

ЭКОЛОГИЯ

УДК 577.475

ПАРАМЕТРЫ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ БЕЛОМОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА ПРИ РАЗНЫХ ИСТОЧНИКАХ АЗОТА

Л.В. Ильяш, Т.А. Белевич, Д.Н. Маторин

(кафедра гидробиологии; e-mail: ilyashl@mail.ru)

Зависимость параметров флуоресценции и биомассы фитопланктона от источника азота и освещенности исследовали в обогатительных скляночных опытах с фитопланктоном Белого моря в августе—сентябре 2007 г. Фитопланктон экспонировали *in situ* 18 сут с добавками 180 мкмол/л азота в виде нитратов, мочевины, аммония и глицина при двух уровнях освещенности. В адаптированных к темноте пробах определяли максимальную квантовую эффективность ФС2 (F_v/F_m). Быстрые световые кривые для каждой пробы получали при последовательном увеличении интенсивности радиации (8 уровней). Рассчитывали максимальную относительную скорость электронов по электрон-транспортной цепи ($rETR_{max}$), коэффициент максимальной утилизации световой энергии (α) и нефотохимическое тушение флуоресценции NPQ. После внесения добавок азота обилие фитопланктона увеличивалось и изменялись его фотосинтетические параметры. Значения возрастали до 0,64—0,71, что свидетельствует о хорошем физиологическом состоянии водорослей и отсутствии азотного лимитирования. Динамика $rETR_{max}$ и NPQ зависела от источника азота и освещенности, тогда как α от добавки азота практически не зависела.

Ключевые слова: фитопланктон, флуоресценция, органический и неорганический азот, освещенность.

Первичная продукция в большинстве районов Мирового океана ограничена недостатком азота [1]. В Белом море фитопланктон лимитирован азотом в летний период [2, 3]. Азотное лимитирование приводит к снижению эффективности световых реакций фотосинтеза, уменьшению скорости фотосинтетической фиксации углерода и скорости роста водорослей [4]. В условиях недостатка минерального азота возрастает значимость потребления планктонными водорослями растворенного органического азота (N_{org}). При обширном объеме сведений о способности различных водорослей ассимилировать тот или иной содержащий азот органический субстрат [5], данные о динамике фотосинтетической активности, в частности световых реакций фотосинтеза, при потреблении N_{org} практически отсутствуют. Оценка параметров флуоресценции — один из широко используемых подходов для определения эффективности световых реакций фотосинтеза у водорослей. В частности, максимальная квантовая эффективность фотосистемы 2 (относительный выход переменной флуоресценции у адаптированных к темноте водорослей) отражает эффективность фотохимического преобразования энергии в реакционных центрах фотосистемы 2 (ФС2) [4]. Этот параметр используется в качестве характеристики физиологического состояния фитопланктона и его фотосинтетической активности [4].

В природных экосистемах концентрация N_{org} изменяется значительно как во времени, так и в пространстве. Значимую долю в N_{org} составляют вещества, которые планктонные водоросли способны ассимилировать. Азот мочевины составляет от 20 до 50% в суммарном количестве азота, ассимилируемого морским фитопланктоном, а доля азота аминокислот варьирует от 10 до 90% [6, 7]. Набор ассимилируемых водорослями азотсодержащих субстратов видоспецифичен, и их потребление зависит от освещенности [5]. В природных экосистемах фитопланктон в поверхностном слое испытывает стресс фотоингибирования, на промежуточных глубинах фотической зоны освещенность близка к насыщающему фотосинтез уровню, на нижней границе фотической зоны освещенность лимитирует фотосинтез [4]. Различная обеспеченность фитопланктона световой энергией, а также зависимость скорости потребления водорослями N_{org} от освещенности выдвигают в качестве актуальных задач исследование динамики параметров флуоресценции у водорослей, ассимилирующих N_{org} при разных уровнях освещенности. Особую актуальность такой подход приобретает в свете ежегодного возрастания количества поступающего в водные экосистемы органического азота антропогенного происхождения [8].

В настоящем исследовании проведен сравнительный анализ динамики параметров флуоресцен-

ции экспериментальных сообществ фитопланктона Белого моря, растущих с добавками азота в виде нитратов, аммония, глицина или мочевины при двух уровнях освещенности.

Материал и методы исследования

Эксперимент проводили на Беломорской биологической станции МГУ (Кандалакшский залив) с 23 августа по 10 сентября 2007 г. В позднелетний период концентрация минерального азота в Кандалакшском заливе не превышает 3 мкмоль/л, и фитопланктон лимитирован недостатком азота [2, 3].

Схема эксперимента. Фитопланктон, служивший исходным материалом для экспериментов, отбирали с помощью сети из планктонного газа № 78 в слое 2–5 м и пропускали через газ № 40 для устранения зоопланктона. В 1,5-литровые пластиковые емкости добавляли отфильтрованную морскую воду, концентрированный фитопланктон (посевной титр — 1150 кл/мл, 2940 мкгС/л) и все, за исключением азота, биогенные элементы, согласно прописи среды f/2 [9]. Азот вносили в виде мочевины, глицина, нитратов или аммония в концентрации 180 мкмоль азота/л. Соотношение содержания азота и фосфора в среде равнялось пяти, что обуславливает ограничение развития водорослей недостатком азота [10]. В качестве контроля использовали фитопланктон без добавок азота. Экспериментальные емкости экспонировали *in situ* на плотиках на глубине 1 м. Полуденная освещенность на этой глубине (E_1) колебалась в пределах 25–364 мкЕ/(м² · с). Более низкую освещенность (E_2), составлявшую в среднем 51% от E_1 , создавали путем экранирования склянок тканью средней плотности. Все варианты эксперимента проводили в трех повторностях. Раз в трое суток из каждой емкости отбирали пробы объемом 20 мл. Пробы, представляющие повторности для каждого варианта добавки и контроля, объединяли в одну интегральную пробу (объем 60 мл). Из каждой интегральной пробы фитопланктона отбирали подпробу объемом 5 мл для оценки параметров флуоресценции, оставшийся объем фиксировали раствором Люголя для оценки численности и биомассы водорослей.

Параметры флуоресценции измеряли с использованием флуорометра WaterPAM (Walz, Германия) по методологии быстрых световых кривых [11]. Перед измерениями все подпробы выдерживали в темноте не менее 30 мин. Измерения для каждой подпробы проводили при последовательном увеличении (от нуля) интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР), генерируемой в флуорометре. Интенсивность ФАР составляла 25, 52, 71, 98, 144, 208, 291 и 401 мкЕ/(м² · с), время освещения фитопланктона при каждой интенсивности ФАР равнялось 30 с. Квантовую эффективность ФС2 измеряли при насыщающей вспышке 5000 мкЕ/(м² · с) продолжительностью 0,8 с, генерируемой флуорометром.

У клеток, акклиматизированных к темноте, флуорометр регистрирует F_0 — минимальный выход флуоресценции, измеренный непосредственно перед насыщающей вспышкой, и F_m — максимальный выход флуоресценции при насыщающей вспышке. У клеток, подвергшихся освещению светом определенной интенсивности, регистрируются F_t — выход флуоресценции при данной интенсивности света, измеренный непосредственно перед насыщающей вспышкой, и F'_m — выход флуоресценции при насыщающей вспышке. На основе этих показателей флуорометром автоматически рассчитываются следующие параметры.

1. Максимальная квантовая эффективность ФС2 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$.

2. Фотохимическая эффективность ФС2 клеток, освещаемых в течение 30 с светом определенной интенсивности $\Phi_{\text{ФС2}} = (F'_m - F_t)/F'_m$. Параметр $\Phi_{\text{ФС2}}$ отражает долю световой энергии, используемую в фотохимических реакциях, от световой энергии, поглощенной хлорофиллом ФС2.

3. Нефотохимическое тушение флуоресценции $\text{NPQ} = (F_m - F'_m)/F'_m$. Величина NPQ характеризует рассеивание световой энергии в виде тепла.

4. Относительная скорость нециклического электронного транспорта при определенной интенсивности ФАР $\text{rETR} = \Phi_{\text{ФС2}} \cdot 0,5 \cdot E_i$, где E_i — освещенность, мкЕ/(м² · с).

Соотнесение каждой интенсивности ФАР значения rETR дает так называемые быстрые световые кривые [11], обозначаемые далее как Р/Е кривые. На основании полученных Р/Е кривых оценивали коэффициент максимальной утилизации световой энергии (α) и максимальную относительную скорость электронов по электротранспортной цепи (rETR_{max}). Величину α рассчитывали как коэффициент линейной регрессии, построенной по точкам, лежащим на светолимитированном участке Р/Е кривой, rETR_{max} — как среднее по значениям rETR, находящимся на светонасыщающем участке [12].

Численность водорослей определяли методом прямого счета в камере Нажотта (объемом 0,05 мл). Объемы клеток определяли методом геометрического подобия [13]. Клеточное содержание органического углерода рассчитывали по аллометрическим уравнениям [14].

При дальнейшем изложении сообщества, росшие с использованием разных источников азота, обозначены следующим образом: сообщество, ассимилирующее нитраты — N, глицин — G, мочевины — M, аммоний — A.

Результаты

В составе экспериментальных сообществ фитопланктона отмечено 55 видов, относящихся к диатомовым и динофитовым водорослям. Диатомовые водоросли составили 87% от общего числа видов. В исходном сообществе суммарная биомасса составляла 2,94 мг С/л. Доминировала диатомовая водо-

росль *Ditylum brightwellii*. Ее вклад в суммарную численность составил 32%, а вклад в суммарную биомассу — 76%. Параметры флуоресценции водорослей в исходном сообществе: F_v/F_m — 0,61, $gETR_{max}$ — 0,31, α — 0,198, NPQ_{401} — 0,698.

После внесения добавок азота во всех сообществах наблюдалось увеличение суммарной биомассы водорослей, превосходящее таковое в контроле. Увеличение биомассы продолжалось до 6-х сут при E_1 и до 9-х сут при E_2 , после чего биомасса начинала снижаться. Величина накопленной биомассы фитопланктона зависела от источника азота и уровня освещенности (таблица). Доминирование *D. brightwellii* сохранялось на протяжении всего эксперимента.

После внесения добавок азота параметры флуоресценции водорослей изменялись в зависимости от источника азота, освещенности и стадии роста (таблица). На стадии активного роста с 1-х по 6-е сут значения F_v/F_m изменялись в пределах 0,64—0,71. Такие величины свидетельствуют о хорошем физиологическом состоянии водорослей в экспериментальных сообществах, а также о том, что водоросли не лимитированы недостатком азота [15].

Через сутки после внесения азотсодержащих субстратов при всех добавках величины $gETR_{max}$ возрастали до 3-х сут, а затем снижались. На 3-и сут наибольшие величины $gETR_{max}$ при E_1 отмечались в сообществе N, а при E_2 — в сообществе M. При достижении максимальной биомассы (при E_1 — 6-е сут, при E_2 — 9-е сут) наибольшие величины $gETR_{max}$ отмечались в сообществах M. Сопоставление величин $gETR_{max}$ у водорослей, ассимилирующих ту или иную добавку при двух уровнях освещенности, показывает, что с 3-х по 9-е сут $gETR_{max}$ были выше при E_2 , чем при E_1 при всех добавках за исключением сообществ N на 3-и сут.

Динамика коэффициента максимальной утилизации световой энергии α практически не зависела от добавки азота. При всех добавках наибольшие значения α достигались на 3-и сут роста как при E_1 , так и при E_2 . На 6-е и 9-е сут при всех добавках значения α при E_2 были выше таковых при E_1 .

Динамика нефотохимического тушения зависела от ассимилируемого субстрата и уровня освещенности. Значения NPQ при увеличении интенсивности ФАР возрастали более резко в сообществах G за исключением 1-х сут при E_1 и

6-х сут при E_2 . Значения NPQ при интенсивности ФАР 401 мкЕ/(м² · с) (NPQ_{401}) с 1-х по 3-и сут снижались во всех сообществах, а по мере достижения водорослями максимальных значений биомассы (на 6-е и 9-е сут) снова возрастали. В большинстве случаев значения NPQ_{401} у водорослей, росших при E_1 , были выше таковых при E_2 . Исключение составили сообщества G в 1-е сут и A на 3-и сут.

Обсуждение результатов

Азотное лимитирование ведет к подавлению синтеза белков и пигментов на уровне трансляции [4],

Динамика максимальной квантовой эффективности ФС2 (F_v/F_m), максимальной относительной скорости фотосинтетического транспорта электронов ($gETR_{max}$), коэффициента максимальной утилизации световой энергии (α), нефотохимического тушения при интенсивности света 401 мкЕ/(м² · с) (NPQ_{401}) у водорослей, росших с добавками нитратов (N), мочевины (M), глицина (G) и аммония (A) при освещенности E_1 и E_2 . Данные приведены для периода увеличения биомассы водорослей

Сутки роста	Освещенность							
	E_1				E_2			
	добавки				добавки			
	N	M	G	A	N	M	G	A
	B, мг C/л							
3	3,856	4,793	6,527	3,948	5,696	4,991	5,096	5,534
6	8,957	13,268	14,578	9,216	8,375	9,14	11,253	6,378
9	38,344	35,766	32,225	29,926	22,683	14,781	32,373	26,737
	F_v/F_m , усл. ед.							
1	0,69	0,69	0,68	0,68	0,69	0,66	0,70	0,67
3	0,67	0,66	0,70	0,67	0,71	0,67	0,70	0,69
6	0,64	0,67	0,67	0,69	0,70	0,70	0,69	0,72
9	0,61	0,57	0,55	0,61	0,66	0,65	0,68	0,66
	$gETR_{max}$, усл. ед.							
1	29,9	30,7	29,0	26,7	30,1	30,2	31,7	28,8
3	35,1	32,2	31,5	32,2	28,5	37,7	34,5	33,0
6	20,4	23,0	21,6	22,6	26,5	27,7	26,0	31,3
9	18,3	17,5	12,0	16,0	26,4	29,2	26,7	29,0
	α , усл. ед.							
1	0,200	0,197	0,194	0,179	0,201	0,204	0,192	0,175
3	0,217	0,222	0,218	0,213	0,217	0,228	0,212	0,215
6	0,184	0,194	0,186	0,194	0,205	0,211	0,205	0,224
9	0,177	0,156	0,131	0,158	0,203	0,203	0,200	0,194
	NPQ_{401} , усл. ед.							
1	0,97	0,81	0,80	1,13	0,82	0,74	1,04	0,92
3	0,61	0,64	0,77	0,45	0,43	0,37	0,56	0,57
6	1,15	1,01	1,43	0,92	0,94	0,89	0,82	0,82
9	1,02	1,09	1,31	0,91	0,86	0,95	0,93	0,85

что обуславливает целый ряд изменений в фотосинтетическом аппарате и метаболизме водорослей. В частности, при недостатке азота снижаются способность водорослей улавливать световую энергию, уменьшается эффективность световых реакций фотосинтеза, нарушается перенос энергии возбуждения от светособирающего комплекса к реакционным центрам, снижается фотоиндуцируемый транспорт электронов, повышается чувствительность к фотоингибированию, уменьшаются скорость фотосинтетической фиксации углерода и скорость роста водорослей [16, 17, 18, 19]. Инактивация фотосинтетического аппарата при дефиците азота является обратимой. После того как ресурс становится доступен водорослям, происходит восстановление фотосинтетического аппарата и увеличивается скорость роста [16, 17, 20, 21].

В Белом море в летний период фитопланктон лимитирован недостатком азота [2, 3]. После внесения добавок разных форм азота у исходно лимитированного фитопланктона наблюдалось увеличение суммарной биомассы и изменение параметров флуоресценции. При этом динамика биомассы и параметров флуоресценции зависела от источника азота и освещенности. Величины максимальной квантовой эффективности ФС2 в период активного роста свидетельствуют о хорошем физиологическом состоянии водорослей и отсутствии азотного лимитирования при доступности азота во всех четырех формах. Это говорит о том, что водоросли (в первую очередь, доминирующая диатомея *D. brightwellii*) потребляли и ассимилировали органический азот мочевины и глицина.

Зависимость динамики биомассы и параметров флуоресценции фитопланктона от источника азота и освещенности, по-видимому, обусловлена тем, что разные формы этого незаменимого элемента используются отдельными водорослями на рост и другие метаболические нужды с неодинаковой эффективностью [22], причем эффективность зависит от освещенности [23]. Помимо этого на динамику параметров флуоресценции в сообществах, росших при E_1 , особенно на начальных этапах роста, могли влиять процессы акклимации к повышению освещенности и, возможно, некоторая степень фотоингибирования водорослей. Фитопланктон, использовавшийся в качестве посевного материала, был отобран в слое 2–5 м, т.е. был акклимирован к более низкой освещенности. При повышении освещенности уменьшается количество энергии возбуждения, направляемое из светоулавливающего комплекса на реакционные центры ФС 2, и максимальная скорость фотосинтеза снижается [24]. При фотоингибировании идет накоп-

ление неактивных реакционных центров ФС2 [25]. Все эти причины могли привести к более низким величинам максимальной относительной скорости фотосинтетического транспорта электронов при E_1 по сравнению с таковыми при E_2 . При E_1 на 3-и сут наибольшая величина $gETR_{max}$ отмечалась в сообществе N. Это, по-видимому, обусловлено тем, что при ассимиляции нитратов на их восстановление используются фотогенерированные электроны. Такой “отток” электронов из фотосинтетической электрон-транспортной цепи способствует более быстрой акклимации к повышению освещенности и препятствует развитию фотоингибирования [26].

Динамика коэффициента максимальной утилизации световой энергии α практически не зависела от добавки азота. Ранее отсутствие зависимости α от источника (органический или минеральный) азота была показана для водоросли *Aureoumbra lagunensis*, относящейся к классу Pelagophyceae [28].

При всех добавках и обеих освещенностях на начальных этапах роста значения нефотохимического тушения снижались, а по мере достижения максимальных значений биомассы снова возрастали. Такая динамика согласуется с выявленной ранее зависимостью NPQ от стадии роста водорослей [28]. В большинстве случаев значения NPQ у водорослей, росших при E_1 , были выше таковых при E_2 . В экспериментальных сообществах по числу видов и биомассе преобладали диатомеи. У диатомовых водорослей основной компонентой NPQ является энергезависимое тушение в ксантофильном цикле [29, 30]. Амплитуда и кинетика NPQ у диатомей зависят от уровня освещенности, при котором растут водоросли, и выше у клеток, акклимированных к более высокой освещенности [29, 31]. Амплитуда и кинетика NPQ различаются у отдельных видов диатомей [30]. Этот факт, а также видоспецифичная эффективность использования водорослями разных азотсодержащих субстратов [22] обуславливают зависимость NPQ сообществ от источника азота и освещенности.

Подводя итог вышесказанному, можно заключить, что позднелетний азот лимитированный фитопланктон Белого моря ассимилирует не только в минеральной, но и органической форме. При этом эффективность световых реакций фотосинтеза у планктонных водорослей зависит от источника азота и уровня освещенности.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00932) и Рособразования П 2219,211/4667.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Glibert P.M. Primary productivity and pelagic nitrogen cycling // Nitrogen cycling in coastal marine environments / Eds. T.H. Blackburn, J. Sorensen. New York, 1988. P. 3—31.

2. Максимова М.П. Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. 1991. Т. 2. Белое море. Ч. 1. С. 8—193.

3. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
4. Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. Malden: Blackwell Science, 1997. 375 p.
5. Antia N.J., Harrison J.P., Oliveira L. The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology // *Phycologia*. 1991. Vol. 30. P. 1–89.
6. Mulholland M.R., Lee C., Glibert P.M. Extracellular enzyme activity and uptake of carbon and nitrogen along an estuarine salinity and nutrient gradient // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003. Vol. 258. P. 3–17.
7. Andersson M.G.I., van Rijswijk P., Middelburg J.J. Uptake of dissolved inorganic nitrogen, urea and amino acids in the Scheldt estuary: comparison of organic carbon and nitrogen uptake // *Aquat Microb. Ecol.* 2006. Vol. 44. P. 303–315.
8. Seitzinger S.P., Sanders R.W. Atmospheric input of dissolved organic nitrogen stimulate estuarine bacteria and phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1999. Vol. 44. P. 721–736.
9. Guillard R.R.L., Ryther J.H. Studies on marine diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. // *Can. J. Microbiol.* 1962. N 8. P. 229–239.
10. Ryther J., Dunstan W.M. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment // *Science*. 1971. Vol. 171. P. 1008–1013.
11. Schreiber U. Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview // *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis* / Eds. G.C. Papageorgiou, Govindjee. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 279–319.
12. Jassby A.D., Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1976. Vol. 21. P. 540–547.
13. Hillebrand H., Durselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycol.* 1999. Vol. 35. P. 403–424.
14. Menden-Deuer S., Lessard D.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45. P. 569–579.
15. Parkhill J.-P., Maillet G., Cullen J.J. Fluorescence-based maximal quantum yield for PSII as a diagnostic of nutrient stress // *J. Phycol.* 2001. Vol. 37. P. 517–529.
16. Ильяш Л.В., Белевич Т.А., Уланова А.Ю., Маторин Д.Н. Флуоресцентные параметры морских планктонных водорослей при ассимиляции органического азота // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология*. 2007. № 3. С. 17–22.
17. Kolber Z., Zehr J., Falkowski P.G. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in photosystem II // *Plant Physiol.* 1988. Vol. 88. P. 923–929.
18. Geider R.J., Roche J., Greene R., Olaizola M. Response of the photosynthetic apparatus of *Phaeodactylum tri-*
cornutum to nitrate, phosphate, or iron starvation // *J. Phycol.* 1993. Vol. 29. P. 755–766.
19. Lippemeier S., Hintze R., Vanselow K.H., Harting P., Colijn F. In-line recording of PAM fluorescence of phytoplankton as a new tool for studying effects of fluctuating nutrient supply on photosynthesis // *Eur. J. Phycol.* 2001. Vol. 36. P. 89–100.
20. Young E.B., Beardall J. Rapid ammonium- and nitrate-induced perturbations to chlorophyll *a* fluorescence in nitrogen-stressed *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyta) // *J. Phycol.* 2003. Vol. 39. P. 332–342.
21. Young E.B., Beardall J. Photosynthetic function in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyta) during a nitrogen starvation and recovery cycle // *J. Phycol.* 2003. Vol. 39. P. 897–905.
22. Fan C., Glibert P.M., Lomas M.W. Characterization of urease activity in three marine phytoplankton species, *Aureococcus anophagefferens*, *Prorocentrum minimum*, and *Thalassiosira weissflogii* // *Mar. Biol.* 2003. Vol. 142. P. 949–958.
23. Levasseur M., Thompson P.A., Harrison P.J. Physiological acclimation of marine phytoplankton to different nitrogen sources // *J. Phycol.* 1993. Vol. 29. P. 587–595.
24. Blanchard G., Guarini J.-M., Dang C., Richard P. Characterizing and quantifying photoinhibition in intertidal microphytobenthos // *J. Phycol.* 2004. Vol. 40. P. 692–696.
25. Han B.-P., Virtanen M., Koponen J., Straskraba M. Effect of photoinhibition on algal photosynthesis: a dynamic model // *J. Plankton Res.* 2000. Vol. 22. P. 865–885.
26. Lomas M.W., Glibert P.M. Temperature regulation of nitrate uptake: a novel hypothesis about nitrate uptake and reduction in cool-water diatoms // *Limnol. Oceanogr.* 1999. Vol. 44. P. 556–572.
27. Muhlstein H.I., Villareal T.A. Organic and inorganic nutrient effects on growth rate-irradiance relationships in the Texas brown-tide alga *Aureocymbra lagunensis* (Pelagophyceae) // *J. Phycol.* 2007. Vol. 43(6). P. 1223–1226.
28. Arsalane W., Rousseau B., Duval J.-C. Influence of the pool size of the xanthophyll cycle on the effects of light stress in a diatom: competition between photoprotection and photoinhibition // *Photochem. Photobiol.* 1994. Vol. 60. P. 237–243.
29. Lavaud J., Rousseau B., Etienne A.-L. Enrichment of the light-harvesting complex in diadinoxanthin and implications for the non-photochemical fluorescence quenching in diatoms // *Biochemistry*. 2003. Vol. 42. P. 5802–5808.
30. Lavaud J., Rousseau B., Etienne A.-L. General features of photoprotection by energy dissipation in planktonic diatoms (Bacillariophyceae) // *J. Phycol.* 2004. Vol. 40. P. 130–137.
31. Perkins R.G., Mouget J.-L., Lefebvre S., Lavaud J. Light response curve methodology and possible implications in the application of chlorophyll fluorescence to benthic diatoms // *Mar. Biol.* 2006. Vol. 149. P. 703–712.

Поступила в редакцию
26.04.11

FLUORESCENCE OF WHITE SEA PHYTOPLANKTON UNDER DIFFERENT NITROGEN SOURCE AND TWO LEVELS OF IRRADIANCE

L.V. Ilyash, T.A. Belevich, D.N. Matorin

The response of phytoplankton fluorescence and biomass to addition of different nitrogen sources and irradiance were assayed in enriched bottle experiments with the White Sea phytoplank-

ton in August–September 2007. Phytoplankton was exposed in situ 18 days with the additions of 180 $\mu\text{M/L}$ of nitrogen as nitrate, urea, ammonium and glycine under two levels of irradiance. The maximum quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) was determined in the dark-acclimated algae. Rapid light curves (RLC) were constructed based on 8 actinic increasing light levels. The maximal relative electron transport rate ($rETR_{\text{max}}$), the maximum light use coefficient (α), and the non-photochemical quenching (NPQ) were calculated. After enrichment abundance of phytoplankton increased, and the photosynthetic parameters changed. The maximum quantum efficiency of PSII increased to 0,64–0,71, indicating a good physiological state of algae and a lack of stress due to nutrient limitation. The dynamic of $rETR_{\text{max}}$ and NPQ depended on nitrogen source and growth irradiances while α did not depended on nitrogen form.

Key words: *phytoplankton, mineral and organic nitrogen, fluorescence, irradiance.*

Сведения об авторах

Ильяш Людмила Васильевна — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-91; e-mail: ilyashl@mail.ru

Белевич Татьяна Алексеевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры гидробиологии, биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-91; e-mail: 3438083@list.ru

Маторин Дмитрий Николаевич — докт. биол. наук, проф. кафедры биофизики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-68; e-mail: matorin@biophys.msu.ru