

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

Е. Р. Тараховская, Ю. И. Маслов

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ
В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА *FUCUS VESICULOSUS* L.

Эффективность работы фотосинтетического аппарата растения во многом определяется его пигментным составом. Соотношение пигментов разных классов (хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины) в светособирающих комплексах (ССК) пластид многих растений существенно изменяется в ходе онтогенеза. Содержание пигментов отражает как морфогенез и физиологический статус растительного организма, так и влияние условий окружающей среды. Макрофитные бурые водоросли пор. *Fucales* представляют собой удобные объекты для исследования онтогенетических изменений пигментного состава растений. Фукусовые относятся к немногочисленной группе растений, эмбриональное развитие которых происходит независимо от материнского организма [26], что делает период эмбриогенеза критической стадией роста и развития этих растений. Во многом шансы эмбриона на успешное выживание зависят от своевременного формирования и развития ассимиляционного аппарата и в первую очередь пигмент-белковых ССК. Фукусовые полностью фотосинтетически компетентны на всех стадиях онтогенеза, начиная с зиготы [4, 20, 23]. Образование гамет происходит в специальных органах размножения — концептакулах, в условиях, существенно отличающихся от тех, в которые они попадут после выхода во внешнюю среду, где будут происходить процессы оплодотворения и развития эмбрионов и молодых растений. Созревающие яйцеклетки покидают концептакулы с уже сформированными хлоропластами, несущими характерный для фукусовых набор пигментов.

Ряд представителей пор. *Fucales* (в том числе и *Fucus vesiculosus*, послуживший объектом для данного исследования) являются двудомными растениями. У взрослых фертильных особей наблюдается, хотя и несильно выраженный, половой диморфизм. Мужские талломы, как правило, несколько мельче женских, имеют более узкие «веточки» и мелкие рецептакулы. Часто мужские талломы (особенно их апикальные участки) окрашены светлее, чем женские, и имеют более выраженный желтоватый оттенок [1].

Фукусовые считаются растениями светового типа, осуществляющими фотосинтез по C_3 -пути [16]. В течение суток интенсивность фотосинтеза изменяется по одновершинной кривой с максимумом в 11–12 ч, что соответствует максимуму фотосинтетически активной радиации [1, 23]. Основным стабильным продуктом фотосинтеза является маннит, а также, в меньших количествах, аланин, аспаргат, глутамат и малат [8, 23]. Клетки фукусовых содержат большое количество мелких хлоропластов, обычно

локализованных в периферическом слое цитоплазмы. Гранальная структура в хлоропластах отсутствует; удлинённые тилакоиды собраны в пачки по три, и внутри каждой пачки между тилакоидами имеются небольшие зоны мембранной адгезии. В пластидах всегда присутствует опоясывающая ламелла, но она не полностью окружает внутренние тилакоиды [9, 13, 25]. Элементы светособирающего комплекса и Фотосистемы (ФС) I распределены на тилакоидных мембранах равномерно [13]. В отличие от большинства бурых водорослей хлоропласты фукусовых не содержат пиреноидов [6, 28].

Бурые водоросли относятся к выделяемой рядом авторов сборной группе *Chromophyta*, для которой характерен ССК, содержащий хлорофиллы «а» и «с», β-каротин и разнообразные специфические ксантофиллы. Биосинтез каротиноидов у бурых водорослей осуществляется по так называемому фукоксантиновому пути [2]. Основными ксантофиллами представителей рода *Fucus* являются фукоксантин и виолаксантин, в небольших количествах могут присутствовать также зеаксантин, антераксантин и мутаохром; помимо β-каротина встречаются следы α- и ε-каротинов [13, 15, 24]. Хлорофилл «с» представлен двумя спектрофотометрически трудно разделяемыми формами: «с₁» и «с₂», обычно соотношение «с₁»/«с₂» у бурых водорослей составляет от 1 до 2 [15]. Фукоксантин эффективно передает собранную энергию на реакционные центры обеих фотосистем световой фазы фотосинтеза. По мнению некоторых авторов [напр.: 13], светособирающая антенна бурых водорослей не организована в отдельные комплексы для ФС I и II, а обслуживает одновременно обе фотосистемы. Вследствие высокой лабильности связей между белками и пигментами в ССК бурых водорослей и присутствия в клеточных стенках этих растений большого количества сильно набухающих слизистых веществ, ССК этих водорослей в настоящее время исследованы значительно меньше, чем антенные комплексы зеленых растений, красных водорослей и цианобактерий [2, 13, 18, 24]. ССК фукусовых характеризуются относительно высоким соотношением белок/хлорофилл «а» [25]. Предполагается, что структурная единица светособирающей антенны этих водорослей включает 10 молекул фукоксантина, 1 молекулу виолаксантина, 3 молекулы хлорофилла «с» и 13 молекул хлорофилла «а», связанных с одной молекулой белка. На базе семи таких структур образуются супрамолекулярные комплексы — ксантосомы, которые можно сравнить с фикобилисомами красных водорослей [5, 7, 18]. Фукусовые водоросли относятся к растениям, для которых характерно наличие виолаксантинового цикла — светозависимой обратимой дезоксидации виолаксантина через антераксантин в зеаксантин [10, 14, 22]. В нормальных условиях подавляющая часть каротиноидов, участвующих в этом цикле, присутствует в хлоропластах в виде виолаксантина [10, 15, 24].

Яйцеклетки и антерозоиды фукусовых фотосинтезируют не так активно, как эмбрионы или взрослые растения. Яйцеклетки могут несколько дней жить самостоятельно, однако уже через 24 ч после выхода из концептакулов интенсивность фотосинтетических процессов существенно снижается [4, 20]. Антерозоиды фотосинтезируют слабее, чем яйцеклетки, и продолжительность их жизни не превышает нескольких часов. После оплодотворения (ПО) фотосинтетический метаболизм яйцеклеток изменяется: интенсивность фотосинтетических процессов постепенно возрастает. Рост интенсивности работы ассимиляционного аппарата зигот и эмбрионов *F. vesiculosus* в течение первых 15 суток ПО происходит в колебательном режиме и отражает основные физиологические и морфогенетические процессы раннего развития водоросли [4]. В настоящее время фотосинтетический метаболизм эмбриональных стадий развития этих водорослей изучен слабо, так как исследования особенностей фотосинтеза и продуктивности морских макрофитов проводятся почти исключительно на взрослых растениях [11, 19, 24]. Кроме того, дополнительной проблемой является сложность определения таких показателей,

как содержание пигментов или интенсивность фотосинтеза у эмбрионов, имеющих в своем составе значительную долю нефотосинтезирующих тканей (ризоид, апикальные нити). Для максимально корректного расчета содержания пигментов мы исследовали динамику увеличения объема и площади поверхности растущих эмбрионов.

Цель данной работы заключается в исследовании динамики содержания фотосинтетических пигментов в онтогенезе *F. vesiculosus*, начиная с рецептакулов, в которых формируются гаметы, и заканчивая вегетативными тканями взрослых мужских и женских растений.

Материалы и методы исследования. В качестве объектов использовали гаметы, зиготы, эмбрионы, молодые талломы (5–10 см длиной) и взрослые мужские и женские талломы фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.), собранные в районе Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета (Белое море) в августе–сентябре 2004–2006 гг. Получение гамет, оплодотворение и выращивание синхронной культуры эмбрионов осуществляли в основном по стандартной методике [3, 26].

В качестве характеристик роста объектов рассматривали динамику изменения объема и площади поверхности яйцеклеток и фотосинтезирующей части эмбрионов — будущего таллома водоросли, без учета ризоидов и апикальных волосков. Отдельно рассматривали динамику изменения объема нефотосинтезирующей ризоидальной части эмбрионов. Было принято, что яйцеклетка имеет форму шара, ризоид — конуса, а фотосинтезирующая часть эмбриона — усеченного конуса с закругленным основанием. Объем и площадь поверхности объектов рассчитывали исходя из данных измерений диаметра яйцеклеток и ряда размерных характеристик эмбрионов (длина, максимальный и минимальный диаметры фотосинтезирующей части эмбрионов и длина ризоида) с помощью окуляр-микрометра и микроскопа МБИ-3.

Для определения содержания пигментов у взрослых растений *F. vesiculosus* использовали мужские и женские талломы длиной 40–50 см. Растения собирали в верхней части нижней литорали в середине пояса фукоидов. В каждом талломе условно выделили 4 зоны (рис. 1), из которых с помощью пробкового сверла вырезали кружки диаметром 5 мм. Из рецептакулов брали только пигментированный коровый слой, освобожденный от большей части слизи.

Пигменты экстрагировали 90 %-ным ацетоном: пробы растительного материала растирали в ацетоне со стеклянным песком (лабораторное стекло) с добавлением небольшого количества Na_2SO_4 и NaHCO_3 [18]. Расчет количества хлорофилла «а», суммы хлорофиллов «с₁» + «с₂» и суммы каротиноидов производили после спектрофотометрирования (СФ-26) по описанным в литературе формулам [17–18]. Для эмбрионов расчет содержания пигментов на единицу сырого веса производили без учета веса нефотосинтезирующей ризоидальной части эмбрионов. Вес ризоидальных частей эмбрионов рассчитывали исходя из относительного объема этих частей при допущении, что все части эмбрионов имеют одинаковую плотность.

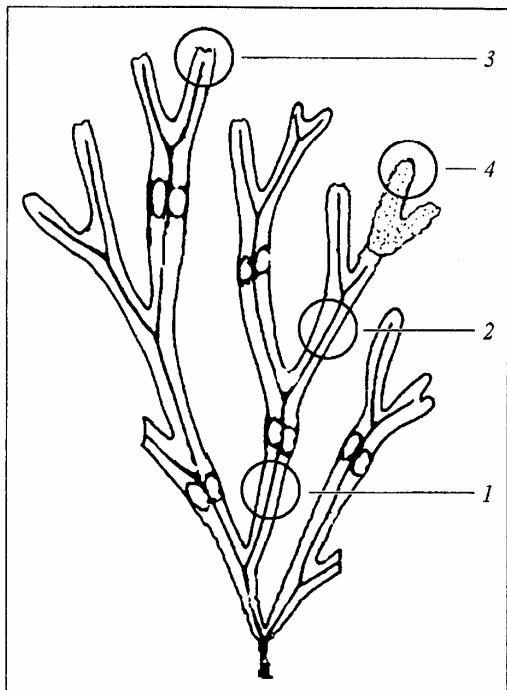


Рис. 1. Расположение на талломе *F. vesiculosus* зон, из которых брались пробы для определения содержания в тканях фотосинтетических пигментов.
1 — базальная зона; 2 — середина таллома; 3 — апикальная зона; 4 — рецептакул.

Результаты исследований и их обсуждение. Полученные данные показывают, что рост эмбрионов в течение первого месяца развития описывается в целом экспоненциальной кривой (коэффициент корреляции 0,99). Основной вклад в увеличение объема эмбрионов вносит рост фотосинтезирующей талломической части (рис. 2).

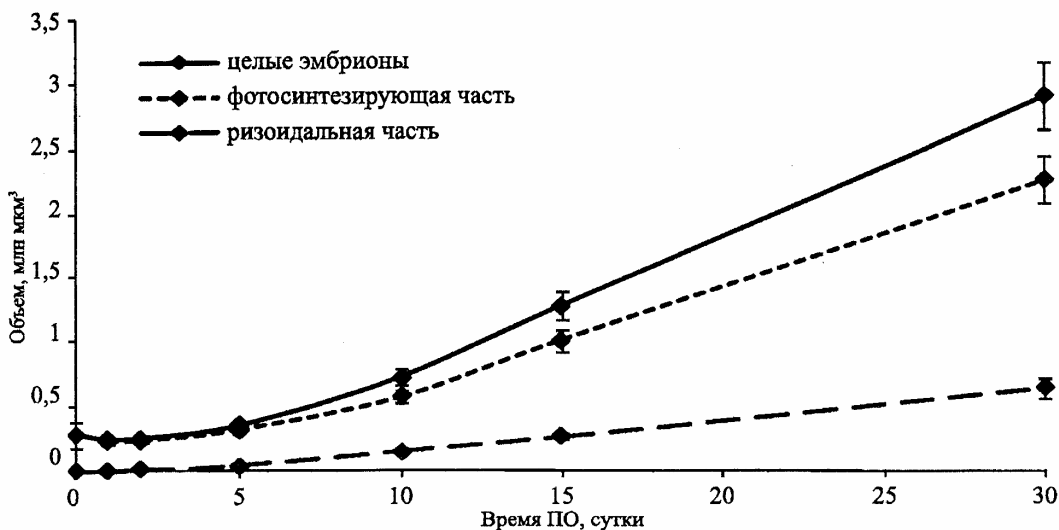


Рис. 2. Динамика увеличения объема эмбрионов *F. vesiculosus* в первый месяц развития.

Площадь поверхности фотосинтезирующей части эмбрионов, начиная со вторых суток ПО, увеличивается практически линейно (рис. 3). В течение всего исследованного периода талломическая часть эмбрионов растет в основном в длину, все больше отклоняясь от шарообразной формы. Толщина эмбрионов в первый месяц роста увеличивается очень медленно. Изменение соотношения длина/толщина эмбрионов в этот период выражается уравнением $y = 0,98 + 0,06x$, где y — отношение длины таллома к толщине, x — время ПО, сутки. Динамику роста эмбрионов необходимо учитывать при изучении таких физиологических характеристик, как содержание пигментов, интенсивность газообмена и т. п., поскольку увеличение размера и изменение формы организма неизбежно приводит к изменению его физических свойств и метаболизма [27]. Например, у организмов, плотность которых превышает плотность воды (в том числе у зигот и эмбрионов фукуса), увеличение размера ускоряет оседание и/или способствует закреплению на субстрате. Для фотосинтезирующих организмов рост и изменение формы имеют особое значение. Увеличение объема водоросли приводит к уменьшению поглощения света пигментными системами вследствие усиления внутриклеточного самозатенения в тканях растений: крупный организм

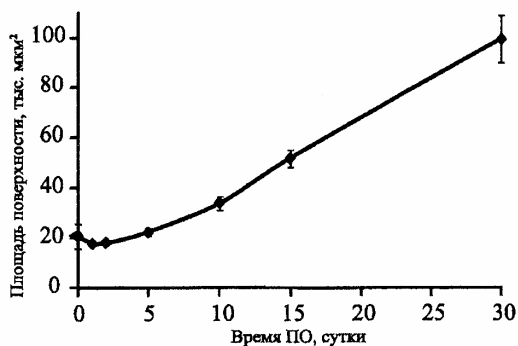


Рис. 3. Динамика увеличения площади поверхности фотосинтезирующей части эмбрионов *F. vesiculosus* в первый месяц развития.

увеличение размера и изменение формы организма неизбежно приводит к изменению его физических свойств и метаболизма [27]. Например, у организмов, плотность которых превышает плотность воды (в том числе у зигот и эмбрионов фукуса), увеличение размера ускоряет оседание и/или способствует закреплению на субстрате. Для фотосинтезирующих организмов рост и изменение формы имеют особое значение. Увеличение объема водоросли приводит к уменьшению поглощения света пигментными системами вследствие усиления внутриклеточного самозатенения в тканях растений: крупный организм

(при условии постоянного содержания пигментов на единицу объема) поглощает относительно меньше фотосинтетически активной радиации, что оказывает сильное влияние на его фотосинтетические характеристики [27]. Исходя из этого можно ожидать, что содержание пигментов в более молодых (мелких) особях будет относительно низким, а интенсивность фотосинтеза может оказаться очень высокой, выше, чем у взрослых растений. Однако негативный эффект увеличения объема может быть частично скомпенсирован увеличением площади поверхности организма. Действительно, поскольку форма эмбрионов фукуса с возрастом все более отклоняется от изначальной шаровидной, площадь поверхности увеличивается очень значительно и быстро (см. рис. 3). Изменение размера и формы организма оказывает влияние на фотосинтетические параметры как планктонных, так и бентосных водорослей. Однако для литоральных и сублиторальных макрофитов, таких, как фукусовые, этот фактор особенно важен. Оптическая плотность и эффект самозатенения у макрофитных водорослей обычно очень высокие и существенно изменяются в ходе онтогенеза, приводя к существенным изменениям содержания фотосинтетических пигментов [27].

Содержание хлорофиллов в антерозоидах фукуса значительно ниже, чем в яйцеклетках (рис. 4). Ранее нами показано [4], что для мужских гамет фукуса также характерно низкое содержание ключевого фермента цикла Кальвина 1,5-рибулозобисфосфаткарбоксилазы и активность ФС II. Вероятно, это связано с гораздо меньшей продолжительностью жизни антерозоидов (3–4 ч после выхода из антеридиев). Они имеют ограниченный запас дыхательных субстратов, который полностью используется в эти часы для работы жгутиков и активного движения в поисках яйцеклеток [23]. Общее содержание каротиноидов в мужских гаметах, напротив, относительно очень высокое. Возможно, это объясняется присутствием большого количества каротина в их светочувствительных

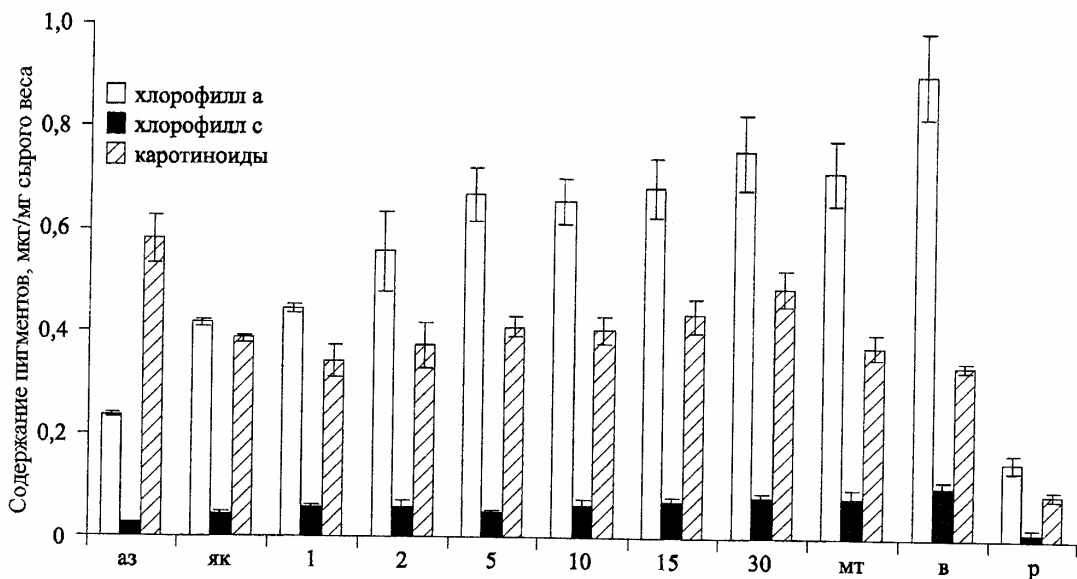


Рис. 4. Содержание фотосинтетических пигментов в тканях *F. vesiculosus* на разных стадиях развития водоросли.

аз — антерозоиды, як — яйцеклетки, 1–30 — эмбрионы, время с момента оплодотворения (сутки), мт — молодые талломы, не достигшие репродуктивного возраста; в — вегетативные ткани взрослых растений; р — женские рецептакулы.

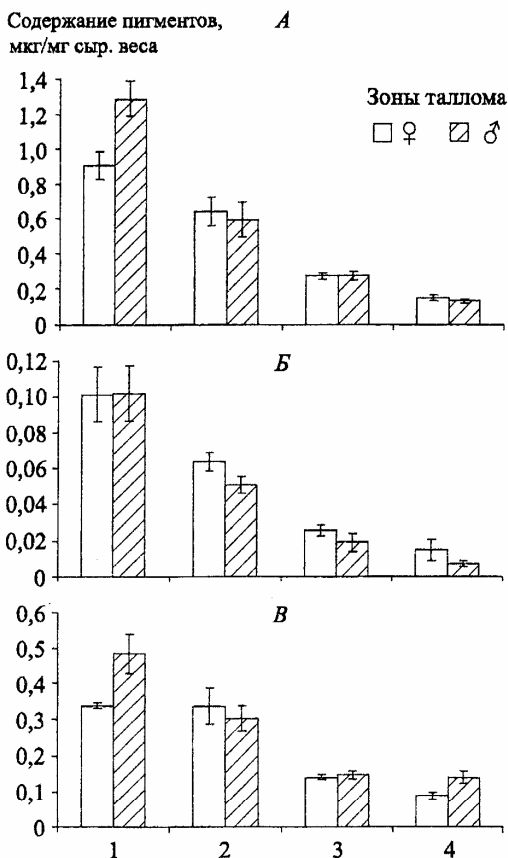


Рис. 5. Содержание фотосинтетических пигментов в женских и мужских талломах *F. vesiculosus*.

А — хлорофилл «а»; Б — хлорофилл «с»;
В — сумма каротиноидов.

глазках. В первые сутки ПО пигментный состав эмбрионов изменяется незначительно. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов в яйцеклетках и 24-ч эмбрионах близко к 0,5 (см. рис. 4). В дальнейшем содержание пигментов увеличивается и продолжает расти до 10 суток ПО, почти достигая значений, характерных для вегетативных тканей взрослых растений, после чего выходит на плато (см. рис. 4). Обращает на себя внимание постепенное уменьшение доли каротиноидов в сумме пигментов у растущих эмбрионов. Через 30 суток ПО на долю каротиноидов приходится лишь $\approx 35\%$ от суммы основных пигментов, что соответствует соотношению пигментов в молодых растениях, не достигших репродуктивной фазы. В вегетативных тканях взрослых растений доля каротиноидов составляет $\approx 30\%$. Это может быть связано с проявлением эффекта внутреннего самозатенения [27]. Через 15 суток ПО объем фотосинтезирующей части эмбриона увеличивается почти на порядок (см. рис. 2). Это приводит к увеличению относительной оптической плотности организма и уменьшению внутренней освещенности. Основными каротиноидами фукусовых являются ксантофиллы — фукоксантин и виолаксантин [13, 15, 24]. Возможно, большое количество каротиноидов, в частности виолаксантина, требуется яйцеклеткам, зиготам и молодым эмбрионам для защиты от избытка радиации. Уменьшение с возрастом количества фукоксантина, не принимающего участия в защитных реакциях, может быть следствием снижения содержания виолаксантина, поскольку виолаксантин является одним из предшественников в биосинтезе фукоксантина [22]. Представляется интересным, что относительное содержание хлорофиллов и каротиноидов в вегетативных и генеративных тканях взрослых растений существенно различается: в женских рецептакулах водорослей количество каротиноидов относительно велико ($\approx 37\%$) (см. рис. 4). Это означает, что оогонии с будущими яйцеклетками формируются в материнских тканях уже заранее с тем набором пигментов, который обеспечит гаметам оптимальные возможности для поглощения световой энергии в период самостоятельного существования.

Содержание фотосинтетических пигментов в вегетативных тканях взрослых растений *F. vesiculosus* максимально в базальных участках таллома и минимально в апексах (рис. 5). Причина неравномерного распределения пигментов, очевидно, заключается в разной степени освещенности апикальных и базальных участков таллома. Фукусовые водоросли, как правило, образуют плотные заросли; при этом на поверхность

экспонированы почти исключительно молодые апикальные «веточки» и рецептакулы. Для апикальных участков таллома характерна и максимальная интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу пигментов. Эти результаты хорошо согласуются с литературными данными [21] о наличии в талломах крупных макрофитов (фукусовые, ламинариевые), продольных градиентов химического состава и физиологических характеристик.

Исходя из существенных различий по пигментному составу между мужскими и женскими гаметами (см. рис. 4), логично предположить, что сходным образом будет отличаться и пигментный состав мужских и женских рецептакулов. Действительно, как видно из рис. 5, В, в генеративных тканях мужских талломов содержится значительно больше каротиноидов, чем в женских рецептакулах. Однако различие по пигментному составу между женскими и мужскими растениями *F. vesiculosus* этим не исчерпывается. В нижней части (см. рис. 1, зона I) мужских талломов содержится больше хлорофилла «а» и каротиноидов, чем в аналогичной зоне женских талломов (см. рис. 5, А, В). Объяснение этих результатов в настоящий момент вызывает затруднения. Можно предположить, что фотосинтетический метаболизм *F. vesiculosus* зависит от пола растения. Возможно, ассимиляционный аппарат женских талломов не нуждается в высоком содержании пигментов вследствие большей эффективности использования энергии поглощенного света. Для решения этого вопроса необходимо исследование у мужских и женских талломов *F. vesiculosus* и других двудомных фукоидов (*Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*) таких характеристик фотосинтетического аппарата, как активность ФС и содержание и активность ключевых ферментов цикла Кальвина.

Summary

Tarakhovskaya E. R., Maslov Y. I. The dynamics of photosynthetic pigments content in ontogenesis of *Fucus vesiculosus* L.

Fucoids have photosynthetic competence in all the stages of ontogenesis. The dynamics of photosynthetic pigment content was investigated in *F. vesiculosus* tissues from the receptacles with forming gametes till vegetative tissues of adult male and female plants. The *Fucus* eggs contain 43 % more chlorophyll «а» than antherozoids. During the first 10 days of the development the pigments content in embryos gradually increase up to the concentrations typical for vegetative tissues of adult plants. While aging the share of carotenoids in the sum of pigments gradually decreases from 48 % to 30 %. The pigments content in the vegetative tissues of adult plants is maximal in the basal parts of thalli and minimal in the apices.

E-mail: dialea@inbox.ru

Литература

1. *Возжинская В. Б.* Донные макрофиты Белого моря. М., 1986.
2. *Пиневиц А. В., Аверина С. Г.* Оксигенная фототрофия: Руководство по эволюционной клеточной биологии. СПб., 2002.
3. *Полевой В. В., Тараховская Е. Р., Маслов Ю. И., Полевой А. В.* Роль ауксина в индукции полярности у зигот *Fucus vesiculosus* L. // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 6. С. 432–437.
4. *Тараховская Е. Р., Маслов Ю. И.* К характеристике фотосинтетического аппарата *Fucus vesiculosus* L. на ранних стадиях эмбриогенеза // Извест. РАН. Сер. биологическая. 2005. № 5. С. 552–557.
5. *Alberte R. S., Friedman A. L., Gustafson D. L.* Light-harvesting systems of brown algae and diatoms // Biochim. et Biophys. Acta. 1981. Vol. 635. N 2. P. 304–316.
6. *Badger M. R., Andrews T. J., Whitney S. M., Ludwig M., Yellowlees D. C., Leggat W., Price G. D.* The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO₂-concentrating mechanisms in algae // Can. J. Bot. 1998. Vol. 76. P. 1052–1071.
7. *Barrett J., Anderson J. M.* The P-700-chlorophyll_a-protein complex and two major light-harvesting complexes of *Acrocarpia paniculata* and other brown seaweeds // Biochim. et Biophys. Acta. 1980. Vol. 590. N 3. P. 309–323.
8. *Bidwell R. G. S.* Photosynthesis and metabolism in marine

algae. VII. Products of photosynthesis in fronds of *Fucus vesiculosus* and their use in respiration // Can. J. Bot. 1967. Vol. 45. N. 9. P. 1557–1565. **9.** *Bisalputra T.* Plastids // Algal physiology and biochemistry / Ed. by W.D.P. Stewart. Berkeley; Los Angeles, 1974. P. 124–161. **10.** *Coelho S.M., Rijstenbil J.W., Sousa-Pinto I., Brown M.T.* Cellular responses to elevated light levels in *Fucus spiralis* embryos during the first days after fertilization // Plant, Cell and Environment. 2001. Vol. 24. P. 801–810. **11.** *Collen J., Davison I.R.* Seasonality and thermal acclimation of reactive oxygen metabolism in *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) // J. Phycol. 2001. Vol. 37. P. 474–481. **12.** *Craigie J.S.* Storage products // Algal physiology and biochemistry / Ed. by W.D.P. Stewart. Berkeley; Los Angeles, 1974. P. 206–235. **13.** *De Martino A., Douady D., Quinet-Szely M., Rousseau B., Crepineau F., Apt K., Caron L.* The light-harvesting antenna of brown algae. Highly homologous proteins encoded by a multigene family // Eur. J. Biochem. 2000. Vol. 267. P. 5540–5549. **14.** *Esckling M., Arvidsson P.-O., Akerlund H.-E.* The xanthophyll cycle, its regulation and components // Physiol. Plant. 1997. Vol. 100. P. 806–816. **15.** *Goodwin T.W.* Carotenoids and biliproteins // Algal physiology and biochemistry / Ed. by W.D.P. Stewart. Berkeley; Los Angeles, 1974. P. 176–205. **16.** *Israel A., Hophy M.* Growth, photosynthetic properties and Rubisco activities and amounts of marine macroalgae grown under current and elevated seawater CO₂ concentrations // Global Change Biology. 2002. Vol. 8. P. 831–840. **17.** *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. Vol. 167. N 1. P. 191–194. **18.** *Kato T., Mimuro M., Takaichi S.* Light-harvesting particles, isolated from a brown alga, *Dictyota dichotoma*. A supramolecular assembly of fucoxanthin-chlorophyll-protein complexes // Biochim. et Biophys. Acta. 1989. Vol. 979. P. 233–240. **19.** *Kawamitsu Y., Boyer J.S.* Photosynthesis and carbon storage between tides in a brown alga, *Fucus vesiculosus* // Marine Biology. 1999. Vol. 133. P. 361–369. **20.** *Kim K. Y., Jeong H. J., Main H. P., Garbary D. J.* Fluorescence and photosynthetic competency in single eggs and embryos of *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae) // Phycologia. 2006. Vol. 45. N 3. P. 331–336. **21.** *Küppers U., Kremer B. P.* Longitudinal profiles of carbon dioxide fixation capacities in marine macroalgae // Plant Physiol. 1978. Vol. 62. P. 49–53. **22.** *Lohr M., Wilhelm C.* Algae displaying the diadinoxanthin cycle also possess the violaxanthin cycle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. P. 8784–8789. **23.** *McLachlan J.* Photosynthesis of eggs, sperm, zygotes and embryos of *Fucus serratus* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. N 4. P. 371–373. **24.** *Passaquet C., Thomas J. C., Caron L., Hauswirth N., Puel F., Berkaloff C.* Light-harvesting complexes of brown algae. Biochemical characterization and immunological relationships // FEBS Lett. 1991. Vol. 280. N 1. P. 21–26. **25.** *Peyriere M., Caron L., Jupin H.* Pigment complexes and energy transfers in brown algae // Photosynthetica. 1984. Vol. 18. N 2. P. 184–191. **26.** *Quatrano R. S.* Developmental biology: development in marine organisms // Experimental marine biology / Ed. by R. N. Mariscal. New York; London, 1974. P. 303–346. **27.** *Raven J. A., Kübler J. E.* New light on the scaling of metabolic rate with the size of algae // J. Phycol. 2002. Vol. 38. P. 11–16. **28.** *Thoms S., Pahlow M., Wolf-Gladrow D. A.* Model of the carbon concentrating mechanism in chloroplasts of eukaryotic algae // J. Theor. Biol. 2001. Vol. 208. P. 295–313.

Статья принята к печати 15 мая 2007 г.