

**ТЕМНОВОЕ ДЫХАНИЕ КАК ФАКТОР ПОТЕРИ БИОМАССЫ
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ (ОБЗОР)**

Сделан обзор литературных данных по темновому дыханию микроводорослей как основному фактору потери их биомассы в естественных и искусственных экосистемах. Рассмотрено разнообразие дыхательных процессов водных фототрофов, значимость их влияния на первичную продуктивность. Описано влияние внешних факторов на интенсивность дыхания, а также ее количественное соотношение со скоростью роста микроводорослей.

Ключевые слова: микроводоросли, темновое дыхание, первичная продукция, потеря биомассы.

На долю морских экосистем приходится 50 % углерода, ассимилируемого на всей планете. Из них большая часть (около 75 %) ассимилируется фитопланктоном в открытом океане, остальная – макрофитами и фитопланктоном в прибрежных регионах [2]. В то время, когда в результате человеческой деятельности резко возрастает уровень CO₂ в атмосфере, понимание роли фототрофов в глобальном цикле углерода становится, возможно, более важным, чем когда-либо, и вопрос о точности измерения первичной продукции этих организмов очень важен для понимания их потенциальной роли в ассимиляции и круговороте углерода.

Чистая первичная продукция определяется интенсивностью истинного фотосинтеза за вычетом факторов потери, таких как дыхание, выделение экзометаболических продуктов, выедание, гибель клеток, механическое вымывание, оседание, потеря клеточных компонентов [5, 9]. По сравнению с огромным количеством опубликованных данных об интенсивности первичной продукции планктона, а также о факторах, влияющих на фотосинтез, факторам потери уделялось гораздо меньше внимания, хотя они и оказывают значительное влияние на величину первичной продукции. Среди процессов, протекающих противоположно фотосинтезу, наиболее универсальным и количественно значимым является дыхание фитопланктона. По ранним предварительным оценкам, 40 % углерода, фиксируемого в океанах, теряется при дыхании. В настоящее время принято считать, что количественно интенсивность дыхания фитопланктона составляет 5 – 10 % от уровня фотосинтеза при насыщающем освещении [7, 9]. Несмотря на эти представления, изучению темнового дыхания как фактора потери биомассы уделялось мало внимания, оно практически не учитывалось в системах управляемого культивирования микроводорослей, будь то производство биомассы, очистка сточных вод, конверсия солнечной энергии, или же синтез водорослями биологически активных веществ. Целью данной работы является обобщение и анализ имеющихся литературных данных по темновому дыханию микроводорослей для количественной оценки его роли в деструкции биомассы.

Исследования дыхания микроводорослей берут начало от внедрения *Chlorella* как объекта для изучения фотосинтеза в [6]. Многие из ранних работ, проводившихся с *Chlorella* и другими зелеными водорослями, рассматривали физиологические аспекты дыхания водорослей. Они включают открытие цианидустойчивого дыхания у *Chlorella*, предшествующее первым сообщениям о цианидустойчивом дыхании у сосудистых растений [6].

Если говорить о дыхании в широком смысле как о процессе поглощения кислорода и выделении углекислого газа, то фотолитотрофы обладают наибольшим разнообразием дыхательных процессов. Некоторые из этих кислородпоглощающих реакций светозависимы, или ассоциированы с процессами, происходящими при экспозиции на свету, и включают фотодыхание, активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/ оксигеназы и гликолатоксидазы и пероксидазную реакцию Мелера. Процессы

«темнового дыхания» в традиционном понимании осуществляются за счет активности цитохромоксидазы и альтернативной оксидазы митохондрий, а хлоропластное дыхание, ассоциированное с мембранами тилакоидов, также имеет ассоциированную терминальную оксидазу [2, 12].

Пути фотосинтеза и дыхания тесно сопряжены у всех фототрофов, особенно у цианопрокариот, где эти процессы должны взаимодействовать с азотфиксацией. В клетках эукариот фотосинтез происходит в хлоропластах, а дыхание – в митохондриях. Поскольку эти органеллы могут действовать автономно, новые исследования позволяют обнаружить в них процессы эффективного использования энергии, восстанавливающих эквивалентов и углеродных скелетов. У цианобактерий фотосинтетический транспорт электронов происходит исключительно в тилакоидах, тогда как дыхательный поток электронов осуществляется и в тилакоидах, и в системах плазматической мембраны. Мембрана тилакоида функционирует как внутренняя мембрана хлоропластов, отделяя цитоплазму от люмена. Эти электронтранспортные цепи пересекаются и частично используют одни и те же компоненты в мембране [2, 3, 12].

Интенсивность дыхания фитопланктона используется в гидробиологии для вычисления, как минимум, трех параметров. Во-первых, знание интенсивности дыхательных потерь необходимо для вычисления чистой первичной продукции по результатам измерений валовой первичной продукции. Во-вторых, функциональная взаимосвязь между освещенностью, дыханием и фотосинтезом определяет компенсационную интенсивность освещенности, которая, в свою очередь, используется для вычисления критической глубины. В-третьих, краткосрочное разобщение фотосинтеза и дыхания может приводить к временной зависимости ответной реакции фотосинтез-освещенность. Такая временная зависимость или гистерезис может влиять на оценку первичной продуктивности, полученную путем интеграции статических измерений фотосинтеза в турбулентной толще воды [4, 14].

Потеря биомассы в процессе дыхания имеет особую практическую значимость в биотехнологических производствах. В открытых бассейнах она происходит как в темное время суток, так и в более или менее афотических зонах в течение дня. Количественные характеристики темнового дыхания имеют большое значение для разработки прогностических математических моделей роста микроводорослей. Для этих целей необходимо располагать информацией о влиянии внешних факторов на интенсивность дыхания, а также о количественном соотношении дыхательных процессов с процессами фотосинтеза и роста.

На интенсивность темнового дыхания микроводорослей влияют многие факторы: температура, освещенность и температура во время предшествующей световой экспозиции, время в темноте, концентрация кислорода и экзогенных субстратов, плотность культуры, а также стадия жизненного цикла [7, 11, 13]. Стоит отметить, что в течение темного периода интенсивность дыхания не остается постоянной. Наивысшая интенсивность дыхания наблюдается после периода освещения, причем с увеличением интенсивности предыдущего освещения она возрастает. Это подтверждает тесное сопряжение процессов фотосинтеза и дыхания. Затем интенсивность дыхания снижается и обычно через 8 – 12 ч достигает постоянных значений [7, 8, 10].

Уже долгое время признается важность темнового дыхания в качестве компонента энергетического баланса сосудистых растений, при этом считается, что дыхание составляет 30 – 50 % чистой дневной фотосинтетической продукции [6]. В большинстве случаев считается, что в энергетике микроводорослей дыхание играет меньшую роль, составляя часто лишь около 10 % от уровня фотосинтеза при световом насыщении. Такая разница в интенсивности дыхания для сосудистых растений и микроводорослей в основном наблюдается из-за наличия нефотосинтезирующих тканей у сосудистых растений [1, 6].

Измерения фотосинтеза и дыхания микроводорослей в лабораторных условиях показывают большое непостоянство отношения интенсивности темнового дыхания (r_d) к

максимальному наблюдаемому фотосинтезу (P_m), которое составляет от <0,1 до 0,5 в активно растущих культурах. Разнообразие соотношения $r_d : P_m$ зависит как от таксономической группы микроводорослей, так и от внешних условий. Обычно, отношение $r_d : P_m$ для динофлагеллят высокое (>0,25), у цианобактерий отношение $r_d : P_m$ низкое (<0,1), диатомовые, и зеленые водоросли имеют средние значения [6]. Эти наблюдения предполагают, что роль процесса дыхания в метаболизме клетки выше всего у динофлагеллят, средняя – у других классов водорослей и наименьшая – у цианобактерий.

Уровень темного дыхания микроводорослей, также как у бактерий, простейших, многоклеточных животных и сосудистых растений зачастую оказывается линейно зависимым от их скорости роста [6, 9]. Алгебраически это может быть выражено следующим образом:

$$r_d = r_0 + b\mu,$$

где r_d – интенсивность темного дыхания (сут^{-1}); μ – удельная скорость роста; r_0 (сут^{-1}) – минимальная интенсивность темного дыхания, наблюдаемая при $\mu = 0$; b – безразмерная константа.

Простая модель энергетики роста, которая относит дыхательные затраты к двум компонентам, также линейно соотносит скорость роста и дыхание. Эти компоненты включают метаболические затраты на поддержание, не зависящие от скорости роста (μ), и затраты на синтез биомассы, пропорциональные μ . Эта модель может быть записана следующим образом:

$$\mu_r = \mu_0 + \xi\mu,$$

где μ_r (сут^{-1}) – специфически зависящая от биомассы интенсивность потребления энергии; μ_0 (сут^{-1}) – интенсивность метаболизма поддержания; ξ – безразмерная характеристика затрат на синтез.

Как и у высших растений, дыхание микроводорослей можно условно разделить на «дыхание роста» и «дыхание поддержания» [1, 6]. Метаболизм поддержания включает обновление макромолекул, регуляцию объема и подвижность, а процессы, играющие роль в затратах на клеточный синтез включают поглощение неорганических ионов, включение этих ионов в промежуточные метаболические соединения и синтез из этих соединений структурных и функциональных компонентов клетки [1, 2, 6]. Метаболические затраты на поддержание по определению не зависят от скорости роста, тогда как затраты на синтез описывают дополнительный прирост потребления энергии, необходимый для производства биомассы.

Заключение. Темное дыхание является важнейшим и наиболее универсальным фактором потери биомассы микроводорослей, при этом его интенсивность тесно сопряжена с фотосинтезом и скоростью роста. Изучение количественных характеристик темного дыхания необходимо для построения строгих математических моделей, описывающих рост микроводорослей, как для естественных водных экосистем, так и для управляемых систем культивирования микроводорослей. Однако анализ литературных данных показывает, что удельная интенсивность дыхания при различных условиях может отличаться на порядок. Кинетические характеристики дыхания, а также их взаимосвязь с продукционными характеристиками требуют дальнейшего исследования и уточнения, что может быть осуществлено только с использованием культур микроводорослей в строго контролируемых условиях.

1. *Amthor J. S.* The McCree – de Wit – Penning de Vries – Thornley respiration paradigms: 30 years later // *Ann. Bot.* – 2000. – **86**. – P. 1 – 20.
2. *Beardall J., Inhken S., Quigg A.* Gross and net primary production: closing the gap between concepts and measurements // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2009. - Preprint doi: 10.3354/ame01305 – P. 1 – 10.

3. Cournac L., Latouch G., Cerovic Z. et al. In vivo interactions between photosynthesis, mitorespiration, and chlororespiration in *Chlamydomonas reinhardtii* // Plant Phys. – 2002. – **129**. - P. 1921 - 1928.
4. Eppley R. W., Sharp J. I. Photosynthetic measurements in the central North Pacific: The dark loss of carbon in 24-h incubations // Limnol. and Oceanogr. – 1975. – **20** (6). – P. 981 - 987.
5. Franklin D. J., Brussaard C. P. D., Berges J. A. What is the role and nature of programmed cell death in phytoplankton ecology? // Eur. J. Phycol. – 2006. – **41**:1. – P. 1 - 14.
6. Geider R. J., Osborne B.A. Respiration and microalgal growth: a review of quantitative relationship between dark respiration and growth // New Phytol. – 1989. - **112**. – P. 327 - 341.
7. Grobbelaar J. U., Soeder C. J. Respiration losses in planktonic green algae cultivated in raceway ponds // J. Plankt. Res. – 1985. – **7**, No.4. – P. 497 - 506.
8. Handa N. Carbohydrate metabolism in the marine diatom *Skeletonema costatum* // Mar. Biol. – 1969. – **4**. - P. 208 – 214.
9. Laws E., Caperon J. Carbon and nitrogen metabolism by *Monochrysis lutheri*: measurement of growth-rate-dependent respiration rates // Mar. Biol. – 1976. – **36**. – P. 85 - 97.
10. Markager S., Sand-Jensen K. Patterns of night-time respiration in a dense phytoplankton community under a natural light regime // J. Ecol. - 1989. – **77**. – P. 49 - 61.
11. Qiang H., Guterman H., Richmond A. Physiological characteristics of *Spirulina platensis* (Cyanobacteria) cultured at ultrahigh cell densities // J. Phycol. – 1996. - **32**. - P. 1066 - 1073.
12. Raven J. A., Beardall J. Respiration in aquatic photolithotrophs / Jiorgio P.A., Williams P.J.B. Respiration in aquatic ecosystems. – Oxford: Oxford University Press, 2005.—P. 36 - 46.
13. Torzillo G., Sacchi A., Materassi R. et al. Effect of temperature on yield and night biomass loss in *Spirulina platensis* grown outdoors in tubular photobioreactors // J. Appl. Phycol. – 1991. – **3**. - P. 103 - 109.
14. Weger H. G., Herzig R., Falkowski P.G. et al. Respiratory losses in the light in a marine diatom: measurements by short-term mass spectrometry // Limnol. Oceanogr. – 1989. – **34**, No 7. - P.1153 - 1161.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь, Украина

Получено 15.11.2009

Р. П. Т Р Е Н К Е Н Ш У, А. Л. А В С І Я Н

ТЕМНОВЕ ДИХАННЯ ЯК ФАКТОР ВТРАТИ БІОМАСИ МІКРОВОДОРОСТЕЙ (ОБЗОР)

Резюме

Зроблено огляд літературних даних стосовно темного дихання як головного фактору втрати біомаси мікробіотрофів в природних та штучних екосистемах. Розглянуто різноманіття дихальних процесів водних фототрофів, значність їх впливу на первинну продуктивність. Описано вплив зовнішніх факторів на інтенсивність дихання, а також її кількісне співвідношення зі швидкістю росту мікробіотрофів.

Ключові слова: мікробіотрофі, темнове дихання, первинна продукція, втрата біомаси.

R. P. T R E N K E N S H U, A. L. A V S I Y A N

DARK RESPIRATION AS A BIOMASS LOSS FACTOR OF MICROALGAE (A REVIEW)

Summary

Basing on literature data, the review of dark respiration as a main algae biomass loss factor in natural and artificial ecosystems was made. The diversity of respiration processes of water phototrophs and significance of their influence on primary productivity are considered. Influence of external factors on respiration rate as well as quantitative relationship between respiration rate and growth rate are described.

Keywords: microalgae, dark respiration, primary production, biomass loss.