



Промысловые виды и их биология

Характеристика ценопопуляций фукусовых водорослей у о. Попов Белого моря

Н.В. Евсеева

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187
E-mail: evseeva@vniro.ru

Цель работы: выявление особенностей биологических характеристик ценопопуляций фукусовых водорослей, необходимых для разработки рекомендаций по их рациональному использованию.

Используемые методы: анализ данных проведён на основе полученной в 2020–2022 гг. информации по рекомендованным методикам рыбохозяйственных исследований.

Новизна: получены и проанализированы дополнительные данные по размерной, возрастной и половой структурам ценопопуляций и размножению 3 видов фукусовых водорослей литорали Белого моря.

Результат: проведённые в 2020–2022 гг. исследования на литорали острова Попов на Карельском берегу Белого моря подтвердили стабильное состояние ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей. Поселения фукусовых водорослей литорали Карельского берега в районе г. Кемь (о. Попов) – промысловый район с мощными зарослями, ориентировочный удельный запас 630,3 т/км. Растянутое спороношение *F. vesiculosus* на участке о. Попов с июня и до конца октября позволяет формировать несколько возрастных генераций проростков, что значительно повышает выживаемость ценопопуляции и её устойчивость к климатическим воздействиям. Возраст фертильности на исследованных участках меньше, чем по литературным данным.

По устойчивости к воздействию среды и выживаемости доминирующие виды можно поставить в следующий ряд: *Fucus vesiculosus* → *Ascophyllum nodosum* → *Fucus distichus* на основании особенностей размножения, площади и плотности ювенильных поселений и обилии на литорали.

Практическая значимость: на основании результатов анализа внесено изменение по срокам промысла водорослей. Рекомендуется начинать добычу фукусовых водорослей на литорали Карельского берега Онежского залива не раньше 1 июля по окончании генеративного периода у наиболее уязвимых видов (аскофиллума и фукуса двустороннего).

Ключевые слова: фукус *Fucus*, аскофиллум *Ascophyllum*, ценопопуляция, литораль, Белое море, биомасса, плотность, запас, размножение.

Characteristics of fucus algae cenopopulations near the Popov island of the White Sea

Nataliya V. Evseeva

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The aim: Determination of the biological characteristics of fucus algae cenopopulations for the development of recommendations for their rational exploitation.

Method: The original data obtained in 2020–2022 according to the recommended methods of fisheries research were used.

Novelty: The size, age and sex structures of cenopopulations and reproduction of three species of fucus algae of the intertidal zone of the White Sea are analyzed.

Result: Studies in 2020–2022 in the intertidal zone of Popov Island confirmed the stable state of cenopopulations of commercial fucus algae. Fucus algae settlements in the littoral is a fishing area with dense thickets, an estimated specific stock of 630.3 t/km. Extended sporulation of *F. vesiculosus* in the area of Popov Island from June to the end of October allows the formation of several age generations of seedlings. Together with vegetative reproduction, this significantly increases the survival of the cenopopulation and its resistance to climatic influences. The age of fertility in the studied areas is less than according to the literature data. In terms of resistance to environmental impact and survival, the dominant species can be put in the following order based on the characteristics of reproduction, area and density of juvenile settlements, and abundance in the intertidal zone: *Fucus vesiculosus* → *Ascophyllum nodosum* → *Fucus distichus*.

Practical significance: Based on the data on the reproduction of commercial fucus algae near the Karelian coast of the Onega Bay, it is recommended to start harvesting algae in the littoral no earlier than July 1 after the end of the generative period in the most vulnerable species.

Keywords: *Fucus*, *Ascophyllum*, cenopopulation, intertidal zone, the White Sea, biomass, density, stock, reproduction.

ВВЕДЕНИЕ

Фукусовые водоросли являются ценными промысловыми объектами. Они относятся к семейству Fucaceae порядка Fucales класса Phaeophyceae и представлены в регионе 3 видами рода *Fucus* – *F. vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L. и 1 видом рода *Ascophyllum* – *A. nodosum* (L.) Le Jolis.

Изучение растительных сообществ и отдельных видов водорослей северных морей проводится не один десяток лет [Тиховская, 1955; Кузнецов, 1960; Толстикова, 1977а, 1977б, 1980; Максимова, 1979, 1980; Возжинская, 1986; Промысловые и перспективные..., 1998; Блинова, 2007; Кольский залив, 2018], и к настоящему времени некоторые аспекты биологии видов разных морей изучены довольно подробно.

Максимальная продолжительность жизни *F. vesiculosus* в Белом море 8–12 лет [Кузнецов, 1960; Максимова, 1980; Возжинская, 1986]. Во все месяцы года в зарослях по численности преобладают проростки и двухлетки [Толстикова, 1980]. Незначительную часть популяции (всего 1,8%) представляют старшие возрастные группы [Евсеева, 2015]. Максимальный возраст *A. nodosum* может составить 13 лет [Толстикова, 1980], а по некоторым данным – до 19 лет [Кузнецов, 1960]. Как и у водорослей рода *Fucus*, у этого вида существует 2 генерации молодых спорофитов – весенняя и осенняя, выросшие из оплодотворённой зиготы. Кроме того, для аскофиллума, более чем для других фукусовых, присуще вегетативное размножение. Вегетативные спорофиты образуются в течение всего года и являются наиболее жизнеспособной частью пополнения [Кузнецов, Шошина, 2003].

F. vesiculosus и *A. nodosum* – раздельнополюе двудомные организмы, *F. distichus* является однодомным. Половозрелые растения формируются на 4-м году жизни [Толстикова, 1977а], некоторые исследователи считают, что фертильными становятся растения 3-го года жизни [Максимова, 1980]. Впервые рецептакулы появляются у особей возрастом 2+, у следующих возрастных групп – растений возраста 3+ и 4+, их количество увеличивается [Кузнецов, 1960; Евсеева, 2015]. Масса рецептакулов составляет весьма значительную долю от общей массы талломов, от 2 до 66% у разных возрастных групп [Евсеева, 2015]. В период сброса рецептакулов (после спороношения) в ценопопуляции отмечается резкое снижение биомассы, что необходимо учитывать при разработке рекомендаций по рациональному использованию ресурсов этих водорослей. По оценке О.В. Максимовой суммарная масса поступающих в воду рецептакулов *F. vesiculosus* и *A. nodosum* для всего бассейна Белого моря составляет

около 135 тыс. т и около 1000 т – яйцеклеток и антерозоидов [Максимова, Сажин, 2010].

Фукусовые способны размножаться как половым, так и вегетативным путём [Блинова, 2007]. Соотношение вклада вегетативного и полового размножения в возобновлении популяции составляет примерно 10:1 (по численности). Вегетативные проростки *F. vesiculosus* отличаются большей «живучестью», прежде всего, по отношению к фитофагам [Максимова, 2001]. Огромная изначальная численность половых проростков катастрофически падает уже в первые недели и месяцы жизни [Толстикова, 1977б; Максимова, Сажин, 2010], и к середине октября она снижается на 40–60%. Некоторая стабилизация численности на уровне 1–5% от изначальной достигается в популяции к возрасту 2+.

Карельский берег Онежского залива – один из основных районов промысла фукусовых водорослей. При разработке рекомендаций по рациональному использованию ресурсов важно учитывать все особенности видов, влияющие на поддержание численности ценопопуляций в условиях конкретного биотопа. В период 2020–2022 гг. были проведены экспедиционные береговые работы по мониторингу зарослей фукусовых водорослей прибрежной зоны Белого моря на литорали Карельского берега Белого моря в районе пос. Рабочеостровск (Кемский район).

Целью исследований являлось выявление особенностей ценопопуляций фукусовых водорослей необходимых для разработки рекомендаций по рациональному использованию этих водорослей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования использовали 2 вида рода *Fucus* – *F. vesiculosus*, *F. distichus* и 1 вид рода *Ascophyllum* – *A. nodosum*. Работы проводили в летне-осенний период (табл. 1) на восточном берегу о. Попов (пос. Рабочеостровск, Кемский район) Карельского берега Онежского залива Белого моря (рис. 1).

Работа на литорали осуществлялась в период отлива путём маршрутных учётов, отбор проб по доминирующим фукусовым водорослям выполнен методом пробных площадей.

Сбор материала проведён в соответствии с методикой гидробиотанических работ [Изучение экосистем, 2005]. В местах произрастания фукусовых водорослей выбирался участок с максимальной шириной зарослей для изучения видового состава и продукционных характеристик. Для всего поселения водорослей визуально определялось общее проективное покрытие (% площади, покрытой водорослями). В поясе фуку-

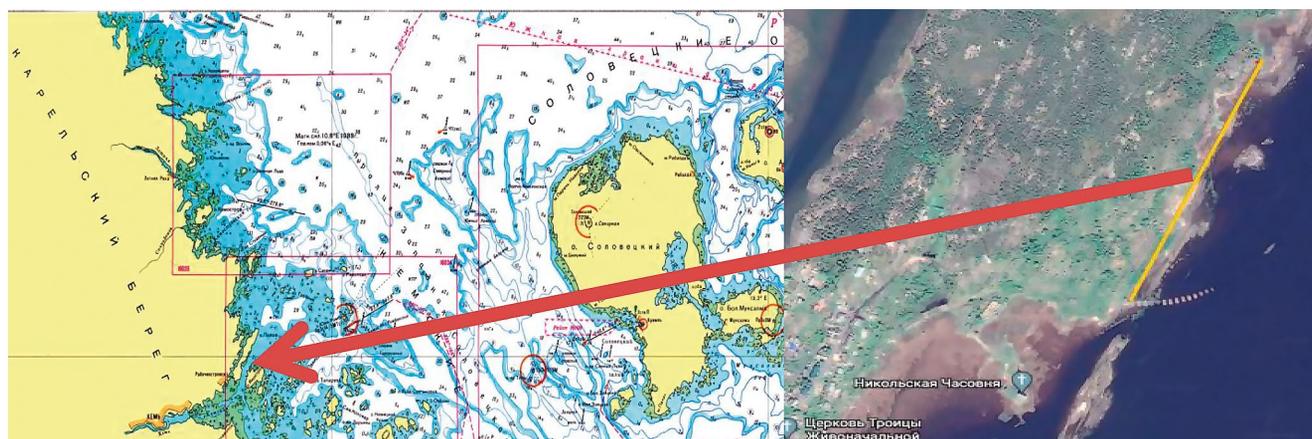


Рис. 1. Схема района сбора материала у о. Попов

Fig. 1. Scheme of the material collection area near Popov Island

Таблица 1. Районы, сроки работ в 2020–2022 гг. и объем собранного материала

Table 1. Districts, terms of work in 2019–2022 and volume of collected material

Год	Весенне-летний период	Осенний период	Количество станций	Количество промеров
2020	июль	октябрь	29	637
2021	июнь	сентябрь	26	744
2022	-	август	17	584

совых водорослей закладывались площадки в верхнем, среднем и нижнем (только в период сизигийных отливов) горизонтах литорали площадью 0,09 м² (30×30 см). При невозможности определить границы горизонтов площадки закладывались на одинаковом расстоянии (от верхней границы зарослей до воды). Все водоросли, находящиеся в пределах площадки, выкашивались до грунта. Собранные пробы взвешивали в сыром виде при помощи безмена до 0,1 г. Затем пробы разбирали по видам. Для каждого вида определяли массу и число экземпляров в пробе. Далее, после видовой идентификации проводили биологический анализ: у каждого слоевища, после определения массы, измеряли общую длину, длину оси 1 порядка, ширину в нижней части таллома; далее подсчитывали число дихотомных ветвлений, число рядов воздушных пузырей, число слоевищ от одной подошвы. Затем от слоевища отделяли рецептакулы, которые взвешивали.

Для определения поперечной структуры у *F. vesiculosus* и *A. nodosum*, во время маршрутных учётов галсами, со всех слоевищ во всех горизонтах литорали отбирали по 100 шт. рецептакулов. Определение пола проводили по поперечным срезам рецептакулов. Подошвы водорослей с остатками стволиков также высушивали для изучения вегетативного размножения в лабораторных условиях (путём изготовления продольных и поперечных срезов подошвы).

Определение возраста водорослей рода *Fucus* проводили по числу дихотомических разветвлений согласно формулам, выведенным для фукусов Белого моря [Максимова, 1980; Возжинская, 1986]:

– если растение не ветвилось в первый год жизни

$$y = \frac{x+1}{2}, \quad (1)$$

– если растение дало одно разветвление в первый год жизни

$$y = \frac{x}{2}, \quad (2)$$

где x – число дихотомических разветвлений.

Сложность применения данных формул для взрослых растений заключается в невозможности выявления деления первого года. Тем не менее, есть данные для Баренцева моря [Макаров, Рыжик и др., 2007], что на участках с прибойностью 1–3 степени в первый год дихотомных ветвлений не образуется.

У аскофиллума регистрирующей структурой считается число рядов воздушных пузырей, которые образуются, начиная с 3 года жизни [Кузнецов, 1960; Толстикова, 1980]. В настоящее время нет единого мнения о том, сколько ветвлений (рядов пузырей) образуется у водорослей ежегодно [Толстикова, 1977а; Кузнецов, 1960; Максимова, 1980; Возжинская, 1986]. В связи с этим при проведении биологического анализа указывалось количество дихотомических развет-

влений (рядов воздушных пузырей), чтобы в дальнейшем скорректировать возраст растений. Поэтому мы приводим гистограммы как распределения возраста, рассчитанного по формулам, так и распределения самих регистрирующих структур (числа дихотомий и рядов воздушных пузырей).

Для измерения температуры воды использовали ручной электронный термометр, солёность измеряли рефрактометром RHS-10BATS. Пробы водорослей в камеральных условиях взвешивали при помощи весов «Ohaus» с точностью 0,01 г, для подсчёта плотности и определения пола использовали микроскопы «Микромед МС-2 zoom 2CR» и «ЛОМО Микмед-6». Для статистической обработки применяли стандартный пакет программы Microsoft Excel.

Краткая физико-географическая характеристика района исследований

Остров Попов расположен в пределах атлантико-арктической области умеренного климатического пояса. Губа Кемская вдаётся в берег на 7 км в западную сторону. В вершину губы впадает одна из наиболее крупных рек Онежского залива – р. Кемь. Влияние р. Кемь простирается на всю губу и примыкающий к ней район Онежского залива до десятиметровой изобаты [Лочия Белого моря, 1993]. Кемская губа отделена от Онежского залива цепью островов, через проливы между ними осуществляется водообмен. Кемская губа – мелководный район с широкой полосой каменистых осушек и отмелей вдоль берегов, глубины около 5 м. До глубины 3 м преобладают валунно-галечные отложения с валунами разных размеров, с увеличением глубин до 4–5 м появляется разреженность валунно-галечных отложений и крупнозернистые пески. Для Кемской губы свойственно относительно невысокие скорости течений, хороший прогрев вод, недонасыщение кислородом [Максимова, Чугайнова, 2014]. Ледовый покров образуется в ноябре-декабре [Романов, 1961].

Для Белого моря характерны полусуточные приливы [Лочия Белого моря, 1993]. Гидрологическое

следствие сильных приливо-отливных течений заключается в интенсивном вертикальном турбулентном перемешивании вод, что приводит к полной вертикальной гомотермии и гомогалинности на большей части акватории Онежского залива. Солёность Белого моря сильно понижена по сравнению с Баренцевым морем благодаря обильному материковому стоку, что наиболее ярко проявляется в прибрежных районах, где она значительно меняется во времени и пространстве [Бабков, 1998].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика литоральных зарослей

На литорали о. Попов Карельского берега общее проективное покрытие зарослей варьирует от 30 до 100%. В верхнем горизонте, при доминировании *Fucus vesiculosus*, заросли сплошные (100%). В верхнем горизонте отмечено следующее соотношение видов: *F. vesiculosus* – 60%, *F. distichus* – 30%, *A. nodosum* – 10%. В среднем горизонте литорали при 80% покрытии дна наблюдается следующее соотношение видов: *F. vesiculosus* – 40–60%, *F. distichus* – 20–30%, *A. nodosum* – 10–30%. Свободные от камней участки заняты песчано-илистым грунтом, где произрастает *Zostera marina* L.

Биомассы доминирующих водорослей в 2020–2022 гг. представлены в табл. 2.

Общая протяжённость обследованного участка составляет 1 км, а средняя биомасса в августе 2022 г. насчитывала 13,4 кг/м², удельный запас фукусовых водорослей в августе 2022 г. составил 630,3 т на 1 км литорали.

Биологические характеристики ценопопуляций водорослей

Fucus vesiculosus

Размерная структура. Поселения фукуса пузырчатого *F. vesiculosus* приурочены преимущественно к верхнему и среднему горизонтам скально-каменистой литорали.

Таблица 2. Биомасса фукусовых водорослей у о. Попов в 2020–2022 гг.

Table 2. Biomass of the fucus algae near the Popov Island in 2020–2022

Год	Месяц	Биомасса, кг/м ²		
		<i>F. vesiculosus</i>	<i>F. distichus</i>	<i>A. nodosum</i>
2020	июль	6,7–18,5	2–3,9	1,3–12,4
	октябрь	0,2–16,1	н/д	0,5–4,2
2021	июнь	8,4–8,5	2,9–7,3	5,1–27,7
	сентябрь	6,5–10,1	2,9–7,3	6,7–10,1
2022	август	4,9–12,3	0,6–4,1	0,6–46,9

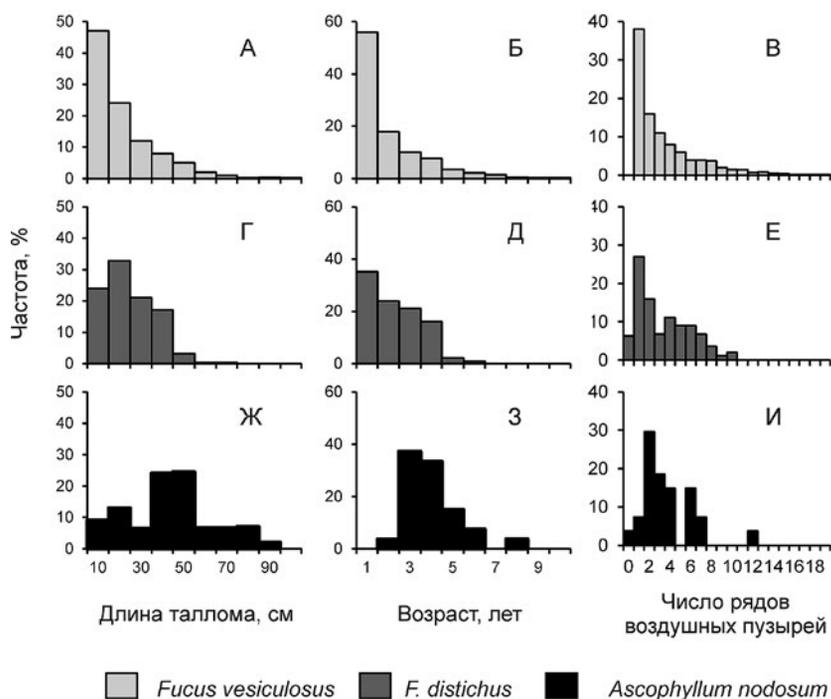


Рис. 2. Размерно-возрастные параметры поселений *Fucus vesiculosus*, *F. distichus* и *Ascophyllum nodosum* на литорали о. Попов в 2020–2022 гг.

Fig. 2. The size and age structure of *Fucus vesiculosus*, *F. distichus* and *Ascophyllum nodosum* in the intertidal zone of Popov Island in 2020–2022

Длина слоевищ фукуса варьировала от 1 до 96 см (рис. 2 А). Ширина талломов в нижней части от 0,5 до 2 см, что заметно отличало данную популяцию от соловецких фукусов, где ширина таллома не превышала 1 см (ориг. данные).

Возрастная структура. Средний возраст в ценопопуляции *F. vesiculosus* составил 1,6 лет и изменялся от 0 до 10 лет (рис. 2Б). Доминировали первогодние растения с 1–2 дихотомными ветвлениями (рис. 2В).

У растений возрастом до 1 года уже были воздушные пузыри и полости.

Доминирование в поселениях молодых растений свидетельствует о хорошем пополнении ценопопуляции и её динамичном возобновлении.

Половая структура. В ценопопуляции *F. vesiculosus* было выявлено преобладание женских талломов (рис. 3). В пробах, собранных в июле и октябре 2020 г. в верхнем горизонте литорали (на рисунке помечены звездочкой) действительно доминировали мужские слоевища, как было отмечено ранее [Евсеева, 2015]. С 2021 г. сбор рецептакулов для определения половой структуры стали проводить по всей ширине литорали. Такой сбор подтвердил, что в целом в ценопопуляции *F. vesiculosus* доминируют женские слоевища.

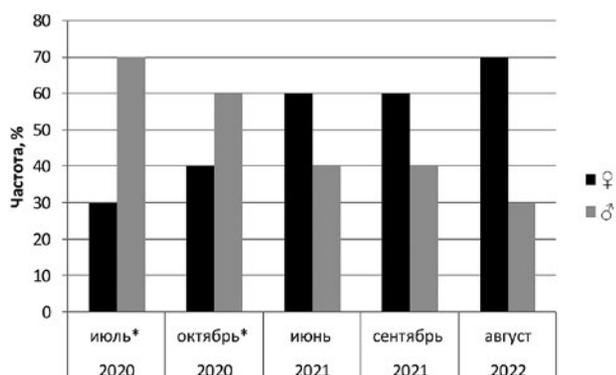


Рис. 3. Половая структура *Fucus vesiculosus* на литорали о. Попов (звездочкой отмечены периоды сбора в верхнем горизонте литорали)

Fig. 3. Sexual structure of *Fucus vesiculosus* in the intertidal zone of Popov Island (the periods of collection in the upper horizon of the littoral marks by the asterisk)

Fucus distichus

Размерная структура. *F. distichus* на литорали о. Попов представлен только одной морфой с широким слоевищем, в отличие от соловецкой популяции, где встречается 2 морфы – с широким и узким слоевищами. Наблюдается чаще в среднем горизонте литорали. В литоральных ваннах на границе литорали и супралиторали обнаружены небольшие локальные поселения карликовой морфы фукуса *F. distichus* f. *distichus*.

Представители данного вида имели слоевище длиной 22,2 (4,0–63,0) см (рис. 2 Г). Ширина слоевища насчитывала 1,5 см и менялась от 1 до 2,5 см.

Возрастная структура. Возраст растений *F. distichus* в среднем составлял 2,2 года и изменялся от 0,5 до 6 лет (рис. 2 Д, Е).

Ascophyllum nodosum

Размерная структура. *A. nodosum* у Карельского берега был представлен слоевищами со средней длиной талломов 49,6 см и варьировании от 24 до 86 см (рис. 2 Ж).

Возрастная структура. Слоевища *A. nodosum* имели от 0 до 12 пар воздушных пузырей (рис. 2 И). Средний возраст ценопопуляции насчитывал 3,8 лет и менялся от 2 до 8 лет (рис. 2 З).

Ценопопуляция *A. nodosum* у о. Попов характеризуется низкой долей ювенильных слоевищ. Ювенильные поселения чаще располагаются отдельно от поселений взрослых растений, а под пологом развитых талломов молодые слоевища отмечены редко.

Половая структура. Половая структура в ценопопуляции аскофиллума, как и у фукуса пузырчатого, определяется только в период образования рецептакулов. В июне соотношение полов было следующим: 1,25♀ : 1♂, что соответствует распределению полов у водорослей с подобным жизненным циклом [Baardseth, 1970].

Особенности размножения и возобновление зарослей водорослей

Нормальное воспроизведение фукусовых возможно только половым путём. У *F. vesiculosus* в исследуемый период зрелые рецептакулы с половыми клетками на разных стадиях зрелости были обнаружены с июня по октябрь. Растянутое на весь летний период и осень спороношение поддерживает численность ценопопуляции о. Попов. В июне размножение было отмечено у 67,9% промеренных слоевищ, причём, масса рецептакулов в среднем составляла 15,9% и варьировала от 0 до 51,2% от общей массы слоевищ. В июле размножение было отмечено у 35,3% слоевищ, масса их составила в среднем 36,9%. При этом следует отметить, что оогонии находились на разных стадиях зрелости, тогда как антеридии в большей степени были созревшими.

В августе рецептакулы были отмечены у 26,6% слоевищ, максимальная масса составляла 76,5% от общей массы слоевищ. Размножение в сентябре было отмечено у 18,5% промеренных слоевищ и 68% от растений возрастом свыше 1 года, причём, масса рецептакулов варьировала от 0,2 до 68,8% от общей массы

слоевищ и в среднем составляла 13,8%. В октябре размножение было отмечено у 1,5% промеренных слоевищ, в основном это были остаточные, перезрелые рецептакулы. Растянутое спороношение *F. vesiculosus* с начала лета и до конца октября позволяет формировать несколько возрастных генераций проростков. В совокупности с вегетативным размножением это значительно повышает выживаемость ценопопуляции и её устойчивость к климатическим воздействиям.

Период размножения разных видов фукусовых водорослей у о. Попов по материалам мониторинга на участке показан на рис. 4.

Только у *F. vesiculosus* отмечено продолжительное размножение на протяжении 5 месяцев наблюдений, что, несомненно, способствует выживаемости вида в условиях литорали. В отличие от *A. nodosum*, у которого с августа по октябрь рецептакулы только формировались, у *F. vesiculosus* на протяжении всего периода наблюдений рецептакулы были со зрелыми концептакулами (скафидиями) и сформированными половыми клетками.

Размножение *F. distichus* у Карельского берега проходит в сжатые сроки. В июне рецептакулы были отмечены у 100% слоевищ, по массе они составляли 4,1–64% (в среднем 39,1%) от общей массы слоевищ. В июле рецептакулы отмечены у 4,5% слоевищ фукуса двустороннего, они были оборванными, что говорит о завершении спороношения у данного вида. В осенний период (сентябрь–октябрь) рецептакулы у этого вида не были обнаружены, также не была замечена закладка новых рецептакулов.

В отличие от *F. vesiculosus*, растянутое размножение которого осенью заканчивалось без закладки новых рецептакулов, у аскофиллума *A. nodosum*, наоборот, в августе–октябре наблюдалась массовая закладка рецептакулов (практически у 90% слоевищ) по всей длине молодых побегов (рис. 4). При этом гаметы в концептакулах находились в начальной стадии формирования. Раннее формирование половых продуктов позволяет аскофиллуму в весенний период вступить в размножение в максимально быстрые сроки. Поэтому в июне наблюдалось 100% размножающихся растений, а уже в июле все талломы были стерильными.

Таким образом, самый короткий фертильный период отмечен у *F. distichus*. Вероятнее всего на участке для данного вида характерна поздняя закладка рецептакулов. Поэтому из трёх промысловых видов мы считаем *F. distichus* наиболее уязвимым.

В прибрежье о. Попов рецептакулы часто обнаруживаются у слоевищ *F. vesiculosus* с тремя дихотомными разветвлениями (рис. 5), а у о. Б. Соловецкий

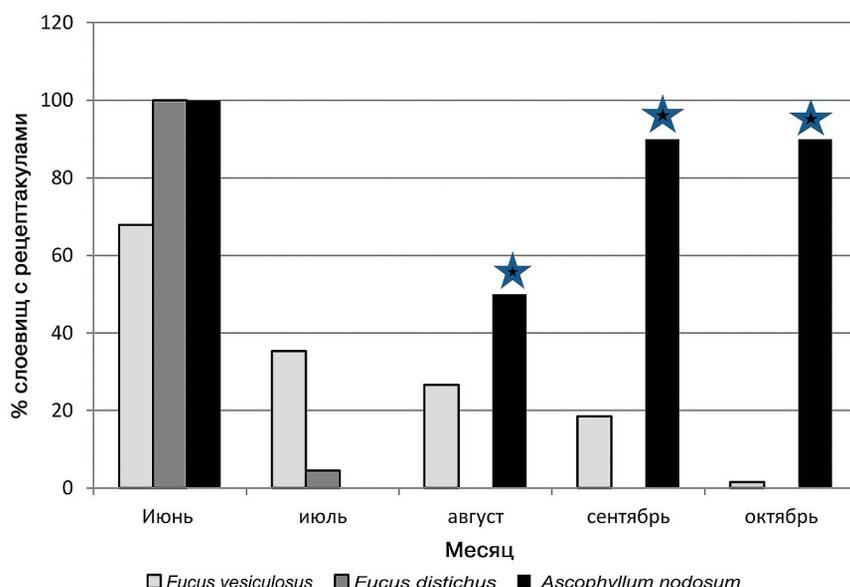


Рис. 4. Количество фертильных слоевищ фукусовых водорослей на литорали о. Попов в 2020–2022 гг. (звёздочкой отмечены периоды закладки рецептакулов)

Fig. 4. The number of the fertile thalli of fucus algae in the intertidal zone of Popov Island (the periods of laying receptacles are marked with an asterisk) in 2020–2022

рецептакулы единично были встречены даже у растений с 1 и 2 дихотомиями. Таким образом, возраст фертильности на исследованном участке меньше, чем по литературным данным. Схожие данные приводятся для Баренцева моря [Малавенда, Воскобойников, 2008], где наблюдали фертильные слоевища с 2 дихотомическими ветвлениями.

Сопоставление данных учёта дихотомических ветвлений на одном полигоне (рис. 6), в основной части ценопопуляции (не на площадках с сеголетками)

позволило предположить, что на участке у о. Попов происходит постоянное пополнение ценопопуляции ювенильными спорифитами. Выделяются три генерации молодых растений – в июле, августе и октябре (с учётом растянутого до октября спороношения). Вероятнее всего данные генерации связаны с динамикой температуры воды и фотосинтетически активной радиации.

Кроме этого, большое значение может иметь вегетативное размножение. Так, весной 2021 г. после

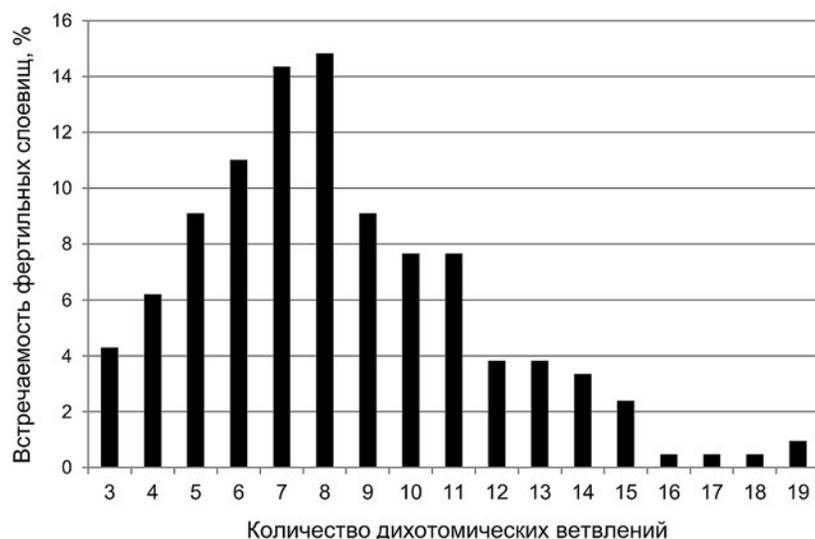


Рис. 5. Распределение фертильных слоевищ *Fucus vesiculosus* по возрастным группам у о. Попов в 2020–2022 гг.

Fig. 5. Distribution of the fertile thalli of *Fucus vesiculosus* by age groups near Popov Island in 2020–2022

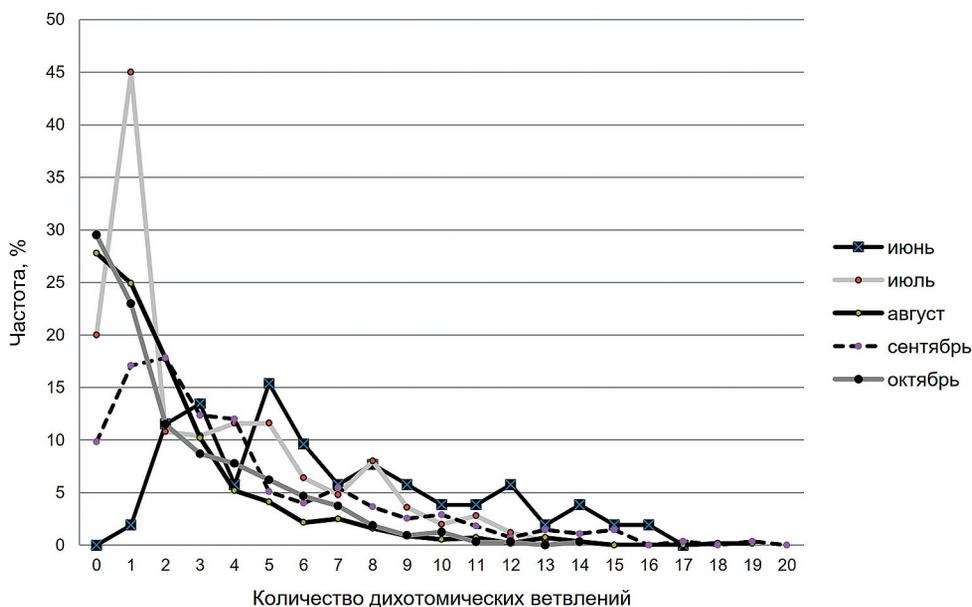


Рис. 6. Распределение промеренных слоевищ *Fucus vesiculosus* по числу дихотомных разветвлений в 2020–2022 гг.

Fig. 6. Distribution of the measured thalli of *Fucus vesiculosus* by the number of dichotomies in 2020–2022

зимы в районе исследования большая часть зарослей водорослей оказалась стёрта льдами (рис. 7). Общее проективное покрытие зарослей литорали снизилось от 70–100 до 30–60%. При этом в верхнем горизонте, особенно у верхней кромки, где доминировал *F. vesiculosus*, большая часть зарослей была уничтожена. Это стимулировало у фукуса активное развитие рамет (клонов). В осенний период, благодаря раметам, заросли восстановились. При этом некоторые раметы имели до 5 дихотомических ветвлений. Предполагаем, что раметы делятся интенсивнее, чем генеративные слоевища. Однако данное утверждение требует дополнительных исследований.

Учёт слоевищ от одной подошвы показал, что на выбранном участке Карельского берега у фукуса развивается от 1 до 17 слоевищ разного возраста, среднее значение 1,5 (рис. 8 А). Наиболее часто на одной подошве отмечается 1 слоевище. Для сравнения использованы собственные данные, собранные в проливе Печавковская Салма у о. Б. Соловецкий (рис. 8Б) в 2019 г. На литорали Соловецких островов на каждой подошве отмечалось от 2 до 47 слоевищ разного возраста, среднее значение 11. Скорее всего, каждая ценопопуляция имеет свои особенности выживания. Карельская ценопопуляция в большей степени базируется на половом размножении и только в экстренных ситуациях (при стирании льдами) активизируется вегетативное размножение и наблюдается активный рост рамет от подошвы. Соловецкая же ценопопуляция, видимо, пополняется больше за счёт вегетативного размножения.

Распределение *F. vesiculosus* на литорали определяется наличием скалисто-валунного грунта. На вершинах гряд и на всех освобожденных площадях оседают споры и образуются ювенильные поселения (рис. 7В, Г).

Для изучения возобновления зарослей учитывалось число проростков на единицу площади с 3–4 таких поселений из разных частей литорали. В 2020 г. плотность проростков с длиной слоевища от 0,5 до 25 мм в июле составляла 771429 экз./м² (табл. 3). В октябре в этом же поселении плотность насчитывала около 254200 экз./м².

Плотность проростков весенней генерации в июне 2021 г. (табл. 3) составляла от 560000 до 680000 экз./м². В сентябре 2021 г. плотность молодых спорофитов составила от 7000 экз./м² до 120000 экз./м² спорофитов длиной до 1 мм и порядка 5600 размером до 2 см без дихотомий. Плотность осенней генерации спорофитов в 2021 г. была несколько ниже как весенней генерации 2021 г., так и осенней 2020 г. Вероятной причиной мы предполагаем воздействие весенних льдов на заросли, уничтоживших ювенильные поселения, но стимулировавших вегетативное размножение.

В августе 2022 г. плотность в среднем составляла 441583 экз./м², что подтверждает постепенное снижение численности проростков в ювенильных поселениях в течение летне-осеннего периода. Количество проростков с дихотомным разветвлением в ювенильных поселениях не превышало 0,8% от численности (август-сентябрь). Большинство проростков было без дихотомных разветвлений.



Рис. 7. Ценопопуляция *Fucus vesiculosus*: А – повреждённые льдом слоевища (июнь 2021 г.), Б – развивающиеся от подошвы раметы, два типа ювенильных поселений: В – одна генерация (июль 2020 г.), Г – две генерации: ранне-летняя (июль 2020 г.) и осенняя (октябрь 2020 г.)

Fig. 7. Cenopopulation of the *Fucus vesiculosus*: А – ice-damaged thallus (June 2021), Б – ramets developing from the sole, two types of the juvenile settlements: В – one generation (July 2020), Г – two generations (early summer 1 and autumn 2 (October 2020)

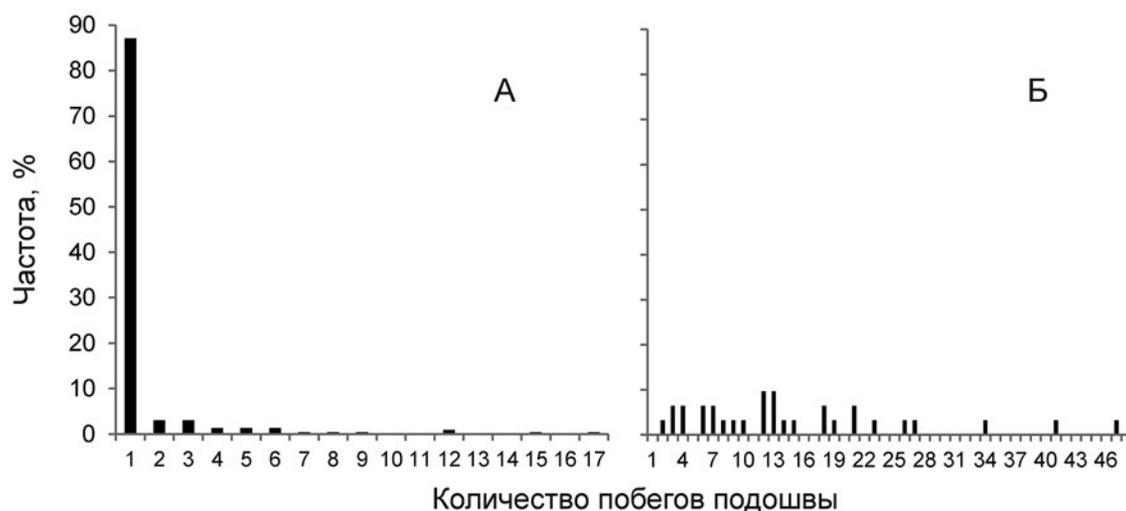


Рис. 8. Количество талломов от одной подошвы *Fucus vesiculosus* на литорали о. Попов (Карельский берег) в сентябре 2021 г. (А) и у о. Большой Соловецкий в июне 2019 г. (Б)

Fig. 8. The number of thalli from one sole of *Fucus vesiculosus* in the intertidal zone of Popov Island (Karelian coast) in September 2021 (A) and near Bolshoy Solovetsky Island in June 2019 (B)

Таблица 3. Учёт проростков фукуса в верхнем горизонте литорали
(в числителе: среднее, в знаменателе – размах, экз./м²)**Table 3.** Accounting for juvenile fucus in the upper horizon of the intertidal zone
(in the numerator: the average, in the denominator – range, ind./m²)

Год	Июнь-июль	Август	Сентябрь-октябрь
2020	$\frac{574097}{676765-771429}$		$\frac{224733}{120000-300000}$
2021	$\frac{548967}{406900-680000}$		$\frac{63500}{7000-120000}$
2022		$\frac{441583}{101970-960000}$	

В отличие от *F. vesiculosus*, образующего обширные ювенильные поселения, проростки *F. distichus* до августа 2022 г. не были выявлены. В августе 2022 г. было обнаружено локальное поселение ювенильных спорофитов *F. distichus* в верхней литорали участка. В связи с тем, что молодые спорофиты обоих видов фукуса на ранних стадиях почти неотличимы, а для взрослых растений при условии цилиндрических воздушных пузырей точное определение даёт только

срез рецептакула, для ювенильных растений использованы признаки, указанные Ю.Е. Петровым [1974]. Плотность ювенильного поселения составила 43900 экз./м², причём, 8900 экз. имели 1–2 дихотомных ветвления и воздушные пузыри.

F. distichus на литорали, как правило, располагается глубже поселений *F. vesiculosus* и *A. nodosum* (рис. 9). На исследованном участке два вида фукусов не образуют смешанных поселений. Обычно *F.*

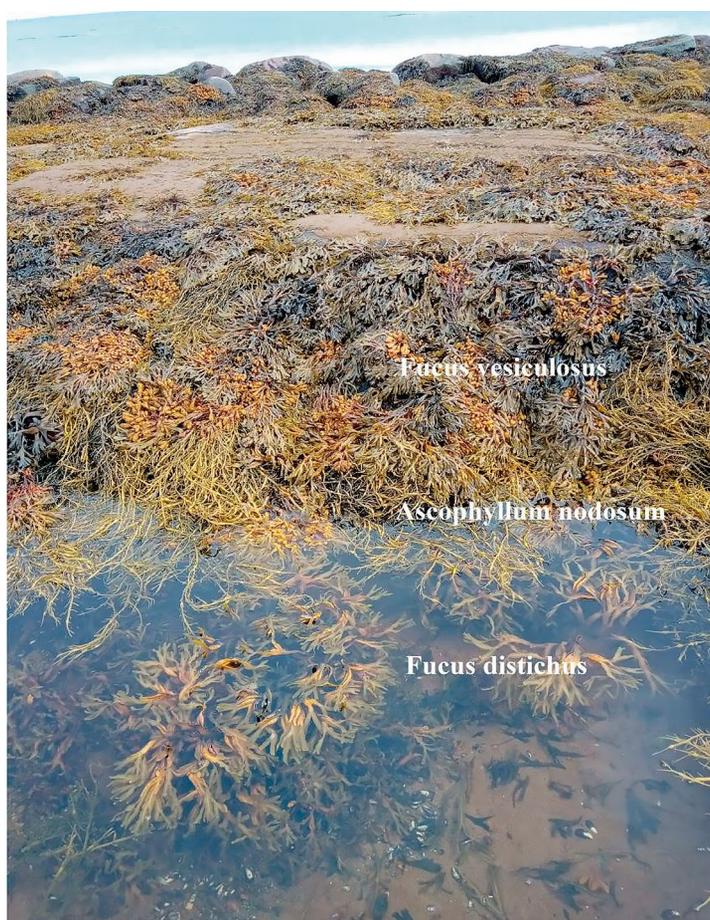


Рис. 9. Схема распределения фукусовых водорослей в верхней литорали о. Попов
Fig. 9. Scheme of distribution of fucus algae in the upper intertidal zone of Popov Island

distichus встречается единично или пучками на периферии зарослей фукуса пузырчатого.

Плотность ювенильных спорофитов *A. nodosum* в отдельных поселениях в августе колебалась от 1500 до 42750 экз./м² и в среднем составила 17350 экз./м². При этом поселения располагались по щелям на вертикальных поверхностях, исключая открытые пространства. По литературным данным выживаемость аскофиллума за первый год не превышает 0,01% [Wilding et al., 2021]. При этом аскофиллум имеет низкий темп восстановления зарослей при тотальном уничтожении и плохо переносит высыхание при низких температурах. Видимо поэтому выживают только ювенильные растения в защищённых местах, в отличие от *F. vesiculosus*, занимающего открытые пространства.

Согласно литературным данным, степень восстановления зарослей после частичного изъятия (удаление верха таллома) или полного очищения субстрата для *F. vesiculosus* оценивается как высокая [Wilding et al., 2021] – в течение 3–21 месяцев. Для *A. nodosum* скорость восстановления при частичном изъятии средняя (3–5 лет, если оставлено 15–20 см выше подошвы), а при полном очищении субстрата сроки восстановления зарослей могут увеличиться до 12 лет [Wilding et al., 2021].

Таким образом, по устойчивости к воздействию среды и выживаемости доминирующие виды литорали о. Попов можно поставить в следующий ряд: *Fucus vesiculosus* → *Ascophyllum nodosum* → *Fucus distichus* на основании особенностей размножения, площади и плотности ювенильных поселений и обилии на литорали.

Учитывая широкий спектр варьирования характеристик фукусовых видов и гидрологических условий прибрежной зоны необходимо отметить, что все полученные выводы применимы только к конкретному участку Белого моря, где проводились исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые в 2020–2022 гг. исследования на литорали о. Попов подтвердили стабильное состояние ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей Белого моря. Карельский берег в районе г. Кемь – промысловый район с мощными зарослями, ориентировочный удельный запас 630,3 т/км.

Растянутое спороношение *F. vesiculosus* на участке у о. Попов с июня и до конца октября позволяет формировать несколько возрастных генераций проростков. В сочетании с вегетативным размножением это значительно повышает выживаемость ценопопуляции и её устойчивость к климатическим воздействиям.

На основании особенностей размножения, площади и плотности ювенильных поселений и обилии на литорали доминирующие виды можно поставить в следующий ряд: *Fucus vesiculosus* → *Ascophyllum nodosum* → *Fucus distichus* по устойчивости к воздействию среды и выживаемости. Учитывая данные о размножении промысловых фукусовых водорослей у Карельского берега Онежского залива рекомендуется начинать добычу водорослей на литорали не раньше 1 июля по окончании генеративного периода у наиболее уязвимых видов (*A. nodosum* и *F. distichus*).

Благодарности

Хочу поблагодарить сотрудников ВНИРО д. б. н. А.И. Буяновского, к. б. н. Д.О. Сологуба, Д.А. Ботнева за помощь в сборе и оформлении материала, за критические замечания и ценные советы. Также выражаю признательность сотрудникам Северного филиала ФГБНУ «ВНИРО» М.О. Березиной, А.Л. Левицкому, Д.О. Власову, тепло принявшим автора на Соловецкой базе ВНИРО.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа проведена в рамках бюджетного финансирования ВНИРО.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А.И. 1998. Гидрология Белого моря. СПб.: ЗИН РАН. 94 с.
- Блинова Е.И. 2007. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: Изд-во ВНИРО. 114 с.
- Возжинская В.Б. 1986. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука. 191 с.
- Евсеева Н.В. 2015. Структура ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей на литорали западного Мурмана // Труды ВНИРО. Т. 154. С. 70–79.
- Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. 2005. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. М.: ВНИРО. 135 с.
- Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. 2018. СПб.: Реноме. 520 с.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: Изд-во АН СССР. 256 с.

- Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. 2003. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 308 с.
- Лощия Белого моря. 1993. СПб.: ГУНИО. 344 с.
- Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. 2007. Восстановление зарослей фукусовых водорослей на литорали Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 376–380.
- Максимова М.П., Чугайнова В.А. 2014. Гидрохимический и гидрологический режим прибрежной зоны Белого моря. Марикультура. М.: ИИУ МГОУ. 200 с.
- Максимова О.В. 1979. Соотношение возрастных, размерных и весовых характеристик некоторых представителей пор. Fucales Белого и Японского морей // Тез. докл. III Всес. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. Киев: Наукова Думка. С. 90–92.
- Максимова О.В. 1980. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 73–78.
- Максимова О.В. 2001. Формирование ювенильных популяций *Fucus vesiculosus* в эстуарии и приэстуарном районе (Кандалакшский залив, Белое море) // Пробл. изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. VIII региональной науч.-практ. конф. 16–18 апреля 2001 г. Беломорск, Республика Карелия. Архангельск: Правда Севера. С. 94–96.
- Максимова О.В., Сажин А.Ф. 2010. Роль половых продуктов макрофитов *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis и *Fucus vesiculosus* L. (Fucales, Phaeophyceae) в летнем нанопланктоне прибрежных вод Белого моря // Океанология. Т. 50. № 2. С. 218–229.
- Малавенда С.В., Воскобойников Г.М. 2008. Влияние абиотических факторов на структуру популяции бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Восточного Мурмана (Баренцево море) // Биология моря. Т. 34. № 1. С. 30–34.
- Петров Ю.Е. 1974. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Новости систематики низших растений. Л.: Наука. Т. 11. С. 153–169.
- Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. 1998. Апатиты: КНЦ РАН. 628 с.
- Романов А.А. 1961. О климате Карелии. Петрозаводск: Карелия. 140 с.
- Тиховская З.П. 1955. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* L. на восточном Мурмане // Труды Мурманской биологической станции. Т. 2. С. 94–107.
- Толстикова Н.Е. 1977 а. Циклы развития *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis на литорали Баренцева моря // Океанология. Т. 17. № 1. С. 123–126.
- Толстикова Н.Е. 1977 б. Некоторые особенности развития фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.) и аскофиллума (*Ascophyllum nodosum* (L.) Jolis) на побережье Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 124. С. 31–36.
- Толстикова Н.Е. 1980. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в течение года на литорали Восточного Мурмана // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 81–89.
- Baardseth E. 1970. Synopsis of biological data on knobbed wrack, *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. FAO Fish. Synop. (38) Rev.1:41 p.
- Wilding C., Tillin H., Stewart E.J., Lubelski A., Burrows M. and Smale D. 2021. Hand harvesting of seaweed: Evidence review to support sustainable management. NRW Evidence Report Series Report No: 573. 275pp. NRW: Bangor.

REFERENCES

- Babkov A.I. 1998. Hydrology of the White Sea. St. Petersburg: Zoological Inst. RAS. 94 p. (In Russ.)
- Blinova E.I. 2007. Seaweeds and seagrasses of the European part of Russia (flora, distribution, biology, resources, mariculture). MOSCOW: VNIRO Publish. 114 p. (In Russ.)
- Vozzhinskaya V.B. 1986. Bottom macrophytes of the White Sea. M.: Nauka. 191 p. (In Russ.)
- Evseeva N.V. 2015. Structure of cenopopulations of commercial fucus algae in the intertidal zone of the Western Murman // Trudy VNIRO. V. 154. P. 70–79. (In Russ.)
- Study of ecosystems of fishery reservoirs, collection and processing of data on aquatic biological resources, equipment and technology for their extraction and processing. 2005. Iss. 3. Methods for landscape research and stock assessment of benthic invertebrates and algae in the marine coastal zone. Moscow: VNIRO Publish. 135 p. (In Russ.)
- Kola Bay and Oil: Biota, Vulnerability Maps, Pollution. 2018. St. Petersburg: Renome. 520 p. (In Russ.)
- Kuznetsov V.V. 1960. The White Sea and the biological features of its flora and fauna. M.: AS of the USSR. 256 p. (In Russ.)
- Kuznetsov L.L., Schoschina E.V. 2003. Phytocenoses of the Barents Sea. Physiological and structural characteristics. Apatity: KSC RAS. 308 p. (In Russ.)
- Sailing directions for the White Sea. 1993. St. Petersburg: GUNIO. 344 p. (In Russ.)
- Makarov M.V., Ryzhik I.V., Voskoboinikov G.M. 2007. Restoration of thickets of fucus algae in the littoral of the Barents Sea // Trudy VNIRO. V. 147. P. 376–380. (In Russ.)
- Maksimova M.P., Chugainova V.A. 2014. Hydrochemical and hydrological regime of the coastal zone of the White Sea. Mariculture. Moscow: IIU MGOU. 200 p. (In Russ.)
- Maksimova O.V. 1979. The ratio of age, size and weight characteristics of some representatives of the Fucales of the White Sea and the Japan Sea // Proceedings. report III All-Union Conference on Marine Algology-Macrophytobenthos. Kyiv: Naukova Dumka. P. 90–92. (In Russ.)
- Maksimova O.V. 1980. Some seasonal features of development and determination of the age of the White Sea fucoids // Bottom flora and products of the marginal seas of the USSR. M.: Nauka. P. 73–78. (In Russ.)
- Maksimova O.V. 2001. Formation of juvenile populations of *Fucus vesiculosus* in the estuary and estuary area (Kandalaksha Bay, White Sea) // Problems of studying, rational use and protection of natural resources of the White Sea. Abstr. of the VIII regional scient.-pract. conf. April 16–18, 2001 Belomorsk, Republic of Karelia. Arkhangelsk: Pravda Severa. P. 94–96. (In Russ.)

- Maksimova O.V., Sazhin A.F. 2010. The role of gametes of macrophytes *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis and *Fucus vesiculosus* L. (Fuciales, Phaeophyceae) in summer nanoplankton of coastal waters of the White Sea // *Oceanology*. V. 50, No. 2. P. 218–229. (In Russ.)
- Malavenda S.V., Voskoboynikov G.M. 2008. Influence of abiotic factors on the population structure of the brown alga *Fucus vesiculosus* in Eastern Murman (Barents Sea) // *Biologiya morya*. V. 34. No. 1. S. 30–34. (In Russ.)
- Petrov J.E. 1974. The overview key of the orders of the Laminariales and Fucales in the seas of the USSR. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. V.11. P. 153–169. (In Russ.)
- Harvesting and perspective algae and invertebrates for uses of the Barents and White Sea*. 1998. Apatity: KSC RAS. 628 p. (In Russian)
- Romanov A.A. 1961. On the climate of Karelia. Petrozavodsk: Karelya. 140 p. (In Russ.)
- Tikhovskaya Z.P. 1955. Life cycles of *Fucus vesiculosus* L. in eastern Murman // *Trudy Murmansk biological station*. V. 2. P. 94–107. (In Russ.)
- Tolstikova N.E. 1977 a. Development cycles of *Fucus vesiculosus* L. and *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis in the littoral of the Barents Sea // *Oceanology*. V. 17. No. 1. P. 123–126. (In Russ.)
- Tolstikova N.E. 1977 b. Some features of the development of fucus (*Fucus vesiculosus* L.) and ascophyllum (*Ascophyllum nodosum* (L.) Jolis) on the coast of the Barents Sea // *Trudy VNIRO*. V. 124. P. 31–36. (In Russ.)
- Tolstikova N.E. 1980. Observations on the development of *Fucus vesiculosus* L. and *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis during the year in the East Murman littoral // *Bottom flora and production of the marginal seas of the USSR*. Moscow: Nauka. P. 81–89. (In Russian)
- Baardseth E. 1970. Synopsis of biological data on knobbed wrack, *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. *FAO Fish. Synop*. V. 38. Rev.1. 41 p.
- Wilding C., Tillin H., Stewart E.J., Lubelski A., Burrows M. and Smale D. 2021. Hand harvesting of seaweed: Evidence review to support sustainable management. *NRW Evidence Report Series Report No: 573*. 275p. NRW, Bangor.

Поступила в редакцию 30.09.2022 г.
Принята после рецензии 17.01.2023 г.