

УДК 581.188.5; 581.188.12

Н.П. МАСЮК¹, Ю.И. ПОСУДИН², Г.Г. ЛИЛИЦКАЯ¹

¹Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

²Национальный аграрный ун-т,

Украина, 03041 Киев, ул. Героев Оборона, 15

ФОТОДВИЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ: СРАВНИТЕЛЬНО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Обсуждены вопросы терминологии, касающиеся фотодвижения свободно подвижных микроорганизмов и подведены предварительные итоги изучения фотодвижения клеток двух гипергалобных видов *Dunaliella* Teod. (*Dunaliellales*, *Chlorophyceae*, *Viridiplantae*) в сравнении с фотодвижением других жгутиковых водорослей, представителей иных таксонов (родов, порядков, классов, царств органического мира). Показано, что с возрастанием филогенетической дистанции между таксонами углубляются различия в их фотоповедении, структуре и механизмах функционирования фоторецепторных систем, в процессах сенсорного преобразования фотодвижения сигнала в двигательные реакции разных типов, в работе жгутикового аппарата. Поэтому сведения об особенностях фотодвижения водорослей представляют интерес в качестве дополнительных дифференциальных критериев в эволюционной биологии, филогенетике, систематике и таксономии водорослей. Наряду с различиями отмечены общие фундаментальные черты в процессах фотодвижения и их фоторегуляции у жгутиковых, не зависящие от их систематического положения. Обсуждается значение фотобиологических исследований фотодвижения водорослей в смежных областях науки: экологии (в т.ч. аутоэкологии), географии водорослей, прикладной альгологии, в частности, в биотехнологии, биомониторинге окружающей среды.

Ключевые слова: фотодвижение, терминология, *Dunaliella*, фоторецепция, сенсорное преобразование, жгутиковый аппарат.

Введение

Один из авторов данной статьи положил начало исследованию рода *Dunaliella* Teod. в Ин-те ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины в конце 50-х гг. прошлого века в связи с поисками среди водорослей перспективных источников β-каротина (провитамина А) (Масюк, 1961, 1964, 1965а, б, в, 1966, 1967, 1969-1973а, б, в; Масюк, Абдула, 1969; Масюк та ін., 1970). В 60-70-х гг. были изучены видовой состав и экология этого рода в водоемах Украины, Закавказья, Средней Азии и Дальнего Востока, обсуждены вопросы их филогении и систематики, создана коллекция штаммов *Dunaliella*, а также исследованы особенности их морфологии, физиологии и биохимии, разработаны методы лабораторного и полупромышленного их культивирования (Масюк, 1973в). В 80-х гг. виды *Dunaliella*, как возможные модельные объекты для изучения фотодвижения, привлекли внимание биофизика, применившего комплекс оптических, спектроскопических, лазерных и физико-химических методов (Посудин, 1989). На базе кафедры физики Национального аграрного ун-та была создана экспериментальная лаборатория, оборудованная оригинальной установкой для изучения фотодвижения клеток *Dunaliella*.

© Н.П. Масюк, Ю.И. Посудин, Г.Г. Лилицкая, 2006

Описания аппаратуры и методов исследования приведены в наших публикациях (Посудин и др., 1988; Posudin et al., 1992; см. также сайт <http://iatp.org.ua/posudin/>).

Цель настоящей работы – подведение итогов наших исследований фотодвижения *Dunaliella* и сравнение полученных нами данных с результатами исследований других авторов, проведенных на других объектах, для выявления как общих, так и специфических черт фотодвижения у представителей таксонов в зависимости от степени их родства.

Экспериментальным исследованиям предшествовало ознакомление с результатами работ мирового фотобиологического сообщества по изучению фотодвижения жгутиконосцев, в процессе которого мы обратили внимание на существующий различной терминов, обозначающих различные проявления фотодвижения микроорганизмов (Масюк та ін., 1988; Масюк, Посудин, 1991; Massjuk et al., 1991).

Вопросы терминологии

Критическое рассмотрение терминологии и классификации разных типов фотоиндуцированного поведения свободно подвижных организмов показало, что существование различных классификационных систем является источником терминологической путаницы (Масюк, Посудин, 1991а). Мы разработали параметрическую классификацию светозависимого поведения как отдельных подвижных клеток (индивидуальный или микроэффект, табл. 1), так и их совокупностей (групповой или макроэффект, табл. 2).

За термином *photomonotaxis* (*photopotaxis*) мы сохраняем его первоначальное значение – любое перемещение свободно движущихся организмов в пространстве (Strasburger, 1878, цит по: Nultsch, Throm, 1975; см. обзор: Масюк та ін., 1988). Под светозависимыми реакциями подвижных организмов (*photoresponse*, *photoreaction*) мы подразумеваем любые немедленные двигательные отклики этих организмов на любые изменения светового стимула.

Подвижность биологических объектов – это частный случай общего физического феномена – движения. Поэтому подвижность организмов может быть описана такими хорошо известными параметрами, как скорость (V), направление (r) и траектория (l) движения.

Световой стимул, в свою очередь, характеризуется такими параметрами, как интенсивность (I), направление (s), спектральный состав (λ), поляризация (P) света, продолжительность, частота и форма световых импульсов. Принимая во внимание параметрический характер обеих величин (света и движения), мы считаем, что классификация зависимости движения (фототаксисов) микроорганизмов от света должна основываться на параметрическом принципе (см. табл. 1, 2). Любую зависимость скорости движения отдельных организмов или их групп от любых параметров светового стимула мы предлагаем называть *фотокинезом* (*photokinesis*), а зависимость направления движения отдельных организмов или их групп от каких-либо параметров света именуем *фотомонотаксисом* (*photopotaxis*) (Pfeffer, 1904, цит по: Nultsch, Throm, 1975; см. обзоры: Масюк та ін., 1988; Масюк, Посудин, 1991а). В указанном смысле мы применяем эти термины в последующем тексте.

Предложенная классификация может быть детализирована путем учета добавочных параметров движения и света (например, ритм светового потока), возможности их взаимодействия (например, длины волны и интенсивности света,

скорости и направления движения) или уточнения некоторых параметров (например, скорость движения может быть линейной или угловой, интенсивность света может характеризоваться абсолютной величиной (I) или градиентом последней в пространстве (dI/dx) и во времени (dI/dt). Предложенные принципы позволяют не только упорядочить существующую терминологию, но и предвидеть еще не изученные связи и запрограммировать дальнейшие исследования.

Таблица 1. Параметрическая классификация светозависимого движения (фототаксисов) отдельных организмов

Параметры светового стимула	Интенсивность	Градиент интенсивности		Направление	Длина волны	Поляризация
	I	dI/dt	dI/dx			
Параметры движения						
Скорость движения индивидов: ■ Линейная \vec{V} ■ Угловая n (частота пространственных изменений траектории индивидов: колебаний, вращений, поворотов, рысканий)	$\vec{V}(I)$ $n(I)$	$\vec{V}(dI/dt)$ $n(dI/dt)$	$\vec{V}(dI/dx)$ $n(dI/dx)$	$\vec{V}(\vec{S})$ $n(\vec{S})$	$\vec{V}(\lambda)$ $n(\lambda)$	$\vec{V}(P)$ $n(P)$
Направление движения индивидов \vec{F}	$\vec{F}(I)$	$\vec{F}(dI/dt)$	$\vec{F}(dI/dx)$	$\vec{F}(\vec{S})$	$\vec{F}(\lambda)$	$\vec{F}(P)$
Траектория движения индивидов l	$l(I)$	$l(dI/dt)$	$l(dI/dx)$	$l(\vec{S})$	$l(\lambda)$	$l(P)$

Таблица 2. Параметрическая классификация светозависимого движения (фототаксисов) совокупностей организмов

Параметры светового стимула	Интенсивность	Градиент интенсивности		Направление	Длина волны	Поляризация
	I	dI/dt	dI/dx			
Параметры движения						
Концентрация индивидов (оптическая плотность) в популяции, колонии N	$N(I)$	$N(dI/dt)$	$N(dI/dx)$	$N(\vec{S})$	$N(\lambda)$	$N(P)$
Форма (пространственное распределение) индивидов в популяции, колонии S	$S(I)$	$S(dI/dt)$	$S(dI/dx)$	$S(\vec{S})$	$S(\lambda)$	$S(P)$
Траектория движения популяции, колонии L	$L(I)$	$L(dI/dt)$	$L(dI/dx)$	$L(\vec{S})$	$L(\lambda)$	$L(P)$
Относительное число индивидов, проявляющих фотореакции N/N_0	$N/N_0(I)$	$N/N_0(dI/dt)$	$N/N_0(dI/dx)$	$N/N_0(\vec{S})$	$N/N_0(\lambda)$	$N/N_0(P)$

Феноменология фотодвижения

Виды *Dunaliella*, подобно другим жгутиковым водорослям, проявляют способность к свободному перемещению в жидкой среде под воздействием света, т.е. к фотодвижению (= фототаксису).

Фотодвижение *Dunaliella* осуществляется в виде поступательного движения клетки, которое сопровождается вращением клетки вокруг ее продольной оси, поворотами в стороны от основного направления, а также в виде колебательных движений («топнания на месте»). Иногда клетка прикрепляется дистальными концами жгутиков к субстрату, судорожно дергаясь вокруг места прикрепления, в результате чего отрывается от субстрата и продолжает свободное плавание.

В отличие от *Chlamydomonas reinhardtii* (Квитко и др., 1978; Mitchell, 2000) и *Euglena gracilis* (Jahn, Bovee, 1968), у видов *Dunaliella* в процессе фотодвижения наблюдался только цилиарный (гребной) тип движения жгутиков. Лишь в исключительных случаях, при наличии механических преград, когда клетка *Dunaliella salina* Teod. оказывалась зажатой в очень тонком препарате между покровным и предметным стеклами, отмечался возврат к более древнему реликтовому ундуляторному (волнообразному) типу движения жгутиков.

Траектория поступательного движения клетки синусоидальная, проекция ее на плоскости неравномерно зигзагообразная. Предполагается, что подобно *Chlamydomonas* (Colombetti, Marangoni, 1991) *Dunaliella* осуществляет вращательные движения клетки вокруг ее продольной оси благодаря биению ее жгутиков в трехмерном пространстве. Движение по синусоиде – результат, хотя и почти синхронного, но неравного числа биений двух жгутиков одной клетки (Shoevaert et al., 1988). В отличие от *Chlamydomonas*, при смене направления движения один из жгутиков в клетке *Dunaliella* прекращает биения, а второй продолжает гребные удары, в результате чего клетка поворачивается; после этого первый жгутик возобновляет биения и клетка продолжает двигаться в новом направлении (*Dunaliella* ..., 1992).

Фотореакции

Виды *Dunaliella* способны к фотокинетическим и фотовекторным реакциям (наличие фотокинетических реакций у *Chlamydomonas* в литературе оспаривается (Feinleib, Carty, 1967; Nultsch, Throm, 1975). Что касается фотофобических реакций, то у видов *Dunaliella*, в отличие от *Chlamydomonas* и *Euglena*, нам не удалось их наблюдать, хотя литературные данные (Wayne et al., 1991) свидетельствуют о возможности таких реакций и у *Dunaliella*.

Фотокинез

Скорость перемещения клеток *Dunaliella* (фотокинез) зависит от интенсивности светового стимула и условий окружающей среды: температуры (Посудин и др., 1988; Посудин, Масюк, 1993), pH (Масюк, Юрченко, 1962), напряженности электрического и электромагнитного поля (Зельниченко и др., 1988; Посудин, 1992), дозы ионизирующего излучения (Посудин и др., 1992),

концентрации блокаторов кальциевых каналов, изоптина и циннаризина (Посудин и др., 1993), азида натрия (Посудин и др., 1995), поверхностно-активных веществ (Паршикова та ин., 1990), солей тяжелых металлов и пестицидов (Posudin et al., 1996), а также от комбинации нескольких факторов (Мартыненко и др., 1996). Однако скорость движения отдельных клеток *Dunaliella* в условиях наших опытов не зависела от длины волны падающего света (Посудин и др., 1988.), дозы предварительного УФ облучения (Посудин и др., 2004), от концентрации ионов кобальта и кальция, от внесения в среду ионофора, повышающего проницаемость клеточной мембраны для ионов кальция, а также от ионотропных препаратов, стимулирующих $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATPазу}$ (Посудин и др., 1993).

Эти результаты, возможно, частично объясняются гипергалобностью объектов исследования и их высокой толерантностью к неблагоприятным факторам.

Средняя скорость поступательного движения клеток гипергалобных видов *Dunaliella* составляла 36 ± 2 мкм/с (*D. salina*) и 48 ± 2 мкм/с (*D. viridis* Teod.) (Посудин и др., 1988). Модальное значение средней скорости движения морского вида *D. bioculata* 105 ± 5 мкм/с (*Dunaliella* ..., 1992). Эти значения на 1-3 порядка превышают таковые микроорганизмов, не обладающих жгутиковым аппаратом (Nultsch, 1980), и находятся в пределах, известных для других жгутиконосцев как про-, так и эукариотических (Громов, 1985; Евтодиенко, 1985; Посудин и др., 1988). Однако средние скорости движения гипергалобных видов *Dunaliella* ниже (иногда на порядок), чем морских (*D. bioculata* (*Dunaliella* ..., 1992) и пресноводных видов (*Chlamydomonas reinhardtii* (Racey et al., 1981; Ruffer, Nultsch, 1985), *Euglena gracilis* (Haupt, 1959; Bovee, 1968), что, по всей вероятности, связано с разной вязкостью среды обитания. Средние скорости движения двух близких видов – *Dunaliella salina* и *D. viridis* – в разных опытах колебались в широких пределах, нивелирующих различия между указанными видами по данному показателю (Посудин и др., 1988, 1993, 1995; Posudin et al., 1992).

Средние скорости вращательного движения клеток гипергалобных видов *Dunaliella* были практически одинаковыми (Посудин, 1992): $0,52 \pm 0,04$ об/с (*D. salina*) и $0,54 \pm 0,04$ об/с (*D. viridis*) и вместе с тем ниже таковой пресноводного *Chlamydomonas reinhardtii* (Ruffer, Nultsch, 1985). Максимальные значения средних скоростей поступательного и вращательного фотодвижения клеток *Dunaliella* наблюдались в пределах интенсивности белого света 10-20 Вт/м², освещенности 150-550 лк, температуры 20-30 °С, pH 6,50-8,47 (Масюк, Юрченко, 1962; Посудин и др., 1988).

Если ритмической активностью *Haematococcus pluvialis*, регулирующей движение клетки, управляют периодические импульсы, предположительно связанные с функционированием сократительных вакуолей (Синешевы и др., 2001), то у гипергалобных видов *Dunaliella* пульсирующие вакуоли отсутствуют, а ритм биения жгутиков, по-видимому, связан с другими осцилляторами. Частота биения жгутиков гипергалобных видов *Dunaliella* (25 Гц) более чем в два раза уступает таковой пресноводного *Chlamydomonas reinhardtii* (до 64 Гц) (Ruffer, Nultsch, 1985), что, по всей вероятности, связано с влиянием вязкости среды обитания.

Фототопотаксис

Направление движения клеток *Dunaliella* по отношению к источнику света (фототопотаксис) зависит от параметров светового сигнала (интенсивности света, его спектрального состава, градиентов интенсивности в пространстве и времени, поляризации света) и условий окружающей среды – температуры (Посудин и др., 1991), рН (Посудин, 1992), напряженности электрического и электромагнитного полей (Зельниченко и др., 1988, Посудин, 1992), дозы ионизирующего (Посудин и др., 1992) и ультрафиолетового излучения (Посудин и др., 2004), концентраций Ca^{2+} , Co^{2+} , циннаризина, изоптина (Посудин и др., 1993), азида натрия (Посудин и др., 1995), поверхностно-активных веществ (Паршикова та ін., 1990), солей тяжелых металлов и пестицидов (Posudin et al., 1996), а также от комбинации некоторых из них (Мартыненко и др., 1996). Однако фототопотаксис видов *Dunaliella* не зависит от внесения в среду обитания ионотропных препаратов, стимулирующих $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФазу}$ (Посудин та ін., 1991).

Фототопотаксис обоих гипергалобных видов *Dunaliella* в лабораторных культурах наблюдался при освещенности 500 лк (положительный) и 40000 лк (отрицательный). Переход от положительного фототопотаксиса к отрицательному зафиксирован при 1500 лк. Эти показатели находятся в границах, известных для других водорослей. Однако пороги чувствительности к слабой и сильной освещенности, перехода от положительного к отрицательному фототопотаксису у разных видов водорослей отличаются в значительной степени и позволяют судить об их теневыносливости, солнцелюбивости и устойчивости к высокой освещенности (Посудин та ін., 1991; Posudin et al., 1992).

Dunaliella viridis более чем *D. salina* чувствительна к слабому свету (30 лк) (Посудин та ін., 1991), что соответствует особенностям поведения этих двух видов в природе (Масюк, 1973). Оба вида в лабораторной культуре более чувствительны к высокой освещенности (Посудин та ін., 1991), чем *Chlamydomonas reinhardtii*, переход которого к отрицательному фототопотаксису отмечается при 100000 лк (Nultsch, 1971).

Переход видов *Dunaliella* от положительного фототопотаксиса к отрицательному осуществляется иным способом, чем у хламидомонад (Rüffer, Nultsch, 1990). В отличие от последних (Rüffer, Nultsch, 1990), у видов *Dunaliella* не наблюдается изменение характера биения жгутиков от цилиарного (гребного) к ундуляторному (волнообразному), а нарушается лишь частота биения одного из жгутиков, в результате чего происходит поворот клетки и движение ее в противоположную от источника света сторону (*Dunaliella* 1992; наши наблюдения).

В условиях крымских гипергалинных водоемов с высокой степенью освещенности (свыше 100000 лк) природные популяции *Dunaliella salina*, представленные так называемой «красной формой», демонстрируют отсутствие отрицательного фототопотаксиса (Масюк, 1973в). Таким образом, гипергалобные виды *D. salina* и *D. viridis* отличаются по степени их чувствительности как к высокой, так и к низкой интенсивности света, что обусловлено особенностями занимаемых ими в природе экологических ниш.

Максимальные значения положительного и отрицательного фототопотаксиса отмечены при температуре 20-30 °С (Посудин та ін., 1991; Posudin et al., 1992) и наблюдались при рН 6,30-8,40 (Посудин, 1992).

Приложение электрических полей подавляло фототопотаксис *Dunaliella*, как и других водорослей (*Chlamydomonas reinhardtii* (Nultsch, Häder, 1979), *Haematococcus pluvialis* (Litvin et al., 1978), что свидетельствует об участии биоэлектрических потенциалов в этом процессе. Повышение температуры от 18 °С до 30 °С снимает ингибирующее влияние напряженности электрического поля и стимулирует фототопотаксис обоих гипергалобных видов *Dunaliella* (Зельниченко и др., 1988, Посудин, 1992).

Ионизирующее и ультрафиолетовое излучения ингибируют фототопотаксис *D. salina* и *D. viridis* (Посудин и др., 1992, 2004). Ингибирующий эффект зависит от дозы облучения, а в случае использования УФ- излучения – и от длины волны. Впервые у видов *Dunaliella* под влиянием УФ облучения обнаружено преобразование положительного фототопотаксиса в отрицательный с последующим ингибированием его до нулевых значений (Посудин и др., 2004).

Максимальные значения фототопотаксиса гипергалобных видов *Dunaliella* наблюдаются при наличии в среде обитания $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ в концентрациях 10^{-5} - 10^{-3} М. Повышение концентрации хлористого кальция до 10^{-2} М подавляло фототопотаксис на 10-20% (Посудин и др., 1993). Внесение в среду ионофора А23187, повышающего проницаемость клеточной мембраны для ионов кальция, вызывало полное ингибирование фототопотаксиса как у *D. salina*, так и у *D. viridis* (Посудин и др., 1993). Внесение в среду CoCl_2 , блокирующего мембранные кальциевые каналы, в концентрации 10^{-6} - 10^{-3} М ингибирует фототопотаксис видов *Dunaliella* (Посудин и др., 1993). Подобное действие на фототопотаксис *Dunaliella* оказывают и другие блокаторы кальциевых каналов: циннаризин, изоптин и азид натрия (Посудин и др., 1993, 1995). Оаубаин, стимулирующий Na^+ - K^+ -АТФазу, не влияет на фототопотаксис *Dunaliella* (Посудин и др., 1993).

Спектр действия фототопотаксиса двух гипергалобных видов *Dunaliella* идентичен; он находится в пределах 400-520 нм и имеет два максимума: при 410-415 и 465-475 нм (Посудин та ін., 1991; Posudin et al., 1992). Спектр действия фототопотаксиса *Dunaliella* несколько отличается от такового *Chlamydomonas reinhardtii* и *Haematococcus pluvialis*, демонстрирующих широкую полосу в области 400-600 нм с максимумом при 500 нм (Foster, Smyth, 1980). В отличие от этих представителей класса *Chlorophyceae Tetraselmis viridis* (*Prasinophyceae*) проявляет способность к фототопотаксису и в ультрафиолетовой области спектра (Haldall, 1961). *Euglena gracilis* (*Euglenophyta*) демонстрирует фототопотаксис в области 300-550 нм с двумя основными максимумами при 385 и 460 нм и двумя небольшими максимумами при 410 и 490 нм (Hader, Reinecke, 1991). Таким образом, представители разных родов, классов и отделов существенно отличаются по спектрам действия фототопотаксиса, что свидетельствует о различии их фоторецепторных систем.

Подвижность

Один из параметров фотодвижения – подвижность клеток или относительное число подвижных клеток (N/N_0 , где N – число подвижных клеток, а N_0 – общее число подвижных и неподвижных клеток) в популяциях *Dunaliella* колеблется от 0 до 100% и демонстрирует те же зависимости от характеристик светового стимула и условий окружающей среды, что и фототопотаксис,

существенно отличаясь по наличию/отсутствию и степени таких зависимостей от ряда факторов (длина волны падающего света, доза предварительного ионизирующего и ультрафиолетового облучения, концентрация соединений, открывающих или блокирующих кальциевые каналы и др.), от третьего параметра фотодвижения – скорости перемещения отдельных клеток (фотокинеза) (Посудин и др., 1996).

Следует учитывать, что кроме света движение клеток *Dunaliella* контролируется силой земного тяготения. Так, *D. salina* демонстрирует положительный гравитаксис, уровень которого не зависит от времени суток, но зависит от возраста культуры (Посудин, 1998).

Фоторецепторная система

Фоторецепторная система видов *Dunaliella*, как и других зеленых водорослей, состоит из фоторецептора, предположительно расположенного в плазмалемме и в мембранах хлоропластной оболочки (в области, прилегающей к стигме), и стигмы, состоящей у разных видов из одного-двух слоев липидных глобул, расположенных в периферической зоне пластиды (Масюк, Посудин, 1991б). Показано, что в отличие от некоторых других водорослей (*Euglena gracilis* (Häder, 1987) виды *Dunaliella* не имеют дихроичной структуры фоторецептора (Посудин и др., 1991).

Механизмы фоторецепции

Фоторецепция *Dunaliella*, как, по-видимому, и некоторых других подвижных микроорганизмов, обладающих жгутиками, базируется на взаимодействии нескольких механизмов: модуляционного, дифракционного и интерференционного. Модуляционный механизм осуществляется в результате вращательного движения клетки вокруг ее продольной оси, во время которого стигма модулирует световой сигнал, попадающий на фоторецептор (Colombetti et al., 1982b; Kreimer, 1994; Lebert, Häder, 2000). При наличии в стигме более одного слоя пигментированных глобул возможен (как у хламидомонад) интерференционный механизм фоторецепции (Foster, Smyth, 1980; Melkonian, Robrenek, 1984; Feinleib, 1985; Hegemann, Harz, 1998; Hegemann, Fischer, 2001). Впервые предложенный нами дифракционный механизм фоторецепции (Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1997), по нашему мнению, универсален для всех жгутиконосцев, обладающих глобулярной структурой стигмы (Посудин, Масюк, 1996). Таким образом, в фоторецепции некоторых жгутиковых, в т.ч. *Dunaliella*, наблюдается кооперативный эффект одновременного функционирования нескольких механизмов повышения уровня эффективности светового сигнала (Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1997).

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что в составе фоторецепторных пигментов *Dunaliella* преобладают не флавины (как у *Euglena gracilis* (Lenci, 1975; Colombetti, Lenci, 1980; Foster, 2001) и не родопсины (как у *Euglena gracilis* (Gualtieri et al., 1992), *Chlamydomonas reinhardtii* и *Haematococcus pluvialis* (Sineshchekov et al., 1991a, b, 1994; Kröger, Hegemann, 1994), а каротиноиды и каротинобелки (Посудин и др., 1990), хотя некоторые авторы

(Wayne et al., 1991) допускают возможное участие родопсина в фоторецепции *Dunaliella salina*.

Что касается механизмов фоторецепции, то авторы принимают гипотезу В. Нулча (Nultsch, 1983), согласно которой поглощение фоторецепторной молекулой кванта света сопровождается ее возбуждением и конформационными изменениями фоторецепторных белков. В развитие этой гипотезы нами предложена модель фоторегуляции движения жгутиковых водорослей на основе конформационных изменений белковых молекул, входящих в состав как фоторецепторной системы, так и жгутикового аппарата. Согласно этой модели, при поглощении света фоторецепторными молекулами происходит возбуждение экситонных или солитонных состояний в α -спиральных участках мембранных белков, сопровождающееся перестройкой их конфигурации с образованием ионных каналов, через которые ионы кальция свободно диффундируют внутрь клетки, стимулируя двигательную активность водоросли (Давыдов, Супрун, 1974; Посудин, Супрун, 1992). Выявление сократительного белка *центрина* в волокнистых структурах жгутикового аппарата *Dunaliella* свидетельствует о его возможном участии в фотоориентации базальных тел этих водорослей, как это имеет место у других жгутиконосцев (Salisbury et al., 1984; Salisbury, 1988; Melkonian, 1989; Dunaliella ..., 1992; Bhattacharya et al., 1993; Ko, Lee, 1996; Koblenz et al., 2003).

Наши опыты с наложением электрических полей (Посудин и др., 1991) свидетельствуют о том, что в процессах фоторецепции у видов *Dunaliella*, как и других зеленых водорослей (Marbach, Mayer, 1971; Litvin et al., 1978; Nultsch, Häder, 1979; Синешев, Литвин, 1982; Ekelund et al., 1988), определенную роль играют светоиндуцированные изменения мембранных потенциалов. Возможно также дополнительное наложение на фотодвижение двух явлений – гравитаксиса и гальванотаксиса (Ekelund et al., 1988).

Сенсорное преобразование светового сигнала

Сенсорное преобразование поглощенного кванта света в двигательную реакцию, как свидетельствуют опыты с ионами кальция, кобальта и веществами, блокирующими или стимулирующими ионные каналы, по всей вероятности, у видов *Dunaliella*, как и у других зеленых водорослей, имеет ионную природу, подтверждая первостепенную роль Ca^{2+} в этих процессах. Вместе с тем, участие Na^+K^+ -АТФазы в фоторегуляции движения клеток *Dunaliella* следует исключить. Отсутствие влияния оубаина на параметры фотодвижения *Dunaliella* (Посудин и др., 1993) позволило предположить, что поступление ионов кальция внутрь клеток этих водорослей управляется не с помощью Na^+K^+ -насоса, как в случае *Euglena gracilis* (Colombetti et al., 1982b), а, вероятно, непосредственно через индуцированные светом мембранные каналы, как это имеет место у *Chlamydomonas* (Nultsch, 1983).

В отличие от *Chlamydomonas reinhardtii*, во многих случаях реагирующего на введение в среду обитания веществ, стимулирующих или блокирующих ионные каналы *неспецифически* (аутоотомия жгутиков) (Pfau et al., 1983), клетки *Dunaliella* в этих условиях жгутики не сбрасывают, поэтому их двигательные реакции можно

считать *специфическим* ответом на блокирование/стимулирование ионных процессов.

Впервые нами показано, что разные параметры фотодвижения *Dunaliella* (фотопотаксис и относительное число подвижных клеток, с одной стороны, фотокинез – с другой) управляются различными механизмами (Посудин, Масюк, 1993). Об этом свидетельствует наличие (отсутствие) или разная степень зависимости этих параметров от таких факторов окружающей среды, как длина волны падающего света, доза предварительного ионизирующего и ультрафиолетового облучения, концентрация ионов кальция, кобальта, соединений, стимулирующих или блокирующих кальциевые каналы, и др.) (Посудин и др., 1988, 1991-1993, 1995, 2004).

Значение данных о фотодвижении водорослей для смежных областей науки

Результаты изучения процессов фотодвижения микроорганизмов представляют интерес не только для фотобиологии, но и для смежных областей науки: эволюционной биологии, филогенетики, систематики, экологии, прикладных аспектов биологии.

Сравнительное изучение фотодвижения двух близких видов одного рода – *Dunaliella salina* и *D. viridis* – показало, что эти виды большей частью не отличаются друг от друга по основным параметрам этого процесса. Это свидетельствует в пользу идентичности структуры их фоторецепторных систем и механизмов фоторегуляции движения их клеток, возникшей в результате длительного процесса их совместной эволюции. Вместе с тем эти виды отличаются чувствительностью к белому свету слабой и высокой интенсивности, а также порогу перехода от положительного к отрицательному фотопотаксису. По-разному реагируют также эти два вида на взаимодействие некоторых факторов, включающих свет (температура, напряженность электрического поля, интенсивность света). В отличие от *Dunaliella viridis*, *D. salina* в условиях природных гипергалинных водоемов не демонстрирует отрицательный фотопотаксис при освещенности свыше 100000 лк благодаря защитной функции накапливающегося в ее клетках β -каротина. Разная чувствительность двух видов *Dunaliella* к свету – результат их адаптации к экологическим нишам, различающимся по фактору света. Такая адаптация обуславливает возможность их сосуществования в одних и тех же водоемах, но в разных нишах: на ярко освещенной поверхности рапы (*D. salina*) и в ее более затененных придонных слоях (*D. viridis*).

Неодинакова чувствительность *D. salina* и *D. viridis* и к ионизирующему излучению, что, по всей видимости, связано с различными размерами их фоторецепторных систем, являющихся мишенями, ответственными за поражение двигательных реакций. Таким образом, различия на внутривидовом уровне не затрагивают структурных особенностей фоторецепторных систем, а также механизмов фоторецепции и сенсорного преобразования светового сигнала в двигательные реакции, а являются результатом либо экологических адаптаций, либо связаны с размерными характеристиками клеток и их органелл.

Немаловажную роль играет также способность одного из видов к избыточному накоплению β -каротина, выполняющего защитные функции.

Более существенны отличия в фотоповедении представителей различных родов, принадлежащих к разным порядкам зеленых водорослей из класса *Chlorophyceae*, – видами *Dunaliella* (*Dunaliellales*), с одной стороны, и *Chlamydomonas reinhardtii*, *Haematococcus pluvialis* (*Chlamydomonadales*) – с другой.

Так, отличия в спектре действия и максимумах фототоптаксиса позволяют предположить наличие разных наборов фоторецепторных пигментов: каротиноидов и каротинобелков у *Dunaliella* (Посудин и др., 1990) и родопсина как основного фоторецепторного пигмента у *Ch. reinhardtii* и *H. pluvialis* (Sineshchekov et al., 1991a,b, 1994; Kröger, Hegemann, 1994).

Учитывая различия в структуре стигмы у изученных нами видов *Dunaliella* и *Chlamydomonas reinhardtii*, можно полагать, что в фоторецепции *Dunaliella*, кроме модуляционного механизма, существенную роль играет дифракция света (Посудин, Масюк, 1996; Posudin, Massjuk, 1997), а у *Ch. reinhardtii* – интерференция светового потока (Foster, Smyth, 1980; Feinleib, 1985; Hegemann, Harz, 1998; Hegemann, Fischer, 2001).

Внесение в среду обитания химических соединений, стимулирующих или блокирующих мембранные ионные каналы, у видов *Dunaliella* вызывает специфическую, а у *Ch. reinhardtii* – неспецифическую (сбрасывание жгутиков) двигательную реакцию (Pfau et al., 1983).

У видов *Dunaliella* не наблюдаются характерные для хламидомонад фотофобические реакции, с другой стороны, подвергается сомнению наличие у *Chlamydomonas* фотокинетических реакций (Feinleib, Cary, 1967; Nultsch, Throm, 1975), хорошо выраженных у *Dunaliella*.

Chlamydomonas и *Dunaliella* в процессе фотодвижения отличаются характером биения жгутиков. Поступательное движение клетки хламидомонады осуществляется с помощью цилиарного биения жгутиков, назад клетки двигаются благодаря ундуляторному (волнообразному) биению жгутиков (Квитко и др., 1978; Mitchell, 2000). Поскольку клетки *Dunaliella* не способны к фотофобическим реакциям, у них не наблюдается ундуляторное биение жгутиков. Повороты клеток хламидомонад происходят благодаря неравной частоте биения *cis*- и *trans*-жгутиков (Nultsch, 1991); клетки *Dunaliella* при поворотах приостанавливают биение одного из жгутиков (Dunaliella ..., 1992).

Кроме того, у представителей разных порядков зеленых водорослей отмечены различия в скорости поступательного и вращательного движения клеток (Racey et al., 1981; Ruffer, Nultsch, 1990; Dunaliella ..., 1992), а также в частоте биения жгутиков (Ruffer, Nultsch, 1990), по всей вероятности, обусловленные разной вязкостью среды обитания гипергалобных видов *Dunaliella* и пресноводного *Chlamydomonas reinhardtii*.

Таким образом, виды *Dunaliella* отличаются от *Ch. reinhardtii* комплексом фундаментальных особенностей, касающихся состава фоторецепторных пигментов, механизмов фоторецепции, некоторых деталей сенсорного преобразования светового сигнала в двигательную реакцию, наличия/отсутствия фотофобических и фотокинетических реакций, работы жгутикового аппарата и др. Полученные результаты согласуются с данными молекулярной клады

(Buchheim et al., 1990, 1997; Friedl, 1997; Proschöld et al., 2001), свидетельствующими о том, что представитель гетерогенного рода *Chlamydomonas* – *C. reinhardtii* принадлежит к той группе хламидомонад (близкой колониальным *Volvocales*), которая отстоит от другой группы хламидомонад, близкой *Dunaliella* (например, *Chlamydomonas applanata* Pringsh.), на расстояние, сравнимое с таковым между соей и цикадами (Buchheim et al., 1990).

Возможно, дальнейшее накопление, обобщение и таксономическая интерпретация комплекса морфологических (включая ультраструктурные), физиолого-биохимических, фотобиологических и молекулярно-биологических данных приведет к созданию классификации зеленых водорослей, в которой *Dunaliella* spp. и *Chlamydomonas reinhardtii* окажутся в разных классах, представляющих разные эволюционные направления в пределах *Chlorophyta*.

Интересны данные, касающиеся фотодвижения *Tetraselmis viridis* (Roukhiyainen) Norris et al. (Haldall, 1961), представляющего отдельный класс зеленых водорослей – *Prasinophyceae*. Фотодвижение в ультрафиолетовой области спектра и наличие в этой области максимумов фотопотаксиса свидетельствуют о возможном присутствии в составе фоторецепторных пигментов этого вида флавинов и/или птеринов (Посудин и др., 1990). Таким образом, в различных ветвях филогенетического древа зеленых растений эволюция фоторецепторных систем, в частности состава фоторецепторных пигментов, могла происходить разными путями.

Еще более глубокие отличия, касающиеся структуры фоторецептора, обнаружены между *Dunaliella* spp. и *Euglena gracilis* Klebs – представителя отдела *Euglenophyta*¹.

Dunaliella отличается от *Euglena* не только меньшей скоростью движения клеток, большей чувствительностью к низкой и высокой интенсивности света, более низким порогом перехода положительного фотопотаксиса в отрицательный, что, видимо, связано с экологическими особенностями на уровне видов. До сих пор только у видов *Dunaliella* под воздействием предварительного ультрафиолетового облучения наблюдали переход положительного фотопотаксиса в отрицательный с последующим полным подавлением фотопотаксиса (Посудин и др., 2004). Различия в спектрах действия фотопотаксиса (Foster, Smyth, 1980) позволяют предположить неидентичность наборов фоторецепторных пигментов. Вместе с тем, обнаружены различия и в структуре фоторецептора: кристаллического, дихроичного у *Euglena* (Häder, 1987) и некристаллического, недихроичного у *Dunaliella* (Посудин и др., 1991).

Учитывая особенности фоторецепторной системы эвгленофитовых водорослей, в частности строения стигмы, можно полагать, что им свойственен лишь наиболее древний, первичный модуляционный механизм фоторецепции, унаследованный от прокариот или общих с ними предков, в то время как у зеленых водорослей могут одновременно функционировать три механизма

¹По мнению некоторых авторов, *Euglena* и *Dunaliella* относятся к разным царствам: *Euglenozoa* Cavalier-Smith, 1981, *Euglenobionta* Kussakin et Drozdov и *Plantae* Leedal, 1974, *Viridiplantae* Cavalier-Smith, 1981 соответственно, либо даже к разным надцарствам живой природы: *Discicristata* (Mirabdullaev) Leontiev et Akulov (Леонтьев, Акулов, 2002) ex Zmitrovich 2003 и *Lamellicristata* (Taylor) Starobogatov (Старобогатов, 1986) emend. Zmitrovich (Змитрович, 2003).

(модуляционный, дифракционный и интерференционный), повышающие интенсивность поглощаемого фоторецептором светового сигнала (Посудин, Масюк, 1996). Хотя процессы сенсорного преобразования светового сигнала в двигательную реакцию, по всей вероятности, у всех жгутиковых водорослей имеют ионную природу (Nultsch, 1983), в отличие от зеленых водорослей, у *Euglena gracilis* в управлении этими процессами участвует Na^+ - K^+ -насос (Colombetti et al., 1982a, b). *Euglena* отличается от видов *Dunaliella* и *Chlamydomonas reinhardtii* также своеобразным характером работы жгутикового аппарата: во время биения жгутик *Euglena gracilis* приобретает вид «прерванной спирали» (Jahn, Vovee, 1968): спиральные участки жгутика прерываются прямыми отрезками жгутика; типичные цилиарный и ундуляторный тип движения жгутика у эвглен не наблюдается.

Таким образом, с возрастанием филогенетической дистанции между таксонами увеличиваются и углубляются различия в их фотоповедении, структуре и механизмах функционирования фоторецепторных систем, сенсорного преобразования светового сигнала в двигательные реакции разного типа, в работе жгутикового аппарата. Поэтому сведения об особенностях фотодвижения водорослей могут быть использованы в качестве дополнительных дифференциальных критериев в эволюционной биологии, филогенетике, систематике и таксономии водорослей.

Наряду с указанными различиями в процессах фотодвижения и его фоторегуляции у представителей разных таксонов жгутиконосцев имеются общие черты: структура фоторецепторной системы, за немногими исключениями состоящей из фоторецептора и стигмы, первичный модуляционный механизм фоторецепции, с которым у представителей разных таксонов, в зависимости от структуры стигмы, могут быть скооперированы дополнительные механизмы (дифракционный, интерференционный), ионная природа фоторецепции и сенсорного преобразования светового сигнала в двигательную реакцию при главенствующей роли в этих процессах ионов кальция, возможное участие в этих процессах индуцированных светом изменений мембранных электрических потенциалов, конформационные изменения белковых молекул как основа фоторецепции и сенсорного преобразования, участие центрина в фотоориентации базальных тел, кооперативный эффект фототаксиса, гальванотаксиса и гравитаксиса и др.

Вместе с тем, следует признать, что экспериментальные данные относительно особенностей фотодвижения водорослей – представителей разных таксонов – еще слишком неполны, охватывают небольшое число модельных объектов. К сожалению, эти исследования не проводятся по единому плану на должном методическом уровне. Поэтому результаты, полученные на разных объектах представителями разных школ фотобиологов в разных странах, не всегда сравнимы, и сделанные нами выводы имеют лишь предварительный характер. Это всего лишь необходимый этап подведения промежуточных итогов в процессе продолжающихся исследований, которые могут эти выводы уточнить, изменить или опровергнуть.

Изучение особенностей фотодвижения водорослей представляет несомненный интерес для экологии и географии водорослей, в частности для аутоэкологии, так как позволяет уточнить характеристики отдельных видов,

касающиеся их отношения к параметрам света, определить оптимумы, максимумы и минимумы значений этих параметров для разных видов, способствует разделению их на группы тенелюбивых и теневыносливых, светолюбивых и светостойчивых организмов, а также более глубокому пониманию закономерностей их распределения на планете Земля (Масюк, 1973в, 1993; Масюк, Костіков, 2002).

Прикладное значение результатов изучения параметров фотодвижения у видов *Dunaliella* определяется, прежде всего, принадлежностью этого рода к обширному царству зеленых растений (*Viridiplantae*), доминирующему на нашей планете и играющему решающую роль в обеспечении практических нужд человечества. Гиперглобные виды *Dunaliella* – классические модельные объекты для изучения механизмов солеустойчивости, осморегуляции, проницаемости мембран, процессов биосинтеза каротина у растений и фотодвижения. Благодаря способности к гиперсинтезу β -каротина, осмотически действующих соединений стратегического назначения, высокому содержанию других физиологически активных веществ виды *Dunaliella* являются ценными объектами биотехнологии (Масюк, 1973в; *Dunaliella* ..., 1992). Высокая чувствительность к факторам окружающей среды обуславливает возможность их использования в качестве тест-объектов в процессах ее биомониторинга. Большим преимуществом этих объектов являются их микроскопические размеры, высокие темпы размножения, способность к активному движению, фотокинетическим и фотовекторным реакциям.

В наших экспериментах изучена чувствительность различных параметров фотодвижения *Dunaliella salina* и *D. viridis* к наличию в среде обитания поверхностно-активных веществ (ПАВ: катионактивного – катамина, анионактивного – натриевой соли додецилсульфокислоты, неионноактивного гидропола, природного соединения полисахаридной природы, выделенного из синезеленых водорослей – возбудителей «цветения» воды в днепровских водохранилищах, а также их комбинаций в диапазоне концентраций от 1 до 40 мг/л) (Паршикова та ін., 1990), солей тяжелых металлов ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, CdCl_2 и $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ в диапазоне концентраций 10^{-7} - 10^{-2} М) и пестицидов (ацетал 55%, ацетазин 50%, алахлор 45%, арилон 75%, баста 20%, дуал 96%, ДПЦ 20%, гармони 75%, текто 45% в концентрациях от 10^{-7} до 10^{-2} М) (Посудин и др., 1996; Posudin et al., 1996). Полученные данные свидетельствуют о возможности использования скорости поступательного и вращательного движения клеток, частоты биения их жгутиков, величины фотопотока вида *Dunaliella* в качестве тест-функций в биологическом мониторинге водных сред (Посудин и др., 1996; Posudin et al., 1996). Впервые предложено использование нескольких одновременно регистрируемых параметров фотодвижения водорослей, что позволяет увеличить чувствительность метода биотестирования. Для оценки действия градиента концентраций разных токсикантов в водной среде на несколько (от двух и более) одновременно регистрируемых параметров движения предложен векторный метод биотестирования, облегчающий обработку большого числа измерений, открывающий возможность приблизиться к количественной оценке концентрации токсикантов, а также к их качественной идентификации (Посудин и др., 1996; Posudin et al., 1996).

Виды *Dunaliella* – продуценты β -каротина, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот, глицерина и других ценных органических соединений – перспективные объекты биотехнологии, которые культивируют во многих странах (Масюк, 1965, 1966, 1967, 1973в; Масюк, Абдула, 1969; Ben-Amotz, Avron, 1982, 1989, 1990; Borowitska et al., 1984, 1986; Borowitska, Borowitska, 1988, 1990; Mohn, Contreras, 1990; Dunaliella ..., 1992).

Массовые культуры *Dunaliella* используются в качестве источника корма в рыбоводческих хозяйствах для выращивания ценных пород осетровых. *Dunaliella salina* – самый богатый природный источник β -каротина, содержание которого достигает 14% сухой биомассы водорослей. Массовое культивирование штаммов этого вида производится в ряде стран для промышленного получения препаратов β -каротина, используемых в пищевой, фармацевтической промышленности и медицине для предупреждения и лечения онкологических, сердечно-сосудистых, офтальмологических заболеваний, авитаминозов, артрозов и других болезней. Изучение закономерностей фотодвижения видов *Dunaliella* может помочь в решении ряда технологических проблем производства каротина из этих водорослей.

Заключение

Экспериментальные данные, касающиеся особенностей фотодвижения представителей разных таксонов водорослей, неполны, охватывают небольшое число отдельных объектов, получены в лабораториях, работающих в разных направлениях, на разном методическом уровне. Попытки обобщения накопленных данных в сравнительно-систематическом аспекте имеют предварительный характер.

С возрастанием филогенетической дистанции между таксонами углубляется разница в их фотоповедении, структуре и механизмах функционирования фоторецепторных систем, в процессах сенсорного преобразования светового сигнала в двигательные реакции, в работе жгутикового аппарата.

Близкие виды одного рода *Dunaliella* Teod. различаются по степени их чувствительности к белому свету высокой и низкой интенсивности, к дозам ионизирующего излучения, по величине пороговой зависимости положительного/отрицательного фототопотаксиса, по скорости перемещения клеток в жидких средах с разной соленостью, что является следствием их адаптации к экологическим нишам, различающимся по факторам света и солености.

Виды разных родов (*Dunaliella* и *Chlamydomonas* Ehrenb.), принадлежащих к разным порядкам (*Dunaliellales* и *Chlamydomonadales*), возможно, разным классам зеленых водорослей, различаются по спектрам действия фототопотаксиса, что позволяет предполагать наличие разных наборов фоторецепторных пигментов, по характеру двигательных реакций, особенностям работы жгутикового аппарата, возможно, также по степени сложности механизмов фоторецепции и некоторым деталям сенсорного преобразования светового сигнала в двигательную реакцию.

Представители разных классов зеленых водорослей – *Dunaliella* (*Chlorophyceae*) и *Tetraselmis* Stein (*Prasinophyceae*) – имеют четкие различия в спектрах действия фотопотаксиса, что свидетельствует об отличиях в составе фоторецепторных пигментов. Таким образом, в разных ветвях филогенетического древа зеленых растений эволюция фоторецепторных систем могла происходить разными путями.

Представители разных отделов (возможно, царств органического мира) – *Dunaliella* Teod. (*Chlorophyta*, *Viridiplantae*) и *Euglena* Ehrenb. (*Euglenophyta*, *Euglenozoa*) – имеют еще более глубокие отличия, касающиеся не только состава фоторецепторных пигментов, но и структуры фоторецептора, процессов сенсорного преобразования светового сигнала, работы жгутикового аппарата.

Данные исследований фотодвижения жгутиковых водорослей могут быть полезными в смежных областях биологической науки: эволюционной биологии, филогенетике, систематике и таксономии, в экологии (в т.ч. аутоэкологии), географии водорослей, прикладной альгологии, в частности в биотехнологии и биомониторинге окружающей среды.

Усилия фотобиологов, изучающих фотодвижение свободнодвижущихся микроорганизмов, нуждаются в координации в отношении выбора модельных объектов, методов и направлений исследований, а также разработки унифицированной терминологии, базирующейся на строго логической основе.

N.P. Massjuk¹, Yu.I. Posudin², G.G. Lilitskaya¹

¹ N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine.

2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

² National Agricultural University, 15, Geroev Oborony St., 03041 Kiev, Ukraine

PHOTOMOVEMENT OF ALGAE: A COMPARATIVE TAXONOMIC ASPECT

Issues of terminology concerning the photomovement of freely motile microorganisms and preliminary results of studying photomovement of cells in hyperhaloblic species of *Dunaliella* Teod. (*Dunaliellales*, *Chlorophyceae*, *Viridiplantae*) in comparison with photomovement peculiarities of other flagellate algae, representatives of other taxa (genera, orders, classes, kingdoms of the organic world) are discussed. It is shown that with an increase in phylogenetic distance between taxa the distinctions in their photobehavior, structure, and mechanisms of functioning in photoreception systems become deeper, during the process of sensory transformation of a light signal to motile reactions of different types, in the activity of the flagellar apparatus. Therefore, data on features of photomovement of algae are of interest as additional differential criteria are described in evolutionary biology, phylogenetics, systematics, and taxonomy of algae. Along with distinctions, we also noted some common fundamental features in photomovement processes and their photoregulation in flagellates; these features do not depend on taxonomic positions of the studied organisms. The importance of photobiological researches of photomovement of algae in adjacent fields of science is discussed: ecology (including autecology), geography of algae, applied phycology, in particular, biotechnology, and environmental biomonitoring.

Key words: photomovement, terminology, *Dunaliella*, photoreception, sensory transformation, flagellar apparatus.

- Громов Б.В. Строение бактерий. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – 191 с.
- Давыдов А.С., Супрун А.Д. Конфигурационные изменения и оптические свойства α -спиральных белковых молекул // Укр. физ. журн. – 1974. – 19. – С. 44-50.
- Евтюшенко Ю.В. Проблемы биоэнергетики. – М.: Знание, 1985. – С. 3.
- Зельниченко А.Т., Ковальчук В.С., Посудин Ю.И. Влияние электромагнитных полей на движение микроорганизмов // Биофизика. – 1988. – 33, № 5. – С. 841-844.
- Змитрович И.В. Ревизия филогенетического древа зукариот: вариант эвгленозойного предка // Альгология. – 2003. – 13, № 3. – С. 227-268.
- Квитко К.В., Матвеев В.В., Чунаев А.С. Двигательная и поведенческая формы активности хламидомонады и их изменения, вызванные мутациями // Движение и поведение одноклеточных животных. – 1978. – Вып. 2. – С. 130-158.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биол. – 2002. – 63. – С. 158-176.
- Мартьяненко А.И., Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. Влияние внешних факторов на фотодвижение водорослей рода *Dunaliella* Teod. // Альгология. – 1996. – 6, № 2. – С. 150-156.
- Масюк Н.П. Каратиноносна водорість *Dunaliella salina* Teod. у солоних водоймах Кримської обл. // Укр. бот. журн. – 1961. – 18, № 4. – С. 100-109.
- Масюк Н.П. Використання водоростей ультрафіолетних водоемів для одержання провітаміну А // Перша респ. конф. Всеукр. гідробіол. т-ва. – К., 1964. – С. 52.
- Масюк Н.П. Пути обогащения естественных запасов *Dunaliella* как источника получения каротина в промышленных масштабах // Вопр. гидробиол. – М., 1965а. – С. 282-283.
- Масюк Н.П. Вплив йонів Na, Mg, Cl та SO₄ на ріст, розмноження та каротиноутворення водорості *Dunaliella salina* Teod. // Укр. бот. журн. – 1965б. – 22, № 5. – С. 3-11.
- Масюк Н.П. Карбонати та бікарбонати як стимулятори росту і нагромадження каротину в культурі *Dunaliella salina* Teod. // Там же. – 1965в. – 22, № 2. – С. 18-22.
- Масюк Н.П. Масова культура каратиноносної водорості *Dunaliella salina* Teod. // Там же. – 1966. – 23, № 2. – С. 12-19.
- Масюк Н.П. Оцінка придатності ропи сакських водоемів для вирощування каротиноносних водоростей // Там же. – 1967. – 24, № 4. – С. 37-43.
- Масюк Н.П. Новий вид роду *Dunaliella* Teod. // Там же. – 1969. – 26, № 2. – С. 87-90.
- Масюк Н.П. До систематики роду *Dunaliella* Teod. Дослідження продуктивності деяких видів і штамів // Там же. – 1970. – 27, № 1. – С. 3-8.
- Масюк Н.П. Новий вид *Dunaliella* Teod. з асиметричною формою клітини // Там же. – 1971. – 28, № 2. – С. 148-152.
- Масюк Н.П. До філогенії та систематики роду *Dunaliella* Teod. // Там же. – 1972. – 26, № 6. – С. 744-749.
- Масюк Н.П. Нові таксони з роду *Dunaliella* Teod. I // Там же. – 1973а. – 30, № 2. – С. 175-183.
- Масюк Н.П. Нові таксони з роду *Dunaliella* Teod. II // Там же. – 1973б. – 30, № 3. – С. 345-354.
- Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. – Киев: Наук. думка, 1973в. – 242 с.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии зукариотических водорослей. – Киев: Наук. думка, 1993. – 256 с.
- Масюк Н.П., Абдула Е.Г. Перший досвід вирощування каротиноносних водоростей в напівпромислових умовах // Укр. бот. журн. – 1969. – 26, № 3. – С. 21-27.
- Масюк Н.П., Абдула Е.Г., Радченко М.Й. Вплив деяких сторонніх організмів на культуру *Dunaliella salina* Teod. в напівпромислових умовах // Там же. – 1970. – 27, № 4. – С. 456-461.
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И. Логические основы классификации подвижных организмов. – Киев: Изд-во УСХА, 1991. – 36 с.
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И. Фоторецепторные системы монадных водорослей. – Киев: Изд-во УСХА, 1991. – 60 с.

- Масюк Н.П., Юрченко В.В. Влияние концентрации водневых ионов на водоросль *Dunaliella salina* Teod. // Укр. бот. журн. – 1962. – 19, № 4. – С. 91-95.
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Радченко М.И., Шейко О.М. Логические основы классификации светозависимой поведенки рудовых организмов // Там же. – 1988. – 45, № 5. – С. 1-7.
- Паршикова Т. В., Липицкая Г.П., Липицкая Г.Г., Посудин Ю.И. Влияние ПАР на фоторух та флуоресценцію хлорофілу двох видів *Dunaliella* Teod. // Там же. – 1990. – 47, № 5. – С. 60-63.
- Посудин Ю.И. Лазерная фотобиология. – Киев: Выща шк., 1989. – 248 с.
- Посудин Ю.И. Оптические методы исследования фотобиологических реакций высших и низших растений: Дис. докт. биол. наук., СПб.: 1992. – 433 с.
- Посудин Ю.И., Коночук В.Р., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г. К изучению механизмов фоторецепции *Dunaliella salina* Teod. // Альгология. – 1991. – 1, № 3. – С. 24-34.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П. Дифракционный механизм фоторецепции одноклеточных зеленых жгутиковых водорослей // Там же. – 1996. – 6, № 4. – С. 368-376.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П. Фотодвижение *Dunaliella* Teod. // Биол. науки. – 1993. – № 2. – С. 28-32.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г. Векторный метод биотестирования мониторинга водных сред // Альгология. – 1996. – 1, № 1. – С. 15-25.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г. Влияние ионов кальция на фотодвижение двух видов рода *Dunaliella* Teod. // Там же. – 1993. – 3. – С. 16-23.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г. Влияние ультрафиолетового излучения на фотодвижение двух видов *Dunaliella* Teod. // Там же. – 2004. – 14, № 2. – С. 113-126.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г., Голубкова М.Г. Воздействие ионизирующего излучения на фотодвижение водорослей // Радиобиология. – 1992. – 32. – Вып. 2. – С. 292-298.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г., Радченко М.И. Фототоптаксис двух видов *Dunaliella* Teod. в ультрафиолетовой области спектра // Биофизика. – 1990. – 35. – № 6. – С. 968-971.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г., Шевченко А.И. Влияние азида натрия на фотодвижение двух видов *Dunaliella* Teod. // Физиол. раст. – 1995. – 42, № 3. – С. 432-434.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Радченко М.И., Липицкая Г.Г. Фотокинетические реакции двух видов *Dunaliella* Teod. // Микробиология. – 1988. – 57, № 6. – С. 1001-1006.
- Посудин Ю.И., Супрун А.Д. К вопросу о механизме фоторегуляции движения жгутиковых водорослей // Биол. науки. – 1992. – № 11/12. – С. 27-33.
- Посудин Ю.И. Вимірювання гравітаксиса водоростей як засіб біомоніторингу водних середовищ // Наук. вісн. НАУ. – 1998. – № 3. – С. 15-21.
- Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Липицкая Г.Г., Радченко М.И. Фототоптаксис двух видов *Dunaliella* Teod. // Укр. бот. журн. – 1991. – 48, № 4. – С. 48-53.
- Синецких О.А., Литвин Ф.Ф. Фоторегуляция движения микроорганизмов // Усп. микробиол. – 1982. – 17. – С. 62-87.
- Синецких О.А., Судиница В.В., Говорунова Е.Г., Литвин Ф.Ф. Ритмическая активность зеленой жгутиковой водоросли *Haematococcus pluvialis* и ее роль в регуляции движения клетки // Биол. мембр. – 2001. – 18, № 2. – С. 83-91.
- Старобогатов Я.И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Тр. Зоол. ин-та. – 1986. – 144. – С. 4-25.
- Ben-Amotz A., Avron M. The biotechnology of cultivating the halotolerant alga *Dunaliella* // Trends in Biotechnol. – 1990. – 8. – P. 121.
- Ben-Amotz A., Avron M. The biotechnology of mass culturing *Dunaliella* for products of commercial interest // Algal and Cyanobacterial Biotechnology. Chapter 4. – London: Longm. Sci. and Techn. Press, 1989.
- Ben-Amotz A., Avron M. The potential use of *Dunaliella* for the production of glycerol, β -carotene and high protein feed // Biosaline Researcg: A Look to the Future (San-Pietro, ed.). – New York: Plenum Press Corp., 1982. – P. 207-214.

- Bhattacharya D., Steinkotter J., Melkonian M. Molecular cloning and evolutionary analysis of the calcium-modulated contractile protein, centrin, in green algae and land plants // *Plant Mol. Biol.* – 1993. – 23, N 6. – P. 1243-1254.
- Borowitzka M.A., Borowitzka L.J. *Dunaliella* // *Microalgal biotechnology*. – Cambridge, 1988. – P. 27-58.
- Borowitzka L.J., Borowitzka M.A. Commercial production of β -carotene by *Dunaliella salina* in open ponds // *Bull. Mar. Sci.* – 1990. – 47. – N 1. – P. 244-252.
- Borowitzka L.J., Borowitzka M.A., Moulton T.P. The mass culture of *Dunaliella salina* for fine chemicals: from laboratory to pilot plant // *Hydrobiologia*. – 1984. – 116/117. – P. 115-134.
- Borowitzka L.J., Moulton T.P., Borowitzka M.A. Salinity and the commercial productivity of beta-carotene from *Dunaliella salina* // *Nova Hedw.* – 1986. – 83. – P. 224-229.
- Bovee E.C. Movement and locomotion of *Euglena* // *The Biology of Euglena*. Vol. III. Physiology – New York: Acad. Press. – 1968. – P. 143-168.
- Buchheim M.A., Buchheim J.A., Chapman R.L. Phylogeny of the VLE-14 *Chlamydomonas* (*Chlorophyceae*) group, a study of 18 Sr RNA gene sequences // *J. Phycol.* – 1997. – 33. – P. 1024-1030.
- Buchheim M.A., Turmel M., Zimmer F.A., Chapman R.L. Phylogeny of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*) based on cladistic analysis of nuclear 18 Sr RNA sequence data // *Ibid.* – 1990. – 26. – P. 689-699.
- Colombetti G., Häder D.-P., Lenzi F., Quaglia M. Phototaxis in *Euglena gracilis*: effect of sodium azide and triphenylmethyl phosphonium ions on the photosensory transduction chain // *Curr Microbiol.* – 1982a. – 7. – P. 281-284.
- Colombetti G., Lenzi F. Identification and spectroscopic characterization of photoreceptor pigments // *Photoreception and Sensory Transduction in Aneural Organisms*. – 1980. – P. 173-188.
- Colombetti G., Lenzi F., Diehn B. Responses to photic, chemical and mechanical stimuli // *The Biology of Euglena*. – New York: Acad. Press, 1982b. – 3. – P. 169-195.
- Colombetti G., Marangoni R. Mechanisms and Strategies of Photomovement in Flagellates // *Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms*. – New York: Plenum Press, 1991. – P. 53-71.
- Dunaliella*: Physiology, Biochemistry and Biotechnology / Ed. M. Avron. A. Ben-Amotz. – Boca Raton, etc.: CRC Press, 1992. – 240 p.
- Ekelund N.G.A., Dolle R., Nutsh W. Phototactic responses of *Chlamydomonas reinhardtii* in electric field // *Phys. Plant.* – 1988. – 73. – P. 265-270.
- Friedel T. The evolution of the Green Algae // *Origins of Algae and their Plastids*. – Wien: Springer, 1997. – P. 87-101.
- Feinleib M. Behavioral studies of free-swimming photoresponsive organisms // *Sensory perception and transduction in aneural organisms*. – New York: Plenum Press Corp., 1985. – P. 119-146.
- Feinleib M., Carry G.M. Methods for measuring phototaxis of cell population and individual cells // *Physiol. Plant.* – 1967. – 20. – P. 1083-1095.
- Foster K.W., Smyth R.D. Light antennas in phototactic algae // *Microbiol. Rev.* – 1980. – 44. – P. 572-630.
- Foster K.W. Action spectroscopy of photomovement // *Photomovement* / Ed. D.-P. Häder, M. Lebert. – Elsevier Sci., B.V., 2001. – P. 55-115.
- Gualtieri P., Pelosi P., Passarelli V., Barsanti L. Identification of a rhodopsin photoreceptor in *Euglena gracilis* // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1992. – 117. – P. 55-59.
- Häder D.-P. Polarotaxis, gravitaxis and vertical phototaxis in the green flagellate, *Euglena gracilis* // *Arch. Microbiol.* – 1987. – 147. – P. 179-183.
- Häder D.-P., Reinecke E. Phototactic and polarotactic responses of the photosynthetic flagellate, *Euglena gracilis* // *Acta Protozool.* – 1991. – 30. – P. 13-18.
- Haldall P. Ultraviolet action spectra of positive and negative phototaxis in *Platymonas subcordiformis* // *Physiol. Plant.* – 14. – P. 133-140.
- Haupt W. Die Phototaxis der Algen // *Encyclopedia of Plant Physiology*. – Berlin, etc.: Springer, 1959. – P. 318-379.
- Hegemann P., Harz H. How microalgae see the light // *Microbial Response to Light and Time*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. – P. 95-105.
- Hegemann P., Fischer M. Algal Eyes. *Encyclopedia of Life Science*. Nature Publ. Group, 2001. – P. 1-6.

- Jahn T.L., Bovee B.C. Locomotive and motile response in *Euglena* // The Biology of *Euglena*. – New York; London: Acad. Press, 1968. – Vol. 1. – P. 45-107.
- Ko J.-H., Lee S.-H. Nucleotide Sequence of a cDNA (Accession No. U53812) Encoding a Contractin-like protein from *Dunaliella salina* // Plant Physiol. – 1996. – **112**. – P. 445.
- Koblenz B., Schoppmeier J., Grunow A., Lechtreck K.-F. Centrin deficiency in *Chlamydomonas* causes defects in basal body replication, segregation and maturation // J. Cell Sci. – 2003. – **116**. – P. 2635-2626.
- Kreimer G. Cell biology of phototaxis in flagellates algae // Int. Rev. Cytol. – 1994. – **148**. – P. 229-310.
- Kröger P., Hegemann P. Photophobic responses and phototaxis in *Chlamydomonas* are triggered by a single rhodopsin photoreceptor // FEBS Lett. – 1994. – **341**. – P. 5-9.
- Lebert M., Häder D.-P. Photoreception and phototaxis in flagellated algae // Res. Adv. in Photochem. & Photobiol. – 2000. – **1**. – P. 201-226.
- Leedal G.F. How many are kinds organisms? // Taxon. – 1974. – **23**. – P. 261-270.
- Lenci F. Photochemistry of flavins // Biophysics of Photoreceptors and Photobehaviour of Microorganisms: Proc. of the Int. School of the CNR of Italy. – Badia Fiesolana (Firenze), 1-5 Sept. 1975. – P. 164-183.
- Litvin F.F., Sineshchikov O.A., Sineshchikov V.A. Photoreceptor electric potential in the phototaxis of the alga *Haematococcus pluvialis* // Nature (London). – 1978. – **271**. – P. 476-478.
- Marbah J., Mayer A.M. Effect of electric field on the phototactic response of *Chlamydomonas reinhardtii* // Isr. J. Bot. – 1971. – **20**. – P. 196-200.
- Massjuk N.P., Posudin Yu.I., Radchenko A.N., Sheiko A.N. The parametrical principle of the classification of photomovement of organisms // J. Photochem. Photobiol. B: Biol. – 1991. – **10**. – P. 269-274.
- Melkonian M. Systematics and evolution of the algae // Progress in Botany. – 1989. – **50**. – P. 214-249.
- Melkonian M., Robenek H. The eyespot apparatus of flagellated green algae: a critical review // Progress in Phycol. Res. – 1984. – **3**. – P. 195-268.
- Mitchell D.R. *Chlamydomonas* flagella // J. Phycol. – 2000. – **36**. – P. 261-273.
- Mohn F.-H., Contreras O.C. Harvesting of the alga *Dunaliella*: some considerations concerning its cultivation and impact on the production costs of β -carotene. – Antofagasta (Chile): Forschung, Jülich, 1990. – 55 p.
- Nultsch W. Phototactic and photokinetic action spectra of the diatom *Nitzschia communis* // Photochem. Photobiol. – 1971. – **14**. – P. 705-712.
- Nultsch W. Photomotile responses in gliding organisms and bacteria // Photoreception and sensory transduction in a neural organisms. – New York: Plenum Press, 1980. – P. 69-88.
- Nultsch W. The photocontrol of movement of *Chlamydomonas* // The Biology of Photoreception Soc. Experiment. Biology: Symp. XXXVI, 1983. – P. 521-539.
- Nultsch W., Häder D.-P. Photomovement of motile microorganisms // Photochem. Photobiol. – 1979. – **29**. – P. 423-437.
- Nultsch W. Survey of Photomotile Responses in Microorganisms // Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms. – New York: Plenum Press, 1991. – P. 1-5.
- Nultsch W., Throm G. Effect of external factors on phototaxis of *Chlamydomonas reinhardtii* // Arch. Microbiol. – 1975. – **103**. – P. 175-179.
- Pfau J., Nultsch W., Ruffer U.A. A fully automated and computerized system for simultaneous measurement of motility and phototaxis in *Chlamydomonas* // Ibid. – 1983. – **135**. – P. 259-264.
- Photomovement / D.-P. Häder, M. Lebert, eds. – Elsevier Sci. B.V., 2001.
- Posudin Yu.I., Massjuk N.P. Diffraction Mechanism of Photoreception in Green Unicellular Flagellated Algae // Hydrobiol. J. – 1997. – **33**, N 6. – P. 124-131.
- Posudin Yu.I., Massjuk N.P., Lititskaya G.G. Photomovement parameters as test-functions during biomonitoring // Polish. J. Environ. Sci. – 1996. – **5**, N 3. – P. 51-57.
- Posudin Yu.I., Massjuk N.P., Lititskaya G.G., Radchenko M.I. Photomovement of two species of *Dunaliella* Teod. (*Chlorophyta*) // Algologia. – 1992. – **2**, N 2. – P. 37-47.

- Proschöld Th., Marin B., Schlosser U.G., Melkonian M. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. // Protistenk. – 2001. – 152. – P. 265-300.
- Racey T.J., Hallett F.R., Nickel B. A quasi-elastic light scattering and cinematographic investigation of motile *Chlamydomonas reinhardtii* // Biophys. J. – 1981. – 35. – P. 557-571.
- Rüffer U., Nultsch W. High-speed cinematographic analysis of the movement of *Chlamydomonas* // Cell Mot. – 1985. – 5. – P. 251-263.
- Rüffer U., Nultsch W. Flagellar responses of *Chlamydomonas* cells held on micropipettes: change in flagellar beat frequency // Cell Mot. Cytoskel. – 1990. – 15. – P. 162.
- Salisbury J.L. The lost neuromotor apparatus of *Chlamydomonas* rediscovered // J. Protozool. – 1988. – 35. – P. 574.
- Salisbury J.L., Baron A., Surek B., Melkonian M. Striated flagellar roots: isolation and partial characterization of a calcium-modulated contractile organelle // J. Cell Biol. – 1984. – 99. – P. 962.
- Shoevaert D., Krishnaswamy S., Couturier M., Marano F. Ciliary beat and cell motility of *Dunaliella*: computer analysis of high speed micro-cinematography // Biol. Cell. – 1988. – 62. – P. 229.
- Sineshchekov O.A. Electrophysiology in Flagellated Algae // *Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms*. – New York: Plenum Press, 1991a. – P. 191-202.
- Sineshchekov O.A. Photoreception in unicellular flagellates: bioelectric phenomena in phototaxis // Light in Biology and Medicine. Vol. II: Proc. of the III Congr. of the Europ. Soc. for Photobiol. – Budapest; New York: Plenum Press, 1991b. – P. 523-532.
- Sineshchekov O.A., Geiß D., Sineshchekov V.A., Galland P., Senger H. Fluorometric characterization of pigments associated with isolated flagella of *Euglena gracilis*: evidence for energy migration // J. Photochem. Photobiol. – 1994. – 23. – P. 225-237.
- Wayne R., Kadota A., Watanabe M., Furuya M. Photomovement in *Dunaliella salina*: fluence rate-response curves and action spectra // Planta. – 1991. – 184. – P. 515-524.

Получена 13.04.05

Подписала в печать Л.И. Мусатенко