

УДК 582.272.46(265.54)

В.Н. Кулепанов

**ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ МАССЫ СЛОЕВИЩ И ПЛОТНОСТИ ЗАРОСЛЕЙ ЛАМИНАРИИ ЯПОНСКОЙ *LAMINARIA JAPONICA* В ПРИБРЕЖЬЕ СЕВЕРНОГО ПРИМОРЬЯ**

Рассматривается зависимость между плотностью зарослей и массой отдельных слоевищ бурой водоросли ламинарии японской в прибрежье Приморья. Выявлена обратно пропорциональная зависимость между густотой зарослей и массой растений. Подобная зависимость известна как “правило  $-3/2$ ” и описывается у многих видов растений. Для ламинарии зависимость между количеством растений на единице площади ( $P$ ) и массой одного растения ( $W$ ) можно описать уравнением:  $\lg W = -1,38 \lg P + 3,82$ . Обсуждается возможность использования этой закономерности в прогнозе запасов ламинарии.

**Kulepanov V.N.** Interdependency between weight of thallus and density of thickets for the kelp *Laminaria japonica* at the coast of northern Primorye // Izv. TINRO. — 2006. — Vol. 147. — P. 141–147.

Dependence the thallus weight ( $W$ ) of brown alga *Laminaria japonica* on their thickets density ( $P$ ) at the coast of northern Primorye is determined. It is inversely proportional and described by the equation  $\lg W = -1.38 \lg P + 3.82$  that is similar to the dependence well known as the “rule of  $-3/2$ ”, typical for many plant species. Possibilities of this regularity use for forecasting of the kelp stock are discussed.

Для прогнозирования запасов промысловых водорослей очень важен поиск биологических закономерностей, которым во время роста и развития подчиняется растительность. Для популяций многих растений известен эффект самоизреживания, когда по мере их роста происходит уменьшение плотности. При этом наблюдается обратная зависимость между густотой зарослей (количеством растений на единице площади) и индивидуальными размерами и массой. Связь между плотностью зарослей и массой отдельного растения выражается уравнением:

$$W = C \cdot P^{+a}, \quad (1)$$

где  $W$  — масса одного растения,  $P$  — количество растений на единице площади,  $C$  и  $a$  — коэффициенты.

Впервые эта зависимость была выведена на большом экспериментальном материале при изучении самоизреживания посевов сельскохозяйственных растений (Yoda et al., 1963). Зависимость “масса одного растения — плотность посевов” хорошо аппроксимируется в логарифмической шкале прямой линией, имеющей наклон, близкий к 1,5 (“линия изреживания”). В дальнейшем эта закономерность получила известность как “правило  $-3/2$ ” или “закон степени  $-3/2$ ”. Под этими названиями она приводится в работах, монографических сводках и учебниках (Наггер, 1977; Заугольнова и др., 1988; Бигон и др., 1989; Галицкий, 1998; Христофорова, 1999; Федосеев, 2000). Зависимость (1) показывает, что в

процессе роста растений сохраняется геометрическое подобие и в их совокупности поддерживается предельная сомкнутость растительного покрова (Кофман, 1986). Самоизреживание характерно для многих видов, и эту величину можно достаточно точно прогнозировать (Марков, 1986).

Для водорослей-макрофитов описана обратная зависимость между средней массой пластин и густотой их размещения в природных одновидовых зарослях (Cousens, Hutchings, 1983), хотя авторами и не говорится, что эта зависимость подчиняется “правилу  $-3/2$ ”. Обратнопорциональное соотношение между размерно-массовыми показателями слоевищ и их численностью прослеживается у глубинной формы ламинарии японской (*L. japonica f. longipes*). С увеличением плотности зарослей уменьшается длина и масса растений (Паймеева, 1987). Также показано, что размеры и масса ламинарии зависят от глубины произрастания водорослей (Паймеева, 1987; Паймеева, Гусарова, 1993).

Если в поселениях ламинарии японской соблюдается “правило  $-3/2$ ”, то, зная плотность и массу ламинарии первого года вегетации, можно рассчитать эти показатели для двухлетних, уже промысловых, растений и, таким образом, использовать данную зависимость в прогнозировании запасов. Поэтому целью работы было установить, соблюдается ли в зарослях ламинарии японской “правило  $-3/2$ ”, влияют ли на эту зависимость условия произрастания водорослей, глубина и район произрастания и можно ли найденные закономерности применить в прогнозировании запасов.

Материалом для построения зависимостей послужили водолазные сборы ламинарии японской первого и второго года вегетации, выполненные во время гидробиологических съемок по оценке запасов макрофитов в 1998–2005 гг. у побережья северного Приморья на глубинах от 2 до 21 м. В пробе, собранной с площади 0,25 м<sup>2</sup>, подсчитывалось количество слоевищ ламинарии первого и второго года вегетации и определялась средняя масса растений. Из анализа и расчетов были исключены пробы, где на станциях проективное покрытие ламинарии составило менее 20 % и где преобладали другие растения. Использованы данные 460 водолажных станций.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью стандартных математических методов (Шмидт, 1984) и программ Excel 2003 и Statistica 6.0. Сравнение коэффициентов регрессии проводили с помощью критерия Стьюдента (Терентьев, Ростова, 1977).

Исследования показали, что масса одного слоевища ламинарии коррелирует с их плотностью в зарослях. Коэффициент корреляции изменяется от  $-0,49$  до  $-0,91$  в разных выборках (см. таблицу). Эта взаимосвязь на логарифмической шкале аппроксимируется прямой линией (рис. 1). Параметры зависимости (1) меняются от года и района исследований и глубины произрастания водорослей. Коэффициент  $C$  варьирует от 3,23 до 4,16, а коэффициент  $a$  — от  $-0,82$  до  $-2,01$  (см. таблицу). Для многих выборок коэффициент  $a$  близок к величине  $-1,5$ . Поэтому можно говорить, что у ламинарии японской прослеживается взаимозависимость плотности и массы и к зарослям этой водоросли применимо “правило  $-3/2$ ”. Однако рассчитанные коэффициенты имеют очень большую ошибку (см. таблицу). Если бы заросли имели равномерную структуру, то обратно пропорциональная зависимость с относительно постоянными коэффициентами в них хорошо бы прослеживалась, так как в этом случае поддерживалась предельная сомкнутость растительного покрова (рис. 2, А). Однако в природе ламинария так растет редко, а чаще формирует водоросли куртинами, в которых насчитывается от нескольких талломов до нескольких десятков, и ризоиды суммарно покрывают грунт не более чем на 50 % (рис. 2, Б). Заросли ламинарии не всегда однородные, они перемешиваются с костарией, цистозирой, филлоспадиксом (Пржеменецкая, Ковалевская, 1990), поэтому, скорее всего, большая ошибка в исследуемую зависимость вносится неравномерностью распределения зарослей.

Учесть эту неравномерность на данном этапе исследований пока не представляется возможным. Г.Б. Кофман (1986), анализируя работы, посвященные “правилу  $-3/2$ ”, показывает, что во многих случаях коэффициент  $a$  отклоняется от  $-1,5$ . Сохраняется форма зависимости (1), а не конкретное значение коэффициента  $a$ . По отношению к наземным растениям высказывается даже сомнение в универсальности константы  $a$  (Lonsdale, 1990, цит. по: Галицкий, 1998).

Помимо расположения зарослей, на самоизреживание влияют и факторы среды. Плотность водорослей зависит от количества осевших и проросших спор, эта величина не является постоянной и зависит от внешних условий. Известно, что решающее влияние на плотность зарослей оказывает освещенность, меняющаяся с глубиной произрастания. Влияют на плотность ламинарии и биотические факторы, например обрастания грунта корковыми известковыми водорослями (Паймеева, Гусарова, 1993). При культивировании ламинарии от плотности посадки зависят скорость разрушения слоевищ и их выживаемость в период летнего повышения температуры (Ермолаев, 1989).

Собранные данные позволяют посмотреть, как меняются коэффициенты  $C$  и  $a$  в зависимости от года исследований, района и глубины произрастания водорослей (см. таблицу). Однако разброс данных очень велик. Достоверно говорить о различиях мы можем только по данным 1999 г. Коэффициент  $a$  в этот год достоверно выше

Изменение параметров зависимости  $\lg W = a \cdot \lg P + C$  от района, глубины и года проведения исследований  
The parameters of dependence  $\lg W = a \cdot \lg P + C$  and their changes from region, depth and year of realization of researches

Район	Год	Глубины, м	п	C	a	Коэф. корреляции	R*R (коэф. детерминации)	$m_1$	$\sigma W$	$\sigma P$
Мыс Поворотный — мыс Золотой	1998	2-21	111	4,09	-1,49	-0,68	0,473		0,625	0,288
		0-20	82	3,50	-1,01	-0,73	0,528	0,052	0,492	0,352
Зал. Ольги — мыс Белкина	1999	0-5	50	3,60	-1,06	-0,74	0,553	0,063	0,531	0,373
		6-10	24	3,23	-0,82	-0,67	0,4485	0,113	0,394	0,320
		11-20	8	3,84	-1,45	-0,91	0,823	0,062	0,516	0,323
Мыс Поворотный — бухта Удобная	2002	2-13	59	4,01	-1,50	-0,80	0,634	0,048	0,841	0,448
		2-15	106	3,97	-1,58	-0,70	0,489	0,050	0,782	0,361
Мыс Поворотный — зал. Ольги	2004	2-5	60	4,08	-1,59	-0,76	0,580	0,054	0,786	0,376
		6-10	36	3,76	-1,47	-0,65	0,421	0,097	0,767	0,339
		11-15	11	4,16	-2,01	-0,59	0,350	0,196	0,874	0,257
Мыс Поворотный — мыс Черная Скала	2005	2-13	102	3,79	-1,49	-0,78	0,611	0,039	0,733	0,383
		2-5	72	3,75	-1,43	-0,77	0,585	0,049	0,693	0,372
		6-10	22	3,71	-1,50	-0,74	0,546	0,098	0,700	0,345
		11-13	8	2,99	-1,05	-0,49	0,241	0,268	0,568	0,266

Примечание. п — количество станций, C, a — коэффициенты,  $m_1$  — стандартная ошибка,  $\sigma W$  — среднее квадратичное отклонение массы,  $\sigma P$  — среднее квадратичное отклонение плотности.

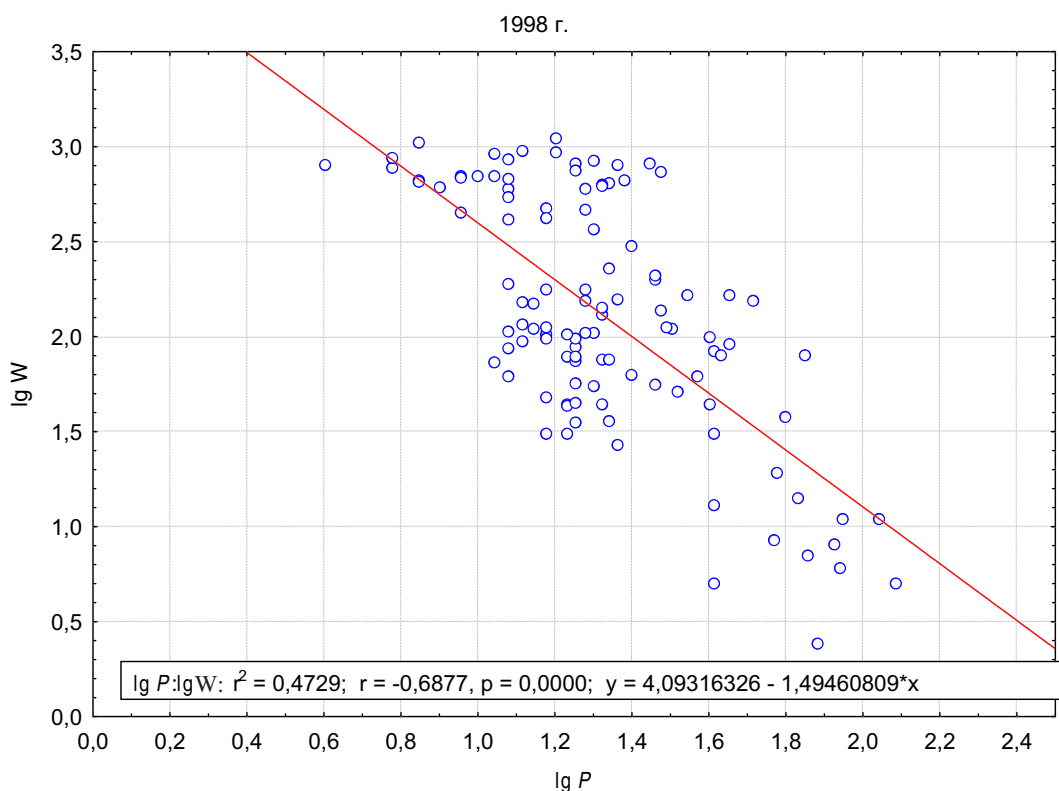


Рис. 1. Взаимозависимость массы ( $W$ ) и плотности ( $P$ ) ламинарии японской в зарослях по данным 1998 г.

Fig. 1. The interdependency of mass ( $W$ ) and density ( $P$ ) thallus alga *Laminaria japonica* in 1998

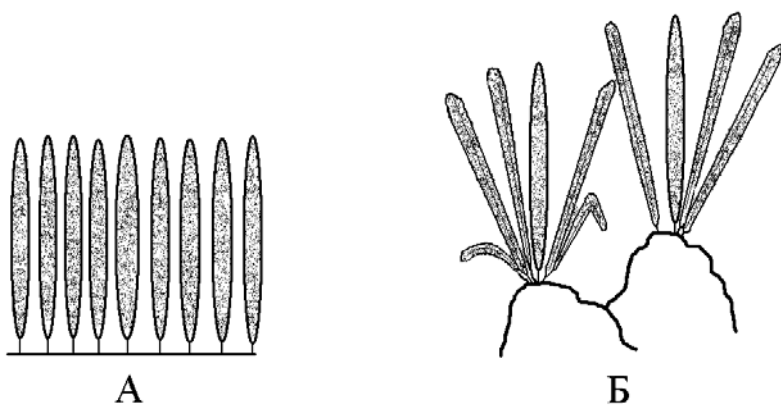


Рис. 2. Схема структуры зарослей ламинарии японской: **А** — равномерное распределение слоевищ, где самоизреживание будет подчиняться “правилу  $-3/2$ ”, **Б** — реальная структура зарослей

Fig. 2. The structure of kelp *Laminaria japonica*: **А** — uniform distribution of thallus, where destruct-

tion plants will submit to the “rule  $-3/2$ ”, **Б** — real structure of bush of plants

для растений, растущих на глубинах до 10 м. Пологий наклон зависимости может свидетельствовать о более интенсивном выбивании слоевищ ламинарии на небольших глубинах (рис. 3). Однако это не отмечается для других лет, когда проводились исследования. Не выявлено различий и по районам произрастания ламинарии (см. таблицу).

Таким образом, можно констатировать, что для зарослей ламинарии характерен процесс самоизреживания и коэффициент  $a$  близок к  $-1,5$ . В то же время отмечается большой разброс массы и плотности, не позволяющий утверждать, влияют ли глубина и районы распределения зарослей на изучаемую зависимость,

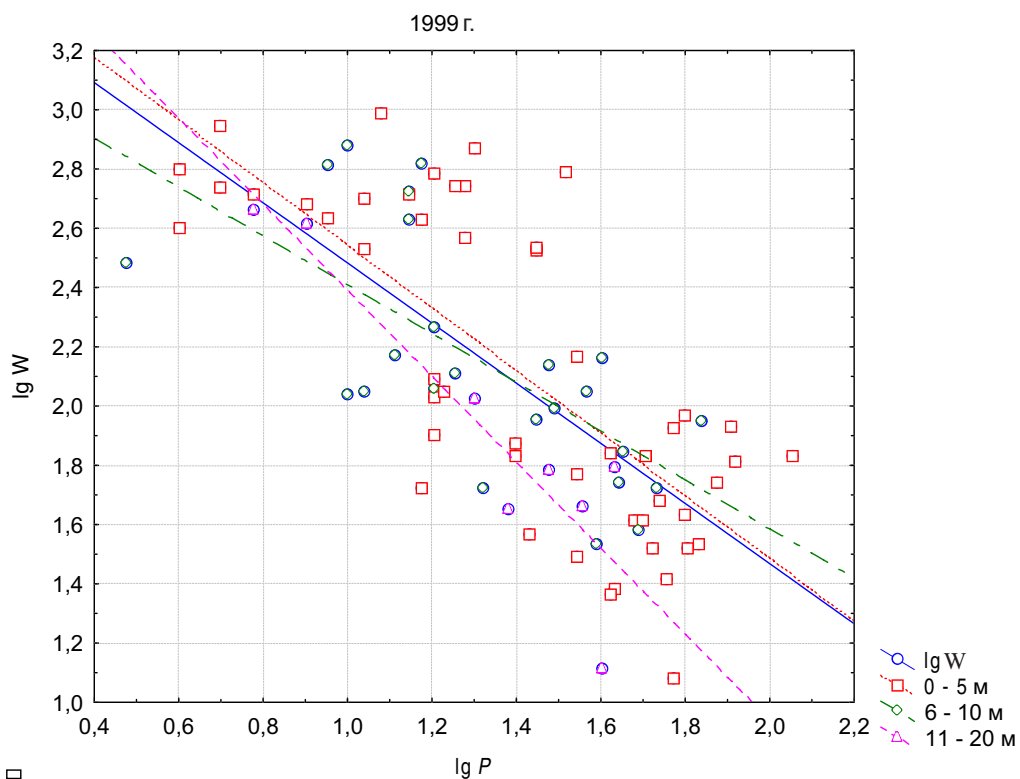


Рис. 3. Изменение зависимости самоизреживания от глубины по данным 1999 г.

Fig. 3. Environmental effects of depth on the interdependency of mass and density thallus (information 1999)

хотя, видимо, такое влияние имеется (Паймеева, 1987). Выявленные различия в коэффициентах исследуемой зависимости достоверны только для данных 1999 г.

С практической точки зрения интересно было бы использовать зависимость снижения плотности зарослей в прогнозировании. Поэтому данные станций, за исключением данных 1999 г., были объединены и построена общая зависимость (рис. 4):

$$\lg W = -1,38 \cdot \lg P + 3,82, \quad (2)$$

$$\text{или } W = 6670 \cdot P^{-1,38}.$$

Коэффициенты этой зависимости были использованы для расчета средних значений плотности зарослей и массы растений. Согласно этой формуле, при плотности 300 слоевищ на рамку масса одного растения будет составлять 2,5 г, при плотности 10 слоевищ — 278,0 г. Соответственно при средней массе 724 г плотность будет 5 растений на рамку. Естественно, формула имеет биологические ограничения. Максимальная масса одного растения ламинарии японской не превышает 2 кг. Глубинная форма ламинарии имеет максимальную массу 5,7 кг (Паймеева, 1987). В наших исследованиях максимальная масса одного слоевища составила 1850 г (средняя масса ламинарии 1648 г, при плотности 6 слоевищ в рамке). Если в ходе водолазной съемки получают более высокие значения плотности и массы ламинарии первого года вегетации, то мы вправе прогнозировать увеличение промысловых запасов второгодней ламинарии, и наоборот. Полученные коэффициенты зависимости на данном этапе исследований следует рассматривать как предварительные и требующие уточнения. Если применять полученную формулу, то при формировании прогноза имеет смысл рассчитывать запасы не только в единицах массы, но и в численном выражении.

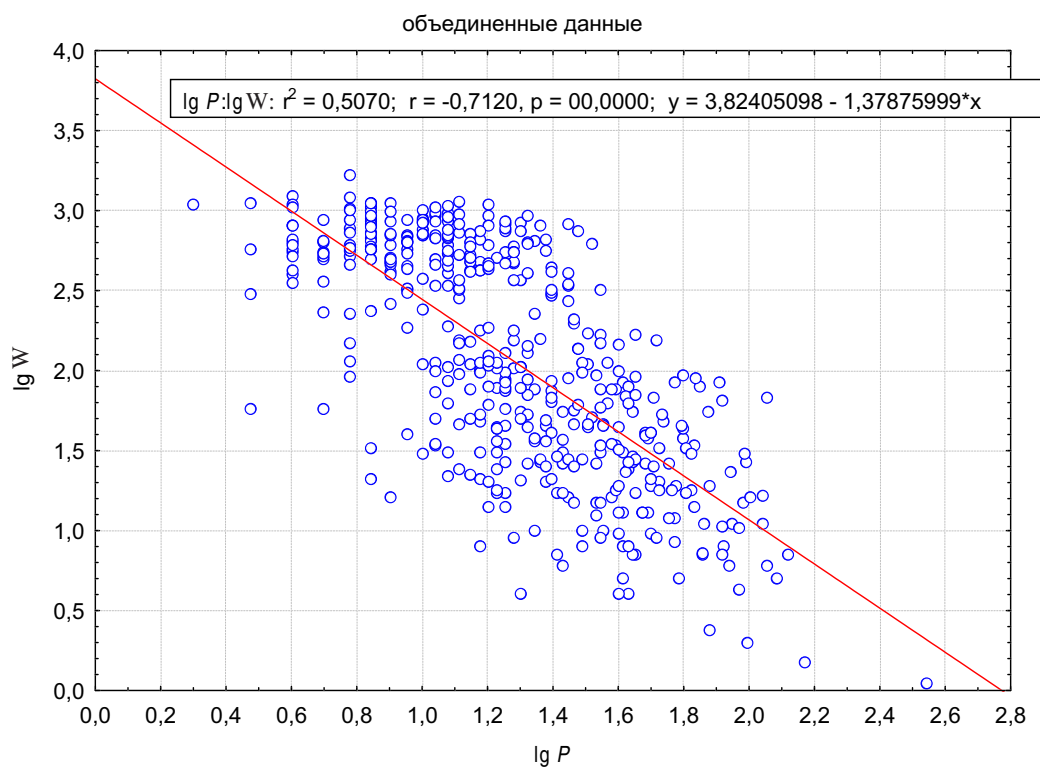


Рис. 4. Объединенная зависимость по данным 1998, 2000, 2002, 2004 и 2005 гг.  
Fig. 4. The united dependence by information 1998, 2000, 2002, 2004 and 2005

В заключение следует отметить, что “правило  $-3/2$ ” прослеживается только в плотных зарослях ламинарии японской. Нельзя исключать, что на эту зависимость влияет целый ряд факторов: глубина, район исследования и время, — хотя их влияние вычленить не удалось. Полученное уравнение (2) можно рекомендовать как рабочее, позволяющее оценивать данные по плотности и массе ламинарии, и использовать при составлении прогноза. Более высокие или низкие значения массы и плотности ламинарии в водолазных пробах будут свидетельствовать о более высоких или низких запасах ламинарии. В то же время не исключено, что значения массы и плотности растений в рамке, не укладывающиеся в значения найденной зависимости, могут предполагать несоответствие пробы площади рамки. Эти вопросы требуют дальнейших исследований.

### Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особенности популяции и сообщества. В 2-х т. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с. (Пер. с англ.)
- Галицкий В.В.** Модельный анализ правила  $-3/2$  для сообщества растений // Докл. РАН. — 1998. — Т. 362, № 6. — С. 840–843.
- Ермолаев Ю.Г.** Влияние плотности посадки спорофитов на характер роста *Laminaria japonica* Aresch. // Научно-технические проблемы мариккультуры в стране: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток: ТИНРО, 1989. — С. 147–148.
- Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В.** Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988. — 184 с.
- Кофман Г.Б.** Рост и форма деревьев. — Новосибирск: Наука, 1986. — 211 с.
- Марков М.В.** Популяционная биология растений: Учеб.-методич. пособие. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. — 110 с.
- Паймеева Л.Г.** Распределение и рост *Laminaria japonica* f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petrov в северном Приморье // Промысловые водоросли и их использование. — М.: ВНИРО, 1987. — С. 26–33.



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

**Пржеменецкая В.Ф., Ковалевская Р.А.** Некоторые особенности структуры зарослей *Laminaria japonica* Aresch. (Phaeophyta, Laminariales) // Современные проблемы промысловой океанологии: Тез. докл. 8-й Всесоюз. конф. — Л., 1990. — С. 126.

**Терентьев П.В., Ростова Н.С.** Практикум по биометрии: Учеб. пособие. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. — 152 с.

**Федосеев О.Н.** Основы биоэкологии. Пенза, 2000. [http://mneru.sura.ru/El\\_utebник/Bioecologia/bioecologia.htm](http://mneru.sura.ru/El_utebник/Bioecologia/bioecologia.htm).

**Христофорова Н.К.** Основы экологии: Учебник для биол. и экол. факультетов университетов. — Владивосток: Дальнаука, 1999. — 516 с.

**Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. — 288 с.

**Cousens R., Hutchings M.S.** The relationship between density and mean frond weight in monospecific seaweed stands // Nature. — 1983. — № 301. — P. 240–241.

**Harper J.L.** Population biology of plants. — L.; N.Y.: Acad. press, 1977. — 892 p.

**Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K.** Intraspecific competition among higher plants. XI Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural condition // J. Biol., Osaka City Univ. — 1963. — Vol. 14. — P. 107–129.

*Поступила в редакцию 11.07.06 г.*