

УДК 582.275:581.4

В.А. СИЛКИН<sup>1</sup>, Н.В. МИРОНОВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ин-т физиологии растений РАН,  
127276 Москва, ул. Ботаническая, 35, Россия  
e-mail: vadimsilkin@yahoo.com

<sup>2</sup>Ин-т биологии южных морей им. А.А. Ковалевского НАН Украины,  
99001 Севастополь, пр. Нахимова, 2, Украина

### ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КРАСНОЙ ВОДОРОСЛИ *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDS.) PARENF. F. *PROCERRIMA* (ESP.) AG. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Изучены продукционные характеристики черноморской красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parenf. f. *procerrima* (Esp.) Ag. в периодической и непрерывной культуре при температуре среды 18; 23; 27 °С и интенсивности света 30 и 40 Вт/м<sup>2</sup>. Установлено, что температура среды определяет интенсивность адаптационных перестроек ее слоевищ. Показано, что температура среды 23 °С является оптимальной по критерию продуктивности талломов. Рост грацилярии также зависит и от уровня освещенности. Так, при температуре среды 27 °С устойчивый рост изученного таксона грацилярии отмечен только при интенсивности света 40 Вт/м<sup>2</sup>. Непосредственного влияния периодического или непрерывного способа подачи питания на продукционные характеристики водоросли не обнаружено. Однако в первом случае наблюдалось менее интенсивное появление эпифитов. Максимальные значения продукции (121,4 г сырой биомассы с м<sup>2</sup> в сутки) и удельной скорости роста (0,13 сут<sup>-1</sup>) грацилярии получены в непрерывной культуре при температуре среды 23 °С и интенсивности света 40 Вт/м<sup>2</sup>.

**Ключевые слова:** *Gracilaria verrucosa*, культивирование, продукция, температура среды, освещенность.

#### Введение

Метод непрерывного выращивания одноклеточных водорослей достаточно хорошо разработан и успешно применяется в научной и производственной практике. Получение непрерывной по биомассе культуры макрофитов из-за их длительного и сложного жизненного цикла, многообразия морфологических форм является чрезвычайно трудной задачей (Силкин и др., 1992). Несмотря на накопленный опыт, культивирование макроводорослей остается труднореализуемым как в теоретическом, так и в практическом плане. Для каждого выращиваемого вида макрофитов, в т.ч. агаросодержащей грацилярии, требуются специально рассчитанные концентрации элементов минерального питания, определенное сочетание освещенности, температуры и других факторов среды, которые регулируют интенсивность процессов метаболизма и питания (Smith, 2002).

© В.А. Силкин, Н.В. Миронова, 2007

Величина оптимальной плотности посадки, которая обеспечивает максимальные темпы роста изучаемого вида грацилярии, является видо-специфическим признаком и зависит от экспериментальных условий культивирования (Nagler et al., 2003).

Цель работы – получение непрерывной по биомассе культуры черноморской грацилярии *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* (Esp.) Ag., изучение продукционных характеристик и определение влияния на ее рост способа обеспечения элементами минерального питания.

### Материалы и методы

Слоевища *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* собирали в б. Казачья (регион Севастополя) на глубине 3-5 м, являющейся оптимальной для вида. В лабораторных условиях их тщательно очищали от эпифитов, промывали, затем апикальные фрагменты талломов помещали в фотореакторы с регулируемыми параметрами света и температуры. Освещение осуществляли люминесцентными лампами ЛБ-20. Продолжительность светового дня составляла 16 ч в сутки. Было использовано восемь 2-литровых фотореакторов, что позволило провести опыты по схеме полного факторного эксперимента  $2^2$  с двумя повторностями для подсчета дисперсии воспроизводимости (Максимов, 1980). Углеродное питание водоросли обеспечивали подачей смеси воздуха и углекислоты. Масса фрагментов талломов в каждом фотореакторе составляла 5 г. Для того чтобы темпы роста грацилярии не снижались из-за самозатенения слоевищ, из каждого фотореактора первоначально через 10 дней, а затем через 5 дней, отбирали нарастающую массу талломов, оставляя при этом 10 г. Таким образом, в опытах реализована как накопительная, так и непрерывная по биомассе культура макрофита.

Было проведено две серии экспериментов продолжительностью 45 и 30 сут. В первой серии опытов выбраны следующие уровни факторов: фактор  $X_1$  (интенсивность света 30 и 40 Вт/м<sup>2</sup>), фактор  $X_2$  (температура среды в первые пятнадцать дней 18 и 23 °С, а в следующие тридцать дней – 23 и 27 °С) (табл. 1, 2). Элементы минерального питания подавали путем ежедневной смены профильтрованной морской воды с растворенными в ней солями азота (KNO<sub>3</sub>) в количестве 4,8 мг/л и фосфора (K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>) – 0,8 мг/л. Согласно расчетам, рост грацилярии при данном режиме подкормки происходил в нелIMITированной по азоту и фосфору среде (Силкин и др., 1992).

Для уменьшения влияния эпифитов исследовали реакцию продукционных характеристик водоросли на периодическую подачу минерального питания. С этой целью была проведена вторая серия экспериментов длительностью 30 сут, где массу фрагментов талломов (из опытов 1 и 3) один раз в сутки в течение 70 мин содержали в питательном растворе объемом 300 мл, содержащем 9,6 мг нитратного азота и 1,0 мг фосфора. В опытах 2 и 4 сохраняли непрерывный способ подачи элементов питания по той же схеме, что и в предыдущей серии экспериментов. Таким образом, один из факторов (фактор  $X_1$ ) имел сугубо качественный характер, где знак минус означает периодическую подкормку элементами питания, знак плюс – непрерывную. В качестве второго фактора ( $X_2$ ) была выбрана интенсивность света (табл. 3). Температура среды во всех вариантах опытов составляла 23 °С.

Для каждого эксперимента рассчитывали изменение массы ( $W$ , г), продуктивности ( $P$ , г сырой биомассы с  $m^2$  в сутки) и удельной скорости роста слоевищ ( $\mu$ , сут $^{-1}$ ). На основе полученных данных были построены уравнения регрессии. Значимость коэффициентов регрессии оценивали с помощью дисперсии воспроизводимости для доверительной вероятности 0,90. В уравнения регрессии включены только значимые коэффициенты.

### Результаты

На первом этапе исследований (15 дней) изучали продукционные свойства *G. verrucosa* f. *procerrima* в накопительной культуре при различных сочетаниях освещенности и температуры среды (см. табл. 1, рисунок).

Таблица 1. Изменение удельной скорости роста слоевищ ( $\mu$ ) *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Rarref. f. *procerrima* (Esp.) Ag. и ее продукции ( $P$ ) при различных уровнях интенсивности света ( $X_1$ ) и температуры среды ( $X_2$ )

Номер опыта	Фактор среды		$\mu$				$P$ , г/м $^2$
	$X_1$ , Вт/м $^2$	$X_2$ , °С	3-и сут.	7-е сут.	10-е сут.	14-е сут.	14-е сут.
1	30	18	0.038	0.07	0.085	0.029	43.7
2	40	18	0.017	0.064	0.098	0.042	41.6
3	30	23	0.079	0.089	0.084	0.062	71.2
4	40	23	0.06	0.11	0.102	0.04	55.0

На 3-и сутки выращивания водоросли масса талломов ( $6,05 \pm 0,3$  и  $6,0 \pm 0,3$  г) в опытах 3 и 4 достоверно отличалась от таковых значений ( $5,6 \pm 0,4$  и  $5,26 \pm 0,01$  г соответственно) в опытах 1 и 2. Однако влияние температуры среды и освещенности на изменение массы слоевищ в этот период оказалось сравнимо с ошибкой эксперимента, и коэффициенты в уравнении регрессии были незначимыми.

Максимальная (в одном из вариантов опыта 4 составляла  $46,7$  г/м $^2$  в сутки) и минимальная продукция слоевищ грацилярии (в одном из вариантов опыта 1 –  $40$  г/м $^2$  в сутки) была сопоставима. Таким образом, с помощью уравнений регрессии не удалось выявить влияния факторов среды на общую массу и продукцию *G. verrucosa* f. *procerrima* и в первые трое суток ее культивирования.

Однако удельная скорость роста слоевищ имела более четко выраженную реакцию на те же факторы среды. Так, в опытах 3 и 4 она была выше по сравнению с опытами 1 и 2 (см. табл. 1). Коэффициенты в уравнении регрессии показали, что влияние температуры среды более существенно, чем интенсивности падающего света, но, тем не менее, повышение освещенности приводит к увеличению удельной скорости роста водоросли ( $\mu_3 = 0.0485 + 0,01 X_1 + 0,21 X_2$ ).

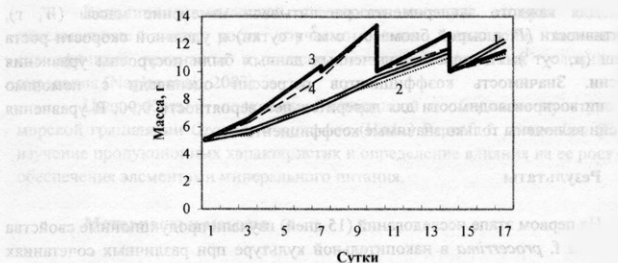


Рисунок. Изменение массы слоевищ *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* (Esp.) Ag. в экспериментах. 1-4 – номера опытов.

На 7-е сутки культивирования грацилярии наблюдали достоверные отличия по общей массе слоевищ между опытами 1 и 2 ( $7,57 \pm 0,67$  и  $6,80 \pm 0,75$  г) и опытами 3 и 4 ( $10,30 \pm 0,93$  и  $9,68 \pm 0,93$  г соответственно). Положительное влияние температуры среды на рост массы талломов подтверждает уравнение регрессии ( $W_7 = 8,59 + 1,4 X_2$ ).

Максимальное значение продукции слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* отмечали в одном из вариантов опыта 4 ( $105 \text{ г/м}^2$  в сутки), минимальное – в одном из вариантов опыта 2 ( $45 \text{ г/м}^2$  в сутки). В изменениях удельной скорости роста талломов проявилась ее зависимость от температуры среды. Так, при температуре среды  $23^\circ\text{C}$  (опыты 3 и 4) она имеет более высокие значения, чем при  $18^\circ\text{C}$  (опыты 1 и 2) (см. табл. 1). Уравнение регрессии указывает на значимость температуры среды как фактора ( $\mu_7 = 0,083 + 0,016 X_2$ ). Действие интенсивности света на этот показатель не превышало порог ошибки эксперимента.

На 10-е сутки выращивания водоросли температура среды остается фактором, влияющим на общую массу слоевищ ( $W_{10} = 11 + 1,9 X_2$ ). В опытах 3 и 4 она составляла  $13,2 \pm 1,20$  г, в опытах 1 и 2 –  $9,8 \pm 0,90$  и  $9,1 \pm 0,68$  г соответственно (см. рисунок). Максимальная продукция талломов также отмечена в одном из вариантов опыта 4 ( $127 \text{ г/м}^2$  в сутки), минимальная – в одном из вариантов опыта 1 ( $67 \text{ г/м}^2$  в сутки). Однако удельная скорость роста слоевищ во всех вариантах эксперимента существенно не отличалась от среднего значения, равного  $0,092 \text{ сут}^{-1}$ , что свидетельствовало об отсутствии влияния факторов.

На 10-е сутки культуру водоросли перевели на непрерывный по биомассе режим выращивания. Для этого изыали приросшую массу талломов в тех опытах, где ее значение превышало 10 г. В связи с этим дальнейшие сравнения роста *G. verrucosa* f. *procerrima* проводили по ее удельной скорости роста и продукции.

На 14-е сутки культивирования макрофита показатели биомассы слоевищ снизились во всех экспериментах. Однако в опытах 3 и 4 они по-прежнему были выше ( $71,2$  и  $55,0 \text{ г/м}^2$  в сутки), чем в опытах 1 и 2 ( $43,7$  и  $41,6 \text{ г/м}^2$  в сутки соответственно). Тем не менее, влияние температуры среды и освещенности на изменение этого показателя оказалось сравнимо с ошибкой эксперимента. Удельная скорость роста талломов также понизилась во всех опытах (см. табл. 1).

Выявлено, что факторы среды не оказывают на нее существенного влияния, несмотря на значительное варьирование этого показателя в пределах 0,029-0,062 сут<sup>-1</sup>.

После 15-ти суток выращивания фрагментов в экспериментах мы изменили температуру среды: в опытах 1 и 2 она составила 23 °С, в опытах 3 и 4 – 27 °С (см. табл. 2). Реакция *G. verrucosa* f. *procerrima* на новый температурный режим была отмечена уже на 2-е сутки культивирования (см. табл. 2). В опытах 1 и 2 наблюдали увеличение продукции слоевищ, тогда как в опытах 3 и 4 выявлено некоторое ее снижение (см. табл. 1, 2). Факторами, влияющими на этот показатель в течение данного периода, были интенсивность падающего света и температура среды ( $P_{17} = 51,2 + 10 X_1 - 8,3 X_2$ ).

На 28-е сутки выращивания макрофита отмечено понижение продукции талломов во всех экспериментах. Однако по-прежнему в опытах 1 и 2 отмечали более высокие значения этого параметра, по сравнению с таковым у слоевищ из опытов 3 и 4 (см. табл. 2). Уравнение регрессии показывает, что температура среды является единственно значимым фактором, влияющим на продукцию фрагментов грацилярии ( $P_{28} = 39,2 - 15 X_2$ ).

На 35-е сутки культивирования водоросли при заданных параметрах среды существенно снизилась продукция слоевищ в опытах 3 и 4, тогда как в опытах 1 и 2 она была значительно выше (см. табл. 2). Уравнение регрессии указывает на отрицательное влияние повышения температуры среды на продукцию фрагментов макрофита ( $P_{35} = 25,3 - 13,3 X_2$ ).

На 45-е сутки выращивания талломов при температуре среды 27 °С и интенсивности света 30 Вт/м<sup>2</sup> (опыт 3) продукция культуры снизилась до нуля. При той же температуре среды, но освещенности 40 Вт/м<sup>2</sup> (опыт 4) она составила 16,2 г/м<sup>2</sup> в сутки. При температуре среды 23 °С отмечали более стабильные и высокие показатели продукции *G. verrucosa* f. *procerrima* (см. табл. 2). Несмотря на большую вариабельность значений продукции слоевищ в опытах, положительное влияние интенсивности света и отрицательный эффект от повышения температуры среды намного превысил ошибку эксперимента ( $P_{45} = 27,9 + 10,4 X_1 - 19,8 X_2$ ).

Таблица 2. Изменение продукции (P) слоевищ *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* (Esp.) Ag. при различных уровнях интенсивности света (X<sub>1</sub>) и температуры среды (X<sub>2</sub>)

Номер опыта	Фактор среды		P, г/м <sup>2</sup>				
	X <sub>1</sub> , Вт/м <sup>2</sup>	X <sub>2</sub> , °С	17-е сут	28-е сут	35-е сут	38-е сут	45-е сут
1	30	23	110	49	30	25,7	35,0
2	40	23	80	59,5	47,1	30	60,5
3	30	27	75	28,2	10	11,4	0
4	40	27	50,6	24,5	14,7	15,7	16,2

Во всех вышеприведенных опытах использовали непрерывную подачу элементов минерального питания, что, вероятно, явилось причиной интенсивного

появления эпифитов. Чтобы разрешить эту проблему, в течение всего эксперимента их приходилось удалять со слоевищ грацилярии. Поэтому для того, чтобы уменьшить влияние эпифитов, исследовали реакцию водоросли на периодическую подачу элементов минерального питания (табл. 3). Данный режим питания широко используется в мировой практике при интенсивном выращивании видов *Gracilaria* (Smit et al., 1997, Capo et al., 1999, Liu, Dong, 2001).

Во второй серии экспериментов через 10 суток культивирования *G. verrucosa* f. *procerrima* самые высокие значения продукции слоевищ получены в опытах 3 и 4 при интенсивности света  $40 \text{ Вт/м}^2$ , в опытах 1 и 2, где освещенность имела более низкую величину, эти показатели были значительно меньше (табл. 3). Максимальная удельная скорость роста талломов также отмечена в опытах 3 и 4, в то время как в опытах 1 и 2 она оказалась почти в два раза ниже (табл. 3). Уравнения регрессии указывают на положительное влияние освещенности на данные продукционные характеристики грацилярии, действие же различных способов подачи элементов минерального питания в этот период никак не проявилось ( $P_{10} = 92,4 + 29 X_2$ ;  $\mu_{10} = 0,106 + 0,024 X_2$ ).

Таблица 3. Изменение удельной скорости роста ( $\mu$ ) и продукции ( $P$ ) слоевищ *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* (Esp.) Ag. при различных способах питания ( $X_1$ ) и интенсивности света

Номер опыта	Фактор среды		10-е сут		17-е сут		24-е сут		30-е сут	
	$X_1$	$X_2, \text{Вт/м}^2$	$P, \text{г/м}^2$	$\mu / \text{сут}^{-1}$	$P, \text{г/м}^2$	$\mu, \text{сут}^{-1}$	$P, \text{г/м}^2$	$\mu / \text{сут}^{-1}$	$P, \text{г/м}^2$	$\mu / \text{сут}^{-1}$
1	-	30	62,9	0,087	17,1	0,031	34,3	0,046	30	0,059
2	+	30	64	0,078	26,4	0,038	41,4	0,05	45,7	0,069
3	-	40	121,4	0,13	48,6	0,072	66,4	0,062	36	0,053
4	+	40	121,4	0,13	23,6	0,04	30,7	0,04	15,7	0,028

На 17-е сутки выращивания макрофита наибольшие значения продукции слоевищ наблюдали в опытах 2 и 3, в опытах 1 и 4 они были ниже (см. табл. 3). Удельная скорость роста талломов, по сравнению с их продукцией, варьировала от  $0,031$  до  $0,072 \text{ сут}^{-1}$ . Как следует из уравнений регрессии, для данных показателей выявлено положительное влияние интенсивности света и отрицательный эффект от взаимодействия способа питания и освещенности ( $P_{17} = 28,9 + 7,2 X_2 - 8,6 X_1 X_2$ ;  $\mu_{17} = 0,045 + 0,011 X_2 - 0,010 X_1 X_2$ ).

На 24-е сутки культивирования продукция *G. verrucosa* f. *procerrima* повышается во всех вариантах экспериментов, но по-прежнему наибольшие ее значения отмечены в опытах 2 и 3, в опытах 1 и 4 эти показатели ниже (см. табл. 3). Продукцию талломов вновь определяет отрицательное взаимодействие изучаемых факторов ( $P_{24} = 43,2 - 10,7 X_1 X_2$ ). Удельная скорость роста слоевищ изменялась от  $0,040$  до  $0,062 \text{ сут}^{-1}$  (см. табл. 3). Несмотря на то, что в опытах 2 и 3 наблюдали более высокие ее значения, влияние от взаимодействия способа питания макрофита и интенсивности света не превысило уровня ошибки эксперимента.

На 30-е сутки выращивания водоросли максимальные значения продукции талломов вновь отмечали в опытах 2 и 3, в опытах 1 и 4 они были снова несколько

ниже (см. табл. 3). Уравнение регрессии указывает, что величину этого параметра определяет отрицательное влияние взаимодействия исследуемых факторов ( $P_{30} = 31,86 - 9 X_1 X_2$ ). Реакция удельной скорости роста слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* на изменение факторов среды неоднозначна. Наибольшие ее значения получены в опытах 1 и 2, тогда как в опытах 3 и 4 наблюдали более низкие показатели (см. табл. 3). Значимого влияния способа подачи элементов питания и освещенности на величину удельной скорости роста талломов не обнаружено.

### Обсуждение

Приведенные выше исследования показали, что при интенсивном культивировании черноморского вида *G. verrucosa* f. *procerrima*, оптимальной по критерию продукции слоевищ и их удельной скорости роста была температура среды 23 °С. При температуре среды 18 °С оптимальный рост талломов еще не наблюдался, а при 27 °С происходило ингибирование их роста. Тем не менее, температура среды 18 °С была близка к оптимальной, что подтверждается значениями коэффициентов в уравнениях регрессии. Их анализ показал, что на 3-и сутки выращивания фрагментов грацилярии влияние температуры среды на удельную скорость роста талломов было наиболее существенным, на 7-е сутки действие двух уровней температур (18 и 23 °С) значительно снижалось, а на 10-е и 14-е сутки было сопоставимо с ошибкой эксперимента. После увеличения температуры среды до 27 °С ее негативное воздействие на слоевища, наоборот, только усилилось во времени.

Значения температуры среды 23 °С близки к температуре, полученной другими исследователями. Так, при проточном выращивании *G. verrucosa* в тропических условиях (Филиппины) наибольшую удельную скорость роста талломов (24 сут<sup>-1</sup>) наблюдали при температуре воды 25 °С (Chirapat, Ohno, 1993). Другие данные, полученные для этого же вида, собранного из естественных популяций у побережья Норвегии, показали, что оптимальной является температура среды 24 °С (Rueness, Tananger, 1984).

По нашему мнению, после переноса водоросли в условия интенсивного культивирования у нее происходят адаптационные перестройки, которые реализуются в увеличении продукции слоевищ и их удельной скорости роста (см. табл. 1). Однако характер и темпы адаптации *G. verrucosa* f. *procerrima* неодинаковы во всех экспериментах и зависят от конкретных условий. Так, в опытах 3 и 4 уже на 7-е сутки выращивания водоросли продукция талломов и их удельная скорость роста достигали максимальных значений, а в опытах 1 и 2 – это происходило только на 10-е сутки.

Аналогичный эффект температурной регуляции продукционных свойств *G. verrucosa* f. *procerrima* отмечен при изменении температуры среды с 18 до 23 °С (см. табл. 2). В этом случае уже через двое суток выращивания в опытах 1 и 2 продукция слоевищ возрастала вдвое. Таким образом, температура среды определяет не только продукционный потенциал грацилярии, но и контролирует скорость ее адаптационных перестроек.

В ходе эксперимента было установлено, что отклик *G. verrucosa* f. *procerrima* на температуру среды непосредственно связан с уровнем освещенности. При одной и той же температуре среды (27 °С) величина продукции

талломов существенно различается (см. табл. 2). Так, при интенсивности света  $30 \text{ Вт/м}^2$  этот показатель на 45-е сутки культивирования равен нулю, а при  $40 \text{ Вт/м}^2$  –  $16,2 \text{ г/м}^2$  в сутки. Отсюда следует, что при температуре среды  $27^\circ \text{C}$  и нижнем уровне освещенности поток поглощенной энергии не компенсирует трат на дыхание грацилярии, тогда как при верхнем уровне интенсивности света этой энергии становится достаточно для роста водоросли.

Очевидно, что продукция слоевищ грацилярии также лимитирована уровнем светового потока, что подтверждается коэффициентами в уравнениях регрессии. Однако влияние освещенности на продукцию талломов водоросли значимо только в первые дни выращивания, когда воспроизводимость опытов велика. При длительном культивировании эффект повышения интенсивности света не проявляется вследствие снижения воспроизводимости экспериментов. Видимо, при увеличении интервала варьирования освещенности положительное влияние этого фактора на продукцию слоевищ сохранялось бы и на более поздних этапах выращивания *G. verrucosa* f. *procerrima*. Тем более что используемые в настоящих экспериментах энергетические потоки намного меньше оптимальных интенсивностей света, применяемых при культивировании видов рода грацилярия (Rosenberg, Ramus, 1981; Friedlander et al., 1987; Liu, Dong, 2001). Кроме того, реакция водорослей на свет не только видоспецифична, но и зависит от их популяционной принадлежности. *G. verrucosa* из мангровых зарослей побережья Флориды показывает наибольший рост при освещенности  $150 \text{ Вт/м}^2$ , а черноморская популяция – при интенсивности света в три раза ниже (Dawes, Koch, 1990; Миронова и др., 1994).

Вопрос о влиянии способа питания грацилярии на ее продукционные характеристики не имеет однозначного ответа, поскольку в явном виде действие непрерывной или периодической подачи элементов минерального питания в уравнениях регрессии не проявилось, а выявлен лишь отрицательный эффект его взаимодействия с интенсивностью света. В экспериментах с непрерывной подкормкой водоросли продукция *G. verrucosa* f. *procerrima* выше в опытах, где была более низкая освещенность (см. табл. 3). В опытах с периодической подачей элементов минерального питания наиболее полно продукционные свойства макрофита реализуются в экспериментах с повышенным уровнем интенсивности света. Логическим объяснением такого явления может быть следующее: при непрерывной подкормке в культуре появляется значительное количество эпифитов (*Enteromorpha intestinalis*, *Cladophora albida*, *Sphacelaria cirrhosa*), которые при более высоких значениях освещенности имеют преимущества перед грацилярией за счет более высокой скорости роста и большей удельной площади поверхности слоевищ. Вследствие этого они выигрывают конкуренцию за световую энергию и оказываются в наиболее благоприятных условиях. Так, значения удельной площади поверхности талломов вышеприведенных обростателей в 5, 12, и 13 раз, соответственно, выше, чем оригинальная величина этого показателя для слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* (Миничева, 1990; Силкин, Миронова, 2005). Хотя биомасса эпифитов в целом относительно невелика, тем не менее они затеняют талломы грацилярии и снижают ее темпы роста. При низкой освещенности и непрерывном питании, а также при периодической подкормке они развиваются не столь активно, в то время как слоевища грацилярии адекватно реагируют на повышение интенсивности падающего света.



Если принять гипотезу об экспоненциальном росте массы талломов, а в накопительной культуре она имеет право на существование, то минимальное время удвоения биомассы *G. verrucosa* f. *procerrima* при начальной концентрации 5 г составляет 5,3-6,3 суток (Силкин и др., 1992). Реально получено удвоение массы водоросли в опытах 3 и 4 за 7 суток (см. рисунок). Однако максимальные продукционные характеристики макрофита реализуются в культуре не постоянно, а лишь в относительно небольшие промежутки времени. Так, при накопительном режиме выращивания наибольшие значения продукции слоевищ и их удельной скорости роста получены через 7-10 дней, при непрерывном культивировании водоросли (постоянное изъятие нарастающей массы) максимальные показатели этих величин также наблюдаются через 10 суток (см. табл. 1, 3). Далее обычно следует снижение продукционных свойств *G. verrucosa* f. *procerrima* и в целом динамика продукции вида носит, за редким исключением, синхронный колебательный характер, что свидетельствует о сложности культивирования макроводорослей. Чередование фаз активного роста грацилярии и ее относительного покоя отмечали ранее, и как способ это явление было предложено для использования при промышленном выращивании макрофитов (Laing et al., 1989; Жильцова, Дзизюров, 1991; Беляев, Миронова, 1997).

#### Выводы

1. Максимальные значения продукции слоевищ *Gracilaria verrucosa* f. *procerrima* (127 г сырой биомассы с 1 м<sup>2</sup> в сутки) и ее удельной скорости роста (0,11 сут<sup>-1</sup>) отмечали при накопительном режиме культивирования при интенсивности света 40 Вт/м<sup>2</sup> и температуре среды 23 °С.
2. При постоянном изъятии нарастающей массы талломов, т.е. при непрерывном режиме выращивания водоросли, наибольшие продукционные показатели грацилярии (121,4 г сырой биомассы с м<sup>2</sup> в сутки и 0,13 сут<sup>-1</sup> соответственно) наблюдали при тех же условиях эксперимента.
3. При интенсивном культивировании *G. verrucosa* f. *procerrima* наблюдается чередование фаз ее активного роста и относительного покоя, которые необходимо учитывать при промышленном выращивании водоросли.
4. От способа внесения элементов минерального питания в среду выращивания грацилярии зависит количество появившихся эпифитов, при этом периодическую подкормку водоросли можно использовать для снижения их количества.

V.A. Silkin<sup>1</sup>, N.V. Mironova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences,  
35, Botanicheskaya St., 127276 Moscow, Russia, e-mail: vadimsilkin@yahoo.com

<sup>2</sup>Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Nakhimova Pr., 99001 Sevastopol, Ukraine

PRODUCTIONAL CHARACTERISTICS *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDS.) PAPENF. F. *PROCERRIMA* (ESP.) AG. OF BLACK SEA IN CONDITIONS OF CULTURE

Productional characteristics *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *procerrima* (Esp.) Ag. of Black Sea are investigated in periodic and continuous culture at ambient temperatures 18; 23; 27 °C and light

intensity 30 and 40 W/m<sup>2</sup>. It is revealed, that the ambient temperature defines intensity of adaptable rearrangements of thalli of macrophyte. It is shown, that the ambient temperature 23 °C is optimum productivity by criterion thalli. Growth *Gracilaria*, besides an ambient temperature, depends and on a level of light intensity. At an ambient temperature 27 °C stable growth *Gracilaria* is marked only at intensity of light of 40 W/m<sup>2</sup>. Immediate influence of a periodic or continuous mean of feed on production characteristics of an alga it is not revealed, however, in the first event observed less intensive appearance of epiphytes. The maximal values of production (121.4 g of crude biomass from m<sup>2</sup> day) and specific growth rate (0.13 day<sup>-1</sup>) *Gracilaria* are received in continuous culture at an ambient temperature 23 °C and intensity of light of 40 W/m<sup>2</sup>.

**Keywords:** *Gracilaria verrucosa*, cultivation, production, an ambient temperature, light intensity.

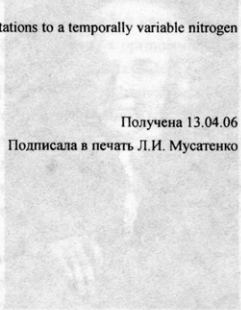
- Жильцова Л.В., Дзизюров В.Д. Многоэтапный режим культивирования грацилярии лишайниковидной // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тез. докл. Всесоюз. конф. – Владивосток, 1991. – С. 188-189.
- Максимов В.Н. Многофакторный эксперимент в биологии. – М.: МГУ, 1980. – 278 с.
- Миничева Г.Г. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Бот. журн. – 1990. – 75, № 11. – С. 1611-1618.
- Миронова Н.В., Силкин В.А., Беляев Б.Н. Морфологические характеристики *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в условиях управляемого культивирования // Перший з'їзд гідрокоол. товариства України: Тез. доп. – Київ, 1994. – С. 242.
- Силкин В.А., Золотухина Е.Ю., Бурдин К.С. Биотехнология морских макрофитов. – М.: МГУ, 1992. – 151 с.
- Силкин В.А., Миронова Н.В. Динамика продукционных и морфометрических показателей талломов грацилярии в культуре // Альгология. – 2005. – 15, № 1. – С. 14-27.
- А. с. №93007772/13 Україна, МКИ 15У 6А 01 G 33/00. Спосіб культивування чорноморської водорості *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. / Б.М. Беляєв, Н.В. Миронова. Заявл. 29.11.93; Опубл. 07.07.97, Бюл. № 5.
- Caro T.R., Jaramillo J.C., Boyd A.E., Lapointe B.E., Serafy J.E. Sustained high yields of *Gracilaria* (Rhodophyta) growth in intensive large scale culture // J. Appl. Phycol. – 1999. – 11, N 2. – P. 143-147.
- Chirapart A., Ohno M. Growth in tank culture of species of *Gracilaria* from the Southeast Asian waters // Bot. Mar. – 1993. – 36, N 1. – P. 9-13.
- Dawes C.J., Koch E.W. Physiological responses of the red algae *Gracilaria verrucosa* and *G. tikvahiae* before and after nutrient enrichment // Bull. Mar. Sci. – 1990. – 46, N 2. – P. 335-344.
- Friedlander M., Shalev R., Ganor T. Seasonal fluctuations of growth rate and chemical composition of *Gracilaria cf. conferta* in outdoor culture in Israel // Hydrobiologia. – 1987. – 151/152. – P. 501-507.
- Laing W.A., Christeller J.T., Terzaghi B.E. The effect of temperature, photon flux density and nitrogen on growth of *Gracilaria sordida* Nelson (Rhodophyta) // Bot. Mar. – 1989. – 32, N 3. – P. 439-445.
- Liu J.-W., Dong S.-L. Comparative studies on utilizing nitrogen capacity between two macroalgae *Gracilaria tenuistipitata* var. *liui* (Rhodophyta) and *Ulva pertusa* (Chlorophyta). 1. Nitrogen storage under nitrogen enrichment and starvation // J. Environ. Sci. (China). – 2001. – 13, N 3. – P. 212-322.
- Nagler P.S., Glenn E.P., Nelson S.G., Napoleon S. Effects of fertilization treatment and stocking density on the growth and production of the economic seaweed *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) in cage culture at Molokai, Hawaii // Aquaculture. – 2003. – 219, N 1-4. – P. 379-391.

Rosenberg G., Ramus J. Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae): the rate and timing of growth // Bot. Mar. – 1981. – 24, N 11. – P. 583-589.

Rueness J., Tananger T. Growth in culture of four red algae from Norway with potential for mariculture // Hydrobiologia. – 1984. – 116/117. – P. 303-307.

Smith A.J., Robertson B.L., Du Preez D.R. Influence of ammonium N-pulse concentrations and frequency, tank condition and nitrogen starvation on growth rate and biochemical of *Gracilaria gracilis* // J. Appl. Phycol. – 1997. – 8, N 6. – P. 473-481.

Smith A.J. Nitrogen uptake by *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta): Adaptations to a temporally variable nitrogen environment // Bot. Mar. – 2002. – 45, N 2. – P. 196-209.



Получена 13.04.06

Подписала в печать Л.И. Мусатенко