

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



10

1982

8. Droop M. R. The nutrient status algal cells in continuous culture. — Ibid., 1976, 54, p. 825—855.
9. Eppley R. W., Rogers J. H., McCarthy J. J., Sournia A. Light — dark periodicity in nitrogen assimilation of the marine phytoplankters *Skeletonema costatum* and *Coccolithus huxleyi* in N-limited chemostat culture. — J. Phycol., 1971, 7, p. 150—154.
10. Fuhs G. W. Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. — J. Phycol., 1969, 5, p. 312—321.
11. Harrison P. J., Conway H. L., Dugdale R. C. Marine diatoms grown in chemostat under silicate or ammonium limitations. 1. Cellular chemical composition and steady-state growth kinetics of *Skeletonema costatum*. — Mar. Biol., 1976, 35, N 2, p. 117—186.
12. Monod J. Le technique de culture continue; théorie et applications. — Ann. Inst. Pasteur, 1950, 79, p. 390—410.
13. Novick A., Szilard L. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. — Proc. Nat. Acad. Sci., 1950, 36, p. 708—719.
14. Paasche E. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate uptake kinetics in five diatom species. — Mar. Biol., 1973, 19, p. 262—269.
15. Thomas W. H., Dodson A. N. On nitrogen deficiency in tropical Pacific phytoplankton. 2. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat-growth diatom. — Limnol. and Oceanogr., 1972, 17, p. 514—522.

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

Поступила в редколлегию 23.06.80

T. M. KONDRATIEVA
**PRELIMINARY DATA ON REGULATING
ORGANIC MATTER ACTION
ON ALGAE GROWTH
AND PHOTOSYNTHESIS
IN A FLOWAGE CULTURE**

Summary

Experiments with three species of the Black Sea plankton algae conducted without their preliminary adaptation to flowage conditions in the chemostat showed a stimulating action of protein hydrolysate added to the Goldberg medium on the growth of *Platymonas viridis* (28%) and *Ditylum brightwellii* (30%). The rate of *Prorocentrum micans* growth under these conditions, on the contrary, decreased by 8% as compared to the control.

Studies in the organic matter influence on the photosynthesis intensity yielded unlike results. The photosynthesis in *Prorocentrum micans* and *Platymonas viridis* after a 7-9 day exposure grew by 15-22% on the average and that in *Ditylum brightwellii* was inhibited by 20%. The regulating action of dissolved organic matter on growth and photosynthesis of the same phytoplankton species in stationary and flowage cultures is shown not always to be alike in the character (sign) of its action and in the magnitude of regulating effect.

УДК 582.265.1:581.1(262.5)

А. Г. КОРОТКОВ

**ЗАВИСИМОСТЬ СКОРОСТИ ФОТОСИНТЕЗА *ULVA RIGIDA* AG.
ОТ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ МАССЫ ЕЕ ТАЛЛОМОВ
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ИНТЕНСИВНОСТЯХ СВЕТА
И КОНЦЕНТРАЦИЯХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ**

В процессе онтогенеза макроводорослей биохимические, физиологические и морфологические показатели их жизнедеятельности не остаются постоянными. Дифференциация, рост и последующее старение тканей отражаются на функционировании отдельных клеток и организма в целом. В литературе имеются сведения о снижении скорости роста ряда морских макрофитов с возрастом талломов [5, 11, 12]. Ана-

логичная закономерность прослеживается и в отношении фотосинтеза [4, 5, 9]. Однако снижение роста и фотосинтеза с увеличением возраста может отсутствовать [4, 8] либо максимальная скорость фотосинтеза наблюдается по достижении макрофитами определенного возраста [9].

Продолжительность жизни большинства макроводорослей колеблется от нескольких недель до нескольких лет, поэтому их выращивание в лабораторных условиях трудно методически и практически. Методические трудности заключаются в необходимости знания реакции водорослей на сезонные изменения биотических и абиотических факторов, в противном случае длительное выращивание макрофитов в лабораторных условиях приведет к отклонению их развития от естественного. Изучение изменений каких-либо параметров жизнедеятельности в ходе онтогенеза макрофитов на талломах, собираемых в естественных условиях, чаще затруднено отсутствием метода определения их возраста.

Одним из путей преодоления таких затруднений является изучение этих вопросов на водорослях различной массы, собранных в естественных условиях, учитывая, что масса талломов коррелирует с их возрастом.

Изучение зависимости фотосинтеза водорослей от их массы показало, что у *Rhodimenia palmata* и *Enteromorpha intestinalis* величины продукционных параметров отличаются в 3—5 раз и определяются размерами талломов [4]. Это доказывает возможность получения ошибочных данных при расчете продукции популяции по экспериментальным результатам определения продукционных параметров на талломах только какой-либо одной массы.

В морских и солоноватых водах обитает около 30 представителей рода *Ulva* [10]. Эти водоросли считают ценным сырьевым материалом и удобным объектом для эколого-физиологических исследований. Характерной чертой экспериментальных работ является произвольный выбор размеров талломов водорослей (до настоящего времени не разработано метода определения возраста водорослей рода *Ulva*). Однако возможность экстраполяции данных, полученных на крупных талломах (сухой массой 50—200 мг), на талломы в 10—100 раз меньшей массы не исследована.

В естественных условиях интенсивность деления клеток черноморской *Ulva rigida* Ag. не зависит от их числа в талломе только на ранних этапах онтогенеза растений, но если их число превышает 22—25 тыс. — она снижается по экспоненциальному закону [7]. Скорость ее фотосинтеза изменяется в широких пределах и в первую очередь определяется обеспеченностью светом и биогенами [3].

Задача настоящей работы — изучить зависимость скорости фотосинтеза *U. rigida* от индивидуальной массы ее таломов при различных интенсивностях освещения и концентрациях питательных веществ.

Материал и методика. Талломы ульвы собирали на незагрязненных участках прибрежной зоны Черного моря с глубины 0,5—1 м. В экспериментах использовали водоросли с визуально неповрежденными краями. Скорость фотосинтеза различных участков слоевища ульвы снижается от вершины к основанию [6], поэтому использование поврежденных водорослей приводит к занижению скорости фотосинтеза. Опыты ставили на водорослях 0,5—10 см длиной, которые составляют более 90% численности популяции [1]. При сборе водорослей отбирали незатеняемые талломы и не допускали самозатенения в ходе экспериментов. Опыты проводили на световой решетке при интенсивности освещения 1000 и 15 000 люкс (0,0048 и 0,072 кал/см²·мин). Воду перемешивали эрлифтами при скорости циркуляции 5 объемов/ч [6]. Фотосинтез ульвы определяли радиоуглеродным методом ($\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$). Продолжительность нахождения водорослей в растворах бикарбоната

(активность растворов 12,5 и 50 мкКи/л) составляла 4 ч. Препараты радиометрировали по общепринятой методике с введением поправочного коэффициента на самопоглощение образцов.

Опыты ставили в апреле и мае. В апрельских опытах фотосинтез измеряли непосредственно после доставки водорослей в лабораторию при температуре воды 12°С (температура воды в море составляла 10°С). В мае водоросли содержали в течение 5—7 сут при повышенных концентрациях питательных веществ (ежесуточно в аквариумах меняли воду и вносили азот- и фосфорсодержащие соединения в соотношении 1:1 при концентрациях по 25 и 400 мкг/л). Такая продолжительность адаптации выбрана на основании предварительных экспериментов. Адаптировали водоросли к питательным веществам при 12-часовом периоде. Температура воды в опыте составляла 20, а в море 15°С.

Результаты и их обсуждение. Полученные данные представлены на рис. 1. В двойных логарифмических координатах изучаемые зависимости линейны, поэтому математическая обработка результатов заключалась в расчете на ЭВМ по стандартной программе методом наименьших квадратов коэффициентов уравнений вида $P_i = aW^b$.

Анализ уравнений (см. таблицу) показывает, что коэффициенты b достоверно не отличаются и близки к единице. Относительная погрешность

их вычисления $\left(\frac{S_b \cdot 100\%}{b} \right)$ не превышает 6%. Следовательно, фотосинтез талломов ульвы прямо пропорционален их массе. Очевидно при этом, что удельная скорость фотосинтеза не зависит от массы талломов и определяется только коэффициентом a .

Рассмотрим причины различий коэффициента a . Поскольку коэффициент $b=1$ равен нулю, коэффициент a численно равен удельной скорости фотосинтеза водорослей. По-видимому, его величина определяется теми же биотическими и абиотическими факторами, что и фотосинтез. Рассмотрим справедливость этой гипотезы по результатам опытов.

Как отмечалось выше, экспериментальные серии 1 и 2 отличались только интенсивностью освещения. Нами установлено, что весной фотосинтез талломов ульвы, растущих на глубине 0,5—1 м, прямо пропорционален интенсивности освещения в пределах 0—3000 лк (рис. 2). Интенсивность освещения выше 10 000 лк достаточна для достижения фотосинтеза насыщения. Сопоставим коэффициенты a (см. таблицу) со скоростями фотосинтеза (рис. 2) при интенсивностях освещения 1000 и 15 000 лк. При лимитирующем свете (100 лк) $a = 0,243 \pm 0,043$ и $P_i = 0,288 \pm 0,064$ (единицы измерения опущены); в условиях светового насыщения (15 000 лк) имеем: $a = 1,085 \pm 0,043$ и $P_i = 1,054 \pm 0,191$. Различия коэффициентов a и скоростей фотосинтеза P_i (при равных интенсивностях освещения) по t -критерию Стьюдента недостоверны. Это экспериментально подтверждает наше предположение о численном ра-

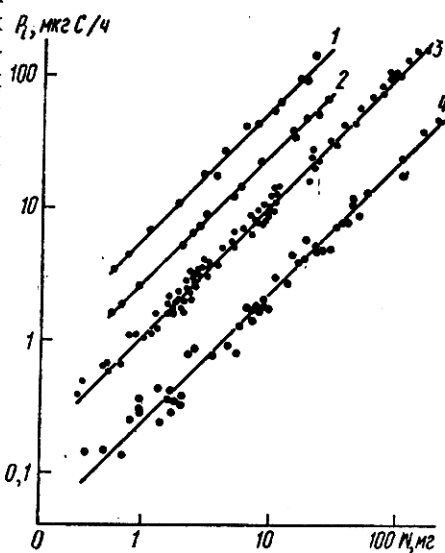


Рис. 1. Зависимость скорости фотосинтеза (P_i) *Ulga rigida* от индивидуальной сухой массы (W) ее талломов при насыщающей (1—3) и лимитирующей (4) интенсивностях света без добавления (3, 4) и с добавлением (1, 2) питательных веществ.

Результаты экспериментов по зависимости скорости фотосинтеза ульвы от интенсивности освещения (варианты 1 и 2) и концентрации питательных веществ (варианты 3 и 4)

Вариант	E, лк	Температура, °C	Сухая масса талломов, мг	n, экз.	Параметры уравнений			
					a	b	S _a	S _b
1	1 000	12	0,3 — 225	57	0,243	0,919	0,075	0,057
2	15 000	12	0,38 — 220	101	1,085	0,995	0,043	0,030
3	15 000	20	0,56 — 27	15	2,733	0,988	—	—
4	15 000	20	0,56 — 27	15	5,906	0,987	0,071	0,059

венстве коэффициента a удельной скорости фотосинтеза. При изменении освещенности от нуля до насыщающей зависимость фотосинтеза ульвы от света описывается экспоненциальным уравнением. Нет оснований для отрицания того, что аналогичным образом зависит от света и коэффициент a .

На линейном участке фотосинтетической кривой скорость фотосинтеза лимитируется только светом, в то время как при насыщающем свете скорость фотосинтеза определяется скоростями реакций биосинтеза. Следовательно, при равных условиях освещения эффективность работы фотосинтетического аппарата (в расчете на единицу сухой массы таллома) разноразмерных слоевищ ульвы (сухой массой 0,3—250 мг) одинакова.

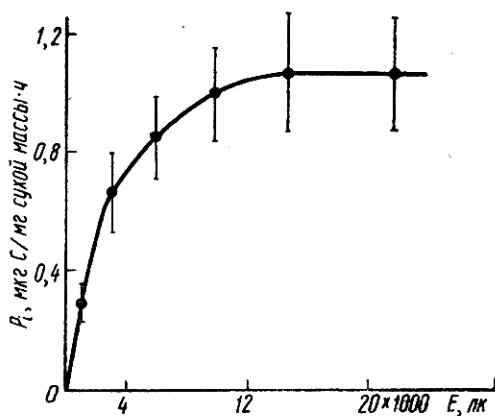


Рис. 2. Зависимость скорости фотосинтеза (P_i) *Ulva rigida* от интенсивности освещения (E).

Наибольшая величина коэффициента a отмечена в экспериментах, проведенных при 20°C, с добавлением питательных веществ (см. таблицу). Несмотря на то, что фотосинтез насыщения был в 2,7 и 5,4 раза выше, чем в опытах, поставленных при 12°C без добавления питательных веществ, в данном случае также не обнаружено изменения его скорости с увеличением индивидуальной массы талломов (коэффициенты b равны 0,988 и 0,987).

Величина коэффициента a при насыщающей интенсивности света определяется обеспеченностью клеток биогенными элементами и численно равна удельной скорости фотосинтеза ульвы при заданной их концентрации. Эти данные свидетельствуют о сходном протекании процесса адаптации разноразмерных талломов ульвы к неорганическим азот- и фосфорсодержащим соединениям.

В работе [7] показано, что рост ульвы в море характеризуется постоянной интенсивностью деления клеток проростков, равной 0,5 сут⁻¹, только до определенных пределов их численности в талломе (до 22—25 тыс. кл.). При превышении этого количества интенсивность деления снижается по экспоненциальному закону. При достижении 72 000 кл. в проростке интенсивность их деления составляет 0,1 сут⁻¹. Данному числу клеток соответствует длина таллома, равная 3,5 мм [2]. В наших экспериментах использовались более крупные растения (5—100 мм длиной). Длина и ширина являются консервативными признаками клеток черноморской ульвы, поэтому можно считать, что интенсивность деления клеток характеризует скорость роста проростков.

Сопоставим скорость роста проростков ульвы, состоящих из 72 000 кл., с полученными нами данными о фотосинтезе более крупных талломов ульвы, которые содержатся при концентрациях питательных веществ, равных 400 мкг/л. Скорости фотосинтеза в $5,906 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-1} \text{ сухой массы} \cdot \text{ч}^{-1}$ соответствует продукции $5,906 \times 2 \times 12 = 141,7 \text{ мкг органического вещества} \cdot \text{мг}^{-1} \text{ сухой массы} \cdot \text{день}^{-1}$ (2 — переходный коэффициент от углерода к органическому веществу; 12 — длительность светового периода). При концентрациях азота и фосфора 25 мкг/л продукция составляет $2,722 \times 2 \times 12 = 55,1 \text{ мкг органического вещества} \cdot \text{мг}^{-1} \text{ сухой массы} \cdot \text{день}^{-1}$. Принято считать, что дыхание водорослей не превышает 15—20% фотосинтеза. В таком случае скорость роста ульвы при концентрациях питательных веществ 400 и 25 мкг/л составляет соответственно 113,36 и 44,08 мкг органического вещества $\cdot \text{мг}^{-1} \text{ сухой массы} \cdot \text{сут}^{-1}$ (0,113 и 0,044 сут^{-1}). В. И. Холодов и А. А. Калугина-Гутник выращивали ульву в Севастопольской бухте, где концентрация биогенов повышена.

Наши данные свидетельствуют о том, что скорость роста проростков ульвы с увеличением численности клеток снижается и в дальнейшем устанавливается на определенном уровне, зависящем от обеспеченности клеток светом и биогенами.

1. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 246 с.
2. Калугина-Гутник А. А., Холодов В. И., Иванова И. К. Морфометрическая характеристика роста проростков *Ulva rigida* Ag. в различные сезоны года в Севастопольской бухте. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 47—58.
3. Коротков А. Г. Физиологические особенности роста ульвы в Черном море. — В кн.: 3-е Всесоюз. совещ. по мор. альгологии — макрофитобентосу (Севастополь, окт. 1979 г.): Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1979, с. 74—75.
4. Хайлов К. М. Об условиях, необходимых для расчета продукции сообществ макрофитов в морской прибрежной экосистеме. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 40, с. 10—18.
5. Хайлов К. М., Холодов В. И., Фирсов Ю. К., Празукин А. В. Морфофизиологический анализ слоевищ *Fucus vesiculosus* L. в онтогенезе. — Биология моря, Киев, 1978, вып. 44, с. 55—68.
6. Холодов В. И., Коротков А. Г. Влияние перемешивания на фотосинтез и скорости течения морской воды на продукцию *Ulva rigida* из Черного моря. — В кн.: 3-я Всесоюз. конф. по биологии шельфа (Севастополь, 1978 г.): Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1978, ч. 2, с. 117.
7. Холодов В. И., Калугина-Гутник А. А. Математический анализ роста проростков *Ulva rigida* Ag. в различных условиях обитания. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 59—69.
8. Kain J. M. (Mrs. Jones N. S.): Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. 4. Groth of early sporophytes. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1965, 45, N 1, p. 129—144.
9. Khailov K. M., Firsov Ju. K. The relationships between weight, length, age and intensity of photosynthesis and organotrophy in the thallus of *Cystoseira barbata* from the Black Sea. — Bot. Mar., 1976, 6, p. 329—334.
10. Levring T., Hoppe H. A., Schmid O. J. Marine Alga. — In: Botanica marine handbook, 1969, vol. 1, p. 141—142.
11. Waaland J. R. Growth of the red alga *Iridaea cordata* (Turner) Bory in semi-closed culture. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1976, 23, N 1, p.
12. Yoshida T. In: Contribution to the systematics of benthic marine algae on North Pacific / Eds I. A. Abbott, M. Kurogi eds. Tokyo, 1972, p. 203—211.

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

Поступила в редколлегию 21.01.81

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.