

Экологические группы сосудистых растений в эстуариях рек Белого моря

Ecological groups of vascular plants in the estuaries of the White Sea rivers

Моисеев Д. С.¹, Сергиенко Л. А.², Махнович Н. М.¹

Moseev D. S.¹, Sergienko L. A.², Makhnovich N. M.¹

¹ Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, г. Москва, Россия. E-mail: viking029@yandex.ru; nmakhnovich@yandex.ru

¹ Shirshov Institute of oceanology RAS, Moscow, Russia

² Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий, г. Петрозаводск, Россия.

E-mail: saltmarsh@mail.ru

² Petrozavodsk State University, Institute of Biology, Ecology of Agricultural Technologies, Petrozavodsk, Russia

Реферат. В статье представлены результаты исследований основных экологических групп сосудистых растений побережья Белого моря: облигатные, факультативные галофиты и толерантные к засолению виды. Соотношение видов, входящих в эти группы приморских растений, слабо изменяется в разных районах Белого моря. Центральное ядро приморской флоры моря составляют облигатные и факультативные галофиты, для которых условия произрастания на засоленных морских побережьях оптимальны. Исследования растительности, проведенные в разных эстуариях рек Белого моря, ежедневно покрываемых приливом осушек, показали, что облигатные галофиты тяготеют к произрастанию в зоне I – постоянного осолонения, где в межень на малую воду соленость воды не понижается ниже 1 ‰. Встречаемость облигатных галофитов уменьшается в зоне II – периодического осолонения, где оптимальные условия произрастания складываются для факультативных галофитов. Толерантные виды илистых осушек чаще встречаются в зоне III – эпизодического осолонения, куда соленые воды проникают только в сизигийные приливы и нагоны.

Ключевые слова. Белое море, зоны осолонения, приморские растения, экологические группы, эстуарии.

Summary. The article presents the results of studies on the main ecological groups of vascular plants of the White Sea coast: obligate, facultative halophytes and species tolerant to salinity. The ratio of species included in these groups of coastal plants varies slightly in different regions of the White Sea. The central core of the coastal flora of the sea is made up of obligate and facultative halophytes, for which the growing conditions on saline sea coasts are optimal. Studies carried out in different estuaries of the White Sea rivers for the vegetation of drylands covered daily by the tide showed that obligate halophytes tend to grow in zone I – which is characterized by constant salinization, where water salinity does not drop below 1 ‰ during low water periods. The occurrence of obligate halophytes decreases in zone II with periodic salinization, where growth conditions are optimal for facultative halophytes. Tolerant types growing on silty drylands are more common in zone III, characterized by episodic salinization, where saline waters penetrate only during syzygy tides and surges.

Key words. Coastal plant species, ecological groups, estuaries, salinization zones, White Sea.

Приморская растительность является важной частью целостной экосистемы Белого моря, на берегах которого развиваются устойчивые к засолению почвы и воды растения-галофиты, которые приурочены к аккумулятивным берегам – маршам¹ и пляжам (Сергиенко, 2008). Марши на Белом море, в основном, формируются в защищенных от волноприбойного воздействия эстуариях рек, пляжи формируются на открытых для волноприбойного воздействия участках побережий.

В период 2012–2020 гг. нами проведены исследования галофитной растительности и флоры от западного до восточного побережья Белого моря, в которые были включены следующие эстуарии рек: Керети (Кр), Тапшенги (Тп), Кянды (Кн), губы Сухое Море (СМ), Сёмжи (Сж), Чижи (Чж) (рис. 1).

¹ Марш – низкий аккумулятивный берег моря, образующийся путем выноса илистых и песчаных наносов под влиянием приливо-отливных явлений и нагонов, покрыт субэвральная галофитной растительностью (Леонтьев и др., 1975).

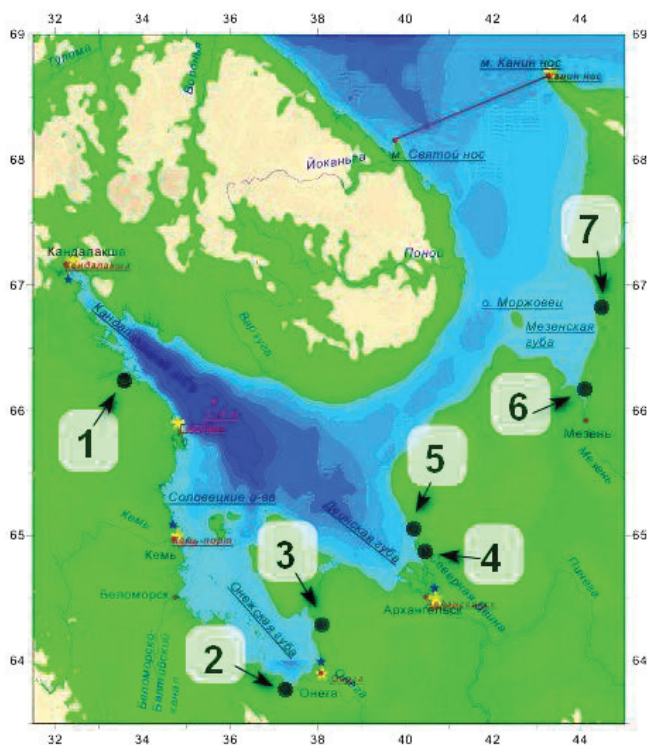


Рис. 1. Карта-схема расположения районов исследований приморской флоры на побережье Белого моря. Цифрами обозначены районы исследований: 1 – эстуарий р. Кереть побережья Кандалакшского залива Белого моря (Кр), 2 – эстуарий р. Тапшеньги побережья Онежского залива Белого моря (Тп), 3 – эстуарий р. Кянды побережья Онежского залива Белого моря (Кн), 4 – устьевые области рек залива Сухое Море юго-востока Двинского залива Белого моря (устье р. Большая Ница, дельты рек Мудьюга и Кадь) (СМ), 5 – эстуарий р. Куя (Куя), 6 – эстуарий р. Семжи побережья Мезенского залива Белого моря (Сж), 7 – эстуарий р. Чжи побережья Мезенского залива Белого моря (Чж).

capillaris (Lilj.) Jansen, *Salicornia pojarkovae* N. Semenova, *Stellaria humifusa* Rottb., *Triglochin maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees; **в соленых водоемах маршей** – *Hippuris tetraphylla* L. f.; **тяготеющие к илисто-песчаным субстратам нижней литорали и верхней сублиторали** – *Zostera marina* L., *Ruppia maritima* L.; **произрастающие на песчаных пляжах** – *Honckenya diffusa* (Hornem.) Á. Löve et D. Löve;

– факультативные галофиты, приуроченные к местообитаниям со средним засолением субстратов: **произрастающие на илистых субстратах солоноватых маршей вершин эстуариев** – *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus arundinaceus* Poir, *Angelica litoralis* (Wahlenb) Fr., *Carex recta* Bott., *Cenolophium denudatum* (Fisch. ex Hornem.) Tutin, *Crepis nigrescens* Pohle, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Hippuris lanceolata* Retz, *Juncus gerardii* Loisel, *Ligusticum scoticum* L., *Schoenoplectus tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla, *Sonchus humilis* N.I. Orlova, *Ranunculus hyperboreus* Rottb., *Triglochin palustre* L.; **произрастающие на песчаных и песчано-галечных пляжах** – *Armeria scabra* Willd., *Juncus arcticus* Willd., *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Lathyrus japonicus* Willd., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Tripleurospermum maritimum* (L.) W. D. J. Koch;

– толерантные виды – выносящие слабое и среднее засоление субстратов: **произрастающие преимущественно на солоноватых маршах** – *Allium schoenoprasum*, L. *Arctophila fulva* (Trin.) Andersson, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) P. Gaertn., B. Mey. et Schreb., *Callitriche hermaphroditica* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca rubra* L., *Parnassia palustris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Rumex aquaticus* L., *Tephrosia palustris* (L.) Rchb.; **в солоноватых водоемах маршей** – *Carex rariflora* (Wahlenb.) Sm., *Eleocharis*

О.В. Ребростой для побережья Карского моря (Ребростая, 1998) и М.Г. Барбуром в своих фундаментальных исследованиях (Barbour, 1970) приняты следующие экологические группы растений по отношению к засолению субстратов: 1) облигатные галофиты – произрастающие в условиях сильного засоления субстратов, 2) факультативные галофиты – приуроченные к местообитаниям со средним засолением субстратов, 3) толерантные виды – виды растений гликофитов с широкой экологической валентностью, выносящие слабое и среднее засоление субстратов, но преимущественно развивающиеся на незасоленных субстратах.

Эколого-географический анализ 69 видов приморских растений парциальных флор Белого моря ранее исследован нами в работе (Мосеев, Сергиенко, 2019). В настоящей работе мы приводим анализ экологических групп для 88 видов приморских сосудистых растений в парциальных флорах эстуариев Белого моря:

– облигатные галофиты: **произрастающие на илистых осушках соленых маршей у морской границы эстуариев на уровне ежедневного влияния приливов** – *Agrostis straminea* Hartm., *Atriplex nudicaulis* Boguslaw, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Calamagrostis deschampsoides* Trin., *Carex glareosa* Schkuhr ex Wahlenb., *C. mackenziei* V. I. Krecz., *C. salina* Wahlenb., *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Dupontia psilosantha* Rupr., *Glaux maritima* L., *Plantago maritima* L., *Plantago subpolaris* Andrejev, *Plantago schrenkii* C. Koch., *Potentilla egedii* Wormsk. ex Oeder, *Primula finmarchica* Jack, *Puccinellia coarctata* Fernald et Weath., *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr., *Puccinellia pulvinata* (Fr.) Krecz., *Puccinellia*

acicularis (L.) Roem. et Schult., *Myriophyllum sibiricum* Kom.; **пляжак** – *Festuca arenaria* Osbeck; **на илистых грунтах в солоноватых водах эстуариев** – *Potamogeton pectinatus* L.; **прирученные к краевым зонам между маршами и лесом или тундрой** – *Agrostis tenuis* Sibth., *Angelica archangelica* L., *Caltha palustris* L., *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. rariflora* (Wahlenb.) Sm., *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. et Graebn., *Comarum palustre* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Dianthus superbus* L., *Equisetum arvense* L., *Festuca ovina* L., *Geum rivale* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Juncus ambiguus* Guss., *Pedicularis palustris* L., *Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) J. Toman, *Phalaroides arundinaceus* (L.) Rauschert, *Polygonum bistorta* L., *Rumex acetosella* L., *Rhodiola rosea* L., *Tanacetum vulgare* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vicia cracca* L., *Veratrum lobelianum* Bernh.

К центральному «ядру» литорально-галофитного флороценотического комплекса приморской флоры Белого моря мы относим виды облигатных и факультативных галофитов, произрастающие на засоленных субстратах: а) песчаных и песчано-галечных аллювиев приморских баров и кос (псаммофитон); б) береговых валов; в) соленых и солоноватых маршей.

Большие количественные различия наблюдаются в видовом составе экологических групп из разных парциальных флор побережья, что объясняется отличительными особенностями экотопов по типу рельефа, степени засоления субстрата и солености воды, неодинаковой величиной прилива, а также различиями во флористическом составе растительных сообществ. Так, наибольшим богатством облигатных и факультативных галофитов в совокупности отличаются флоры Кянды (рис. 3а) и Керети (рис. 2а) западного побережья Белого моря (28 и 25 видов соответственно), что объясняется широкими илисто-глинистыми ватово-маршевыми осушками в губах Керетской и Кяндской и соленостью эстуарных вод более 20 ‰. На юго-востоке Двинского залива доля облигатных галофитов немного снижается – до 9 видов во флоре Куи, а количество толерантных видов возрастает до 17 в Сухом Море (рис. 4б), что можно объяснить снижением солености воды до 10–15 ‰ в северной акватории губы Сухое Море и 5–8 ‰ в южной под влиянием речного стока, а также низкой соленостью эстуарных вод (5–9 ‰) р. Куя (рис. 3а). Площади экотопов, подходящих для развития и произрастания галофитов в Сухом Море, значительно меньше, чем в Онежском заливе западной части Белого моря. Для береговой полосы островных территорий Сухого Моря в основном характерны песчаные пляжи и береговые валы, а обширные площади солоноватых маршей заняты сообществами с доминированием *Phragmites australis*, активно вытесняющим галофильные виды из оптимальных местообитаний. В настоящее время наиболее благоприятные условия для развития и произрастания галофитов здесь складываются лишь на п-ове Никольская Коса в северо-западной части Сухого Моря, где значительные площади занимают низкие соленые марши. Однако, по нашим данным, в северной части полуострова уже наблюдается активное заселение маршевых и даже песчаных местообитаний *Phragmites australis*, что в дальнейшем может отразиться на галофитной флоре Сухого Моря (Мискевич и др., 2018). В приморской парциальной флоре эстуария Чижи соленые воды на морской границе эстуария способствуют увеличению видового разнообразия галофитов, где насчитывается 18 видов облигатных и 14 факультативных галофитов, число толерантных видов – 25, что значительно меньше, чем общее число галофитов. Большинство толерантных видов флоры Чижи встречаются в экотонных прибрежных зонах, либо на приморских лугах в вершине эстуария на высоком уровне влияния нагонов (рис. 4б).

Однако, несмотря на существенные изменения в числе видов, соотношения их экологических групп в большинстве флор изменяются слабо. Во всех исследованных парциальных флорах Белого моря на облигатные галофиты приходится 29 видов (33 %), факультативные – 21 (24 %), толерантные виды – 38 (43 %) (рис. 2). Эти данные согласуются с другими исследованиями, проведенными из разных районов побережий морей Российской Арктики (Бабина, 2003; Сергиенко, Мосеев, 2015).

Мезорельеф маршей неоднороден. Здесь можно выделить несколько биотопов: 1) ежедневно заливаемые приливом осушки, 2) осушки, заливаемые в сизигийные приливы, 3) осушки нагонного уровня. Растительный покров специфичен для каждого биотопа маршей, что также сказывается и на видовом составе.

Одним из важнейших факторов, определяющих развитие галофитов в приливо-отливной зоне, является соленость. По степени влияния соленых вод приливов в эстуариях рек Белого моря на изученных территориях, существует несколько зон осолонения, выделенных авторами на основе полевых наблюдений в меженьные периоды¹:

– зона I постоянного осолонения на морской границе эстуариев, где происходят колебания солености воды в зависимости от величины прилива, но в межень отсутствуют типично пресные воды

¹ Период минимального уровня вод на реках, который в умеренных широтах наблюдается между весенним и осенним паводками.

с соленостью менее 1 ‰. Зона занимает морские границы эстуариев. К этой зоне приурочены приливные илистые, реже илисто-глинистые осушки соленых маршей, узкие илистые и илисто-песчаные осушки;

– зона II периодического осолонения, на морской границе эстуариев, реже в вершинах эстуариев, где на приливе характерно проникновение морских вод с величиной солености более 1 ‰, на отливе происходит смена солоноватых вод на пресные. В пределах этой зоны типичны солоноватые марши, узкие полосы ежедневно заливаемых илистых и глинистых осушек;

– зона III эпизодического осолонения, для которой характерны речные воды при средней величине полусуточного прилива, но проникновение солоноватых вод возможно в сизигийные приливы и нагоны. Зона расположена в вершинах эстуариев рек. В пределах этой зоны нами выделены ежедневно заливаемые приливом узкие полосы илистых осушек.

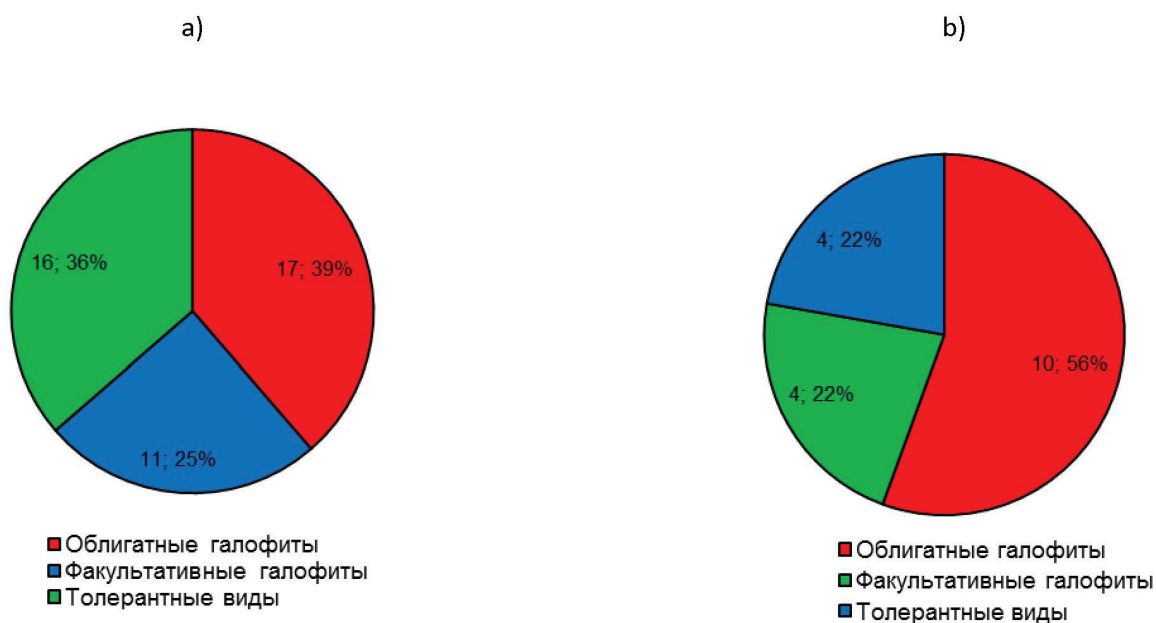


Рис. 2. Соотношение экологических групп приморских растений во флорах Керети (а) и Ташненьги (б).

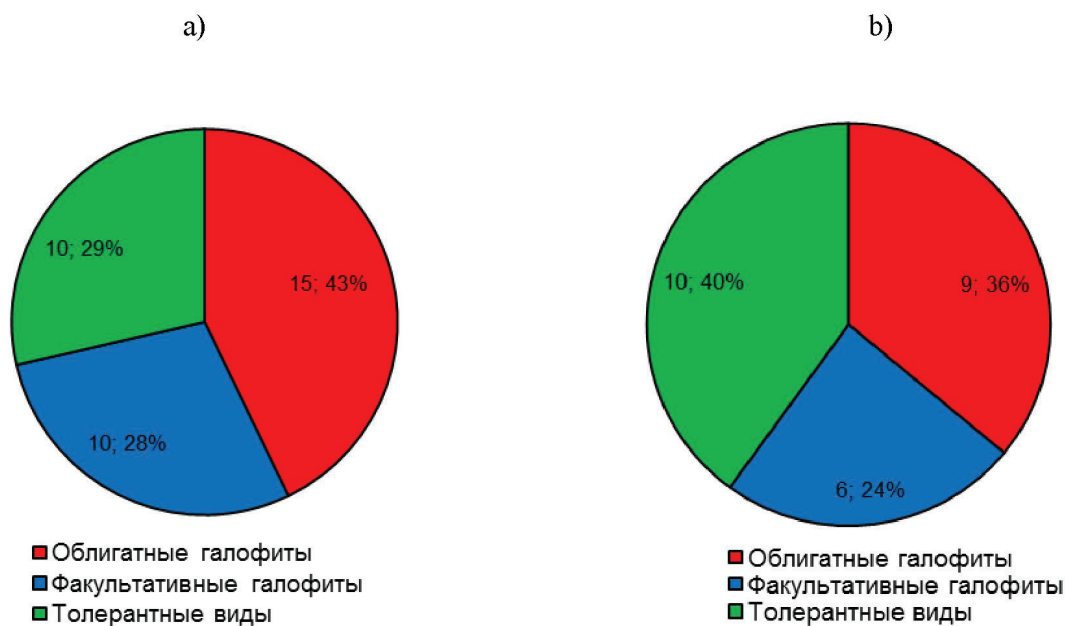


Рис. 3. Соотношение экологических групп приморских растений во флорах Кянды (а) и Куи (б).

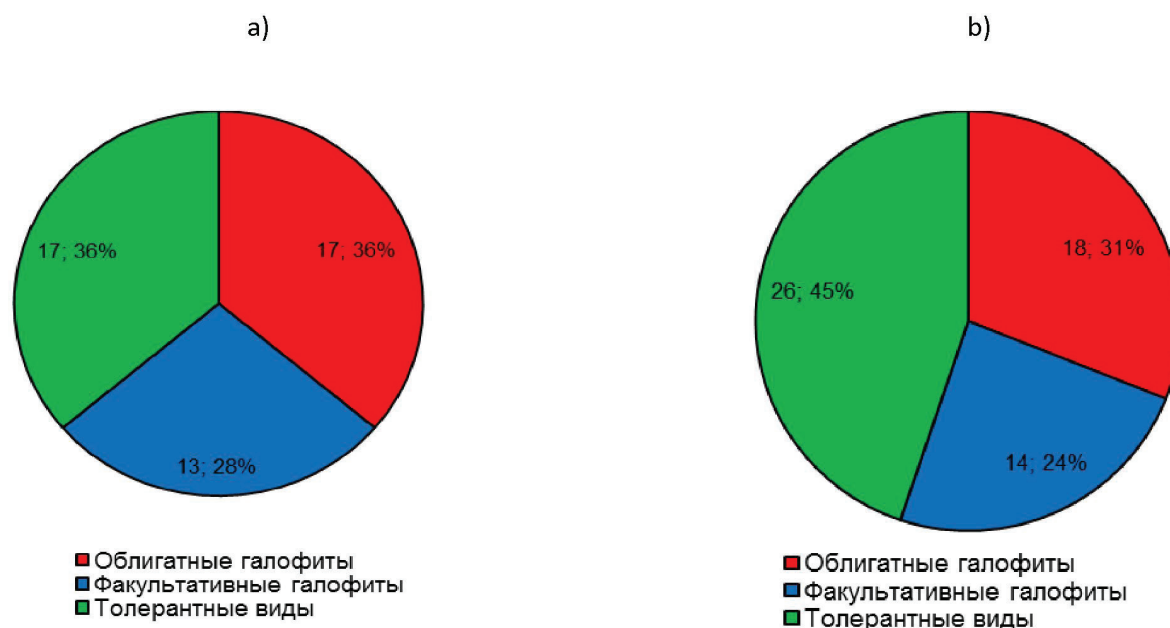


Рис. 4. Соотношение экологических групп приморских растений во флорах Сухого моря (а) и Чижы (б).

Соотношение встречаемости разных экологических групп видов, приуроченных к ежедневно заливаемым приливным осушкам, меняется по зонам осолонения с удалением от моря к вершинам эстуариев (табл.).

Таблица

Встречаемость приморских растений по зонам осолонения

Вид	Экологическая группа	Встречаемость, %		
		Зона I (16–30 ‰)	Зона II (1–15 ‰)	Зона III (<1 ‰)
<i>Puccinellia phryganodes</i>	ОГ	76,0	24,0	.
<i>Triglochin maritima</i>	ОГ	52,5	42,8	4,6
<i>Agrostis straminea</i>	ОГ	57,4	42,6	.
<i>Zostera marina</i>	ОГ	77,2	22,8	.
<i>Carex subspathacea</i>	ОГ	72,6	16,2	11,2
<i>Tripolium vulgare</i>	ОГ	63,7	36,3	.
<i>Salicornia pojarkovae</i>	ОГ	62,2	37,2	.
<i>Plantago subpolaris</i>	ОГ	74,3	25,7	.
<i>Hippuris tetraphylla</i>	ОГ	75,9	24,1	.
<i>Glaux maritima</i>	ОГ	72,1	22,9	.
<i>Puccinellia maritima</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Carex glareosa</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Puccinellia pulvinata</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Plantago maritima</i>	ОГ	49,5	50,5	.
<i>Puccinellia coarctata</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Dupontia psilosantha</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	ОГ	73,0	27,0	.
<i>Ruppia maritima</i>	ОГ	73,1	26,9	.
<i>Eleocharis uniglumis</i>	ФГ	34,7	45,1	20,2

Окончание таблицы

Вид	Экологическая группа	Встречаемость, %		
		Зона I (16–30 ‰)	Зона II (1–15 ‰)	Зона III (<1 ‰)
<i>Carex mackenziei</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Blasmus rufus</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Puccinellia capillaris</i>	ОГ	100,0	.	.
<i>Triglochin palustre</i>	ФГ	47,9	52,1	.
<i>Carex salina</i>	ФГ	.	100,0	.
<i>Tripleurospermum hookeri</i>	ФГ	.	100,0	.
<i>Juncus atrofuscus</i>	ФГ	37,5	62,5	.
<i>Phragmites australis</i>	ТВ	24,4	61,4	14,2
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	ФГ	.	81,1	18,9
<i>Schoenoplectus tabaernemontani</i>	ФГ	.	100,0	.
<i>Hippuris × lanceolata</i>	ФГ	.	100,0	.
<i>Agrostis stolonifera</i>	ФГ	.	100,0	.
<i>Arctophila fulva</i>	ТВ	.	100,0	.
<i>Myriophyllum sibiricum</i>	ТВ	.	50,7	49,3
<i>Carex aquatilis</i>	ТВ	.	46,0	54,0
<i>Rumex aquaticus</i>	ТВ	.	48,1	51,9
<i>Callitriche hermaphroditica</i>	ТВ	.	29,8	70,2
<i>Caltha palustris</i>	ТВ	.	29,7	70,3
<i>Archangelica officinalis</i>	ТВ	.	.	100,0
<i>Comarum palustre</i>	ТВ	.	.	100,0
Всего	39	24	30	12
Облигатные галофиты	21	20	15	2
Факультативные галофиты	9	3	9	2
Толерантные виды	9	1	6	8

Выводы. 1. Проведен анализ 88 видов сосудистых приморских растений из разных экологических групп для парциальных флор аккумулятивных берегов маршей и пляжей Белого моря.

2. Показано, что во всех флорах аккумулятивных берегов соотношение экологических групп приморских видов растений Белого моря изменяется слабо, что согласуется с другими данными для побережий морей Российской Арктики. В совокупности во всех исследованных нами парциальных флорах на облигатные галофиты приходится 29 видов (33 %), факультативные – 21 (24 %), толерантные виды – 38 (43 %).

3. Распределение приморских видов сосудистых растений, приуроченных к приливному осушкам по разным экологическим зонам осолонения устьевых областей рек, показывает, что облигатные галофиты больше тяготеют к зоне I постоянного осолонения, факультативные галофиты склонны к произрастанию в зоне II периодического осолонения, многие толерантные виды обычны в зоне III эпизодического осолонения. Виды, имеющие широкий экологический оптимум на приливных осушках, могут с приблизительно одинаковой встречаемостью произрастать в разных зонах осолонения, к таковым относятся: *Agrostis straminea*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus atrofuscus*, *Phragmites australis*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Triglochin palustre*.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания тема № 0128-2021-0006 «Современные и древние донные осадки и взвесь Мирового океана — геологическая летопись изменений среды и климата: рассеянное осадочное вещество и донные осадки морей России, Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов — литологические, геохимические и микропалеонтологические исследования; изучение загрязнений, палеообстановок и процессов в маргинальных фильтрах рек» Института океанологии РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабина Н. В.* Приморская флора западного побережья Белого моря // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 2. – С. 60–74.
- Леонтьев О. К., Никифоров Л. Г., Сафьянов Г. А.* Геоморфология морских берегов. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – 336 с.
- Мискевич И. В., Мосеев Д. С., Брызгалов В. В.* Комплексные экспедиционные исследования северной части губы Сухое Море в Двинском заливе Белого моря. – Архангельск: Изд-во «АО «СОЛТИ», 2018. – С. 74.
- Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А.* Анализ парциальных флор аккумулятивных берегов побережий Белого и Баренцева морей // Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения: Материалы междунар. науч. конф. – Пермь, 2019. – С. 113–117.
- Ребристая О. В.* Флора приморских экотопов Западно-Сибирской Арктики // Бот. журн., 1998. – Т. 82, № 7. – С. 30–40.
- Сергиенко Л. А.* Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 2008. – 225 с.
- Сергиенко Л. А., Мосеев Д. С.* Таксономическая структура и эколого-географическая характеристика флоры-ценоотического комплекса побережий Российской Арктики // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия «Естественные и технические науки», 2015. – № 6(151). – С. 22–28.
- Barbour V. G.* Is any Angiosperm an obligate halophyte? // Amer. mid. nat., 1970. – Vol. 84(1). – P. 103–120.