

На правах рукописи



ТИХОНОВ АЛЕКСАНДР ВИКТОРОВИЧ

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА БАНКА СЕМЯН В РАМКАХ
ЭКОТОННЫХ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И
ЕГО ПРИТОКОВ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ростов-на-Дону – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Научный руководитель:

Папченко Владимир Гаврилович

доктор биологических наук, профессор

Лапиров Александр Григорьевич

кандидат биологических наук, доцент,
ФГБУН Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, лаборатория высшей водной
растительности, заведующий

Официальные оппоненты:

Щербаков Андрей Викторович

доктор биологических наук,
ФГБОУ ВО «Московский государственный
университет им. М.В.Ломоносова», кафедра
морфологии и систематики высших растений,
ведущий научный сотрудник

Капитонова Ольга Анатольевна

кандидат биологических наук, доцент,
ФГБУН Тобольская комплексная научная станция
Уральского отделения РАН, отдел экологических
исследований, группа экологии живых организмов,
ведущий научный сотрудник

Ведущая организация:

**ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский
Томский государственный университет», г. Томск**

Защита диссертации состоится **12 апреля 2019 г. в 15:00** на заседании
диссертационного совета Д 212.208.32 по биологическим наукам на базе Южного
федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1,
к. 603.

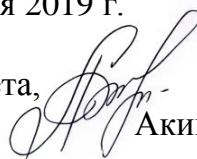
С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке
им. Ю.А. Жданова Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-
Дону, ул. Р. Зорге, 21Ж и на сайте <http://hub.sfedu.ru/diss/>.

Объявление о защите и текст автореферата размещен на официальном сайте
Южного федерального университета www.sfedu.ru и на сайте Министерства
образования и науки Российской Федерации www.vak.ed.gov.ru.

Отзывы на автореферат в 2-х экз., заверенные печатью, просим направлять по
адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к.803а, ученому секретарю совета
Д212.208.32 Акименко Ю.В. e-mail: jvakimenko@sfedu.ru.

Автореферат разослан «___» февраля 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Акименко Юлия Викторовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Почвенный банк семян (ПБС) представляет собой одну из важнейших составляющих популяционной динамики растений (Марков, 1986, 2012). Понимание видового состава и экологической структуры почвенного банка семян, принципов его формирования и реализации, можно рассматривать как ключ к прогнозированию и моделированию изменений во флоре и растительности периодически затопляемой территории (Parvaiz, 1978; Van der Valk, 1979; Louda, 1989).

Следуя А.-Л. Brochet с соавторами (2010), под ПБС и (или) банком семян (БС) мы понимаем всю совокупность генеративных диаспор макрофитов, включая в неё не только семена, но и генеративные диаспоры харовых водорослей, произрастающих в регионе исследования, в частности рода хара (*Chara*), сопоставимые по размеру с семенами.

Семена присутствуют в почвах различных биоценозов, в том числе в грунте прибрежно-водных сообществ, где под действием переменного уровня наполнения формируются два типа градиентов: подтопления, на границе вода – берег, и подпора, на границе водохранилище – приток. Каждый из них по-своему влияет на распределение семян по зоне временного затопления (ЗВЗ), прямо и косвенно воздействуя на состав и структуру грунтового банка семян.

Регулярные изменения условий местообитания растений в рамках ЗВЗ создают потенциал для формирования здесь как водной и прибрежно-водной, так и сухопутной флоры. Однако все возможные варианты неразрывно связаны с грунтовым банком диаспор, и, в частности, с банком семян, обеспечивающим динамическую устойчивость растительных сообществ данной территории.

Внимание как советских, так и российских исследователей, главным образом, было сосредоточено на сухопутных БС (лесных, луговых, полевых и др., Петрова, 1998; Торгашкова, 2002; Иванова, 2004; Шаньгина, Феклистов, 2011). Исследования БС водных объектов (Воронов, 1943; Овеснов, 1963; Агамамедов, 1969) единичны и носят разрозненный характер. Более многочисленны зарубежные исследования БС, охватывающие различные типы водных объектов, включая водохранилища, реки, озера (в Китае – Liu et al., 2009; Wang et al., 2009, 2014; Xiao, Liu 2013; Yang, Li 2013; Cui et al., 2014 и др.; в европейских странах – Jutila 1996, 1998, 2002, 2003; Berge, Hestmark 1997; Goodson et al., 2002; Bernhardt et al., 2008; и др.; США – Leek, Simpson, 1994; Baldwin, Derico, 1999; Peterson, Baldwin, 2004; Baldwin et al., 2010 и др.). Однако в этих работах не приводились дифференцировки зон устьевой области (УО) притоков водохранилищ, не анализировалось влияние подпора водохранилища на малые реки, не рассматривались водохранилище и малые реки как единый комплекс, с точки зрения формирования и реализации банка семян.

Учитывая все вышесказанное, изучение банков семян системы из Рыбинского водохранилища и малых рек, связанных единым комплексом гидрологических факторов, в условиях средней полосы России приобретает особую актуальность. Кроме того, данные по банкам семян устьевых областей притоков равнинного водохранилища, практически отсутствуют. Все эти вопросы имеют потенциально высокую значимость для оценки современного состояния и актуального прогнозирования развития флоры и растительности водных объектов.

Цель исследования: Провести комплексную оценку состава и структуры банка семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища и его притоков, в рамках градиентов берег – водохранилище и приток – водохранилище, на примере Волжского плёса и малых рек Ильдь и Корожечна впадающих в него.

Достижение поставленной цели было связано с решением следующих **задач**:

1. Выявить состав и структуру, банка семян различных элементов ЗВЗ Рыбинского водохранилища и его притоков.
2. Проанализировать динамику характеристик банка семян ЗВЗ в рамках градиентов подпора (*водохранилище – приток*) и затопления (*водоём – берег*).
3. Проанализировать вертикальную структуру банков семян ЗВЗ и оценить распределение качественных и количественных характеристик по глубине.
4. Проанализировать спектр экотипов банка семян ЗВЗ исследованных водных объектов.
5. Оценить уровень флористического сходства между банками семян исследованных участков.
6. Проанализировать уровень сходства банка семян и реализованной флоры.

Научная новизна работы

Впервые в России проведена количественная оценка соотношения экотипов (и групп экотипов) в банке семян прибрежно-водных местообитаний и сопоставление традиционного качественного экологического спектра с количественным экологическим спектром.

На основании данных о составе и структуре БС подтверждён экотонный характер ЗВЗ (граница водохранилище – берег) в рамках водоёмов с переменным уровнем режимом. Показано наличие специфических условий отбора семян на различных участках ЗВЗ и сохранение их в течение ряда лет, а также глубина потенциального проникновения сухопутных растений в прибрежно-водные местообитания.

Выявлена потенциальная экологическая пластичность прибрежно-водных местообитаний, заключающаяся в возможности реализации из банка семян видов, принадлежащих к различным экологическим группам, при создании подходящих для этого экологических условий.

Впервые для Верхневолжского региона проанализирована степень сходства банков семян с разных слоёв, показывающая степень стабильности факторов, обеспечивающих накопление семян в различные годы.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные в ходе исследования данные вносят вклад в понимание механизмов возобновления и функционирования прибрежно-водных и водных фитоценозов в рамках ЗВЗ и устьевых областей притоков равнинных водохранилищ. Выявленные в ходе исследования особенности состава и структуры прибрежно-водных БС вносят вклад в теоретические положения экологии растений, раскрывая взаимодействие флор на границе наземной и водной экосистем. Данные о распределении видообразия БС в рамках ЗВЗ дополняют теоретическую экологию, предоставляя новый аспект для традиционного критерия экотонности участков, связанный со скрытым в БС флористическим потенциалом. Наличие в пробах грунта семян редких, охраняемых

и инвазионных видов вносят теоретический вклад в географию растений, расширяя представления об ареалах этих видов в рамках прибрежно-водных местообитаний. Анализ распределения качественных и количественных характеристик БС по ширине ЗВЗ расширяет понимание механизмов гидрохорного рассеивания семян на мелководных участках с учётом меняющегося уровня воды.

Полученные в ходе исследования данные могут быть использованы в учебном процессе, дополняя ряд уже существующих курсов естественнонаучных дисциплин, включая популяционную биологию и экологию растений, биогеографию и почвоведение. Так, данные о распространении семян в прибрежном грунте были использованы при подготовке курса «Биология популяций и охрана растений» для магистров второго года, обучающихся по специальности «Биоразнообразии» на факультете биологии и экологии ЯрГУ.

Данные о флористическом составе, экологической и таксономической структуре ранее мало изученного компонента прибрежно-водных сообществ в дальнейшем могут быть использованы для повышения точности прогнозирования и моделирования процессов зарастания водоёмов. Представленные в работе материалы могут быть использованы при прогнозировании хозяйственной деятельности в прибрежной полосе водохранилищ, а также при строительстве, эксплуатации и рекультивации искусственных водоёмов с переменным уровнем наполнения различного назначения.

Наличие в пробах семян видов вселенцев, в том числе не указанных для региона исследования в Чёрной книге России (2010), позволяет рассматривать анализ банка семян ЗВЗ в качестве одного из инструментов выявления потенциального риска внедрения адвентивных и карантинных видов. Подобные методики могут быть положены в основу проверки чистоты речного песка, складываемого на открытых площадках, для предотвращения распространения семян адвентивных и карантинных видов с песком.

Собранные в ходе исследования гербарные образцы дополнили фонды гербария ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW), откуда в рамках обменных операций были переданы в ряд российских и зарубежных гербариев: ФГБОУ Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова (YAR), МГУ им М.В. Ломоносова (MW), БИН им В.Л. Комарова (LE) и Минского Государственного Университета (MSKU)

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В состав банка семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища и его притоков входят виды, принадлежащие к различным экотипам, что, в рамках динамически меняющейся экологической обстановки, позволяет раскрываться различным аспектам его широкого потенциала, в целом сохраняя устойчивость данной территории к действию внешних экологических факторов, прежде всего, к уровенному режиму водохранилища.

2. В банке семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища и его притоков представлены как виды, местообитания которых присущи только одной из граничащих систем, так и виды узко специфичные для зоны временного затопления, что характеризует последнюю как типичный экотон.

3. Распределение качественных и количественных характеристик банка семян в рамках основных градиентов (подпора и затопления) происходит под действием физических факторов переноса семян, главным образом, гидрохорных.

Личный вклад автора. Формулировка целей и задач исследования, усовершенствование методов отбора проб, получение исходных данных, их обработка и интерпретация, обобщение результатов и формулировка выводов осуществлялись автором лично или при его решающем участии. Доля участия автора в обработке материала, подготовке и написании совместных публикаций составляет 50–70%.

Апробация работы. Основные научные результаты и положения диссертационной работы докладывались и обсуждались на конференциях различного уровня: VI Міжнародної конференції молодих вчених «Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція.», присвяченої 150-річчю від дня народження видатного ботаніка В.І. Липського, Одеса, 13 – 17 травня 2013 р.; XV Школа-конференція молодих учених «Биология внутренних вод». Борок, 19–24 октября 2013 г.; II Всероссийская школа-конференция с международным участием «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана», Борок, 18–22 ноября 2014 г.; VIII Всероссийская конференция с международным участием по водным макрофитам «Гидробиотика 2015», Борок, 16 – 20 октября 2015 г.; XVI Всероссийская молодёжная гидробиологическая конференция «Перспективы современной гидробиологии», Борок, 10 – 13 ноября 2016 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 статей, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных к изданию ВАК РФ, одна в журналах Web of Science (WoS), одна глава в коллективной монографии «Гидрология устьевых областей притоков равнинного водохранилища», 5 тезисов в сборниках научных конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из 4 глав, выводов, заключения, библиографического списка и приложений. Работа изложена на 184 листах машинописного текста, содержит: 5 приложений, 8 таблиц, 45 рисунков и 116 литературных источников, в том числе 55 на иностранных языках.

Глава 1 Физико-географические условия района исследования

В данной главе приводятся общие сведения о климате, водоёмах и водотоках региона исследования. Подробно рассматривается Рыбинское водохранилище, выбранное нами в качестве модельного водоёма, и его притоки – реки Ильдь и Корожечна (рис. 1).

Для водохранилища приводится расчётная схема обсыхающих площадей при максимальном падении уровня воды, графики колебаний уровня воды, по месяцам, начиная с 1947г., и колебания в рамках года (за 2005-2010гг.), отражающие различные варианты хода уровенного режима.

Для притоков приводится базовая схема районирования их устьевых областей. Даются сведения о многолетней динамике колебаний уровня воды и площадях обсыхания, формирующих ЗВЗ указанных водных объектов.

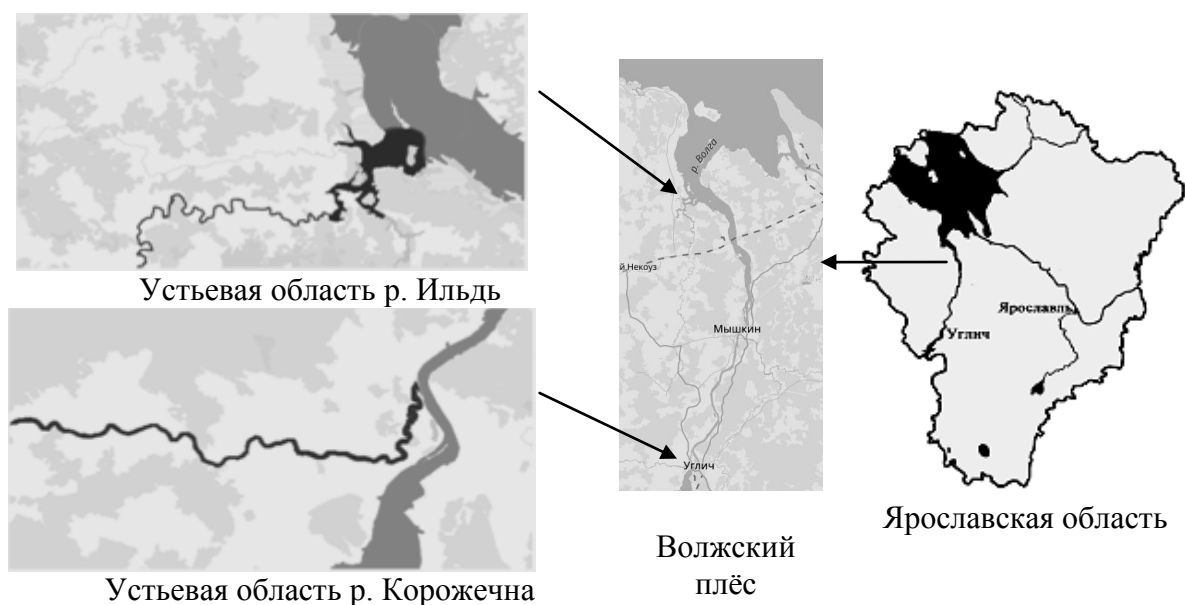


Рисунок 1. Регион исследования.

Глава 2 Объект, материалы и методика

Данная глава посвящена методическим аспектам отбора, хранения и обработки проб грунта, а также методам анализа полученных материалов.

В основу работы положен комплекс полевых исследований, проведённых автором в 2012–2015 гг., и архивные данные лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН, обработанные в процессе написания работы.

Авторские сборы охватывают банки семян подходного канала (пос. Борок) и устьевых областей притоков рр. Ильдь и Корожечна. Архивные данные содержат списки видов по станциям, расположенным на берегах Волжского плёса Рыбинского водохранилища (рис. 1).

Для отбора проб грунта применялся цилиндрический почвенный бур диаметром 48 мм, широко используемый в подобных работах (Boldvin, 1999; Tererai, 2015; Lee et al, 2014). Авторские сборы проб грунта на берегу подходного канала и притоков производились по трансектам, охватывая всю ширину ЗВЗ. В общей сложности было проанализировано 300 кернов грунта. Все отобранные керны помещались в индивидуальные пакеты (ПВХ) и высушивались до воздушно-сухого состояния для сохранности семенного материала. Архивные данные представляли собой результат разбора проб грунта (таблицы с указанием видов и объёма семян) в рамках точечных пробных площадок, расположенных в разных частях ЗВЗ, характеризуя отдельные её участки. В дальнейшем, для проведения полного анализа, была выполнена актуализация списков согласно справочнику С.К. Черепанова (1996). Архивные сборы составили более 50 полноразмерных кернов.

Отделение семенного материала от пустой породы проводилось методом просеивания воздушно-сухих проб через колонку сит с диаметром ячеек от 10 до 0.25 мм, с дальнейшим микроскопированием (с применением МБС-1) полученных фракций. Отобранные семена помещались в грипперы для хранения и дальнейшего анализа. Установление видовой принадлежности производилось с использованием комплекса литературных источников (атласы и определители) и эталонной коллекции семян.

Аппаратная база была представлена средствами фотофиксации и геопозиционирования. Позиционирование на местности осуществлялось посредством GPS/ГЛОНАС приёмников мобильных устройств с точностью до трёх метров. Фотосъёмка мест отбора проб проводилась при помощи цифровой камеры (Nikon D3100), микрофотосъёмка семян производилась с применением цифрового микроскопа «Kyonce 9000» и цифровой окулярной камеры «TopCam UCMOS09000KPB» на микроскопе МБС-1.

Основным источником картографических данных при проведении исследований служил географический атлас Рыбинского водохранилища (Атлас. Рыбинское водохранилище ..., 2008). Также использовались электронные карты, предоставляемые сервисами Яндекс карты ® и Google maps ®.

Хранение и начальная обработка первичных данных производились в табличных процессорах MS Excel (On-line) и Open Office Calc, основная обработка производилась программой PAST (Hammer et al., 2001). Анализ уровня флористического сходства проводился по формуле П. Жаккара (K_j ; Миркин, Розенберг, 1983; Девятов, 2014), широко применяемой во флористических исследованиях (Папченков, 2001; Девятов, 2014).

Глава 3 Литературный обзор

Данная глава начинается с трактовки терминов «банк семян» (БС) и «почвенный банк семян» (ПБС), которые мы рассматриваем как синонимы. Далее (раздел 3.2) идет исторический аналитический обзор основных отечественных и зарубежных работ по изучению банков семян прибрежно-водных местообитаний, начиная с середины XIX века и до наших дней. В этом же разделе представлен ряд схем, отражающих взаимодействие банка семян с окружающей средой. В продолжение (раздел 3.3) следует материал, посвященный перемещению семян в рамках зоны временного затопления и их взаимодействию с водой и грунтом. В основе следующего раздела данной главы (раздел 3.4) – рассмотрение соотношения между потенциальной флорой БС и реализованной флорой. В разделе 3.5 рассматриваются работы, посвященные экологической составляющей флоры прибрежно-водных местообитаний, имеющие большое значение при анализе банка семян. Здесь приводится схема экологической классификации В.Г. Папченкова (2001), выбранная нами в качестве рабочей системы экологического ранжирования видов. Заключительная часть обзора литературы (раздел 3.6) посвящена районированию прибрежных территорий. Она включает анализ ряда методических и практических подходов к районированию, прежде всего, Рыбинского водохранилища – модельного объекта наших исследований.

Глава 4. Состав и структура банков семян зоны временного затопления Волжского плёса (Рыбинское водохранилище) и его притоков рр. Ильдь и Корожечна

4.1 Конспект флоры банка семян ЗВЗ

Данный раздел содержит аннотированный список видов, выявленных в пробах грунта. Таксоны в списке упорядочены согласно системе APG (Angiosperm Phylogeny Group) IV, не входящий в неё вид *Chara vulgaris* L расположен в начале списка. Внутри семейств рода и виды располагаются в алфавитном порядке.

Аннотация вида включает в себя: латинское название вида с указанием автора, экотип вида (Папченков, 2001), продолжительность жизни (Богачёв, 1961), типичные местообитания для вида (Маевский, 2006, 2014) и его встречаемость в пробах грунта. Характеристика видов дополнена данными о состоянии семян в грунте, их распределении, основных источниках. В комплексной характеристике такая аннотация даёт разностороннюю оценку семян, входящих в состав банка. Заключительная часть раздела посвящена анализу состава флоры, включая дендрограмму флористического сходства исследованных участков.

Как показали исследования, в банке семян зоны временного затопления исследованных водных объектов содержатся генеративные диаспоры 80 видов макрофитов, принадлежащих к 51 роду, 32 семействам и 4 классам (таб. 1). Большинство видов широко распространены в Верхневолжском регионе.

Таблица 1 – Ведущие по обилию семейства (с указанием родов и видов) банка семян ЗВЗ.

Семейства	Рода	Виды	Семейства	Рода	Виды
<i>Polygonaceae</i>	<i>Persicaria</i>	5	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Chenopodium</i>	5
	<i>Polygonum</i>	3		<i>Atriplex</i>	1
	<i>Rumex</i>	3	<i>Potamogetonaceae</i>	<i>Potamogeton</i>	6
<i>Cyperaceae</i>	<i>Carex</i>	3	<i>Poaceae</i>	<i>Alopecurus</i>	1
	<i>Eleocharis</i>	3		<i>Echinochloa</i>	1
	<i>Scirpus</i>	2		<i>Phalaroides</i>	1
<i>Asteraceae</i>	<i>Bidens</i>	2		<i>Phragmites</i>	1
	<i>Filipendula</i>	1		<i>Poa</i>	1
	<i>Conyza</i>	1	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Ranunculus</i>	4
	<i>Crepis</i>	1		<i>Batrachium</i>	1
	<i>Cirsium</i>	1			
		<i>Helianthus</i>	1		
	<i>Taraxacum</i>	1			

Данный раздел содержит также краткий анализ встречаемости видов в пробах и их распространённости в регионе исследования, включая красно- и черноключные виды. Кроме того, здесь представлена дендрограмма сходства банков семян исследованных участков (рис. 2).

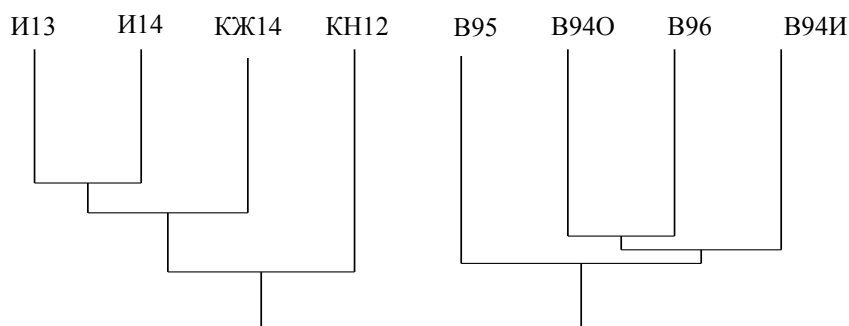


Рисунок 2 Дендрограмма сходства состава банков семян исследованных участков. Условные обозначения: И13-14 р. Ильдь, КЖ14 – р. Корожечна, КН12 – Подходной канал, В – Волжский плёс.

4.2 Таксономическая структура банков семян отдельных участков ЗВЗ исследованных водных объектов

Как было указано ранее, все исследованные участки можно разделить на три группы, анализ которых будет проведён отдельно. Каждая из групп характеризуется специфическим набором факторов среды.

4.2.1 Таксономическая структура банка семян ЗВЗ притоков

В пробах грунта, отобранных на берегах притоков, были выявлены диаспоры 49 видов макрофитов, принадлежащих к 41 роду, 24 семействам, 15 порядкам и 3 отделам. Среди них 25 видов встречались только в банке семян притоков. Среди семейств, 6 видами представлены осоковые (*Cyperaceae*) и сложноцветные (*Asteraceae*), 4 видами – гречишные (*Poligonaceae*) и мятликовые (*Poaceae*). Остальные семейства были представлены не более, чем тремя видами. Большинство родов также представлены 1-3 видами. Сходным образом распределяются характеристики и для двух других исследованных участков.

4.2.2 Таксономическая структура банка семян ЗВЗ Волжского плёса

Общий состав банка семян ЗВЗ Волжского плёса включал семена 44 видов высших растений, из 26 родов, 18 семейств и 13 порядков.

Анализ таксономического состава банка семян позволил выявить таксоны, слагающие основу банка семян ЗВЗ данной территории. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются порядки *Caryophyllales* (16 видов), *Alismatales* (10 в.) и *Poales* (5 в.). Данные порядки включают в себя широкий спектр родов, в том числе, исключительно сухопутных. При этом, в пределах Ярославской области порядок *Alismatales* (Частуховые) представлен водными и прибрежно-водными растениями, а два остальных включают рода и семейства типичных представителей прибрежно-водной флоры.

Спектр доминирующих семейств выглядел сообразно распределению доминирующих порядков. Так, ведущими по численности семействами в банке семян Волжского плёса были *Polygonaceae* (11 видов), *Amaranthaceae* (5) и *Potamogetonaceae* (6). При этом, в банке семян исследованной территории, первые два образуют порядок *Caryophyllales*, а третье – большую часть порядка *Alismatales*. Остальные семейства, представленные в банке семян, были немногочисленны. Несмотря на выраженные индивидуальные экологические особенности банков семян, есть возможность провести общий анализ всех местообитаний.

4.2.3 Таксономическая структура банка семян ЗВЗ подходного канала

В банке семян подходного канала были отмечены семена 20 видов цветковых растений, принадлежащих к 17 родам, 12 семействам и 7 порядкам, что вполне сопоставимо с отдельной пробой в устьевой области. Учитывая такие низкие показатели, подавляющее большинство семейств и родов были представлены лишь 1-2 видами. Среди семейств наибольшим обилием отличались осоковые (*Cyperaceae*) – 4 вида, сложноцветные (*Asteraceae*) и гречишные (*Poligonaceae*) – по 3 вида. Три рода: осока (*Carex*), горец (*Persicaria*) и ситняг (*Eleocharis*) были представлены двумя видами каждый.

Среди 20 видов, выявленных в банке семян, только два вида (*Betula pendula*, *Chenopodium album*) встречались на всех 12 трансектах. Для остальных

видов встречаемость была ниже. Так, *Eleocharis acicularis* встречался на 10, *Carex acuta* на 9, *Alisma plantago-aquatica* на 7 трансектах. Остальные 15 видов встречались менее, чем на 6 трансектах, из них пять видов встречались только в пробах с одной трансекты.

Видовое разнообразие распределялось неравномерно по ширине ЗВЗ. Максимальное видовое разнообразие – 19 видов, было отмечено в верхней её части, примыкающей к коренному берегу. По мере удаления от коренного берега видовое разнообразие снижалось. Так, в средней части ЗВЗ было отмечено 16, а в нижней части (наиболее удалённой) – 9 видов.

4.2.4 Сравнительный анализ таксономической структуры банков семян ЗВЗ исследованных участков

Данный раздел посвящён обобщению таксономической структуры банков семян исследованных участков (таб. 2). Несмотря на сходство ведущих семейств, видовое разнообразие банков семян для данных участков отличалось достаточно сильно.

Таблица 2 – Таксономическая структура исследованных участков ЗВЗ

Таксон	Притоки	Волжский плёс	Подходной канал	Всего
Видов	49	44	20	80
Родов	24	26	17	51
Семейств	15	13	12	32

Как видно из таблицы, видовое разнообразие каждого отдельного участка не превышает 60% от общего количества. Каждая исследованная система отличается особым видовым разнообразием, связанным с их экологическими особенностями.

Одной из особенностей прибрежно-водных флор можно назвать преобладание однодольных (Распопов и др., 2011). Однако, для банка семян ЗВЗ всех исследованных участков доля видов, относящихся к классу двудольных, была не менее 50% (рис. 3), что может свидетельствовать об активном заносе семян с берега.

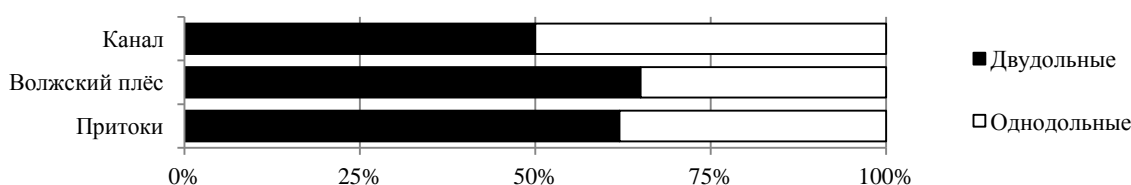


Рисунок 3 Доли классов покрытосеменных растений в банках семян ЗВЗ исследованных водных объектов.

4.3 Горизонтальное распределение видового состава банков семян исследованных участков ЗВЗ вдоль градиентов подпора и затопления

Основной чертой зоны временного затопления является непостоянство воздействия водных масс на прибрежные участки и их растительный покров. Собранный в ходе исследований материал позволяет провести оценку распределения различных характеристик в рамках двух плоскостей (горизонтально и вертикально) и двух градиентов (подпора и затопления). Оба градиента анализировались только в горизонтальной плоскости. Все варианты анализов будут представлены далее в отдельных разделах.

4.3.1 Горизонтальное распределение качественных и количественных характеристик банка семян устьевой области и зоны свободного течения притоков (градиент подпора)

Притоки являются наиболее протяженными участками отбора проб и их можно условно разделить на две группы. Первая, относительно мало видовая – объединяет зону свободного течения, переходную зону притока и фронтальную зону. Вторая, относительно многовидовая – включает переходную зону приёмника и Волжский плёс. В целом, первая группа, испытывающая большее влияние притока, характеризуется меньшим видовым разнообразием, тогда как вторая отличается большим разнообразием, связанным как со снижением смывания, так и с расширением площадей обсыхания (рис. 4). В годы с разным ходом уровня режима распределение видового разнообразия в рамках зон подпора варьировало, однако, участок с максимальным видовым разнообразием всегда находился в пределах переходной зоны приёмника.

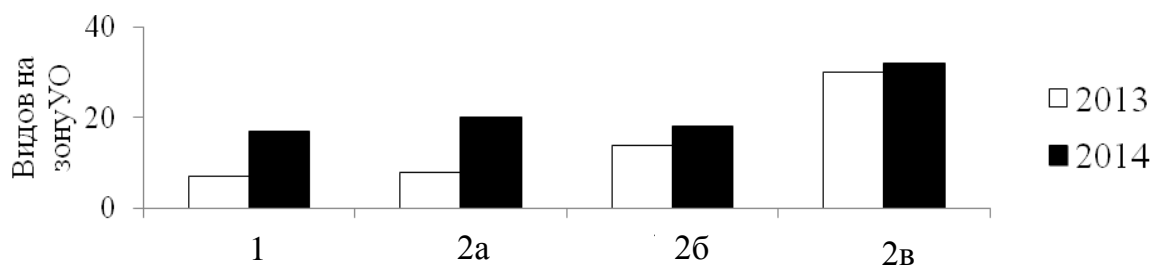


Рисунок 4 Абсолютное количество видов по зонам устьевой области (включая зону свободного течения) в годы с разными гидрологическими условиями. 1 – зона свободного течения, 2 – устьевая область (2а – переходная зона притока, 2б – фронтальная зона, 2в – переходная зона приёмника) для условно многоводного (2013) и условно маловодного (2014) годов.

Условия отложения семян в пределах градиента подпора водохранилища не однородны, данные различия сказываются как на качественном, так и на количественном составе банка семян. Аналогично изменениям количества видов на станцию, по мере приближения к водохранилищу, увеличивается и обилие семян.

Максимальный уровень в период исследования был отмечен на границе фронтальной зоны и переходной зоны приёмника. Однако в разные годы максимальная обсеменённость грунта связана с воздействием разных факторов. В относительно маловодный год наблюдается некоторое смещение пика обсеменённости во фронтальную зону, а в относительно полноводный год – в переходную зону приёмника.

Исходя из полученных данных о распределении качественных и количественных характеристик банков семян в рамках участков с разной скоростью течения, можно сделать вывод о его воздействии на семенной материал как одного из основных гидрохорных факторов рассеивания, действующих в рамках градиента устьевой области.

4.3.2 Горизонтальное распределение качественных и количественных характеристик банка семян участков Волжского плёса (градиент затопления)

Анализ частоты встречаемости семян (Гарин, 2004) в пробах грунта ЗВЗ Волжского плёса в целом (по площадкам) позволил ранжировать все виды на 5

групп. Группа очень часто встречаемых видов (встречаемость более 75%) включала только 3 вида: *Persicaria lapathifolia* (100%), *Chenopodium glaucum* (94%) и *Rumex maritimus* (78%), часто встречаемых (50–74%) – 7 видов, умеренно встречающихся (25–49%) – 3 вида, изредка встречающихся (10–24%) – 15 видов. Оставшиеся 16 видов встречаются в пробах с единичных пробных площадок.

Видовое разнообразие и уровень обсеменённости грунта различных частей ЗВЗ напрямую связаны с экологическими особенностями каждой из них, включая её флору и растительность, уровенный режим, грунты и микрорельеф дна. В распределении уровня обсеменённости, по мере удаления от коренного берега, прослеживается тенденция к снижению объема семян на станцию. Это согласуется с удалённостью мест отбора проб от основных источников семян, располагающихся в подзоне редкого затопления. Однако распределение видового разнообразия не подчиняется данной закономерности. Особенности экологии каждой из частей ЗВЗ накладывают свой отпечаток на накопление семян различных групп и некоторых видов, оказывая влияние на уровни сходства отдельных частей ЗВЗ.

4.3.3 Горизонтальное распределение качественных и количественных характеристик банка семян подходного канала (градиент затопления)

Общий состав банка семян подходного канала содержал порядка полутора тысяч семян водных и прибрежно-водных растений. Долевое участие разных видов существенно варьировалось. Так, по обилию все выявленные виды можно подразделить на три группы. Первая группа включает в себя наименее обильные виды, представленные 1–10 семенами. В неё входят 11 видов, суммарно дающих 3% от объема банка семян. Вторая группа объединяет виды, представленные 11–50 семенами. Она включает в себя 6 видов и даёт 9% объема банка семян. Третья – объединяет виды, включающие более чем 50 семян. К таковым принадлежало три вида – *Chenopodium album*, *Eleocharis acicularis* и *Betula pendula*, суммарно дающие 88% от объема банка семян.

По подзонам обилие семян распределено не однородно. Наибольшим обилием (52%) отличалась средняя часть ЗВЗ, которая испытывает наиболее длительное и интенсивное ветровое и волновое воздействие. Верхняя часть ЗВЗ, с менее интенсивным действием этих факторов, содержит 37% от обилия банка семян подходного канала, а на долю нижней части приходится всего 11% от объема семян.

4.3.4 Сравнительный анализ распределения качественных и количественных характеристик банков семян ЗВЗ исследованных участков вдоль градиентов подпора и затопления

Как видно из анализа распределения таксономических характеристик, в рамках каждого из градиентов (подпора и затопления) действуют специфические факторы среды, обеспечивая разницу в структуре накопления семенного материала на различных участках ЗВЗ.

Несмотря на связь с единым экологическим фактором – уровенным режимом, градиент подпора (река – водохранилище) более выражен, что, на наш взгляд, связано с его большей горизонтальной протяжённостью.

4.4 Вертикальная структура банка семян

Накопление семян в грунте – непрерывный динамический процесс, охватывающий длительный период времени. Согласно литературным источникам, прибрежная полоса характеризуется как накоплением осадочного материала, так и его горизонтальным перемещением, что делает невозможным датировку кернов по глубине.

Как мы отмечали ранее, керны грунта, отобранные на берегу Волжского плёса, разделялись на слои по 5 см каждый. В связи с указанными выше сложностями с датировкой кернов, мы условно рассматривали верхний слой как свежие семена, средний – как семена среднего возраста, а нижний – как старые семена. Вертикальное распределение видового разнообразия и объема семян подзон представлено в таблице 3.

Таблица 3 – Распределение видового состава и обилия по слоям в пределах подзон ЗВЗ Волжского плёса.

Слои \ Участок	Верхняя часть ЗВЗ	Средняя часть ЗВЗ	Нижняя часть ЗВЗ
0-5	$\frac{23}{55\%}$	$\frac{24}{35\%}$	$\frac{11}{35\%}$
5-10	$\frac{21}{19\%}$	$\frac{26}{41\%}$	$\frac{8}{48\%}$
10-15	$\frac{16}{26\%}$	$\frac{21}{24\%}$	$\frac{7}{17\%}$

Примечание: Над чертой указано количество видов, под чертой – доля (в %) от общего количества семян в банке отдельной части ЗВЗ Волжского плёса.

Максимальный уровень видового разнообразия каждой части ЗВЗ отмечался на разных слоях, что можно объяснить особенностями осадконакопления на различных участках ЗВЗ. Однако, как показал анализ, в двух верхних слоях каждой из частей ЗВЗ содержится подавляющее большинство видов и не менее 75% от объема семян для соответствующей части ЗВЗ. Данный факт позволил, в дальнейшем, при исследовании банка семян притоков Рыбинского водохранилища, отбирать керны глубиной 0–10 см, без деления на слои.

Высокое содержание семян в верхнем слое подзоны редкого затопления связано как с её барьерными свойствами, так и с локализацией здесь материнских растений. Снижение количества семян в банке связано не только с их деградацией, но и с прорастанием, что, отчасти, объясняет снижение объема семян в среднем слое.

Большинство источников семян, попадающих на грунт средней части ЗВЗ, находятся за её пределами и, соответственно, объём семян в разных слоях напрямую связан с колебаниями факторов переноса, в первую очередь, с уровнем режимом водохранилища.

4.5 Экологическая структура банков семян ЗВЗ исследованных водных объектов

Динамически меняющиеся условия обитания позволяют занимать данный участок берега видам с различной экологией. Исходя из этого, наблюдаемый на настоящий момент экологический состав флоры напрямую зависит от локальных экологических условий. В то же время, БС отражает весь доступный спектр, его

состав достаточно стабилен и определяется комплексом факторов переноса и накопления семенного материала. Как и ранее, экологические спектры будут рассматриваться отдельно для каждого участка.

4.5.1 Экологическая структура банка семян ЗВЗ притоков и её горизонтальное распределение по градиенту подпора

В спектрах банка семян, исследованного участка притоков представлены все пять экотипов по классификации В.Г. Папченкова (2001). Для банков семян притоков спектры экотипов рассчитывались как с учётом долевого участия видов, так и без него. Однако, в данном случае, они оказались достаточно схожи (рис. 5).

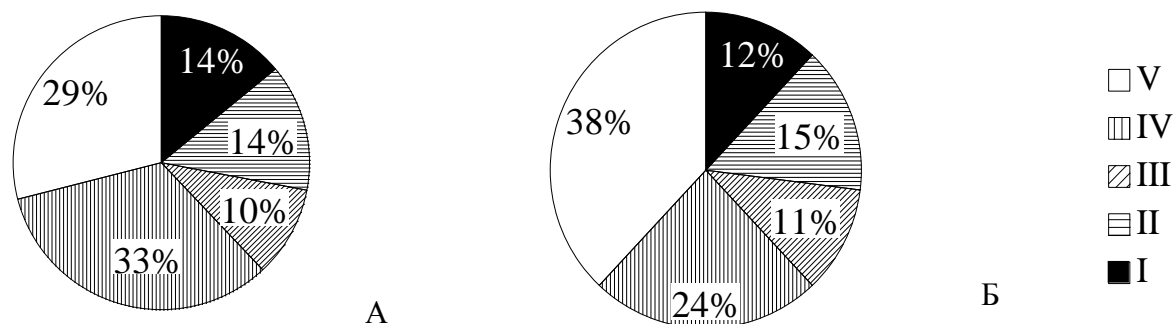


Рисунок 5 Доли экотипов в банке семян притоков без учёта долевого участия видов (а) и с его учётом (б). Обозначения: I – гидрофиты; II – гидрогелофиты; III – гигрофиты; IV – гигрогелофиты; V – гигромезо- и мезофиты.

Анализ соотношения групп экотипов притоков (рис. 6) показал значительное превосходство группы экотипов «заходящие в воду (береговые) растения» над остальными группами. Независимо от метода расчёта долей, эта группа занимала более 60%, в то время как доля прибрежно-водных видов колебалась в диапазоне от 24 до 26%, а истинно-водных от 12 до 14%.

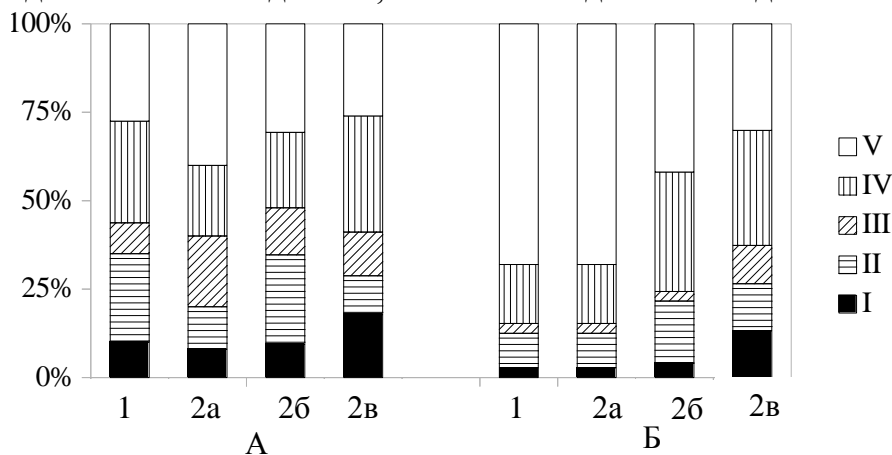


Рисунок 6 Спектр экотипов банка семян устьевой области притоков, в пределах градиента река-водохранилище по зонам без учёта долевого участия видов (А) и с учётом (Б); 1 – зона свободного течения; 2а – переходная зона притока; 2б – фронтальная зона; 2в – переходная зона приёмника; штриховка как на рис. 5

В рамках экологического градиента воздействия водохранилища на приток можно проследить экологическую неоднородность банка семян различных участков. Как видно из представленной выше гистограммы, качественный состав банков семян, несмотря на разницу в видовом составе всех зон, достаточно схож.

Однако анализ спектров экотипов с учётом долевого участия видов (количественный экологический спектр) показывает рост долей водных и прибрежно-водных видов в банке семян по мере приближения к водохранилищу. Данный факт можно объяснить особенностями распределения источников семян и характером их переноса.

4.5.2 Экологическая структура банка семян ЗВЗ Волжского плёса и её горизонтальное распределение по градиенту берег – водохранилище

Анализ экологии БС включал в себя построение как качественного (виды) так и количественного (семена) спектров. В обоих случаях доминировала группа экотипов «заходящие в воду (береговые) растения». Далее следовали группы «прибрежно-водные растения» и «настоящие водные растения». Однако соотношение экотипов при качественном и количественном анализе различались. Сравнимые спектры представлены на рисунке 7. Наиболее существенные различия наблюдаются среди представителей группы экотипов «заходящие в воду (береговые) растения». Доля гигромезо- и мезофитов, доминирующих при качественном анализе, представлена видами с низким обилием, многие из которых можно рассматривать как случайные заносы. В то же время, менее представительный экотип «гигрофиты» включал в себя высокопродуктивные виды, типичные для данного экотона. Их семена осыпаются с материнских растений в пределах исследованной территории, формируя как экологический фон банка семян, так и будущей флоры. Относительное положение остальных экотипов не изменилось, однако существенно возросла доля гелофитов, так же типичных представителей флоры ЗВЗ. Доля гидрофитов уменьшилась наиболее сильно. Сокращение, на наш взгляд, обусловлено особенностями рассеивания семян данных видов, которое неразрывно связано с водой. Такое положение показывает высокую ценотическую значимость гигрофитов и гелофитов для сообществ в данном экотоне и отражает соотношение эколого-фитоценотических стратегий видов, доминирующих в банке семян и флоре.

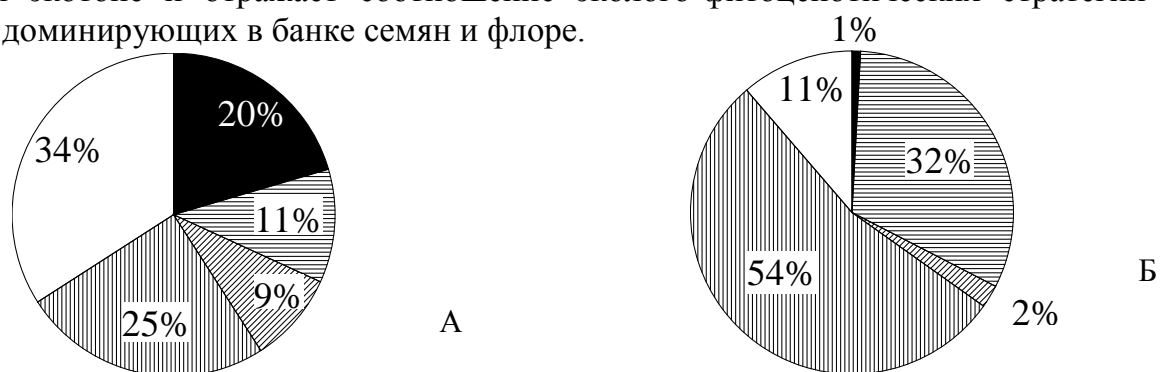


Рисунок 7 Спектры экотипов банка семян Волжского плёса без учёта долевого участия видов (А) и с учётом долевого участия видов (Б).

Штриховки, как на рис. 5.

Спектры экотипов верхней и средней частей ЗВЗ были близки к общему спектру, как качественно, так и количественно. Наиболее отличным был спектр нижней части ЗВЗ. Здесь в банке семян полностью отсутствовали семена гидрофитов, а остальные группы были существенно редуцированы и представлены лишь наиболее обильными (для ЗВЗ в целом) видами.

4.5.3 Экологическая структура банка семян ЗВЗ подходного канала и её горизонтальное распределение по градиенту берег – водохранилище

Спектр экотипов банков семян подходного канала, как и ранее описанных водных объектов, был представлен всеми пятью экотипами.

Спектр экотипов (рис. 8) характеризуется доминированием группы экотипов «заходящие в воду (береговые) растения», как в качественном (71%), так и в количественном (81%) спектрах. Доли остальных групп экотипов были значительно меньше. Так, на долю группы экотипов «прибрежно-водные растения», при качественном и количественном подходах, приходилось 24 и 15%, соответственно. Доля «истинно водных растений» была незначительна, при качественном подходе она составила 5%, а при количественном – менее десятой доли процента. Подобное распределение обусловлено влиянием доминирующих по численности видов. Так, два из них (*Betula pendula* и *Chenopodium album*) принадлежат к мезофитам, а третий (*Eleocharis acicularis*) – к гигрогелофитам, что обуславливает высокую значимость данных экотипов.

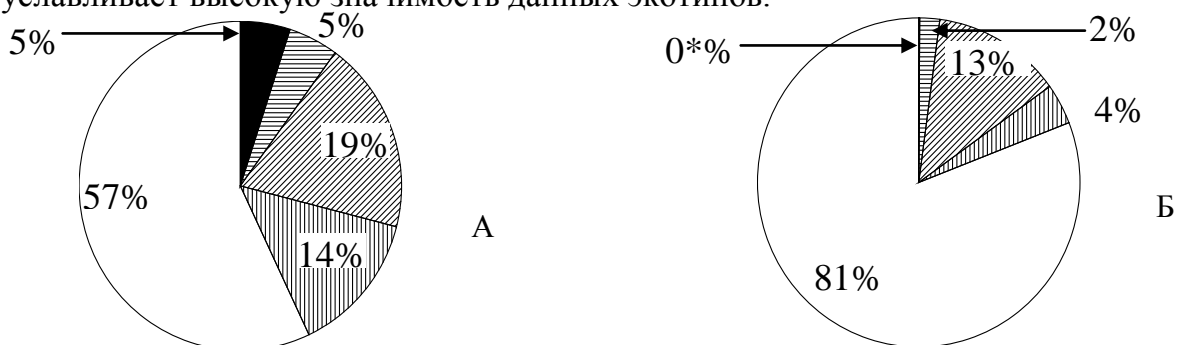


Рисунок 8 Спектры экотипов банка семян подходного канала без учёта долевого участия видов (А) и с учётом долевого участия видов (Б). Штриховки, как на рисунке 5, * - доля гидрофитов не превышает 0,01%.

Подобное распределение связано с локализацией источников семенного материала и особенностями факторов рассеивания в пределах исследованного участка.

По подзонам качественные характеристики банка семян распределены достаточно равномерно, на всех участках наблюдалось преобладание заходящих в воду (береговых) растений.

4.5.4 Сравнительный анализ экологической структуры банков семян ЗВЗ Волжского плёса и его притоков

Следует отметить, что общие экологические спектры всех исследованных участков полные. Разница, отмеченная ещё на уровнях видового состава и таксономической структуры, проявляется и в экологических спектрах, особенно в количественном.

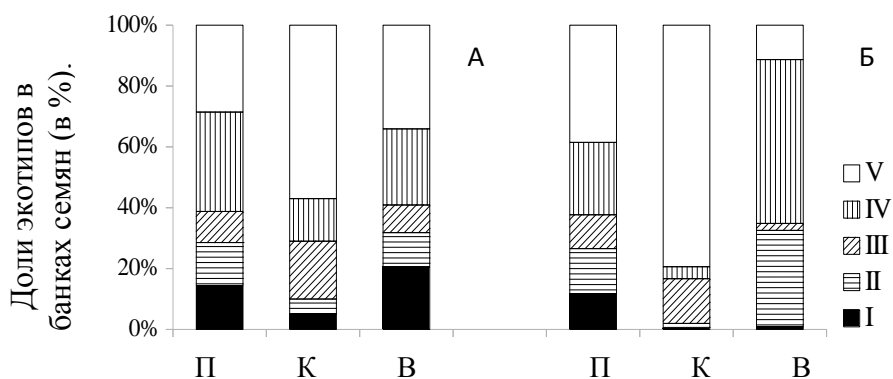


Рисунок 9. Доли экотипов исследованных участков, при качественном (А) и количественном (Б) анализе, П – притоки, К – подходной канал, В – Волжский плёс. Штриховки как на рис. 5.

Как видно из диаграммы (рис. 9), качественные спектры банков семян однородны. Здесь большим сходством характеризуются банки семян притоков и Волжского плёса, и существенно отличается от них подходной канал. Это связано с видовым разнообразием канала и, следовательно, с путями горизонтального перемещения семян в прибрежно-водной среде. Как притоки, так и Волжский плёс включают комплекс станций, нивелируя тем самым локальные особенности и отражая обобщённый экологический состав банка семян.

4.6 Сравнительный анализ уровня флористического сходства банков семян ЗВЗ исследованных участков

Как было показано ранее, исследованные участки существенно различаются по видовому составу. Однако в рамках каждого участка можно проследить изменения уровня сходства, прямо отражающие флуктуации экологических условий.

4.6.1 Анализ уровня флористического сходства банков семян ЗВЗ участков притока, включая зону свободного течения и зоны устьевой области с различной степенью воздействия подпора водохранилища

В целом, уровень сходства между банками семян изменялся в широком диапазоне от 12 до 52%. В годы с разным ходом уровенного режима наблюдалось смещение степени сходства в разных направлениях. Так, в относительно маловодный год (2014 г.) он был выше – 28 – 52%, а в относительно полноводный (2013 г.) ниже – 12 – 42% (таб. 4). Как видно из таблицы, в 2013 г. максимальный уровень сходства наблюдался между соседними участками, что говорит о сглаживающем воздействии водотока. Тогда как хаотичность разброса уровней сходства в 2014 г. связана с попаданием на грунт ЗВЗ большого количества переносимых ветром (анемохорных) семян.

Представленные на главной диагонали данные отражают уровень сходства между одними и теми же зонами за два смежных года. Исходя из роста уровня сходства по мере ослабления воздействия водотока, можно сделать вывод о зависимости состава БС от ведущих гидрологических факторов: течения и проточности.

Таблица 4 – Уровень бинарного сходства зон устьевой области притока по коэффициенту П. Жаккара (K_J) в %.

	2013	I	IIa	IIб	IIв
2014					
	I	20	36	17	12
	IIa	28	27	22	15
	IIб	52	31	39	42
	IIв	38	32	45	58

Примечание: над главной диагональю – уровень сходства за 2013г., под главной диагональю - за 2014г., по главной диагонали – между банками семян 2013 и 2014 гг.

4.6.2 Анализ уровня флористического сходства банков семян ЗВЗ подходного канала по трансектам и горизонталям

Как указывалось ранее, анализ уровня сходства флористического состава оценивался по коэффициенту П. Жаккара (K_J). Как показало исследование полных флористических списков, уровень сходства колебался от 15 до 80%, при этом, средний уровень сходства был низким – 38,6%.

Наиболее высоким уровнем сходства отличались трансекты со средними показателями разнообразия, тогда как мало- и высоко обильные трансекты характеризовались снижением уровня сходства.

4.6.3 Анализ уровня флористического сходства банков семян участков ЗВЗ Волжского плёса с различным режимом затопления

В рамках исследования проводился анализ флористического сходства по двум осям. Во-первых, по частям ЗВЗ в направлении от коренного берега к урезу воды, во-вторых – по слоям в пределах каждой части отдельно. Рассчитанные по полным спискам уровни сходства между частями ЗВЗ и слоями приведены в таблице 5.

Таблица 5 – Уровни сходства между подзонами и слоями в пределах подзон (Волжский плёс) для полных флористических списков.

Части ЗВЗ	Слои	Верхняя часть ЗВЗ			Средняя часть ЗВЗ			Нижняя часть ЗВЗ		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Верхняя часть ЗВЗ	1	*								
	2	63	*							
	3	50	71	*						
Средняя часть ЗВЗ	1				*					
	2		39		61	*				
	3				61	57	*			
Нижняя часть ЗВЗ	1							*		
	2		43			38		73	*	
	3							64	50	*

Примечание: в больших ячейках даны значения уровня флористического сходства различных частей ЗВЗ, в маленьких ячейках даны значения уровня флористического сходства слоёв в рамках каждого участка.

Уровни флористического сходства в рамках каждой оси различались. Так, для первой оси (подзоны ЗВЗ) он колебался в диапазоне от 38 до 43%, тогда как для второй оси (слои) уровень сходства варьировался в интервале 50 – 73%.

Приведённая выше характеристика подтверждает актуальность выбранного нами деления зоны временного затопления. Каждая из выделенных частей характеризуется особыми локальными экологическими условиями, обеспечивающими отбор различных групп семян. В течение длительных периодов времени в пределах каждого участка происходят однотипные колебания воздействия факторов среды, что приводит к формированию по всей глубине грунта однородного банка семян.

4.6.4 Анализ структуры флористического сходства банков семян исследованных участков

Как было показано ранее, каждый из исследованных водных объектов обладает выраженными особенностями видового состава. Такая ситуация отрицательно сказывается на уровне флористического сходства. Для исследованных участков он колебался от 16 до 33% (таб. 6), что соответствует низким величинам сходства.

Таблица 6 – Уровень флористического сходства (в %) между банками семян исследованных участков.

	Притоки	Подходной канал	Волжский плёс
Притоки	*	33	20
Подходной канал	33	*	16
Волжский плёс	20	16	*

По объёму видов банк семян подходного канала существенно отличается как от БС притоков, так и от БС Волжского плёса. Однако, уровень сходства между БС подходного канала и притоков – максимальный, а подходного канала и Волжского плёса – минимальный. Такие различия можно связать с особенностями состава банка семян канала и его положением, препятствующим активному переносу семян. В то же время, относительно высокий уровень сходства БС подходного канала и притоков может быть обусловлен малым количеством специфических для канала видов, отсутствующих в банке семян притоков.

4.7 Сопоставление реализованной и потенциальной флоры (банка семян) ЗВЗ притоков

Несмотря на внешние различия между реализованной флорой и БС, для полного анализа флористического богатства территории необходимо рассматривать эти два элемента (БС и реализованная флора) совместно.

4.7.1 Таксономическая структура флоры ЗВЗ притоков

Следует иметь в виду, что банк семян – это значимый компонент прибрежно-водных растительных сообществ, дополняющий собой их флору, и совместно с ней слагающий единый массив потенциальных и реализованных элементов. Оба эти компонента неразрывно связаны с экологией исследуемых местообитаний, однако флора отражает его состояние на настоящий момент

времени, меняясь в течение сезона, а БС отражает общий флористический потенциал ЗВЗ.

В целом, видовой состав флоры притоков, включая все зоны устьевой область и зону свободного течения, гораздо богаче видового состава банка семян. Основа этих различий, по нашему мнению, лежит в методической плоскости исследования. Состав флоры исследованных водотоков представлен 102 видами макрофитов из 67 родов, 39 семейств и 22 порядков. Среди притоков доминировали цветковые растения, ведущими по количеству видов были порядки: Poales (22 видов), Alismatales и Lamiales (по 12 видов каждый). Большинство порядков во флоре исследованного участка представлены менее чем 5 видами. Группа наиболее представительных семейств включала *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae* (по 8 видов) и *Asteraceae* (7 видов). Аналогичное соотношение наблюдалось и для родов.

4.7.2 Возрастная и экологическая структура флоры притоков и её соотношение со структурой банка семян.

Экологическая структура флоры исследованных водотоков, как и банка семян, включала все 5 экологических групп. Несмотря на существенную разницу в объеме выборок, доли всех экотипов достаточно схожи (рис. 10).

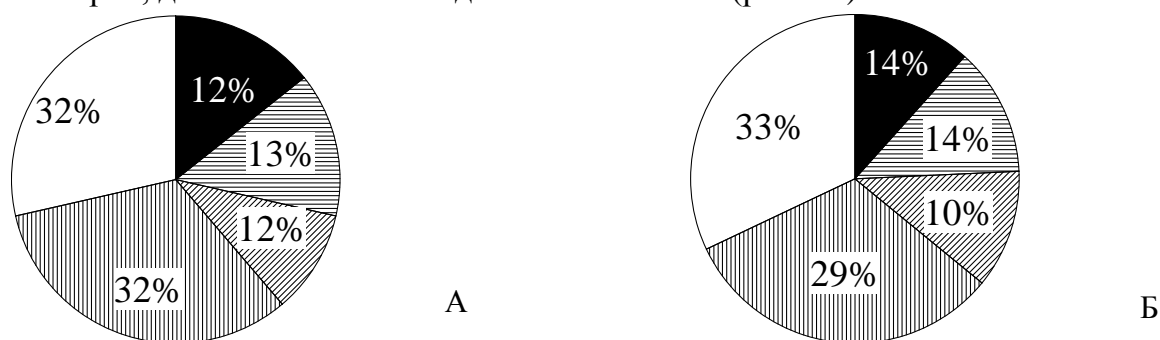


Рисунок 10 Спектры экотипов реализованной флоры (А) и банка семян (Б) притоков. Штриховки как на рис. 5.

Как видно из диаграммы, во флоре и БС доминирует группа экотипов «заходящие в воду (береговые) растения». Основные источники семян данной группы произрастают как на верхней границе ЗВЗ, так и в непосредственной близости от неё. Во флоре притоков на её долю приходится около 60%. Группа экотипов «прибрежно-водные растения» (так же представленная двумя экотипами) занимает порядка 25% от количества видов, как в банке семян, так и во флоре. Данные экотипы являются типичными для ЗВЗ, а по объёму видов они уступают сухопутным видам. Группа экотипов «настоящие водные растения», экотип гидрофиты, по объёму – наименьшая из представленных. В целом, её низкое видовое разнообразие можно связать с экологическими особенностями обсыхающих участков и особенностями переноса семян.

По продолжительности жизни видов в реализованной флоре и БС (рис. 11), имелись значительные различия. Вегетативное возобновление вида на обсыхающей территории, в целом, позитивно сказывается на его выживании в динамически меняющейся экологии ЗВЗ, но снижает его зависимость от банка семян.

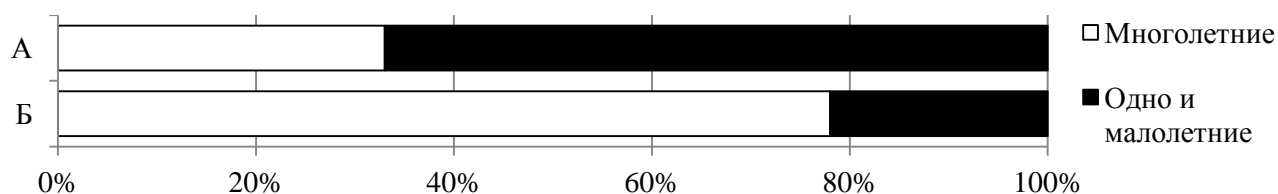


Рисунок 11 Соотношение видов с различной продолжительностью жизни в банке семян (А) и реализованной флоре (Б) притоков.

Как видно из диаграммы (рис. 11), БС характеризуется значительной долей одно и малолетних растений, что связано с ограниченным набором доступных им способов сохранения на исследуемой территории

4.7.3 Уровень флористического сходства флоры и банка семян Сравнительный анализ флор ЗВЗ

Одним из факторов, обуславливающих различия в видовом составе и структуре исследованных объектов, является существенная разница площадей учёта для реализованной флоры и банка семян. Данная особенность отмечалась ещё Т.А. Работновым (1982). Однако, следует отметить, что это справедливо скорее для сопутствующих видов. Помимо положения в сообществе, ключевую роль играют способы возобновления растения в рамках биоценоза.

При анализе видовых списков притоков было выявлено 44 общих для банка семян и флоры вида, что составляет ~90% от количества видов, представленных в банке семян притоков. Это показывает, с одной стороны, высокую реализацию видов из банка, с другой стороны, выраженность вегетативного возобновления видов. Следует отметить, что ряд видов, представленных единичными находками только во флоре, можно рассматривать как флористический шум (Гарин, 2004).

В целом, уровень сходства (K_J) для списков банков семян можно оценить как средний – 40%. Одним из факторов, снижающих уровень сходства является высокая разница между количеством видов в списках. Однако вместе с ростом видового богатства банка семян растёт и уровень сходства.

Исследованный участок притока, по уровню сходства банка семян и флоры, можно разделить на три отрезка. Первый характеризуется низким уровнем сходства. Он включает в себя зону свободного течения с минимальным видовым разнообразием банка семян и превосходящей его по разнообразию флорой. Второй характеризуется уровнем сходства 19–22%. Этот отрезок не однороден, однако появляющиеся пологие участки стимулируют занос семенного материала водотоком и его реализацию. Третий, примыкающий к водохранилищу отрезок представлен переходной зоной приёмника. Здесь наблюдается максимальный уровень сходства 28–32%. Он характеризуется наибольшим разнообразием банка семян и выпадением ряда видов, свойственных выше расположенным участкам водотока.

Выводы

1. В банке семян зоны временного затопления комплекса Рыбинского водохранилища и его притоков выявлены типичные для Верхневолжского региона виды, редкие, охраняемые и инвазионные растения представлены единичными находками. Общий состав включал в себя генеративные диаспоры 80 видов макрофитов, принадлежащих к 51 роду, 32 семействам и 4 классам.

2. В спектре банков семян представлены все пять экотипов. Доминирует группа экотипов «заходящие в воду (береговые) растения», переносимые с берега и оказывающиеся более конкурентоспособными в условиях обсыхания. Доля гидрофитов (неразрывно связанных с водной средой) – минимальна. Для флоры ЗВЗ притоков – наблюдалась аналогичная картина.

3. В рамках градиента подпора (*приток – водохранилище*) наблюдается рост видового богатства в ряду от зоны свободного течения к переходной зоне приёмника. При этом пик обсеменённости грунта наблюдается на границе фронтальной зоны и переходной зоной приёмника.

4. В рамках градиента затопления (*берег – водоём*) наблюдается снижение уровня обсеменённости при удалении от берега, при этом максимальное видовое разнообразие отмечается в средней части ЗВЗ.

5. Более 90% видов и более 75% семян сосредоточены в верхних 10 сантиметрах грунта, при этом уровень сходства между слоями одного участка достигает 70%, тогда как сходство между различными участками не превышает 43%. Что говорит, с одной стороны о стабильности условий накопления семян для каждого участка, с другой стороны, о выраженных различиях между участками с различным режимом затопления.

6. Уровень бинарного сходства (K_J) различных типов водных объектов зависит от действующих на них факторов среды. Между притоками со схожими факторами, уровень сходства выше (~50%), чем между притоками, подходным каналом и Волжским плёсом (16–33%), на которые действуют разные комплексы факторов среды.

7. В реализованной флоре притоков представлено 102 вида, включая более 90% видов из банка семян. Уровень сходства (K_J) между флорой и банком семян притоков составил 40%. При этом уровень сходства возрастает в ряду от зоны свободного течения к переходной зоне приёмника.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах из перечня ВАК

1. **Тихонов А. В.**, Папченков В. Г., Лапиров А. Г. Банк семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. – 2014. – №. 6. – С. 63-67.

2. **Тихонов А. В.**, Борисова М. А. Оценка современного состояния прудов водохранилища-охладителя Ярославской ГРЭС по гидрботаническим показателям // Ярославский педагогический вестник. – 2011. – Т. 3. – №. 4.

3. Чемерис Е. В. и др. Харовые (*Streptophyta, Charales*) Ярославской области / Е.В. Чемерис, Р.Е. Романов, В.С. Вишняков, **А.В.Тихонов** // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100. – №. 6. – С. 550-562.

Статьи в журналах из баз данных WoS и Scopus

4. Krylova E. G., **Tikhonov A. V.**, Ivanova E. S. The zone of temporary flooding of small rivers as an area of increased floristic diversity // Biosystems Diversity. – 2018. – Vol. 26, - № 1. – С. 30-36.

Главы коллективных монографий

5. **Тихонов А. В.**, Лапиров А. Г. Банк семян водных и прибрежно-водных растений // Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища – Ярославль: Филигрань. – 2015. – С. 124-137.

В сборниках научных конференций и иных изданиях

6. **Тихонов А. В.**, Маврина О. С., Красавина О. Б. Коллекция семян водных макрофитов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – №. 5-3. – С. 520-520.

7. **Тихонов А.В.** Сравнительный анализ банка семян и флоры в пределах устьевой области и зоны свободного течения р. Ильдь // Гидробиотаника 2015: Матер. VIII Всеросс. конф. с междунар. участием по водным макрофитам, пос. Борок, 16–20 октября 2015 г. Ярославль: Филигрань, 2015. С.54–56

8. **Тихонов, А.В.** Изменения состава и структуры банка семян на примере Волжского плёса Рыбинского водохранилища и его притоков // Перспективы и проблемы современной гидробиологии. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 234–237.

9. **Тихонов А.В.** Исследование банка семян обсыхающей отмели // Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция. Матер. Материалы VI Международной конференции молодых ученых, посвященная 150-летию со дня рождения известного ботаника В.И. Липского (Одесса, 13 – 17 мая 2013 г.). – Одесса: Печатный дом, 2013.- С. 52.

10. **Tikhonov A.V.** Borisova M.A. Assessment of the current state of the ponds cooling reservoir Yaroslavl (Lyapinskaya) GRES by hydro-botanical indicators // Science drive – 2012. Yangth scientific school Yaroslavl: P.G. Demidov Yaroslavl State University, 2013. P. 10-13. – in English.