

УДК 582.26(265.54)

И.С. Гусарова, Н.В. Иванова

ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА *LAMINARIA JAPONICA* МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ

На основании статистического анализа морфометрических признаков 1300 слоевищ и анатомической структуры 180 пластин *Laminaria japonica*, а также литературных данных показано, что современная внутривидовая таксономия вида основана на неустойчивых признаках. Дивергенция морфологических признаков форм *japonica* и *coreaceae* выражена слабо и перекрывается морфометрическими характеристиками популяций. В связи с этим у *L. japonica* формы вида не выделяются, при этом систематический статус *f. coreaceae* понижен до уровня варьета, к которому относятся растения, обитающие в сублиторали защищенных районов с низкой гидродинамикой. *Laminaria japonica f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. рассматривается как самостоятельный вид (*Laminaria* sp.). Он отличается от близкородственного вида *L. japonica* анатомическими признаками (топография и размеры слизистых ходов, толщина корового слоя), морфологией слоевищ, топографией спороносной ткани, периодами размножения и появления проростков, а также глубиной эколого-ценотического оптимума.

Gusarova I.S., Ivanova N.V. Intraspecific systematic of *Laminaria japonica* at the continental coast of the Japan Sea // *Izv. TINRO*. — 2006. — Vol. 147. — P. 157–168.

Intraspecific taxonomy of *Laminaria japonica* is studied on the base of statistical analysis of morphometric parameters for 1300 plants and anatomic structure for 180 blades, and also review of cited sources. The study shows that the previous taxonomy was based on unstable parameters. Actually, differentiation of morphological parameters of the forms *japonica* and *coreaceae* is feebly marked and is blocked by populations' parameters variance. Thus, any forms of *Laminaria japonica* are not allocated, and systematic status *f. coreaceae* is lowered to the varietal level. The plants belonged to this varietal inhabit the sublittoral in protected areas with weak hydrodynamics. The species *Laminaria japonica f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. is defined as an independent species differed from the closely related species *L. japonica* by its anatomic structure (topography of reproductive tissue, thickness of cortex layer, size of mucous ducts), blades morphology, topography and ontogenesis of reproduction tissue, terms of germinating, and by the level of ecology-cenotic optimum.

Laminaria japonica Areschoug — один из самых распространенных видов умеренно теплых вод Дальнего Востока — была описана по материалам, собранным у Японских островов Т. Арешугом (Areschoug) в 1851 г. Однако в связи с выраженным полиморфизмом, связанным с высокой географической, экологической и другими формами изменчивости, объем этого вида и его внутривидовая дифференциация до сих пор являются предметом исследования и обсуждения (Sanbonsugo, Torii, 1973; Tokida et al., 1980; Funano, 1986; Кавасима, 1993).

Изучение ламинарии японской в российских водах дальневосточных морей было начато Е.С. Зиновой (1928, 1929), которая, используя образцы гербария

Г.И. Гайла, указала распространение вида в российских водах Японского моря, дала его описание, привела сведения по экологии, рассмотрела другие важные вопросы. Кроме типовой формы вида она выделила и описала в качестве новых для науки еще три формы: *f. coreaceae* Sinova, *f. fusiformis* Sinova., *f. angustissima* Sinova (Зинова, 1928). Значительно позже по материалам, собранным у берегов материкового побережья Японского моря, описана еще одна форма вида — *f. bullata* Sinova (Зинова, 1954).

По результатам изучения ламинарии, собранной в Уссурийском заливе (бухта Патрокл), Е.С. Зинова (1929) также указала для российской части Японского моря вид *L. longipedalis*, описанный Окамурой в 1896 г. Сразу же отметим, что японские исследователи Нагаи (Nagai, 1940) и Токида (Tokida, 1954) посчитали, что за *L. longipedalis* она приняла *L. diabolica* Miyabe *f. longipes* Miyabe et Tokida. Ю.Е. Петров (1972) после критического изучения образцов Е.С. Зиновой отнес их к *L. japonica f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr.

Анализ литературы, содержащей сведения по внутривидовой и внутривидовой систематике азиатских тепловодных цельнолистных видов рода *Laminaria* (Miyabe, 1902, 1928, 1936, 1957; Зинова, 1928, 1929, 1940, 1954; Nagai, 1940; Okamura, 1953; Tokida, 1954; Петров, 1972; Кавасима, 1993; и др.), показал, что объем вида *L. japonica* российскими и зарубежными исследователями понимается по-разному. Основные разногласия по этому вопросу начались, на наш взгляд, с момента опубликования систематической работы Ю.Е. Петрова (1972).

При описании *L. japonica* Ю.Е. Петров включил в число ее синонимов четыре ранее описанные вида, известные для побережья Японии и прилежащих районов: *L. ochotensis* Miyabe, *L. diabolica* Miyabe, *L. religiosa* Miyabe, *L. fragilis* Miyabe. Он посчитал, что их небольшие морфологические различия с *L. japonica* и между собой недостаточны для описания самостоятельных таксонов видового уровня и возникают как совокупный результат географической и экологической изменчивости *L. japonica*.

Ревизия рода *Laminaria* Ю.Е. Петрова (1972) была принята российскими учеными, но не получила всеобщего признания. В иностранной литературе была высказана мысль, что автор толкует объем вида *L. japonica* очень широко, а предложенное им внутривидовое деление слабо аргументировано и основано на данных изучения морфологической изменчивости пластины (Kawashima, 1990; Кавасима, 1993).

Согласно Ю.Е. Петрову (1972), *L. japonica* представлена тремя формами вида: *f. japonica* Aresch., *f. diabolica* (Miyabe) Ju. Petr. и *f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. Вид *L. ochotensis* Miyabe он посчитал синонимом типовой формы вида, а при выделении формы *diabolica* (Miyabe) Ju. Petr. понизил статус вида *L. diabolica* Miyabe до уровня формы и включил в нее описанную ранее Е.С. Зиновой (1928) *L. japonica f. coreaceae*. Однако при этом он нарушил правила приоритетности, предусмотренные Кодексом ботанической номенклатуры, согласно которым вместо названия *f. diabolica* (Miyabe) Ju. Petr. следовало использовать название *f. coreaceae* Sinova, предложенное раньше (Зинова, 1928). Третья форма — *f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. — указана с синонимами *L. diabolica f. longipes* Miyabe et Tokida и *L. longipedalis* Okamura в понимании Е.С. Зиновой (1929). Что касается описанной Е.С. Зиновой *f. bullata*, о ней в ходе своей ревизии Ю.Е. Петров не упоминает.

Знакомство с рисунком и описанием *f. bullata* (Зинова, 1940) показывает, что эта форма была выделена на основе однолетних образцов вида, характеризующихся наличием с обеих сторон пластины двух рядов супротивных вздутых булей. Однако сейчас известно, что молодые хорошо развитые слоевища ламинарии в возрасте до одного года или один год могут иметь повышенную булированность пластины, которая исчезает по мере взросления растений.

При выделении указанных форм Ю.Е. Петров взял за основу такие признаки, как волнистость края пластины, соотношение ширины срединной полосы и всей пластины, которое у разных форм, по его мнению, колеблется от 0,2 до 0,5. Это соотношение может быть меньше у растений формы *coreaceae* Sinova (= *diabolica* по Петрову), обитающих у защищенных участков побережья, и больше у представителей типовой формы, встречающейся у открытых берегов. Обе формы широко распространены по всему ареалу вида. Форма *longipes* растет у берегов России в сублиторали среднего Приморья и западного Сахалина.

Краткость приведенных Ю.Е. Петровым описаний форм, слабая выраженность и перекрываемость признаков диктуют необходимость внимательно рассмотреть обоснованность их выделения.

В период, когда Ю.Е. Петров проводил свои исследования, многие аспекты биологии *L. japonica*, включая формообразование, были недостаточно изучены. Это создавало трудности разработки ее внутривидовой систематики.

Изменению морфологии слоевищ ламинарии японской в условиях разной гидродинамики и прогреваемости вод у берегов юго-западного Сахалина уделила внимание В.Ф. Сарочан (1963). Она показала, как изменяются внешний облик и морфометрические показатели ламинарии в зависимости от условий обитания.

В последние годы были исследованы адаптивные реакции ламинарии японской к условиям хронического загрязнения, а также морфология и особенности размножения вида у материкового побережья Японского моря (Гусарова, Иванова, 1998; Гусарова и др., 2000; Крупнова, 2002; Иванова, Гусарова, 2005). Оценка степени сходства—различия растений с разными морфологическими признаками позволила объединить их в три основные популяции, распространенные у южного (между мысом Поворотным и зал. Ольги), среднего (зал. Ольги — мыс Белкина) и северного (мыс Белкина — мыс Золотой) побережий Приморья.

Наибольшая дивергенция признаков наблюдается между представителями южной и северной популяций. В южной популяции в летний период пластины и черешки ламинарии короче, чем в северной, соответственно на 35 и 18 % (Иванова, Гусарова, 2005). Фенотипическая дифференциация слоевищ ламинарии обусловлена, видимо, действием комплекса гидролого-климатических факторов, основными из которых являются температура воды и длина светового дня, уровень гидродинамики (Сарочан, 1963; Иванова, Гусарова, 2005).

Полученные новые сведения по географической и экологической изменчивости *L. japonica* вызывают необходимость выбора четко выраженных и статистически достоверных морфометрических признаков для пересмотра внутривидового деления.

Работа основана на результатах анализа данных многолетнего изучения разных аспектов биологии *L. japonica*. Материал для исследований авторы собирали во время альгологических съемок, проводившихся ТИПРО-центром в период с 1990 по 2001 г. у берегов северного Приморья и материкового побережья Татарского пролива.

Сбор растений производили на скалистых и каменистых грунтах в условиях различной степени защищенности берега (бухты, открытое побережье) на глубинах, соответствующих эколого-ценотическому оптимуму разных форм вида: f. *japonica* и f. *coreaceae* — 3–6 м, f. *longipes* — 14–16 м (Паймеева, 1987; Паймеева, Гусарова, 1993; Гусарова и др., 2000).

Для сравнительного анализа морфологических и анатомических признаков привлекались растения, собранные в августе, в период их максимального развития. Образцы ламинарии первого и второго года вегетации собирали на защищенных участках (f. *coreaceae*) и у открытых входных мысов (f. *japonica*) бухт Краковка (1-й полигон) и Успения (2-й полигон). Были также собраны взрослые растения этих форм по месяцам с апреля по ноябрь включительно.

Для каждого анализа отбирали по 50 экз. Всего проанализировано 200 экз. однолетних и 700 экз. двулетних растений.

В связи с тем что представители форм *longipes* и *japonica* редко произрастают в одном районе, для сравнительного анализа их молодые и взрослые растения отбирали на разных глубинах в районе между мысом Гиляк и мысом Травяным (полигоны 3 и 4). Всего было проанализировано по 200 экз. молодой и взрослой *L. japonica*.

У собранных растений измеряли длину, максимальную ширину пластины и срединной полосы, длину черешка и массу растения. Кроме того, рассчитывали отношение ширины срединной полосы к ширине пластины. Для сравнительного анализа данных использовали t-критерий Стьюдента (Зайцев, 1990).

Из модального класса каждой выборки отбирали по 10 растений второго года вегетации для гистологического анализа. Поперечные срезы пластины изготавливали вручную лезвием бритвы и просматривали под микроскопом Laboval-4 с использованием окуляр-микрометра при увеличении 16 x 20 и 16 x 40.

Анализировали три основных функциональных слоя: 1) коровой, выполняющей ассимиляционные функции; 2) промежуточный, в котором накапливаются питательные вещества; 3) сердцевину (проводящий слой).

Определяли ширину слоев и их процентные соотношения, размеры клеток, диаметр и топографию слизистых каналов. Всего просмотрено 180 поперечных срезов пластины взрослых растений. Частично результаты гистологических исследований опубликованы (Гусарова и др., 2000).

Авторы выражают глубокую благодарность Л.Г. Паймеевой за сбор материала по *L. japonica* f. *longipes* и сотрудникам лаборатории водорослей за участие в экспедиционных работах по сбору материала.

В дальневосточных морях России из трех форм *L. japonica* (f. *japonica*, f. *coreaceae* Sinova и f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr.) две первые обитают вдоль берега от нижнего горизонта литорали до глубины 12–15 м и относятся к прибрежной ламинарии (Суховеева, 1967), f. *longipes* растет на значительном расстоянии от берега на глубинах 11–30 м и указывается как глубинная ламинария (Гайл, 1930; Паймеева, 1987).

Проведенные нами исследования размерно-массовых показателей *L. japonica* трех форм приведены в табл. 1–4.

По нашим наблюдениям, отношение ширины срединной полосы к ширине пластины в августе у взрослых и молодых растений в возрасте до одного года почти не изменяется и сохраняется на уровне 0,4–0,5 (табл. 1–4). Небольшое отклонение наблюдается у молодых растений глубинной ламинарии (0,3).

Сезонные наблюдения за растениями f. *japonica* (ф. 1) и f. *coreaceae* (ф. 2) прибрежной ламинарии в течение 5 мес, охватывающие периоды активного роста (апрель—июнь), созревания (июль) и спороношения с последующим разрушением взрослых растений (сентябрь—октябрь), показали, что соотношения у них ширины срединной полосы и ширины пластины за время наблюдений не изменились (табл. 1).

Стабильность показателя отношения ширины срединной полосы к ширине пластины свидетельствует о том, что данный признак нельзя использовать для выделения форм вида *L. japonica*.

Это заключение подтверждается результатами промеров 9 параметров 1200 слоевищ ламинарии, собранных на 13 полигонах вдоль побережья Приморья. Пошаговый дискриминантный анализ показал, что вклад значений ширины пластины в разделение выборок составляет не более 25 %, а ширины срединной полосы — только 4 % (Иванова, Гусарова, 2005).

Изучение поперечных срезов пластин взрослых растений ламинарии обеих форм показало, что коровые клетки размером 8,9–9,7 мкм располагаются в 2–3 ряда. Ширина корового слоя составляет 40,1–45,4 мкм (табл. 5). Различия в размерах клеток и ширине слоя у растений разных форм не превышают 4–7 %.

Таблица 1
 Морфометрические показатели слоевищ взрослой *Laminaria japonica* f. *japonica* (1) и f. *coreaseae* (2) по месяцам на полигоне 1
 Table 1
 Morphometric parameters of blade *Laminaria japonica* f. *japonica* (1) and f. *coreaseae* (2) on the poligone 1 in different months

Месяц	Длина пластины, см X ± SE		Ширина пластины, см X ± SE		Ширина ср. полосы, см X ± SE		Длина черешка, см X ± SE		Масса растения, г X ± SE		Отношение ширины сред. полосы к ширине пластины
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
IV	191,7 ± 10,5	206,3 ± 11,1	16,1 ± 0,9	17,2 ± 1,1	6,7 ± 0,21	7,8 ± 0,27	8,3 ± 0,35	6,5 ± 0,22	349 ± 28,2*	510 ± 30,6*	0,4
VI	221,3 ± 10,8	210,4 ± 13,2	16,7 ± 0,8	19,2 ± 0,7	7,3 ± 0,18*	8,7 ± 0,29*	8,7 ± 0,36	7,6 ± 0,27	520 ± 36,4	540 ± 35,7	0,4
VII	227,4 ± 11,5	218,1 ± 13,1	18,1 ± 0,8*	19,9 ± 0,7*	9,3 ± 0,24	9,1 ± 0,33	8,7 ± 0,31	7,8 ± 0,28	700 ± 42,1	630 ± 38,4	0,5
IX	120,7 ± 8,4	126,3 ± 8,5	16,1 ± 0,7	16,6 ± 1,1	8,2 ± 0,31	8,5 ± 0,30	8,8 ± 0,30	7,5 ± 0,23	470 ± 34,2	500 ± 35,6	0,5
X	84,4 ± 6,8*	115,5 ± 7,1*	16,0 ± 0,7	16,5 ± 1,1	7,9 ± 0,30	8,6 ± 0,30	8,9 ± 0,33	7,7 ± 0,25	440 ± 29,4	450 ± 24,6	0,5

* Отличия статистически значимы при P < 0,05.

Таблица 2
 Морфометрические показатели слоевищ *Laminaria japonica* f. *japonica* (1)
 и f. *coreaseae* (2) первого и второго года вегетации на полигонах 1 и 2 (август)
 Table 2
 Morphometric parameters of one-years and two-years *Laminaria japonica* f. *japonica* (1)
 and f. *coreaseae* (2) on the poligone 1 and 2 (in August)

Район сбора	Возраст	Длина пластины, см X ± SE		Ширина пластины, см X ± SE		Ширина ср. полосы, см X ± SE		Длина черешка, см X ± SE		Масса растения, г X ± SE		Отношение ширины сред. полосы к ширине пластины
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Поли- гон 1	Молодые	120 ± 6,1*	88 ± 4,9*	5,9 ± 0,21	6,2 ± 0,22	3,1 ± 0,21	3,3 ± 0,21	7,1 ± 0,31	7,5 ± 0,28	184 ± 31	160 ± 27	0,5
	Взрослые	226 ± 9,2	198 ± 8,6	18,2 ± 0,71	20,1 ± 0,65	7,6 ± 0,21	8,3 ± 0,26	8,5 ± 0,32	8,2 ± 0,27	520 ± 43*	430 ± 30*	0,4
Поли- гон 2	Молодые	137 ± 6,4	120 ± 7,8	7,0 ± 0,22	7,2 ± 0,23	3,3 ± 0,21	3,7 ± 0,21	7,6 ± 0,22	6,9 ± 0,22	200 ± 27	180 ± 31	0,4
	Взрослые	229 ± 11,7	201 ± 10,6	18,7 ± 0,65	22,1 ± 0,51	9,1 ± 0,37	9,7 ± 0,31	8,7 ± 0,26	8,0 ± 0,25	560 ± 36	540 ± 32	0,5

* Отличия статистически значимы при P < 0,05.

Под коровым слоем расположен промежуточный, или паренхимный, слой, причем клетки, прилежащие к коровому слою, мелкие (20–40 мкм) и увеличиваются до 100 мкм по мере приближения к центру пластин. Ширина промежуточного слоя колеблется от 2090 до 2206 мкм. Сердцевинный слой значительно меньше промежуточного, его ширина изменяется от 350,1 до 374,9 мкм (табл. 5).

Таблица 3

Морфометрические показатели *Laminaria japonica* f. *japonica* и *Laminaria japonica* f. *longipes* первого года вегетации на полигонах 3 и 4 (август)
Table 3
Morphometric parameters of one-years *Laminaria japonica* f. *japonica* and *Laminaria japonica* f. *longipes* on the polygon 3 and 4 (in August)

Район сбора	Форма	Длина пластины,	Ширина пластины,	Ширина ср. полосы,	Длина черешка,	Масса растения,	Отношение ширины сред. полосы к ширине пластины
		см X ± SE	см X ± SE	см X ± SE	см X ± SE	г X ± SE	
Полигон 3	f. <i>japonica</i>	140 ± 10,6	6,7 ± 0,15	3,1 ± 0,18	5,6 ± 0,23	106 ± 23	0,5
	f. <i>longipes</i>	271 ± 17,0	14,0 ± 0,71	4,3 ± 0,21	8,2 ± 0,41	450 ± 23	0,3
Полигон 4	f. <i>japonica</i>	156 ± 15,4	8,3 ± 0,17	4,8 ± 0,22	4,9 ± 0,22	167 ± 28	0,4
	f. <i>longipes</i>	310 ± 18,0	20,0 ± 1,10	7,5 ± 0,32	10,2 ± 0,62	700 ± 36	0,4

Таблица 4

Морфометрические параметры слоевищ *Laminaria japonica* f. *japonica* и *Laminaria japonica* f. *longipes* второго года вегетации на полигоне 3 и 4 (август)
Table 4
Morphometric parameters of two-years *Laminaria japonica* f. *japonica* and *Laminaria japonica* f. *longipes* on the polygon 3 and 4 (in August)

Район сбора	Форма	Длина пластины,	Ширина пластины,	Ширина ср. полосы,	Длина черешка,	Масса растения,	Отношение ширины сред. полосы к ширине пластины
		см X ± SE	см X ± SE	см X ± SE	см X ± SE	г X ± SE	
Полигон 3	f. <i>japonica</i>	294 ± 13,1	15,5 ± 0,61	7,2 ± 0,18	7,8 ± 0,21	610 ± 31	0,50
	f. <i>longipes</i>	620 ± 36,1	25,3 ± 1,20	11,4 ± 0,51	17,4 ± 0,84	1400 ± 86	0,45
Полигон 4	f. <i>japonica</i>	281 ± 11,8	14,3 ± 0,61	6,1 ± 0,23	7,3 ± 0,21	631 ± 34	0,40
	f. <i>longipes</i>	580 ± 34,1	27,9 ± 1,30	12,2 ± 0,73	14,5 ± 0,79	1900 ± 97	0,43

Таблица 5

Анатомическое строение и размеры клеточных структур пластины *L. japonica* f. *japonica* и *L. japonica* f. *coreaceae* на полигонах 1 и 2

Table 5

The anatomical structure and size of cells *L. japonica* f. *japonica* and *L. japonica* f. *coreacea* on the polygon 1 and 2

Район сбора	Форма	Коровой слой, мкм		Промежуточный слой, мкм		Сердцевина, мкм	Соотношение ширины слоев, %
		Ширина слоя, X ± SE	Размеры клеток, X ± SE	Ширина слоя, X ± SE	Размеры клеток, min-max	Ширина слоя, X ± SE	
Полигон 1	f. <i>coreaceae</i>	43,2 ± 1,8	9,1 ± 0,2	2112 ± 31,2	20–100	335,7 ± 10,3	1,7:84,8:13,4
	f. <i>japonica</i>	40,1 ± 1,7	8,9 ± 0,3	2206 ± 35,6	20–100	361,3 ± 10,2	1,7:84,6:13,8
Полигон 2	f. <i>coreaceae</i>	45,4 ± 1,1	9,8 ± 0,2	2108 ± 40,5	20–100	374,9 ± 11,2	1,8:83,6:14,8
	f. <i>japonica</i>	42,4 ± 2,1	8,7 ± 0,1	2090 ± 67,1	20–100	350,1 ± 10,1	1,7:84,2:14,1

Различия в ширине промежуточного и сердцевинного слоев, а также в соотношении размеров всех слоев пластины небольшие (0,5–7,0 %). Соотношение ширины слоев достоверно не различается. Слизистые ходы растений исследуемых форм одинаковые, округлые, размером 50–100 мкм, расположены под коровым слоем.

Таким образом, анализ анатомического строения пластин у двух форм ламинарии прибрежной свидетельствует о достоверном сходстве их анатомической структуры, характерной для *L. japonica* в целом (Зинова, 1928).

Многолетние наблюдения сотрудников лаборатории водорослей ТИНРО-центра во время альгологических съемок, наблюдения первого автора статьи в разные сезоны года в бухте Рудной и прилежащих районах, а также литературные данные (Суховеева, 1967; Гусарова, 1982, 1984; Гусарова, Бадькина, 2002) свидетельствуют о том, что явных различий во времени появления проростков, периодов спороношения и наступления других фаз онтогенеза у анализируемых форм не наблюдается.

Для определения дивергенции внешних признаков этих форм было проведено сравнение их основных размерно-массовых характеристик (см. табл. 1–4).

Весной (апрель) и осенью (сентябрь, октябрь) длина пластины и масса растений ф. 1 меньше, чем у растений ф. 2, в среднем на 12 %. Максимальные различия длины их пластин приходятся на октябрь (26 %), массы — на апрель (27 %). Эти различия объясняются экологическими факторами. Так, весной прибрежные воды в бухтах прогреваются раньше, чем у открытых побережий, и разница в температуре может достигать 1,0–1,5 °С (Отчет ..., 2004), поэтому ламинария в бухтах растет и набирает массу быстрее. Осенью активизируются шторма, их динамическое воздействие сильнее сказывается на открытых участках побережья, поэтому здесь разрушение пластин ламинарии происходит быстрее, чем в бухтах. Именно поэтому мы сравниваем размерно-массовые характеристики разных форм в летнее время, когда разница температуры в местах их произрастания становится незначительной и количество штормов уменьшается.

В летнее время (июнь—август) пластины взрослых растений ф. 1 длиннее пластин ф. 2 в среднем на 6 %, а масса растений больше на 8 %, при этом максимальная разница наблюдается в августе (соответственно 12 и 16 %). У молодых растений первого года вегетации в августе также слоевища ф. 1 крупнее слоевищ ф. 2 по длине пластины на 15 % и по массе на 12 % (см. табл. 2).

Весной (апрель) и осенью (сентябрь, октябрь) длина пластины и масса растений ф. 1 становится меньше, чем у растений ф. 2, в среднем на 12 % при максимальных различиях длины пластины в октябре (26 %) и массы в апреле (27 %). В течение всего периода наблюдений взрослая ламинария ф. 2 имеет более широкие пластину (на 7–12 %) и срединную полосу (на 7–8 %), но черешок короче (на 11 %) чем у ламинарии ф. 1. Такие же различия в ширине пластины, на 4 %, и срединной полосы, на 9 %, проявляются в августе у годовых представителей разных форм вида (см. табл. 1–4).

Итак, различия совокупности признаков (длина пластины и черешка, ширина пластины и срединной полосы, масса растений), свидетельствующие о явном морфологическом расхождении двух форм прибрежной ламинарии, наблюдаются только в августе, в период созревания растений и начала спорогенеза. В остальное время года различия средних размерно-массовых показателей слоевищ обсуждаемых форм не всегда достоверны, слабо выражены или имеют разную направленность. Проявление дивергенции признаков в ограниченный период времени вызывает сомнение в возможности использования их для обоснования выделения таких таксономических единиц, как форма вида.

Это подтверждается также результатами изучения географической изменчивости *L. japonica* (Гусарова, Иванова, 1998; Гусарова и др., 1999; Иванова, Гусарова, 2005). Растения из разных районов побережья Приморья различаются тем, что по мере продвижения с юга на север в условиях естественного понижения температуры воды средняя длина пластины увеличивается, а средние значения ее ширины и ширины срединной полосы уменьшаются. В летнее время размах колебания различий по пяти изученным параметрам у растений разных популяций достигает 6–35 %. В августе различия средних показателей размерных

характеристик растений разных популяций хорошо выражены. По длине пластины они достигают 10–24 %, по ширине — 11–25, по ширине срединной полосы — 6–13 %. Различие в длине черешка составляет 3–25 %, в массе растений — 7–10 %.

Таким образом, морфологические различия растений, обитающих на открытых и защищенных участках побережья (экологическая изменчивость), перекрываются популяционными расхождениями (географическая изменчивость) и не могут служить основанием для выделения форм.

Проведенные исследования позволяют считать, что у берегов Приморья от нижнего горизонта литорали до глубины 15–16 м обитает одна форма ламинарии японской — *f. japonica*. Исходя из результатов наших исследований, предлагаем понизить ранг *f. coreaceae* Sinova, характерной для защищенных участков побережья, до уровня варьета, учитывая, что к такой таксономической категории принято относить совокупность морфологически отличающихся особей, приуроченных к определенным экологическим условиям. Ниже в соответствии с правилами ботанической номенклатуры приводим новую номенклатурную комбинацию: *L. japonica f. coreaceae* Sinova (Зинова, 1928) = *L. japonica* var. *coreaceae* (Sinova) Gusarova.

Растения, принадлежащие к var. *coreaceae*, обитают у защищенных участков бухт и заливов. Они отличаются от представителей типовой формы вида *L. japonica*, встречающейся у открытых участков побережья, более широкими пластиной (на 7–12 %) и срединной полосой (на 7–8 %), а также укороченным (на 11 %) черешком (табл. 1, 2).

Явные расхождения морфологических признаков наблюдаются у представителей *f. longipes* и *f. japonica*. Они отличаются друг от друга прежде всего общим габитусом и размерами.

Так, пластина и черешок у взрослых растений *f. longipes* длинее по сравнению с взрослыми растениями *f. japonica* в среднем на 210 %, пластина и срединная полоса в среднем шире на 180, а масса больше на 270 %. Размерно-массовые показатели растений обеих форм могут изменяться в зависимости от возраста, глубины обитания и других факторов среды, но всегда ламинария глубинная превосходит по размерам в 2–3 раза ламинарию прибрежную. Эти различия проявляются у водорослей уже в молодом возрасте. Пластина однолетних растений *f. longipes* длиннее пластины *f. japonica* в среднем на 200 % и тяжелее на 420 %. Пластина и срединная полоса шире соответственно на 250 и 190 %, черешок длиннее на 170 % (см. табл. 3, 4).

По наблюдениям авторов и литературным данным (Суховеева, 1969; Кизеветтер и др., 1981; Паймеева, 1987), у *L. japonica f. japonica* слоевище плотное, с массой до 2,5–3,0 кг, ризоиды *L. japonica f. japonica* толстые, короткие, собранные в пучок (см. рисунок, А), черешок округлый, толстый, относительно короткий (до 12 см). Пластина с гладкими или волнистыми краями обычно длиной 2,0–2,5 м, иногда может достигать 3,5 м. Ширина пластины и срединной полосы составляет обычно соответственно 20–30 и 10–18 см. Обитает в нижнем горизонте литорали и в sublиторали до глубины 10–15 м на каменистых или скалистых с россыпями камней и валунов грунтах.

У *L. japonica f. longipes* слоевище плотное, тяжелое (до 4,5–5,7 кг), ризоиды тонкие, густо разветвленные, длинные (см. рисунок, Б). Черешок длинный (до 42 см), уплощенный, иногда спирально закрученный. Пластина со слабоволнистыми или волнистыми краями, средняя длина достигает 6 м, максимальная 10–12 м. Ширина пластины — до 45 см, ширина срединной полосы — до 25 см. Растет эта форма вида в sublиторали на глубинах 11–30 м на гравийно-галечном грунте в удалении от берега на 300–1000 м (Паймеева, 1987). Выполненный анализ морфометрии слоевищ, собранных в относительно оптимальных для представителей каждой из форм условиях существования, свидетельствует о хорошо

выраженной дивергенции морфологии у представителей типовой и длинночерешковой форм вида.



Ризоиды *L. japonica* f. *japonica* (А) и *L. japonica* f. *longipes* (Б)
Haptera of *L. japonica* f. *japonica* (А) and *L. japonica* *longipes* (Б)

У растений рассматриваемых форм наблюдаются расхождения и в проявлении основной биологической функции организма, связанной с размножением. Спорангии у представителей типовой формы вида начинают развиваться в нижней части пластины, а у представителей f. *longipes* — в верхней (Суховеева, 1969). Развитие репродуктивной ткани у прибрежной ламинарии в преде-

лах приморской части ее ареала происходит неравномерно и обусловлено прежде всего закономерным понижением температуры воды с юга на север. Массовое спороношение на юге происходит у нее в августе—сентябре (Ермолаев, 2002; Крупнова, 2002). На северных участках, включая южную часть Татарского пролива, оно начинается на 25–30 сут позже и затягивается до октября (Гусарова и др., 2000).

Процесс массового спороношения глубинной ламинарии происходит в более выровненных по температуре условиях. По неопубликованным данным Л.Г. Паймеевой, эта форма размножается при положительных температурах воды в октябре—декабре.

Появление первых проростков прибрежной ламинарии зафиксировано в феврале — начале марта при отрицательных температурах воды. Их массовое появление наблюдается при переходе температуры воды через 0 °С весной, в марте—апреле (Гайл, 1936; Гусарова, 1982, 1984). Проростки глубинной ламинарии появляются в массе летом в июле—августе при температуре воды 4–10 °С (Паймеева, 1996).

Сравнительный анализ поперечных срезов пластин ламинарии *f. japonica* и *f. longipes* показал различия в анатомическом строении, которые проявляются прежде всего в размере и характере расположения слизистых ходов и толщине корового слоя.

Слизистые ходы в пластине глубинной ламинарии округлые, мелкие, диаметром 30–50 мкм, что на 53 % меньше, чем у прибрежной ламинарии, в поле зрения микроскопа они встречаются в 2 раза чаще. Основным отличительным признаком анатомического строения глубинной ламинарии является то, что слизистые ходы расположены в коровом слое, а не на его границе с паренхимой и не в ней, как у прибрежной. Кроме того, коровой слой у этой формы вида состоит из 5–8 рядов клеток и составляет 3,3–3,9 % толщины пластины, в то время как у растений прибрежной ламинарии, как у южной, так и у северной популяции, он состоит из 2–3 рядов клеток и занимает 1,6–1,8 % от толщины пластины. Ширина корового слоя глубинной ламинарии больше, чем прибрежной, в среднем на 28 % по сравнению с растениями южной популяции и на 44 % по сравнению с растениями северной популяции (см. табл. 5, 6). Коровые клетки разных форм вида слабо различаются по размерам, но у глубинной ламинарии они меньше в среднем на 5 % по сравнению с таковыми у растений южной популяции и на 18 % — северной. Ширина промежуточного и сердцевинного слоев, а также размеры их клеток зависят во многом от обеспеченности питанием и состояния растения. Эти признаки редко используются при сравнительном анализе анатомического строения ламинарий.

Таблица 6
Анатомическое строение и размеры клеточных структур пластины
L. japonica f. japonica и *L. japonica f. longipes* на полигонах 3 и 4

Table 6

The anatomical structure and size of cell *L. japonica f. japonica*
and *L. japonica f. longipes* on the polygon 3 and 4

Район сбора	Форма	Коровой слой, мкм		Промежуточный слой, мкм		Сердцевина, мкм	Соотношение ширины слоев, %
		Ширина слоя, X ± SE	Размеры клеток, X ± SE	Ширина слоя, X ± SE	Размеры клеток, min-max	Ширина слоя, X ± SE	
Полигон 3	<i>f. japonica</i>	34,6 ± 5,3	10,7 ± 1,9	1526 ± 162	20–70	420 ± 56	1,7:77,0:21,3
	<i>f. longipes</i>	64,3 ± 4,6	8,9 ± 1,1	1168 ± 102	20–90	400 ± 50	3,9:71,5:24,5
Полигон 4	<i>f. japonica</i>	33,3 ± 3,4	10,3 ± 1,6	1465 ± 193	10–80	506 ± 52	1,6:72,9:25,5
	<i>f. longipes</i>	56,7 ± 3,5	8,5 ± 0,8	1280 ± 89	20–80	420 ± 56	3,3:74,5:22,3

Таким образом, проведенное нами исследование показало, что отличия *f. longipes* от *f. japonica* по морфологии, анатомии, процессу размножения настолько велики, что дают основания для повышения статуса *f. longipes* до вида. Следует заметить, что глубинная ламинария (*L. japonica f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr.) не воспринималась Е.С. Зиновой (1928, 1929) и японскими исследователями (Nagai, 1940; Tokida, 1954; Кавасима, 1993) по своим признакам как *L. japonica*. Считаем, что у берегов северного Приморья на глубинах от 11 до 30 м на гравийно-галечном грунте на удалении от берега 300–1000 м обитает самостоятельный вид рода *Laminaria* — *Laminaria* sp. nov.

Результаты нашей работы позволяют сделать несколько важных выводов.

По правилам приоритетности Кодекса ботанической номенклатуры форма вида *diabolica* (Miyabe) Ju. Petr. (Петров, 1972) является синонимом и должна быть заменена на *f. coreaceae* Sinova, так как последняя была описана раньше (Зинова, 1928).

Дивергенция морфологических признаков *f. japonica* и *f. coreaceae* слабо выражена и перекрывается морфологическими характеристиками популяций вида. В связи с этим считаем, что основания для выделения у *Laminaria japonica* форм вида в приморской части ареала отсутствуют.

Систематический статус *f. coreaceae* должен быть понижен до уровня варьетета *L. japonica* var. *coreaceae* (Sinova) Gusarova.

Необходимо выделить *L. japonica f. longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. в качестве нового для науки вида *Laminaria* sp. nov. Он отличается от *L. japonica* общим габитусом, топографией и размерами слизистых ходов, толщиной корового слоя, локализацией споронной ткани на пластине, периодами размножения и появления проростков, особенностями экологии.

Литература

Гайл Г.И. Очерк водорослевого пояса приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования: Изв. ТИРХа. — 1930. — Т. 4, вып. 2. — 37 с.

Гайл Г.И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВ ФАН СССР. — 1936. — № 19. — С. 31–65.

Гусарова И.С. Видовой состав макрофитов бухты Рудная (Японское море) // Новости сист. низш. раст. — 1982. — Т. 19. — С. 3–9.

Гусарова И.С. Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // Гидробиол. исслед. заливов, бухт Приморья. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. — С. 12–27.

Гусарова И.С., Бадыкина И.А. Сроки вегетации и размножения некоторых видов водорослей Приморья // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 340–346.

Гусарова И.С., Иванова Н.В. Обоснование дифференцированного промысла *Laminaria japonica* на основании анализа структуры ее ценопопуляций // Мат-лы 7-й Всесоюз. конф. по пром. прогнозированию. — Мурманск, 1998. — С. 34.

Гусарова И.С., Иванова Н.В., Шапошникова Т.В. Внутривидовая дифференциация ценопопуляций *Laminaria japonica* Aresch. северо-западного побережья Японского моря // Биоразнообразие и динамика экосистем северной Евразии. — Новосибирск, 1999. — С. 342–345.

Гусарова И.С., Иванова Н.В., Шапошникова Т.В. Морфо-анатомическая характеристика и репродуктивный статус ценопопуляций *Laminaria japonica* Aresch. северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 607–617.

Ермолаев Ю.Г. Формирование споронной ткани на пластинках ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch.) в зависимости от температуры воды в прибрежье среднего Приморья // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 474–482.

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1990. — 296 с.

Зинова Е.С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промысловое значение // Изв. ТИНРО. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 7–42.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 4. — С. 33–40.

- Зинова Е.С.** Водоросли Татарского пролива // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. — 1954. — Сер. 11, вып. 9. — С. 311–364.
- Зинова Е.С.** Водоросли Японского моря. Красные водоросли (Rhodophyceae) // Тр. Тихоокеан. комитета. — 1940. — Т. 5. — С. 3–164.
- Иванова Н.В., Гусарова И.С.** Морфологическая дифференциация *Laminaria japonica* Aresch. в сублиторали северного Приморья // Комаровские чтения. — 2005. — Вып. 51. — С. 198–209.
- Кавасима С.** Ламинариевые Японии. — 1993. — С. 110–145. (Пер. с яп.)
- Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова Л.П.** Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 113 с.
- Крупнова Т.Н.** Особенности развития споронной ткани у ламинарии японской под воздействием изменяющихся условий среды // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 474–482.
- Отчет по результатам НИР** “Пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических условий дальневосточных морей и СЗТО в связи с промыслом, миграцией и воспроизводством гидробионтов” / ТИНРО. № 01.20.00.10949. — Владивосток, 2004. — 346 с.
- Паймеева Л.Г.** Распределение и рост *Laminaria japonica* Aresch f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье // Промысловые водоросли и их использование. — М., 1987. — С. 26–33.
- Паймеева Л.Г.** Влияние внутривидовой конкуренции и фитофагии на выживаемость и состояние популяций *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье // Юбил. науч. конф. “Рыбохозяйственные исследования океана”: Тез. докл. — Владивосток, 1996. — С. 158–159.
- Паймеева Л.Г., Гусарова И.С.** Состояние зарослей ламинарии японской в северном Приморье // Комаровские чтения. — Владивосток: Дальнаука, 1993. — Вып. 41. — С. 20–36.
- Петров Ю.Е.** Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour // Новости сист. низш. раст. — 1972. — Т. 9. — С. 47–58.
- Сарочан В.Ф.** Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1963. — Т. 49. — С. 115–136.
- Суховеева М.В.** Распределение водорослей вдоль берегов Приморья // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 255–260.
- Суховеева М.В.** Распределение, запасы и биология ламинариевых у побережья Японского моря от м. Поворотного до з. Чихачева: Дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1969. — 150 с.
- Funano T.** A comparison of *Laminaria religiosa* with *L. japonica*, *L. ochotensis* and *L. diabolica* by transplanting culture experiments // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1986. — № 28. — P. 45–61.
- Kawashima S.** Laminariaceae — *Laminaria* (4) // Aquabiology. — 1990. — Vol. 12, № 2. — P. 308–311.
- Miyabe K.** Laminariaceae of Hokkaido // Rep. Fish. Dept. of Hokkaido-tyo (Pref. Government). — 1902. — № 3. — P. 1–60.
- Miyabe K.** On the occurrence of a certain Behring and Kurile Species of Laminariaceae in a Small Isolated Region off the Southern Extremity of Saghalien // Proc. 3rd Pan-Pasif. Sci. Congr. — Tokyo, 1928. — P. 954–958.
- Miyabe K.** Laminariaceae of Hokkaido // Marine Algae of Japan. — Tokyo, 1936. — P. 283–300.
- Miyabe K.** On the Laminariaceae of Hokkaido: J. Sapporo Agricult. Coll. — 1957. — № 4. — 205 p.
- Nagai M.** Marine algae of the Kurile Islands. 2. // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. — 1940. — Vol. 46, pt. 1. — P. 1–137.
- Okamura K.** Icones of Japanese algae. — Tokyo, 1953. — Vol. 5. — P. 201.
- Sanbonsuga Y., Torii S.** On the morphological characteristics of *Laminaria japonica* var. *japonica* studied by transplanting experiments. I. On local forms of *Laminaria japonica* var. *japonica* // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. — 1973. — Т. 39. — P. 61–82.
- Tokida J.** The marine algae of southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1954. — Vol. 2, № 1. — 264 p.
- Tokida J., Nakamura Y., Druehl L.** Typification of species of *Laminaria* (Phaeophyta, Laminariales) described by Miyabe and taxonomic notes on the genus in Japan // Phycologia. — 1980. — Vol. 17(3). — P. 23–37.