

УДК 639:582.273

Б.Н. БЕЛЯЕВ, М.В. НЕХОРОШЕВ

Ин-т биологии южных морей НАН Украины,
Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2**ПЕРСПЕКТИВЫ ПОЛУЧЕНИЯ ФИКОЭРИТРИНА ПРИ
КУЛЬТИВИРОВАНИИ *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDS.)
PAPENF. (*RHODOPHYTA*)**

Показано, что условия интенсивного культивирования, а также предварительного и последующего содержания черноморской красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerima* Esp. существенно влияют на накопление в её талломах R-фикоэритрина, а применение технологического приема «отдыха» позволяет достичь деэвтрофикации среды, оптимальной при интенсивном росте биомассы, а также получить максимальное количество красного пигмента из выращенной биомассы. При традиционной технологии это осуществить не удастся.

Ключевые слова: культивирование, макрофиты, грацилярия, фикоэритрин, деэвтрофикация.

Введение

В мировой практике широкомасштабное культивирование красных водорослей, в том числе грацилярии, традиционно было направлено на получение агар-агара. Наибольшие объемы производства приходятся на прудовые хозяйства, меньшие – на плантационные способы с использованием субстрата, осемененного спорами, и редко – с использованием вплетания фрагментов в носители (Modern ..., 1983; Культивирование, 1987). Выращивание грацилярии в интенсивной культуре носило в основном экспериментальный характер с целью определения влияния факторов среды на удельную скорость роста биомассы (Lapoint, Ryther, 1978; De Busk, Ryther, 1984; Lignell et al., 1987).

В 70-х гг. (в связи с высокой эффективностью извлечения макрофитами питательных веществ из смеси морской и сточных вод) крупномасштабные инженерные системы, предназначенные для их культивирования на берегу, стали использовать не только для получения биомассы или извлекаемого из нее конкретного продукта, но и для деэвтрофикации среды (Huguenin, 1976).

Естественно, чем выше скорость роста биомассы, тем больше эффект извлечения биогенов из среды. Однако функции ускорения роста биомассы и накопления в ней, например, агара, оказываются несовместимы (Дзизюров, Жильцова, 1988; Беляев и др., 1989).

В красных водорослях содержатся фикобилипротенины – красные пигменты, которые, собственно, и определяют их цвет. Они присутствуют в водорослях в нескольких модификациях, хорошо растворимы в воде и обладают сильной флуоресценцией, на чем и основано их применение в иммунной диагностике (Стаднийчук, 1990). Сравнительно низкое содержание и высокая стоимость R-фикоэритрина (R-ФЭ) ограничивают его применение на сегодняшний день в качестве естественного красителя, например, в парфюмерии или в кондитерской промышленности.

Возникает вопрос о возможности регулирования пигментного состава водорослей в процессе их культивирования, их количества и качества, например посредством изменения интенсивности света либо его спектрального состава (Lopez-Figueroa, Niell, 1990). Многие исследователи связывают увеличение концентрации фикобилипротеинов со снижением освещённости, а также с повышением содержания азота в питательной среде (Ruess, Tanager, 1984).

Установлена прямая корреляция содержания R-ФЭ в талломах культивируемой грацилярии с температурой 10-26 °C и его более высокое содержание при внесении аммиачной формы азота по сравнению с нитратной (Полищук, Алисиевич, 1987). Однако выводы эти сделаны при средних удельных суточных скоростях роста биомассы (q) от 1,5 до 3 % (удвоение биомассы в течение 35-70 сут). В процессе последующих экспериментов установлено, что активно растущая грацилярия меняет окраску от ярко-красной до светло-коричневато-зелёной, поэтому нами была поставлена задача проверить возможность сопряжения функций роста и накопления красных пигментов при интенсивном росте данной водоросли.

Материалы и методы

Для исследования были отобраны талломы *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerima* (Esp.) (Зинова, 1967) из девяти комбинаций различных условий культивирования, а также исходного и последующего содержания биомассы.

Водоросли собирали летом 1990 г. в бухте Казачья (Черное море). Часть их перезимовала в теплице в проточной системе при естественном освещении, где в начале февраля 1991 г. (при $t = 1,5$ °C) произошло промерзание водорослей из-за отключения протока, частичное их обмораживание. Другая их часть перезимовала в условиях протока в лаборатории при $t > 8$ °C и освещённости (E) не более 0,3 клк.

27 февраля 1991 г. из обеих частей водорослей было отобрано по 500 г талломов, которые поместили в первую и десятую секции (рис. 1) 10-секционного проточного 200-литрового аквариума с ложным дном при общем протоке 400-500 л/сут. В каждой секции была создана объёмная циркуляция за счёт барботирования воды сжатым воздухом. Температура в течение марта поднималась от 9-10 до 11-12 °C, а максимальная освещённость не превышала 0,3 клк (режим «отдыха»).

В течение месяца все талломы, в т.ч. обмороженные, приобрели тёмно-красную окраску. Наиболее чистые, необросшие талломы использовали для интенсивного культивирования.

После очередного этапа интенсивного культивирования водоросли взвешивали и в количестве, равном начальной массе, возвращали в рабочий объём для дальнейшего выращивания, а прирост помещали в одну из секций аквариума на «отдых». Культивирование осуществлялось в 1,5-литровых стаканах квадратного сечения площадью 1 дм² со скошенным дном (рис. 2), барботированных сжатым воздухом через перфорированные трубки, расположенные горизонтально в глубокой части стаканов. Для поддержания pH в пределах естественного диапазона (8-8,2) вводили CO₂ через мелкодисперсный распылитель, расположенный у противоположной стенки стакана на средней глубине так, что мелкие пузырьки CO₂ увлекались циркуляционным потоком вниз,

где и растворялись. Биогены (N; P) вносили в виде KNO_3 (либо $NaNO_3$) и KH_2PO_4 ежедневно после замены отработавшей среды чистой фильтрованной морской водой. В лабораторной установке с 8 стаканами с помощью двух водяных бань поддерживали два уровня температуры (для стаканов 1-4 и 5-8) и два уровня температуры (для стаканов 1, 2, 5, 6 и 3, 4, 7, 8).

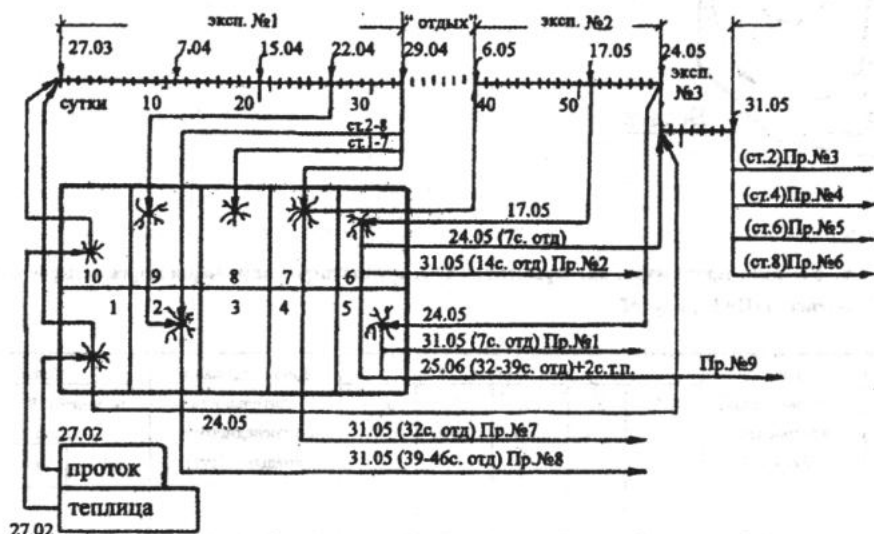


Рис. 1. Схема перемещения водорослей в экспериментах (1991 г.): ст. — стакан; Пр. — проба; с. — сутки; отд. — отдых; т.п. — темновое питание; эксп. — эксперимент.

Пробы для определения содержания R-ФЭ и хлорофилла (Chl *a*) отбирали непосредственно после завершения очередного этапа эксперимента, а также после «отдыха».

Проба № 1 — приготовлена из талломов водорослей, побывавших в двух интенсивных экспериментах по культивированию с последующими режимами «отдыха» в течение 7 сут. Первый эксперимент проводили с 27.03 по 29.04.91 г. при средней температуре 18 °С, освещенности 6-12 клк в режиме «день-ночь», содержании азота — 0,6 мг/л и фосфора — 0,1 мг/л (см. таблицу). Второй эксперимент проводили с 06.05 по 24.05 при средней температуре 20 °С, освещенности 8-14 клк в режиме «день-ночь», содержании азота 1,2-1,8 мг/л и фосфора — 0,2-0,3 мг/л. В начале каждого недельного цикла освещение поддерживалось в непрерывном режиме в течение 24-48 ч, а «отдыхали» водоросли при температуре 10-12 °С, естественной освещенности до 0,3 клк в небогатой морской воде. Для эксперимента № 2 отбирали фрагменты талломов длиной 60-120 мм с веточками второго и третьего порядка из водорослей, «отдохнувших» 7 сут в секции № 7 аквариума после эксперимента № 1.

Проба № 2 — приготовлена из талломов с аналогичной предысторией. Но эксперимент № 2 был закончен не 24.05.91, а 17.05.91 г., и повторный «отдых» в секции № 6 продолжался 14 сут.

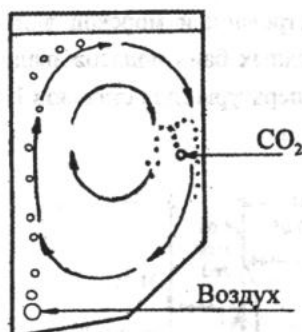


Рис. 2. Схема циркуляции питательной смеси в рабочем объеме.

Таблица. Условия проведения экспериментов при культивировании черноморской красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf.

Номер пробы	Дата использования водорослей (1991 г.)**	Средние значения $\bar{x}^*$					Дата «отдыха» и длительность последнего «отдыха» (сут)	Содержание		
		T, °C	E, клк	C _N , мг/л	C _P , мг/л	q, %		пигментов, % сух. массы		Chl a, % к R-ФЭ, $\bar{x}$
								Chl a	R-ФЭ	
1	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,09	0,60	15,0
	2) 06.05-24.05	20	11	1,5	0,25	12,0	24.05-31.05 (7)			
2	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,10	0,48	20,8
	2) 06.05-17.05	20	11	1,5	0,25	17,5	17.04-24.05 (14)			
3	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,06	0,50	12,0
	2) 06.05-17.05	20	11	1,5	0,25	17,5	17.05-24.05			
	3) 24.05-31.05	20	10	1,8	0,30	28,3	(0)			
4	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,06	0,30	20,0
	2) 06.05-17.05	20	11	1,5	0,23	17,5	17.05-24.05			
	3) 24.05-31.05	20	14	1,8	0,30	32,0	(0)			
5	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,08	0,75	10,6
	2) 06.05-17.05	20	11	1,5	0,25	17,5	17.05-24.05			
	3) 24.05-31.05	20	10	3,0	0,50	36,1	(0)			
6	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,07	0,35	20,0
	2) 06.05-17.05	20	11	1,5	0,25	17,5	17.05-24.05			
	3) 24.05-31.05	20	14	3,0	0,50	32,0	(0)			
7	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-31.05 (32)	0,04	0,60	6,7
8	1) 27.03-15.04	18	9	0,6	0,10	12,0	15.04-31.05 (46)	0,07	1,09	7,0
	2) 27.03-22.04	18	9	0,6	0,10	7,0	22.04-31.05 (39)			
9	1) 27.03-29.04	18	9	0,6	0,10	11,7	29.04-06.05	0,09	1,40	6,0
	2) 06.05-17.05	20	11	1,8	0,30	17,5	17.05-25.06			
	3) 06.05-24.05	20	11	1,8	0,30	12,0	24.05-25.06			
	4) 25.06-27.06	25	0	4,8	0,75	0	25.06-27.06 (39-32)***			

*E – освещенность; C_N, C_P – содержание азота и фосфора; q – удельная суточная скорость роста биомассы; **перед скобкой указан номер эксперимента; *** +2 сут темного питания.

Пробы № 3-6 – из талломов водорослей, находившихся в эксперименте № 3 с 24.05 по 31.05 при различных комбинациях освещённости, концентрации биогенов и одинаковой температуре (см. таблицу) в день его завершения. В эксперимент № 3 водоросли были взяты из секции № 6 после недельного «отдыха» от 11-суточного эксперимента №2 (с 06.05 по 17.05).

Проба № 7 – из талломов водорослей, «отдыхавших» 32 дня после эксперимента № 1.

Проба № 8 – из талломов, «отдыхавших» после эксперимента № 1 от 39 до 46 сут в секциях №9 и № 2.

Проба № 9 приготовлена 27.06 из талломов, отправленных на «отдых» в секции № 6 и № 5 после окончания двух этапов эксперимента №2 – 17.05 и 24.05, т.е. практически из того же материала, который был использован в эксперименте № 3, но «отдохнувшего» от 32 до 39 сут и помещённого на двое суток в питательный раствор с концентрацией биогенов $C_N = 4,8$ мг/л, $C_P = 0,75$ мг/л при температуре 25°C в абсолютной темноте (+ 2 сут темнового питания).

Пробы промывали дистиллированной водой два-три раза, сушили с помощью фильтровальной бумаги и делали навески от 30 до 50 мг (два параллельных определения на каждый анализ). Для установления процентного содержания сухой массы пробы высушивали при температуре 105°C . Другие навески растирали в фарфоровых ступах. R-ФЭ определяли в фосфатном буфере, Chl *a* – в ацетоне. Гомогенат центрифугировали 20 мин при скорости 5000 об/мин.

Спектры поглощения снимали на спектрофотометре «Specord UV-VIS». Chl *a* определяли по стандартной методике (Jeffrey, Humphrey, 1975). Концентрацию R-ФЭ в каждой навеске рассчитывали по формуле 1, с перерасчетом её к процентному содержанию сухой массы:

$$R - \Phi Э = \frac{(0,014D_{650} - 0,072D_{615} + 0,12D_{565}) \times V}{m} \times 100\%, \quad (1)$$

где D – оптическая плотность в максимумах поглощения в односантиметровой кювете, нм; V – объём экстракта, мл; m – масса сухой навески, мг.

Удельную скорость роста биомассы определяли по формуле:

$$q = \frac{W_t - W_0}{W_0 - t} \times 1\%, \quad (2)$$

где W_0 – начальная масса, г; W_t – конечная масса, г; t – время между измерениями, сут.

Результаты и обсуждение

Из таблицы видно, что минимальное среднее содержание ($\bar{x}$) R-ФЭ в сухой массе грацилярии в исследуемых пробах отличалось от максимального более чем в 4 раза (т.е. колебалось от 0,3 до 1,4 %) в зависимости от условий культивирования (рис. 3, 4).

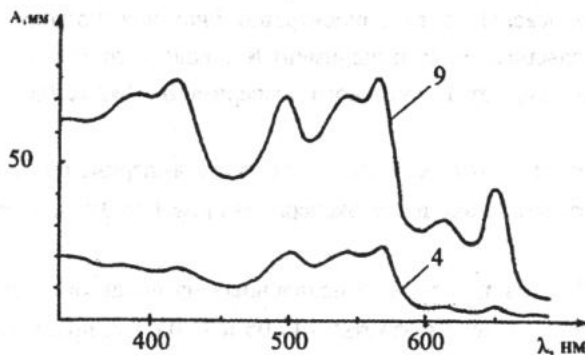
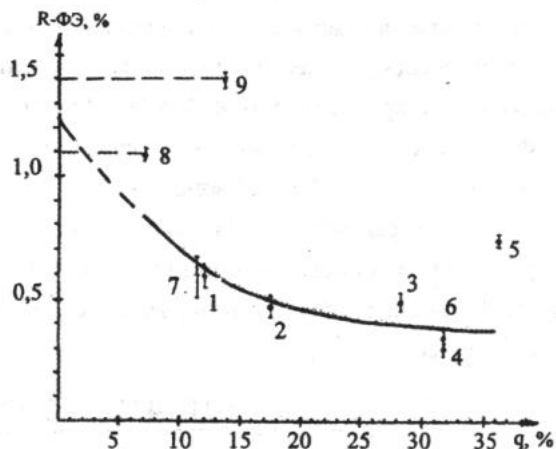


Рис. 3. Спектры поглощения света пробами водорослей; 4 и 9 – номера проб. На оси абсцисс – длина волны. На оси ординат – амплитуда отклонения самописца (A).

Рис. 4. Зависимость содержания Р-ФЭ от удельной суточной скорости роста биомассы грацилярии (q).



Проба № 5 (см. таблицу), приготовлена из более-менее однородного материала, находившегося в одинаковых предыдущих третьему эксперименту условиях. Все четыре пробы этой серии проявили очень высокие темпы роста (время удвоения биомассы около 3 сут). В трёх из них обнаружено низкое содержание красного пигмента. В пробе № 5 оказалось относительно высокое его содержание – 0,75 % или 7,5 мг на 1 г сухой массы при $q_{\text{макс}}=36,14$ %. Этот результат, согласно критерию Стьюдента – $(R - \bar{R})/S \geq t$, где $\bar{R}$ – среднее значение, можно считать грубой ошибкой, но с вероятностью не более 90 %, т.к. $\bar{R}(3, 4, 6) = 0,383$; $S=0,1074$; $(R - \bar{R})/S=3,42$, табличное значение t при степени свободы 2 для 10 % уровня значимости равно 2,9, а для 5 % – 4,30 (Адлер, 1976; Плохинский, 1978).

Анализ результатов всех четырёх проб из эксперимента № 3, рассмотренных попарно при одинаковой освещённости и концентрации биогенов, показал, что в пределах 10-14 клк интенсивность освещения не влияет на темпы роста, а увеличение концентрации биогенов с 1,8 мг N и 0,3 мг P на 1 л среды до 3,0 и 0,5 соответственно приводит к увеличению q в среднем от 30 до 34 %. В то же время, с увеличением концентрации биогенов увеличилось содержание красных пигментов в среднем с 4 до 5,5 мг на 1 г сухого

вещества, а с увеличением освещенности, как и следовало ожидать, уменьшилось с 6,25 до 3,25 мг/г независимо от темпов роста.

Возможно, комбинация высокой концентрации биогенов и более низкой освещенности, чего не наблюдалось в других опытах (пробы 3, 4, 6), способствовала сохранению в пробе № 5 высокого уровня R-ФЭ при максимальной удельной суточной скорости роста.

Что касается максимального значения содержания красных пигментов в пробе № 9, то последняя принципиально отличалась от остальных тем, что талломы перед измерениями двое суток содержались в абсолютной темноте в растворе с повышенным содержанием биогенов ($C_N = 4,8$ мг/л и $C_P = 0,75$ мг/л).

Таким образом, если при анализе зависимости содержания пигментов от скорости роста биомассы грацилярии учитывать результаты только семи проб (исключив № 5 и № 9), с вероятностью, не превышающей 90 %, можно утверждать, что увеличение скорости роста грацилярии при прочих равных условиях приводит к снижению процентного содержания красных пигментов в её талломах, а культивирование при пониженных уровнях освещенности и высоких уровнях обеспечения биогенами, в частности азотом и фосфором, способствует поддержанию его относительно высокого уровня.

Если учесть, что в талломах грацилярии, находящейся в покое (при $t < 12$ °C и $E < 0,3$ клк) в течение месяца происходит полная перестройка пигментного состава, то для проб № 8 и № 9 q можно приравнять к нулю. Перенеся эти значения на ось ординат, мы можем продолжить кривую пунктиром до значения R-ФЭ = 1,25 %, и процесс, отображающий снижение содержания красных пигментов с увеличением темпов роста, окажется более очевидным.

Диапазон 1-1,4 %, в среднем 1,25 % или 12,5 мг R-фикоэритрина на 1 г сухой массы как потенциальный уровень его накопления в грацилярии на постростовом этапе, вполне согласуется с более ранними исследованиями Р.А. Полищук и А.В. Алисиевич (1987).

Особый интерес представляют два эффекта режима «отдыха» водорослей. Во-первых, водоросли, «отдыхавшие» 30 и более суток (пробы № 7, 8, 9), имеют довольно низкое соотношение Chl a /R-ФЭ и, вероятно, этот показатель можно будет использовать в качестве экспресс-метода определения уровня физиологической активности красных водорослей. Во-вторых у части водорослей из эксперимента № 2 в первые 11 дней (с 06.05 по 17.05) темпы роста биомассы составляли почти 21 %, затем снизились до 10-17 %, а другая их часть, изъятая 17.05 и помещённая на недельный «отдых», в эксперименте № 3 с 24.05 по 31.05, проявила наивысшие темпы удельной скорости роста биомассы – от 28,3 до 36,1 %, т.е. произошло увеличение скорости роста в 2 и более раз, в то время как различие в темпах роста из-за разных условий культивирования в эксперименте № 3 и разнородности биологического материала составило не более 28 %.

Чтобы установить возможность сопряжения функций активного роста биомассы грацилярии и накопления в ней пигмента, построим кусочно-линейную функцию реального роста биомассы с удвоением её в течение 7 сут ($q=14,3$ %) (рис. 5). Исключим варианты, где темпы накопления пигментов опережают темпы роста, и рассмотрим два крайних случая.

Первый – когда при активном росте биомассы процент содержания R-фикоэритрина будет оставаться постоянным – $R_1(t) = \text{const} = 1$. Тогда, согласовав масштабы по

вертикали, мы можем полностью совместить графики функций $W_G(t)$ и $W_{R1}(t)$, и это будет единственный случай возможности их сопряжения.

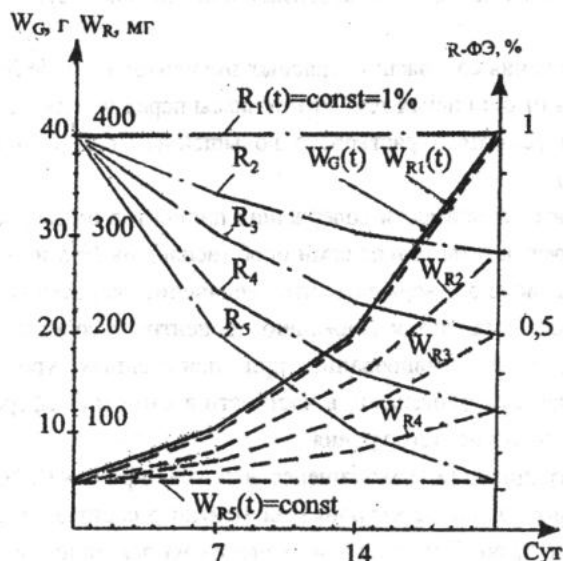


Рис. 5. Схема сопряжения функций роста биомассы и накопления R-ФЭ в талломах грацилярии (W_G – сухая масса грацилярии; W_R – содержание R-ФЭ; R-ФЭ, % – содержание R-ФЭ в сухой массе грацилярии).

Второй – когда на протяжении всего периода роста биомассы количество пигмента не увеличивается ($W_{R5}(t)=\text{const}$). В этом случае функция содержания пигмента $R_5(t)$ будет резко убывающей и несопряжённость функций $W_G(t)$ и $W_R(t)$ – максимальной. Все остальные случаи – промежуточные. Функции $W_{R1}(t)$, будут отличаться от функции $W_G(t)$ первой производной, и их сопряжение на этапе активного роста, таким образом, будет невозможным.

В нашем эксперименте № 3, где удвоение биомассы произошло за трое суток ($q_{\text{макс}}=36,14\%$), зеркальная плотность посадки (P_S) изменялась от 0,3 до 0,6 кг/м², а объёмная плотность (P_V) – от 2 до 4 кг/м³. При этом урожай составил 100 г сырой массы или 15-20 г сухой массы с площади 1 м² в сутки. Для сравнения, Лапоинт, Ритер и Де Баск (Lapoint, Ryther, 1978; De Busk, Ryther, 1984) с красной водоросли *Gracilaria tikvahiae* Mc Lachlan, клон «ORCA» в емкостях глубиной до 35 см получали от 15 до 34,8 г сухой массы с 1 м² в сутки. Максимальной удельной скорости роста биомассы ($q_{\text{макс}}=60\%$) последние достигли при $P_{\text{so}}=0,4$ кг/м², $P_{\text{vo}}=1,14$ кг/м³, а максимального урожая – при $P_{\text{so}}=2-3$ кг/м² и $P_{\text{vo}}=5,7-8,6$ кг/м³.

Итак, при переходе к массовому культивированию в прибрежной системе инженерного типа с использованием эвтрофированных вод, оставив начальную объёмную плотность посадки на уровне 4 кг/м², мы можем увеличить рабочую высоту культиваторов в три раза (до 50 см) и довести начальную плотность посадки до 2 кг/м². Даже если q снизится до уровня 10 %, что соответствует удвоению биомассы за 10 сут, мы сможем

получать урожай 200 г сырой массы грацилярии или 30-36 г сухой массы с 1 м² в сутки, а за 1 год – 90-108 т/га. При зольности продукта до 30 % (Devi Prasad, 1986) система с площадью зеркальной поверхности культиваторов 1 га сможет извлекать из толщи воды, прилегающей к акватории, около 70 т органического вещества в год.

Суммарный объём емкостей такой системы должен составить 5000 м³, проток воды (водообмен) – до 50 тыс. м³ в сутки, а из полученного сырья можно извлечь до 1 т красного пигмента.

Выводы

1. Условия интенсивного культивирования, предыдущего и последующего содержания *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerima* Esp. существенно влияют на накопление фикоэритрина в ее талломах, изменяя его более чем в 4 раза.

2. Наиболее благоприятными условиями для накопления красных пигментов в талломах изученной формы грацилярии в процессе интенсивного культивирования является освещённость до 10 клк и содержание в питательной среде азота более 3 мг/л, а фосфора – более 0,5 мг/л.

3. Функция накопления красных пигментов отстаёт по фазе от функции роста биомассы грацилярии и не может быть сопряжена с ней на этапе активного роста, однако применение технологического приёма постростового «отдыха» в условиях, способствующих накоплению фикоэритрина, делает возможным использование культивирования грацилярии одновременно для мелиорации среды и получения фикоэритрина.

4. Береговая система культиваторов глубиной до 50 см, оснащенных приспособлениями для вертикальной циркуляции воды общим объёмом до 5 тыс. м³ с площадью суммарной зеркальной поверхности 1 га и суммарным протоком до 50 тыс. м³ в сутки позволит ежегодно изымать из прилегающей акватории до 70 т органического вещества и получать до 1 т красных пигментов.

B.N. Beliaev, M.V. Nekhoroshev

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Prosp., Sevastopol, 99011 Ukraine

PERSPECTIVES OF PHYCOERITRINE ISOLATION FROM CULTURES OF *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDS.) PAPENF. (RHODOPHYTA)

It was demonstrated that cultivational conditions (including period of intensive cultivation) strongly effect accumulation of R-phycoeritrine in thalli of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerima* Esp. Application of technological approach "the rest" allows to optimize cultural medium for intensive cultivation, and to obtain maximal quantity of red pigment from *Gracillaria* biomass.

Key words: cultivation, macrophytes, *Gracilaria*, phycoeritrine, deseutrophication.

Адлер Ю.П. и др. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. – М.: Наука, 1976. – 280 с.

Белиев Б.Н. и др. Оптимизация роста и накопления агара в слоевище *Gracilaria verrucosa* в Чёрном море: Тез. докл. Междуна. симп. по соврем. пробл. марикультуры в соц. странах (25.09-01.10.89). – М., 1989. – С. 167-169.

Волькенштейн М.В. Общая биофизика. – М.: Наука, 1978. – 592 с.

- Дзизюров В.Д., Жильцова Л.В. Возможности сопряжения функций роста и накопления в них гелеобразующих полисахаридов у двух видов агарофитов – *Ahnfeltia tobuchinensis* и *Gracilaria lichenoides* // III Всесоюз. конф. по морск. биологии: Тез. докл. (Севастополь, октябрь 1988 г.). – Киев, 1988. – Ч. 2. – С. 202-203.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – М.; Л.: Наука, 1967. – 398 с.
- Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. – М.: Агропромиздат, 1987.
- Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. – М.: МГУ, 1978. – 265 с.
- Полищук Р.А., Алисиевич А.В. Влияние элементов минерального питания на фотосинтез, рост и углеводно-белковый синтез *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. Гидробиологические исслед. на Украине в XI пятилетке: Тез. докл. V конф. Укр. отд-ние ВБГО. – Киев, 1987. – С. 61-62.
- Стадничук И.Н. Фикобилипротеины. Итоги науки и техники. Сер. биол. химия. – М.: ВИНТИ, 1990. – 196 с.
- De Busk T.A., Ryther J.H. Effects of seawater exchange, pH and carbon supply on growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in large – scale cultures. // Bot. Mar. – 1984. – XXVII. – P. 357-362.
- Devi Prasad P.V. A seasonal study of the red seaweeds *Solieria teneta* and three species of *Gracilaria* from Jamaica // Hydrobiologia. – 1986. – 140. – P. 167-171.
- Huguenin John E. En examination of problems and potentials for future large scale intensive seaweed culture systems // Aquaculture. – 1976. – 9. – P. 313-342.
- Jeffrey S.W., Humphrey D.F. New spektrophotometric equation for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. – 1975. – 167. – S. 191-194.
- Lapoint Brian E., Ryther J.H. Same aspects of the growth and yield of *Gracilaria tikvahiae* in culture // Aquaculture. – 1978. – 15. – P. 185-193.
- Lignell A., Ekman P., Pedersen M. Cultivation technique for marine seaweeds allowing controlled and optimized conditions in laboratory and on a pilotscale // Bot. Mar. – 1987. – 30. – P. 417-424.
- Lopez-Figueroa F., Niell F.X. Effects of light quality on chlorophyll and biliprotein accumulation in seaweeds // Ibid. – 1990. – 104, N 2. – P. 321-327.
- Modern methods of aquaculture in Japan. – Tokyo, etc.: Elsevier, 1983. – 216. – P. 192-208.
- Rueness J., T.Tananger. Growts in culture of four red algae from Norway with potential for mariculture. // Hydrobiologia. – 1984. – 116/117. – P. 303-307.

Получена 13.04.00

Подписала в печать Е.И. Шнюкова