

УДК 581.82

Ю.И. ПОСУДИН¹, Н.П. МАСЮК², Г.Г. ЛИЛИЦКАЯ²

¹ Национальный аграрный ун-т, Украина, 03041 Киев, ул. Героев Оборона, 15

² Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА ФОТОДВИЖЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ *Dunaliella* Teod.

Исследования влияния ультрафиолетового (УФ) излучения на параметры фотодвижения двух видов зеленых водорослей из рода *Dunaliella* Teod. (*D. salina* Teod. и *D. viridis* Teod.) показали, что в отличие от фототопотаксиса и относительной подвижности клеток скорость поступательного движения клеток обоих видов не зависит от интенсивности, длины волны ультрафиолетового излучения и продолжительности облучения. Это свидетельствует о различиях в механизмах, управляющих этими параметрами движения (с одной стороны, скоростью поступательного движения, с другой – фототопотаксисом и относительной подвижностью клеток) на клеточном уровне. Впервые обнаружено преобразование положительного фототопотаксиса обоих видов водорослей в отрицательный под воздействием ультрафиолетового облучения с последующим ингибированием фототопотаксиса при увеличении продолжительности облучения. Наиболее сильное ингибирующее действие на фототопотаксис оказывает ультрафиолетовое излучение в области 248–334 нм, где, возможно, находятся максимумы спектров поглощения белков, связанных с двигательным аппаратом и с фоторецепторной системой водорослей. Влияние УФ излучения на фотодвижение исследованных видов *Dunaliella* имеет обратимый характер: фотоориентация клеток восстанавливается до контрольных значений на всех исследуемых длинах волны (кроме 248 нм) через 2 ч после прекращения облучения интенсивностью 2 Вт/м². Зависимость фототопотаксиса и подвижности клеток исследуемых водорослей от интенсивности, длины волны ультрафиолетового излучения и продолжительности облучения свидетельствует о возможности использования этих водорослей в качестве биотестов уровня и характера природного ультрафиолетового излучения.

Ключевые слова: ультрафиолетовое излучение, фототопотаксис, фотодвижение.

Введение

Подвижные микроорганизмы реагируют на разнообразные биотические факторы окружающей среды в поисках оптимальных условий существования и роста популяций. Среди этих факторов следует отметить тепловые (Poff, 1985) и химические (Berg, 1985) градиенты, гравитационные (Häder, 1987), электрические (Mast, 1911) и магнитные (Esquivel, de Barros, 1986) поля и оптическое излучение (Nultsch, Häder, 1988). Солнечное излучение относится к числу важнейших внешних факторов, влияющих на жизнедеятельность и поведение высших и низших растений. Спектральный состав солнечного излучения характеризуется наличием ультрафиолетового (200–400 нм), видимого (400–800 нм) и инфракрасного (800 нм–50 мкм) диапазонов. Солнечное излучение существенно влияет на параметры фотодвижения водорослей – подвижность, фототопотаксис и скорость движения клеток.

В природных условиях ориентация жгутиковых водорослей в толще воды управляется двумя антагонистическими механизмами: если в темноте водоросли стремятся к поверхности водной среды под воздействием отрицательного

гравитаксиса (Häder, 1987), причем это движение обеспечивается также положительным фототопотаксисом, который имеет место при умеренном освещении (Colombetti et al., 1982). При высоких значениях освещенности водоросли продвигаются в глубь водной среды за счет отрицательного фототопотаксиса. Граничной с точки зрения двух стратегий поведения водорослей можно считать интенсивность солнечного излучения порядка 30 Вт/м^2 (Gerber, Häder, 1992).

Ультрафиолетовое излучение делят на три спектральные области в зависимости от характера воздействия этого излучения на биологические объекты (Forster, Lüning, 1996): УФ-А (320-400 нм), УФ-В (280-320 нм) и УФ-С (200-280 нм). В природных условиях ультрафиолетовое излучение в области УФ-С, которое характеризуется наименьшей длиной волны и, следовательно, обладает наибольшей энергией, достаточной для стимулирования ионизационных процессов в верхних слоях атмосферы, не достигает земной поверхности из-за поглощения слоем атмосферного озона. Что же касается ультрафиолетового излучения в УФ-В области, то оно достигает поверхности Земли, причем интенсивность излучения существенно зависит от широты местности, высоты стояния Солнца, облачности, отражательной способности поверхности и толщины озонового слоя. Именно истощение последнего приводит к увеличению интенсивности падающего на земную поверхность УФ-В излучения, которое чрезвычайно пагубно действует на живые организмы в результате поглощения излучения молекулами нуклеиновых кислот и белков (Häder, 1996). Поглощение более длинноволнового УФ-А излучения осуществляется в основном молекулами с двойными сопряженными связями, циклическими и полициклическими структурами, к которым относятся изопреноиды, флавины, хиноны, алкалоиды, а у фототрофных организмов – хлорофилл (Garcia-Pichel, 1996). Таким образом, воздействие ультрафиолетового излучения в диапазоне 320-400 нм приводит к подавлению фотосинтеза, обесцвечиванию фотопигментов и, следовательно, к уменьшению первичной продукции (Häder, 1991, 1996; Häder et al., 1995; Ekelund, 1996). Ингибирующее действие искусственного УФ-В излучения на водоросли усиливается с уменьшением длины волны и, соответственно, с увеличением энергии излучения.

Ультрафиолетовое излучение (как природное, так и искусственное) также влияет на поведение и продуктивность водорослей. Имеются данные об ингибирующем действии природного и искусственного ультрафиолетового излучения на фотосинтетическую активность и ориентационное поведение водорослей, в частности, на подвижность и фотоориентацию *Euglena gracilis* (Häder, 1985, 1986; Häder, Häder, 1988); фотосинтез, белковый и пигментный состав *E. gracilis* (Gerber, Häder, 1992), гравитаксис *E. gracilis* (Häder, Shi-Mei Liu, 1990), фотодвижение и подвижность *Astasia longa* (Häder, Häder, 1989a), фотоориентацию, подвижность и пигментацию *Peridinium gatunense* (Häder et al., 1990), и *Cryptomonas* sp. (Häder, Häder, 1989b, 1990, 1991), фотодвижение и пигментацию *Gyrodinium dorsum* (Ekelund, Bjorn, 1990), подвижность *Phormidium uncinatum* (Häder et al., 1986), фотосинтез *Laminaria digitata* (Forster, Lüning, 1996), *Dictyota dichotoma* (Flores-Moya et al., 1999), фотодвижение и подвижность *Dunaliella bardawil* (Jimenez et al., 1996), жгутиковый аппарат *Chlamydomonas reinhardtii* (Donk, Hessen, 1996), фиксацию неорганического углерода морской водорослью *Dunaliella tertiolecta* (Beardall et al., 2002).

В наших предыдущих исследованиях была изучена зависимость фототопотаксиса двух видов *Dunaliella* от длины волны стимулирующего бокового излучения (Посудин и др., 1990). Для сопоставления наших результатов с полученными П. Хэлдаллом для *Tetraselmis hazenii* (= *Platymonas subcordiformis*) – водоросли, спектр действия фототопотаксиса которой простирается и в ультрафиолетовую область (Haldall, 1961), мы также изучали другой вид того же рода – *Tetraselmis viridis* (Rouch.) Norris et al. (= *Platymonas viridis* Rouch.). Отмечено отсутствие фототопотаксиса двух видов *Dunaliella* в ультрафиолетовой области спектра, где флавины имеют два интенсивных максимума поглощения, и сделан вывод, что именно каротиноиды являются фоторецепторными пигментами, ответственными за фототопотаксис исследованных водорослей рода *Dunaliella*. В то же время, фототопотаксис в ультрафиолетовой области спектра присущ, по всей вероятности, роду *Tetraselmis*.

Цель настоящей работы – исследование влияния предварительного облучения суспензии водорослей из рода *Dunaliella*: *D. salina* и *D. viridis* искусственным ультрафиолетовым излучением различной интенсивности, длины волны и продолжительности облучения с последующим измерением параметров фотодвижения под действием бокового белого света. Использование искусственных источников ультрафиолетового излучения позволит приблизиться к пониманию роли природного ультрафиолетового излучения для жизнедеятельности этих организмов в поисках ими оптимальных условий существования.

Материалы и методы

Объектом исследований были альгологически чистые культуры *D. salina* Teod. штамм № 10 и *D. viridis* Teod. штамм № 42 из коллекции Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Масюк, Терещук, 1983). Подробные характеристики эколого-морфологических и некоторых биохимических особенностей представителей этого рода, а также методов их культивирования описаны ранее (Масюк, 1973). Техника лабораторного выращивания двух видов зеленой водоросли *Dunaliella*, методика измерения параметров фотодвижения были представлены ранее (Посудин и др., 1988; Посудин та ін., 1991; Posudin et al., 1992).

В данных исследованиях в качестве источника ультрафиолетового излучения был использован осветитель ОРК-21, спектр излучения которого занимает область 250-350 нм. Зависимость параметров фотодвижения, в частности, скорости V поступательного движения, фототопотаксиса F и относительной подвижности N/N_0 (где N – количество подвижных клеток, N_0 – общее число клеток) от интенсивности ультрафиолетового излучения изучали в пределах 0,76-11,00 Вт/м², изменяя расстояние между источником излучения и объектом исследования. Интенсивность ультрафиолетового излучения оценивали с помощью дозиметра ДАУ-81. Зависимость параметров фотодвижения водорослей от времени облучения исследовали во временном интервале 0-10 мин. Спектральную чувствительность параметров фотодвижения *Dunaliella* определяли с помощью интерференционных фильтров, которые размещали между источником ультрафиолетового излучения и объектом. Максимумы пропускания этих фильтров приходились на длины волн: 248, 280, 302, 313, 334 и 365 нм. Продолжительность облучения культуры водорослей в этом случае составляла 5-10 мин. Контролем во

всех экспериментах служили необлученные культуры *Dunaliella* spp. Измерения повторяли трехкратно с целью определения средних величин измеряемых параметров и погрешностей измерений.

Результаты и обсуждение

Зависимость скорости поступательного движения (V) и фототоптаксиса (F) клеток двух видов *Dunaliella* от интенсивности (I) нефилтрованного ультрафиолетового излучения представлена на рис. 1. Видно, что скорость поступательного движения обоих видов водорослей не изменяется при увеличении интенсивности излучения. Фототоптаксис (F) подавляется высокими (2-11 Вт/м²) интенсивностями ультрафиолетового излучения.

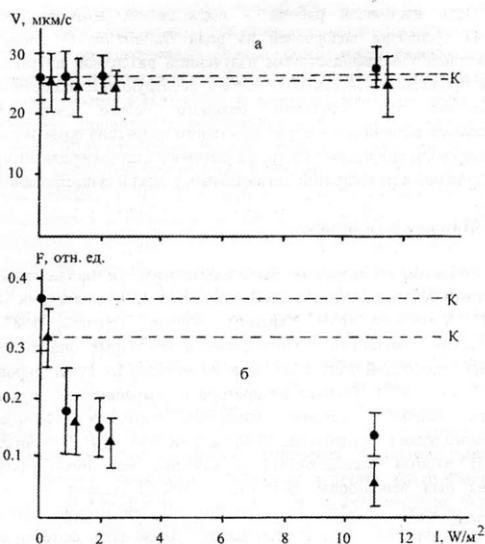


Рис. 1. Скорость V поступательного движения (а) и фототоптаксис F (б) клеток двух видов *Dunaliella* Teod. при разных интенсивностях предварительного облучения I нефилтрованным ультрафиолетовым светом продолжительностью 5 мин (●- *Dunaliella salina* Teod.; ▲- *Dunaliella viridis* Teod.). К - контроль.

Зависимость скорости V поступательного движения, фототоптаксиса F и относительной подвижности N/N_0 клеток исследованных видов *Dunaliella* от продолжительности t облучения нефилтрованным ультрафиолетовым излучением интенсивностью до 10 Вт/м² представлена на рис. 2. В сравнении с контрольным образцом скорость V подвижных клеток обоих видов не изменяется в течение

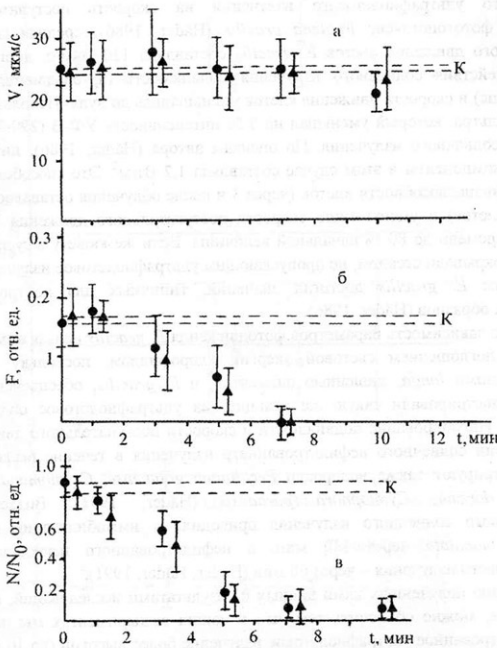


Рис. 2. Скорость V поступательного движения (а), фототоптаксис F (б) и относительная подвижность N/N_0 (в) клеток двух видов *Dunaliella* Теод. при разной продолжительности t предварительного облучения нефилтрованным ультрафиолетовым излучением интенсивностью 10 Вт/м^2 .

10 мин облучения, не выходя за пределы ошибок измерения, тогда как фототоптаксис F и относительная подвижность N/N_0 ингибируются на протяжении 7-10 мин облучения. Это свидетельствует о различиях механизмов, управляющих скоростью поступательного движения (параметр V), с одной стороны, фотоориентацией (параметр F) и подвижностью клеток (параметр N/N_0) – с другой. Нельзя исключить возможные различия в структуре и размерах фоторецепторных систем, ответственных за скорость поступательного движения и фотоориентацию клеток. Эти данные согласуются с результатами наших предыдущих исследований, посвященных влиянию ионизирующего излучения на параметры фотодвижения *Dunaliella* (Посудин и др., 1992).

В литературе имеются данные о влиянии природного солнечного и искусственного ультрафиолетового излучений на скорость поступательного движения и фототоптаксис *Euglena gracilis* (Häder, 1986): средняя скорость поступательного движения клеток *E. gracilis* составляла 120 мкм/с; лишь через 1,5-2 ч воздействия солнечного излучения подвижность (а, следовательно, и фототоптаксис) и скорость движения клеток уменьшались до нуля. Использование озонового фильтра, который уменьшал на 5 % интенсивность УФ-В (290-320 нм) компоненты солнечного излучения. По оценкам автора (Häder, 1986), интенсивность УФ-В компоненты в этом случае составляла 1,2 Вт/м². Это способствовало увеличению жизнеспособности клеток (через 3 ч после облучения оставалось 50 % подвижных клеток) и уменьшению скорости поступательного движения за этот промежуток времени до 80 % начальной величины. Если же кювету с суспензией водорослей покрывали стеклом, не пропускающим ультрафиолетовое излучение, то фототоптаксис *E. gracilis* достигал значений, типичных для контрольных, необлучаемых образцов (Häder, 1986).

Такую зависимость параметров фотодвижения *E. gracilis* нельзя объяснить избыточным поглощением световой энергии хлорофиллом, поскольку клетки водорослей *Astasia longa*, лишённые пигментов, и *E. gracilis*, обесцвеченные в темноте, демонстрировали такую же реакцию на ультрафиолетовое облучение (Häder, 1986). Ингибирование подвижности и скорости поступательного движения при воздействии солнечного нефилтрованного излучения в течение нескольких часов демонстрируют также водоросли *Peridinium gatunense*, *Cryptomonas* spp., *Gyrodinium dorsum*, *Cyanophora paradoxa* (Häder, 1991). Воздействие нефилтрованного солнечного излучения приводило к иммобилизации клеток *Cryptomonas maculata* через 140 мин, а нефилтрованного искусственного ультрафиолетового излучения – через 60 мин (Häder, Häder, 1991).

Различие полученных нами данных с результатами исследований, приведенными выше, можно объяснить тем, что в наших экспериментах мы использовали нефилтрованное ультрафиолетовое излучение более высокой (до 10 Вт/м²) интенсивности. Тот факт, что фототоптаксис F и относительная подвижность N/N_0 ингибируются на протяжении 10 мин ультрафиолетового облучения свидетельствует о том, что, вероятно, решающим фактором, оказывающим влияние на параметры фотодвижения водорослей, является доза (D) облучения, которая определяется как $D = I \cdot t$, где I – интенсивность ультрафиолетового излучения, t – его продолжительность. Для упомянутых выше водорослей использованная доза $D = 1 \text{ Вт/м}^2 \cdot 120 \text{ мин}$ была одного порядка с дозой $D = 10 \text{ Вт/м}^2 \cdot 10 \text{ мин}$, реализуемой в наших экспериментах. Что касается скорости поступательного движения *Dunaliella*, отличие наших результатов от данных Хэдера (Häder, Häder, 1991), возможно, объясняется тем, что мы измеряли скорость индивидуальных клеток, сохранявших подвижность, а не среднюю скорость клеток в суспензии, которая оценивается системой видеомикрографии. В наших опытах даже при низкой численности подвижные клетки сохраняли скорость движения постоянной.

Зависимость скорости (V) поступательного движения и фототоптаксиса (F) клеток *Dunaliella* от длины волны ультрафиолетового излучения (интенсивностью 2 Вт/м²) представлена на рис. 3 (продолжительность облучения 5 мин) и рис. 4 (продолжительность облучения 10 мин).

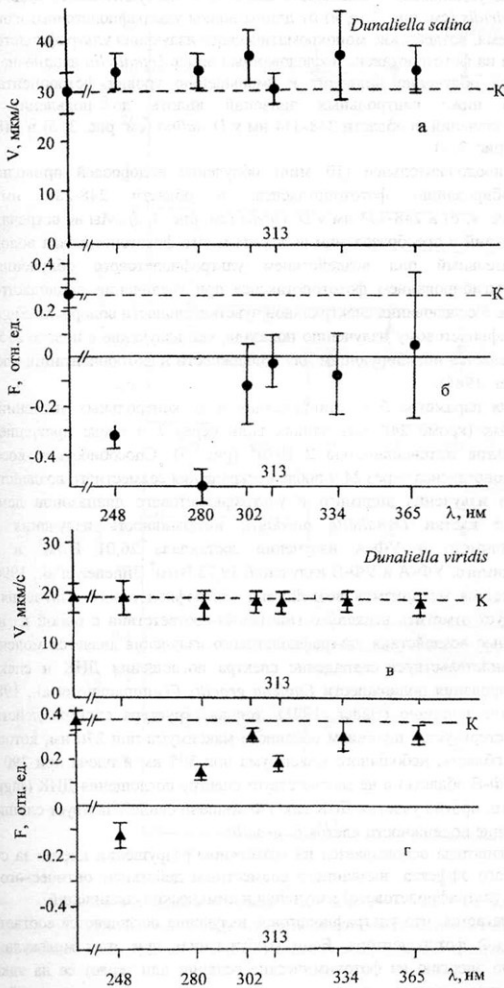


Рис. 3. Скорость V поступательного движения (а, в) и фототоптаксис F (б, г) клеток *Dunaliella salina* Теод. (а, б) и *Dunaliella viridis* Теод. (в, г) после предварительного облучения ультрафиолетовым светом при разной длине волны.

Нами не установлена зависимость скорости V поступательного движения *D. salina* и *D. viridis* (см. рис. 3, а, в) от длины волны ультрафиолетового излучения. В то же время, воздействие монохроматического излучения ультрафиолетовой области спектра на фототопотаксис исследованных видов *Dunaliella* неоднозначно. Так, 5-минутное облучение приводит к уменьшению уровня фотоориентации (параметра F) ниже контрольных значений вплоть до появления его отрицательных значений: в области 248-334 нм у *D. salina* (см. рис. 3, б) и 248 нм у *D. viridis* (см. рис. 3, г).

Более продолжительное (10 мин) облучение водорослей приводит к полному ингибированию фототопотаксиса: в области 248-280 нм у *D. salina* (см. рис. 4, б) и 248-334 нм у *D. viridis* (см. рис. 4, г). Мы не встречали в литературе сведений о преобразовании положительного фототопотаксиса водорослей в отрицательный под воздействием ультрафиолетового облучения с последующим ингибированием фототопотаксиса при увеличении продолжительности облучения. Исследования спектральной чувствительности водоросли *Euglena gracilis* к ультрафиолетовому излучению показали, что излучение в полосе 295 нм и ниже также является ингибирующим для подвижности и фотоориентации клеток водоросли (Häder, 1985).

Значения параметра F восстанавливаются до контрольных значений на всех исследуемых (кроме 248 нм) длинах волн через 2 ч после прекращения облучения объектов интенсивностью 2 Вт/м² (рис. 5). Способность к восстановлению фототопотаксиса через 24 ч после прекращения совместного воздействия в течение 10 ч излучения видимого и ультрафиолетового диапазонов демонстрируют также клетки *Dunaliella bardawil*; интенсивность излучения для комбинации видимого и УФ-А излучений составляла 26,01 Вт/м² и для комбинации видимого, УФ-А и УФ-В излучений 39,72 Вт/м² (Jimenez et al., 1996).

Что касается механизмов воздействия ультрафиолетового излучения на водоросли, следует отметить несколько гипотез. В соответствии с одной из них, основной мишенью воздействия ультрафиолетового излучения является молекула ДНК, о чем свидетельствует совпадение спектра поглощения ДНК и спектра действия ингибирования подвижности *Euglena gracilis* (Yamamoto et al., 1983). Однако, как было показано (Häder, 1991), тонкая структура спектра действия *E. gracilis* характеризуется наличием основного максимума при 270 нм, который входит в УФ-С область, небольшого максимума при 305 нм и плеча при 290 нм (входящими в УФ-В область) и не соответствует спектру поглощения ДНК (Jagger, 1983). Кроме того, против участия ДНК как УФ-мишени свидетельствует слишком быстрое подавление подвижности клеток *E. gracilis*.

Другая гипотеза основывается на возможном разрушении клеток за счет фотодинамического эффекта, вызванного совместным действием оптического (в данном случае – ультрафиолетового) излучения и химических соединений.

Предполагается, что ультрафиолетовое излучение поглощается соответствующей молекулой фоторецептора. Если возбужденная при этом молекула не затрачивает свою энергию на фотохимические реакции или теряет ее на каких-либо диссипативных процессах, то не исключена передача энергии находящейся в триплетном состоянии молекуле фотосенсибилизатора. Это сопровождается образованием синглетного кислорода ¹O₂ (Maurette et al., 1983) или свободных радикалов (Spikes, 1977), обладающих сильными реактивными свойствами и участвующих в разрушении мембран и других клеточных компонентов.

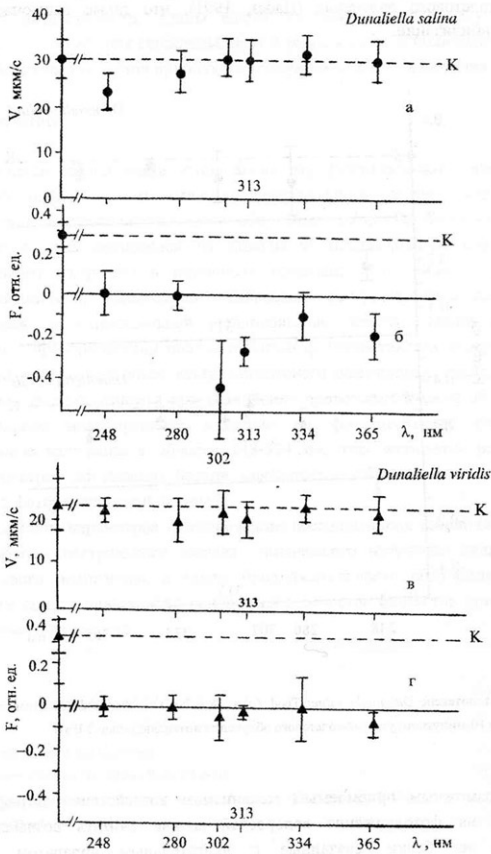


Рис. 4. Скорость V поступательного движения (а, в) и фототаксис F (б, г) клеток *Dunaliella salina* Теод. (а, б) и *Dunaliella viridis* Теод. (в, г) после предварительного облучения ультрафиолетовым светом с разной длиной волны λ (интенсивность излучения 2 Вт/м^2 ; продолжительность облучения 10 мин).

Однако, против этой гипотезы свидетельствуют результаты экспериментов с использованием специфических диагностических реагентов и тушителей синглетного кислорода, а также свободных радикалов, которые не увеличивали жизнеспособность облученных клеток водорослей (Häder et al., 1986; Häder, Häder, 1988b). Более того, добавление тяжелой воды (D_2O), увеличивающей время жизни

синглетного кислорода на порядок, не повлияло на ингибирующее действие ультрафиолетового излучения (Häder, 1991), что также исключает механизм фотосенсибилизации.

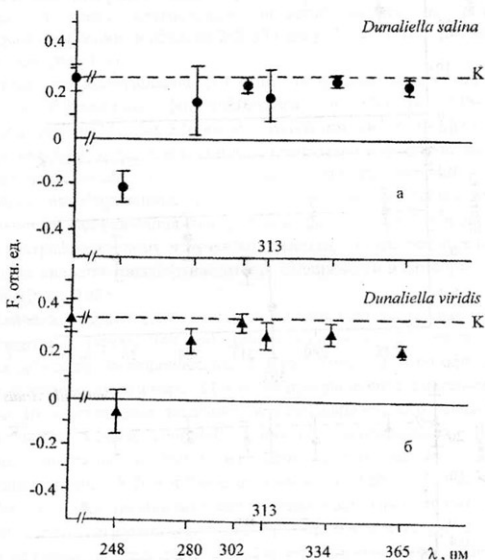


Рис. 5. Фототопотаксис *Dunaliella salina* Teod. (а) и *Dunaliella viridis* Teod. (б) спустя два часа после прекращения 10-минутного ультрафиолетового облучения интенсивностью 2 Вт/м².

Возможным приемлемым механизмом воздействия ультрафиолетового излучения на фотодвижение водорослей можно считать воздействие этого излучения на белки, связанные с двигательным аппаратом водоросли, управляющим биениями жгутиков, или/и с фоторецепторной системой. Об этом свидетельствуют повреждения белков, выделенных из паразитического тела *Euglena gracilis* (предполагаемого фоторецептора водоросли), при воздействии на них солнечного или ультрафиолетового излучения (Häder, 1991). В пользу этой гипотезы в наших исследованиях свидетельствуют различные уровни воздействия ультрафиолетового излучения на параметры фотодвижения *Dunaliella* – скорость поступательного движения V и фототопотаксис F . Это связано, очевидно, с возможными различиями в структуре и размерах фоторецепторных систем, ответственных за скорость поступательного движения и фотоориентацию клеток.

Зависимость фототоптаксиса и подвижности клеток исследуемых водорослей от интенсивности, длины волны ультрафиолетового излучения и продолжительности облучения свидетельствует о возможности использования этих организмов в качестве биотестов природного ультрафиолетового излучения.

Заключение

В процессе исследований установлено, что фототоптаксис двух видов рода *Dunaliella* зависит от интенсивности, спектрального состава ультрафиолетового излучения и продолжительности облучения. Скорость поступательного движения клеток этих водорослей не зависит от исследованных параметров ультрафиолетового излучения в изученных пределах. Это свидетельствует о различиях механизмов, управляющих скоростью поступательного движения, фотоориентацией и относительной подвижностью клеток. Нами впервые обнаружен факт преобразования положительного фототоптаксиса водорослей в отрицательный под воздействием ультрафиолетового облучения с последующим ингибированием фототоптаксиса при увеличении продолжительности облучения. Наиболее сильное ингибирующее действие на фототоптаксис оказывает ультрафиолетовое излучение в области 248-334 нм, где, возможно, находятся максимумы спектров поглощения белков, связанных с двигательным аппаратом водорослей и с фоторецепторной системой.

Зависимость параметров фотодвижения исследованных видов *Dunaliella* от интенсивности, спектрального состава оптического излучения видимого и ультрафиолетового диапазонов, а также продолжительности облучения делает перспективным использование этих водорослей в качестве биотестов природного ультрафиолетового излучения.

Yu.I. Posudin¹, N.P. Masnyuk² & G.G. Lilit'skaya²

¹ National Agricultural University,
15, Geroev Oborony St., 03041 Kiev, Ukraine

²N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

EFFECT OF ULTRA-VIOLET RADIATION ON PHOTOMOVEMENT OF TWO SPECIES OF *DUNALIELLA* TEOD.

Experiments on studying the effect of ultra-violet (UV) radiation on photomovement parameters of two species of green alga of the genus *Dunaliella* Teod., *D. salina* Teod. and *D. viridis* Teod., had demonstrated that the velocity of translational movement of both species does not depend on the intensity and wavelength of UV radiation and duration of the irradiation, which is in contrast to phototaxis and the relative motility of the cells. This fact testifies to some possible difference in mechanisms governing these parameters of movement (velocity of forward movement on the one hand, and phototaxis and relative motility on the other hand) at the cell level. The conversion of positive phototaxis of algae into the negative under UV irradiation has been observed for the

first time with further inhibition of phototaxis induced by increased duration of irradiation. The greatest inhibitory effect on phototaxis of algae is provoked by the radiation of 248-334 nm. The maxima of absorption spectra of proteins related to the motor apparatus and photoreceptor system of the alga are probably located here. The effect of UV radiation on photomovement of both species of *Dunaliella* had a reversible character: photo-orientation of the cells were restored to the control value at each wavelength (except 248 nm) in two hours after stopping of irradiation of 2 W/m² intensity. The dependence of phototaxis and motility of the cells of algae on the intensity, wavelength of UV radiation, and duration of irradiation testify to the possibility of using these algae as biotests of natural ultra-violet radiation.

Keywords: ultra-violet radiation, phototaxis, photomovement.

Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. – Киев: Наук. думка, 1973. – 242 с.

Масюк Н.П., Терещук О.А. Коллекция культур водорослей Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР // Культивирование коллекционных штаммов водорослей. – Л.: Наука, 1983. – С. 104-114.

Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Радченко М.И., Лилицкая Г.Г. Фотокинетические реакции двух видов *Dunaliella* Teod. // Микробиология. – 1988. – 57, № 6. – С. 1001-1006.

Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. Фототопотаксис двух видов *Dunaliella* Teod. в ультрафиолетовой части спектра // Биофизика. – 1990. – 35. – С. 968-971.

Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г., Радченко М.И. Фототопотаксис двух видов *Dunaliella* Teod. // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 4. – С. 48-53.

Посудин Ю.И., Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г., Голубкова М.Г. Воздействие ионизирующего излучения на фотодвижение водорослей // Радиобиология. – 1992. – 32, № 2. – С. 292-298.

Beardall J., Heraud Ph., Roberts S., Shelly K., Stojkovic S. Effects of UV-B radiation on inorganic carbon acquisition by the marine microalga *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) // Phycologia. – 2002. – 41, N 3. – P. 268-272.

Berg H.C. Physics of bacterial chemotaxis // Sensory perception and transduction in aneural organisms. – New York: Plenum Press, 1985. – P. 19.

Colombetti G., Häder D.-P., Lenci F., Quaglia M. Phototaxis in *Euglena gracilis*: effect of sodium azide and triphenylmethyl phosphonium ions on the photosensory transduction chain // Curr. Microbiol. – 1982. – 7. – P. 281-284.

Donk E., Hessen D.O. Loss of flagella in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* due to *in situ* UV-exposure // Sci. Mar. (Malaga). – 1996. – 60, Supl. 1. – P. 107-112.

Ekelund N.G.A. Effects of protein synthesis inhibitors on photoinhibition by UV-B (280-320 nm) radiation in the flagellate *Euglena gracilis* // Ibid. – P. 95-100.

Ekelund N.G.A., Bjorn L.O. Ultraviolet radiation stress in dinoflagellates in relation to targets, sensitivity and radiation climate // Proc. of Workshop, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego La Jolla, 1990.

Esquivel D.M.S., de Barros H.G.P.L. Motion of magnetotactic microorganisms // Exp. Biol. – 1986. – 121. – P. 153.

Flores-Moya A., Hanelt D., Figueroa F.-L., Altamirano M., Vinegra B., Salles S. Involvement of solar UV-B radiation in recovery of inhibited photosynthesis in the brown alga *Dicotyta dichotoma* (Hudson) Lamouroux // J. Photochem. Photobiol. – 1999. – 49. – P. 129-135.

Forster R.M., Lüning K. Photosynthetic response of *Laminaria digitata* to ultraviolet A and B radiation // Sci. Mar. (Malaga). – 1996. – 60, Supl. 1. – P. 65-67.

- Garcia-Pichel F.* The absorption of ultraviolet radiation by microalgae: simple optics and photobiological implications // *Ibid.* – P. 73-79.
- Gerber S., Häder D.-P.* UV Effects on photosynthesis, proteins and pigmentation in the flagellate *Euglena gracilis*: biochemical and spectroscopic observations // *Biochem. System. Ecol.* – 1992. – 20, N 6. – P. 485-492.
- Häder D.-P.* Effect of UV-B on motility and photobehavior in the green flagellate, *Euglena gracilis* // *Arch. Microbiol.* – 1985. – 141. – P. 159-163.
- Häder D.-P.* Effects of solar and artificial UV irradiation on motility and phototaxis in the flagellate, *Euglena gracilis* // *Photochem. Photobiol.* – 1986. – 44, N 5. – P. 651-656.
- Häder D.-P.* Polarotaxis, gravitaxis and vertical phototaxis in the green flagellate, *Euglena gracilis* // *Arch. Microbiol.* – 1987. – 147. – P. 179-183.
- Häder D.-P.* Effects of Enhanced Solar Ultraviolet Radiation on Aquatic Ecosystems // *Biophysics of Photoreceptors and Photomovement in Microorganisms.* – New York: Plenum Press, 1991. – P. 157-172.
- Häder D.-P.* Effects of enhanced solar UV-B radiation on phytoplankton // *Sci. Mar. (Malaga).* – 1996. – 60, Supl. 1. – P. 59-63.
- Häder D.-P., Häder M.A.* Inhibition of motility and phototaxis in the green flagellate, *Euglena gracilis*, by UV-B radiation // *Arch. Microbiol.* – 1988. – 150. – P. 20-25.
- Häder D.-P., Häder M.A.* Effects of solar UV-B irradiation on photomovement and motility in photosynthetic and colorless flagellates // *Environ. Exp. Bot.* – 1989a. – 29. – P. 273.
- Häder D.-P., Häder M.A.* Effects of solar radiation on photoorientation, motility and pigmentation in a freshwater *Cryptomonas* // *Bot. Acta.* – 1989b. – 102. – P. 236.
- Häder D.-P., Häder M.A.* Effects of solar radiation on photoorientation, motility and pigmentation in the marine *Cryptomonas maculata* // *J. Photochem. Photobiol.* – 1990. – 5. – P. 105.
- Häder D.-P., Häder M.A.* Effects of solar and artificial U.V. radiation on motility and pigmentation in the marine *Cryptomonas maculata* // *Environ. Exp. Bot.* – 1991. – 31, N 1. – P. 33-41.
- Häder D.-P., Häder M.A., Liu S.-M., Ullrich W.* Effects of solar radiation on photoorientation, motility and pigmentation in a freshwater *Peridinium* // *BioSystems.* – 1990. – 23. – P. 335.
- Häder D.-P., Shi-Mei Liu.* Motility and gravitactic orientation of the flagellate, *Euglena gracilis*, impaired by artificial and solar UV-B radiation // *Curr. Microbiol.* – 1990. – 21. – P. 161-168.
- Häder D.-P., Watanabe M., Furuya M.* Inhibition of motility in the *Cyanobacterium, Phormidium uncinatum*, by solar and monochromatic UV irradiation // *Plant Cell Physiol.* – 1986. – 27, N 5. – P. 887-894.
- Häder D.-P., Worrest R.C., Kumar H.D., Smith R.C.* Effect of increased solar ultraviolet radiation on aquatic ecosystems // *Ambio.* – 1995. – 24, N 3. – P. 174-180.
- Haldall P.* Ultraviolet action spectra of positive and negative phototaxis in *Platymonas subcordiformis* // *Physiol. Plant.* – 1961. – 14. – P. 133-140.
- Jagger J.* Effects of near-UV radiation on bacteria // *Photochem. Photobiol. Revs.* – New York: Plenum Press, 1983. – P. 1.
- Jimenez C., Figueroa F.L., Aguilera J., Lebert M., Häder D.-P.* Phototaxis and gravitaxis in *Dunaliella bardawil*: Influence of UV Radiation // *Acta Protozool.* – 1996. – 35. – P. 287-295.
- Maurette M.T., Oliveros E., Infelta P.P., Ramsteiner K., Braun A.M.* Singlet oxygen and superoxide: experimental differentiation and analysis // *Helv. Chim. Acta.* – 1983. – 66. – P. 722-733.
- Mast S.O.* Light and behavior of organisms. – New York: John Wiley and Sons; London: Chapman and Hall, 1911.
- Nultsch W., Häder D.-P.* Photomovement in motile microorganisms. II // *Photochem. Photobiol.* – 1988. – 47. – P. 837.

- Poff K.L. Temperature sensing in microorganisms // Sensory perception and transduction in aneural organisms. – New York: Plenum Press, 1985. – P. 299.
- Posudin Yu.I., Massjuk N.P., Lilitckaya G.G., Radchenko M.I. Photomovement of two species of *Dunaliella* Teod. (*Chlorophyta*) // *Algologia*. – 1992. – 2, N 2. – P. 37-47.
- Spikes J.D. Photosensitization // *Sci. Photobiol.* – New York: Plenum Press, 1977. – 87 p.
- Yamamoto K.M., Satake M., Shinogawa H., Fujiwara Y. Amelioration of the ultraviolet sensitivity of an *Escherichia coli* recA mutant in the dark by photoreactivating enzyme // *Mol. Gen. Genet.* – 1983. – 190. – P. 511-515.

Получена 12.05.03

Подписал в печать А.И. Божков