

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ

УПРАВЛЯЕМЫЙ БИОСИНТЕЗ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» МОСКВА 1966

3. В. Е. Семенов, А. А. Ничипорович. 1962. Вестн. АН СССР, 1, 77.
4. М. Г. Владимирова, В. Е. Семенов. 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., Изд-во АН СССР (в печати).
5. H. Tamiya. 1955. Proc. World Sympos. on Appl. Solar Energy; Phoenix, Arizona, Nov., 231.
6. N. Nakamura. 1961. Reports Microalgae Res. Inst. Japan, 2, 1.
7. T. Kanazawa, C. Fujita, F. Yuhara, T. Sasa. 1958. Appl. Microbiol., 4, 135.
8. М. Г. Владимирова, М. А. Игнатъевская. Микробиология.
9. Н. В. Трухин. 1963. Микробиология, 32, 513.
10. О. И. Феоктистова. 1965. Физиол. раст., 12, 888.
11. H. Nakamura. 1963. Biological knowledge on species of *Chlorella* and *Scenedesmus*.—Publ. Kyoritsu Wumens Univ., Tokyo, Japan.
12. М. Г. Владимирова, В. Е. Семенов, Г. С. Жукова, Е. С. Кованова. 1965. В сб.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Тезисы докладов. Красноярск: см. также настоящий сборник.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЗАВИСИМОСТИ РОСТА И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МЕЗОФИЛЬНОГО И ТЕРМОФИЛЬНОГО ШТАММОВ ХЛОРЕЛЛЫ ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА И ТЕМПЕРАТУРЫ

М. Г. ВЛАДИМИРОВА, В. Е. СЕМЕНЕНКО,
Т. С. ЖУКОВА, Е. С. КОВАНОВА

Влияние интенсивности света и температуры на фотосинтез, рост и деление клеток одноклеточных водорослей (особенно рода *Chlorella*) изучалось в большом количестве работ как в кратковременных опытах с применением манометрической техники, так и на экспоненциальной стадии в условиях растущей культуры [1—8]. При этом, в зависимости от комплекса внешних условий и от свойств штаммов, различными исследователями получены насыщающие интенсивности света от 1—3 до 50 клк [4—6, 9—12]. Известно, что в клетке помимо фотосинтеза идут другие фотобиологические процессы, оптимальные условия для которых могут отличаться от оптимальных условий для фотосинтеза. Более того, может происходить фотонгибирование тех или иных процессов, которые, будучи взаимосвязаны с фотосинтетическими системами, могут привести к тому, что свет через них окажет опосредованное влияние на функцию фотосинтеза. В работах Сорокина [3, 13], Сорокина и Краусса [5, 14] на синхронных и асинхронных культурах *Chlorella* показано, что интенсивность света влияет стимулирующе на рост и ингибирующе — на деление клеток. С другой стороны, известно, что характер свето-

вых кривых зависит от температурных условий. Такая функциональная зависимость световых кривых от температуры показана для хлореллы [4, 5, 15].

При этом температура оказывает воздействие на ход световых кривых фотосинтеза как через энзиматические реакции, непосредственно связанные с фотосинтетическим восстановлением углерода, так и косвенно — через другие физиологические процессы в клетках (рост, развитие, дыхание), температурные характеристики для которых отличны от таковых для фотосинтеза.

Уже по одному этому оптимальные сочетания облученности и температуры для максимального биосинтеза будут определяться не только рационально подобранными для фотосинтеза соотношениями температуры и света. Исследователи подчеркивают, что при получении световых и температурных характеристик гораздо существеннее иметь не кратковременные определения фотосинтеза, а характеристики водорослей по их продуктивности во времени [16].

Наконец, суммарная фотосинтетическая продуктивность (или урожай) культуры никогда не бывает максимальной при той же плотности суспензии, при которой обнаруживается максимальная скорость роста или максимальный фотосинтез на клетку [16—18]. В связи с этим, хотя ясно, что чрезвычайно важным остается получение характеристик и для индивидуальной клетки [см., например, 19], исследователями ставится вопрос о необходимости получения световых и температурных зависимостей для культур с высокими концентрациями клеток в суспензии, причем на стадии линейного роста, когда $kN = \frac{dN}{dt}$ [18] является максимальным.

В этом направлении имеются лишь единичные работы. Саса и Ничеи [20] показали, что на линейной фазе роста в очень плотных (до 7,5 мл упакованных клеток на 1 л) суспензиях *Chlorella ellipsoidea* прирост биомассы является функцией ст интенсивности света и температуры (освещенность до 50 клк; $t=7-25^\circ$).

В работе Краусса [16] в условиях хемостата при четырех различных оптических плотностях и пяти различных освещенностях для каждой плотности (от 14 до $78 \cdot 10^2$ фут-свечей, или до $390 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек) увеличения продуктивности при наивысшей имеющейся плотности (не выше 200 млн. клеток на 1 мл) в пределах изучаемых освещенностей не обнаружено. Такой результат мог быть связан с применением недостаточно высокой плотности суспензии или, что более вероятно, с низкой фотостойкостью использованного мезофильного штамма *C. pyrenoidosa* van Niel, растущего при 25°. К сожалению, авторы не приводят данных по термофильному штамму *Chlorella* Тх. 7-11-05, которые представили бы несомненный интерес, поскольку в работах, проведен-

ных с этой культурой в сравнении с мезофильным штаммом Эмерсона, подчеркивается [2, 13—15], что темп роста культуры, насыщающие интенсивности света и оптимальные температуры значительно выше для термофильной формы. Аналогичные выводы могут быть также сделаны по имеющемуся краткому сообщению о более высоком коэффициенте использования лучистой энергии и более высоком светонасыщении при высоких плотностях суспензии (от 300 млн. клеток на 1 мл и выше) у термофильной культуры *C. sp. K.* по сравнению с мезофильной формой *C. pyrenoidosa* 82 [17], а также, по данным Трухина [21], для культур, выращиваемых до высоких концентраций клеток.

В данной статье рассматриваются результаты сравнительного изучения зависимости продуктивности термофильного (*C. sp. K.*) и мезофильного (*C. pyrenoidosa* 82) штаммов от интенсивности света и температуры культивирования в условиях интенсивного роста культур при достаточно высоких плотностях суспензии.

Применение культуры высоких плотностей приобретает особенно большое значение при использовании высоких освещенностей, позволяющих максимально приблизиться к потенциально возможным скоростям роста культуры (макс. kN). Исходя из требований к условиям светообеспечения отдельных клеток в плотных культурах и из оптических свойств суспензии водорослей (отличающихся высокими удельными коэффициентами погашения) [22—24], значительный интерес представляют такие формы водорослей, которые имеют не только высокое, но и продолжительное световое плато фотосинтеза. При этом, очевидно, желательно иметь и широкий интервал оптимальных температур.

Для получения высоких интенсивностей света была использована дуговая ксеноновая трубчатая лампа с водяным охлаждением, мощностью 6 кВт, дающая на расстоянии 20 см при напряжении 220 в около $800 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек. Изменение в сторону меньших освещенностей получали как уменьшением напряжения на лампе, так и с помощью сетчатых фильтров. Перегрев предотвращался водяными или интерференционными тепловыми фильтрами, или помещением культуральных сосудов в термостатированную ванну (см. ниже).

При получении световых и температурных кривых роста и фотосинтетической продуктивности культур при высоких плотностях суспензии существенное значение имеют методика культивирования и определения указанных характеристик. Поскольку с повышением интенсивности света уровень плотности, при которой экспоненциальная фаза роста переходит в линейную, повышается, особенно важно проводить изучение световых кривых и сравнивать варианты, когда все культуры находятся в одинаковых условиях, на линейной стадии роста. Идеальным вари-

антом является проточное культивирование с воздействием изучаемых факторов на культуру постоянной плотности. Однако при этом всегда есть опасность последствия предшествующего варианта на последующий, или, в отдельных случаях (при изучении воздействия условий, близких к экстремальным) невозможен возврат культуры к исходному состоянию и, следовательно, необходимо применение нового посевного материала, новой среды. С этой точки зрения очень удобно одновременное применение большой серии вариантов и повторностей при использовании одной и той же среды и одинакового засева одной и той же исходной культурой. В наших условиях это могло быть сделано на растущих культурах водорослей, и снятие световых и температурных зависимостей в таком случае может производиться или при одной и той же оптической плотности культуры во всех вариантах, и тогда о продуктивности следует судить по срокам достижения данной плотности, или на один и тот же срок выращивания (но для всех вариантов на линейном участке), и в этом случае о продуктивности можно судить по различному количеству накопленной биомассы или приросшего числа клеток.

Для проведения экспериментов была термостатирована установка УИВ [25] с заменой лампы ДРЛ на мощную (6 кВт) ксеноновую лампу. Трехсекционность ванны позволяла проводить опыты одновременно при трех температурах. Температура круглосточно регистрировалась электротермометрами с записью на трехканальном ЭПП-09.

Выращивание проводили на среде Тамия, с продувкой воздухом с 1,5% CO_2 [26]. В каждой ванне было возможно одновременно выращивать культуру в двух повторностях при трех разных освещенностях. Таким образом, одновременно выращивали или при трех температурах и трех освещенностях, или при одной температуре и девяти освещенностях в диапазоне от 7,7 до $693 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. Измерение освещенности проводили с помощью люксметра Ю-16 с нейтральным фильтром. При этом люксметр был специально отградуирован для данного источника света в люксах и эргах с помощью термоэлемента Козырева и фитоактинометра Белла [27]. Фотозлемент располагали в средней части на поверхности сосуда, перпендикулярно падающему световому потоку. Следует отметить, что некоторую ошибку в измерении освещенности вносили форма культуральных сосудов и тот факт, что измерялся только падающий свет, тогда как стенки ванн и «зеркало» поверхности воды в них приводили к многократному отражению, создавая пространственное световое поле, что при измерениях не учитывалось. Кроме того, не было полного соответствия между измеряемым светом и действительно получаемым клетками в плотных суспензиях при барботировании [3].

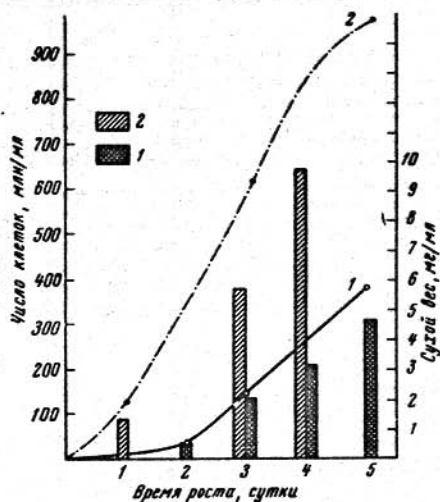
Засев проводили культурами, предварительно выращенными при 10 клк на люминесцентных лампах при 25° для опытов с

различной температурой и 36° при снятии световой кривой для *C. sp. K.* Количество клеток при засеве варьировало в разных опытах от 1 до 5 млн. клеток на 1 мл, но всегда было постоянным для всех вариантов в каждом опыте.

В процессе выращивания ежедневно определяли число клеток в культурах по оптической плотности суспензии на отградуированном фотоэлектроколориметре с зеленым фильтром по указанной методике [25]. Кроме того, на первые, третьи и пятые

Рис. 1. Сравнительная характеристика темпа роста (по увеличению числа клеток) и продуктивности (накопление сухого веса обозначено столбиками) культур *Chlorella pyrenoidosa* 82 (1) и *Chlorella sp. K.* (2). Выращивание вели в сосудах на УИВ с ксеноновой лампой в оптимальных для каждой культуры условиях

1 — 26° , $170 \cdot 10^3$ эрг/см² · сек; 2 — 36° , $232 \cdot 10^3$ эрг/см² · сек



сутки определяли число клеток под микроскопом и в конце опыта (на третьи — пятые сутки) — количество накопленной биомассы по сухому весу (доведение до постоянного веса при 85°). При этом показания оптической плотности более всего во всем диапазоне освещенностей соответствовали количеству накопленной биомассы (см. рис. 3, А); истинное число клеток, благодаря несколько меняющимся размерам, как правило, было несколько больше, хотя ход кривой оставался одним и тем же.

Кроме этого, анализировали содержание пигментов в культуре и количество азота в среде и биомассе водорослей, что в настоящем сообщении не рассматривается.

Сравнительное изучение темпа роста и продуктивности культур *C. sp. K.* и *C. pyrenoidosa* 82 в различных световых и температурных условиях показало, что в оптимальных для каждой культуры условиях продуктивность *C. pyrenoidosa* 82 значительно ниже (рис. 1) и, соответственно, диапазон световых и температурных режимов для ее роста оказывается значительно уже, чем у *C. sp. K.*

Так, на рис. 2 приведены результаты большой серии опытов по выращиванию этих культур при освещенностях 58, 116 и $232 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек физиологически активной радиации. Для того чтобы представить, каковы характеристики культур при близких значениях плотности суспензии, на рис. 2, А приведены данные по росту культуры *C. pyrenoidosa* 82 на вторые и пятые

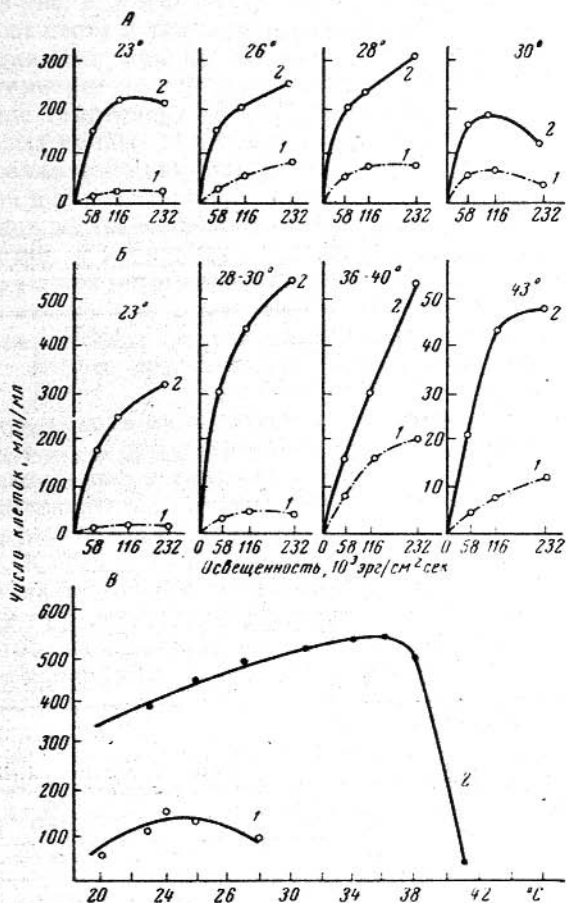


Рис. 2. Характеристика роста культур *Chlorella* sp. К. и *Chlorella pyrenoidosa* 82 в зависимости от интенсивности света и температуры:

А — рост *Chlorella pyrenoidosa* 82 на вторые (1) и пятые (2) сутки культивирования; Б — рост *Chlorella* sp. К. в первые (1) и третьи (2) сутки (28—30° и 36—40° означает, что при всех температурах в указанных пределах световые кривые имеют характер, аналогичный приведенным на соответствующем рисунке); В — температурные кривые продуктивности культур *Chlorella* sp. К. (1) при $232 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек и *Chlorella pyrenoidosa* 82 (2) при $170 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек

сутки культивирования в сравнении с данными на первые и третьи сутки культивирования для *C. sp. K.* (рис. 2, Б).

В первые сутки роста были получены плотности до 100 млн. клеток на 1 мл суспензии, к этому времени экспоненциальная фаза роста оказывалась или еще не пройденной или только что оконченной (см. рис. 1).

Из рис. 2, А и Б видно, что характер зависимости роста культуры от света и температуры меняется в связи с плотностью популяции. Так, при рассматриваемых освещенностях и оптимальных температурах (*C. pyrenoidosa* 82 при 26 и 28°, *C. sp. K.* в интервале температур 30—40°) наблюдается как бы распрямление световых кривых при более высоких плотностях суспензии, что и следовало ожидать, исходя из анализа оптических свойств суспензий и закономерности распределения в них света. Однако при высоких экстремальных температурах (соответственно 30 и 43°), напротив, в вариантах с высокой освещенностью наблюдается более резкое ингибирование роста при повышении плотности. То же отмечено для *C. pyrenoidosa* 82 при 23°. Очевидно, что в подобных условиях при увеличении плотности происходит самозатенение клеток, нарушающее оптимальное соотношение света и температуры, и в этих случаях трудно предвидеть ход световых кривых, исходя из оптических характеристик суспензии.

Данные о продуктивности культур, которые были получены по накоплению сухого веса биомассы, показали, что при низкой освещенности ($58 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) зависимость от температуры у *C. pyrenoidosa* 82 практически отсутствует и четко выражена у *C. sp. K.* Так, у *C. pyrenoidosa* 82 в интервале температур от 20 до 30° на пятье сутки культивирования продуктивность составляла 2,2—2,5 мг сухой биомассы на 1 мл суспензии. У *C. sp. K.* при той же освещенности накопление сухого веса на третьи сутки изменялось от 1,2 до 3,1 мг/мл (1,2 мг — при 40°; 1,5 — при 23°; 3,1 — при 36°; при 26, 30 и 33° — промежуточные значения).

При более высоких освещенностях $116 \cdot 10^3$ и $232 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ диапазон различий продуктивности с изменением температуры культивирования увеличился для *C. pyrenoidosa* 82 и сохранился прежним для *C. sp. K.* (при более высоких абсолютных значениях накапливаемого сухого веса биомассы). Обе культуры имеют для каждой освещенности свои температурные кривые фотосинтетической продуктивности. В рассматриваемых опытах лучшей освещенностью для *C. pyrenoidosa*, очевидно, является освещенность около $170 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$, а для *C. sp. K.* — $232 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. На рис. 2, В приведены температурные кривые фотосинтетической продуктивности культур для этих освещенностей. Как видно из рисунка, *C. pyrenoidosa* 82 имеет не только более низкую продуктивность, но и более узкий температурный диапазон с оптимумом 24—28°, тогда как

C. sp. K. сохраняет достаточно высокий темп роста от 22 до 42° при резком ингибировании роста температурой 43°.

Световые кривые фотосинтетической продуктивности культур также зависят от температуры. На рис. 3 представлены такие кривые, полученные в диапазоне освещенностей от $7,7 \cdot 10^3$ до $693 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек для *C. sp. K.* На рис. 3, А световые кривые

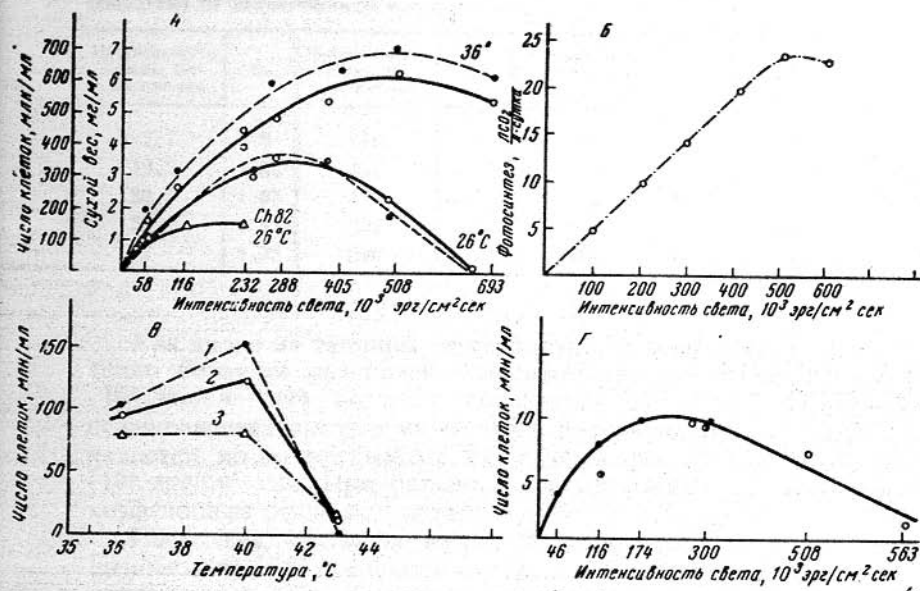


Рис. 3. Продуктивность *Chlorella sp. K.* в зависимости от интенсивности света и температуры

А — световые кривые *Chlorella sp. K.* по накоплению сухого веса (сплошная линия) и по числу клеток при определении на ФЭКе (пунктирная линия) при температуре 26 и 36° на третьи сутки культивирования в сравнении с *Chlorella pyrenoidosa 82* (кривая Ch 82); Б — световая кривая интенсивности фотосинтеза, полученная в условиях проточной культуры при плотности $600 \cdot 10^6$ клеток на 1 мл; В — температурные кривые продуктивности культуры в зависимости от интенсивности света на первые сутки культивирования (1 — $674 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек; 2 — $500 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек; 3 — $300 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек); Г — световая кривая в первые сутки культивирования при 43° (экстремальная температура)

при 26 и 36°, приведенные в сравнении с ростом культуры *C. pyrenoidosa 82* (при 26°), показывают, что *C. sp. K.*, обладая более высокой продуктивностью, чем мезофильная форма, имеет высокий темп роста в большом диапазоне освещенностей.

При этом насыщающие интенсивности света сдвигаются в сторону более высоких значений по мере повышения температуры. Однако при экстремальной температуре (рис. 3, Г) снова происходит смещение максимума в сторону меньших интенсивностей света.

На основании данных по продуктивности *C. sp. K.* при 26° и 36° был рассчитан температурный коэффициент Q_{10} , который представлен в таблице как функция освещенности.

Зависимость температурного коэффициента Q_{10} ($Q_{10} = \frac{P_{36}}{P_{26}}$; P —сухой вес биомассы) от интенсивности света

Интенсивность светл. 10^3 эрг/см ² ·сек	Q_{10}	Интенсивность светл. 10^3 эрг/см ² ·сек	Q_{10}	Интенсивность света, 10^3 эрг/см ² ·сек	Q_{10}	Интенсивность светл. 10^3 эрг/см ² ·сек	Q_{10}
7,7	2,8	116	1,37	307	1,46	500	2,82
19,3	1,84	155	1,33	345	1,60	540	3,44
38,5	1,67	190	1,34	385	1,76	580	4,70
58	1,4	232	1,37	425	2,00	615	8,43
77	1,38	270	1,37	460	2,32	655	57,0

Как видно из таблицы, температурный коэффициент в достаточно большом интервале освещенностей (от $77 \cdot 10^3$ до $270 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек) остается постоянной величиной (1,37), при освещенностях выше и ниже этого интервала несколько увеличивается, но не превышает 2,0 в пределах от $19 \cdot 10^3$ до $425 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек. При больших освещенностях температурный коэффициент резко возрастает.

Поскольку, как видно из рис. 3, А, по мере увеличения освещенности при 36° наблюдалось световое плато, а при 26° световая кривая опускалась, то резкое увеличение Q_{10} при высокой освещенности может указывать на эффект фотоингибирования или фотоинактивации при 26° ферментных систем, связанных с ростом и фотосинтетическим образованием веществ, так как известно, что значения Q_{10} выше двух характерны для процессов фотоинактивации энзиматических систем [28].

Поскольку температура 36° близка к оптимальной, то световая кривая для этих условий изучалась особенно детально: было проведено четыре опыта (одновременно во всем диапазоне освещенностей), по две повторности в каждом варианте. Все опыты дали световую кривую, идентичную представленной на рис. 3, А.

Аналогичная световая кривая (рис. 3, Б) получена в условиях проточного культивирования [29] при плотности суспензии $600 \cdot 10^6$ клеток на 1 мл. Культивирование проводили в плоскостенной камере при двустороннем освещении 6 квт ксеноновой лампой. При этом плотность суспензии, освещенность и толщина слоя были такими, что происходило полное поглощение света суспензией; это позволяет сравнивать полученные результаты (рис. 3, Б) с данными для культуры, растущей в накопительном режиме (рис. 3, А), несмотря на то, что абсолютные значения

продуктивности в расчете на единицу объема суспензии в этих опытах различны. Из сравнения видно, что при одинаковой температуре (36°) в плотных культурах, как растущих с переменной плотностью, но снятых на линейном участке, так и в условиях протока при строго стабилизированной плотности, определяемые характеристические точки световых кривых (полунасыщающие и насыщающие интенсивности света) оказываются близкими ($150-200 \cdot 10^3$ и $400-450 \cdot 10^3$ $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ соответственно). Полученные результаты свидетельствуют о том, что при соответствующих температурах возможно эффективное выращивание водорослей с получением высоких продуктивностей при высоких облученностях культуры.

Большой интерес, как нам кажется, представляют опыты, проведенные при температуре 43° . Как видно из рис. 2, В и Г, при 43° происходит резкое ингибирование культуры, плотность, достигаемая на третьи сутки, не превышает 50 млн. клеток на 1 мл. Если при 40° (рис. 3, В) увеличение облученности от $300 \cdot 10^3$ до $674 \cdot 10^3$ $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ дает ускорение роста культуры, то при 43° во всех случаях происходит резкое снижение продуктивности, культура довольно быстро желтеет и постепенно обесцвечивается. При этом, чем более высокая облученность применена, тем быстрее происходит ингибирование. Однако даже такой, казалось бы уже абнологической, температуре все же соответствует своя световая кривая (рис. 3, Г). Как видно из рис. 3, Г, световая кривая при 43° имеет насыщение при сравнительно низких интенсивностях света (около $200 \cdot 10^3$ $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$), после чего наблюдается фотоингибирование роста культуры.

Микроскопические исследования показали, что в культуре при температуре 43° происходит возникновение гигантских клеток, указывающее, по-видимому, что высокая температура ингибирует прежде всего процесс деления клеток. В то же время некоторый прирост биомассы и наличие световой кривой свидетельствуют о том, что при температуре 43° фотосинтетический аппарат клеток продолжает некоторое время функционировать. Можно предполагать, что экстремальная температура оказывает на культуру такое же воздействие, как, например, азотное голодание [30]; и в таком случае температурный фактор может быть также использован с целью получения направленного метаболизма водорослей.

Проведенные опыты показали в соответствии с имеющимися данными [2, 14, 15], что термофильная форма отличается значительно большей продуктивностью по сравнению с мезофильной и имеет более высокие насыщающие интенсивности света. Поскольку исследования разных авторов проведены на разных культурах, то можно считать, что более высокая фотосинтетическая продуктивность и более высокий уровень светонасыщения (соответственно общебиологической закономерности) свойствен-

ны более термофильным формам. При этом, видимо, сохраняется определенная специфика штаммов: одни имеют, хотя и высокие значения оптимальных температур и облученностей, но в узком диапазоне, другие отличаются интенсивным ростом в широком диапазоне температур и освещенностей, включая и крайне высокие значения этих показателей. К последним относится, как видно из приведенных опытов, культура *C. sp. K.*, имеющая высокую продуктивность в интервале от 26 до 42° при освещенности $230 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек и при освещенности $230 \cdot 10^3$ — $700 \cdot 10^3$ эрг/см²·сек при 36—42°. В то же время при изучении другой термофильной формы *Chlorella* 19 Н/В [32] обнаруживались явления, напоминающие слипание клеток, указанное для культуры *C. vulgaris* [31]. В отличие от *C. sp. K.* культура *C. 19 Н/В*, имея высокие показатели термофильности и светолюбия, нуждается для высокой фотосинтетической продуктивности в более узком диапазоне оптимальных сочетаний света и температуры.

Приведенные опыты показывают функциональную взаимосвязь температурных и световых условий и необходимость для высокопродуктивного культивирования водорослей тщательного подбора оптимальных сочетаний этих параметров, тем более что в опытах четко обнаруживается эффект фотоингибирования роста культуры при температурах, не сочетающихся с используемой интенсивностью света.

Если учесть, что температурные условия являются диффузно (или равномерно) действующим фактором и не зависят от плотности культуры, а облученность отдельных клеток в популяции, наоборот, сильно зависит от плотности и оптических свойств суспензии, то становится ясно, что с целью нахождения оптимальных сочетаний облученности и температуры для каждой культуры необходимо снятие световых и температурных характеристик не только для клетки, но и для популяции.

При этом в некотором смысле более целесообразно получить такие данные именно на фоне кинетики роста культуры, когда имеется возможность приближенно определить оптимальную для каждой плотности облученность культуры, зависимость уровня (плотности) перехода экспоненциальной фазы роста в логарифмическую от интенсивности света, получить предварительные сведения о наилучших сочетаниях скорости роста и плотности суспензии, вскрывающих биологические особенности культуры в конкретных условиях выращивания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. Рабинович. 1953. Фотосинтез. Т. 2. М., ИЛ.
2. С. Sorokin, J. Myers. 1953. Science, **117**, 330.
3. С. Sorokin. 1957. Physiol. plantarum, **10**, 659.
4. С. Sorokin, R. Krauss. 1958. Plant physiol., **33**, 109.
5. С. Sorokin, R. Krauss. 1962. Plant physiol., **37**, 37.

6. H. Tamiya, E. Hase, K. Schibata, A. Mituya, T. Iwamura, T. Nihei, T. Sasa. 1953. Carnegie Inst. Wash. publ., 600, 204.
7. G. F. Felföldy. 1961. Acta biol. Acad. sci. hung., 12, N 2.
8. E. Steemann-Nielsen. 1961. Physiol. plantarum, 14, 868.
9. P. Halldal, C. S. French. 1958. Plant. Physiol., 33, N 4.
10. J. Myers. 1946. J. Gen. Physiol., 29, 419.
11. Л. А. Минеева. 1962. Микробиология, 31, 411.
12. V. Uehlinger, F. Chodat. 1955. Arch. sci. Soc. phys. et hist. natur. Genève, 8, 187.
13. С. Sorokin. 1960. Biochim. et biophys. acta, 38, 197.
14. С. Sorokin, R. W. Krauss. 1959. Proc. Nat. Acad. Sci., 45, 1740.
15. С. Sorokin. 1959. Nature, 184, 613.
16. R. Krauss, O. Osretkar. 1961. In: Medical and Biological Aspects of the energie of Space, Campbell (Ed.), p. 253.
17. А. А. Ничипорович, В. Е. Семеновко, М. Г. Владимирова. 1962. Известия АН СССР, серия биол., 2, 163.
18. J. Myers. 1962. In: Physiology and Biochemistry of Algae, R. A. Lewin (Ed.), N. Y.—London, Acad. Press, 603.
19. Ю. Н. Филипповский, В. Е. Семеновко, В. М. Лебедев, Л. Н. Цоглин, А. А. Ничипорович. 1966. Настоящий сборник.
20. T. Sasa, T. Nihei. 1954. Bot. Mag. (Tokyo), 67, No 789—790, 78.
21. Н. В. Трухин. 1963. Докл. АН СССР, 149, 1450.
22. С. В. Тагеева, А. Б. Брандт, В. С. Коршунова, И. П. Генерозова. 1964. Проблемы космической биологии, 3, 335.
23. В. Н. Белянин, Ф. Я. Сидько, Н. С. Ерошин. 1964. В сб.: Управляемое культивирование микроводорослей. Т. 24, М., изд-во «Наука».
24. Ю. Н. Филипповский, В. Е. Семеновко, А. А. Ничипорович. 1966. В сб.: Высокоинтенсивные фотосинтезирующие системы.
25. В. Е. Семеновко, А. А. Ничипорович. 1962. Вестн. АН СССР, 1, 78.
26. М. Г. Владимирова, В. Е. Семеновко. 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., Изд-во АН СССР.
27. Л. Н. Белл. 1955. Труды Ин-та физиол. р-ст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, 10, 257.
28. Е. Рабинович. 1959. Фотосинтез. Т. 3, ИЛ.
29. В. Е. Семеновко, М. Г. Владимирова, Л. Н. Цоглин, М. И. Таутс, Ю. Н. Филипповский, Г. Л. Клячко-Гурвич, Е. Д. Кузнецов, Е. С. Кованова, Н. И. Райков. 1965. В сб.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Тезисы докладов, стр. 45.
30. Г. Л. Клячко-Гурвич. 1964. Физиол. раст., 11, 978.
31. И. А. Терсков, И. И. Гительзон, Ф. Я. Сидько, Б. Г. Ковров, В. А. Батов, В. Н. Белянин. 1964. В сб.: Управляемое культивирование микроводорослей. М., изд-во «Наука», стр. 55.
32. М. Г. Владимирова, М. А. Игнатъевская, Н. И. Райков. 1965. В сб.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Тезисы докладов. Красноярск; см. также настоящий сборник.