

УДК 582.272.46(268.46)

**БИОЛОГИЯ (СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И ПРОДУКЦИЯ)  
ЛАМИНАРИЙ БЕЛОГО МОРЯ****В. Б. Возжинская**

В Белом море растут два вида водорослей: *Laminaria saccharina* (L.) Lamour — ламинария сахаристая (с цельным линейным листом) и *L. digitata* (Huds.) Lamour — ламинария пальчаторассеченная\*, которые имеют в Белом море чрезвычайно большое количество экологических форм, объединяемых нами в две обширные группы (по форме листа): *saccharinae* и *digitatae*. Они являются важнейшим промысловым объектом, их добывают в море и на побережьях в выбросах, затем перерабатывают на Архангельском водорослевом комбинате, где из ламинарий получают альгинаты, маннит, крупку и другие вещества, необходимые в ряде отраслей промышленности. Особо важна роль ламинарий в жизни прибрежного донного населения моря: они служат и важнейшими продуцентами органического вещества на шельфе.

Цель исследований — изучить биологию ламинарий Белого моря. Основой для данных исследований послужили собственные наблюдения в море и материалы, которые собирал в течение 10 лет автор в Беломорской биологической экспедиции ИОАН (начиная с 1965 г.) на всех побережьях Белого моря, а также на стационарах (ББС МГУ; ББС ЗИН; Соловецкое водорослевое хозяйство). Обследовался пояс ламинарий на выбранных разрезах, которые были проведены по прямой от берега от 0 до 25—30 м глубины (до нижней границы фитали). Всего при изучении ламинарий в Белом море нами было сделано 218 разрезов, 1007 станций, 3276 площадок количественного учета, заложено 96 опытных площадок-плантаций различного типа, проведено более 100 тыс. промеров (линейных и весовых).

Материал собирался аквалангистами по обычно принятой в альгологии методике [1].

Промеры водорослей на плантациях проводили каждый сезон с февраля под водой.

Обработать полученный обширный фактический материал оказалось весьма трудно, так как он был сгруппирован по различным размерным, линейным, массовым и возрастным показателям, а также по глубинам, сезонам, годам и участкам берега. По этим данным были составлены программы для дальнейшей обработки на ЭВМ. Графические выражения обработки представлены в полулогарифмической системе ординат.

В организации полевых исследований большую помощь оказали директор Архангельского водорослевого комбината А. И. Потрохова

\* Морская капуста, местное название — лапуга.

и директор Беломорской биостанции МГУ Н. А. Перцов, которым автор глубоко признателен.

**Экология ламинарий.** В сублиторальной зоне Белого моря пояс ламинариевых водорослей простирается от нижней границы приливов-отливной зоны, или от 1—2 до 10—12 м глубины (крайне редко 15 м), с массовой зоной развития от 3 до 7—8 м глубины [2, 3, 4, 5]. Наши исследования не подтверждают мнение о том, что ламинарии растут глубже, чуть ли не до 50 м [6, 7, 9, 10]. Вероятно, это снесенные с верхних горизонтов нередко хорошо сохранившиеся растения; летом их особенно много.

Из-за низкой часто отрицательной температуры воды слоевища подвергаются очень медленному распаду. Помимо отрицательного воздействия постоянной низкой температуры на глубине 20—40 м, крайне пагубен для развития ламинарий низкий световой порог (см. ниже, в тексте), недостаточный для их роста на глубинах, начиная с 12—15 м.

В различных экологических участках Белого моря видовой состав пояса ламинарий, их морфологические особенности, возрастные группы и распределение весьма неоднородны, что зависит от состава грунта, интенсивности движения водных масс (прибой, приливо-отливные течения), от количества суммарной солнечной радиации под водой (именно ФАР — фотосинтетически активной радиации), температуры, биогенных элементов в воде и ряда других, не учитываемых в данной работе факторов, в частности, антропогенного. Последний фактор, связанный с усиленной эксплуатацией водорослевых зарослей в Белом море, окажет немалое воздействие на естественную популяцию ламинарий, в ряде мест может произойти и разрушение этого пояса.

На сильно защищенных участках моря, со слабыми течениями, преобладающими мягкими грунтами, доминирует (из ламинарий) одна *L. saccharina*.

На участках с более интенсивным движением водных масс одинаково хорошо развиты обе ламинарии, формирующие смешанный пояс, обычно с глубины 2 м; лучшее развитие пояс имеет на твердых грунтах, где сплошной покров (проективное покрытие 80—100%) простирается до 9—10 м, высока в таких условиях и биомасса (несколько кг/м<sup>2</sup>). В местах с наиболее сильным током вод, на каменисто-скалистых грунтах (на мягких грунтах ламинарии отсутствуют) ламинарии встречаются у 0 глубин.

Сравнительный анализ обеих ламинарий показывает, что доминирование какого-либо вида в смешанных зарослях определяется его морфологическими особенностями.

Размеры водорослей чрезвычайно варьируют. Это зависит не только от экологии, но и от сезона и от возраста ламинарий. Самые крупные растения (до 4,5 м у *L. saccharina* и до 5,3 м у *L. digitata*, массой 2,1 кг) встречены нами в Онежском заливе в районе Соловецкого архипелага, на некоторых островах, где имеются наиболее благоприятные условия для развития ламинарий.

Возрастная структура популяции (табл. 1) отличается следующими особенностями: доминируют молодые формы, как правило, сеголетки, массовое появление которых приурочено ко второй половине лета.

В зарослях ламинарий присутствуют различные возрастные группы (рис. 1), по биомассе доминирует какая-либо одна группировка (начиная с двухлетнего возраста; у сеголетков, несмотря на огромную численность, биомасса крайне низкая). Мелкие сеголетки присутствуют в течение всего года с одним пиком летом, когда они покрывают всевозможные субстраты, включая стволы с растрескавшейся корой старых ламинарий. Впоследствии большинство сеголетков погибает, одна из

Возрастная структура популяции ламинарий (лето)

Возраст, годы	Количество, экз./м <sup>2</sup>	Размеры, см	Масса одного растения, г	Количество в популяции, %
1	15—200 (800)	1—15 (35)	0,5—32	45—80 (90)
2	8—71	15—82	85—167	15—50 (60)
3	7—16 (32)	65—123	175—307 (740)	10—30 (50)
4	5—16 (28)	83—144 (211)	247—450 (758)	18—15 (4)
5	5—19	126—225	320—856	5—15 (40)
6	2—6	189—256	418—909	3
7	1—3	240—308	531—1009 (1300—2100)	2

Примечание. В скобках — максимальные данные.

причин вымирания — неблагоприятный для поддержания вырастающего слоевища субстрат.

Продолжительность жизни у *Lam. saccharina* 5—6 лет, у *L. digitata* — 5—7 лет. Растения старшего возраста в популяции единичны, крайне редко они встречаются у верхней и нижней границы пояса.

Рост и развитие ламинарий носит ярко выраженный сезонный характер. Сезонные изменения у ламинарий (пластины) отмечены в других работах [7, 8, 10, 11]. Однако не все моменты развития водорослей были освещены.

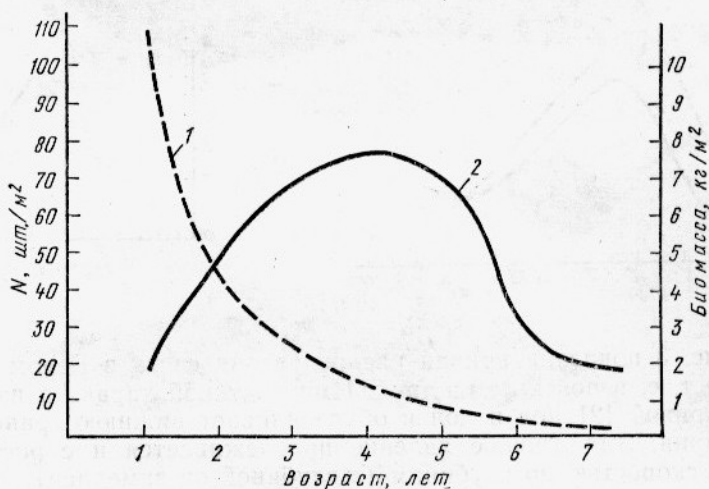


Рис. 1. Возрастная структура популяции ламинарий:

1 — количество растений на 1 м<sup>2</sup>; 2 — масса растений (среднее из 100 промеров).

Изменения по сезонам наиболее четко проявляются на пластине: развивающаяся, молодая, светло-оливкового цвета, тонкая (весной); более темная, утолщенная, крупная (летом); разрушающаяся, покрытая обрастаниями (осенью и зимой). Изменения прослеживаются в стебле и ризоидах: ежегодно сверху по стеблю прирастает новая группа (мутовка) сначала тонких, затем постепенно утолщающихся ризоидов; ствол вырастает также в верхней своей части, каждый год происходит утолщение стебля, прирост отчетливо виден в месте зоны роста (переход в пластину), где стебель уплощенный и светлого цвета, в то время как в основании — округлый (из-за наслонений годовой коры) и темной окраски.

Сезонное развитие ламинарий, исследованное нами на основании наблюдений на опытных площадках-плантациях происходит следующим

образом \* (рис. 2). Зимой, когда воды Белого моря скованы льдом, в условиях полярной ночи ламинарии «спят»: признаки физиологической активности почти неуловимы. С появлением солнца, с проникновением его лучей под воду, отмечаются и первые признаки роста ламинарий, происходящего за счет накоплений прошлого года.

Рост (пробуждение) ламинарий в условиях Белого моря начинается в конце февраля — начале марта и находится в степенной зависимости от ФАР под водой, вернее подо льдом. Ламинарии начинают расти при ФАР не ниже 10—15 м. кал, что служит низшим световым порогом их роста. Низки биомасса и темп роста. Вероятно, этот низший световой порог ограничивает и распределение ламинарий с глубиной. Определение светового порога особенно важно для проведения дальнейших работ на плантациях. Влияние света в начале роста *L. hyperborea* проследила также М. Кэйн [13].

Рис. 3. Распределение световой энергии по глубинам (лето 1973 г.). Дано соотношение количества энергии на глубине количеству энергии на поверхности.

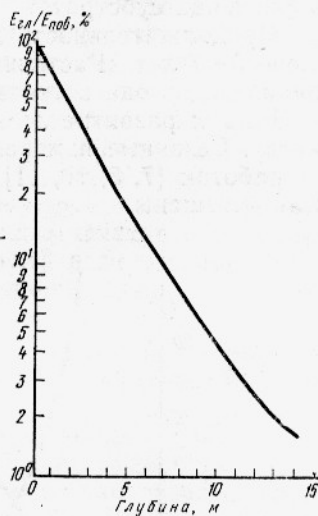
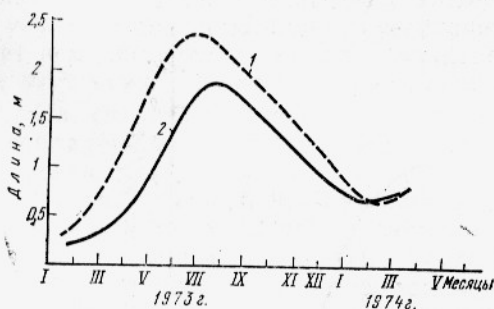


Рис. 2. Сезонный рост ламинарий (по данным опытных площадок 1972—1974 гг.) на глубинах:

1 — 4 м; 2 — 6 м.



На рис. 3 показана кривая распределения света в Белом море от 0 до 15 м, т. е. в поясе ламинарий. Именно такой характер изменения световой кривой [2] под водой и обуславливает нижнюю границу пояса ламинарии. Аналогичное явление прослеживается и с ростом, его началом и скоростью по глубинам (с глубиной он замедлен), что показано на рис. 4, а—в.

Относительный прирост происходит по закону экспоненты вида

$$\frac{L_{\max}}{L} = A(e^{Kt} - 1),$$

где  $L_{\max}$  — длина водоросли в июле — начале августа;

$L$  — длина водоросли в  $t$  месяце;

$t$  — порядковый номер месяца;

$A$  — постоянный коэффициент равен  $0,22 (e^{0,28t} - 1)$ ;

$K$  — коэффициент, зависящий от глубины.

В апреле — мае солнечная радиация усиливается, в воде отмечается высокое содержание биогенных элементов, что способствует дальнейшей интенсификации роста, темп которого превалирует над прибавлением массы. В этот же период происходит закладка соросов.

\* Наши данные подтверждаются и наблюдениями В. Н. Макарова (СевПИНРО), полученными позднее на однотипных площадках.

В конце мая — июне (после таяния льда) вместе с продолжением роста начинает увеличиваться и масса растения. Первоначально тонкие со слабой окраской слоевища постепенно утолщаются и темнеют. Качественное изменение подводной солнечной радиации, усилившееся со снятием ледового покрова, плюсовая температура, высокое; по-прежнему, содержание биогенов благоприятствуют развитию ламинарий. Скорость роста становится равной у обоих видов (у *L. digitata* был выше темп).

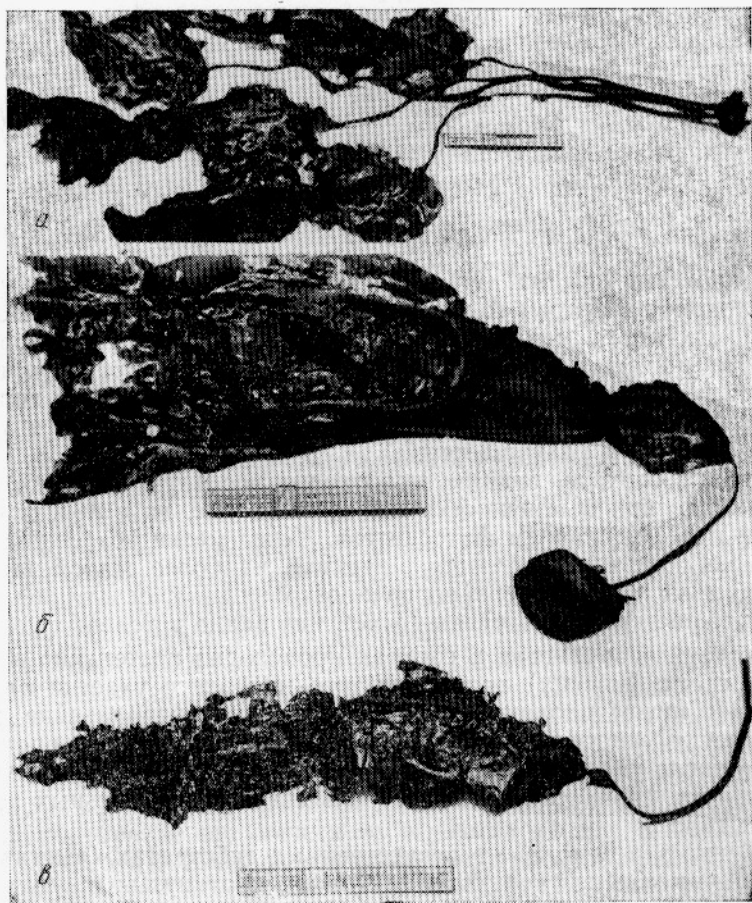


Рис. 4. Ламинарии с различных глубин:  
а — 1 м; б — 3 м; в — 6 м.

Увеличение длины дня (15—20 ч в апреле — мае, 23—24 ч в июле вместо 5—6 ч в марте) приводит к интенсивному фотосинтезу, валовая продукция достигает максимума. В это поздневесеннее время скорость линейного роста выше темпа накопления биомассы почти в 2 раза.

Динамику роста обоих видов ламинарий можно описать формулой, полученной нами в результате многочисленных промеров растений и дальнейшей статистической обработки,

$$W = 10^{1,53 \lg L} - 0,955,$$

где  $L$  — длина;  
 $W$  — масса.

Формула удобна при обработке статистических данных по выращиванию водорослей до получения экземпляров, масса и длина которых в природе достигают максимума в июле — к началу августа (табл. 2). Зная длину растений, можно определить урожай.

Таблица 2

Годовая динамика массы ламинарий Белого моря и их продукции  
(усредненные данные) по 2—5-летним образцам

Сезон, месяц	Масса растения, кг	Р/В на II—III месяце	
		на массу растения	на массу молодого листа
Весна, III—IV	0,15—0,2	1,5	1,4
V—VI	0,45—0,6	3—4	7,2 (14)
Лето, VII—VIII	0,8—0,6	5—4	1,5—0,3
Осень, IX—XI	0,3—0,25	2—1,1	0,3—0,18

При достижении длины 2 м средняя масса растений становится одинаковой.

Размножение ламинарий Белого моря, по нашим наблюдениям, наступает только на втором году жизни. Растение зреет, становится более толстым, достигает максимальной массы и длины. Такое состояние приходится на летние месяцы — обычно июль — август (сроки могут быть сдвинуты в ту или другую сторону в зависимости от гидрологических условий). Пластина (после высева спор) становится ржавого цвета, трескается и разрушается.

Закладка сорусов, видимо, происходит после таяния льда и начинается обычно при освещенности не менее 20 тыс. лк и при температуре 3° С в мае с усилением фотосинтеза. Через месяц созревают первые спорангии. Сорус закладывается в верхней, наиболее старой части пластины данного года, постепенно распространяясь к основанию пластины и также постепенно созревая (отчетливо видно в полевых условиях).

Созревание спорангиев в сорусах происходит постепенно в зависимости от срока (месяца) появления того или иного участка пластины. Первыми (в июне) плодоносят наиболее ранние (февральские, мартовские) участки листовой пластины, позже продолжают спороношение отросшие после указанных сроков части слоевища ламинарии. Поэтому так растянуты сроки спороношения и появления ювенильных растений в течение года.

Особенно это заметно на искусственных субстратах (выставленных в феврале — марте для контроля на буйках, протянутых шнурах — канатах), где еще в мае незаметно ни одного растения, а в конце июня — июля эти субстраты притапливаются от обилия мелких спорофитов (до 2,5 кг/м<sup>2</sup>).

Высев спор продолжается до зимы по мере вызревания. На поперечных срезах через сорусы, сохраняющиеся довольно продолжительное время, встречаются спорангии с зооспорами. Однако их прорастание замедлено в связи с наступающими зимне-осенними холодами и низкой освещенностью и, по-видимому, этот период составит стадию покоя до конца зимы.

Образование спорангиев намечает период ослабления фотосинтетической деятельности, ведь более 1/3 поверхности пластины занято теперь нерабочей (для фотосинтеза) поверхностью — сорусом; темп роста первичной продукции слабее.

Характерно сезонное соотношение сеголетков: весной или ранним летом в популяции 3—5 (10%) ювенильных спорофитов, а в конце лета (часто даже в июле) — 80—90%. Сезонность в появлении проростков

проявляется четко: осенью (в октябре) уже 30—50% проростков во всей популяции, зимой — 2—3%. Это свидетельствует о благоприятных условиях для их роста именно летом. В августе уже начинается разрушение пластины (в верхней части до 25%), продолжающееся до лета следующего года. У *L. digitata* редко наблюдаются остатки старой пластины, у *L. saccharina* остатки старой сохраняются до 2 лет, они легко отличаются от пластины данного года наличием перетяжки на границе пластин разного возраста. Пластины прошлых лет также не плодоносят.

**Продукция и энергетический баланс пояса ламинарий.** Роль ламинарий в создании и продуцировании органического вещества в растворенном виде (РОВ) и в детрите, по всей вероятности, является главенствующей в прибрежной зоне Белого моря. Даже предварительные исследования в области РОВ [4, 5] определяют значительное количество выделений ламинариями различных органических соединений (углеводов и белков), столь необходимых для жизни обитателей прибрежий. Возможно, что около  $1/4$  продукции ламинарий выделяется в виде РОВ в воду [12].

Суммарный первичный продукт за любой отрезок времени в пределах вегетационного периода получается путем интегрирования функции в пределах этого отрезка времени:

$$C = \int_{t_1}^{t_2} f(t) dt,$$

где  $f(t)$  — первичная продукция в единицу времени;  
 $t_1, t_2$  — отрезок времени в пределах вегетационного периода, в течение которого определяется первичная продукция;  
 $d$  — коэффициент.

Интегрирование за весь вегетационный период (на основании данных по всем сезонам) дает для ламинарий следующие результаты, приведенные в табл. 3, которые свидетельствуют о высокой продукционной способности этого пояса (от 0,7 до 2,9 кг С/м<sup>2</sup>).

Из приведенных в табл. 3 данных следует, что количество  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$ , поступающее из пояса ламинарий в детрит, довольно высокое и может обеспечить не только прибрежную зону, но и весь шельф моря, о чем свидетельствуют отдельные находения слоевищ ламинарий на значительной глубине. Перемешивание вод течениями, приливо-отливными движениями, волнениями, сток в глубину — все это способствует транспортировке органического вещества по дну шельфа и глубже. В связи с этим большое значение приобретают аспекты изучения деструкции, которая может составить 70—90% биомассы растений.

В Белом море насчитывается более 0,8 млн. т ламинарий (сырой массы). Как показали наши исследования, заросли испытывают сезонные и годовые колебания, поэтому запасы должны определяться ежегодно. Доминирование в зарослях какой-либо возрастной группы может внести существенную поправку в расчеты запасов пояса ламинарий.

Практическую значимость пояса ламинарий, их энергетический запас можно оценить на основании полученных нами данных по биомассе водорослей, ширине пояса, их первичной продукции, количеству  $C_{\text{орг}}$  и  $N_{\text{орг}}$ , накопленных сухих веществ в конце вегетационного сезона. Продукцию пояса ламинарии (при ширине 35—800 м) мы можем оценить по калорийности ( $980 \cdot 10^3$  ккал/м) за сезон (см. табл. 3). Эти цифры свидетельствуют о высокой значимости именно ламинариевых водорослей в создании растительной продукции, особенно в прибрежной зоне моря. В таких мелководных морях, как Белое, пояс ламинариевых (наряду с другими продуцентами альгофлоры) может оказаться ведущим поставщиком органического вещества и во всем море.

## Основные показатели продуктивности ламинарии Белого моря (средние данные)

Показатели	<i>Laminaria saccharina</i>	Общие заросли	<i>Laminaria digitata</i>
Биомасса, кг			
весенняя	2,75 + 0,35	—	1,25 + 0,2
летняя	5,0 + 1,5	—	2,0 + 0,6
осенняя	3,8 + 0,3	—	1,05 + 0,4
Первичная продукция (ПП)			
г $C_{орг}/м^2$ в день	9,31 + 0,03	—	2,34 + 0,02
г $C_{орг}/м^2$ берега* в день	141,9 + 0,8	—	84,64 + 0,02
Урожай сырца			
т/га в год	6-7	—	5-6 (35)
кг/м берега в год	—	1481 ± 260,4	—
кг $C_{орг}/м^2$ в сезон по ПП	0,65	—	0,25
кг $C_{орг}/м^2$ берега в сезон вегетации	8,6 — 12,8	6,1 — 8,63	6,1 — 10,24
Калорийность			
г кал/м <sup>2</sup> в год	5619 + 183	—	2344 + 230
кг кал/м берега в год	—	980 × 10 <sup>3</sup>	—
Углерод органический	23,25 — 36,8	30,5	29,9 — 31,97
на 1 кг сухой массы, %			
Азот органический	0,79 — 1,85	—	0,806 — 2,6 +
на 1 кг сухой массы, %			

\* Ширина зарослей колебалась в пределах 35—800 м.

## Выводы

1. Доминирующие в Белом море два вида ламинарии *Laminaria saccharina*, *L. digitata* образуют пояс до глубины 10—12 м; глубже встречаются только снесенные ламинарии. Нижняя граница ламинарий определяется световым порогом, влияющим на начало роста этих водорослей; различается темп роста и по глубинам: в верхних пределах пояса рост быстрее, после таяния льда рост по глубинам выравнивается. Рост и развитие ламинарий имеют резко выраженный сезонный характер. Максимум длины и массы приходится на конец июля.

2. Возрастной состав популяций неодинаков: доминируют однолетние формы, пик их развития приходится на лето. Рассчитаны сезонные колебания массы ламинарий, их суточная и годовая продукция, свидетельствующая о значительной роли пояса ламинарий в качестве основного продуцента органического вещества в прибрежной зоне моря.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блинова Е. И., Возжинская В. Б. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана. Основы биологической продуктивности океана. М., «Наука», 1970, с. 137—172.
2. Возжинская В. Б. Изучение экологии и распределения водорослей в Канда拉克шском заливе Белого моря.— «Океанология», 1967, т. VII, с. 1008—1019.
3. Возжинская В. Б. Особенности биологии и распределения ламинарий в Канда拉克шском заливе Белого моря.— «Труды Канда拉克шского Госзаповедника», 1971, т. VII, с. 34—40.
4. Возжинская В. Б. Биология ламинарий Белого моря. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по морской альгологии — макрофитобентосу. М., 1974, с. 28—31.
5. Возжинская В. Б., Яблокова О. Г., Иванова Н. А. Растворенное органическое вещество, выделяемое некоторыми беломорскими водорослями. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по морской альгологии — макрофитобентосу. М., 1974, с. 36—38.



6. Гемп К. П. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море.—«Труды сов. раб. водорос. пром.». Архангельск, 1962, с. 15—31.
7. Зинова Е. С. Водоросли Белого моря.—«Труды Ленинградского общества естествоиспытателей», 1928, т. 58, вып. 3, с. 26—30.
8. Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1953, с. 150—165.
9. Коренников С. П. Распределение и запасы промысловой сублиторальной растительности в заливах бассейна Белого моря. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по морской альгологии — макрофитобентосу. М., 1974, с. 73—74.
10. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М., Изд-во АН СССР, 1960, с. 63—69.
11. Киреева М. С., Шапова Т. Ф. Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *L. digitata* Кольского залива.—«Труды ВНИРО», 1938, с. 24—49.
12. Хайлов К. М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны.—«Труды Мурманского морского биологического института АН СССР», 1964, т. 5(9), с. 49—56.
13. Kain, J. M. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. I—IV. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1962—1965, p. 319—333.

### Biology (seasonal development and yield) of *Laminaria* from the White Sea

V. B. Voszhinskaya

#### SUMMARY

The data were obtained in expeditions to the White Sea on transects in the inshore waters. The investigations were made on commercial and experimental algal plantations. The results were processed at the computer. Information on ecology, seasonal growth, development, reproduction, age-weight peculiarities and yield evaluated in kg/m<sup>2</sup> for the vegetation period as well as accumulation of C<sub>org</sub> and N<sub>org</sub> in the belt of *Laminaria*, dominant of marine vegetation in the White Sea, is presented. They produce 0,7—22,9 kg of C<sub>org</sub>/m of the shore per season.

---