

К. М. ХАЙЛОВ, Л. А. ЛАНСКАЯ

**НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ ХИМИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ
ЦИСТОЗИРЫ НА ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ**

Идея о взаимодействии водорослей в морских биоценозах имеет в своей основе четыре основные группы фактов:

1. Большинство одноклеточных водорослей нуждается в тех или иных дополнительных ростовых факторах типа биотина, тиамина, фолиевых кислот, кобаламина, ниацина и др. (Fogg, 1953; Provasoli, 1958; Droop, McLaughlin, Pinter and Provasoli, 1959). Некоторые из них являются факультативными или облигатными гетеротрофами и соответственно этому требуют для роста присутствия в окружающей их водной среде неспециализированных органических метаболитов, в частности углеводов, органических безазотистых кислот, аминокислот и некоторых других соединений (Fogg, 1953; Provasoli and Pinter, 1953; Curl and McLeod, 1961).

2. В то же время одноклеточные водоросли выделяют в среду различные органические метаболиты, причем нередко в весьма значительных количествах (Fogg, 1953; Jakob, 1957; Saunders, 1957). Среди этих соединений преобладают неспециализированные в отношении биохимических функций соединения — в основном продукты углеводного и азотного обмена. Но кроме них выделяются и высокоспециализированные соединения: ростовые гормоны (Bentley, 1960), витамины (Brakan, 1959), антибиотики (Pratt, 1942; Nielsen, 1955) и другие малоизученные соединения, обладающие нередко весьма высокой биологической активностью.

3. Многоклеточные водоросли сообществ прибрежной зоны являются мощными продуцентами органического вещества, причем часть этого вещества постоянно при жизни растений и после их смерти выделяется в окружающую их водную среду (Хайлов, 1962, 1963; Fogg, 1953). Это и является одной из причин того, что концентрация растворенного органического вещества в водах прибрежной зоны значительно выше, чем в открытых районах моря. В числе продуктов, выделяемых макрофитами, также имеются и неспециализированные в отношении биохимических функций соединения, и узкоспециализированные метаболиты. Среди первых отметим простые сахара и аминокислоты, среди вторых — фолиевые кислоты и их аналоги (Ericson, 1953), ниацин и пантотеновую кислоту (Ericson and Carlson, 1953), относящиеся к наиболее активным биохимическим факторам среды.

4. Выделяя в среду органические вещества, морские макрофиты, особенно молодые, развивающиеся из спор растения, сами могут требовать для своего успешного роста присутствия в водной среде тех

или иных органических соединений (Levring, 1946). Здесь имеет место как утилизация соединений типа простых углеводов и аминокислот, так и нуждаемость в дополнительных ростовых факторах. Однако и то и другое изучено относительно мало.

О водной среде, особенно в пределах береговых сообществ макрофитов, можно метафорически сказать, что она представляет собой своеобразный органический «суп», чрезвычайно разбавленный, но несомненно весьма динамичный, постоянно пополняющийся и расходующийся. Априори можно предположить, что состав этого раствора органических соединений достаточно многообразен, чтобы удовлетворять частные потребности различных водных организмов, возможно не только растений. При этом неспециализированные метаболиты могут непосредственно включаться в метаболические циклы большинства растений, тогда как специализированные — лишь в меру специализации их биохимических синтезов. Например, растворенный в морской воде кобаламин используют лишь некоторые виды одноклеточных водорослей.

Говоря о включении находящихся в морской воде внешних метаболитов во внутриобменные процессы тех или иных растений, необходимо иметь в виду не только их полезное использование, т. е. естественное включение во внутриобменные процессы. Некоторые из таких соединений подобно хлореллину (Pratt, 1942) представляют собой активные антиметаболиты и результатом их действия на организм может быть нарушение отдельных звеньев синтеза, а следовательно, и задержка роста и клеточного деления.

Имея в виду разнообразие выделяемых в водную среду растворимых органических соединений и разнообразие возможных путей их влияния на рост организмов, можно ожидать, что химические связи между индивидами водных сообществ, в частности между разными растениями, являются и разветвленными, и многообразными, и, вероятно, многоступенчатыми. И хотя нет оснований думать, что по всем межорганизменным каналам «протекают» значительные количества метаболитов, некоторые из химических связей могут иметь существенное значение не столько благодаря количествам определяющих их веществ, сколько вследствие их высокой биологической активности. Последнее хорошо подтверждается сведениями об участии растворенных в морской воде витаминов в ряде биологических процессов. Если же учесть, что во внешнеметаболические циклы включаются микроорганизмы, то возможная схема химических межорганизменных связей представляется еще более сложной. В самом деле, бактерии — один из наиболее активных метаболических факторов как в сфере потребления растворенных органических веществ, так и в сфере их образования и поступления в среду. Хорошо известно, что от жизнедеятельности бактерий в значительной степени зависит рост одноклеточных водорослей, и эта зависимость осуществляется именно по линии химических связей через водную среду: с одной стороны, бактерии разрушают органические продукты одноклеточных водорослей, открывая возможность для дальнейшего их роста, с другой стороны, они могут активно обеспечивать рост одноклеточных водорослей, выделяя в окружающую воду нужные последним ростовые факторы.

Учитывая это, общую схему взаимосвязей растений в прибрежных морских ассоциациях с участием бактерий можно выразить следующим образом (рис. 1).

Темой настоящей статьи является лишь один из возможных каналов химической связи между растениями — связь макрофит→одноклеточные водоросли (на рис. 1 выделено жирной чертой). Совершенно очевидно, что правомерными могут быть как прямой, так и косвенный варианты связи, т. е.: макрофит→одноклеточные водоросли и макрофит→бактерии→одноклеточные водоросли. Однако изучение прямой связи требует полного исключения бактериального звена, что продолжает оставаться технически очень трудной задачей. Как и большинство исследователей, мы ограничимся рассмотрением лишь суммарного эффекта: макрофит→[.....]→одноклеточные водоросли, представляя себе, что бактерии могут быть одним из звеньев этой цепи; однако в принципе такое звено не всегда является обязательным. Простые углеводы, аминокислоты, витамины и, возможно, некоторые другие соединения могут непосредственно, без участия бактерий, усваиваться водорослями (Fogg, 1953). В то же время постоянно поступающие в воду белки, полипептиды, высокомолекулярные углеводы должны подвергаться бактериальному разрушению до простых молекул, прежде чем они смогут включиться в метаболические циклы других организмов.

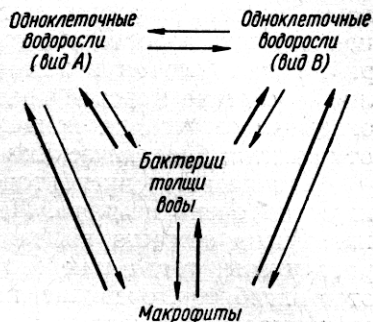


Рис. 1. Схема возможных биохимических взаимодействий между макрофитами и одноклеточными водорослями.

Сведения о химическом (через среду) воздействии морских макрофитов на одноклеточные водоросли и в первую очередь на покрывающие их диатомей-обрастатели, начинаются с наблюдений, показывающих, что морская вода, взятая в зонах роста макрофитов, благоприятно действует на рост диатомей в искусственных условиях (Levring, 1945). По наблюдениям Л. А. Ланской (Морозова-Водяницкая и Ланская, 1959), очень хороший рост большинства одноклеточных водорослей с успехом достигается в искусственных культурах на морской воде прибрежной зоны без какого-либо дополнительного введения в среду органических веществ (почвенных вытяжек, отваров и т. п.). Это, очевидно, связано с присутствием в воде прибрежных районов сложного набора органических веществ, используемых растущими в этой воде планктонными и бентопланктонными водорослями.

Наблюдения такого рода позволяют предположить двоякую возможность: выделяемые в воду метаболиты макрофитов могут либо непосредственно действовать на клетки одноклеточных, либо влиять на бактериальное население воды и через него — на одноклеточные водоросли. В последнем случае также можно допустить несколько способов действия. Например, стимуляцию роста можно представить себе либо как результат усиления активности бактерий, благоприятствующих росту одноклеточных водорослей, либо как результат угнетения бактерий, препятствующих росту водорослей. Аналогичным может быть и механизм угнетающего действия органических выделений макрофитов на рост одноклеточных водорослей.

В работах, посвященных влиянию выделений макрофитов на рост сопутствующих им растений, обычно выявляется как стимуляция, так и угнетение. Стимуляция роста безусловно может быть связана с вы-

делением в водную среду незначительных количеств ростовых факторов, синтезируемых многоклеточными водорослями. В составе морских макрофитов, относящихся к разным группам — зеленым, бурым и красным, найдены биологически активные производные фолиевой кислоты и ее аналоги (Ericson, 1953), а также целый ряд других витаминов (Fogg, 1953). Выделяясь в водную среду при жизни растений или после их смерти, витамины могут влиять как непосредственно на рост одноклеточных водорослей, так и на рост ассоциирующих с ними бактерий. Некоторые из важнейших витаминов неоднократно обнаруживались в составе морской воды, особенно в прибрежных районах, причем оказывалось, что их концентрации заметно варьируют в зависимости от развития биологических процессов.

Что касается ингибиторов роста, то об их выделении макрофитами известно очень немного. Левринг (Levring, 1945) отмечал, что растения *Fucus serratus* выделяют в среду какой-то фактор, угнетающий рост ульвы, тогда как близкородственным видом — *Fucus vesiculosus* этот ингибитор, очевидно, не выделяется. Однако следует отметить, что этот вывод Левринга нельзя считать единственно возможным, так как различие в выделениях между двумя названными фукоидами может носить равным образом и количественный характер (какой-то неизвестный фактор выделяется одним видом в больших количествах, чем другим видом). Есть основания предполагать, что одним из факторов, угнетающих рост диатомей-обрастателей, покрывающих поверхность макрофитов, может быть выделение макрофитами алифатических органических кислот (Stross, 1960).

В связи с обсуждением вопроса о метаболитах, угнетающих клеточное деление, интересно отметить, что в работах с одноклеточными водорослями указывалось на выделение ими в окружающую среду ингибиторов, экстрагируемых эфиром. Такие эфирорастворимые факторы найдены, например, Джакоб в культурах *Nostoc muscorum* (Jakob, 1957) и Фоггом и Болчем в культурах некоторых бурых водорослей (Fogg and Boalch, 1958). Не исключено, что и эти соединения могут представлять собой высшие органические кислоты, подобные кислотам, входящим в состав хлореллина.

При анализе работ, посвященных влиянию органических выделений макрофитов на одноклеточные водоросли, особенно следует обратить внимание на фактор «искусственности условий» в экспериментах. В самом деле, ряд авторов в исследованиях подобного рода пользуется экстрактами из высушенных макрофитов, иногда даже измельченных до муки. Кроме того, нередко в качестве экстрагентов применяют такие эффективные растворители, как горячая вода, спирт, ацетон, эфир. Например, Кабанова (1959) применяла для получения вытяжек горячую воду и ацетон, а Нордли (Nordli, 1957) экстрагировал активные факторы из промышленного помола макрофитов. Зарегистрировав биологическую активность полученного таким путем экстракта, едва ли, однако, можно утверждать, что аналогичное химическое воздействие имеет место и в природной обстановке. Одним из авторов (Хайлов, 1963) показано, что состав органических выделений, высушенных или даже просто убитых нагреванием растений, существенно отличается от состава прижизненных выделений тех же растений. Наиболее естественным в этом случае представляется либо использование природной морской воды, содержащей выделения макрофитов, что было применено в превосходных опытах Левринга (Levring, 1946),

либо использование морской воды, в которой специально определенное время содержались макрофиты. В последнем случае можно дифференцировать эффект разных видов многоклеточных водорослей. В тех же случаях, когда ставится задача извлечения и концентрирования активных факторов, экстракцию надо проводить не только из растений, но также из окружающей его среды. Только в этом случае имеется определенная гарантия того, что изучаемый фактор действительно встречается в природных условиях и в силу этого имеет то или иное экологическое значение. Активные факторы, присутствие которых в среде не является доказанным, можно рассматривать в экологическом плане с очень большой осторожностью.

Учитывая изложенные выше требования к постановке экспериментов, касающихся воздействия макрофитов на одноклеточные водоросли, мы сочли необходимым: 1) искать активные факторы не в составе растений, а в водной среде, в составе их прижизненных выделений; 2) пользоваться только живыми растениями, считая, что процессы прижизненного выделения органических веществ могут отличаться от выделений убитых растений; 3) в поисках биологически активных факторов обратить внимание прежде всего на группу соединений, экстрагируемых эфиром, поскольку в аналогичных работах с одноклеточными водорослями эта фракция содержала ингибиторы клеточного деления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Из числа макрофитов была выбрана наиболее массовая черноморская форма — *Cystoseira barbata*, являющаяся основным компонентом прибрежных растительных ассоциаций и, как можно думать, одним из активных факторов, могущих влиять на состав комплекса органических веществ в водах прибрежной зоны.

Из одноклеточных водорослей были взяты две типичные для цистозиры формы обростателей-диатомей — *Grammatophora marina* и *Melosira moniliformis*, а также четыре вида планктонных диатомей — *Coscinodiscus granii*, *Cerataulina bergonii*, *Chaetoceros affinis* и *Ch. curvisetus*.

В задачу экспериментов входило испытание биологического действия на рост одноклеточных водорослей, с одной стороны, морской воды, содержащей прижизненные выделения цистозиры, а с другой, — эфирных экстрактов из такой воды. Для этого 20 г свежесобранной цистозиры помещали в стакан с 500 мл морской воды так, чтобы равные поверхности стеблей выходили на поверхность воды. В таком виде растения оставляли на сутки без протока. В течение всего этого времени стаканы с внешней стороны обтекались морской водой из аквариального водопровода, и растения находились при температуре природной морской воды 10—12°. По прошествии суток воду фильтровали через стеклянный фильтр № 4 и использовали в экспериментах для введения в культуры одноклеточных водорослей и для экстракции эфиром.

Экстракцию эфиром проводили из объема 2 л воды в один—три приема (200—600 мл эфира). Однократная экстракция была неполной, так как новой порцией экстрагента (200 мл) также извлекалось некоторое количество активных факторов. Эфирную фазу отделяли и испаряли на холоду досуха, после чего остаток — едва различимую бесцветную пленку на дне чашки — растворяли в 10 мл холодной во-

ды. Этот бесцветный раствор с хорошо ощутимым специфическим запахом использовали как «основной» и разбавляли далее в 10, 100, 1000 и 10 000 раз для введения в культуры одноклеточных водорослей.

Культуры одноклеточных водорослей выращивались в питательном растворе Аллена—Нельсона (Allen and Nelson, 1910), приготовленном на фильтрованной морской воде, взятой недалеко от берега. Во время опыта растения помещали в чашки Бовери объемом 25—30 мл и выставляли на стеклянные стеллажи у окна, обращенного на север. В связи с тем, что опыты проводились в осенне-зимнее время (с ноября по февраль) максимальная интенсивность света достигала 1550 лк, в среднем же составляла 500—750 лк. Температура воды в культурах колебалась от 14 до 20°. Длительность опыта обычно составляла 10—12 дней и только в отдельных случаях достигала 25 дней. Все опыты проводились в трехкратной повторности. Отклонения от средних величин темпа роста клеток (обычно незначительные) зависели в основном, по-видимому, от разного физиологического состояния клеток, помещаемых в чашки Бовери в начале опытов, в частности от их готовности к делению. Все работы проводились на свежих культурах водорослей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарное действие комплекса прижизненных выделений цистозир было прослежено на двух видах бентопланктонных диатомей — *Grammatophora marina* и *Melosira moniliformis*, которые относительно часто встречаются на цистозире. Неразбавленную и разбавленную в 10, 100 и 1000 раз морскую воду, содержащую внешние метаболиты цистозир, добавляли в количестве 5 мл в чашки Бовери, содержащие 20 мл среды Аллена—Нельсона. При наибольшей концентрации метаболитов цистозир (неразбавленная вода) наступает быстрая гибель клеток. Десятикратное разбавление создает условия несколько более благоприятные для роста, чем в контроле (рис. 2, А). При дальнейшем уменьшении концентрации экскретов цистозир скорость деления клеток продолжает оставаться близкой к контролю. Угнетение роста клеток при относительно высоких концентрациях в среде органических выделений цистозир наблюдается и в культуре *Melosira moniliformis* (рис. 2, Б). Таким образом, в обоих случаях можно говорить о присутствии в среде фактора, угнетающего рост диатомей. С целью извлечения и концентрирования этого фактора 2 л морской воды, в которой в течение суток находились свежесобранные растения цистозир (80 г), трижды экстрагировали диэтиловым эфиром и водорастворимую часть экстракта после разведения в 10, 100, 1000 и 10 000 раз вводили в культуры одноклеточных водорослей. На рис. 3 представлены результаты соответствующих испытаний в культурах *Grammatophora marina*, *Coscinodiscus granii* и *Chaetoceros affinis*. Из рисунка следует, что в относительно концентрированных растворах извлекаемые эфиром водорастворимые соединения либо полностью убивают клетки, либо резко снижают скорость их деления. По мере уменьшения концентрации экстракта в среде скорости деления приближаются к контролю, однако ни в одном из трех случаев не отмечается какой-либо стимуляции роста при малых концентрациях фактора. Это позволяет полагать, что извлекаемый эфиром фактор или группа факторов являются, очевидно, соединениями с односторонним угнетающим эффектом. Интересно отметить, что реакция разных видов водорослей на ингибитор клеточно-

го деления существенно различается по степени. Наиболее чувствительным к ингибитору оказался *Chaetoceros affinis*, наиболее выносливым — *Coscinodiscus granii*, *Grammatophora marina* занимает промежуточное положение.

Нередко в качестве экстрагента для извлечения растворенного в воде органического вещества, в том числе и биологически активных факторов, применяется хлороформ (Хайлов, 1962а, Bentley, 1960). При этом отмечалось (Bentley, 1960), что в хлороформных экстрактах стимуляторам рос-

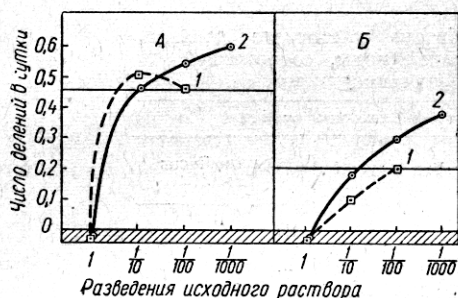


Рис. 2. Действие внешних метаболитов цистозиры на темп деления *Grammatophora marina* (А) и *Melosira moniliformis* (Б):

1 — полный комплекс прижизненных выделений цистозиры, 2 — после удаления эфирорастворимых ингибиторов; горизонтальные линии — рост в контроле.

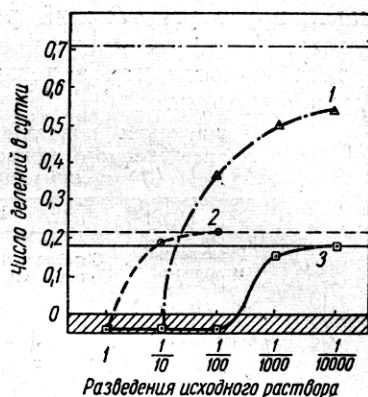


Рис. 3. Действие экстрагируемой эфиром фракции органических выделений цистозиры на планктонные диатомеи:

1 — *Grammatophora*, 2 — *Coscinodiscus granii*, 3 — *Chaetoceros affinis*; горизонтальные линии — рост в контроле.

та сопутствуют какие-то соединения, угнетающие рост клеток. В этой связи представлялось интересным выяснить, насколько экстрагируемый эфиром ингибитор клеточного деления может переходить в хлороформный экстракт. Сравнение влияния хлороформного и эфирного экстрактов из среды, содержащей органические выделения цистозиры, на рост *Coscinodiscus granii* (рис. 4) показывает, что хлороформный экстракт также подавляет рост одноклеточных водорослей, хотя тождество эфирорастворимого и растворимого в хлороформе ингибитора не является доказанным.

Поскольку в литературе отмечалось, что угнетающие рост факторы могут быть термолабильными (Pramer, Carlucci and Scarpino, 1963), следовало выяснить отношение экстрагируемых эфиром факторов к термической обработке. Такой вопрос представлял методический интерес, поскольку некоторые авторы пользовались горячей экстракцией или использовали для получения экстрактов растения, высушенные при повышенных температурах. Необходимо, однако, было учесть, что потеря активности могла произойти при нагревании как в результате разрушения термолабильных соединений,

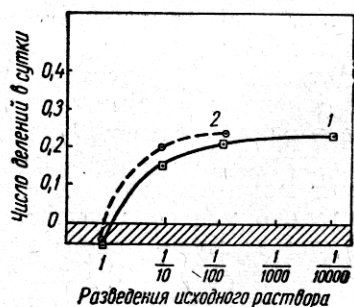


Рис. 4. Действие экстрагируемых диэтиловым эфиром (1) и хлороформом (2) метаболитов цистозиры на рост *Coscinodiscus granii*.

так и в результате удаления летучих факторов. Поэтому экстракт, содержащий выделенные эфиром факторы, нагревали в течение 40 минут при 1000° в запаянных стеклянных ампулах для предотвращения потери летучих соединений. Результаты действия экстракта, прошедшего такую обработку, на рост одноклеточных водорослей приведены в таблице. Оказалось, что нагревание эфирного экстракта при 100° при отсутствии потерь легко летучих соединений в значительной степени инактивирует угнетающий рост фактор. Однако мы не можем пока сказать, была ли инактивация фактора неполной или в составе экстракта имеются два задерживающих рост фактора, термолабильных в разной степени.

Термическая инактивация ингибитора клеточного деления, извлекаемого эфиром из морской воды, содержащей прижизненные выделения цистозиры

Разведение исходного раствора ингибито- ра (эфир- ного экст- ракта)	Количество делений клеток в сутки					
	Chaetoceros curvisetus		Cerataulina bergonii		Coscinodiscus granii	
	Нагре- вание при 100°	Без нагре- вания	Нагрева- ние при 100°	Без нагре- вания	Нагре- вание при 100°	Без нагре- вания
1/10	0,20	Погибли	Погибли	Погибли	0,17	Погибли
1/100	0,52	Погибли	0,73	Погибли	0,21	0,19
1/1000	0,42	0,42	0,70	0,70	0,22	0,22

Сопоставляя полученные данные о снижении скорости деления клеток под влиянием внешних метаболитов цистозиры с материалами Кабановой (1959), отмечавшей, наоборот, усиление клеточного деления в аналогичных по содержанию, хотя и иначе поставленных экспериментах, можно объяснить их расхождение рядом причин. Прежде всего нельзя не отметить, что причина различий в результатах опытов может отчасти заключаться в том, что Кабанова пользовалась в качестве тест-организмов другими видами диатомей. Однако более существенными представляются методические различия. В самом деле, Кабанова проводила экстракцию не из воды, в которую выделения переходят естественным путем, а из убитых растений, в ряде случаев предварительно обработанных ацетоном. При таких условиях в экстракт могло перейти относительно больше стимуляторов роста и относительно меньше ингибиторов. Как следствие экстракт в целом обнаружил стимулирующий эффект. Кроме того, Кабанова экстрагировала растения горячей водой, после чего нагревала экстракт в течение 40 минут при 90° , что, как мы видели, могло привести к значительной инактивации ингибитора роста и выявить стимуляцию клеточного деления, зависящую, возможно, от другого фактора.

Таким образом, особенности методики, примененной Кабановой, не позволяют считать обнаруженные ею факторы имеющими бесспорное экологическое значение во взаимоотношениях макрофитов с одноклеточными водорослями. Но сам факт наличия стимуляторов роста в составе многоклеточных водорослей, хотя он и не является удивительным, безусловно важен. Вопрос заключается в том, выделяются ли эти факторы во внешнюю среду в условиях нормальной жизнедеятельности растений?

Некоторые наши наблюдения позволяют предположить, что это действительно так. Факторы, стимулирующие рост одноклеточных водорослей, обнаруживаются в составе прижизненных выделений цистозиры в тех случаях, когда извлекаемый эфиром ингибитор клеточного деления достаточно полно извлекается из среды многократной экстракцией. Оказалось, что четырехкратной экстракции эфиром достаточно, чтобы извлечь ингибитор настолько полно, что в пятой порции эфира он уже практически не обнаруживается. В то же время среда, подвергавшаяся экстракции, продолжает оставаться токсичной, если вводится в культуры одноклеточных водорослей в неразбавленном состоянии (рис. 2, А, Б). Однако после 100- и 1000-кратного разбавления эффект угнетения клеточного деления сменяется противоположным эффектом, чего не наблюдалось, когда в среде был ингибитор роста, растворимый в эфире. По-видимому, кроме выделяемого эфиром ингибитора в среде, содержащей прижизненные выделения цистозиры, присутствует другой (или другие) относительно мало растворимый в эфире фактор, который в небольших концентрациях является стимулятором деления клеток. Например темп деления *Melosira moniliformis* возрастает под влиянием этого фактора примерно вдвое (рис. 2, Б).

Таким образом, можно заключить, что в составе выделений цистозиры имеется как фактор (факторы), угнетающий клеточное деление сопутствующих диатомей, так и фактор (факторы), его стимулирующий. Их количественное соотношение, видимо, различно в тех случаях, когда экстракция проводится из целого растения и из окружающей его водной среды. Можно думать, что по крайней мере в зимний период вода, окружающая цистозирю, содержит относительно больше ингибиторов роста, чем стимуляторов. Если же экстракция проводится из целого растения, к тому же при нагревании (Кабанова), то соотношение стимуляторов и ингибиторов оказывается иным. Однако не исключено, что и в составе прижизненных выделений цистозиры соотношение стимуляторов и ингибиторов ростовых процессов может изменяться во времени. Это представляется вполне вероятным уже потому, что общий ход прижизненной экскреции очень сильно зависит от температуры окружающей среды (Хайлов, 1963). Сезонные перемены температуры, а соответственно и изменение физиологического состояния растений может иметь следствием изменение в соотношении выделяемых биологически активных соединений. И то, что Левринг (Levring, 1945), проводивший свои работы в летнее время, наблюдал положительное влияние прижизненных выделений ряда макрофитов на рост некоторых диатомей, подтверждает такую возможность.

Химическое воздействие макрофитов на сопутствующие им одноклеточные водоросли зависит от целого ряда весьма динамичных факторов, связанных как с самими растениями, так и с окружающей их средой. Обе эти группы факторов изучены мало и это не позволяет составить сейчас сколько-нибудь ясное представление о природе и экологическом значении этих химических связей. Очевидным является лишь сам факт их существования. Ближайшие задачи заключаются здесь, по-видимому, в том, чтобы, во-первых, более полно дифференцировать различные биологически активные соединения и идентифицировать их, во-вторых, проследить за динамикой их выделения в водную среду. Это позволило бы в самой общей форме оценить возможные экологические последствия присутствия этих факторов в водной среде.

ЛИТЕРАТУРА

- Кабанова Ю. Г., 1959, Влияние вытяжек из цистозиры и филофоры на некоторые микрофиты, Тр. Ин-та океанологии АН СССР, т. XXX.
- Морозова-Водяницкая Н. В. и Ланская Л. А., 1959, Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах, Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, т. XII.
- Хайлов К. М., 1962, Применение фенольной экстракции в исследовании органического комплекса морской воды, Океанология, т. 2, вып. 5.
- Хайлов К. М., 1962а, Некоторые неизвестные органические вещества морской воды, ДАН СССР, т. 147, № 5.
- Хайлов К. М., 1963, Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны, Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та АН СССР.
- Allen J. and Nelson E. W., 1910, On the artificial culture of plankton organisms, J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 3, № 5.
- Bentley J., 1960, Plant hormones in marine phytoplankton, zooplankton and sea water, J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 39, № 3.
- Brakkan O. R., 1959, Vitamine B₁₂ in aquatic life. In: III International symposium on vitamins. Papers and summaries, Bergen.
- Burkholder P. R., 1959, Vitamine-producing bacteria in the sea. International Oceanogr. Congr., Preprints. AAAS, Washington.
- Curl H. and McLeod G., 1961, The physiological ecology of marine diatom *Skeletonema costatum*, J. Mar. Res., v. 19, № 2.
- Droop M. R. McLaughlin J. J. A., Pinter I. J. and Provasoli L., 1959, Specificity of some protophytes toward vitamine B₁₂-like compounds, Internat. Oceanogr. Congr. Preprints. AAAS, Washington.
- Ericson L.-E., 1953, Further studies on growth factors for *Streptococcus falcis* and *Leuconostoc citroorum* in marine algae, Arkiv för Kemi. Bd. 6, H. 6.
- Ericson L.-E. and Carlson B., 1953, Studies on the occurrence of amino acids, niacin and pantothenic acid in marine algae, Arkiv för Kemi., Bd. 6, H. 6.
- Fogg G. E., 1953, The metabolism of algae, London.
- Fogg G. E. and Boalch G. T., 1958, Extracellular products in pure cultures of Brown alga, Nature, v. 181.
- Jakob H., 1957, Etudes sur certaines substances metaboliques libérées dans le milieu de culture par le *Nostoc muscorum* Ag, Compt. Rend. Scienc., № 14.
- Levring T., 1945, Some culture experiments with marine plankton diatoms, Meddel. Från Oceanogr. Inst. Sjätte följden, ser. B, № 12.
- Levring T., 1946, Some culture experiments with *Ulva* and artificial sea water, Kungl. Fisiogr. Sällsk. Lund Förhandl., Bd. 16, № 7.
- Nielsen E. S., 1955, The production of antibiotics by plankton algae and its effect upon bacterial activities in the sea, Papers in Marine Biol. an Oceanogr., Suppl. to v. 3 of Deep-Sea Research.
- Nordli E., 1957, Algal flour extract as a stimulating agent for marine dinoflagellate cultures, Nytt Magasin for Botanikk, v. 5.
- Pramer D., Carlucci A. F. and Scarpino P. V., 1963, The bacterial action of sea water, Symposium on Marine Microbiology, Springfield, Illinois.
- Pratt R., 1942, Studies on *Chlorella vulgaris*. V. Some properties of the growth inhibitor formed by *Chlorella* cells, Amer. J. Bot., v. 29.
- Provasoli L. and Pinter I., 1953, Ecological implications of in vitro nutritional requirements of algal flagellates, Ann. N. Y. Acad. of Science, v. 56, Art. 5.
- Saunders G. W., 1957, Interrelations of dissolved organic matter and phytoplankton, Botanical Rev., v. 23, № 6.
- Stross R. G., 1960, Growth response of *Chlamidomonas* and *Haematococcus* to the volatile fatty acids, Canadian J. Microbiol., v. 6.