

- Hustedt F. Atlas der Diatomaceen-Kunde // A. Schmidt. Atlas der Diatomaceen-Kunde. Leipzig, 1920—1921. Pls 321—327, 337—344.
- Hustedt F. Die Kiselalgen Deutschlands, Österreich und der Schweiz // L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 1930. Vol. 7. N 1. S. 1—920.
- Ikari J. On the formation of auxospores and resting spores of *Chaetoceros teres* Cleve // Bot. Mag., Tokyo. 1921. Vol. 35. N 420. P. 222—227.
- Ikari J. On some *Chaetoceras* of Japan. II // Bot. Mag., Tokyo. 1928. Vol. 42. N 497. P. 247—262.
- Makarova I. V. An electron microscopy study of some *Chaetoceros* (Bacillariophyta) species // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 49—52.
- Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p.
- Okuno H. Electron microscopical study on antarctic diatoms (1) // J. Japan. Bot. 1951. Vol. 26. N 10. P. 305—310.
- Okuno H. Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. XIV. Observation on the genus *Chaetoceros* // Bot. Mag., Tokyo. 1956. Vol. 69 (814). P. 186—200.
- Orlova T. Y. Aperture formation in the diatom genus *Chaetoceros* // Proc. 10th Intern. Diat. Symp. (Ed. H. Simola). Koeltz; Koenigstein, 1990. P. 111—116.
- Peragallo H., Peragallo M. Les Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins / Ed. by J. Tempere. Texte, 1897—1908. 493 p.
- Ricard M. Atlas du phytoplancton marin. Vol. II: Diatomophycées. Paris, 1987. 297 p.
- Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bibl. Phycol. 1988. Vol. 79. 196 p.

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 IX 1999

SUMMARY

Four species of the genus *Chaetoceros* Ehr.: *C. ingolfianus* and *C. karianus* (section *Brevicatenata*), *C. mitra* (section *Di cladia*), *C. teres* (section *Cylindrica*) from the White, Barents, Kara, Laptev and Chukchi seas have been studied using the scanning electron microscopy (SEM). New information on the morphology of frustules is present. Since the SEM data on the fine structure of valves and setae are lacking in literature, the emended diagnoses of these species were compiled. Some aspects of morphology and taxonomy of the four species are discussed.

УДК 581.55 (268.46)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© Т. А. Михайлова

ФОРМИРОВАНИЕ ЛАМИНАРИЕВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ВНЕСЕННОМ КАМЕНИСТОМ СУБСТРАТЕ В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. FORMATION OF THE LAMINARIAN PHYTOCOENOSES ON THE INTRODUCED STONY SUBSTRATE IN THE WHITE SEA

Изучен процесс формирования фитоценозов ламинариевых при колонизации внесенного каменистого субстрата в Белом море. Исследование проводилось в районе Соловецких о-вов в течение 1993—1998 гг. на 3 экспериментальных площадках на глубинах 2, 5 и 10 м, в поясе, занятом ассоциацией *Laminaria saccharina* + *L. digitata*. Установлено, что в процессе колонизации субстрата отсутствует фаза неламинариевых сообществ. Среди первопоселенцев на всех глубинах доминирует *Laminaria saccharina*, субдоминантами могут быть *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*, которые через 2 года полностью или частично исчезают из фитоценоза и единственным доминантом остается *Laminaria saccharina*. Состав сопутствующих видов и структура фитоценоза формируются в течение 2—4-летнего периода. Вид *L. digitata* появляется только через 5 лет. На глубинах 2—7 м, где располагаются бидоминантные сообщества *L. digitata* + *L. saccharina*, формирование фитоценоза включает 3 стадии и длится не менее 10 лет. На глубинах 8—10 м, где развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina*, фитоценоз формируется за 5 лет. Последователь-

ность заселения нового субстрата в Белом море обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов и аналогична большому числу примеров реколонизации в сообществах ламинариевых после катастрофических нарушений.

Ключевые слова: ламинариевые, фитоценоз, формирование, структура, виды-оппортунисты, колонизация, новый субстрат, Белое море.

В последние десятилетия промысловые скопления ламинариевых водорослей в Белом море сократились за счет сужения ламинариевого пояса и уменьшения плотности зарослей, которые в свою очередь обусловлены уменьшением количества твердого субстрата. Это вызвано как естественными процессами заиления дна, так и последствиями промысла с использованием драг (Макаров, Коренников, 1980). Такой способ промысла применялся в Белом море вплоть до 1990-х гг., что привело к нарушению биотопа. Большое количество каменистого субстрата либо изымалось из моря, либо сгребалось в валы, обуславливая образование обширных пространств мягких грунтов. В некоторых районах моря такое изменение мезорельефа дна и исчезновение зарослей приводит к подвижкам мягких грунтов и усилению процессов заиления.

Восстановить прибрежные экосистемы и сырьевую базу ламинариевых Белого моря можно, возвращая каменистый субстрат в места исчезнувших или разреженных зарослей водорослей. Предварительные опыты свидетельствуют о быстром нарастании биомассы на новом субстрате (Коренников, Каплицин, 1987; Михайлова, 1999) и, следовательно, о возможности значительного увеличения запасов ламинариевых водорослей. Подобные данные открывают перспективу крупномасштабного создания новых ламинариевых сообществ. В связи с этим важно изучить, насколько вновь формирующиеся сообщества будут соответствовать естественным и не будет ли тем самым нарушена экосистема моря.

Исследования, посвященные колонизации водорослями нового субстрата, крайне немногочисленны. Вопрос формирования морских сообществ затрагивался в связи с проблемами обрастания и создания искусственных рифов, при этом ведущее место в исследованиях отводилось гидробионтам животного происхождения. В одной из немногочисленных работ, посвященных структуре и развитию фитоценозов водорослей, выявлены значительные структурные и функциональные различия между сообществами водорослей естественных и внесенных субстратов в Черном море и делается вывод, что для формирования зрелого фитоценоза недостаточно даже 10-летнего периода (Еременко, Миничева, 1987).

Формирование сообществ ламинариевых изучалось в связи с реколонизацией после катастрофических нарушений, вызванных воздействием сильных штормов (Dayton, 1975; Cowen et al., 1982; Dayton et al., 1984; Hoffmann et al., 1984; Ojeda Santelices, 1984; Kennelly, 1987a, b, c; Gunnaarsson, 1991), истиранием грунта льдом (Gunnarsson, 1991), выеданием водорослей фитофагами (Leighton et al., 1966; Jones, Kain, 1967; Paine, Vadas, 1969; Pearse, Hines, 1979; Ayling, 1981; Cowen et al., 1982; Kennelly, 1983; Noro et al., 1983; Duggins, 1980; Oshurkov, Ivanjushina, 1993) или воздействием тотального промысла (Kitching, 1941; Svendsen, 1972; Kain, 1975; Reed, Foster, 1984; Smith, 1986; Engel, 1990; Sivertsen, 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). По Белому морю имеются отдельные сведения о восстановлении водорослевых сообществ в процессе реколонизации после промысла, на основании которых считается, что восстановление происходит за 2—4 года (Денисов, Денисова, 1979; Возжинская, 1982; Анцулевич и др., 1990).

Материал и методика

Наблюдения проводили в 1993—1998 гг. в Белом море на 10 экспериментальных участках с внесенным субстратом. Наиболее полно закономерности формирования сообществ ламинариевых водорослей прослеживаются в экспериментах № 1, 2 и 5, которые проводились в районе Соловецких о-вов (пролив Печавовская Салма) на

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м²) в ламинариевом фитоценозе из эксперимента № 2

Возраст фитоценоза	1 год	2 года	3 года	4 года
Годы наблюдений	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	6	3	3
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Cladophora rupestris</i>	+			+
<i>Chaetomorpha melagonium</i>			+	+
<i>Acrosiphonia flagellata</i>	+	1.2 ± 1.2		
<i>A. incurva</i> Kjellm.		+		
<i>Spongomorpha aeruginosa</i>		+		+
<i>Monostroma grevillei</i>			+	
<i>Enteromorpha prolifera</i>		+		+
<i>Ulvaria obscura</i>	0.1 ± 0.0	+	0.7 ± 0.7	9.4 ± 9.3
<i>Phaeophyta</i>				
<i>Pilayella varia</i>		28.9 ± 26.5		0.9 ± 0.6
<i>P. litoralis</i>		13.1 ± 10.7		0.7 ± 0.7
<i>Ectocarpus confervoides</i>		13.1 ± 10.7		0.1 ± 0.1
<i>E. fasciculatus</i>				0.7 ± 0.6
<i>E. siliculosus</i>		13.1 ± 10.7		0.9 ± 0.6
<i>E. hiemalis</i>				0.7 ± 0.6
<i>Ralfsia verrucosa</i> Aresch.				+
<i>Chordaria flagelliformis</i>		1.2 ± 1.2		+
<i>Haplospora globosa</i>		+		+
<i>Sphacelaria plumosa</i>		+		18.0 ± 17.0
<i>Scytosiphon lomentaria</i>		+		
<i>Litosiphon filiformis</i>			+	+
<i>Stictyosiphon tortilis</i>		2.3 ± 2.3		+
<i>Dictyosiphon hyppuroides</i> (Lyngb.) Kütz				0.1 ± 0.1
<i>D. chordaria</i>		0.4 ± 0.4		
<i>Desmarestia aculeata</i>	+	137.6 ± 116.1	0.8 ± 0.8	1065.3 ± 785.1

<i>Dictyosiphon chordaria</i> Aresch.	0.9 ± 0.9
<i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamour.	412.2 ± 284.3
<i>D. viridis</i> (Müll.) Lamour.	+
<i>Saccorhiza dermatodea</i> (De la Pyl.) J. Ag.	+
<i>Chorda tomentosa</i> Lyngb.	10.3 ± 10.3
<i>Laminaria digitata</i> (Huds.) Lamour.	2123 ± 1220.1
<i>L. saccharina</i> (L.) Lamour.	2874.2 ± 2518.5
<i>Alaria esculenta</i> (L.) Grev.	526.5 ± 524.8
<i>Fucus distichus</i> L.	2.1 ± 2.1
<i>F. serratus</i> L.	0.7 ± 0.7
<i>F. vesiculosus</i> L.	13.1 ± 10.4

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> (Lepech.) Hansen	1.5 ± 1.5
<i>Coccotylus truncatus</i> Wynne et Heine	2.7 ± 2.7
<i>Palmaria palmata</i> (L.) Kuntze	386.7 ± 385.2
<i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry	
<i>Ceramium circinatum</i> (Kütz.) J. Ag.	2.9 ± 2.7
<i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.	
<i>Ptilota plumosa</i> (L.) Ag.	4.2 ± 2.1
<i>Pantoneura baerii</i> (P. et R.) Kyl.	+
<i>Phycodrys rubens</i> (L.) Batt.	16.4 ± 15.0
<i>Polysiphonia urceolata</i> (Lightf.) Grev.	5.7 ± 2.8
<i>P. arctica</i> J. Ag.	+
<i>P. nigrescens</i> (Smith) Grev.	+
<i>Rhodomela confervoides</i> (Huds.) Silva	3.6 ± 3.6
<i>Odonthalia dentata</i> (L.) Lyngb.	40.5 ± 15.6

Биомасса фитоценоза	6496.6 ± 3555.7
Число видов	51
Видовая насыщенность	31 ± 4.6
ИВР	1.69 ± 0.16

+	1.5 ± 1.1	1.3 ± 0.7	101.3 ± 58.9
146.7 ± 146.7			
7866.7 ± 3806.1	28402.6 ± 13381.5	33016.8 ± 2660.9	52463.1 ± 4294.3
	56.0 ± 56.0	3.3 ± 3.3	
	4.6 ± 4.6		
	1.0 ± 1.0	+	
		+	
		+	
	+		1.9 ± 1.7
	+		
	+	103.3 ± 96.4	54.7 ± 39.8
		0.7 ± 0.7	
+	+		0.9 ± 0.9
	2.6 ± 2.6		+
	+		
	+		
	1.2 ± 1.1		
+	+	+	+
	0.7 ± 0.6		
	+	+	43.5 ± 42.3
	+	14.7 ± 12.7	0.5 ± 0.5
8026.9 ± 3963.7	28490.7 ± 13371.0	33151.8 ± 2661.4	52866.8 ± 4280.2
8	31	19	17
4 ± 1.0	10.8 ± 3.8	12.3 ± 2.7	9.7 ± 1.7
0.07 ± 0.07	0.25 ± 0.19	0.04 ± 0.03	0.07 ± 0.03

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м²) в ламинариевом фитоценозе из эксперимента № 2

Возраст фитоценоза	1 год	2 года	3 года	4 года
Годы наблюдений	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	6	3	3
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Cladophora rupestris</i>	+			+
<i>Chaetomorpha melagonium</i>			+	+
<i>Acrosiphonia flagellata</i>	+	1.2 ± 1.2		
<i>A. incurva</i> Kjellm.		+		
<i>Spongomorpha aeruginosa</i>		+		+
<i>Monostroma grevillei</i>			+	
<i>Enteromorpha prolifera</i>		+		+
<i>Ulvaria obscura</i>	0.1 ± 0.0	+	0.7 ± 0.7	9.4 ± 9.3
<i>Phaeophyta</i>				
<i>Pilayella varia</i>		28.9 ± 26.5		0.9 ± 0.6
<i>P. litoralis</i>		13.1 ± 10.7		0.7 ± 0.7
<i>Ectocarpus confervoides</i>		13.1 ± 10.7		0.1 ± 0.1
<i>E. fasciculatus</i>				0.7 ± 0.6
<i>E. siliculosus</i>		13.1 ± 10.7		0.9 ± 0.6
<i>E. hiemalis</i>				0.7 ± 0.6
<i>Ralfsia verrucosa</i> Aresch.				+
<i>Chordaria flagelliformis</i>		1.2 ± 1.2		
<i>Haplospora globosa</i>		+		+
<i>Sphacelaria plumosa</i>		+		18.0 ± 17.0
<i>Scytosiphon lomentaria</i>		+		
<i>Litosiphon filiformis</i>			+	+
<i>Stictyosiphon tortilis</i>		2.3 ± 2.3		+
<i>Dictyosiphon hyppuroides</i> (Lyngb.) Kütz				0.1 ± 0.1
<i>D. chordaria</i>		0.4 ± 0.4		
<i>Desmarestia aculeata</i>	+	137.6 ± 116.1	0.8 ± 0.8	1065.3 ± 785.1

<i>Saccorhiza dermatodea</i>	140.0 ± 80.8
<i>Chorda filum</i> (L.) Lamour.	+
<i>Laminaria saccharina</i>	1120.0 ± 145.7
<i>Alaria esculenta</i>	116.7 ± 116.7
<i>Fucus</i> sp.	

Rhodophyta

<i>Audouinella efflorescens</i>	
<i>Hildenbrandtia rubra</i>	
<i>Corallinaceae</i> Lamour.	
<i>Euthora cristata</i>	
<i>Cystoclonium purpureum</i>	
<i>Fimbrifolium dichotomum</i>	
<i>Coccotylus truncatus</i>	
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Huds.) Fries	
<i>Palmaria palmata</i>	
<i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry	
<i>Ceramium circinatum</i>	
<i>Ptilota plumosa</i>	
<i>Pantoneura baerii</i>	
<i>Phycodrys rubens</i>	
<i>Polysiphonia urceolata</i>	
<i>P. arctica</i>	+
<i>P. nigrescens</i>	
<i>Rhodomela confervoides</i>	+
<i>Odonthalia dentata</i>	

Биомасса фитоценоза	1376.9 ± 153.0
Число видов	10
Видовая насыщенность	6.0 ± 0.6
ИВР	0.68 ± 0.10

13029.3 ± 5423.0 54.8 ± 39.3 +	7869.0 ± 2089.7 82.0 ± 55.6 2.8 ± 1.7	16992.4 ± 1538.1 +
+	+	+
+	+	0.9 ± 0.6
+	+	1.4 ± 1.3
+	+	24.0 ± 2.3
+		19.3 ± 18.3
+	+	+
0.1 ± 0.1	0.8 ± 0.6	+
+		94.7 ± 24.7
+		1.4 ± 1.3
+	+	42.7 ± 15.4
9.5 ± 7.8	3.3 ± 2.4	+
+		1.3 ± 0.7
0.1 ± 0.1	1.5 ± 0.5	
0.4 ± 0.3	+	1.0 ± 0.6
+	0.4 ± 0.3	94.7 ± 33.4
13305.2 ± 5557.7 33 12.0 ± 2.0 0.16 ± 0.05	7961.6 ± 2038.3 19 13.7 ± 1.8 0.13 ± 0.09	18370.9 ± 2265.3 35 26.0 ± 3.6 0.42 ± 0.12

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м²) в ламинариевом фитоценозе из эксперимента № 5 и в контрольном фитоценозе

Фитоценоз	Контрольный	Экспериментальный				
Возраст фитоценоза		2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Годы наблюдений	1997	1994	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	?	3	3	3	3
<i>Chlorophyta</i>						
<i>Cladophora rupestris</i>	+		+		+	
<i>Chaetomorpha melagonium</i>	+					
<i>Acrosiphonia arcta</i>	+					
<i>A. flagellata</i>					0.1 ± 0.1	
<i>Spongomorpha aeruginosa</i>					+	
<i>Phaeophyta</i>						
<i>Pilayella littoralis</i>	0.1 ± 0.1				+	
<i>Ectocarpus confervoides</i>	0.1 ± 0.1				0.4 ± 0.4	
<i>E. fasciculatus</i>					+	
<i>E. penicillatus</i> (Ag.) Kjellm.	0.1 ± 0.1					
<i>Haplospora globosa</i>	+					
<i>Sphacelaria arctica</i> Harv.	+					
<i>S. plumosa</i>	0.1 ± 0.1		0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	+
<i>Stictyosiphon tortilis</i>	+				+	
<i>Desmarestia aculeata</i>	3.2 ± 2.8		36.7 ± 16.9	293.5 ± 293.3	82.6 ± 48.2	52.3 ± 30.6
<i>D. viridis</i>	0.1 ± 0.1					+
<i>Laminaria digitata</i>	62.9 ± 62.9				0.3 ± 0.3	
<i>L. saccharina</i>	1013.9 ± 179.1	489.4	2418.0 ± 971.0	1070.8 ± 173.4	1407.0 ± 416.0	2195.0 ± 1688.0
<i>Fucus vesiculosus</i>			1.7 ± 1.7		0.5 ± 0.5	
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis			+			

<i>Rhodophyta</i>		
<i>Audouinella efflorescens</i>	+	
<i>A. purpurea</i> (Lightf.) Woelkerling		
<i>Hildenbrandtia rubra</i>	0.1 ± 0.0	
<i>Corallinaceae</i> Lamour.	+	
<i>Corallina officinalis</i>		
<i>Euthora cristata</i>	0.6 ± 0.3	
<i>Fimbrifolium dichotomum</i>	0.2 ± 0.1	
<i>Coccotylus truncatus</i>	0.2 ± 0.1	
<i>Ahnfeltia plicata</i>		
<i>Palmaria palmata</i>	+	
<i>Scagelia pylaisaei</i> (Mont.) Wynne	+	
<i>Ceramium circinatum</i>		
<i>Ptilota plumosa</i>	0.1 ± 0.1	0.7
<i>Pantoneura baerii</i>	0.1 ± 0.1	
<i>Phycodrys rubens</i>	0.4 ± 0.3	5.0
<i>Polysiphonia arctica</i>	1.0 ± 0.8	26.0
<i>P. nigrescens</i>	+	
<i>Rhodomela confervoides</i>	0.1 ± 0.1	
<i>Odonthalia dentata</i>	6.8 ± 2.4	11.0
Биомасса фитоценоза	1090.1 ± 134.6	532.1
Число видов	29	5
Видовая насыщенность	19.3 ± 0.3	
ИВР	0.36 ± 0.25	0.52

	.		+	+
		0.1 ± 0.1		
		0.1 ± 0.1		+
		0.1 ± 0.1		
	0.7 ± 0.7		0.8 ± 0.6	
	0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.4	
	0.7 ± 0.6		0.9 ± 0.8	2.3 ± 2.3
	11.7 ± 11.7			
			+	+
	+	0.1 ± 0.1		
	10.0 ± 5.7	0.3 ± 0.1	0.9 ± 0.8	0.2 ± 0.2
	0.1 ± 0.0		0.7 ± 0.5	+
	5.0 ± 2.9	0.8 ± 0.6	1.0 ± 0.4	1.5 ± 1.3
	0.1 ± 0.0	6.8 ± 6.6	1.8 ± 1.6	0.7 ± 0.7
			0.1 ± 0.1	
			+	
	6.7 ± 3.3	9.3 ± 4.8	4.8 ± 2.4	27.0 ± 17.6
	2491.7 ± 1001.8	1382.4 ± 252.4	1502.6 ± 429.7	2279.0 ± 1703.0
	16	12	24	13
	12.0 ± 2.1	6.7 ± 2.8	15.7 ± 1.7	7.7 ± 2.7
	0.25 ± 0.08	0.42 ± 0.37	0.35 ± 0.16	0.40 ± 0.18

глубинах 2, 5 и 10 м соответственно, в пределах ламинариевоя пояса. Экспериментальные полигоны площадью 75—100 м² размещали на свободных от растительности участках дна. В качестве субстрата использовали камни 15—30 см в диам., взятые из верхней литорали и супралиторали. Субстрат вносили в летний период. Плотность распределения камней составляла 3—8 шт./м². Эксперименты № 1 и 2 проводили в проливе между о-вами Сенные Луды. Контрольным в обоих экспериментах служило одно сообщество, расположенное на глубине 3—4 м (табл. 1, 2). Пробы в новых фитоценозах отбирали в июле 1995—1998 гг., в контроле — в июле 1996 г. Данные по первым 2 годам развития сообществ в этих экспериментах опубликованы (Михайлова, 1999). Несоответствие значений биомасс здесь и в предыдущей статье объясняется тем, что в настоящей работе применяли иную методику пересчета биомасс. Эксперимент № 5 проводили около о-ва Песья Луда. Контрольным для нового фитоценоза было естественное сообщество, расположенное рядом с экспериментальным полигоном и на одной с ним глубине (табл. 3). Пробы в новом фитоценозе отбирали в июле—августе 1994—1998 гг., в контроле — в июле 1997 г. Данные по 1-му году развития сообщества на новом субстрате отсутствуют, по 2-му году (1994 г.) получены Н. А. Ковальчуком (БИН РАН). Остальные наблюдения проведены автором. Отбор проб осуществляли в 3—6-кратной повторности водолазным способом с использованием мерных рамок 1 м² и (или) 0.25 м².

Соленость в районе исследования в летний период составляет 27 ‰ (Чугайнова, Коренников, 1995). Максимальная скорость придонного течения во всех экспериментах составляет 0.15—0.16 м/с.

Глубину определяли при помощи глубиномера (водолаз) или с лодки ручным лотом, гидродинамические характеристики — при помощи измерителя скорости и направления течений СМ-2.

Для описания и сравнительной характеристики фитоценозов и ценопопуляций применяли следующий комплекс оценочных параметров: 1) состав и количество видов фитоценоза в целом, каждого из ярусов и синузии эпифитов; 2) видовая насыщенность фитоценоза (число 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 (%); 6) плотность поселения пологих 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 (%) растений каждой возрастной группы в ценопопуляции; 9) размерная структура ценопопуляции: плотность поселения растений (экз./м²) каждой размерной группы; 10) ИВР — индекс видового разнообразия всего фитоценоза, первого и второго ярусов, синузий эпифитов, который определяется по следующей формуле (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982):

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

где m_i — биомасса i -го вида (г/м²), M — биомасса всего фитоценоза, первого и второго ярусов, синузии эпифитов (г/м²).

Данные, полученные на экспериментальных площадках, сравнивали по всем показателям с контрольными сообществами, кроме того, для сравнения были привлечены сведения по межгодовой динамике характерного для района исследования климаксового ламинариевоя сообщества (Михайлова, 2000).

Результаты

В новых фитоценозах на глубинах 2 и 5 м (эксперименты № 1 и 2) общее количество видов и видовая насыщенность уже на 2-й год, а на глубине 10 м (эксперимент № 5) на 3-й год соответствуют аналогичным показателям естественного

сообщества (Михайлова, 2000) при некоторых отличиях от последнего по видовому составу (табл. 1—3). Наиболее важным отличием является отсутствие в новых фитоценозах в течение первых 4 лет вида *Laminaria digitata* — одного из доминантов контрольного фитоценоза (табл. 1, 2). Появление этого вида отмечено в эксперименте № 5 только на 5-й год (табл. 3).

Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 1 на 2—4-й годы развития (табл. 1) значительно превышает биомассу естественных беломорских ламинариевых сообществ. Биомасса последних редко достигает 30 кг/м²; обычно это сообщества, где доминирует *L. digitata*. В новом же сообществе на протяжении 4 лет доминирует вид *L. saccharina*, который в естественных условиях никогда не формирует такую высокую биомассу. Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 2 на 2—4-й годы (табл. 2) соответствует аналогичной величине наиболее продуктивных естественных сообществ, произрастающих в среднем горизонте ламинариевого пояса (глубина 5—7 м). Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 5 на 3-й год несколько превышает биомассу контрольного фитоценоза (табл. 3), но находится на естественном уровне. В последующие годы биомасса не увеличивается и варьирует незначительно (табл. 3).

Благодаря монодоминантности ИБР новых фитоценозов из экспериментов № 1 и 2 в течение 4 лет остается крайне низким (табл. 1, 2), тогда как естественные сообщества на тех же глубинах, в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса, как правило, бидоминантны и поэтому имеют ИБР около 1 (табл. 1) (Михайлова, 2000). ИБР нового фитоценоза на глубине 10 м из эксперимента № 5, начиная с 3-го года, соответствует ИБР контрольного фитоценоза (табл. 3).

Характерная для естественных сообществ 3-ярусная структура в новом фитоценозе в эксперименте № 1 формируется на 3-й год, в эксперименте № 2 — на 2-й, а в эксперименте № 5 — на 4-й год. Однако состав некоторых структурных компонентов новых фитоценозов отличается от естественных. Особенно это касается первого яруса. В эксперименте № 1 он характеризуется монодоминантностью и соответственно исключительно низким значением ИБР (0.01—0.06) по сравнению с контрольным. В эксперименте № 2 на 1-й год развития в первый ярус входят 4 вида, поэтому, подобно первому ярусу естественных сообществ на той же глубине (Михайлова, 2000), будучи олигодоминантным, он имеет сравнительно высокий ИБР (0.68). Однако при дальнейшем развитии первый ярус становится монодоминантным, и его ИБР снижается до 0.1. В эксперименте № 5 на 5-й год первый ярус приобретает полное сходство по составу и структуре с первым ярусом контрольного фитоценоза.

Структура второго яруса новых фитоценозов в экспериментах № 1 и 2 практически соответствует таковой естественных сообществ на сходных глубинах (контрольный фитоценоз) (Михайлова, 2000): видовой состав формируется уже на 2-й год, а величина ИБР на протяжении всего периода наблюдений имеет сравнительно высокое значение (0.67—1.72 в эксперименте № 1; 1.28—2.04 в эксперименте № 2). Однако в отличие от стабильных естественных сообществ во втором ярусе новых фитоценозов в первые 4 года не наблюдается постоянства доминантов. В эксперименте № 5 второй ярус на 4-й год приобретает полное сходство по составу и структуре со вторым ярусом контрольного фитоценоза.

Третий ярус новых фитоценозов, как и у большинства естественных ламинариевых сообществ, образуют кораллиновые и *Hildenbrandtia rubra* (табл. 1—3). Синузия эпифитов, характерная для естественных сообществ (контрольный фитоценоз для экспериментов № 1 и 2) (Михайлова, 2000), в экспериментах № 1 и 2 формируется к 4-му году развития, по мере старения растений *Laminaria saccharina*. В эксперименте № 5 эпифиты появляются на 5-й год; в контрольном для этого эксперимента фитоценозе эпифиты развиваются незначительно.

Доля биомассы второго яруса и синузии эпифитов в общей биомассе новых сообществ из экспериментов № 1 и 2 на протяжении первых 4 лет значительно ниже, чем в естественных фитоценозах, благодаря тому, что подавляющее большинство фитомассы приходится на первый ярус, точнее — на его доминант *L. saccharina*.

Доля первого яруса в биомассе естественных сообществ верхнего горизонта ламинариевого пояса (глубина 2—4 м) составляет не более 91—92 % благодаря обилию не только ламинариевых, но и других видов (контрольный фитоценоз из экспериментов № 1 и 2). В среднем горизонте (глубина 5—7 м) доля первого яруса составляет 94—95 % (Михайлова, 2000), в нижнем (глубина 8—10 м) — 99 % (контрольный фитоценоз из эксперимента № 5). В новых сообществах в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса (эксперименты № 1 и 2) происходит быстрое нарастание биомассы *L. saccharina*, поэтому доля биомассы первого яруса также быстро возрастает до 98—99 % и в течение первых 4 лет превышает естественный уровень. В эксперименте № 5 в связи с замедленным нарастанием биомассы *L. saccharina* доля первого яруса в общей биомассе на 2-й год несколько ниже — 92—95 %. На 3-й год оба этих показателя выходят на естественный уровень.

Вид *L. saccharina* в новых фитоценозах очень густо заселяет свободный субстрат, через 1 год плотность проростков на новом субстрате составляет от нескольких сотен до нескольких тысяч экземпляров на 1 м². По мере дальнейшего развития плотность поселения вида снижается. За период наблюдений развивающаяся ценопопуляция *L. saccharina* в эксперименте № 1 отличается от популяций ламинариевых в естественных сообществах: на 4-й год в ней преобладают крупные, старые водоросли, подавляющие развитие проростков. Плотность поселения пологовых растений в новом сообществе (54.7 экз./м²) значительно превышает таковую величину не только для *L. saccharina*, но и для всех ламинариевых фитоценозов (около 30 экз./м²). В эксперименте № 2 на 4-й год структура ценопопуляции *L. saccharina* в новом фитоценозе во многом соответствует структуре естественных популяций. Плотность поселения пологовых растений (29.3 экз./м²) совпадает с максимальной плотностью ламинариевых в естественных сообществах. При такой плотности растений полога уже возможно прорастание молодых растений, которые и появляются в ценопопуляции в заметном количестве. В эксперименте № 5 структура развивающейся ценопопуляции *L. saccharina* на 5-й год становится полностью идентичной структуре популяции *L. saccharina* в контрольном фитоценозе.

Обсуждение

Проведенные исследования позволили проследить последовательность колонизации водорослями нового субстрата. Через год доминантом становится *Laminaria saccharina*. В верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса субдоминантами могут быть *Alaria esculenta* и однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. Через 2 года единственным доминантом остается *Laminaria saccharina*, *Alaria esculenta* становится редким видом, а *Saccorhiza dermatodea* исчезает из сообщества. Естественный состав недоминирующих видов и 3-ярусная структура фитоценоза формируются сравнительно быстро, в течение 2—4-летнего периода. По мере старения ламинариевых на их слоевищах развивается сингузия эпифитов, аналогичная естественным сообществам. 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 (8—10 м) перестает быть в числе доминантов или исчезает из ламинариевых ценозов. Поэтому обычно сообщества, произрастающие на нижней границе ламинариевого пояса в Белом море, монодоминантны. Таким образом, формирование новых ламинариевых сообществ на этой глубине происходит сравнительно быстро и сводится к становлению и стабилизации популяционной структуры вида *L. saccharina*.

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 происходят развитие и становление популяционной структуры вида-

первопоселенца, т. е. *L. 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 устойчиво сосуществуют 2 вида *Laminaria*.

На нашем материале можно констатировать завершение формирования монодоминантного сообщества в эксперименте № 5 за 5 лет. В экспериментах № 1 и 2 процесс формирования новых сообществ в течение 4 лет проходит первую стадию; для достижения климакса потребуется не менее 10 лет.

Важно отметить, что в процессе формирования ламинариевых ценозов отсутствует фаза альтернативных сообществ, конкурирующих с сообществами ламинариевых, например сообществ беспозвоночных или быстрорастущих зеленых водорослей. Это объясняется, во-первых, тем, что в сублиторали высокобореальных морей 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» (Estes, Palmisano, 1974; Breen, Mann, 1976; Mann, 1977; Duggins, 1980; Breen et al., 1982; Dayton, 1985), формирование сообществ водорослей не контролируется другими бентосными организмами. И в-третьих, в Белом море сообщества ламинариевых приурочены к стабильным сублиторальным условиям, вероятно, поэтому здесь отсутствует фаза эфемерных оппортунистических водорослей, которая в литоральной зоне предвосхищает поселение видов климаксной стадии (Kain, 1975; Clayton, 1990).

На новом субстрате в Белом море сразу формируется сообщество ламинариевых водорослей. Более того, в первые 2 года ламинариевые с очень высокой плотностью оккупируют субстрат, что препятствует развитию видов подроста. Но, возможно, не только это сдерживает формирование второго и третьего ярусов. Экологическую группировку облигатных видов подроста выделил Р. К. Dayton (1975), работая в литоральной зоне. Эти виды погибают после удаления пологовых водорослей, которые, вероятно, защищают их от осушения и сильного излучения. По-видимому, в сублиторали виды подроста также обладают специфическими требованиями к среде. Так, красные водоросли — основные представители второго и третьего ярусов — приспособлены к жизни под пологом ламинариевых или в более глубоководной зоне, куда доходит очень небольшое количество света, поэтому они появляются в сообществе только после формирования полога.

Формирование состава доминантов — наиболее длительный процесс при развитии фитоценоза. Он определяется конкурентными взаимодействиями между доминирующими видами, имеющими сходные жизненные формы.

При появлении нового субстрата возникает ситуация, когда отсутствует конкуренция за пространство и свет, поэтому на новом субстрате мы наблюдаем процессы, аналогичные изменениям, происходящим после удаления ламинариевых водорослей. Особенно это касается полного удаления, так как в результате удаления только пологовых растений снижается конкуренция за свет, в то время как субстрат по-прежнему остается занятым растениями подроста. J. M. Kain (1975) считает, что в экспериментах с удалением только пологовых растений (Kitching, 1941; Svendsen, 1972) восстановление ламинариевых идет быстрее, так как обеспечивается не за счет продукции новых спор, а благодаря росту молодых растений, оставшихся на субстрате. Что касается субстрата, полностью очищенного от водорослей, то на нем остаются покоящиеся микроскопические стадии — гаметофиты (Kain, 1975). Однако ламинариевые продуцируют очень большое количество спор (Charman, 1984; Макаров, Шошина, 1998), которые активно занимают новый субстрат и прорастают на нем, независимо от наличия или отсутствия на субстрате гаметофитов.

При восстановлении сообществ иногда сразу появляется доминант. Например, после удаления морских ежей в южной Калифорнии восстановление сообщества

Macrocystis отмечено уже через 1 год (Leighton et al., 1966). Но более часто появлению доминанта климаксного сообщества предшествуют другие стадии. Так, на более северном побережье (штат Вашингтон), прежде чем установится сообщество того же вида, происходит смена по крайней мере двух стадий: в 1-й год доминирует *Nereocystis*, а во 2-й и 3-й годы — виды *Laminaria* (Paine, Vadas, 1969). Еще севернее — в Британской Колумбии (Канада) — в 3-й год доминирует не *Laminaria*, а *Pterigophora* (Пасе, 1981). После промысла *Laminaria hyperborea* в Норвегии в течение 3 лет развиваются виды *Desmarestia aculeata*, *D. viridis*, *Laminaria saccharina* и *Halidrys siliquosa* (Svendsen, 1972). На о-ве Мэн в Великобритании после расчистки «лесов» *Laminaria hyperborea* в 1-й год развивается *Saccorhiza polyshides*, вид *Laminaria hyperborea* становится доминантом во 2-й год, а исходную биомассу этот вид восстанавливает только на 3-й год (Kain, 1975). На Командорских о-вах в верхней сублиторали после промысла *L. dentigera* происходит частичное замещение этого вида на более короткоживущий *L. bongardiana* (Oshurkov, Ivanjushina, 1993).

Иногда эти стадии составляют сукцессию (Hatton, 1938; Raju, Venugopal, 1971; Ang, 1985). Но не всегда одинаковая последовательность наблюдается из года в год (Kain, 1975). Существует мнение, что при равных условиях для всех видов первыми вырастают наиболее быстро растущие виды-оппортунисты (Lee, 1966; Connell, Slayter, 1977).

По стратегии жизни могут различаться не только виды, далеко отстоящие друг от друга в эволюционном плане, но и близкородственные виды. Так, среди калифорнийских ламинариевых выделяют 4 группы, различающиеся жизненной стратегией (Dayton et al., 1984). Такие различия могут иметь даже виды в пределах одного рода, например *Laminaria*. После удаления растительности в поясе «лесов» *L. hyperborea* на северо-востоке Атлантики среди различных первопоселенцев практически все авторы отмечают вид *L. saccharina* (Jones, Kain, 1967; Kain, 1975; Sivertsen, 1991), иногда — *L. digitata* (Kain, 1975). Впоследствии эти виды быстро исчезают, уступая место климаксовому виду. По отношению к видам *L. hyperborea* и *L. digitata* оппортунистическими свойствами обладают ламинариевые *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* (Gunnarsson, 1991; Sivertsen, 1991).

На северо-западном побережье Атлантики, как и в Арктике, вид *Laminaria hyperborea* отсутствует. В Новой Шотландии (Канада) произрастает сообщество *L. digitata* + *L. longicruris*, по структуре и межвидовым взаимодействиям аналогичное беломорским сообществам *L. digitata* + *L. saccharina*. Вид *L. longicruris* адаптирован к нарушениям, а *L. digitata* — к стабильности. Поэтому после различных разрушительных воздействий (например, промысла) первоначально разрастается *L. longicruris*, а *L. digitata* деградирует, и требуется несколько лет для возвращения сообщества к стабильному состоянию, где оба вида сосуществуют в качестве доминантов (Smith, 1986).

В Белом море (в отличие от северо-восточной Атлантики, где *L. hyperborea* разделяет зоны произрастания других ламинариевых) практически в одном поясе оказываются виды *L. digitata*, *L. saccharina*, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*, хотя и существует некоторая приуроченность этих видов к различным местообитаниям. Так, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* поселяются в самом верхнем горизонте сублиторали на глубинах от 0 до 2 м, а *Laminaria digitata* доминирует в местах с более сильными течениями. При появлении свободного субстрата даже на участках, где в естественных сообществах доминирует *L. digitata*, первопоселенцами становятся виды *L. saccharina*, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. До стадии однолетних растений они сосуществуют, затем *S. dermatodea* исчезает, *Alaria esculenta* значительно элиминирует и становится сопутствующим или редким видом, а *Laminaria saccharina* становится единственным доминантом и значительно сдерживает появление и «укоренение» в новом сообществе популяции вида *L. digitata*.

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.

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

2. Структура фитоценоза и состав сопутствующих видов формируются быстро — в течение 2—4-летнего периода.

3. Наиболее длительным процессом при развитии фитоценоза является формирование состава доминантов. Первопоселенцем является *Laminaria saccharina*, в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса также — *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. До стадии однолетних растений они сосуществуют, затем *S. dermatodea* исчезает, а *Alaria 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.

4. На глубинах 2—7 м в Белом море на внесенном каменистом субстрате развиваются бидоминантные сообщества *Laminaria digitata* + *L. saccharina*, формирование которых включает 3 стадии; для достижения климаксной стадии требуется не менее 10 лет. На глубинах 8—10 м развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina*, которые формируются за 5 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анциулевич А. Е., Погребов В. Б., Самсонов Н. И. Сукцессия сообществ ламинарии на экспериментально расчищенных участках дна верхней сублиторали Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. конф. (г. Архангельск, сентябрь 1990 г.). Архангельск, 1990. С. 134—135.

Возжикская В. Б. Воздействие антропогенного фактора на донные фитоценозы Соловецкого архипелага (Белое море) // Проблемы экологии Белого моря: Тез. докл. науч.-практ. конф. Архангельск, 1982. С. 60—62.

Денисов Н. Е., Денисова Н. И. Изучение пространственной структуры и скорости восстановления зарослей макрофитов Кандалакшского залива Белого моря // III Всесоюз. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. Тез. докл. (Севастополь, октябрь 1979 г.). Киев, 1979. С. 42—43.

Еременко Т. И., Миничева Г. Г. Обогащение растительности морских акваторий методом искусственных рифов // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Тез. докл. Всесоюз. конф. (Москва, 2—4 дек. 1987 г.). М., 1987. С. 81—83.

Коренников С. П., Каплицин А. Ю. Первые итоги применения изношенных автопокрышек для выращивания ламинарии в Белом море // Там же. 1987. С. 32—34.

Макаров В. Н., Коренников С. П. Развитие сырьевой базы водорослевой промышленности северного бассейна // Рыб. хоз.-во. 1980. № 5. С. 46—48.

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

Михайлова Т. А. Начальные этапы экспериментального формирования ламинариевых ценозов в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 56—66.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 78—88.

Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 44 с.

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

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

Ang P. O. Studies on the recruitment of *Sargassum* spp. (*Fucales: Phaeophyta*) in Balibago, Calatagan, Philippines // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1985. Vol. 91. P. 293—301.

Ayling A. M. The role of biological disturbance in temperate subtidal encrusting communities // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 830—847.

- Breen P. A., Carson T. A., Foster J. B., Stewart E. A. Changes in subtidal community structure associated with British Columbia sea urchins transplants // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 13—20.
- Breen P. A., Mann K. H. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada // J. Fish. Res. Board Can. 1976. Vol. 233. P. 1278—1283.
- 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.
- Clayton M. N. The adaptive significance of life history characters in selected orders of marine brown macroalgae // Austr. J. Ecol. 1990. Vol. 15. P. 439—452.
- Connell J. H., Slayter R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. Vol. 111. P. 1119—1144.
- Cowen R., Agegian C. R., Foster M. S. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1982. Vol. 64. P. 189—201.
- Dayton P. K. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community // Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45. P. 137—159.
- Dayton P. K. The structure and regulation of some South American kelp communities // Ecol. Monogr. 1985. Vol. 255. P. 447—468.
- Dayton P. K., Currie V., Gerrodette T. et al. Patch dynamics and stability of some California kelp communities // Ecol. Monogr. 1984. Vol. 54. P. 253—289.
- Duggins D. O. Kelp beds and sea-otters: an experimental approach // Ecology. 1980. Vol. 61. P. 447—453.
- Engel S. Ecological impact of harvesting macrophytes in Halverson Lake, Wisconsin // J. Aqu. Plant Manag. 1990. Vol. 28. P. 41—45.
- Estes J. A., Palmisano J. F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities // Science. 1974. Vol. 185. P. 1058—1060.
- Gunnarsson K. Populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* (Phéophycées) dans la baie de Breidifjörður, Island // Rit Fiskideildar. 1991. Vol. 12. P. 1—148.
- Hatton H. Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux // Ann. Inst. Océanogr., Monaco. 1938. Vol. 17. P. 241—348.
- Hoffmann A. J., Avila M., Santelices B. Interactions of nitrate and phosphate in the development of microscopic stages of *Lessonia nigrescens* Bory (*Phaeophyta*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 177—186.
- Jones N. S., Kain J. M. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus* // Helgoländer wiss. Meeresunters. 1967. Vol. 15. P. 460—466.
- Kain J. M. Algal recolonization of some cleared subtidal areas // J. Ecol. 1975. Vol. 63. P. 739—765.
- Kennelly S. J. An experimental approach to the study of factors affecting algal colonization in a sublittoral kelp forest // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 68. P. 257—276.
- Kennelly S. J. Inhibitions of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community // Там же. 1987a. Vol. 112. P. 49—60.
- Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. I. Temporal effects // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987b. Vol. 40. P. 145—153.
- Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. II. Effects on understory species due to differences in kelp cover // Там же. 1987c. P. 155—165.
- Kitching J. A. Studies in sublittoral ecology. III. *Laminaria* forest on the west coast of Scotland; a study of zonation in relation to wave action and illumination // Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 1941. Vol. 80. P. 324—337.
- Lee R. K. S. Development of marine benthic algal communities on Vancouver Island, British Columbia // The evolution of Canada's flora / Ed. by R. L. Taylor, R. A. Ludwig. Toronto, 1966. P. 100—120.
- Leighton D. L., Jones L. G., North W. J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California // Int. Seaweed Symp. 5 / Ed. by E. Gordon Young, L. L. McLachlan. Halifax, 1966. P. 141—153.
- Mann K. H. Destruction of the kelp-beds by sea urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation? // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1977. Vol. 30. P. 455—467.
- Noro T., Masaki T., Akioka H. Sublittoral distribution and reproductive periodicity of crustose coralline algae (*Rhodophyta*, *Cryptonemiales*) in southern Hokkaido, Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1983. Vol. 34. P. 1—10.
- Ojeda P., Santelices B. Ecological dominance of *Lessonia nigrescens* (*Phaeophyta*) in central Chile // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 19. P. 83—91.
- Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Effect of experimental harvesting on kelp regrowth and on the structure of the shallow-water communities of Bering Island (Commander Islands) // Asian Marine Biol. 1993. Vol. 10. P. 95—108.

Pace D. Kelp community development in Barkley Sound, British Columbia following sea urchin removal // Proc. Intern. Seaweed Symp. 1981. Vol. 8. P. 457—463.

Paine R. T., Vadas R. L. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations // Limnol. Oceanogr. 1969. Vol. 14. P. 710—809.

Pearse J. S., Hines A. H. Expansion of central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins // Mar. Biol. 1979. Vol. 51. P. 83—91.

Raju P. V., Venugopal R. Appearance and growth of *Sargassum plagiophyllum* (Mert.) C. Agardh on a fresh substrate // Bot. Mar. 1971. Vol. 14. P. 36—38.

Reed D. S., Foster M. S. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest // Ecology. 1984. Vol. 65. P. 937—948.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.

Sivertsen K. Cleared areas and re-growth of kelp following harvesting operations at Smøla, county of Møre og Romsdal // Fisker og Havet. 1991. Vol. 1. P. 1—44.

Smith B. D. Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 33. P. 7—18.

Svendsen P. Noen observasjoner over tætraling og gjenvekst av stortate, *Laminaria hyperborea* // Fiskets Gang. 1972. Vol. 22. P. 448—460.

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

Получено 15 II 2000

SUMMARY

The process of formation of the laminarian phytocoenoses during colonization of the introduced stony substrate in the Solovetskiye islands area, the White Sea, has been studied. In 1993—1998 three experimental grounds at the 2, 5 and 10 m depths within the belt occupied by the *Laminaria saccharina* + *L. digitata* association were sampled. The non-laminarian community stage during the substrate colonization was not observed. Among the pioneering species, *L. saccharina* predominates at all depths. *Alaria esculenta* and *Saccorhiza dermatodea* can be subdominant. The both species completely or partly disappear from the phytocoenosis and *L. saccharina* remains the only dominant. The background species composition and the phytocoenosis structure are forming during the period of 2 to 4 years. *Laminaria digitata* appears only in 5 years. At the depth of 2 to 7 m, where the bidominant *L. digitata* + *L. saccharina* communities develop, the formation of the phytocoenosis includes three stages and lasts at least 10 years. At the depth of 8 to 10 m, where the monodominant *L. saccharina* community develops, the phytocoenosis is forming for 5 years. The colonization sequence in the case of a new substrate in the White Sea is determined by the life strategy and by the growth rate of the concurrent species and is similar to the vast majority of recolonization events which occur in the laminarian communities after catastrophic changes.

УДК 582.29:577.161

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© Е. Р. Котлова

О ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАРОТИНОИДОВ В АДАПТАЦИИ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В УСЛОВИЯХ ЛИШАЙНИКОВОГО СИМБИОЗА

E. R. KOTLOVA. A POSSIBLE ROLE OF CAROTENOIDS IN GREEN ALGA AND CYANOBACTERIA ADAPTATION TO THE LICHEN SYMBIOSIS CONDITIONS

Исследован состав каротиноидов фотобионтов лишайников из рода *Peltigera*. Показано, что по составу основных каротиноидов симбиотические зеленые водоросли и цианобактерии не отличаются от свободноживущих представителей этих таксономических групп. Известно, что ключевую роль во взаимодействии партнеров в паразитической ассоциации, в том числе и лишайниковой, играют свободнорадикальные