

З. С. КУЧЕРОВА

**ДЕЙСТВИЕ МЕДИ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ДИАТОМОВЫХ
ВОДОРΟΣЛЕЙ В УСЛОВИЯХ МОНОКУЛЬТУР И В МОРЕ
НА ПОВЕРХНОСТИ НЕОБРАСТАЮЩИХ КРАСОК**

Одним из токсинов, широко применяемых в составе противообрастающих красок, является медь.

Действию меди на организмы посвящено много работ, но в основном действие меди изучалось на высших водорослях и грибах, в некоторых случаях на бактериях. Низшим водорослям, в том числе и диатомовым, посвящено очень мало работ.

Мнение авторов по этому вопросу разделилось. Одни приписывают меди положительную роль — как стимулятору роста (Densch und Huppius, 1924; Бахрушин, 1934; Василевский, 1935). По мнению другой группы авторов (Иванова, 1904; Richter, 1901; Pulst, 1902), медь влияет на плесневые грибы отрицательно, тормозит развитие. Drechsel (1921) и Гусева (1940) считают медь ядовитой для водорослей.

В опытах Харвея (Harvey, 1933, 1939) и Килина (Kylin, 1943) медь стимулирующего действия на диатомовых не проявила. По данным Кобленц-Мишке (1954), медь не оказала никакого действия на развитие диатомовых водорослей.

Медь является постоянной и основной частью растительных и животных организмов. Содержание меди в сыром веществе различных растительных организмов колеблется от 0,00001 до 0,0033%. Богаты медью беспозвоночные животные, такие как ракообразные и моллюски. Они содержат 0,15—0,26% меди на сухое вещество (Ковальский, Гололобов, 1959). Не лишены меди и природные поверхностные воды. Среднее содержание меди в океанах $1,4 \cdot 10^{-5}\%$, в морях — $2,0 \cdot 10^{-5}\%$, в реках — $2,1 \cdot 10^{-6}\%$ (Вернадский, 1936).

В Черном море количество меди колеблется от 7,4 до 17 мг/м^3 (Малюга, 1946). Примерно такие же цифры — 16—30 мг/м^3 указывает Шапиро.

Известно, что медь непосредственно влияет на хлорофилл и окислительные ферменты (Школьник, 1950). По данным Заблюда (цит. по Войнару, 1953), медь стабилизирует образование хлорофилла и предохраняет его от разрушения. Окунцов (1947) наблюдал увеличение количества хлорофилла в растениях под влиянием меди. По его мнению, медь задерживала физиологические процессы старения клеток.

О действии на диатомовые водоросли меди, как яда, выделяющегося из противообрастающих красок, литературных данных очень мало. Известно, что диатомовые водоросли, как составная часть слизистой пленки, развиваясь на токсической поверхности, способны концентрировать в своих клетках медь (Hendey, 1947; Barnes a. Pyefinch, 1947). Слизистая пленка, образующаяся на поверхности краски, может содержать в тысячу раз больше яда, чем насыщенный раствор морской воды. По данным Хендея (Hendey, 1947), диатомовые содержат 31—164 мг/кг меди, морская вода — 0,007 мг/л. По данным Шапиро (1963), диатомовые содержат 40—70 мг/кг меди, морская вода — 0,017 мг/л.

Накопление меди может происходить за счет адсорбции (Харвей, 1948) путем непосредственного накопления меди в клетках диатомовых (Hendey, 1947) и за счет соединения меди с веществом слизи (Barnes a. Pyefinch, 1947).

Целью данной работы является выяснение влияния меди на рост и развитие диатомей в лабораторных условиях — в монокультурах и непосредственно в море, на поверхности необрастающих красок, содержащих медь.

Исследования действия меди на рост и развитие диатомовых проводились нами несколькими способами:

1. Испытывалось действие растворов меди различных концентраций на диатомовые водоросли в лабораторных условиях.

2. Исследовалось действие токсинов, выщелачиваемых из противообрастающих красок (ХВ-53, ХС-79 и НИВК-2а), на жизнеспособность диатомовых водорослей.

3. Испытывалось действие токсинов, выщелачиваемых из противообрастающих красок, на рост и развитие диатомовых в море (стендовые наблюдения).

МЕТОДИКА

Растворы различной концентрации меди (0,00001, 0,0001, 0,001, 0,01, 0,1 мг/л) готовились из исходного раствора сульфата меди, приготовленного на морской воде, в отношении 1 : 100, путем 10-кратного разбавления. 15 см³ определенного раствора наливали в конические чашки, в которые затем помещали водоросли.

Действие меди и выщелачиваемых токсинов изучалось на альгологически чистых массовых бентических водорослях: *Melosira moniliformis* (O. Müll) (крупные и мелкие клетки — отличие возрастное), *Grammatophora marina* (Lyngb.), *Striatella unipunctata* (Lyngb.), *Hyalodiscus ambiguus* Grun. Культуру водорослей для этих опытов выращивали на среде Алена-Нельсона (Allen a. Nelson, 1910). Перед опытом водоросли промывали в фильтрованной морской воде и помещали в чашки с раствором определенной концентрации меди и в фильтрованную морскую воду (контроль). В каждой чашке определялось исходное количество диатомей. Дальнейшие подсчеты производились через одни и трое суток. Учитывался прирост водорослей, а следовательно, темп деления клеток за определенный промежуток времени в различных концентрациях меди. Опыты ставились в трех повторностях.

Лабораторные испытания действия ядов, выщелачиваемых из противообрастающих красок, на жизнедеятельность клеток диатомовых

проводились в чашках Коха диаметром 4 см. Стенки чашек покрывали противообрастающей краской и высушивали в течение двух суток. Одну часть таких чашек заливали морской водой непосредственно после окраски и оставляли на двое суток для выщелачивания ядов в воду. Полученный двухдневный настой переливали в чистые чашки, а окрашенные чашки снова заполняли свежей морской водой. Третью часть чашек и контроль заполняли непосредственно перед опытом. Таким образом, была получена серия растворов с различным содержанием токсинов.

Наблюдения за жизнедеятельностью диатомовых в растворах проводили в течение трех суток.

ДЕЙСТВИЕ РАСТВОРОВ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ МЕДИ НА КЛЕТКИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Проведенные опыты показали, что диатомовые быстро реагируют на действие меди. Наибольший темп деления клеток диатомовых отмечен в контроле. В зависимости от сезона *Melosira moniliformis* делится через 24—48 часов, к концу третьих суток численность ее значительно увеличивается (рис. 1). В растворах меди с повышением концентрации темп деления уменьшается. Деление клеток происходит через 36 и даже 72 часа.

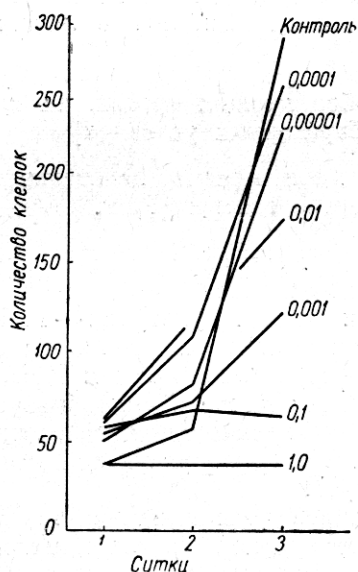


Рис. 1. Действие меди на рост и развитие *Melosira moniliformis*.

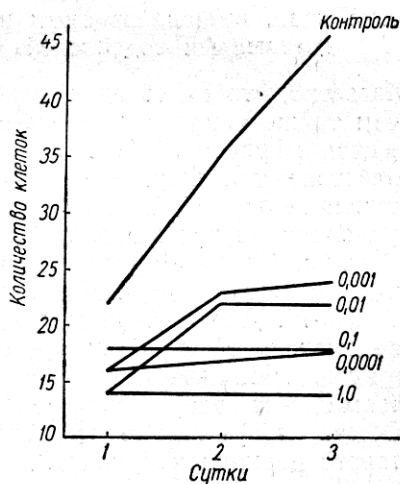


Рис. 2. Действие меди на рост и развитие *Grammatophora marina*.

В некоторых случаях наблюдалась зависимость между размерами клеток и их чувствительностью к меди. Мелкие клетки *Melosira moniliformis* делились интенсивнее крупных как в контроле, так и в растворах меди.

В опытах с *Grammatophora marina*, *Striatella unipunctata*, *Hyalodiscus ambiguus* с повышением концентрации растворов меди темп деления клеток заметно падал уже со вторых на третьи сутки, что, видимо, можно объяснить большей чувствительностью клеток этих

видов к меди (рис. 2, 3, 4). Летальными для этих трех видов были концентрации 0,1 и 1 мг/л, что вполне совпадает с данными Гусевой.

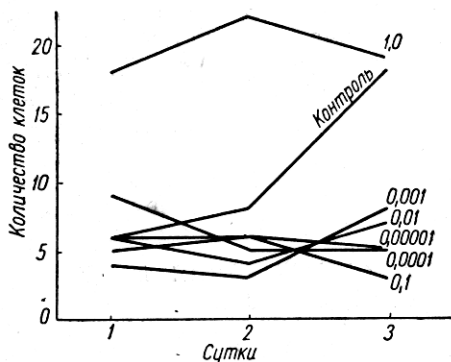


Рис. 3. Действие меди на рост и развитие *Striatella unipunctata*.

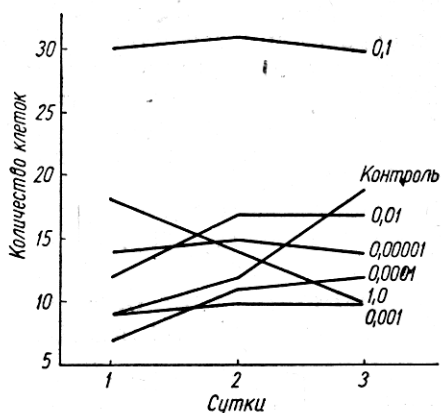


Рис. 4. Действие меди на *Hyalodiscus ambiquus*.

Медь тормозила деление клеток, вызывала распад колоний на отдельные клетки, изменяла морфологию колоний, вызывала в летальных концентрациях явление плазмолиза.

Действие ядов, выщелачиваемых из необрастающих красок, на клетки диатомовых водорослей (в лабораторных условиях)

Известно, что смесь ядов, особенно меди и ртути, действует сильнее, чем та же концентрация ядов, отдельно взятых (Ратг, 1960; Долгопольская и Гуревич, 1960).

Действие токсинов, выщелачиваемых из необрастающих красок, представляющих собой смесь ядов, испытывалось как в лабораторных условиях на тех же альгологических чистых культурах — *Melosira moniliformis*, *Grammatophora marina*, так и непосредственно на окрашенных образцах в море. Для опытов применялись краски: НИВК-2а, ХВ-53, ХС-79. Две последние при одной и той же пленкообразующей основе несколько отличались составом и количественным соотношением ядов. НИВК-2а отличается от них пленкообразующей основой, составом ядов и содержит кроме меди ртуть.

Обычно эффективное действие токсинов краски начинается после некоторого периода набухания пленкообразующей основы (Долгопольская и Гуревич, 1960). В наших опытах поступление ядов из краски начиналось уже в первые сутки. Диатомовые водоросли во всех чашках за исключением контроля погибали через сутки. Клетки теряли способность к прикреплению, колония стелилась по дну чашки и затем распадалась на отдельные клетки, хроматофор изменял цвет от золотистого до зеленого, сжимался, наступал плазмолиз.

Полевые опыты по действию ядов, выщелачиваемых из необрастающих красок, на клетки диатомовых водорослей

Исследование действия токсических веществ, выщелачиваемых из красок ХВ-53, ХС-79 и НИВК-2а, на жизнедеятельность диатомовых при кратковременных наблюдениях (в течение 5 суток), а также ана-

лиз соскобов пленки обрастаний с пластин с годовичным сроком экспозиции дали определенный результат (табл. 1).

Таблица 1
Действие токсинов, выщелачиваемых из красок ХВ-53, ХС-79, НИВК-2а, на рост и развитие *Melosira moniliformis* (количество клеток в 15 см³ раствора)

Дата	Опыт	Длительность экспозиции, сутки	Контроль (морская вода)	Морская вода, налитая в свежеокрашенные чашки			Трехсуточный настой морской воды на красках			Односуточный настой морской воды на красках после их трехсуточного выщелачивания		
				НИВК-2а	ХС-79	ХВ-53	НИВК-2а	ХС-79	ХВ-53	НИВК-2а	ХС-79	ХВ-53
Февраль	Опыт I	1	55	10	12	42	15	17	22	19	28	39
		2	70	10	12	42	15	17	22	19	28	39
		3	176	10	12	42	15	17	22	19	28	39
Февраль	Опыт II	1	12	12	12	12	10	10	12	47	27	18
		2	40	12	12	12	10	8	11	47	27	18
		3	60	12	12	12	10	8	11	47	27	18
Март	Опыт III	1	17	14	14	17	22	21	15	17	16	15
		2	22	14	14	17	20	21	15	17	16	15
		3	33	14	14	17	20	21	15	17	16	15
Март	Опыт IV	1	12	18	12	15	20	18	10	15	10	14
		2	14	18	12	15	20	18	10	15	10	14
		3	19	18	12	15	20	18	10	15	10	14

Кратковременная экспозиция. В первые сутки оседание диатомовых на образцах, покрытых противообрастающей краской, и на неокрашенной поверхности идет неодинаково. Больше всего диатомовых оседает на неокрашенной поверхности, значительно меньше на токсической. Количество диатомей на чистой поверхности увеличивается в течение первых пяти суток, в то время как на пластинках, покрытых красками ХВ-53, ХС-79 и НИВК-2а, количество диатомей увеличивается только до третьих суток, а затем на пятые сутки заметно снижается. В течение первых пяти дней наблюдений на чистой поверхности (площадь 12 см²) осело 38215, на поверхности, покрытой краской НИВК-2а — 2100, на ХС-79—1155 и на ХВ-53—910 клеток диатомей.

Видовой состав диатомовых как на окрашенных образцах, так и на чистой поверхности (контроль) имеет много общего, однако на первых он значительно беднее: на НИВК-2а—11 видов, на ХС-79—13, на ХВ-53—10, в контроле — 23 вида. Наиболее характерной, многочисленной и постоянной формой на токсической поверхности является *Achnanthes longipes*, хотя он встречается преимущественно в виде отдельных клеток. Остальные виды — *Melosira moniliformis*, *Synedra tabulata*, *Licmophora Ehrenbergii*, *Navicula pennata* (?) var. *rontica*, обычно поселяющиеся в массовом количестве в обрастании на чистых поверхностях, на окрашенных встречаются редко и находятся в угнетенном состоянии. Почти все клетки диатомей, кроме *Achnanthes*, имели зеленоватый цвет вместо обычного золотистого, свойственного живой клетке. Обычно быстро движущаяся *Navicula* становилась малоподвижной и даже теряла способность к передвижению.

Иначе ведут себя другие организмы первичной пленки обрастаний — бактерии. На бактерии выщелачиваемые яды не оказывали

вредного действия (Горбенко). Они продолжали оседать и размножаться, а лакокрасочная основа для них служила дополнительным источником питания (Долгопольская, Шапиро, Горбенко, 1961).

Длительная экспозиция (в течение года). Пластинки, окрашенные необрастающей краской ХВ-53, после годичного срока пребывания в море были покрыты первичной пленкой, которая состояла из бактерий, диатомовых, простейших и детрита. Основную массу пленки составляли диатомовые и бактерии. Видовой состав микрофитов беден: всего обнаружено шесть видов диатомей: *Achnanthes longipes*, *Achnanthes brevipes*, *Synedra tabulata*, *Navicula pennata* (?) var. *pontica*, *Licmophora Ehrenbergii*, *Melosira moniliformis*.

Массовой формой здесь является *Achnanthes longipes*. Остальные пять видов, обычно массовые в естественных обростах, здесь встречаются в небольшом количестве. Все они, за исключением *Navicula pennata* (?) var. *pontica*, прикрепленные формы. Отсутствие подвижности ставит их в особую зависимость от окружающих условий, к которым хорошо приспосабливается только один *Achnanthes*, прикрепляясь к поверхности слизистой ножкой. Он довольно быстро растет, образуя колонии до 20—100 клеток. Размеры отдельных клеток *Achnanthes* с токсической поверхности превышали размеры *Achnantes*, снятых с нейтральной неокрашенной поверхности, в 1,5—1,9 раза и имели обычный золотистый цвет. Для остальных видов диатомей такие условия оказались неблагоприятными, о чем свидетельствуют их зеленая окраска и замедленное движение клеток (*Navicula*). По размерам они не отличались от диатомей, снятых с чистой поверхности (табл. 2).

Таблица 2

Размер клеток диатомовых на противоположающей краске, чистом стекле и макрофитах

Вид	Противообрастающая краска		Чистое стекло		Макрофиты	
	Минимальный	Максимальный	Минимальный	Максимальный	Минимальный	Максимальный
<i>Achnanthes longipes</i>	75	142	75	75	66	75
<i>Synedra tabulata</i>	75	135	75	210	75	210
<i>Melosira moniliformis</i>	18	22,5—37	22,5	22,5	22,5	22,5

Обычно изменяли цвет те клетки диатомовых, которые имели непосредственный контакт с токсической поверхностью. *Achnanthes*, прикрепляющийся с помощью слизистой ножки, цвет клеток не изменял.

Результаты, полученные при лабораторных исследованиях и непосредственно в море, не вполне совпадают. В лабораторных условиях отрицательное действие меди на растительную клетку наблюдается сразу, тогда как в море этот процесс идет более замедленно и проявляется не сразу.

Как отмечалось выше, диатомовые водоросли, находящиеся на токсической поверхности, способны накапливать медь (Хендей, 1947; Барнс и Пайфинч, 1947; Шапиро, в печати). Накопление меди является быстрым и активным процессом, в то время как отдача ее в раствор происходит пассивно (сб. «Морское обрастание», 1957).

Накопление меди, как было указано, может происходить путем адсорбции (Харвей, 1948), поглощением веществом слизи (Барнс и

Пайфинч, 1947) и проникновением ее в клетку (Хендей, 1947; Успенская, 1939). В наших опытах, вероятно, могли иметь место все три способа накопления меди.

При лабораторных испытаниях растворов меди различной концентрации, а также при испытании ядов, выщелачиваемых из краски, наблюдалось непосредственное проникновение меди внутрь клеток, при этом возникали как физиологические, так и морфологические изменения: задержка и торможение деления клеток, потеря способности к передвижению, нарушение структуры колоний и распад последних на отдельные клетки, изменение формы и расположения хроматофоров, плазмолиз. Таким образом, наши данные в известной мере подтверждают мнение Кларка (Clark, 1947), который считает, что поступление и фиксация меди в тканях баянусов не простой механический процесс диффузии или адсорбции, а процесс, который осуществляется при обмене веществ живых организмов.

Поступление меди в клетку зависит не только от концентрации ионов во внешней среде, но и от внутриклеточного гН. Этот процесс, по данным Успенской (1939), идет быстрее у организмов с более окисленным и щелочным режимом клетки ($pH=6,4-6,7$; $гН=18$), чем у восстановленных кислых ($pH<6$; $Н>16<18$). У диатомовых $pH=6,8-7$; $гН>18<20,5$, т. е. примерно такие же, как у сине-зеленых водорослей *Anabena*, *Cladophora fracta* ($pH=6,4$; $гН>18<20,5$).

Как в опытах Успенской (1939), так и в наших, процесс поступления меди в клетку и последующее воздействие проходили быстрее в более концентрированных растворах (0,1 и 1 мг/л), чем в разбавленных (0,00001, 0,0001, 0,001 мг/л).

Аналогичные результаты получены и в опытах с зооорганизмами. Так, в 0,1%-ном растворе $CuSO_4$ баянусы выживали в среднем до 20 часов, в 1%-ном растворе они погибали в течение 45 минут (Долгопольская, Гуревич, Сеткина, Акороchkova, 1959).

Расхождение результатов при исследовании действия выщелачиваемых токсинов в лабораторных условиях и непосредственно в море вполне понятны. В чашках без протока концентрация ядов постепенно возрастала. Диатомовые, обладая высокой чувствительностью к меди, испытывали ее действие даже в первые сутки. Колонии *Melosira* теряли способность к прикреплению, стелились по дну чашки, деление прекращалось, изменялся их цвет, и клетки погибали.

По данным Хасселя (Hassall'a, 1962) медь в большем количестве поглощается клетками *Chlorella vulgaris* в стационарных условиях, чем в сосудах, находящихся в непрерывном встряхивании, что в конечном счете приводит к понижению интенсивности дыхания, высокому медному токсикозу и гибели клеток.

Эффект, вызванный действием растворов меди, а также выщелачиваемыми из красок ядами, однотипен. В море, где токсическая поверхность постоянно омывается свежей водой и соотношение между окрашенной поверхностью и объемом воды совсем иное, чем в чашках, возможно оседание и развитие отдельных видов диатомей. В дальнейшем клетки, находящиеся в непосредственном контакте с токсической поверхностью, накапливая постепенно медь, отравляются и отмирают и лишь один *Achnanthes*, имеющий слизистую ножку, способен жить и развиваться в этих условиях. Ножка изолирует клетку от непосредственного проникновения в нее яда и, по мнению Рагга (1960), нейтрализует его токсическое действие.

Адсорбция меди кремневой оболочкой диатомовых (Рагг, 1960) вероятно, может идти параллельно с накоплением яда слизистым веществом и самой клеткой.

Выводы

1. Медь для большинства диатомовых водорослей является ядом, исключение составляет *Achnanthes longipes*. Медь вызывает в клетках изменения как физиологического, так и морфологического порядка. С повышением концентрации меди в растворе темп деления клеток диатомовых водорослей снижается. Для диатомей летальны концентрации 0,1 и 1,0 мг/л.

2. Испытания растворов ядов, выщелачиваемых из противообрастающих красок ХВ-53, ХС-79 и НИВК-2а в лабораторных условиях, где отсутствует циркуляция воды, показали их высокую токсичность для клеток диатомовых водорослей, даже в первые сутки.

3. Количество диатомовых на пластинках, окрашенных красками ХВ-53, увеличивается в море в первые три дня, а затем резко падает.

4. Большинство диатомовых водорослей более чувствительны к действию токсинов, выщелачиваемых из красок ХВ-53, ХС-79 и НИВК-2а, чем бактерии.

5. Массовой ведущей формой среди диатомей на токсической поверхности является *Achnanthes longipes*. Слизистая ножка *Achnanthes longipes* в какой-то мере изолирует клетку от непосредственного проникновения в нее яда и, возможно, нейтрализует действие последнего.

ЛИТЕРАТУРА

- Бахрушин М. Д., 1934, К вопросу действия извести, магния и меди на верховых торфяниках, Журн. хим. соц. землед., № 7.
- Василевский Л., 1935, Тяжелые металлы в живых организмах, «Наука и техника», № 1.
- Войнар А. О., 1953, Биологическая роль микроэлементов в организме животного и человека, изд. «Сов. наука».
- Вернадский В. И., 1936, История минералов земной коры, т. II, История природных вод, ч. I, вып. 3, Л.
- Горбенко Ю. А., 1963, Образование бактериальной пленки на погруженных в морскую воду пластинках, покрытых необрастающими красками, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Гуревич Е. С. и Долгопольская М. А., 1964, Исследования эффективности некоторых органических ядов в необрастающих красках, Тр. Севаст. биол. ст., т. XV.
- Гусева К. А., 1940, Действие меди на водоросли, Микробиология, т. IX, вып. 5.
- Долгопольская М. А., Гуревич Е. С. и Шапиро А. З., 1960, Влияние бактериальной пленки на процесс выщелачивания ядов из противообрастающего красочного слоя, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIII.
- Долгопольская М. А., Гуревич Е. С., Сеткина О. Н., Акороchkova А. Ф., 1959, К вопросу о механизме действия необрастающих красок, Тр. Севаст. биол. ст., т. XI.
- Долгопольская М. А., Шапиро А. З., Горбенко Ю. А., 1961, Разрушение пленкообразующей основы необрастающих красок морскими микроорганизмами, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIV.
- Кобленц-Мишке О. И., 1954, О минеральном питании некоторых черноморских диатомовых водорослей, Автореф. дисс., М.
- Ковальский В. В., 1959, Методы определения микроэлементов в почвах, растительных и животных организмах, М.
- Кучерова З. С., Горбенко Ю. А., 1963, Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.

- Малюга Д. П., 1949, К вопросу содержания кобальта, никеля, меди и других элементов семейства железа в осадках Черного моря, ДАН СССР, т. 67, № 6.
- Морское обрастание и борьба с ним, 1957, Оборонгиз, М.
- Окунцов М. М., 1947, Физиологическое значение меди для растений и применение медных удобрений в практике сельского хозяйства. (Рефер. докл. на конференции по микроэлементам). ДАН СССР, т. 57, № 4.
- Рагг М., 1960, Защита судов от обрастания и коррозии, Л.
- Успенская В. И., 1939, Проникание красок и меди в клетки водорослей в связи с рН и гН внутри клеток и в среде, Микробиология, т. VIII, вып. 8.
- Харвей Х. В., 1948, Современные успехи химии и биологии моря, М.
- Школьник М. Я., 1950, Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии, Изд-во АН СССР.
- Шапиро А. З., 1963, К вопросу о роли слизистой пленки в механизме действия не-обрастающей краски, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Barnes H. and Pyefinch K. A., 1947, Copper in Diatoms, Nature, vol. 160, № 4055.
- Densch A. und Hunnius V., 1924, Versuche mit Kupfersulfat, Ztsch. f. Pflanzener-nähr. u. Düng. T. A., Bd. III (цит. по Гусевой, 1940).
- Drechsel H., 1921, Zur Kenntnis der sog. oligodynamischen Erscheinungen, Cntrbl. f. Bakt., II, Bd. 53 (цит. по Гусевой, 1940).
- Hassall K. A., 1962, A specific effect of copper on the respiration of *Chlorella vulga-ris*, Nature, vol. 193, № 4810.
- Hendey G., Ingram N., 1947, Copper in Diatoms, Nature, vol. 159, № 4045.
- Harvey H. W., 1933, On the Rate of Diatom growth, Mar. Biol. Ass., vol. 19, № 1.
- Harvey H. W., 1939, Substances controlling the growth of a diatom, J. Mar. Biol. Ass., vol. 23, № 2.
- Iwanoff K. S., 1904, Über die Wirkung einiger Metallsalze und einatomiger Alkohole auf die Entwicklung von Schimmelpilzen, Cntrbl. f. Bact., II, Bd. XIII.
- Kilin A., 1943, The influence of trace elements of *Ulva lactuca* (цит. по Кобленц-Мишке).
- Pulst C., 1902, Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte, J. Wis. Bot., Bd. XXXVII.
- Richter A., 1901, Zur Frage der chemischen Reizmittel, Cntrbl. f. Bakt., II, Bd. VII, № 12.