

## СООБЩЕНИЯ

УДК 582.256.462 (268.46) : (581.524.34 + 574.62)

© Т. А. Михайлова

СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ЛАМИНАРИЕВЫХ  
НА ВНЕСЕННОМ СУБСТРАТЕ (БЕЛОЕ МОРЕ)T. A. MIKHAYLOVA. STAGES OF FORMATION OF LAMINARIAN COMMUNITIES  
ON INTRODUCED SUBSTRATA (WHITE SEA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2  
Факс (812) 234-45-12  
E-mail: mikhaylovat@mail.ru  
Поступила 19.05.2006

Сукцессия ламинариевых сообществ изучалась в ассоциации *Laminaria saccharina* + *L. digitata* на внесенном каменистом субстрате и на пластинах обрастания в прибрежной части островов бассейна и Онежского залива Белого моря в период 1996—2004 гг. Установлено, что микростадия сукцессии длится не более 1 мес, спорофиты *Laminaria saccharina* появляются на внесенном субстрате с июня по сентябрь. Формирование сообществ длится не менее 10—15 лет и является 2—4-фазным процессом. На глубинах 2—5 м при более раннем внесении субстрата наблюдается присутствие начальных фаз с доминированием *Alaria esculenta*, что сопряжено с низкой биомассой формирующихся сообществ. На глубинах 5—8 м сукцессия начинается с фазы *Laminaria saccharina*. Состав сопутствующих видов сообществ на начальном этапе быстрее формируется при более раннем внесении субстрата, но различия исчезают уже в 2—3-летних фитоценозах независимо от фазы сукцессии. Рекомендуется вносить субстрат на глубину 2—3 м в конце августа—сентябре.

Ключевые слова: ламинариевые сообщества, сукцессия, рекультивация, сроки внесения субстратов, биомасса, видовой состав, Белое море.

Добыча ламинариевых с судов, оснащенных драгами, эффективна на скалистых грунтах. Однако в Белом море, где основные запасы ламинариевых сосредоточены на каменисто-песчаных грунтах, многолетнее применение драг привело к негативным изменениям подводной растительности. В местах такого промысла сократилось количество твердого субстрата и произошли значительные нарушения в его распределении по дну.

Ускорить восстановление зарослей может дополнительное внесение субстрата. За этим методом в прикладной альгологии закрепился термин «рекультивация». Помимо восстановительной функции рекультивация может нести функцию пополнения существующих запасов водорослей. В этом смысле она выступает в качестве альтернативы методам традиционной экстенсивной марикультуры. Принципиальные отличия от последней заключаются в том, что при рекультивации затраты касаются только внесения в море субстрата, необходимость ежегодного профилактического обслуживания гидротехнических установок отпадает, а формирующаяся биомасса водорослей может использоваться промышленностью неограниченно длительное время. Кроме того, в отличие от моно- (или олиго-) культуры рекультивация обеспечивает формирование полноценных естественных биоценозов, которые по истечении времени, необходимого для сукцессии, сливаются с окружающей экосистемой. Последующая эксплуатация новообразованных сообществ мо-

жет осуществляться наименее вредоносными орудиями промысла, например ручной косой, работающей в диапазоне глубин до 4 м, преимущественно на глубинах 2—3 м.

В большинстве случаев восстановительная сукцессия в сообществах ламинариевых представляет собой сложный полифазный процесс (Paine, Vadas, 1969; Svendsen, 1972; Kain, 1975; Pace, 1981; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). Рядом автором установлено, что колонизация субстрата, расчищенного в разные сезоны, происходит по-разному: в различные периоды на субстрате появляются разные виды, которые складывают разные сообщества (Varma, 1959; Kain, 1975; Neushul et al., 1976). Часто после удаления ламинариевой растительности сукцессия начинается с разрастания сопутствующих водорослей, которые в дальнейшем сдерживают восстановление климаксовых видов (Charman, 1984; Ojeda, Santelices, 1984; Kennelly, 1987a—c).

В Белом море основные вопросы формирования ламинариевых фитоценозов на внесенном субстрате проработаны достаточно подробно (Михайлова, 2000б, 2001; Кириллов, Михайлова, 2002; Михайлова, 2002а, в, 2003), однако особенностям протекания сукцессии в зависимости от сроков и глубины погружения субстрата уделено недостаточно внимания.

### Материал и методика

Работа проводилась в прибрежной части островов бассейна и Онежского залива Белого моря в период 1996—2004 гг. Материалом для исследования послужили эксперименты, проведенные на внесенном каменистом субстрате, и эксперимент, выполненный на пластинах обрастания. Экспериментальные работы выполнялись в типичной для Белого моря асс. *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. + *L. digitata* (Huds.) Lamour., в которой сосредоточен современный промысел ламинариевых.

На заготовительном участке Архангельского опытного водорослевого комбината (АОВК), расположенном на о-ве Жижгинский, каменистый субстрат (камни диаметром 15—30 см) вносился на глубину 3 м на 4 экспериментальных полигона: в сентябре 1997 г., в конце июня и в конце августа 2001 г. и в начале августа 2002 г. (рис. 1). Площадь первого полигона составляет 6000 м<sup>2</sup>, а трех других — по 1500 м<sup>2</sup>. Камни равномерно распределялись по донной поверхности с плотностью 1 шт./м<sup>2</sup>. Отбор проб производился в летний период 1998—2004 гг. водозлазным способом в 3—7-кратной повторности, с использованием мерной рамки 1 м<sup>2</sup>. Обработка проб включала определение видового состава водорослей, сырого веса каждого вида, подсчет количества экземпляров, взвешивание и измерение длины слоевищ ламинариевых. Всего было собрано и обработано 68 количественных проб. Сравнение видового состава фитоценозов производилось попарно с использованием коэффициента Сьеренсена, вычисленного по формуле

$$K_S = 2N_{A+B}/(N_A + N_B),$$

где  $N_{A+B}$  — число общих видов в описаниях А и В;  $N_A$  и  $N_B$  — числа видов соответственно в описаниях А и В (Миркин и др., 1989).

Эксперимент на пластинах обрастания проводился в летний период 1996—1997 гг. на глубине 7 м в районе о-ва Соловецкий — на научной базе Северного отделения Полярного института рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича (СевПИРО). К деревянным стендам прикреплялись пластины из плоского шифера (11 × 6.5 см) и пластины из оргстекла (7.5 × 2.5 см). Всего было установлено 3 стенда (повторности) на расстоянии 10 м друг от друга. Постановка в море

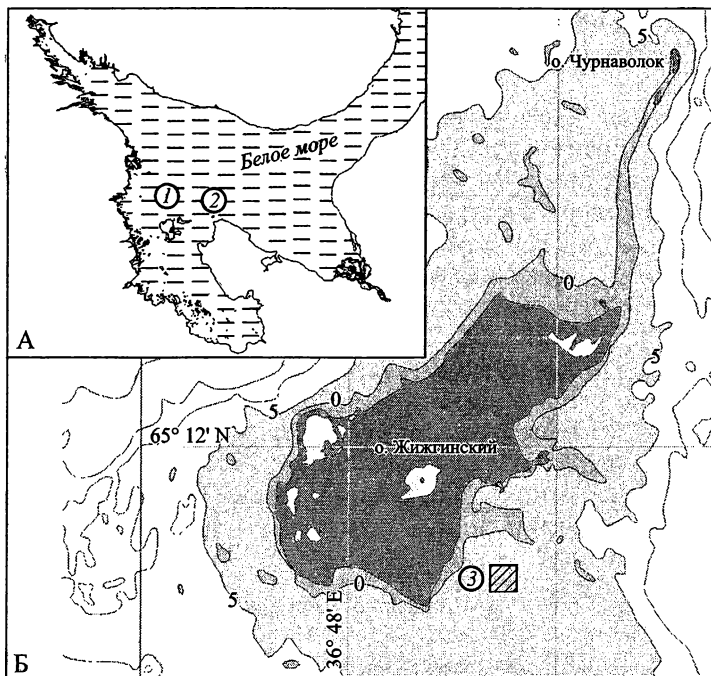


Рис. 1. Карта-схема проведения полевых исследований.

А — Белое море, Б — о-в Жижгинский, 1 — Соловецкие острова, 2 — о-в Жижгинский, 3 — район размещения экспериментальных полигонов.

экспериментальных пластин производилась через каждые 2 недели — с 15 июня по 1 сентября 1996 г., снятие пластин также производилось с периодичностью 2 недели (с 1 июля по 1 сентября) в 1996 г. и в июле и августе в 1997 г. С каждого стенда снималось по одной пластине, установленной в различные сроки. Видовой состав обрастания на стеклах определялся при помощи микроскопа МБИ-3 при увеличении 84, на шиферных пластинах — с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 при увеличении 16. Количество проростков подсчитывалось в 10 полях зрения на каждой пластине с обрастанием, затем числовые значения с 30 полей зрения усреднялись и пересчитывались на 1 см<sup>2</sup>. Всего было просмотрено 510 полей зрения на стеклах и 810 на шиферных пластинах. Длина проростков *L. saccharina* определялась при помощи окулярмикротра. Оценочные параметры, применяемые при описании и сравнении сообществ фитообрастания, включали видовой состав макрофитов, плотность поселения проростков массовых видов (экз./см<sup>2</sup>) и индекс видового разнообразия сообщества (ИВР):

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

где  $m_i$  — плотность поселения  $i$ -го вида (экз./см<sup>2</sup>), а  $M$  — плотность поселения всех проростков макроводорослей в сообществе (экз./см<sup>2</sup>).

Данные по температуре воды в слое 0—10 м в районе Соловецкой ГМС предоставлены гидрометеослужбой г. Архангельска. В работе использованы статистические показатели среднедекадных величин температуры воды за период 1942—2002 гг.

## Результаты и их обсуждение

Эксперименты, проведенные в верхнем этаже ассоциации на глубине 3 м, показали четкую зависимость процесса заселения нового субстрата от срока его погружения в море. В более ранних исследованиях установлено, что первопоселенцами являются виды *L. saccharina*, *Alaria esculenta* (L.) Grev. и *Sacchoriza dermatodea* (De la Pyl.) J. Ag. Из них первые 2 выступают доминантами — либо вместе, либо по отдельности (Михайлова, 2000б). Оказалось, что именно сезонные сроки начала колонизации определяют доминанту формирующегося сообщества, что связано с периодом спороношения видов. Субстрат, внесенный в начале и середине лета, засеивается преимущественно спорами *A. esculenta*, концентрация которых в прибрежных водах в это время остается высокой, несмотря на то что период массового спороношения вида приходится на апрель (Шошина, 2001). На субстрате, внесенном ближе к осени, доминирует вид *L. saccharina*, основной пик спороношения которого достигается в октябре (Макаров, Шошина, 1998).

Состав доминантов молодого (однолетнего) фитоценоза позволяет предвидеть этапы заселения и установить их длительность. Стадия алярии возникает в сукцессии, если субстрат погружается в море в конце весны, в начале или в середине лета. В зависимости от доли этого вида в однолетнем сообществе наблюдается 2 варианта длительности этой стадии. Если *A. esculenta* полностью господствует в молодом фитоценозе, а на долю *L. saccharina* приходится не более 1 % фитомассы, то стадия алярии длится 2 года (рис. 2, А). В 2-летнем фитоценозе биомасса *L. saccharina* увеличивается до 10 %, но доминантом по-прежнему остается *A. esculenta*. На 3-й год наступает стадия смешанного, бидоминантного сообщества *A. esculenta* + *L. saccharina*, длится она не более 1 года. На 4-й год в сообществе доминирует *L. saccharina*, биомасса этого вида составляет уже более 50 % от всей фитомассы. Второй вариант наблюдается, если при доминировании *A. esculenta* на долю вида *L. saccharina* приходится 10 % и более от всей биомассы водорослей однолетнего сообщества (рис. 2, Б). В этом случае фаза алярии длится 1 год. На 2-й год в сукцессии наступает фаза смешанного сообщества. Вытеснение алярии из доминантов происходит уже на 3-й год.

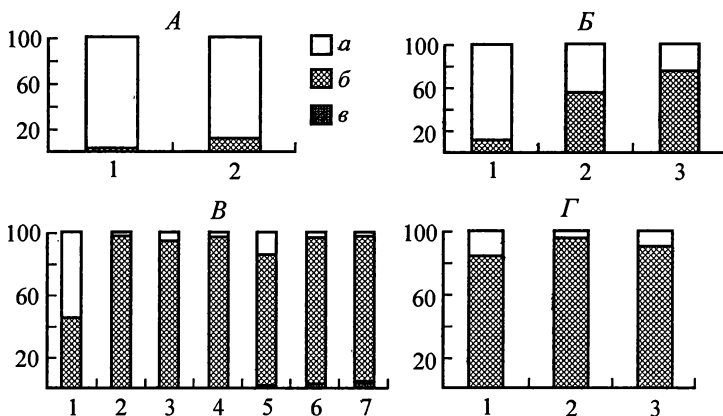


Рис. 2. Изменения соотношения биомассы доминирующих видов в разновозрастных фитоценозах, формирующихся на каменистом субстрате, внесенном в августе 2002 г. (А), в июне 2001 г. (Б), в сентябре 1997 г. (В), в августе 2001 г. (Г).

*a* — *Alaria esculenta*, *b* — *Laminaria saccharina*, *v* — *L. digitata*. По осям абсцисс — возраст сообществ, годы; по осям ординат — доля, %.

Если субстрат размещается в море в конце лета, то, как правило, оба вида поселяются на нем в равном соотношении (рис. 2, В). Длительность смешанного сообщества, как и в предыдущих случаях, не превышает 1 года. В 2-летнем фитоценозе уже господствует *L. saccharina*.

Если начало колонизации приходится на период биологической осени, *A. esculenta* вообще не проявляет себя в сукцессии в качестве доминанта (рис. 2, Г). Субстрат практически полностью засеивается спорами *L. saccharina* и эта фаза в сукцессии длится довольно долго (рис. 2, В).

Через 2—3 года после начала сукцессии в сообществе появляются проростки *L. digitata*, через 5 лет можно определить биомассу вида (рис. 2, В), но содоминантом этот вид способен стать не ранее, чем через 10—15 лет сукцессии. Это связано с тем, что размеров, сопоставимых с размерами взрослых, 2—3-летних растений *L. saccharina*, спорофиты *L. digitata* достигают позднее, в возрасте 5—6 лет. Доминирующую позицию в сообществе вид займет, когда не единичные, а многие растения достигнут таких размеров.

Таким образом, климаксовыми видами являются *L. saccharina* и *L. digitata*. Полноценная сукцессия включает 4 фазы: (*A. esculenta*) → (*A. esculenta* + *L. saccharina*) → (*L. saccharina*) → (*L. saccharina* + *L. digitata*). Присутствие фаз, включающих *A. esculenta*, связано со сроком погружения субстрата в море.

По поводу наступления климаксовой фазы есть косвенные свидетельства мастера одного из 2 заготовительных участков, в наибольшей степени пострадавших от промысла. Последние драгировки в районе о-ва Жижгинский производились в 1989—1990 гг. После них, по данным АОВК, запасы ламинариевых сократились в несколько раз. Более того, исчез предпочитаемый заготовителями вид *L. digitata*, а в зарослях стали преобладать виды *L. saccharina* и *A. esculenta*. Особенно это относится к северной части острова, где простирается длинная отмель до маленького островка Чурнаволоок, и к юго-западной отмелой части о-ва Жижгинский (рис. 1). Летом 2004 г. мастер впервые за последние годы отметил появление вида *L. digitata* на северных мелководьях. Промышленник-заготовитель отмечает наличие вида в промысловых количествах. С биологической точки зрения это означает, что вид доминирует (или является одним из доминантов) в сообществе. Это наблюдение косвенно подтверждает наши прогнозы: климаксовая фаза сукцессии наступила здесь через 15 лет.

Биомасса формирующихся сообществ в значительной степени определяется тем, с какой фазы начиналась сукцессия и в какой фазе сукцессии находится фитоценоз в момент наблюдения. Это хорошо прослеживается на примере 2-летних сообществ (рис. 3, А). Те из них, которые в своем развитии проходили или в момент исследования находятся в стадии *A. esculenta*, имеют низкую биомассу — не более 2—3 кг/м<sup>2</sup>. Сообщества, в которых сразу доминировал вид *L. saccharina* (один или был содоминантом), на 2-й год имеют биомассу от 4 до 8.6 кг/м<sup>2</sup> (рис. 3, А).

Практически все экспериментальные сообщества, отражающие различные варианты сукцессии, в 3-летнем возрасте находятся на стадии доминирования *L. saccharina*, и их биомасса составляет уже не менее 4 кг/м<sup>2</sup>, достигая почти 7 кг/м<sup>2</sup> (рис. 3, Б). При этом, если субстрат вносится раньше и сукцессия начинается с фазы *A. esculenta*, при прочих равных условиях общая биомасса водорослей оказывается в 1.5 раза ниже, чем у сообщества, начавшего формирование с фазы *L. saccharina* (рис. 3, Б).

Видовой состав анализировался на примере описаний 6 фитоценозов (табл. 1). Сопутствующие виды в естественных ламинариевых сообществах составляют

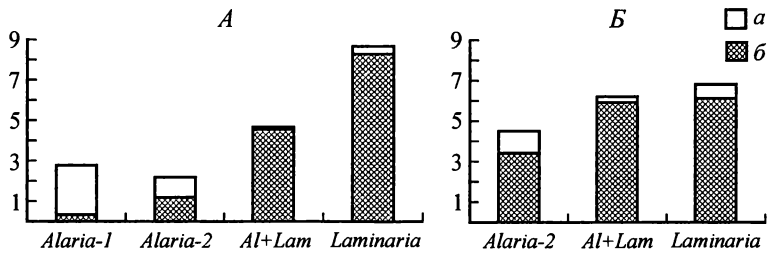


Рис. 3. Биомасса доминирующих видов в 2- (А) и 3-летних (Б) сообществах.

*a* — *Alaria esculenta*, *б* — *Laminaria saccharina*. По осям абсцисс — фазы, с которых начиналась сукцессия: *Alaria-1(2)* — 1-й и 2-й варианты фазы (*A. esculenta*), *Al + Lam* — фаза смешанного сообщества (*A. esculenta* + *L. saccharina*), *Laminaria* — фаза *L. saccharina*. По осям ординат — биомасса, кг/м<sup>2</sup>.

не более 5 % от общей фитомассы водорослей (Михайлова, 2000а). В экспериментальных фитоценозах настоящего исследования на начальных стадиях сукцессии количественно виды-спутники представлены настолько незначительно (Михайлова, 2000б), что мы ограничились оценкой качественного сравнения видового состава.

Однолетние фитоценозы, сформировавшиеся на субстрате, внесенном в один год, но с разницей в 2 мес, характеризуются разными доминантами и имеют малое сходство видового состава ( $K_s = 0.60$ ) (табл. 1, А и В). Эти же сообщества, но в возрасте 3 лет характеризуются одним доминантом (*L. saccharina*) и большим сходством видового состава ( $K_s = 0.80$ ) (табл. 1, С и D). Казалось бы, очевидна приуроченность видового состава сопутствующих водорослей не к срокам внесения субстрата в море, а к виду-доминанту. В то же время в других фитоценозах с одинаковыми доминантами наблюдалось малое сходство видового состава:  $K_s$  между двумя «аляриевыми» фитоценозами А и F составляет 0.63, а коэффициенты между «ламинариевыми» фитоценозами В и D и между В и С составляют соответственно 0.56 и 0.52 (табл. 1). Надо заметить, что фитоценозы во всех 3 сравниваемых парах имеют разный возраст.

На примере одновозрастных (1-летних) сообществ можно провести сравнение 3 модельных, т. е. различающихся по доминанту, фитоценозов: А — в стадии *A. esculenta*, В — в стадии *L. saccharina* и Е — в стадии промежуточного бидоминантного фитоценоза *A. esculenta* + *L. saccharina* (табл. 1). Как ни странно, ближе всего по видовому составу оказались фитоценозы А и В, имеющие разные доминирующие виды. В состав этих 2 фитоценозов входят виды *Acrosiphonia sonderi*, *Ectocarpus confervoides*, *Ceramium virgatum*, *Devaleraea ramentacea*, *Polysiphonia urceolata*, *Meiodiscus spetsbergense*, не обнаруженные в фитоценозе Е (табл. 1). И наоборот, виды *Acrosiphonia flagellata*, *Petalonia fascia* и *Rhodomela confervoides*, отмеченные только в фитоценозе Е, не обнаружены в фитоценозах А и В (табл. 1). Не исключено, что общность года внесения субстрата оказала более существенное влияние на сходство видового состава.

Таким образом, анализ видового состава фитоценоза с одинаковыми и с разными доминантами не позволяет установить жесткую связь видовых комплексов с доминирующими видами сообществ.

В процессе попарного сравнения только взрослые фитоценозы (С, D и F) по сходству видового состава образовали наиболее тесную группу: ( $K_s \geq 0.65$ ). Даже аляриевый и ламинариевый фитоценозы (F и D) имеют 47.8 % общих видов (11 из 23) (табл. 1). Именно эти виды входят в состав всех взрослых фитоценозов. Большинство из них — виды многолетние: *Desmarestia aculeata*, *Odonthalia dentata*, *Pal-*

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав водорослей в разновозрастных фитоценозах с разными доминантами и сформировавшихся на субстрате, внесенном в разные сроки

| Условное обозначение фитоценоза                | А                       | В                           | С                           | Д                           | Е   | Ф                       |
|--|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|---|-------------------------|
| Доминант(ы)                                    | <i>Alaria esculenta</i> | <i>Laminaria saccharina</i> | <i>Laminaria saccharina</i> | <i>Laminaria saccharina</i> | <i>Alaria esculenta</i> + <i>Laminaria saccharina</i> | <i>Alaria esculenta</i> |
| Время внесения субстрата                       | июнь 2001 г.            | август 2001 г.              | июнь 2001 г.                | август 2001 г.              | сентябрь 1997 г.                                      | август 2002 г.          |
| Год отбора проб                                | 2002                    | 2002                        | 2004                        | 2004                        | 1998  | 2004                    |
| Возраст фитоценоза                             | 1 год                   | 1 год                       | 3 года                      | 3 года                      | 1 год   | 2 года                  |
| <i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillw.) J. Ag.      |                         | +                           | +                           | +                           | +   |                         |
| <i>A. centralis</i> (Lyngb.) Kjellm.           |                         | +                           |                             |                             |   |                         |
| <i>A. flagellata</i> Kjellm.                   |                         |                             |                             |                             | +   |                         |
| <i>A. incurva</i> Kjellm.                      | +                       | +                           | +                           | +                           | +   | +                       |
| <i>A. sonderi</i> (Kütz.) Kornm.               | +                       | +                           | +                           | +                           |   | +                       |
| <i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) Hoek       |                         |                             | +                           | +                           |   |                         |
| <i>Enteromorpha prolifera</i> (Müll.) J. Ag.   |                         |                             | +                           | +                           |   |                         |
| <i>Ulvaria obscura</i> (Kütz.) Gayral          | +                       | +                           | +                           | +                           | +   | +                       |
| <i>Pilayella varia</i> Kjellm.                 | +                       | +                           |                             |                             | +   |                         |
| <i>P. litoralis</i> (L.) Kjellm.               | +                       |                             |                             |                             |   | +                       |
| <i>Ectocarpus confervoides</i> (Roth) Le Jolis | +                       | +                           |                             |                             |   |                         |
| <i>E. fasciculatus</i> Harv.                   | +                       |                             |                             |                             | +   |                         |
| <i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.          |                         | +                           |                             |                             |   |                         |
| <i>Petalonia fascia</i> (Müll.) Kuntze         |                         |                             |                             |                             | +   |                         |
| <i>Dictyosiphon hyppuroides</i> (Lyngb.) Kütz. |                         | +                           |                             |                             | +   |                         |
| <i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamour.       |                         | +                           | +                           | +                           |   | +                       |
| <i>Chorda filum</i> (L.) Lamour.               |                         |                             | +                           | +                           |   |                         |
| <i>C. tomentosa</i> Lyngb.                     |                         | +                           |                             | +                           | +   |                         |
| <i>Laminaria saccharina</i> (L.) Lamour.       | +                       | +                           | +                           | +                           | +   | +                       |
| <i>Alaria esculenta</i> (L.) Grev.             | +                       | +                           | +                           | +                           | +   | +                       |
| <i>Porphyra abyssicola</i> Kjellm.             | +                       |                             | +                           | +                           | +   | +                       |

|  |    |
|--|----|
| <i>Euthora cristata</i> (L.) J. Ag.                                      | +  |
| <i>Cystoclonium purpureum</i> (Huds.) Batt.                              |    |
| <i>Fimbrifolium dichotomum</i> (Lepech.) Hanson                          |    |
| <i>Palmaria palmata</i> (L.) Kuntze                                      | +  |
| <i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry                                  | +  |
| <i>Meiodiscus spetsbergense</i> (Kjellm.) G. W. Saunders<br>et McLachlan | +  |
| <i>Antithamnionella floccosa</i> (Müll.) Whittick                        | +  |
| <i>Scagelia pylaisaei</i> (Mont.) Winne                                  | +  |
| <i>Ceramium virgatum</i> Roth  | +  |
| <i>Ptilota gunneri</i> Silva, Maggs et Irvine in Maggs,<br>Hommersand    |    |
| <i>Pantoneura Baerii</i> (Post. et Rupr.) Kyl.                           |    |
| <i>Phycodrys rubens</i> (L.) Batt.                                       | +  |
| <i>Polysiphonia urceolata</i> (Lightf.) Grev.                            | +  |
| <i>P. arctica</i> J. Ag.   | +  |
| <i>P. nigrescens</i> (Smith) Grev.                                       | +  |
| <i>Rhodomeła confervoides</i> (Huds.) Silva                              |    |
| <i>Odonthalia dentata</i> (L.) Lyngb.                                    |    |
| Количество видов   | 21 |



|    |    |    |    |    |   |
|----|----|----|----|----|---|
|    | +  |    |    |    | + |
|    | +  |    |    |    | + |
| +  | +  | +  | +  |    | + |
| +  | +  |    |    |    | + |
| +  |    |    |    |    |   |
|    | +  |    |    |    | + |
|    | +  |    |    |    |   |
|    |    | +  |    |    |   |
| +  | +  | +  |    |    | + |
|    | +  |    |    | +  | + |
|    |    |    |    |    |   |
|    | +  | +  |    | +  | + |
|    | +  | +  |    | +  | + |
| 19 | 23 | 17 | 15 | 17 |   |

*maria palmata*, *Polysiphonia urceolata*, *Rhodomela confervoides*. Но и однолетние водоросли *Acrosiphonia incurva*, *A. sonderi*, *Porphyra abyssicola* и *Ulvaria obscura* являются типичными представителями всех ассоциаций ламинариевого пояса (Михайлова, 2000а, б). Видов, характерных исключительно для алярийевого фитоценоза, не обнаружено. Виды *Pilayella littoralis* и *Fimbrifolium dichotomum*, отмеченные только в этом фитоценозе, в природе также характерны для любых ламинариевых ассоциаций (Михайлова, 2000а, б).

Обращает на себя внимание тот факт, что наибольшая общность видовых списков отмечена в фитоценозах, в которых пробы отбирались в один и тот же год: в однолетних фитоценозах А и В пробы отбирались в 2002 г., данные по всем взрослым фитоценозам (С, D и F) были получены в 2004 г. (табл. 1). По-видимому, в какой-то мере сходство видового состава обусловлено наличием видов, характерных для года и сезона, когда собирался экспериментальный материал. В то же время наличие среди общих видов многолетних форм, появившихся ранее, не позволяет объяснить особенности видового состава только сроками отбора проб.

В процессе анализа мы выявили несколько факторов, которые так или иначе могли влиять на состав сопутствующих видов. Этими факторами являются: 1) сроки внесения субстрата (сезон, месяц); 2) доминирующий вид, определяющий фазу сукцессии; 3) возраст сообщества или, точнее, возрастное состояние доминанта; 4) год внесения субстрата; 5) год сбора материала. Анализ коэффициентов сходства приводит нас к заключению, что видовой состав фитоценозов в большей степени приурочен не столько к виду-доминанту, сколько к жизненной форме вида-доминанта, включающей его морфологию, размеры и, согласно возрасту, пространственное расположение в фитоценозе.

Эдификаторные функции доминантов, находящихся в разных возрастных состояниях, различны. Доминирующий вид, представленный молодыми растениями из семейства ламинариевых, влияет главным образом на характер водообмена, что определяет кислородный обмен, поглощение биогенных элементов и, в конечном итоге, обуславливает общую скорость обменных процессов со средой. На степень освещенности сопутствующих видов такой доминант влияет меньше, чем взрослые слоевища ламинарий. В однолетнем фитоценозе ламинариевые еще молодые и растут преимущественно вертикально, производя колебательные движения и создавая, таким образом, не полное, а частичное, боковое затенение. По-видимому, такого влияния на фитоценоз в целом недостаточно, чтобы рассматривать доминант в качестве эдификатора (средообразующего вида).

Начиная с 2-летнего возраста слоевища *A. esculenta* и *L. saccharina* имеют иное расположение в фитоценозе. Эти виды имеют отрицательную плавучесть, т. е. у них нет каких-либо приспособлений для поддержания таллома в вертикальном положении, как, к примеру, воздушные пузыри у фукусовых. Взрослые растения *A. esculenta* и *L. saccharina* занимают верхний ярус фитоценоза, но под тяжестью собственного веса пригибаются пластинами к грунту, образуют настил, или полог, который оказывает уже прямое влияние на освещенность всех компонентов фитоценоза. Такое влияние выражено преимущественно в ингибировании ростовых процессов мелких водорослей, «сметании» с субстрата части спор из общего спорового фонда фитоценоза. В этом выражаются основные, хотя далеко не все функции эдификаторных видов во взрослых ламинариевых фитоценозах.

Сезонные сроки начала колонизации, несомненно, влияют на состав водорослей. Особенно хорошо это видно на примере молодых сообществ, однако в скором времени эта разница сглаживается, наибольшее видовое сходство отмечено во

взрослых сообществах — 2- и 3-летних. Настоящее исследование подтверждает ранее полученные данные о том, что состав сопутствующих видов формируется в течение 2—4-летнего периода (Михайлова, 2000б). Видовые комплексы экспериментальных сообществ еще нельзя рассматривать в качестве стабильных и характерных. Скорее, их можно назвать «пионерными группировками» (Миркин и др., 1989). Особенно это относится к 1-летним фитоценозам.

Эксперимент, проведенный в нижнем этаже изучаемой ассоциации, на глубине 7 м, не выявил аналогичной зависимости хода сукцессии от срока размещения субстрата в море, как мы это наблюдали в более мелководной зоне. Исследование в течение 2 сезонов субстратов 6 различных постановок продемонстрировало начало сукцессии макрофагов с фазы *L. saccharina*. В этой зоне при заселении нового субстрата для *L. saccharina* на первых этапах нет конкурентов.

Вид *A. esculenta* характеризуется оппортунистической стратегией жизни, чем обусловлена приуроченность его местообитаний к верхней части сублиторали, для которой свойственно отсутствие стабильности физических условий (штормы, прибой, сильные течения, торошение льдом). В таких условиях часто освобождаются естественные субстраты и появляются условия для поселения быстро растущих видов. Морфология вида позволяет ему лучше выживать в условиях физически неустойчивых, чем в условиях биотической конкуренции. По нашим наблюдениям, вид поселяется на новом субстрате в диапазоне глубин от 2 до 5 м.

Вид *L. digitata* является сильным биотическим конкурентом (виолентом), климаксовым видом. Он процветает в оптимальных условиях — средней части пояса ламинарий. С увеличением глубины (8—10 м) резко ухудшается водообмен, снижается прозрачность воды и, следовательно, освещенность. Поэтому здесь *L. digitata* уступает позиции доминанта менее прихотливому виду *L. saccharina*. По нашим данным, в нижней части ламинариевого пояса, занятого монодоминантной асс. *L. saccharina*, сукцессия упрощается до монофазного процесса и продолжается около 5 лет (Михайлова, 2000б).

Таким образом, в нижнем этаже ассоциации *L. saccharina* + *L. digitata* на глубине 5—8 м сукцессия включает только 2 фазы: *L. saccharina* → (*L. saccharina* + *L. digitata*).

Эксперимент, выполненный на стеклянных и шиферных пластинах, позволяет проследить самые ранние этапы сукцессии макрофитов на уровне проростков, т. е. на микроскопическом и субмикроскопическом уровнях.

В холодных приполярных морях макроскопические слоевища наиболее активно развиваются в теплое время года. Так, в северной части Охотского моря, для которого характерен период ледостава, прикрепление макрофитов происходит только с июля по сентябрь, когда температура воды поднимается выше 5 °С; наибольшая интенсивность прикрепления наблюдается в июле, когда верхние слои водных масс (глубина от 0 до 10 м) прогреваются до 13 °С (Кашины, 1975).

В Белом море также период наиболее активных биологических процессов у макрофитов ограничен временем между сходом и образованием ледового покрова. Как правило, он начинается с конца мая и заканчивается в середине ноября (рис. 4). Наиболее активная колонизация субстрата происходит в пределах этого периода.

В нашем эксперименте на пластинах двухнедельной экспозиции независимо от срока постановки макрообрастание практически отсутствует (табл. 2). За этот период на них формируется первичная пленка бактерий, простейших и микроводорослей (преимущественно диатомовых). Редкие проростки макрофитов в течение первых 2 недель возникают только в наиболее благоприятный для развития водо-

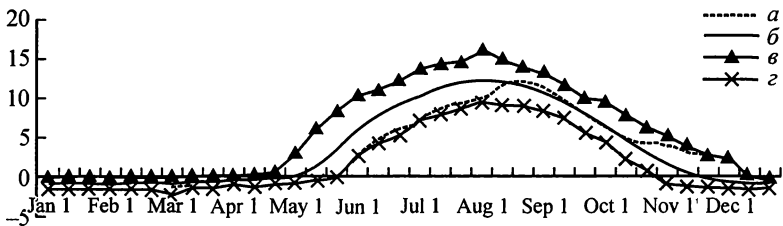


Рис. 5. Сезонный ход температуры в слое воды 0—10 м в районе Соловецких островов.

а — 1996 г., б — средняя, в — максимальная, г — минимальная температура за период 1942—2002 гг. По оси абсцисс — декады; по оси ординат — температура, °С.

рослей период — в июле и начале августа (табл. 2). Как правило, макрообрастание появляется через месяц после постановки пластин в море. Не исключено, что в верхних частях пояса ламинарий Белого моря в силу лучшего прогрева воды и освещенности микростадия сукцессии протекает быстрее.

Летняя динамика колонизации макрофитами четко прослеживается на пластинах, поставленных в наиболее ранние сроки (июнь—июль). На начальных стадиях поселяются очень немногие виды — эктокарповые и *L. saccharina*, проростки которых имеют высокую плотность поселения. Обычно максимальная плотность проростков наблюдается спустя 1.5 мес после начала экспонирования (табл. 2). К первопоселенцам можно отнести также *Rhodomela confervoides* и *Scagelia pylaisaei*, но встречаются они единично. В дальнейшем в сообществе обрастания появляются зеленые и другие виды красных водорослей, при этом количественно преобладают зеленые (проростки *Acrosiphonia* sp. и *Ulvaria obscura*), тогда как красные отличаются своим качественным разнообразием (табл. 2). По мере увеличения видового разнообразия плотность поселения отдельных, изначально наиболее массовых видов, снижается. Это приводит к некоторой количественной выровненности большинства видов. Таким образом, к концу лета формируется сравнительно богатое сообщество обрастания, включающее от 9 до 13 видов макрофитов и имеющее высоту до 37 мм (табл. 2).

Постепенное нарастание индекса видового разнообразия (ИВР) говорит о том, что изначально моно- или олигодоминантное сообщество становится полидоминантным. На всех сериях пластин максимальный ИВР достигается к концу лета (табл. 2). В сообществе к этому времени происходят изменения, обусловленные внутри- и межвидовыми взаимодействиями. Они выражаются в изначальном увеличении плотности нескольких видов и последующем ее снижении. Это приводит к более или менее устойчивому состоянию сообщества перед началом зимнего периода.

Чем раньше поставлены пластины, тем более богатое сообщество успевает сформироваться на них к концу лета. На пластинах, поставленных в конце лета (в августе), сообщество в первый вегетационный сезон практически не формируется. Редкие проростки макрофитов представлены в основном нитчатыми эктокарповыми.

На характере обрастания отражается также естественная сезонность в развитии водорослей независимо от даты постановки пластин и длительности экспонирования. Так, массовое появление на пластинах эктокарповых и *L. saccharina* приурочено главным образом к июлю. Виды *Acrosiphonia* sp. и *Ulvaria obscura* появляются в конце июля—начале августа, в период своей массовой вегетации в Белом море. Такие многолетние виды, как *Sphacelaria* sp., *Palmaria palmata*, *Ceramium virgatum*,

ТАБЛИЦА 2

Плотность поселения макроводорослей (экз./см<sup>2</sup>) на экспериментальных пластинах в первый вегетационный сезон (Соловецкие острова, 1996 г.)

| Дата постановки пластин   | 15.06 |       |       |       |      | 1.07  |       |       |      | 15.07 |       |      | 1.08  |      | 15.08 |
|---|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|------|-------|------|-------|
| Дата снятия пластин   | 1.07  | 15.07 | 1.08  | 15.08 | 1.09 | 15.07 | 1.08  | 15.08 | 1.09 | 1.08  | 15.08 | 1.09 | 15.08 | 1.09 | 1.09  |
| Экспозиция, месяцы  | 0.5   | 1     | 1.5   | 2     | 2.5  | 0.5   | 1     | 1.5   | 2    | 0.5   | 1     | 1.5  | 0.5   | 1    | 0.5   |
| <i>Chlorophyta</i>  |       |       |       |       |      |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Cladophora rupestris</i> (L.) Kütz.  |       |       |       |       |      |       |       | +     |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Chaetomorpha</i> sp.   |       |       |       | +     |      |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Acrosiphonia</i> sp.   |       |       | 6.7   | 0.3   | 0.3  |       |       | +     | +    |       |       | +    |       | +    |       |
| <i>Ulvaria obscura</i>  |       |       | 8.9   | 6.6   | 3.4  |       |       | +     | 0.4  |       |       | +    |       | 3.6  |       |
| <i>Phaeophyta</i>   |       |       |       |       |      |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Ectocarpaceae</i> ( <i>Pilayella varia</i> , <i>Ectocarpus confervoides</i> , <i>E. fasciculatus</i> ) |       | 95.6  | 111.1 | 9.5   | 4.7  |       | 124.4 | 184.4 | 0.8  | 2.2   | 75.6  | 42.2 |       |      | 4.4   |
| <i>Sphacelaria</i> sp.  |       |       |       |       |      |       |       |       |      |       | +     | +    |       |      |       |
| <i>Saccorhiza dermatodea</i>  |       |       |       |       | 0.4  |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Laminaria saccharina</i>   |       | 42.2  | 46.8  | 4.5   | 9.1  |       | +     | 2.2   | 0.3  |       |       | +    |       |      |       |
| <i>Rhodophyta</i>   |       |       |       |       |      |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Audouinella efflorescens</i> (J. Ag.) Papenf.  |       |       |       |       |      |       |       | +     |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Palmaria palmata</i>   |       |       |       |       | 0.2  |       |       |       |      |       |       |      |       |      |       |
| <i>Scagelia pylaisaei</i>   |       |       | +     |       | 0.4  | +     | +     |       |      |       |       | +    |       | +    |       |
| <i>Ceramium virgatum</i>  |       |       |       | +     | 0.1  |       |       | +     | +    |       | +     | +    |       |      |       |
| <i>Phycodrys rubens</i>   |       |       |       | 0.1   | 0.1  |       |       | +     | +    |       |       |      |       |      |       |
| <i>Polysiphonia arctica</i>   |       |       |       |       | 0.2  |       |       | +     | 0.1  |       |       | +    |       |      | +     |
| <i>P. nigrescens</i>  |       |       |       |       |      |       |       |       | +    |       |       | 0.1  |       |      |       |
| <i>Rhodomela confervoides</i>   |       | +     | +     | 1.4   | 0.7  | +     | +     | 0.1   | 0.2  |       | +     | +    |       |      | +     |
| Количество видов  | 0     | 3     | 7     | 8     | 13   | 2     | 4     | 10    | 9    | 1     | 5     | 11   | 0     | 2    | 0     |
| ИВР   | 0     | 0.89  | 1.32  | 1.88  | 2.15 | 0     | 0     | 0.10  | 2.04 | 0     | 0     | 0.42 | 0     | 0.01 | 0     |
| Максимальная высота обрастания, мм  | <1    | <1    | 4     | 8     | 37   | <1    | 1     | 2     | 13   | <1    | 1     | 3    | 0     | 1    | 0     |

Примечание. Плотность поселения видов *Ectocarpaceae* учитывалась совместно, в таблице они объединены одной строкой. На пластинах семейство включает от 1 до 3 видов, поэтому количество видов, отмеченных в столбце, может не совпадать с указанным в графе «количество видов».

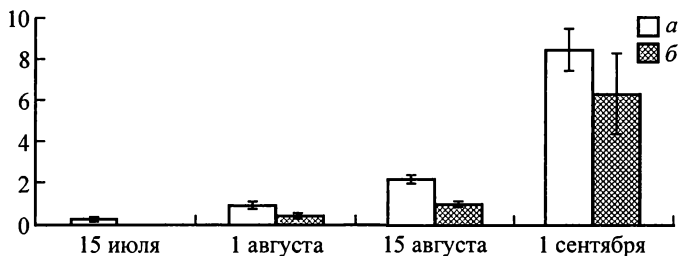


Рис. 5. Длина проростков *Laminaria saccharina* на экспериментальных пластинах в 1996 г. Проростки на пластинах, поставленных 15 июня (а) и 1 июля (б). По оси абсцисс — дата снятия пластины; по оси ординат — длина проростков, мм.

*Phycodrys rubens*, *Polysiphonia arctica*, *P. nigrescens* поселяются последними — в августе (табл. 2).

Наибольший интерес представляет поселение доминанта. Вид *L. saccharina* появился только на пластинах, поставленных к концу июня и на пластинах обеих июльских постановок. Наибольшая плотность проростков, более 40 экз./см<sup>2</sup>, отмечена на июньских пластинах через 1—1.5 мес с начала эксперимента, при дальнейшем экспонировании она снизилась и не превышала 10 экз./см<sup>2</sup>. На пластинах июльских постановок количество проростков *L. saccharina* было значительно меньше и также уменьшалось к концу лета (табл. 2).

Измерение линейных размеров проростков ламинарии в течение летнего периода показало, что во второй половине августа наблюдается резкий скачок роста молодых спорофитов (рис. 5). Именно в этот период температура воды была максимальной и составила 11.4—11.7 °С (рис. 4). Благоприятные для роста спорофитов световые и температурные условия позволяют жизнеспособным проросткам активно расти с середины до конца лета. Более слабые особи отмирают в результате внутривидовой конкуренции в плотном поселении ламинарий, чем и вызвано резкое снижение плотности поселения проростков к концу лета (табл. 2).

Таким образом, в течение первого лета на пластинах обнаружено 18 видов водорослей, из которых 4 — зеленые, 6 — бурые и 8 — красные.

Наблюдения за пластинами на следующий год показали, что по количеству видов в сообществе обрастателей теперь преобладают бурые и красные водоросли. Это характерно для естественных сообществ ламинариевого пояса. На пластинах, по-прежнему, обильны такие сезонные водоросли, как эктокарповые, *Ulvaria obscura* и *Scagelia pylaisaei*. Некоторые водоросли, характерные для начальных стадий обрастания (*Acrosiphonia arcta*, *A. flagellata*, *Ceramium virgatum*), постепенно вытесняются из сообщества (табл. 2, 3). Наряду с этим увеличивается плотность поселения многолетних видов *Phycodrys rubens*, *Polysiphonia arctica* и *Odonthalia dentata*. Последний появляется на новом субстрате только на второе лето, тем не менее его проростки поселяются абсолютно на всех пластинах и к концу лета имеют высокую плотность поселения (табл. 3).

Рассматривая пластины, поставленные в различные периоды предыдущего лета, мы видим значительные различия. Максимальное количество видов через год обнаруживается на июньских пластинах (табл. 3). Видовой состав водорослей на них остается практически неизменным с конца предыдущего лета (табл. 2, 3), при этом снижается плотность поселения ламинарии и исчезает однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. К концу второго лета вытесняются некоторые сезонные и с большей плотностью поселяются многолетние виды красных водорослей (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Плотность поселения макроводорослей (экз./см<sup>2</sup>) на экспериментальных пластинах во второй вегетационный сезон (лето 1997 г.)

| Дата снятия пластин   | 3 июля 1997 г. |           |            |           |            |           | 23 августа 1997 г. |           |            |           |            |           |
|---|----------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|--------------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|
| Дата постановки пластин   | 15.06.1996     | 1.07.1996 | 15.07.1996 | 1.08.1996 | 15.08.1996 | 1.09.1996 | 15.06.1996         | 1.07.1996 | 15.07.1996 | 1.08.1996 | 15.08.1996 | 1.09.1996 |
| <i>Chlorophyta</i>  |                |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Acrosiphonia arcta</i>   | 0.2            |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Acrosiphonia flagellata</i>  | +              |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Ulvaria obscura</i>  | 3.7            | 1.6       | 1.1        | +         | 1.7        | 1.6       | 1.9                | +         | 1.5        | 0.8       | +          |           |
| <i>Phaeophyta</i>   |                |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Ectocarpaceae (Pilayella varia, P. litoralis, Ectocarpus confervoides)</i> | 3.2            | 2.3       | 0.3        |           |            |           | 6.0                | 5.8       | 4.3        | 6.7       | 2.9        | 4.3       |
| <i>Laminaria saccharina</i>   | +              |           |            |           |            |           | +                  |           |            |           |            |           |
| <i>Fusuc sp.</i>  | +              |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Rhodophyta</i>   |                |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Palmaria palmata</i>   | +              |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Scagelia pylaisaei</i>   | 0.1            | +         |            |           |            |           | +                  | +         | +          |           |            |           |
| <i>Ceramium virgatum</i>  | +              |           |            |           |            |           |                    |           |            |           |            |           |
| <i>Phycodrys rubens</i>   | 0.1            | +         |            |           |            |           | 0.4                | 0.1       | 0.2        | 0.1       | +          |           |
| <i>Polysiphonia arctica</i>   | 0.4            | +         | +          | +         | 0.1        |           | 0.2                | 0.1       | 0.1        | 0.1       | +          | +         |
| <i>Rhodomela confervoides</i>   | 0.9            | 0.4       | +          |           |            |           | 0.7                | 0.2       | +          |           |            |           |
| <i>Odonthalia dentata</i>   |                | +         |            |           |            |           | 0.8                | 0.9       | 3.3        | 3.9       | 1.9        | 1.5       |
| Количество видов  | 12             | 7         | 4          | 2         | 2          | 1         | 9                  | 7         | 7          | 5         | 5          | 3         |

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

На пластинах, поставленных в начале июля, на следующий год происходят небольшие изменения в видовом составе водорослей. Некоторые водоросли (*Acrosiphonia* sp. и *Ceramium virgatum*) исчезают из сообщества, некоторые сезонные виды (*Ulvaria obscura*, эктокарповые и *Scagelia pylaisaei*) появляются на пластинах вторично во второй вегетационный период (табл. 2, 3). Многолетние водоросли, за исключением *L. saccharina*, остаются в сообществе. На пластинах, поставленных в середине июля, сохраняется аналогичная тенденция изменений после зимнего периода. Несмотря на то что количество видов сокращается с 11 до 4 (табл. 2, 3), из сообщества главным образом вытесняются сезонные водоросли и *L. saccharina*, а многолетние виды *Polysiphonia arctica* и *Rhodomela confervoides*, успевшие поселиться в первое лето, остаются и на второе. Но в течение второго лета на этих пластинах происходят более значимые изменения, чем на пластинах предыдущих постановок. Формирование первичного сообщества обрастания, начавшееся, но не завершившееся в первое лето, происходит на второй год. К концу второго лета сообщество на этих пластинах становится идентичным сообществам обрастателей пластин предыдущих постановок (табл. 3).

На пластинах, поставленных в августе, сообщество обрастателей к концу первого лета так и не сформировалось. По-видимому, к началу зимнего периода не появилось обрастателей и на пластинах, поставленных в начале сентября. Во всяком случае, в начале следующего лета и на августовских и на сентябрьских пластинах мы видим крайне бедное макрофитообрастание (табл. 3). Из обнаруженных 2 видов *Ulvaria obscura* является сезонным, он отмечен на пластинах всех трех постановок и появился, очевидно, в начале второго лета. Второй вид — *Polysiphonia arctica* — многолетний, отмечен только на августовских пластинах, и появился он, вероятно, в конце предыдущего вегетационного сезона. В течение второго лета на августовских и сентябрьских пластинах появляются некоторые сезонные и многолетние виды, но даже к концу второго лета появившееся на них первичное сообщество обрастания беднее сообществ, отмеченных в это же время на пластинах предыдущих постановок.

Таким образом, на пластинах, поставленных в море в первой половине лета, уже к концу того же лета успевает появиться характерный состав видов водорослей, сохраняющийся и к началу следующего вегетационного сезона. На второй год дальнейшее развитие сообщества проявляется в постепенном замещении сезонных видов многолетними. На пластинах, поставленных во второй половине лета, к концу первой вегетации либо формируется бедное незрелое сообщество, либо не формируется совсем. Это приводит к тому, что формирование первичного сообщества происходит не сразу, а спустя почти год после внесения субстрата в море.

Эти данные хорошо согласуются с результатами наших экспериментов из прибрежья о-ва Жижгинский, которые проводились в верхней части исследуемой ассоциации на каменистом субстрате. При более раннем внесении субстрата в однолетнем фитоценозе, где доминирует *Alaria esculenta*, видовой состав практически сформировался, он характеризуется большим сходством с составом взрослых фитоценозов (см. текст и табл. 1). В то время как в однолетнем фитоценозе с доминированием *Laminaria saccharina*, который развивается на субстрате, внесенном позднее, видовой состав сопутствующих водорослей значительно отличается от состава взрослых сообществ, поскольку ему требуется более длительное время для окончательного формирования.

В связи с тем что *L. saccharina* доминирует в одной из наиболее длительных фаз сукцессии и является ценнейшим промысловым видом, особенностям его поселения необходимо уделить особое внимание.



В местах произрастания беломорских ламинарий соленость, как правило, стабильная (25—27 ‰) и дефицита по биогенам на протяжении всего года не наблюдается (Чугайнова, 2002), поэтому главными абиотическими факторами, обуславливающими сроки колонизации субстрата, являются температура и свет.

Температурный режим в поясе беломорских ламинарий (рис. 4) благоприятен для развития гаметофитов на протяжении всего календарного года, так как это микроскопическое поколение в жизненном цикле *L. saccharina* способно выживать в пределах от  $-1.5$  до  $+23-24$  °C (tom Dieck, 1993). Главный пик массового спороношения беломорских популяций *L. saccharina* отмечается в октябре (Макаров, Шошина, 1998). Но в октябре температура воды в прибрежной зоне Белого моря, даже в самые теплые годы опускается ниже 10 °C (рис. 4), что приводит к ингибированию роста спорофитов *L. saccharina* (Fortes, Lüning, 1980; Bolton, Lüning, 1982; Lüning, 1984; Макаров, 1987; Lüning, 1990). Зооспоры, вышедшие и проросшие в октябре и ноябре, дают поселение, которое переживает зиму на стадии гаметофитов. Рост спорофитов осуществляется, главным образом, в июле—августе, в более теплые годы этот период может увеличиваться с июня по сентябрь.

В эксперименте на пластинах (нижний этаж ассоциации) на второй год *L. saccharina* сохранилась только на июньских пластинах, именно на тех, где проростки вида были наиболее обильны и достигли наибольших размеров к концу первого лета (табл. 2, 3; рис. 5). Это означает, что если субстрат вносится в море в начале лета, то проростки *L. saccharina* появляются на субстрате одними из первых и с высокой плотностью. В течение первого лета в результате внутривидовой конкуренции происходит значительная их элиминация. Тем не менее оптимальные для роста световые и температурные условия второй половины лета позволяют наиболее конкурентоспособным особям достичь размеров, необходимых для переживания неблагоприятного периода года, и накопить для этого достаточное количество запасных веществ. Именно эти проростки с наступлением следующей весны сразу смогут приступить к активному росту и будут иметь преимущество в размерах перед проростками, появившимися предыдущей осенью или текущей весной. Такое преимущество позволит выжившим первопоселенцам на второй год достичь максимальных размеров и массы, что, в свою очередь, даст им больше шансов для дальнейшего выживания.

Поскольку эти растения пережили зимний период на стадии спорофитов, следующим летом они уже будут иметь одно годичное кольцо и, следовательно, формально будут иметь возраст  $-1+$  лет, в отличие от проростков осеннего и последующего весеннего поселений, которые будут иметь возраст  $0+$  лет. Таким образом, на больших глубинах от периода внесения субстрата зависит количество укрепившихся проростков *L. saccharina*; скорость становления возрастной структуры ценопопуляции вида и общая биомасса формирующегося фитоценоза.

В более мелководной части ламинариевоя пояса временный диапазон появления спорофитов *L. saccharina*, по всей вероятности, будет шире. Но в то же время в этой зоне проростки *L. saccharina* позднего-осеннего и весеннего поселений подвергаются конкурентным взаимодействиям со спорофитами *A. esculenta* весеннего поселения.

С увеличением глубины фактор конкуренции исчезает, но вступает в силу фактор освещенности, ингибирующий ростовые процессы. В предшествующих работах показано, насколько связаны с глубиной биомасса, плотность поселения растений и скорость формирования возрастной структуры развивающихся ценопопуляций *L. saccharina*. Несмотря на то что субстрат одновременно погружался на

глубины 6 и 9 м, ценопопуляция *L. saccharina* в последнем случае развивалась с запаздыванием на 1 год и формировала почти в 10 раз меньшую биомассу (Михайлова, 2001).

Таким образом, в результате проведенного исследования можно сделать важный практический вывод: для наиболее быстрого формирования высокопродуктивных сообществ с наиболее ценными видами в Белом море целесообразнее рекомендовать вносить субстрат в августе—сентябре на небольшие глубины (около 2—3 м).

## Выводы

В асс. *Laminaria saccharina* + *L. digitata* Белого моря микростадия сукцессии на внесенном субстрате длится не более 1 мес. Спорофиты *Laminaria saccharina* появляются с июня по сентябрь.

Сукцессия макрофитов на внесенном и освобожденном субстрате длится не менее 10—15 лет и является 2—4-фазным процессом: (*A. esculenta*) → (*A. esculenta* + *L. saccharina*) → {(*L. saccharina*) → (*L. saccharina* + *L. digitata*)}.

На глубинах 2—5 м при более раннем внесении субстрата наблюдается присутствие начальных фаз с доминированием *Alaria esculenta*, что сопряжено с более низкой биомассой формирующихся сообществ. На глубинах 5—8 м сукцессия начинается с фазы *L. saccharina*.

Состав сопутствующих видов сообществ на начальном этапе быстрее формируется при более раннем внесении субстрата, но различия исчезают уже в 2—3-летних фитоценозах независимо от фазы сукцессии.

Для формирования сообществ с максимальной биомассой и преобладанием наиболее ценного вида субстрат рекомендуется вносить на глубину 2—3 м в конце августа—сентябре.

## Благодарности

Автор выражает благодарность СевПИНРО и АОВК за финансовую и организационную поддержку в ходе проведения работы, глубокую признательность К. Л. Виноградовой за научное руководство и консультации, А. В. Чабану за техническое обеспечение работы, Ю. А. Морозову, А. Н. Бреусенко, Р. М. Гогореву, Н. И. Аксенову, Д. В. Томановскому за выполнение водолазных работ; [Ю. М. Силинскому] за помощь в изготовлении экспериментальных пластин, Т. В. и А. Е. Сидельниковым, [В. А. Демину] и А. В. Владимирову за организационную и техническую помощь при внесении каменистого субстрата; С. И. Климову за статистическую обработку данных по температуре воды.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кашин И. А. Водоросли-макрообрататели экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Сборник. № 3. Владивосток, 1975. С. 167—179.

Кириллов А. Н., Михайлова Т. А. Формирование ламинариевого фитоценоза на экспериментальном полигоне в районе острова Жижгинский // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 497—510.

Макаров В. Н. Поведение зооспор и ранние стадии развития *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с.

- Макаров В. Н., Шошина Е. В. Спороншение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998. С. 40—52.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитицологии. М., 1989. 223 с.
- Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 78—88.
- Михайлова Т. А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 88—103.
- Михайлова Т. А. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) при заселении свободного субстрата в Белом море // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 24—31.
- Михайлова Т. А. Влияние мезорельефа субстрата на структуру формирующихся водорослевых сообществ // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002а. С. 470—487.
- Михайлова Т. А. Изменение структуры фитоценоза на внесенном субстрате под влиянием промысла // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002б. С. 487—496.
- Михайлова Т. А. Некоторые аспекты выбора участков и характера распределения каменистого субстрата при проведении рекультивации // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002в. С. 455—469.
- Михайлова Т. А. Результаты исследований по проблеме рекультивации ламинариевых сообществ Белого моря // Матер. отчетной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2001—2002 гг. Архангельск, 2003. С. 311—325.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.
- Чугайнова В. А. Неорганические формы азота и фосфора в прибрежных районах Белого моря // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 30—41.
- Шошина Е. В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2001. 30 с.
- Charman 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.
- Bolton J. J., Lüning K. Optimal growth and survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture // Marine Biology, Berlin. 1982. Vol. 66. P. 89—94.
- Fortes M. D., Lüning K. Growth rates of North sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod // Helgoländer Meeresunters. 1980. Vol. 34. P. 15—29.
- Kain J. M. Algal recolonization of some cleared subtidal areas // J. Ecol. 1975. Vol. 63. N 3. P. 739—765.
- Kennelly S. J. Inhibitions of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1987a. Vol. 112. P. 49—60.
- Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. I. Temporal effects // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987b. Vol. 40. P. 145—153.
- Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. II. Effects on understorey species due to differences in kelp cover // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987c. Vol. 40. P. 155—165.
- Lüning K. Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology. 1990. USA. 527 p.
- Lüning K. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland, North Sea, as an example // Helgoländer Meeresunters. 1984. Vol. 38. P. 305—317.
- Neushul M., Foster M. S., Coon D. A., Woessner J. W., Harger B. W. W. An in situ study of recruitment, growth and survival of subtidal marine algae: techniques and preliminary results // Phycology. 1976. Vol. 12. P. 397—408.
- Ojeda P., Santelices B. Ecological dominance of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) in central Chile // Mar. Ecol. Prog. 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 Biology. 1993. Vol. 10. P. 95—108.
- Pace D. Kelp community development in Barkley Sound, British Columbia following sea urchin removal // Proc. Intern. Seaweed Sym. 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.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.
- Svendsen P. Noen observasjoner over taretaling og gjenvækst av stortate, *Laminaria hyperborea* // Fiskets Gang 1972. Vol. 22. P. 448—460.

tom Dieck (Bartsch) I. Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (*Laminariales*, *Phaeophyta*): ecological and biogeographical implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 100. P. 253—264.

Varma R. P. Studies on the succession of marine algae on a fresh substratum in Palk Bay // Proc. Indian Acad. Sci. 1959. Vol. 49. Sect. B. N 4. P. 245—263.

## SUMMARY

Succession of laminarian communities was studied in 1996—2004 on the introduced stone substrata and fouling plates near the islands of Onega Bay and central part of the White Sea in the association *Laminaria saccharina* + *L. digitata*. Microstage of the succession lasts no more than 1 month, sporophytes of *Laminaria saccharina* appear on the introduced substrata from June to September. Formation of the communities is 2—4-phased process and lasts at least 10—15 years. At the depth 2—5 m, if the substrate was introduced earlier, phases with *Alaria esculenta* present in the succession, and this is related to low biomass of the forming communities. At the depth 5—8 m, the initial phase of succession is *L. saccharina* phase. At the beginning stages of succession, species composition of the communities forms more rapidly if substrate was introduced earlier. But the difference disappears already in 2—3-year-old phytocoenoses and regardless of the phase of the succession. In industry, the substrate is recommended to submerge to the depth 2—3 m from late August to September.

УДК 582.29 (075)

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Н. В. Малышева

## ЛИШАЙНИКИ ГОРОДОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. 1. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS IN THE CITIES OF EUROPEAN RUSSIA.  
1. TAXONOMIC ANALYSIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2  
Поступила 08.06.2006

В городах Европейской России, расположенных в 36 регионах, выявлено 604 вида лишайников из 162 родов, 54 семейств и 13 порядков. По количественному составу флора лишайников 107 изученных городов включает более половины видов европейской части России (55 %). Это совпадает с представлением о высоком уровне видового разнообразия урбанофлор в отношении цветковых растений. Систематическая структура общей урбанолихенофлоры достаточно сложна и гетерогенна. Она отражает географические особенности региона (зональность растительности) и влияние городских условий. Состав и соотношение лидирующих по числу видов, семейств и родов в рассматриваемой лихенофлоре свойственны лихенофлорам всей Голарктики. Уровень видового богатства выше среднего имеют 18 семейств: *Parmeliaceae* (90 видов), *Lecanoraceae* (72), *Ramalinaceae* (47), *Cladoniaceae* (46), *Physciaceae* (37), *Teloschistaceae* (25), *Hymeneliaceae* (22), *Lecideaceae* (21), *Porpidiaceae* (19), *Rhizocarpaceae* (18) и др. Они содержат 509 видов, или 84 % от общего числа видов. Первые 10 семейств объединяют 65.7 % видового состава флоры. В спектре семейств урбанолихенофлоры достаточно высокое положение занимают семейства, характерные для тундровых (*Stereocaulonaceae*), бореальных (*Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae*), аридных (*Acarosporaceae*), средиземноморских (*Ramalinaceae*, *Collembataceae*) лихенофлор Голарктики, что подтверждает гетерогенность состава лихенофлоры городов. Во флористическом спектре родов лишайников городов также сочетаются черты, характерные для бореальных (*Bryoria*, *Usnea*), тундровых (*Stereocaulon*) и аридных (*Aspicilia*, *Caloplaca*, *Acarospora*) лихенофлор. Специфика городских условий проявляется в преобладании в составе флоры родов, представленных небольшим числом видов. 78 родов (48 %) содержат по 1 виду.

Ключевые слова: лишайники, урбанофлора, таксономический состав, города, Россия.

В настоящее время ботаники активно занимаются изучением урбанофлор сосудистых растений по всей России, что позволило выявить ряд закономерностей и провести ряд обобщений для разных регионов. Однако подобное исследование