

УДК 581.5:582.26:58.036(581.132)( 581.143)

*И. Н. Незбрицкая, А. В. Курейшевич*

**ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ  
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ХЛОРОФИТА И  
ЦИАНОПРОКАРИОТА В УСЛОВИЯХ  
ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОВЫШЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР**

Исследовано влияние различных температурных режимов культуральной среды (26, 32 и 38°C) на рост и концентрацию фотосинтетических пигментов — хлорофилла *a* и суммы каротиноидов — у некоторых видов Chlorophyta (*Desmodesmus communis*, *Tetraedron caudatum*) и Цианопрокариота (*Aphanocapsa planktonica*, *Phormidium autumnale* f. *uncinata*). Установлено, что характер изменений исследуемых показателей зависит от видовых особенностей водорослей, а также от величины температуры и продолжительности действия этого фактора. Обнаружено, что наиболее устойчивым к экстремально высокой температуре (38°C) является *Phormidium autumnale* f. *uncinata*.

**Ключевые слова:** водоросли, цианопрокариота, температура, рост, хлорофилл *a*, каротиноиды.

Известно, что ведущая роль в функционировании пресноводных экосистем принадлежит микроводорослям, за счет фотосинтеза которых в водоемах создается фонд органического вещества, составляющий энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме [7, 10]. В природных условиях водоросли подвергаются воздействию разных неблагоприятных абиотических факторов, в том числе и повышенной температуры. Установлено, что высокая температура относится к числу наиболее экстремальных воздействий, которые окружающая среда может оказывать на организмы [8].

Поскольку микроводоросли являются основным продуцирующим звеном водных экосистемах, то стабильность функционирования этого звена и будет в первую очередь определять поведение всей системы в целом. Устойчивость фотосинтезирующего звена выявляется при каких-либо отклонениях параметров среды обитания от оптимума и выходе их за пределы толерантной зоны. При этом растения переходят в новое функциональное состояние, которое по аналогии с животными организмами получило название «стресс» (некоторые исследователи также употребляют термин «фитостресс»), а такие воздействия стали называть «стрессовыми» [13]. Действие стрессовых факторов оказывает влияние на множество жизненно важных

© И. Н. Незбрицкая, А. В. Курейшевич, 2015

функций растений. Одной из самых чувствительных к изменениям окружающей среды функций растительной клетки является фотосинтетическая. Ответная реакция фотосинтетического аппарата развивается довольно быстро и рассматривается как одна из сторон первой фазы неспецифического адаптационного синдрома растений [1, 11].

Целью настоящей работы было исследование влияния повышенной температуры культуральной среды на ростовые характеристики и содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и каротиноидов) у некоторых видов Chlorophyta и Cyanoprokaryota.

**Материал и методика исследований.** Объектами исследования служили альгологически чистые культуры Chlorophyta (*Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. HPDP-109, *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg. IBASU-A 277) и Cyanoprokaryota (*Aphanocapsa planctonica* (G.M.Sm.) Komarek et Anagn. (= *Microcystis pulvereae* (Woodw.) Forti emend Elenkin, HPDP-30, *Phormidium autumnale* f. *uncinata* (C. Agardh.) N.V. Kondrat. HPDP-36). Исследуемые микроводоросли выращивали на среде Фитцджеральда № 11 в модификации Цендера и Горхема [5] при освещенности 3000 лк (с чередованием светового и темнового периодов 16:8) в условиях разных температурных режимов: 26, 32 и 38°C. Продолжительность выращивания составляла 28 сут. Материал для анализа отбирали на 7-, 14-, 21- и 28-е сут культивирования. Содержание пигментов в культурах водорослей определяли экстрактным спектрофотометрическим методом [19]. Концентрацию хлорофилла *a* рассчитывали по уравнению [14], а суммарное содержание каротиноидов — по формулам [17]. Сухую массу водорослей определяли весовым методом [5].

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Исследование влияния различных температурных режимов культуральной среды (26, 32 и 38°C) на ростовые характеристики водорослей показало, что у *D. communis* наиболее высокие значения сухой массы наблюдались при температуре 26°C. Согласно полученным результатам, в условиях воздействия температурного режима 32°C, по сравнению с 26°C, на 7-е сутки культивирования биомасса микроводоросли практически не изменилась. В то же время на 14-, 21- и 28-е сутки роста при 32°C сухая масса *D. communis* была ниже, чем при 26°C. Установлено, что влияние экстремально высокой температуры (38°C) вызывало у *D. communis* существенное угнетение ростовых процессов на протяжении всего периода культивирования.

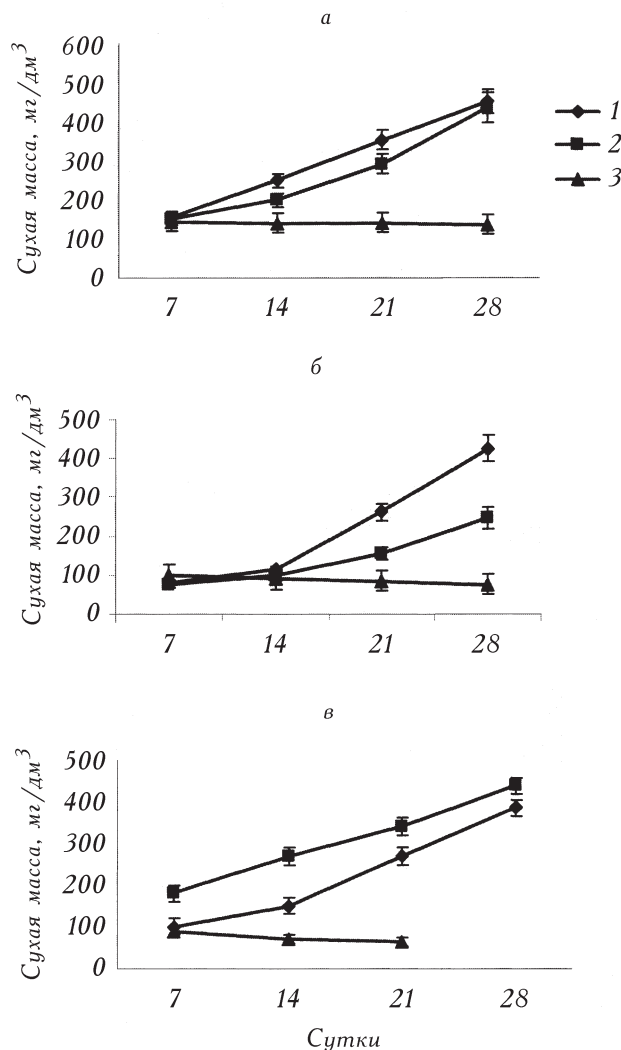
Такие же результаты были получены нами и для другого представителя Chlorophyta — *T. caudatum*. Однако следует отметить, что этот вид водорослей оказался более чувствительным к воздействию повышенных температур, чем *D. communis*. Анализ данных, представленных на рисунке 1, б, свидетельствует о том, что у *T. caudatum* при температуре 32°C на 7-е сутки культивирования также существенных изменений сухой массы, по сравнению с таковой при 26°C не наблюдалось. Вместе с тем, при более длительном воздействии этого температурного режима нами было зафиксировано подавление роста микроводоросли, и эти изменения были более существенными, чем у *D. communis*. Так, у *T. caudatum* в условиях влияния температуры 32°C на

14-, 21- и 28-е сутки роста сухая масса была ниже, чем при 26°C соответственно в 1,2, 1,7 и 1,8 раза, тогда как у *D. communis* исследуемый показатель в этих условиях снижался только в 1,1—1,2 раза.

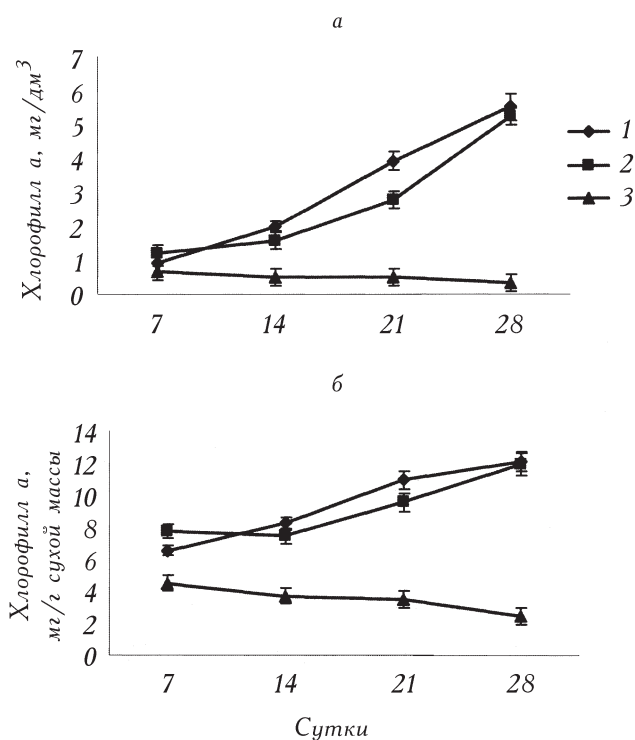
Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что повышение температуры культуральной среды до 38°C инициировало достоверное снижение биомассы *T. caudatum* на протяжении всего периода выращивания, как по сравнению с данными, зафиксированными как при 26°C, так и при 32°C.

Наши исследования показали, что у цианопрокариоты *A. planctonica* максимальная интенсивность роста наблюдалась при 32°C. В условиях влияния этого температурного режима сухая масса водоросли увеличивалась в течение всего периода культивирования (рис. 1, в). В то же время при температуре 38°C наблюдалась противоположная тенденция. Согласно полученным результатам, воздействие этой температуры вызвало у *A. planctonica*, так же как и у обоих представителей Chlorophyta, значительное ингибирование ростовых процессов.

Результаты определения концентрации основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла *a* (в пересчете на объем суспензии водоросли) показали, что у *D. communis* наиболее высокие значения этого показателя, как и сухой массы, наблюдались при 26°C. Установлено, что температура 32°C стимулировала увеличение содержания хлорофилла *a* в единице объема



1. Изменение сухой массы микроводорослей в условиях их роста при разных температурных режимах: а — *Desmodesmus communis*; б — *Tetraedron caudatum*; в — *Aphanocapsa planctonica*. Здесь и на рис. 2—6: 1 — 26°C; 2 — 32°C; 3 — 38°C.



2. Влияние температурного режима культуральной среды на содержание хлорофилла *a* в культуре *Desmodismus communis*: *a* — расчет на единицу объёма суспензии водорослей; *b* — расчет на единицу сухой массы. 2. Влияние температурного режима культуральной среды на содержание хлорофилла *a* в культуре *Desmodismus communis*: *a* — расчет на единицу объёма суспензии водорослей; *b* — расчет на единицу сухой массы.

суспензии водоросли на ранней экспоненциальной фазе роста, однако при более длительном влиянии этого температурного режима и увеличении возраста культуры этот показатель, наоборот, снижался. При температуре 32°C, по сравнению с 26°C, содержание хлорофилла *a* на 7-е сутки роста повысилось в 1,3 раза, а на 14-, 21- и 28 — уменьшилось соответственно в 1,3, 1,4 и 1,1 раза (рис. 2, *a*). Такие же закономерности наблюдались и при расчете содержания хлорофилла *a* на единицу сухой массы, с той лишь разницей, что изменения этого показателя были менее существенными (рис. 2, *b*).

В результате проведенных исследований было установлено, что в условиях воз-

действия экстремально высокой температуры (38°C) содержание хлорофилла *a* у *D. communis* было намного ниже, чем при 26 и 32°C, как при расчете этого показателя на объем суспензии водорослей, так и на сухую массу. Полученные нами результаты согласуются с исследованиями С. С. Заргара с соавт. [23], которые установили, что температура 39°C является неблагоприятной для этого вида водорослей, и длительное воздействие таких температурных условий приводит к значительному ингибированию роста и снижению содержания хлорофилла *a* у *D. communis*.

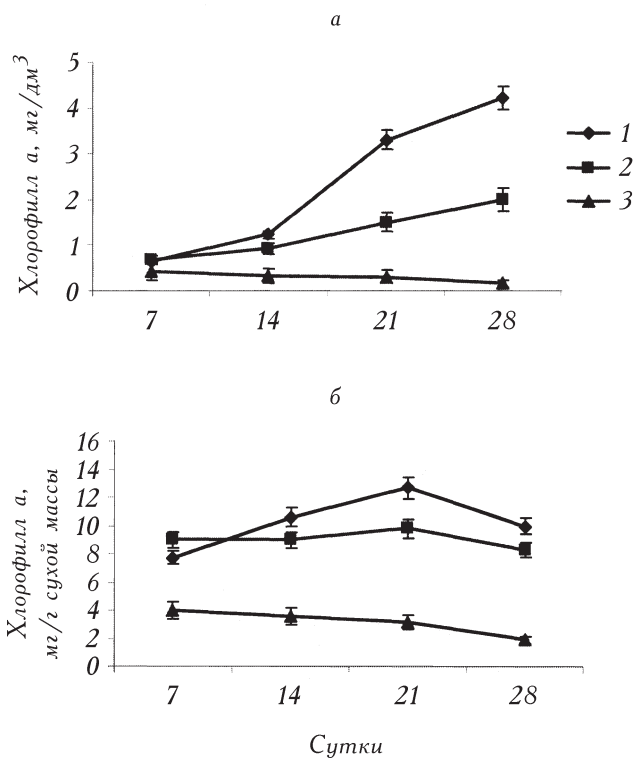
Важно отметить, что при воздействии экстремально высокой температуры содержание хлорофилла *a* в единице объема суспензии у этой водоросли уменьшилось в большей степени, чем сухая масса (см. рис. 1, *a*, 2). Аналогичная тенденция наблюдается и у других исследуемых микроводорослей — *Tetraedron caudatum* и *Aphanocapsa planctonica* (см. рис. 1, *b*, 3 и 1, *b*, 4). На наш взгляд, причиной этого может быть то, что в условиях, неблагоприят-

ных для фотосинтеза, водоросли переходят на гетеротрофный тип питания [2, 3, 4].

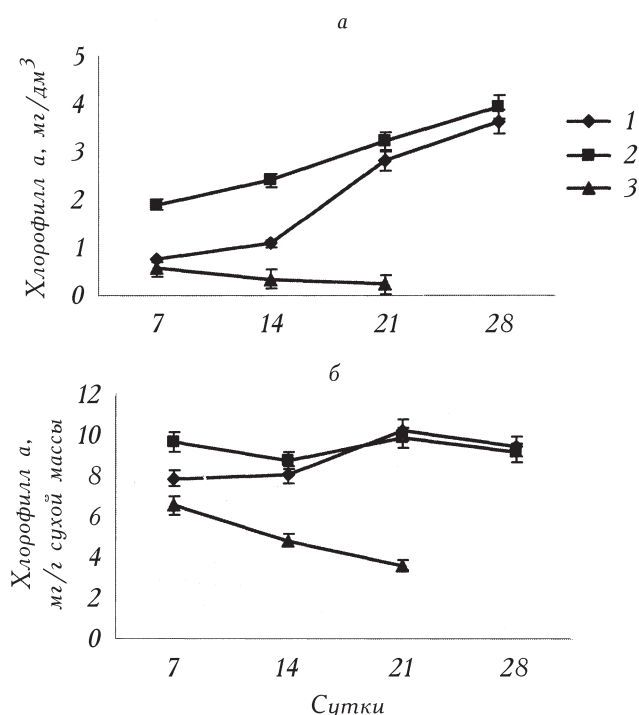
Исследование влияния повышенной температуры на изменение содержания хлорофилла *a* в культуре *T. caudatum* показало, что при температуре 32°C, по сравнению с 26°C, у этого вида водорослей, как и у *D. communis*, концентрация хлорофилла *a* в единице объема суспензии водоросли на ранней экспоненциальной фазе роста несколько повышалась, а с увеличением возраста культуры и срока воздействия исследуемого температурного режима, наоборот, снижалась. Так, содержание хлорофилла *a* в единице объема суспензии водоросли при 32°C на 14-е сутки культивирования снижалось в 1,3 раза, на 21-е — в 2,2, а на 28-е — в 2,1 раза по сравнению с величинами, которые наблюдались при 26°C. Вместе с тем, при расчете исследуемого показателя на сухую массу водоросли в условиях воздействия этого температурного режима нами было зафиксировано уменьшение концентрации хлорофилла *a* лишь в 1,2—1,3 раза.

Установлено, что повышение температуры культуральной среды с 26 до 38°C вызвало более значительное уменьшение внутриклеточной концентрации хлорофилла *a*. Так, этот показатель в расчете на сухую массу водоросли снижался на протяжении опыта в 1,9—5,3 раза.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о том, что воздействие повышенной температуры (выше оптимальной для роста) приводит к нарушению биосинтеза и усилению деградации хлорофилла *a* у водорослей. Следует отметить, что процессы образования и разрушения зеленых пигментов сопряжены с общим метаболизмом растительного организма [10]. Одной из возможных причин снижения содержания хлорофилла в



3. Влияние температурного режима культуральной среды на содержание хлорофилла *a* в культуре *Tetraedron caudatum*: а — расчет на единицу объема суспензии водорослей; б — расчет на единицу сухой массы.



4. Влияние температурного режима культуральной среды на содержание хлорофилла *a* в культуре *Arhanocapsa planctonica*: *a* — расчет на единицу объема суспензии водорослей; *b* — расчет на единицу сухой массы.

ки величина этого показателя у исследуемой цианопрокариоты повысилась в 2,5 раза, на 14 — в 2,2 раза, а на 21-е и 28-е — соответственно в 1,2 и 1,1 раза. Из анализа полученных данных следует, что на стационарной фазе роста культуры разница в содержании хлорофилла *a* при выращивании микроводоросли в условиях воздействия температур 32 и 26°C была меньше, чем на экспоненциальной фазе.

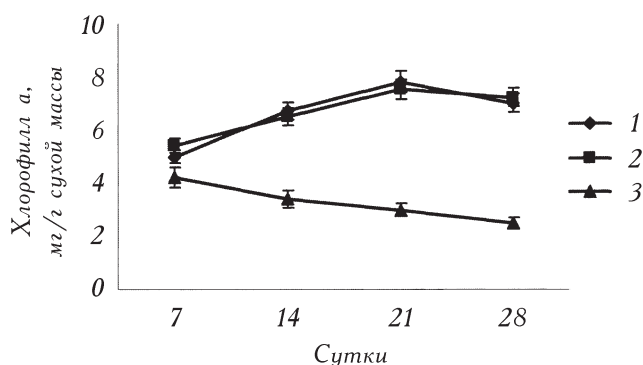
При расчете содержания хлорофилла *a* на сухую массу была обнаружена несколько иная картина. В условиях влияния температуры 32°C на 7-е и 14-е сутки роста *A. planctonica* величина исследуемого показателя была выше соответственно в 1,2 и 1,1 раза, чем в культуре, которую выращивали при 26°C (рис. 4, *b*). Однако на 21-е и 28-е сутки роста микроводоросли при воздействии исследуемого температурного режима наблюдалась тенденция уменьшения содержания хлорофилла *a* в сухой массе культуры, но эти изменения были несущественными.

Полученные нами результаты показывают, что температура 38°C, по сравнению с 26 и 32°C, инициировала у *A. planctonica* значительное снижение содержания хлорофилла *a* как в единице объема суспензии, так и в рас-

условиях влияния различных стрессов, в том числе теплового, является ингибирование активности ферментов, отвечающих за его биосинтез, в частности дегидратазы δ-аминолевулиновой кислоты и протохлорофиллид-редуктазы [20].

В результате проведенных исследований было установлено, что у представителя *Cyanoprokaryota* — *A. planctonica* в ответ на увеличение температуры культуральной среды с 26 до 32°C наблюдался подъем концентрации хлорофилла *a* в единице объема суспензии водоросли на протяжении всего периода роста, что согласуется с данными по изменению сухой массы. Так, на 7-е сут-

чете на сухую массу, на протяжении всего периода роста, особенно на 21-е сутки. Поскольку длительное влияние экстремально высокой температуры привело к обесцвечиванию суспензии и лизису клеток водоросли, на 28-е сутки содержание фотосинтетических пигментов и сухую массу *A. planctonica* не определяли.

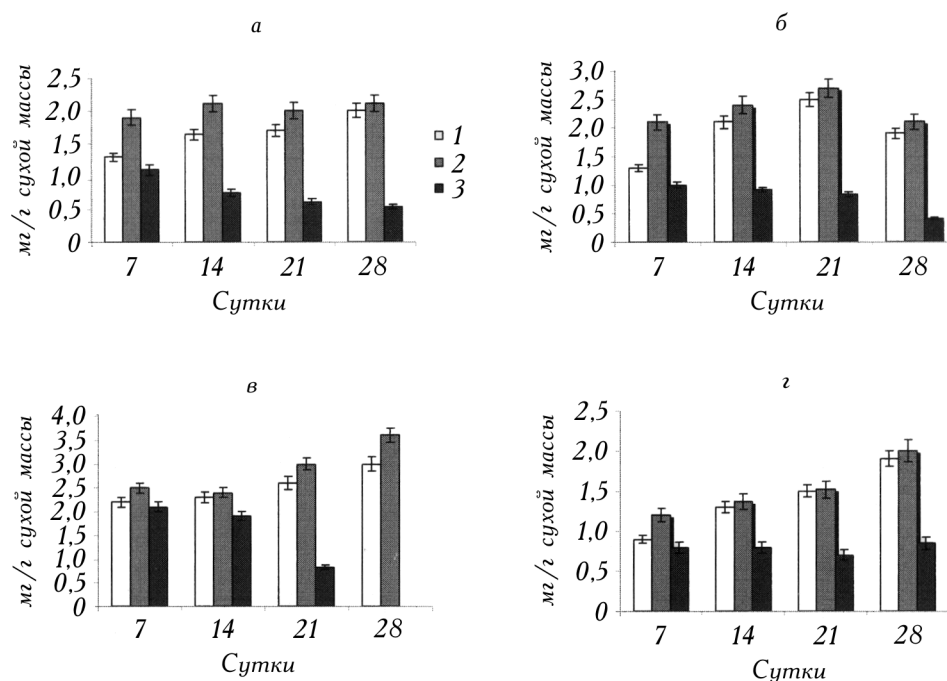


5. Изменение содержания хлорофилла *a* в биомассе *Phormidium autumnale* f. *uncinata* при разных температурных режимах.

У представителя Суанорокарыота *Ph. autumnale* f. *uncinata* при воздействии температуры 32°C, по сравнению с 26°C, существенных изменений содержания хлорофилла *a* в пересчете на сухую массу в течение всего периода роста не отмечено (рис. 5). В то же время при температуре культуральной среды 38°C наблюдалось снижение концентрации хлорофилла *a* в сухой массе на 7-е сутки в 1,2 раза, на 14-е — в 1,9, а на 21-е и 28-е — в 2,6 и 2,7 раза по сравнению с величинами, которые были зафиксированы при 26°C. Обращает на себя внимание тот факт, что изменения величины исследуемого показателя у *Ph. autumnale* f. *uncinata* были значительно меньшими, чем у *A. planctonica* и обеих культур зеленых водорослей. Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что *Ph. autumnale* f. *uncinata* наименее чувствителен к высоким температурам. Вероятно, это является причиной доминирования этого вида в перифитоне днепровских водохранилищ в летний сезон [12]. Интенсивно вегетируя на береговых откосах, он постоянно подвергается влиянию повышенной температуры.

Как известно, каротиноиды являются вспомогательными фотосинтетическими пигментами, которые содержат все фотосинтезирующие растения, в том числе и водоросли. Они поглощают излучение определенных участков солнечного спектра и передают энергию этих лучей на молекулы хлорофилла, способствуя тем самым использованию лучей, которые самим хлорофиллом не поглощаются [6, 9]. Установлено, что температура оказывает существенное влияние на процессы биосинтеза каротиноидов у водорослей [15, 16, 21].

Данные по изменению суммарного содержания каротиноидов у исследуемых видов Chlorohyta и Суанорокарыота при культивировании их в различных температурных условиях представлены на рисунке 6. Показано, что в ответ на изменение температуры культуральной среды с 26 на 32°C у всех исследуемых водорослей было зафиксировано увеличение значений исследуемого показателя. У *D. communis* при температуре 32°C, по сравнению с 26°C, на 7-е сутки роста суммарная концентрация каротиноидов в единице



6. Изменение суммарного содержания каротиноидов в биомассе микроводорослей в условиях их роста при разных температурных режимах: а — *Desmodesmus communis*; б — *Tetraedron caudatum*; в — *Aphanocapsa planctonica*; г — *Phormidium autumnale f. uncinata*.

сухой массы увеличивалась в 1,5 раза, а при более длительном влиянии повышенной температуры, на 14-е, 21-е и 28-е сутки — соответственно в 1,3, 1,2 и 1,1 раза (рис. 6, а). У *T. caudatum* при температуре 32°C величина исследуемого показателя на 7-е сутки культивирования повысилась в 1,6 раза, на 14-е — в 1,2 раза, а на 21-е и 28-е сутки — в 1,1 раза (рис. 6, б) по сравнению с таковым при температуре 26°C.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что максимальное увеличение суммарного содержания каротиноидов в биомассе зеленых водорослей при температуре 32°C, по сравнению с 26°C, наблюдалось в начале экспоненциальной фазы роста культур, а минимальное — на стационарной фазе. Некоторые авторы считают, что накопление каротиноидов у водорослей увеличивается с ростом температуры из-за повышения скорости процессов свободнорадикального окисления или активации биосинтеза ферментов [21, 22].

Исследование влияния повышенной температуры на изменение содержания желтых пигментов в клетках цианопрокариот показало, что у *A. planctonica* при температуре 32°C, по сравнению с 26°C, также наблюдалось некоторое повышение величины этого показателя. Так, на 7-е и 14-е сутки культивирования суммарная концентрация каротиноидов в сухой массе *A.*



*planctonica* при температуре 32°C, по сравнению с 26°C увеличивалась в 1,1 раза, а на 21-е и 28-е — в 1,2 раза.

Что касается *Ph. autumnale* f. *uncinata*, то у этого представителя Суанопрокарыота, как и у исследуемых зеленых водорослей, максимальное повышение уровня суммарного содержания каротиноидов при температуре 32°C, по сравнению с 26°C, было зафиксировано на 7-е сутки роста. С увеличением возраста культуры существенной разницы в величинах исследуемого показателя у *Ph. autumnale* f. *uncinata* при указанных температурах не наблюдалось.

Согласно полученным результатам, в условиях температурного режима 38°C у исследуемых видов Chlorophyta и Суанопрокарыота наблюдалось уменьшение суммарной концентрации желтых пигментов в сухой массе относительно значений, зафиксированных как при температуре 32°C, так и при 26°C. Однако характер этих изменений у представителей Chlorophyta и Суанопрокарыота отличался. Так установлено, что при повышении температуры культуральной среды на 12° (с 26 до 38°C) у зеленых микроводорослей *D. communis* и *T. caudatum* значения этого показателя снижались на протяжении всего периода культивирования соответственно в 1,2—3,7 и в 1,3—4,8 раза. Вместе с тем, у цианопрокариот — *A. planctonica* и *Ph. autumnale* f. *uncinata* — суммарное содержание каротиноидов уменьшалось при повышении температуры с 26° до 38°C на протяжении культивирования в соответственно 1,0—3,1 раза и в 1,1—2,3 раза.

Таким образом, в условиях воздействия экстремально высокой температуры концентрация желтых пигментов в биомассе цианопрокариот уменьшается менее существенно, чем у зеленых водорослей. При этом у *Ph. autumnale* f. *uncinata* эти изменения были минимальными, по сравнению с другими исследованными видами. Как уже указывалось выше, снижение внутриклеточного содержания хлорофилла *a* у *Ph. autumnale* f. *uncinata* при температуре 38°C также существенно ниже, чем у *A. planctonica* и обеих культур зеленых водорослей.

Известно, что нарушения в пигментной системе растений, которые возникают при воздействии высокой температуры, приводят к уменьшению эффективности миграции энергии возбуждения от пигментов-светосборщиков в реакционные центры фотосистем, а это, в свою очередь, сопровождается снижением фотосинтетической активности [6].

### Заключение

Характер ответной реакции исследуемых микроводорослей на изменение температурных условий выращивания зависит от их видовых особенностей, а также от продолжительности действия этого абиотического фактора.

Температура 32°C, по сравнению с 26°C, вызывает угнетение ростовых процессов и снижение концентрации хлорофилла *a* в биомассе представителей Chlorophyta (*D. communis* и *T. caudatum*). В то же время у представителя Суанопрокарыота — *A. planctonica* в условиях исследуемого температурного режима наблю-

дается увеличение массы сухого вещества. Удельное содержание хлорофилла *a* при температуре 32°C по сравнению с 26°C, у исследованных видов цианопрокариот практически не изменяется. Повышение температуры культуральной среды на 6° (с 26 до 32°C) стимулирует накопление каротиноидов в биомассе *Chlorohyta* и *Суанопрокариота*, что, очевидно, обусловлено защитной функцией этих пигментов.

Воздействие экстремально высокой температуры (38°C) вызвало у микроводорослей значительное уменьшение всех исследуемых показателей. При этом содержание хлорофилла *a* изменялось более существенно, чем сухая масса и суммарная концентрация каротиноидов. Причиной этого, на наш взгляд, может быть то, что в условиях, неблагоприятных для фотосинтеза, водоросли используют гетеротрофный тип питания.

Уменьшение удельного содержания хлорофилла *a* в биомассе микроводорослей при повышении температуры среды обитания, которое в большей или меньшей степени проявляется у разных видов и зависит от стадии их роста, необходимо учитывать при оценке биомассы фитопланктона по содержанию этого пигмента.

Из исследованных видов *Chlorohyta* и *Суанопрокариота* наиболее устойчивым к воздействию экстремально высокой температуры (38°C) оказался доминант перифитона *Ph. autumnale f. uncinata*.

\*\*

*Досліджено вплив різних температурних режимів культурального середовища (26, 32 і 38°C) на ріст і концентрацію фотосинтетичних пігментів - хлорофілу a і суми каротиноїдів у деяких видів Chlorohyta (Desmodesmus communis, Tetradron caudatum) і Суанопрокариота (Aphanocapsa planctonica, Phormidium autumnale f. uncinata). Встановлено, що характер змін досліджуваних показників залежить від видових особливостей водоростей, а також від величини температури та тривалості дії цього чинника. Показано, що найбільш стійким до екстремально високої температури (38°C) виявився Phormidium autumnale f. uncinata.*

\*\*

*The influence of different temperature regimes of the culture medium (26, 32 and 38°C) on the growth and concentration of photosynthetic pigments — chlorophyll a and the sum of carotenoids in some species of Chlorohyta (Desmodesmus communis, Tetradron caudatum) and Cyanoprokaryota (Aphanocapsa planctonica, Phormidium autumnale f. uncinata) was investigated. It has been established that character of the studied indices depends on the species peculiarities, as well as on the temperature value and duration of this factor influence. Phormidium autumnale f. uncinata was the most resistant to the extremely high temperature (38°C).*

\*\*

1. Гамбарова Н.Г. Быстрые перестройки в работе фотосинтетического аппарата в различных сортах пшеницы при тепловом шоке // Вест. МГОУ. Сер. Естеств. науки. — 2009. — № 2. — С. 28—34.

2. Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. — Киев: Наук. думка, 1982. — 212 с.
3. Курейшевич А.В., Морозова А.А., Шуляренко А.В., Пахомова М.Н. Минерализация воды как фактор, определяющий развитие фитопланктона и содержание в нем фотосинтезирующих пигментов // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 5 — С. 32—46.
4. Марценюк П.П. Люминесцентный анализ клеток синезелёных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 1980. — 21 с.
5. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
6. Мутыгуллина Ю.Р. Динамика содержания и роль пигментов фотосинтеза у видов рода *Dianthus* L. флоры Предкавказья // Вест. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естеств. науки. — 2009. — № 1. — С. 52—55.
7. Мухутгинов В.Ф. Продуктивность фитопланктона и гидрохимический режим Юмагузинского водохранилища (р. Белая, Башкортостан) в первые годы его существования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2013. — 21 с.
8. Незбрицкая И.Н., Курейшевич А.В. Механизмы резистентности водорослей к высоким температурам (обзор) // Гидробиол. журн. — 2013. — Т. 49, № 6. — С. 37-55.
9. Половникова М.Г. Экофизиология стресса: Электрон. ресурс. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. — 112 с.
10. Сigareва Л.Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 1984. — 24 с.
11. Тихонов А.Н. Защитные механизмы фотосинтеза // Сорос. образ. журн. — 1999. — № 11. — С. 16—21.
12. Шевченко Т.Ф. Видовой состав водорослей фитоперифитона водохранилищ Днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 3. — С. 3—44.
13. Шихов В.Н. Исследование методом термоиндукции флуоресценции хлорофилла физиологического состояния фитоценозов в условиях светокультуры при температурных и световых воздействиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 2000. — 26 с.
14. Jeffrey S.W., Humphrey F.H. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. — 1975. — Vol. 167. — P. 171—194.
15. Juneja A., Ceballos R. M., Murthy G. S. Effects of environmental factors and nutrient availability on the biochemical composition of algae for biofuels production: A Review // Energies. — 2013. — Vol. 6, N 9. — P. 4607—4638.
16. Liu B.H., Lee Y.K. Secondary carotenoids formation by the green alga *Chlorococcum* sp. // J. Appl. Phycol. — 2000. — Vol. 12. — P. 301—307.
17. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments and carotenoids // J. Marine. Res. — 1963. — Vol. 21, N 3. — P. 155—163.

18. *Salleh S., McMinn A., Mohammad M. et al.* Effects of temperature on the photosynthetic parameters of antarctic benthic microalgal community // *ASM Sci. J.* — 2010. — Vol. 4, N 1. — P. 81—88.
19. *SCOR-UNESCO.* Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic methodology.* 1. — Paris: UNESCO, 1966. — P. 9—18.
20. *Sharma R., Chahar O.P., Bhatnagar M., Bhatnagar A.* Impact of osmotic stress and temperature on pigments and proteins of *Anabaena strains* // *J. Environ Biol.* — 2013. — Vol. 5. — P. 941—943.
21. *Tjahjono A.E., Hayama Y., Kakizono T.* Hyper-accumulation of astaxanthin in a green alga *Haematococcus pluvialis* at elevated temperatures // *Biotechnol. Lett.* — 1994. — Vol. 16. — P. 133—138.
22. *Tripathi U., Sarada R., Ravishankar G.* Effect of culture conditions on growth of green alga *Haematococcus pluvialis* and astaxanthin production // *Acta Physiol. Plant.* — 2002. — Vol. 24. — P. 323—329.
23. *Zargar S.S., Krishnamurthi K.K., Saravana Devi S.S. et al.* Temperature-induced stress on growth and expression of hsp in freshwater alga *Scenedesmus quadricauda* // *Biomed. Environ. Sci.* — 2006. — Vol. 19, N 6. — P. 414—421.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 19.02.15