

# ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



10  

---

1982

A. G. KOROTKOV  
**THE DEPENDENCE  
OF PHOTOSYNTHESIS RATE  
IN ULVA RIGIDA AG.  
ON INDIVIDUAL MASS  
OF ITS THALLOMES AT VARIOUS  
LIGHT INTENSITIES  
AND NUTRIENTS CONCENTRATIONS**

Summary

The results of radiocarbon experiments make it possible to calculate equations ( $P_i = aW^b$ ) for the dependence of photosynthesis ( $P_i$ ) in the Black Sea *Ulva rigida* Ag. on the individual dry mass ( $W=0.3-250$  mg) of its thallomes. The coefficient  $b$  of the calculated equations is close to unity ( $b=0.919-0.995$ ;  $S_b=0.043-0.057$ ), the coefficient  $a$  varies within 0.243-5.906 limits and depends on light intensity and concentration of inorganic nitrogen- and phosphorus-containing compounds. So the photosynthesis specific rate in *Ulva* does not depend on its thallome mass and is governed by light and biogene sufficiency.

УДК 595.31:591.16:591.185.25(262.5)

Л. А. РАДЧЕНКО

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕННОСТИ  
НА РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ АРТЕМИИ  
В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

Благодаря высокой приспособляемости к широкому диапазону внешних условий артемия *Artemia salina* (L.) стала удобным лабораторным объектом для решения конкретных теоретических и практических задач. Однако имеющиеся литературные данные о влиянии температуры и солености на развитие артемии трудно сопоставимы (табл. 1), поскольку авторы создавали различные условия для ее культивирования и использовали разные ее расы.

Данные о влиянии температуры на размножение артемии единичны [2]. Кроме того, выводы авторов о влиянии температуры и солености на биологию артемии противоречивы. Например, П. М. Воронов [1] считает, что существует оптимальный уровень солености, близкий к природному, при котором наблюдается более быстрое половое созревание артемии. Отклонения от этого уровня в ту или иную сторону приводили в его экспериментах к удлинению сроков наступления половозрелости рачков. Влияние температуры на сроки полового созревания артемии этим автором не отмечено, например, при солености 75‰ и температурах 16,5—22 и 22—24°С рачки становились половозрелыми через 25—26 дней. П. Б. Вейс [11] также приходит к выводу, что темп развития артемии от вылупления до половозрелости находится в прямой зависимости от солености: при температуре 21—22°С и солености 30‰ рачки становились половозрелыми через 32 дня, при той же температуре и солености 115‰ — через 22. Б. М. Гилхрист [8], наоборот, отмечает, что при температуре 25°С независимо от солености (35 и 140‰) партеногенетические артемии достигали половозрелости на 15—17-й день. В экспериментах С. Т. Боуэна с соавторами [5] при температуре 21—24°С и солености 85‰ половая зрелость у рачков наступала на 14—21-й день (причина семидневного интервала созревания рачков не указана). Противоречивость литературных данных, которая затрудняет выбор оптимальных условий культивирования для получения рачков, находящихся на определенной стадии развития, вызвала необходимость проведения специальных экспериментов.

Таблица 1. Данные о влиянии солености и температуры на сроки полового созревания артемии

| Соленость,<br>‰                | Температура, °C |           |       |           |           |        |
|--------------------------------|-----------------|-----------|-------|-----------|-----------|--------|
|                                | 16,5—22         | 21—22     | 22—24 | 23        | 25        | 20—28  |
| Сроки полового созревания, дни |                 |           |       |           |           |        |
| 30                             | [1]             |           | [1]   |           |           |        |
| 35                             | —               | 31 [11]   | —     | 30—40 [7] | —         | —      |
| 48,4                           | —               | —         | —     | —         | 15—17 [8] | —      |
| 50                             | 26              | —         | 30    | —         | —         | —      |
| 74                             | —               | —         | —     | —         | —         | —      |
| 75                             | 26              | —         | 25    | —         | 22—24 [3] | —      |
| 85                             | —               | 14—21 [5] | —     | —         | —         | —      |
| 95,2                           | 22              | —         | —     | —         | —         | 15 [4] |
| 102,4                          | —               | —         | 17    | —         | —         | —      |
| 112,2                          | 20              | —         | —     | —         | —         | —      |
| 115                            | —               | 22 [11]   | —     | —         | —         | —      |
| 128,6                          | 17              | —         | —     | —         | —         | —      |
| 130,8                          | —               | —         | 18    | —         | —         | —      |
| 140                            | —               | —         | —     | —         | —         | —      |
| 147,6                          | 23              | —         | —     | —         | 15—17 [8] | —      |
| 150                            | —               | —         | 27    | —         | —         | —      |
| 164                            | 26              | —         | —     | —         | —         | —      |
| 182,2                          | 33              | —         | —     | —         | —         | —      |
| 190,2                          | 35              | —         | —     | —         | —         | —      |

Выяснили влияние температуры и солености (при идентичности освещения, режима кормления, аэрации) на развитие, размножение и выживаемость артемии. Использовали яйца артемии из крымских озер Сакское и Джарылгач, собранные весной 1975 г. Рачков (оз. Сакское) культивировали в специально оборудованной термокомнате при температурах 15, 22, 25 и 27° C в среде соленостью 18‰ (морская вода). Суточные колебания температуры были в пределах 1° C. При изучении влияния солености на развитие и выживаемость артемий их культивировали при температуре воды 27° C в средах соленостью 18 (морская вода), 54 и 108‰ (соленость воды в оз. Джарылгач во время сбора яиц), получаемой добавлением 36 и 90 г морской соли на 1 л морской воды. Растворы очищали через двойной фильтр. Выклев рачков происходил при задаваемых экспериментальных условиях. По 30—40 однодневных науплиусов рассаживали в сосуды емкостью 1,5 л с заранее подготовленной средой. Воду аэрировали с помощью микрокомпрессора «Скаляр» со стеклянными распылителями ежедневно в течение 30 мин в каждом аквариуме. Кормили рачков через день культурой водоросли *Nephrochloris salina*. Ежедневно по пять рачков выборочно из каждого аквариума просматривали под МБС-2 в капле экспериментальной среды с глицерином. О периодах линьки судили по появлению в аквариумах сброшенных покровов, которые регулярно удаляли из аквариумов. О наступлении половой зрелости свидетельствовало появление яиц в яичниках. Эксперименты проводили в трех повторностях. Ежедневно подсчитывали число выживших рачков, определяли процент выживаемости от первоначального числа. Данные о выживаемости артемии (общие выборки) в зависимости от температуры и солености сравнивали по *t*-критерию (уровень значимости 0,05).

Тонкий морфологический анализ с помощью микроскопирования позволил Х. Хизу в 1924 г. [9] выделить 13—15 стадий в развитии артемии от яйца до взрослой особи. Однако такой анализ требует умерщвления рачков, что не всегда отвечает задачам эксперимента. Указанные авторы предлагают визуальное определение стадии по форме тела и движению рачков, хотя на соседних стадиях метаморфоза рачки по этим характеристикам похожи и метод малонадежен. Нами предла-

гается на основании характерных для каждой стадии морфологических признаков рачков способ определения стадии развития (визуальный или с помощью лупы) на живом материале.

Наблюдение морфогенеза артемии начинали со стадии науплиуса в возрасте 24 ч. На первой (подвижной) стадии у рачков порошица закрыта, тело абрикосового цвета, затем порошица раскрывается, рачки потребляют оформленную пищу [3] и начинают интенсивно расти. В результате первой линьки тело рачков светлеет, по краям тела пигмент буроватый, науплиальный глаз ярко-красный, намечаются три грудных сегмента. После второй линьки первая-третья пары грудных ножек имеют вид бугорков, тело обесцвечивается, науплиальный глаз становится темно-красным. Третья линька приводит к появлению глазных пигментных пятен бурого цвета, третья-седьмая пары ножек имеют вид бугорков разной величины, первая и вторая пары удлиняются и расчлениаются на лопасти. По окончании четвертой линьки глазные пигментные пятна увеличиваются, темнеют, первая-третья пары грудных ножек имеют лопастное строение, четвертая-восьмая пара фиксируются в виде бугорков, хорошо различаются все грудные и очень узкие брюшные сегменты. После пятой линьки первая пара грудных ножек хорошо развита, на второй и третьей парах видны щетинки, четвертая и пятая пары имеют лопастное строение, есть бугорки девятой пары, лопасти фурки еще не развиты, но уже могут иметь одну короткую щетинку. После шестой линьки первая-третья пары грудных ножек хорошо развиты, четвертая и пятая пары имеют щетинки, шестая-девятая пары ножек имеют лопастное строение, появляются бугорки 10—11-й пар, глаза оформляются на коротких стебельках. Седьмая линька приводит к тому, что полностью формируются 9 пар грудных ножек, но 10—11-е пары еще в виде бугорков, брюшко удлиняется, вторые антенны и мандибулы уменьшаются. В процессе восьмой линьки метаморфоза завершается, рачки имеют строение тела, подобное взрослым животным (только меньших размеров). Рачки продолжают расти, затем (девятая линька) у самок формируется яйцевой мешок. Созревание и переход яиц в яйцевой мешок длится 5—6 дней (10—11-я линьки). Самки вынашивали яйца в яйцевом мешке 5—7 дней и в этот период не линяли. В условиях культивирования при температуре воды 15°C рачки были малоактивными, наблюдалась их повышенная гибель (в периоды линьки). Первая линька у рачков происходила на 5—6-й день от момента выклева, а все последующие — через 5—6 дней (рис. 1). Только около 2% рачков достигли ювенальной стадии на 42—43-й день, а к 46-му дню все рачки погибли, так и не достигнув половой зрелости. Длительное воздействие температуры 15°C явно угнетало развитие и жизнеспособность артемии.

При температуре воды 22°C первая линька у рачков наблюдается на 4—5-й день от момента выклева, последующие — через 3—4 дня. Метаморфоз рачков закончился к 25—26-му дню. Половые продукты созрели на 35—37-й день, а на 46—48-й появилось первое потомство. Отдельные самки произвели живорожденных науплиусов. Первый помет был незначительным (в среднем около 15 яиц или 5—7 науплиусов на 1 самку). До окончания метаморфоза дожили 17—21% рачков, потомство оставили 12% рачков от первоначального их числа.

При температуре 25°C рачки претерпевали первую линьку на 3—4-й день, все последующие наблюдались через 2—3 дня. Метаморфоз завершился на 20—21-й день, после восьмой линьки. Половые продукты созрели и яйца поступили в яйцевой мешок на 28—29-й день после 11-й линьки. Первое потомство самки произвели на 36—40-й день. Большинство самок в первом помете дали живорожденных науплиусов. Помет при откладке яиц был более обильным (25—30 яиц), чем при живорождении (8—15 науплиусов на одну самку). До конца метамор-

фоза дожили 36—54% рачков, потомство оставили 25% рачков от первоначального их числа.

При температуре 27°С рачки претерпевали первую линьку на 2—3-й день, все последующие — через два дня. Метаморфоз заканчивался на 16—17-й день. На 21—22-й день созревали половые продукты и яйца поступали в яйцевой мешок. На 28—30-й день самки (40% от первоначального их числа) произвели по 20—25 живорожденных науплиусов. До ювальной стадии дожили 60—80% рачков.

При анализе рис. 1 (номер линьки соответствует очередности стадии) видно, что сдвиг сроков наступления и прохождения стадий в начале метаморфоза в зависимости от температуры невелик: 1—3 дня при разнице температур до 7°С. С возрастом рачков эта зависимость растет: сдвиг сроков прохождения стадий в конце метаморфоза при разнице температур 2—5°С достигает 4—9 дней, при разнице в 7—12°С — 17—26. В диапазоне оптимальных температур (25—27°С) сдвиг в сроках развития рач-

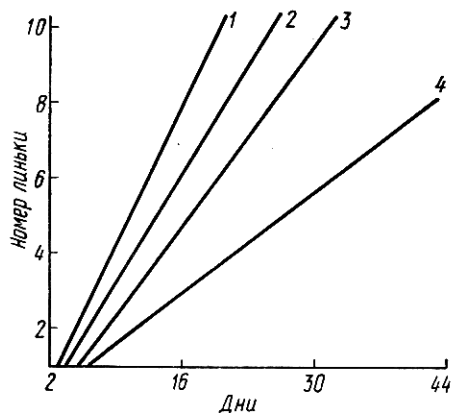


Рис. 1. Влияние температуры, °С, на развитие артемии при солености 18‰:  
1 — 27, 2 — 25, 3 — 22, 4 — 15.

ков менее значителен и после окончания метаморфоза остается постоянным.

На ранних стадиях развития некоторые рачки не могли освободиться от остатков старого покрова, что приводило их к гибели. На поздних науплиальных стадиях и далее линька протекала успешно и не влияла на выживаемость рачков. Периодичность линьки (стадий) находилась в прямой зависимости от температуры (от 2—3 дней при температуре воды 25—27°С до 5—6 — при 15°С); при одинаковых ее показаниях оставалась постоянной вплоть до периода размножения. Особое значение температуры, благоприятной для доживания рачков до репродуктивного возраста, подтверждается тем, что в природных популяциях [1] личинки артемии из перезимовавших яиц появляются в массовом количестве уже ранней весной (конец марта — апрель), преобладая в составе популяции и в мае, но массовое размножение достигших репродуктивного возраста артемий (откладка летних яиц и живорождение) наблюдается только и июне, когда вода достаточно прогревается. Ж. Дютрие [6] также отмечает, что артемия может жить начиная от 10, но массового развития достигает при 20°С.

За время прохождения метаморфоза (независимо от условий среды и длительности этого процесса) артемии претерпевали восемь линек, что соответствует номенклатуре стадий развития артемии, предложенной в 1939 г. К. Баригоззи [9]. Известно, что рост рачков сопровождается линьками. Но существующие номенклатуры стадий развития артемии не всегда связаны с этим процессом. В то же время при регулярном удалении сброшенных покровов из аквариумов можно с уверенностью разграничить стадии развития артемии, особенно если первоначальный материал был одного возраста. Индивидуальные временные различия рачков одного возраста в развитии составляют не более суток. Половое созревание рачков происходило до 10-й линьки, в этот период появлялись вторичные половые признаки. К размножению артемии приступали после 11-й линьки, что по срокам совпадает с литературными данными [3, 6, 10].

Таблица 2. Результаты сравнения средних значений выживаемости артемий в зависимости от температуры с помощью  $t$ -критерия ( $t_{05}=2,00$ )

| 15 °C                                   | 22°                                     | 25°                                     | 27°                                     |     |
|-----------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------|-----|
| $\bar{x}=33,41$<br>$S=31,494$<br>$f=42$ | —                                       | —                                       | —                                       | 15° |
| 0,594                                   | $\bar{x}=36,22$<br>$S=30,605$<br>$f=43$ | —                                       | —                                       | 22° |
| 2,662                                   | 2,278                                   | $\bar{x}=50,76$<br>$S=28,140$<br>$f=42$ | —                                       | 25° |
| 5,037                                   | 4,685                                   | 2,252                                   | $\bar{x}=63,08$<br>$S=20,782$<br>$f=39$ | 27° |

Результаты сравнения средних значений выживаемости артемий в зависимости от температуры при помощи  $t$ -критерия представлены в табл. 2 в виде симметричной матрицы. Диагональные элементы содержат значения среднего ( $\bar{x}$ ), выборочной дисперсии ( $S$ ) и число степеней свободы ( $f$ ). В поддиагональных элементах указаны величины  $t$ -критерия при попарном сравнении двух средних, соответствующих значениям температуры (на пересечении строки и столбца).

Сравнение общих выборок данных о выживаемости артемий показало, что выживаемость рачков при 15 и 22°C в целом достоверно не отличалась (табл. 2), хотя при 22°C была выше (рис. 2). Отмечена прямая зависимость выживаемости от величины температурного фактора в диапазоне 22—27° C.

При культивировании в средах соленостью 18, 54 и 108‰ и температуре 27°C артемия развивалась практически одинаково. Первая линька у рачков наблюдалась на 2—3-й день, остальные — через 2—3 дня (рис. 3). Различия в сроках наступления очередной линьки составляли 1—2 дня.

Например, третья линька, после которой у рачков отчетливо видны глазные пигментные пятна, наступала при солености 18 и 54‰ на 6—7-й день, а при солености 108‰ — на 7—8-й. На 16—17-й день при солености 54‰ (после восьмой линьки) метаморфоз рачков завершался. Половая зрелость рачков независимо от солености наступала на 20—22-й день.

Результаты сравнения средних значений выживаемости артемий в зависимости от солености при помощи  $t$ -критерия приведены в табл. 3

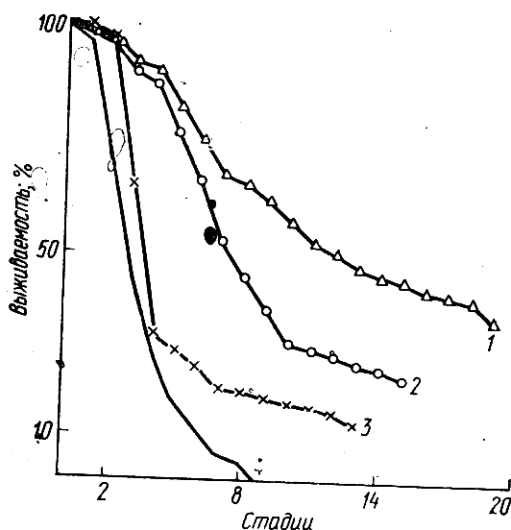


Рис. 2. Динамика выживаемости артемий по стадиям развития в зависимости от температуры, °C:

1 — 27, 2 — 25, 3 — 22, 4 — 15.

в виде симметричной матрицы (ее структура подобна структуре табл. 2).

На общую выживаемость артемии различия в солености (средние данные по трем повторностям) статистически достоверно не влияли. До ювальной стадии доживали 60—70% рачков. В репродуктивный период отмечалась более низкая выживаемость рачков при 108‰, однако в конце эксперимента эти различия с другими вариантами сглаживались (рис. 4).

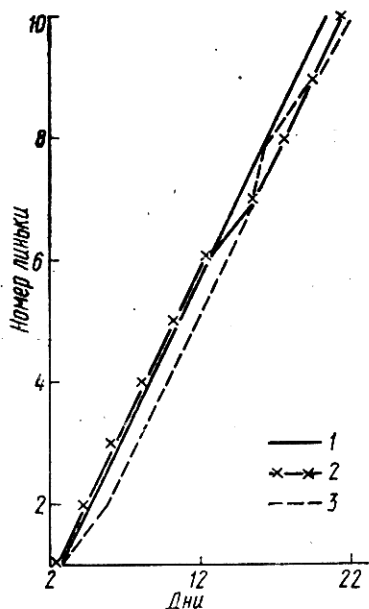


Рис. 3. Влияние солености, ‰, на развитие артемии при температуре 27°С:

1 — 18, 2 — 54, 3 — 108.

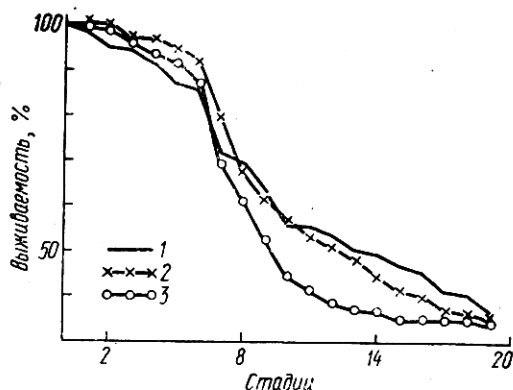


Рис. 4. Динамика выживаемости артемии по стадиям развития при температуре 27°С в зависимости от солености, ‰:

1 — 18, 2 — 54, 3 — 108.

Таким образом, при постоянной температуре и прочих равных экспериментальных условиях используемые величины солености оказывали практически одинаковое влияние на развитие артемии, сроки полового созревания и выживаемость. Отмечается П. М. Вороновым [1] существование оптимального уровня солености (близкого к природному), укорачивающего сроки развития, возможно обуславливается тем, что выклев артемии происходил при этом уровне солености и, кроме того, температура в его опытах изменялась в пределах 5,5°С (16,5—22°С). Можно также предположить, что при более низких температурах роль фактора солености для развития артемии может возрастать.

На основании наблюдений можно сделать заключение, что температурный фактор имеет более важное значение для нормального развития артемии, чем соленость. Рачки по срокам прохождения стадий (особенно на более поздних) реагировали на разницу температур в 2°С, тогда как шестикратное увеличение солености не приводило к значимым результатам. Длительное воздействие температуры 15°С угнетало развитие и резко снижало выживаемость артемии.

Таблица 3. Результаты сравнения средних значений выживаемости артемии в зависимости от солености с помощью *t*-критерия ( $t_{05}=2,021$ )

| 18‰                                     | 54‰                                     | 108‰                                    |      |
|-----------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------|------|
| $\bar{x}=65,10$<br>$S=21,219$<br>$f=19$ | —                                       | —                                       | 18‰  |
| 0,008                                   | $\bar{x}=65,04$<br>$S=24,834$<br>$f=19$ | —                                       | 54‰  |
| 0,763                                   | 0,705                                   | $\bar{x}=59,21$<br>$S=26,067$<br>$f=19$ | 108‰ |

1. Воронов П. М. Перспективы и биотехника использования артемии в морском рыбоводстве. — Биол. основы мор. аквакультуры, Киев, 1977, вып. 3, с. 1—71.
2. Лозовский Е. А. Размножение артемии в лабораторных условиях при разных температурах. — Рыб. хоз-во, 1977, № 4, с. 29—30.
3. Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.). — Биология моря, Киев, 1968, вып. 15, с. 71—98.
4. Bowen S. T. The genetics of *Artemia salina*. 1. The reproductive cycle. — Biol. Bull., 1962, 122, N 1, p. 25—32.
5. Bowen S. T., Hanson J., Dowling P. et al. The genetics of *Artemia salina*. VI. Summary of mutations. — Biol. Bull., 1966, 131, N 2, p. 230—250.
6. Dutrieu J. Observations biochimiques et physiologiques sur le développement d'*Artemia salina* Leach. — Arch. Zool. Exp. Gen., 1960, 99, p. 1—133.
7. Engel D. W., Davis E. M. The effects of gamma-radiation on the survival and growth of brine shrimp *Artemia salina*. — In: Radioecology and energy resour.: Proc. 4-th Nat. Symp. Radioecol., Corvallis, Ore. Stroudsburg, Pa, 1976, p. 376—380.
8. Gilchrist B. M. Growth and form of the brine shrimp *Artemia salina* (L.). — Proc. Zool. Soc., London, 1960, 134, p. 221—235.
9. Provasoli L., Shiraishi K. Axenic cultivation of the brine shrimp *Artemia salina*. — Biol. Bull., 1959, 117, N 2, p. 347—355.
10. Reynnier M. Recherches sur le développement et la reproduction d'*Artemia salina*. — Bull. Soc. Sci., Nancy, 1959, 18, N 2, p. 115—127.
11. Weisz P. B. The space-time pattern of segment formation in *Artemia salina*. — Biol. Bull., 1946, 91, p. 119—140.

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

Поступила в редколлегию 22.12.80

L. A. RADCHENKO

# THE INFLUENCE OF TEMPERATURE AND SALINITY ON THE ARTEMIA DEVELOPMENT AND SURVIVAL UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

## Summary

The paper presents results of studies in the influence of temperature and salinity on the *Artemia* development and survival. Observations of moult make it possible to visually determine the stage of copepod development. Stage duration (moult periodicity), pubescence time, reproduction and survival of copepods are essentially dependent on the temperature factor. This dependence increases with the copepod age. Salinity is not revealed to influence the characters in question.

УДК 591.148.1:577.472(26)

П. В. ЕВСТИГНЕЕВ

## О РАЗМЕЩЕНИИ ЛЮМИНЕСЦЕНТНЫХ ОРГАНОВ У КОПЕПОД РОДА PLEUROMAMMA

Биолюминесценция планктонных копепоид относится к внеклеточному типу [7, 8]. Светящийся секрет состоит из смеси двух отдельно локализованных в специальных железах компонентов — специфического белка люциферина и фермента люциферазы [5, 6]. Свечение животного возникает в момент выталкивания этих компонентов через общий проток в окружающую среду. В настоящее время об органах свечения ракообразных известно мало. Количество их и топография четко не выяснены. Одним из методов, позволяющих установить локализацию органов свечения, является облучение организмов ультрафиолетовым светом, при котором биолюминесцентные железы начинают флуоресцировать [6, 9, 10].

Этот метод применен нами для выяснения количества и локализации органов биолюминесценции у *Pleuromamma gracilis*, *P. piseki* и *P. abdominalis*. В качестве источника ультрафиолетовых лучей, подаваемых через опак-иллюминатор микроскопа МБР, использовали люминесцентный осветитель ОИ-30. Источником света служила малоба-