На правах рукописи

ПАНКОВА Надежда Леонидовна

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЕМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

03.02.08 – экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2013

Работа выполнена в ФГБУ «Окский государственный заповедник» Министерства природных ресурсов и экологии РФ, департамента государственной политики и регулирования в сфере охраны окружающей среды

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Папченков Владимир Гаврилович

Официальные оппоненты: **Крылов Александр Витальевич**
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, заведующий лабораторией экологии водных беспозвоночных.
Тетерюк Борис Юрьевич
кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера.

Ведущая организация: Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования Сургутский Государственный Университет Ханты-Мансийского автономного округа-Югры.

Защита состоится « 29 » октября 2013 года в 10^{00} ч. на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-он, п. Борок, тел/факс (48547)24042. e-mail: dissovet@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (http://vak.ed.gov.ru/) и ИБВВ РАН (http:www.ibiw.ru)

Автореферат разослан «_____» 2013 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук **Л. Г. Корнева**

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Высшая водная растительность является важным компонентом биоценоза водоема и знание о ее структуре и динамике необходимо для решения хозяйственных и природоохранных задач. Изучению динамики растительности водоемов посвящено немало работ, однако, в них, как правило, рассматривается влияние на развитие растительности лишь физико-географических факторов. Но, зачастую, нельзя в полной мере понять процессы, происходящие в растительности водоемов, абстрагируясь от всего разнообразия действующих факторов. В заповедниках с длительной историей существования и налаженной системой зоологического, ботанического и гидрологического мониторинга имеется возможность применения комплексного подхода к изучению динамики растительности. С момента создания Окского заповедника, с первого года своего существования поставившего задачу изучения растительности водоемов (Чернов, 1940), прошло более 70 лет. Изменения климата, разрушение системы мельничных плотин, мелиорация, возвращение на территорию заповедника в результате реакклиматизации таких зверей как бобр и кабан, заселение водоемов ондатрой не могли не сказаться на развитии водной растительности. Длительность существования заповедника, преемственность научных исследований, возможность проведения круглогодичных наблюдений позволили получить ценный научный материал, требующий анализа и обобщения. Многолетний ряд наблюдений за расселением бобра, стабильно высокая численность кабана в годы исследования позволили подробно изучить теоретически и практически важный вопрос воздействия этих животных на растительный компонент водных экосистем охраняемых территорий. Опыт применения комплексного подхода к анализу структуры и динамики растительности, а также актуализация данных о флоре и растительности водоемов заповедника определяют актуальность проведенных нами исследований.

Целью работы является всестороннее изучение структуры и многолетней динамики растительного покрова водоемов Окского заповедника.

Задачи исследования:

1. Провести инвентаризацию водоемов Окского заповедника и классифицировать их по ландшафтно-генетическому принципу.
2. Выявить состав флоры и растительности водоемов Окского заповедника, провести анализ их структуры.
3. Изучить особенности зарастания водоемов различных ландшафтно-генетических типов.
4. Изучить характер использования водной растительности животными-фитофагами (на примере кабана и бобра) в водоемах разных типов, определить степень и особенности влияния животных на растительность различных водоемов Окского заповедника.
5. Проанализировать особенности динамики растительного покрова (в краткосрочном и долгосрочном аспекте) и выявить факторы, играющие ведущую роль в динамике водоемов разных ландшафтно-генетических типов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Особенности растительного покрова водоемов Окского заповедника во многом зависят от происхождения водоема и его положения в ландшафте.

2. Динамика водной растительности Окского заповедника в последние 70 лет определялась изменением максимального уровня половодья на реках Ока и Пра, мелиорацией пойменных угодий и разрушением системы мельничных плотин, повторным вселением крупных фитофагов (кабан, бобр).

Научная новизна. Впервые при анализе характера динамики растительного покрова водоемов использован комплексный подход, при котором принимались во внимание гидрологические, геоморфологические, антропогенные и зоогенные факторы с оценкой влияния на водную растительность деятельности бобра и кабана. Впервые изучены флора и растительность всех водоемов Окского заповедника. Выявлено 8 новых для него видов и гибридов макрофитов, 5 из которых стали новыми и для Рязанской области.

Практическая и теоретическая значимость работы. Данные о новых местах произрастания ряда видов и гибридов макрофитов могут быть использованы для пополнения сведений об их хорологии. Результаты мониторинга растительности модельных озер, данные по численности и распространению бобра внесены в Летопись природы заповедника. Подробная карта водных объектов, созданная с использованием ГИС-технологий, ландшафтно-генетическая типология водоемов, а также, данные об их зарастании и распределении растительности могут быть использованы при дальнейшем всестороннем изучении водных экосистем заповедника. Собранный гербарий пополнил коллекционные фонды заповедника.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы доложены на конференциях: «Актуальные проблемы экологии и природопользования» (Москва, 2005 и 2006), «Природно-заповедных фонд – бесценное наследие Рязанщины» (Рязань, 2007), «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008), «Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России» (Брыкин Бор, 2005), «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009), «Гидроботаника 2010» (Борок, 2010), «Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях» (Варварино, 2010), IX Съезд Териологического общества РАН (международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий») (Москва, 2011).

Личный вклад соискателя. В основе диссертационной работы результаты полевых исследований, проведенных лично автором.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, из них три статьи в рецензируемых журналах рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 174 страницах м.п. текста, включает 24 таблицы и 38 рисунков. Работа состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы из 102 наименований, в том числе – 18 на иностранных языках и 1 приложения.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность и признательность научному руководителю д.б.н., профессору В.Г. Папченкову за консультации при определении растений и помощь в работе над диссертацией. Также благодарю сотрудников Окского заповедника В.П. Иванчева, М.В. Онуфреню, В.Н. Уварова за поддержку и ценные рекомендации, и особенно, А.Б. Панкова, за участие в сборе полевого материала и И.В. Филиппова за помощь в статистической обработке данных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

В основу диссертационной работы положены результаты полевых исследований, проведенных в 2004-2012 гг. Было детально изучено 218 водных объектов, совокупность которых отражает все ландшафтно-генетические типы водоемов заповедника, некоторые водоемы обследовались регулярно в разные периоды года.

Изучение растительного покрова водоемов проводилось путем маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов в соответствии с методикой В.Г. Папченкова (2001), на картосхемы наносились следы жизнедеятельности околоводных животных – кормовые столики, поеди, норы, хатки.

Динамику растительности изучали на 18-ти наиболее характерных водоемах Окского заповедника, для которых предыдущими исследователями (Самарина, 1974, Чернов 1940) были составлены схемы распределения растительности и флористические списки. На 4-х пересыхающих водоемах были заложены площадки для слежения за восстановлением растительности на пороях кабана.

Для изучения особенностей использования животными растительности водоемов были проведены: осенний учет бобра и ондатры по методике В.Н. Кудряшова (1973); маршрутный учет роющей деятельности кабана с описанием пороев по методике Л.С. Лебедевой (1956), картирование пороев кабана на модельных водоемах; зимние наблюдения за поселениями бобров на 10 водоемах (регистрация выходов зверей на поверхность льда за веточным кормом, сбор поедей водных растений возле лунок), описания растительности возле выходов 294 нор на 63 водоемах.

Инвентаризация водоемов Окского заповедника проводилась попутно с выполнением работ по изучению состава и распределения водной растительности. При работе на местности уточнялись контуры водоемов, проводилось описание по схеме: рельеф дна и глубина водоема, характер донных отложений, прозрачность воды по диску Секи, характер зарастания «аллювиальной пробки» на старицах. На некоторых модельных водоемах изучалось изменение уровня воды в течение года.

На основе космических снимков высокого разрешения и собственных полевых данных в программе Quantum GIS была создана карта водных объектов заповедника и разработана типология водоемов. При разработке типологии также использовалась информация, содержащаяся на ландшафтной карте ОГЗ (Мамай, Анненская, 2005). Отнесение водоемов к тому или иному типу производилось на основе признаков, полученных при анализе картографического материала и полевых описаний, с учетом соображений, содержащихся в литературе (Чалов и др., 2004). Изменения в морфометрии и положении водоемов относительно русла выявлялись путем совмещения современных космических снимков с аэрофотоснимком территории заповедника 1939 года в программе Quantum GIS. С помощью этой же программы, на основе полевых картосхем масштаба 1: 1000, производились подсчеты площадей, занимаемых сообществами макрофитов. Затем, используя данные по проективному покрытию, высчитывались относительные площади зарослей каждого вида на озере.

Для хранения и обработки материалов использовались программы Microsoft Excel и Microsoft Access, расчеты коэффициентов и построение графиков производились в статистической среде «R». Для изучения динамики растительности водоемов использовались материалы, содержащиеся в отчетах и статьях В.Н. Чернова (1935-1940), Б.Ф. Самариной (1974), Г.А. Егорова (1966). Для изучения

распределения поселений бобра по водоемам заповедника в 1937-2006 гг. использовались первичные материалы М.В. Бородиной, В.Н. Кудряшова, а также данные Летописей природы.

Глава 2. Физико-географические условия территории Окского заповедника

Окский биосферный государственный заповедник расположен в центральной части европейской России, в среднем течении р. Оки, в юго-восточной части Мещерской низменности. Площадь его составляет 77 177 га. Из них территория полного заповедника («ядра») 22 900 га; биосферного полигона – 33 100 га, охранной зоны 21 177 га. Мещерская низменность – типичное «полесье», для которого характерны развитые поймы рек и эоловые (дюнные) формы рельефа междуречий. Поверхность сложена водно-ледниковыми и речными песками и суглинками, лежащими на «перемытой» днепровской морене или на коренных породах (известняках и глинах карбона). Леса, в основном сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек и озер – дубравами. Рельеф территории равнинный, плоскоравнинный с наличием террас и эоловых форм (Окский заповедник..., 2005).

Глава 3. Типология водоемов Окского заповедника

В результате анализа космических снимков высокого разрешения на территории заповедника было выявлено 408 водоёмов, из них лишь 210 ранее были нанесены на карты и имеют названия. В Окском заповеднике преобладают водоёмы менее 1 га (63% от всех водоемов). Только 3 озера занимают более 50 га (Лакаш – 86.7 га, Лопата – 85,5 га, Татарское – 61,1 га). По местоположению выделяются озера водораздельные и пойменные. По происхождению – ледниковые, искусственные и водоемы, возникшие в результате деятельности реки.

Рис. 1. Старицы различных генераций на примере водоемов поймы Пры. 1 – молодые; 2 – средневозрастные; 3 – старые; 4 – древние

Среди водоемов речного происхождения рассматриваются водоемы, возникшие из фрагмента речного русла при постепенном перемещении излучины по пойме (затоны, старицы-затоны), и произошедшие из излучин или рукавов, отделившихся при спрямлении русла (старицы) (рис. 1). Всего выделено 19 ландшафтно-генетических типов, из которых наиболее многочисленны старицы р. Пры различных генераций. Об относительном геологическом возрасте стариц можно судить по расстоянию от современного русла, их взаиморасположению и морфометрии (Чалов и др., 2004). Старицы были разделены на группы, примерно соответствующие их возрастным генерациям – «молодые» (С1), «средневозрастные» (С2), «старые» (С3), «древние» (С4). К одной генерации относили фрагменты древнего русла, которые формировались не одновременно, но в пределах некоторого узкого временного интервала, при сходных характеристиках стока воды и наносов, и имели

поэтому близкие морфологические параметры. Фитоценотический возраст водоема определялся по степени развитости и определенному набору растительных поясов, характеру их расположения на поперечном профиле водоема (Матвеев, 1990). По этому принципу было выделено 3 возрастные стадии – «молодость», «зрелость», «старость».

Глава 4. Флора

4.1. История гидроботанического изучения водоемов Окского заповедника

Исследование флоры и растительности водоемов было начато уже в первый год существования заповедника В.Н. Черновым (1935-1940 гг.). В 1960-е годы его тему продолжила Б.Ф. Самарина. Кроме повторного описания растительности водоемов, находившихся под наблюдением первого исследователя, она занималась изучением особенностей использования водных растений утками (Самарина, 1974). В дальнейшем Б.Ф. Самарина и О.В. Горянцева, под руководством В.Н. Тихомирова занимались изучением полиморфизма и особенностей экологии водяного ореха (Самарина и др., 1992), попутно проводя инвентаризацию высших растений. Последний аннотированный список сосудистых растений заповедника вышел в 1987 г. (Тихомиров и др., 1987).

4.2. Описание флоры водоемов Окского заповедника.

К флоре водоемов и водотоков Окского заповедника отнесены все виды высших сосудистых растений закономерно встречающихся в водной среде или на заливаемых участках прибрежья. В работе представлен список видов высших сосудистых растений водоемов заповедника, географическое распространение видов приводится по регионально-зональному принципу. Экологические группы макрофитов, классы встречаемости, обилия и активности видов даны по В.Г. Папченкову (2001). Показана встречаемость видов по ландшафтным типам водоемов заповедника.

4.3. Анализ флоры

4.3.1. Систематический состав флоры. На водных объектах Окского заповедника выявлено 152 вида макрофитов, относящихся к 82 родам и 43 семействам, что составляет 17% от общей сосудистой флоры заповедника и 77.5% от флоры водоемов Рязанской области (Казакова, 2004). Из них 89 видов из 48 родов и 31 семейства можно отнести к водным растениям (гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты) (74% от всех водных растений Рязанской области). Большая часть флоры водоемов и водотоков представлена цветковыми растениями (148 видов, 40 семейств, 79 родов). К однодольным относятся 67 видов (45%), 29 родов (36%), 13 семейств (32%); к двудольным – 83 вида (55%), 51 род (64%), 28 семейств (68%). Представители класса двудольные лидируют по числу видов, родов и семейств. В среднем на одно семейство приходится 3.5 вида макрофитов. В водной флоре на одно семейство приходится 2.9 вида. Выявлено 9 гибридов из родов *Potamogeton* (3)*, Salix* (5)*, Nymphaea* (1). Уровень гибридной составляющей флоры – 5.9%, что гораздо ниже, чем на старицах р. Суры (Петрова, 2006).

Наибольшим флористическим богатством отличались водоемы поймы Оки – 143 вида, 81 род, 42 семейства. При этом в водоемах участка наложения пойм Оки и Пры отмечено 104 вида, в водоемах прирусловой поймы Оки – 101, в водоемах центральной поймы – 58, а ее высокой части – 42 вида. Флора водоемов поймы р.

Пры, расположенных вне долины Оки, в целом беднее – 98 видов, 65 родов, 40 семейств. Флора внепойменных озер представлена 63 видами, относящимися к 46 родам и 33 семействам.

Наибольшее сходство наблюдалось между флорами водоемов поймы р. Пры, прирусловой поймы р. Оки, совмещенной поймы Пры и Оки, и древней долины р. Пры (коэффициент Жаккара 0.58–0.63), что говорит об интенсивном обмене диаспорами макрофитов в пределах регулярно заливаемых участков Окского заповедника. Несколько особняком стоит флора водоемов центральной поймы р. Оки, наиболее близкая к флорам водоемов поймы Пры (J=0.54) и древней долины Пры, входящей в пойму р. Оки (J=0.53). По мере удаления от русел рек, флоры водоемов становятся более оригинальными, благодаря затрудненности обмена диаспорами и большей специфичности условий. Самой своеобразной оказалась флора водоемов высокой поймы Оки. Ближе всех к ней флоры водоемов центральной поймы (J=0.49) и водораздельных озер (J=0.48), что объясняется территориальной близостью водоемов этих групп. В целом, значения флористического сходства водоемов разных ландшафтных групп были невысоки, и колебались от 0.34 до 0.62. На основе матрицы флористического сходства была построена дендрограмма, на которой ландшафтные группы водоемов разделились на два кластера. В первый объединились все группы водоемов регулярно заливаемых пойм, во второй – внепойменные озера и водоемы высокой поймы.

4.3.2. Экологический состав флоры. Наиболее разнообразны гигрофиты – 53 вида (34.9%) и гидрофиты – 44 вида (28.9%), затем следуют гигрогелофиты – 25 видов (16.4%), гелофиты – 20 видов (13%) и гигромезофиты – 10 видов (6.6%). В целом, разнообразие водной составляющей флоры несколько выше (89 видов, 58.6%), чем заходящей в воду береговой (63 видов, 41.4%), о чем говорит и индекс гидрофильности, равный 0.17 (табл. 1).

Таблица 1. Экологический состав флоры макрофитов водоемов различных типов ландшафтов Окского заповедника

Экотипы	Об	Типы ландшафтов						
		В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
I	44	20	13	26	27	23	26	20
II	20	10	10	16	18	18	16	16
III	25	15	12	17	20	17	14	8
I - III	**89**	**45**	**35**	**59**	**65**	**58**	**56**	**44**
IV	53	17	6	33	33	35	40	13
V	10	1	1	5	6	5	5	1
Сумма	**152**	**63**	**42**	**97**	**104**	**98**	**101**	**58**
$Ihg_{(I-III)}$	-0.01	-0.11	-0.26	-0.12	-0.17	-0.21	-0.07	-0.09
$Ihg_{(I-V)}$	0.17	0.43	0.67	0.22	0.25	0.18	0.11	0.52

Примечание: Экотипы растений: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезофиты и мезофиты. Типы ландшафтов: В – водораздел, ВПО – высокая пойма Оки, ДДП-ПО – древняя долина р. Пра, входящая в современную пойму Оки, ПОП – участок наложения современных пойм Пры и Оки, ПП – пойма Пры, ППО – прирусловая пойма Оки, ЦПО – центральная пойма Оки, Об – все типы ландшафтов заповедника. $I_{hg\ (I-III)}$ – индекс гидрофильности водной флоры (по I), $I_{hg\ (I-V)}$ – то же для всей флоры по (I-III) (Папченков, 2001).

4.3.3. Географический состав флоры. В анализируемой флоре лидируют голарктические (34.2%), евроазиатские (31.5%), плюрирегиональные (11.4%), евросибирские (10,1%) и плюризональные (43,6%), бореально-меридиональные (20.8%) и бореально-субмеридиональные (15.4%) виды. Такое распределение, в целом, характерно для всех типов водоемов заповедника, но доля плюризональных (49.3%) и бореально-меридиональных видов (27.5%) во флоре внепойменных озер несколько выше, чем во флорах пойменных водоемов и рек. В целом исследуемую флору можно охарактеризовать как бореально-неморальную с преобладанием евроазиатских и европейских региональных элементов на общем фоне доминирования широкоареальных таксонов и участии степно-субтропических видов.

4.3.4. Встречаемость и активность видов флоры. Флора водных объектов на 67% состоит из редких растений (102 вида), изредка и умеренно встречающиеся видов 16 и 9% (25 и 13 видов), часто встречаемых и обычных в сумме 8%. Большая часть редких видов представлена заходящими в воду береговыми растениями, нередкими в других местообитаниях. Истинно редкими в водоемах заповедника являются: *Callitriche cophocarpa, Potamogeton acutifolius, P. alpinus, P.* x *angustifolius, P.* x *babingtonii, P. biformis, P. pusillus, P. sarmaticus, Utricularia minor*. Некоторые их них в Рязанской области отмечены только на территории заповедника (*Potamogeton* x *angustifolius, P.* x *babingtonii, P. biformis, P. sarmaticus*) Обычными видами оказались *Carex acuta, Nuphar lutea, Rorippa amphibia, Sagittaria sagittifolia*.

В «водном ядре» флоры доля редких видов 12% от всей водной флоры заповедника, доля обычных – 71%. Ядро всей флоры водоемов заповедника, которое образуют растения, отмеченные в водоемах всех типов ландшафта, слагают 23 вида макрофитов всех экологических типов (гидрофиты – *Ceratophyllum demersum, Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, L. trisulca, Nuphar lutea, Nymphaea candida, Potamogeton natans, Spirodela polyrhiza, Stratiotes aloides, Utricularia vulgaris*; гелофиты – *Eleocharis palustris, Sagittaria sagittifolia, Sparganium erectum, Typha latifolia*; гигрогелофиты – *Carex acuta, Comarum palustre, Iris pseudacorus, Lythrum salicaria, Rumex hydrolapathum;* гигрофиты – *Bidens tripartita, Galium palustres, Salix cinerea*).

Во флоре водоемов заповедника преобладают неактивные виды (66%), малоактивные виды составляют 30%. Доля активных видов, составляющих центр ядра флоры, сложена самыми широко распространенными и наиболее обильными видами, всего 4% (6 видов): *C. acuta, N. lutea, P. natans, R. amphibia, S. sagittifolia, S. erectum*. В «водном ядре» флоры доля неактивных видов составляет 56%, слабоактивных – 37%, активных – 7%.

Глава 5. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности водоемов

При выделении ассоциаций использован доминантно-детерминантный подход (Папченков, 2001), при котором уделяется внимание как растениям доминантам, так и растениями детерминантам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества. Растительный покров водоемов и водотоков Окского заповедника описывается 101 ассоциацией, относящейся к 44 формациям. Наибольшим разнообразием выделяется настоящая водная растительность – 48 ассоциаций, относящихся к 22 формациям. Больше всего ассоциаций отмечено для группы формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими листьями (24 ассоциации 6

формаций). Воздушно-водная растительность представлена 53 ассоциациями 11 формаций, гигрогелофитная — 14 ассоциациями 11 формаций. Наиболее разнообразной в таксономическом отношении является формация Nuphareta lutea (14 ассоциаций).

Таким образом, для высшей водной растительности Окского заповедника характерно лидерство формаций настоящих водных растений, в то время как воздушно-водные растения образуют в два раза меньше формаций, но отличаются высоким разнообразием ассоциаций. Наименее разнообразны сообщества гигрогелофитов, имеющие узкие границы распространения. Наиболее разнообразна растительность водоемов поймы р. Оки (46 ассоциаций 22 формаций), которые отличаются более высоким разнообразием формаций погруженных укореняющихся гидрофитов в сравнении с водоемами поймы р. Пры и внепойменными озерами. Разнообразие формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями одинаково для всех пойменных водоемов.

Глава 6. Особенности растительного покрова водоемов разных типов

Водоемы Окского заповедника значительно отличаются друг от друга по экологическим условиям, даже находясь в пределах одного ландшафта, поэтому флоры отдельных водоемов могут значительно различаться между собой. Число видов варьирует от 4–10 в небольших заводях и баклушах до 32–41 в старых старицах (оз. Лакаш, старица Смолянка).

На дендрограмме флористического сходства (рис. 2) генетические типы водоемов заповедника разделились на три кластера. Первый объединяет два типа искусственных водоемов, возникших около 50-ти лет назад – торфяной карьер (Т) и мелиоративная канава (К). Во втором – реки Ока (РО) и Пра (РП) и наиболее связанные с ними типы водоемов – затоны (ЗО, ЗП) и молодые старицы (СО1, СП1). В третий кластер вошли все прочие типы водоемов. В некоторых случаях внутри кластера рядом оказываются флоры водоемов близких топографически, а не генетически. Так, флора стариц древней долины р. Пры (СП4О) объединяется с флорами соседствующих с ними затонов-стариц р. Оки, старых стариц Оки (СО4) и восстановленных выхухолевых водоемов (В), что говорит об экологическом сходстве этих типов местообитаний. Несколько в стороне от пойменных водоемов оказались ледниковые озера (Л, ЛО).

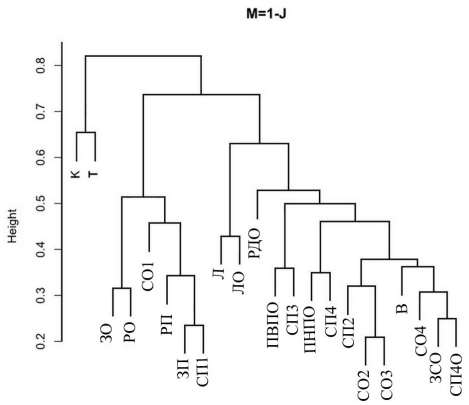


Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства генетических типов водоемов Окского заповедника.

6.1. Ледниковые озера

Во флору ледниковых озер входит 71 вид водных растений, что составляет чуть менее половины от всей водной флоры Окского заповедника. Водоемы этого типа значительно различаются по степени зарастания водной растительностью, глубине, особенностям гидрологического режима,

положению в ландшафте. Флористическое богатство озер колеблется от 10 до 35 видов, флористическое сходство варьирует в широких пределах (коэффициент Жаккара 0.07 до 0.53). По аспектирующим видам макрофитов озера можно разделить на кубышковые, кубышково-урутевые, кубышково-тростниковые и рдестовые. Наибольшую роль в зарастании ледниковых внепойменных озер играет кубышка (в среднем, 3.1% от площади водоема), в ледниковых водоемах высокой поймы Оки – телорез (24%).

6.2. Реки

Совместно флора рек Оки и Пры представлена 125 видами (82% флоры водоемов и водотоков заповедника), 40 из них составляют «водное ядро флоры». Флоры рек имеют высокий коэффициент сходства – 0.7, но р. Пра флористически беднее р. Оки, поскольку быстрое течение, темная вода и подвижный грунт создают неблагоприятные условия для произрастания погруженных растений. Так, в Оке произрастают 9 видов рдестов, а в Пре только 2. Наиболее обычны на отмелях р. Пры *Agrostis stolonifera, Butomus umbellatus, Carex acuta, Eleocharis palustris, Equisetum fluviatile, Potamogeton gramineus, Sagittaria sagittifolia, Salix triandra, Sparganium emersum, S. erectum.* Встречи в русле р. Пры гидрофитов носят преимущественно случайный характер, за исключением *Potamogeton gramineus.* Этот единственный здесь вид рдестов широко распространился по руслу, и занимает экологическую нишу, близкую к *Sagittaria sagittifolia*; эти виды часто встречаются вместе на обсыхающих мелководьях, образуя наземные формы. Во флоре р. Оки к вышеперечисленным высокообильным видам прибавляются гелофиты *Glyceria maxima, Scirpus lacustris,* гигрогелофиты *Alopecurus aequalis, Phalaroides arundinacea, Salix acutifolia,* и гидрофиты *Ceratophyllum demersum, Najas major, Potamogeton biformis, P. crispus, P. pectinatus.* Во флоре р. Оки отмечено 4 гибрида: *Potamogeton* x *biformoides, Salix* x *mollissima, S.* x *schumanniana, S. acutifolia* x *alba, S. triandra* x *myrsinifolia.* Общей чертой экологической структуры флор рек Оки и Пры можно назвать преобладание гигрофитов над прочими экотипами (45 и 38% для Пры и Оки, соответственно), так как обширные отмели регулярно обсыхают к середине лета, и заселяются береговыми растениями. Обе реки можно отнести к очень слабо заросшим водотокам.

6.3. Пойменные водоемы

Чтобы выявить особенности флоры водоемов поймы той или иной реки, мы выделили водоемы поймы Пры (ПП), поймы р. Оки (ПО), приустьевой поймы р. Пры в пойме р. Оки (ПОП). Наибольшим флористическим богатством выделяется последняя группа – в ее флоре 90% видов общей флоры пойменных водоемов и наибольший процент (14.6) уникальных видов, характерных только для этого типа водоемов. Часть их связанна с древними старицами р. Пры, расположенными среди ольшаников совмещенной поймы – *Cardamine amara, Hottonia palustris*, *Potamogeton* x *babingtonii, Ranunculus polyphyllus*. Другие виды приурочены к водоемам луговой части древней долины Пры: *Callitriche cophocarpa, C. palustris, Lemna gibba, Potamogeton acutifolius,*
P. berchtoldii. Только в оз. Большие Сады были обнаружены *Potamogeton sarmaticus* и *P.* x *angustifolius.*

Флора водоемов поймы р. Оки составляет 79% от общего списка флоры пойменных водоемов, 4.5% видов флоры встречается только в водоемах этого типа. Это *Najas major*, *Potamogeton* x *biformoides*. Также, только в окских старицах отмечался такой вид, как *Carex acutiformis.* Во флоре водоемов поймы р. Пры всего

66% видов. Единственным видом макрофитов, произраставшим только в водоемах поймы р. Пры, оказался *Potamogeton alpinus*. Наибольшее сходство имеют флоры водоемов совмещенной поймы и поймы р. Оки (J=0.76), чуть меньше сходство флор окской и провской пойм (J=0.72) и наименьшее значение коэффициента сходства было получено при сравнении флор водоемов поймы р. Пры и совмещенной поймы (J=0.66).

Среди пойменных водоемов наибольшим видовым богатством отличалась флора старых стариц р. Пры – 89 видов, из которых 55 являются водными. Тот факт, что старые старицы р. Пры в видовом отношении богаче стариц р. Оки, находящихся на соответствующей стадии развития, может объясняться тем, что окские водоемы имеют высокую степень зарастания телорезом, что препятствует развитию других гидрофитов. К тому же, на территории заповедника число стариц р. Пры значительно больше, чем стариц р. Оки.

В «старичном» генетическом ряду наблюдаются следующие закономерности динамики видового состава. На стадии С1 в поймах обоих рек число видов снижается, по сравнению со стадией русла. Далее число видов начинает расти, но на стадии С4 в пойме р. Пры оно резко падает, а в пойме р. Оки повышается. Это объясняется тем, что старицы р. Пры теряют водное зеркало и деградируют гораздо быстрее, чем старицы р. Оки, которые, благодаря своему положению относительно транзитных потоков в половодье, сохраняют значительную глубину и невысокую степень зарастания. Древние старицы р. Пры, промываемые в половодье окскими водами (СП4О), включают в себя на 10 видов макрофитов больше, чем такие же старицы, расположенные вдалеке от русла р. Оки. Примечательно, что флора С4, несмотря на общее обеднение видового состава, сохраняет экологическую структуру, близкую к таковой у стариц предыдущих стадий развития. Индекс гидрофитности в пойме р. Пры увеличивается от русла к С4, а в пойме р. Оки, уменьшается, лишь немного поднимаясь на стадии С2. Если в пойме р. Пры по мере развития старичных водоемов, условия произрастания гидрофитов становятся все лучше, достигая оптимума к С3, то в пойме р. Оки мы наблюдаем слабовыраженный обратный процесс.

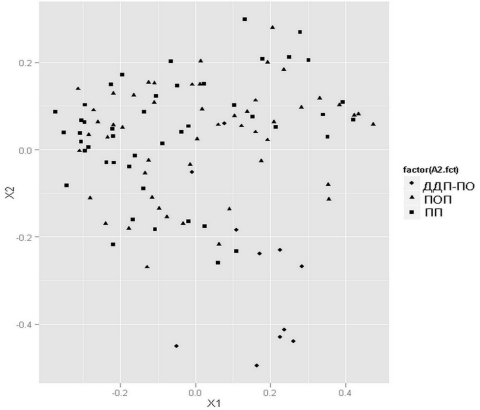
В генетическом ряду «река-затон-старица» наблюдается некоторое снижение видового разнообразия на переходе от русла к затону. На стадии ЗС число видов резко растет в пойме р. Оки и резко падает в пойме р. Пры. Это связано с разными темпами развития водоемов в поймах крупной и малой реки. Затоны-старицы в пойме р. Оки представляют собой долговременные водоемы, в то время как большая часть провских ЗС имеет незначительную площадь и глубину и после отделения от русла стремительно отмирает (заносится песком), превращаясь в небольшие сырые ложбинки. Этот тип водоемов в пойме р. Пры встречается значительно реже, чем в пойме Оки, поскольку зачастую затоны становятся ивовыми или осоковыми низинами, так и не отделившись от русла. Во флоре провских ЗС преобладают неукореняющиеся гидрофиты, гелофиты полностью отсутствуют.

Флористическое сходство отдельных стариц р. Пры весьма невысоко – от 0.02 до 0.7.

В пространстве двух шкал, полученных методом многомерного шкалирования на основе коэффициента различия Аррениуса (рис. 3), флоры водоемов, относящихся к совмещенной пойме и пойме р. Пры, оказались перемешаны, в то время как большая часть стариц ДДП-ПО сконцентрировалась в нижней трети графика

В дальнейшем, анализируя флоры стариц различных возрастных групп, мы объединим старицы ПОП и ПП, пренебрегая влиянием окских вод, как не существенным. Вероятно, влияние р. Оки начинает сказываться лишь при выходе стариц из современной поймы р. Пры.

Рис. 3. Отображение стариц р. Пры различных ландшафтных групп в пространстве двух шкал, полученных на основе коэффициента Аррениуса.



6.3.1.Соотношение относительного фитоценотического и геологического возраста стариц на примере стариц р. Пры

С помощью того же метода показано, что возрастные категории стариц, выделенные по геоморфологическому принципу, не всегда совпадают с фитоценотическими возрастными стадиями. Для анализа использовались флористические списки с показателем обилия для каждого вида, выраженным в процентах от общей площади растительности водоема. В пространстве двух шкал (рис. 4), точки, соответствующие взвешенным флорам пойменных водоемов, расположились таким образом, что по оси X1 наблюдается увеличение зарастания, а по оси X2 – повышение степени заболачивания по осоково-сабельниковому типу. Флористический состав и зарастание молодых водоемов (отделившихся от реки не более 70-ти лет назад), оказались близки к таковым в старых водоемах, подвергающихся регулярному «омолаживающему» влиянию потоков в половодье или имеющих небольшую проточность.

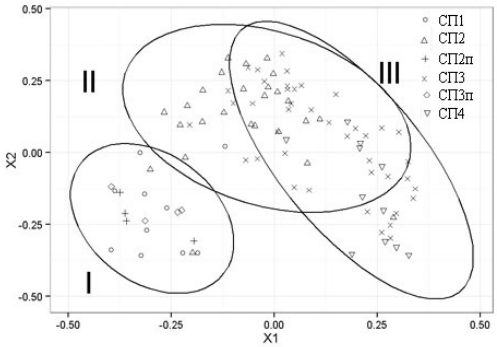


Рис. 4. Отображение стариц Пры различных генетических групп в пространстве двух шкал, полученных на основе коэффициента Аррениуса (эллипсами показаны группы стариц (уровень включения 95%), объединившихся по признаку фитоценотической молодости (I), зрелости (II) и старости (III)).

Омолаживающие факторы могут работать с одинаковой интенсивностью в течение многих лет, и тогда растительность водоема не будет значительно меняться, или же могут усилиться в связи с изменением путей транзитных потоков в половодье, что приведет к разрушению растительности. Молодые и «омоложенные» старицы относятся к очень слабо и слабо заросшим водоемам. Наибольшую роль в зарастании играют осока острая (в среднем 2.5% от площади водоема), кубышка (1.3%) и сабельник (1%). К водоемам на стадии фитоценотической зрелости относились, в

основном старицы СП2 и СП3. На этой стадии развития во флоре водоемов появляются такие виды, как *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus, Stratiotes aloides.* Наибольшую роль в зарастании играют кубышка (6,7%), сабельник (6.3%), осока острая (5.2%), горец земноводный (2.4%).

Среди водоемов стадии фитоценотической старости преобладают старицы СП3 и СП4. Примечательно, что правый верхний угол графика остался пустым. Это объясняется тем, что старичные котловины, сплошь заросшие осокой и сабельником, мы считали заболоченными понижениями и не включали в исследование. Старицы, флоры которых сконцентрировались в правой части графика по аспектирующим видам можно отнести к манниково-рдестовым, манниково-сальвиниевым или стрелолистовым озерам. Часто такие водоемы располагаются в наиболее древней части поймы, и окружены черноольховым болотом. Единственной старицей СП2 в этой группе оказалось оз. Тимошкино, дренированное подступившим вплотную руслом р. Ока, обмелевшее и заросшее гелофитами. В водоемах группы СП4 произрастают макрофиты, характерные только для этого типа водоемов: *Hottonia palustris, Potamogeton trichoides, Ranunculus polyphyllus*. Наибольшая часть таких водоемов имеет значительное или сильное зарастание. Значительную роль в зарастании СП3 играют рдест плавающий (5.6%), осока острая (5.4%), кубышка (4.9%), сабельник (3.4%), стрелолист (3.2%) и сальвиния (2.3%). В зарастании СП4 на первый план выходят манник большой (7.2%) и стрелолист (4.5%), за ними следуют рдест плавающий (4.3%), кубышка (3.6%) и сальвиния (3.1%).

Из вышесказанного следует, что развитие растительности стариц р. Пры может идти по осоково-сабельниковому или по манниковому типу. В первом случае старица постепенно зарастает нимфейными, осокой и сабельником, и в результате торфонакопления на месте старицы образуется осоковая низина, а затем – ивняк. Во втором случае, на начальных этапах растительность водоема развивается так же, как и в первом, но на стадии СП3, когда дно старицы уже значительно поднимается, во флоре появляется манник большой и постепенно начинает доминировать. Наиболее древние из манниковых стариц по краям зарастают черной ольхой, и со временем поглощаются ольховым болотом. Вероятно, манниковый тип зарастания характерен для водоемов с более высокой трофностью. Выделены некоторые виды, наличие которых указывает на относительный геоморфологический возраст водоема, не зависимо от фитоценотического возраста. Это тростник и манник, диагностирующие стадии С3-С4, даже имея очень небольшое обилие; *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus* и *Stratiotes aloides*, появляющиеся только на стадии С2.

6.3.2. Особенности зарастания водоемов поймы Оки. По аспектирующим видам все водоемы поймы Оки можно разделить на телорезовые и не телорезовые озера (рясковые, чилимовые, кубышковые). К первым относятся все старицы Оки меандрового происхождения, а также ЗО, СП4О, ЛО и ОРД, отличающиеся значительным слоем ила и постоянным обводнением. Наибольшую роль телорез играет в зарастании ледниковых озер высокой поймы (средняя степень зарастание телорезом 24%), СО3 (19.4%) и СП4О (10.3%). Другая часть водоемов не имеет значительных иловых отложений, поскольку либо хорошо промывается полыми водами, либо подвергается регулярному обсыханию. Сюда относится большая часть восстановленных водоемов. В группах ЗСО, ПНПО и ПВПО имеются как заиленные, так и не заиленные водоемы. Рясковый аспект представлен в основном в

восстановленных водоемах и в многоводные годы в некоторых ПВПО. Высокая степень зарастания акватории чилимом характерна для начальных стадий развития пойменных водоемов – затонов и молодых стариц. По мере удаления водоема от русла, чилимовый тип зарастания сменяется телорезовым. Кубышковыми озерами являются некоторые средневозрастные ЗСО (озера Бочаг и Сумы).

Глава 7. Динамика растительного покрова водоемов

7.1. Характеристика динамики растительного покрова водоемов разных типов

Для характеристики динамики флор водоемов были использованы коэффициенты, предложенные в работе А.Б. Шипунова и Л.П. Абрамовой (2006) для анализа островных флор – коэффициент появления (КП), исчезновения (КИ), стабильности (КС), тенденции (КТ). Для оценки изменения макрофитного состава озер использовался модифицированный коэффициент различия Аррениуса. Коэффициенты различия, описывающие изменения растительного покрова в разные годы, использовались для количественной оценки долгосрочной (КДд) и краткосрочной (КДк) динамики зарастания.

Наибольшая интенсивность краткосрочной динамики проявляется в ПВПО, наименьшая – в некоторых старицах Пры и в оз. Лакаш. Интенсивность долгосрочной динамики зарастания внепойменых озер, в целом, выше, чем пойменных. Значения стабильности флоры были примерно одинаковым для пойменных и внепойменных водоемов, за исключением ПВПО, флоры которых имели предельно низкие значения КС.

Для внепойменных озер характерно два основных направления долгосрочной динамики растительности: деградация растительности (озера Писмерки, Бельское, Кальное, Уханское) и сокращение зарослей гелофитов, одновременно с увеличением зарослей гидрофитов (озера Татарское, Св. Лубяницкое, Вещерки). Возможно, для некоторых водоемов деградация растительности является временным явлением (озера Уханское, Бельское). В долгосрочной динамике зарастания стариц р. Пры выделяются следующие направления: увеличение осокового (Сундрица, Глушица, Кривое) и сабельникового зарастания (Большое Попово, Олений Надел, Смолянка), деградация растительности (Белое) и смена доминантов водной зоны растительности (Харламово, Санкина Лука). Основные направления динамики зарастания водоемов поймы Оки: усиление роли телореза в зарастании, необратимое (Травное, Алексеево, Ватажное, Кривое) и цикличное (Б. Ореховское), периодическая смена доминантов водной зоны (М. Ореховское), без очевидной направленности. В результате действия комплекса факторов, из флоры водоемов Окского заповедника с момента первого обследования исчезли *Sparganium angustifolium* и *Scolochloa festucacea*.

7.2. Факторы, влияющие на динамику растительного покрова водоемов разных типов.

7.2.1.Гидрологические факторы

Изменение максимального уровня половодья на реках Оке и Пре. За период наблюдений с 1935 г. уровень разлива на р. Оке неуклонно снижается. В последнем десятилетии высота его составила в среднем 525 см над ординаром, что на 1 метр ниже уровня 30-х годов и на 60 см ниже среднего многолетнего значения (Летопись природы, 2001-2011; Онуфреня, 2001). Действие этого фактора касается водоемов

поймы р. Оки и совмещенной поймы рек Оки и Пры. Для водоемов высокой поймы снижение уровня половодья является наиболее критичным, так как они соединяются с разливом только в годы с высоким паводком. Вследствие сокращения числа лет с высоким половодьем, условия ледниковых озер высокой поймы приближаются к водораздельным. Промывание котловины полыми водами происходит все реже. Однако доминантами растительного покрова этих озер остаются такие виды, как телорез и манник, характерные для пойменных водоемов. В отсутствии «омолаживающего» влияния паводковых вод происходит интенсивное зарастание озер вышеназванными видами и заполнение озерной котловины отмершими частями растений.

Высота паводка является очень значимым фактором в развитии растительности заливаемых понижений высокой поймы. В годы с низким уровнем половодья заполнение их водой происходит лишь за счет осадков и таяния снега, вследствие чего высыхание водоемов происходит еще в первой половине лета. В период исследований оз. Большие Сады, оз. Голубые и оз. Дубовое соединялись с разливом только в 2005, 2006 и 2012 гг. После череды лет с низким половодьем, гидрофитная растительность в них сменилась на гигро- и мезофитную. Динамика растительного покрова наливных озер имеет наибольшую интенсивность в сравнении с водоемами других типов. Межгодовые различия сказываются не только на уровне смены доминантов, но и на уровне значительного изменения видового состава.

На водоемах более низких уровней поймы снижение уровня половодья также приводит к уменьшению интенсивности промывания транзитными потоками талых вод, но действие этого фактора выражено в меньшей степени. Площади зарослей телореза в старицах р. Оки со времени первого обследования увеличилась в 2.8 раз. Телорез появился и занял доминирующую позицию в растительности водоемов, в которых ранее отсутствовал.

В водоемах поймы р. Пры телорез в настоящее время, не образует обширных зарослей и в отдельных старицах занимает не более 3-5% от общей площади водоема (озера Санкина Лука, Смолянка), в то время, как в 1935 г. в озерах Сундрица и Харламово его заросли занимали не менее 30% водной поверхности. Из 14-ти стариц, обследованных около 70-ти лет назад, в настоящее время небольшие заросли этого вида присутствуют только в 3-х водоемах. Этот факт может быть связан с увеличением максимальной высоты разлива в пойме р. Пры, однако, его нельзя подтвердить достоверными гидрологическими данными, поскольку гидрологический мониторинг на р. Пре ведется, только начиная с 1947 г.

Таким образом, наблюдается увеличение встречаемости и обилия телореза в пойме р. Оки, средняя максимальная высота разливов которой снизилась, и, наоборот, уменьшение встречаемости и обилия телореза в пойме р. Пры, где средняя высота разливов имеет небольшую тенденцию к повышению.

Пойменные деформации. Пойма свободно меандрирующей реки является чрезвычайно динамичной системой. Благодаря постоянному смещению русла происходит изменение путей прохождения транзитных потоков в половодье, что приводит к изменению промывного режима, изменениям морфометрических характеристик водоема, и, следовательно, к нарушениям в характере и распределении растительности. Анализ картографического материала позволил выделить водоемы, претерпевшие подобные изменения за период существования заповедника. Большей частью, это были старицы р. Пры. Для стариц, положение которых относительно русла мало из-

менилось, были характерны достаточно низкие КДд (0.35-0.63), в отличие от стариц, претерпевших значительные изменения в морфометрии (0.72-0.90).

7.2.2. Антропогенное воздействие

Мельничные плотины на р. Пре, мелиорация, антропогенное евтрофирование, выпас и рекреация. Прекращение эксплуатации мельничных плотин в 1940-х гг. на Пре привело к усилению промывания поймы талыми водами в период половодья, что способствовало частичному разрушению растительности в старицах, оказавшихся на пути транзитных потоков. С 1968 по 1971 гг. на территории охранной зоны заповедника проводилась мелиорация пойменных угодий, расчистка участков поймы под сенокосы. Мелиорация затронула урочище «Корчажное» в современной пойме р. Пры и дельтовый участок древней долины р. Пры, наложенный на притеррасную и центральную пойму р. Оки. Мелиорация явилась одной из главных причин коренных изменений пойменных угодий на значительных площадях. Вследствие понижения уровня грунтовых вод обмелели и даже пересохли многие пойменные водоёмы из числа древних провских стариц, что привело к уменьшению емкости выхухолевых угодий. В связи с этим в период с 1979 по 1997 гг. в основных местообитаниях выхухоли были проведены работы по восстановлению (углублению) 44 пойменных озёр. При расчистке и углублении дна в некоторых случаях происходило полное разрушение растительности и образование копаней с высокими крутыми берегами, в которых зарастание начиналось с нуля. Часть водоемов было вырыто в концевых, заболоченных участках стариц, что способствовало быстрому восстановлению водной растительности на расчищенном участке, за счет окружающих фитоценозов. Несмотря на то, что все копани заливаются в половодье, многие из них значительно обсыхают к осени и перекапываются кабанами. Молодой возраст, рельеф дна, пресс зоогенного фактора и непостоянный уровень воды не дают этим водоемам сформировать растительность, характерную для естественных водоемов этого участка поймы.

Растительный покров некоторых водоемов поймы р. Оки в течение многих лет развивается в условия антропогенной нагрузки (выпас, рекреация). Действие антропогенных факторов максимально в водоемах окской поймы в окрестностях с. Лакаш и минимально в водоемах поймы р. Пры и внепойменных водоемах заповедника. Интенсивность действия антропогенных факторов снижалась от момента первого исследования к настоящему времени. В текущий момент хозяйственная деятельность развита лишь в окрестностях с. Лакаш, тогда как в 1930-60-е гг. человеком активно эксплуатировалась не только вся пойма р. Оки, но и пойма р. Пры.

7.2.3. Зоогенные факторы

Бобр и кабан являются исконными обитателями юго-восточной мещеры (Бородина, 1960; Данилкин, 2003), однако в результате деятельности человека, биоценозы долгое время развивались в отсутствии влияния этих видов, следовательно, их деятельность стала новым фактором, влияющим на формирование растительного покрова водоемов.

Бобр. В 1937–1940 гг. в заповеднике была начата реакклиматизация речного бобра (*Castor fiber* L.). Оказавшись в благоприятных условиях, бобр стал интенсивно размножаться и активно воздействовать на береговую и прибрежно-водную и водную растительность, как напрямую, питаясь ею, так и в процессе строительной деятельности.

В Окском заповеднике наиболее распространенным видом бобровых убежищ являются норы, реже – хатки и полухатки. Жилища бобров бывают постоянными и

временными. Постоянные жилища, используемые бобрами летом, осенью и зимой в 58% случаев имели у выходов прогалы в прибрежно-водной и водной растительности. Средняя площадь прогала составляла 8.5 м^2. В прогале растения присутствуют единично или отсутствую полностью. Чаще всего прогалы наблюдались в сомкнутых зарослях нимфейных.

Характер зарастания прогала у входа в нору, после того, как нора была оставлена бобрами, зависит от состава окружающей растительности. По нашим наблюдениям, участки, «расчищенные» бобрами от растительности, окруженные кубышковыми сообществами с участием погруженных гидрофитов, зарастают *Ceratophyllum demersum*, видами рода *Potamogeton*, *Urticularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Постепенно в заросли гидрофитов внедряются нимфейные и сообщество восстанавливается в прежнем виде. Отмечены случаи, когда такие прогалы сразу зарастали кубышкой. Выявлена зависимость между наличием водной растительности у берегов водоема и количеством нор на 1 км берега. Чем больше нор, тем больший процент составляли участки, лишенные водной растительности ($r= 0.48$, $p<0.05$). Там, где бобры живут давно и постоянно, водная растительность располагается преимущественно у берегов, не пригодных для постройки нор. Таким образом, бобры, препятствуют разрастанию водной растительности вдоль высоких берегов.

Наибольшее влияние бобры оказывают на заросли *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida,* корневища которых являются для них излюбленным кормом. Степень зарастания водоема нимфейными находится в обратной зависимости от возраста бобрового поселения на водоеме ($r= 0.65$, $p<0.05$). Бобры значительно сокращают заросли кубышки, особенно в районе зимовочных нор. В зимовочных водоемах средняя площадь, занятая кубышкой и кувшинкой вместе составляет 5±1.1% от площади водоема ($n=23$), в «летних» – 18.6±1.8 ($n=19$) Различия достоверны (t-критерий; $P<0.001$). Полное уничтожение кубышки и кувшинки происходит редко и наблюдается лишь при перенаселении небольшого водоема околоводными животными.

Бобры также влияют на растительность водоема, изменяя условия обитания растений вследствие регуляции гидрологического режима. Так, после постройки плотины на протоке произошло омоложение растительности водоема, находящегося на стадии фитоценотического старения.

Ондатра (*Ondatra zibethicus* L.**).** В 1955 г. в заповеднике впервые была отмечена ондатра, завезенная в Рязанскую область в 1949 г. К 1963 г. вид широко расселился по водоемам заповедника. Самая высокая плотность населения этого зверька была зафиксирована в 1968 г. В последующие годы её численность сократилась. Но и в настоящее время она периодически отмечается на водораздельных озерах. Основная пища ондатры – водные растения. Излюбленными кормами ондатры считаются молодые побеги, корневища, основания стеблей рогозов, тростника, камыша озерного. При достаточной плотности популяции ондатры могут существенно влиять на растительность водоемов, особенно в первые годы после заселения (Гаевская, 1966; Dannel, 1979; Егоров, 1950). В пойме р. Оки плотность населения ондатры при самой высокой численности не превышала 0.4 особи на гектар, в период исследований составляла 0.02–0.14 особи на гектар. При такой плотности влияние ондатры на растительность пойменных водоемов р. Оки была минимальна.

Кабан (*Sus scrofa* L.**)**. К началу XX века кабаны были полностью истреблены на территории юго-восточной Мещеры. После продолжительного отсутствия они вновь появились на территории заповедника в 1960-е годы и начали быстро восстанавливать численность (Червонный, 1980). Кабаны оказывают влияние на водную и прибрежно-водную растительность, в основном, в процессе кормодобывания и устройства грязевых ванн – «купалок». В летнее время 96-98% всех водоемов Окского заповедника имели следы присутствия кабанов (тропы, купалки, порои). Наиболее значительны вызванные им нарушения на мелководных водоемах групп ПВПО, ПНПО, СП3, СП4 рек Пра и Ока (до 50-70% от площади, занятой растительностью).

На оз. Малые Сады за 6 лет (2006–2011 гг.) кабаны перекопали около 70% от площади заливаемого понижения. Площадь пороев на водоеме напрямую зависела от площади мелководий, обсохших к концу лета. Площадь нарушений также связана с площадью, занятой стрелолистом. Растительные группировки с незначительной примесью стрелолиста временами перекапывались кабанами полностью. Также повреждались заросли частухи, чистеца болотного, жерушника земноводного. Нарушения зарослей не кормовых растений происходило при устройстве купалок и поисках животного корма. Заросли стрелолиста ни разу не возобновлялись в полной мере на прежнем месте на следующий год после перекапывания, несмотря на то, что в отвалах пороев сохранялись семена и некоторое количество клубней растений. Сомкнутые чистые заросли стрелолиста образовывались только на следующий год после высокого разлива.

Иначе реагирует на подобные нарушения растительность регулярно заливаемых пойменных водоемов и речных отмелей. Положение в низкой пойме нивелирует влияние роющей деятельности кабана на прибрежно-водную растительность, благодаря стабильному затоплению полыми водами и, в связи с этим, свободному перемещению диаспор, и растительность на следующий год после перекапывания восстанавливается в прежнем виде.

Поскольку зоогенный фактор, в случае водоемов высокой поймы, действует совместно с гидрологическим (степень зоогенного нарушения зависит от того, заливался ли водоем полыми водами, и, соответственно, от площади обсыхания), трудно отделить действие одного фактора от другого, и однозначно оценить степень влияния кабана на динамику растительности наливных водоемов. Можно лишь констатировать сокращение и изреживание зарослей стрелолиста в местах пороев, возникновение участков, лишенных растительности и изменение микрорельефа дна.

Сравнение описаний растительности 10 стариц р. Пра, сделанных до и после повторного вселения кабанов (в 1935-1939 и 2004-2010 гг.) показали, что в настоящее время встречаемость стрелолиста, несмотря на ежегодное выедание его клубней кабанами, увеличилась как на уровне водоемов так и растительных ассоциаций. В настоящее время стрелолист отмечен в 9 из 10 изученных стариц (в 30-е годы – только в 3-х), число ассоциаций с участием стрелолиста увеличилось с 5 до 10. Вероятно, это связано с нарушением кабанами сомкнутых зарослей доминантов прибрежно-водной зоны растительности создающим благоприятные условия для внедрения в сообщества таких видов как *Sagittaria sagittifolia.*

7.2.4. Роль различных факторов в развитии растительного покрова водоемов разных типов

Развитие растительности пойменных водоемов происходит в постоянно изменяющихся условиях. На растительность водоемов поймы р. Оки действуют падение уровня грунтовых вод в результате мелиорации (СП4О), снижение высоты разлива (все водоемы, но, особенно ПВПО, ЛО), выпас скота, рекреация, загрязнения (СО4, некоторые СО2 и ПНПО), деятельность бобра (проявляется, в основном, при постройке плотин) и ондатры (малозаметна, по причинам низкой численности), роющая деятельность кабана (в основном, ПВПО, ПНПО, русло, затоны).

Главные факторы, влияющие на растительность водоемов поймы р. Пры – повышение промывания поймы в половодье и изменения в положении водоемов относительно русла, вследствие активного меандрирования, деятельность бобра (в основном, СП1-3), деятельность кабана (СП3-4, русло, затоны).

Развитие растительности озер, располагающихся на водоразделе в центре заповедника, вдали от населенных пунктов, происходит в гораздо более стабильных условиях. Помимо вселения бобров и ондатры, в условиях существования внепойменных озер не происходило значительных внешних изменений. Но, несмотря на это, интенсивность долгосрочной динамики зарастания озер этого типа была, в целом, несколько выше (0.9), чем пойменных водоемов (0.7). Среди возможных причин – естественные флуктуационные циклы макрофитов (камыша озерного, тростника) в сочетании с действием зоогенного фактора (сокращение зарослей всех видов на оз. Уханское). Регрессия растительности на оз. Кальное и Писмерки, очевидно, связана с заполнением котловины жидким илом, создающим неблагоприятные условия для развития растительности.

Выводы

1. Для Окского заповедника характерно высокое разнообразие водоемов, описываемое 19 ландшафтно-генетическими типами; большое разнообразие флоры (152 вида макрофитов) и растительности (101 ассоциация), наиболее выраженное в пойме Оки (143 вида, 46 ассоциаций); разнонаправленность динамики растительного покрова водоемов разных типов.

2. Водоемам поймы р. Оки свойственна более высокая средняя степень зарастания (60%) по сравнению с водоемами поймы р. Пры (37.5%) и внепоймненными озерами (12.3%); преобладание таких видов, как телорез (7.9% от площади водоема), манник (5.5%) и ряска малая (3.4%) при ведущей роли в зарастании водоемов поймы Пры кубышки (4.2%), осоки острой (3.7%), рдеста плавающего (3%), сабельника (3%), а в зарастании внепойменных озер – кубышки (3.1%).

3. Для стариц р. Пры характерно развитие растительности по осоково-сабельниковому и манниковому типу; на старицах р. Оки наблюдается последовательная смена чилимового зарастания телорезово-хвощевым, с последующим переходом в осоковую низину; для небольших водоемов и водоемов высокой поймы характерно манниковое зарастание.

4. Возрастные категории стариц р. Пры, выделенные по фитоценотическому и по геоморфологическому принципу, не всегда совпадают, что связанно с положением водоема относительно транзитных потоков в половодье. Водоемы, относящиеся к

одной возрастной группе, могут сильно различаться по степени зарастания, структуре сообществ и флористическому составу, но иметь при этом «диагностические» виды, характерные для определенных возрастных категорий стариц.

5. Существенное влияние на структуру и развитие растительного покрова водоемов Окского заповедника оказывают бобр и кабан – бобры особенно сильно воздействуют на сообщества нимфейных, в результате роющей деятельности кабана ежегодно повреждается прибрежно-водная растительность пойменных водоемов, особенно страдают заросли стрелолиста.

6. Растительный покров пойменных водоемов с постоянным уровнем воды отличается более высокой стабильностью, чем флора и растительность понижений высокой поймы, значительно меняющиеся в зависимости от наличия или отсутствия наполнения их в период паводка.

7. Для динамики зарастания водоемов поймы р. Пры были характерны увеличение зарослей гигрогелофитов (фитоценотическое старение), регрессия растительности (омоложение) вследствие смены режима промывания и смена доминантов водной зоны растительности; для водоемов поймы р. Оки – направленное либо цикличное увеличение роли телореза в зарастании водоемов.

8. В результате действия комплекса факторов в водоемах поймы р. Оки увеличились, а в пойме р. Пры снизились встречаемость и обилие телореза; последнее, совместно с сокращением числа водоемов с манниковым типом зарастания, указывает на усиление промывания и снижение трофности стариц р. Пры.

Основное содержание диссертации отражено в следующих публикациях:

- в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Панкова Н.Л**., Панков А.Б. Характер использования бобрами водоемов поймы р. Пра в Окском заповеднике // Поволжский экологический журнал. 2010. №3. С. 291–301.

2. **Панкова Н.Л.** Находки новых и редких видов водных сосудистых растений в Рязанской области. Бюл. МОИП, отд. Биологии. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 72.

3. **Панкова Н.Л.** Особенности растительного покрова разных типов водных экосистем Окского заповедника // Вода: химия и экология. 2013. №9. С. 66–72

- в прочих изданиях:

4. **Панкова Н.Л.** Изменения растительности пойменных озер Окского биосферного государственного заповедника за 70 лет. // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М: РУДН, 2005. Вып. 7. С. 80–84.

5. **Панкова Н.Л.**, Панков А.Б. Изменения растительности озер Окского заповедника // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы научно-практической конференции, посвященной 70-летию Окского государственного природного биосферного заповедника) / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: «Голос губернии», 2005. Вып. 24. С. 362–372.

6. **Панкова Н.Л.**, Панков А. Б. Особенности флоры озер Окского государственного биосферного заповедника // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М: РУДН, 2006. Вып. 8 (ч. 1). С. 22–27.

7. Волоснова Л.Ф., Горянцева О.В., **Панкова Н.Л.** Флористические находки и состояние популяций некоторых редких видов растений в Окском заповеднике // Природно-заповедных фонд – бесценное наследие Рязанщины: Материалы международной конференции. Рязань: Изд-во Рязанского госуниверситета им. С.А. Есенина, 2007. С. 129.

8. **Панкова Н.Л.** Особенности использования кабанами прибрежно-водной растительности пойменных водоемов реки Пра в Окском заповеднике // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской Школы-конференции. 18-21 ноября 2008 г. (Борок). Ярославль: «Принт Хаус», 2008. С. 217–221.

9. Панков А.Б., **Панкова Н.Л**. Особенности использования бобрами водоемов поймы реки Пра в Окском заповеднике // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской Школы-конференции. 18-21 ноября 2008 г. (Борок). Ярославль: «Принт Хаус», 2008. С. 214–217.

10. **Панкова Н.Л.** Особенности зарастания пойменных водоемов Окского заповедника на разных стадиях эволюции // Труды Рязанского отделения Русского ботанического общества, Рязань, 2009. Вып. 1: Флора и растительность, С. 93–102.

11. **Панкова Н.Л.**, Панков А.Б. Территориальное распределение речного бобра в Окском заповеднике// Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Рязань: «Голос губернии», 2009. С. 253–254.

12. **Панкова Н.Л.** Динамика растительности водоемов поймы р. Пра // Материалы I(VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидроботаника 2010». Ярославль: «Принт Хаус», 2010. С. 242–245.

13. **Панкова Н.Л.** Влияние деятельности речных бобров на растительность водоемов Окского заповедника // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях: материалы международной научно-практической конференции, посвященной 75-летию Хоперского государственного природного заповедника. Воронеж: ВГПУ, 2010. С. 495–498.

14. **Панкова Н.Л.** Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительностью Окского заповедника / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 27. Рязань: «Голос губернии», 2012. С. 265–280.

15. **Панкова Н.Л.** Типология водоемов Окского заповедника / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 27. Рязань: «Голос губернии», 2012. С. 285–314.