

С.І.ЛОСЬ, О.О. СИВАШ, Р.М. ФОМШИНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

## ВПЛИВ ГЛЮКОЗИ НА ПІГМЕНТНИЙ АПАРАТ *NOSTOC LINCXIA* (ROTH) BORN. ЕТ FLAN (*CYANOPHYTA*)

---

*Ключові слова:* глюкоза, фотосинтетичний апарат, екскреція, хлорофіл, фікоціанін, фікоеритрин, гетеротрофія.

### Вступ

Численні фізіолого-біохімічні дослідження засвідчують регуляторну роль цукрів у процесі фотосинтезу вищих рослин [14, 19, 21, 31]. У водоростей глюкоза також значно перебудовує метаболізм, фотосинтетичний апарат, регулює ефективність фотосинтезу [13, 15]. Аналіз дії глюкози на клітини аксенічної культури облігатно-фототрофної водорості *Anabaena variabilis* дав змогу К.А. Нікітіній зі співавт. [8] довести, що її вплив не пов'язаний з підвищенням осмотичного тиску в середовищі. Висунуто припущення [6, 9], що пригнічення фотосинтезу, яке спостерігається в певних умовах під час надходження глюкози в клітини водоростей, є одним із механізмів підтримання гомеостазу клітин. Здатність водоростей до росту в присутності екзогенної глюкози пов'язана зі збереженням системи клітинного транспорту екзогенних вуглеводів та наявністю всіх ферментів катаболізму вуглеводів [29]. Глюкоза та її похідні інтенсивніше використовуються за несприятливих умов існування культури, справляють позитивний та негативний вплив на збереження клітин. Ідея метаболічної регуляції фотосинтезу вуглеводами як одного з каналів ендогенного контролю утворення та перерозподілу асимілятів [12] набула остаточного визнання в останнє десятиліття завдяки використанню сучасних генно-інженерних методів [23, 25, 31]. Слід зазначити, що репресія «фотосинтетичних» генів екзогенною глюкозою у рослин і мікроводоростей є унікальним явищем, оскільки цукри у них генеруються ендогенно.

Особливий інтерес становить метаболізм вуглеводів у ціанобактерій, в яких картина стає ще складнішою у зв'язку зі значною лабільністю їх метаболізму та здатністю до переходу на гетеротрофний або міксотрофний тип живлення. Загальновідомо, що більшість ціанобактерій тою чи іншою мірою виявляють здатність до органотрофії, тобто використання готових органічних сполук із навколишнього середовища. У природних водоймах водорості віддають перевагу місцям, багатим на органічні речовини [7].

Однак потрібно зазначити, що сучасне знання клітинних механізмів глюкозної репресії фотосинтезу є досить фрагментарним. Усе ще мало вивчене

питання про механізми депігментації (збереження пігментів) фотосинтетиків під час переходу на міксотрофний і, особливо, гетеротрофний тип живлення. При вивченні впливу екзогенної глюкози на біосинтез фотосинтетичних пігментів у червоної водорості *Galdieria partita* спостерігали зниження вмісту пігментів, а також, що репресивна дія цукрів призводить до блокування утворення кінцевих тетрапіролів з одночасовою екскрецією проміжних порфіринових сполук [15].

Вплив глюкози на фотосинтетичний апарат та її роль у регуляції фотосинтезу досліджували переважно у зелених і червоних водоростей.

Мета цієї роботи — вивчити вплив глюкози на ріст і пігментний апарат представника гормогонів синьозелених водоростей роду *Nostoc* Vauch в різних умовах трофічного існування.

Оскільки у природному середовищі водорості перебувають в умовах складних взаємодій з іншими представниками альгофлори та супутніми бактеріями, то нам було цікаво дослідити вплив екзогенної глюкози на неаксенічну культуру.

### Матеріал і методи досліджень

Досліди проводили на альгологічно чистій культурі синьозеленої водорості *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah IBASU-V шт. 85, яку отримали з колекції культур відділу мембранології та фітохімії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. *N. linckia* був виділений зі схилу Еволюційного каньйону в Ізраїлі.

Культуру вирощували на стандартному середовищі Фітцджеральда N 11 у модифікації А. Цендера та Е. Горхема [32]. Водорості освітлювали люмінесцентними лампами ЛБ-40 (2500—2700 lx) протягом 12 год за температури 25—27 °С.

У процесі дослідження впливу екзогенної глюкози в культуру наприкінці стадії її лінійного росту стерильно вносили глюкозу в кінцевій концентрації 0,1 і 1,0 %; експозиція становила від 4—8 год до 1—10 діб. У серії дослідів з впливу різного типу живлення на ріст водорості та пігменти вивчали авто-, міксо-, гетеротрофний та темновий способи життя *N. linckia*.

Вміст хлорофілу *a* та каротиноїдів визначали в ацетоновому екстракті водоростей на спектрофотометрі СФ-46 і розраховували за формулою Хольма—Веттштейна [2]. Концентрацію фікобілінових пігментів визначали спектрофотометрично на спектрофотометрі СФ-46 за формулами Е. Гант [20]. Суху біомасу ціанобактерій визначали гравіметричним методом.

Люмінесцентні вимірювання проводили на спектрофлуориметрі Hitachi-850 (Японія). Отримані дані статистично обробляли; стандартні відхилення не перевищували 5—6 %.

### Результати досліджень та їх обговорення

За умов досліду невелика концентрація глюкози (0,1 %) сприяла незначному підвищенню вмісту фікоеритрину за весь досліджений період часу (1,05—1,15 рази) порівняно з контролем (табл. 1.)

Висока концентрація глюкози (1 %) дещо знижувала вміст фікоеритрину вже за 4 і 8 годин її дії. Рівень синіх пігментів (фікоціаніну та алофікоціаніну) як низька, так і висока концентрації глюкози підвищували вже за перші години досліджу (у 1,15—1,2 раза). Протягом 1-ї доби 0,1 %-на глюкоза стимулювала вміст пігментів навіть більшою мірою, ніж 1 %-на глюкоза (у 1,4 раза).

Величина співвідношення ФЕ/ФЦ знижувалась під впливом глюкози. Так, 0,1 %-на глюкоза — з 2,3 до 1,1, а 1 %-на — з 1,6 до 1,2. Величина співвідношення ФЕ/Хл і ФЦ/Хл, навпаки, зростала з 4,4 до 5,7 та з 2,2 до 4,3, відповідно. Протягом дослідженої експозиції у водорості з глюкозою не виявлено помітних змін у вмісті хлорофілу та каротиноїдів.

Отже, на підставі отриманих результатів можна зазначити, що за оптимального освітлення культури вже з перших годин експозиції виявляли стимулюючу дію глюкози на фікобілінові пігменти. Невелике зниження фікоеритрину ми спостерігали під впливом 1 %-ї глюкози лише за перші години експозиції. Отримані результати вказують на здатність *N. linckia* до асиміляції екзогенної глюкози. Найлабільнішими у цьому аспекті виявились фікобілінові пігменти, а хлорофіл і каротиноїди відзначалися значно більшою стабільністю.

Наші дані відносно збільшення у клітинах *N. linckia* вмісту фотосинтетичних пігментів під впливом екзогенної глюкози збігаються з

Таблиця 1. Вплив різних концентрацій глюкози (0,1 і 1,0 %) на динаміку вмісту пігментів синьозеленої водорості *Nostoc linckia*

Пігменти (мг/г сухої маси)	Тривалість експозиції		
	4 год	8 год	1 доба
Контроль (без глюкози)			
ФЕ	54,3 ± 2,1	54,5 ± 1,8	53,6 ± 2,2
ФЦ	31,7 ± 1,2	33,1 ± 1,3	35,1 ± 1,6
АФЦ	16,1 ± 0,8	16,6 ± 0,9	17,1 ± 0,9
ФЕ/ФЦ	1,7	1,6	1,5
Хл	11,9 ± 0,6	11,1 ± 0,6	11,2 ± 0,5
Кар	2,1 ± 0,1	2,1 ± 0,1	2,0 ± 0,2
ФЕ/Хл	4,5	4,9	4,8
ФЦ/Хл	2,6	2,9	3,1
Глюкоза 0,1%			
ФЕ	57,4 ± 2,3	55,9 ± 2,1	57,2 ± 2,3
ФЦ	25,1 ± 1,5	37,7 ± 2,2	49,9 ± 2,7
АФЦ	19,6 ± 0,6	16,9 ± 1,0	20,3 ± 1,1
ФЕ/ФЦ	2,3	1,5	1,1
Хл	11,6 ± 0,7	12,8 ± 0,6	11,6 ± 0,6
Кар	2,0 ± 0,1	2,4 ± 0,2	2,6 ± 0,1
ФЕ/Хл	4,9	4,4	4,9
ФЦ/Хл	2,2	2,9	4,3
Глюкоза 1%			
ФЕ	52,0 ± 2,0	49,3 ± 2,0	52,8 ± 2,0
ФЦ	33,0 ± 1,9	40,3 ± 1,6	44,0 ± 2,0
АФЦ	19,6 ± 1,0	18,6 ± 1,1	15,4 ± 1,2
ФЕ/ФЦ	1,6	1,2	1,2
Хл	9,0 ± 1,0	11,3 ± 0,6	11,3 ± 0,6
Кар	1,4 ± 0,1	2,4 ± 0,2	2,1 ± 0,2
ФЕ/Хл	5,7	4,4	4,6
ФЦ/Хл	3,6	3,5	3,9

Примітка. Тут і в табл. 2: ФЕ — фікоеритрин, ФЦ — фікоціанін, АФЦ — алофікоціанін, Хл — хлорофіл, Кар — каротиноїди.

результатами інших дослідників [3, 5, 16]. З наведених літературних джерел відомо, що екзогенні органічні речовини синьозенені водорості використовують переважно у процесі конструктивного обміну, зокрема у синтезі фотосинтетичних пігментів.

Цікавим, на нашу думку, є вивчення здатності *N. linckia* до переходу на гетеротрофний спосіб життя та збереження фотосинтетичного апарату в темряві. Дослідження пігментів протягом тривалішого часу (2—10 діб) виявило закономірне зниження вмісту всіх пігментів у динаміці за автотрофного живлення, тимчасом як біомаса поступово зростала (табл. 2).

Протягом тривалої експозиції з 1 %-ю глюкозою на світлі (міксотрофія) ми також відмічали невелике підвищення рівня синіх фікобілінових пігментів відносно автотрофії.

За міксотрофного живлення біомаса водорості зростала на 66 % за 2 доби та майже у 2,5 раза протягом 10 діб інкубації з 1 %-ю глюкозою порівняно з автотрофним способом життя. Найбільшу абсолютну кількість біомаси водорість також синтезувала за міксотрофного способу життя, що узгоджується з даними інших дослідників [3, 7].

Витримування культури у темряві призводило до зниження вмісту всіх фікобіліпротеїнів протягом дослідженого періоду відносно світлового варіанта. Причому найбільше зниження (у 1,44 раза) відбувалось на початку експозиції, а далі воно уповільнювалось. Подібну тенденцію встановлено для хлорофілу та каротинів.

У темряві ріст водорості значно знижувався відносно до світла: у 1,6 раза за 2 доби та утричі наприкінці 10-ї доби.

Відомо, що тривале витримування культури у темряві призводить до зміни морфології тилакоїдів і ліпідного складу мембранного матриксу *Cyanophyta*. Одночасово відбувалася загальна редукція фотосинтетичного апарату, пов'язана із зменшенням кількості тилакоїдів і фікобілісом [10]. Наведені літературні дані добре узгоджуються з нашими результатами. Незважаючи на зменшення вмісту фікобіліпротеїнів у темряві, деякі водорості можуть утворювати повністю компетентні фікобілісоми [24]. Додаткові фікобілінові пігменти, які відносно швидко накопичуються у клітинах світлових культур та утворюють світлозбиральну антену, насамперед руйнуються під час темної інкубації, тоді як хлорофіл відзначається значною стійкістю [10, 24].

Як свідчать отримані результати, внесення глюкози під час темної інкубації сприяло підтриманню біомаси та помітному збереженню усіх пігментів у *N. linckia*. Ці дані узгоджуються з результатами інших дослідників [8, 27]. Наприклад, гетеротрофний тип живлення (темрява + глюкоза) підвищує вміст фікоеритрину відносно темряви на 10—20 %. Таку ж тенденцію маємо у синіх пігментах. Так, внесок глюкози у підвищення вмісту фікоціаніну за гетеротрофії за 2 доби становить 50 %, за 4 — 70 %, за 7 діб — до 10 % (табл. 2). У зв'язку з

Таблиця 2. Вплив різного типу живлення на вміст пігментів і біомасу *Noctua flexilis*

Пігменти (мг/сухой маси)	Автотрофія						Міксотрофія					
	Тривалість експозиції, доби						Тривалість експозиції, доби					
	2	4	7	10	2	4	7	10	2	4	7	10
ФЕ	62,5±2,4	45,2±1,3	42,2±1,2	34,7±1,6	55,7±2,7	45,5±1,8	45,0±1,7	27,5±1,6				
ФЦ	44,5±1,6	36,7±1,5	25,2±0,8	23,8±1,0	45,5±2,1	40,1±1,6	31,4±1,9	20,9±1,3				
АФЦ	19,2±1,2	15,8±0,9	11,8±0,8	10,9±0,7	25,5±1,7	22,4±1,4	19,6±1,3	12,7±0,9				
ΣФБП	126	97	79,2	69,4	126,7	108	96	61,1				
Хл	12,5±0,66	12,3±0,31	8,3±0,32	8,5±0,72	12,6±0,71	10,5±0,08	9,6±0,06	8,8±0,54				
Кар	2,7±0,03	2,8±0,05	1,7±0,02	1,7±0,01	2,3±0,02	2,4±0,08	2,4±0,04	2,3±0,03				
Біомаса	0,30±0,03	0,37±0,06	0,47±0,04	0,48±0,09	0,50±0,03	0,78±0,07	1,07±0,04	1,18±0,03				
Пігменти (мг/сухой маси)	Гетеротрофія						Темра					
	Тривалість експозиції, доби						Тривалість експозиції, доби					
	2	4	7	10	2	4	7	10	2	4	7	10
ФЕ	52,3±3,2	50,7±2,9	40,9±2,6	—	43,0±2,5	47,5±2,6	37,2±2,3	31,0±2,1				
ФЦ	47,6±2,1	45,3±2,3	31,1±1,9	—	30,9±2,2	27,2±1,9	27,8±1,8	21,9±1,5				
АФЦ	23,5±1,2	20,7±1,1	12,1±0,8	—	13,9±0,9	13,7±0,9	12,5±0,8	12,8±0,7				
ΣФБП	123	116,9	84	—	87,8	88,4	77,5	65,7				
Хл	15,6±0,05	15,8±0,19	11,5±0,24	—	9,7±0,21	9,6±0,43	9,8±0,35	10±0,04				
Кар	3,7±0,02	3,5±0,05	2,1±0,02	—	2,6±0,02	2,3±0,2	1,8±0,01	1,9±0,02				
Біомаса	0,26±0,06	0,39±0,03	0,35±0,01	—	0,19±0,04	0,16±0,03	0,20±0,05	0,16±0,01				

Примітка: ΣФБП — сума фікобіліпротеїнів; — — не визначено.

цим слід зауважити, що фікобіліпротеїни поряд із функцією світлозбору виконують роль запасного депо азоту [11].

У темряві глюкоза також сприяла підвищенню вмісту хлорофілу на 60 % за 2 доби, а на 7-му добу — на 17 %. Каротиноїди за цих умов збільшувались у динаміці на 40 % за 2–4 доби та 17 % — на 7-му добу.

Якщо порівнювати ріст ностока в умовах міксотрофії та гетеротрофії, то видно, що на світлі з глюкозою культура мала удвічі більшу біомасу як за 2, так і за 4 доби, а за 7 діб досліду — утричі більшу порівняно з гетеротрофним ростом.

Отже, отримані результати чітко вказують на підтримку глюкозою пігментного апарату цієї культури у темряві, що засвідчує здатність *N. linckia* до гетеротрофного способу життя. Відомо [5, 9], що використання синьозеленими водоростями екзогенних джерел вуглецю у темряві внаслідок окисно-відновних реакцій забезпечує енергією їх ріст і синтез найважливіших компонентів клітин, може навіть привести до утворення запасних речовин. У зв'язку з цим можна зазначити, що у ціанобактерій фотосистема II не є єдиним джерелом лінійного електронного транспорту. Синьозелені водорості, здатні до гетеротрофії, можуть отримувати електрони з імпортованих у клітину органічних сполук, зокрема цукрів [28], та неорганічних — сульфідів [18]. Електрони, одержані з цих джерел, загалом транспортуються компонентами фотосинтетичного електрон-транспортного ланцюга [17] і можуть утилізуватись у лінійному електронному транспорті у фотосистемі I [18]. Відновлювальні еквіваленти для фотосинтетичного електронного транспорту можуть бути отримані також із запасних метаболітів [26]. Отже, ці дані засвідчують, що можуть бути альтернативи фотосистемі II як джерелу електронів навіть у облігатних фотоавтотрофів.

Існує також припущення [7, 16], згідно з яким переключення на фотогетеротрофний тип живлення, властиве багатьом видам синьозелених водоростей, можна розглядати як один із механізмів їх пристосування до несприятливих умов існування. Природно, це пов'язано з певною перебудовою фотосинтетичного апарату. Питання про конкретні шляхи перебудови останнього у синьозелених водоростей в цих умовах становить безумовний інтерес і заслуговує спеціального вивчення.

У разі внесення глюкози у живильне середовище *N. linckia* як в умовах міксотрофії, так і гетеротрофії в ньому з часом з'являються тетрапірольні сполуки, які виявляються за рожево-червоною флуоресценцією ( $\lambda_{\max} \sim 615\text{--}618$  нм). На рисунках 1 і 2 наведено спектри флуоресценції та збудження флуоресценції культурального середовища. Положення смуги Core ( $\lambda_{\max} \sim 400$  нм), а також максимумів у видимій частині спектра (Q-смуга порфіринів) у спектрі збудження флуоресценції дає підстави ідентифікувати пігмент як порфірин, найімовірніше копропорфірин III.

Виявлено екскрецію копропорфірину [15] у разі додавання глюкози до аксеничної культури ацидофільної червоної водорості *Galdieria partita* як за міксотрофного, так і гетеротрофного росту. Здатність до екскреції порфіринів виявлена у фотосинтезуючих бактерій, бактеріальних органотрофів та деяких

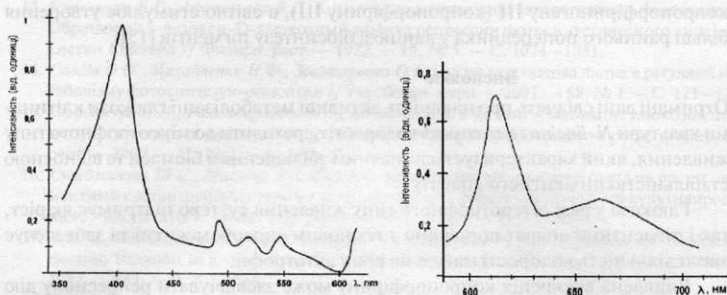


Рис. 1. Спектр флуоресценції культурального середовища *N. linckia* (міксотрофний ріст із 1 %-ю глюкозою),  $\lambda_{zb}$  = 400 нм

Fig. 1. Fluorescence spectrum of the cultural medium of *N. linckia* (mixotrophic growth with 1 % glucose),  $\lambda_{ex}$  = 400 nm

Рис. 2. Спектр збудження флуоресценції культурального середовища *N. linckia* (міксотрофний ріст із 1 %-ю глюкозою),  $\lambda_{рест.}$  = 618 нм.

Fig. 2. Fluorescence excitation spectrum of the cultural medium of *N. linckia* (mixotrophic growth with 1 % glucose,  $\lambda_{det.}$  = 618 nm)

грибів, які широко використовуються під час мікробіологічного синтезу цих сполук [1].

Інтенсивність флуоресценції живильного середовища, яку ми спостерігали як за міксотрофного, так і гетеротрофного росту культури *N. linckia*, з часом та під впливом збільшення концентрації глюкози посилювалася.

Оскільки дослідження проводили на альгологічно чистих культурах, тобто в умовах присутності супутньої бактеріальної флори, то виникає питання про вторинне походження (лізис водоростей) копропорфірину. Слід зауважити, що в нормальних умовах (без глюкози) жоден з інтермедіатів у ланцюзі біосинтезу хлорофілу не накопичується в помітній кількості, що пов'язане з небезпекою генерації реактивних окисненних сполук. Водночас у разі вторинного їх походження слід було б очікувати ширший спектр тетрапірольних інтермедіатів.

Отже, дослідження репресивного впливу глюкози можливе також на неаксентичній культурі водоростей, що є більш наближеним до їхнього природного стану.

Таким чином, репресивний вплив глюкози на фотосинтетичні пігменти проявляється у процесі її накопичення у клітинах водорості й супроводжується екскрецією копропорфірину в культуральне середовище. Копропорфін III, як і протопорфін IX, є спільним попередником фотосинтетичних пігментів (хлорофілу, фікобілінів) і гемів.

Оскільки екскреція копропорфірину III спостерігається і в разі гетеротрофного росту культури, проте меншою мірою, ніж під час міксотрофного росту *N. linckia*, можна припустити, що синтез пігментів блокується на рівні

копропорфіриногену III (копропорфірину III), а світло стимулює утворення більш раннього попередника у ланцюзі біосинтезу пігментів [15].

### Висновки

Отримані дані свідчать про наявність активної метаболізації глюкози клітинами культури *N. linckia* та здатність водорості переходити до міксотрофного типу живлення, який характеризується значним збільшенням біомаси та відносною стабільністю пігментного апарату.

Глюкоза у разі гетеротрофного типу живлення суттєво підтримує як ріст, так і пігментний апарат порівняно з темновим способом життя та забезпечує життєдіяльність водорості майже на рівні автотрофії.

Виявлена екскреція копропорфірину може засвідчувати репресивну дію глюкози на синтез пігментів, яка відбувається на рівні копропорфіриногену під час паралельної світлової індукції біосинтезу фотосинтетичних пігментів. Ефект такої репресії залежить від концентрації й тривалості дії глюкози, тобто накопичення її у клітині, що вказує на регуляторну роль глюкози у метаболізмі водоростей. Виділення порфіринів *N. linckia* в оточуюче середовище, очевидно, можна розглядати як один із механізмів регуляторної дії глюкози на фотосинтез.

1. Быховский В.Я., Зайцева Н.И. Микробиологический синтез тетрапиррольных соединений // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Биол., хим. — 1989. — Т. 32. — 176 с.
2. Гавриленко В.Ф., Лабыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. — М.: Высш. шк., 1975. — 391 с.
3. Гусев М.В., Василькова Е.И. Изменение состава и содержания пигментов синезелёных водорослей в присутствии дополнительных источников углерода и азота // Микробиология. — 1965. — 34, вып. 3. — С. 476—482.
4. Гусев М.В., Гохлернер Г.В. Некоторые физиолого-биохимические и биоэнергетические аспекты регуляции пигментообразовательной функции у облигатно фототрофных синезелёных водорослей // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. — 1978. — № 2. — С. 3—11.
5. Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. — М.: Наука, 1985. — 376 с.
6. Заерва М. Г., Климова Л.А., Семененко В.Е. Репрессия синтеза РНК и нарушение активности фотохимических систем хлоропласта при действии 2-дезоксид-Д-глюкозы и гипертрофированном накоплении ассимилятов в клетках хлореллы // Физиол. раст. — 1980. — 27. — С. 1218—1228.
7. Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезелёных водорослей и его экологическое значение. — Киев: Наук. думка, 1981. — 210 с.
8. Никитина К.А., Аристархов А.И., Эвальд Р. и др. Физиологическое действие глюкозы и её аналогов на цианобактерию *Anabaena variabilis* // Микробиология. — 1989. — 58, вып. 2. — С. 192—198.
9. Пиневиц А.В. Динамическая структура мембранного аппарата (*Cyanobacteria*) *Cyanophyta* // Альгология. — 1992. — 2, № 1. — С. 83—94.
10. Пиневиц А.В., Волков В.В. Сравнительная организация фотосинтетического аппарата фото- и хемотрофной культур *Anabaena* ATCC 29413 // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. — 1988. — Вып. 2. — С. 74—83.
11. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. — М.: Мир, 1990. — 595 с.
12. Семененко В.Е. Генетический контроль и клеточные механизмы регуляции фотосинтеза // Фотосинтез и продукционный процесс / Отв. ред. А.А. Ничипорович. — М.: Наука, 1988. — С. 69—81.



13. Семенко В.Е., Афанасьева В.П. К изучению механизмов авторегуляции фотосинтеза. Обратимый 2-дезоксид-D-глюкозный эффект репрессии фотосинтетического аппарата клетки *Chlorella* // Физиол. раст. — 1972. — 19, № 5. — С. 1074—1081.
14. Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф., Золотарьова О.К. Цукри як ключова ланка в регуляції метаболізму фотосинтезуючих клітин // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 121—127.
15. Стадничук И.Н., Рахимбердиева М.Г., Бойченко В.А. и др. Ингибирование глюкозой пигментного аппарата фотосинтеза у *Galdieria partita* при гетеротрофном росте // Физиол. раст. — 2000. — 47, № 5. — С. 668—675.
16. Сулейманова Ш.С., Минеева Л.А. Влияние высоких интенсивностей света на рост и пигментный состав цианобактерий в условиях фото- и фотогетеротрофного культивирования // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. — 1981. — № 1. — С. 42—47.
17. Aoki M., Kato S. Oxidation and reduction of plastoquinone by photosynthetic and respiratory electron transport in a cyanobacterium *Synechococcus* sp. // Biochim et Biophys. Acta. — 1982. — 682. — P. 307—314.
18. Belkin S., Padan E. Na-dithionite promotes photosynthetic sulfide utilisation by the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica* // Plant. Physiol. — 1983. — 72. — P. 825—828.
19. Casper T., Huber S.C., Somerville C.R. Alterations in growth, photosynthesis and respiration in starchless mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. deficient in chloroplast phosphoglucomutase activity // Plant. Physiol. — 1986. — 79. — P. 1—7.
20. Gantt E. Lipschultz C.A. Phycobilisomes of *Porphyridium cruentum*. Pigment Analysis // Biochem. — 1974. — 13, № 14. — P. 2960—2966.
21. Goldschmit E.E., Huber S.C. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars // Plant Physiol. — 1992. — 99. — P. 1443—1448.
22. Jang J.-C., Sheen J. Sugar sensing in higher plants // Plant Cell. — 1994. — 6. — P. 1665—1679.
23. Krapp A.A., Hotmann B., Schaefer C., Stitt M. Regulation of the expression of rbcS and other photosynthetic genes by carbohydrates: A mechanism for the «sink regulation» of photosynthesis // Plant J. — 1993. — 3. — P. 817—828.
24. Ohki K., Gantt E. Funkcional phycobilisomes from *Tolypothrix tenuis* (Cyanophyta) growth heterotrophically in the dark // J. Physiol. — 1983. — 19, № 3. — P. 359—364.
25. Sheen J. Metabolic repression of transcription in higher plants // Plant Cell. — 1990. — 2. — P. 1027—1038.
26. Sherer S., Boger P. Respiration of blue-green algae in the light // Arch. Microbiol. — 1982. — 132. — P. 329—332.
27. Stanier R.Y. Autotrophy and heterotrophy in unicellular blue-green algae // The biology of blue-green algae / Ed. by N.G. Carr, B.A. Whitton. — Oxford: Black. Sci. Publ., 1973. — P. 501—518.
28. Stanier R.V., Cohen-Bazire G. Phototrophic prokaryotes — the cyanobacteria // Ann. Rev. Microbiol. — 1977. — 31. — P. 225—274.
29. Tanreau de Marsac N., Houmard J. Adaptation of cyanobacteria to environmental stimuli: new steps towards molecular mechanisms // FEMS Microbiol. Rev. — 1993. — 104. — P. 119—190.
30. Troxler R.F., Bogorad L. Studies on the formation of phycocyanin, porphyrins and blue phycobilin by wild-type and mutant strains of *Cyanidium caldarium* // Plant. Physiol. — 1966. — 41, № 3. — P. 491—499.
31. Von Schaewen A., Stitt M., Schmidt R. et al. Expression of yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and *Arabidopsis* plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of transgenic tobacco plants // EMBO J. — 1990. — 9. — P. 3033—3044.
32. Zender A., Gorham E. Factors influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk // Canad. J. Microbiol. — 1960. — 6, № 2. — P. 645—660.

Рекомендує до друку  
Л.І. Мусатенко

Надійшла 15.01.2002

С.И. Лось, А.А. Сиваш, Р.Н. Фомишина

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ВЛИЯНИЕ ГЛЮКОЗЫ НА ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ *NOSTOC*  
*LINCKIA* (ROTH) BORN. ET FLAH (CYANOPHYTA)

*Nostoc linckia*. Показана активная метаболизация экзогенной глюкозы клетками *N. linckia*, что указывает на ее способ-  
N. *linckia* не обнаружено уменьшения содержания пигментов под влиянием глюкозы. Показано, что репрессивное действие экзогенной глюкозы на пигментный аппарат проявляется в экскреции в окружающую среду порфиринов (копропорфина). Высказано предположение о том, что репрессия пигментного аппарата при гетеротрофном (миксотрофном) росте *N. linckia* является одним из механизмов саморегуляции фотосинтеза.

S.L. Los, O.O. Syvash, R.N. Fomishyna

M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

THE GLUCOSA EFFECT ON PIGMENTS APPARATUS  
OF *NOSTOC LINCKIA* (ROTH) BORN. ET FLAH (CYANOPHYTA)

The effect of glucose on growth and pigment apparatus of blue-green algae *N. linckia* it has been studied. It has been shown metabolisation of glucose by algae *Nostoc linckia* that indicate on ability of algae switch on heterotrophic metabolism. In this time the addition of glucose had not resulted from reduction content of pigments. It has been shown that repression action of glucose on pigment apparatus was displiced in excretion of porphyrins (coproporphyrin) in environment. It has been proposed that repression of photosynthetic apparatus in the time of on mixotrophic or heterotrophic growth *N. linckia* is one of mechanism selfregulation of photosynthesis.