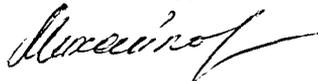


На правах рукописи



РГБ ОД

15.08.2000

МИХАЙЛОВА ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА

**РАЗВИТИЕ ЛАМИНАРИЕВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ВНЕСЕННОМ КАМЕ-
НИСТОМ СУБСТРАТЕ В БЕЛОМ МОРЕ**

03.00.05. - Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2000

Работа выполнена в Лаборатории морских водорослей Северного отделения Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича

Научный руководитель: доктор биологических наук Виноградова К. Л.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Василевич В. И.,
доктор географических наук, профессор Петров К. М.

Ведущая организация: Мурманский Морской Биологический Институт КФ РАН

Защита состоится 18 октября 2000 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета К002.46.01 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (197376, г. Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан 14 сентября 2000 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Юдина О. С.



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В связи с растущим спросом на водоросли в Белом море постоянно ведется активная добыча ламинарий. Несмотря на то, что общие запасы ламинариевых в Белом море остаются в последние годы относительно стабильными, их промысловые скопления значительно сократились за счет сужения ламинариевого пояса и уменьшения плотности зарослей, которые, в свою очередь, обусловлены уменьшением количества твердого субстрата. Эти негативные явления вызваны как естественными процессами заиления дна, так и последствиями промысла с использованием драг, нарушающего естественное распределение твердых грунтов (Макаров, Коренников, 1980). Поскольку сырьевая база ламинариевых Белого моря оказалась подорванной, главным образом, благодаря нарушению биотопа, одним из путей восстановления прибрежных экосистем может быть внесение каменистого субстрата в места разреженных зарослей водорослей. Этот метод традиционно применяется в странах Тихоокеанского региона, где преобладают мягкие грунты.

Проблему создания зарослей ламинарий на новом субстрате можно решать созданием искусственных рифов и ведением марикультуры. Однако, такой подход привел бы к внесению в море конструкций и материалов искусственного происхождения. Поэтому во избежание дополнительного вмешательства в природу более предпочтительным является использование естественного каменистого материала в качестве субстрата для развития водорослей. Такой способ открывает перспективу увеличения запасов ламинариевых в Белом море, восстановления зарослей и рекультивации обедненных ландшафтов. Вместе с тем, крупномасштабное создание новых ламинариевых сообществ требует серьезного экологического обоснования и контроля за состоянием и изменением экосистемы моря. Поэтому важно ответить на вопрос, насколько вновь формирующиеся сообщества будут соответствовать естественным донным фитоценозам, характерным для Белого моря и не будет ли тем самым нарушена экосистема моря.

Цель и задачи исследования. Исходя из сказанного, целью настоящего исследования явилось изучение закономерностей формирования ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море. Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. установить критерии климаксной стадии естественных ламинариевых фитоценозов путем многолетних наблюдений за происходящими в них межгодовыми колебаниями;
2. проследить процесс развития фитоценозов на новом субстрате во времени;
3. изучить ранние стадии колонизации нового субстрата;
4. изучить особенности развития новых сообществ в зависимости от факторов среды;
5. определить условия для наиболее быстрого создания высокопродуктивных сообществ;
6. разработать научно-практические рекомендации для проведения рекультивации и восстановительных мероприятий.

Научная новизна работы. В северных морях России впервые проведено подробное исследование межгодовых изменений в климаксном ламинариевом фитоценозе и изучение процесса формирования сообществ водорослей на внесенном в море

субстрате. Впервые к изучению сообществ водорослей применен комплексный подход, включающий изучение таксономического состава, межгодовых изменений обилия всех видов, оценку видового разнообразия, детальное изучение пространственной структуры фитоценозов, анализ размерно-возрастной структуры популяций доминантов.

Теоретическая и практическая ценность работы. Настоящее исследование позволяет проследить закономерности формирования донных водорослевых сообществ, происходящие в них сукцессии и достижение ими климаксовой стадии в Белом море. Изучение структуры естественных и развивающихся фитоценозов водорослей вносит определенный вклад в малоизученную область знаний – морскую гидробиологию. Изучение ценопопуляций ламинариевых естественных сообществ и наблюдение за развитием новых ценопопуляций отвечают на ряд вопросов из области биологии этих видов. В работе освещаются вопросы многолетней динамики как сообществ в целом, так и популяций доминантов растительности, которые являются промысловыми объектами. Таким образом, данные настоящего исследования могут служить основой мониторинга и быть привлеченными к изучению запасов ламинариевых в Белом море и разработке системы промысла. В результате работы разработаны практические рекомендации по созданию промысловых зарослей ламинарии при помощи внесения в море каменистого субстрата.

Апробация работы. Основные положения работы были представлены на I Всероссийской Альгологической конференции в Санкт-Петербурге 23 апреля 1997 г.; на международной конференции "Поморье в Баренц-регионе. Экология, экономика, социальные проблемы, культура" в Архангельске 24-29 июня 1997 г.; на Ученом Совете СевПИИРО (г. Архангельск) 2 апреля 1998 г.; на съезде Российского Ботанического Общества в Санкт-Петербурге в мае 1998 г., на VII международной конференции "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" в Архангельске в сентябре 1998 г.; на II международной конференции "Актуальные проблемы современной альгологии" в Киеве 26-28 мая 1999 г.; на собрании Лаборатории морских водорослей СевПИИРО (г. Архангельск) 3 ноября 1999 г.; на Ученом Совете СевПИИРО (г. Архангельск) 28 декабря 1999 г.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 6 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 131 странице машинописного текста и включает 21 таблицу и 29 рисунков. Список литературы содержит 159 наименований, из них 64 на русском и 75 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В обзоре дается анализ имеющихся сведений о формировании морских сообществ на новом субстрате, о реколонизации ламинариевых ценозов в северных морях России после удаления растительности, обсуждается состояние изученности ламинариевых сообществ Белого и Баренцева морей.

Несмотря на то, что уже давно в России и во всем мире проводятся работы по сооружению искусственных рифов, закономерности формирования фитоценозов макрофитов на новом субстрате остаются практически неизученными. Имеются немно-

гочисленные данные о восстановлении сообществ ламинариевых после промысла. Литературные данные о составе и структуре естественных ламинариевых сообществ Белого и Баренцева морей основываются преимущественно на одноразовых исследованиях. Межгодовые колебания в водорослевых сообществах изучались крайне редко и касались биомассы доминантов и реже - структуры их популяций. Данные по межгодовой динамике сообществ в целом отсутствуют полностью.

Глава 2. Физико-географическое описание районов исследования

Исследования проводились в районе Соловецкого архипелага и о-ва Жижгинский. Оба района находятся практически на одной широте на расстоянии 20-30 км друг от друга, поэтому характеризуются сходными условиями среды. Соленость в этих районах в летний период составляет 27 ‰, прозрачность – 6-7 м, максимальная скорость течений на различных участках колеблется от 0,05 до 0,30 м/с.

Глава 3. Материал и методы исследований

Материалом для исследования послужили сборы летних экспедиций Лаб. морских водорослей СевПИНРО 1993-1998 гг. Всего изучено 16 экспериментальных и 6 контрольных (естественных) сообществ; собрано и обработано 239 проб.

Изучение естественного фитоценоза основывалось на методе гидробиологического мониторинга, проводившегося в течение 5 лет.

Процесс формирования фитоценозов изучался на экспериментальных участках площадью 75-100 м². Субстрат вносился в летний период, в качестве субстрата использовались камни, взятые из литоральной и супралиторальной зон. Первые 6 экспериментов различаются, главным образом, глубиной, на которой они проводились. Эксперимент № 7 был поставлен для изучения ранних стадий колонизации субстрата и влияния времени внесения субстрата на процесс формирования сообщества. Он проводился на пластинках обрастания 2 типов: из асбо-цемента и оргстекла. Постановка пластинок осуществлялась с периодичностью 1 раз в две недели в течение летнего периода 1996 г., а снятие – с такой же периодичностью в течение летнего сезона 1996 г. и в июле и августе 1997 г. Эксперимент № 8 проводился на каменистом субстрате в условиях более слабой гидродинамики. Эксперимент № 9 проводился с целью выявления особенностей формирования сообщества на большой площади (4 га). В эксперименте № 10 в качестве субстрата использовались бетонные блоки в форме параллелепипедов. Кроме того, в 3-летнем сообществе из эксперимента № 1 было проведено выкашивание *Laminaria saccharina* (растений, превышающих 1 м в длину) и последующая оценка воздействия промысла. В каждом эксперименте проводилось сравнение нового сообщества с контрольным. Наиболее длительные наблюдения проводились в эксперименте № 10 – 7 лет, в эксперименте № 5 – 6 лет и в экспериментах № 1 и 2 – 4 года. При описании начальных этапов развития фитоценозов в экспериментах № 5 и 10 использовались данные Ковальчука Н. А. (БИН РАН) за 1992 и 1994 гг. Отбор бентосных проб осуществлялся при помощи мерных рамок 1 м² (или) 0.25 м² или поднятием отдельных камней.

Для описания и сравнения фитоценозов и ценопопуляций применялся комплекс оценочных параметров: 1) состав и количество видов фитоценоза в целом, каждого из ярусов и синузид эпифитов; 2) видовая насыщенность фитоценоза (количество видов м²); 3) биомасса отдельных видов (г/м²); 4) биомасса фитоценоза (г/м² или кг/м²);

5) доля биомассы первого и второго ярусов и синузии эпифитов в биомассе фитоценоза (в %); 6) плотность поселения пологовых растений (экз./м²), т. е. растений, длина которых превышает 50 см (Smith, 1986); 7) плотность поселения всех растений (экз./м²); 8) возрастная структура ценопопуляций доминантов: доля (в %) растений каждой возрастной группы в ценопопуляции, с учетом всех растений, включая эпифитирующие; 9) размерная структура ценопопуляции: плотность поселения растений (экз./м²) каждой размерной группы, с учетом растений, произрастающие только на грунте; 10) ИВР - индекс видового разнообразия всего фитоценоза, первого и второго ярусов, синузии эпифитов по формуле:

$$ИВР = - \sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2 \left(\frac{m_i}{M} \right), \text{ (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982).}$$

где m_i - биомасса i -го вида (г/м²), M - биомасса целого фитоценоза, первого и второго ярусов, синузии эпифитов (г/м²). При использовании этой формулы для вычисления ИВР сообщества обрастания экспериментальных пластин m_i обозначало плотность поселения i -того вида (экз./см²), а M - плотность поселения всех проростков макроводорослей в сообществе (экз./см²).

Глава 4. Структура и межгодовая динамика естественных ламинариевых сообществ

С целью определения критериев климаксовой стадии был проведен мониторинг в фитоценозе *Laminaria digitata* + *L. saccharina* - *Odonthalia dentata* + *Phycodryus rubens* на глубине 6-7 м в проливе Печаковская Салма Соловецкого архипелага, не подверженном нарушениям природного и антропогенного характера. Структура этого фитоценоза типична для контрольных сообществ в большинстве наших экспериментов и кроме того, именно такие сообщества наиболее пригодны для промысла.

Установлено, что сообщество включает 23-37 видов водорослей, видовая насыщенность составляет 11,6-24,0 видов/м², биомасса фитоценоза год от года изменяется незначительно - в пределах от 8 до 9,5 кг/м², ИВР близок к 1 (табл. 1). В первый ярус входит 4-7 видов, в их числе 2 доминанта - *L. digitata* и *L. saccharina*, ИВР - около 1, доля первого яруса в биомассе фитоценоза составляет 94-97 %. Во второй ярус входит от 10 до 30 видов, доминантов больше, чем в первом ярусе, как правило, это виды *Odonthalia dentata*, *Phycodryus rubens*, *Fimbrifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus*. Благодаря полидоминантности яруса величина ИВР составляет около 2. Доля яруса в биомассе фитоценоза составляет 0,3-2,5 %. Третий ярус представлен корковыми водорослями - *Hildenbrandtia rubra* и видами семейства *Corallinales*. В синузию эпифитов входит от 10 до 25 видов, количественно преобладают факультативные эпифиты, но всегда присутствует практически неизменный состав облигатных эпифитов. Благодаря моно- или олигодоминантности ИВР синузии, как правило, меньше 1. Доля синузии в биомассе сообщества - 1-4,5 %.

Видовой состав и биомасса (г/м³) водорослей естественного ламинарного фитопланктона по результатам мониторинга

Год	1994	1995	1996	1997	1998
Количество проб	5	18	3	4	3
<i>Chlorophyta</i>					
Chaetomorpha melagonium (Web. et Mohr) Kutz		+	+	+	
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag		+		+	
Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek			+	+	
Protomonostroma undulatum (Wiltz.) Vinogr.		+			
Enteromorpha intestinalis (L.) Link		+			
Enteromorpha prolifera (Müll.) J. Ag		+		+	
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral		1,3 ±0,7	+	1,8 ±1,4	+
<i>Phaeophyta</i>					
Pilayella littoralis (L.) Kjellm	+	+	+		+
Pilayella vana Kjellm		+	0,2 ±0,1	+	+
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis	+	+	+	+	+
Ectocarpus fasciculatus Harv.			+	+	+
Ectocarpus siliculosus (Dillw.) Lyngb.		+	+		+
Ectocarpus penicillatus (Ag.) Kjellm				+	
Laminarocolax tomentosoides (Farl.) Kylin			+	+	+
Gononema aecidioides (Rosenv.) Pedersen	+		+	+	+
Sphacelaria plumosa Lyngb		0,1 ±0,1	+	+	
Litosiphon filiformis (Reinke) Batters	+		+	+	+
Stictyosiphon curta Jaasund		+	+	+	+
Stictyosiphon tortilis (Rupr.) Reinke			0,3 ±0,3		
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	407,4 ±367,0	127,8 ±63,8	1476,0 ±1368,5	167,3 ±111,7	37,0 ±25,7
Chorda filum (L.) Lamour				+	
Chorda tomentosa Lyngb		+		+	
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	4394,2 ±1135,6	5756,8 ±1416,6	3234,5 ±1513,9	5472,3 ±3971,1	5004,4 ±1940,8
Laminaria saccharina (L.) Lamour	3264,0 ±907,7	2305,3 ±476,3	3080,4 ±1236,8	3481,8 ±973,4	3488,8 ±1540,5
Alaria esculenta (L.) Grev	140,0 ±85,4	298,6 ±234,2		107,3 ±60,5	
Fucus distichus L.	6,8 ±6,8				
Fucus vesiculosus L.	7,8 ±6,7	+	+	2,9 ±2,9	
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis	6,8 ±6,8	45,3 ±45,3			4,0 ±4,0

Таблица 1
(продолжение)

Год	1994	1995	1996	1997	1998
Кол-во проб	5	18	3	4	3
<i>Rhodophyta</i>					
<i>Porphyra abyssicola</i> Kjellm.		+	+	+	+
<i>Audouinella efflorescens</i> (J. Ag.) Papenf	+		+	+	+
<i>Rhodochorton spetsbergense</i> Kjellm.		+	+		
<i>Polydes caprinus</i> (Gunn.) Papenf.		0,1 ±0,1			
<i>Hildenbrandtia rubra</i> (Sommerf.) Menegh.		+			+
Corallinaceae Lamouroux		+			+
<i>Euthora cristata</i> (L.) J. Ag.	1,6 ±1,0	2,8 ±1,4	1,4 ±1,1	8,8 ±4,9	+
<i>Fimbrifolium dichotomum</i> (Lepech.) Hansen	10,6 ±5,7	10,2 ±4,9	29,5 ±10,3	41,9 ±28,3	0,6 ±0,3
<i>Coccolytus truncatus</i> (Pall.) Wynne et Heine	7,0 ±3,7	8,2 ±2,7	29,3 ±9,0	57,8 ±38,0	+
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Huds.) Fries	+	+	+	0,5 ±0,5	
<i>Palmaria palmata</i> (L.) Kuntze	24,0 ±22,8	156,7 ±52,0	94,3 ±40,9	15,1 ±10,6	0,7 ±0,7
<i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry		+			
<i>Scagelia pylaisaei</i> (Mont.) Wynne	+		+	+	+
<i>Ceramium circinatum</i> (Kütz.) J. Ag			+	+	
<i>Ptilota plumosa</i> (L.) Ag.	1,0 ±1,0	1,9 ±1,1	1,4 ±1,1	3,4 ±2,3	+
<i>Pantoneura baerii</i> (P. et R.) Kyl.		+	+	+	+
<i>Phycodrys rubens</i> (L.) Batt.	223,4 ±196,7	13,7 ±5,7	8,5 ±1,9	55,8 ±25,5	20,7 ±10,2
<i>Polysiphonia arctica</i> J. Ag.	5,6 ±5,6	0,3 ±0,3	0,6 ±0,5	0,5 ±0,4	+
<i>Polysiphonia nigrescens</i> (Smith) Grev.	+	+			
<i>Rhodomella confervoides</i> (Huds.) Silva		+	+	+	
<i>Odonthalia dentata</i> (L.) Lyngb.	17,4 ±6,5	59,8 ±21,3	72,7 ±61,0	80,6 ±55,2	8,2 ±4,0
Биомасса фитоплена	8517,8 ±826,7	8789,1 ±1504,5	8029,3 ±2036,2	9497,6 ±3701,0	8564,4 ±2275,0
Количество видов	23	37	34	36	28
Видовая насыщенность	11,6 ±1,7	14,7 ±1,2	24,0 ±1,2	22,0 ±2,8	17,7 ±1,3
БВР	1,14 ±0,17	0,90 ±0,10	1,39 ±0,09	1,07 ±0,20	0,80 ±0,15

Для доминантов фитоценоза характерно устойчивое сосуществование: *L. digitata* доминирует по массе, *L. saccharina* - по плотности поселения. В разные годы плотность поселения пологовых растений *L. digitata* составляет в среднем от 4,2 до 8,5 экз./м², *L. saccharina* - от 6,7 до 13,4 экз./м², биомассы видов приведены в табл. 1. Растения *L. digitata* обычно живут 9-11 лет, *L. saccharina* - 3 года. В популяциях ламинарией присутствуют растения всех возрастных групп, преобладают, как правило, мелкие молодые растения: для *L. digitata* это растения возрастов 0+ - 4+ лет, для *L. saccharina* - растения возраста 0+ лет.

Глава 5. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном субстрате по данным экспериментов

5.1. Влияние глубины на развитие ламинариевых ценозов. В настоящее время нижняя граница пояса ламинарией проходит на глубине 10 м. В 70-е годы она проходила на глубине 12-13 м, в 60-е - еще глубже. В связи с этим возникают вопросы: не является ли причиной поднятия нижней границы ламинариевой растительности затенение и возможно ли расширить зону современного произрастания ламинарией при помощи внесения каменистого субстрата на глубины, находящиеся за ее пределами.

Результаты проведенных экспериментов показывают, что в Белом море в пределах естественного ламинариевой пояса (на глубинах от 2 до 10 м) сразу после внесения нового субстрата на нем начинает формироваться ламинариевое сообщество. За пределами нижней границы (на глубине 13 м) проростки ламинариевых не появляются, по крайней мере, в течение 2 лет. Это означает, что исчезновение ламинариевой растительности на больших глубинах обусловлено не сокращением количества твердого субстрата, а изменением некоторых других важнейших параметров среды, в частности понижением прозрачности воды с 8-10 м до 6-7 м.

В пределах естественного ламинариевой пояса на новом субстрате ламинария поселяется очень густо, при этом биомасса ее быстро увеличивается. Продукционные характеристики новых сообществ выше естественных, поскольку растения-первопоселенцы развиваются в отсутствие затенения от полога растений-предшественников.

Новые сообщества, формирующиеся на разных глубинах, различаются по продукционным характеристикам и особенностям развития ценопопуляции *L. saccharina*. В верхнем горизонте ламинариевой пояса (глубина 2-4 м) биомасса *L. saccharina* уже на 2-й год соответствует биомассе наиболее продуктивных естественных сообществ (рисунок, А), а плотность пологовых растений *L. saccharina* значительно превышает естественную и составляет около 90 экз./м² (рисунок, Б). В дальнейшем биомасса продолжает увеличиваться, по крайней мере, до 4-го года развития и достигает более 50 кг/м², а плотность снижается, оставаясь все еще выше естественной - около 55 экз./м². В среднем горизонте (глубина 5-7 м) биомасса *L. saccharina* ко 2-му году развития также достигает значений биомассы наиболее продуктивных естественных сообществ (рисунок, А), а плотность - очень высоких значений - 60-75 экз./м² (рисунок, Б). Но в дальнейшем, биомасса и плотность снижаются до естественных показателей. В нижнем горизонте (глубина 8-10 м) плотность пологовых растений на 2-й год не превышает максимальных естественных значений - 19 экз./м², и в дальнейшем снижается (рисунок, Б). Биомасса достигает естественных значений только на 3-й год (рисунок, А).

Таким образом, подобно тому, как с глубиной снижается биомасса естественных ламинариевых фитоценозов, в новых сообществах с увеличением глубины резко снижается биомасса *L. saccharina* (рисунок, А). Это во многом связано с тем, что с глубиной значительно сокращается плотность поселения пологовых растений *L. saccharina* (рисунок, Б). Размерно-весовая структура пологовых растений на разных глубинах также различна. Если на небольших глубинах довольно высокую плотность поселения имеют крупные водоросли (2-3 м длины), то с увеличением глубины ценопопуляции состоят из более мелких растений (до 1,5 м длины). Более того, одновозрастные растения на меньшей глубине имеют более крупные размеры и массу.

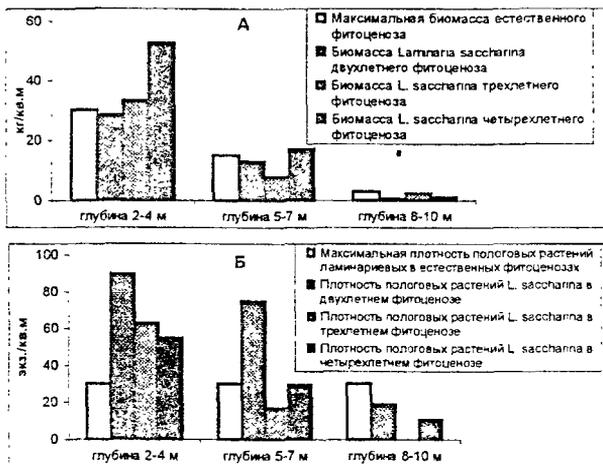


Рисунок. Биомасса водорослей (А) и плотность поселения пологовых растений ламинариевых (Б) в естественных и новых фитоценозах, развивающихся на разных глубинах.

Все это объясняется различиями в темпах роста растений-первопоселенцев на разных глубинах. Условия для прорастания наиболее благоприятны в верхнем и среднем горизонтах. Заселение субстрата здесь происходит как в осенний, так и в весенний пик размножения, поэтому к следующему году в ценопопуляциях присутствуют 2 возрастные группы 0+ и 1+ лет. В нижнем горизонте спорофиты появляются только весной, поэтому к следующему лету в молодых ценопопуляциях присутствует одна возрастная группа - 0+ лет.

Через год в плотном поселении проростков максимальное количество особей выживает в верхнем и среднем горизонтах. Это обусловлено более благоприятными световыми условиями, а также наличием более крупных и конкурентоспособных растений возраста 1+ лет.

На 2-й год и далее конкуренция проявляется в затеняющем воздействии полога взрослых водорослей на развитие растений подростка. В верхнем горизонте до пологовых размеров дорастает наибольшее количество растений, большинство из них имеют очень крупные размеры (от 2 до 3 м). В силу этого в верхнем горизонте образуется

самый мощный полог, который длительное время препятствует появлению в ценопопуляциях молодых растений.

Таким образом, на формирование популяционной структуры *L. saccharina* влияют как абиотические, так и биотические факторы. В нижнем горизонте низкая интенсивность света и слабая гидродинамика замедляют развитие молодых спорофитов и становление возрастной структуры популяции, которое продолжается 5-6 лет. Условия среды в верхнем горизонте ламинариевого пояса наиболее благоприятны для развития вида, поэтому здесь сильнее внутривидовая конкуренция среди растений *L. saccharina*. Это может приводить к тому, что популяция не будет развиваться до тех пор, пока не элиминируют растения-первопоселенцы. Можно прогнозировать, что длительность развития популяционной структуры *L. saccharina* в верхнем горизонте будет составлять от 6 до 8 лет. Наиболее быстрого достижения стабильности популяционной структуры можно ожидать в среднем горизонте, где условия среды для развития водорослей еще благоприятны, но, в то же время, снижается внутривидовая конкуренция. Длительность развития популяции в этом горизонте составляет 3-4 года.

5.2. Ранние стадии колонизации внесенного субстрата. Особенности процесса заселения субстрата во многом определяются сроками его внесения. При внесении субстрата в первой половине лета происходит быстрое формирование сообщества. Макрофиты появляются через месяц. Среди пионерных видов доминируют эктокарповые и *Laminaria saccharina*, плотность поселения которых составляет от сотен тысяч до миллионов проростков на 1 м². По мере увеличения видового разнообразия плотность поселения доминантов снижается. К осени появляются проростки как сезонных и однолетних (*Ulvaria obscura*, *Acrosiphonia* sp. sp., *Ceramium circinatum*, *Scagelia pylaisaei*, *Saccorhiza dermatodea*), так и многолетних видов (*Rhodomela confervoides*, *Phycodrys rubens*, *Palmaria palmata*, *Polysiphonia arctica*, *P. nigrescens*, *Alaria esculenta*). Молодое сообщество без существенных изменений переживает зимний период и продолжает развитие на второй вегетационный сезон. Поселение сезонных видов не препятствует развитию многолетних водорослей. В период, наиболее благоприятный для развития, сезонные водоросли всегда присутствуют в сообществе, однако уже через год после начала колонизации ведущая роль в фитоценозе принадлежит многолетним видам.

Опыты на пластинах также показали, что если субстрат вносится в море до окончания весеннего пика размножения *Laminaria saccharina* (в июне), то среди проростков вида, появляющихся на субстрате одними из первых и с высокой плотностью, в течение первого лета происходит значительная элиминация. Однако оптимальные для роста световые и температурные условия второй половины лета позволяют наиболее конкурентоспособным особям достичь размеров, необходимых для переживания неблагоприятного периода года. Эти проростки к следующему лету будут иметь возраст 1+ лет и будут иметь преимущество перед проростками осенней и следующей весенней генерации, которые будут иметь возраст 0+ лет.

На субстрате, внесенном в море в конце лета, формирование фитоценоза начинается только в следующий вегетационный сезон. Заселение субстрата спорами *L. saccharina* происходит в осенний пик размножения. Но эта генерация переживает зиму, в основном, на стадии гаметофитов, т.к. осенью недостаточно света для развития жизнеспособных спорофитов. Последние появляются только весной, вместе с

проростками следующей весенней генерации. Поэтому через год на этом субстрате присутствует только одна возрастная группа - 0+ лет.

Таким образом, запаздывание с внесением субстрата, в особенности при неблагоприятных климатических условиях, может привести к задержке почти на целый год поселения ламинарий и других, характерных для фитоценоза видов, а также удлинить на год становление возрастной структуры ценопопуляции *L. saccharina*.

5.3. Влияние гидродинамического фактора на развитие ламинариевое сообщества. В Белом море отсутствуют местообитания, в которых прибойность или сильные течения негативно воздействуют на развитие водорослей. В то же время, имеются данные, что на застойных участках значительно ухудшается развитие, как всего растительного покрова, так и отдельных видов водорослей. Важнейшим результатом одного из наших экспериментов, проведенного в условиях слабой гидродинамики, является то, что на глубине, пригодной для произрастания ламинарий (7 м), в непосредственном окружении естественного ламинариевое сообщества на внесенном субстрате в течение 2-х лет так и не появились проростки *Laminaria*. Таким образом, вид *Laminaria saccharina*, показавший себя в предыдущих экспериментах видом-первопоселенцем, в условиях слабой гидродинамики теряет свойства вида с оппортунистической стратегией размножения.

По нашим данным слабая гидродинамика, даже при наличии спороносного материала и свободного субстрата, значительно сдерживает возобновление ламинариевых и многих других видов водорослей, что приводит к замедленному формированию новых сообществ. Из этих данных также следует, что в условиях слабой гидродинамики и естественные сообщества находятся в состоянии неустойчивого равновесия, процессы восстановления в них после малейшего нарушения будут проходить крайне медленно.

Установлено, что для успешного засева субстрата спорами ламинарии и быстрого роста спорофитов недостаточно руководствоваться наличием поблизости ламинариевой растительности. Необходимо выбирать участки, где максимальная скорость течения составляет не менее 10 см/с.

5.4. Развитие ламинариевое сообщества при различной плотности распределения каменистого субстрата. В настоящее время промысел проводится в ламинариевых сообществах с биомассой не менее 2-5 кг/м². Для формирования промысловых сообществ достаточно создать 30 %-ное проективное покрытие дна камнями. При такой плотности распределения камней на глубине 6 м в эксперименте № 3 через 2 года биомасса *Laminaria saccharina* составила 4,8 кг/м² (табл. 2). В эксперименте № 2 на сходной глубине, но с более высоким проективным покрытием дна камнями (50 %), биомасса *L. saccharina* через 2 года составила более высокую величину (табл. 2). Однако плотность поселения пологих растений в двухлетних фитоценозах из этих экспериментов различались менее значительно (табл. 2). Следовательно, при увеличении проективного покрытия дна камнями не всегда увеличивается плотность поселения водорослей. Более того, в однолетних фитоценозах можно наблюдать даже большее количество проростков при меньшем количестве твердого субстрата (табл. 2). Однако при этом биомасса *L. saccharina* в однолетнем фитоценозе из эксперимента № 2 все-таки значительно превышает биомассу этого вида в эксперименте № 3 (табл. 2). По-видимому, главная причина кроется в климатических условиях, обеспечивающих рост ранних спорофитов, которые, судя по размерам проростков из

однолетних фитоценозов (табл. 2), были благоприятнее при проведении эксперимента № 2.

Таблица 2

Данные экспериментов, проведенных при различной плотности распределения
каменистого субстрата

№ эксперимента	2	3
Год начала эксперимента	1994	1996
Глубина, м	5	6
Проективное покрытие дна камнями, %	50	30
Плотность проростков <i>Laminaria saccharina</i> в однолетних фитоценозах, экз./м ²	466,7	1128,7
Длина проростков из однолетних фитоценозов, см	20-60	1-20
Биомасса <i>L. saccharina</i> в однолетних фитоценозах, г/м ²	1120,0	18,9
Плотность пологовых растений <i>L. saccharina</i> в двухлетних фитоценозах, экз./м ²	74,7	67,0
Биомасса <i>L. saccharina</i> в двухлетних фитоценозах, кг/м ²	13,0	4,8

Таким образом, несмотря на кажущуюся очевидность, не всегда оправдывается мнение, что с увеличением плотности распределения субстрата увеличивается плотность поселения водорослей, а, следовательно, и их будущий урожай. Даже при высокой плотности распределения каменистого субстрата запаздывание с его внесением или неблагоприятные климатические условия могут крайне отрицательно сказаться на будущем урожае.

Для получения высокого урожая водорослей достаточно обеспечить 30 %-ное покрытие дна камнями. Повышение плотности распределения каменистого субстрата может привести к неоправданному увеличению трудозатрат. Более важными оказываются правильный выбор места, учитывая глубину (глава 5.1) и гидродинамические условия (глава 5.3), и соблюдение необходимых сроков для внесения субстрата (глава 5.2).

5.5. Формирование сообществ при различной удаленности от естественных зарослей и в зависимости от продукционной характеристики последних. В эксперименте, поставленном в удалении от естественных зарослей, на расстоянии более 200 м от ближайшего ламинариевого сообщества, плотность проростков *Laminaria saccharina* оставалась значительной и составляла 676 экз./м². Этот показатель оказался вполне сравнимым с данными экспериментов, проведенных в непосредственной близости к зарослям, где он составлял от нескольких сотен до нескольких тысяч экземпляров на 1 м². Это позволяет говорить о том, что споры ламинариевых, производимые, как известно, в огромных количествах, могут переноситься на значительные расстояния, превышающие 200 м, и что фактор удаленности от естественных зарослей не является решающим при формировании новых фитоценозов. Тем более что на мелководье Белого моря каменистый грунт и ламинариевая растительность распределены сравнительно равномерно, и «пустые» участки дна значительной протяженности встречаются редко.

Более распространенными являются районы с обедненной ламинариевой растительностью. Поэтому важно было проследить, могут ли разреженные заросли, по сравнению с плотными (промысловыми) скоплениями, служить достаточным маточ-

ным фондом для новых сообществ. В эксперименте, для которого контрольным было разреженное сообщество, биомасса и плотность поселения *L. saccharina* оставались высокими (28 кг/м² и 89 экз./м² на 2-й год) и даже превышали эти показатели в эксперименте, проводившемся на сходной глубине и в окружении плотных зарослей (4 кг/м² и 65 экз./м²). Таким образом, репродуктивный потенциал разреженных зарослей довольно высок, и, следовательно, на обедненных участках можно создать новые ламинариевые сообщества, продуктивность которых не будет зависеть от плотности маточных фитоценозов.

5.6. Особенности развития ламинариевого сообщества на большой площади.

Для подтверждения результатов мелкомасштабных экспериментов были проведены наблюдения за развитием нового сообщества на участке внесенного каменистого субстрата площадью 4 га. В отличие от маленьких экспериментальных полигонов каменистый субстрат на большой площади трудно распределить достаточно равномерно. Кроме того, для обширных участков донной поверхности, лишенных растительности, характерен перенос течениями подвижных фракций грунта, что приводит к заносу песком некоторого количества внесенного каменистого субстрата. Из-за различной плотности распределения внесенного субстрата, а также перепадов глубин в разных участках большого полигона создается специфический гидрологический режим. Благодаря такой неоднородности условий среды колонизация отдельных камней происходит по-разному, в результате через год формируется несколько микрофитоценозов, которые различаются по количеству видов, доминантам, биомассе, высоте обрастания, количеству ярусов и соотношению биомасс первого и второго ярусов, а также по плотности поселения проростков ламинариевых. В то же время, совокупность этих микрофитоценозов составляет единый фитоценоз, по составу и структуре аналогичный однолетним фитоценозам из мелкомасштабных экспериментов, что подтверждает полученные на них данные.

5.7. Изменения в новых сообществах под влиянием промысла. В связи с тем, что создавать ламинариевые сообщества предполагается, главным образом, с целью увеличения сырьевой базы для водорослевой промышленности, одним из важнейших вопросов является оценка воздействия промысла на новые сообщества. В настоящее время промысел в Белом море проводится только ручным кошением и приурочен к глубинам от 2 до 4 м. поэтому его влияние изучалось в экспериментальном сообществе, развивающемся в верхнем горизонте ламинариевого пояса (глубина 2 м). Исходным явился трехлетний фитоценоз. В одной части экспериментального полигона было проведено кошение, а другая осталась нетронутой, таким образом, через год контрольным стал четырехлетний фитоценоз.

В исходном и нетронутом сообществах наблюдается сильная внутривидовая конкуренция среди *Laminaria saccharina*, проявляющаяся в том, что мощный полог растений-первопоселенцев препятствует развитию проростков, сдерживая становление возрастной структуры ценопопуляции (глава 5.1). Кроме того, в нетронутом сообществе мощный полог ламинарий отрицательно влияет на количественное развитие видов второго яруса, их общая биомасса составляет всего 4,8 г/м².

Удаление полога способствует росту угнетенных возрастных (0+ и 1+ лет) и размерных (до 1 м длины) классов растений *L. saccharina*, что приводит к быстрой стабилизации размерно-возрастной структуры ценопопуляции. Удаление крупных ламинарий приводит также к возрастанию биомассы видов второго яруса до естест-

венного уровня ($60,5 \text{ г/м}^2$). Таким образом, промысел в новых сообществах верхнего горизонта, снижая конкурентную борьбу, ускоряет достижение климаксовой стадии.

Поскольку верхний горизонт ламинариевых поясов является наиболее продуктивным, в нем уже через 1 год после кошения происходит быстрое нарастание биомассы. И, хотя полного восстановления ($33,2 \text{ кг/м}^2$) не обеспечивается, биомасса достигает довольно высоких значений - $12,5 \text{ кг/м}^2$. Кроме того, в результате выкашивания крупных старых растений *L. saccharina* снижается биомасса водорослей-эпифитов. А это, в свою очередь, обеспечивает более чистое сырье для последующей переработки ламинариевых водорослей. Таким образом, исходя из полученных данных, в новых сообществах верхнего горизонта ламинариевых поясов можно рекомендовать добычу водорослей путем ручного кошения. Наиболее подходящими для промысла являются сообщества в возрасте 2-4 года. В связи с тем, что после промысла новые сообщества практически по всем параметрам соответствуют естественным, частота последующего промысла должна соответствовать режиму промысла в естественных зарослях.

5.8. Влияние мезорельефа субстрата на формирование сообщества. Параллельное проведение в одном месте экспериментов на камнях ($\varnothing 15-30 \text{ см}$) и бетонных блоках ($50 \times 50 \times 150 \text{ см}$) позволяет сопоставить заселение водорослями двух типов субстрата. Различия между сообществами на этих субстратах весьма существенны. Во-первых, сообщество на бетонных блоках отличается более бедным видовым составом (не более 11 видов) и отсутствием третьего яруса. Во-вторых, плотность поселения ламинарий на блоках всегда выше, а в ценопопуляции преобладают молодые растения. Ламинарии на блоках имеют более мелкие размеры (до 1 м длины). И, в-третьих, сообщество на блоках оказалось неустойчивым, в процессе его развития мы наблюдали сукцессию, в которой сменились три фазы:

1) фаза монодоминантного сообщества *Laminaria saccharina*;

2) фаза смешанного сообщества *Laminaria saccharina* (+ *Laminaria digitata* + *Desmarestia aculeata*) - *Odonthalia dentata*;

3) фаза реофильного сообщества *Laminaria digitata* + *Odonthalia dentata*.

Эти различия обусловлены исключительно особенностями субстрата, мезорельеф которого создает вокруг себя специфический гидрологический режим. Так, на бетонных блоках присутствует «краевой эффект», который способствует активному развитию проростков ламинарии. Кроме того, движение воды около блоков, вероятно, сильнее, чем вблизи округлых камней. Именно это приводит к тому, что растения *L. saccharina*, вида-первопоселенца, дорастая до крупных размеров, отрываются от субстрата. С одной стороны, отсутствие полога способствует ежегодному прорастанию большого количества сеголетних растений, но, с другой стороны, редкие из растений доживают до зрелого состояния, и это значительно сдерживает «укоренение» популяции *L. saccharina* на блоках. В результате *L. saccharina* замещается видами, более устойчивыми к сильной гидродинамике.

Таким образом, физическое влияние субстрата сводится к особенностям движения воды вокруг него, которые создают определенные условия существования для водорослей. Использование субстрата с различными физическими параметрами приводит к получению различных фитоценозов, которые имеют разный видовой состав, структуру и биомассу, а также различаются по длительности формирования или сукцессии, т. е. длительности развития до климаксовой стадии. Проведенный нами экспе-

римент является частным случаем. Более полное исследование влияния субстрата находится в области управления биообращением и создания искусственных рифов.

Глава 6. Основные закономерности формирования ламинариевых фитоценозов в Белом море

По результатам проведенных исследований можно представить последовательность колонизации нового субстрата.

В течение первого месяца на внесенном в море субстрате формируется первичная пленка, образованная преимущественно диатомовыми водорослями. Из макроводорослей первыми с высокой плотностью появляются проростки эктокарповых и *Laminaria saccharina*. До окончания первого лета успевают поселиться как сезонные и однолетние, так и многолетние виды. Количественно преобладают сезонные водоросли.

Через 1 год (т. е. на 2-е лето) *L. saccharina*, как правило, становится доминантом. Часто в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса вторым доминантом является *Alaria esculenta*, а также может быть достаточно обильным однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. Доля сезонных водорослей по отношению к многолетним значительно снижается.

Через 2 года единственным доминантом остается *L. saccharina*, *A. esculenta* становится редким видом, а *S. dermatodea* исчезает из сообщества. Естественный состав недоминирующих видов и трехъярусная структура фитоценоза формируются сравнительно быстро, в течение 2-4-летнего периода. По мере старения ламинариевых водорослей на их слоевищах развивается синюзия эпифитов, аналогичная таковой в естественных сообществах. Вид *Laminaria digitata* появляется в сообществе только через 5 лет.

С увеличением глубины снижается гидродинамическая активность. В естественных сообществах вид *L. digitata*, приспособленный к жизни в местах с более сильными течениями (Gunnarsson, 1991), с увеличением глубины перестает быть в числе доминантов или исчезает из ламинариевых ценозов. Поэтому обычно сообщества, произрастающие на нижней границе ламинариевого пояса, монодоминантны. В результате, формирование новых ламинариевых сообществ на этой глубине происходит сравнительно быстро и сводится к становлению популяционной структуры вида *Laminaria saccharina*. По нашим данным сообщество здесь формируется за 5 лет.

В местах произрастания более сложных бидоминантных сообществ верхнего и среднего горизонтов ламинариевого пояса развитие нового фитоценоза будет происходить дольше. Формирование бидоминантного сообщества включает 3 стадии. На первой стадии происходит развитие и становление популяционной структуры вида-первопоселенца, т. е. *Laminaria saccharina*. На второй стадии второй доминант контрольного сообщества (*L. digitata*) появляется сначала как редкий, затем как сопутствующий вид, а далее происходит становление его популяционной структуры. Третья стадия - стадия климаксного сообщества, где длительное время сосуществуют 2 вида *Laminaria*. По нашим данным для достижения климакса в таких сообществах потребуется не менее 10 лет.

Важной особенностью является отсутствие фаз альтернативных сообществ в процессе колонизации субстрата, например, сообществ беспозвоночных или быстрорастущих зеленых водорослей. Это объясняется, во-первых, тем, что в сублиторали

высокобореальной зоны при стабильной морской солености с сообществами водорослей не способны конкурировать сообщества животных (например, мидий) (Ошурков, 1993). Во-вторых, в Белом море отсутствуют фитофаги, оказывающие сильное воздействие на ламинариевые сообщества. Поэтому здесь, в отличие от сообществ, где важную роль играют межвидовые взаимодействия в системе “водоросли - фитофаги - хищники”, формирование сообществ водорослей не контролируется другими бентосными организмами. И, в-третьих, в Белом море сообщества ламинариевых приурочены к стабильным сублиторальным условиям, и, вероятно, поэтому здесь отсутствует фаза эфемерных оппортунистических видов, предвосхищающая поселение видов климаксовой стадии в литоральной зоне.

На свободном субстрате в Белом море сразу формируется сообщество ламинариевых водорослей. В первые 2 года ламинариевые оккупируют субстрат с высокой плотностью, что препятствует развитию видов подростка. Кроме того, представители 2-го и 3-го ярусов в большинстве своем относятся к красным водорослям и имеют специфические требования к среде. Обычно они растут либо под пологом ламинариевых, либо в более глубоководной зоне, куда доходит лишь небольшое количество света. Поэтому основные представители второго и третьего ярусов могут появиться в сообществе только после формирования полога.

Наиболее длительным процессом при развитии фитоценоза является формирование состава доминантов. Этот процесс определяется конкурентными взаимодействиями между доминирующими видами, имеющими сходные жизненные формы, но разные стратегии жизни. В литературе существует много примеров, когда при реколонизации сообществ ламинариевых первыми доминируют более быстро растущие виды, обладающие оппортунистическими свойствами, которые впоследствии вытесняются медленно растущими климаксовыми формами. Такая последовательность не всегда происходит по законам биотической сукцессии, когда одна стадия является предпосылкой для возникновения другой. Часто смена доминантов обусловлена только разницей в скорости их роста (Lee, 1966; Kain, 1975; Connell, Slayter, 1977). Это наблюдается при реколонизации сообществ *Macrocystis* в северной Калифорнии (Paine, Vadas, 1969) и Британской Колумбии (Pace, 1981) и лесов *Laminaria hyperborea* на европейском побережье Атлантики (Jones, Kain, 1967; Svendsen, 1972; Kain, 1975; Sivertsen, 1991; Sjøtun, 1995) или при восстановлении сообщества *Laminaria digitata* + *L. longicurvis* в Канаде (Smith, 1986).

По результатам нашего исследования в Белом море при появлении свободного субстрата, даже в местах, где в естественных сообществах доминирует *Laminaria digitata*, первопоселенцами становятся виды *L. saccharina*, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. Таким образом, эти 3 вида обладают оппортунистическими свойствами по отношению к виду *L. digitata*. Вид *L. saccharina*, который начиная со 2-го года, становится единственным доминантом сообщества, длительное время сдерживает появление и “укоренение” популяции *L. digitata* в сообществе.

Надо заметить, что в нашем исследовании не обнаружено, чтобы фаза доминирования одних видов подготавливала условия для возникновения последующей фазы. Последовательность колонизации субстрата обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов.

Глава 7. Практические рекомендации

На основании обобщения всех проведенных экспериментов разработан ряд практических рекомендаций для проведения рекультивации и восстановительных мероприятий, касающихся требований к субстрату, выбору участка, срокам проведения работ и последующей эксплуатации созданных зарослей.

ВЫВОДЫ

1. Климатическая стадия ламинариевых фитоценозов Белого моря характеризуется постоянством физиономического облика. В фитоценозе присутствует косяк постоянных видов, из года в год сохраняются доминанты, как всего сообщества, так и отдельных ярусов, остаются неизменными пространственная структура фитоценоза и популяционная структура видов ламинариевых.

2. В Белом море при развитии ламинариевых сообществ на новом субстрате отсутствуют альтернативные фазы с доминированием животных или неламинариевых водорослей.

3. При внесении субстрата в первой половине лета ламинариевое сообщество начинает формироваться через месяц, а при внесении субстрата во второй половине лета сообщество начинает развиваться только на следующий вегетационный сезон.

4. В верхнем и среднем горизонтах ламинариевой пояса (глубины 2-7 м), где произрастают бидоминантные сообщества *Laminaria digitata* + *L. saccharina*, формирование фитоценозов включает 3 стадии; для достижения климатической стадии требуется не менее 10 лет. На нижней границе ламинариевой пояса (глубины 8-10 м), где произрастают монодоминантные сообщества *L. saccharina*, формирование новых фитоценозов завершается через 5 лет, с развитием естественной популяционной структуры этого вида.

5. Состав сопутствующих видов и трехъярусная структура фитоценоза формируются быстро - в течение 2-4-летнего периода. Наиболее длительным является формирование состава доминантов. Первопоселенцем является *Laminaria saccharina*, в верхнем и среднем горизонтах ламинариевой пояса также - *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. До стадии однолетних растений они сосуществуют, затем *S. dermatodea* исчезает, а *A. esculenta* становится редким видом. Вид *Laminaria digitata* появляется в сообществе через 5 лет. Последовательность заселения нового субстрата ламинариевыми водорослями в Белом море обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов и аналогична большинству примеров реколонизации сообществ ламинариевых после катастрофических нарушений.

6. Сообщества, формирующиеся на разных глубинах, различаются продукционными характеристиками вида-первопоселенца (*L. saccharina*) и становлением его популяционной структуры. Самые продуктивные сообщества, в которых биомасса достигает 30-50 кг/м², формируются на глубинах от 2 до 5-6 м. Наиболее быстро популяционная структура *L. saccharina* устанавливается в среднем горизонте ламинариевой пояса, на глубинах от 4 до 7 м. Длительность развития популяции в этом горизонте составляет 3-4 года. В верхнем горизонте сдерживающее влияние на стабилизацию популяционной структуры *L. saccharina* оказывает внутривидовая конкуренция. Длительность развития популяционной структуры может составлять от 6 до 8 лет. В нижнем горизонте развитие популяционной структуры сдерживают низкая ос-

вешенность и слабая гидродинамика, длительность становления структуры популяции *L. saccharina* здесь составляет 5-6 лет.

7 Исчезновение ламинариевой растительности глубже 10 м в Белом море за последние десятилетия обусловлено не сокращением количества каменистого субстрата, а изменением других условий среды, в частности, прозрачности воды.

8 Слабая гидродинамика, даже при наличии спороносного материала и свободного субстрата, значительно сдерживает возобновление ламинариевых и многих других видов водорослей, что приводит к замедленному формированию новых сообществ.

9. При создании ламинариевых сообществ в Белом море фактор удаленности от маточных зарослей не является определяющим. Разреженные ламинариевые сообщества способны служить достаточным спорным фондом.

10. Опытно-промышленный эксперимент подтверждает основные закономерности формирования новых сообществ, выявленные мелкомасштабными экспериментами. Особенностью ранних этапов развития водорослевого покрова на большой площади является формирование нескольких микрофитоценозов.

11. Оптимальной плотностью распределения каменистого субстрата является 30 %-ное покрытие дна камнями. Повышение плотности распределения каменистого субстрата может привести к неоправданному увеличению трудозатрат.

12 Современный способ добычи ламинарии в Белом море не оказывает отрицательного воздействия на состав и структуру нового фитоценоза. В формирующихся сообществах промысел способствует более быстрой стабилизации популяционной структуры *L. saccharina*.

13. Топография субстрата через локальный гидрологический режим оказывает влияние на структуру и длительность формирования новых сообществ. Для получения конкретных рекомендаций по управлению новыми сообществами через изменение физических параметров субстрата необходимы дополнительные исследования.

14 На основании анализа полученных результатов разработан ряд практических рекомендаций.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Михайлова Т. А. Восстановление нарушенных зарослей ламинарии // В кн.: Поморье в Баренц-регионе. Экология, экономика, социальные проблемы, культура: Тез. докл. междунар. конф., г. Архангельск, 24-29 июня 1997 г. – Архангельск. 1997. С. 83-84.

Михайлова Т. А. Рекультивация, как способ восстановления и увеличения сырьевой базы ламинариевых водорослей в Белом море // В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. VII междунар. конф., г. Архангельск, сентябрь 1998 г. – СПб. 1998. С. 221-222.

Михайлова Т. А. Динамические явления в беломорских водорослевых сообществах // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 92-93.

Михайлова Т. А. Начальные этапы экспериментального формирования ламинариевых ценозов в Белом море // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 3. С. 56-66.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Ботанический журнал. - 2000, № 5. – Т. 85. – С. 78-88.

Михайлова Т. А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменном субстрате в Белом море // Ботанический журнал. 2000. В печати.