

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *LAMINARIA JAPONICA* ARESCH. В СУБЛИТОРАЛИ СЕВЕРНОГО ПРИМОРЬЯ

Н.В. Иванова, И.С. Гусарова
ТИНРО-Центр, г. Владивосток

Ламинария японская (*Laminaria japonica* Aresch., сем. Laminiaceae) — низкобореальный тихоокеанский приазиатский вид, который образует в дальневосточных морях России промысловые заросли у берегов Приморья, южных Курильских островов и Сахалина и играет значительную роль в формировании растительности сублиторали.

Это полиморфный вид, характеризующийся высокой экологической пластичностью. Морфологическая изменчивость растений настолько высока, что среди японских и российских ученых длительное время велась научная дискуссия по поводу таксономического статуса ламинарии японской, которая не привела к окончательному решению. При этом выделялись близкородственные формы, сорта, установленные в основном в соответствии с метрическими показателями морфологических признаков и характеризующиеся разной информационной значимостью (Зинова, 1928; Петров, 1972; Yabu, 1964; Sanbonsuga, Toggi 1974; Funano, 1986).

Исследования ламинарии в Приморье касались в основном анализа некоторых аспектов биологии вида (спорогенез, развитие гаметофита и спорофита) для решения вопросов марикультуры и оценки эксплуатационных возможностей естественных поселений (Суховеева, 1969; Мальцев, Моисеенко, 1979; Крупнова, 1984).

Сведения о структуре и количественных соотношениях видов в фитоценозах с доминированием ламинарии японской в отдельных районах Приморья содержатся в работах двух авторов (Гусарова, 1984, 1988; Паймеева, Гусарова, 1993).

В последние годы опубликованы краткие результаты исследований по морфологической характеристике и репродуктивному

статусу ценопопуляций ламинарии японской (Гусарова, Иванова, 1998; Гусарова и др., 2000).

Суммирование литературных данных показывает, что морфологическая изменчивость слоевищ ламинарии японской в пределах ареала в полной мере не анализировалась, несмотря на то что эти сведения необходимы как для понимания структурных особенностей поселений вида в разных районах, так и для технологических характеристик ламинарии как сырья.

Настоящая статья посвящена оценке изменения морфометрии слоевищ ламинарии японской с юга на север Приморья, определению наиболее информативных параметров и структурированию ценопопуляций на основе морфологического сходства растений.

Материалы и методы

В основу исследований положены материалы, собранные в июне 1991, 1995 и 1996 годов на 13 контрольных полигонах. Этот период лета характеризуется остановкой активного линейного роста и достижения двулетними растениями физиологической зрелости и максимальных размеров.

До начала исследований вдоль побережья Приморья протяженностью 800 км выполнена альгологическая съемка по общепринятой методике со сбором информации от литорали до глубины исчезновения водорослей, т. е. до 15–30 м. Учитывались характер распределения водорослей по глубинам, количественные соотношения доминирующих видов и ценотическая структура растительности.

На основании полученной информации от м. Поворотный до м. Золотой были выбраны 13 полигонов в условиях открытого или слабозащищенного побережья, так как именно при высокой гидродинамической активности вод формируются устойчивые заросли ламинарии японской с промысловыми характеристиками.

Географическое расположение полигонов:

1-й — м. Зеленый	42° 43 20 N, 133° 12 25 E
2-й — м. Сысоева	42° 46 10 N, 133° 23 42 E
3-й — м. Якимова	42° 49 20 N, 133° 31 00 E
4-й — м. Туманный	43° 23 54 N, 134° 51 35 E
5-й — м. Нахвальный	43° 17 40 N, 134° 63 30 E
6-й — м. Мраморный	43° 41 48 N, 135° 14 04 E
7-й — м. Мосолова	44° 32 15 N, 137° 14 15 E

8-й — м. Маячный	45° 23 20 N, 137° 09 12 E
9-й — м. Речной	45° 40 31 N, 137° 30 45 E
10-й — м. Белкина	45° 49 7 N, 137° 42 0 E
11-й — м. Сосунова	46° 32 24 N, 138° 20 49 E
12-й — м. Плитняк	46° 42 00 N, 138° 46 00 E
13-й — 1 миля севернее р. Пея	46° 47 50 N, 138° 24 58 E

На каждом полигоне в пределах монодоминантного фитоценоза *Laminaria japonica* или полидоминантного фитоценоза *Laminaria japonica* + *Costaria costata* + *Phyllospadix iwatensis* выделялся участок дна с характерными условиями: грунт скалистый или скалистый с навалами глыб, глубина 3–6 м, проективное покрытие дна ламинарией не менее 50%, плотность поселения взрослых растений — 10–15 экз./м². На каждом участке случайным образом отбирали 50 экз. двулетней ламинарии для последующего анализа.

Материалы сбора 1991 г. использованы для сравнительной оценки морфометрии слоевищ и для последующей структуризации ценопопуляций, так как в этот год было выполнено максимальное количество полигонов (13). Для оценки корреляционных связей и нахождения признаков, вносящих максимальный вклад в разделение выборок, использован суммарный массив данных за указанный период исследований: 1991 г. (13 полигонов), 1995 г. (1, 2, 3, 6, 9 и 10-й полигоны), 1996 г. (1, 2, 4, 6 и 8-й полигоны), рис. 1.

Всего отобрано 1200 взрослых растений, которые промерены по 7 параметрам: длина, максимальная ширина и толщина пластины, ширина срединной полосы, длина и диаметр черешка, масса растения. Кроме того, дополнительно рассчитаны удельная длина (отношение массы растения к его длине — w/l) и площадь пластины как произведение длины и средних показателей ширины пластины.

Для каждого признака выполнен стандартный биометрический анализ, подсчитана суммарная одномерная статистика, построены гистограммы частот распределения, рассчитаны коэффициенты дисперсии и вариации. Сравнение полученных значений выполнено с использованием *t*-критерия Стьюдента и *F*-критерия Фишера (Зайцев, 1990). Для анализа характера взаимосвязи между морфологическими признаками вычисляли коэффициенты корреляции.

Для сокращения числа измеряемых признаков таким образом, чтобы оставшиеся вносили максимальный вклад в разделение выборок, использован пошаговый дискриминантный анализ. Мерой морфологического сходства растений из различных выборок служило расстояние Махаланобиса. Для графического представления матриц расстояний Махаланобиса между центрами рассматриваемых выборок строили кластеры по методу Рао (Афифи, Эйзен, 1982).

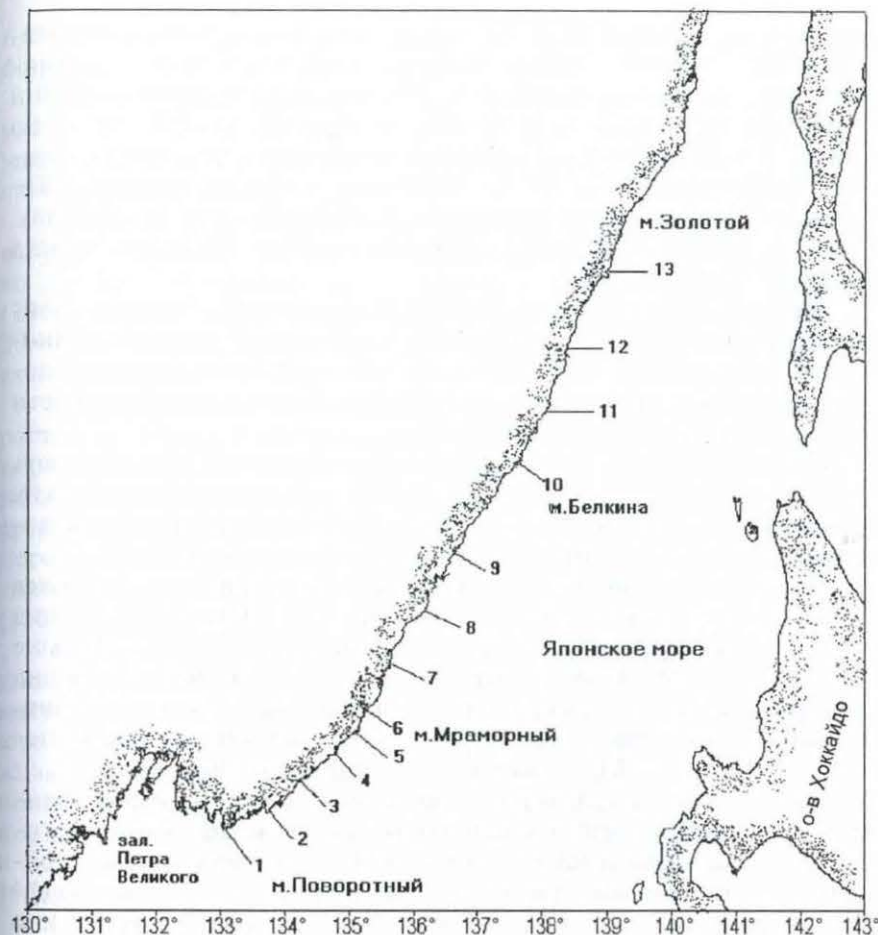


Рис. 1. Карта-схема расположения контрольных полигонов

Обработка данных выполнена с помощью пакетов прикладных программ Statistica-версий 4,02 и 5,77.

Результаты и обсуждение

Ламинария японская является одним из основных доминирующих видов у берегов Приморья и обитает от нижней границы

литорали до глубины 27 м. Растительность сублиторали представляет собой пеструю картину чередования фитоценозов с доминированием ламинарии и без нее. Ширина поселений ламинарии колеблется от 50–100 м у приглубых берегов до 200–400 м на мелководье. Эколого-ценотическим оптимумом вида можно считать глубины от 1 до 10 м. Наиболее плотные заросли (30–40 экз/м²) отмечены на скалистых и грубообломочных грунтах. Биомасса взрослых растений колеблется от 3 до 20 кг/м², иногда достигает 40–50 кг/м².

Большая протяженность района исследований, сложная конфигурация берега и неоднородность эдафических условий мелководной зоны шельфа обуславливают значительные различия условий обитания и соответственно высокую степень гетерогенности выбранных для сравнения растений.

На первом этапе рассмотрим морфологическую изменчивость слоевищ ламинарии японской на основе средних арифметических значений (M), стандартной ошибки (ED) и коэффициентов вариации (Cv) по 7 параметрам для каждого полигона (табл.1).

При сравнительном анализе признаков видно, что наиболее изменчивыми являются масса растения (Cv 23,4–34,3%), длина (Cv 17,2–28,1%) и ширина пластины (Cv 15,4–26,4%). Меньше всего изменяются диаметр черешка (Cv 10,1–14,2%) и толщина пластины (Cv 10,1–12,4%). Степень варьирования таких признаков, как длина черешка (Cv 14,2–17,5%) и ширина срединной полосы (Cv 13,2–19,3%), находится примерно на одном уровне.

Следует заметить, что на севере района растения имеют более высокий уровень изменчивости длины и ширины пластины, длины черешка и массы растений. На юге растения более однородны по размерам. Для центрального района значения коэффициентов вариации рассматриваемых признаков включают как минимальные значения, характерные для южных полигонов, так и максимальные, характерные для севера (табл.1).

Несмотря на достаточную вариабельность признаков, мы можем отметить общие направления их изменения в широтном аспекте. Так, длина пластины постепенно возрастает с юга на север от 159,5 см (м. Зеленый) до 287,3 см (район р. Пейя). При этом ширина пластины заметно снижается от 18,4–19,4 см на юге до 14,9–15,3 см на севере. Масса растений изменяется скачкообразно и составляет на крайних южных полигонах 529–576 г, а на крайних северных 572–659 г. Длина черешка незначительно увеличивается к северу и составляет на юге 5,8–7,7 см, на севере

6,7–7,3 см. Остальные параметры изменяются в относительно небольшом диапазоне (табл. 1).

Колебания морфометрических показателей сказываются на удельной длине и толщине пластины. Так, на южных полигонах удельная длина растений и толщина пластины на 23–30 % выше, чем на северных (табл. 1, рис. 2).

Площадь пластины достигает максимальных значений на северных полигонах (4018–4218 см²) за счет увеличения ее длины, в то время как на южных полигонах она значительно меньше (2766–2956 см²). Иными словами, площадь пластины на севере на 30–45 % больше, чем на юге. В центральном районе она изменяется от 2706 до 3526 см².

Таким образом, наблюдаются явные различия в морфологии растений южных и северных районов. При этом на юге они более короткие, их пластины более широкие, плотные и утолщенные, но с меньшей площадью по сравнению с растениями севера. В среднем районе обитают растения, фенооблик которых является переходным между фенообликами растений севера и юга, так как включает в себя признаки растений ценопопуляций этих районов (табл. 1).

Кроме того, полученные результаты по толщине пластины и удельной массе, интегрально отражающие процесс накопления массы растений, доказывают, что их созревание происходит на юге Приморья раньше, чем на севере. Наши результаты подтверждаются литературными данными о более ранних сроках спороношения ламинарии японской на юге Приморья, так как известно, что размножение возможно только после созревания растений и накопления необходимых питательных веществ (Подкорытова, 1981; Крупнова, 1984; Гусарова и др., 2000).

Рассмотрим более подробно морфологическую гетерогенность слоевищ на гистограммах частот распределения таких признаков, как длина и ширина пластины, определяющих форму растений.

Установлено, что на северных полигонах (11–13) длина пластины имеет ярко выраженную правостороннюю асимметрию, т. е. в выборках преобладают растения высоких размерных классов. Около 60% из них имеют длину 200–250 см, в то время как на южных полигонах (1–5) в интервале этих частот находится только 20% растений и подавляющее большинство имеют длину 150–180 см. Изменение с юга на север ширины пластины выражено не так явно, однако на северных полигонах наблюдается смещение модальной группы в сторону меньших размерных клас-

Полигон, №	Длина пластины			Ширина пластины			Ширина срединной полосы		
	М, см	ED	Cv, %	М, см	ED	Cv, %	М, см	ED	Cv, %
1	159,5	6,3	19,3	18,4	0,8	17,1	9,5	0,3	15,3
2	168,1	7,1	17,2	18,6	0,7	16,5	9,8	0,4	16,4
3	165,7	5,7	17,8	19,4	0,6	15,4	9,6	0,5	14,5
4	186,4	6,5	20,5	17,3	0,5	18,7	9,1	0,4	13,2
5	179,5	7,2	21,3	18,5	0,6	19,1	9,2	0,5	14,2
6	182,1	7,3	18,7	18,8	0,4	18,2	8,4	0,4	15,2
7	205,3	10,2	19,3	16,2	0,6	22,3	8,1	0,6	14,8
8	192,4	11,2	22,4	16,6	0,7	21,5	8,5	0,4	17,3
9	202,2	12,5	25,3	15,8	0,8	24,1	8,0	0,3	18,5
10	214,7	11,4	26,1	15,6	0,6	24,7	7,6	0,6	18,2
11	231,5	10,5	27,5	14,9	0,5	26,4	7,9	0,5	19,3
12	281,3	12,3	28,1	15,3	0,6	25,2	8,1	0,4	16,2
13	287,3	13,4	27,4	15,1	0,7	25,8	7,2	0,5	17,1

сов. Если на южных полигонах преобладающими являются размерные классы 18–24 см, то на северных 12–15 см.

Рассматриваемые морфологические признаки не только достаточно изменчивы, но и неравноценны для сравнения растений из различных ценопопуляций. В связи с этим, используя первоначально для сравнения отдельные признаки, переходим к анализу силы связей между параметрами на основе коэффициентов корреляции (уровень значимости $P = 0,05$) (табл. 2).

Сравнительный анализ матрицы коэффициентов корреляции показывает, что рассмотренные морфологические признаки слоевищ образуют группировки с различной силой связи. Максимальную связь между собой обнаруживают ширина пластины и ширина срединной полосы ($r = 0,953$), а также эти два показателя с массой растения ($r = 0,831$ и $r = 0,857$) и удельной длиной ($r = 0,850$ и $r = 0,857$ соответственно). Площадь пластины закономерно связана с длиной и шириной пластины ($r = 0,781$ и $r = 0,893$), а также с массой растения ($r = 0,763$).

Значительные связи наблюдаются между длиной черешка и длиной пластины ($r = 0,784$), а также этого параметра с массой

на контрольных полигонах Приморья

Толщина пластины			Длина черешка			Диаметр черешка			Масса растения		
М, мм	ED	Cv, %	М, см	ED	Cv, %	М, см	ED	Cv, %	М, г	ED	Cv, %
3,7	0,4	10,7	5,8	0,15	14,5	1,2	0,07	10,1	529	26	27,4
4,0	0,3	11,3	6,4	0,17	16,3	1,4	0,06	12,8	576	25	25,3
3,9	0,2	10,1	7,7	0,18	14,3	1,4	0,08	13,5	568	23	25,7
3,8	0,3	12,3	7,5	0,16	15,2	1,4	0,06	11,3	621	22	23,4
3,9	0,2	10,6	7,4	0,12	14,2	1,5	0,09	10,7	633	21	25,3
3,8	0,3	12,4	7,3	0,15	17,5	1,3	0,06	12,5	660	25	28,3
3,5	0,4	11,5	7,2	0,14	15,2	1,3	0,06	11,3	640	23	26,4
3,3	0,2	10,6	6,4	0,15	14,6	1,4	0,07	13,2	581	26	27,3
3,4	0,3	10,8	6,3	0,16	15,4	1,4	0,06	12,3	573	29	28,1
3,3	0,4	11,2	6,6	0,19	16,2	1,5	0,08	11,4	603	21	29,5
3,0	0,3	12,1	6,4	0,23	16,9	1,3	0,06	14,2	572	25	31,1
2,9	0,4	10,2	7,3	0,21	15,3	1,5	0,08	12,1	613	27	34,3
3,1	0,3	11,3	6,7	0,20	16,2	1,3	0,09	11,1	659	26	32,7

растения ($r = 0,669$). Не обнаруживается достаточно сильной связи длины черешка с шириной пластины и шириной срединной полосы ($r = 0,480$ и $r = 0,578$ соответственно). Слабо связаны длина пластины с такими параметрами, как удельная масса ($r = -0,421$), ширина пластины ($r = 0,305$), ширина срединной полосы ($r = 0,342$), табл. 2.

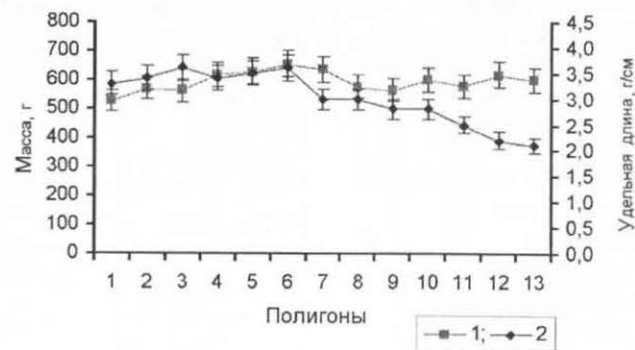


Рис. 2. Изменение массы и удельной длины растений с юга на север Приморья

Таблица 2

Матрица коэффициентов корреляции изученных параметров ламинарии японской

Параметры	Длина пластины	Ширина пластины	Ширина полосы	Толщина пластины	Длина черешка	Масса растения	Диаметр черешка	Площадь пластины	Удельная масса
Длина пластины	1	0,305	0,342	0,451	0,784	0,688	0,371	0,781	-0,421
Ширина пластины	0,305	1	0,953	0,537	0,480	0,831	0,312	0,893	0,850
Ширина полосы	0,342	0,953	1	0,407	0,578	0,857	0,357	0,451	0,837
Толщина пластины	0,451	0,537	0,407	1	0,312	0,781	0,344	0,536	0,635
Длина черешка	0,784	0,480	0,578	0,312	1	0,669	0,528	0,412	0,140
Масса растения	0,688	0,831	0,857	0,781	0,669	1	0,652	0,763	0,708
Диаметр черешка	0,371	0,312	0,357	0,412	0,528	0,652	1	0,439	0,201
Площадь пластины	0,781	0,893	0,398	0,536	0,412	0,763	0,439	1	-0,344
Удельная длина	-0,421	0,850	0,837	0,635	0,140	0,708	0,201	-0,344	1

Опираясь на выявленные корреляционные связи между выбранными морфометрическими признаками, переходим к определению признаков, вносящих максимальный вклад в разделение выборок.

С этой целью использован пошаговый дискриминантный анализ, по результатам которого рассмотрена последовательность

Таблица 3

Значения *F*-включения и суммарный процент реализаций, верно классифицированных по группам на каждом шаге дискриминантного анализа

Шаг, №	Включенная переменная	Значения <i>F</i> -включения	N включенной переменной	Суммарный процент верных классификаций
1	Ширина пластины	50,70	1	25,5
2	Масса растения	39,13	2	45,0
3	Длина пластины	28,15	3	56,9
4	Площадь пластины	11,93	4	58,5
5	Удельная длина	8,54	5	58,8
6	Ширина сред. полосы	7,22	6	62,3
7	Толщина пластины	6,82	7	65,7
8	Длина черешка	6,37	8	70,4
9	Диаметр черешка	4,44	9	70,2

включения переменных при разделении выборок (табл. 3). Анализ показал, что такие параметры, как ширина пластины, масса растения, длина пластины, имеют наибольшие значения *F*-включения процедур пошагового дискриминантного анализа. Наличие этих трех признаков обеспечивает верную классификацию около 60% растений в свою группу. При анализе только двух признаков (ширины пластины и массы растения), включенных на первом и втором шагах дискриминантного анализа, верная классификация составляет 45%. Дальнейшее последовательное включение еще шести переменных обеспечивает верную классификацию 70,4% растений, т.е. вклад каждого оставшегося параметра не превышает 3–4% (табл. 3). Таким образом, признаками, вносящими

максимальный вклад в разделение выборок, являются, ширина и длина пластины, масса растения. По результатам последовательной математической обработки морфометрических материалов выполнено структурирование растений разных ценопопуляций на основе расстояния Махаланобиса (*D*), позволяющего определить интервал между центроидами групп и каждым оцениваемым значением в многомерном пространстве (рис. 3).

Оценка сходства-различия позволила объединить растения с разными морфологическими признаками в три основные группы. В каждой из этих групп они близки по фенотипической структуре. Выделенные группы территориально расположены в трех районах: I район от м. Поворотный до б. Ольги (полигоны 1–6), II район на участке побережья от б. Ольги до м. Бел-

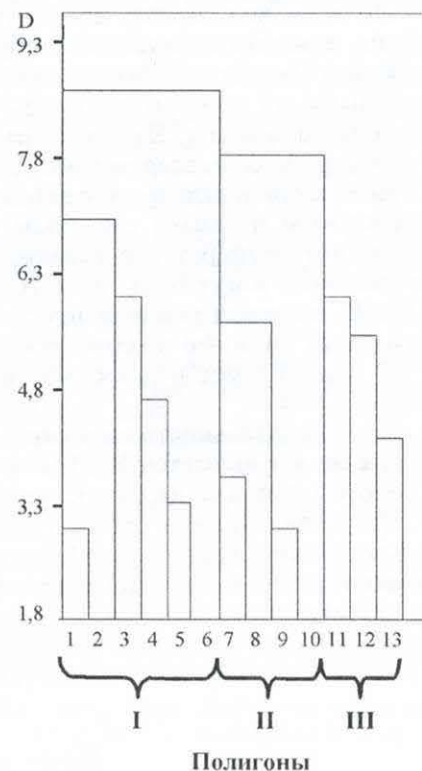


Рис. 3. Дендрограмма морфологического сходства ламинарии японской побережья Приморья. Описание районов и полигонов см. в тексте

кина (полигоны 7–10), III район — от м. Белкина до м. Золотой (полигоны 11–13). Границы между районами не являются жестко очерченными, а имеют зоны перехода.

Наибольшая дивергенция признаков наблюдается между растениями первой и третьей групп. Растения первой группы ценопопуляций характеризуются относительно низкой степенью изменчивости морфологических признаков, уменьшением длины пластины и черешка на 35 и 18% соответственно и увеличением ширины пластины на 19% по сравнению с растениями третьей группы. В третью группу входят растения с достаточно высокой степенью изменчивости морфологических признаков. Вторую группу составляют те из них, которые сочетают в себе признаки первой и третьей групп.

По всей видимости, полученная фенотипическая дифференциация ламинарии японской обусловлена действием комплекса гидролого-климатических условий североприморского шельфа, основными из которых являются температура прибрежных вод и длина светового дня. Эти факторы значительно изменяются с юга на север района исследований. Так, весной и летом в период активного роста ламинарии разница температуры воды между самым южным и самым северным полигонами в годы с нормальным ходом температур составляет 5–7° С, а в аномальные годы эти различия могут быть значительно выше (Мороз, Винокурова, 2000). В северных районах прогрев воды в весенне-летнее время приходится на более поздние сроки, при этом разница составляет от 1–2 нед до 1 мес в зависимости от условий года (Рачков, 1984; Зуенко, 1989).

Продолжительность светового дня, влияющая на процесс фотосинтеза, уменьшается с 2191 ч у м. Поворотный до 1807 ч у м. Золотой (Справочник по климату, 1969).

Представленные в работе результаты исследования достоверно показывают уровни морфологической изменчивости ламинарии японской на основной части ареала материкового побережья при естественном изменении температуры воды и продолжительности светового дня с юга на север Приморья и служат основанием для дальнейшего популяционного анализа ее поселений.

Литература

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ // М.: Мир, 1982. С. 222–244.

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

Гусарова И.С. Макрофитобентос залива Восток (Японское море) // Комаровские чтения. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. Вып. 35. С. 11–35.

Гусарова И.С., Иванова Н.В. Изучение ценопопуляций *Laminaria japonica* на сублиторали Приморья: Тез. докл. II (X) съезда Русского ботан. о-ва. «Пробл. ботан. на рубеже XX–XXI веков.». СПб., 1998. Т. 2. С. 92.

Гусарова И.С., Иванова Н.В., Шапошникова Т.В. Морфоанатомическая характеристика и репродуктивный статус ценопопуляций *Laminaria japonica* Aresch. северного Приморья // Изв. ТИНРО. Владивосток, 2000. Т. 127. С. 607–618.

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

Зинова Е.С. Морская капуста и другие водоросли, имеющие промышленное значение // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1928. Т.1, вып.1. С. 45–54.

Зуенко Ю.И. Анализ сезонных изменений температуры на поверхности Японского моря с целью оценки адвекции тепла // Тр. ДВНИГМИ. Владивосток, 1989. Вып. 39. С. 114–121.

Крупнова Т.Н. Закономерности размножения ламинарии японской — *Laminaria japonica* Aresch. — объекта марикультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 26 с.

Мальцев В.Н. Мусеенко Т.Н. Результаты исследований культивирования ламинарии японской в Приморье // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1979. Т. 103. С. 47–54.

Мороз И.Ф., Винокурова Т.Т. Некоторые черты пространственно-временной изменчивости температуры шельфовых вод Приморья // Изв. ТИНРО. Владивосток, 2000. Т. 127. С. 89–99.

Паймеева Л.Г., Гусарова И.С. Состояние зарослей *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. в северном Приморье // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 38. С. 20–36.

Петров Ю.Е. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour // Новости сист. низш. растений. Л.: Наука, 1972. Т. 9. С. 47–58.

Подкорытова А.В. Содержание свободных аминокислот в ламинарии японской в процессе роста и созревания репродуктивной ткани // Опыт культивирования морских объектов. Владивосток, ТИНРО, 1981. С. 83–91.

Рачков В.И. Особенности сезонной изменчивости гидрохимического режима вод шельфовой зоны северного Приморья / ТИНРО. Владивосток. Деп. в ЦНИИТЭИРХ, № 662-рх-Д83. 1984. 14 с.

Справочник по климату СССР. Приморский край. Л., 1969. Вып. 26, ч. 4. С. 35–38.

Суховеева М.В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 23 с.

Funano T.A. A comparison of *Laminaria religiosa* with *L. japonica*, *L. ochotensis* and *L. diabolica* by transplanting culture experiments // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1986. N 28. P. 45–61.

Tokida J., Nakamura Y., Druehl L.D. Typification of species of *Laminaria* (Phaeophyta, Laminariales) described by Miyabe and taxonomic notes on the genus in Japan // Phycologia, 1980. P. 23–37.

Sanbonsuga Y., Torri S. On the local variation of morphological characteristics in *Laminaria japonica* var. *japonica* // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1974. N 40. P. 48–59.

Yabu H. Alternation of chromosomes in the life history of *Laminaria japonica* Aresch. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1964. V. 23, N 4. P. 171–176.