

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272.46(268.46)

© Т. А. Михайлова

СТРУКТУРА И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА
ЛАМИНАРИЕВОГО ФИТОЦЕНОЗА В БЕЛОМ МОРЕT. A. MIKHAYLOVA. STRUCTURE AND INTERANNUAL DYNAMICS OF LAMINARIA
PHYTOCOENOSIS IN THE WHITE SEA

В период 1994—1998 гг. исследовался фитоценоз *Laminaria digitata* + *L. saccharina* — *Odonthalia dentata* + *Phycodrys rubens*, расположенный на глубине 6—7 м в районе Соловецких о-вов. Выявлены пределы межгодовых колебаний 10 параметров фитоценоза, в том числе видового состава, количества видов и видовой насыщенности фитоценоза, значений биомасс видов и всего фитоценоза, индексов видового разнообразия всего фитоценоза и его структурных элементов, плотности поселения и размерно-возрастной структуры популяций ламинариевых. Установлено, что межгодовые изменения в климаксом фитоценозе незначительны, что свидетельствует о его стабильности во времени.

Ключевые слова: ламинариевые фитоценозы, межгодовая динамика, видовой состав, биомасса, видовое разнообразие, ярусность, плотность поселения ламинариевых, размерно-возрастная структура популяций, Белое море.

В связи с многолетним промыслом ламинариевых в Белом море особую актуальность имеют мониторинговые исследования. Для оценки степени изменений, происходящих в биоценозах при различных нарушениях, необходимо иметь представление о норме. Поэтому изучение естественных климаксовых сообществ не менее важно, чем изучение сукцессий при нарушениях. На наш взгляд, одноразовых описательных исследований недостаточно, так как в естественных сообществах ежегодно происходят изменения, обусловленные гидрологическими метеорологическими особенностями каждого отдельного года. В литературе по Белому морю практически отсутствуют полноценные данные о составе и структуре сообществ макроводорослей и их изменениях во времени. Именно такие исследования могут служить основой для мониторинга. С целью описания естественного ламинариевого сообщества в динамике было предпринято многолетнее изучение одного из фитоценозов ассоциации *Laminaria saccharina* + *L. digitata*. Эта ассоциация является типичной для Белого моря и, кроме того, преимущественно в ней сосредоточен современный промысел ламинариевых.

Материал и методика

Полевые работы выполняли в 1994—1998 гг. в районе Соловецких о-вов. Отбор проб проводили в проливе Печаковская салма, между островами Соловецкий и Большой Заяцкий на глубине 6—7 м в июле каждого года.

Соленость в районе исследования составляет 27 ‰ (Чугайнова, Коренников, 1995), прозрачность 6 м, максимальная скорость придонного течения 0.13 м/с, температура воды (средняя с мая по июль включительно) в период наблюдений варьировала от 4.0 до 8.3 °С. Данные по температуре воды предоставлены Архангельской гидрометеослужбой. Глубина определялась водолазом при помощи глубиномера или ручным лотом с лодки. Гидродинамические характеристики определяли при помощи измерителя скорости и направления течений СМ-2, прозрачность воды — при помощи диска Секки.

Пробы отбирали в 3—6 (18)-кратной повторности водолазным способом при помощи мерных рамок 1 м² и (или) 0.25 м². При обработке проб определяли видовой состав водорослей и сырую массу каждого вида (у кораллиновых массу не определяли); для каждого растения *Laminaria saccharina*, *L. digitata* и *Alaria esculenta* — возраст (по количеству колец на поперечном срезе черешка вблизи ризоидов), состояние зрелости, измеряли длину и массу растений; для проростков ламинариевых, не достигших в длину 5 см, — количество и общую массу. Для эпифитов выявляли видовой состав, массу каждого вида и место прикрепления на слоевище базифита.

Для описания фитоценоза применяли следующие оценочные параметры: 1) видовой состав фитоценоза; 2) число видов в фитоценозе в целом, в 1, 2 и 3-м ярусах и в синузии эпифитов; 3) видовая насыщенность фитоценоза (число видов/м²); 4) биомасса вида, г/м²; 5) биомасса фитоценоза, г/м² или кг/м²; 6) индекс видового разнообразия (ИВР) всего фитоценоза, 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов;¹ 7) доля биомассы 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов в биомассе фитоценоза, %; 8) плотность поселения пологих растений (экз./м²), т. е. растений, длина которых превышает 50 см; 9) возрастная структура ценопопуляции: доля (%) растений каждой возрастной группы в ценопопуляции с учетом всех растений, включая эпифитирующие; 10) размерная структура ценопопуляции: плотность поселения растений (экз./м²) каждой размерной группы с учетом растений, произрастающих только на грунте.

Результаты и обсуждение

Полученные данные позволяют подробно охарактеризовать структуру и динамику естественного ламинариевого сообщества.

Общее число видов сообщества сравнительно высокое и составляет в разные годы от 23 до 37 (табл. 1). Среди *Chlorophyta* отмечено всего 7 видов, которые встречаются не каждый год. Практически постоянно присутствуют *Ulvaria obscura* и *Chaetomorpha melagonium*, реже — *Acrosiphonia arcta*, *Spongomorpha aeruginosa* и *Enteromorpha prolifera*. Эти виды — сезонные организмы некрупных размеров, поэтому играют в сообществе подчиненную роль. Отдел *Phaeophyta* представлен 21 видом. Из крупных водорослей постоянными являются средообразующие виды *Laminaria digitata* и *L. saccharina*, а также *Desmarestia aculeata*. Практически всегда присутствует *Alaria esculenta*, но в сообществе этот вид является редким. В годы, когда он был отмечен, плотность его поселения не превышала 1 экз./м² (табл. 2). Кроме того, для сообщества характерны тонконитевидные, преимущественно эпифитирующие виды бурых водорослей в основном из порядка *Ectocarpales*, а также *Litosiphon filiformis*, *Stictyosiphon curta* и *Sphacelaria plumosa*. Изредка в сообществе отмечаются *Chorda filum* и *S. tomentosa*. Редко, отдельными экземплярами встречаются фукусовые водоросли. В целом в Белом море сублиторальные фукоиды сосредоточены на глубинах от 0 до 2 м и для данного сообщества не характерны. По видовому составу красные водоросли так же обильны, как и бурые (21 вид). Среди них преобладают виды, имеющие кустистые слоевища. Также для сообщества характерны корковые *Rhodophyta*.

Межгодовые колебания числа видов в фитоценозе складываются в первую очередь за счет редких и сезонных видов.

Видовая насыщенность — величина, пропорциональная общему числу видов в сообществе. Она свидетельствует о степени равномерности пространственного распределения видов сообщества. В данном фитоценозе видовая насыщенность составляет от 11.6 до 24.0 видов/м². Ввиду того что разница между общим числом видов и

¹
$$ИВР = - \sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2 \left(\frac{m_i}{M} \right)$$
 (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982), где m_i — биомасса i -го вида (г/м²), M — биомасса соответственно целого фитоценоза, 1-го, 2-го ярусов и синузии эпифитов (г/м²).

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и биомасса г/м² водорослей в фитоценозе по результатам мониторинговых наблюдений

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
<i>Chlorophyta</i>					
<i>Chaetomorpha melagonium</i> (Web. et Mohr) Kütz.		+	+	+	
<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillw.) J. Ag.		+		+	
<i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) Hoek			+	+	
<i>Protomonostroma undulatum</i> (Wittr.) Vinogr.		+			
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Link		+			
<i>E. prolifera</i> (Müll.) J. Ag.		+		+	
<i>Ulvaria obscura</i> (Kütz.) Gayral		1.3±0.7	+	1.8±1.4	+
<i>Phaeophyta</i>					
<i>Pilayella littoralis</i> (L.) Kjellm.	+	+	+		+
<i>P. varia</i> Kjellm.		+	0.2±0.1	+	+
<i>Ectocarpus confervoides</i> (Roth) Le Jolis	+	+	+	+	+
<i>E. fasciculatus</i> Harv.			+	+	+
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.		+	+		+
<i>E. penicillatus</i> (Ag.) Kjellm.				+	
<i>Laminariocolax tomentosoides</i> (Farl.) Kylin			+	+	+
<i>Gononema aecidioides</i> (Rosenv.) Pedersen	+		+	+	+
<i>Sphacelaria plumosa</i> Lyngb.		0.1±0.1	+	+	
<i>Litosiphon filiformis</i> (Reinke) Batters	+		+	+	+
<i>Stictyosiphon curta</i> Jaasund		+	+	+	+
<i>S. tortilis</i> (Rupr.) Reinke			0.3±0.3		
<i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamour.	407.4±367.0	127.8±63.8	1476.0±1368.5	167.3±111.7	37.0±25.7
<i>Chorda filum</i> (L.) Lamour.				+	
<i>C. tomentosa</i> Lyngb.		+		+	
<i>Laminaria digitata</i> (Huds.) Lamour.	4394.2±1135.6	5756.8±1416.6	3234.5±1513.9	5472.3±3971.1	5004.4±1940.8
<i>L. saccharia</i> (L.) Lamour	3264.0±907.7	2305.3±476.3	3080.4±1236.8	3481.8±973.4	3488.8±1540.5
<i>Alaria esculenta</i> (L.) Grev.	140.0±85.4	298.6±234.2		107.3±60.5	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
<i>Fucus distichus</i> L.	6.8±6.8				
<i>F. vesiculosus</i> L.	7.8±6.7	+	+	2.9±2.9	
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis	6.8±6.8	45.3±45.3			4.0±4.0
<i>Rhodophyta</i>					
<i>Porphyra abyssicola</i> Kjellm		+	+	+	+
<i>Audouinella efflorescens</i> (J. Ag.) Papehf.	+		+	+	+
<i>Rhodochorton spetsbergen-</i> <i>se</i> Kjellm.		+	+		
<i>Polyides caprinus</i> (Gunn.) Papenf.		0.1±0.1			
<i>Hildenbrandtia rubra</i> (Sommerf.) Menegh.		+			+
<i>Corallinaceae</i> Lamour.		+			+
<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>Pilota 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.) Kylin		+	+	+	+
<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>P. nigrescens</i> (Smith) Grev.	+	+			
<i>Rhodomela 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 сообщества, г/м ²	8517.8±826.7	8789.1±1504.5	8029.3±2036.2	9497.6±3701.0	8564.4±2275.0
Число видов	23	37	34	36	28
Видовая насыщенность, число видов/м ²	11.6±1.7	14.7±1.2	24±1.2	22±2.8	17.7±1.3
<i>ИВР</i>	1.14±0.17	0.90±0.10	1.39±0.09	1.07±0.20	0.80±0.15

ТАБЛИЦА 2

Плотность поселения пологовых растений ламинариевых водорослей в фитоценозе, экз./м²

Вид	Год/число проб				
	1994/5	1995/18	1996/3	1997/4	1998/3
<i>Alaria esculenta</i>	1.0±0.4	0.1±0.1		1.0±0.4	
<i>Laminaria digitata</i>	4.2±1.3	5.8±1.1	5.7±2.9	8.5±5.2	5.3±1.5
<i>L. saccharina</i>	13.4±5.4	9.1±3.1	6.7±1.9	9.5±2.2	6.7±2.8
Общая плотность	18.6±5.0	13.9±2.6	12.3±3.8	19.0±7.0	12.0±1.5

видовой насыщенностью сравнительно высока, можно говорить о том, что сообщество довольно мозаично. Сильные межгодовые вариации видовой насыщенности объясняются теми же причинами, что и колебания общего числа видов, т. е. непостоянной встречаемостью редких и сезонных видов.

Общая биомасса фитосообщества за период исследования изменяется от 8 до 9.5 кг/м² (табл. 1). Она определяется биомассой ламинарий, которые являются доминантами сообщества. Биомасса у *Laminaria digitata* колеблется в пределах от 3 до 6 кг/м², межгодовые изменения достигают 70 %, у *L. saccharina* — от 2 до 4 кг/м², межгодовые изменения не превышают 34 % (табл. 1). В период наблюдений биомасса *L. digitata* изменялась в соответствии с межгодовыми колебаниями температуры воды (средней с мая по июль включительно); применительно к *L. saccharina* подобная зависимость не прослеживается (рис. 1). Биомасса *Desmarestia aculeata* колеблется в пределах от 0.05 до 1.5 кг/м². Этот вид образует значительных размеров кусты, части которых могут отрываться и запутываться среди слоевищ крупных водорослей. Ввиду этого распределение *D. aculeata* в сообществе неравномерно, поэтому вариации его обилия весьма существенны: в смежные годы биомасса вида может изменяться в 10 и более раз (табл. 1). Биомасса *Alaria esculenta* варьирует в пределах от 100 до 300 г/м², биомасса *Fucus distichus* и *F. vesiculosus* не превышает 10 г/м², а биомасса *Ascophyllum nodosum* — 50 г/м². Другие *Phaeophyta* — в основном мелкие и микроскопические виды, биомасса этих водорослей ничтожно мала. Зеленые водоросли также имеют ничтожно малую биомассу. Из красных водорослей наиболее обильны *Palmaria palmata*, *Phycodrys rubens* и *Odonthalia deniata*, биомасса каждого из них может составлять 100 г/м² и более. Биомасса *Fimbrifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus* обычно не превышает 50 г/м², биомасса *Euthora cristata*, *Ptilota plumosa* и *Polysiphonia arctica* — 10 г/м², при этом биомасса каждого из этих видов год от года может изменяться в несколько десятков раз. Остальные *Rhodophyta* менее обильны.

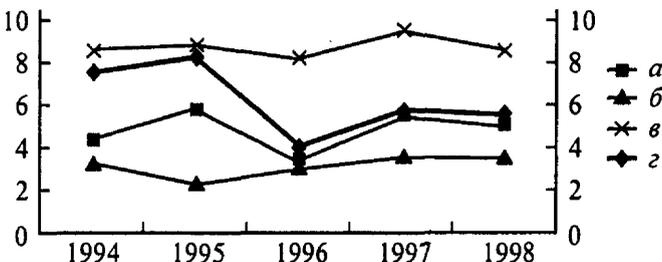


Рис. 1. Межгодовая динамика температуры воды и биомассы водорослей в фитоценозе.

а—в — биомасса: а — *Laminaria digitata*, б — *L. saccharina*, в — фитоценоза; г — температура воды. По оси абсцисс — годы. По осям ординат: слева — биомасса, кг/м²; справа — температура, °С.

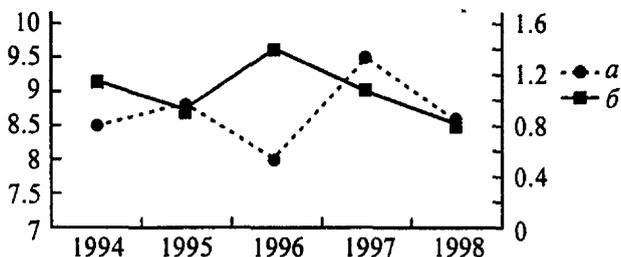


Рис. 2. Динамика биомассы (а) и *ИВР* (б) фитопланктона.

По оси абсцисс — годы. По осям ординат: слева — биомасса, кг/м²; справа — значение *ИВР*, бит.

Таким образом, биомасса фитопланктона определяется особенностями роста доминирующих видов и может заметно варьировать в зависимости от продукционных характеристик популяций доминантов, которые в свою очередь зависят от метеорологических условий года. Межгодовые изменения общей биомассы сообщества незначительны — не превышают 15—20 % и составляют от 100 г до 1.5 кг.

ИВР фитопланктона за период наблюдений составил от 0.8 до 1.39. Сравнительно высокий показатель *ИВР* обусловлен в первую очередь бидоминантностью фитопланктона. Как правило, межгодовые изменения *ИВР* фитопланктона находятся в обратной связи с изменениями общей биомассы фитопланктона (рис. 2). С увеличением последней, а значит с увеличением главным образом биомассы доминантов снижается вклад в общую биомассу остальных водорослей фитопланктона, за счет чего и происходит снижение *ИВР*. Поскольку *ИВР* определяется не только биомассой доминантов, но и долей сопутствующих видов в общей биомассе фитопланктона, в данном сообществе низкое значение *ИВР* в 1998 г. может быть обусловлено уменьшением доли сопутствующих ламинариям видов, несмотря на то что биомасса фитопланктона была сравнительно низкой.

Фитопланктон имеет четко выраженную ярусность. В 1-м, или верхнем, ярусе за период с 1994 по 1998 г. отмечалось от 4 до 7 видов водорослей. Состав доминантов отличается стабильностью: на протяжении 4 лет доминантами яруса являются *Laminaria digitata* и *L. saccharina*, субдоминант — *Desmarestia aculeata*.

Доля биомассы 1-го яруса также отличается значительной стабильностью: на него приходится 94—97 % биомассы всего фитопланктона. *ИВР* 1-го яруса несколько варьирует год от года (от 0.68 до 1.15), но остается довольно высоким, что обусловлено бидоминантностью яруса.

Во 2-м ярусе в разные годы было отмечено от 9 до 27 видов водорослей, по видовому составу и биомассе преобладают *Rhodophyta*. Состав доминантов остается постоянным: доминирует либо *Odonthalia dentata*, либо *Phycodryis rubens*, в состав субдоминантов входят *Fimbriifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus*. Межгодовые различия в числе видов образуются преимущественно за счет редких видов. Доля яруса в общей биомассе фитопланктона составляет от 0.3 до 2.5 % в разные годы. *ИВР*, как правило, достигает высоких значений — от 1.22 до 2.21. Более низкое значение *ИВР* наблюдалось только в 1998 г. (0.81), поскольку большинство типичных представителей яруса имели ничтожно малую биомассу. Тем не менее даже в исключительных случаях *ИВР* 2-го яруса составляет сравнительно высокую величину.

3-й ярус представлен корковыми водорослями — *Hildenbrandtia rubra* и видами *Corallinaceae*, биомасса которых не определялась.

Характерна сингузия эпифитов, приуроченная преимущественно к черешкам ламинариевых водорослей. В сингузии отмечено от 11 до 25 видов. Преобладают факультативные эпифиты, т. е. те же виды, которые растут на грунте и характерны для 1-го и 2-го ярусов. Состав доминантов (по биомассе) остается сравнительно стабильным: доминируют в различные годы либо *Laminaria saccharina* и *Palmaria palmata* вместе, либо один из этих видов, в этом случае обычно другой вид является субдоминантом. Интересно отметить, что *P. palmata* — типичный литофит, однако в

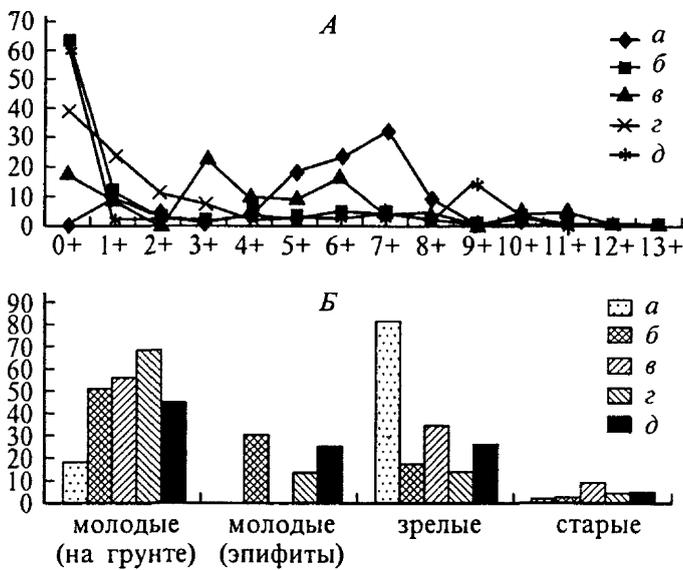


Рис. 3. Возрастная структура популяции *Laminaria digitata* в фитоценозе.

Годы наблюдений: а — 1994, б — 1995, в — 1996, з — 1997, д — 1998. По осям абсцисс: А — возраст, годы; Б — возрастные группы. По осям ординат — доля, %.

данном сообществе пальмария развивается преимущественно эпифитно и при этом достигает более крупных размеров (до 50 см выс.) и большей биомассы, чем на грунте. Более низкая, но также заметная биомасса отмечена у *Laminaria digitata*, *Phycodrys rubens* и *Odonthalia dentata*. В синузии всегда присутствует практически неизменный состав мелких и микроскопических облигатных эпифитов и эндофитов: *Audouinella efflorescens*, *Rhodochorton spetsbergense*, *Spongomorpha aeruginosa*, *Gononema aecidioides*, *Litosiphon filiformis* и *Stictyosiphon curta*. Межгодовые различия в числе видов, входящих в синузию эпифитов, складываются главным образом за счет факультативных эпифитов. Эпифиты присутствуют в сообществе всегда, доля синузии в биомассе всего фитоценоза составляет от 1 до 4.5 %, однако постоянные изменения в количественном соотношении факультативных эпифитов отражаются на колебаниях ИВП синузии. В тех случаях, когда наблюдалось количественное преобладание одного из видов среди эпифитов, ИВП составлял незначительную величину (от 0.2 до 0.5). Но если несколько видов эпифитов имели сопоставимую биомассу, то ИВП синузии становился довольно высоким (в 1998 г. ИВП = 1.96).

Популяция *Laminaria digitata*. Биомасса этого вида в различные годы составляет от 51.2 до 68.9 %, а плотность — от 22.6 до 46.3 % от общих биомассы и плотности всех ламинариевых. За период исследований кривые возрастной структуры популяции *L. digitata* имеют различную конфигурацию, но всегда в популяции присутствуют растения практически всех возрастов (рис. 3, А), характерных для беломорских популяций данного вида (Макаров, Шошина, 1998). Максимальный возраст (13+ лет) отмечен в 1995 г., преимущественно растения этого вида доживают до 9—11 лет. Спороношение начинается с возраста 5+ лет, и в дальнейшем растение может спороносить до конца жизни. К молодым возрастным группам можно отнести растения возрастов 0+—4+ лет, к зрелым — растения возрастов 5+—9+ лет, к старым — 10+—13+ лет. В отдельные годы растения возраста 0+ лет были обнаружены в очень небольших количествах либо отсутствовали полностью (рис. 3, А). Но поскольку пополнение обеспечивается не одним поколением, а генерациями ближайших 5 лет и группа молодых растений в популяции всегда обильна, длительное существование популяции вида *L. digitata* возможно без ежегодного появления проростков (рис. 3, Б). Часть молодых растений селится на черешках старых слоевищ

ламинарий (рис. 3, Б), которые, отмирая, не дают завершить цикла развития эпифитам. В то же время, по нашим данным, ежегодно более половины молодых растений отмечено растущими непосредственно на грунте (рис. 3, Б). Таким образом, несмотря на неизбежную элиминацию молодых эпифитирующих растений этого вида, данная популяция не испытывает недостатка в растениях подроста.

Частотное распределение растений ценопопуляции *Laminaria digitata* по размерным группам показывает, что наиболее обильными являются группы растений небольших размеров (до 1 м дл.), при этом в большей или меньшей степени всегда присутствуют группы растений более крупных размеров. Самые крупные растения превышают 5 м дл. (рис. 4, А). Плотность поселения пологовых растений в различные годы составляет в среднем от 4.2 до 8.5 экз./м² (табл. 2).

Популяция *Laminaria saccharina*. Биомасса этого вида в различные годы составляет 27.6—48.8 %, а плотность — 50.0—72.0 % от общей биомассы и плотности всех ламинариевых водорослей. За период исследований в популяции всегда присутствуют возрастные группы от 0+ до 3+ лет (рис. 5). Максимальный возраст (5+ лет) отмечен в 1995 г., преимущественно растения этого вида доживают до 3 лет. Известно, что *L. saccharina* в Белом море приступает к размножению в конце первого года жизни (Макаров, 1979; Шошина, Макаров, 1995; Макаров, Шошина, 1998). В нашем материале растения со спороносными пятнами встречались преимущественно с возраста 2+ лет, реже 1+ лет. В дальнейшем растение может спороносить до конца жизни. К молодым возрастным группам этого вида относятся растения возраста 0+ лет, к зрелым — 1+ и 2+ лет, к старым — с возраста 3+ по 5+ лет. В популяции, как правило, преобладают молодые, т. е. сеголетние, растения (рис. 5). Это объясняется стратегией жизни вида *L. saccharina*, который имеет относительно короткий цикл развития. Поскольку пополнение обеспечивается за счет поколения только одного года, популяция *L. saccharina* ежегодно производит достаточное количество проростков для нормального длительного существования популяции. В течение первого года жизни проростки подвергаются значительной элиминации. От степени выживания проростков в предыдущий год зависит количество растений возраста 1+ лет в популяции. Элиминация среди зрелых растений менее выражена, поэтому в популяции всегда сохраняется достаточное количество зрелых спороносных водорослей.

Часто растения этого вида поселяются эпифитно, причем подавляющее большинство эпифитов относится к возрастной группе 0+ лет. В то же время нередко как эпифиты были отмечены растения возрастов 1+ и 2+ лет и даже старые растения возраста 3+ лет. Дело в том, что рассматриваемое нами сообщество представляет собой двухвидовые заросли. Поэтому эпифиты могут поселяться не только на старых растениях *Laminaria saccharina*, но и на зрелых и старых растениях *L. digitata*. Проростки *L. saccharina*, поселившись на растениях *L. digitata* возрастов 7+—9+ лет, успевают не только дорасти до зрелости, произвести выброс большого количества спор, но также и естественным образом отмереть. Таким образом, в местах, где сосуществуют два вида *Laminaria*, эпифитирующие растения *L. saccharina* не всегда выпадают из жизни локальной популяции.

Размерная структура популяции *L. saccharina* аналогична размерной структуре популяции *L. digitata*: также преобладают растения мелких размеров и в то же время всегда представлены группы растений более крупных размеров, самые крупные особи могут достигать более 5 м общей длины (рис. 4). Плотность поселения пологовых растений *L. saccharina* в различные годы составляет от 6.7 до 13.4 экз./м² (табл. 2).

Таким образом, многолетние наблюдения за фитоценозом *Laminaria digitata* + *L. saccharina* — *Odonthalia dentata* + *Phycodrys rubens* показали, что наиболее консервативным остается физиономический облик сообщества и состав характерных видов. Помимо 2 доминантов — *Laminaria digitata* и *L. saccharina* — облик сообщества формируют многолетние виды *Desmarestia aculeata*, *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Coccotylus truncatus*, *Euthora cristata*, *Ptilota plumosa*, *Ahnfeltia plicata*, *Polysiphonia arctica*, *Rhodomela confervoides* и

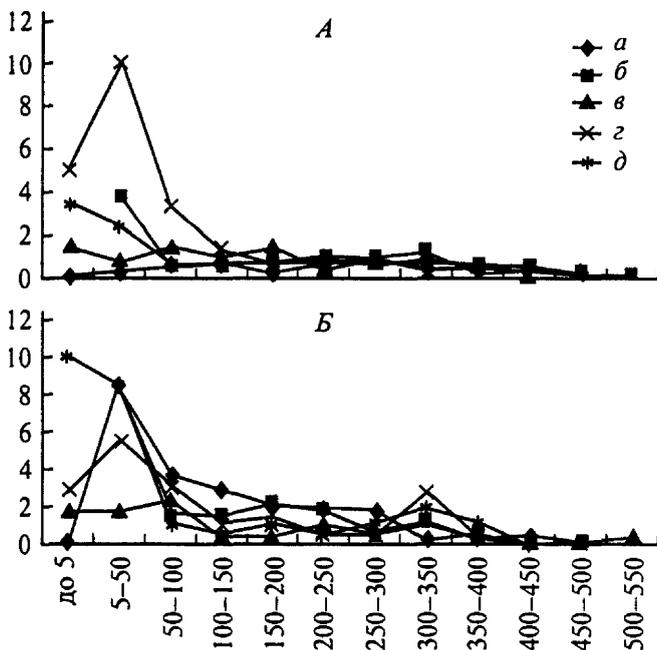


Рис. 4. Размерная структура популяций *Laminaria digitata* (А) и *L. saccharina* (Б) в фитоценозе.
 Годы наблюдений: а — 1994, б — 1995, в — 1996, г — 1997, д — 1998. По осям абсцисс — размерные группы, см; по осям ординат — плотность поселения, экз./м².

однолетние и сезонные формы — *Ulvaria obscura*, *Chaetomorpha melagonium*, эктокарповые, *Pantoneura baerii*, *Scagelia pylaisaei*, *Porphyra abyssicola*, *Audouinella efflorescens*. Всегда присутствует ярус многолетних корковых водорослей (хотя они не всегда были зарегистрированы коллекторами по техническим причинам). Характерны такие эпифиты черешков ламинариевых водорослей, как *Palmaria palmata*, *Laminariocolax tomentosoides*, *Audouinella efflorescens*, виды родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. На старых пластинах *Laminaria saccharina* обычно растут эпифит *Litosiphon filiformis* и эндофит *Gononema aecidioides*. По краям лопастей старых растений *Laminaria digitata* эпифитирует *Stictyosiphon curta*.

Наиболее подвержены межгодовым колебаниям количественные характеристики сообщества. Вариации общего числа видов и видовой насыщенности можно объяснить как естественными причинами, так и неизбежной погрешностью при отборе проб. Тем не менее можно считать, что сообщество включает около 20—30 видов

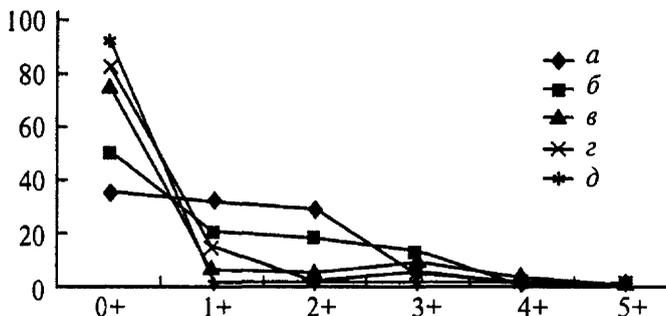


Рис. 5. Возрастная структура популяции *Laminaria saccharina* в фитоценозе.

Годы наблюдений: а — 1994, б — 1995, в — 1996, г — 1997, д — 1998. По оси абсцисс — возраст, годы; по оси ординат — доля, %

макроводорослей, видовая насыщенность составляет 10—15 видов/м². Биомасса сообщества, как и биомасса доминантов, год от года изменяется незначительно, зато биомасса сопутствующих видов может изменяться в несколько раз, а иногда и в несколько десятков раз.

ИВР благодаря бидоминантности данного сообщества в разные годы составляет величины, близкие к единице. Однако мы считаем, что этого общего для всего сообщества показателя недостаточно, поскольку затушевывается роль многих характерных видов, имеющих значительно меньшую биомассу по сравнению с биомассой ламинариевых. С целью наилучшего понимания структуры сообщества и изменений, происходящих на уровне субдоминантов, редких и случайных видов, мы сочли нужным использовать *ИВР* различных ярусов. *ИВР* 1-го яруса, как и *ИВР* всего фитоценоза, составляет величину, близкую к единице. *ИВР* 2-го яруса всегда выше и обычно составляет величину от 1 до 2 и более. Это обусловлено тем, что данная группировка всегда полидоминантна и содержит от 3 до 8 видов, имеющих значимую биомассу. Группировка эпифитов также богата видами, как и 2-й ярус, но при этом *ИВР* эпифитов обычно невысокий благодаря моно- или олигодоминантности синузии. Эпифиты, имеющие большие биомассы, являются факультативными эпифитами; и, следовательно, в качественном и количественном составе синузии эпифитов есть большой элемент случайности, что отражается в значительных вариациях *ИВР*. Но в то же время эпифиты присутствуют в сообществе всегда, поскольку в нем всегда имеется большое количество видов с многолетними талломами, которые и подвергаются обрастанию.

Для доминантов фитоценоза — *Laminaria digitata* и *L. saccharina* — характерно устойчивое сосуществование. Один вид доминирует по биомассе, другой — по плотности поселения. Обе популяции ежегодно содержат растения всех возрастных групп, характерных для беломорских ламинарий, что обеспечивает их многолетнюю стабильность. Кроме того, нами отмечен факт положительного межвидового взаимодействия. Черешки зрелых и старых растений *L. digitata* предоставляют дополнительную экологическую нишу для *L. saccharina*.

Полученные результаты показывают, что межгодовые изменения в климаксом фитоценозе незначительны, они не отражаются на его структуре и, следовательно, свидетельствуют о стабильности фитоценоза во времени.

В настоящее время нельзя с точностью утверждать, что именно определяет многолетнюю динамику в развитии бентоса. Указывается, например, что межгодовые колебания в развитии сообществ водорослей связаны с межгодовыми изменениями температуры, имеющими характер чередования «теплых» и «холодных» лет (Возжинская, 1996). Но гидрометеоусловия определяются не только температурой, а целым комплексом факторов, каждый из которых действует на биоту как сам по себе, так и в различных комбинациях с другими факторами. Поэтому в полевых условиях далеко не всегда можно проследить, как каждый из факторов влияет на состояние сообщества, и установить, какой именно фактор явился основной причиной изменения в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 46 с.

Макаров В. Н. Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море // III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу: Тез. докл. (Севастополь, октябрь, 1979 г.). Киев, 1979. С. 86—87.

Макаров В. Н., Шошина Е. В. Спороношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998. С. 40—52.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Чугайнова В. А., Коренникова С. П. Экологические условия марикультуры ламинарии сахаристой в Белом море // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 1. С. 57—61.

Северное отделение

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

Получено 1 XII 1999

SUMMARY

During the period of 1994—1998 the *Laminaria digitata* + *L. saccharina* — *Odonthalia dentata* + *Phycodrys rubens* phytocoenosis located at the depth of 6—7 m in the region of the Solovetskiye Islands was investigated. The ranges of interannual fluctuations of 10 characteristics of the phytocoenosis are determined, including the species composition, the number of species, species richness, value of the total biomass and those of isolated species, indexes of species diversity of the whole phytocoenosis and its components, density and size-age structure of kept populations. It is found that the interannual changes in the studied climax phytocoenosis are minute, which testifies to the stability of the phytocoenosis in time.

УДК 581.526.3(285.2)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 5

© М. Г. Азовский

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ГИДРОФИТОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

M. G. AZOVSKY. ADDITION TO THE FLORA OF HYDROPHYTES OF THE BAIKAL LAKE

На основании гербарных образцов и литературных сведений приведены 34 вида высших водных растений, уточняющие состав флоры гидрофитов оз. Байкал. Для каждого растения указывается глубина произрастания в озере, сообщаются данные о его распространении в пределах Байкала. С учетом ранее опубликованных сведений в настоящее время на открытых побережьях, в заливах, губах, бухтах, в устьях рек, впадающих в Байкал, в водоемах прибрежно-соровой зоны озера установлено 79 видов и 1 разновидность из 27 семейств. Флора Байкала представлена мохообразными — 15 видов и 1 разновидность, плаунообразными — 1 и цветковыми растениями — 63 вида.

Ключевые слова: оз. Байкал, флора, высшие водные растения, гидрофиты.

За период, прошедший после опубликования списка гидрофитов оз. Байкал (Азовский и др., 1983), в прибрежно-соровой зоне Байкала¹ и в устьях рек, впадающих в него, автором и другими ботаниками были обнаружены новые для озера растения. Новинки для Байкала были выявлены нами также после критического просмотра байкальских гербарных образцов из родов *Batrachium* и *Myriophyllum* (в понимании С. А. Тимохиной (1993) и Н. В. Власовой (1996)). На основе этих материалов и ряда литературных источников (Мейер, 1930; Дягилев, 1936; Бардунов, 1961, 1969; Попов, Бусик, 1966; Егорова, Сипливинский, 1970; Коряков и др., 1977; Гранина, 1981, 1992; Кашина, 1988; Ханминчун, 1988; Волобаев, 1991; Иванова, 1991; Флора..., 1991; Иванова, Азовский, 1998; Азовский и др., 1999) составлен список 34 видов высших водных растений озера, которые не приводились для него в первом сообщении (Азовский и др., 1983). Под высшими водными растениями мы

¹ Под прибрежно-соровой зоной мы понимаем отдельные районы побережья, на которых в результате экогеодинамических процессов появились полностью отчлененные от Байкала или связанные с ним небольшими протоками изолированные участки озера. Нами учитывалась только флора последних, имеющих водный обмен с Байкалом.