

ДЕЙСТВИЕ ПРЕСНОЙ ВОДЫ НА ПАРАМЕТРЫ ИНДУКЦИИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FUCUS* В УСЛОВИЯХ БЕЛОГО МОРЯ

© В.П. Андреев, Ж.В. Плахотская

Военно-медицинская академии им. С.М. Кирова МО РФ,
Российская Федерация, 194044, г. Санкт-Петербург, ул. Академика Лебедева, 6, лит. Ж.

*Методом индукции флуоресценции (РАМ-метод) оценивали состояние фотосинтетического аппарата Fucus до и в ходе распреснения, а также после возвращения в морскую воду. Интенсивность флуоресценции изменялась мало как при открытых (F_0), так и при закрытых (F_m) реакционных центрах. Максимальный квантовый выход фотохимии (F_v/F_m) в пресной воде практически не изменялся, а эффективный квантовый выход фотохимии (Y_{II}) снижался в ходе распреснения на 2–3 сут. Фотохимическая активность *F. vesiculosus* L. и *F. distichus* L. восстанавливалась в течение 60 ч после возвращения водорослей в море. У *F. serratus* L. полного восстановления не происходило. РАМ-метод не выявил различий в параметрах индукции флуоресценции *F. vesiculosus*, взятых из местообитаний с разной соленостью. На фоне фактора распреснения показаны разные адаптивные возможности литоральных и сублиторальных фукоидов.*

Ключевые слова: Fucus, фотосинтетический аппарат, индукция флуоресценции, опреснение, адаптация.

Формат цитирования: Андреев В.П., Плахотская Ж.В. Действие пресной воды на параметры индукции флуоресценции представителей рода *Fucus* в условиях Белого моря // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2017. Т. 7, N 3. С. 75–83. DOI: 10.21285/2227-2925-2017-7-3-75-83

EFFECT OF FRESH WATER ON FLUORESCENCE INDUCTION PARAMETERS OF FUCUS GENUS REPRESENTATIVES UNDER THE CONDITIONS OF THE WHITE SEA

© V.P. Andreev, Zh.V. Plakhotskaya

Military Medical Academy named after S.M. Kirov,
6zh, Acad. Lebedev St., St.-Petersburg, 194044, Russian Federation

*The fluorescence induction method (PAM method) was used to evaluate the condition of the photosynthetic Fucus apparatus before and during freshening, as well as after returning to seawater. The intensity of fluorescence varied little both with open (F_0) and with closed reaction centres (F_m). The maximum quantum yield of photochemistry (F_v/F_m) in fresh water hardly changed, and the effective quantum yield of photochemistry (Y_{II}) decreased during freshening for 2-3 days. The photochemical activity of *F. vesiculosus* L. and *F. distichus* L. was restored within 60 hours after the algae had returned to the sea. In *F. serratus* L., complete recovery did not occur. The PAM method did not reveal differences in the induction parameters of *F. vesiculosus* fluorescence taken from habitats with different salinity. Against the background of the freshening factor, various adaptive possibilities of littoral and sublittoral fucoids are shown.*

Keywords: Fucus, photosynthetic apparatus, induction of fluorescence, desalination, adaptation

For citation: Andreev V.P., Plakhotskaya Zh.V. Effect of fresh water on fluorescence induction parameters of fucus genus representatives under the conditions of the white sea. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* [Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology]. 2017. Т. 7, N 3. С. 75–83. DOI: 10.21285/2227-2925-2017-7-3-75-83

ВВЕДЕНИЕ

Практическая ценность фукоидов не подвергается сомнению. Варианты использования *Fucus* весьма разнообразны – от пищевого применения людьми, терпящими бедствие на морском побережье до переработки в фармацевтическом производстве, например, с целью выделения полисахаридов, обладающих противоопухолевыми свойствами [1]. Однако на разных участках литорали содержание различных групп полисахаридов в слоевищах фукоидов изменяется в зависимости от солености и интенсивности движения морской воды – факторов, влияющих на баланс и темпы накопления ассимилятов [2]. Внешним проявлением этого влияния является изменение общей фотосинтетической активности. Например, *F. vesiculosus*, произрастающий в западной части Балтийского моря при 6‰, демонстрирует скорость выделения O_2 в 2–2,5 раза ниже, чем представители этого же вида на литорали открытой акватории Атлантического океана при 35‰. Перемещение атлантических экземпляров в балтийскую воду приводит к снижению их фотосинтетической активности. Соответственно у образцов, взятых из Ботнического залива и помещенных в атлантическую воду, фотосинтез растёт [3]. Помещение талломов водорослей в пресную воду приводит к более выраженному снижению темпов фотосинтетического выделения кислорода у атлантических образцов и слабее влияет на фотосинтез балтийских водорослей [4]. Действие факторов литорали в разной степени проявляется на разных ее горизонтах, где разные виды водорослей проводят различное время в состоянии осушки и, в соответствии с этим, в разной степени подвержены действию пресной дождевой воды. В связи с этим устойчивость к распреснению, изучавшаяся в лабораторном эксперименте с водорослями Баренцева моря, снижалась по мере роста глубины обитания в ряду *Fucus vesiculosus* > *F. distichus* > *F. serratus*, причем наиболее галотолерантный *F. vesiculosus* демонстрировал наибольшую скорость роста при значительных колебаниях солености [5]. Однако параметры роста еще ничего не говорят о состоянии фотосинтетического аппарата (ФСА), от которого, в свою очередь, зависят темпы производства ассимилятов. Для оценки перспектив практического использования конкретных популяций чрезвычайно важен выбор таких методов функциональной диагностики ФСА, которые давали бы быстрый ответ о состоянии живых водорослей непосредственно в местах изъятия их из природной обстановки. Кандидатом на эту роль является метод индукции флуоресценции

(рат-метод), применяемый для изучения ФСА как высших растений [6], так и различных водорослей, в том числе фукоидов, в местах обитания [7, 8].¹

Цель работы – в условиях Белого моря изучить влияние продолжительного распреснения на параметры индукции флуоресценции трех видов фукусов, населяющих разные горизонты литорали и сублиторали и обнаруживающих зависимость распространения, численности и биомассы от градиента солености. Для достижения данной цели было необходимо оценить интенсивность флуоресценции сравниваемых видов как при открытых, так и при закрытых реакционных центрах; измерить величины максимального и эффективного квантовых выходов фотохимии; по балансу показателей фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции, определить тенденции распределения поглощаемой энергии при экспонировании в пресной воде и после возвращения водорослей в море. Величины параметров, измеренные при искусственном осмотическом стрессе, требовалось сравнить с их значениями, регистрируемыми при разной солености в естественных популяциях *F. vesiculosus*.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Объектами исследования служили распространённые на Белом море *Fucus vesiculosus* L., *F. serratus* L., *F. distichus* L. (*forma edentatus*).

Водоросли собирали в июле 2013 года на полном отливе, на литорали и сублиторали о-ва Средний, расположенного в восточной части губы Чупа Кандалакшского залива и имеющего координаты 66°16'50"–66°17'55" с.ш., 33°37'50"–33°42'40" в.д. Основным местом сбора водорослей был западный берег бухты Юшковская, где соленость морской воды близка к 25‰. В этих условиях обычны все 3 вида *Fucus*. Акваториями с пониженной соленостью (ок. 8‰), где произрастает только *F. vesiculosus*, являются бухта Наговица и южная часть пролива Узкая салма [10]. Минимальная интенсивность движения воды характерна для б. Наговица. В опытах использовали по 10–12 слоевищ каждого вида водорослей.

В эксперименте по влиянию продолжительного распреснения слоевища, собранные в б. Юшковская, помещали в пресную воду и -

¹ Gylle A.M. Physiological adaptation in two ecotypes of *Fucus vesiculosus* and in *Fucus radicans* with focus on salinity // Thesis for the Degree of Doctor of Philosophy in Biology. Mid Sweden University Doctoral Thesis 102, 2011.

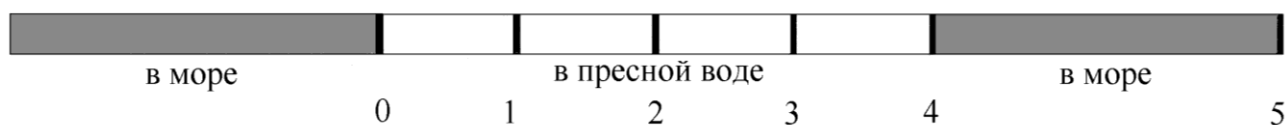


Рис. 1. Общая схема опыта. Этапы измерения флуоресценции обозначены вертикальными жирными штрихами, последовательность их выполнения – цифрами: 0–4 – продолжительность пребывания в пресной воде в сут; 5 – после 60 ч релаксации в море

Fig. 1. General scheme of experiment. Periods of fluorescence measurement are marked by vertical thick strokes, the order of measurements is figured: 0–4 – length of fresh water stay, days; 5 – after 60 h of relaxation in sea

оставляли в лаборатории при естественном одностороннем освещении, температуре 20–22 °С и продувании воздухом на 4 сут. Для опыта с водорослями из естественных местобитаний, различающихся соленостью, талломы доставляли в лабораторию в емкостях с водой соответствующей солености и незамедлительно приступали к регистрации индукционных кривых.

Функциональные параметры фотосинтетического аппарата оценивали РАМ-методом [11] с помощью модулирующего хлорофилльного флуориметра Junior РАМ, производство Heinz Walz GmbH (Германия). Во всех опытах флуоресценцию регистрировали в темной комнате после 30 мин адаптации водорослей к темноте. Выбор параметров регистрации флуоресценции обоснован ранее [12]. Актиничный свет характеризовался длиной волны 450 нм и интенсивностью 420 мкмолей фотонов/м²·с. Интенсивность света, закрывающего реакционные центры ФС II, составляла 10000 мкмолей фотонов/м²·с при продолжительности импульса 0,6 с. Свет флуоресценции выделяли с помощью встроенного фильтра, пропускающего диапазон длин волн более 645 нм. Управление ходом возбуждения и регистрации флуоресценции, как и измерение количественных параметров индукционных кривых, осуществлялись штатной программой прибора Wincontrol-3.14.

Коэффициенты фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции вычисляли по Schreiber et al. [13] в модификации van Kooten and Snel [14]. Дисперсионный анализ массива данных осуществляли с помощью пакета программ Statgraphics plus 3.0. Для статистической обработки переменных функциональных параметров использовали средние арифметические четырех последних измерений в конце регистрации индукционных кривых каждого из образцов. Таким образом, полученные 10–12 средних значений служили членами случайных выборок, которые использовали

для сравнения вариантов опыта. Для всех измеренных параметров флуоресценции и производных показателей вычисляли доверительные интервалы при $p=0,05$ с помощью стандартного пакета программ Matlab r12.

Регистрацию индукции флуоресценции осуществляли в соответствии со схемой опыта, представленной на рис. 1: в начале опыта, до помещения собранных талломы в пресную воду, и, далее, после каждого очередных суток пребывания водорослей в пресной воде. Чтобы ответить на вопрос о возможности восстановления функциональной активности фотосинтетического аппарата после снятия примененного воздействия, распресненные слоевища прикрепляли к небольшому плотнику и возвращали на акваторию б. Юшковская. Последняя запись параметров флуоресценции была сделана через 60 ч релаксации в условиях моря. Заливка обозначает пребывание талломы в морской воде, без заливки – в пресной.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Интенсивность флуоресценции зависит от количества антенного хлорофилла, интенсивности действующего света и от возможности трансформации поглощенной энергии в другие формы. Флуоресценция, возбуждаемая светом очень низкой интенсивности (F_0), характеризует состояние пигментного аппарата при полностью открытых реакционных центрах. Напротив, свет высокой интенсивности практически не оставляет в пигментной матрице не задействованных хромофорных групп, перегружает реакционные центры и переводит их в закрытое состояние. Очевидно первое из рассматриваемых состояний ближе к функциональной норме в условиях погружения при минимальной инсоляции, в то время как F_m аппроксимирует ситуацию освещения водорослей прямым солнечным светом во время отлива.

Базовый уровень флуоресценции при низкой интенсивности возбуждающего света (F_0)

Таблица 1

Базовый и максимальный уровни флуоресценции
в условиях искусственного опреснения

Table 1

Base and maximal level of fluorescence under artificial freshening

Параметр	Исходное состояние	1 сут в пресной воде	2 сут в пресной воде	3 сут в пресной воде	4 сут в пресной воде	60 ч релаксации в море
<i>F. vesiculosus</i>						
F_0	230 ± 19	204 ± 15	228 ± 21	241 ± 29	215 ± 27	265 ± 43
F_m	823 ± 72	818 ± 79	842 ± 78	896 ± 116	737 ± 143	953 ± 168
<i>F. serratus</i>						
F_0	218 ± 21	188 ± 19	215 ± 18	201 ± 24	199 ± 31	244 ± 23
F_m	764 ± 134	689 ± 98	760 ± 103	692 ± 142	611 ± 131	725 ± 99
<i>F. distichus</i>						
F_0	206 ± 19	193 ± 38	177 ± 17	173 ± 10	183 ± 15	233 ± 30
F_m	703 ± 78	750 ± 149	599 ± 88	614 ± 47	615 ± 57	887 ± 121

не обнаружил отчетливых тенденций изменения по мере выдерживания *F. serratus* и *F. vesiculosus* в пресной воде (табл. 1). Только у *F. distichus* флуоресценция достоверно снизилась относительно исходного значения после 3-х сут опреснения. Более выраженные различия получены после возвращения водорослей на 60 ч в морскую воду. Так, у *F. serratus* и *F. vesiculosus* после релаксации величины F_0 , достоверно превысили показатели, отмеченные для этих растений после суток в пресной воде. У *F. distichus* параметр F_0 возрос до величин даже достоверно больших по сравнению с отмеченными после 2, 3 и 4 сут опреснения. Поскольку между показателями базовой флуоресценции в начале опыта и после релаксации в море нет значимых различий, можно заключить, что динамика F_0 у *F. distichus* сводится к небольшому снижению флуоресценции в пресной воде и восстановлению показателя в естественной среде обитания. Максимальный уровень флуоресценции F_m при полностью закрытых реакционных центрах после возвращения *F. distichus* в море превышает величину показателя в ходе выдерживания в пресной воде (см. табл. 1). Иных значимых различий по данному параметру у изученных видов зафиксировано не было. Отмечена лишь тенденция возрастания средних значений после 60 ч релаксации в условиях моря.

Максимальный квантовый выход ФС II (F_v/F_m) в условиях мощного освещения, вызывающего полное закрытие реакционных центров, характеризует потенциальную способность комплекса фотосистемы к поглощению и трансформации энергии света. У всех видов водорослей этот показатель практически не изменяется при любой продолжительности

пребывания в пресной воде (рис. 2). Этапы опыта обозначены цифрами в соответствии со схемой на рис. 1. Очевидно, пигмент-белковые ансамбли ФС II на протяжении периода опреснения сохраняют структурно-функциональное состояние близкое к исходному. Напротив, реальный квантовый выход Y_{II} , характеризующий эффективность фотохимии ФС II при возбуждении флуоресценции актиничным светом, обнаруживает тенденцию к очевидному снижению, тем более выраженную, чем более продолжительное время водоросли проводят в пресной воде (рис. 3). Вероятно, на 2–3 сут под действием опреснения происходят изменения вне пигмент-белковых комплексов, приводящие к снижению эффективности работы электрон-транспортной цепи. Значения относительной скорости электронного транспорта (ETR) вычисляются по показателю Y_{II} и прямо пропорциональны ему [11], в связи с чем здесь не приводятся. Эффекты снижения Y_{II} и ETR ожидаемы, например, при изменениях осмотических свойств внутриклеточных компартментов, отвечающих за создание и сохранение трансмембранной разности потенциалов. Возвращение в условия моря на 60 ч обеспечивает достоверное увеличение эффективного квантового выхода. Больше того, различия величин Y_{II} *F. vesiculosus* в начале опыта и после релаксации в морской воде не являются статистически значимыми. Данный вид реагирует на опреснение максимальным спадом Y_{II} и максимальным восстановлением этого параметра после возвращения в море. Напротив, сублиторальный *F. serratus* характеризуется наименьшей амплитудой изменений Y_{II} в ходе опыта и не восстанавливает полностью эффективность фотохимии ФС II. Занимающий

промежуточное положение на литорали *F. distichus* демонстрирует и промежуточную пластичность рассматриваемого параметра. Таким образом, пребывание в пресной воде в течение времени, многократно превышающего продолжительность отлива, не приводит к необратимым повреждениям фотосинтетического аппарата и подавлению его функции у литоральных фукусов. У *F. serratus* некоторое отставание в темпах восстановления Y_{II} можно

объяснить тем, что в условиях Белого моря данный вид поселяется на верхней sublittorali, где не подвергается непосредственному действию дождевой воды. Не встречается он и вблизи эстуариев рек, даже в тех местах, где обычен *F. vesiculosus*. Таким образом, адаптация к опреснению у *F. serratus* в условиях естественных местообитаний не актуальна.

Показатель фотохимического тушения

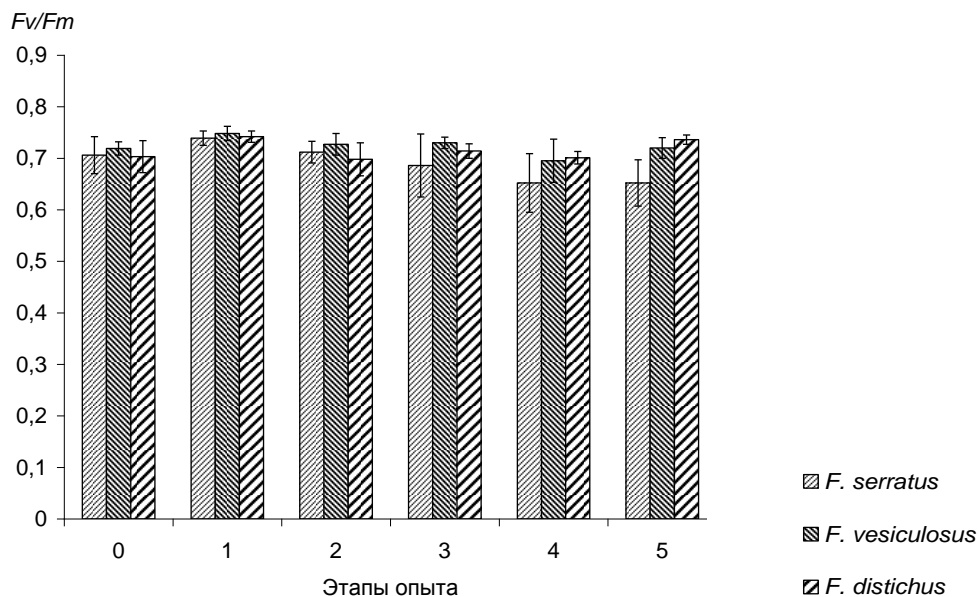


Рис. 2. Показатель максимального квантового выхода флуоресценции (F_v/F_m) в ходе опыта

Fig. 2. Maximal quantum yield of fluorescence (F_v/F_m) under the experiment

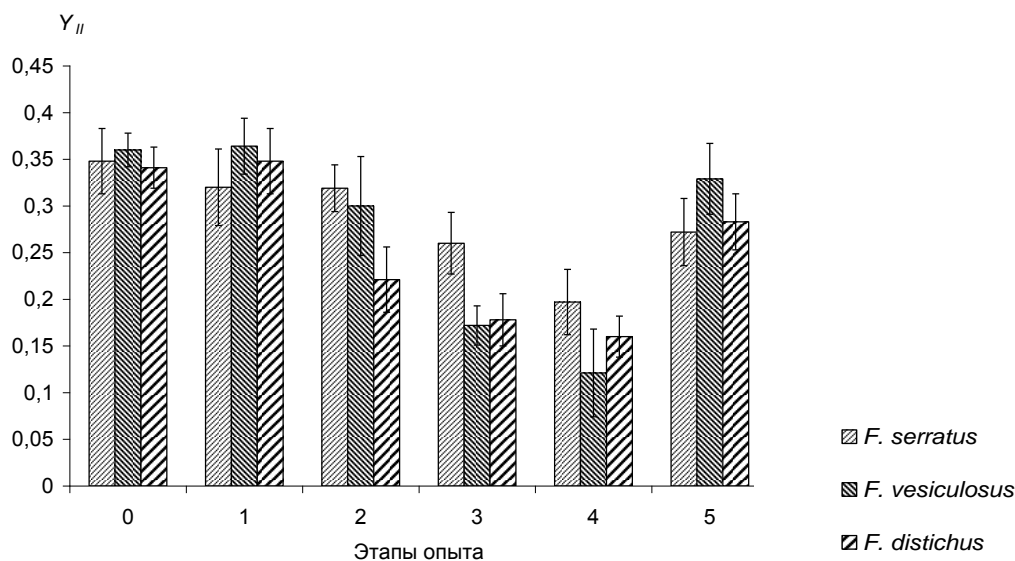


Рис. 3. Изменение эффективного квантового выхода ФС II (Y_{II}) в ходе опыта.

Fig. 3. Effective quantum yield Y_{II} under the experiment

флуоресценции в пресной воде определенно снижается у *F. vesiculosus* и *F. distichus*, достигая на 3–4 сут минимальных значений (рис. 4). Напротив, на этом же этапе опреснения несколько возрастает показатель нефотохимического тушения флуоресценции (рис. 5).

Противоположные тенденции изменения qP и qN могут быть свидетельством некоторой компенсаторной перестройки на уровне функ-

ций пигментного аппарата, когда в ответ на снижение эффективности утилизации энергии света актуализируются процессы безопасной диссипации энергии возбуждения. У *F. serratus* данные эффекты выражены слабее и отслеживаются лишь на уровне тенденций изменения средних значений. Таким образом, как и в случае с γII , сублиторальный вид обнаруживает меньшую пластичность показателей ту-

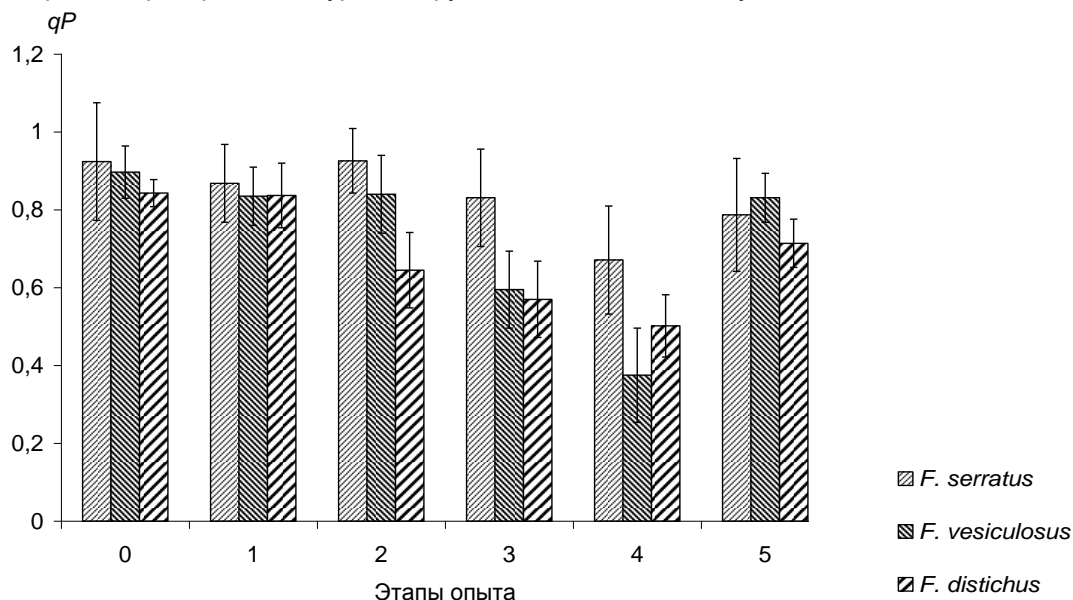


Рис. 4. Изменение коэффициента фотохимического тушения флуоресценции (qP) в ходе опыта.

Fig. 4. Coefficient of photochemical quenching of fluorescence (qP) under the experiment

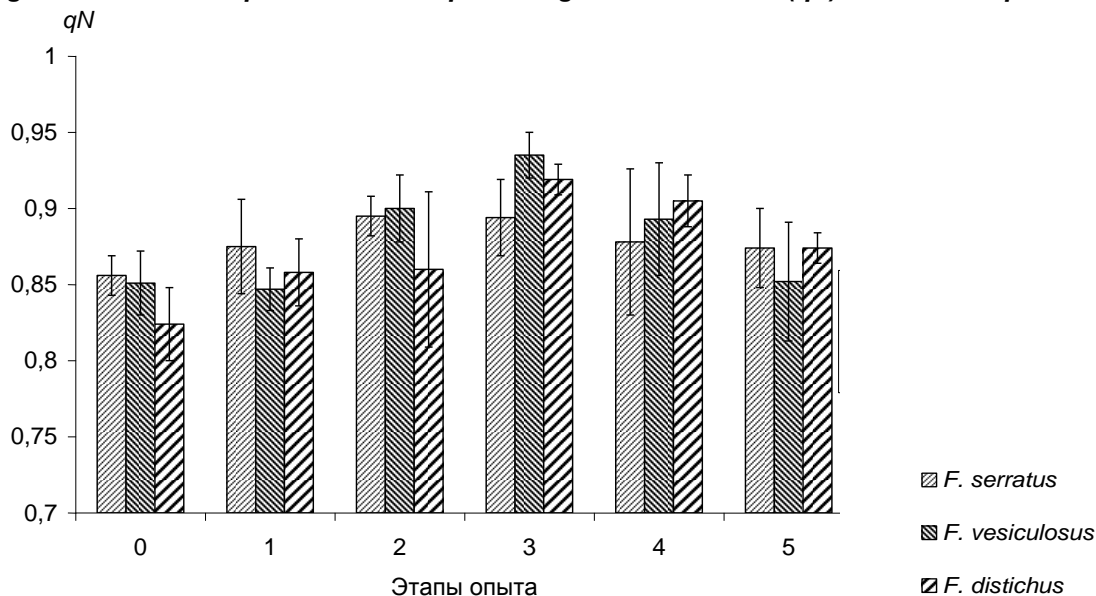


Рис. 5. Изменение коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции (qN) в ходе опыта

Fig. 5. Coefficient of non-photochemical quenching of fluorescence (qN) under the experiment

Таблица 2

Параметры индукции флуоресценции талломов *F. vesiculosus* L., взятых из местообитаний с различной соленостью морской воды

Table 2

Inductive properties of *F. vesiculosus* L. thallomes, sampled in localities with different salinity of sea water

Местообитание	F_0	F_m	F_v/F_m	Y_{II}	qP	qN
б. Наговица	254±18	846±47	0,699±0,009	0,363±0,035	0,960±0,115	0,894±0,037
прол. Узкая Салма	269±18	982±69	0,725±0,007	0,319±0,047	0,843±0,137	0,882±0,029
б. Юшковская	263±20	919±93	0,707±0,014	0,361±0,025	0,924±0,069	0,851±0,045

шения флуоресценции. Это означает, что именно литоральные виды *Fucus* демонстрируют не только способность к восстановлению характеристик фотосинтетического аппарата в ходе релаксации в морской воде, но и в процессе пребывания в пресной воде осуществляют адаптивные перестройки, выражающиеся в изменении направления реализации поглощенной энергии. Возвращение водорослей в море ведет к приближению параметров к исходным величинам.

Сравнение параметров индукции флуоресценции экземпляров *F. vesiculosus*, произрастающих в естественных условиях при разной солености, не обнаружило существенных различий между вариантами (табл. 2).

Некоторое превышение значений F_m и F_v/F_m в прол. Узкая Салма по отношению к таковым в б. Наговица, трудно связать с действием солености, поскольку оба местообитания сходны между собой значительной опресненностью морской воды из-за близости впадения реки Кереть. Различаются эти точки интенсивностью движения воды, которая существенно выше в Узкой Салме. Напротив, слоевица из б. Юшковская, где соленость максимальна, ни по одному из оцениваемых параметров достоверно не отличаются от водорослей из других местообитаний. Очевидно, что изменения, наблюдаемые при стрессе в фотосинтетическом аппарате фукоидов, хорошо отслеживаются РАМ-методом. В тоже время в пределах зоны толерантности важнейшие показатели индукционных кривых эвригалинного *F. vesiculosus* меняются мало.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно констатировать, что распреснение в примененных дозах не вызывает серьезных повреждений в фотосинтетическом аппарате литоральных фукусов. Поскольку параметр F_v/F_m практически не меняется, можно утвер-

ждать, что структурно-функциональное состояние пигментных комплексов фотосистемы II сохраняется близким к исходному. Снижение же ее реального квантового выхода в результате распреснения может объясняться, например, изменениями не в пигментной матрице, а в части участников цепи электронного транспорта. Относительно меньшей устойчивостью к распреснению обладает сублиторальный *F. serratus*. Больше того, по таким параметрам, как эффективность фотохимии ФС II, коэффициенты фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции, этот вид обнаруживает низкую физиологическую пластичность, что позволяет говорить об ограниченности его фенотипических адаптивных возможностей. Этот вывод согласуется с результатами исследований других авторов [9], изучавших физиологическую устойчивость к факторам литорали *F. vesiculosus* и *F. serratus* на границе распространения последнего у берегов Португалии.

Таким образом, метод индукции флуоресценции обладает достаточной чувствительностью для выявления тенденций изменения фотосинтетической активности за пределами зоны толерантности и сравнения по этим показателям разных видов *Fucus*. Однако тот же РАМ-метод, в рамках примененного варианта методики, не дает информации об ожидаемых различиях в ФСА при разных значениях солености в условиях естественных местообитаний *F. vesiculosus*.

Полученные данные раскрывают также причину не эффективности простой осмотической обработки слоевищ фукоидов путем размачивания в пресной воде для размягчения водорослевого материала и последующего использования в пищу в полевых условиях, а именно: водоросли остаются живыми и сохраняют нативность структур оболочек клеток, определяющих жесткость талломов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Хотимченко Ю.С. Противоопухолевые свойства некрахмальных полисахаридов: фукоиданы, хитозаны // Биология моря. 2010. Т. 36, N 5. С. 319–328.

2. Облучинская Е.Д. Влияние факторов внешней среды на содержание полисахаридов фукуса пузырчатого *Fucus vesiculosus* L. // Химия растительного сырья. 2011. N 3. С. 47–51.

3. Nygård C.A., Ekelund N.G.A. Photosynthesis and UV-B tolerance of the marine alga *Fucus vesiculosus* at different sea water salinities. 2006. V. 18. P. 461–467.

4. Bäck S., Collins J.C., Russel G. Comparative ecophysiology of Baltic and Atlantic *Fucus vesiculosus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1992. V. 84. P. 71–82.

5. Малавенда С.В. Устойчивость фукоидов Баренцева моря к переменной солености // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, N 3. С. 342–349.

6. Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А., Шихов В.Н. Исследование влияния интенсивности возбуждающего света и возраста листьев растений на флуоресценцию хлорофилла листьев редиса // Биофизика. 2012. Т. 57, вып. 4. С. 614–620.

7. Lamote M., Johnson L.E., Lemoine Y. Interspecific differences in the response of juvenile stages to physical stress: fluorometric responses

of fucoid embryos to variation in meteorological conditions // Journal of Phycology. Vol. 43, N 6. 2007. P. 1164–1176.

8. Pearson G.A., Lago-Leston A., Mota C. Frayed at the edges: selective pressure and adaptive response to abiotic stressors are mismatched in low diversity edge populations // Journal of Ecology. 2009. V. 97. P. 450–462.

9. Головина Е.О., Баранова Е.В. Флора островов Керетского архипелага Белого моря. С.-Пб.: Изд-во С.-Пб. ун-та, 2006. 154 с.

10. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции. Киев. «Альтерпресс». 2002. 188 с.

11. Андреев В.П., Маслов Ю.И., Сороколетова Е.Ф. Функциональные особенности фотосинтетического аппарата трех видов *Fucus* в условиях Белого моря. Влияние обезвоживания // Физиология растений. 2012. Т. 59, N 2. С. 244–250.

12. Schreiber U. Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer // Photosynth. Res. 1986. V. 10. P. 51–62.

13. Van Kooten O., Snel J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology // Photosynth. Res. 1990. V. 25. P. 147–150.

REFERENCES

1. Khotimchenko Yu.S. Antitumor properties of non-starch polysaccharides: fucoidans and chitosans. *Biologiya morya* [Russian Journal of Marine Biology]. 2010, vol. 36, no. 5, pp. 319–328. (in Russian)

2. Obluchinskaya E.D. Influence of environmental on the polysaccharides maintenance of a fucus bubbly *Fucus vesiculosus* L. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* [Chemistry of plant raw material]. 2011, no. 3, pp. 47–51. (in Russian)

3. Nygård C.A., Ekelund N.G.A. Photosynthesis and UV-B tolerance of the marine alga *Fucus vesiculosus* at different sea water salinities. 2006, vol. 18, pp. 461–467.

4. Bäck S., Collins J.C., Russel G. Comparative ecophysiology of Baltic and Atlantic *Fucus vesiculosus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992, vol. 84, pp. 71–82.

5. Malavenda S.V. The tolerance of the Barents sea fucoids for varying salinity. *Botanicheskiy zhurnal*. [Botanical magazine]. 2011, vol. 96, no. 3, pp. 342–349. (in Russian)

6. Nesterenko T.V., Tikhomirov A.A., Shikhov V.N. Influence of excitation light intensity and leaf age on the slow chlorophyll fluorescence transient

in radish. *Biofizika* [Biophysics]. 2012, vol. 57, no. 4, pp. 614–620. (in Russian)

7. Lamote M., Johnson L.E., Lemoine Y. Interspecific differences in the response of juvenile stages to physical stress: fluorometric responses of fucoid embryos to variation in meteorological conditions. *Journal of Phycology*. 2007, vol. 43, no. 6, pp. 1164–1176.

8. Pearson G.A., Lago-Leston A., Mota C. Frayed at the edges: selective pressure and adaptive response to abiotic stressors are mismatched in low diversity edge populations. *Journal of Ecology*. 2009, vol. 97, pp. 450–462.

9. Golovina E.O., Baranova E.V. *Flora ostrovov Keretskogo arhipelaga Belogo morya* [Flora of islands of Keretskii archipelago of the White Sea]. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2006, 154 p.

10. Korneev D.Yu. *Informatsionnye vozmozhnosti metoda induktsii fluorestsentsii* [Informational possibility of methods of induction of chlorophyll fluorescence]. Kiev, Al't press Publ., 2002, 188 p. (in Russian)

11. Andreev V.P., Maslov Yu.I., Sorokoletova E.F. Functional properties of photosynthetic apparatus in three *Fucus* species inhabiting the White

sea: effect of dehydration. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2012, vol. 59, no. 2, pp. 244–250. (in Russian)

12. Schreiber U. Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence

quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.* 1986, vol. 10, pp. 51–62.

13. Van Kooten O., Snel J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 1990, vol. 25, pp. 147–150.

Критерии авторства

Андреев В.П., Плахотская Ж.В. выполнили экспериментальную работу, на основании полученных результатов провели обобщение и написали рукопись. Андреев В.П., Плахотская Ж.В. имеют на статью равные авторские права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ **Принадлежность к организации**

Владимир П. Андреев
Военно-медицинская академия
им. С.М. Кирова МО РФ
К.б.н., доцент, ст. н.с.
vpandreev@mail.ru

Жанна В. Плахотская
Военно-медицинская академия
им. С.М. Кирова МО РФ
М.н.с.
zhanna.plakhotskaya@gmail.com

Поступила 15.03.2017

Contribution

Andreev V.P., Plakhotskaya Zh.V. carried out the experimental work, on the basis of the results summarized the material and wrote the manuscript. Andreev V.P., Plakhotskaya Zh.V. have equal author's rights and bear equal responsibility for plagiarism.

Conflict of interests

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

AUTHORS INDEX **Affiliations**

Vladimir P. Andreev
Military Medical Academy
named after S.M. Kirov
Ph.D. (Biology), Associate Professor,
Senior Researcher,
vpandreev@mail.ru

Zhanna V. Plakhotskaya
Military Medical Academy
named after S.M. Kirov
Junior Researcher
zhanna.plakhotskaya@gmail.com

Received 15.03.2017