

На правах рукописи



Панюкова Евгения Витальевна

**РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
ВОДОХРАНИЛИЩ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ КОМИ**

1.5.9. Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук».

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент
Тетерюк Борис Юрьевич

Официальные оппоненты:

Шепелева Людмила Федоровна, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», лаборатория биоразнообразия и экологии, ведущий научный сотрудник

Капитонова Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук, заместитель директора по научной работе

Шереметова Светлана Анатольевна, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения Российской академии наук», лаборатория гербарий отдела Кузбасский ботанический сад, главный научный сотрудник

Защита состоится 26 июня 2025 г. в 14 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета «НИ ТГУ.1.5.01», созданного на базе Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства (Биологического института) федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус ТГУ, аудитория 209).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <https://dissertations.tsu.ru/PublicApplications/Details/5a619818-2dce-45fe-833f-7b128bb9b3f9>

Автореферат разослан « _____ » мая 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук, доцент

Симакова
Анастасия Викторовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

В последние два десятилетия в Республике Коми усилился интерес к изучению водохранилищ в связи с развитием на них садкового рыбоводства [Рафиков, 2016]. Однако, данных о важнейшем компоненте экосистем водохранилищ региона, их растительном покрове, практически нет [Flora of..., 2021]. Еще меньше уделено внимания продуктивности сообществ высшей водной растительности. При этом проблема слабой изученности характерна не только для водохранилищ Республики Коми, но и для всех типов водоемов во всей стране. В резолюции IX Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2020», было отмечено, что «по-прежнему в России практически не ведутся исследования по продуктивности макрофитов, хотя это направление имеет огромное практическое значение» [Резолюция..., 2020].

Первичная продукция – интегральный показатель успешности функционирования растительного сообщества, его способности реализовать свой потенциал в существующих условиях среды. Во многих пресноводных экосистемах, включая водохранилища, высшим водным растениям принадлежит ведущая роль в накоплении органического вещества [Довбня, 1981 ; Вестлейк, 1968].

Степень разработанности темы

Флора и растительность водоемов региона детально изучена в работах Б. Ю. Тетерюка [2004, 2007, 2011, 2012а, 2012б, 2013, 2014, 2019 и др.].

Однако специального исследования состава и структуры растительного покрова водохранилищ таежной зоны Республики Коми не проводилось. Отрывочная информация о продуктивности растительного покрова водоемов региона содержится в очень небольшом числе разноплановых работ [Кочанова, 1970, 1976 ; Табаленкова, Захожий, Маслова, 2017 ; Продуктивность и физиолого-биохимические..., 2019 ; Чемерис, Бобров, 2020]. Детальных стационарных исследований продуктивности растительного покрова водоемов в регионе не проводилось.

Цель работы: оценить разнообразие и продукционные показатели сообществ высших водных растений в водохранилищах таежной зоны Республики Коми.

Для реализации цели были поставлены следующие **задачи:**

1. Выявить флористическое и ценотическое разнообразие растительного покрова;
2. Выполнить картирование растительного покрова водохранилищ;
3. Выявить основные типы экотопов водохранилищ и их физико-химические условия;
4. Выявить закономерности распределения сообществ высших водных растений в разных экотопических условиях;
5. Определить продукционные показатели сообществ высших водных растений;
6. Определить вклад отдельных видов растений в накопление фитомассы.

Защищаемые положения

1. Состав и структура растительного покрова водохранилищ таежной зоны Республики Коми на видовом и ценотическом уровне определяются экотопическим разнообразием водохранилищ и историей их эксплуатации.

2. В растительном покрове водохранилищ таежной зоны Республики Коми ведущая роль в зарастании и формировании наземной продукции принадлежит сообществам гелофитных осок (*Carex rostrata* Stokes и *Carex acuta* L.).

3. Сообщества высшей водной растительности водохранилищ таежной зоны Республики Коми относятся к категории среднепродуктивных.

Научная новизна работы

Впервые выполнена детальная характеристика флористической и ценотической структуры растительного покрова водохранилищ, составлены: аннотированный список флоры; продромус растительности; картосхемы распространения растительных сообществ, которые позволили определить реальную степень зарастания водохранилищ и площади отдельных сообществ. Получены данные о биомассе сообществ высшей водной растительности, а также их продуктивности, продукции и зольности. Дана характеристика основных экотопов с описанием их физико-химических условий.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные результаты вносят вклад в понимание закономерностей накопления первичной продукции в гидроэкосистемах северных регионов. Эти данные могут быть использованы в последующем мониторинге изменения площадей акватории изученных водоемов и в прогнозировании их сукцессии. Результаты исследования в дальнейшем позволят оценить необходимость проведения мероприятий по предотвращению зарастания, а также оптимизировать работу рыбохозяйственных предприятий региона.

Материалы и методы исследования

Материалом для написания диссертационной работы послужили результаты полевых исследований, проведенных в 2019-2021 гг. на трех водохранилищах таежной зоны Республики Коми. Сбор и обработку полевого материала проводили стандартными методами [Катанская, 1981 ; Папченков, 2001 ; Руководство..., 1992 ; Юрцев, 1968 ; Толмачев, 1974 ; Braun-Blanquet, 1964 ; Westhoff, Maarel, 1978 ; Миркин, Наумова, 2012 ; International Code..., 2021]. Пробы воды отбирали согласно ГОСТ 31861-2012, пробы донных отложений согласно ПНД Ф 12.1:2:2.2:2.3:3.2-03. Химический анализ проб выполнен в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН с применением стандартизированных методик химического анализа.

Степень достоверности полученных результатов

Достоверность полученных результатов определяется: использованием общепринятых методик сбора и анализа первичного материала; длительным периодом наблюдений; большим объемом собранного фактического материала; применением установленных для данного рода работ повторностей; обработкой материала в соответствии со стандартизованными методиками; применением для анализа широко апробированных программных средств; верификацией собранного материала с образцами гербариев в SYKO и LE; консультацией со специалистами данного профиля, а также независимой экспертизой опубликованных статей и апробацией результатов на научных конференциях.

Личный вклад автора

Личный вклад автора заключается в поиске и анализе научной литературы по теме диссертации, сборе и обработке полевого материала (гербарные сборы, укосы, пробы воды и донного грунта), подготовке материалов к публикации в научных журналах и участии в научных конференциях.

Апробация работы. Результаты исследований представлены на всероссийских и международных научно-практических конференциях: «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2020, 2021, 2022), «Гидробиотаника 2020» (Борок, 2020), «Экология

родного края: проблемы и пути их решения» (Киров, 2021), «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» (Иркутск, 2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 4 статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (из них 1 статья в российском научном журнале, переводная версия которого входит в Scopus, 2 статьи в российском научном журнале, входящем в Scopus), 7 публикаций в сборниках материалов международной и всероссийских (в том числе с международным участием) научных и научно-практических конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 205 страницах и состоит из введения, семи глав, заключения, списка условных обозначений, символов, сокращений, списка литературы, включающего 175 источников, пяти приложений. Текст работы иллюстрирован 30 таблицами и 44 рисунками.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1 Вопросы изучения продуктивности растительных сообществ (обзор литературы)

В главе рассмотрены основные работы по изучению продуктивности сообществ высшей водной растительности в России и Республике Коми. Анализ литературы позволяет сделать вывод о том, что в отечественной литературе сведений по данному вопросу недостаточно, а для Республики Коми материалы о комплексной оценке продуктивности вообще отсутствуют.

2 Физико-географическая характеристика района исследования

Исследуемые водохранилища расположены на юге Республики Коми в подзоне средней тайги [Производительные..., 1954]. Климат территории умеренно-континентальный [Агроклиматические..., 1973]: лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом (таблица 1).

Таблица 1 – Климатическая характеристика района исследования

Параметр	Данные
Средняя многолетняя температура самого холодного месяца (январь), °С	-16
Средняя многолетняя температура самого теплого месяца (июль), °С	+16
Среднее годовое количество атмосферных осадков, мм	770–800
Температура среднегодовая, °С	0
Средние многолетние сроки начала осенних ледовых явлений	25.10
Средние многолетние сроки начала весеннего ледохода	25.04

Водоохранилища создавались для нужд чугунолитейных заводов. Они отличаются размерными характеристиками и периодом существования в заполненном состоянии со дня последней реконструкции плотин (таблица 2).

Таблица 2 – Краткая характеристика водохранилищ

Параметры	Водоохранилище			
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское (нижний пруд)	Нючпасское (верхний пруд)
Координаты	N60,338 E51,557	N61,401 E50,755	N60,681, E51,483	
Река	Кажим	Нювчим	Нючпас	
Площадь, га	324	172	11	7,2
Длина, км	5,5	3,4	1,0	0,8
Ширина, км	0,6	0,6	0,1	0,2
Глубина, м	8,8	до 7	до 4	до 4
Год реконструкции	2013	1998	2010	
Класс и группа воды	Гидрокарбонатная кальциевая			
Минерализация вод, мг/дм ³	21	66	42	

3 Материалы и методы исследования

Материалом для написания диссертационной работы послужили результаты полевых исследований, проведенных в 2019-2021 гг на водохранилищах. На основе спутниковых изображений с использованием полевых инструментальных измерений подготовлены четыре картосхемы распределения доминирующих сообществ макрофитов. Выполнено 210 геоботанических описаний растительных сообществ, собрано 340 листов гербария, 67 многовидовых пакетов мохообразных и отобрано 447 укосов в растительных сообществах.

Сбор и обработку гидробиотанических материалов выполняли согласно методике В. М. Катанской [1981] с учетом методических подходов В. Г. Папченкова [2001].

Анализ флоры выполнен согласно общепринятым методикам [Юрцев, 1968 ; Толмачев, 1974].

Классификация растительности выполнена в соответствии с общими установками эколого-флористического подхода [Braun-Blanquet, 1964 ; Westhoff, Maarel, 1978 ; Миркин, Наумова, 2012]. Номенклатура синтаксонов дана согласно «Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры» [International Code..., 2021].

Обработка геоботанического и флористического материала выполнена с использованием информационной системы IBIS [Зверев, 2007].

Площади зарастания макрофитов рассчитывали на основании электронных картосхем в программе Quantum GIS 2.0. Площадь мелководий с глубинами до 2 м при НПУ в пределах акватории водохранилищ рассчитывали по температурным картам, полученным в результате съемок радиометра TIRS спутника Landsat 8 и полевых инструментальных измерений [Исследование..., 2021]. Степень зарастания оценивали согласно методике Папченкова [2001], формула зарастания составлена исходя из сведений о доле площади, занятой сообществами той или иной ассоциации в данном типе мелководий.

Пробы воды отбирали согласно ГОСТ 31861-2012, пробы донных отложений согласно ПНД Ф 12.1:2.2.2:2.3:3.2-03. Химический анализ проб выполнен в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН с применением стандартизированных методик химического анализа вод и донных отложений.

Под биомассой в данной работе понимается только надземная фитомасса. Отбор фитомассы проводили согласно «Руководству по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем» [1992]. В лаборатории досушивали укосы при температуре 105 °С не менее 6 часов, после чего взвешивали их абсолютно-сухой вес.

Пересчет биомассы в чистую надземную годовую продукцию выполняли, применяя широко используемый коэффициент, разработанный В. Г. Папченковым [2001] для большинства высокотравных гелофитов – 1,2, осок и манника – 2,0, низкотравных гелофитов – 2,3, гидрофитов – 2,5

Зольность определяли методом сухого озоления [Ягодин, 1987].

В работе приняты следующие сокращения: *Alopecuretum aequalis* – Al. aeq., *Calamagrostietum purpureae* – Cal. pur., *Callietum palustris* – Call. pal., *Caricetum aquatilis* – Car. aq., *Caricetum gracilis* – Car. gr., *Caricetum nigrae* – Car. nig., *Caricetum vesicariae* – Car. ves., *Eleocharitetum palustris* – El. pal., *Eleocharito palustris*–*Hippuridetum vulgare* – Hip. vul., *Elodeetum canadensis* – Elo. can., *Equisetetum fluviatilis* – Equ. flu., *Equiseto fluviatilis*–*Caricetum rostratae* – Car. ros., *Glycerietum notatae* – Gl. not., *Juncus filiformis* – Jun. fil., *Lemno-Callitrichetum palustris* – Cal. pal., *Menyanthetum trifoliatae* – Men. tri., *Nymphaetum candidae* – Nym. can., *Phalaridetum arundinaceae* – Ph. ar., *Phragmitetum australis* – Phr. aus.,

Potametum graminei – Pot. gr., *Potametum natantis* – Pot. nat., *Potametum perfoliati* – Pot. per., *Potametum praelongi* – Pot. pr., *Potametum tenuifolii* – Pot. ten., *Potamo natantis*–*Polygonetum natantis* – Pol. nat., *Sarmentypnum exannulatum* – Sarm. ex., *Schoenoplectetum lacustris* – Sch. lac., *Sparganietum emersi* – Sp. em., *Subulario-Ranunculetum reptantis* – Ran. rep., *Typhetum latifoliae* – Ty. lat.

4 Флора водохранилищ

Флора водохранилищ объединяет 160 таксонов видového ранга (включая 28 видов мохообразных и 3 вида харовых водорослей), относящихся к 84 родам и 49 семействам. Ведущее положение по числу видов занимают семейства Cyperaceae (19), Poaceae (13), Potamogetonaceae (11) и Salicaceae (9), роды – *Carex* (12), *Potamogeton* (11) и *Salix* (9).

Гидрофильное ядро флоры (гидро-, гело- и гигрогеллофиты) водохранилищ включает 77 видов и гибридов из 47 родов и 31 семейства, что составляет почти половину видového состава объединенной флоры.

В составе флоры присутствуют редкие, охраняемые на территории Республики Коми виды [Красная книга..., 2019]: *Nitella gracilis* (статус охраны III) – Кажимское водохранилище, *Oenanthe aquatica* (статус охраны III) и *Nitella wahlbergiana* (статус охраны III) – Ньючимское водохранилище.

Во флоре водохранилищ численный перевес имеют виды двух экогрупп: гигрофиты и гидрофиты, при преобладании первых. Соотношение «водных» и «береговых» видов в составе изученных флор почти равное. В целом экологическая структура флор имеет гигрофитно-гидрофитный характер.

В широтном отношении ареалы 90 % видов флоры водохранилищ выходят за пределы двух природных зон (бореальной и температурной), из них чуть более 20 % имеют плюризональное (биполярное) распространение. Ареалы четверти видов флоры заходят в Арктику и около 30% достигают субтропической и тропической зон.

С позиции долготного распространения в составе флор водохранилищ преобладают виды, имеющие широкое голарктическое расселение (50 %). Пределами евразийского континента ограничены ареалы у трети видов (30 %), из них Европой – у 5 % видов. Пятая часть видов флоры (20 %) охватывает оба полушария.

В составе флоры водохранилищ отмечено 14 синантропных видов (7 – антропофиты и 7 – апофиты). Два вида (*Elodea canadensis* и *Typha latifolia*) формируют устойчивые сообщества.

5 Растительность водохранилищ

Растительный покров изученных водохранилищ представлен 45 ассоциациями и 2 сообществами макрофитов из 6 классов 10 порядков и 15 союзов эколого-флористической классификации, что составляет почти половину (55,6 %) от всего состава ассоциаций водоемов бассейна реки Вычегды [Тетерюк, 2017].

В структуре растительного покрова наибольшим синтаксономическим разнообразием обладают два класса: Phragmito–Magnocaricetea и Potamogetonetea (таблица 3). Они объединяют 84,4 % от общего количества ассоциаций, отмеченных на изученных водоемах.

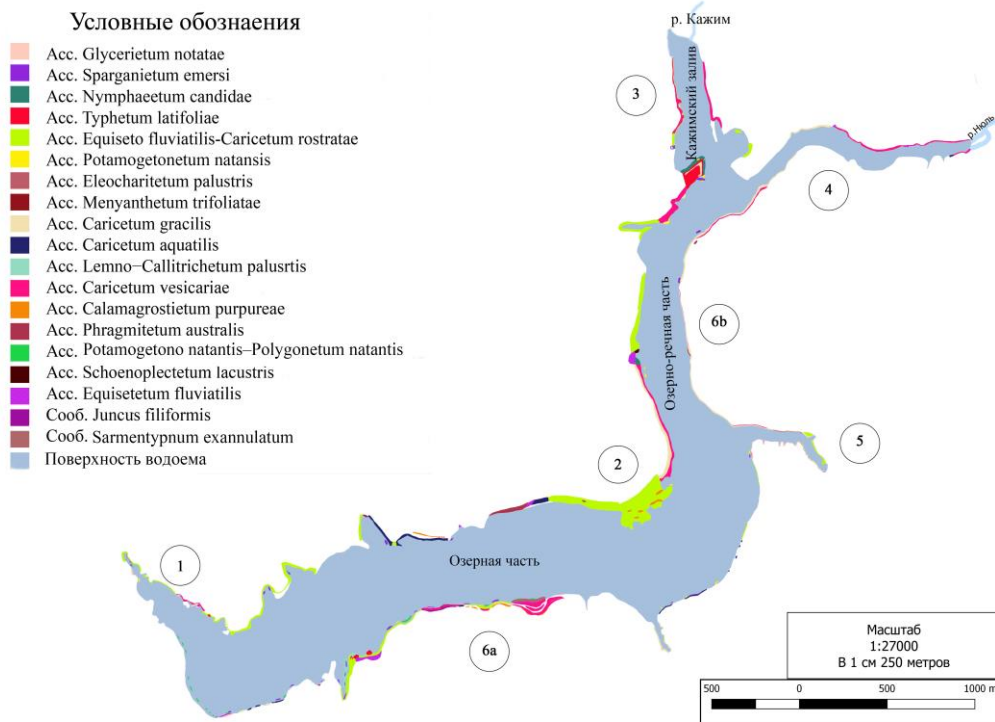
Таблица 3 – Количество синтаксонов в растительном покрове водохранилищ

Классы	Количество								
	порядков			союзов			ассоциаций и сообществ		
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское
<i>LEMNETEA</i>	–	1	–	–	2	–	–	2	–
<i>POTAMOGETONETEA</i>	2	2	2	3	3	3	8	12	7
<i>PHRAGMITO–MAGNOCARICETEA</i>	4	3	3	4	3	3	17	13	9
<i>BIDENTETEA TRIPARTITAE</i>	1	1	–	1	1	–	1	1	–
<i>LITTORELLETEA UNIFLORAE</i>	1	1	–	2	2	1	3	3	1
<i>SCHEUCHZERIO PALUSTRIS–CARICETEA FUSCAE</i>	–	–	1	–	–	1	–	–	1
Всего:	8	8	6	10	11	8	29	31	18

В растительном покрове Кажимского водохранилища сосредоточено все разнообразие осочников и высокотравных гелофитов. Кроме того, только здесь присутствуют ассоциации сообществ *Potamogetono–Nupharetum luteae* и *Nymphaeetum candidae*, не отмеченные в других исследованных водоемах. В Нювчимском водохранилище широко распространены ассоциаций классов *Lemnetea* и *Potamogetonetea*. Сообщества класса *Lemnetea* и семь из девяти ассоциаций союза *Potamogetonion*, отмеченных в растительном покрове водохранилищ, представлены только здесь. Характерной особенностью Нючпасского водохранилища является присутствие здесь сплавинных ассоциаций – *Calletum palustris*, *Comaretum palustris* и *Menyanthetum trifoliatae*.

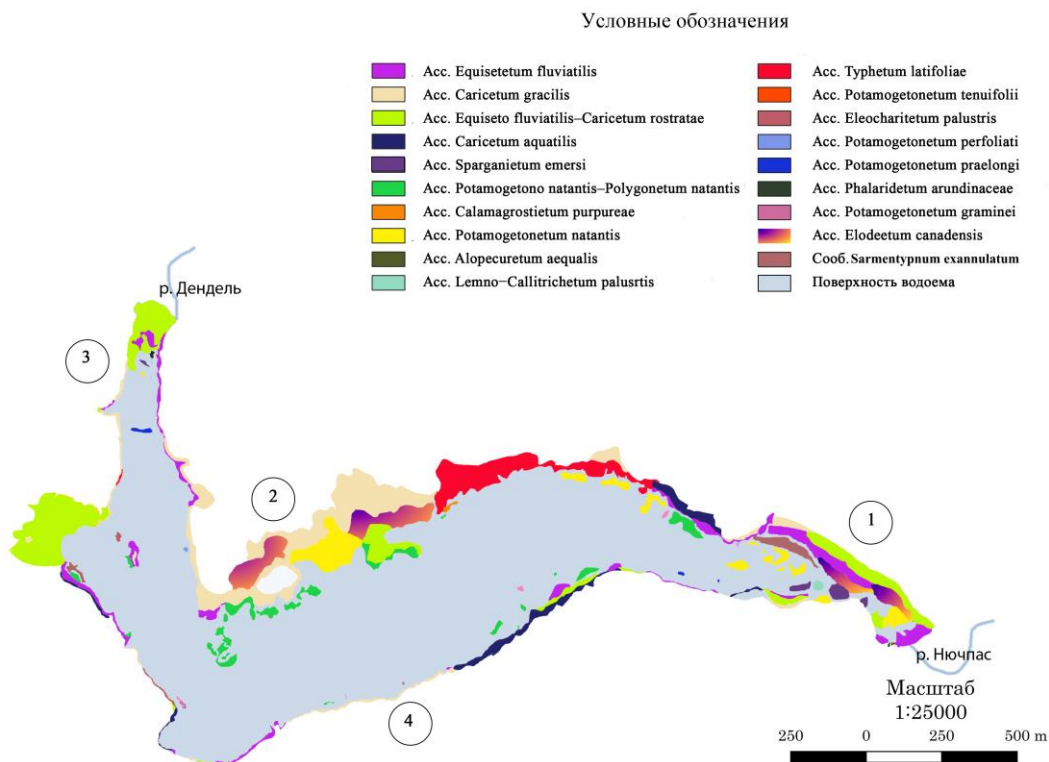
6 Структурные особенности зарастания водохранилищ

Основные растительные сообщества, отмеченные на изученных водохранилищах, нанесены на картосхемы (рисунок 1–4).



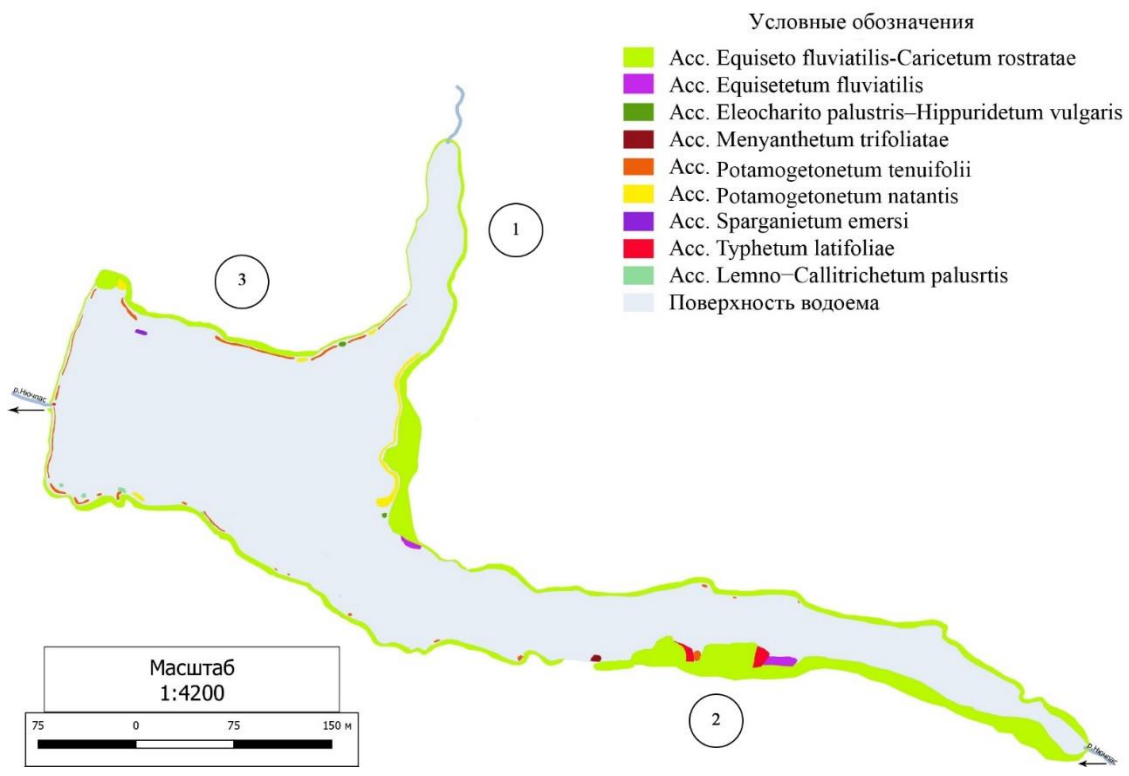
1, 3, 4, 5 – защищенное приустьевое мелководье, 2 – защищенное заостровное мелководье, 6а, 6б – открытое мелководье

Рисунок 1 – Карта распространения растительных сообществ в Кажимском водохранилище



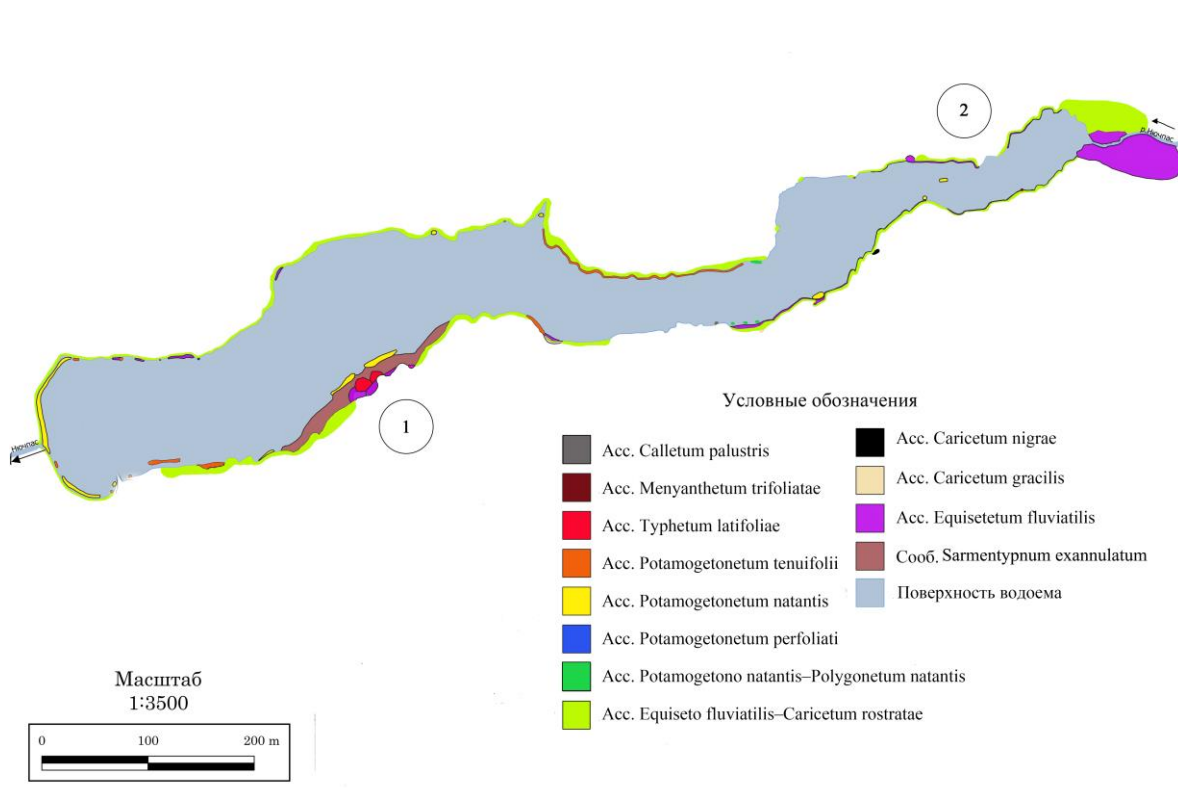
1, 3 – приустьевое мелководье, 2 – заостровное мелководье, 4 – открытое мелководье

Рисунок 2 – Карта распространения растительных сообществ в Нювчимском водохранилище



1, 2 – приустьевое мелководье, 3 – открытое мелководье

Рисунок 3 – Карта распространения растительных сообществ в верхнем пруду Нючпасского водохранилища



1 – открытое мелководье, 2 – приустьевое мелководье

Рисунок 4 – Карта распространения растительных сообществ в нижнем пруду Нючпасского водохранилища

По классификации степени зарастания В. Г. Папченкова [2001] Кажимское водохранилище относится к категории «слабо заросшие» (8,3 %), Нювчимское и Нючпасское – к «умеренно заросшие» (24,4 и 16,6 %).

В структуре зарастания выявлено значительное преобладание воздушно-водных макрофитов над собственно водными, что говорит о начальной стадии формирования растительного покрова изученных водохранилищ.

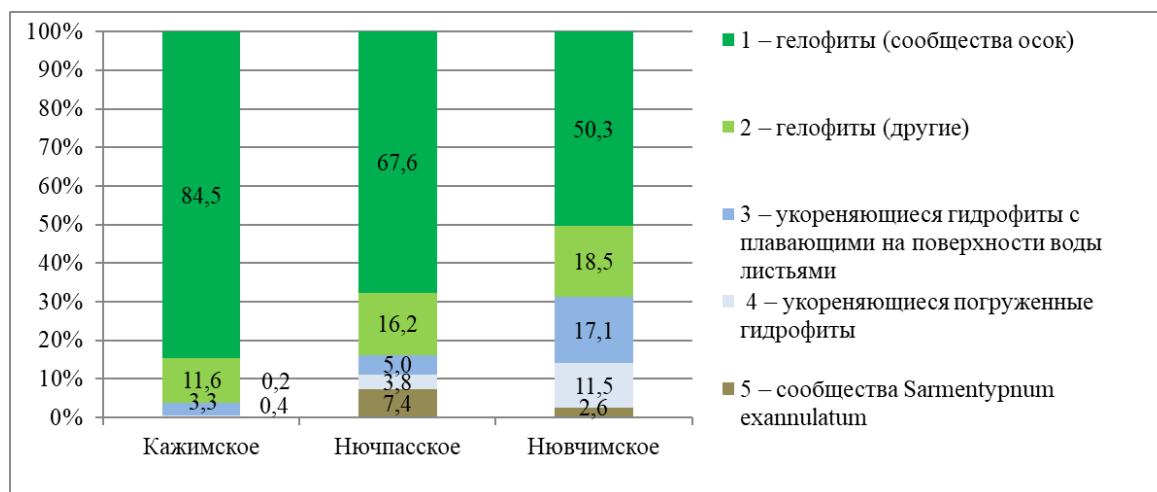


Рисунок 5 – Доля участия разных типов растительных сообществ в зарастании водохранилищ

При этом четко проявляется закономерность: чем меньше прошло времени с момента заполнения их котловины водой после последней реконструкции, тем больше доля сообществ гелофитов от общей площади их зарастания. Преобладание осоковых сообществ в структуре зарастания водохранилищ является региональной особенностью их растительного покрова. Большая доля сообществ гидрофитов отмечена только в Нювчимском водохранилище (рисунок 5).

На водохранилищах было выделено 6 основных типов экотопов (таблица 4).

Таблица 4 – Характеристика экотопов водохранилищ таежной зоны Республики Коми

Типы экотопов	Тип грунта	Химический состав грунта	Основные ассоциации сообществ
1. Открытая вода с глубинами от 1 м и более	Песчаные Песчано-илистые Органические	pH: 4,58–5,45 ед.pH ОВ: 0,25 до 8,5 % P ₂ O ₅ подв.: 9,9–370 мг/кг K ₂ O _{подв.} : 22–470 мг/кг	<i>Schoenoplectetum lacustris</i> <i>Potamogetonum perfoliati</i>
2. Мелководья с глубинами до 1 м	Песчаные Песчано-илистые Оторфованные	pH: 4,8–5,71 ед.pH ОВ: 0,56–35,9% P ₂ O ₅ подв.: 6,8–970 K ₂ O _{подв.} : 62–1400	<i>Glycerietum notatae</i> <i>Sparganietum emersi</i> <i>Elodeetum canadensis</i> <i>Potamogetonum tenuifolii</i>
3. Заболоченные побережья	Оторфованные	pH: 5,32–5,60 ед.pH ОВ: 28,0–42,3% P ₂ O ₅ подв.: 113–1700 мг/кг K ₂ O _{подв.} : 360–1540 мг/кг	<i>Equiseto fluviatilis</i> – <i>Caricetum rostratae</i> <i>Typhetum latifoliae</i> <i>Equisetetum fluviatilis</i>

Окончание таблицы 4

Типы экотопов	Тип грунта	Химический состав грунта	Основные ассоциации сообществ
4. Отмели	Песчаные Песчано-илистые	pH: 4,11–5,36 ед.рН ОВ: 0,56–0,8% P ₂ O ₅ подв.: 21–44 мг/кг K ₂ O _{подв.} : 25–84 мг/кг	<i>Subulario–Ranunculetum repantis</i> <i>Eleocharitetum palustris</i>
5. Сырые побережья	Песчаные, песчано- гравийные, глинистые, глинисто-песчаные) с наличием выраженной дернины.	pH: 5,30–5,60 ед.рН ОВ: 0,80–1,5 % P ₂ O ₅ подв.: 4,2–34 мг/кг K ₂ O _{подв.} : 21–33 мг/кг	<i>Caricetum aquatilis</i> <i>Caricetum gracilis</i> Сооб. <i>Juncus filiformis</i>
6. Сплавины	Торфянистые	–	<i>Calletum palustris</i> <i>Menyanthetum trifoliatae</i>

По химическому составу воды всех изученных водохранилищ относятся к ультрапресным гидрокарбонатно-кальциевым с низким содержанием биогенных элементов азотной группы и группы фосфора. Воды близки к нейтральным, а в Нювчимском – отмечена слабощелочная реакция.

Наибольшие площади распространения растительных сообществ отмечены на заболоченных побережьях (таблица 5). Мелководья в значительной мере заняты сообществами макрофитов только в Нювчимском водохранилище. Третий по значимости тип экотопов – сырые побережья. На остальные типы экотопов приходится менее 1 % от площади их зарастания (таблица 5).

Таблица 5 – Общая площадь растительных сообществ в разных типах экотопов (га) и их доля от общего зарастания (%)

Типы экотопов	Водохранилище		
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское
Открытая вода	0,003(0,01)	0,1 (0,3)	–
Мелководья	3,2 (11,4)	12,9 (32,8)	0,5 (16,5)
Заболоченные побережья	20,4 (76,2)	16,3(38,7)	2,5 (83,0)
Отмели	0,003 (0,01)	0,04 (0,1)	–
Сырые побережья	3,2 (12,1)	11,8 (28,0)	0,006 (0,2)
Сплавины	0,08 (0,3)	–	0,008 (0,3)

Степень зарастания водоемов во многом определяется степенью зарастания мелководий и их долей от площади водоема [Папченков, 2001, 2011 ; Киприянова, Зарубина, Соколова, 2009 ; Папченков, Папченкова, 2020]. В изученных водных объектах общая площадь мелководных участков (глубины до 2 м при НПУ) составляет 42,7 % в Кажимском водохранилище, 56,4 % в Нювчимском, 80,5 и 100 % в верхнем и нижнем прудах Нючпасского водохранилища.

Все мелководья в водоемах имеют прибрежную локализацию. Выделено два типа мелководий: открытые и защищенные. Защищенные мелководья подразделены на приустьевые и заостровные (таблица 6). Каждый тип мелководий обладает особенностями состава формирующихся здесь растительных сообществ (рисунок 1–4, таблица 6).

Таблица 6 – Площадь (га), доля от общей площади мелководий (%) и формула зарастания разных типов мелководий

Тип мелководий	Водохранилище			
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское	
			верхний пруд	нижний пруд
Защищенные приустьевые мелководья	66,5 (48,1) Car. ves. + Car. ros. + Car. gr. – Pot. nat. + Pol. nat.	48,3 (49,8) Car. ros. + E. flu. – Elo. can. + Sarm. ex. + Pol. nat.	3,7 (64,2) Car. ros. + Ty. lat – Pot. nat. + Pot. ten. + Sarm. ex.	1,6 (14,5)
Заостровные мелководья	4,0 (2,9) Car. ros. + Cal. pur. – Pot. nat. + Ny. can.	6,8 (7,0) Car. gr. – Elo. can. + Sarm. ex. + Pot. nat.	–	–
Открытые мелководья	67,9 (49,0) Car. ros. + Car. ves. + Car. aq. – Pol. nat. + Pot. nat.	41,9 (43,2) Car. gr. + Car. ros. + Equ. flu. + Ty. lat. – Pol. nat. + Elo. can.	2,1 (35,8) Car. ros. – Pot. ten. + Sarm. ex.	9,4 (85,5)

В обобщенном виде формулы зарастаний для изученных водохранилищ выглядят следующим образом:

для Кажимского: **Car. ros.** + **Car. ves.** + Equ. flu. – **Ny. can.** + Pot. nat;

для Нювчимского: **Car. gra.** + **Car. ros.** + Equ. flu. – **Elo. can.** + **Pot. nat.** + Pol. nat;

для Нючпасского: **Car. ros.** + Equ. flu. – **Pot. nat.** + Pot. ten.

Мелководья водохранилищ заняты растительными сообществами от потенциально возможных на 42,4% в Нювчимском, на 24,0% в верхнем пруду Нючпасского и на 19,4% в Кажимском водохранилищах. Мелководья нижнего пруда Нючпасского водохранилища, который потенциально может зарости полностью (на всей его акватории глубины не превышают 2 м), на данный момент заняты растительностью лишь на 14,6%.

7 Продукционные характеристики макрофитов и их сообществ

В ходе исследования были определены и проанализированы следующие продукционные показатели: биомасса, продуктивность, продукция и зольность.

7.1 Биомасса растительных сообществ

Усредненная биомасса, образуемая всеми сообществами высших водных растений в исследованных водохранилищах, составила (324±23) г/м². При этом в Кажимском водохранилище отмечена наибольшая биомасса – 343±33 г/м², на 4,1 % меньше образуется в Нючпасском – 329±54 г/м² и на 12,5 % в Нювчимском – 300±33 г/м².

Для сравнительной оценки усредненной биомассы был проведен анализ значений биомассы в разных типах фитоценозов региона и однотипных фитоценозах в водоемах разных регионов Восточной Европы.

По результатам анализа установлено, что сообщества высших водных растений образуют биомассу практически равную биомассе пойменных лугов региона (рисунок 6).

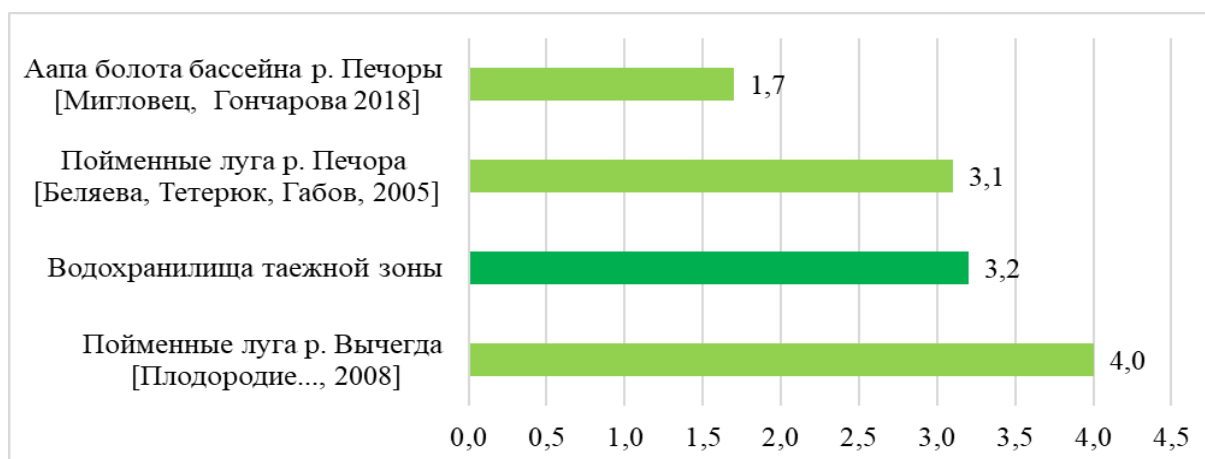


Рисунок 6 – Средняя биомасса (т/га) разных типов травянистых фитоценозов Республики Коми

По значениям биомассы растительных сообществ водоемы разных регионов Восточной Европы довольно схожи с водохранилищами таежной зоны Республики Коми. Максимальные различия отмечены при сопоставлении с материалами для озера Островцы, где значение биомассы выше на 26 %. Однако, при сравнении с регионально более близкими водоемами значения биомассы соразмерны (рисунок 7).

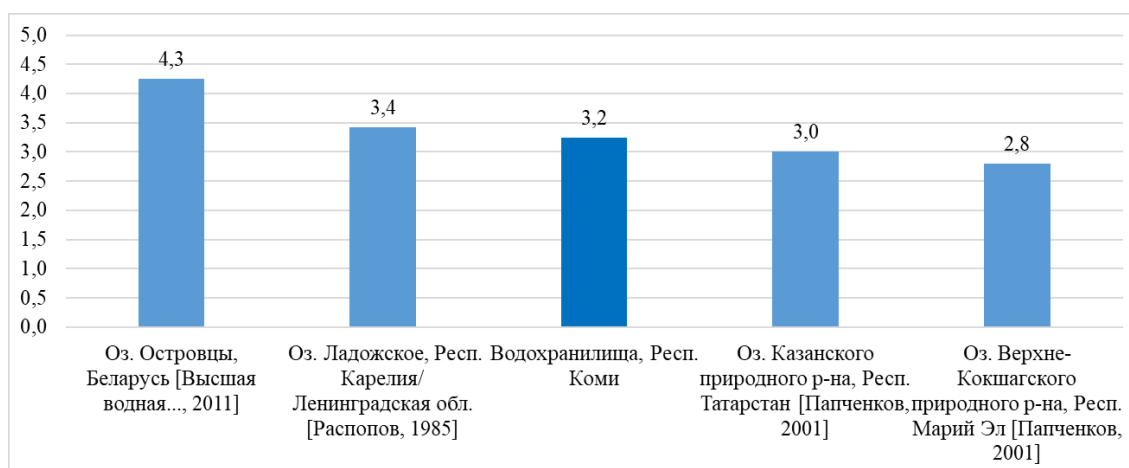


Рисунок 7 – Средняя биомасса (т/га) растительных сообществ в водоемах Восточной Европы

Все растительные сообщества изученных водохранилищ включают в свой состав от 1 до 26 видов. Каждый из видов, участвующих в сложении сообществ, вносит свой вклад в формирование их биомассы. По доле биомассы сопутствующих видов все сообщества изученных водохранилищ разделены на четыре группы:

1. Сообщества со стабильно высокой долей биомассы сопутствующих видов. К этой группе относятся ценозы ассоциаций *Calamagrostietum purpureae*, *Caricetum vesicariae*, *Caricetum nigrae*, *Potamogetono natantis–Polygonetum natantis* и сообщ. *Juncus filiformis*. Максимальное значение доли ассектаторов – от 27 до 53 %.

2. Сообщества, в которых доля биомассы сопутствующих видов изменяется в зависимости от условий экотопа («переменные экотопы»). К этой группе относятся *Lemno–Callitrichetum palustris*, *Subulario–Ranunculetum reptantis*, *Alopecuretum aequalis* и *Eleocharitetum palustris*. При повышении уровня воды происходит значительное (минимум в 8 раз) увеличение доли ассектаторов.

3. Сообщества с низкой долей биомассы сопутствующих видов. К этой группе относится большинство отмеченных в исследованных водохранилищах ассоциаций. Максимальное значение доли биомассы ассектаторов не превышает 25 %.

4. Сообщества со снижающейся долей биомассы сопутствующих видов. Эта группа включает две ассоциации: *Nymphaetum candidae* и *Equisetetum fluviatilis*.

За время проведения исследований во всех водохранилищах произошло увеличение средней биомассы – в Кажимском и Нючпасском водохранилищах в 1,2 раза, в Нювчимском в 1,3 раза. По-нашему мнению, это связано с увеличением теплообеспеченности вегетационного периода.

Сумма положительных температур воздуха более 5 °С в вегетационный период 2019-2021 годов имела тенденцию к увеличению (рисунок 8).

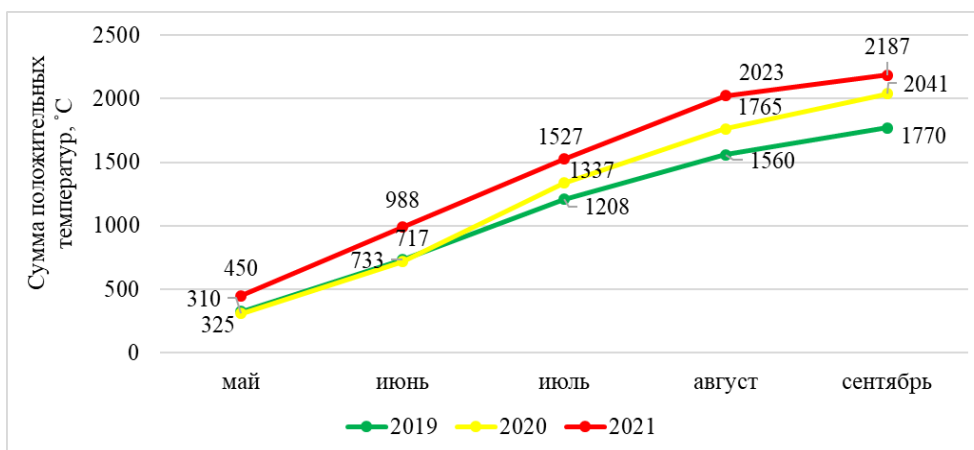


Рисунок 8 – Сумма положительных температур воздуха более 5 °С (по данным Коми ЦГМС)

Все сообщества были разделены на 2 группы в зависимости от их реакции на увеличение теплообеспеченности вегетационного периода.

1. Сообщества с положительной реакцией, для которых выявлено поступательное увеличение биомассы (19 ассоциаций) (рисунок 9).

Наибольший прирост биомассы отмечен в сообществах гидрофитов от 66 до 318 %. Из их числа особое внимание стоит уделить ценозам ассоциации инвазионного вида – элодеи канадской (*Elodeetum canadensis*), которые среди гидрофитов образуют наибольшую биомассу (рисунок 9). Биомасса ценозов *Elodeetum canadensis* в более теплообеспеченном 2021 году возросла на 71 %.

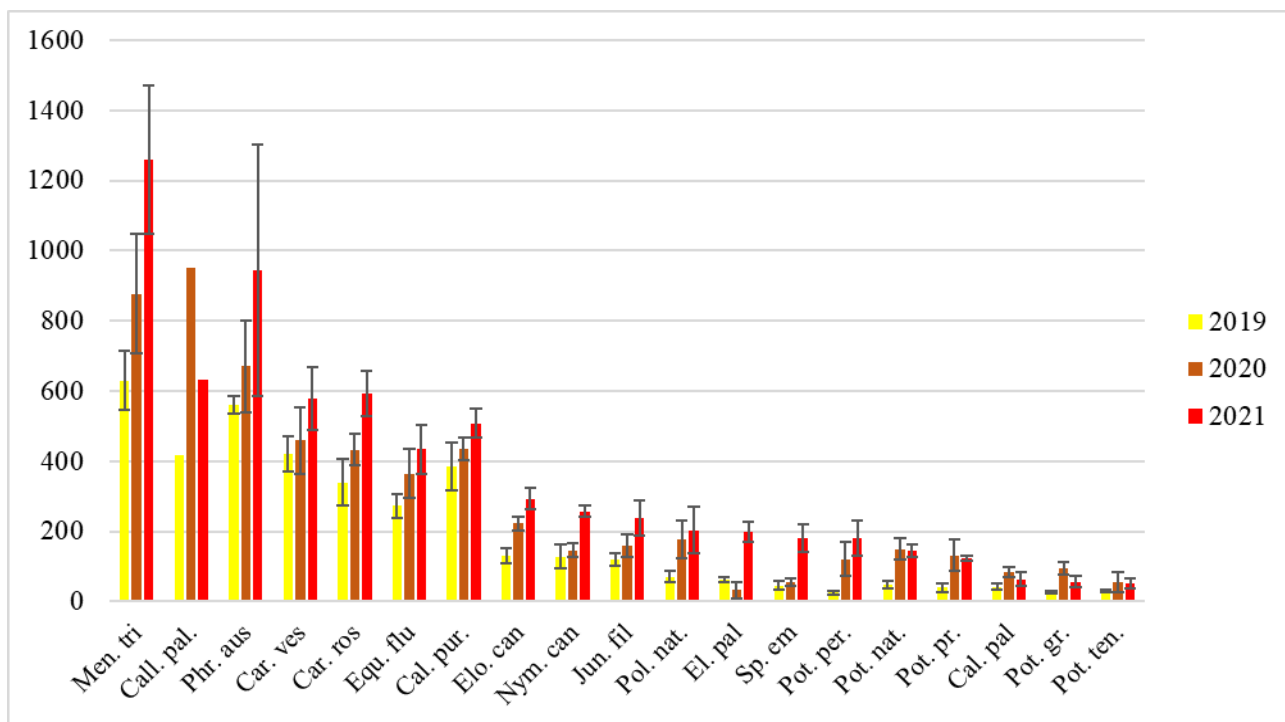


Рисунок 9 – Средняя биомасса сообществ с положительной реакцией при увеличении температуры вегетационного периода (группа 1)

В ценозах воздушно-водных растений из числа первой группы увеличение биомассы составило от 18 до 257 %, при этом максимальное возрастание отмечено в сообществах *Sparganietum emersi*, которые в исследованных водохранилищах ведут себя как гидрофитные и редко образуют наземную форму.

2. Сообщества с нейтральной реакцией, биомасса которых оставалась относительно постоянной (10 ассоциаций) (рисунок 10).

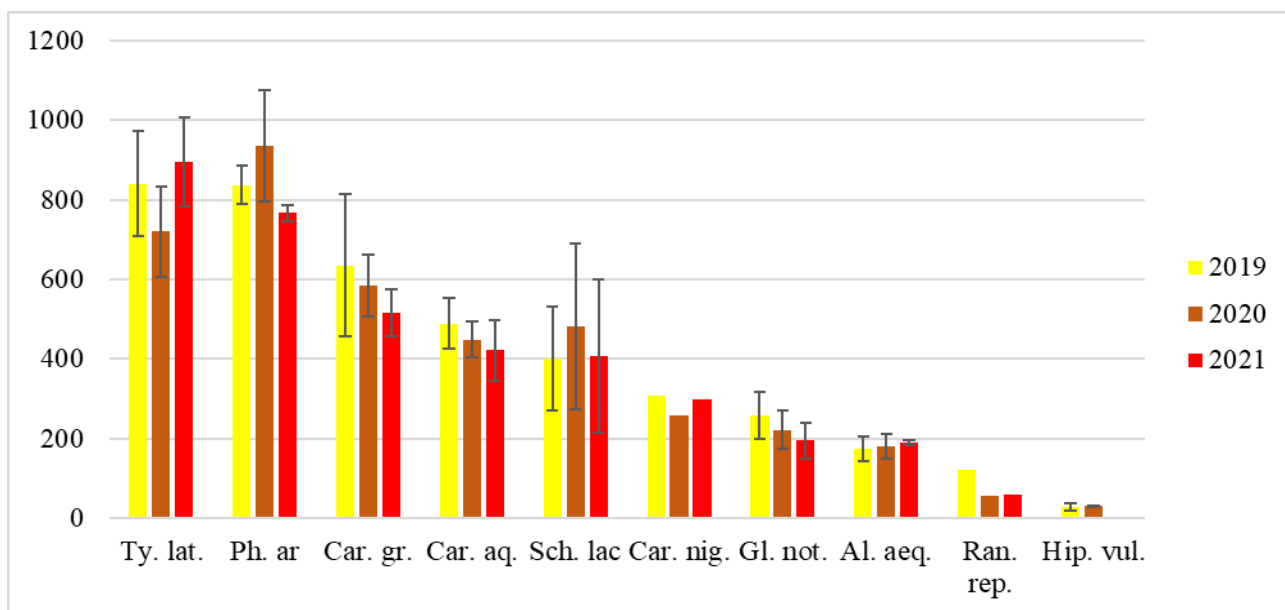


Рисунок 10 – Средняя биомасса сообществ с нейтральной реакцией на увеличение вегетационного периода (группа 2)

Сообщества второй группы в основном являются воздушно-водными макрофитами. Отдельно стоит отметить сообщества *Eleocharita palustris*–*Hippuridetum vulgaris* и *Schoenoplectetum lacustris*, для которых не удалось установить достоверной реакции на изменение теплообеспеченности вегетационного периода в силу малой представительности их сообществ в изученных водохранилищах (единичные мелкоконтурные ценозы).

Таким образом, в большей степени на увеличение теплообеспеченности вегетационного периода отреагировали сообщества гидрофитов и воздушно-водных макрофитов большей частью погруженных в воду.

7.2 Продуктивность растительных сообществ

Усредненная продуктивность всех растительных сообществ составила 586 ± 40 г/м². Наибольшее ее значение отмечено в Нючпасском водохранилище – 631 ± 105 г/м², на 4,6 % меньше в Кажимском – 605 ± 56 г/м² и на 17,6 % в Нювчимском – 522 ± 48 г/м². Во многом это обусловлено различиями их экотопических условий. Установлено, что наиболее продуктивными являются сплавинные экотопы (таблица 7).

Таблица 7 – Средняя продуктивность растительных сообществ в разных типах экотопов, г/м² год

Тип экотопа	Водохранилище		
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское
Открытая вода	285	360	–
Мелководья	322	3289	144
Заболоченные побережья	896	806	841
Отмели	211	276	–
Сырые побережья	773	880	989
Сплавинны	1070	–	1909

Вторым и третьим типом экотопов по уровню продуктивности сообществ являются сырые побережья и заболоченные побережья. В среднем здесь продуцируется приблизительно на 40 % меньше, чем на сплавинах. Однако доля площади сплавинных экотопов очень мала (таблица 5), поэтому вклад в общую продукцию весьма незначителен (таблица 8).

Наиболее продуктивными сообществами в исследованных водохранилищах являются *Menyanthetum trifoliatae* (1959 ± 383 г/м²), *Callietum palustris* (1532 г/м²), *Caricetum gracilis* (1157 ± 193 г/м²) и *Phalaridetum arundinaceae* (1016 ± 84 г/м²). Продуктивность остальных сообществ высшей водной растительности изученных водохранилищ не превышает 1000 г/м². Это позволяет оценить их согласно классификации Р. Уиттекера [1980] как среднепродуктивные.

7.3 Продукция растительных сообществ

Общая продукция сообществ макрофитов составила в Нювчимском водохранилище – 323 т/год, в Кажимском – 224 т/год, в Нючпасском – 21 т/год (таблица 8).

Основной вклад в общую продукцию макрофитов вносят осоковые сообщества (*Equiseto fluviatilis*–*Caricetum rostratae* и *Caricetum gracilis*), значительно превышая долю высокотравных гелофитов (таблица 8). Известно, что именно высокотравные гелофиты в отличие от осок являются ведущими продуцентами во многих водохранилищах других регионов [Распопов,

2010 ; Зарубина, Соколова, Киприянова, 2012 ; Папченков, 2013]. Это позволило сделать вывод, что преобладание продукции осоковых сообществ в изученных водохранилищах является региональной особенностью.

Таблица 8 – Чистая годовая продукция высшей водной растительности в водохранилищах, т/год (%)

Водохранилище	Год	Общая продукция	Продукция		
			гелофиты		гидрофиты
			осочники	все остальные	
Кажимское	2019	194	177	17	2
	2020	223	203	20	4
	2021	254	230	23	5
	В среднем	224	204 (91,1)	20 (8,9)	4 (1,6)
Нювчимское	2019	224	155	69	24
	2020	335	220	114	65
	2021	409	267	141	86
	В среднем	323	214 (66,9)	108 (33,1)	58 (17,1)
Нючпасское	2019	18	16	2	0,3
	2020	20	18	3	0,4
	2021	26	21	4	0,7
	В среднем	21	18 (85,8)	3 (14,2)	0,5 (2,1)

Распределение запаса годовой продукции по экотопам неравномерное (таблица 9). Наиболее продуктивными являются фитоценозы заболоченных и сырых побережий. Значительный запас продукции на мелководьях образуется только в Нювчимском водохранилище. На все остальные экотопы приходится менее 1 % от общей продукции.

Таблица 9 – Распределение запаса годовой продукции по экотопам (т/год) и их доля от общей продукции (%)

Тип экотопа	Водохранилище		
	Кажимское	Нювчимское	Нючпасское
Открытая вода	0,01 (0,004)	0,3 (0,09)	–
Мелководья	11 (5)	59 (18)	0,5 (2)
Заболоченные побережья	181 (81)	139 (43)	21 (97)
Отмели	0,006 (0,003)	0,1 (0,03)	–
Сырые побережья	31 (14)	125 (39)	0,07 (0,3)
Сплавины	0,8 (0,3)	–	0,2 (0,9)

7.4 Зольность ценозообразователей растительных сообществ

Установлено, что зольность макрофитов прямо пропорциональна степени их погруженности в воду. В работе все макрофиты были разделены на 4 группы по степени их погруженности: 1 – растения, практически не погруженные в воду; 2 – растения, нижняя часть которых на 30 % и более погружена в воду; 3 – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями; 4 – укореняющиеся полностью погруженные гидрофиты.

Зольность гидрофитов группы 4 в среднем в 1,7 раз выше, чем у гидрофитов группы 3, а у растений группы 2 в 2,0 раза выше, чем у растений группы 1 (рисунок 11, 12).

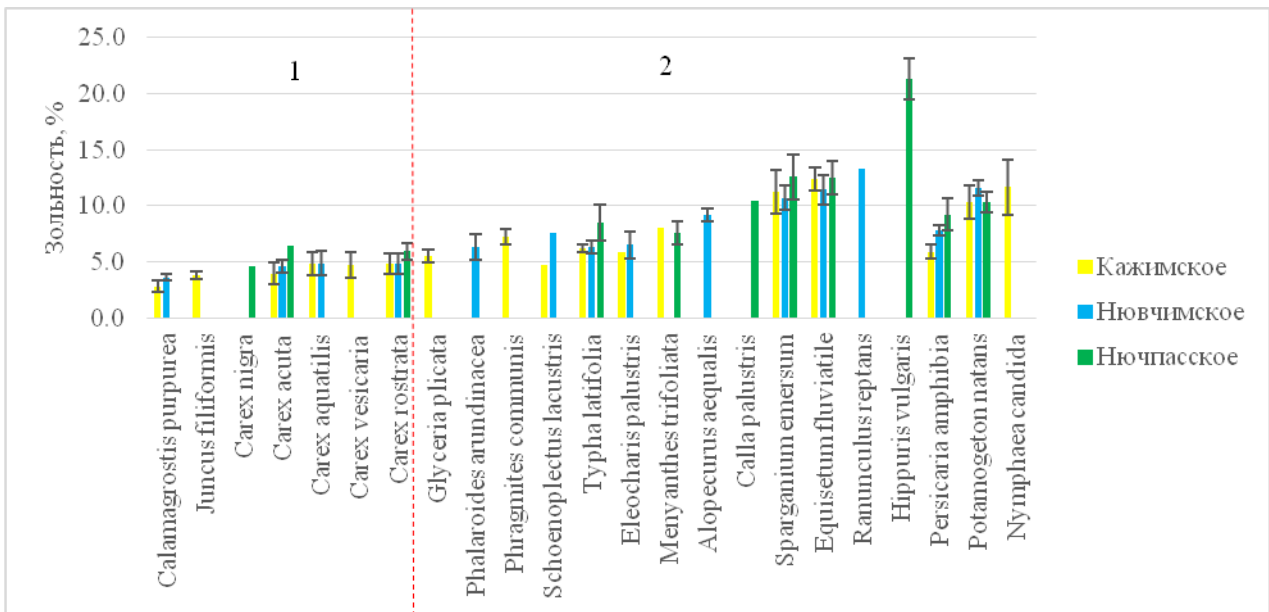


Рисунок 11 – Зольность основных ценозообразователей растительных сообществ (группы 1, 2)

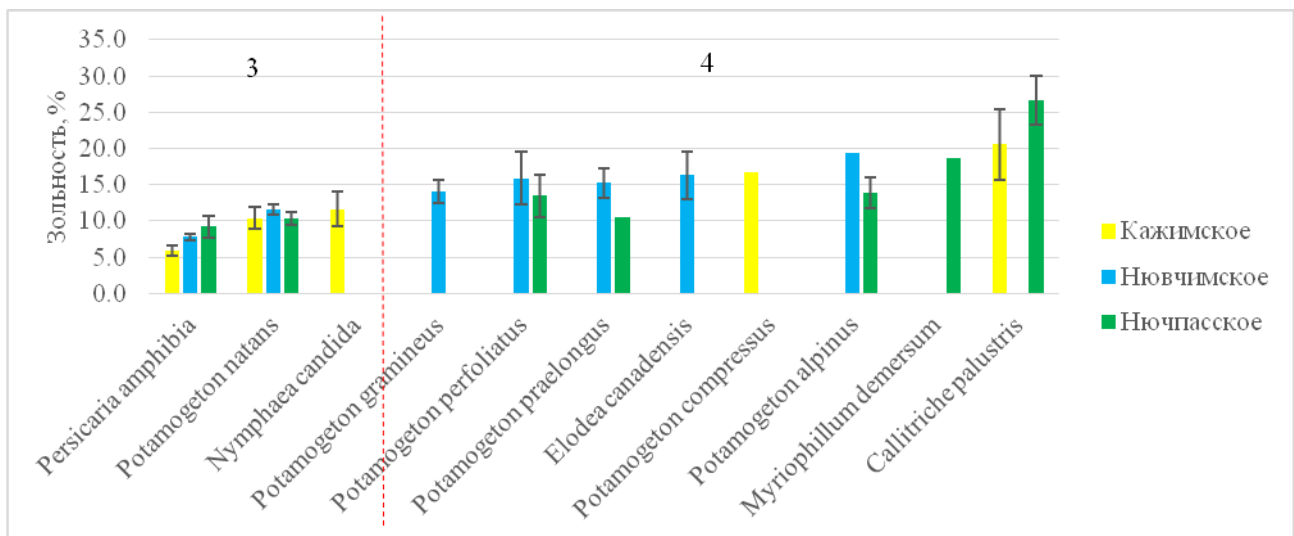


Рисунок 12 – Зольность основных ценозообразователей растительных сообществ (группы 3, 4)

Заключение

1. Флора исследованных водохранилищ объединяет 160 таксонов видового ранга (включая 28 видов мохообразных и 3 вида харовых водорослей), относящихся к 84 родам и 49 семействам. Ведущее положение по числу видов занимают семейства *Cyperaceae* (19), *Poaceae* (13), *Potamogetonaceae* (11) и *Salicaceae* (9), роды – *Carex* (12), *Potamogeton* (11) и *Salix* (9). Во флоре изученных водохранилищ преобладают широкоареальные виды преимущественно двух экологических групп: гигрофиты (23,8 %) и гидрофиты (21,9 %).

2. Растительность изученных водохранилищ представлена 45 ассоциациями и 2 сообществами макрофитов из 6 классов, 10 порядков и 15 союзов эколого-флористической классификации. Это чуть больше половины (55,6 %) от общего числа ассоциаций водоемов Вычегодского бассейна. Ведущими по числу ассоциаций являются два класса: *Phragmito–Magnocaricetea* и *Potamogetonetea*. На их долю приходится 84,4 % от общего количества ассоциаций, отмеченных на изученных водоемах.

3. По классификации степени зарастания водоемов Кажимское водохранилище относится ко второму классу «Слабо заросшие» (8,3 %), Ньючимское и Нючпасское – к третьему классу «Умеренно заросшие» (24,4 и 16,6 %).

4. В пределах исследованных водохранилищ выявлено шесть типов экотопов: «участки открытой воды с глубинами от 1 м и более», «участки мелководий (в том числе прибрежных) с глубинами до 1 м», «заболоченные побережья», «отмели», «сырые побережья», «сплавины». Наиболее распространенными типами являются «заболоченные мелководья» и «мелководья с глубинами до 1 метра». От общей площади зарастания на долю первых приходится от 38,7 до 83,0 %, вторых – от 11,4 до 32,8 %.

5. Сообщества высшей водной растительности таежной зоны Республики Коми относятся к среднепродуктивным. Средние значения надземной биомассы составляют 324 г/м², а продуктивности – 586 г/м² в год. Наиболее продуктивными являются сообщества *Menyanthetum trifoliatae*, *Callietum palustris*, *Caricetum gracilis* и *Phalaridetum arundinaceae*.

6. Все растительные сообщества изученных водохранилищ включают в свой состав от 1 до 26 сопутствующих видов. По доле биомассы сопутствующих видов все сообщества растительного покрова изученных водохранилищ разделены на четыре группы: 1) сообщества со стабильно высокой долей биомассы ассектаторов – максимальное значение от 27 до 53 %; 2) сообщества, в которых доля биомассы сопутствующих видов изменяется в зависимости от условий экотопа. При повышении уровня воды происходит значительное (минимум в 8 раз) увеличение доли ассектаторов; 3) сообщества с низкой долей биомассы сопутствующих видов – максимальное значение не превышает 25 %; 4) сообщества со снижающейся долей биомассы сопутствующих видов.

7. По характеру реакции сообществ высшей водной растительности на увеличение теплообеспеченности вегетационного периода они разделены на две группы: 1) сообщества, для которых выявлено поступательное увеличение биомассы при увеличении температуры периода вегетации; 2) сообщества, биомасса которых оставалась относительно постоянной в течение всех трех лет наблюдения. На увеличение теплообеспеченности вегетационного периода в большей степени отреагировали водные сообщества и сообщества тех воздушно-водных макрофитов, у которых нижняя часть побега в течение всего вегетационного периода погружена в воду.

8. Основной вклад в формирование общей продукции растительного покрова водохранилищ таежной зоны Республики Коми вносят осоковые сообщества. В изученных

водохранилищах доля осоковых ценозов от общей продукции макрофитов составила от 67 до 91%. Основными продуцентами являются сообщества ассоциаций *Equiseto fluviatilis*–*Caricetum rostratae* и *Caricetum gracilis*. Общая продукция макрофитов в водохранилищах составила от 21 до 323 т/год.

9. Зольность макрофитов прямо пропорциональна степени их погруженности в воду. Она в среднем в 1,7 раз выше у укореняющихся полностью погруженных в воду гидрофитов, чем у укореняющихся гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями, и в 2,0 раза выше у растений, нижняя часть которых на 30 % и более погружена в воду, чем у растений, практически не погруженных в воду.

Благодарности. Автор выражает признательность своему научному руководителю кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН Б. Ю. Тетерюку за методические указания и помощь в работе над диссертацией; доктору биологических наук, главному научному сотруднику института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН Г. В. Железновой за определение мохообразных; инженеру института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН А. А. Панюкову и студентам кафедры экологии и геологии СГУ им. Питирима Сорокина Н. А. Туркову, Н. А. Маклаковой за помощь в сборе и обработке материала.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. Тетерюк Б. Ю. *Phragmites altissimus* и *Lemna turionifera* – новые виды для флоры Европейского Северо-Востока России / Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков, **Е. В. Князева (Панюкова)** // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107, № 1. – С. 95–99. – DOI: 10.31857/S0006813622010094. – 0,47 / 0,1 а.л.

Scopus: Teteryuk B. Y. *Phragmites altissimus* and *Lemna turionifera*, new species to the flora of the European North-East of Russia / B. Y. Teteryuk, A. A. Panyukov, **E. V. Knyazeva (Panyukova)** // *Botanicheskii Zhurnal*. – 2022. – Vol. 107, № 1. – P. 95–99.

2. **Панюкова Е. В.** Характеристика и продуктивность сообществ гидрофитов малых водохранилищ Европейского Северо-Востока России / Е. В. Панюкова, Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков // *Russian journal of ecosystem ecology*. – 2022. – Т. 7, № 1. – С. 22–32. – 0,63 / 0,5 а.л.

3. **Панюкова Е. В.** Структурные особенности зарастания водохранилищ бассейна реки Вычегда (Республика Коми) / Е. В. Панюкова, Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков // Ботанический журнал. – 2023. – Т. 108, № 11. – С. 980–991. – DOI: 10.31857/S0006813623110078. – 0,87 / 0,7 а.л.

Scopus: **Panyukova E. V.** Structural features of overgrowing of reservoirs in the Vychегда river basin / *Botanicheskii Zhurnal*. – 2023. – Vol. 108, № 11. – P. 980–991.

4. Teteryuk B. Y. Flora of Small Reservoirs of Northeastern European Russia / B. Y. Teteryuk, **E. V. Knyazeva (Panyukova)**, L. V. Teteryuk, A. A. Panyukov // *Inland Water Biology*. – 2021. – Vol. 14, № 1. – P. 20–31. – DOI: 10.1134/S1995082921010120. (*Scopus*). – 1,37 / 0,6 а.л.

Публикации в прочих научных изданиях:

5. **Князева (Панюкова) Е. В.** Сравнительная характеристика продуктивности макрофитов малых водохранилищ бассейна реки Вычегды / Е. В. Князева, Б. Ю. Тетерюк // Гидробиотаника 2020 : материалы IX Международной научной конференции по водным макрофитам. Борок, 17–21 октября 2020 г. – Ярославль, 2020. – С. 76–78. – 0,17 / 0,15 а.л.

6. Тетерюк Б. Ю. Флористическое разнообразие водохранилищ бассейна р. Вычегда / Б. Ю. Тетерюк, **Е. В. Князева** // Экология родного края: проблемы и пути их решения : материалы XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров, 18 мая 2020 г. – Киров, 2020. – С. 107–110. – 0,27 / 0,1 а.л.

7. **Князева (Панюкова) Е. В.** Синантропные виды в Нювчимском водохранилище и их продуктивность / Е. В. Князева // Экология родного края: проблемы и пути их решения : материалы XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров, 18 мая 2020 г. – Киров, 2020. – С. 110–114. – 0,18 а.л.

8. **Князева (Панюкова) Е. В.** Продуктивность гидрофитов малых водохранилищ таежной зоны республики Коми / Е. В. Князева (Панюкова) // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XXVIII Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы). Сыктывкар, 22–24 марта 2021 г. – Сыктывкар, 2021. – С. 14–18. – 0,19 а.л.

9. **Князева (Панюкова) Е. В.** Сравнительная характеристика продуктивности макрофитов в малых водохранилищах бассейна реки Вычегды / Е. В. Князева (Панюкова) // Экология родного края: проблемы и пути их решения : материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров, 27–28 апреля 2021. – Киров, 2021. – Т. 2. – С. 158–161. – 0,14 а.л.

10. **Панюкова Е. В.** Зольность макрофитов малых водохранилищ Европейского Северо-Востока России / Е. В. Панюкова // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии : тезисы докладов III Всероссийской научной конференции с международным участием. – Иркутск, 29 августа – 03 сентября 2022 г. – Иркутск, Листвянка, 2022. – С. 48. – 0,1 а.л.

11. **Панюкова Е. В.** Продуктивность осоковых сообществ малых водохранилищ таежной зоны Республики Коми / Е. В. Панюкова, Н. А. Маклакова // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XXIX Всероссийской молодежной научной конференции. Сыктывкар, 21–25 марта 2022 г. – Сыктывкар, 2022. – Т. 2. – С. 31–32. – 0,14 / 0,12 а.л.

Заказ № 26. Тираж 100 экз. Объем 1,5 уч.изд.л.

Редакционно-издательский центр ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.