

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Окский государственный природный биосферный заповедник

Н. Л. Панкова

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ВОДОЁМОВ ОКСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА**

Труды Окского государственного природного биосферного заповедника
Выпуск 31



Рязань
ИП «Голос губернии»
2014

ББК 28.591

П 17

Н. Л. Панкова. Структура и динамика растительного покрова водоёмов Окского заповедника / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 31. – Рязань: НП «Голос губернии». 2014. – 166 с. + 32 с. вклейка.

ISBN 978-5-98436-036-4

В монографии приведены результаты комплексного изучения структуры и динамики растительного покрова водоёмов Окского заповедника. Рассмотрено современное (2004-2012 гг.) состояние флоры и растительности водоёмов, классифицированных по ландшафтно-генетическому принципу. Проанализирована динамика растительности водоёмов начиная с 1935 г. с учётом влияющих факторов – гидрологических, антропогенных, зоогенных. Особое внимание уделено изучению роли крупных млекопитающих-средообразователей – кабана и европейского бобра в развитии растительности водоёмов разных типов.

Книга рассчитана на гидробиотаников, гидробиологов, геоботаников, экологов, териологов, специалистов в области охраны и рационального использования природных ресурсов, студентов биологических и экологических факультетов.

Ответственный редактор:
канд. биол. наук В. П. Иванчев

Серия издаётся с 1940 г.

Рецензенты:
докт. биол. наук, профессор, ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН А. В. Крылов
канд. биол. наук, доцент, Ин-т биологии Коми научного центра УО РАН
Б. Ю. Тетерюк

На передней обложке – река Пра в Окском заповеднике, район старицы
Сиверская (фото Ю. М. Маркина)

ISBN 978-5-98436-036-4

© Панкова Н.Л., 2014
© Оформление. НП «Голос губернии», 2014

*Светлой памяти
моего учителя
Владимира Гавриловича Папченкова
посвящается эта книга*

ВВЕДЕНИЕ

Водная растительность является одним из компонентов биогеоценоза водоёма и развивается в тесной связи с другими его компонентами (Шенников, 1950). Динамике растительного покрова водоёмов различных территорий посвящено немало работ, но в них, как правило, авторы ограничиваются рассмотрением физико-географических факторов, влияющих на развитие растительности (Матвеев, 1990; Вейсберг, 1999; Печенюк, 2001; Папченков, 2012; Bornette et al., 1994; Bornette, Amoros, 1996 и другие). Тем не менее, зачастую нельзя в полной мере понять процессы, происходящие в растительности водоёмов, абстрагируясь от всего разнообразия действующих факторов. Так, например, при изучении растительности озёр Кандалакшского заповедника было выяснено, что существенную роль в процессах их зарастания играют ондатра, норка и водоплавающие птицы (Панарина, 2006; Осипова, Панарина, 2012).

В заповедниках с длительной историей существования и налаженной системой зоологического, ботанического и гидрологического мониторинга имеется возможность изучения растительного покрова водоёмов с учётом комплекса изменяющихся факторов – гидрологических, антропогенных, зоогенных.

Окский заповедник создан в 1935 г. для охраны местообитаний русской выхухоли, на его территории располагаются многочисленные водоёмы различного происхождения. Уже в первый год своего существования, заповедник «поставил на очередь изучение озёр с целью выяснения характера растительности, населяющей водоёмы, как одного из факторов, влияющих на распространение животных, из которых на первом месте стоит выхухоль, и, кроме того, водоплавающей дичи и рыбы» (Чернов, 1935). В своей работе, опубликованной в 1 Выпуске Трудов ОГЗ (1940) В.Н. Чернов приводит подробную характеристику водоёмов Окского заповедника, посвятив этому 80 из 128 страниц своего труда, предпринятого как геоботаническое описание ОГЗ. В статье, помимо описаний, приводятся схемы 20 водоёмов. Трудом В.Н. Чернова как бы определена «точка отсчёта», которая может играть существенную роль в дальнейшей работе. Многие водоёмы, исследованные В.Н. Черновым, в настоящее время не входят в состав заповедника, вследствие того, что границы заповедника изменились.

В первый (1935) год существования заповедника было обследовано 52 озера (из них 20 детально, а 32 – рекогносцировочно). Это были, в основном, озёра правого берега р. Ока от с. Копаново до с. Ерахтур, расположенные на территории, входившей с 1937 по 1950 гг. в состав охранной зоны заповедника (озёра Матвеево, Мошна, Пещерское, Черешна, Травливое, Торга, Подвальное и другие). Также в этом году В.Н. Чернов посетил ряд водоёмов в пойме р. Пра: Кривое, Попово, Рогастое, Харламово, Пилищное, «оз. возле Бедной горы», Смолянка, Рожок, «оз. ниже перевоза». В отчёте за 1935 г. представлены описания растительности озёр по зонам (береговая, прибрежная, водная) с приведением основных растительных ассоциаций и видов растений (Чернов, 1935). В 1938 г. В.Н. Чернов перешел к внепойменным озёрам, расположенным в центре заповедника. Было обследовано 5 озёр: Кальное, Писмерское, Бельское, Вещерки, Святое. В этом году помимо описаний озёр автор привёл в отчёте «схематические планы распределения растительности», а также таблицы «описания ассоциаций озёр по зонам» с указанием списка видов, глубины произрастания, проективного покрытия, обилия по шкале Друде и фенофазы (Чернов, 1938). В 1939 г. В.Н. Чернов обследовал 3 пойменных водоёма (Чахт, Сундрица, Утиное) и 2 внепойменных – оз. Татарское и оз. Уханское. Данные по растительности водоёмов были приведены в отчёте по той же схеме, как и в предыдущий год. Некоторые водоёмы В.Н. Чернов посетил повторно (озёра Татарское, Уханское, Большой Чахт, Сундрица) и отметил произошедшие изменения в растительности (за 2 и 4 года) (Чернов, 1939). К 1940 г. исследованиями были охвачены все основные типы водоёмов, располагающихся на тогдашней территории заповедника и охранной зоны.

Тему В.Н. Чернова в 60-х годах продолжила Б.Ф. Самарина. Кроме повторного описания водоёмов, находившихся под наблюдением первого исследователя, она изучила состав, размещение и обилие высших водных растений и характер использования последних утками. В статье, явившейся результатом её работы, приведены флористический список, включающий 118 видов (в который входят не только водные, но и многие береговые растения), данные о биомассе отдельных видов, схематические планы распределения водной растительности (19 из 22 водоёмов), а также таблицы, в которых указаны площади растительных группировок (Самарина, 1974). Материал собирался на 22 водоёмах (8 из которых изучались повторно) с 1964 по 1968 гг. К сожалению, черновые материалы не сохранились и нам приходится довольствоваться данными, приведёнными в статье. В 1966 г. студентом Пермского государственного университета им. А.М. Горького Г.А. Егоровым была выполнена дипломная работа по теме: «Растительность пойменных озёр Окского заповедника». В 1964 и 1965 гг. под руководством Б.Ф. Самариной студент проводил «выборочное исследование наиболее типичных водоёмов, не подвергавшихся ранее изучению» (Егоров, 1966). Исследовалось 9 озёр, характерных для поймы рек Оки и Пры. Исследование проводилось по общепринятой методике (Катанская, 1956; Дерюгин, 1934) путём детального маршрутного обследо-

вании. Каждый водоем посещался 3-4 раза в течение вегетативного периода. При изучении водоёмов проводилось его описание – тип водоёма, рельеф дна и глубина, характер донных отложений, цвет воды и прозрачность, колебание уровня воды (3-4 отметки за лето), определение рН, температуры и содержания кислорода в воде. Исследование растительности проводилось методом профилей, которые закладывались от берега вглубь до границы распространения высшей растительности. Проводилось определение биомассы путём взятия укосов, растительность картировалась, площади зарослей определялись глазомерно. В приложении к дипломной работе приведён флористический список для всех водоёмов с указанием преобладающего обилия видов. Изучению подверглись следующие водоёмы: Кривое (Утиное), Малое Ореховское, Алексеево, Санкина лука, Глушица, Травное, Турошка, Орешное, Ветино.

В те же годы С.Г. Приклонский и Б.Ф. Самарина проводили оценку кормности утиных угодий в охранной зоне Окского заповедника (Приклонский, Самарина, 1974). Для этих целей изучалась семенная продуктивность ряда водных и околоводных растений, составлялись списки растительных объектов питания уток.

Летом 1971 г. Ю.В. Артемов из Рязанского педагогического института проводил изучение экологических и фитоценологических особенностей водяного ореха на некоторых водоёмах Окского заповедника (Лопата, Караблиха, Орехи, Орешная заводь, Малое Ореховское, Устье, Ерус, Орешное) (Артемов, 1974).

В дальнейшем Б.Ф. Самарина и О.В. Горянцева под руководством В.Н. Тихомирова переключили своё внимание на изучение полиморфизма и особенностей экологии водного ореха – реликтового растения окских водоёмов (Самарина и др., 1992). В 1976-1980 гг. была проведена огромная работа по сбору материала для изучения мест произрастания, динамики зарослей и разнообразия форм водяного ореха. На территории заповедника было описано 253 водоёма, в 33 из которых был отмечен водный орех. Описание водоёмов и водной растительности проводилось согласно Инструкции по биологическим исследованиям вод (под редакцией Дерюгина, 1934) и Методики исследования высшей водной растительности (Катанская, 1956). На каждый водоём заполняли типовой бланк с указанием местоположения, перечнем растений (обилие, фенофаза, жизненность, характер распределения). Составляли схему водоёма, на которую наносили результаты картирования зарослей водного ореха. На следующем этапе работы собирали гербарий и плоды водяного ореха с каждого водоёма, ежегодно фиксировали заросли, проводили фенологические наблюдения за развитием водного ореха. На заключительном этапе были проведены наблюдения за характером цветения, опылением рогульника и развитием его плодов, изучали семенную продуктивность. Попутно уточнялся список видов высших водных растений. В выполнении работ принимали участие студентки Рязанского педагогического института Т.А. Маслова и Л.Н. Косухина. Результаты исследования были изложены в отчёте по теме:

«Экология водяного ореха» (Самарина, Горянцева, 1984) и статье «Полиморфизм, и особенности экологии водного ореха в водоёмах Окского заповедника» (Самарина и др., 1992).

С момента создания заповедника 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 водоёмов ондатрой не могли не сказаться на развитии водной растительности. Этим определяется актуальность повторных исследований растительного покрова водоёмов заповедника, обобщение и анализ имеющихся материалов прошлых лет.

Наименее изученным из факторов, влияющих на растительность водоёмов, является зоогенный фактор, в частности, влияние деятельности таких активных средообразователей, как бобр (Завьялов и др., 2005) и кабан (Arrington et al., 1999; Crooks, 2002; Doupe et al., 2010). В зарубежной научной литературе (Jones et al., 1994; Arrington et al., 1999, Crooks, 2002; Sandom et al., 2013) бобра и кабана относят к «экосистемным инженерам» – видам, деятельность которых напрямую и косвенно влияет на условия существования других организмов, изменяет, создает и поддерживает местообитания (Jones et al., 1994). Интенсивное расселение вышеназванных видов, наблюдаемое в последнее время, еще более актуализирует необходимость изучения влияния этих видов на водные экосистемы. Длительный ряд наблюдений за расселением бобра по водоёмам заповедника, стабильно высокая численность кабана в годы исследования, а также наличие описаний растительности водоёмов, сделанных до повторного вселения этих животных (Чернов, 1940), позволили подробно изучить этот вопрос.

Автор благодарит за помощь в проведении полевых работ своего коллегу, бессменного напарника, осуществлявшего техническую поддержку на всех этапах исследования – Алексея Борисовича Панкова, а также своих друзей – А.С. Савина, Е.А. Тидеман, С.А. Мошковского, А.Ю. Терентьева. Также я благодарна коллективу Окского заповедника, а особенно Н.В. Уварову, консультировавшего меня по зоологическим вопросам, и М.В. Онуфрени, предоставившей картографические материалы по восстановленным водоёмам; всем сотрудникам, помогавшим в составлении карты водоёмов и водотоков Окского заповедника, научным сотрудникам и инспекторам заповедника, сообщавшим о нахождении поселений околотовных животных. Благодарна администрации Окского заповедника, директору Ю.М. Маркину и зам. директора по науке В.П. Иванчеву за понимание и поддержку в проведении исследования. Также, благодарю Ю.М. Маркина за предоставление фотографий ландшафтов заповедника, сделанных с дельтаплана, использованных в иллюстрациях к монографии. Все другие фотографии выполнены автором.

Зам. директора по науке Рдейского заповедника Н.А. Завьялова благодарю за помощь с подбором литературы по влиянию бобра на растительность

и ценные советы. Большую помощь в статистической обработке данных оказал сотрудник Югорского государственного университета И.В. Филиппов.

Отдельно хочу поблагодарить моих учителей – Е.В. Печенюк, при работе с которой ещё студенткой, я заинтересовалась изучением динамики растительности водоёмов и Е.А. Карпухину, руководившую моей работой в студенческие годы, и, конечно, моего научного руководителя – Владимира Гавриловича Папченкова, без которого эта книга вряд ли была бы написана.

Владимир Гаврилович Папченков

Зимой 2006 года, я, будучи младшим научным сотрудником Окского заповедника, приехала в командировку в ИБВВ РАН (п. Борок), предварительно договорившись с Владимиром Гавриловичем о научной консультации. Я привезла свой гербарий водных растений (скромную пачку газетных листов, только тщательно отобранные, самые сложные для определения образцы, поскольку стеснялась отвлекать учёного). Ещё я привезла кучу вопросов, поскольку к тому времени два года занималась изучением растительности водоёмов заповедника. Помню, как робела перед заслуженным профессором В.Г. Папченковым, бывшим для меня человеком-легендой. Наука «гидрботаника» была для меня накрепко связана с его фамилией – я картировала водоёмы и делала описания растительности по методике Папченкова, использовала его экологическую классификацию макрофитов, определяла растения по его определителям... Ведущий гидрботаник России показался мне суровым и усталым, но только в первые несколько минут. Как только В.Г. пододвинул к себе мой гербарий, то оживился, весело потирая руки, будто в предвкушении чего-то очень приятного. И что тут началось! Никогда бы не подумала, что разбор моего убогого, как мне казалось, плохо высушенного гербария может превратиться в такой праздник. В.Г. вдохновенно «путешествовал» по озёрам и рекам Окского заповедника, перебирая скукожившиеся потемневшие рдесты, ивы, осоки. Смотрел под биноклем жилки и плодики, листал определители, показывал, объяснял, рассуждал, вспоминал, рассказывал. Тонкости определения растений, систематика, особенности экологии... Как справедливо сказано в статье В.В. Соловьевой, С.В. Саксонова и В.И. Матвеева (2010): «В.Г. Папченков был ярким представителем почти всех направлений гидрботаники». Предо мной был кладёзь гидрботанической премудрости. Когда В.Г. просмотрел весь мой гербарий (а там, неожиданно для меня, нашлось несколько редких видов и гибридов водных растений, которым он радовался как ребёнок), он сказал, с некоторым разочарованием: «И это всё? Надо было больше гербария везти, у вас очень интересный регион». Но, помимо сушёных рдестов у меня было ещё немало вопросов, которые я, наконец-то, имела возможность задать, и на которые В.Г. азартно отвечал несколько часов подряд, оставив свои дела. А дел у него, как я потом узнала, было немало. И я подумала тогда – надо же, какие у него молодые и счастливые глаза, когда он говорит

об озёрах и реках. Особенно о реках. Как-то он объяснял мне, почему больше любит работать на реках, а не на стоячих водоёмах. Растительность рек более динамичная: подвижный грунт, меандрирование... А потом говорит с непередаваемой интонацией: «Реки – они же *живые*». Конечно живые, полностью соглашаюсь я, очарованная как зарастающими реками, так и способностью учёного *так* любить и чувствовать объект своего исследования.

Таким я его и запомнила.

В свой заповедник я вернулась вдохновлённая на дальнейшие гидрботанические изыскания, с новыми знаниями, а главное – с уверенностью, что есть кому поддержать меня на моём исследовательском пути. Не даром к В.Г. ехали за консультациями ботаники со всей России. Даже при большой загруженности делами, он щедро делился знаниями со всеми нуждающимися, не жалея времени и сил. И все мы, уезжая, увозили с собой тёплую память об особой атмосфере доброжелательности и заинтересованности, царящей в лаборатории высшей водной растительности, в которую хотелось возвращаться вновь и вновь.

Через два года, продолжая работать в заповеднике, я поступила в лабораторию соискателем, и В.Г. стал научным руководителем моей диссертационной работы. Мне необычайно повезло: В.Г. – флорист и геоботаник, оказался не чужд и зоологической тематики и охотно поддержал меня в стремлении работать на стыке гидрботаники и зоологии. «Вы – совсем как я» – говорил мне В.Г., с весёлым укором, имея в виду, очевидно, моё желание заниматься сразу всем. С высоты знаний и опыта В.Г. направлял и ограничивал мои стремления учесть в своей работе как можно больше факторов, старался уберечь от дилетантства, помогал мне не потеряться в большом объёме собранных материалов.

В.Г. вспоминал, что его научный руководитель, В.М. Марков научил его «видеть, понимать и отстаивать». Эти же самые навыки В.Г. старался передать и своим ученикам.

К сожалению, я оказалась последней ученицей Владимира Гавриловича. В начале июня 2013 года он просмотрел окончательный вариант рукописи моей диссертации. А на следующую ночь его не стало.

Желая рассказать об удивительной личности моего Учителя, о становлении его, как учёного, о его научной деятельности, я хотела бы предоставить слово людям, знавшим его гораздо лучше, чем я. Поэтому я приведу выдержки из статьи его коллег, посвященной 60-летию со дня рождения и 35-летию научной деятельности Владимира Гавриловича Папченкова (Соловьева и др., 2010).

СТАНОВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАТЕЛЯ

«Родился Владимир Гаврилович в г. Нелидово Калининской (ныне Тверской) области.

Интерес к окружающему миру пробудился благодаря летнему отдыху у бабушки, в деревне Цыганы Бельского района той же области. По словам В.Г., будучи мальчишкой, здесь ему «нравилось пробираться по непроходи-



Рис. 1. В. Г. Папченков на луговом болоте «Пыронтово», Спасский р-н Рязанской обл., 16.05. 2008 г. Фото В. П. Иванчева

мым кустарникам и крапиве поймы небольшой речки, забираться в тенистые овраги, плутать по лесу, словом, путешествовать, наблюдая, собирая, слушая, любясь». Следует заметить, что, начиная с этой речушки из беззаботного детства, реки во многом «определили» его судьбу, как учёного.

С детства он был внимателен ко всему живому, очень любил наблюдать за растениями и животными, отмечая все самое интересное в своём дневнике в виде записей и рисунков. Вероятно, любовь к природе послужила источником незаурядных художественных способностей юного натуралиста, которые потом пригодились учёному. Осознанный интерес к биологии проснулся благодаря трём прекрасным книгам. Сначала это был «Сиреневый сервиз:



Рис. 2. В. Г. Папченков и Н. Л. и А. Б. Панковы у оз. Глушица (охранная зона Окского заповедника), 17.05.2008 г. Фото В. П. Иванчева



Рис. 3. Н. Л. Панкова и В. Г. Папченков при обследовании оз. Лакашинское, 18.05.2008 г., Фото В. П. Иванчева

рассказы о юннатах» В. Родиной. Потом – путешествия «По садам и паркам мира» Н.М. Верзилина и, наконец, увлекательный «Определитель птиц лесов, полей и гор СССР». Сегодня учёный вспоминает: «Этот определитель я переписал от корки до корки в свои тетради со всеми рисунками и буквенным отображением песен птиц. Из-за него меня тогда чуть не выгнали из библиотеки – так долго эту книгу я держал у себя, не желая с ней расставаться... Будучи восьмиклассником, часто путешествовал по окрестностям Нелидово со своей юннатской малышкой и непременно хотел стать энтомологом, или, в крайнем случае, орнитологом. Не сбылось...».

В 1967 г. В.Г. Папченков стал студентом заочного отделения факультета защиты растений Великолукского сельскохозяйственного института. Однажды после полевой практики III курса гербарий, собранный нашим заочником, оказался настолько неожиданным для преподавателя ботаники, что ею был вынесен приговор, по которому он «должен быть ботаником и больше никем». В те годы в институте ботанику вела выпускница Казанского университета Лидия Семёновна Соболева. Она написала рекомендательное письмо профессору Маркову Михаилу Васильевичу, благодаря усилиям которого в 1969 г. В.Г. стал студентом 2-го курса Казанского государственного университета им. В.И. Ульянова-Ленина.

Поскольку все студенты уже с первого курса имели чётко намеченные темы, а нашему «новичку» из сельхозинститута было интересно всё и постоянная тема никак не определялась, то ему кафедра доверила стать специалистом... по зарастанию рек. Дело в том, что в те годы в связи с изучением процессов самоочищения рек Среднего Поволжья от нефти и нефтепродуктов был госзаказ, или производственная необходимость в подготовке такого специалиста. Так, можно сказать, реки «определили» целенаправленный научный интерес и тему будущей дипломной работы, а затем и диссертации молодого учёного. Научным руководителем был М.В. Марков. В.Г. всегда с благодарностью вспоминает о нём: «Михаил Васильевич – мой дорогой Учитель, ненавязчиво научивший меня видеть, понимать и отстаивать».

По окончании КГУ В.Г. продолжал работу в СевНИИГиМ, в качестве научного сотрудника. С 1977 до начала 1990 гг. работал в Волжско-Камском отделении Института охотничьего хозяйства и звероводства (ВНИИОЗ), после защиты диссертации получил звание старшего научного сотрудника и был совместителем в должности преподавателя на кафедре фармакогнозии в Казанском медицинском институте.

ЭКСПЕДИЦИИ

Начиная со студенческих времён, В.Г. каждый полевой сезон участвовал в экспедициях, маршруты которых всегда были связаны с реками. Первая самостоятельная экспедиция была летом 1972 г., её маршрут проходил по р. Большая Кокшага в пределах Кировской области и Марий Эл. После этого многолетними полевыми исследованиями был охвачен бассейн рек Среднего, затем – Верхнего

Поволжья. (В последние годы проводились работы в дельте Волги). Результатом каждой экспедиции служат не только геоботанические описания и схемы зарастания, но и многочисленные гербарные сборы. По словам В.Г. «привычка собирать всё и везде появилась ещё с детско-юношеских лет, с тех пор не пропускается ни одно незнакомое растение или хоть чем-то своеобразное среди знакомого. При флористических исследованиях собираю всё, независимо от предполагаемой редкости или обычности. Всегда беру, если есть возможность, по несколько экземпляров одного вида. На суше собираю не реже, чем в воде».

Ведущего специалиста по рекам и водоёмам маршруты экспедиций, ограниченные пределами волжского бассейна уже не совсем устраивали – всегда хотелось расширить границы исследований. В итоге география изучения разнообразия рек продвинулась до США, где в 1996 г. была совершена недельная экскурсионная экспедиция в бассейне р. Миссури, а в 2005 г. удалось побывать в Египте и почти неделю путешествовать на корабле по Нилу. Особое отношение учёного к рекам только усиливало научный интерес к познанию природы речных экосистем мира.

...В Монголии, в рамках международного сотрудничества прошло три полевых сезона. В 2003 г. экспедиция была ихтиолого-гидробиологической и изучение процессов зарастания хорошо вписывалось в комплексное исследование биоты озёр и рек Монголии. В 2004 г. В.Г. Папченков руководил геоботаническим отрядом, в задачу которого входило изучение торфяных болот в северо-восточной горной части Монголии. Настоящих торфяников найти не удалось, но в течение месяца были успешно решены гидробиологические, общefлористические, альгологические и орнитологические задачи на почти неизученной территории. В 2005 г. учёный возглавил гидробиологический отряд экспедиции, целью которой стало повторное прохождение маршрута 2003 г., а также, исследование оз. Хубсугул и ряда рек северной и центральной части Монголии. Это была самая продолжительная экспедиция (июнь-сентябрь). В результате трёх экспедиций был получен не только новый фактический материал для науки, но и незабываемые впечатления о неизвестных ранее ландшафтах, особенностях природы страны, жизни и быта монголов, а самое главное, объёмный гербарий, который ещё ждёт своей обработки специалистами.

НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

В.Г. Папченков – яркий представитель практически всех направлений гидробиологии: флористического, геоботанического, продукционного, экологического, хозяйственного использования водных растений и проблем их охраны. Всего им опубликовано 337 научных трудов (на 2010 г.), в том числе 11 монографий.

Первый период исследований (1972-1990) связан с Казанским отделом СевНИИГиМ и Волжско-Камским отделением ВОНИИОЗ. В результате изучения растительного покрова и ресурсной значимости водной растительности средних и малых рек Среднего Поволжья и мелководий водохранилищ

Волжского каскада для охотничьих и промысловых животных, продуктивности и кормовой ценности растений для ондатры, бобра и водоплавающих птиц, опубликовано 30 работ, изданных в материалах научно-практической конференции по проблемам охотничьего хозяйства и звероводства и журнале «Растительные ресурсы» (1974, 1979).

В дальнейшем вся научная деятельность связана с различными направлениями исследований лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН, которой он успешно руководил более 20 лет. Значительное число публикаций посвящено изучению флоры. Только в «Ботаническом журнале» по этой проблеме опубликовано 25 статей, из которых 20 содержат сведения о флористических находках. Всего за период 1985-2007 гг. (согласно публикациям указанного журнала) В.Г. Папченковым совместно с другими учёными в результате мониторинга флоры получены данные о произрастании более 370 новых видов на территории Верхнего и Среднего Поволжья и приводятся сведения о новых местонахождениях 250 видов редких растений. При этом В.Г. всегда являлся безотказным консультантом и квалифицированным экспертом при определении и уточнении таксонов многих флористических находок, сделанных другими исследователями. Большое внимание уделялось изучению распространения растений-мигрантов и всегда оказывалась помощь в их идентификации.

Многолетний опыт ботаника-систематика и серьёзные таксономические работы позволили В.Г. участвовать в составлении Определителя цветковых растений «Флора водоёмов волжского бассейна» (Лисицына, Папченков, Артеменко, 1993, 2009) и определителя сосудистых растений «Флора водоёмов России» (Лисицына, Папченков, 2000), в последнем издании «Флоры средней полосы европейской части России», где обработано семейство Potamogetonaceae Dumort (Папченков, Щербаков, 2006). В перечисленных определителях все ключи для идентификации таксонов водных и прибрежных растений отличаются краткостью главных диагностических признаков, сопровождаются чёткими рисунками вегетативных органов растений, поэтому активно используются специалистами. На наш вопрос: как, благодаря чему и когда флорист достигает такого уровня, чтобы профессионально составлять хорошие определители растений, В.Г. ответил, что каждый к этому приходит по-своему, но, несомненно, нужен «хороший глаз» и приличный опыт.

Флористическими исследованиями В.Г. Папченкова охвачены разнообразные водные объекты: озёра водоразделов и террас, старицы рек, пруды и крупные водохранилища, реки и различные водотоки в бассейне Верхней и Средней Волги. В результате их изучения им описано 15 новых таксонов растений. Результаты исследований обобщены в монографиях «Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья» (2001) и «Гибриды и малоизвестные виды водных растений» (2007). В последнем издании приведены описания признаков, цветные фотографии образцов растений, обращается особое внимание на полиморфизм, сезонную и экологическую изменчивость,

а также, высокую гибридную активность водных растений, указываются сложности при их определении ботаниками-флористами.

Вопросы экологии, закономерности зарастания различных водоёмов и их картирование занимают значительное место в научной деятельности В.Г. Папченкова. Это направление отражено более чем в 40 печатных работах, из которых, кроме выше указанной, отметим также монографии: Экология ондатры в долинах рек с зарегулированным стоком (на примере Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ) (Горшков, Пудовкин, Папченков, 1992); Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища (Голубева, Папченков, Шпак, 1990); Растительный покров водоёмов и водотоков Кандалакшского государственного природного заповедника (Кандалакшский залив, Белое море) (Панарина, Папченков, 2005), Экосистема реки в изменяющихся условиях среды (Крылов, Бобров, Папченков и др., 2007).

Изучению продукции водных растений, одному из наиболее сложных и трудоёмких направлений гидробиотических исследований посвящено около 30 публикаций. В них изложены не только результаты учёта наземной и подземной биомассы, продукции макрофитов, приводится оценка запасов макрофитов на водоёмах и водотоках, но и рассматриваются методические аспекты.

Особо следует остановиться на классификации экологических групп растений, которая опубликована в журнале «Экология» (1985). Она была создана на основе работ А.П. Шенникова, М.В. Маркова, В.М. Катанской и доработана с учётом многолетнего опыта собственных исследований её автора (2001, 2003). Она построена на морфологических и биологических признаках растений с учётом различной приспособленности к водной среде и степени влажности грунта. Названия экологических групп точно отражают суть классификации, легки в запоминании и обращении, поэтому не вызывают терминологической путаницы, которая долгое время царила на первых этапах развития гидробиотаники.

Таким образом, как показал краткий обзор публикаций, в сфере научных интересов учёного оказались самые разнообразные аспекты современной гидробиотаники, включая вопросы её истории и методологии. В последние годы в большинстве кандидатских диссертаций по разным направлениям исследований водоёмов применяется методика изучения и картирования растительности, определения и учёта биомассы водных макрофитов, предложенная В.Г. Папченковым. Классификация растительности водоёмов и водотоков, разработанная этим учёным, также очень часто используется современными исследователями. Не случайно по итогам работы инициативной терминологической комиссии и по решению Школы-конференции «Гидробиотаника 2005» принят перечень понятий (в том числе, используемых в этих классификациях), которые рекомендовано считать базовыми терминами. Всё это позволяет нам современный период гидробиотаники назвать «папченковским», так велика роль данного исследователя в развитии методологии этой молодой науки, самостоятельность которой долго не признавалась её оппонентами.»

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

В основу работы положены результаты полевых исследований, проведённых в 2004-2012 гг. на территории Окского заповедника и его охранной зоны (Спасский и Касимовский районы Рязанской области). Было детально изучено 218 водных объектов, совокупность которых отражает все ландшафтно-генетические типы водоёмов заповедника. Различные методы исследования применялись в соответствии с поставленными задачами.

1.1. ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ВОДОЁМОВ ЗАПОВЕДНИКА И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

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

На основе космических снимков высокого разрешения и собственных полевых данных в программе Quantum GIS (Quantum GIS Development Team, 2011) была создана карта водных объектов заповедника и разработана типология водоёмов. При разработке типологии также использовалась информация, содержащаяся в ландшафтной карте ОГЗ (Мамай, Анненская, 2005). Отнесение водоёмов к тому или иному типу производилось на основе признаков, полученных при анализе картографического материала и полевых описаний, с учётом соображений, содержащихся в литературе (Матвеев, 1990; Чалов и др., 2004; Печенюк, 2005; и др.)

При выделении возрастных стадий стариц было использовано два подхода – геологический (геоморфологический) и фитоценотический.

Об относительном геологическом возрасте стариц можно судить по расстоянию от современного русла, их взаиморасположению и морфометрии (Чалов и др., 2004). Мы разделили старицы каждой реки на группы, примерно соответствующие их возрастным генерациям – «молодые» (С1), «средневозрастные» (С2), «старые» (С3), «древние» (С4).

Этот подход несколько отличается от подхода, разработанного Е.В. Печенюк (2001, 2005) для анализа развития стариц р. Хопёр, поскольку мы ориентируемся не на эволюционные стадии развития пойменного водоёма, скорость прохождения которых может варьировать в зависимости от ряда факторов, а

на относительный возраст водоёма, определяемый по геоморфологическим признакам (Чалов и др., 2004).

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

Изменения морфометрии и положения водоёмов относительно русла выявлялись путём совмещения современных космических снимков с аэрофотоснимком территории заповедника 1939 г. в программе Quantum GIS.

1.2. ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ

Изучение растительного покрова водоёмов проводилось путём маршрутного обследования с картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов в соответствии с методикой В.Г. Папченко (2001, 2003а). Небольшие или сильно заросшие водоёмы были обследованы с берега, на других озёрах работа производилась с лодки. Для каждого водоёма составлялись флористические списки, во флору водоёма включались только виды, произрастающие в водной среде. Материал собирался в июле-августе в 2004-2012 гг. Всего было составлено 283 картосхемы водоёмов, собрано около 500 листов гербария, которые хранятся в гербариях Окского государственного биосферного заповедника и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИВВ).

Для составления картосхем распределения растительности использовались контуры водоёмов, скопированные с космоснимков в программе Quantum GIS, распечатанные на миллиметровой бумаге в масштабе, зависящем от размеров и особенностей водоёма (от 1:1000 до 1:2000). На картосхему с соблюдением масштаба заносили контуры фитоценозов.

Описание сообществ макрофитов проводилось на площадках размером 4 м², если размеры ценозов были менее 4 м², описание осуществлялось в естественных контурах. При описании растительности отмечались следующие параметры: проективное покрытие каждого вида, обилие (по шкале Друде), фенологическая фаза, экологическая форма (погруженный, воздушно-водный и т.д.). Глубина произрастания видов измерялась при помощи шеста, или верёвки с грузом.

Для хранения и обработки описаний использовались программы Microsoft Excel и Microsoft Access. Планы распределения растительности (картосхемы) обрабатывались с помощью программы Quantum GIS: производились подсчёты площадей, занимаемых сообществами макрофитов, затем, используя данные по проективному покрытию, высчитывались относительные площади зарослей каждого вида на озере. Также для каждого озера рассчитывалась общая степень зарастания. Под степенью зарастания понималась площадь, занятая растительностью, выраженная в процентах от общей площади водоёма.

При выделении растительных ассоциаций использован доминантно-детерминантный подход (Папченков, 2001, 2003б), при котором уделяется внимание как растениям доминантам, так и растениям детерминантам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества.

Изучение динамики растительности производилось на 18 наиболее характерных озёрах Окского заповедника, для которых предыдущими исследователями были составлены схемы распределения растительности и флористические списки. Для изучения динамики растительности водоёмов использовались материалы (описания и картосхемы), содержащиеся в отчётах и статьях В.Н. Чернова (1935–1940), Б.Ф. Самариной (1974) и в дипломной работе Г.А. Егорова (1966).

К флоре водоёмов отнесены все виды высших сосудистых растений, закономерно встречающихся в водной среде. При экологическом анализе флоры и экологических характеристиках растений в водных объектах использовалась классификация макрофитов, разработанная В.Г. Папченковым (2001). Под экологической структурой понимается распределение видов, составляющих флору растений по экологическим группам (Папченков, 2001). В качестве характеристики экологической структуры использован предложенный Б.Ф. Свириденко (1997) индекс гидрофитности флоры, рассчитанный по формуле $I_{hg} = (2A/B) - 1$, где A – число водных видов, B – число всех видов рассматриваемой флоры. В данной работе использованы $I_{hg(i-v)}$ – индекс гидрофильности для всей флоры и $I_{hg(i-III)}$ – то же, для водной составляющей, где A представляют гидрофиты. Величина индекса меняется от +1 при полном гидрофитном составе до -1 при отсутствии гидрофитов в выборке, нулевое значение означает равенство долей водной и околководной составляющих анализируемой флоры (Папченков, 2001).

Частота встречаемости видов флоры оценивалась по 5-бальной системе: 1 – вид редкий, известный по единичным находкам или редко встречаемый в водной среде; 2 – вид изредка (не часто) встречаемый в водной среде, или изредка заходящий в воду; 3 – вид с умеренной встречаемостью, обычно распространённый широко, но рассеянно; 4 – часто встречаемый вид, обычно широко распространённый, но не везде обильный; 5 – обычный, очень часто встречаемый вид (Папченков, 2001).

Обилие видов в растительном покрове оценивалось по 4-бальной шкале: 1 – необильный вид, представленный единичными экземплярами в сообществах или на открытых мелководьях; 2 – малообильный, сопутствующий вид, не входящий в число доминантов и содоминантов фитоценозов; 3 – обильный вид, обычно содоминант, либо образующий небольшие куртины; 4 – высокообильный вид, доминирующий в фитоценозах, образующий обширные заросли (Папченков, 2001).

Для оценки активности видов была выбрана 4-бальная шкала, в которой 1 балл активности получали неактивные виды, имеющие произведение баллов встречаемости и обилия, равное 1-2, т.е. виды редкие необильные или редкие

малообильные, либо необильные изредка встречаемые; 2 балла – слабоактивные виды с произведением встречаемости и обилия 3-9; 3 балла – активный вид с произведением 10-16; 4 балла – высокоактивный вид с произведением баллов встречаемости и обилия, равным 20, это обычный высокообильный вид (Малышев, 1973; Папченков, 2001).

Для характеристики динамики флор водоёмов 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).

КП рассчитывался как отношение количества видов, появившихся в водоёме, к количеству видов, росших на этом водоёме суммарно во все годы исследования.

КИ – отношение исчезнувших из водоёма видов к количеству видов, росших на этом водоёме суммарно во все годы исследования.

КС – отношение количества видов, встречавшихся на водоёме во все годы исследования, к количеству видов, росших на этом водоёме суммарно во все годы.

КТ – разность между числом появившихся и числом исчезнувших из водоёма видов, деленная на количество видов, росших в водоёме суммарно во все годы исследования.

Флористическое сходство водных объектов оценивалось по коэффициенту Жаккара ($J=C/A+B-C$, где А – число всех видов, которые встречаются в первом водоёме; В – число всех видов, которые встречаются во втором водоёме; С – число видов, общие для первого и второго водоёмов).

Для анализа данных по методу многомерного шкалирования использовались флористические списки с показателем обилия для каждого вида, выраженным в процентах от общей площади растительности водоёма, на основании которых рассчитывался коэффициент различия Аррениуса ($A=(\log(A+B-C)+\log(A+B)+\log(2))/\log(2)$). Также этот коэффициент использовался для оценки изменения макрофитного состава озёр, с учетом обилия каждого вида (процент проективного покрытия от площади водоёма). Расчёты и построение графиков осуществлялось в статистической среде «R» (Everitt, Hothorn, 2006, R Development Core Team, 2011).

1.3. ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ЗООГЕННОГО ФАКТОРА (БОБРА И КАБАНА) НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ВОДОЁМОВ ЗАПОВЕДНИКА

Для изучения особенностей использования околоводными животными растительности водоёмов были проведены: осенний учёт бобра и ондатры по методике В.Н. Кудряшова (1973); зимние наблюдения за поселениями бобров на 10 водоёмах (регистрация выходов зверей на поверхность льда за веточным кормом, сбор поедей водных растений возле лунок), описания растительности возле выходов 294 нор на 63 водоёмах.

При обследовании водоёмов на картосхему наносились следы жизнедеятельности бобров (жилые норы и хатки, плотины, кормовые столики, вылазы, тропы, каналы). При каждом посещении бобровых поселений фиксировали поеди макрофитов – составляли список видов поедаемых растений и характеризовали интенсивность их использования по глазомерной шкале (единично, много, массово). В течение 2007-2008 гг. 9 поселений обследовались регулярно во все сезоны года.

Учёт бобров проводился в конце октября–ноябре в 2007-2011 гг. Расчёт численности бобра производился по методике, предложенной В.С. Кудряшовым (Борисов, 1986). Определение пересчётного коэффициента производили по числу бобровых поселений, имеющих сеголеток. В работе также использовались материалы учёта бобра начиная с 1940 г., хранящиеся в архивах Окского заповедника.

Во время учёта отмечали все следы жизнедеятельности бобров. Особое внимание обращали на место расположения зимнего запаса древесно-кустарниковых кормов, его состав. Размер запаса определяли по глазомерной шкале (слабый, средний, большой). При осмотре водоёма учитывали наличие в поселении различных возрастных групп (сеголетки, годовики, взрослые – все звери в возрасте старше двух лет). Поселение, где присутствовали все возрастные категории, определено нами как полноценное; где встречены два поколения бобров – среднее; где обитали 1-2 взрослых зверя – слабое. Термин «поселение» – участок угодий, занятый семьёй бобров, парой или одиночным зверем, взят по В.К. Хлебовичу (1947) (цит. по: Кудряшов, 1975).

Зимой 2007/2008 г. нами были проведены наблюдения за надледной активностью бобров, обитающих в водоёмах, различающихся по кормовым условиям. 9 водоёмов, относящихся к разным типам, посещали с периодичностью один раз в 7-10 дней с конца ноября по март (12 посещений). Регистрировали все случаи появления бобров на поверхности льда, погрызы, поеди макрофитов около лунок.

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

Работы по изучению влияния деятельности кабана на растительность водоёмов проводились в 2006-2012 гг. В их числе:

1. Изучение растительного покрова 218 водоёмов путём маршрутного обследования со схематическим глазомерным картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов, с последующим осенним (сентябрь-октябрь) фиксированием нарушений, произведённых кабанами (пороев, купалок, троп).

2. Мониторинг роющей деятельности кабанов на учётном маршруте, включающем 15 км русла р. Пра в приустьевой части и 20 пойменных водоёмов (2007-2010 гг.). Картирование нарушений в разные сезоны года.

3. Картирование растительности 4-х модельных водоёмов (в заливаемых

понижениях высокой поймы Оки) до начала интенсивной роющей деятельности (июнь - начало июля) с последующим картированием и описанием пороев по мере появления. Слежение за использованием кабаном водоёмов в течение разных сезонов года, описание площадок для слежения за восстановлением растительности на пороях (2006-2012 гг.).

При описании нарушений фиксировались площадь и глубина пороя, список видов и обилие растений в отвалах пороя и в самом порое. Всего было описано 170 пороев. Порои кабана разделялись на 4 типа: сплошные, диффузные, точечные (покопки) и «купалки» (Лебедева, 1938, с дополнениями). Сплошные порои отличаются практически полным обнажением грунта и образованием отвалов, в то время как диффузные представляют собой множество небольших покопок, среди которых могут уцелеть отдельные растения. Купалки близки к сплошным пороям, но отличаются большей глубиной (до 45 см) и характерной формой, напоминающей ванну.

Для работы с пространственной информацией использовалась программа Quantum GIS (Quantum GIS Development Team, 2011).

2. ВОДОЁМЫ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ТИПОЛОГИЯ

2.1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, РЕЛЬЕФ, ГЕОЛОГИЯ

Окский биосферный государственный заповедник расположен в центральной части европейской территории России, в среднем течении р. Ока.

Мещёрская низменность расположена юго-восточнее Москвы, на стыке Московской, Владимирской и Рязанской областей. С юга и востока Мещёра ограничена огромной петлёй среднего течения Оки; с севера – впадающей в неё Клязьмой, а с запада – Москвой. В этом треугольнике, занимающем около 1 млн. га, лежит сильно заболоченная зандровая равнина. Абсолютные высоты колеблются в пределах 80-160 м над уровнем моря, а уклоны поверхности настолько малы, что это снижает до предела дренирующую функцию рек и приводит к образованию многочисленных озёр и низинных болот (Окский заповедник ..., 2005).

Мещёрская низменность представляет собой типичное «полесье», для которого характерны развитые поймы рек и эоловые (дюнные) формы рельефа междуречий. Низменность, по мнению геологов, создана деятельностью речных и талых вод «антропогенного» оледенения. Она является частью Московской синеклизы (пологого прогиба земной коры). Поверхность сложена водно-ледниковыми и речными песками и суглинками, лежащими на «перемытой» днепровской морене или на коренных породах (известняках и глинах карбона, а в центре Мещёры – на юрских глинах и меловых песках). Леса в основном сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек и озёр – дубравами. Рельеф этой территории равнинный, плоскоравнинный с наличием террас и эоловых форм (Окский заповедник ..., 2005).

Ландшафты Мещёрской низменности сформировались в четвертичное время в пределах Рязано-Костромского тектонического прогиба (Бакиров, 1951, цит. по: Мамай, Анненская, 2005). К началу этого периода Мещёра представляла денудационную равнину, сильно расчленённую эрозионными формами. Главная из них – центральная ложбина стока – проходит через Великие озёра к устью р. Пра. Весь четвертичный период ландшафты развивались в условиях тектонического погружения и под воздействием покровных оледенений (Асеев, 1959; Асеев, Введенская, 1960, цит. по: Мамай, Анненская, 2005). Самое древнее из их (окское) почти не оставило следов в современных ландшафтах.

С днепровским оледенением, которое покрывало всю Мещёрскую низменность, связано формирование литогенной (геолого-геоморфологической) основы современных морено-водно-ледниковых ландшафтов, занимающих наиболее возвышенные участки. Московский ледник достиг лишь «порога» Мещёры, но его талые воды покрыли всю её территорию ниже отметки 130 м. Они частично размывали морену и оставили здесь мощные водно-ледниковые пески, которые подстилаются днепровской мореной. Это дало начало зандровым ландшафтам, которые заняли большую часть Мещёры, за исключением наиболее возвышенных участков, где и ныне находятся морено-водно-ледниковые ландшафты. К концу московского времени сток уменьшился и сосредоточился ниже отметки 125 м. Это привело к частичному размыву зандровых песков, от которых остались многочисленные останцевые поверхности. Сохранившаяся нижняя часть песчаной толщи была перекрыта пылеватыми песками с прослоями суглинков. Так сформировалась литогенная основа долинно-зандровых ландшафтов.

Московское время было периодом проявления мерзлотных процессов, вследствие чего образовались мощные сингенетические полигонально-жильные льды. В микулинское межледниковье они вытаяли, что привело к образованию озёрных котловин и западин, а также окаймляющих их песчаных валов. Валдайский ледник также не покрывал Мещёру. Его воздействие проявилось в увеличении водности рек, подпоре пра-Окой стока из центральной ложбины, где образовался большой водоём. Он дал начало ландшафтам озёрно-зандровых равнин в районе Спас-Клепиков. В это же время обособились I и II надпойменные террасы речных долин (Асеев, 1959, цит. по: Мамай, Анненская, 2005). Поскольку климат валдайского времени был суровым, формировались эпигенетические полигонально-жильные льды. Их протаивание в голоцене привело к образованию неглубоких округлых западин, окружённых невысокими валами. В голоцене образовались поймы рек. Под воздействием существенных климатических изменений происходили неоднократные смены растительности и почв, но рельеф менялся мало. Значительное увеличение осадков в атлантическое время привело к развитию процессов заболачивания. Торфом были выполнены озёрные котловины, западины, древние ложбины стока. В последних торф перекрыл даже межкотловинные пространства, что привело к образованию многокилометровых болот-мшар (Мамай, Анненская, 2005).

Вдоль восточной границы заповедника протекает р. Ока – основная водная артерия Мещёрской низменности. В среднем течении между городами Коломна и Касимов она образует 4 поемных расширения, одно из которых (Ижевский массив) занимает площадь 99436 га и частично входит в охранную зону Окского заповедника. Протяжённость реки на территории последней составляет 42 км. Ширина русла достигает 200 м, имеются плёсы, ямы, перекаты. Скорость течения 0.2-0.7 м/сек. В период половодья ширина водного потока достигает 21.5 км (Онуфренин, 2001).

Территория заповедника включает устьевой участок крупного левобережного притока Оки – р. Пра. Общая протяженность р. Пра – 176 км. Река Пра – основная водная магистраль непосредственно территории заповедника. Она обретает своё название при выходе из системы Великих озёр (Московская область) и, по сути, является продолжением р. Бужа. Питается река за счёт осадков и стока воды из верховых водоёмов. Протяжённость Пры в границах заповедника составляет 56 км (по прямой всего 27 км). Здесь она очень сильно меандрирует и образует множество стариц. Рельеф русла неровный. Глубина реки от 30-40 см на мелях до 8 м на плёсах. Скорость течения в период половодья достигает 0.8 м/сек, в межень – 0.4-0.5 м/сек. Расход воды в паводок превышает таковой при минимальном уровне почти в 29 раз (Квятковская, 1945, цит. по: Онуфрениа, 2001). Пойма р. Пра покрыта сетью стариц.

С запада на восток заповедник пересекает р. Чёрная. Петля по лесным понижениям она одним из рукавов, протяжённостью около 3 км, впадает в оз. Татарское. Основное русло вдоль северной границы Центрального лесничества (ядра) заповедника тянется в восточном направлении, огибает с юга озёра Святое Лубяницкое и Мымрус и направляется к Оке. Её русло на протяжении 6 км спрямлено «Казённой канавой». В «Казённую канаву» с севера впадает речка Ламша, которая начинается в 6-8 км севернее заповедника в болотах Касимовского района. Вдоль границ северных территорий тянется приток Нармы – р. Курша. На территории заповедника располагается большое количество понижений и впадин. По ним весной – полые, а в остальное время – болотные воды устремляются к Оке. Часть этих водотоков летом пересыхает. Кроме того, в 1970-1980-х годах на территории построено до 180 км мелиоративных канав, которые в настоящее время потеряли своё дренажное значение и превратились в цепочки обособленных водоёмов (Окский заповедник ..., 2005).

2.2. ТИПОЛОГИЯ ВОДОЁМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

В результате анализа космического снимка высокого разрешения (1.4 м в 1 пикселе, 01.06.2008 г.) на территории заповедника было выявлено 408 водоёмов, из них лишь 210 ранее были нанесены на карты и имеют названия. Это число достаточно условно, поскольку многие водоёмы соединяются между собой и не всегда можно определить, где кончается один водоём, и начинается другой. Особенно это касается небольших пойменных озёрков, тянувшихся прерывистой цепочкой и представляющих собой единое древнее русло. К тому же число их может варьировать в зависимости от условий года, поскольку многие небольшие мелководные водоёмы в засушливое лето могут полностью лишиться водного зеркала.

По площади в Окском заповеднике преобладают водоёмы менее 1 га (63% от всех водоёмов). Только 3 озера занимают более 50 га (оз. Лакаш – 86.7 га, Лопата – 85.5 га, Татарское – 61.1 га). Глубина водоёмов значительно колеблется

в зависимости от их происхождения и положения в ландшафте. Наибольшей глубиной воды отличаются внепойменные озёра Святое Полуниинское (7 м) и Святое Лубяникское (по некоторым данным от 6 до 12 м) и крупные старицы Оки, находящиеся на пути транзитных потоков паводковых вод – Лопата (5.5 м) и Лакаш (5 м). Большая часть стариц имеет незначительную глубину (1.5-2 м), а глубина заливаемых водоёмов центральной и высокой поймы в самое сырое лето не превышает 1-1.2 м. Подробная характеристика водоёмов дана в статье автора, посвящённой типологии водоемов Окского заповедника (Панкова, 2012).

Все водоёмы заповедника можно разделить на две большие группы – водораздельные и пойменные. Основная особенность пойменных водоёмов, отличающая их от водоёмов других типов, определяется годовым циклом круговорота веществ, в котором имеет место чередование процессов аккумуляции органического вещества и дисперсии этого вещества во время половодья (Гурьянова, 1946, цит. по: Печенюк, 2005). Для внепойменных озёр характерно неуклонное накопление автохтонного вещества и постепенное заполнение им ложа водоёма.

К поймам рек Оки и Пры относятся более 95% водоёмов заповедника. Основой формирования, развития и трансформации пойменных водоёмов является деятельность реки.

В зависимости от происхождения, все водоёмы заповедника можно разделить на ледниковые, искусственные, и водоёмы, возникшие в результате деятельности реки. Среди водоёмов речного происхождения в свою очередь можно выделить два типа: 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). Ход развития пойменного водоёма определяется его положением относительно путей прохождения транзитного потока во время половодья (Печенюк, 2005). В зоне транзитного потока водоём становится более глубоким, теряет форму излучины и длительно сохраняется в озёрной стадии. При расположении в тени транзитного потока водоём из-за отложения автохтонного и пойменного аллохтонного материала, постепенно переходит из озёрной в болотную стадию. В таблице 1 показаны типы водоёмов Окского заповедника, выделенные с учётом вышеизложенных соображений.

2.2.1. Водораздельные водоёмы

Водораздельные озёра расположены в центральном отделе заповедника, относящемся к долинно-зандровому ландшафту. Свойства литогенной основы этого ландшафта сформировались во вторую половину московского времени, когда здесь действовали потоки ледниковых вод. Они размыли существовавшие на этой территории зандровые равнины, образовали выровненную поверхность и отложили толщу тонкозернистых пылеватых песков с прослая-

Таблица 2.1. Типы водоемов Окского заповедника и их краткая характеристика

Месторасположение водоемов	Причины и процессы образования водоемов	Типы водоемов	Особенности пойменного режима и положение относительно транзитного потока в половодье	Особенности гидрологического режима
Водораздел	Термокарстовые процессы	водораздельные ледниковые озёра	Не испытывают влияния пойменного режима (оз. Татарское, Уханское и др.)	Постоянные водоемы
	Термокарстовые процессы	ледниковые озёра высокой поймы Оки	Соединяются с разливом в годы с высоким половодьем	
Пойма Оки (высокая пойма)	Заполнение водой замкнутых понижений центральной поймы	озёра в понижениях высокой центральной поймы Оки	Большие Сады, Голубое	Понижение заполняется водой только в годы с высоким половодьем
	Прорыв шейки меандра	старицы Оки (молодые, средневозрастные, старые, древние, см. табл. 2.2)	Соединяются с разливом ежегодно.	
Пойма Оки (низкая пойма)	Постепенное сращивание меандра	затоны Оки старицы-затоны Оки озёра в межтривных понижениях причленённой поймы	а) водоемы в зоне прохождения транзитного потока (ТП) во время половодья, изменяющего их морфологию размывом дна и берегов (Лопата, Лакаш) б) водоемы в тени ТП, испытывающие аккумуляцию автохтонного и пойменного аллохтонного материала (Ватажное)	Постоянные, значительно обсыхающие к осени и эфемерные
	Заполнение водой замкнутых понижений центральной поймы	озёра в понижениях низкой центральной поймы Оки	Соединяются с разливом ежегодно	
	Заполнение водой понижений на пути ручьев добегания	проточные озёра на ручьях добегания	Соединяются с разливом ежегодно (Городновская Баклуша)	Постоянные

Продолжение таблицы 2.1

Месторасположение водоёмов	Причины и процессы образования водоёмов	Типы водоёмов	Особенности пойменного режима и положение относительно транзитного потока в половодье	Особенности гидрологического режима
Древняя долина Пры, врезанная в пойму Оки	Прорыв шейки меандра	старицы Пры (древние)	Соединяются с разливом ежегодно а) водоёмы в зоне прохождения транзитного потока (ТП) (Кривое, Узкое) б) водоёмы в тени ТП, (многочисленные осоковые и ольховые низины без названий)	Постоянные Эфемерные
	Искусственное углубление стародоний	искусственные водоемы-копани	Соединяются с разливом ежегодно (Терешкино, Заревое, Дедово и др.)	Постоянные и эфемерные
Современная пойма Пры, врезанная в пойму Оки Современная пойма Пры, расположенная вне окской поймы	Прорыв шейки меандра	старицы Пры (молодые, средневозрастные, старые, древние)	Соединяются с разливом ежегодно а) водоёмы в зоне прохождения транзитного потока (ТП) (Эстакадное, Закопецкое). б) водоёмы в тени ТП (Сундрица, Требушное) в) водоёмы-проголки, в которых течение в той или иной степени сохраняется в межень (Верхнее Шейкино)	Постоянные и эфемерные
	Постепенное сращивание меандра	затоны Пры старицы-затоны озёра в межтривных понижениях		

ми суглинков и супесей, что обусловило повышенное увлажнение (Мамай, Анненская, 2005). Большую часть центрального отдела заповедника занимают плоские болота сложной конфигурации – Бабье болото, Золотые болота. По мнению исследователей, происхождение этих болот то же, что и происхождение мшар в задровых ландшафтах – они образовались на месте вытаявших полигонально-жильных льдов. Но, будучи расположены на территории, сложенной более богатыми породами, эти болота являются преимущественно низинными.

С Центральным болотным массивом связаны многие внепойменные озёра заповедника (рис. 2.1). Эти озёра представляют собой большие (от 7 до 62.8 га) блюдцеобразные понижения, заполненные водой, поступающей из болот во время половодья и паводков. Вода в этих озёрах (Уханском, Татарском, Вещерках, Писмерках, Кальном) тёмная, коричневая. Интенсивность окраски зависит от концентрации гуминовых кислот, растворённых в воде, «настоявшейся» на болотных торфянистых почвах и месторождениях железистых песчаников (Зыкова, 2005). Озёра различаются по прозрачности. Наиболее прозрачная вода в оз. Татарское – 63 см, в Вещерках и Уханском – 41 и 37 см соответственно. Эти озёра неглубоки (до 3 м), берега их пологие, дно песчаное, местами со значительным слоем ила. Озёра бедны кислородом, в них часто случаются заморы рыбы. В западном отделе заповедника, относящемся к тому же ландшафту, что и центральный, недалеко от Золотых болот располо-

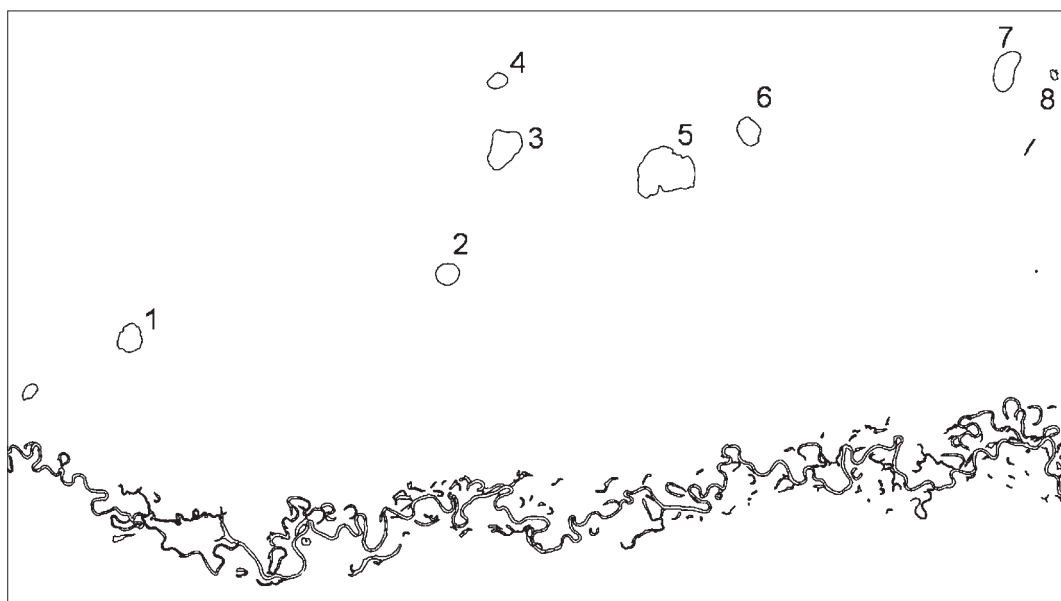


Рис. 2.1. Схема расположения водораздельных озёр ледникового происхождения в ядре Окского заповедника. 1 – Святое Полуниинское; 2 – Кальное; 3 – Уханское; 4 – Писмерки; 5 – Татарское; 6 – Вещерки; 7 – Святое Лубяникское; 8 – Мымрус

жено оз. Святое Полуниинское. Вода в нём светлая, хоть и малопрозрачная (63 см), глубина до 7 м.

Центральный болотный массив на востоке граничит со слабовсхолмлённой возвышенностью, на которой сохранились разновозрастные сосновые леса. Среди этих сосняков расположено оз. Святое Лубяникское. Оно питается родниками, вода в нём очень чистая и прозрачная, что резко отличает его от прочих озёр. Это самое прозрачное озеро в заповеднике – при измерении прозрачности диск Секки отчетливо различался до глубины 458 см.

Водораздельные водоёмы отличаются относительно небольшой степенью зарастания водной растительностью – от 1.2 до 13% от площади водной поверхности. Для большинства из них характерно сочетание поясного (зонального) и сплавинного типов зарастания. Зарастание оз. Кальное является скорее фрагментарным, а оз. Писмерки вообще лишено макрофитной растительности.

2.2.2. Водоёмы поймы Оки

Ландшафтоведы относят долину Оки в районе заповедника к Ижевскому ландшафту аллювиальных равнин (Мамай, Анненская, 2005). Кровля коренных пород образована мощными песками и глинами мелового возраста. Местами эти отложения размыты, и четвертичные породы залегают на юрских глинах. Исходной поверхностью для образования этого ландшафта послужили долинныи зандры с крупными останцами бугристо-грядовых зандров.

На территории охранной зоны по правобережью Оки находится около 150 водоёмов. Водоёмы поймы Оки можно разделить на 8 типов: затоны, затоны-старицы и межгривные озёра, старицы, озёра в понижениях высокой центральной поймы, озёра в понижениях низкой центральной поймы, проточные озёра на ручьях добегания, ледниковые озёра высокой поймы (см. табл. 2.1).

Самая молодая часть долины Оки представлена сегментно-гривистой поймой с отчётливо выраженным первичным рельефом – веерами грив, ограниченных дугами стариц. Водоёмы прирусловой поймы – затоны, затоны-старицы (межгривные озёра), старицы-протоки и старицы-меандры, образовавшиеся из различных элементов русла при миграции реки по пойме.

Затоны – придаточные водоёмы, имеющие слепой конец, обращённый вверх по течению, образовались в результате отделения участка русла реки от проточной его части песчаной косой. В пределах охранной зоны Окского заповедника расположены 4 затона р. Оки площадью от 3 до 11 га (Кочемарский (№1, рис. 2.2), Чарусский, Рябов (№19), Краснохолмский затоны (№38), см. рис. 2.2). Все они окружены ивняками и лугами. Дно песчаное со слоем ила. Уровень воды в затонах в течение года значительно колеблется в соответствии с колебанием уровня воды в р. Ока. Находясь в самой молодой части поймы затон постоянно претерпевает значительные деформации, связанные с дальнейшим ростом выпуклого (намываемого) берега (Чернов, 1999). По-



Рис. 2.2. Схема расположения водоёмов поймы р. Ока

степенно устье затона замыкает песком, и он теряет связь с рекой, зарастает и мелеет (как, например, Мошков затон (№37, рис. 2.2), переходя в разряд затонов-стариц.

В группу **затонов-стариц** мы относим все замкнутые водоёмы, образовавшиеся в процессе плановых деформаций речного русла. В неё входят озёра с плоскими берегами, возникшие при обособлении участков акватории большого затона (оз. Субботка (№2, рис. 2.2), Красный Холм-2), а также многочисленные межгривные озёра так называемого «веера блуждания русла» (Шанцер, 1951, цит. по: Чалов и др., 2004). Веер блуждания русла представляет собой следы прежних положений русла на пойме в виде невысоких грив (бывших побочной перекаатов), и вытянутых понижений между ними (бывших затонских участков перекаатов), зачастую, залитых водой (Чернов, 1999). Эти продолговатые или серповидные водоёмы имеют ширину 10-25 м и площадь не более 3 га, глубину до 1.5 м. В качестве примера таких водоёмов можно привести многочисленные баклуши вблизи Рябова и Чарусского затонов (оз. Перхус (№15, рис. 2.2) и др.).

Старицы представляют собой водоёмы, образовавшиеся из отмерших излучин, рукавов и протоков реки в результате спрямления русла путём промыва полыми водами поверхности поймы в перешейке излучины. Пользуясь терминологией З.Н. Барановской (1937), старицы можно подразделить на старицы-протоки и старицы-меандры.

Об относительном геологическом возрасте стариц можно судить по расстоянию от современного русла, их взаиморасположению и морфометрии (Чалов и др., 2004). Мы разделили старицы на группы, примерно соответствующие их возрастным генерациям – «молодые» (С1), «средневозрастные» (С2), «старые» (С3), «древние» (С4). К одной генерации можно отнести фрагменты древнего русла, которые формировались не одновременно, но в пределах некоторого узкого временного интервала, при сходных характеристиках стока воды и наносов и имеют, поэтому близкие морфологические параметры (табл. 2.2, рис. 2.3).

Самой **молодой старицей р. Ока** может считаться излучина реки, находящаяся в процессе отложения аллювия в верхней части и размыва её перешейка («Медвежья голова» (№42 на рис. 2). Старица до сих пор обоими концами соединяется с рекой.

Оз. Лопата (№23, рис. 2.2), находящееся близ устья Пры, образовавшееся из излучины Оки (85.5 га), имеет через протоки связь с Окой с одного конца и с Прой – с другого. Поступление в водоём тёмной воды из р. Пра ставит это озеро по экологическим условиям ближе к провским старицам, что заметно сказывается на растительности. Старица сохранила подковообразную форму излучины, её ширина составляет 210-290 м, что соответствует ширине современного русла Оки.

Средневозрастные старицы также расположены в молодой части поймы, но в отличие от озёр предыдущей группы, они, как правило, не соединя-

Таблица 2.2.

Классификация стариц Оки и Пры по относительному возрасту

Группы стариц, выделенные по относительному возрасту	Морфологические особенности	Положение на пойме
1) Молодые (С1)	Сохраняется подковообразная форма речной излучины и связь с действующим руслом, аллювиальные наносы в местах отсоединения от русла находятся на стадии формирования (зарастают ивняком)	«Подкова» обращена концами к действующему руслу
2) Средневозрастные (С2)	Сохраняется форма речной излучины. Не соединяются с рекой (кроме случаев вторичного промыва и стока с болот). Аллювиальные наносы зарастают дубовым или сосновым лесом. В зависимости от положения, относительно пути прохождения ТП в половине старицы можно разделить на два типа: находящиеся на пути ТП, и находящиеся в тени ТП. Первые отличаются большей глубиной, меньшим содержанием ила и незначительной степенью зарастания, их берега имеют следы подмыва. Для вторых характерна сглаженность берегов, обильное зарастание макрофитами (вплоть до 100%) и подъем дна, вследствие заполнения ложа автохтонным и аллохтонным веществом	Концы излучины направлены в сторону действующего русла, но отделены от него наносами, зачастую поросшими лесом, либо концы излучины выходят к старице первой генерации
3) Старые (С3)	Если сохраняется подковообразная форма, то концы подковы направлены в сторону от современного русла. Берега сглажены, дно поднято. Если водоём расположен на пути прохождения ТП, то его форма может сильно отличаться от изначальной формы излучины, по причине размыва полыми водами	От русла водоём могут отделять молодые и средневозрастные старицы
4) Древние (С4)	Форма сильно изменена действием паводковых вод, и зависит от расположения водоёма относительно ТП. Как правило, это узкие вытянутые мелководные водоёмы с низкими берегами	Как правило, располагаются в самой старой части поймы, на значительном удалении от действующего русла, за водоемами предыдущих типов. Древние старицы Пры, находящиеся на устьевом участке поймы, подвергаются сильному влиянию окских вод, благодаря которым и сохраняют значительную глубину

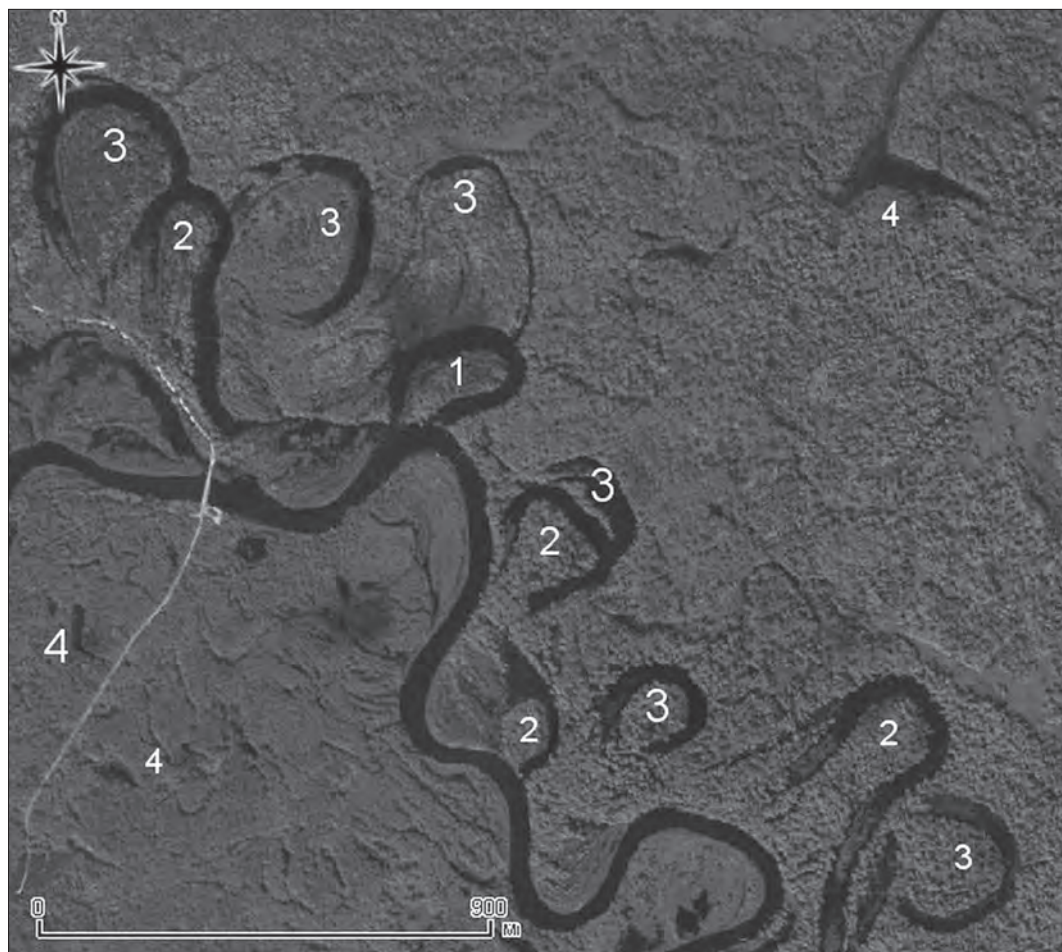


Рис. 2.3. Старицы различных генераций на примере водоёмов поймы Пры.
1 – молодые; 2 – средневозрастные; 3 – старые; 4 – древние

ются с рекой естественными протоками (Озёра Травное, Орешное (№13, рис. 2.2), Большое и Малое Ореховские (№ 34 и 35), Шилище (№44).

Озёра Орешное (25.7 га) и Травное (9.26 га) вместе образуют «подкову», подходящую обоими концами почти к самому руслу Оки. Разделение этих двух водоёмов произошло, вероятно, благодаря отложениям наносов речки Ламши, впадающей в настоящее время в протоку, соединяющую два этих озера. Ширина озёр до 170 м. Оз. Травное соединяется с Окой канавой, которую бобры периодически перекрывают плотинами. Концы подковы находятся на расстоянии 250 м от современного русла. Несмотря на то, что, очевидно, оба озера возникли одновременно и являются частями одной излучины, оз. Травное выпадит более старым. Оно сильнее обмелело и заросло (степень зарастания почти 100%), с южного конца заносится песком во время половодья.

Оз. Большое Ореховское (7 га) соединяется протокой с оз. М. Ореховское и с р. Пра. Вместе эти два озера, очевидно, составляли некогда единую излучину.

Оз. Шилище (46 га) представляет собой длинный, извилистый водоём 7 км в длину и примерно 75 м в ширину, вероятно, бывший ранее рукавом Оки.

Более древние участки, относящиеся к центральной пойме Оки, изначально также имели гравистый рельеф, но он был со временем сnivelирован в результате пойменной аккумуляции (Чалов и др., 2004). Наиболее древняя выровненная пойма имеет сглаженный рельеф, на месте староречий – овалы или бесформенные замкнутые понижения, заливаемые в половодье.

Некоторые участки поймы (как например, окрестности оз. Лакаш (№43, рис. 2.2), прилегающие к надпойменной террасе) сформировались при вхождении в пойменный режим низких участков надпойменных террас, среди которых были останцы зандров. От былых дубрав здесь остались отдельные дубовые перелески, на месте сведённых лесов преобладают луга. Для этой местности характерны многочисленные котловины, выполненные маломощными аллювиальными суглинками, под которыми залегает торф (1-6 м) (Мамай, Анненская, 2005). В котловинах некогда росли ольховые леса. В притеррасной части поймы, возле д. Папушево, расположен торфяной карьер (рис. 2.2). Торфоразработки велись до середины 1960-х гг., в настоящее время карьер представляет собой ряд соединённых между собой водоёмов прямоугольной формы, общей площадью около 6 га.

Выровненная пойма Оки в восточной части заповедника образовалась при вхождении в пойменный режим пониженных частей долинно-зандровой равнины. Пойма имеет два высотных уровня. Участки поймы высокого уровня (6.5-7.5 м над урезом Оки) сложены маломощными аллювиальными суглинками, подстилаемыми с глубины менее 0.5 м водно-ледниковыми песками, и поросли дубовыми и дубово-осиновыми лесами. Более низкие участки поймы, высотой 4.5-5 м, имеют мощность суглинков до 1 м, и представлены лугами и дубовыми перелесками (Мамай, Анненская, 2005).

На центральной пойме низкого уровня располагаются старые старицы, озёра в понижениях низкой центральной поймы и проточные озёра на ручьях добегания.

Старые старицы. При отдалении от русла водоёмы начинают утрачивать характерные для стариц очертания. Озёра Ватажное, Лопата (Кочемарская) и Валово – представляют собой единый участок древнего русла (№6, №5 и №3, рис. 2.2). Это сильно заросшие старицы, шириной до 170 м, глубиной до 2.5 м. Также к этой группе мы относим небольшие озёра в стародоньях – Подвязное, Алексеево (№27, рис. 2.2). В результате постоянного перемещения реки некоторые из этих древних стариц вновь оказались в непосредственной близости от русла.

Озёра в понижениях низкой центральной поймы. По терминологии М.В. Маркова (1955) такие водоёмы называются озёрами разлива (Матвеев,

1990). К этой группе мы отнесли овальные и бесформенные понижения, заполняющиеся паводковыми водами (оз. Медведи (№28, рис. 2.2), баклуши без названия в окрестностях оз. Лопата). Эти водоёмы мелководны, имеют низкие берега и площадь 0.2-0.7 га. Находясь в низкой части поймы, они заливаются полыми водами регулярно и на продолжительное время. К концу лета площадь водной поверхности таких водоёмов значительно сокращается, но полного обсыхания, как правило, не происходит. В наиболее глубоких из них обитает ондатра, их берега перекапываются кабанями. Для водоёмов этого типа характерно сплошное или поясное зарастание водными растениями, степень зарастания колеблется от 50 до 100%.

Проточные озёра на ручьях добегания представляют собой цепочку небольших заполненных водой западин (понижений), «нанизанных» на ручей, бегущий в многоводный период в направлении от террасы к руслу Оки. К этому типу можно отнести Городновскую баклушу (№20, рис. 2.2), соединённую ручьём с несколькими водоёмами без названия, а так же Таловые озёра и оз. Хонино (№9, рис.2.2).

На центральной пойме высокого уровня располагаются водоёмы двух типов: озёра ледникового происхождения и озёра в понижениях высокой центральной поймы.

Водоёмы, расположенные на высокой части поймы заливаются паводковыми водами лишь при сильных разливах, что случается не каждый год. В восточном отделе заповедника располагается сильно заболоченное оз. Ерус (№12, рис. 2.2), площадью 25.5 га. Происхождение котловины оз. Ерус, вероятно, то же, что и у внепойменных озёр. На какой глубине лежит материковое дно этого озера, точно не установлено, под метровым слоем воды находится слой жидкого бурого ила, глубиной более 10 м. Это озеро, в отличие от прочих озёр ледникового происхождения, быстро зарастает, его болотистый берег переходит в зыбкую сплавину. Большая часть водного зеркала затянута телорезом. Сюда же мы относим несколько небольших (до 1 га) сильно заросших водоёмов округлой формы (оз. Чёрное, оз. Лещинник (№10 и 17, рис. 2.2), по составу растительности похожих на оз. Ерус и расположенных недалеко от него, а также оз. Липатово и оз. Пилки (№24 и 51, рис. 2.2).

Озёра в понижениях высокой центральной поймы. Типичными заливаемыми понижениями высокой поймы («наливные озёра» по В.И. Матвееву (1990) могут считаться водоёмы, располагающиеся в ближайших окрестностях кордона «Липовая гора»: Большие Сады (№33, рис. 2.2, 6.25 га), Голубое (№30, 2.9 га), Дубовое (0.1 га) и Малые Сады (№ 32, 0.3 га). Их котловины наполняются водой лишь в годы с высоким половодьем. Питание их происходит только за счёт осадков и паводковых вод, и площадь водного зеркала очень сильно колеблется в зависимости от условий года, для развития растительности характерна цикличность. В последние годы водоёмы этого типа сильно обмелели и заросли, а озёра Голубое и Б. Сады с начала лета высыхали почти полностью и гидрофитная растительность сменилась на гигро- и мезофит-

ную. В 2006 г. максимальная глубина оз. Б. Сады в августе не превышала 70 см, в октябре – 30 см. С 2007 по 2009 гг. водоёмы этой группы вообще не соединялись с разливом и уровень воды в них поднимался лишь за счёт таяния снега. К этой же группе относится пересыхающее оз. Оськино (№18, рис. 2; 0.1 га), расположенное в районе кордона «Ерус». Озёра этой группы имеют сплошное зарастание макрофитами (до 100%), круглогодично подвергаются усиленному воздействию кабанов, которые перекапывают обсыхающие мелководья в поисках растительного и животного корма, в годы с высоким уровнем воды в них поселяется ондатра.

В притеррасной части поймы располагается оз. Лакаш (рис. 2.2), являющееся, вероятно, наиболее древней из окских стариц данной местности. Её площадь 86 га, ширина до 400 м, глубина до 5 м. Степень зарастания невелика благодаря тому, что озеро расположено на пути транзитных потоков полых вод, которые ежегодно промывают его, унося избытки ила и отмершую водную растительность. После схода паводка в лугах можно наблюдать целые картины рогоза и камыша, вынесенные весенними водами из оз. Лакаш.

2.2.3. Водоёмы поймы Пры

На пойму Оки в районе пос. Брыкин Бор выходит река Пра. Река Пра – основная водная магистраль непосредственно территории заповедника. Она берёт своё начало при выходе из системы Великих озёр (Московская область) и, по сути, является продолжением р. Бужа (Владимирская область). Питается река за счёт осадков и стока воды из верховых водоёмов. Вода в реке имеет красно-бурый цвет, обусловленный высоким содержанием железа, вымываемого из грунта (Грובה, 2008). Река сильно меандрирует и образует множество стариц (рис. 2.4 и 2.5).

Скорость течения в период половодья достигает 0.8 м/сек, в межень – 0.4-0.5 м/сек. Расход воды в паводок превышает таковой при минимальном уровне почти в 29 раз (Квятковская, 1945).

От западной границы заповедника до пос. Брыкин Бор река Пра имеет неширокую гривисто-сегментную (мелковолнистую) пойму, сложенную мало-мощным песчаным аллювием, подстилаемым водно-ледниковыми песками. Ширина поймы колеблется от 300 м до 1.5 км. В некоторых местах пойма вдаётся заливаемыми в половодье низинами в край террасы. Среди поймы встречаются многочисленные останцы надпойменных террас зандровых и долинно-зандровых равнин. Коренные насаждения поймы Пры – дубравы. Местами они замещены березняками и осинниками. В извилистых понижениях староречного типа встречаются ольшаники. Подобные понижения не всегда представляют собой отмершие русла рек, чаще это понижения грядовых песков зандровых равнин (Мамай, Анненская, 2005). Некоторые участки поймы, например, урочище «Корчажное» подвергались расчистке и мелиорации. В настоящее время они заняты тростниковыми, манниковыми, осоковыми бо-



Рис. 2.4. Схема расположения водоёмов современной поймы р. Пра
(от западной границы заповедника до пос. Брыкин Бор)



Рис. 2.5. Схема расположения водоёмов современной поймы р. Пра, врезанной в пойму Оки

лотами и ивняками. В пойме Пры находится более 200 водоёмов, большей частью имеющих старичное происхождение. Водоёмы современной поймы Пры, расположенной вне долины Оки, – старицы различных генераций, затоны и озёра ледникового происхождения (оз. Бельское №147, рис. 2.4).

Затоны Пры похожи на соответствующие образования поймы Оки. Они имеют характерную вытянутую форму и слепой конец, обращённый вверх по течению. Наиболее крупные затоны имеют площадь не более 1 га (Киселёв затон, Эстакадная заводь №112 и 156, рис. 2.4–2.5). Большой частью затоны Пры – мелководные водоёмы, пересыхающие к концу лета. Зачастую они успевают обмелеть и зарости ивняком, так и не перейдя в стадию затона-старицы. Иногда затон оказывается отделён от действующего русла вместе с излучиной и становится элементом новообразовавшейся старицы.

Наиболее многочисленный тип водоёмов в пойме реки Пры – это старицы, образовавшиеся из излучин. Река Пра меняет русло быстрее, чем Ока и её излучины эволюционируют с большей скоростью. За время существования запovedника (с 1935 г.) несколько излучин, отделившись от русла, перешли в разряд стариц (ст. Макаров прорыв (№177), Белые Бродки (№155) и др., рис. 2.4).

Глубина стариц Пры редко превышает 2 м, ширина – 20–50 м, площадь – 2–3 га, реже – до 10 га. Форма водоёмов преимущественно подковообразная, кольцеобразная, реже – вытянутая. Для поймы Пры характерно образование сложных стариц, состоящих из нескольких разновозрастных элементов. Примерами таких водоёмов могут служить старицы Скопинка (№131, рис. 2.4) и Алёшина Лука (№200, рис. 2.5). Они имеют наибольшую площадь благодаря тому, что фактически включают в себя несколько водоёмов и заводей, в разное время отделившихся от реки. Многие старицы одним концом соединяются с рекой, чаще всего это не до конца отделившиеся молодые водоёмы, но бывают и вторичные размывы уже обособившихся озёр. Старицы Пры плотно заселены бобрами, которые зачастую регулируют гидрологический режим водоёмов, строя плотины на ручьях и протоках, соединяющих старицы с рекой.

Старицы Пры, как и старицы Оки, мы разделили на группы по относительному возрасту (С1, С2, С3, С4). Принцип отнесения стариц к той или иной группе продемонстрирован в табл. 2.2 и на рис. 2.2.

Самыми молодыми старицами могут считаться Макаров прорыв и Белые Бродки, отделившиеся от реки в последнее десятилетие. За последние 70 лет образовались такие водоёмы, как Гараськин Крест (№146), Берёзовый Омут (№149), Кораблиха (№144), Чулимиха (№153), Алексеева заводь (№152). Также к молодым старицам мы отнесли оз. Кривое (№105), уже существовавшее в 1935 г., но, судя по аэрофотоснимку, в то время только отделившееся от реки. Все они имеют подковообразную форму и глубину до 2.5 м, незначительную степень зарастания и заселены бобрами.

Средневозрастные старицы в зависимости от положения относительно пути прохождения транзитного потока (ТП) в половодье можно разделить

на два типа: находящиеся на пути ТП, и находящиеся в тени ТП. Первые отличаются большей глубиной, меньшим содержанием ила на дне и незначительной степенью зарастания, их берега имеют следы подмыва (озёра Эстакадное, Санкина Лука, Рогастое (№ 196, 122, 123). Для вторых характерна сглаженность берегов, обильное зарастание макрофитами (вплоть до 100%) и подъём дна, вследствие заполнения ложа автохтонным и аллохтонным веществом (озёра Скопинка № 131, Сиверская №127, Митина Роща №121, рис. 2.5).

На стадии старения старица, как правило, теряет подковообразную форму по причине размыва берегов полыми водами или же, наоборот, заполнения ложа водоёма аллювием. Старые водоёмы, расположенные на пути прохождения ТП имеют значительную глубину и слабое зарастание (озёра Лесная Толпега, Роговское – №160, 162, рис. 2.4). Некоторые из водоёмов, несмотря на древний возраст, не теряют связи с рекой, благодаря тому, что в период половодья на некоторое время становятся действующими протоками. Через некоторые старицы круглогодично осуществляется сток болотных вод в реку (озёра Быстрый Ключ №169, Холодный Ключ №151, Смолянка №155, Каменный Крест №174, рис. 2.4), благодаря чему условия обитания рыбного населения в них приближаются к таковым в притоках (Иванчев, Иванчева, 2010). В некоторых случаях река, мигрируя по пойме, возвращается в староречье. В таком случае, старица постепенно вновь становится руслом, как это происходит со ст. Верхнее Шейкино (№129, рис. 2.5), которая, по сути, в настоящее время является действующей протокой и принимает на себя значительную часть стока.

Большинство водоёмов, находящихся на стадии старения, представляют собой ряд небольших баклуш в стародоньях (Чёртова борозда – №176, рис. 2.4, и многочисленные водоёмы без названий).

Если старые старицы ещё не полностью утратили «речные» черты, то древние уже ничем не напоминают участок русла – их берега полностью сглажены, заболочены. Такие водоёмы располагаются на значительном удалении от современного русла в самой старой части поймы, и, зачастую, представляют собой длинные извилистые заболоченные понижения среди черноольшаников. Глубина воды в них, как правило, не превышает 1 м. Большая глубина сохраняется в водоёмах, расположенных на пути прохождения потоков полых вод (оз. Трилистник, Харламово, №103, 107, рис. 2.5). Также поддержанию высокого уровня воды способствует сток воды с окрестных болот.

Водоёмы поймы Пры, врезанной в пойму Оки

На участке протяжённостью около 10 км окская пойма перекрывается с поймой р. Пра. Устье её не раз меняло свое положение. В настоящее время Пра впадает в Оку в районе старицы Лопата, проложив свой путь по старицевой ложбине (Квятковская, 1945). В окских лугах остались следы древних русел Пры, впадавших в Оку выше по течению примерно в районе Лакашинского озера, а позже – в районе «Красного холма», что хорошо видно на космическом снимке высокого разрешения (рис. 2.6).



Рис. 2.6. Участок поймы р. Ока, со следами древнего русла р. Пра

Древние долины р. Пра представляют собой выравненные поймы. Самые древние долины заболочены, мощность болотных отложений на них превышает 1.5 м. От произраставших здесь ольшаников остались отдельные куртины. Более молодые долины покрыты остроосоково-канареечниковыми лугами (Мамай, Анненская, 2005). Кое-где в понижениях сохранились озёра, обмелевшие и сильно заросшие (оз. Бутозеро – №126, оз. Балашиха – №98, рис. 2.5). Мы полагаем, что многочисленные естественные водоёмы (Утинное – №46, Тоня – №48, Выхухолёвое – №57, Узкое – № 56, Зелёное – №49, Турожка – №50, рис. 2.7), расположенные южнее кордона «Красный Холм» в петле между Краснохолмским затоном и оз. Шилище, являются древними

старицами Пры. В настоящее время в состоянии полноценных водоёмов их поддерживают мощные потоки паводковых вод, ежегодно устремляющиеся по провскому староречью.

Современная часть поймы Пры сложена аллювиальными суглинками, подстилаемыми с глубины менее 0.5 м аллювиальными песками. Дубравы сильно разрежены, местами от них сохранились лишь группы деревьев. Половодье на приустьевом участке происходит в условиях подпора. Подъём уровня воды на большой реке происходит быстрее, а расход притока оказывается недостаточным, чтобы заполнить ёмкость долины, что и вызывает поступление водных масс из главной реки (Маккавеев, 1955). Таким образом, условия существования водоёмов на приустьевом участке сильно отличаются от таковых в верхнем и среднем течении.

С 1968 по 1971 гг. были проведены работы по осушению участка заболоченных лугов окской поймы. Осушаемый участок проходит по древнему дельтовому участку Пры, вдоль современного русла, начиная от подножья надпойменной террасы у д. Папушево. Осушительные каналы проложены в основном в притеррасной и, частично, в центральной пойме Оки, а далее к востоку через остальную часть пойменной террасы проходит только магистральный

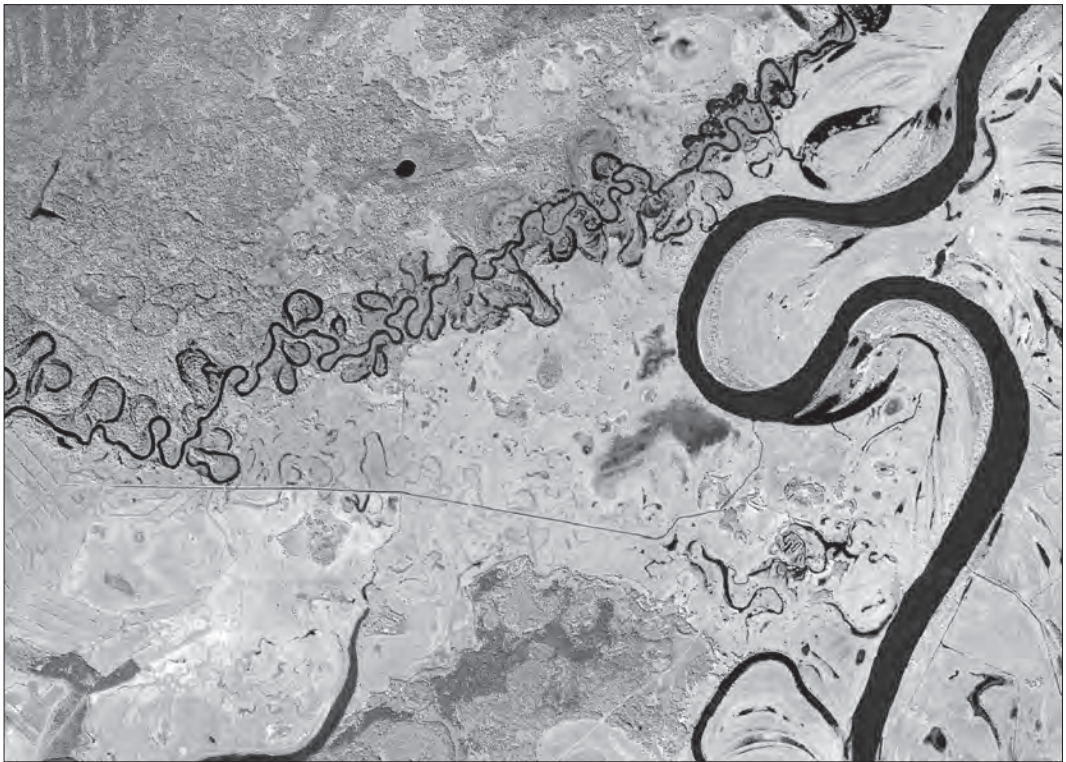


Рис. 2.7. Схема расположения естественных и искусственных водоёмов древней долины Пры, врезанной в пойму р. Ока (урочище Красный Холм)

канал («Центральная канава»), сбрасывающий воду в Оку. Центральная канава, проложенная по ходу древнего русла Пры, способствовала спуску остаточных водоёмов. Общая длина дренажной сети в пойме р. Ока в пределах охранной зоны Окского заповедника 14 км. Со временем канавы заселили бобры, построив каскад плотин. Русла канав заросли и заилились, берега покрылись ивняком. В 2007 г. Центральная канава была расчищена и углублена на протяженности 5 км, бобровые плотины были разрушены, ивняк срублен.

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 ёмкости выхухольных 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 (Онуфрени, Онуфрени, 2005). Восстановленные водоёмы представляют собой копани различной формы площадью 0.5-3 га, с крутыми берегами, расположенные в старичных понижениях (рис. 2.7).

3. ФЛОРА

3.1. ОПИСАНИЕ ФЛОРЫ ВОДОЁМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

К флоре водоёмов и водотоков Окского заповедника отнесены все виды высших сосудистых растений, закономерно встречающихся в водной среде или на заливаемых участках побережья. Во флору водоёмов были включены не только водные (гидрофиты) и прибрежно-водные растения (гелофиты и гигрогелофиты), но и растения заливаемых побережий (береговой зоны затопления) – гигрофиты и гигромезофиты.

При экологическом анализе флоры и экологических характеристиках растений в водных объектах в настоящей работе будет использоваться следующая классификация макрофитов, разработанная В.Г. Папченковым (1999, 2001).

Группа экотипов. Настоящие водные растения.

Экотип I. Гидрофиты, или настоящие водные растения.

Экогруппа 1. Гидрофиты, свободно плавающие в толще воды.

Экогруппа 2. Погруженные укореняющиеся гидрофиты.

Экогруппа 3. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями

Экогруппа 4. Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Группа экотипов. Прибрежно-водные растения.

Экотип II. Гелофиты, или воздушно-водные растения.

Экогруппа 5. Низкотравные гелофиты.

Экогруппа 6. Высокотравные гелофиты.

Экотип III. Гигрогелофиты.

Группа экотипов. Заходящие в воду береговые (околоводные растения).

Экотип 4. Гигрофиты.

Экотип 5. Гигромезо- и мезофиты.

К первому экотипу относятся настоящие водные растения, или виды «водного ядра» флоры (Щербаков, 1991). В условиях Окского заповедника они могут образовывать сообщества на глубине от 0.5 (в заливаемых водоёмах высокой поймы и на мелководьях стариц) до 5 м (во внепойменных озёрах с прозрачной водой). Таким растениям для прохождения жизненного цикла необходима водная среда, хотя некоторые из них способны в засушливый период образовывать наземные формы (*Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton gramineus* L. s.l., *P. natans* L. и др.). Исключение составляют входящие в эту группу амфибииды (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Callitriche* L. spp.), у которых плодоносит как водная, так и наземная формы (Щербаков, 1991; Папченков, 2001).

Сообщества с доминированием гелофитов (прибрежно-водных растений) располагаются преимущественно у берегов до глубины 1.2 м. Наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты (*Scirpus lacustris* L., *Typha* L. spp.). Низкотравные прибрежно-водные растения (со средней высотой побегов до 1 м) предпочитают глубину до 0.5 м. Некоторые из них способны произрастать на значительных глубинах, образуя стерильные водные формы (*Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L.). Зачастую местообитания, заселяемые гелофитами, к концу вегетативного периода переходят из водной фазы в наземную.

К третьему экотипу относятся гигрогелофиты – растения уреза воды. Они обычны для низких уровней береговой зоны затопления (*Carex acuta* L.), часто встречаются на отмелях при глубине 0.2-0.4 м (*Alisma plantago-aquatica* L.), многие из них характерны для окраин сплавин (*Comarum palustre* L.).

К флоре водоёмов также относятся заходящие в воду береговые растения – гигрофиты, гигромезофиты и некоторые мезофиты, регулярно отмечающиеся на водопокрытом грунте. Можно привести ряд видов растений, обычных для суши, но часто отмечающиеся в условиях водной среды при повышении уровня воды в водоёме – *Ranunculus repens* L., *Urtica dioica* L. *Cardamine parviflora* L. и другие. Также к флоре водоёмов мы относили растения прибрежных отмелей рек, начинающие вегетировать до обсыхания занятой ими полосы, например, виды рода *Salix* L. Зачастую гигрофиты присутствуют как примесь в сообществах, образованных гелофитами и гидрофитами. Так, например, виды рода *Bidens* L. неоднократно отмечались в густых зарослях *Stratiotes aloides* L., на сильно заиленных мелководьях стареющих водоёмов.

При анализе флоры мы разделяли флору водоёмов и водную флору, поскольку это разные по объёму понятия (Папченков, 2001). Водная флора – понятие более узкое, и включает в себя только водные и прибрежно-водные растения (гидрофиты, гелофиты, и гигрогелофиты), без учёта наземных растений.

В табл. 3.1 представлен список флоры водоёмов и водотоков Окского заповедника. Географическое распространение видов приводится по регионально-зональному принципу, дана экологическая характеристика видов, показано распространение видов по водоёмам разных типов. Номенклатура видов в основном соответствует сводке С.К. Черепанова (1995), кроме ситуаций, когда объём какого-либо вида понимается иначе, чем в этой работе.

Таблица 3.1.

Список флоры высших сосудистых растений водоёмов и водотоков Окского заповедника

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
Equisetophyta										
Equisetaceae										
<i>Equisetum arvense</i> L.	Еап	V	I			1			1	

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
<i>E. fluviatile</i> L.	ГП	II	2	2		2	3	2	3	3
Polypodiophyta										
Thelypteridaceae										
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	ГП	III	1	4		1	1	1		
Salviniaceae										
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	ГТМ	I	3		3		3	4	1	2
Magnoliophyta										
Magnoliopsida										
Nymphaeaceae										
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	ЕСбсм	I	5	4	3	4	5	5	4	4
<i>Nymphaea alba</i> L.	Ебм	I	1					1		
<i>N. x borealis</i> E. Camus	Ебм	I	1					1	1	
<i>N. candida</i> J. Presl	ЕАбм	I	2	2	3	2	3	2	2	3
Ceratophyllaceae										
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	ЕАбм	I	3	3	2	4	3	3	4	3
Ranunculaceae										
<i>Caltha palustris</i> L.	ГП	III	1	2		2	1		1	
<i>Ranunculus lingua</i> L.	ЕАбм	III	1				1	1		
<i>R. polyphyllus</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	ЕСбсм	I	1				2			
<i>R. repens</i> L.	ГП	IV	1				2		1	
<i>Thalictrum flavum</i> L.	ЕАасм	IV	1				1			
Urticaceae										
<i>Urtica dioica</i> L.	ПП	V	1	2	2	2	2	1	1	
Betulaceae										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaern.	ЕАбм	IV	2	2			2			
Caryophyllaceae										
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	ЕАп	IV	1				1			
<i>Stellaria palustris</i> Retz.	Еап	IV	1						1	
<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	ЕАбм	V	1					1	1	
Polygonaceae										

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов									
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	Гп	II	4				2	5	5	3	3
<i>Rumex aquaticus</i> L.	ЕАп	III	1				1			1	
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	ЕСбм	III	2	3	2	3	3	3	2	2	3
Elatinaceae											
<i>Elatine alsinastrum</i> L.	ЕАбм	I	1					1	1		1
Brassicaceae											
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	ЕАп	II	5			2	5	5	4	5	5
<i>Cardamine amara</i> L.	ЕАбм	III	1				1				
<i>C. parviflora</i> L.	Гбм	IV	1					1		1	
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.	Пп	IV	1					1		2	
Salicaceae											
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	ЕСбсм	V	1					1	1	1	
<i>S. acutifolia</i> x <i>alba</i>	не уст.	IV	1					1	1	1	
<i>S. alba</i> L.	ЕАбм	IV	1				1		1	2	1
<i>S. aurita</i> L.	Ебт	IV	1						1		
<i>S. cinerea</i> L.	ЕАбсм	IV	3	4	2	3	4	4	3	2	4
<i>S. dasyclados</i> Wimm.	ЕАбсм	IV	1				3			1	
<i>S. dasyclados</i> x <i>fragilis</i>	не уст.	IV	1					1			
<i>S. fragilis</i> L.	ЕАбм	IV	1				1	1	1	1	
<i>S. lapponum</i> L.	Есаб	V	1						1		
<i>S. x mollissima</i> Hoffm. ex Elwert	не уст.	IV	1				1			1	
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	Ебт	IV	1						1	1	
<i>S. pentandra</i> L.	ЕСбсм	IV	2	3			2	2	2	2	2
<i>S. x schumanniana</i> Seenren	не уст.	IV	1				1	1	1	1	
<i>S. x seminigricans</i> E.G. & A. Camus	не уст.	IV	1				1				
<i>S. triandra</i> L.	ЕАбм	IV	4	2			3	4	4	4	2
<i>S. triandra</i> x <i>myrsinifolia</i>	не уст.	IV	1				1	1		1	
<i>S. viminalis</i> L.	ЕАбсм	IV	1				2		1	2	
Primulaceae											
<i>Hottonia palustris</i> L.	ЕАп	II	1					1			

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	ЕАбм	IV	1			2	2		2	
<i>L. vulgaris</i> L.	ЕАбм	IV	3	3		3	3	3	1	2
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	Гбм	II	1	2		1	2	1	2	
Rosaceae										
<i>Comarum palustre</i> L.	Гп	III	4	3	3	2	4	5	2	4
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Гп	IV	1			1			1	
<i>Potentilla anserina</i> L.	Пп	V	1			1				
Lythraceae										
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Пп	III	3	2	2	3	3	4	3	3
Onagraceae										
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	Гбсм	IV	1					1		
<i>E. palustre</i> L.	Гп	IV	1	3	2	1	1	1		1
Trapaceae										
<i>Trapa natans</i> L. s.l.	ЕСбсм	I	2	2			2	2	2	
Haloragaceae										
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Гп	I	1	2		1			1	
<i>M. verticillatum</i> L.	Гп	I	1			2		1		2
Apiaceae										
<i>Cicuta virosa</i> L.	ЕАп	III	1	3	3	1	1	1		
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	ЕАп	II	3		3	4	3	3	4	4
<i>Sium latifolium</i> L.	ЕАп	III	3			4	3	3	3	3
Rubiaceae										
<i>Galium palustre</i> L.	Гп	IV	2	2	2	2	2	1	2	2
Menyanthaceae										
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	Гбм	III	1	2	2			1		
Boraginaceae										
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	ЕСАбт	IV	1			2	2	1	2	
<i>Symphytum officinale</i> L.	ЕАбсм	IV	2			3	1	1	1	1
Solanaceae										
<i>Solanum dulcamara</i> L.	Гбм	IV	2	2		2	2	1	1	
Scrophulariaceae										

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов									
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	
<i>Limosella aquatica</i> L.	Пп	II	1					1	1	1	
<i>Gratiola officinalis</i> L.	Гбм	IV	1					1			
Lentibulariaceae											
<i>Utricularia minor</i> L.	Пп	I	1	2							
<i>U. vulgaris</i> L.	Гп	I	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Plantaginaceae											
<i>Plantago uliginosa</i> F. Schmidt	ЕАп	V	1					1		1	
Lamiaceae											
<i>Lycopus europaeus</i> L.	Гп	IV	2	3	2	3	2	1	2	2	
<i>Mentha arvensis</i> L.	Гп	IV	1	2		2	2	1	1		
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	Гп	IV	1	2		2	1	1	1	1	
<i>Stachys palustris</i> L.	ЕАбм	IV	2	2		2	3	2	3		
Callitrichaceae											
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtn.	Еп	I	1			1					
<i>C. palustris</i> L.	Пп	I	1	2			1				
Asteraceae											
<i>Bidens cernua</i> L.	Гбсм	IV	1	2	2	1	1	1	1		
<i>B. frondosa</i> L.	Гбм	IV	1			2		1	1		
<i>B. radiata</i> Thuill.	ЕАбсм	IV	1					1	1		
<i>B. tripartita</i> L.	Пп	IV	2	2	3	1	2	2	2	3	
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	ЕАп	V	1				1				
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	Гп	IV	1				1	1	1		
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	ЕАбсм	IV	1				1	1	1		
<i>Ptarmica vulgaris</i> Hill	ЕСат	IV	1			1					
<i>Senecio tataricus</i> Less.	ЕСбг	V	1			2	1	1		1	
Liliopsida											
Butomaceae											
<i>Butomus umbellatus</i> L.	ЕАп	II	3			3	3	2	4	3	
Alismataceae											
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	ЕАп	III	4		4	4	4	5	5	5	

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	ЕАп	II	5	2	3	5	5	4	5	5
Hydrocharitaceae										
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	Пп	I	2	2		3		1	2	4
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	Гбм	I	4	4	4	4	5	4	3	5
<i>Stratiotes aloides</i> L.	ЕСбсм	I	2	2	3	3	2	1	3	4
Potamogetonaceae										
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	Ебсм	I	I			1				
<i>P. alpinus</i> Balb.	Гбсм	I	I					1		
<i>P. x angustifolius</i> Presl	не уст.	I	I				1			
<i>P. x babingtonii</i> A. Benn.	Ебт	I	I				1			
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	Гп	I	I			2	1			
<i>P. biformis</i> Hagstr.	ЕАтсм	I	I						1	
<i>P. x biformoides</i> Papch.	Э	I	I						1	
<i>P. compressus</i> L.	Гбт	I	I	2	2	2	1	1	1	2
<i>P. crispus</i> L.	Пп	I	I	2		1			2	
<i>P. friesii</i> Rupr.	Гбсм	I	I				1		1	
<i>P. gramineus</i> L.	Гбт	I	I			1	1	1	1	
<i>P. lucens</i> L.	ЕСп	I	2			2	2	2	2	2
<i>P. natans</i> L.	Гбсм	I	4	4	3	3	4	4	2	3
<i>P. obtusifolius</i> Mert. & Koch	Гбсм	I	I				1	1		1
<i>P. pectinatus</i> L.	Пп	I	I			2	1		2	2
<i>P. perfoliatus</i> L.	Пп	I	2	2		2	1		3	2
<i>P. praelongus</i> Wulf.	Гбт	I	I	2						
<i>P. pusillus</i> L.	Гп	I	I			1				
<i>P. sarmaticus</i> Maemets	ЕАтсм	I	I				1			
<i>P. trichoides</i> Cham. & Schlecht.	ЕАбм	I	I	2	2	2	1		2	2
Najadaceae										
<i>Caulinia minor</i> (All.) Coss. & Germ.	ЕАтм	I	I			1		1		
<i>Najas major</i> All.	ЕАтм	I	I						2	
Iridaceae										
<i>Iris pseudacorus</i> L.	ЕАбм	III	2	2	2	3	2	2	2	3

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
Juncaceae										
<i>Juncus ambiguus</i> Guss.	ЕАп	IV	1					1	1	
<i>J. bufonius</i> L.	Гп	IV	1					1	1	
<i>J. filiformis</i> L.	Гп	IV	1					1	1	
Cyperaceae										
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla s. l.	ЕАТМ	III	1			1	1	1	2	1
<i>Carex acuta</i> L.	ЕСасм	III	5	2	3	5	5	5	5	5
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	ЕАбм	III	1	2						
<i>C. bohémica</i> Schreb.	ЕАбсм	IV	1				1			
<i>C. pseudocyperus</i> L.	Гп	IV	1	3	3	2	1	1	1	
<i>C. riparia</i> Curtis	ЕАбм	III	1	2			1			
<i>C. rostrata</i> Stokes	Гп	III	1	3			1	1		
<i>C. vesicaria</i> L.	ЕАп	III	2		2	2	2	1	2	
<i>C. vulpina</i> L.	Еабм	IV	1			2	1		2	
<i>Cyperus fuscus</i> L.	Гбм	IV	1						1	
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	Гп	II	1	2		2	1	1	1	1
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Гп	II	3	2	3	3	3	4	4	1
<i>Scirpus lacustris</i> L.	ЕАп	II	2	2		3	2	1	3	4
<i>S. radicans</i> Schkuhr.	ЕАбм	III	1		2			1	1	
<i>S. sylvaticus</i> L.	ЕАбм	IV	1	2		1		1		
Poaceae										
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Гп	V	1			1	1			
<i>A. stolonifera</i> L.	Гп	IV	2			2	3	2	2	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	Гп	IV	2			3	2	1	2	2
<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth	ЕСбм	IV	1	2		1	1	1		
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	ЕСАп	III	1	2			2			
<i>G. maxima</i> (Hartm.) Holmb.	ЕСбсм	II	3		3	5	2	2	3	5
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	ГТМ	IV	1	1		1				
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	Гп	IV	2			2	2	1	2	

Таксоны	ГС	Ландшафтные типы водоёмов								
		Э	Об	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Пп	II	2	5	3	2	1	2		2
<i>Zizania aquatica</i> L.	САбт	II	1					1		1
<i>Z. latifolia</i> (Griseb.) Stapf	Атм	II	1		3					
Araceae										
<i>Calla palustris</i> L.	Гбт	III	1	4	2	1	1	1		
Lemnaceae										
<i>Lemna gibba</i> L.	Гбтр	I	1			1				
<i>L. minor</i> L.	Пп	I	4	4	5	5	4	3	4	5
<i>L. trisulca</i> L.	Пп	I	3	2	3	5	3	3	3	5
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	Пп	I	3	2	3	5	3	3	4	5
Sparganiaceae										
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	Гп	II	3	2	3	3	3	3	4	4
<i>S. erectum</i> L.	ЕСбм	II	4	2	3	4	5	4	4	5
Typhaceae										
<i>Typha latifolia</i> L.	Гп	II	2	4	3	2	1	1	1	2
<i>T. angustifolia</i> L.	Пп	II	2			3	1	1	2	3

Примечание: ГС – географический статус (в региональном отношении: П – плюрирегиональные, Г – голарктические, ЕСА – североамериканские, ЕА – евроазиатские, ЕС – евро-сибирские, Е – европейские, Э – эндемичные; в зональном отношении: п – плюризонные, асм – арктосубмеридианальные, ат – арктотемператные, аб – арктобореальные, бтр – бореально-тропические, бм – бореально-меридиональные, бсм – бореально-субмеридиональные, бт – бореально-температные, б – бореальные, ттр – температурно-тропические, тм – температурно-меридиональные, тсм – температурно-субмеридиональные, смм – субмеридионально-меридиональные). 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 – водоёмы всех типов ландшафтов заповедника. 1–5 – классы встречаемости видов: 1 – редко, 2 – изредка, 3 – умеренно, 4 – часто, 5 – обычный вид.

3.2. АНАЛИЗ ФЛОРЫ ВОДОЁМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

3.2.1. Систематический состав флоры

На водных объектах Окского заповедника выявлено 152 вида макрофитов, относящихся к 82 родам и 43 семействам (табл. 3.2). Из них 89 видов из 48

родов и 31 семейства можно отнести к водным растениям (гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты), что составляет 17% от общей сосудистой флоры заповедника и 77.5% от флоры водоёмов Рязанской области (Казакова, 2004).

Таблица 3.2.

Число и соотношение таксонов разного ранга во флоре макрофитов водных объектов Окского заповедника

Показатели	Типы водных объектов			
	Об	В	О	П
Вся флора водотоков и водоёмов				
Число семейств	43	33	43	40
Число родов	82	46	82	65
Число видов	152	63	145	98
Видов на семейство	3.5	1.9	3.4	2.5
Видов на род	1.9	1.4	1.8	1.5
Родов на семейство	1.9	1.4	1.9	1.6
Водная флора				
Число семейств	31	25	31	30
Число родов	48	32	48	43
Число видов	89	45	85	58
Видов на семейство	2.9	1.8	2.7	1.9
Видов на род	1.9	1.4	1.8	1.3
Родов на семейство	1.5	1.3	1.5	1.4

Примечание: Об – водные объекты всех типов ландшафтов, В – водораздельные водоёмы, О – водоёмы поймы р. Ока (в том числе и приустьевое участка поймы р. Пра), П – водоёмы среднего течения р. Пра

Большая часть флоры водоёмов 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. Во всей флоре водотоков и водоёмов заповедника наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства *Potamogetonaceae* – 20 видов, *Salicaceae* – 17, *Cyperaceae* – 15 и *Poaceae* – 11 (табл. 3.3). Среди родов выделяются *Potamogeton* – 20 видов, *Salix* – 17 и *Carex* – 8 (табл. 3.4).

В реках и пойменных водоёмах наблюдается та же картина, а во внепойменных озёрах среди семейств лидируют *Cyperaceae* – 9 и *Potamogetonaceae* – 6, среди родов на первом месте *Potamogeton* и *Carex* – по 6 видов, на втором – *Salix* – 5 видов. Наибольшее число видов рдестовых и ивовых наблюдалось в пойме р. Ока (18 и 15 видов соответственно), число видов осоковых максимальным оказалось в пойме р. Пра – 14, в пойме р. Ока и во внепойменных озёрах – 10 и 9 видов соответственно.

Таблица 3.3.

**Число видов макрофитов в 10-ти ведущих семействах флоры водных объектов
Окского заповедника**

Таксоны	Об	Типы водных объектов		
		В	П	О
Potamogetonaceae	20	6	6	18
Salicaceae	17	3	12	15
Cyperaceae	15	9	10	14
Poaceae	11	4	7	11
Asteraceae	9	2	7	9
Ranunculaceae	5	1	1	5
Brassicaceae	4	1	3	4
Lamiaceae	4	4	4	4
Lemnaceae	4	3	3	4
Nymphaeaceae	4	2	4	3
Доля, %	61	56	58	61

Таблица 3.4.

**Число видов макрофитов в ведущих родах флоры водных объектов
Окского заповедника**

Таксоны	Об	Типы водных объектов		
		ВП	О	П
<i>Potamogeton</i>	20	6	18	11
<i>Salix</i>	17	5	15	12
<i>Carex</i>	8	6	4	6
<i>Bidens</i>	4	1	4	3
<i>Juncus</i>	3		3	3
<i>Lemna</i>	3	2	3	2
<i>Nymphaea</i>	3	2	2	3
<i>Ranunculus</i>	3		3	1
<i>Scirpus</i>	3	2	3	3

При изучении флоры водоёмов и водотоков Окского заповедника было выявлено 9 гибридов из родов *Potamogeton*, *Salix* и семейства Nymphaeaceae. Уровень гибридной составляющей флоры – 5.9%, что гораздо ниже, чем на старицах р. Сура – 13.2% (Петрова, 2006). Гибриды рдестов отмечались во флорах р. Ока и двух мелководных водоёмов приустьевой части поймы р. Пра. Гибриды рода *Salix* также были в основном приурочены к р. Ока. Из всех гибридов наибольшую встречаемость в пойменных водоёмах имеет *Nymphaea* × *borealis*. Во внепойменных водоёмах гибриды обнаружены не были.

Наибольшим флористическим богатством отличались водоемы поймы Оки – 143 вида, 81 род, 42 семейства. Вероятно, это объясняется разнообразием условий в водоёмах окской поймы. Наибольшее число видов было отмечено в водоёмах, расположенных на участке наложения пойм Оки и Пры – 104,

чуть меньше видов встречалось в водоёмах прирусловой поймы Оки – 101, значительно беднее во флористическом отношении были водоёмы центральной поймы – 58, и особенно её высокой части, в водоёмах которой было отмечено всего 42 вида. Флора водоёмов поймы р. Пра, расположенных вне долины Оки, в целом беднее – 98 видов, 65 родов, 40 семейств. Флора внепойменных озёр представлена 63 видами, относящимися к 46 родом и 33 семействам.

Наибольшее флористическое сходство (по коэффициенту Жаккара) наблюдалось между группами водоёмов поймы Пры, прирусловой поймы Оки, а также совмещённой поймы Пры и Оки и древней долины Пры ($J=0.58-0.63$), что говорит об интенсивном обмене диаспорами макрофитов в пределах регулярно заливаемых участков Окского заповедника (табл. 3.5).

В целом значения флористического сходства водоёмов разных ландшафтных групп были невысоки и колебались от 0.34 до 0.62. Несколько особняком

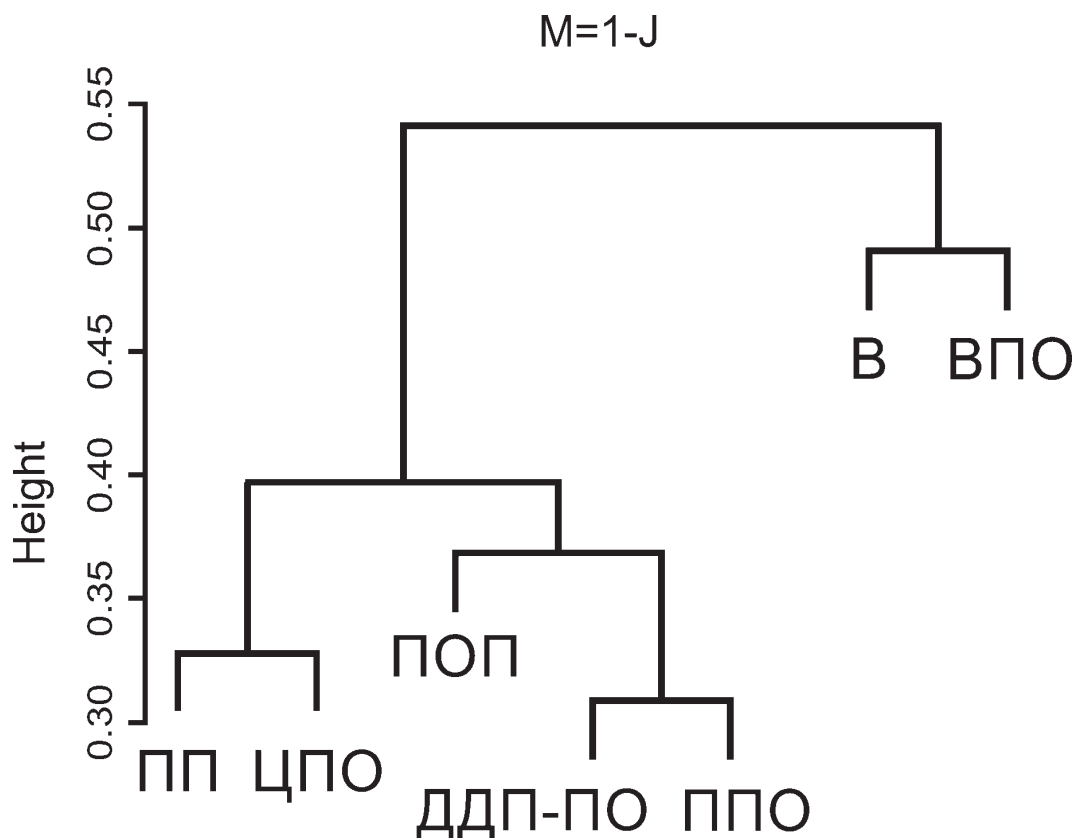


Рис. 3.1. Дендрограмма флористического сходства ландшафтных групп водоёмов Окского заповедника. В – водораздельные водоёмы; ВПО – водоёмы высокой поймы Оки; ЦПО – водоёмы центральной поймы Оки; ППО – водоёмы прирусловой поймы Оки; ПОП – водоёмы участка наложения современных пойм Пры и Оки; ДДП-ПО – водоёмы древней долины Пры, входящей в пойму Оки; ПП – водоёмы поймы Пры

стоит флора водоёмов центральной поймы Оки, наиболее близкая к флорам водоёмов поймы Пры ($J=0.54$) и древней долины Пры, входящей в пойму Оки ($J=0.53$). По мере удаления от русел рек, флоры водоёмов становятся более оригинальными, благодаря затруднённости обмена диаспорами и большей специфичностью условий. Самой своеобразной оказалась флора водоёмов высокой поймы Оки. Ближе всех к ней стоят флоры водоёмов центральной поймы ($J=0.49$) и водораздельных озёр ($J=0.48$), что объясняется территориальной близостью водоёмов этих групп.

Таблица 3.5.

Коэффициенты сходства флор водных объектов по ландшафтным группам

	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО
В	0.00						
ВПО	0.48	0.00					
ДДП-ПО	0.50	0.38	0.00				
ПОП	0.46	0.36	0.58	0.00			
ПП	0.45	0.40	0.59	0.60	0.00		
ППО	0.39	0.34	0.62	0.60	0.63	0.00	
ЦПО	0.44	0.49	0.53	0.50	0.54	0.47	0.00

На основе матрицы флористического сходства была построена дендрограмма, представленная на рис. 3.1. Ландшафтные группы водоёмов разделились на два кластера. В первый кластер объединились все группы водоёмов регулярно заливаемых пойм, а во второй – внепойменные озёра и водоемы высокой поймы.

3.2.2. Экологический состав флоры

Наибольшим разнообразием отличается группа гигрофитов, представленная 53 видами (34.9%). Следующую за ними позицию занимают гидрофиты – 44 вида (28.9%), затем следуют гигрогелофиты – 25 видов (16.4%), гелофиты – 20 видов (13%) и гигромезофиты и мезофиты – 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 чём говорит и индекс гидрофильности, равный 0.17 (табл. 3.6).

Индекс гидрофитности водной составляющей флоры ($I_{hg(I-III)}$) Окского заповедника имеет значение -0.01. Наименьшее его значение наблюдается в водоёмах высокой поймы Оки (-0.26) и на участке поймы р. Пра, расположенном вне древней долины Оки (-0.21). В совмещённой пойме рек Оки и Пры индекс гидрофитности повышается, наибольшего значения он достигает в водоёмах прирусловой поймы р. Оки (рис. 3.2).

Таблица 3.6.

**Экологический состав макрофитной флоры различных типов ландшафтов
Окского заповедника**

Экотипы	Типы ландшафтов							
	Об	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
$I_{hg(I-III)}$	-0.01	-0.11	-0.26	-0.12	-0.17	-0.21	-0.07	-0.09
$I_{hg(I-V)}$	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. $I_{hg(I-V)}$ – индекс гидрофильности для всей флоры по (I-V), $I_{hg(I-III)}$ – то же, для водной составляющей (по I) (Папченков, 2001).

Индекс гидрофильности для всей флоры ($I_{hg(I-V)}$) оказался наиболее высоким в водоёмах высокой и центральной поймы Оки, а также, в водораздельных озёрах.

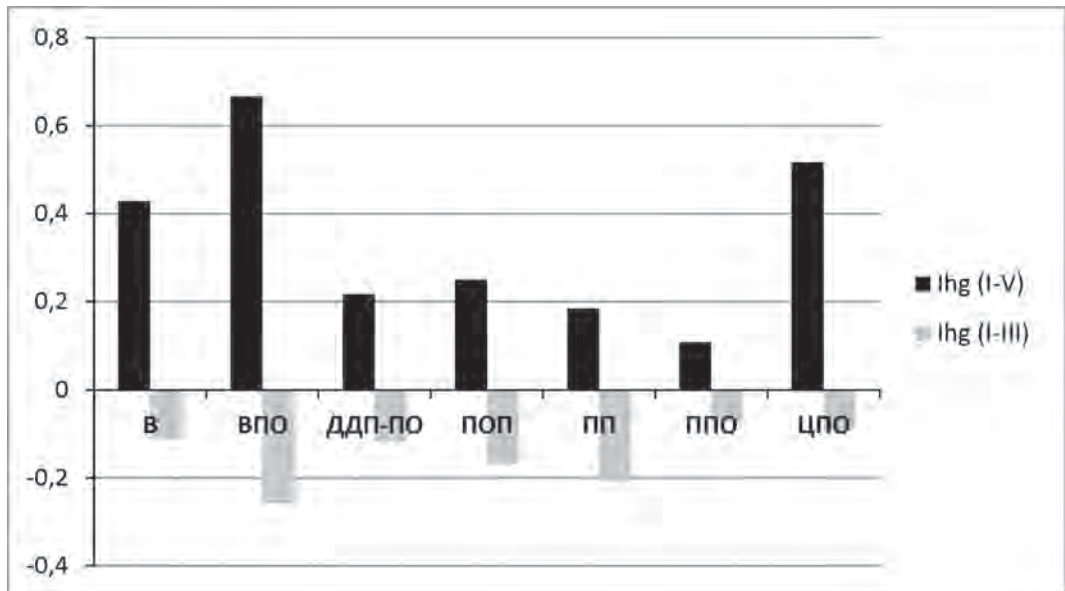


Рис. 3.2. Распределение индексов гидрофильности $I_{hg(I-V)}$ и гидрофитности $I_{hg(I-III)}$ флоры водоёмов и водотоков по типам ландшафтов Окского заповедника

3.2.3. Географический состав флоры

Окский заповедник, находясь на стыке лесной и лесостепной зон, сочетает в себе бореальные (таёжные), температуры (неморальные) и субмеридиональные (степные) элементы растительного покрова. Во второй графе табл. 3.1. напротив каждого вида флоры даны аббревиатуры названий их современных ареалов. Большими буквами обозначены группы распространения растений в долготном направлении (по регионам), маленькими буквами – распространение в меридиональном направлении (по природно-климатическим зонам). Рассматриваются 10 региональных групп ареалов (плюрирегиональные, голарктические, евросевероамериканские, евроазиатские, евросибирские, европейские, североамериканские, эндемичные) и 10 зональных групп (плюризонные, арктосубмеридиональные, арктотемператные, бореально-меридиональные, бореально-субмеридиональные, бореально-температные, бореально-тропические, температурно-меридиональные, температурно-субмеридиональные, эндемичные). В сочетании они дают 30 типов ареалов распространения видов исследуемой флоры.

Наиболее многочисленными являются макрофиты 4 типов ареалов: голарктического плюризонного – 29 видов, евроазиатского бореально-меридионального – 18 видов, гемикосмополитного (плюрирегионального-плюризонного) – 17 видов, евроазиатского плюризонного – 16 видов. Еще в 5 типах ареалов (голарктический бореально-меридиональный, голарктический бореально-субмеридиональный, евроазиатский бореально-субмеридиональный, евросибирский бореально-субмеридиональный) – по 7 видов.

Четырнадцать типов ареалов являются редкими для исследуемой флоры и представлены одним видом. Это голарктические аркто-температный (*Carex aquatilis*) и бореально-тропический (*Lemna gibba*), евроазиатский аркто-субмеридиональный (*Thalictrum flavum*), азиатский температурно-меридиональный (*Zizania latifolia*), североамериканский бореально-температный (*Zizania aquatica*), евросибирские арктосубмеридиональный (*Carex acuta*), арктотемператный (*Ptarmica vulgaris*), бореально-тропические (*Senecio tataricus*) и плюризонный (*Potamogeton lucens*), евросевероамериканские бореально-температный (*Myosotis palustris*) и плюризонный (*Glyceria fluitans*), европейский плюризонный (*Callitriche cophocarpa*). Эндемичный ареал (бассейн Оки и Средней Волги) имеет лишь гибридогенный один вид – *Potamogeton* × *biformoides*, распространение которого в Окском заповеднике связано с руслом р. Ока.

Во флоре водотоков и водоёмов Окского заповедника лидируют широко распространённые виды – голарктические (34.2%, табл. 3.7), евроазиатские (31.5%), плюрирегиональные (11.4%), евросибирские (10.1%). Высокий процент составляют плюризонные виды (43.6%), бореально-меридиональные (20.8%) и бореально-субмеридиональные (15.4%). Такое распределение

в целом характерно для всех типов водоёмов заповедника, но доля плюризональных (49.3%) и бореально-меридиональных видов (27.5%) во флоре внепойменных озёр несколько выше, чем во флорах пойменных водоёмов и рек. Среди узкозональных видов выделяются бореально-температные, доля которых во флорах водоёмов варьирует от 5.8% во внепойменных водоёмах до 7.8% в водоёмах поймы Пры, и температурно-меридиональные, наиболее распространённые в пойме р. Ока (4.5%) и малочисленные во флоре внепойменных водоёмов (1.4%).

В целом флора внепойменных водоёмов отличается обилием плюризональных видов, лишена эндемиков и имеет меньше южных элементов, чем флора водоёмов поймы Пры, а тем более, Оки.

Особенность географической структуры флоры во многом определяют узкоареальные виды. Исследуемую флору можно охарактеризовать как бореально-неморальную с преобладанием евроазиатских и европейских региональных элементов на общем фоне доминирования широкоареальных таксонов и участия степно-субтропических видов.

Географический анализ только водной составляющей всей флоры водотоков и водоёмов Окского заповедника даёт мало отличающуюся картину. В этом случае также господствуют широкоареальные и полизональные макрофиты. Несколько увеличивается доля плюрирегиональных (на 3%) и голарктических видов (на 1.7%), более заметно (на 6.4%) – доля плюризональных видов, на 3.4% меньше становится бореально-меридиональных растений.

Таблица 3.7.

Соотношение видов флоры водотоков и водоёмов Окского заповедника с разными типами ареалов, %

Типы ареалов	Об	Типы водных объектов		
		В	О	П
Азиатский	0.7	0	0.7	0
Голарктический	34.2	43.5	32.1	34.2
Евроазиатский	31.5	21.7	32.1	35.1
Европейский	4.7	2.9	3.7	4.4
Евросевероамериканский	0.7	0	0.7	0.9
Евросибирский	10.8	14.4	11.2	11.4
Плюрирегиональный	11.4	17.4	11.9	10.5
Североамериканский	0.7	0	0.7	0.9
Эндемичный	0.7	0	0.7	0
Ареал не установлен	4.7	0	5.2	2.6
	100.0	100.0	100.0	100.0
Арктосубмеридиональный	1.3	2.9	1.5	1.7
Арктотемператный	1.3	1.4	0.7	1.7
Бореально-меридиональный	20.8	27.5	19.4	21.6

Продолжение таблицы 3.7.

Типы ареалов	Об	Типы водных объектов		
		В	О	П
Бореально-субмеридиональный	15.4	11.6	14.9	16.4
Бореально-температный	6.7	5.8	6.0	7.8
Бореально-тропические	0.7	0	0.7	0
Плюризональный	43.6	49.3	45.5	45.7
Температно-меридиональный	4.0	1.4	4.5	2.6
Температно-субмеридиональный	0.7	0	0.7	0
Эндемичный	0.7	0	0.7	0
Ареал не установлен	4.7	0	5.2	2.6
	100.0	100.0	100.0	100.0
Соотношения видов водной флоры с разными типами ареалов, %				
Азиатский	1.1	0	1.2	0
Голарктический	35.9	44.9	34.1	36.6
Евроазиатский	29.3	18.4	29.3	31.0
Европейский	5.4	2.0	4.9	4.2
Евросибирский	10.9	14.3	12.2	12.7
Плюрирегиональный	14.1	20.4	14.6	14.1
Североамериканский	1.1	0	1.2	1.4
Эндемичный	1.1	0	1.2	0
Ареал не установлен	1.1	0	1.2	0
	100.0	100.0	100.0	100.0
Арктосубмеридиональный	1.1	2.0	1.2	1.4
Арктотемператный	1.1	2.0	0	1.4
Бореально-меридиональный	17.4	24.5	15.9	19.7
Бореально-субмеридиональный	14.1	10.2	13.4	14.1
Бореально-температный	6.5	6.1	6.1	7.0
Бореально-тропические	1.1	0	1.2	0
Плюризональный	50.0	55.1	52.4	52.1
Температно-меридиональный	5.4	0	6.1	4.2
Температно-субмеридиональный	1.1	0	1.2	0
Эндемичный	1.1	0	1.2	0
Ареал не установлен	1.1	0	1.2	0
	100.0	100.0	100.0	100.0

3.2.4. Встречаемость и активность видов флоры

Флора водных объектов на 67% состоит из редких растений (102 вида), изредка и умеренно встречающиеся виды составляют 16 и 9% (25 и 13 видов), часто встречаемые и обычные виды в сумме составили 8% (табл. 3.8).

Большая часть редких (редко встречающихся) видов представлена гигрофитами и гигромезо- и мезофитами, редко заходящими в воду и не являющимися редкими в других местообитаниях. 10 видов гидрофитов встречались в водоемах заповедника единично: *Callitriche cophocarpa*, *Potamogeton acutifolius*, *P. alpinus*, *P. × angustifolius*, *P. × babingtonii*, *P. biformis*, *P. pusillus*, *P. sarmaticus*, *Utricularia minor*.

Таблица 3.8.

Число и доля видов флоры водотоков и водоёмов Окского заповедника с разной частотой встречаемости

Классы встречаемости	Типы водоёмов по месторасположению							Об
	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	
Число видов всей флоры водотоков и водоёмов								
1	16	15	32	52	61	45	12	102
2	28	3	33	23	14	31	16	25
3	10	21	18	16	9	11	12	13
4	8	2	7	6	9	10	8	8
5	1	1	7	7	5	4	10	4
Сумма	63	42	97	104	98	101	58	152
Доля, %								
1	25	36	33	50	62	45	21	67
2	44	7	34	22	14	31	28	16
3	16	50	19	15	9	11	21	9
4	13	5	7	6	9	10	14	5
5	2	2	7	7	5	4	17	3
Число видов водной флоры								
1	15	10	15	30	28	15	6	15
2	16	2	19	11	10	18	10	11
3	6	20	11	13	7	10	11	7
4	7	2	7	4	8	9	7	4
5	1	1	7	7	5	4	10	89
Сумма	45	35	59	65	58	56	44	126
Доля, %								
1	33	29	25	46	48	27	14	12
2	36	6	32	17	17	32	23	9

Классы встречаемости	Типы водоёмов по месторасположению							
	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	Об
3	13	57	19	20	12	18	25	6
4	16	6	12	6	14	16	16	3
5	2	3	12	11	9	7	23	71

Примечание: Классы частоты встречаемости видов: 1 – редко, 2 – изредка, 3 – умеренно, 4 – часто, 5 – обычный вид.

При анализе состава редких растений необходимо обратить внимание на три категории редкости, имеющие место при рассмотрении парциальных флор. В нашем случае, имеет смысл различать растения: 1) редкие в целом для данной территории, 2) редкие в водной среде, но достаточно обычные вне её, 3) редкие в одних типах водоёмов, но нередкие в других (Папченков, 2001). К первым можно отнести такие виды, как *Nymphaea alba*, *Potamogeton acutifolius*, *P. × angustifolius*, *P. × babingtonii*, *P. sarmaticus* – на территории Рязанской области отмеченные только в Окском заповеднике. *Callitriche cophocarpa*, *Lemna gibba*, *Najas major*, *Potamogeton alpinus*, *P. biformis*, *P. pusillus* – редкие для водоёмов заповедника, но отмечавшиеся вне его. К видам, встречаемость которых сильно меняется в зависимости от типов водоёмов, можно отнести *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Stratiotes aloides* (виды, характерные для водоёмов поймы Оки), *Thelypteris palustris* (вид окраин внепойменных озёр).

Обычными видами, получившими максимальный балл встречаемости, оказались *Carex acuta*, *Nuphar lutea*, *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia*.

Для флоры внепойменных водоёмов такими видами был *Phragmites australis*, для ВПО – *Lemna minor*, ДДП-ПО – *C. acuta*, *Glyceria maxima*, *L. minor*, *L. trisulca*, *R. amphibia*, *Spirodela polyrhiza*; *S. sagittifolia*; ПОП – *C. acuta*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *N. lutea*, *Persicaria amphibia*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *Sparganium erectum*; ПП – *Alisma plantago-aquatica*, *C. acuta*, *Comarum palustre*, *N. lutea*, *P. amphibia*; ППО – *A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *Rorippa amphibia*, *S. sagittifolia*; ЦПО – *Agrostis gigantea*, *A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *Glyceria maxima*, *H. morsus-ranae*, *L. minor*, *L. trisulca*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *S. erectum*, *S. polyrhiza*.

Во флорах водоёмов совмещённой поймы, поймы Пры и прирусловой поймы Оки, так же как и в общей флоре, преобладали редкие виды. Флоры водоёмов водораздела и высокой поймы Оки представлены преимущественно изредка и умеренно встречающимися видами.

В «водном ядре» флоры наблюдается несколько иное распределение видов по классам встречаемости. Доля редких видов сократилась до 12% от всей водной флоры заповедника, сильно возросла доля обычных видов (71%). Редкие виды составляют чуть менее половины от числа видов, отмеченных в водоёмах наложенной поймы и поймы Пры. Во внепойменных

водоёмах и водоёмах поймы Оки преобладают изредка и умеренно встречающиеся виды.

Ядро флоры водоёмов заповедника, которое образуют растения, отмеченные в водоёмах всех типов ландшафта, составляют 23 вида макрофитов всех экологических типов (гидрофиты – *Ceratophyllum demersum*, *H. morsus-ranae*, *L. minor*, *L. trisulca*, *N. lutea*, *Nymphaea candida*, *P. natans*, *S. polyrhiza*, *S. aloides*, *Utricularia vulgaris*; гелофиты – *Eleocharis palustris*, *S. sagittifolia*, *S. erectum*, *Typha latifolia*; гигрогелофиты – *C. acuta*, *C. palustre*, *Iris pseudacorus*, *Lythrum salicaria*, *Rumex hydrolapathum*; гигрофиты – *Bidens tripartita*, *Galium palustres*, *Salix cinerea*).

Во флоре водоёмов заповедника преобладают неактивные виды (66%, табл. 11), малоактивные виды составляют 30%. Доля активных видов, составляющих центр ядра флоры, сложенный 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%.

Таблица 3.9.

Число и доля видов флоры водотоков и водоёмов Окского заповедника с разной активностью

Баллы активности	Типы водоёмов по месторасположению							
	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	Об
Число видов всей флоры водотоков и водоёмов								
1	9	10	31	48	58	45	7	100
2	52	29	57	48	32	48	37	46
3	2	3	9	8	8	8	14	6
Сумма	63	42	97	104	98	101	58	152
Доля, %								
1	14	24	32	46	59	45	12	66
2	83	69	59	46	33	48	64	30
3	3	7	9	8	8	8	24	4
Число видов водной флоры								
	В	ВПО	ДДП-ПО	ПОП	ПП	ППО	ЦПО	Всего
1	8	6	13	26	25	12	2	50
2	35	26	37	31	25	36	28	33
3	2	3	9	8	8	8	14	6
Сумма	45	35	59	65	58	56	44	89
Доля, %								
1	18	17	22	40	43	21	5	56
2	78	74	63	48	43	64	64	37
3	4	9	15	12	14	14	32	7

Примечание: Классы активности видов: 1 – неактивные, 2 – слабоактивные, 3 – активные

Во флоре внепойменных водоёмов отмечено два активных вида – *Phragmites australis* и *N. lutea*. В водоёмах ВПО наибольшую ак-

тивность имели *A. plantago-aquatica*, *L. minor*, *S. aloides*. В водоёмах ДЦП-ОП – *C. acuta*, *C. demersum*, *Glyceria maxima*, *L. minor*, *L. trisulca*, *N. lutea*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *S. polyrhiza*; ПОП – *C. acuta*, *H. morsus-ranae*, *N. lutea*, *P. amphibia*, *P. natans*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *S. erectum*; ПП – *A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *C. palustre*, *N. lutea*, *P. amphibia*, *P. natans*, *Salvinia natans*, *S. erectum*; ППО – *A. plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *C. acuta*, *N. lutea*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*; ЦПО – *A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *Elodea canadensis*, *G. maxima*, *H. morsus-ranae*, *L. minor*, *L. trisulca*, *Nuphar lutea*, *R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *S. erectum*, *S. polyrhiza*, *S. aloides*.

4. ХАРАКТЕРИСТИКА И СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЁМОВ

При выделении ассоциаций использован доминантно-детерминантный подход (Папченков, 2001, 2003б), при котором уделяется внимание как растениям доминантам, так и растениями детерминантам, определяющим структуру и экологическую сущность сообщества (Панкова, 2012б).

Тип растительности. Водная растительность. *Aquiphytosa*

I. Класс формаций: Настоящая водная (гидрофитная растительность) *Aquiphytosa genuine*

1. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды *Aquiherbosa genuine demersa natans*

*1. Формация ряски трёхдольной *Lemneta trisulcae**

Ассоциация *Spirodeleto-Lemnetum trisulcae*

Отмечена в заливном водоёме в пойме р. Ока, на глубине 50 см, на илистом грунте, где ассоциация занимает небольшую площадь. Наиболее развита эта ассоциация в торфяном карьере возле с. Папушево.

*2. Формация роголистника тёмно-зелёного *Ceratophylleta demersi**

Отмечается во всех типах водоёмов. Представлена четырьмя ассоциациями:

Ceratophylletum demersi

Фитоценозы этой ассоциации изредка встречаются в водоёмах всех типов, наиболее обширные заросли были обнаружены в оз. Святое Лубяникское и в торфокарьере. Кроме доминанта, роголистника тёмно-зелёного, имеющего проективное покрытие 60-100%, для её фитоценозов отмечено 14 видов: *Elo-dea canadensis*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton trichoides*, *P. natans*, *P. pectinatus*, *Utricularia vulgaris* и др. Сообщества встречаются на глубине от 0.5 до 4 м, на илистом грунте.

Lemno-Ceratophylletum demersi

Проективное покрытие роголистника 90-100%, *Lemna minor* (0-90%), *L. trisulca* (0-40%), *Spirodela polyrhiza* (0-100%). Ассоциация характерна для концевых участков окских стариц и копанных водоёмов.

Hydrocharito-Ceratophylletum demersi

Сообщества ассоциации отмечены в некоторых старицах р. Пра, где располагаются узкой полосой вдоль прибрежных зарослей ивняка на глубине 1-1.5 м. Сообщества состоят из двух ярусов: доминирующего яруса роголистника с проективным покрытием 90-100% и содоминирующего яруса водокраса лягушачьего – 20-50% с многокоренником, ряской маленькой и сальвинией. Всего для ассоциации отмечено 7 видов.

Hydroherboso-Ceratophylletum demersi

Фитоценозы ассоциации отмечены в торфокарьере на глубине 1 м и на оз. Святое Лубяникское на глубине 2-4 м. В первом случае кроме роголистника (70%) в сообществах присутствовали *Elodea canadensis* (10%), *Potamogeton trichoides* (5%), *P. compressus* (10%), *Lemna minor* (10%), *L. trisulca* (5%). Во втором случае – роголистник (70%), *Myriophyllum spicatum* (20%), *Potamogeton crispus* (5-10%).

3. Формация пузырчатки обыкновенной *Utricularieta vulgaris*

Ассоциации: *Utricularietum vulgaris*

Отмечалась в двух заливаемых водоёмах высокой поймы Оки (оз. Дубовое и Большие Сады) в 2006-2007 гг. и была представлена чистыми зарослями пузырчатки с проективным покрытием 60-80%. Сообщества исчезли после продолжительного обсыхания местообитаний.

Spirodeleto-Utricularietum vulgaris

Отмечена на илистом мелководье в одном из копанных водоёмов в пойме Оки. Кроме пузырчатки обыкновенной, имеющей проективное покрытие 60%, и многокоренника (80%), в сообществах в небольшом количестве встречаются водокрас, роголистник тёмно-зелёный и элодея.

2. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов *Aquiherbosa genuine submerse radicans*

4. Формация рдеста блестящего *Potameta lucentis*

Ассоциация: *Potametum lucentis*

Сообщества ассоциации распространены в пойменных водоёмах Пры и Оки (в старицах и некоторых заливных водоёмах) на глубине от 0.2 до 1.5 м, на песчаных грунтах. Кроме рдеста блестящего с проективным покрытием 50-70%, для них отмечены ряски (до 10%), *Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Glyceria maxima*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Oenanthe aquatica*, *Salvinia natans*, *Utricularia vulgaris*.

5. Формация рдеста длиннейшего *Potameta praelongi*

Ассоциация: *Potametum praelongi*

Фитоценозы встречаются в двух внепойменных озёрах – Татарское и Святое Полуниинское. Глубина произрастания 1-1.5 м. Практически чистые заросли рдеста длиннейшего с проективным покрытием 30-70% тянутся полосой вдоль зарослей кубышки.

6. Формация рдеста пронзённolistного *Potameta perfoliati*

Ассоциации: *Potametum perfoliati*

Фитоценозы данной ассоциации изредка встречаются в старицах, затонах, заливаемых водоёмах и русле р. Ока. Из внепойменных водоёмов отмечались только в оз. Татарское. Проективное покрытие рдеста пронзённolistного 40-70%, глубина произрастания 0.2-1.5 м. В небольшом количестве в сообществах ассоциации могут присутствовать такие виды, как *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*.

Potameto pectinati–*Potametum perfoliati*

Ассоциация отмечена для каменистого переката русла Оки. Её сообщества формируют 2 вида – рдест пронзённolistный (60%) и рдест гребенчатый (40%).

7. Формация рдеста курчавого *Potameta crispi*

Ассоциация: *Potametum crispi*

Небольшие чистые ценозы *Potamogeton crispus* встречаются на мелководных участках р. Ока.

8. Формация рдеста гребенчатого *Potameta pectinati*

Ассоциация: *Potametum pectinati*

Чистые ценозы *Potamogeton pectinatus* характерны для перекатов и песчаных отмелей р. Ока.

9. Формация урути мутновчатой *Myriophylleta verticillati*

Ассоциация: *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*

Сообщества встречаются в оз. Ватажное на глубине до 150 см. Сложены 8 видами макрофитов. Наиболее обильны из них *Ceratophyllum demersum*, *Elo-dea canadensis*, *Potamogeton compressus*, *P. pectinatus*, *P. trichoides*.

10. Формация урути колосистой *Myriophylleta spicati*

Ассоциация: *Myriophylletum spicati*

Кроме урути сообщества включает в себя 6 видов макрофитов, обилие ко-

торых незначительно. Встречается только в оз. Святое Лубяницкое на глубине до 260 см.

11. Формация элодеи канадской *Elodeetum Canadensis*

Ассоциации: *Elodeetum canadensis*

Представлена небольшими по площади почти чистыми зарослями, в состав которых входят ещё 5 видов макрофитов. Сообщества распространены в некоторых водоёмах окской поймы и во внепойменном оз. Татарское.

Spirodeleto-Elodeetum canadensis

Помимо многокоренника (проективное покрытие 80-100%) и элодеи (90-100%) для сообществ ассоциации отмечено ещё 11 видов макрофитов, имеющих незначительное обилие. Ассоциация характерна для водоёмов поймы Оки.

12. Формация телореза алоэвидного *Stratioteta aloides*

Телорез алоэвидный широко распространён в водоёмах заповедника, но большие заросли образует только в стоячих водоёмах поймы Оки. Сообщества с преобладанием телореза доминируют в водной зоне стариц Оки, находящихся на стадии старения.

Ассоциации: *Stratiotetum aloides*

Чистые или почти чистые сообщества телореза, с незначительной примесью других макрофитов. Отмечена для некоторых стариц Пры и Оки.

Hydroherboso-Stratiotetum aloides

Помимо телореза, для ценозов ассоциации отмечено 28 видов макрофитов, чаще всего это рясковые, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Salvinia natans*, *Utricularia vulgaris*. Часто в зарослях телореза присутствует кубышка жёлтая – в таком случае её листья оказываются приподняты над водой в силу механического вытеснения их розетками телореза.

Lemno-Stratiotetum aloides

Кроме телореза, имеющего проективное покрытие 80-100%, в таких сообществах обильны рясковые (*Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*), могут присутствовать также водокрас лягушачий и сальвиния.

3. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями *Aquiherbosa genuine radicans foliis natantibus*

13. Формация водного ореха *Trapa natantis*

Ассоциации: *Trapetum natantis*

Представлена чистыми или почти чистыми зарослями водного ореха с про-

ективным покрытием 20-100%. Её сообщества занимают значительные площади в старицах и затонах рек Пра и Ока, стабильно доминируют в водной зоне таких водоёмов, как Орешная заводь, озёра Лопата, Орехи, Провал. В некоторых водоёмах площади, занимаемые сообществами данной ассоциации, значительно колеблются в разные годы (озёра Большое и Малое Ореховские, Орешное).

Stratioto-Trapetum natantis

Отмечена для нескольких пойменных водоёмах поймы Пры и Оки, где водный орех произрастает совместно с телорезом (озёра Санкина Лука, Большое и Малое Ореховские, Орешное). В сообществах ассоциации присутствуют телорез и водный орех в соотношении 40 и 60%, а также, в незначительном количестве, рясковые.

14. Формация горца земноводного *Persicarieta amphibii*

Ассоциации горца земноводного характерны для мелководных участков стариц р. Пра, а также для заливаемых водоёмов высокой поймы Оки.

Ассоциации: *Persicarietum amphibii*

Помимо горца земноводного с покрытием 60-90%, в сообществах ассоциации в незначительном количестве присутствуют еще 6 видов макрофитов. Встречается в старицах Пры на глубине 0.1-1 м.

Potameto-Persicarietum amphibii

В состав сообществ этой ассоциации помимо горца земноводного (30-60%) входят *Potamogeton lucens* и *P. natans*, а также, в незначительном количестве, рясковые, сальвиния и водокрас лягушачий. Ассоциация отмечена для нескольких стариц Пры.

Trapeto-Persicarietum amphibii

Сообщества формируют горец земноводный (40%) и водный орех (30%), в них также в незначительном количестве присутствуют *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea* и *Rorippa amphibia*. Сообщества заходит в воду на глубину до 1.2 м. Были отмечены для оз. Глушица.

15. Формация кубышки жёлтой *Nupharetum lutea*

Характерна для всех типов водных объектов заповедника, кроме копанных и заливаемых водоёмов поймы Оки. Поскольку корневища кубышки являются излюбленным кормом бобра, то в водоёмах, заселённых этим зверем, формирование ассоциаций происходит под влиянием зоогенного фактора. Длительное проживание бобров в водоёме приводит к сокращению и изреживанию зарослей кубышки, монодоминантные ценозы которой сменяются более сложными сообществами.

Ассоциации: *Nupharetum lutea*

Сообщества данной ассоциации встречаются на подавляющем большинстве постоянных водоёмов. Отмечены как одновидовые ценозы данного типа,

так и с незначительной примесью. Занимают побережья с глубиной от 0.1 до 1.9 м.

Elodeeto-Nupharetum luteae

Сообщество ассоциации, описанное на оз. Травное, включало в себя кубышку жёлтую (70%), элодею (90%), телорез (10%), а также другие макрофиты с незначительным обилием.

Nyphaeto-Nupharetum luteae

Фитоценозы ассоциации характерны для стариц и заводей как Пры, так и Оки. В ценозах помимо кубышки (40-70%) и *Nymphaea candida* (10-40%) могут присутствовать *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton natans*, *Sparganium emersum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Trapa natans*, рясковые. Для озёр Малое и Большое Орешное описан фитоценоз, для которого характерна значительная изменчивость. В зависимости от условий года происходит то усиленное развитие *Stratiotes aloides*, то *Trapa natans*, обилие нимфейных при этом относительно постоянно.

Persicarieto-Nupharetum lutea

Ассоциация, характерная для мелководий стариц Пры. Кроме кубышки (40%) и горца земноводного (40%) в сообществах могут присутствовать ежеголовники и *Butomus umbellatus*.

Potameto natanti-Nupharetum lutea

Широко распространённая ассоциация. Сообщества чаще всего сформированы двумя доминирующими видами в соотношении 40 и 60%, но нередко, помимо кубышки и рдеста плавающего, в них присутствуют рясковые, водокрас, роголистник тёмно-зелёный и сальвиния.

Potameto perfoliafi-Nupharetum lutea

Ассоциация характерна для древней старицы р. Ока (оз. Лакаш). Ценозы сложены кубышкой (10-70%) и рдестом пронзённолистным (20-60%), остальные виды единичны и случайны.

Potameto praelongi-Nupharetum lutea

Ассоциация отмечена для двух внепойменных озёр (Татарское и Святое Полуническое). Помимо кубышки (10-60%) и рдеста длиннейшего (10-70%) в сообществах могут в незначительном количестве присутствовать *Potamogeton perfoliatus* и *P. compressus*.

Potameto lucens-Nupharetum lutea

Встречается в пойменных водоёмах Пры и Оки. Сообщества часто дву-видовые, иногда с примесью *Potamogeton perfoliatus*, *P. natans*, *Sagittaria sagittifolia*. Проективное покрытие кубышки 20-70%, рдеста блестящего – 20-50%.

Myriophyllo spicati-Nupharetum lutea

Ассоциация обнаружена в оз. Святое Лубяницкое на глубине 0.5-1.5м. Помимо кубышки (40-90%) и урути колосистой (20-50%) в ценозах присутствуют *Eleocharis acicularis* (10-90%), *Ceratophyllum demersum* (5-10%), *Potamogeton crispus* (0-5%).

Sagittarieto-Nupharetum lutea

Отмечается на илистых и песчаных мелководьях внепойменных и пойменных озёр на глубине 0.4-0.6 м. Кубышка в сообществах имеет 10-40% проективного покрытия, стрелолист – 20-40%, *Equisetum fluviatile* – 0-10%, *Sparganium emersum* – 0-10%, *Potamogeton natans* – 0-5%, рясковые – 0-5%.

Sparganieto emersi-Nupharetum luteae

Сообщества этой ассоциации занимают примерно те же местообитания, что и предыдущей. Кубышка в ценозах имеет 40-60% проективного покрытия, *Sparganium emersum* – 20-30%, *Butomus umbellatus* – 0-5%, *Sagittaria sagittifolia* – 0-5%, *Potamogeton natans* – 0-5%, рясковые – 0-5%.

Ceratophylleto demersi-Nupharetum luteae

Ассоциация характерна для стариц Пры, чаще всего её сообщества сложены двумя видами – кубышкой (10-90%) и роголистником (20-70%).

Stratioto-Nupharetum lutea

Ассоциация характерна для стариц Оки, реже встречается в старицах Пры. Помимо кубышки (30-60%) и телореза (30-70%), в сообществах обычно присутствуют рясковые и *Ceratophyllum demersum*.

Butomo-Nupharetum lutea

Ассоциация встречается в мелководных затонах р. Пра. Помимо сусака (20%) и кубышки (50%) в сообществах присутствуют *Trapa natans* и *Persicofria amphibia*.

16. Формация кувшинки чистой *Nymphaeeta candidae*

Сообщества кувшинки встречаются значительно реже кубышковых сообществ и менее разнообразны в синтаксономическом отношении.

Ассоциации: *Nymphaeetum candidae*

Одновидовые сообщества *Nymphaea candida* изредка встречаются в старицах Пры и Оки. Проективное покрытие кувшинки – 20-60%.

Hydroherboso-Nymphaeetum candidae

Ассоциация встречается в старицах Оки, её сообщества включают в себя 22 вида, из которых наиболее обильны кувшинка (20-60%), *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*, *Trapa natans*. В отдельные годы проективное покрытие телореза и водного ореха может составлять от 10 до 80%.

17. Формация рдеста двуморфного *Potameta biformis*

Ассоциация: *Potametum biformis*

Чистые ценозы рдеста двуморфного были отмечены на песчаных отмелях Оки и Пры.

18. Формация рдеста плавающего *Potameta natantis*

Ассоциация: Potametum natantis

Сообщества часто встречаются в пойменных и внепойменных водоёмах, представлены рдестом плавающим (проективное покрытие 40-100%) с незначительным присутствием прочих макрофитов.

Salvinieto natantis-Potametum natantis

Фитоценозы ассоциации встречается изредка в стареющих и эфимерных старицах Пры. Помимо рдеста плавающего (30%) и сальвинии (30%) в сообществах присутствуют рясковые, горец земноводный и роголистник.

4. Группа формаций гидрофитов свободно плавающих на поверхности воды *Aquiherbosa genuine natans*

19. Формация ряски горбатой Lemneta gibbae

Ассоциация: Lemnetum gibbae

Отмечена лишь для торфяного карьера, на глубине 0.5-1 м. Помимо доминанта – ряски горбатой (90-100%), в ценозах небольшом количестве присутствуют ряска малая и роголистник.

20. Формация ряски маленькой и многокоренника Lemno minori-Spirodeleta

Ассоциации: Lemno minori-Spirodeletum

Ассоциация характерна для небольших водоёмов поймы Оки, но её фитоценозы встречаются и во внепойменных водоёмах. Кроме рясковых, покрытие которых достигает 100%, для её сообществ отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Salvinia natans*, *Utricularia vulgaris* и др.

21. Формация водокраса обыкновенного Hydrocharieta morsus-ranae

Ассоциация Lemno-Hydrocharietum morsus-ranae

Сообщества ассоциации встречаются на затенённых тихих участках в старицах Пры. Состав её сообществ: *Hydrocharis morsus-ranae* (30-80%), *Lemna minor* (20-40%), *L. trisulca* (0-20%), *Spirodela polyrhiza* (20-60%), *Ceratophyllum demersum* (0-10%)

22. Формация сальвинии плавающей Salvinieta natantis

Ассоциация: Lemno-Salvinietum natantis

Встречается на илистых мелководьях в небольших водоёмах пойм Пры и Оки. Состав сообществ: *Salvinia natans* (30-70%), *Lemna minor* (20-40%), *L. trisulca* (0-20%), *Spirodela polyrhiza* (20-60%), *Ceratophyllum demersum* (0-10%), *Hydrocharis morsus-ranae* (5%).

**Группа классов. Прибрежно-водная растительность –
Aquiherbosa vadosa
II Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная)
растительность Aquiherbosa helophyta**

5. Группа формаций низкотравных гелофитов *Aquiherbosa helophyta humilis*

*23. Формация частухи подорожниковой *Alismateta plantago-aquaticae**

Ассоциация: *Alismatetum plantago-aquaticae*

Сообщества ассоциации встречаются на обсыхающих мелководьях рек Пры и Оки, чаще всего – в заливаемых пойменных водоёмах, в годы с невысоким половодьем, на глубине 0-40 см. Помимо частухи подорожниковой (40-100%), в фитоценозах отмечаются *Carex acuta* (0-5%), *Agrostis stolonifera* (0-5%), *Glyceria maxima* (0-10%), *Lythrum salicaria* (0-+), *Sparganium emersum* (0-10%), *Potamogeton natans* (0-5%), рясковые (0-20%), *Sagittaria sagittifolia* (0-10%), *Lysimachia vulgaris* (0-+) *Rorippa amphibia* (+). При обсыхании местообитаний флора ценоза значительно разнообразится за счёт береговых гигрофитов и мезофитов. На оз. Большие Сады в 2007 г. наблюдались значительные густые одновидовые заросли частухи подорожниковой. К осени они были изрядно прорежены кабанами, для которых представляет интерес клубневидное корневище частухи.

*24. Формация сусака зонтичного *Butometeta umbellati**

Чаще всего сусак встречается по берегам Пры и Оки, реже – в пойменных водоёмах.

Ассоциация: *Butometetum umbellatum*

В составе сообщества, кроме сусака (50-80%), могут присутствовать в небольшом количестве *Alisma plantago-aquatica*, *Sparganium emersum*, *Potamogeton natans*, рясковые, *Sagittaria sagittifolia*. Часто на речных отмелях сусак образует густые одновидовые куртины.

*25. Формация стрелолиста стрелолистного *Sagittarieta sagittifoliae**

Одна из наиболее распространённых формаций водоёмов Окского заповедника, наибольшие площади её сообщества занимают в мелеющих пойменных водоёмах. В молодых и средневозрастных старицах стрелолист чаще всего присутствует в виде отдельных растений, располагающихся вдоль осоковых зарослей. Сообщества стрелолиста характерны для речных отмелей, где тянутся сплошной полосой вдоль ивняков. Клубни стрелолиста являются любимым кормом кабанов, вследствие чего 95% стрелолистных зарослей

к осени оказываются перекопаны. Почти нетронутыми остаются только стрелолиственные сообщества, располагающиеся на илистых, топких грунтах (оз. Ватажное) вследствие их труднодоступности. При условии плотного дна даже глубина воды до 40 см не является для кабанов препятствием при выкапывании клубней. На следующий год после перекапывания зарослей кабанями, на этих местах появляется масса проростков стрелолиста, который начинает восстанавливаться за счёт семенного размножения и остатков клубней.

Ассоциации: *Sagittarietum sagittifoliae*

Сообщества располагаются узкими полосами на глубине 0-0.8 м по берегам рек и стариц, или же образует густые куртины в мелководных затонах. Помимо стрелолиста (60-95%) в ценозах могут присутствовать в небольшом количестве рясковые, *Salvinia natans*, *Sparganium emersum*, *Potamogeton natans*.

Potameto-Sagittarietum sagittifoliae

Нами было отмечено два варианта этой ассоциации. Первый из них появляется при совместном произрастании на песчаных отмелях р. Пра стрелолиста (20-50%) и рдеста злакового (20-60%). Такие сообщества перекапываются кабанями полностью, так как клубни рдеста также представляют для зверей интерес. Второй вариант характерен для илистых мелководий стариц (0.2-0.5 м). Помимо стрелолиста (10-50%) в нём присутствуют рдест плавающий (30-80%), *Hydrocharis morsus-ranae* (0-10%), рясковые (10-50%), *Ceratophyllum demersum* (0-10%).

Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae

Ассоциация встречается в водоёмах поймы Оки. Помимо стрелолиста (50-80%) в её сообществах присутствуют многочисленные гидрофиты (*Potamogeton compressus*, *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, рясковые, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum verticillatum* и др.) общее проективное покрытие их достигает 95%.

Heteroherboso-Sagittarietum sagittifoliae

Встречается, как правило, на обсыхающих мелководьях р. Пра. Помимо стрелолиста (30-70%) в ценозах могут присутствовать *Carex acuta* (0-5%), *Agrostis stolonifera* (0-5%), *Lythrum salicaria* (0-+), *Sparganium emersum* (0-0%), *Potamogeton natans* (0-10%), рясковые (0-20%), *Rorippa amphibia* (0-10%), *Eleocharis palustris* (0-5%), *Butomus umbellatus* (0-10%), *Persicaria amphibia* (0-5%), *Oenanthe aquatica* (+), *Sium latifolium* (+), *Equisetum fluviatile* (0-+).

26. Формация ежеголовника всплывшего *Sparganietum emersi*

Ассоциации: *Sparganietum emersi*

Фитоценозы ассоциации отмечаются на отмелях и в затонах р. Пра и Ока, реже в старицах и внепойменных озёрах, при глубине от 0 до 0.4 м. Обычно это одновидовые куртины с проективным покрытием 40-80%. Иногда к ежеголовнику в небольшом количестве примешиваются гидрофиты.

Sagittarieto-Sparganietum emersi

В условиях Окского заповедника стрелолист и ежеголовник всплывший очень часто встречаются вместе, занимая одинаковые местообитания. В разные годы доминирующим оказывается от один, то другой вид, имея проективное покрытие то 20-30, то 40-50%. В ценозах изредка в виде незначительной примеси встречаются другие гелофиты и рясковые. Сообщества ассоциации распространены на речных отмелях и в мелководных пойменных водоёмах. Они регулярно раскапываются кабанами, которые выкапывают клубни стрелолиста, обходя растения ежеголовника.

Sagittarieto-Sparganietum emersi hydroherbosa

Фитоценозы встречаются в пойменных и внепойменных водоёмах при глубине 15-40 см. Помимо стрелолиста (10-40%) и ежеголовника (30-60%) в состав сообществ могут входить *Potamogeton natans* (0-30%), *Alisma plantago-aquatica* (0-10%), *Utricularia vulgaris* (0-+), *Nuphar lutea* (0-20%), *Glyceria maxima* (0-5%), *Trapa natans* (0-40%), *Lemna minor* (0-30%), *Spirodela polyrhiza* (0-5%), *Butomus umbellatus* (0-5%).

27. Формация ежеголовника прямого *Sparganieta erecti*

Ассоциации данной формации характерны для водоёмов пойм Пры и Оки, во внепойменных озёрах они отмечены не были.

Ассоциации: Sparganietum erecti

Ценозы тянутся полосой вдоль зарослей осоки, или встречаются небольшими куртинами на мелководьях стареющих пойменных водоёмов. Проективное покрытие ежеголовника 40-90%, в ассоциации в небольшом количестве могут так же присутствовать гидро- и гелофиты.

Trapeto-Sparganietum erecti

Сообщества встречаются в средневозрастных старицах р. Пра. Помимо ежеголовника (10-40%) и чилима (40-90%) могут присутствовать отдельные розетки телореза и, в небольшом количестве, рясковые, *Potamogeton natans* и *Salvinia natans*.

Hydroherboso-Sparganietum erecti

Отмечается на глубине 30-50 см, на илистом грунте. Состав сообществ: ежеголовник прямой (30%), *Salvinia natans* (0-40%), *Utricularia vulgaris* (0-30%), *Hydrocharis morsus-ranae* (10-20%), *Trapa natans* (0-5%), *Sagittaria sagittifolia* (+), *Comarum palustris* (0-+), *Lemna minor* (0-20%), *Spirodela polyrhiza* (0-20%), *Eloдея canadensis* (0-10%), *Potamogeton natans* (0-30%).

Heteroherboso-Sparganietum erecti

Встречается в глухих концах стариц и на речных отмелях. Помимо ежеголовника прямого (30-50%) в сообществах ассоциации отмечаются *Equisetum fluviatile* (0-20%), *Agrostis stolonifera* (+-20%), *Sagittaria sagittifolia* (10-20%), *Butomus umbellatus* (10-20%), *Rorippa amphibia* (5-10%) и другие виды.

Sagittarieto-Sparganietum erecti

Помимо стрелолиста (30-40%) и ежеголовника (40-50%) в сообществах может присутствовать *Eleocharis palustris* и другие виды.

28. Формация хвоща приречного *Equiseteta fluviatilis*

Ассоциации: *Equisetetum fluviatilis*

Густые одновидовые ценозы хвоща приречного характерны для илистых мелководий зарастающих стариц и затонов Оки. Образует обширные заросли. Кроме хвоща (80-100%) могут в незначительном количестве отмечаться ряска.

Hydroherboso-Equisetetum fluviatilis

Встречается на глубине 20-80 см. Состав сообществ: хвощ приречный (20-40%), *Nuphar lutea* (20%), *Potamogeton natans* (5%), *P. perfoliatus* (10%), *Hydrocharis morsus-ranae* (5%), *Sparganium emersum* (5-10%).

Heteroherboso-Equisetetum fluviatilis

Ассоциация характерна для речных отмелей и концевых участков затонов. Помимо хвоща (30-80%), в сообществах чаще всего отмечаются *Sagittaria sagittifolia* (10-20%), *Butomus umbellatus* (10%), *Rorippa amphibia* (10%), *Sparganium emersum* (5-10%), *Persicaria amphibia* (5-50%), *Sparganium erectum* (20-50%).

6. Группа формаций высокотравных гелофитов *Aquiherbosa helophyta procera*

29. Формация камыша озёрного *Scirpeta lacustris*

Камыш озёрный наиболее характерен для поймы Оки, тогда как в пойме Пры – редок. Из внепойменных озёр в настоящее время камыш встречается только в оз. Святое Лубяницкое. Ранее, по данным В.Н. Чернова (1940), он был распространён шире.

Ассоциации: *Scirpetum lacustris*

Чистые, или почти чистые сообщества камыша озёрного встречаются на отмелях Оки и в пойменных водоёмах.

Sparganieto erecti-Scirpetum lacustris

Ассоциация характерна для сильно заросших илистых стариц Оки. В разные годы проективное покрытие ежеголовника в куртинах камыша может меняться от 10 до 70%. Помимо ежеголовника в небольшом количестве могут отмечаться гидрофиты.

Heteroherboso-Scirpetum lacustris

Характерна для тех же местообитаний, что и предыдущая ассоциация. Сообщества включают в себя помимо камыша (20-50%) *Equisetum fluviatile* (10-50%), *Sagittaria sagittifolia* (0-10%), *Butomus umbellatus* (0-10%), *Sparganium*

emersum (+), *Persicaria amphibia* (+), *Sparganium erectum* (+-20%) и прочие виды гидро- и гелофитов.

Stratioto-Scirpetum lacustris

Сообщества ассоциации отмечается в сильно заросших телорезом старицах Оки при глубине 50-70 см. Первый ярус составляет камыш озёрный (10-40%), второй – телорез (70-90%) с рясками (10-20%).

30. Формация рогоза узколистного *Typheta angustifoliae*

Рогоз узколистный в условиях заповедника встречается исключительно в пойме Оки, его сообщества узкой полосой располагаются вдоль берегов стариц.

Ассоциации: *Typhetum angustifoliae*

Сообщества могут быть одновидовыми при проективном покрытии рогоза 80-90%, или в них могут присутствовать такие виды, как *Sagittaria sagittifolia* и *Rorippa amphibia*.

Heteroherboso-*Typhetum angustifoliae*

Кроме рогоза узколистного (20-50%) в сообществах наиболее часто встречаются *Sagittaria sagittifolia* (5%), *Rorippa amphibia* (50%), *Glyceria maxima* (10%), *Butomus umbellatus* (5%), *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza* (до 40%).

Glycerieto-*Typhetum angustifoliae*

Часто встречается в местах контакта сообществ рогоза и манника. Манник и рогоз присутствуют в сообществах примерно в равных соотношениях (каждый не более 40%), помимо них могут отмечаться рясковые, или гигрофиты (*Symphytum officinale*, *Lycopus europaeus* и другие).

Stratioto-*Typhetum angustifoliae*

Ассоциация, характерна для средневозрастных стариц Оки, её сообщества встречаются на глубине 40-60 см. Проективное покрытие рогоза 20-50%, телореза 50-80%, помимо них могут отмечаться ряски и *Hydrocharis morsus-ranae*.

31. Формация рогоза широколистного *Typheta latifoliae*

На территории заповедника рогоз широколистный тяготеет к внепойменным ледниковым озёрам, очень редко встречается в старицах и притеррасных болотах пойм Пры и Оки.

Ассоциации: *Typhetum latifoliae*

Характерна для мелководий внепойменных озёр, где, как правило, представлена густыми одновидовыми или почти одновидовыми сообществами.

Cariceto-*Typhetum latifoliae*

Ассоциация была отмечена в пойме Пры на оз. Харламово. Наблюдаемое сообщество образовалось при внедрении в рогозовое сообщество осоки острой, располагавшейся выше по профилю.

32. Формация манника большого *Glycerieta maximae*

Манник большой широко распространён по поймам Оки и Пры, образует заросли в мелководных, отмирающих старицах и, особенно, в заливаемых водоёмах центральной и высокой поймы.

Ассоциации: *Glycerietum maximae*

Практически чистые заросли манника занимают концевые участки мелеющих стариц и заболоченные пойменные понижения. В небольшом количестве среди манника могут встречаться ряски и некоторые гелофиты.

Hydroherboso-Glycerietum maximae

Ассоциация характерна для сильно заросших пойменных водоёмов, в которых заросли манника продвинулись вглубь водоёма и заняли «водную» зону. На глубине в 30-50 см в таких водоёмах помимо манника (20-50%) произрастают *Potamogeton lucens* (до 40%), *P. natans*, ряски, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Persicaria amphibia*, *Salvinia natans*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Oenanthe aquatica*, *Hottonia palustris*, *Utricularia vulgaris* и другие виды.

Typheto latifoliae-Glycerietum maximae

Небольшое по площади сообщество этой ассоциации было отмечено на оз. Пилки, в пойме Пры, среди обширных зарослей манника. Кроме манника (60%) и рогоза (40%) в сообществе присутствовал многокоренник.

33. Формация тростника южного *Phragmiteta australis*

Тростник характерен для мелководий внепойменных озёр и заливных водоёмов высокой поймы. Гораздо реже он встречается в средневозрастных старицах Оки (оз. Лакаш), в пойме Пры в небольшом количестве изредка встречается по берегам стариц, практически не заходя в воду.

Ассоциации: *Phragmitetum australis*

Сообщества встречаются на глубине до 100 см. Проективное покрытие от 10 до 95%, под пологом тростника в небольших количествах могут присутствовать виды водных и околоводных растений.

Glycerieto-Phragmitetum australis

Сообщества ассоциации образуются при внедрении в сообщества тростника манника большого. Отмечены на оз. Большие Сады при глубине от 0 до 40 см. Помимо тростника (60%) и манника (40%) присутствуют гидрофиты (*Utricularia vulgaris*, *Salvinia natans* и ряски), после обсыхания гидрофиты сменяются гигрофитами.

Cariceto-Phragmitetum australis

Ассоциация, встречающаяся по берегам провских стариц. Состав сообществ ассоциации: тростник (70%), осока острая (30%), *Lysimachia vulgaris* (+), *Lythrum salicaria* (+).

Hydroherboso-Phragmitetum australis

Ассоциация отмечена в оз. Большие Сады, где ее фитоценозы занимали обширную площадь в многоводные годы. Первый ярус сообществ представлен тростником (10-30%), стрелолистом (20%) и манником (+). Во втором доминирует сальвиния плавающая (20-30%), в третьем – пузырчатка обыкновенная (до 90%).

Potameto sarmaticus-Phragmitetum australis

Как и предыдущая ассоциация, была отмечена лишь в оз. Большие Сады в 2006 г. В последующие годы водоём в половодье не соединялся с рекой, что привело к практически полному его высыханию. Заросли тростника с рдестом сарматским были перекопаны кабанами и в прежнем виде не восстановились. Состав сообществ ассоциации: тростник (20%), *Potamogeton sarmaticus* (90%), *Oenanthe aquatica* (+), *Utricularia vulgaris* (+), *Lemna minor* (+), *Spirodela polyrhiza* (+), *Ranunculus lingua* (+).

Nuphareto-Phragmitetum australis

Сообщества ассоциации встречаются во внепойменных водоёмах (оз. Святое Полунинское) на глубине 50-100 см, на песчаном и илистом грунте. Помимо тростника (10-70%) и кубышки жёлтой (20-95%) в значительном количестве присутствуют *Potamogeton compressus* и *Ceratophyllum demersum*.

Typheto latifoliae-Phragmitetum australis

Встречается на глубине 0-15 см на участках, где соседствуют тростниковые и рогозовые сообщества, на песчаном грунте. Проективное покрытие рогоза – 20-50%, тростника – 50-80%.

Формация цицании широколистной *Zizanieta latifoliae*

Цицания широколистная и водная в 60-е годы использовались для обогащения пойменных угодий как растения, являющиеся для водоплавающей дичи кормовыми и защитными. Цицания широколистная прижилась на оз. Ерус, где вместе с телорезом образует сплаvinу.

Ассоциация: *Stratioto-Zizanietum latifoliae*

Состав сообществ ассоциации: цицания широколистная (10-80%), телорез (100%), *Bidens tripartita* (+-10%), ряски. Корни цицании и телореза уходят в глубокий жидкий ил, глубина воды (без ила) не превышает 10-15 см.

34. Формация цицании водной *Zizanieta aquatilis*

Ассоциации: *Zizanietum aquatilis*

Фитоценозы распространены в некоторых водоёмах пойм Пры и Оки. Представлены почти чистыми зарослями цицании с проективным покрытием около 90%, на глубине до 20 см.

III Класс формаций. Гигрогелофитная растительность *Aquiherbosa hygrophelophyta*

35. Формация осоки острой *Cariceta acutae*

Наиболее широко распространённая формация данного класса, отмечаемая для всех типов водоёмов и водотоков.

Ассоциации: *Caricetum acutae*

Характерна для уреза воды. Сообщества сложены осокой острой (70-100%), дополняемой гелофитами и гигрофитами. Чаще всего в зарослях осоки отмечаются в небольшом количестве *Pericaria amphibia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*.

Comareto-Caricetum acutae

Часто встречающаяся ассоциация, сообщества которой характерны для берегов стариц. Представлены осокой острой (40-70%) и сабельником (40-60%) с незначительной примесью прочих видов, характерных для уреза воды.

Pericarieto-Caricetum acutae

Ассоциация, характерная для водоёмов поймы Пры. В зависимости от уровня обводнения развивается её гелофитная или гидрофитная форма. Первый вариант обычен при низком уровне обводнения, когда глубина воды в зарослях осоки в течение лета падает примерно с 20 до 0 см. В таком случае сообщества представлены осокой острой (70-90%) и горцем земноводным в гелофитном варианте (10-20%). Если же заросли осоки оказываются затоплены и глубина воды в течение лета меняется с 60 до 30 см, то начинает доминировать плейстофитная форма горца (50-80%), появляются примеси гидрофитов (*Trapa natans*, *Utricularia vulgaris*), а проективное покрытие осоки составляет не более 10-30% и её листья едва торчат над поверхностью воды.

Sagittarieto-Caricetum acutae

Сообщества отмечаются по берегам некоторых водоёмов поймы Пры в виде узкой полосы, а также в концевых участках мелеющих стариц. Проективное покрытие стрелолиста в разные годы меняется от 10 до 30%.

36. Формация осоки пузырчатой *Cariceta vesicariae*

Осока пузырчатая встречается значительно реже, чем осока острая. Чаще всего её можно наблюдать по берегам окских водоёмов, где она занимает более сухие участки и располагается полосой за зарослями осоки острой.

Ассоциация: *Caricetum vesicariae heteroherbosa*

В состав сообществ ассоциации, помимо осоки пузырчатой (20-70%), входят осока острая (10-30%), *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* и многочисленные береговые виды.

37. Формация осоки вздутой *Cariceta rostratae*

Сообщества этой формации редки, отмечались только на оз. Святое Лубяницкое, на песчаном грунте при глубине 0-15 см.

Ассоциация: *Caricetum rostratae*

Представлена одновидовым сообществом с проективным покрытием осоки 95%.

38. Формация ситняка болотного *Eleocharieta palustris*

Ассоциация: *Eleocharietum palustris*

Характерна для прибрежий пойменных водоёмов. Часто встречается в виде одновидовых густых куртин. Иногда к ситнягу (60-80%) примешивается *Bolboschoenus maritimus*, *Glyceria maxima*, *Oenanthe aquatica* и многие другие виды гело- и гидрофитов.

39. Формация сабельника болотного *Comareta palustris*

Сабельник широко распространён в водоёмах пойм Пры и Оки. Он может доминировать в растительном покрове старых провских стариц, создавая обширные заросли. Является излюбленным кормом бобров, которые «выкашивают» дорожки и площадки в густых ценозах.

Ассоциации: *Comaretum palustris*

Сабельник может создавать обширные одновидовые заросли. Часто к нему примешиваются *Carex acuta* (0-30%), *Sparganium erectum* (+-20%), *Sagittaria sagittifolia* (+-30%), *Lysimachia vulgaris* (+), *Lythrum salicaria* (+), ряски, *Ceratophyllum demersum* (+-30%) и другие макрофиты.

Hydroherboso-*Comaretum palustris*

Сообщества этой ассоциации можно наблюдать на водоёме, уровень воды в котором повысился благодаря деятельности бобров (оз. Алексеево), или же в стареющих водоёмах, в которых происходит активное наступление на водную зону береговых фитоценозов. В первом случае растения сабельника (20-60%) при глубине воды 80-100 см располагались поверх телореза с проективным покрытием, близким к 100%. Во втором случае на меньшей глубине (около 50 см), было отмечено совместное произрастание сабельника (50%) и кубышки жёлтой с проективным покрытием 60%.

40. Формация омежника водного *Oenantheta aquatica*

Ассоциация: *Oenanthetum aquatica*

Характерна для обсыхающих мелководий заливаемых водоёмов поймы Оки. Особенно пышно сообщества омежника развивались на следующий год после засухи (в 2008 г.) на месте сообществ водной зоны (на глубине 20-40 см). Образуют густые заросли на кабаньих пороях. К зарослям омежника часто примешиваются *Alisma plantago-aquatica*, *Alopecurus aequalis*, *Sagittaria sagittifolia*.

41. Формация жерушника земноводного *Rorippetum amphibiae*

Ассоциации: *Rorippetum amphibiae*

Сообщества жерушника земноводного широко распространены на мелководьях разнообразных пойменных водоёмов. Проективное покрытие 70-100%, флористический состав сообществ значительно меняется в зависимости от обводнённости местообитаний. На обсохших мелководьях жерушнику часто сопутствуют *Alisma plantago-aquatica*, *Alopecurus aequalis*, *Sagittaria sagittifolia*, наземная форма *Persicaria amphibia*. При высоком уровне воды к ним примешиваются рясковые, водокрас, роголистник.

42. Формация вахты трёхлистной *Menyanthes trifoliata*

Ассоциация: *Menyanthetum trifoliata*

Сообщества ассоциации были обнаружены на оз. Ерус. Густое пятно вахты трёхлистной располагалось среди зарослей телореза.

43. Формация клубнекамыша морского *Bolboschoeneta maritimus*

Клубнекамыш морской изредка отмечается в водоёмах поймы Пры.

Ассоциация: *Bolboschoenetum maritimus*

Чистые одновидовые заросли камыша морского встречаются по берегам Оки и окских затонов. На оз. Лакаш заросли его располагаются в зоне выпаса скота, и там к камышу (30-49%) примешиваются манник большой (10-20%), сусак (5-10%), ситняг (+), *Agrostis stolonifera* (+-10) и гигрофиты.

44. Формация полевицы побегообразующей *Agrosteta stoloniferae*

Распространена по берегам рек. Представлена почти чистыми сообществами ассоциации *Agrostetum stoloniferae* (80-100%). Также иногда встречается по берегам провских стариц, как правило, в местах, где ивы подходят близко к воде. На таких участках полевица, совместно с плавающими на поверхности гидрофитами (ряской, сальвинией, водокрасом), образует некое подобие сплавины, на которой единично встречаются даже такие гигрофиты, как *Bidens tripartita*.

Растительный покров водоёмов и водотоков Окского заповедника описывается 101 ассоциацией, относящейся к 44 формациям.

Наибольшим разнообразием выделяется настоящая водная растительность, представленная 48 ассоциациями, относящимися к 22 формациям. На одну формацию в среднем приходится 2.2 ассоциации. Больше всего ассоциаций было отмечено для группы формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими листьями (24 ассоциации, относящиеся к 6 формациям). Воздушно-водная растительность представлена 53 ассоциациями 11 формаций (4.8 ассоциации на формацию), гигрогелофитная – 14 ассоциациями, 11

формаций (1.3 ассоциаций на формацию). Наиболее разнообразной в таксономическом отношении является формация *Nupharetta lutea* (14 ассоциаций).

Таким образом, для водоёмов и водотоков Окского заповедника характерно лидерство настоящих водных растений по числу образуемых формаций, в то время как прибрежно-водные растения, занимающие переходные экотопы, формируют в два раза меньше формаций, но отличаются наивысшим разнообразием образуемых фитоценозов. Наименее разнообразны сообщества гигрогелофитов, что объясняется узостью границ их распространения.

Наиболее богат в синтаксономическом отношении растительный покров водоёмов поймы Оки (46 ассоциаций, относящихся к 22 формациям, табл. 4.1). Водоёмы поймы Оки отличаются более высоким разнообразием формаций погруженных укореняющихся гидрофитов, в сравнении с водоёмами поймы Пры и внепойменными озёрами. Разнообразие формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями было почти одинаковым для всех пойменных водоёмов.

Таблица 4.1.

**Синтаксономическое разнообразие растительности водоёмов
Окского заповедника**

Синтаксоны	Водоёмы поймы Оки		Водоёмы поймы Пры		Ледниковые водоёмы	
	Ф	А	Ф	А	Ф	А
I. Настоящая водная (гидрофитная растительность)	22	46	10	30	9	18
1. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды	3	6	1	3	1	2
2. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов	9	14	1	3	4	6
3. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями	6	22	6	21	3	9
4. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды	4	4	3	3	1	1
II. Класс формаций. Воздушно-водная (гелофитная) растительность	13	36	11	26	5	8
5. Группа формаций низкотравных гелофитов	6	17	6	17	2	2
6. Группа формаций высокотравных гелофитов	7	19	5	9	3	6
III. Класс формаций. Гигрогелофитная растительность	8	11	8	12	1	1
Всего:	43	93	29	68	15	27

Примечание: Ф – формации; А – ассоциации

Рассмотрим особенности растительности водоёмов разных типов. Наиболее часто встречающимися рядами сообществ при зональном зарастании затонов были: в пойме Пры – *Caricetum acutae* – *Rorippetum amphibiae* (*Butometum*

umbellatum, Sagittarietum sagittifoliae, Equisetetum fluviatilis) – Trapetum natantis. Для затонов Оки типичный профиль был более сложным – Caricetum acutae – Equisetetum fluviatilis – Butometum umbellatum (Sagittarietum sagittifoliae) – Potameto perfoliafi-Nupharetum lutea – Potametum perfoliati. Для молодых (С1) стариц Пры наиболее характерен был следующий ряд: Caricetum acutae – Nupharetum lutea, чистые кубышковые заросли располагались вдоль берега небольшими пятнами.

На стадии С2 синтаксономическое разнообразие заметно увеличивается за счёт повышения числа ассоциаций всех классов формаций. Типичные ряды сообществ: 1) Caricetum acutae – Hydroherboso-Sparganietum erecti – Trapetum natantis, 2) Caricetum acutae – Sagittarietum sagittifoliae – Trapetum natantis 3) Caricetum acutae – Sagittarietum sagittifoliae – Potameto lucens-Nupharetum lutea, 4) Comaretum palustris – Nupharetum lutea. Изредка встречаются укороченные ряды, начинающиеся не с сообщества гигрогелофитов, а с зарослей прибрежного ивняка: Hydrocharito-Ceratophylletum demersi, Potametum lucentis, Stratiotetum aloides. Для промывных стариц характерен тот же набор ассоциаций, что и для молодых стариц.

На стадии С3 синтаксиномический состав стариц обогащается ассоциациями из формаций тростника и манника. 1) Glycerietum maximae – Sagittarietum sagittifoliae-Potametum natantis, 2) Cariceto-Phragmitetum australis – Sagittarietum sagittifoliae – Potametum natantis (Nupharetum lutea). Иногда заросли тростника располагаются выше по профилю, чем заросли осоки: Caricetum acutae – Cariceto-Phragmitetum australis – Nupharetum lutea. Изредка в составе ассоциаций участвует камыш озёрный: Caricetum acutae – Scirpetum lacustris – Potametum lucentis. Ещё реже встречался ряд сообществ, напоминающий таковые в пойме Оки: Glycerietum maximae – Sagittarietum sagittifoliae – Stratioto-Nupharetum lutea – Lemno-Salvinietum natantis. Однако большинство водоёмов имеет простые, двусоставные ряды сообществ, например, Comaretum palustris – Nupharetum lutea – ряд, встречающийся в старицах Пры всех возрастных категорий. Площади, занятые асс. Comaretum palustris, возрастают от С1 к С4.

На стадии С4 в старицах Пры снижается число ассоциаций, сложенных гидрофитами, и роль гелофитов в сложении ассоциаций возрастает. Наиболее характерными рядами были следующие: Caricetum vesicariae heteroherbosa – Glycerietum maximae-Hydroherboso-Glycerietum maximae – Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae – Lemno-Salvinietum natantis, Phragmitetum australis – Glycerietum maximae – Hydroherboso-Glycerietum maximae – Potametum lucentis, Caricetum acutae – Sagittarietum sagittifoliae – Sagittarieto-Nupharetum lutea – Potameto natanti-Nupharetum lutea, Caricetum acutae – Lemno-Salvinietum natantis.

Набор ассоциаций, характерных для стариц Оки и Пры различных возрастных категорий, значительно различался.

Для стариц Оки, находящихся на стадии С1, были характерны следующие ряды сообществ: Caricetum acutae – Trapetum natantis, Caricetum acutae

– *Scirpetum lacustris* – *Nupharetum lutea*, *Bolboschoenetum martimus* – *Tragetum natantis*. Переходя в следующую возрастную категорию (С2), старицы значительно обогащаются ассоциациями, сложенными как гидрофитами, так и гелофитами.

Следует отметить тот факт, что С02, уступая СП2 во флористическом богатстве, превосходят их по синтаксономическому разнообразию. В основном это происходит за счёт ассоциаций из группы формаций погруженных укореняющихся гидрофитов (14 ассоциаций против 3-х), поскольку светлая и достаточно прозрачная вода окских стариц располагает к произрастанию погруженных гидрофитов.

Наиболее типичны для окских стариц группы С2 были следующие ряды сообществ: *Caricetum acutae* – *Equisetum fluviatilis* – *Stratiotetum aloides* – *Potametum lucentis* (*Potameto lucens-Nupharetum lutea*), *Caricetum acutae* – *Scirpetum lacustris* – *Stratiotetum aloides* – *Potameto lucens-Nupharetum lutea* – *Potametum lucentis*, *Caricetum acutae* – *Equisetum fluviatilis* – *Sparganietum erecti* – *Stratiotetum aloides* – *Hydroherboso-Nymphaeetum candidae*, *Caricetum acutae* – *Sparganietum erecti* – *Hydroherboso-Nymphaeetum candidae*.

На стадии С3 снижается разнообразие гидрофитной растительности, но повышается число ассоциаций, образованных гелофитами. Типичными рядами сообществ для стариц С3 были следующие, *Caricetum acutae* – *Glycerietum maximae* – *Stratiotetum aloides* – *Hydroherboso-Stratiotetum aloides*, *Caricetum acutae* – *Stratioto-Scirpetum lacustris* – *Lemno-Stratiotetum aloides*, *Hydroherboso-Comaretum palustris* – *Lemno-Stratiotetum aloides*, *Caricetum acutae* – *Equisetum fluviatilis* – *Stratiotetum aloides* – *Hydroherboso-Myriophylletum verticillati*.

К группе С4 в пойме Оки в пределах охранный зоне заповедника мы отнесли только одну старицу – оз. Лакаш. Этот древний водоём хорошо промывается полыми водами, имеет песчаное дно и слабую степень зарастания. Поскольку эта группа представлена всего одним водоёмом, то не удивительно, что её синтаксономическое разнообразие в целом ниже, чем двух предыдущих. Однако группа формаций высокотравных гелофитов представлена большим числом ассоциаций, чем в других старицах Оки. Для древней старицы Оки характерны следующие ряды сообществ: *Caricetum vesicariae heteroherbosa* – *Glycerietum maximae* – *Stratioto-Typhetum angustifoliae* – *Stratiotetum aloides* – *Potametum perfoliati*, *Caricetum vesicariae heteroherbosa* – *Glycerietum maximae* – *Typhetum angustifoliae* – *Potameto perfoliati-Nupharetum lutea*, *Potametum perfoliati*, *Bolboschoenetum martimus* – *Potametum perfoliati*, *Caricetum vesicariae heteroherbosa* – *Glycerietum maximae* – *Sagittarieto-Sparganietum emersi* – *Potametum perfoliati*, *Phragmitetum australis* – *Stratiotetum aloides* – *Potametum perfoliati*.

Определённое сходство с растительностью древней старицы Оки имеют древние старицы Пры, вышедшие за пределы современной поймы Пры и располагающиеся в центральной пойме Оки (СП40). Очевидно, одни из них су-

ществовали ещё в то время, когда Пра впадала в оз. Лакаш, бывшее частью русла Оки, однако другие образовались после того, как Ока поменяла русло. И те, и другие древнее стариц Пры, относящихся к её современной пойме. Для водоёмов этого типа, как и для оз. Лакаш, характерно высокое разнообразие сообществ формации высокотравных гелофитов. Общее синтаксономическое разнообразие СП4О является максимальным для всех типов водоёмов Окского заповедника (47 ассоциаций). Наиболее характерен следующий ряд сообществ: *Caricetum vesicariae heteroherbosa* – *Typhetum angustifoliae* – *Stratiotetum aloides* – *Potameto perfoliati-Nupharetum lutea*.

Внепойменные ледниковые озёра были наиболее бедны в синтаксономическом отношении. Для них были отмечены следующие ряды: *Sagittarieto-Nupharetum lutea* – *Nupharetum lutea* – *Potameto praelongi-Nupharetum lutea* – *Potametum praelongi*, *Phragmitetum australis* – *Nupharetum lutea*, *Phragmitetum australis* – *Nupharetum lutea* – *Myriophylletum spicati*.

5. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ РАЗНЫХ ТИПОВ

Водоёмы Окского заповедника значительно отличаются друг от друга по экологическим условиям даже находясь в пределах одного ландшафта, поэтому флоры отдельных водоёмов могут значительно различаться между собой. Флористическое разнообразие колеблется от 4-10 видов в небольших заводях и баклушах, до 32-41 вида в старых старицах. Наибольшее число видов отмечалось для оз. Лакаш (49% от общего числа видов водной флоры заповедника), являющегося древней промывной старицей Оки. Оз. Лакаш отличается небольшой степенью зарастания и значительной глубиной, подвергается антропогенному евтрофированию, поскольку находится рядом с посёлком и по его берегам производится выпас скота.

Старица Смолянка, во флору которой входит 46% от всех водных растений заповедника, также расположена возле посёлка, под склоном надпойменной террасы. Среди прочих стариц Пры она выделяется древним возрастом и достаточно высокой прозрачностью воды, способствующей произрастанию погруженных гидрофитов. Третье место по флористическому богатству занимает река Ока, во флору которой входит 43% от общего списка макрофитов.

Флоры 28 водоёмов включают в себя от 30 до 40% общего видового списка. Эти водоёмы относятся к древним, старым и средневозрастным старицам Пры, старым старицам Оки, озёрам в понижениях высокой поймы. Также среди них было два озера ледникового происхождения. Наименее богатой флорой (6-10% от общего списка) отличались небольшие затоны, затоны-старицы, молодые и промывные старицы р. Пра, а также внепойменные ледниковые озёра Писмерки и Семенки.

На дендрограмме флористического сходства, построенной по методу полной связи («метод дальнего соседа») на основании матрицы сходства (рис. 5.1) генетические типы водоёмов заповедника разделились на три кластера. Первый объединяет два типа искусственных водоёмов, 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 водоёмов – затоны (ЗО, ЗП) и молодые старицы (СО1, СП2). В третий кластер вошли все прочие типы водоёмов (озёра на ручьях добегания в пойме Оки (РДО), заливаемые понижения высокой (ПВПО) и низкой (ПНПО) поймы Оки, средневозрастные, старые и древние старицы Пры (СП2, СП3, СП4) и Оки (СО2, СО3, СО4), затоны-старицы Оки (ЗСО) и восстановленные водоёмы (В)). В некоторых случаях внутри кластера рядом оказываются флоры водоёмов близких топо-

M=1-J

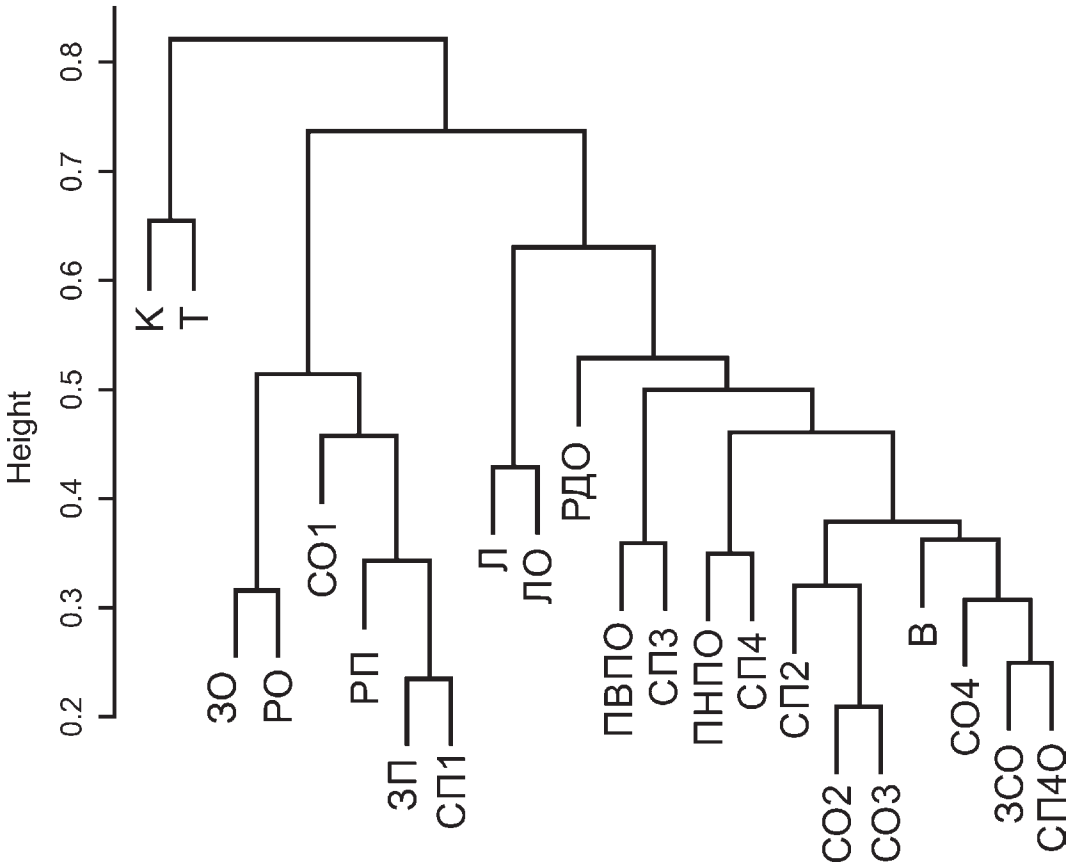


Рис. 5.1. Дендрограмма флористического сходства генетических типов водоёмов Окского заповедника

графически, а не генетически. Так, флора стариц древней долины Пры в пойме Оки (СП4О) объединяется с флорами соседствующих с ЗСО, СО4 и В, что говорит об экологическом сходстве этих типов местообитаний. Несколько в стороне от пойменных водоёмов оказались ледниковые водораздельные (Л) и ледниковые пойменные озёра (ЛО).

5.1. ЛЕДНИКОВЫЕ ОЗЁРА

Во флору ледниковых озёр входит 71 вид водных растений, что составляет чуть менее половины от всей водной флоры Окского заповедника. Водоёмы этого типа значительно различаются по степени зарастания водной растительностью, глубине, особенностям гидрологического режима, положению в ландшафте. Флористическое богатство озёр колеблется от 10 до 35 видов,

флористическое сходство варьирует в широких пределах (от 0.07 до 0.53) (табл. 5.1). Наибольшим сходством (0.53) отличаются флоры озёр Бельское и Кальное, расположенных среди болот, имеющих тёмную воду, незначительную глубину и толстый слой ила на дне.

Таблица 5.1.

Коэффициенты сходства флор ледниковых озёр

	B	V	E	K	P	Ps	SL	SP	S	T	U	Ch
B	0.00											
V	0.33	0.00										
E	0.26	0.46	0.00									
K	0.53	0.45	0.27	0.00								
P	0.09	0.10	0.17	0.15	0.00							
Ps	0.39	0.30	0.25	0.50	0.10	0.00						
SL	0.33	0.35	0.35	0.35	0.18	0.26	0.00					
SP	0.13	0.18	0.20	0.15	0.05	0.15	0.21	0.00				
S	0.17	0.24	0.30	0.20	0.24	0.21	0.21	0.24	0.00			
T	0.14	0.31	0.30	0.20	0.24	0.16	0.28	0.37	0.23	0.00		
U	0.41	0.46	0.39	0.49	0.14	0.32	0.35	0.20	0.33	0.26	0.00	
Ch	0.12	0.18	0.26	0.07	0.17	0.14	0.08	0.17	0.17	0.13	0.16	0.00

Примечание: B – Бельское, V – Вещерки, E – Ерус, K – Кальное, P – Пилки, Ps – Письмерки, SL – Святое Лубяницкое, SP – Святое Полуниинское, S – Семенки, T – Татарское, U – Уханское, Ch – Чёрное.

На дендрограмме флористического сходства, представленной на рис. 5.2, ледниковые озёра разделились на три кластера. В первый кластер выделились два деградирующих, маловидовых водоёма высокой поймы, расположенных среди ольховых болот – Пилки и Чёрное. Во втором оказались флористически бедные «болотные» озёра водораздела – Писмерки, Бельское, Кальное. Третий кластер объединяет более крупные и глубокие озёра со светлой водой, отличающиеся достаточно высоким видовым разнообразием (Вещерки, Уханское, Святое Лубяницкое, Ерус, Татарское, Святое Полуниинское). Особняком стоит флора оз. Семенки, являющего собой остаточный водоём среди водораздельного ольхового болота, частично спущенный мелиоративной канавой и не имеющий гидро-морфологических аналогов среди исследованных водоёмов этой группы.

При использовании метода многомерного шкалирования для анализа видовых списков с учётом обилия, выраженного в процентах от площади растительности (рис. 5.3), становится заметно влияние емкости на «водное ядро» флор ледниковых озёр: озёра высокой поймы Оки Ерус, Пилки и Чёрное сгруппировались отдельно от прочих водоёмов. Эти озёра объединяет доминирование телореза в растительном покрове и невысокое обилие нимфейных.

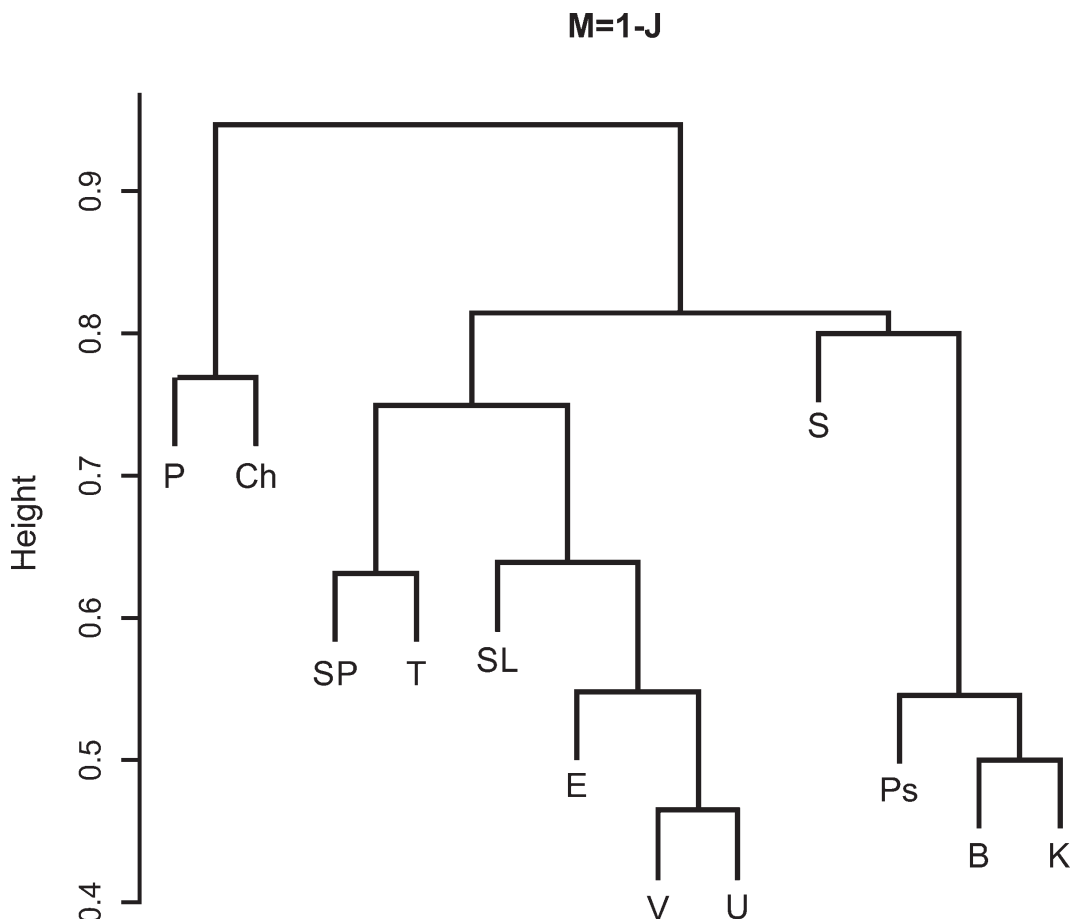


Рис. 5.2. Дендрограмма флористического сходства ледниковых озёр Окского заповедника (обозначения см. в табл. 5.1)

Так же особое положение занимают озёра Бельское и Письмерки, практически не имеющие прибрежно-водной зоны растительности. И те, и другие водоёмы можно назвать деградирующими, однако в первом случае (на высокой пойме) происходит интенсивное зарастание озёр, вплоть до полной потери водного зеркала, а во втором – котловины заполняются жидким илом, что приводит к исчезновению водной и прибрежно-водной растительности.

Индекс гидрофильности общей флоры ледниковых озёр составляет 0.45, что говорит о том, что разнообразие водной флоры несколько выше, чем заходящей в воду береговой. Индекс гидрофитности водной составляющей флоры имеет значение -0.11, поскольку гидрофитный состав ледниковых озёр не отличается разнообразием. В ледниковых озёрах было отмечено 7 видов рдестов. Самое большее число рдестов произрастало в оз. Татарское (4 вида).

Во флоре ледниковых озёр, расположенных на водоразделе, наибольшей встречаемостью отличается *Phragmites australis*, который с разным обили-

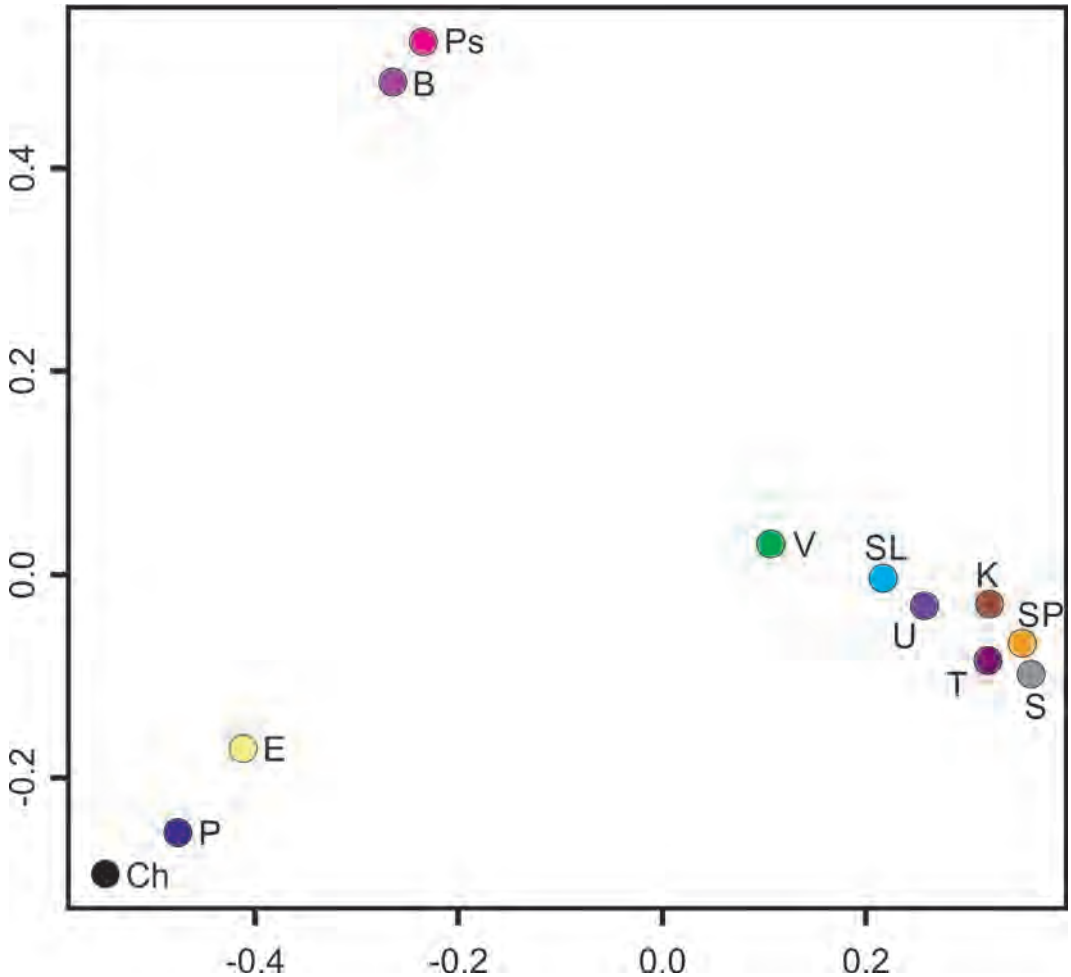


Рис. 5.3. Расположение флор ледниковых озёр Окского заповедника в пространстве двух шкал (на основе коэффициента Аррениуса)

ем был отмечен во всех водоёмах этой группы. Довольно обычны были такие виды, как *Thelypteris palustris*, *Calla palustris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Salix cinerea*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Typha latifolia*. В ледниковых водоёмах, расположенных в пойме Оки, появляются также виды, характерные для окской поймы – *Typha angustifolia*, *Persicaria amphibia*, *Glyceria maxima*, *Alisma plantago-aquatica*, а *Stratiotes aloides* становится обычным, высокообильным видом.

Только в ледниковых озёрах были отмечены *Potamogeton praelongus*, *Utricularia minor*, *Carex acutiformis*, *Zizania latifolia*.

По аспектирующим видам макрофитов озёра можно разделить на кубышковые, кубышково-урутевые, кубышково-тростниковые и рдестовые. Наибольшую роль в зарастании ледниковых внепойменных озёр играет кубышка

(в среднем 3.1% от площади водоёма), в ледниковых водоёмах высокой поймы Оки – телорез (24%).

5.2. РЕКИ

Общая флора рек Оки и Пры представлена 125 видами (82% от всей флоры водоёмов и водотоков заповедника), 40 из которых составляют «водное ядро флоры». Высокое флористическое разнообразие этих водотоков достигается в основном за счёт миграции по руслу диаспор водных растений, в том числе и «не речных» видов. Такие виды не образуют зарослей, часто представлены единичными угнетёнными особями (*Nuphar lutea*, *Phragmites australis*, *Rumex hydrolapathum*, *Stratiotes aloides*, *Trapa natans*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*).

Ядро речной флоры составляют 43 вида, из которых наибольшее обилие в обеих реках имели *Alopecurus aequalis*, *Agrostis stolonifera*, *Bolboschoenus maritimus*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Ceratophyllum demersum*, *Glyceria maxima*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Potamogeton gramineus*, *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Salix acutifolia*, *S. triandra*.

Флоры рек Ока и Пра имеют высокий коэффициент сходства – 0.7, но Пра флористически беднее Оки, поскольку быстрое течение, тёмная вода и подвижный грунт создают неблагоприятные условия для произрастания погруженных растений. Так, в Оке произрастают 8 видов и гибридов рдестов (*Potamogeton biformis*, *P. crispus*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. × biformoides*), а в Пры только 2 (*P. gramineus*, *P. natans*). Наиболее обычными видами на отмелях р. Пра были *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Potamogeton gramineus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Salix triandra*, *Sparganium emersum*, *Sparganium erectum*. Встречи в русле Пры гидрофитов носили преимущественно случайный характер, за исключением *Potamogeton gramineus*. Этот единственный вид рдестов широко распространился по руслу Пры, занимает здесь экологическую нишу, близкую к *Sagittaria sagittifolia*, и эти виды часто встречаются вместе на обсыхающих мелководьях, образуя наземные формы.

Во флоре р. Ока к вышеперечисленным высокообильным видам прибавляются гелофиты *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, гигрогелофиты *Phalaroides arundinacea*, *Salix acutifolia*, *Alopecurus aequalis* и гидрофиты *Ceratophyllum demersum*, *Najas major*, *Potamogeton biformis*, *P. crispus*, *P. pectinatus*.

Во флоре р. Ока отмечено 4 гибрида: *Potamogeton × biformoides*, *Salix × mollissima*, *S. × schumanniana*, *S. acutifolia × alba*, *S. triandra × myrsinifolia*.

Общей чертой экологической структуры флор рассматриваемых рек можно назвать преобладание гидрофитов над прочими экотипами (45 и 38% для Пры и Оки, соответственно), так как обширные отмели регулярно обсыхают к середине лета и заселяются береговыми растениями. Однако во флоре р. Пра отмечено в два раза меньше гидрофитов, чем во флоре Оки.

Обе реки можно отнести к очень слабо заросшим водотокам.

5.3. ПОЙМЕННЫЕ ВОДОЁМЫ

Для того, чтобы выявить особенности, свойственные флоре водоёмов поймы той или иной реки мы разделили водоёмы на три группы: водоёмы поймы Пры (ПП), поймы Оки (ПО), приустьевой поймы Пры в пойме Оки (ПОП). Наибольшим флористическим богатством выделяется последняя группа, благодаря разнообразию входящих в неё водоёмов. Флора водоёмов совмещённой поймы составляет 90% от общей флоры пойменных водоёмов и имеет наибольший процент уникальных видов (характерных только для этого типа водоёмов) – 14.6 (11 видов). Часть уникальных видов связана с древними старицами Пры, расположенными среди ольшаников совмещённой поймы – *Cardamine amara*, *Hottonia palustris*, *Potamogeton* × *babingtonii*, *Ranunculus polyphyllus*. Другие виды приурочены к водоёмам луговой части древней долины Пры: *Callitriche cophocarpa*, *C. palustris*, *Potamogeton acutifolius*, *P. berchtoldii*, *Lemna gibba*. Только в оз. Большие Сады были обнаружены *Potamogeton sarmaticus* и гибрид *P.* × *angustifolius*.

Флора водоёмов поймы Оки составляет 79% от общего списка флоры пойменных водоёмов, 4.5% видов флоры встречается только в водоёмах этого типа. Это виды и гибриды, приуроченные к реке Оке – *Najas major*, *Potamogeton* × *biformoides*, сохранившиеся в молодых старицах и затонах. Также, только в окских старицах отмечался *Carex acutiformis*.

Флора водоёмов поймы Пры составила всего 66% от общего списка флоры пойменных водоёмов. Единственным видом макрофитов, произраставшим только в водоёмах поймы Пры, оказался *Potamogeton alpinus*.

Наибольшее сходство наблюдалось между флорами водоёмов совмещённой поймы и поймы Оки ($J=0.76$), чуть меньшим было сходство водных флор окской и провской пойм ($J=0.72$) и наименьшее значение коэффициента сходства было получено при сравнении флор водоёмов поймы Пры и совмещённой поймы ($J=0.66$).

Рассмотрим флористические особенности пойменных водоёмов различных генетических типов. Наибольшим видовым богатством отличалась флора старых стариц р. Пра – 89 видов, из которых 55 являются водными (из них 24 гидрофита) (табл. 5.2 и 5.3).

Старицы этого типа располагаются как в пойме Пры, так и в совмещённой пойме, что обеспечивает разнообразие условий, и, соответственно, флористическое разнообразие. То же число гидрофитов наблюдалось и в ПВПО, с которыми у СЗ наблюдается значительное видовое сходство. Тот факт, что СПЗ в видовом отношении богаче СОЗ, находящихся на соответствующей стадии развития, может объясняться тем, что зарастающие окские водоёмы имеют обширные многоярусные заросли телореза *Stratiotes aloides*, порой занимающим до 90% площади водной зоны (в пойме Пры – до 5%), что препятствует развитию погруженных гидрофитов (Sugier et al., 2010). К тому же на территории заповедника число стариц Пры значительно больше, чем стариц Оки.

Таблица 5.2.

**Экологический состав флоры естественных водоёмов и водотоков
поймы р. Ока в границах Окского заповедника**

Э	Типы водоёмов										
	Р	З	ЗС	С1	С2	С3	С4	ПНПО	ОРД	ПВПО	Л
I	18	13	20	8	19	19	18	12	16	24	12
II	14	11	15	11	11	13	14	12	10	14	9
III	4	4	11	4	6	7	8	5	3	9	7
I - III	36	27	46	23	36	39	40	29	29	47	28
IV - V	31	7	32	6	6	11	15	8	7	29	9
Сумма	67	35	78	29	42	50	55	37	36	76	37
I_{hg} (I - III)	0.00	-0.04	-0.17	-0.30	0.03	-0.05	-0.10	-0.17	0.10	-0.06	-0.17
I_{hg} (I - V)	0.07	0.54	0.25	0.59	0.79	0.63	0.48	0.57	0.61	0.34	0.61

Примечание: Экотипы растений: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гидрофиты, V – гигромезофиты и мезофиты; Типы водоёмов и водотоков: Р – р. Ока, З – затоны, ЗС – затоны- старицы, С1 – старицы молодые, С2 – старицы средневозрастные, С3 – старицы старые, С4 – старицы древние, ПНПО – озёра в понижениях низкой части поймы, ОРД – озёра на ручьях добегаания, ПВПО – озёра в понижениях высокой поймы, Л – ледниковые озёра на высокой пойме Оки. I_{hg} (I-V) – индекс гидрофильности для всей флоры по (I-III), I_{hg} (I-III) – индекс гидрофитности для водной составляющей (по I).

Таблица 5.3.

**Экологический состав флоры естественных водоёмов и водотоков
поймы р. Пра в границах Окского заповедника**

Э	Типы водоёмов									
	Р	З	ЗС	С1	С2	С3	С4	С4-О	Л	
I	9	11	6	13	18	24	15	20	4	
II	14	10		14	14	17	13	14	2	
III	8	5	4	5	11	14	7	9	6	
I - III	31	26	10	32	43	55	35	43	12	
IV - V	27	11	3	15	27	34	5	16	14	
Сумма	58	37	13	47	70	89	40	59	26	
I_{hg} (I - III)	-0.42	-0.24	0.20	-0.19	-0.18	-0.17	-0.14	-0.09	-0.43	
I_{hg} (I - V)	0.07	0.57	0.54	0.39	0.28	0.32	0.79	0.49	0.08	

Примечание: Экотипы растений: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гидрофиты, V – гигромезофиты и мезофиты; Типы водоёмов и водотоков: Р – р. Пра, З – затоны, ЗС – затоны- старицы, С1 – старицы молодые, С2 – старицы средневозрастные, С3 – старицы старые, С4 – старицы древние, С4-О – старицы древние, в современной пойме Оки, Л – ледниковые озёра на высокой пойме Пры. I_{hg} (I-V) – индекс гидрофильности для всей флоры по (I-III), I_{hg} (I-III) – индекс гидрофитности для водной составляющей (по I).

В «старичном» генетическом ряду наблюдаются следующие закономерности динамики видового состава. На стадии С1 в поймах обеих рек число видов снижается по сравнению с таковым на стадии русла (рис. 5.4). Далее

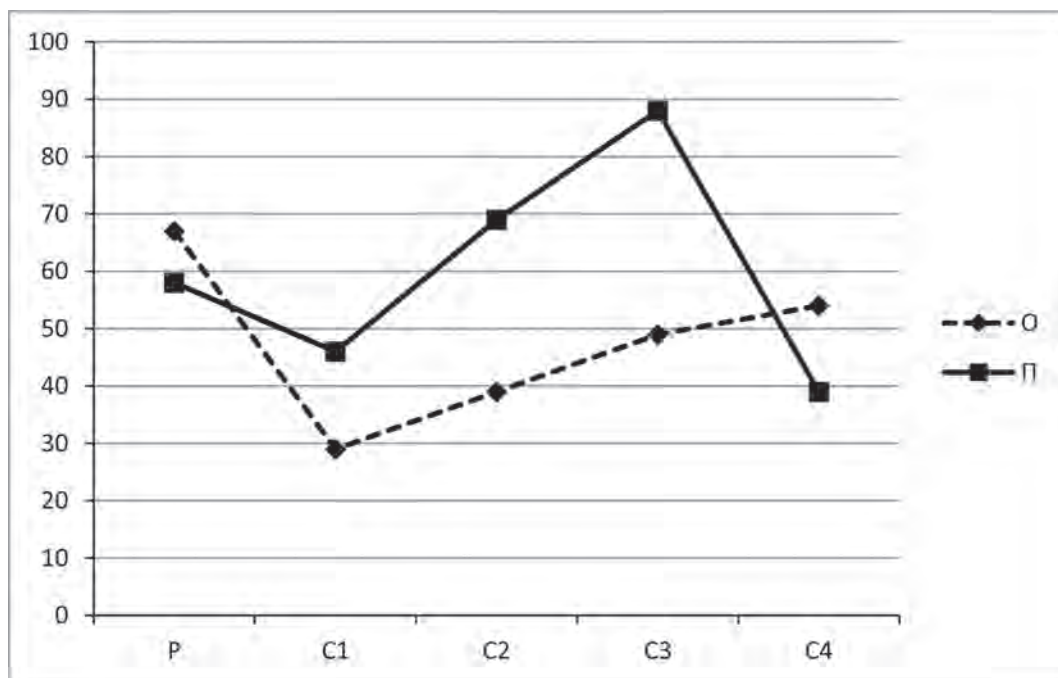


Рис. 5.4. Изменение флористического разнообразия водоёмов в «старичном» генетическом ряду

число видов начинает расти, но на стадии С4 в пойме Пры число видов резко падает, а в пойме Оки – повышается.

Это объясняется тем, что древние старицы Пры теряют водное зеркало и деградируют гораздо быстрее, чем представленные в заповеднике старицы Оки, которые, благодаря своему положению относительно транзитных потоков в половодье, сохраняют значительную глубину и невысокую степень зарастания. Древние старицы Пры, промываемые в половодье окскими водами (С4-О), включают в себя на 10 видов макрофитов больше, чем такие же старицы, расположенные вдалеке от русла Оки. Примечательно, что флора С4, несмотря на общее обеднение видового состава, сохраняет экологическую структуру, близкую к таковой у стариц, находящихся на предыдущих стадиях развития.

Индекс гидрофитности в пойме Пры планомерно увеличивается от русла к С4, а в пойме Оки, в целом, уменьшается, лишь немного поднимаясь на стадии С2. Если в пойме Пры по мере развития старичных водоёмов, условия произрастания гидрофитов становятся всё лучше, достигая оптимума к С3, то в пойме Оки мы наблюдаем слабовыраженный обратный процесс.

В генетическом ряду «река-затон-старица» (рис. 5.5) наблюдается некоторое снижение видового разнообразия на переходе от русла к затону.

На стадии ЗС число видов резко растёт в пойме Оки и резко падает

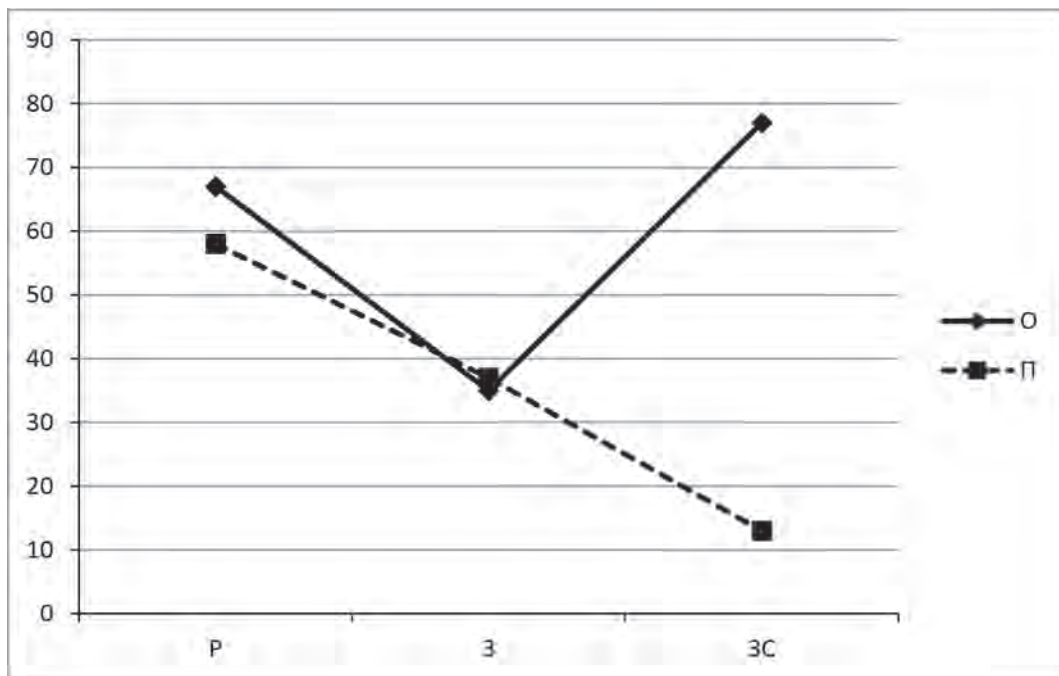


Рис. 5.5. Изменение флористического разнообразия водоемов в генетическом ряду «река-затон-старица»

в пойме Пры. Это явление связано с разными темпами развития водоёмов в поймах средней и малой реки. Затоны-старицы в пойме Оки представляют собой полноценные водоёмы, 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 водоёмов в пойме 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 преобладали неукореняющиеся гидрофиты, гелофиты полностью отсутствовали.

Флористическое сходство отдельных стариц Пры в среднем весьма невысоко и колеблется от 0.02 до 0.7. В пространстве двух шкал, полученных методом многомерного шкалирования на основе коэффициента различия Аррениуса (рис. 5.6), флоры водоёмов, относящихся к совмещённой пойме и пойме 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 несущественным. Вероятно, влияние Оки начинает сказываться лишь при выходе стариц из современной поймы Пры.

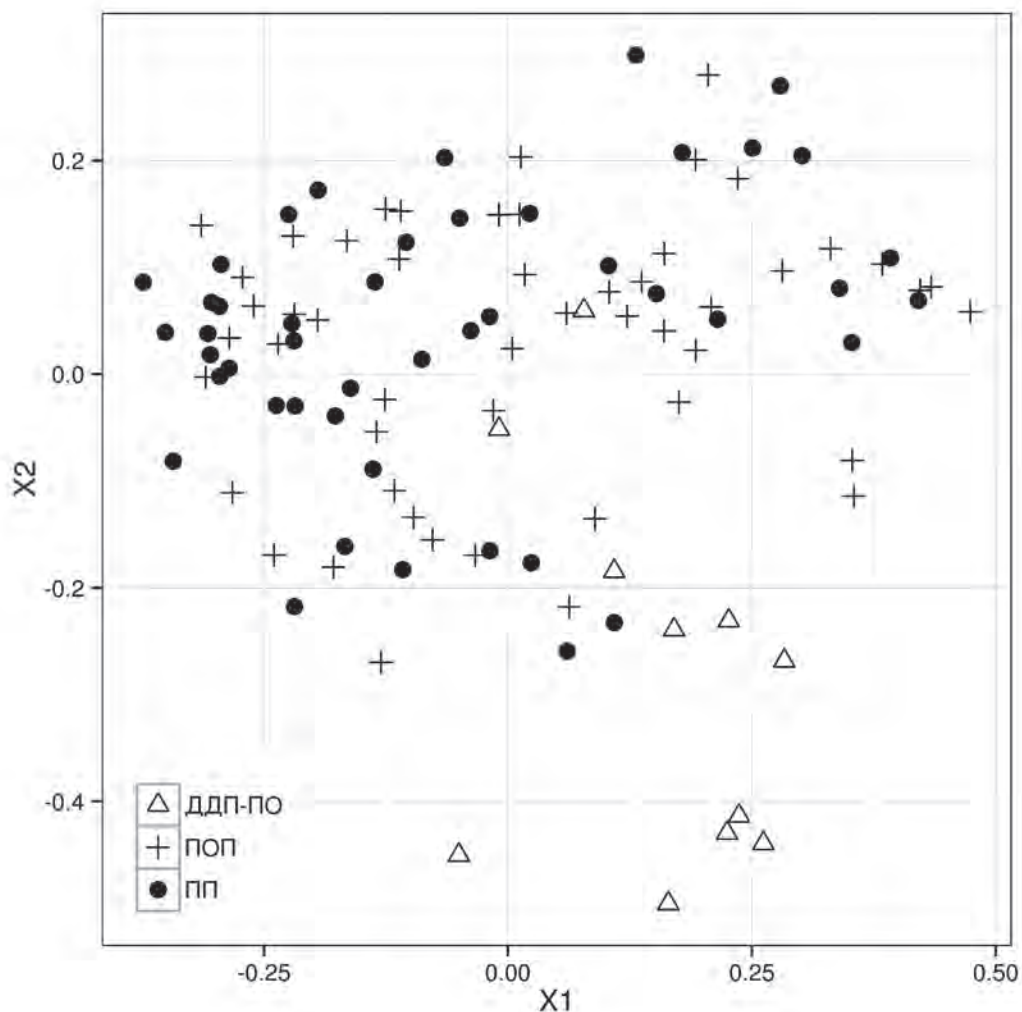


Рис. 5.6. Отображение стариц Пры различных ландшафтных групп в пространстве двух шкал, полученных на основе коэффициента Арениуса

5.3.1. Соотношение относительного фитоценотического и геологического возраста стариц на примере стариц р. Пра

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 водоёма. В пространстве двух шкал (рис. 5.7), точки, соответствующие взвешенным флорам пойменных водоёмов, расположились таким образом, что по шкале X1 наблюдается увеличение зарастания, а

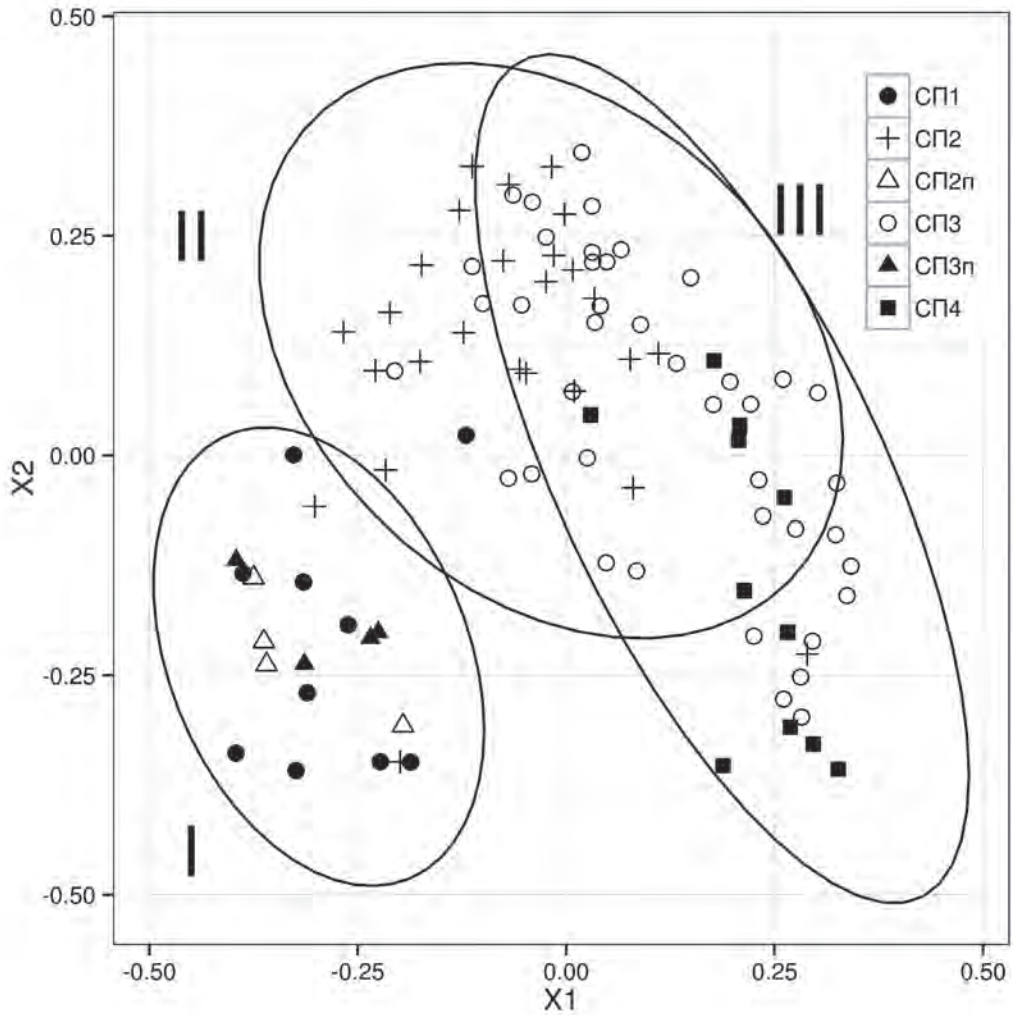


Рис. 5.7. Отображение стариц Пры различных генетических групп в пространстве двух шкал, полученных на основе коэффициента Аррениуса (эллипсами показаны группы стариц (уровень точности 0,75), объединившихся по признаку фитоценотической молодости (I), зрелости (II) и старости (III))

по шкале X2 – повышение степени заболачивания по осоково-сабельниковому типу.

В левом нижнем углу графика расположились водоёмы, находящиеся на эволюционной стадии фитоценотической молодости (I), в средней части – зрелости (II), в правой части – фитоценотической старости водоёмов (III). Как мы видим на рис. 5.7, возрастные категории стариц, выделенные по геоморфологическому принципу, не всегда совпадают со стадиями эволюции растительности. Вместе с геологически молодыми старицами (СП1) в группе фитоценотической молодости (I) оказались также средне-

возрастные и старые промывные водоёмы (СП2п, СП3п) и оз. Шайше. Все эти водоёмы отличает низкая степень зарастания и относительная флористическая бедность. Флористический состав и зарастание молодых водоёмов (отделившихся от реки не более 70 лет назад), оказались близки к таковым в старых водоёмах, подвергающихся регулярному «омолаживающему» влиянию потоков в половодье, или имеющих небольшую проточность. На графике оз. Шайше (СП2) расположилось в ряду самых молодых водоёмов, образовавшихся 20-50 лет назад (озёра Белые Бродки, Гараськин Крест, Новая старица). Тем не менее, мы не можем отнести оз. Шайше к группе молодых водоёмов по причине того, что аллювиальные наносы в месте отделения излучины от русла покрыты взрослым дубовым лесом, а концы старицы, обращённые к руслу, значительно заилились. В таком же положении, судя по аэрофотоснимку 1939 г., старица находилась и более 70 лет назад. Во флоре этого водоёма есть такие виды, как телорез и рдест блестящий, что нехарактерно для водоёмов группы СП1, но все виды имеют очень небольшое обилие, что и объясняет его положение на рассматриваемом графике.

Такие водоёмы, как Быстрый Ключ, Белое, Закотецкая заводь, Глушица Западная, Рогастое на первый взгляд могут произвести впечатление недавно отделившихся излучин. Их растительность представляет собой полосу осоки с сабельником, идущую вдоль берегов и небольшие моновидовые заросли кубышки, рдеста плавающего или водного ореха, без отчётливо выраженной поясности. Однако анализ современных космических снимков и материалов 1930-х гг., позволяет сделать выводы о том, что вышеназванные водоёмы отделились от русла очень давно и с тех пор претерпели значительные изменения.

«Омолаживающие» факторы могут работать с одинаковой интенсивностью в течение многих лет, и тогда растительность водоёма не будет значительно меняться, или же могут усилиться в связи с изменением путей транзитных потоков в половодье, что приведёт к разрушению растительности. Насколько мы можем судить по данным М.В. Бородиной (1938), 70 лет назад состояние растительности слабозаросших водоёмов Быстрый Ключ и Рогастое мало отличалось от нынешнего, но озёра Глушица Западная, Белое и Закотецкая заводь имели заросли манника – вида, который в настоящее время встречается в старицах Пры только начиная с С3. Старицы группы СП1 и более старые, но «омоложенные» водоёмы, относятся к очень слабо и слабо заросшим водоёмам (табл. 5.4).

Наибольшую роль в зарастании играют осока острая (в среднем 2.5% от площади водоёма), кубышка (1.3%) и сабельник (1%).

Видовое богатство «водного ядра» наиболее молодых стариц (СП1) колеблется от 7 до 20 видов. Поскольку для большинства молодых стариц нам известно время отделения излучины от русла, мы можем проследить зависимость видового богатства от возраста водоёма (рис. 5.8).

Таблица 5.4.

Распределение водоёмов Окского заповедника по классам зарастания

Классы зарастания	Типы водоёмов																	
	К	Л	ЛО	ОРД	ПНО	ППО	СО1	СО2	СО3	СО4	СП1	СП2	СП3	СП4	СП4О	ВО	ЗО	ЗСО
1		3																
2		1									5	2						
3											3	3	2					
4		2					1	1	1	1	1	7	5	1				1
5		1					1		1		1	6	12	4	1	2		8
6	1		1	1	3			3	1			10	13	4	5	2	3	9
7			2	2	1	2			3			2	11	1	5	2	1	10
8			1		2	4		1					2	1		5		
Всего:	1	7	4	3	6	6	2	5	6	1	10	30	45	11	11	11	4	28

Классы зарастания: 1 – не заросшие (площадь зарослей менее 1% от площади акватории), 2 – очень слабо заросшие (1-5%), 3 – слабо заросшие (6-9%), 4 – умеренно заросшие (11-25%), значительно заросшие (26-40%), сильно заросшие (41-65%), очень сильно заросшие (66-95%), сплошь заросшие (96-100%) (Папченков, 2001).

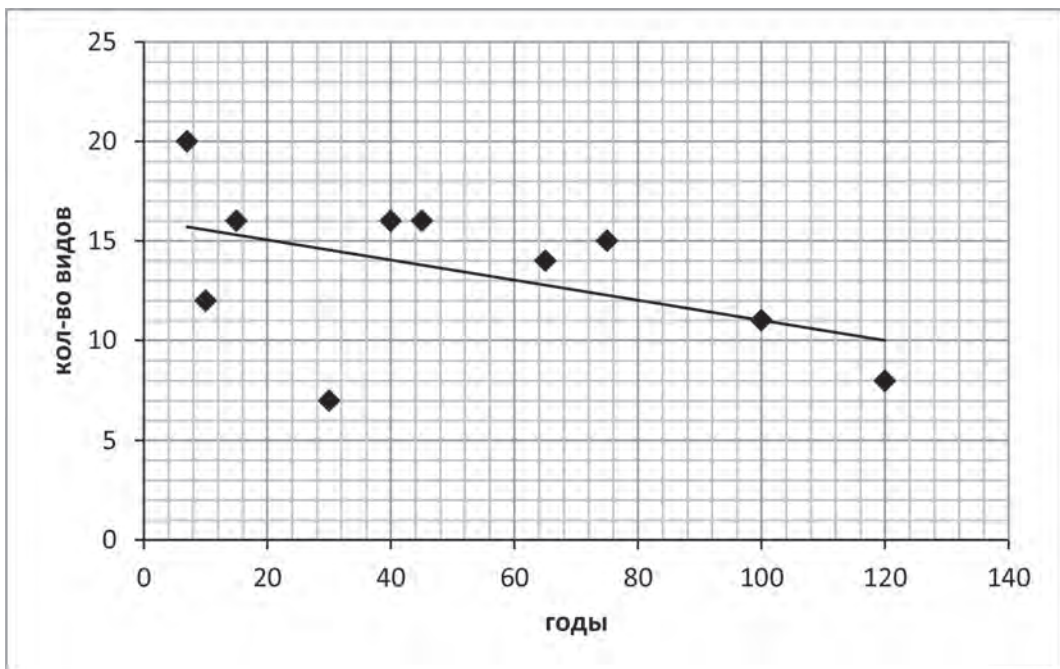


Рис. 5.8. Зависимость числа видов «водного ядра» от возраста молодых стариц р. Пра

На графике отчётливо прослеживается тенденция к снижению количества видов водного ядра от недавно отделившихся от русла стариц к старицам, существующим более 100 лет. Однако следует отметить, что флористический состав молодых стариц сильно зависит от изначального состава флоры каждой конкретной речной излучины, а также от положения старицы относительно других водоёмов. Так, например, оз. Белые Бродки, отличающееся наибольшим флористическим разнообразием, непосредственно соединяется с древней старицей, заросшей манником, а также с мелиоративной канавой, откуда и поступают диаспоры водных растений, обогащающие флору изучаемого водоёма.

В средней части графика (группа II, рис. 5.7) сконцентрировались старицы, находящиеся на стадии фитоценотической зрелости. Наибольшая их часть относится к СП2 и СП3, среди которых оказалась и одна из стариц группы СП1 – оз. Кораблиха. Очевидно, её отделение от русла произошло около 70 лет назад (в 1939 г., судя по аэрофотоснимку, старица находилась на стадии размытия перешейка), однако по растительности она оказалась более «зрелой», чем старицы СП1 более старшего возраста (оз. Кривое в квартале 189, Чеснокова-1). Заращение водоёма происходит неравномерно. В восточной, более глубокой части старицы доминирует чилим, а западная часть заросла осокой и гелофитами и обсыхает к осени. Степень заращения достигает 30%. Вероятно, это связано с положением старицы относительно действующего русла, при котором её западная часть во время половодья интенсивно заносится осадками, что способствует поднятию дна и заращению гелофитами.

Флористическое богатство водного ядра средневозрастных (СП2) водоёмов колеблется от 9 до 32-х видов. Наименьшее число видов наблюдается в промывных старицах, наибольшее – в длинных извилистых водоёмах, непосредственно соединяющихся с более древними участками староречий и имеющих большее разнообразие условий (оз. Скопинка). На этой стадии развития во флоре водоёмов появляются такие виды, как *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *Stratiotes aloides*. Максимальное число видов водной флоры в водоёмах из группы СП3 достигает 39, но есть и маловидовые водоёмы (10-12 видов макрофитов). Судя по тому, что точки СП2 и СП3 в центральной части графика оказались значительно перемешаны, условия произрастания макрофитов в водоёмах этих возрастных групп не имеют принципиальных различий. Общим для этих стариц является высокое обилие таких видов, как осока острая, сабельник и кубышка (чем выше на графике расположены точки, тем более выражена в водоёмах эта особенность). На стадии СП3 на некоторых водоёмах появляются заросли *Phragmites australis* и *Glyceria maxima*, заметно повышается разнообразие гидрофитов, в частности рдестов. В зависимости от положения относительно транзитных потоков в половодье степень заращения средневозрастных стариц может колебаться от очень слабой до очень сильной (табл. 5.4). Наибольшую роль в заращении играют кубышка (6.7%), сабельник (6.3%), осока острая (5.2%), горец земноводный (2.4%).

Среди водоёмов, находящихся на стадии фитоценотической старо-

сти (группа III, рис. 5.7, правая часть графика) преобладают старицы СПЗ и СП4. Примечательно, что правый верхний правый 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, сконцентрировавшиеся в правой части графика, по аспектирующим видам можно отнести к манниково-рдестовым, манниково-сальвиниевым или стрелолистным озёрам. Часто такие водоёмы 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 водоёмах группы СП4 произрастает до 12-28 видов макрофитов, среди которых есть виды, в пойме Пры встречающиеся только в древних старицах: *Hottonia palustris*, *Potamogeton trichoides*, *Ranunculus polyphyllus*. Наибольшая часть таких водоёмов имеет значительное или сильное зарастание (табл. 5.4). Значительную роль в зарастании СПЗ 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 гелофиты 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. Пра может идти по осоково-сабельниковому или по манниковому типу. В первом случае старица постепенно зарастает нимфейными, осокой и сабельником, и, в конце концов, в результате торфонакопления на месте старицы образуется осоковая низина, а затем – ивняк. Во втором случае, на начальных этапах растительность водоёма развивается так же, как и в первом, но на стадии СПЗ, когда дно старицы уже значительно поднимается, во флоре появляется манник большой и постепенно начинает доминировать. Наиболее древние из манниковых стариц по краям зарастают чёрной ольхой, и со временем поглощаются ольховым болотом. Вероятно, манниковый тип зарастания характерен для водоёмов с более высокой трофностью.

Проанализировав флористический состав стариц молодых по геологическому возрасту и разновозрастных, но имеющих «омоложенную» растительность, мы можем выделить некоторые «диагностические» виды, наличие которых указывает на геологический возраст водоёма, независимо от стадии эволюции растительности. Такими видами являются, в первую очередь, тростник и манник, диагностирующие стадии С3-С4, даже имея очень небольшое обилие. Только начиная с С2, в водоёмах могут появляться *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus* и *Stratiotes aloides*.

5.3.2. Особенности зарастания водоёмов поймы Оки

Далее перейдём к анализу зарастания водоёмов поймы Оки, различающихся по генезису и возрасту. По аспектирующим видам все водоёмы поймы

Оки можно разделить на телорезовые и не телорезовые озёра (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 озёр высокой поймы (средняя степень зарастание телорезом – 24%), СОЗ (19.4%) и СП4О (10.3%). Другая часть водоёмов не имеет значительных иловых отложений, поскольку либо хорошо промывается полыми водами, либо подвергается регулярному обсыханию. Сюда относится большая часть восстановленных водоёмов. В группах ЗСО, ПНПО и ПВПО имеются как заиленные, так и не заиленные водоёмы. Рясковый аспект представлен в основном в восстановленных водоёмах и в многоводные годы в некоторых ПВПО. Высокая степень зарастания акватории чилимом характерна для начальных стадий развития пойменных водоёмов – затонов и молодых стариц. По мере удаления водоёма от русла, чилимовый тип зарастания сменяется телорезовым. Кубышковыми озёрами являются некоторые средневозрастные ЗСО (озёра Бочаг и Сумы). Также следует отметить наличие в пойме Оки хвощевых, камышовых и манниковых водоёмов. Тростник, как и в пойме Пры, на водоёмах встречается не часто, и образует заросли в наиболее древних образованиях – заливаемых понижениях и ледниковых озёрах высокой поймы и по берегам древней притеррасной старицы (оз. Лакаш).

Средняя степень зарастания водоёмов поймы Оки в целом, выше, чем поймы Пры, и составляет 60% (в пойме Пры – 37.5%). Наибольшее участие в зарастании водоёмов принимают телорез (7.9%), манник (5.5%), ряска малая (3.4%), кубышка (2.8%), стрелолист и роголистник (2.7 и 2.6%). В старицах Пры – кубышка (4.2%), осока острая (3.7%), рдест плавающий (3%), сабельник (3%) и манник (2.4%).

Для стариц Пры характерно два варианта развития растительности – по осоково-сабельниковому и манниковому типу. На меандровых старицах Оки, представленных в Окском заповеднике, наблюдается последовательная смена чилимового зарастания телорезово-хвощевым, с последующим переходом в осоковую низину. Манниковое зарастание было отмечено преимущественно для небольших водоёмов ЗСО, ОРД и водоёмов высокой поймы.

6. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ

6.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ РАЗНЫХ ТИПОВ

6.1.1. Ледниковые озёра

С 2004 по 2010 гг. флористический состав исследованных ледниковых озёр был практически постоянным. В 2005 г. в оз. Святое Лубяницкое были обнаружены единичные розетки телореза (погруженная форма), возможно, этот вид был пропущен в предыдущем году. В оз. Бельском в 2010 г. было отмечено два новых вида – *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*. Оба были представлены единичными ювенильными побегами.

Со времени первого обследования (1937-1938 гг.) во флоре ледниковых озёр произошли некоторые изменения. В последние годы не были обнаружены такие виды, как *Sparganium angustifolium* и *Scolochloa festucacea*. Первый вид, по-видимому, полностью исчез из водоёмов Окского заповедника. *Scirpus lacustris*, ранее широко распространённый в ледниковых озёрах, в настоящее время остался лишь в оз. Святое Лубяницкое. Уменьшились встречаемость и обилие таких видов, как *Nymphaea candida*, *Leersia oryzoides*, *Potamogeton natans*, *P. praelongus*, *Equisetum fluviatile*. Новыми для флоры водораздельных озёр стали *Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium emersum*.

Для характеристики динамики флор водоёмов 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). Коэффициент стабильности флор ледниковых озёр составил от 0.5 до 0.73 (табл. 6.1).

Наименьшей стабильностью флоры (КС=0.5) отличалось оз. Татарское. Из состава флоры этого водоёма в настоящее время выпало три вида гелофитов *Scolochloa festucacea*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, образующих заросли на мелководье. Но появилось пять новых видов, среди которых три относятся к погруженным гидрофитам (*Elodea canadensis*, *Potamogeton compressus*, *P. perfoliatus*) и входят в состав сообществ кубышки, или же образуют небольшие по площади чистые заросли. Два новых вида, относящихся к гелофитам (*Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium emersum*), обладают высоким обилием на обширных мелководьях озера. Значение коэффициента появления было наибольшим для оз. Татарское (0.31), отличающегося обширными песчаными мелководьями, благоприятными для поселения растений. Меньше всего видов за период наблюдений появилось во флоре сильно заиленного

оз. Кальное (КП=0.04). Динамика флоры этого водоёма имеет отрицательную тенденцию (КТ= -0.19), тоже относится и к флоре оз. Уханское (КТ= -0.05). Коэффициент тенденции для флоры оз. Письмерки был равен нулю. Наибольшего значения этот коэффициент достиг для флор озёр Святого Лубяницкого и Татарского (КТ= 0,16 и 0,13 соответственно).

Таблица 6.1.

Значения коэффициентов, характеризующих динамику флористического состава и зарастания водоёмов

Озёра	Коэффициенты							
	КП	КИ	КС	КТ	КДк		КДд	
Старицы Пры					max	min	1967 (1968)	1935 (1938)
Белое	0.13	0.65	0.35	-0.52	0.32	0.32	нет дан- ных	0.71
Большое Попово	0.31	0.08	0.62	0.23	0.00	0.00	нет дан- ных	0.35
Глушица	0.21	0.24	0.66	-0.03	0.36	0.28	0.65	0.89
Кривое	0.22	0.22	0.56	0.00	0.55	0.16	нет дан- ных	0.58
Олений Надел	0.00	0.26	0.74	-0.26	0.00	0.00	нет дан- ных	0.70
Рогастое	0.17	0.17	0.60	0.00	0.00	0.00	нет дан- ных	0.55
Рожок	0.19	0.19	0.62	0.00	нет дан- ных	нет дан- ных	нет дан- ных	нет дан- ных
Санкина Лука	0.29	0.06	0.68	0.24	0.47	0.12	0.79	0.85
Смолянка	0.25	0.08	0.50	0.17	0.00	0.00	нет дан- ных	0.63
Сундрица	0.06	0.25	0.69	-0.19	0.40	0.07	нет дан- ных	0.82
Харламово	0.27	0.21	0.55	0.06	0.46	0.25	нет дан- ных	0.90
Старицы Оки								
Алексеево	0.09	0.21	0.71	0.12	0.46	0.13	0.76	нет дан- ных
Большое Орехов- ское	0.04	0.15	0.81	-0.12	0.66	0.19	0.84	0.82
Ватажное	0.08	0.12	0.76	-0.04	нет дан- ных	нет дан- ных	0.63	нет дан- ных
Кривое (Утиное)*	0.31	0.10	0.62	0.21	0.40	0.02	0.67	0.86
Лакаш	0.45	0.00	0.53	0.45	0.00	0.00	нет дан- ных	0.60
Малое Ореховское	0.17	0.22	0.61	-0.04	0.55	0.36	0.82	нет дан- ных
Травное	0.18	0.18	0.64	0.00	0.25	0.16	0.71	нет дан- ных

Озёра	Коэффициенты							
	КП	КИ	КС	КТ	КДк		КДд	
Старицы Пры					max	min	1967 (1968)	1935 (1938)
ПВПО								
Большая Толпега	0.58	0.40	0.33	0.18	0.98	0.46	нет дан- ных	нет дан- ных
Большие Сады	0.57	0.34	0.17	0.23	нет дан- ных	нет дан- ных	нет дан- ных	нет дан- ных
Дубовое	0.50	0.43	0.17	0.07	0.95	0.54	нет дан- ных	нет дан- ных
Малые Сады	0.85	0.44	0.08	0.40	0.95	0.64	нет дан- ных	нет дан- ных
Ледниковые озёра								
Бельское	0.21	0.14	0.64	0.07	0.21	0.21	нет дан- ных	0.99
Вещерки	0.20	0.12	0.68	0.07	0.67	0.01	нет дан- ных	0.87
Кальное	0.04	0.23	0.73	-0.19	0.22	0.22	нет дан- ных	0.97
Писмерки	0.13	0.13	0.73	0.00	нет дан- ных	нет дан- ных	нет дан- ных	1.00
Святое Лубяниц- кое	0.23	0.06	0.71	0.16	0.00	0.00	нет дан- ных	0.63
Татарское	0.31	0.19	0.50	0.13	0.23	0.14	нет дан- ных	0.99
Уханское	0.13	0.18	0.70	-0.05	0.53	0.32	нет дан- ных	0.79

*оз. Кривое (Утиное) является древней старицей Пры, но поскольку оно давно вышло из-под влияния провской поймы и располагается в современной пойме Оки, мы анализируем его растительность наряду с окскими старицами.

Для того чтобы оценить изменения макрофитного состава озёр с учётом обилия каждого вида (процент проективного покрытия вида от площади водоёма), мы использовали модифицированный коэффициент различия Аррениуса (рис. 6.1). В пространстве двух шкал длина связующей линии между точками (соответствующая коэффициенту Аррениуса) наглядно демонстрирует масштаб изменений, произошедших в растительном покрове изучаемых водоёмов за определённые отрезки времени. Взаиморасположение точек указывает на направление происходящих изменений. Значения коэффициентов Аррениуса приведены в табл. 6.1. Для удобства коэффициент различия, описывающий изменения растительного покрова в последние годы, мы будем называть коэффициентом краткосрочной динамики (КДк) (максимальные и минимальные значения приведены в табл. 6.1), а коэффициент, показывающий различие между современным состоянием растительности и таковым при первом

описании (1930 и 1960 годы) будем называть коэффициентом долгосрочной динамики (КДд).

Несмотря на то, что изменения во флористическом составе изучаемых озёр за последние годы (2004-2010 гг.) были очень незначительны, значения КДд за счёт флуктуаций обилия некоторых видов колеблются от 0 до 0.67 для разных водоёмов. Наименьшей краткосрочной динамикой отличается оз. Святое Лубяницкое, наибольшей – оз. Вещерки. Как мы видим на графике (рис. 6.1), изменения растительности этого водоёма имели несколько циклический характер, и в 2010 г. озеро заметно «приблизилось» к своему состоянию на 1938 г., что можно отчасти объяснить тем, что лето 2010 г. было таким же засушливым, как и в 1938 г.

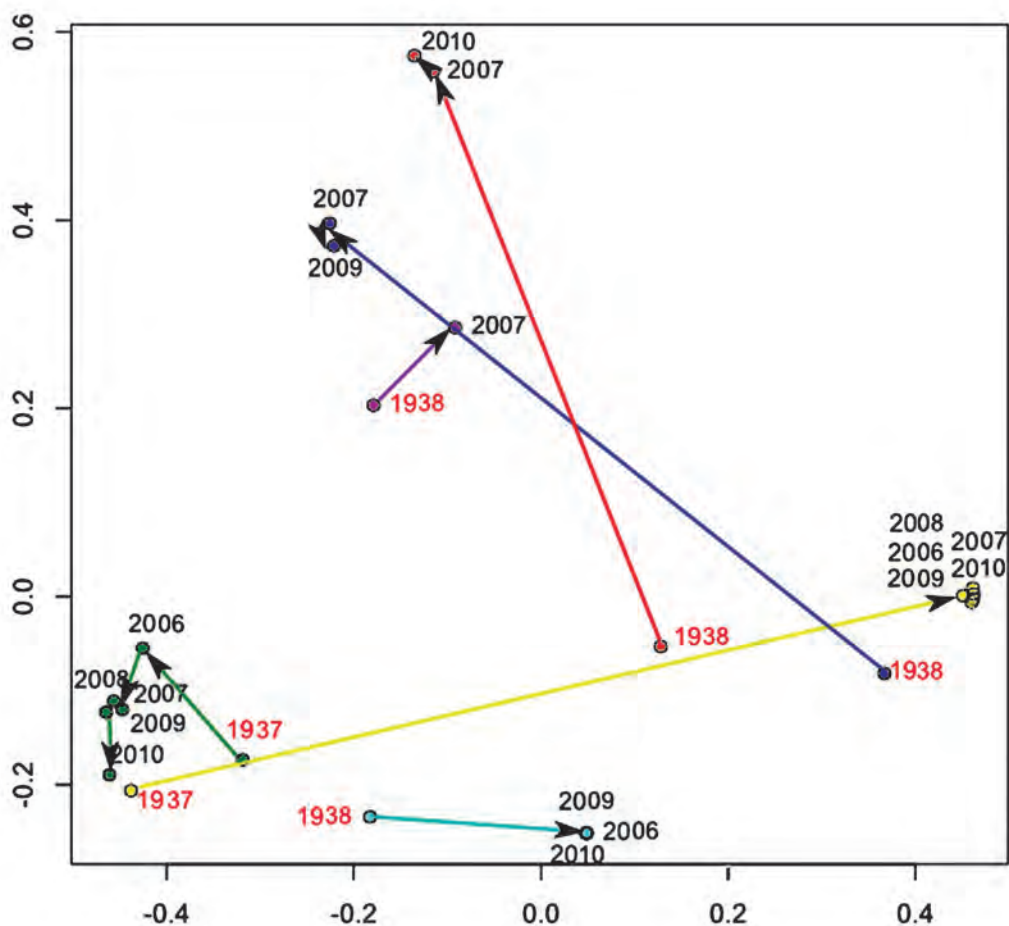


Рис. 6.1. Динамика зарастания некоторых ледниковых озёр в 1935–2010 гг. в пространстве двух шкал (по матрице коэффициентов различия Аррениуса). Красными стрелками показана динамика зарастания оз. Бельское, зелёными – оз. Уханское, синими – оз. Кальное, фиолетовыми – оз. Писмерки, жёлтыми – оз. Татарское, голубыми – оз. Святое Лубяницкое

Также довольно значительные изменения происходили с 2006 по 2010 гг. в растительности оз. Уханское (КДк в разные годы от 0.32 до 0.53). С 2006 по 2010 гг. растительность водоёма «прошла» путь ненамного меньший, чем с 1937 по 2006 г., что позволяет нам говорить о том, что произошедшие изменения являются разногодичными флуктуациями, а не указывают на необратимые сукцессионные изменения.

Иная картина наблюдается в озёрах Татарское и Святое Лубяницкое, где значение КДд заметно превышает КДк. Общим для этих водоёмов стало стойкое увеличение площадей, занятых водной зоной растительности за счёт сокращения зарослей прибрежно-водной зоны, произошедшее в период с 1938 по 2004 г. Также КДд заметно превышает КДк в озёрах Бельское и Кальное, в которых произошло сокращение площадей зарослей всех макрофитов, и степень зарастания снизилась до 0.2-0.4 %. Однако недостаточное число лет наблюдений не позволяет нам сделать какие-либо выводы, тем более что в 2010 г. в оз. Бельское вновь появились ювенильные растения кубышки и кувшинки – видов, полностью отсутствующих в водоёме в 2007 г., что даёт надежду на восстановление растительности этого озера.

Оз. Писмерское отличается от прочих водоёмов тем, что его условия сделались непригодны для существования водной растительности из-за полного заполнения озера жидким илом, что привело к исчезновению макрофитов. Подобные процессы идут и в озёрах Кальное и Бельское. Однако оз. Писмерское уже в 1938 г. заметно отличалась от прочих водоёмов бедностью растительности и малой степенью зарастания (1.5%). В целом, для внепойменных озёр можно выделить два основных направления долгосрочной динамики растительности: деградация растительности (озёра Писмерки, Бельское, Кальное, Уханское) и сокращение зарослей гелофитов одновременно с увеличением зарослей гидрофитов (озёра Татарское, Святое Лубяницкое, Вещерки). Возможно, для некоторых водоёмов деградация растительности является временным явлением (озёра Уханское, Бельское).

6.1.2. Пойменные водоёмы

Изменения флоры стариц как Пры, так и Оки с 2004 (2006) по 2010 гг. также были незначительны. В оз. Белое, практически лишённом водной растительности в 2007 г., к 2010 г. появились отдельные растения кубышки и кувшинки. В оз. Сундрица на обсохших отвалах бобровых нор в маловодный год отмечались единичные экземпляры *Psammophiliella muralis* и *Juncus bufonius*, а в оз. Харламово в 2010 г. были обнаружены небольшие заросли телореза и камыша озёрного.

Со времени первого изучения (1935-1939 гг.) в макрофитном составе водоёмов произошли более существенные изменения. Коэффициент стабильности флоры (табл. 6.1) для разных водоёмов колебался от 0.35 (оз. Белое) до 0.81 (оз. Большое Ореховское). В старицах Пры и Оки 62 вида можно на-

звать стабильными, поскольку они удерживались в водоёме на протяжении всего периода наблюдений. Во всех провских старицах стабильными видами были осока острая и сабельник. В более половины провских стариц были стабильными следующие виды: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton natans*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Salix cinerea*, *S. triandra*, *Salvinia natans*.

Видами, стабильно отмечающимися во все годы во всех окских старицах были осока острая и кубышка. В большинстве окских стариц в изучаемый период стабильными видами были: *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Lythrum salicaria*, *Nymphaea candida*, *Sagittaria sagittifolia*, *Salix triandra*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*.

В целом изменения флоры пойменных водоёмов были не значительны и заключались в перераспределении видов по водоёмам, изменении обилия и встречаемости. Полностью из состава флоры стариц выпал *Potamogeton praelongus*, ранее отмечавшийся в оз. Орешное.

В водоёмах, коэффициент тенденции флоры которых был больше нуля, изменения происходили больше за счёт вселившихся видов, чем за счёт исчезнувших. Наибольшим КТ отличались оз. Лакаш (0.45), Санкина Лука (0.24) и Кривое (Утиное) (0.21). Всего в 11 старицах Пры за период наблюдений появилось 39 ранее не отмечавшихся в этих водоёмах видов, в 6 старицах Оки – 34 вида. Чаще всего в водоёмах поймы Пры появившимися видами были *Alisma plantago-aquatica* и *Sagittaria sagittifolia*, в пойме Оки – *Persicaria amphibia*, *Sparganium emersum* и *Stratiotes aloides*.

В водоёмах с отрицательным КТ (озёра Белое, Олений Надел, Сундрица, Глушица, Большое и Малое Ореховские, Ватажное) число исчезнувших видов превышало число появившихся. Всего в старицах Пры с 1935 г. исчезло 43 вида, в старицах Оки – 19. Состав видов, исчезнувших из водоёмов поймы Пры, был индивидуален для каждого водоёма. В 4 из 11 стариц из флористического состава выпали *Sparganium emersum* и *Glyceria maxima*, в 3 – *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*. Примечательно исчезновение из некоторых водоёмов видов, в настоящее время характерных для старых и древних стариц, – *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Calla palustris* и *Stratiotes aloides*. Этот факт может указывать на изменения промывного режима стариц Пры, приводящие к разрушению растительности. В 4 из 6 старицах Оки исчезла *Elodea canadensis*.

Перейдем к рассмотрению динамики зарастания водоёмов поймы Пры (рис. 6.2). Наименьшая интенсивность краткосрочной динамики зарастания наблюдалась для озёр Рогастое, Большое Попово, Олений Надел и Смолянка (КДк=0). КДд также были сравнительно невелики (0.35-0.70). Очевидно, зарастание этих водоёмов происходит планомерно, без значительных скачков и резких смен доминантов. Озёра Харламово, Санкина Лука и Глушица имели достаточно высокие значения как КДк (0.32-0.47), так и КДд (0.82-0.89),

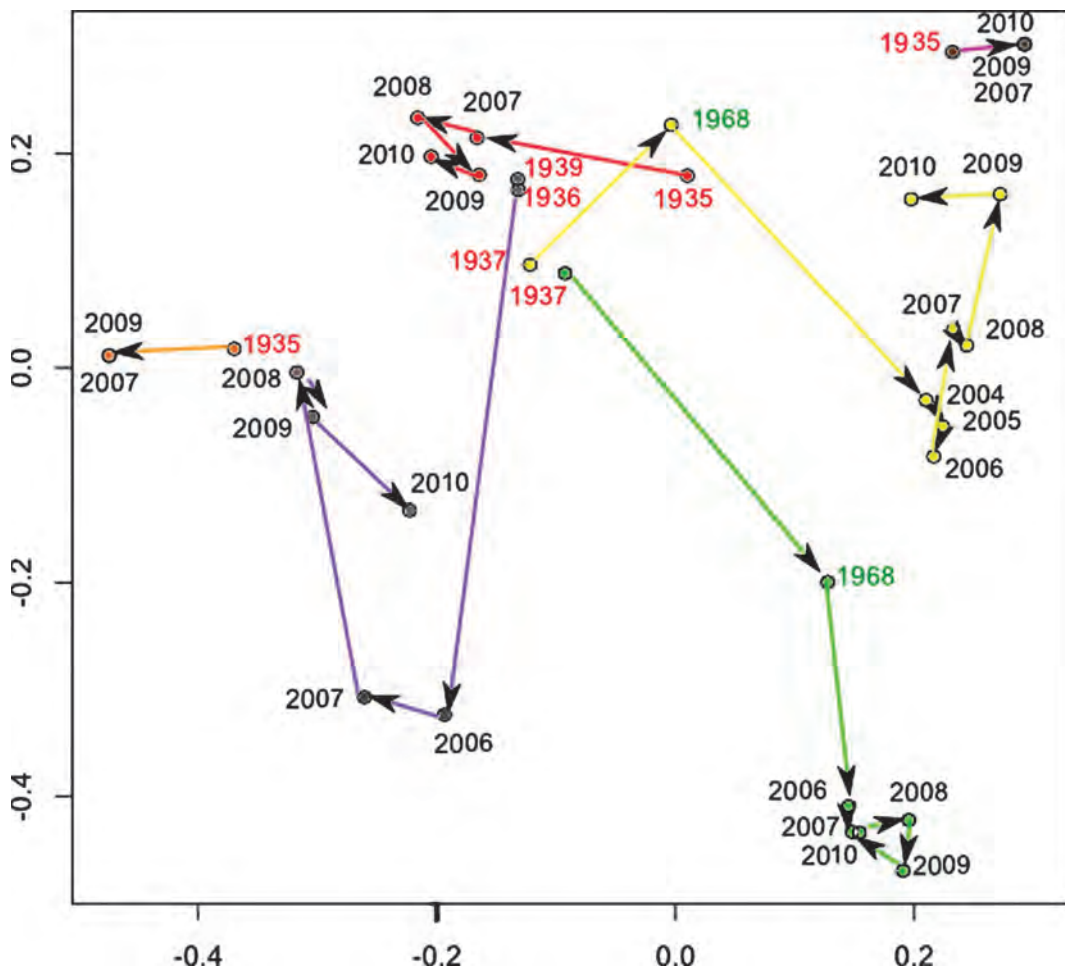


Рис. 6.2. Динамика зарастания водоёмов поймы При в 1935–2010 гг. в пространстве двух шкал (по матрице коэффициентов различия Аррениуса). Красными стрелками показана динамика зарастания оз. Харламово, фиолетовыми – оз. Рогастое, жёлтыми – оз. Санкина Лука, зелёными – оз. Глушица, синими – оз. Сундрица, оранжевыми – оз. Большое Попово

однако отношение КДд к КДк составляло не менее 0.4, что говорит том, что в растительности вышеназванных озёр, возможно, происходят направленные изменения, чего нельзя сказать о растительности оз. Кривое, КДд к КДк которой мало различались (0.58 и 0.55 соответственно).

В долгосрочной динамике зарастания стариц При можно выделить несколько основных направлений: увеличение осокового зарастание (Сундрица, Глушица, Кривое), увеличение сабельникового зарастание (Большое Попово, Олений Надел, Смолянка), деградация растительности (Белое) и смены доминантов водной зоны растительности (Харламово, Санкина Лука). Следует отметить, что основным фактором интенсивной краткосрочной динамики таких

водоёмов, как Кривое и Сундрица, является изменение площадей зарослей сабельника и осоки, в зависимости от обводнённости мелководий.

Из водоёмов поймы Оки наименьшим КДк отличалась растительность оз. Лакаш. Его зарастание в 2007 и 2009 гг. было практически идентичным и не сильно отличалось от такового в 1938 гг. (КДд = 0.6). Несмотря на то, что за 70 лет во флоре появилось немало новых видов, зарастание озера оставалось довольно стабильным, поскольку новые виды играют в зарастании старицы незначительную роль, а доминанты остались прежними.

КДк зарастания оз. Травное составил 0.25, чуть более интенсивна была краткосрочная динамика зарастания оз. Кривое (Утиное) и Алексеево (0.4 и 0.47 соответственно). Наибольшей интенсивностью краткосрочной дина-

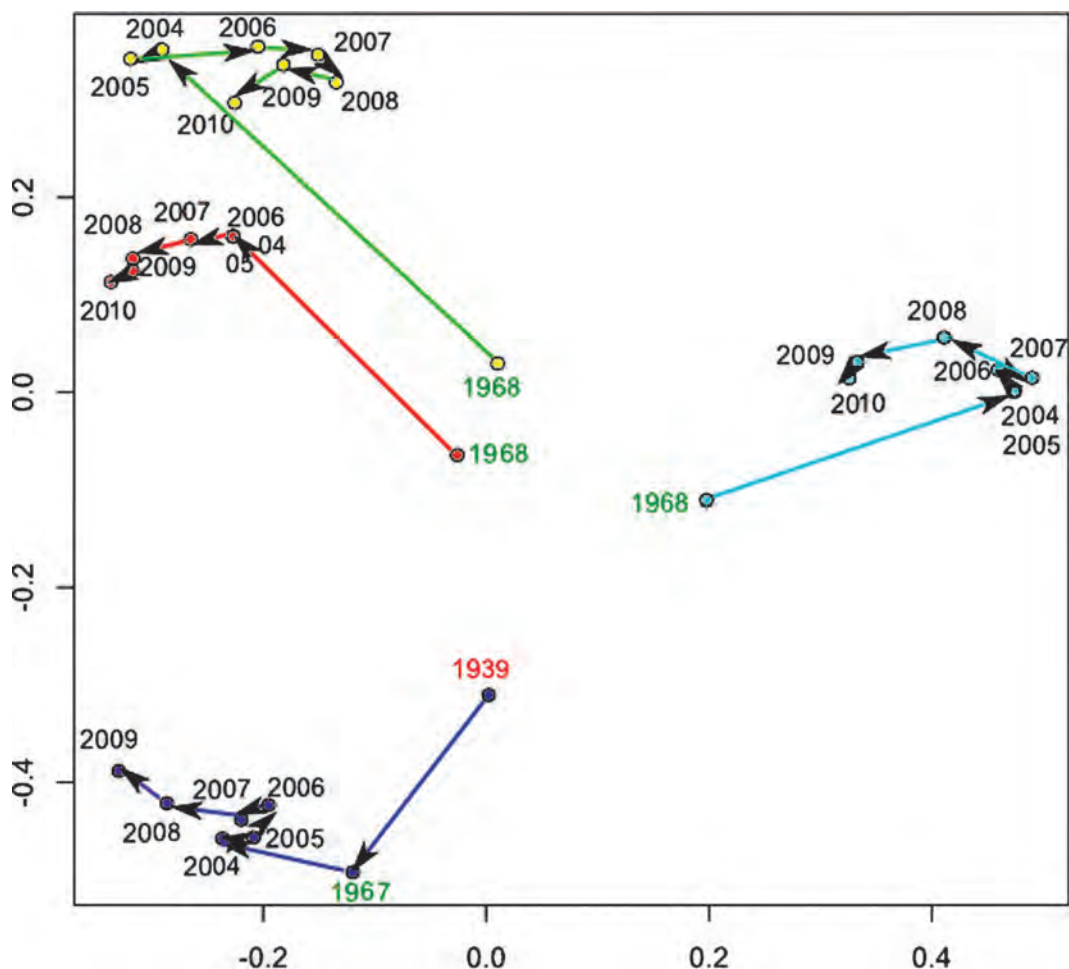


Рис. 6.3. Динамика зарастания водоёмов поймы Оки в 1939-2010 гг. в пространстве двух шкал (по матрице коэффициентов различия Аррениуса). Красными стрелками показана динамика зарастания оз. Алексеево, зелёными – оз. Травное, голубыми – оз. Малое Ореховское, синими – оз. Кривое

мики отличалось оз. Большое Ореховское. Её КДк был сравним с КДд (0.66 и 0.82), что говорит об интенсивных разногодичных флуктуациях зарастания с элементами цикличности. То же можно сказать и об оз. Малое Ореховское, имеющим значительное сходство с первым и являющимся, по сути, его продолжением.

В динамике зарастания водоёмов поймы Оки можно выделить следующие направления: усиление роли телореза в зарастании водоёмов, необратимое (Травное, Алексеево, Ватажное, Кривое) и цикличное (Большое Ореховское), периодическая смена доминантов водной зоны (Малое Ореховское) без очевидной направленности.

Перейдём к анализу динамики флоры и зарастания понижений высокой поймы Оки (ПВПО). К сожалению, мы не имеем данных по долгосрочной динамике растительного покрова водоёмов этого типа и можем говорить только о краткосрочной динамике (2007-2012 гг.).

Главной особенностью заливаемых понижений высокой поймы является крайнее непостоянство флористического состава. Коэффициенты стабильности флоры для водоёмов этой группы составили 0.08-0.33 (см. табл. 6.1), при том что для прочих водоёмов за период 2006 (2004) - 2011 гг. этот показатель был не ниже 0.9-0.8. Флористический состав заливаемых понижений чутко реагирует на степень обводнения, зависящую от высоты весеннего разлива и количества осадков в летний период. К примеру, в многоводный 2006 г. в оз. Большие Сады встречалось 9 видов и гибридов рдестов и оно являлось единственным известным местообитанием *Potamogeton sarmaticus* в Рязанской области. Но уже после трёх лет с низкими разливами в облике заливаемого понижения стали проступать черты сухого луга. На обсохшем и перекопанном кабанами дне водоёма поселились такие виды, как *Chaiturus marrubiastrum*, *Linaria vulgaris*, *Potentilla recta*, *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*. Из 14 видов гидрофитов к 2010 г. уцелел лишь *Elatine alsinistrum*, перешедший в наземную форму. Из 8 видов гелофитов кое-где сохранились *Oenanthe aquatica*, *Glyceria maxima* и *Phragmites australis*. Весной 2012 г. водоём вновь соединялся с разливом и был наполнен полыми водами до краёв, что привело к пробуждению зачатков водных растений, переживавших 5 лет засухи в пересохшем грунте (*Potamogeton* × *angustifolius*, *P. lucens*, *P. gramineus*, *Scirpus lacustris*). Также флора водоёма обогатилась видами, диаспоры которых, вероятно, были принесены рекой. Среди таких видов ранее не встречавшаяся в водоёмах этого типа – *Lemna gibba*. Следует отметить, что в 2012 г. площади водоёмов увеличилась настолько, что под водой оказались давно не заливаемые участки, уже начавшие зарастать дубовым и осиновым лесом. Благодаря этому в июне под дубами, окружавшими озёра Большие Сады и Голубое, наблюдались густые заросли рдестов. Там же среди шиповника развились заросли *Butomus umbellatus* и *Sagittaria sagittifolia*.

Число видов, присутствовавших в заливаемых понижениях на всём протяжении исследования невелико, набор таких видов индивидуален для каждо-

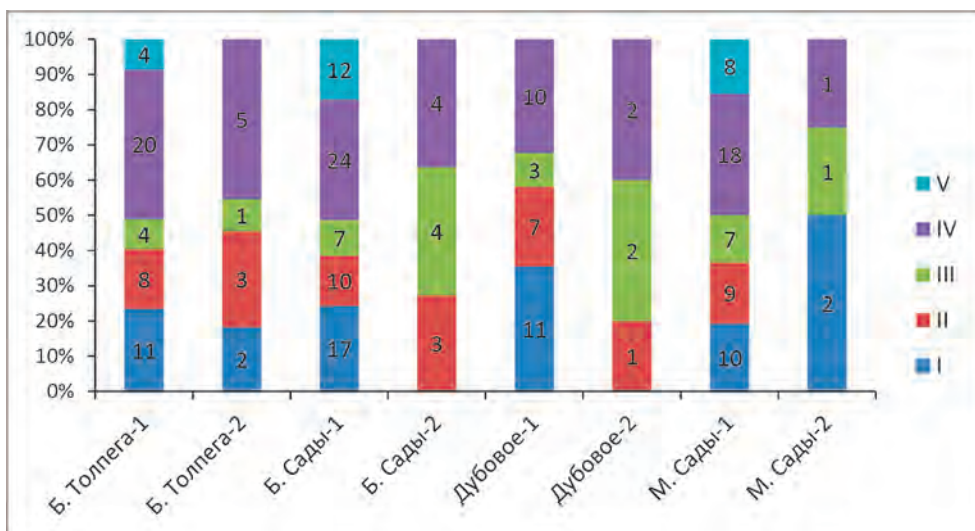


Рис. 6.4. Соотношение экотипов в полных (1) и постоянных (2) флорах заливаемых понижений высокой поймы Оки в 2006-2011 гг.

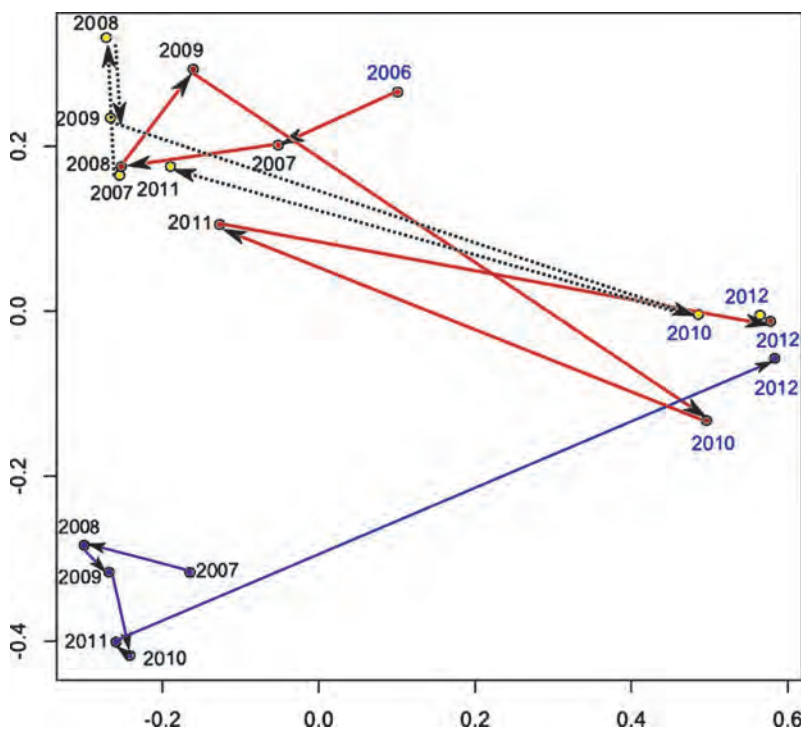


Рис. 6.5. Динамика зарастания заливаемых понижений высокой поймы Оки (ПВПО) в 2006–2011 гг. в пространстве двух шкал (по матрице коэффициентов различия Аррениуса). Пунктирными стрелками показана динамика зарастания оз. Толпега, красными – оз. Малые Сады, синими – оз. Дубовое. Синими цифрами обозначены годы с высоким разливом

го водоёма. Единственным видом, который присутствовал во всех водоёмах во все года наблюдений, оказалась ива пепельная *Salix cinerea*. Также во всех водоёмах отмечалась *Lemna minor*, но исчезла из оз. Большие Сады после его полного пересыхания в 2008 г. Наиболее постоянными видами в водоёмах, не полностью утративших водное зеркало в годы наблюдений, были *Alisma plantago-aquatica*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Oenanthe aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Salvinia natans*. В списках постоянных флор отдельных водоёмов преобладали гигрофиты, гигрогелофиты и гелофиты (рис. 6.4).

Перейдём к рассмотрению краткосрочной динамики зарастания заливаемых понижений высокой поймы Оки (ПВПО). КДк зарастания водоёмов этого типа составили 0.95-0.98, что гораздо больше значений не только КДк, но и КДд как стариц, так и ледниковых озёр. Минимальные межгодовые коэффициенты различия не опускались ниже 0.46, что говорит об очень интенсивных флуктуациях растительности.

На графике (рис. 6.5) мы можем наблюдать зигзагообразную схему динамики зарастания, при которой в многоводные годы (2010, 2012) растительность всех ПВПО становится сходной, а в засушливые годы приобретает своеобразие в каждом водоёме.

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

Для внепойменных озёр характерно два основных направления долгосрочной динамики растительности: деградация растительности (озёра Писмерки, Бельское, Кальное, Уханское) и сокращение зарослей гелофитов одновременно с увеличением зарослей гидрофитов (озёра Татарское, Святое Лубяницкое, Вещерки). Возможно, для некоторых водоёмов деградация растительности является временным явлением (озёра Уханское, Бельское). В долгосрочной динамике зарастания стариц 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 водоёмов поймы Оки: усиление роли телореза в зарастании, необратимое (Травное, Алексево, Ватажное, Кривое) и цикличное (Большое Ореховское), периодическая смена доминантов водной зоны (Малое Ореховское) без очевидной направленности. В результате действия комплекса факторов из флоры водоёмов Окского заповедника с момента первого обследования исчезли *Spartanium angustifolium* и *Scolochloa festucacea*.

7. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ

Несмотря на то, что изучаемые водоёмы с момента первого описания охраняются на территории заповедника и его охранной зоны, условия обитания водной растительности не могли остаться неизменными. Изменения климата, разрушение системы мельничных плотин, мелиорация, возвращение на территорию заповедника в результате реакклиматизации таких зверей, как бобр и кабан, заселение водоёмов ондатрой не могли не сказаться на развитии водной растительности. Можно выделить следующие группы факторов, оказывающих влияние на растительность водоёмов: антропогенные, зоологические, гидрологические.

7.1. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

До 1940-х годов на Пре функционировали **мельничные плотины**. В настоящее время на территории заповедника сохранились остатки двух мельничных плотин, одна из которых располагалась возле пос. Брыкин Бор в районе старицы Смолянки, а другая – в западном отделе заповедника напротив с. Городное. Прекращение эксплуатации мельничных плотин, предположительно, привело к усилению промывания поймы тальми водами в период половодья, что способствовало частичному разрушению растительности в старицах, оказавшихся на пути транзитных потоков. Действие этого фактора, вероятно, должно было более всего сказаться на водоёмах, располагавшихся в непосредственной близости от плотин (озёра Смолянка и Сундрица), но могло затрагивать и другие водоёмы.

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 Пры и дельтовый участок древней долины Пры, наложенный на притеррасную и центральную пойму 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 ёмкости выхухольных 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. Расчистка и углубление дна производились зимой, при по-

мощи болотного экскаватора. В некоторых случаях происходило полное разрушение растительности и образование копаней с высокими крутыми берегами. В таком случае зарастание водоёма начиналось с нуля. Часть водоёмов было вырыто в концевых, заболоченных участках стариц, что способствовало быстрому восстановлению водной растительности на расчищенном участке за счет окружающих фитоценозов. Высокие крутые берега копаных водоёмов препятствуют разрастанию гелофитов и делают водоёмы привлекательными для околоводных животных, что даёт дополнительную нагрузку на растительность. Несмотря на то, что все копани заливаются в половодье, многие из них значительно обсыхают к осени и перекапываются кабанями. Молодой возраст, рельеф дна, пресс зоогенного фактора, а в некоторых случаях и непостоянный уровень воды не дают этим водоёмам сформировать растительность, характерную для естественных водоёмов этого участка поймы.

Выпас и рекреация. Действие этих факторов в настоящее время касается в первую очередь стариц Оки, расположенных в охранной зоне заповедника в районе с. Лакаш. Наибольшему воздействию антропогенных факторов подвергается оз. Лакаш, в которое поступали отходы с Лакашинского спиртзавода. На берегах озера выпасают коров, вследствие чего прибрежно-водная растительность оказывается в значительной степени нарушена. Оз. Кривое (Утинное) имеет так называемый «коровий брод» – участок акватории, по профилю которого полностью отсутствует растительность. Нарушения растительности также наблюдаются в оз. Шилище.

В вышеперечисленных водоёмах жители окрестных деревень купаются и ловят рыбу, что приводит к образованию многочисленных участков, расчищенных от прибрежно-водной растительности. Действие вышеназванных факторов максимально в водоёмах окской поймы в окрестностях Лакаша и минимально в водоёмах поймы Пры и внепойменных водоёмах, находящихся на территории заповедника.

Примечательно, что интенсивность действия антропогенных факторов снижалась от момента первого исследования к настоящему времени, что имеет, в первую очередь, социальные причины. В настоящее время хозяйственная деятельность развита лишь в окрестностях с. Лакаш, тогда как в 1930-1960 гг. человеком активно эксплуатировалась не только вся пойма Оки, но и пойма Пры.

7.2. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

7.2.1. Динамика максимального уровня половодья на реках Оке и Пре

За период наблюдений с 1935 г. по настоящее время уровень разлива на 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 (Онуфреня, 2001, 2012) (рис. 7.1).

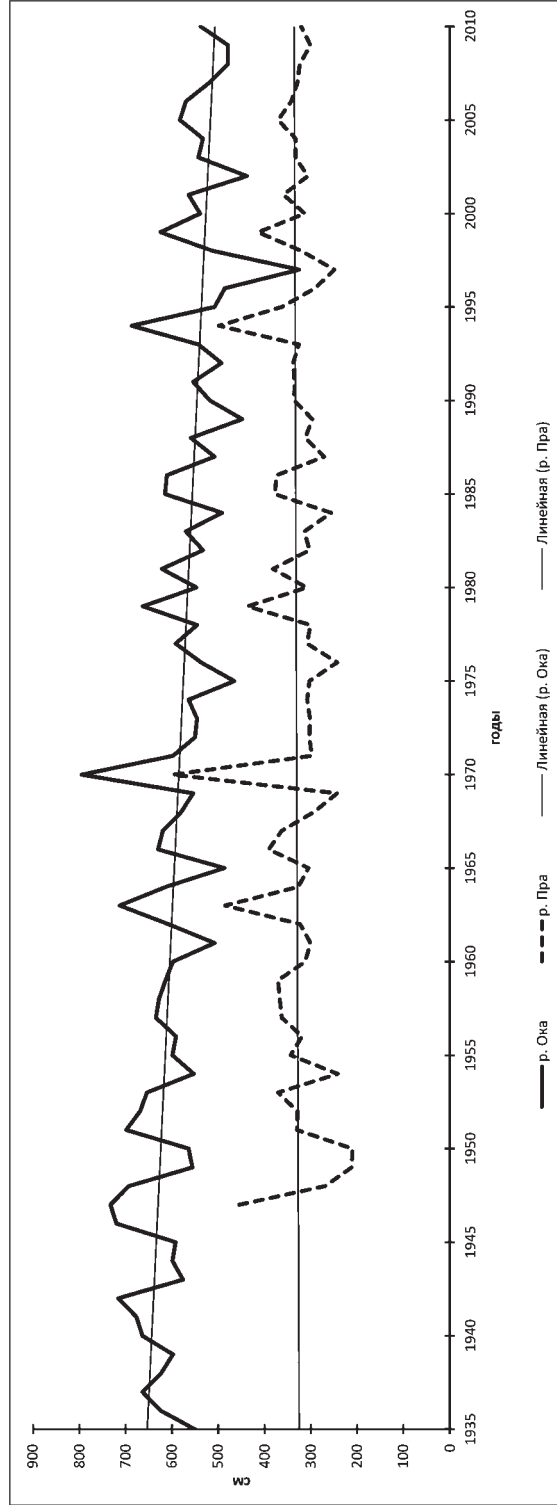


Рис. 7.1. Динамика максимального уровня воды в половодье на р. Ока (1935-2010 гг.) и р. Пра (1947-2010 гг.)

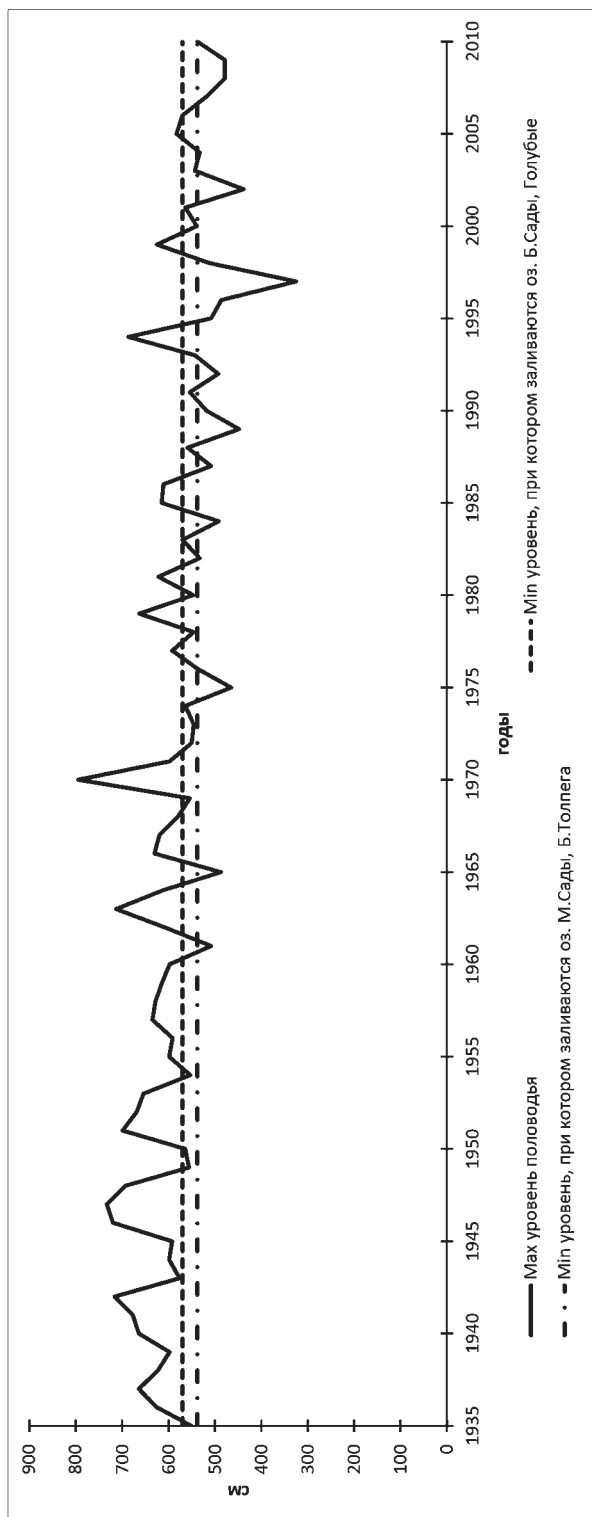


Рис. 7.2. Динамика максимального уровня воды в половодье на р. Ока (1935-2010 гг) и минимальный уровень половодья, необходимый для соединения с разливом водоёмов высокой поймы – озёра Большие Сады, Голубые, Малые Сады, Большая Толпега

Действие этого фактора сейчас касается водоёмов поймы Оки и совмещённой поймы Оки и Пры. Для водоёмов высокой поймы снижение уровня половодья является наиболее критичным, так как они могут соединяться с разливом только в годы с высоким половодьем. Вследствие сокращения числа лет с высоким половодьем условия в ледниковых озёрах высокой поймы приближаются к условиям в водораздельных озёрах. Промывание их котловин полыми водами происходит все реже. Однако доминантами растительного покрова этих озёр по-прежнему остаются телорез и манник, характерные для пойменных водоёмов. В отсутствии «омолаживающего» влияния паводковых вод происходит интенсивное зарастание озёр вышеназванными видами и заполнение озёрной котловины отмершими частями растений. К сожалению, у нас мало данных, описывающих состояние растительности водоёмов данного типа в прежние годы. Однако о процессах деградации ледниковых озёр мы можем судить по косвенным признакам.

В 50–60-х годах XX века в озёрах Чёрное, Лещинник и Липатово отмечались поселения бобров. В настоящее время данные водоёмы совершенно непригодны для обитания этих животных по причине сильного заиливания и стопроцентного зарастания.

Оз. Ерус, являясь наиболее крупным из ледниковых водоёмов высокой поймы, ещё не утратило открытого водного зеркала, однако степень его зарастания с 1935 г. увеличилась с 40 до 70%. Заросли телореза здесь сомкнуты и многоярусны. И даже наблюдавшийся в 2005 г. во всех водоёмах поймы Оки процесс сокращения площадей телорезовых сообществ никак не отразился на растительности оз. Ерус.

Изменение гидрологических условий водоёмов высокой поймы с 1930-х годов до нашего времени можно оценить на примере нескольких модельных водоёмов (наливных озёр – ПВПО) в окрестностях кордона «Липовая Гора». В процессе ежегодных наблюдений мы выяснили минимальную высоту разлива, необходимую для того, чтобы полые воды начали поступать в высокорасположенные озёра Большие и Малые Сады. Эти наблюдения позволили нам построить график (рис. 7.2), по которому можно легко определить, в какие годы (начиная с 1935 г.) эти озёра соединялись с разливом. Видно, что в начале периода наблюдений оз. Большие Сады подвергалось действию полых вод 13 лет подряд, после чего выдался год с низким половодьем. До середины 1970-х гг. на 3-6 «многоводных» лет приходился 1 год с уровнем половодья ниже критической отметки, необходимой для соединения озера с разливом. В последующие десять лет высокие половодья ежегодно чередовались с низкими, а в дальнейшем, уже на 3-4 года с низким уровнем приходилось 1-2 года с высоким уровнем половодья. Такие значительные изменения не могли не сказаться на растительности водоёмов.

По нашим наблюдениям, в годы с низким уровнем половодья заполнение водой пойменных понижений (наливных озёр) происходит лишь за счёт осадков и таяния снега, вследствие чего высыхание водоёмов происходит ещё

в первой половине лета. Высота паводка является очень значимым фактором в развитии растительности заливаемых понижений высокой поймы. В период наших исследований оз. Большие Сады, оз. Голубые и оз. Дубовое соединялись с разливом только в 2005, 2006 и 2012 гг. (рис. 7.2). После череды лет с низким половодьем, гидрофитная растительность в них сменилась на гидро- и мезофитную. Озёра Малые Сады и Большая Толпега расположены чуть ниже предыдущих водоёмов, поэтому для заполнения котловины тальными водами было достаточно сравнительно невысокого разлива 2010 г.

Динамика растительного покрова наливных озёр имела наибольшую интенсивность в сравнении с водоёмами других типов (табл. 6.1). Межгодовые различия сказывались не только на уровне смены доминантов сообществ, но и на изменении состава флоры.

Понижение уровня воды в водоёмах этого типа неоднозначно влияет на проявление зоогенного фактора. Роющая деятельность кабана более всего сказывается на растительности мелководий. Соответственно, чем большую часть обсыхающего водоёма занимает мелководье, тем больше растительность подвергается нарушениям. С другой стороны, обмеление приводит к уходу из водоёма околководных млекопитающих (бобра и ондатры), которые могут вернуться обратно в годы с высоким половодьем (более подробно о проявлении зоогенного фактора на водоёмах этого типа см. в соответствующем разделе).

Мы не имеем данных для детального анализа долгосрочной динамики растительности наливных озёр, поскольку эти водоёмы не привлекали внимания ботаников до 2006 г. Однако, по устному сообщению ихтиолога И.М. Панченко, водоёмы Большие Сады, Голубые, Малые Сады и Большая Толпега в 1970-1980-е годы не обсыхали полностью и имели заросли нимфейных и телореза.

Благодаря своеобразному гидрологическому режиму наливные озёра высокого уровня поймы имеют ряд редких и уникальных видов макрофитов, более нигде в пределах заповедника не встречающихся. Это, в первую очередь, виды рдестов, которые можно отнести к эфемероидам (*Potamogeton sarmaticus* и др.), пребывающие в покое в засушливые годы и прорастающие в годы многоводные.

В грунтах этих водоёмов, очевидно, содержится некоторое количество зачатков растений самых разных экологических групп и в зависимости от условий прорастают то одни, то другие. На рис. 7.3 показана динамика индекса гидрофильности флор ПВПО в зависимости от условий года.

Как мы видим, после 2007 г. индекс гидрофильности оз. Большие Сады быстро пошёл на спад и возрос снова лишь после высокого разлива 2012 г. Однако он не достиг уровня 2006 г., поскольку, очевидно, многие виды гидрофитов (например, узколистные рдесты) не выдержали 5 лет засухи. То же можно сказать и про остальные водоёмы этого типа. Несмотря на то, что их обсыхание было менее экстремальным, чем в случае оз. Большие Сады, индексы гидрофильности в многоводные 2010 и 2012 г. (после нескольких лет засухи)

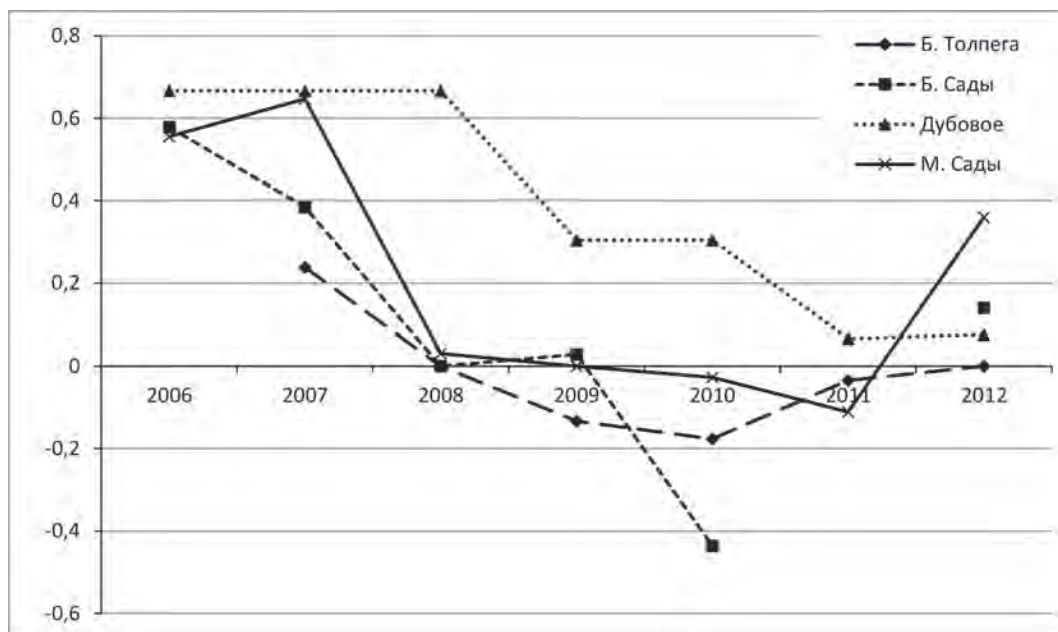


Рис. 7.3. Динамика индекса гидрофильности флоры в заливаемых понижениях высокой поймы Оки в 2006-2012 гг.

были ниже таковых в 2006-2007 г. (после 2-3-х многолетних лет). Следует отметить, что, несмотря на неполное восстановление видового разнообразия гидрофитов после засушливых лет, их обилие после высоких разливов резко возрастало. Так, например, в 2012 г. в растительности всех ПВПО абсолютными доминантами были гидрофиты *Salvinia natans* и *Lemna gibba*.

На водоёмах более низких уровней поймы снижение уровня половодья также приводит к уменьшению интенсивности промывания водоёмов транзитными потоками талых вод, но действие этого фактора выражено в меньшей степени. Площади зарослей телореза в старицах Оки со времени первого обследования увеличилась. Телорез появился и занял доминирующую позицию в растительности водоёмов, в которых ранее отсутствовал (рис. 7.4).

Однако для зарослей этого вида в пойме Оки характерны значительные флуктуации. Так, в 2004 г. площади зарослей телореза составляли 50% от общей площади растительности окских стариц, а в 2005 г. – только 16%. В целом, уменьшение интенсивности промывания поймы приводит к ускоренному фитоценологическому старению стариц, однако случающиеся время от времени высокие паводки могут «прочистить» котловину водоёма, тем самым, как бы повернув время вспять. Однако несмотря на флуктуации (рис. 7.5), площади зарослей телореза в водоёмах поймы Оки увеличилась со времени первого исследования в 2.8 раз.

Вероятно, направленность динамики зарастания водоёмов поймы Оки телорезом, которую мы можем наблюдать на рис. 7.5, объясняется именно

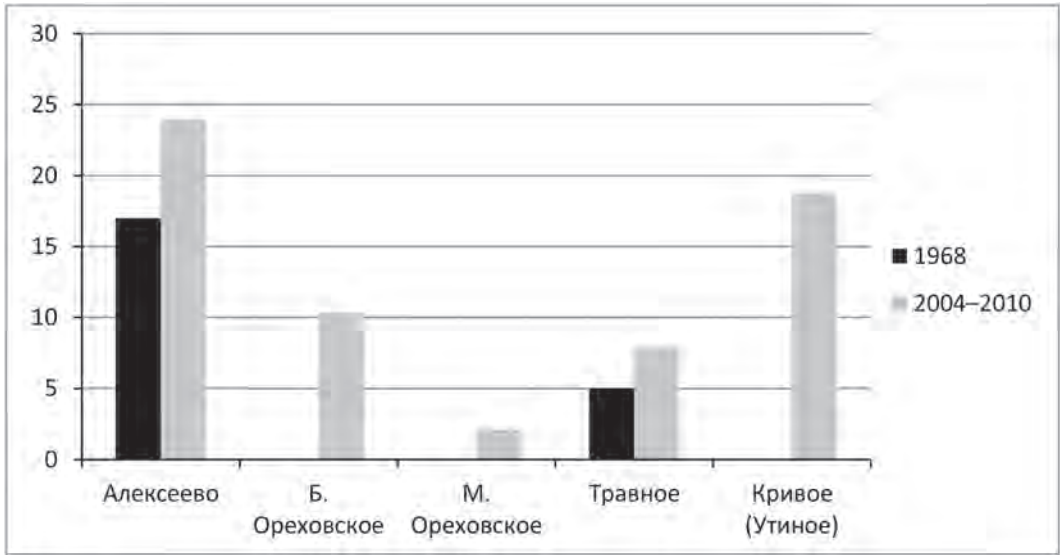


Рис. 7.4. Соотношение площадей, занятых телорезом (% от площади водоёма) в водоёмах поймы Оки в 1968 и 2004-2010 гг. (среднее значение)

снижением промываемости поймы. Исключение, представленное озёрами Большое и Малое Ореховские, только подтверждает наше предположение, поскольку два последних озера располагаются в зоне наложения пойм Оки и Пры и соединяются с р. Пра, что обеспечивает им дополнительное промывание в половодье.

В водоёмах поймы Пры телорез в настоящее время не образует обширных зарослей, и, в отдельных старицах занимает не более 3-5% от общей площади водоёма (Санкина Лука, Смолянка), в то время как в 1935 г. в озёрах

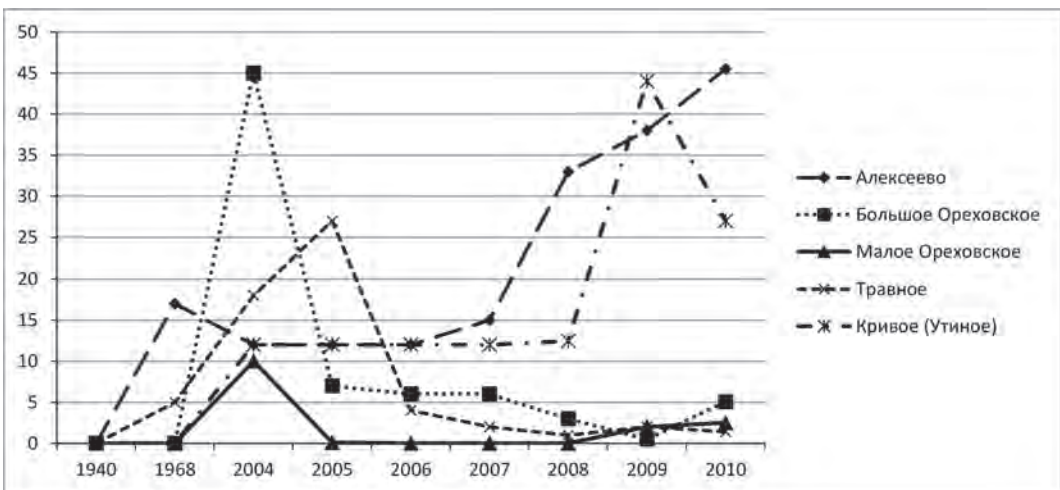


Рис. 7.5. Динамика зарастания водоёмов телорезом в 1940, 1968, 2004-2010 гг.

Сундрица и Харламово его заросли занимали не менее 30% водной поверхности. Из 14 стариц, обследованных в 1935-1938 гг. В.Н. Черновым (1935) и М.В. Бородиной (1939), в 7 встречался телорез. К настоящему времени этот вид исчез из стариц Смолянка, Алёшина Лука, Олений Надел, Большое Попово, Харламово (однако, в последнем водоёме в 2010 г. были вновь обнаружены отдельные розетки телореза). Заросли этого вида сохранились в оз. Смолянка и Лесная Толпега и в небольшом количестве появились в оз. Санкина Лука. То есть, из 14 стариц, обследованных около 70 лет назад, в настоящее время небольшие заросли этого вида присутствуют только в 3 из них.

Этот факт может быть связан с увеличением максимальной высоты разлива в пойме Пры, однако, его нельзя подтвердить достоверными гидрологическими данными, поскольку гидрологический мониторинг на р. Пра ведётся только начиная с 1947 г.

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

7.2.2. 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 или даже к изменениям морфометрических характеристик водоёма и, следовательно, к нарушениям в характере и распределении растительности.

Анализ картографического материала позволил выделить водоёмы, претерпевшие подобные изменения за период существования заповедника. Большой частью, это были старицы Пры. В некоторых случаях наблюдаются незначительные изменения формы водоёма и рельефа дна, обусловленные размыванием дна и берегов, или, наоборот, замыкания водоёма пойменным материалом. В оз. Харламово наблюдается повышение дна в западной части, благодаря образованию «конуса выноса» пойменной протоки, пересыхающей в межень. На усиление промывания водоёма также указывает и исчезновение зарослей телореза, господствующего в нём в 1930 гг.

В качестве примера старицы, претерпевшей изменение формы в результате размыва, можно привести оз. Санкина Лука. На картосхеме, составленной В.Н. Черновым в 1936 г., озеро имеет подковообразную форму. В настоящее время старица представляет собой замкнутое кольцо, поскольку весенние потоки, изменив направление, промыли перешеек и соединили концевые участки «подковы». Размыв сопровождался углублением дна и разрушением сообществ гидрофитов в концевых участках старицы.

Также размыванию подверглось оз. Белое (рис. 7.6). Судя по данным аэро-

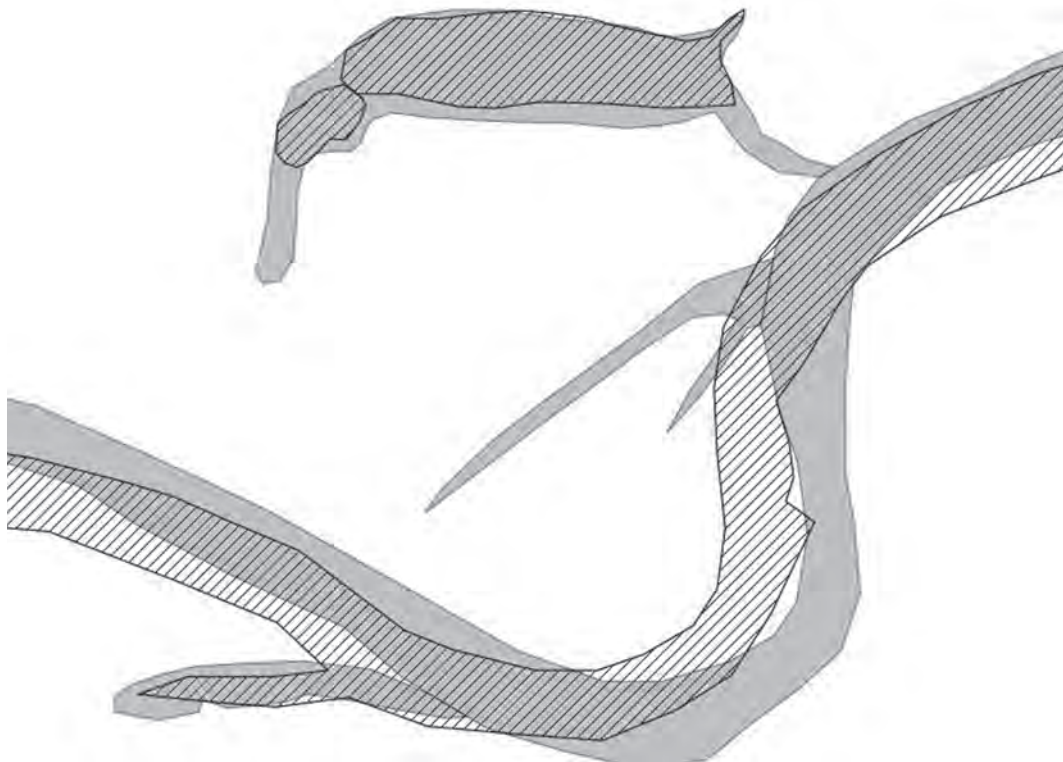


Рис. 7.6. Контуры оз. Белое и положения речного русла в 1939 (показаны штриховкой) и 2010 годах на основе аэрофото- и космосъёмки

фотосъёмки 1939 г., оз. Белое являлось не соединяющейся с рекой старицей, находящейся на стадии старения (С3).

В настоящее время площадь водоёма увеличилась за счет образования протоки, имеющей длину 63 м и соединяющей старицу с рекой. Степень зарастания сократилась на 29%. Из водоёма исчезли обширные заросли *Glyceria taxita* и *Sparganium emersum*, сильно сократились заросли нимфейных, осоки острой и сабельника. Изменение промывного режима привело к вторичному омолаживанию растительности водоёма.

Также интересные изменения произошли с 1939 г. со старицей Глушица №1 (рис. 7.7).

На момент первого исследования Глушица представляла собой замкнутую средневозрастную старицу (С2), зарастающую осокой острой, манником, кубышкой и рдестом плавающим и была расположена в непосредственной близости от действующего русла. Но уже к 1968 г. русло подошло к озеру так близко, что промыло песчаные наносы, отделяющие старицу от реки. В результате вторичного промыва форма старицы вновь стала кольцеобразной

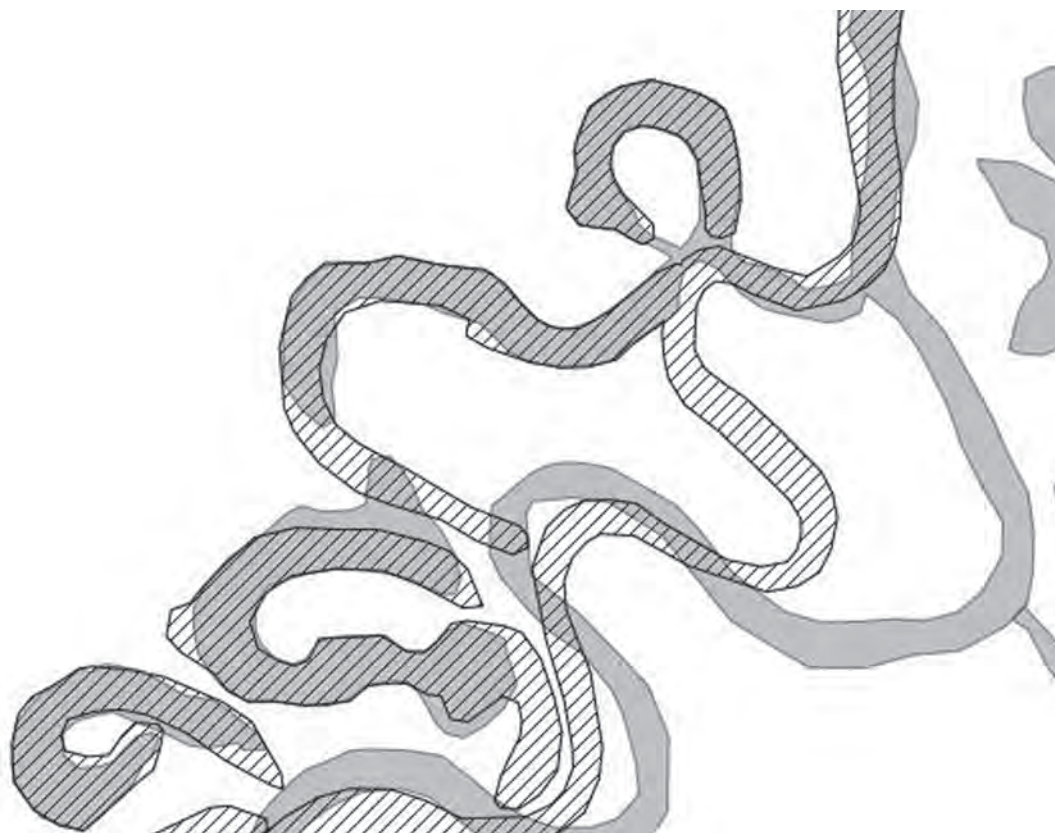


Рис. 7.7. Контуры озёр Глушица №1 (первое сверху), Глушицы № 2-4 и положения речного русла в 1939 (показаны штриховкой) и 2010 годах, на основе аэрофото- и космосъёмки

и утраченная когда-то связь с действующим руслом восстановилась. Произшедшие изменения не могли не отразиться на растительности. В водной зоне растительности произошла смена доминантов – место кубышки заняли обширные заросли рогульника.

К моменту следующего обследования (2004 г.) оз. Глушица уже вновь потеряла непосредственную связь с действующим руслом, поскольку река чуть выше по течению вернулась в своё же староречье и сделала обширную петлю, удалившись от озера (рис. 7.7). Однако связь с рекой поддерживается посредством протоки, являющейся частью недавно покинутого русла. К этому времени по сравнению с предыдущими годами, увеличились заросли осоки, однако рогульник по-прежнему остался доминантом водной зоны растительности.

Ещё более значительные и быстрые изменения произошли со старицей Верхнее Шейкино, которая буквально на глазах (с 2004 до 2010 гг.) прошла путь от старицы (С3) до действующей протоки с быстрым течением, принявшей на себя часть стока р. Пра. К 2010 г. проточность сказалась на распре-

делении растительности, но ещё не успела скорректировать флористический состав. Посреди водоёма образовался песчаный остров, быстро меняющий форму и не успевающий покрыться растительностью. Поток «раздвинул» заросли макрофитов, сократив их площадь. Заросли кубышки, водного ореха, рдеста пронзённолистного и хвоща приречного сохранились только в наиболее затишных участках бывшей старицы.

В некоторых случаях заметного изменения морфометрии водоёмов не происходило, однако смещение русла относительно старицы, вероятно, могло повлиять на изменение промывного режима. Возможно, в такой ситуации оказалось оз. Сундрица (С3), лишившееся с 1939 г. мощных зарослей телореза и манника.

Чтобы подчеркнуть роль пойменных изменений в динамике растительности стариц Пры, следует отметить, что для стариц, положение которых относительно русла мало изменилось (Кривое, Рогастое, Смолянка), были характерны достаточно низкие КДд (0.35-0.63), в отличие от стариц, претерпевших значительные изменения в морфометрии (0.72-0.90).

7.3. ЗООГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Новым фактором, влияющим на растительность водоёмов стала деятельность кабана, бобра и ондатры. Бобр и кабан являются исконными обитателями юго-восточной Мещёры (Бородина, 1960, Данилкин, 2002), однако в результате деятельности человека биоценозы долгое время развивались в отсутствие влияния этих видов, следовательно, их деятельность стала новым фактором, влияющим на формирование растительного покрова водоёмов. Ондатра является видом-интродуцентом, чуждым для местных экосистем.

7.3.1. Ондатра

Ондатра *Ondatra zibethica* была завезена в Рязанскую область в 1949 г. и в 1955 г. впервые отмечена в заповеднике. К 1963 г. вид широко расселился по водоёмам заповедника. Самая высокая плотность населения этого зверька была зафиксирована в 1968 г. – 470 особей на 1000 га пойменных угодий Оки (на внепойменных озёрах учёт не проводили) (Окский заповедник..., 2005). В последующие годы её численность сократилась. Но и в настоящее время она заселяет многие водораздельные озёра, где нередко отмечаются следы её жизнедеятельности – многочисленные (особенно на оз. Вещерки) кормовые «столики», на которых можно заметить остатки водной растительности и пустые раковины двустворчатых моллюсков. На оз. Ерус поселения ондатры регулярно регистрируются с 1958 г.

В пойме р. Пра в настоящее время ондатра довольно редка. Чаще она встречается в старицах Пры, расположенных в устьевом участке, в зоне со вмещённой поймы. С 2004 по 2010 гг. наличие поселений ондатры отмеча-

лось на озёрах Малое Попово, Сундрица, Каменный крест, Глушица, Иваничкин озерок, Ямное, Бабья роца, Алексеево, Скопинка.

Численность ондатры в пойме Оки значительно выше, там она заселяет непересыхающие водоёмы естественного и искусственного происхождения. До 2006 г. жилые хатки ондатры находили в таких заливных водоёмах высокой поймы, как Большие Сады, Большая Толпега, Дубовое.

Основная пища ондатры – водные растения. Иногда она частично или полностью переходит на животную пищу: водных жуков, моллюсков, лягушек. Видовой состав поедаемых ондатрой высших водных растений, по данным Н.С. Гаевской (1966), включает 51 вид. Излюбленными кормами ондатры считаются молодые побеги, корневища, основания стеблей рогозов, тростника, камыша озёрного. На втором месте стоит телорез (основания розеток), корневища и побеги тростянки, вех, трифоль, приречный хвощ, рдесты, а также завязи и плоды кувшинки и кубышки. В.П. Красовский определяет суточное количество корма ондатры равным 1.1 кг на 1 кг живого веса зверька, то есть 110% от него (по оценкам Clark (2000) – 82 г сухой биомассы в день на 1 кг живого веса). Эта величина меняется в зависимости от вида кормового растения: при питании рогозом рацион повышается до 211% к весу животного, а при питании сухим тростником – 20%. При этом зверьки губят растений в 2-3 раза больше, чем их поедают. Так, например, если ондатра съедает в сутки 1.362 кг рогоза, то губит при этом 4 кг (Красовский, 1962б). При достаточной плотности популяции ондатры могут весьма существенно влиять на растительность водоёмов, особенно в первые годы после заселения (Егоров, 1950; Dannel, 1979; Connors et al. 2000; Smirnov, Tretyakov, 1998; Kadlec et al., 2007; Осипова, Панарина 2012). Степень воздействия ондатры на водную растительность зависит в первую очередь от плотности населения зверьков и продуктивности растительных сообществ. Так, например, по данным Pelican et al. (1970) в Чехословакии при плотности 28-55 особей на гектар ондатра сокращала ежегодную продукцию рогоза на 5-10%. В северной Швеции при плотности в 3-6 особей на гектар ондатра на 4% сократила сплошные заросли хвоща, проделав в нём ходы.

В пойме Оки плотность ондатры при самой высокой численности не превышала 0.4 особи на гектар, в период наших исследований она составляла 0.02-0.14 особи на гектар. При такой плотности влияние ондатры на растительность пойменных водоёмов Оки была минимальна. Однако в период расселения она могла оказывать влияние на растительность водораздельных озёр.

7.3.2. Бобр

В 1937–1940 гг. в заповеднике была начата реакклиматизация речного бобра *Castor fiber*. Оказавшись в благоприятных условиях бобр стал интенсивно размножаться и с 1943 г. началось его широкое расселение как в границах за-

поведника, так и за его пределами (Бородина, 1960). Заселив все возможные местообитания бобры начали активно преобразовывать среду, воздействуя не только на береговую, но и на прибрежную и водную травянистую растительность, как напрямую, питаясь ею, так и в процессе строительной деятельности.

Бобры были выпущены в три из десяти крупных внепойменных озёр заповедника (Уханское, Святое Полуниинское, Бельское) и в старицы р. Пра в западном отделе заповедника (Сундрица, Толпега, Закотецкая заводь). Расселение бобров по водоёмам происходило неравномерно. В первую очередь бобры заселяли старицы р. Пра в районе выпуска в западном отделе заповедника и внепойменные озёра, сообщающиеся между собой системой болот (Цв. табл. XXXI). Заселение стариц в нижнем течении р. Пра произошло несколько позже. По мнению М.Н. Бородиной (1945) это связано с отсутствием в данном районе незаливаемых в половодье грив. К середине 50-х годов бобры стали многочисленны в русле р. Пра и её старицах, заселили все внепойменные озёра и мелкие остаточные водоёмы, расположенные среди болот, освоили мелиоративные каналы и мелкие речки. В последнюю очередь (с 1960 г.) бобры начали заселять водоёмы поймы р. Ока, окружённые лугами и не имеющие укрытий в период половодья (Цв. табл. XXXI).

Максимальная численность бобра в заповеднике наблюдалась в 1971 г. и составила 586 особей. В настоящее время численность продолжает оставаться на довольно высоком уровне и составила по данным учёта 2010 г. 428 особей (107 поселений). 43% бобровых семей имели полноценную возрастную структуру, в 38% семей было отмечено два поколения зверей и 37% составили поселения одиночных бобров или не размножавшихся пар. В настоящее время бобрами используется половина от всех водоёмов заповедника (Цв. табл. XXXII).

Наиболее густо ими заселены водоёмы поймы р. Пра (62.2% от всех водоёмов этого типа) и внепойменные озёра (45%). В пойме Оки бобры обитают всего в 29% водоёмов. Самые старые поселения (существующие с 1937-1940 гг.) располагаются на провских старицах (Сундрица, Глушица Западная, Закотецкая, Толпега, Городновская заводь) и внепойменных озёрах ледникового происхождения (Уханское, Святое Полуниинское) (Панкова, Панков, 2009).

Проанализировав имеющиеся у нас материалы по размещению бобров по водоёмам в разные годы (за период с 1937 по 1973 гг. и с 2007 по 2011 гг.) мы рассчитали коэффициенты заселённости (Кз) водоёмов бобрами (отношение числа лет в которые водоём использовался бобрами для зимовки, к числу лет наблюдений). Используя полученные данные, мы можем разделить все водоёмы на 6 классов заселённости.

1. Водоёмы, более 50-ти лет используемые бобрами для зимовки регулярно (Кз 0.95-0.7), – некоторые старицы Пры (Кривое, Санкина Лука, Большое Попово, Глушица Западная), ледниковое озеро (Уханское) и одна старица Оки (Травное).

2. Водоёмы, используемые бобрами более 50-ти лет не регулярно (Кз 0.7-0.5), – некоторые ледниковые озёра (Вещерки, Святое Полуниинское), старицы Пры (Рожок, Лесная Толпега), или используемые регулярно (Кз 0.8-1) в течение 20-40 лет, – водоёмы поймы Оки.

3. Водоёмы, используемые бобрами для зимовки до 50-ти лет изредка (Кз 0.45-0.3) (ледниковое озеро Кальное, старица Оки Малое Ореховское, старица Пры Кораблиха).

4. Водоёмы, используемые бобрами редко (Кз 0.1-0.2), либо недавно заселённые (Тышловское, Кривое (Утиное), Олений Надел, Рябов затон).

5. Водоёмы, когда-то изредка использовавшиеся как зимовочные, но заброшенные в последние годы (Кз 0.1), – Липатово, Медведи.

6. Водоёмы, никогда (с момента реинтродукции в заповеднике) не использовавшиеся бобрами. Помимо ПВПО, пересыхающих к осени (Большие Сады, Голубое), к таким водоёмам относится крупное внепойменное оз. Святое Лубяницкое, обладающее большой глубиной и богатое водной растительностью.

В рационе речного бобра водные травянистые растения играют не менее важную роль, чем древесно-кустарниковые, особенно в зимнее время (Дьяков, 1975). Проблеме использования древесно-кустарниковых кормов и влиянию деятельности бобров на береговую растительность посвящено немало работ (Бородина, 1956; Дворников, Дворникова, 1986; Синицин, Русанов, 1989; Fryxell, Doucet, 1991; Fryxell, 1992; Doucet, Fryxell, 1993; Fryxell et al., 1994; Николаев 1997; Завьялов, 2008, 2002 и мн. др.). Тем не менее, вопрос о питании бобров макрофитами до сих пор разработан недостаточно.

В работе И.И. Барабаш-Никифорова и др. (1961) при помощи системы косвенных расчётов и наблюдений продемонстрировано, что объёма зимнего запаса древесно-кустарниковых кормов недостаточно для выживания бобров в подлёдный период, и тем самым доказана значительная роль макрофитов в питании бобров. И.В. Соколов и В.Е. Жарков (1967) в своей статье перечислили основные употребляемые бобрами водные растения. Л.В. Колбин (1970) охарактеризовал динамику использования макрофитов бобрами Березинского заповедника и отметил, что бобры из семей, не заготавливающих корм на зиму, питаются макрофитами. Г.И. Панов и И.С. Легейда (1987) отмечали, что на Киевском водохранилище, где полностью отсутствовали древесно-кустарниковые корма, бобры круглогодично питались макрофитами и даже использовали их для постройки жилищ. В.И. Гревцев (1983), В.Г. Папченков (2011) анализировали встречаемость древесных и макрофитных кормов в желудках бобров в осеннее-зимний период. Р.З. Зарипов и Л.Ф. Гильманова (1985) определили химический состав, колорийность и пищевую ценность потребляемых бобрами водно-болотных растений.

С.И. Шаповалов (1987) оценил влияние канадского бобра *Castor canadensis* на кубышку жёлтую *Nuphar lutea* и кувшинку белоснежную *Nymphaea candida*. Результаты многолетних экспериментальных исследований влияния кормодо-

бывающей деятельности канадского бобра на водные фитоценозы впервые опубликованы в 2007 г. (Parker et al., 2007). Подобных специальных исследований по европейскому бобру не проводилось, есть только отрывочные сведения, касающиеся воздействия растительноядных млекопитающих на сообщества кувшинковых Украины (Дубына, 1982).

М.Н. Бородина в ряде работ по Окскому заповеднику (1956, 1960) осветила вопросы питания бобра древесно-кустарниковой и травянистой растительностью. Для всего окского бассейна она приводит список, включающий 116 видов (27 видов деревьев и кустарников, 89 травянистых растений).

По наблюдениям М.В. Бородиной, из травянистых растений часто и в большом количестве бобрами поедались следующие виды: *Carex* sp., *Comarum palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Ranunculus repens*, *Sagittaria sagittifolia*, *Stachys palustris*, *Symphytum officinale*, *Typha* sp., *Urtica dioica*, а также некоторые виды береговых мезофитов.

Изредка, но в большом количестве, поедались растения, которые можно назвать заменителями основных травянистых кормов: *Alisma plantago-aquatica*, *Calla palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Mentha arvensis*, *Potamogeton natans*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Scirpus lacustris*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Sparganium* sp., *Stratiotes aloides*, *Thelypteris palustris*.

Касательно поедания бобрами телореза М.В. Бородина приводит следующие наблюдения: «... в пойме Пры мы столкнулись с фактами массового поедания телореза в обмелевшей части оз. Попово. Осенью на бобровых тропах мы обнаружили 5 скоплений остатков листьев, каждое из которых могло относиться не менее чем к 30-40 растениям, у листьев были объедены нижние, наиболее мясистые части. То же самое наблюдалась в озёрах Толпега и Алёшина Лука. Не исключено, что телорез в большом количестве участвует в питании бобра в подлётный период. По данным Смиренского (1952), телорез представляет собой ценное кормовое растение, богатое белками и минеральными веществами. По количеству протеина, составляющему зимой и весной около 22.3% его сухого вещества, телорез приближается к молодым листьям ивы.

Единично встречались поеди следующих растений: *Bidens* sp., *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Oenanthe aquatic*, *Phalaroides arundinacea*, *Ranunculus lingua*, *Scirpus sylvaticus*, *Sium latifolium*.

По наблюдениям, проведённым летом (1954-1956), в пойме Пры травянистые корма составили 61.2 % от всех поедей. Основным травянистым кормом являлся сабельник (43% от всех поедей), рацион дополняли *Stachys palustris* (12.5%), *Alisma plantago-aquatica* (9.2%), *Lysimachia vulgaris* (6.0%) (Бородина, 1956).

Для того чтобы оценить значение водной растительности в подлётной

жизни бобров, зимой 2007/2008 г. мы регулярно посещали несколько водоёмов и фиксировали случаи выходов бобров на поверхность льда.

На оз. Алексеево, 20% площади которого (0.5 га) составляли заросли телореза с участием нимфейных, пара бобров не выходила на поверхность с ноября по март (3.5 месяца), питаясь, видимо, исключительно водными растениями (зимнего запаса древесных кормов обнаружить не удалось). На оз. Санкина Лука семья не менее чем из 4-х животных не появлялась на поверхности 2.5 месяца, питаясь водными растениями (остатки которых были обнаружены нами в полыньях) и используя заготовленные ветки. В оз. Сабельниково и оз. Андропова Лука бобры (не менее трёх зверей в каждом озере) не выходили на поверхность почти 3 месяца, поедая корневища кубышки, запасы веток и, возможно, сабельник. Однако у животных других поселений (Глушица, Рогастое, Кривое, Нефёдова), зимовавших в подобных условиях, перерыв в надледной деятельности был не более 1-2 месяцев.

Зимние запасы веточного корма были обнаружены нами на всех обследованных водоёмах поймы р. Пра, в которых зимовали семьи, имеющие сеголеток, кроме оз. Харламово и Смолянка. Это хорошо заросшие, богатые водной растительностью водоёмы, на которых бобры уже много лет зимуют в хатках, расположенных в заболоченных, заросших тальником участках. На оз. Смолянка бобры регулярно в течение зимы выходили на поверхность через незамерзающие полыньи и, судя по погрызам и поедям, питались преимущественно ивой и ежеголовником. На оз. Харламово семья из 3-х бобров не выходила на поверхность 1.5 месяца.

В двух других водоёмах, где нам не удалось обнаружить зимний запас веточного корма, зимовали одиночные бобры. По мнению Н.В. Уварова (2008), в поселениях, не имеющих приплода, бобры редко заготавливают корм на зиму, так что мы можем предположить, что отсутствие запаса в данном случае связано не с особенностью кормовых условий, а с отсутствием в поселении молодняка. Следует отметить, что во многих водоёмах запас корма к весне остаётся практически не тронутым (Подкова, Нефёдово и др.). Большие запасы ветвей, лежащие возле зимовочных нор 2-3 года, мы наблюдали на 30% водоёмов (возможно, что в других водоёмах неиспользованные запасы корма уносятся половодьем). Никакой взаимосвязи между обеспеченностью водоёма макрофитами и полнотой использования запаса древесно-кустарниковых кормов нам проследить не удалось. В некоторых случаях бобры осенью просто «подновляют» старый запас, втыкая в него 5-10 свежих веток ивы (Шилище, Чулимиха, Митина роща). Также нами не было отмечено зависимости между объёмом зимнего запаса и обеспеченности водоёма водной растительностью.

Бобры не только поедают макрофиты, но и запасают их. Так, заготовки корневищ кубышки были отмечены нами на оз. Скопинка и оз. Минаково. Корневища кубышки длиной около 1 м (3-5 штук) были сложены в воде возле зимовочных нор вместе с ветвями ивы. Подобное поведение ранее было описано Л.В. Колбиным (1970) для бобров Березинского заповедника.

Несмотря на то, что бобры в условиях обеспеченности макрофитными кормами могут круглогодично обходиться без древесных кормов, что подтверждается наблюдениями на Киевском водохранилище (Панов, Легейда, 1981), бобры, обитающие в водоёмах поймы р. Пра, предпочитают ежегодно заготавливать веточные корма, вне зависимости от того, зимуют они в водоёме, богатом водной растительностью или практически не заросшем.

Перейдем к рассмотрению влияния, которое оказывают бобры на растительность водоёмов. Бобры могут оказывать влияние на заросли макрофитов в процессе питания, перемещения, а также при постройке и эксплуатации убежищ.

В Окском заповеднике наиболее распространённым видом бобровых убежищ являются норы, реже, на низких болотистых берегах, хатки и полухатки. Жилища бобров по характеру и времени использования можно разделить на постоянные и временные. Все убежища бобров, обнаруживаемые нами на водоёмах, мы относили к следующим категориям: весенние (временные), постоянные и брошенные (без следов посещения бобрами в текущем году) (Панкова, 2010а). Каждая семья использует в течение года несколько нор. При постройке и использовании нор бобры воздействуют на прибрежно-водный экотоп, создавая отвалы грунта и каналы. При сооружении норы бобры перемещают в водоём большое количество грунта из берегов. Для сооружения 100 м норы в песчаном грунте бобры должны переместить в воду не менее 20 м³ грунта весом 35-40 т (Панов, 1990). Произведённые бобрами изменения имеют долговременный характер.

На водоёмах, имеющих высокие берега, основными убежищами являются норы (от 1 до 49 нор). На водоёмах с низкими берегами бобры живут в хатках.

Рассмотрим влияние бобров на водную растительность при постройке и использовании убежищ разных типов.

Временные (весенние) убежища (хатки, норы) используются бобрами только в период высокой воды. Эксплуатация таких убежищ происходит главным образом до развития макрофитов, поэтому влияние их на растительность невелико. По всей вероятности, растительность частично повреждается лишь в процессе строительства норы. Прогалов в зарослях возле весенних построек обнаружено не было.

Постоянные жилища, используемые бобрами в течение года, летом, осенью и зимой в 58% случаев (табл. 7.1) имели у выходов прогалы в прибрежно-водной и водной растительности. Средняя площадь прогала составляла 8.5 м². Прогал образуется как вследствие углубления дна, так и при питании бобрами водными растениями и при частом перемещении зверей. В прогале растения присутствуют единично или отсутствуют полностью. Нами наблюдались чаще всего прогалы в сомкнутых зарослях нимфейных, а также «дорожки» среди сабельника. 38% нор выходили в акваторию, вовсе лишённую растительности. Такие норы располагались в высоких берегах слабозаросших водоёмов.

Таблица 7.1.

Характеристика участков водоёма, прилегающих к выходам бобровых убежищ

Типы убежищ	Всего случаев	Наличие прогала в растительности, % случаев	Ненарушенная растительность, % случаев	Изменённая растительность (по сравнению с прилегающими участками), % случаев	Отсутствие растительности, % случаев
Временные	28	0	53,6	0	46,4
Постоянные	188	58,5	2,1	0,5	38,8
Брошенные	78	10,3	23,1	17,9	48,7

К брошенным мы относили норы, не имеющие в этом году признаков посещения бобрами. Характер нарушения растительности возле них зависел в первую очередь от того, насколько давно в последний раз использовалась нора. Около половины обследованных нор не имели у входов растительности, у входа 10% нор был более или менее выраженный прогал, у 17,9% имелся участок изменённой растительности и 23% (самые старые норы) выходили в сомкнутые заросли водной растительности, не имеющие признаков изменения.

Характер зарастания прогала у входа в нору, после того, как нора была оставлена бобрами, зависит в первую очередь от состава окружающей растительности. Так, по нашим наблюдениям, участки, «расчищенные» бобрами от растительности, окружённые кубышковыми сообществами с участием погруженных гидрофитов, зарастают такими видами, как *Ceratophyllum demersum*, виды рода *Potamogeton*, *Urticularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*. Постепенно в заросли этих гидрофитов внедряются нимфейные и сообщество восстанавливается в прежнем виде. Были отмечены случаи, когда прогалы в чистых зарослях кубышки сразу зарастали кубышкой. Дорожки и прогалы в зарослях *Comarum palustris* зарастают также *Ceratophyllum demersum*, видами *Potamogeton*, *Urticularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae* и нимфейными.

Площадь нарушенных бобрами участков на разных водоёмах составляла 2-6 % от площади, занятой сообществами гигрогело- и гелофитов и 0.1-19% от площади, занятой сообществами, образованными гидрофитами.

Наличие по берегам водоёма большого количества нор сказывается на распределении водной растительности. Была выявлена зависимость между наличием водной растительности у берегов водоёма и количеством нор на 1 км берега. Чем больше было нор, тем больший процент от всей протяжённости береговой линии составляли участки, лишённые водной растительности ($r=0.48$, $p<0.05$). В водоёмах, на которых бобры живут давно и постоянно, водная растительность располагается преимущественно у берегов, не пригодных для

постройки нор. В то же время на водоёмах с пологими берегами, где количество нор невелико, или же бобры постоянно живут в хатке и не создают новых построек, растительность располагается по водоёму более равномерно. 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 водоёма нимфейными находится в обратной зависимости от возраста бобрового поселения на водоёме ($r = -0.65$, $p < 0.05$). Анализ дина-

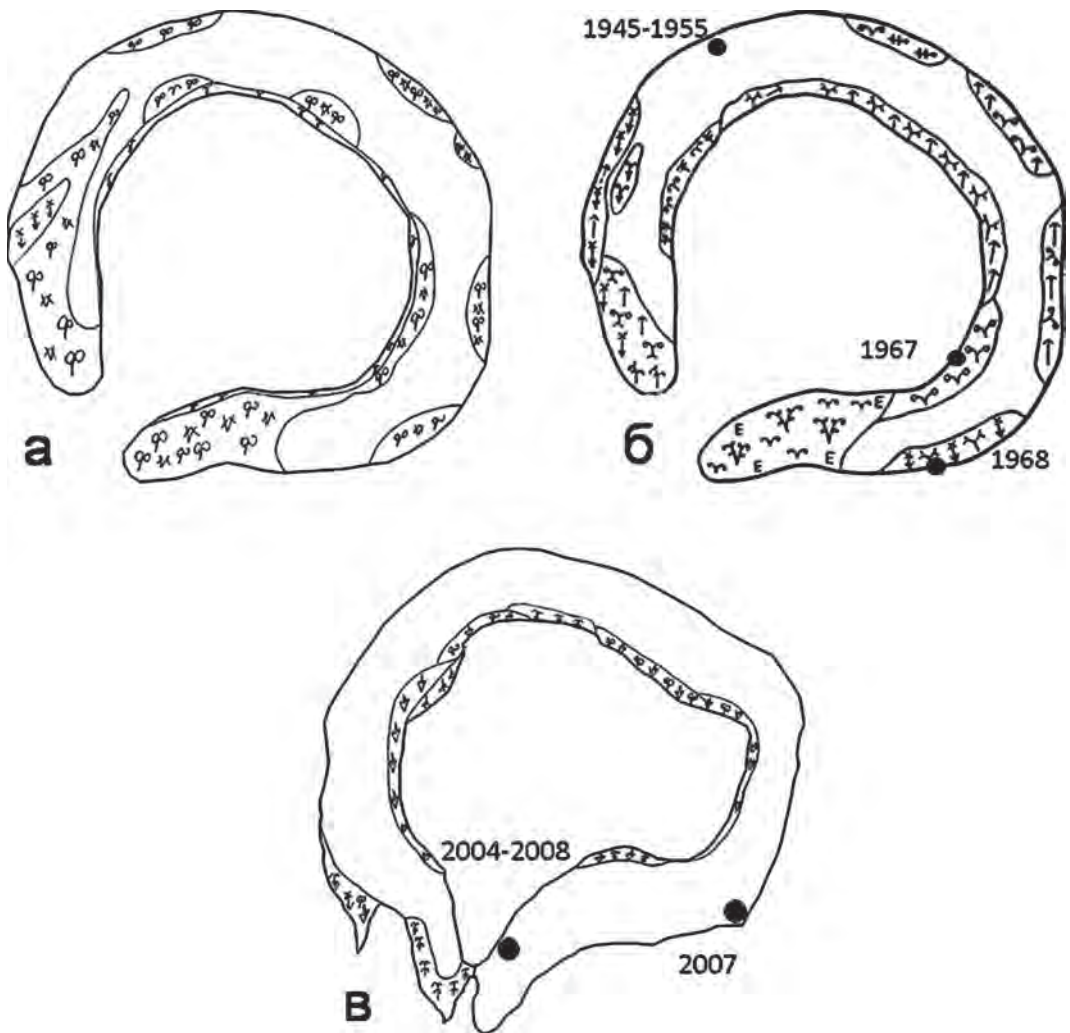


Рис. 7.8. Схемы распределения водной растительности и зимовочных бобровых нор на оз. Санкина Лука в разные годы: а) 1936 г. (по данным В.Н. Чернова) до вселения бобров; б) 1968 г. (по данным Б.Ф. Самарин); в) 2009 г. Точками показаны места зимовочных нор

мики растительности 10 водоёмов, первое описание которых было произведено до вселения бобров, показал, что бобры значительно сокращают заросли кубышки, особенно в районе зимовочных нор. При постоянном частичном использовании кубышки бобрами этот вид теряет доминирующее положение и преимущественно входит в состав новых сообществ в качестве примеси.

Для примера рассмотрим изменения, происходившие в растительности оз. Санкина Лука под воздействием зоогенного фактора (рис. 7.8, табл. 7.2) (Панкова, 2010б).

Таблица 7.2.

Соотношение площадей, занятых растительными ассоциациями в разные годы (% от площади водоёма) в оз. Санкина Лука

Ассоциации / годы	1937	1968	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Степень зарастания водоёма, %	50.0	46.0	29.1	29.4	34.6	25.9	26.0	22.5
<i>Caricetum acutae</i>	5.0	3.0	4.5	5.0	5.5	0.5	1.7	2.0
<i>Comareto-Caricetum acutae</i>			0.4	0.3	0.3	9.3	4.1	4.0
<i>Comaretum palustris</i>			2.0	3.0	3.3			
<i>Eleocharietum palustris</i>				0.5	0.9			
<i>Hydroherboso-Nupharetum lutea</i>	30.0							
<i>Hydroherboso-Potametum natantis</i>						1.0		
<i>Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae</i>	1.0	7.0						
<i>Nuphareto-Sagittarietum sagittifoliae</i>		9.0						
<i>Nuphareto-Trapetum natantis</i>						2.1		
<i>Nupharetum lutea</i>	7.0	6.0	2.0	1.5	1.5	0.6	5.0	4.0
<i>Nymphaeto-Sagittarietum sagittifoliae</i>		7.0						
<i>Potametum perfoliati</i>		8.0						
<i>Persicarietum amphibii</i>			1.5	1.0				
<i>Sagittarieto-Sparganietum erecti</i>		3.0				1.9	1.9	2.0
<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>						0.5	0.1	0.1
<i>Sparganietum emersi, Sparganietum erecti</i>	8.0		1.0			0.0	0.2	0.1
<i>Stratiotetum aloides</i>			4.5	4.0	3.3	3.3	0.7	0.7
<i>Stratioto-Nymphaeetum candidae</i>			0.2	0.1	0.1	0.7		
<i>Trapeto-Nupharetum luteae</i>			10.5	12.0	16.2	3.6	3.1	1.1
<i>Trapeto-Sparganietum erecti</i>			0.5			0.3	2.0	2.0
<i>Trapeto-Stratiotetum aloides</i>						0.7		
<i>Trapetum natantis</i>			2.0	2.0		1.7	7.1	1.1

Поселение бобров на этом водоёме было впервые зарегистрировано в 1945 г. в северо-западной и западной части. С 1945 по 1966 гг. бобры зимовали в норах, расположенных в северо-западном берегу озера, где в 30-е годы отмечались заросли сообщества *Nupharetum luteae* и *Potameto-Nupharetum luteae*. На схеме распределения растительности, составленной в 1966 г. (Самарина, 1974), видно, что в районе обитания бобров исчезли сообщества асс.

Potameto-Nupharetum luteae и заметно сократились чистые заросли кубышки. Начиная с 1966 г. бобры стали обживать юго-восточную часть водоёма, заросшую к тому времени рдестами и кубышкой. В последние годы (2004-2010 гг.) они также держались в юго-восточной части, зимуя попеременно в трёх разных норах, расположенных недалеко друг от друга. В районе нор (на протяжении 75 м) в эти годы водная растительность вдоль высокого берега практически отсутствовала, а прибрежно-водная была представлена разреженной полосой *Sparganium erectum* L. и *Sagittaria sagittifolia* L., шириной не более 1 м.

С 2007 по 2008 гг. на участке водоёма, являющимся центром бобрового поселения, исчезли 563 м² зарослей *Trapeto-Nupharetum luteae*. В юго-восточном конце озера, где бобры регулярно обитали до 1966 г., водная растительность в настоящее время развита только вдоль низкого берега (заросли *Nuphar lutea* с проективным покрытием не более 30%, *Trapa natans* и *Stratiotes aloides*). Чистые заросли нимфейных составляют в последние годы от 1 до 5% от площади водоёма, большей частью кубышка входит в состав сообщества асс. *Trapeto-Nupharetum luteae* (от 3 до 16% от площади водоёма в разные годы). Рдесты к настоящему времени встречаются в водоёме единично. Подобная картина наблюдалась и в прочих заселённых бобром водоёмах с высокими берегами, пригодными для устройства нор.

В качестве примера воздействия бобров на растительность водоёма с низкими берегами, не пригодными для устройства нор, рассмотрим оз. Харламово. В этом водоёме сообщества с преобладанием кубышки в настоящее время занимают площадь, ранее занимаемую чистыми зарослями телореза (28% от площади водоёма). Бобры пришли на водоём в 1948 г. и до 1966 г. зимовали в юго-восточной части озера. С 1966 г. они стали зимовать в хатке, построенной в заболоченной низине в 50 м от озера. В последние годы они зимовали там же, используя для передвижения сеть каналов. Озеро перестало использоваться бобрами в зимний период (когда макрофиты употребляются в пищу наиболее интенсивно), что снизило зоогенный пресс на водную растительность. В последние 40 лет влияние бобров на растительность было ограничено летне-осенним периодом, что позволило кубышке разрастись равномерно по всему водоему.

Однако следует отметить, что помимо деятельности бобров на сокращение площадей, занятых нимфейными, могут влиять и другие факторы. Так, В.Н. Чернов в 1939 г. в восточной части оз. Сундрица отметил значительное уменьшение зарослей кувшинки по сравнению с наблюдениями 1936 г., связанное с промерзанием до дна водоёма и вынесением льдом корневищ в половодье (Чернов, 1940).

По интенсивности использования все заселённые бобрами водоёмы можно разделить на 2 группы: 1) водоёмы практически ежегодно, с момента заселения бобрами (1940-1966 гг.) и до настоящего времени, являющиеся для бобров зимовочными; 2) водоёмы, в которых бобры зимуют не регулярно (или не зимуют вовсе), и, по крайней мере, в последние 3 года посе-

щаемые бобрами лишь в летнее время (Панкова, Панков, 2010). В водоёмах, заселённых бобрами круглогодично, отмечается значительное сокращение зарослей нимфейных, по сравнению с водоёмами, используемыми бобрами только в летнее время, так как зимой корневища кубышки выедаются и заросли не успевают разрастись за лето. В зимовочных водоёмах средняя площадь, занятая кубышкой и кувшинкой вместе составляет $5 \pm 1.1\%$ от площади водоёма ($n=23$), в «летних» – 18.6 ± 1.8 ($n=19$) Различия достоверны (t -критерий; $P < 0.001$). Это подтверждает выводы С.И. Шаповалова (1987) о том, что численность кувшинки и кубышки находится в обратной зависимости от возраста поселения. Когда возраст поселения достигает 9-10 лет, обилие водных растений снижается, после чего наблюдается некоторая стабилизация их численности.

По мнению Д.В. Дубыны (1982), околородные животные и, в частности бобры, разреживают заросли нимфейных, чем способствуют вселению других видов, особенно из группы погруженных прикрепленных растений. Полное уничтожение кубышки и кувшинки происходит редко и наблюдается лишь при перенаселении небольшого водоёма околородными животными. Нами было отмечено всего четыре озера в поймах рек Пра и Ока, где кубышка и кувшинка отсутствовали, несмотря на то, что глубины водоёмов не препятствовали их произрастанию. Поскольку все эти водоёмы в течение почти 50-ти лет были круглогодично заселены бобрами и имели при этом площадь не более 0.5 га, можно предположить, что в отсутствии зарослей нимфейных повинны именно бобры.

Бобры могут так же влиять на растительность водоёма, изменяя условия обитания растений. Поселившись на оз. Алексеево в 2000 г., бобры построили плотину на протоке, соединяющей озеро с рекой, и подняли уровень воды. Произошло омоложение растительности водоёма, находящегося на стадии фитоценотического старения, затопление прибрежного ивняка. Надо отметить, что ивняк за 9 лет напрямую от бобров пострадал мало, но большей частью погиб в результате затопления.

Растительность оз. Алексеево сильно изменилась. Так, до вселения бобров основными растительными группировками этого озера являлись кубышково-кувшинковая и рдестовая (с *Potamogeton perfoliatus*). Озеро интенсивно зарастало *Scirpus lacustris* и *Sparganium erectum*, в небольшом количестве присутствовал *Stratiotes aloides* (Самарина, 1974). В настоящее время в растительном покрове водоёма доминирует *S. aloides*; нимфейные входят в состав телорезовых сообществ в качестве незначительной примеси. Заросли гелофитов разрежились и сократились вследствие повышения уровня воды и прямого уничтожения бобрами, а *P. perfoliatus* полностью исчез из водоёма.

С помощью плотин бобры также поддерживают достаточно высокий уровень воды в оз. Корчажное и оз. Большое Попово, а оз. Смолянка оказалось разделено плотиной на две части, что, вероятно, способствует деградации водной растительности в запруженной его части. Периодически

плотины появляются на протоках, вытекающих из оз. Травное и оз. Белое. Влияние плотины на жизнь водоёма становится особенно заметно во время засухи. Так, в засушливое лето 2010 г. бобрам удалось воспрепятствовать катастрофическому падению уровня воды в озёрах Большое Попово, Травное, Смолянка и Белое.

7.3.3. Кабан

Ареал кабана *Sus scrofa* неоднократно менял свои очертания, наиболее существенные изменения произошли во второй половине II тысячелетия н.э. После максимальной депрессии, наблюдавшейся в XVII – начале XX веков произошла резкая трансформация его границ (Гептнер и др, 1961; Кириков, 1966). С середины XX века кабан начал быстро расселяться от западных и южных окраин России на север и восток и не только восстановил свой видовой ареал, но и значительно расширил его (Фадеев, 1981) Заселяя территорию кабан начинает активно влиять на природные экосистемы в результате кормодобывания и оборудования участка обитания. В зарубежной научной литературе (Arrington et al., 1999, Crooks, 2002; Sandom et al., 2013) кабана, наряду с бобрами и гоферами, даже относят к «экосистемным инженерам» – видам, деятельность которых напрямую и косвенно влияет на условия существования других организмов, изменяет, создает и поддерживает местообитания (Jones et al., 1994). Влиянию роющей деятельности кабана на лесные и луговые экосистемы посвящена обширная литература (Булахов, 1975; Козло, Ставровская, 1974; Антонец, 1998; Евстигнеев, 1999 и др.). Но деятельность кабана по преобразованию окружающей среды не ограничивается наземными местообитаниями. Известно, что кабанов привлекают водоёмы и болота. В литературе часто встречаются указание на то, что в рацион кабанов входят водные и земноводные растения: *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex* sp., *Comarum palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Iris pseudacorus*, *Nuphar htea*, *Nymphae* sp., *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Trapa natans*, *Typha* sp., (Русаков, Тимофеева, 1984; Дубына, 1982; Слудский, 1956; Данилкин, 2002), а также разнообразный животный корм.

В Астраханском заповеднике основным кормом кабанов являются рогозы, чилим, тростник, лотос *Nehimbo* sp., сусак зонтичный (Русаков, Конечный, 1991), в дельте р. Или к основным кормам кабана относятся побеги и корневища тростника и рогоза узколистного (Слудский, 1956). Внедрение наземных организмов в экосистемы водоёмов происходят в основном при обсыхании мелководий в результате естественных сезонных колебаний уровня воды (Doupe et al., 2010). Но по наблюдениям Х. Майнхардта для кабанов не представляет проблемы и добывание растительной пищи, находящейся под водой. Он описывает, как кабаны на его глазах «за считанные часы опустошили один небольшой пруд, где росло много рогозов.

Шлёпая по грязи, а то и вплавь, они выдергивали растения из болота, тащили свою добычу на берег и тут же поедали корневища, не трогая зелёные стебли» (Майнхардт. 1983, стр. 39). По наблюдениям А.А. Слудского (1956) роющая деятельность кабана возможна на мелководьях с глубиной воды до 30 см.

Однако, работы, посвященные изучению влияния кабанов на водные экосистемы, довольно редки. Австралийские исследователи (Doupe et al., 2010) изучая воздействие кормовой активности диких свиней на различные параметры экосистем эфемерных пойменных лагун, отметили значительное сокращение зарастания водоёмов, на которых кормились свиньи, а также изменения рН, прозрачности и содержания растворённого кислорода в воде. Исследования, проведенные в Центральной Флориде (Arrington et al., 1999), показали увеличение видового богатства пойменных болот, подвергшихся воздействию этих животных. Несмотря на то, что в условиях России кабаны не менее активно используют обводнённые местообитания (Слудский, 1956, Данилкин, 2002), сведения о влиянии на них кабанов носят отрывочный характер. Например, некоторые указания на масштабы роющей деятельности кабана на берегах пойменных водоёмов рек Клязьма и Хопёр, можно найти в статье Г. В. Хахина, И.В. Снеговой, Н.Н. Новиковой (2005). Наблюдения, касающиеся питания кабанов водной растительностью в дельте р. Или (Казахстан), содержатся в работе А.А. Слудского (1956).

7.3.3.1. Особенности использования кабаном водных объектов разных типов

В период нашего исследования в летнее время 96-98% всех водоёмов Окского заповедника имели следы присутствия кабанов (тропы, купалки, порои).

Рассмотрим особенности использования кабаном водных объектов различных типов (Панкова, 2013). Растительность отмелей рек используется кабаном интенсивно, но в течение короткого времени. На р. Пра максимум роющей деятельности приходится на июль–август (период летней межени и время созревания клубней стрелолиста *Sagittaria sagittifolia*, (табл. 7.3), а на р. Ока порои кабана появляются чуть позже – в сентябре.

Это, вероятно, связано с действием антропогенного фактора – летом берега Оки в пределах охранной зоны заповедника активно посещаются людьми. Громкая музыка и круглосуточное пребывание людей на отмелях, очевидно, отпугивают кабанов и обширные заросли стрелолиста остаются практически нетронутыми до сентября, когда погода начинает «портиться» и отдыхающие покидают берега реки. С началом осеннего подъёма воды кабаны теряют интерес к речным отмелям и до следующего лета используют реки только для переходов.

Таблица 7.3.

Динамика интенсивности роющей деятельности кабана на водных объектах разных типов в течение года (по данным 2007 г.)

Типы водоёмов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Р. Пра и её затоны												
Р. Ока и её затоны												
Заливаемые понижения поймы Оки												
Старицы Пры												
Старицы Оки												
	высокая интенсивность роющей деятельности (сплошные и диффузные порои, более 50% от общей годовой площади нарушений)											
	средняя интенсивность роющей деятельности (изредка появляются сплошные и диффузные порои, купалки)											
	низкая интенсивность роющей деятельности (появляются отдельные точечные порои, купалки)											

В августе 2007 г. на 10 км нижнего течения р. Пра было зафиксировано 50 пороев кабанов общей площадью 370 м². Из растений, произрастающих на отмелях реки, кабаны, несомненно, предпочитали *Sagittaria sagittifolia*. Жизненная форма этого растения – клубневой вегетативный однолетник. Кабаны выкапывают клубни, располагающиеся на столонах в земле на глубине 5-10 см, а листья отбрасывают в сторону, лишь иногда скусывая основание розетки. Для стрелолиста характерно произрастание в условиях постепенного понижения уровня воды в течение вегетативного периода, вплоть до полного обсыхания грунта к концу лета (Кривохарченко, Жмылев, 1996). Одна розетка стрелолиста производит до 10 клубней. На 0.25 м чистых стрелолистных зарослей на отмели Пры приходится 14 клубней общим весом 28 г (в затоне Оки – 27 клубней, весом 69 г). Кабаны раскапывали как чистые заросли стрелолиста (10% от общей площади пороев), так и любые растительные сообщества, в которых присутствует примесь этого вида. Чаще всего кабанами раскапывались стрелолиственно-ежеголовковые и ежеголовково-стрелолистные группировки (вместе 43% от всех пороев), а также хвощевые с участием стрелолиста. Глубина пороев колебалась в пределах 5-15 см. При том, что практически все растения в порое бывали выкопаны и отброшены в сторону, при внимательном рассмотрении оказывалось, что съедены лишь клубни стрелолиста, а все остальные растения пострадали «случайно». Порои в растительных сообществах, не содержащих стрелолист, встречались гораздо реже. В 2008 г. нами было обнаружено 15 пороев в зарослях рдеста злакового *Potamogeton gramineus* L. Кабаны выкапывали утолщённые клубнеобразные корневища рдеста, располагающиеся в почве на глубине до 20 см (на площади 0.25 м² – 13 г).

Степень нарушенности растительности рек Пры и Оки вследствие рою-

щей деятельности кабанов (площадь пороев, отнесенная к площади растительности) – в 2007 г. составила соответственно 70 и 30% (табл. 7.4). Кабанами поедались следующие растения: стрелолист, рдест злаковый, поручейник широколистный *Sium latifolium* (листья) и частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* (листья). Старицы р. Пра, располагающиеся среди дубрав и имеющие хорошие защитные условия, также интенсивно посещаются кабаном. Практически все старицы р. Пра в той или иной степени используются ими для водопоя и купания (принятия грязевых ванн). На их берегах стада кабанов и одиночные животные часто устраивают лёжки, но в кормовом отношении для них наиболее привлекательны хорошо заросшие мелководные водоёмы (СП3, СП4 и некоторые старицы из группы СП2, табл. 7.4). Такие водоёмы используются кабаном в течение всего года.

Таблица 7.4.

Характеристика использования кабаном растительности водоёмов разных типов

Типы водоёмов	Степень нарушенности (% от площади растительности водоёма)	Число видов растений	Число видов растений, поедаемых кабаном	Типы пороев
р. Ока	30	67	4	точечные, диффузные, сплошные
р. Пра	70	58	4	точечные, диффузные, сплошные
СО1	0,1	29	4	точечные, купалки
СО2	0,1	42	3	точечные, купалки
СО3	0,5	50	3	точечные, купалки
СО4	0,1	55	2	точечные
ПВПО	от 10 до 70	76	15	точечные, диффузные, сплошные, купалки
ПНПО	от 0 до 30	37	11	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП1	от 0,1 до 1	47	11	точечные, купалки
СП2	от 0,5 до 1,7 (20)	70	15	точечные, купалки
СП3	от 1 до 50	89	15	точечные, купалки
СП4	от 1 до 50	40	12	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП4-О	от 1 до 10	59	13	точечные, диффузные, сплошные, купалки
В	от 0 до 1	63	9	точечные

Степень нарушенности растительности колеблется от 11-12% в наиболее глубоководных из них (оз. Харламово) – до 70% в мелководных (оз. Глушица № 4, Кабанье). Основными растительными сообществами, нарушаемыми кабаном в водоёмах этого типа являются *Equiseto fluvialilis-Sagittarietum sagittifoliae*, *Sagittarietum-Caricetum acutae*, *Sagittarietum-Nupharetum luteae*,

Sagittarieto-Sparganietum erecti, *Sagittarietum sagittifoliae*. Порои отмечались с июля по март. Порои, отмеченные с ноября по март, после того, как было раскопано большинство растительных группировок с участием стрелолиста, носили преимущественно диффузный характер, располагались в сообществах *Equisetetum fluviatilis*, *Rorippeto-Equisetetum fluviatilis*, *Sparganieto erecti-Equisetetum fluviatilis*, *Sagittarieto-Sparganietum erecti*. Кабанов интересовали корневища хвоща приречного *Equisetum fluviatile*, ежеголовников *Sparganium emersum* и *S. erectum*, молодые побеги омежника водного *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., корневища частухи и побеги жерушника земноводного *Rorippa amphibia*.

На слабозаросших старицах (СП1 или промывных СП2) летом кабаны раскапывали сообщества с присутствием стрелолиста (преимущественно *Sagittarieto-Caricetum acutae*). Но из-за незначительного распространения стрелолиста большого урона растительности кабаны не наносили (степень нарушенности до 1.7%). Зимой на оз. Кривое, Рогастое и Малое Попово были обнаружены неглубокие поковки в полосе осоки и сабельника. На оз. Санкина Лука в конце декабря 2007 г. кабан проделал около 20 «лунок» во льду (толщина льда до 9 см, площадь лунки 0.2-1 м²) на участке, где летом было описано сообщество *Trapeto-Sparganietum erecti*. Глубина воды в этих местах не превышала 25-30 см. Вероятно, причиной такого поведения послужил замор рыбы. Тем не менее вокруг лунок было обнаружено немало вынутых из воды корневищ и листьев ежеголовки прямой, обрывков побегов жерушника земноводного, а также осколков плодов чилима. Подобное поведение кабанов было отмечено в конце декабря и на других водоёмах, подверженных зимнему замору рыбы, но лишь на оз. Санкина Лука кабан продолжал регулярно делать лунки до начала таянья льда.

Еще охотнее, чем старицы р. Пра, кабаны используют заливаемые понижения высокой поймы (ПВПО). Несколько таких понижений располагаются в совмещённой пойме рек Оки и Пры в окрестностях кордона «Липовая гора». Эти водоёмы отличаются богатством флористического состава и непостоянством уровня воды. Ниже при рассмотрении роли кабанов в динамике растительности, мы подробно остановимся на водоёмах этого типа.

Водоёмы поймы р. Ока представляют для кабанов меньший интерес. Это связано, отчасти, с их расположением вне заповедника (в охранный зоне). Заливаемые понижения низкой поймы (ПНПО), расположенные в окрестностях с. Лакаш (как и оз. Лакаш) вообще не имели следов посещения кабанами, несмотря на обширные заросли стрелолиста и других кормовых растений. Сенокосение, а затем и охота на водоплавающую дичь, очевидно, отпугивают кабанов от этих водоёмов. Старицы Оки (СО1, СО2, СО3, табл. 7.4), находящиеся вдали от населённых пунктов, посещаются кабанами довольно часто, однако зоогенные нарушения составляют не более 0.5% от площади растительности, несмотря на наличие на некоторых из них больших зарослей стрелолиста (оз. Травное, оз. Ватажное). Эти водоёмы сильно заилены, а стрелолист произрас-

тает далеко от берега. Очевидно, кабаны не могут перемещаться по вязкому илу даже при значительном его обсыхании, и вынуждены довольствоваться раскапыванием берегов, незначительно повреждая прибрежно-водную растительность.

Следы посещения кабанами внепойменных озёр отмечались только в наиболее «сухие» годы. Несмотря на твёрдость дна и наличие кормовых растений эти озёра не пользуются у кабанов популярностью. Возможно, это связано с их расположением среди ольховых и ивовых болот, тогда как летом и осенью наибольшая плотность населения кабанов наблюдалась в пойменных дубравах. На водораздельных озёрах ни разу не было отмечено купалок, что, вероятно, связано с особенностями грунта. Основными кормовыми растениями на водоёмах этого типа были молодые побеги и корневища тростника и рогоза широколистного. Следы пребывания кабанов ни разу не были обнаружены на оз. Святое Лубяницкое, несмотря на наличие кормовых растений – камыша озёрного *Scirpus lacustris*, рогоза *Typha latifolia*, стрелолиста.

Таким образом, по интенсивности использования кабанами, водные объекты Окского заповедника можно разделить на несколько групп:

1. Водоёмы, посещаемые кабанами круглогодично, зоогенные нарушения растительного покрова составляют до 50-70% от площади, занятой водной и прибрежно водной растительностью (ПВПО, ПНПО, СПЗ, СП4).

2. Водоёмы (водотоки), привлекающие кабанов на непродолжительное время (лето–осень), зоогенные нарушения растительного покрова составляют до 50-70% от площади, занятой водной и прибрежно водной растительностью (реки Пра и Ока).

3. Водоёмы, посещаемые кабанами круглогодично (по берегам имеются тропы и купалки), но нарушения составляют не более 1-2% от площади растительности (СП1, СП2, некоторые старицы Оки).

4. Водоёмы, посещаемые кабанами эпизодически, нарушения составляют менее 1% от площади растительности (внепойменные озёра).

5. Водоёмы, практически не посещаемые кабанами, тропы, купалки и порои отсутствуют (водоёмы в окрестностях с. Лакаш, окружённые сенокосными лугами, оз. Святое Лубяницкое).

Из всех водных и прибрежно-водных растений в условиях заповедника при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожаем желудей 4-5 баллов), кабанов наиболее привлекал стрелолист (клубни). Помимо стрелолиста, кабаны поедали манник большой (корневища, листья), чилим (плоды), частуху подорожниковую (листья, корневища), омежник водный (листья), рдесты (*Potamogeton sarmaticus*, *P. × angustifolius*, *P. gramineus*) (корневища), хвощ приречный (побеги, корневища), чистец болотный (корневища), ежеголовку прямую (корневища, почки), тростник (корневища, молодые побеги), рогозы, ирис водный (корневища), поручейник широколистный (листья), сабельник болотный, осоку острую, жерушник земноводный (надземную часть растений). Но все эти растения (кроме стрелолиста, рдестов и чистеца) имели не-

большое значение в питании кабана, и, несмотря на хорошую распространённость, употреблялись, в основном, зимой и весной, то есть, после того, как все клубни стрелолиста уже выкопаны. Чистец болотный, в отсутствие стрелолиста, стал в 2008 г. основным кормовым растением на некоторых водоёмах высокой поймы. По данным Д. В. Дубыны (1982) в Украине кабаны охотно и в большом количестве поедают корневища и почки кувшинки белой и чистобелой, реже, кубышки жёлтой. Нами не было отмечено ни одного достоверного случая поедания кабанами нимфейных. Также не было отмечено и интереса кабанов к сусаку и камышу озёрному, которые приводятся в литературе в качестве кормовых растений кабанов (Данилкин, 2002).

7.3.3.2. Роль деятельности кабана в динамике растительности водоёмов

Далее рассмотрим роющую деятельность кабана в контексте краткосрочной (2006-2012 гг.) динамики растительности озёр в понижениях высокой части совмещенной поймы рек Оки и Пры (ПВПО, наливные озёра: Большие и Малые Сады, Большая Толпега и Дубовое). Ежегодно, в течение всего ряда наблюдений, лёжки кабанов располагались в непосредственной близости от этих водоёмов, или непосредственно на их обсыхающих мелководьях. Тропы, порои и купалки отмечались круглогодично, поскольку весенние и осенние паводки в некоторые годы практически не касались водоёмов высокой поймы. Расположение среди дубрав (что особо привлекает кабанов в годы, урожайные на желуди), заповедность территории, а также отсутствие заливания в половодье приводят к тому, что окрестности кордона «Липовая гора» не пустуют даже в годы депрессии численности кабанов. Так в период наблюдений поголовье кабанов в заповеднике по данным «Летописи природы» изменялось с 114 до 612 особей, но в ближайших окрестностях изучаемых водоёмов практически постоянно держались 1-3 одиночных секача и стадо, численностью от 5 до 30 особей.

Шестилетние наблюдения за роющей деятельностью кабанов в заливаемых понижениях показали, что её масштабы зависят от уровня весеннего половодья. Не все из изучаемых понижений находятся на одном высотном уровне. Для заполнения водой озёр Большие Сады и Голубые требуется более высокий уровень половодья, чем для озёр Малые Сады и Большая Толпега, поэтому развитие растительности этих водоёмов в один и тот же год может происходить не одинаково.

Для примера понижения, заливаемого при наиболее высоких паводках, рассмотрим оз. Большие Сады. Весной 2006 г. водоём соединялся с рекой, благодаря чему водная и прибрежно-водная растительность были хорошо развиты. Летом кабаны устроили лёжки в зарослях тростника и проложили тропы по мелководью. В растительности преобладали такие виды, как *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton lucens*,

P. × angustifolius, *P. gramineus*, *P. sarmaticus* и другие. Максимальная глубина водоёма в летнее время составляла 70 см. К осени водоём значительно обмелел, по его периметру появилась многочисленные тропы, купалки и порои. По мере схода воды кабанам осваивались всё новые и новые участки понижения. В первую очередь кабаны перекапывали сообщества, содержащие стрелолист. Также кабанов интересовали подземные части рдестов и, вероятно, разнообразный животный корм, содержащийся в иле. В октябре 2006 г. озеро обсохло на 70% (и было перекопано кабанам на 50%), но в декабре–январе, до установления снегового покрова, вода прибыла.

Весной 2007 г. заливаемые понижения высокой поймы вообще не соединялись с рекой, и уровень воды в них поднялся лишь за счёт таяния снега. Очень быстро вода стала убывать. Оз. Большие Сады полностью пересохло уже к середине июня: к этому времени уже нельзя было обнаружить большинства рдестовых сообществ, на их местах виднелся лишь сухой потрескавшийся грунт. Дольше всего вода сохранялась в глубоких прошлогодних пороях и купалках, заросших *Callitriche palustris*. Прибрежно-водные растения (манник большой, ежеголовники, частуха, тростник) были сильно угнетены и пожелтели. После того как прошли дожди, обсохшие участки водоёмов стали интенсивно зарастать частухой, чередой *Bidens tripartita*, омежником и другими растениями. Заросли стрелолиста и рдестов сильно сократились по сравнению с предыдущим годом и располагались на тех 30% площади озера, где осенью 2006 г. оставалась вода, и которые остались нетронуты кабанам. В середине июля 2007 г. и они были выкопаны. Кроме стрелолистных сообществ, были повреждены также густые заросли частухи (асс. *Alismatetum planlago-aquaticae*). К осени растительность оз. Большие Сады уже не привлекала кабанов в пищевом отношении, но до морозов секач использовал для купания лужу, сохранившуюся в центральной части водоёма.

Весной 2008 г. кабаны вновь принялись перекапывать обсохшее дно водоёма, но уже в поисках подземных частей манника и обильно разросшегося чистеца болотного *Stachys palustris*. В последующие годы на дне высохшего оз. Большие Сады сохранялись тропы, ведущие к лёжкам, пороям и купалкам, функционирующим в наиболее низких местах. Даже полностью утратив водное зеркало оз. Большие Сады сохранило своё значение для кабанов, но уже в качестве сырого луга.

Оз. Малые Сады расположено на более низком гипсометрическом уровне, чем предыдущий водоём. В 2006 г. озеро было наполнено водой до краёв и зарастало ряской *Lemna minor* и рдестом плавающим, прибрежно-водная зона была практически не развита. К осени уровень воды стал падать, однако кабаны, подходя к воде, не интересовались растительностью. В 2007 г. этот водоём так же как и предыдущий не соединялся с разливом, благодаря чему уровень воды всё лето был очень низким. Облик водоёма резко изменился – появились обширные заросли частухи и стрелолиста (рис. 7.9). С начала лета кабаны активно посещали водоём. Отдельные поеди стрелолиста наблюдались ещё

в июне: кабаны заходили в воду и выдирали розетки стрелолиста с недоразвитыми клубнями. Однако максимум роющей деятельности пришелся на август. В этот год площадь пороев совпала с площадью, занятой сообществами с преобладанием стрелолиста. Порои в основном имели диффузный характер, однако были и глубокие порои (глубиной 15-30 см), создающие выраженный зоогенный микрорельеф. До глубокой осени секач использовал купалку в северной части водоёма.

В 2008 г. водоём так же не соединялся в рекой и уровень воды в нём был ещё ниже. Площадь зарослей стрелолиста значительно сократилась, в местах диффузных пороев прошлого года развились густые заросли *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica* и *Alopecurus aequalis*, на некоторых участках сплошных пороев растительность не сформировалась. Стрелолиственные сообщества протянулись узкой полосой в центре водоёма (где в предыдущий год стояла вода), также стрелолист кое-где возобновился на отвалах старых пороев. Порои 2008 г. снова примерно соответствовали по площади зарослям стрелолиста и частично совпадали с прошлогодними пороями, в прежнем месте располагалась и купалка (рис. 7.9).

В 2009 г. озеро так же не соединялось с разливом, однако уровень воды понижался медленно, что дало возможность развиваться сообществу асс. *Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae* с проективным покрытием стрелолиста 20-30% (рис. 7.10). Порои 2007 г. уже не выделялись по растительности и были заняты, в основном, зарослями частухи и гидрофитов, хотя и сохранили характерный для пороев микрорельеф. К осени водоём обсох полностью, и диффузными пороями оказалась охвачена площадь, занятая сообществом с присутствием стрелолиста и заросли манника. Купалка в северной части озера использовалась в первую половину лета, пока не высохла и не заросла частухой.

Весной 2010 г. уровень половодья был достаточно высоким и водоём до краёв наполнился водой, которая сходила медленно. Кабаны посещали водоём, однако не находили на нём ничего интересного – преобладающими видами в этот год были *Eleocharis acicularis* и *Salvinia natans* (рис. 7.10). Было отмечено несколько точечных пороев и купалок в незатопленной части водоема. Небольшие заросли гидрофитов с примесью стрелолиста развились в северной части озера, но, вероятно, они остались неосвоенными кабанами из-за высокого уровня воды.

В 2011 г. водоём вновь не соединялся с разливом и уровень воды был очень низким. Заросли гидрофитов сменились гидрофитами, только в центре озера развились заросли *Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae*, с проективным покрытием стрелолиста 20% (рис. 7.10). Также небольшая (около 5%) примесь стрелолиста отмечалась в сообществах гидрофитов в западной части озера. Заросли манника не возобновились на месте, где были вырыты в 2009 г., но зато заняли прошлогодние местообитания *Eleocharis acicularis*. Также манник в начале лета «затянул» многолетнюю купалку в северной части озера,

Условные обозначения

граница уреза воды (минимальный уровень)



порои кабана



Растительные сообщества



Butometum umbellati



Caricetum acutae



Glycerietum maximae



с преобладанием гигро-и мезофитов



с преобладанием гигрофитов (с примесью стрелолиста)



Sparganietum erecti



Eleocharietum acicularis



Glycerietum maximae



Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae



Rorippetum amphibiae



Salvinietum natantis



Alismateto-Oenanthetum aquaticae



Alismateto-Sparganietum emersi



Alismatetum plantago-aquaticae



Hydroherboso-Sparganietum emersi



Oenanthetum aquaticae



Potameto-Alismatetum plantago-aquaticae



Potameto-Sparganietum emersi



Sagittarietum sagittifoliae

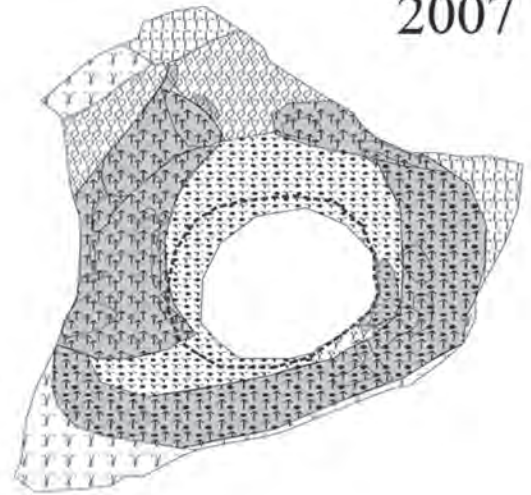


Hydroherboso-Potametum natantis



вода, свободная от растительности

2007



2008

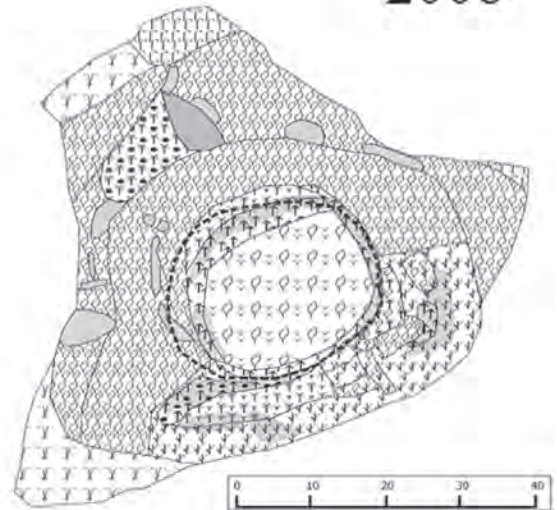


Рис. 7.9. Схема размещения растительных сообществ и пороюв кабана на оз. Малые Сады в 2007 и 2008 гг.

однако, она вновь была разрыта и углублена во второй половине лета. Порои были отмечены всюду, где наблюдалась хоть малейшая примесь стрелолиста, и имели большей частью диффузный характер.

Таким образом, с 2007 по 2011 гг. кабаны перекопали около 70% от площади заливаемого понижения (рис. 7.10).

Можно выделить участки наиболее «любимые» кабанами, перекапываемые по много раз, а также – участки вовсе не тронутые роющей деятельностью.

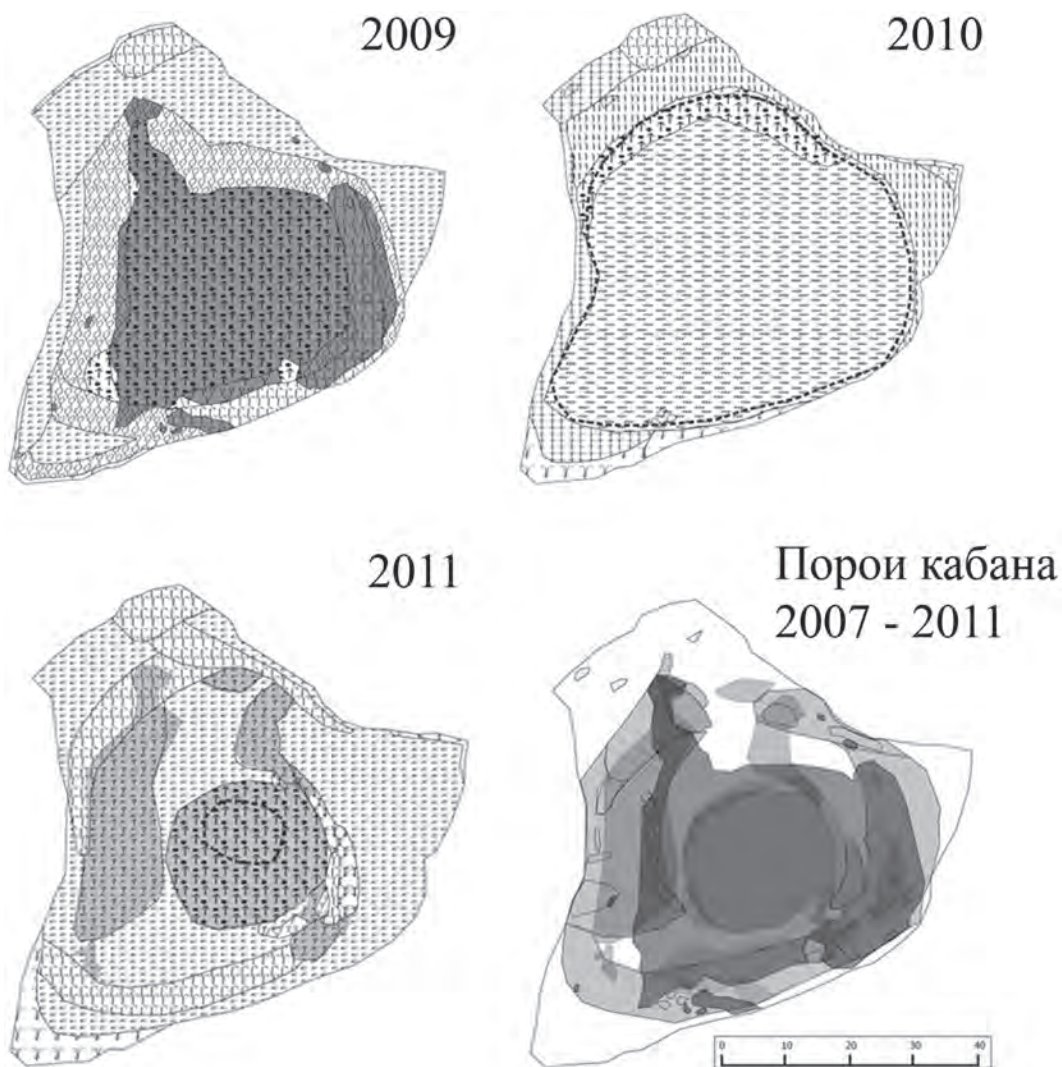


Рис. 7.10. Схема размещения растительных сообществ и пороев кабана на оз. Малые Сады в 2009, 2010 и 2011 гг. (условные обозначения см. рис. 7.9).

стью. К нетронутым участкам мы можем отнести наиболее «сухие» окраины водоёма, заливаемые только в многоводные годы. Они заняты манниковым и осоковыми сообществами, а в «сухие» годы зарастают гигро- и гигромезофитами. Растительность этих участков наиболее стабильна и ее флуктуации зависят, в основном, от уровня воды в водоёме.

Самая глубокая, центральная часть подвергалась воздействию кабанов лишь в наиболее маловодные годы. Практически ежегодно (за исключением лет с высоким уровнем воды), перекапывалось дно юго-восточной и западной

частей водоёма. Особо следует отметить консерватизм кабанов в отношении расположения глубоких, многоразовых грязевых ванн (купалок), ежегодно отмечавшихся в одном и том же месте в северной части озера. Сплошные порои имели наибольшую площадь в 2007 г., когда проективное покрытие зарослей стрелолиста было высоким (70%). При более редком расположении розеток порои были, в основном, диффузными. Однако на количество, площадь и глубину пороев могут влиять и поведенческие факторы: большое стадо кабанов, кормясь и купаясь на озере, производит гораздо большее нарушение, чем одиночный секач. Так, на оз. Большая Толпега кабаны из большой семейной группы (около 30 особей) соорудили несколько купалок рядом, при их неоднократном использовании перемесив грунт и разрушив растительный покров на 20% площади водоёма. Оз. Малые Сады в основном посещалось одиночными особями, что, вероятно, объясняется близостью водоёма к кордону заповедника.

Как мы видим из картосхем, площадь пороев на водоёме напрямую зависела от площади мелководий, обсохших к концу лета. Более всего наливные водоёмы оказались повреждены кабанями в сухом 2009 г., менее всего – в многоводном 2010 г. (рис. 7.10).

Также некоторая корреляция прослеживается между площадью нарушений и площадью, занятой стрелолистом ($r=0.64$, $p<0.05$). Однако первая всегда была значительно больше второй, поскольку растительные группировки с незначительной примесью стрелолиста временами перекапывались кабанями полностью, а также повреждались заросли других кормовых растений – чистухи, чистеца болотного, жерушника земноводного. Кроме того, нарушения зарослей не кормовых растений происходило при устройстве купалок и поисках животного корма.

Следует отметить, что заросли стрелолиста в период наблюдений 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. Заросли сокращались и стрелолист входил, как примесь, в растительные сообщества, располагающиеся на ненарушенных участках. Сомкнутые чистые заросли стрелолиста образовывались только на следующий год после высокого разлива.

Совсем иначе реагирует на подобные нарушения растительность регулярно заливаемых пойменных водоёмов и речных отмелей. На следующий год после перекапывания места расположения обширных пороев и купалок уже не выделяются на фоне ненарушенных участков, поскольку во время половодья происходит выглаживание зоогенного микрорельефа дна. Также сохраняет относительную однородность и растительность; заросли возобновляются ежегодно на прежних местах, стрелолист сохраняет доминирующую позицию, несмотря на ежегодное перекапывание. Для примера приведены описания растительности трёх регулярно перекапываемых кабанями площадок, расположенных на мелководье одной из стариц низкой поймы р. Пра (табл. 7.5).

Глубина воды летом до 30 см, осенью площадки полностью перекапывались кабаном. Вероятно, положение водоёма в низкой пойме нивелирует влияние роющей деятельности кабана на прибрежно-водную растительность, благодаря стабильной работе полых вод и, соответственно, свободному перемещению диаспор.

Таблица 7.5.

Динамика растительности трех площадок (2×2 м) на мелководье оз. Харламово в 2008-2010 гг.

Виды	2008	2009	2010	2008	2009	2010	2008	2009	2010
	Площадка №1			Площадка №2			Площадка №3		
	Проективное покрытие, %								
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	50	70	70	50	50	50	40	30	30
<i>Nuphar lutea</i>	20	–	–	–	–	–	10	10	10
<i>Sparganium emersum</i>	–	–	–	–	–	–	5	–	–

Поскольку зоогенный фактор, особенно в случае водоёмов высокой поймы, действует совместно с гидрологическим (степень зоогенного нарушения зависит от того, заливался ли водоём полыми водами, и, соответственно, от площади обсыхания), трудно отделить действие одного фактора от другого и однозначно оценить степень влияния кабана на динамику растительности наливных водоёмов. Можно лишь констатировать сокращение и изреживание зарослей стрелолиста в местах пороев, возникновение участков, лишённых растительности и изменение микрорельефа дна. Чтобы проиллюстрировать процессы восстановления растительности на пороях, приведём ряд описаний двух наиболее типичных площадок, заложенных на месте зарослей стрелолиста, разрытых кабаном в начале августа 2007 г. (табл. 7.6).

В 2008 г. площадка №1 (на сплошном порою глубиной 15-20 см, размером 2×2 м) была окружена практически чистыми зарослями частухи, образовавшимися на месте обширного диффузного порою прошлого года. Площадка имела выраженный зоогенный микрорельеф – пониженная часть, где грунт был снят на глубину 10-20 см и повышенная часть, представленная отвалами грунта. В наиболее глубокой части площадки произрастали *Callitriche palustris*, *Elatine alsinastrum* и *Sparganium emersum*, а отвалы занимали такие виды, как *Alisma plantago-aquatica*, появившийся там уже осенью прошлого года *Alopecurus aequalis*, а так же несколько розеток *Sagittaria sagittifolia*, развившихся из оставленных кабаном прошлогодних клубней. Стрелолист был вновь выкопан кабаном уже к середине лета 2008 г.

Таблица 7.6.

**Динамика растительности двух площадок (2×2 м),
заложенных на пороях 2007 г.**

Виды	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011
	Площадка №1					Площадка №2				
	Проективное покрытие, %									
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	–	10	30	–	5	–	20	5	–	5
<i>Alopecurus aequalis</i>	–	10	10	–	50	–	–	25	–	20
<i>Bidens cernua</i>	–	–	–	–	30	–	–	–	–	50
<i>Bidens tripartita</i>	–	–	+	–	15	–	–	–	–	30
<i>Butomus umbellatus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Callitriche palustris</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex bohemica</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Elatine alsinastrum</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Glyceria maxima</i>	–	–	–	–	+	–	–	50	–	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	1	–
<i>Lemna minor</i>	10	10	20	+	–	10	–	10	+	–
<i>Myosotis palustris</i>	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Oenanthe aquatica</i>	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–
<i>Potamogeton natans</i>	10	–	5	–	–	10	–	5	–	–
<i>Rorippa amphibia</i>	–	10	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	70	5	+	–	+	70	–	–	–	–
<i>Salvinia natans</i>	–	–	–	90	–	–	–	–	90	–
<i>Sparganium emersum</i>	–	10	10	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sparganium erectum</i>	–	–	5	–	–	–	–	–	–	5
<i>Utricularia vulgaris</i>	–	–	–	50	–	–	–	–	50	–

Площадка №2 располагалась несколько выше по профилю и в 2008 г. густо заросла *Oenanthe aquatica* с примесью *Alisma plantago-aquatica* в окружении чистых зарослей омежника. Сплошные порои и купалки (участки, полностью очищенные от растительности), в отличие от диффузных пороев и ненарушенных участков, характеризовались большей гетерогенностью растительного состава. Но уже спустя два года порои перестали чётко читаться на фоне окружающей растительности, хотя их ещё можно было обнаружить по обилию *Alopecurus aequalis*, вида, характерного для нарушенных участков. В многоводный 2010 г. все порои оказались под водой и заросли гидрофитами, после чего в «сухом» 2011 г. их растительность уже практически не отличалась от таковой на ненарушенных кабанями обсохших мелководьях.

Поскольку, как мы выяснили, кабаны ежегодно истребляют большую часть зарослей стрелолиста на водоёмах, логично было предположить, что встречаемость и обилие этого вида в настоящее время и в период до повторного вселения кабанов могут различаться. Для выяснения этого вопроса мы воспользовались данными по динамике растительности 10 водоёмов поймы р. Пра, обследованных В.Н. Черновым в 1935-1939 гг. (Чернов, 1940) задолго до появления кабанов на территории заповедника. Для сравнения использовались наши данные по этим же водоёмам за 2004-2010 гг. (к тому времени водоёмы использовались кабаном более 40 лет). Старицы расположены в разных частях поймы и различаются по возрасту и режиму промывания в половодье (Панкова, 2010). Некоторые из них за прошедшие более чем 70 лет обмелели и заросли (Харламово), другие же – напротив, подверглись «омоложению» благодаря интенсивному промыванию полыми водами (Санкина Лука, Белое).

Анализ встречаемости стрелолиста в разные годы дал неожиданные результаты. Из 10 изученных водоёмов в 30-е годы этот вид был обнаружен только в трёх в виде незначительной примеси в ассоциациях *Glycerietum maximae*, *Hydroherboso-Stratiotetum aloides*, *Sparganietum erecti*, *Lemno-Salvinietum natantis* а также в виде небольших моновидовых зарослей (табл. 7.7).

Таблица 7.7.

Встречаемость и обилие стрелолиста в 10 старицах р. Пра в 1935-1938 и в 2004-2010 гг.

Название водоёма	Растительные ассоциации	1935–1938	2004–2010
Большое Попово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	sp	0
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sol
Глушица	<i>Caricetum acutae</i>	0	sol
	<i>Eleocharietum palustris</i>	0	cop2
Рогастое	<i>Comaretum palustris</i>	0	sp
	<i>Caricetum acutae</i>	0	sp
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum erecti</i>	0	cop2-3
	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
Санкина Лука	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop2
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop2-3
	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	0	sp
Харламово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum emersi</i>	0	cop2
	<i>Sagittarieto-Nupharetum luteae</i>	0	cop2
Белое	<i>Glycerietum maximae</i>	sol	–
	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	sol	–
Олений Надел	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1

Название водоёма	Растительные ассоциации	1935–1938	2004–2010
Смолянка	Sagittarieto-Comaretum palustris	0	cop1
	Hydroherboso-Nupharetum lutea	0	sp
Сундрица	Sparganietum erecti	sol	–
	Lemno-Salvinietum natantis	sol	–
	Caricetum acutae	0	sol-sp
	Comaretum palustris	0	sol-sp
	Sagittarieto-Comaretum palustris	0	cop1
	Sagittarietum sagittifoliae	0	cop2-3
	Sagittarieto-Caricetum acutae	0	cop1
Кривое	Comaretum palustris	0	sp
Число водоёмов со стрелолистом		3	9
Число ассоциаций со стрелолистом		5	10

Примечание: «–» – ассоциация на водоёме не отмечена.

Со времени первого исследования стрелолист широко расселился по водоёмам и в 2004-2010 гг. встречался уже в 9 из 10 стариц (кроме оз. Белое, подвергшегося размыву и приведшему к редукции растительности). Число ассоциаций, в которых был отмечен этот вид, достигло 10. Если раньше стрелолист отмечался как примесь в сообществах, сложенных гидрофитами и гелофитами, то теперь он активно внедряется в сообщества длиннокорневищных гигрогелофитов, таких, как осока острая и сабельник болотный. Такие изменения могут быть связаны с нарушениями береговой зоны растительности, производимыми кабаном. Делая многочисленные поковки в густых зарослях осоки, животные создают микроместообитания, благоприятные для поселения таких видов, как стрелолист, без «поддержки» кабанов не способных конкурировать с осокой на урете воды.

Для оценки изменения степени зарастания стрелолистом 10 стариц р. Пра была построена коробчатая диаграмма («ящик-с-усами») (рис. 7.11), показывающая медиану, нижний и верхний квартили, минимальные и максимальные значения и выбросы. Из диаграммы видно, что средняя степень зарастания водоёмов стрелолистом, находящаяся на очень низком уровне, ко времени нашего исследования несколько возросла и практически не менялась за последние 4 года. Образование обширных зарослей стрелолиста на оз. Харламово (выброс значений на рис. 7.11), очевидно, было обусловлено не столько деятельностью кабанов, сколько процессами «замывания» водоёма песком, способствовавшим поднятию дна и образованию обширных пологих мелководий, пригодных для произрастания стрелолиста. В остальных водоёмах, не претерпевших значительных изменений в морфометрии, степень зарастания стрелолистом возросла, в основном, за счёт внедрения этого вида в сообщества прибрежно-водных растений (табл. 7.7).



ТАБЛИЦА I. Средневозрастная старица р. Ока (оз. Орешное): 1 – вид сверху, 8.VII.2006 (фото Ю.М. Маркина); 2 – заросли телореза на оз. Орешное, VII.2004.



ТАБЛИЦА II. Средневозрастная старица р. Ока (оз. Орешное). 1 – заросли телореза сменились зарослями водного ореха, 28. VIII.2008; 2 – 16. VIII.2008.



ТАБЛИЦА III. 1 – старая старица р. Ока, заросшая телорезом (оз. Ватажное), 22.VIII.2007; 2 – средневозрастная старица р. Ока (оз. Травное), 23.VIII.2007.



ТАБЛИЦА IV. 1 – край древней старицы р. Ока (оз. Лакаш), расположенной вблизи населенного пункта (с. Лакаш), 18.VIII.2006; 2 – средневозрастная старица р. Ока (оз. Малое Ореховское), 29.VIII.2007.



ТАБЛИЦА V. 1 –затон (Красный Холм) и затоны-старицы р. Ока (оз. Сумы и др.), 24.VII.2006 (фото Ю.М. Маркина); 2 – затон Оки (Рябов), 27.VII.2007.



ТАБЛИЦА VI. 1 – заросли ежеголовника простого на берегу р. Ока (в устье Рябова затона), 28.VII.2007; 2 – затон-старица (оз. Сумы), 16.IX.2008.



ТАБЛИЦА VII. 1 – затон-старица р. Ока, заросли цветущего жерушника земноводного, VI.2010; 2 – расчистка мелиоративной канавы в пойме р. Ока (охранная зона Окского заповедника) 04.VII.2007.



ТАБЛИЦА VIII. 1 – рдест гребенчатый в русле р. Ока, 28.VII.2007; 2 – торфяной карьер, 16.VII.2009.



ТАБЛИЦА IX. 1 – место впадения р. Пра в р. Ока, 24.VII.2006 (фото Ю.М. Маркина); 2 – заливаемые понижения высокой поймы р. Ока (оз. Большие Сады, Голубое, Малые Сады), 08.VII.2006(фото Ю.М. Маркина).



ТАБЛИЦА X. Заливаемое понижение высокой поймы р. Ока (оз. Большие Сады): 1 – в год с низким половодьем на р. Ока, 16.VI.2007; 2 – в год с высоким половодьем на р. Ока, 07.VI.2012.



ТАБЛИЦА XI. 1 – заросли рдеста сарматского на краю дубового леса между оз. Большие Сады и Голубое, в год с высоким половодьем, 07.VI.2012; 2 – заливаемое понижение высокой поймы р. Ока (оз. Большие Сады) в год с низким половодьем, 25.VII.2007.



ТАБЛИЦА XII. Заливаемое понижение высокой поймы р. Ока (оз. Дубовое): 1 – в год с низким половодьем на р. Ока, 26.VII.2007; 2 – в год с высоким половодьем, 18.VIII.2012 (поверхность воды затянута сообществом с преобладанием сальвинии плавающей).



ТАБЛИЦА XIII. 1– оз. Алексеево – старая старица р. Ока, запруженная бобрами. Сухие кусты ив на фото показывают границы водоёма до вселения бобров, 25.VIII.2010; 2 – приустьевой участок поймы р. Пра: оз. Алексеево, оз. Устье, оз. Лопата (молодая старица р. Ока), в которое впадает один из рукавов р. Пра, 24.VII.2006 (фото Ю.М. Маркина).



ТАБЛИЦА XIV. 1– Сухая речка, пересыхающий рукав р. Пра в западном отделе заповедника, 12.VIII.2009; 2 – остатки одной из мельничных плотин на р. Пра, («Городновская мельница»), 31.VIII.2010.



ТАБЛИЦА XV. *Средневозрастная промывная старица р. Пра (оз. Рогастое), 28.IX. 2006: 1– слабая степень зарастания водной растительностью, типичная для промывного водоёма поймы р. Пра, 2 – упавшие в воду деревья свидетельствуют о подмывании берегов водоёма в период половодья.*



ТАБЛИЦА XVI. Старая старица р. Пра (оз. Верхнее Шейкино), после вторичного промыва принявшая часть стока р. Пра и трансформирующаяся в действующую протоку (на фото виден песчаный остров – «конус выноса»): 1 – 24.VII.2008; 2 – 21.VI.2007.



ТАБЛИЦА XVII. 1 – Древняя старица р. Пра, окруженная черноольховым лесом, VI.2010; 2 – вторичный размыв между двумя старицами р. Пра (оз. Кривое и Чулимиха), 08.VIII.2008.



ТАБЛИЦА XVIII. 1 – средневозрастная старица р. Пра (оз. Санкина Лука), 25.VII.2006;
2 – старая старица р. Пра, заросшая кубышкой жёлтой, пересохла в засушливое
лето, 18.VIII.2008.



ТАБЛИЦА XIX. 1 – заросли водного ореха на оз. Лопата, XII.2005; 2 – типичное местообитание рдеста злакового – обсыхающее песчаное мелководье р. Пра, 26.VI.2008.



ТАБЛИЦА XX. 1 – бобровый лаз в зарослях сабельника, оз. Большое Попово (старая старица р. Пра), 04.X.2006; 2 – старая старица р. Пра, активно используемая животными: бобровая тропа, ведущая в соседнее озеро, порой кабана на обсохшем прибрежье, 06.IX.2010.



ТАБЛИЦА XXI. Плотины бобров на старицах р. Пра: 1 – плотина на оз. Смолянка (старая старица), разделяющая водоём на две части, 02.VII.2008; 2 – плотина на оз. Алёшина Лука (средневозрастная старица), препятствующая соединению старицы с рекой, 13.VII.2009.



ТАБЛИЦА XXII. 1 – норы бобра на оз. Рогастое (средневозрастная промывная старица р. Пра), 06.IX.2010, в маловодный год; 2 – нора бобра на оз. Эстакадное (средневозрастная промывная старица р. Пра), 27.VII.2009.



ТАБЛИЦА XXIII. 1 – прогал в растительности возле зимовочной норы бобров, оз. Сабельниково (средневозрастная старица р. Пра), 28.VII.2009; 2 – хатка бобров и зимний запас веточного корма, оз. Хатка (старая старица р. Пра), 03.XI.2010.



ТАБЛИЦА XXIV. 1 – корневища кубышки жёлтой возле входа в жилище бобра, оз. Минаково (старая старица р. Пра), 22.X.2010; 2 – корневища кубышки жёлтой среди строительного материала для бобровой хатки, там же.



ТАБЛИЦА XXV. Древняя старица р. Пра (оз. Харламово): 1 – прогал в растительности возле ольховой «коблы», являющейся временным (летним) жилищем бобров, 12.VII.2009. 2 – пороги кабана на месте зарослей стрелолиста, 09.VIII.2007.



ТАБЛИЦА XXVI. 1 – пороги кабана по берегам р. Пра на месте зарослей стрелолиста, X.2011; 2 – клубнеобразные корневища частухи подорожниковой, повреждённые кабаном, оз. Большие Сады, 25.VII.2007.



ТАБЛИЦА XXVII. 1 – прогал в растительности возле бобровых нор, средневозрастная старица р. Пра (оз. Скопинка), 24.VII.2008; 2 – следы околоводных животных на обсохшем мелководье внепойменного оз. Вещерки, 25.VIII.2007.



ТАБЛИЦА XXVIII. 1 – внепойменное оз. Татарское, 25.VIII.2007; 2 – внепойменное оз. Кальное, 26.VIII.2007.



ТАБЛИЦА XXIX. Внепойменное оз. Уханское, 27.VIII.2007: 1 – заросли кубышки жёлтой; 2 – пороги кабана в зарослях рогоза широколистного.



ТАБЛИЦА XXX. 1 – ледниковое озеро в совмещённой пойме Оки и Пры (оз. Пилки), 04.VIII.2008; 2 – ледниковое озеро в пойме р. Пра (оз. Бельское), 12.VIII.2009.

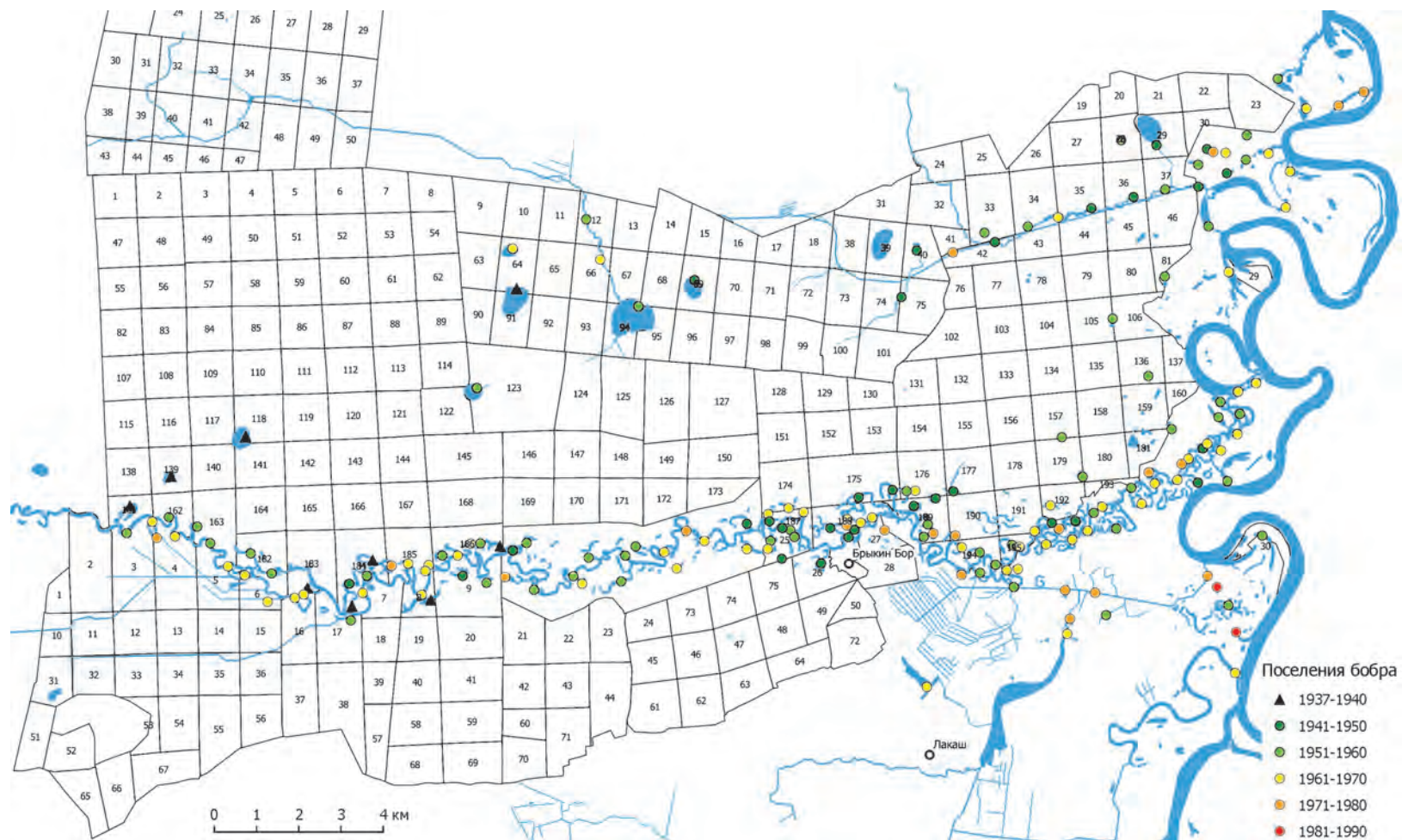


ТАБЛИЦА XXXI. *Размещение поселений бобра по территории заповедника в 1937-1990 гг. Цветными кружками показаны поселения, появившиеся в разные годы (по материалам из архивов заповедника).*

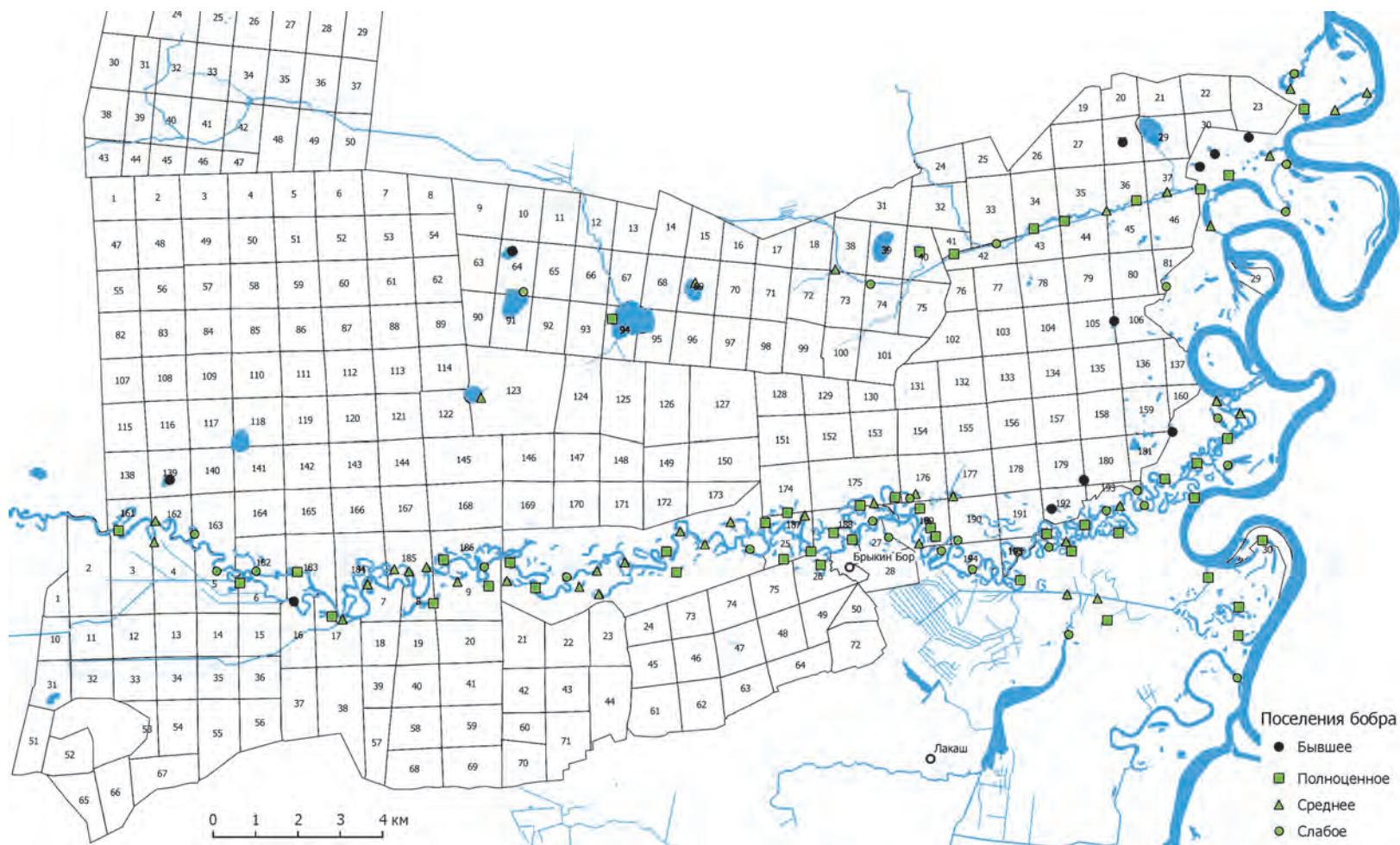


ТАБЛИЦА XXXII. Современное распределение поселений бобра по территории заповедника (по собственным данным 2010 г.).

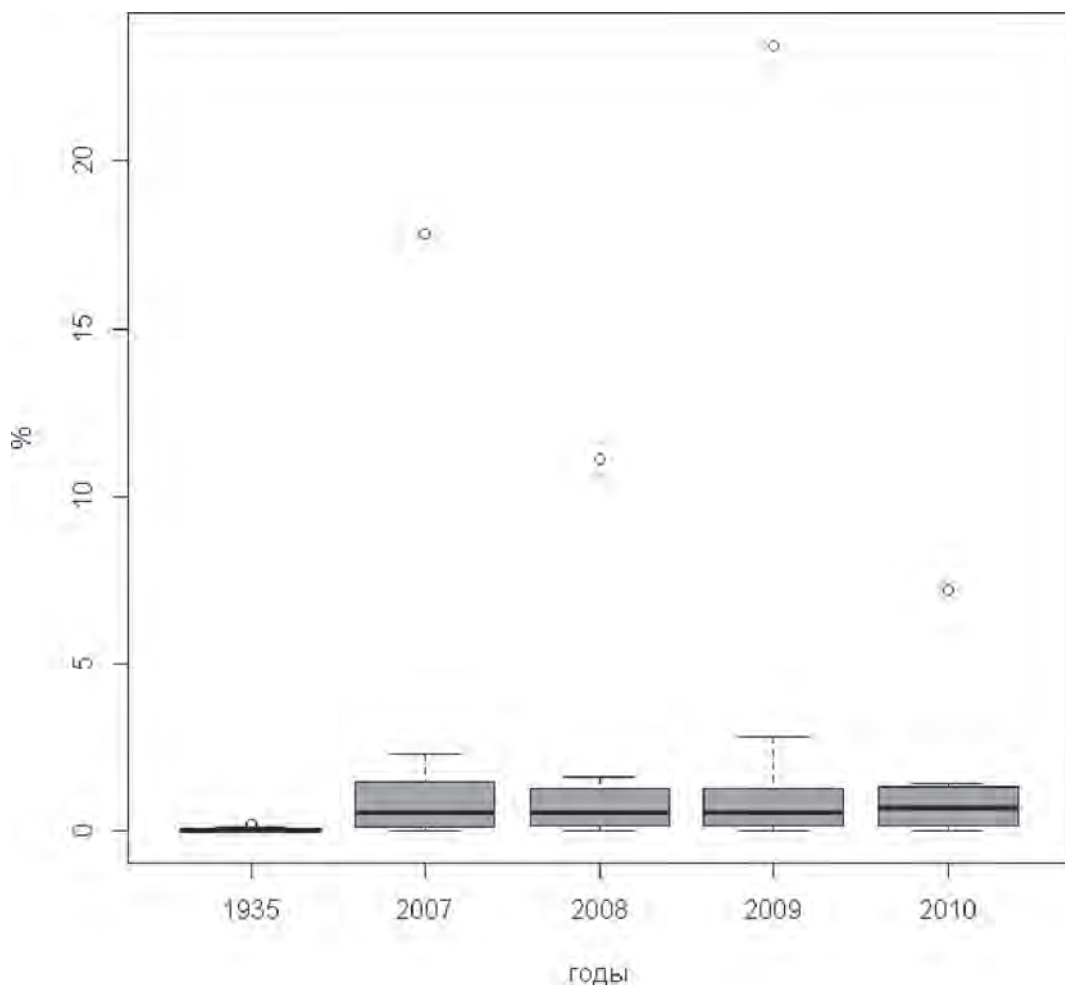


Рис. 7.11. Изменение степени зарастания стрелолистом 10-ти стариц р. Пра

Итак, из всех водных и прибрежно-водных растений в условиях заповедника при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожай желудей 4-5 баллов) кабанов более всего привлекал стрелолист (клубни).

Наиболее интенсивно кабаны нарушают растительность мелководных зарастающих пойменных водоёмов, не имеющих значительных илистых отложений (СПЗ, СП4, ПНПО, ПВПО), и рек Пры и Оки. Но при этом заметную роль в динамике растительности роющая деятельность кабана начинает играть только в водоёмах высокой поймы, не регулярно заливаемых полыми водами. Порои кабана мало влияют на растительность регулярно заливаемых водоёмов, поскольку воды половодья в изобилии переносят диаспоры растений и выравнивают зоогенный рельеф грунта. Влияние кабанов на растительность пересыхающих водоёмов высокой поймы заключается в сокращении и изреживании зарослей стрелолиста, увеличении гетерогенности и мозаич-

ности растительности на местах пороев и образовании незарастающих участков в местах регулярных нарушений (купалки).

Сравнение наших данных с первыми описаниями растительности водоёмов поймы р. Пра (Чернов, 1940) показали, что с появлением кабанов стрелолит, несмотря на ежегодное выедание его клубней, не только не исчез, но и наоборот шире распространился по старицам р. Пра, увеличив встречаемость на уровне водоёмов и растительных ассоциаций. Вероятно, это связано с тем, что нарушение кабанями сомкнутых зарослей доминантов прибрежно-водной зоны растительности создает благоприятные условия для внедрения в сообщества таких видов, как *Sagittaria sagittifolia*. В этом случае кабан в результате средообразующей деятельности способствует увеличению численности своего кормового растения, снабжая его подходящими местообитаниями.

К сожалению, по причине доступности для кабанов всех водоёмов заповедника, мы не имели возможности сравнивать динамику растительности экологически сходных водоёмов подверженных и не подверженных зоогенным нарушениям. Для того, чтобы в полной мере оценить роль кабана в динамике водной растительности, очевидно, необходимо проведение опытов с огораживанием водоёмов по примеру австралийских исследователей (Doupe et al., 2010).

7.4. РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В РАЗВИТИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОДОЁМОВ РАЗНЫХ ТИПОВ

Развитие растительности пойменных водоёмов происходит в постоянно изменяющихся условиях. На растительность водоёмов поймы Оки в период существования заповедника действуют такие факторы, как падение уровня грунтовых вод в результате мелиорации (СП40), снижение высоты разлива (все водоёмы, но особенно ПВПО, ЛО), выпас скота, рекреация, загрязнения (СО₄, некоторые СО₂ и ПНПО), деятельность бобра (проявляется, в основном, при постройке плотин), деятельность ондатры (малозаметна по причинам низкой численности), роющая деятельность кабана (в основном ПВПО, ПНПО, русло, затоны). Главные факторы, влияющие на растительность водоёмов поймы Пры – повышение промывания поймы в половодье и изменения в положении водоёмов относительно русла, вследствие активного меандрирования, деятельность бобра (в основном, СП1-3), деятельность кабана (СП3-4, русло, затоны).

Развитие растительности озёр, располагающихся на водоразделе в центре заповедника, вдали от населённых пунктов происходит в гораздо более стабильных условиях. Помимо вселения бобров и ондатры, в условиях существования внепойменных озёр не происходило значительных внешних изменений. Но несмотря на это, интенсивность долгосрочной динамики зарастания озёр этого типа была в целом несколько выше (0.9), чем пойменных водоёмов (0.7). Среди возможных причин – естественные флуктуационные циклы ма-

крофитов (камыша озёрного, тростника) в сочетании с действием зоогенного фактора (сокращение зарослей всех видов на оз. Уханское). Регрессия растительности на озёрах Кальное и Писмерки, очевидно, связана с заполнением котловины жидким илом, создающим неблагоприятные условия для развития растительности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Для Окского заповедника характерно высокое разнообразие водоёмов, 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 водоёмов разных типов.

2. Водоёмам поймы Оки свойственна более высокая средняя степень зарастания (60%) по сравнению с водоёмами поймы Пры (37.5%) и внепойменными озёрами (12.3%); преобладание таких видов, как телорез (7.9% от площади водоёма), манник (5.5%) и ряска малая (3.4%) при ведущей роли в зарастании водоёмов поймы Пры кубышки (4.2%), осоки острой (3.7%), рдеста плавающего (3.0%), сабельника (3.0%), а в зарастании внепойменных озёр – кубышки (3.1%).

3. Для стариц Пры характерно развития растительности по осоково-сабельниковому и манниковому типу; на старицах Оки наблюдается последовательная смена чилимового зарастания телорезово-хвощевым с последующим переходом в осоковую низину; для небольших водоёмов (затонов-стариц и озёр на ручьях добегания) и водоёмов высокой поймы характерно манниковое зарастание.

4. Возрастные категории стариц Пры, выделенные по фитоценологическому и по геоморфологическому принципу, не всегда совпадают, что связано с положением водоёма относительно транзитных потоков в половодье. Водоёмы, относящиеся к одной возрастной группе, могут сильно различаться по степени зарастания, структуре сообществ и флористическому составу, но иметь при этом «диагностические» виды, характерные для определённых возрастных категорий стариц.

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

6. Растительный покров пойменных водоёмов 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 водоёмов поймы Пры были характерны увеличение зарослей гигрогелофитов (фитоценологическое старение), регрессия растительности (омоложение) вследствие смены режима промывания и смена доминантов водной зоны растительности; для водоёмов поймы Оки – направленное либо цикличное увеличение роли телореза в зарастании водоёмов.

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

ЛИТЕРАТУРА

Антонец Н.В. 1998. Особенности роющей деятельности дикого кабана в поемных дубравах лесостепной и степной зон // Заповідна справа в Україні. Т. 4. Вып. 2. 18–24.

Артемюв Ю.В. 1960. Водный орех *Trapa natans* L. s.l. в Окском заповеднике // Флора и растительность Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 3. Вологда: 201–245.

Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю.В. 1961. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства: монографический очерк // Тр. Хоперского заповедника. Вып. 5. Воронеж: 3–115.

Борисов Б.П. 1986. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. Главхота РСФСР. М.: 1–19.

Бородина М.Н. 1945. К вопросу реакклиматизации речного бобра в Мещерской низменности. Рукопись.

Бородина М.Н. 1956. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сб. мат-лов по результатам изучения млекопитающих в госзаповедниках. М.: 95–136.

Бородина М.Н. 1960а. Млекопитающие Окского заповедника: эколого-фаунистический очерк // Тр. Окского заповедника. Вып. 3. Вологда: 3–40.

Бородина М.Н. 1960б. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Окского заповедника. Вып. 3. Вологда: 41–77.

Булахов В.Л. 1975. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биоценологические свойства почв в лесных биоценозах // Копытные фауны СССР. М.: 159–161.

Вейсберг Е.И. 1999. Структура и динамика сообществ макрофитов озер Ильменского заповедника. Миасс: 1–122.

Гаевская Н.С. 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: 1–326.

Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза: Парнокопытные и непарнокопытные. Т.1. М.: 1-776.

Гревцев В.И. 1983. Осенне-зимнее питание речного бобра Волжско-камского междуречья // Экология и промысел охотничьих животных. М.: 158–169.

Грובהва О.В. 2008. Краткая гидрохимическая характеристика реки Пры в нижнем течении (по данным регулярных наблюдений в районе пос. Брыкин Бор в 1996–2006 гг.) // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области / Тр. Окского заповедника. Вып. 26. Рязань: 188–195.

Данилкин А.А. 2002. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). М.: 1–309.

Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. 1986. Бобр. М.: 1–256.

- Дубына Д.В. 1982.** Кувшинковые Украины. Киев: 1–232.
- Дьяков Ю.В. 1975.** Бобры европейской части Советского Союза. М.: 1–479.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю., Чупаченко В.Г. 1999.** Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского Полесья) // Бюлл. МОИП. Т. 104. Вып. 6: 3–8.
- Егоров А. Г. 1950.** Озеро Котокель // Известия Биол.-геогр. НИИ при ИГУ. Т. 11. №. 1. Иркутск: 1–38.
- Егоров Г.А. 1966.** Растительность пойменных озер Окского заповедника. Пермь: Рукопись.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. 1967.** Речной бобр в СССР // Acta Theriologica, Vol. XII. № 3: 27–46.
- Завьялов Н.А. 2008.** Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Лекции и материалы докладов Всероссийской Школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 18–21 ноября 2008 г. Борок: 4–24.
- Зарипов Р.З., Гильманова Л.Ф., Шафигуллин Р.И. 1985.** К изучению адаптаций питания некоторых видов растительноядных животных в естественных биогеоценозах // Экспериментальное изучение искусственных и естественных экосистем. Ч. 2. Казань: 42–55.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. 2010.** Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: 1–292.
- Казакова М.В. 2004.** Флора Рязанской области. Рязань: 1–388.
- Квятковская В.Н. 1945.** Физико-географический очерк Окского государственного заповедника в Мещоре. Рукопись. 1–76.
- Кириков С.С. 1966.** Промысловые животные, природная среда и человек. М.: 1–347.
- Козло П.Г., Ставровская Л.А. 1974.** Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на травяную растительность // Заповедники Белоруссии. Вып. 3. Минск: 91–99.
- Колбин Л.В. 1970.** Питание бобра в Березинском заповеднике // Березинский заповедник. Исследования. Вып. 1. Минск: 180–192.
- Коробейникова В.П., Дворникова Н.П. 1983.** О влиянии кормодобывающей деятельности речного бобра (*Castor fiber* L.) на травянистую растительность прибрежных фитоценозов // Экология. № 6: 70–72.
- Красовский Л.И. 1962.** Суточная потребность ондатры в естественных кормах // Зоологический журнал. Т. XLI. Вып. 10: 1529–1536.
- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю. 1996.** Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М.: 4–21.
- Кудряшов В.С. 1975.** О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы их определяющие. Тр. Окского заповедника. Вып. 11. Рязань: 5–124.

Лебедева Л.С. 1936. Экологические особенности кабана Беловежской пуши // Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. М.: 105–271.

Левицкий С.С. 1974. Список высших растений Окского государственно-го заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 10. М.: 3–114.

Летопись природы Окского биосферного государственного заповедника. 2006–2011 гг.

Майнхардт Х. 1983. Моя жизнь среди кабанов / Пер. с нем. М.: 1–128.

Маккавеев Н.И. 1955. Русло реки и эрозия в ее бассейне. М.: 1–346.

Малышев Л.И. 1973. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. Т. 58. № 11: 1581–1589.

Мамай И.И., Анненская Г.Н. 2005. Ландшафты Окского заповедника // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы научно-практич. конф., посвящ. 70-летию Окского гос. природн. биосферн. зап-ка) / Тр. Окского заповедника. Вып. 24. Рязань: 29–52.

Матвеев В.И. 1990. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев: 1–292.

Окский заповедник: история, люди, природа. 2005. / Ред. В.П. Иванчев. Рязань: 1–449.

Онуфрения А.С., Онуфрения М.В. 2005. Некоторые аспекты биологии русской выхули *Desmana moschata* в среднем течении р. Ока // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Мат-лы научно-практич. конф., посвящ. 70-летию Окского гос. природн. биосф. заповедника) / Тр. Окского заповедника. Вып. 24. Рязань: 92–134.

Онуфрения М.В. 2003. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 22. Рязань: 586–620.

Онуфрения М.В. 2012. Метеорологическая характеристика фенологических сезонов и периодов года в Окском заповеднике (2001-2010) // Тр. Окского заповедника. Вып. 27. Рязань: 392–420.

Онуфрения М.В., Горянцева О.В. 2001. Динамика климата и биоты южной Мещеры в последние 60 лет (Окский заповедник) // Влияние изменения климата на экосистемы. М: 32–38.

Осипова Е. А., Панарина Н. Г. 2012. Влияние жизнедеятельности ондатры на высшую водную растительность водоемов острова Великий (Кандалакшский залив, Белое море) // Технический университет: 1–264.

Панкова Н.Л. 2013. Роль кабана (*Sus scrofa*) в динамике растительности водоемов Окского заповедника // Росс. журн. биологич. инвазий, №3: 69-87

Панкова Н.Л., Панков А.Б. 2009. Территориальное распределение речного бобра в Окском заповеднике // Экология, эволюция и систематика животных: Мат-лы Всерос. научно-практич. конф. с международным участием, Рязань: 253–254.

Панкова Н.Л. 2010а. Влияние деятельности речных бобров на раститель-

ность водоемов Окского заповедника // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях / Мат-лы междуна-родн. научно-практич. конф., посвящ. 75-летию Хоперского гос. природн. за-поведника. Воронеж: 495–498.

Панкова Н.Л. 2010б. Динамика растительности водоемов поймы р. Пра // Мат-лы I(VII) Международн. конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2010». Ярославль: 242–245.

Панкова Н.Л. 2012а. Типология водоемов Окского заповедника // Тр Ок-ского заповедника. Вып. 27. Рязань: 285–314.

Панкова Н.Л. 2012б. Характеристика и синтаксономический состав выс-шей водной растительности Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 27. Рязань: 265–280.

Панов Г.И., Легейда И.С. 1981. Адаптация бобров к условиям жизни на Киевском водохранилище // Эколого-морфологические особенности жи-вотных и среда их обитания. Сб. научн. трудов. Киев: 1–176.

Панов Г.М. 1990. Бобры. Киев: 1–173.

Папченков В. Г. 2012. Динамика зарастания водохранилищ Волги // Бас-сейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохра-нилищ. Ижевск: 1–214.

Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Сред-него Поволжья. Ярославль: 1–214.

Папченков В.Г. 2003а. Картирование растительности водоемов и водо-токов // Гидрботаника: методология, методы: Мат-лы Школы по гидрботани-ке. Рыбинск: 132–137.

Папченков В.Г. 2003б. Доминантно-детерминантная классификация во-дной растительности // Гидрботаника: методология, методы. Рыбинск: 126–131.

Петрова Е.А. 2006. Флора и растительность озер-старич р. Суры / Авто-реф. дисс. канд. биол. наук. Саранск: 1–22.

Печенюк Е.В. 2001. Закономерности развития высшей водной флоры и растительности пойменных озер Хоперского государственного заповедника / Автореф. дисс. канд. биол. наук. Воронеж: 1–22.

Печенюк Е.В. 2005. Развитие водоемов в пойме р. Хопра // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России (сб. на-учн. статей, посвящ. 70-летию Хоперского гос. природн. заповедника). Воро-неж: 59–64.

Приклонский С.Г., Самарина Б.Ф. 1974. Опыт оценки кормности ути-ных угодий в охранной зоне Окского заповедника // Флора и растительность Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 10. М.: 3–114.

Русаков Г.В., Конечный А.Г., Косова А.А. 1991. Астраханский заповед-ник. М.: 1–191.

Русаков О.С., Тимофеева Е.К. 1984. Кабан. Л.: 1–206.

Самарина Б.Ф. 1974. Высшая водная растительность водоемов Окского

заповедника и характер использования их утками // Флора и растительность Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 10. М.: 123–167.

Самарина Б.Ф., Горянцева О.В. 1984. Отчет по теме: «Экология водяного ореха». Рукопись.

Самарина Б.Ф., Горянцева О.В., Тихомиров В.Н. 1992. Полиморфизм, и особенности экологии водного ореха в водоемах Окского заповедника // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. М.: 112–122.

Свириденко Б.Ф. 1997. Структура водной флоры Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 82. № 11: 46–57.

Слудский А.А. 1956. Кабан: морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел. Алма-Ата: 1–219.

Смиренский А.А. 1950. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. 1 М.: 1–181.

Смиренский А.А. 1952. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. 2. М.: 1–134.

Соловьева В.В., Саксонов С.В., Матвеев В.И. 2010. Гидрботаник Владимир Гаврилович Папченков (К 60-летию со дня рождения и 36-летию научной деятельности) / Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 19, № 4. 193–219.

Тихомиров В.Н., Самарина Б.Ф. 1974. Флора Окского государственного заповедника // Флора и растительность Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 10. М.: 3–114.

Тихомиров В.Н., Самарина Б.Ф., Волоснова Л.Ф. 1987. Аннотированный список сосудистых растений Окского заповедника / Флора и фауна заповедников СССР. Вып. 3. М.: 1–78.

Уваров Н.В. 2008. К экологии бобра *Castor fiber* юго-восточной Мещеры в поздне-осенний период // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области / Тр. Окского заповедника. Вып. 27. Рязань: 62–68.

Фадеев Е.В. 1981. О динамике северной границы ареала кабана в Восточной Европе // Биол. науки. №9: 56–64.

Хахин Г.В., Снеговая И.В., Новикова Н.Н. 2005. Воздействие дикого кабана на биоценозы // Фундаментальные исследования. №10. Пенза: 90–91.

Чалов Р.С., Завадский А.С., Панин А.В. 2004. Речные излучины. М.: 1–371.

Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: 1–992.

Чернов А.В. 1999. Речные поймы – их происхождение, развитие и оптимальное использование // Соросовский образов. журн. № 12: 47–54.

Чернов В.Н. 1935. К характеристике растительности пойменных озер Окского государственного заповедника. Рукопись.

Чернов В.Н. 1938. Геоботаническое обследование внепойменных озер Окского государственного заповедника. Рукопись.

Чернов В.Н. 1939. Геоботанический очерк пяти озер Окского государственного заповедника. Рукопись.

Чернов В.Н. 1940. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника // Труды Окского заповедника. Вып. 1. М.: 59–120.

Шаповалов С.И. 1987. Канадский бобр как средообразующий фактор экосистем Карельского перешейка. Рукопись. Деп. в ВИНТИ 16.11.87. 8044-В87: 1–18.

Шенников А.П. 1950. Экология растений. М.: 1–374.

Шипунов А.Б., Абрамова Л.А. 2006. Изменения флоры островов Кемь-Лудского архипелага (1962–2004) // Бюлл. МОИП. Сер. биол. Т. 111. Вып. 1: 45–56.

Щербаков А.В. 1991. Флора водоемов Московской области / Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: 1–25.

Arrington D.A., Toth L.A., Koebel J.W. 1999. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage // *Wetlands*. Vol. 19. № 3: 535–544.

Bornette G., Amoros C. 1996. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands // *Journal of Vegetation Science*. № 7: 615–622.

Bornette G., Amoros C., Castella C., Beffy J. L. 1994. Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels // *Vegetatio*. Vol. 110. № 2: 171–184.

Clark W.R. 2000. The ecology of Muskrats in prairie wetlands // Murkin H.R., van der Valk A.G., Clark W.R. (Eds.) / *PrairieWetland Ecology*. 413.

Connors L. M., Kiviat E., Groffman P. M., Ostfeld R. S. 2000. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) disturbance to vegetation and potential net nitrogen mineralization and nitrification rates in a freshwater tidal marsh // *The American Midland Naturalist*. Vol. 143. № 1: 53–63.

Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // *Oikos*. Vol. 97: 153–166.

Danell K. 1997. Reduction of aquatic vegetation following the colonization of a Northern Swedish Lake by the Muskrat, *Ondatra zibethica* // *Oecologia*. Vol. 38: 101–106.

Doupe R.G., Mitchell J., Knott M. J., Davis A.M., Lymbery A.J. 2010. Efficacy of exclusion fencing to protect ephemeral floodplain lagoon habitats from feral pigs (*Sus scrofa*) // *Wetlands Ecology and Management*. Vol. 18. № 1: 69–78.

Everitt B.S., Hothorn T. 2006. A handbook of statistical analyses using R. Chapman and Hall / CRC, 1–275.

Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. Vol. 69: 373–386.

Kadlec R.H., Pries J., Mustard H. 2007. Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands // *Ecological engineering*. Vol. 29. №. 2: 143–153.

Parker J.D., Caudill C.C., Hay M.E. 2007. Beaver herbivory on aquatic plants // *Oecologia*. Vol. 151: 616–625.

Pelikan J., Svoboda J., Kvet J. 1970. On some relations between the production of *Typha latifolia* and a muskrat population // Zool. Listy. Vol. 19: 303–320.

Quantum GIS Development Team. 2011. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project // (<http://qgis.osgeo.org>). Проверено 18.02.2013.

Sandom C.J., Hughes J., Macdonald D.W. 2013. Rooting for rewilding: quantifying wild boar's *Sus scrofa* rooting rate in the Scottish Highlands // Restoration Ecology. Vol. 21: 329–335.

Smirnov V.V., Tretyakov K. 1998. Changes in aquatic plant communities on the island of Valaam due to invasion by the muskrat *Ondatra zibethicus* L. (Rodentia, Mammalia) // Biodiversity & Conservation. Vol. 7. №. 5: 673–690.

Sugier P., Lorens B., Chmiel S., Turczyński M. 2010. The influence of *Ceratophyllum demersum* L. and *Stratiotes aloides* L. on richness and diversity of aquatic vegetation in the lakes of mid-eastern Poland // Hydrobiologia. Vol. 656: 43–53.

Venables V.N., Smith D.N. 2011. R Development Core Team. An Introduction to R. London, 1–148.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
1. Материал и методики	15
1.1. Инвентаризация водоёмов заповедника и их классификация	15
1.2. Изучение растительного покрова водоёмов	16
1.3. Изучение влияния зоогенного фактора (бобра и кабана) на растительный покров водоёмов заповедника	18
2. Водоёмы Окского заповедника: геоморфологическая и гидрологическая характеристики, типология	21
2.1. Географическое положение, рельеф, геология	21
2.2. Типология водоёмов Окского заповедника	23
2.2.1. Водораздельные водоёмы	24
2.2.2. Водоёмы поймы Оки	28
2.2.3. Водоёмы поймы Пры	35
3. Флора	43
3.1. Описание флоры водоёмов Окского заповедника	43
3.2. Анализ флоры водоёмов Окского заповедника	51
3.2.1. Систематический состав флоры	51
3.2.2. Экологический состав флоры	55
3.2.3. Географический состав флоры	57
3.2.4. Встречаемость и активность видов флоры	60
4. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности водоёмов	64
5. Особенности растительного покрова водоёмов разных типов	86
5.1. Ледниковые озёра	87
5.2. Реки	91
5.3. Пойменные водоёмы	92
5.3.1. Соотношение относительного фитоценотического и геологического возраста стариц на примере стариц р. Пра	96
5.3.2. Особенности зарастания водоёмов поймы Оки	101
6. Динамика растительного покрова водоёмов	103
6.1. Характеристика динамики растительного покрова водоёмов разных типов	103
6.1.1. Ледниковые озёра	103
6.1.2. Пойменные водоёмы	107
7. Факторы, влияющие на динамику растительного покрова водоёмов	114
7.1. Антропогенные факторы	114
7.2. Гидрологические факторы	115
7.2.1. Динамика максимального уровня половодья на реках Оке и Пре	115
7.2.2. Пойменные деформации	122
7.3. Зоогенные факторы	125

7.3.1. Ондатра	125
7.3.2. Бобр	126
7.3.3. Кабан	137
7.3.3.1. Особенности использования кабаном водных объектов разных типов	138
7.3.3.2. Роль деятельности кабана в динамике растительности водоёмов	143
7.4. Роль различных факторов в развитии растительного покрова водоёмов разных типов	154
Заключение	156
Литература	157

Научное издание

Панкова Надежда Леонидовна

**Структура и динамика
растительного покрова водоёмов
Окского заповедника**

**Труды Окского государственного природного биосферного заповедника.
Выпуск 31**

Подписано в печать 22.04.2014 г. Формат 70×100/16. Усл. печ. л. – 10.44
+ 2 печ. л. вклейка.

Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Тираж 500 экз. Заказ № .

Издательство некоммерческого партнёрства по реализации государственной
информационной политики «Голос губернии»
390023, Рязань, ул. Горького, 14

Отпечатано в ГУП РО «Рязанская областная типография»
390023, Рязань, ул. Новая, 69/12