

Смена растительности естественных сообществ поймы в среднем течении р. Оки при различном антропогенном прессе

The change in vegetation of the floodplain's natural communities in the course of the middle Oka under different anthropogenic pressure

Егорова В. Н.

Egorova V. N.

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия. E-mail: egorova1935@mail.ru
Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia*

Реферат. В статье рассматривается многолетнее влияние комплекса антропогенного давления на пойменные сообщества средней Оки. Установлено, что в результате длительного внесения высоких доз минеральных удобрений на фоне смены экологических условий пойменного ландшафта, в связи с нарушением режимов поемности и аллювиальности, происходит кардинальная смена структуры растительных сообществ по всем анализируемым параметрам.

Ключевые слова. Антропогенный пресс, пойма, смена растительности, сообщества, средняя Ока.

Summary. This article examines the long-term influence of the anthropogenic pressure complex on the floodplain communities of the Middle Oka. It has been established that as a result of prolonged application of high doses of mineral fertilizers during the change in the eco-topic conditions of the floodplain landscape, in connection with the interruption of the regimes within the floodplain and alluviality, a pivotal change occurs in the structure of the plant communities under all analysed parameters.

Key words. Anthropogenic press, change in vegetation, communities, floodplain, middle Oka.

Пойменный ландшафт, представляющий Дединовское расширение средней Оки, составляет около 22 тыс. га, ширина профиля около 15 км. В пределах пойменной экосистемы хорошо выражены структурные элементы – прирусловый вал, прирусовая часть поймы, переходная от прирусловой к центральной, центральная (верхний, средний и нижний уровни), притеррасная часть поймы.

В начале XX в., в условиях естественного функционирования пойменной экосистемы, режимы поёмности и аллювиальности в каждой части поймы в пределах экологического профиля существенно отличались по длительности стояния, скорости движения, высоте полых вод, характеру отложения наилка. Это обуславливало специфику природных условий в каждой части поймы. В этот период и до 1940–1960 гг. в притеррасной и в центральной части поймы нижнего уровня продолжительность затопления паводковыми водами колебалась от 26 до 36 дней. В центральной части среднего и верхнего уровней – до 15–17 дней, в переходной от прирусловой к центральной части поймы до 7–12 дней, на прирусловом валу – до 3–5 дней. По годам продолжительность затопления поймы подвержено значительным колебаниям. В годы наиболее длительного и высокого стояния полых вод в период половодья грунтовые воды смыкались с паводковыми водами по всему профилю поймы (Егорова, 2013).

От длительности стояния паводковых вод зависела глубина залегания грунтовых вод и их колебание по глубине залегания в течение вегетационного периода в отдельных частях поймы. Наиболее глубокое залегание грунтовых вод было отмечено в прирусловой части поймы (до 3–4 м). В центральной части поймы нижнего уровня грунтовые воды фиксировались на глубине одного метра, а в притеррасной части поймы (влажное притеррасье) – до 0,5 м. В связи с различным залеганием грунтовых вод в каждой части поймы существенно отличалось их влияние на увлажнение корнеобитаемого слоя.

На прирусловой и переходной от прирусловой к центральной частям поймы влияние грунтовых вод на увлажнение корнеобитаемого слоя осуществлялось только в первоначальный период развития растений и, преимущественно, для глубоко укореняющихся видов. В центральной и, особенно в притеррасной части поймы, влияние грунтовых вод на увлажнение корнеобитаемого слоя было достаточно стабильным в течение всего вегетационного периода. Благодаря этому в этих частях поймы почвы отличались устойчивой высокой влажностью и благоприятным водным режимом для луговой растительности. При снижении уровня грунтовых вод до 120–130 см влияние их на водный режим для растительности уменьшается до 70 % (Егорова, 2013).

Отложения в большом количестве органических и глинистых минеральных элементов в период разлива в виде наилка производили поразительное омолаживающее действие на почвенные процессы в каждой части поймы. Количество аллювиальных наносов, их механический состав, содержание гумуса и питательных элементов в них зависит от продолжительности затопления, скорости паводковых вод, их мутности в каждой части пойменного расширения (Флеров, 1910; Еленевский, 1936; Кононов, 1973; Кононов, Пановская, 1973;). В ненарушенном состоянии режимы поемности и аллювиальности, характерные для целостного пойменного ландшафта, обеспечивали специфичность и контрастность формирования почв, гидрологических режимов и экотопических условий в каждой части поймы. В этой связи флора и растительность в каждой части поймы характеризовались индивидуальным (самобытным) видовым составом и структурой. Методика исследования описана в наших других публикациях (Егорова, 2013 и др.).

Во второй половине XX столетия пойменный ландшафт испытывал антропогенный пресс, который постоянно усиливался, начиная с 1960–1970-х гг. и по настоящее время. Увеличивались вносимые дозы минеральных удобрений, как при сенокосении, так и при пастбищном использовании растительности от N_{60-90} (PK) $_{30-60}$ до $N_{120-300}$ (PK) $_{90-180}$. К середине XX в. были осушены притеррасные болота. К настоящему времени более 50 % площади пойменного ландшафта распаханно. Распаханные участки находятся на всех частях поймы, кроме притеррасной части поймы.

В результате масштабного осушения болот к середине двадцатого столетия, зарегулирования полых вод (особенно в последние 20–30 лет) произошло существенное изменение режимов поемности и аллювиальности поймы. В притеррасной и центральной части поймы нижнего уровня максимальное стояние полых вод сократилось до 12–5 дней. Переходная от прирусловой к центральной часть поймы и центральная часть среднего и верхнего уровней заливаются полыми водами не чаще 4–5 раз за 10 лет, а максимальное стояние полых вод здесь не превышает 5–7 дней. Полые воды достигают прирусловой части поймы не чаще 1–2-х раз за 10 лет и держатся там не более 2–3 дней. Нарушение режима поемности существенно изменило уровень и динамику у грунтовых вод в течение вегетационного периода и, в связи с этим, режим увлажнения корнеобитаемого слоя почвы в период развития растений. Изменение режима аллювиальности существенно сказалось на химическом составе и количестве отлагаемого наилка, формировании гумусового горизонта почвы и его омоложении. В результате комплексного антропогенного давления на функционирование пойменного ландшафта и сообществ за длительный период наблюдений зафиксированы смена растительности и изменение структуры растительных сообществ в различных частях поймы (табл.).

В переходной от прирусловой к центральной части поймы при длительном внесении минеральных удобрений и двукратном сенокосении в структуре сообществ сократилось число доминантов в 2 раза, содоминантов – 4 раза, сопутствующих видов – 2 раза, общее число видов на площадке 100 м² – в 2,3 раза. В ходе антропогенных сукцессий прослеживается четкая тенденция смены, характерной для пойменных сообществ, полидоминантности к монодоминантности. Увеличивается роль отдельных видов доминантов в формировании растительности. В исходном состоянии в структуре сообществ весовое обилие 6 видов доминантов составляло 42,5 %, в результате длительного внесения минеральных удобрений на фоне смены экотопических условий весовое обилие только 3 видов доминантов составляло 45,1 % от общего весового обилия на 1 м². В этих условиях также существенно снизилась роль содоминантов в формировании растительности. Роль сопутствующих видов, при снижении их общей численности, в формировании растительности несколько увеличилась, что обусловлено повышением жизненного состояния особей видов при внесении минеральных удобрений (табл.).

Таблица

Динамика структуры растительных сообществ пойменной экосистемы р. Оки в зависимости от интенсивности антропогенного пресса

| Варианты | Переходная часть поймы | | | Центральная часть поймы | | |
|--|-----------------------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------------------|--------------------------|-----------------------|
| | Число видов (100/м ²) | Вес (г/м ²) | Относительная доля, % | Число видов (100/ м ²) | Вес (г/ м ²) | Относительная доля, % |
| Исходное состояние (1940–1960 гг.) | | | | | | |
| Доминанты | 6 | 135,4 | 42,5 | 6 | 239,9 | 49,2 |
| Содоминанты | 8 | 82,9 | 28,3 | 7 | 77 | 17,5 |
| Сопутствующие виды | 29 | 73,1 | 19,2 | 21 | 175,3 | 33,2 |
| Общее число видов | 43 | 291,4 | 100 | 34 | 492,2 | 100 |
| Внесение минеральных удобрений (25–30 лет), сенокосное использование | | | | | | |
| Доминанты | 3 | 206,4 | 45,1 | 3 | 391 | 77,2 |
| Содоминанты | 2 | 80,1 | 18,3 | 3 | 86,2 | 16,7 |
| Сопутствующие виды | 14 | 167,4 | 36,6 | 14 | 31,1 | 6,1 |
| Общее число видов | 19 | 453,9 | 100 | 20 | 508,3 | 100 |
| Внесение минеральных удобрений (25–30 лет), пастбищное использование | | | | | | |
| Доминанты | 3 | 196,4 | 76,6 | 4 | 344,8 | 69,3 |
| Содоминанты | 2 | 30,8 | 12,1 | 4 | 127,2 | 25,2 |
| Сопутствующие виды | 8 | 29,2 | 11,3 | 16 | 27,3 | 5,5 |
| Общее число видов | 13 | 256,4 | 100 | 24 | 499,3 | 100 |

Примеч.: в период наблюдений геоботанические описания проводили один раз в 3–4 года: при сенокосном использовании растительности перед первым скашиванием, на пастбище – перед вторым сроком выпаса (конец июня – начало июля). Обилие видов характеризовали по проективному покрытию и весу. В таблице приведены средние данные по весовому обилию по вариантам и годам проведения геоботанических описаний.

В исходном состоянии в переходной части поймы в группу доминантов входили *Agrostis gigantea* Roth., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca pratensis* Huds., *Lathyrus pratensis* L., *Trifolium pratense* L., *Cirsium arvense* L. (Scop.). В ходе антропогенных сукцессий только *Bromopsis inermis* (кострец безостый) сохранил фитоценотическое положение, увеличив весовое обилие в структуре растительности сообществ до 46,1 % от всей биомассы на 1 м². Два других вида, вошедших в группу доминантов, в этих условиях увеличили роль в формировании растительности сообществ и перешли в группу доминантов из группы содоминантов (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) и сопутствующих видов (*Alopecurus pratensis* L.).

В центральной части поймы динамика структуры сообществ в условиях интенсивного и комплексного антропогенного пресса характеризуется теми же тенденциями, что и на переходной части поймы. Различия заключаются только в некотором изменении количественных характеристик параметров, используемых для анализа смены растительности (табл.). Особенности смены растительности в центральной части поймы по сравнению с переходной частью поймы обусловлены более стабильным состоянием грунтовых вод и влажности корнеобитаемого слоя в течение вегетационного периода.

Материалы, полученные нами по изучению онтогенеза и структуре ценопопуляций (ЦП) злаков в пойменных сообществах при различной антропогенной нагрузке, дают основание рассмотреть биоморфологические свойства и признаки особей видов как механизмы смены растительности в ходе антропогенных сукцессий. При длительном внесении высоких доз минеральных удобрений в сообществах на обеих частях поймы значительно увеличилась роль костра безостого, характеризующегося длиннокорневищной жизненной (ЖФ) и преимущественно вегетативным способом размножения. В удобряемых сообществах уже в первые годы после внесения удобрений повышается жизненное состояние особей костра безостого, в результате увеличивается не только его весовое обилие в структуре

сообществ, но и эффективность вегетативного размножения, так как эффективность размножения вида зависит от мощности и разветвленности размножающихся особей, особенно особей генеративного периода. При высокой жизненности особей и, соответственно ЦП, костреца безостого в их структуре достаточно полно (коррелятивно) отрегулированы механизмы размножения, темпы развития и отмирания особей, численности и структуры возрастных спектров ЦП. В удобряемых сообществах возрастные спектры ЦП костреца безостого характеризуются полнотенностью, сходством структуры, численности, стабильным функционированием в ряду сообществ (Егорова, 1976, 1982). Однако следует заметить, что роль видов в организации и смене структуры сообществ прямолинейно не связана только с их ЖФ и способом размножения. В длительно удобряемых сообществах, по нашим данным, многие виды, характеризующиеся длиннокорневищной ЖФ и преимущественным вегетативным или вегетативно-семенным способами размножения, выпали или сократили численность ЦП до критического состояния. В значительной степени это бывает обусловлено конкурентными отношениями совместно произрастающих видов (Егорова, 2013).

При длительном антропогенном влиянии в структуре удобряемых сообществ существенно увеличилось обилие лисохвоста лугового, что позволило данному виду войти в группу доминантов. В исходном состоянии лисохвост луговой входил в группу сопутствующих видов. Лисохвост луговой характеризуется рыхлокустовой ЖФ, размножается семенным путем. По нашим данным, фитоценотическая роль данного вида в формировании растительности сообществ, испытывающих интенсивное антропогенное давление, обусловлено такими свойствами особей как раннее созревание семян и быстрое их осыпание после созревания. В структуре соцветий семена лисохвоста созревают не одновременно по их длине. В период, когда семена созревают и осыпаются в нижней части соцветий, в верхней части соцветий они еще не достигают полного созревания. При двукратном сенокосении начало осыпания семян лисохвоста лугового совпадает с первоначальными сроками первого сенокосения растительности и началом отрастания и формирования новых поколений побегов в структуре особей видов. В этом случае осыпавшиеся семена лисохвоста лугового и формирующиеся проростки оказываются в менее конкурентной среде, создаваемой совместно произрастающими видами, в том числе и видами доминантами, весовое обилие которых в этих сообществах достигает более 40,0 % от общей биомассы (табл.). Благодаря такому преимуществу при семенном размножении и формированию особей высокой жизненности при внесении высоких доз минеральных удобрений, лисохвост луговой значительно увеличил роль в формировании растительности в этих сообществах и занял доминирующее положение. В структуре сообществ в исходном состоянии этот вид входил в группу сопутствующих видов.

Другие виды, которые характеризуются рыхлокустовой ЖФ и семенным способом размножения, но с более поздними сроками созревания семян и менее успешным их осыпанием после созревания, в удобряемых сообществах сокращают численность ЦП, по сравнению с исходным состоянием. Одни из них в условиях интенсивного антропогенного пресса функционируют в группе содоминантов (единичные), другие в группе сопутствующих видов или выпадают из сообществ (Егорова, 2013; 2016).

При пастбищном использовании растительности на фоне интенсивного антропогенного давления смена растительности имеет определенную специфику, обусловленную сменой сенокосения на пастьбу животных по сравнению с исходным состоянием. Сокращение видового состава в структуре сообществ в результате смены сенокосения на пастьбу животных происходит независимо от других воздействующих факторов. Выпадают виды, которые плохо переносят многократное (4-5-ую пастьбу животных в течение вегетационного периода) отчуждение надземной части побегов в период наиболее интенсивного их формирования. В этом случае значительно сокращается число почек возобновления для формирования новых поколений побегов в зоне укороченных междоузлий. При многократной пастьбе животных (особенно загонной) существенно сокращаются потенциальные возможности для семенного размножения видов. На пастбище только единичные виды формируют генеративные побеги, развитие которых заканчивается фазой созревания семян. В этой связи сокращение видового состава в структуре сообществ в значительной степени происходит за счет видов, размножающихся семенным путем. Перегруппировка видового состава и его сокращение в структуре сообществ усиливается при длительном внесении минеральных удобрений. Особенно это проявляется в сообществах переходной

части поймы, когда в новой экологической ситуации наблюдается резкое снижение и колебание грунтовых вод в течение вегетационного периода в связи с зарегулированием полых вод и нарушением режима поемности. Все это приводит к нарушению и колебанию влажности корнеобитаемого слоя растений, особенно в годы с недостаточным количеством атмосферных осадков.

В переходной части поймы за период наблюдений (1960 – 2010 гг.) в удобряемых сообществах сменился видовой состав доминантов, число которых сократилось в 2 раза. Группу доминантов составили виды *Elytrigia repens*, *Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L. В сообществах переходной части поймы в исходном состоянии мятлик луговой и пырей ползучий входили в группу содоминантов, овсяница красная – в группу сопутствующих видов. В удобряемых сообществах при пастбищном использовании виды доминанты формировали большую часть (76,6 %) биомассы на единицу площади (табл.). Эти виды характеризуются длиннокорневищной и плотнокустовой- длиннокорневищной ЖФ с преимущественным вегетативным размножением. Материалы по онтогенетическому развитию данных видов в пойменных сообществах показали их высокую активность в формировании клонов, особенно при высокой жизнеспособности особей в условиях достаточного питания. Особи мятлика лугового и овсяницы красной не только семенного, но и вегетативного происхождения активно формируют клоны, поддерживая высокую численность ЦП в условиях интенсивного минерального питания и практически незначительной конкуренции со стороны сохранившихся видов в структуре сообществ. Весовое обилие сопутствующих видов составляет 11,3 % от общей биомассы на единицу площади сообществ. Виды *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, составляющие группу содоминантов в удобряемых сообществах, составляли в структуре сообществ 12,1 % от общей биомассы на единицу площади.

В центральной части поймы при пастбе животных в условиях комплексного антропогенного давления в ходе смены растительности сохраняются основные тенденции изменения и сокращения видового состава, структуры и роли компонентов сообществ, характера формирования растительности и механизмов смены структуры сообществ. Различия по анализируемым параметрам структуры сообществ заключаются в количественных характеристиках (табл.). В пойменных сообществах центральной части это обусловлено более стабильным состоянием грунтовых вод и увлажнением корнеобитаемого слоя почвы по сравнению с переходной частью поймы. Эти различия в наибольшей степени выражены в годы с недостаточным количеством атмосферных осадков.

Анализ смены растительности пойменных сообществ в различных частях поймы при интенсивном антропогенном прессе показывает, что во всех сообществах основными механизмами являются способность видов реализовать те или иные биоморфологические свойства, признаки, способы размножения особей видов, присущие им и сформированные в ходе эволюционного развития. Эти материалы дают основание считать, что уровень и способность видов в конкретных биоценозах реализовать те или иные свойства и, благодаря этому достигать определенного фитоценотического положения в ряду сообществ, по сравнению с другими видами, можно использовать для прогнозирования смены структуры сообществ в ряду условий. В литературе есть информация об использовании экологического состава травостоя для прогнозирования динамики луговых сообществ (Шепелева, 1996).

Известно, что для естественных пойменных сообществ в ненарушенном состоянии присущи полидоминантность и сменодоминантность. Пойменные сообщества средней Оки до середины двадцатого века также стабильно характеризовались этими структурными свойствами, как было выше показано при анализе сообществ в исходном состоянии. Группу доминантов и содоминантов составляли виды, характеризующиеся всеми способами размножения и многими ЖФ, характерными для видов флоры пойменной экосистемы. По нашим данным, фитоценотическая обстановка ненарушенных естественных сообществ организована так, что ни один вид не достигал преимущественного фитоценотического положения и не оказывал максимального конкурентного воздействия на совместно произрастающие виды. В таких условиях многие виды могли на том или ином уровне реализовать присущие им свойства и стабильно функционировать в сообществах даже при невысокой численности ЦП. Такая организация естественных пойменных сообществ обуславливала стабильное сохранение в их структуре полидоминантности и сменодоминантности.

ЛИТЕРАТУРА

- Егорова В. Н.** Большой жизненный цикл костра безостого на пойменных лугах реки Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976. – Т. 81. – Вып. 3. – С. 90–99.
- Егорова В. Н.** Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* (Poaceae) в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн., 1982. – Т. 67. – № 1. – С. 71–80.
- Егорова В. Н.** Пойменные луга Средней Оки: мониторинг, проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия и генофонда. – М.: Европейские полиграфические системы, 2013. – 412 с.
- Егорова В. Н.** Биоморфологические свойства и функционирование ценопопуляций *Alopecurus pratensis* L. в пойменных сообществах средней Оки // Научный журнал «Рухіс», 2016. – № 1 (1). – С. 29–37.
- Еленевский Р. А.** Пойма р. Оки в пределах Московской области // Учен. зап. Горьковского ун-та, 1936. – Вып. 5. – С. 135–176.
- Кононов М. С.** Режим влажности пойменных почв окских лугов // Почвоведение, 1973. – № 10. – С. 66–79.
- Кононов М. С., Пановская М. З.** Состав аллювиальных наносов и почв Дединовского расширения Окской поймы // Почвоведение, 1973. – № 11. – С. 18–26.
- Флеров А. Ф.** Окская флора // Тр. С.-Петерб. бот. сада, 1910. – Т. 27. – Вып. 3. – С. 733–788.
- Шепелева Л. Ф.** Структурно-функциональная организация луговых фитоценозов поймы // Биологические ресурсы поймы Средней Оби: динамика и прогноз. – Томск, 1996. – С. 75–109.