

УДК 581.524

DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-52-66

СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИМОРСКИХ МАРШЕЙ МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

© 2021 А.М. Лапина, К.В. Иванова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: laany@yandex.ru, ivanova.xenia@ya.ru

Аннотация. Приведены данные о синтаксономическом составе и пространственной структуре растительного покрова соленых и солоноватых приморских маршей побережья Кузнецкой губы (северо-восток Малоземельской тундры). Выделено 8 гомогенных (фитоценозов) и 5 гетерогенных единиц (экологические и серийные ряды), которые относятся к подклассу соленых маршей *Puccinellisubchorieta phryganodis*. Дано подробное описание смены сообществ на маршах от низкого до высокого уровней в направленных экологических рядах, которые выражены на морских террасах, имеющих небольшой уклон (ключевые участки «пос. Кузнецкая» и «р. Кузнецкая»). На участке «Ходовариха», где перепад высот и, как следствие, единый градиент факторов среды для всей площади отсутствуют, не наблюдалось и закономерной смены сообществ разных синтаксонов на трансектах. Мозаичная структура растительности этого участка представлена на крупномасштабной геоботанической карте, выполненной на основе аэрофотосъемки, полученной при помощи БПЛА. Использование типологии территориальных единиц растительности позволило описать структуру и синтаксономический состав растительного покрова как направленных экологических рядов на наклоненных террасах, так и сложной мозаики сообществ разных синтаксонов на плоской террасе. Типы местообитаний и их комплексов, выявленные на основе синтаксономического состава растительности, соотнесены с категориями европейской системы EUNIS, что крайне важно для планирования хозяйственной деятельности в арктической зоне.

Ключевые слова: растительность, марши, классификация Браун-Бланке, территориальные единицы растительности, геоботаническое картографирование, БПЛА, Малоземельская тундра.

Поступила в редакцию: 18.07.2021. **Принято к публикации:** 10.09.2021.

Для цитирования: Лапина А.М., Иванова К.В. 2021. Синтаксономический состав и пространственная структура территориальных единиц растительности соленых маршей Малоземельской тундры. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 15(3): 52–66. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-52-66

ВВЕДЕНИЕ

Приморские маршевые луга – это части приливного берега аккумулятивных морских террас, где под влиянием соленых вод и наносов илистого и песчаного материала формируется галофитный растительный покров, устойчивый к периодическому затоплению (Leont'ev et al., 1975). На приморских лугах происходит закономерная смена растительных сообществ, описанная Г. Вальтером как «галосерия» (Val'ter, 1982). Основные факторы, определяющие расположение сообществ в эколого-динамическом ряду –

длительность затопления приливом и засоленность субстрата (Safyanov, 1996). Эти факторы зависят не только от колебания интенсивности приливов и отливов, но и от геоморфологического строения поверхности берега (Golub et al., 2003). На аккумулятивных берегах с достаточным уклоном дневной поверхности проявляется разница во влиянии абиотического стресса на состав и структуру растительного покрова маршей при увеличении высоты над уровнем моря (Pennings, 2001). При выраженном направлении градиента фактора стресса можно четко проследить изменения в растительном покрове (He, Bennings, 2014). В Северной Атлантике D. Thannheiser подробно описал взаимосвязь сообществ галофитной растительности с основными факторами – длительностью затопления и соленостью грунтовых вод (Thannheiser, 1987), и проиллюстрировал типичную последовательность ассоциаций растительности с указанием на изменение целого ряда факторов среды и их эффекта на смену доминирующих видов по градиенту (Thannheiser, 1991). Структура и состав фитоценозов приморских маршей в направленных эколого-динамических рядах достаточно хорошо изучены, особенно на побережьях Белого и Баренцева морей (Korchagin, 1935; Leskov, 1936; Koroleva, 1999; Babina, 2002; van der Graaf et al., 2004; Sergienko, 2008; Koroleva и др., 2011; Matveyeva, Lavrinenko, 2011; Sergienko, 2013; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018; Moseev, 2019 и др.). Для Малоземельской тундры подробная характеристика маршей дана А.И. Лесковым (Leskov, 1936). При этом практически не исследовано пространственное распределение синтаксонов растительности маршей на выровненных, не наклоненных террасах, которые частично формируют побережья в тундровой зоне. Уклон поверхности в таких местообитаниях не превышает 1°, поэтому направление градиента абиотического стресса не выражено, как следствие, сообщества разных синтаксонов сменяются непоследовательно и образуют мозаичный покров. Для изучения синтаксономического состава и структуры растительного покрова маршей в данной работе используется типологическая схема территориальных единиц растительности (далее – ТЕР), которая основана на изучении синтаксономического состава растительности и типов ее структур (Lavrinenko, 2020), и позволяет подробно ее охарактеризовать даже при сложных закономерностях пространственного распределения сообществ. В данной статье приведено подробное описание ТЕР соленых и солоноватых маршей Малоземельской тундры, с описанием их синтаксономического состава и пространственной структуры, показаны различия в распределении растительных сообществ и их сочетаний в условиях направленного и ненаправленного градиентов факторов среды.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые работы проводили на трех ключевых участках (рис. 1) в западной части п-ова Русский Заворот и на южном побережье Кузнецкой губы Баренцева моря. Климат территории арктический, положительные температуры держатся с июня по сентябрь. Самый теплый месяц – июль, со среднемесячной температурой воздуха +9°C, самый холодный – январь (–16.3°C) (www.pogodaiklimat.ru). Средняя соленость поверхностного слоя воды в Кузнецкой губе летом составляет менее 20‰ из-за опресняющего влияния вод, выносимых р. Печорой.

В пределах района работ материал собирали на трех ключевых участках, два из них – участки «пос. Кузнецкая» и «р. Кузнецкая» – расположены в южной части Кузнецкой губы на низких аккумулятивных песчаных морских террасах. Максимальные высоты здесь – 5–6 м над ур. м. Берег морской террасы преимущественно обрывистый, 1–3 м высотой, и лишь в устьях рек и проток менее 1 м. В связи с этим во время приливов (средняя величина – 0.8 м) в первую очередь затапливается не прибрежная зона, а берега проток, которые соединяют озера с Кузнецкой губой и меняют направление течения на противоположное дважды в сутки. Таким образом в этом районе образуются характерные для Малоземельской тундры внутренние маршевые системы (Matveyeva,

Lavrinenko, 2011). Третий ключевой участок «Ходовариха» расположен на южном побережье п-ова Русский Заворот на низкой морской песчаной террасе, перекрытой иловыми отложениями. Маршевая система окружена опресненными болотами с преобладанием *Carex aquatilis* subsp. *stans* и полосой песков, переносимых ветрами к югу от массивной песчаной дюны на северном побережье мыса. Своей южной частью изученный участок маршевой системы выходит к побережью Кузнецкой губы. Берег обрывистый, средняя высота террасы составляет около 1.0 м над ур. м., поэтому во время приливов весь участок покрывается водой.



Рис.1. Ключевые участки: 1 – «пос. Кузнецкая», 2 – «р. Кузнецкая», 3 – «Ходовариха»
Fig. 1. Key areas: 1 – «pos. Kuznetskaya», 2 – «Kuznetskaya river», 3 – «Khodovariha»

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для классификации растительности соленых и солоноватых маршей Малоземельской тундры в июле–августе 2019 г. авторы выполнили 42 полных геоботанических описания на двух ключевых участках («пос. Кузнецкая» и «р. Кузнецкая») на побережье Кузнецкой губы и 48 маркерных описаний на мысе Русский Заворот (участок «Ходовариха») (Рис. 1). В пределах площадок размером 25 м² выявляли все виды растений (включая мхи и лишайники) и оценивали проективное покрытие жизненных форм в процентах и обилие видов по шкале Браун-Бланке. Координаты описаний регистрировали при помощи GPS навигатора Garmin eTrex.

На наклонных террасах (ключевые участки «пос. Кузнецкая» и «р. Кузнецкая») для анализа смены сообществ разных синтаксонов по градиенту солености субстрата и длительности затопления приливами закладывали профили от уреза воды до маршей наиболее высокого уровня. В пределах каждого сообщества, представленного на профиле, закладывали пробные площадки и выполняли по одному полному геоботаническому описанию. Для описания смены сообществ разных синтаксонов в экологических рядах мы описали эти ряды как ТЕР согласно разработанной методике (Lavrinenko, 2020).

Для целей картографирования выполняли маркерные описания в центральных частях естественных контуров растительности, которые выделяли по материалам спутниковых снимков высокого разрешения и уточняли на местности. Определяли координаты маркерных описаний с помощью GPS навигатора, описывали макро-, мезо-, микро- и нанорельеф, горизонтальную и вертикальную структуру, перечисляли доминирующие виды, давали краткое рабочее название сообщества по аналогии с полными геоботаническими описаниями.

Для слабонаклонных террас (ключевой участок «Ходовариха») методика геоботанического профилирования неприменима из-за незначительной разницы в абсолютных высотах поверхности, поэтому здесь на участке площадью 56.5 тыс. м² провели фотосъемку сверхвысокого разрешения при помощи квадрокоптера Mavic Pro 2 Platinum. На

основе полученных данных подготовили цифровую модель рельефа (ЦМР) и крупномасштабные геоботанические карты (1:250, 1:1000). В основу легенды этих карт в одном случае положены синтаксоны растительности, а в другом – ТЕР.

Коды и названия местообитаний в системе EUNIS приведены по последнему реестру морских и околоводных местообитаний (Evans et al., 2016), названия сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова (Czerpanov, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Растительные сообщества соленых маршей отнесены к 6 ассоциациям и 8 субассоциациям в традициях флористической классификации. Выделено 8 гомогенных и 5 гетерогенных ТЕР ранга «тип», которые относятся к подклассу соленых маршей *Puccinellisubchorietea phryganodis* (Lavrinenko, 2020). В описании использованы следующие обозначения: ○ – фитоценозы, Ø – экологические ряды, Θ – серийные ряды.

Фитоценозы:

1. ○ Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops

Синтаксон: асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* Nordh. 1954. субасс. *inops* Matveeva et Lavrinenko 2011.

Моновидовые заросли *Hippuris tetraphylla* с незначительным обилием *Carex subspathaceae* или *C. mackenziei*. Сообщества относятся к солоноватым маршам низкого уровня, являются первым звеном эколого-динамического ряда: занимают берега проток и озер, ровные понижения со стоячей водой или пересыхающие во время отлива участки субстрата, предшествуя осоковым ценозам асс. *Caricetum subspathaceae* и *Caricetum mackenziei*. На ровных террасах («Ходовариха») приурочены к лужам, заплесковым озерам и узким протокам, которые соединяют пересыхающие водоемы с морем.

2. ○ Puccinellietum phryganodis caricetosum subspathaceae

Синтаксон: асс. *Puccinellietum phryganodis* Hadaei 1946 субасс. *caricetosum subspathaceae* Thannheiser et Willers ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018.

Пионерные группировки ползучих побегов *Puccinellia phryganodes* на наиболее низких участках морских террас на границе среднего уровня воды. Помимо бескильницы встречается *Carex subspathaceae*, реже одиночные побеги *Hippuris tetraphylla*. На наиболее низких участках с большей длительностью затопления осока встречается с низким обилием, побеги *Puccinellia phryganodes* располагаются на расстоянии нескольких сантиметров друг от друга и имеют розоватую окраску. На повышенных участках (с превышением по высоте даже в 1 см) покров сомкнутый, лишь с небольшими пятнами субстрата, обилие *Carex subspathaceae* и *Puccinellia phryganodes* сопоставимо.

3. ○ Caricetum subspathaceae inops

Синтаксон: асс. *Caricetum subspathaceae* Hadaei 1946 субасс. *inops* Molenaar 1974

Сообщества низких маршей, образованные характерным видом и доминантом ассоциации *Carex subspathacea*, с травяным покровом разной степени сомкнутости (15–60 %, до 80 %). Занимают субгоризонтальные аллювиальные поверхности, затапливаемые в каждый прилив, располагаются полосами 2–7 м шириной и до 20 м длиной вдоль берегов озер и проток.

4. ○ Caricetum subspathaceae potentilletosum egedii

Синтаксон: асс. *Caricetum subspathaceae* Hadaei 1946 субасс. *potentilletosum egedii* Korchagin ex Thannheiser 1975

Сообщества низких маршей, в которых помимо осоки с высокой константностью произрастают *Potentilla egedii* и *Stellaria humifusa*, в половине описаний встречены *Calamagrostis deschampsoides*.

5. ○ *Caricetum subspathaceae arctanthemetosum hultenii*

Синтаксон: асс. *Caricetum subspathaceae* Надаи 1946 субасс. *arctanthemetosum hultenii* Matveyeva et Lavrinenko 2011

Сообщества занимают марши среднего уровня, помимо *Carex subspathacea* в них константны виды диагностической комбинации асс. *Caricetum subspathaceae*: *Potentilla egedii*, *Plantago schrenkii* и *Arctanthemum hultenii*, а также *Stellaria humifusa*.

6. ○ *Caricetum mackenziei*

Синтаксон: *Caricetum mackenziei* Nordh. 1954

Слабосомкнутый покров *Carex mackenziei* (40–60 %), из сосудистых растений помимо осоки с низким обилием растут *Calamagrostis deschampsoides* и *Stellaria humifusa*, редко встречаются *Triglochin palustre*, *Ranunculus hyperboreus*. В сообществах выражен нанорельеф: куртины осоки, занимающие около 10 % площади, чередуются с округлыми, немного вытянутыми пятнами от 0.2–0.3 м до 1.5 м в диаметре, в которых после прилива остается стоячая вода. Сообщества формируют пятна или полосы 3–7 м шириной по берегам солоноватых озер на маршах низкого и среднего уровня. В некоторых сообществах этой ассоциации (Табл. 1, оп. 8, 9) под осокой хорошо развита сплошная моховая дернина из *Warnstorfia exannulata*, что дает основание отнести их к одноименному варианту – вар. *Warnstorfia exannulata* Matveyeva et Lavrinenko 2011. Ценозы, в которых этот вид не был представлен, отнесены к обедненному варианту *inops*, который описан в восточноевропейских тундрах (Lavrinenko et al., 2012) как стадия восстановления растительности низких маршей после штормов.

7. ○ *Caricetum glareosae*

Синтаксон: Асс. *Caricetum glareosae* викариант *Calamagrostis deschampsoides* Matveyeva et Lavrinenko 2011

Сообщества представляют собой заросли *Carex glareosa* (доминант) и *Calamagrostis deschampsoides*. Нанорельеф сформирован тремя элементами: ровная приподнятая поверхность с кочками осоки и дерновинками вейника, среди которых также произрастают *Festuca rubra* и *Salix reptans*, вытянутые западины с илистым субстратом от 0.1Ч0.4 м до 0.7Ч2 м, и борта западин, к которым приурочены *Arctanthemum hultenii*, *Plantago schrenkii* и *Potentilla egedii*, а также *Calamagrostis deschampsoides* и *Carex subspathaceae*. В районе Кузнецкой губы эти сообщества приурочены к маршам высокого уровня на высоких участках морских террас.

8. ○ *Parnassio palustris–Salicetum reptantis*

Синтаксон: Асс. *Parnassio palustris–Salicetum reptantis* Matveyeva et Lavrinenko ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Флористически наиболее богатые (11–13 видов) сообщества, переходные от соленых маршей к тундровым ценозам. В диагностическую комбинацию синтаксона входят 5 видов: травы *Rhodiola rosea*, *Parnassia palustris*, *Carex rariflora*, кустарничек *Empetrum hermaphroditum* и доминирующая в кустарниковом ярусе *Salix reptans*. В ценозах этой ассоциации хорошо выражен нанорельеф, сформированный округлыми и продолговатыми бугорками 0.3–1.0 м в диаметре и 15–20 см высотой, на поверхности которых куртинами растет *Salix reptans*.

Простые комбинации сообществ галофитной растительности в районе исследования представлены экологическими рядами и серийными рядами на осушках. На побережье

Кузнецкой губы, где на наклоненных склонах террасы формируется направленный градиент факторов среды (солености, увлажнения, длительности затопления), нами были выделены два типа экологических рядов сообществ от маршей низкого уровня до среднего и высокого уровней.

Простые комбинации:

9. Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops—*Parnassio palustris–Salicichorietum reptantis*

Д.к.с.: (асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* субасс. inops → асс. *Caricetum mackenziei* → асс. *Caricetum glareosae* викариант *Calamagrostis deschampsoides* → асс. *Parnassio palustris–Salicetum reptantis*) (рис. 2).

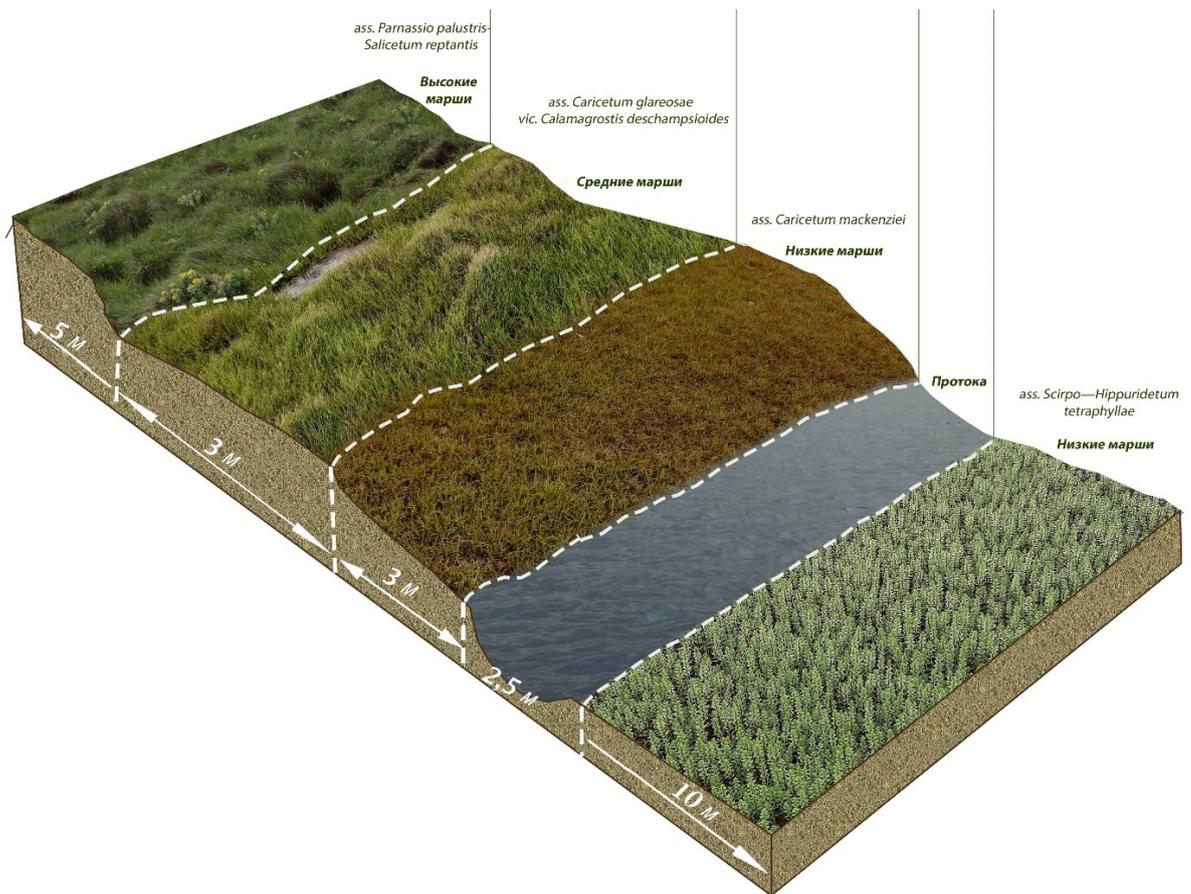


Рис. 2. Смена синтаксонов в экологическом ряду Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops — *Parnassio palustris–Salicichorietum reptantis* (Профиль №1, «пос. Кузнецкая»)

Fig. 2. Change of syntaxa in the ecological series Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops — *Parnassio palustris–Salicichorietum reptantis* (Profile No. 1, «pos. Kuznetskaya»)

Состав и структура. Экологический ряд начинается от наиболее низких, постоянно покрытых водой плоских участков возле протоков, которые занимают сообщества *Hippuris tetraphylla*. За узкой (2.5 м) протокой поверхность ее отлогого берега имеет небольшой уклон (<1°), благодаря чему она свободна от воды во время отливов. Растительность здесь представлена осоковыми сообществами асс. *Caricetum mackenziei* солончатых маршей низкого уровня. При увеличении уклона поверхности (до 1.2°) выше по склону в составе сообществ появляются менее устойчивые к затоплению виды (*Arctanthemum hultenii*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Carex glareosa*), которые диагностируют собой марши среднего уровня. Сообщества высоких маршей асс. *Parnassio palustris–Salicetum reptantis* расположены на наиболее удаленных от протоков выровнен-

ных поднятых террасах, которые опреснены поверхностным стоком с более высоких тундровых террас и заливаются водой только во время штормов и нагонов воды.

Местообитание. Побережье Кузнецкой губы, пологие поверхности морских террас, обращенные к руслам проток с приливно-отливным режимом. Почвы аллювиальные маршевые в нижней части склона и примитивные маршевые дерновые – на маршах высокого уровня.

10. Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops — *Caricichorietum mackenziei* inops

Д.к.с.: (асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* субасс. *inops* → асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *inops* → асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *potentilletosum egedii* → асс. *Caricetum mackenziei*) (рис. 3)

Состав и структура. Слабосомкнутые сообщества асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* расположены в стоячей воде озера «островками» 10–15 м в диаметре. На берегу непосредственно у уреза воды расположены разреженные сообщества обедненной субасс. *Caricetum subspathaceae inops*. Эта часть берега заливается дважды в сутки, блюдцеобразные понижения поверхности обводнены даже в отлив и либо заняты побегами *Hippuris tetraphylla*, либо лишены растительного покрова. Выше по склону при увеличении уклона поверхности более 1° состав осоковых сообществ усложняется и покров становится более сомкнутым (40–60%) за счет появления диагностических видов субасс. *C. s. potentilletosum egedii*. В этом экологическом ряду марши среднего уровня асс. *Caricetum mackenziei* занимают наиболее возвышенные участки террасы и заливаются лишь во время сизигийных приливов, поэтому в отличие от сообществ той же ассоциации на низких маршах побеги осоки здесь крупнее и имеют сизо-зеленую окраску.

Местообитание. Побережье Кузнецкой губы, берега озер.

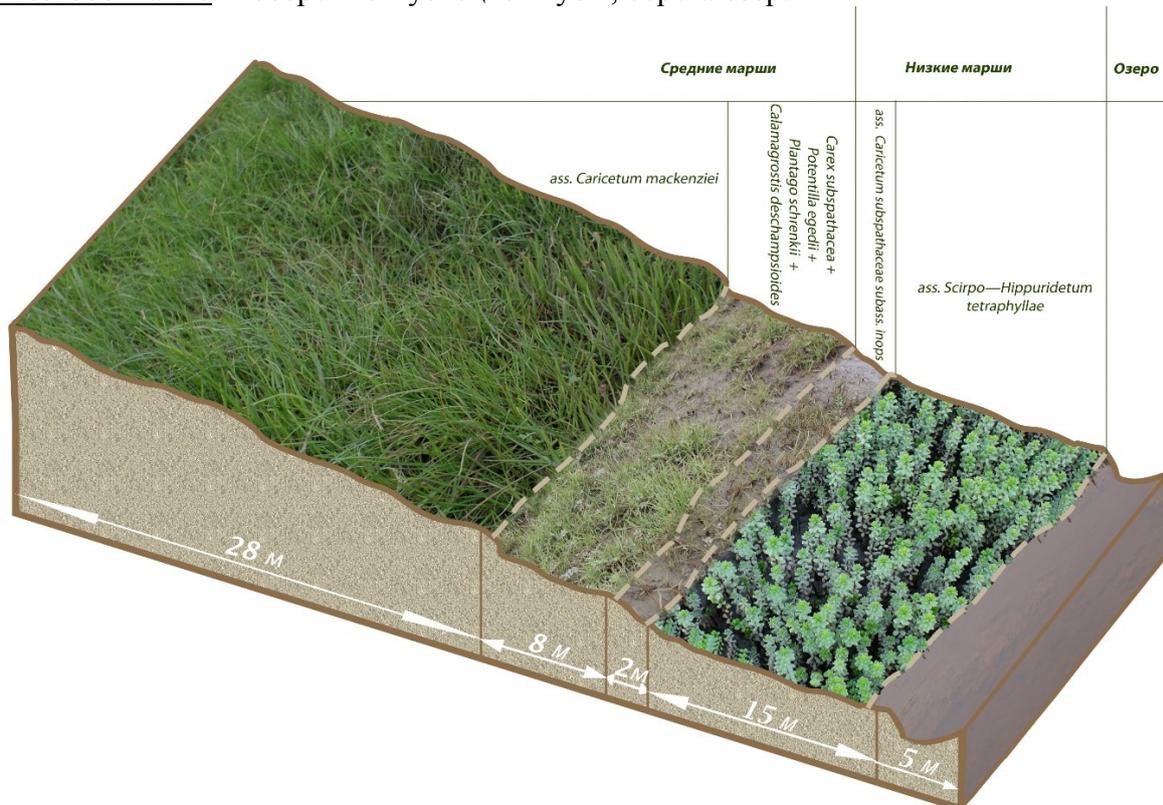


Рис. 3. Смена синтаксонов в экологическом ряду Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops — *Caricichorietum mackenziei* inops (Профиль № 2, «пос. Кузнецкая»)

Fig. 3. Change of syntaxa in the ecological series Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* inops — *Caricichorietum mackenziei* inops (Profile No. 2, «pos. Kuznetskaya»)

На ключевом участке «Ходовариха» описан всего один экологический ряд с направленным градиентом среды, который ограничен маршами от низкого до среднего уровня. Профиль заложен на склоне коренной террасы за пределами картируемой территории.

11. Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*— *Caricichorietum potentilletosum egedii* Д.к.с.: (асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* субасс. *inops* → асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *inops* → асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *potentilletosum egedii*) (рис. 4)

Состав и структура. Полоса осушки вдоль русла протоки занята сообществами *Hippuris tetraphylla*, за ней выше по склону развиваются осоковые сообщества от обедненной субасс. *Caricetum subspathaceae* в нижней части склона, до более флористически богатых сообществ с сомкнутым покровом асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *potentilletosum egedii* – в верхней части.

Местообитание. Склоны морских террас, обращенные к протокам.

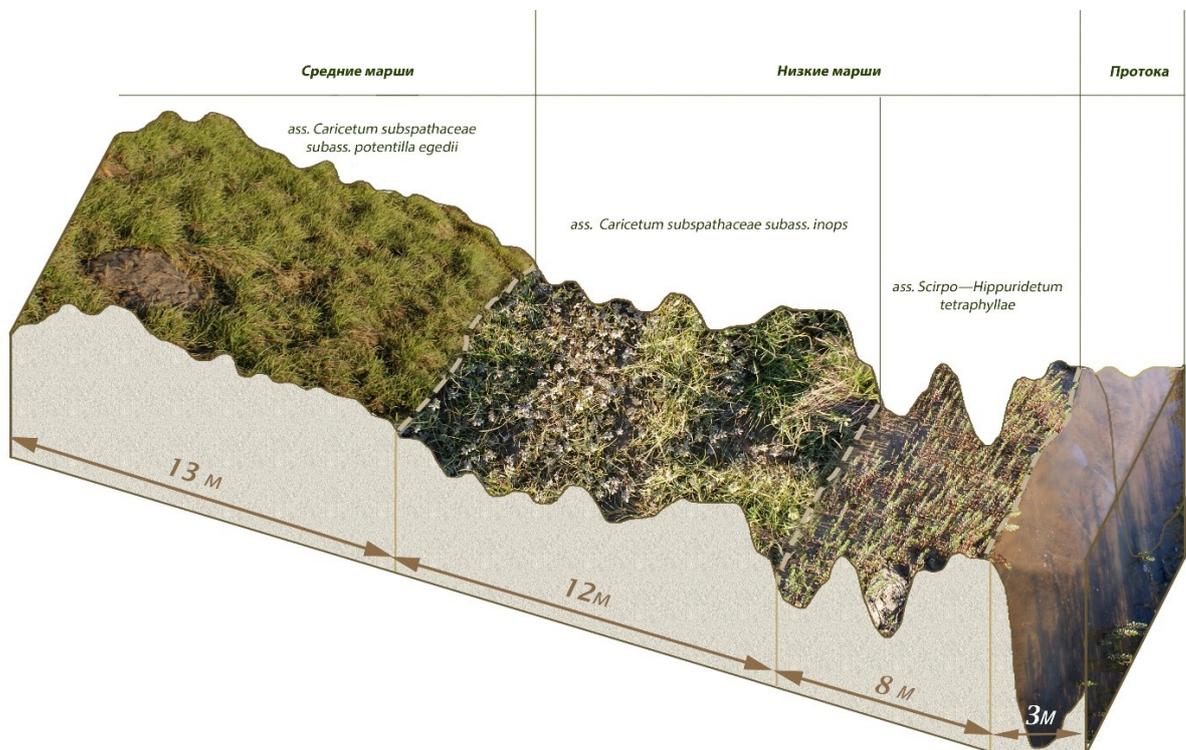


Рис. 4. Смена синтаксонов в экологическом ряду Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*— *Caricichorietum potentilletosum egedii* (Профиль №3, «Ходовариха»)

Fig. 4. Change of syntaxa in the ecological series Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*— *Caricichorietum potentilletosum egedii* (Profile No. 3, «Khodovarikha»)

Как выделение тТЕР, так и классификация наземных местообитаний EUNIS основаны на характеристике синтаксономического состава растительности, поэтому разумно попытаться совместить эти подходы при изучении конкретных объектов. К разным типам местообитаний мы относим не отдельные синтаксоны, а сформированные ими ТЕР, чтобы охарактеризовать не только синтаксономический состав разных местообитаний, но и структуру их растительности на основе симфитосоциологического подхода, почти не задействованного в классификации EUNIS (Lavrinenko, 2020). Все изученные нами синтаксоны и сформированные ими гомогенные ТЕР относятся к двум категориям местообитаний в реестре EUNIS: *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops* можно отнести к соленым арктическим лугам на сернистом субстрате (код – MA2111), все прочие синтаксоны относятся к соленым арктическим лугам нижней части береговых террас

(MA2112). Стоит отметить, что среди местообитаний EUNIS нет категории маршей среднего уровня, несмотря на отличия в структуре и составе их сообществ от растительности низких и высоких маршей, поэтому фитоценоз *Caricetum subspathaceae arctanthemetosum hultenii*, который занимает марши среднего уровня, мы пока поместили в категорию местообитаний низких маршей (MA2112). Направленные экологические ряды на побережье Кузнецкой губы – Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops–Parnassio palustris–Salicichorietum reptantis* (рис. 2) – и в окрестностях пос. Ходовариха – Ø *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops–Caricichorietum potentilletosum egedii* (рис. 4) – напротив, представляют собой комплекс местообитаний MA2111 и MA2112, который не отражен в типологии EUNIS.

Таким образом, мы описали смену сообществ синтаксонов в экологических рядах на пологих склонах террас или берегах протоков и озер на побережье Кузнецкой губы и участке «Ходовариха», где есть направленный градиент стресса.

Напротив, участок «Ходовариха» представляет собой ровную морскую террасу с малыми абсолютными высотами и без уклона дневной поверхности, поэтому в каждый прилив терраса залита водой полностью. Нет общего направления отступления воды с поверхности во время отлива – субстрат дренируют неглубокие узкие ручейки, которые соединяются в протоки до 1 м шириной и 0.5–1.0 м глубиной. Даже небольшие (около сантиметра) повышения дневной поверхности (склоны протоков, участки с субстратом, закрепленным корнями трав) освобождаются от воды раньше, а понижения (русла протоков, лужи и блюдцеобразные ванночки) наоборот, остаются под водой некоторое время после отлива. Поэтому растительность участка «Ходовариха» мозаичная, с мелкими контурами сообществ разных ассоциаций. Здесь не удается выявить единое направление градиента факторов среды для всей площади и, как следствие, закономерную смену сообществ разных синтаксонов на трансектах или профилях. Представляется наиболее удобным отобразить структуру растительности этого участка в виде крупномасштабной геоботанической карты на основе аэрофотосъемки, полученной при помощи БПЛА, путем ручного дешифрирования с использованием полевых данных.

На представленной карте (рис. 5) большую часть площади участка (74 %) занимают сообщества разных синтаксонов низких маршей, без учета открытого илистого субстрата и лишенных стока заплесковых озер, где условия непригодны для формирования даже устойчивых галофитных группировок. На представленной карте растительность крайне мозаична и сложена большим количеством (почти 90) контуров разных ассоциаций, площадью от двух до 9000 м². Представление отдельных синтаксонов на карте более мелкого масштаба крайне затруднительно, к тому же, при генерализации подобной карты неизбежно упрощение информации об экологии сообществ и их пространственной структуре. В связи с этим в работе представлена геоботаническая карта ТЕР того же масштаба (рис. 6), при создании которой были использованы уже описанные выше типы гомогенных ТЕР (фитоценозы), а также их простые комбинации (экологические и серийные ряды), приведенные в легенде.

Выделенные нами экологические ряды растительности на участке «Ходовариха» – это элементы направленного экологического ряда *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops–Parnassio palustris–Salicichorietum reptantis*, описанного на побережье Кузнецкой губы. Геоморфологическое строение террасы не позволяет сформироваться полным экологическим рядам от пионерных сообществ до маршей высокого уровня, поэтому выделять смену фитоценозов можно только на небольших выделах, где ряд ограничивается сообществами всего лишь двух-трех синтаксонов. Названия этих экологических рядов, в соответствии с разработанной методологией (Lavrinenko, 2021), даны по синтаксонам, индицирующим минимальное и максимальное значение факторов среды в пределах ряда. Помимо уже описанных ТЕР, на карте выделено два типа серийных ря-

дов, которые отражают процесс зарастания открытого илистого субстрата: от единичных особей *Hippuris tetraphylla* или *Puccinellia phryganodes* до сформировавшихся сообществ соответствующих ассоциаций.

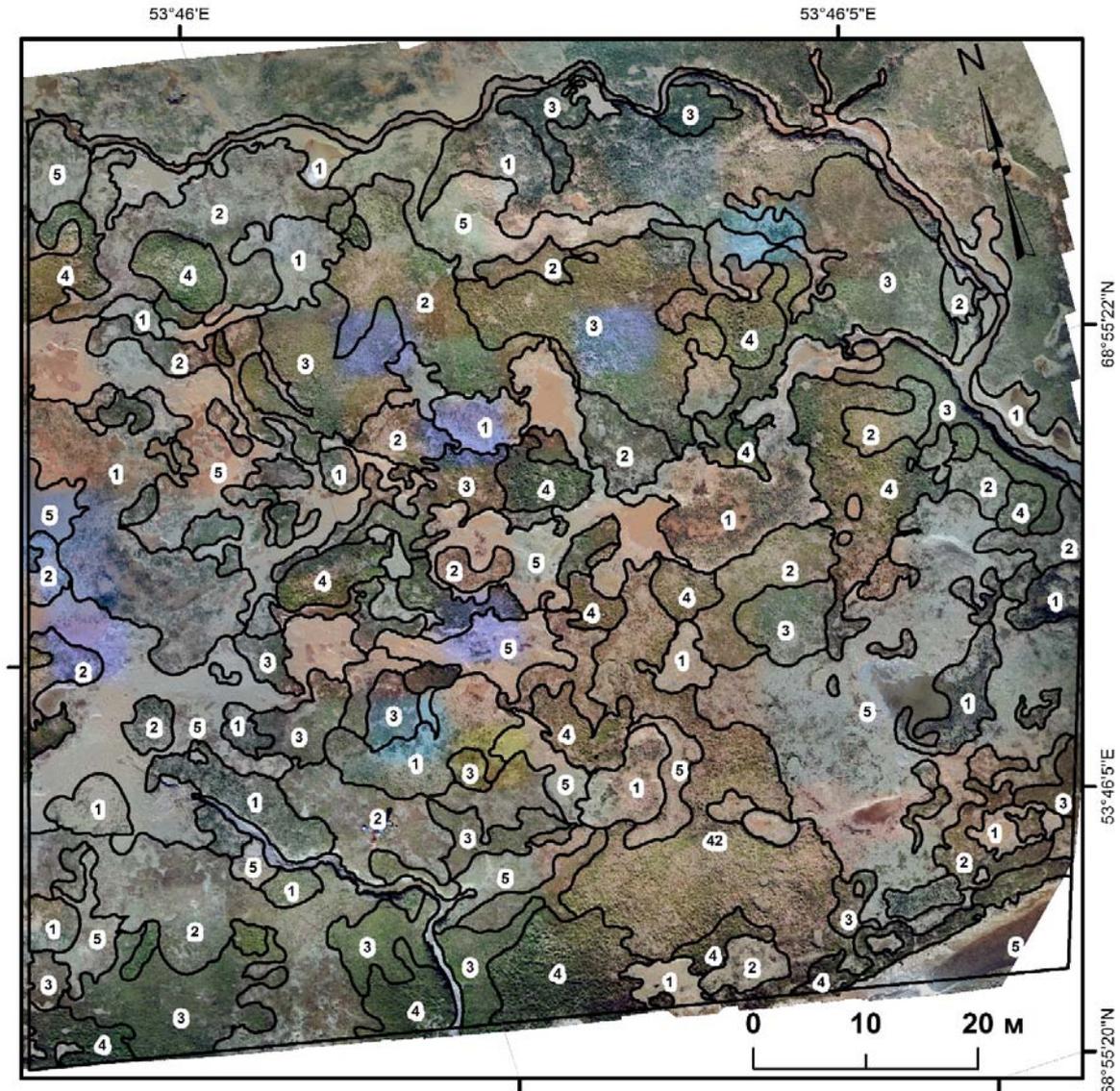
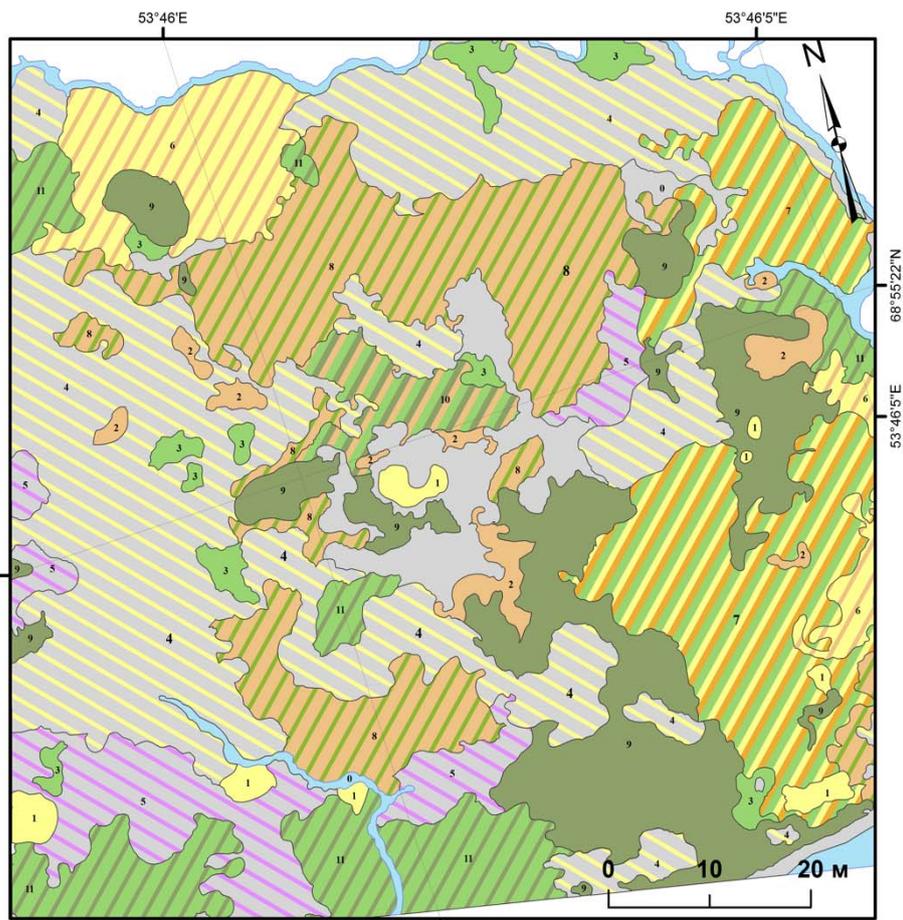


Рис. 5. Выделение растительных сообществ разных синтаксонов на снимке, полученном с БПЛА для ключевого участка «Ходовариха». Цифрами обозначены: 1 – асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae*, 2 – асс. *Puccinellietum phryganodes*, 3 – асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *inops*, 4 – асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *arctanthemetosum hultenii*, (42 - разреженный вариант), 5 – субстрат, не занятый растительностью

Fig. 5. Identification of plant communities of different syntaxa in the UAV image for the key site «Khodovariha».

Почти треть площади (28 %) занимают сообщества экологического ряда *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*—*Caricichorietum subspathaceae inops* в полном (асс. *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae* субасс. *inops*→асс. *Puccinellietum phryganodes* субасс. *caricetosum subspathaceae*→асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *inops*), либо в сокращенном виде (асс. *Puccinellietum phryganodes* субасс. *caricetosum subspathaceae*→асс. *Caricetum subspathaceae* субасс. *inops*).



Условные обозначения к геоботанической карте ключевого участка "Ходовариха"

- 1 *O Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*
- 2 *O Puccinellietum phryganodis caricetosum subspathaceae*
- 3 *O Caricetum subspathaceae inops*
- 4 Θ Зона осушки с единичными особями *Hippuris tetraphylla–Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops*
- 5 Θ Зона осушки с единичными особями *Puccinellia phryganodes–Puccinellietum phryganodis caricetosum subspathaceae*
- 6 \emptyset *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops–Puccinellechorietum phryganodis caricetosum subspathaceae*
- 7 \emptyset *Scirpo–Hippuridetum tetraphyllae inops–Caricichorietum subspathaceae inops*
- 8 \emptyset *Puccinellietum phryganodis caricetosum subspathaceae–Caricichorietum subspathaceae inops*
- 9 *O Caricetum subspathaceae arctanthemetosum hultenii*
- 10 \emptyset *Puccinellietum phryganodis caricetosum subspathaceae–Caricichorietum subspathaceae arctanthemetosum hultenii*
- 11 \emptyset *Caricetum subspathaceae inops–Caricichorietum subspathaceae arctanthemetosum hultenii*
- Обнаженный субстрат
- Водотоки

Рис. 6. Геоботаническая карта ключевого участка «Ходовариха»

Fig. 6. Geobotanical map of the key site «Khodovariha»

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В статье впервые подробно рассмотрена пространственная структура растительности приморских маршей в условиях направленного и ненаправленного градиента стресса и основных факторов среды. В отличие от закономерно сменяющих друг друга сообществ маршей низкого, среднего и высокого уровней в направленных экологических рядах на пологих склонах террас (Кузнецкая губа), растительность плоских террас сло-

жена их элементами – связками из двух-трех синтаксонов, сообщества которых сменяют друг друга на небольших выделах, приуроченных, вероятно, к понижениям и повышениям нанорельефа с разной длительностью отхода воды в отлив. Использование типологии ТЕР позволило описать структуру и синтаксономический состав растительного покрова как направленных экологических рядов на пологих склонах, так и сложной мозаики сообществ разных синтаксонов на плоской террасе. Во втором случае выделение экологических рядов даже в виде небольших отдельных единиц, а не полного ряда, позволяет упростить отображение данных на карте, и при этом полноценно сохранить информацию о синтаксономическом составе и структуре ТЕР всех рангов. Работа по объединению типологии ТЕР с международной системой классификации местообитаний EUNIS даже в рамках небольших ключевых участков необходима, поскольку это позволит в будущем разработать типологию местообитаний восточноевропейского сектора Российской Арктики и включить их в международный реестр, где они до сих пор рассмотрены недостаточно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме № АААА-А19-119032090096-4. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-17-00160).

Авторы благодарны О.В. Лавриненко и И.А. Лавриненко за существенные замечания и советы при проведении исследований и подготовке настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Vabina] Бабина Н.В. 2002. Галофитная растительность западного побережья Белого моря. — Растительность России. 3: 3–12. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2002.03.3>
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
- DierЯen K. 1996. Vegetation nordeuropas. Ulmer. 368 p.
- Evans D. 2016. Revising the marine section of the EUNIS Habitat classification-Report of a workshop held at the European Topic Centre on Biological Diversity, 12 & 13 May 2016 — ETC/BD report to the EEA.
- [Golub et al.] Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Сорокин А.Н. 2003. Приморские растительные сообщества Кандалакшского заповедника и прилегающих территорий. — Заповедное дело. 11: 68–86.
- He Q., Bertness M.D. 2014. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. — Ecology. 95(6): 1437–1443. <https://doi.org/10.1890/13-2226.1>
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1935. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота). — Acta Inst. Botanici Acad. Sci. URSS. Ser. III. Fasc. 2: 223-333.
- [Koroleva et al.] Королева Н.Е., Чиненко С.В., Сортланд Э.Б. 2011. Сообщества маршей, пляжей и приморского пойменного эфемеретума Мурманского, Терского и востока Кандалакшского берега. — Фиторазнообразие восточной Европы 9: 26–62.
- [Koroleva] Королева Н.Е. 1999. Обзор растительных сообществ Белого моря в устье реки Варзуги — Бот. журн. 84(10): 86–94.
- [Lavrinenko] Лавриненко И.А. 2020. Типология и синтаксономический состав территориальных единиц растительности: новый подход на примере изучения арктических маршей. — Растительность России. 39: 100–148. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100>

[Lavrinenko et al.] Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Добрынин Д.В. 2012. Многолетняя динамика и гибель растительности маршей Колоколковой губы Баренцева моря. — *Растительность России*. 21: 66–77. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2012.21.66>

[Lavrinenko et al.] Лавриненко О. В., Матвеева Н. В., Лавриненко И. А. 2016. Сообщества класса Scheuchzeria–Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Тх. 1937 в восточноевропейских тундрах. — *Растительность России*. 28: 55–88.

[Lavrinenko, Lavrinenko] Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. 2018. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (побережье Баренцева моря). — *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 3: 82–143. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10028>

[Leont'ev et al.] Леонтьев О.К., Никифоров Л.Г., Сафьянов Г.А. 1975. Геоморфология морских берегов. М. 336 с.

Lepping O., Daniłs F. J. A. 2007. Phytosociology of beach and salt marsh vegetation in Northern West Greenland. — *Polarforschung*. 76(3): 95–108. <https://hdl.handle.net/10013/epic.29958>

[Leskov] Лесков А.И. 1936. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря. — *Бот. журн.* 21(1): 96–116.

[Matveyeva, Lavrinenko] Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. 2011. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры. — *Растительность России*. 17–18: 45–69. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.45>

[Moseev] Мосеев Д.В. 2019. Динамика растительности маршей приливных устьев рек Белого моря и Чешской губы Баренцева моря. — *Океанологические исследования* 47(4): 32–52. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47\(4\).2](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47(4).2)

Nordhagen R. 1954. Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmark (Norway). — *Vegetatio*. 381–394.

Pennings S. C., Bertness M. D. 2001. Salt marsh communities. In: Bertness M.D., Gaines S.D., *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland. P. 289–316.

[Saf'yanov] Сафьянов Г. А. 1996. Геоморфология морских берегов. М. 400 с.

[Sergienko] Сергиенко Л.А. 2008. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск. 225 с.

[Sergienko] Сергиенко Л.А. 2013. Состав и динамика растительного покрова побережий Российской Арктики. Петрозаводск. 127 с.

[Stirs] Стирс Д. А. 1958. Физиография засоленных маршей. — *Изв. АН СССР, сер. географ.* 6: 98–109.

Thannheiser D. 1991. Die Kystenvegetation der arktischen und borealen Zone. — *Ber. d. Reinh. Tьхenges.* 3: 21–42.

Thannheiser D. 1987. Vergleichende цкологische Studien an der Kystenvegetation am Nordatlantik. — *Berliner geographische Studien*. 25: 285–299.

[Val'ter] Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника. М. 264 с.

Van der Graaf A. J., Lavrinenko O. V., Elsakov V., van Eerden M. R., Stahl J. 2004. Habitat use of barnacle geese at a subarctic salt marsh in the Kolokolkova Bay, Russia. — *Polar Biology*. 27(11): 651–660. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0623-3>

SYNTAXONOMIC COMPOSITION AND SPATIAL STRUCTURE OF TERRITORIAL UNITS OF VEGETATION OF COASTAL MARSHES OF THE MALOZEMEL'SKAYA TUNDRA

© 2021 A.M. Lapina, K.V. Ivanova

*Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences,
2, Str. Professora Popova, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: laany@yandex.ru, ivanova.xenia@ya.ru*

Abstract. Data on the syntaxonomic composition and spatial structure of the vegetation cover of salty and brackish marches on the coast of Kuznetskaya Bay (northeast of Malozemelskaya tundra) are presented. Eight homogeneous (phytocenoses) and 5 heterogeneous (ecological and serial series) types of territorial vegetation units were identified, which belong to the subclass of salt marshes Puccinellisubchorieta phryganodis. A detailed description of the change of communities on marches from low to high levels in the directed ecological series, which are expressed on sea terraces with a slight slope (key areas “Kuznetskaya settlement” and “Kuznetskaya river”), is given. In the “Khodovariha” site, where the elevation difference and, as a consequence, a single gradient of environmental factors for the entire area are absent, there was no regular change of communities of different syntaxa on transects. The mosaic structure of the vegetation of this area is presented on a large-scale geobotanical map, made on the basis of aerial photography obtained using a UAV. The use of the typology of territorial units of vegetation made it possible to describe the structure and syntaxonomic composition of the vegetation cover of both directed ecological rows on inclined terraces and a complex mosaic of communities of different syntaxa on a flat terrace. The types of habitats and their complexes, identified on the basis of the syntaxonomic composition of vegetation, are correlated with the categories of the European system EUNIS, which is extremely important for planning economic activities in the Arctic zone.

Key words: vegetation, marshes, Braun-Blanquet classification, terrestrial units of vegetation, geobotanical mapping, UAV, Malozemelskaya tundra.

Received: 18.07.2021. **Accepted for publication:** 10.09.2021.

For citation: Lapina A.M., Ivanova K.V. 2021. Syntaxonomic composition and spatial structure of territorial units of vegetation of salt marshes of the Malozemel'skaya tundra. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 15(3): 52–66. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-52-66

ACKNOWLEDGEMENTS

This research is a part of the state assignment according to thematical plan № AAAA-A19-119032090096-4 BIN RAS and is funded by Russian Science Foundation № 20-17-00160. We would like to thank O.V. Lavrinenko and I.A. Lavrinenko for essential remarks and advice while conducting research and preparing this work.

REFERENCES

- Babina N. V. 2002. Halophyte coastal vegetation of the White Sea western part — *Rastitel'nost' Rossii*. 3:3–12. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2002.03.3> (In Russ.)
- Czerepanov S.K. 1995. *Vascular Plants of Russia and Neighboring States*. Saint-Petersburg. 990 p. (In Russ.)
- Dierßen K. 1996. *Vegetation nordeuropas*. Ulmer. 368 p.
- Evans D. 2016. Revising the marine section of the EUNIS Habitat classification—Report of a workshop held at the European Topic Centre on Biological Diversity, 12 & 13 May 2016 — ETC/BD report to the EEA.
- Golub V.B., Sokoloff D.D., Sorokin A.N. 2003. Coastal vegetation of Kandalakshskiy zapovednik and its neighbourhoods. — *Zapovednoe delo* 11: 68-86. (In Russ.)
- He Q., Bertness M. D. 2014. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. — *Ecology*. 95(6): 1437-1443. <https://doi.org/10.1890/13-2226.1>
- Korchagin A.A. 1935. Vegetation of marine alluvium of the Mezen Bay and of the Cheshskii Bay (meadows and meadows marshes. *Acta inst Botanic Acad. Sci URSS*. III(2): 223–333. (In Russ.)

Koroleva N. E., Chinenko S. V., Sortland E. B. 2011. Community marches, beaches and seaside floodplain ephemeretum Murmansk, Terskiy and the East coast of Kandalaksha (Murmansk region). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 9:26–62 (In Russ.)

Koroleva N. E. 1999. Review of plant communities of the northern coast of the White Sea in the mouth of the Varzuga R. (Tersky coast, Kola Peninsula). — *Botan. zhurn.* 84(10): 87–94 (In Russ.)

Lavrinenko I. A. 2020. Typology and syntaxonomic composition of vegetation territorial units: novel approach suggested with the case study of Arctic marhes. — *Rastitel'nost' Rossii*. 39: 100–148 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100> (In Russ.)

Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Dobrynin D.V. 2012. Longterm dynamics and destruction of marsh vegetation in the Kolokolkova Bay of the Barents Sea. — *Rastitel'nost' Rossii*. 21:66–77. (In Russ.)

Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A. 2018. Classification of salt and brackish marshes vegetation of the Bolschezemel'skaya tundra (Barents Sea coastal). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 12(3): 82–143. (In Russ.) <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10028>

Lavrinenko O.V., Matveyeva N.V., Lavrinenko I.A. 2016. Communities of the class Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Tx. 1937 in the East European tundras. — *Rastitel'nost' Rossii*. 28: 55–88 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.55>

Leont'ev O.K., Nikiforov L.G., Safyanov G.A. 1975. *Geomorfologiya morskikh beregov*. M.: Izd-vo Moskovskogo Universiteta. 336 p. (In Russ.)

Lepping O., Daniłs F. J. A. 2007. Phytosociology of beach and salt marsh vegetation in Northern West Greenland. *Polarforschung*. 76(3): 95–108. <https://hdl.handle.net/10013/epic.29958>

Leskov A. I. 1936. Geobotanicheskii ocherk primorskikh lugov Malozemel'skogo poberezh'ya Barentseva moray — *Bot. zhurn.* 21(1): 96–116.

Matveyeva N.V., Lavrinenko O.V. 2011. Marsh vegetation in the north-east of Malozemel'skaya Tundra — *Rastitel'nost' Rossii* 17–18: 45–69. (In Russ.) <https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.45>

Moseev, D. S. 2019. Dynamics of vegetation of marshes of tidal estuaries of the White Sea rivers and the Cheshskaya Inlet of the Barents Sea. — *Oceanological Research*. 47(4): 32–52. (In Russ.) [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47\(4\).2](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47(4).2)

Nordhagen R. 1954. Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmark (Norway). — *Vegetatio*. 381–394.

Pennings S. C., Bertness M. D. 2001. Salt marsh communities. In: Bertness M.D., Gaines S.D., *Marine community ecology*. Sinauer Associates. Sunderland. 289–316.

Safyanov G. A. 1996. *Geomorfologiya morskikh beregov*. M. 400 p. (In Russ.)

Sergiyenko L.A. 2008. Flora and vegetation of the coasts of the Russian Arctic and adjacent territories. Petrozavodsk. 225 p. (In Russ.)

Sergiyenko L.A. 2013. Composition and dynamics of vegetation cover of the Russian Arctic coasts. Petrozavodsk: PetrGU. 127 p. (In Russ.)

Stirs D. A. 1958. Fiziografiya zasolennykh marshei — *Izv. AN SSSR. ser. geograf.* 6: 98–109.

Thannheiser D. 1987. Vergleichende ökologische Studien an der Kystenvegetation am Nordatlantik. — *Berliner geographische Studien*. 25:285–299.

Thannheiser D. 1991. Die Kystenvegetation der arktischen und borealen Zone. — *Ber. d. Reinh. Tьхenges*. 3: 21–42.

Val'ter G. 1982. *Obshchaya geobotanika*. M. 264 p. (In Russ.)

Van der Graaf A. J. et al. 2004. Habitat use of barnacle geese at a subarctic salt marsh in the Kolokolkova Bay, Russia. — *Polar Biology*. 27(11): 651–660. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0623-3>