

УДК 57.042+581+574.5

РАЗНООБРАЗИЕ ПРИМОРСКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В УСТЬЯХ РЕК БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ С РАЗНОЙ ВЕЛИЧИНОЙ ПРИЛИВА И СОЛЕННОСТЬЮ

Д. С. Мосеев*, А. В. Лещев

*Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Северо-Западное отделение
(Маймаксанское шоссе, 1, корп. 1, Архангельск, Россия, 163013),
viking029@yandex.ru

В статье рассматриваются разнообразие приморских сообществ и особенности их распределения в устьях рек Белого моря и Чёшской губы с разной величиной прилива. Осолонение приливных устьев малых рек неоднородно. С продвижением от морской границы устьев к их вершинам солёность уменьшается, что оказывает влияние на прибрежно-водную растительность маршей, фитоценозы которых меняются. В свою очередь, развитию маршей способствуют приливы. Наиболее богатое фитоценотическое разнообразие характерно для полигалинных маршей макроприливных устьев рек Чижи, Чёши, где представлены сообщества с доминированием облигатных галофитов. Но оно уменьшается на мезогалинных маршах устьев рек Онежского залива, где формируются сообщества с доминированием факультативных галофитов, и на олигогалинных приливных осушках вершин устьев рек, для которых характерны сообщества с доминированием толерантных к засолению растений-гликофитов. В мезоприливных и микроприливных устьях рек Белого моря широко представлены эвригалинные фитоценозы, которые в основном формируются на маршах, различающихся по типу осолонения вод. Эвригалинные фитоценозы разнообразнее в микроприливных устьях рек Двинского залива и мезоприливных устьях рек Онежского залива.

Ключевые слова: марши; приморские фитоценозы; галофиты; солёность; литораль

Для цитирования: Мосеев Д. С., Лещев А. В. Разнообразие приморских растительных сообществ в устьях рек Белого и Баренцева морей с разной величиной прилива и солёностью // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 24–34. doi: 10.17076/eco2354

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема FMWE-2024-0020).

D. S. Moseev*, A. V. Leshchev. THE DIVERSITY OF COASTAL PLANT COMMUNITIES AT THE ESTUARIES OF WHITE AND BARENTS SEA RIVERS WITH VARYING TIDAL RANGE AND SALINITY

*North-West Branch of the Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences
(1 Maimaksanskoe Highway, bld. 1., 163013 Arkhangelsk, Russia), *viking029@yandex.ru*

The article discusses the diversity of coastal communities and the characteristics of their distribution at the river estuaries of the White Sea and the Chyoshskaya Bay, which differ in tidal ranges. The salinity of tidal estuaries of small rivers is non-uniform. It declines from the estuary mouth towards its head, influencing the helophytic vegetation of the marshes and altering their plant communities. Tides, in turn, promote the development of these marshes. The richest phytocenotic diversity is found in polyhaline marshes of the macrotidal estuaries of the Chizha and Chyosha rivers, which harbor communities dominated by obligate halophytes. However, the diversity diminishes in mesohaline marshes in the estuarine areas of Onega Bay, featuring communities dominated by facultative halophytes, and in oligohaline tidal wetlands at estuary heads, which are characterized by communities dominated by salt-tolerant glycophyte plants. In mesotidal and microtidal estuaries of the White Sea, euryhaline plant communities are widely represented, which primarily occur in marshes of different salinity types. Euryhaline coenoses are more diverse in the microtidal estuaries of Dvina Bay and the mesotidal estuaries of Onega Bay.

Keywords: marshes; coastal plant communities; halophytes; salinity; littoral

For citation: Moseev D. S., Leshchev A. V. The diversity of coastal plant communities at the estuaries of White and Barents Sea rivers with varying tidal range and salinity. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 24–34. doi: 10.17076/eco2354

Funding. The research was carried out within state assignment from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation to IO RAS (theme No. FMWE-2024-0020).

Введение

Приморская галофитная растительность – важная составляющая часть экосистем устьев рек, где ее сообщества занимают экотопы низких приливных берегов маршей. В свою очередь, образуясь под влиянием приливов, приморские фитоценозы сами способствуют формированию берегов и их укреплению [Каплин и др., 1991; Сергиенко, 2008; Bakker, 2014]. В приливных устьях рек Белого и Баренцева морей условия формирования приморских фитоценозов неоднородны, что связано с различием величины приливов и солёности воды и влияет на дифференциацию приморской растительности. В настоящее время разработаны различные подходы к распределению видового состава растительности побережий и ее сообществ. Для устьев малых рек Белого и Баренцева морей применяется классификация по зонам осолонения, где выявлены сходства и отличия во флористической структуре зон постоянного, периодического и эпизодического осолонения [Мосеев, Сергиенко, 2016, 2017; Мосеев и др., 2021]. Влияние солёных вод на приморские сообщества изучено для ветландов устьев рек Северной Америки [Cowardin

et al., 1979; Odum et al., 1984]. В монографии У. Одума и др. приведена классификация маршей по типу осолонения устьевых вод, с позиции которой выделяются пресноводные, олигогалинные, мезогалинные, полигалинные и эугалинные марши [Odum et al., 1984].

Классификация устьев рек по величине прилива была введена Н. В. Михайловым [1997]. В настоящее время она нашла широкое применение в гидролого-гидрохимических работах по устьям рек Белого и Баренцева морей [Смагин и др., 2009; Мискевич и др., 2018, 2023]. В свою очередь, приводятся некоторые сведения по влиянию солёных вод на динамику приморской растительности в устьях с разной величиной прилива [Мосеев, 2019; Мосеев и др., 2021].

Сведения о видовом составе и структуре изучаемых приморских фитоценозов приведены в авторских классификациях растительности побережий Белого и Баренцева морей [Мосеев, Сергиенко, 2016, 2017, 2020]. Классификация растительных сообществ, отражающая влияние солёных вод и pH на приморские фитоценозы, выполнена в работе Д. С. Мосеева с соавторами [Moseev et al., 2022]. Однако здесь отсутствуют подходы к классификации

маршей по солености. Цель – отразить фитоценотическое разнообразие приморской растительности для разных типов маршей по отношению к солености в устьях рек Белого и Баренцева морей с разной величиной прилива.

Материалы и методы

Полевые экспедиционные исследования были проведены на обширной территории побережий Белого и Баренцева морей в устьях малых рек (летом 2012–2018 гг.): Керети, Тапшеньги, Кянды, Уны, Куи, рек губы Сухое Море (Большой Ницы, Кади, Мудьюги), Чижи и Чёши (рис. 1). Климатические условия в районах устьев рек отличаются. Так, устья рек Двинского залива Белого моря (Куя, Уна и реки губы Сухое Море), рек Онежского залива (Кянда и Тапшеньга) и реки Кереть Кандалакшского залива находятся под влиянием метеорологических условий морского субарктического климата, переходного к умеренно-континентальному. Устья рек Чижи Белого моря и Чёши Баренцева моря находятся под влиянием морского субарктического климата [Грищенко, 2021].

Берега всех устьев рек представлены маршами, отличающимися по солености и степени воздействия приливов. Марши среднего уровня

представляют собой приливные осушки в пределах верхнего горизонта литорали. По направлению от моря (устья реки) к суше они располагаются в пределах берегов от границы влияния квадратного прилива до границы влияния сизигийного прилива. Марши низкого уровня расположены в пределах среднего горизонта литорали – от границы влияния квадратного отлива до границы влияния квадратного прилива. Ближе к морю марши сменяются отмелями литорали и мелководьями верхней сублиторали, где в составе высшей растительности господствуют сообщества с доминированием zostеры морской (*Zostera marina* L.) и руппии морской (*Ruppia maritima* L.). В вершинах устьев рек марши сменяются заболоченными приливными осушками, покрытыми преимущественно осоковыми сообществами. В статье фитоценозы приморской растительности объединены в ассоциации, выделенные с позиции эколого-фитоценотического подхода. Ассоциации выделены по видам-доминантам сообществ, однородных по видовому составу и структуре. Названия ассоциаций установлены согласно положениям статьи «Проект Все-российского кодекса фитоценотической номенклатуры» [Нешатаев, 2001]. Большинство описанных растительных сообществ занимали участки маршей низкого и среднего уровней.

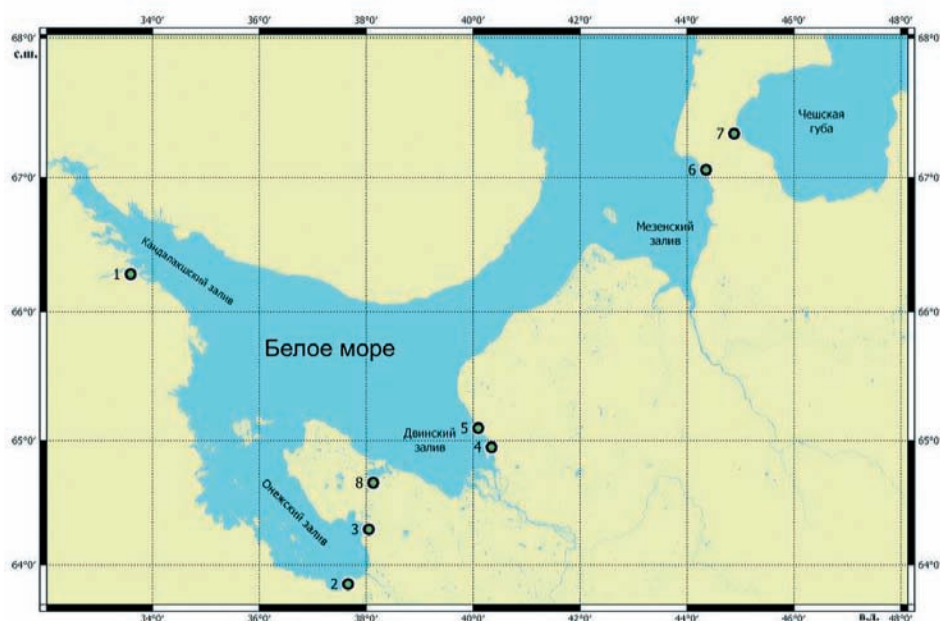


Рис. 1. Карта-схема района исследований

Цифрами обозначены устья рек: 1 – Кереть, 2 – Тапшеньга, 3 – Кянда, 4 – устья рек губы Сухое Море, 5 – Куя, 6 – Чижа, 7 – Чёша, 8 – Уна

Fig. 1. Schematic map of the study area

The rivers mouths are marked with numbers: 1 – Keret', 2 – Tapshen'ga, 3 – Kyanda, 4 – mouths of the rivers of the Sukhoye More Bay, 5 – Kuya, 6 – Chizha, 7 – Chosha, 8 – Una

Измерения солености и величины приливов проводились на гидролого-гидрохимических станциях полусуточных наблюдений за приливо-отливным циклом. Соленость также измерялась на разрезах в устьях рек в фазы полной и малой вод. Величина прилива измерялась с помощью гидрометрических реек, установленных относительно условного нуля поста. Соленость измерялась многопараметрическим анализатором жидкости *Multi 3420 Set G 2FD 46 G* и кондуктометром *IDS Meter* фирмы *HACH*.

Для атлантического побережья Северной Америки была принята классификация маршей в устьевых областях рек, в которой выделяются следующие типы: олигогалинные марши (соленость – 0,5–5‰), мезогалинные (соленость – 5–15‰), полигалинные (соленость – 15–30‰), эугалинные (более 30‰) [Cowardin et al., 1979; Odum et al., 1984]. На основе этой классификации автором статьи Д. С. Мосеевым введены близкие значения градаций величины солености, наблюдаемой в устьях рек северных морей, которые немного отличаются от исходных показателей из монографии [Odum et al., 1984]. Эти градации уточняют положение сообществ в условиях солености, слабо отличающейся от исходных показателей, введенных в монографиях [Cowardin et al., 1979; Odum et al., 1984]. Для полигалинных сообществ использована градация солености от 12 до 31‰, для мезогалинных – градация солености от 3 до 15‰. Для сообществ, которые развиваются при очень широкой изменчивости солености воды и не попадают в более узкие градации, введена авторская градация – эвригалинные.

Для рек, впадающих в приливные моря, В. Н. Михайлов [1997] по величине прилива выделил микроприливно-устьевые с величиной сизигийного прилива менее 1,6 м, мезоприливные устья – от 1,6 до 2,8 м и макроприливно-устьевые – более 2,8 м. Некоторые сведения по влиянию соленых вод на динамику приморской растительности устьев рек Белого моря приводятся в работах [Мосеев, Сергиенко, 2017; Moseev et al., 2022]. Гидрологические исследования показали, что устья рек Чижи и Чёши являются макроприливно-устьевыми, Керети, Тапшеньги и Кянды – мезоприливно-устьевыми, Куи и рек губы Сухое Море (Большой Ницы, Кади и Мудьюги) – микроприливно-устьевыми.

В описаниях сообществ приводятся экологические группы видов по отношению к солености согласно классификации Э. Тсопа [Tsora, 1939]. *Облигатные галофиты* – виды солелюбивых растений, произрастающие в условиях высокой и средней степени засоления почвогрунтов и угнетенные в условиях низкого

засоления почвогрунтов. *Факультативные галофиты* – виды солеустойчивых растений, произрастающие в условиях средней степени засоления почвогрунтов и, как правило, угнетенные при слабом засолении почвогрунтов. Для растений-галофитов введена группа «*толерантные к засолению галофиты*» – это группа растений, обладающих широким эколого-ценотическим оптимумом, в основном произрастающих в незасоленных местообитаниях. По отношению к водной среде обитания для некоторых сообществ приводятся понятия на основе классификации В. Г. Папченкова [2001].

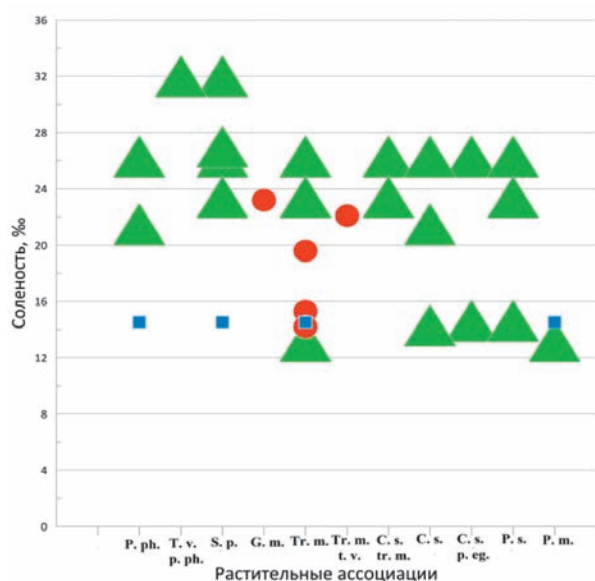
Для построения графика связи приливов с протяженностью маршей по устьям рек использовалась полиномиальная линия тренда с коэффициентом детерминации R^2 .

Графическая интерпретация и ранжирование растительных сообществ выполнены в программе Golden Software Grapher 14. На графике точки соответствуют растительным сообществам с определенным видовым составом и структурой.

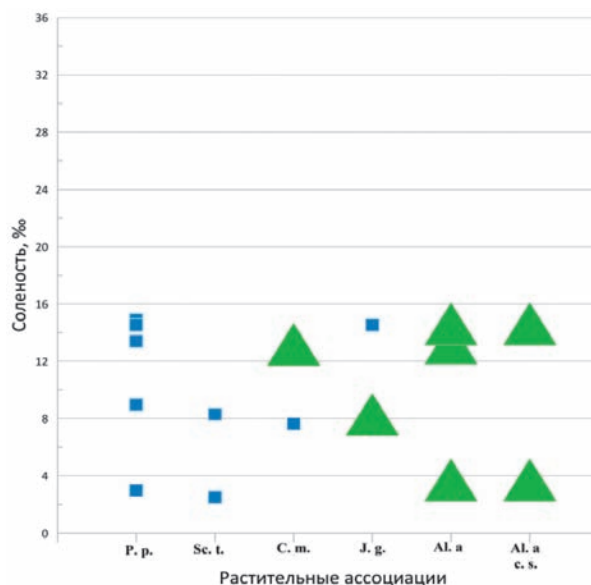
Результаты исследований

Для маршей приливо-отливной зоны устьев рек Белого моря и Чёшской губы Баренцева моря с разной величиной приливов получены следующие результаты распределения приморских фитоценозов (рис. 2).

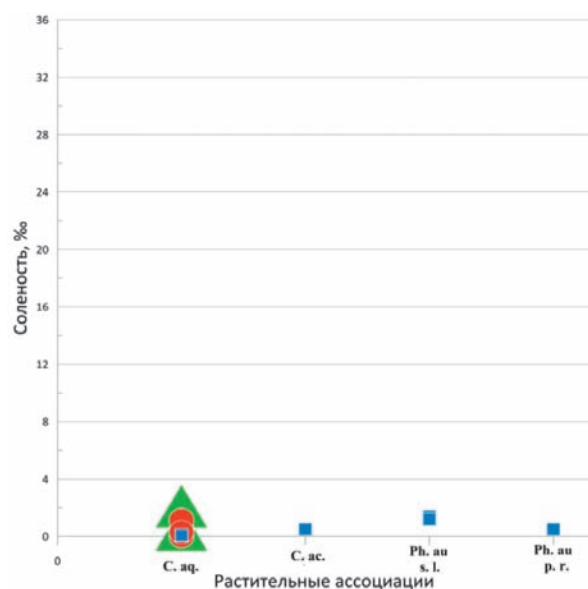
Сообщества полигалинных маршей развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 12 до 31‰. На морских побережьях они образуют аспекты галофитной растительности экотопа соленых маршей. В макроприливно-устьевых рек Чижи и Чёши эти сообщества представлены ассоциациями: *Puccinellietum phryganodis*, *Tripolietum vulgaris puccinelliosum phryganodis*, *Salicornietum pojarkovae*, *Triglochinietum maritimi*, *Caricetum subspathaceae triglochinum maritimi*, *Caricetum subspathaceae subpulum*, *Caricetum subspathaceae potentillosum egedae*, *Plantaginetum subpolaris*, *Plantaginetum maritimae* (рис. 2, А). Реже сообщества полигалинных маршей из ассоциаций *Puccinellietum phryganodis*, *Salicornietum pojarkovae*, *Plantaginetum maritimae*, *Triglochinietum maritimi* встречаются в микроприливно-устьевых рек юго-востока Двинского залива, где формируют небольшие соленые марши. Ассоциации *Triglochinietum maritimi*, *Tripolietum vulgaris*, *Triglochinietum maritimi*, *Glaucetum maritimae* выделены на маршах мезоприливно-устьевых рек Керети и Кянды.



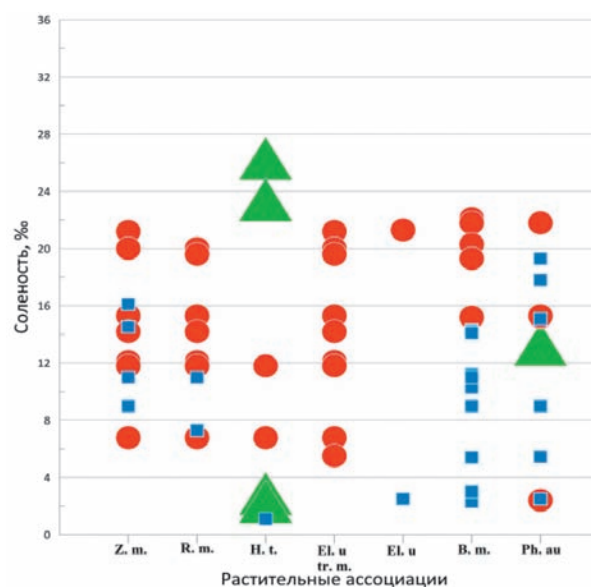
А. Сообщества полигалинных маршей



Б. Сообщества мезогалинных маршей



В. Сообщества олигогалинных приливных осушек в вершинах устьев



Г. Эвригалинные сообщества разных типов местобитаний

Рис. 2. Пространственное распределение приморских сообществ в устьях рек на маршах разных типов / Spatial distribution of coastal communities at river mouths in different marsh types

Сообщества ассоциаций полигалинных маршей / Communities of polyhaline marshes associations: *P. ph.* – *Puccinellietum phryganodis*, *T. v. p. ph.* – *Tripolietum vulgarae puccinelliosum phryganodis*, *S. p.* – *Salicornietum pojarkovae*, *G. m.* – *Glaucetum maritima*, *Tr. m.* – *Triglochinietum maritimi*, *Tr. m. t. v.* – *Triglochinietum maritimi tripoliosum vulgarae*, *C. s. tr. m.* – *Caricetum subspathaceae triglochinotum maritimi*, *C. s.* – *Caricetum subspathaceae subpurum*, *C. s. p. eg.* – *Caricetum subspathaceae potentillosum egedae*, *P. s.* – *Plantaginietum subpolaris*, *P. m.* – *Plantaginietum maritima*. Сообщества ассоциаций мезогалинных маршей / Communities of mesohaline marshes associations: *P. p.* – *Potametum pectinati*, *Sc. t.* – *Scirpetum tabernaemontani*, *C. m.* – *Caricetum mackenziei*, *J. g.* – *Juncetum gerardii*, *Al. a.* – *Alopecuretum arundinacei*, *Al. a. c. s.* – *Alopecuretum arundinacei caricetum salinae*. Сообщества ассоциаций олигогалинных приливных осушек / Communities of oligohaline tidal reclamation associations: *C. aq.* – *Caricetum aquatilis*, *C. ac.* – *Caricetum acutae*, *Ph. au s. l.* – *Phragmitetum australis scirposum lacustris*, *Ph. au p. r.* – *Phragmitetum australis petasitosum radiatae*. Эвригалинные сообщества / Euryhaline communities: *Z. m.* – *Zosteretum maritima*, *R. m.* – *Ruppiaetum maritima*, *H. t.* – *Hippuridetum tetraphyllae*, *El. u tr. m.* – *Eleocharitetum uniglumis triglochinotum maritima*, *El. u.* – *Eleocharitetum uniglumis*, *B. m.* – *Bolboschoenetum maritimi*, *Ph. au* – *Phragmitetum australis*

Зеленый треугольник – макроприливные устья, красный кружок – мезоприливные устья, синий квадрат – микроприливные устья / Green triangle – macrotidal mouths, red circle – mesotidal mouths, blue square – microtidal mouths

Число видов в таких сообществах небольшое – 3–10, всего с 1–2 доминантами. Состав доминирующих видов таких сообществ сформирован из облигатных галофитов: *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Glaux maritima* L., *Plantago maritima* L., *Plantago subpolaris* Andrejev, *Potentilla egedei* Wormsk. ex Oeder, *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. & Merr., *Salicornia pojarkovae* N. Semenova, *Triglochin maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees. С небольшим обилием в состав сообществ также входят: *Carex glareosa* Wahlenb., *Juncus gerardii* Loisel., *Plantago schrenkii* K. Koch, *Puccinellia coarctata* Fernald & Weath., *Puccinellia pulvinata* (Fries) Tzvelev, *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *Spergularia marina* (L.) Griseb, *Stellaria humifusa* Rottb.

Сообщества в основном занимают участки верхней литорали (что соответствует маршам среднего уровня) на илистых, илесто-песчаных и глинистых типах грунтов. Пионерные сообщества ассоциации ***Puccinellietum phryganodis*** могут формироваться на маршах низкого уровня средней литорали.

Сообщества мезогалинных маршей развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 3 до 15‰ (рис. 2, Б). В авторских исследованиях их ассоциации выделены для микроприливных устьев: ***Potametum pectinati***, ***Scirpetum tabernaemontani***, ***Caricetum mackenziei***, ***Juncetum gerardii*** и макроприливных устьев: ***Juncetum gerardii***, ***Alopecuretum arundinacei***, ***Alopecuretum arundinacei caricosum salinae***. Распределение по океаническим зонам более выражено, чем у полигалинных сообществ. Сообщества ассоциации ***Potametum pectinati*** занимают участки нижней литорали и верхней сублиторали, где формируют биотопы литоральных отмелей в губе Сухое Море и Унской губе. В их составе, кроме доминанта, толерантного к солености *Stuckenia pectinata* (L.) Börner, единично встречаются морские виды *Ruppia maritima* L., *Ulva prolifera*. Гелофитные сообщества ассоциации ***Scirpetum tabernaemontani*** формируют аспекты прибрежно-водных солоноватых маршей на нижней и средней литорали в губе Сухое Море. Сообщества ассоциаций ***Juncetum gerardii***, ***Alopecuretum arundinacei***, ***Alopecuretum arundinacei caricosum salinae*** формируются в вершинах устьев рек Чижи и Чёши на верхней литорали и супралиторали, где образуют аспекты биотопа околководных солоноватых маршей среднего и верхнего уровня. Число видов в таких сообществах – от 3 до 7. В отличие от полигалинных сообществ они в основном образованы

факультативными галофитами: *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Juncus gerardii* и облигатным галофитом *Carex salina* Wahlenb. В состав также входят виды разных экологических групп: облигатные галофиты – *Agrostis straminea* Hartm., *Plantago subpolaris*, *Potentilla egedei*, *Triglochin maritima*; факультативные галофиты – *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Triglochin palustris* L., *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip., *Sonchus humilis* N.I. Orlova; толерантные к засолению гликофиты – *Festuca rubra* L., *Parnassia palustris* L., *Pedicularis palustris* L.

Сообщества олигогалинных приливных осушек в вершинах устьев развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 0,5 до 5‰. Они образуют фон растительности приливных осушек в вершинах устьев (рис. 2, В), которые два раза в сутки заливаются приливами. В устьях с разной величиной прилива из них представлены сообщества ассоциации ***Caricetum aquatilis***. Однако в микроприливном устье р. Куя фитоценотическое разнообразие оказалось богаче; здесь выделены ассоциации ***Caricetum acutae***, ***Phragmitetum australis scirposum lacustris***, ***Phragmitetum australis petasitosum radiati***. Эти фитоценозы бедны по количеству видов, которых насчитывается всего 1–5. Из них кроме ценозообразователей – *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. acuta* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Petasites radiatus* (J.F. Gmel) Toman, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla – в состав входят другие гликофиты, толерантные к засолению субстратов: *Archangelica officinalis* (Hoffm.), *Caltha palustris* L., *Comarum palustre* L., *Hippuris vulgaris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Phalaroides arundinaceus* (L.) Rauchert.

Эвригалинные сообщества разных типов маршей и отмелей формируются в широком спектре влияния солености – 2–25‰ – и представлены в устьях рек и приустьевых участках морей с разной величиной прилива (рис. 2, Г). В свою очередь, такие сообщества приурочены к разным местообитаниям маршей. На отмелях нижней литорали и верхней сублиторали формируются гидрофитные монодоминантные сообщества из ассоциаций ***Zosteretum marinae*** и ***Ruppiaetum maritimae***. Они встречаются везде, кроме макроприливных устьев Чижи и Чёши, где их распространение ограничено условиями субарктического климата. Сообщества ассоциации соленых озер верхней литорали ***Hippuridetum tetraphyllae*** представлены во всех типах устьев, но наиболее специфичны для макроприливных, что, скорее всего, связано с гипоарктическим широтным

распространением ценозообразователя *Hippuris tetraphylla* L. Для микроприливных и мезоприливных устьев наиболее типичны сообщества прибрежно-водных солоноватых маршей из ассоциаций ***Bolboschoenetum maritimi***, ***Phragmitetum australis*** и соленых маршей из ассоциаций ***Eleocharitetum uniglumis triglochinsum maritimae***, ***Eleocharitetum uniglumis***. В устьях рек губы Сухое Море Двинского залива и Тапшеньги и Кянды Онежского залива они занимают наиболее обширные площади. Как показывают исследования, солоноватые воды – 22–24 ‰ – все же ограничивают развитие таких сообществ. Эти фитоценозы могут формировать виды разных экологических групп, но обитающие в широком спектре влияния соленых вод и приспособленные к значительным сезонным и даже суточным изменениям солености под влиянием приливно-отливного цикла. Так, в сообществах ассоциации ***Phragmitetum australis***, при ярко выраженном доминировании *Phragmites australis*, встречаются 1–10 видов разных экологических групп: облигатные галофиты *Agrostis straminea*, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Atriplex nudicaulis* Boguslaw, *Potentilla egedei*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*; факультативные галофиты – *Cenolophium nudicaule*, *Alopecurus arundinaceus*, *Juncus gerardii*, *Triglochin palustris*, *Sonchus humilis*, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.; толерантные к солености гликофиты – *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. & Schreb., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Такое же число видов в монодоминантных сообществах ассоциации ***Bolboschoenetum maritimi*** с ценозообразователем *Bolboschoenus maritimus*. Однако из-за их формирования на маршах низкого уровня здесь увеличивается разнообразие и обилие облигатных галофитов, представленных *Agrostis straminea*, *Carex subspathacea*, *Puccinellia maritima*, *Ruppia maritima*, *Stellaria humifusa*, *Salicornia pojarkovae*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*. Из факультативных галофитов в этих сообществах представлены *Eleocharis uniglumis* и *Juncus gerardii*. Из гликофитов встречается *Phragmites australis*. В сообществах ассоциаций ***Eleocharitetum uniglumis triglochinsum maritimi*** и ***Eleocharitetum uniglumis*** кроме ценозообразующего вида *Eleocharis uniglumis* значительным обилием отличается *Triglochin maritima*. В числе прочих видов много облигатных галофитов: *Agrostis straminea*, *Atriplex nudicaulis*, *Blysmus rufus*, *Glaux maritima*, *Hippuris tetraphylla*, *Puccinellia maritima*, *Ruppia maritima*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*.

Обсуждение

Как видно из результатов, условия формирования приморской растительности в приливных устьях малых рек неоднородны, что определяется соленостью и величиной приливов.

Фитоценозы полигалинных соленых маршей хорошо развиты в макроприливных устьях рек Чижи и Чёши на полуострове Канин. Эти устья, несмотря на высокоширотное положение и более холодный климат по сравнению с юго-восточным побережьем Белого моря, отличаются от него наиболее богатым фитоценотическим разнообразием. Менее разнообразны фитоценозы полигалинных маршей в мезоприливных устьях Онежского залива и микроприливных устьях Двинского залива, что связано с уменьшением площади соленых маршей. В монографии Л.А. Сергиенко показано, что сообщества ассоциаций с доминированием *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*, *Puccinellia phryganodes* характерны для эвгаложенных экотопов побережья Берингова и Чукотского морей [Сергиенко, 2008], что не противоречит нашим исследованиям. Ведь, как и другие галофитные сообщества, они образуют фон растительности соленых маршей. В исследованиях на юго-восточном побережье Баренцева моря показано, что эти сообщества формируются как на слабо-, так и на сильнозасоленных почвах [Матвеева, Лавриненко, 2011], что может наблюдаться под влиянием соленых вод приливов и опреснения атмосферными осадками. Обычны сообщества соленых маршей на западном побережье Белого моря, где их ценозообразователями являются *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*, *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima* [Бабина, 2002].

Небольшим фитоценотическим разнообразием отличаются от полигалинных маршей мезогалинные марши и олигогалинные приливные осушки в вершинах устьев. В работе У. Одума и др. [Odum et al., 1984] для устьев рек Атлантического побережья Северной Америки показан комплекс пресноводных видов, которые развиваются при солености ниже 0,2 ‰. Это многие представители родов *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Najas*. В устьях рек, исследованных нами, на олигогалинных приливных осушках широко представлены осоковые сообщества с доминированием *Carex aquatilis* и *Carex acuta*, формирование которых ограничивается соленостью 1–5 ‰.

На мезогалинных маршах в устьях рек Северной Америки произрастают близкие по экологии к видам мезогалинных маршей

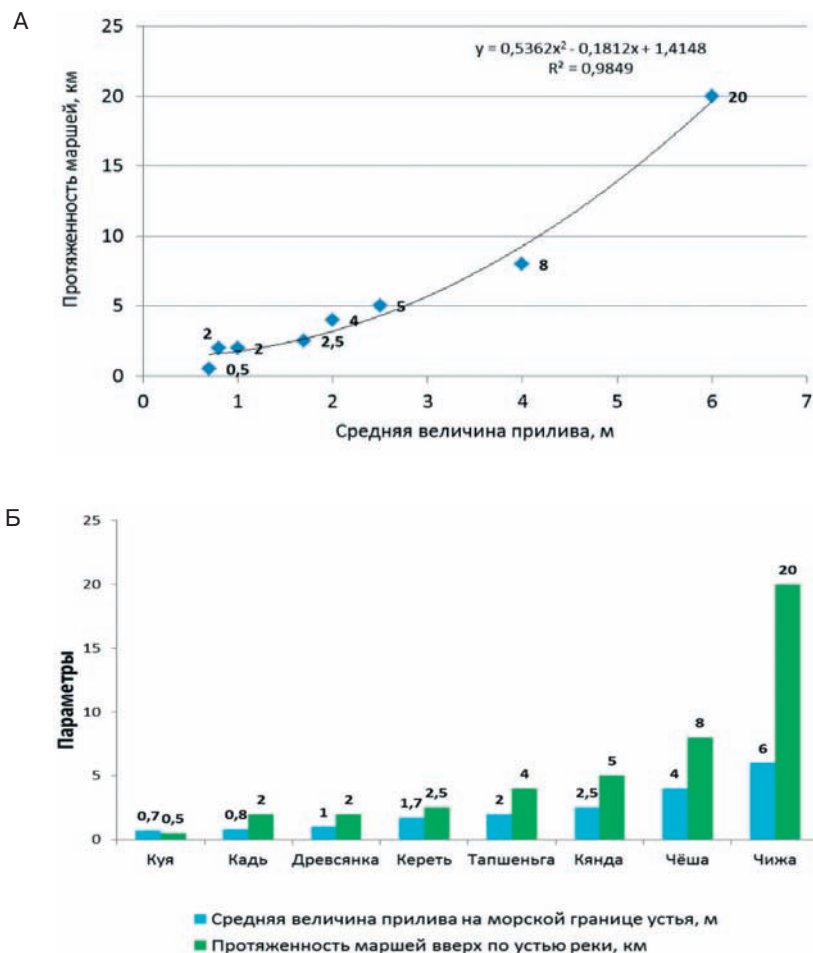


Рис. 3. Взаимосвязь протяженности маршей и величины прилива в устьях рек Белого и Баренцева морей:

А – полиномиальная линия тренда; Б – гистограмма показателей в устьях рек

Fig. 3. The relationship between the length of the marches and the magnitude of the tide at the mouths of the rivers of the White and Bar-ents Seas:

А – polynomial trend line; Б – histogram of indicators at the rivers mouths

Белого моря *Bolboschoenus robustus* (Pursh) So-ják, *Spartina patens* (Aiton) Muhl., *Spartina alterni-flora* Loisel, *Juncus gerardii* [Odum et al., 1984].

Эвригалинные виды отмелей нижней лито-рали *Ruppia maritima* и *Zannichellia palustris* L. встречаются при широкой изменчивости соле-ности, что также характерно для устьев рек вос-точного побережья Северной Америки [Odum et al., 1984]. В соленых озерах Сибири *Ruppia maritima* обитает при минерализации воды 18,9 г/дм³ [Киприянова, 2011]. В приливно-отливной зоне морей, омывающих Европу, этот вид образует сообщества в условиях заливания приливами с общей минерализацией вод 2,0–18,0 г/дм³ [Verhoeven, 1980]. Водный макрофит *Zostera marina* распространен в полигалинных и мезогалинных экотопах. В наших исследова-

ниях показано, что развитие сообществ с до-минированием *Zostera marina* ограничивается минимальной соленостью 6–7‰, которая вес-ной наблюдается в вершине Унской губы и губе Сухое Море. Тростник обыкновенный – *Phrag-mites australis* – формирует эвригалинные со-общества при заливании приливами солено-стью до 22‰, но способен произрастать даже при солености до 30‰ [Hellings, Gallager, 1992]. Согласно исследованиям У. Одума, на маршах восточного побережья Северной Америки вид встречается при солености 10–18‰ [Odum et al., 1984]. В искусственных солоноватоводных ветлах этот вид хорошо приживается в воде соленостью до 18‰ [Burdack, Konisky, 2003]. Эти сообщества образуют фон растительности в мезоприливных и микроприливных устьях.

Реже они встречаются в макроприливных устьях, например, в устье р. Кулой [Moseev et al., 2022] и р. Несь [Корчагин, 1935], а их распространение на север ограничивается климатическими условиями обитания. В наших исследованиях мы ограничиваемся изучением влияния факторов солёности и приливов на фитоценозы в устьях малых рек Белого и Баренцева морей, где прибрежно-водная и водная растительность ветландов играет большую роль в формировании экосистем. Одинаковые местообитания с однородными по составу и структуре сообществами характерны и для крупных рек. В мезоприливном устье р. Онеги при солёности 3–10‰ формируются прибрежно-водные марши с эвригалинными сообществами ассоциаций *Bolboschoenetum maritimi*, *Phragmitetum australis*, *Eleocharitetum uniglumis* [Мосеев и др., 2023]. Для юго-восточного побережья Баренцева моря показано, что сообщества с доминированием *Hippuris tetraphylla* приурочены как к солёным, так и к пресным озерам [Матвеева, Лавриненко, 2011], что доказывает их эвригалинность. Эвригалинные сообщества с доминированием *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Hippuris tetraphylla*, *Ruppia maritima*, *Phragmites australis*, *Zostera marina* характерны и для устьев рек западного побережья Белого моря [Бабина, 2002].

Следует отметить увеличение разнообразия эвригалинных фитоценозов с севера на юг от устьев рек Чижи и Чёши на полуострове Канин к Двинскому и Онежскому заливам Белого моря. Это связано с частым доминированием в сообществах побережий более южных широт Белого моря видов с широкой амплитудой колебаний солёности (*Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Ruppia maritima*, *Zostera marina*) и их отсутствием в заполярных широтах.

От величины приливов зависит протяжённость маршей, что доказывается высокой величиной коэффициента детерминации ($R^2 = 0,98$) (рис. 3, А). Наибольшая протяжённость маршей наблюдается в макроприливных устьях рек Чижи и Чёши на полуострове Канин (рис. 3, Б), что способствует богатому фитоценоотическому разнообразию устьев, в особенности галофитных сообществ солёных маршей. В свою очередь, местообитания мезоприливных и микроприливных устьев рек, где протяжённость маршей меньше (рис. 3, Б), не так богаты фитоценоотически, но обширные площади там занимают фитоценозы прибрежно-водных солончатых маршей с доминированием воздушно-водных видов растений – *Phragmites australis* и *Bolboschoenus maritimus*.

Заключение

В приливо-отливной зоне Белого и Баренцева морей наибольшим разнообразием отличаются полигалинные марши, характерные для макроприливных устьев рек Мезенского залива и Чёшской губы, несмотря на их высокоширотное положение. Здесь сосредоточены разнообразные галофитные сообщества, чему способствует значительная величина приливов. В мезоприливных и микроприливных устьях с уменьшением величины прилива и солёности уменьшается протяжённость маршей по устьям рек, и фитоценоотическое разнообразие падает. Значительное место в формировании приморской растительности Белого и Баренцева морей занимают эвригалинные сообщества, которые в силу климатических условий более характерны для мезоприливных и микроприливных устьев, но встречаются и в макроприливных устьях.

Таким образом, солёность, являясь важным фактором формирования приморской растительности, оказывает неодинаковое воздействие на пространственную структуру приморской растительности в устьях рек. В свою очередь, сама экологическая приуроченность сообществ определяется отношением доминирующих видов к засолению, что приводит к изменению фитоценоотического разнообразия в устьях рек, различающихся по величине прилива.

Литература

- Бабина Н.В. Галофитная растительность западного побережья Белого моря // Растительность России. 2002. № 3. С. 3–21. doi:10.31111/vegrus/2002.03.3
- Грищенко И.В. Климат Архангельской области. Архангельск: КИРА, 2021. 227 с.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Киприянова Л.М. О распространении *Ruppia* (Ruppiaceae) в Центральной Сибири // Journal of Siberian Federal University. Biology 3. 2011. № 4. С. 211–219.
- Корчагин А.А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чёшской губы (луга и луговые болота) // Acta inst Botanic Academia Sciences URSS. Ser. III. Facs. 1935. № 2. С. 223–333.
- Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры // Растительность России. 2011. № 17–18. С. 45–69.
- Мискевич И.В., Котова Е.И., Мосеев Д.С. Исследования маргинального фильтра мезоприливого эстуария р. Индиги в Баренцевом море // Океанология. 2023. Т. 63, № 3. С. 496–498. doi:10.31857/S0030157423030115

Мискевич И. В., Чульцова А. Л., Мосеев Д. С. Марши мезо-макроприливных эстуариев рек арктической зоны как источник растворенного органического азота для водных экосистем // Естественные и технические науки. 2018. № 4 (118). С. 75–81.

Михайлов В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее, будущее. М.: ГЕОС, 1997. 413 с.

Мосеев Д. С. Динамика растительности маршей приливных устьев рек Белого моря и Чешской губы Баренцева моря // Океанологические исследования. 2019. Т. 47, № 4. С. 32–52. doi: 10.29006/1564-2291.JOR2019.47 (4).2

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Приморская растительность эстуариев рек на полуострове Канин // Растительность России. 2020. № 39. С. 47–74. doi: 10.31111/vegus/2020.39.47

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Растительный покров маршей устьевой области реки Тапшеньги Онежского залива Белого моря // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2017. № 4 (202). С. 22–31.

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Растительный покров солоноватых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2 (155). С. 25–37.

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А., Махнович Н. М. Экологические группы сосудистых растений в эстуариях рек Белого моря // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. № 20–2. С. 118–124. doi:10.14258/pbssm.2021129

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: МУБиНТ, 2001. 200 с.

Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 225 с.

Смагин Р. Е., Ионов В. В., Прякина Г. В., Федорова И. В. Исследование зон смешения в устьевой области р. Кереть Белого моря // Известия Русского географического общества. 2009. Т. 141, № 2. С. 63–70.

Bakker J. P. Ecology of salt marshes. 40 years of research in the Wadden Sea. Ruiterskwartier: "Wadde-nacademie", Leeuwarden the Netherlands, 2014. 53 p.

Burdack D. M., Konisky R. A. Determinants of Expansion for *Phragmites australis*, Common Reed, in Natural and Impacted Coastal marshes // *Estuaries*. 2003. Vol. 26 (2B). P. 407–416. doi:10.1007/BF02823717

Cowardin L. M. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. U. S. Fish and Wildl. Serv. Riол. Serv. Program, FWS/OBS-79/31, 1979. 103 p.

Hellings S. E., Gallagher J. L. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis* // *Journal of Applied Ecology*. 1992. Vol. 29. P. 41–49. doi: 10.1023/A:1024289025415

Moseev D. S., Leshchev A. V., Sergienko L. A., Miskevich I. V., Makhnovich N. M., Lokhov A. S. Littoral

phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea // *Czech Polar Reports*. 2022. Vol. 12, no. 2. P. 181–202. doi:10.5817/CPR2022-2-14

Odum W. E., Smith T. J., Hoover J. K., McIvor C. C. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: A community profile. Fish and Wildlife Service. Washington: D.C, 1984. 177 p.

Tsopa E. La Vegetation des Halophytes du Nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays // S.I.G.M.A. 1939. Vol. 70. P. 1–22.

Verhoeven J. T. A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities // *Aquatic Botany*. 1980. Vol. 8. P. 1–85.

References

Babina N. V. Halophytic vegetation of the western coast of the White Sea. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2002;3:3–21. (In Russ.). doi:10.31111/vegus/2002.03.3

Bakker J. P. Ecology of salt marshes. 40 years of research in the Wadden Sea. Ruiterskwartier: "Wadde-nacademie", Leeuwarden the Netherlands; 2014. 53 p.

Burdack D. M., Konisky R. A. Determinants of expansion for *Phragmites australis*, common reed, in natural and impacted coastal marshes. *Estuaries*. 2003;26 (2B):407–416. doi: 10.1007/BF02823717

Cowardin L. M. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. U. S. Fish and Wildl. Serv. Riол. Serv. Program, FWS/OBS-79/31, 1979. 103 p.

Grishchenko I. V. Climate of the Arkhangelsk Region. Arkhangel'sk: KIRA; 2021. 227 p. (In Russ.)

Hellings S. E., Gallagher J. L. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology*. 1992;29:41–49. doi: 10.1023/A:1024289025415

Kaplin P. A., Leont'ev O. K., Luk'yanova S. A., Nikiforov L. G. Shores. Moscow: Mysl'; 1991. 479 p. (In Russ.)

Kipriyanova L. M. On the distribution of *Ruppia* (Ruppiaceae) in Central Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology* 3. 2011;4:211–219. (In Russ.)

Korchagin A. A. Vegetation of marine alluviums of the Mezen Bay and the Czech Bay (meadows and meadow bogs). *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. III. Fasc. 2. 1935. P. 223–333. (In Russ.)

Matveeva N. V., Lavrinenko O. V. Vegetation of the marches in the northeastern Malozemelskaya tundra. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2011;17–18:45–69. (In Russ.)

Mikhailov V. N. River mouths in Russia and adjacent countries: past, present, and future. Moscow: GEOS; 1997. 413 p. (In Russ.)

Miskevich I. V., Chul'tsova A. L., Moseev D. S. Marshes of meso-macrotidal estuaries of rivers in the Arctic zone as a source of dissolved organic nitrogen for aquatic ecosystems. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Natural and Technical Sciences*. 2018; 4(118):75–81. (In Russ.)

Miskevich I. V., Kotova E. I., Moseev D. S. Studies of the marginal filter of the mesotidal estuary of the Indiga

River in the Barents Sea. *Okeanologiya* = *Oceanology*. 2023;63(3):496–498. (In Russ.). doi: 10.31857/S0030157423030115

Moseev D. S. Dynamics of vegetation in tidal marshes of the White Sea and the Czech Gulf of the Barents Sea. *Okeanologicheskie issledovaniya* = *Oceanological Research*. 2019;47(4):32–52. (In Russ.). doi: 10.29006/1564–2291.JOR2019.47 (4).2

Moseev D. S., Leshchev A. V., Sergienko L. A., Miskevich I. V., Makhnovich N. M., Lokhov A. S. Littoral phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea. *Czech Polar Reports*. 2022;12 (2):181–202. doi: 10.5817/CPR2022-2-14

Moseev D. S., Sergienko L. A. Coastal vegetation of river estuaries on the Kanin Peninsula. *Rastitel'nost' Rossii* = *Vegetation of Russia*. 2020;39:47–74. (In Russ.). doi: 10.31111/vegus/2020.39.47

Moseev D. S., Sergienko L. A. Vegetation cover of brackish tidal estuaries of small rivers in the southeast of the Dvina Bay of the White Sea. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. universiteta* = *Proceed. of Petrozavodsk State University*. 2016;2(155):25–37. (In Russ.)

Moseev D. S., Sergienko L. A. Vegetation cover of marshes of the mouth area of the Tapshenga River, Onega Bay, White Sea. *Vestnik Inst. biol. Komi nauch. tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN* = *Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center, Ural Branch of the RAS*. 2017;4(202):22–31. (In Russ.)

Moseev D. S., Sergienko L. A., Makhnovich N. M. Ecological groups of vascular plants in the estuaries

of the White Sea rivers. *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii* = *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*. 2021;20(2):118–124. (In Russ.). doi: 10.14258/pbssm.2021129

Neshataev V. Yu. Draft All-Russian Code of Phytocological Nomenclature. *Rastitel'nost' Rossii* = *Vegetation of Russia*. 2001;1:62–70. (In Russ.)

Odum W. E., Smith T. J., Hoover J. K., McIvor C. C. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: a community profile. Fish and Wildlife Service. Washington: D.C, 1984. 177 p.

Papchenkov V. G. Vegetation cover of reservoirs and watercourses of the Middle Volga region. Yaroslavl: MUBiNT, 2001. 200 p. (In Russ.)

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

Smagin R. E., Ionov V. V., Pryakhina G. V., Fedorova I. V. Study of mixing zones in the mouth area of the Keret River of the White Sea. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* = *Bulletin of the Russian Geographical Society*. 2009;141(2):63–70. (In Russ.)

Tsopa E. La Vegetation des Halophytes du Nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays. *S.I.G.M.A.* 1939;70:1–22.

Verhoeven J. T. A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. *Aquatic Botany*. 1980;8:1–85.

Поступила в редакцию / received: 31.03.2026; принята к публикации / accepted: 05.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мосеев Дмитрий Сергеевич

научный сотрудник

e-mail: viking029@yandex.ru

Лещев Андрей Владимирович

научный сотрудник

e-mail: ineplome@inbox.ru

CONTRIBUTORS:

Moseev, Dmitry

Researcher

Leshchev, Andrey

Researcher