

УДК 581.1:58.035.5:582.272.7

И.В. ТРОПИН¹, М.В. МАКАРОВ²

¹Московский ун-т им. М.В. Ломоносова, кафедра общей экологии,
119899 Москва, ГЗ МГУ (д.1, корпус 12), e-mail: biom@biophys.msu.ru

²Мурманский морской биологический ин-т КНЦ РАН,
Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: science@mmbi.info

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *FUCALES (PHAEOPHYTA)* БАРЕНЦЕВА МОРЕЯ ПОСЛЕ ПОЛЯРНОЙ НОЧИ

В ходе 43-суточного натурального и лабораторного экспериментов изучены изменения концентрации фотосинтетических пигментов, видимого фотосинтеза и углеродного обмена, произошедшие у фукусовых *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol, *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. Баренцева моря после полярной ночи. Представленные данные обсуждаются с учетом адаптации фотосинтетического аппарата водорослей к условиям длительной низкой освещенности и анатомо-морфологических различий их талломов. Высказывается предположение о факультативной гетеротрофии литоральных фукусовых.

Ключевые слова: *Fucales*, литоральные водоросли, полярная ночь, видимый фотосинтез, пигменты.

Введение

Физиологическая активность морских макроводорослей высоких широт существенно зависит от сезона года и солнечной радиации в этих районах. Особый интерес вызывают изменения фотосинтетической активности водорослей в периоды полярного дня/ночи, когда нарушается привычное для средних и экваториальных широт чередование света/темноты, задающее ритмичность многим физиологическим процессам у растений.

Известно, что водоросли Баренцева моря способны осуществлять фотосинтез "ночью" в период полярного дня (Тиховская, 1940). Однако данные о фотосинтетической активности водорослей в условиях длительной темноты разноречивы (Drew, Hastings, 1992; Henley, Dunton, 1995, 1997). На основании ранних исследований с использованием $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ (Быков, 2000) была установлена принципиальная возможность фотосинтетической активности у водорослей южного побережья Баренцева моря в условиях полярной ночи.

Несомненно, что основную роль в адаптации водорослей к условиям непродолжительной освещенности светом низкой интенсивности и измененного спектрального состава должен играть фотосинтетический аппарат водорослей и, в частности, состав и количество пигментов (Кахнович, 1983). При уменьшении освещенности в зимнее время как проявление онтогенетической световой адаптации у водорослей средних широт увеличивается содержание фотосинтетических пигментов (Stengel, Dring, 1998). В то же время у антарктических водорослей зимой содержание пигментов снижается по сравнению с их максимумом летом и, как следствие, снижается активность фотосинтеза (ФС) (Gomez, Wiencke, 1997).

© И.В. Тропин, М.В. Макаров, 2004

Таким образом, вопрос о состоянии фотосинтетического аппарата и механизмах, позволяющих водорослям в условиях отрицательных температур переживать длительную темноту, остается невыясненным. Поэтому нашей целью было в условиях натурального эксперимента изучить физиологическое состояние фукусовых Баренцева моря, переживших длительную темноту.

Методика

Постановка натурального эксперимента. Неповрежденные 2-3-летние талломы *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol, *Fucus vesiculosus* L. и *Fucus serratus* L. собирали на литорали Баренцева моря (биостанция Дальние Зеленцы ММБИ КНЦ РАН, 69° с.ш. 36° в.д.) 18 декабря (в начале полярной ночи). Максимальная интенсивность освещения в период полярной ночи в полдень при безоблачном небе составляла 2 мкМ/м²с, а при облачности – не более 1 мкМ/м²с (табл. 1). Водоросли помещали в мешки из темного материала, задерживающего более 90 % света (для усиления эффекта полярной ночи), но не препятствующие водообмену, и оставляли в море на глубине 1 м. Уровень освещенности в мешках в полдень составлял 0,01 мкМ/м²с. Через 36 суток часть талломов водорослей (по 20 ± 3 г сырой массы), содержащихся в мешках, использовали для лабораторных экспериментов и определения содержания пигментов. Оставшиеся водоросли в тот же день помещали в светлые матерчатые мешки, пропускающие более 90 % света (сумеречное освещение) и оставляли на 8 дней в море для наблюдения за процессами восстановления структуры и функций фотосинтетического аппарата. Контрольными образцами были водоросли, собранные на литорали после окончания полярной ночи (см. табл. 1).

Постановка лабораторного эксперимента. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата водорослей оценивали по интенсивности видимого фотосинтеза (ФС) сразу после завершения натурального эксперимента и в ходе последующей инкубации растений в лаборатории (см. табл. 1).

Во время эксперимента водоросли, очищенные от видимых эпифитов и эпибионтов, содержали в 3-литровых стеклянных сосудах, заполненных морской водой (соленость 34‰, pH 8,2-8,3), из расчета 1 г сырой массы на 50 мл среды. Сосуды с водорослями хранили при температуре 1 ± 1 °С, фотопериоде 24:0 (свет:темнота), различной освещенности в зависимости от условий эксперимента (см. табл. 1) и воздушной барботации среды. Воду в сосудах меняли раз в 2 дня. Все натурные и лабораторные эксперименты проводили в 2-кратной повторности.

Измерение содержания кислорода и бикарбоната. Скорость изменения содержания кислорода на свету определяли, инкубируя талломы при соответствующих условиях (см. табл. 1) в 0,5-литровых стеклянных банках, полностью заполненных водой, отфильтрованной через фильтр (Millipore, США) толщиной 0,45 мм и плотно закрытых полиэтиленовыми крышками. По окончании инкубации талломы возвращали в исходные 3-литровые сосуды. Банки закрывали полиэтиленовыми крышками и оставляли в темноте при температуре +1±1 °С. В течение последующих 90 мин измеряли содержание растворенного кислорода в воде и бикарбоната.

Измерения первого до и после инкубации талломов проводили с помощью кислородного датчика Model 97-08 (Orion Research, США). Скорость изменения потребления кислорода водорослями рассчитывали в мкг O₂/г сырой массы таллома в час.

Таблица 1. Условия проведения натуральных и лабораторных экспериментов

Дата	Последовательность проведения эксперимента	Условия постановки краткосрочных опытов для оценки физиологической функции водорослей					Начало гражданских сумерек	Восход солнца	Прохождение солнца через меридиан	Закат солнца	Окончание гражданских сумерек
		Условия эксперимента	Измеряемый параметр	Температура воды, °C	Освещенность, мкМ/(м ² с)	Время инкубации, ч					
18.12.2000	Постановка натурного эксперимента			0 ± 1	1		09:58				14:58
12.01.2001	Окончание полярной ночи						09:48	12:12	12:43	13:16	15:40
23.01.2001	Завершение натурного эксперимента		П	+0,5	6		09:17	10:52	12:47	14:43	16:18
23.01.2001	Оценка физиологического состояния	Т	ФС	-1,5	6	3					
24.01.2001	Постановка лабораторного эксперимента	Т	ФС	1	6,6	3					
25.01.2001	Инкубация при освещенности 6,6 мкМ/м ² с	С	ФС	2	17	3					
28.01.2001	Отбор видов с литорали		П				09:01	10:26	12:48	15:12	16:36
29.01.2001											
30.01.2001	Инкубация при освещенности 17 мкМ/м ² с	Т	ФС	2	17	3					
31.01.2001		С	ФС	1	17	3					
30.01.2001	Отбор видов из светлых мешков (восстановление)	В	П								

Примечание. Инкубация в лабораторном эксперименте при непрерывном 24-часовом освещении. Обозначения: Т – водоросли, содержавшиеся в темных мешках (темнота), В – в светлых мешках (восстановление после темноты), С – водоросли, взятые с литорали (сумеречное освещение), ФС – фотосинтез, П – пигменты.

Астрономические данные рассчитаны на сайте U.S. Naval Observatory Astronomical Applications Department (<http://aa.usno.navy.mil/data/>)

Относительную интенсивность видимого фотосинтеза рассчитывали по формуле: (экспериментальные данные – контроль)/контроль $\times 100$ %. Первое измерение в серии служило контролем. При расчете относительной интенсивности учитывали различие в уровнях освещенности талломов водорослей. Уровень освещенности измеряли портативным радиометром/фотометром "LI-COR Li-185A" (Lambda Instr. Corp., США). Содержание бикарбоната в воде до и после инкубации талломов определяли потенциометрическим титрованием инкубационной среды 0,01 N HCl до pH 4,47. Формы углекислоты рассчитывали по известной методике (Carbon Dioxide, 1989).

Определение содержания пигментов. Качественный и количественный состав пигментов исследовали по модифицированным методикам (Пигменты ..., 1964; Ли, 1978; Маслова и др., 1986). Полученную спиртовую вытяжку, содержащую смесь пигментов, хроматографировали на бумаге FN4, сорт *a* (Filtrak, Германия). Количество индивидуальных каротиноидов определяли с помощью спектрофотометра "Specord UV-VIS" (Carl Zeiss, Германия), хлорофиллы "a" и "c" в смеси пигментов – спектрофотометрическим методом, их содержание рассчитывали по принятым формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975). Концентрацию пигментов определяли из расчета на 1 г массы сырого таллома.

Содержание сухого вещества. Навеску сырой биомассы водорослей, предварительно обсушенную фильтровальной бумагой, взвешивали и помещали в сушильный шкаф с постоянной температурой 105 °С. После 24 ч высушивания определяли сухой вес образца на аналитических весах с точностью до 0,001 г. Среднее арифметическое (M) соотношения сырого и сухого веса и стандартные отклонения (S) рассчитывали в 3 повторностях.

Результаты

Видимый фотосинтез (ФС). Все водоросли, содержащиеся 36 суток в темноте, а также находившиеся в условиях сумеречного освещения на литорали, обладали выраженной фотосинтетической активностью. При этом видимый ФС водорослей, находившихся в сумерках, в 4-10 раз превышал ФС водорослей, находившихся в темноте (рис. 1). Фотосинтетическая активность, независимо от условий инкубации водорослей, убывала в ряду *F. serratus* \geq *A. nodosum* \geq *F. vesiculosus* ($P = 0,90$, дисперсионный анализ). Выявленные межвидовые различия, по-видимому, носили не физиолого-биохимический, а анатомо-морфологический характер и связаны были с увеличением доли ассимиляционных клеток по сравнению с долей гетеротрофных клеток в ряду *A. nodosum* \Rightarrow *F. vesiculosus* \Rightarrow *F. serratus* (Воскобойников, Камнев, 1991) и сменой формы таллома цилиндрического (*A. nodosum*) на уплощенный (*F. vesiculosus* и *F. serratus*).

Возможность прохождения (запуска) восстановительного периода у водорослей, содержащихся в темноте, в значительной степени определялась уровнем освещенности. Несмотря на 24-часовое непрерывное освещение, малые интенсивности света не способствовали восстановлению ФС до уровня, характерного для ФС водорослей, находившихся в сумерках (табл. 2). И лишь увеличение уровня освещенности до 17 мкМ/м²с привело к росту исходного ФС на 220-880 %, что составило 70-108 % контроля. Существенного увеличения фотосинтетической активности у водорослей, находившихся в сумерках на литорали, при инкубации в лабораторных условиях и освещенности 17 мкМ/м²с не отмечено (см. табл. 2).

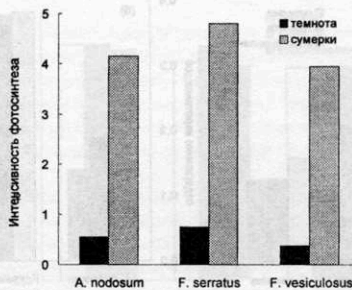


Рис. 1. Интенсивность видимого фотосинтеза (%) фукусовых в темноте и в сумерках (естественные заросли) после завершения натурального эксперимента, мкг O_2 /(г сырой массы ч $мкМ/м^2с$).

Таблица 2. Относительная интенсивность видимого фотосинтеза фукусовых в лабораторных условиях

Вид	Условия эксперимента				
	Темный мешок, темнота			Литораль, сумерки	
	Освещенность, $мкМ/м^2с$				
	6,6	6,6	17,0	17,0	17,0
	Дата				
	23,01	25,01	30,01	28,01	31,01
Видимый фотосинтез, % *					
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jol	0	32,0	887,9	0	2,8
<i>Fucus serratus</i> L.	0	-64,8	226,1	0	-9,7
<i>F. vesiculosus</i> L.	0	-73,2	384,5	0	3,1

* Рассчитывали с учетом уровня освещенности.

Концентрация пигментов в талломах

При исследовании пигментного состава фукусовых были выделены следующие пигменты: β -каротин, виолаксантин, фукоксантин, хлорофиллы *a* и *c*. Лютеин присутствовал в следовом количестве и в расчетах не учитывался. Максимальная концентрация хлорофиллов и каротиноидов, отмеченная у *F. vesiculosus*, приблизительно в 2 раза превышала концентрацию пигментов в талломах *F. serratus* и *A. nodosum* (рис. 2).

В результате натурального эксперимента установлено, что концентрация хлорофиллов (сумма хлорофиллов *a* и *c*) у обитающих в верхней литорали видов *A. nodosum* и *F. vesiculosus* одинаково увеличивалась в темновой период и уменьшалась в ходе 7-суточного восстановления на слабом свете. У населяющего

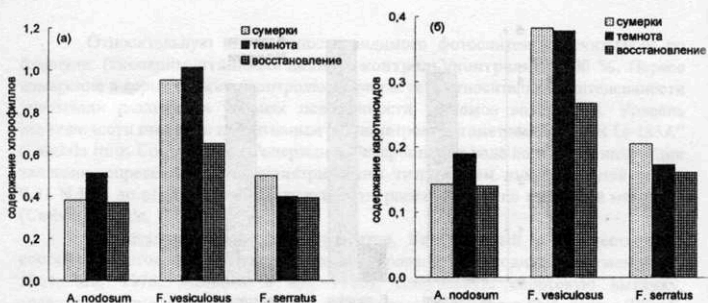


Рис. 2. Содержание пигментов в талломах фукусовых в период полярной ночи, мг/(г сухой массы): а – хлорофиллы (хлорофилл а + хлорофилл с), б – каротиноиды (β -каротин + виолаксантин + фукоксантин).

нижнюю литораль вида *F. serratus*, напротив, при длительной инкубации в темноте содержание хлорофиллов в талломах снижалось. В ходе последующего восстановительного периода изменения концентрации хлорофиллов не наблюдалось.

Динамика изменения концентрации каротиноидов (сумма ксантофиллов и β -каротина) совпадала у водорослей из рода *Fucus* и была отличной у *A. nodosum*. Так, у *A. nodosum* концентрация каротиноидов в талломах увеличивалась в темновой период и уменьшалась в период восстановления (сумеречное освещение). Такая динамика изменения концентрации вспомогательных пигментов, синхронная с изменением хлорофиллов, обеспечивала постоянство соотношения хлорофиллов/каротиноидов (рис. 3). У видов рода *Fucus*, напротив, отмечали незначительное снижение концентрации каротиноидов в талломах в период полной темноты, которое продолжалось и в восстановительный период. Из-за различий в направлении процессов (как у *F. vesiculosus*) или разных скоростей уменьшения (как у *F. serratus*) хлорофиллов и каротиноидов, соотношение хлорофиллы/каротиноиды у этих водорослей существенно изменялось в период полной темноты (см. рис. 3).

Обсуждение

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата водорослей

Мы установили, что продолжительное действие пониженной освещенности, а тем более темноты, влияет на состояние фотосинтетического аппарата водорослей. Так, полученные по окончании полярной ночи данные об изменении видимого ФС свидетельствуют о способности фукусовых Баренцева моря не только длительно существовать при непродолжительном и низком освещении, но и выдерживать полную темноту.

Значительное снижение фотосинтетической активности отмечено у водорослей, содержащихся в темноте, по сравнению с водорослями, находивши-

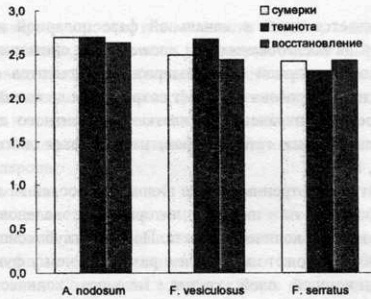


Рис. 3. Изменение соотношения хлорофиллов и каротиноидов в талломах фукусовых в период полярной ночи.

мися в сумерках (см. рис. 1). В ходе процесса восстановления активности ФС установлено, что его нарушение у водорослей, находившихся в темноте, имеет обратимый характер. При этом показано, что запуск восстановления активности ФС происходит лишь при определенном уровне (а может быть дозе) освещения. Так, при круглосуточном освещении порядка $6,6 \text{ мкМ/м}^2\text{с}$ ФС оставался пониженным, но при увеличении уровня освещенности до $17 \text{ мкМ/м}^2\text{с}$ он быстро возрастал до уровня контрольных, взятых с литорали, образцов (см. табл. 2).

Восстановление фотосинтетической активности водорослей, находившихся в темноте, проходило не монотонно, а через стадию понижения ФС. Зависимость процессов восстановления от уровня (дозы) освещения предполагает наличие связи между этими процессами и энергетическим обменом клетки. По нашему мнению, временное снижение ФС могло быть связано с перестройкой энергетического обмена фукусовых – переключением их с органо-гетеротрофного пути снабжения энергетическими эквивалентами, переход на который у фукусовых возможен в темноте (Хайлов, 1971), на автофототрофный. Весьма вероятно, триггером, разрешающим переход такого рода, является не только высокий уровень освещенности, что само по себе существенно, но и накопленная доза освещения в целом.

Пигментный аппарат водорослей после завершения полярной ночи

Известно, что при адаптации водорослей высоких широт к свету низкой интенсивности при обитании в местах с недостаточным освещением (Van Leeuwe, Stefels, 1998) или зимой (Stengel, Dring, 1998) происходит увеличение концентрации хлорофиллов и дополнительных пигментов светособирающего комплекса. Полученные нами в условиях длительной темноты данные для *F. vesiculosus* и *A. nodosum*, населяющих верхнюю литораль, и приспособленных к существованию в условиях значительных суточных и сезонных изменений уровня освещенности (Bischof et al., 1998) не противоречат известным данным и показывают, что при длительном содержании водорослей в темноте концентрация хлорофиллов (Хл *a* и *c*) увеличивается. По нашему мнению, содержание пигментов

в талломах увеличивается лишь в начальной фазе полярной ночи и является адаптивной реакцией на *последовательное постепенное* снижение освещенности. В дальнейшем, в ходе полярной ночи содержание пигментов скорее всего не изменяется, а достигнутый уровень их может сохраняться до конца полярной ночи. Подобную способность к сохранению в клетках пигментного аппарата обычно наблюдают у факультативных гетеротрофов, находящихся длительное время в темноте (Стадничук, 1991).

В отличие от рассмотренных выше видов водорослей *F. serratus* является видом, произрастающим на нижней литорали и, следовательно, более приспособленным к малому количеству света. Подобно глубоководной ламинарии (Rodrigues et al., 2000), он может иметь менее развитый, чем у фукусовых верхней литорали, ассимиляционный слой клеток, меньшее количество пластид и пигментов, но (за счет более эффективной абсорбции света) увеличенную толщину таллома (Стадничук, 1991) и фотосинтезировать весьма эффективно. Возможно, что в отличие от "светлюбивых" видов верхней литорали, у которых концентрация пигментов увеличивается при снижении уровня освещенности, длительное нахождение *F. serratus* в условиях низкой освещенности может не сопровождаться увеличением концентрации пигментов.

Отмеченное в нашем эксперименте небольшое снижение концентрации хлорофилла у *F. serratus* скорее всего является результатом не деградации пигментов и, следовательно, уменьшения их абсолютного содержания в талломе, а увеличения относительной плотности таллома. Последнее может происходить за счет увеличения их оводненности, что может быть следствием перестройки углеродного обмена. При этом происходит переход с фототрофного метаболизма, сопровождаемого синтезом углеводов, имеющих меньшую плотность, чем вода, на эндогенное питание, которое характеризуется потреблением запасных полисахаридов, что часто отмечают у ламинариевых (Chapman, Craigie, 1978; Sjøtun, Gunnarsson, 1995). Данные изменения соотношения сырой/сухой массы подтверждают увеличение оводненности талломов *F. serratus* при содержании в темноте (см. табл. 3).

Таблица 3. Соотношение сырой и сухой массы фукусовых Баренцева моря

Вид	Условия эксперимента		
	Литораль, сумерки	Темный мешок, темнота	Восстановление, светлый мешок, сумерки
	M±S		
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jol	4,73 ± 0,51	4,72 ± 0,47	4,39 ± 0,43
<i>Fucus vesiculosus</i> L.	4,97 ± 0,71	4,41 ± 0,51	4,87 ± 0,69
<i>F. serratus</i> L.	5,63 ± 0,76	6,92 ± 0,53	5,76 ± 0,68

Можно предположить, что возможность (и скорость) перехода морских макрофитов на эндогенное питание определенным образом зависит от толщины таллома и, следовательно, связана со степенью развития гетеротрофных слоев

клеток. Бурые макроводоросли, и в частности *Fucales*, являются псевдопаренхиматозными растениями, отсутствие у которых четко выраженных специализированных проводящих клеток (тканей) в многослойных талломах, по-видимому, определяет необходимость развития факультативного нефототрофного (гетеро- и органотрофного или даже эндогенного) типа обмена в клетках, расположенных глубоко внутри таллома и не имеющих возможности для фотосинтетической ассимиляции углерода.

В условиях нормальной освещенности и четко выраженной фотопериодичности клетки ассимиляционного и гетеротрофного слоев за счет своей функциональной специализации составляют донорно-акцепторную систему, находящуюся в динамическом равновесии. При этом продукты фотосинтетической ассимиляции частично "оттекают" в глубь таллома для последующего накопления, что позволяет избежать переполнения клеток ассимиляционного слоя продуктами ФС (Титлянов и др., 1993). При неблагоприятных внешних условиях (снижение уровня освещенности, изменение спектрального состава света, снижение уровня доступных в данный момент форм углерода, т.е. факторов, прямо влияющих на активность фотосинтетического аппарата), когда скорость ассимиляции углерода внешними клетками таллома снижается, можно ожидать нарушения равновесия и смены направленности процессов. При этом высвобождаемые в результате активности нефототрофных механизмов энергетические эквиваленты и различные формы углекислоты могут использоваться для поддержания структурной целостности и функциональной способности клеток внешнего ассимиляционного слоя.

Косвенным подтверждением усиления активности нефототрофных процессов у водорослей в полной темноте может служить факт поглощения HCO_3^- в процессе темного дыхания (рис. 4).

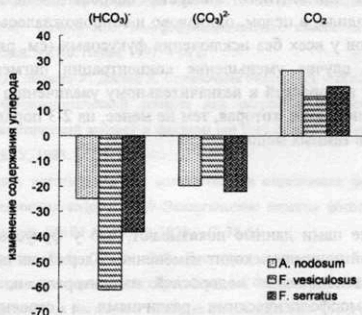


Рис. 4. Изменения в карбонат-бикарбонатной системе инкубационного раствора при темновом дыхании фукусовых, находившихся 43 сут в темноте, мкг/г сухой массы ч

Необходимость поглощения HCO_3^- в темноте (в полярную ночь) может быть вызвана необходимостью как поддержания кислотно-основного равновесия в клетке (Raven, 1986), которое может изменяться за счет накопления органических кислот в темноте (Keeley, 1998) или окислительного гидролиза полисахаридов, так и ассимиляции азота. Несмотря на принципиальную возможность ассимиляции

NH_4^+ в темноте в отсутствие фотосинтетической фиксации CO_2 , необходимость поступления CO_2 в клетку сохраняется (Amory et al., 1991; Turpin et al., 1991). Таким образом, можно предположить, что определенная часть CO_2 , используемого в качестве субстрата для анаэробических реакций, катализируемых ФЕП-карбоксилазой, может образовываться, в т.ч. из HCO_3^- , после разложения последнего внешней или внутренней карбоангидразой.

Нефототрофные процессы утилизации углерода, вероятно, происходят и у водорослей *F. vesiculosus*, *A. nodosum*, о чем свидетельствуют изменения в системе потребления растворенной углекислоты (см. рис. 4). Однако можно предположить, что значение гетеротрофного типа обмена для данных водорослей не столь велико, так как эти фукусовые имеют менее толстые талломы и, следовательно, доля гетеротрофных клеток у этих водорослей существенно меньше.

Изменение спектрального состава света, в частности преобладание в спектре синей составляющей, что отмечается в сумерках, должно увеличивать содержание каротиноидов – вспомогательных пигментов, имеющих максимумы поглощения в области 400-500 нм (Досон и др., 1991). Полученные нами данные показывают, что в период полярной ночи концентрация β -каротина и ксантофиллов достоверно увеличивается лишь у *A. nodosum* и фукоксантина – у *F. vesiculosus*. Поскольку у этих водорослей соотношение сырой/сухой массы не изменяется (см. табл. 3) в течение полярной ночи, то концентрация каротиноидов действительно увеличивается. Для *F. serratus* установлено уменьшение концентрации всех каротиноидов, что не противоречит данным, полученным для некоторых антарктических водорослей (Gomez, Wiencke, 1997). Однако из-за увеличения водненности талломов этой водоросли (см. табл. 3) судить об истинном содержании каротиноидов не приходится.

Восстановление пигментного аппарата макрофитов после окончания полярной ночи происходило, в целом, одинаково и сопровождалось уменьшением концентрации пигментов у всех без исключения фукусовых (см. рис. 2). По всей видимости, в данном случае уменьшение концентрации пигментов является результатом адаптации водорослей к незначительному увеличению освещенности после окончания полярной ночи, которая, тем не менее, на 2-3 порядка превышала уровень освещенности в темных мешках.

Заключение

Представленные нами данные показывают, что у фукусовых Баренцева моря в период полярной ночи происходит изменение содержания пигментов. Оно зависит от высоты расположения водорослей на литорали и, по-видимому, обусловлено анатомо-морфологическими различиями в строении талломов. Способность фукусовых сохранять пигменты в клетке, количество которых увеличилось еще до наступления полярной ночи, скорее всего определяется их непрерывающейся метаболической активностью. Такой тип метаболизма может характеризовать литоральные фукусовые в качестве факультативных гетеротрофов. Отмеченное после полярной ночи снижение функциональной активности фотосинтетического аппарата имело обратимый характер. Фотосинтетическая активность водорослей быстро восстанавливалась при круглосуточном освещении порядка $17 \text{ мкМ/м}^2\text{с}$.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-49061 и 03-04-96163)

I.V. Tropin¹, M.V. Makarov²

¹M.V. Lomonosov Moscow State University, Biological Department,
119899 Moscow, University, building, 1-12) e-mail: biom@biophys.msu.ru

²Murmansk Marine Biological Institute Kola Scientific Center RAS,
Russia, Murmansk, 17, Vladimirskaia St., e-mail: science@mmbi.info

THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF THE BARENTS SEA *FUCALES* AFTER THE POLAR NIGHT

During the 43 days natural and laboratory experiments it was established that in *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol, *Fucus vesiculosus* L. and *F. serratus* L. from the Barents Sea the changes in the pigments concentrations take place after polar night. The data obtained are discussed, while taking into account the adaptation of photosynthetic apparatus of algae to the conditions of prolonged low-level illumination, and considering anatomical and morphological differences of their thalli. A suggestion is made on the facultative heterotrophy of littoral *Fucales*.

К е у в о р д s : *Fucales*, littoral algae, polar night, visible photosynthesis, pigments.

Быков О.Д. Фотосинтез и темновая фиксация CO₂ макроводорослями Баренцева моря в поселке Дальние Зеленцы (18–25 декабря 1999 г.) // Отчет по экспедиции ММБИ. 2000 г.

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. – СПб: Наука, 1991. – 96 с.

Досон Р., Эллиот Д., Эллиот У., Джонс К. Справочник биохимика. – М.: Мир, 1991. – 544 с.

Кахнович Л.В. Фотосинтетический аппарат при регулировании его формирования светом // Фотосинтетический аппарат и факторы его регуляции / Под ред. Л.В. Кахнович. – Минск: Изд-во БГУ, 1983. – С. 5-34.

Ли Б.Д. Разделение, идентификация и количественное определение фотосинтетических пигментов макробентосных водорослей // Экологические аспекты фотосинтеза морских растений. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 38-54.

Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиол. раст. – 1986. – 33, № 3. – С. 615-619.

Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований / Под ред. Д.И. Сапожникова. – М.; Л.: Наука, 1964. – 120 с.

Стадничук И.Н. Фикобилизомы // Итоги науки и техники. Сер. Биохимия. – М: ВИНТИ, 1991. – Т. 46. – 170 с.

Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Чербаджи И.И. Физиология анфельдии // Анфельдия тобучинская: биология, экология, продуктивность. – М.: Наука, 1993. – 221 с.

Тиховская З.П. Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальнезеленцкой Баренцева моря // ДАН СССР. – 1940. – 29, № 2. – С. 122-126.

- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. – К.: Наук. думка, 1971. – 252 с.
- Amory A.M., Vanlerberghe G.C., Turpin D.H. Demonstration of both a photosynthetic and a nonphotosynthetic CO₂ requirement for NH₄⁺ assimilation in the green alga *Selenastrum minutum* // Plant Physiol. – 1991. – 95. – P. 192-196.
- Bischof K., Hanelt D., Tug H., Karsten U., Brouwer P.E.M., Wiencke C. Acclimation of brown algal photosynthesis to ultraviolet radiation in Arctic coastal waters (Spitsbergen, Norway) // Polar Biol. – 1998. – 20, N 6. – P. 388-395.
- Carbon Dioxide (Section 4500-CO2) // Standard methods for the examination of water and waste water: 17th Ed. – Washington, DC, 1989. – P. 13-20.
- Chapman A.R.O., Craigie J.S. Seasonal growth of *Laminaria longicuris*: relations with reserve carbohydrate storage and production // Mar. Biol. (Berlin). – 1978. – 46. – P. 209-213.
- Drew E.A., Hastings R.M. A year round ecophysiological study of *Himantothallus grandifolius* (*Desmarestiales*, *Phaeophyta*) at Signy island, Antarctica // Phycologia – 1992. – 31. – P. 262-277.
- Gomez I., Wiencke C. Seasonal growth and photosynthetic performance of the antarctic macroalga *Desmarestia menziesii* (*Phaeophyceae*) cultivated under fluctuating antarctic daylengths // Bot. Acta. – 1997. – 110, N 1. – P. 25-31.
- Henley W.J., Dunton K.H. A Seasonal comparison of carbon, nitrogen and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. saccharina* (*Phaeophyta*) in the Alaskan Arctic // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 325-331.
- Henley W.J., Dunton K.H. Effects of nitrogen supply and continuous darkness on growth and photosynthesis of the arctic kelp *Laminaria solidungula* // Limnol. Oceanogr. – 1997. – 42. – P. 209-216.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. – 1975. – 167. – P. 191-194.
- Keeley J.E. CAM photosynthesis in submerged aquatic plants // Bot. Rev. – 1998. – 64. – P. 121-175.
- Raven J.A. Biochemical disposal of excess of H⁺ in growing plants // New Phytol. – 1986. – 104. – P. 175-206.
- Rodrigues M.A., Dossantos C.P., Yoneshiguevalentin Y., Strbac D., Hall D.O. Photosynthetic light-response curves and photoinhibition of the deep-water *Laminaria abyssalis* and the Intertidal *L. digitata* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. – 2000. – 36, N 1. – P. 97-106.
- Sjotun K., Gunnarsson K. Seasonal growth pattern of an icelandic *Laminaria* population (section simplices, *Laminariaceae*, *Phaeophyta*) containing solid and hollow stiped plants // Eur. J. Phycol. – 1995. – 30. – P. 281-287.
- Stengel D.B., Dring M.J. Seasonal variation in the pigment content and photosynthesis of different thallus regions of *Ascophyllum nodosum* (*Fucales*, *Phaeophyta*) in relation to position in the canopy // Phycologia. – 1998. – 37, N 4. – P. 259-268.
- Turpin D.H., Vanlerberghe G.C., Amory A.M., Guy R.D. The inorganic carbon requirements for nitrogen assimilation // Can. J. Bot. – 1991. – 69. – P. 1139-1145.
- Van Leeuwe M.A., Stefels J. Effects of iron and light stress on the biochemical composition of antarctic *Phaeocystis* sp. (*Prymnesiophyceae*). II. Pigment composition // J. Phycol. – 1998. – 34, N 3. – P. 496-503.

Получена 29.07.03

Подписала в печать Е.И. Шнюкова