

УДК 582.275.581.4

В.А. СИЛКИН¹, Н.В. МИРОНОВА²¹Ин-т физиологии растений РАН,

Россия, 127276 Москва, ул. Ботаническая, 35, e-mail: silkin@ippras.ru

²Ин-т биологии южных морей НАН Украины,

Украина, 99001 Севастополь, пр. Нахимова, 2

ДИНАМИКА ПРОДУКЦИОННЫХ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТАЛЛОМОВ ГРАЦИЛЯРИИ В КУЛЬТУРЕ

Исследована динамика продукционных и морфометрических (диаметр, длина и количество ветвей всех порядков) параметров отдельных талломов *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* Esp. во время ее культивирования при температурах 18, 23 и 27 °С, интенсивности падающего света 30 и 40 Вт/м². За 30 суток выращивания средняя масса таллома увеличилась с 0,104 до 0,45 г сырой биомассы. Максимальные значения удельной скорости роста слоевищ 0,068 и 0,069 сут⁻¹ получены при температурах 18 и 23 °С. При 27 °С ростовые процессы существенно замедляются. Температура среды является фактором, определяющим стратегию морфологической организации таллома. При низких температурах через увеличение диаметров и длины главной оси, ветвей 1-го и 2-го порядков реализуется ростовая стратегия экстенсивного типа. При повышении температуры происходит переключение на интенсивный путь стратегии роста, а именно, на формирование новых ветвей 2-4-го порядков.

Ключевые слова: *Gracilaria verrucosa*, продуктивность, таллом, слоевище, морфометрия, температура, освещенность.

Введение

Известно, что существует тесная взаимосвязь между продукционными характеристиками макроводорослей и их морфологической организацией (Рыгалов, 1986; Силкин, Хайлов, 1988). Универсальным показателем морфологической структуры макрофитов является отношение поверхности слоевища к его объему (Littler, 1980; Littler et al., 1983) или соотношение поверхности таллома и его массы (Хайлов и др., 1992). Эти показатели используются при построении математических моделей роста макрофитов (Рыгалов, 1986; Силкин и др., 1992).

В настоящей работе предпринята попытка выявить основные закономерности формирования морфологической структуры таллома грацилярии при культивировании его в различных условиях и установить взаимосвязь морфометрических показателей слоевища с продукционными свойствами водоросли.

Материалы и методы

Слоевища красной морской водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* Esp. собирали в бухте Казачья вблизи г. Севастополя, промывали и очищали от эпифитов, а затем переносили в лабораторные условия, где хранили в чистой морской воде при низких температурах. Затем, после дополнительной очистки и промывки, талломы водоросли переносили в фотореакторы системы

культивирования. Использовали восемь фотореакторов с объемом среды 2 л, что позволяло проводить эксперименты по схеме полного факторного эксперимента 2^2 с двумя повторностями для подсчета дисперсии воспроизводимости (Максимов, 1980). В качестве факторов среды были выбраны интенсивность падающего света (фактор X_1) и температура среды (фактор X_2) (табл. 1). Интенсивность света составляла на нижнем и верхнем уровне 30 и 40 Вт/м² соответственно. Источником света служили люминесцентные лампы ЛБ-20. Температура среды в первые 15 дней культивирования была на нижнем и верхнем уровне, соответственно, 18 и 23 °С, во вторые 15 дней на нижнем и верхнем уровне, соответственно, 23 и 27 °С. Продолжительность светового дня составляла 16 ч в сутки, углеродное питание обеспечивали смесью воздуха и углекислоты. Элементы минерального питания подавали путем ежедневной смены профильтрованной морской воды с растворенными в ней солями азота (KNO_3) в количестве 4,8 мг · л⁻¹ и фосфора (K_2HPO_4) 0,8 мг · л⁻¹.

Таблица 1. Результаты полного факторного эксперимента по культивированию грацилярии

Номер опыта	Фактор среды			Масса таллома, г сыр. биомассы			Удельная скорость роста (μ), сут ⁻¹	
	X_1 свет, Вт/м ²	X_2 температура, °С		Исх.	15 дн.	30 дн.	1-15 дн.	16-30 дн.
		1-30 дн.	1-15 дн.					
1	30	18	23	0,105	0,29	0,5	0,068	0,035
2	40	18	23	0,107	0,255	0,53	0,058	0,0465
3	30	23	27	0,102	0,25	0,42	0,063	0,034
4	40	23	27	0,103	0,29	0,355	0,069	0,0125
Ср. знач.				0,104	0,27	0,45	0,0645	0,032
								$\mu = 0,032 - 0,00875X_1 - 0,008X_2$

Все вычисления продукционных характеристик рассчитывали на сырую массу таллома. Для пересчета на сухую массу слоевища использовали коэффициент, составляющий для видов рода *Gracilaria* 0,85 (Alveal, Ponce, 1997). В каждый из восьми фотореакторов помещали по три маркированных апикальных фрагмента таллома, исходная длина и масса которых составляла $100,4 \pm 2,91$ мм и $0,10 \pm 0,006$ г соответственно. В начале экспозиции фрагменты имели в среднем по 15-20 ветвей 1-го, 9-18 ветвей 2-го и изредка одну ветвь 3-го порядков. В течение всего эксперимента регистрировали морфометрические показатели (диаметр, длину, количество ветвей всех порядков) и массу каждого фрагмента. На основе полученных данных рассчитывали поверхность ветвей слоевища и удельную скорость роста талломов (Хайлов, Парчевский, 1983). Для каждого опыта определяли коэффициент вариации и дисперсию воспроизводимости, затем вычисляли средние значения для всех экспериментов. Значение коэффициентов регрессии оценивали для доверительной вероятности 0,9.

Результаты

На первом этапе исследований (15 дней культивирования), когда температура среды составляла 18 и 23 °С, масса талломов (M) увеличилась в 2,4-2,8 раза и имела среднее значение 0,27 г (см. табл. 1). Различия в массе слоевищ были незначительными – от 0,25 (в опыте 3) до 0,29 г (в опытах 1 и 4). Таким образом, факторы среды не оказывали значимого влияния на ростовые процессы грацилярии.

Удельная скорость роста слоевищ (μ) за 15 суток изменялась в достаточно узких пределах – от 0,058 (в опыте 2) до 0,069 сут⁻¹ (в опыте 4) (см. табл. 1). Среднее значение удельной скорости роста талломов составляло 0,0645 сут⁻¹, а варибельность около среднего значения не превышала ошибки эксперимента. Факторы среды существенно не влияли на удельный продукционный показатель водоросли.

На 30-е сутки культивирования, после того, как через 15 суток изменили температурные условия среды на 23 °С (опыты 1 и 2) и 27 °С (опыты 3 и 4), наибольшую среднюю массу фрагментов наблюдали в первом случае (0,5 и 0,53 г соответственно), значительно меньшей она была во втором случае (0,42 и 0,355 г соответственно). Однако выявить влияние факторов не удалось из-за большой дисперсии воспроизводимости.

Соответственно, удельная скорость роста слоевищ была выше при температуре 23 °С (1 и 2 опыт) и составляла 0,035 и 0,0465 сут⁻¹. При температуре среды 27 °С удельная скорость роста талломов снижалась. В уравнение регрессии входит не только коэффициент, описывающий негативное влияние температуры, но и коэффициент, отражающий отрицательный эффект взаимодействия температуры и интенсивности падающего света.

Изменение диаметров главной оси и ветвей всех порядков на талломах грацилярии

Главная ось. Исходный диаметр оси слоевища (D) составлял 0,081 см (табл. 2). Через 15 суток выращивания диаметр главной оси увеличился незначительно до уровня 0,0855 см с варьированием от 0,080 см (в опыте 4, где оба фактора находились на верхнем уровне) до 0,0915 см (в опыте 2 при интенсивности света 40 Вт/м² и 18 °С). Наибольший прирост (0,0065 и 0,0105 см) наблюдали в опытах 1 и 2 с температурой среды 18 °С, в то время как при 23 °С он практически отсутствовал. Таким образом, температура среды, через увеличение диаметра оси, определяла процесс накопления массы таллома. Интенсивность падающего света существенной роли не играла.

Через 30 суток культивирования в опытах 1 и 2 (температура среды 23 °С), диаметр главной оси слоевищ увеличился до значений 0,097 и 0,099 см, в опытах 3 и 4 (27 °С) до 0,0875 и 0,0915 см соответственно. Прирост толщины оси таллома составлял от 0,0045 (в опыте 3) до 0,0115 см (в опыте 4). Однако варибельность около среднего значения (0,0085 см) во всех экспериментах сравнима с дисперсией воспроизводимости. Следовательно, на этом этапе исследований факторы среды не влияли на увеличение диаметра главной оси таллома.

Ветви 1-го порядка. Исходный диаметр ветвей этого порядка на слоевищах (d_1) составлял 0,051 см. Через 15 суток выращивания диаметр ветвей

увеличился незначительно – от 0,056 (в опытах 1 и 3) до 0,061 см (в опыте 2) (табл. 3). Среднее значение диаметра ветвей во всех опытах составляло 0,0575 см. Наибольший прирост толщины ветвей 0,01 и 0,006 см наблюдали в опытах 2 и 4, где интенсивность света была на верхнем уровне, в опытах 1 и 3 он был ниже и составлял 0,005 см. Изменение температуры среды от 18 до 23 °С существенно не влияло на увеличение диаметра ветвей 1-го порядка.

Таблица 2. Изменения диаметра прироста главной оси талломов (D , см) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина	Продолжительность эксперимента					
		15 сут			30 сут		
		Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	0,081	0,0875	4	0,0065	0,097	2,1	0,0095
2	0,081	0,0915	0,5	0,0105	0,099	1	0,0085
3	0,081	0,083	6	0,002	0,0875	5,7	0,0045
4	0,081	0,080	5	0	0,0915	2,7	0,0115
Ср. знач.	0,081	0,0855	3,9	0,00475	0,094	2,875	0,0085
				$D = 0,00475 - 0,0375X_2$			

Таблица 3. Изменения диаметра прироста ветвей 1-го порядка на талломах (d_1 , см) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина	Продолжительность эксперимента					
		15 сут			30 сут		
		Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	0,051	0,056	5,4	0,005	0,062	11,3	0,006
2	0,051	0,061	0	0,01	0,0675	3,7	0,0065
3	0,051	0,056	8,9	0,005	0,054	5,6	0
4	0,051	0,057	3,5	0,006	0,059	6,8	0,002
Ср. знач.	0,051	0,0575	4,45	0,0065	0,061	6,9	0,0036
				$d_1 = 0,0065 + 0,0015X_1$			$d_1 = 0,0036 - 0,0026X_2$

Через 30 суток культивирования водоросли диаметр ветвей увеличился на 0,006 и 0,0065 см только при температуре среды 23 °С (опыты 1 и 2). При 27 °С (опыты 3 и 4) толщина ветвей практически не изменилась (см. табл. 3).

Ветви 2-го порядка. Исходный диаметр ветвей этого порядка на слоевищах (d_2) составлял 0,033 см (табл. 4). Через 15 суток выращивания он заметно вырос во всех экспериментах до среднего уровня 0,042 см, наиболее существенно (0,0455 см) в опытах 2 и 4 с интенсивностью света на верхнем уровне. В опытах 1 и 3 при интенсивности света на нижнем уровне диаметр ветвей

был меньшим – 0,0405 и 0,038 см соответственно. Эффект повышения температуры среды не оказывал влияния.

Таблица 4. Изменения диаметра прироста ветвей 2-го порядка на талломах (d_2 , см) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина	Продолжительность эксперимента					
		15 сут			30 сут		
		Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	0,033	0,0405	1,2	0,0075	0,049	10,2	0,0085
2	0,033	0,0455	3,3	0,0125	0,0555	6,3	0,01
3	0,033	0,038	0	0,005	0,0435	3,5	0,0055
4	0,033	0,0455	11	0,0125	0,0465	3,2	0,001
Ср. знач.	0,033	0,042	3,9	0,0094	0,049	5,8	0,06
				$d_2 = 0,0094 + 0,003X_1$			$d_2 = 0,06 - 0,003X_2$

На 30-е сутки культивирования макрофита толщина ветвей резко увеличилась в экспериментах при температуре среды 23 °С. Максимальные диаметр ветви (0,0555 см) и ее прирост (0,010 см) наблюдали в опыте 2 при этой же температуре и интенсивности света 40 Вт/м². На данном этапе исследований температура среды была единственным фактором, определяющим прирост массы талломов через увеличение диаметра ветвей.

Ветви 3-го порядка. Исходный диаметр ветвей этого порядка на слоевищах (d_3) составлял 0,021 см (табл. 5). Через 15 дней выращивания водоросли толщина ветвей была максимальной (0,0275 и 0,026 см) в опытах 1 и 2 при температуре среды 18 °С, а в опытах 3 и 4 диаметр ветвей был несколько меньше (0,0245 и 0,025 см соответственно). Однако эффект изменения температуры среды не оказывал влияния.

Таблица 5. Изменения диаметра прироста ветвей 3-го порядка на талломах (d_3 , см) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина	Продолжительность эксперимента					
		15 сут			30 сут		
		Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	0,021	0,0275	1,8	0,0065	0,027	7,4	0
2	0,021	0,026	0	0,005	0,0285	5,4	0,0025
3	0,021	0,0245	10,2	0,0045	0,0265	2	0,002
4	0,021	0,025	0	0,004	0,026	4	0,001
Ср. знач.	0,021	0,026	3	0,005	0,027	4,8	0,0014

На 30-е сутки культивирования и через 15 суток выращивания слоевищ при 23 и 27 °С диаметр ветвей увеличился незначительно. Средние его значения и значения прироста составили 0,027 и 0,0014 см соответственно. Факторы среды существенной роли не играли.

**Изменения длины ветвей на слоевищах грацилярии
в процессе культивирования**

Длина главной оси. Исходная средняя длина главной оси на талломах (L) составляла 100,475 мм (коэффициент вариации 1,75 %) (табл. 6). Через 5 суток культивирования водоросли длина главной оси на слоевищах варьировала от 108 (в опыте 3) до 131,2 мм (в опыте 2) и увеличилась в среднем до 122 мм. На прирост длины оси таллома существенно влияла только интенсивность падающего света: при ее более высоком уровне (опыты 2 и 4) он возрастал (27,2 и 27,7 мм соответственно). В опытах 1 и 3 прирост длины оси был соответственно меньше 19,6 и 12,3 мм. Изменение температуры среды от 18 до 23 °С не оказывало существенного влияния.

Таблица 6. Изменения длины прироста главной оси на талломах (L , мм) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента					
			15 сут			30 сут		
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	103,3	1	122,9	4,5	19,6	130,85	2,2	2,85
2	104	0	131,2	3,4	27,2	144,65	3,9	13,45
3	96,3	4	108	1,9	12,3	114	0,9	6
4	98,3	2	126	4,5	27,7	125,5	0	0
Ср. знач.	100,475	1,75	122,0	3,575	21,7	128,75	1,75	5,575
					$L = 21,7 + 5,75X_1$			$L = 5,6 + 1,15X_1 - 2,6X_2 + 4,15X_1X_2$

На 30-е сутки выращивания макрофита средняя длина главной оси таллома увеличилась до 128,75 мм. Наибольшие ее значения 130,85 и 144,65 мм наблюдали в опытах 1 и 2 при температуре среды 23 °С. Кроме температуры среды, прирост длины оси определяется отрицательным взаимодействием температуры и интенсивности света. Необходимо также отметить незначительное, но превышающее ошибку эксперимента, положительное влияние освещенности.

Длина ветвей 1-го порядка. Исходная длина ветвей этого порядка на оси слоевища грацилярии (l_1) составляла в среднем 16 мм (коэффициент вариации 3,55 %) (табл. 7). Через 15 суток культивирования наибольший рост длины ветвей (на 9,45 и 14,5 мм) наблюдали в опытах 1 и 2 при температуре среды 18 °С (средняя длина ветвей на талломе равна 26,2 и 30,35 мм соответственно). В опытах 3 и 4 при температуре 23 °С прирост ветвей в длину был менее значителен – 5,55 и 8,2 мм (средняя длина ветвей на слоевище составляла 20,7 и 24,05 мм соответственно). В уравнении регрессии, которое описывает влияние интенсивности падающего света и температуры среды на среднюю длину ветвей 1-го порядка, учитывается только последний фактор, влияние освещенности оказалось незначимым. Однако в опытах 2 и 4 с интенсивностью света на верхнем уровне прирост длины ветвей был несколько выше.

Таблица 7. Изменения длины прироста ветвей 1-го порядка на талломах (l_1 , мм) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента					
			15 сут			30 сут		
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	16,75	2,7	26,2	8,8	9,45	17,5	16,6	-8,7
2	16,2	3,7	30,35	2,65	14,15	13,25	1,9	-17,1
3	15,15	4,3	20,7	1,9	5,55	20,3	5,2	-0,4
4	15,85	3,5	24,05	1,8	8,2	18,4	1,6	-5,65
Ср. знач.	16	3,55	25,3	3,79	9,34	17,4	6,3	-7,96
			$l_1 = 25,3 - 2,9X_2$		$l_1 = 9,34 + 1,8X_1 - 2,5X_2$			$l_1 = 17,4 + 2X_2$

На 30-е сутки выращивания и через 15 дней культивирования макрофита при температуре среды 23 (опыты 1 и 2) и 27 °С (опыты 3 и 4) отмечали некоторое уменьшение средней длины ветвей из-за отрыва ветвей с большей длиной и вследствие появления новых ветвей этого же порядка, имеющих первоначально небольшие размеры. При температуре среды 23 °С такое снижение средней длины ветвей было более значительным, по сравнению с аналогичным процессом при температуре 27 °С.

Длина ветвей 2-го порядка. Исходная средняя длина ветвей этого порядка на слоевищах грацилярии (l_2) составляла 5,6 мм при коэффициенте вариации 7,3 % (табл. 8). Через 15 суток выращивания средняя длина ветвей увеличилась во всех экспериментах. Наибольшая длина их была при 18 °С в опытах 1 и 2 (9,4 и 8,6 мм соответственно). В опытах 3 и 4 при 23 °С средняя длина ветвей и, соответственно, ее прирост были меньше.

На 30-е сутки выращивания длина ветвей значительно уменьшилась и в среднем составляла 5,1 мм. Вариабельность относительно этой величины была сравнима с ошибкой экспериментов и поэтому влияния факторов не обнаружено.

Таблица 8. Изменения длины прироста ветвей 2-го порядка на талломах (l_2 , мм) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента					
			15 сут			30 сут		
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	6,5	10,8	9,4	10,6	2,9	5,9	6,8	-3,5
2	5,7	3,5	8,6	26,7	2,9	5,1	13,3	-3,5
3	4,7	2,1	5,35	15,9	0,65	4,75	3,2	-0,6
4	5,5	12,7	8,15	0,6	2,6	4,65	1,07	-3,5
Ср. знач.	5,6	7,3	7,9	13,45	2,26	5,1	6,1	-2,8
			$l_2 = 7,9 - 1,1X_2$		$l_2 = 2,26 - 1,1X_2$			

Длина ветвей 3-го порядка. Исходная длина ветвей этого порядка составляла 1,1 мм (табл. 9). При таком небольшом начальном размере ветвей

очевидна большая вариабельность этого параметра. Через 15 суток роста ветвей в длину их размер был одинаковым (2,35 мм) во всех экспериментах, за исключением опыта 1, где длина ветви была равна 1,9 мм. Сравнивая прирост длины ветвей, отметим, что наибольшие значения этого параметра (1,35 и 1,85 мм) были в опытах 3 и 4 при температуре среды 23 °С. В опытах 1 и 2 (18 °С) он был значительно меньше, соответственно 0,55 и 0,85 мм. Более высокий прирост длины ветвей наблюдали в опытах 2 и 4 при интенсивности падающего света на верхнем уровне 40 Вт/м². Однако влияние этого фактора оказалось сравнимо с ошибкой эксперимента и в уравнение регрессии входит только температура среды.

Таблица 9. Изменения длины прироста ветвей 3-го порядка на талломах (l_3 , мм) и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента					
			15 сут			30 сут		
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	1,35	100	1,9	0	0,55	2,15	16,3	0,25
2	1,5	33	2,35	44,7	0,85	2,5	20	0,15
3	1	100	2,35	27,6	1,35	1,75	14,3	-0,6
4	0,5	100	2,35	27,6	1,85	1,75	2,9	-0,6
Ср. знач.	1,1	83,25	2,24	25		2,04	13,4	
					$l_3 = 1,15 + 0,45X_2$	$l_3 = 2,04 - 0,29X_2$		

На 30-е сутки выращивания грацилярии наблюдали незначительный рост ветвей в длину на слоевищах только в опытах 1 и 2 при температуре среды 23 °С, где средняя длина ветвей составила 2,15 и 2,5 мм. При 27 °С (в опытах 3 и 4) средняя длина ветвей уменьшалась в результате их отрыва.

Изменение расстояния между ветвями 1-го порядка на талломах грацилярии

Исходное среднее значение расстояния между ветвями 1-го порядка (Y) равнялось 4,9 мм при коэффициенте вариации 6,3 % (табл. 10). Через 15 суток культивирования отмечено уменьшение этого показателя в среднем на 0,8 мм (средняя величина 4,1 мм). Наиболее интенсивно этот процесс происходил в опытах 1 и 2 при температуре среды 18 °С (на 1,5 и 0,7 мм соответственно). При 23 °С (опыты 3 и 4) уменьшение расстояния между ветвями 1-го порядка менее значительно (на 0,45 и 0,55 мм соответственно). Таким образом, температура среды является единственным фактором, определяющим расстояние между ветвями этого порядка.

На 30-е сутки выращивания фрагментов грацилярии расстояние между ветвями уменьшилось до средней величины 2,46 мм. Наиболее активно это

происходило в опытах 1 и 2 при 23 °С, когда значения показателя сократились на 1,8 и 3 мм. При температуре среды 27 °С (в опытах 3 и 4) они составляли 1,05 и 0,7 мм.

Таблица 10. Изменения расстояния прироста (Y , мм) между ветвями 1-го порядка на оси талломов и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в опытах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента					
			15 сут			30 сут		
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Прирост
1	5,2	21	3,7	24,3	1,5	1,9	31,6	1,8
2	5,3	1,9	4,6	2,2	0,7	1,6	12,5	3
3	4,8	0	4,35	21,8	0,45	3,3	12	1,05
4	4,3	2,3	3,75	1,3	0,55	3,05	1,3	0,7
Ср. знач.	4,9	6,3	4,1	12,4	0,8	2,46	14,35	1,64
					$Y = 0,8 - 0,3X_2$	$Y = 2,5 + 0,7X_1$		$Y = 1,64 - 0,76X_2$

Изменение количества ветвей различных порядков на талломах грацилярии

Количество ветвей 1-го порядка. Исходное среднее количество ветвей этого порядка на слоевищах (n_1) составляло 16,5 при коэффициенте вариации 7,4 % (табл. 11). Через 15 суток культивирования водоросли количество ветвей 1-го порядка увеличилось до среднего значения 22,1 с варьированием от 17,5 (в опыте 2) до 25 (в опыте 1). Однако эти изменения были сравнимы с ошибкой экспериментов. Интенсивность света и температура среды в изучаемых пределах не влияли на формирование ветвей 1-го порядка.

Таблица 11. Динамика количества ветвей 1-го порядка (n_1) на талломах и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента			
			15 сут		30 сут	
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %
1	17,5	14	25	24	60	25
2	17	6	17,5	3	75,5	4,6
3	16	6,25	21,5	34	27	22
4	15,5	3,2	24,5	2	30	7
Ср. знач.	16,5	7,4	22,1	15,75	48,1	14,65
					$n_1 = 48,1 - 30,35X_2$	

На 30-е сутки выращивания наибольшее количество ветвей (60 и 75,5) отмечали при температуре 23 °С (в опытах 1 и 2), в опытах 3 и 4 они составляли 27 и 30. Интенсивность света в данном случае существенно не влияла.

Количество ветвей 2-го порядка. Исходное среднее количество ветвей этого порядка на талломах (n_2) составляло 13,6 при коэффициенте вариации 16,2 % (табл. 12). Через 15 суток культивирования макрофита количество ветвей

увеличилось до среднего значения 33,9. Наименьшее их число (29,5) наблюдали в опыте 3, наибольшее (40,5) в опыте 1. Однако вариабельность вокруг среднего значения не превышала ошибки опытов. На 30-е сутки выращивания фрагментов водоросли наиболее интенсивно ветви формировались при температуре среды 23 °С в опытах 1 и 2 (177,5 и 183 ветви на таллом). При температуре среды 27 °С (опыты 3 и 4) образовавшееся количество ветвей было значительно меньшим (101 и 97 соответственно). Интенсивность падающего света на формирование ветвей 2-го порядка существенно не влияла.

Таблица 12. Динамика количества ветвей 2-го порядка (n_2) на талломах и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента			
			15 сут		30 сут	
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %
1	17	5,8	40,5	23,5	177,5	16,6
2	13	30,7	32	12,5	183	7
3	12	8,3	29,5	25	101	48
4	12,5	20	33,5	34,3	97	39
Ср. знач.	13,6	16,2	33,9	23,8	139,6	27,65
					$n_2 = 139,6 - 40,6X_1$	

Количество ветвей 3-го порядка. Исходное среднее количество ветвей этого порядка на слоевищах (n_3) составляло 0,625 при коэффициенте вариации 37,5 % (табл. 13). Через 15 суток культивирования грацилярии их число возросло незначительно, среднее значение составило всего 3,75. Определить влияние факторов в этом случае не представлялось возможным.

Таблица 13. Динамика количества ветвей 3-го порядка (n_3) на талломах и коэффициентов вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента			
			15 сут		30 сут	
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %
1	0,5	50	5,5	8,3	92	10,9
2	1	0	4,5	55,5	52,5	50,5
3	0,5	50	1,5	25	32	50
4	0,5	50	3,5	71	35	83
Ср. знач.	0,625	37,5	3,75	39,95	52,9	48,6

Через 30 суток выращивания водоросли при температуре среды 23 °С количество ветвей на слоевищах интенсивно увеличилось (до уровня 92 и 52,5) (опыты 1 и 2). В опытах 3 и 4 при 27 °С их число было меньше (32 и 35 соответственно).

Обсуждение

Первые 15 суток культивирования талломы *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* растут примерно с одинаковой удельной скоростью роста и, следовательно, факторы среды существенно не влияли на рост макрофита. Это свидетельствует о том, что диапазон температур 18-23 °С наиболее оптимальный для выращивания грацилярии. Увеличение интенсивности света от 30 до 40 Вт/м² не вызвало физиологической реакции водоросли. В данном случае эффект сравним с ошибкой эксперимента. Для выяснения продукционных свойств *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* на уровне одного таллома необходимо увеличить интервал варьирования.

Рост в виде накопления биомассы у водорослей цилиндрического типа, может происходить по трем стратегическим направлениям: (1) увеличение диаметров оси и ветвей; (2) увеличение длины ветвей; (3) формирование новых ветвей. Первые два направления используют существующую структурную организацию слоевища и реализуют экстенсивный путь роста макрофита. Увеличение диаметров оси и ветвей приводит к уменьшению такого важного морфологического показателя, как удельная поверхность таллома и, как следствие, ведет к снижению продукционных свойств водоросли. При росте длины ветвей, имеющих свои пределы, удельная поверхность слоевища не уменьшается, но возможность интенсификации ростовых процессов ограничена из-за отсутствия новых точек роста. Третье направление основано на формировании новых структур и позволяет интенсифицировать ростовые процессы за счет организации новых зон роста. Это направление можно отнести к интенсивному пути роста. Очевидно, превалирование одного из путей накопления массы водоросли определяется, с одной стороны, генетическими особенностями организма, с другой – зависит от конкретных условий выращивания. Также очевидно, что существующие факторы, перераспределяющие в том или ином направлении материально-энергетические потоки в талломе макрофита.

На основании изученного материала можно сделать некоторые выводы об основных закономерностях формирования морфологической структуры слоевища *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* и выявить факторы среды, регулирующие стратегию ростовых процессов. Как видно из табл. 2, за первые 15 суток культивирования диаметр главной оси таллома увеличился всего лишь на 5,5 %, а за весь срок эксперимента – на 16 %. Проанализировав соотношение диаметров различных осевых структур, приведенных в табл. 3-5, отметим, что образуется достаточно консервативная структура. Действительно, если принять диаметр главной оси за единицу, то толщина ветвей 1-го порядка находится в пределах 0,62-0,71, 2-го порядка – 0,46-0,57, 3-го порядка – 0,15-0,31, 4-го порядка – в пределах 0,15-0,30. Диаметр ветвей 1-го порядка за 15 дней выращивания грацилярии увеличился в среднем на 13 %, за 30 суток на 19 % (см. табл. 3). Рост толщины ветвей 2-го порядка за 30 суток культивирования был более значительный – примерно 47 % (см. табл. 4). Диаметр ветвей 3-го порядка на талломах возрос в среднем на 28,6 % за весь срок экспозиции (см. табл. 5).

Таким образом, рост толшины ветвей всех порядков не является главным направлением накопления массы слоевища грацилярии.

Второе направление, рост массы водоросли через увеличение длины главной оси и ветвей различных порядков, распространено значительно шире. Длина оси таллома за весь период культивирования выросла на 28 % (см. табл. 6). Ветви 1-го порядка увеличились в длину на 58 % (см. табл. 7), 2-го порядка – на 41 % (см. табл. 8), а длина ветвей 3-го порядка возросла более чем в 2 раза (см. табл. 9).

Однако наиболее используемым оказался третий путь накопления массы – интенсивный (через образование новых ветвей). Так, количество ветвей 1-го порядка за 15 суток выращивания возросло на 34 % (см. табл. 11), 2-го порядка – в 2,5 раза (см. табл. 12). Через 30 суток культивирования число ветвей 1-го порядка увеличилось в 2,9 раза (см. табл. 11), а при температуре среды 23 °С (опыты 1 и 2) в 3,4 и 4,4 раза соответственно. Количество ветвей 2-го порядка возросло в 10,3 раза (см. табл. 12), а ветвей 3-го порядка – более чем в 50 раз (см. табл. 13).

При использовании интенсивных механизмов накопления массы удельная поверхность таллома *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* (S) не уменьшается. Действительно, если сравнить удельную поверхность слоевища в течение всего эксперимента, то можно заметить, что этот параметр существенно не изменялся (табл. 14).

Таблица 14. Удельная поверхность таллома (S , $\text{мм}^2/\text{г}$ сырой массы) и коэффициенты вариации ($K_{\text{вар}}$, %) в экспериментах по культивированию грацилярии

Номер опыта	Исходная величина		Продолжительность эксперимента			
			15 сут		30 сут	
	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %	Средняя	$K_{\text{вар}}$, %
1	80,2	3,7	67,4	0	79,3	6,2
2	73	1,8	68,9	2,7	74,4	0,5
3	73,6	2,9	61,7	5,1	64,2	0,9
4	69,85	5,1	60,5	6,8	57,35	1,2
Ср. знач.	74,2	3,4	64,6	3,65	68,8	2,2
						$S = 68,8 - 8X_2$

Средняя удельная поверхность таллома в начале опытов составляла 74,2, с варьированием от 69,85 (в опыте 4) до 80,2 $\text{мм}^2/\text{г}$ сырой массы (в опыте 1). На 15-й день культивирования макрофита среднее значение ее уменьшилось до 64,6 $\text{мм}^2/\text{г}$ сырой массы, вариабельность между экспериментами была не существенной и сравнима с дисперсией воспроизводимости. Такое уменьшение удельной поверхности слоевища связано с незначительным увеличением диаметра осевых структур. На 30-е сутки выращивания водоросли в опытах 1 и 2 данный показатель возрос до 79,3 и 74,4 $\text{мм}^2/\text{г}$ сырой массы соответственно, что явилось следствием активного образования ветвей 3-го и 4-го порядков с характерным для них небольшим диаметром оси. В опытах 3 и 4 значения удельной поверхности слоевища ниже (64,2 и 57,35 $\text{мм}^2/\text{г}$ сырой массы соответственно), что объясняется слабым формированием ветвей высоких порядков.

Выявить однозначно взаимосвязь между удельной скоростью роста и удельной поверхностью таллома не представлялось возможным. Это связано с незначительной вариабельностью слоевищ грацилярии в онтогенезе, что,

возможно, характерно для всех водорослей с цилиндрической формой структурной организации. Как следует из данных табл. 14, среднее значение удельной поверхности слоевища в экспериментах составляет $66,4 \pm 7,4$ мм²/г сырой массы. Ранее была обнаружена взаимосвязь между удельной поверхностью таллома и функциональными характеристиками водорослей в широком размерном ряду с различными формами структурной организации слоевищ (Силкин, Хайлов, 1988). Но это не означает, что эта взаимосвязь будет достаточно четкой в онтогенезе в небольшом интервале изменений удельной поверхности талломов.

Выводы

1. Температура среды 18 °С является оптимальной для роста диаметров главной оси и ветвей 1-го и 2-го порядков *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima*, а также для увеличения длины ветвей этих же порядков.

2. При температуре среды 27 °С ингибируется рост толщины ветвей 1-го и 2-го порядков, замедляется рост длины главной оси и ветвей этих же порядков, а также снижается интенсивность формирования ветвей 1-го и 2-го порядков. При той же температуре среды происходит переключение потоков вещества и энергии на рост длины ветвей 3-го порядка.

3. Температура среды 23 °С является оптимальной для образования и роста новых ветвей. Возможно, при этой температуре наблюдается оптимальное соотношение всех трех стратегических направлений роста морфологической организации водоросли.

4. Повышение интенсивности света от 30 до 40 Вт/м² приводит к росту толщины ветвей 1-го и 2-го порядков, а также к интенсификации роста в длину главной оси и ветвей 1-го порядка.

5. Удельная поверхность слоевища существенно не изменяется в процессе роста таллома и не зависит от колебаний температуры среды от 18 до 23 °С. Однако при температуре среды 27 °С происходит некоторое уменьшение данного показателя.

6. Температура среды является фактором, определяющим рост слоевищ *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima*. С ее повышением от 18 до 23 °С происходит переключение экстенсивного типа стратегии роста водоросли на интенсивный.

V.A. Silkin¹, N.V. Mironova²

¹Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, 35, Botanicheskaya St., 127276 Moscow, Russia, e-mail: silkin@ippras.ru

²Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine, 2, Nakhimova Fr., 99001 Sevastopol, Ukraine

DYNAMICS OF PRODUCTIONAL AND MORPHOMETRIC INDEXES OF GRACILARIA THALLI IN THE CULTURE

Dynamics of productional and morphometric (diameter, length and number of branches of all orders) parameters of the thalli of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* Esp. has been studied at temperatures 18, 23 and 27 °C, light intensity 30 and 40 W/m². In 30 days of cultivation the average mass of

thallus increased from 0.104 g up to 0.45 g of crude biomass. Maximal values of specific speed of growth of the thalli 0.068 and 0.069 days⁻¹ are got at temperatures 18 and 23 °C. At 27 °C growth processes are substantially slowed. The temperature of environment is a factor determining strategy of morphological organization of thallus. At low temperatures, growth strategy of extensive type is realized through the increase of diameters and length of main axis and branches of 1st and 2nd orders. At the increase of temperature strategy of growth changes on the intensive way, namely, new branches of the second, third and fourth orders are formed.

К е у в о р д с : *Gracilaria verrucosa*, productivity, thallus, morphometry, temperature, illumination.

- Максимов В.Н. Многофакторный эксперимент в биологии. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 278 с.
- Рыгалов В.Е. Теоретико-экспериментальный анализ роста морских макрофитов (на примере *Ahnfeltia tobuchiensis*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 1986. – 23 с.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.
- Силкин В.А., Золотухина Е.Ю., Бурдин К.С. Биотехнология морских макрофитов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 151 с.
- Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наук. думка, 1983. – 253 с.
- Хайлов К.М. А.В. Празукин, С.А. Ковардаков, Рыгалов В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1992. – 277 с.
- Abeal K., Ponce F. Determination of water content in seaweeds // *Gayana Oceanol.* – 1997. – 5, № 1. – P. 1-11.
- Little M.M. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of functional-form hypothesis // *Bot. Mar.* – 1980. – 22. – P. 161 – 165.
- Little M.M., Little D.S., Taylor P.R. Evolutionary strategies in tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae // *J. Phycol.* – 1983. – 19. – P. 229-237.

Получена 29.07.03

Подписала в печать Л.А. Сиренко