

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (268.46)

© Т. А. Михайлова

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ФОРМИРОВАНИЯ
ЛАМИНАРИЕВЫХ ЦЕНОЗОВ В БЕЛОМ МОРЕТ. А. МИХАЙЛОВА. THE INITIAL STAGES OF EXPERIMENTAL FORMING OF *LAMINARIA*
COMMUNITIES IN THE WHITE SEA

В период 1994—1996 гг. исследовалось заселение свежего субстрата морскими водорослями в районе Соловецких о-вов в Белом море. Описана сукцессия макроводорослей. Пионерным видом является *Laminaria saccharina*, в течение 2 лет его биомасса резко увеличивается, а плотность поселения резко снижается. Отмечены отличия возрастной и размерной структуры ламинарий развивающихся сообществ от таковых маточного фитоценоза. На новом субстрате отсутствует вид *L. digitata*, являющийся субдоминантом маточного сообщества. Количественный состав сопутствующих ламинариям видов отличается от состава контрольного сообщества. Видовое богатство и видовое разнообразие развивающихся фитоценозов в течение 2 лет остаются низкими. Отмечены черты сходства и различия в развитии фитоценозов на разных глубинах. Формирование естественного ламинариевого сообщества на свежем субстрате через 2 года не завершено.

Ключевые слова: ламинариевые ценозы, дополнительный субстрат, плотность, биомасса, видовой состав.

Изучение процессов формирования и сукцессий морских бентосных сообществ важно в связи с проблемой создания искусственных рифов. Динамика бентосных альгосообществ арктических морей России, и в частности Белого моря, изучена крайне недостаточно. Имеются лишь некоторые сведения по обрастанию судов и пирсов (Ошурков, Оксов, 1983; Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1985, 1993; Oshurkov, 1992), а также по динамике зарослей беломорской ламинарии при имитации различных типов промысла (Анцулевич и др., 1990). В настоящей работе анализируются предварительные результаты изучения состава и структуры ламинариевого фитоценоза, формирующегося на новом, искусственно внесенном каменистом субстрате.

Материал и методика

Работы проводили летом в 1994—1996 гг. В августе 1994 г. внесли новый каменистый субстрат на 2 экспериментальных полигона площадью каждый 100 м², расположенные на глубинах 1.5—3.0 и 4—6 м в проливе между о-вами Сенные Луды в районе Соловецких о-вов Белого моря.

От открытого моря пролив защищен островами, глубина в проливе 6—8 м. Скорость течений в районе исследования умеренная, не превышает 9—16 см/с, соленость стабильная — 27.5 ‰, максимальная температура воды не превышает 12—14 °С (в зависимости от метеорологических условий года), содержание минеральных форм биогенных элементов редко понижается до нуля, насыщенность водной толщи кислородом в течение весенне-летне-осеннего сезона превышает 100 ‰ (Чугайнова, 1992).

В качестве субстрата использовали камни 15—30 см в диам., взятые из верхнего горизонта литорали. Камни вносили с весельной лодки таким образом, чтобы они покрывали дно в среднем на 40 %. Пробы водорослей отбирали водолажным способом в августе 1995 и 1996 гг. в 3—6-кратной повторности с экспериментальных полигонов и в маточном сообществе (в дальнейшем — контроль). Отбор проб производили с

использованием мерных рамок 0.25 и 1 м² или путем подъема отдельных камней, на которых биомасса выросших водорослей была очень высокой. Затем измеряли выступающую площадь камня и биомассы всех проб пересчитывали на 1 м², с учетом процентного покрытия дна камнями. При обработке проб определяли видовой состав водорослей и сырую массу всех видов. У ламинариевых водорослей определяли также возраст, состояние зрелости, длину и массу каждого растения. При описании и сравнении различных фитоценозов использовали такие характеристики, как общая биомасса сообщества, биомасса структурных единиц фитоценозов (ярусов и синузий), биомассы каждого вида, количество видов в фитоценозе, видовое богатство на единицу площади, размерно-возрастные структуры популяций ламинариевых водорослей, плотность их поселения. Для оценки видового разнообразия сообществ использовали индекс видового разнообразия (ИВР) Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963), вычисляемый по формуле:

$$\text{ИВР} = - \sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2 \left(\frac{m_i}{M} \right),$$

где m_i — биомасса i -го вида, M — биомасса целого фитоценоза. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel.

Результаты

Характеристика контрольного фитоценоза

Естественные заросли на выбранном участке расположены довольно узкой полосой в прибрежной части островов, занимают глубины от 2 до 6 м и являются маточным сообществом для обоих полигонов. В контрольном фитоценозе насчитывается 51 вид водорослей с общей биомассой 6.5 кг/м². Индекс видового разнообразия (ИВР) составляет величину 2.06, при относительно небольшой биомассе сообщества и высоком видовом богатстве значимость сопутствующих видов возрастает (см. таблицу).

Фитоценоз имеет трехъярусную структуру с хорошо развитой синузией эпифитов. Доминантами первого яруса являются *Laminaria saccharina* и *L. digitata*, второго — многолетние виды *Odonthalia dentata* и *Phycodryis rubens*. Третий ярус составляют корковые кораллиновые и *Hildenbrandtia rubra*. Наличие третьего яруса говорит о зрелости сообщества. В синузию эпифитов входит 37 видов с общей биомассой, превышающей биомассу второго яруса, и доминантами *Palmaria palmata* и молодыми растениями *Laminaria saccharina*.

Из ламинариевых водорослей контрольное сообщество содержит 3 вида: доминант *Laminaria saccharina* (биомасса 2.9 кг/м², плотность поселения 117.3 экз./м²), субдоминант *L. digitata* (2.1 кг/м², 27.0 экз./м²) и сопутствующий вид первого яруса *Alaria esculenta* (0.5 кг/м², 19.3 экз./м²). В популяциях всех ламинариевых водорослей кривые распределения возрастных групп имеют форму, характерную для популяций климаксного сообщества — подавляющее большинство растений относится к молодым возрастным группам (0+ и 1+): *Laminaria saccharina* — 92.8 % (рис. 1), *L. digitata* — 58.5, *Alaria esculenta* — 61.4 %. В размерной структуре популяций каждого из этих видов преобладают растения, не превышающие в длину 50 см: *Laminaria saccharina* — 94.2 %, *L. digitata* — 69.7, *Alaria esculenta* — 79.7 %. Взрослых крупных растений, которые имеют наибольший вес, среди ламинарий мало, чем обусловлены относительно малые значения биомасс промысловых видов в маточном сообществе.

Характеристика новых фитоценозов

Глубина 1.5—3 м. Фитоценоз, сформировавшийся за 1 год на дополнительно внесенном субстрате, включал в себя 8 видов и имел общую биомассу 16.1 кг/м². На 2-й год биомасса увеличилась более чем в 2 раза, а число видов достигло 37. Низкие

Таксоны	Контроль 1996 г. (n = 3)		Глубина 1.5—3 м						Глубина 4—6 м						
			1995 г. (n = 3)		1996 г. (n = 5)		1995 г. (n = 3)		1996 г. (n = 6)						
	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %					
<i>Saccorhiza dermatodea</i> (De la Pyl.) J. Ag.	+		254.6	±254.6	1.6			761.5	±437.4	12.3					
<i>Chorda filum</i> (L.) Lamour.								0.1	±0.1	+					
<i>C. tomentosa</i> Lyngb.	10.3	±10.3	0.2												
<i>Laminaria digitata</i> (Huds.) Lamour.	2123.5	±1220.1	32.7												
<i>L. saccharina</i> (L.) Lamour.	2874.2	±2518.5	44.2	15813.4	±6389.2	98.4	44187.4	±14664.7	99.5	5170.6	±1589.9	83.3	20298.2	±5787.5	97.8
<i>Alaria esculenta</i> (L.) Grev.	526.5	±524.8	8.1				145.6	±145.6	0.3	277.9	±277.7	4.5	130.7	±98.8	0.6
<i>Fucus</i> sp. sp.	2.7	±2.7	+				8.1	±8.1	+				+		
Rhodophyta															
<i>Porphyra abyssicola</i> Kjellm.	+														
<i>Audouinella efflorescens</i> (J. Ag.) Papenf.	+														
<i>Hildenbrandtia rubra</i> (Sommerf.) Menegh.	+												+		
<i>Corallinaceae</i> Lamour.	+														
<i>Corallina officinalis</i> L.	+														
<i>Euthora cristata</i> (L.) J. Ag.	3.2	±3.2	+												
<i>Cystoclonium purpureum</i> (Huds.) Batt.	+						+						+		
<i>Fimbrifolium dichotomum</i> (Lepch.) Hanson	1.5	±1.5	+				+						+		
<i>Phyllophora truncata</i> (Pall.) A. Zin.	2.7	±2.7	+										+		
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Huds.) Fries													+		
<i>Palmaria palmata</i> (L.) Kuntze	386.7	±385.2	6.0				+								
<i>Ceramium circinatum</i> (Kütz.) J. Ag.	2.9	±2.7	+	+			+						0.3	±0.3	+

Таксоны	Контроль 1996 г. (n = 3)		Глубина 1.5–3 м				Глубина 4–6 м								
			1995 г. (n = 3)		1996 г. (n = 5)		1995 г. (n = 3)		1996 г. (n = 6)						
	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %	г/м ²	доля, %					
<i>Ptilota plumosa</i> (L.) Ag.	4.2	±2.1	0.1				3.7	±3.7	+			+			
<i>Pantoneura Baerii</i> (Post. et Rupr.) Kyl.	+						+					+			
<i>Phycodrys rubens</i> (L.) Batt.	16.4	±15.0	0.3				+					+			
<i>Polysiphonia arctica</i> J. Ag. + <i>P. urceolata</i> (Lightf.) Grev.	5.7	±2.8	0.1	+			6.4	±6.4	+	0.3	±0.1	+	21.8	±17.4	0.1
<i>P. nigrescens</i> (Smith) Grev.	+						3.7	±3.6	+						
<i>Rhodomela confervoides</i> (Huds.) Silva	3.6	±3.6	0.1				+			0.1	±0.1	+	0.4	±0.4	+
<i>Odonthalia dentata</i> (L.) Lyngb.	40.5	±15.6	0.6				+						+		
Биомасса фитоценоза	6496.6	±3555.7		16068.0	±6606.8		44388.1	±14640.6		6209.8	±1766.0		20754.5	±5933.4	
Видовое богатство	32.0	±5.1		4.0	±1.0		11.0	±3.9		6.0	±0.6		11.8	±2.2	
ИВР	1.65	±0.16		0.07	±0.07		0.25	±0.19		0.68	±0.10		0.16	±0.05	
Общее число видов*	51			8			37			10			34		

Примечание. n — число проб; биомасса фитоценоза, видовое богатство и ИВР вычисляются как среднее от значений фитомассы, числа видов и ИВР всех проб.
* — общее количество видов включает также виды (один или более), входящие в более высокие таксоны и группы видов (*Acrosiphonia* sp. sp. или *Ectocarpus* sp. sp. + *Pilayella* sp. sp. и т. д.).

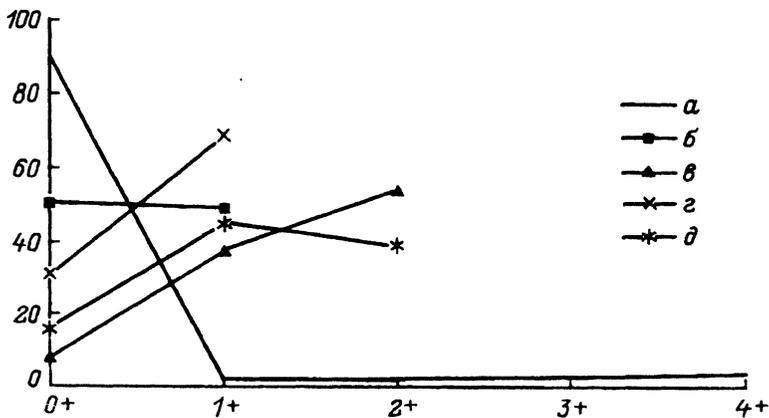


Рис.1 Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* маточного и новых сообществ.

a — маточное сообщество; б — гл. 1.5—3.0 м, 1-й год; в — то же, 2-й год; z — гл. 4—6 м, 1-й год; д — то же, 2-й год. По оси абсцисс — возрастные группы; по оси ординат — доля от общего количества растений в популяции, %.

значения ИВР и на 1-й и на 2-й годы говорят о монодоминантности развивающегося сообщества (см. таблицу).

Структура нового сообщества значительно отличается от маточного. Однолетнее сообщество имеет двухъярусную структуру с полным отсутствием эпифитов. Доминант первого яруса и всего сообщества — *Laminaria saccharina*. Во втором ярусе доминирует зеленая однолетняя водоросль *Ulvaria obscura*. На 2-й год сообщество остается двухъярусным, во втором ярусе доминантами становятся бурые нитчатые водоросли из родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. Растения практически свободны от эпифитов: 2 вида, составляющие синузию эпифитов, имеют ничтожно малую биомассу.

В первый год формирования в сообществе развиваются 2 вида ламинариевых: *Laminaria saccharina* (доминант) и *Saccorhiza dermatodea* (сопутствующий вид первого яруса) (см. таблицу). Значительная биомасса ламинариевых, особенно *Laminaria saccharina*, обусловлена высокой плотностью поселения: *L. saccharina* — 3897.1 экз./м², *Saccorhiza dermatodea* — 1388.9 экз./м², при этом все растения не превышали в длину 50 см. Для возрастной структуры популяции *Saccorhiza dermatodea* в 1-й год характерно наличие одной возрастной группы — 0+, а популяции *Laminaria saccharina* — двух групп: 0+ — 50.7% и 1+ — 49.3% (рис. 1). Наличие растений возраста 1+ в фитоценозе 1-го года формирования объясняется следующим. Возраст ламинарий определяется по количеству колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов. Такие кольца называются годовыми, они образуются в результате зимней приостановки роста. *L. saccharina* в Белом море имеет два пика размножения: весенний и более высокий осенний. Каменистый субстрат на полигоны был внесен в августе, и наибольшая его часть была заселена во время осеннего пика размножения. Появившиеся проростки претерпели зимнюю приостановку роста и к следующему сезону вегетации имели одно годовичное кольцо. Оставшаяся свободной часть субстрата была заселена в весенний пик размножения. Эти растения условиями сезона после прорастания активно росли до середины лета и к моменту отбора проб не имели годовичных колец. Таким образом, несмотря на значительную биомассу, популяции ламинариевых водорослей содержат молодые растения небольших размеров, заселившие с высокой плотностью новый субстрат.

Во 2-й год однолетний вид *Saccorhiza dermatodea* вытесняется из фитоценоза. Его место занимает многолетний вид *Alaria esculenta*. Доминирует по-прежнему вид *Laminaria saccharina*, его биомасса возрастает почти в 3 раза — 44.2 кг/м² (см. таблицу). В то же время плотность поселения снижается на порядок — 388.0 экз./м² (рис. 2). *Alaria esculenta* является сопутствующим видом первого яруса и имеет

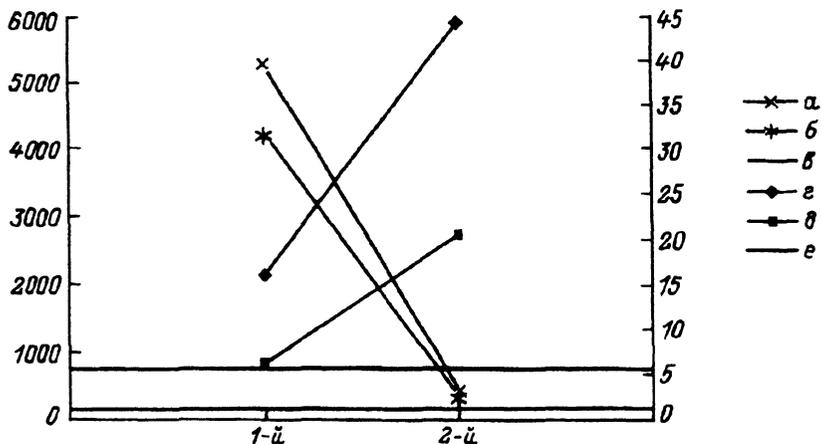


Рис. 2. Плотность поселения и биомасса ламинарий в маточном и новых сообществах.

а-в — плотность поселения: а — гл. 1.5—3 м, б — гл. 4—6 м, в — контроль; г-е — биомасса: г — гл. 1.5—3 м, д — гл. 4—6 м, е — контроль. По оси абсцисс — год развития; по осям ординат: слева — плотность поселения, экз./м²; справа — биомасса, кг/м².

невысокие биомассу (0.1 кг/м²) и плотность (25.0 экз./м²). Все растения алярии имеют возраст 1+ и не превышают в длину 50 см. Таким образом, функциональная роль этого вида в фитоценозе невелика. Популяция *Laminaria saccharina* содержит много растений, превышающих 1 м в длину (41.9 %), 11.3 % растений имеют размеры более 2 м. В возрастной структуре популяции *L. saccharina* незначительно количество растений возрастной группы 0+, преобладают растения более старших возрастных групп — 1+ и 2+ (рис. 1), при этом 3.8 % растений ценопопуляции имеют развитые спороносные пятна.

Таким образом, на глубине 1.5—3.0 м на внесенном субстрате через 2 года сформировались густые заросли водорослей с преобладанием вида *Laminaria saccharina*, имеющего высокие биомассу и плотность поселения.

Глубина 4—6 м. Фитоценоз, сформировавшийся за 1 год, включал 10 видов водорослей и имел общую биомассу 6.2 кг/м². На 2-й год биомасса увеличивается более чем в 3 раза — 20.8 кг/м², а число видов возрастает до 34. ИВР снижается с 0.68 в 1-й год до 0.16 во 2-й год в результате сильного увеличения обилия доминанта и снижения массовой доли сопутствующих видов, несмотря на увеличение видового богатства (см. таблицу).

Структура нового сообщества на глубине 4—6 м также имеет значительные отличия от структуры фитоценозов в маточных зарослях. Однолетний фитоценоз имеет двухъярусную структуру, с полным отсутствием синузид эпифитов. В первом ярусе доминирует *Laminaria saccharina*, во втором — *Ulvaria obscura*. На 2-й год в сообществе появляются еще слабо развитые третий ярус и синузид эпифитов. Доминантом первого яруса остается *Laminaria saccharina*, во втором доминируют бурые нитчатые водоросли из родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. В третьем ярусе появляются в виде небольших пятнышек (около 1 см в диам.) корки *Hildenbrandtia rubra*. В целом растения в фитоценозе практически свободны от эпифитов: 2 вида, составляющие синузид эпифитов, имеют ничтожно малую биомассу.

В 1-й год новое сообщество содержит 3 вида ламинариевых: доминирующий *Laminaria saccharina* и сопутствующие *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* (см. таблицу). Растения всех 3 видов не превышают в длину 50 см. Общая биомасса ламинариевых (6.2 кг/м²) сопоставима с таковой в естественном фитоценозе, однако обусловлена высокой плотностью поселения растений (4192.4 экз./м²), быстро заселивших новый субстрат. Возрастная структура *Laminaria saccharina* включает в себя растения двух возрастных групп — 0+ и 1+, с преобладанием последней (69.0 %)

(рис. 1). Популяции *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* состоят из растений одной возрастной группы — 1 + и 0 + соответственно.

Во 2-й год из сообщества вытесняется однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. Доминирует по-прежнему *Laminaria saccharina*. Биомасса этого вида возрастает в 4 раза (20.3 кг/м²), а плотность поселения снижается в 5 раз (306.6 экз./м²) (рис. 2). Биомасса *Alaria esculenta* снижается в 2 раза (0.1 кг/м²), вместе с тем в 6 раз снижается плотность ее поселения (21.46 экз./м²). Растения *A. esculenta* имеют небольшие размеры, не более 1 м дл.; среди *Laminaria saccharina* 37.6 % растений имеют длину более 1 м, при этом некоторые достигают 3 м дл. В возрастной структуре популяции *L. saccharina* присутствуют 3 возрастные группы. На долю сеголетних растений (возраст 0 +) приходится лишь 13.68 % от общего числа особей, поскольку наибольшая часть субстрата занята старшими растениями, ранее заселившими свободное пространство (рис. 1). На 2-й год становления в популяции уже имеется 5.7 % споросных растений. Такая возрастная структура говорит о том, что ценопопуляция еще находится в процессе развития. В популяции *Alaria esculenta* присутствуют только 2 возрастные группы (1 + и 2 +) и еще не появились зрелые растения.

Таким образом, за 2 года на глубине 4—6 м сформировались заросли с преобладанием промыслового вида *Laminaria saccharina*, имеющего биомассу, превышающую биомассу этого вида в естественных зарослях Белого моря на таких же глубинах.

Обсуждение

В процессе формирования сообщества на разных глубинах сходным образом происходит обогащение видами и быстрое нарастание общей биомассы (рис. 3, 1, 2). Видовое разнообразие новых сообществ невелико, а на глубине 4—6 м даже снижается за счет интенсивного увеличения биомассы доминирующего вида (рис. 3, 3). Структура сообществ постепенно усложняется, появляются новые ярусы и синузии, т. е. идет постепенное заполнение экологических ниш. Первопоселенцем в обоих горизонтах является доминирующий в окружающих естественных зарослях вид *Laminaria saccharina*. В процессе развития его биомасса значительно возрастает, а плотность поселения столь же значительно снижается (рис. 2). На 2-й год вытесняется однолетний вид *Saccorhiza dermatodea* (см. таблицу). Сходным образом в сообществах происходит становление возрастной структуры ламинариевых водорослей *Laminaria saccharina* и *Alaria esculenta* (рис. 1). Между растениями, первыми заселившими субстрат, происходит сильная как внутривидовая, так и межвидовая конкуренция за свет, питательные вещества и пространство. Особи многолетних видов, первыми с высокой плотностью появившиеся на внесенных камнях, преодолевая эту конкурентную борьбу, продолжают расти и на 2-й год, сдерживая дальнейшее поселения молодых растений.

Существуют, однако, и различия при формировании сообществ ламинариевых на разных глубинах. И на 1-й, и на 2-й годы биомасса ламинариевых водорослей на глубинах до 3 м в 2—3 раза превышает таковую на глубине 4—6 м; плотность поселения ламинариевых в верхнем горизонте также превышает таковую на глубине 4—6 м, особенно в 1-й год формирования (рис. 2). Эти различия объясняются наиболее благоприятными условиями жизни в верхнем горизонте сублиторали и соответственно более быстрыми темпами роста ламинарий. Однако в связи с этим в верхнем горизонте происходит более сильная внутривидовая конкуренция. Так, уровень смертности *Laminaria saccharina* здесь составил 3.6 тыс. экз. в год на 1 м², в то время как на глубине 4—6 м смертность была в 2 раза ниже (1.4 тыс. экз./год · м²). Отмечены также и другие различия. Например, *Alaria esculenta* в верхнем горизонте появляется только на 2-й год. Вероятно, этот вид более тенелюбивый и смог появиться в сообществе только после формирования мощного полога, образуемого крупными растениями *Laminaria saccharina*.

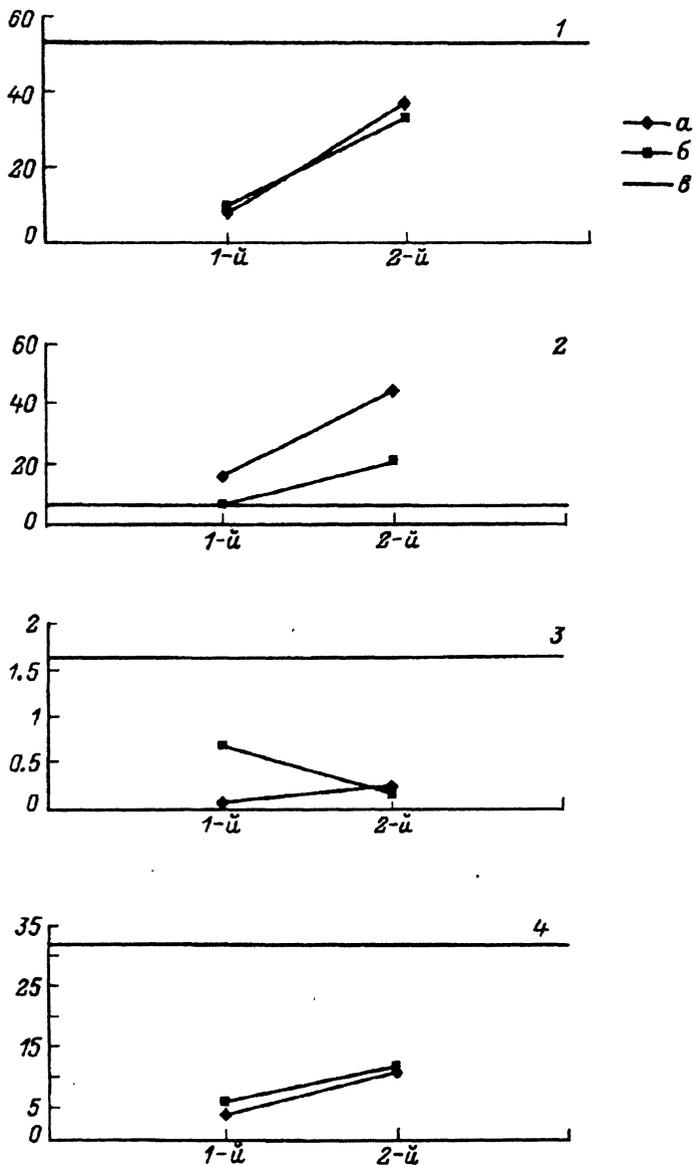


Рис. 3. Основные характеристики маточного и новых сообществ.

a — гл. 1.5—3.0 м, *б* — гл. 4—6 м, *в* — контроль. По осям ординат: 1 — общее число видов; 2 — фитомасса сообщества, кг/м²; 3 — индекс видового разнообразия (ИВР); 4 — видовое богатство на единицу площади, число видов/м². По осям абсцисс — год развития.

При сопоставлении идентичных характеристик маточного сообщества и двух новых легко обнаруживаются значительные различия. Так, контрольное сообщество содержит большее количество видов как в целом, так и на единицу площади (рис. 3, 1, 4). Этот фитоценоз более разнообразен по обилию входящих в него видов (рис. 3, 3), в нем хорошо развита ярусность (что говорит о более полном заселении различных экологических ниш), имеется субдоминант *Laminaria digitata*, в то время как новые сообщества монодоминантны (см. таблицу). Возрастная структура популяций ламинариевых характеризует их как зрелые и стабильные (рис. 1). В маточном сообществе значительно ниже такие величины, как биомасса (рис. 2, 3, 2) и плотность поселения

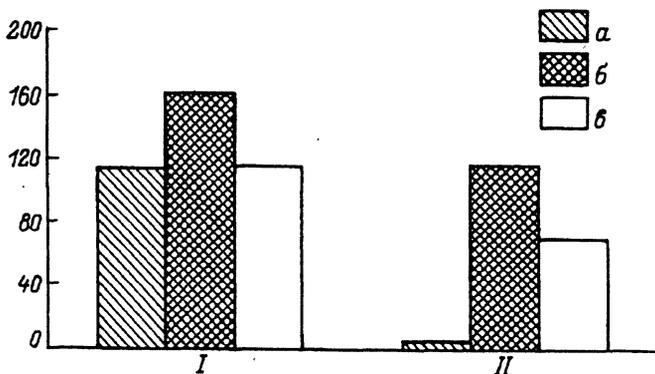


Рис. 4. Размерная структура популяции *Laminaria saccharina* маточного и новых сообществ на 2-й год развития.

a — контроль, б — гл. 1.5—3.0 м, в — гл. 4—6 м. По оси абсцисс — размерные группы: I — до 1 м дл., II — 1—3 м дл.; по оси ординат — плотность поселения, экз./м².

водорослей. Если в контрольном сообществе крупные экземпляры *Laminaria saccharina* (более 1 м дл.) растут с плотностью 4.2 экз./м², то в новых сообществах 2-го года развития на одном квадратном метре растет около 70 таких же растений на глубине 4—6 м и более 100 — на глубине 1.5—3.0 м (рис. 4).

Полученные результаты позволяют описать начальные этапы сукцессии макроводорослей на свежем субстрате в Белом море. Пионерным видом, колонизирующим свободный субстрат, является *Laminaria saccharina* благодаря быстрым темпам роста и связанной с этим высокой конкурентоспособностью. При высокой плотности значительная смертность является характерным проявлением внутривидовой конкуренции. По мнению многих исследователей, этот фактор оказывается наиболее важным в отсутствие выедания и при слабом волнении. Отрицательное влияние полога на ювенильные растения было показано для многих видов бурых водорослей, в том числе и для *Laminaria* (Velimirov, Griffiths, 1979). В нашем материале снижение доли молодых растений (возраст 0+) в популяции *L. saccharina* на 2-й год развития обусловлено как отрицательным влиянием сформировавшегося полога, так и отсутствием свободного субстрата, уже заселенного предшественниками.

Характерным моментом является отсутствие в новых сообществах *L. digitata*, являющегося субдоминантом маточного сообщества. В экологических исследованиях этого вида А. Шарпан (1984) и В. Smith (1986) не обнаружили отрицательного взаимодействия между взрослыми и ювенильными растениями. Следовательно, в нашем случае свободный субстрат в отсутствие полога сразу заселяется светолюбивым быстрорастущим видом *L. saccharina*. Вероятно, появления *L. digitata* в сообществе следует ожидать на более поздних стадиях развития фитоценоза.

Помимо ламинариевых водорослей сообщества 1-го года формирования содержат еще несколько видов, в основном однолетних, представленных в очень малых количествах. Многолетние виды появляются на 2-й год и также имеют малые значения биомассы. Поскольку сбор материала проводился в наиболее благоприятное для развития многих водорослей время, среди видов, сопутствующих ламинариям, преобладают сезонные: в 1-й год — *Ulvaria obscura*, во 2-й — виды родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. За 2-летний период развития фитоценоза на свежем субстрате обилие видов, сопутствующих ламинариям, не соответствует данной величине, характеризующей естественные сообщества *Laminaria saccharina*.

- Анциулевич А. Е., Погребов В. Б., Самсонов Н. И. Сукцессия сообщества ламинарии на экспериментально расчищенных участках дна верхней сублиторали Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. IV Регион. конф. Архангельск, 1990. С. 134—135.
- Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 44—59.
- Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. СПб, 1993. 44 с.
- Ошурков В. В., Оксов И. В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1983. № 3. С. 25—32.
- Ошурков В. В., Серавин Л. Н. Формирование сообществ обрастания в губе Чупа (Белое море) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1983. № 3. С. 37—46.
- Чугайнова В. А. Гидрологическая и гидрохимическая оценка северных районов Онежского залива, перспективных для размещения марихозяйств // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. V Регион. конф. Петрозаводск, 1992. С. 86—88.
- Chapman A. R. O. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in Southwest Nova Scotia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 99—109.
- Oshurkov V. V. Succession and climax in some fouling communities // Biofouling 1992. Vol. 6. P. 1—12.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.
- Smith B. D. Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria* // Mar. Ecol. Prog. Ser., 1986. Vol. 33. P. 7—18.
- Velimirov B., Griffiths C. L. Wave-induced kelp movement and its importance for community structure // Bot. Mar. 1979. Vol. 22. P. 169—172.

Северное отделение Полярного
научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича
Архангельск

Получено 13 V 1997

SUMMARY

The colonization on new substrata by seaweeds during 1994—1996 near Solovki Islands in the White Sea was investigated. The stony substrata (natural boulders with the diametre of 15—30 cm) are put on the experimental areas (100 m²) at the depths of 1.5—3 m and 4—6 m. The succession of macroalgae was described. *Laminaria saccharina* is a pioneering species, its biomass greatly increases and its density sharply decreases during two years. The age and size structures of *Laminaria* populations of developing communities are distinct from these of the parent community. *Laminaria digitata* is a subdominant in natural stand, but is absent on fresh substrata. The quantitative composition of the species accompanying *Laminaria* differs from that in natural communities. The species richness and species diversity in developing communities are low during two years. The similar and distinct features in the development of *Laminaria* community in different depths are found. The process of formation of natural *Laminaria* community on fresh substrata has not been completed.