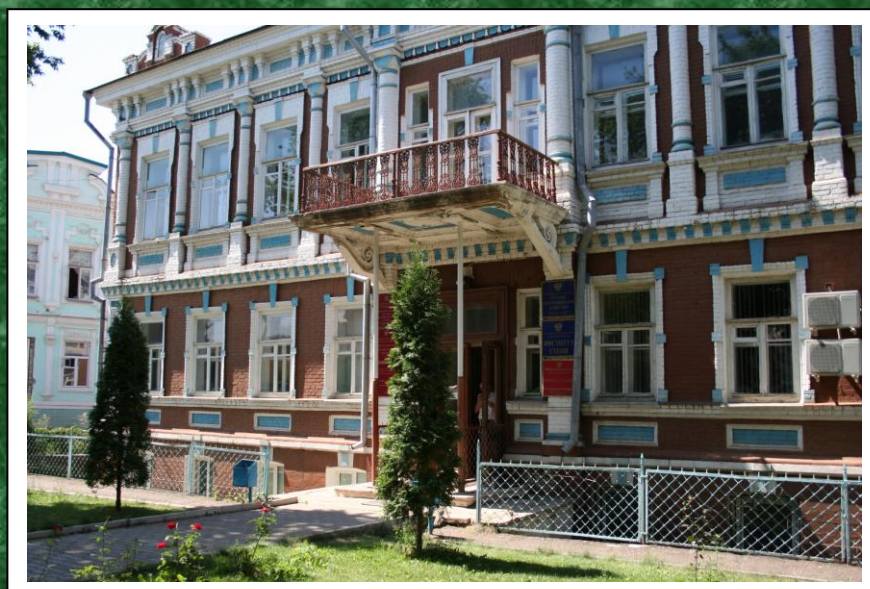


ISSN 2304-9081

Учредители:
Уральское отделение РАН
Оренбургский научный центр УрО РАН

Бюллетень
Оренбургского научного центра
УрО РАН
(электронный журнал)



2012 * № 3

On-line версия журнала на сайте
<http://www.elmag.uran.ru>

© М.Е. Игнатенко, Н.В. Немцева, 2012

УДК 574.58

М.Е. Игнатенко, Н.В. Немцева

МЕХАНИЗМЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АВТОТРОФНОГО И ГЕТЕРОТРОФНОГО КОМПОНЕНТОВ В АЛЬГОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН, Оренбург, Россия

В обзоре обобщены и проанализированы литературные данные о механизмах взаимодействия водорослей и бактерий в альгобактериальных ассоциациях в лабораторных и природных условиях. Показано, что между компонентами альгобактериального сообщества существуют как элементы симбиоза, так и антагонизма, взаимодействие симбионтов осуществляется посредством трофических и функциональных связей.

Ключевые слова: водоросли, бактерии-симбионты, альгобактериальные ассоциации, автотроф, гетеротроф.

M.E. Ignatenko, N.V. Nemtseva

MECHANISMS OF INTERACTION OF AUTOTROPHIC AND HETEROTROPHIC COMPONENTS IN ALGOBACTERIAL COMMUNITIES

Institute of Cellular and Intracellular Symbiosis UrD RAS, Orenburg, Russia

Literature data about the mechanisms of interaction between algae and bacteria in algebacterial associations in laboratory and natural conditions were compiled and analyzed. It was shown that there were elements of symbiosis and antagonism among the components of algebacterial communities. Symbiotic interaction realized through trophic and functional connections.

Key words: algae, bacterial symbionts, algebacterial association, autotroph, heterotroph.

Среди известных в природе симбиозов наиболее древними и экологически значимыми являются симбиотические ассоциации водорослей с гетеротрофными организмами [20]. В природе и лабораторных условиях рост водорослей сопровождается развитием микроорганизмов, которые принято называть сопутствующими [4]. Основными симбионтами водорослей в водных и почвенных биоценозах являются бактерии [5, 12, 16]. Во взаимодействиях водорослей и бактерий наблюдаются преимущественно явления ассоциации, в которых водоросли, как фототрофные организмы, являются центрами их организации [15].

Ценозообразующая роль водорослей обусловлена, во-первых, образова-

нием слизистых чехлов или колониальной слизи, которые способны поглощать и удерживать большое количество воды; во-вторых, выделением внеклеточных органических веществ различной химической природы, которые используются микроорганизмами-спутниками как источники питания [20, 40]. В итоге, поверхность талломов или отдельных клеток водорослей представляет собой идеальную экологическую среду (определяемую в гидробиологии как «фикосфера» [42]) для многих микроорганизмов, находящих здесь оптимальные условия для своего существования.

Примерами подобных альгобактериальных ассоциаций являются циано-бактериальные маты – автономные сообщества, в которых присутствуют сине-зеленые водоросли (Cyanophyta), выполняющие продукционную функцию в углеродном цикле, а также различные бактерии, осуществляющие деструкцию продуцируемого водорослями органического вещества. Именно эти сообщества, будучи древними обитателями Земли, процветающими в докембрийский период в мелководных водоемах, сформировали кислородную атмосферу планеты [19].

Поскольку для всех организмов первоочередное значение имеет питание, то наибольшее распространение при формировании альгобактериальных ассоциаций получили трофические связи, при которых взаимодействующие микроорганизмы связаны между собой либо конкуренцией за общие субстраты, либо кооперацией в их использовании [41].

Прижизненные внеклеточные выделения водорослей (углеводы, липиды, полипептиды, органические кислоты и аминокислоты, витамины) могут являться для бактерий-спутников источником питания или, наоборот, лимитирующим фактором [40]. К настоящему времени среди экзометаболитов водорослей выделено и идентифицировано более 300 веществ, относящихся к различным классам химических соединений [27, 35, 44].

Установлено, что постоянным компонентом водорослевых экзометаболитов являются органические кислоты (муравьиная, уксусная, пропионовая, щавелевая и др.), составляющие от 13 до 25% от общего количества растворенного органического вещества (РОВ) [43, 46]. На долю углеводов, представленных, главным образом, глюкозой, галактозой, ксилозой, арабинозой, приходится от 20 до 40% РОВ. В результате процессов лизиса и размножения водорослевых клеток в окружающую среду выделяются различные аминокислоты, полипеп-

тиды и липиды (последние составляют до 30% от общего количества РОВ). Все перечисленные выше соединения, экскретируемые водорослями, так или иначе, влияют на сопутствующую им бактериофлору [20, 30].

Исследованиями Н.Я. Тиберкевич и А.И. Сакевич [37] показано, что в лаг- и стационарной фазах роста водорослевых культур в их средах преобладают преимущественно высокомолекулярные экзометаболиты (углеводы, полисахариды, липиды, азотсодержащие вещества и др.), этот же период сопряжен со вспышкой роста бактерий в культуральных средах водорослей. Стимуляция массового развития сопутствующей бактериофлоры обусловлена тем, что экскретируемые водорослями высокомолекулярные метаболиты не могут утилизироваться водорослевыми клетками без помощи бактерий, благодаря экзоферментам которых данные соединения расщепляются до низкомолекулярных. В экспоненциальной фазе роста более 70% выделений составляют органические кислоты (низкомолекулярные соединения), которые легко реутилизируются самими водорослями и не стимулируют развития сопутствующих бактерий. По этой причине в экспоненциальной фазе отмечается подавление бактерий-спутников.

Водоросли также способны регулировать количество видов и численность бактериальных симбионтов при формировании и развитии альгобактериального сообщества, о чем свидетельствуют изменения в составе бактерий-спутников в зависимости от физиологического возраста альгокультуры [2]. Показано, что «молодые» культуры водорослей отличаются большим видовым разнообразием гетеротрофного компонента, однако по мере старения культуры состав сопутствующей бактериофлоры становится более однородным. В старых культурах обнаруживаются бактерии 2-3 видов, и, как правило, это связывают с негативным воздействием продуктов распада старых клеток водорослей, действием высокого окислительно-восстановительным потенциалом [15].

Взаимодействия водорослей и бактерий в лабораторных культурах и природных альгобактериальных ассоциациях включают как элементы симбиоза, так и антагонизма [17]. Описано обратное (негативное) действие водорослей на сопутствующую микрофлору, когда водорослевые экстракты выступают лимитирующим фактором и проявляют бактериостатическую или бактерицидную активность, подавляя рост «нежелательных» микроорганизмов [18].

Так, установлено выраженное антибактериальное действие метаболитов

водорослей *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Platymonas viridis* Rouch. и *Nephrochloris salina* Carter по отношению к культурам *Staphylococcus aureus*, *S. saprophyticus*, *Proteus mirabilis*, *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Vibrio paracholerae* [13]. Аналогичный эффект подавления роста энтеробактерий отмечен у экстрактов галофильной водоросли *Dunaliella salina*, который выражается значительным падением численности жизнеспособных бактерий и укорочением сроков их выживания в рапе в присутствии дуналиеллы, что предположительно связано с бактерицидным действием белково-хлорофильного комплекса водоросли [11, 23, 26, 33]. Выявлено губительное действие экстрактов культуральных жидкостей *Scenedesmus obliquus*, *S. quadricauda* и *Chlorella vulgaris* на рост условно-патогенных бактерий *Staphylococcus aureus*, *Citrobacter* sp., *Pseudomonas* sp., *Klebsiella* sp. [20].

В качестве одного из факторов антагонизма при взаимодействии водорослей и бактерий в альгобактериальных ассоциациях следует рассматривать перекись водорода, продуцируемую водорослями в процессе фотосинтеза [34, 47]. Пероксид водорода является одной из разновидностей активных форм кислорода (АФК) [24, 28]. Как известно, роль АФК в жизнедеятельности клетки неоднозначна. В низких концентрациях эти соединения выполняют функцию сигнальных молекул, при участии которых развиваются ответные реакции на стресс, реализуются программы роста и развития клетки [29]. Ранее, например, установлено, что зеленой водоросли хлорелле после продолжительного периода голодания для нормального функционирования необходимы небольшие добавки перекиси водорода, что, вероятно, связано со способностью данного соединения к восстановительным реакциям [31].

Перекись водорода участвует в одной из важных реакций биосинтеза – индуцированном восстановлении нитратов до аммиака, что имеет существенное значение для жизнедеятельности, поскольку аммонийный азот водоросли используют лучше, чем нитратный. Аммиак легко проникает через клеточные и субклеточные мембраны и активирует ферментативные процессы в клетке. В то же время при неблагоприятных для клетки условиях содержание активных форм кислорода начинает быстро нарастать, что может привести к развитию окислительного стресса. Поскольку данные соединения обладают высокой реакционной способностью и могут окислять практически все классы биологических молекул (белки, липиды мембран, молекулы ДНК), они способны вызы-

вать разрушение мембран, повреждение белков и др., то есть инициировать гибель клетки [29]. Исходя из этого, опасность перекиси водорода связана с ее двойственной химической природой – способностью как к восстановительным, так и окислительным реакциям [31].

Антагонистический характер взаимодействия водорослей с сопутствующими микроорганизмами также может быть обусловлен лизоцимной активностью водорослей. Известно, что водоросли являются продуцентами обширной группы мурамидиз (лизоцимов) [1, 3, 6]. Бактерицидная активность лизоцима отмечена преимущественно в отношении грамположительных бактерий, что же касается грамотрицательных микроорганизмов, то общеизвестна их устойчивость к воздействию мурамидаз [7]. Продукция лизоцима выявлена у широкого круга водорослей, среди них синезеленые водоросли - *Spirulina platensis*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Microcystis flos-aquae* (Wittr) Kirchn., *Anabaena spiroides* Klebs, *A. angustus* Bern; хлорококковые водоросли - *Scenedesmus quadricauda* (Turp) Breb, *Ankistrodesmus angustus* Bern., *A. acicularis* (A. Br.) Korsch., *Pediastrum boryanum* Turp Menegh, а также диатомовые - *Diatoma vulgare* Bory, *Synedra ulna* (Nyzsch.) Ehr. [1, 25]. Для того, чтобы противостоять воздействию лизоцима, у бактерий выработался защитный механизм – антилизоцимная активность. Это свойство, впервые обнаруженное у бактерий [7], впоследствии найдено и у многих синезеленых и зеленых водорослей (*Aphanizomenon elenkinii*, *Anabaena constricta*, *Oscillatoria limnetica* f. *limnetica*, *Pediastrum simplex*, *P. tetras*, *Coelastrum microporum*, *Chlorella vulgaris*) [6, 8, 39]. Наличие лизоцимной и антилизоцимной активности у гидробионтов позволило выделить функциональную систему «лизоцим - антилизоцим» и определить ее роль в формировании водных сообществ [1, 7, 36].

Не менее интересна роль гетеротрофного компонента альгобактериальных сообществ. Как правило, в ассоциации с водорослью обнаруживаются от 7 до 16 видов бактерий-спутников. Установлено, что одни из них прочно связаны ценотическими взаимодействиями с водорослью и являются постоянными (доминантными) ее симбионтами, другие же входят в состав альгобактериального сообщества в качестве минорного компонента [4, 40]. Однако до сих пор открытыми остаются вопросы, почему одни виды доминируют в ассоциации, а другие входят в сообщество в качестве минорной составляющей, и какова их роль.

Согласно литературным данным, сообщество сопутствующих водорослям микроорганизмов может быть представлено бактериями родов *Azotobacter*, *Azomonas*, *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Agrobacterium*, *Flavobacterium*, *Acinetobacter*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Rhodococcus*, *Microbacterium* [5, 15, 16]. Кроме того, в ассоциации с водорослью нередко обнаруживаются условно-патогенные и патогенные микроорганизмы, такие как *Pseudomonas fluorescens*, *P. aeruginosa*, *Legionella* sp., холерные вибрионы и др. [2, 7, 38].

Бактерии-спутники оказывают как позитивное, так и негативное воздействие на автотрофный компонент альгобактериального сообщества. Стимулирующее влияние сопутствующей бактериофлоры на рост водорослей обнаруживается при сравнительном анализе развития аксеничных и ассоциативных культур [5, 9, 22]. Так, на примере культуры морской жгутиковой зеленой водоросли *Dunaliella maritima* было показано, что ассоциативная культура характеризуется более длительной стационарной фазой и лучшим физиологическим состоянием, чем монокультура, что, в свою очередь, связано с деятельностью сопутствующих бактериальных симбионтов, утилизирующих продукты автоингибирования водорослей [9].

Стимулирующее влияние бактерий на водоросли заключается и в том, что, осуществляя минерализацию, бактерии-спутники превращают высокомолекулярные (органические) соединения в низкомолекулярные (неорганические), доступные для водоросли [37].

Положительное воздействие сопутствующей водорослям бактериофлоры также связано с их способностью к разложению токсичной перекиси водорода, выделяющейся в среду в процессе фотосинтеза водорослей [41]. Таким образом, во взаимодействии водорослей и бактерий в альгобактериальных сообществах прослеживаются субстрат-ферментные взаимоотношения: водоросли являются продуцентами токсичной перекиси водорода (субстрат), в разложении которой принимает участие каталаза (фермент) сопутствующих микроорганизмов. На модельных экспериментах с микробными культурами было отмечено, что по мере достижения культурой стационарного состояния устанавливается прямая связь между активностью каталазы микроорганизмов и количеством потребляемого субстрата (перекиси водорода) [29]. Это позволило исследователям, основываясь на результатах математического анализа ферментативного процесса, высказать предположение о возможности существования функцио-

нальной системы «перекись водорода - каталаза» в микробном сообществе. Позднее существование данной функциональной системы в альгобактериальных ассоциациях было доказано экспериментально [21].

Позитивная роль бактерий в формировании и регулировании симбиотических взаимоотношений в альгобактериальном сообществе может быть связана с тем, что в их присутствии повышается концентрация углекислого газа в среде и снижается уровень кислорода, что благоприятно сказывается на ассимиляционном коэффициенте и росте водорослей [45]. Кроме того, бактериисимбионты способны синтезировать биологически активные вещества - витамины, ауксины и прочие соединения, влияющие на жизнедеятельность водорослевой культуры [2, 10]. Например, синтез витаминов В₃ и В₁₂ обнаружен у штаммов *Pseudomonas*, *Flavobacter*, *Sarcina* – симбионтов синезеленой водоросли *Nostoc paludosum*. У бактерий-спутников *Anabaena cylindrical* Lemm. описана продукция витаминов В₂ и В₁₂ [40]. Во внеклеточных выделениях *Azotobacter chroococcum*, основного симбионта *Calothrix elenkinii* Kossinsk, обнаружены тиамин, биотин, пиридоксин, никотиновая и пантотеновая кислоты. Выявлено стимулирующее влияние данных соединений на фиксацию азота водорослью [2].

Положительное влияние симбионтной бактериофлоры на водоросли отмечено на примере альгобактериальной ассоциации, автотрофной компонент которой представлен зеленой водорослью *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova, а гетеротрофный – бактериями родов *Pseudomonas*, *Erwinia*, *Rhodococcus*, *Hyphomicrobium*. На модели данной ассоциации установлено, что присутствие бактерий-спутников снижает чувствительность водоросли к степени освещенности и способствует ее выживанию в темноте. Аналогичная тенденция была отмечена на модели альгобактериальной ассоциации желто-зеленой водоросли *Pleurochloris magna* Voge-Pet. [12, 20].

Однако бактерии-спутники могут выступать и в роли антагонистов по отношению к культуре водоросли-симбионта. Ингибирующее влияние бактерий на водоросли обусловлено действием бактериальных метаболитов, главным образом, антибиотиков, лизоцимов и др. [7, 14].

Отмечено, что при неблагоприятных для роста и развития водорослей условиях, таких как истощение или закисление среды культивирования, накопление продуктов метаболизма, изменение температурного режима, в культурах

наблюдается массовое развитие бактерий. Ослабленные водорослевые клетки заселяются бактериями-антагонистами, приводящими к деструкции клеток водорослей [40].

Таким образом, в лабораторных и природных условиях основными симбионтами водорослей являются бактерии. Видовой состав сопутствующей бактериофлоры крайне разнообразен. Между водорослями и бактериями-спутниками существуют сложные биоценотические взаимосвязи, включающие элементы симбиоза и антагонизма.

Важную роль при формировании альгобактериального сообщества и регулировании взаимоотношений между его членами играют метаболиты, выделяемые водорослями и бактериями-спутниками в процессе своей жизнедеятельности. Однако взаимодействия водорослей и сопутствующих микроорганизмов в рамках альгобактериального сообщества не ограничиваются только трофическими связями на уровне «автотроф-гетеротроф», здесь также включаются и функциональные системы, например система «лизоцим - антилизоцим», «перекись водорода водорослей – каталазная активность бактерий» и другие.

(Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа» (проект № 12-П-4-1039) и гранта УрО РАН № 12-И-4-2034).

Литература.

1. Алехина Г.П. Лизоцимная и антилизоцимная активность альгофлоры в водных биоценозах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 1996. 25.
2. Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев, Наукова думка, 1990.
3. Багнюк В.М., Ноженко Л.С., Закордонец О.А. Литические бактерии в активном иле станции биохимической очистки сточных вод. Микробиология. 1983. 2: 15-21.
4. Борисова Е.В. Видовой состав бактерий, сопутствующих микроводорослям в культуре (обзор литературы). Журн. Альгология. 1996. 3: 303 - 313.
5. Борисова Е.В., Ногина Т.М. Бактерии рода *Rhodococcus*, сопутствующие зеленым водорослям в природе и при лабораторном культивировании. Гидробиол. журнал. 1997. 3: 44-50.
6. Бухарин О.В., Немцева Н.В., Алехина Г.П. Лизоцимная и антилизоцимная активность альгофлоры. Микробиология. 1997. 3: 429-432.
7. Бухарин О.В., Литвин В.Ю. Патогенные бактерии в природных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 1997.
8. Бухарин О.В., Немцева Н.В. Система «лизоцим - антилизоцим» и ее роль в обеспечении симбиотических связей гидробионтов. Успехи современной биологии. 2002. 4: 326 -334.
9. Вольберг М.М. Взаимодействие популяций микроводорослей и бактерий в модельной системе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 1988. С. 24.
10. Воробьева Л.И. Пропионовокислые бактерии. М., МГУ, 1995.
11. Герасименко Л.М., Митюшина Л.Л., Намсараев Б.Б. Маты *Microcoleus* из алкалофильных

- и галофильных сообществ. Микробиология. 2003. 72 (1): 84-92.
12. Глаголева О.Б., Зенова Г.М., Добровольская Т.Г. Взаимодействие водорослей и бактерий-спутников в ассоциативных культурах. Альгология. 1992. 2: 57-63.
 13. Гольдин Е.Б., Гольдина В.Г. Антибактериальные свойства метаболитов водорослей в модельных экспериментах. Альгология. 1999. 2: 34.
 14. Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М.: «Наука», 1977.
 15. Горобец О.Б., Блинкова Л.П., Батуро А.П. Влияние микроводорослей на жизнеспособность микроорганизмов в естественной и искусственной среде обитания. Журн. микробиол. 2001. 1: 104-108.
 16. Дедыш С.Н., Зенова Г.М., Добровольская Р.Г., Грачева Т.А. Структура альгоценозов, формирующихся в период «цветения» почвы. Альгология. 1992. 2: 63-69.
 17. Держинская И.С. Альго-бактериальные аспекты интенсификации биогидрохимического круговорота в техногенных экосистемах. – Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 51 с.
 18. Дудниченко Т.И. Изучение взаимоотношений *Naematococcus pluvialis* Flotow et Wille (Chlorophyta) и сопутствующих бактерий. Альгология. 1999. 2: 47.
 19. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии М.: Наука, 2003.
 20. Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н. и др. Экологические связи водорослей в биоценозах. Микробиология. 1995. 2: 149 - 164.
 21. Игнатенко М.Е. Характеристика симбиотических связей микроорганизмов в альгобактериальных сообществах природных водоемов. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2008. С. 19.
 22. Ключенко П.Д., Медведев В.А., Борисова Е.В. и др. Особенности накопления нитритного азота в культурах хлорококковых (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водорослей. Альгология. 2000. 3: 257 - 264.
 23. Максимова И.В., Сидорова О.А. Светозависимый антибактериальный эффект водорослей и его экологическое значение (обзор). Гидробиол. журнал. 1986. 22 (6): 3-11.
 24. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений. Соросовский образовательный журнал. 1999. 9: 20 - 26.
 25. Немцева Н.В. Микробиологическая характеристика биоценологических взаимоотношений гидробионтов и ее значение в санитарной оценке водоемов. Автореф. дисс. ... докт. мед. наук. Челябинск, 1998. С.38.
 26. Немцева Н.В., Селиванова Е.А., Плотников А.О. Роль симбиотических взаимодействий в выживании микроорганизмов в гипергалинных водоемах. Журн. микробиол. 2006. 4: 117-120.
 27. Пименова М.Н., Пискунова Н.Ф. Метаболизм органических соединений у микроводорослей. Успехи микробиологии. 1977. 12: 42-57.
 28. Плетюшкина О.Ю., Фетисова Е.К., Лямзаев К.Г., др. Пероксид водорода, образуемый внутри митохондрий, участвует в передаче апоптозного сигнала от клетки к клетке. Биохимия. 2006. 71 (1): 75-84.
 29. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М., 2007.
 30. Сакевич А.И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наук. думка. 1985.
 31. Самуилов В.Д. Перекись водорода ингибирует рост цианобактерий. Журн. Биохимия. 1999. 1: 33 - 34.
 32. Санитарная микробиология эвтрофных водоемов / Григорьева Л.В., Касьяненко А.М., Корчак Г.И. и др.; Под. ред. М.Г. Шандалы, Л.В. Григорьевой. Киев: Здоров'я. 1985.
 33. Селиванова Е.А. Симбиотические связи микроорганизмов в планктонных сообществах соленых водоемов: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Оренбург, 2007. 23 с.
 34. Синельников В.Е. Откуда в реке перекись. Химия и жизнь. 1980. 12: 60-61.
 35. Сиренко Л.А., Carmichael W.W. Эвтрофирование водоемов и токсичность Cyanophyta.

- Альгология. 1999. 2: 132.
36. Соловых Г.Н. Система «лизоцим - антилизоцим» микроорганизмов в формировании водных сообществ пресноводных водоемов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Челябинск, 1995. 46 с.
 37. Тиберкевич Н.Я., Сакевич А.И. Коррелятивные связи между фотосинтезом и количеством бактерий-спутников в культурах водорослей. Журн. Альгология. 1999. 2: 141.
 38. Титова С.В. Культивирование *Vibrio cholerae* с зелеными водорослями в эксперименте. Микробиология. 2000. 2: 19-22.
 39. Шабанов С.В. Биологическая роль антилизоцимной активности у водорослей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2001. 23 с.
 40. Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействия азотфиксирующих синезеленых водорослей с микроорганизмами-спутниками / Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. М.: «Наука», 1974. 61-78.
 41. Экология микроорганизмов: Учеб. для студ вузов / А.И. Нетрусов, Е.А. Бонч-Осмоловская, В.М. Горленко и др.; Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2004.
 42. Bell W., Mitchell R. Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. Jn. Biol. Bull., 1972. 2: 265-277.
 43. Bergman B., Bergman K., Rasmussen U. Cyanobacteria in symbioses with plants and fungi / J. Seckbach (ed.), Enigmatic Microorganisms and life in Extreme Environments, 1999. P. 615-627.
 44. Carmichael W.W., Falconer I.R. Diseases related to freshwater blue-green alga toxins and their control measures. Jn. Algal toxins in seafood and drinking water. 1993. 186 - 209.
 45. Herbst V., Overbeek J. Metabolic coupling between the alga *Oscillatoria redekei* and accompanying bacteria. Jn. Naturwissenschaften. 1978. 11: 598-599.
 46. Huss V.A.R. Freshwater algal symbioses in protozoa and invertebrates / J. Seckbach (ed.), Enigmatic Microorganisms and life in Extreme Environments, 1999. P. 641-650.
 47. Zepp R.G., Skurlatov Y.I., Pierce J.T. Algal-induced decay and formation of hydrogen peroxide in water: its possible role in oxidation of anilines by algae. Jn. Photochemistry of environmental aquatic systems. 1987. 215-224.

Поступила 24.09.2012

(Контактная информация: Игнатенко Марина Евгеньевна – к.б.н., старший научный сотрудник лаборатории водной микробиологии Института клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН; тел.: (3532) 775417; E-mail: ignatenko_me@mail.ru)