

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 31239

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1982

1. Herbland A., Voituries B. Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique Tropical. I. Distribution du nitrate et production primaire. - Cah. ORSTOM. Oceanogr., 1977, 14, p. 47-55.
2. Voituries B., Herbland A. II. Distribution du nitrate et production de nitrite. - Cah. ORSTOM. Oceanogr., 1977, 14, p. 57-65.
3. Herbland A. The soluble fluorescence in the open sea: Distribution and ecological significance in the equatorial Atlantic Ocean. - J. Exp. Mar. Biol., 1978, 32, p. 275-284.
4. Herbland A., Voituries B. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. - J. Mar. Res., 1979, 37, p. 87-102.
5. Voituries B., Herbland A. The primary production in the tropical Atlantic Ocean, mapped from the oxygen data of Equatorial cruises soumis. - Bull. mar. Sci. Miami, 1980.

УДК 582.26/27:581.132/26/

3.3. Финенко

Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского АН УССР,
Севастополь

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И ФОТОСИНТЕЗА ВОДОРОСЛЕЙ

Последовательное внедрение физиологических принципов при изучении первичной продукции водоемов позволило за последние десятилетия накопить большой фактический материал, что создало основу для количественной оценки этого процесса в океане. Однако, несмотря на многочисленные данные, мы можем только в общих чертах судить о механизмах, управляющих процессом фотосинтеза растительных сообществ. Одна из основных причин такого несоответствия заключается в том, что эколого-физиологические исследования фитопланктона проводились в этом направлении недостаточно широко и, как правило, базировались на ограниченном числе видов водорослей и факторов, влияющих на рост и фотосинтез морских планктонных водорослей. Поэтому нам трудно ответить на ряд вопросов, в частности, различается ли максимальная интенсивность фотосинтеза у водорослей различного систематического положения, как влияют температура, свет и минеральное питание на интенсивность фотосинтеза и скорость роста водорослей. Исследования подобного рода необходимы для установления взаимосвязи между метаболическими процессами, протекающими в растительной клетке, и внешними факторами среды, оказывающими влияние не только на процесс образования органического вещества в водоеме, но и на структуру растительных сообществ. Именно такие данные необходимы для развития теории биологической продуктивности в океане.

Поэтому в течение нескольких лет нами экспериментально изучены количественные закономерности фотосинтеза и роста водорослей, рассматриваемые в качестве основы для определения функциональных связей между уровнем первичной продукции и условиями среды, определяющими этот уровень. Основное внимание уделено анализу количественных характеристик роста и фотосинтеза морских одноклеточных водорослей в зависимости от света и минерального питания. Результаты исследований позволили выявить ряд общих закономерностей, отражающих характер зависимости скорости фотосинтеза и роста водорослей различного систематического положения от условий среды, их размера и массы. В общее число изученных 20 видов водорослей входят наиболее массовые представители ряда отделов, что позволило провести широкий эколого-физиологический анализ перечисленных выше показателей.

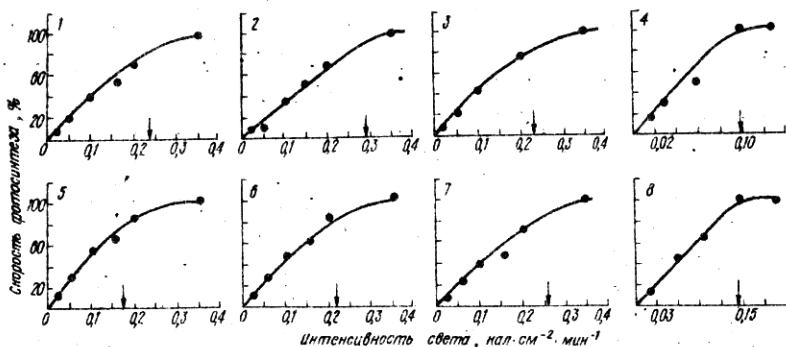


Рис. 1. Зависимость фотосинтеза диатомовых и пиррофитовых водорослей от интенсивности света: 1 - *Chaetoceros curvisetus*, 2 - *Ditylum brightwellii*, 3 - *Skeletonema costatum*, 4 - *Coscinodiscus granii*, 5 - *Prorocentrum micans*, 6 - *Peridinium trochoideum*, 7 - *Gymnodinium kovalenskii*, 8 - *Gyrodinium fisum*. Здесь и на рис. 2 - 3 значения I_K отмечены стрелками.

Результаты экспериментальных исследований, отражающие действие света на фотосинтез диатомовых и пиррофитовых водорослей, изолированных из планктона Черного моря, позволили показать, что интенсивность света, при которой начинается световое насыщение фотосинтеза (I_K) не обнаруживает резко выраженных различий у отдельных систематических групп водорослей. Согласно нашим наблюде-

ниям, величины I_K у диатомовых (8 видов), адаптированных к средней интенсивности света $0,05 \text{ кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$ физиологически активной радиации, находятся в пределах от $0,10$ до $0,28$, а у пиррофитовых (5 видов) – от $0,14$ до $0,26 \text{ кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$ (рис. 1). Аналогичный результат был получен при адаптации водорослей к средней и высокой интенсивностям света (таблица). Значения I_K для водорослей, адаптированных к средней интенсивности света, как правило, на 30 – 40% ниже, чем у водорослей, адаптированных к высокой интенсивности света. В обоих вариантах адаптации значения I_K у диатомовых и пиррофитовых водорослей были достаточно близки.

Т а б л и ц а. Изменение максимальной скорости фотосинтеза и содержания хлорофилла а у водорослей, адаптированных к низкой и высокой интенсивностям света [3]

Вид	I	I_K	AЧ	$\text{мг} \cdot \text{ч}^{-1}$, 10^6 кл	мг хлорофилла а, 10^9 кл
Ditylum brightwellii	0,03 0,16	0,23 0,27	8 14	0,55 1,00	72,5 72,8
Chaetoceros curvisetus	0,03 0,16	0,18 0,26	18 20	0,08 0,08	5,1 4,1
Chaetoceros socialis	0,03 0,16	0,14 0,24	6 11	0,007 0,006	1,19 0,68
Peridinium trochoideum	0,03 0,16	0,16 0,23	6 7	0,11 0,09	17,9 13,5
Gymnodinium kovalenskii	0,03 0,16	0,19 0,27	11 14	0,008 0,016	0,76 1,08
Gyrodinium fissum	0,03 0,40	0,21 0,17	2 4	0,30 0,38	34,6 32,4
Scenedesmus quadricauda	0,03 0,16	0,18 0,27	5,5 7,5	0,032 0,018	6,1 2,7

П р и м е ч а н и е. I – интенсивность света ($\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$) в течение адаптации, I_K – начало светового насыщения по фотосинтезу ($\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$).

Дунстан [5], определив этот показатель для двух видов диатомовых, двух пиррофитовых и одного вида из кокколитофорид, адаптированных к $0,06 - 0,07 \text{ кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$, показала, что он находится в довольно узком диапазоне – $0,10 - 0,11 \text{ кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$. Такие же результаты были получены для семи видов зеленых пресноводных водорослей и четырех диатомей [7]. При адаптации к низкой интенсивности света значения I_K у обеих групп водорослей находились в пределах от $0,04$ до $0,06$, а при адаптации к высокой – $0,10 - 0,12 \text{ кал см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. Таким образом, приведенные выше результаты, полученные в последнее время для водорослей различного таксономи-

ческого положения, не подтверждают вывода Райтера [9] о характерном различии величин светового насыщения по фотосинтезу у одноклеточных водорослей, адаптированных к одинаковым условиям освещения.

При экспериментальном изучении действия света на изменение содержания пигментов и фотосинтез зеленых, пиррофитовых и диатомовых установлено, что пути адаптации водорослей к световым условиям различны. У одних видов адаптация достигается путем изменения содержания хлорофилла в водорослях, максимального ассимиляционного числа (АЧ) и интенсивности света, при которой начинается световое насыщение по фотосинтезу (I_K). При другом пути - происходит изменение величины I_K и максимального АЧ без заметного изменения содержания хлорофилла в водорослях (рис. 2). Адаптация к свету высокой интен-

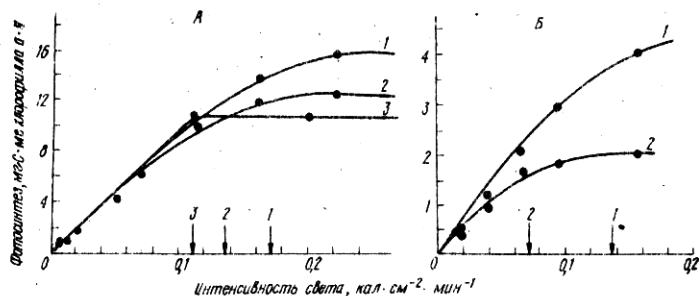


Рис. 2. Фотосинтез водорослей, адаптированных к различным условиям освещения как функция интенсивности света: А - *Ditylum brightwellii*, водоросли адаптированы к свету 0,15 (1), 0,05 (2) и 0,005 (3) $\text{kcal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$; В - *Gyrodinium fisum*, водоросли адаптированы к свету 0,10 (1), 0,02 (2) $\text{kcal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$.

сивности у всех видов водорослей сопровождается повышением активности фотосинтетического аппарата, которая проявляется в увеличении АЧ. Ответная реакция водорослей на повышение интенсивности света проявляется через 3 - 10 ч, а наивысшие значения АЧ достигаются через трое суток освещения при фотопериоде 8 ч. В течение этого времени происходит полная перестройка пигментного аппарата, приводящая к увеличению его активности при высокой интенсивности света [1]. Однако это не единственный фактор, контролирующий фотосинтез в различных условиях освещения, так как прямого соответствия между изменением содержания хлорофилла в клетке и скоростью фотосинтеза часто не наблюдается. Очевидно, при таком пути адаптации скорость синтеза и активация биохимических систем происходят зна-

чительно медленнее, чем перестройка фотохимического аппарата. У других видов водорослей адаптация достигается путем изменения скорости энзиматических реакций, а концентрация хлорофилла в клетке остается постоянной. Полученные нами данные на морских одноклеточных водорослях подтверждают правильность вывода Стиман-Нильсена и Йоргенсена [10] о том, что некоторые виды одноклеточных водорослей могут адаптироваться к свету различной интенсивности, не изменяя содержание хлорофилла а в клетке. Пока нельзя определенно сказать, зависит ли последний путь адаптации от вида водорослей или от условий работы фотохимического аппарата. Так, в опытах Йоргенсена [7] адаптация зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* к свету высокой интенсивности происходила без изменения содержания хлорофилла а в клетке. В наших экспериментах при повышении интенсивности света от 0,03 до 0,16 кал · см² · мин⁻¹ концентрация хлорофилла в клетках этой водоросли снижалась в 2 - 3 раза, что приводило к снижению фотосинтеза в расчете на клетку при высокой освещенности (таблица). Следует отметить, что по абсолютным значениям величины I_K и A_4 , измеренные в нашей лаборатории, выше полученных ранее. Наблюдаемые различия можно объяснить тем, что в наших экспериментах скорость деления водорослей была выше, чем в приведенных работах, составляя в среднем у диатомовых 2 - 3, а у пиррофитовых 0,5 - 1 деление в сутки. В этих условиях повышалась эффективность работы фотосинтетического аппарата, что приводило к заметному увеличению скорости фотосинтеза в расчете на клетку и единицу хлорофилла а. Максимальные A_4 у диатомовых водорослей, адаптированных к высокой интенсивности света, в среднем составляли 15, у пиррофитовых - 11, у зеленых - 7 мг С · мг⁻¹ хлорофилла а · ч⁻¹.

Как известно, рост и фотосинтез водорослей определяются не только интенсивностью света, но и длительностью освещения. Исследования, проведенные в этом направлении с диатомовыми, позволили установить, что скорость роста водорослей, представленная как функция количества света, полученного водорослями в течение суток при разных периодах освещения разной интенсивности света, увеличивается линейно до 25 - 55 кал · см⁻² физиологически активной радиации. Ниже этой интенсивности света прирост численности и биомассы водорослей прямо пропорционален количеству поглощенного света, т.е. произведению интенсивности света на время освещения. Эта закономерность сохраняется при переменном и постоянном освещении (рис. 3). Например, если световой период составляет 10 ч, то предельная интенсив-

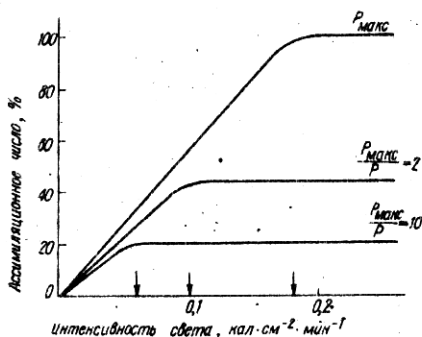


Рис. 4. Зависимость ассимиляционного числа водорослей от света при различном содержании внутриклеточного фосфора. $\frac{P_{\text{макс}}}{P}$ - отношение максимального содержания внутриклеточного фосфора к наблюдаемому.

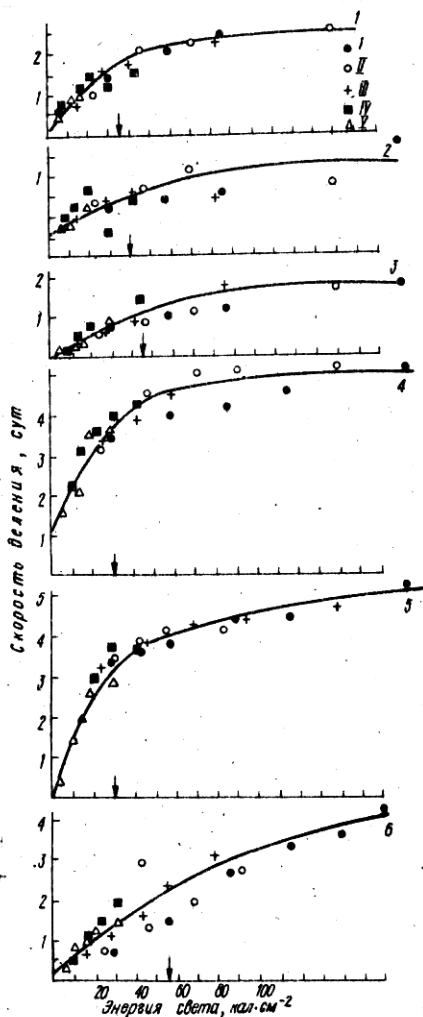


Рис. 3. Скорость деления водорослей в зависимости от энергии света, полученной в течение фотопериода:
 I - *Ditylum brighwellii*,
 2 - *Coscinodiscus granii*, 3 - *Thalassionema nitzschoides*,
 4 - *Skeletonema costatum*, 5 - *Chaetoceros socialis*, 6 - *Chaetoceros curvisetus*; I - 0.12, II - 0.10, III - 0.06, IV - 0.03, V - 0.02 кал-см⁻². мин⁻¹ в течение фотопериода.

ность света, до которой скорость роста водорослей увеличивается пропорционально свету, составит $0,05 - 0,10 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. Именно при этих интенсивностях света отмечается начало светового насыщения по росту у большинства планктонных водорослей [3]. На основании этих результатов можно заключить, что при интенсивностях света ниже светового насыщения скорость роста водорослей, а следовательно, и синтез органического вещества прямо пропорциональны количеству полученной энергии света и не зависят от длительности светового периода.

Результаты, приведенные выше, отражают влияние света на скорости роста и фотосинтеза водорослей при оптимальных условиях питания основными биогенными элементами. Неорганические соединения азота и фосфора относятся к одним из наиболее важных факторов, определяющих эффективность утилизации света водорослями. Поглощение этих элементов фитопланктоном в процессе фотосинтеза зависит от ряда условий: интенсивности света, температуры, содержания микроэлементов, pH среды, но первостепенное значение имеет их концентрация в среде и в клетке. При оптимальных условиях освещения уменьшение внутриклеточного фосфора в 5 - 10 раз по сравнению с его максимальными значениями (1 - 2% сухой массы водорослей) сопровождается снижением ассимиляционного числа от 13 до 4 - 8 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$ хлорофилла $a \cdot \text{ч}^{-1}$ и величины I_K от 0,15 до 0,06 - 0,08 $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ (рис. 4). Прямым и расчетным путем установлено, что минимальное содержание внутриклеточного фосфора у различных видов водорослей составляет 0,02 - 0,05% сухой массы [4]. При таком содержании фосфора рост и фотосинтез водорослей практически прекращаются. При интенсивном развитии диатомей в природных условиях содержание внутриклеточного фосфора составляет в среднем 0,2% сухой массы, что примерно на порядок выше минимальных значений. В море такие величины достигаются при содержании фосфатов всего 5 $\text{мкг} \cdot \text{Р} \cdot \text{л}^{-1}$, в то время как в условиях культур - сотен микрограммов в литре.

Экспериментальное изучение действия неорганического фосфора на скорость роста водорослей позволило определить концентрацию этого элемента в среде, выше которых скорость деления не лимитируется его содержанием. Для различных видов водорослей эти концентрации находятся в диапазоне от 1 до 30 $\text{мкг} \cdot \text{Р} \cdot \text{л}^{-1}$ (рис. 5). Высокие значения характерны для крупных клеток. В пределах вида лимитирующие концентрации могут различаться в несколько раз. Эти различия зависят прежде всего от содержания фосфора в клетках, иными словами, от предварительных условий фосфорного питания. С возраста-

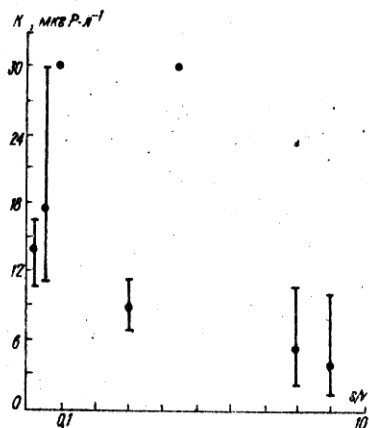


Рис. 5. Зависимость между концентрацией фосфатов, до которой лимитируется скорость роста водорослей (K), и отношением поверхности клетки к ее объему (S/V).

нием внутриклеточного фосфора лимитирующие концентрации неорганического фосфора закономерно понижаются. Результаты этих исследований позволили заключить, что рост и фотосинтез планктонных водорослей находятся в функциональной связи с содержанием фосфора в среде и клетке. С продукционной точки зрения наибольший интерес представляет то, что низкие концентрации фосфатов в среде могут обеспечить высокую скорость размножения водорослей. Сопоставляя содержание фосфатов в Черном море с концентрациями, лимитирующими скорость роста водорослей в экспериментальных условиях, мы пришли к заключению, что этот элемент в продуктивных районах, а также в нижних слоях эвфотической зоны не лимитирует скорость размножения фитопланктона. Прямые измерения скорости поглощения фосфатов с помощью радиоактивного фосфора в различных районах океана подтверждают этот вывод [6]. Таким образом, нет оснований считать, что скорость размножения фитопланктона в различных районах океана, где содержание азотных и фосфорных соединений достигает нескольких десятков микрограмм в литре, будет лимитироваться недостатком этих соединений. Как правило, эти районы характеризуются средним и высоким уровнем первичной продукции [2]. В районах, где содержание неорганического фосфора и азота не превышает нескольких микрограмм в литре, в более выгодном положении находятся водоросли, имеющие меньшие размеры.

Существенным моментом, вытекающим из этих исследований, яв-

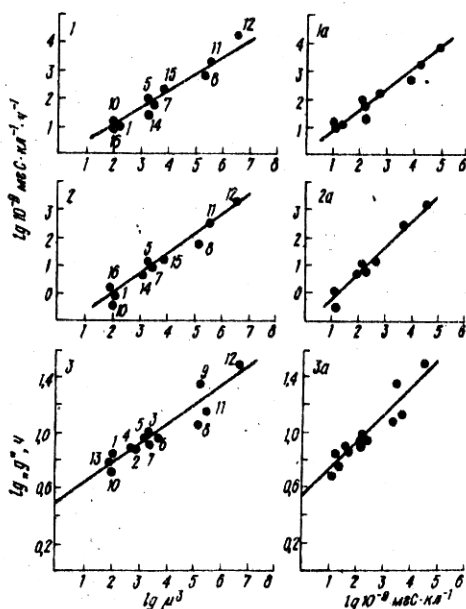


Рис. 6. Скорость фотосинтеза (1, 1, а), дыхания (2, 2, а) и времени удвоения клеток (3, 3, а) в зависимости от их объемов и содержания органического углерода в клетках. 1 - *Skeletonema costatum*, 2 - *Asterionella japonica*, 3 - *Thalassiosira* sp., 4 - *Chaetoceros affinis*, 5 - *Ch. curvisetus*, 6 - *Ch. pseudocurvisetus*, 7 - *Cerataulina bergonii*, 8 - *Ditylum brighwellii*, 9 - *Biddulphia mobiliensis*, 10 - *Chaetoceros socialis*, 11 - *Coscinodiscus granii*, 12 - *C. gigas*, 13 - *Phaeoactylum tricornutum*, 14 - *Chaetoceros lauderii*, 15 - *Gyrodinium fissum*, 16 - *Amphidinium klebsii*. Измерения проведены при температуре 18 - 20°C, интенсивности света - 0,10 - 0,12 кал·см⁻² мин⁻¹ физиологически активной радиации. Искусственное освещение - световой период 10 ч.

ляется то, что полученные результаты позволили установить наличие общей зависимости между скоростью роста и содержанием элементов в среде и в клетке у различных видов водорослей. В количественном отношении лимитирующие концентрации азотных и фосфорных соединений зависят от размеров клетки. Это позволяет выделить размеры и массу клетки как один из основных факторов, определяющих скорость поглощения биогенных элементов водорослями и их метаболизм в целом. Насколько велико сходство главнейших биохимических процессов

у различных видов, показывают результаты исследований биосинтетических и деструктивных процессов у диатомовых и пиррофитовых водорослей.

Анализ данных, полученных в широком диапазоне массы водорослей, превышающем 5 порядков величин, позволил нам впервые показать, что с увеличением объема и массы клеток интенсивность фотосинтеза и дыхания закономерно снижается (рис. 6). На основе этих результатов получены численные выражения связи между фотосинтезом, дыханием, временем удвоения клеток и их объемом и массой:

$$\begin{aligned} G &= 3,28 V^{0,13}, & (1) & & G &= 3,69 C^{0,17}, & (2) \\ Q &= 0,024 V^{0,72}, & (3) & & Q &= 0,045 C^{0,94}, & (4) \\ F &= 0,405 V^{0,54}, & (5) & & F &= 0,666 C^{0,71}, & (6) \end{aligned}$$

где G - время удвоения клетки, в ч/сут в среднем за сутки; Q - дыхание, 10^{-9} мг·С·ч $^{-1}$; F - фотосинтез, 10^{-9} мг·С·ч $^{-1}$ в среднем за фотопериод; V - объем клетки, мк 3 ; C - органический углерод, 10^{-9} мг.

Как видно, во всех уравнениях коэффициент при объеме клетки ниже, чем при ее массе, выраженной в органическом углероде. Это объясняется тем, что с увеличением объема клетки удельное содержание органического углерода в ней закономерно понижается. Количество углерода при этом пропорционально объему клетки, возведенному в степень меньше единицы [8]. Приведенные уравнения передают зависимость среднего уровня обмена, фотосинтеза и времени между делениями клеток от их массы при оптимальных условиях. Установленные закономерности потребуют в дальнейшем определенных поправок при учете экологических факторов, однако и в представленной форме они открывают значительные возможности для анализа функциональной роли различных видов водорослей в планктонном сообществе и определения количественных отношений между скоростью фотосинтеза и ростом водорослей. Характеризуя приведенные результаты, следует выделить два момента, важных в теоретическом отношении. Во-первых, экспериментальным путем установлено, что удельная скорость роста и фотосинтеза у видов с мелкими клетками гораздо выше, чем с крупными; во-вторых, концентрации питательных элементов, при которых сохраняется высокая скорость роста, у первых, чем у вторых. Поэтому можно предположить, что виды с мелкими клетками в природе более конкурентноспособны, чем с крупными. Возможно, именно поэтому наибольшая численность в море характерна для водорослей, имеющих небольшие размеры.

Следовательно, сочетание эколого-физиологических исследований с гидробиологическими позволило вскрыть закономерности, характеризующие влияние условий среды на продукцию одноклеточных водорослей. Поэтому залог будущих успехов мы видим в темном объединении экспериментальных и полевых наблюдений.

1. Берсенева Г.П., Сергеева Л.М., Финенко З.З. Адаптация морских планктонных водорослей к свету. - Океанология, 1978, 18, вып. 2, с. 298 - 306.
2. Финенко З.З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Севастополь, 1976. - 46 с.
3. Финенко З.З., Ланская Л.А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды. - В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев : Наук. думка, 1971, с. 22 - 50.
4. Финенко З.З., Крупаткина Д.К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей. - В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев : Наук. думка, 1974, с. 120 - 135.
5. Dunstan W.M. A comparison of the photosynthesis-light intensity relationship in phylogenetically different marine microalgae. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1973, 13, p. 181-187.
6. Finenko Z.Z. Production in plant populations. - Mar. Ecol., 1978, 4, p. 13-87.
7. Jorgensen E.G. The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation in different algae species. - Physiol. plant., 1969, 22, p. 1307-1315.
8. Mullin M.M., Secon P.R., Eppley R.W. Relationship between carbon content and cell volume and area in marine phytoplankton. - Limnol. and Oceanogr., 1966, 11, p. 307-311.
9. Ryther J.H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. - Limnol. and Oceanogr., 1956, 1, p. 72-84.
10. Steemann Nielsen E., Jorgensen E.G. The adaptation of plankton algae. 1 General part. - Physiol. plant., 1968, 21, p. 401-413.