

В.Б. Козьменко¹, П.В. Колмаков²

¹ФГБУ НОК «Приморский океанариум» ДВО РАН,
690091, г. Владивосток, о-в Русский, б. Парис

²Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б

БИОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ *GRACILARIA VERRUCOSA* В ЛАГУНАХ ХАСАНСКОГО РАЙОНА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

*На юге Приморского края в лагунах Хасанского района обитает неприкрепленная форма красной водоросли *Gracilaria verrucosa*. Проведено исследование распределения грацилярии по плотности в лагунах, миграции в протоках. Получены данные по росту талломов из различных мест лагун на экспериментальной установке. Обсуждаются возможные пути проникновения грацилярии в замкнутые лагуны. Исследуется стратегия грацилярии, которая может проявляться в зависимости от ресурсов среды от r-стратегии до K-стратегии. Предложено использование данных о стратегии в разработке биотехнологии культивирования грацилярии в лагунах и других водоемах Южного Приморья.*

Ключевые слова: биология, грацилярия, рост, условия существования, жизненная стратегия, лагуны.

V.B. Kozmenko, P.V. Kolmakov

BIOLOGY AND LIFE STRATEGY OF *GRACILARIA VERRUCOSA* IN LAGOONS OF HASANSKY REGION PRIMORSKY TERRITORY

*The unattached form of red algae *Gracilaria verrucosa* has been lived in the south of Primorsky Territory, in the lagoons of Hasansky region. A survey was made about distribution of gracilaria density in lagoons, and about movement in the channels. We recived data for growth thalloms from different places of lagoons with help of experimental mount. Possible ways of hitting *Gracilaria* in closed lagoons were discussed. Strategy of gracilaria was researched that can be changed from R-strategy to K-strategy depending on nature resources. Authors suggest to use information about strategy in developing of biotechnology of *Gracilaria* in lagoons and in other water bodies of south Primorsky region.*

Key words: biology, gracilaria, growth, factors of nature, life strategy, lagoons.

Введение

Исследования по биологии и экологии являются предшествующими перед изучением различных стратегий живых организмов для введения их в марикультуру. Использование ресурсов среды есть жизненная функция организмов.

Ресурсами среды для водорослей являются температура, рН воды, уровень освещенности, соленость воды, содержание биогенов, которые формируются средой обитания. Не менее важно учитывать генетику и реакцию растения на воздействие внешних факторов.

Это всецело относится и к водорослям-макрофитам. Для введения их в культуру необходимо учитывать управляющие внешние факторы среды и внутренние, генетически детерминированные, которые позволяют получать необходимые продукционные показатели [1, 2].

Марикультура красных водорослей-макрофитов как источник агара, в частности различных видов грацилярии, хорошо развита за рубежом [3, 4, 5]. Одним из перспективных объектов марикультуры для Приморья можно считать красную водоросль грацилярию бородавчатую, которую используют во всем мире как источник агара – желеобразующего продукта, применяемого во многих отраслях промышленности и в медицине. В Приморском крае пока нет марикультуры этой водоросли, хотя проведено эколого-биологическое исследование грацилярии [6], получены предварительные

результаты по ее культивированию [7] и предложена технология плантационного выращивания грацилярии в лагунах [8].

Использование организмом ресурсов среды есть проявление различных жизненных стратегий. Морфологическая стратегия организмов, имеющих определенную морфоформу в зависимости от факторов внешней среды, широко распространена в мире. Биологическая стратегия вида проявляется в различной скорости роста, освоении территории, взаимодействии с другими видами организмов. Для водорослей эту стратегию можно отметить при конкурентных взаимоотношениях [9].

Проявлением жизненной стратегии для красных водорослей рода *Gracilaria* – *G. bursa-pastoris* (Gemlin) Silva и *G. Gracilis* (Stackhouse) Steentoft – можно считать различное время спороношения в средиземноморских лагунах (Франция). Так, *G. bursa-pastoris* имела максимум спороношения весной, при прогреве лагун с 15 до 20 °С с одновременным резким снижением биомассы. *G. gracilis* имела короткий половозрелый период с размножением в зимний период, когда температура снижалась до 10 °С и ниже [10]. Таким образом, распределялись экологические ниши сходных видов на одном биотопе.

В Приморском крае наряду с видами грацилярии, ведущими для макроформ прикрепленный образ жизни и размножающимися путем спороношения, в том числе и полового, обитает неприкрепленная форма грацилярии, найденная в лагунах Хасанского района [6]. Неприкрепленный образ существования можно считать проявлением жизненной стратегии. Эта грацилярия была определена как *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss на основании анализа внешнего вида и строения слоевища. Ее можно считать перспективным объектом марикультуры, так как она имеет скорость роста в лабораторной культуре до 18 %, в плантационной культуре – до 12 % [3]. Посадочный материал можно хранить в контролируемых экспериментальных условиях длительное время [11] и в естественных условиях обитания [6, 7]. Количество агара в грацилярии может быть до 48 % [6].

Цель работы: на основании литературных данных и собственных исследований изучить различные стратегии неприкрепленной формы грацилярии в лагунах Хасанского района для введения ее в марикультуру.

Объекты и методы исследований

Лагуны, где обитает грацилярия, расположены на юге Приморского края, в Хасанском районе, и хорошо описаны Т.В. Титляновой с соавторами [6, 7]. Лагуны Первая протока и Вторая протока замкнуты и изолированы от моря песчаной косой (рис. 1).

Другие лагуны представляют собой сеть протоков, сообщающихся временно или постоянно в зависимости от погодных условий. В период сильных южных ветров, который наступает чаще всего в августе, нагонный ветер поднимает уровень моря, и морская вода со скоростью до 0,5 м/с перемывает песчаную косу, причем высота волны в некоторых местах достигает 0,5 м. После нагона возникают временные протоки, по которым избыток морских вод уходит в море. При этом в лагуны забрасывается масса плавающих в прибрежной полосе гидробионтов, которые участвуют в формировании илистых грунтов. Во время дождей увеличивается терригенный сток, который несет большое количество аллювиального материала и биогенные элементы.

Наблюдение за популяцией грацилярии проводили в весенне-осенние периоды в течение пяти лет. Визуально фиксировали появление водоросли, ее миграцию по протокам, развитие формирующихся сообществ и распространение грацилярии в лагунах. Для оценки ростовых характеристик были поставлены эксперименты по выращиванию водорослей из разных мест обитания. Для количественного анализа водоросли собирали с помощью рамки размером 25 × 25 см в местах, характерных для произрастания грацилярии (рис 1).

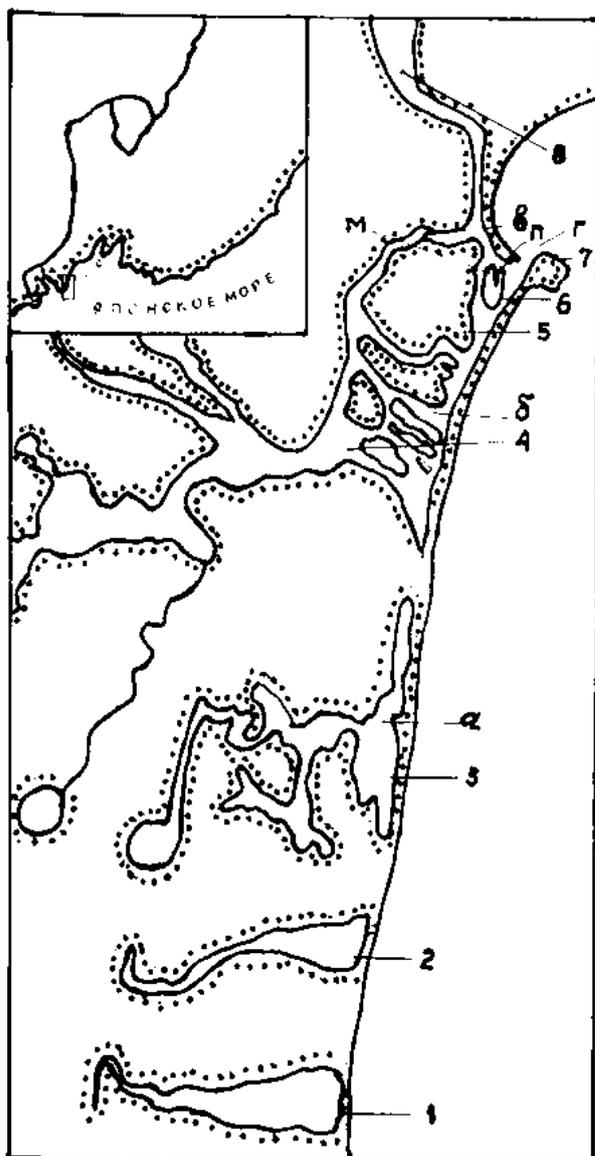


Рис. 1. Карта-схема района работ в лагунах Хасанского района:
 1 – лагуна Первая протока;
 2 – лагуна Вторая протока;
 3 – лагуна протока Огородная;
 4 – Голубиная протока; 5 – о-в Большой;
 6 – о-в Малый; 7 – м. Островок Фальшивый;
 8 – протока к о-ву Тальми;
 а, б, в, г – места сбора грацилярии для эксперимента;
 м – место установки для эксперимента по выращиванию;
 п – полигон

Fig. 1. Map-scheme region of works in lagoons of Hasan region:
 1 – lagoon Pervaya canal; 2 – Vtoraya canal;
 3 – Ogorodnaya canal; 4 – Golubynaya canal;
 5 – i. Big; 6 – i. Small; 7 – cape Island noreal;
 8 – canal with lake Talmy;
 а, б, в, г – place collection of gracilaria on experiment;
 m – place of experimental mount for growth algae; п – poligon

Полигоном для наблюдений за стратегией развития грацилярии была выбрана полузамкнутая протока на о-ве Малый, описание которой дано в работах [8], [12]. Сбор материала проводили по общепринятым методикам [13]. Морфометрические параметры измеряли в лаборатории вблизи от полигона. Морфоформы оценивали визуально, сравнивая друг с другом. Выделение морфоформ проводили на основании различий внешнего вида, длины ветвей и количественного соотношения ветвей различных порядков. Выборка составляла не менее 100 экз. При наличии 90 % отличия по принятым нами признакам водоросль относилась к одной из морфоформ. Принцип порядковости ветвей принят, как при исследовании цистозеры на Черном море [14]. Всего было выделено три морфоформы: *маловетвистая*, *средневетвистая*, *многоветвистая*.

Для проведения экспериментов по росту водорослей из различных мест обитания была создана установка (рис. 2).

С помощью насоса, работающего от ветряного двигателя, вода из лагуны подавалась в накопительную непрозрачную емкость, откуда самотеком поступала в емкости-культиваторы, где находилась грацилярия. Емкости-культиваторы были изготовлены из пластика, объем – 1 литр, проток был настроен так, чтобы скорость его была не выше чем в лагунах в спокойный период -2-3 см/с. Грацилярия собиралась из четырех мест (см. рис. 1), очищалась от обрастателей и помещалась в установку. Повторность эксперимента была трехкратной. Измерение массы материала в начале и конце эксперимента проводили

по общепринятым методикам [15]. Скорость роста рассчитывали по экспоненциальному закону [6].

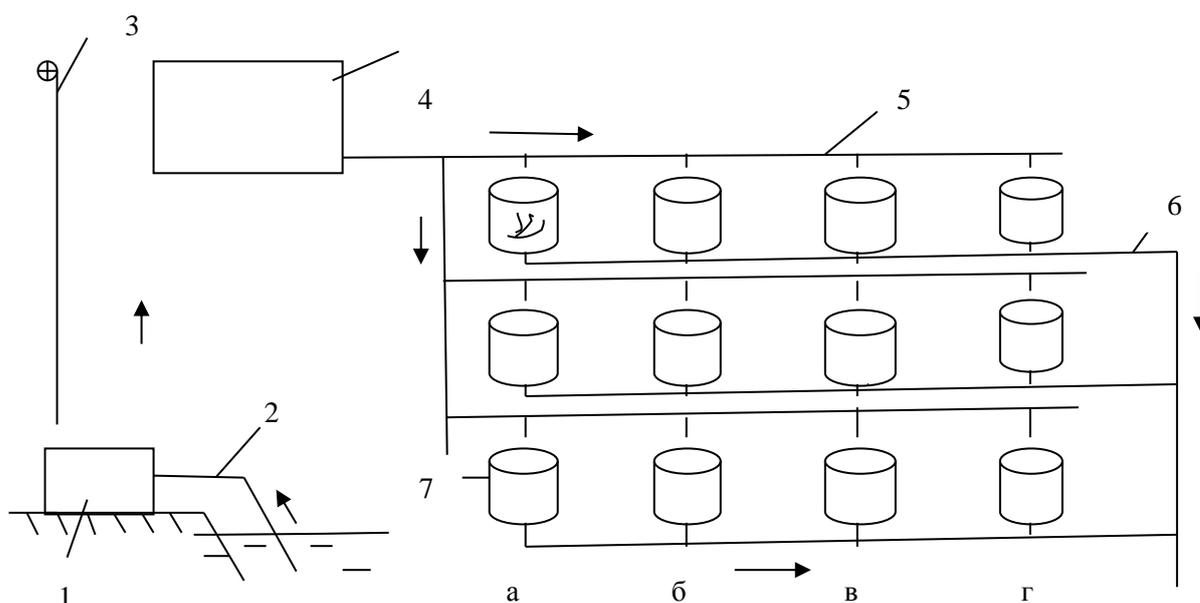


Рис. 2. Схема установки для экспериментов по выращиванию водорослей: 1 – насос; 2 – подающий водовод; 3 – ветряной двигатель; 4 – накопительная емкость; 5 – трубопровод для подачи воды; 6 – отводящий трубопровод; 7 – емкости-культураторы для водорослей, стрелками показано движение воды; а, б, в, г – обозначение мест сбора грацилярии (см. рис. 1)

Fig. 2. Scheme of experiment mount for growth of algae: 1 – pump; 2 – feed water line; 3 – wind turbines; 4 – cumulative capacity; 5 – funded capacity trupoprovod for water supply; 6 – outlet conduit; 7 – capacity-cultivators for algae, the arrows show the movement of water; а, б, в, г – designation of collection sites *Gracilaria* (see fig. 1)

Результаты и обсуждение

При обследовании лагун установлено, что грацилярия присутствует почти во всех исследованных нами акваториях (см. рис. 1). Места обитания грацилярии располагаются полосой вдоль песчаной косы на ширине до 300 м от моря. Грацилярия находится большей частью вдоль берегов лагун среди зарослей руппии и zostеры. Плотность распространения колебалась в широких пределах. На момент съемки в протоках отмечали как разрозненные – до $0,1 \text{ кг/м}^2$ во Второй протоке, Голубиной протоке, так и массовые – до $2,5 \text{ кг/м}^2$ на плесе за о-вом Малый скопления водорослей.

Следует отметить, что плотность и места расположения менялись в течение периода изучения вследствие воздействия ветров и течений. Поэтому методы, пригодные для оценки плотности стабильных популяций, имели для лагун относительный характер. Однако общая закономерность расположения зарослей грацилярии сохранялась – плотность водорослей возрастала по мере приближения к выходу протоки в море. В течение летнего сезона происходит постепенное возрастание плотности грацилярии в районе плеса за о-вом Малый с $0,5 \text{ кг/м}^2$ в июне до 3 кг/м^2 в августе.

В отдаленных участках акватории отмечено уменьшение плотности водоросли. Так, по мере продвижения по протокам за о-в Большой плотность водорослей уменьшается от $0,6$ до $0,05 \text{ кг/м}^2$. В сентябре грацилярия остается на небольших участках за о-вами Малый и Большой с максимальной плотностью для этого периода – $0,3-0,4 \text{ кг/м}^2$. В остальных местах плотность снижается до $0,1 \text{ кг/м}^2$.

На полигоне о-ва Малый в апреле месяце после схода льда грацилярия не была обнаружена. В мае из ила появляются небольшие фрагменты водорослей до $0,5 \text{ см}$ длиной. Во время приливов отдельные фрагменты дополнительно попадают в водоем полигона. В

августе грацилярия заполняет почти треть площади полигона. Плотность пласта грацилярии доходила до $6,5 \text{ кг/м}^2$, при толщине его 0,3 м. Это максимальная плотность для лагун Хасанского района в этот период.

При выходе избытка воды из лагун в августе наблюдали массовый вынос грацилярии вместе с другими видами водорослей. При скорости течения 0,2 м/с плотность выноса была до 5 растений на квадратный метр.

Данные по морфометрическим характеристикам водорослей, собранных в июле, представлены в табл. 1.

Нами выделено три морфоформы – *маловетвистая*, *средневетвистая* и *многоветвистая*, – отличающиеся по ряду признаков. Сходные морфологические формы водорослей отмечены в [16]. Форма *маловетвистая* аналогична форме *редковветвистая* (f. *rariramosa*

f. *nov.*), форма *средневетвистая* аналогична форме *зостерокая* (f. *zostericola* f. *nov.*), форма *многоветвистая* аналогична форме *густовветвистая* (f. *densiramosa* Titl. et Skript. f. *nov.*) [16]. Во время исследований различные морфоформы отмечали одновременно во всех местах проведения работ. Какой-либо закономерности встречаемости морфоформ отмечено не было, но преобладающей по количеству была морфоформа *средневетвистая* (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические характеристики грацилярии, обитающей в лагунах Хасанского района

Table 1

Morphometric characteristics inhabiting *Gracilaria* in the lagoons Khasan district

Наименование морфоформ	Морфометрические характеристики				
	Количество порядков ветвей	Цвет	Длина, см	Масса, г	Встречаемость, %
Маловетвистая	3-4	От темно-оливкового до темно-красного	13±4,3	20±8,1	21
Средневетвистая	5-6	От темно-оливкового до светло-оливкового	19±5,2	15±3,1	43
Многоветвистая	6-7	От коричневого до красноватого	24±8,4	22±9,3	36

Массовая фрагментация растений начинается в конце сентября – начале октября. Отмечали три варианта механизма этого процесса. В первом варианте у водорослей, обитающих в затишных местах лагун, наблюдается нарушение пигментации в виде колец толщиной 1-2 мм примерно через 2-3 см практически по всему таллому. Через 2-3 недели талломы водорослей в этих местах разделяются, и часть отдельных фрагментов разрушается, часть заиливается, остальные выносятся в протоки. При втором варианте амфиподы, поселяющиеся на грацилярии, повреждают талломы во многих местах, водоросль фрагментируется на участки различной длины, которые так же, как и в первом варианте, разрушаются, заиливаются или выносятся при отливе в море. Такой вариант наблюдали у водорослей, растущих в местах с хорошим водооток. Третий вариант наблюдали при заиливании талломов в илу до середины таллома или осушении. При этом грацилярия начинает фрагментироваться в частях талломов, погруженных в ил. Формирующиеся фрагменты талломов также подвергаются разрушению и выносятся в море. Такие процессы наблюдали у грацилярии на плесах. В начале ноября грацилярия практически отсутствует в лагунах. Зимуют фрагменты водорослей, погруженные в ил и замороженные в лед. Такова стратегия переживания неблагоприятных условий грацилярии в лагунах.

На экспериментальной установке для культивирования грацилярии из различных частей лагун скорость роста водоросли отличалась незначительно. В мае она составляла 3-4 %, в июне – 5-6 %, в июле увеличивается до 9 % и снижается в августе до 6 % (рис. 3).

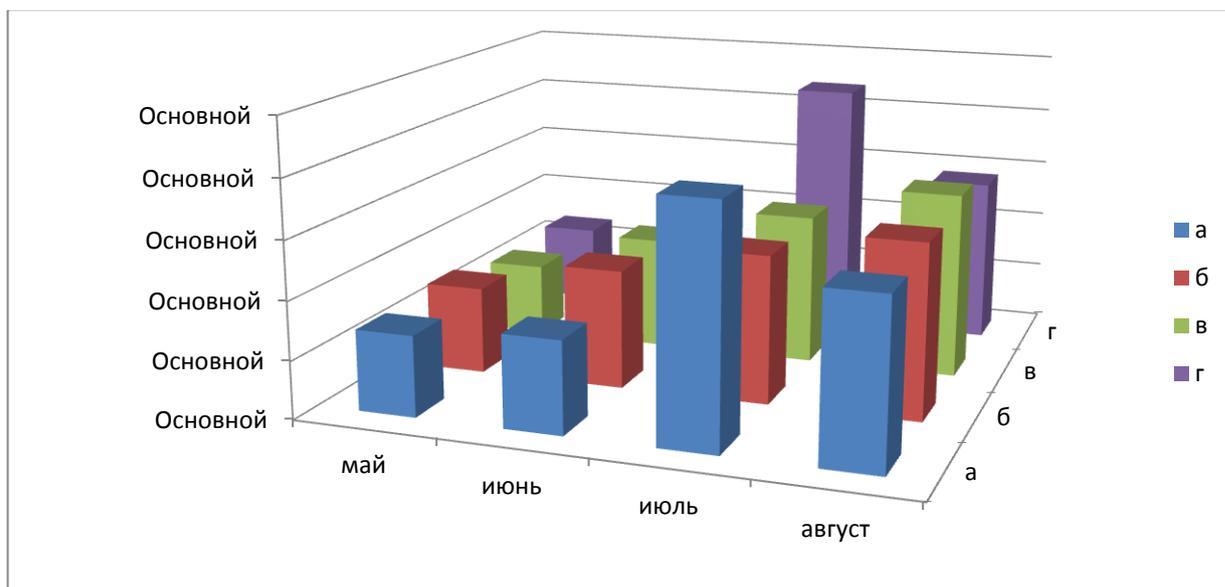


Рис. 3. Удельные скорости роста грацилярии из различных мест обитания.

По оси ординат удельные скорости роста, %, а, б, в, г – места взятия грацилярии (см. рис. 1)

Fig. 3. Specific growth rate of *Gracilaria* collected from various locations in the lagoons.

The ordinate is the specific growth rate, %, а, б, в, г – taking the place of *Gracilaria* (see fig. 1)

Таким образом, обследование лагун Хасанского района показало, что неприкрепленная форма грацилярии бородавчатой обитает почти во всех исследованных водоемах, в их мористой части. В отдаленных от моря участках лагун глубины уменьшаются, илы становятся более жидкими, увеличивается распреснение практически до 10 % и замедлен водообмен, скорость движения воды менее 0,1 м/с. По-видимому, эти факторы не позволяют грацилярии существовать в таких местообитаниях.

Представляет интерес наличие грацилярии в изолированной лагуне Вторая протока (см. рис. 1). Возможно, исторически все лагуны имели соединения или даже представляли единый водоем с общей популяцией водорослей. Сейчас наблюдается процесс обособления таких лагун. Предполагается, что для поддержания популяции в замкнутых водоемах необходимо поступление нового растительного материала. Такое поступление возможно при одновременном выносе грацилярии в б. Сивучья и промыве песчаной косы напротив Второй протоки при нагонных ветрах. Но для этого необходимо наличие грацилярии

в б. Сивучья во время нагона. Это маловероятно для крупных талломов, так как в летнее время в период выхода грацилярии из лагун течение в б. Сивучья направлено на север [17], а Вторая протока расположена южнее. В период тайфунов временные протоки из б. Сивучьей в лагуны позволяют попадать различным растениям и животным, возможно, и микроформам водорослей, в том числе и подвижным формам при размножении организмов. Вероятно, что у исследованных лагунных форм грацилярии появляются образования, подобные таковым, как у *G. gracilis*, обитающей в озере на Сицилии [18], и способные длительное время находится в б. Сивучьей. В процессе размножения у этой формы грацилярии, обитающей на Сицилии, появляется путем конъюгации поколение, которое может размножаться вегетативно и легко переноситься на большие расстояния.

В Черном море растет бурая водоросль *Cystoseira barbata* var. *repens* A.Zin. et Kalug, которая представляет собой стелющуюся неприкрепленную форму, у которой утрачена почти полностью способность к половому размножению и почти редуцирован процесс образования воздушных пузырей [14]. Образование микропласта неприкрепленной формы

филлофоры из прикрепленной до передвижения в поле Зернова отмечено в Черном море. В экспериментах отделенная от грунта филлофора, прикрепленная форма, через 4 месяца в экспериментальных условиях выращивания приобретала свойства филлофоры из пласта: наблюдали вегетативный рост, некоторую редукцию рецептакул [19]. В природе существует большая группа облигатно-неприкрепленных макроводорослей – бентоплейстофитов, или частично погруженных в субстрат: *Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*, *Cystoseira*, *Hormosira*, обитающих от Новой Земли до Испании. У них отсутствуют органы прикрепления и воздушные пузыри, а вегетативные органы размножения преобладают над половыми или полностью заменяют их. Саргассы из Саргассового моря, ведущие неприкрепленный образ жизни и размножающиеся вегетативно, прикрепляясь к плавающим предметам, начинают продуцировать рецептакулы. Следовательно, они являются экадами прикрепленных форм [20]. В Амурском зал. обнаружены фрагменты *Gracilaria sp.*, которая в 1989 г. описана как *Gracilaria austramaritima nom. nudum*, Przhemenetskaya, 1989, которые вегетируют в течение года и не имеют органов размножения и органов прикрепления [21].

По-видимому, на движение талломов грацилярии по протокам влияет несколько факторов: направление ветра, прижимающего водоросли к береговым растениям или отрывающим от них, морфологии, способствующие сцеплению грацилярии и сопутствующих видов, проходимость проток, занятых разросшимися водорослями и травами. Максимальная глубина проникновения в лагуны от береговой полосы отмечена для протоки к о-ву Тальми – 600 м от побережья. Вероятно, этому способствовала высокая скорость воды в этой протоке – до 0,5 м/с в прилив.

Скорости роста водорослей лимитируются различными факторами [1]. Так как в лагунах глубина в основном достигает 1 м и взмучивание крайне редко, лимитирования по световому режиму не происходит. Оценивая концентрацию биогенов в лагунах [12] и сравнивая ее с содержанием биогенов в других местах, где встречается грацилярия, можно отметить, что лимитирования водорослей по этому фактору в лагунах Хасанского района не наблюдается (табл. 2).

Таблица 2

Содержание биогенных элементов в местах обитания грацилярии в Приморском крае

Table 2

The content of nutrients in habitats *Gracilaria* in Primorye

Место обитания	Биогенные элементы			
	Фосфаты	Аммоний	Нитриты	Нитраты
Амурский зал.	0,2-1,6 мкмоль	2-30 мкмоль	0,1-0,32 мкг-ат/л	
Р. Раздольная	1,8-2,5 мкг/л		39,5-41,7 мкг/л, 2188 мкг/л	
Лагуны Хасанского района	0,1-270 мкг/л	2-12 мкмоль	100-2200 мкг/л	228 мкмоль
Пролив Старка	1,06-1,26 мкг/л			

Данные о содержании биогенных элементов взяты из работ: для лагун Хасанского района [12], для Амурского залива [22], для р. Раздольная [23, 24, 25], для пролива Старка [26].

Соленость в лагунах в течение сезона развития грацилярии находится в широких пределах (от 4 до 33 %). Распределение в лагунах кратковременное и, по-видимому, не оказывает большого влияния на ростовые характеристики водорослей. В среднем соленость составляет от 20 до 25 %, что благоприятно для роста грацилярии [27].

Таким образом, наиболее значимым фактором для роста грацилярии в лагунах можно считать движение воды при благоприятных уровнях других факторов. В эксперименте по выращиванию грацилярии из разных мест обитания скорость подачи воды в сосуды с

водорослями соответствовала средней скорости воды в местах обитания водорослей – 2-3 см/с. Вероятно, поэтому скорости роста в эксперименте были аналогичны скоростям роста грацилярии на установках в лагуне [12]. Повышенные скорости роста до 9 % у водорослей, взятых из мест под обозначением *a* и *г*, можно объяснить повышенной скоростью водообмена на установке в 2 раза по сравнению с природными местообитаниями, где средняя скорость протока равна 1-2 см/с.

Наличие различных морфометрических форм предполагает, что существует несколько мест в лагунах, где формируются определенные пулы водорослей. Различные формы встречались одновременно в различных биотопах. Вероятно, что в зависимости от внешних условий, формируются биотопы с преимущественным обитанием определенных морфоформ, которые при разнонаправленных потоках воды выносятся и концентрируются в разных местах лагун. Наличие маловетвистой формы, не изменившейся в ходе совместного выращивания с другими морфоформами [8], может говорить о генетически закрепленной программе развития водоросли, что в свою очередь позволяет предположить о заносе отличающейся формы в период формирования лагун.

Разветвление талломов грацилярии может быть обусловлено несколькими причинами. При повышении трофности водоема водоросль может менять свою морфологию. Так, *G. verrucosa f. dura* по мере приближения биотопа к берегу уменьшает размеры, ее таллом становится толще, ветви короче и появляются ответвления более высокого порядка. При этом в водоеме концентрация биогенов при приближении к берегу возрастает почти в два раза [3].

Увеличение ветвления таллома наблюдается при интенсификации обмена при относительном постоянстве остальных факторов среды обитания [27]. Данная интенсификация отмечалась при активизации движения воды, которая возрастает у разветвления и неровностях талломов. Чем сильнее рассечены слоевища у водорослей, тем они имеют более активный обмен. Так, *Chaetomorpha linum* потребляет 11 мгС /г·ч, а у *Gracilaria sp.* потребление 0,7 мгС /г·ч. Продуктивность водорослей связана с соотношением площадь/масса (удельная площадь поверхности). У водорослей, имеющих большую удельную площадь поверхности, активнее обмен и преимущество при существовании в сообществе. Так, хетоморфа имеет сильно рассеченное слоевище, удельная площадь достигает 113 м²/кг, у менее рассеченной *Ceramium* – 26 м²/кг [28, 29]. Следовательно, аппроксимируя закономерность ветвления у багрянок, сильноразветвленные формы грацилярии обитают в более затишной зоне лагун, чем среднеразветвленная форма. Малоразветвленная форма грацилярии обитает в водоемах с интенсивным движением воды. Наиболее подходящим местом можно считать протоку к о-ву Тальми и протоки вблизи побережья б. Сивучьей, где они и встречаются чаще всего. Строение слоевища водоросли оптимизировано по отношению к потокам воды и потреблению биогенов [1]. Морфология водорослей связана с продуктивностью, а с ней непосредственно связаны стратегии выживания, выработанные в ходе эволюции.

Современная концепция классификации по продуктивности разделяет организмы на различные стратегии [30, 31]. На основании анализа свойств грацилярии и ее реакции на факторы внешней среды можно классифицировать стратегию жизнедеятельности грацилярии как промежуточный тип между г-стратегиями и К-стратегиями [31].

При существовании грацилярии и энтероморфы в сообществе энтероморфа проявляет свойства, присущие г-стратегам. Показано, что при повышенных концентрациях биогенов в биотопе полисифония и энтероморфа имеют преимущества перед грацилярией и подавляют ее. Возможно, что в зависимости от абиотических и биотических условий обитания грацилярия может проявлять различные стратегии. Так, при взаимодействии грацилярии и энтероморфы грацилярия проявляет свойства К-стратега, а энтероморфа – г-стратега. Энтероморфа вытесняет грацилярию за счет более высокой скорости потребления и роста [9]. Грацилярия при этом имеет свойства К-стратега (пациента) – способна запасать больше, чем энтероморфа питательных веществ (азота) и лучше выживает при их

недостатке. В сообществе с видами, имеющими свойства К-стратега, грацилярия проявляет свойства г-стратега. Она имеет большую репродуктивную способность – 1 г карпоспорофита дает 1800 тыс. карпоспор, ее скорость роста в управляемых условиях достигает 60 % [27], биомасса в естественных условиях может составлять 6,5 кг/м², она воздействует на рост рупии [9]. После снижения концентрации биогенов грацилярия освобождается от обрастаний и продолжает рост и развитие.

Используя данные по стратегиям репродукции и жизнедеятельности, можно выработать рекомендации для марикультуры грацилярии. Колебания факторов как внешних, так и внутренних формируют К-стратегию грацилярии в период роста. Стратегия роста грацилярии как К-стратега предполагает колебания факторов в период роста в пределах экологической толерантности. При повышенной концентрации азота в воде грацилярия запасает его и может в течение почти двух недель расходовать азот на рост.

Поэтому для разработки основ управляемого культивирования агарофита-грацилярии необходимо предварительное помещение водорослей в водоем с достаточным количеством минеральных элементов с последующим доращиванием в обедненной биогенами среде для борьбы с обрастателями г-стратегами. В дальнейшем через определенное время надо организовать подкормку растений. При снижении роста в течение периода культивирования партию выращиваемых в водоеме водорослей следует собирать для получения агара и заменять на подготовленный растительный материал.

Выводы

1. Выделены три морфоформы грацилярии из лагун Хасанского района: *маловетвистая*, *средневетвистая* и *многоветвистая*, – из которых самая массовая – *средневетвистая* с встречаемостью 43 % от общего числа водорослей в лагунах.
2. Максимальная биомасса грацилярии для лагун отмечена на полигоне о-ва Малый, она достигает 6,5 кг/м² в августе.
3. Неприкрепленная форма грацилярии может проявлять свойства г-стратегии или К-стратегии в зависимости от объема ресурса.
4. При разработке биотехнологии культивирования грацилярии необходимо учитывать жизненную стратегию водоросли.

Список литературы

1. Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 280.
2. Hawkins, S.J. and Hartnoll, R.G.. Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae // *Marine Ecology Progress Series*. – 1985. – 20. – P. 265-271.
3. Миронова Н.В. Экстенсивное культивирование грацилярии (*Gracilaria*): обзор // *Экология моря*. – 2002. – Вып. 60. – С. 65-70.
4. Chiang Y.-M.. Cultivation of *Gracilaria* (Rhodophycophyta, Gigartinales) in Taiwan, *Proc. Int'l. Seaweed Symp.* – 1981. – 10. – P. 569-574.
5. Edelstein T., Bird C. and McLachlan J. Studies on *Gracilaria*. 2. Growth under greenhouse conditions // *Can. J. Bot.* – 1976. – 54. – P. 2275-2290.
6. Титлянова Т.В., Титлянов Э.А., Козьменко В.Б. Неприкрепленная форма *Gracilaria verrucosa* в лагунах Южного Приморья // *Биол. моря*. – 1990. – № 4. – С. 45-50.
7. Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Скрипцова А.В. Первый опыт плантационного культивирования неприкрепленной формы агароносной водоросли грацилярии в России // *Биол. моря*. – 1995. – Т. 21, № 2. – С. 146-156.
8. Скрипцова А.В. Биологическое обоснование введения в культуру неприкрепленной формы *Gracilaria verrucosa*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – С. 22.

9. Набивайло Ю.В. Конкурентные взаимоотношения морских макроводорослей в моно- и бидоминантных сообществах в природе и культуре: автореф. дис. – Владивосток, 2007. – С. 213.
10. Marinho-Soriano, E., Laugier, T., De Casabianca, M.-L., Reproductive strategy of two *Gracilaria* species, *G. bursa-pastoris* and *G. gracilis*, in a Mediterranean Lagoon (Thau, France) // *Botanica Marina*. – 1998. – 41. – P. 559-564.
11. Иванова Т.Н., Жильцова Л.В., Дзизюров В.Д. Хранение вегетативной массы макрофитов в управляемых условиях // *Изв. ТИНРО*. – 1994. – Т. 113. – С. 73-79.
12. Козьменко В.Б., Титлянов Э.А., Макарычева А.М. Рост неприкрепленной формы *Gracilaria verrucosa* в лагунах Южного Приморья // *Биол. моря*. – 1994. – Т. 20, № 1. – С. 42-48.
13. Аверинцев В.Г., Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Шереметевский А.В. Количественный водолазный метод гидробиологических исследований // *Подводные гидробиологические исследования АН СССР ДВНЦ: сб.* – Владивосток, 1982. – № 25. – С. 48-56.
14. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – С. 1-247.
15. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике АН СССР Главного ботанического сада. – М.: Наука, 1984. – С. 424.
16. Скрипцова А.В., Попова Л.И., Титлянова Т.В. Полиморфизм неприкрепленной красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в лагунах Южного Приморья // *Биол. моря*. – 1998. – Т. 24, № 6. – С. 377-382.
17. Никитин А.А., Лобанов В.Б., Данченков М.А. Возможные пути переноса теплых субтропических вод в район Дальневосточного морского заповедника // *Изв. ТИНРО*. – 2002. – Т. 131: Условия обитания и биология гидробионтов северо-западной части Японского моря. – С. 41-53.
18. Milena Polifrone, Flora De Masi, Gaetano M. Gargiulo Alternative pathways in the life history of *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) from north-eastern Sicily (Italy) // *Department of Botanical Sciences, University of Messina, Salita Sperone*. – 2006. – 31, 98166. – S. Agata-Messina, Italy. – P. 15.
19. Mathieson, A.C. and E.J. Hehre. The composition, seasonal occurrence and reproductive periodicity of the Phaeophyceae (brown algae) in New Hampshire // *Rhodora*. – 1982. – 84:411-437. (Contribution № 975 in the Agricultural Experiment Station Series).
20. Mathieson, A.C. 1982. Seaweed Cultivation:// A Review. In: C.J. Sindermann (editor), *Proceedings of the Sixth U.S.-Japan Meeting on Aquaculture, Santa Barbara, California, August 27-28*. – 1977. – P. 25-66. U.S. Dept. Comm., Rep. NMFS Circ. 442. (Contribution № 959 in the Agricultural Experiment Station Series).
21. Селиванова О.Н., Пржеменецкая (Макиенко) В.Ф., Скрипцова А.В. Таксономия *Gracilaria austramaritima* (Graciliales, Rhodophyta) из российских вод Японского моря // *Изв. ТИНРО*. – 2008. – Т. 154. – С. 3-15.
22. Звалинский В.И., Недашковский А.П., Сагалаев С.Т., Тищенко П.Т., Швецова М.Г. Биогенные элементы и первичная продукция в эстуарии реки Раздольный (Амурский залив Японского моря) // *Биол. моря*. – 2005. – Т. 31, № 2. – С. 107-116.
23. Колесников А.Б., Козьменко В.Б., Колесникова Н.А., Романюк В.А. Экспериментальное культивирование фрагментов *Gracilaria verrucosa* в Амурском заливе // *Марикультура на Дальнем Востоке: сб. тр.* – Владивосток, 1986. – С. 114-121.
24. Козьменко В.Б., Рыгалов В.Е., Орлова С.В. Рост грацилярии бородавчатой в градиенте факторов на экспериментальных установках в Амурском заливе // *Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии: тез докл. III науч.-техн. конф. Крыма*. – Севастополь, 1988. – С. 75-76.
25. Романюк В.А., До Ванг Хыонг, Фам Тхи Ньян, Турьянский В.А. Исходные биологические данные и технологии сбора карпоспор *Gracilaria verrucosa* (Hudson)

Раренfus из эстуария реки Раздольной в Амурском заливе // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 113. – С. 58-66.

26. Некрасов Д.А. Сравнительная характеристика продукционных показателей поселений *Ahnfeltia tobuchiensis* залива Петра Великого: автореф. дис. – 2001. – С. 198.

27. Романюк В.Е., Рыгалов В.А. Рекомендации по искусственному воспроизводству грацилярии // ТИНРО. – 1988. – С. 48.

28. Littler M.M. and Keith E. Arnold Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern north america // J. Phycol. – 1982. –18. – P. 307-311.

29. Littler, M.M., D.S. Littler and P.R. Taylor. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. – J. Phycol. – 1983. – 19 (2). – P. 229-237.

30. Жирков И.А. Жизнь на дне // Товарищество научных изданий КМК. – М., 2010. – С. 1-453.

31. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – С. 264.

Сведения об авторах: Козьменко Владимир Борисович, старший специалист,
e-mail: kozmenko56@mail.ru;

Колмаков Петр Васильевич, кандидат биологических наук, доцент,
e-mail: koltul@mail.ru.