

*На правах рукописи*

**ШОМАН Наталья Юрьевна**

**СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ СВЕТА, ТЕМПЕРАТУРЫ И  
ОБЕСПЕЧЕННОСТИ АЗОТОМ НА СКОРОСТЬ РОСТА  
И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА *a*  
У МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ**

03.02.10 – гидробиология

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Севастополь - 2021

Работа выполнена в отделе экологической физиологии водорослей Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О.Ковалевского РАН», г. Севастополь

**Научный руководитель:**

**Финенко Зосим Зосимович** – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник отдела экологической физиологии водорослей Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь.

**Официальные оппоненты:**

**Соловченко Алексей Евгеньевич** – доктор биологических наук, профессор кафедры биоинженерии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, г. Москва.

**Лифанчук Анна Викторовна** – кандидат биологических наук, научный сотрудник Южного отделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Геленджик.

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН», п. Борок, Ярославская обл.

Защита состоится «20» апреля 2021 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д900.009.01 при ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О.Ковалевского РАН», по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2. E-mail: dissovet@ibss-ras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, или на сайте: <https://ibss-ras.ru/>

Автореферат разослан «\_\_»\_\_\_\_\_ 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Поспелова Наталья Валериевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.**

Вопрос влияния факторов среды на физиологическое состояние водорослей не нов и привлекает огромный интерес исследователей на протяжении последних 50 лет. Тем не менее, понимание принципов и механизмов адаптации фотосинтезирующих растений к изменяющимся условиям внешней среды до сих пор остается одним из основополагающих и актуальных вопросов современной гидробиологии. К настоящему времени накоплен обширный материал по влиянию условий освещения (Falkowski, Raven, 1997; Sarthou et al., 2005; Schwaderer et al., 2011; Baird et al., 2013; Edwards et al., 2015), температуры (Raven, Geider, 1988; Davison, 1991; Montagnes et al., 2003; Акимов, Соломонова, 2019) и степени обеспеченности азотом (Sakshaug et al., 1989; Sarthou et al., 2005; Litchman et al., 2006) на скорость роста и содержание хлорофилла в клетках водорослей. Однако большинство работ посвящено изучению эффекта, возникающего при изменении одного фактора, тогда как остальные остаются постоянными на оптимальном уровне. В то же время в природных условиях на рост водорослей влияет целый комплекс факторов и, нередко, при изменении одного из них изменяется действие другого. Исследований в этом направлении гораздо меньше (Geider, 1987; Cloern et al., 1995; Finenko et al., 2003; Behrenfeld et al., 2005; Dickman et al., 2006), и они, как правило, ограничены узким диапазоном варибельности изучаемых факторов.

Скорость роста является одной из основополагающих функциональных характеристик фитопланктона, определяющих пространственно-временную изменчивость величины его биомассы и продукции в морских и пресноводных экосистемах (Falkowski and Raven, 2007). Световые зависимости скорости роста, полученные при разной температуре и разной обеспеченности клеток азотом, отражают характер работы фотохимических систем и ферментативного аппарата клеток в различных условиях культивирования водорослей и являются важным инструментом для моделирования и понимания динамики развития фитопланктона (Sathyendranath et al., 2009).

Измерение концентрации хлорофилла *a* является одним из широко используемых методов оценки биомассы фитопланктона в природных условиях. Для перехода от измеренной концентрации пигмента к биомассе водорослей применяется отношение между органическим углеродом и хлорофиллом *a* (далее C/Хл) (Cloern et al., 1995; Behrenfeld et al., 2005; Sathyendranath et al., 2009; Финенко и др., 2018). Однако величина C/Хл очень варибельна и зависит от многих факторов: интенсивности света, температуры, обеспеченности водорослей минеральным питанием, таксономической структуры фитопланктона (Geider, 1987; Sakshaug et al., 1989; Finenko et al., 2003; Baird et al., 2013; Stelmakh, Gorbunova, 2018), что не позволяет вывести универсальный переходный коэффициент между концентрацией хлорофилла и

биомассой фитопланктона. По оценкам разных авторов диапазон изменчивости отношения C/Хл в природных условиях составляет от 20 до 500 (Sathyendranath et al., 2009; Bellacisso et al., 2016; Stelmakh, Gorbunova, 2018). Поэтому выявление закономерностей изменения отношения C/Хл в клетках водорослей в зависимости от условий их роста является важной и актуальной задачей.

**Цель** работы заключалась в оценке совместного действия интенсивности света, температуры и обеспеченности азотом на изменение скорости роста и содержания хлорофилла у диатомовых водорослей.

Для достижения поставленной цели решали следующие **задачи**:

1. Оценить совместное действие интенсивности света и температуры на скорость роста диатомовых водорослей в широком диапазоне изменения каждого из факторов.
2. Выявить основные закономерности изменения отношения C/Хл в клетках водорослей в зависимости от световых и температурных условий их роста.
3. Оценить совместное действие интенсивности света и обеспеченности азотом на скорость роста и содержание хлорофилла в клетках микроводорослей.
4. На основе полученных закономерностей разработать модель, позволяющую оперативно оценивать отношение органического углерода к хлорофиллу *a* фитопланктона Черного моря в зимне-весенний период.

**Научная новизна.** Получены новые данные о закономерностях изменения скорости роста и содержания хлорофилла в клетках водорослей в различных вариантах сочетания интенсивности света, температуры и степени обеспеченности азотом в широком диапазоне изменения каждого из факторов. Впервые проведена оценка совместного влияния исследуемых факторов на изменение внутриклеточного отношения углерода к хлорофиллу при интенсивности света выше  $500 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ . Экспериментально доказано, что в условиях светового ингибирования эффект совместного действия исследуемых факторов превышает сумму влияния каждого из них: снижение температуры и степени обеспеченности азотом усиливает ингибирующее действие света на изменение скорости роста и отношения C/Хл в клетках водорослей. На примере *Phaeodactylum tricornutum* установлено, что после исчерпания азота в среде рост водорослей продолжается некоторое время за счет внутриклеточного запаса этого элемента, что обеспечивает увеличение биомассы водорослей по углероду примерно в 2 раза. Впервые изучена динамика светового ингибирования скорости роста и фотоокисления хлорофилла в клетках при действии света высокой интенсивности ( $430\text{-}1250 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) и последующего адаптационного восстановления функциональной активности водорослей в этих условиях. Предложено уравнение, позволяющее оценивать отношение C/Хл черноморского фитопланктона в зимне-весенний период.

**Теоретическая и практическая значимость полученных результатов.** Результаты исследований, представленные в диссертационной работе, вносят

вклад в общее понимание физиологических процессов, протекающих в клетках водорослей, а также стратегии их адаптации к условиям существования. Выявленные закономерности изменения скорости роста и содержания хлорофилла у микроводорослей при совместном действии основных абиотических факторов среды могут быть использованы при разработке моделей оценки биомассы и первичной продукции фитопланктона в различных районах Мирового океана. Кроме того, результаты могут быть полезны при интерпретации данных мониторинга природных вод и в биотехнологии массового культивирования микроводорослей. Предложенное уравнение, описывающее зависимость отношения углерода к хлорофиллу от световых и температурных условий роста водорослей, может быть использовано для оперативной оценки величины C/Хл фитопланктона Черного моря в зимне-весенний период.

При выполнении работы применяли следующие **методы исследования**: метод световой микроскопии, спектрофотометрический метод определения концентрации хлорофилла *a* в культуре водорослей, определение органического углерода и азота в клетках водорослей методом газ-адсорбционного хроматографического анализа, фотометрический метод определения концентрации нитратов в морской воде и средах для культивирования водорослей, методы математического моделирования. Обработку результатов исследований осуществляли с применением классических статистических методов.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Снижение температуры и степени обеспеченности азотом усиливает ингибирующее действие света на изменение скорости роста и содержания хлорофилла в клетках водорослей, что выражается в сужении границ светового оптимума, повышении степени фотоингибирования роста и резком уменьшении содержания хлорофилла.
2. В условиях светового ингибирования снижение скорости роста водорослей происходит на фоне светозависимого увеличения отношения углерода к хлорофиллу *a* (C/Хл) в клетках.
3. Совместное действие температуры и степени обеспеченности клеток азотом на изменение скорости роста и содержания хлорофилла у микроводорослей носит аддитивный характер.
4. Количественные закономерности изменения отношения C/Хл, установленные для модельных видов диатомовых водорослей в различных световых и температурных условиях роста, применимы для оценки вариабельности данного параметра у черноморского фитопланктона в зимне-весенний период.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов диссертационной работы обеспечивается тщательным планированием схемы

проведения экспериментов и применением адекватных современных методов исследования. Научные результаты и выводы, сформулированные в работе, подкреплены убедительными фактическими данными. Анализ и интерпретация полученных результатов проведены с использованием современных методов обработки информации и статистического анализа.

**Апробация результатов работы.** Результаты работы докладывались на всероссийских и международных научных конференциях: Международная конференция молодых ученых «Актуальные проблемы ботаники и экологии» (г. Березно, 9-13 августа 2011 г.); III Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы биологии, экологии и химии», посвященная 25-летию биологического факультета ЗНУ (г. Запорожье, 29 марта - 1 апреля 2012 г.); II Международная научно-практическая конференция «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (г. Симферополь, 12-16 сентября 2012 г.); Международная конференция молодых ученых "Актуальные проблемы ботаники и экологии" (г. Щелкино, 18-22 июня 2013 г.); VIII Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Понт Эвксинский – 2013», посвященная 50-летию образования ИнБЮМ НАН Украины (Севастополь, 1-4 октября 2013 г.); VIII Международная конференция молодых ученых «Биология: от молекулы до биосферы» (г. Харьков, 3-6 декабря 2013 г.); Международная научная конференция «Физиология и биотехнология оксигенных фототрофных микроорганизмов: взгляд в будущее» (г. Москва, 27-30 мая 2014 г.); III Международная научно-практическая конференция «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (г. Симферополь, 15-19 сентября 2014 г.); Всероссийская молодежная гидробиологическая конференция «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (пос. Борок, Ярославская обл., 10-13 ноября 2016 г.).

**Личный вклад соискателя.** Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Автором проведен анализ имеющейся в литературе информации по проблематике представленной диссертационной работы, проведен основной комплекс экспериментальных работ, обобщение, анализ и интерпретация полученных результатов, сформулированы выводы. Диссертантом подготовлена рукопись диссертации и статьи соответствующей тематики.

**Публикации.** По материалам диссертационной работы опубликовано 14 печатных работ, из которых: 5 статей в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованные до 2014 г.), 2 из которых входят в базы SCOPUS и Web of Science, 9 работ в сборниках материалов и тезисах международных конференций.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 149 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 разделов, выводов,

списка литературы, включающего 186 источников (в том числе иностранных - 133). Работа иллюстрирована 8 таблицами и 28 рисунками.

**Благодарности.** Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность и признательность научному руководителю доктору биологических наук, профессору, руководителю отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ Финенко З.З. за помощь в разработке теоретических основ диссертации, руководство и разработку стратегии исследований. Отдельную благодарность выражаю научному сотруднику отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ Акимову А.И. за неоценимую помощь в планировании, постановке и проведении экспериментальной части работы, а также интерпретации полученных результатов. Выражаю искреннюю признательность Кожемяка А.Б. за определение концентрации углерода и азота в пробах на СНН-анализаторе, Галатовой О.А. и Солоницыной О.Р. за предоставленные культуры водорослей, а также всем сотрудникам отдела экологической физиологии водорослей за постоянное внимание к работе и ценные замечания.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Глава 1 Обзор литературы.** В разделе приводится краткий обзор имеющихся в литературе данных по влиянию интенсивности света, температуры и степени обеспеченности азотом на изменение скорости роста водорослей и содержания хлорофилла в их клетках. Акцентируется внимание на недостаточности имеющихся данных для оценки совместного действия указанных факторов на изменение структурно-функциональных показателей водорослей, так как большинство исследований данной тематики направлено на изучение действия одного из факторов при оптимальном уровне других, без учета их возможного взаимодействия. Описаны основные подходы к моделированию содержания хлорофилла *a* в клетках водорослей в зависимости от условий их роста.

**Глава 2 Материал и методы исследований.** В качестве *объекта исследования* были выбраны альгологически чистые культуры морских диатомовых водорослей – *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), *Nitzschia sp.* № 3 (Прошкина-Лавренко, 1955) и *Skeletonema costatum* (Cleve, 1873) из коллекции отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ ИнБЮМ РАН. Выбор видов обусловлен тем, что первые два из них обладают высокой жизнестойкостью при культивировании и часто используются в гидробиологических исследованиях в качестве модельных объектов, а *Skeletonema costatum* является одним из широко распространенных представителей фитопланктона Черного моря.

*Условия проведения экспериментов.* Экспериментальная работа была выполнена на базе отдела экологической физиологии водорослей ФИЦ

ИнБЮМ и включала в себя пять серий опытов. В экспериментах № 1-3 водоросли культивировали на питательной среде F/2 (Andersen, 2005).

*Эксперимент № 1.* Исследование изменения скорости роста и отношения C/Хл *a* у *P. tricornutum*, *Nitzschia sp. № 3* и *S. costatum* в различных световых и температурных условиях. В ходе эксперимента *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3* культивировали при 10 интенсивностях света в диапазоне от 4 до 1200 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> и температуре - 5, 10, 20 и 25 °С. Для *S. costatum* был выбран более узкий диапазон освещенности – от 5 до 530 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> и 4 температуры: 5, 10, 15, 20 °С. Схема эксперимента: предварительная температурная адаптация водорослей (3 суток при I = 35 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>) → перенос в исследуемые условия освещения → световая адаптация (3 суток) → измерение концентрации углерода, хлорофилла в пробах, расчет скорости роста водорослей (экспоненциальная фаза роста).

*Эксперимент № 2.* Оценка изменения скорости роста и отношения C/Хл *a* у *P. tricornutum* в условиях экстремально низкой освещенности. Исследование проводили при интенсивности света – 1,5; 3; 6; 10; 15 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> – и двух температурах – 10 и 20 °С. После периода адаптации к новым световым и температурным условиям (5 суток) на 6-е сутки эксперимента измеряли содержание углерода и хлорофилла *a* в пробах, рассчитывали удельную скорость роста водорослей (экспоненциальная фаза роста).

*Эксперимент № 3.* Исследование динамики удельной скорости роста и отношения C/Хл *a* у *P. tricornutum* при переносе на свет различной интенсивности. Исходную культуру в течение 14 суток до начала эксперимента адаптировали к двум освещенностям - 17 и 225 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. После этого обе культуры переносили на семь интенсивностей света: 16, 25, 50, 110, 430, 900 и 1250 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. При данных освещенностях и температуре 15 °С водоросли выращивали в полунепрерывном режиме в течение 9 суток. Измерение концентрации углерода и хлорофилла в пробах, а также удельной скорости роста проводили ежедневно в течение всего эксперимента.

*Эксперимент № 4.* Исследование изменения структурно-функциональных показателей у *P. tricornutum* в зависимости от содержания азота в среде и внутри клеток в процессе накопительного роста культуры. В ходе эксперимента водоросли выращивали на питательной среде, содержащей 414 мкМ NaNO<sub>3</sub> и 59 мкМ NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>·H<sub>2</sub>O, атомарное отношение N:P = 7:1, концентрация остальных компонентов соответствовала прописи среды F/2 (Andersen, 2005). Исходное отношение N:P ≤ 7 в среде еще до эксперимента дает представление о том, что остановка роста водорослей в накопительной культуре произойдет из-за дефицита азота (Geider, Roche, 2002). При температуре 10 °С культивирование водорослей проводили при интенсивности света – 9, 17, 43, 86, 172 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>, при 20 °С – 17, 43 и 172 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. При накопительном росте водорослей в условиях снижения концентрации азота в среде определяли

изменение внутриклеточных концентраций азота, углерода, хлорофилла *a*, удельной скорости роста водорослей, а также остаточной концентрации азота в питательной среде.

*Эксперимент № 5.* Исследование изменения световых кривых скорости роста и отношения  $C/Xл a$  у *P. tricornutum* в зависимости от исходной концентрации азота в среде. Содержание азота в питательной среде в разных вариантах эксперимента составляло 414, 167, 83, 46, 23, 14 и 10 мкМ. Различную концентрацию азота создавали путем количественного разбавления исходной среды, состав которой описан в эксперименте № 4. Схема проведения эксперимента: адаптация к заданным условиям минерального питания (7 суток,  $I = 35 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ,  $T=20 \text{ }^\circ\text{C}$ ) → перенос на 9 интенсивностей света - 14, 25, 42, 85, 225, 430, 600, 900 и  $1200 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  → световая адаптация (3 суток) → определение изучаемых параметров. Эксперимент последовательно повторяли для каждой из исследуемых концентраций азота.

*Методы измерений.* Содержание хлорофилла *a* в пробах определяли спектрофотометрическим методом. Расчет концентрации пигмента проводили по общепринятой формуле (Jeffrey, Humphrey, 1975). Содержание органического азота в клетках водорослей измеряли методом газо-адсорбционного хроматографического анализа (Grasshoff et al., 1983). Определение содержания органического углерода морских планктонных водорослей проводили по величине оптической плотности их культур на длине волны 750 нм на спектрофотометре СФ-26 (Геворгиз, Щепачев, 2008). Предварительно для каждого вида водорослей была проведена калибровка значений оптической плотности и содержания углерода, измеренного на СНН-анализаторе методом газо-адсорбционного хроматографического анализа. Удельную скорость роста микроводорослей рассчитывали по приросту углерода в пробе (Финенко, Ланская, 1971). Зависимость скорости роста водорослей от интенсивности света описывали с помощью уравнения (Gallegos et al., 1983). Концентрацию нитратов в питательной среде определяли фотометрическим методом Бендшнайдера и Робинсона в модификации с использованием единого цветного реактива (Методы., 1988).

**Глава 3 Совместное действие интенсивности света и температуры на удельную скорость роста диатомовых водорослей.** Световые зависимости удельной скорости роста *P. tricornutum*, *Nitzschia sp.* № 3 и *S. costatum*, полученные при различной температуре, отражены на рисунке 1.

Установлено, что в условиях светового лимитирования при повышении температуры от 5 до 20 °С у *P. tricornutum* и от 10 до 20 °С у *Nitzschia sp.* № 3 и *S. costatum* эффективность роста водорослей, равная тангенсу начального угла наклона  $\mu$ -I зависимости ( $\alpha$ ), не изменялась и составляла 0,024, 0,023 и 0,13 сут<sup>-1</sup>·(мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup> для трех исследуемых видов соответственно. При изменении температуры от 20 до 25 °С эффективность роста у *P. tricornutum* и *Nitzschia sp.*

№ 3 падала до  $0,011-0,017 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$ , а при  $5^\circ\text{C}$  у *Nitzschia sp. № 3* и *S. costatum* она уменьшалась до  $0,012$  и  $0,065 \text{ сут}^{-1} \cdot (\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1})^{-1}$  соответственно.

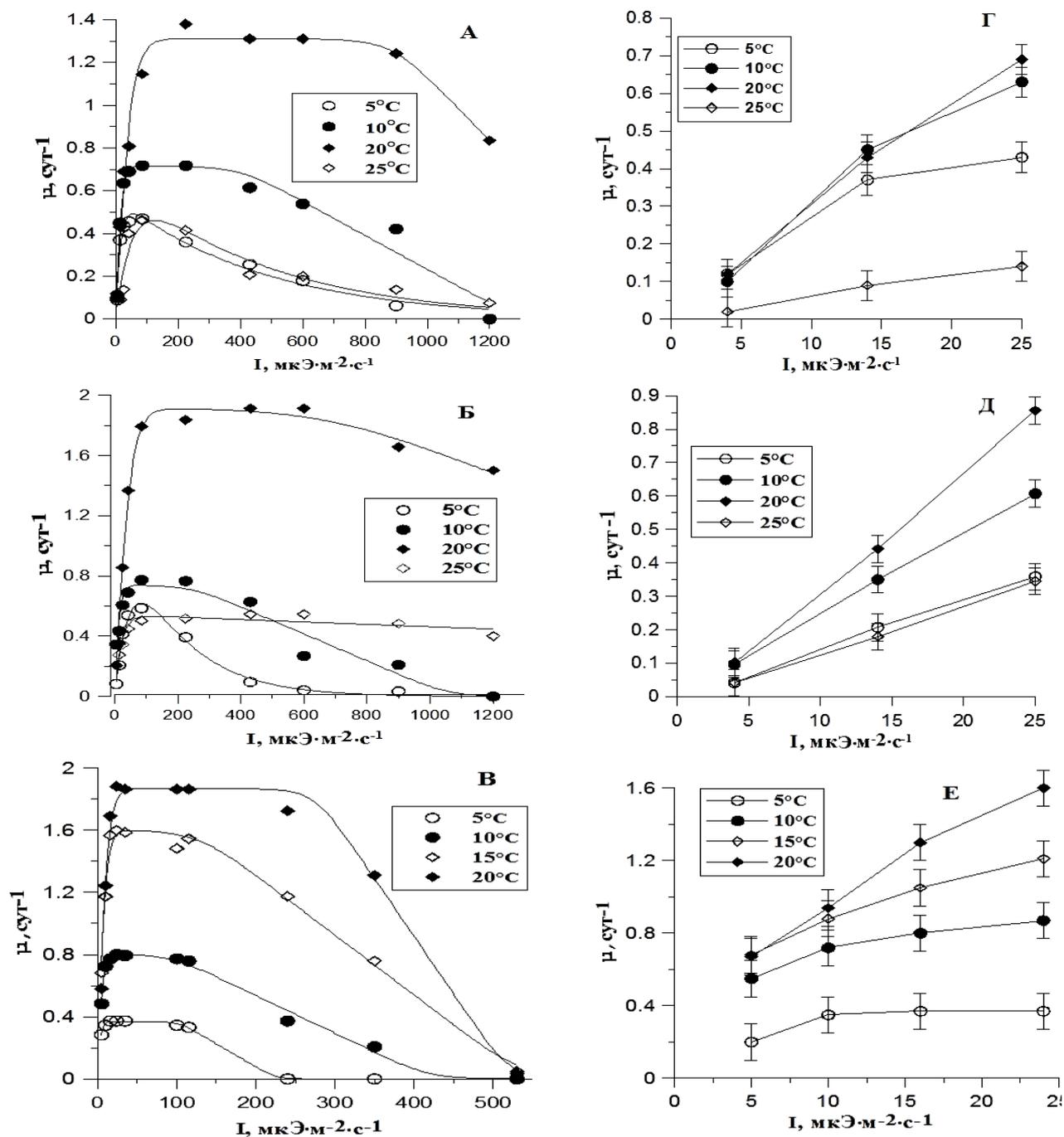


Рисунок 1 - Действие света и температуры на удельную скорость роста *P. tricornutum* (А, Г), *Nitzschia sp. № 3* (Б, Д) и *S. costatum* (В, Е). Точками на графиках обозначены экспериментальные данные, линиями - их описание

уравнением  $\mu = \frac{\mu_{\max}}{2} \cdot \tanh\left(\frac{\alpha \cdot I}{\mu_{\max}}\right) \cdot \left\{1 - \frac{I - I_b}{[(I - I_b)^8 + I_i^8]^{1/8}}\right\}$  (Gallegos et al., 1983)

Снижение эффективности роста во всех случаях коррелировало с общим падением значений скорости роста клеток, что, вероятно, связано с изменением

общего светопоглощения водорослями в условиях роста культур при субоптимальных температурах.

Температурный оптимум для роста всех исследуемых видов водорослей был установлен при температуре 20 °С. У *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3* максимальная удельная скорость роста ( $\mu_{\max}$ ) повышалась от 0,5–0,6 сут<sup>-1</sup> при 5 °С до 1,4 и 1,9 сут<sup>-1</sup> при 20 °С соответственно. Дальнейшее повышение температуры до 25 °С приводило к ингибированию роста водорослей в среднем в 3 раза по сравнению со значениями при 20 °С. У *S. costatum* изменение температуры от 5 до 20 °С сопровождалось увеличением удельной скорости роста от 0,4 до 1,9 сут<sup>-1</sup>.

У всех исследуемых видов в оптимальных для роста световых условиях температурный коэффициент  $Q_{10}$  изменялся в пределах от 1,7 до 2,5, что соответствует типовым величинам для биохимических реакций (Geider, 1987; Raven, Geider, 1988). При линейной аппроксимации восходящего участка  $\mu_{\max}$ -Т кривой угловой коэффициент регрессии составлял 0,06, 0,09 и 0,1 сут<sup>-1</sup>·°С<sup>-1</sup> у *P. tricornutum*, *Nitzschia sp. № 3* и *S. costatum* соответственно.

Совместное действие света и температуры на изменение скорости роста водорослей проявляется на участке светового ингибирования  $\mu$ -I зависимости. Понижение температуры приводит к сужению диапазона оптимальной для роста водорослей интенсивности света и увеличению степени светового ингибирования. Так, при 20 °С у *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3* световые условия были благоприятными для роста водорослей до освещённости 850 и 600 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> соответственно. Снижение температуры культивирования приводило к линейному уменьшению верхней границы светового оптимума ( $I_t$ ): 50 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> на 1 °С у *P. tricornutum* и 35 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> на 1 °С у *Nitzschia sp. № 3*. У *S. costatum* при изменении температуры от 20 до 15 °С было отмечено двукратное снижение исследуемого параметра от 280 до 140 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. В то же время в диапазоне от 15 до 5 °С значение интенсивности света, выше которой наблюдалось ингибирование скорости роста *S. costatum*, слабо зависело от температуры (100-140). Расчетная величина интенсивности света  $I_b$ , при которой скорость роста составляет 37 % от ее максимального значения в области высокой освещенности, отражающая степень светового ингибирования скорости роста, линейно снижалась на 100 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> у *P. tricornutum* и на 16 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> у *S. costatum* при уменьшении температуры культивирования на 1 °С (в диапазоне 5-20 °С). У *Nitzschia sp. № 3* наблюдалось неравномерное снижение описываемого параметра в зависимости от температуры. Таким образом, эффект совместного действия исследуемых факторов превышает сумму влияния каждого из них – снижение температуры усиливает ингибирующее действие света на рост водорослей.

**Глава 4 Совместное действие интенсивности света и температуры на отношение углерода к хлорофиллу  $a$  у диатомовых водорослей.** Показано, что диапазон изменения отношения  $C/Xл$  определяется световыми и температурными условиями выращивания водорослей (рисунок 2). У всех исследуемых видов при оптимальной для роста температуре 20 °С величина  $C/Xл$  в широком световом диапазоне (14-1200 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> у *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3*, 5-350 мкЭ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> у *S. costatum*) изменялась от 15 до 60–85. Понижение температуры в эксперименте до 10 °С приводило к увеличению максимального значения  $C/Xл$  до 120–200, а при 5 °С – до 300 и выше.

По результатам исследования отмечено два типа возможного адаптационного отклика фотосинтетического аппарата водорослей на изменение температурных условий роста (справедливо для значений  $I < I_{crit}$ , где  $I_{crit}$  – интенсивность света, выше которой наблюдается резкое повышение значений  $C/Xл$  при высокой освещенности):

1) температурно-зависимое изменение содержания хлорофилла в клетке, направленное на оптимизацию скоростей световых и темновых реакций фотосинтеза (Тихонов, 1999). Такой тип температурной адаптации отмечен у *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3*. При лимитирующей рост интенсивности света снижение температуры от 20 до 5 °С приводило к экспоненциальному повышению начального угла наклона ( $k$ ) световой зависимости отношения  $C/Xл$  в 8 раз у *P. tricornutum* и в 5 раз у *Nitzschia sp. № 3*. В оптимальных для роста световых условиях совместное действие интенсивности света и температуры на внутриклеточное содержание хлорофилла  $a$  носило аддитивный характер: при снижении температуры от 20 до 10 °С и от 10 до 5 °С отношение  $C/Xл$  повышалось в 1,5 раза у обоих видов, в свою очередь изменение температуры от 20 до 25 °С приводило к повышению  $C/Xл$  в 2 раза у *P. tricornutum* и 3-3,5 раза у *Nitzschia sp. № 3*.

2) содержание хлорофилла в клетке не зависит от температуры культивирования, адаптация фотосинтетического аппарата в данном случае, вероятно, происходит за счет изменения активности ферментных систем и скорости протекания энзимных процессов (Гапочка, 1981). Такой тип температурной адаптации отмечен у *S. costatum*. Изменение температуры не влияло на величину отношения  $C/Xл$  в диапазоне 10–20 °С.

В области высокой освещенности ( $I > I_{crit}$ ) при 5 и 10 °С отмечено резкое увеличение отношения  $C/Xл$  в клетках, в то время как при 20 и 25 °С этот эффект у *P. tricornutum* и *Nitzschia sp. № 3* отсутствовал и был слабо выражен у *S. costatum*. У всех исследованных видов понижение температуры культивирования приводило к прогрессирующему уменьшению содержания хлорофилла в клетках водорослей, вызванному снижением скорости синтеза пигмента на фоне его интенсивного фотоокисления, что выражалось в уменьшении величины параметра  $I_{crit}$ , повышении угла наклона восходящего

участка световой зависимости отношения  $C/X_{Л}$  при  $I > I_{crit}$  и повышении максимальных значений  $C/X_{Л}$  по мере снижения температуры.

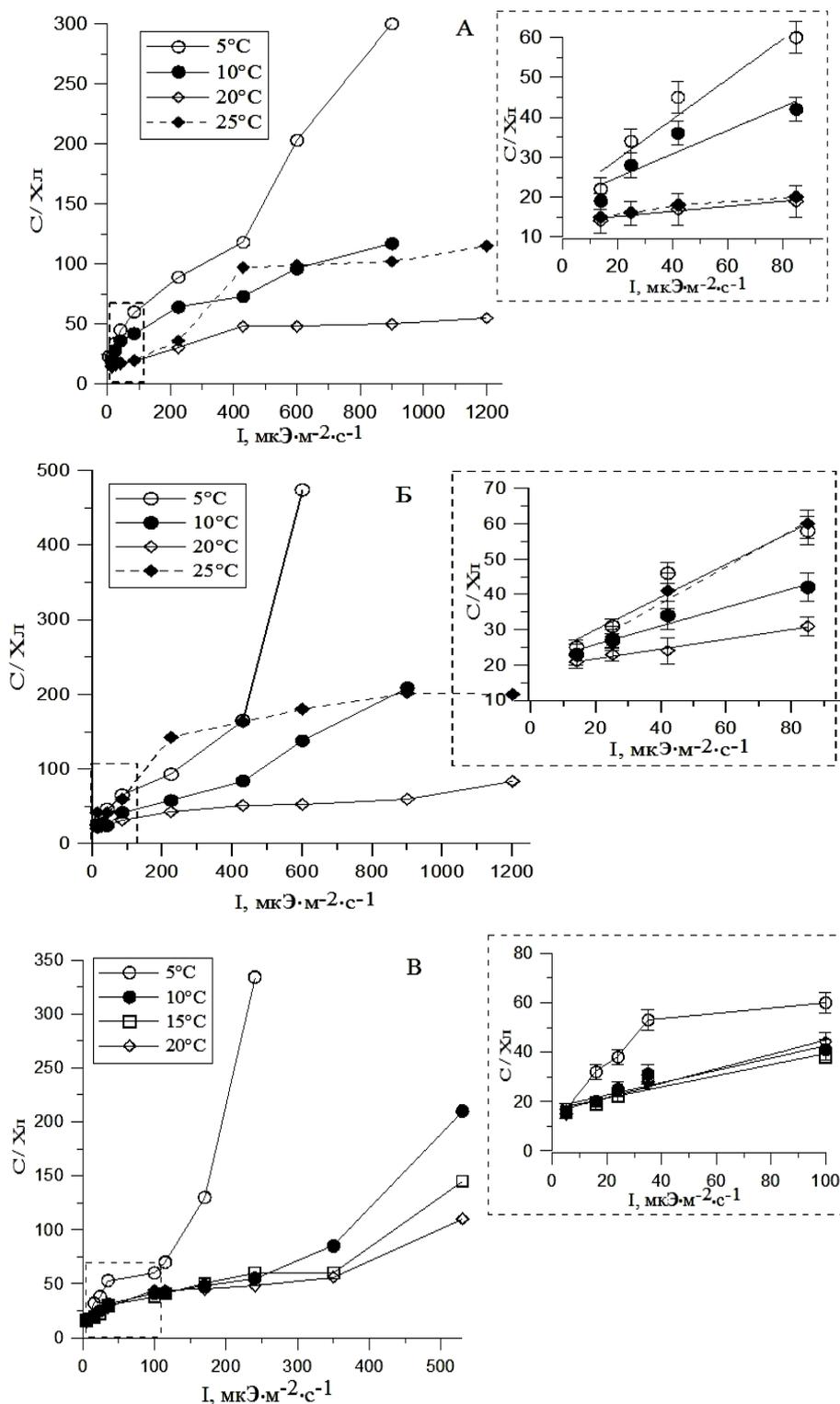


Рисунок 2 - Зависимость отношения  $C/X_{Л}$  у *P. tricornutum* (А), *Nitzschia sp. № 3* (Б) и *S. costatum* (В) от интенсивности света и температуры. В пунктирных рамках показаны начальные участки представленных зависимостей

*Изменение содержания хлорофилла а в клетках Phaeodactylum tricornutum в условиях экстремально низкой освещенности.* Минимальное отношение С/Хл в клетках, равное 15 при 20 °С и 21 при 10 °С, зафиксировано при интенсивности света  $15 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , что характеризует ее как нижнюю границу адаптации водорослей к свету. При интенсивности света ниже  $15 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  величина отношения С/Хл постепенно повышается, достигая 30–37 при  $I = 1,5\text{--}2 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , что, вероятно, обусловлено снижением скорости синтеза хлорофилла и частичным обесцвечиванием клеток. Водоросли при таком уровне освещения продолжают делиться с низкой скоростью, но увеличения содержания пигментов в клетках, компенсирующего изменения в световых условиях, не происходит.

*Влияние фотоадаптации на удельную скорость роста и отношение органического углерода к хлорофиллу а у диатомовой водоросли Phaeodactylum tricornutum.* При освещенности от 16 до  $430 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  фотоадаптивные изменения скорости роста и концентрации хлорофилла завершались в течение 2 суток и не зависели от предварительных световых условий адаптации водорослей. При освещенности выше  $430 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  водоросли, адаптированные к высокой ( $225 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ) и низкой ( $17 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ) интенсивности света, по-разному реагировали на изменение светового фактора. Так, у светоадаптированных клеток временной интервал, необходимый для адаптации водорослей к  $I = 900$  и  $1250 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , занимал 2 суток. В то время как у тенеадаптированной культуры при переносе на свет высокой интенсивности ( $900$  и  $1250 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ) в течение 1–2 суток эксперимента отмечалось выраженное ингибирование роста и резкое снижение концентрации хлорофилла в клетках. При дальнейшей экспозиции водорослей при этих условиях наблюдалось постепенное восстановление функциональной активности водорослей и снижение отношения С/Хл в их клетках, период восстановления завершался в течение 5–6 суток. Полученный результат показывает способность водорослей адаптироваться к экстремально меняющимся условиям освещения и сохранять функциональную активность даже при крайне высоких значениях интенсивности света.

**Глава 5 Совместное действие интенсивности света и степени обеспеченности азотом на скорость роста и отношение С/Хл в клетках диатомовых водорослей.**

*Динамика внутриклеточного содержания углерода, азота и хлорофилла в условиях накопительного роста P. tricornutum при разной интенсивности света.* В процессе накопительного роста *P. tricornutum* отмечены все стадии обеспеченности микроводорослей азотом – от полной биогенной обеспеченности на экспоненциальном участке накопительной кривой, когда внутриклеточное отношение углерода к азоту (далее С/Н) равно 5–6, до острого азотного лимитирования в стационарной фазе роста ( $C/N = 14$ ). Отношение С/Н

в клетках, как при низкой, так и при высокой интенсивности света начинало возрастать при снижении содержания азота в среде ниже 10 мкМ. При исчерпании азота в среде рост водорослей некоторое время продолжался за счет внутриклеточного запаса этого элемента, при этом более чем двукратное снижение содержания азота в клетке обеспечивало увеличение биомассы водорослей по углероду приблизительно в 2 раза. Минимальное содержание азота в клетках *P. tricornutum* (C/N = 14) в условиях острого азотного лимитирования не зависело от световых условий выращивания водорослей.

Отношение C/Xл экспоненциально возрастает при повышении C/N в клетке:  $C/Xл = b \cdot \exp^{k \cdot C/N}$ , а диапазон variability величины C/Xл определяется условиями освещения (рисунок 3А). Так, при минимальной в эксперименте интенсивности света  $9 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  повышение C/N от 5 до 12 слабо сказывалось на изменении отношения C/Xл, его значение возрастало от 14 до 23. В то время как при интенсивности света  $172 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  C/Xл-отношение увеличивалось от 40 до 210 при повышении C/N от 6 до 14. Величина степенного коэффициента (k) зависимости C/Xл от C/N изменялась при этом от 0,083 при  $9 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  до 0,182 при освещенности  $172 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ . Таким образом, при повышении интенсивности света наблюдается прогрессирующее снижение содержания пигмента в клетках, обусловленное как адаптивными перестройками фотосинтетического аппарата водорослей в результате фотоокислительного стресса, так и снижением скорости его синтеза из-за недостатка азота.

Установлена зависимость между удельной скоростью роста клеток *P. tricornutum* и содержанием азота в них при разных световых условиях культивирования (рисунок 3Б). В условиях светового лимитирования ( $I = 9 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) удельная скорость роста водорослей определялась интенсивностью освещения и слабо зависела от степени обеспеченности клеток азотом. При световом насыщении ( $I = 17-172 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ), наоборот, наблюдалась выраженная зависимость удельной скорости роста от внутриклеточного отношения C/N, с высокой точностью ( $R^2 = 0,87$ )

описываемая уравнением Друпэ:  $\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{1 - C/N_{\max}/C/N}{1 - C/N_{\max}/C/N_{\min}}$  (Droop, 1968).

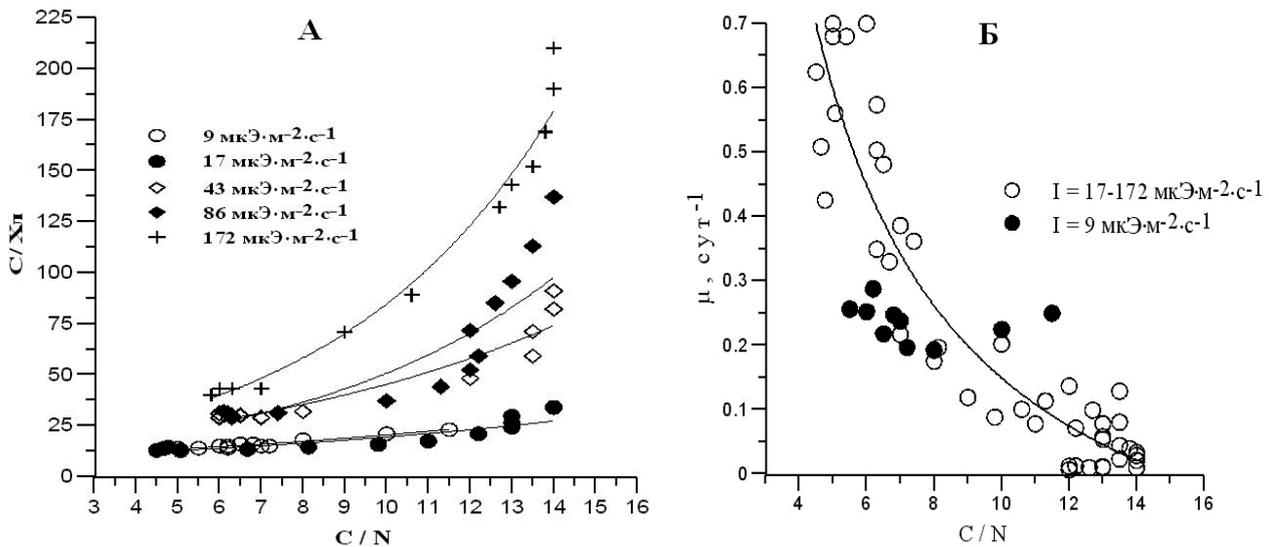


Рисунок 3 - Зависимость отношения  $C/Хл$  (А) и удельной скорости роста (Б) от  $C/N$ -отношения в клетках *P. tricornutum* при разной интенсивности света

Влияние температуры на  $C/N$  и  $C/Хл$  отношения в клетках водорослей при разной освещенности. Изменение температурных условий культивирования *P. tricornutum* приводило к изменению максимальной удельной скорости роста водорослей, величина которой при 10 °С составляла 0,7 сут<sup>-1</sup>, а при 20 °С повышалась до 1,5 сут<sup>-1</sup>. В то же время форма зависимости  $\mu$  от  $C/N$  не изменялась от температуры и описывалась уравнением Друпэ (Droop, 1968). При применении в наших расчетах относительной скорости роста ( $\mu/\mu_{max}$ ), отражающей процент обеспеченности клеток азотом, влияние температурного фактора нивелировалось, а значения, полученные при 10 и 20 °С, достоверно не различались. Показано, что температура определяет величину отношения  $C/Хл$  у водорослей в условиях полной обеспеченности азотом, но не влияет на форму связи между содержанием хлорофилла и азота в их клетках. Так, при интенсивности света 43 и 172  $\mu E \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$  кривые зависимости  $C/Хл$  от  $C/N$ , полученные при 10 и 20 °С, изменялись идентично, а величины степенных коэффициентов, отражающие угол наклона экспоненциальных кривых, отличались незначительно. При этом абсолютные значения  $C/Хл$  при 10 °С были в 1,4-1,6 раза выше величины отношения при 20 °С. Таким образом, совместное действие температуры и степени обеспеченности азотом на изменение скорости роста и содержания хлорофилла в клетках водорослей носит аддитивный характер.

Закономерности изменения скорости роста и содержания хлорофилла а у *P. tricornutum* в зависимости от концентрации азота в питательной среде и световых условий культивирования. Результаты исследования показали, что влияние исходной концентрации нитратов в среде на структурно-функциональные характеристики водорослей не одинаково в широком диапазоне изменения интенсивности света. Так, при освещенности 14-

150  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  снижение исходной концентрации азота в среде от 414 до 10  $\text{мкМ}$  не влияло на скорость роста и содержание хлорофилла *a* у *P. tricornutum* (рисунок 4А,Б). Тангенс начального угла наклона  $\mu$ -I зависимости во всех вариантах эксперимента не изменялся и составлял в среднем  $0,028\pm 0,007 \text{ сут}^{-1}\cdot(\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1})^{-1}$ , максимальная удельная скорость роста была равна  $1,3\pm 0,1 \text{ сут}^{-1}$ , внутриклеточное отношение С/Хл повышалось от 15 при 14  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  до 40 при 150  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . При интенсивности света выше 150  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  снижение исходной концентрации азота в среде от 414 до 10  $\text{мкМ}$  приводило к сужению диапазона оптимальной для роста водорослей интенсивности света, увеличению степени светового ингибирования и прогрессирующему снижению содержания хлорофилла в их клетках: верхняя граница светового плато  $\mu$ -I и С/Хл-I зависимостей ( $I_t$  и  $I_{crit}$ . соответственно) снижалась от 900 до 150  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , а коэффициент  $I_b$ , отражающий степень фотоингибирования скорости роста, изменялся от 1700 до 580  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Обе зависимости имели гиперболический вид.

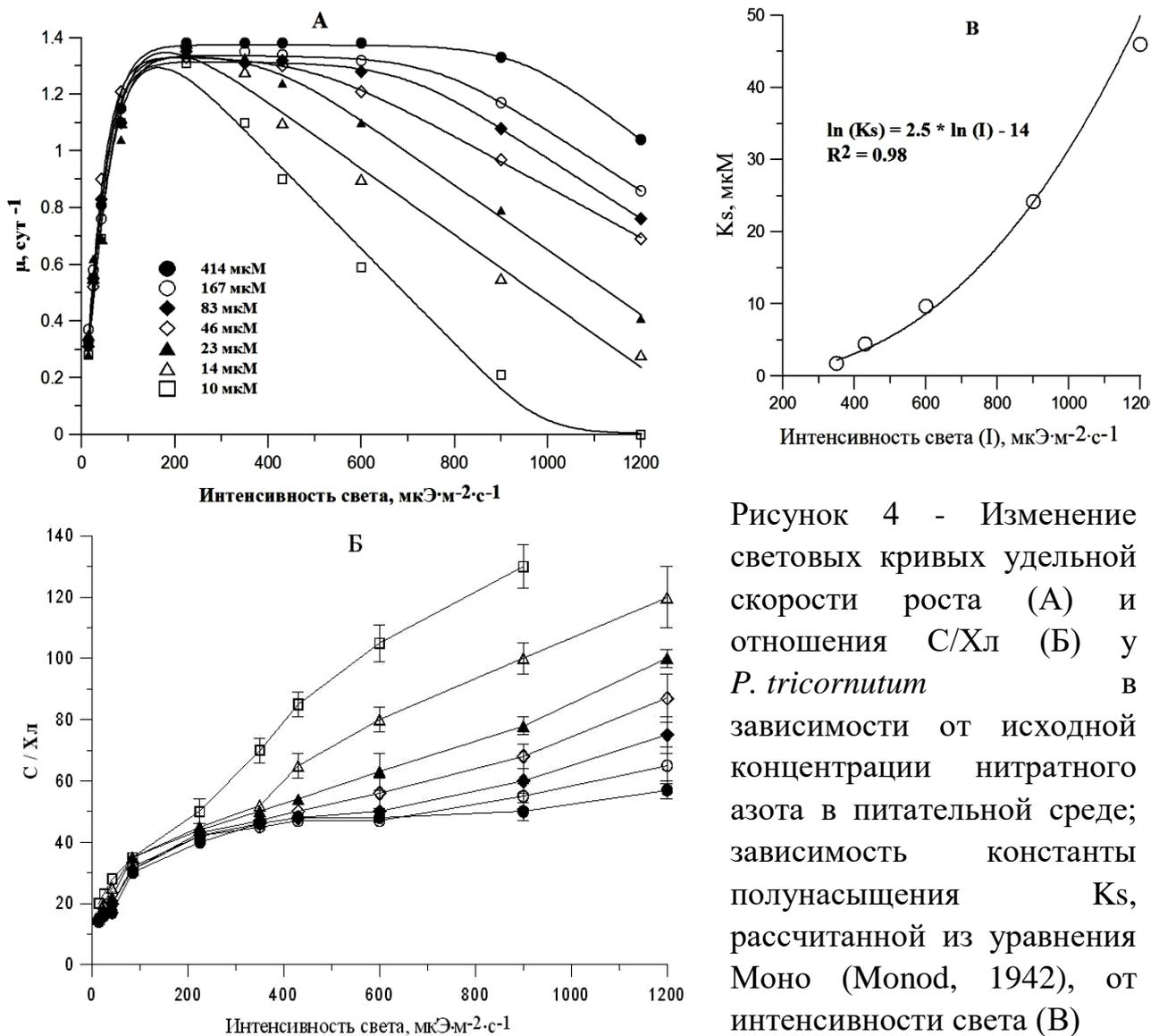


Рисунок 4 - Изменение световых кривых удельной скорости роста (А) и отношения С/Хл (Б) у *P. tricornutum* в зависимости от исходной концентрации нитратного азота в питательной среде; зависимость константы полунасыщения  $K_s$ , рассчитанной из уравнения Моно (Monod, 1942), от интенсивности света (В)

При каждой из исследуемых освещенностей в диапазоне 150-1200  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  зависимость скорости роста от исходной концентрации азота в среде с высокой точностью описывается уравнением Моно (Monod, 1942). При этом константа полунасыщения  $K_s$  возрастает от 1,8  $\text{мкМ}$  при 350  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  до 46  $\text{мкМ}$  при 1200  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  (рисунок 4В).

При увеличении интенсивности света потребность водорослей в азоте возрастает, что, в частности, обусловлено увеличением расхода внутриклеточного азотного пула на восстановление фотоиндуцируемых повреждений фотосинтетического аппарата (Falkowski, Raven, 1997; Han et al., 2000) и синтез фотопротекторных пигментов (Ben-Amotz et al., 1989). Вероятно, в условиях высокой освещенности, несмотря на избыточное содержание нитратов в воде, количество азота, поглощаемое клеткой из среды, не позволяет обеспечить все внутренние потребности водорослей в биогенном элементе. Ввиду этого происходит своего рода перераспределение внутреннего запаса азота между клеточными компонентами. В связи с этим количество биогенного элемента, используемое непосредственно на рост клеток и синтез хлорофилла, значительно уменьшается, что отражается в снижении значений удельной скорости роста водорослей и повышении отношения  $C/X_{л}$ .

**Глава 6 Оценка отношения  $C/X_{л}$   $a$  в клетках черноморского фитопланктона в зимне-весенний период.** На основании экспериментальных данных, полученных в лабораторных условиях на культурах диатомовых водорослей, предложена модель, позволяющая оперативно оценивать отношение органического углерода к хлорофиллу  $a$  в клетках черноморского фитопланктона в зимне-весенний период (рисунок 5), когда в фитопланктоне преобладают диатомовые водоросли (Финенко и др., 2017; Поспелова, Сеничева, 2018), а интенсивность света и температура являются основными факторами, определяющими изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу в клетках планктонных водорослей (Stelmakh, Gorbunova, 2018; Финенко и др., 2019).

Из представленного на рисунке 5А графика видно, что в диапазоне освещенности, где свет не оказывает ингибирующее действие на структурно-функциональные характеристики водорослей, границы изменчивости отношения  $C/X_{л}$  от интенсивности света при каждой из исследованных температур слабо различаются между видами, а  $C/X_{л}$ -I зависимость с высоким коэффициентом детерминации описывается уравнением вида:  $C/X_{л}=(a\cdot I)/(b+I)$ , температурная зависимость коэффициентов этого уравнения имеет вид:  $a=305\cdot T^{-0.56}$  ( $R^2 = 0,99$ );  $b=-1.6\cdot T+75$  ( $R^2 = 0,77$ ). Предложенное уравнение применимо в диапазоне интенсивности света 14–430  $\text{мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  и температуры 5–20 °С. Расчетные величины  $C/X_{л}$  согласуются как с данными натурных измерений этого параметра (Берсенева и др., 2004; Финенко и др., 2005; Чмыр, Сеничева, 2010; Стельмах, 2017; Stelmakh, Gorbunova, 2018), так и с

результатами его модельных расчетов другими авторами (Cloern et al., 1995; Финенко и др., 2018) в сходных световых и температурных условиях роста.

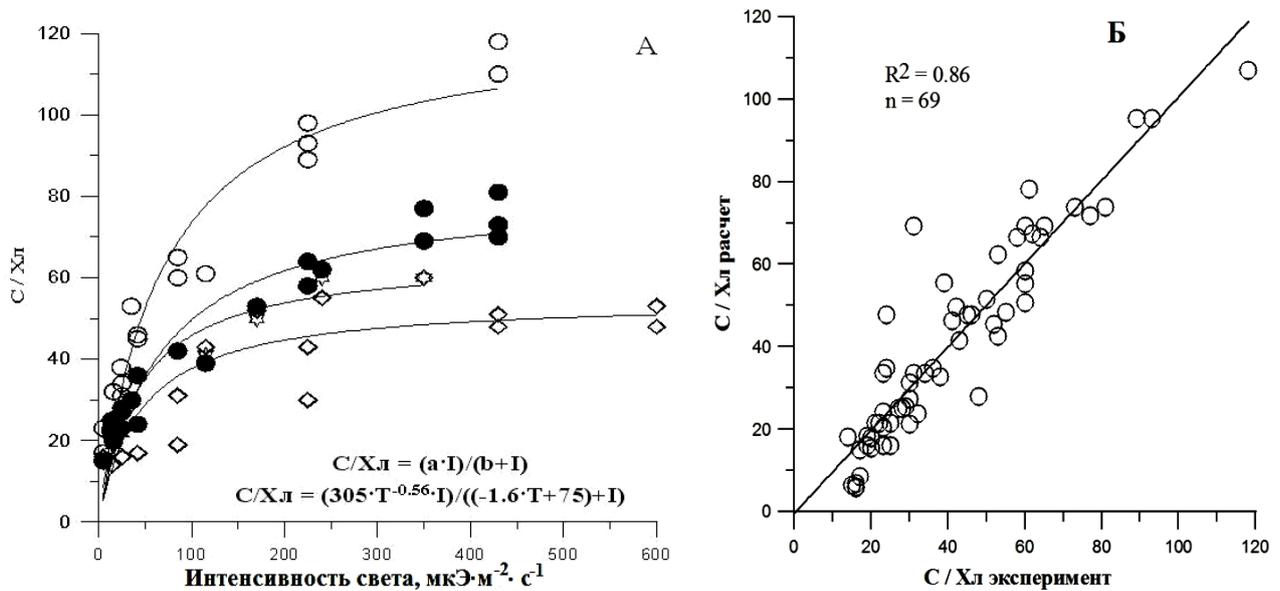


Рисунок 5 - А - Обобщенные световые зависимости отношения C/Xл у *P. tricornutum*, *Nitzschia sp. № 3* и *S. costatum* (без учета участка  $I > I_{crit}$ ) при 5 (○), 10 (●), 15 (◻) и 20 °C (◇); Б - Сравнение рассчитанных значений отношения C/Xл с измеренными данными

## ВЫВОДЫ

1. Тангенс начального угла наклона световой зависимости скорости роста, отражающий эффективность роста водорослей в условиях светового лимитирования, не зависит от температуры и степени обеспеченности клеток азотом. В области светового оптимума температурно-зависимое изменение скорости роста исследованных видов водорослей описывается уравнением Аррениуса, температурный коэффициент  $Q_{10}$  изменяется в пределах 1,7-2,5. Зависимость скорости роста от степени обеспеченности водорослей азотом с высокой точностью описывается уравнением Друпа. Снижение температуры культивирования и степени обеспеченности клеток азотом приводит к сужению диапазона оптимальной для роста водорослей интенсивности света и усилению степени светового ингибирования.

2. Диапазон изменчивости отношения C/Xл определяется условиями выращивания водорослей. У всех исследованных диатомовых водорослей влияние светового фактора при оптимальной для роста температуре 20 °C и полной обеспеченности минеральным питанием определяет адаптивные изменения отношения C/Xл от 15 до 60-85. Снижение температуры и степени обеспеченности клеток азотом приводит к расширению диапазона

изменчивости C/Хл в области максимальных значений до 150-200 при 10 °С и до порядка 300 при температуре 5 °С.

3. В условиях светового лимитирования роста величина C/Хл слабо зависит от степени обеспеченности клеток азотом, а снижение температуры культивирования приводит к экспоненциальному повышению начального угла наклона световой зависимости C/Хл. В диапазоне оптимальных для роста значений освещенности зависимость отношения C/Хл от температуры и степени обеспеченности клеток азотом описывается экспоненциальной зависимостью, при этом модуль отрицательного показателя экспоненты увеличивается по мере повышения освещенности. В диапазоне ингибирующих значений света снижение температуры и степени обеспеченности водорослей азотом приводит к прогрессирующему снижению содержания хлорофилла в их клетках, вызванному уменьшением скорости синтеза пигмента на фоне его интенсивного фотоокисления.

4. В условиях светового ингибирования снижение скорости роста водорослей происходит на фоне светозависимого увеличения отношения углерода к хлорофиллу *a* (C/Хл) в их клетках.

5. Совместное влияние температуры и степени обеспеченности клеток азотом на изменение скорости роста и внутриклеточного отношения C/Хл у микроводорослей носит аддитивный характер.

6. Внутриклеточный запас азота *Phaeodactylum tricornutum* обеспечивает почти двукратное увеличение биомассы водорослей по углероду после истощения запасов неорганических соединений этого элемента в среде.

7. На основе экспериментальных исследований с использованием культур микроводорослей получено уравнение для оценки комплексного влияния света и температуры на внутриклеточное отношение C/Хл и показана возможность его использования для черноморского фитопланктона в зимне-весенний период.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины:

1. **Шоман Н.Ю.** Действие света и температуры на удельную скорость роста диатомовых водорослей *Phaeodactylum tricornutum* и *Nitzschia sp.* № 3 / **Н.Ю. Шоман**, А.И. Акимов // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 1. – С. 85–91.
2. **Шоман Н.Ю.** Влияние фотоадаптации на удельную скорость роста и соотношение органического углерода к хлорофиллу *a* у диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* / **Н.Ю. Шоман**, А.И. Акимов // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 4. – С. 97–103.
3. **Shoman N.Yu.** The combined influence of light intensity and temperature on organic carbon to chlorophyll *a* ratio in three species of marine *Bacillariophyta* /

**N.Yu. Shoman**, A.I. Akimov // International Journal on Algae. – 2015. – Vol. 17, no. 1. – P. 82–93.

4. **Shoman N.Yu.** The dynamics of the intracellular contents of carbon, nitrogen, and chlorophyll *a* under conditions of batch growth of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897) at different light intensities / **N.Yu. Shoman** // Russian Journal of Marine Biology. – 2015. – Vol. 41, № 5. – P. 356–362.
5. Соломонова Е.С. Исследование применимости относительной переменной флуоресценции хлорофилла и окрашивания диацетатом флуоресцеина для оценки и контроля состояния культуры водорослей на примере *Phaeodactylum tricornutum* / Е.С. Соломонова, А.И. Акимов, **Н.Ю. Шоман** // Ботанический журнал. – 2018. – Т. 103, № 9. – С. 1177–1191.

Материалы и тезисы конференций:

6. **Заиченко Н.Ю.** Влияние света и температуры на скорость роста *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin / **Н.Ю. Заиченко**, А.И. Акимов // Актуальные проблемы ботаники и экологии: материалы Междунар. научн. конф., г. Березно, 9–13 авг. 2011 г. – Киев: Лазурит-полиграф, 2011. – С. 181–182.
7. **Шоман Н.Ю.** Совместное действие света и температуры на удельную скорость роста диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* / **Н.Ю. Шоман**, А.И. Акимов // Современные проблемы биологии, экологии и химии: сб. материалов III Междунар. науч.-практ. конф., г. Запорожье, 29 марта – 1 апреля 2012 г. – Запорожье, 2012. – С. 61–62.
8. **Шоман Н.Ю.** Кинетика ростовых показателей и удельного содержания хлорофилла у *Phaeodactylum tricornutum* / **Н.Ю. Шоман**, А.И. Акимов // Биоразнообразии и устойчивое развитие: тез. док. II Междунар. науч.-практ. конф., г. Симферополь, 12–16 сент. 2012 г. – Симферополь, 2012. – С. 466–468.
9. **Шоман Н.Ю.** Influence of the nitrogen concentration in the medium on the maximum growth rate and C/Chl *a* ratio in *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin / **Н.Ю. Шоман** // Актуальные проблемы ботаники и экологии: материалы междунар. конф. молодых ученых, г. Щёлкино, 18–22 июня 2013 г. – Киев: Фитосоциоцентр, 2013. – С. 266–267.
10. **Шоман Н.Ю.** Совместное действие света и концентрации биогенных элементов в среде на скорость роста и отношение C/Хл у диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* / **Н.Ю. Шоман**, А.И. Акимов // «Pontus Euxinus - 2013»: тез. VIII Междунар. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам водных экосистем, г. Севастополь, 1–4 окт. 2013 г. – Севастополь, 2013. – С. 158–160.
11. **Шоман Н.Ю.** Совместное действие интенсивности света и температуры на изменение отношения органического углерода к хлорофиллу *a* у некоторых видов морских диатомовых водорослей / **Н.Ю. Шоман** // Биология: от

молекулы до биосферы: материалы VIII Междунар. конф. молодых ученых, г. Харьков, 3–6 дек. 2013 г. – Харьков, 2013. – С. 192–193.

12. **Shoman N.Yu.** Main regularities of change in C/Chl *a* ratio of some species marine diatoms depending on the light and temperature conditions of their cultivation / **N.Yu. Shoman** // Физиология и биотехнология оксигенных фототрофных микроорганизмов: взгляд в будущее: тез. Междунар. науч. конф., г. Москва, 27–30 мая 2014 г. – Москва, 2014. – С. 59.
13. **Шоман Н.Ю.** Соотношение внутриклеточных квот углерода, азота и хлорофилла в условиях накопительного роста *Phaeodactylum tricornutum* / **Н.Ю. Шоман, А.И. Акимов** // Биоразнообразие и устойчивое развитие: материалы докл. III Междунар. науч.-практ. конф., г. Симферополь, 15–19 сент. 2014 г. – Симферополь, 2014. – С. 394–395.
14. Соломонова Е.С. Влияние света и температуры на коэффициент переменной флуоресценции и FDA активность, их сопоставление с ростовыми характеристиками, внутриклеточным содержанием хлорофилла на примере водоросли *Phaeodactylum tricornutum* / Е.С. Соломонова, А.И. Акимов, **Н.Ю. Шоман** // Перспективы и проблемы современной гидробиологии: материалы Всерос. молодежной гидробиологической конф., г. Ярославль, 10–13 нояб. 2016 г. – Ярославль, 2016. – С. 195–197.

*Научное издание*

**Шоман Наталья Юрьевна**

**Совместное действие света, температуры и обеспеченности азотом на  
скорость роста и содержание хлорофилла *a* у морских диатомовых  
водорослей**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

Подписано в печать 02.02.2021