

## СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272.46 : 574.32 (268.46)

© Т. А. Михайлова

РАЗВИТИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LAMINARIA SACCHARINA*  
(РНАЕОРНУТА) ПРИ ЗАСЕЛЕНИИ СВОБОДНОГО СУБСТРАТА  
В БЕЛОМ МОРЕT. A. MIKHAYLOVA, DEVELOPMENT OF *LAMINARIA SACCHARINA* COENOPOPULATIONS DURING  
COLONIZATION OF CLEAR SUBSTRATE IN THE WHITE SEAСеверное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства  
и океанографии им. Н. М. Киневича  
Архангельск  
Поступила 17.01.2001

В период 1992—1998 гг. изучали особенности развития ценопопуляций *Laminaria saccharina* на внесенном каменистом субстрате в районе Соловецких островов. Установлено, что с увеличением глубины снижаются биомасса и плотность поселения растений. При становлении популяций определяющими факторами являются: в верхней части ламинариевого пояса — внутривидовая конкуренция, в нижней — низкая освещенность и слабая гидродинамика. На глубине 2—3 м возрастная структура формируется в течение 7—8 лет, на глубине 4—7 м — от 3 до 6 лет, на глубине 8—10 м — 5—6 лет.

Ключевые слова: *Laminaria saccharina*, популяции, формирование, глубина, экологические факторы, биомасса, плотность поселения, размерно-возрастная структура, Белое море.

Исследование развития ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море предпринято в связи с проблемой восстановления нарушенных промыслом ламинариевых сообществ. В связи с этим возникают вопросы: не является ли причиной исчезновения ламинариевой растительности с больших глубин усиление заиления моря, влекущее сокращение пригодного субстрата, и возможно ли расширить зону современного произрастания ламинарий при помощи внесения каменистого субстрата на глубины, находящиеся за ее пределами. В поясе ламинарий на новом субстрате видом-первопоселенцем является вид *Laminaria saccharina* (L.) Lamour., который доминирует в новых сообществах в течение нескольких первых лет (Михайлова, 2000б). В первые годы развития сообщества, формирующиеся на разных глубинах, различаются продукционными характеристиками, что связано исключительно с особенностями развития доминирующего вида.

## Материал и методика

Работа была выполнена в районе Соловецких островов в период 1992—1998 гг. Соленость в летний период составляет 27‰, прозрачность — 6—7 м, максимальная скорость течений — 0.2 м/с. Субстрат (камни диам. 15—30 см из литорали и сублиторали по 3—8 шт./м<sup>2</sup>) вносился на площади около 100 м<sup>2</sup>. Даты внесения и сроки отбора проб водорослей указаны в табл. 1. В качестве контроля служили ценопопуляции *L. saccharina* климаксового сообщества на глубинах от 2 до 7 м. Описание этого сообщества (включая структуру ценопопуляции *L. saccharina*) подробно дано в предыдущей публикации (Михайлова, 2000а). На глубинах 8—10 м контролем служила ценопопуляция того же сообщества, в которое вносился субстрат. Отбор проб здесь производился в июле 1997 г.

ТАБЛИЦА 1

Глубина, даты внесения субстрата и отбора проб

Глубина, м	2	5	6	9	10	13
Даты внесения субстрата	VIII 1994	VIII 1994	VIII 1996	VIII 1996	Лето 1992	VIII 1996
Даты отбора проб	21 VII 95 11 VII 96 18 VII 97 17 VII 98	21 VII 95 15 VII 96 20 VII 97 23 VII 98	8 VII 97 15 VIII 98	8 VII 97 8 VIII 98	VII 1994 1 IX 95 8 VII 96 24 VII 97 12 VIII 98	13 VII 97 26 VII 98

Пробы отбирались водолазным способом в 3—6-кратной повторности мерными рамками 1 м<sup>2</sup> или 0.25 м<sup>2</sup>. При обработке проб подсчитывали число растений *L. saccharina*, у каждого растения определяли возраст подсчетом количества колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов, измеряли длину стволика и пластины, ширину пластины. За растения, формирующие полог (пологовые растения), условно принимали растения, превышающие в длину 50 см. При определении размерной структуры популяций учитывали растения, произрастающие только на грунте.

### Результаты и обсуждение

В настоящее время основные промысловые скопления ламинариевых в Белом море расположены на глубинах от 2—3 до 6—7 м. На глубинах 8—10 м преобладает илесто-песчаный грунт, каменистый субстрат встречается значительно реже, сообщества ламинарий сильно разрежены. Нижняя граница пояса ламинарий в Белом море пролегает на глубине 10 м, глубже наблюдается крайний дефицит каменистого субстрата. Однако в прошлом заросли ламинарий простирались и на большие глубины. В 1960-е годы нижняя граница ламинариевой растительности в районе исследования проходила на глубинах 10—13 м, а отдельные растения видов рода *Laminaria* встречались на глубинах до 18 м (Сырьевая..., 1960; Запасы..., 1967). В 1970-е годы нижняя граница растительности проходила на глубине 10 м, а отдельные растения встречались на глубине 12—13 м (Донная..., 1972; Результаты..., 1975; Динамика..., 1977; Характеристика..., 1978).

По данным настоящей работы установлено, что проростки ламинариевых не появляются на новом субстрате на глубине 13 м, по крайней мере в течение 2 лет. Это говорит о том, что исчезновение ламинариевой растительности на больших глубинах обусловлено не сокращением количества твердого субстрата, а изменением некоторых других важнейших параметров среды. По нашим данным, прозрачность воды в районе исследования была 6—7 м, в то время как в 1960 г. прозрачность воды составляла 8—10 м (Сырьевая..., 1960).

### Естественные ценопопуляции

Структура популяций *Laminaria saccharina* в Белом море различается в зависимости от глубины. Для популяций, развивающихся на глубинах 2—7 м, характерны возрастная структура нормального типа (Макаров, 1979, 1998а; Возжинская, 1986), высокий процент растений подроста (т. е. растений, длина которых составляет менее 50 см) и наличие большого количества эпифитирующих растений *L. saccharina*, которые поселяются на стволиках ламинариевых (Михайлова, 2000а). Надо отметить, что на этих глубинах развиваются, как правило, бидоминантные сообщества из

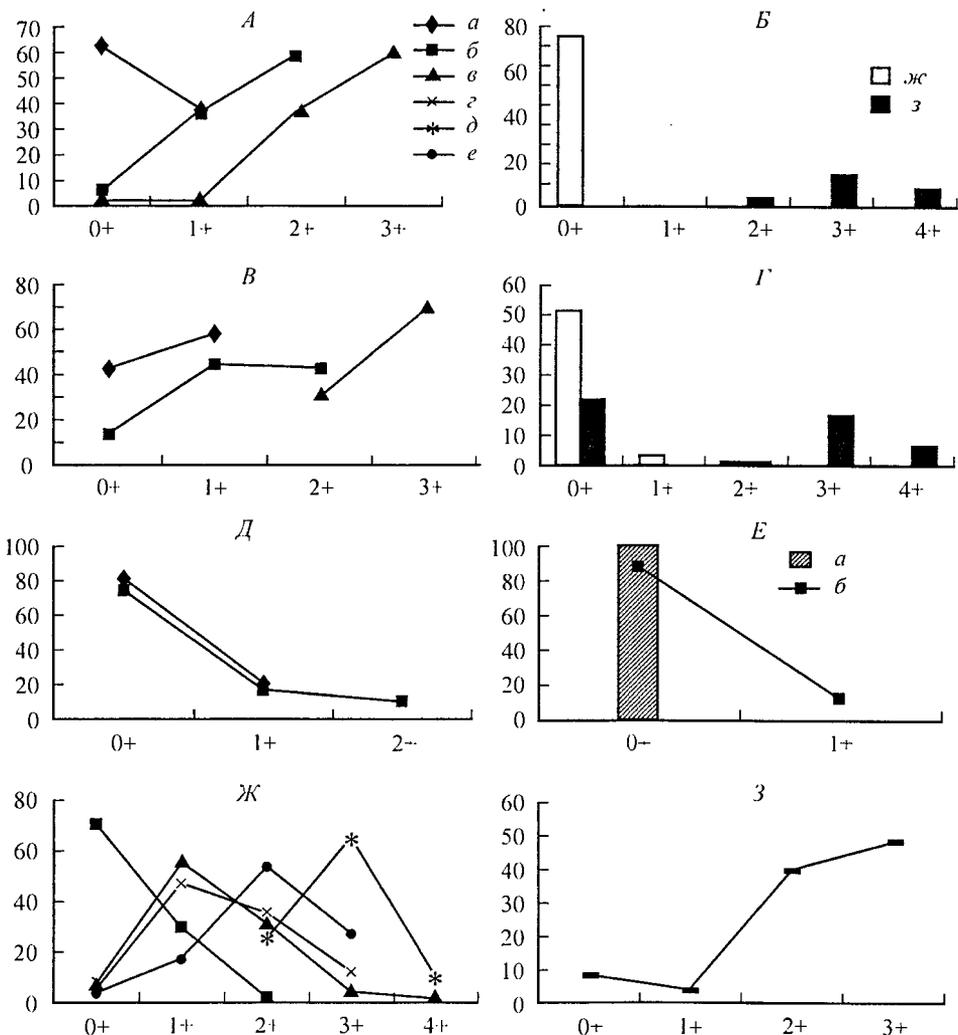


Рис. 1. Возрастная структура ценопопуляций *Laminaria saccharina* в новых (А—Ж) и в естественном (З) сообществах.

А, Б — глубина 2 м; В, Г — 5 м; Д — 6 м; Е — 9 м; Ж, З — 10 м. А, В — в первые 3 года развития; Б, Г — на 4-й год развития. а—е — возраст ценопопуляции: а — 1 год, б — 2 года, в — 3 года, г — 4 года, д — 5 лет, е — 6 лет, ж — эпифиты, з — растения на грунте. По осям абсцисс — возраст, годы; по осям ординат — доля, %.

*Laminaria digitata* (Huds.) Lamour. и *L. saccharina* (Михайлова, 2000б). Вид *L. saccharina* использует стволки долгоживущего вида *L. digitata* как дополнительный субстрат (Михайлова, 2000а). Поэтому большое количество эпифитирующих растений *L. saccharina* доживает в сообществе до естественной элиминации.

На глубинах 8—10 м развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina* (Михайлова, 2000б). Здесь возрастная структура популяций *L. saccharina* относится к регрессивному типу (рис. 1, 3). Световые и гидродинамические условия на этих глубинах не благоприятствуют развитию молодых растений подроста ни на грунте, ни эпифитию. Однако их, видимо, достаточно, так как популяции на этой глубине устойчиво существуют.

## Новые ценопопуляции

Заселение свободного субстрата происходит в отсутствие конкуренции за свет и пространство, поэтому новые ценопопуляции, как правило, характеризуются плотным поселением и быстрым ростом проростков. Благодаря этому в первые годы растения-первопоселенцы растут очень густо и имеют крупные размеры в отличие от естественных популяций, в которых крупные растения имеют небольшой удельный вес: плотность поселения пологовых растений ламинариевых в естественных сообществах не превышает 30 шт./м<sup>2</sup>.

При наличии общих черт процесс формирования новых ценопопуляций различается в зависимости от глубины. Наиболее отчетливо это наблюдается на примере продукционных характеристик вида. С увеличением глубины резко снижается биомасса *Laminaria saccharina* (табл. 2, А). Это во многом связано с тем, что с глубиной значительно сокращается плотность поселения пологовых растений *L. saccharina* (табл. 2, Б). Кроме того, размерная структура пологовых растений с различных глубин также различна: если на небольших глубинах (2 м) довольно высокую плотность поселения имеют крупные водоросли, то с увеличением глубины (5 и 6 м) в ценопопуляциях возрастает доля небольших растений, а на больших глубинах (9 и 10 м) ценопопуляции практически полностью состоят из мелких растений (рис. 2). Более того, растения одного и того же возраста на меньшей глубине крупнее (рис. 3). Это объясняется разными темпами роста растений-первопоселенцев на разных глубинах, которые сказываются как на индивидуальных размерах отдельных растений, так и на становлении размерно-возрастной структуры ценопопуляций *L. saccharina*.

Условия для прорастания наиболее благоприятны на небольших глубинах. Субстрат здесь заселяется быстро, на нем сразу поселяются проростки осенней генерации. Это видно на примере возрастной структуры однолетних ценопопуляций с глубин 2, 5 и 6 м, в которых присутствуют растения 2 возрастных групп — 0+ и 1+ лет (рис. 1, А, В, Д). Наличие растений возраста 1+ в 1-летних ценопопуляциях объясняется следующим. Возраст ламинарий определяется по количеству колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов. Такие кольца называются годичными, они образуются в результате зимней приостановки роста. Вид *L. saccharina* в Белом море имеет 2 пика размножения: весенний и, более высокий, осенний (Макаров, 1998б). На внесенном летом субстрате не только успевают осесть споры, прорасти гаметофиты,

ТАБЛИЦА 2

Биомасса и плотность поселения пологовых растений в опытных ценопопуляциях *Laminaria saccharina* на разных глубинах

Возраст ценопопуляций, год	Показатель	Глубина, м				
		2	5	6	9	10
2	А	28.4	13.0	4.8	0.5	0.5
	Б	89.6	74.7	67.0	19.0	?
3	А	33.0	7.9	—	—	2.4
	Б	62.7	16.7	—	—	?
4	А	52.5	17.0	—	—	1.1
	Б	54.7	29.3	—	—	10.7
5	А	—	—	—	—	1.4
	Б	—	—	—	—	9.7
6	А	—	—	—	—	2.2
	Б	—	—	—	—	8.3

Примечание. А — биомасса, кг/м<sup>2</sup>; Б — плотность поселения, шт./м<sup>2</sup>.

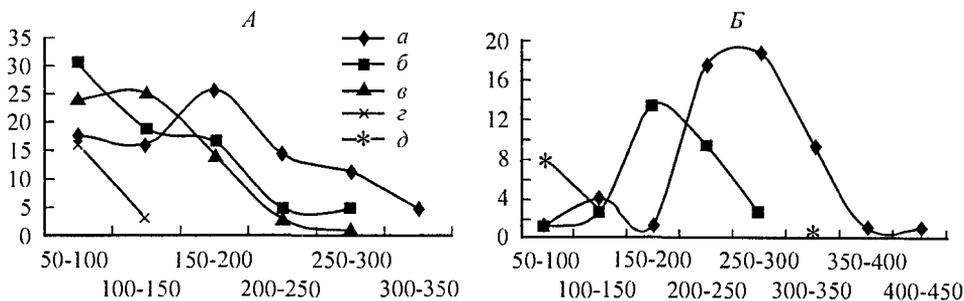


Рис. 2. Размерная структура 2-летних (А) и 4-летних (Б) ценопопуляций *Laminaria saccharina*. На глубинах: а — 2 м, б — 5 м, в — 6 м, г — 9 м, д — 10 м. По осям абсцисс — размерная группа, см; по осям ординат — плотность поселения, шт./м<sup>2</sup>.

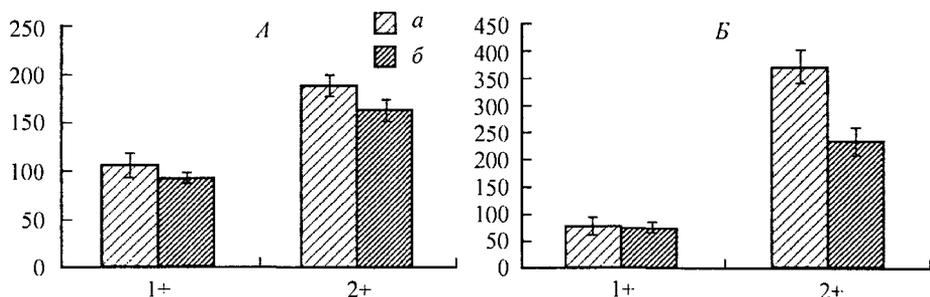


Рис. 3. Длина (А) и масса (Б) растений *Laminaria saccharina* в 2-летних ценопопуляциях (1996 г.). На глубинах: а — 2 м, б — 5 м. По осям абсцисс — возраст, годы; по осям ординат: А — длина, см; Б — масса, г.

но и появиться спорофиты (осенняя генерация). Весной, после зимней приостановки роста, с улучшением световых условий после таяния льда они возобновляют рост, чему способствуют накопленные осенью запасные вещества. Поэтому к следующему сезону вегетации растения имеют 1-годичное кольцо и довольно большие размеры: на глубине 2 м их длина составляет от 20 до 70 см, 5 м — от 20 до 60 см, 6 м — от 5 до 20 см. Проростки весенней генерации находятся в менее выгодном положении, так как приступают к активному росту только в конце мая—июне, поэтому к моменту отбора проб не имеют годовых колец и отличаются мелкими размерами (до 5 см длины).

В более глубоководной зоне массовое заселение субстрата начинается после зимнего периода, поэтому в однолетней ценопопуляции на глубине 9 м присутствуют только растения возраста 0+ лет (рис. 1, Е). Сдерживающее влияние на развитие проростков осенней генерации оказывают условия среды: даже в отсутствие полного интенсивности света недостаточна для быстрого прорастания спор и развития ранних спорофитов. Кроме того, на замедленном развитии проростков сказывается слабая гидродинамика.

В дальнейшем при плотном поселении проростков происходит их значительная элиминация. Уровень смертности между 1-м и 2-м годами выше на самых малых глубинах (табл. 3). Проростки здесь имеют 2 преимущества по сравнению с более глубоководными. Во-первых, среди них присутствует большое количество растений возраста 1+ лет, которые, естественно, крупнее и имеют более высокий потенциал роста по сравнению с сеголетками (0+ лет). Во-вторых, наиболее благоприятные световые условия мелководья позволяют им наилучшим образом реализовать свой ростовой потенциал. Это приводит к тому, что на глубине 2 м на 2-й год до половозрелых размеров дорастает наибольшее количество растений (табл. 2, Б), причем большин-

ТАБЛИЦА 3

Плотность поселения растений-первопоселенцев (шт./м<sup>2</sup>)  
в первые 2 года развития ценопопуляций  
*Laminaria saccharina* на разных глубинах

Возраст ценопопуля- ции, год	Глубина, м			
	2	5	6	9
1	3402.7	466.7	1128.7	676.3
2	126.3	95.6	90.0	31.0

ство этих растений, как видно из размерной структуры (рис. 2, А), имеет очень большие размеры (от 1.5 до 3.5 м). Сходная ситуация наблюдается и на глубине 5 м. Здесь крупные растения также растут с высокой плотностью (рис. 2, А). Мощный полог, который они образуют, негативно сказывается на развитии молодых растений. Возрастная структура ценопопуляций на этих глубинах имеет большое сходство — в обеих на 2-й год резко снижается количество проростков (рис. 1, А, В).

При глубине 6 м на 2-й год полог крупных водорослей не такой плотный, как на меньших глубинах, поскольку растения имеют более узкую пластину. Различия в размерах между одновозрастными растениями (рис. 4) обусловлены как разницей в глубинах, так и погодными условиями тех лет, в которых развивались первопоселенцы, поскольку эксперименты были начаты в разные годы (табл. 1). Иными словами, если первопоселенцы в силу менее благоприятных условий развиваются замедленно, что отражается на их размерах, то даже при высокой плотности поселения (табл. 2, Б) они формируют менее мощный полог, что в свою очередь не подавляет развития водорослей следующей генерации. Возрастная структура этой популяции на 2-й год относится к нормальному типу (рис. 1, Д), свойственному большинству естественных популяций. Это обеспечивает постоянное подрастание молодых растений до размеров крупных водорослей.

На глубине 9—10 м становление возрастной структуры проходит с запозданием. На 2-й год растения возраста 2+ лет либо отсутствуют (рис. 1, Е, б), либо встречаются очень редко (рис. 1, Ж, б).

Если в течение 1-го года развития основой конкурентных взаимодействий среди первопоселенцев было плотное поселение проростков, которое приводило к сниже-

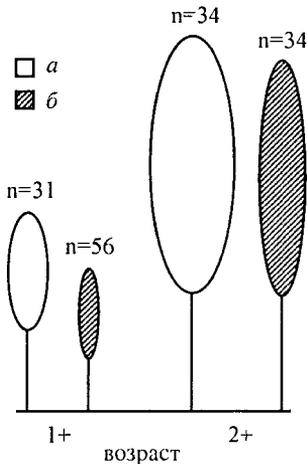


Рис. 4. Схема растений *Laminaria saccharina* из 2-летних ценопопуляций на глубинах 5 м (а) и 6 м (б).

нию водообмена между особями и замедлению их метаболизма, то на 2-й год и далее конкуренция выражалась главным образом в затеняющем воздействии полога взрослых водорослей на развитие растений подроста.

Плотность поселения пологовых растений на глубине 2 м (главным образом первопоселенцев) в течение 4 лет оставалась высокой (табл. 2, Б), вследствие чего на грунте отсутствовали условия для нормального развития молодых растений (рис. 1, А, Б); при этом на 4-й год в ценопопуляции было отмечено большое количество растений возраста 0+ лет, которые были исключительно эпифитами (рис. 1, Б). На этом этапе развития нового сообщества стволы старых ламинарий представляли собой прекрасный субстрат для многочисленных эпифитов, которые находились в более выгодных световых условиях по сравнению с водорослями, растущими на грунте. Проростки поселялись на старых растениях возрастов 3+ и 4+ лет, редкие из которых смогли бы дожить до возраста 5+ лет. Поэтому с отмиранием старых растений из популяции исчезают и молодые растения, не достигнув состояния зрелости. Таким образом, в возрастной структуре популяции на 4-й год фактически преобладали растения возрастов 3+ и 4+ лет (рис. 1, Б). Следовательно, ценопопуляция на 3-й и 4-й годы развития относилась к регрессивному типу (рис. 1, А, Б), несмотря на большое количество зрелых спороспосных растений. На грунте жизнеспособные проростки могут появиться только после естественной элиминации старых растений-первопоселенцев, т. е. не ранее, чем через 5 лет после начала колонизации. Таким образом, стабилизацию возрастной структуры ценопопуляции на глубине 2 м (т. е. формирования структуры нормального типа) следует ожидать ориентировочно на 7—8-й год развития.

На глубине 5—6 м ситуация была двоякой. Если погодные условия способствовали развитию первопоселенцев, то затеняющее воздействие полога на молодые растения оказывалось сильным (рис. 1, В, Г). Однако в результате изменения плотности пологовых растений на этих глубинах к 4-му году жизни (табл. 2, Б) возникла возможность прорастания на грунте некоторого количества молодых растений (рис. 1, Г). Стабилизацию возрастной структуры можно ожидать к 6-му году развития. При менее благоприятных погодных условиях первопоселенцы на этих глубинах развиваются не столь активно и формируют менее мощный полог. Это дает возможность популяции ежегодно обеспечивать себя пополнением (рис. 1, Д). В этом случае возрастная структура стабилизируется быстро — за 3 года.

На больших глубинах (8—10 м) в течение первых 2 лет растения имеют небольшие размеры. На 3-й год с увеличением размеров растений усиливается затенение, что приводит к снижению количества проростков в популяции (рис. 1, Ж, в). В дальнейшем наблюдается преобладание более старших растений (рис. 1, Ж, г—ж). Сходство с естественными (рис. 1, 3) новая популяция приобретает на 5—6-й год развития (рис. 1, Ж, д, ж). В связи с низкой освещенностью на этих глубинах при возрастании роли полога доля молодых растений в популяции остается низкой. Но практически ежегодное появление небольшого количества проростков обеспечивает популяции стабильность.

Подводя итоги, можно отметить, что наиболее продуктивные популяции *Laminaria saccharina* (с высокими биомассой и плотностью поселения крупных растений) формируются на небольших глубинах — от 2 до 5—6 м. Скорость формирования естественной структуры популяций с увеличением глубины изменяется неоднозначно. Можно выделить 2 типа факторов: биотические и абиотические. На глубине 2—3 м условия среды наиболее благоприятны для развития вида, поэтому здесь сильнее конкуренция среди растений *L. saccharina*. Внутривидовая конкуренция может привести к тому, что популяция не будет развиваться до тех пор, пока не элиминируют растения-первопоселенцы. Возрастная структура популяции здесь формируется долго — в течение 7—8 лет. На глубинах 8—10 м популяция развивается быстрее, однако низкая интенсивность света и слабая гидродинамика замедляют развитие молодых спорофитов. Формирование возрастной структуры популяции длится здесь 5—6 лет. Наиболее быстрого достижения стабильности популяционной структуры

*L. saccharina* можно ожидать на глубинах от 4 до 7 м, где условия среды для развития водорослей еще благоприятны, но уже снижена внутривидовая конкуренция. Длительность развития популяции здесь составит 3—6 лет.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 191 с.
- Динамика развития зарослей промысловых водорослей бассейна Белого моря по данным стационарных разрезов (промежуточный отчет): Отчет/СевПИИРО. Отв. исполнитель В. Н. Макаров. Архангельск, 1977. 29 с. № ГР 77038924. Инв. № 640532.
- Донная растительность Белого моря: Отчет/СевПИИРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск, 1972. 44 с.
- Запасы промысловых водорослей в Белом море. (По данным последних для каждого района и участка обследований): Отчет/СевПИИРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск. 1967. 131 с.
- Макаров В. П. Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море // III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии-макрофитобентосу. Тез. докл. (Севастополь, октябрь, 1979 г.). Киев, 1979. С. 86—87.
- Макаров В. Н. Возрастная структура популяций // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998а. С. 94—97.
- Макаров В. Н. Спорношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998б. С. 40—52.
- Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинарного фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 78—88.
- Михайлова Т. А. Формирование ламинарных фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 88—103.
- Результаты контрольного обследования запасов и распределения промысловых водорослей в районе Соловецких островов (заключительный отчет): Отчет/СевПИИРО. Отв. исполнитель В. Н. Макаров. Архангельск, 1975. 55 с. № ГР 75030076. Инв. № Б474292.
- Сырьевая база водорослевой промышленности Архангельского экономического района: Отчет/СевПИИРО. Руководитель К. П. Гемп. Архангельск, 1960. 53 с., прил.
- Характеристика развития зарослей промысловых водорослей бассейна Белого моря (на стационарных разрезах) (промежуточный отчет): Отчет/СевПИИРО. Отв. исполнитель С. П. Коренников. Архангельск, 1978. 30 с. № ГР 78046516. Инв. № 742926.

#### SUMMARY

Features of development of *Laminaria saccharina* coenopopulations on introduced stony substrate were studied in 1992—1998 near the Solovetskie Islands. Six experimental grounds 100 m<sup>2</sup> each have been located at different depths. For the last 30—40 years raising of the lower boundary of the kelp belt is recorded, and now it is located at the depth from 2 down to 10 m. The age structure of natural coenopopulations belongs to the normal type at the depth 2—7 m, to the regressive type at the depth 8—10 m. Biomass and plant density in new coenopopulations decrease downwards. Intraspecific competition in the upper part of the kelp belt and low radiation and weak water movement in its lower part are determinative for formation of the natural structure of populations. The age structure has been formed for 7—8 years at the depth 2—3 m, for 3—6 years at the depth 4—7 m, for 5—6 years at 8—10 m.