



The zone of temporary flooding of small rivers as an area of increased floristic diversity

E. G. Krylova*, A. V. Tikhonov*, E. S. Ivanova**

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia

**Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

Article info

Received 04.01.2018

Received in revised form
08.02.2018

Accepted 11.02.2018

I. D. Papanin Institute
for Biology of Inland Waters
RAS, Borok, Nekouz District,
Yaroslavl Region,
152742, Russia.

Cherepovets State University,
Lunacharsky Ave., 5,
Cherepovets, 162600, Russia.
Tel.: +7-920-109-05-42.
E-mail: panovaeg@mail.ru

Krylova, E. G., Tikhonov, A. V., & Ivanova, E. S. (2018). The zone of temporary flooding of small rivers as an area of increased floristic diversity. Biosystems Diversity, 26(1), 30–36. doi: 10.15421/011805

During fluctuating water levels in the lower reaches of rivers, large areas of shallow water are exposed, forming a zone of temporary flooding (TFZ). The level regime of the water body determines the conditions for the growth of plants, the period available for vegetation of species and the path of seed migration. The seed bank is an integral part of a riparian biocenosis, experiencing the characteristics of environmental factors which influence its structure. Our study of the vegetation cover was carried out by the method of route survey of ecotopes in the estuaries of the Korozhechna and Ild rivers, tributaries of the Rybinsk Reservoir. Species composition of the flora is given in accordance with APG IV. The cenotic structure is characterized in terms of the Brown-Blanke school. To assess the species composition of the seed bank, a transect was placed along the width of the TFZ, on which cores were selected. Flora of the Korozhechny river is represented by 59 species from 24 families and 45 genera. Most numerous families: Poaceae (12%), Cyperaceae (10%), Polygonaceae (10%), Asteraceae, Ranunculaceae and Brassicaceae (by 7%). Flora of the Ild river is represented by 42 species from 18 families and 29 genera. Most numerous families: Cyperaceae (21%), Ranunculaceae (14%), Poaceae (12%), Plantaginaceae (7%). We found two rare species: *Carex bohemica* – on the Ild river and *Ranunculus reptans* – on both rivers. The difference in the species composition is explained by the greater riparian area of the TFZ on the Korozhechna river, characterized by a wide low floodplain. Phytocenosis form multicomponent complexes and are represented by associations *Scirpetum lacustris*, *Phalaroidetum arundinaceae*, *Caricetum gracilis*, *Phragmitetum communis* – on both rivers, *Hippuridetum vulgaris* и *Batrachietum circinatis* – in terrestrial form on the Korozhechna river, and *Eleocharitetum palustris* and *Oenantho-Rorippetum* on the Ild river. In the seed bank composition of the TFZ of the transition zone of the Korozhechna river 25 species were found, Ild river – 30 species. The ecological structure of the flora of both rivers and the seed bank is dominated by species of waterlogged and humid habitats. Their share (hygrophyte and hygromeso- and mesophyte) accounts for about 50%. With prolonged drying, they can normally develop in the TFZ. In the biomorphological structure, the main part of the flora and seed bank species are perennial grasses, characterized by great environmental plasticity, adapted to extreme conditions of habitat, having wide ecological amplitude with respect to the ground and which can withstand considerable fluctuations in the water level. As a result, our work has confirmed that the seed bank is a hidden component of plant communities and reflects the floristic potential of ecologically unstable territories.

Keywords: flora structure; vegetation; floristic potential; seed bank

Зона временного затопления малых рек как участок повышенного флористического разнообразия

Е. Г. Крылова*, А. В. Тихонов*, Е. С. Иванова**

*Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия

**Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

При колебаниях уровня воды в низовьях рек обнажаются значительные площади мелководий, формируя зону временного затопления (ЗВЗ). Уровенный режим определяет условия произрастания растений, период, доступный для вегетации видов и пути миграции семян. Банк семян – неотъемлемая часть прибрежно-водных биоценозов, испытывающая на себе особенности экологических факторов ЗВЗ, которые оказывают влияние на его структуру. Изучение растительного покрова проводили методом маршрутного обследования экотопов устьевых участков рек Корожечна и Ильд – притоков Рыбинского водохранилища. Видовой состав флоры приведен по APG IV. Ценотическая структура охарактеризована в терминах школы Браун-Бланке. Для оценки видового состава банка семян закладывали трансекту по ширине ЗВЗ, на которой отбирали керны грунта. Флора р. Корожечны представлена 59 видами из 45 родов 24 семейств. Ведущие семейства: Poaceae (12%), Cyperaceae (10%), Polygonaceae (10%), Asteraceae, Ranunculaceae, Brassicaceae (по 7%). Во флоре реки Ильд отмечено 42 вида из 29 родов 18 семейств. Ведущие семейства: Cyperaceae (21%), Ranunculaceae (14%), Poaceae (12%), Plantaginaceae (7%). Отмечено два редких вида: *Carex bohemica* – на р. Ильд и *Ranunculus reptans* – на обеих реках. Разница в видовом составе

объясняется большей площадью ЗВЗ на р. Кoroжечна, характеризующейся широкой низкой поймой. Фитоценозы образуют многокомпонентные комплексы и представлены ассоциациями *Scirpetum lacustris*, *Phalaroidetum arundinaceae*, *Caricetum gracilis*, *Phragmitetum communis* – на обеих реках, *Hippuridetum vulgaris* и *Batrachietum circinatis* – в наземной форме на р. Кoroжечна, а также *Eleocharitetum palustris* и *Oenanthe-Rorippetum*, на р. Ильд. В составе банка семян переходной зоны приемника р. Кoroжечна выявили 25 видов, р. Ильд – 30. В экологической структуре флоры обеих рек и банка семян преобладают виды переувлажненных и влажных местообитаний. На их долю (гигрофиты, гигромезо- и мезофиты) приходится около 50%. При длительном обсыхании они могут нормально развиваться в ЗВЗ. В биоморфологической структуре основную часть видов флоры и банка семян составляют многолетние травы, отличающиеся большой экологической пластичностью, приспособленные к экстремальным условиям обитания, обладающие широкой экологической амплитудой по отношению к грунтам и выдерживающие значительные колебания уровня воды. В результате работы получили подтверждение, что банк семян является скрытым компонентом растительных сообществ и отражает флористический потенциал экологически нестабильной территории.

Ключевые слова: структура флоры; растительность; флористический потенциал; банк семян

Введение

Устьевые области рек, впадающих в водохранилище, характеризуются морфологическими изменениями русла, формированием геохимических аномалий, наличием зон негативного изменения качества воды, являющихся следствием подпора. Как притоки, реки выполняют важную буферную функцию, препятствуя проникновению избыточного количества органических веществ, переносимых в водохранилище (Krylov et al., 2010). Водная растительность здесь продуцирует органику, служит кормовым объектом и субстратом для нереста, является важным агентом в борьбе с береговой эрозией и участвует в самоочищении водоемов. Для растительного покрова низовий рек выявлены специфические черты организации, связанные с изменением характера местообитаний растений, вызванным колебанием уровня воды, сменой структуры грунтов, преобладанием аккумулятивных процессов, заносом с водами водохранилища зачатков растений. При колебаниях уровня воды обнажаются значительные площади мелководий, формируя зону временного затопления (ЗВЗ). Уровневый режим определяет условия произрастания растений, период, доступный для вегетации видов и пути миграции семян. В новых сформировавшихся комплексах зоны подтопления устанавливается динамическое равновесие, характерное для аналогичных природных ландшафтов.

Банк семян – неотъемлемая часть прибрежно-водных биоценозов. Он испытывает на себе особенности экологических факторов, характерных для ЗВЗ, которые оказывают влияние на его структуру (Riisa et al., 2014). Исследования банка семян естественных и искусственных водотоков характеризуются широкой географией. Они проводятся в Австралии (O'Donnell et al., 2015), Азии (Cui et al., 2015; Yang & Li, 2013), Европе (Tabacchi et al., 2005; Gumell et al., 2006), Северной Америке (Diggory & Parker, 2011; Eley-Quirk & Leck, 2015; Vojtko et al., 2017) и Южной Америке (Arbelaez & Parrado-Rosselli, 2005). Одной из широко освещенных в зарубежной литературе тем является соотношение между почвенным банком семян и реализованной флорой (Chang et al., 2001; Leck, 2003; Yang & Li, 2013; Thompson et al., 2016). Однако в отечественной литературе тематика банков семян водных и прибрежно-водных местообитаний освещена крайне скудно. Научные исследования банков семян могут дать практические результаты при оценке нагрузки на водные системы при их восстановлении (Neff et al., 2009; White & Stromberg, 2011).

Изучение растительного покрова устьевых областей рек Кoroжечна и Ильд, являющихся притоками Рыбинского водохранилища, проводили ранее (Krylova, 2014, 2015 a, b). В данной работе приводим результаты исследования влияния банка семян в ЗВЗ на особенности формирования ее растительного покрова.

Кoroжечна – река, протекающая на территории Ярославской и Тверской областей. Устье реки находится по левому берегу Волги (Волжский русловой участок Рыбинского водохранилища). Длина реки составляет 147 км, площадь водосбора – 1690 км². Русло ее извилистое, скоростные параметры течения невысоки. Ближе к устью из-за подпора водохранилища ширина реки увеличивается, на протяжении последних 4 км она судоходна. Ильд – приток второго порядка Рыбинского водохранилища. Длина ее 46 км, площадь водосбора – 240 км² (Zakonnova & Litvinov, 2003). По классификации В. Л. Рохмистрова Кoroжечна и Ильд относят-

ся к малым рекам (Rohmistrov, 2004). Цель работы – выявить флористический потенциал банка семян зоны временного затопления устьевых областей рек Кoroжечна и Ильд.

Материал и методы исследований

Изучение флоры и растительности проводили в 2014–2016 гг. методом маршрутного обследования экотопов устьевых участков рек Кoroжечна и Ильд (Parchenkov, 2001) (рис. 1).

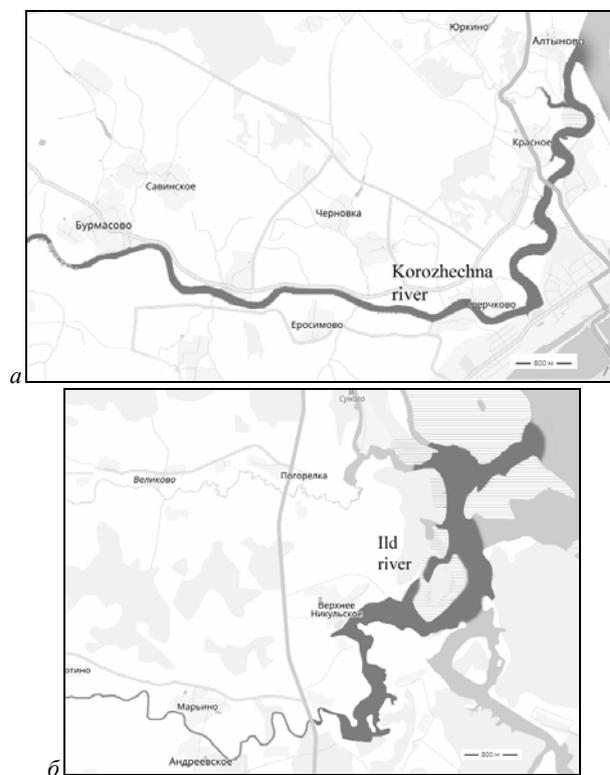


Рис. 1. Карта расположения исследованных водных объектов: а – р. Кoroжечна, б – р. Ильд

Для обработки и анализа материала использовали традиционные подходы и методы (Katanskaya, 1981). Ценотическую структуру анализировали в понятиях и терминах франко-швейцарской школы Браун-Бланке (Mirkin & Naumova, 2014). Видовую принадлежность гербарных образцов определяли с помощью «Флоры Средней полосы Европейской части России» (Maevskii, 2014) и «Флоры водоемов Волжского бассейна» (Lisitsyna et al., 2009). Видовой состав флоры приводим по APG IV (Byng et al., 2016; Garip, 2016). Для оценки видового состава банка семян и уровня обсемененности грунта в ЗВЗ осенью, в период, характеризующийся минимальным уровнем воды в водохранилище и соответственно максимальной шириной обнажающихся участков, проводили отбор проб грунта. На каждой обследованной станции закладывали трансекту от коренного берега к урезу воды, в рамках которой отбирали керны грунта, охватывая всю ширину ЗВЗ (рис. 2). Сделано 150 геоботанических описаний, отобрано в четырехкрат-

ной повторяемости на 8 участках рек 32 пробы грунта, всего проанализировано более 6 000 см³ грунта.

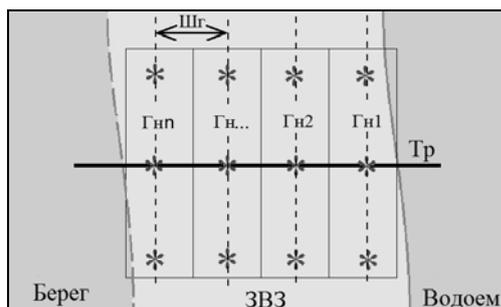


Рис. 2. Схема расположения трансекты и горизонталей в точках отбора проб: Тр – трансекта; Шг – шаг горизонталей; Гн 1 ... Гн n – горизонтали; * – места непосредственного отбора проб грунта

Образцы грунта отбирали пластиковым почвенным буром диаметром 48 мм (Baldvin & Deico, 1999; Tererai et al., 2015), снабженным поршнем для извлечения отобранного материала. Глубина отбора проб составляла 10 см, охватывая наиболее обсемененный горизонт. Ввиду неравномерности осадконакопления на разных участках ЗВЗ керны не разделяли на горизонты и анализировали целиком. Однородности проб достигали за счет отбора в местах без растительных сообществ и других препятствий, влияющих на водоток и распределение семенного материала по грунту. Для хранения и обработки все образцы грунта высушивали в лабораторных условиях до воздушно-сухого состояния. Выделяли семена из просушенных проб методом просеивания с использованием комплекта почвенных сит (диаметр ячеек от 0,25 до 10 мм), разделяющих пробу на размерные фракции. При этом проводили удаление пылевой фракции (< 0,25 мм) растительно-го опада и каменистых включений, не содержащих семян. Семена изучали при микроскопировании целевых фракций на бинокулярном микроскопе МБС-1. Определение семян проводили до максимально возможного таксона (Lisitsyna et al., 2009). Данные обрабатывали в табличных процессорах Open Office Calc и PAST.

Результаты

Флора. Все отмеченные сосудистые растения входят в состав двух отделов: Equisetophyta (1 вид), Spermatophyta (69 видов) (табл.).

Таблица

Таксономический состав флоры и банка семян рек Корожечна и Ильд

Таксономические единицы	Вид	Корожечна		Ильд	
		1	2	1	2
1	2	3	4	5	6
Отдел Equisetophyta					
Класс Equisetopsida					
Equisetaceae Michx.	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	-	+	-
Отдел Spermatophyta					
Класс Magnoliopsida					
Nymphaeaceae Salisb.	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	+	-	++	-
Alismataceae Vent.	<i>Alisma gramineum</i> Lej.	+	-	-	-
	<i>A. plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	+
	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	-	+	-
Butomaceae Mirb.	<i>Butomus umbellatus</i> L.	+	-	+	-
Poaceae Bamhart	<i>Phalaroides arundinaceae</i> (L.) Rausch.	+	+	+	+
	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+	-	+	-
	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	+	-	+	+
	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud	+	+	+	+
	<i>Poa palustris</i> L.	+	-	-	-
	<i>Deschampsia caespitosa</i> L.	+	-	-	-
	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	+	-	+	-
Juncaceae Juss.	<i>Juncus bufonius</i> L.	+	-	-	-
	<i>J. articulatus</i> L.	-	-	+	-

Продолжение табл.

		1	2	3	4	5	6
Typhaceae Juss.	<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	+	+	+	+
Cyperaceae Juss.	<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	+	+	+
	<i>C. hirta</i> L.	+	+	+	+	+	+
	<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	-	-	+	-	-	-
	<i>C. rostrata</i> Stokes	-	-	+	-	-	-
	<i>C. bohemica</i> Schreb.	-	-	+	-	-	-
	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	+	-	+	+	+	+
	<i>E. palustris</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+
	<i>Scirpus lacustris</i> L.	+	+	+	+	+	+
	<i>S. sylvaticus</i> L.	+	+	+	+	+	-
Ranunculaceae Juss.	<i>Thalictrum flavum</i> L.	+	-	+	-	-	-
	<i>T. lucidum</i> L.	-	-	+	-	-	-
	<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	+	+	+	-	-	-
	<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Van den Bosch.	-	-	+	-	-	-
	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	+	+	-	+	+	+
	<i>R. repens</i> L.	-	-	+	-	-	-
	<i>R. reptans</i> L.	+	-	+	+	+	+
Rosaceae Juss.	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+	-	-	-	-
	<i>Potentilla reptans</i> L.	+	-	-	-	-	-
Elatineaceae Dumort.	<i>Elatine hydropiper</i> L.	+	+	-	+	-	-
Onagraceae Juss.	<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskh.	+	+	-	-	-	-
Lythraceae J. St.-Hil.	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	-	+	-	-	-
Brassicaceae Burnett	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	+	-	+	-	-	-
	<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+	+	-	+	+	+
	<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	+	-	-	-	-	-
	<i>Cardamine pratensis</i> L.	+	-	+	-	-	-
Polygonaceae Juss.	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	+	-	-	+	+	+
	<i>P. lapatifolia</i> (L.) S. F. Gray	+	+	-	-	-	-
	<i>Rumex pseudonatronatus</i> Borb.	+	-	-	-	-	-
	<i>R. confertus</i> Willd.	+	-	-	-	-	-
	<i>R. crispus</i> L.	+	-	-	-	-	-
	<i>R. maritimus</i> L.	+	+	+	+	+	+
	<i>R. aquaticus</i> L.	-	-	+	+	+	+
Amaranthaceae Juss.	<i>Chenopodium album</i> L.	+	+	-	+	+	+
	<i>C. rubrum</i> L.	+	+	+	+	+	+
Caryophyllaceae Juss.	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	+	+	+	-	-	-
Primulaceae	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	-	+	-	-	-
Batsch ex Borkh.	<i>L. nummularia</i> L.	+	-	+	-	-	-
	<i>Androsace filiformis</i> L.	+	-	-	-	-	-
Rubiaceae Juss.	<i>Galium palustre</i> L.	+	-	+	-	-	-
Boraginaceae Juss.	<i>Myosotis palustris</i> L.	+	-	+	-	-	-
Lentibulariaceae Rich.	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	+	-	-	-	-	-
Lamiaceae Martinov	<i>Stachys palustris</i> L.	+	-	-	-	-	-
	<i>Mentha arvensis</i> L.	+	-	-	-	-	-
	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	+	-	-	-	-	-
Plantaginaceae Juss.	<i>Veronica anagalis-aquatica</i> L.	+	-	+	-	-	-
	<i>V. baccabunga</i> L.	+	-	+	-	-	-
	<i>V. longifolia</i> L.	-	-	+	-	-	-
	<i>Hippuris vulgaris</i> L.	+	-	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Cirsium setosum</i> (Will.) Bess.	+	+	-	+	+	+
Bercht. et J. Presl	<i>Tussilago farfara</i> L.	+	-	-	-	-	-
	<i>Erigeron canadensis</i> L.	+	-	-	-	-	-
	<i>Bidens cernua</i> L.	+	-	-	+	+	+
Apiaceae Lindl.	<i>Sium latifolium</i> L.	+	-	+	-	-	-
	<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	-	+	+	-	-	-

Примечание: 1 – флора; 2 – банк семян; «+» – присутствие; «-» – отсутствие видов.

Флора ЗВЗ р. Корожечна представлена 59 видами из 45 родов 24 семейств. Ведущими семействами являются Poaceae (7 / 12%), Cyperaceae (6 / 10%), Polygonaceae (6 / 10%), Asteraceae, Ranunculaceae, Brassicaceae (по 4 / 7%), на долю которых приходится 53% общего количества видов. Основными ценозообразователями выступают *Phragmites australis* – тростник обыкновенный, *Phalaroides arundinacea* – двухкосточник тростниковидный, *Scirpus lacustris* – камыш озерный, *Rorippa amphibia* – жерушник земноводный, *Eleocharis acicularis* – ситняг игольчатый, *Carex acuta* – осока острая, *Agrostis stolonifera* – полевица побегообразующая, *Alisma plantago-aquatica* – частуха подорожниковая. Традиционно относящихся к водным растениям 25 видов: гидрофитов – 5, гелофитов – 14, гелогидрофитов – 6 видов. Видов переувлажненных и влажных

местообитаний 29: гидрофитов – 17 и гигромезофитов – 12 видов; 5 видов относятся к мезофитам.

В составе флоры ЗВЗ р. Ильд отмечено 42 вида из 29 родов 18 семейств. Ведущими семействами являются Сурепеaceae (9 / 21%), Ranunculaceae (6 / 14%), Роaceae (5 / 12%), Plantaginaceae (3 / 7%), на долю которых приходится 54% общего состава флоры. В качестве основных ценозообразователей отмечены *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea*, *Scirpus lacustris*, *Rorippa amphibia*, *Equisetum fluviatile* – хвощ приречный, *Glyceria maxima* – манник большой, *Typha latifolia* – рогоз широколистный, *Eleocharis palustris* – ситняг болотный, *Persicaria amphibia* – горец земноводный и *Carex acuta*. Традиционно относящихся к водным растениям 19 видов: гидрофитов – 2, гелофитов – 13, гелогидрофитов – 4 вида. Видов переувлажненных и влажных местообитаний 29: гидрофитов – 15 и гигромезофитов – 7 видов. Один вид относится к мезофитам. Отмечено два редких вида: *Carex bohemica* – на р. Ильд и *Ranunculus reptans* – на обн. реках.

Растительность. Фитоценозы образуют многокомпонентные комплексы, растительность представлена следующими наиболее часто встречающимися ассоциациями (рис. 3):

Асс. *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Сообщества отличаются стабильностью, формируют куртины и полосы. Диагностический вид *Scirpus lacustris* встречается с участием 40–80%. Из других видов отмечены *Rorippa amphibia*, *Sium latifolium*, *Agrostis stolonifera*, *Sparganium emersum*, *Alisma plantago-aquatica*, *Hippuris vulgaris*, *Alopecurus aequalis*, *Eleocharis palustris*, *Carex acuta*. Общее проективное покрытие достигает 40–80%.

Асс. *Phalaroidetum arundinaceae* (W. Koch 1926) Libb. 1931. Сообщества широко распространены по ЗВЗ. Участие диагностического вида *Phalaroides arundinacea* составляет 50–70%. Из других видов встречаются *Carex acuta*, *Lythrum salicaria*, *Stachys palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Rumex confertus*, *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Persicaria amphibia*, *Galium palustre*, *Mentha arvensis* с участием 10–30%. Общее проективное покрытие составляет 60–90%.

Асс. *Caricetum gracilis* (Almqvist 1929) R. Tx. 1937. Сообщества часто занимают большие площади. Высота травостоя достигает

0,8–1,0 м с общим проективным покрытием 60–90%. Участие диагностического вида *Carex acuta* составляет 40–70%. Из других видов встречаются *C. hirta*, *Stachys palustris*, *Scirpus lacustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Sium latifolium*, *Scirpus sylvaticus*, *Rumex confertus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile* с суммарным участием 10–20%. Общее проективное покрытие достигает 50–70%.

Асс. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Сообщества образуют прибрежные полосы и куртины. Участие диагностического вида *Phragmites australis* составляет 60–80%, высота травостоя достигает 2,0 м. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*, *Stachys palustris*, *Lythrum salicaria*, *Sium latifolium*, *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile* с участием 5–20%. Общее проективное покрытие достигает 60–80%. Растительность тростниковой зоны способна переносить как периодическое осушение берегового склона, так и полное затопление. Эта растительность прекрасно подходит для защиты берега. Растущие здесь виды интенсивно пронизывают корнями береговые склоны и, таким образом, защищают берега от разрушения.

Для сообществ ЗВЗ р. Корожечна характерны также следующие сообщества, отсутствующие на р. Ильд:

Асс. *Hippuridetum vulgare* Pass. 1955. Сообщества образуют в ЗВЗ наземную форму. Участие диагностического вида *Hippuris vulgaris* составляет 30–70%. Из других видов встречаются *Scirpus lacustris*, *Eleocharis palustris*, *Rorippa amphibia*, *Batrachium circinatum* с участием до 30%. Общее проективное покрытие составляет 30–50%.

Асс. *Batrachietum circinati* Segal 1965. Сообщества образуют в ЗВЗ наземную форму. Участие диагностического вида *Batrachium circinatum* – 40–70%. Из других видов встречаются *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Rorippa amphibia*, *Hippuris vulgaris* с суммарным участием до 20%. Общее проективное покрытие достигает 50–80%.

Для последних двух ассоциаций характерно «перемещение» в береговую зону видов *Veronica anagalis-aquatica*, *Eleocharis palustris*, *Persicaria amphibia* и *Nuphar lutea*.



Рис. 3. Зона временного затопления р. Корожечна (а, б, в), р. Ильд (а₁, б₁, в₁): лето 2014–2016 гг.

Для сообществ ЗВЗ р. Ильд характерны также сообщества, отсутствующие на р. Корожечна:

Асс. *Eleocharitetum palustris* Ubrisy 1948. Сообщества образуют прибрежные полосы. Диагностический вид встречается с уча-

тием 50–80%. Из других видов отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus*, *Sium latifolium*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium emersum*, *Agrostis stolonifera*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum sali-*

caria с суммарным участием до 30%. Общее проективное покрытие составляет 60–80%.

Асс. *Oenanthe-Rorippetum* Lohmeyer 1950. Сообщества представлены пятнами, иногда занимающими большие площади. Диагностический вид *Rorippa amphibia* встречается с участием 60–80%. Из других видов отмечены *Alisma plantago-aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*, *Oenanthe aquatica*, *Glyceria maxima*. Общее проективное покрытие – 70–90%.

Банк семян. В флористическом составе банка семян в ЗВЗ исследованных рек (табл.) помимо отмеченных в таблице видов встречаются: *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *Betula pendula* Roth, *Chara vulgaris* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronqist, *Taraxacum* sp. и *Xanthoxalis stricta* (L.) Small, не выявленные во флоре ЗВЗ. Всего в банке семян р. Корожечна подсчитано 162, а в р. Ильд – 339 семян. Большое количество семян в р. Корожечна приходится на: *Rorippa palustris* (38,9%), *Alisma plantago-aquatica* (11,7%), *Chenopodium album* (8,6%), остальные единичны. На р. Ильд наибольшим количеством семян представлены: *Betula pendula* (34,8%), *Conyza canadensis* (8%), *Alisma plantago-aquatica* (7,1%), *Rumex maritimus* (5,2%), *Chenopodium rubrum* (4,1%), остальные единичны. В составе, как флоры, так и банка семян выделено пять экологических групп, охватывающих весь диапазон экологических условий на исследованных участках (рис. 4).

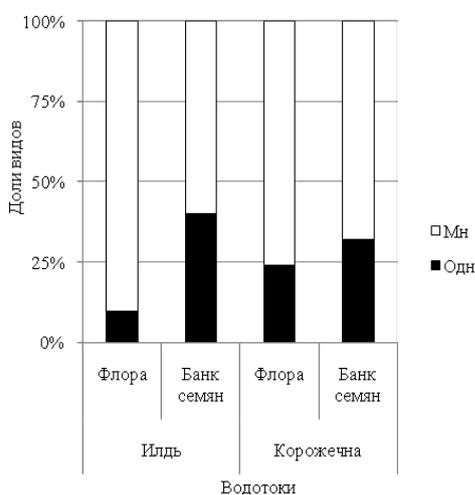


Рис. 4. Экологические группы флоры и банк семян (среднее для 4 повторностей) р. Ильд и Корожечна: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гелогидрофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезо- и мезофиты

Сравнительный анализ также показал, что как во флоре, так и в банке семян преобладают многолетние растения (рис. 5).

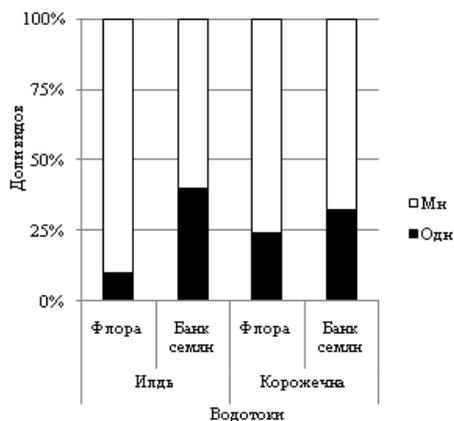


Рис. 5. Биоморфологическая структура флоры и банка семян (среднее для 4 повторностей) р. Корожечна и Ильд: мн – многолетники, одн – однолетники

Обсуждение

По гидрологическим характеристикам устьевой участок р. Корожечна близок с таковым р. Ильд, однако площадь ЗВЗ на первой реке больше в связи с широкой низкой поймой, чем и объясняется разница в видовом составе. В составе флоры ЗВЗ обеих рек на 50% сходны ведущие семейства и на 30% – основные ценозообразователи. Виды семейств Роасеае и Сурегасеае указывают на активное зарастание исследованных участков. Основную часть видов флоры составляют многолетние травы, что характерно для водных экосистем, так как представители данной биоморфы отличаются большой экологической пластичностью, лучше приспособлены к экстремальным условиям обитания, обладают широкой экологической амплитудой по отношению к грунтам и могут выдерживать значительные колебания уровня воды. При этом происходит как сокращение численности и исчезновение ряда видов, так и увеличение численности видов, сумевших приспособиться к новым условиям существования. В целом флора обладает всеми признаками, характерными для данного региона, как показано ранее (Krylova, 2014, 2015 a, b).

Периодические обводнения и осушения ЗВЗ вызывают сукцессионные изменения растительности. На месте исчезнувших экосистем возникают новые, толерантные к колебаниям уровня воды. На обеих реках грунты песчаные и илистые, теплые южные склоны соседствуют с прохладными северными, крутые коренные берега – с пологими скатами прирусловых валов. Процессы эрозии и аккумуляции протекают здесь энергично, дренаж благоприятен для произрастания большинства растений. На р. Корожечна, в отличие от р. Ильд, отмечены наземные формы сообществ *Hippuridetum vulgaris* и *Batrachietum circinatis*, что объясняется наличием их в мелководной зоне условий для их нормального развития. На р. Ильд присутствуют *Eleocharitetum palustris* и *Oenanthe-Rorippetum*, не встречающиеся на р. Корожечна, возможно, из-за замещения на экотопах другими видами (Papchenkov, 2001).

Основные группы в банках семян формируются в результате взаимодействия между органическими и минеральными компонентами, выражающегося как в переносе семенного материала (Gumell et al., 2006; Gumell et al., 2008; Nilsson et al., 2010), так и во влиянии растений на гидрологические процессы (Camporeale et al., 2013; Gumell, 2014). Для переходной зоны приемника каждого притока в банке семян выделили группу видов, лидирующих по объему. Так, для р. Ильд это были четыре вида (*Betula pendula*, *Conyza canadensis*, *Alisma plantago-aquatica*, *Scirpus lacustris*), на которых приходится 57%, для Корожечны – три вида (*Alisma plantago-aquatica*, *Chenopodium album*, *Rorippa palustris*), дающих 59% объема банка семян. Различия в общем объеме семян можно связать как с обилием отдельных видов, таких как *Betula pendula*, так и с разницей в периоде обсыхания. Песчаные отмели, послужившие непосредственными местами отбора, на р. Корожечна обнажились при экстремально сильном падении уровня воды, что негативно сказалось на объеме семян и ряде малочисленных видов.

Различия в количестве видов во флоре и банке семян связаны с особенностями сбора первичной информации. Пробы грунта по площади меньше пробных площадок, на которых описывается флора, что позволило выявить ряд малочисленных видов, представленных только во флоре. Также различия связаны с вегетативным возобновлением ряда видов. Как в банке семян, так и во флоре можно отметить высокую долю ряда семейств Сурегасеае, Ролюгонасеае и Астерасеае, однако семейство Роасеае широко представлено во флоре, в банке семян встречается реже.

Традиционно экологический спектр банка семян прибрежно-водных местообитаний разделяют на три группы: наземные (terrestrial), прибрежные (wetland) и водные (aquatic), подобный подход отражен в ряде статей (Gumell et al., 2008; Cui et al., 2015). Использование системы экотипов В. Г. Папченкова (2001) позволяет детально рассмотреть экологический спектр, однако, объединяя экотипы в группы экотипов, мы получим сходное деление.

При анализе экологической структуры отмечено, что в силу привязки описаний к уже обсохшим участкам, доля истинно водных

видов (гидрофиты, I) во флоре ниже, чем остальных групп. При таком подходе сюда попадали только виды, образующие наземные формы. На исследованных участках данный экотип представлен 3–5 видами, а в силу меньшего разнообразия в банке семян его доля выше. Экологические группы гелофиты (II) и гелогидрофиты (III), образующие группу экотипов «прибрежно-водные растения», физиологически и морфологически адаптированы к жизни и рассеиванию семенного материала в рамках периодически обсыхающих участков. Отдельно следует отметить экотип «гелофиты», адаптированный к жизни на обсохшем берегу. Наибольшей долей на обоих водотоках характеризуется группа экотипов «заходящие в воду (береговые) растения». На нее приходится не менее 50% видов и флоры и банка семян. Данная группа экотипов сложена гидрофитами (IV) и гигромезо- и мезофитами (V). Для последних ЗВЗ – одно из возможных местообитаний, где они могут нормально развиваться только при длительном обсыхании. Многие из них представлены единичными семенами или растениями, чем увеличивается доля экотипа. В отличие от них к гидрофитам во флоре и банке семян принадлежат типично прибрежно-водные виды. На Кoroжечне доминировали гидрофиты, представленные *Rorippa palustris*, занимавшим 38% от объема банка семян, на Ильде преобладание гигромезо- и мезофитов обеспечивали семена *Betula pendula* (34%).

Преобладание во флоре и банке семян многолетников можно связать с экологической нестабильностью ЗВЗ. В динамически меняющихся условиях преимущество получают растения, возобновляющиеся вегетативно. Семена для них скорее средство распространения, чем удержания территории. В целом большие доли однолетних видов в банке семян связаны как с отсутствием в нем ряда многолетних видов, выявленных во флоре, так и с меньшим объемом видов. Аналогичную методику разделения видов на две группы по продолжительности жизни применяли в статье (Yang & Li, 2013), однако в данном исследовании доминировали однолетние виды.

Заключение

Флора ЗВЗ р. Кoroжечна представлена 59 видами из 24 семейств и 45 родов. Ведущими семействами являются Роасеае (7 / 12%), Суперасеае (6 / 10%), Polygonaceae (6 / 10%), Asteraceae, Ranunculaceae, Brassicaceae (по 4 / 7%), на долю которых приходится 53% от общего количества видов. В составе флоры ЗВЗ р. Ильд отмечено 42 вида из 18 семейств и 29 родов. Ведущими семействами являются Суперасеае (9 / 21%), Ranunculaceae (6 / 14%), Роасеае (5 / 12%), Plantaginaceae (3 / 7%), на долю которых приходится 54% от общего состава флоры. Отмечено два редких вида: *Carex bohemica* на р. Ильд и *Ranunculus reptans* на обеих реках. Разница в видовом составе объясняется большей площадью ЗВЗ на р. Кoroжечна, характеризующейся широкой низкой поймой. В целом флора обладает всеми признаками, характерными для данного региона.

Фитоценозы образуют многокомпонентные комплексы и представлены ассоциациями Scirpium lacustris, Phalaroidetum arundinaceae, Caricetum gracilis, Phragmitetum communis – на обеих реках и Hippuridetum vulgaris и Batrachietum circinatum – в наземной форме на р. Кoroжечна, а также Eleocharitetum palustris и Oenanthe-Roripetum – на р. Ильд.

В составе банка семян переходной зоны приемника р. Кoroжечна выявили 25 видов, р. Ильд – 30. В экологической структуре флоры обеих рек и банка семян преобладают виды переувлажненных и влажных местообитаний. На их долю приходится около 50%. На Кoroжечне доминировали гидрофиты, представленные *Rorippa palustris* – 38% от объема банка семян, на р. Ильд преобладание гигромезо- и мезофитов обеспечивали семена *Betula pendula* – 34%. В биоморфологической структуре основную часть видов флоры и банка семян составляют многолетние травы, отличающиеся большой экологической пластичностью, приспособленные к экстремальным условиям обитания. В результате работы получили подтверждение, что банк семян является скрытым компонентом рас-

тительных сообществ и отражает флористический потенциал экологически нестабильной территории.

Работа выполнена в рамках государственной темы «Растительный покров водоемов и водотоков России: структура и динамика» (руководитель – канд. биол. наук, доцент А. Г. Лапиров). Индекс научного направления VI. 51. Экология организмов и сообществ.

References

- Arbelaez, M. V., & Parrado-Rosselli, A. (2005). Seed dispersal modes of the Sandstone Plateau vegetation of the Middle Caquetá River Region, Colombian Amazonia. *Biotropica*, 37, 64–72.
- Baldwin, A. H., & Derico, E. F. (1999). The seed bank of a restored tidal freshwater marsh in Washington, D.C. *Urban Ecosystems*, 3, 5–20.
- Byng, J. W., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Judd, W. S., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E., Soltis, P. S., & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: A PG I V. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Camporeale, C., Perucca, E., Ridolfi, L., & Gumell, A. M. (2013). Modeling the interactions between river morphodynamics and riparian vegetation. *Reviews of Geophysics*, 51, 379–414.
- Chang, E. R., Jefferies, R. L., & Carleton, T. J. (2001). Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh. *Journal of Ecology*, 89, 367–384.
- Cui, N., Wu, J., Zhong, F., Yang, L., Xiang, D., Cheng, S., & Zhou, Q. (2015). Seed banks and their implications of rivers with different trophic levels in Chaohu Lake Basin, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(3), 2247–2257.
- Diggory, Z. E., & Parker, V. T. (2011). Seed supply and revegetation dynamics at restored tidal marshes, Napa River, California. *Restoration Ecology*, 19, 121–130.
- Elsay-Quirk, T., & Leck, M. A. (2015). Patterns of seed bank and vegetation diversity along a tidal freshwater river. *American Journal of Botany*, 102, 1996–2012.
- Garin, E. V. (2016). Структура флоры сосудистых растений Ярославской области [The structure of flora of vascular plants of the Yaroslavl oblast]. *Mezhdunarodnyy Zhurnal Prikladnyh i Fundamentalnyh Issledovaniy*, 8(2), 188–193 (in Russian).
- Gumell, A. (2014). Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39, 4–25.
- Gumell, A. M., Boitsidis, A. J., Thompson, K., & Clifford, N. J. (2006). Seed bank, seed dispersal and vegetation cover: Colonization along a newly-created river channel. *Journal of Vegetation Science*, 17, 665–674.
- Gumell, A., Thompson, K., Goodson, J., & Moggridge, H. (2008). Propagule deposition along river margins: Linking hydrology and ecology. *Journal of Ecology*, 96, 553–565.
- Katanskaya, V. M. (1981). Vysshaya vodnaya rastitelnost kontinentalnyh vodoevov SSSR: Metody izucheniya [Higher aquatic vegetation of continental water bodies of the USSR: Study methods]. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Krylova, A. V., Tsvetkov, A. I., Malin, M. I., Romanenko, A. V., Poddubniy, S. A., & Otkukova, N. G. (2010). Communities of hydrobionts and the physical-chemical characteristics of the estuary area of inflow of a flat water basin. *Inland Water Biology*, 3(1), 59–69.
- Krylova, E. G. (2014). Rastitel'nyy pokrov ust'evykh uchastkov malyykh rek Verhney Volgi [Plant cover of mouth sections of small rivers of Upper Volga]. *Vestnik APK Verhnevolzh'ya*, 27(3), 54–57 (in Russian).
- Krylova, E. G. (2015a). Rastitel'nyy pokrov ust'evogo uchastka maloj reki Korojzhechny [The vegetative cover of the mouth of the small river Korozhevna]. *Gorizonty Gidrobotaniki*, 71, 72–77 (in Russian).
- Krylova, E. G. (2015b). Структура растительного покрова [The structure of the vegetation cover]. *Gidrojekologiya ust'evykh oblastey pritokov ravninnogo vodohranilishha. Filigran'*, Jaroslavl', 109–123 (in Russian).
- Leck, M. (2003). Seed-bank and vegetation development in a created tidal freshwater wetland on the Delaware river, Trenton, USA. *Wetlands Journal*, 23, 310–343.
- Lisitsyna, L. I., Papchenkov, V. G., & Artyemenko, V. I. (2009). Flora vodoyomov Volzhskogo basseina: Opredelitel sosudistykh rastenij [Flora of water bodies of the Volga river basin: Identification guide to vascular plants]. KMK, Moscow (in Russian).
- Maevskiy, P. F. (2014). Flora srednei polosy evropeyskoi chasti Rossii [Flora of the temperate zone of the European part of Russia]. KMK, Moscow (in Russian).
- Mirkin, B. M., & Naumova, L. G. (2014). Istorija i konceptual'nye ustanovki klassifikacii rastitel'nyh soobshchestv s ispol'zovaniem podhoda Braun-Blanke

- [History and conceptual settings for plant communities classification using the Brown-Blanc approach]. *Lethaea Rossica*, 9, 21–34 (in Russian).
- Neff, K. P., Rusello, K., & Baldwin, A. H. (2009). Rapid seed bank development in restored tidal freshwater wetlands. *Restoration Ecology*, 17, 539–548.
- Nilsson, C., Brown, R. L., Jansson, R., & Merritt, D. M. (2010). The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*, 85, 837–858.
- O'Donnell, J., Fryirs, K., & Leishman, M. R. (2015). Can the regeneration of vegetation from riparian seed banks support biogeomorphic succession and the geomorphic recovery of degraded river channels. *River Research and Applications*, 31, 834–846.
- Papchenkov, V. G. (2001). Rastitelnyj pokrov vodoyomov Srednego Povolzhya [Vegetation cover of water bodies and water courses of the Middle Volga region]. CMP MUBiNT, Jaroslavl (in Russian).
- Riis, N., Baattrup-Pedersen, A., Poulsen, B. J., & Kronvang, B. (2014). Seed germination from deposited sediments during high winter flow in riparian areas. *Ecological Engineering*, 66, 103–110.
- Rohmistrov, V. L. (2004). *Malye reki Jaroslavskogo Povolzh'ja* [Small rivers of the Jaroslavl Volga Region]. Izdanie VVO RJA, Jaroslavl' (in Russian).
- Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A.-M., Roques, L., & Nadal, E. (2005). Seed inputs in riparian zones: Implications for plant invasion. *River Research and Applications*, 21, 299–313.
- Tererai, F., Gaertner, M., Jacobs, S. M., & Richardson, D. M. (2015). Resilience of invaded riparian landscapes: The potential role of soil-stored seed banks. *Environmental Management*, 55(1), 86–99.
- Thompson, K., Bakker, J. P., & Hodgson, J. G. (2016). Ecological correlates of seed persistence in soil in the North-West European flora. *Journal of Ecology*, 98(1), 163–169. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00240.x>
- Tihonov, A. V., & Lapirova, A. G. (2015). Bank semjan vodnyh i pribrezhno-vodnyh rastenij [Seed banks of water and coastal water plants]. *Gidrojekologija ust'evyh oblastej pritokov ravninnogo vodohranilishha*. Filigran', Jaroslavl'. pp. 124–138 (in Russian).
- Tihonov, A. V., Papchenkov, V. G., & Lapirova, A. G. (2014). Bank semjan zony vremennogo zatopenija Rybinskogo vodohranilishha [Seed banks of the temporary flood zone of the Rybinsk Reservoir]. *Voda: Himija i Jekologija*, 72(6), 63–67 (in Russian).
- Vojtkó, A. E., Mesterházy, A., Stüveges, K., Valkó, O., & Lukács, B. A. (2017). Changes in sediment seed bank composition of invaded macrophyte communities in a thermal river. *Freshwater Biology*, 62, 1024–1035.
- White, J. M., & Stromberg, J. C. (2011). Resilience, restoration, and riparian ecosystems: Case study of a dryland, urban river. *Restoration Ecology*, 19, 101–111.
- Yang, D., & Li, W. (2013). Soil seed bank and aboveground vegetation along a successional gradient on the shores of an oxbow. *Aquatic Botany*, 110, 67–77.
- Zakonnova, A. V., & Litvinov, A. S. (2003). Geomorfologija, pochvennyj i rastitel'nyj pokrov [Geomorphology, soil and vegetation cover]. *Jekologicheskoe Sostojanie Malyh Rek Verhnego Povolzh'ja*. Nauka, Moscow. pp. 5–9 (in Russian).