

УДК 582.263 : [543.62 : [577.112+577.114+577.115]]

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

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ
БЕЛКОВ, УГЛЕВОДОВ И ЛИПИДОВ В КЛЕТКАХ
ЗЕЛЕННЫХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**

Исследован биохимический состав клеток некоторых зеленых микроводорослей в условиях культур, показано, что некоторые их виды могут представлять значительный практический интерес. Проведен сравнительный анализ содержания белков, углеводов и липидов в рамках разных таксонов (вид, род, семейство) между представителями семейств Scenedesmaceae, Selenastraceae и Hydrodictyaceae.

Ключевые слова: белки, углеводы, липиды, культуры зеленых водорослей.

Водоросли являются потенциальным сырьем для получения разнообразных биологически ценных соединений, перспективных для практического использования [4—6]. Анализ литературы свидетельствует о том, что некоторые синезеленые водоросли характеризуются высоким содержанием белков, красные и зеленые водоросли накапливают значительное количество углеводов и липидов. В частности, признанным продуцентом белка является *Spirulina platensis*, липидов — *Botryococcus braunii*, каротиноидов — *Dunaliella salina* [6, 10, 12, 14]. В связи с этим многочисленные публикации посвящены исследованию биохимического состава клеток водорослей, однако закономерности его формирования до сих пор окончательно не установлены. Работы в этом направлении продолжают как с целью расширения перечня продуктов, которые можно получать при помощи промышленного фотосинтеза, так и для поиска новых перспективных видов для производства тех или иных биохимических компонентов. Проводится скрининг коллекций и природных образцов водорослей, а также детальное изучение условий накопления биологически ценных веществ.

Одними из наиболее распространенных в природе видов, которые к тому же широко представлены в коллекциях культур и часто используются в биотехнологии, являются зеленые водоросли. Однако их промышленный потенциал еще далеко не раскрыт. В частности, недостаточно исследованы возможности целенаправленного регулирования биохимического состава клеток, хотя это направление представляется довольно перспективным [3]. С другой стороны, несмотря на то, что известны факты биохимической не-

© Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко, Т. О. Мусий, 2017

однородности даже среди штаммов одного вида водорослей [8, 11, 13], остается слабо исследованной вариабельность биохимических показателей в пределах разных таксонов (семейств, родов, видов), что затрудняет определение методологии поиска новых перспективных видов. Целью настоящей работы было сравнительное изучение биохимического состава некоторых зеленых водорослей, в частности представителей семейств Scenedesmaceae, Selenastraceae и Hydrodictyaceae.

Материал и методика исследований. Для изучения биохимического состава клеток использовали культуры водорослей из коллекций Института гидробиологии НАН Украины и Института ботаники НАН Украины, в частности родов *Acutodesmus* — *A. acuminatus* (Lagerh.) Hegew. et Hanagata IBASU-245, *A. dimorphus* (Turpin) P. Tsarenko HPDP-108, *A. obliquus* (Turpin) P. Tsarenko IBASU-473, *Desmodesmus* — *D. armatus* (Chodat) E. Hegew. IBASU-270, *D. brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. IBASU-273, *D. communis* (E. Hegew.) E. Hegew. HPDP-109, *D. opoliensis* (P. Richt.) E. Hegew. IBASU-A 298, *D. subspicatus* (Chodat) E. Hegew. et A. Schmidt IBASU-302, *Scenedesmus* — *Sc. ellipticus* Corda IBASU-272, *Sc. obtusus* Meyen HPDP-113, (семейство Scenedesmaceae), а также *Monoraphidium contortum* (Thur.) Kom.-Legn. IBASU-A 364 и *Selenastrum gracile* Reinsch. IBASU-317 (семейство Selenastraceae) и *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg. HPDP-116 (семейство Hydrodictyaceae). Водоросли выращивали на среде Фитцджеральда в модификации Цендера и Горема в интервале температур 20÷30 °С, при интенсивности освещения 2,5 клк, чередовании светового и темного периодов 16:8.

Общее содержание белков, углеводов и липидов в клетках водорослей анализировали в начале, середине и конце экспоненциальной стадии роста культур. Биохимические показатели определяли в биомассе, отделенной от культуральной среды путем фильтрации. Навески для определения белков, углеводов и липидов до проведения анализа хранили в замороженном состоянии. Для установления биохимических показателей биомассу гомогенизировали в фарфоровой ступке с кварцевым песком. Общее содержание белков определяли методом Лоури [16], углеводов и липидов — гравиметрическим методом после экстракции, соответственно, водным раствором этанола (75%) или хлороформно-метаноловой смесью [1, 9]. Показатели рассчитывали в процентах от сухой массы, которую устанавливали методом высушивания до постоянного веса [7]. Результаты обработаны статистически с использованием множественного регрессионного анализа при помощи пакета программ Statistica 6.0.

Результаты исследований и их обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что некоторые из исследованных видов водорослей содержат довольно большое количество белков, углеводов и липидов и могут представлять значительный практический интерес (табл. 1).

В клетках исследованных зеленых водорослей определено от 10 до 60% белков, от 8 до 38% углеводов и от 5 до 49% липидных компонентов. Сравнительно больше белков обнаружено у водорослей из сем. Scenedesmaceae, уг-

1. Пределы накопления белков, углеводов и липидов (%) в биомассе зеленых водорослей

| Водоросли | Белки | Углеводы | Липиды |
|-------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Сем. Scenedesmaceae | | | |
| р. <i>Acutodesmus</i> | | | |
| <i>A. acuminatus</i> | 24,92÷35,81 | 19,29÷31,7 | 11,92÷29,29 |
| <i>A. dimorphus</i> | 21,94÷53,75 | 12,80÷28,16 | 5,53÷31,84 |
| <i>A. obliquus</i> | 27,07÷59,34 | 9,05÷25,36 | 8,21÷16,49 |
| р. <i>Desmodesnus</i> | | | |
| <i>D. armatus</i> | 13,72÷26,22 | 11,15÷23,03 | 10,43÷14,42 |
| <i>D. brasiliensis</i> | 15,20÷33,00 | 8,48÷25,61 | 6,01÷26,87 |
| <i>D. communis</i> | 14,23÷36,92 | 13,71÷30,00 | 5,44÷22,41 |
| <i>D. opoliensis</i> | 17,99÷43,79 | 14,01÷17,50 | 14,75÷25,77 |
| <i>D. subspicatus</i> | 11,55÷34,44 | 13,06÷34,44 | 12,75÷21,63 |
| р. <i>Scenedesmus</i> | | | |
| <i>Sc. ellipticus</i> | 15,44÷25,55 | 10,82÷15,66 | 12,88÷22,82 |
| <i>Sc. obtusus</i> | 14,30÷31,90 | 12,58÷23,39 | 6,14÷20,49 |
| Сем. Selenastraceae | | | |
| р. <i>Monoraphidium</i> | | | |
| <i>M. contortum</i> | 10,35÷29,78 | 14,41÷37,96 | 25,06÷44,45 |
| р. <i>Selenastrum</i> | | | |
| <i>S. gracile</i> | 14,15÷32,25 | 13,31÷34,85 | 14,73÷48,92 |
| Сем. Hydrodictyaceae | | | |
| р. <i>Tetraedron</i> | | | |
| <i>T. caudatum</i> | 10,29÷20,62 | 13,00÷18,96 | 7,33÷21,5 |

леводов и липидов — у Selenastraceae. Некоторые виды водорослей содержат примерно одинаковое количество двух или трех биохимических компонентов (например, *D. communis*, *T. caudatum*), у иных наблюдается преимущественное накопление одних веществ за счет существенного уменьшения содержания других. Именно такие особенности позволяют выделять виды — потенциальные продуценты тех или иных биологически ценных соединений, представляющие интерес для биотехнологии. В частности, в условиях наших опытов максимальный верхний предел содержания белков, приближающийся к показателям синезеленых водорослей [15], зафиксирован для *A. obliquus* и *A. dimorphus*, наибольшее количество углеводов и липидов способны накапливать *S. gracile* и *M. contortum* (см. табл. 1).

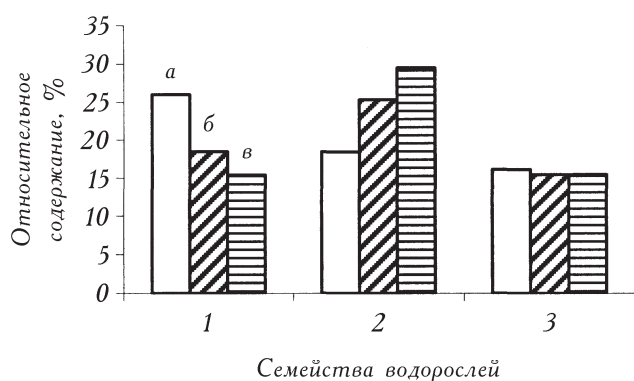
Сравнение полученных результатов показывает, что водоросли довольно существенно отличаются по содержанию исследуемых компонентов в пределах семейств, что наглядно демонстрирует анализ средних величин. В частности, в среднем по сем. Scenedesmaceae доли белков, углеводов и липидов соотносятся как 0,44:0,31:0,25, Selastraceae — 0,25:0,34:0,41, Hydrodictyceae — 0,34:0,33:0,033 (табл. 2).

То есть, при сравнении биохимических показателей в пределах семейств можно сделать вывод, что максимальное содержание белков характерно для представителей Scenedesmaceae, минимальное — для Selastraceae. В биомассе водорослей из сем. Selastraceae обнаружена сравнительно большая доля углеводов и липидов, тогда как у Hydrodictyceae все три биохимических компонента распределяются равномерно (рис. 1).

Если же сравнивать исследуемые биохимические показатели в пределах более низких таксонов, общая закономерность изменяется и появляются довольно значительные отличия. Например, в сем. Scenedesmaceae у представителей р. *Scenedesmus* и р. *Desmodesmus* пределы накопления исследованных биохимических компонентов отличаются мало и соотношение компонентов примерно одинаковое, но у водорослей из р. *Acutodesmus* отличия усиливаются, в частности значительно увеличивается доля белков (рис. 2).

Наблюдаются отличия также в биохимическом составе водорослей из сем. Selastraceae. В их клетках найдено довольно высокое содержание углеводов и липидов — в среднем около 30%. Однако клетки *S. gracile* (р. *Selenastrum*) содержат несколько больше углеводов, доля которых может возрастать до 35%, тогда как в биомассе *M. contortum* (р. *Monoraphidium*) сравнительно выше доля липидов — до 49%.

Существенные видоспецифические особенности проявляются, если сравнивать биохимические показатели отдельных видов из одного рода. Например, в целом представители р. *Acutodesmus* отличаются высоким содержанием белков — в среднем свыше 35%

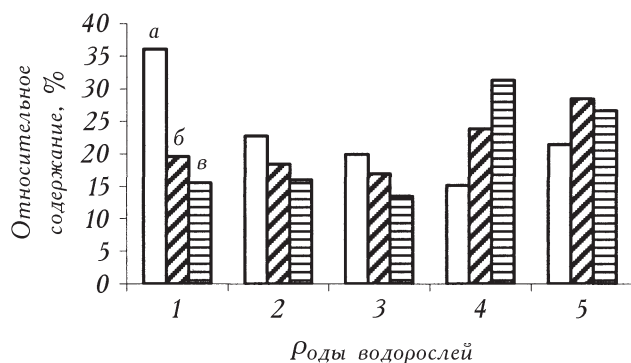


1. Относительное содержание белков (а), углеводов (б) и липидов (в) в клетках водорослей из разных семейств: 1 — Scenedesmaceae; 2 — Selastraceae; 3 — Hydrodictyceae.

от сухой массы водорослей, причем этот показатель может достигать и 60%. Но наибольшая доля белковых соединений определена у *A. obliquus* и *A. dimorphus*, тогда как в клетках *A. acuminatus* относительное содержание этих веществ заметно ниже и приближается к показателям отдельных ви-

2. Средние показатели (%) и соотношение количества белков, углеводов и липидов в биомассе водорослей разных таксонов

| Водоросли | Белки | Углеводы | Липиды | Соотношение |
|---|--------------|--------------|--------------|----------------|
| Сем. Scenedesmaceae (n = 77) | 26,04 ± 1,25 | 18,47 ± 0,56 | 15,40 ± 0,60 | 0,44:0,31:0,25 |
| p. <i>Acutodesmus</i> (n = 23) | 36,04 ± 2,38 | 19,58 ± 1,02 | 15,59 ± 1,21 | 0,51:0,27:0,22 |
| <i>A. acuminatus</i> (n = 6) | 27,67 ± 1,70 | 24,00 ± 2,01 | 17,75 ± 3,23 | 0,40:0,35:0,25 |
| <i>A. dimorphus</i> (n = 11) | 37,45 ± 4,28 | 19,46 ± 1,23 | 16,51 ± 2,09 | 0,51:0,26:0,23 |
| <i>A. obliquus</i> (n = 9) | 42,86 ± 4,02 | 16,78 ± 1,67 | 13,02 ± 0,91 | 0,59:0,23:0,18 |
| p. <i>Desmodesmus</i> (n = 35) | 22,72 ± 1,29 | 18,42 ± 0,87 | 16,05 ± 0,84 | 0,40:0,32:0,28 |
| <i>D. armatus</i> (n = 9) | 17,70 ± 1,32 | 19,00 ± 1,41 | 15,22 ± 1,60 | 0,34:0,37:0,29 |
| <i>D. brasiliensis</i> (n = 11) | 22,29 ± 2,03 | 16,61 ± 1,55 | 16,04 ± 1,66 | 0,41:0,30:0,29 |
| <i>D. communis</i> (n = 7) | 26,06 ± 2,80 | 19,96 ± 1,92 | 14,40 ± 2,18 | 0,43:0,33:0,24 |
| <i>D. opoliensis</i> (n = 3) | 31,91 ± 7,53 | 15,45 ± 1,05 | 20,08 ± 3,19 | 0,47:0,23:0,30 |
| <i>D. subspicatus</i> (n = 6) | 22,51 ± 3,11 | 20,56 ± 3,00 | 17,20 ± 1,45 | 0,37:0,34:0,29 |
| p. <i>Scenedesmus</i> (n = 18) | 19,87 ± 1,38 | 16,93 ± 0,90 | 13,51 ± 0,88 | 0,39:0,34:0,27 |
| <i>Sc. ellipticus</i> (n = 5) | 23,96 ± 3,00 | 13,37 ± 1,23 | 16,17 ± 1,75 | 0,45:0,25:0,30 |
| <i>Sc. obtusus</i> (n = 14) | 18,40 ± 1,40 | 18,23 ± 0,93 | 12,56 ± 0,92 | 0,37:0,37:0,24 |
| Сем. Selenastraceae (n = 20) | 18,42 ± 1,50 | 24,34 ± 1,80 | 29,53 ± 1,95 | 0,25:0,34:0,41 |
| <i>Monoraphidium contortum</i> (n = 10) | 15,15 ± 2,30 | 23,79 ± 2,35 | 31,28 ± 2,45 | 0,22:0,34:0,44 |
| <i>Selenastrum gracile</i> (n = 11) | 21,39 ± 1,57 | 26,62 ± 2,69 | 26,59 ± 2,97 | 0,29:0,36:0,35 |
| Сем. Hydrodictyceae (n = 6) | | | | |
| p. <i>Tetraedron</i> | | | | |
| <i>T. caudatum</i> (n = 6) | 16,10 ± 1,57 | 15,45 ± 0,93 | 15,44 ± 2,29 | 0,34:0,33:0,33 |



2. Относительное содержание белков (а), углеводов (б) и липидов (в) в клетках водорослей разных родов: 1 — *Acutodesmus*; 2 — *Desmodesmus*; 3 — *Scenedesmus*; 4 — *Monoraphidium*; 5 — *Selenastrum*.

дов из р. *Desmodesmus* (рис. 3).

Предполагается, что для родственных видов водорослей генетически обусловлены одинаковые пределы накопления основных биохимических компонентов. Однако экспериментальные результаты подтверждают это предположение лишь частично, в связи с чем среди каждого семейства или даже рода можно выбрать только 1—2

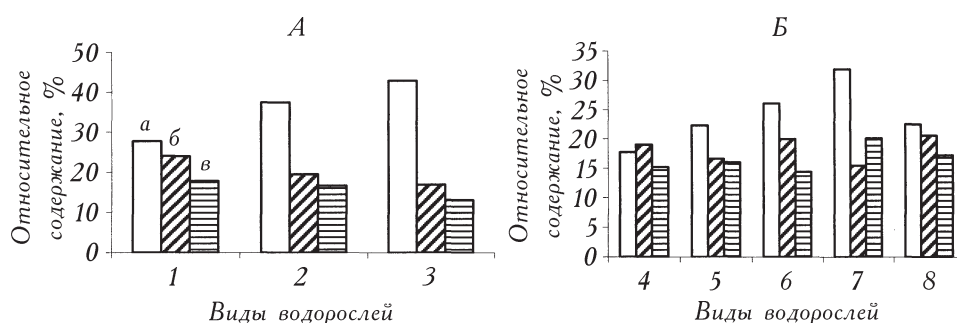
наиболее продуктивных вида в отношении определенных классов соединений.

Значительная видоспецифичность наблюдается в отношении реакции разных видов водорослей на изменение внешних условий. Так, при анализе накопления белков, углеводов и липидов в клетках водорослей на логарифмической стадии роста культур в целом прослеживается положительная зависимость от температуры выращивания (рис. 4).

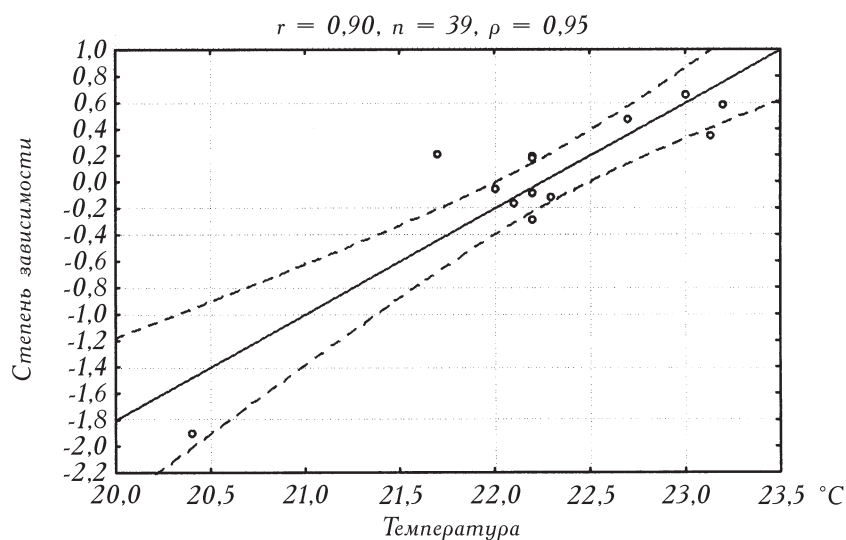
Однако сравнение динамики этих показателей для разных представителей одного рода выявляет отличия в степени отклика на изменение внешних условий, обусловленные, скорее всего, пределами толерантности видов. Так, если для водорослей из рода *Desmodesmus* можно говорить только о тенденции к увеличению содержания белков, которая наблюдалась в ответ на существенное повышение температуры от 25,5 до 29,0°C ($\Delta = 3,5^\circ\text{C}$), то для представителей рода *Acutodesmus* заметные отличия зафиксированы у отдельных видов уже при $\Delta = 1,5^\circ\text{C}$ (от 22,5 до 24,4°C), а для видов из рода *Scenedesmus* — даже при $\Delta = 0,5^\circ\text{C}$ (от 22,0 до 22,5°C) (рис. 5).

Следовательно, в отношении этого показателя направленность изменений одинакова как на уровне родов, так и видов, но вместе с тем наблюдаются межвидовые отличия, выражающиеся в различной силе отклика на изменение внешних условий. Что касается содержания углеводных компонентов, их колебания в целом в меньшей степени характеризуются межвидовой изменчивостью (рис. 6).

Однако на уровне родов колебания проявляются даже в направленности изменений. Так, у представителей р. *Acutodesmus* содержание углеводов изменялось незначительно, у *Desmodesmus* — уменьшалось с повышением температуры выращивания, а у *Scenedesmus* — повышалось (см. рис. 6). В отношении количества липидов, в ответ на изменение температуры выра-



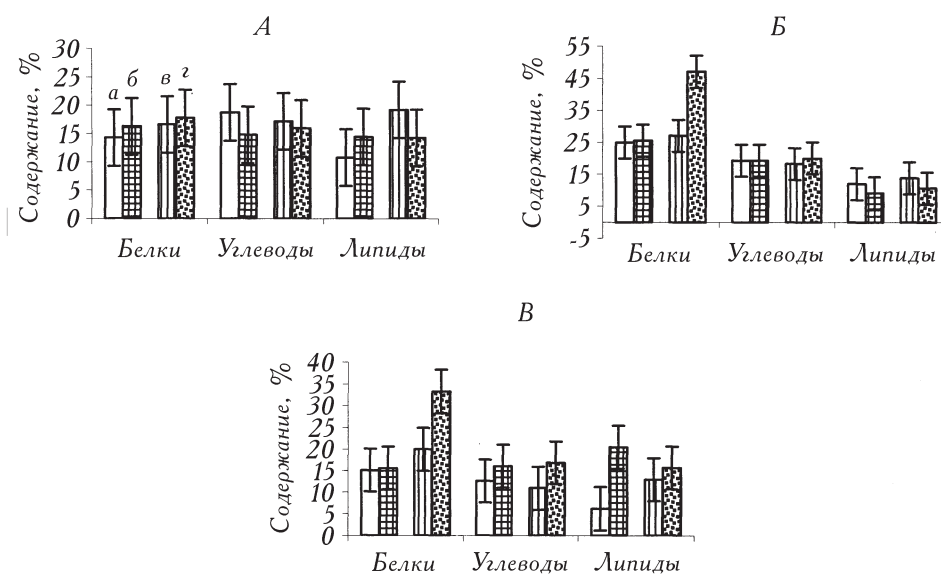
3. Относительное содержание белков (а), углеводов (б) и липидов (е) в клетках разных видов водорослей из рр. *Acutodesmus* (А) и *Desmodesmus* (Б): А: 1 — *Acutodesmus acuminatu*; 2 — *Acutodesmus dimorphus*; 3 — *Acutodesmus obliquus*; Б: 4 — *Desmodesmus armatus*; 5 — *Desmodesmus brasiliensis*; 6 — *Desmodesmus communis*; 7 — *Desmodesmus opoliensis*; 8 — *Desmodesmus subspicatus*.



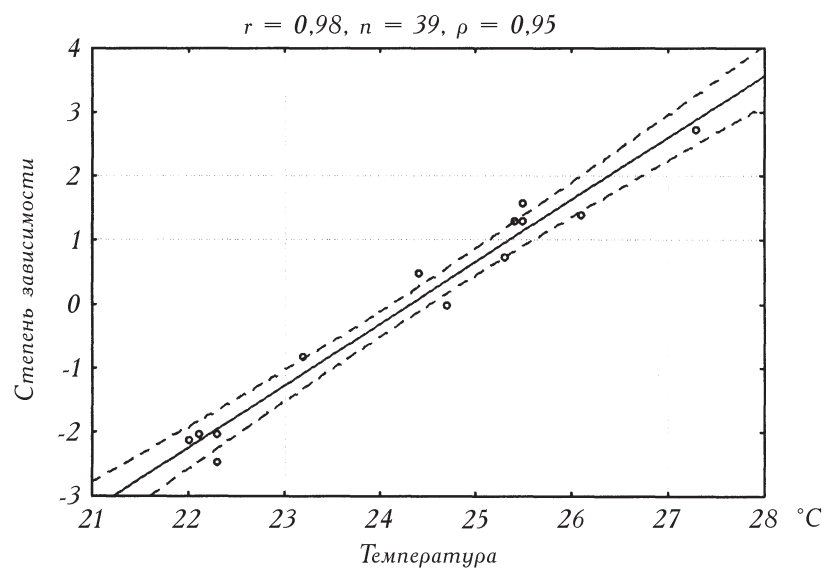
4. Зависимость накопления белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей от температуры (14-е сутки культивирования).

щивания наблюдаются как межродовые, так и межвидовые отличия, которые касаются и амплитуды, и направленности колебаний (см. рис. б).

Представленные данные подтверждают наличие значительной вариабельности биохимического состава водорослей. Средние показатели близких по систематическому положению видов в основном колеблются меньше, по сравнению с более отдаленными видами, однако параллельно наблюдаются довольно значительные видоспецифические отличия накопления основных биохимических компонентов. При этом следует отметить, что, как показано



5. Содержание белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей при повышении температуры выращивания (14-е сутки, $n=3$): А — *Desmodesmus brasiliensis* (а, б), *Desmodesmus armatus* (в, г); а, в — $25,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$; б, г — $29,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$; Б — *Acutodesmus acuminatus* (а, б), *Acutodesmus dimorphus* (в, г); а, в — $22,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$; б, г — $24,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$; В — *Scenedesmus obtusus* (а, б), *Scenedesmus ellipticus* (в, г); а, в — $22,0^\circ \pm 0,5\text{C}$; б, г — $22,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$.



6. Зависимость накопления углеводов в клетках исследованных видов водорослей от температуры.

нами ранее, в биомассе водорослей, полученной на разных стадиях роста культур и при разной температуре, для одних видов наблюдаются незначи-

3. Дисперсия (δ) показателей содержания белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей

| Водоросли | Белки | Углеводы | Липиды |
|---------------------------------|-------|----------|--------|
| <i>Acutodesmus acuminatus</i> | 4,2 | 4,9 | 7,9 |
| <i>Acutodesmus dimorphus</i> | 13,5 | 4,1 | 6,9 |
| <i>Acutodesmus obliquus</i> | 12,1 | 5,0 | 2,7 |
| <i>Desmodesmus armatus</i> | 4,0 | 4,2 | 4,8 |
| <i>Desmodesmus brasiliensis</i> | 6,7 | 5,2 | 5,5 |
| <i>Desmodesmus communis</i> | 7,4 | 5,1 | 5,8 |
| <i>Desmodesmus opoliensis</i> | 13,0 | 1,8 | 5,5 |
| <i>Desmodesmus subspicatus</i> | 7,6 | 7,3 | 3,6 |
| <i>Scenedesmus ellipticus</i> | 6,7 | 2,8 | 3,9 |
| <i>Scenedesmus obtusus</i> | 5,2 | 3,5 | 3,5 |
| <i>Monoraphidium contortum</i> | 7,3 | 7,1 | 6,9 |
| <i>Selenastrum gracile</i> | 5,2 | 8,9 | 9,9 |
| <i>Tetraedron caudatum</i> | 3,9 | 2,3 | 5,6 |

тельные колебания показателей, а для ряда видов характерны чрезвычайно большие отклонения от средних [3, 4, 15]. Среди водорослей с менее вариабельным содержанием исследуемых компонентов можно отметить *A. acuminatus*, *D. armatus*, *Sc. obtusus*, а также *T. caudatum*, что подтверждает сравнительно меньшая дисперсия их показателей (табл. 3).

В то же время, наряду с небольшими отклонениями в содержании одних компонентов, те же виды водорослей в отношении других показателей в разных условиях демонстрируют сравнительно меньшую стабильность, что свидетельствует об их значительной реакции на влияние внешних факторов и, следовательно, более высокой пластичности их метаболизма (например, *A. dimorphus*, *A. obliquus*, *D. opoliensis*). Эту особенность, очевидно, можно использовать не только для поиска наиболее перспективных объектов биотехнологии, но и для целенаправленной регуляции компонентного состава биомассы водорослей.

Интересно отметить, что суммарное количество исследуемых биохимических соединений, установленное при помощи использованных методов, также сравнительно меньше колеблется для близкородственных видов водорослей (табл. 4).

Таким образом, при помощи использованных биохимических методов в биомассе водорослей удастся определить лишь от 50 до 75% сухого вещества клеток. Наиболее высокая доля определяется у *Acutodesmus* и *Selenastrum*, самая низкая — у *Scenedesmus*. Возможно, это связано как с метаболически-

4. Суммарные показатели относительного содержания белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей

| Таксоны | Суммарный показатель относительного содержания белков, углеводов и липидов (%) |
|--------------------------------|--|
| Сем. Scenedesmaceae | 60,23 |
| р. <i>Acutodesmus</i> | 73,09 |
| <i>A. acuminatus</i> | 74,20 |
| <i>A. dimorphus</i> | 74,97 |
| <i>A. obliquus</i> | 73,49 |
| р. <i>Desmodesnus</i> | 57,64 |
| <i>D. armatus</i> | 49,1 |
| <i>D. brasiliensis</i> | 55,76 |
| <i>D. communis</i> | 61,21 |
| <i>D. opoliensis</i> | 67,44 |
| <i>D. subspicatus</i> | 60,27 |
| р. <i>Scenedesmus</i> | 49,06 |
| <i>Sc. ellipticus</i> | 50,62 |
| <i>Sc. obtusus</i> | 48,65 |
| Сем. Selenastraceae | 72,13 |
| <i>Monoraphidium contortum</i> | 72,58 |
| <i>Selenastrum gracile</i> | 73,76 |

ми характеристиками отдельных видов водорослей, так и со структурно-морфологическими особенностями строения их клеток в пределах разных систематических единиц.

Заключение

Полученные результаты подтверждают значительную перспективность зеленых водорослей как объекта биотехнологии — для производства биомассы ценного биохимического состава в кормовых целях или в качестве сырья для получения отдельных классов соединений. В частности, представители сем. Scenedesmaceae способны накапливать до 60% белков, Selenastraceae — до 38% углеводов и 49% липидов. В то же время приведенные данные характеризуют значительную неоднородность исследуемой группы организмов и подчеркивают необходимость детальных исследований для выявления наиболее перспективных продуцентов, с учетом не только систематической принадлежности, но и различий в пластичности метаболизма, диапазоне оптимальных условий выращивания и других особенностях формирования биохимического состава.

**

Проведено порівняльний аналіз біохімічного складу деяких зелених водоростей, що належать до родин *Scenedesmaceae*, *Selenastraceae* і *Hydrodictyaceae*. Встановлено, що в різних умовах клітини цих водоростей містять від 10 до 60% білків, від 8 до 38% вуглеводів і від 5 до 49% ліпідів. Порівняно більше білків виявлено у представників родини *Scenedesmaceae*, вуглеводів і ліпідів — у представників *Selenastraceae*. Показано, що біохімічні показники відзначаються значною варіабельністю та видоспецифічністю, проте у близьких за систематичним положенням видів відрізняються менше, ніж у більш віддалених видів.

**

Biochemical composition of the biomass of some green algae of the families Scenedesmaceae, Selenastraceae, and Hydrodictyaceae was analyzed and compared. It has been found that under different conditions the cells of these algae contain 10–60% of proteins, 8–38% of carbohydrates, and 5–49% of lipids. Representatives of the family Scenedesmaceae were characterized by a higher content of proteins, whereas representatives of the family Selenastraceae — by a higher content of carbohydrates and lipids. It has been shown that biochemical indices are species-specific and vary over a wide range.

**

1. Горга А.І., Грубінко В.В. Вплив дизельного палива на біосинтез протеїнів, вуглеводів і ліпідів у *Chlorella vulgaris* Beijer. // Біотехнологія. — 2011. — Т. 4, № 6. — С. 74—81.
2. Кирпенко Н.И., Усенко О.М., Мусий Т.О. Содержание белков, углеводов и липидов в биомассе зеленых водорослей при разной температуре выращивания // Гидробиол. журн — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 105—111.
3. Кирпенко Н.И., Усенко О.М., Мусий Т.О. Относительное содержание белков, углеводов и липидов в клетках зеленых водорослей при кратковременных колебаниях температуры // Там же. — 2016. — Т. 52, № 5. — С. 54—64.
4. 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.
5. Золотарьова О.К., Шнюкова Є.І., Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф. Перспективи використання мікроводоростей у біотехнології / Під ред. О.К. Золотарьової. — К.: Альтерпрес, 2008. — 234 с.
6. Мартыяс Е.А. Биологическая активность липидов и фотосинтетических пигментов водорослей дальневосточных морей: Дис. ...канд. биол. наук. — Владивосток, 2012. — 150 с.
7. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
8. 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.
9. Практикум по общей биохимии. — М.: Просвещение, 1975. — 318 с.
10. Сиренко Л.А., Сафиуллин З.Т., Панченко Н.В. Особенности интенсивного культивирования *Dunaliella salina* (обзор) // Экология моря. — 2005. — Т. 67. — С. 68—88.

11. 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.
12. Becker E.W. Micro-algae as a source of protein // Biotechnol. Advances. — 2007. — Vol. 25. — P. 207—210.
13. 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.
14. Kirpenko N.I., Usenko O.M., Musiy T.O. Variability of the Biochemical Composition of algae (a Review) // Hydrobiol. J. — 2015. — Vol. 51, N 1. — P. 49—62.
15. Kirpenko N.I., Usenko O.M., Musiy T.O. Biochemical composition of green algae at different stages of their growth // Ibid. — 2015. — Vol. 51, N 4. — P. 39—45.
16. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N 1—2. — P. 265—275.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 03.07.17