

Р. П. ТРЕНКЕНШУ, В. П. ПАРЧЕВСКИЙ, И. Н. ЧУБЧИКОВА

**ДИНАМИКА МГНОВЕННЫХ И СРЕДНИХ СКОРОСТЕЙ РОСТА
КРАСНОЙ ВОДОРОСЛИ *GRACILARIA VERRUCOSA* (RHODOPHYTA)
ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

Исследована динамика мгновенных и средних скоростей роста *G. verrucosa* Черного моря в лабораторных условиях с мая по ноябрь 1992 г. Мгновенные абсолютные и относительные скорости были восстановлены из экспериментальных данных с помощью аппроксимации данных кубическими сплайнами с последующим дифференцированием аналитического выражения сплайн-регрессии. Мгновенная абсолютная скорость роста есть чистая продукция водоросли в данных условиях. Мгновенные скорости являются чувствительным показателем для изучения динамики роста и продукции водоросли. Высокая чувствительность метода позволила зарегистрировать влияние даже небольших изменений температуры и света ($2 - 3^{\circ}\text{C}$ и $4 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, соответственно) на скорость роста водоросли. Средние относительные скорости в силу своих грубых свойств не могут отразить тонкую структуру динамики процесса роста. Здесь мы сталкиваемся с некорректной обратной задачей и для ее решения необходимы специальные методы. Уравнение удельной скорости роста, которое наиболее часто используется для оценки скорости роста, есть на самом деле средняя относительная скорость. Лишь в случае экспоненциального роста мгновенная относительная скорость совпадает со средней относительной скоростью. Но, как правило, у макроводорослей рост никогда не происходит по экспоненциальному закону.

В последние годы культивирование макроводорослей развивалось довольно быстро. В настоящее время общая мировая продукция культивируемых макроводорослей, общая площадь, занятая под культивирование, и общая годовая стоимость составляют соответственно $6250 \cdot 10^3$ т сырого веса, $200 \cdot 10^3$ га и более 3 млрд. долларов США. [6]. Виды красных водорослей рода *Gracilaria*, служащие преимущественно поставщиком агара, занимают важное место в мировом производстве макроводорослей. Возможности культивирования черноморской водоросли *Gracilaria verrucosa* как в природных, так и в лабораторных условиях, изучались А. А. Калугиной-Гутник и ее сотрудниками [1, 2].

При изучении роста водоросли одной из ее важнейших характеристик является скорость роста. Из физики известно, что существуют средняя и мгновенная скорости. Когда речь идет о мгновенной скорости, прилагательное «мгновенная», как правило, опускают, но в случае средней скорости упоминание слова «средняя» обязательно. К сожалению, часто этим пренебрегают и в ряде случаев имеет место даже смешение понятий «средних относительных» и «мгновенных относительных» скоростей, как мы показали ранее [3, 12, 13].

Целью настоящей работы было изучить динамику средних и мгновенных скоростей роста красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. при длительном культивировании в лабораторных условиях и провести сравнение традиционного и нового подхода, разработанного в последние годы, к изучению скоростей роста, их динамики и продукции водоросли.

Материал и методы. В качестве иллюстрации применения предлагаемого нами метода получения мгновенных скоростей мы воспользовались данными по росту красной водоросли *Gracilaria verrucosa*. Опыты проводились с 20 мая по 5 ноября 1992 г. Для роста водоросли использовали лабораторные культиваторы объемом 10 л, в которые заливали по 8 л морской воды, предварительно профильтрованной через несколько слоев фильтровальной бумаги. Замена морской воды производилась ежедневно, и каждый раз при этом вносились — биогены азот и фосфор в виде NaNO_3 и KH_2PO_4 в количестве $228,5 \text{ мкмоль N l}^{-1}$ и $16,1 \text{ мкмоль P l}^{-1}$, соответственно. Перемешивание воды проводилось продувкой воздуха. Перед сменой воды культиватор протирали спиртом и ополаскивали. Раз в 7 - 10 дней проводили дезинфекцию культиваторов и воздуховодов. Ежедневно измеряли вес водоросли, температуру и pH перед сменой воды. Ни температуру, ни pH в опыте не регулировали.

© Р. П. Тренкеншу, В. П. Парчевский, И. Н. Чубчикова, 2002

Для удобства изложения материала все опыты подразделены на 3 серии экспериментов. Серия 1: два эксперимента начаты 20 мая и закончены один - июня, а другой - 16 июля. Серия 2: три эксперимента начаты 16 июня и закончены 16 июля. Серия 3: два эксперимента начаты 10 сентября и закончены 2 и 5 ноября.

Начальная масса водоросли в объеме воды 8 л составляла в зависимости от эксперимента около 20 или 10 г, что соответствует концентрациям массы водоросли в воде около 2,5 и 1,2 г л⁻¹. Более подробные сведения приведены при изложении результатов.

В качестве источника света использовались ртутные лампы ДРЛ. Для перехода от облученности, измеренной в люксах, к потоку фотонов мы использовали соотношение 250 лк ~ 5 мкЕ м⁻² с⁻¹ [10]. Интенсивность освещения в разных экспериментах была от 30 до 152 мкЕ м⁻² с⁻¹. Поскольку в процессе исследований некоторые лампы выходили из строя и их приходилось заменять другими, интенсивность света в конкретном эксперименте мы будем приводить при изложении результатов. Небольшое дополнительное освещение от дневного света также поступало, но учесть его было трудно.

По определению мгновенная абсолютная скорость V_{abs} и мгновенная относительная скорость V_{rel} изучаемой переменной W равны соответственно

$$V_{abs} = \frac{dW}{dt}, \quad V_{rel} = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}. \quad (1)$$

Мгновенную скорость называют также истинной скоростью.

Средняя абсолютная скорость $\langle V_{abs} \rangle$ описывается уравнением

$$\langle V_{abs} \rangle = \frac{W(t_2) - W(t_1)}{(t_2 - t_1)}, \quad (2),$$

средняя относительная скорость $\langle V_{rel} \rangle$ уравнением

$$\langle V_{rel} \rangle = \frac{1}{(t_2 - t_1)} \ln \frac{W(t_2)}{W(t_1)}. \quad (3)$$

Несмотря на простоту уравнений (1), вычисление мгновенных скоростей из экспериментальных данных представляет собой сложную математическую задачу, которая относится к классу некорректных обратных задач. Для решения подобных задач в последние десятилетия математиками были разработаны эффективные методы. Для определения мгновенных скоростей роста мы использовали метод аппроксимирующих кубических сплайнов, разработанный одним из авторов настоящей статьи [4, 12], суть которого сводится к следующему. Весь диапазон экспериментальных данных разбивается на несколько интервалов, в каждом из них экспериментальные точки аппроксимируются кубическим полиномом. В узлах сопряжения интервалов коэффициенты уравнений подбираются так, чтобы выполнялись условия непрерывности функции и ее первых двух производных. Затем вычисляется эмпирический функционал среднего риска и функционал качества. Вычисления повторяются для разного числа сопряжений. В качестве решения выбирается набор коэффициентов, соответствующий минимальному значению функционала. Мгновенные скорости получаются дифференцированием аналитического выражения сплайн-регрессии. Анализ чувствительности данного метода изложен в [5].

Результаты и обсуждение. На рисунках 1 - 3 представлены результаты первых трех серий экспериментов, выполненных с 20 мая по 5 ноября 1992 г. В каждой серии отдельные эксперименты обозначены заглавными буквами А, Б и В. На рисунках сверху вниз представлены следующие признаки: 1) изменение веса водоросли, W ; 2) средняя относительная скорость, $\langle V_{rel} \rangle$; 3) мгновенная относительная скорость, V_{rel} ; 4) мгновенная абсолютная скорость, V_{abs} или чистая продукция; 5) изменение температуры; 6) изменение pH. Температура в аквариумах не регулировалась и обуславливала температурой окружающего воздуха.

Результаты двух экспериментов А и Б, проведенных в мае - июле, представлены на рис. 1. Для удобства их сравнения Y-шкалы сделаны одинаковыми. Вес водоросли в

обоих случаях возрастал монотонно, вариабельность данных была небольшой и на кривых, аппроксимированных сплайн-регрессией, заметны небольшие изменения в ходе кривой. При обычном анализе данных на таких изменениях вряд ли можно было бы акцентировать внимание. Но чувствительность использовавшегося метода настолько высока [5], что еле заметные изменения на этих интегральных кривых действительно имели место. Это особенно видно на ходе кривых мгновенной относительной V_{rel} и мгновенной абсолютной V_{abs} скоростях, которые получены путем дифференцирования аналитического выражения сплайн-регрессии, описывающей изменение веса W . Средняя относительная скорость $\langle V_{rel} \rangle$ дала пилообразную кривую, в которой «потонули» истинные мгновенные скорости, имевшие место при росте водоросли. Диапазон колебаний $\langle V_{rel} \rangle$ при $\Delta t = 1$ сут составил примерно от -0,4 до 0,08 сут⁻¹.

Хотя на кривой роста видно четкое монотонное увеличение массы

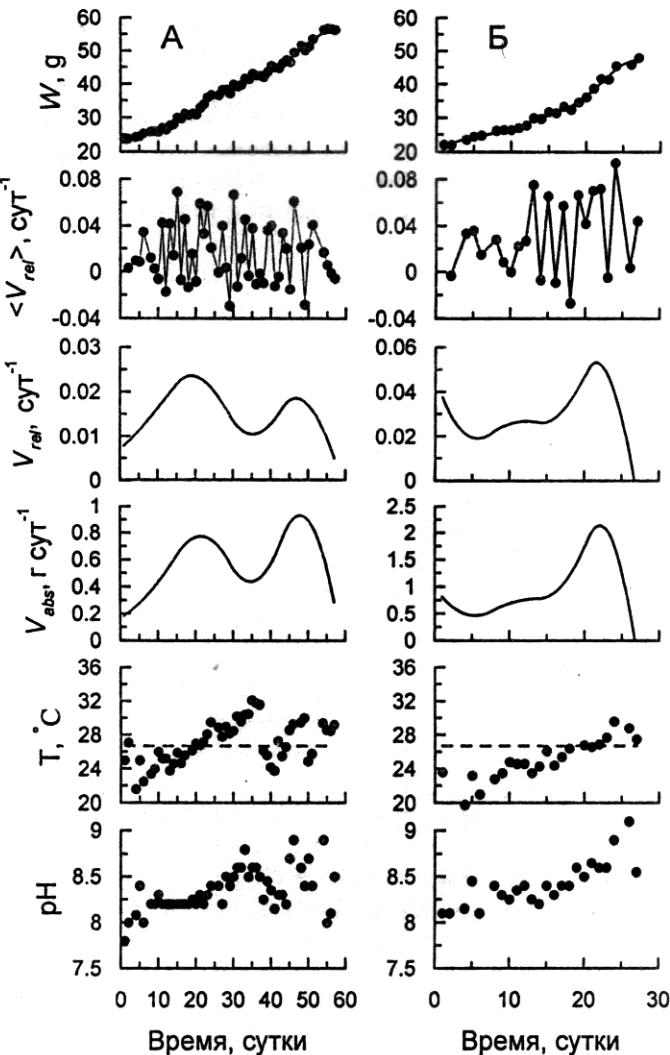


Рисунок 1. *Gracilaria verrucosa*. Изменение веса W водоросли, средней относительной скорости $\langle V_{rel} \rangle$, мгновенных относительных V_{rel} и абсолютных V_{abs} скоростей, температуры и pH в мае-июле

Figure 1. *Gracilaria verrucosa*. Dynamics of the seaweed weight W , mean relative rate $\langle V_{rel} \rangle$, instantaneous relative V_{rel} and absolute V_{abs} rates, temperature and pH in May - July

водоросли, тем не менее, из этих данных получаются средние скорости с отрицательным знаком. Увеличение временного интервала не убирало пилообразность кривой, хотя количество отрицательных величин снижалось. Средние скорости (относительные и абсолютные) хороши для интегральной оценки скорости за длительный период, но для изучения динамики процесса они не пригодны. Мгновенные скорости, благодаря их высокой чувствительности [5, 13], отражают тонкую структуру динамики роста. Мгновен-

ная абсолютная скорость роста водоросли V_{abs} есть ее чистая продукция в заданных условиях.

Пики на кривых мгновенных скоростей обусловлены влиянием температуры. По благоприятному стечению обстоятельств температура окружающей среды с начала эксперимента постепенно увеличивалась. На 37-й день (эксперимент А) произошло похолодание, и температура упала, а в последующие дни она снова начала расти. В первый и во второй периоды мгновенные скорости сначала увеличивались, а затем снижались. Это позволило определить значение температуры, при которой мгновенные скорости были максимальными. В первом случае она составила 26,6°C, а во втором - 26,8°C. На рис. 1 она изображена пунктирной линией. Подробнее этот эксперимент рассмотрен нами ранее [13]. В дальнейшем на рис. 2 и 3 пунктирной линией изображен уровень оптимальной температуры, полученный в этом эксперименте.

Различие скоростей V_{rel} , и V_{abs} в экспериментах А и Б были вызваны различиями в облученности, составлявшими 30 и 34 мкЕ $m^{-2} s^{-1}$. Оценить по этим данным влияние pH на скорость роста не представлялось возможным.

На рис. 2 представлены результаты опытов, проведенных в июне - июле. Как и на предыдущем рисунке, нарастание биомассы было плавным, без скачков. Во всех трех опытах средние кривые относительной скорости $\langle V_{rel} \rangle$ (см. рис. 1) имели пилообразный вид, и в них не просматривалось никакой закономерности. Мгновенные относительные и абсолютные скорости, V_{rel} , и V_{abs} , выявили определенную динамику, которая, по-видимому, обусловливалась преимущественно влиянием температуры и, частично, света. Максимальные скорости (максимумы кривых) приурочены к температурам, которые лежали либо в области оптимальных значений для данного вида, либо были слегка ниже ее. Напротив, минимумы кривых приурочены к температурам, которые превышали оптимальную температуру для максимального роста. Мы сделали допущение, что при проведении этих экспериментов величина оптимальной температуры оставалась такой же, как на рис. 1. Вариабельность pH во всех трех случаях примерно одинакова и в большинстве случаев была ниже 8,5. Мы склонны считать, что вариабельность pH не оказывала существенного влияния на скорость роста водоросли.

Рост водоросли и скорости роста, полученные в сентябре - ноябре, представлены на рис. 3. В начале эксперимента освещенность в аквариумах А и Б составляла 1,6 и 1,5 клк или 32 и 30 мкЕ $m^{-2} s^{-1}$, соответственно. На 43-й день эксперимента после вынужденной замены ламп освещенность в А и Б была 7,2 и 7,6 клк или 144 и 152 мкЕ $m^{-2} s^{-1}$. До замены ламп скорости роста в этом эксперименте были ниже, чем в июне - июле (рис. 2). В течение этого эксперимента температура в аквариумах лишь в отдельные дни приближалась к оптимальной, что и привело к снижению скоростей. После замены ламп освещенность увеличилась в 4 - 5 раз, и это привело к резкому увеличению скоростей роста, которая перед этим находилась на уровне нуля.

Во время проведения экспериментов постоянно происходило обрастание стенок емкостей. Вначале при низком освещении это были синезеленые (*Oscillatoria* sp.) и диатомовые (*Navicula* sp. и *Nitzschia* sp.). После смены лампы, когда интенсивность освещения возросла примерно в пять раз, началось бурное развитие заростков макроводорослей *Rhodophyta* (*Callythamnion* sp., *Polysiphonia* sp.), *Chlorophyta* (*Enteromorpha* sp., *Chaetomorpha* sp., *Bryopsis plumosa*, *Ulva rigida*) и *Phaeophyta* (*Ectocarpus* sp.). Среди перечисленных видов эктокарпус представлял особую трудность при дезинфекции в силу его прочного прикрепления к таллому грацилярии.

Как видно из уравнений (2 и 3), средние скорости вычисляют из экспериментальных наблюдений, имея всего два измерения. Величина средней скорости зависит от интервала измерений. К сожалению, это не всегда принимается во внимание, когда проводится сравнение средних скоростей, измеренных разными исследователями при различных интервалах времени. Поскольку в эксперименте мы всегда получаем измерения с ошибкой, то при изучении динамики роста, средние скорости дают пилообразные кривые и не отражают реального состояния. Более подробно этот вопрос рассмотрен нами в [3, 4, 12].

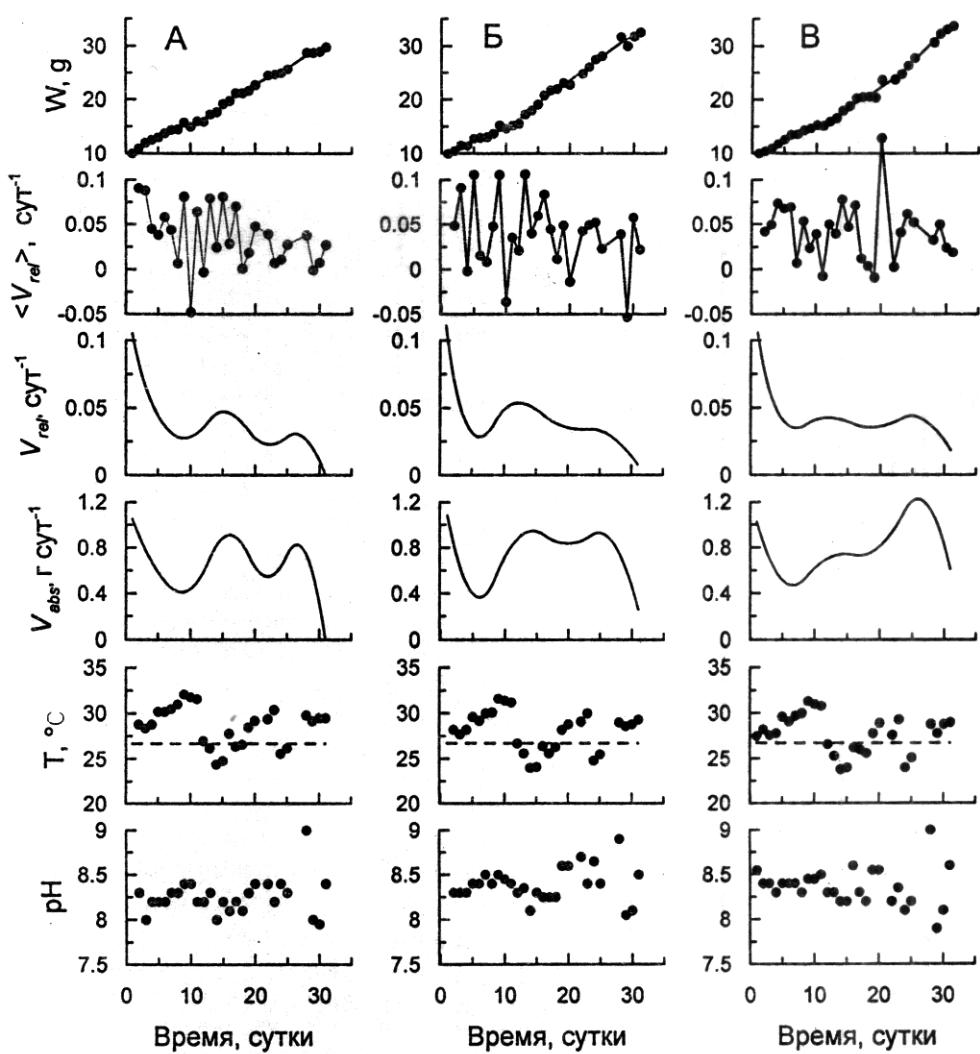


Рисунок 2. *Gracilaria verrucosa*. Изменение веса W водоросли, средней относительной скорости $\langle V_{rel} \rangle$, мгновенных относительной V_{rel} и абсолютной V_{abs} скоростей, температуры, pH в июне - июле

Figure 2. *Gracilaria verrucosa*. Dynamics of the seaweed weight W , mean relative rate $\langle V_{rel} \rangle$, instantaneou relative V_{rel} and absolute V_{abs} rates, temperature and pH in June - July

Уравнение (3) средней относительной скорости точно совпадает с известным уравнением удельной скорости роста, выведенным для случая, когда скорость роста постоянна или, другими словами, что рост происходит по экспоненциальному закону. Только для этого случая (!) средняя относительная $\langle V_{rel} \rangle$ и мгновенная относительная V_{rel} скорости равны между собой. Работая с макрофитами, мы никогда не наблюдали того факта, что рост водоросли следовал экспоненциальной кривой. Обычно на практике исследователи не знают, по какому закону происходит рост. На рост оказывает влияние ряд внешних факторов, нарушая монотонность его изменения. Ранее [12, 13] мы более подробно рассмотрели эти вопросы.

Эксперименты, проведенные в мае - ноябре, показывают, что черноморская грацилия способна расти в экспериментальных условиях на протяжении длительного времени.

Получение мгновенных скоростей позволило увидеть тонкую структуру динамики истинных скоростей V_{abs} и V_{rel} , чего нельзя было бы сделать при традиционном использовании средних скоростей $\langle V_{abs} \rangle$ и $\langle V_{rel} \rangle$. Благодаря высокой чувствительности применявшегося метода нам удалось: а) зарегистрировать влияние даже небольших изменений температуры ($2 - 3^{\circ}\text{C}$) и света ($4 \text{ мкЕ} \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) на скорость роста водоросли, чего нельзя было бы сделать, используя средние скорости, и б) определить из кривой роста оптимальную температуру $26,7^{\circ}\text{C}$, при которой скорость роста была наибольшей.

В ряде работ [3, 4, 12] мы показали, что некоторые исследователи для расчета скоростей роста используют такие уравнения, которые к скоростям не имеют никакого отношения. Например, несмотря на большой объем исследований, использование авторами [1, 2] уравнения для расчета процентного при-

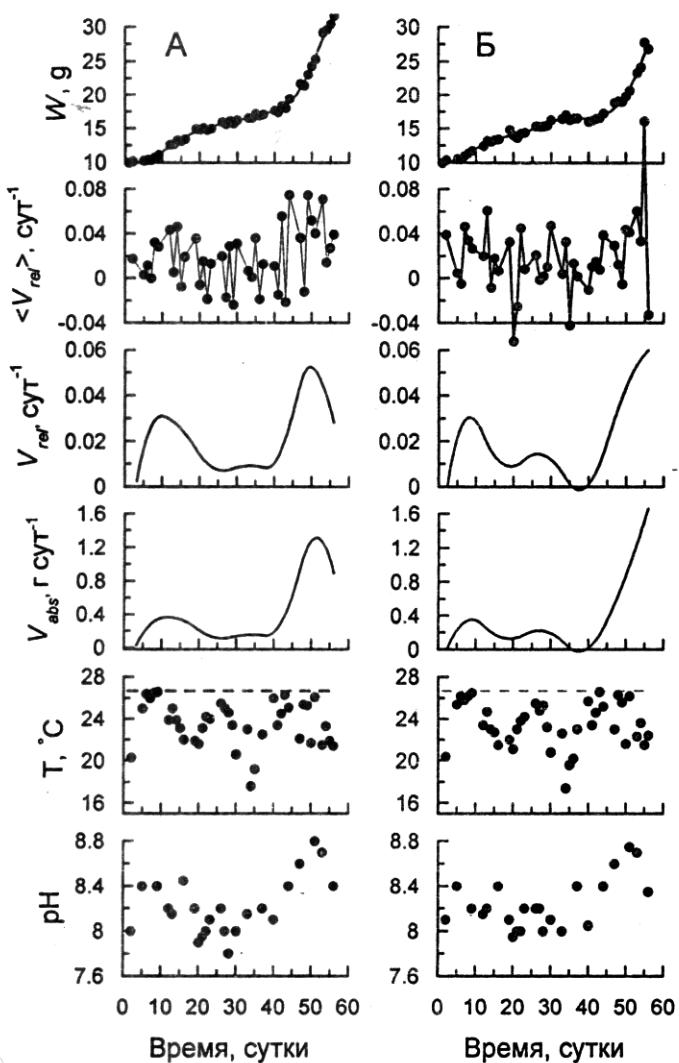


Рисунок 3. *Gracilaria verrucosa*. Изменение веса W водоросли, средней относительной скорости $\langle V_{rel} \rangle$, мгновенных относительной V_{rel} и абсолютной V_{abs} скоростей, температуры и pH в сентябре - ноябре

Figure 3. *Gracilaria verrucosa*. Dynamics of the seaweed weight W , mean relative rate $\langle V_{rel} \rangle$, instantaneous relative V_{rel} and absolute V_{abs} rates, temperature and pH in September - November

роста водоросли, которое не отражает скорости роста, делает почти недоступным сравнение их результатов с данными других исследователей, изучавших рост разных видов грацилий. Где было возможно, данные отечественных [1, 2] и зарубежных [8, 9, 11, 14] исследователей по суточному приросту грацилии перерассчитаны нами в величины $\langle V_{rel} \rangle$.

Японские исследователи [11], изучая рост сегментов талломов разных видов грацилярии в течение двух недель в закрытой циркуляционной системе (акватроне), показали, что для *G. chorda* максимум $\langle V_{rel} \rangle$ при 15°C составлял 0,038 сут⁻¹, в то время как для *G. gigas* - 0,046, *G. incurvata* - 0,041 и *G. textorii* - 0,029 сут⁻¹ при 20°C. Скорость роста черноморской грацилярии была не ниже этих величин, а в ряде случаев и превышала их.

Китайские исследователи [14] изучали рост *G. tenuistipitata* в прудах и в лабораторных условиях. Росту благоприятствовала соленость 21 ‰, что свидетельствовало о том, что эта водоросль эвригалинная и хорошо растет в эстуариях, где соленость низкая, а содержание азота высокое. Максимальный рост водоросли происходил при 20 - 30°C и $\langle V_{rel} \rangle$ была выше - 0,03 сут⁻¹. В течение года она колебалась почти в 6 раз. По данным других исследователей [8, 9], $\langle V_{rel} \rangle$ для этого вида в лабораторных условиях достигала 0,30 - 0,50 сут⁻¹.

А. А. Калугиной-Гутник и Н. В. Мироновой [2] показано, что черноморская *G. verrucosa* в природных условиях характеризуется быстрым ростом с августа по ноябрь ($\langle V_{rel} \rangle$ составляла 0,030 - 0,050, а иногда доходила до 0,12 сут⁻¹), а медленным - с марта по июль ($\langle V_{rel} \rangle = 0,010 - 0,020$ сут⁻¹).

При искусственном культивировании грацилярии серьезную проблему представляет эпифитирование. Фридлендер [7] изучал рост *G. conferta* и ее четырех главных конкурирующих эпифитов в ростовых камерах с использованием градиентов различных условий роста: температура 10 - 30°C, облученность 47 - 404 мкЕ м⁻² с⁻¹, соленость 10 - 50 ‰, pH 7,0 - 9,0. Им найдены условия, которые содействуют росту водоросли *G. conferta*, но в тоже время угнетают рост эпифитов. Температура 25°C, оптимальная для *G. conferta*, угнетала *Cladophora pellucida*. Освещенность 172 мкЕ м⁻² с⁻¹, будучи оптимальной для *G. conferta*, вызывала ингибирование *C. pellucida*. Соленость 20 ‰ частично исключала *Ulva lactuca* и *Ectocarpus confervoides*. *Enteromorpha compressa* и *U. lactuca* также селективно угнетались зеленым светом.

Выводы. С помощью нового метода аппроксимации экспериментальных данных кубическими сплайнами с последующим аналитическим дифференцированием кривой получены мгновенные абсолютные V_{abs} и относительные V_{rel} скорости роста черноморской красной водоросли *Gracilaria verrucosa*. Мгновенная абсолютная скорость V_{abs} есть чистая продукция водоросли. Мгновенная скорость является высоко чувствительным параметром для изучения тонкой структуры динамики роста водорослей, которая обусловливается в основном влиянием температуры и света. Средняя относительная скорость $\langle V_{rel} \rangle$ является плохим показателем для изучения динамики роста водоросли.

Авторы выражают благодарность сотруднику Крымской Астрофизической Обсерватории К. В. Парчевскому за предоставление программы для вычисления мгновенных скоростей, консультации и советы. Мы признательны также проф. А. В. Гаевской за терпеливое и внимательное отношение к авторам и за ценные редакторские замечания, позволившие улучшить окончательный текст статьи.

1. Калугина-Гутник А. А. Возможности культивирования *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Черном море // Растительные ресурсы. - 1978. - 14. - С. 273 - 278.
2. Калугина-Гутник А. А., Миронова Н. В. Сезонная динамика роста красной водоросли *Gracilaria verrucosa* в Черном море // Биология моря. - 1987. - № 4. - С. 53 - 61.
3. Парчевский В. П., Парчевский К. В. Средние скорости роста и их свойства // Экология моря. - 2000. - вып. 53. - С. 92 - 96.
4. Парчевский К. В., Парчевский В. П. Определение мгновенных скоростей роста с помощью аппроксимирующих кубических сплайнов // Журн. общ. биол. - 1998. - 59, № 4. - С. 424 - 437.
5. Парчевский К. В., Парчевский В. П. Восстановление мгновенной скорости из экспериментальных данных с помощью аппроксимирующих кубических сплайнов // Экология моря. - 2000. - Вып. 53. - С. 97 - 101.
6. Fei X., Bao Y., Lu Sh. Seaweed cultivation: Traditional way and its reformation // Chin. J. Oceanol. Limnol.-1999.-17.-P.193-199.

7. Friedlander M. *Gracilaria conferta* and its epiphytes: The effect of culture conditions on growth // Bot. Mar. - 1992. - 35. - P. 423 - 428.
8. Haglund K. Photosynthesis and growth of some marine algae, with emphasis on the Phodophyte *Gracilaria tenuistipitata* // Acta Univ. Ups., Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertation from the Faculty of Science 377. - Uppsala, 1992. - 48 p.
9. Lignell A., Ekman P., Pedersen M. Cultivation technique for marine seaweeds allowing controlled and optimized conditions in the laboratory and on a pilot scale // Bot. Mar. -1987. - 30. - P. 417 - 424.
10. Lüning K. Light / Ed. by C. S. Lobban, M. J. Wynne // Biology of seaweeds. - Oxford, Blackwell Scient. Publ. - 1981. - P. 326 - 355.
11. Orosco C. F., Ohno M. Growth rates of *Gracilaria* species (Gracilariales, Rhodophyta) from Tosa Bay, southern Japan // Jap. J. Phycol. - 1992. - 40. - P. 239 - 244.
12. Parchevsky K. V., Parchevsky V. P. Determination of instantaneous growth rates using a cubic spline approximation // Thermochimica Acta. - 1998. - 309. - P. 181 - 192.
13. Parchevsky V. P., Trenkenshu R. P., Chubchikova I. N. Instantaneous rate as a new sensitive parameter for studying the growth dynamics and productivity of plants // Доп. НАНУ. - 2001. - № 7. - С. 197 - 203.
14. Wu C., Li R., Lin G. et al. Study on the optimum environmental parameters for the growth of *Gracilaria tenuistipitata* var. Liui in pond // Oceanol. Limnol. Sin. - 1994. - 25. - P. 60 - 66.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь

Получено 12.04.2002

R. P. TRENKENSHU, V. P. PARCHEVSKY, I. N. CHUBCHIKOVA

**DYNAMICS OF INSTANTANEOUS AND MEAN GROWTH RATES OF THE RED SEAWEED
GRACILARIA VERRUCOSA (RHODOPHYTA) UNDER LABORATORY STUDY**

Summary

The dynamics of the instantaneous and mean rates of the red seaweed *Gracilaria verrucosa* have been studied under laboratory from May till November. The instantaneous absolute and relative rates have been reconstructed from the experimental data with the help of cubic spline approximation followed by differentiation of the analytical expression of the spline-regression (Parchevsky, Parchevsky, 1998). The instantaneous absolute growth rate is the net seaweed production under present condition. The instantaneous rates are very sensitive characteristic for studying dynamics of seaweed growth and production. The high sensitivity of the method have permitted to record the influence even small intensity of temperature and light ($2 - 3^{\circ}\text{C}$ and about $4 \mu\text{E m}^{-2} \text{c}^{-1}$ accordingly) on the growth rate. The mean relative rate due to its rough property cannot reflect the detailed structure of growth dynamics. We have to do with an ill-posed inverse problem here and special methods are needed to solve it. The equation of the specific growth rate which is used by researches very often is actually the mean relative rate. Only in the case of exponential growth law the instantaneous relative rate coincides with the mean relative rate. But, as a rule, the growth of seaweed never follows the exponential law.