

Н. П. БЕСЕМЯНОВА

**СУТОЧНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ У НЕКОТОРЫХ
ЧЕРНОМОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ**

В суточных изменениях кислородного режима в море существенное значение имеют биологические процессы: продуцирование кислорода в результате фотосинтеза растений и потребление его всеми живыми организмами в процессе дыхания. Ночное время суток характеризуется потреблением кислорода животными и растениями; в дневное время в зависимости от условий и состава организмов может преобладать или биологическое поступление кислорода, или его потребление.

В Черном море диатомовые водоросли широко распространены в планктоне и в бентосе. Многие виды диатомовых могут выделять при фотосинтезе значительные количества кислорода (Бессемянова Н. П., 1957) и оказывать таким образом существенное влияние на содержание кислорода в море. Однако у отдельных видов диатомовых водорослей, живущих в разных экологических условиях и по-разному реагирующих на условия внешней среды, в частности, на свет, можно предположить существование специфических суточных изменений фотосинтеза. В настоящем сообщении приведены данные о суточном фотосинтезе у некоторых видов диатомей.

Альгологически-чистые культуры диатомовых водорослей выращивались в питательном растворе Аллена и Нельсона (Allen E. I. and Nelson E. W., 1910). Определение выделенного при фотосинтезе кислорода проводилось методом Винклера. Определялся истинный фотосинтез, т. е. учитывался потребленный в темных склянках кислород. Расчеты велись в мг кислорода, выделенного за определенный отрезок времени одним миллионом клеток с учетом исходного количества водорослей. Методика выделения, выращивания культур и определения фотосинтеза более подробно описана в работе «О фотосинтезе некоторых видов массовых форм диатомовых водорослей Черного моря» (Бессемянова Н. П., 1957).

При определении суточных изменений фотосинтеза контролировались температура и свет. Как в море, так и в наших лабораторных условиях изменения температуры в течение суток были незначительными ($1-3^{\circ}$) и не могли оказать существенного влияния на суточный ход фотосинтеза. Резкое изменение температуры было отмечено однажды, и этот опыт рассмотрен отдельно. Основное внимание уделено в данном сообщении сопоставлению суточного хода фотосинтеза с изменением радиационного режима. Интенсивность радиации определялась при помощи пиранометра Янышевского, соединенного с зеркальным гальванометром.

Определение суточного хода фотосинтеза проводилось по возможности в разные сезоны года у каждого из рассматриваемых видов.

Хотя приведенные результаты относятся к определению суточного хода фотосинтеза у диатомовых водорослей, выращенных в искусственных условиях культур, но при этом выявлен ряд закономерностей в суточных изменениях их фотосинтеза, которые являются характерными для поведения этих видов диатомовых в природе. Для некоторых видов, образующих цветение, была возможность сравнить данные, полученные в культуре, с наблюдениями в природных условиях; суточный ход в обоих случаях был аналогичным.

Сопоставляя различный характер изменений фотосинтеза в течение суток у исследуемых диатомовых водорослей, можно выделить два основных типа суточных изменений:

- 1) максимум фотосинтеза приходится на полуденное время;
- 2) полуденный максимум фотосинтеза отсутствует.

Рассмотрим последний тип суточных изменений, который наблюдался у диатомовых водорослей *Nitzschia closterium* (Ehr.) W. Sm. и *Thalassionema nitzschioides* Grun.

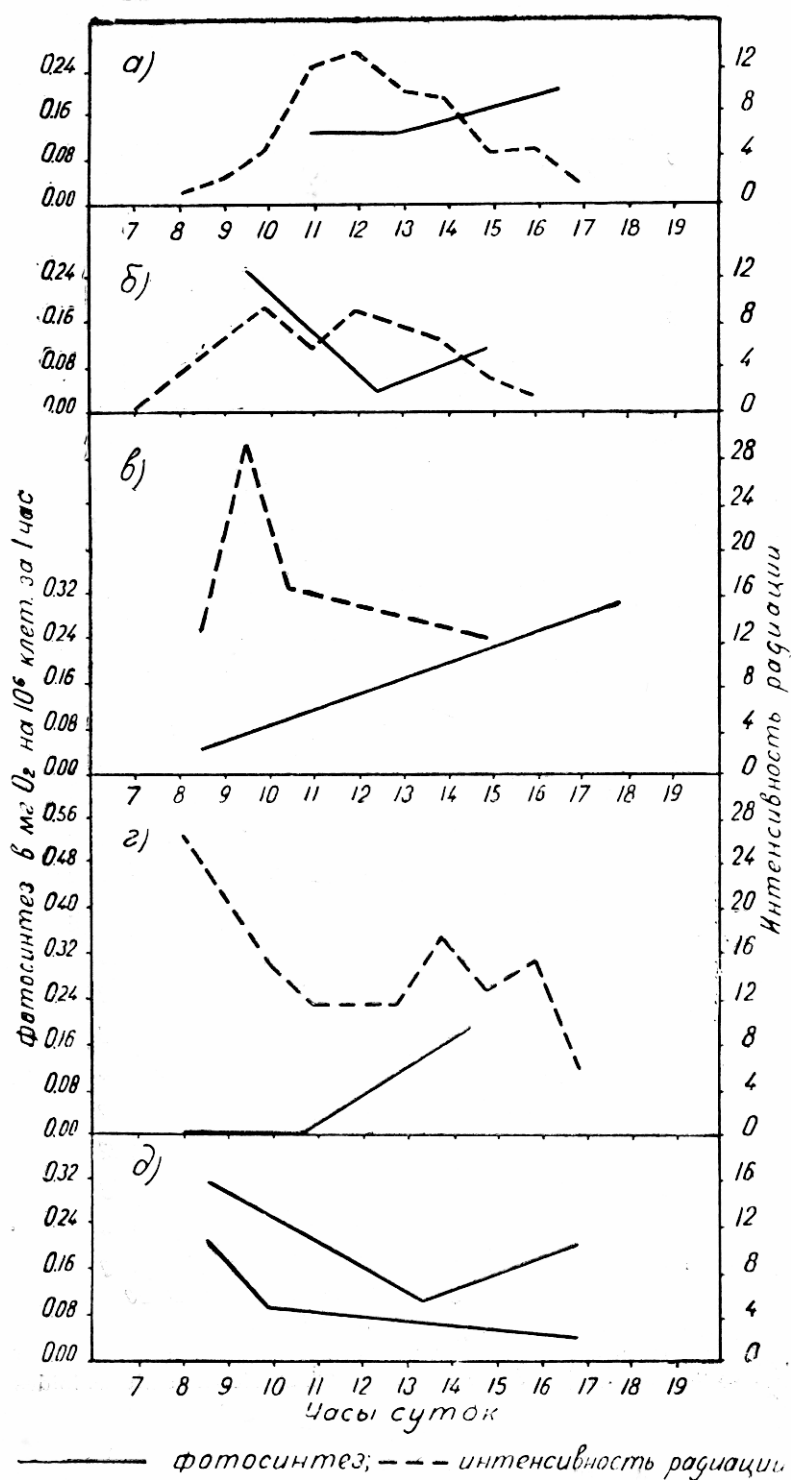
На графике № 1 даны суточные изменения фотосинтеза *Nitzschia closterium*. На этом графике и в других графиках, приведенных в данной работе, интенсивность радиации выражена в относительных, но сравнимых единицах.

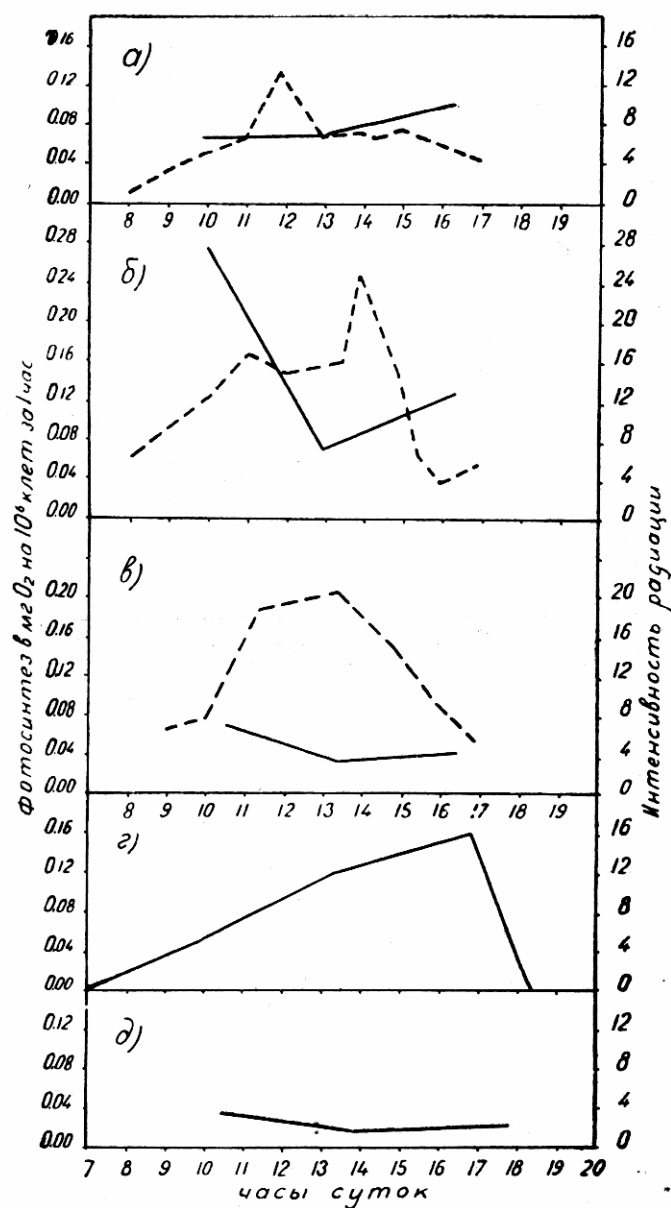
Для всех опытов, проведенных с *Nitzschia closterium* в разные сезоны года (гр. 1; а, б — январь, в — май, г — август, д — май и в—июнь), общим является отсутствие полуденного максимума фотосинтеза. В течение суток наблюдается или два максимума — утренний и вечерний, или один вечерний максимум. Сравнение суточного хода фотосинтеза с ходом радиации показывает, что изменения фотосинтеза в основном противоположны изменениям радиации. В случае, когда максимальная интенсивность радиации приходится на полуденные часы суток, кривая фотосинтеза имеет полуденный провал и утренний и вечерний подъем (рис. 1 а). В тех случаях, когда утром интенсивность радиации была значительной, утренний максимум фотосинтеза отсутствовал и суточный ход фотосинтеза выражался одновершинной кривой с вечерним максимумом (гр. 1 б, в, г). Таким образом, соотношение между суточным ходом фотосинтеза *Nitzschia closterium* и ходом радиации показывает, что фотосинтез в течение суток может подавляться радиацией большой интенсивности.

У *Thalassionema nitzschioides* суточный ход фотосинтеза в основном аналогичен *Nitzschia closterium*: отсутствует полуденный максимум, и наибольшие величины фотосинтеза приурочены к утренним или вечерним часам (рис. 2, а — февраль, б, г — март, в — апрель, д — июнь). В суточных изменениях фотосинтеза наблюдается тенденция, противоположная ходу интенсивности радиации, но менее четко выраженная, чем у *Nitzschia closterium*.

Обособленно стоит опыт, в котором большое влияние на суточный ход фотосинтеза *Thalassionema nitzschioides* оказал температурный фактор. При снижении температуры до 0°C происходило резкое снижение фотосинтеза до нулевого значения; в то время, как в варианте с обычными температурными условиями (+17°, +18°C), фотосинтез увеличивался к вечеру, и ход кривой был противоположен ходу кривой радиации (рис. 3).

Отсутствие полуденного максимума фотосинтеза имело место также при экспозициях культур *Thalassionema nitzschioides* в Севастопольской бухте на глубине 0 и 5 метров; на глубине 10 метров фотосинтез наблюдался только в полуденное время, а на глубине 14 метров совсем был неощутим.

Рис. 1. Суточный ход фотосинтеза культур *Nitzschia closterium*.

Рис. 2. Суточный ход фотосинтеза культур *Thalassionema nitzschoides*

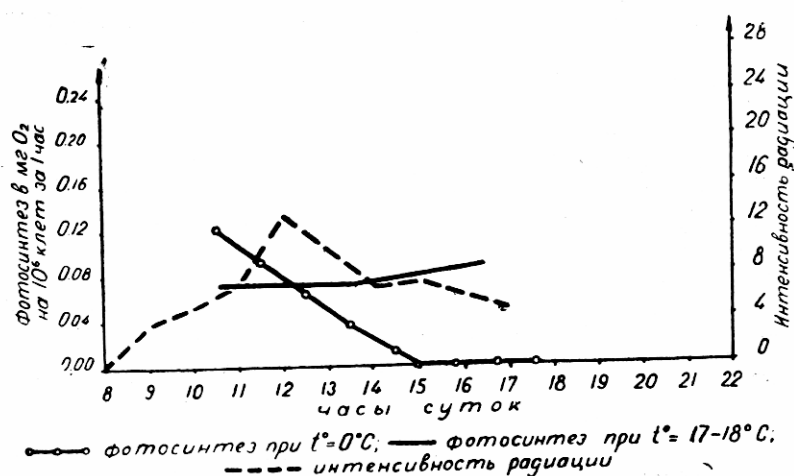
Рис. 3. Суточный ход фотосинтеза культур *Thalassionema nitzschioides*

Таблица 1.

Фотосинтез культур *Thalassionema nitzschioides* в Севастопольской бухте 1/VI-56 г. Фотосинтез выражен в мг O_2 на 10^6 клеток за 1 час. Прозрачность 3 метра, солнечно. Температура в поверхностном слое 15°C . Температура на глубине 14 метров 14°C .

Время экспозиции в часах	Глубина экспозиции в метрах			
	0	5	10	14
9 — 12	0,05	0,03	0	0
12 — 16	0,01	0,01	0,01	0
16 — 18	0,03	0,04	0	0

Маршалл и Опп (Marschall S. M. and Orr A. P. 1928), определяя суточный ход фотосинтеза у культур морской диатомовой водоросли *Coscinosira polychorda*, нашли, что в полуденное время в солнечные дни в поверхностных слоях фотосинтез подавляется избыточным светом. По данным Дженкин (Jenkin P. M., 1937), культуры диатомовой *Coscinodiscus excentricus* в июле, в августе в поверхностном слое воды Английского канала имеют полуденную депрессию фотосинтеза. Установлено, что у *Coscinodiscus excentricus* фотосинтез прямо пропорционален потоку энергии меньшему, чем $1,8$ гкал на 1 см^2 в час; при больших значениях сказывается ингибирующее фотосинтез действие радиации; при потоке энергии около $9,6$ гкал на 1 см^2 в час наблюдается дистрофия хлоропластов. Этот результат не является общим для всех диатомовых. Так, Куртис и Джудей (Curtis I. T., Juday C., 1937) наблюдали у диатомей прибрежных вод максимум фотосинтеза при значительно больших интенсивностях радиации, равной 60 гкал на 1 см^2 в час.

Мауха (Maucha R., 1937) определял суточный ход фотосинтеза в районе Будапешта у смешанного фитопланктона, состоящего из *Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus obliquus*, *Navicula sp.*, *Melosira varians*, *Nitzschia acicularis*, *Schroeberia setigera*, *Rhaphidium polymorphum* и др. Водоросли экспонировались в стеклянном сосуде с постоянной температурой в течение всего дня. Мауха нашел, что фотосинтез имеет максимумы в утреннее и в вечернее время, а днем угнетается светом. На основании данных по суточному ходу фотосинтеза, применив математические расчеты продукции фитопланктона на разных широтах Земли, Мауха приходит к выводу, что фитопланктон имеет оптимум фотосинтеза при небольших интенсивностях света, и это свойство фитопланктона можно рассматривать как приспособление, выработанное под влиянием «земных» и космических факторов, благодаря которому фитопланктон на всех широтах Земли при помощи фотосинтеза может образовывать органическое вещество.

Уменьшение фотосинтеза в полуденное время наблюдается не только у фитопланктона. Работами Костычева и сотрудников (Костычев С. П., Базырина Е. Н. и Чесноков В. А., 1930; Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К., 1930; Костычев С. П. и Берг В. А., 1930), проведенными в различных областях Советского Союза, показано, что это явление вообще широко распространено в растительном мире. Особенно значительная полуденная депрессия наблюдалась на юге, где было отмечено в полуденное время не поглощение, а выделение CO_2 ; в северных областях фотосинтез следовал в основном за световой кривой.

В настоящее время имеется значительное количество данных о суточных изменениях фотосинтеза у растений, принадлежащих к разным систематическим группам. Выделено значение ряда внешних и внутренних факторов для суточного хода фотосинтеза; в том числе значение эндогенных ритмов. Явление полуденной депрессии фотосинтеза разными авторами объясняется различными причинами: перегревом растений, накоплением в фотосинтезирующих клетках полуокисленных продуктов обмена, переполнением клеток ассимилятами, имеются и другие взгляды. Единого и общепризнанного объяснения снижения фотосинтеза в полдень нет. Причины полуденной депрессии могут быть различными в каждом конкретном случае (Guttenberg H. und Buhr H., 1935; Neuwohner W., 1938).

У тенелюбивых и светолюбивых растений суточный ход фотосинтеза имеет следующие характерные особенности: у светолюбивых растений в полуденное время фотосинтез наибольший, у тенелюбивых наблюдается полуденное снижение фотосинтеза. Полуденная депрессия у тенелюбивых растений объясняется угнетающим фотосинтез действием света. Такая закономерность была отмечена Гесснером (Gessner F., 1938) для высших водных растений.

Сопоставление фотосинтеза *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides* с изменениями лучистой энергии в течение суток показывает, что суточный ход фотосинтеза этих диатомовых аналогичен таковому у тенелюбивых растений. Это заключение подкрепляется имеющимися сведениями по экологии *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides*, а также экспериментальными данными для *Nitzschia closterium* (Stunbary F., 1937). Станбери культивировал *Nitzschia closterium* в лаборатории на северном окне и установил, что этот вид в весеннее и летнее время года лучше развивается при некотором затенении. Следовательно, интенсивность света, получаемого культурами *Nitzschia closterium*, была большей, чем оптимальная. Учитывая разницу

в широтном положении мест, где проводились исследования Станбери и наши, можно сказать, что в наших опытах интенсивность света была большей, чем в опытах Станбери. Экспериментальных данных об отношении *Thalassionema nitzschioides* к свету нам неизвестно. Данные экологии *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides* показывают, что они относятся к теневой флоре и встречаются в открытых частях моря на глубинах 50—75 метров в количествах больших, чем в поверхностных слоях (Морозова-Водяницкая Н. В., 1954).

Суточный ход фотосинтеза *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides* не является характерным для всех видов диатомовых водорослей. В статье «О фотосинтезе некоторых видов массовых форм диатомовых водорослей» был приведен ряд примеров, в которых показано, что максимум фотосинтеза у некоторых планктонных и бентосных диатомовых приходится на полуденное время суток. Для этого типа суточного хода фотосинтеза характерно, что фотосинтез изменяется параллельно изменениям радиации. Такая зависимость получена для бентосной диатомовой *Navicula pennata* var. *pontica* Мег, культуру которой мы выделяли из обростаний цистозир, растущей в прибрежном мелководье (рис. 4).

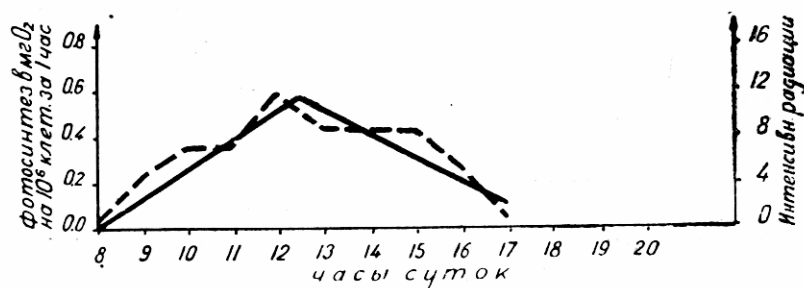


Рис. 4. Суточный ход фотосинтеза *Navicula pennata* var. *pontica*.

У планктонной диатомовой *Cerataulina Bergonii* Perag полуденный максимум фотосинтеза также совпадает с наибольшей интенсивностью лучистой энергии (рис. 5). Однако у этой водоросли было отмечено

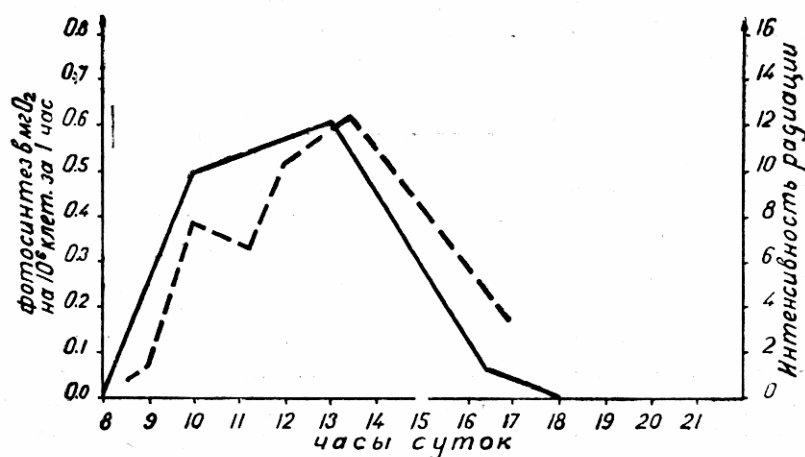


Рис. 5. Суточный ход фотосинтеза культур *Cerataulina Bergonii*.

уменьшение фотосинтеза в полуденное время, но оно происходило при уменьшении радиации (рис. 6).

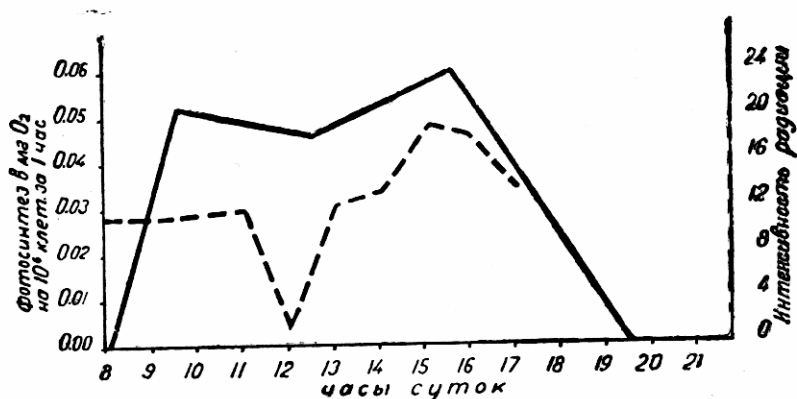


Рис. 6. Суточный ход фотосинтеза культур *Cerataulina Bergonii*

Полуденный подъем фотосинтеза *Navicula pennata var. pontica* и *Cerataulina Bergonii* происходил при интенсивностях радиации не меньших, чем интенсивность радиации, при которой у *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides* наблюдалось снижение фотосинтеза. Таким образом, суточный ход фотосинтеза *Navicula pennata var. pontica* и *Cerataulina Bergonii* происходит по типу суточных изменений фотосинтеза светолюбивых растений.

Navicula pennata var. pontica с экологической стороны можно охарактеризовать как светолюбивый вид: эта диатомея развивается на цистозире в поверхностном слое воды и особенно многочисленно обрастает цистозире в летнее время года. *Cerataulina Bergonii* обычно развивается в поверхностных слоях воды, однако в летнее время года *Cerataulina Bergonii* опускается на некоторую глубину и причиной этого предполагается угнетающее действие на нее света (Морозова-Водяницкая Н. В., 1948). Возможно, что *Cerataulina Bergonii* является менее светолюбивым видом, чем *Navicula pennata var. pontica*.

ВЫВОДЫ

Определение суточного хода фотосинтеза у культур диатомовых водорослей дало возможность выяснить ряд особенностей фотосинтеза, характерных для отдельных видов диатомовых водорослей.

Изменения фотосинтеза в течение суток могут быть параллельными или противоположными суточному ходу радиации. Этот признак явился критерием для выделения двух типов суточных изменений фотосинтеза.

1) Суточный ход фотосинтеза происходит по типу тенелюбивых растений, т. е. полуденный максимум фотосинтеза отсутствует и наибольшие величины фотосинтеза приурочены к утренним или вечерним часам суток, суточный ход фотосинтеза противоположен ходу интенсивности радиации. Такой тип суточного хода фотосинтеза наблюдался у *Nitzschia closterium* и *Thalassionema nitzschioides*.

2) Суточный ход фотосинтеза происходит по типу светолюбивых растений. В этом случае максимум фотосинтеза наблюдался в полуденное время и суточный ход фотосинтеза был в основном параллелен изменениям радиации. Этот тип суточного хода фотосинтеза рассмотрен на примере *Navicula pennata* var. *pontica* и *Cerataulina Bergonii*.

Показано на некоторых видах диатомовых водорослей, что характер суточных изменений фотосинтеза отражает отношение этих видов к световым условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессемянова Н. П., 1957. О фотосинтезе некоторых видов массовых форм диатомовых водорослей. Тр. СБС, т. 9.
- Костычев С. П. и Кардо-Сысоева Е. К., 1930. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, № 6.
- Костычев С. П., Берг В. А., 1930. Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье. Изв. АН СССР, № 7.
- Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А., 1930. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в Полярной зоне. Изв. АН СССР, № 7.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1948. Фитопланктон Черного моря, ч. I, тр. СБС, т. VI.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1954. Фитопланктон Черного моря, ч. II, тр. СБС, т. VIII.
- Рабинович Е., 1953. Фотосинтез, т. II, ред. Ничипоровича А. А. и Шпольского Э. В., перевод с англ. Ильиной А. А. и Бояркина А. Н., Москва, издат. иностр. литературы.
- Allen E. J. and Nelson E. W., 1910. On the artificial culture of marine plankton organisms. J. Marin. Biol. Assoc. v. VIII, N 5.
- Curtis J. T. Judau C., 1937. Photosynthesis of algae in Wisconsin lakes. III Observations in 1935. Int. Rev. Hydrobiol., Bd. 35.
- Gessner F. 1938 Die Beziehung zwischen Lichtintensität und Assimilation bei submersen Wasserpflanzen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 86, H. 4.
- Guttenberg H und Buhr H., 1935. Studien über Assimilation und Atmung mediterraner Macchiapflanzen während der Regen — und Trockenzeit. Planta, 24.
- Jenkin P. M., 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. J. Marin. Biol. Assoc. v. XXI.
- Kostytschew S und Soldatenkow S., 1926. Der tägliche Verlauf und die spezifische intensität der Photosynthese bei Wasserpflanzen. Planta, Bd. 2, H. 1.
- Marschall S. M. and Orr A. P., 1928. The photosynthesis of Diatom cultures in the Sea. J. Marin. Biol. Assoc. 15.
- Maucha R., 1937. Über einige kosmische Faktoren der Phytoplankton — Produktion. Arch. für Hydrobiologie. Bd. XXXII, H. 3.
- Neuwohner W., 1938. Der tägliche Verlauf von Assimilation und Atmung bei einigen Halophyten. Planta, Bd. 28, H. 4.
- Stunbary F. A., 1931. The effect of light of different intensities, reduced selectively and nonselectively, upon the rate of growth of *Nitzschia closterium*. J. Marin. Biol. Assoc. XVII, № 3.