

О НЕКОТОРЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДАХ ЛАМИНАРИЙ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД

© 2008 г. Н.Г. Клочкова¹, А.Э. Кусиди²

¹ – Камчатский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии, Петропавловск-Камчатский 683000

² – Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский 683000

Поступила в редакцию 02.05.2007 г.

Окончательный вариант получен 01.08.2007 г.

Описана история изучения, морфология, экология, распространение и распределение в водах северо-западной Пацифики четырех массовых видов рода *Laminaria*: *L. longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana*. Обсуждаются результаты изучения сезонных изменений средних значений длины и массы их пластин в Авачинском заливе. Показано, что периоды максимального увеличения длины и максимального накопления массы, у разных видов не совпадают. Это способствует поддержанию высокого уровня продукции ламинариевых сообществ в прибрежных водах юго-восточной Камчатки.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Laminaria* с типовым видом *L. digitata* был описан Д.В. Ламуро в 1813 г. (Lamouroux, 1813). Позже при описании новых представителей ламинариевых из разных районов Мирового океана объем рода изменялся, уточнялся и дополнялся. После ряда открытий в области молекулярной филогении ламинариевых, выяснилось, что он не является гомогенным, поскольку кластер видов рода *Laminaria*, основанный на данных секвенирования ДНК, распадается на две большие группы (Boo et al., 1999; Cho et al., 2002; Druehl, 1968; Druehl et al., 1997). Это открытие еще требует своего осмысления, но вопрос о том делить ламинарию на два рода или нет, остается открытым. В настоящее время ведутся поиски устойчивых морфологических критериев, на основе которых можно было бы провести либо внутривидовое деление, или выделить самостоятельные роды. В связи со сказанным важное значение приобретают исследования, направленные на выяснение разных форм морфологической изменчивости видов, связанной с индивидуальными особенностями растений, их возрастом, фазой онтогенеза, местом и районом произрастания.

Представители рода *Laminaria* характеризуются сложной морфологической организацией таллома. Он состоит из хорошо развитой пластинчатой части, черешка и разных по морфологии органов прикрепления: ризоидов, ризомов или дисковидной подошвы. Пластина на стволике одна, цельная или рассеченная, без ребра, гладкая или морщинистая, с булями или без них. Анатомию видов характеризует отсутствие криптостом, дифференциация ткани на меристодерму, кору, промежуточный слой и сердцевину. В сердцевине практически всех представителей рода имеются трубчатые ситовидные клетки. Рост пластинчатой части слоевища осуществляется интеркалярной меристемой, расположенной в основании пластины. В ростовых процессах активно участвует меристодерма. Черешок и ризоиды увеличиваются с помощью диффузного роста.

Представители рода *Laminaria* имеют сложные дигенетические диплогапобионтные гетероморфные циклы развития. Их спорофитное поколение размножается с помощью зооспор, формирующихся в одногнздных спорангиях собранных в сорусы. Фертильные участки пластин ламинарий, образованные сорусами, более темные и толстые, чем вегетативные. Гаметофиты ламинарий имеют микроскопические размеры, оогамный половой процесс.

Внутриродовая систематика у ламинарий строится на особенностях строения пластины, черешка и ризоидов. В таксономических целях часто привлекаются анатомические признаки. Следует отметить, что их морфологические, и анатомические признаки характеризуется большой перекрываемостью. Дело осложняется еще и тем, что некоторые виды рода могут давать гибридные формы, идентификация которых невозможна.

Ревизию видов рода *Laminaria* в дальневосточных морях России провел Ю.Е. Петров (1975). Однако его многогранная работа не содержит данных о сроках вегетации, сезонном и возрастном развитии видов, обитающих в северных районах Пацифики. Учитывая важность этих сведений для решения вопросов организации промысла ламинарии у камчатского побережья, им было уделено особое внимание при изучении видов *L. longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana*, являющихся наиболее массовыми в этом районе дальневосточного побережья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Свои исследования авторы проводили в разных районах восточного побережья Камчатки, у Северных Курильских и Командорских островов в период 2000-2005 гг. основной материал был собран в Авачинском заливе в 2001-2004 гг. Там были проведены сезонные сборы водорослей, позволившие выявить некоторые особенности сезонного развития видов и сроки их жизни. Частично данные по этим вопросам опубликованы (Кусиди, 2006; Саушкина, Ключкова, 2006). Методы сбора и камеральной обработки материала описаны в работах Т.Н. Королевой (2004) и Л.Н. Саушкиной (2006), посвященных изучению *L. bongardiana*.

Морфометрическая обработка собранных качественных и количественных проб проводилась как в лаборатории, так и во время экспедиции непосредственно на борту судна или на берегу. В начале растения, входящие в одну пробу разбирали по видам, далее – по возрастным группам. В обрабатываемые выборки входили одновозрастные представители всех упомянутых выше видов. Каждый вид был представлен 60-90 образцами, а количество растений в возрастных группах у разных видов было не меньше 15 чаще всего от 20 до 45 экземпляров. У всех собранных образцов были определены длина и масса пластин.

В настоящем исследовании в более полном объеме приводится сравнительная характеристика сезонного развития двухлетних представителей разных видов. При этом обсуждаются только помесечные изменения средних показателей длины и массы пластинчатой части слоевища, дающей наибольшую продукцию и подвергающейся в течение вегетационного сезона наибольшим морфологическим изменениям. Полученные данные позволяют определить как общие закономерности сезонных изменений изучаемых показателей, так и их видоспецифичность. Сравнение особенностей вегетации разных видов, кроме того, позволяет говорить о стратегии использования ламинариевыми ресурсами среды при их совместном произрастании.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводятся результаты изучения указанных представителей рода. Диагнозы видов дополнены историей их изучения, обзором таксономических проблем, связанных с их внутривидовой дифференциацией.

Laminaria longipes Bory – ламинария длинноногая (рис. 1).

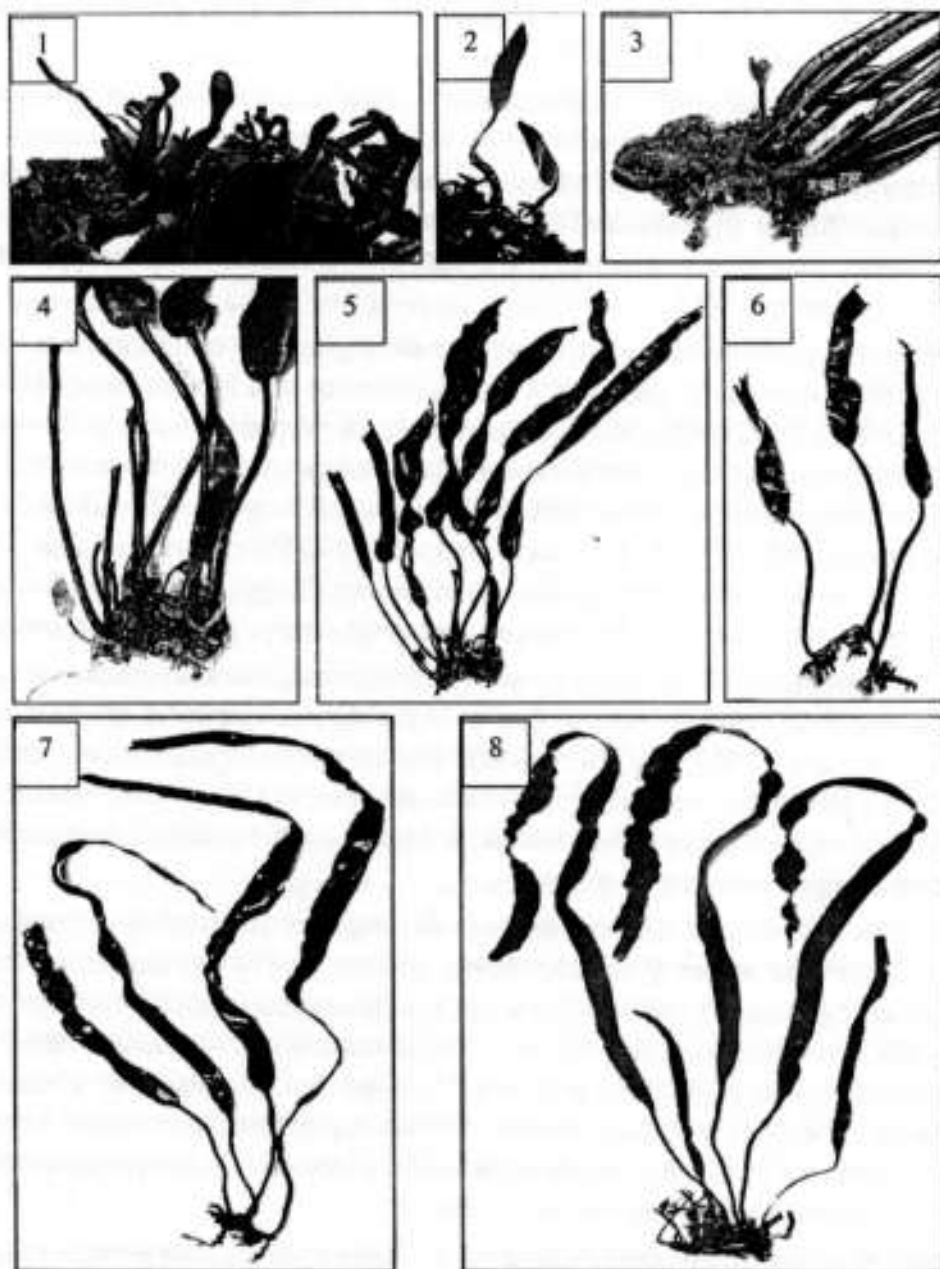


Рис. 1. Внешний вид разновозрастных образцов *Laminaria longipes*: ювенильные растения (1-4); растения первого года жизни (5-6); растения второго года жизни (7); растения третьего года жизни (8).

Fig. 1. Habit of *Laminaria longipes* specimens of different age: juvenile plants (1-4), plants of first year old (5-6); plants of second year old (7); plants of third year old (8).

Bory, 1826, p. 189; J. Agardh, 1848, p. 133; Kützing 1849, p. 574; Areschoug, 1883, p. 15; Kjellman, 1889, p. 43; Setchell, 1899, p. 591; Setchell, Gardner, 1903, p. 260; 1925, p. 597;

Yendo, 1909, p. 125; Okamura, 1928, p. 53; 1933, p. 88; 1936, p. 251; Зинова, 1933, с. 24; 1940, с. 196; 1954, с. 378; Miyabe, Nagai, 1932, p. 196; 1933, p. 86; Miyabe, in Okamura, 1936, p. 288; Nagai, 1940, p. 67; Tokida, 1954, p. 114; Druehl, 1970, p. 239; Markham, 1972, p. 154; Петров, 1974, с. 157; Lindstrom, 1977, p. 68; Ключкова, Березовская, 1997, с. 65. *Laminaria saccharina* в *angustifolia* Postels et Ruprecht, 1840, p. 10; *Lessonia repens* Ruprecht, 1850, p. 232; *Laminaria ruprechtiana* Le Jolis, 1855, p. 71; *Arthrothamnus A. longipes* J. Agardh, 1867, p. 26; De Toni, 1895, p. 370.

История изучения. Вид был описан французским альгологом Сан-Винсентом Бори (Bory, 1826) по материалам, собранным у Алеутских островов. К нему он отнес ламинарию с узкими длинными пластинами, отрастающими от ризомов. Идентификация *L. longipes* в дальнейшем не вызывала особого сомнения и, начиная с исследований Сан-Винсента Бори, она уже упоминается в альгологических сводках разных авторов (J. Agardh, 1848; Kützinger, 1849).

Несмотря на своеобразное морфологическое строение, объем вида и его родовая принадлежность понимались по-разному. Так А. Постельс и Ф.И. Рупрехт (1840) относили *L. longipes* к *L. saccharina* в *angustifolia*. Определенные затруднения Ф.И. Рупрехт имел с определением ее образцов из Охотского моря. Судя по всему, он изучал растения, собранные у западной Камчатки и назвал их *Lessonia* (vel *Laminaria*) *repens*. Изучение *L. longipes* и анализ ее описания в работе Ф.И. Рупрехта (Ruprecht, 1850) позволило В.А. Сетчеллу и Н.Л. Гарднеру (Setchell, Gardner, 1903), а позже М. Нагаи (Nagai, 1933) и Ю. Токиде (Tokida, 1954) понять, что описанная Ф.И. Рупрехтом *Lessonia repens* к *Laminaria longipes*.

До второй половины позапрошлого века систематика ламинариевых была еще слабо разработана, поэтому *L. longipes* относили к *L. ruprechtiana* (Le Jolis, 1855) и даже к роду *Arthrothamnus* (J. Agardh, 1867; De Toni, 1895). Только после исследований Ф.Р. Чельмана (Kjellman, 1889) она уже описывалась всеми авторами как *L. longipes*. Ниже после цитирования работ, содержащих описание вида, приводятся сведения, полученные нами в ходе его изучения в прикамчатских водах.

Морфология. Слоевище 220 см длины, состоит из пластины, черешка и органов прикрепления. Пластина имеет узко-линейную форму, до 195 см длины и 7 см ширины, кожистая, упругая, с ровным краем гладкой без булей и складок поверхностью. Основание пластины от узко-клиновидного до округло-клиновидного у молодых растений и округлое или широко-клиновидное у зрелых растений. Цвет растений варьирует в зависимости от возраста и сезона от оливково-зеленого или светло-коричневого в первой половине года, особенно у молодых растений до темно-коричневого осенью. Текстура пластины жесткая практически весь период жизни, кроме ювенильного.

Для данного вида характерно сохранение пластин прежних лет вегетации, в результате чего пластинчатая часть растений состоит из разновозрастных участков. Самый старый ее участок всегда расположен в верхней, а самый молодой – в нижней, причерешковой части. Разновозрастные участки пластины отделены друг от друга более или менее заметными перетяжками. Двухлетние растения имеют одну перетяжку, трехлетние – две.

Черешок до 38 см длины, 0,8 см в поперечнике, вальковатый по всей длине и слегка уплощается только в месте соединения с пластиной. У растений всех возрастов он упругий,

гибкий, более темного, чем пластина, цвета. Органами прикрепления являются ризомы – корневищеподобные стелющиеся столоны, которые очень плотно прикрепляются к субстрату.

Спороношение. Спороносная ткань развивается на обеих сторонах пластины. Сорусы спорангиев располагаются на пластине без особого порядка, широкими сливающимися мазками. Они обычно развиваются на растениях, возраст которых не менее 1,5 лет, чаще всего на пластинках, появившихся в предыдущие годы. Площадь сорусов достаточно ограничена, что предохраняет пластину растений от разрушения после высыпания зооспор. Наличие ризом обуславливает возможность активного вегетативного размножения, при котором от стелющихся столонов отходят новые растения. Продолжительность жизни *L. longipes* в Авачинском заливе 3 года, у Командорских и северных Курильских островов чаще всего 2 года. О возрасте растений легче всего судить по количеству перетяжек на пластине и числу колец в нижней трети черешка.

Вид хорошо отличается от других представителей рода длинной узкой, не пересекающейся на продольные разрывы пластиной, наличием перетяжек на пластине и ризомами. Из всех известных для мировой флоры представителей рода *Laminaria* его можно спутать только с *L. sinclairii* (Harv.) Farl., Anders. et Eaton, распространенной у Тихоокеанского побережья Северной Америки, в том числе у Алеутских островов и Аляски. Последний отличается от *L. longipes* наличием в черешках слизистых ходов (Mondragon, Mondragon, 2003). У *L. longipes* они отсутствуют.

Формы вида. Несмотря на достаточно устойчивую однообразную морфологию *L. longipes* свойственно формообразование, которое связано с экологической и географической изменчивостью. Все известные к настоящему моменту формы вида *L. longipes* описаны японскими авторами, изучавшими флору Курильских островов и Сахалина. Для их выделения использованы такие признаки, как ширина пластины и форма ее основания, длина черешка. Всего для вида известно 4 формы: *f. angustifolia* (P. et R.) Miyabe et Nagai; *f. linearis* Miyabe et Nagai; *f. latifolia* Yamada; *f. longipes* Miyabe et Tokida.

Распространение. *L. longipes* встречается в умеренных водах Тихого океана у азиатского и американского побережий. В азиатской части ареала она распространена от Анадырского залива до юга восточной Камчатки, вдоль Командорских и Курильских островов вплоть до о. Итуруп. Краем ареала заходит на охотоморское побережье о. Сахалин. В Охотском море вид встречается у западной Камчатки от м. Лопатка до зал. Камбальный включительно. У американского побережья *L. longipes* распространена вдоль Алеутских островов, юга Аляски, вдоль материкового побережья от Британской Колумбии до северной границы штата Вашингтон (Setchell, 1899; Setchell, Gardner, 1903; 1925; Druehl, 1970; Lindstrom, 1977).

Экология и распределение. *L. longipes* приурочена к прибойным участкам побережья. Благодаря способности к вегетативному размножению и образованию чрезвычайно плотных дернин, обтекаемости и упругости слоевищ, она способна выдерживать значительную гидродинамическую нагрузку. В прикамчатских водах вид образует заросли на литорали и сублиторали до глубины 20 м. Глубоководные образцы обычно крупнее, у них до начала осени почти целиком сохраняются прошлогодние пластины.

На юго-западной Камчатке, в районе м. Лопатка – м. Камбальный, *L. longipes* растет от нижнего горизонта литорали до верхней сублиторали. В Авачинском и Кроноцком заливах на глубине 0,5-2,5 м образует клоновые дернины с плотностью 30-40 экз./м², биомассой свыше 3,6 кг/м². Здесь ее зарослям часто сопутствует *Arthrothamnus bifidus*. В Беринговом море *L. longipes* опускается на глубину 12-17 м и образует заросли с биомассой до 5,6 кг/м².

На Командорских островах она поднимается на литораль, образует небольшие дерновины густых зарослей с мощными ризомами. Предельные значения биомассы для о. Медного составляют 36 кг/м², а средние – 5,8 кг/м² (Кусакин, Иванова, 1995). Для о. Беринга, судя по нашим данным, вид образует очень плотные дернины, до 200 экз. (с учетом ювенилов) на площади 200 см². Общая масса этих растений составляла 1,16 кг. При пересчете на 1 м² биомасса вида достигает 60 кг. Зарослям *L. longipes* здесь часто сопутствует *Alaria angusta*.

Laminaria dentigera Kjellman – ламинария зубчатая (рис. 2).

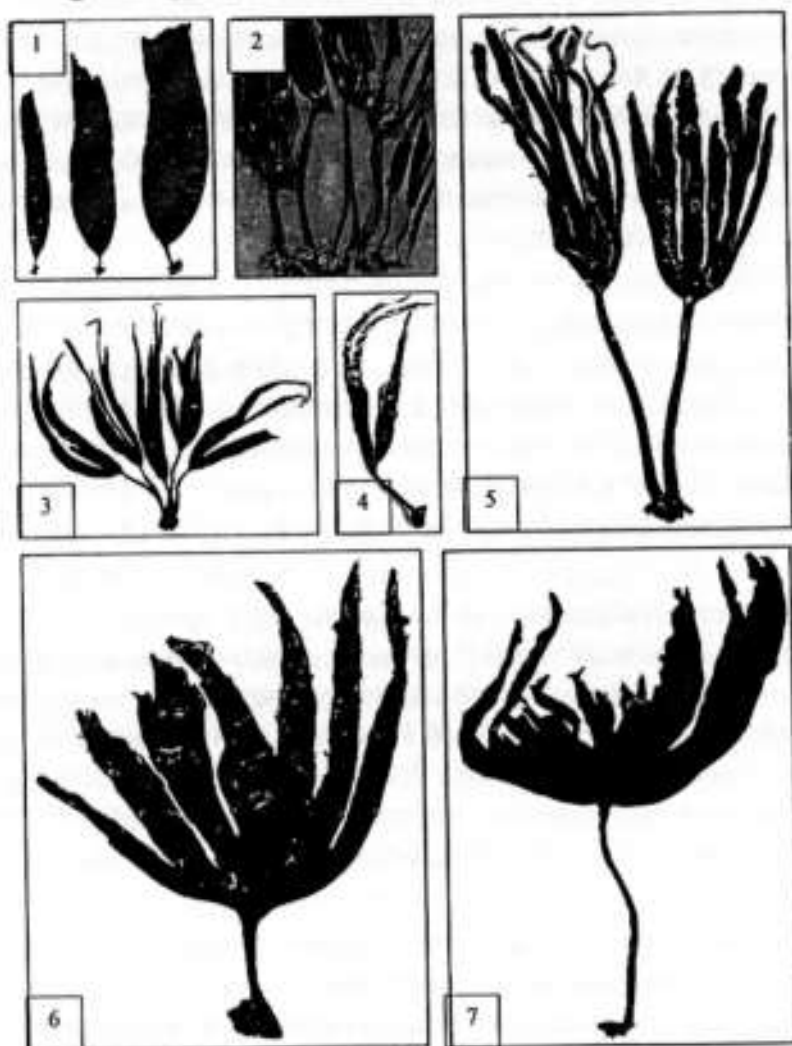


Рис. 2. Внешний вид разновозрастных образцов *Laminaria dentigera*: ювенильные растения (1); разновозрастные растения (2); растения первого года жизни (3-4); растения второго года жизни (5); растения третьего года жизни (6); растения четвертого года жизни (7).

Fig. 2. Habit of *Laminaria dentigera* specimens of different age: juvenile plants (1), plants of different age (2); plants of first year old (3-4); plants of second year old (5); plant of third year old (6); plant of fourth year old (7).

De Toni, 1895, p. 342; Yendo, 1909, p. 124; Setchell, Gardner, 1903, p. 259; 1925, p. 604; Setchell, 1912, p. 151; Miyabe, 1928, p. 955; Miyabe, Nagai, 1932, p. 202; 1933, p. 90; Зинова, 1933, p. 19; Okamura 1936, p. 256; Nagai, 1940, p. 82; Tokida, 1954, p. 120; Druehl 1968, p. 546; 1970, p. 239; McRoy C.P., et al. 1971, p. 8; Rosenthal, Barilotti, 1974, p. 12; Abbott, Hollenberg, 1976, p. 229; Lindstrom, 1977, p. 68; Ключкова, Березовская, 1997, с. 68. *Hafgygia andersonii* Areschoug, 1883, p. 3; *H. bongardiana* f. *normalis*, Areschoug, 1883, p. 5, pro p.; *Laminaria andersonii* Eaton ex Farlow. Smith 1944 p. 137; *L. corbata* Dawson 1950, p. 153; *L. platymeris* De la Pylaie, 1929; Kawashima 1993, p. 86; *L. setchellii* Silva 1957, p. 42; *L. digitata* auct. non Kjellman, 1898: Зинова, 1940, с. 195; Субботина, 1969, с. 25; Кусакин, 1956, с. 102; А. Зинова, 1959, с. 153.

История изучения. Вид был описан Ф.Р. Чельманом (Kjellman, 1889), по образцам собранным у о. Беринга (Командорские острова). К нему он отнес растения, с длинными плотными черешками, крупными рассеченными пластинами. Выделение вида в качестве самостоятельного таксона было принято всеми современниками Ф.Р. Чельмана. Под этим названием он и цитировался в их работах (De Toni, 1895; Yendo, 1909; Setchell, 1912; Setchell, Gardner, 1903, 1925).

Предварительно образцы *L. dentigera*, собранные в Беринговом море, Д. И. Аресшуг в своей фикологической сводке (Areschoug, 1883) отнес к разным видам рода *Hafgygia*: *H. andersonii* и *H. bongardiana* f. *normalis*. У северо-американского побережья *L. dentigera* описывалась под разными названиями: *L. platytoba* (De la Pylaie, 1825) (*nomen nudum*), *L. platymeris* (De la Pylaie, 1829), *L. cordata* (Dawson, 1950), *L. setchellii* (Silva, 1957).

До ревизии ламинариевых водорослей дальневосточных морей России Ю.Е. Петрова (1974, 1975) *L. dentigera* в отечественной литературе упоминалась под названием *L. digitata* Kjellm. (Зинова, 1933, 1940; А. Зинова, 1959, Кусакин, 1956; Субботина, 1969). После публикации работы по дальневосточным видам рода ламинария (Петров, 1974) за ней утвердилось название, данное Ф.Р. Чельманом.

Но, если принять во внимание, что Б. Де-ля-Пиль описал *L. platymeris* раньше, чем Ф.Р. Чельман *L. dentigera*, то следует признать, что валидным названием описываемого нами вида является *L. platymeris*. Однако, без изучения типовых образцов последнего вида мы предпочитаем придерживаться традиционной точки зрения и вслед за Ю.Е. Петровым (1974, 1975) называть его *L. dentigera*.

Морфология. Слоевище спорофита до 300 см длины состоит из пластины, черешка, и органов прикрепления. Пластина имеет широко-овальную форму, до 190 см длины и 100 см ширины, толстая, кожистая, блестящая, упругая, с ровным краем, рассеченная на ремневидные лопасти от верхушки почти до основания. Разрывы на пластине имеют характерную щель, в результате чего противоположные поверхности пластин заходят и накладываются одна на другую.

Основание пластины у зрелых растений от ширококлиновидного до широкоовального и у молодых сердцевидное или почковидное. Цвет растений варьирует в зависимости от возраста и сезона от оливково-зеленого до светло-коричневого в первой половине года, особенно у молодых растений и до темно-коричневого к концу года. Текстура пластины плотная практически весь период жизни.

Черешок длинный, до 106 см в длину, до 5 см в поперечнике у самых крупных командорских экземпляров, вальковатый по всей длине и слегка уплощается в самой верхней части. У молодых растений он упругий, гибкий, такого же цвета что и пластина, у зрелых плотный, в средней части слегка раздут, более темного цвета. Органы прикрепления – ризоиды. Они очень мощные, разветвленные, расходятся почти перпендикулярно от черешка во все стороны, плотно прилегают к грунту.

Спороношение. Сорусы спорангиев начинают развиваться в нижней части пластины и неравномерно распространяются вверх по ее ремневидным лопастям. На одной из сторон пластины они начинают развиваться раньше, и их очертания на обеих сторонах обычно не совпадают. В осенний период спороносная ткань расположена на всей поверхности пластины, кроме небольшой причерешковой зоны.

L. dentigera является одним из самых долгоживущих представителей рода на российском Дальнем Востоке и живет до 7 лет. Мы в разных районах исследования находили растения в основном в возрасте 3-5 лет. Немногие из изученных нами растений были видимо еще старше, они имели очень крупные полые черешки, поэтому точно определить их возраст было невозможно.

Формы вида. В научной литературе встречаются описания нескольких форм вида. Однако анализ этих данных показывает, что четких критериев их выделения не существует и, скорее всего под разными формами различные авторы описывали растения разных возрастов. Кроме типовой формы для *L. dentigera* известны *f. brevipes* S. et G. и *f. longipes* S. et G.

Распространение. Вид распространен в умеренных водах Тихого океана у берегов Азии и Америки. У азиатского берега он встречается от Мечегменской губы до юго-восточной Камчатки вплоть до м. Лопатка, вдоль островов Курильской гряды, северо-западного и юго-западного Сахалина. Очень ограниченно он проникает в Японское море и растет там только в районе холодно-водного пятна Макарова, формируемого за счет подъема холодных глубинных вод Япономорской водной массы у п-ова Крильон. У американского побережья он встречается вдоль Алеутских островов и Аляски до бух. Якутат.

Экология и распределение. В районах, охваченных нашими исследованиями, *L. dentigera* распространена не равномерно и нигде не является абсолютным доминантом. Ее промысловые заросли имеются только у Командорских островов, там она поднимается к нижней границе литорали или даже выходит в ее нижний горизонт. В остальных районах она встречается гораздо реже, не образует самостоятельных скоплений. На глубинах 3-12 м у открытых и полузащищенных участков побережья она сопутствует *L. longipes*, *Arthrothamnus bifidus* или *Thalassiophyllum clathrus*. В прикамчатских водах *L. dentigera* иногда образует узкую полосу самостоятельных зарослей у нижней границы фитали, при этом плотность вида не превышает 1-5 экз./м², а биомасса – 0,8 кг/м². Судя по литературным данным, *L. dentigera* является одним из наиболее глубоководных видов ламинариевых и опускается до глубины 32 м (Гусарова, 1975). В местах с особенно сильным прибоем пластины отвегетировавших растений разрушаются почти до основания. Тогда на месте произрастания растений остаются только черешки с мощными ризоидами, сцепленными с грунтом. Постепенно они отрываются от субстрата и поступают в береговые выбросы.

Laminaria yezoensis Miyabe – ламинария йезоенская (рис. 3).

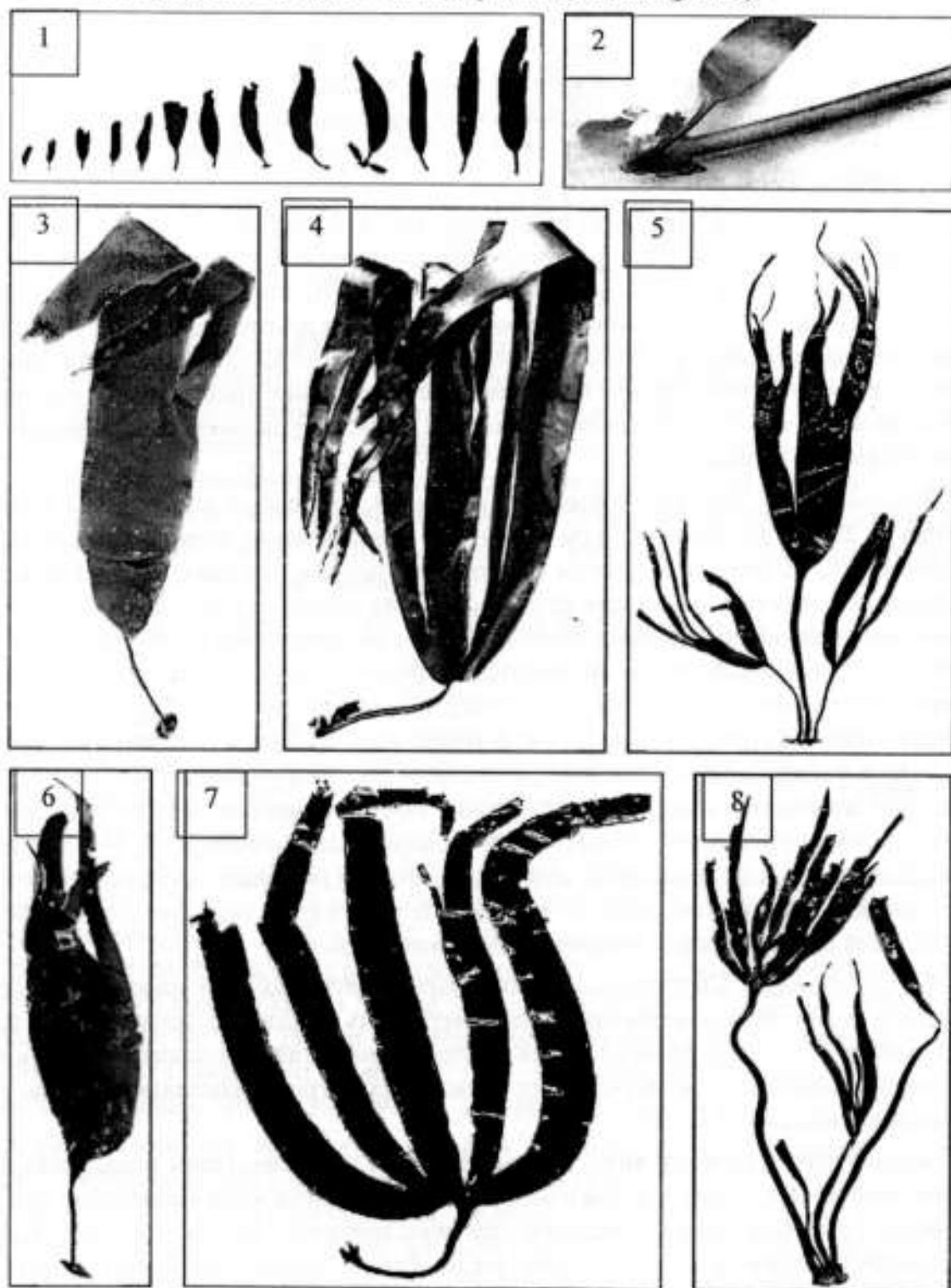


Рис. 3. Внешний вид разновозрастных образцов *Laminaria yezoensis*: ювенильные растения (1-2); растения первого года жизни (3, 6); растения второго года жизни (4); разновозрастные растения на одной подошве (5); растения третьего года жизни (7); растения четвертого года жизни (8).

Fig. 3. Habit of *Laminaria yezoensis* specimens of different age: juvenile plants (1-2); plants of first year old (3, 6); plants of second year old (4); plants of different age having common discoid holdfast (5); plant of third year old (7); plant of fourth year old (8).

Okamura, 1901, p. 254; 1902, p. 133; 1916, p. 174; Miyabe, Nagai, 1933, p. 90; Yamada, 1935, p. 18; Kawabata, 1936, p. 205; Nagai, 1940, p. 83; Druehl 1970, p. 240; Johansen, 1971, p. 68; Lindstrom, 1977, p. 70; Kawashima, 1993, p. 82; O'Clair et al., 1996, p. 45; Ключкова, Березовская, 1997, с. 64. *Laminaria palmaeformis* Okamura, 1928, p. 53, pl. XIV; Arwidsson, 1932, p. 153, цит. по Nagai, 1940; *L. solidungula* J. Ag. auct. non Agardh: Saunders, 1901, цит. по Lindstrom, 1977; Setchell, Gardner, 1903, p. 260, цит. по Lindstrom, 1977; *L. personata* Setchell, Gardner, 1925, p. 599.

История изучения. Вид был описан японским альгологом К. Миябе (Miyabe, 1902) по материалам собранным у северо-восточного побережья Хоккайдо. Несколько позднее этот вид был описан еще раз К. Окамура (Okamura, 1928) под названием *palmaeformis*. В последующих работах он фигурировал то под одним, то под другим названиями. В некоторых случаях этот вид идентифицировали как *L. solidungula*. Скорее всего, за него могли принимать молодые, не рассеченные образцы *L. yezoensis*, не сбросившие прошлогодней пластины. В целом же диагностика вида не вызывает сомнения, поскольку он имеет хорошо выраженные морфологические особенности.

Морфология. Слоевище состоит из пластины, черешка и дисковидной подошвы. Пластина до 200 см длины и до 50 см ширины. С основанием от широко клиновидного до сердцевидного. Пластина в зрелом состоянии упругая, гладкая, рассечена на 5-10 ремневидных лопастей, (наиболее старые растения обычно имеют до 17 лопастей). В молодом возрасте пластина может быть цельной, с щелевидными перфорациями или без них. Черешок длинный, до 50 см высоты, в средней части утолщается, уплощается, расширяется и плавно переходит в пластину. Прикрепление к грунту осуществляется округлым базальным диском, цельным или лопастным, до 8 см в поперечнике. Из одного диска могут расти сразу несколько одновозрастных или разновозрастных растений. Неизвестно возникают они при прорастании зигот, развивающихся на подошве, или образуются вегетативным путем, как, например, вертикальные побеги у *L. longipes*. Иногда нам попадались образцы *L. yezoensis*, на подошве которых развивались ювенильные образцы того же вида, имеющие собственную подошву. В этом случае подошва старого растения служила лишь субстратом для развития более молодого.

Спороношение. Спороносная ткань формируется по всей пластинчатой части слоевища. К осени она заполняет почти всю поверхность пластины с одной или двух сторон, в зависимости от условий произрастания и возраста растений. Продолжительность жизни *L. yezoensis* у Командорских и северных Курильских островов составляет 3 года, у юго-восточной Камчатки – 4 года.

Формы вида. Данному виду, как и остальным представителям рода, свойственны сезонная, возрастная, экологическая изменчивость. Она выражается в изменении линейных параметров, пропорций длины черешка и пластины, ширины и формы пластины. Однако во всех районах обитания вид имеет характерный облик и хорошо опознается. Возможно, в связи с этим формы вида для него не описывались.

Распространение. Вид обитает в умеренных водах Тихого океана у Азии и Северной Америки. У азиатского побережья, он встречается от Олоторского залива до м. Лопатка и у Командорских островов. Далее вдоль Курильских островов он доходит до о. Кунашир,

заходит на охотоморское побережье о. Сахалин и проникает на север о. Хоккайдо (Nagai, 1940). У материкового побережья Охотского моря вид имеет ограниченное распространение и встречается на юге западной Камчатки от м. Лопатка до м. Камбальный. У американского побережья распространен на островах Алеутской гряды и у северной Аляски (Saunders, 1901; Setshell, Gardner, 1903; 1925; Druehl, 1970; Johansen, 1971; Lindstrom, 1977; O'Clair et al., 1996).

Экология и распределение. В прикамчатских водах *L. yezoensis* произрастает по всему району исследования, но ни на одном из участков побережья, кроме средних Курильских островов (о. Симушир и о. Уруп), не является доминантом или субдоминантом растительности.

Чаще всего *L. yezoensis* встречается с *L. bongardiana*. С другими видами ламинариевых она ассоциирована гораздо реже или не встречается вовсе. Предпочитает селиться на жестких неподвижных грунтах, у открытых побережий на глубинах 3-10 м. У юго-восточной Камчатки *L. yezoensis* растет вдоль всего побережья до глубины 17 м, чаще 4-15 м. В б. Вилучинской (Авачинский залив) на глубине 7-8 м ее биомасса достигает 6,4 кг/м² при проективном покрытии 40%. У о. Медного (Командорские острова) предельные значения биомассы для *L. yezoensis* достигают 22 кг/м², при ее средних значениях – 17 кг/м² (Кусакин, Иванова, 1995).

***Laminaria bongardiana* P. et R.** – ламинария Бонгарда (рис. 4).

Kjellman, 1889, p. 43; Saunders, 1901, p. 40; Setshell, Gardner, 1903, p. 254; Lindstrom, 1977, p. 46; O'Clair et al., 1996, p. 46; Mondragon, Mondragon, 2003, p. 45; Клочкова, Березовская, 1997, с. 70. *Hedophyllum subsessile* (Aresh.) Setch., Setshell, Gardner, 1903, p. 263; *H. spirade* Yendo, 1903, p. 165; Okamura, 1928, p. 54; *Laminaria bullata* Kjellman, 1889, p. 46; Setshell, Gardner, 1903, p. 257; *L. cuneifolia* J. Ag., Setshell, Gardner, 1925, p. 600; *L. ensiformis* Ag., Arwidsson, 1932, p. 18; *L. groenlandica* Rosenv., Druehl, 1968, p. 542, цит. по Петров, 1972, с. 55; *L. nigripes* J. Ag., Kjellman, 1889, p. 45; *L. platymeris* De la Pyl. auct. non De la Pyl., 1829, p. 52; Setshell, Gardner, 1925, p. 605 pro. parte; Nagai, 1940, с. 83; *L. subsimplex* Miyabe, Nagai, 1933, p. 89; *L. taeniata* Postels et Ruprecht, 1840, p. 10; Kützing, 1849, p. 576; Miyabe, Nagai, 1940, p. 80; Okamura, 1901, p. 255; Miyabe in Okamura, 1936, p. 289; *Streptophyllum spirale* (Yendo) Miyabe, Nagai, 1940, p. 96; *Artrothamnus bongardianus* J. Agardh, 1867, p. 28; De Toni, 1895, p. 370; *Hafgygia bongardiana* f. *furcata* Areschoug, 1883, p. 5; *H. bongardiana* f. *subsessilis* Areschoug, 1883, p. 5; *Hedophyllum bongardianum* Yendo, 1914, p. 269; Okamura, 1901, p. 265; 1916, p. 168; Miyabe, Nagai, 1932, p. 194; 1933, p. 94.

История изучения. Этот вид был описан А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом (Постельс, Рупрехт, 1840) по образцам собранным в Авачинском заливе (Камчатка). История изучения этого вида, пожалуй, самая драматичная. Неопределенность в понимании объема вида, наблюдавшаяся достаточно долгое время была связана с огромным его полиморфизмом. Он в свою очередь определяется наложением друг на друга разных форм изменчивости: экологической, географической, сезонной и возрастной, что приводит к тому, что в разных экологических условиях разновозрастные представители вида выглядят по-разному, разные они и в разных географических районах.

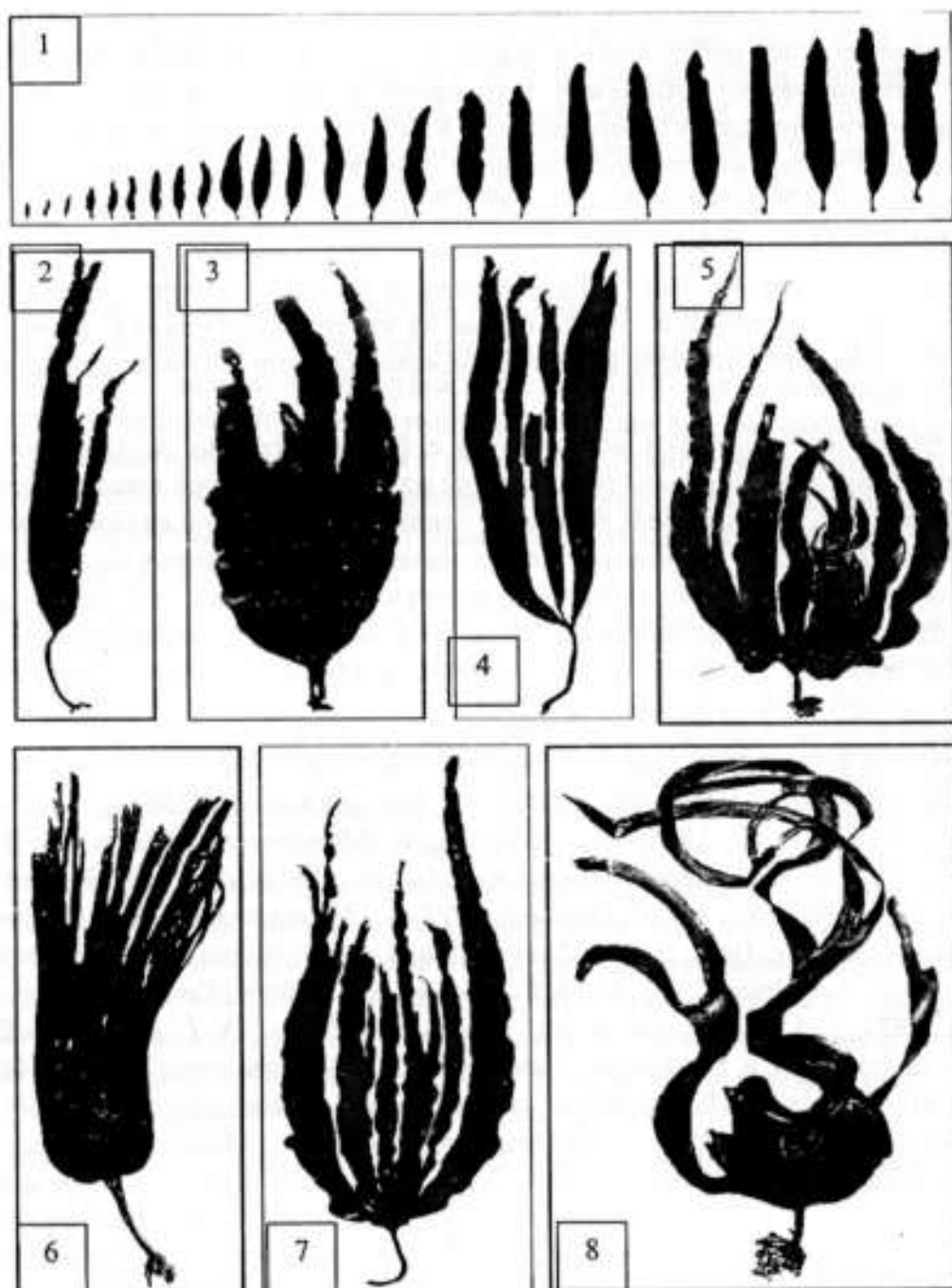


Рис. 4. Внешний вид разновозрастных образцов *Laminaria bongardiana*: ювенильные растения (1); растения первого года жизни (2-4); растения второго года жизни (5-6); растения третьего года жизни (7-8).

Fig. 3. Habit of *Laminaria bongardiana* specimens of different age: juvenile plants (1); plants of first year old (2-4); plants of second year old (5-6); plant of third year old (7-8).

После описания вида, сделанного А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом, еще достаточно долгое время дискутировался вопрос о его родовой принадлежности. Формы вида *bifurcata*, *sessilis*, *subsessilis* некоторыми авторами описывались как самостоятельные виды, входящие в состав родов *Hafgygia*, *Hedophyllum* и *Streptophyllum* (Areschoug, 1883; Setchell, Gardner, 1903; Yendo, 1903; Okamura, 1928; Miyabe, Nagai, 1932). Многие авторы признавали принадлежность изучаемых ими растений *L. bongardiana* к роду *Laminaria*, но относили их

к другим видам. Так Я.Г. Агард (Agardh, 1867) образцы определенного морфологического типа с более плотными темными стволиками и слабо рассеченными пластинами относил к *L. nigripes* и *L. cuneifolia*. Позднее японские ученые, изучавшие ламинариевую флору Курильских островов (Miyabe, Nagai, 1933), отнесли *L. bongardiana* к *L. subsimplex*.

Определение объема вида усложнялось наличием у ювенильных и молодых растений, имеющих удлиненную форму, двурядных, четко выраженных булей, а у растений из слабо прибойных мест – множественных, беспорядочно разбросанных булей. В одних случаях исследователи, изучавшие гербарные и нативные материалы, видели длинночерешковые растения, в других почти сидячие или с очень короткими черешками. Определение систематического положения этих растений усложнялось также тем, что они имели огромное морфологическое сходство с представителями рода *Hedophyllum*, описанного В.А. Сетчелом для североамериканской флоры.

Морфология. Слоевище спорофита до 540 см длины, 90 см ширины. Пластина цельная или рассеченная на 2-15 (32) ремневидных лопасти. Разрывы пластины заканчиваются на разной высоте от основания пластины, иногда почти целиком рассекают пластину. Рассечения, расположенные в центральной части пластины, могут разрывать ее причерешковую часть. Основание пластины клиновидное, овальное, реже сердцевидное. Поверхность гладкая, иногда с булями, которые особенно хорошо выражены у молодых растений и образцов, обитающих в определенных условиях. Були расположены неправильными рядами или беспорядочно. Пластина плоская или слегка свернута по спирали вместе с верхушкой черешка. Ее разрывы значительно отличаются от таковых у *L. dentigera* и *L. yezoensis*. На их нижнем конце вентральная и дорсальная поверхности пластины не налегают друг на друга. Формирующиеся при этом лопасти практически всегда бывают несколько расставлены друг от друга.

Черешок, вальковатый, слабо сдавленный или даже слегка уплощенный в верхней трети, гибкий, равномерно толстый или слабо увеличивающийся в толщине от основания к вершине. Его длина может значительно изменяться в зависимости от условий обитания, возраста и индивидуальных особенностей растений от 2-3 до 15-20. В исключительных случаях он может достигать 30 см высоты. Ризоиды компактные, отходят по всей окружности, плотно прилегают к грунту, благодаря наличию у них веерообразно-расширяющихся концов, такой же хрящевой консистенции, как у черешка.

Спороношение. Спороносная ткань образуется с одной или с обеих сторон пластины, в ее средней и верхней частях. Очертания сорусов имеют разную форму: лентовидную, пятнистую, иероглифическую и неопределенную, их контуры на обеих поверхностях пластины чаще всего не совпадают. При этом спороносная ткань никогда, даже в период массового спороношения, не охватывает всю фотосинтетическую поверхность пластины, как это наблюдается у *L. dentigera* и *L. yezoensis*. В Авачинском заливе площадь сорусов спорангиев достигает не более 20% от общей площади пластины.

Формы вида. *L. bongardiana* характеризуется широкой изменчивостью. Внешний вид растений, как указывалось выше, зависит от условий произрастания, экологии, возраста и других факторов. В российской части ареала в настоящее время известно 5 форм вида: *L. bongardiana* f. *bongardiana* P. et R.; *L. bongardiana* f. *taeniata* (P. et R.) Kjellman; *L. bongardiana* f. *sessilis* Klohc.; *L. bongardiana* f. *subsessilis* (Aresch.) Kjellman; *L.*

bongardiana f. *bifurcata* P. et R. В зарубежной научной литературе встречается описание еще двух форм: f. *elliptica* Kjellm. (Kjellman, 1889; Setchell, Gardner, 1903; Lindstrom, 1977); f. *oblonga* S. et G. (Setchell, Gardner, 1903; Lindstrom, 1977).

Распространение. Вид обитает в умеренных водах Тихого океана у Азии и Северной Америки. У азиатского побережья он встречается от Мичегменской губы до м. Лопатка, у Командорских и Курильских островов до о. Итуруп. Некоторые исследователи указывали его даже у о-вов Малой Курильской гряды. Краем ареала он заходит на охотоморское побережье о. Сахалин и материкового берега и в прилежащие районы Охотского моря. В Охотском море этот вид был также отмечен на самом юге западной Камчатки. У американского побережья *L. bongardiana* распространена вдоль Алеутских островов и материка: от юга п-ова Аляска до центральной Калифорнии (Setchell, Gardner, 1925; Nagai, 1940; Druehl, 1970; Lindstrom, 1977; O'Clair et al., 1996).

Экология и распределение. В прикамчатских водах *L. bongardiana* распространена практически повсеместно и почти не меняет своей ценотической роли на участке побережья м. Лопатка – м. Говена, где она является наиболее массовым видом рода. Отличается широкой экологической изменчивостью, встречается преимущественно на полузатищенных участках побережья на глубинах до 26 м. Нередко описываемый вид образует чистые заросли или сопутствует зарослям других видов, но чаще является доминантом пестрых по составу полимиксных сообществ ламинариевых. Экологоценотическим оптимумом вида у восточной Камчатки являются глубины 2-5(6) м, у островов Курильской гряды – 5-20 м (Гусарова, 1984).

На Северных Курильских островах этот вид выходит на высокоприливную литораль. Во время летних сизигийных отливов, когда обнажаются огромные площади пологого морского дна, его заросли образуют широкий пояс, в среднем до 500 м. Судя по нашим наблюдениям у о. Парамушир и о. Шумшу наиболее распространенными морфологическими формами *L. bongardiana* являются формы f. *bongardiana*, f. *taeniata*. Последняя из них присуща даже растениям самых старших возрастов. Это можно связать с тем, что при больших скоростях придонных и приливо-отливных течений именно эта форма вида, имея хорошую обтекаемость слоевища, наиболее приспособлена к условиям среды. Следует также отметить, что здесь вид живет 2 года, тогда как у камчатского побережья он имеет большую продолжительность жизни – 3 года. У Командорских островов спорофитная генерация вида, как и на Северных Курилах, живет в течение только 2 лет. Судя по всему, обитание в литоральной зоне шельфа сокращает жизнь растений, и они, находя здесь достаточное количество светового довольствия и подходящий температурный режим, подвергаются длительному опреснению талыми прибрежными водами и стоком рек, дождями и морозящим бусом.

У восточной Камчатки наиболее распространенной формой вида *L. bongardiana* является f. *bongardiana*. Максимальная известная для Камчатки плотность зарослей 40-50 экз./м², средняя биомасса – около 7 кг/м².

На Командорских островах из известных морфологических форм вида чаще всего можно встретить f. *bongardiana* и f. *sessilis*, гораздо реже f. *bifurcata*. Это, скорее всего, можно объяснить тем, что здесь скорость течений и волновое воздействие намного меньше, чем во Втором Курильском проливе. У о. Медного предельные значения биомассы для

L. bongardiana – 15,9 кг/м², при средних значениях этого показателя 1,0 кг/м² (Кусакин, Иванова, 1995). Результаты наших исследований показывают, что у о. Беринга максимальная биомасса составляет 11,1 кг/м², средняя – 5 кг/м². Средняя плотность зарослей, без учета молодых проростков, может достигать 20-35 экз./м². В то же самое время на площади 1 м² в конце июня-начале июля можно встретить до 500 ювенильных растений, средняя длина которых составляет 7,5 см. Максимальная зарегистрированная нами масса взрослого растения составляла 2,1 кг.

Особенности сезонной вегетации изученных видов

Описанные выше виды в прикамчатских водах часто образуют смешанные сообщества. Сосуществование во времени и пространстве вызывает необходимость оптимального использования ими ресурсов среды. Изучение особенностей сезонной вегетации, в частности определение размерно-массовых показателей, тесно связанных с фазами онтогенеза, позволяет понять, как это осуществляется.

Для сравнительного изучения особенностей онтогенетического развития обсуждаемых видов ламинарий были выбраны двухлетние представители. Поскольку в морфологическом отношении они различны, длина и масса растений приводится в относительных показателях. При этом за 100% у каждого из изучаемых видов приняты максимальные средние значения обсуждаемых показателей, выявленные за период, охватывающий время активного линейного роста, созревания, спороношения и подготовки растений к зимнему покою. Остальные величины у всех изученных видов соответствуют процентной доле от максимальных показателей средних значений длины (рис. 5) и массы (рис. 6) их пластин.

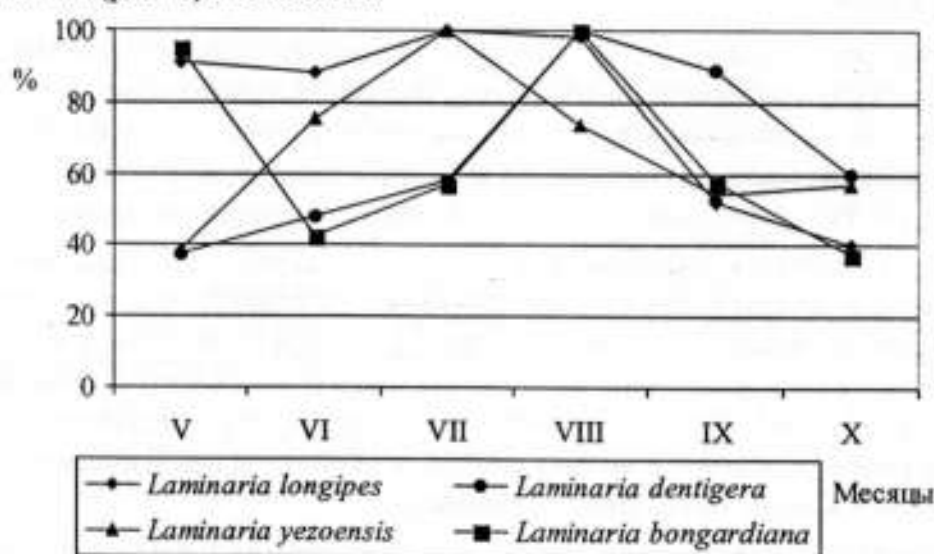


Рис. 5. Сезонные изменения относительных показателей средних значений длины пластин у двухлетних представителей изученных видов.

Fig. 5. Seasonal changes of relative parameters of average meanings of blade's length of the second year old plants of different species.

Данные изучения сезонного развития видов, как это видно из приведенных выше рисунков 5, 6, показывают, что их онтогенетическое развития, несмотря на общее сходство, характеризуется определенными различиями, и периоды максимального увеличения и

уменьшения длины и массы пластин у них не совпадают. У *L. longipes* средняя длина пластины уже к маю становится близкой к максимальной, максимума она достигает в июле и до конца августа почти не изменяется. Затем в сентябре она резко (почти на 50%) уменьшается. Средняя масса пластины у этого вида возрастает не столь монотонно и достигает максимума на месяц позже, чем длина. Далее этот вид резко (почти в 5 раз) теряет массу.

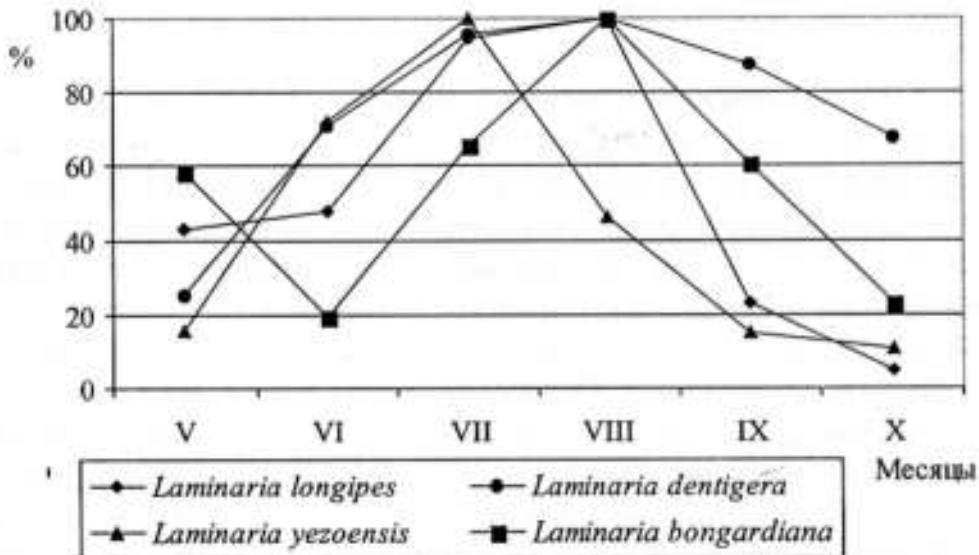


Рис. 6. Сезонные изменения относительных показателей средних значений массы пластин у двухлетних представителей изученных видов.

Fig. 6. Seasonal changes of relative parameters of average meanings of blade's weight of the second year old plants of different species.

L. dentigera растет иначе. К маю, она имеет в среднем только 37,2% максимальной длины и достигает ее постепенно только к августу. В связи с поздним размножением осеннее разрушение пластин происходит у нее менее значительно, чем у всех остальных видов. Помесячные изменения массы происходят по тому же сценарию, но в отличие от *L. longipes* пики линейного роста и накопления массы у *L. dentigera* совпадают во времени.

L. yezoensis близка по морфологии и экологии к *L. dentigera*. Однако максимальное накопление массы и длины у нее происходит на месяц раньше, чем у *L. dentigera*. По характеру накопления массы *L. yezoensis* ближе к *L. longipes*. Она, как и этот вид, резко набирает и резко теряет массу еще до периода своего массового размножения. Это позволяет понять, почему юго-восточная Камчатка для *L. yezoensis* – не самый благоприятный район обитания, и почему она здесь уступает в ценотическом отношении другим ламинариям и встречается реже остальных.

Рост пластин и накопление массы у *L. bongardiana* имеют неповторимые особенности, которые выражаются в том, что она имеет два хорошо выраженных пика линейного роста и два пика накопления массы. В июне и июле, когда остальные виды наращивают длину и массу, у этого вида наблюдается хорошо выраженное уменьшение этих показателей. Стратегия размножения у этого вида в связи с иными особенностями роста и развития иная, чем у всех остальных видов. Ее характерной особенностью является наличие двух пиков размножения – ранневесеннего и раннеосеннего.

Развитие представителей остальных возрастных групп у изученных видов отчасти повторяет развитие двухлетних растений. В то же время у однолетних растений оно идет с заметным опозданием. Характерной чертой развития представителей самых старших групп у всех видов являются более выраженные процессы осеннего падения массы и длины.

Проведенные исследования, таким образом, позволяют сделать вывод о том, что несовпадение фаз онтогенеза у массовых видов рода *Laminaria* во времени, позволяет им полнее использовать ресурсы среды и поддерживать высокую первичную продукцию в прибрежных водах камчатского региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гусарова И.С. Макрофитобентос Курильских островов и задачи его исследования // Тез. докл. II науч.-практ. конф. «Итоги исследования по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов». Южно-Сахалинск, 1984. С. 145-147.
- Зинова А.Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исслед. дальневост. морей СССР. 1959. Вып. 6. С. 146-161.
- Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7-42.
- Зинова Е.С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеанского комитета. 1940. Т. 5. С. 165-243.
- Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954. Сер. 2. Вып. 9. С. 365-400.
- Ключкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток: Дальнаука, 1997. 154 с.
- Королева Т.Н. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в прикамчатских водах // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2004. 25 с.
- Кусакин О.Г. К фауне и флоре осушной зоны о-ва Кунашир // Третья конференция по исследованию фауны Дальневосточных морей. Тр. проблем. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 98-115.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б. Макрофитобентос литоральных сообществ о-ва Медный (Командорские острова) // Биология моря. 1995. Т. 21. №2. С. 99-107.
- Кусиди А.Э. Рост и развитие некоторых видов рода *Laminaria* у юго-восточной Камчатки // Мат. IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 276-279.
- Петров Ю.Е. Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour. // Новости сист. низш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 47-58.
- Петров Ю.Е. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fuciales морей СССР // Новости сист. низш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 153-169.
- Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР // Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Л., 1975. 53 с.
- Постельс А., Рупрехт Ф. Изображения и описания морских растений, собранных в Северном Тихом океане у берегов Российских владений в Азии и Америки. С.-Пб.: Акад. Наук, 1840. 22 с.
- Сауликина Л.Н. Особенности морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R., связанные с ростом, размножением и условиями обитания // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2006. 25 с.

- Саушкина Л.Н., Ключкова Н.Г. Сезонные изменения морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* и рекомендации к ее промыслу // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Техн. науки. 2006. Прил. №8. С. 107-112.
- Субботина И.С. Промысловые водоросли Кроноцкого залива и охотоморского побережья острова Парамушир // Аннотации научных работ, выполненных в ТИНРО в 1966 г. Владивосток: ТИНРО, 1969. С. 25-26.
- Abbott I.A., Hollenberg C.J. Marine algae of California. Stanford, 1976. 827 p.
- Agardh J.G. Species genera et ordines algarum...I. Gleerup, Lund. 1848. 363 p.
- Agardh J.G. De Laminariis // Lunds Univ. Ersskr. 1867. V. 4. Pp. 1-36.
- Areschoug J.E. Observationes phycologicae. Particula quarta. De Laminariaceis nonnullis. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis. 1883. ser. 3, V. 12. №8. 23 p.
- Arwidsson T. The higher marine algae hitherto known from Kamchatka // Rev. Alg. 1932. V. 6. Pp. 147-158.
- Boo S.M., Lee W.J., Yoon H.S., Kato A., Kawai H. Molecular phylogeny of Laminariales (Phaeophyceae) inferred from small subunit ribosomal DNA sequences // Phycol. Res. 1999. V. 47. Pp. 109-114.
- Bory de Saint-Vincent J.B.C.M. Lamineaire-Laminariees. Dictionnaire Classique d'Histoire Naturelle. Paris. 1826. V. 9. Pp. 187-191.
- Cho G.Y., Yoon H.S., Klochkova N.G., Yarish C., Yotsukura N., Kain (Jones) J.M., Druehl L.D., Boo S.M. Phylogeny of *Laminaria* (Phaeophyceae) based on its and rubisco spacer region // Abs. 26th Annual and 50th Anniversary congress of Japanese society of Phycology and 3rd Asian Pacific Phycological Forum. Tsukuba, Japan. Algae. 2002. 64 p.
- Dawson E.Y. Notes on Pacific coast marine algae, IV // Amer. Jour. Bot. 1950. V. 37. Pp. 149-158.
- De la Pylaie A. Flora de Terre-Neuve... Paris. 1829. 128 p.
- De Toni J.B. Sylloge algarum // Padua. 1895. V. 3. Pp. 1-638.
- Druehl L.D. Molecular exploration of North Pacific species of *Laminaria* // Can. J. Bot. 1968. V. 46. Pp. 539-547.
- Druehl L.D. The pattern of Laminariales distribution in the Northeast Pacific // J. Phycol. 1970. V. 9. Pp. 237-247.
- Druehl L.D., Mayes C., Tan I.H., Sanders G.W. Molecular and morphological phylogenies of kelp and associated brown algal // In: Oring of algae and their plastids (D. Bhattacharya, Ed.). Wien: Springer-Verlag. 1997. Pp. 221-235.
- Johansen H.W. Changes and additions to the articulated coralline flora of California. // J. Phycol. 1971. V. 10. Pp. 241-249.
- Kawabata S. A list of marine algae from the Island of Shikotan // Sci. Pap. Algolog. Res., Fac. Sci. Hokk. Imp. Univ. Sapporo. 1936. V. 1. №2. Pp. 199-212.
- Kawashima S. Laminariacean algae of Japan. Muroran. 1993. 230 p. (на японск.).
- Kjellman F.R. Om Beringhafvets algflora // Kongl. Sven. Vetensk. Akad. Handl. 1889. V. 23. №8. Pp. 1-58.
- Kützting F.T. Species algarum. Leipzig, 1849. 922 p.
- Lamoureaux J.V. Essai sur les genres de la famille des thalassiophytes non articulees // Ann. Du Mus. d'Hist. Naturelle par les profesesurs de cet etablissement. 1813. V. 20. Pp. 21-47, 115-139, 267-293.

- Le Jolis A.* Examen des especes confondues sous le nom de *Laminaria Digitata*, Auct., suivi de quelques observations sur le gener *Laminaria* // Trans. Soc. Nat. Cherbourg. 1855. V. 3. Pp. 47-68.
- Lindstrom S.C.* An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska. Alaska department of Fish and Game. 1977. 172 p.
- Markham J.W.* Distribution and taxonomy of *Laminaria sinclairii* and *L. longipes* (Pacophyceae, Laminariales) // J. Phycol. 1972. V. 11. Pp. 147-157.
- McRoy C.R.* Marine plant resources of Alaska // The Northern Engineer. 1971. V. 2. Pp. 15-16.
- Mondragon J., Mondragon J.* Seaweeds of the Pacific Coast: common marine algae from Alaska to Baja California Monterey, California. 2003. 96 p.
- Miyabe K.* Laminariaceae of Hokkaido (In Japanese) // Rept. Fish. Dept. of Hokkaido-choyo (Pref. Government), Sapporo. 1902. V. 3. 60 p.
- Myabe 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-Pacific Sic. Congr., Tokyo, 1926. 1928. Pp. 954-958.
- Myabe K., Nagai M.* On Hedophllum Bongardianum (P. et R.) Yendo and five species of Laminaria from the North Kuriles // Trans. Sapporo Nat., Hist. Soc. 1932. V. 12. №4. Pp. 194-205.
- Myabe K., Nagai M.* Laminariaceae of the Kurile Islands // Thrans. Sapporo Nat., Hist. Soc. 1933. V. 13. №2. Pp. 85-102.
- Nagai M.* Meeresalgen aus Kamchatka // Thrans. Sapporo Nat., Hist. Soc. 1933. V. 13. №1. Pp. 12-19.
- Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. I // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. 1940. V. 46. Pp. 1-137.
- O'Clair R.M., Lindstrom S.C., Brodo I.R.* Southeast Alaska's Rocky Shores. Seaweeds and Lichens. Plant Press, Auke Bay, Alaska, 1996. 149 p.
- Okamura K.* Illustrations of the marine algae of Japan. V. 1. Tokyo, 1901. Pp. 15-74. 1902. Pp. 75-93.
- Okamura K.* List of marine algae collected in Caroline and Mariana Islands, 1915 // Bot. Mag. Tokyo, 1916. V. 30. Pp. 1-14.
- Okamura K.* Algae from Kamchatka // Rec. of Ocean. Wks. Jap. 1928. V. 1. №1. Pp. 52-55.
- Okamura K.* On the Algae collected by Y. Kobayashi // Rec. Oceanogr. Works in Jap., Tokyo, 1933. V. 5. №1. Pp. 85-97.
- Okamura K.* Nippon Kaisφ, (In Japanese). Tokyo, 1936. 438 p.
- Rosenthal R.J., Barilotti D.C.* Feeding behavior of transplanted sea otters and community interactions off Chichagof Island, Southeast Alaska. Chapter V // In: Kelp habitat improvement project. Annual Report. 1974. Pp. 74-88.
- Ruprecht F.J.* Algae Ochotenses. St.-Petersburg, 1850. 243 s.
- Saunders De A.* Papers from the Harriman Alaska Expedition XXV, Algae // Proc. Washington Acad. Sci. 1901. V. 3. Pp. 391-486.
- Setchell W.A.* Algae of the Pribilof Islands // In: Jordan, Fur seals and Fur-seal Islands of the North Pacific Ocean. Washington, 1899. Part 3. 589-596 p.
- Setchell W.A.* Algae novae et minus cognitae, I. // Univ. of Calif. Publ. Bot. 1912. №4. Pp. 229-268.
- Setchell W.A., Gardner N.L.* Algae of Northwestern America // Univ. of Calif. Publ. Bot. 1903. №1. Pp. 165-418.
- Setchell W.A., Gardner N.* The marine algae of the Pacific coast of North America. Part III. Melanophyceae // Univ. of Calif. Publ. Bot. 1925. №8. Pp. 383-898.

- Silva P.* Notes on Pacific marine algae. Madroco. 1957. Vol. 14. №2. Pp. 41-51.
Smith G.M. Marine algae of the Monterey Peninsula, California. Stanford, Calif. 1944. 622 p.
Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. V. 2. №1. Pp. 1-264.
Yamada Y. Marine algae from Urup, the Middle Kuriles, especially from the vicinity of Iema Bay // Sci. Pap., Inst. Algol. Res., Hokkaido Univ. Fac. Sci. 1935. V. 1. P. 126.
Yendo K. Three new marine algae from Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1903. V. 17. Pp. 99-104.
Yendo K. Notes on Algae new to Japan. I Concluding Remark // Bot. Mag. Tokyo, 1909. V. 23. 270 p.
Yendo K. Notes on Algae new to Japan. II Concluding Remark // Bot. Mag. Tokyo, 1914. V. 28. 333 p.

ABOUT SOME SPECIES OF LAMINARIA IN KAMCHATKA'S WATERS

© 2008 y. N.G. Klochkova¹, A.E. Kusidi²

¹ – Kamchatka Research Institute of Fishery and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky

² – Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography
 (KB PIG) FED RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky

History of study, morphology, ecology and distribution of laminariacean species *Laminaria longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* and *L. bongardiana* in north-western Pacific waters are described. The results of the study of seasonal variations of blade's length and mass average measures in Avacha gulf are discussed. They have different periods of maximal increases of length and weight. It support the high level of production of laminariacean communities in south-eastern Kamchatka's coastal waters.