

*Кисели, Вельсина, Вайва, Арте
дурри, Аюдор, мору, Бейтос Карогах*

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



17

1984

Л. В. СТЕЛЬМАХ

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ АССИМИЛЯЦИОННОГО ЧИСЛА В КУЛЬТУРАХ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Результаты эпизодических наблюдений, выполненных в различных акваториях океана, показывают, что интенсивность фотосинтеза фитопланктона в течение суток изменяется в несколько раз. Максимальные значения наблюдаются в одних случаях утром и во второй половине дня, в других — только в полдень [3]. Предполагают, что ритм фотосинтеза водорослей обусловлен как экзогенными факторами, основным из которых является свет, так и эндогенными [11]. В море эти факторы трудно разделить, поэтому многие исследователи обратились к изучению этого вопроса, используя отдельные виды водорослей, выращенные при естественном или постоянном освещении [1, 11]. Однако параллельных определений интенсивности фотосинтеза при естественных и стационарных условиях не проводилось. Это затрудняет сопоставление результатов и оценку роли экзогенного и эндогенного факторов, отвечающих за изменение этого процесса.

Задача настоящей работы состояла в изучении суточных ритмов интенсивности фотосинтеза и их периода у различных видов водорослей при естественном и постоянном освещении.

В опытах использовали альгологически чистые культуры морских диатомовых (*Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* Pr. Lavr., *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin) и пиропитовых водорослей (*Gymnodinium kowalevskii* Pitz., *Gyrodinium fissum* (Lev.). Kof. et Sw, *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm., *Glenodinium foliaceum* Stein), выращенных в условиях естественного освещения. Инокулят культуры переносили в шестилитровую колбу и разводили питательным раствором Гольдберга [4]. Колбу с водорослями помещали в кювету с проточной водой, расположенную на открытой площадке. Для ослабления солнечной радиации кювету прикрывали марлей. Изменения температуры в опытах составляли 2—4 °C, pH 0,2. В течение 48 ч водоросли адаптировались к условиям освещения. По данным Г. П. Берсеновой [2], перестройка их фотосинтетического аппарата осуществляется за двое суток в условиях чередования светового и темного периодов и в течение суток при непрерывном освещении. Для поддержания постоянной концентрации клеток культуру разводили питательной средой. После адаптационного периода каждые 2 ч в течение дня отбирали аликвоты по 150—200 мл в двух повторностях и фильтровали через мембранные фильтры «Синпор» № 3. Фильтры хранили в эксикаторе при температуре 3 °C в течение недели. Содержание органического углерода в водорослях определяли методом мокрого сжигания [5], хлорофилл «а» — методом, рекомендованным рабочей группой ЮНЕСКО [12]. Ассимиляционное число рассчитывали как отношение прироста органического углерода в единицу времени к среднему за двухчасовой период содержанию хлорофилла «а». При этом принималось, что бактериальная биомасса не превышает 10 % общей биомассы водорослей и бактерий [8]. Освещенность в течение дня каждый час регистрировали люксметром Ю-16. Для перехода от люксов к энерге-

тическим единицам использовали коэффициент $5,72 \cdot 10^{-6}$ кал·см⁻² × × мин⁻¹ ФАР [6].

В условиях непрерывного освещения определение ритма фотосинтеза проводили при интенсивностях света 0,014 и 0,14 кал·см⁻²·мин⁻¹, используя лампы ЛД-40. Культура адаптировалась к этим условиям освещения в течение суток. Затем каждые 3 ч в течение двух суток отбирали пробы для определения хлорофилла «а» и интенсивности

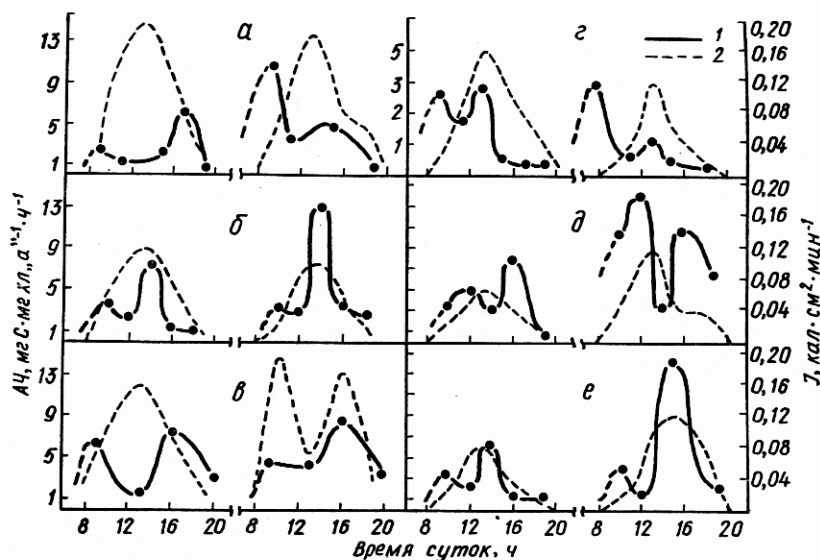


Рис. 1. Суточные ритмы интенсивности фотосинтеза (АЧ) при естественном освещении:

а — *Skeletonema costatum*; б — *Chaetoceros socialis*; в — *Gyrodinium fissum*; г — *Phaeodactylum tricornutum*; д — *Peridinium trochoideum*; е — *Glenodinium foaleaceum*; 1 — интенсивность фотосинтеза; 2 — интенсивность света.

фотосинтеза, которую рассчитывали по изменению концентрации кислорода в светлых и темных склянках.

В условиях естественного освещения интенсивность фотосинтеза (АЧ) у всех исследованных водорослей изменяется в течение светлого времени суток (рис. 1). Первый максимум у большинства видов наблюдается в 8—10 ч, второй — в 13—16 ч. Минимальные величины ассимиляционного числа отмечены от 12 до 14 ч. Период колебаний, т. е. интервал времени между первым и вторым максимумами интенсивности фотосинтеза, у разных видов составлял 4—8 ч (табл. 1). Наиболее продолжительный период (7—8 ч) получен для *S. costatum* и *C. fissum*. У других видов он практически не отличался и в среднем для диатомовых и пирофитовых водорослей равен 5 ч.

В табл. 1 приведены данные по изменению амплитуды ассимиляционного числа, которая рассчитывалась как отношение первого или второго максимума фотосинтеза к минимуму, наблюдаемому в полдень. Как видим, интенсивность фотосинтеза в среднем у двух систематических групп водорослей изменяется в течение дня в 4 раза.

Полуденный максимум интенсивности света и второй пик фотосинтеза либо совпадают по времени, либо смещены один относительно другого на 2—4 ч. Как правило, чем выше солнечная радиация в полдень, тем больше абсолютная величина второго пика интенсивности фотосинтеза.

При перенесении водорослей с естественного света на непрерывный искусственный длительность периода колебаний фотосинтеза увеличилась с 5 до 9—12 ч (табл. 2). Необходимо отметить, что при изменении условий освещения первый максимум фотосинтеза не сместился во времени, тогда как второй наблюдался на 5—8 ч позже (рис. 2). Изме-

Таблица 1. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) за день, изменение амплитуды интенсивности фотосинтеза и периода его колебаний при естественном освещении

Вид водорослей	ФАР за день, кал·см ⁻²		$\frac{A \cdot \tau_{\text{макс}}}{A \cdot \tau_{\text{мин}}}$		Период, ч	
	1-й день	2-й день	1-й день	2-й день	1-й день	2-й день
Bacillariophyta						
Skeletonema costatum	72	60	3,75	2,59	8	6
Phaeodactylum tricornutum	50	28	1,61	9,43	4	5
Chaetoceros socialis	45	40	3,01	4,42	4	—
Pyrrhophyta						
Glenodinium foleaceum	26,60	41,70	3,90	7,70	4	5
Peridinium trochoideum	20	30	2,81	5,28	4	4
Gyrodinium fissum	46	80	5,21	1,95	7	—

ние условий освещения незначительно повлияло на амплитуду ассимиляционного числа. Как при низкой, так и при высокой интенсивности света она изменяется в среднем в 3 раза.

Известно, что водоросли функционируют лучше в условиях чередования светового и темнового периодов, чем при непрерывном освещении. Как отмечают некоторые авторы, в темноте наблюдается увеличе-

Таблица 2. Изменение амплитуды интенсивности фотосинтеза и периода его колебаний при искусственном освещении

Вид водорослей	Интенсивность света, кал·см ⁻² × ×мин ⁻¹	$\frac{A \cdot \tau_{\text{макс}}}{A \cdot \tau_{\text{мин}}}$		Период, ч	
		1-е сутки	2-е сутки	1-е сутки	2-е сутки
Bacillariophyta					
Skeletonema costatum	0,014	1,83	1,94	12	12
Phaeodactylum tricor- nutum	0,014	2,04	7,90	12	9
Pyrrhophyta					
Peridinium trochoideum	0,14	3,04	1,51	12	—
Gymnodinium kowalevskii	0,14	2,10	3,44	12	6

ние активности ферментов, участвующих в фотосинтезе [10]. Этот процесс может способствовать более интенсивному функционированию фотосинтетического аппарата в утренние часы, т. е. в начале светового периода. При естественном освещении первый максимум фотосинтеза водорослей обусловлен, с одной стороны, темновыми процессами, описанными выше, с другой — быстрым увеличением интенсивности света утром.

Снижение интенсивности фотосинтеза в полдень в условиях естественного освещения объясняют световым угнетением или проявлением внутреннего ритма [11]. Световое угнетение фотосинтеза в культурах водорослей обычно наблюдается при интенсивностях света 0,28—0,42 кал·см⁻²·мин⁻¹ [2]. В наших экспериментах уменьшение ассимиляционного числа отмечено при значениях, не превышающих 0,2 кал·см⁻²·мин⁻¹. Таким образом, низкая интенсивность фотосинтеза в полуденные часы не связана со световым угнетением. Однако, как установлено ранее, в полдень делится большая часть клеток водорослей [4] и в это время происходит снижение их фотосинтетической активности [7]. Аналогичная связь между фотосинтезом и митотическим делением обнаружена в популяциях естественного фитопланктона [9]. Понижен-

ная интенсивность фотосинтеза в культурах водорослей в полдень обусловлена, по-видимому, увеличением числа делящихся клеток.

Повышение ассимиляционного числа у водорослей во второй половине дня обусловлено изменениями солнечной радиации, поскольку второй пик фотосинтетической активности совпадает с полуденным максимумом интенсивности света у большинства видов. Величина этого пика определяется, вероятно, не только световой интенсивностью, но и видовыми особенностями водорослей.

В естественных условиях интенсивность света может измениться в течение 1 ч в несколько раз. Такое быстрое ее изменение обуславливает сравнительно небольшой период фотосинтетических колебаний, равный в среднем 5 ч. Перенесение водорослей на непрерывный свет вызывает его увеличение в 2 раза. Сохранение фотосинтетических колебаний при непрерывном освещении может служить подтверждением наличия эндогенной компоненты в ритмах фотосинтеза.

Выводы. 1. Первый и второй максимумы фотосинтеза в морских планктонных водорослях обусловлены экзогенным (световым) фактором. Полуденная депрессия фотосинтеза вызвана, вероятно, увеличением числа делящихся клеток в этот период. 2. Интенсивность фотосинтеза изменяется в среднем в 4 раза при естественном освещении и в 3 раза — при искусственном. Средний период фотосинтетических колебаний в условиях естественного освещения равен 5 ч. В условиях непрерывного освещения ритмы фотосинтеза водорослей сохраняются, но период колебаний увеличивается в 2 раза.

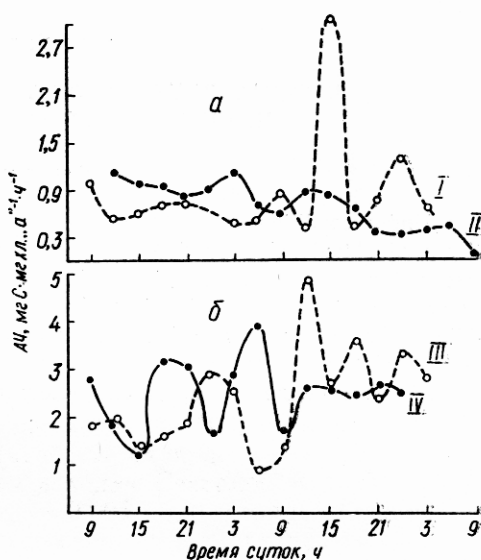


Рис. 2. Суточные ритмы интенсивности фотосинтеза (АЧ) при искусственном освещении:

a — интенсивность фотосинтеза при $0,014 \text{ кал} \times \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$; *б* — интенсивность фотосинтеза при $0,14 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. I — *Phaeodactylum tricornutum*; II — *Sceletonema costatum*; III — *Peridinium trochoideum*; IV — *Glenodinium foaleaceum*.

1. Бессемянова Н. П. Суточный фотосинтез у некоторых черноморских диатомовых водорослей. — Тр. Севастоп. биол. станции, 1959, 12, с. 121—129.
2. Берсенева Г. П. Функциональная адаптация фотосинтетической системы морских планктонных водорослей к условиям освещения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1978. — 24 с.
3. Ведерников В. И. Суточные изменения интенсивности фотосинтеза морского фитопланктона. — В кн.: Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980, с. 124—137.
4. Ланская Л. А. Культивирование водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев: Наук. думка, 1971, с. 5—21.
5. Остапеня А. П. Методы мокрого сжигания. — В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая шк., 1968, 246 с.
6. Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации. — М.: Наука, 1967. — 120 с.
7. Финенко З. З., Тен В. С., Акинина Д. К. и др. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев: Наук. думка, 1971, с. 63—69.
8. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 1976. — 46 с.
9. Цыцугина В. Г., Лазоренко Г. Е. Роль митотического деления в поглощении биогенных элементов природными популяциями фитопланктона. — Экология моря, 1982, вып. 12, с. 30—34.
10. Cood G. A., Merret M. J. Photosynthetic products of division synchronized cultures of *Euglena*. — Plant Physiol., 1971, 47, N 5, p. 635—639.

11. *Harding L. W., Meeson B. W., Prezelin B. B., Sweeney B. M.* Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton. — *Mar. Biol.*, 1981, **61**, N 2/3, p. 95—105.
12. *SCOR-UNESCO.* Determination of photosynthetic pigments in sea water. — In: *Monographs on oceanographic methodology.* New York: UNESCO Publ. Center, 1966, p. 9—18.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Получено 16.06.82

L. V. STELMAKH

DIURNAL RHYTHMS OF THE ASSIMILATION NUMBER IN CULTURES OF SEA PLANKTONIC ALGAE

Summary

Under conditions of natural illumination the photosynthesis intensity in cultures of sea planktonic algae varies four times (at an average) for twenty-four hours. The first and second photosynthesis maxima in the algae are due to an exogenic (light) factor. The midday depression is probably caused by an increase in the number of dividing cells in this period when conditions of the algae illumination are changed from natural continuous, the amplitude of photosynthesis rhythms remains practically the same, but the period of fluctuations becomes two times as high at an average.