

РОСТ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *LAMINARIA JAPONICA* В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2005 г. А. В. Скрипцова, В. А. Лелеткин

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041
e-mail: skriptsova@deklarant.ru

Статья принята к печати 22.06.2004 г.

В лабораторных условиях изучен рост отдельных талломов бурой водоросли *Laminaria japonica*. Установлено, что суточный прирост массы талломов ламинарии может оставаться постоянным в течение длительного периода времени. Пластина росла в длину на расстоянии от 0 до 15(25) см от границы стволик–пластина, что составляет 60% длины пластины. В ширину пластина росла как на срединном поле, так и в краевой кайме на расстоянии от 0 до (7)10 см, что составляет 30% ее длины. Перемещение метки (отверстия) от границы стволик–пластина в апикальном направлении свидетельствовало об образовании новой ткани в зоне роста даже тогда, когда размеры слоевища уменьшались за счет разрушения его вершины. На основании этого сделан вывод о том, что остановка процесса накопления или снижение массы и уменьшение размеров талломов не могут быть критерием прекращения их роста.

Ключевые слова: ламинария, зона роста, рост.

Growth of the brown alga *Laminaria japonica* in the laboratory. A. V. Skriptsova, V. A. Leletkin (Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

Growth of an individual thallus of *Laminaria japonica* was studied in the laboratory. Weight of *Laminaria* thallus increased linearly. Growth in length was within 0–15(25) cm from transition zone (60% along the frond), blade expansion occurred within 0–7(10) cm (30% along the blade) on the median line, as well as in the marginal region. Formation of new tissue at the blade base was estimated by moving of marker along the median line of the frond. This took place even when thallus reduced in size and weight as a result of destruction of the blade tip. Hence, stop of the buildup process or reduction of the thallus in size and weight do not necessarily indicate growth cessation. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2005, vol. 31, no. 4, pp. 285–290).

Key words: *Laminaria*, growth zone, growth.

Зона роста ламинариевых водорослей расположена в базальной части слоевища между стволиком и пластиной, здесь происходят деление и растяжение клеток интеркалярной меристемы. Известно, что у водорослей порядка Laminariales процессы образования и разрушения пластины идут одновременно (Larkum, 1986; Castric-Fey et al., 1999). В течение года происходит полная замена пластины за счет ее разрушения в верхней части и нарастания у основания (Макаров, Шошина, 1996). В определенных условиях не происходит увеличения массы, длины или площади талломов, возможно даже их сокращение. Такие изменения формально не подходят под определение роста. Однако нет основания утверждать, что процессы роста у этих растений отсутствуют. Например, у *Laminaria saccharina*, обитающей в Баренцевом море, наблюдали уменьшение площади, длины и массы слоевищ осенью и зимой, в то же время скорость образования ткани в зоне роста оставалась довольно высокой, что было показано по перемещению метки (отверстия) от основания к вершине таллома (Блинова, Хромов, 1981; Шмелева и др., 1990; Макаров, Шошина, 1996).

Наиболее полно рост отдельного таллома ламинарии изучен у *Laminaria hyperborea* (см.: Kain, 1976). Получены индикатрисы роста целого слоевища, выделены зоны, где происходят деление клеток и их растяжение, показано, что протяженность зоны роста варьи-

рует у разновозрастных растений в разные сезоны года. После работ Кейн (Kain, 1976) исследования были сосредоточены на описании жизненного цикла и продукции ламинариевых водорослей, а также экофизиологических аспектов существования растений в естественных условиях и в культуре (Sjötun, 1993; Braga, Yone-shiguevalentin, 1994; Mizuta et al., 1998; Borum et al., 2002; Steneck et al., 2002). Однако, чтобы сделать выводы о закономерностях изменения массы и размеров талломов ламинарии и, соответственно, оценить темпы их роста на разных стадиях развития и в различных условиях, в том числе в период отсутствия прироста биомассы, необходимы дальнейшие исследования.

Цель настоящей работы – получить экспериментальные данные, позволяющие выяснить, какова: 1) закономерность изменения размерно-весовых характеристик талломов *L. japonica* во времени, 2) протяженность зоны роста у талломов этой водоросли и 3) скорость образования биологического материала слоевища в отсутствие увеличения его размеров и массы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования были сеголетние талломы бурой водоросли *Laminaria japonica* Aresch. Водоросли собирали 7 ноября 2002 г. и 9 ноября 2003 г. в б. Рудная Пристань во время отлива в нижнем горизонте литорали. Длина талломов составляла 30–80 см. Растения доставляли в лабораторию

в течение 8 ч в баке с морской водой. Проведено два эксперимента, условия содержания ламинарии в процессе экспериментов были одинаковыми.

Водоросли содержали в аквариуме объемом 100 л с морской водой при постоянной аэрации и освещали люминесцентными лампами. Интенсивность света в области фотосинтетически активной радиации (ФАР) на поверхности воды составляла 150 мкЕ/(м²с), соленость – 30‰, температура – 10°C. Воду меняли через 3 сут.

Эксперимент 1 выполнен для определения скорости роста разноразмерных талломов *L. japonica*. Предварительно водоросли были адаптированы к условиям эксперимента в течение 4 нед. Шесть талломов ламинарии разного размера (с начальной массой от 7 до 35 г) содержали в аквариуме в течение 81 сут (со 2.12.02 по 21.02.03 г.), через каждые 3 сут измеряли площадь поверхности одной стороны талломов и их сырую массу. Для определения площади использовали изображения увлажненных талломов на стандартном фоне, полученные с помощью цифровой фотокамеры. Детально процедура измерения площади и массы талломов описана в работе Лелеткина с соавторами (2004).

Эксперимент 2 проводили с 10 ноября по 4 декабря 2003 г. В процессе эксперимента анализировали протяженность зоны роста у *L. japonica*. Для этого у четырех растений вдоль средней линии пластины на расстоянии 1 см друг от друга были проделаны отверстия диаметром 2 мм, первая метка находилась на расстоянии 1 см от границы стволик–пластина, последняя – 1 см от верхнего края пластины. Кроме того, у пяти растений на расстоянии 1 см от границы стволик–пластина и далее вдоль средней линии пластины в срединном поле на расстоянии 1 см друг от друга были поставлены кольцевые метки диаметром 5 мм, состоящие из 6 отверстий диаметром 0.5 мм, расположенных по окружности. Эти метки позволяли проследить рост пластины в данной точке во всех направлениях. Рост в длину оценивали по увеличению расстояния между метками, в ширину – как по увеличению диаметра кольцевых меток в направлении, поперечном оси слоевища, так и по изменению ширины пластины на расстоянии 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 и 40 см от основания пластины.

Абсолютную скорость изменения расстояния между метками, а также диаметра кольцевых меток и ширины пластины рассчитывали по формуле: $\frac{\Delta n}{\Delta t}$ (1), где Δn – изменение

измеряемого параметра за время наблюдения Δt . Относительную скорость роста определяли как отношение $\frac{n_1 - n_0}{n_0} \times 100\%$

(2), где n_0 и n_1 – значение массы таллома или расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия в предыдущем измерении и через время Δt (Minot, 1908).

Средние значения площади и длины талломов ламинарии на i -тый день наблюдения (A_i) рассчитывали по совокупности значений анализируемого параметра для всех (n) талломов, нормированных на величину параметра в день начала

наблюдения: $A_i = \frac{\sum_{j=1}^N (k_i/k_1)_j}{N}$ (3), где $(k_i/k_1)_j$ – величина отношения значения параметра в i -тый день к значению в первый день наблюдения для N -го таллома.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Масса, площадь и длина талломов *Laminaria japonica* увеличивались в первые 30–40 сут от начала эксперимента 1, а затем до окончания опыта масса практически не изменялась (рис. 1), а длина и площадь уменьшались (рис. 2).

Увеличение расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия (рис. 3) показало, что слоевище росло в течение всего эксперимента 1. Однако, если в начале эксперимента процесс образования новой ткани превалировал над процессом разрушения, то отрицательный наклон кривых изменения во времени площади и длины талломов после 30–40 сут от начала опыта (рис. 2) свидетельствовал о преобладании процессов разрушения. Сокращение длины талломов и, следовательно, площади происходило в результате элиминации апикальной части слоевища.

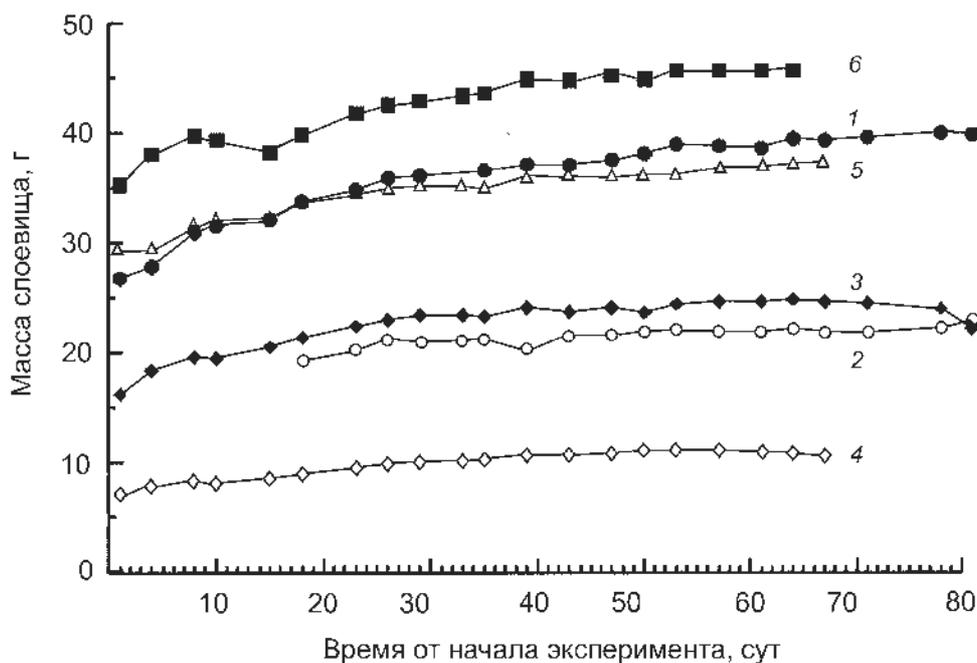


Рис. 1. Изменение массы талломов *Laminaria japonica* в эксперименте. 1–6 – номера талломов.

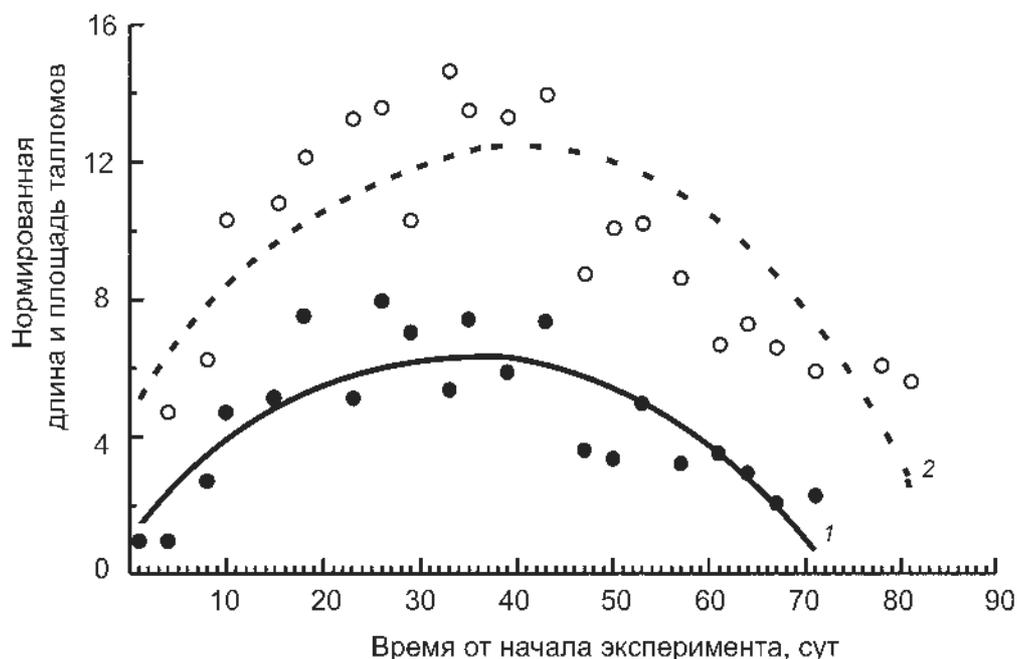


Рис. 2. Изменение нормированной длины (1) и площади (2) талломов *Laminaria japonica* в эксперименте.

Масса талломов (рис.1) и расстояние от границы стволик–пластина до контрольного отверстия (рис. 3) увеличивались с постоянной скоростью. При этом средняя относительная скорость увеличения массы равномерно снижалась от максимальной величины в первые сутки эксперимента до отрицательных значений в конце опыта (рис. 4А), а активный рост растений в длину (рис. 4Б) продолжался до конца эксперимента. В течение 30–40 сут от начала эксперимента наблюдали

монотонное снижение скорости увеличения расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия с 0.4 см/сут в первые сутки до 0.1 см/сут к 40-м сут, далее она оставалась постоянной и составляла в среднем 0.1 см/сут (рис. 4Б).

Таким образом, в эксперименте 1 в течение длительного промежутка времени не наблюдалось видимого увеличения массы, площади и длины талломов. Напротив, в ряде случаев отмечено их снижение, однако

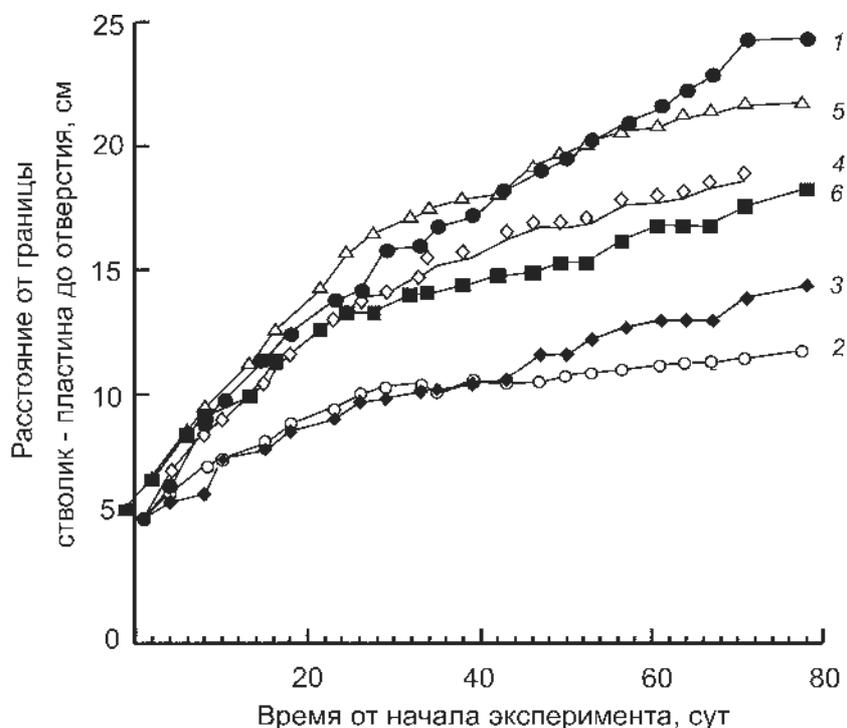


Рис. 3. Увеличение расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия в эксперименте 1. 1–6 – номера талломов. Границе стволик–пластина на графике соответствует нулевая отметка по оси ординат.

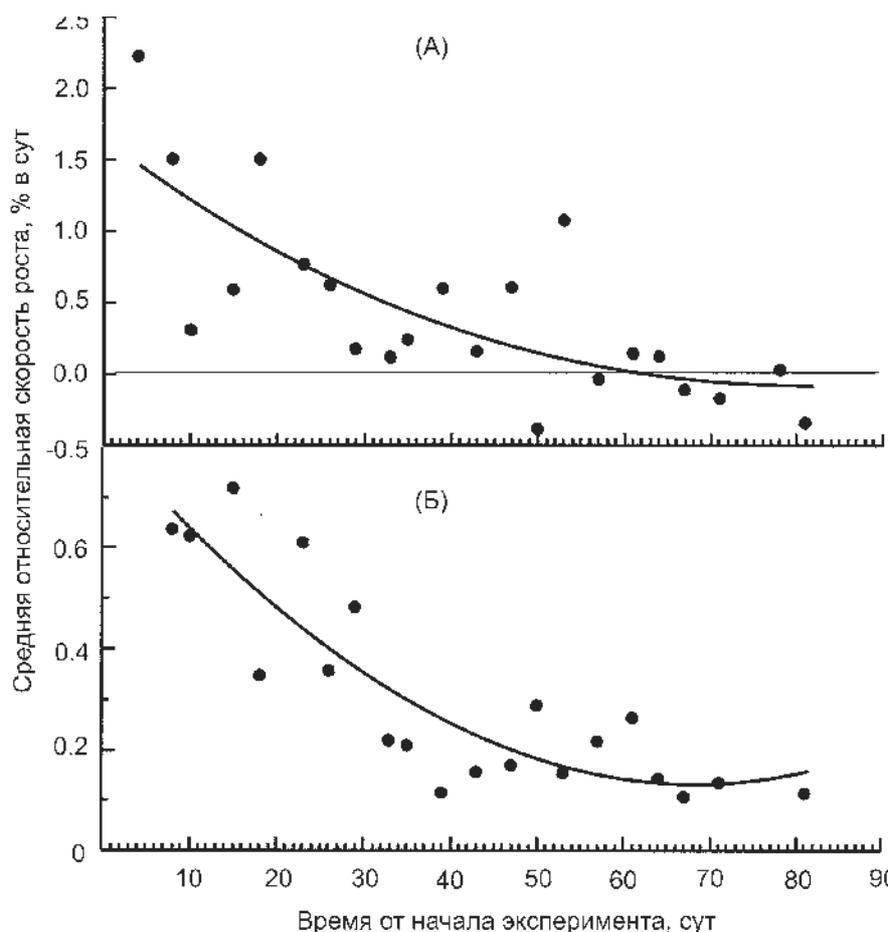


Рис. 4. Изменение средней относительной скорости роста массы талломов (А) и расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия (Б) у *Laminaria japonica*.

процесс образования новой ткани в зоне роста не прекращался до конца эксперимента (рис. 3). В связи с этим представлялось интересным выяснить протяженность зоны роста слоевища *L. japonica*. Для этого был выполнен эксперимент 2. Исходя из полученных результатов, зоной роста считали ту часть слоевища, где абсолютная скорость увеличения расстояния между метками была отличной от нуля.

Пластина росла в длину на расстоянии от 0 до 15(25) см от границы стволик–пластина, что составляло 60% ее длины (рис. 5). Увеличение ширины происходило на значительно меньшем расстоянии – от 0 до 7(10) см от границы стволик–пластина (30% длины пластины) (рис. 5). Рост пластины как в длину, так и в ширину замедлялся в апикальном направлении (рис. 5). Скорость увеличения диаметра кольцевых меток в латеральном направлении (рис. 5) была в 2–4 раза меньше скорости увеличения ширины пластины, измеренной в том же месте пластины. Это позволило заключить, что в ширину пластина росла как на срединном поле, так и на краевой кайме.

Сравнение скорости изменения длины целого таллома с темпами увеличения расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия позволило оценить скорость потери ткани на верхушке таллома

в эксперименте 1. Скорость разрушения верхней части таллома составляла $6 \text{ см}^2/\text{сут}$. Вычислив отношение массы к площади таллома, можно рассчитать потерю биомассы. Отношение массы к площади талломов на протяжении эксперимента оставалось практически неизменным и в среднем составляло $0.115 \pm 0.017 \text{ г/см}^2$. Таким образом, потеря ткани у каждого растения в результате разрушения апикальной части слоевища в пересчете на массу в среднем достигала 0.782 г/сут .

ОБСУЖДЕНИЕ

Значения размерно-весовых характеристик талломов *Laminaria japonica* увеличивались в первые 30–40 сут от начала эксперимента 1, затем наблюдалось их снижение. В то же время увеличение расстояния от границы стволик–пластина до контрольного отверстия свидетельствовало о том, что рост растений не прекращался. Таким образом, можно сделать вывод, что талломы *L. japonica* в нашем эксперименте сохранили способность к образованию новой ткани, т.е. к росту.

В наших экспериментах увеличение длины пластины происходило в основном на расстоянии от 0 до 15(25) см от границы стволик–пластина (до 60% длины пластины), что соответствует известным данным о протяженности зоны роста у ламинариевых водорослей

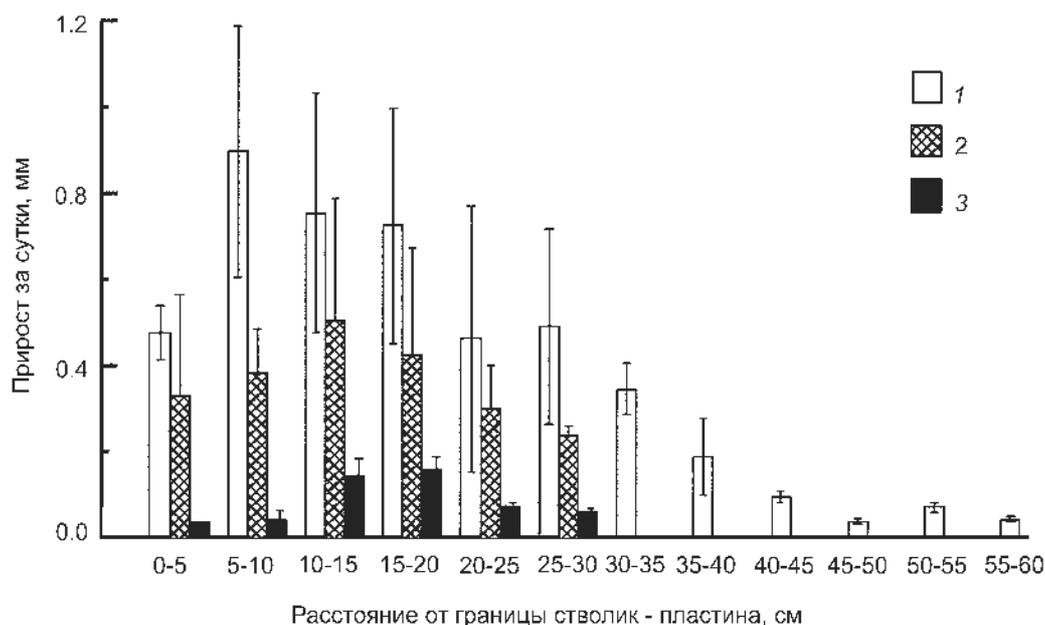


Рис. 5. Средние значения абсолютного прироста длины (1), ширины (2) и диаметра кольцевых отверстий (3) пластины *Laminaria japonica* для разных участков пластины в эксперименте 2.

(Parke, 1948; Steinbiss, Schmitz, 1973; Kain, 1976). Между тем максимальная скорость удлинения пластины наблюдалась на значительно меньшем расстоянии – до 30% длины пластины. Здесь же отмечено и увеличение ширины пластины, позволившее предположить, что зона деления клеток у *L. japonica* находится на расстоянии от 0 до 7(10) см от границы ствол–пластина. Выше этого участка, по всей вероятности, происходят лишь растяжение и дифференцировка клеток. Аналогичные данные получены и для *L. hyperborea* (Steinbiss, Schmitz, 1973; Kain, 1976).

Разрушение вершины таллома, в свою очередь, вносит существенный вклад в формирование пластины у *L. japonica*. На примере *L. hyperborea* и *L. saccharina* известно, что у ламинариевых водорослей процессы разрушения вершины и образования новой ткани в основании пластины идут одновременно, это обеспечивает смену старой пластины на новую (Sjøtun, 1993; Макаров, Шошина, 1996). Отмечено, что разрушение пластины регулируется как эндогенными, так и экзогенными факторами. К первым относится спороношение, ко вторым – выедание животными-фитофагами, обрыв пластины под действием волн и разрушение вследствие развития бактериальной флоры на поверхности пластины (Макаров, Шошина, 1996; Castric-Fey et al., 1999). Во время нашего исследования репродуктивная фаза у *L. japonica* не наступала, постоянство массы талломов во второй половине эксперимента было связано с тем, что скорость образования новой ткани приблизительно равнялась скорости разрушения вершины пластины под действием экзогенных факторов. Процессы деструкции обычно преобладают над процессами роста в период спороношения, после которого происходит разрушение спороносных участков пластины. На их месте образуются отверстия, а вскоре разрушается и вся пластина. Доля новой (растущей) ткани в талломе, по всей веро-

ятности, существенно изменяется в течение года. У проростков водоросли, так же как и у талломов второго года жизни, вновь образующих молодую пластину после разрушения старой, она составляет 100%. По мере увеличения размеров таллома доля растущей ткани уменьшается, и начинает вновь увеличиваться, когда активность процессов деструкции выше скорости образования новой ткани у старых пластин. Таллом прекращает свое существование, когда процессы разрушения затрагивают и зону роста.

Процессы образования и разрушения пластин ламинарии в природных популяциях и сообществах идут одновременно, при жизни водорослей отмирают главным образом верхушки талломов. Посмертное разложение макрофитов и их частей приносит в воду прибрежной зоны значительное количество растворенного органического вещества (Хайлов, 1971). Поскольку поступление органического вещества в воду при разложении макрофитов равно их биомассе, мы можем оценить вклад органических соединений, выделяющихся при разложении отмирающих частей ламинарии в процессе ее непрерывного роста, в круговорот растворенных органических соединений в морских сообществах. В наших экспериментах средняя скорость разрушения пластины составляла 6 см²/сут или 0.782 г/сут. Этот вывод справедлив для водорослей, выращенных в лаборатории, в природных условиях данные показатели могут отличаться от полученных нами.

Авторы выражают огромную благодарность П.В. Буторину за техническое обеспечение исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова Е.И., Хромов В.М. Прирост и разрушение слоевищ ламинарии – *L. saccharina* (L.) Lamour. // Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО. 1981. С. 18–27.

- Лелеткин В.А., Дюкарева Е.В., Попова Л.И., Скрипцова А.В. Изменение массы и размеров талломов морской зеленой водоросли *Ulva fenestrata* при содержании в искусственных условиях // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 5. С. 393–402.
- Макаров В.Н., Шошина Е.В. Динамика сезонного роста бурой водоросли *Laminaria saccharina* в Баренцевом море // Биол. моря. 1996. Т. 22, № 4. С. 238–248.
- Хайлов Л.М. Экологический метаболизм в море. Киев: Наукова думка. 1971. 252 с.
- Шмелева В.Л., Макаров В.Н., Николаева Е.Н. Развитие спорофитов ламинарии сахаристой после пересадки на искусственный субстрат: Препринт. Мурманск. 1990. 37 с.
- Borum J., Pedersen M.F., Krause-Jensen D. et al. Biomass, photosynthesis and growth of *Laminaria saccharina* in a high-arctic fjord, NE Greenland // Mar. Biol. 2002. Vol. 141, no. 1. P. 11–19.
- Braga A.D., Yoneshiguevalent Y. Growth of *Laminaria abyssalis* (Phaeophyta) at different nitrate concentration // Phycologia. 1994. Vol. 33, no. 4. P. 271–274.
- Castric-Fey A., Beaupoil C., Bouchain J. et al. The introduced alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the rocky shore ecosystem of the St Malo area: growth rate and longevity of the sporophytes // Bot. Mar. 1999. Vol. 42. P. 83–96.
- Kain J.M. The biology of *Laminaria hyperborea*. IX. Growth pattern of fronds // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1976. Vol. 56. P. 603–628.
- Larkum A.W.D. A study of growth and primary production in *Ecklonia radiata* (C. Ag.) J. Agardh (Laminariales) at a sheltered site in Port Jackson, New South Wales // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. Vol. 96. P. 177–190.
- Minot C. The problem of age, growth and death. London: Murray. 1908. 280 p.
- Mizuta H., Hayasaki J., Yamamoto H. Relationship between nitrogen content and sorus formation in the brown alga *Laminaria japonica* cultivated in southern Hokkaido, Japan // Fish. Sci. 1998. Vol. 64. P. 909–913.
- Parke M. Studies on British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1948. Vol. 27. P. 651–707.
- Sjøtun K. Seasonal lamina growth in 2 age-groups of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. in western Norway // Bot. Mar. 1993. Vol. 36. P. 433–441.
- Steinbiss H.H., Schmitz K. CO₂-Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. V. Zur autoradiographischen Lokalisation der Assimilattransportbahnen im Thallus von *Laminaria hyperborea* // Planta. 1973. Vol. 112. P. 253–263.
- Steneck R.S., Graham M.H., Bourque B.J. et al. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future // Environ. Conserv. 2002. Vol. 29. P. 436–459.