae from the Mediterranean Sea of Alexandria, Egypt // The Bulletin of the H.I.P.H. — 1994. — Vol. 24, N 3. — P. 523—534.
55. *Eltgroth Matthew L., Watwood Robin L., Wolfe Gordon V.* Production and cellular localization of neutral long-chain lipids in the haptophyte algae, *Isochrysis galbana* and *Emiliania huxleyi* // J. Phycol. — 2005. — Vol. 41, N 5. — P. 1000—1009.
56. *Fabregas J., Herrero C.* Marine microalgae as a potential source of single cell protein (SCP) // Applied Microbiology and Biotechnology. — 1985. — Vol. 23, N 2. — P. 110—113.
57. *Gatenby C.M., Orcutt D.M., Kreeger D.A. et al.* Biochemical composition of three algal species proposed as food for captive freshwater mussels // J. Appl. Phycol. — 2003. — N 15. — P. 1—11.
58. *Gervais F.* Oxygen Productivity of Planktonic Algae under Fluctuating and Constant Light Conditions // Intern. Rev. Hydrobiol. — 2011. — Vol. 96, N 5. — P. 425—630.
59. *Guo G.-L., Dong Sh.-L., Dong Y.-W.* Effects of Constant and Diel Fluctuating Temperatures on the Growth and Photosynthesis of the Macroalgae *Ulva pertusa* Kjellm // Period. Ocean Univ. China. — 2006. — Vol. 36, N 6. — C. 941—945.
60. *Kan G., Miao J., Shi C., Li G.* Changes of proteins in the Antarctic ice microalga *Chlamydomonas* sp. cultured under UV-B radiation stress // Acta oceanol. sin. — 2006. — Vol. 25, N 2. — C. 135—141.
61. *Karsten U., Schumann Rh., Rothe S. et al.* Temperature and light requirements for growth of two diatom species (Bacillariophyceae) isolated from an Arctic macroalga // Polar Biol. — 2006. — Vol. 29, N 6. — C. 476—486.
62. *López C.V.G., García M.C.C., Fernández F.G.A. et al.* Protein measurements of microalgal and cyanobacterial biomass // Bioresource Technology. — 2010. — Vol. 101. — P. 7587—7591.
63. *Metting F.B.* Biodiversity and application of microalgae // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. — 1996. — Vol. 10, N 6. — P. 515—525.
64. *Nutritional value of micro-algae* // Manual on the Production and Use of Live Food for Aquaculture: FAO FISHERIES TECHNICAL PAPER / Edited by P. Lavens and P. Sorgeloos. — Rome, 1996.
65. *Ohmori M., Wolf F.R., Bassham J.A.* *Botryococcus braunii* carbon/nitrogen metabolism as affected by ammonia addition // Arch. microbiol. — 1984. — Vol. 140, N 2—3. — P. 101—106.
66. *Pouneva I., Zidarova R.* Effect of temperature on the growth and pigment content of an Antarctic isolate *Choricystis minor* (Skuja) Fott (Chlorophyta) // Докл. БЪЛГ. АН. — 2006. — Т. 59, N 10. — С. 1059—1062.
67. *Qian L.-m., Xu Y.-j., Jiao N.-zh.* The Effects of Nutrient Availability on the Uptake of Nitrogen and Phosphorus by *Gracilaria lemaneiformis* and *G. lemaneoides* // J. Fish. Sci. China. — 2006. — Vol. 13, N 2. — C. 257—262.

68. *Rajasulochana P., Krishnamoorthy P., Dhamotharan R.* Biochemical investigation on red algae family of *Kappaphycus* sp. // J. Chem. Pharm. Res. — 2012. — Vol. 4(10). — P. 4637—4641.
69. *Rausch Th.* The estimation of micro-algal protein content and its meaning to the evaluation of algal biomass I. Comparison of methods for extracting protein // Hydrobiologia. — 1981. — Vol. 78, N 3. — P. 237—251.
70. *Sandnes J.M., Källqvist T., Wenner D., Gislerod H.R.* Combined influence of light and temperature on growth rates of *Nannochloropsis oceanica*: Linking cellular responses to large-scale biomass production // J. Appl. Phycol. — 2005. — Vol. 17, N 6. — C. 515—525.
71. *Spolaore P., Joannis-Cassan C., Duran E., Isambert A.* Commercial applications of microalgae // J. Biosci. Bioeng. — 2006. — Vol. 101, N 2. — P. 87—96.
72. *Vonsak A.* Strain selection of *Spirulina* suitable for mass production // Hydrobiologia. — 1987. — N 151—152. — P. 75—77.
73. *Williams V.R., Mc Millan R.* Lipids of *Ankistrodesmus braunii* // Science. — 1961. — Vol. 133, N 3451. — P. 459—460.
74. *Wright D.C., Berg L.R., Patterson G.W.* Effect of cultural conditions on the sterols and fatty acids of green alga // Phytochemistry. — 1980. — Vol. 19, N 5. — P. 783—785.
75. *Yu P., Zhang Q.-q., Wang X.-l. et al.* Effects of temperature and irradiance on growth of two strains of marine diatoms // Mar. Environ. Sci. — 2006. — Vol. 25, N 1. — C. 38—40.