

УДК 577.1 : 582. 232

А.А. СИВАШ, С.И. ЛОСЬ, Р.Н. ФОМИШИНА, Е.К. ЗОЛОТАРЕВА

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
Украина, 01601 Киев, ул. Терещенковская, 2**РЕГУЛЯТОРНАЯ РОЛЬ ГЛЮКОЗЫ В МЕТАБОЛИЗМЕ  
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *CYANOPHYTA***

Исследовано воздействие глюкозы на рост и пигментный состав двух видов синезеленых водорослей: *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. и *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. Показано, что водоросли способны переходить на миксотрофный рост. Включение глюкозы в метаболизм водорослей сопровождалось возрастанием их биомассы в 2-5 раза и репрессией фотосинтеза. Влияние глюкозы на пигментный состав исследованных водорослей значительно отличалось: глюкоза индуцировала заметную редукцию всех пигментов *S. platensis*, тогда как содержание пигментов *N. linckia* не изменялось, а в некоторых случаях даже возрастало. Наименьшее содержание пигментов у *S. platensis* наблюдалось в присутствии 1 %-й глюкозы на 4-й день роста: фикоцианин и хлорофилл уменьшались в 2-2,7 раза, аллофикоцианин и каротиноиды – в 1,7-2 раза по сравнению с контролем. Обнаружено, что переключение *S. platensis* и *N. linckia* на миксотрофный рост приводит к экскреции копропорфирина в культуральную среду. Сделано предположение, что глюкоза блокирует биосинтетический путь тетрапиролов на уровне копропорфириногена, а свет стимулирует формирование более ранних предшественников –  $\gamma$ -аминолевулиновой кислоты.

**Ключевые слова:** фотосинтетический аппарат, глюкоза, метаболическая репрессия, хлорофилл, фикоцианин, фикоэритрин.

**Введение**

Изучение метаболизма у водорослей представляет интерес в связи с их способностью переключаться с автотрофного на миксотрофный и гетеротрофный способ существования, т.е. использовать экзогенные органические вещества в катаболических процессах. Известно (Семененко, Афанасьева, 1972; Зверева и др., 1980; Стадничук и др., 2000.), что экзогенные углеводы влияют на состояние фотосинтетического аппарата. Это проявляется в снижении концентрации пигментов в клетках, уменьшении количества хлоропластов, ингибировании ферментов цикла Кальвина, замедлении скорости выделения кислорода, изменении соотношения ряда компонентов. Окончательное признание концепции метаболической регуляции фотосинтеза углеводами произошло благодаря использованию современных геноинженерных методов (von Schaewel et al., 1990; Krapp et al., 1993). В частности, для растений и микроводорослей показана репрессия фотосинтетических генов экзогенной глюкозой, что рассматривается в литературе как уникальное явление, поскольку сахара у этих организмов продуцируются эндогенно.

Необходимо отметить определенные сложности в изучении характера влияния экзогенной глюкозы на фотосинтез водорослей, связанные со значительной лабильностью метаболизма углеводов и способностью этих организмов переключаться на миксо- и гетеротрофный тип питания. Эти особенности затрудняют интерпретацию наблюдаемых эффектов влияния глюкозы на фотосинтез.

©А.А. Сиваш, С.И. Лось, Р.Н. Фоминина, Е.К. Золотарева, 2004

До настоящего времени не изучены клеточные механизмы глюкозной репрессии фотосинтеза, мало изучен механизм депигментации фотосинтетиков при переходе на органический тип питания, а также видовая специфичность этих процессов. Регуляторная роль глюкозы исследовалась преимущественно у представителей *Chlorophyta* и *Rhodophyta*, тогда как *Cyanophyta* остались практически не изученными.

При гетеротрофном питании красной водоросли *Galdieria partita* происходит ингибирование глюкозой цепи биосинтеза хлорофилла, что приводит к блокированию образования конечных тетрапирролов с одновременной экскрецией из клетки промежуточных порфириновых соединений (Стадничук, 2000). Выделение в окружающую среду порфиринов при глюкозном ингибировании биосинтеза тетрапирролов является достаточно распространенным явлением, которое также обнаружено у фотосинтезирующих бактерий, дрожжей, актиномицетов (Быховский, Зайцева, 1989).

Целью данной работы было сравнительное изучение влияния глюкозы на рост и пигментный аппарат двух видов синезеленых водорослей: *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. и *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah.

### Материалы и методы

Исследования проводили на альгологически чистых культурах гормогониевых синезеленых водорослей: *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. IBASU-B-85 и *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. IBASU-B-26 из коллекции культур отдела мембранологии и фитохимии Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины.

*Nostoc linckia* выращивали на стандартной среде Фитцджеральда № 11 в модификации А. Цедера и П. Горхема (Zehnder, Gorham, 1960), *S. platensis* – на среде Заррука (Михайлов и др., 1972) в люминистатах. Источником света служили люминесцентные лампы ЛБ-40 (2500-2700 лк), продолжительность светового периода 12 ч, температура 25-27 °С.

Для изучения влияния экзогенной глюкозы в культуру на стадии завершения линейного роста вносили стерильно глюкозу в конечной концентрации 0,1 и 1 %; экспозиция культур с глюкозой составляла 1, 4 и 7 суток. При исследовании миксотрофного способа питания водоросли освещали круглосуточно. Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов определяли в ацетоновом экстракте водорослей на спектрофотометре СФ-46 и рассчитывали по формуле Хольма-Ветштейна (Гавриленко и др., 1975). Концентрацию фикобилиновых пигментов определяли спектрофотометрическим методом после экстракции их 0,05 М Na-фосфатным буфером и рассчитывали по формулам, приведенным в литературе (Gantt, Lipschultz, 1974). Содержание пигментов выражали в мг на 1 г сухой массы водорослей. Сухую биомассу *Cyanophyta* определяли гравиметрическим методом. Люминесцентные измерения осуществляли с помощью спектрофлуориметра «Hitachi-850» (Япония). Полученные данные обрабатывали статистически; стандартные отклонения средних величин не превышали 5-8 %.

### Результаты и обсуждение

Установлено, что глюкоза способствует интенсификации роста культуры водорослей по сравнению с контролем (автотрофный рост на минеральной среде). На рис. 1 приведены данные о росте биомассы *S. platensis* и *N. linckia* при внесении глюкозы в питательную среду.

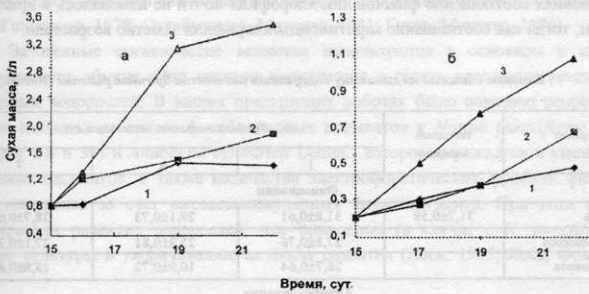


Рис. 1. Накопление биомассы *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. (а) и *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. (б) при внесении глюкозы в среду выращивания: 1 – контроль; 2 – 0,1 %-я глюкоза; 3 – 1 %-я глюкоза.

Биомасса *S. platensis* увеличивалась на 9 % за одни сутки в контрольном варианте, тогда как в присутствии глюкозы (0,1 и 1 %) – на 62 – 70 % по сравнению с контролем. Если без глюкозы биомасса водорослей увеличивалась в 2 раза в течение 4-7 суток, то при ее добавлении (0,1 %, миксотрофный рост) за такой же период выращивания она возрастала в 2-2,5 раза, а при концентрации 1 % – в 4-4,6 раза.

Другой исследованный нами вид – *N. linckia* – по темпам автотрофного роста опережал *S. platensis*. Внесение в среду глюкозы 1 %-й значительно активизировало прирост биомассы *N. linckia*. Так, за двое суток при добавлении 1 %-й глюкозы рост *N. linckia* увеличивался в 2,5 раза, а за 4-7 суток – в 3,9-5,4 раза. Отмечены также небольшие различия в кривых роста исследованных водорослей при концентрации глюкозы 0,1 %. Если рост *S. platensis* резко увеличивался в течение первых суток после внесения в среду 0,1 %-й глюкозы, то существенное повышение прироста *N. linckia* отмечалось лишь после 4 суток культивирования.

Таким образом, полученные результаты о динамике прироста биомассы водорослей в присутствии глюкозы свидетельствуют об активной метаболизации экзогенной глюкозы и способности водорослей к миксотрофии, что подтверждают и литературные источники (Гусев, Василькова, 1965; Кузьменко, 1981).

Данные о содержании фотосинтетических пигментов у *S. platensis* и *N. linckia* в присутствии глюкозы разной концентрации приведены в табл. 1, 2.

Как видно из табл. 1, выращивание *S. platensis* при добавлении глюкозы приводит к уменьшению содержания фотосинтетических пигментов. Даже небольшое ее количество (0,1 %) в культуральной среде уменьшает содержание всех пигментов на 10-20 % по сравнению с контролем. С увеличением концентрации глюкозы в среде содержание пигментов у *S. platensis* уменьшается. Наименьшее содержание пигментов наблюдалось на четвертые сутки экспозиции с добавлением 1 %-й глюкозы. При этом количество фикоцианина уменьшалось в 2-2,7 раза, аллофикоцианина – в 1,7-2 раза, хлорофилла – в 2-2,4 раза, а каротиноидов – в 1,7-2 раза по сравнению с контролем. В

этих условиях соотношение фикоцианин/хлорофилл почти не изменялось в присутствии глюкозы, тогда как соотношение каротиноиды/хлорофилл заметно возрастало.

Таблица 1. Влияние глюкозы на динамику содержания пигментов *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl.

Вариант	Исходный материал	Продолжительность экспозиции, сут		
		1	4	7
Фикоцианин				
Контроль	31,7±0,58	31,8±0,61	29,1±0,73	28,7±0,62
0,1 %-я глюкоза		27,8±0,76	25,3±0,81	27,1±0,78
1 %-я глюкоза		26,7±0,64	10,9±0,72	13,8±0,86
Аллофикоцианин				
Контроль	13,3±0,34	12,8±0,38	10,5±0,42	11,1±0,36
0,1 %-я глюкоза		11,5±0,44	10,6±0,36	10,5±0,39
1 %-я глюкоза		10,4±0,43	5,2±0,33	6,7±0,42
Хлорофилл				
Контроль	17,0±0,45	17,5±0,25	15,8±0,22	15,7±0,11
0,1 %-я глюкоза		14,3±0,15	14,7±0,15	14,2±0,15
1 %-я глюкоза		12,4±0,10	6,6±0,01	7,6±0,07
Каротиноиды				
Контроль	5,3±0,16	5,4±0,03	5,2±0,08	5,2±0,07
0,1 %-я глюкоза		4,8±0,10	4,8±0,04	4,3±0,03
1 %-я глюкоза		4,1±0,04	2,6±0,06	3,1±0,04
Каротиноиды / хлорофилл				
Контроль	0,31	0,31	0,33	0,33
0,1 %-я глюкоза		0,33	0,33	0,32
1 %-я глюкоза		0,33	0,39	0,40
Фикоцианин / хлорофилл				
Контроль	1,86	1,82	1,84	1,83
0,1 %-я глюкоза		1,95	1,72	1,90
1 %-я глюкоза		2,15	1,66	1,83

Иной эффект влияния глюкозы на пигментный аппарат водоросли мы наблюдали у *N. linckia* (см. табл. 2). В течение 2-7 суток происходило увеличение содержания фикобилиновых пигментов культуры. Содержание фикоэритрина под влиянием глюкозы в концентрации 1 % увеличивалось до 10 %, фикоцианина – до 25 % по сравнению с контролем за соответствующий период. Существенного влияния глюкозы на содержание хлорофилла и каротиноидов не обнаружено.

Таким образом, если у *S. platensis* наличие глюкозы вызывало заметную редукцию всех пигментов, то содержание пигментов у *N. linckia* либо совсем не изменялось, либо несколько увеличивалось.

Полученные результаты согласуются с имеющимися данными об ингибирующем (Семененко, Афанасьева, 1972; Стадничук и др., 2000) и

стимулирующем действии экзогенной глюкозы на содержание пигментов у водорослей (Гусев, Гохлернер, 1978; Сулейманова, Минеева, 1981; Гусев, Минеева, 1985).

Экзогенные органические вещества используются в основном в процессе конструктивного обмена. Они активно включаются в состав клеточных компонентов синезеленых водорослей. В наших предыдущих работах было показано репрессивное действие глюкозы на синтез фикобилиновых пигментов у *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot (шт. 38 и 39) и *Anabaena cylindrica* Lemm., которое выражалось в уменьшении содержания пигментов, а также количества электрофоретических фракций фикобилинового комплекса за счет высокомолекулярных форм пигмента. При этом глюкоза стимулировала развитие водорослей, что приводило (в случае с *N. punctiforme*) к старению культуры и укорачиванию ее цикла развития (Лось, 1995; Лось, Фомишина, 1998).

Таблица 2. Влияние глюкозы на динамику содержания пигментов *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah.

Вариант	Исходный материал	Продолжительность экспозиции, сут		
		2	4	7
Фикокоритрин				
Контроль	62,4±0,70	62,5±0,35	45,2±0,43	42,2±0,82
1 %-я глюкоза		55,8±0,86	45,5±0,32	45,0±0,91
Фикоцианин				
Контроль	44,1±0,36	44,5±0,44	36,7±0,78	25,2±0,83
1 %-я глюкоза		45,5±0,39	40,1±1,2	31,4±0,96
Аллофикоцианин				
Контроль	18,9±0,52	19,2±0,43	15,8±0,87	11,8±0,76
1 %-я глюкоза		25,5±1,16	22,4±1,14	19,6±0,94
Хлорофилл				
Контроль	12,3±0,15	12,5±0,12	12,3±0,13	8,3±0,32
1 %-я глюкоза		12,6±0,08	10,5±0,09	9,6±0,19
Каротиноиды				
Контроль	2,6±0,04	2,7±0,03	2,8±0,06	1,7±0,02
1 %-я глюкоза		2,3±0,07	2,4±0,04	2,4±0,05

Для выяснения конкретных путей перестройки фотосинтетического аппарата у различных видов *Cyanophyta* под влиянием глюкозы мы исследовали появление пигментов в культуральной среде в условиях миксотрофии и гетеротрофии, что, возможно, позволит приблизиться к пониманию механизмов метаболической регуляции фотосинтеза.

При внесении глюкозы в питательную среду *Nostoc linckia* в условиях миксотрофии (фотогетеротрофии) и гетеротрофии в культуральной среде со временем появляются тетрапиррольные соединения, о которых свидетельствует оранжево-красная флуоресценция ( $\lambda_{\text{m}} \sim 615-618$  нм). На рис. 2, 3 приведен спектр флуоресценции и спектр возбуждения флуоресценции культуральной среды *N. linckia*.

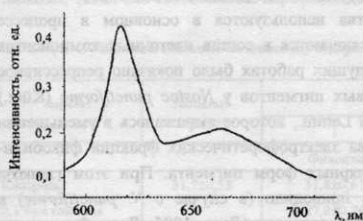


Рис. 2. Спектр флуоресценции культуральной среды *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. (1 %-я глюкоза,  $\lambda_{\text{возб}} = 400$  нм).

Положение полосы Core ( $\lambda_{\text{ш}} \sim 400$  нм) и максимумов в видимой части спектра (Q-полоса порфиринов) в спектре возбуждения флуоресценции дают основание идентифицировать пигмент как порфирин, вероятнее всего, копропорфирин. Нельзя также исключить присутствие в данном случае небольшого количества уропорфирина III и/или протопорфирина IX, поскольку они имеют достаточно близкие спектральные характеристики.

Имеются данные о выделении порфобилиногена, порфиринов, (уропорфирина III, копропорфирина III, протопорфирина IX) и синего фикобилинового пигмента в культуральную среду *Cyanidium caldarium* Tild.) Geitl. при инкубировании с  $\gamma$ -аминолевулиновой кислотой на свету и в темноте (Troxler, Bogorad, 1966).

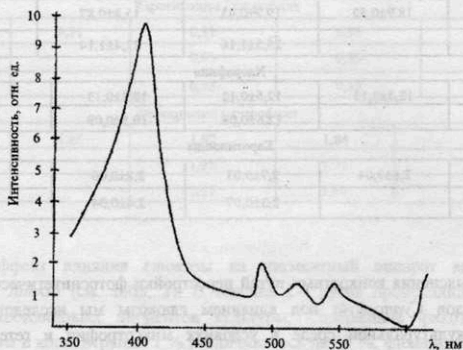


Рис. 3. Спектр возбуждения флуоресценции культуральной среды *N. linckia* (Roth) Born. et Flah. (1 %-я глюкоза,  $\lambda_{\text{фильтр}} = 618$  нм)

Способность к экскреции порфиринов обнаружена у фотосинтезирующих бактерий, бактериальных органотрофов и ряда грибов, что широко используется в

микробиологическом синтезе этих соединений (Быховский, Зайцева, 1989). Как показывают наши экспериментальные данные, интенсивность флуоресценции культуральной среды, в которой росли водоросли, возрастала пропорционально времени экспозиции и концентрации внесенной глюкозы.

Репрессивное влияние экзогенной глюкозы на фотосинтетические пигменты проявляется при ее накоплении в клетках водорослей и сопровождается экскрецией копропорфирина (возможно уропорфин) в культуральную среду. Копропорфин III, как и протопорфин IX, является общим предшественником в цепи биосинтеза фотосинтетических пигментов (хлорофилла и фикобилинов) и гемов.

Можно предположить, что синтез пигментов блокируется на уровне копропорфириногена III (копропорфин III), поскольку наблюдается экскреция этого пигмента также в случае гетеротрофного роста культуры, хотя и в меньшей степени, чем в случае миксотрофного роста *N. linckia* и *S. platensis*. Свет стимулирует образование более раннего предшественника в цепи биосинтеза пигментов (скорее всего,  $\gamma$ -аминолевулиновой кислоты), что согласуется с литературными данными (Стадичук и др., 2000).

В связи с тем, что в работе использовали альгологически чистые культуры, не освобожденные от бактериального загрязнения, был проведен анализ флуоресценции бактериального осадка после центрифугирования культуральной среды. Поскольку флуоресценция в осадке не была обнаружена, можно говорить о том, что присутствующий в культуральной среде флуоресцирующий копропорфин не бактериального происхождения.

Таким образом, исследована роль глюкозы в метаболической регуляции фотосинтеза *Cyanophyta*. При внесении глюкозы в среду культивирования *S. platensis* и *N. linckia* переходят на миксотрофный тип питания, который сопровождается значительным увеличением биомассы. Если исходить из данных о наращивании биомассы этих водорослей, то глюкоза как экзогенный органический источник углерода, вероятно, имеет преимущества по сравнению с  $\text{CO}_2$ , усвоение которого энергетически менее выгодно. В то же время глюкоза заметно подавляет фотосинтез *S. platensis*, о чем свидетельствует снижение концентрации хлорофилла и фикобилиновых пигментов.

Полученные нами данные свидетельствуют об ингибирующем и индуцирующем действии глюкозы на пластический обмен *S. platensis*, поскольку угнетение фотосинтетического аппарата сопровождается стимулированием скорости роста культуры.

Иную тенденцию наблюдаем у *N. linckia*. Если переход *N. linckia* к миксотрофному и гетеротрофному питанию также сопровождался усилением роста культуры и накоплением биомассы, то влияние глюкозы на пигменты *N. linckia* незначительно (в некоторых случаях наблюдалось небольшое повышение содержания пигментов). Относительная стабильность пигментного состава *N. linckia* может свидетельствовать о несовершенстве механизмов регуляции его фотосинтетического аппарата под влиянием экзогенного сахара. Отмеченные отличия в проявлении глюкозного эффекта у *S. platensis* и *N. linckia*, вероятно, можно объяснить экологией этих организмов. Так, более пластичный метаболизм *S. platensis* позволяет ей

быстрее реагировать на появление альтернативного экзогенного источника углерода и энергии. Об этом свидетельствуют высокие темпы роста *S. platensis* сразу после внесения глюкозы, в отличие от *N. linckia*, у которого наблюдается более длительный период адаптации.

О репрессивном действии глюкозы на синтез пигментов свидетельствует обнаруженная экскреция копропорфина, которая происходит на уровне копропорфириногена при параллельной световой индукции биосинтеза фотосинтетических пигментов. Ранее аналогичные выводы были сделаны при изучении влияния сахаров на фотосинтетические процессы у красной водоросли *Galdieria partita*.

### Заключение

Обнаружено два проявления глюкозной репрессии фотосинтеза *Cyanophyta*: блокирование синтеза пигментов; экскреция порфиринов в окружающую среду.

Описанные эффекты влияния экзогенной глюкозы на рост и содержание фотосинтетических пигментов у двух видов *Cyanophyta* указывают на универсальный характер метаболической регуляции фотосинтеза как в эукариотических, так и в прокариотических организмах.

A.A. Sivash, S.I. Los, R.N. Fomishina, E.K. Zolotareva

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine

### REGULATOR ROLE OF GLUCOSE IN METABOLISM OF SOME REPRESENTATIVES OF CYANOPHYTA

The effect of glucose on the growth and pigment composition of two cyanophytes, *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. and *Nostoc linckia* (Roth.) Born. et Flah. has been studied. It was revealed that they are able to converse on mixotrophic growth. The increase of biomass in 2-5 times, and the repression of photosynthesis accompanied inclusion of glucose in metabolism of algae. The effect of glucose on pigment composition of studied algae was extremely different: glucose caused sufficient reduction of all pigments in *S. platensis*, while in *N. linckia* pigment composition did not reduced, and sometimes it even increased. The lowest pigment content in *S. platensis* was in the presence of 1 % glucose at the 4<sup>th</sup> day of growth: phycocyanine and chlorophyll decreased in 2-2.7 times, allophycocyanine and carotenoids in 1.7-2.0 times in comparison with control. It was found that conversion of *S. platensis* and *N. linckia* to mixotrophic growth results in excretion of coproporphyrine in the cultural medium. The assumption was made that glucose blocks biosynthetic way of tetrapyrroles on coproporphyrinogene level, and light stimulates formation of earlier predecessors –  $\gamma$ -aminolevulinic acid.

**Key words:** photosynthetic apparatus, glucose, metabolic repression, chlorophyll, phycocyanine, phycocitrine.

Быховский В.Я., Зайцева Н.И. Микробиологический синтез тетрапиррольных соединений // Итоги науки и техники. Сер. Биол. хим. – 1989. – 32. – 176 с.

Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. – М.: Высш. шк., 1975. – 391 с.

Гусев М.В., Гохлернер Г.В. Некоторые физиолого-биохимические и биоэнергетические аспекты регуляции пигментобразовательной функции у облигатно фототрофных синезеленых водорослей // Вестн. МГУ. Сер. биол. – 1978. – № 2. – С. 3-11.



- Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. – М.: Наука, 1985. – 376 с.
- Гусев М.В., Василькова Е.И. Изменение состава и содержания пигментов синезеленых водорослей в присутствии дополнительных источников углерода и азота // Микробиология. – 1965. – 34, № 3. – С. 476-482.
- Зерева М.Г., Климова Л.А., Семеновко В.Е. Репрессия синтеза РНК и нарушение активности фотохимических систем хлоропласта при действии 2-дезоксид-Д-глюкозы и гипертрофированном накоплении ассимилятов в клетках хлореллы // Физиол. раст. – 1980. – 27. – С. 1218-1228.
- Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. – Киев: Наук. думка, 1981. – 210 с.
- Лось С.І. Фікобіліпротеїни представників синьозелених водоростей в залежності від поживного середовища // Укр. ботан. журн. – 1995. – 52, № 1. – С. 87-93.
- Лось С.И., Фомичина Р.Н. Изменчивость пигментного аппарата *Cyanophyta* в зависимости от условий углеродного питания // Альгология. – 1998. – 8, № 4. – С. 360-367.
- Михайлов А.А., Верзилин И.И., Пивевич В.В., Шаренкова Х.А. Влияние температурных и световых условий культивирования на продуктивность *Spirulina platensis* (Gom.) Geitl. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1972. – 2. – С. 67-73.
- Семеновко В.Е., Афанасьева В.П. К изучению механизмов авторегуляции фотосинтеза. Обратимый 2-дезоксид-Д-глюкозный эффект репрессии фотосинтетического аппарата клетки *Chlorella* // Физиол. раст. – 1972. – 19, № 5. – С. 1074-1081.
- Стадничук И.Н., Рахимбердиева М.Г., Бойченко В.А., Карапетян В.А., Селях Н.О., Бельчезцева Ю.В. Ингибирование глюкозой пигментного аппарата фотосинтеза у *Galdieria partita* при гетеротрофном росте // Там же. – 2000. – 47, № 5. – С. 668-675.
- Судейманова Ш.С., Минеева Л.А. Влияние высоких интенсивностей света на рост и пигментный состав цианобактерий в условиях фото- и фотогетеротрофного культивирования // Вестн. МГУ. Сер. биол. – 1981. – № 1. – С. 42-47.
- Gantt E., Lipschultz C.A. Phycobilisomes of *Porphyridium cruentum*. Pigment Analysis // Biochemistry. – 1974. – 13, N 14. – P. 2960-2966.
- Krapp A.A., Hotmann B., Schaefer C., Stitt M. Regulation of the expression of rbcS and other photosynthetic genes by carbohydrates: A mechanism for the "sink regulation" of photosynthesis // Plant J. – 1993. – 3. – P. 817-828.
- Von Schaewen A., Stitt M., Schmidt R., Sonnewald U., Wilmitzer L. Expression of yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and Arabidopsis plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of transgenic tobacco plants // EMBO J. – 1990. – 9. – P. 3033-3044.
- Zehnder A.A., Gorham P.R. Factors influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. // Canad. J. Microbiol. – 1960. – 6, N 2. – P. 645-660.

Получена 13.12.02

Подписала в печать Л.А. Сиренко