

И.С.Гусарова, Н.В.Иванова, Т.В.Шапошникова

**МОРФОАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
И РЕПРОДУКТИВНЫЙ СТАТУС ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
LAMINARIA JAPONICA ARESCH.
СЕВЕРНОГО ПРИМОРЬЯ**

Ламинария японская (*Laminaria japonica* Aresch.) семейства ламинариевых (Laminariaceae) является низкобореальным тихоокеанским приазиатским видом. В прибрежных водах России формирует промысловые заросли у берегов южных Курильских островов (о.Кунашир и острова Малой Курильской гряды), материкового и сахалинского побережья Японского моря до 50° с.ш. и у южного берега о.Сахалин. Встречается также у Японских островов и в Желтом море.

Исследованию данного вида уделяется большое внимание, поскольку он используется для пищевых целей и получения лекарственных препаратов. Изучением сезонного роста, особенностей спорогенеза и другими вопросами биологии вида занимались японские (Yabu, 1964; Yanagida et al., 1971; Капеко, 1972; Ohmori, 1972; Kawashima 1990) и российские ученые (Сарочан, 1963; Крупнова, 1984).

Многие исследователи (Сарочан, 1963; Петров, 1972; Фунапо, 1980) отмечают экологическую устойчивость вида, являющуюся важным механизмом поддержания жизнеспособности и репродукции растений в различных условиях произрастания. В пределах ареала широко варьирует длина, ширина, масса растения, периоды активного и “медленного” роста, конфигурация, сроки созревания спороносной ткани и некоторые другие признаки.

В Приморье накоплен интересный материал по биологии ламинарии, связанный с решением проблем марикультуры. Спороношение ламинарии подробно проанализировано на участке побережья от мыса Поворотного до зал. Опричник (Крупнова, 1984).

Недостатком данных по биологии естественных поселений ламинарии обусловлена необходимость получения информации по морфометрии слоевищ, особенностям анатомического строения и спороношения для последующей оценки изменений в ценопопуляциях ламинарии в разных районах Приморья.

В основу исследований положены материалы, собранные в Приморье в августе–сентябре 1990–1991 гг. и дополненные сборами последующих лет (1993–1996 гг.) в семи районах, обозначенных далее в тексте как полигоны. Районы расположены с юга на север, в условиях открытого побережья, протяженностью около 800 км: 1-й полигон расположен на участке побережья от мыса Зеленого до мыса Сысоева, 2-й – от мыса

Туманного до мыса Титова, 3-й – от мыса Нахвального до мыса Мраморного, 4-й – у мыса Маячного, 5-й – от мыса Речного до мыса Белкина, 6-й – от р.Бурливой до мыса Сосунова, 7-й полигон – у мыса Плитняк (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема расположения контрольных полигонов
 Fig. 1. The map of dislocation the native arears in Primorye region

Полигоны выбирались на основании материалов альгологических съемок в Приморье и определялись наличием однотипных зарослей, отвечающих конкретным параметрам (Гусарова, 1984).

На каждом полигоне в пределах монодоминантного фитоценоза *Laminaria japonica* или полидоминантного фитоценоза *Laminaria japonica* + *Costaria costata* + *Phyllospadix iwatensis* выделялся участок дна с характерными условиями: грунт скалистый или скалистый с навалами глыб, глубина 3–6 м, наличие разновозрастных поселений ламинарии, проективное покрытие дна ламинарией 50–80 %, плотность поселения взрослых растений не менее 7–10 экз./м². На каждом участке отбирали по 50 экз. двухлетней ламинарии.

Для морфометрического анализа с 7 полигонов промерено 750 экз. растений по 9 параметрам слоевищ: длина пластины, ширина пластины и срединной полосы, толщина пластины, длина черешка, диаметр черешка, масса таллома, площадь спороносных пятен с верхней и нижней стороны пластины.

Площадь пластины (S) рассчитывали по формуле нелинейной регрессии (Abe et al., 1984):

$$S = 0,749(LW)^{1,002},$$

где **L** – длина, **W** – ширина пластины.

Из модального класса отбирали 5–10 растений для исследования анатомического строения. На расстоянии 30–50 см от основания слоевища с краю срединной полосы вырезался прямоугольник площадью 3–4 см² и фиксировался в смеси спирт–глицерин в соотношении 1: 2. Сбор материала для анализа репродуктивного статуса ламинарии проведен в короткий промежуток времени (5 дней) на полигонах 1, 3, 4, 6, 7 по методике, описанной ранее рядом авторов (Киреева, Шапова, 1938; Сарочан, 1963; Sasaki, 1973). Площадь спороносных пятен с внешней и внутренней стороны пластины определяли двумя методами: методом суммирования площадей прямоугольников и копированием контуров пятна на измерительную бумагу.

Поперечные срезы слоевища изготавливали вручную лезвием бритвы и просматривали под микроскопом Laboval-4 с использованием окуляр-микрометра при увеличении 16x20, 16x40. На 450 гистологических препаратах определяли размеры и количество рядов клеток каждого типа тканей, диаметр и топографию слизистых каналов. Рассчитывали соотношение основных функциональных слоев тканей.

Поперечные срезы спороносной ткани изготавливали и просматривали, как уже описывалось выше. На 250 полученных препаратах описывали морфологию и размеры репродуктивных структур. Определяли стадии зрелости спороносной ткани по шкале, предложенной Т.Н.Крупновой (1984).

Полученные цифровые данные обработаны с помощью вариационно-статистических методов (Зайцев, 1973). При расчете индекса морфологической интеграции применялся метод Ю.А.Злобина (1984).

Время сбора материала было обусловлено тем, что в конце лета наиболее четко выражены жизненные проявления двухлетней ламинарии. В это время ростовые процессы замедляются и начинается образование и развитие репродуктивной ткани. Это состояние соответствует физиологической зрелости и является наиболее устойчивым этапом в ходе онтогенеза ламинарии японской.

В Приморье ламинария японская обитает на глубине от 0,2 до 25,0–27,0 м, однако оптимальная глубина расселения 1–10 м. Растения, обитающие в ограниченных нами условиях (слабозащищенный берег, глубина обитания 3–6 м), выбранных для сравнительной оценки ламинарии из разных ценопопуляций, характеризуются достаточно высокой степенью изменчивости. Пластина у взрослых растений линейно-ланцетная, с клиновидным или округлым основанием. Края пластины слабо волнистые или ровные. Черешок эллиптический или слегка сдавленный в поперечном сечении. Цвет слоевища от темно-коричневого до оливково-бурого.

Длина пластины изменяется в широком диапазоне от 50 до 480 см (модальный класс 200–240 см), ширина колеблется от 9 до 34 см (16–18 см). Ширина срединной полосы варьирует от 5 до 13 см. Масса растения колеблется от 200 до 1500 г, средняя составляет 500–700 г. Длина черешка варьирует от 3 до 13 см, в среднем 7–9 см. Толщина пластины изменяется незначительно, составляя 3,0–3,8 мм.

Рассмотрим межпопуляционную изменчивость морфологических параметров слоевищ ламинарии для определения закономерностей их проявления. В табл. 1 представлены средние арифметические значения (M_{cp}), стандартное отклонение (ED) и коэффициенты вариации (C_v) для всех анализируемых признаков. Растения каждой из семи ценопопуля-

ций неоднородны по размерам и массе, при этом все морфологические признаки характеризуются определенной степенью варьирования.

При сравнительном анализе признаков между ценопопуляциями видно, что наиболее изменчивыми параметрами являются масса растения (C_v 20,2–29,3 %), длина пластины (C_v 17,2–25,4 %). Заметно меньше изменяются диаметр черешка (C_v 10,1–16,3 %) и толщина пластины (C_v 8,4–17,4 %). Степень варьирования таких признаков, как длина черешка (C_v 15,2–22,3 %), ширина пластины (C_v 15,2–25,3 %) и ширина срединной полосы (C_v 11,4–23,1 %), примерно одинакова (табл. 1).

На севере района (полигон 6–7) растения имеют наиболее высокий уровень изменчивости длины, ширины, толщины пластины, ширины срединной полосы, длины черешка. Это связано, по-видимому, с продолжением роста слоевищ в условиях более низкой по сравнению с югом температуры воды прибрежной зоны (Рачков, 1989).

На юге растения более однородны по размерам, за исключением показателей массы, имеющей максимальную степень изменчивости у мысов Мраморного (C_v 29,3 %) и Туманного (C_v 27,3 %).

Для центрального района (полигон 4–5) значения коэффициентов вариации рассматриваемых признаков включают как минимальные значения, характерные для южных полигонов, так и максимальные, характерные для севера (табл. 1).

Несмотря на достаточную вариабельность признаков, мы можем проследить следующие закономерности их проявления. С юга на север исследуемого района существует общая тенденция изменения формы пластины за счет увеличения длины при некотором снижении ширины. Анализ гистограмм частотного распределения этих признаков показал, что около 60 % растений с северных полигонов имеют длину пластины 200–230 см при ширине 15–18 см, в то время как на южных полигонах в интервале этих частот находится только 10 % растений, а подавляющее большинство имеют длину 160–190 см при ширине 19–22 см. Происходит явное уменьшение значений удельной массы (отношения массы растения к его длине) от 3,0–3,5 на южных полигонах (1–3), до 2,2–2,4 на северных (6–7). При этом толщина пластины также имеет более низкие значения на северных полигонах (3,0–3,2 мм) по сравнению с южными (3,5–3,8 мм). На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что процесс накопления массы растениями активнее происходит на юге Приморья.

Оценить морфологический статус растений в рассматриваемых ценопопуляциях возможно только после анализа силы связи и характера взаимодействия между параметрами, поскольку рассматриваемые нами признаки не только достаточно изменчивы, но и неравноценны для сравнения состояния растений при изменении условий обитания. Сила связи между параметрами рассмотрена на основе коэффициентов корреляции (r) при уровне значимости $P = 0,01$. На основании корреляционных матриц рассчитан индекс морфологической интеграции (I), дающий сравнительную оценку уровня взаимообусловленности признаков для каждой ценопопуляции (Злобин, 1984).

Наиболее сильную связь между собой обнаруживают длина и ширина пластины ($r = 0,9$), а также эти два параметра с массой (соответственно 0,85 и 0,82). Достаточно сильно связаны длина пластины и черешка ($r = 0,72$). Менее всего связаны с размерными показателями параметры генеративной сферы (площадь споронной ткани с верхней и нижней

Таблица 1

Морфометрическая характеристика двухлетней ламинарии японской северного Приморья

Table 1

Morphometric parameters of two-years *Laminaria japonica* Aresch. in Primorye region

Полигон	Длина пластины		Ширина пластины		Ширина ср. полосы		Толщина пластины		Длина черешка		Диаметр черешка		Масса растения						
	М, см	ED C _v , %	М, см	ED C _v , %	М, см	ED C _v , %	М, мм	ED C _v , %	М, см	ED C _v , %	М, см	ED C _v , %	М, г	ED C _v , %					
1	209,9	6,3	18,0	20,1	8,0	0,2	15,1	3,3	0,05	10,3	5,9	0,14	15,2	1,2	0,02	10,1	627	23	25,4
	184,2	5,2	17,2	16,3	8,1	0,1	13,2	3,3	0,04	8,4	6,1	0,12	17,3	1,3	0,02	12,3	644	21	20,2
2	182,7	5,4	17,8	17,5	9,3	0,1	12,4	3,8	0,07	11,3	5,8	0,14	20,1	1,2	0,02	14,2	653	29	27,3
	196,4	6,0	18,5	18,3	8,5	0,2	12,3	3,5	0,07	12,4	6,4	0,17	19,4	1,4	0,02	11,5	606	25	25,4
3	198,2	5,7	17,5	18,9	7,1	0,2	16,5	3,6	0,06	10,5	6,0	0,14	17,4	1,2	0,02	12,4	610	29	29,3
	208,5	6,6	19,1	18,4	8,0	0,2	17,4	3,6	0,08	14,7	6,2	0,14	16,3	1,2	0,02	13,6	599	25	25,7
4	219,8	5,9	17,2	15,3	9,1	0,2	15,2	3,3	0,09	17,4	6,3	0,21	20,4	1,3	0,03	15,4	602	26	26,4
	216,7	7,4	20,6	16,4	7,5	0,1	14,5	3,2	0,08	15,3	6,5	0,18	18,6	1,5	0,03	14,2	605	24	24,7
5	212,2	8,1	23,5	16,8	7,1	0,3	17,3	3,0	0,06	12,4	5,7	0,11	14,2	1,4	0,03	16,3	583	22	23,1
	242,7	8,3	20,1	15,6	6,6	0,2	22,1	3,0	0,07	15,4	7,5	0,18	17,5	1,5	0,03	15,8	580	24	25,6
6	251,3	10,6	25,4	15,3	6,8	0,2	20,3	3,1	0,06	10,3	7,8	0,20	21,2	1,4	0,03	14,2	570	22	24,3
	240,2	8,9	22,3	16,5	7,5	0,5	22,1	3,2	0,08	15,3	7,2	0,22	22,3	1,5	0,02	11,5	590	24	25,2

Примечание. М – среднее арифметическое, ED – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации.

стороны пластины). Коэффициенты корреляции между ними и остальными параметрами не превышают 0,31. Это подтверждает данные о том, что репродуктивный процесс у ламинарии второго года вегетации зависит прежде всего от накопления питательных веществ, а не от размерных характеристик слоевищ (Подкорытова, 1981).

Рассматривая систему корреляционных связей морфологических признаков как проявление целостности растительного организма, мы сравнили уровень гармоничного развития растений в разных ценопопуляциях, используя индекс морфологической интеграции.

Результаты исследования показывают, что значения индекса (I) изменяются в рассматриваемых ценопопуляциях от 28,1 % (4-й полигон) до 38,7 % (6-й полигон) и составляют 32,1–32,6 % для южных полигонов (1–3) и 35,4–38,7 % для северных (6–7). На центральных полигонах (4–5) значения индекса минимальны и составляют 28,1–30,4 %.

Анатомическое строение слоевища ламинарии японской описано во многих работах (Зинова, 1929; Гайл 1935; Петров 1974; и др.), но не рассматривалось в условиях протя-

женного побережья. По мнению ряда исследователей (Сарочан, 1963; Подкорытова, 1981), морфологической и физиологической изменчивости в большей степени подвержены лежащий на поверхности коровой, или ассимиляционный, слой, в котором протекают активные фотосинтетические процессы, и средний, или запасающий, слой основной паренхимы, обеспечивающий накопление синтезируемых органических веществ.

Исследования показали, что для всех растений побережья Приморья в августе–сентябре характерно четкое разделение слоевища на специализированные ткани. Морфометрическая характеристика клеток и тканей пластины представлена в табл. 2.

Коровой слой, толщиной 16,6–22,7 мкм, образован 2–3 рядами мелких, не более 10 мкм в диаметре, плотно лежащих клеток с тонкими оболочками и зернистой протоплазмой. Средний слой, или слой основной паренхимы, занимающий всю массу слоевища, сформирован 12–20 рядами неокрашенных крупных клеток округлой, кубической, иногда полигональной формы с толстыми, до 5–7 мкм, рыхлыми оболочками. Размеры клеток основной паренхимы, как правило, варьируют в довольно широком диапазоне и имеют от 30 до 100 мкм в диаметре. Кроме того, встречаются одиночные клетки, достигающие размеров 120–150 мкм. В толще основной паренхимы, обычно в центральной части, залегает сеть слизистых каналов, внутренний просвет которых выстлан несколькими рядами секреторных клеток. Слизистые каналы лежат в основном разрозненно и редко встречаются небольшими скоплениями, в которых они тесно прилегают друг к другу, но без видимого срастания. Диаметр просвета слизистых ходов не превышает 40–60 мкм. Проводящая ткань, обеспечивающая транспорт веществ вдоль слоевища, представлена волокнистым тяжем с плотно переплетенными специализированными структурами – ситовидными трубками и гифами. Толщина слоя не подвержена большим изменениям и в среднем для всех исследуемых растений составляет 376,4 мкм.

Существенных различий в анатомической структуре тканей и размерах клеток у растений из южных и центральных районов (полигон 1–5) не обнаружено. У растений северного побережья (полигон 6–7) в ассимиляционном слое обнаружены активно делящиеся двух- и многоядерные клетки с тонкими оболочками и плотно окрашенной протоплазмой, содержащей компактные ряды хлоропластов. Мелкогранулярная структура хлоропластов, характерная для молодых фотосинтезирующих клеток, а также мелкие размеры коровых клеток (16,6–17,3 мкм), свидетельствуют о продолжающихся ростовых процессах ассимиляционного слоя. В паренхимном слое явного наличия признаков пролиферации клеток не обнаруживается, однако мелкие размеры клеток (65,0–73,3 мкм), по сравнению с растениями из южных районов (95,6–100,0 мкм), и тонкие клеточные оболочки указывают на то, что ростовые процессы, по-видимому, не завершены и в этом слое.

Сравнительный анализ ширины слоев тканей показывает различия в их соотношении у южных (полигон 1–3) и северных (полигон 6–7) растений. Так, на юге, где процесс роста растений прекратился и все ткани достигли своего максимального развития, толщина корового, паренхимного и проводящего слоев соотносится в среднем, как 2,5:79,2:18,1. На севере процесс роста продолжается и соотношение слоев выглядит так: 2,0:87,0:11,8 (табл. 2). Наблюдаемое у растений северных полигонов сокращение доли корового и проводящего слоев, при одновремен-

Таблица 2
Анатомическое строение пластины и размеры клеток и тканей двухлетней ламинарии японской северного Приморья
Table 2
The anatomical structure two-years blade *Laminaria japonica* Aresch.

По- ли- гон	Коровая ткань, мкм		Подкоровая ткань, мкм		Проводящая ткань, мкм		Соотношение толщины тканей, %
	Ширина слоя (М, мм)	Размеры клеток ±ED (М, мм)	Ширина слоя (М, мм)	Размеры клеток ±ED (М, мм)	Размеры клеток ±ED (М, мм)	Соотношение толщины тканей, %	
1	22,7	0,5	1153,0	111,6	99,3	7,9	2,5:79,8:17,5
2	22,7	0,7	1209,0	95,6	100,0	5,2	2,3:80,0:17,7
3	24,5	0,6	1045,0	90,1	95,6	4,2	2,7:77,9:19,2
4	22,6	0,1	1232,0	43,6	61,0	4,0	3,0:81,8:15,0
5	21,4	0,3	1052,0	40,5	80,1	5,2	2,1:77,0:20,9
6	17,3	0,4	760,0	54,1	73,3	8,8	2,0:89,1:10,6
7	16,6	0,5	912,0	42,9	65,0	7,0	2,1:84,3:13,7

ном увеличении паренхимного слоя, в котором накапливаются питательные вещества, свидетельствует, возможно, не только о продолжающемся росте слоевищ, но и о приспособляемости ламинарии на клеточном уровне к экологическим условиям севера.

Репродуктивный процесс ламинарии интегрально отражает ее состояние и связан с морфологией, физиологией, ростовыми процессами и т.д.

Начало закладки репродуктивной ткани у ламинарии японской побережья Приморья начинается в июне-июле и первоначально на одной из сторон в центральной части пластины, после чего отдельные пятна смыкаются в сплошное покрытие (Крупнова, 1984). В августе в южных районах (1–3 полигоны) на основной массе пластин второгодних растений спороносная ткань хорошо выражена и расположена в виде сплошной широкой полосы с внешней стороны таллома и в виде отдельных пятен с внутренней. Развитие репродуктивной ткани на юге сопровождается разрушением пластин с дистального конца и уменьшением их площади. На севере в это же время наблюдается закладка спороносной ткани в виде пятен разной величины с внешней стороны пластины с последующим увеличением их площади, без выраженного разрушения пластин с дистального конца (рис. 2, 3).

В сентябре картина несколько меняется. Так, у растений южных полигонов активное разрушение пластин идет вместе с разрушением спороносной ткани, а на севере плавное разрушение пластин идет на фоне разрастающихся пятен спорангиев (рис. 2, 3). Таким образом, процесс спороношения начинается с южных районов и постепенно продвигается на север с отставанием во времени.

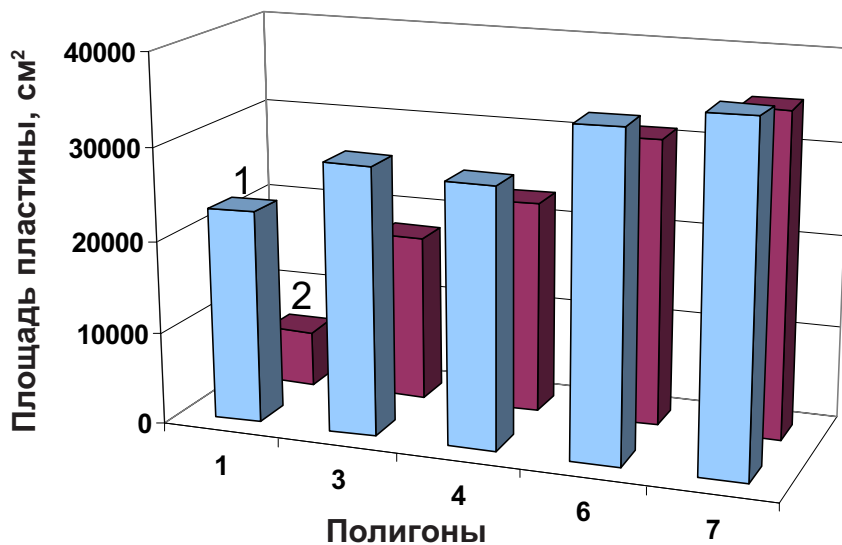


Рис. 2. Изменение площади пластины двухлетней ламинарии северного Приморья: 1 – август, 2 – сентябрь

Fig. 2. The changes of the total size of two-year old *Laminaria japonica* plates: 1 – August, 2 – September

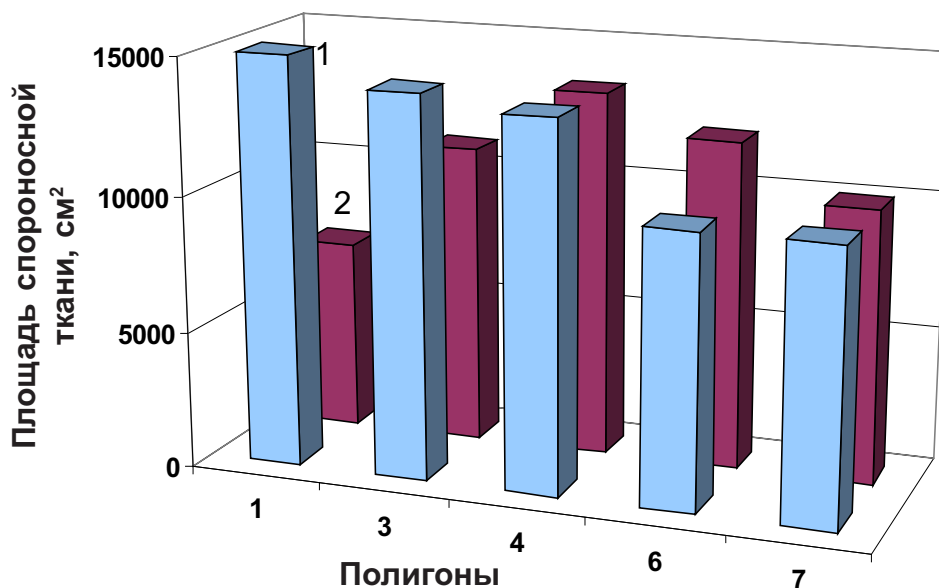


Рис. 3. Изменение суммарной площади споронной ткани двухлетней ламинарии северного Приморья: 1 – август, 2 – сентябрь

Fig. 3. The changes of the total area of reproduction tissue of two-years old *Laminaria japonica* in Primoria region: 1 – August, 2 – September

Этот процесс подтверждает морфологическая структура споронной ткани, состоящая из зооспорангиев, в которых формируются зооспоры, и парафиз, выполняющих защитные функции и образующих плотные возвышения вокруг зооспорангиев. Согласно работе Т.Н.Крупновой (1984), процесс онтогенеза репродуктивной ткани включает шесть стадий зрелости: 1 – стадия образования парафиз, 2 – образования спорангиев, 3 – созревания, 4 – зрелости, 5 – выхода зооспор, 6 – разрушения.

В августе на юге и в центре Приморья (полигоны 1–4) преобладали 4–5-я стадии зрелости зооспорангиев, причем в крайних точках этих полигонов зрелость спороносной ткани достоверно различалась (табл. 3). Если у растений самого южного района (полигон 1) спороносная ткань достигала окончательной зрелости и уже начинался частичный выход зооспор, то по мере продвижения к северу встречались зооспорангии с еще незрелыми зооспорами. Эта закономерность наиболее ярко проявилась у ламинарии северных районов (полигон 6), где на фоне преобладающих 3–4-й стадий зрелости в равных соотношениях встречались зооспорангии с гомогенной внутренней структурой, что соответствует начальной стадии созревания.

В сентябре в самых южных районах (полигон 1–2) наблюдалось завершение процесса спороношения с массовым выходом зооспор и частичным разрушением спороносной ткани. Обнаружено явное преобладание 5–6-й стадий зрелости (табл. 4). У ламинарии центральной части побережья (полигоны 3–5) была сформирована спороносная ткань, тем не менее массового выхода зооспор не обнаружено. Структура репродуктивной ткани однородна, представлена уровнем зрелости, аналогичным августу (4–5-я стадии зрелости), и менялось лишь процентное соотношение. В северном районе (полигоны 6–7) развитие спороносной ткани явно запаздывает по сравнению с другими районами. Структура ее достаточно гетерогенна, представлены по меньшей мере 2–5-я стадии зрелости. В сентябре в крайних районах побережья (полигоны 1–2 и 6–7) различия во времени созревания спороносной ткани проявляются резче, чем в августе. В центре (полигоны 3–5) на протяжении исследуемого вегетационного периода (август–сентябрь) спороносная ткань развивается более плавно.

Обобщение материала по спороношению ламинарии в разных экологических районах побережья показало, что процесс спороношения начинается в южных районах побережья (полигон 1–2) и постепенно продвигается на север (полигоны 4–7). Неравномерность в развитии репродуктивной ткани связана с влиянием экологических условий, и прежде всего с закономерным изменением температуры воды с юга на север Приморья. Для растений южных районов в условиях более быстрого прогрева прибрежных вод от весны к осени характерны ранняя остановка роста слоевища и закладка спороносной ткани, а также сравнительно короткий период ее развития вплоть до массового выхода зооспор в сентябре, т.е. весь процесс спороношения завершается в течение 3 мес. В годы с нормальной динамикой температуры прибрежных вод в южных районах Приморья спороносная ткань созревает на 25–30 сут раньше северных.

Анализ межпопуляционной изменчивости морфологических и анатомических признаков, а также репродуктивного статуса показал, что ценопопуляции ламинарии японской существенно различаются между собой. При этом максимальные различия наблюдаются между популяциями южных и северных районов. Поселения центральных районов занимают промежуточное положение.

Колебание значений суммы рассмотренных признаков характеризует пластичность данного вида, являясь приспособительной реакцией вида к изменению экологических условий, позволяющей ему существовать в динамических условиях побережья.

Таблица 3
 Развитие спороносной ткани двухлетней ламинарии японской северного Приморья в августе
 Table 3
 The sporogenesis of two-years *Laminaria japonica* Aresch. in Primorye region (August)

Полигон	Размерные характеристики спороносной ткани, мкм				Диаметр зооспор, мкм (M)	Стадия зрелости		
	Длина спорангия (M, мм)	±ED	Ширина спорангия (M, мм)	±ED			Толщ. слизист. утолщения (M, мм)	±ED
1	59,5	1,4	10,8	0,5	9,8	1,0	0,2	4-5-6
3	50,0	1,0	7,2	0,2	8,5	0,3	Не обнаруж.	3-4-5
4	52,6	0,5	8,3	0,2	8,3	0,3	Не обнаруж.	3-4-5
6	50,2	1,0	8,2	0,3	7,3	0,7	Не обнаруж.	2-3-4

Таблица 4
 Развитие спороносной ткани двухлетней ламинарии японской северного Приморья в сентябре
 Table 4
 The sporogenesis of two-years *Laminaria japonica* Aresch. in Primorye region (September)

Полигон	Размерные характеристики спороносной ткани, мкм				Диаметр зооспор, мкм (M)	Стадия зрелости		
	Длина спорангия (M, мм)	±ED	Ширина спорангия (M, мм)	±ED			Толщ. слизист. утолщения (M, мм)	±ED
1	62,8	0,9	10,6	0,9	10,2	0,6	0,3	4-5-6
2	57,3	0,9	12,0	0,7	9,6	0,6	0,2	4-5-6
3	62,6	0,8	12,6	0,8	10,7	0,9	0,2	4-5
4	67,3	0,5	12,6	0,4	10,6	0,2	0,3	4-5
5	59,6	0,9	11,3	0,5	10,2	0,5	0,2	4-5
6	53,7	1,2	10,5	0,6	9,4	0,6	Не обнаруж.	2-3-4-5

Литература

- Гайл Г.И.** Цикл развития и динамика зарослей японской ламинарии // Тр. ДВ ФАН СССР. Бот. серия. – 1935. – Т. 1.
- Гусарова И.С.** Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 12–27.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов: математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М., 1973.
- Зинова Е.С.** Водоросли Японского моря (бурые): Изв. ТОНС. – 1929. – Т. 3, вып. 4. – 62 с.
- Злобин Ю.А.** Ценоотические популяции растений. – Владивосток, 1984. – 52 с. Препринт.
- Киреева М.С., Шапова Т.Ф.** Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива // Тр. ВНИРО. – 1938. – Т. 7. – С. 45–51.
- Крупнова Т.Н.** Закономерности размножения ламинарии японской *Laminaria japonica* Agesch. – объекта мариккультуры: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Владивосток, 1984. – 26 с.
- Петров Ю.Е.** Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria Lamour* // Новости систематики низших растений. – 1972. – Т. 9. – С. 47–58.
- Петров Ю.Е.** Обзорный ключ порядков *Laminariales* и *Fucales* морей СССР // Там же. – 1974. – Т. 10. – С. 153–169.
- Подкорытова А.В.** Содержание свободных аминокислот в ламинарии японской в процессе роста и созревания репродуктивной ткани // Опыт культивирования морских объектов. – Владивосток, 1981. – С. 83–91.
- Рачков В.И.** Сезонные изменения химико-гидрологических условий верхней зоны шельфа в северной части Японского моря / ТИНРО. – Владивосток, 1989. – Деп. вв ВНИЭРХ, № 1048 рх-89.
- Сарочан В.Ф.** Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1963. – Т. 49. – С. 115–131.
- Аве Е., Masahiro K., Matsuama K. and Kaneko T.** Methods dimension *Laminaria religiosa* Miyabe, Oshoro Bay Hokkaido // Sci. Rep. of Hok. Fish. Exp. St. – 1984. – № 26. – P. 25–37.
- Funano T.** Ecological and maricultural studies on *Laminaria japonica* growing on the shores of Date City Hokkaido. 1. Ecology of *L. japonica* // Sci. Rep. of Hok. Fish. Exp. St. – 1980. – № 22. – P. 17–77.
- Канеко Т.** Sporogenesis in *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura // Sci. Rep. of Hok. Fish. Exp. St. – 1972. – № 14. – P. 45–54.
- Kawashima S.** Laminariaceae – *Laminaria* (4) // Aquabiology. – 1990. – Vol. 12, № 2. – P. 308–311.
- Ohmori T.** Sorus development on *Laminariales* // Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo 1971. – Tokyo, 1972. – P. 98–99.
- Sasaki S.** Studies on the life history of *Laminaria angustata* var. *longissima* // Hokkaido Kushiro Fish. Exp. St. – Kushira, 1973. – P. 51–94.
- Yabu H.** Alternation of chromosomes in the life history of *Laminaria japonica* Aresch // Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ. – 1964. – Vol. 23, № 4. – P. 171–176.
- Yanagida K., Kakiuch M. and Tsuji Y.** Ecological study on *Laminaria japonica* var. *ochotensis* (Miyabe) Okamura in the vicinity of Monbetsu on the Okhotsk sea coast of Hokkaido, Japan // Scien. Rep. of Hok. Fish. Exp. St. – 1971. – № 13. – P. 1–18.

Поступила в редакцию 26.04.99 г.