

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Э. П. ТИХОВСКАЯ

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ И ФОТОСИНТЕЗА
LAMINARIA SACCHARINA В ГУБЕ ДАЛЬНЕЗЕЛЕНЕЦКОЙ
БАРЕНЦОВА МОРЯ**

(Представлено академиком С. А. Зерновым 25 VII 1940)

Проблема биологической продуктивности моря включает ряд вопросов, теоретическое разрешение которых должно дать основу для постановки конкретных задач. Одним из таких вопросов является раскрытие путей, по которым идут биологические процессы, определяющие продуктивность моря.

Морские водоросли как первые организмы, поставляющие органические вещества, должны найти в ней свое место. Богатство флоры северных морей—по числу индивидуумов—хорошо известный факт. Простой метод количественного учета показывает, что в наших южных морях биомасса для большинства видов исчисляется десятками граммов, исключая *Cystoseira* (1), а в северных морях для основных видов она определяется десятками килограммов (*Ascophyllum*, до 35 кг).

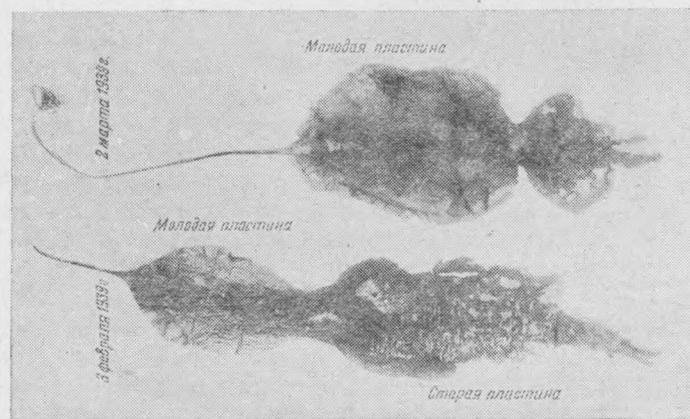
Непонятное на первый взгляд явление накопления морскими водорослями большого количества органического вещества в полярных морях, при недостатке света во время полярной ночи и низких температурах светлого периода года, нашло свое объяснение в известной гипотезе Книер'а (2), в дальнейшем обоснованной экспериментально Ehrke (3). Согласно этой гипотезе морские водоросли в противоположность громадному большинству сухопутных растений способны относительно сильно ассимилировать при низких температурах. Что касается дыхания, то оно с повышением температуры возрастает быстрее, чем ассимиляция. Это приводит к тому, что балансовый коэффициент $\frac{\text{ассимиляция}}{\text{дыхание}}$ при низких температурах особенно велик. Montfort (4) и позже Stocker и Holdheide (5) критикуют взгляд на северные морские водоросли как на холодолюбивые растения, испытывающие угнетение при летних высоких температурах, и находят летом ясную установку на сильный свет и летние высокие температуры. Отсутствие достаточного количества наблюдений непосредственно в природе оставляет неясным, с одной стороны, вопрос о динамике продуктивности морских водорослей в разные сезоны года. С другой стороны, объяснения продуктивности, основанные на экспериментах, проведенных в лаборатории или в природе, но в отдельные отрезки времени, не могут полностью осветить замкнутого круга явлений, происходящих на местообитании. Необходим учет последовательного изменения главнейших факторов

среды на протяжении всех сезонов года и при том состоянии организма, которое соответствует данному сезону.

Предлагаемые исследования имели в виду дать некоторый материал для пополнения этого пробела. Мурманская биологическая станция предоставляла возможность для постановки такого рода исследований, и положение ее на $69^{\circ}04'$ с. ш. при наличии полярной ночи и дня придавало им особый интерес.

Опыты проведены в двух направлениях: 1) Изучение динамики биомассы и продукции [терминология Зенкевича (⁶)] у наиболее распространенной на Мурмане водоросли *Laminaria saccharina*. 2) Определение фотосинтеза (избытка ассимиляции) дважды в месяц на протяжении целого года.

Измерения веса и длины всего слоевища ламинарии и отдельно его частей (ежемесячно 60 растений) давали возможность учета распределения биомассы (средний вес растения в граммах) по месяцам, а разница



Фиг. 1. *Laminaria saccharina*. Смена листовой пластинки.

в весе между двумя соседними месяцами указывала на прирост биомассы во времени—продукцию.

Опыты по фотосинтезу проведены в губе Дальнезеленецкой методом Winkler'a с небольшого бота на глубинах 0; 4 и 10 м, охватывающих границы распространения ламинарий. Кроме ламинарии в опыты была включена другая бурая водоросль—*Fucus vesiculosus*. Эти водоросли являются представителями двух разных типов местообитания: сублиторального и литорального; первый не подвергается чередованию приливно-отливных обнажений и затоплений, характеризуется сравнительно большим постоянством условий, отсутствием резких колебаний факторов; для второго обычны быстрые изменения света, температуры, солености и др.

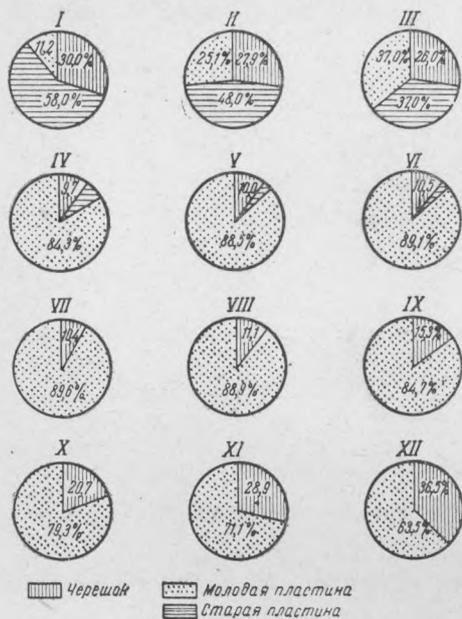
Сборы водорослей проводились неизменно непосредственно перед опытом для сохранения воздействия фаз времени, имеющих место в природе.

Слоевище ламинарий, состоящее из листовой пластинки, черешка и ризоидов, ежегодно сбрасывает листовую пластинку, заменяя ее новой, отрастающей от черешка (фиг. 1). Начало отрастания в губе Дальнезеленецкой охватывает период декабрь—январь месяц. Полярная ночь и отсутствие фотосинтеза не служат этому препятствием.

Биомасса (фиг. 2) целого растения ламинарии определяется соотношением свежего веса новой молодой листовой пластинки, потерями в весе при сбросе старой пластинки и изменениями в весе черешка. С января

до августа месяца биомасса всего растения непрерывно возрастает. В августе она составляет в среднем на одно растение 613 г, после чего, вследствие начала сброса верхушки стареющего листа, быстро падает. Непосредственный учет биомассы на 1 м² при сизигийных отливах 0,2 м* (наибольшая высота прилива 4,2 м) показал, что биомасса ламинарии на единицу площади составляет в среднем в массовых зарослях 8 кг. К береговой линии биомасса постепенно снижается до 2 кг на м². В глубь моря возрастают размеры растений, но уменьшается их число. При пересчете на 1 га биомасса ламинарии составит 800 ц, что приравнивает ее к урожаям огородных растений, но ставит значительно выше таковых в Заполярье.

П р о д у к ц и я. Прирост биомассы в единицу времени не идет равномерно. Максимум продукции в апреле обусловлен бурным развитием молодой листовой пластинки. За этот месяц средний прирост веса молодой



Фиг. 2. Диаграмма соотношения частей слоевища ламинарии в процентах от всего растения по месяцам.

Для годового хода кривых фотосинтеза ламинарии характерны: максимальный подъем фотосинтеза в феврале—мае; период снижения в полярную ночь ниже компенсационного пункта; снижение фотосинтеза в летние месяцы, особенно в июне, переходящее на глубине 10 м в отрицательную величину (ниже компенсационного пункта). Фотосинтез фукусов у поверхности воды всегда выше, чем у ламинарии, и не снижается сильно в летние месяцы, кроме июня, но на глубине 10 м соотношения изменяются; после полярной ночи, при слабой напряженности света, фотосинтез у ламинарии выше. Обе кривые не дают столь большого расхождения, как на глубине 0 м.

Во время полярной ночи с конца ноября по конец января фотосинтез прекращается [подтверждение данных Смирнова (?)].

Различное отношение к изменению глубины, к изменению факторов среды в различные сезоны года определяют *Laminaria saccharina* и *Fucus*

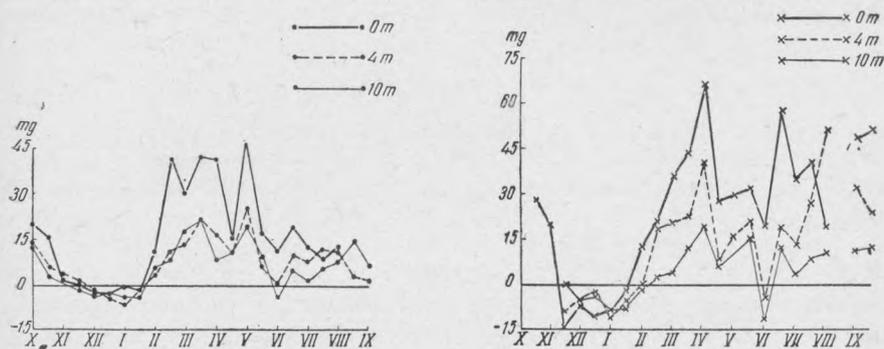
* Указана высота уровня воды над нулем глубин.

vesiculosus как водоросли с различной установкой на свет, температуру, соленость и др.

Fucus vesiculosus, обитающий в условиях изменчивости факторов, отличается большей пластичностью своих физиологических реакций и почти не снижает фотосинтеза при переходе от гидрологической зимы к высоким летним температурам. Для *Laminaria saccharina*, наоборот, характерно уменьшение фотосинтеза в условиях высокой температуры и освещенности.

В период летнего снижения фотосинтеза у ламинарии соленость падает до 33,89—31,83‰ и 10 июня даже до 27,68‰ (время весеннего таяния снега в губе Дальнезелейской в 1939 г.). Температура воды в летнее время достигает максимальных величин 10—11°. Содержание P и N—наименьшее за весь год.

Некоторые ориентировочные опыты по определению дыхания, проведенные одновременно с фотосинтезом, показали, что энергия дыхания



Фиг. 3. Фотосинтез на разных глубинах.

в марте и апреле наиболее слабая и соответствует самым низким температурам на протяжении опытов (от +0,4 до -2,5°). Энергия дыхания у *Fucus vesiculosus* больше, чем у ламинарии, при тех же условиях среды, но на ярком свете она никогда не превышает ассимиляцию [Крашенинников (11)].

Балансовый коэффициент $\frac{\text{ассимиляция}}{\text{дыхание}}$ наибольшей величины достигает в феврале—мае при наиболее сильном фотосинтезе и наиболее слабом дыхании. В летние месяцы коэффициент снижается при снижении энергии фотосинтеза и возрастании энергии дыхания. В осенние месяцы (октябрь) намечается новый, но более слабый подъем. Таким образом с какой бы стороны ни подходить к определению продукции ламинарии, все данные (фотосинтез, балансовый коэффициент, прямой учет взвешиванием) приводят к выводу о ее низком температурном и световом оптимуме.

У *Fucus vesiculosus* наибольший коэффициент $\frac{\text{ассимиляция}}{\text{дыхание}}$ также приходится на весенние месяцы, но он отодвинут ближе к лету и в летние месяцы никогда не снижается так сильно, как у ламинарии.

Продуктивность *Laminaria saccharina* определяется: 1) низким положением температурного и светового оптимума ассимиляции; 2) длительным вегетационным периодом (около 10 месяцев); 3) круглосуточной ассимиляцией в период полярного дня в июле (8).

Различное отношение *Fucus vesiculosus* и *Laminaria saccharina* к изменениям условий среды в их сезонном ходе позволяет отнести их к различным биологическим типам. Выделение среди морских водорослей биологических групп, основанное на тех или иных биологических признаках, предложенное

Рихтером в 1914 г. ⁽⁹⁾ для водорослей Ламанша и Неаполя, Любименко и Тиховской ⁽¹⁰⁾ для водорослей Черного моря, Ehrke ⁽³⁾ для водорослей Немецкого моря, нашло свое подтверждение и в условиях крайнего севера.

Мурманская биологическая станция
Академии Наук СССР

Поступило
30 VII 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Морозова-Водяницкая, ДАН, XIV, № 8 (1935). ² H. Kniep, Intern. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., VII (1915—1916). ³ Ehrke, Planta, 13, 221 (1931). ⁴ Montfort, Ber. d. Deutschen Bot. Ges., 53 (1935). ⁵ O. Stosker u. W. Holdheide, ZS. f. Bot., 32, H. 1. ⁶ Вроцкая и Зенкевич, Тр. ВНИРО, IV (1939). ⁷ В. А. Смирнов, Изв. Гидрологич. ин-та, № 8, 27 (1924). ⁸ Гюббенет и Вобликова, Изв. Научного ин-та им. Лесгафта, XX, вып. 2 (1937). ⁹ А. А. Рихтер, Изв. Акад. Наук за 1912 и 1914 г. ¹⁰ В. Любименко и З. Тиховская, Тр. Севаст. биол. ст. Акад. Наук СССР, I (1928). ¹¹ Ф. П. Крашенинников и Н. И. Соковнина, Тр. Бот. ин-та МГУ (1925).