

## РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ МАРШЕЙ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ ТАПШЕНЬГИ ОНЕЖСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

Д.С. Мосеев<sup>1</sup>, Л.А. Сергиенко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Россия, Москва

E-mail: [viking029@yandex.ru](mailto:viking029@yandex.ru)

<sup>2</sup> Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск

E-mail: [saltmarsh@mail.ru](mailto:saltmarsh@mail.ru)

**Аннотация.** Рассмотрены состав и структура прибрежных фитоценозов устьевой зоны р. Тапшеньги Онежского залива Белого моря, находящихся под влиянием осолоняемых вод прилива. В соответствии с эколого-доминантным подходом дана классификация растительных сообществ. Показано, что основу растительного покрова эстуариев малых рек на юге Онежского залива Белого моря составляют сообщества ассоциаций с доминированием *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Приведены гидрологические характеристики приливного режима устья и показано их влияние на развитие растительных сообществ. Исследована изменчивость видового состава и обилия видов в фитоценозах вверх по руслу водотока от воронки эстуария реки. Использовано разделение устьевой области реки на зоны по степени осолонения в соответствии с составом прибрежного растительного покрова. Продемонстрировано, что вверх по руслу от устья водотока происходит смена сообществ типичных галофитов на фитоценозы с преобладанием толерантных в отношении солёности видов. Структура растительного покрова зависит от геоморфологии берега, солёности воды и почвогрунтов.

**Ключевые слова:** галофиты, марш, приливное устье, река Тапшеньга, приморские фитоценозы

### Введение

Приливные устья малых рек побережья Белого моря представляют интерес при изучении вопросов освоения приморскими видами высших растений водных и околоводных специализированных биотопов. Исследованию растительных сообществ побережья Онежского залива Белого моря, в том числе и некоторых устьев рек, посвящены работы Л.А. Сергиенко (2006а, б), И.А. Соколова, В.Б. Голуба (1998). В работе Н.В. Бабиной (2002) приведена классификация растительности западного побережья Белого моря от устья р. Кеми на севере до устья р. Нюхча на юге.

В приливных устьях рек, впадающих в Белое море, формируются смежные гидрологические условия контакта пресных речных и солёных вод морских приливов (Сафьянов, 1987; Мискевич, 1988, 2001; Михайлов, 1997). Средняя величина морских приливов на юге Онежского залива довольно велика и составляет 3 м. Приливные волны поднимаются далеко вглубь по эстуариям рек, сильно изменяя гидрохимический состав воды, в особенности минерализацию. Поскольку величина приливов изменяется в течение месяца в зависимости от фаз Луны, т.е. от малых квадратурных приливов до больших сизигийных, дальность проникновения морских вод вверх по устьям рек также варьирует в течение месяца. У равнинных рек, впадающих в Белое море, эстуарные зоны на приливах подвергаются осолонению. Величина солёности уменьшается с продвижением приливной волны вверх по устью реки в результате разбавления речными водами. Периодическому влиянию солёных морских вод подвержен и растительный покров побережий.

Следует отметить, что исследования приморских растительных сообществ юго-восточного побережья Онежского залива к востоку от устья Нюхчи, в том числе и побережья губы Нименьга, не проводили до 2013 г. Позднее, в работе автора статьи (Мосеев, 2016) была отражена пространственная структура растительного покрова юго-восточного побережья Онежского залива по эстуарию р. Кянды.

Таким образом, материал, приведенный в данной статье, расширяет сведения о растительном покрове побережья Онежского залива Белого моря и дополняет исследования по воздействию солёных вод морских приливов на видовой состав и структуру приморских растительных сообществ.

Цель работы – изучение состава и структуры растительных сообществ эстуария р. Тапшеньги Онежского залива с позиции влияния факторов абиотической среды.

### Материалы и методы

**Гидрологические методы.** В конце июня 2013 г. исследовано влияние солёности и длительности заливания на приморские растительные сообщества в устье р. Тапшеньги Онежского района Архангельской области (63°47'10.48" с.ш., 37°32'41.38" в.д.) (рис. 1).

Измерения величины приливов (глубины) проводили мерной гидрометрической рейкой. Измерения солёности ( $S$ , ‰) выполняли на всем протяжении зоны осолонения приливного устья и на гидрологическом посту в различные фазы прилива портативным кондуктометром *IDS Meter* фирмы *HACH*, величину рН измеряли рН-метром *Checker HI 98103* фирмы *HANNA instruments*. Определение уровня воды, солёности и величины рН проводили в течение полусуток

(один приливо-отливный цикл) на одной станции (в одной точке) с дискретностью 1-2 ч.

**Геоботанические методы.** В эстуарии р. Тапшенгги, как и большей части побережья губы Нименьга, основные площади рельефа представлены маршами. Марш – форма аккумулятивно-го рельефа, которая является частью осушной зоны, образуется путем перемещения и накопления мелкодисперсных наносов морскими приливами в береговую зону, покрыта галофитной субаэральной растительностью, хорошо переносящей избыток солей (Леонтьев, 1975).

А.И. Лесков (1936) делит выравненную поверхность марша с небольшим уклоном на несколько уровней по типу заливания. Приводим их характеристики с некоторыми авторскими изменениями.

1) Марши низкого уровня. Расположены ближе всего к береговой линии моря или эстуария, чаще покрыты галофитной растительностью. Ежедневно заливаются водами приливов с периодичностью два раза в сутки.

2) Марши среднего уровня. Занимают значительные площади береговой полосы, покрыты сомкнутой галофитной растительностью. Заливаются водами приливов с периодичностью два раза в месяц в период образований наиболее значительных сизигийных приливов.

3) Марши высокого уровня и экотонные зоны маршей. Периодически не заливаются водами приливов. Занимают склоны коренных берегов. Вероятность проникновения морских вод увеличивается при возникновении штормовых нагонов, возрастая при наложении нагонов на сизигийные приливы.

На маршах мы выделяем три экологические группы видов растений по отношению к солености воды и засолению почвы, согласно классификации М. Барбура (Barbour, 1970), с некоторыми изменениями авторов: 1) облигатные галофиты – растут в условиях высокого засоления субстратов, угнетены при слабой степени засоления; 2) факультативные галофиты – приурочены к местообитаниям со средней степенью засоления субстратов; 3) толерантные виды – устойчивы к слабой степени засоления субстратов, но обычно произрастают на незасоленных грунтах.

Приморская растительность побережий представлена как пионерными группировками, одно- и маловидовыми сообществами, так и более сложными фитоценозами с четко выраженной мозаичностью. С учетом этого при выполнении геоботанического описания в пределах естественного контура выделяли участки фитоценоза, визуально гомогенные по составу и структуре (Раменский, 1929, 1938; Александрова, 1969; Разумовский, 1981, 1997). При описаниях закладывали пробные площади размером 2×2 м вдоль уреза воды водотока и 4×4 м в 10-30 м выше уреза.

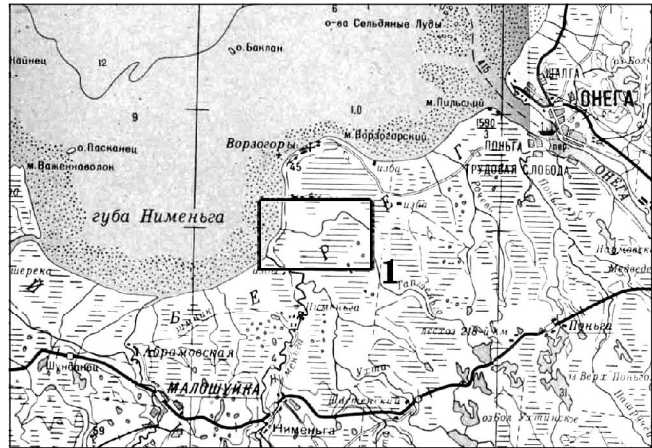


Рис. 1. Карта-схема района проведения исследований на побережье Онежского залива Белого моря (участок проведения исследований показан прямоугольником; 1 – р. Тапшенгга).

Определяли экспозицию и крутизну склонов, соотношение площадей грунта, воды и крупных камней, общее проективное покрытие растений, их высоту по ярусам. Фиксировали все виды цветковых растений и для каждого из них на контуре определяли проективное покрытие (в %) с использованием шкалы оценки обилия видов по Браун-Бланке (Becking, 1957): r – единично, + – менее 1%, 1 – 1-5%, 2 – 5-25%, 3 – 26-50%, 4 – 51-75%, 5 – 76-100%. Изучение влияния солености воды проводили для доминирующих видов растений: *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus* (Rupr.) Tolm., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Объем и названия таксонов приняты в соответствии с международной специализированной базой данных «The plant list» (дата обращения 31.05.2017 г.) с учетом изменений, зафиксированных в международном указателе научных названий растений (IPNI).

В большинстве случаев принята монотипическая концепция вида.

Учет численности доминантных видов растений (*N*) и измерения их морфометрических параметров (длины листовой пластинки, высоты и толщины прикорневой части стебля) проводили на 30 учетных площадках площадью 1 м<sup>2</sup> для каждого выделенного экотопа.

Классификация растительного покрова приморской полосы побережья Онежского залива выполнена на основе эколого-фитоценологического подхода. При установлении объема ассоциации применяли общепринятые при данном подходе критерии: ярусную структуру, набор доминантов и субдоминантов, постоянство видов (Миркин, 2001; Нешатаева, 2009). Синтаксономической единицей высшего ранга принят тип растительности, выделенный по преобладающей экобиоморфе эдификаторной синузии. Растительность приморской полосы отнесена к типу тра-

вянистой растительности, и только в переходной полосе выделен тип кустарничковой растительности. Синтаксон среднего ранга – формация, выделяемая по доминирующему виду эдификаторной синузии. Ассоциации выделены и названы по доминирующим и содоминирующим видам и представленности эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ) (Василевич, 1983; Миркин, 2001; Нешатаева, 2009). Названия ассоциаций даны по одному-двум диагностическим видам. Всего проанализировано 45 описаний.

Обработку материалов проводили на основе методических разработок Э.В. Ивантера (2003) и В.В. Коросова (2007) с помощью программ Microsoft Excel 2007 и PSPP 0.8.1.

### Результаты и обсуждение

**Типы экотопов и их характеристика.** Река Тапшеньга впадает в мелководную, сильно осушаемую губу Нименьга, расположенную на юге Онежского залива Белого моря. Площадь ее водосбора составляет 92.9 км<sup>2</sup>, длина водотока – 27 км (Государственный..., 2014). Согласно гидрометрическим параметрам, водоток принадлежит к малым рекам, поскольку площадь его водосбора менее 50 тыс. км<sup>2</sup>. В Онежском заливе формируются мезоприливные условия (Мискевич, 1988), на что указывает уровень подъема приливных вод до 2 м и более в устье р. Тапшеньги. Устье реки представлено эстуарием, который подвергается приливам полусуточного мелководного типа, приходящим с акватории Онежского залива Белого моря. При этом в малую воду значительная часть берегов на 2-3 м от уреза воды подвергается затоплению. Русло эстуария слабоизвилистое, в нижнем участке в пределах марша – «каналообразное». Грунт в устье преимущественно илистый с крупными валунами на перекатах. Соленые воды прилива проникают вверх по устью реки почти на 2 км и ограничиваются замыкающим перекатом (рис. 2). Средняя величина солености воды показана в табл. 1. Собственно воды прилива доходят до 10 км вверх по водотоку.

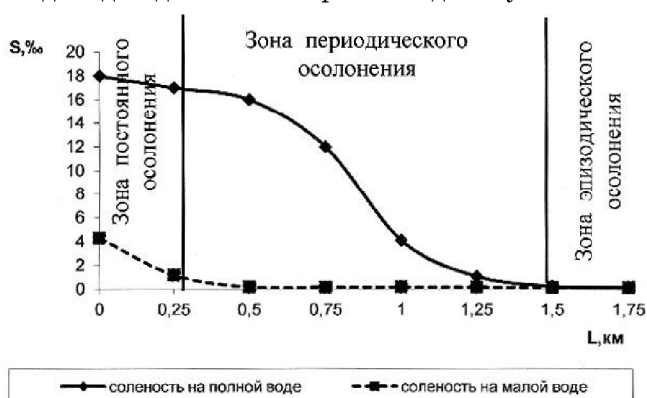


Рис. 2. Зоны осолонения эстуария Тапшеньги в соответствии с величиной солености (измерения выполнены 19 июня 2013 г.). L – расстояние от губы Нименьга вверх по эстуарию р. Тапшеньги.

В области осолонения в межень период в эстуарии Тапшеньги в зависимости от степени засоления воды нами выделены три зоны (рис. 2), которые ранее приведены в работах авторов статьи (Мосеев, 2016):

I – зона постоянного осолонения. Расположена в нижнем участке эстуария, где происходят колебания солености воды в зависимости от уровня прилива, но в межень отсутствуют типично пресные воды с соленостью менее 1‰. В устье Тапшеньги эта зона расположена от замыкающего створа воронки эстуария реки на 0.25 км вверх по водотоку. В пределах этой зоны выделяется один тип экотопов – эстуарная воронка с илистым грунтом, осушаемая на отливе (1).

II – зона периодического осолонения. Расположена в нижнем участке эстуария, где на приливе характерно проникновение морских вод с величиной солености более 1‰. Максимальная соленость здесь отмечается на полной воде приливного цикла, на отливе происходит смена солоноватых вод на пресные. Эта зона характерна для отрезка нижнего течения реки от 0.25 до 1.25 км вверх по водотоку от замыкающего створа воронки эстуария. В пределах этой зоны нами выделены следующие типы экотопов: приливное русло устья реки с периодическими суточными изменениями уровня воды (2); узкая зона приливной осушки берега эстуария выше уровня уреза в фазу малой воды на 1-3 м, подвергаемая ежедневному затоплению в прилив (3); высокая часть марша с торфяно-илистыми грунтами, затопляемая в сизигийные приливы (4).

III – зона эпизодического осолонения. Распространяется на отрезке от 1.25 до 1.75 км вверх по водотоку от замыкающего створа воронки эстуария. Для этой зоны характерны речные воды при средней величине полусуточного прилива. Здесь возможно проникновение солоноватых вод лишь на сизигийных приливах в меженьных условиях. В пределах этой зоны нами выделены следующие типы экотопов: зона импัลверизации, выше уровня максимальных вод сизигийного прилива (5); илисто-каменистые осушки вершины эстуария р. Тапшеньги (6).

**Характеристика растительности и факторы, определяющие дифференциацию растительного покрова.** Во всей совокупности описаний эстуарных прирусловых участков нами выделены три ассоциации травяного типа растительности и один тип сообществ травяно-кустарничковой растительности. Под влиянием чрезмерного увлажнения и подтопления прирусловых и эстуарных участков происходит увеличение площадей маршей. Изменение их растительного покрова находится в прямой зависимости от уровня воды после подтопления, амплитуды колебания морских приливов, степени минерализации и pH. Поскольку фитоценозы устья Тапшеньги и прилегающе-

Таблица 1

Гидрохимические показатели на различных створах в устье р. Тапшеньги (19.06.2013 г.)

Статистические показатели	0 км		0.6 км		1.2 км	
	S, ‰	pH	S, ‰	pH	S, ‰	pH
Среднее значение	15.82	7.44	3.05	6.95	0.58	6.93
Стандартное отклонение	–	–	5.42	0.22	–	–
Медиана	–	–	0.09	6.89	–	–
Максимальное значение	17.61	7.54	15.26	7.43	1.10	7.16
Минимальное значение	14.02	7.35	0.07	6.70	0.05	6.70
Число наблюдений	2	2	13	13	2	2

Примечание: на створах 0 и 1.2 км наблюдения проводили только в полную и малую воду приливного цикла.

го берега губы Нименьга формируются в условиях высокого засоления почвогрунтов и подвергаются периодическому заливанню водами прилива, в них произрастают виды растений, приспособленные к высокому содержанию солей и избыточной влажности субстрата. В эстуарии реки, для которого характерны значительные колебания солености воды – 0.09-15.26‰ (табл. 1), формируются сообщества, состоящие из типичных галофитов и видов растений, толерантных к засолению почвогрунтов и солености воды.

Продромус приморских сообществ побережья Онежского залива в районе устья р. Тапшеньги включает три формации, три ассоциации и два типа сообществ (табл. 2).

Тип HERBOSA (травяной растительности)

Формация *Eleocharieta uniglumis*

Ассоциация 1. *Eleocharietum uniglumis*

Формация *Bolboschoeneta maritimaе*

Ассоциация 2. *Bolboschoenetum maritimaе juncosum gerardii*

Формация *Phragmiteta australis*

Ассоциация 3. *Phragmitetum australis alopecu-rosum arundinacae*

Сообщество 1. *Phalaroides arundinaceus* + *Phragmites australis*

Тип FRUTICOLOSA-HERBOSA (травяно-кустарничковой растительности)

Сообщество 2. *Chamaepericlymenum suecicum* + *Vaccinium vitis-idaea*.

Формация *Eleocharieta uniglumis*

Ассоциация 1. *Eleocharietum uniglumis*

**Состав и структура.** *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult. образует олигодоминантные сообщества с проективным покрытием до 50%, которые произрастают на мористых участках эстуария в губе Нименьга.

**Экология.** Сообщества занимают илистые осушки маршей низкого уровня губы Нименьга в зоне по-

стоянного осолонения. Подвергаются ежедневному заливанню водами приливов с величиной солености до 20‰.

Формация *Bolboschoeneta maritimaе*

Ассоциация 2. *Bolboschoenetum maritimaе juncosum gerardii*

**Состав и структура.** Верхний ярус слагает доминирующий вид *Bolboschoenus maritimus*, который имеет проективное покрытие до 30% (рис. 3). В нижнем ярусе преобладают *Juncus atrofuscus* с проективным покрытием до 60%. В образовании сообществ участвуют типичные галофиты *Triglochin maritima* L., *Plantago maritima* L. с примесью *Stellaria humifusa* Rottb. На отдельных участках в нижнем ярусе встречается *Glaux maritima* L.

Доминирующий вид *Bolboschoenus maritimus* произрастает ниже тростниковых зарослей у замыкающего створа реки с морем на илистой осушке воронки эстуария. В границах этого сообщества как сопутствующий вид отмечается низкорослая форма *Phragmites australis* с высотой стеблей до 20 см, проникающая с вышерасположенной области марша, находящегося в верхней литорали и полностью заливаемого водами прилива.

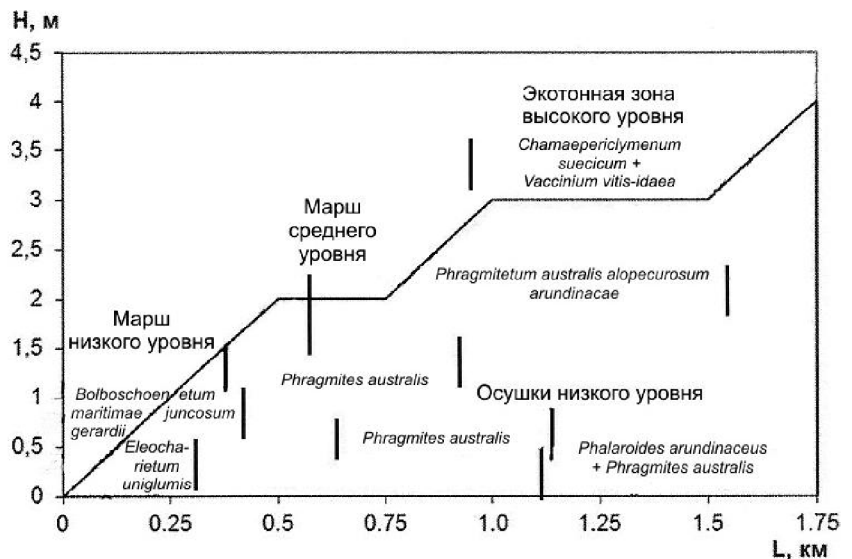


Рис. 3. Схема экологического ряда ассоциаций эстуария р. Тапшеньги в зависимости от высоты над ур.м. (H) и типа мезорельефа. L – расстояние от губы Нименьга вверх по эстуарию р. Тапшеньги. Чертой показана граница распространения сообщества по эстуарию.

**Экология.** Сообщества занимают ежедневно заливаемые первичные марши в воронке эстуария р. Тапшеньги на выходе в Онежский залив. Приурочены к зоне постоянного осолонения, подвержены ежедневному заливанию водами приливов с нейтральным рН и соленостью до 19‰.

*Формация Phragmiteta australis*

Ассоциация 3. *Phragmitetum australis alopecu-rosum arundinacae*.

**Состав и структура.** Доминирующий вид *Phragmites australis* выполняет эдификаторную роль. Образует густые заросли высотой более 1.8 м, в которых уменьшается ветровое воздействие, снижается освещенность. Данный вид активно конкурирует за элементы-биогены и территорию, вытесняя другие виды растений из сообщества. *Ph. australis* проникает вверх по руслу устья на 3 км, его сообщества приурочены к области распространения соленых вод, которые ограничиваются наличием порога, препятствующего их продвижению вверх по водотоку. В пределах марша среднего уровня в черте лесного биогеоценоза ширина полосы зарослей *Ph. australis* сужается до 10 м от уреза воды до коренного берега. Выше по руслу отмечены разреженные группировки вида. Соответственно меняется и проективное покрытие доминанта: от 80-100% в пределах марша до 20% на участке, где в полную воду приливного цикла уже прослеживаются речные воды (рис. 3). В нижнем участке осолоняемого русла водотока заросли *Ph. australis* способствуют выравниванию берегов, и приливное устье реки становится похожим на канал, где морские приливы и речные воды приносят много взвешенных наносов и питательных веществ, обеспечивая развитие вида, а тростниковый опад формирует мощный слой торфяных отложений глубиной до 1 м и более. Этот вид, произрастая от границы осушаемой зоны вглубь марша, образует специфические тростниковые берега в эстуарии Тапшеньги и прилегающих участков губы Нименьга.

Стратегия избегания тростником засоленных почв кроется в мощной развитой корневой системе, которая достигает глубоких оводненных сла-

бозасоленных горизонтов почвы. Благодаря этому тростник активно расселяется на маршах и конкурирует за местообитания с типичными приморскими видами растений-галофитов (Бабина, 2002).

Основным содоминирующим видом сообществ является *Alopecurus arundinaceus* Poir., распространяющийся выше илистых осушек устья р. Тапшеньги и зоны ежедневного заливания водами приливов. В тростниковых зарослях *A. arundinaceus* испытывает недостаток света, в связи с этим особи лисохвоста вырастают лишь до высоты 1.0-1.5 м. Вдоль уреза воды у берегов реки с небольшим обилием (3-5%) встречается *Cenolophium denudatum* (Fisch. ex Chornem.) Tutin. Ближе к замыкающему створу эстуария в местообитаниях с более разреженными зарослями *Phragmites australis* образует сообщества с *Juncus atrofuscus*, произрастающим в нижнем ярусе. Также на открытых, обводненных, хорошо освещенных участках марша низкого уровня в сообществах ассоциации произрастают *Hippuris tetraphylla* L., *Triglochin maritima*. У границы с воронкой эстуария вдоль тростниковых зарослей с проективным покрытием не более 5% встречается *Bolboschoenus maritimus* (рис. 4).

В пределах зоны периодического приливного осолонения у берегов реки в фитоценозах ассоциации распространен *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., который у границы с лесом образует довольно обширные заросли в сообществах с *A. arundinaceus* и *Ph. australis*.

**Экология.** Сообщества распространены на десятки километров вдоль побережья губы Нименьга на юге Онежского залива Белого моря. Занимают территорию от низкого до высокого уровня маршей, порядка 1-3 м над ур.м., преимущественно в пределах зоны периодического осолонения. Развиваются на торфяных и торфянистых грунтах. Распространению таких фитоценозов способствует не только влияние морских приливов, но и уменьшение волноприбойного воздействия благодаря мелководьям и наличию обширных илистых и илисто-песчаных ваттовых осушек, сменяющих марши в губе Нименьга. В пределах марша сообщества распространяются вверх по приливному устью р. Тапшеньги, периодически подвергаясь воздействию вод приливов с диапазоном солености от 16 до 1‰ и штормовых нагонов. На отливах характерны близкие к нейтральным показатели рН воды – 6.25-6.9, вода нейтрализуется на приливах.

Вдоль эстуария фитоценозы с доминированием *Phragmites australis* способствуют выравниванию береговой линии, а накопление наносов в зарослях приводит к подъему берегов.

*Phalaroides arundinaceus* + *Phragmites australis*, *Chamaepericlymenum suecicum* + *Vaccinium vitis-idaea* сообщества

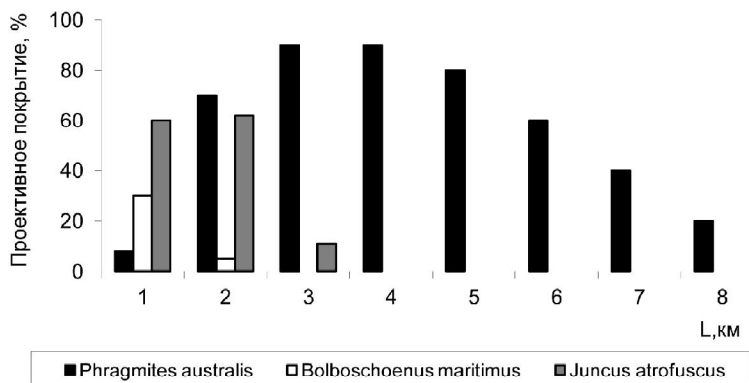


Рис. 4. Изменчивость проективного покрытия доминирующих видов на торфянисто-илистых осушках по длине водотока. L – расстояние от губы Нименьга вверх по эстуарии р. Тапшеньги.

занимают переходные (экотонные) зоны от маршей к лесной полосе, располагаясь в области импактизации, выше уровня максимальных вод сизигийных приливов и отличаются бедным видовым составом.

Сообщество 1. *Phalaroides arundinaceus* + *Phragmites australis*

Фитоценозы занимают осушаемые участки вершины эстуария с каменисто-илистыми грунтами. Общее проективное покрытие составляет 10-20%. Доминирует *Phalaroides arundinaceus* (L.) Rauschert (15%) с небольшим обилием, в состав сообществ входит *Phragmites australis*, образующий вегетативные побеги.

Сообщество 2. *Chamaepericlymenum suecicum* + *Vaccinium vitis-idaea*.

Фитоценозы данного синтаксона формируются на склонах коренного берега реки в экотонной зоне от марша высокого уровня к лесу, на расстоянии более 2 км от воронки эстуария. Преобладает *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. et Graebn., имеющий проективное покрытие до 60%. Субдоминант сообществ – *Vaccinium vitis-idaea* L. С небольшим обилием (1-5%) в образовании сообществ участвуют *Carex vulpina* L., *Solidago virga-aurea* L.

*virga-aurea* L. Влияние вод приливов на сообщество практически не прослеживается, возможны затопления в период мощных штормовых нагонов.

Типично водная высшая растительность в русле реки отсутствует, что, вероятно, вызвано очень значительными колебаниями уровня воды, солености, pH в условиях воздействия приливо-отливных течений.

На основании полученных данных о пространственной структуре растительного покрова эстуария р. Тапшеньги нами построен следующий экологический ряд растительных ассоциаций маршей: *Eleocharietum uniglumis* → *Bolboschoenetum maritimae juncosum gerardii* → *Phragmitetum australis alopecurosum arundinaceae* → *Phalaroides arundinaceus* + *Phragmites australis* → *Chamaepericlymenum suecicum* + *Vaccinium vitis-idaea*.

Экологический ряд показывает характерную для приморской растительности смену фитоценозов, сформированных типичными галофитами на маршах низкого уровня морского края эстуария, на сообщества, представленные слабоустойчивыми к засолению грунтов и воды видами в пределах экотонной зоны (рис. 4).

Таблица 2

Синоптическая таблица геоботанических описаний устья р. Тапшеньги

Ассоциация, тип сообществ	Зона осолонения устья																			
	Зона постоянного осолонения						Зона периодического осолонения												Зона эпизодического осолонения	
	<i>Eleocharietum uniglumis</i>		<i>Bolboschoenetum maritimae juncosum gerardii</i>				<i>Phragmitetum australis alopecurosum arundinaceae</i>												<i>Ch. s. + Vac. v*</i>	<i>Ph. ar. + Ph. au*</i>
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
ОПП (%)	80	80	20	50	50	50	80	90	80	70	70	80	20	70	70	80	60	50	50	20
Число видов			5	6	1	5	1	2	3	3	4	3	6	1	1	1	3	2	2	3
Соленость (‰)	18	18	18	18	18	18	17	17	17	16	16	15	15	12	8	4	12	8	1	0.2
<i>Eleocharis uniglumis</i>	3	3	1	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	–	–	2	+	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Triglochin maritima</i>	–	–	2	3	–	3	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Plantago maritima</i>	–	–	2	1	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Juncus gerardii</i>	–	–	1	3	–	4	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Phragmites australis</i>	–	–	–	1	–	1	4	5	4	5	4	4	1	4	4	4	1	+	3	1
<i>Glaux maritimus</i>	–	–	–	2	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stellaria humifusa</i>	–	–	–	–	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	–	–	–	–	–	–	2	–	1	1	+	–	–	–	–	–	2	1	1	–
<i>Cenolophium denudatum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anthriscus sylvestris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	+	–	–	–	3	3	–	–
<i>Hippuris tetraphylla</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Puccinellia capillaris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Carex vulpina</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Solidago virga-aurea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Phalaroides arundinacea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1

Примечания. Местоположения пробных площадей: № 1-6 – ежедневно заливаемый приливом марш низкого уровня в воронке эстуария реки; № 8, 10, 12, 14, 16, 20 – устьевая осушка в пределах низкого уровня; № 7, 9, 11, 13, 15 – область марша среднего уровня в 20-30 м от уреза воды; № 16, 18, 20 – узкая область устьевой осушки вершины эстуария; № 17, 18, 19 – экотонная зона от высоких маршей к лесу.

\* Сокращенно приведены названия сообществ: *Ch. s. + Vac. v.* – *Chamaepericlymenum suecicum* + *Vaccinium vitis-idaea*; *Ph. ar. + Ph. au\** – *Phalaroides arundinaceus* + *Phragmites australis*.

Морфометрические параметры доминирующих видов растений на маршах устья р. Тапшеньги

Экотоп	S на полной воде, ‰	Время заливания	Вид	Число экз./м <sup>2</sup>	Высота стебля, см	Диаметр стебля, см	Длина листовой пластинки, см
Зона постоянного осолонения							
Илистая осушка марша низкого уровня в воронке эстуария	19.0	1.5-2.0 ч	<i>Bolboschoenus maritimus</i>	28.0	40.3±0.36	0.5±0.07	–
			<i>Juncus atrofuscus</i>	23.0	9.0±0.56	–	–
			<i>Phragmites australis</i>	11.0	16.5±0.39	0.55± 0.07	6.8±0.20
Торфянисто-илистая осушка марша низкого уровня в устье реки	17.0	30 мин.	<i>Phragmites australis</i>	46.0	156.8±0.47	1.2±0.05	11.7±0.17
			<i>Bolboschoenus maritimus</i>	7.0	48.3±0.72	0.5±0.06	–
Зона периодического осолонения							
Илистая устьевая осушка низкого уровня вдоль уреза воды в малую воду	14.0	1 ч	<i>Phragmites australis</i>	21.0	48.5±0.85	0.62±0.07	11.5±0.25
Торфянисто-илистая осушка, заливаемая приливом на склоне берега устья реки, в 10 м выше уреза воды в малую воду	14.0	30 мин.	<i>Phragmites australis</i>	51.0	155.5±0.67	1,2±0.07	15.5±0.29
Торфяные отложения марша среднего уровня в 50 м выше уреза воды*	–	–	<i>Phragmites australis</i>	61.0	183.8±0.47	1.3±0.07	18.8±0.17
			<i>Juncus atrofuscus</i>	14.8	7.0±0.58	–	–
						0.5	

\* Экотоп находится в зоне влияния сизигийных приливов; S – соленость.

**Изменение морфометрических показателей доминирующих видов.** В пределах маршей выявлены изменения морфометрических параметров для доминирующих видов сообществ, произрастающих в разных экотопах, при различном влиянии приливных вод (табл. 3).

Наиболее вариабельными морфометрическими признаками в исследованных фитоценозах характеризуется *Phragmites australis*.

Разница в морфометрических показателях и числе экземпляров тростника во многом определяется соленостью воды (табл. 3) и другими экологическими факторами, в частности, ветровым и волновым воздействиями, типом почвогрунтов. На побережье мелководной губы Нименьга Онежского залива, защищенной островами с севера, штормовое воздействие ослабевает, что способ-

ствует развитию мощных зарослей тростника, образующего специфические сообщества на первичном марше. Параметры растений тростника слабо отличаются на маршах среднего уровня (высота стебля – 1.6-1.8 м) и довольно заметно варьируют на илистых осушках в зоне ежедневного заливания приливом (период заливания более 1 ч). Так, высота стебля тростника возрастает от воронки морского края эстуария к его вершине вверх по водотоку (соответственно от 0.5 м в мористой части осушки до 1.6 м – в вершине эстуария), что отражается в виде прямой линейной связи при высокой величине аппроксимации (рис. 5). С увеличением высоты стебля возрастают и его длина, и диаметр. Изменение параметров растений тростника достоверно зависит от солености воды (значение коэффициента корреляции R = 0.92 – для высоты стебля, R = 0.96 – для диаметра стебля и длины листовой пластинки) (рис. 5). Число экземпляров тростника, отражающее обилие вида в сообществе, изменяется в разных экотопах: в воронке эстуария оно составляет 11 экз./м<sup>2</sup>, в зоне сизигийных приливов, на торфяных отложения марша среднего уровня – 61 экз./м<sup>2</sup>.

Согласно полученным данным (табл. 3), максимальное число экземпляров и наибольшая высота стебля на илистых осушках в зоне ежедневного заливания приливом наблюдается при диапазоне солености воды от 1 до 8‰. Видимо, высокая соленость (более 10‰) постоянно поступающей морской воды с каждым приливом угнетает вид, что также способствует развитию низ-

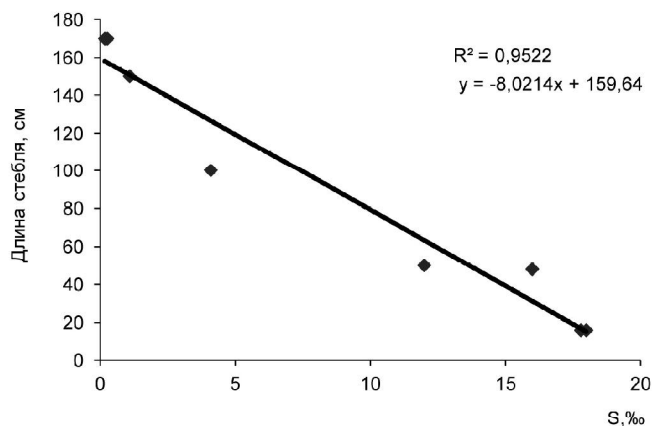


Рис. 5. Изменчивость высоты стебля *Phragmites australis* в зависимости от величины солености (S, ‰).

Таблица 4

**Распределение видов растений  
в зависимости от зон осолонения вод эстуария Тапшеньги**

Вид	Зона постоянного осолонения	Зона периодического осолонения	Зона эпизодического осолонения
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	+		
<i>Eleocharis uniglumis</i>	+	–	–
<i>Glaux maritima</i>	+	–	–
<i>Plantago maritima</i>	+	–	–
<i>Stellaria humifusa</i>	+	–	–
<i>Triglochin maritima</i>	+	–	–
<i>Juncus atrofuscus</i>	+	+	–
<i>Hippuris tetraphylla</i>	–	+	–
<i>Cenolophium denudatum</i>	–	+	–
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	–	+	–
<i>Puccinellia capillaris</i>	–	+	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	+
<i>Anthriscus sylvestris</i>	–	+	+
<i>Carex vulpina</i>	–	–	+
<i>Phalaroides arundinaceus</i>	–	–	+
<i>Solidago virga-aurea</i>	–	–	+
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	–	–	+
<i>Phragmites australis</i>	+	+	+

корослой формы *Phragmites australis*, произрастающего в воронке эстуария (средняя высота стебля 16.5±0.39 см). Незначительное обилие и, соответственно, небольшое число экземпляров на верхнем участке эпизодического проникновения соленых вод определяется недостатком подходящих для развития ценопопуляций вида местобитаний (узкие полосы прирусловых осушек в пределах лесного биоценоза). На тот факт, что соленость является, по-видимому, основной причиной образования низкорослой экологической формы вида, указывает произрастание растений *Phragmites australis* с близкими морфометрическими параметрами (высота стебля 25-40 см) в небольших лужицах в пределах первичного марша, где соленость воды достигает 10‰, а ветровое воздействие ослаблено.

Длина стебля *Juncus atrofuscus*, растущего на илистых осушках марша низкого уровня в воронке эстуария, составляет 9.0±0.56 см и немного превышает средний показатель растений этого вида из сообществ асс. *Phragmitetum australis alopecurosum arundinaceae* – 7.0± 0.58 см. Сказывается влияние затенения и конкуренции с тростником, что также отражается на числе экземпляров растений (табл. 3). Экоотопы, которые занимают *Bolboschoenus maritimus* и *Juncus atrofuscus*, ежедневно заливаются водами приливов приблизительно одинаковой солености (около 18‰), что слабо сказывается на изменении морфометрических параметров.

Пространственное распределение видов растений разных экологических групп по отношению к солености отражается на составе и структуре растительных сообществ (табл. 4).

В зоне I (постоянного осолонения в нижнем участке устья, где происходят колебания солености воды в зависимости от уровня прилива) доминируют облигатные галофиты *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Glaux maritima*, *Juncus atrofuscus*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritima*. Для зоны II (периодического осолонения) кроме перечисленных облигатных галофитов характерны преимущественно факультативные галофиты, растущие там с незначительным обилием: *Alopecurus arundinaceus*, *Cenolophium denudatum* и толерантный к солености вид *Anthriscus sylvestris*. В зоне III (эпизодического осолонения) воздействию вод прилива подвергаются толерантные к солености виды *Chamaepericlymenum suecicum*, *Vaccinium vitis-idea*, *Phalaroides arundinaceus*, *Solidago virga-aurea*, *Carex vul-*

*pina*. Доминант маршевых фитоценозов – *Phragmites australis* – с разным обилием встречается во всех трех зонах, что указывает на эвритопность этого толерантного к солености вида. Однако, как показывают измерения биометрических параметров и значения обилия вида, его эколого-ценотический оптимум в устье р. Тапшеньги на торфяных маршевых осушках в пределах маршей среднего уровня находится в пределах солености от 1 до 16‰; на илистых осушках низкого уровня – от 1 до 10‰. Сходное распределение видов приморской флоры по экологическим группам также находит отражение и в других водотоках побережья Белого моря, где нами проводились исследования: Кянда, Кереть, Куя, реки, впадающие в залив Сухое Море (Мосеев, 2016).

**Заключение**

Установлено, что осолонение приустьевой части р. Тапшеньги при средней величине прилива прослеживается на 2 км от ее устьевых створа. Величина солености в полную воду приливного цикла изменяется от 19‰ в воронке эстуария до 0.2‰ (речная вода) в верхнем створе устьевой зоны. В зоне периодического осолонения в фазу малой воды величина S (‰) понижается до 0.07‰, в фазу полной воды поднимается до 15.6‰.

Основную территорию водосборной площади устья р. Тапшеньги занимают сообщества формации *Phragmiteta australis*. Фитоценозы формации распространяются преимущественно в пределах зоны периодического осолонения. Формированию таких фитоценозов способствует комплексное воздействие ряда экологических факторов, характерных для маршей низкого и сред-



него уровня – заливание солеными водами морских приливов, наличие торфяных и торфяно-илистых почвогрунтов и донных отложений, защита от сильного ветрового и волноприбойного воздействия.

Биометрические параметры толерантного вида *Phragmites australis* сильно изменяются в сторону увеличения на илистых осушках маршей низкого уровня устья р. Тапшеньги, где зависят от солености воды. На входе устья Тапшеньги в губу Нименьга, в пределах зоны постоянного осолонения, при долговременном заливании приливом (более 2 ч) тростник образует низкорослую форму с высотой стебля  $16.5 \pm 0.39$  см. В вершине эстуария, в зоне периодического осолонения, где влияние соленых вод ослабевает, высота стебля тростника возрастает до  $155.5 \pm 0.67$  см.

Выше илистых осушек на торфяных субстратах маршей среднего уровня биометрические параметры тростника изменяются слабо (высота стебля – 170-180 см), но обилие вида уменьшается с продвижением вверх по водотоку к вершине эстуария. Таким образом, соленые воды приливов оказывают влияние на структуру сообществ ассоциации *Phragmitetum australis alopecurosum arundinacae*. На биометрические параметры растений галофитов *Juncus atrofuscus* и *Bolboschoenus maritimus* соленые воды приливов не оказывают существенного влияния.

При смене зон осолонения в эстуарных водах устья р. Тапшеньги изменяется видовой состав растений разных экологических групп. Так, облигатные галофиты больше склонны к произрастанию в зоне постоянно соленых вод морского края эстуария. Факультативные галофиты больше тяготеют к зоне с периодическим осолонением. Такие особенности распределения видов разных экологических групп отражаются на структуре растительных сообществ эстуария Тапшеньги.

#### ЛИТЕРАТУРА

Александрова, В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах / В. Д. Александрова. – Ленинград : Наука, 1969. – 268 с.

Бабина, Н. В. Галофитная растительность западного побережья Белого моря / Н. В. Бабина // Растительность России. – 2002. – № 3. – С. 3–21.

Василевич, В. И. Очерки теоретической фитоценологии / В. И. Василевич. – Ленинград : Наука, 1983. – 284 с.

Государственный водный реестр [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://textual.ru/gvr/index/> (дата обращения: 30.01.2015).

Дьяченко, Т. Н. Биологические и экологические особенности тростника южного (*Phragmites australis*) в аспекте оптимального использования его ресурсов / Т. Н. Дьяченко // Гидробиологический журнал. – 2011. – Т. 47, № 4. – С. 23–33.

Ивантер, Э. В. Введение в количественную биологию : учебное пособие / Э. В. Ивантер, В. В. Коросов. – Петрозаводск, 2003. – 304 с.

Коросов, В. В. Компьютерная обработка биологических данных : методическое пособие / В. В. Коросов, В. В. Горбач. – Петрозаводск : Издательство ПетрГУ, 2007. – 75 с.

Леонтьев, О. К. Геоморфология морских берегов / О. К. Леонтьев, Л. Г. Никифоров, Г. А. Сафьянов. – Москва : Издательство МГУ, 1975. – 336 с.

Лесков, А. И. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря / А. И. Лесков // Ботанический журнал. – 1936. – Т. 21, № 1. – С. 96–116.

Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соловец. – Москва, 2001. – 264 с.

Мискевич, И. В. Гидрохимия приливных устьев рек: методы расчетов и прогнозирования / И. В. Мискевич, Г. К. Боголицын. – Архангельск : Издательство Архангельского государственного технического университета, 2001. – 126 с.

Мискевич, И. В. Гидрохимия устьевой области Онеги / И. В. Мискевич // Водные ресурсы. – 1988. – № 4. – С. 74–81.

Михайлов, В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое настоящее и будущее / В. Н. Михайлов. – Москва : Геос, 1997. – 413 с.

Мосеев, Д. С. Пространственная структура растительных сообществ побережья юго-востока Онежского залива на примере эстуария реки Кянда / Д. С. Мосеев // Труды Архангельского центра РГО. – 2016. – Вып. 4. – С. 302–309.

Мосеев, Д. С. Растительный покров солончатых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря / Д. С. Мосеев, Л. А. Сергиенко // Ученые записки ПетрГУ, Серия: Биологические науки. – 2016. – № 2 (155). – С. 25–37.

Нешатаева, В. Ю. Растительность полуострова Камчатка / В. Ю. Нешатаева. – Москва : КМК, 2009. – 537 с.

Разумовский, С. М. Закономерности динамики биоценозов / С. М. Разумовский. – Москва : Наука, 1981. – 232 с.

Разумовский, С. М. О ценотипах высших растений и степени связи вида с растительным сообществом / С. М. Разумовский // Вестник ВООП. – 1997. – № 3. – С. 1–6.

Раменский, Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. – Москва : Сельхозгиз, 1938. – 620 с.

Раменский, Л. Г. Проективный учет и описание растительности / Л. Г. Раменский. – Москва : Сельхозгиз, 1929. – 55 с.

Сафьянов, Г. А. Эстуарии / Г. А. Сафьянов. – Москва : Мысль, 1987. – 189 с.

Сергиенко, Л. А. Приморская растительность правобережья реки Сума, Поморский берег Онежской губы Белого моря / Л. А. Сергиенко // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. – Петрозаводск, 2006 а. – С. 193–195.

Сергиенко, Л. А. Эколого-ценотические особенности распределения растительности приморских маршей Поморского берега Онежской губы Белого моря / Л. А. Сергиенко // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. – Петрозаводск, 2006 б. – С. 188–190.

Соколов, И. А. Флористические находки на побережье Онежского залива Белого моря / И. А. Соколов, В. Б. Голуб // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1998. – Т. 103, вып. 2. – С. 65–66.

Barbour, M. G. Is any on Angiosperm an obligate halophyte? / M. G. Barbour. – Amer. Mid. Nat. – 1970. – Vol. 84 (1). – P. 103–120.

Becking R. The Zurich-Montpellier school of phytosociology / R. Becking // Bot. Rev. – 1957. – Vol. 23. N 7. – P. 411–488.

The Plant List [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http: www.theplantlist.org/](http://www.theplantlist.org/) (дата обращения 31.01.2016).

**THE VEGETATION OF MARSHES IN THE ESTUARIN AREA OF THE RIVER TAPSHENGA, ONEGA BAY, THE WHITE SEA**

**D.S. Moseev<sup>1</sup>, L.A. Sergienko<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow

<sup>2</sup> Petrozavodsk state University, Department of botany and plant physiology, Petrozavodsk

*Summary.* The paper first presents the results of studies of the floristic composition and structure of sea shore plant communities in the tidal estuary of the river Tapshenga, south coast of the Onega Bay of the White Sea, which are under constant influence of the salt water tides. Such phytocoenoses are formed on low alluvial banks called marches. Coastal phytocoenoses covering marches contribute to the formation of the relief of the banks.

Classification of coastal plant communities is given in accordance with the ecological-dominant approach. The studies have shown that the largest area on the marshes is covered by community with the dominance of *Phragmites australis*. Such communities are formed on the shores of estuaries protected from wind waves under the influence of water tides, surges and spring floods. *Phragmites* communities contribute to alignment of the coastline of the estuary.

The features of the influence of salinity on the growth and development of *Phragmites australis* on the foreshores daily poured by the water have been studied. The river estuarine area was separated into several zones according to the degree of salinization: 1) permanent salinization, 2) periodic salinization and 3) episodic salinization. The phytocoenoses with a dominance of halophytic plants preferred the zone of permanent salinization. The communities with a dominance of tolerant to salinity species preferred the zones of periodic and episodic salinization. The species composition and structure of coastal plant communities was also strongly influenced by geomorphology of the shores and mechanical composition of the soil.

*Key words:* halophytes, marsh, tidal mouth, salinity, river Tapshenga, coastal phytocoenoses