

УДК 582.232

Н.П. МАСЮК<sup>1</sup>, Ю.И. ПОСУДИН<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

<sup>2</sup>Национальный аграрный ун-т,

Украина, 03041 Киев, ул. Героев Оборона, 15

### ВЛИЯНИЕ pH СРЕДЫ НА ПАРАМЕТРЫ ФОТОДВИЖЕНИЯ *DUNALIELLA SALINA* TEOD. (*CHLOROPHYTA*)

Изучены зависимости параметров фотодвижения *Dunaliella salina* Teod. (подвижности клеток, скорости их поступательного движения, фотопотаксиса) от различных значений pH незабуферной среды в диапазоне 2,95-9,50, заданных в начале опыта и в дальнейшем нерегулируемых. Установлено, что в конце первых суток опыта водоросли проявляют подвижность в области  $2,95 < \text{pH} \leq 9,50$ . В варианте с pH 2,95 все клетки *D. salina* были неподвижными и впоследствии погибли. В остальных вариантах происходила саморегуляция pH среды, и к концу 20 суток опыта его значения устанавливались в пределах 6,50-8,47, пригодных для жизнедеятельности и подвижности клеток *D. salina*. Наименьшие изменения pH наблюдались в среде с начальным pH 8,1, наибольшие – в крайних вариантах с кислой или высокощелочной средой. Впервые установлено, что оптимумы pH для различных параметров фотодвижения *D. salina* неодинаковы: для подвижности клеток ( $N_m / N_0 = 100\%$ ) оптимальное pH 6,8, для фотопотаксиса ( $F = 0,7$ ) – 7,35, для скорости поступательного движения клеток ( $V = 47 \pm 2$  мкм/с) – 8,00. Неодинакова также степень чувствительности указанных параметров фотодвижения к диапазону изменений pH. Полученные данные свидетельствуют о возможных различиях механизмов, управляющих разными параметрами фотодвижения жгутиков водорослей. Параметры фотодвижения фитофлагеллят, в первую очередь данные о скорости поступательного движения их клеток, могут использоваться в качестве одного из критериев при подборе оптимальных сред для их культивирования.

**Ключевые слова:** *Dunaliella salina*, pH, подвижность клеток, скорость поступательного движения, фотопотаксис.

### Введение

Активная реакция среды, зависящая от концентрации водородных ионов ( $\text{H}^+$ ) и измеряемая в единицах pH, – один из наиболее фундаментальных факторов жизнедеятельности организмов в разных ее проявлениях. Известно большое количество литературных данных, освещающих влияние pH на рост, развитие, темпы размножения, продукцию биомассы в культурах водорослей (Масюк, Юрченко, 1962; Wegmann, 1968; Wegmann, Metzner, 1971; Malis-Arad et al., 1980; Goldman et al., 1982a, b; Ghazi et al., 1983; De Busk, Ryther, 1984; Gimmler, Weis, 1992; Lustigman et al., 1995) и их распространение в природе (Масюк, 1973; López-Archilla, Amils, 1999; López-Archilla et al., 2001; Topics..., <http://www.bio.unipotsdam.de/oekeys/fsvte.htm>), на синтез пигментов (Ghazi et al., 1983), интенсивность фотосинтеза (Wegmann, 1968; Wegmann, Metzner, 1971; Gimmler,

Weis, 1992), активность ферментов (Миронок та ін., 1980), транспорт ионов (Балюкин и др., 1983; Lukas et al., 1986; Pick, 1992). Изучают соотношение pH среды обитания и концентрации водородных ионов внутри клеток водорослей (Beardall, Entwisle, 1984; Braun, Hegemann, 1999), в цитозоле и вакуолях с клеточным соком (Kuchitsu et al., 1989), трансмембранный электрический потенциал ацидофильных видов (Remis et al., 1992) и роль трансмембранного протонного насоса в регуляции внутриклеточного pH (Sanders et al., 1981). В последнее время особое внимание уделяют механизмам, обеспечивающим гомеостаз  $H^+$  в цитозоле ацидофильных и гипергалобных видов водорослей, в т.ч. на молекулярном уровне (Sekler et al., 1991, 1994; Gimmler, Weis, 1992; Pick, 1992, 1999; Weiss, Pick, 1996; Ohta et al., 1997; Messerli et al., 2005; Topics..., <http://www.bio.uni-potsdam.de/oeksys/fsvte.htm>; Pick et al., [http://www.weizmann.ac.il/Biological\\_Chemistry/scientist/Pick/uri\\_pick.html](http://www.weizmann.ac.il/Biological_Chemistry/scientist/Pick/uri_pick.html); Pick et al., [http://bioinformatics.weizmann.ac.il/\\_Is/uri\\_pick/uri\\_pick.html](http://bioinformatics.weizmann.ac.il/_Is/uri_pick/uri_pick.html)).

Вместе с тем, данные о влиянии pH на параметры фотодвижения водорослей, в частности гипергалобных видов *Dunaliella* Teod., весьма скудны. Установлены лимиты pH, за пределами которых клетки *D. salina* (Масюк, Юрченко, 1962) и *D. viridis* Teod. (Baas-Becking, 1930) теряли подвижность и вскоре погибли. Однако зависимости степени подвижности этих водорослей, скорости движения их клеток и фототопотаксиса от pH среды в указанных интервалах остаются неизученными.

Виды рода *Dunaliella* представляют большой научный и хозяйственный интерес как модельные объекты изучения механизмов устойчивости к наиболее экстремальным из известных на нашей планете условиям: высокой и низкой температурам, высокой степени освещенности, широкими пределами солёности и кислотности среды, для изучения процессов фотодвижения, биосинтеза различных каротиноидов ( $\beta$ -каротин и его изомеров, кантаксантина и др.) (Масюк, 1973; *Dunaliella* ..., 1992), а также как объекты промышленного культивирования для получения глицерина, витаминов и других физиологически активных соединений (Масюк, 1973), как источник генов, кодирующих белки, связанные с галотолерантностью, для создания трансгенных солеустойчивых сортов растений (Pick et al., [http://www.weizmann.ac.il/Biological\\_Chemistry/scientist/Pick/uri\\_pick.html](http://www.weizmann.ac.il/Biological_Chemistry/scientist/Pick/uri_pick.html)).

Целью настоящей работы было изучение зависимости различных параметров фотодвижения гипергалобного каротиноносного вида *Dunaliella salina* от значений pH среды.

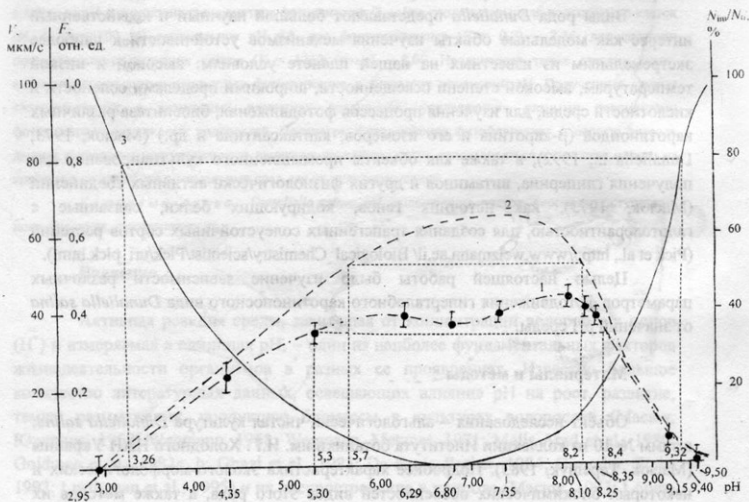
### Материалы и методы

Объект исследования – альгологически чистая культура *Dunaliella salina*, штамм № 10 из коллекции Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Масюк, Терещук, 1983). Подробнее характеристика эколого-морфологических и некоторых биохимических особенностей видов этого рода, а также методов их культивирования представлены в монографии Н.П. Масюк (1973). Техника лабораторного выращивания этой водоросли описана в наших работах (Масюк, 1973; Посудин и др., 1991), методика измерений параметров фотодвижения – в работах (Посудин и др., 1988, 1991; Posudin et al., 1992).

Зависимость параметров фотодвижения *D. salina* (скорости поступательного движения клеток  $V$ , мкм/м; фототоптаксиса  $F$  и относительного числа подвижных ( $N_m / N_0$ , %) или неподвижных ( $N_{im} / N_0$ , %) клеток от pH среды исследовали, варьируя pH среды от 2,95 до 9,50 с помощью концентрированных щелочи (KOH) или кислоты (HCl). Градиент pH в незабуференной среде задавали в начале опыта и далее не корректировали. Измерения pH среды производили рН-метром рН340 в конце первых, седьмых и двадцатых суток после внесения инокулята.

### Результаты и их обсуждение

К концу первых суток после посева клетки *D. salina* проявляли подвижность в области  $2,95 < \text{pH} \leq 9,50$ . В первом варианте с начальным pH 2,95 в конце первых суток все клетки были неподвижными ( $N_{im} / N_0 = 100$  %), деформированными; впоследствии они полностью разрушились. В остальных вариантах водоросли проявляли способность к фотодвижению в разной степени, причем pH-оптимумы для разных параметров фотодвижения были неодинаковыми (рисунок). Оптимум pH для подвижности клеток ( $N_m / N_0 = 100$  %;  $N_{im} / N_0 = 0$ ) отмечен при pH 6,8; для фототоптаксиса ( $F = 0,7$ ) – при pH 7,35; для скорости поступательного движения клеток ( $V = 47 \pm 2$  мкм/с) – при pH 8,00 (см. рисунок).



Зависимость скорости  $V$  поступательного движения (1), фототоптаксиса  $F$  (2) и относительного числа ( $N_{im} / N_0$ ) неподвижных клеток *Dunaliella salina* Teod. от pH среды в конце первых суток после начала опыта.

Область первоначальных значений pH, при которых число подвижных клеток *D. salina* составляло не менее 80 % (а число неподвижных клеток не превышало 20 %), была довольно широкой:  $3,26 < \text{pH} < 9,32$ . За пределами этой области число неподвижных клеток резко возрастало. Область значений pH, при которых скорость поступательного движения клеток *D. salina* составляла не менее 80 % максимальных значений, находится в интервале  $5,30 < \text{pH} < 8,40$ , а для фототопотаксиса эта область еще уже:  $5,70 < \text{pH} < 8,20$  (см. рисунок). За пределами указанных интервалов скорость поступательного движения клеток постепенно снижалась (более медленно в сторону низких значений pH, быстрее – в сторону высоких), а способность к фототопотаксису резко падала.

Таким образом, различные параметры фотодвижения обладают не только разными pH-оптимумами, но и разной чувствительностью к воздействию экстремальных значений этого фактора: наиболее чувствительным оказался фототопотаксис ( $F$ ), наименее чувствительной – подвижность ( $N_m / N_0$ ); скорость поступательного движения клеток ( $V$ ) занимает по этому признаку промежуточное положение между двумя другими параметрами. Полученные данные подтверждают наше предположение (Посудин и др., 1992, 1995, 2004; Масюк и др., 2006) о том, что регуляция различных параметров фотодвижения может осуществляться разными путями и обладать различными механизмами.

Довольно широкие пределы толерантности *D. salina* к первоначально заданным pH незабуференной среды ( $2,95 < \text{pH} \leq 9,50$ ) объясняются, с одной стороны, наличием внутриклеточных механизмов, обеспечивающих гомеостаз концентрации  $\text{H}^+$  в цитозоле клеток этого вида на уровне pH 7,1 независимо от pH среды (Pick et al., [http://www.weizmann.ac.il/Biological\\_Chemistry/scientist/Pick/uri\\_pick.html](http://www.weizmann.ac.il/Biological_Chemistry/scientist/Pick/uri_pick.html)). С другой стороны, в процессе культивирования *D. salina* происходит изменения первоначально заданных значений pH среды (таблица).

Таблица. Изменения pH среды в процессе культивирования *Dunaliella salina* Teod.

Время контроля, сут	Значения pH											
	1-е	2,95	4,30	5,30	6,29	6,80	7,35	8,10	8,25	8,35	9,15	9,40
7-е	–	5,10	6,00	6,70	7,20	7,70	8,10	8,20	8,30	8,25	9,10	9,20
20-е	–	6,50	7,25	7,70	7,87	8,07	8,15	8,15	8,17	8,35	8,47	8,42
Разница значений pH в конце 20-х и 1-х суток	–	2,20	1,95	1,50	1,07	0,72	0,05	-0,10	-0,18	-0,8	-0,93	-1,08

Как видно из таблицы, в кислых, нейтральных и слабощелочных средах значения pH увеличивались, в щелочных и сильнощелочных, наоборот, уменьшались. Наибольшие изменения pH (разница +2,20 и -1,08 единицы pH) наблюдались в крайних вариантах с кислой или высокощелочной средами, наименьшее – в варианте с начальным значением pH 8,1 (+0,05) (см. таблицу). В результате этих изменений к концу 20-х суток опыта значения pH в разных

вариантах устанавливались в пределах 6,50-8,47, пригодных для жизнедеятельности данного вида. Примерно в этих пределах рН 6,5-9,5 зафиксирована вегетация *D. salina* в природе (Масюк, 1973).

Оптимумы рН для подвижности и фототоптаксиса *D. salina* не совпадают с таковыми для роста культуры этого вида (Масюк, Юрченко, 1962) и активности каталазы (Миронюк и др., 1980); рН-оптимум для скорости поступательного движения клеток (8,00) наблюдается в варианте, претерпевающим наименьшие изменения рН в ходе культивирования, и находится на нижнем пределе ростового оптимума (8-9; Масюк, Юрченко, 1962). Очевидно, именно эти показатели (скорость поступательного движения клеток, минимальные изменения первоначально заданного рН незабуференной среды наряду с ростовым оптимумом рН) могут быть полезными критериями при подборе оптимальных условий для промышленного культивирования гипергалобных каротиноносных водорослей.

### Выводы

1. Клетки гипергалобного вида *Dunaliella salina* проявляют подвижность в области первоначально заданных рН незабуференной среды  $2,95 < \text{pH} \leq 9,50$ . В процессе 20-суточного культивирования во всех вариантах, кроме крайнего (рН 2,95), наблюдается саморегуляция среды в пределах рН 6,50-8,47, благоприятных для роста культуры и подвижности клеток водорослей.

2. Степень чувствительности к концентрации водородных ионов и оптимумы рН для разных параметров фотодвижения не совпадают, что подтверждает возможность существования разных механизмов, управляющих этими параметрами.

3. Параметры фотодвижения, в первую очередь скорость поступательного движения клеток, могут быть полезными критериями пригодности сред для промышленного культивирования каротиноносных жгутиковых водорослей.

N.P. Massjuk<sup>1</sup>, Yu.I. Posudin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2, Tereshchenkivska, 01001 Kyiv, Ukraine

<sup>2</sup> National Agricultural University,

15, Geroiv Oborony, 03041 Kyiv, Ukraine

### EFFECT OF pH OF THE MEDIUM ON THE PHOTOMOVEMENT PARAMETERS OF *DUNALIELLA SALINA* TEOD. (CHLOROPHYTA)

The dependence of photomovement parameters of *Dunaliella salina* (motility, velocity of linear movement, phototaxis) on various values of pH of medium in the range 2.95-9.50 (which were set at the beginning of experiment and were not regulated later on) was investigated. It was established that the cells demonstrated motility in the range  $2.95 < \text{pH} \leq 9.50$  at the end of the first day. All the cells of *D. salina* were immobile and then perished later under pH 2.95. The rest variants were characterised with self-regulation of pH of medium, which reached the range 6.50-8.47 at the end of the 20<sup>th</sup> day and which was suitable for the variability and motility of the cells of *D. salina*. The most minimal changes of pH were observed in the

medium with the initial pH 8.1, while the most maximal ones – in the last variants with acid and high-alkalicious media. It was established for the first time that the optimal values of pH for various parameters of photomovement of *D. salina* were not the same: pH 6.8 for motility of the cells  $N_{10} / N_0 = 100\%$ ; pH 7.35 for phototaxis ( $F = 0.7$ ); pH 8.00 for the velocity of linear movement ( $V = 47 \pm 2 \mu\text{m/s}$ ). The sensitivity of above-mentioned photomovement parameters was no the same also to the range of the pH changes. The obtained data testify the possible difference of mechanisms which govern by different photomovement parameters of flagellated algae. The photomovement parameters of phytoflagellates, particularly the data concerning the velocity of linear movement of the cells, can be used phytoflagellates, particularly the data concerning the velocity of linear movement of the cells, can be used as the criteria of selection of optimal medium during the cultivation.

**Keywords:** *Dunaliella salina*, pH, motility of the cells, velocity of linear movement, phototaxis.

- Балнокин Ю.В., Медведев А.В., Боднар И.В. Системы транспорта калия в клетках галофильных водорослей *Dunaliella* // Физиол. раст. – 1983. – 30, № 5. – С. 955-963.
- Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. – К.: Наук. думка, 1973. – 242 с.
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. Фотодвижение водорослей: сравнительно-систематический аспект // Альгология. – 2006. – 16, № 1. – С. 16-36.
- Масюк Н.П., Терецуку О.А. Коллекция культур водорослей Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР // Культивирование коллекционных штаммов водорослей. – Л., 1983. – С. 104-114.
- Масюк Н.П., Юрченко В.В. Вплив концентрації водневих іонів на водорість *Dunaliella salina* Teod. // Укр. бот. журн. – 1962. – 19, № 4. – С. 91-95.
- Миронок В.І., Масюк Н.П., Аюпянц Н.С. Вплив pH і деяких інгібіторів на активність каталази оліго- та гіперглобінних водоростей // Укр. бот. журн. – 1980. – 39, № 3. – С. 60-62.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Конончук В.Р., Лилицкая Г.Г. К изучению механизмов фоторецепции *Dunaliella salina* Teod. // Альгология. – 1991. – 1, № 3. – С. 24-34.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. Влияние ультрафиолетового излучения на фотодвижение двух видов *Dunaliella* Teod. // Там же. – 2004. – 14, № 2. – С. 113-126.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г., Голубкова М.Г. Воздействие ионизирующего излучения на фотодвижение водорослей // Радиобиология. – 1992. – 32, № 2. – С. 292-298.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г., Шевченко А.И. Влияние азида натрия на фотодвижение двух видов *Dunaliella* Teod. // Физиол. раст. – 1995. – 42, № 3. – С. 432-434.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Радченко М.И., Лилицкая Г.Г. Фотокинетические реакции двух видов *Dunaliella* Teod. // Микробиология. – 1988. – 57, № 6. – С. 1001-1006.
- Vaas-Becking L.G.M. Observations on *Dunaliella viridis* Teod. // Contr. to Mar. Biol.; Stanford Univ. Press, 1930. – P. 102-114.
- Beardall J., Entwistle L. Internal pH of the obligate acidophile *Cyanidium caldarium* Geitler (Rhodophyta?) // Phycologia. – 1984. – 23. – P. 397-399.
- Braun F.-J., Hegemann P. Direct measurement of cytosolic calcium and pH in living *Chlamydomonas reinhardtii* cells // Eur. J. Cell Biol. – 1999. – 78. – P. 199-208.
- De Busk T.A., Ryther J.H. Effects of seawater exchange, pH and carbon supply on the growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in largescale cultures // Bot. Mar. – 1984. – 27, N 8. – P. 357-362.
- Dunaliella*: Physiology, Biochemistry and Biotechnology / M.Avron, A.Ben-Amotz, eds. – Boca Raton etc.: CRC Press, 1992. – 240 p.
- Ghazi A., Rudik V., Oswald W.J. Effect of pH on *Dunaliella bardawil* biomass and production // News Quart. – 1983. – 33, N 2. – P. 1-3.
- Gimpler H., Wets U. *Dunaliella acidophila* – life at pH 1.0 // *Dunaliella*: Physiology, Biochemistry and Biotechnology / M. Avron, A. Ben-Amotz, eds. – Boca Raton, etc.: CRC Press, 1992. – P. 99-133.
- Goldmann I.C., Azov Y., Riley C.B., Dennett M.R. The effect of pH in intensive microalgal cultures. I. Biomass refutation // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1982a. – 57, N 1. – P. 1-13.

- Goldmann I.C., Riley C.B., Dennett M.R. The effect of pH in intensive microalgal cultures. II. Species competition // J. Exp. Mar Biol. and Ecol. – 1982b. – 57, N 1. – P. 15-24.
- Kuchitsu K., Katsuhara M., Miyachi Sh. Rapid cytoplasmic alkalization and dynamics of intracellular compartmentation of inorganic phosphate during adaptation against salt stress in a halotolerant unicellular green alga *Dunaliella tertiolecta*:  $^{31}\text{P}$ -nuclear magnetic resonance study // Plant and Cell Physiol. – 1989. – 30, N 3. – P. 407-414.
- López-Archilla A.I., Amils R. A comparative ecological study of two acidic rivers in southwestern Spain // Microbiol. Ecol. – 1999. – 38. – P. 146-156.
- López -Archilla A.I., Marin I., Amils R. Microbial community composition and ecology of an acidic aquatic environment: The Tinto River, Spain // Microbiol. Ecol. – 2001. – 41. – P. 20-35.
- Lukas W.I., Keifer D.W., Pesacreta T.C. Influence of culture medium pH on chlorosome development and chloride transport in *Chara corallina* // Protoplasma. – 1986. – 130, N 1. – P. 5-11.
- Lustigman B., Lee L.H., Weiss-Magasic C. Effects of cobalt and pH on the growth of *Chlamydomonas reinhardtii* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. – 1995. – 55. – P. 65-72.
- Malis-Arad Shoshana, Freidlander M., Ben-Aris B., Richmond A.E. Alkalinity-induced aggregation in *Chlorella vulgaris*. I. Changes in cell volume and cell-wall structure // Plant and Cell Physiol. – 1980. – 21, N 1. – P. 27-35.
- Messerli M.A., Amaral-Zettler L.A., Zettler E., Jung S.K., Smith P.J.S., Sogin M.L. Life at acidic pH imposes an increased energetic cost for a eukaryotic acidophile // J. Exp. Biol. – 2005. – 208. – P. 2569-2579.
- Ohta H., Shirakawa H., Uchida K., Yoshida M., Matuo Y., Enami I. Cloning and sequencing of the gene encoding the plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase from an acidophilic red alga, *Cyanidium caldarium* // Biochim. Biophys. Acta. – 1997. – 1319. – P. 9-13.
- Pick U. ATPases and ion transport in *Dunaliella* // *Dunaliella*: Physiology, Biochemistry and Biotechnology / M. Avron, A. Ben-Amotz, eds. – Boca Raton, etc.: CRC Press, 1992. – P. 63-93.
- Pick U. *Dunaliella acidophila* – a most extreme acidophilic alga // Enigmatic microorganisms in extreme environments / J. Seckbach, ed. – Dordrecht: Kluwer Acad. Press, 1999. – P. 465-476.
- Pick U., Bannet G., Fisher M., Katz A., Weiss M., Zchut S. Molecular mechanisms of adaptation to extreme conditions in the alga *Dunaliella*. [http://bioinformatics.weizmann.ac.il/\\_ls/uri\\_pick/uri\\_pick.html](http://bioinformatics.weizmann.ac.il/_ls/uri_pick/uri_pick.html)
- Pick U., Katz A., Levin E., Paz K., Ventrela R., Weiss M. Molecular basis of salinity tolerance in the halotolerant alga *Dunaliella*. [http://www.weizmann.ac.il/Biological\\_Chemistry/scientist/Pick/uri\\_pick.html](http://www.weizmann.ac.il/Biological_Chemistry/scientist/Pick/uri_pick.html)
- Posudin Y.I., Massjuk N.P., Lilitskaya G.G., Radchenko M.I. Photomovement of two species of *Dunaliella* Teod. (Chlorophyta) // Algologia. – 1992. – 2, N 2. – P. 37-47.
- Remis D., Simonis W., Gimmler H. Measurements of the transmembrane electrical potential of *Dunaliella acidophila* by microelectrodes // Arch. Microbiol. – 1992. – 158. – P. 350-355.
- Sanders D., Hansen U.P., Slayman C.L. Role of the plasma membrane proton pump in pH regulation in non-animal cells // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1981. – 78. – P. 5903-5907.
- Sekler I., Glaser H.-U., Pick U. Characterization of a plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase from the extremely acidophilic alga *Dunaliella acidophila* // J. Membr. Biol. – 1991. – 121. – P. 51-57.
- Sekler I., Weiss M., Pick U. Activation of the *Dunaliella acidophila* plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase by tripsin cleavage of a fragment that contains a phosphorylation site // Plant Physiol. – 1994. – 105. – P. 1125-1132.
- Topics of current research. Extremely acidic mining lakes (pH < 3). <http://www.bio.uni-potsdam.de/oeksys/fsvte.htm>.
- Wegmann K. Des Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese und Dunkelfixierung in *Dunaliella* spec. – Tübingen, 1968. – 45 S.
- Wegmann K., Metzner K. Synchronization of *Dunaliella* cultures // Arch. Microbiol. – 1971. – 78. – P. 360-367.
- Weiss M., Pick U. Primary structure and effect of pH on the expression of the plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase from *Dunaliella acidophila* and *Dunaliella salina* // Plant Physiol. – 1996. – 112. – P. 1693-1702.

Поступила 15.05.06

Подписала в печать Л.А. Сиренко