Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра ихтиологии и гидробиологии

Молькова Мария Евгеньевна

**Сезонная динамика зарослей *Zostera marina* L. в Белом море**

Выпускная квалификационная работа бакалавра

Работа выполнена на кафедре

ихтиологии и гидробиологии

Научный руководитель: доцент, к.б.н.

Иванов Михаил Валерьевич

Санкт-Петербург

2018

# Оглавление.

Введение. 3

1. Обзор литературы. 5

1.1. Биология вида *Zostera marina.* 5

1.2. Сезонная динамика зостеры*.*  14

1.3. Многолетняя динамика зостеры*.* 17

1.4. Экосистема *Zostera marina.* 25

2. Материалы и методы. 36

2.1. Характер района исследования. 36

2.2. Ход работы. 37

3. Результаты. 40

3.1. Характеристики грунта. 40

3.2. Характеристики зарослей зостеры . 41

4. Обсуждение. 45

4.1. Сезонная динамика параметров обилия зарослей *Z. marina.*  45

4.2. Сопоставление разных показателей обилия для двух станций. 50

4.3. Параметры обилия зарослей *Zostera marina* как фактор, определяющий формирование донных отложений. 52

5. Выводы. 54

Благодарности. 55

Список использованной литературы. 56

Приложение. 63

# Введение

Травянистое морское растение *Zostera marina* (взморник морской)проявляет достаточно ярко выраженную динамику параметров обилия в течение года. Густота его зарослей меняется также и год от года (Пожилова, 2016).

Сложно переоценить роль данного растения в установлении облика создаваемой ей экосистемы. Зостера играет важнейшую роль как в формировании физической среды (плотность грунта, условия освещенности, гидродинамические условия, процессы осадконакопления) (Rasmussen, 1973; DeBoer, 2007), так и в облике морского биосообщества, с ней ассоциированного. Так, заросли могут служить убежищем для многих видов беспозвоночных животных и молоди рыб (Moore&Short, 2006). В тех сообществах, где зостера формирует плотные заросли с высокими значениями биомассы, она играет роль вида – эдификатора, определяющего особенности экосистемы. Кроме того, ежегодно отмирающие листья морской травы обогащают грунтовый субстрат детритом, служащим пищей для бентосных детритофагов (Rasmussen, 1973).

В связи с этим возникает предположение, что любое изменение обилия зарослей *Zostera marina* должно выражаться в изменении абиотических показателей среды (например, характеристик грунта), а также в преобразовании состава и структуры сообщества. Данный факт вызывает научный интерес к исследованию динамики качественных и количественных параметров зарослей взморника.

В Белом море сообщество *Zostera marina* распространено, главным образом, на затишных участках литорали, в кутовых частях губ и заливов, закрытых от сильных прибойных волн. На базе МБС СПбГУ уже много лет ведутся систематические наблюдения за распространением вида *Zostera marina* на мониторинговом участке побережья возле Керетского архипелага. С 2003 года примерно каждые 3-5 лет проводится картирование зарослей с целью оценки многолетней динамики их распространения и обилия (Букина и др., 2010).

Тем не менее, не так много работ посвящено изучению годовой динамики параметров обилия зостеры, особенно в морях высоких широт. Главным образом, это связано со сложностями проведения исследований в акваториях арктических морей (суровые зимние условия, продолжительный ледяной покров). Данный факт повышает интерес к указанной теме, что и привело нас к постановке цели своего исследования.

**Цель** данной работы – описать годовой ход изменений основных параметров зарослей взморника в акватории Белого моря.

Для ее достижения были поставлены следующие **задачи**:

1. Проследить динамику изменений плотности и биомассы зарослей зостеры в течение года.
2. Оценить связь этой динамики с параметрами среды (температура воды, характеристики грунта).

# 1. Обзор литературы.

Изучение донной флоры Белого моря насчитывает более 230 лет. Особое значение имеют  исследования биологии промысловых макрофитов, в том числе и взморника (Возжинская, 1986). В Белом море произрастают и другой вид рода Zostera(*Z. noltii*) (Сергиенко и др., 2015). Однако благодаря предпочтению разных условий обитания и целому ряду четких морфологических отличий спутать представителей разных видов довольно сложно. В. В. Кузнецов, Л. А. Зенкевич и Н. С. Гаевская указывают для Белого моря и вид *Zostera nana*, Н. Н. Цвелев – *Zostera hornemanniana* (*Z. angustifolia*). Однако другие авторы утверждают, что *Zostera marina* – это единственный макрофит дна Белого моря из соответствующего рода (Мартынова, 2011; Шкляревич, 2014). Такой точки зрения придерживаемся и мы.

Работы, посвященные изучению *Zostera marina*, затрагивают самые разные аспекты ее экологии, структуры и динамики роста. Растение подвергается исследованиям морфологов, экологов, геоботаников, гидробиологов разного профиля. С ландшафтной точки зрения заросли морских трав различают по уровню изолированности друг от друга, а также степени агрегированности: от фрагментированных, разреженных, до сомкнутых, густых (Frederiksen et al., 2004). На локальном уровне зостеру описывают с помощью таких параметров, как проективное покрытие, размеры пятен, плотность побегов на квадратный метр и биомасса морской травы (Turner et al., 1999). На уровне отдельных растений исследуются следующие характеристики: число листьев в побеге, морфология самих листьев (размерные параметры, особенности структуры ткани), физиология растительного организма, вплоть до клеточной биохимии (Стародубцева, 2011).

Тем не менее, из огромного числа «зостерных» работ, накопленных к текущему моменту, мы обратимся лишь к тем, которые непосредственно связаны с темой нашего исследования или необходимы для ее максимально полного раскрытия.

## 1.1. Биология вида *Zostera marina*.

*Zostera marina* L., или взморник морской, принадлежит экологической группе морских трав - гидрофитов. Это высшее однодольное растение, относящееся к отделу Angiospermae, классу Monocotyledones (Liliopsida), порядку Najadales и семейству Zosteraceae (Цвелев, 1981). Согласно современной таксономической системе классификации цветковых растений (APGIV, 2016), семейство Zosteraceae относится к порядку Alismatales.

### 1.1.1. Морфология вегетативной и генеративной стадий.

*Zostera marina* имеет длинные горизонтальные корневища, закрепленные в морском дне с помощью довольно толстых неразветвленных корней и несущие укороченные (до 10 мм) вегетативные побеги с линейными листьями. Корни собраны в пучки, по 1-5 в каждом. Отдельно взятое корневище несет один терминальный и несколько латеральных восходящих побегов с 4-8 очередными, двурядными, влагалищными листьями с параллельным жилкованием шириной 0,3—15 мм и длиной до 1,6 м (рис. 1). Кроме того, внутри трубки побега, образованной вложенными одно в другое влагалищами взрослых листьев, скрыто по 6 - 8 зачатков будущих листьев (Цвелев, 1982; Вехов, 1992; Olesen, 1994).



Рис. 1. Участок корневища *Zostera marina* с терминальным и латеральными вегетативными побегами (Olesen, 1994).

В пределах ареала зостера реализует как однолетнюю (в местах с более выраженными колебаниями условий среды), так и многолетнюю репродуктивные стратегии (Hartog, 1987; Moore&Short, 2006; Jarvis et al., 2012). В Белом море у взморника многолетними являются лишь корневища, тогда как все надземные побеги ежегодно отмирают. Тем не менее, даже в середине зимы подо льдом обнаруживаются темно-зеленые побеги зостеры. Подтверждением тому служит ряд исследований субарктических поселений взморника, показывающих, что высокая продолжительность жизни листьев северных популяций *Zostera marina* иллюстрирует поддержание листьями своей метаболической активности в течение зимы (McRoy, 1969; Boylen&Sheldon, 1976, цит. по: Olesen et al., 2015). Ряд авторов утверждает, что в условиях Белого моря встречаются как однолетние, так и многолетние формы взморника (Стародубцева, 2011).

Генеративные побеги зостеры удлиненные (до 2 м), олиственные, сильно разветвленные. Их листья короче и уже листьев взрослых вегетативных побегов, однако более многочисленны: до 3-10 на одном побеге. Элементарное соцветие зостеры, по А. Л. Тахтаджяну (1966), початковидное. Н. Н. Цвелев (1982) называет его веером или опахалом. Каждый веер состоит из сильно сплюснутой и немного утолщенной оси, на одной стороне которой располагаются (в два ряда), чередуясь, предельно упрощенные мужские и женские цветки. Мужской состоит из одного сидячего пыльника с гребневидным связником, а женский представлен одним пестиком с вытянутой двухгнездной завязью, коротким столбиком и двумя длинными нитевидными рыльцами. В соцветии обычно содержится 6-14 женских и 10-24 мужских цветков. Для зостеры характерна протогиния: женские цветки зацветают раньше мужских (Цвелев, 1982; Вехов, 1992).

Пыльцевые зерна лишены прочной внешней оболочки (экзины) и имеют своеобразную нитевидную форму, до 5 мм в длину (что способствует более эффективному опылению при перенесении пыльцы водой). У взморниковых значительно преобладает перекрестное опыление, которое обеспечивается протогинией. Светлые семена имеют эллипсоидальную форму; эндосперм в них отсутствует. Плод зостеры - односемянная, буроватая, голая, эллипсоидальная сочная листовка 3-4 мм длиной. Он вскрывается продольной щелью. Плоды также разносятся морскими течениями, причем диаспорами могут служить как одиночные плоды, так и легко обламывающиеся у своего основания плодоносящие соцветия. В Белом море семена *Z. marina* созревают с августа до зимы, затем, покинув раскрывшиеся плоды, оседают на дно; прорастание начинается в мае - июне следующего года, когда температура воды достигает 2–40С (Вехов, 1992).

Однако репродуктивные побеги у многих взморниковых образуются далеко не каждый год. При этом замечено, что число цветущих побегов *Zostera marina* тем выше, чем выше средние температуры в месте ее произрастания. Для взморника даже наблюдается следующая корреляция: вклад репродуктивных процессов в его размножение растет с уменьшением широты местности. Кроме того, показано, что размножение семенами играет особенно важную роль при колонизации участков дна, лишенных растительности, что часто наблюдается в местах, регулярно подвергающихся воздействию повреждающих факторов. Вегетативные побеги гораздо чаще переживают зимний период, не отмирая осенью, чем генеративные. Для последних выживание в холодное время года считается скорее редкостью (Potouroglou et al., 2014).

Крайне эффективным является вегетативное размножение с помощью корневищ, вследствие чего взморниковые обычно растут большими группами. Вырванные во время штормов побеги с кусками корневищ могут разноситься на большие расстояния и вновь укореняться, давая начало новым клонам (Цвелев, 1982; Вехов, 1992).

И действительно, размножение беломорской зостеры в основном вегетативное, за счет активного прирастания в длину и ветвления корневищ. Репродуктивное размножение и формирование банка семян, главным образом, позволяет взморнику переживать неблагоприятные условия среды (Jarvis et al., 2012).

Стоит отметить, что в каждом конкретном случае морфология зостеры во многом определяется физико-химическими параметрами среды, и поэтому довольно сильно варьирует в пределах ареала (Moore&Short, 2006).

### 1.1.2. Характеристика местообитания *Zostera marina*.

Взморник морской – один из немногих видов высших растений, целиком приспособившийся к обитанию в морской воде. Все стадии онтогенеза, включая цветение, опыление и прорастание семян, проходят в водной среде (Вехов, 1992; Любезнова, 2013).

Зостера имеет амфибореальный ареал, она широко распространена в бассейнах Тихого и Атлантического океанов, является самым массовым представителем морских трав Северного полушария (рис. 2) (Вехов, 1992; Мартынова, 2011). В Белом море *Zostera marina* встречается в основном в юго-западной части и имеет довольно широкое распространение: по предыдущим оценкам, вид занимает около 8% побережья Белого моря (Ivanova et al., 2016).

Беломорская зостера проявляет широкую морфологическую пластичность в зависимости от различных факторов окружающей среды (Марковская и др., 2011).



Рис. 2. Географическое распространение всех (9) видов рода *Zostera sp.* (точки на карте символизируют зарегистрированное в литературе местообитание). Тенью закрашен ареал распространения вида *Zostera marina* (Moore&Short, 2006).

Заросли (луга) *Zostera marina* занимают участки морского дна до глубин 10-15 м. На южных границах ареала, в водах Калифорнии, зостера встречалась и на глубине до 40 м. Как известно, лимитирующие факторы произрастания морских трав – это амплитуда приливов и сила волн на минимальных глубинах, доступ солнечного света на глубинах максимальных. Кроме того, на распространение зостеры оказывают влияние и другие абиотические параметры среды: окислительно-восстановительный потенциал, доступность биогенных элементов (в первую очередь азота и фосфора), содержание кислорода и органических веществ, степень эвтрофирования водоема, температура воды, характер грунта, а также биомасса эпифитных водорослей (De Boer, 2007).

Белое море, как и все другие морские водоемы, можно условно расчленить на ряд экологических зон, сменяющих друг друга по вертикали. Основными среди них являются водная масса (пелагиаль) и дно (бенталь) (Марковская и др., 2011). В Белом море зостера произрастает на песчаных и илисто-песчаных грунтах, в кутовых, защищенных от волн губах, заливах. Наибольшие площади ее сообщества занимают в заливах, примыкающих к устьям пресноводных рек и ручьев. Зостера образует заросли от нижнего горизонта литорали (с периодическим осушением) до верхней сублиторали (постоянно под водой) (Голуб и др., 2003; Максимович и др., 2004). Условия освещенности на литорали крайне динамичны: на суточный фотопериодизм накладывается приливно-отливной режим. Так, во время отлива на литорали растения находятся на полном свету. На глубине освещенность может составлять всего 1% фотосинтетически активной радиации (Стародубцева, 2011). При снижении уровня освещенности изменяется морфология побегов *Zostera marina* (к примеру, сокращается число листьев в побеге и ширина самих листьев), уменьшается плотность побегов и замедляется их рост. Значение продуктивности морской травы при этом падает, как и роль полового размножения в ее жизненном цикле (Short et al., 1995; Van Lent et al., 1995; Moore&Wetzel, 2000, цит. по: Moore&Short, 2006). Интересно, что с увеличением глубины произрастания взморника изменяется соотношение разных типов фотосинтетических пигментов, возрастает число хлоропластов в клетках, они приобретают особую «упаковку» (как адаптация к изменению количества доступного света) (Larkum et al., 2006, цит. по: Стародубцева, 2011). Отмечается, что взморник наиболее чувствителен к негативному воздействию недостатка света при высоких температурах воды (Kim et al., 2015).

Эволюционно же низкая освещенность в условиях произрастания вторичноводных морских трав привела к истончению листьев, уменьшению количества слоев клеток, отсутствию дифференциации на губчатый и палисадный мезофилл, наличию хлоропластов в эпидерме (характерная черта погруженных водных растений) и редукции кутикулы (рис. 3). Верхняя и нижняя стороны листа у зостеры анатомически идентичны. Полости в аэренхиме, заполненные газом, поддерживают листья в вертикальном положении, что снижает самозатенение растений (цит. по: Стародубцева, 2011).

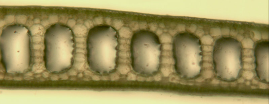


Рис. 3. Поперечный срез листа зостеры (Andersen et al., 2007; Smith, 2008)

(по: Стародубцева, 2011)

Растения зостеры могут переносить диапазон температур поверхностных вод от 5 до 30ºС, но оптимальный рост наблюдается при 10 — 15°С. В целом вид относится к группе эвритермных организмов. Слабая переносимость высоких температур дают основания полагать, что проблема глобального потепления климата ставит под угрозу само существование *Zostera marina* как вида (Davison&Hughes, 1998).

Касательно отношения к солености воды, зостеру следует отнести к эвригалинным видам, обладающим широким диапазоном выносливости к степени насыщенности солей в среде обитания. Так, в исследованиях, проведенных у берегов Дании, было показано, что растение выдерживает значения от 5 до 32‰ (Rasmussen, 1973). По данным Т. Meyer и С. Nehring (2006), в Балтийском море зостера может произрастать при солености от 3 до 30‰, по результатам работы А. Alemzadeh с соавторами (2006), в Японском море и других южных морях - от 5 до 42‰ (Стародубцева, 2011). При этом оптимальная величина солености морской воды для взморника близка к 22‰ (Larkum et al., 2006, цит. по: Стародубцева, 2011).

Белое море в целом характеризуется относительно низким уровнем солености, в том числе за счет впадающих в него многочисленных рек и ручьев. Средняя годовая соленость поверхностных вод в Бассейне и заливах Белого моря не превышает 23,07–25,80‰. Кроме того, для моря характерны резкие сезонные колебания солености (с амплитудой до 10,34‰) (Кузнецов, 1960; Марковская и др., 2011). Зостера встречается здесь как в сильно распресненных кутовых частях губ, так и в местах с нормальной соленостью. При этом растение претерпевает значительные колебания уровня солености воды как в течение дня, так и в зависимости от сезона. Исследования в этой области проводились при изучении экологии зостеры в Сельдяной бухте (Наумов, 2007). Было показано, что влияние приливного цикла на соленость воды в Сельдяной бухте в большей степени зависит от погодных условий. В дождливые дни соленость здесь в отлив бывает примерно 10, а в прилив — около 16 ‰. В солнечную погоду (за счет усиленного испарения) эти показатели увеличиваются соответственно до 18 и 23 ‰. Зимой соленость на поверхности может падать вплоть до 5 ‰ из-за аккумуляции пресной воды подо льдом. Однако исследователями не была выявлена связь динамики биомассы зостеры с изменениями солености.

Подобно другим гидрофитам, зостера адаптируется к изменениям солености воды при помощи осморегуляции клеточных растворов. В ее клетках в ответ на увеличение солености окружающей среды концентрация ионов натрия, калия и хлора постепенно растет. В качестве осмолитов клеточного сока также выступают пролин и сахароза. В лабораторных опытах было показано, что эпидермальные клетки зостеры остаются живыми при выдерживании в среде с соленостью в три раза превышающую морскую (93‰) до трех дней, а в дистиллированной воде - до 10 дней (Biebl&McRoy, 1971; Van Diggelen, 1987, цит. по: Стародубцева, 2011).

*Zostera marina* довольно устойчива к низким концентрациям кислорода в воде, но при повышении температуры воды уязвимость растения к гипоксии и аноксии растет. С этим связана проблема угнетения роста зостеры в эвтрофированных водах (Raun&Borum, 2013; Wong et al., 2013). В этом плане Белое море является благоприятной средой обитания для зостеры. Его воды хорошо аэрированы и богаты кислородом, содержание которого варьирует обычно от 6 до 9 мг/л (Бергер, 2005).

Следует отметить, что многие прибрежные сообщества зостеры регулярно освобождаются от воды во время отливов на 2-4 часа, а значит, трава приспособлена к переживанию кратковременного осушения. При этом важно помнить, что на Белом море приливы и отливы происходят дважды в сутки (Голуб и др., 2003; Заславская, 2007).

На структуре зарослей зостеры сказывается влияние таких гидрофизических факторов, как скорость и сила течения, волны и относительные глубины. Так, выявлена обратная зависимость между скоростью течения и отношением надземной биомассы зарослей взморника к подземной (Fonseca et al., 1983, цит. по: Gambi и др., 1990).

В целом же условия произрастания зостеры морской крайне динамичны, изменения факторов среды связаны и с приливно-отливным циклом, с суточными изменениями ряда абиотических факторов, и с сезонной динамикой климата.

1.1.3. Прикладное значение взморника.

Сухие листья взморниковых издавна использовали для набивки матрацев, мягкой мебели и других предметов обихода, а также в качестве строительного и упаковочного материала. Имеются сведения об использовании плодов взморника в пищу (в качестве муки из семян растений) и для производства соли. Выносимые в больших количествах на берег листья и побеги взморника можно использовать как ценное удобрение для сельскохозяйственных целей (Цвелев, 1981). В настоящее время активно изготавливают маты из сухих листьев зостеры, которые применяются в строительстве в качестве теплоизолятора. Высушенная зостера, получившая название «камка» (от тюркского – «пружина»), не горит, не подвержена гниению, а также разрушению грызунами и насекомыми (Кухта и др., 1999, цит. по: Стародубцева, 2011). Давно известно, что зостера морская - ценное сырье для производства кормовых добавок для животных и птиц.

Широкое применение взморник получил и в фармацевтике и косметологии. Так, на основе пектина, получаемого из морской травы, производится органические природные сорбенты, увлажняющие и антивозрастные крема, питательные маски для волос и кожи. А многие биологически активные добавки на основе зостеры используется для профилактики и лечения аллергических заболеваний, гриппа и ОРВИ, а также применяется при патологиях органов пищеварения, заболеваниях половой системы и ЛОР-органов (Туркина, 2007; Шкляревич, 2014).

Интересно также, что *Zostera marina* может использоваться как информативный показатель экологического состояния морских вод. В настоящее время этот вид является тест-объектом для определения ПДК вредных веществ в водоемах рыбохозяйственного значения. В одной из работ (Зенкина, Павлов, 2016) отмечается, что такой параметр, как плотность произрастания побегов зостеры существенно различается в чистых и загрязненных акваториях залива Петра Великого в Японском море, что позволяет рекомендовать этот параметр в качестве информативного показателя состояния среды. В этой же акватории исследование провела и другая группа ученых (Скрипцова и др., 2013), которые показали, что для ассоциации *Zostera marina* + *Sargassum miyabei* из эвтрофной акватории характерны: относительно бедный таксономический состав и нетипичные пропорции высших таксонов. При оценке экологического состояния водоема информативными являются не только показатели обилия взморника и таксономической структуры его ассоциаций, но и значение максимальной глубины произрастания зостеры, а также ряд физиологических параметров (содержание сахаров и хлорофиллов, аккумулированных тяжелых металлов) (Стародубцева, 2011).

Согласно другой статье (Murphy et al., 2012), популяция *Zostera marina* в отдельных акваториях побережья США уменьшалась в течение сорока лет из-за низкого качества воды, вызванного внешними стоками, а также водорослевой эвтрофикации. О высокой чувствительности зарослей взморника к эвтрофикации водоема, со значительными и быстрыми потерями обилия при антропогенном азотном загрязнении, говорят и другие исследователи (Hauxwell et al., 2003). При этом указанные потери происходят именно посредством разрастания водорослей. В ряде случаев, для отдельных районов в пределах ареала взморника, говорят о необходимости разработки системы сохранения и защиты вида *Zostera marina* от исчезновения под влиянием антропогенных факторов, а также комплекса мер, направленных на искусственное восстановление сообщества зостеры после массового исчезновения (Davison&Hughes, 1998). Важно отметить, что, помимо загрязнения природных водоемов, в число антропогенных факторов, негативно воздействующих на обилие зарослей взморника в них, традиционно входят различные методы промысловой добычи (например, массовый сетевой лов), процессы дренирования дна и др. Все это не только нарушает естественные физические параметры среды, но и отрицательно сказывается на постоянстве состава и структуры биосообщества.

Стоит отметить, что до массовой гибели *Zostera marina* в Белом море там добывалось в целом до 400 тонн зарослей взморника в год, а после 1960 года и по сей день промысел практически не ведется (Букина и др., 2010).

## 1.2. Сезонная динамика зарослей зостеры.

В условиях умеренного климата динамика зарослей *Zostera marina* имеет выраженную сезонность, проявляющуюся в циклическом изменении ряда количественных параметров.

На предмет сезонной динамики взморника морского были хорошо изучены акватории побережья Новой Шотландии (Канада) (Wong et al., 2013). По результатам работы, плотность побегов взморника проявляет выраженную сезонную изменчивость с максимумом в период июль-сентябрь (до 1046 побегов на м2). Примерно на это же время приходится и максимум надземной биомассы зостеры, тогда как динамика биомассы подземной части травы не оказалось выраженной. В этом же исследовании наблюдали изменения длины листьев зостеры в течение вегетативного сезона (учитывался третий лист побега). Наибольшие показатели этого параметра регистрировались с апреля по июль и с июля по октябрь (в разных точках пробоотбора, соответственно). Наконец, исследователи анализировали и такой параметр, как индекс листовой поверхности (произведение длины листа, ширины листа, числа листьев в побеге и плотности самих побегов). Его максимум также приходился на летне-осенний период. Летом отмечался максимум генеративных побегов и соцветий. Самая высокая температура воды была зафиксирована с июня по сентябрь. Касательно абиотических факторов в целом, было отмечено, что в местах с повышенной температурой воды, ее слабым потоком и, как следствие, выраженным ростом водорослей, отмечались более низкая плотность зарослей зостеры и их меньшая биомасса.

К последнему выводу приходили и другие исследователи. Так, известно, что при интенсивном развитии водорослей (диатомовых, нитчатых) подавляется рост зостеры. В первую очередь это связано с затенением взморника талломами водорослей. При этом у самой зостеры наблюдается ряд компенсаторных реакций: повышение обилия надземной части травы, увеличение концентрации фотосинтетических пигментов (Hauxwell et al., 2003; Jephson et al., 2008; Blake&Duffy, 2010; Rasmussen et al., 2012).

На Тихоокеанском побережье Калифорнии плотность побегов на глубине в июле составляет 929±71 экз./м2, а в декабре снижается почти в 3 раза. На мелководье сезонных изменений параметров обилия не наблюдается ([Poumian-Tapia](http://www.springerlink.com/content/?Author=Miriam+Poumian-Tapia)&[Ibarra-Obando](http://www.springerlink.com/content/?Author=Silvia+E.+Ibarra-Obando), 1999, цит. по: Стародубцева, 2011).

Исследование побережья Италии (Средиземное море) дает следующие результаты: около 280 экз./м2 в зимнее время и приблизительно 770 экз./м2 летом (Guidetti et al., 2008). В этой же работе рассматривалось число молодых листьев, листьев среднего возраста и сформировавшихся листьев, соответственно. Если первые два показателя снижались к весенне-летнему периоду, то число взрослых листьев, напротив, достигало к этому времени максимума. Прослеживалась также динамика такого параметра, как площадь фотосинтезирующей поверхности в расчете на один побег. Минимум для *Zostera marina* приходился на осень (29,1 см2/экз.), максимум – на весну-лето (70 см2/экз.). Значительная сезонная вариация наблюдалась для доли биомассы подземной части зарослей от общей биомассы травы (60% летом и до 93% осенью).

Для зостеры, произрастающей на побережье Северного моря (Дания), установлено, что надземная биомасса имеет максимум летом и превышает в 4–5 раз весенние значения. Плотность произрастания также изменяется по сезонам. Высокое значение этого показателя установлена с марта по август (в среднем около 840 экз./м2), максимум приходится на август (до 1050 экз./м2). Снижение данного параметра до 60 экз./м2 наблюдается в октябре. Максимальная плотность цветущих побегов приходиться на май – июнь (79±20 экз./м2), что составляет примерно 9–10% от общего числа побегов (Olesen, 1999).

В водах Балтийского моря динамика биомассы описывается следующим образом: начиная с мая, наблюдается интенсивный рост, ко второй половине лета достигает максимума, после чего происходит ее резкий спад в сентябре – октябре (в результате отмирания надземных побегов). Минимум значения биомассы приходится на март (Olesen, 1994).

Аналогичная закономерность характерна и для зостеры в акватории Белого моря. В 2007 году А. Д. Наумов опубликовал работу по комплексному исследованию сезонной динамики сообщества *Zostera marina* в двух бухтах Белого моря. При этом общая биомасса бентоса в Сельдяной бухте имела ясно выраженную сезонную динамику, что практически не прослеживалось на материале бухты Медвежьей. Сезонные колебания биомассы взморника Сельдяной бухты в течение года достигают 140 г/м2, причем трава за первые летние месяцы достигает максимального развития, после чего начинается постепен­ная ее деградация за счет отми­рания листьев. Зимой зеленые части растений во время отливов нередко вмораживаются в лед и отрываются от корневищ прилива­ми, что играет немаловажную роль в уменьшении биомассы зарослей в холодное время. И действительно, минимумы сезонного цикла биомассы хорошо коррелируют с аномальными условиями схода льда. Связь динамики биомассы морской травы с изменениями солености в ходе данной работы не выявлена. Отмечено также, что в июне в суммарной биомассе зостеры преобладает ее подземная часть (корневища и корни), а уже в августе - надземные побеги с листьями (Мартынова, 2001; Наумов, 2007).

О выраженной сезонной динамике беломорской популяции зостеры говорят и авторы другого исследования акватории губы Сельдяная (Алимов и др., 2005). Минимумы сезонного тренда приходятся на весенние съемки. Это означает, что отмирание листьев зарослей в основном приходится на период между началом апреля и концом мая, что совпадает со временем весеннего распреснения морской воды и таянья льда.

В то же время, такой параметр, как плотность побегов зостеры, в течение года может быть относительно стабильным, как показано учеными на примере исследований Балтийского моря. Это объясняется регулярным обновлением надземных органов за счет сочетания процессов отмирания старых и появления новых побегов. Снижение показателя плотности наблюдается осенью, в конце вегетативного сезона, когда возобновление растений замедляется из-за затенения зостерой самой себя (Olesen, 1994).

Однако исследования, проведенные в Кандалакшском заливе Белого моря, дают иные результаты. Средняя плотность поселений зостеры в начале лета составила 308,13±45,46 экз./м2, а в июле-августе возросла до 405,07±48,6 экз./м2 (Коробков, 2012). По всей видимости, характер сезонных изменений плотности побегов зависит от локальных факторов среды в каждой конкретной акватории.

Подробное описание беломорской популяции *Zostera marina* дал в конце прошлого века В. Н. Вехов. По результатам его работы, все исследованные показатели обилия (число и биомасса надземных побегов, длина и биомасса корневищ) имеют максимум в августе, а минимум - в июне (описание зарослей проводилось с июня по сентябрь). Автор отмечает, что единичные пробы, взятые в мае и ноябре, дали очень низкую биомассу, что особенно характерно для майских проб, когда число листьев на побегах бывает минимальным, а листья - самыми короткими. Кроме того, исследователям удалось проследить зависимость одних параметров обилия от других. Так, разреживание сообщества резко улучшает условия роста растений: побеги становятся крупнее (значительно увеличивается их средняя длина), а корневища - толще (Вехов, 1992).

Не только описанные параметры зарослей *Zostera marina* были исследованы в рамках годовой изменчивости. Крайне интересная работа по изучению продукции зостеры в Белом море была выполнена в 2009-2010 гг. в губе Чупа Кандалакшского залива (Бергер, 2011). С использованием респирометров и применением ряда химических методов определяли содержание кислорода в воде, скорости дыхания и фотосинтеза взморника. Согласно полученным данным, в течение года скорость кислородного обмена зеленой части листьев зостеры ("ассимиляционной поверхности") претерпевает значительные изменения. Наиболее существенно изменялась скорость валового фотосинтеза. Ее максимум (2.1 мг О2/г в час) наблюдался в августе, а минимум (0.02-0.06 мг О2/г в час) - в ноябре-декабре. Интенсивность дыхания и скорость чистого фотосинтеза имели сходную динамику, но меньшую амплитуду варьирования. С октября по март были зарегистрированы отрицательные величины чистого фотосинтеза (от -0.03 до -0.12 мг О2/г в час), т.е. в указанный период деструкция органического вещества превышала его синтез. С апреля по октябрь фотосинтетическая активность, наоборот, была выше скорости дыхания, а ее максимальное значение (около 0.6 мг О2/г в час) зарегистрировано в августе. Скорость дыхания зостеры большую часть года удерживалась на уровне, близком к 0.2 мг О2/г в час. Лишь в августе этот параметр вырос до 1.4 мг О2/г в час. Для расчета удельной продукции зостеры помесячные значения скорости фотосинтетической активности умножали на соответствующую каждому месяцу величину "ассимиляционной поверхности"; после чего вычисляли среднегодовую удельную продукцию зостеры. Так, в течение года за 1 ч продуцировалось в среднем 0.075 мг О2/г, а годовая удельная продукция составляла 0.657 г О2/г, что эквивалентно 2.464 ккал/г.

**1.3. Многолетняя динамика зостеры.**

1.3.1. Массовая гибель зостеры в ХХ веке.

В 30-е годы XX века *Zostera marina* подверглась массовому исчезновению в морях Атлантического океана. Гибель зарослей сопровождалась появлением коричневато-бурых пятен на листьях, влекущих за собой отмирание тканей надземных побегов и корневищ. В отдельных популяциях потери биомассы достигали 90%.

Исследователи выдвигали множество идей, чтобы объяснить подобное явление: изменения солнечной активности, резкая смена температур, бактериальная инфекция и мн. др. Однако большинство гипотез все еще нуждается в доказательстве, они обсуждаются и до сих пор, тогда как некоторые на данный момент уже опровергнуты. Основное же предположение – поражение паразитическим грибом *Ophiobolus halimus* и/или микроскопическим слизевиком *Labyrinthula zosterae* – сегодня является массово признанным в научном обществе. Оба организма были обнаружены в пораженных тканях. Стоит отметить, однако, что их находят также и на отмирающих тканях здоровой зостеры, где они, как сапротрофы, способствуют разложению мертвой органики (Кузнецов, 1960; Шкляревич, 2014).

Интересно, что гибель, главным образом, затронула многолетние сублиторальные популяции взморника, которые размножаются преимущественно вегетативным путем. Литоральные популяции понесли гораздо меньший ущерб благодаря своей однолетней репродуктивной стратегии, позволяющей ежегодно возобновляться за счет полового размножения. После неблагоприятного абиотического воздействия запас семян позволил зарослям быстро восстановиться (Hartog, 1987).

Быстро распространяясь по ткани, *Labyrinthula zosterae* разрушает клеточные стенки, вызывая локальное отмирание части листовой пластинки, что внешне выглядит как черное или темно-коричневое пятно на листе. Инфекция легко распространяется при обычном контакте здорового листа с пораженным. В начале XX века явление “wasting disease” все еще продолжало вызывать количественно разные потери зарослей зостеры в отдельных частях ее ареала. Однако катастрофических процессов массового отмирания травы уже не регистрировалось (Moore&Short, 2006).

Тем не менее, в прошлом и целый ряд других локальных местообитаний в пределах ареала *Zostera marina* в разное время был затронут аналогичными процессами массового исчезновения и последующего восстановления взморника: акватория побережья Великобритании (еще в 1920-х годах) (Davison&Hughes, 1998), воды Дании (также в 1930-е) (Rasmussen, 1973).

Похожая катастрофа была зафиксирована в Белом море в начале 1960-х годов. До этого времени зостера морская повсеместно произрастала на литорали и сублиторали Белого моря. Ее годовая продукция составляла треть от общей продукции макрофитов (Кузнецов, 1960; Вехов, 1992). Однако летом 1960 года в беломорской популяции *Zostera marina* было зафиксировано неожиданно интенсивное цветение, захватившее и подводные растения, которые обычно не цвели. После этого осенью заросли зостеры начали массово гибнуть. В 1963 году В. В. Кузнецов и Т. А. Матвеева указывали, что на тот момент сохранились в основном лишь редкие поселения растений с незначительной высотой надземной части (до 20 см) (Шкляревич, 2014). Случившееся также было подвергнуто широким дискуссиям, которые не утихают и сегодня.

Так, согласно одной из версий, причиной могло послужить строительство ТЭС на крупных реках, впадающих в Белое море: Нива, Ковда, Кемь. Весной, во время паводков, сильное распреснение акватории защищало зостеру от чрезмерного развития *Labyrinthula zosterae,* которая обитает при солености воды 22-40‰ и сильного опреснения не выдерживает (Марковская и др., 2011).

За массовой гибелью взморника последовала биологическая катастрофа, повлекшая за собой нарушение трофических связей морских сообществ и целую цепочку негативных последействий. С практической точки зрения, основным из них было колоссальное снижение улова донных рыб: практически исчез сиг, значительно сократился улов сельди. А в связи с отсутствием трехиглой колюшки снизилась численность полярной крачки, поскольку колюшка была для нее одним из главных источников корма (Шкляревич, 2014).

Основная сложность, препятствующая нахождению истинной причины массового вымирания, - отсутствие необходимых сведений. Дело в том, что до второй половины 1960-х годов (когда началось постепенное восстановление зарослей *Zostera marina*) детальных исследований беломорских популяций взморника и его сообщества не проводилось.

В дальнейшем ситуация начала изменяться. Массовая гибель взморника привлекла к себе внимание ученых из многих стран. По словам Н. В. Любезновой, поначалу численность ее побегов восстанавливалась очень медленно, а в 1975 г произошла повторная вспышка эпифитотии (Любезнова, 2013). На мониторинговых участках особо охраняемой природной территории и акватории Кандалакшского государственного природного заповедника с 1972 года проводятся многолетние исследования с целью изучения процесса восстановления зарослей литоральной зостеры. На протяжении этого времени там наблюдалась устойчивая тенденция к увеличению общей площади поселений зостеры: со 127 м2 в 1972 году до 580 м2 в 1976. К 2009 году заросли взморника охватывали уже 5117 м2. При этом на отдельных участках наблюдались довольно значительные и разнонаправленные колебания площади зарослей, которые можно объяснить изменчивостью условий окружающей среды. В холодное время года зостера может во время отлива вмерзать в нижнюю часть льдин, после чего отдельные фрагменты куртин вырываются при поднятии льда приливной водой. Механическое повреждение зарослей происходит и во время весеннее-осеннего разрушения ледового покрова. Разрушающее биотическое воздействие оказывают морские птицы (чайки, кулики, крохали), которые летом кормятся в зарослях икрой беломорской сельди (Шкляревич, 2014).

Целый ряд работ посвящен изучению воздействия *Labyrinthula zosterae* на заросли взморника в лабораторных условиях. Благодаря одной из них было показано, что выживаемость зостеры при заражении зависит от состояния такого показателя, как возобновляемость листьев. Так, если новые листья растут быстрее, чем отмирают старые, гибель зарослей *Zostera marina* не фиксируется. Ситуация может поменяться при неблагоприятных для травы условиях (например, повышенная температура воды). Именно тогда потенциально невирулентные отношения эндофита и хозяина становятся патогенными, что также ведет к гибели взморника. При этом действие *Labyrinthula zosterae* основано на подавлении естественных защитных реакций растения (Brakel et al., 2014).

Таким образом, можно заключить, что массовая гибель взморника, неоднократно зафиксированная в пределах его ареала, могла стать результатом поражения микроорганизмами лишь в сочетании с воздействием неблагоприятных абиотических факторов. Другими словами, роль микроорганизмов в явлении гибели зарослей *Zostera marina* не первична: поражаются уже ослабленные растения (Мартынова, 2011). Важный аргумент в пользу этого - организмы рода *Labyrinthula* обнаруживаются не только в тканях мертвых и угнетенных растений, но и в здоровых, без внешних признаков поражения, экземплярах.

На сегодняшний день считается, что беломорская популяция зостеры возвращается к показателям обилия и биомассы, которые были характерны ей до массовой гибели 1960-х годов, однако в целом они еще не достигнуты (Максимович и др., 2004; Букина и др., 2010; Стародубцева, 2011; Шкляревич, 2014).

### 1.3.2. Цикличность многолетней динамики зарослей *Zostera marina*.

Для акватории Белого моря в многолетней динамике биомассы *Zostera marina* была показана такая характерная черта, как 5-летняя цикличность. При этом коэффициенты корреляции между рядом летних температур и биомассой взморника принимают максимальное значение при смещении ряда биомасс на 3 года (т.е. проявление воздействия температур отстает от самого воздействия на 3 года). Если климатические факторы действительно влияют на обилие зостеры в Белом море, то в основном в период начала вегетации (весна – лето), когда вода максимально хорошо прогревается. Выходит, что на обилие зостеры влияют температурные условия трехлетней давности (Наумов, 2007).

Похожее исследование, проведенное в вершине Кандалакшского залива, также показало цикличность в процессе восстановления зостеры со сходными периодами в 5-6 лет. Однако в данном случае это явление касалось не биомассы, а суммарной площади зарослей (Шкляревич, 2014).

1.3.3. Количественные показатели роста взморника.

К настоящему времени для *Zostera marina* найдены усредненные значения мировых показателей биомассы (совокупной массы живого вещества растения на единицу площади) и продуктивности (скорости воспроизведения биомассы) (табл. 1). Интересно, что для обоих показателей прослеживается тенденция роста с увеличением географической широты (Duarte&Chiscano, 1999). Однако, согласно анализу данных литературы, строгой корреляции для этой зависимости не наблюдается, что подтверждает свойство эврибионтности вида (Стародубцева, 2011).

Табл. 1. Среднемировые значения биомассы и продуктивности *Zostera marina* (Duarte&Chiscano, 1999).

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Показатели обилия  *Zostera marina* | Биомасса, г/м2 | Продуктивность,  г/м2в день |
| Надземная часть | 298,4 | 5,2 |
| Подземная часть | 149,7 | 1,7 |

Для показателей обилия взморника прослежена и другая тенденция. С увеличением глубины залегания биотопа и повышением температуры воды наблюдается рост значений плотности и биомассы зарослей (Möller et al., 2014). При этом стоит помнить, что понятие «глубина», в отличие от «температуры», объединяет целый комплекс, большую совокупность факторов (давление, гидродинамические параметры вод, доступ солнечного света, степень прогреваемости воды и др.).

Так, в Белом море, на примере акватории Ермолинской губы, было определено распределение биомассы и плотности зостеры в зависимости от глубины произрастания. В период с 1976 по 1986 гг. средняя биомасса *Zostera marina* в июле на нижней литорали составляла 79 г/м2 (масса надземных органов – 45 г/м2, масса подземных органов – 34 г/м2), а на верхней сублиторали - 116 г/м2 (76 г/м2 и 40 г/м2, соответственно). На верхней литорали обнаруживались лишь отдельные короткопобеговые экземпляры зостеры (или редкие травостои). Сообщества нижней литорали во время квадратурных отливов, как правило, обсыхают на 0,5–1 час. По мере снижения уровня литорали (и уменьшения продолжительности периода обсыхания), растения становятся крупнее, травостой более густой. Однако на глубинах более 1 м (до 1,3-1,5 м) наблюдаются лишь изолированные куртины и единичные растения зостеры по 5-15 побегов, не смыкающиеся между собой. Наилучшие условия создаются на верхних уровнях сублиторали, где освещенность и температура воды оптимальны. По мере увеличения глубины травостой разрежается, длина побегов растет (Вехов, 1992).

Кроме того, вычислены показатели обилия зарослей зостеры для разных морей. Данные описывают бо́льшую часть ареала распространения вида. При этом все параметры проявляют широкую вариабельность и значительно разнятся как для различных морских акваторий, так и в пределах отдельно взятого изученного местообитания (табл. 2).

Так, биомасса надземных побегов составляет от нескольких десятков г/м2 в отдельных районах Балтийского моря до 300 г/м2 в водах Гренландии. Намного беднее перечень данных по подземной биомассе, однако и здесь проявляется широкая вариативность: от 70 до 250-300 г/м2.

Значения плотности побегов также сильно варьируют. Довольно разреженные популяции, судя по данным, населяют балтийское побережье (в среднем около 500 экз./м2), тогда как атлантическое побережье Северной Америки отмечается густыми зарослями с плотностью до 3500 экз./м2.

Табл. 2. Биомасса (в граммах сухого веса) и плотность побегов *Zostera marina* в разных участках ареала (Пожилова, 2016).

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Локация** | **Плотность побегов, экз./м2** | **Надз. биомасса, г/м2** | **Подз. биомасса, г/м2** | **Источник** |
| Европа | | | | |
| Гренландия (N64°) | 1000-2000 | 90-300 | 100-300 | Olesen, 2015 |
| Норвежское море (N63°) | 3500 | ~146 | - | Duarte, 2002 |
| Балтийское море (N60°) | 50-500 | - | - | Boström, 1997 |
| Швеция (N59°) | 200-900 | ~100, до 200 | - | Jephson, 2008 |
| Швеция (N59°) | 1000-1500 | 120-200 | - | Baden, 1984 |
| Швеция (N59°) | 16-150 | 21-156 | - | Gullström et al., 2011 |
| Балтийское море (N59°) | - | ~58 | - | Herkül&Kotta, 2009 |
| Балтийское море (N58°) | - | ~100 | - | Möller, 2007 |
| Балтийское море (N58°) | 130-1300 | до 70 | - | Möller, 2014 |
| Северное море (N56°) | 840 | 180-200 | 110-120 | Olesen, 1994 |
| Дания (N55°) | - | 90-170 | - | Carstensen, 2015 |
| Дания (N55°) | 600-1000 | 150-170 | 70-180 | Thormar, 2016 |
| Великобритания (N50°) | 12-144 | - |  | Webster et al., 1998 |
| Атлантическое побережье Северной Америки (с севера на юг) | | | | |
| Канада (N43°) | 200-1000 | 40-120 | 60-80 | Wong et al., 2013 |
| США (N43°) | 335 | 56 | 198 | Mattila et al., 1999 |
| США (N39°) | 1000-1200 | 200-300 | - | Bologna, 2007 |
| США (N34°) | 1000-3000 | до 110 | до 250 | Jarvis et al., 2012 |
| Тихий океан | | | | |
| Аляска (N60°) | 100-300 | 800-1600 (сырой вес) | - | Dean et al., 1998 |

В водах Черного моря средняя биомасса *Zostera marina* колеблется от 1 до 3 кг/м2 (сырого вещества), а в летний период – местами до 5 кг/м2 при плотности 916 экз./м2. В Азовском море биомасса зостеры достигает 2 кг/м2 (Мильчакова, 2008).

Что касается результатов подобных исследований на Белом море, подробное изучение акватории Керетского архипелага было проведено в августе 2003 г (Максимович и др., 2004). В изученной акватории (протяженность береговой линии около 250 км) средняя биомасса побегов оценивалась в 1-1,5 кг/м2. К концу вегетационного периода урожай побегов зостеры составлял 400-600 тонн.

Отдельные работы дают нам представление о повсеместном распространении взморника в Белом море еще до его массовой гибели в 1960-х годах. По данным В. В. Кузнецова, полученным в период 1934–1953 гг., наибольшая биомасса зостеры была сконцентрирована в Кандалакшском заливе и на Карельском берегу моря. Ее биомасса в верхней сублиторали достигала 3880 г надземных побегов на 1 м2. Общая биомасса взморника в Белом море составляла 403 тыс. тонн, что примерно 1/4 общей биомассы беломорских макрофитов (Кузнецов, 1960).

В 1970-е годы, во время процесса восстановления зарослей, В. Н. Вехов подробно описал характер роста взморника в акватории Белого моря. Так, наибольшие показатели обилия надземных побегов наблюдались во второй половине июля - первой половине августа. Изучение процессов роста *Z. marina* с помощью меток показало, что в сублиторали на глубине 0,2 - 0,4 м рост побегов очень интенсивен: скорость прироста листьев варьирует от 6,1 до 20 мм в сутки. Что касается корневищ, то, по-видимому, имеется 2 периода их роста: медленный (с осени до весны) и быстрый (летом). Однако и скорость их отмирания довольно велика. Как правило, к концу лета отмирает часть корневищ текущего года, к весне же – и вовсе значительная их масса (Вехов, 1992).

Недавнее исследование беломорских зарослей зостеры дало следующие результаты. Общая биомасса *Z. marina* варьирует от 10 до 418 г сух. в-ва /м2. Средняя масса побегов - от 3 до 193 г/м2, корней и корневищ - 5–254 г /м2. Средняя плотность произрастания 267–2340 побегов/м2 (Стародубцева, 2011).

По более общим оценкам, биомасса зостеры в Белом море составляет 400 тыс. тонн. По этому показателю взморник уступает только ламинарии, причем общая биомасса макрофитов оценивается приблизительно в 1,4 млн. тонн (Бергер, 2005). Подсчитано, что продукция *Zostera marina* в Белом море составляет около 3% от общей продукции фитопланктона (Бергер, 2011).

Многие авторы приводят данные о соотношении масс надземной и подземной частей зостеры. При этом обнаруживается интересная тенденция. Все морские травы, в том числе и взморник морской, имеют разветвленное корневище, одной из функций которого является закрепление в грунте. Такие физические факторы, как скорость течения и воздействие волн, могут оказывать существенное влияние на структуру их зарослей. И действительно, в одном из исследований выявлена обратная связь между скоростью течения и соотношением надземной биомассы зостеры к подземной (Larkum et al., 2006, цит. по: Стародубцева, 2011).

## 1.4. Экосистема *Zostera marina*.

### 1.4.1. Роль зостеры в экосистеме.

*Zostera marina* – вид–эдификатор, или фито- и зооценообразователь, вокруг которого формируются специфические и наиболее продуктивные сообщества (Шкляревич, 2014). Выше нами уже были упомянуты многие аспекты воздействия зостеры на сообщество. Постараемся рассмотреть каждый из них подробнее.

А) *Zostera marina* как вид - эдификатор.

Заросли зостеры создают подходящее местообитание для многих видов других живых организмов. Они служат убежищем для бентосных животных, обеспечивая их защиту от хищников. В результате разнообразие и обилие макрозообентоса в зарослях, как правило, значительно выше, чем на обнаженном грунте (Boström&Bonsdorff, 2000; Мартынова, 2001; Fredriksen et al., 2010).

Б) *Zostera marina* как продуцент органического вещества и источник питания.

Высокое содержание клетчатки, низкий процент азота, а также наличие фенольных соединений в тканях *Zostera marina* являются главными причинами ограниченного потребления зостеры морскими обитателями (Davies, 2007).

Так, при изотопном исследовании эпифауны, ассоциированной с зарослями зостеры в Балтийском море, было выяснено, что основная масса животных питалась нитчатыми водорослями и детритом, и лишь 2 вида брюхоногих моллюсков использовали в пищу траву взморника (Jephson et al., 2008). В Белом море живыми листьями зостеры кормятся, в основном, только перелетные птицы, такие как серые гуси *Anser anser* и лебеди-кликуны *Cygnus cygnus* (Шкляревич, 2014).

Куда более привлекательным пищевым субстратом морской акватории листья взморника становятся, когда начинают отмирать. При этом ежегодно образуется большое количество растительного детрита, который играет большую роль в сообществе как напрямую (являясь пищей для множества бентосных детритофагов), так и косвенно (формируя богатый субстрат для донных микроорганизмов) (Rasmussen, 1973; Бергер, 2005).

В) *Zostera marina* как модификатор структуры грунта.

Из сказанного выше следует, что основное влияние зостеры на состав грунта – это увеличение содержания органики, утолщение слоя осадка. Механически же растение фиксирует донный осадок своей системой корневищ. Последнее ведет к уменьшению мутности воды и увеличению освещенности (тем самым взморник улучшает собственные условия обитания) (DeBoer, 2007).

Ряд экспериментов по удалению части зарослей *Zostera marina* и, наоборот, по высаживанию ее проростков на пустующем грунте показал, что присутствие зостеры способствует накоплению органического вещества и увеличению доли мелких частиц грунта (Boström&Bonsdorff, 2000; Herkül&Kotta, 2009).

Г) *Zostera marina* как субстрат, убежище и рыбное нерестилище.

Растения зостеры могут служить местом прикрепления животных. К основаниям побегов и корневищам прикрепляются мелкие мидии (*Mytilus edulus*). На кроющих листьях соцветий могут поселяться колонии гидроида *Obelia longissima*, сидячая медуза *Lucernaria quadricornis*, моллюски *Littorina obtusata*. Многие беспозвоночные откладывают яйца на побеги взморника: *Littorina obtusata*, *Ephernia vincta*, полихеты семейства Fillodocidae. Морские травы часто используются в качестве субстрата для развития эпифитных водорослей. На листьях зостеры чаще всего поселяются диатомеи (Narvicula, Nitshia, Synedra и Melosira). В отдельные годы на Белом море последние образуют сплошные бурые муфты на концах листовых пластинок диаметром до 1,5 см (Вехов, 1992).

Прибрежные заросли беломорской зостеры, богатые питательными веществами и защищенные от волн, служат местом кормежки трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) и камбалы (*Liopsettag lacialis*), нереста беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) и других хозяйственно важных видов рыб (Кузнецов, 1960). Показано, что густые заросли зостеры – лучшие нерестилища для беломорской трехиглой колюшки (Ivanova et al., 2016). На остальном протяжении ареала заросли являются местообитанием молоди и для различных других пелагических и донных рыб. Там же находят укрытие от хищников и мощного течения многие виды беспозвоночных (Moore&Short, 2006).

Д) *Zostera marina* как депо углерода.

В процессе фотосинтеза зостера связывает углерод из воды и воздуха и депонирует его в тканях. Такое участие в круговороте важнейшего биогенного элемента играет большое значение как на уровне прибрежной экосистемы, так и на биосферном уровне.

Исследования глобальных запасов органического углерода по всему миру показывают, что экосистемы зарослей морских трав являются одними из ключевых депо углерода во всей биосфере. Они сравнимы с запасом органического углерода, характерным для лесов. Причем в случае лесной экосистемы депонированный углерод в конечном итоге возвращается в атмосферу при лесных пожарах, тогда как в подводных хранилищах этот элемент может аккумулироваться сотнями и даже тысячами лет (Fourqurean et al., 2012).

1.4.2. Состав и структура сообщества зостеры.

В целом сообщество, населяющее заросли зостеры, отличается большим разнообразием видов и довольно сложной структурой. При этом такие сообщества обладают различными особенностями в разных акваториях ареала *Zostera marina*.

1) В качестве примера описания сообщества зостеры для моря субтропического пояса приведем результаты исследования макрозообентоса в биоценозе *Zostera marina* в Эгейском море (Турция), проведенного в конце прошлого столетия. Работа касалась как эпи-, так и инфауны (бентосные организмы, населяющие донный осадок). Процентное распределение таксономического состава выглядело следующим образом: 70,4% таксонов - полихеты, 17,6% - ракообразные, 6,5% - двустворчатые моллюски. Было отмечено, что эпифауна достигает наибольших показателей обилия осенью, инфауна – зимой. В целом численность инфауны существенно преобладала (75,5%), почему авторы называют сообщество зостеры биоценозом илисто-песчаных грунтов с элементами эпифауны (Cinar et al., 1998).

2) Более детально изучено сообщество организмов, ассоциированных с зостерой на севере Балтийского моря, в районе Аландских островов (Boström&Bonsdorff, 1997). Ниже приведены результаты этих исследований, которые могут служить примером описания состава и структуры сообщества зарослей взморника в морях умеренного климата (табл. 3).

Табл. 3. Состав и структура сообщества *Zostera marina* северной акватории Балтийского моря (по данным Boström&Bonsdorff, 1997).

|  |  |
| --- | --- |
| **Название вида/таксона более широкого ранга** | **Численность (экз./м2)** |
| Макрозообентос | |
| *Zostera marina* | 50-500 (побеги) |
| Hydrobiidae (сем-во) | 3300 до 33700 |
| Oligochaeta (класс) | 3000-10 000 |
| *Mytilus edulis* | 500-6300 |
| *Macoma balthica* | 500-6000 |
| *Pygospio elegans* | 10-10 800 |
| Эпифауна | |
| Hydrobiidae | 820±201 |
| Copepoda (отряд) | 704±134 |
| Chironomidae (семейство, личинки) | 512±111 |
| *Cerastoderma glaucum* | 424±75 |
| *Mytilus edulis* | 364±70 |
| *Gammarus* spp. | 280±64 |

В итоге суммарная численность зообентоса, как и численность отдельных таксонов в биоценозе зостеры, оказалась значительно выше в сравнении с макрозообентосом обнаженного песчаного грунта. Данный факт авторы объясняют повышенной сложностью местообитания и, как следствие, большей защищенностью от хищников. Кроме того, отдельные виды были обнаружены только в зарослях зостеры. Что касается эпифауны, в данном случае наблюдалось преобладание моллюсков (~40%), ракообразных (~40%) и личинок насекомых (~10%).

3) Целый ряд исследований касается изучения структуры и состава сообществ в Белом море.

В 1980-х годах в биоценозах *Z. marina* было отмечено 35 ± 10 видов макробентоса при средних плотностях поселений 5000 ± 1000 экз./м2 и биомассе 800 ± 200 г/м2. Среди животных эпифауны преобладали бокоплавы и *Hydrobia ulvae*, а в инфауне – *Macoma balthica* и *Arenicola marina* (Бабков, Голиков, 1984, цит. по: Мартынова, 2001).

В. Б. Возжинская выделяла два типа биоценозов с участием зостеры:

* Собственно биоценоз *Zostera marina*: многолетний, многоярусный, полусомкнутый, олигодоминантный, высотой до 0,48 м, со средней площадью покрытия 20-30%, общей биомассой 0,27-0,42 кг/м2 и годовой продукцией в пределах 1 кг/м2.
* Фитоценозы *Zostera marina – Cladophora fracta* (нитчатая зеленая водоросль) *– Ectocarpus sp.*(нитчатая бурая водоросль). Они могут быть описаны как двух- или одноярусные, сомкнутые, с биомассой 0,3 – 0,35 кг/м2. Внешне представляют из себя массовые скопления листьев зостеры, опутанных водорослевыми нитями (Возжинская, 1986).

Стоит отметить, что данная работа – одна из немногих, где особое внимание уделяется именно фитокомпоненту сообщества зостеры. А между тем флористический состав черноморских фитоценозов *Zostera marina*, к примеру, насчитывает 115 видов макрофитов, среди которых преобладают зеленые и красные водоросли, относящиеся к родам Cladophora, Enteromorpha, Ceramium, Polysiphonia и Acrochaetium. Большинство из них эпифитируют на листьях зостеры (Мильчакова, 2008).

В 1980-е годы был детально исследован биоценоз *Zostera marina* в бухте Сельдяная акватории Керетского архипелага (Голиков, Скарлато, 1985).Основной целью было изучение энергетических потоков в сообществе. Согласно результатам (табл. 4), главенствующей трофической группировкой среди бентоса, ассоциированного с зарослями взморника, являются детритофаги, что подтверждает такую функцию зостеры в сообществе, как обогащение субстрата органическим детритом.

Табл. 4. Потребление и продукция органического вещества на разных трофических уровнях в биоценозе *Z. marina* бухты Сельдяная (Голиков, Скарлато, 1985).

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
|  | Потребление, кДж/м2 в год | Продукция, кДж/м2 в год | Биомасса,  г/м2 |
| *Zostera marina* |  | 1871 | 368,30 |
| Детритофаги | 2300 | 213 |  |
| Фитофаги | 375 | 60 |  |
| Фильтраторы | 412 | 158 |  |
| Хищники  (немертины, нереиды) | 73 | 17 |  |
| Мейобентос | 7,3 | 0,28 |  |

Более позднее исследование беломорского биоценоза *Zostera marina* (Мартынова, 2001) позволило качественно описать основной видовой состав зообентоса данного сообщества. В число видов с превосходствующей численностью попали: *Hydrobia ulvae, Mytilus edulis, Littorina littorea, L. saxatilis, Macoma balthica*, Oligochaeta gen sp., *Scoloplos armiger*, *Pygospio elegans*, Chironomidae gen sp., Gammaridae gen sp.

При изучении растительных сообществ Кандалакшского залива исследователи описали сообщество *Zostera marina* – *Ruppia maritima*. Последнее растение – из того же порядка, что и зостера; внешне эти два растения довольно схожи. При наличии валунов к видам – доминантам указанного сообщества добавляется *Fucus vesiculosus* (Голуб и др., 2003).

### 1.4.3. Зависимость между характеристиками зарослей *Zostera marina* и параметрами сообщества макрозообентоса.

#### А. Влияние биомассы зостеры.

Бесспорно, биомасса вида - эдификатора является важнейшим фактором, определяющим облик сообщества.

В вышеупомянутой работе М. В. Мартыновой было отмечено, что качественный состав зообентоса ассоциации зостеры проявляет сезонную стабильность, в течение лета меняясь исключительно за счет форм с единичной встречаемостью. Кроме того, были выявлены некоторые положительные корреляции количественных параметров сообщества и биомассы зарослей *Zostera marina* в нем (табл. 5).

Табл. 5. Коэффициенты корреляции между биомассой *Z. marina* и другими характеристиками сообщества макробентоса в августе (1997-2000 гг.) в Белом море (Мартынова, 2001).

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Количество таксонов макробентоса | Биомасса нитчатых водорослей | Биомасса *L.saxatilis* | Биомасса *H.ulvae* |
| +0,26 | +0,43 | +0,32 | +0,22 |

Прямая связь показателей обилия бентосных беспозвоночных с суммарной биомассой морской травы была доказана и в исследовании, проведенном в эстуарии реки Дамарискотта, США (Mattila et al., 1999). При сравнении двух бентосных сообществ было установлено, что в зарослях численность особей беспозвоночных и рыб были достоверно выше, чем на соседней акватории глинистого дна без растительности. Та же корреляция прослеживалась и с разнообразием видов сообщества.

К такому выводу (наличие положительной корреляции биомассы зостеры с видовым богатством и общей численностью зообентоса), пришли и другие ученые, проводившие исследования у берегов Великобритании (Attrill et al., 2000), а также в водах Балтийского моря (Möller et al., 2014).

#### Б. Влияние плотности побегов зостеры.

В ходе экспериментального исследования по высадке проростков зостеры на литораль, проведенного на востоке США, была выявлена нелинейная положительная связь обилия и числа видов и численности макрозообентоса с плотностью побегов взморника (Homziak et al., 1982).

Одной из целей исследования зарослей зостеры в юго-западной части акваторий Великобритании (Webster et al., 1998) была оценка влияния величины плотности побегов *Zostera marina* на структуру биоценоза макрозообентоса и гранулометрический состав грунта. Ученые условно разбили значения плотности зарослей на низкие (1 - 50 побегов на м2), средние и высокие (более 100 экз./м2). По результатам работы было установлено, что основными факторами, определяющими распределение бентосной фауны, стали такие параметры, как плотность побегов на м2 и количество листьев в побеге. То есть эти исследователи также проследили связь видового разнообразия сообщества со сложностью структуры вида – эдификатора. Однако различия в общей численности организмов между сообществами с разной плотностью зарослей обнаружены не были. Важно отметить, что в данном случае речь идет о сложности структуры именно надземной части зарослей: по результатам многомерного анализа, подземная биомасса зостеры и гранулометрический состав грунта незначительно влияли на сообщество бентосных беспозвоночных. Помимо прочего, авторы выявили следующую корреляцию: с увеличением плотности побегов зостеры происходит уменьшение размеров частиц грунта и увеличение доли его мелкой фракции (частые побеги гасят проходящую волну и, тем самым, препятствуют вымыванию грунта).

К похожим результатам пришли авторы исследования, проведенного в акваториях Мексиканского залива (Stoner, 1980). Согласно результатам работы, основным фактором, определяющим обилие, распределение и трофическую структуру сообщества бентоса, является биомасса надземной части морской травы. В то же время указанные параметры не зависят от свойств грунта.

Интересное экспериментальное исследование было посвящено созданию и изучению искусственных аналогов зарослей *Zostera marina* (Boström&Bonsdorff, 2000). По его результатам также было показано влияние плотности зарослей на общее обилие фауны, а также на его видовое богатство. В этой работе было обнаружена связь между факторами плотности и шириной листьев. Был сделан вывод о том, что влияние плотности побегов морской травы на обилие фауны определяется именно шириной листьев.

Еще одно исследование, проведенное на беломорской станции (Кудряшева, Полоскин, 2004), показало, что численность и биомасса таких видов как *Tubificoides benedeni, Harmathoe imbricata, Hydrobia ulvae, Mytilus edulis, Fabricia sabella, Eteone longa,*а так же биомасса *Scoloplos armiger*и *Gammarus oceanicus* положительнокоррелируют с плотностью побегов зостеры.

Таким образом, на сегодняшний день авторы исследований из разных уголков мира сходятся во мнении, что показатели обилия вида *Zostera marina*, (плотность побегов, биомасса), положительно влияют на основные количественные параметры сообществ макрозообентоса, ассоциированного с зарослями (видовой состав и разнообразие, численности и биомасса). В частности, это было в очередной раз подтверждено в работе по изучению зарослей зостеры вод юго-западной части Англии (Cole, 2016).

#### В. Роль других характеристик зарослей зостеры.

Целый ряд работ посвящено исследованию влияния пространственной конфигурации зарослей (их фрагментированности, длины границ пятен и др.) на облик сообщества макрозообентоса.

Так, масштабное исследование сообщества зарослей *Zostera marina* было посвящено, в том числе, оценке влияния на сообщество зообентоса различных структурных характеристик морской травы. Авторы доказали, что на состав и структуру бентосного сообщества влияют как локальные параметры зарослей (биомасса и проективное покрытие), так и их структурные характеристики на ландшафтном уровне (размеры и степень агрегированности пятен зарослей) (Turner et al., 1999).

В ходе другого исследования изучали зависимость состава и структуры сообщества макрозообентоса (инфауны) от размеров пятен зостеры, а также от размещения животных внутри отдельного пятна (ближе к его краю или ближе к центру; т.н. краевой эффект). Авторы делают вывод, что размеры пятен и краевой эффект оказывают незначительное влияние на бентосное сообщество (по сравнению с абиотическими параметрами среды) (Bowden et al., 2001).

Целый ряд исследований имеет экологическую направленность: изучается влияние на сообщество таких характеристик зарослей, как нарушенность и фрагментированность. Мониторинг подобных явлений крайне важен для оценки уязвимости сообществ в районах, подверженных антропогенному воздействию и нуждающихся в охране. Так, у берегов Великобритании было проведено сравнение двух сообществ макрозообентоса, связанных, соответственно, со сплошным и с фрагментированным участками зарослей. В ходе работы были выявлены существенные различия в составе двух сообществ (Frost et al., 1999). Другие исследования показывают, что в сомкнутых, ненарушенных зарослях обилие и видовое богатство макрозообентоса выше, чем во фрагментированных. Наблюдается положительная корреляция между видовым разнообразием сообщества и проективным покрытием и плотностью побегов зостеры (Mills&Berkenbusch, 2009; McClockey&Unsworth, 2015).

В целом же следует сказать, что разные виды (группы видов) в пределах зообентосного сообщества взморника по-разному реагируют на различные аспекты параметров зарослей зостеры (Hovel et al., 2002).

**Г. Механизмы влияния характеристик зарослей зостеры на облик сообщества.**

Стоит отметить, что некоторые авторы объясняют найденные различия между сообществами, описанные выше, различиями абиотических факторов среды. Так, в обзоре публикаций о влиянии ландшафтов морских трав на ассоциированную с ними фауну (Boström et al., 2006) затрагивается, в частности, вопрос о механизмах регуляции структуры сообществ инфауны. Авторы обзора резюмируют, что состав и структура сообщества инфауны во многом определяются характеристикой грунта. А гранулометрический и вещественный состав грунта, в свою очередь, коррелируют с плотностью побегов, биомассой подземной части зостеры и особенностями расположения зарослей в пространстве.

Таким образом, ландшафты с доминированием морских трав влияют на распределение и динамику фауны не напрямую, а путем изменения различных параметров среды. Бентосные сообщества качественно и количественно связаны как с наличием зостеры, так и с ее обилием. Морская трава в данном биоценозе выступает в роли вида - эдификатора, создавая и регулируя целый ряд абиотических и биотических параметров экосистемы:

* Гидродинамические условия. Замедление водных потоков морскими зарослями может способствовать аккумуляции в них осевших личинок животных. В свою очередь, изменения гидродинамики могут регулировать рост и структурные особенности зостеры (биомасса, плотность побегов, морфология морской травы), а также изменять видовой состав и численность ассоциированной с ней фауны. Те представители зообентоса, которые с трудом сопротивляются течениям самостоятельно, используют заросли как надежное укрытие от разрушительной силы водных масс (Стародубцева, 2011).
* Характеристика грунта. Как уже было отмечено, развитая система корневищ взморника способствует закреплению грунта. Кроме того, в зарослях повышены темпы седиментации: корни задерживают мелкие осевшие частицы, вследствие чего в грунте повышается доля частиц мелкой фракции (Boström&Bonsdorff, 2000; Bos et al,, 2007; Herkül&Kotta, 2009). Наконец, при ежегодном отмирании листьев зостеры происходит обогащение грунта органическим детритом, что также определяет состав зообентоса (прежде всего, способствует развитию в зарослях детритофагов). Есть работы, в которых авторы говорят и об обратной зависимости: параметры грунта во многом определяют морфологические характеристики самого растения (Александров, 2001).
* Влияние хищников. Сложность структуры зарослей морских трав регулирует уровень хищничества в бентосном сообществе (густые заросли служат отличным укрытием для потенциальных жертв), а также определяет пищевую стратегию некоторых представителей нектона.

Важно отметить, что, несомненно, влияние организмов того или иного сообщества всегда двустороннее. Какие-либо существенные изменения состава и/или структуры сообщества зостеры, в свою очередь, отражаются на тех или иных характеристиках самих зарослей. Другими словами, помимо воздействия «снизу», только что нами описанного, в сообществе огромная роль принадлежит и регуляции «сверху». При этом сильнее всего на сообщество влияет воздействие со стороны высших трофических уровней, т.е. хищников. Считается, что, прежде всего, именно их давление объясняет региональные различия состава и численности фитофагов, а также биомассы эпифитных водорослей и воздействия эвтрофикации на рост *Zostera marina*. Так, в сообществах, где многочисленны мелкие хищники, идет активное уничтожение потребителей эпифитных водорослей, позволяя водорослям разрастаться и подавлять зостеру. А в местах с относительно низкой численностью хищников, напротив, фитофаги сдерживают развитие водорослей, способствуя росту взморника (Williams&Ruckelshaus, 1993; Baden et al., 2010).

# 2. Материалы и методы.

**2.1. Характер района исследования.**

Белое море расположено на севере Европейской части России, соединяется с Баренцевым морем и входит в бассейн Северного Ледовитого океана. Площадь моря составляет около 91 тыс. км2, средняя глубина - 67 м, максимальная – 340 м в районе мыса Турьего (Кандалакшский залив). Водоем имеет довольно сложную конфигурацию с многочисленными заливами и островами. Выделяют четыре крупных залива: Двинский, Онежский, Кандалакшский и Мезенский (Моря СССР, 1991).

Площадь Кандалакшского залива занимает всего 7,2% от площади Белого моря, однако средние глубины залива значительны, они составляют 109 м. Берега Кандалакшского залива сильно изрезаны, местами гористы, с выходами коренных (гранитных) пород (Бабков, Голиков, 1984, цит. по: Мартынова, 2001).

Климат Белого моря считается одновременно и морским и континентальным, что определяется близостью Атлантического и Северного Ледовитого океанов и тем, что Белое море глубоко вдается в сушу. Лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. В западной части Кандалакшского залива средняя годовая (многолетняя) температура поверхностного слоя воды составляет 4,0°С (при показателе для Белого моря в целом –0,03°С). Наиболее низкая среднемесячная температура воздуха на побережье наблюдается в январе, над морем и на островах - в феврале (до -300С и ниже). В течение всего декабря длится полярная ночь. Вода на 5-6 месяцев покрывается льдом и снегом, которые исчезают лишь в мае, поэтому среднемесячная весенняя температура над водой еще остается отрицательной. Летом температура воздуха может подниматься до +300С, но обычно не превышает +15-200С. Самый теплый месяц – июль. Также лето сопровождается частыми дождями и низкой облачностью. В Кандалакшском заливе продолжительность солнечного сияния равна 1600 часов в год, из них 800 – 825 приходиться на летний период. Белому морю свойственен муссонный характер смены преобладающих ветров. Так, зимой часты юго-западные ветры, летом - северо-восточные (Моря СССР, 1991; Бабков, Голиков, 1984, цит. по: Мартынова, 2001). Периодически возникают штормовые ветра, которые губительно действуют на прибрежные растения, иссушают литораль во время отлива (Кузнецов, 1960; Карпович, 1984; Марковская и др., 2011).

Бассейн Белого моря расположен в зоне избыточного увлажнения. В теплый период года (апрель-октябрь) на акватории моря выпадает 60-75% годового количества осадков, в холодный - 25-30%. Наибольшее месячное количество осадков в районе Кандалакшского залива отмечается в сентябре, наименьшее - в феврале-марте (Казанцева, 1991, цит. по: Мартынова, 2001).

Донные осадки Белого моря характеризуются широким спектром гранулометрического состава - от валунных и галечно-гравийных до пелитов. В северо-западной части, на глубинах до 100 м, распространены песчанистые алевриты. Ближе к берегу залегают пелито-алевритовые пески. В кутовой части осадок представляет собой пелито-песчанистый алеврит (Колесников, 1991, цит. по: Мартынова, 2001).

В пределах обитаемой литорали умеренно защищенных берегов Кандалакшского залива мысы и другие выдающиеся из берега участки, как правило, имеют небольшую по ширине скалистую или каменистую литораль, тогда как губы и затишные участки – широкую и пологую илистую, илисто-песчаную и песчаную.

На мягких фациях литорали развиваются прерывистые экосистемы с доминированием *Macoma balthica* и местами сменяющиеся экосистемами *Mya arenaria*, *Arenicola marina* и *Zostera marina*. В каждой из них наиболее обычным представителем эпифауны оказывается *Hydrobia ulvae*, а во вкраплении твердых субстратов присутствуют отдельные талломы *Fucus vesiculosus* (Бабков, Голиков, 1984, цит. по: Мартынова, 2001). Животное население литорали насчитывает приблизительно 120 видов макро-, 200 видов мейо- и 500 видов микробентоса.

**2.2. Ход работы.**

а) Сбор проб.

Материал собирали на двух станциях в окрестностях УНБ СПбГУ «Беломорская» в кутовой части пролива Сухая Салма (северная часть Кандалакшского залива) (рис. 4). Станции выбирали исходя из визуальной оценки обилия морской травы *Zostera marina*: станция Т2 – густые заросли, станция Т1 – средние заросли.

Рис. 4. Карта района исследований (<https://bestmaps.ru/google-maps?k=google/hybrid>).

Пробы собирали 7 раз в течение года:

1. 29.09.2016
2. 17.01.2017
3. 20.03.2017
4. 15.06.2017
5. 16.07.2017
6. 21.08.2017
7. 04.09.2017

Забор проводился с катера, в тихую погоду и малую воду, на глубине примерно 20 см от поверхности воды (нижняя илисто-песчаная литораль). Географические координаты точек (станций) фиксировались с помощью GPS-навигатора: N66°18'45,02'' E33°39'39,28'' (станция Т1) и N66°18'50,68'' E33°39'40,89'' (станция Т2).

На каждой станции, в каждую из указанных дат, было взято:

* по 5 проб грунта для оценки гранулометрического состава и содержания органического вещества (с помощью цилиндра диаметром7 см, погружаемого в грунт примерно на 5 см);
* по 5 донных проб (1/20 м²) для оценки обилия *Z. marina* (надземная, подземная биомасса и количество проростков) (с помощью зубчатого водолазного дночерпателя).

## б) Обработка проб.

Грунт из каждой пробы высушивали при 105°С в течение 2-3 суток (в зависимости от степени увлажненности пробы). Гранулометрический состав был определен просеиванием сухого грунта через систему сит с последовательным уменьшением диаметра ячеи (10; 5; 2; 1; 0,5; и 0,25 мм соответственно). Каждая фракция была взвешена отдельно (с помощью электронных весов, с точностью до 0,001 г). Было рассчитано процентное содержание размерных фракций.

Грунт, прошедший сквозь сито с диаметром ячеи 0,25 мм (самая мелкая фракция), подвергался дальнейшему анализу с использованием лазерного анализатора «ЛАСКА-Т».

Содержание органического вещества в грунте определяли по стандартной методике: как потерю веса при «сухом сжигании» навесок в муфельной печи при температуре 485°С в течение 10 часов.

Что касается комплексных донных проб, их содержание первично промывали водой в сите с ячеей 1 мм, после чего фиксировали 4% формалином для дальнейшей обработки в лаборатории кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Часть летних проб не подвергалась фиксации, т. к. разбор проводился непосредственно со свежими пробами, в лаборатории беломорской станции СПбГУ.

В ходе разбора каждой пробы надземная часть зарослей (побеги и листья) отделялась от подземной (корневища и корни), шел учет числа побегов. Затем растения сушили при температуре 105°С до абсолютно сухого веса и взвешивали на электронных весах с точностью до 0,001 г. Следует отметить, что хотя в пробах в единичных количествах встречались и генеративные побеги взморника, в большинстве случаев их было сложно отличить от вегетативных (в фиксированном виде), поэтому в работе мы не разделяем побеги на два вида, учитывая их общее, совокупное обилие.

Оставшийся в пробах макрозообентос снова фиксировался 4% формалином, его обработка осуществлялась другим студентом кафедры как предмет магистерской работы (Фисак, 2018).

## в) Статистическая обработка.

Статистическая обработка данных проводилась в программах Excel, Statistica7**,** PAST3.

# 3. Результаты.

## 3.1. Характеристики грунта.

### 3.1.1. Гранулометрический состав.

В ходе анализа полученных данных был проведен двухфакторный многомерный анализ PERMANOVA. В качестве факторов были взяты два параметра: дата и станция. Выяснилось, что фактор «Дата» достоверного влияния на гранулометрический состав не оказывает (F(df1=6, df2=56)=1.3; p=0.24). Т. е. в течение года гранулометрический состав осадков в зарослях зостеры остается относительно стабильным. Однако достоверное влияние обнаружено для фактора «Станция» (F(df1=1, df2=56)=17.3; p=0,0002). В связи с этим мы решили усреднить сезонные данные по каждой станции.

В результате получили следующее процентное распределение размерных фракций грунта для двух станций (рис. 5). Каждой из них свойственно доминирование мелких фракций грунта: фракции размером более 30 мкм составляют в сумме менее 12% для каждой из станций. Для точки с разреженными зарослями зостеры (Т1) характерно максимальное (30,8%) содержание размерной фракции 1-5 мкм, для станции с густыми зарослями (Т2) – фракции 10-20 мкм (31,0%).

Рис. 5. Гранулометрический состав грунта на станциях.

### 3.1.2. Содержание органического вещества.

На такой параметр, как содержание органического вещества в грунте, оба фактора («Дата» и «Станция») оказывают достоверное влияние (по результатам двухфакторного многомерного анализа PERMANOVA для фактора «Дата» F(df1=6, df2=56)=30.5; p=0,0001, а для фактора «Станция» F(df1=1, df2=56)=350.7; p=0.0001).

На станции Т1 доля органического вещества в грунте достоверно выше в каждой из семи дат сбора проб (рис. 6). При этом максимум значений для обеих станций приходится на июль (9,1% и 12,5% соответственно).

Рис. 6. Доля органического вещества в составе грунта.

## 3.2. Характеристики зарослей зостеры.

Три параметра обилия зарослей морской травы были исследованы на предмет сезонной динамики.

3.2.1. Биомасса надземной части зарослей.

Сильнее всего изменяется надземная биомасса (рис. 7): в течение лета постоянно растет и к концу вегетации ее масса больше в 3-5 раз, чем в зимний период. Между двумя станциями с зарослями зостеры в зимний период надземные биомассы почти не различаются, но летом на станции c более густыми зарослями (Т2) рост начинается раньше и к концу вегетации биомасса выше в 1,5-2 раза (106±12 (Т2) и 66±6 (Т1) г сух. в-ва/м2 в сентябре 2017 года).

Двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA (факторы «Дата», «Станция») показал достоверное влияние обоих факторов (F=16.6, p<0.0001; F=17.0, p=0.001 соответственно).

Рис. 7. Сезонная динамика надземной биомассы *Zostera marina*.

3.2.2. Биомасса подземной части зарослей.

Подземная биомасса зарослей варьирует с гораздо меньшей амплитудой (60-180 г сух. в-ва/м2) (рис. 8). Выраженные сезонные отличия не наблюдаются. Однако прослеживается постепенный рост данного показателя с начала календарного года до июля, после чего происходит достоверный спад.

Двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA (факторы «Дата», «Станция») показал достоверное влияние обоих факторов (F=9.4, p<0.0001; F=11.7, p=0.001 соответственно). По данным post hoc анализа зимние подземные биомассы, как правило, достоверно меньше таковых в середине лета и сентябре 2016 г. (см. Приложение). В сентябре 2017 для обеих станций подземная биомасса достоверно самая низкая за весь период.

Рис. 8. Сезонная динамика подземной биомассы *Zostera marina*.

При этом следует отметить, что между двумя станциями сбора проб биомассы разных частей растения отличаются прямо противоположным образом, т. е. станция Т2 (с максимумом обилия зеленой части растения) уступает станции Т1 в биомассе корней и корневищ. Кроме того, в целом, подземная биомасса во всех случаях преобладает над надземной, за исключением станции Т2 в период максимальной вегетации (сентябрь 2017).

3.2.3. Динамика плотности зарослей.

Плотность побегов (рис. 9) имеет сходные с надземной биомассой сезонные колебания, более выражены они на станции Т2 (минимум 220-300, максимум 640-860 проростков на м2). Для фактора «Дата» F=9.9, p<0.0001. С начала осени до начала лета наблюдалось снижение этого показателя. Максимумы же зарегистрированы для периода с июля по сентябрь.

Интересно, однако, что, несмотря на различия в надземной биомассе, число побегов в летне-осенний период на двух станциях почти всегда одинаково (нет достоверных отличий: для фактора «Станция» F=0.04, p=0.8).

На станции Т2 основное снижение числа побегов происходит в первой половине холодного сезона (сентябрь-январь), а на станции Т1 - во второй половине (март-июнь). Это подтверждается достоверностью совместного действия факторов в двухфакторном дисперсионном анализе (F=3.1, p=0.01). К началу вегетации наблюдаем выравнивание данного показателя.

Рис. 9. Сезонная динамика плотности зарослей *Zostera marina*.

В целом, на станции с большим обилием зостеры (Т2) отмечены максимальные колебания ее обилия в течение года как для надземной, так и для подземной частей. Кроме того, в период максимальной вегетации здесь наблюдается преобладание надземной массы над подземной, что не характерно для остальных периодов и станций.

Следует отметить, что в наших пробах обнаружено также незначительных количествах генеративных побегов взморника. Кроме того, помимо *Zostera marina*, на станциях были найдены и другие макрофиты: водоросли *Cladophora sp.* и *Fucus vesiculosus*, а также морская трава *Ruppia maritima*. Все три вида попали в пробы в виде обрывков талломов или побегов.

# 4. Обсуждение.

Итак, как показало наше исследование, ряд показателей обилия зарослей *Zostera marina* проявляет в разной степени выраженную сезонную динамику. Тем не менее, поскольку вид *Zostera marina* обладает крайне широким ареалом и давно привлекает внимание ученых, будет интересно проверить, насколько наши результаты вписываются в общую картину имеющихся на сегодня сведений. Мы попытаемся сравнить полученные нами данные с информацией, предложенной в литературе для акваторий разных морей и относящейся к разным временным периодом исследований.

**4.1. Сезонная динамика параметров обилия зарослей *Zostera marina.***

Как было сказано выше, сильнее всего со сменой сезонов изменяется надземная биомасса: в течение лета она постоянно растет и к концу вегетации ее масса больше в 3-5 раз, чем в зимний период. Другие авторы тоже приходили к подобным цифрам. Так, по результатам другого исследования, проведенного в акватории Белого моря (Мартынова, 2001), показано, что биомасса надземных побегов достоверно увеличивается (более чем в 2 раза) с июня по август (табл. 6). Автор также отмечала, что биомасса корней и корневищ в течение летнего сезона достоверно не меняется. До середины лета наши данные соответствуют этому утверждению. Однако в августе и сентябре 2017 наблюдаем сильное и достоверное снижение подземной биомассы. Скорее всего, именно на этот период приходится пик процесса разложения подземных побегов взморника.

Что касается отношения биомассы корней и корневищ к общей биомассе, этот параметр, по данным М. В. Мартыновой, достоверно уменьшается от 62 ± 2% в июне до 41 ± 3% в августе. Таким образом, в июне по биомассе преобладают корни и корневища, а в августе - надземные побеги с листьями. Наше исследование подтвердило снижение доли подземной биомассы в общей биомассе зарослей в течение лета: в июне оно в среднем для двух станций составило 88,3%, а уже к сентябрю снизилось до 48,3%.

Табл. 6. Сезонная динамика обилия (г сыр. в-ва/м2) и длины листьев (см) *Z. marina* (Мартынова, 2001).



Требующим осмысления результатом является значительная разница значений подземной биомассы для сентября 2016 и сентября 2017 годов (рис. 8), выявленная в ходе нашего исследования для обеих станций. Владимир Николаевич Вехов, подробно изучавший беломорскую популяцию *Zostera marina* в конце прошлого века, сталкивался с аналогичными результатами и трактовал их следующим образом: «…в большинстве случаев скорость роста корневищ и интенсивность ветвления в 1985 г. были больше, чем в 1986 г. По-видимому, это связано с тем, что температура воды с третьей декады июня по третью декаду сентября в 1985 г. была на 1-1,5°С выше, чем в 1986 г.» (Вехов, 1992).

В нашем случае лето 2016 года было значительно теплее, чем 2017 (рис. 10). Можно предположить, что, находясь на северном краю своего ареала, беломорская зостера должна быть достаточно чувствительна даже к небольшим изменениям параметров среды в неблагоприятную сторону. Как говорилось выше, температурный оптимум для роста взморника морского имеет нижнюю границу в 10°С (Davison&Hughes, 1998). Следовательно, в 2017 г. зостера более длительное время претерпевала воздействие температур воды ниже оптимальных (относительно 2016 года).

Кроме того, по данным ряда исследований и экспериментов было показано, что в разные годы распределение между надземными и подземными органами зарослей взморника меняется. Это может быть связано с экстремальными значениями внешних факторов (высокие температуры и низкая освещенность). Так, в работе Olsen&Sand-Jensen (1993) показано, что при низкой освещенности происходит перераспределение ресурсов из корневищ в листья (цит. по: Стародубцева, 2011). Данный факт также подтверждает нашу гипотезу.

Рис. 10. Ход среднемесячных температур воды за летние месяцы (по данным многолетнего мониторинга гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1).

В. Н. Вехов подробно описал характер роста взморника в акватории Белого моря. Так, наибольшие показатели обилия надземных побегов наблюдались во второй половине июля - первой половине августа. Что касается корневищ, то, по его данным, имеется 2 периода их роста: медленный (с осени до весны) и быстрый (летом). Однако и скорость их отмирания довольно велика. Как правило, к концу лета отмирает часть корневищ текущего года, к весне же – и вовсе значительная их масса (Вехов, 1992).

Таким образом, подземная биомасса зостеры определяется двумя постоянно действующими разнонаправленными процессами: рост и развитие новых корневищ с одной стороны и отмирание старых с другой. Сдвиг в сторону уменьшения или увеличения подземной биомассы будет определяться интенсивностью фотосинтетических процессов в зеленых листьях растения. А это, в свою очередь, напрямую зависит от освещенности и температуры (Вехов, 1992; Стародубцева, 2011). Мы предполагаем, что относительно холодное лето 2017 года не дало возможности накопить запасы подземной биомассы, так как это произошло в относительно теплом 2016 г.

Тем не менее, обращает на себя внимание тот факт, что межгодовая разница температур отразилась на обилии подземных частей растения и никак не повлияла на характер распределения плотности и биомассы его надземных органов для сентября 2016 и сентября 2017 годов. Объяснением тому может служить тот факт, что когда температура воды летом в море бывает выше средних показателей и достигает 15-18°C (что мы и наблюдали в 2016 г.), листья отмирают раньше и интенсивнее (Вехов, 1992). То есть даже если более теплый 2016 год характеризовался высокой скоростью роста листьев взморника, длинными побегами и, соответственно, высокой надземной биомассой, мы не смогли проследить отличия последней по сравнению с 2017 годом, т. к. разница нивелировалась за счет более раннего и ускоренного отмирания листьев в 2016 году.

Можно привести результаты еще одной работы по исследованию акватории Белого моря. Так, согласно А. А. Стародубцевой (2011), общая биомасса *Z. marina* варьирует от 10 до 418 г сух. массы /м2. Средняя масса побегов - от 3 до 193 г/м2, корней и корневищ - 5–254 г/м2. Средняя плотность произрастания 267–2340 побегов/м2. Все числовые показатели, полученные в нашей работе, входят в указанные диапазоны.

В таблице 7 представлены данные ряда других исследований параметров зарослей зостеры, а также полученные нами результаты. Большинство авторов отмечает, что биомасса взморника за первые летние месяцы достигает максимального развития, после чего начинается постепен­ная ее деградация за счет отми­рания листьев. Что касается плотности зарослей взморника, то, по всей видимости, характер сезонных изменений данного параметра зависит от локальных факторов среды в каждой конкретной акватории. Динамика биомассы подземной части травы в приведенных работах не оказалась выраженной. При сравнении данных из разных источников видно, что в целом динамика параметров обилия зарослей *Zostera marina* в морях высоких географических описывается сходным образом.

Табл. 7. Значения обилия зарослей *Zostera marina* в акватории морей высоких широт. Курсивом выделены данные, полученные в нашей работе.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Место проведения исследования** | **Июнь** | **Август** | **Октябрь** | **Автор** |
| **Надземная биомасса, г сух. в-ва/м2** | | | | |
| Кандалакшский залив, Белое море | ˂10 | ≈120 | ≈110 | Наумов, 2007 |
| *14-27* | *72-98* | *≈50-100* | *Наши данные, 2018* |
| Атлантическое побережье Новой Шотландии (Канада) | 5-40 | 30-80 | 5-30 | Wong et al., 2013 |
| **Плотность побегов, экз./м2** | | | | |
| Кандалакшский залив, Белое море | ≈308 | ≈405 |  | Коробков, 2012 |
| *260-316* | *592-640* | *≈680-710* | *Наши данные, 2018* |
| Северное море (Дания) | ≈840 | до 1050 | 60 | Olesen, 1999 |
| Атлантическое побережье Новой Шотландии (Канада) | 50-600 | 200-1050 | 50-750 | Wong et al., 2013 |
| **Подземная биомасса, г сух. в-ва /м2** | | | | |
| Кандалакшский залив, Белое море | *144-168* | *122-129* | *≈120-180* | *Наши данные, 2018* |
| Атлантическое побережье Новой Шотландии (Канада) | 20-170 | 30-80 | ˂50 | Wong et al., 2013 |

Однако интересно сравнить полученные нами данные и с результатами работ, проведенных на акваториях морей более низких широт. Исследование побережья Италии (Средиземное море) дает следующие результаты: около 280 экз./м2 в зимнее время и приблизительно 770 экз./м2 летом (Guidetti et al., 2008). Интересно, что плотность зарослей исследованной нами популяции беломорской зостеры описывается сходными цифрами. То есть такой показатель, как густота зарослей, по-видимому, не имеет существенных различий для морей высоких и низких широт в пределах ареала взморника. Кроме того, другой параметр обилия – относительная подземная биомасса – также позволяет провести аналогию между популяциями двух морей – Белого и Средиземного. Значительная сезонная вариация во втором случае наблюдалась для доли биомассы подземной части зарослей от общей биомассы травы (60% летом и до 93% осенью) (Guidetti et al., 2008). Наши результаты показывают аналогичную тенденцию: 69% в период вегетации (июнь-сентябрь) и 85% в зимний период (январь-март).

Стоит отметить, ряд авторов утверждает, что сезонные изменения параметров обилия зарослей взморника выражены лишь на глубине, тогда как на мелководье они не наблюдаются. К такому выводу, в частности, пришли ученые, работавшие на Тихоокеанском побережье Калифорнии ([Poumian-Tapia](http://www.springerlink.com/content/?Author=Miriam+Poumian-Tapia)&[Ibarra-Obando](http://www.springerlink.com/content/?Author=Silvia+E.+Ibarra-Obando), 1999). В ходе нашей работы, тем не менее, все исследованные показатели обилия обнаружили сезонный ход изменений, хотя и с разной степенью выраженности. Отмечалось также, что с увеличением глубины залегания биотопа и повышением температуры воды наблюдается рост значений плотности и биомассы зарослей (Möller et al., 2014). Данную закономерность сложно пытаться проследить на материале акватории Белого моря, поскольку здесь взморник перестает массово встречаться уже на глубине 1,5 м. В ряде работ выявлена обратная зависимость между скоростью течения и отношением надземной биомассы зарослей взморника к подземной (Fonseca et al., 1983; Larkum et al., 2006).

В наших пробах обнаружено также незначительное количество генеративных побегов взморника. И действительно, как известно, размножение беломорской зостеры в основном вегетативное, за счет активного прирастания в длину и ветвления корневищ. Репродуктивное же размножение и формирование банка семян, главным образом, позволяет взморнику переживать неблагоприятные условия среды (Jarvis et al., 2012). По оценкам В. Н. Вехова, количество генеративных побегов в травостое в районе Беломорской биостанции [МГУ] обычно невелико: оно в разные годы может колебаться от долей процента до 10-15%, но чаще всего составляет около 5% (Вехов, 1992).

**4.2. Сопоставление разных показателей обилия для двух станций.**

Следует отметить, что между двумя станциями биомассы разных частей растения отличаются прямо противоположным образом, т. е. станция Т2 (с максимумом обилия зеленой части растения) уступает станции Т1 в биомассе корней и корневищ (ср. рис. 7 и рис. 8). Возможно, бóльшая надземная биомасса отмечается на станции с более благоприятными для взморника условиями (наличие узкого пролива близ станции Т2).

Кроме того, в целом, подземная биомасса во всех случаях преобладает над надземной, за исключением станции Т2 в период максимальной вегетации (сентябрь 2017). Такое явление довольно типично для популяций взморника, занимающих акватории морей высоких широт. В то же время в среднем по миру у морских трав надземная биомасса примерно равна подземной, а конкретно у *Zostera marina* наблюдается перевес в сторону надземной биомассы. По-видимому, в Белом море, на северном краю ареала, неблагоприятные условия заставляют зостеру усиленно развивать многолетнюю подземную часть растения, запасать там питательные вещества, чтобы пережить длительный зимний период покоя (Пожилова, 2016).

Как отмечают авторы, соотношение массы подземных и надземных органов является важным показателем развития зарослей зостеры. Этот показатель уменьшается с глубиной произрастания (Holmer et al., 2009, цит. по: Стародубцева, 2011). Кроме того, наблюдается, что на литорали в условиях высокой степени прибойности вклад подземных органов может увеличиваться (Шкляревич 2014). Однако, как отмечалось ранее, в разные годы распределение между надземными и подземными органами зарослей взморника меняется, что может быть связано с экстремальными значениями абиотических факторов (высокие температуры и низкая освещенность). Так, в одной из работ (Olsen&Sand-Jensen, 1993) показано, что при низкой освещенности происходит перераспределение ресурсов из корневищ в листья (цит. по: Стародубцева, 2011).

О соотношении подземной и надземной биомасс зарослей взморника говорили многие авторы. Известны показатели для данных параметров из разных точек его ареала (Табл. 8, Пожилова, 2016). При этом для европейских морей прослеживается следующая корреляция: с повышением широты повышается доля подземной биомассы растения. Наши данные также хорошо вписываются в общую картину.

Табл. 8. Биомасса (в граммах сухого веса) и плотность побегов *Zostera marina* в разных участках ареала (Пожилова, 2016, с изменениями). Курсивом выделены данные, полученные в нашей работе.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Локация** | **Плотность побегов, экз./м2** | **Надз. биомасса, г/м2** | **Подз. биомасса, г/м2** | **Источник** |
| Европа | | | | |
| *Белое море (N66°)* | *232-868* | *14-105* | *60-189* | *Наши данные* |
| Гренландия (N64°) | 1000-2000 | 90-300 | 100-300 | Olesen, 2015 |
| Норвежское море (N63°) | 3500 | ~146 | - | Duarte, 2002 |
| Балтийское море (N60°) | 50-500 | - | - | Boström, 1997 |
| Швеция (N59°) | 200-900 | ~100, до 200 | - | Jephson, 2008 |
| Швеция (N59°) | 1000-1500 | 120-200 | - | Baden, 1984 |
| Швеция (N59°) | 16-150 | 21-156 | - | Gullström et al., 2011 |
| Балтийское море (N59°) | - | ~58 | - | Herkül&Kotta, 2009 |
| Балтийское море (N58°) | - | ~100 | - | Möller, 2007 |
| Балтийское море (N58°) | 130-1300 | до 70 | - | Möller, 2014 |
| Северное море (N56°) | 840 | 180-200 | 110-120 | Olesen, 1994 |
| Дания (N55°) | - | 90-170 | - | Carstensen, 2015 |
| Дания (N55°) | 600-1000 | 150-170 | 70-180 | Thormar, 2016 |
| Великобритания (N50°) | 12-144 | - |  | Webster et al., 1998 |
| Атлантическое побережье Северной Америки (с севера на юг) | | | | |
| Канада (N43°) | 200-1000 | 40-120 | 60-80 | Wong et al., 2013 |
| США (N43°) | 335 | 56 | 198 | Mattila et al., 1999 |
| США (N39°) | 1000-1200 | 200-300 | - | Bologna, 2007 |
| США (N34°) | 1000-3000 | до 110 | до 250 | Jarvis et al., 2012 |
| Тихий океан | | | | |
| Аляска (N60°) | 100-300 | 800-1600 (сырой вес) | - | Dean et al., 1998 |

Интересно, что, несмотря на различия в надземной биомассе, число побегов в летне-осенний период на двух станциях одинаково (нет достоверных отличий). Т.е. разница, скорее всего, обусловлена размером листовых пластинок и количеством листьев в побегах.

На станции Т2 основное снижение числа побегов происходит в первой половине холодного сезона (сентябрь-январь), а на станции Т1 - во второй половине (март-июнь). Возможно, это связано с большей подземной биомассой на станции Т1.

**4.3. Параметры обилия зарослей *Zоstera marina* как фактор, определяющий формирование донных отложений.**

Как показало наше исследование, гранулометрический состав осадков в зарослях зостеры проявляет стабильность во времени и не имеет выраженной сезонной динамики. Очевидно, формирование гранулометрического состава грунта - это длительный, многолетний процесс, связанный с полным преобразованием растительного детрита. Что же касается сезонных изменений в поступлении отмирающих частей зостеры, они, по-видимому, напрямую на гранулометрическом составе не сказываются.

Однако существуют достоверные различия между станциями Т1 и Т2 по этому параметру: для станции Т1 преобладающей является грунтовая фракция 1-5 мкм, а для станции Т2 – фракция 2-10 мкм. Скорее всего, данный факт обусловлен разной интенсивностью гидродинамики в двух точках. Такое различие может объясняться наличием небольшого пролива, в устье которого расположена станция Т2 (рис. 4). Вода проходит по его руслу дважды в сутки, во время приливов и отливов. Мелкие частицы грунта, по-видимому, вымываются при этом течением.

Содержание органических веществ в осадках имеет достоверную сезонную динамику с максимумом в середине лета. Выявлено достоверно бóльшее их содержание в грунте на станции Т1 по сравнению со станцией Т2. Такие различия также могут быть связаны с разной интенсивностью гидродинамики и вымыванием мелких частиц из осадков в зарослях в точке 2.

Таким образом, на гранулометрический и химический состав грунта могут влиять как плотность зарослей, так и гидродинамические условия местообитания. Однако, так как на станции с более высокой надземной биомассой (Т2) доля органических веществ ниже и фракционный состав более крупнозернистый, действие гидродинамики можно считать более значительным.

Исследователями юго-западной части акватории Великобритании (Webster et al., 1998) выявлена следующая корреляция: с увеличением плотности побегов зостеры происходит уменьшение размеров частиц грунта и увеличение доли его мелкой фракции. Данные, полученные в ходе нашей работы, не позволяют проследить данные закономерности (для этого необходима бóльшая выборка и более длительный период забора проб). Однако резкий скачок в росте значений плотности зарослей, зафиксированный за период июнь-июль, сопровождается значительным повышением доли органического вещества в грунте в указанные месяцы.

Как отмечают многие авторы, развитая система корневищ взморника способствует закреплению грунта. Кроме того, в зарослях повышены темпы седиментации: корни задерживают мелкие осевшие частицы, вследствие чего в грунте повышается доля частиц мелкой фракции. Иными словами, присутствие зостеры способствует увеличению доли мелких частиц грунта (Boström&Bonsdorff, 2000; Herkül&Kotta, 2009). Наконец, при ежегодном отмирании листьев зостеры происходит обогащение грунта органическим детритом, что также определяет состав зообентоса (прежде всего, способствует развитию в зарослях детритофагов) (Rasmussen, 1973). Так, при сравнении параметров грунта на станции Т1 (где действие фактора гидродинамики нивелировано) с таковыми на расположенной в нескольких десятках метров от нее станции без зостеры показано, что грунт без растительности обладает достоверно меньшей долей органических веществ и более крупнозернистым составом (Фисак, 2018).

В качестве заключения, отметим, что наши результаты, в целом, вписываются в общую картину данных, известных в литературе. Обнаруженные же несоответствия объясняются тем, что объектом нашего исследования являлась популяция взморника морского, занимающая северный край ареала данного вида, где действует целый ряд неблагоприятных абиотических факторов.

# 5. Выводы.

В условиях Белого моря:

1. Динамика зарослей *Zostera marina* в целом совпадает с таковой для других частей ареала данного вида и имеет выраженную сезонность, проявляющуюся в циклическом изменении ряда количественных параметров.
2. Наиболее подвержена сезонным изменениям надземная биомасса зостеры, в зимний период она снижается в 5-8 раз. Сходную динамику проявляет и такой параметр, как плотность зарослей взморника.
3. Подземная биомасса слабо подвержена сезонным изменениям и, по-видимому, гораздо больше зависит от благоприятности вегетативного сезона. Так, «холодное» лето 2017 г. могло обусловить низкие значения этого показателя в сентябре 2017 относительно 2016 г.
4. Характеристики донных осадков в зарослях зостеры в большей степени зависят от интенсивности гидродинамики, чем от обилия взморника: на станции с большей надземной биомассой растений, но с более интенсивной гидродинамикой, содержание органических веществ меньше, а гранулометрический состав более крупнозернистый. Сезонная динамика показана только для количества органических веществ в осадках, максимум приходится на середину лета.

# Благодарности.

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю к.б.н. Иванову Михаилу Валерьевичу за всестороннюю помощь и оказанную поддержку. Глубокую признательность хочется выразить Ивановой Т. С., Никишиной Д. В. и Шунатовой Н. Н. за колоссальную помощь в сборе, подготовке и транспортировке проб. Также автор благодарит весь преподавательский состав кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ за ценные советы и рекомендации. Студентку магистратуры этой же кафедры Фисак Елену – за помощь в проведении анализа грунта и дружеское содействие. УНБ «Беломорская» - за возможность круглогодично работать на Белом море. Особая благодарность семье и друзьям автора за терпение и поддержку.

# Список использованной литературы.

1. Александров В.В. Взаимосвязь морфоструктуры черноморской *Zostera marina* L. и гранулометрического состава донных осадков. // Экология моря, 2001. Т. 58. С. 45-49.
2. Алимов, А.Ф. Алексеев А.П., Бергер В.Я., Кулачкова В.Г.Итоги и направления исследований Белого моря в 2002-2004 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия Петрозаводск, 2005. - С. 14-26.
3. Бергер В.Я. Продукционный потенциал и промысловая бедность Белого моря / Бергер // 30 лет морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета : итоги и перспективы : сб. науч. тр. / Санкт- Петербург. гос. университет, Морская биологическая станция – СПб., 2005. - С. 7-25.
4. Бергер В.Я. О продукции зостеры в Белом море // Биология моря. 2011. № 5. С. 362–366.
5. Букина М.В., Иванов М.В., Шатских Е.В. Восстановление морской травы *Zostera marina* Linnaeus в Белом море: современный этап // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: материалы XI Всерос. конференции с междунар. участием. - СПб., 2010. - С. 28-30.
6. Вехов В.Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря / МГУ. – М.: Изд-во Московского гос. университета, 1992. – 143 с.
7. Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря / отв. ред. М.В. Горленко; АН СССР, Институт океанологии. – М.: Наука, 1986. – 188 с.
8. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР [в 10 т.] / Гос. ком. СССР по гидрометеорологии, Гос. океаногр. ин-т, НИИ Арктики и Антарктики, Мурманск. филиал. – Л.: Гидрометеоиздат, 1991. – Т. 2: Белое море, вып. 1: Гидрометеорологические условия / [сост. Б.Л. Лагутиным, Ю.И. Инжебейкиным, З.К. Казанцевой и др.]; под ред. Б.Х.Глуховского. – 240с. – (Проект «Моря СССР»).
9. Голиков А.Н., Скарлато О.А., Гольцова В.В., Меншуткина Т.В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Исследования фауны морей. – Л., 1985. – Т. 31(39). – С. 5-83.
10. Голуб В.Б, Соколов Д.Д., Сорокин А.Н. Приморские растительные сообщества Кандалакшского заповедника и прилегающих территорий // Заповедное дело. – М., 2003. С. 68-86.
11. Заславская Н.В. Флора и растительность засоленных приморских экотопов западного побережья Белого моря // Петрозаводск, 2007. – 187 с.
12. Зенкина В.Г., Павлова А.В. *Zostera marina* - информативный  показатель  экологического состояния морских вод // International journal of experimental education № 10, 2016.
13. Карпович В. Н. Кандалакшский заповедник //Мурманское книжное издательство. – 1984. – С. 36-42.
14. Коробков А.В. Современное состояние *Zostera marina* L. в вершине Кандалакшского залива Белого моря // Материалы XIII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии, 2.12.2011 г.) – СПб., 2012 – С. 80-89.
15. Кудряшева З.К., Полоскин А.В. Изменения видового состава макробентосного населения беломорской литорали на ранних этапах развития зарослей морской травы *Zostera marina* // СПб. 2004. – С. 49-51.
16. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны // М. ; Л., изд. АН СССР, 1960. - 323 с.
17. [Любезнова Н.В.](http://lib.ssga.ru/cgi-bin/cgiirbis_64.exe?LNG=&Z21ID=&I21DBN=RKP_PRINT&P21DBN=RKP&S21STN=1&S21REF=&S21FMT=fullw_print&C21COM=S&S21CNR=&S21P01=0&S21P02=1&S21P03=A=&S21STR=%D0%9C%D0%B0%D0%BA%D0%B0%D1%80%D0%BE%D0%B2%20%D0%90%2E%20%D0%92%2E), Макаров А.В., Перцова Н.А., Спиридонов В.А. Зостера выходит из кризиса // Природа. - 2013. - N 2 (1170). - Москва, 2013. - С. 95-96.
18. Максимович Н.В.,Иванов М.В., Букина М.В. Современное состояние и перспективы промысла морской травы *Zostera marina* L. в прибрежных акваториях карельского берега Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX международной конференции, Петрозаводск, 2004. – C. 208-210.
19. Марковская Е.Ф., Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А. К вопросу о морфологической изменчивости *Zostera marina* L. на побережьях Белого моря // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы Международной конференции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. – C. 179-183.
20. Мартынова М. В. Структура и динамика сообществ макробентоса ассоциации *Zostera marina* L. в акваториях Керетского архипелага Белого моря // Диссертация на соискание ученой степени магистра биологии. Санкт-Петербург, 2001. – 65 с.
21. Мильчакова Н. А. Морские травы южных морей Евразии: состав, распространение и структурно-функциональные особенности (обзор) // Тр. ЮГНИРО. – 2008. – Т. 46. – С. 93–101.
22. Наумов А. Д. Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чупа (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика биомассы взморника *Zostera marina* // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Североевропейского бассейна. – Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2007.– С. 493-502.
23. Пожилова Д.Е. Экосистема *Zostera marina* L. в Белом море // Выпускная квалификационная работа бакалавра – 2016. – 59 с.
24. Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А., Смолькова О.В., Марковская Е.Ф. Виды рода Zostera L. (сем. Zosteraceae) во флоре западного побережья Белого моря // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2-12. – С. 2606-2612.
25. Скрипцова А.В., Калита Т.Л., Набивайло Ю.В. Оценка состояния сообщества *Zostera marina* + sargassum в условиях антропогенного загрязнения // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 174. – С. 257-270.
26. Стародубцева А.А. Экология, физиология и продуктивность зостеры морской *Zostera marina* L. на Белом море // Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н.– 2011.– 24 с.
27. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений; АН СССР, Ботанич. институт. – М. ; Л. : Наука, 1966. – 611 с.
28. [Туркина М.Я.](http://webirbis.spsl.nsc.ru/irbis64r_01/cgi/cgiirbis_64.exe?Z21ID=&I21DBN=MD_PRINT&P21DBN=MD&S21STN=1&S21REF=&S21FMT=fullw_print&C21COM=S&S21CNR=&S21P01=0&S21P02=1&S21P03=A=&S21STR=%D0%A2%D1%83%D1%80%D0%BA%D0%B8%D0%BD%D0%B0%2C%20%D0%9C%2E%20%D0%AF%2E), Печерина Т.В. Зостерин - новый сорбент для эфферентной терапии // Эфферентная терапия. - 2007. - Т. 13, N 4. - С. 39-44.
29. Фисак Е.М. Сезонная динамика сообщества *Zostera marina* в Белом море // Диссертация на соискание ученой степени магистра биологии. Санкт-Петербург, 2018. – 51 с.
30. Цвелев Н.Н. Семейство взморниковые (Zosteraceae) // Жизнь растений : в 6 т. – М. : Просвещение, 1982. – Т. 6 : Цветковые растения / А. Л. Тахтаджян, З. Т. Артюшенко, И. А. Грудзинская [и др.]; [под ред. А. Л. Тахтаджяна].– С. 39-41.
31. Цвелев Н.Н. Взморниковые (Zosteraceae Dumort.) Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. – 1981. – Т.18. – С.50-57.
32. Шкляревич Г.А. Восстановление зарослей *Zostera marina* L. в Кандалакшском заливе Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Биологические науки. –2014. – №4 (141). – С.13-18.
33. Attrill, M., Strong, J. a & Rowden, A. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography (Cop.).*23**,** 114–121 (2000).
34. Baden, S., Boström, C., Tobiasson, S., Arponen, H. & Moksnes, P.O. Relative importance of trophic interactions and nutrient enrichment in seagrass ecosystems: A broad-scale field experiment in the Baltic-Skagerrak area. *Limnol. Oceanogr.* 55, 1435–1448 (2010).
35. Blake, R. E. & Duffy, J. E. Grazer diversity affects resistance to multiple stressors in an experimental seagrass ecosystem. *Oikos* 119, 1625–1635 (2010).
36. Bos, A. R., Bouma, T. J., de Kort, G. L. J. & van Katwijk, M. M. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*74**,** 344–348 (2007).
37. Boström, C. & Bonsdorff, E. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *J. Sea Res*. 37, 153–166 (1997).
38. Boström, C. & Bonsdorff, E. Zoobenthic community establishment and habitat complexity - The importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*205**,** 123–138 (2000).
39. Boström, C., Jackson, E. L. & Simenstad, C. A. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*68, 383–403 (2006).
40. Bowden, D. A., Rowden, A.A. & Attrill, M. J. Effect of patch size and in-patch location on the infaunal macroinvertebrate assemblages of *Zostera marina* seagrass beds. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*259, 133–154 (2001).
41. Brakel, J., Werner, F.J., Tams, V., Reusch, T.B.H., Bockelmann, A.C. Current European Labyrinthula zosterae are not virulent and modulate seagrass (*Zostera marina*) defense gene expression, PLoS One 9, e92448 (2014).
42. Cinar, M., Ergen, Z., Ozturk, B. & F, K. Seasonal analysis of zoobenthos associated with a *Zostera marina* L. bed in Gulbahce bay (Aegean Sea, Turkey). *Mar. Ecol.* 19, 147–162 (1998).
43. Cole, R. Effects of dredging disturbance on seagrass coverage, sediment composition and infaunal assemblages within a SW England *Zostera marina* bed. *The Plymouth Student Scientist,* 9, (1), 83-104 (2016).
44. Davies, P. Structure and properties of fibres from sea-grass (*Zostera marina*). *J Mater Sci.,* 42, 4850-4857, (2007).
45. Davison, D.M and D.J. Hughes. Zostera Biotopes (volume I). An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project), 95 Pages (1998).
46. De Boer, W. F. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: A review. *Hydrobiologia* 591, 5–24 (2007).
47. Den Hartog, C. ‘Wasting disease’ and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquat. Bot.* 27, 3–14 (1987).
48. Duarte, C. M. & Chiscano, C. L. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 65, 159–174 (1999).
49. Fourqurean, J. W. *et al.* Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nat. Geosci.*5, 505–509 (2012).
50. Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M. & Sund, J. Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes : influence of physical setting. *Aquat. Bot.* 78, 147–165 (2004).
51. Fredriksen, S., De Backer, A., Boström, C. & Christie, H. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Mar. Biol. Res.*6**,** 189–200 (2010).
52. Frost, M. T., Rowden, A. A. & Attrill, M. J. Effect of habitat fragmentation on the macroinvertebrate infaunal communities associated with the seagrass *Zostera marina* L. *Aquat. Conserv. Freshw. Ecosyst.* 9, 255–263 (1999).
53. Gambi, M. O., Nowell, A. R. M., Jumars, P. A. Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61: 159-169 (1990).
54. Guidetti, P., Lorenti, M., Buia, M. C. & Mazzella, L. Temporal dynamics and biomass partitioning in three Adriatic seagrass species: *Posidonia oceanica, Cymodocea nodosa, Zostera marina*. *Mar. Ecol****.***23**,** 51–67 (2008).
55. Hauxwell, J., Cebrian, J., Valiela, I. Eelgrass (*Zostera marina*) loss in temperataestuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitationimposed by algae. *Mar Ecol Prog Ser* 247, 59–73 (2003).
56. Herkül, K. & Kotta, J. Effects of eelgrass (*Zostera marina*) canopy removal and sediment addition on sediment characteristics and benthic communities in the Northern Baltic Sea. *Mar. Ecol.*30, 74–82 (2009).
57. Homziak, J., Fonseca, M. & Kenworthy, W. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, 211–221 (1982).
58. Hovel, K. A., Fonseca, M. S., Myer, D. L., Kenworthy, W. J. & Whitfield, P. E. Effects of seagrass landscape structure, structural complexity and hydrodynamic regime on macro- faunal densities in North Carolina seagrass beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 243, 11–24 (2002).
59. IUCN Red List maps [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=153538> – *Zostera marina* (eelgrass). – (Дата обращения: 30.09.2017).
60. Ivanova T.S., Ivanov M.V., Golovin P.V., Polyakova N.V., Lajus D.L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // Evolutionary Ecology Research. 2016 Vol. 3 P. 301–315.
61. Jarvis, J. C., Moore, K. A. & Kenworthy, W. J. Characterization and ecological implication of eelgrass life history strategies near the species’ southern limit in the western North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*444, 43–56 (2012).
62. Jephson, T., Nyström, P., Moksnes, P. O. & Baden, S. P. Trophic interactions in *Zostera marina* beds along the Swedish coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*369, 63–76 (2008).
63. Kim, Y. K., Kim, S. H., Lee, K. S. Seasonal Growth Responses of the Seagrass *Zostera marina* under Severely Diminished Light Conditions. *Estuaries and Coasts* 38: 558–568 (2015).
64. Mattila, J. *et al.* Spatial and diurnal distribution of invertebrate and fish fauna of a *Zostera marina* bed and nearby unvegetated sediments in Damariscotta River, Maine (USA). *J. Sea Res.*41, 321–332 (1999).
65. McCloskey, R. M. & Unsworth, R. K. F. Decreasing seagrass density negatively influences associated fauna. *PeerJ*3**,** e1053 (2015).
66. Mills, V. S. & Berkenbusch, K. Seagrass (*Zostera muelleri*) patch size and spatial location influence infaunal macroinvertebrate assemblages. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*81, 123–129 (2009).
67. Möller, T., Kotta, J. & Martin, G. Spatiotemporal variability in the eelgrass *Zostera marina* L. in the north-eastern Baltic Sea: canopy structure and associated macrophyte and invertebrate communities. *Est. J. Ecol.*63**,** 90 (2014).
68. Moore, K. A. & Short, F. T. Zostera: Biology, Ecology and Management. *Seagrasses: biology, ecology and conservation,* 361–386 (2006).
69. Olesen, B. & Sand-Jensen, K. Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations-shoot dynamics and biomass development. *J. Ecol.*82**,** 379 (1994).
70. Olesen B. Reproduction in Danish eelgrass (*Zostera marina* L.) stands: size-dependence and biomass partitioning. *Aquatic Botany*65: 209-219 (1999).
71. Olesen, B., Krause-Jensen, D., Marbà, N. & Christensen, P. B. Eelgrass *Zostera marina* in subarctic Greenland: Dense meadows with slow biomass turnover in cold waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*518**,** 107–121 (2015).
72. Potouroglou, M., Kenyon, E. J., Gall, A., Cook, K. J. & Bull, J. C. The roles of flowering, overwinter survival and sea surface temperature in the long-term population dynamics of *Zostera marina* around the Isles of Scilly, UK. *Mar. Pollut. Bull*. 83, 500–507 (2014).
73. Robert F. Murphy, Leslie L. Orzetti, Wesley R. Johnson. EELGRASS. Natural Resources Conservation Service, Plant Fact Sheet, 2012.
74. Rasmussen, E. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 11, 1–507 (1973).
75. Rasmussen, J.R., B. Olesen, and D. Krause-Jensen. Effects of filamentous macroalgae mats on growth and survival of eelgrass, Zostera marina, seedlings. Aquatic Botany 99: 41–48 (2012).
76. Raun, A. L. & Borum, J. Combined impact of water column oxygen and temperature on internal oxygen status and growth of *Zostera marina* seedlings and adult shoots. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 441, 16–22 (2013).
77. Stoner, A. W. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.*30, 537–551 (1980).
78. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV : [[англ.](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BD%D0%B3%D0%BB%D0%B8%D0%B9%D1%81%D0%BA%D0%B8%D0%B9_%D1%8F%D0%B7%D1%8B%D0%BA)] // Botanical Journal of the Linnean Society. — 2016. — Vol. 181, no. 1 (24 March). — P. 1—20.
79. Turner, S. J. *et al.* Seagrass patches and landscapes: the influence of wind-wave dynamics and hierarchical arrangements of spatial structure on macrofaunal seagrass communities. *Estuaries*2, 1016 (1999).
80. Webster, P. J., Rowden, a. a. & Attrill, M. J. Effect of shoot density on the infaunal macro-invertebrate community within a *Zostera marina* seagrass Bed. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*47, 351–357 (1998).
81. Williams, S. L., Ruckelshaus, M. H. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology*, **7**4**,** 904–918 (1993).
82. Wong, M. C., Bravo, M. A. & Dowd, M. Ecological dynamics of *Zostera marina* (eelgrass) in three adjacent bays in Atlantic Canada. *Bot. Mar.*56, 413–424 (2013).

**Приложение.**

Подземная биомасса на станции Т1. Однофакторный дисперсионный анализ, post hoc.

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Дата** | {1} 9,2382 | {2} 7,2134 | {3} 7,1800 | {4} 8,3888 | {5} 9,4338 | {6} 6,4292 | {7} 4,9640 |
| 29.09.16 |  | 0,028469 | 0,026158 | 0,340803 | 0,825031 | 0,003364 | 0,000039 |
| 17.01.17 | 0,028469 |  | 0,969874 | 0,190694 | 0,017184 | 0,378578 | 0,015916 |
| 20.03.17 | 0,026158 | 0,969874 |  | 0,178776 | 0,015732 | 0,398945 | 0,017384 |
| 15.06.17 | 0,340803 | 0,190694 | 0,178776 |  | 0,243174 | 0,033523 | 0,000538 |
| 16.07.17 | 0,825031 | 0,017184 | 0,015732 | 0,243174 |  | 0,001900 | 0,000021 |
| 21.08.17 | 0,003364 | 0,378578 | 0,398945 | 0,033523 | 0,001900 |  | 0,105735 |
| 04.09.17 | 0,000039 | 0,015916 | 0,017384 | 0,000538 | 0,000021 | 0,105735 |  |

Подземная биомасса на станции Т2. Однофакторный дисперсионный анализ, post hoc.

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Дата** | {1} 6,1132 | {2} 4,7576 | {3} 6,5716 | {4} 7,2058 | {5} 9,1810 | {6} 6,0962 | {7} 3,0220 |
| 29.09.16 |  | 0,295886 | 0,721401 | 0,397885 | 0,022739 | 0,989437 | 0,021812 |
| 17.01.17 | 0,295886 |  | 0,165095 | 0,064608 | 0,001679 | 0,301866 | 0,183497 |
| 20.03.17 | 0,721401 | 0,165095 |  | 0,622137 | 0,049792 | 0,711547 | 0,009396 |
| 15.06.17 | 0,397885 | 0,064608 | 0,622137 |  | 0,131877 | 0,390679 | 0,002726 |
| 16.07.17 | 0,022739 | 0,001679 | 0,049792 | 0,131877 |  | 0,022062 | 0,000043 |
| 21.08.17 | 0,989437 | 0,301866 | 0,711547 | 0,390679 | 0,022062 |  | 0,022482 |
| 04.09.17 | 0,021812 | 0,183497 | 0,009396 | 0,002726 | 0,000043 | 0,022482 |  |