

**Т.Н.Крупнова**

## **ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ СПОРОНОСНОЙ ТКАНИ У ЛАМИНАРИИ ЯПОНСКОЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ**

Изучение размножения ламинариевых водорослей представляет особый научный интерес в связи с огромной значимостью группы как в жизни прибрежных сообществ, так и в практической деятельности человека. Известно, что динамика и темпы размножения водорослей во многом определяют устойчивое развитие их популяций. Особенности строения генеративных структур и их расположения используются в качестве таксономических признаков в систематике разных групп водорослей обычно для внутрисемейственной и внутривидовой дифференциации.

В систематике ламинариевых наряду с различиями в морфологии и анатомии слоевищ используется такой признак, как особенности развития сорусов спорангиев. Так, в качестве видоспецифического признака для видов *Laminaria appressirhisa* Ju. Petr. et V.Voz. и *Cymathere japonica* указывается одностороннее развитие сорусов спорангиев (Петров, 1974), у остальных видов упомянутых родов и, в частности, у *L. japonica* Aresh. – двустороннее (Петров, 1974; Перестенко, 1980; Ключкова, Березовская, 1997). Последний из упомянутых видов, как известно, является наиболее распространенным и ценным в промысловом отношении во флоре южных районов Дальнего Востока (Сарочан, 1963; Петров, 1973; Кизеветтер и др., 1981). Многолетние наблюдения за спорообразованием ламинарии японской, проведенные нами в период с 1974 по 2002 г., показали, что при относительной неизменности этого признака на определенных отрезках времени все же он является непостоянным и зависит от условий среды, в которых произрастает водоросль. К такому заключению мы пришли при изучении морфологических и биохимических основ спорообразования, определении возможностей управления темпами спорообразования путем подкормки слоевищ растворами с повышенной концентрацией биогенных элементов, а также при изучении влияния водообмена на спорообразование.

Необходимость углубленного изучения особенностей воспроизводства *L. japonica* обозначилась при разработке биотехнологии ее культивирования у берегов Приморья. Для эффективного отбора из множества одновозрастных растений в число маточных слоевищ, дающих раннее плодовитое потомство, необходимо было выявить, имеется ли взаимосвязь предрасположенности к раннему созреванию с определенными морфологическими признаками. Требовалось также установить, накопление каких биохимических соединений способствует их раннему созреванию и, наконец, как воздействуют на развитие растений и синтез этих веществ условия внешней среды, в частности концентрация биогенных элементов, освещение и волновое воздействие.

Исследования, направленные на выяснение этих вопросов, проводились на материалах, собранных в разных районах Приморья в 1974–2002 гг. Экспериментальные исследования проводились на плантациях водорослевого хозяйства рыбозавода “Каменский” (северное Приморье) в конце 70-х и начале 80-х гг. Результаты, полученные в ходе этих исследований, легли в основу диссертации (Крупнова, 1984) и частично были опубликованы (Крупнова, 1982; Крупнова, Подкорытова, 1985; Крупнова, 2001), однако большая часть данных до настоящего момента не публиковалась.

В последние годы резко повысился спрос на водорослевое сырье. Удовлетворению возрастающих потребностей может помочь возрождение марикультуры и восстановление прибрежных и глубинных зарослей *L. japonica*, подорванных в прежние годы как перепромыслом, так и неблагоприятными климато-океанологическими условиями для ее воспроизводства (Шунтов, 2001; Крупнова, 2001). Реализация этих мероприятий требует глубокого знания процессов спорообразования и управления ими. В связи с этим представляется полезной публикация полученных нами результатов изучения особенностей спорообразования у *L. japonica*.

#### *Изучение морфологических и биохимических основ спорообразования*

Для изучения морфологических особенностей образцов, предрасположенных к раннему спорообразованию, использовались растения с плантаций марикультуры, начавшие свой рост в одно и то же время. Дополнительно исследовались растения из естественной среды.

Изучение природных и искусственных популяций *L. japonica* показывает, что период спорообразования у приморской популяции вида продолжается около 5 мес, с июля по декабрь (Крупнова, 1982, 1984). Такие же сроки указывали для этого вида Г.И.Гайл (1935) и В.Ф.Сарочан (1963). Однако спороносная ткань у растений одного возраста закладывается в разные сроки, развивается с разной скоростью и к периоду зрелости охватывает разную площадь пластины. На одних слоевищах она появляется в июле, на других – в августе, а на третьих – только в сентябре или даже октябре. В зависимости от времени закладки сорусов к концу октября у растений первой группы спороносная ткань занимает 90–100 % поверхности пластины, у растений второй группы – 40–50 %, а у представителей двух последних групп она не превышает 5–10 % и при этом часто развивается только с одной стороны слоевища.

В конце октября наблюдаются массовый выход зрелых зооспор и постепенное разрушение спороносной ткани. К декабрю процесс рассеивания зооспор практически завершается и пластинчатая часть слоевища сильно разрушается.

Результаты анализа размерных признаков растений, имеющих разную степень развития спороносной ткани, показали, что образцы, предрасположенные к раннему спорообразованию и интенсивному спорогенезу, характеризуются определенным сочетанием длины (*l*) и ширины (*b*) пластины и длины черешка (*c*). Наиболее показательным признаком оказалась длина черешка. Ее значение меньше 6,2 см определяло высокую вероятность раннего спороношения. При увеличении длины черешка такая вероятность уменьшалась.

Для более точного определения растений, способных к раннему размножению, нами было предложено использование показателя *Y*, величина которого определяется несложным расчетом:  $Y = 0,1l + b - 3c + 25$ .

Значения этого показателя у растения больше 55 ( $Y > 55$ ), определяло 100 %-ную вероятность его раннего спороношения. Обоснование к введению в вышеприведенное уравнение свободного члена и масштабных коэффициентов, уравнивающих порядок всех членов алгебраической суммы значений  $a$ ,  $b$  и  $c$ , приведено ранее (Крупнова, Подкорытова, 1985).

На рис. 1 приведены результаты изучения 140 одновозрастных растений и показана вероятность правильного опознавания по различным морфологическим критериям среди них образцов, способных к раннему спорообразованию. Данные расчетов свидетельствуют о достаточно высокой надежности использования предложенного нами показателя  $Y$ . Они показывают, что ранняя закладка спороносной ткани и ее интенсивное развитие на обеих сторонах пластины присуще крупным растениям с короткими черешками. Мелкие растения с длинными черешками, напротив, закладывают спороносную ткань поздно и, как правило, только на одной стороне пластины.

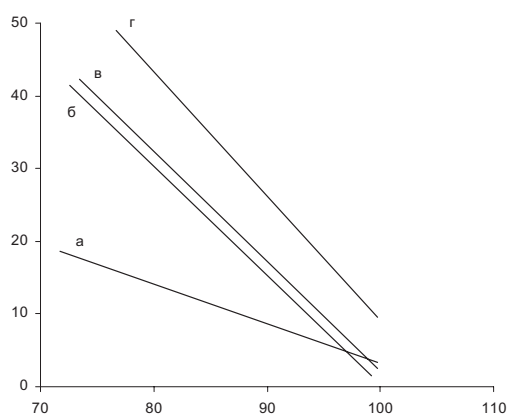


Рис. 1. Надежность использования разных морфометрических признаков для отбора слоевищ *Laminaria japonica* Aresch., способных к раннему спорообразованию:  $a$  – длина пластины ( $l \cdot 0,1$ ),  $б$  – ширина слоевища ( $b$ ),  $в$  – длина черешка ( $c \cdot 3$ ),  $г$  – показатель  $Y$ . По оси абсцисс – вероятность правильного определения слоевищ с ранним спорообразованием, по оси ординат – доля отобранных слоевищ, %

Fig. 1. Reliability of different morphometric characteristics application for selection of *L. japonica* Aresch. thalluses available for early sporogenesis:  $a$  – length of plate ( $l \cdot 0,1$ ),  $б$  – width of thallus ( $b$ ),  $в$  – length of petiole ( $c \cdot 3$ ),  $г$  – index  $Y$ . X-axis – probability of correct determination of thallus with early sporogenesis, Y-axis – portion of selected thalluses, %

Готовность слоевищ водорослей к образованию репродуктивной ткани чаще всего связывают с изменением количественного состава азотсодержащих веществ. Так, для *Laurencia papillosa* (Forsk) Trev. и *Cystoseira barbata* (Good. et Wood) Ag. было показано, что к началу спороношения содержание свободных аминокислот у них было вдвое больше, чем связанных (Moksen et al., 1979). Нами также изучалась динамика содержания свободных и связанных аминокислот у растений с признаками раннего и позднего развития спороносной ткани. Данные исследования показали, что резкое увеличение содержания свободных аминокислот является толчком к спорообразованию и у *L. japonica*.

Среди аминокислот, встречающихся у ламинарии, наибольшее значение имеет глутаминовая. В период, предшествующий спороношению, она синтезируется в больших количествах, поэтому ее содержание у водоросли свидетельствует о готовности ее к размножению (Подкорытова, 1980).

При изучении сезонной динамики накопления треонина, глутаминовой и аспарагиновой кислот было обнаружено, что крупные короткочерешковые растения интенсивно синтезируют их в течение весны и лета. К концу июня они накапливают в максимальном количестве, до 2800 мг/100 г сухой массы водорослей, глутаминовую кислоту (рис. 2).

У более мелких длинночерешковых растений накопление свободных аминокислот протекает менее интенсивно. Максимальное содержание у них глютаминовой кислоты, 2000 мг/100 г, достигается только к началу августа (Крупнова, Подкорытова, 1985). Тогда же у них начинает закладываться спороносная ткань.

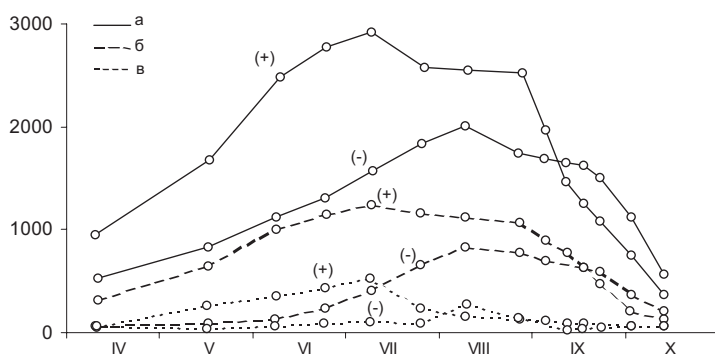


Рис. 2. Динамика основных свободных аминокислот в процессе созревания *Laminaria japonica* Aresch.: а – глютаминовая кислота, б – аспарагиновая кислота, в – треонин; слоевища, образующие спороносную ткань в

июле (+) и в августе (-). По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – содержание свободных аминокислот, мг/100 г сухой массы водорослей (по: Крупнова, Подкорытова, 1985)

Fig. 2. Dynamics of the main free aminoacids while *L. japonica* Aresch riping: а – glutaminic acid, б – asparaginic acid, в – threonine; thalluses forming sporogeneous tissue in July (+) and in August (-). X-axis – months; Y-axis – content of free aminoacids, Mg / 100 g dry weight of algae (Крупнова, Подкорытова, 1985)

При анализе слоевищ, остающихся в период массового спороношения все еще стерильными, было обнаружено, что синтез экстрактивных азотистых веществ идет у них еще медленнее и максимальное накопление свободной глютаминовой кислоты не превышает 1600 мг/100 г сухой массы (Крупнова, Подкорытова, 1985). Этого количества, судя по всему, недостаточно для формирования генеративной ткани, и такие растения остаются стерильными в сентябре и даже в октябре, когда у большинства представителей популяции уже завершается выход зооспор.

Изучая развитие культивируемых растений, мы установили, что на их морфогенез и размеры огромное воздействие оказывают условия выращивания. Так, растения из разреженных посадок, выращенные у поверхности воды, имели наибольшие размерно-весовые показатели, и, наоборот, в загущенных посадках на глубине 8–12 м они были более мелкими (Крупнова, 1987) и не были предрасположены к интенсивному раннему спорообразованию. Изменение условий выращивания, таким образом, позволяло управлять развитием растений и процессами спорообразования.

#### Влияние биогенных элементов и освещенности на спорообразование

Накопления аминокислот у ламинарии во многом зависит от содержания в воде биогенных элементов, главным образом азота и фосфора. При культивировании ламинарии для увеличения массы слоевищ обычно используются азотные удобрения с концентрацией азота 100 г/м<sup>3</sup>. При этом предпочтение отдается солям, содержащим азот в виде аммония (Hasegawa et al., 1960a, b; Финенко, 1977).

Для изучения воздействия биогенов на спорообразование водорослей нами была проведена серия экспериментов на водорослевой плантации в северном Приморье. В качестве опытных образцов на основе

морфологических признаков выбраны растения, предрасположенные к раннему созреванию.

В начале марта два горизонтальных каната плантации с второгодними слоевищами были подняты в поверхностный однометровый слой воды, наиболее благоприятный для роста ламинарии. В этом слое, как известно, наблюдается наибольшее волновое перемешивание, подносящее к слоевищам новые порции питательных веществ (Завалко, Хайлов, 1985). Здесь наблюдается высокая концентрация азотных соединений и фосфатов, особенно после сильного ветра (Степанов, 1974). Объясняется это тем, что биогены разлагающихся донных остатков адсорбируются на стенках воздушных и газовых пузырьков, которые выносятся в поверхностный слой и там высвобождают биогены (Зайцев, 1979).

В течение весеннего периода изучаемые слоевища характеризовались высокими темпами роста. К началу мая они имели среднюю длину 3 м и среднюю массу 1500 г. Средние показатели длины и массы растений, произраставших на глубине от 2 до 5 м, к этому времени составляли 2 м и 800 г.

В середине мая на 6 поднятых поводцах было произведено прореживание слоевищ. На каждом из них оставлено по 20 наиболее крупных короткочерешковых слоевищ, которые, как мы полагали, имели склонность к раннему созреванию. Два поводца из шести (40 слоевищ) далее подвергались подкормке, а остальные 4 поводца (80 слоевищ) служили контрольной группой.

Подкормка проводилась следующим образом. В лодку заливали раствор солей мочевины и фосфорнокислого натрия. Опытные поводцы с растущими на них слоевищами снимали с горизонтальных канатов, погружали в этот раствор на 30 мин и затем вновь вывешивали на горизонтальные канаты. Подкормка производилась 15 раз, ежедневно с 25 мая до 13 июня.

Затем один из опытных поводцов был помещен в мешок из холста, который в 6 раз, до 2000 лк, уменьшал освещенность. Оба поводца, без светового экрана (первый) и с ним (второй), оставались у поверхности воды еще 30 сут. После этого растения первого поводца разделили еще на две части. Одна из них в период с 13 по 17 июля подвергалась повторной пятикратной подкормке.

Результаты эксперимента проверялись 20 июля. Сравнивались растения, выросшие на поводцах, не подвергавшихся прореживанию (1), рядом на морском дне (2); на экспериментальных прореженных поводцах, не получавших подкормку (3), получавших ее однократно и росших со световым экраном (4), без него (5) и подкармливавшихся двукратно (6). В первом случае небольшие пятна спороносной ткани были обнаружены только у 16 слоевищ. Коэффициент покрытия (КП) ею пластин (определяемый как отношение суммарной площади спороносной ткани всех растений к общей площади поверхности пластин этих же растений) составлял 0,02. Во втором случае в изученной пробе было обнаружено 20 экз. со спороносной тканью. КП у них был также не высоким – 0,09, в третьем случае, на контрольных поводцах, он оказался равным 0,05.

Среди растений, подвергавшихся подкормке, наибольший КП – 0,4 – имели образцы, росшие без светового экрана и подкармливавшиеся дважды, в мае–июне и июле (6). Растения, не подвергавшиеся вторичной подкормке и росшие со световым экраном (4) и без него (5), характеризовались одинаковыми КП – 0,2. Примечательно, что во всех изучавшихся группах к концу эксперимента стерильные слоевища отсутствовали.



Несмотря на сходство КП у 4 и 5-й групп растений, вызревшие на них сорусы спорангиев различались формой и расположением. У образцов, не подвергавшихся затенению, спороносная ткань имела вид хаотично расположенных по всей пластине пятен; у образцов, подвергнутых затенению, она имела вид сплошной полосы, занимающей центральную часть и края пластины. У слоевищ, получавших двойную подкормку, площадь сорусов спорангиев была самой обширной.

Результаты проведенного эксперимента показали, что обильное потребление биогенов и низкая плотность произрастания приводят к возрастанию КП растений в 20 раз по сравнению с растениями, выросшими в менее благоприятных условиях марикультуры. Освещенность, как показал эксперимент, не оказывает на протекание процессов спорообразования такого большого влияния, как биогенная подкормка, однако условия затенения способствуют более правильному равномерному двустороннему развитию.

Полученные данные показывают, что искусственное выращивание ламинарии можно регулировать с помощью подкормок, прореживания, поднятия и опускания поводцов и добиваться при этом раннего созревания растений, высокой урожайности и определенного химического состава растений.

#### *Влияние водообмена на интенсивность спорообразования*

Многолетнее изучение процессов фертилизации у приморской популяции *L. japonica* показало, что спороносная ткань вначале формируется на вогнутой, вентральной, стороне пластины. Когда она достигает максимального развития, сорусы спорангиев начинают развиваться и на противоположной, дорзальной, стороне (Крупнова, 1984). При этом у растений из северного Приморья они занимают площадь, вдвое меньшую, чем на вогнутой стороне; у растений из среднего Приморья – только одну треть площади спороносной ткани на вентральной стороне, а в южном Приморье, в зал. Петра Великого, на выпуклой стороне пластины, у ее вершины, развиваются лишь небольшие спороносные пятна, причем не более чем у 30 % растений. У основного же количества растений (около 70 %) генеративная ткань развивается только на одной стороне пластины (см. таблицу).

Площадь покрытия пластин *L. japonica* спороносной тканью в период ее максимального развития в разных районах Приморья, %  
Area of *L. japonica* plates covered with sporogenous tissue in its maximum development in different regions of Primorye, %

Район	Вентральная сторона	Дорзальная сторона
Зал. Петра Великого	70	0–2
От мыса Поворотного до зал. Владимира	80–100	40–60
От зал. Владимира до мыса Золотого	80–100	30

Для определения скорости и особенностей распространения по пластине спороносного пятна у помеченных культивируемых растений в 1975 г. еженедельно обрисовывались контуры сорусов спорангиев. К поверхности пластины прикладывалась прозрачная бумага, на которую наносилась зарисовка, фиксировались дата и номер

образца. Данные, полученные для разных растений, усреднялись. Сопоставление усредненных разновременных данных позволило определить динамику процесса спорообразования. Схематически она показана на рис. 3.

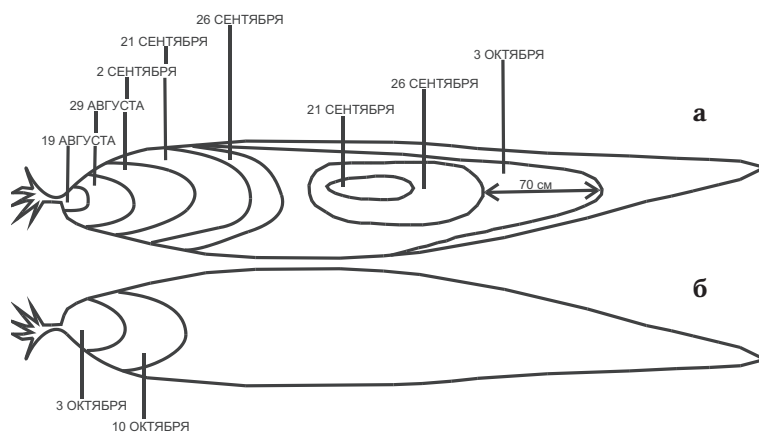


Рис. 3. Динамика распространения спорозонного пятна по пластине ламинарии: **а** – ventральная сторона слоевища, **б** – дорзальная сторона слоевища  
Fig. 3. Dynamics of sporogenous patch distribution on Laminaria plate:

**а** – thallus ventral side, **б** – thallus dorsal side

Аналогичная картина распространения спорозонной ткани на пластине ламинарии наблюдалась ежегодно с 1975 по 2000 г. Однако в 1981, 1991 и 2000 гг. в среднем Приморье слоевища ламинарии образовывали спорозонную ткань по “типу” ламинарии из южного Приморья – только на одной вогнутой стороне пластины. Судя по данным гидрохимической станции пос. Глазковка, содержание азота в морской воде в летний период 1981 г. в среднем Приморье было меньше, чем в 1980 г. (рис. 4).

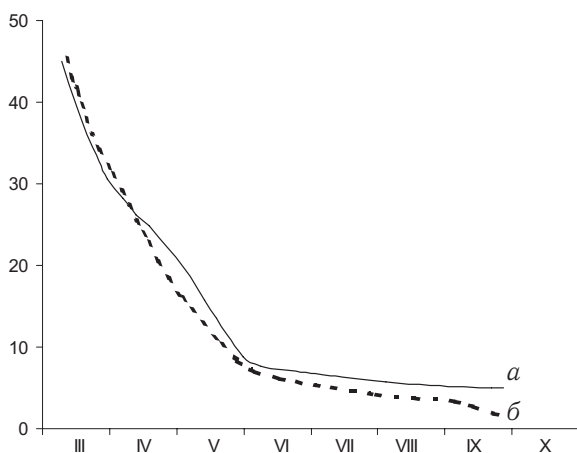


Рис. 4. Сезонные изменения концентрации нитратного азота в прибрежных водах среднего Приморья на глубине 6–10 м в 1980 (*а*) и 1981 (*б*) гг. По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат содержание  $\text{NO}_3^-$  (мкг/л)  
Fig. 4. Seasonal changes of nitrate nitrogen concentration in coastal waters of mid Primorye at the depth of 6–10 m in 1980 (*a*) and 1981 (*b*). X-axis – months, Y-axis –  $\text{NO}_3^-$  (mkg/l) content

Приведенные на рис. 4 различия, на первый взгляд, кажутся незначительными, однако, видимо, они были достаточными для снижения объемов спорообразования.

Одностороннее образование спорозонной ткани у ламинарии является следствием снижения скорости поступления к слоевищу биогенных элементов. Как известно, этому способствует активная гидродинамика. По-видимому, именно по причине ослабленного волнения у растений, произрастающих в малоприбойных бухтах второго порядка зал. Петра Великого, всегда происходит одностороннее образование спорозонной ткани. Предположение о значительном воздействии на развитие спорозонной ткани гидродинамического фактора подкрепляется тем, что в соседних прибойных районах залива, например у побережья о. Путятина, наблюдается двустороннее развитие спорозонной ткани.

Ослабленное спорообразование ламинарии в среднем Приморье в 1981, 1991 и 2000 гг. связано с ослаблением в эти годы приливного перемешивания прибрежных вод. Кроме того, в эти годы наблюдались подток к берегу относительно теплых олиготрофных мористых вод и разрывы струи Приморского течения (Зуенко, 1992, 1998). В итоге это определило недостаточное потребление биогенов и выразилось в снижении уровня воспроизводства популяции ламинарии в среднем Приморье.

Таким образом, проведенное нами изучение процессов спорообразования у *L. japonica* показывает, что растения, предрасположенные к раннему созреванию, имеют фенотипические морфологические признаки. Спорообразование начинается после максимального накопления свободных аминокислот, главным образом глутаминовой. Развитие растений и их вклад в общее воспроизводство популяции во многом определяются условиями произрастания: концентрацией биогенов, освещенностью, волнением воды. Регулирование этими факторами может как повышать урожайность плантаций марикультуры, так и влиять на динамику запасов естественно произрастающей ламинарии.

Проведенное исследование позволяет сделать еще один вывод, важный с точки зрения систематики рода: способ образования споронной ткани нельзя рассматривать как диагностический признак. Этот признак подвержен значительной возрастной, географической и экологической изменчивости. В последнее время появились публикации японских исследователей о том, что низкое содержание азота в морской воде приводит к сокращению площади развития споронной ткани (Mizuta et al., 1996, 1998, 1999), что созвучно результатам наших исследований и дает основание для пересмотра подходов к систематике бурых водорослей отечественными учеными.

*Автор выражает признательность д.б.н. В.П.Шунтову за критические замечания к рукописи и д.б.н. Н.Г.Клочковой за помощь в ее оформлении.*

### Литература

**Гайл Г.И.** Цикл развития и динамика зарослей японской ламинарии // Тр. ДВ ФАН СССР. – 1935. – Т. 1. – С. 275–286.

**Завалко С.Е., Хайлов К.М.** Выбор целевых функций и оценочных параметров при эксплуатации популяции морских макрофитов (на примере *Cystoseira crinita* (Desf.) // Биологические основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 193–206.

**Зайцев Ю.П.** Нейстон – биологический фактор воздействия на свойства воды в зоне гидросфера–атмосфера // Взаимодействие между водой и живым веществом: Сб. науч. тр. – М., 1979. – С. 21–25.

**Зуенко Ю.И.** Приливное перемешивание как фактор биопродуктивности дальневосточных морей // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. – Владивосток: ТИНРО, 1992. – С. 56–79.

**Зуенко Ю.И.** Элементы структуры вод северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 262–290.

**Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова А.П.** Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. – 110 с.

**Клочкова Н.Г., Березовская В.А.** Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 154 с.



**Крупнова Т.Н.** Изучение размножения ламинарии японской как биологической основы для ее культивирования // Мат-лы 7-й сессии Дальневост. науч. совета по проблеме охраны растительного мира: Сб. науч. тр. – Петропавловск-Камчатский: Камчатское книж. изд-во, 1982. – С. 62–63.

**Крупнова Т.Н.** Размножение ламинарии японской *Laminaria japonica* Agesch. – объекта марикультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВО РАН, 1984. – 26 с.

**Крупнова Т.Н.** К биотехнологии культивирования ламинарии японской в двухгодичном цикле // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1987. – С. 20–26.

**Крупнова Т.Н., Подкорытова А.В.** Морфобиологические группы *Laminaria japonica* Agesch. и их биохимические особенности // Раст. ресурсы. – 1985. – Вып. 2. – С. 210–215.

**Перестенко Л.П.** Водоросли залива Петра Великого. – Л.: Наука, 1980. – 232 с.

**Петров Ю.Е.** Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР // Раст. ресурсы. – 1973. – Т. 9, № 1. – С. 123–127.

**Петров Ю.Е.** Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Новости сист. низш. раст. – Л., 1974. – Т. 11. – С. 153–169.

**Подкорытова А.В.** Динамика некоторых свободных аминокислот ламинарии японской в процессе роста и образования репродуктивной ткани // Исслед. по технол. рыб. продуктов. – Владивосток: ТИНРО, 1980. – С. 53–57.

**Сарочан В.Ф.** Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1963. – Т. 49. – С. 115–136.

**Степанов В.Н.** Мировой океан. Динамика и свойства вод. – М.: Знание, 1974. – 255 с.

**Финенко З.З.** Адаптация планктонных водорослей к основным факторам океанической среды // Биол. океана. – 1977. – Т. 1. – С. 9–18.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. – 580 с.

**Hasegawa Y., Komaki S., Shibata M., Honma K.** Study of fertilizer application (urea) in the cultivation of *Laminaria*. 1. On the effect of the growth in the early development of growth in the early development of gametophytes and in young frond of *L. religiosa* Miyabe // Hokkusuji Ceppo. – 1960a. – Vol. 17, № 12. – P. 461–474.

**Hasegawa Y., Komaki S., Shibata M., Honma K.** Study of fertilizer application (urea) in the cultivation of *Laminaria*. 2. On the effect of the growth in frond of *L. religiosa* Miyabe // Hokkusuji Geppo. – 1960b. – Vol. 18, № 12. – P. 475–482.

**Крупнова Т.** Influence of hydrological condition on product of *Laminaria japonica* Aresh. in north-western part of the sea Japan // PICES. – 2001. – P. 109.

**Mizuta H., Maita Y., Yanada M., Hashimoto S.** Functional Transport of Nitrogen Compounds in the Sporophyte of *Laminaria japonica* // Fish. Sci. – 1996. – Vol. 62(2). – P. 161–167.

**Mizuta H., Hayasaki J., Yamamoto H.** Relation between Nitrogen Content and Sorus Formation in the Brown Alga *Laminaria japonica* Cultivated in Southern Hokkaido, Japan // Fish. Sci. – 1998. – Vol. 64(6). – P. 909–913.

**Mizuta H., Nimura K., Yamamoto H.** Inducible Condition for sorus Formation of the Sporophyte Discs of *Laminaria japonica* Areschough (Phaeophyceae) // Fish. Sci. – 1999. – Vol. 65 (1). – P. 104–108.

**Moksen A., Khaleafa A., Azab Y.** Correlation between free and conjugated amino acids in some marine algae during their vegetation grown and reproductive stages // Hydrobiol. Bull. – 1979. – Vol. 13, № 2. – P. 120–122.

*Поступила в редакцию 15.05.02 г.*