

**СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА И
ТЕМПЕРАТУРЫ НА СООТНОШЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО
УГЛЕРОДА К ХЛОРОФИЛЛУ *a* У ТРЕХ ВИДОВ МОРСКИХ
*BACILLARIOPHYTA***

Исследовано совместное влияние света и температуры на изменение внутриклеточного соотношения органического углерода к хл. *a* (С/хл. *a*) у трех видов диатомовых водорослей – *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, *Nitzschia* sp. 3 и *Skeletonema costatum* Cleve. При оптимальной температуре 20 °С во всем исследуемом световом диапазоне у *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 и до освещенности 350 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ у *S. costatum* величина соотношения С/хл. *a* изменяется от 15 до 60–70. Зависимость этого соотношения от света описывается гиперболической кривой. Снижение температуры приводит к увеличению отношения С/хл. *a* в клетках водорослей, повышению тангенса начального угла наклона зависимости С/хл. *a* от света, а также к более раннему выходу световой зависимости на плато. В области ингибирующих освещенностей снижение температуры приводит к снижению функциональной активности водорослей, уменьшению скорости синтеза хл. *a* на фоне его усиленного фотоокисления и, как следствие, к резкому увеличению величины соотношения С/хл. *a*. В целом, все исследуемые виды диатомей характеризуются сходным характером свето-температурных зависимостей величины С/хл. *a*, однако для *S. costatum* отмечаются более низкие значения освещенности, при которых наблюдается выход зависимости на плато и фотоокисление хл. *a* при повышении освещенности.

К л ю ч е в ы е с л о в а : морские *Bacillariophyta*, отношение органического углерода к хл. *a*, свет, температура.

Введение

Для оценки первичной продукции и продуктивности водоемов часто используются модели, одним из основных параметров которых является соотношение между органическим углеродом и хл. *a* (Cloern et al., 1995; Geider et al., 1997; Behrenfeld et al., 2005). Величина этого соотношения может быть использована непосредственно для перехода от измеренной концентрации хл. *a* к биомассе фитопланктона. Однако сложность такого перехода состоит в значительной вариабельности величины соотношения С/хл. *a* в зависимости от внешних факторов – интенсивности света, температуры, обеспеченности водорослей биогенными элементами. Для моделирования и понимания динамики развития фитопланктона необходимо установить характер изменения параметра С/хл. *a* в различных свето-температурных условиях.

Зависимость соотношения С/хл. *a* от световых и температурных условий неоднократно исследовалась и обсуждалась многими учеными

© Н.Ю. Шоман, А.И. Акимов, 2015

(Terry et al., 1983; Geider et al., 1985; Cloern et al., 1995; Nielsen, 1996). В большинстве работ рассматривается действие одного из этих факторов при постоянном уровне другого. В настоящее время общий вид таких зависимостей известен, но количественные оценки влияния факторов могут различаться в зависимости от вида водорослей. Важное значение имеет световой диапазон исследований. В относительно узком диапазоне освещенности функциональная связь параметра $C/хл. a$ и интенсивности света представлена линейной зависимостью (Geider, 1987; Finenko et al., 2003), а при расширении светового диапазона, как правило, характер зависимости меняется – наблюдается снижение скорости изменения величины соотношения от интенсивности света с выходом на плато (Cloern et al., 1995; Behrenfeld et al., 2005). Исследований совместного действия света и температуры существенно меньше и, как правило, они ограничены узким диапазоном световых и температурных условий.

Влияние температуры на изменение соотношения $C/хл. a$ при разной плотности светового потока также исследовано недостаточно. Так, в ряде работ (Cloern et al., 1995; Behrenfeld et al., 2005) высказывается предположение о том, что действие температуры одинаково во всем световом диапазоне. В работах других авторов показано, что температурное воздействие усиливается при повышении плотности светового потока (Finenko et al., 2003). Остается открытым вопрос, имеют ли наблюдаемые различия изменений $хл. a$ в клетках видоспецифический характер или обусловлены влиянием других факторов.

В данном исследовании нами предпринята попытка стандартизировать условия экспериментов для трех видов водорослей в широком световом диапазоне при трех температурах. Цель работы заключается в оценке совместного действия света и температуры на изменение соотношения $C/хл. a$ у трех видов *Bacillariophyta* (*Ph. tricornutum*, *Nitzschia* sp. 3 и *S. costatum*) в широком световом и температурном диапазоне.

Материалы и методы

Объектом исследования служили альгологически чистые культуры диатомовых водорослей *Ph. tricornutum*, *Nitzschia* sp. 3 (Прошкина-Лавренко, 1955) и *S. costatum* из коллекции отдела экологической физиологии водорослей ИнБЮМ (Севастополь).

До начала эксперимента в течение 3 сут исходные культуры водорослей предварительно адаптировали к исследуемой температуре при непрерывном освещении интенсивностью $35 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Для создания необходимых температурных условий использовали термостатированный бокс с регулируемой температурой. Затем каждую культуру переносили в экспериментальные склянки объемом 25 мл (в двух повторностях для каждой освещенности) и помещали на световую решетку, представляющую собой закрытую конструкцию с отдельными ячейками для склянок и независимым источником освещения для каждой из них. Уровень освещенности определяли внутри склянок зондирующим 4П датчиком квантометра QSL 2101.

Водоросли выращивали на питательной среде F/2 (Gullard, 1975). Культивирование *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 проводили при девяти интенсивностях света: 14; 25; 42; 85; 225; 430; 600; 900 и 1200 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ и трех температурах: 5, 10, 20 °С. Для *S. costatum* был выбран более узкий диапазон освещенности – 5; 16; 24; 35; 100; 115; 170; 240; 350 и 530 мкЕ·м⁻²·с⁻¹, что связано с низкой толерантностью вида к действию света высокой интенсивности, и четыре температуры: 5, 10, 15, 20 °С.

Адаптацию водорослей к каждой освещенности проводили в течение 3 сут, при этом культуры поддерживали в экспоненциальной фазе роста путем разбавления свежей питательной средой один раз в сутки строго до концентрации углерода в пробах 1 мг·л⁻¹, определяемой по оптической плотности культуры. За указанный промежуток времени водоросли осуществляли как минимум два клеточных деления, после чего считались адаптированными к новым условиям освещения. После периода адаптации проводили измерение внутриклеточного содержания углерода и хл. *a* в клетках водорослей.

Выделение хл. *a* из клеток водорослей осуществляли путем экстракции 90 %-ным раствором ацетона при 8–10 °С в течение 18–24 ч. Оптическую плотность ацетоновых экстрактов определяли на двухлучевом регистрирующем спектрофотометре Specord UV-VIS. Концентрацию пигмента рассчитывали по общепринятой формуле (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Концентрацию углерода в пробах определяли измерением оптической плотности суспензии клеток при длине волны 750 нм на спектрофотометре СФ-26. При такой длине волны происходит поглощение света структурными элементами клеток (внутриклеточные компоненты, клеточные мембраны) и отсутствует селективное поглощение пигментами фотосинтетического аппарата водорослей. Предварительно для каждого вида водорослей проводили калибровку значений оптической плотности и содержания углерода, измеренного на СНН-анализаторе. Полученные зависимости использовали для расчета концентрации углерода: $y = 40,3x^2 + 46,3x$ ($R^2 = 0,99$) – для *Ph. tricornutum*, $y = 11x^2 + 45,8x$ ($R^2 = 0,99$) – для *Nitzschia* sp. 3 и $y = 6,9 + 38,2x$ ($R^2 = 0,99$) – для *S. costatum*.

Предварительные исследования показали отсутствие существенной зависимости полученных калибровочных коэффициентов от условий выращивания водорослей исследуемых видов. Более подробное описание методики, а также калибровочные графики приведены нами ранее (Шоман, Акимов, 2013). Точность метода определена путем многократного повторения процедуры измерения плотности водорослей известной концентрации и последующей статистической обработкой полученных результатов. Абсолютная ошибка определения концентрации углерода составляла не более ± 120 мкг·л⁻¹, при этом относительная ошибка измерения не превышала 12 % при наименьших плотностях водорослей в экспериментах.

Результаты

Для всех исследуемых видов диатомей наблюдался однотипный характер зависимости отношения внутриклеточного содержания углерода к хл. *a* от интенсивности света (рис. 1). При изменении условий выращивания в диапазоне низких освещенностей происходит быстрый рост соотношения $C/\text{хл. } a$ по мере увеличения плотности светового потока. При дальнейшем увеличении интенсивности света скорость изменения данного параметра $C/\text{хл. } a$ замедляется, а при достижении высокой освещенности происходит резкое возрастание этой величины.

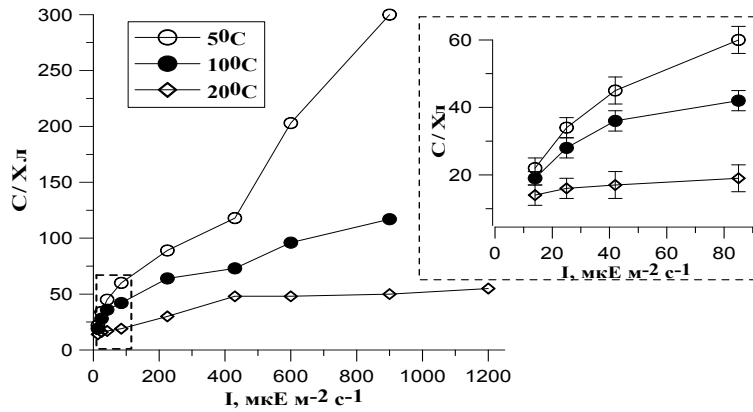
У всех исследуемых видов снижение температуры приводит к повышению величины соотношения $C/\text{хл. } a$ в клетках водорослей во всем исследуемом диапазоне. При низких интенсивностях света происходит изменение тангенса начального угла наклона (k , $[\text{мгС}/\text{мг хл. } a (\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1})^{-1}]$) световой кривой соотношения $C/\text{хл. } a$ в зависимости от температуры. При линейной аппроксимации начального участка полученных световых зависимостей соотношение $C/\text{хл. } a$ у *Ph. tricornutum* k возрастает от 0,1 при 20 °С до 0,8 при 5 °С, у *Nitzschia* sp. 3 в этом же интервале температур он повышается от 0,1 до 0,5. У *S. costatum* в температурном диапазоне 10–20 °С k не изменяется и примерно равен 0,4–0,5, а при 5 °С его величина повышается до 1,2.

Диапазон интенсивности света, в пределах которого наблюдается линейный (или близкий к линейному) рост значений соотношения $C/\text{хл. } a$, с повышением освещенности сужается по мере снижения температуры. Так, у *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 повышение величины $C/\text{хл. } a$ при 20 °С наблюдается до освещенности 430 и 225 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ соответственно. При 10 и 5 °С этот диапазон сужается примерно до 225 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у *Ph. tricornutum* и до 100 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у *Nitzschia* sp. 3. У *S. costatum* при 20, 15 и 10 °С соотношение $C/\text{хл. } a$ трехкратно повышается (от 15 до 40–45) в световом диапазоне 5–100 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, а при 5 °С повышение отношения углерода к хлорофиллу наблюдается до интенсивности света 35 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.

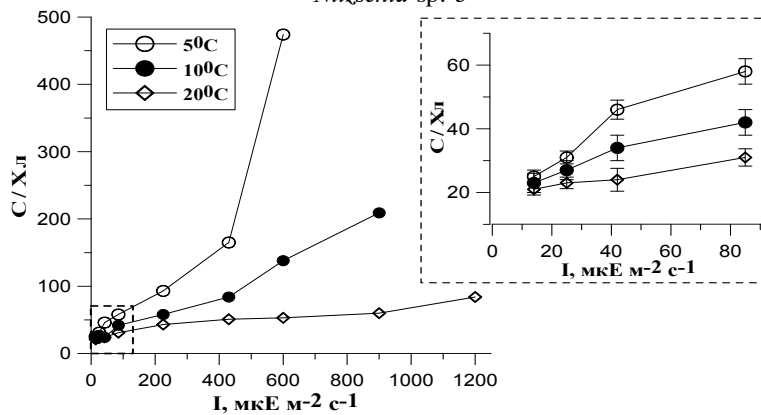
У *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 при температуре 20 °С величина $C/\text{хл. } a$ выходит на плато в диапазоне освещенности от 430 до 1200 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, а у *S. costatum* — от 100 до 350 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. При снижении температуры область плато сужается и сменяется резким повышением этого отношения при увеличении интенсивности света. При 10 и 5 °С и интенсивности света более 430 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 резко повышается величина соотношения $C/\text{хл. } a$. При этом у обоих исследуемых видов при 10 °С в световом диапазоне 430–900 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ соотношение $C/\text{хл. } a$ повышается примерно в 1,5 раза, а при 5 °С — в 2,5–3 раза.

При интенсивности света 1200 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ как при 5, так и при 10 °С останавливается рост водорослей, что впоследствии приводит к отмиранию культур. Ингибирующее действие света на величину соотношения $C/\text{хл. } a$ у *S. costatum* при 10–20 °С проявляется при освещенности

Phaeodactylum tricornutum



Nitzschia sp. 3



Skeletonema costatum

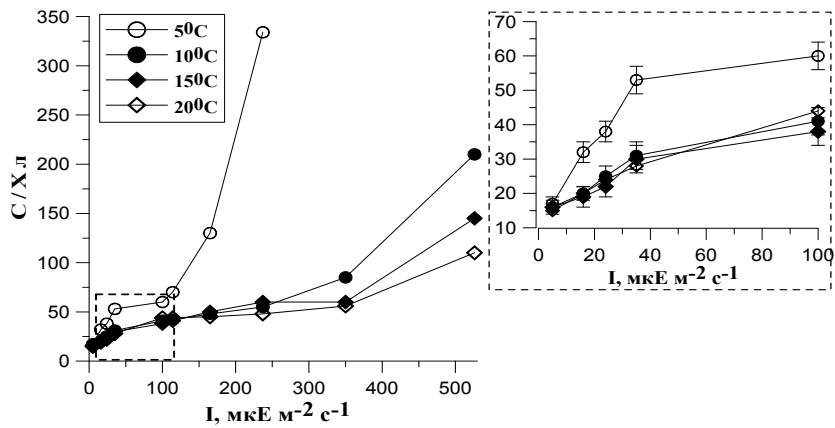


Рис. 1. Зависимость соотношения C/X_{Ll} а у *Bacillariophyta* от световых и температурных условий. В пунктирных рамках показаны начальные участки представленных зависимостей

более $350 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. С повышением плотности светового потока от 350 до $530 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ соотношение $C/\text{хл. } a$ возрастает в 2 раза при $20 \text{ }^\circ\text{C}$ и в 4 раза при $10 \text{ }^\circ\text{C}$. При температуре $5 \text{ }^\circ\text{C}$ ингибирующее действие света начинает проявляться уже при $100 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, величина соотношения $C/\text{хл. } a$ повышается от 60 до 340 (максимальное значение получено при $240 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). *Skeletonema costatum* при $5 \text{ }^\circ\text{C}$ и интенсивности света более $240 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ быстро погибает.

В целом, диапазон изменения величины $C/\text{хл. } a$ в зависимости от световых условий определяется температурой выращивания водорослей. При оптимальной для роста водорослей температуре $20 \text{ }^\circ\text{C}$ эта величина изменяется от 15 до 60–70. Со снижением температуры до $10 \text{ }^\circ\text{C}$ увеличивается диапазон изменения соотношения $C/\text{хл. } a$ до 100–150, а при $5 \text{ }^\circ\text{C}$ – до значений выше 200.

Параллельно были проведены измерения ростовых характеристик водорослей в зависимости от световых и температурных условий (Шоман, Акимов, 2013). На рис. 2 представлены зависимости между скоростью роста водорослей и отношением $C/\text{хл. } a$, полученные при освещенностях выше насыщающих.

Результаты показывают, что при высокой освещенности изменение внутриклеточного содержания хлорофилла связано со скоростью роста водорослей. При температуре $20 \text{ }^\circ\text{C}$ в области высоких интенсивностей света культуры *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 характеризуются высокой скоростью роста ($\mu = 1\text{--}1,9 \text{ сут}^{-1}$). При этом значения отношения $C/\text{хл. } a$ не превышают 100. При более низкой температуре наблюдается значительное повышение величины $C/\text{хл. } a$ и снижение скорости роста водорослей. При этом высокие значения $C/\text{хл. } a$ (100–500) отмечаются у водорослей с относительно низкой скоростью роста ($\mu < 0,5 \text{ сут}^{-1}$). Аналогичные результаты получены и для *S. costatum* – замедление роста культуры ($\mu < 0,3 \text{ сут}^{-1}$) сопровождается повышением значений $C/\text{хл. } a$ выше 100.

Обсуждение

Характер зависимости величин $C/\text{хл. } a$ от освещенности связан с диапазоном световых условий в экспериментах. В условиях светового лимитирования величина $C/\text{хл. } a$, как правило, имеет линейную зависимость от плотности светового потока (Geider, Osborne, 1986; Nielsen, 1996; Finenko et al., 2003). С увеличением интенсивности света (в области насыщающей рост освещенности) сохраняется линейная или близкая к ней зависимость $C/\text{хл. } a$ от освещенности до $400 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и более (Terry et al., 1983; Geider, 1987), однако при этих освещенностях чаще наблюдается выход световой зависимости на плато (Geider, Osborne, 1986; Cloern et al., 1995; Behrenfeld et al., 2005).

В диапазоне освещенности от 16 до $250\text{--}400 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ мы наблюдали оба вида зависимости соотношения $C/\text{хл. } a$ от интенсивности света. Так, при $20 \text{ }^\circ\text{C}$ для *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 характер зависи-

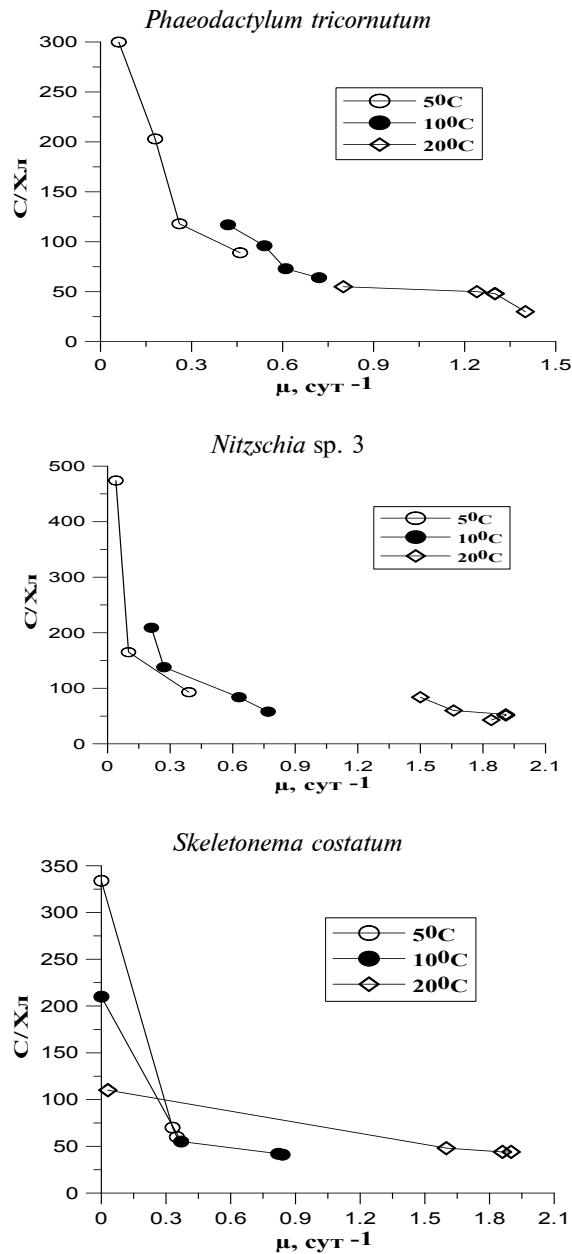


Рис. 2. Зависимость между соотношением C/XL и удельной скоростью роста водорослей при различной температуре в световом диапазоне $225-1200 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у *Ph. tricornutum*, *Nitzschia sp. 3* и $100-530 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у *S. costatum*

мости можно рассматривать как линейный до 430 и $225 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ соответственно, что согласуется с литературными данными (Terry et al., 1983; Geider, 1987; Finenko et al., 2003) для различных видов водорослей, в т.ч. для *Ph. tricornutum*. В частности, в работе (Terry et al., 1983)

линейная зависимость соотношения $C/\text{хл. } a$ от света у *Ph. tricornutum* наблюдалась до освещенности $550 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, при этом величина соотношения изменялась от 14 до 50. В исследовании других авторов при изменении интенсивности света от 7 до $230 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ величина $C/\text{хл. } a$ у этого же вида изменялась от 15 до 30, однако уже при $130 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ наблюдался выход световой зависимости на плато (Geider et al., 1985).

В этом же световом диапазоне (от 16 до $250\text{--}400 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) при 5 и $10 \text{ }^\circ\text{C}$ у *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 и при всех исследуемых температурах у *S. costatum* отмечалась гиперболическая зависимость соотношения $C/\text{хл. } a$ от интенсивности света, т.е. быстрый рост данной величины с ростом освещенности и последующее снижение скорости изменения соотношения с тенденцией к выходу на плато. Диапазон линейной (или близкой к линейной) зависимости соотношения $C/\text{хл. } a$ от света сужается для *S. costatum* до значений менее $50 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, что согласуется с такими же низкими значениями I_k по росту для этого вида. Это ниже значений, полученных для *S. costatum* другими авторами (Yoder, 1979; Langdon, 1987; Sakshaug et al., 1989). В одной из работ (Yoder, 1979) у *S. costatum* отмечено линейное повышение величины $C/\text{хл. } a$ с ростом освещенности до $100 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ как при 10 , так и при $22 \text{ }^\circ\text{C}$. В другой работе (Langdon, 1987) выход световой зависимости $C/\text{хл. } a$ на плато у *S. costatum* наблюдался примерно при $200 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, сама величина отношения изменялась при этом от 18 при $15 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ до 70 при $200 \text{ мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Возможно, полученное расхождение результатов связано с тем, что мы выращивали водоросли при непрерывном освещении, а в указанных работах использован темновой период. Кроме того, такое расхождение результатов может быть обусловлено функциональными различиями между отдельными штаммами *S. costatum*.

Данные наших исследований показывают, что при снижении температуры меняется тангенс начального угла наклона световой зависимости $C/\text{хл. } a$ (до 8 раз). Это свидетельствует о более сильном влиянии температуры на синтез хлорофилла при низких температурах по сравнению с процессами накопления других клеточных компонентов. Известно, что синтез хлорофилла легко подвергается воздействию различных внешних факторов. Уменьшение его содержания при низких температурах, вероятно, направлено на снижение окислительного стресса, вызванного образованием радикальных групп в фотосистемах и генерацией активных форм кислорода (Рубин, 2000), что с физиологической точки зрения является адаптивной реакцией, способствующей повышению выживаемости клеток. Однако, с другой стороны, действие температуры, вызывающее снижение относительной скорости синтеза хлорофилла у *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 при 10 и $5 \text{ }^\circ\text{C}$ в условиях светового лимитирования, можно расценивать как неблагоприятное в целом для популяции водорослей, т.к. оно приводит к снижению поглощенной клетками световой энергии и, соответственно, к уменьшению величины первичной продукции в водоеме. Для

S. costatum действие температуры при слабом освещении сказывается только при 5 °С. Диапазон линейного изменения величины $C/\text{хл. } a$ от света наблюдается лишь в условиях сильного светового лимитирования.

В оптимальных для роста водорослей световых условиях снижение температуры также приводит к повышению соотношения $C/\text{хл. } a$ в клетках (Verity, 1982; Thompson et al., 1992; Finenko et al., 2003). Это согласуется с данными, полученными нами для *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3. Снижение температуры от 20 до 10 °С сопровождается повышением соотношения $C/\text{хл. } a$ в 2 раза у *Ph. tricornutum* и в 1,4 раза у *Nitzschia* sp. 3. С дальнейшим снижении температуры от 10 до 5 °С у обоих видов это соотношение повышается в среднем еще в 1,4 раза. В условиях светового насыщения наблюдаемое уменьшение содержания хлорофилла в клетках водорослей по мере снижения температуры приводит к согласованию скоростей световых и темновых стадий фотосинтеза. В отличие от *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3, у *S. costatum* температурной зависимости отношения $C/\text{хл. } a$ в диапазоне 10–20 °С не выявлено, что, возможно, связано с особенностью адаптации клеток этого штамма водорослей к температурным условиям.

В области высоких освещенностей (более 400 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ для *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 и выше 100–250 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ для *S. costatum*) наблюдается резкое увеличение величины соотношения $C/\text{хл. } a$ в клетках водорослей при 5 и 10 °С, в то время как при температуре 20 °С этот эффект для *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 не наблюдается и слабо выражен для *S. costatum*. Известно, что при повышенных уровнях световой радиации происходит интенсивное фотоокисление пигментов в клетках водорослей (Han et al., 2000). При этом дефицит азота в среде приводит к усилению этого процесса и, соответственно, к уменьшению внутриклеточной концентрации хлорофилла в клетках (Sakshaug et al., 1989). В наших экспериментах при обеспеченности клеток биогенными элементами и оптимальной температуре содержание хлорофилла поддерживается на постоянном уровне и при высокой освещенности. Снижение температуры от 20 до 10–5 °С усиливает процессы фотоокисления, что выражается в более резком повышении значений соотношения $C/\text{хл. } a$ (Hendrey et al., 1987; Alves et al., 2002), а при экстремально высокой интенсивности света 1200 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ выращивание *Ph. tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 при низкой температуре (5–10 °С) приводит к полному прекращению роста и последующей гибели клеток. У *S. costatum* при 5 °С остановка роста наблюдается при освещенности более 200 $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.

Высокие значения соотношения $C/\text{хл. } a$ характерны для водорослей, находящихся в условиях определенного сочетания факторов среды. Как правило, это совместное действие высоких показателей освещенности и низкой температуры. Величины соотношения выше 100 наблюдаются у клеток с низкой функциональной активностью — удельная скорость роста не превышает 0,3–0,5 сут^{-1} . В условиях светового ингибирования скорость передачи энергии возбуждения от светособирающего комп-

лекса к реакционным центрам превышает возможность хлоропластов использовать ее в фотохимических реакциях (Han et al., 2000). В условиях блокирования переноса электронов из-за образования их избытка в цепи фотосинтеза усиливается генерация активных форм кислорода, приводящая к окислительному стрессу. В качестве защитного механизма в клетке происходит распад белков реакционных центров, что, в свою очередь, приводит к инактивации самих реакционных центров и прекращению фотосинтеза и роста (Рубин, 2000). При этом остановка синтетических процессов в клетке при световом ингибировании происходит на фоне интенсивного фотоокисления антенного хлорофилла. Снижение температуры усиливает процесс фотоокисления хлорофилла и приводит к более быстрому снижению его концентрации в клетках, что отражается в высоких значениях соотношения $C/\text{хл. } a$. Длительное культивирование водорослей в таких условиях приводит (в зависимости от крайних значений этих факторов) либо к гибели культуры, либо к ее адаптивному восстановлению с повышением скорости роста и снижением значений соотношения $C/\text{хл. } a$.

Выводы

В оптимальных температурных условиях и обеспеченности клеток биогенными элементами диапазон изменения соотношения $C/\text{хл. } a$ составляет от 15 до 60–70 в области освещенности до $1200 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ у *Ph. tricorutum* и *Nitzschia* sp. 3 и до $350 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ у *S. costatum*. Форма световой зависимости этого соотношения имеет линейный (или близкий к нему) характер в области лимитирующих рост интенсивностей света и выходит на плато при дальнейшем повышении освещенности. Совместное действие света и температуры на изменение величины $C/\text{хл. } a$ проявляется как в области светового лимитирования, так и при высокой освещенности (более $200\text{--}400 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). При низкой освещенности снижение температуры приводит к увеличению соотношения $C/\text{хл. } a$ в клетках, повышению тангенса начального угла наклона этой зависимости от света, а также к более раннему выходу световой зависимости на плато. При высокой интенсивности света с понижением температуры наблюдается ингибирование роста водорослей и резкое увеличение соотношения $C/\text{хл. } a$, вызванное снижением скорости синтеза хлорофилла на фоне его интенсивного фотоокисления. Характер совместного влияния света и температуры на отношение $C/\text{хл. } a$ был одинаков у исследованных видов, однако у *S. costatum* отмечались более низкие значения освещенности, при которой наблюдался выход световой зависимости на плато и фотоокисление хлорофилла при повышении освещенности.

Выражаем глубокую благодарность О.А. Галатовой, О.Р. Солоницыной за предоставленные культуры водорослей и А.Б. Кожемяке за определение концентрации органического углерода в пробах на CHN-анализаторе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Рубин А.Б. Биофизические методы в экологическом мониторинге // Сорос. образоват. журн. – 2000. – 4. – С. 7–13.
- Шоман Н.Ю., Акимов А.И. Действие света и температуры на удельную скорость роста двух видов диатомовых водорослей *Phaeodactylum tricornutum* и *Nitzschia* sp. 3 // Мор. экол. жур. – 2013. – 12(1). – С. 85–91.
- Шоман Н.Ю., Акимов А.И. Совместное действие света и температуры на удельную скорость роста диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* // Современные проблемы биологии, экологии и химии: Сб. мат. III Междунар. науч.-практ. конф. (Запорожье, 11–13 мая 2012 г.). – Запорожье, 2013. – С. 61–62.
- Alves C.A., Magalhaes C.N., Barja P.R. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation // Bot. Rev. – 2002. – 68(2). – P. 193–208.
- Behrenfeld M., Boss E., Siegel D.A. et al. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Global Biogeochem. Cycl. – 2005. – 19, GB1006, doi:10.1029/2004GB002299.
- Cloern J.E., Grenz C., Videgar-Lucas L. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio - the conversion between productivity and growth // Limnol. Oceanogr. – 1995. – 7. – P. 1310–1313.
- Finenko Z.Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S.A. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: Response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. J. – 2003. – 2(2). – P. 40–64.
- Geider R.J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implication for physiology and growth of phytoplankton // New Phytol. – 1987. – 106. – P. 1–34.
- Geider R.J., MacIntyre L., Kana T.M. A dynamic model of phytoplankton growth and acclimation responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a :carbon ratio to light, nutrient limitation and temperature // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1997. – 148. – P. 187–200.
- Geider R.J., Osborne B.A. Light absorption, photosynthesis and growth of *Nannochloris atomus* // Mar. Biol. – 1986. – 93. – P. 351–360.
- Geider R.J., Osborne B.A., Raven J.A. Light dependence of growth and photosynthesis in *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 1985. – 21. – P. 609–621.
- Gullard R.R.L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates // Culture of Marine Invertebrate Animals. – New York: Plenum Press, 1975. – P. 26–60.
- Han P., Virtanen M., Koponen J. et al. Effect of photoinhibition on algal photosynthesis: a dynamic model // J. Plankt. Res. – 2000. – 22(5). – P. 865–885.
- Hendrey G.A., Houghton F., Brown S.B. The degradation of chlorophyll: A biological enigma // New Phytol. – 1987. – 107. – P. 255–302.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. – 1975. – 167. – P. 191–194.
- Langdon C. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part 1. A comparative study of the growth-irradiance relationship of

- three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis* // J. Plankt. Res. – 1987. – 9. – P. 459–482.
- Nielsen M.V. Growth and chemical composition of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium galat-heatum* in relation to irradiance, temperature and salinity // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1996. – 136. – P. 205–211.
- Sakshaug E., Andresen K., Kiefer D.A. A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum* // Limnol. Oceanogr. – 1989. – 34. – P. 198–205.
- Terry K.L., Hirata J., Laws E.A. Light-limited growth of two strains of the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin: chemical composition, carbon partitioning and the diel periodicity of physiological processes // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1983. – 68. – P. 209–227.
- Thompson P.A., Gou M., Harrison P.J. Effects of variation in temperature. 1. On the biochemical composition of eight species of marine phytoplankton // J. Phycol. – 1992. – 28. – P. 481–488.
- Verity P.G. Effects of temperature, irradiance and daylight on the marine diatom *Leptocylindrus danicus* Cleve // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1982. – 60. – P. 209–222.
- Yoder J.A. Effect of temperature on light - limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (*Bacillariophyceae*) // J. Phycol. – 1979. – 15. – P. 362–370.

Поступила 18 июня 2013 г.

Подписала в печать Е.И. Шнюкова

ISSN 0868-8540. Algologia. 2015, 25(1): 56–67

<http://dx.doi.org/10.15407/alg25.01.056>

N.Yu. Shoman, A.I. Akimov

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,

2, Nakhimov Prosp., Sevastopol 99011, Crimea

THE COMBINED INFLUENCE OF LIGHT INTENSITY AND TEMPERATURE ON ORGANIC CARBON TO CHLOROPHYLL *a* RATIO IN THREE SPECIES OF MARINE *BACILLARIOPHYTA*

The combined effect of light and temperature on the change in the intracellular ratio of organic carbon to the chlorophyll *a* (C/chl. *a*) was studied in three species of diatoms: *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, *Nitzschia* sp. 3 and *Skeletonema costatum* Cleve. At the optimum temperature of 20 °C value of the C/chl. *a* ratio varies from 15 to 60–70 all over the studied light range in *Ph. tricorutum* and *Nitzschia* sp. 3, and up to 350 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ in *S. costatum*. The dependence of this ratio on the light is described by hyperbolic curve. Temperature decrease results in increase both of the C/chl. *a* ratio in algal cells and increasing the initial tangent of the slope of the C/chl. *a* ratio curve. Inhibiting light combined with low temperature cause a decrease in the functional activity of algae, a decrease in the rate of synthesis of chl. *a* against the background of its enhanced photo-oxidation and, as a consequence, a sharp increase of the C/chl. *a* ratio. All studied diatom species are characterized by similar nature of light and temperature dependence of C/chl. *a*; however, in *S. costatum* the curve of C/chl. *a* ratio formed the plateau at lower light intensities while photo-oxidation of chlorophyll took place with an increase in luminance.

Key words: marine *Bacillariophyta*, C/chl. *a* ratio, light, temperature.