

С. В. Малавенда, С. С. Малавенда, М. В. Митяев

Абразия и фитообрастание крупнообломочного материала на литорали Мурмана

На Мурманском побережье Баренцева моря широко распространена валунная литораль, в основном покрытая фукусовыми сообществами. Это один из наиболее продуктивных донных фитоценозов Баренцева моря. Длительная история изучения литоральных сообществ в то же время оставила открытым вопрос о динамике литоральных экосистем в связи с прибоем и штормами. Цель работы – выявить ведущие факторы, определяющие скорость абразии крупнообломочного материала и его обрастание водорослями-макрофитами на литорали Мурмана. Исследование проводило в губе Зеленецкая Баренцева моря на базе биостанции ММБИ КНЦ РАН. Оценку скорости абразии проводили в течение 2004–2013 гг., фитообрастания – 2009–2013 гг. На трех экспериментальных полигонах выставляли по 12 образцов крупнообломочного материала, которые экспонировали в течение года (с июля по июль следующего). Исследовали изменения массы самого образца, а также видовой состав и биомассу водорослей-обрастателей. Анализировали влияние интенсивности прибоя, температуры воды и воздуха (применяли однофакторный дисперсионный анализ ANOVA). Впервые показано, что на литорали Мурманского побережья абразия крупнообломочного материала определяется, прежде всего, количеством штормов, предложен штормовой коэффициент. Выявлено, что плотность обрастания валунов макроводорослями зависит в первую очередь от интенсивности прибоя и среднесуточного градиента температуры воздуха. Основу формирующихся фитоценозов составляют однолетние виды зеленых (*Acrosiphonia arcta*, *Blidingia minima*, *Spongomorpha aeruginosa*) и бурых водорослей (*Pylaiella littoralis*, *Dictyosiphon chordaria*). В фукусовых фитоценозах валунной литорали Мурманского побережья данные группировки встречаются повсеместно и, вероятно, являются промежуточной стадией обрастания крупнообломочного материала.

Ключевые слова: валунная литораль, абразия, фитоценозы, бентос, водоросли-макрофиты, виды-эксплеренты, Мурманское побережье, Баренцево море.

Введение

Продукция морских макрофитов прибрежных экосистем сопоставима с продукцией фитопланктона открытого моря [1]. Существенную роль в продуцировании вещества и энергии играют макрофиты-эксплеренты, о динамике жизнедеятельности которых известно немного. На Мурманском побережье широко распространена литораль, сложенная крупнообломочным материалом (галька, валуны, глыбы), являющимся благоприятным субстратом для прикрепления макрофитов, но ветровое волнение (шторма, прибой) способно перемещать и разрушать этот материал, что создает неблагоприятные условия для жизнедеятельности растительности. Нередко в этих условиях многолетние водоросли гибнут, а на освободившихся участках формируется новое сообщество макрофитов. Цель работы – исследовать абразию крупнообломочного материала и его обрастание водорослями-макрофитами на литорали Мурманского побережья.

Материалы и методы

Исследование проводили в губе Зеленецкая Баренцева моря на базе биостанции Мурманского морского биологического института КНЦ (рис. 1). Губа протяженностью около 2 км вытянута вдоль побережья и отделена от открытой акватории моря цепочкой островов. В губе развито несколько литоральных фаций: фация скал (крутые уступы коренных пород с приглубым берегом), валунная фация (сложенная крупнообломочным материалом от десятков сантиметров до нескольких метров в поперечнике), фация пляжей (сложенная средне-, мелкозернистым материалом с отдельными валунами и галькой) [2].

Соленость воды в губе Зеленецкая мало отличается от солености воды в открытой акватории моря, но подвержена сезонным опреснениям (до 22 ‰). Температура поверхностного слоя воды изменяется от –1.0 °С в зимний период до 12.0 °С в конце летне-осеннего сезона [3; 4].

Работа проводилась в течение 2004–2013 гг. Наблюдения за фитообрастанием проводили с 2009 по 2013 гг. В губе Зеленецкая было заложено три полигона, на каждом из которых оборудовали экспериментальные площадки. На каждой экспериментальной площадке выставляли не менее трех образцов крупнообломочного материала, которые экспонировали в течение года (с июля по июль). Использовались образцы типичных для Мурманского побережья пород (гранит, гранит-магматит, габбро-диабаз). У экспериментальных образцов измеряли вес, объем и площадь поверхности (с точностью до 5 г, 1 см³ и 1 см² соответственно), описывали грани (ровные, слабо гофрированные, гофрированные, сильно гофрированные) и ставили порядковый номер (табл. 1). По истечении 12 месяцев образцы крупнообломочного материала

снимали с литорали и перевозили в лабораторию, где их чистили, сушили, обмеряли (масса, площадь и объем) и вновь устанавливали на полигонах.

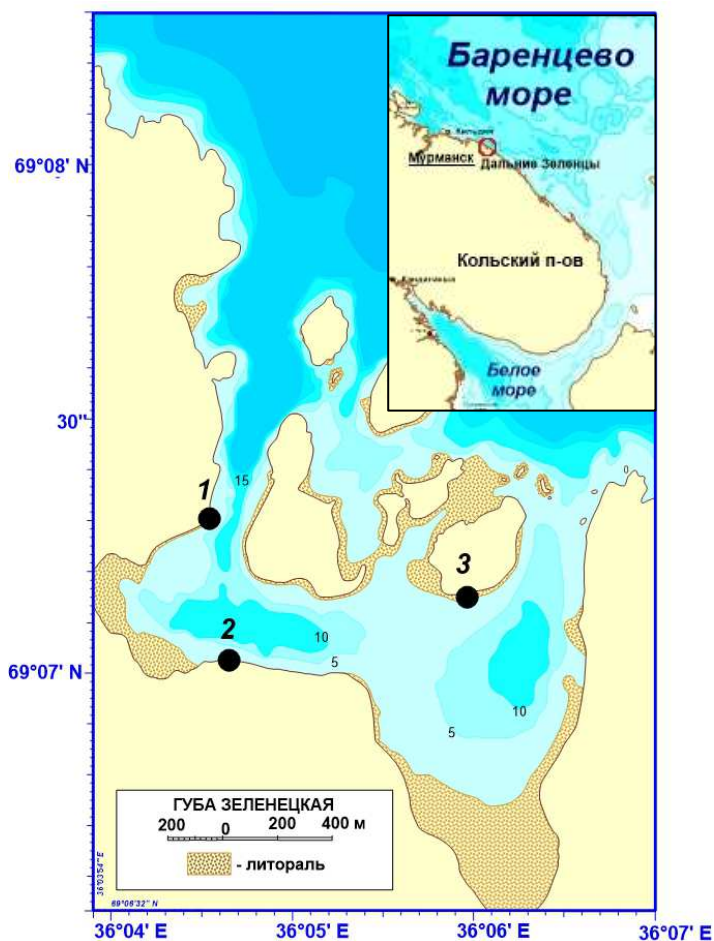


Рис. 1. Губа Зеленецкая. Цифрами обозначены экспериментальные площадки
 Fig. 1. Guba Zelenetskaya. The numbers refer to the experimental sites

Таблица 1. Характеристика экспонируемых образцов крупнообломочного материала
 Table 1. Characteristics of the exhibited samples of coarse material

Фактор среды	Ровная поверхность			Гофрированная поверхность	
	гранит	гранит-магматит	габбро-диабаз	гранит	гранит-магматит
Защищенность от прибоя (площадка под лабораторией). $Wq = 1,82$ (2009 г.), $t = 0,3$ °C	1 × 4	1 × 2 1 × 6 1 × 5	1 × 0	1 × 3 1 × 9	1 × 7
Защищенность от прибоя (площадка на острове). $Wq = 2,04$ (2012 г.), $t = 2,1$ °C	4 × 7 4 × 8	4 × 10 4 × 11 4 × 12	–	4 × 3 4 × 4	–
Высокая прибойность (площадка на м. Пробном). $Wq = 2,30$ (2010 г.), $t = 0,9$ °C	2 × 4	2 × 6	–	2 × 3	–
Высокая прибойность (площадка на м. Пробном). $Wq = 2,37$ (2011 г.), $t = 2,1$ °C	–	3 × 6	–	3 × 1 3 × 9	–

При исследовании фитообрастания в лабораторных условиях срезали все обрастатели и фиксировали 4 %-м раствором формалина для дальнейшей идентификации и определения биомассы. Видовую идентификацию водорослей выполняли по определителям [5–7], а также по ключам, приведенным в ряде систематических работ [8–12]. Таксономия была сверена с международной базой данных AlgaeBase [13]. Фукусовые водоросли не идентифицировались до вида, так как они были представлены только проростками, у которых еще не проявились в достаточной степени видовые признаки.

На основании полученных данных в сообществе обрастания каждого валуна рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение (по формулам для малых выборок) биомассы (B , г/м²) всех видов. Дополнительно рассчитывали видовую насыщенность (N , видов/м²), индекс Шеннона (H), встречаемость вида как долю непустых проб (%).

Анализируя влияние абиотических факторов (прибойность, тип горной породы, слагающей валуны, высоту нахождения валунов на литорали), выполняли однофакторный дисперсионный анализ ANOVA в пакете PAST с уровнем значимости 95 % для каждого фактора отдельно. Анализ сходства видового состава в пробах выполняли с применением индекса Брея – Куртиса в программном пакете PAST. Для дисперсионного анализа полученных данных качественные параметры ранжировали:

- горизонт литорали: 1 – верхний, 2 – средний, 3 – нижний;
- поверхность валуна: 1 – ровная, 2 – слабо гофрированная, 3 – гофрированная, 4 – сильно гофрированная;
- состав валуна: 1 – гранит, 2 – гранит-магматит, 3 – габбро-диабаз.

Присвоенные ранги по высоте над уровнем моря и морфологии поверхностей образцов крупнообломочного материала отражают степень благоприятности данного фактора для оседания и прикрепления зигот. Так, чем выше горизонт литорали, тем длительнее период воздушной экспозиции и тем более суровые условия создаются для макрофитов: на гладкой поверхности закрепиться спорам и зиготам труднее, чем на неровной (гофрированной). О влиянии состава горной породы на прорастание зигот ничего неизвестно, поэтому ранги присвоены по степени распространения типов пород на Мурманском побережье.

Результаты и обсуждение

Скорость разрушения экспериментального материала (субстрата)

В настоящее время скорость абразии Мурманского побережья всеми исследователями признается очень медленной. Несмотря на это постоянно происходит разрушение крупнообломочного материала. По наблюдениям в губе Зеленецкая в течение 2004–2013 гг. выявлены следующие закономерности. Максимальная скорость разрушения угловатого крупнообломочного материала происходит в первый год постановки образца в верхнюю и среднюю литоральную зону. Затем в течение трех лет происходит стабилизация скорости абразионного разрушения образцов. В последующие годы скорость разрушения глыбового материала становится постоянной (для данного конкретного места), но при изменении гидрометеорологических условий может быть больше или меньше средней, но никогда не достигает скорости первых трех лет (табл. 2).

Таблица 2. Скорость истирания крупнообломочного материала в литоральной зоне Мурманского побережья в период 2004–2013 гг., мкм/год

Table 2. The rate of coarse material wear in the littoral zone of the Murman coast in 2004–2013, mcm/year

	<i>n</i>	Среднее	Первый год	Первые 3 года	Последующие годы
Валуны					
Средняя литораль	14	11 ± 6	0	0	26 ± 10
Глыбы					
Верхняя литораль	26	67 ± 15	188 ± 56	87 ± 26	39 ± 9
Средняя литораль	24	56 ± 7	149 ± 24	77 ± 12	34 ± 4
	27	52 ± 8	141 ± 17	71 ± 17	34 ± 5
Нижняя литораль	15	49 ± 8	53 ± 2	67 ± 10	23 ± 4

Примечание: *n* – количество измерений.

Первые три года нахождения образцов в нижней литоральной зоне сопровождались максимальными скоростями абразионного разрушения. Так как образцы практически постоянно находятся под уровнем моря, именно скорости разрушения в нижней литоральной зоне, по-видимому, соответствуют собственно абразионному истиранию. В целом, от верхней литоральной зоны к нижней скорость абразионного разрушения уменьшается (табл. 2). Следовательно, чем дальше материал находится выше уровня моря, тем быстрее он разрушается.

Совсем иначе происходит процесс разрушения хорошо окатанных валунов, средняя скорость разрушения которых составляет 10–11 мкм/год, что значительно медленнее, чем разрушение угловатого материала. Первые изменения веса валунов были зафиксированы на 4-й и 6-й годы нахождения валунов в литоральной зоне (2009–2010 гг.), в период активизации абразионного разрушения на побережье [3]. На первой экспериментальной площадке в 2010–2011 гг. изменения не зафиксированы, они возобновляются в 2011–2012 гг. – год перестройки всей литоральной и верхней sublittoralной зон. На второй площадке скорость разрушения в 2010–2011 гг. резко возрастает, а в 2011–2012 гг. так же резко снижается. Возможно, что в 2009–2010 гг. не только произошла активизация абразионного разрушения, но и ослабление первичных кристаллических связей валуна с последующим разрушением на следующий год.

Таким образом, абразионное разрушение угловатого крупнообломочного материала в первые три года нахождения их в зоне волнового воздействия зависит от положения на литорали, в последующие годы основным фактором становятся погодные условия. За трехлетний период нахождения образцов в литоральной зоне окатанность материала заметно повышается (основные угловатости ребер уничтожаются), возможно, это является одной из причин стабилизации скорости абразионного разрушения.

Зависимость скорости абразионного истирания от формы глыб в первые три года незначительная и различия не превышают 10–12 %. Более быстро разрушаются образцы, высоко выступающие над дневной поверхностью (кубической формы и формы неправильного тетраэдра), медленнее – образцы плитчатой формы. В последующие годы скорость абразионного истирания образцов кубической формы в 1.5–2 раза выше, чем образцов плитчатой формы. Несмотря на достаточно стабильную повторяемость данного явления, в отдельные годы соотношение скорости абразионного разрушения глыб может меняться, и плитчатые образцы разрушатся быстрее.

Разрушение субстрата, несомненно, постоянно негативно сказывается на жизнедеятельности водорослей, но главным образом это проявляется в первые три года внесения материала в литоральную зону и в периоды активизации абразионного разрушения. Так, потеря веса угловатого крупнообломочного материала в первый год его нахождения в литоральной зоне в 4 раза больше (в среднем 0.4 % от первоначального веса образцов), а в первые три года в 2 раза больше (в среднем 0.2 % от первоначального веса образцов), чем в последующие годы. Таким образом, после 3-х лет нахождения угловатого крупнообломочного материала в литоральной зоне потеря веса образцов из разных литоральных зон выравнивается, хотя различия сохраняются. Потеря веса валунов происходит только в периоды активизации абразионного разрушения, в отдельных случаях – и на следующий год после активизации, а скорость их разрушения в эти периоды почти на порядок ниже, чем угловатого материала.

Необходимо отметить, что в период исследований наблюдались мини-катастрофические изменения литорали, вызванные гидрометеорологическими факторами. Так, 15–20 августа 2010 г. произошел сильный пятидневный шторм со средней скоростью ветра 17–18 м/с (скорость ветра в порывах превышала 35 м/с). Результатом шторма стала мини-катастрофа на побережье. После шторма, выше линии прилива, повсеместно (на 50 погонных километрах береговой линии) наблюдались валы из макрофитов, гальки, песка и гравия высотой до 1.5 м. В валах постоянно встречались трупы птиц, кости рыб, останки моллюсков, крабов, морских ежей и звезд. Остатки валов сохранялись до июля 2011 г. Экспериментальные полигоны не пострадали, но в их пределы был намыт чужеродный материал (гравий, галька, валуны).

Значительно более существенные изменения произошли на литорали Мурманского побережья в 2011–2012 гг. В этот период литоральная зона в губе Зеленецкая была значительно изменена. Полностью были разрушены две экспериментальные площадки в нижней и верхней литоральной зоне (единственная глыба, из восьми образцов, была найдена в 15 м выше площадки). На одну из двух экспериментальных площадок в средней литоральной зоне был навален валун диаметром более 1 м, что, возможно, предохранило образцы от потери, на другой площадке был потерян образец кубической формы (высоко выступающий над дневной поверхностью). По данным подводных наблюдений и верхней сублиторальная зона была сильно трансформирована.

Вероятно, такая крупная перестройка литоральной и верхней сублиторальной зоны стала результатом изменений погодных условий за период не одного года, а двух лет (табл. 3). Так, уже в 2010–2011 гг. произошло резкое уменьшение количества штилевых дней, сокращение доли очень слабых ветров, увеличение среднегодовой температуры воздуха при сохранении высокого среднесуточного градиента температур, усилилась среднегодовая скорость ветра и увеличилась доля ветров северных румбов. В 2011–2012 гг. продолжается повышение среднегодовой температуры воздуха (по сравнению с 2009–2010 гг. повысилась на 1.8 °C) и усиление среднегодовой скорости ветра (за последние 5 лет это максимальная среднегодовая скорость ветра). Резко сокращается доля очень слабых ветров и так же резко увеличивается доля ветров средней силы и повторяемость ветров восточных румбов.

Таблица 3. Погодные условия в период 2009–2013 гг.

Table 3. The weather conditions during 2009–2013

Период	Температура воздуха, t °C		Ветровой режим			
	Средняя за период	Среднесуточный градиент	Средняя скорость за период, м/с	Количество		
				штормов	штилей	Wq
2009–2010 гг.	0.3	4.1	6.2	49	27	1.82
2010–2011 гг.	0.9	4.0	6.5	46	20	2.30
2011–2012 гг.	2.1	3.7	7.0	45	19	2.37
2012–2013 гг.	2.1	4.0	6.7	49	24	2.04

Примечание: Wq – штормовой коэффициент (отношение количества штормов к количеству штилей).

По результатам исследований выявлено, что на разрушение крупнообломочного материала в верхней и средней литоральных зонах влияют:

1) среднегодовая температура воздуха и среднесуточный градиент температур (физико-механическая подготовка материала к дальнейшему разрушению);

2) среднегодовая скорость ветра, высокая доля ветров средней силы и высокая повторяемость нагонных ветров (в условиях Мурманского побережья – северные и восточные румбы, в районе исследования – восточные румбы);

3) высокий (более 2) штормовой коэффициент (Wq).

Весь экспериментальный материал перед началом изучения макрофитов-эксплерентов уже находился в литоральной зоне более 3 лет. Следовательно, скорость разрушения образцов стабилизировалась, соответствовала средней скорости абразивного разрушения и изменялась только в зависимости от погодных условий, эпифиты заселяли субстрат типичным для данного района Мурманского побережья образом.

Обрастание экспериментального материала водорослями-макрофитами

Всего выявлено 54 вида водорослей-макрофитов, в том числе 13 видов бурых, 21 вид красных и 20 видов зеленых (табл. 4). Наиболее представлены видами семейства *Cladophoraceae* и *Ulothricaceae*. Большинство выявленных видов – сезонные, кроме представителей семейств *Fucaceae*, *Laminariaceae*, *Palmariaceae*.

Таблица 4. Видовой состав обрастателей первого года
Table 4. Species composition of the first year of fouling

№ п/п	Зеленые водоросли
1	<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillw.) Gain 1912
2	<i>Acrosiphonia flagellata</i> Kjellm. 1893
3	<i>Blidingia chadefaudii</i> (Feldmann) Bliding 1963
4	<i>Blidingia minima</i> (Nag. Ex Kütz.) Kylin 1947
5	<i>Chaetomorpha melagonium</i> (Web. Et Mohr) Kütz. 1845
6	<i>Cladophora pachyderma</i> (Kjellm.) Brand 1908
7	<i>Cladophora rupestris</i> (L.) Kütz. 1843
8	<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kütz. 1843
9	<i>Kornmannia leptoderma</i> (Kjellman) Bliding 1969
10	<i>Monostroma grevillei</i> (Thur.) Wittr. 1866
11	<i>Protomonostroma undulatum</i> (Wittr.) Vinogradova 1969
12	<i>Pseudothrix groenlandica</i> (J. Agardh) Hanic et Lindstrom 2008
13	<i>Rhizoclonium implexum</i> (Dillw.) Kütz. 1845
14	<i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) Hoek 1963
15	<i>Ulothrix flacca</i> (Dillw.) Thur. 1863
16	<i>Ulothrix implexa</i> (Kütz.) Kütz. 1849
17	<i>Ulva intestinalis</i> L. 1753
18	<i>Ulva prolifera</i> Müll. 1778
19	<i>Ulvaria obscura</i> (Kütz.) Gayral et C. Bliding 1969
20	<i>Urospora penicilliformes</i> (Roth.) Aresch. 1866
	Бурые водоросли
21	<i>Battersia arctica</i> (Harvey) Draisma, Prud'homme et Kawai 2010
22	<i>Chaetopteris plumosa</i> (Lyngbye) Kutz. 1843
23	<i>Chorda filum</i> (L.) Stackhouse 1797
24	<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Huds.) Grev. 1830
25	<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye 1843
26	<i>Elachista fucicola</i> (Velle) Aresch. 1842
27	<i>Fucus sp.</i> L. 1753
28	<i>Halosiphon tomentosus</i> (Lyngbye) Jaasund 1957
29	<i>Pylaiella littoralis</i> (L.) Kjellman 1873
30	<i>Pylaiella varia</i> Kjellman 1883
31	<i>Saccharina latissima</i> (L.) Lane, Mayes, Druehl et Saunder 2006
32	<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link 1833
	Красные водоросли
33	<i>Acrochaetium parvulum</i> (Kylin) Hoyt 1920
34	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngbye) Nägeli et Cramer 1858
35	<i>Antithamnionella floccosa</i> (O. F. Mull.) Whittick 1980

36	<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex. Duby 1830
37	<i>Ceramium virgatum</i> Roth 1797
38	<i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiri 1982
39	<i>Dumontia contorta</i> (Gmelin) Ruprecht 1850
40	<i>Palmaria palmata</i> (L.) Weber et Mohr 1805
41	<i>Phycodris rubens</i> (L.) Batters 1902
42	<i>Polyides rotunda</i> (Hudson) Gayllon 1828
43	<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville 1824
44	<i>Polysiphonia arctica</i> J. Ag. 1863
45	<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville 1824
46	<i>Porphyra purpurea</i> (Roth) C. Agardh. 1824
47	<i>Porphyra umbilicales</i> Kütz. 1843
48	<i>Ptilota gunneri</i> Silva, Maggs et Irvine 1993
49	<i>Scagelia pylaisaei</i> (Montagne) Wynne 1985
50	<i>Vertebrata lanosa</i> (L.) Christensen 1967
51	<i>Wildemania miniata</i> (C. Agardh) Foslie 1891

По видовому разнообразию преобладают красные и зеленые группы водорослей, а по биомассе – зеленые (*Acrosiphonia arcta*, *Blidingia minima*, *Spongomorpha aeruginosa*) и бурые (*Pylaiella littoralis*). Многие виды отмечены в единичных экземплярах. Семь видов были отмечены более чем в половине проб (13 % от всего числа выявленных видов).

Суммарная биомасса водорослей за четыре года исследований в среднем составляла 190 ± 50 г/м². Наибольшая была зафиксирована в 2009–2010 гг. – на одном из образцов (более 800 г/м²), где основной вклад внесла *A. arcta*. В 2011–2012 гг. на всем Мурманском побережье сложились экстремальные условия, часть экспериментальных площадок была разрушена, удалось обнаружить только три образца. За этот период зафиксирована минимальная биомасса (30 ± 5 г/м²). Закрепиться удалось представителям семи видов, которые сформировали два видовых комплекса: первый – *B. minima* и *S. aeruginosa* (около 80 и 10 % от всей массы водорослей соответственно), второй – *S. aeruginosa* и *P. littoralis* (примерно 60 и 40 %).

В период исследований зафиксировано изменение видового состава макрофитов-обрастателей, произошедшее в 2012–2013 гг. До 2012 г. доминировали виды *A. arcta*, *B. minima*, *S. aeruginosa*, *P. littoralis*. В 2012–2013 гг. (в отличие от других периодов эксперимента) на экспериментальных образцах увеличилось разнообразие комплексов обрастателей и в число доминантов вошли *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Scytosiphon lomentaria*, *Rhizoclonium implexum*, *Ulvaria obscura* и *Polysiphonia fucoides* (рис. 2, а). При этом соотношение биомасс массовых видов существенно различается на разных образцах. Изменения видового состава и обилия ряда видов наиболее сильно проявились в средней и верхней литоральных зонах (рис. 2, б), в нижней – изменений в соотношении видов не было обнаружено. Также зафиксировано изменение в составе доминантов обрастателей в зависимости от степени прибойности. На защищенных участках берега (площадки 2 и 3) преобладают виды комплекса 1, а на прибойных участках (площадка 1) – комплексов 1 и 2 (рис. 2, в).

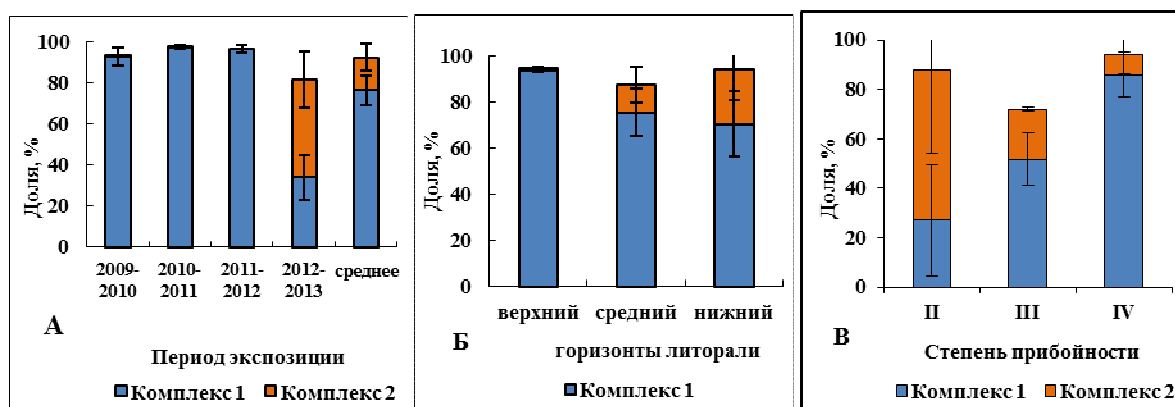


Рис. 2. Доля "ядра" в массе обрастателей в зависимости от года экспозиции (а), от горизонта литорали (б), от прибойности (в). Пояснения по комплексам 1 и 2 в тексте
 Fig. 2. The share of "core" in the mass fouling depending on the year of exposure (a), from horizon littoral (б), of the undertow (в). Notes on ranges of 1 and 2 in the text

Анализ сходства видового состава методом попарного присоединения с применением индекса Брея – Куртиса выявил отсутствие устойчивых группировок в формировании сообщества обрастателей. Дисперсионный анализ (методом one-way ANOVA, при уровне значимости 0.05) субстрата (экспериментального крупнообломочного материала) и характеристик макрофитов-обрастателей установил значимые зависимости между ними (индекс Фишера более 5 и степеней свободы более 19, табл. 5; кроме влияния типа горной породы на видовое разнообразие) (рис. 3).

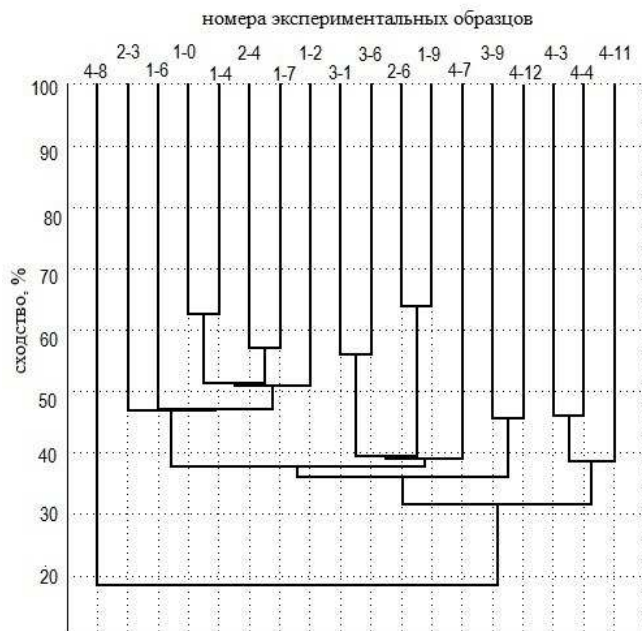


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава обрастаний валунов (индекс Брея – Куртиса, метод попарного присоединения, сходство, %)
 Fig. 3. The dendrogram of similarity in species composition fouling boulders (Bray – Curtis index, pairwise joining method, similarity, %)

Таблица 5. Дисперсионный анализ субстрата и макрофитов-обрастателей
 Table 5. The dispersion analysis of the substrate and macrophyte-fouling

Параметр	Фактор	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Биомасса обрастания	Горизонт литорали	18.59	19	0.00
	Морфология поверхностей граней крупнообломочного материала	18.66	19	0.00
	Тип горной породы крупнообломочного материала	18.72	19	0.00
	Площадь поверхностей граней крупнообломочного материала	18.96	19	0.00
Видовое разнообразие (индекс Шеннона)	Горизонт литорали	28.46	36	0.00
	Морфология поверхностей граней крупнообломочного материала	5.83	28	0.02
	Тип горной породы крупнообломочного материала	3.99	38	0.05
	Площадь поверхностей граней крупнообломочного материала	57.79	19	0.00
Число видов обрастания на экспериментальных образцах	Горизонт литорали	65.41	20	0.00
	Морфология поверхностей граней крупнообломочного материала	69.44	21	0.00
	Тип горной породы крупнообломочного материала	77.34	20	0.00
	Площадь поверхностей граней крупнообломочного материала	103.80	19	0.00

Примечание: *F* – значение индекса Фишера, *df* – число степеней свободы, *p* – уровень значимости.

Таким образом, результаты статистического анализа позволяют утверждать, что формирование фитообрастания на крупнообломочном материале на литорали Мурманского побережья обусловлено сочетанием многих факторов, действие которых изменяется во времени. В настоящее время нельзя установить фактор, оказывающий главное воздействие, для этого требуются дополнительные исследования.

Фоновые (контрольные) фитоценозы

Полигоны заложены в валунной литоральной фации, занятой фитоценозом фукоидов, который имеет мозаичную структуру: в поясе фукоидов наблюдаются широкие участки с однолетними водорослями.

В губе Зеленецкая в верхней литоральной зоне макрофиты отсутствуют. В средней литоральной зоне основу фитоценоза составляют два вида фукоидов, соотношение которых закономерно изменяется с высотой над уровнем моря. Здесь выделяется два яруса растительности: верхний образуют фукоиды, второй – сезонные эпифиты, молодые растения фукусов и некоторые виды красных и зеленых водорослей, главным образом – это *A. arcta*, *Palmaria palmata*, *Porphyra umbilicalis*. Полог фукоидов не однороден и на отдельных валунах отсутствует, в этом случае *P. littoralis* произрастает на валунах, а не на фукоидах, и биомасса нитчаток увеличивается. На нижнем горизонте литорали доминируют ламинариевые водоросли, а биомасса второго яруса резко увеличивается. Здесь в верхнем ярусе по биомассе преобладают ламинариевые водоросли, а во втором – *P. palmata*, *Devaleraea ramentacea* и *A. arcta*. Таким образом, вокруг экспериментальных площадок развито сообщество макрофитов, близкое по видовому составу к группировкам, формирующимся на самих экспериментальных площадках. Следовательно, мы можем рассматривать процессы, происходящие на экспериментальных площадках, как типичные естественно-природные (для данного конкретного места) процессы ранней стадии развития сообщества водорослей-макрофитов.

Различия в пространственно-видовой структуре фоновых фитоценозов вблизи от экспериментальных площадок проявляются в соотношении видов и в биомассе второго яруса на среднем горизонте литорали (когда биомасса второго яруса фонового фитоценоза больше, чем на экспериментальных площадках).

Общие закономерности формирования сообществ первого года

В литературе описаны ранние стадии развития сообществ макрофитов, где доминируют однолетние представители бурых, красных и зеленых водорослей, а формирование сообществ фукусовых и ламинариевых (в зависимости от биотопа) требует более длительного времени [14–17]. Наблюдаемые нами сообщества первого года формирования биотопа следует рассматривать как стадию сукцессии. Следовательно, с большой долей вероятности можно предположить, что фитоценозы на валунных и скальных фациях литорали в слабо защищенных от прибоя участках Мурманского побережья сложены комплексами на разной стадии сукцессии.

Заключение

Таким образом, выявлено, что на скорость абразии крупнообломочного материала на литорали Мурманского побережья влияют метеофакторы: температура воздуха (среднегодовая и среднесуточного градиента температур) и ветровой режим (среднегодовая скорость ветра, большая доля ветров средней силы и повторяемость нагонных ветров (северные и восточные румбы)). Показана целесообразность применения штормового коэффициента, величина которого может служить качественным показателем изменения скорости абразионного разрушения.

Экспериментальное изучение фитообрастания в пределах валунной фации литорали Мурманского побережья показало, что основу формирующихся фитоценозов составляют однолетние виды-эксплеренты (*Acrosiphonia arcta*, *Blidingia minima*, *Spongomorpha aeruginosa*, *Pylaiella littoralis* и др.). Видовой состав и биомасса обрастаний изменяется под воздействием гидрометеорологических условий, а также зависит от положения субстрата в литоральной зоне и морфологических особенностей крупнообломочного материала.

Выявлено, что в поясе фукусовых фитоценозов на валунной литоральной фации Мурманского побережья аналогичные группировки являются первой стадией обрастания субстрата макрофитами.

Библиографический список

1. Макаревич П. Р. Первичная продукция Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2012. Т. 15, № 4. С. 786–793.
2. Лоция Баренцева моря. Часть 2: От реки Воръема до пролива Карские Ворота и западные берега острова Новая Земля : № 1112 // СПб. : ГУН и О, 1995. 464 с.
3. Митяев М. В. Мурманское побережье : геолого-геоморфологические и климатические особенности, современные геологические процессы. Апатиты : КНЦ РАН, 2014. 226 с.
4. Черновская Е. Н. Гидрологические и гидрохимические условия на литорали Восточного Мурмана и Белого моря. М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1956. 116 с.
5. Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л. : Наука, 1974. 166 с.
6. Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. 225 с.
7. Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. 220 с.
8. Виноградова К. Л. Роды *Chaetomorpha* Kütz. и *Rhisoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) в северных морях СССР // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 13–25.

9. Виноградова К. Л. Виды *Ceramium* (*Ceramiales*, *Rhodophyta*) в северных морях России // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 6. С. 884–890.
10. Виноградова К. Л. Виды *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) в северных морях России // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 4. С. 532–543.
11. Виноградова К. Л. Порядок *Ceramiales* (*Rhodophyta*) во флоре Северного Ледовитого океана // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 681–695.
12. Перестенко Л. П. Род *Acrosiphonia* J. Ag. на Мурманском побережье (Баренцево море) // Новости систематики низших растений. 1965. Т. 2. С. 50–64.
13. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2014. URL: <http://www.algaebase.org>.
14. Макаров М. В., Рыжик И. В., Воскобойников Г. М. Восстановление зарослей фукусовых водорослей на литорали Баренцева моря // Труды ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 376–380.
15. Михайлова Т. А. Стадии формирования сообществ ламинариевых на внесенном субстрате (Белое море) // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 12. С. 1816–1834.
16. Михайлова Т. А., Малавенда С. С., Халаман В. В. Видовой состав водорослей на коллекторах для выращивания мидий в Белом море // Вестник МГТУ. 2014. Т. 17, № 1. С. 157–164.
17. Fricke A., Molis M., Wiencke C. et al. Natural succession of macroalgal-dominated epibenthic assemblages at different water depths and after transplantation from deep to shallow water on Spitsbergen // Polar Biol. 2008. V. 31. P. 1191–1203.

References

1. Makarevich P. R. Pervichnaya produktsiya Barentseva morya [Primary production in the Barents Sea] // Vestnik MGTU. 2012. V. 15, N 4. P. 786–793.
2. Lotsiya Barentseva moray [Pilottage of the Barents Sea]. Chast 2: Ot reki Vorema do proliva Karskie Vorota i zapadnye berega ostrova Novaya Zemlya : N 1112 // Spb. : GUN i O, 1995. 464 p.
3. Mityaev M. V. Murmanskoe poberezh'e : geologo-geomorfologicheskie i klimaticheskie osobennosti, sovremennye geologicheskie protsessy [Murmansk coast (geological and geomorphological and climatic features, modern geological processes)]. Apatity : KNTs RAN, 2014. 226 p.
4. Chernovskaya E. N. Gidrologicheskie i gidrohimicheskie usloviya na litorali Vostochnogo Murmana i Belogo moray [Hydrological and hydrochemical conditions in the intertidal zone of the Eastern Murman and White Sea]. M. ; L. : Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1956. 116 p.
5. Vinogradova K. L. Ulvovye vodorosli (*Chlorophyta*) morey SSSR [*Chlorophyta* of the USSR seas]. L. : Nauka, 1974. 166 p.
6. Zinova A. D. Opredelitel buryh vodorosley severnyh morey SSSR [The determinant of brown algae of the northern seas of the USSR]. M. ; L. : Izd-vo AN SSSR, 1953. 225 p.
7. Zinova A. D. Opredelitel krasnyh vodorosley severnyh morey SSSR [The determinant of red algae of the northern seas of the USSR]. M. ; L. : Izd-vo AN SSSR, 1955. 220 p.
8. Vinogradova K. L. Rody *Chaetomorpha* Kütz. i *Rhisoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) v severnyh moryah SSSR [*Chaetomorpha* Kütz. and *Rhisoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) in the northern seas of the USSR] // Novosti sistematiki nizshih rasteniy. 1986. V. 23. P. 13–25.
9. Vinogradova K. L. Vidy *Ceramium* (*Ceramiales*, *Rhodophyta*) v severnyh moryah Rossii [Types of *Ceramium* (*Ceramiales*, *Rhodophyta*) in the northern seas of Russia] // Botanicheskiy zhurnal. 2005. V. 90, N 6. P. 884–890.
10. Vinogradova K. L. Vidy *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) v severnyh moryah Rossii [Species *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) in the northern seas of Russia] // Botanicheskiy zhurnal. 2007. V. 92, N 4. P. 532–543.
11. Vinogradova K. L. Poryadok *Ceramiales* (*Rhodophyta*) vo flore Severnogo Ledovitogo okeana [Procedure of the *Ceramiales* (*Rhodophyta*) in the flora of the Arctic Ocean] // Botanicheskiy zhurnal. 2011. V. 96, N 6. P. 681–695.
12. Perestenko L. P. Rod *Asrosiphonia* J. Ag. na Murmanskom poberezh'e (Barentsevo more) [*Asrosiphonia* J. Ag. at the Murmansk coast (the Barents Sea)] // Novosti sistematiki nizshih rasteniy. 1965. V. 2. P. 50–64.
13. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2014. URL: <http://www.algaebase.org>.
14. Makarov M. V., Ryzhik I. V., Voskoboynikov G. M. Vosstanovlenie zarosley fukusovyh vodorosley na litorali Barentseva morya [Restoring thickets of fucus algae in the intertidal zone of the Barents Sea] // Trudy VNIRO. 2007. V. 147. P. 376–380.
15. Mihaylova T. A. Stadii formirovaniya soobschestv laminiariyevykh na vnesennom substrate (Beloe more) [Stages of formation of laminaria communities on the introduced substrate (the White Sea)] // Botanicheskiy zhurnal. 2006. V. 91, N 12. P. 1816–1834.

16. Mihaylova T. A., Malavenda S. S., Halaman V. V. Vidovoy sostav vodorosley na kollektorah dlya vyraschivaniya midiy v Belom more [Species composition of algae in the reservoirs for growing mussels in the White Sea] // Vestnik MGTU. 2014. V. 17, N 1. P. 157–164.

17. Fricke A., Molis M., Wiencke C. et al. Natural succession of macroalgal-dominated epibenthic assemblages at different water depths and after transplantation from deep to shallow water on Spitsbergen // Polar Biol. 2008. V. 31. P. 1191–1203.

Сведения об авторах

Малавенда Светлана Владимировна – ул. Владимирская, 17, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник; e-mail: malavenda@yandex.ru

Malavenda S. V. – 17, Vladimirskaia Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS, Cand. of Biol. Sci., Senior Researcher; e-mail: malavenda@yandex.ru

Малавенда Сергей Сергеевич – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, Естественно-технологический институт, кафедра биологии, канд. биол. наук, доцент; e-mail: msergmstu@yandex.ru

Malavenda S. S. – 13, Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Institute of Natural Science and Technology, Department of Biology, Cand. of Biol. Sci., Associate Professor; e-mail: msergmstu@yandex.ru

Митяев Максим Валентинович – ул. Владимирская, 17, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, канд. геол.-мин. наук, ст. науч. сотрудник; e-mail: mityaevmv@yandex.ru

Mityaev M. V. – 17, Vladimirskaia Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS, Cand. of Geol. & Miner. Sci., Senior Researcher; e-mail: mityaevmv@yandex.ru

S. V. Malavenda, S. S. Malavenda, M. V. Mityaev

Abrasion and algal fouling of coarse material on the Murman littoral

On the Murmansk coast of the Barents Sea the boulder littoral zone is widely spread mostly covered by *Fucus* communities. This is one of the most productive benthic communities of the Barents Sea. The studies of intertidal communities have the long history, but the dynamics of intertidal ecosystems due to surf and storms is not clear. The goal of the work is to identify the leading factors that determine the rate of abrasion of coarse material and fouling algae-macrophytes of the intertidal zone of Murman. The study has been conducted in the Zelenetskaya Bay of the Barents Sea on the basis of the biological station of the MMBI KSC RAS. The rate of abrasion has been carried out during 2004–2013, phyto-overgrowing – 2009–2013. In three pilot landfills 12 samples of coarse material have been exposed during the year (from July to next July). The weight change of the sample as well as species composition and biomass of algae of fouling communities have been investigated. The influence of the surf intensity, temperature of water and air has been analyzed (univariate analysis of variance ANOVA has been applied). It has been shown that on the littoral of the Murmansk coast the abrasion of coarse material is determined primarily by the number of storms, so the storm rate has been proposed. It has been revealed that the density of fouling boulders with macroalgae depends primarily on the intensity of the surf and the average gradient of air temperature. The basis for the emerging communities of annual species are green (*Acrosiphonia arcta*, *Blidingia minima*, *Spongomorpha aeruginosa*) and brown algae (*Pylaiella littoralis*, *Dictyosiphon chordaria*). These algae groups are found everywhere in *Fucus* communities of the boulder intertidal zone of the Murman coast and probably they are the intermediate stage of fouling the coarse-grained material.

Key words: boulder littoral, abrasion, plant communities, benthos, macrophytes, algae, species-explereints, Murmansk coast of Barents Sea.