

COSTARIA COSTATA (HUDS.) SAUND.  
(PHAEOPHYTA, LAMINARIALES)  
В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ

В. Ф. ПРЖЕМЕНЕЦКАЯ (МАКИЕНКО)

Тихоокеанский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток

*Введение.* В своей многогранной научной деятельности академик В. Л. Комаров коснулся всех отделов (типов) растений, обитающих на Земле. Однако низшим растениям не было посвящено таких глубоких исследований, как, например, цветковым. Тем не менее, в одном из своих известных произведений «Типы растений», издававшемся трижды, В. Л. Комаров рассматривает и все остальные группы растений, в том числе и водоросли, основываясь на опубликованных трудах по изучению пресноводных и морских водорослей. В предисловии к своей работе автор неоднократно призывал рассматривать его труд не как простой учебник, а как руководство к глубоким научным исследованиям, которое должно «вводить в научную работу» (Комаров, 1958. С. 259). Следуя таким пожеланиям, в данной статье приводятся результаты исследований морской бурой водоросли костарии ребристой (*Costaria costata* (Huds.) Saund.) (рис. 1).

Наиболее широкую известность среди макрофитов морей, используемых в хозяйственной деятельности человека, приобрели бурые водоросли порядка Laminariales. Слоевища ламинариевых достигают порой десятков метров длины и образуют значительную часть биомассы на шельфе морей умеренных и северных широт. Среди них лучше других исследованы различные виды родов *Laminaria* и *Macrocystis*. Многие другие, несмотря на высокую пищевую и техническую ценность (все ламинариевые могут служить источником получения альгинатов), еще не заслужили признания. Одним из таких видов и является костария — типичный представитель порядка. Как и другие ламинариевые, она имеет крупное слоевище и четко выраженный гетероморфный цикл развития, в котором микроскопический гаплоидный гаметофит сменяется крупным диплоидным спорофитом,

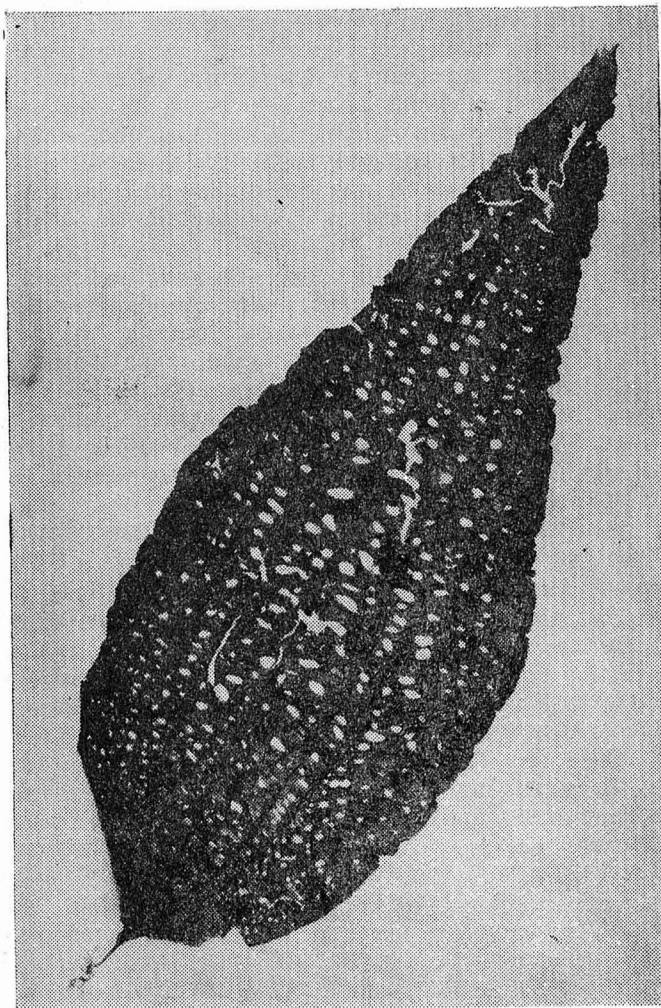


Рис. 1. *Costaria costata* (Huds.) Saund (1/5 натуральной величины)

для развития которого требуются низкие температуры. Полное развитие костарии завершается в течение одного года. Как и другие ламинариевые, костария характеризуется высоким содержанием альгиновой кислоты и служит источником получения альгинатов (Шмелькова, 1974; Шмелькова и др., 1968; Суховеева, Шмелькова, 1981).

Настоятельная необходимость монографически исследовать *Costaria costata* возникла в связи с начавшимся на Дальнем Востоке культивированием ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch.). Костария широко распространена вдоль даль-

невосточных берегов СССР, более или менее крупных чистых зарослей не образует, однако постоянно сопутствует ламинарии как в природе, так и на плантациях. На промышленных плантациях количество ее слоевищ достигает порой 30—40% от общего количества слоевищ на поводках с выращиваемой водорослью, горизонтальных канатах, к которым привязываются поводцы, наплавах, служащих для поддержания плантации у поверхности моря, и других частях плантационных сооружений (Макиенко, Моисеенко, 1980; Макиенко и др., 1981). В связи с этим перед исследователями четко обозначились две, на первый взгляд, противоположные задачи: установить распространение костарии у берегов Дальнего Востока, а также сроки вегетации и темпы роста в природе и на ламинариевых плантациях с целью использовать ее в качестве дополнительного источника альгинатов и маннита (Пржеменецкая, Буянкина, 1987); изучить распространение, закономерности расселения, биологию, экологию костарии у берегов Приморья с целью борьбы с нею на плантациях ламинарии, где костария выступает как «злостный сорняк» и главный конкурент культивируемого вида по питанию и свету.

В основу работы положены как литературные сведения отечественных и зарубежных исследований по распространению, биологии, циклу развития и экспериментальному выращиванию костарии, так и многолетние наблюдения и сборы автора у советских берегов Японского и Охотского морей. Наиболее богато представлены материалы из Японского моря — от зал. Чихачева в Татарском проливе (сборы 1968 г.) до зал. Посета на юге Приморья. В некоторых районах зал. Петра Великого проведены круглогодичные наблюдения: в бухтах Троицы (1966—1967 г.), Восток (1971—1973 г.) и Витязь (1975—1973 г.). Изучены сборы 1972 г. на о-ве Монерон, южной части о-ва Сахалин и Курильских островах (Кунашир, Шикотан, Юрий, Зеленый, Танфильева, Полонского), а также материалы с ламинариевых плантаций, полученные автором и сотрудниками ТИНРО Н. В. Винокуровой, С. К. Буянкиной, Т. Н. Крупновой и др.

*Распространение, морфологические особенности и биология костарии ребристой.* При начавшемся в 30-е гг. планомерном изучении водорослей советского Дальнего Востока ведущий альголог страны Е. С. Зинова (1928, 1929 и др.) и вслед за нею дальневосточный ученый Г. И. Гайл (1930, 1936) указывали два вида рода *Costaria* — *C. turneri* Grev., *C. mertensii* J. Agardh. Затем Т. Ф. Щапова (1948), ссылаясь на исследования В. Сетчела и Н. Гарднера, (1925 г.), указала что эти два вида должны быть сведены в синонимы *Costaria costata* (Huds.) Saund. Тем не менее в отечественной литературе по дальневосточным водорослям продолжали появляться первые два названия (Зинова, 1933, 1938, 1940, 1954а, б; Гайл, 1949; и др.). И только после опубликования серии работ Т. Ф. Щаповой (1957) и Т. Ф. Ща-

повой, Н. М. Селицкой (1957) по обследованию флоры и фауны дальневосточного побережья Японского моря в отечественной литературе утвердилось название водоросли «костария ребристая» (*Costaria costata*).

В многочисленных флористических работах отечественных ученых-исследователей дальневосточных водорослей в последние 25—30 лет *Costaria costata* указывается постоянно, однако авторы обычно ограничиваются описанием места произрастания водоросли и глубины. Специальных исследований костарии, несмотря на перспективность ее для получения альгинатов, практически не проводилось. Изучалась она главным образом попутно с работами по изучению распространения и запасов основного промыслового вида ламинариевых на Дальнем Востоке — ламинарии японской (Суховеева, 1967, 1969 и др.). И только в последние годы, в связи с расширением работ по культивированию ламинарии японской, на плантациях которой *Costaria costata* выступает как основной обростатель, начали проводиться работы по выяснению ее биологии, экологии и перспективам использования.

В зарубежных исследованиях ламинариевых водорослей *Costaria costata* рассматривалась как один из представителей порядка, изучением гаметофита и ранних стадий развития спорофита которых издавна стали заниматься у берегов Японии (Yendo, 1911; Kanda, 1936) и Северной Америки (Angst, 1927). С середины 30-х гг. появилась серия флористических работ и компиляций по водорослям Кореи, Сахалина, Курильских островов и Японии, а также по тихоокеанскому побережью Северной Америки (Yamada, 1935; Kawabata, 1936; Nagai, 1940; Tokida, 1954; Scagel, 1957). В конце 60-х гг. исследования костарии у берегов Японии активизировались. Были начаты работы по изучению ее в культуре (Sanbonsuga, Hasegawa, 1967, 1969; Hasegawa, Sanbonsuga, 1972), в которых выяснялось влияние условий среды на формирование спораносной ткани. Затем была опубликована небольшая заметка по экологии *Costaria costata* (Machida, 1977) у восточного берега о-ва Хонсю (п-ов Осика). Наконец, появилась работа, посвященная изучению жизненного цикла *Costaria costata* (Sasaki, 1978) у северо-восточной оконечности о-ва Хоккайдо, граничащей с юго-западным берегом о-ва Кунашир.

Обзор всех перечисленных публикаций позволяет очертить ареал костарии в северной части Тихого океана. Исследования Е. С. Зиновой 1928—1954 гг., Г. И. Гайла 1930—1949 гг., а также многочисленные флористические работы отечественных исследователей в последние десятилетия дают возможность четко определить распространение костарии у дальневосточных берегов СССР.

*Costaria costata* — широкобореальный тихоокеанский вид. Ее ареал приурочен (Щапова, 1948) к северной части азиатского

и американского побережий (рис. 2). У берегов Северной Америки (Scagel, 1957; Dawson, 1961; Druehl, 1970; Abbott, Hollenberg, 1976; Lindstrom, 1977) она встречается от Алеутских островов (о-в Уналашка, острова Шумагина) до побережья Южной Калифорнии (33° с. ш., Сан Педро), является здесь обычным видом и встречается (по письменному сообщению д-ра М. Уинна) повсеместно вдоль всего побережья.

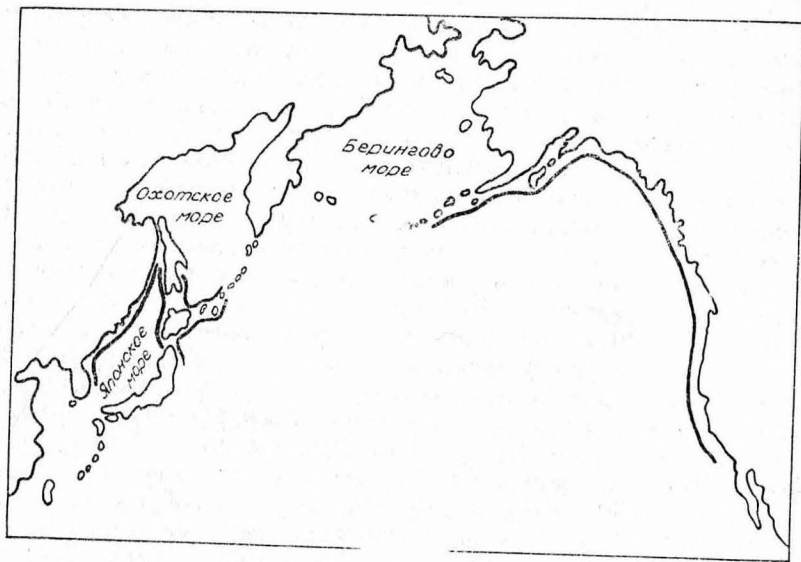


Рис. 2. Ареал *Costaria costata*

У берегов Азии *Costaria costata* распространена как вдоль материкового побережья, так и в прибрежных водах Японии, Сахалина и Курильских островов. Южная граница ареала костарии в Японском море проходит по северо-восточному берегу Кореи (Kang, 1966) и северо-западной оконечности о-ва Хонсю (Yamada, 1980). На тихоокеанском побережье Японии она распространена (по письменному сообщению д-ра И. Ямады) от мыса Кинкадзан (о-в Хонсю) к северу и на берегах о-ва Хоккайдо встречается повсеместно.

У советских берегов Японского моря *S. costata* распространена повсеместно от южных границ Приморья (Е. Зинова, 1928, 1929, 1938, 1940; Гайл, 1930, 1936; Шапова и др., 1957; Суховеева, 1967, 1969, 1972а; Потехина, 1972; Суховеева, Паймеева, 1974) до его северной границы — зал. Чихачева (Макненко, Клочкова, 1978). Произрастает она у берегов о-ва Сахалин (Гайл, 1949; Зинова, 1954а, б; Tokida, 1954; Зинова, 1959; Шапова, Возжинская, 1960; Петров, 1973) и близлежащих островах Монерон и Камень Опасности (Шапова, Селицкая, 1957;

Селицкая, 1958), а также на Курильских островах (Yamada, 1935; Nagai, 1940; Михайлова, 1959; Зинова, 1959; Рыбаков, 1968; Суховеева, 1972б; Зинова, Перестенко, 1974; Гусарова, 1975).

Кроме того, костария указывалась на Камчатке (Зинова, 1933) по материалам, собранным здесь Мертенсом более 100 лет тому назад. Вновь на Камчатке костария упоминается Д. Токидой (Tokida, 1954), который, однако, не делает каких-либо ссылок на материалы. Видимо, костария указывается здесь Токидой в соответствии с работой Е. С. Зиновой 1933 г., которая приводится в списке цитируемых им работ.

Указывалась костария и на Командорских островах (Зинова, 1940) по сборам Е. Ф. Гурьяновой 1931—1933 гг. С 1926 по 1932 г. исследованиями водорослевой флоры Командор занималась дальневосточный альголог Е. И. Кардакова-Преженцова, однако в вышедшей впоследствии ее статье по водорослям Командорских островов костария не приводится. И в последующие годы сборов костарии в этих районах не отмечалось. Таким образом, произрастание костарии на Камчатке и Командорских островах требует проверки и уточнения.

Обитает костария ребристая на глубине от 0,5 до 18—20 м, прикрепляясь к камням и скалам, оптимальная глубина расселения — 3—12 м. Молодые слоевища костарии можно обнаружить прикрепленными к слоевищам и ризоидам других крупных водорослей, и в том числе ламинариевых, а также к раковинам моллюсков и известковым водорослям. Особенно благоприятные условия для ее развития складываются на плантациях морской капусты (Макненко, Моисеенко, 1980; Макненко и др., 1981; Пржеменецкая, Климова, 1983), где она порой развивается в массе, выступая как злостный «сорняк» культивируемого вида. Она поселяется в изобилии на горизонтальных канатах (1—2 экз. на 1 см горизонтали) и других элементах плантационных сооружений, а также на поводцах с ламинарией второго года выращивания. На первогодней ламинарии, поводцы с которой вывешиваются в море после оплодотворения в сентябре—октябре, костария практически не поселяется, поскольку к этому времени процесс расселения ее спор заканчивается.

Среди прочих представителей ламинариевых слоевища костарии легко распознаются благодаря перфорированной пластине и наличию пяти продольных ребер, которые являются ярким отличительным признаком этого рода. Как величина, так и форма слоевищ — это чрезвычайно вариабельные признаки, зависящие от условий, в которых развивается растение. Пластина может быть узкой и длинной в местах с сильным движением воды или вытянуто-сердцевидной — расширенной в нижней части и плавно сужающейся к вершине, если водоросль росла в относительно спокойном месте. Размеры слоевищ варьируют в широких пределах — от 10—20 до 75—90 см ширины в ниж-

ней расширенной части пластины и от 70—90 см до 2—2,5 м (в отдельных случаях до 3 м) длины. Так же широко варьируют размеры черешка: от 2—3 см до 20 и более см длины и от 5—8 мм до 12—15 мм толщины у взрослого растения. Ризонды более или менее ветвистые, располагаются мутовчато или по спирали (мутовок — 3—4).

У берегов Японии, по данным С. Сасаки (Sasaki, 1978), размеры слоевищ значительно уступают приморской — длина ее слоевищ у Хоккайдо едва превышает 1 м.

Широко варьирует и такой признак, как число, размер и форма перфораций. Первые перфорации на пластинах костарии начинают закладываться по достижении ею длины 10—20 см. Поэтому в марте — начале апреля, когда еще не начался процесс разрушения пластин, верхняя их часть перфораций не несет. В нижней части пластин перфорации начинают появляться, когда молодая растущая часть отодвигается от интеркалярной меристемы, расположенной на границе черешка и пластины, на расстояние 4—6 см, т. е. самая нижняя часть пластины перфораций также не имеет. Основание пластины, где расположена зона роста, до конца апреля сохраняет узкоклинновидную форму и только к концу мая, когда процесс роста слоевищ в длину полностью прекращается и начинают преобладать процессы разрушения, основание пластины из клиновидного постепенно переходит к округлому, становясь к июлю сердцевидным (рис. 3). У особенно быстрорастущих экземпляров (что наблюдается часто на материалах с плантаций) основание пластины может быть настолько узкоклинновидным, что плавно, без какой либо границы, переходит в черешок, а перфорации появляются только через 10 и более см от зоны роста, т. е. чем выше индивидуальная скорость роста слоевищ, тем большую протяженность имеет зона, не несущая перфораций. Иногда перфорации на пластинах костарии почти полностью отсутствуют.

Более постоянным признаком является число ребер на пластинах костарии. Обычно их пять, хотя число ребер может варьировать от трех до восьми, что в прежние времена в некоторых случаях служило основной причиной для разделения рода Костария на несколько видов. Ребра на пластинах костарии появляются довольно рано. Слоевица 3—3,5 см длины и 5—12 мм ширины уже могут иметь три средних ребра в виде тонких, едва заметных жилок (рис. 4), а у декабрьских растений 10 см длины, 3—4 мм ширины ясно видны все пять жилок, благодаря чему молодые спорофиты костарии, не имеющие еще перфораций, легко отличаются от спорофитов других ламинариевых, таких как *Alaria*, *Undaria*, *Symathæra* и др., распространенных в тех же районах. Жилки постепенно развиваются в пять крупных ребер, три из которых выступают на одну сторону пластины, два — на другую (рис. 3). Ребра располагаются параллельно краю пластины, мягко повторяя ее форму.

*Costaria costata* имеет четко выраженный гетероморфный цикл развития (рис. 5). Зооспоры (их величина, форма и прорастание), развитие мужских и женских гаметофитов, а также рост и развитие молодых спорофитов подробно изучено и описано (Yendo, 1911; Angst, 1927; Kanda, 1936). Авторы отмечали большое сходство в строении и особенно в развитии гаметофитов различных представителей ламинариевых водорослей. Споры костарии, оседая на подходящий грунт, прорастают без периода покоя. Через 2—3 недели гаметофиты уже состоят из нескольких клеток, более крупных, чем у *Laminaria japonica*. На этой стадии происходит дифференциация гаметофитов на мужские и женские. Некоторое время они еще растут, ветвятся и созревают. Оогоний лопается и яйцеклетка выходит наружу, но остается прикрепленной к вершинке оогония, и оплодотворение, таким образом, происходит на женском гаметофите. Зигота, при наличии подходящих условий, развивается в спорофит. Вначале спорофит — это медленно развивающаяся моностроматическая пластинка, имеющая верхушечный рост (Angst, 1927). Когда пластинка становится многослойной, апикальная меристематическая зона прекращает свое действие и у основания пластины локализуется интеркалярная зона роста, характерная для ламинариевых. В культуре развитие спорофита начинается сразу же после оплодотворения, через 25—35 дней от начала выращивания, в соответствии с исследованиями Л. Ангст (Angst, 1927) и Т. Канды (Kanda, 1936), в природе же это происходит с задержкой, порой значительной, из-за повышения температуры воды в море в июле-августе. Начинается развитие спорофита только с наступлением осени, когда температура воды понижается до подходящего уровня.

Костария ребристая имеет короткий вегетационный период, полное ее развитие завершается за год. Молодые спорофиты костарии у берегов Приморья появляются как в природе, так и на плантациях в конце ноября, иногда, при более благоприятных условиях, и в конце октября, достигая к 20 ноября 1—8 см длины, 5—12 мм ширины. В течение января—апреля слоевица интенсивно растет и развивается, достигая к концу апреля максимальной длины — 2—2,5 м, затем пластины начинают созревать — утолщаться, уплотняться, образовывать спороносную ткань. В конце мая в спорангиях в результате редукционного деления образуются зооспоры, которые, прорастая, дают начало новым гаметофитам.

Спороносная ткань обычно формируется одновременно на обеих сторонах пластин, располагаясь вокруг перфораций или в углублениях жилок. С. Сасаки (Sasaki, 1978), изучавший цикл развития *Costaria costata*, заметил, что у растений, произрастающих в других экологических условиях, развитие спороносной ткани иногда происходит иным способом: вначале она появляется на одной стороне пластины и распространяется от

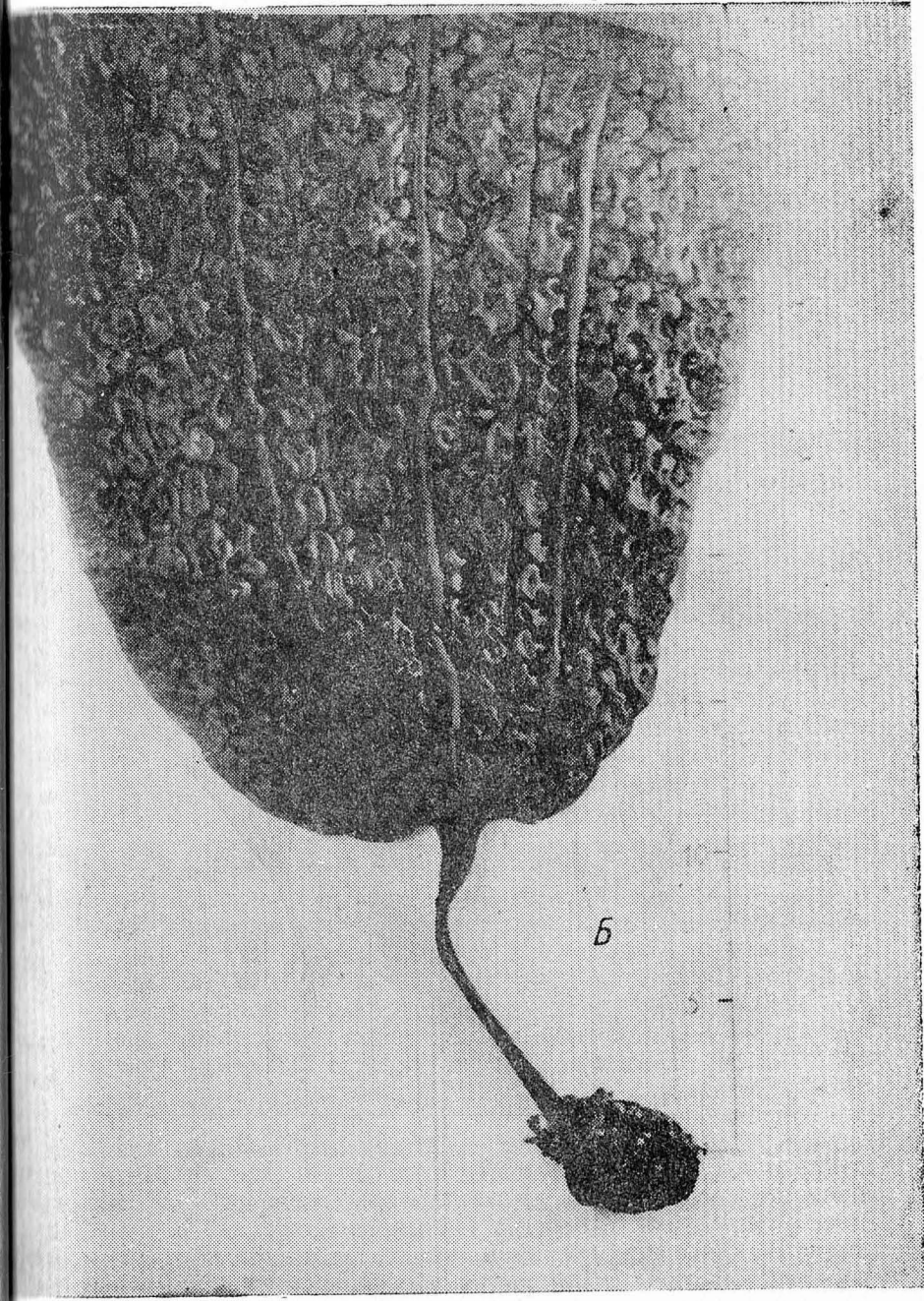
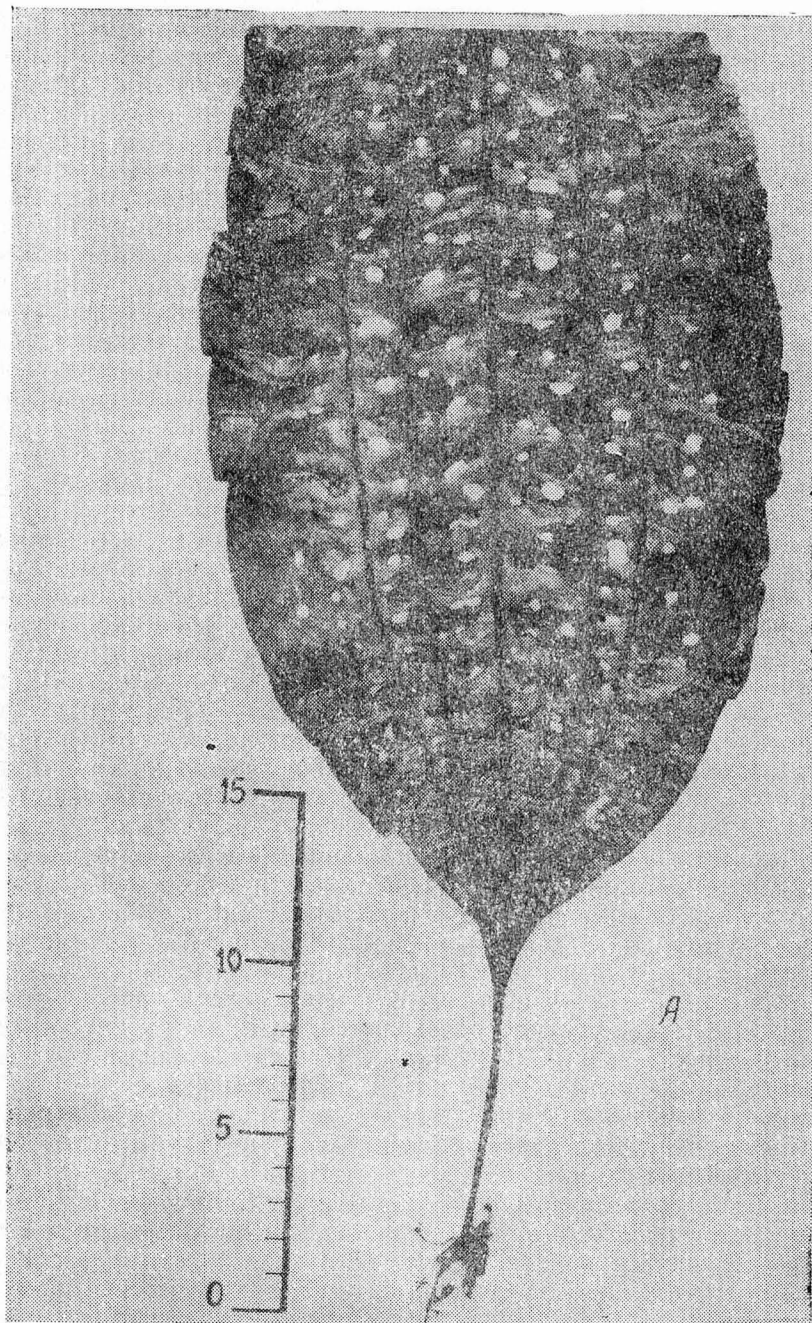


рис. 3. Форма основания пластинки растущего (А) и зрелого (Б) слоевища  
*Costaria costata*

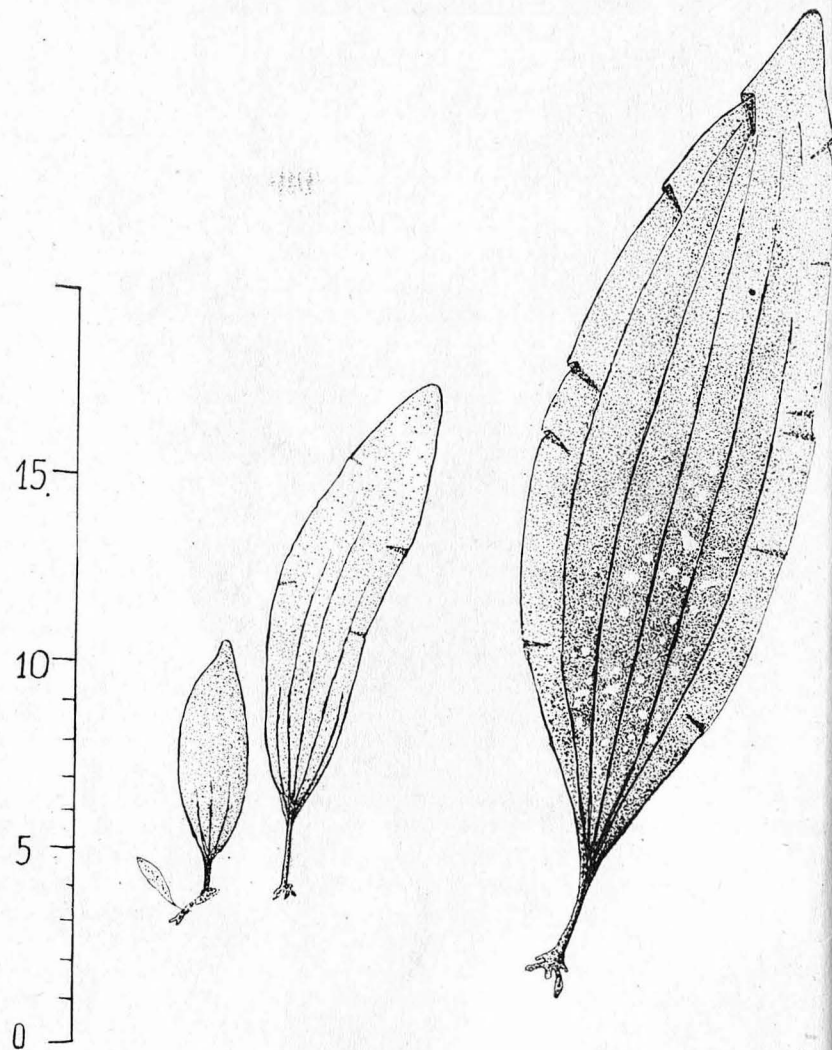


Рис. 4. Развитие ребер на ювенильных слоевищах *Costaria costata*

основания слоевища к его вершине, затем, как бы загибаясь, начинает появляться на другой стороне слоевища — от вершины к его основанию. У берегов Приморья закладка споронной ткани на слоевищах костарии происходит несколько иначе: одна сторона пластины покрывается у основания сплошным пятном споронной ткани, а на другой появляются только небольшие, постепенно расширяющиеся пятна, которые, сливаясь, захваты-

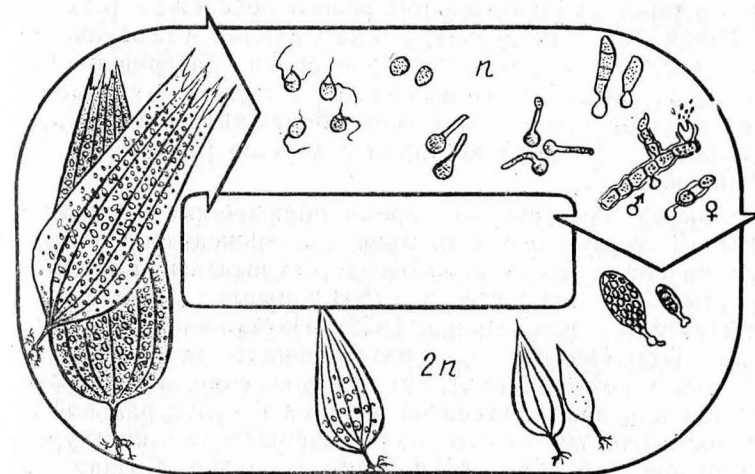


Рис. 5. Цикл развития *Costaria costata*

вают все новые участки слоевища. Встречаются и другие варианты развития споронной ткани.

Созревание спор костарии у берегов Приморья завершается в июне, и начинается их рассеивание. По мере рассеивания зооспор пластины интенсивно разрушаются от вершины. В августе зачастую можно обнаружить только черешки и нижнюю часть пластины 15—30 см высоты, которые в это время имеют очень рыхлую структуру и несут массу обрастаний. В начале осени происходит полное разрушение старых растений.

Неодновременное созревание и рассеивание зооспор приводит к растянутым срокам развития гаметофитов, оплодотворения и, в конечном счете, появления молодых спорофитов. Так, в бухте Витязь (зал. Петра Великого, Японское море) первые спорофиты костарии 1—5 см высоты в 1975 г. были обнаружены 20 ноября. Затем при регулярных ежемесячных наблюдениях и измерениях отмечалось как быстрое увеличение размеров развивающихся молодых спорофитов, так и обязательное присутствие в популяции ювенильных растений 1—6 см высоты. И даже в июне 1976 г., когда активно проходило рассеивание зооспор со зрелых слоевищ и началось разрушение пластины, можно было обнаружить и мелкие ювенильные слоевища под покровом крупных ламинарий на другах мидий или раковинах других моллюсков. Видимо, здесь складывались условия, тормозящие или прораствание спор, или созревание гаметофитов, или развитие зигот. Неравномер

В северных районах япономорского побережья (бух. Советская Гавань, зал. Чихачева), у о-ва Сахалин и особенно на Курильских островах и о-ве Монерон сроки завершения цикла развития *S. costata* несколько иные. Здесь и в сентябре—октябре на глубине 6—15 м можно обнаружить крупные, до 1—1,5 м длины, слоевища костарии с хорошо развитой спороносной тканью.

Поскольку замечено, что время образования и рассеивания зооспор *S. costata* ежегодно меняется, японскими учеными была поставлена серия экспериментов для выяснения условий, необходимых для спорогенеза (Sanbonsuga, Hasegawa, 1967, 1969; Hasegawa, Sanbonsuga, 1972). Изучались как физические факторы (температура воды, интенсивность света, длина дня — в различных комбинациях), так и химические, в частности, наличие тех или иных элементов питания в культуральной среде. Оказалось, что гаметофиты могут содержаться в культуре в течение целого года без дальнейшего развития. Создав подходящие условия, можно вызвать созревание органов размножения, оплодотворение и последующий рост и нормальное развитие спорофита. Интенсивный рост пластин перед спорообразованием прекращается и идет только увеличение их массы. Авторы утверждают, что, создавая определенные условия, особенно лимитируя некоторые элементы минерального питания в культуральной питательной среде, можно вызвать замедление роста и начало спорообразования. Изменение физических факторов — температуры, светопериода и интенсивности света, по их утверждению, оказывает значительно меньшее влияние на формирование спороносной ткани у *Costaria costata*, во всяком случае, не имеет прямого влияния на инициацию спорообразования.

**Заключение.** Монографически обработаны материалы по роду *Costaria* Greville. Анализ сведений по распространению, биологии и циклу развития *Costaria costata* как в природе, так и на плантациях ламинарии японской, показывает, что этот вид широко распространен в северной части Тихого океана, заселяя, совместно с другими ламинариевыми, глубины от 0,5 до 20 м. Особенно благоприятные условия для ее развития складываются на промышленных плантациях ламинарии, где костария становится основным обростателем плантаций и конкурентом культивируемого вида. В связи с этим знание биологии и особенно цикла развития костарии у берегов советского Дальнего Востока крайне важны, так как могут быть положены в основу разработки мероприятий по борьбе с нею, как с основным «сорняком» плантаций, а также по использованию ее в качестве дополнительного источника альгинатов и маннита.

Наиболее эффективная мера борьбы с костарией на плантациях — это перевод водорослеводческих хозяйств на одногодичный цикл выращивания ламинарии. В этом случае поводцы

с рассадой ламинарии выносятся в море в конце октября, после окончания периода массового рассеивания спор костарии, а сбор выращенной водоросли должен проводиться в августе, когда цикл развития костарии находится на стадии микроскопического гаметофита. При двухгодичном культивировании плантации неизбежно будут заселяться костарией на втором году выращивания ламинарии.

Планируемое на ближайшие годы значительное расширение плантаций ламинарии у берегов Приморья вызовет одновременно и значительное увеличение биомассы основного сорняка — костарии ребристой. Чистка плантаций от обростателей может обеспечить альгинатное производство дополнительным сырьем, поскольку костария не уступает другим ламинариевым по содержанию и качеству альгинатов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Возжинская В. Б. Макрофиты морских побережий Сахалина // Тр. ИОАН СССР. 1964. Т. 69. С. 330—417.
- Гайл Г. И. Очерк водорослевого пояса приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования // Изв. ТИРХ. 1930. Т. 4, вып. 2. С. 3—38.
- Гайл Г. И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВ ФАН СССР. 1936. № 19. С. 31—65.
- Гайл Г. И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. Владивосток: Прим. кн. изд-во, 1949. 67 с.
- Гусарова И. С. Макрофиты сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) // Новости системат. низш. раст. 1975. С. 114—118.
- Зинова А. Д. Список морских водорослей Южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исслед. дальневост. морей СССР. 1959. Вып. 6. С. 146—161.
- Зинова А. Д., Перестенко Л. П. Список водорослей литорали Курильских островов // Сб. работ ИБМ ДВНЦ АН СССР. 1974. Вып. 1. С. 332—338.
- Зинова Е. С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промысловое значение // Изв. ТОНС. 1928. Т. 1, вып. 1. С. 77—142.
- Зинова Е. С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. ТОНС. 1929. Т. 3, вып. 4. 62 с.
- Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7—42.
- Зинова Е. С. Водоросли Японского моря района острова Петрова // Тр. Гидробиол. эксп. ЗИН АН СССР 1934 г. на Японское море. 1938. Вып. 1. С. 37—80.
- Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940. Т. 5. С. 165—258.
- Зинова Е. С. Водоросли Татарского пролива // Споровые растения. 1954а. Вып. 9, сер. 2. С. 311—346.
- Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Споровые растения. 1954б. Вып. 9, сер. 2. С. 259—310.
- Комаров В. Л. Типы растений // Избр. соч. 1958. Т. 12. С. 255—617.
- Макниенко В. Ф. Водоросли-макрофиты зал. Восток (Японское море) // Биология моря. 1975. № 2. С. 45—57.
- Макниенко В. Ф., Клочкова Н. Г. Водоросли, новые для залива Чихачева // Биология моря. 1978. № 3. С. 17—25.
- Макниенко В. Ф., Моисеенко Т. Н. Биология костарии и ее пер-

- спективность для культивирования в качестве сырья для получения альгинатов//Тез. III всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры Владивосток, 1980. С. 21—22.
- Макленко В. Ф., Мальцев В. Н., Крупнова Т. Н. Культивирование водорослей на Дальнем Востоке//Рыб. хоз-во. 1981. № 10. С. 51—53.
- Михайлова Н. Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов острова Шикотан//Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 3. С. 379—386.
- Петров Ю. Е. Ламинариевые и фукусковые водоросли в морях СССР//Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 1. С. 123—127.
- Потешина А. В. Распределение и запасы одонталли в районе от мыса Поворотного до мыса Бяча (1967—1970 гг.)//Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 215—222.
- Пржеменецкая В. Ф., Буянкина С. К. Костария ребристая — перспективный источник альгинатов и маннита. Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ, 1987 (в печати).
- Пржеменецкая В. Ф., Климова В. Л. Эпифиты ламинарии (*Laminaria japonica*, Phaeophyta) в культуре//Марикультура на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1983. С. 110—118.
- Рыбаков О. С. Водоросли прибрежных вод острова Юрий (Малая Курильская гряда)//Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 201—211.
- Селицкая Н. М. Водоросли литорали о-ва Камень Опасности//Тр. ИОАН СССР. 1958. Вып. 1. С. 87—93.
- Суховеева М. В. Распределение водорослей вдоль берегов Приморья//Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 255—260.
- Суховеева М. В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 23 с.
- Суховеева М. В. *Laminaria japonica* Aresch. и сопутствующие ей макрофиты//Изв. ТИНРО. 1971. Т. 25. С. 152—154.
- Суховеева М. В. Распределение макрофитов на некоторых участках залива Петра Великого//Изв. ТИНРО. 1972а. Т. 81. С. 209—214.
- Суховеева М. В. Водоросли сублиторали Южно-Курильского мелководья//Исслед. по биол. рыб и промысл. океанограф. 1972б. С. 88—99.
- Суховеева М. В., Паймеева Л. Г. Видовой состав, распределение водорослей и морских трав в Амурском заливе (Японское море)//Изв. ТИНРО. 1974. Т. 92. С. 133—152.
- Суховеева М. В., Шмелькова Л. П. Новые виды сырья и перспективы их использования водорослевой промышленностью//Промысловые водоросли и их использование. М., 1981. С. 39—44.
- Шмелькова Л. П. Характеристика дальневосточных бурых водорослей как сырья для производства пищевых альгинатов//Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу: Тез. докл. М., 1974. С. 139—143.
- Шмелькова Л. П., Митина Л. Л., Зимина Л. С. Химический состав некоторых видов бурых водорослей//Исслед. по технологии рыбных продуктов. 1968. Вып. 4. С. 80—85.
- Щапова Т. Ф. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана//Тр. ИОАН СССР. 1948. Т. 2. С. 89—138.
- Щапова Т. Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря//Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 21—26.
- Щапова Т. Ф., Возжинская В. Б. Водоросли литорали западного побережья Сахалина//Тр. ИОАН СССР. 1960. Т. 34. С. 124—146.
- Щапова Т. Ф., Селицкая Н. М. Распределение водорослей на литорали острова Монерон (Японское море)//Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 112—124.
- Щапова Т. Ф., Мокиевский О. В., Пастернак Ф. А. Флора и фауна прибрежных зон острова Путятина (Японское море)//Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 67—101.
- Abbott I. A., Hollenberg G. I. Marine algae of California. Stanford Univ. Press, 1976. 827 p.
- Angst L. Gametophytes of *Costaria costata*//Publ. Puget Sound Biol. Sta. 1927. Vol. 5. P. 293—307.
- Dawson E. Y. A guide to the literature and distribution of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands//Pacif. Sci. 1961. Vol. 15. P. 370—461.
- Druehl L. D. The pattern of Laminariales distribution in the northeast Pacific//Phycologia. 1970. Vol. 9, № 3/4. P. 237—247.
- Hasegawa Y., Sanbonsuga Y. Laboratory rearing of Laminariaceae plants//Contribution to system. of benthic marine algae of north Pacific. 1972. P. 109—115.
- Kanda T. On the gametophytes of some Japanese species of Laminariales//Sci. Pap. Inst. Algal. Res. 1936. Vol. 1, № 2. P. 237—242.
- Kang J. W. On the geographical distribution of marine algae in Korea//Bull. Pusan Fish. Coll. 1966. Vol. 7, № 1, 2. P. 1—136.
- Kawabata S. A list of marine algae from the islands of Shikotan//Sci. Pap. Inst. Algal. Res. 1936. Vol. 1, № 2. P. 199—212.
- Lindstrom S. C. An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska//Alaska Dept. of Fish. and Game Techn. 1977. № 31. P. 1—172.
- Machida M. Notes on some marine algae from the Oshima Peninsula. 1. *Costaria costata* (Turn.) Saund//Bull. Jap. Soc. Phycol. 1977. № 25. P. 167.
- Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I—II//Journ. Fac. Agricult. Hokk. Imp. Univ. 1940. Vol. XLVI. P. 1—310.
- Sanbonsuga Y., Hasegawa Y. Studies on Laminariales in culture. I. On the formation of Zoosporangia on the thalli of *Undaria pinnatifida* and *Costaria costata* in culture//Bull. Hokk. Reg. Fish. Res. Lab. 1967. № 32. P. 41—48.
- Sanbonsuga Y., Hasegawa Y. Studies on Laminariales in culture. II. Effect of culture conditions on the zoosporangium formation in *Costaria costata* (Huds.) Saund//Bull. Hokk. Fish. Res. Lab. 1969. № 35. P. 198—202.
- Sasaki S. A note of the life history of *Costaria costata* from Rausu, Hokkaido//Journ. Hokk. Fish. Exper. Sta. 1978. Vol. 35, № 11—12. P. 1—10.
- Scagel R. F. On annotated list of the marine algae of British Columbia and northern Washington (including keys to genera)//Natur. Museum of Canada. 1957. Bull. 150. 289 p.
- Tokida J. The marine algae of southern Saghalien//Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1954. Vol. 2, № 1. 264 p.
- Yamada I. Benthic marine algal vegetation along the coasts of Hokkaido, with special reference to the vertical distribution//Journ. Fac. Sci. Hokk. Univ. 1980. Ser. V, vol. 12, № 1. P. 1—98.
- Yamada Y. Marine algae from Urup, the middle Kuriles, especially from the vicinity of Iema Bay//Sci. Pap. Inst. Algal. Res. 1935. Vol. 1. P. 1—26.
- Yendo K. The development of *Costaria*, *Undaria* and *Laminaria*//Ann. of Bot. 1911. Vol. XXV, № XCIX. P. 691—715.