

ТЕМП РОСТА, ВОЗРАСТ И СПОРОНОШЕНИЕ *LAMINARIA SACCHARINA* И *LAMINARIA DIGITATA* КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА

М. С. Киреева и Т. Ф. Щанова

Летом 1931 г. отделом донных водорослей б. Государственного океанографического института (ныне ВНИРО), были начаты в с. Полярном<sup>1</sup> стационарные работы по изучению иодонакопляющих водорослей. Эти работы входили в качестве одной из составных частей в общую программу исследований водорослей в Белом и Баренцовом морях. План этих исследований заключал в себе помимо стационарного изучения водорослей также и маршрутные обследования Мурманского и Беломорского побережий, имевшие своей целью выяснение сырьевых запасов ламинарий. Выбор ламинарий в качестве объекта исследований объяснялся, с одной стороны, большой мощностью зарослей этих водорослей, а с другой — высоким содержанием в них иода. Оба эти обстоятельства делают ламинарий чрезвычайно ценным сырьем для промышленного использования.

Изучение темпа роста ламинарий являлось одной из тем, входящих в план стационарных работ. Параллельно с изучением темпа роста были поставлены наблюдения над процессом спороношения и установлением возрастных групп ламинарий.

I. Изучение темпа роста *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata*

Как уже выше указывалось, изучение темпа роста ламинарий являлось одной из тем, входивших в план стационарных работ. Объектами наблюдений были выбраны *Laminaria saccharina* (L.) Lamour f. *membranacea* J. Ag. и *Laminaria digitata* (L.) Lamour f. *typica* Kjellm., т. е. как раз те формы, которые в изобилии находятся в губах северной части Кольского залива. Благодаря малой продолжительности этих наблюдений, охватывающих всего 1 год (с сентября 1931 г. по август 1932 г.), в настоящее время нами еще не получены исчерпывающие данные о ходе роста ламинарий. Однако, на основе даже предварительного цифрового материала, характеризующего процесс роста, намечились определенные закономерности, изложению которых посвящена настоящая глава.

Ламинарии с давних пор обратили на себя внимание, и в русской литературе лечебные свойства их были отмечены уже в XVIII веке. В систематическом отношении ламинарии были довольно детально

<sup>1</sup> С. Полярное, где находилось Мурманское отделение Государственного океанографического института, расположено в северной части Кольского залива у Полярной гавани (см. фиг. 16).

изучены рядом известных ученых XIX века, как то: Lamouroux (20), Areschoug (10), Kiellmann (14) Foslie (13) и др. Исследования ламинарий как в направлении изучения истории их развития, так и в сторону изучения других биологических моментов жизни ламинарий, продолжаются и в XX веке: работы Setchell (16, 17), Yendo (18), Kylin (19), Sauvageau (15), Pascher (21) и др. Однако, все эти исследования касались и касаются главным образом качественных характеристик изучаемых процессов. В связи с этим мы решили провести наблюдения над темпом роста ламинарий с иной точки зрения, а именно попытаться охарактеризовать этот процесс количественными данными. Следует отметить, что в работе Fallis (12), вышедшей в 1916 г., приводятся данные по количественному учету роста; однако, благодаря иной постановке наблюдений, как в отношении методики, так и в отношении малой продолжительности опытов (всего  $1-1\frac{1}{2}$  месяца) наши работы имеют с этой работой мало точек соприкосновения.

Как известно, слоевище ламинарий в отношении возраста представляет собой неравноценное образование. Каждый год зимой или весной происходит сбрасывание старого листа, на месте которого в один год вырастает новый, т. е. всегда листовая пластинка является однолетним образованием, продукцией одного года, в то время как стебель представляет собой многолетнюю часть слоевища.

По нашим наблюдениям процесс смены листа у ламинарий Кольского залива начинается в январе месяце — старый лист постепенно отодвигается вверх, уступая место новой листовой пластинке. При этом старый лист сохраняется иногда очень долго; так на образцах ламинарий, собранных в июле-августе, удается еще обнаружить остатки старого уже отмершего листа.

Для того, чтобы получить количественную характеристику хода развития нового листа и отмирания старого, можно наметить два пути: или периодически взвешивая новый и старый лист, или периодически измеряя длину и ширину листовых пластинок. По периодическим изменениям во взвешиваниях и в промерах можно судить о темпе роста листа. Мы решили использовать оба эти пути, как взаимно дополняющие друг друга. Методика исследований сводилась к следующему.

В продолжение целого года (с сентября 1931 г. по август 1932 г.) нами брались каждый месяц, а в период замедленного роста раз в два-три месяца, по 25—35 экз. *Laminaria saccharina* в Оленьей губе и по 25—35 экз. *Laminaria digitata* в проливе, соединяющем Полярную гавань с Кольским заливом. При таком числе образцов, как это показала опытная проверка, получались достаточно устойчивые средние значения изучаемых величин, особенно относительных, и в меньшей степени абсолютных. Желательно было бы, конечно, подвергнуть исследованию гораздо большее количество объектов, что, однако, оказалось практически невыполнимым.

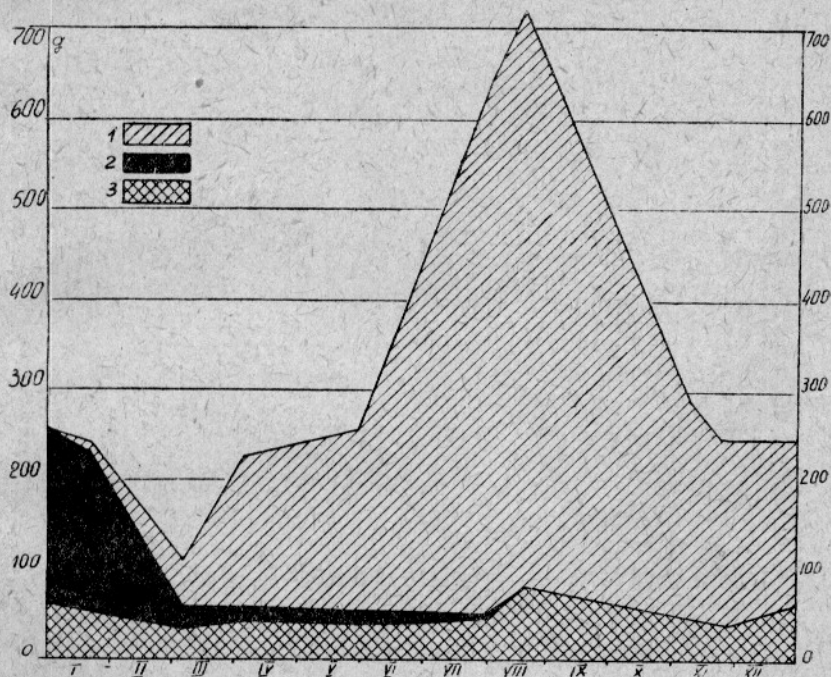
Ввиду того, что чрезмерная разновозрастность могла стать причиной, обуславливающей разницу в весах при ежемесячных взвешиваниях, нами при взятии образцов отбрасывались все экземпляры, не достигшие 0,5 м длины. Взятые образцы промерялись (при этом отмечалась длина всего слоевища, длина и ширина старого и нового листа и длина стебля) и взвешивались в сыром виде. Затем отрезались новый лист, старый и черешок и взвешивались — отдельно по частям. Из всех взвешиваний и промеров бралась средняя арифметическая, характеризующая собой среднюю величину слоевища, листа и черешка на данный месяц. Средние веса, полученные таким путем, отложены на прилагаемых графиках (см. фиг. 1 и 2).

По оси абсцисс отложено время наблюдений, по оси ординат —

средний вес сырого молодого листа, старого листа и черешка. Верхний контур кривой дает средний вес всего слоевища на данный месяц.

Следует отметить, что при всем кажущемся различии этих двух графиков друг от друга, они в основном сходны между собой: так обе эти кривые одновершинны и наивысший подъем у обеих падает на август.

Рост нового листа, как показано на графиках, начинается и у *L. saccharina* и у *L. digitata* в январе. Так как в этом месяце никаких резких изменений в отношении температурного и солевого режима воды



Фиг. 1. *Laminaria saccharina*

Изменение по месяцам средних значений веса слоевища, черешка, молодого и старого листа. Обозначения: 1. Новый лист; 2. Старый лист; 3. Черешок

Fig. 1. *Laminaria saccharina*. Variation by months of the mean weight of the total plant, stipe, new and old blade. Symbols: 1. The new blade; 2. The old blade; 3. The stipe

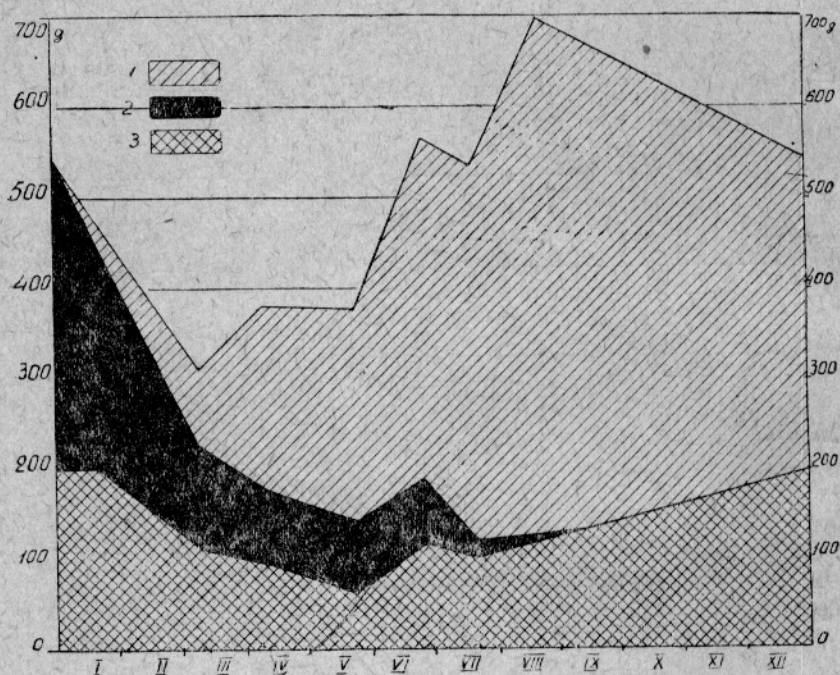
по сравнению с предыдущими месяцами не происходит, то начало роста следует объяснить другими причинами.

В северных широтах в январе после полярной ночи впервые появляется солнце; с этим появлением света и связано, повидимому, начало роста у ламинарий.

Интересно отметить, что в работе Смирнова (9), посвященной вопросу ассимиляции полярных водорослей, имеются как раз указания о ходе ассимиляции в течение декабря—января. По наблюдениям этого автора ламинарии Кольского залива начинают ассимилировать только со середины января. В продолжение всего декабря, а также в первую половину января они находятся как бы в состоянии анабиоза—у них имеется налицо только процесс дыхания, в то время, как процесс ассимиляции отсутствует совершенно. С середины января, когда освещение становится уже настолько интенсивным, что водоросли могут его использовать в качестве источника энергии,

ламинарии начинают ассимилировать. К этому моменту, повидимому, и следует приурочить начало роста нового молодого листа<sup>1</sup>.

Kylin в своей работе указывает на то, что у ламинарий Шведского побережья рост молодого листа начинается уже с ноября месяца за счет ламинарина, накопленного старым листом в течение предшествовавшего вегетационного периода. Следует отметить, что для района, где производил работы Килин, полярная ночь не имеет места, и следовательно в течение всей зимы водоросли находятся в условиях хотя и слабого, но постоянного освещения. В районах за полярным



Фиг. 2. *Laminaria digitata*

Изменение по месяцам средних значений веса слоевища, черешка, молодого и старого листа. Обозначения см. фиг. 1

Fig. 2. *Laminaria digitata*. Variations by months of the mean weight of the total plant, stipe, new and old blades. Symbols see fig. 1

кругом, рост если и происходит при отсутствии солнечного света, то слишком слабо, чтобы его можно было уловить принятой нами методикой. Практически ощутимое начало роста листа у ламинарий Кольского залива несомненно должно быть связано с появлением солнца.

Как показывают кривые (см. фиг. 1 и 2), в феврале и в марте месяцах рост молодого листа происходит наиболее интенсивно: в эти же месяцы наиболее интенсивно идет и отмирание старого листа — он быстро отодвигается кверху и разрушается. Благодаря быстрому отмиранию старого листа, с одной стороны, и благодаря тому, что новый лист не успел еще достигнуть больших размеров — с другой, на март месяц падает наименьшая биомасса. Для *Laminaria saccharina* она оказалась равной 108 г, для *L. digitata* — 300 г.

<sup>1</sup>Printz в своей работе (25) отмечает, что рост листа у ламинарий Trondhjemsfjord'a (Норвежское побережье) начинается со середины декабря.

Как уже выше указывалось, наибольший вес слоевища падает на август, а именно: у *L. saccharina* он равен 729 г, у *L. digitata* — 700 г.

В сентябре средний вес слоевища равен у *L. saccharina* 580 г, у *L. digitata* — 670 г. Это уменьшение веса в сентябре, по сравнению с таковым в августе месяце, находится в связи с окончанием вегетационного периода ламинарий: прекращается рост и, кроме того, с окончанием процесса спороношения происходит массовое выпадение спор, которое ведет за собой обтрепывание и разрушение листовой пластинки.

При использовании ламинарий в качестве источника иодных продуктов или в качестве сырья для получения пластической массы,



Фиг. 3. *Laminaria saccharina*

Кривые „абсолютного“ прироста молодого листа. Обозначения: 1. Абсолютная скорость роста молодого листа; 2. Абсолютное ускорение роста молодого листа

Fig. 3. *Laminaria saccharina*. Curves of the new blade „absolute“ weight increase. Symbols: 1. The „absolute“ rate of the weight increase; 2. The absolute acceleration of the weight increase

представляется наиболее целесообразным производить укос водорослей именно в сентябре, когда процесс спороношения у основной массы ламинарий уже закончился.

Сопоставляя кривые роста между собой, можно отметить еще одну особенность: несмотря на то, что меристематическая зона, находящаяся у ламинарий у основания листа, отделяет в период смены листа клетки как в сторону листовой пластинки, так и в сторону стебля, постепенного увеличения веса черешка (в течение всего вегетационного периода) не наблюдается. Можно думать, что это обстоятельство находит прежде всего свое объяснение в том, что принятая нами методика оказалась недостаточно точной для выявления роста стеблей.

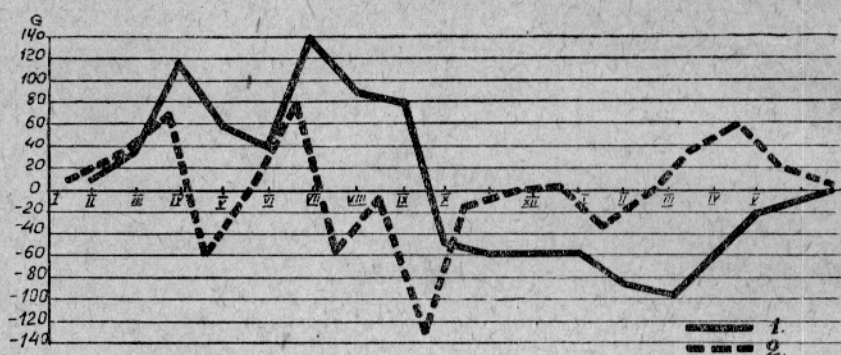
Для более наглядного представления о динамике роста ламинарий нами был построен ряд кривых, характеризующих прирост нового молодого листа (см. фиг. 3 и 4).

Кривые, нанесенные сплошной линией (фиг. 3 и 4), названные нами кривыми „абсолютной“ скорости прироста листа, являются первыми производными дифференциальными кривыми от кривых роста (фиг. 1 и 2).

Ординаты кривых „абсолютной“ скорости представляют собой величины приращения веса нового молодого листа в единицу времени.

Как у *Laminaria saccharina*, так и у *L. digitata* прирост в сентябре становится отрицательной величиной, т. е. в этом месяце начинается частичное разрушение листовой пластинки. Положительный прирост характеризуется двумя подъемами из которых первый падает на март месяц, а второй на июнь—июль, причем вторая вершина лежит у обеих ламинарий выше первой. Это последнее обстоятельство объясняется тем, что в июне—июле средняя биомасса гораздо больше биомассы марта; в связи с этим, и абсолютный прирост листа, даже при меньшей относительной скорости роста, оказывается больше в июне—июле, чем в марте.

Кривые, обозначенные на фиг. 3 и 4 пунктирной линией, являющиеся вторыми производными кривыми от кривых роста, дают представление о том, как идет приращение скорости. Эти кривые, названные нами кривыми „абсолютного“ ускорения роста, показывают, что



Фиг. 4. *Laminaria digitata*

Кривые „абсолютного“ прироста молодого листа. Обозначения см. фиг. 3

Fig. 4. *Laminaria digitata*. Curves of the new blade „absolute“ weight increase. Symbols see fig. 3

прирост листовой пластинки идет не в виде плавного нарастания, а в виде более или менее резких колебаний. За наибольшим подъемом следует наибольшее замедление и, наоборот, наибольшие замедления переходят в наибольшие ускорения.

Кривые по абсолютному приросту листа, естественно, являются не вполне показательными. Более наглядное представление о ходе явления должны дать кривые относительного прироста, т. е. прироста, отнесенного к единице слоевища. Так как на новый лист падает почти весь годовой прирост, то без особой погрешности вес нового молодого листа можно считать за всю продукцию одного года. Если обозначить через  $P$  продукцию года или вес листа, а через  $B$  вес всего слоевища, т. е. общую биомассу, то отношение  $P$  к  $B$  будет характеризовать продуктивность данного вида. Это отношение (Демоль—1927 г.) было впервые введено в русскую литературу проф. Л. А. Зенкевичем (3) для количественной характеристики продуктивности бентоса; оно позволяет сравнивать продуктивность водорослей с продуктивностью других организмов. Кроме того это же отношение дает возможность судить о ходе роста; так если у нас имеются ежемесячные данные величины  $P/B$  коэффициента, то кривые изменений этого  $P/B$  по месяцам дают нам наглядное представление о ходе роста изучаемого вида.

Прежде чем приступить к определению этого  $P/B$  коэффициента у ламинарий, нами практически было установлено то количество образцов, которое нужно было взять для получения достаточно точных данных для этого коэффициента. Ряд взвешиваний показал, что уже 20 экземпляров являются достаточным количеством, так как колебания  $P/B$  коэффициента не выходит при этом за пределы 2—3 десятых.

На прилагаемых кривых сплошными линиями показаны изменения по месяцам  $P/B$  коэффициента для *Laminaria saccharina* и *L. digitata* (см. фиг. 5 и 6). Плавность этих кривых является косвенным доказа-



Фиг. 5. *Laminaria saccharina*.

Изменение  $P/B$  коэффициента по месяцам. Обозначения: 1—Изменение  $P/B$  коэффициента; 2—Скорость изменения  $P/B$  коэффициента; 3—Ускорение изменения  $P/B$  коэффициента. Масштаб слева дан для  $P/B$  коэффициента, масштаб справа — для скорости и ускорения.

Fig. 5. *Laminaria saccharina*. Monthly variations of the  $P/B$  coefficient. Symbols: 1. The  $P/B$  coefficient change; 2. The rate of the  $P/B$  coefficient change; 3. The acceleration of the  $P/B$  coefficient change. Left scale for the values of the  $P/B$  coefficient; right scale for the rate and acceleration of growth.

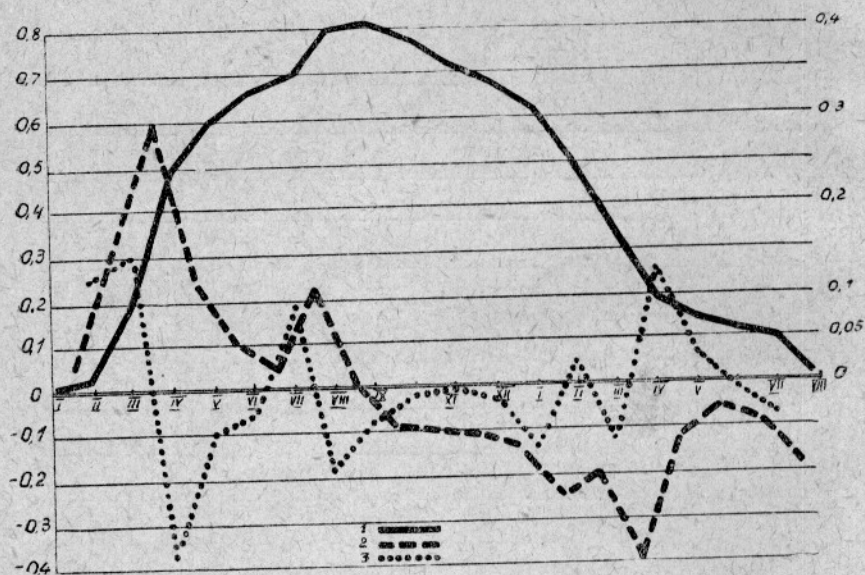
тельством того, что несмотря на количественную бедность материала, удалось подметить определенные закономерности.

Следует отметить, что форма этих кривых является типичной формой кривых развития, которые обычно приводятся в различных биометрических работах.

Для обеих кривых (фиг. 5 и 6), выражающих изменения  $P/B$  коэффициента у *Laminaria saccharina* и у *L. digitata* по месяцам, характерен крутой подъем вверх в феврале и в марте. За эти два месяца  $P/B$  коэффициент от нуля возрос у *L. saccharina* до 0,7, а у *L. digitata* до величины 0,5, иначе говоря, за эти месяцы произошел очень сильный рост листовой пластинки. В последующие месяцы с апреля по

август идет медленное нарастание кривой. В августе это отношение  $P$  к  $B$  становится близким к единице — у *L. saccharina* оно равно 0,93, у *L. digitata* — 0,85. После достижения максимума в августе, кривые начинают медленно снижаться. В феврале-марте следующего года, когда начинается рост нового молодого листа, процесс отмирания старого листа идет быстрым темпом и, наконец, к июлю — августу старый лист исчезает совершенно.

Для того, чтобы легче было произвести анализ этих двух кривых, на тех же графиках (фиг. 5—6) нами были построены, как и выше, еще несколько кривых (пунктирных). Из них первые (черточный пунктир) представляют собой первые производные от кривых  $P/B$  коэффициентов; они названы нами кривыми „относительной“ скорости, т. е. скорости, отнесенной к единице веса (в отличие от „абсолютной“ скорости роста).



Фиг. 6. *Lamina digitata*

Изменение  $P/B$  коэффициента по месяцам. Обозначение и масштаб см. фиг. 5  
Fig. 6. *Lamina digitata*. Monthly variations of the  $P/B$  coefficient. Symbols see in fig. 5

Вторые кривые (точечный пунктир фиг. 5—6) являются вторыми производными от кривых изменений  $P/B$  коэффициента и называются кривыми „относительного“ ускорения. Они показывают, как идет приращение „относительной“ скорости. Анализ основной кривой и обеих ее производных приводит нас к заключению, что ускорение предшествует наибольшей скорости и в свою очередь наибольшая скорость предшествует наибольшему значению  $P/B$  коэффициента, что, конечно, вполне закономерно. Следует думать, что моменту наибольшего ускорения соответствует какой-то импульс извне или изнутри. Возможно, что таким импульсом, вызвавшим бурный рост у ламинарий, является прежде всего освещение.

Кривые „относительной“ скорости роста, конечно, в основном повторяют конфигурацию кривых „абсолютного“ прироста, т. е. они характеризуются также двумя максимумами, падающими на март и июнь-июль месяцы. Только в кривых относительной скорости (фиг. 5 и 6) первый максимум гораздо ярче выражен, чем второй, в то



время как в кривых абсолютной скорости (фиг. 3 и 4) мы наблюдаем обратные соотношения.

Итак для обеих кривых относительной скорости характерен сильный мартовский максимум, иначе говоря, в этом месяце темп роста ламинарий достигает своей наивысшей скорости. Невольно хочется поставить вопрос — чем вызван этот максимум и почему в апрелемае скорость роста падает. Интересно отметить, что в вышеуказанной работе Смирнова (9) имеются данные об ассимиляции *L. saccharina* и *L. digitata* Кольского залива с марта по июль. Первый подъем ассимиляционной деятельности у этих водорослей падает на март месяц; в апреле и мае процесс ассимиляции идет очень слабо и только в июне — июле наступает снова сильный подъем. Сопоставляя эти данные по ходу ассимиляции ламинарий с результатами наших работ по изучению темпа роста тех же ламинарий, можно отметить их полное совпадение: подъемы ассимиляционной деятельности падают как раз на те же месяцы, что и наивысшие подъемы роста, и наоборот, ослабление ассимиляционной деятельности наблюдается в те же месяцы, что и замедление роста.

Причины, вызвавшие эти подъемы и падения, надо прежде всего искать в изменении внешних факторов, могущих в той или иной мере оказать влияние на процессы роста и ассимиляции. Этими факторами являются освещение, температурный и солевой режим воды, прозрачность и целый ряд других, играющих, по всей вероятности, второстепенные роли. К сожалению данные по сезонному изменению всех перечисленных условий внешней среды довольно ограничены, однако, основываясь даже на таком бедном материале, можно придти все же к некоторым заключениям.

Наиболее благоприятными условиями освещения отличались в 1932 г. март и июнь-июль месяцы. В феврале, в особенности в первой его половине, солнце поднимается еще очень невысоко над горизонтом; кроме того февраль отличается обычно очень плохой погодой и сильными штормами. Так, к примеру, во время нашего пребывания в этом месяце на Мурмане, погода была все время настолько неустойчивой (почти ежедневно шел снег с холодным, достигавшим штормовой силы ветром), что нам для сбора водорослей удалось осуществить всего два выезда на весельной шлюпке.

В марте условия освещения изменяются в благоприятную для растений сторону: во-первых, солнце поднимается уже высоко над горизонтом и, во-вторых, устанавливается хорошая погода — число дней с солнечным сиянием значительно увеличивается. Апрель занимает промежуточное положение, в частности апрель 1932 г. отличался плохой погодой. В мае, что обычно на севере, зима возвращается снова. Она несет за собой снег, метели, ветры и холод. Число совершенно пасмурных дней снова значительно возрастает.

Со второй половины июня и на всем протяжении июля устанавливается обычно летняя погода — стоят ясные и теплые солнечные дни. В 1932 г. было плохое лето, но все же количество дней с солнечным сиянием в июне явно преобладало. К сожалению, точных данных по интенсивности освещения у нас не имеется, на основании же имевшихся в нашем распоряжении материалов никаких более определенных выводов по облачности сделать невозможно.

Установить тесную зависимость между изменениями в температурном режиме воды и ходом роста ламинарий, нам не удалось; вероятно в процессе роста температурные условия воды играют второстепенную роль. В работе К. М. Дерюгина (2) имеется сводка данных за целый ряд лет по сезонным колебаниям температуры воды в губах Кольского залива. Наиболее низкие температуры в поверхностных слоях воды до

глубины 5 м падают как раз на март; в последующие месяцы идет постепенное повышение, в августе оно достигает  $10^{\circ}\text{C}$  (для Полярной гавани). Никаких резких изменений в температурном режиме воды за весенние и летние месяцы, которые соответствовали бы ускорениям и замедлениям темпа роста ламинарий, мы не наблюдали.

В этой же работе К. М. Дерюгина (2) приведены данные по сезонным колебаниям солености в бухтах Кольского залива. Так как непосредственно для Оленьей губы и для Кольского залива у „Разбитых кораблей“ данных по определению солености в этой работе не имеется, то в качестве примера мы берем данные по изменениям солености Полярной гавани. Наиболее сильное опреснение в Полярной гавани падает на май и июнь и половину июля — соленость падает как в поверхностных слоях, так и на глубине 5 м. К осени соленость снова увеличивается и достигает максимума в период с января по апрель (как в поверхностных слоях, так и на глубине 5 м). Возможно, что замедление темпа роста у ламинарий, наблюдаемое в мае, стоит в некоторой зависимости от опреснения, имеющего место как раз в этом месяце. Однако это объяснение представляется нам несколько натянутым, так как то же, если еще не большее опреснение, имеет место и в июне, т. е. в то время, когда рост ламинарий идет довольно интенсивно.

Для объяснения кривых роста ламинарий интересно было бы получить данные по круговороту фосфора и азота в морской воде; как известно, фосфорные соли и нитраты имеют огромное значение для развития растительных организмов, и колебания в содержании их в морской воде будут, конечно, очень сильно отражаться на росте водорослей. Однако, в настоящее время в нашем распоряжении не имеется данных по сезонным колебаниям фосфорных и нитратных солей в прибрежной зоне. Можно лишь отметить, что в феврале — марте в воде имеются еще значительные запасы этих солей, накопленных в период зимних месяцев, в то время как уже в последующие месяцы, в связи с развитием планктона идет сильное расходование этих солей. Смирнов (9) в своей работе указывает, что сильное развитие планктона в апреле — мае является, повидимому, той причиной, которая обуславливает задержку ассимиляционной деятельности в эти месяцы; с одной стороны, это пышное развитие планктона ведет за собой интенсивное потребление солевых запасов воды, с другой — ухудшает условия прозрачности; это последнее обстоятельство также имеет некоторое влияние на ход роста ламинарий.

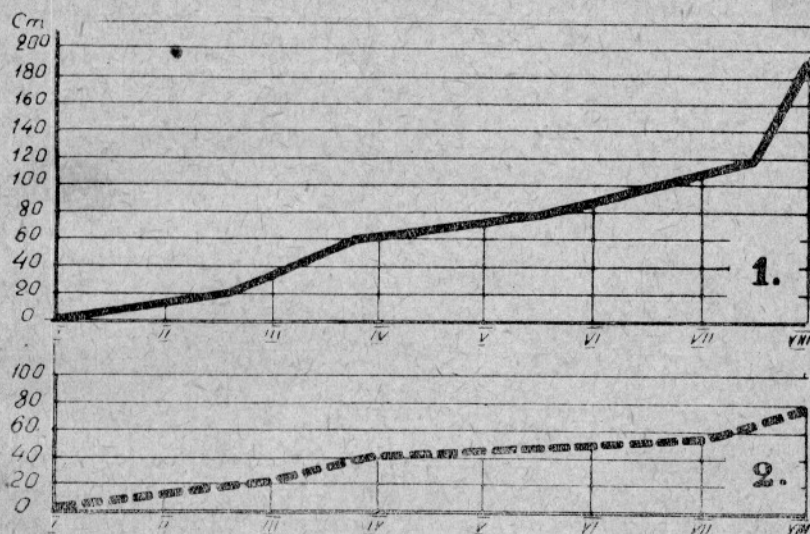
На основе наблюдаемых данных по изменению  $P/V$  коэффициента нами была сделана попытка подобрать уравнения соответственных теоретических кривых, однако, подобранные уравнения теоретических кривых оказались или недостаточно близко передающими характер наблюдаемых кривых или же настолько сложными и громоздкими, что практически пользоваться ими не представляется возможным. Поэтому от опубликования уравнений теоретических кривых мы пока воздерживаемся.

В дополнение к кривым ежемесячных изменений  $P/V$  коэффициента нами был вычислен годовой  $P/V$  коэффициент для *L. saccharina* и *L. digitata*.

Лист достигает своего полного развития в августе, следовательно, вес листа за этот месяц можно принять без особой погрешности за весь годовой прирост или за всю годовую продукцию ламинарий. Для *L. saccharina* эта годовая продукция оказалась равной 646 г, для *L. digitata* — 596 г, откуда годовой  $P/V$  для *L. saccharina* выражается  $\frac{646}{346} = 1,87$  (где величина 346 выражает собой средний годо-

вой вес слоевища), а для *L. digitata*  $\frac{596}{514} = 1,14$  (где величина 514 представляет собой средний годовой вес слоевища)<sup>1</sup>.

Как уже выше указывалось нами, кроме периодических взвешиваний производились также и периодические промеры образцов ламинарий. Материалом для этих промеров служили те же самые образцы *L. saccharina* из Оленьей губы и те же *L. digitata* с „Разбитых кораблей“, что и для взвешиваний, т. е. взятые образцы сначала промерялись, а потом эти же самые образцы взвешивались. Это одновременное промеривание и взвешивание дало нам возможность получить более полную характеристику образцов и проследить их рост, с одной стороны, путем ежемесячных взвешиваний, с другой — путем ежемесячных промеров.



Фиг. 7. Рост молодого листа в длину по месяцам  
Fig. 7. Monthly growth in length of the new blade.

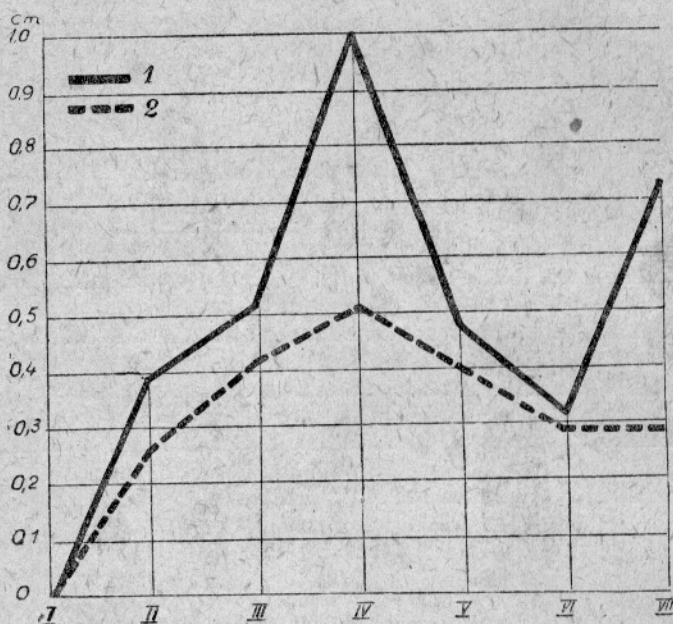
1. *Laminaria saccharina*; 2. *L. digitata*

При промерах нами отмечались: 1) длина всего слоевища, 2) длина стебля, 3) длина и ширина нового листа, 4) длина и ширина старого листа. Дальнейшая обработка цифрового материала, полученного в результате этих промеров, показала, что наиболее интересными, могущими служить иллюстрацией хода роста ламинарий, являются данные по ежемесячным промерам нового листа в длину. Чтобы не загромождать статью лишними и ненужными цифрами, мы приводим здесь только эти последние данные.

На фиг. 7 показано, как идет рост в длину нового листа у *L. saccharina* (см. сплошную линию) и у *L. digitata* (см. пунктирную линию). На графиках по оси ординат отложены средние размеры листовых пластинок на данный месяц, по оси абсцисс — время наблюдений. Обе кривые характеризуются постепенным и непрерывным подъемом от января к августу, причем наибольшие размеры листовых пластинок падают на август месяц.

<sup>1</sup> После того как настоящая работа была закончена и сдана в печать, появилась весьма интересная работа Н. В. Морозовой Водяницкой (23), в которой освещены вопросы, касающиеся биомассы и температуры роста донных водорослей Черного моря.

Кривые на фиг. 8 показывают изменения величины ежедневного прироста молодой листовой пластинки в длину у *L. saccharina* (сплошная линия) и у *L. digitata* (пунктир). Кривые эти были получены следующим образом: если мы через  $a$  обозначим размер листовой пластинки в феврале, через  $a^1$  размер листа в марте, то прирост за месяц выразится величиной  $a^1 - a$ . Ежедневный прирост будет равен  $a^1 - a$ , деленному на количество дней в месяце. По оси ординат отложены величины этого ежедневного прироста, по оси абсцисс, как и на всех графиках — время наблюдений. Наибольший прирост падает у обеих ламинарий на март месяц: у *L. saccharina* листовая пластинка



Фиг. 8. Прирост молодого листа в длину за день.  
Fig. 8. Daily mean increase in length of the new blade.  
1. *Laminaria saccharina*; 2. *L. digitata*

прирастает ежедневно в этом месяце на 1 см, у *L. digitata* на 0,5 см. Сопоставляя эти последние цифры друг с другом, мы видим, что прирост листа в длину у *L. digitata* в два раза меньше, чем у *L. saccharina*. Это обстоятельство вероятно находит свое объяснение в том, что у первого вида ламинарий меньший прирост в длину компенсируется более сильным приростом в ширину: известно, что листовая пластинка у взрослых экземпляров *L. digitata* гораздо шире листовой пластинки *L. saccharina*.

В вышеуказанной работе А. Fallis (12) приводятся данные по ежедневному приросту в длину *Laminaria*, а также и по приросту в длину других видов *Laminariaceae*. Наблюдения были произведены на Puget S. Biological Station в июне-июле, продолжительность опытов колебалась в пределах от 11 до 41 дня. Автором этой работы были получены следующие данные по ежедневному приросту: для *Laminaria saccharina* — 2,85 см, *Alaria* — 2,23 см, *Costaria* — 2,04 см и т. д. Таким образом, прирост *L. saccharina*, полученный А. Fallis для Puget S. Biological Station, по крайней мере, в три раза превышает величину прироста, полученную нами для *L. saccharina* Кольского залива. Это обстоятельство, по видимому, находит себе объяснение в том, что, во-первых,

Puget S. Biological Station характеризуется совершенно иными климатическими условиями, нежели с. Полярное, что, во-вторых, *L. saccharina*, изучавшиеся сотрудниками Puget S. Biological Station отличаются вообще гораздо более крупными размерами по сравнению с Мурманской *L. saccharina* (эта последняя в Оленьей губе достигает 2—2,5 м длины) и что, в третьих, повидимому, А. Фаггис объектом наблюдения служила не *L. saccharina, f. membranacea*, а какая-то другая форма.

Подмеченные в настоящей статье закономерности выведены на основе относительно небольшого числа наблюдений. Несмотря на это, в работе как будто наметились достаточно широкие и общие выводы, которые вероятно будет возможно экстраполировать и во времени и географически, т. е. и на другие годы и на другие пункты наших северных морей. Естественно, что пределы, в которых допустима эта экстраполяция, могут быть установлены только путем проведения дополнительных более продолжительных и более широких исследований.

## II. Определение возраста у *Laminaria*

При стационарном изучении иодных водорослей одной из проблем, разрешение которой входило в план наших работ, являлась проблема определения возраста у ламинарий. Помимо теоретического интереса определение возраста имеет и практическое значение. Так, для правильного ведения водорослевого хозяйства необходимо, во-первых, точно установить срок зарастания выкошенных площадок и, во-вторых, произвести наблюдения над наступлением зрелости у ламинарий, т. е. выяснить, на котором году своей жизни начинают плодоносить в основной своей массе ламинарии.

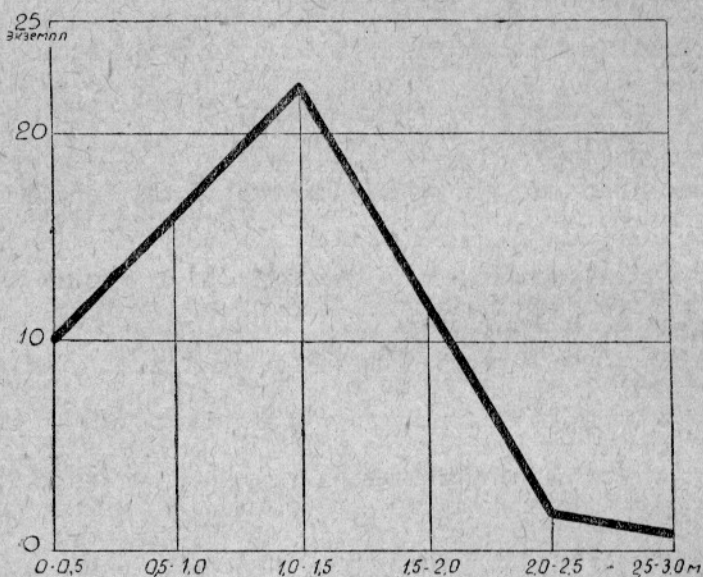
Несмотря на то, что ламинарии, в особенности дальневосточные с давних пор занимали видное место в иодной промышленности, в литературе, посвященной их изучению, имеется чрезвычайно мало данных по вопросу о продолжительности их жизни, о наступлении зрелости и т. д. Следует отметить, что и те немногие данные, которые имеются в этой области, страдают противоречивостью. Так например Уендо (18), а затем в 1929 г. Гайл (1 и 22) указывают на то, что дальневосточные ламинарии начинают плодоносить уже на первом году своей жизни; достигнув возраста 2-х лет, ламинарии погибают. Однако, Зинова (4) в своей работе „Морская капуста“ отмечает, что тихоокеанские ламинарии в основной своей массе начинают плодоносить лишь на третьем году своей жизни. О возрасте ламинарий, произрастающих на северных побережьях Европы, в частности на Шведском и Норвежском, некоторые данные имеются в работе Foslie (13), а затем в более поздних работах Килина (24) и Принца (25). Наблюдений над длительностью жизни ламинарий Кольского залива и Белого моря нами в литературе не было встречено вовсе.

Летом 1931 г. в с. Полярном нами были начаты стационарные исследования продолжительности жизни ламинарий Кольского залива. Исследования эти велись в двух направлениях: с одной стороны, для проведения длительных стационарных наблюдений над зарастанием выкошенных площадей нами были произведены водолазные работы, с другой — была сделана попытка подойти к определению возраста путем массовых замеров слоевищ, иначе говоря, была сделана попытка подойти к разрешению той же задачи, но только не на основании непосредственных наблюдений над скоростью возобновления зарослей, а, так сказать, косвенным путем.

Для проведения водолазных работ на Мурманском побережье были выбраны три различных пункта с различными экологическими условиями (из них два были намечены в Кольском заливе и один на о. Киль-

дине). В этих пунктах в зарослях *L. saccharina* и *L. digitata* водолазами были опущены и укреплены на различных глубинах деревянные рамы, захватывающие площадь в  $4 \text{ м}^2$ . Все растения, попавшие в раму, были тщательно выбраны водолазами и для определения продуктивности пробного участка были взвешены и затем промерены.<sup>1</sup> Выкошенные таким образом площадки должны служить объектом наблюдений в течение ряда лет; путем новых покосов через год, два и т. д. можно было определить годовой прирост ламинарий.

Для определения возраста ламинарий путем массового промера слоевищ, нами была применена следующая методика. Летом 1931 г. в Оленьей губе Кольского залива на глубине 4—6 м были взяты образцы *L. saccharina*, f. *membranacea* в количестве 120 штук. Весь собран-



Фиг. 9. *Laminaria saccharina*. Промеры в длину стерильных экземпляров

Fig. 9. *Laminaria saccharina*. Length sizes of the sterile specimens

ный материал, в котором оказались спороносные и стерильные образцы ламинарий, был взвешен и промерен. Результаты промеров представлены на фиг. 9 и 10 в форме кривых частоты. На этих кривых по оси ординат отложены размеры слоевищ, по оси абсцисс — частота данных размеров.

У спороносных экземпляров *L. saccharina* наибольший процент (37%) составляет группа размерами от 2 до 2,5 м, наоборот, наименьший процент падает на экземпляры, длина которых не превышает длину 1 м.

Ничтожный процент встречаемости экземпляров длиной до 1 м в спороносных образцах указывает на то, что в основной своей массе все такие экземпляры будут стерильными или незрелыми.

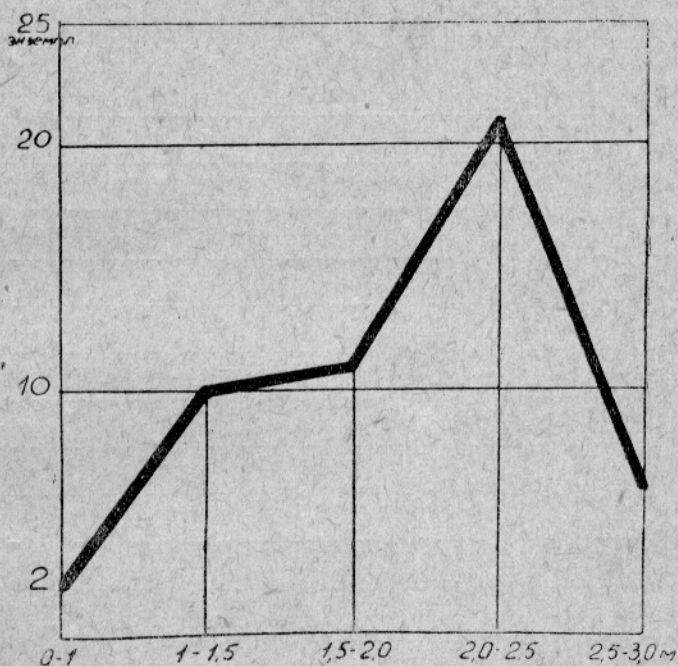
С другой стороны, в литературе имеются указания на то, что *L. saccharina* на побережье Швеции начинает плодоносить лишь на вто-

<sup>1</sup> Интересующихся результатами промеров и взвешиваний отсылаем к илшему отчету (6), напечатанному в 3-м вып. III-го тома „Трудов Государственного океанографического института“.

ром году жизни. Если принять то же самое для *L. saccharina* Мурманского побережья, то можно предположить, что все экземпляры до 1 м длины являются одногодовальми.

Экземпляры от 1 до 1,5 м длины составляют лишь 17% от всего количества спороносных ламинарий, в то время как экземпляры этой же длины наиболее часто встречаются в образцах стерильного материала, где составляют 35,9%.

Это обстоятельство указывает на то, что экземпляры, достигшие 1,5 м длины, в большей своей части все же являются еще незрелыми, т. е. неспособными к плодоношению.



Фиг. 10. *Laminaria saccharina*. Промеры в длину спороносных экземпляров.

Fig. 10. *Laminaria saccharina*. Length size of the sporulating specimens

Трудно предполагать, что эти экземпляры являются одногодовальми, т. е. чтобы на северном побережье *Laminaria saccharina* от микроскопического проростка могла достигнуть в один год размеров 1,5 м. По всей вероятности, это явление следует объяснить иначе, а именно, что все экземпляры этой длины надо отнести к двухгодовальным формам, или иначе говоря, можно предполагать, что у *L. saccharina* в основной массе начинают плодоносить экземпляры, достигшие возраста 3-х лет.

Среднее взвешенное значение размеров слоевищ для спороносных экземпляров, подсчитанное по формуле:

$$\frac{\sum n t u}{\sum n t}$$

где —  $n$  число класса,  $t$  — среднее значение для класса,  $u$  — частота класса, оказалось равным 2,0 м для стерильных же — 1,1 м. Следовательно, средняя величина спороносного экземпляра почти вдвое больше стерильного.

Так как величина экземпляров в 1,1 м при суровых условиях северного побережья отвечает по всей вероятности возрасту не менее 2-х лет, то следует предположить, как уже выше было отмечено, что в основной своей массе *L. saccharina* начинает плодоносить не ранее 3-го года. Это обстоятельство представляется чрезвычайно важным с точки зрения скорости возобновления выкошенных площадей.

Для продолжения этих работ по определению возраста нами летом 1932 г. в Оленьей губе был дополнительно собран материал по *L. saccharina f. membranacea*. Сборы были произведены в июне и в июле, причем в июне было промерено 270 экз., в июле 200 экз. На основании этих промеров были построены кривые (фиг. 11 и 12); по оси ординат отложены размеры слоевищ в длину, по оси абсцисс — частота данных размеров.



Фиг. 11. *Laminaria saccharina*.

Кривая промеров слоевища (270 экз.) в длину (2/VI-1932)

Fig. 11. *Laminaria saccharina*. Frequency curves for the size of thallus in length (270 spec.) 2/VI-1932

При сравнении этих кривых друг с другом бросается в глаза большое их сходство, а именно обе они отличаются более или менее ясной трехвершинностью. Эта трехвершинность ярче выступает на июльской кривой, однако и на июньской кривой с достаточной ясностью намечаются три частных максимума.

Первая вершина обеих кривых соответствует экземплярам длиной до 0,4 м т. е. к этой вершине относится вся молодежь ламинарий; вторая соответствует двухлетним, и третья — трехлетним формам. Таким образом, полученные нами данные подтверждают сделанные нами выше предположения о распределении ламинарий по меньшей мере на три возрастных группы.

Как уже было указано, ламинарии повидимому начинают плодоносить в массовом количестве на третьем году своей жизни. Дальнейшая их судьба остается пока не выясненной, а именно, неизвестно отмирает ли у этих ламинарий слоевище, или они продолжают существовать еще несколько лет, неоднократно претерпевая лишь смену листа.

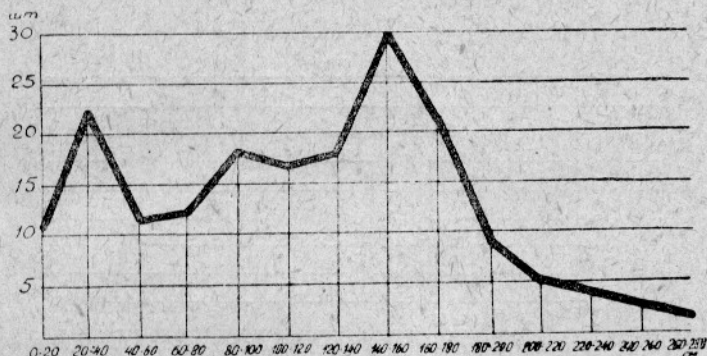
Кривые 1932 г. не дают ответа на этот вопрос; следует лишь отметить, что отсутствие 4-й и 5-й вершин, которые соответствовали бы четверем и пятилетним формам, ни в коей мере не является дока-



зательств омпольного отмирания трехлетних форм. Наоборот, более вероятно, что подтверждается и литературными данными и результатами наших наблюдений, что ламинарии отличаются большей продолжительностью жизни, чем три года. Отсутствие 4-й и 5-й вершин на наших кривых может быть объяснено тем, что ламинарии, достигнув зрелости на третий год, при дальнейших сменах листа заметного прироста в длину уже не дают.

В дополнение к этим кривым приводим еще кривую промеров ламинарий, являющуюся результатом обработки того материала, который был нами получен в 1931 г. путем водолазных работ. Несмотря на очень небольшое количество материала — всего 47 экз. — эта кривая дала нам ту же трехвершинность, что и кривые 1932 г. (фиг. 13).

Это обстоятельство лишней раз указывает на правильность наших предположений о трехгодичном возрасте ламинарий. Однако ввиду



Фиг. 12. *Laminaria saccharina*

Кривая промеров слоевища (200 экз.) в длину (28/VI-1932 г.)  
 Fig. 12. *Laminaria saccharina*. Frequency curves for the size of thallus in length (200 spec.) 28/VI-1932

специфических условий Оленьей губы: сильной опресненности, защищенности от прибоя и песчаного грунта, а также недостаточности цифрового материала, наши наблюдения требуют дальнейшей проверки.

### III. Работы по изучению процесса спороношения у *Laminaria*

Изучение процесса спороношения у ламинарий было начато нами, как уже выше указывалось, летом 1931 г. в с. Полярном. Эти работы имели своей целью выяснить, как интенсивно развита спороносная зона у ламинарий и в конечном итоге должны были дать цифры, характеризующие споропроизводительность ламинарий, а именно определить то приблизительное количество спор, которые в среднем производит каждый экземпляр *L. saccharina* и каждый экземпляр *L. digitata*.

Данные по количественному учету спор у различных растительных организмов приводятся в целом ряде работ. Однако подсчета спор у водорослей, поскольку нам известно, до сих пор никем не производилось, что и заставило нас заняться изучением вопроса споропроизводительности ламинарий Кольского залива<sup>1</sup>.

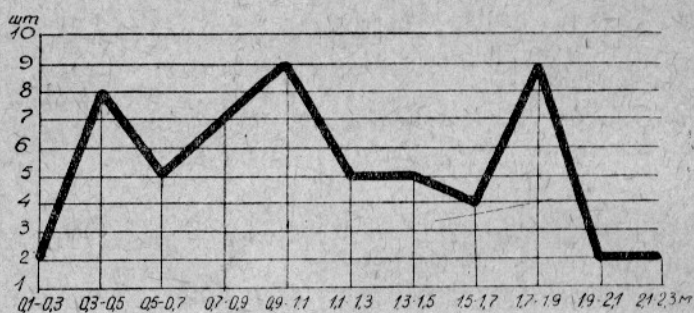
<sup>1</sup> Уже после окончания подготовки настоящей работы к печати появилась работа Г. Гайла (22), дающая подсчет зооспор для *Laminaria japonica*. Цифры Г. Гайла, характеризующие спороносность *L. japonica*, заметно отличаются от полученных нами для ламинарий Кольского залива. Повидному это объясняется большим числом спорангиев на 1 см<sup>2</sup> и большим числом спор в каждом спорангии (64 вместо 32) у *Laminaria saccharina* и *L. digitata*.

Наблюдения над процессом спороношения производились нами в тех же пунктах и над теми же формами, что и при работах по изучению темпа роста и определения возраста ламинарий, т. е. в Оленьей губе для *L. saccharina* Lamour f. *membranacea* и у „Разбитых кораблей“ для *L. digitata* (L.) Lamour f. *typica* Kjellm (см. фиг. 16).

В результате нами была установлена продолжительность периода плодоношения у ламинарий, в частности, отмечено, что уже в мае-июне иногда даже и марте встречаются отдельные плодоносящие экземпляры.

В основной своей массе ламинарии начинают спороносить в конце июля; это явление массового спороношения охватывает собой период от 1-го до 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> месяцев, к концу августа или началу сентября оно уже заканчивается.

Килин (24) в своей работе дает следующие указания по спороношению ламинарий Шведского побережья.



Фиг. 13. *Laminaria saccharina*.

Кривая промеров 47 экз. слоевища в длину (22/VII-1931 г.)

Fig. 13. *Laminaria saccharina*. Frequency curves for the size of thalium in length (47 specimens) (22/VII-1931)

„Der Winter ist auch die Zeit der Fortpflanzung unserer *Laminaria*-Arten. Schon Mitte Oktober habe ich Sporangiosori mit entwickelten Schwärmzellen gesehen. Die Sporangienentwicklung setzt dann während des ganzen Winters fort und noch im April findet man an den vorhandenen Resten des alten Blattes Sporangiosori.“

Возможно, что у ламинарий Кольского залива процесс спороношения имеет место не только летом, но и зимой; так, вероятно, отдельные спороносящие экземпляры можно встретить в зимние месяцы. Однако массовое плодоношение следует все же отнести только к августу<sup>1</sup>.

Для количественного определения спор у ламинарий нами в августе было собрано 150 экз. *L. saccharina* f. *membranacea* и 50 экземпляров *L. digitata* f. *typica*.

Все образцы были взвешены и промерены; затем спороносные экземпляры были отделены от стерильных и у первых были произведены определения площади стерильной и спороносных частей.

Как известно, спороносная зона ламинарий имеет вид рыжеватых, слегка выпуклых пятен, располагающихся у *L. saccharina* по середине таллома, у *L. digitata* на концах рассеченных листьев, то по обеим сторонам слоевища, то по одной. Форма и величина этих пятен очень сильно варьирует; у *L. saccharina* они большей частью имеют вид ши-

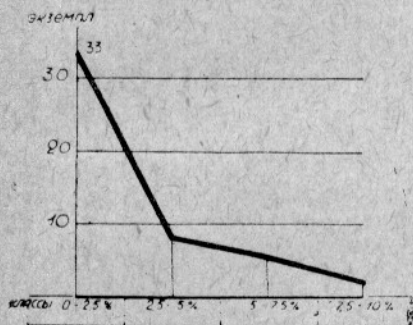
<sup>1</sup> Г. Гайл (loc. cit.) отмечает в отношении *L. japonica* для дальневосточного побережья, что в середине сентября большинство ламинарий уже выпустило зооспоры и разрушено волнами. Эта констатация отвечает результатам наших наблюдений.

роких полос; у *L. digitata* они более разнообразны и представлены то в виде узких полосок, то в виде кружков и т. д.

После того как процесс спороношения заканчивается и споры высыпаются из спорангиев, рыжеватые пятна принимают зеленоватый оттенок и ослизняются. В дальнейшем ткань этих позеленевших пятен разрушается и на их месте остаются отверстия, контуры которых совпадают с контурами первоначальных пятен. Можно считать, что с этого момента начинается разрушение листовой пластинки, т. к. продырявленная, уже полуразрушенная листовая пластинка значительно легче, чем целая, поддается воздействию прибоа и штормов.

Методика определения всей площади листовой поверхности у ламинарий заключалась в следующем: у каждого спороносного экземпляра вырезались ножницами все спороносные пятна, которые затем клались под стекло и в проходящем свете зарисовывались их контуры на бумаге.

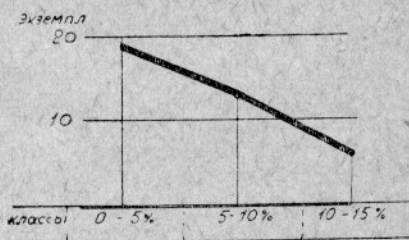
Полученные таким образом контуры пятен обводились планиметром и путем простых арифметических вычислений определялась площадь



Фиг. 14. *Laminaria saccharina*.

Частоты значений отношения поверхности спороносной части листа к общей поверхности листа (в %).

Fig. 14. *Laminaria saccharina*. Frequency curve for the ratio sporogenous leaf surface to the total leaf surface (in %)



Фиг. 15. *Laminaria digitata*.

Частоты значений отношения поверхности спороносной части листа к общей поверхности листа (в %).

Fig. 15. *Laminaria digitata*. Frequency curve for the ratio sporogenous leaf surface to the total leaf surface (in %)

этих пятен. В свою очередь стерильная часть разрезалась в зависимости от той или иной формы листьев и их гофрированности на более или менее мелкие куски. Эти куски укладывались на большие листы бумаги, площадь которых была заранее вычислена, и высчитывалось, какую часть площади этого листа бумаги занимало разрезанное на куски стерильное слоевище исследуемого образца.

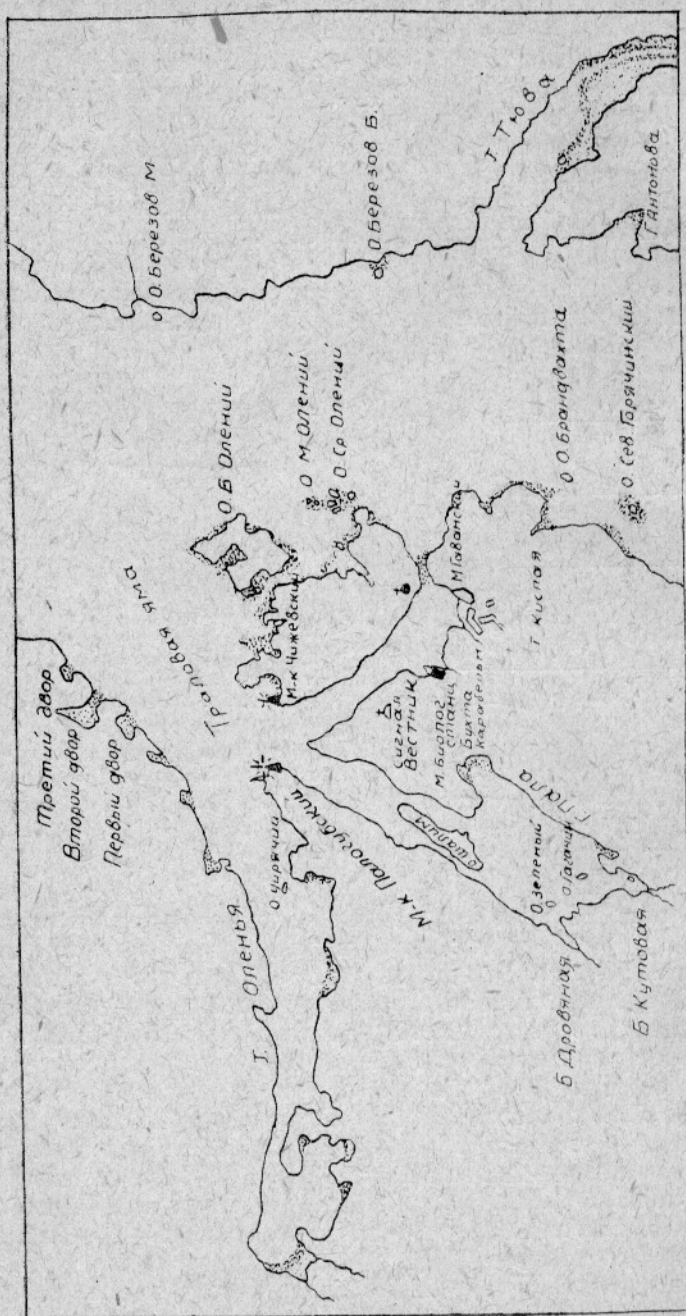
В результате этих работ нами были получены следующие цифровые данные: для *L. saccharina* площадь поверхности всей листовой пластинки равна в среднем  $7560 \text{ см}^2$ , площадь спороносной зоны —  $330 \text{ см}^2$ ; в среднем спороносная зона занимает 4% всей листовой площади (см. табл. 1). У *L. digitata* площадь всей листовой пластинки оказалась равной  $4000 \text{ см}^2$ , площадь спороносной зоны —  $450 \text{ см}^2$ , откуда спороносная зона составляет 11% от общей листовой поверхности.

Для более наглядного представления о том, какое процентное соотношение между спороносной площадью всей листовой поверхности чаще всего встречается, нами были вычерчены две кривые: первая из них дана для *L. saccharina*, вторая для *L. digitata* (см. фиг. 14 и 15).

По оси ординат отложены процентные отношения поверхности спороносной зоны к площади всей листовой поверхности, по оси

абсцисс — количество экземпляров, соответствующее данному процентному отношению.

Как видно из этих рисунков, у обоих видов чаще всего встречаются такие экземпляры, у которых спороносная часть занимает не более 5% от площади поверхности всего листа.



Фиг. 16. Схема карты района Полярной гавани и прилегающих местностей.  
Fig. 16. Schema of the map of the Polarnaja Harbour region and of the near districts.

При дальнейшем сравнении этих двух кривых можно отметить следующие различия: 1) у *L. saccharina* кривая с максимума высоких значений сначала резко, а потом более медленно падает вниз, тогда как у *L. digitata* разница между наибольшими и наименьшими значе-

ниями гораздо менее значительна, вследствие чего падение кривой значительно более пологое; 2) кривая *L. digitata* более растянута в горизонтальном направлении. Это последнее обстоятельство объясняется тем, что у *L. saccharina* из всех спороносных образцов вовсе не было встречено экземпляров, у которых спороносная площадь составляла бы 10—15% от всей площади слоевища. У *L. digitata* таких экземпляров с „повышенной интенсивностью“ размножения оказалось 17% от всего количества взятых спороносящих образцов.

Как видно из приведенных рисунков, для *L. saccharina* были взяты более дробные классы, а именно от 0 до 2,5%, от 2,5 до 5% и т. д., в то время как у *L. digitata* каждый класс имеет большую амплитуду — от 0 до 5%, от 5 до 10% и т. д. Если для *L. saccharina* взять те же классы, что и для *L. digitata*, то экземпляров, у которых спороносная зона занимает от 0 до 5%, окажется всего  $33 + 9 = 42$ , т. е., такие экземпляры составят 84% от всех проработанных образцов *L. saccharina*, иначе говоря, основную массу спороносящих экземпляров составляют такие, у которых спороносная площадь занимает не более 5% от всей площади слоевища.

У *L. digitata* получаются несколько иные соотношения: экземпляров с „малой интенсивностью“ спороношения, т. е. тех, у которых спороносная площадь занимает не более 5% от всего слоевища, было встречено 19 штук из 38, т. е. они составляют 50% от всего количества спороносных образцов; остальные 50% падают на те экземпляры, у которых спороносная часть занимает 5—15%.

Если принять, что количество спорангиев, приходящихся на каждый 1 см<sup>2</sup>, у *L. saccharina* и у *L. digitata* одинаково, то следует признать, что *L. digitata* отличается большей производительностью, или, что то же, каждый экземпляр *L. digitata* выбрасывает обычно большее количество спор, чем каждый экземпляр *L. saccharina*.

Методика подсчета спорангиев заключалась в следующем. С части слоевища *Laminaria*, покрытого спорангиями, делался по возможности тонкий поперечный срез. Затем под микроскопом подсчитывалось количество спорангиев, ясно видимых при данной установке микрометрического винта, т. е. подсчитывались спорангии, лежащие в одной плоскости. Всего, таким образом, было просчитано 50 препаратов, приготовленных как с различных экземпляров, так и с различных частей листа одного и того же экземпляра *Laminaria*. Цифры, характеризующие эти подсчеты, были очень постоянны, т. е. количество спорангиев при подсчете их в различных препаратах, почти не варьировало или же если и варьировало, то в очень незначительной степени. Среднее количество спорангиев в одном линейном миллиметре оказалось равным 15 шт., у *L. digitata* — 96 шт. откуда на 1 см<sup>2</sup> листовой поверхности спороносной зоны приходится у *L. saccharina* 562 500 спорангиев, у *L. digitata* — 921 600 (табл. 1).

Для проверки полученных таким образом цифровых данных, нами были подсчитаны спорангии и несколько иным методом. На тонком тангенциальном срезе спороносной ткани листа подсчитывалось под микроскопом количество спорангиев, приходящихся на единицу площади. Цифры, полученные первым и вторым способом, хорошо совпадали между собой, что указывало на достаточную точность принятых нами методов подсчета.

Для подсчета спор была применена чрезвычайно простая методика. Были приготовлены препараты со спорангиями ламинарий и затем в различных спорангиях было просчитано количество спор, лежащих в одной плоскости. Кроме того были сделаны поперечные срезы через спорангии и на этих поперечных срезах подсчитано количество спор. Произведение полученных таким образом величин дало нам количество

Таблица 1

Table 1

Числовые характеристики спороносности *Laminaria saccharina* и *L. digitata*  
 Numerical characteristics of spore-bearing in *Laminaria saccharina* and *L. digitata*

	Вид	Species
	<i>L. saccharina</i>	<i>L. digitata</i>
Площадь листовой пластинки в см <sup>2</sup> Area of the blade surface in sq. cm. . . . .	7 560	4 000
Площадь, занятая спороносной тканью в см <sup>2</sup> Area occupied by the spore-bearing tissue in sq. cm.	330	450
Количество спорангиев в 1 см <sup>2</sup> листовой поверхности Number of sporangiae per sq. cm. of blade surface. . . . .	562 500	921 600
Количество спорангиев, приходящихся на 1 экз. Number of sporangiae per 1 specimen . . . . .	185 794 000	417 485 000
Количество спор, приходящихся на 1 экземпляр Number of spores per 1 specimen . . . . .	11 890 800 000	26 719 000 000

спор в одном спорангии; оно оказалось равным и у *L. saccharina* и у *L. digitata* 64. Так как наша работа не имела в виду никаких цитологических исследований, то и эта несколько примитивная методика подсчета спор, для изучения процесса спороношения, казалась нам вполне приемлемой.

На основании полученных цифровых данных, характеризующих величины площади спороносной зоны, количество спорангиев, приходящихся на единицу площади и количество спор в каждом спорангии, нами было определено то количество спор, которое в среднем производит каждый экземпляр ламинарии. Для *L. saccharina* число спор оказалось равным 11 890 800 000, для *L. digitata*—26 719 000 000. Сопоставляя эти две величины между собой, мы можем сказать, что *L. digitata* высевает спор по крайней мере в два раза больше, чем *L. saccharina*. Причина такой высокой продуктивности *L. digitata* в отношении количества высеваемых ею спор по сравнению с продуктивностью *L. saccharina* остается невыясненной. Возможно, что в этом явлении играют роль и некоторые экологические моменты. Так в Кольском заливе *L. digitata* встречается обычно в наиболее открытых прибойных местах на гладких или крупных камнях, т.е. в тех условиях, где процент гибели спор может быть очень велик. *L. saccharina* предпочитает защищенные бухты; в этих же местах, защищенных от прибоя, создаются вероятно более благоприятные условия для прикрепления спор, что ведет за собой меньшую их гибель.

Как уже известно из литературных источников, массовое высыпание спор ламинарий может изменить окраску и прозрачность морской воды. Имея перед собой цифры, характеризующие количество спор, высеваемых каждым экземпляром ламинарий, становится понятным то влияние, которое оказывает момент высыпания спор на прозрачность и химические свойства воды.

Для сравнения производительности ламинарий с производительностью других растительных организмов, считаем не безынтересным привести некоторые данные из работы Bower'a (11) по количеству спор, высеваемых грибами и папоротниками (табл. 2).

Таблица 2

Table 2

Количество спор у различных растительных организмов  
Number of spores in different plant organisms

Наименование вида Species	Количество спор в 1 экз. Number of spores per 1 specimen
<i>Laminaria saccharina</i> . . . . .	11 890 800 000
„ <i>digitata</i> . . . . .	26 719 000 000
<i>Fomes applanatum</i> . . . . .	5 460 000 000 000
<i>Psaliota campestris</i> . . . . .	16 000 000 000
<i>Coprinus sterquilinius</i> . . . . .	100 000 000
<i>Ophioglossum</i> . . . . .	7 500 000
<i>Botrychium lunaria</i> . . . . .	232 000

Как видно из прилагаемой таблицы, количество спор, полученных нами для ламинарий, наиболее близко подходит к тому количеству спор, которое производят грибы. Следует отметить, что для грибов и для папоротников дается количество спор, которое выбрасывает каждый экземпляр; если произвести расчет количества спор на единицу площади, то получатся цифры еще более близкие к цифрам, полученным нами для ламинарий.

Настоящая работа проводилась под общим руководством заведующего отделом донных водорослей проф. К. И. Мейер. Авторы выражают свою глубокую признательность проф. Л. А. Зенкевичу, давшему ряд ценных советов и указаний как по данной работе, так и по исследованию продуктивности водорослей литорали. Также приносим благодарность Н. В. Карсаковой и проф. А. П. Виноградову, оказавшим помощь в нашей работе.

Москва, 1933 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гайл Г. Очерк водорослевого пояса приморского побережья в связи с некоторыми вопросами его использования. „Изв. Тихоок. научн. ин-та рыбн. х-ва“, т. IV вып. 2, Владивосток, 1930.
2. Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. „Зап. имп. Акад. наук“ т. XXXIV, № 1, Пг., 1915
3. Зенкевич Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Введение. „Доклады“ I-й сессии Гос. океаногр. ин-та“, № 4, М., 1933.
4. Зинова Е. Морская капуста и другие водоросли имеющие промышленное значение. „Изв. ТОНС“, т. I, вып. 1, 1928,
5. Зинова Е. Водоросли Мурманска, ч. II. Бурые водоросли „Тр. СПб. общ. естествоиспытателей“, т. V. 1913—14 г.
6. Киреева М. С. и Шапова Т. Ф. Отчет о стационарных работах, произведенных отделом донных водорослей ГОИН, а летом 1931 г. по изучению подообразующих водорослей, „Труды Гос. океан. ин-та“, т. III, вып. 3, М., 1933.
7. Крашенинников И. Описание земли Камчатка. СПб., Академия наук, 1767.
8. Мейер К. И. Отчет о работах подной экспедиции Государственного океаногр. ин-та на Белом море в 1931 г. „Труд Гос. океан. ин-та“, т. III, вып. 3, М., 1933

9. Смирнов В. О жизни морских водорослей в полярных странах „Изв. Госгидрол. ин-та“, № 8, Л., 1924.
10. Areschoug. Observat. Phycologicae IV, V. De Laminariacei nonnullis. „Nova acta reg. soc. sc. Upsaliens.“ 1883/84, ser. 3.
11. Bower F. O. The Ferns, vol. I. Cambridge, 1923.
12. Fallis A. L. Growth in some Laminariaceae. „Publ. Puget Sound B. St.“ 1916, vol. 1, Nr. 13.
13. Foslie M. Ueber die Laminarien Norwegens. „Christiania Vidensk.—Selsk. Forhandl.“, 1884.
14. Kjellmann F. R. — Flora of the Arctic Sea. „Kgl. Vet. Akad. Handl.“, 1883, vol. 20, Nr. 5.
15. Sauvageau C. Sur les gamétophytes de deux Laminaires „C. R. des Séances de l'Acad. des Sciences“, 162.
16. Setchell W. A. The regeneration among kelps. „Univ. of California Publ.“ 1905, vol. 2.
17. Setchell W. A. Postembryonal stages of the Laminariaceae Ebenda.
18. Yendo K. On the cultivation of seaweeds (Реферат, напеч. в ж. „Природа“ 1914 г., № 3, март).
19. Kylin H. Ueber den Generationwechsel bei *Laminaria digitata* „Svensk. Bot. Tidskr.“, 10, 1916.
20. Lamouroux. J. V. F. Essais sur les genres de la famille des thalassiphytes non articulées „Ann. Mus. d' Hist. Nat.“, 20, 1813.
21. Pascher A. Ueber die diploide Zwerggenerationen bei Phalophyceen (*Laminaria saccharina*). „Ber. d. deut. Bot. ges.“, 36, 1918.
22. Гайл Г. Цикл развития и динамика зарослей японской ламинарии. „Труды Д.Вост. филиала Акад. наук“, т. I, 1935.
23. Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море „Труды Севастопольской биолог. станции“, т. V, 1936.
24. Kylin H. Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. „Hoppe-Seylers Zeitschrift f. -physiologische Chemie“, Bd. 94, H. 5/6, 1916.
25. Prantz H. Die Algenvegetation des Trondhjemfiordes. „Skrift utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo“, 1, Mat.-Naturv. Kl. 1926, 5, Oslo, 1926.

## RATES OF GROWTH, AGE and SPORE-BEARING OF LAMINARIA SACCHARINA and L. DIGITATA in KOLA FJORD

*By M. S. Kirejeva and T. F. Schapova*

### SUMMARY

In Summer of 1931 the Department of bottom algae of the State Oceanographical Institute undertook a series of works on the study of iodine-bearing algae of the Kola fjord. These works had a stationary character and were carried out in the village Poljarnoje, situated in the northern part of the Kola fjord in Polarnaja Harbour (see fig. 16)

The programme of investigation included the following items: 1. Definition of the rate of growth of *Laminaria* in the Kola fjord. 2. Definition of age of *Laminaria*, and 3. Quantitative definition of spores, produced by *Laminaria*. As objects for observations were selected the following algae: *L. saccharina* (L. Lamour. f. *membranacea* J. Ag. and *Laminaria digitata* (L.) Lamour. f. *typica* Kjellm, i. e., the very forms which abund in the bays of the northern part of Kola fjord.

Owing to the short time of the investigations covering altogether the period of only one year (from September 1931 to August 1932) we have not been able to obtain exhaustive data on the above mentioned questions. However the examination of preliminary numerical data, characteristic of growth and sporulation has outlined some definite regularities which the present paper is dealing with.



## I. Definition of rate of growth of *Laminaria saccharina* and *L. digitata*

It is well known that the *Laminaria* thallus in respect to age is not homogeneous.

Every winter or spring the old blade falls off a new one growing up in its place during the year, i. e., the blade is an annual formation, whereas the stipe is a perennial part of the thallus.

In order to obtain numerical data characterising the growth of the new blade and the dying off of the old one, two ways have been traced: periodical weighings of the old and new blade or periodical measurements of the blade length and width. Periodical variations in weight and size will give us an idea of the new blade growth rate and of the rate of decay of the old one.

The method of investigations consisted in the following: throughout a whole year (from September 1931 to August 1932) we sampled every month,—and during the period of slow growth once every 2 or three months—about 25—35 specimens of *Laminaria saccharina* in Olenja bay and about as many specimens of *L. digitata* in the straight connecting Polarnaja Harbour with Kola fjord (see fig. 16). Fearing that excessive age difference might cause considerable difference in weight at the monthly weighings, we discarded while sampling all specimens of less than 0,5 meters length.

The samples were measured (length of the whole plant, width of the old and new blades and length of stipe) and weighed raw. Then the new blade, the old one and the stipe were cut off and weighed separately.

From all weighings and measurements was defined, the arithmetical mean characterizing average size of thallus, blade the and stipe for a given month. Average weights thus defined were plotted on appended graphs (see fig. 1 and 2).

On the abscissae was plotted the time of observation; along the ordinates—averages weight of the young blade, old blade and stipe. The upper outline of the curve shows the average weight of the thallus for a given month. In spite of the scantiness of our material the process of growth is exhibited by quite regular curves.

The growth of the new blade, as shown in graphs, begins in *L. saccharina* (see fig. 1) and in *L. digitata* (see fig. 2) in January, i. e., the beginning of growth coincides with the appearance of sun in these latitudes. Our observations have been confirmed by Smirnov's paper „On assimilation of polar algae“. (9) The author states that during the winter months nothing but breathing processes are detected in *L. saccharina* and *L. digitata*. From the end of January when intensity of light becomes strong enough to be used by algae as a source of energy the *Laminaria* begin to assimilate. Obviously this moment is to be connected with the beginning of the new blade growth.

In his work Kylin (24) states that the growth of new blades in *Laminaria* of the Swedish coast begins as early as November, proceeding on account of laminarine, stocked by the old blade in the course of the previous vegetation period. It is to be noted that in the region investigated by Kylin no polar night occurs; hence throughout the winter the algae are in conditions of feeble but permanent light. As to the polar algae the question remains unsolved whether the growth of the young blade does proceed on account of the stocks of the old one in the polar night conditions. At any rate, if this growth does indeed take place it is too subtle to be detected by our method. An actually perceptible beginning of growth of *Laminaria* blades in Kola fjord is no doubt to be connected with the appearance of the sun.

As shown by curves of both species of *Laminaria* the greatest bulk of thallus is to be observed in August, the minimum occurring in March. This fact must be due to simultaneous intensive growth of the new blade and as intensive a decay of the old one in March. Owing to the rapid decay of the old blade and to the fact that the young one could not possibly have reached large dimensions the biomass of March is the smallest.

Decrease of weight in September as compared to August is connected with the termination of the vegetation period; growth is stopped; besides the termination of the sporulation process brings forth an abundant dropping of spores, leading to the wear and decay of the blade.

As seen from graphs 1 and 2 no gradual increase of weight of the stipe is observed throughout the vegetation period, this fact being probably due to faults of the method applied in our observations.

To give a clearer idea on the dynamics of growth of *Laminaria* we plotted a series of curves characterizing the growth of the new blade (see fig. 3 and 4). The first two curves, which we termed curves of „absolute“ rate of growth of the new blade are the first derivatives of the growth-curves. The ordinates of these curves of „absolute“ rate of growth show the value of the new blade of the weight increase.

Both in *L. saccharina* (fig. 3) and *L. digitata* (fig. 4) growth-becomes a negative value in September. Positive growth is characterized by two peaks of which the first occurs in March, the second one—in June-July, the second peak being in both species of *Laminaria* higher than the first one. The latter is due to average biomass being greater in June-July than in March; hence the absolute increase of blade even under the relatively slower rate of growth proves to be more considerable in June—July than in March.

Curves of fig. 3—4 being a dotted line are second derivative curves from growth—curves; they picture acceleration in rate. These curves which we term curves of absolute acceleration in rate show that the increase of the blade does not proceed smoothly but exhibits more or less acute fluctuations.

Curves of absolute blade increase are of course not quite convincing. Curves of relative increase of a unit of thallus are to give a more eliciting idea of the process. The new blade being solely responsible for nearly all the yearly increase, its weight may reasonably be taken as the production of one year. Terming the yearly production or weight of the blade by  $P$ , the weight of the whole thallus, i. e., the total biomass by  $B$  we obtain the ratio  $P/B$  characterizing the productivity of a given species. This ratio was first introduced by prof. L. A. Zenkevich (3) for quantitative characteristic of benthos; it allows to compare the productivity of algae with that of other organisms. The same ratio helps us to judge about the rate of growth; e. g. having the monthly data for the  $P/B$  coefficient value we get with help of curves for monthly variations of  $P/B$  a clear idea of the growth process of the species under observation.

Before passing to the definition of the  $P/B$  coefficient we established practically that the weighing of as many as 20 specimens sufficed to make the fluctuations of the  $P/B$  coefficient equal to so negligible a value as 0.2—0.3.

The given curves show the monthly variations of the  $P/B$  coefficient for *L. saccharina* (fig. 5) and for *L. digitata* (fig. 6).

It should be noted the outline of these curves is typical of development curves usually given in different biometric papers.

The steep rise in February and March is characteristic for both curves. During these two months the  $P/B$  coefficient grew up from zero to 0.7 in *Laminaria saccharina*, and from zero to 0.5 in *Laminaria digitata*,

which shows that in the course of this period a powerful growth of the blade had taken place. In August this ratio approaches to 1 being 0.93 in *L. saccharina* and 0.85 in *L. digitata*. Having reached their maximum in August the curves show a gradual fall. In February-March of the succeeding year, when the new blade starts growth, the process of decay of the old blade is intense and eventually in July-August the old blade disappears.

In order to facilitate the analysis of these two curves we plotted, as above, some more curves. The first ones (see fig 5, 6) are the first derivatives of the  $P/B$  coefficient, and have been termed: curves of „relative“ rate, i. e., rate compared with the unit.

The second curves (see fig. 5 and 6) are second derivatives from the  $P/B$  coefficient curves and are termed curves of relative acceleration. They show the increase of the „relative“ rate.

Curves of „relative“ growth rate mirror in their main trend the outline of curves of „absolute“ increase,—the only difference being that in curves of „relative“ rate the first peak is more acute than the second, whilst reverse interrelations are to be observed in „absolute“ acceleration curves.

It should be noted that the above mentioned paper of Smirnov contains data on the assimilation of *Laminaria* of the Kola fjord for a period from March to July.

The comparison of these data on the process of assimilation in *Laminaria* with the results of our observations on growth-rate shows complete coincidence of the two—peaks of assimilative activity occurring in the very same months as the peaks of growth and, reverse, decrease of assimilative activity falling in with the months of relaxed growth.

Causes for rise and fall are to be sought firstly in the change of external factors, apt to influence the processes of growth and assimilation to a smaller or greater degree. These factors are the following: light, temperature and salt-regime of water, transparency and a number of others of secondary importance. Unfortunately we have at our disposal rather scanty data on seasonal variation of the mentioned conditions of the medium; however even such preliminary material may lead to some preliminary conclusions.

Data of the Murman Sea Observatory have shown that March, June and July of the year 1932 were most favourable for illumination.

As to the intensity of illumination we have at our disposal only observations on the quantity of sunny and cloudy days; therefore no definite conclusions may be drawn therefrom.

We failed to find out any close dependence between fluctuations in water temperature and the process of growth of *Laminaria* for lack of any marked variations in temperature conditions in spring and summer months which would correspond to acceleration or relaxation of growth rate in *Laminaria*.

K. Derjugin records in his paper data on seasonal fluctuations of salinity in the bays of Kola fjord. It is likely that relaxation of growth rate in *Laminaria*, observed in May is to some extent dependent on the decrease of salinity which is to be observed at this very time. However we consider such an explanation somewhat artificial the same if not greater decrease of salinity taking place in June, too, i. e., at the time of rather intensive growth of *Laminaria*.

As to data on the turnover of phosphorus and nitrogen in sea water only those work are available, which deal with the open part of the Barents Sea; these data are not fully applicable to the conditions of coastal waters. It should be noted, only, that the water in February—March contains a considerable quantity of these salts, stocked in the course

of the winter months; whereas the succeeding months exhibit an intense consumption of these salts due to the development of plankton. The powerful growth of plankton, as stated by Smirnov in his paper, aggravates the conditions of transparency, the latter influencing, the growth of *Laminaria*.

On the base obtained data on variations of the  $P/B$  coefficient we made an attempt to find the equations for the corresponding theoretical curves. These equations, however, proved to be so complicated, as not to be of any practical use. Therefore we do not publish these equations of theoretical curves.

Supplementary to curves of monthly variations in the  $P/B$  coefficient the yearly  $P/B$  coefficient was computed for *L. saccharina* and *L. digitata*. The first one proved to be  $\frac{646}{346} = 1.87$  (where 646 expresses the yearly production of *Laminaria* or maximum weight of the blade in August, whilst 346—is the average biomass or average yearly weight of the thallus.)

For *L. digitata* the coefficient equals  $\frac{596}{514} = 1.14$  (where 596 is the value of yearly production of *Laminaria* or the maximum weight of the blade in August, whilst 514—is the average biomass of *Laminaria* or the average yearly weight of the thallus).

As pointed above besides periodical weighings of *Laminaria*, periodical measurements were taken too. For both operations the same specimens of *Laminaria* were used.

The measurements resulted in a series of curves for *Laminaria saccharina* and *Laminaria digitata*. Fig. 7 shows the process of growth of the new blade in length. Both curves are characterized by a gradual rise from January to August. The curves of graph. 8 show the value of daily increase of the blade in length. Maximum increase occurs for both *Laminaria* in March; the blade of *Laminaria saccharina* increasing in March daily by 1 cm., that of *L. digitata* by 0.5 cm.

## II. Definition of age of *Laminaria*

Observations on duration of *L. saccharina* and *L. digitata*, started in the summer of 1931 in v. Poljarnoje, were conducted along two lines on the one hand diving works were performed for long observations on the restoring of algae in mowed areas,—on the other—an attempt was made at defining the age of *Laminaria* by mass measurements of the thallus.

Results of these works, performed in the summer of 1931 were recorded in a report published in "Transactions" of the State Oceanographical Institute. On the ground of measurements of sterile and spore-bearing specimens the existence of three age groups of *L. saccharina* were stated, each of them being characterized by definite size (see fig. 10 and 11).

In order to continue and detalize the work on age definition we gathered material on *L. saccharina* in Olenja Bay in summer of 1932. Samples were taken in June and July—270 specimens being measured in June und 200—in July. On the ground of these measurements curves were plotted (see fig. 11 and 12), the size of thallus in length being plotted along the ordinate, the frequency of the given size along the abscissae.

In comparing these curves with one another one is struck by their perfect similarity, i. e., each one of them is characterized by three peaks.

The first peak of both curves corresponds to specimens of a length up to 0,4 m.; the second one—to 2 to 3 year old forms. Thus our data,

obtained in the summer of 1932 confirm our presumption of the existence of at least 3 age-groups in *Laminaria*.

As our numerical data of 1931 (see report) have shown the mass spore-bearing of *L. saccharina* begins at the third year of their life. So far the further destiny of these *Laminaria* has not been traced, i. e., it has not been found out whether all the thallus (dies off, or it goes on living for several years longer repeatedly undergoing changes of the blades. Both literary data and our own observations give rise to the suggestion that *Laminaria* live longer than three years. Lack of the 4<sup>th</sup> and the 5<sup>th</sup> peak in our curves may be explained by the fact, that *Laminaria*, upon reaching maturity on their third year do not exhibit any appreciable increase in their blade length at the succeeding changes.

The curve (fig. 13) showing the measurements of *Laminaria* is the result of examination of material obtained during our diving works in 1931. In spite of the scanty of material—some 47 specimens altogether—this curve exhibited the same three peaks which characterize the curves of 1932.

### III. Works on the study of spore-bearing in *Laminaria*

Works on the study of spore-bearing in *Laminaria* were started in the summer of 1931 in the v. Polyarnoje, to find out the intensity of the spore-bearing zone of *Laminaria*; we expected to define eventually figures, characterizing the spore productivity of *Laminaria*, i. e., the approximate average number of spores produced by each specimen of *L. saccharina* and *L. digitata*.

Observations on the process of spore-bearing were made in the same localities and with the same forms as when defining rate of growth and age of *Laminaria*, i. e., in Olenja Bay for *L. saccharina* f. *membranacea* and in the strait of Polarnaja Harbour for *Laminaria digitata*.

Our systematical observations resulted in the statement, that the main mass of *Laminaria* in the Kola fjord bore spores in August.

In August we gathered 150 specimens of each species—*Laminaria saccharina* f. *membranacea* and *Laminaria digitata* f. *typica*—for the quantitative definition of spores in *Laminaria*. All specimens were weighed and measured; then the spore-bearing specimens were separated from the sterile ones and in the former both sterile and spore-bearing areas were defined.

The following numerical data were obtained by defining the total area of the blade surface (see table 1): the spore-bearing zone in *Laminaria saccharina* averages 4.5% of the total area of the blade-surface; that of *L. digitata*—11.0% which shows that the spore-bearing zone of *L. digitata* is more developed than that of *L. saccharina*.

Further we counted the number of sporangii per 1 square cm. on the cross and tangential sections of the spore-bearing blade. This showed that 1 square cm. of blade-surface in the spore-bearing zone of *L. saccharina* contained 562 000 sporangii, whereas that of *L. digitata*—921 000 (see table 1). Preparations with *Laminaria* sporangii, were made for counting spores in the sporangii and then the quantity of spores distributed in one plane of each sporangium was defined. Besides, cross sections across sporangii were made and the quantity of spores on these sections counted. The product of values thus obtained gives the quantity of spores in one sporangium. It proved to be 64 both in *L. saccharina* and *L. digitata*.

The average quantity of spores produced by each specimen of *Lami-*

*maria* was defined on the ground of our numerical data, characterizing the value of the spore bearing zone, and on the ground of the number of sporangii per square *cm.* of blade surface and the quantity of spores in each sporangium.

As shown by graph I the number of spores for *L. saccharina* proved to be 11 890 800 000 and for *L. digitata* 26 719 000 000.

The greater productivity of *L. digitata* in way of the quantity of sown spores as compared with the productivity of *L. saccharina* is perhaps to be accounted for by the difference of ecological conditions of growth of both algae.

As recorded in literature the sowing of spores of *Laminaria* is apt to change the colour and transparency of sea-water. With figures characterizing the quantity of spores sown by each specimen it is easy to see the influence, produced by the moment of spore-sowing on the hydrological and hydrochemical regime of water.

For comparing the productivity of *Laminaria* with that of other organisms we find it not devoid of interest to give some data on the quantity of spores, sown by mushrooms and ferns (see table 2).

In conclusion we feel it our pleasant duty to emphasize, that the work exposed in both present paper, was performed under the general guidance of the Head of the bottom algae Department—prof. K. I. Meyer. Our heartiest thanks are due to prof. L. A. Zenkevich, for valuable advice and help the present paper.

Moscow, 1933.