

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 581.174:582.263:546.712

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-299-309>

Поступила в редакцию 09.03.2020

Received 09.03.2020

И. А. Ильючик, В. Н. Никандров

Полесский государственный университет, Пинск, Республика Беларусь

**ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В КУЛЬТУРЕ
ВОДРОСЛИ *CHLORELLA VULGARIS* ШТАММА С 111 IBCE C-19 ПРИ РОСТЕ
НА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ С ДОБАВЛЕНИЕМ ХЛОРИДА МАРГАНЦА**

Аннотация. Изучено влияние добавления в питательную среду хлорида марганца (II) в концентрации 0,01–25,0 мг/л на уровень хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в клетках *Chlorella vulgaris* штамма С 111 IBCE C-19 при культивировании на протяжении 40 сут. Установлено, что динамика уровня всех трех фотосинтетических пигментов носит колебательный характер и в целом однотипна. При использовании всех вариантов питательной среды выявлены выраженные сдвиги содержания пигментов фотосинтеза на 7–10, 22–28 и 28–34-е сутки. В отдельных случаях в дополнение к указанным выявлены и другие сдвиги. Данная картина согласуется с описанной ранее для содержания внутриклеточного белка и подтверждает наличие функционально-метаболических перестроек клеток хлореллы в динамике роста культуры. Судя по состоянию фонда фотосинтетических пигментов, клетки культуры хлореллы остаются в метаболически активном состоянии и через 40 сут после начала их культивирования.

Ключевые слова: микроводоросль, фотосинтетические пигменты, хлорид марганца (II), функционально-метаболические перестройки

Для цитирования: Ильючик, И. А. Динамика фотосинтетических пигментов в культуре водоросли *Chlorella vulgaris* штамма С 111 IBCE C-19 при росте на питательной среде с добавлением хлорида марганца / И. А. Ильючик, В. Н. Никандров // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2020. – Т. 65, № 3. – С. 299–309. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-299-309>

Irina A. Plyuchyk, Vitaliy N. Nikandrov

Polesky State University, Pinsk, Republic of Belarus

**DYNAMICS OF A PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS LEVEL OF THE *CHLORELLA VULGARIS*
STRAIN C 111 IBCE C-19 DURING THE GROWTH AT THE NUTRIEN MEDIUM
WITH MANGANESE CHLORIDE ADDITION**

Abstract. The effect of the manganese (II) chloride addition at concentrations of 0.01–25.0 mg/l in the nutrient medium on chlorophylls *a*, *b* and carotenoids in *Chlorella vulgaris* cells of C 111 IBCE C-19 strain was studied during cultivation for 40 days. It was found, that the dynamics of all three photosynthetic pigments was possessed fluctuating character and, in general, was the same type. Using all versions of nutrient medium, marked shifts in content of photosynthesis pigments on 7–10, 22–28 and 28–34 days were revealed. In some cases, additional changes to above mentioned ones have been identified. The pattern found was generally the same as described earlier for intracellular protein content and confirms the presence of functional metabolic reorganizations of the chlorella cells in the growth dynamics of the culture. According to the state of the photosynthetic pigments, the cells of the chlorella culture remain in the metabolically active state even of 40 days after the beginning of cultivation.

Keywords: microalgae, photosynthetic pigments, manganese (II) chloride, functional-metabolic rearrangements

For citation: Plyuchyk I. A., Nikandrov V. N. Dynamics of a photosynthetic pigments level of the *Chlorella vulgaris* strain C 111 IBCE C-19 during the growth at the nutrient medium with manganese chloride addition. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2020, vol. 65, no. 3, pp. 299–309 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-299-309>

Введение. Одноклеточная зеленая водоросль *Chlorella* благодаря ее широкому распространению в природе, относительно простой организации, большой скорости размножения, возможности культивирования в лабораторных условиях и высокой пластичности метаболизма нашла применение в промышленной биотехнологии, сельском хозяйстве, пищевой промышленности (например, при очистке сточных вод, биологическом и токсикологическом контроле воды, получении топлива и др.) [1–6].

США, Япония, Китай, Тайвань и Индонезия производят более 2500 т высушенной хлореллы в год [7]. Она является одним из перспективных возобновляемых ресурсов органического сырья [8], так как способна превращать 9–10 % солнечной энергии в биомассу, выход которой теоретически составляет около 280 т/га в год [9]. Для хлореллы характерна более высокая, чем у традиционных сельскохозяйственных культур, эффективность фотосинтеза [10]. Она способна улавливать более 70 % солнечного света, тогда как для большинства высших растений этот показатель составляет до 3 %, при этом 1 кг хлореллы выделяет в сутки до 270 л кислорода [11]. Около 60 % хлорофилла, содержащегося в водоросли, входит в состав белков [12].

Минеральное питание растений – один из существенных факторов реализации фотохимической активности хлоропластов [13]. Марганец является истинным биоэлементом и поступает в клетки в форме ионов Mn^{2+} [14]. Он необходим для фоторазложения воды с выделением кислорода и восстановления CO_2 при фотосинтезе. Марганец способствует увеличению содержания сахаров у растений и их оттоку из листьев. Два энзима цикла Кребса – малатдегидрогеназа и изоцитратдегидрогеназа активируются ионами марганца. Последний необходим также для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов и является кофактором РНК-полимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей 3-индолилуксусную кислоту [15]. Быстро проникая в клетки, он способствует значительному увеличению интенсивности фотосинтеза, участвуя в окислении, существенно активизирует полный круг метаболических реакций [16].

Недостаток марганца у фотосинтезирующих микроорганизмов тормозит деление клеток, вызывая нарушение их физиологических функций, сопровождающееся деструкцией структуры хлоропластов (например, уменьшаются межгранные ламеллы, в строме появляются пустоты, у дисков гранов проявляется тенденция к разрушению) [17].

Для фотосинтеза одноклеточных зеленых водорослей (*Chlorella*, *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus*) необходимо небольшая концентрация Mn^{2+} [18]. При его дефиците у хлореллы образуются естественно большие клетки неправильной формы, а на полностью освобожденной от марганца среде почти прекращается рост водорослей [19].

Данные литературы об оптимальных концентрациях марганца в питательной среде крайне разнородны. Несмотря на длительное изучение, в литературе недостаточно информации о влиянии Mn^{2+} на физиолого-биохимическое состояние клетки хлореллы, в частности на процессы фотосинтеза. Да и механизм его биологического действия еще далек от исчерпывающей ясности [20].

Ранее нами [21, 22] при культивировании *Ch. vulgaris* штамма С 111 ИВСЕ С-19 на питательной среде, содержащей $MnCl_2$ в широком диапазоне концентраций, было выявлено несколько функционально-метаболических перестроек культуры, выражающихся в изменении скорости накопления биомассы, уровня внутриклеточного белка и протеолитической активности клеток. Установлено, что и сдвиги протеолитической активности носят колебательный характер. Эти обстоятельства диктуют необходимость выяснения динамики уровня фотосинтетических пигментов хлореллы в аналогичных условиях.

Цель работы – раскрыть особенности динамики накопления фотосинтетических пигментов в клетках зеленой микроводоросли *Ch. vulgaris* штамма С 111 ИВСЕ С-19 при добавлении $MnCl_2$ в питательную среду.

Материалы и методы исследования. Исследования выполнены на альгологически чистом штамме *Chlorella vulgaris* С 111 ИВСЕ С-19, полученном из коллекции водорослей Института биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси.

Микроводоросль выращивали на среде Тамия [23], не содержащей этилендиаминтетрауксусной кислоты. В контрольном варианте соль марганца ($MnCl_2$) отсутствовала. В остальные варианты дополнительно вносили $MnCl_2$ «хч» до конечной концентрации 0,010; 0,025; 0,050; 0,100; 0,500; 1,0; 2,5; 5,0; 10,0 и 25,0 мг/л. Культивирование проводили в прозрачных сосудах объемом 0,25 л, при толщине слоя 7 см, температуре 23 °С, непрерывном барботировании суспензии воздухом со скоростью 20–25 л/ч, чередовании световых и темновых фаз – 12 ч/12 ч, освещенности на поверхности сосуда 86 мкЭ/м·с, которую регистрировали с помощью люксметра Ю-116. Для перехода от освещенности в люксах к энергетическим единицам использовали коэффициент

перехода: $1000 \text{ лк} = 17,2 \text{ мкЭ/м}\cdot\text{с}$ [24]. Посевная доза составляла $7,8 \pm 0,7$ млн/мл клеток. Концентрацию клеток хлореллы определяли визуально с помощью камеры Горяева.

На 1, 4, 7, 10, 13, 16, 22, 28, 34 и 40-е сутки отбирали аликвоты культуры, содержащие по $50 \pm 0,43$ млн клеток, отделяли их путем центрифугирования при 6000 об/мин в течение 10 мин, трижды отмывали от культуральной жидкости дистиллированной водой. Образцы клеток замораживали и хранили при температуре $-20 \text{ }^\circ\text{C}$.

Для определения содержания пигментов в процессе роста культуры хлореллы (40 сут культивирования) использовали ацетоновые экстракты ее клеток. Для этого три параллельные аликвоты по $50 \pm 0,43$ млн клеток хлореллы измельчали в гомогенизаторе Поттера–Эльвейема при $4 \text{ }^\circ\text{C}$ в 0,5 мл бидистиллированной воды и CaCO_3 , как описано в работе [25]. Затем в гомогенат добавляли холодный ацетон «хч», содержимое встряхивали, центрифугировали при 4000 об/мин 2 мин при $4 \text{ }^\circ\text{C}$, надосадочную жидкость, которая представляла собой вытяжку пигментов, быстро переливали в кварцевую кювету и спектрофотометрировали. Процедуру повторяли до полного обесцвечивания осадка.

Для количественных определений хлорофиллов и каротиноидов полученный экстракт фотометрировали при длинах волн, соответствующих максимуму абсорбции пигментов, – 663 нм (хлорофилл *a*), 645 нм (хлорофилл *b*), 630 нм (хлорофилл *c*), 470 нм (каротиноиды) и 750 нм. Последний максимум абсорбции использовали для введения поправки на неспецифическую абсорбцию и рассеяние света экстрактом. Концентрацию (мг/л) исследуемых пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) в клетках хлореллы определяли по формулам Н. К. Lichtenthaler при экстрагировании пигментов в 80 %-ном ацетоне [26], хлорофилла *c* – по формуле, рекомендованной рабочей группой № 17 при ЮНЕСКО [25]. Расчет концентраций пигментов (мг/млн клеток) производили по формуле $F = CV/X$, где F – концентрация пигмента в клетках культуры, мг/млн клеток; C – концентрация пигмента, мг/л; V – объем экстракта, л; X – количество взятых для исследования клеток хлореллы, млн.

Пигментный индекс Маргалефа находили как соотношение ацетоновых экстрактов общих каротиноидов к хлорофиллу *a* ($C_{\text{car}}/C_{\text{chl } a}$) [27].

Все операции при гомогенизации и спектрофотометрировании выполняли в затемненном помещении. Исследования проведены 9-кратно. Полученные результаты обработаны статистически с использованием программы Statistica 6.0. Достоверность различий между вариантами определяли с учетом коэффициента Стьюдента (t) для принятого уровня значимости ($p \leq 0,05$).

Результаты и их обсуждение. Установлено, что клетки данного штамма хлореллы не содержат хлорофилл *c* (он не выявлен во всех исследуемых нами образцах), что согласуется с данными литературы [25].

В контрольном варианте за весь период культивирования концентрация хлорофилла *a* возросла в 3,07 раза (см. таблицу, рисунок). Динамика его уровня в интервале 1–22 сут, в принципе, приближалась к линейной зависимости, что в целом согласуется с ранее описанной линейной динамикой накопления биомассы [21]. Однако, в отличие от последней, через 28 сут концентрация хлорофилла *a* падала на 36 %, но вновь возрастала в последующий период культивирования, достигая максимума в конце культивирования.

Концентрации этого пигмента в контрольном варианте отличались от таковых внутриклеточного белка. Примечательно, что уровень внутриклеточного белка в период с 1-х по 4-е сутки снижался на 34 % [21]. Возможно, этот сдвиг отражает адаптацию культуры к среде. На 1–7-е сутки роста культуры концентрация хлорофилла *a* в клетках контрольного варианта возросла на 86 %. К 10-м суткам уровень его несущественно снизился (–15 %), а начиная с 13-х до 22-х суток включительно значение этого показателя увеличилось на 63 % в сравнении с таковым на 10-е сутки. На 28-е сутки уровень пигмента вновь падал на 36 %, но к концу культивирования практически не отличался от такового на 22-е сутки. В данном случае снижения уровня пигмента в 1–4-е сутки роста культуры не наблюдалось, но отмечалось через 28 сут роста, что отличалось от динамики внутриклеточного белка, концентрация которого заметно возросла [21].

Добавление в питательную среду соли марганца во всем диапазоне концентраций уже через 24 ч вызвало увеличение содержания хлорофилла *a* на 54–127 % с максимумом при концентрации эффектора 0,1 мг/л.

Концентрация пигментов в клетках хлореллы при добавлении в питательную среду хлорида марганца, соотношение хлорофиллов *a/b* и пигментный индекс Маргалефа

The concentration of pigments in chlorella cells and Margalef pigment index when manganese chloride was added to the nutrient medium, the ratio of chlorophylls *a/b*

Концентрация Mn^{2+} , мг/л	Концентрация пигментов, мг/млн клеток			$C_{chl a}/C_{chl b}$	Пигментный индекс Маргалефа
	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды		
<i>1-е сутки</i>					
Контроль	40,24 ± 1,55	18,88 ± 0,72	12,48 ± 0,32	2,13	0,31
0,010	76,38 ± 2,28*	26,67 ± 0,95*	20,07 ± 1,60*	2,86	0,26
0,025	81,67 ± 2,98*	32,61 ± 0,74*	22,21 ± 1,07*	2,50	0,27
0,050	82,94 ± 3,75*	31,97 ± 0,91*	24,05 ± 1,06*	2,59	0,29
0,100	91,50 ± 2,53*	32,73 ± 0,91*	23,01 ± 0,83*	2,80	0,25
0,500	88,01 ± 1,07*	33,64 ± 0,84*	22,29 ± 0,52*	2,62	0,25
1,000	76,35 ± 2,72*	25,87 ± 0,92*	20,05 ± 0,56*	2,95	0,26
2,500	77,80 ± 2,77*	27,28 ± 0,14*	19,30 ± 0,52*	2,85	0,25
5,000	75,46 ± 0,86*	26,39 ± 0,94*	19,46 ± 0,86*	2,86	0,26
10,000	64,18 ± 1,78*	21,02 ± 0,72	14,27 ± 0,52*	3,05	0,22
25,000	62,15 ± 1,61*	26,93 ± 0,93*	17,56 ± 0,43*	2,31	0,28
<i>4-е сутки</i>					
Контроль	55,81 ± 0,31	24,72 ± 0,92	22,84 ± 0,30	2,26	0,41
0,010	86,60 ± 1,01*	30,31 ± 1,03*	21,99 ± 0,14	2,86	0,25
0,025	100,62 ± 0,84*	35,83 ± 0,27*	23,97 ± 0,07	2,81	0,24
0,050	89,46 ± 1,46*	29,19 ± 0,97*	21,63 ± 0,43	3,06	0,24
0,100	96,26 ± 1,57*	32,05 ± 1,13*	23,35 ± 0,86	3,00	0,24
0,500	98,84 ± 1,79*	32,79 ± 1,25*	23,87 ± 0,28	3,01	0,24
1,000	97,46 ± 0,49*	33,22 ± 0,41*	23,56 ± 0,97	2,93	0,24
2,500	93,89 ± 2,78*	31,48 ± 1,12*	22,76 ± 1,62	2,98	0,24
5,000	93,63 ± 1,75*	31,32 ± 1,32*	21,99 ± 2,20	2,99	0,23
10,000	93,01 ± 2,25*	32,50 ± 1,12*	21,56 ± 0,65	2,86	0,23
25,000	91,82 ± 1,69*	29,32 ± 1,71*	22,13 ± 1,46	3,13	0,24
<i>7-е сутки</i>					
Контроль	87,64 ± 0,46	34,75 ± 0,12	21,95 ± 0,43	2,52	0,25
0,010	166,51 ± 0,85*	67,02 ± 0,42*	41,68 ± 0,54*	2,48	0,25
0,025	164,30 ± 1,29*	64,79 ± 0,84*	43,70 ± 0,60*	2,54	0,27
0,050	153,58 ± 1,22*	59,90 ± 0,88*	37,35 ± 0,03*	2,56	0,24
0,100	132,72 ± 3,25*	54,42 ± 2,21*	32,10 ± 1,51*	2,44	0,24
0,500	153,94 ± 2,10*	62,36 ± 0,95*	36,99 ± 1,41*	2,47	0,24
1,000	153,51 ± 3,75*	58,41 ± 0,96*	36,43 ± 0,86*	2,63	0,24
2,500	142,78 ± 0,38*	53,46 ± 1,14*	33,92 ± 0,97*	2,67	0,24
5,000	105,05 ± 3,74*	37,57 ± 1,17	25,66 ± 1,92*	2,80	0,24
10,000	106,83 ± 1,83*	36,27 ± 0,99	24,63 ± 1,32*	2,81	0,23
25,000	103,77 ± 2,48*	37,11 ± 1,08	27,68 ± 0,45*	2,80	0,27
<i>10-е сутки</i>					
Контроль	74,78 ± 0,91	22,96 ± 1,06	17,34 ± 0,97	3,26	0,23
0,010	133,97 ± 2,97*	54,18 ± 0,21*	32,99 ± 0,58*	2,47	0,25
0,025	105,90 ± 4,63*	40,94 ± 1,43*	28,58 ± 0,45*	2,59	0,27
0,050	104,84 ± 0,84*	39,91 ± 0,24*	26,51 ± 0,29*	2,63	0,25
0,100	97,26 ± 2,15*	35,55 ± 0,97*	25,25 ± 2,17*	2,74	0,26
0,500	116,22 ± 3,84*	45,16 ± 2,04*	30,39 ± 2,40*	2,57	0,26
1,000	93,18 ± 1,75*	35,83 ± 1,02*	26,69 ± 2,25*	2,60	0,29
2,500	92,63 ± 1,68*	33,87 ± 1,32*	25,72 ± 1,06*	2,73	0,28
5,000	93,38 ± 1,27*	34,80 ± 1,29*	23,70 ± 1,18*	2,68	0,25
10,000	103,88 ± 3,38*	37,22 ± 2,17*	24,95 ± 1,35*	2,79	0,24
25,000	92,37 ± 1,51*	33,89 ± 1,42*	21,33 ± 1,09*	2,73	0,23
<i>13-е сутки</i>					
Контроль	90,97 ± 1,08	33,62 ± 1,08	24,57 ± 2,71	2,71	0,27
0,010	105,82 ± 2,48*	39,37 ± 0,92*	27,32 ± 2,10	2,69	0,26
0,025	92,72 ± 1,48	34,23 ± 0,81	25,03 ± 1,11	2,71	0,27

Продолжение таблицы

Концентрация Mn^{2+} , мг/л	Концентрация пигментов, мг/млн клеток			$C_{chl a} / C_{chl b}$	Пигментный индекс Маргалефа
	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды		
<i>13-е сутки</i>					
0,050	98,00 ± 1,84	41,77 ± 0,74*	27,92 ± 1,00*	2,35	0,28
0,100	119,31 ± 3,78*	45,01 ± 0,97*	31,30 ± 2,81*	2,65	0,26
0,500	157,18 ± 2,36*	58,73 ± 1,91*	41,90 ± 3,72*	2,68	0,27
1,000	121,85 ± 3,43*	47,33 ± 1,24*	33,49 ± 3,32*	2,57	0,27
2,500	155,22 ± 2,36*	59,06 ± 0,81*	43,10 ± 0,90*	2,63	0,28
5,000	154,54 ± 2,67*	58,63 ± 0,63*	41,26 ± 1,81*	2,64	0,27
10,000	147,75 ± 2,07*	57,59 ± 1,82*	39,12 ± 1,72*	2,57	0,26
25,000	119,11 ± 1,34*	46,70 ± 1,71*	30,46 ± 2,64*	2,55	0,26
<i>16-е сутки</i>					
Контроль	106,14 ± 1,17	45,56 ± 0,85	27,83 ± 0,22	2,71	0,26
0,010	154,72 ± 1,22*	57,55 ± 0,94*	40,26 ± 0,10*	2,69	0,26
0,025	174,11 ± 2,77*	70,23 ± 0,42*	46,35 ± 0,22*	2,71	0,27
0,050	123,72 ± 1,70*	48,00 ± 0,71	31,29 ± 0,22*	2,35	0,25
0,100	121,43 ± 3,83*	47,27 ± 0,15	32,95 ± 0,34*	2,65	0,27
0,500	157,30 ± 0,83*	57,29 ± 0,72*	40,23 ± 0,13*	2,68	0,26
1,000	167,64 ± 2,45*	70,48 ± 0,68*	44,94 ± 0,74*	2,57	0,27
2,500	156,28 ± 2,47*	64,79 ± 0,34*	39,53 ± 0,09*	2,63	0,25
5,000	155,99 ± 3,03*	64,11 ± 1,08*	42,67 ± 0,10*	2,64	0,27
10,000	127,14 ± 1,24*	48,55 ± 1,14	29,15 ± 0,23	2,57	0,23
25,000	169,07 ± 2,00*	67,94 ± 0,24*	42,76 ± 0,77*	2,55	0,25
<i>22-е сутки</i>					
Контроль	121,67 ± 2,20	50,69 ± 0,29	32,74 ± 0,41	2,40	0,27
0,010	182,30 ± 1,73*	78,10 ± 1,17*	41,93 ± 0,38*	2,33	0,23
0,025	183,12 ± 1,67*	73,98 ± 0,14*	45,15 ± 0,20*	2,48	0,25
0,050	166,33 ± 3,45*	67,96 ± 1,03*	42,48 ± 0,11*	2,45	0,26
0,100	176,65 ± 4,67*	71,77 ± 0,24*	43,30 ± 0,22*	2,46	0,25
0,500	152,74 ± 2,23*	56,92 ± 0,86*	37,90 ± 0,50*	2,68	0,25
1,000	98,33 ± 0,76*	33,23 ± 0,16*	22,22 ± 0,44*	2,96	0,23
2,500	90,17 ± 2,52*	31,80 ± 0,29*	20,80 ± 0,63*	2,84	0,23
5,000	87,01 ± 1,08*	30,29 ± 0,18*	20,62 ± 0,38*	2,87	0,24
10,000	92,63 ± 1,97*	29,90 ± 0,76*	18,67 ± 0,21*	3,10	0,20
25,000	89,93 ± 1,02*	28,09 ± 0,12*	18,02 ± 0,64*	3,20	0,20
<i>28-е сутки</i>					
Контроль	77,85 ± 0,22	29,81 ± 0,33	23,77 ± 0,03	2,61	0,31
0,010	81,04 ± 1,84	29,67 ± 1,13	21,97 ± 0,48	2,73	0,27
0,025	203,50 ± 4,90*	91,24 ± 1,46*	50,84 ± 0,65*	2,23	0,25
0,050	93,80 ± 1,27*	33,24 ± 1,81	21,73 ± 0,97	2,82	0,23
0,100	81,34 ± 0,97	31,55 ± 0,72	21,62 ± 0,91	2,58	0,27
0,500	85,39 ± 1,74	31,59 ± 0,42	22,87 ± 0,86	2,70	0,27
1,000	185,35 ± 3,08*	81,28 ± 1,51*	41,36 ± 0,98*	2,28	0,22
2,500	152,11 ± 2,29*	59,98 ± 0,39*	32,66 ± 0,25*	2,54	0,21
5,000	155,15 ± 1,21*	54,26 ± 0,27*	37,50 ± 0,07*	2,86	0,24
10,000	137,99 ± 3,28*	54,45 ± 0,61*	25,55 ± 0,53	2,53	0,19
25,000	145,12 ± 2,48*	55,74 ± 0,93*	31,08 ± 0,08*	2,60	0,21
<i>34-е сутки</i>					
Контроль	107,49 ± 1,61	31,57 ± 0,26	31,40 ± 0,02	3,41	0,29
0,010	168,60 ± 3,25*	70,40 ± 1,16*	44,37 ± 0,43*	2,39	0,26
0,025	120,49 ± 2,78*	45,75 ± 0,59*	34,38 ± 0,42	2,63	0,29
0,050	140,74 ± 3,73*	53,88 ± 0,35*	40,67 ± 0,84*	2,61	0,29
0,100	124,00 ± 3,94*	46,44 ± 0,74*	35,92 ± 0,71*	2,67	0,29
0,500	127,66 ± 2,77*	49,24 ± 0,14*	37,75 ± 0,43*	2,59	0,30
1,000	129,57 ± 1,86*	48,85 ± 0,25*	32,90 ± 0,08	2,65	0,25
2,500	109,77 ± 1,59	31,20 ± 0,94	29,03 ± 0,65	3,52	0,26
5,000	124,01 ± 3,69*	42,93 ± 0,27*	32,33 ± 0,63	2,89	0,26
10,000	177,95 ± 2,78*	68,29 ± 0,16	37,40 ± 0,76*	2,61	0,21
25,000	118,34 ± 0,82	39,26 ± 0,66*	28,29 ± 0,09	3,01	0,24

Окончание таблицы

Концентрация Mn^{2+} , мг/л	Концентрация пигментов, мг/млн клеток			$C_{chl a} / C_{chl b}$	Пигментный индекс Маргалефа
	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды		
<i>40-е сутки</i>					
Контроль	123,73 ± 1,01	43,91 ± 0,36	30,91 ± 0,85	2,82	0,25
0,010	212,29 ± 3,06*	102,63 ± 2,01*	54,72 ± 0,96*	2,07	0,26
0,025	173,87 ± 1,78*	68,28 ± 1,81*	45,70 ± 0,42*	2,55	0,26
0,050	131,89 ± 1,57	53,52 ± 0,25*	35,51 ± 0,65*	2,46	0,27
0,100	138,79 ± 1,34*	68,14 ± 0,38*	37,82 ± 0,18*	2,04	0,27
0,500	146,89 ± 1,87*	63,01 ± 1,06*	46,87 ± 0,80*	2,33	0,32
1,000	183,09 ± 3,40*	70,72 ± 1,14*	46,78 ± 0,64*	2,59	0,26
2,500	185,01 ± 3,13*	68,24 ± 0,17*	47,12 ± 0,18*	2,71	0,25
5,000	195,54 ± 2,11*	78,99 ± 2,30*	51,82 ± 0,77*	2,48	0,27
10,000	184,39 ± 0,85*	71,59 ± 1,78*	43,61 ± 0,04*	2,58	0,24
25,000	125,57 ± 2,34	45,98 ± 0,29	30,34 ± 0,39	2,73	0,24

Примечание. * – изменения статистически достоверны при $p \leq 0,05$.

Более того, введение в питательную среду $MnCl_2$ сопровождалось сложной, колебательного характера, динамикой уровня данного пигмента фотосинтеза. Для наглядности нами дано детальное описание динамики хлорофилла *a* при росте культуры в присутствии соли марганца.

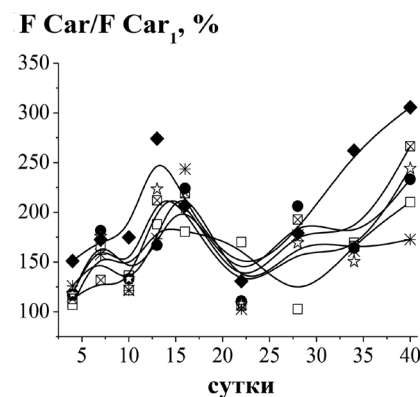
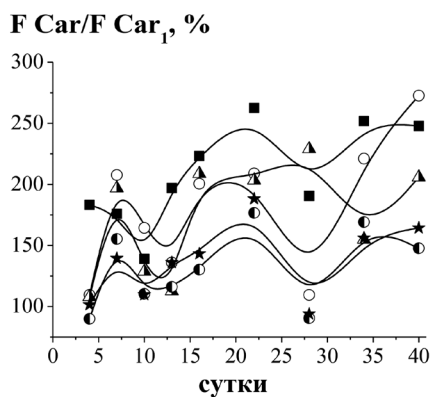
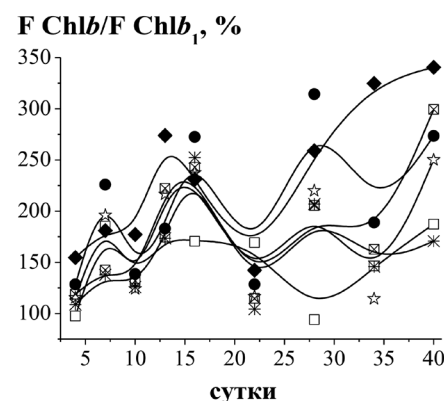
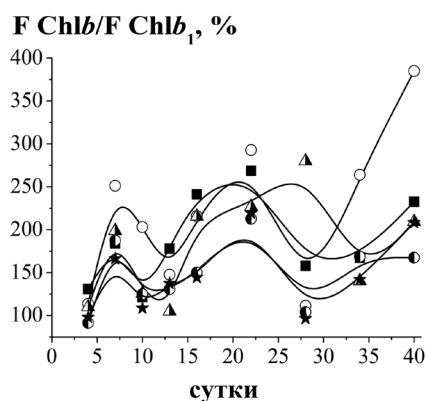
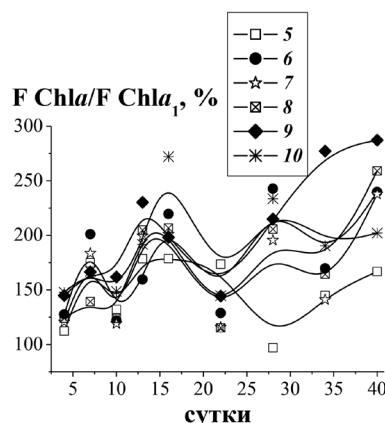
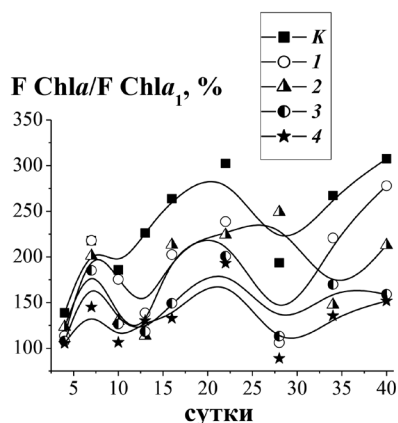
Так, при добавлении хлорида марганца во всем концентрационном диапазоне в первые 7 сут уровень хлорофилла *a* возрос на 45–118 % с максимумом при концентрации эффектора 0,01 мг/л. Снижение же этого уровня в последующий период (7–10-е сутки) составило 20–39 %, причем было слабо выраженным при трех максимальных концентрациях $MnCl_2$. Следует отметить, что при добавлении в питательную среду соли марганца в диапазоне концентраций от 1,0 до 10,0 мг/л максимум накопления хлорофилла *a* обнаружен на 40-е сутки. И лишь при концентрациях эффектора 0,025 и 25 мг/л этот максимум проявился на 28-е и 16-е сутки соответственно.

При трех же минимальных концентрациях $MnCl_2$ содержание этой формы хлорофилла продолжало снижаться или оставалось на низком уровне до 16-х суток, когда содержание хлорофилла *a* вновь увеличилось по сравнению с 13-ми сутками на 26–88 %.

В остальных случаях рост концентрации хлорофилла *a* начинался уже с 13-х суток. При этом наблюдалась сложная концентрационная зависимость. Так, при концентрации соли 0,5–2,5 мг/л после роста содержания этой формы хлорофилла к 16-м суткам наблюдалось снижение этого параметра. Причем для варианта с концентрацией эффектора 0,5 мг/л его уровень с 13-х по 16-е сутки был максимальным (178 % по отношению к началу культивирования), а при дальнейшем культивировании он снижался и вновь возрастал, не достигая уже этой величины. Для вариантов с концентрациями эффектора 1,0; 2,5 и 5,0 мг/л падение уровня хлорофилла *a* на 22-е сутки сменялось его ростом, достигая максимального значения к концу культивирования: 240, 238 и 259 % соответственно по отношению к началу культивирования. При максимальной концентрации соли марганца наибольшая величина уровня этой формы хлорофилла выявлена через 16 сут роста культуры (272 % по отношению к началу культивирования), а в дальнейшем величина этого параметра уменьшалась. Через 28 сут вновь отмечено увеличение содержания хлорофилла *a* в клетках водоросли, однако его концентрация не достигала уровня 28-х суток.

Принципиально близкая динамика с небольшими отклонениями от описанной детально выше для хлорофилла *a* наблюдалась также для хлорофилла *b* и каротиноидов. Во всех случаях выявлены выраженные сдвиги содержания пигментов фотосинтеза на 7–10, 22–28 и 28–34-е сутки. При некоторых концентрациях эффектора в питательной среде выявлены дополнительные сдвиги к указанным выше. Подобная картина отмечалась нами ранее для уровня внутриклеточного белка [21].

Пигментный состав автотрофов, как известно, характеризует состояние их фотосинтетического аппарата. И важным показателем его сбалансированной работы является соотношение форм хлорофиллов *a* и *b*, поскольку хлорофилл *a* связан с реакционными центрами фотосистем, а хлорофилл *b* – со светособирающим комплексом фотосистемы II [28]. Соотношение хлорофиллов



Динамика уровней хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в клетках культуры *Chlorella vulgaris* (% по отношению к первым суткам) при росте на питательной среде, содержащей $MnCl_2$ (концентрация $MnCl_2$, мг/л: К – контроль (без $MnCl_2$); 1 – 0,01; 2 – 0,025; 3 – 0,05; 4 – 0,1; 5 – 0,5; 6 – 1,0; 7 – 2,5; 8 – 5,0; 9 – 10,0; 10 – 25,0)

Dynamics of the chlorophylls *a*, *b* and carotenoids levels in the cells of *Chlorella vulgaris* culture (% to the first days) when growing on a nutrient medium containing $MnCl_2$ (concentration of $MnCl_2$, mg/l: К – control (without $MnCl_2$); 1 – 0.01; 2 – 0.025; 3 – 0.05; 4 – 0.1; 5 – 0.5; 6 – 1.0; 7 – 2.5; 8 – 5.0; 9 – 10.0; 10 – 25.0)

связано с активностью хлорофилла *a*: чем оно выше, тем активнее протекает фотосинтез. По данным литературы, в норме этот показатель должен соответствовать 2,2–3,0 [29]. Полученные нами соотношения форм хлорофиллов *a* и *b* лежат в пределах 2,13–3,41, что свидетельствует о высокой активности фотосинтеза. Прямой концентрационной зависимости активности фотосинтеза от ионов марганца в среде нами не наблюдалось.

Показано, хлорофилл *a* и каротиноиды являются обязательной составляющей фотосинтетического комплекса. При этом только хлорофилл *a* служит непосредственным донором энергии для реакций фотосинтеза, остальные пигменты принимают участие в процессах поглощения и миграции энергии [30], благодаря чему более полно используется свет видимой части спектра [31].

Роль каротиноидов заключается не только в выполнении функции дополнительных пигментов фотосинтеза, но и в защите хлорофилла от окисления свободными радикалами [32]. В отличие от хлорофилла *a*, каротиноиды являются более стабильными компонентами. Пигментный индекс Маргалефа ($car/chl\ a$) в известной мере отражает метаболический уровень и функциональное состояние клеток [33]. Этот показатель может колебаться в достаточно широких пределах и зависит от факторов среды, физиологического состояния фитопланктона и его видового состава. Величина данного соотношения в молодых культурах обычно невелика и, как правило, находится в пределах от 0,28 до 0,40 [34]. Принято считать, что увеличение данного индекса свидетельствует об ухудшении физиологического состояния и «старении» фитопланктона или об увеличении его пигментного разнообразия [35].

Во всех наших исследованиях пигментный индекс Маргалефа находился в границах 0,19–0,41. Это согласуется с физиологически активным состоянием микроводоросли на протяжении всего культивирования. Сопоставление этих результатов с ранее полученными данными о динамике биомассы, внутриклеточного белка позволяет увидеть различия в сроках наступления фаз «понижение–повышение», «рост–понижение» всех изучаемых показателей. Это обстоятельство дает основания полагать, что уровень биомассы, содержание белка и концентрация хлорофиллов и каротиноидов имеют довольно сложные взаимосвязи, которые не укладываются в прямые зависимости и, возможно, регулируются различными механизмами. В динамике уровня биомассы скорость ее роста во всех случаях не остается одинаковой на протяжении всего периода культивирования хлореллы [21]. Однако кинетические кривые имеют вид кривой с насыщением. Иная ситуация прослеживается в динамике белка и фотосинтетических пигментов.

Казалось бы, рост уровня фотосинтетических пигментов, предполагающий интенсификацию фотосинтеза, должен способствовать размножению клеток водоросли и увеличению биомассы. Однако этого не происходит, что позволяет предположить, что имеет место расходование определенных важных для размножения клеток компонентов питательной среды. Вместе с тем, судя по состоянию фонда фотосинтетических пигментов и накоплению внутриклеточного белка (их динамика, за исключением периода с 1-х по 4-е сутки практически однотипна), клетки культуры хлореллы остаются в метаболически активном состоянии и через 40 сут после начала культивирования.

Следует отметить, что в литературе отсутствуют материалы об изложенном выше столь детальном разборе динамики белка и фотосинтетических пигментов, а тем более суждения о причинах подобной картины. Можно предположить, что выявленные перестройки обусловлены постепенным исчерпанием одного из компонентов среды и переходом культуры на другой. Однако это требует исследования динамики потребления компонентов питательной среды культурой.

Заключение. Полученные результаты исследований подтверждают ранее сделанный вывод о наличии в культуре хлореллы структурно-метаболических перестроек. При этом периоды «спада–роста» в клетках уровня фотосинтетических пигментов практически совпадают с ранее описанными нами сдвигами концентрации внутриклеточного белка. Судя по динамике накопления внутриклеточного белка и фотосинтетических пигментов, несомненно, что даже при прекращении роста количества клеток культура остается в физиологически активном состоянии. Следовательно, подобные перестройки обусловлены постепенным исчерпанием одного из компонентов среды и переходом культуры на другой источник питания. Выяснение данного механизма предполагает дальнейшее изучение динамики компонентов питательной среды, что и составляет задачу исследований в перспективе.

Список использованных источников

1. *Chlorella* / J. Silva [et al.] // Nonvitamin and nonmineral nutritional supplements / ed. : S. M. Nabavi, A. S. Silva. – London ; San Diego, 2019. – P. 187–193.
2. Impact of cultivation condition and media content on *Chlorella vulgaris* composition / Y. Panahi [et al.] // Adv. Pharm. Bull. – 2019. – Vol. 9, N 2. – P. 182–194. <https://doi.org/10.15171/apb.2019.022>
3. Production of amino acids and acylcarnitine by microalgae *Chlorella vulgaris* and *Chlorella sorokiniana* from wastewater culture / J. M. Ballesteros-Torres [et al.] // Peer J. – 2019. – Vol. 7. – P. e7977. <https://doi.org/10.7717/peerj.7977>

4. Taubert, A. Glycolate from microalgae: an effective carbon source for biotechnological applications / A. Taubert, T. Jacob, C. Wilhelm // *Plant Biotechnol. J.* – 2019. – Vol. 17, N 8. – P. 1538–1546. <https://doi.org/10.1111/pbi.13078>
5. Зеленый корм для птицы круглый год / Н. В. Шалыго [и др.] // *Наука и инновации.* – 2018. – № 2. – С. 24–27.
6. Biofuel production from plant and algal biomass / R. A. Voloshin [et al.] // *Int. J. Hydrogen Energy.* – 2016. – Vol. 41, N 39. – P. 17257–17273. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2016.07.084>
7. Concentration and characterization of microalgae proteins from *Chlorella pyrenoidosa* / A. G. Waghmare [et al.] // *Biores. Bioproc.* – 2016. – Vol. 3. – Art. 16. <https://doi.org/10.1186/s40643-016-0094-8>
8. Потенциал применения микроводорослей в качестве сырья для биоэнергетики / К. Н. Сорокина [и др.] // *Катализ в промышленности.* – 2012. – № 2. – С. 63–72.
9. Khan, M. I. The promising future of microalgae: current status, challenges, and optimization of a sustainable and renewable industry for biofuels, feed, and other products / M. I. Khan, J. H. Shin, J. D. Kim // *Microb. Cell Fact.* – 2018. – Vol. 17. – Art. 36. <https://doi.org/10.1186/s12934-018-0879-x>
10. Growth of *Chlorella vulgaris* and associated bacteria in photobioreactors / A.-M. Lakaniemi [et al.] // *Microb. Biotechnol.* – 2012. – Vol. 5, N 1. – P. 69–78. <https://doi.org/10.1111/j.1751-7915.2011.00298.x>
11. Богданова, А. А. Влияние различных концентраций питательной среды на увеличение биомассы микроводоросли штамма ИФР № С-111 / А. А. Богданова, Е. А. Флерова // *Инновационные направления развития АПК и повышение конкурентоспособности предприятий, отраслей и комплексов – вклад молодых ученых : сб. науч. тр. по материалам XVI междунар. науч.-практ. конф. (Ярославль, 23–25 янв. 2013 г.) / гл. ред. П. И. Дугин.* – Ярославль, 2013. – С. 51–55.
12. Капустин, Н. К. Культивирование хлореллы и использование ее при откорме свиней в условиях БССР : автореф. дис. канд. с.-х. наук : 06.02.02 / Н. К. Капустин ; Эстон. науч.-исслед. ин-т животноводства и ветеринарии. – Тарту, 1984. – 23 с.
13. Зими́на, Ж. А. Влияние микроэлементов и препарата Гумат +7 на интенсивность фотосинтеза и накопление сухого вещества в растениях кукурузы / Ж. А. Зими́на // *Успехи совр. естествознания.* – 2006. – № 4. – С. 48–49.
14. Fisher, W. W. Manganese and the evolution of photosynthesis / W. W. Fisher, J. Cannabis, J. E. Johnson // *Orig. Life Evol. Biosph.* – 2015. – Vol. 45, N 3. – P. 351–357. <https://doi.org/10.1007/s11084-015-9442-5>
15. Физиология растений : конспект лекций [Электронный ресурс] / В. М. Гольд [и др.]. – Режим доступа : http://bio.sfu-kras.ru/files/1839_Konspekt_lekcii_Fiziologiya_rastenii.pdf. – Дата доступа : 11.02.2020.
16. Белоус, О. Г. Влияние микроэлементов на интенсивность фотосинтеза растений чая в зоне влажных субтропиков России [Электронный ресурс] / О. Г. Белоус // *Современные проблемы науки и образования.* – 2011. – № 5. – Режим доступа : <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4919>. – Дата доступа : 08.01.2020.
17. Лукьянов, В. А. Прикладные аспекты применения микроводорослей в агроценозе / В. А. Лукьянов, А. И. Стифеев. – Курск : Изд-во Кур. гос. с.-х. акад., 2014. – 181 с.
18. Pirson, A. Manganese requirement and carbon source in *Chlorella* / A. Pirson, L. Bergmann // *Nature.* – 1955. – Vol. 176, N 4474. – P. 209–210. <https://doi.org/10.1038/176209a0>
19. Упитис, В. В. Макро- и микроэлементы в оптимизации минерального питания микроводорослей / В. В. Упитис. – Рига : Зинатне, 1983. – 240 с.
20. Andresen, E. Trace metal metabolism in plants / E. Andresen, E. Peiter, H. Küpper // *J. Exp. Botany.* – 2018. – Vol. 69, N 5. – P. 909–954. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx465>
21. Ильючик, И. А. Рост культуры хлореллы (*Chlorella vulgaris*) и накопление белка при добавлении $MnCl_2$ в питательную среду / И. А. Ильючик, В. Н. Никандров // *Вестн. Палеск. дзярж. ун-та. Сер. прыродазнаўчых навук.* – 2018. – № 1. – С. 53–64.
22. Ильючик, И. А. Изменения протеолитической активности гомогенатов клеток *Chlorella vulgaris* и функционально-метаболические перестройки культуры при росте в присутствии $MnCl_2$ / И. А. Ильючик, В. Н. Никандров // *Вестн. Палеск. дзярж. ун-та. Сер. прыродазнаўчых навук.* – 2018. – № 2. – С. 25–33.
23. Каталог генетического фонда хозяйственно полезных видов водорослей / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т биофизики и клеточной инженерии ; сост. : С. С. Мельников [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 101 с.
24. Мансурова, И. М. Влияние различных источников азота на рост динофитовых водорослей Черного моря [Электронный ресурс] / И. М. Мансурова, Л. В. Стельмах // *Вопр. совр. альгологии.* – 2014. – № 2 (6). – Режим доступа : <http://algology.ru/598>. – Дата доступа : 11.02.2020.
25. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Л. А. Сиренко [и др.]; отв. ред. А. В. Топачевский. – Киев : Наук. думка, 1975. – 247 с.
26. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по фотосинтезу / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова ; под ред. И. П. Ермакова. – М. : Изд. центр «Академия», 2003. – 256 с.
27. Елизарова, В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа : автореф. дис. канд. биол. наук : 03.00.18 / В. А. Елизарова ; Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. – М., 1975. – 24 с.
28. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – М. : Дрофа, 2010. – 638 с.
29. Титова, М. С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* / М. С. Титова // *Вестн. Оренбург. гос. ун-та.* – 2010. – № 12 (118). – С. 9–12.
30. Нельсон, Д. Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. / Д. Нельсон, М. Кокс. – Т. 2 : Биоэнергетика и метаболизм. – М. : БИНОМ. Лаб. знаний, 2020. – 636 с.
31. Кретович, В. Л. Биохимия растений / В. Л. Кретович. – М. : Высш. школа, 1986. – 503 с.

32. Demming-Adams, B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin / B. Demming-Adams // *Biochem. Biophys. Acta (BBA) – Bioenergetics*. – 1990. – Vol. 1020, N 1. – P. 1–24. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-1](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-1)
33. Фотосинтетические пигменты в фитопланктоне Азовского моря / Ю. В. Косенко [и др.]. // *Изв. вузов. Сев.-Кавказ. регион. Естеств. науки*. – 2018. – № 3. – С. 88–97.
34. Минаев, О. В. Выращивание двухлеток судака в условиях карповых хозяйств II зоны рыбоводства / О. В. Минаев // *Молодежь в науке–2011 : прил. к журн. «Вест. НАН Беларуси» : материалы Междунар. науч. конф. молодых ученых, Минск, 25–29 апр. 2011 г. : в 5 ч. / ред. : В. Г. Гусаков [и др.]*. – Минск, 2012. – Ч. 4. – С. 106–112.
35. Яворская, Н. М. Содержание фотосинтетических пигментов в водорослях перифитона протоки Амурской (Хабаровский край) / Н. М. Яворская // *Регион. проблемы*. – 2017. – Т. 20, № 1. – С. 5–10.

References

- Silva J., Alves C., Pinteus S., Reboleira J., Pedrosa R., Bernardino S. *Chlorella. Nonvitamin and nonmineral nutritional supplements*. London, San Diego, 2019, pp. 187–193.
- Panahi Y., Khosroushahi A. Y., Sahebkar A., Heidari H. R. Impact of cultivation condition and media content on *Chlorella vulgaris* composition. *Advanced Pharmaceutical Bulletin*, 2019, vol. 9, no. 2, pp. 182–194. <https://doi.org/10.15171/apb.2019.022>
- Ballesteros-Torres J. M., Samaniego-Moreno L., Gomez-Flores R., Tamez-Guerra R. S., Rodríguez-Padilla C., Tamez-Guerra P. Production of amino acids and acylcarnitine by microalgae *Chlorella vulgaris* and *Chlorella sorokiniana* from wastewater culture. *Peer Journal*, 2019, vol. 7, p. e7977. <https://doi.org/10.7717/peerj.7977>
- Taubert A., Jacob T., Wilhelm C. Glycolate from microalgae: an effective carbon source for biotechnological applications. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, vol. 17, no. 8, pp. 1538–1546. <https://doi.org/10.1111/pbi.13078>
- Shalygo N. V., Manankina E. E., Romashko A. K., Erashevich V. S. Green bird food year round. *Nauka i innovatsii [Science and innovation]*, 2018, no. 2, pp. 24–27 (in Russian).
- Voloshin R. A., Rodionova M. V., Zharmukhamedov S. K., Veziroglu T. N., Allakhverdiev S. I. Biofuel production from plant and algal biomass. *International Journal of Hydrogen Energy*, 2016, vol. 41, no. 39, pp. 17257–17273. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2016.07.084>
- Waghmare A. G., Salve M. K., Leblanc J. G., Arya S. S. Concentration and characterization of microalgae proteins from *Chlorella pyrenoidosa*. *Bioresources and Bioprocessing*, 2016, vol. 3, art. 16. <https://doi.org/10.1186/s40643-016-0094-8>
- Sorokina K. N., Yakovlev V. A., Piligaev A. V., Kukushkin R. G., Pel'tek S. E., Kolchanov N. A., Parmon V. N. The potential use of microalgae as a raw material for bioenergy. *Kataliz v promyshlennosti [Catalysis in industry]*, 2012, no. 2, pp. 63–72 (in Russian).
- Khan M. I., Shin J. H., Kim J. D. The promising future of microalgae: current status, challenges, and optimization of a sustainable and renewable industry for biofuels, feed, and other products. *Microbial Cell Factories*, 2018, vol. 17, art. 36. <https://doi.org/10.1186/s12934-018-0879-x>
- Lakaniemi A.-M., Intihar V. M., Tuovinen O. H., Puhakka J. A. Growth of *Chlorella vulgaris* and associated bacteria in photobioreactors. *Microbial Biotechnology*, 2012, vol. 5, no. 1, pp. 69–78. <https://doi.org/10.1111/j.1751-7915.2011.00298.x>
- Bogdanova A. A., Flerova E. A. The effect of various concentrations of the nutrient medium on the increase in the biomass of the micro-growth of strain IFR № C-111. *Innovatsionnye napravleniya razvitiya APK i povyshenie konkurentosposobnosti predpriyatii, otraslei i kompleksov – vklad molodykh uchenykh: sbornik nauchnykh trudov po materialam XVI mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Yaroslavl', 23–25 yanvarya 2013 goda)* [Innovative directions in the development of agribusiness and increasing the competitiveness of enterprises, industries and complexes – the contribution of young scientists: a collection of scientific papers based on the materials of the 16th International scientific and practical conference (Yaroslavl, January 23–25, 2013)]. Yaroslavl, 2013, pp. 51–55 (in Russian).
- Kapustin N. K. *Cultivation of chlorella and its use in fattening pigs in the BSSR*. Abstract of Ph. D. diss. Tartu, 1984. 23 p. (in Russian).
- Zimina Zh. A. The effect of trace elements and the drug Humate +7 on the intensity of photosynthesis and the accumulation of dry matter in corn plants. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya [Successes in modern science]*, 2006, no. 4, pp. 48–49 (in Russian).
- Fisher W. W., Cannabis J., Johnson J. E. Manganese and the evolution of photosynthesis. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 2015, vol. 45, no. 3, pp. 351–357. <https://doi.org/10.1007/s11084-015-9442-5>
- Gol'd V. M., Gaevskii N. A., Golovanova T. I., Belonog N. P., Gorbaneva T. B. *Plant physiology*. Available at: http://bio.sfu-kras.ru/files/1839_Konspekt_lekcii_Fiziologiya_rastenii.pdf (accessed 11.02.2020) (in Russian).
- Belous O. G. The influence of trace elements on the intensity of photosynthesis of tea plants in the zone of wet subtropics of Russia. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya [Modern problems of science and education]*, 2011, no. 5. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4919> (accessed 08.01.2020) (in Russian).
- Luk'yanov V. A., Stifeev A. I. *Applied aspects of the use of microalgae in agrocenosis*. Kursk, Publishing House of the Kursk State Agricultural Academy, 2014. 181 p. (in Russian).
- Pirson A., Bergmann L. Manganese requirement and carbon source in *Chlorella*. *Nature*, 1955, vol. 176, no. 4474, pp. 209–210. <https://doi.org/10.1038/176209a0>
- Upitis V. V. *Macro and micronutrients in the optimization of mineral nutrition of microalgae*. Riga, Zinatne Publ., 1983. 240 p. (in Russian).

20. Andresen E., Peiter E., Küpper H. Trace metal metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, no. 5, pp. 909–954. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx465>
21. Il'yuchik I. A., Nikandrov V. N. *Chlorella vulgaris* culture growth and protein accumulation at MnCl₂ addition in nutrient medium. *Vesnik Paleskaga dzyarzhavnaga universiteta. Seryya pryrodaznauchykh navuk* [Bulletin of Polesky State University. Series in natural sciences], 2018, no. 1, pp. 53–64 (in Russian).
22. Il'yuchik I. A., Nikandrov V. N. Changes in the proteolytic activity of *Chlorella vulgaris* cell homogenates and functional-metabolic rearrangements of the culture during growth in the presence of MnCl₂. *Vesnik Paleskaga dzyarzhavnaga universiteta. Seryya pryrodaznauchykh navuk* [Bulletin of Polesky State University. Series in natural sciences], 2018, no. 2. pp. 25–33 (in Russian).
23. Mel'nikov S. S., Manankina E. E., Shalygo N. V., Budakova E. A. (comp.). *Catalog of the genetic fund of economically useful species of algae*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 101 p. (in Russian).
24. Mansurova I. M., Stel'makh L. V. The influence of various nitrogen sources on the growth of dinofit algae of the Black Sea. *Voprosy sovremennoi al'gologii* [Questions of modern algology], 2014, no. 2. Available at: <http://algology.ru/598> (accessed 11.02.2020) (in Russian).
25. Sirenko L. A., Sakevich A. I., Osipov L. F., Topachevskii A. V. *Methods of physiological and biochemical studies of algae in hydrobiological practice*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1975. 247 p. (in Russian).
26. Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. *Large workshop on photosynthesis*. Ed. I. P. Ermakova. Moscow, Izdatel'skii tsentr "Akademiya" Publ., 2003. 256 p. (in Russian).
27. Elizarova V. A. *The content of photosynthetic pigments in phytoplankton of reservoirs of various types*. Abstract of Ph. D. diss. Moscow, 1975. 24 p. (in Russian).
28. Koshkin E. I. *Physiology of crop sustainability*. Moscow, Drofa Publ., 2010. 638 p. (in Russian).
29. Titova M. S. The content of photosynthetic pigments in the needles of *Picea abies* and *Picea koraiensis*. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Orenburg State University], 2010, no. 12 (118), pp. 9–12 (in Russian).
30. Nelson D. L., Cox M. M. *Lehninger Principles of Biochemistry*. 7th ed. New York, W.H. Freeman and Company. 1312 p. (Russ. ed.: Nel'son D., Koks M. *Osnovy biokhimii Lenindzhera. Tom 2*. Moscow, Binom. Laboratoriya znaniy Publ., 2020. 636 p.).
31. Kretovich V. L. *Biochemistry of plants*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1986. 503 p. (in Russian).
32. Demming-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1990, vol. 1020, no. 1, pp. 1–24. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-1](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-1)
33. Kosenko Yu. V., Baskakova T. E., Barabashin T. O., Safronova L. M. Photosynthetic pigments in the phytoplankton of the Sea of Azov. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Severo-Kavkazskii region. Estestvennye nauki = Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus Region. Natural Science*, 2018, no. 3, pp. 88–97 (in Russian).
34. Minaev O. V. Cultivation of two-year-old zander in the conditions of carp farms of the II fish farming zone. *Molodezh' v nauke – 2011: prilozhenie k zhurnalu "Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi": materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii molodykh uchenykh (g. Minsk, 25–29 aprelya 2011 goda). Chast' 4* [Youth in Science–2011: appendix to the journal "Vetsti Natsyonal'nay Akademii Navuk Belarusi": materials of the International scientific conference of young scientists (Minsk, April 25–29, 2011). Part 4]. Minsk, 2012, pp. 106–112 (in Russian).
35. Yavorskaya N. M. Content of photosynthetic pigments in algae of the Amurskaya Channel (Khabarovsk Territory). *Regional'nye problemy* [Regional issues], 2017, vol. 20, no. 1, pp. 5–10 (in Russian).

Информация об авторах

Илючик Ирина Анатольевна – аспирант, ст. преподаватель. Полесский государственный университет (ул. Днепровской флотилии, 23, 225710, г. Пинск, Республика Беларусь). E-mail: irina.iliuchik@mail.ru

Никандров Виталий Николаевич – д-р биол. наук, профессор. Полесский государственный университет (ул. Днепровской флотилии, 23, 225710, г. Пинск, Республика Беларусь).

Information about the authors

Irina A. Ilyuchyk – Postgraduate student, Senior Lecturer. Polesky State University (23, Dnieper Flotilla Str., 225710, Pinsk, Republic of Belarus). E-mail: irina.iliuchik@mail.ru

Vitaliy N. Nikandrov – D. Sc. (Biol.), Professor. Polesky State University (23, Dnieper Flotilla Str., 225710, Pinsk, Republic of Belarus).