

УДК 581.198(581.524.13:582.26)

Н. И. Кирпенко

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ
ВЗАИМОВЛИЯНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ В СМЕШАННЫХ
КУЛЬТУРАХ**

Исследовали физиолого-биохимические эффекты, возникающие в смешанных культурах водорослей. Показаны изменения интенсивности ростовых и других физиологических процессов, а также некоторых биохимических показателей в смешанных культурах водорослей по сравнению с их монокультурами. Анализируются различия в составе внеклеточных метаболитов и их возможная роль в развитии аллелопатического эффекта.

Ключевые слова: водоросли, смешанные культуры, аллелопатическое взаимодействие, физиолого-биохимические особенности.

Водоросли играют большую роль в гидрозкосистемах, поэтому традиционно внимание гидробиологов привлекают вопросы формирования состава и функциональной активности альгосообществ. Безусловно, эти процессы в значительной мере определяют абиотические факторы, однако на развитие альгофлоры существенно влияют также взаимоотношения между отдельными видами внутри самого альгосообщества. Аллелопатическое взаимодействие водорослей вызывает значительный интерес исследователей, однако до сих пор не установлены действующие вещества, физиолого-биохимические закономерности, механизмы и последствия такого взаимодействия.

В настоящей работе на примере смешанных культур исследовали физиолого-биохимические особенности взаимодействия пресноводных водорослей.

Материал и методика исследований. Использованы альгологически чистые культуры синезеленых и зеленых водорослей, типичных представителей пресноводных альгосообществ, растущие на одной питательной среде: *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Elenkin, HPDP-6, *M. pulverea* (Woodw.) Forti emend. Elenkin, HPDP-30, *Anabaena cylindrica* Lemmerm., HPDP-1, *A. variabilis* Kütz., HPDP-4, *Anabaena* sp., PCC-7120, *Lyngbya limnetica* Lemmerm., HPDP-9, *Oscillatoria neglecta* Lemmerm., HPDP-25, *Phormidium autumnale* f. *uncinata* (C. Agardh.) N.V. Kondrat., HPDP-36; *Acutodesmus obliquus* (Turpin) P. Tsarenko, HPDP-104, *Chlorella vulgaris* Beijer., HPDP-119, *Desmodesmus arma-*

© Кирпенко Н. И., 2011

tus (Chodat) E. Hegew., HPDP-110, *D. communis* (E. Hegew.) E. Hegew., HPDP-109, *Monoraphidium contortum* (Thur.) Komárek-Legn., IBASU-A 364, *Selenastrum gracile* Reinsch, HPDP-115, *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg., IBASU-A 277. Для достижения одинаковых условий питания и освещения смешанные культуры готовили путем совместного посева одинакового количества клеток или биомассы разных видов, с таким расчетом, чтобы плотность смешанной культуры соответствовала таковой контрольных монокультур. Культуры водорослей выращивали на среде Фитцджеральда в модификации Цендера и Горэма при температуре 23—26°C и освещении лампами дневного света 16 ч в сутки (3,5 клк).

Для оценки последствий взаимовлияния водорослей изучали их ростовые характеристики и интенсивность других физиологических процессов, сравнивая показатели смешанных культур и монокультур тех же видов. Интенсивность фотосинтеза и темнового поглощения кислорода определяли скляночным методом в кислородной модификации [18] по разнице кислородного насыщения среды в момент отбора проб и после световой или темновой экспозиции склянок с суспензиями в течение 1—2 ч (в зависимости от плотности культур). Содержание внеклеточного растворенного органического вещества (РОВ) определяли методом сжигания культуральных фильтратов с бихроматом калия [18]. Количество белков в биомассе водорослей определяли методом Лоури [37], фракционный состав белков — методом диск-электрофореза в 10—12%-ном полиакриламидном геле (ПААГ) по методу Леммли [35] в 6 М мочеvine при pH 8,8—8,9. Активность экзогенной каталазы (КФ 1.11.1.6) определяли согласно методическим указаниям А. Ф. Антипчук и И. Ю. Киреевой [2]. Интенсивность окислительно-восстановительных процессов в культуральных средах водорослей оценивали методом хемилюминесценции [17], концентрацию диеновых конъюгатов и малонового диальдегида определяли согласно методикам [23]. Состав экзогенных метаболитов водорослей в гексановых экстрактах культуральных сред определяли на хромато-масс-спектрометрическом комплексе TRACE DSQ II (Thermo Electron Corporation) с квадрупольным масс-анализатором¹.

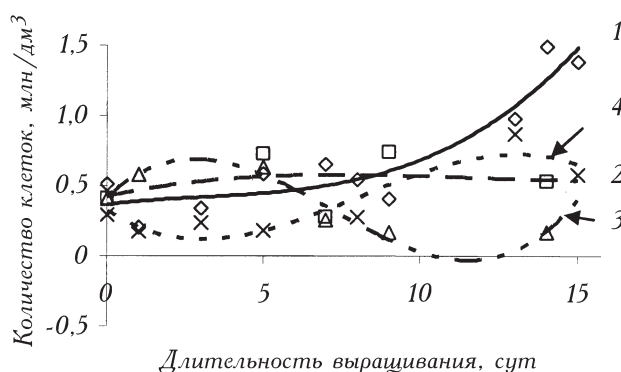
Результаты исследований и их обсуждение

Как показывают результаты экспериментов, в монокультурах рост водорослей характеризуется классическими закономерностями, у разных видов отличаются лишь его скорость и длительность фаз развития. Период интенсивного роста монокультур длится не менее 15—30 сут. В смешанных культурах, как правило, в течение 15 сут выращивания наблюдаются существенные отличия ростовых характеристик водорослей по сравнению с монокультурами, как это видно на примере *Ch. vulgaris* (рис. 1).

Изменения интенсивности роста в смешанных культурах зафиксированы для многих видов. Например, численность *M. aeruginosa* в монокультуре за 10 сут выращивания увеличивалась в 1,82 раза, а в совместных культурах с *D. communis*, *M. contortum*, *Ch. vulgaris* — соответственно в 1,27, 0,36, 0,25

¹ Хромато-масс-спектрометрический анализ образцов выполнили Е. А. Курашов и Ю. В. Крылова, Ин-т озераведения РАН, С.-Петербург.

раза. В то же время фильтраты *Anabaena* sp. 7120 стимулировали рост *D. communis* и *Ch. vulgaris* в среднем более чем на 15 и 40% по сравнению с монокультурами. Фильтраты перифитонной синезеленой водоросли *Ph. autumnale* f. *uncinata* в логарифмической фазе роста угнетали размножение планктонных зеленых *Ch. vulgaris* и *D. communis*, а в стационарной — усиливали размножение *D. communis* в 2,77 раза по сравнению с монокультурой. Торможение роста водорослей под влиянием других видов наблюдалось чаще, чем стимуляция, как это установлено и другими исследователями [31].

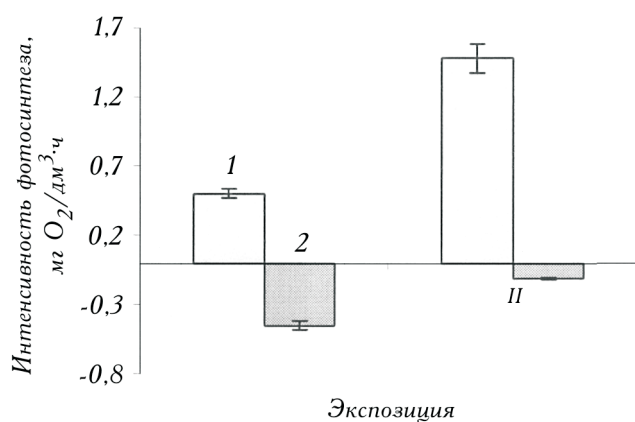


1. Количество клеток *Chlorella vulgaris* в процессе роста в монокультуре (1) и в смешанных культурах с *Monoraphidium contortum* (2), *Selenastrum gracile* (3) и *Desmodesmus communis* (4).

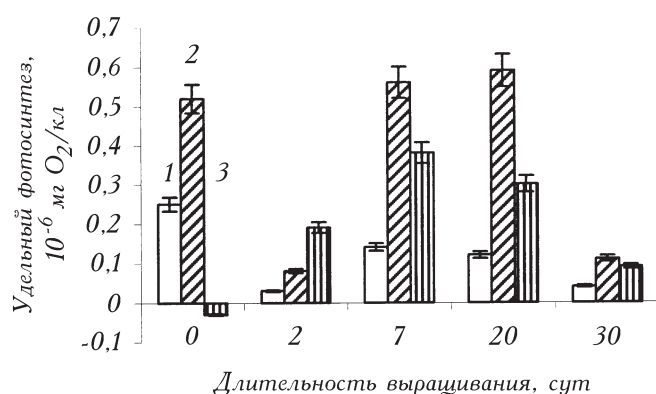
Не представляется возможным провести четкое ранжирование антагонистической активности водорослей, поскольку вид, активный в отношении многих представителей альгофлоры, может и сам испытывать угнетающее влияние некоторых из них. Так, *M. pulverea* негативно влияет на культуры ряда других видов, но в то же время его развитие угнетает *A. variabilis*, которая, в свою очередь, малоактивна по отношению к другим водорослям [11].

Учитывая, что в монокультурах запасов питательных веществ достаточно для интенсивного роста водорослей в течение 15—30 сут, а параметры условий внешней среды близки для моно- и смешанных культур, поскольку их начальная плотность существенно не отличается, изменение интенсивности ростовых процессов при совместной вегетации свидетельствует о существовании такого фактора, как взаимовлияние видов.

Интенсивность роста зависит от многих других метаболических процессов, однако в литературе информация об исследовании физиологических аспектов взаимодействия водорослей весьма немногочисленна. Наши опыты показали, что при совместной вегетации водорослей интенсивность их физиолого-биохимических процессов значительно изменяется [13]. Смешивая культуры в близком количественном соотношении, можно было ожидать, что их физиолого-биохимические показатели будут соответствовать средним величинам между монокультурами. Однако результаты экспериментов это не подтверждают. В частности, фотосинтетическая активность смешанной культуры не всегда выражается промежуточной между показателями контрольных популяций величиной [12]. В ряде случаев она превышает показатели монокультур, но в первые моменты после добавления кле-



2. Интенсивность фотосинтеза культуры *Oscillatoria neglecta* через 1 ч (I) и 5 сут (II) после добавления фильтрата *Lyngbya limnetica*: 1 — контрольная культура; 2 — культура с фильтратом.



3. Удельный фотосинтез монокультур *Microcystis aeruginosa* (1), *Selenastrum gracile* (2) и их смешанной культуры (3).

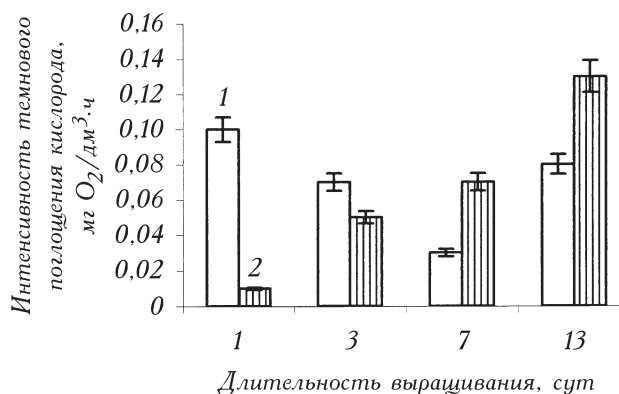
ток или культуральных фильтратов другого вида часто наблюдается отсутствие фотосинтеза и даже поглощение кислорода на свету (рис. 2).

При совместном выращивании *M. aeruginosa* с *A. variabilis*, *L. limnetica*, *Ch. vulgaris* интенсивность фотосинтеза в первые сутки была ниже показателей монокультур на 24—67%, в то время как фотосинтез смешанной культуры *M. aeruginosa* и *D. communis* усилился почти на 40% [12]. При смешивании культур *M. aeruginosa* и *S. gracile* через 30 мин наблюдалось поглощение кислорода на свету, через двое суток — существенное усиление фотосинтеза по сравнению с монокультурами, только на 7-е сутки отмечено восстановление фотосинтетической активности водорослей до уровня средних показателей между популяциями (рис. 3).

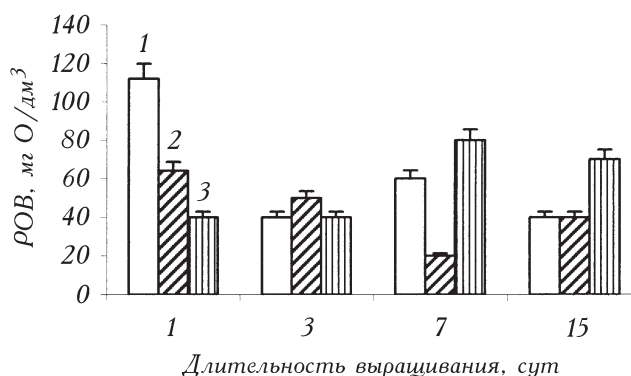
Таким образом, фотосинтетическая активность водорослей в моно- и смешанных культурах, как правило, значительно различается, особенно на начальных этапах совместного выращивания.

Отклонения наблюдаются также в отношении интенсивности темнового поглощения кислорода и накопления растворенного органического вещества: их величины чаще уменьшаются сразу после смешивания культур, а после длительного совместного выращивания начинают превышать показатели отдельных популяций (рис. 4, 5).

Следовательно, в ходе взаимодействия водорослей происходит изменение функциональной активности водорослей, которое, очевидно, следует рассматривать как один из механизмов их приспособления к существованию в состоящем из разных видов сообществе. Начальное снижение интенсивности физиологических процессов, на наш взгляд, является признаком общего временного замедления метаболизма. Подобное явление зафиксировано и для других морских и пресноводных гидробионтов [1]. Считается, что такое «замирание» призвано прекратить доступ в клетки чужеродных метаболитов и защитить от неблагоприятного влияния чувствительные внутриклеточные структуры [10]. Это одно из проявлений общебиологического явления, известного как стресс или неспецифический адаптационный синдром клеточной системы [4], которое характеризует первую стадию адаптации водорослей к присутствию метаболитов других видов.

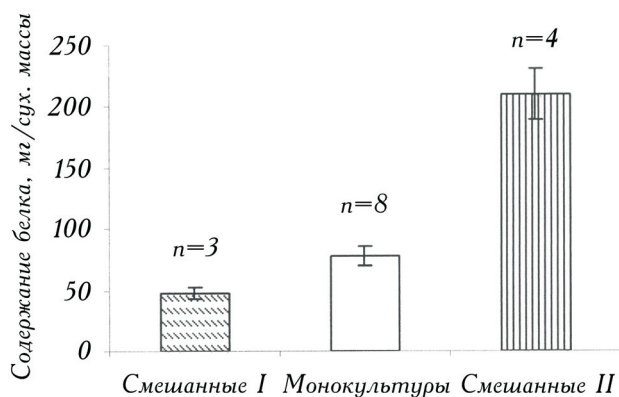


4. Интенсивность темного поглощения кислорода культуры *Chlorella vulgaris* в контроле (1) и при добавлении 2% фильтрата *Anabaena* sp. 7120 (2).



5. Динамика накопления POV в культуральной среде *Chlorella vulgaris* (1), *Desmodesmus armatus* (2) и их смешанной культуры (3).

В процессе взаимодействия водорослей изменяется и биохимический состав их клеток. В частности, значительные отклонения зафиксированы в содержании белков. В тех вариантах, где конечные количественные показатели развития водорослей при раздельном и смешанном выращивании существенно не различались, содержание белков в биомассе смешанных культур увеличивалось по сравнению со средними показателями монокультур. Для видов, у которых вследствие взаимовлияния происходило угнетение функ-



6. Содержание белков в клетках моно- и смешанных культур водорослей (усредненные показатели): монокультуры (*Microcystis aeruginosa*, *Anabaena variabilis*, *Oscillatoria neglecta*, *Acutodesmus obliquus*, *Selenastrum gracile*, *Desmodesmus communis*, *Tetraedron caudatum*, *Monoraphidium contortum*); смешанные культуры I (*O. neglecta* + *Ac. obliquus*, *O. neglecta* + *S. gracile*, *Ac. obliquus* + *S. gracile*); смешанные культуры II (*M. aeruginosa* + *A. variabilis*, *D. communis* + *M. contortum*, *D. communis* + *T. caudatum*, *M. contortum* + *T. caudatum*).

циональной активности, количество белков в общей биомассе снижалось в среднем в два раза (рис. 6).

Как известно, стимуляцию синтеза белков вызывает ухудшение условий существования [4], следовательно, взаимодействие водорослей является повреждающим или раздражающим, то есть в какой-то мере неблагоприятным фактором. При усилении антагонизма усиливается и ответная реакция водорослей, что сопровождается уменьшением содержания белков вследствие угнетения их синтеза или увели-

чения внутриклеточного протеолитического расщепления [4]. Подобное явление характерно для адаптационных процессов [19], оно зафиксировано для клеток животных в неблагоприятных условиях, для высших растений под влиянием теплового стресса и аллелопатически активных соединений, для грибов в процессе совместного выращивания несовместимых видов [4, 7, 8].

В биомассе смешанных культур водорослей изменяется также фракционный состав белков по сравнению с монокультурами, о чем свидетельствуют результаты дискэлектрофореза в полиакриламидном геле (рис. 7).

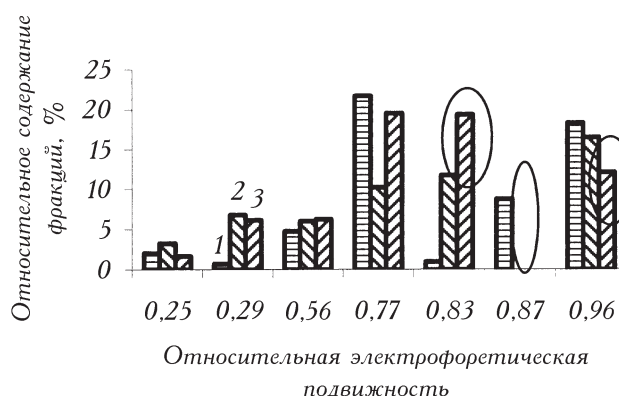
В то время как содержание одних фракций не выходило за пределы показателей монокультур, для ряда других наблюдалось значительное повышение или снижение количества. Исчезали фракции, характерные для одной или обеих популяций, появлялись фракции, не найденные ни в одной монокультуре. На электрофореграмме белков биомассы смешанной культуры *Ac. obliquus* + *S. gracile* зафиксировано появление дополнительной полосы с относительной электрофоретической подвижностью 0,18, характеризующей белок с молекулярной массой порядка 110—115 кДа. Мы предполагаем, что это соединение может относиться к стрессовым белкам, которые играют важную роль в процессах адаптации [44, 45] и биосинтез которых интенсифицируется или индуцируется при взаимодействии двух разных метаболических систем [3]. Очевидно, синтезируя подобные вещества, водоросли стремятся увеличить свою устойчивость к неблагоприятному фактору, которым в данном случае является взаимодействие видов.

При смешивании культур разных водорослей наблюдались и другие физиолого-биохимические эффекты. В частности, в культуральных средах значительно увеличивалась активность каталазы (рис. 8).

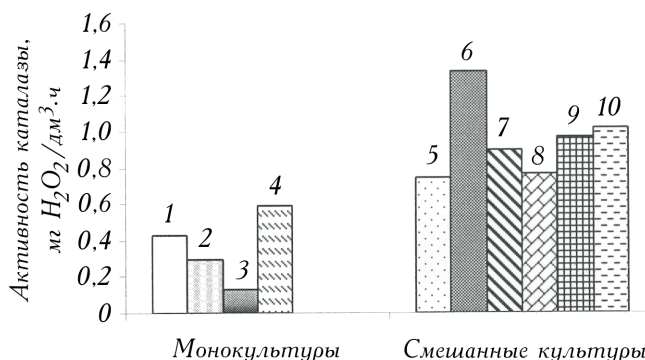
Активность этого окислительно-восстановительного фермента возрастала как в среде водорослей с негативным взаимовлиянием (*S. gracile* + *O. neglecta*), так и у видов, интенсивность роста которых практически не изменялась при совместном выращивании (*Ac. obliquus* + *Ch. vulgaris*). Повышение активности каталазы свидетельствует об усилении генерации активных форм кислорода (АФК) в смешанных культурах водорослей. Это подтверждает параллельное увеличение амплитуды колебаний интенсивности хемилюминесценции в средах смешанных культур, отклонения которой достигали

70% по сравнению с контрольными монокультурами (рис. 9), а также содержания продуктов пероксидного окисления липидов — малонового диальдегида и диеновых конъюгатов, концентрация которых на отдельных этапах выращивания могла значительно превышать контроль (рис. 10). Комплекс этих изменений свидетельствует о существенном нарушении окислительно-восстановительного баланса контактирующих популяций водорослей.

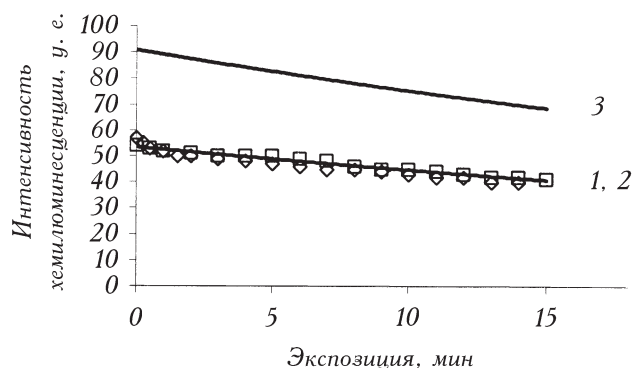
Согласно существующим представлениям, регуляция биотических взаимоотношений водорослей осуществляется при участии их экзогенных метаболитов [21, 25]. В связи с этим особый интерес представляет изучение из-



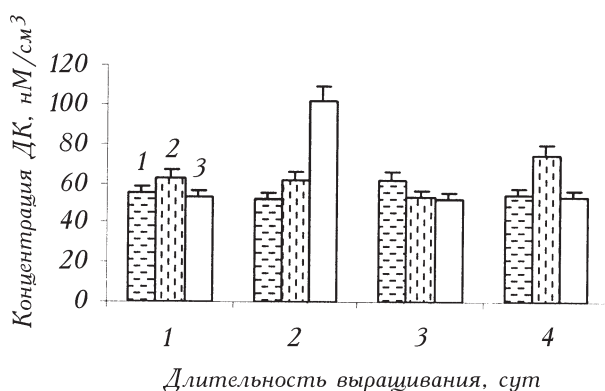
7. Относительное содержание отдельных белковых фракций в биомассе монокультур *Acutodesmus obliquus* (1), *Selenastrum gracile* (2) и их смешанной культуры [14].



8. Активность каталазы в культуральной среде моно- и смешанных культур через 3 сут экспозиции: 1 — *Acutodesmus obliquus*; 2 — *Chlorella vulgaris*; 3 — *Selenastrum gracile*; 4 — *Oscillatoria neglecta*; 5 — *Ac. obliquus* + *O. neglecta*; 6 — *Ac. obliquus* + *Ch. vulgaris*; 7 — *Ac. obliquus* + *S. gracile*; 8 — *Ch. vulgaris* + *S. gracile*; 9 — *Ch. vulgaris* + *O. neglecta*; 10 — *S. gracile* + *O. neglecta*.



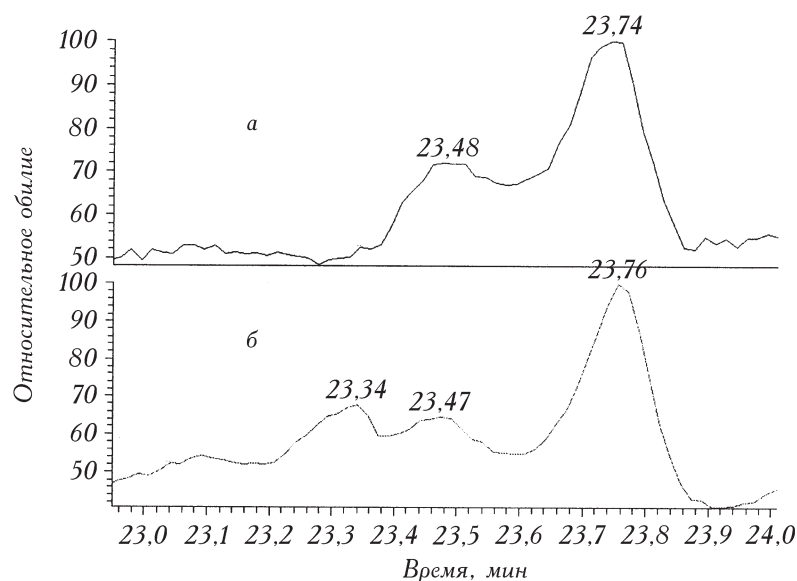
9. Интенсивность хемилюминесценции культуральных фильтратов *Desmodemus communis* (1), *Tetradron caudatum* (2) и их смешанной культуры (3) через 7 сут выращивания.



10. Концентрация диеновых конъюгатов в культуральных фильтратах *Acutodesmus obliquus* (1), *Oscillatoria neglecta* (2) и их смешанной культуры (3).

менений в составе этих веществ в процессе взаимодействия видов, которые, с одной стороны, могут быть следствием аллелопатического эффекта, а с другой — причиной его возникновения. Эксперименты показали, что совместное выращивание водорослей сопровождается определенными изменениями состава и концентрации экзометаболитов. В частности, в средах смешанных культур по сравнению с монокультурами снижалось содержание насыщенных и ароматических углеводородов и гидроксидов. Как известно, органические пероксиды, наряду с пероксидом водорода, являются субстратом для каталазы [6]. Возможно, исчезновение пероксидов в среде смешанных культур явилось следствием повышения активности этого антиоксидантного фермента в ответ на увеличение содержания АФК.

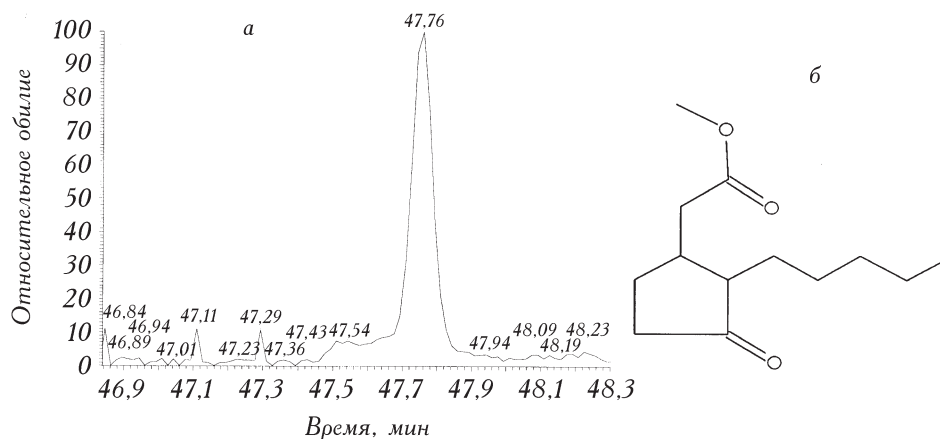
В среде смешанной культуры *A. variabilis* + *O. neglecta* через 3 сут экспозиции обнаружена бензойная кислота в концентрации 0,0089 мг/дм³, в отличие от монокультур этих видов, где она отсутствовала (рис. 11). Как известно, бензойная кислота угнетает рост водорослей, особенно синезеленых [20, 48]. Эта кислота и ее производные влияют на ферментные системы микроорганизмов, в частности угнетают ферменты метаболизма уксусной кислоты и окислительного фосфорилирования, что обуславливает их антимикробные и фунгицидные свойства [40]. Эти органические вещества вследствие высокой липофильности способны проникать через мембраны потенциального «врага» и нарушать их целостность [22]. Кроме того, бензойная кислота снижает рН внутри клеток, что также приводит к замедлению развития



11. Хроматограммы экзометаболитов монокультуры *Anabaena variabilis* (а) и смешанной культуры *Oscillatoria neglecta* + *Anabaena variabilis* (б) (пик 23, 34 соответствует бензойной кислоте) [15].

и гибели микроорганизмов. Благодаря этим особенностям она может выполнять аллелохимические функции, поэтому ее появление в смешанных культурах, на наш взгляд, свидетельствует об активном противодействии по крайней мере одной из водорослей влиянию другого вида. Это подтверждается данными литературы, которые свидетельствуют о том, что бензойная кислота принимает участие в аллелопатических взаимодействиях наземных и водных растений [39, 42].

Следует отметить, что среди внеклеточных метаболитов *A. variabilis*, *A. cylindrica*, *Ac. obliquus* идентифицировано такое соединение, как дигидрометилжасмонат (рис. 12). Жасмоновая кислота и ее производные по активности подобны абсцизовой кислоте, в связи с чем их рассматривают как новые гормоны роста и развития растений и относят к семейству сигнальных фитогормонов [34, 46]. Жасмонаты сигнализируют о стрессовой ситуации, возникающей вследствие появления потенциально опасного партнера, и принимают участие в повышении устойчивости растений к абиогенным и биогенным стрессорам [5, 28, 43, 47]. Как следует из недавних публикаций [33], жасмонатная сигнализация, очевидно, является универсальным механизмом коммуникации растительных организмов, характерным и для высших, и для низших автотрофов. Обнаружение производных жасмоновой кислоты среди экзогенных метаболитов водорослей свидетельствует о том, что для этих фотосинтетиков также характерна жасмонатная сигнализация и контакт клеток разных видов сопровождается передачей определенного сигнала, характеризующего состояние стресса [5].



12. Хроматограмма (а) и структурная формула (б) дигидрометилжасмоната (гексановый экстракт культуральной среды смешанной культуры *Oscillatoria neglecta* + *Anabaena cylindrica* через 1 сут экспозиции) [15].

Функции и степень влияния жасмонатов на растительные клетки зависят от концентрации этих веществ. В высоких концентрациях они могут выступать как самостоятельные аллелохимические агенты, уменьшая численность клеток водорослей в культурах, концентрацию фотосинтетических пигментов, моносахаридов и других внутри- и внеклеточных метаболитов [29, 41]. При низких концентрациях они выполняют сигнальную функцию, инициируя синтез различных веществ, по-видимому, используемых растениями в ходе аллелопатических взаимодействий.

У представителей рода *Anabaena* концентрация дигидрометилжасмоната составляла 0,0018—0,0023 мг/дм³. При совместном выращивании этих видов с *O. neglecta*, в среде которой дигидрометилжасмонат не выявлен, его концентрация через 3 сут экспозиции увеличилась почти в 2,5 раза — до 0,0041 мг/дм³. На высших растениях показано, что накопление жасмонатов происходит при несовместимом взаимодействии хозяин/патоген, то есть в ответ на влияние биотического фактора [30]. Следовательно, концентрация дигидрометилжасмоната в средах смешанных культур увеличивалась вследствие взаимовлияния водорослей.

Содержание дигидрометилжасмоната в смешанных культурах находится вблизи нижних пределов его действующих концентраций, поэтому неизвестно, оказывает ли он прямое отрицательное воздействие на водоросли. Это количество соответствует тому уровню, когда проявляется именно его информационная роль, как сигнального фактора для запуска аллелопатических механизмов. Пока не ясно, увеличивается ли концентрация этого вещества только за счет его образования клетками *Anabaena*, или *O. neglecta* также участвует в этом процессе. Однако повышение концентрации дигидрометилжасмоната в среде свидетельствует об определенной реакции водорослей на присутствие другого вида.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о существенных физиолого-биохимических изменениях в клетках и среде роста водорослей под влиянием других видов, что подтверждает значимость фактора их биотического взаимовлияния.

Примечательно, что выявленные нами физиолого-биохимические изменения в процессе взаимодействия водорослей соответствуют тем эффектам, которые вызывают в растениях жасмонаты. В частности известно, что жасмоновая кислота и ее производные индуцируют синтез защитных и стрессовых белков [9, 24, 47] и в то же время разрушение некоторых протеинов, не несущих защитной функции [32]. Под влиянием жасмонатов в клетках высших растений усиливается образование некоторых вторичных метаболитов, развивается окислительный стресс вследствие повышения содержания активных форм кислорода [16, 26], изменяется активность антиоксидантных ферментов [26, 38], усиливается пероксидное окисление липидов [36]. Следует отметить, что согласно современным представлениям, АФК являются не только высокотоксичными соединениями, способными локализовать инфекцию, но и участниками сигнальной системы, активирующими экспрессию защитных генов, в том числе гена синтеза жасмоновой кислоты [16, 22]. Таким образом, дигидрометилжасмонат может быть тем экзометаболитом, который сигнализирует о стрессовой ситуации, возникающей при контакте разных видов водорослей, и вызывает у них разнообразные физиологические реакции в ходе адаптации к новым условиям.

Важно отметить, что даже если взаимодействие водорослей не влияет на конечные показатели их роста, тем не менее, на уровне физиолого-биохимических показателей фиксируются нарушения, то есть метаболические изменения не обязательно являются следствием антагонистических взаимоотношений водорослей, их направленность и глубина зависят от силы взаимовлияния, сигнальным элементом которого, очевидно, является дигидрометилжасмонат. Взаимовлияние сильных антагонистов приводит к замедлению роста и угнетению фотосинтетической активности. В случае более слабых взаимодействий водоросли усиливают фотосинтетическую активность с целью повышения устойчивости к повреждающему влиянию другого вида. Отклонения физиологических показателей в смешанных культурах водорослей по сравнению с монокультурами свидетельствуют о том, что в процессе взаимодействия видов создаются условия, требующие определенной адаптации и перестройки метаболизма клеток. Изменение функциональной активности водорослей в результате их взаимодействия рассматривают как один из механизмов естественного отбора доминирующих видов [27].

Заключение

Анализ совокупности физиолого-биохимических эффектов, возникающих в процессе взаимодействия водорослей в смешанных культурах, свидетельствует о том, что взаимовлияние видов, независимо от экологического и систематического положения, приводит к изменению интенсивности их роста и нарушению метаболических процессов. Реакция водорослей на влияние других видов развивается по типу стресса, сопровождается комплексом метаболических изменений, характерных для общего неспецифического адаптационного синдрома кле-

точных систем, конечной целью которых является адаптация водорослей к сосуществованию с другими видами. В смешанных культурах водорослей изменяется интенсивность фотосинтеза, темнового поглощения кислорода, накопления экзогенных метаболитов. Происходят изменения в белковом обмене, окислительно-восстановительных процессах и, в конечном итоге, в интенсивности роста.

В ходе взаимодействия водоросли способны активно изменять состав экзометаболитов, синтезируя бензойную кислоту и усиливая синтез дигидрометилжасмоната. Это свидетельствует о том, что для водорослей, как и для высших растений, характерен жасмонатный сигнальный путь при взаимодействии. Очевидно, бензойная кислота и дигидрометилжасмонат ответственны за индукцию защитных реакций водорослей и перестройку их метаболизма с целью повышения устойчивости к влиянию других видов.

**

Досліджено інтенсивність росту, фотосинтезу, темнового поглинання кисню, нагромадження розчиненої органічної речовини у змішаних культурах водоростей порівняно з їхніми монокультурами. Показано зміни складу й співвідношення екзометаболітів, білкового обміну й окисно-відновного балансу в процесі взаємодії видів. Аналізується роль дигідрометилжасмонату та бензойної кислоти у розвитку аллопатичних ефектів.

**

The intensity of growth, photosynthesis, dark oxygen uptake, accumulation of dissolved organic matter in mixed cultures of algae compared with their monocultures. The changes of composition and ratio of exometabolites, protein metabolism and redox balance in the process of interaction between species are shown. The role of dihydromethyljasmonate and benzoic acid in the development of the allelopathic effects is analyzed.

**

1. Амелина В.С., Высоцкая Р.У., Халаман В.В. Исследование взаимовлияния видов в сообществах обрастания Белого моря на биохимическом уровне // Совр. проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы 2-й науч. конф. с участием стран СНГ, Петрозаводск, 11—14 сент. 2007 г. — Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. — С. 14—15.
2. Антипчук А.Ф., Кірсева І.Ю. Водна мікробіологія: навчальний посібник. — К.: Кондор, 2005. — 256 с.
3. Барбье М. Введение в химическую экологию. — М.: Мир, 1978. — 229 с.
4. Браун А.Д., Моженок Т.П. Неспецифический адаптационный синдром клеточной системы. — Л.: Наука, 1987. — 232 с.
5. Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Жасмонат-зависимая защитная сигнализация в тканях растений // Физиология растений. — 2009. — Т. 56, № 5. — С. 643—653.
6. Гауптман З., Грефе Ю., Ремане Х. Органическая химия / Пер. П. Б. Терентьева и С. С. Чуранова, под ред. В. М. Потапова. — М.: Химия, 1979. — 832 с.
7. Голов'янку І.В., Косаківська І.В. Вплив температурних стресів на якісний та кількісний склад білків різних органів *Phaseolus vulgaris* L. на ранніх

- этапах вегетативного розвитку // Матеріали XII з'їзду Укр. ботан. т-ва / Відп. ред. К. М. Ситник та ін. — Одеса, 2006. — С. 424.
8. Дьяков Ю.Т. Вегетативная несовместимость грибов — простейший механизм иммунного ответа // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 2009. — Т. 114, вып. 2, приложение 1: Физиология и генетика микроорганизмов в природных и экспериментальных системах. — С. 8—11.
 9. Иванова А.Б., Ярин А.Ю., Анцыгина Л.Л., Гречкин А.Н. Жасмоновая кислота и ее производные в системе гормональной регуляции у растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. — 2003. — № 3 (2). — С. 7—20.
 10. Ипатова В.И., Прохоцкая В.Ю. Адаптация микроводорослей к тяжелым металлам // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Материалы III Всерос. конф. по водной токсикологии, посвящ. памяти Б. А. Флерова, Ч. 2. Борок, 11—16 ноя. 2008 г. — Борок: Ярослав. печат. двор, 2008. — С. 50—54.
 11. Кирпенко Н.И. Рост и функционирование некоторых планктонных водорослей в условиях смешанного культивирования // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 3. — С. 58—71.
 12. Кирпенко Н.И. Фотосинтетическая активность водорослей в монокультурных и смешанных культурах // Там же. — 2009. — Т. 45, № 2. — С. 63—76.
 13. Кірпенко Н.І. Фізіолого-біохімічні особливості функціонування водоростей у змішаних культурах // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. — 2010. — № 1 (42). — С. 76—84.
 14. Кірпенко Н.І. Фракційний склад білків у біомасі альгологічно чистих та змішаних культур водоростей // Укр. ботан. журн. — 2010. — Т. 67, № 1. — С. 136—143.
 15. Кирпенко Н.И., Курашов Е.А., Крылова Ю.В. Экзогенные метаболитные комплексы двух синезеленых водорослей в моно- и смешанной культурах // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. — 2010. — № 2(43). — С. 241—244.
 16. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Жасмоновая кислота у растений: синтез, сигналинг и физиологические эффекты при стрессах // Вісник Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — вип. 1 (19). — С. 21—33.
 17. Лукина Г. А., Синельников В.Е. Влияние фотосинтетической деятельности водорослей на ингибиторы свободнорадикальных реакций // Гидробиол. журн. — 1969. — Т. 5, № 2. — С. 44—49.
 18. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод* / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
 19. Немова Н.Н., Бондарева Л.А., Кяйвярйнен Е.И., Крупнова М.Ю. Внутриклеточный протеолиз. Роль в эколого-биохимических адаптациях у водных организмов // Совр. проблемы физиологии и биохимии вод. организмов: Материалы 2-й науч. конф. с участием стран СНГ, Петрозаводск, 11—14 сент., 2007 г. — Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. — С. 105—106.

20. Сакевич А.И., Курпенко Н.И., Мегведь В.А. и др. Влияние полифенолов высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 42, № 4. — С. 104—116.
21. Сакевич О.Й., Усенко О.М. Аллопатия в гидроекосистемах. — К., 2008. — 342 с.
22. Саловарова В.П., Приставка А.А., Берсенева О.А. Введение в биохимическую экологию: Учеб. пособие. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2007. — 159 с.
23. Стальная И.Д. Современные методы в биохимии. — М.: Медицина, 1977. — С. 63—63.
24. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. — М.: Наука, 2002. — 294 с.
25. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. — Киев: Наук. думка, 1971. — 252 с.
26. Ali B.M., Yu K.W., Hahn E.J., Paek K.Y. Methyl jasmonate and salicylic acid elicitation induces ginsenosides accumulation, enzymatic and non-enzymatic antioxidant in suspension culture *Panax ginseng* roots in bioreactors // Plant Cell Rep. — 2006. — Vol. 25, N 6. — P. 613—620.
27. Bagchi S.N., Palod A., Chauhan V.S. Algicidal properties of a bloom-forming blue-green alga, *Oscillatoria* sp. // J. Basic. Microbiol. — 1990. — Vol. 30, N 1. — P. 21—29.
28. Browse J. Jasmonate: an oxylipin signal with many roles in plants // Vitamins and Hormones. — 2005. — Vol. 72. — P. 431—456.
29. Czerpak R., Piotrowska A., Szulecka K. Jasmonic acid affects changes in the growth and some components content in alga *Chlorella vulgaris* // Acta Physiol. Plantarum. — 2006. — Vol. 28, N 3. — P. 195—203.
30. Farmer E.E., Johnson R.R., Ryan C.A. Regulation of expression of proteinase inhibitor genes by methyl jasmonate and jasmonic acid // Plant Physiol. — 1992. — Vol. 98. — P. 995—1002.
31. Gantar M., Berry J.P., Thomas S. et al. Allelopathic activity among Cyanobacteria and microalgae isolated from Florida freshwater habitats // FEMS Microbiol. Ecol. — 2008. — Vol. 64, N 1. — P. 55—64.
32. Gardner H.W. Biological roles and biochemistry of the lipoxygenase pathway // HortScience. — 1995. — Vol. 30, N 2. — P. 197—205.
33. Jaulneau V., Lafitte C., Jacquet Ch. et al. Ulvan, a Sulfated Polysaccharide from Green Algae, Activates Plant Immunity through the Jasmonic Acid Signaling Pathway // J. Biomed. Biotech. — JBB 2010, Jan, 01, 2010, (PMCID: 2860583, DOI: 10.1155/2010/525291).
34. Jiang K., Liao Z., Pi Y. et al. Молекулярное клонирование и профиль экспрессии гена алленоксидциклазы *Huoscymus niger*, вовлеченного в биосинтез жасмоната // Молекулярная биология. — 2008. — Т. 42, № 3. — С. 434—444.
35. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage // Nature. — 1970. — Vol. 227. — P. 680—685.
36. Liu Y., Hao Y., Liu Y., Huang W. Effects of wounding and exogenous jasmonic acid on the peroxidation of membrane lipid in pea seedlings leaves // Agr. Sci. China. — 2005. — Vol. 4, N 8. — P. 614—620.

37. Lowry O.H., Rosbraigh N.J., Farr G.A., Randall R.I. Protein measurement with the folinphenol reagents // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N 1—2. — P. 265—268.
38. Lu M., Wang Y.D., Xu M.L., Yuan Y.J. Effects of methyl jasmonate on SOD, POD and CAT in cell suspension culture of *Taxus chinensis* var. *mairei* // Chin. Tradition. Herb. Drugs. — 2002. — Vol. 33. — P. 985—988.
39. Маснас F.A., Galindo J.L.G., Гарсна-Дназ M.D., Galindo J.C.G. Allelopathic agents from aquatic ecosystems: potential biopesticides models // Phytocem. Rev. — 2008. — Vol. 7. — P. 155—178.
40. Mitova M., Taskova R., Popov S. et al. GC/MS Analysis of Some Bioactive Constituents from *Carthamus lanatus* L. // Z. Naturforsch. — 2003. — Vol. 58. — P. 697—703.
41. Piotrowska A., Bajguz A., Czerpak R., Kot K. Changes in the Growth, Chemical Composition, and Antioxidant Activity in the Aquatic Plant *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. (Lemnaceae) Exposed to Jasmonic Acid // J. Plant. Growth. Regul. — 2010. — Vol. 29. — P. 53—62.
42. Rice E.L. Allelopathy: 2nd edn. — NY.: Acad. Press, 1984. — 422 p.
43. Seo H.S., Song J.T., Cheong J.T. et al. Jasmonic Acid Carboxyl Methyltransferase: A Key Enzyme for Jasmonate-Regulated Plant Responses // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — Vol. 98. — P. 4788—4793.
44. Tomasovic S.R., Koval T.M. Relationship between cell cervical and heat-stress proteins synthesis in a *Drosophila* cell line // Intern. J. Radiat. Biol. — 1985. — Vol. 48. — P. 635—650.
45. Tomasovic S.R., Steck P.A., Heitzman D. Heat-stress proteins and thermal resistance in rat mammary tumour cells // Radiat. Res. — 1983. — Vol. 95. — P. 399—413.
46. Ueda J., Kato J. Inhibition of cytokinin-induced plant growth by jasmonic acid and its methyl ester // Physiol. Plant. — 1982. — Vol. 54. — P. 249—252.
47. Wasternak C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // Ann. Bot. — 2007. — Vol. 100. — P. 681—697.
48. Zhang T.-T., Zheng Ch.-Y., Hu W. et al. The allelopathy and allelopathic mechanism of phenolic acids on toxic *Microcystis aeruginosa* // J. Appl. Phycol. — 2010. — Vol. 22. — P. 71—77.