

УДК 574.583, 574.52, 504.746, 551.35

ВЛИЯНИЕ ХЛОРИДА РТУТИ НА СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА “а” И ФЕОФИТИНА В МОРСКИХ МИКРОВОДОРОСЛЯХ: К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНОСТИ ИЗМЕРЕНИЯ ПОТОКА АВТОТРОФНОГО ФИТОПЛАНКТОНА ПО ДАННЫМ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ ЛОВУШЕК

© 2018 г. Е. М. Беззубова, А. В. Дриц, С. А. Мошаров

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия
e-mail: elena.m.bezzubova@gmail.com, adrits@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2017 г., после доработки 25.01.2018 г.

Для проверки гипотезы о возможной деградации фитопигментов под действием хлорида ртути ($HgCl_2$), используемого в качестве фиксатора материала седиментационных ловушек, было проведено экспериментальное исследование влияния $HgCl_2$ на содержание хлорофилла “а” и феофитина в культурах морских микроводорослей *Conticribra weissflogii* (Mediophyceae), *Tetraselmis viridis* (Chlorodendrophyceae), *Amphidinium carterae* (Dinophyceae), *Nannochloropsis* sp. (Eustigmatophyceae). Показано, что влияние ртути на содержание хлорофилла “а” и феофитина и фотосинтетическую активность различается у разных видов. За время экспозиции (30 сут.) количество фитопигментов у *Amphidinium carterae* и *Conticribra weissflogii* значительно снижалось на фоне увеличения доли феофитина, у *Tetraselmis viridis* — практически не отличалось от контроля, у *Nannochloropsis* sp. — заметно возрастало по сравнению с контролем. У *Nannochloropsis* sp. полное подавление процесса фотосинтеза, в отличие от других видов, происходит не сразу после добавления ртути, а через 24 часа. Скорость деградации фитопигментов под влиянием ртути у представителей диатомовых и динофитовых водорослей практически одинакова.

DOI: 10.7868/S0030157418030152

ВВЕДЕНИЕ

Процесс биоседиментации в морских экосистемах — важнейший фактор подготовки, транспортировки и отложения взвешенного вещества в донных осадках [2]. Для предотвращения биодеградации вещества ловушек при длительной экспозиции применяются различные фиксаторы, среди которых наиболее часто используется раствор сулемы ($HgCl_2$) [20, 38]. В своей работе Ли с соавторами [19] продемонстрировали, что при концентрации хлорида ртути 180 мкмоль практически полностью останавливается бактериальная активность в пробах из седиментационных ловушек и, в отличие от таких фиксаторов, как формальдегид и хлороформ, $HgCl_2$ не приводит в пробу органический углерод [39].

Ртуть относится к тяжелым металлам с высокой биологической активностью. Изучению токсического воздействия ртути на культуры морских микроводорослей и на содержание в клетках хлорофилла “а” (хл “а”), посвящено множество работ [27, 29, 30, 31, 39]. В частности было показано, что количество хл “а”, в культуре диатомовых водорослей *Thalassiosira pseudonana* под действием хлорида ртути уменьшилось в 4 раза через 30 суток экспозиции [21]. При оценке концентрации

фитопигментов (хл “а” и феофитина) в материале седиментационных ловушек, используемой в качестве характеристики потока автотрофного фитопланктона [1, 11, 17, 20, 37, 38], возможная деградация фитопигментов в присутствии хлорида ртути, как правило, не учитывается. Вместе с тем, в работе [38] было показано, что в материале ловушек с разными фиксаторами, в том числе хлоридом ртути, происходит значительное снижение концентрации фитопигментов. С другой стороны, согласно [18] достоверных изменений содержания растительных пигментов в материале ловушек при добавлении хлорида ртути не наблюдалось. Можно предположить, что одна из причин противоречивости этих результатов — различие в характере воздействия $HgCl_2$ на разные виды планктонных водорослей, отмечавшееся ранее в ряде работ [24, 26, 29].

Целью данной работы была проверка этого предположения на разных видах морских планктонных водорослей и, в случае обнаружения изменений количества фитопигментов под воздействием $HgCl_2$, количественное описание этих изменений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала в работе использовали альгологически чистые культуры морских микроводорослей *Conticribra weissflogii* (Mediophyceae), *Tetraselmis viridis* (Chlorodendrophyceae), *Amphidinium carterae* (Dinophyceae), *Nannochloropsis* sp. (Eustigmatophyceae). Культуры *Amphidinium carterae*, *Tetraselmis viridis* и *Conticribra weissflogii* культивировали на искусственной морской воде с соленостью 17‰, *Nannochloropsis* sp. — на искусственной морской воде с соленостью 35‰.

Было проведено 2 серии опытов по схеме “эксперимент-контроль”. В первой серии опытов в течение 30 суток после добавления хлорида ртути изучалась временная динамика концентрации хл “а” и феофитина и переменной флуоресценции. Культуры каждого вида водорослей разливали в 2 флакона, объемом 100 мл. В один флакон (экспериментальная линия) добавляли раствор $HgCl_2$ в конечной концентрации 0.1% (74 мкг/мл), другой флакон, без добавления $HgCl_2$ служил контролем (контрольная линия). Флаконы инкубировались в темноте при температуре 4–5 °С. Концентрацию хл “а” и феофитина определяли флуорометрически [13]. Пробы культуры объемом 3 мл фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F при разрежении не более 0.3 атм. Для проведения экстракции хл “а” фильтры помещали в 90% ацетон и выдерживали при температуре 4–5 °С в темноте в течение 24 ч. Затем определяли флуоресценцию экстрактов с использованием флуориметра Trilogy (Turner Designs, США) [3]. Измерения производили в трех повторностях для каждой культуры через 0, 1, 3, 6, 24 часа (1-е сутки) и на 2, 6, 21 и 31 сутки экспозиции.

Во второй серии опытов на культуре *Nannochloropsis* sp. оценивалось изменение количества фитопигментов в зависимости от концентрации $HgCl_2$. В опытные флаконы добавляли раствор хлорида ртути в конечной концентрации 0.1, 0.3 и 1%. Определение количества фитопигментов проводилось по описанной выше схеме через 1-, 2-, 6-, 21- и 31-е сутки после добавления $HgCl_2$.

Параллельно с измерением концентрации пигментов проводилось определение относительной переменной флуоресценции в культурах с помощью РАМ-флуориметра МЕГА-25. Измерялось соотношение интенсивности флуоресценции хлорофилла при насыщающем фотосинтез возбуждающем свете (максимальный выход флуоресценции, Fm) и при слабой вспышке возбуждающего света (минимальный выход флуоресценции, Fo). Измерения флуоресцентных параметров были выполнены в пробах, выдержанных в темноте в течение часа. Эффективность первичных процессов фотосинтеза (Fv/Fm) рассчитывалась по формуле

$Fv/Fm = (Fm - Fo)/Fm$ [16]. Достоверность различий рассчитывалась в программе “Статистика” с использованием критерия Манна-Уитни [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние хлорида ртути на концентрацию фитопигментов у разных видов микроводорослей. *Amphidinium carterae*. Суммарное количество хл “а” и феофитина в экспериментальной (C_0) и контрольной (C_k) линиях практически не различалось в течение первых 3-х часов эксперимента (различия недостоверны, $p > 0.05$) (рис. 1а). При этом сразу после добавления ртути происходит процесс феофитинизации: доля феофитина в экспериментальной линии по сравнению с контрольной линией опыта снизилась на 20%, на 21-е сутки на 43% (различия достоверны, $p < 0.05$) (рис. 1б). На 31 сутки снижение C_0 относительно C_k составляло 53% (различия достоверны, $p < 0.05$). Доля феофитина в контрольной линии с 1-е по 31-е сутки не превышала 15%, в то время как в экспериментальной линии доля феофитина увеличилась к концу опыта до 81%. Уменьшение количества фитопигментов в зависимости от времени экспозиции (t, сут) носит экспоненциальный характер (рис. 2) и описывается уравнением:

$$C_0 = 808e^{-0.022t}, r^2 = 0.70, n = 21.$$

***Conticribra weissflogii*.** В течение первых 24 часов экспозиции отмечается постепенное снижение C_0 относительно C_k (различия достоверно для 3-го и 6-го часов экспозиции, $p < 0.05$) (рис. 3а). Через 24 часа среднее значение C_0 ниже C_k на 21%, но различия не достоверны ($p > 0.1$). На 6-е сутки суммарная концентрация хл “а” и феофитина в эксперименте составила 32.8% по сравнению с контролем (рис. 3б). Далее наблюдалось стабильное снижение C_0 относительно C_k : 41% на 21-е сутки экспозиции, 46% на 31-е сутки измерений (различия достоверны, $p < 0.05$). Доля феофитина в контрольной линии не превышала 5%. В экспериментальной линии, сразу после добавления хлорида ртути феофитин составлял 13%, через сутки — 20%, а на 21 и 31 сутки эксперимента — около 50%. Уменьшение количества фитопигментов в зависимости от времени экспозиции (t, сут) носит экспоненциальный характер (рис. 2) и описывается уравнением:

$$C_0 = 1270^{-0.021t}, r^2 = 0.83, n = 21.$$

***Tetraselmis viridis*.** В течение первых 6 часов суммарная концентрация хл “а” и феофитина в экспериментальной и контрольной линиях достоверно не различалась ($p > 0.1$) (рис. 4а). Через 24 часа значение C_0 снизилось до 73% по отношению к C_k . Начиная

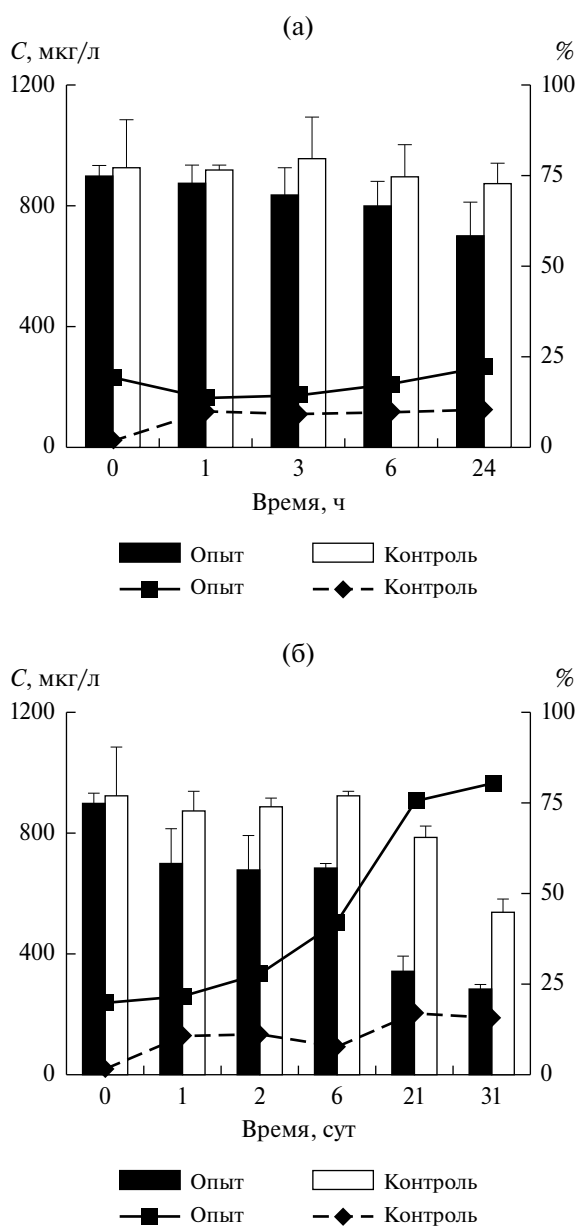


Рис. 1. Изменения суммарной концентрации фитопигментов (столбцы, С) и доли феофитина (линии, %) в экспериментальной (0.1% $HgCl_2$) и контрольной линиях опыта с культурой *Amphidinium carterae*. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента.

с 2 суток по 21 сутки различие величин недостоверно ($p > 0.1$), на 21-е сутки показатель C_0 превысил значение C_k на 32% ($p < 0.05$) (рис. 4б). Доля феофитина была практически одинакова в контрольной и экспериментальной линиях в течение всей экспозиции и составляла 31–54% (рис. 4).

***Nannochloropsis* sp.** В течение первых 3 часов после добавления хлорида ртути суммарная концентрация хл “а” и феофитина в контрольной

и экспериментальной линиях достоверно не различалась ($p > 0.1$) (рис. 5а). Через 24 часа после добавления ртути отмечалось увеличение C_0 на 70% относительно C_k . На вторые сутки экспозиции (рис. 5б) увеличение суммы фитопигментов экспериментальной линии опыта составило 77% по сравнению с контрольной линией. С 6 по 31-е сутки опыта наблюдалось незначительное снижение суммы фитопигментов в экспериментальной линии, однако показатель C_0 оставался выше C_k вплоть до окончания эксперимента. Различия были достоверны на протяжении всего периода измерений ($p < 0.05$). Феофитин в контрольной линии в течение всей экспозиции отсутствовал. В экспериментальной линии появление феофитина (13%) отмечалось только на 6 сутки. На 21 сутки его доля составляла 45%, на 31 сутки – 55% (рис. 5б).

Влияние хлорида ртути на относительную переменную флуоресценцию у разных видов микроводорослей. В культурах *Amphidinium carterae*, *Conticribra weissflogii*, *Tetraselmis viridis* сразу после добавления ртути показатель относительной переменной флуоресценции (F_v/F_m) снижался до нуля. В контрольной линии этот показатель либо не изменялся в течение всего эксперимента (*C. weissflogii*, *T. viridis*), либо постепенно снижался с 0.57 до 0.23 к концу эксперимента (*A. carterae*). В экспериментальной линии с *Nannochloropsis* sp. отмечалось двухкратное снижение фотосинтетической активности в течение первых 24 часов экспозиции, на 2 сутки измерений показатель относительной переменной флуоресценции (F_v/F_m) снижался до практически нуля (рис. 6). В контрольной линии этот

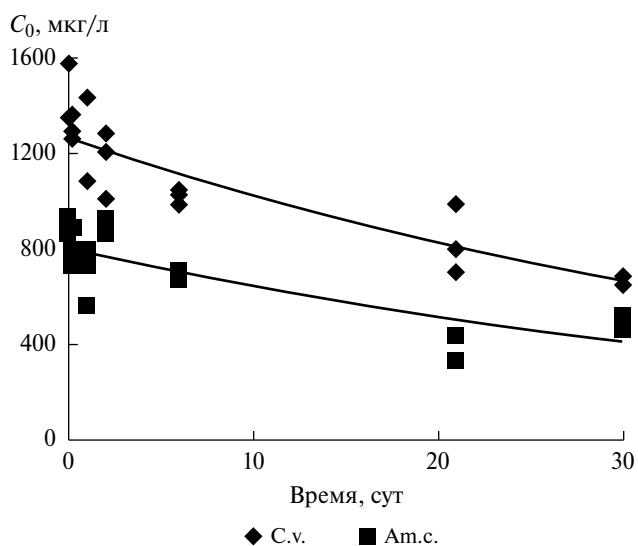


Рис. 2. Уменьшение суммарной концентрации хл “а” и фитопигментов (C_0) под действием хлорида ртути в опытах с культурами *Amphidinium carterae* (Am.c.) и *Conticribra weissflogii* (C.v.).

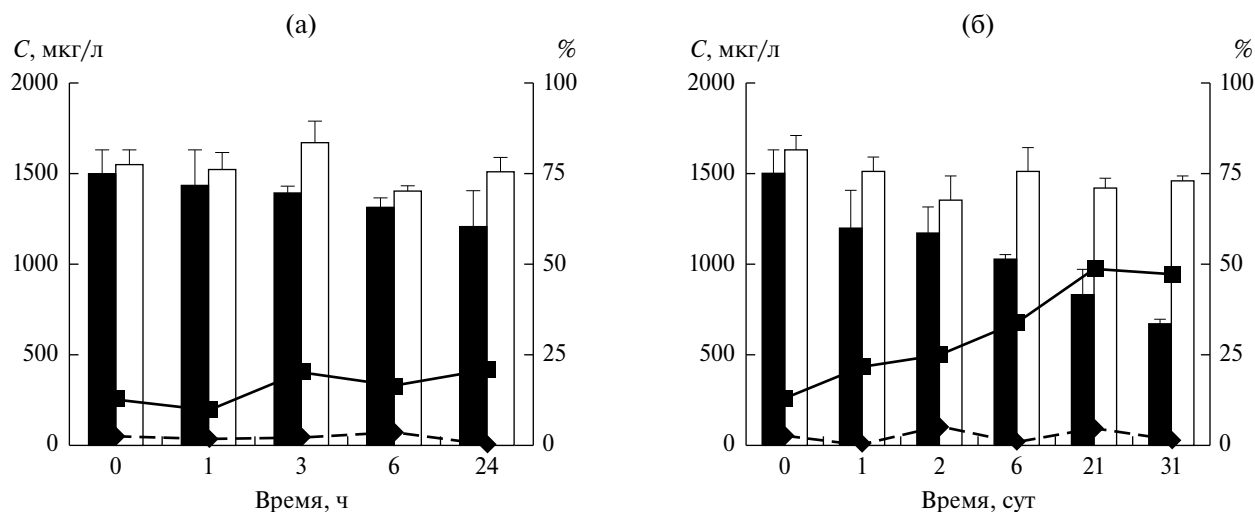


Рис. 3. Изменения суммарной концентрации фитопигментов (столбцы, С) и доли феофитина (линии, %) в экспериментальной (0.1% HgCl₂) и контрольной линиях опыта с культурой *Conticribra weissflogii*. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента. Обозначения см. рис. 1.

показатель практически не менялся на протяжении 6 суток, и только на 21 сутки снижался на 30%.

Влияние концентрации хлорида ртути. Результаты экспериментов с разной концентрацией хлорида ртути, выполненных на культуре *Nannochloropsis* sp., показаны на рис. 7. При измерениях проведенных сразу после добавления HgCl₂ отмечалось увеличение суммы фитопигментов в экспериментальной линии с концентрацией ртути 1% на 31–42% по сравнению с прочими линиями опыта (рис. 7а). Через 24 часа при всех концентрациях ртути отмечалось заметное увеличение суммы фитопигментов на 53–74% по сравнению с контрольной линией.

На 2-, 6- и 21-е сутки концентрация фитопигментов во всех трех экспериментальных линиях была также выше по сравнению с контролем. На 31-е сутки концентрация фитопигментов в контрольной линии увеличилась почти в 5 раз и даже несколько превысила значения С₀ для всех экспериментальных линий. Изменения концентрации фитопигментов в экспериментальной линии с концентрацией HgCl₂ 0.1 и 0.3% относительно контрольной линии достоверны (p < 0.05) через 24 часа после экспозиции и в дальнейшем на протяжении всего периода измерений. При концентрации HgCl₂ 1% различия достоверны на протяжении всего эксперимента (p < 0.05), за исключением 6-х

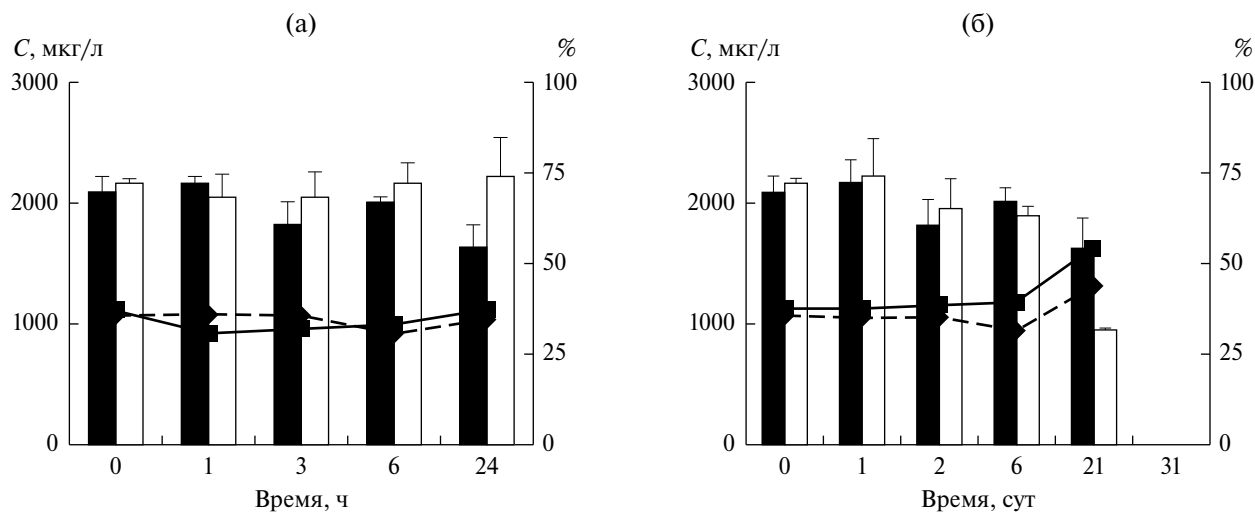


Рис. 4. Изменения суммарной концентрации фитопигментов (столбцы, С) и доли феофитина (линии, %) в экспериментальной (0.1% HgCl₂) и контрольной линиях опыта с культурой *Tetraselmis viridis*. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента. Обозначения см. рис. 1.

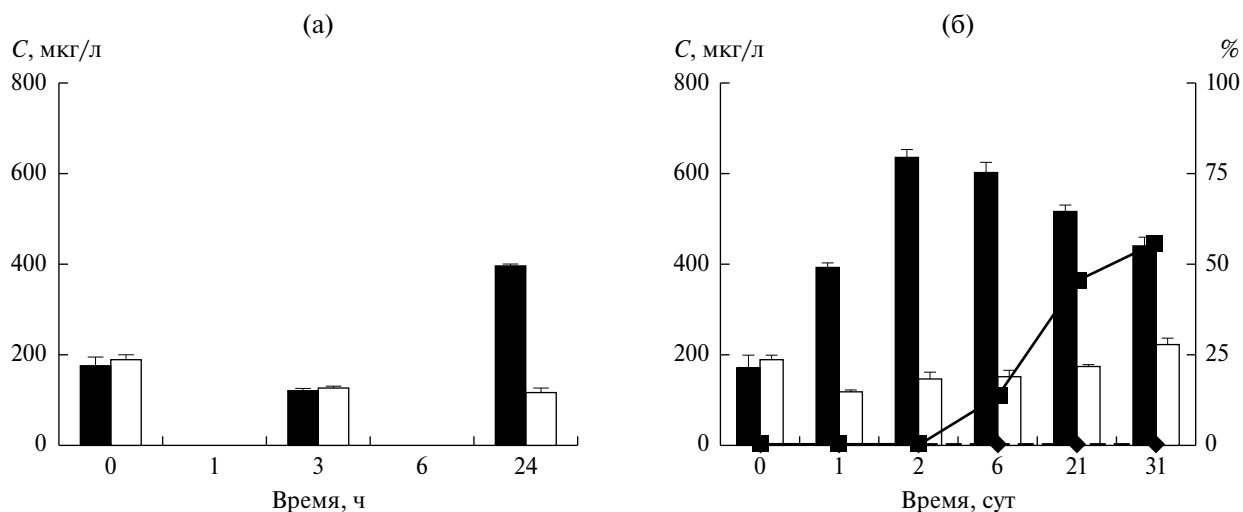


Рис. 5. Изменения суммарной концентрации фитопигментов (столбцы, С) и доли феофитина (линии, %) в экспериментальной (0.1% HgCl₂) и контрольной линиях опыта с культурой *Nannochloropsis* sp. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента. Обозначения см. рис. 1.

суток экспозиции. Доля феофитина в контрольной линии на протяжении всего эксперимента была равна нулю, за исключением 2 суток экспозиции (рис. 7б). В экспериментальной линии при концентрации хлорида ртути 0.1 и 0.3% заметное увеличение доли феофитина до 25–50% отмечалось на 6 сутки. К концу опыта доля феофитина составляла 60%. При самой высокой концентрации доля феофитина увеличивалась с 10% в первые сутки до 70–80% в конце экспозиции.

Относительная переменная флуоресценция *Nannochloropsis* sp. после добавления ртути снижалась практически до нулевых значений при всех концентрациях хлорида ртути в течение первых 24 часов (рис. 8). Незначительное увеличение этого показателя отмечалось на 21-е сутки при концентрации ртути 0.3 и 1%, однако на 31-е сутки эксперимента значение F_v/F_m уменьшилось до нуля. В контрольной линии значение F_v/F_m постепенно снижалось к концу экспозиции.

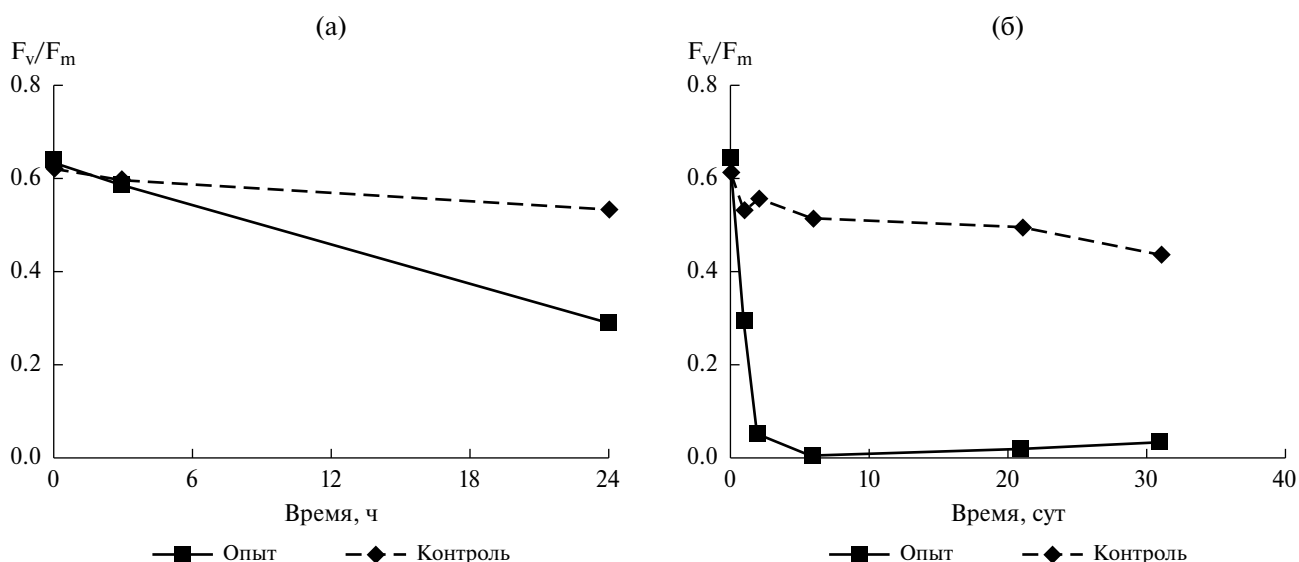


Рис. 6. Изменения относительной переменной флуоресценции (F_v/F_m) в экспериментальной (0.1% HgCl₂) и контрольной линиях опыта с культурой *Nannochloropsis* sp. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента.

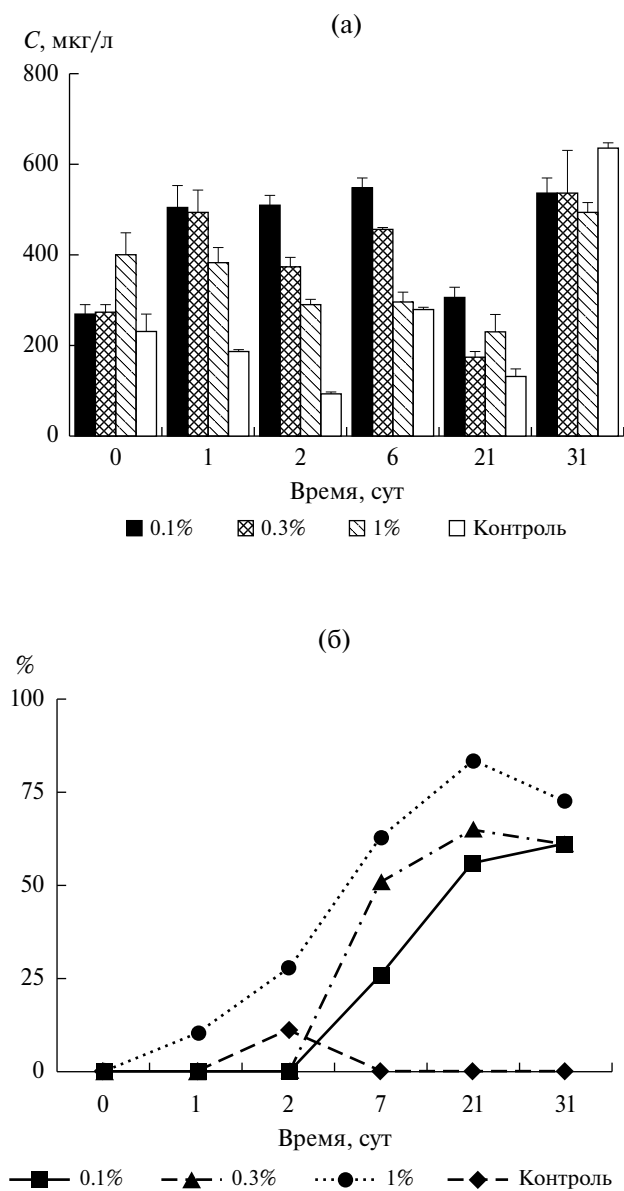


Рис. 7. Изменения суммарной концентрации фитопигментов (С) (а) и доли феофитина (%) (б) в культуре *Nannochloropsis* sp. при разной концентрации HgCl₂.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно многочисленным исследованиям [24, 25, 31] даже незначительные концентрации тяжелых металлов (Hg, As, Cd, Pb, Cr) отрицательно сказываются на клетках микроводорослей, вызывая нарушение фотосинтеза, прекращение деления клеток, ингибирование активности ферментов. Хотя тяжелые металлы, как правило, отрицательно влияют на культуры микроводорослей, в ряде работ [10, 34] также указывается их стимулирующая роль при культивировании микроводорослей.

Результаты нашего исследования показали, что ртуть по-разному действует на различные виды микроводорослей. У представителей диатомовых водорослей и динофлагеллят после 30 сут. экспозиции отмечено двукратное уменьшение суммарной концентрации хл “а” и феопигментов, что указывает на деградацию фитопигментов под действием HgCl₂. Аналогичное действие тяжелых металлов на физиологические характеристики (скорость роста, количество хл “а”) разных видов этих групп водорослей было описано в работах [21, 29, 31, 35]. В наших опытах скорость снижения суммы хл “а” и феофитина под влиянием хлорида ртути у диатомовых и динофлагеллят практически одинакова: экспоненциальный коэффициент равен 0.021 и 0.022, соответственно. Можно предположить, что у представителей этих групп фитопланктона, попавших в седиментационные ловушки, процесс деградации фитопигментов под действием хлорида ртути идет с такой же скоростью. Подтверждением этого предположения служит тот факт, что по нашим данным после добавления хлорида ртути в нефиксированный материал ловушек, экспонированных в Восточно-Сибирском море на станции с доминированием диатомовых водорослей на глубинах 20 м и 35 м, изменения количества фитопигментов описываются уравнениями $C_0 = 16.4e^{-0.028t}$ ($r^2 = 0.32, n = 18$) и $C_0 = 27.9e^{-0.020t}$ ($r^2 = 0.45, n = 17$), соответственно. Используя коэффициенты, полученные в экспериментах с культурами и с материалом ловушек, количество фитопигментов в ловушках (F) с учетом их деградации за время экспозиции (t) при постоянной скорости вертикального потока можно рассчитать по уравнению [18]:

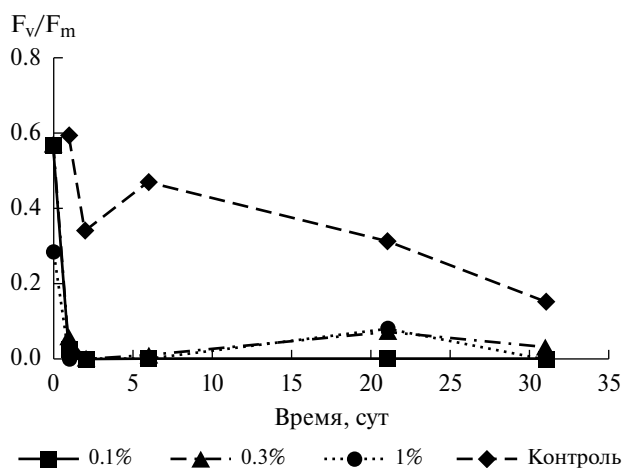


Рис. 8. Изменения относительной переменной флуоресценции (F_v/F_m) в опытах с *Nannochloropsis* sp. при разной концентрации HgCl₂. (а) – в течение первых суток экспозиции, (б) – в течение всего эксперимента.

$$F = (0.023 \pm 0.003) x_t / (1 - e^{-(0.023 \pm 0.003)t}),$$

где x_t — количество фитопигментов, измеренное в материале ловушек.

Следует отметить, что это уравнение предполагает постоянство скорости вертикального потока и может быть использовано при исследовании пространственно-временной изменчивости вклада автотрофных водорослей в вертикальный транспорт органического вещества в тех районах Мирового океана, где доминирующими группами сообщества фитопланктона являются диатомовые и динофитовые водоросли.

Совершенно иная картина наблюдалась в опытах с зелеными микроводорослями. Количество фитопигментов *Tetraselmis viridis* после добавления ртути практически не изменялось на протяжении всего эксперимента. Подобный эффект резистентности микроводорослей рода *Tetraselmis* к воздействию металлов и металлоидов выявлен в различных исследованиях. В обзоре [24], описывающем влияние различных металлов и их соединений на микроводоросли, отмечается резистентность *Tetraselmis suecica* к воздействию наночастиц ZnO при концентрации 100 мг/л. В публикации [33] описывается влияние цинка и меди на вид *Tetraselmis chuii*. Авторы отмечают увеличение скорости роста культуры по сравнению с контролем после добавления меди при концентрации 5–10 мг/л и цинка при концентрации 5–15 мг/л. Одним из механизмов нейтрализации действия металлов на микроводоросли является адсорбция металлов на поверхности клеточной стенки, содержащей различные функциональные группы, связывающие положительно заряженные ионы тяжелых металлов (карбоксил, гидроксил, фосфат, амино-, сульфгидрил) [12, 19, 8]. Отсутствие изменений количества фитопигментов у *T. viridis* в присутствии HgCl₂ может быть объяснено особенностями строения клеточной оболочки водорослей этого рода, в состав которой входят полисахариды [6] способные эффективно адсорбировать ионы тяжелых металлов [4, 9].

Неожиданными оказались результаты, полученные в экспериментах с микроводорослью *Nannochloropsis* sp.: добавление ртути, начиная с 24 часов и до последнего дня экспозиции, приводило к значительному увеличению концентрации фитопигментов даже при высоких концентрациях HgCl₂. Причем, в первые двое суток это увеличение происходило исключительно за счет роста количества хл “а”, т.к. феофитин в экстрактах отсутствовал. Возможно, причина полученных результатов кроется в особенностях метаболизма клеток водорослей этого рода. Известно, что *Nannochloropsis* может накапливать значительное количество липидов (до 60% от сухого веса клетки), что значительно больше, чем у большинства таксонов микроводорослей [22]. Процесс

накопления происходит на фоне снижения скорости роста водорослей при неблагоприятных или стрессовых условиях (дефицит биогенных элементов, низкая освещенность, присутствие токсикантов, в том числе тяжелых металлов) [5, 7, 14, 36]. В недавней работе [5] приведены фотографии клеток *Nannochloropsis gaditana*, из которых видно, что при дефиците азота, наряду с увеличением объема жировой капли в клетке, значительно увеличивается объем хлоропластов. Увеличение объема хлоропластов и числа гран в них также отмечалась не только при дефиците азота, но и в условиях низкой освещенности [12, 32]. Поскольку объем хлоропластов и число гран определяет количество молекул хл “а”, можно предположить, что рост хл “а” в наших экспериментах с *Nannochloropsis* в присутствии хлорида ртути является одним из проявлений акклимации этих водорослей к стрессовым условиям. Интересно, что в опытах с разными концентрациями HgCl₂ многократное увеличение хл “а” было также отмечено в контрольной линии в конце экспозиции. Не исключено, что это также реакция на неблагоприятные условия при содержании культуры в темноте и при низкой температуре, которая проявлялась только через 30 суток.

Известно, что одним из проявлений действия тяжелых металлов на микроводоросли является подавление процессов фотосинтеза [8, 27, 28]. Наши данные также свидетельствуют о том, что HgCl₂ ингибирует фотосинтетическую активность фотосинтетического аппарата. В опытах с культурами *Amphidinium carterae*, *Conticribra weissflogii*, *Tetraselmis viridis* подавление активности происходило сразу после добавления HgCl₂. В отличие от этих видов, у *Nannochloropsis* показатель фотосинтетической активности в течение 3 часов после добавления хлорида ртути практически не отличался от контроля. Заметное снижение было отмечено только к концу первых суток, а полное ингибирование процесса фотосинтеза было отмечено на вторые сутки экспериментов. Эти результаты — свидетельство того, что ртуть по-разному влияет не только на содержание фитопигментов, но и на функциональные характеристики разных видов морских микроводорослей.

ВЫВОДЫ

1. Влияние ртути на содержание хл “а” и феофитина и фотосинтетическую активность различается у разных видов морских микроводорослей. У *Amphidinium carterae* и *Conticribra weissflogii* количество фитопигментов значительно снижалось на фоне увеличения доли феофитина, у *Tetraselmis viridis* — практически не отличалось от контроля, у *Nannochloropsis* sp. — заметно возрастало по сравнению с контролем. У *Nannochloropsis* sp. полное подавление процесса фотосинтеза, в отличие от

других видов, происходит не сразу после добавления ртути, а через 24 часа.

2. Скорость деградации фитопигментов под влиянием ртути у представителей диатомовых и динофитовых водорослей практически одинакова.

3. При количественных оценках вертикального потока автотрофных водорослей по данным измерений хл “а” и феофитина в материале ловушек после длительной экспозиции необходимо учитывать видовой состав фитопланктона.

Авторы благодарят ведущего научного сотрудника кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ Т.А. Белевич за подготовку культур морских микроводорослей.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФАНО РФ (тема № 0149-2018-0035). Эксперименты и анализ данных проводились при финансовой поддержке грантов РФФИ (проект № 14-50-00095) и РФФИ (проект № 16-05-00037).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кравчишина М.Д., Лисицын А.П., Леин А.Ю. Первые результаты определения концентрации хлорофилла “а” и его производных в системе рассеянное осадочное вещество-наил-донный осадок в Каспийском море // Докл. РАН. 2016. Т. 467. № 1. С. 95–100.
2. Лисицын А.П. Процессы океанской седиментации // Литология и геохимия. М.: Наука, 1978. 391 с.
3. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2007 г. // Океанология. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
4. Шнюкова Е.И. Аккумуляция ионов тяжелых металлов экзополисахаридами *Nostoc linckia* (Roth) Born et. Flach (Cyanophyta) // Альгология. 2005. Т. 15. № 2. С. 172–180.
5. Ajjawi I. I., Verruto I. J., Aquil M. et al. Lipid production in *Nannochloropsis gaditana* is doubled by decreasing expression of a single transcriptional regulator // Nature Biotechnology. 2017. V. 35. P. 647–652.
6. Becker B., Melkonian M. The cell wall (theca) of *Tetraselmis striata* (Chlorophyta): Macromolecular composition and structural elements of the complex polysaccharides // J. of Phycology. 1998. V. 34. № 5. P. 779–787.
7. Boussiba S.V.A., Cohen Z., Avissar Y. Lipid and biomass production by the halotolerant microalga *Nannochloropsis salina* // Biomass. 1987. V. 12. P. 37–47.
8. Clijsters H., Van Assche F. Inhibition of photosynthesis by heavy metals // Photosynth. Res. 1985. V. 7. P. 31–40.
9. Dogra B., Amna S., Park Y. et al. Marine Microalgae *Tetraselmis* Species // Macromolecular Research. 2017. V. 25. P. 172–179.
10. El-Sheekh M.M., el-Naggar A.H., Osman M.E.H. et al. Effect of cobalt on growth, pigments and the photosynthetic electron transport in *Monoraphidium minutum* and *Nitzschia perminuta* // Braz. J. Plant Physiol. 2003. V. 15. P. 159–166.
11. Engel A., Wagner H., Le Moigne F.A. C. et al. Particle export fluxes to the oxygen minimum zone of the eastern tropical North Atlantic // Biogeosciences. V. 14. P. 1825–1838.
12. Fisher T., Berner T., Iluz D. et al. The kinetics of the photoacclimation response of *Nannochloropsis* sp. (*Eustigmatophyceae*): a study of changes in ultrastructure and PSU density // J. Phycol. 1998. V. 34. P. 818–824.
13. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // Oikos. 1978. V. 30. P. 438–447.
14. Hu Q., Sommerfeld M., Jarvis E. et al. Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: Perspectives and advances // Plant J. 2008. V. 54. P. 621–639.
15. Knauer K., Hemond H. Accumulation and reduction of arsenate by the freshwater green alga *Chlorella* sp. (Chlorophyta) // J. Phycol. 2000. V. 36. P. 506–509.
16. Kolber Z., Falkovski P.G. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ // Limnol. Oceanogr. 1993. V. 38. № 8. P. 1646–1665.
17. Lalande C., Nöthig E.-M., Somavilla R. et al. Variability in under-ice Export fluxes of biogenic matter in the Arctic Ocean, Global // Biogeochem. Cycles, 2014. V. 28. P. 1–13.
18. Lamborg C.H., Buesseler K.O., Valdes J. The flux of bio- and lithogenic material associated with sinking particles in the mesopelagic “twilight zone” of the northwest and North Central Pacific Ocean // Oceanography. 2008. V. 55. Issues 14–15. P. 1540–1563.
19. Lee C., Hedges J.I., Wakeham S.G. et al. Effectiveness of various treatments in retarding microbial activity in sediment trap material and their effects on the collection of swimmers // Limnol. Oceanogr. 1992. V. 37. P. 117–130.
20. Lee C., Wakeham S. G., Hedges J.I. Composition and flux of particulate amino acids and chloropigments in equatorial Pacific seawater and sediments // Deep-Sea Res. I. 2000. V. 47. P. 1535–1568.
21. Liu Z., Lee C., Wakeham S.G. Effects of mercuric chloride and protease inhibitors on degradation of particulate organic matter from the diatom *Thalassiosira pseudonana* // Organic Geochemistry. 2006. V. 37. Issue 9. P. 1003–1018.
22. Ma X.-N., Chen T.-P., Yang B. et al. Lipid Production from *Nannochloropsis* // Mar. Drugs. 2016. V. 14. P. 1–18.
23. Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // Annals of Mathematical Statistics. 1947. V. 18. P. 50–60.

24. *Miażek K., Iwanek W., Remacle C. et al.* Effect of Metals, Metalloids and Metallic Nanoparticles on Microalgae Growth and Industrial Product Biosynthesis: A Review // *Int. J. Mol. Sci.* 2015. V. 16. P. 23929–23969.
25. *Monteiro C.M., Castro P.M.L., Malcata F.X.* Metal uptake by microalgae: Underlying mechanisms and practical applications // *Biotechnol. Prog.* 2012. V. 28. P. 299–311.
26. *Mora B., Fabregas J.* The effect of inorganic and organic mercury on growth kinetics of *Nitzschia acicularis* W. Sm. and *Tetraselmis suecica* Butch // *Can. J. Microbiol.* 1980. V. 26. P. 930–937.
27. *Murthy S.D. S., Sabat S.C., Mohanty P.* Mercury induced inhibition of photosystem II activity and changes in the emission of fluorescence from phycobilisomes in intact cells of the cyanobacterium, *Spirulina platensis* // *Plant Cell Physiol.* 1989. V. 30. P. 1153–1157.
28. *Murthy S.D. S., Bukhov N.G., Mohanty P.* Mercury induced alterations of chlorophyll a fluorescence kinetics in Cyanobacteria: multiple effect of mercury on electron transport // *J. of Photochemistry and Photobiology, B: Biology.* 1990. V. 6. P. 373–380.
29. *Musika C., Thongra-ar W., Chomrung A.* Toxicity of mercury and copper to marine phytoplankton, *Dunaliella salina*, *Tetraselmis* sp. and *Chaetoceros calcitrans* // *Songklanakarin J. Sci. Technol.* 2005. V. 27. № 4. P. 915–928.
30. *Sacan M.T., Oztay F., Bolkent S.* Exposure of *Dunaliella tertiolecta* to lead and aluminum: Toxicity and effects on ultrastructure // *Biol. Trace Elem. Res.* 2007. V. 120. P. 264–272.
31. *Shanab S., Essa A., Shalaby E.* Bioremoval capacity of three heavy metals by some microalgae species (Egyptian Isolates) // *Plant Signaling & Behavior.* 2012. V. 7. P. 1–8.
32. *Sukenik A., Carmeli Y., Berner T.* Regulation of fatty acid composition by irradiance level in the eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp. // *J. Phycol.* 1989. V. 25. P. 686–692.
33. *Taha H.M., Said H.A.* Effect of Zinc and Copper toxicity on growth and some metabolites of the green alga *Tetraselmis Chuii* butcher // *J. Exp. Biol. (Bot.).* 2012. V. 8. № 2. P. 183–192.
34. *Torres E.M.* Microalgae Sorption of Ten Individual Heavy Metals and their Effects on Growth and Lipid Accumulation // *All Graduate Theses and Dissertations.* Utah State University, 2016. 65 p.
35. *Veerapandiyan N., Lenin T., Sampathkumar P. et al.* Acute toxicity on growth and chl_a content of diatom *Odontella aurita* // *Int.J.Sci.Invention Today.* 2014. V. 3. № 6. P. 725–736.
36. *Wagenen J.V., Miller T.W., Hobbs S. et al.* Effects of Light and Temperature on Fatty Acid Production in *Nannochloropsis Salina* // *Energies.* 2012. V. 5. P. 731–740.
37. *Wagner H., Le Moigne F. A. C., Wilson S.T.* Particle export fluxes to the oxygen minimum zone of the eastern tropical North Atlantic // *Biogeosciences.* 2017. V. 14. P. 1825–1838.
38. *Wakeham S.G., Hedges J.I., Lee C. et al.* Effects of poisons and preservatives on the composition of organic matter in a sediment trap experiment // *J. Mar. Res.* 1993. V. 51. P. 669–696.
39. *Zhanfei L., Lee C., Wakeham S.G.* Effects of mercuric chloride and protease inhibitors on degradation of particulate organic matter from the diatom *Thalassiosira pseudonana* // *Organic Geochemistry.* 2006. V. 37. Issue 9. P. 1003–1018.

Influence of Mercuric Chloride on Chl-a and Pheophytin Content in Marine Microalgae: Measuring the Flow of Autotrophic Phytoplankton Using Sediment Traps Data

E. M. Bezzubova, A. V. Drits, S. A. Mosharov

The present work aimed to study the influence of mercuric chloride (HgCl₂) on pigment content (chlorophylls “a” and pheophytin) in sediment traps on the basis of experimental data. The marine microalgal cultures of *Conticribra weissflogii* (Mediophyceae), *Tetraselmis viridis* (Chlorodendrophyceae), *Amphidinium carterae* (Dinophyceae), *Nannochloropsis* sp. (Eustigmatophyceae) were used. The obtained results revealed that the influence of mercury on pigment content as well as on photosynthetic activity was different in different species. The considerable decrease in phyto-pigments content was observed in *Amphidinium carterae* and *Conticribra weissflogii*, while the proportion of pheophytin increased. The pigment content of *Tetraselmis viridis* was not different from the control line, while for *Nannochloropsis* sp. the increase in pigment concentration was noticed. The complete immediate inhibition of photosynthetic activity was observed in *Conticribra weissflogii*, *Tetraselmis viridis*, *Amphidinium carterae*, while *Nannochloropsis* sp. responded only after 24 hours of exposition. The pigment degradation rate was almost the same for diatoms and dinoflagellates. The equation for estimating the phyto-pigments content in sediment traps, that takes into consideration the exposition time, is proposed.