

УДК 631.671

КСЕРОФИТИЗАЦИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ

© 2021 г. А. В. Чувашов^а, В. Б. Голуб^а. *

^аСамарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10

*e-mail: vbgolub2000@gmail.com

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 09.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Приведены данные о результатах геоботанических исследований на стационарной трансекте длиной 27.7 км, пересекающей северную часть Волго-Ахтубинской поймы, на которой расположено 88 геоботанических пробных площадок. Трансекта заложена в 1955 г. до создания на Волге крупнейших гидроузлов. В результате их работы среднегодовой объем водного стока в Волго-Ахтубинской пойме во время половодий с 1959 г. по настоящее время уменьшился на 10–15%, составляя 40–45% от среднегодового водного стока. Сброс воды с большой высоты из Волгоградского водохранилища придает ей большую кинетическую энергию, что приводит к углублению русла Волги в северной части поймы. Поэтому одни и те же объемы попусков из водохранилища во время половодий обеспечивают все меньший уровень подъема воды и, как следствие, сокращение площади затопления поймы. В результате обследований в 1982, 2008 и 2019 гг. было установлено, что в районе поймы, пересекаемой трансектой, в течение 64 лет идет ксерофитизация растительного покрова. Кроме изменений растительности, вызванных ухудшением увлажнения поймы, наблюдаются смены фитоценозов из-за инвазии новых видов, среди них наиболее значительное влияние на естественный растительный покров оказывает североамериканский *Fraxinus pennsylvanica*.

Ключевые слова: экосистемы речных пойм, долина Нижней Волги, регулирование водного стока, антропогенная динамика растительности

DOI: 10.31857/S0367059721010030

Большие реки и их поймы занимают центральное место в развитии цивилизации. Вдоль таких рек сейчас проживает около 2.7 млрд человек. Речные долины характеризуются одним из самых высоких мест биоразнообразия на Земле и относятся к наиболее продуктивным ландшафтам. Тем не менее ряд антропогенных факторов, в том числе сооружение дамб, трансформация гидрологии, загрязнение, интродукция растений, вызывают опасения в их целостности в будущем. Скорость и масштабы изменений природных условий в поймах настолько велики, что огромные и потенциально непоправимые их преобразования могут произойти в течение ближайших десятилетий. При этом возможен коллапс экосистем на некоторых крупных реках, в связи с чем приоритизация судьбы великих речных коридоров мира весьма актуальна [1, 2].

Наиболее разрушительным для пойменных экосистем является перегораживание рек плотинами. Выше плотины создаются водохранилища, где фактически полностью уничтожаются сложившиеся за тысячелетия природные комплексы

[3]. Подсчитано [4], что первоначальная площадь пойм во всем мире за счет постройки водохранилищ сократилась примерно на 90%. В последнее столетие сооружение плотин на больших реках связано с созданием гидроэлектростанций. За счет водохранилищ регулируют водный сток реки, русло которой находится ниже плотины (в нижнем бьефе). Это регулирование водного стока проводится в интересах энергетики. Изменение режима водного стока нарушает функционирование природных экосистем в сохранившихся участках пойм рек [5].

В результате гидростроительства к началу 1970-х годов на самой крупной реке Европы – Волге и в ее бассейне сохранился лишь один большой регион с естественной пойменной растительностью. Это долина Нижней Волги, которая включает в себя Волго-Ахтубинскую пойму и дельту Волги. Существование в долине Нижней Волги, пересекающей аридную зону, сообществ с луговой, болотной и лесной растительностью обусловлено регулярными специальными попусками воды в нижний бьеф Волгоградского гидро-

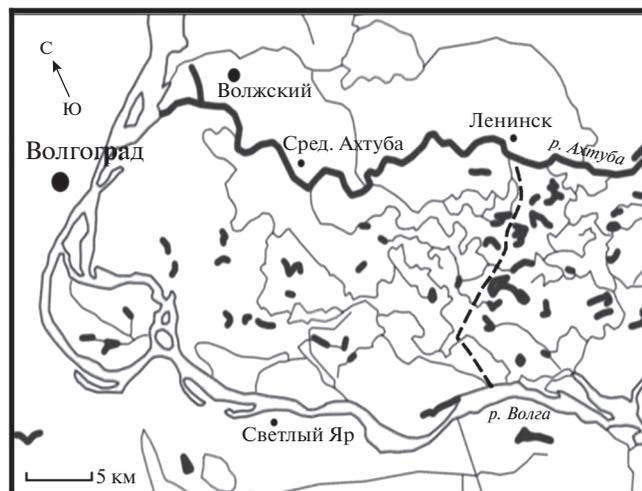


Рис 1. Схематическая карта северной части Волго-Ахтубинской поймы: пунктиром обозначена геоботаническая трансекта.

узла. С 1959 г. они заменили естественные половодья, которые отличались большей продолжительностью и более высоким уровнем подъема воды.

Мы предполагали, что к 2019 г. на севере Волго-Ахтубы уже произошла адаптация растительного покрова к новому гидрологическому режиму, поэтому основной целью нашей работы была проверка этой гипотезы. Следовало ответить на вопрос: “Имеют ли до сих пор место направленные изменения флоры и состава растительных сообществ в северной части Волго-Ахтубинской поймы, вызванные сокращением объемов половодий, или они приостановились?”

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в северной части Волго-Ахтубинской поймы (рис. 1). Данные о

гидрологии получены в органах гидрометеослужбы. За объем половодий условно принимали сток воды в створе Волгоградской ГЭС в течение второго квартала. В этот период проводятся специальные попуски воды в нижний бьеф гидроузла [6]. Доля водного стока во время половодий после его зарегулирования уменьшилась и стабильно составляет 40–45% от его годового стока в последние десятилетия (табл. 1). Тем не менее средний уровень максимального подъема воды во время половодий по рейке водомерного поста в г. Волгограде почти монотонно снижался с 1960 г. по 2019 г. Это связано с тем, что на отрезке около 100 км от плотины углубляется русло реки [7].

Уменьшение мощности половодий, отстаивание воды в Волгоградском водохранилище перед сбросом ее в нижний бьеф плотины привели к сокращению аллювиальных наносов. Так, по наблюдениям в дельте Волги сток взвешенных наносов уменьшился почти в 2 раза в сравнении с существовавшим до создания Волгоградского водохранилища [8].

Кроме гидрологических факторов, на растительный покров Волго-Ахтубинской поймы большое влияние оказывает сельскохозяйственная эксплуатация этой территории. К третьему учету (2008 г.) в районе расположения трансекты резко сократилось поголовье скота [9]. Однако при уменьшении количества сельскохозяйственных животных из-за небольшого размера фермерских хозяйств и принадлежащих им лугов возросли пастбищные нагрузки вблизи мест содержания скота в пойме. В то же время труднодоступные и удаленные от ферм луга оказались заброшены, травостой на них не скашивают по несколько лет и не используют под выпас. Не выкашиваются также и участки с грубым травостоем низкого кормового достоинства, например с доминированием *Carex acuta* и *Glycyrrhiza glabra*.

Изменения гидрологических, климатических факторов и особенностей хозяйственного исполь-

Таблица 1. Гидрологические характеристики половодий

Годы	Среднегодовой сток, км ³	Средний сток за второй квартал		Максимальный уровень подъема воды по рейке водомерного поста в г. Волгограде, см
		км ³	в % к годовому стоку	
1940–1949	253	148	58	813
1950–1959	252	130	52	790
1960–1969	229	102	45	798
1970–1979	229	96	42	783
1980–1989	254	99	39	789
1990–1999	278	124	44	770
2000–2009	258	117	45	741
2010–2019	239	97	41	710

зования угодий в районе Волго-Ахтубинской поймы привело к перестройке ее фауны, в частности состава пролетающих и гнездящихся птиц [10].

Геоботанические исследования. Существуют различные подходы для оценки долговременной динамики растительности. Более надежные выводы об изменениях в растительном покрове дают учеты на постоянных площадках [11–15]. Мы использовали именно этот метод – сравнение геоботанических описаний, сделанных на одних и тех же учетных площадках.

В 1955 г. Прикаспийской экспедицией Московского госуниверситета в районе г. Ленинска в Волгоградской области была заложена геоботаническая трансекта. Она была проложена до введения в строй в 1957 г. Куйбышевского гидроузла, работа которого в наибольшей степени влияет на гидрологический режим низовий Волги [16]. Общая длина трансекты – 27,7 км, ее линия была нанесена на аэрофотоснимки. Расположение учетных площадок отмечено наклейками на аэрофотоснимках, на обратной стороне которых указаны их номера. Сохранились полевые дневники участников Прикаспийской экспедиции, в которых имеется подробная характеристика мест расположения пробных площадок и геоботанические описания, сделанные на них. Описания включают список видов растений с указанием их обилия в процентах проективного покрытия. После 1955 г. авторы настоящей статьи посещали трансекту в 1982, 2008 и 2019 гг. Геоботанические описания проводили в тех же местах, что и в 1955 г. В 2008 г. географические координаты пробных площадок были зафиксированы с помощью GPS-приемника, поэтому эти площадки в 2019 г. практически полностью совпадали с их местоположением в 2008 г.

Для анализа мы использовали только описания площадок, которые посещали все четыре года исследований, – всего 88. Полевые исследования в 1955 и 2008 гг. проводили в августе, в 1982 и 2019 гг. – в июле.

Обилие растений, выраженное в процентах проективного покрытия, при обработке было переведено в баллы: менее 1% – +; 1–5% – 1; 6–15% – 2; 16–25% – 3; 26–50% – 4; более 50% – 5.

Обработка данных. Основную обработку описаний проводили с помощью пакета программ JUICE [17]. Экологические условия (увлажнение, богатство и засоленность почвы, пастбищная дигрессия) определяли по шкалам Л.Г. Раменского [18]. По данным шкалы увлажнения мы решали также вопрос, к какой экологической группе отнести те или иные виды по их отношению к влаге. Для такой оценки использовали середину интервала диапазона, при котором вид указывается в шкалах при наибольшем обилии: имеющие средние значения менее 69-й ступени условно относили

к ксерофитам, 70–88-й – к мезофитам, 89–99-й – к гелофитам, более 98-й – к гигрофитам.

Дополнительно к шкалам Раменского для выявления направления изменений растительности применили DCA-ординацию геоботанических описаний с помощью встроенного в пакет программ JUICE модуля “Ordinations”.

Названия сосудистых растений даны по “Flora Europaea” [19]. Некоторые виды растений, которые плохо различались между собой, были объединены в агрегации (agr.), а также понимались в широком смысле (s.l.) или как сумма таксонов: *Alisma lanceolatum* + *A. plantago-aquatica*, *Atriplex* agr. = *A. aucheri* + *A. micrantha* + *A. nitens* + *A. oblongifolia* + *A. patens* + *A. patula* + *A. prostrata*, *Bidens frondosa* + *B. tripartita*, *Carex acutiformis* + *C. melanostachya*, *Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissimum*, *Linnaria* agr. = *L. biebersteinii* + *L. x kocianovicicii* + *L. vulgaris*, *Lythrum salicaria* + *L. virgatum*, *Plantago major* s.l. = *P. major* + *P. major* ssp. *intermedia*, *Rorippa palustris* + *R. brachycarpa*, *Scirpus maritimus* s.l. = *S. m.* ssp. *maritimus* + *Bolboschoenus glaucus*, *Vicia cracca* + *V. tenuifolia*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флористический состав. Поскольку прежде всего нас интересовал вопрос: “Имеют ли место направленные изменения флоры?”, то для ответа на него мы составили табл. 2. В верхнюю ее часть поместили виды, которые направленно увеличивали встречаемость от первого к последнему учету, а в нижнюю – направленно ее уменьшали. В таблице список видов ограничен только теми, встречаемость которых в геоботанических описаниях хотя бы в каком-либо году наблюдений превышала 10%. При таких принятых условиях 8 видов растений и их агрегаций направленно увеличивали встречаемость, 11 – уменьшали.

Растительные сообщества. Наибольшее значение для оценки динамики растительных сообществ на трансекте представляет рассмотрение тех из них, которые расположены вблизи крайних точек градиента увлажнения в Волго-Ахтубинской пойме. Яркими маркерами таких местообитаний здесь являются сообщества с доминированием *Carex acuta* и *Quercus robur*. Фитоценозы с доминированием первого вида располагаются по краям временных водотоков, по периферии озер и на днищах межгрядных понижений, второго – на высоких гривах.

На трансекте площадок с доминированием *Carex acuta*, на которых проективное покрытие вида превышало 50%, в 1955 г. было 5 (табл. 3). К сообществам с доминированием *Quercus robur* мы отнесли те из них, в которых сомкнутость крон деревьев превышала 25%. Пробных площадок с такими фитоценозами в 1955 г. было 6 (табл. 4).

Таблица 2. Таксоны, встречаемость которых направленно изменилась

Таксон	Год			
	1955	1982	2008	2019
Встречаемость увеличивали				
<i>Carex acutiformis</i> + <i>C. melanostachya</i>	31 ²	35 ¹	45 ¹	66 ²
<i>Calamagrostis epigejos</i>	25 ¹	35 ⁺	35 ⁺	44 ⁺
<i>Quercus robur</i>	9 ⁴	10 ⁴	11 ⁴	12 ⁴
<i>Potentilla reptans</i>	7 ⁺	10 ⁺	11 ⁺	15 ¹
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	3 ¹	10 ⁺	22 ⁺	24 ¹
<i>Equisetum</i> × <i>moorei</i> + <i>E. ramosissimum</i>	2 ⁺	6 ⁺	10 ⁺	11 ⁺
<i>Artemisia pontica</i>	1 ⁺	14 ⁺	12 ⁺	16 ⁺
<i>Glycyrrhiza glabra</i>	1 ¹	7 ⁺	9 ⁴	12 ²
Встречаемость уменьшали				
<i>Bromus inermis</i>	55 ²	52 ¹	43 ⁺	39 ¹
<i>Stachys palustris</i>	45 ⁺	41 ⁺	24 ⁺	9 ⁺
<i>Butomus umbellatus</i>	43 ¹	25 ⁺	11 ⁺	6 ⁺
<i>Achillea cartilaginea</i>	35 ¹	27 ⁺	11 ⁺	1 ⁺
<i>Carex acuta</i>	32 ²	19 ²	14 ²	8 ¹
<i>Artemisia abrotanum</i>	27 ¹	26 ⁺	24 ⁺	16 ⁺
<i>Mentha arvensis</i>	26 ⁺	23 ⁺	8 ²	5 ⁺
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	23 ¹	11 ¹	1 ⁺	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	22 ⁺	19 ⁺	15 ⁺	8 ⁺
<i>Veronica longifolia</i>	17 ⁺	15 ⁺	5 ⁺	1 ⁺
<i>Rumex ucranicus</i>	15 ⁺	2 ⁺	.	.

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 надстрочными индексами показаны в баллах медианы обилия растений.

Показатели шкал Л.Г. Раменского. Для каждого геоботанического описания, сделанного на трансекте, были рассчитаны показатели шкал Раменского. Средние их значения свидетельствуют о происходящем иссушении поймы в районе трансекты (табл. 5). Возможно, что к 2019 г. увеличилось содержание солей в почве, о чем говорит рост показателя богатства и засоленности почвы.

ДСА-ординация. Как первая, так и вторая оси ДСА-ординации являются комплексными, отражающими одновременно увлажнение почвы и пастбищную дигрессию (рис. 2, табл. 6). При движении вдоль первой оси увлажнение увеличивается, а пастбищная дигрессия уменьшается. Вдоль второй оси знаки коэффициентов корреляции имеют противоположные значения: вверх по оси увлажнение увеличивается, а пастбищная дигрессия уменьшается. Показатели шкалы богатства и засоленности почвы оказались не связанными ни с первой, ни со второй осью ДСА-ординации.

“Облака” геоботанических описаний в осях ДСА-ординации от 1955 г. к 2019 г. смещались влево и вниз, что свидетельствует об уменьшении увлажнения и росте пастбищной дигрессии местообитаний, на которых сделаны описания. Это подтверждается последовательным снижением средних значений проекций геоботанических описаний на осях 1 и 2 ДСА-ординации (табл. 7). Видна также тенденция к расширению “облаков” геоботанических описаний, особенно вдоль второй оси ДСА-ординации, что отражается в однонаправленном увеличении дисперсий.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из видов растений, встречаемость которых увеличилась, четыре (*Calamagrostis epigejos*, *Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissimum*, *Artemisia pontica*, *Glycyrrhiza glabra*) — ксерофиты, причем последний относится к видам, плохо переносящим регулярное сенокосение. Можно также заметить, что агрегация видов *Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissi-*

Таблица 3. Характерные группы таксонов на пробных площадках, на которых в 1955 г. были представлены сообщества с доминированием *Carex acuta*

Таксон	Год			
	1955	1982	2008	2019
<i>Carex acuta</i>	100 ⁵	80 ⁴	80 ⁺	40 ⁺
<i>Stachys palustris</i>	100 ¹	60 ⁺	60 ⁺	20 ⁺
<i>Eleocharis palustris</i> + <i>E. uniglumis</i>	60 ¹	80 ⁺	60 ⁺	60 ³
<i>Lythrum salicaria</i> + <i>L. virgatum</i>	60 ¹	40 ⁺	60 ¹	40 ⁺
<i>Cirsium arvense</i>	40 ¹	40 ⁺	60 ¹	40 ⁺
<i>Achillea cartilaginea</i>	40 ¹	100 ⁺	40 ⁺	.
<i>Butomus umbellatus</i>	80 ¹	80 ⁺	40 ⁺	20 ⁺
<i>Lysimachia vulgaris</i>	60 ¹	80 ⁺	.	20 ¹
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	60 ¹	40 ¹	.	.
<i>Polygonum amphibium</i>	40 ¹	40 ¹	20 ⁺	.
<i>Alisma lanceolatum</i> + <i>A. plantago-aquatica</i>	20 ¹	60 ⁺	80 ⁺	20 ⁺
<i>Beckmannia eruciformis</i>	.	40 ⁺	60 ⁺	20 ⁺
<i>Scirpus lacustris</i>	20 ¹	40 ⁺	60 ⁺	20 ⁴
<i>Mentha arvensis</i>	20 ⁺	40 ⁺	40 ¹	.
<i>Rorippa palustris</i> + <i>R. brachycarpa</i>	20 ⁺	40 ⁺	40 ⁺	.
<i>Rubia tatarica</i>	20 ⁺	.	60 ⁺	60 ²
<i>Vicia cracca</i> + <i>V. tenuifolia</i>	20 ⁺	.	60 ²	60 ¹
<i>Convolvulus arvensis</i>	20 ¹	.	40 ⁺	80 ⁺
<i>Gratiola officinalis</i>	.	20 ⁺	60 ⁺	40 ¹
<i>Phragmites australis</i>	20 ⁺	.	40 ¹	40 ²
<i>Calystegia sepium</i>	.	20 ¹	40 ⁺	40 ⁺
<i>Bidens frondosa</i> + <i>B. tripartita</i>	20 ¹	.	60 ⁺	20 ⁺
<i>Sonchus arvensis</i>	.	.	60 ⁺	.
<i>Plantago major</i> s.l.	.	20 ⁺	40 ⁺	.
<i>Scirpus maritimus</i> s.l.	.	20 ⁺	40 ⁺	20 ³
<i>Inula britannica</i>	20 ¹	20 ¹	40 ⁺	20 ⁺
<i>Lycopus exaltatus</i>	.	.	40 ⁺	.
<i>Polygonum minus</i>	.	.	40 ⁺	.
<i>Rumex stenophyllus</i>	.	.	40 ⁺	.
<i>Carex acutiformis</i> + <i>C. melanostachya</i>	.	20 ⁴	20 ⁴	80 ³
<i>Xanthium strumarium</i> s.l.	.	.	20 ⁺	80 ¹
<i>Galium rubioides</i>	20 ²	.	20 ⁺	40 ¹
<i>Bromus inermis</i>	.	20 ⁺	20 ⁺	40 ⁺
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.	.	40 ¹
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	.	40 ⁺

Примечание. Здесь и в табл. 4 полужирными линиями обведены характерные группы таксонов.

Таблица 4. Характерные группы видов на пробных площадках в сообществах с доминированием *Quercus robur*

Таксон	Год			
	1955	1982	2008	2019
<i>Quercus robur</i>	100 ⁵	100 ⁴	100 ⁴	100 ⁴
<i>Carex acutiformis</i> + <i>C. melanostachya</i>	100 ²	100 ¹	83 ²	100 ²
<i>Bromus inermis</i>	100 ¹	33 ⁺	33 ⁺	33 ¹
<i>Elymus repens</i>	83 ¹	100 ¹	50 ²	100 ¹
<i>Asparagus officinalis</i>	67 ⁺	100 ⁺	50 ⁺	100 ⁺
<i>Convolvulus arvensis</i>	67 ⁺	100 ⁺	33 ⁺	33 ⁺
<i>Ulmus laevis</i>	50 ⁺	33 ⁺	50 ⁺	83 ¹
<i>Cirsium arvense</i>	33 ¹	83 ⁺	67 ⁺	33 ⁺
<i>Xanthium strumarium</i> s.l.	67 ⁺	.	.	.
<i>Inula britannica</i>	67 ⁺	17 ⁺	.	.
<i>Lactuca serriola</i>	.	100 ⁺	83 ⁺	83 ⁺
<i>Poa angustifolia</i>	.	100 ¹	33 ⁺	50 ²
<i>Linaria agr.</i>	.	67 ⁺	50 ⁺	67 ⁺
<i>Carex praecox</i>	.	67 ¹	100 ⁺	83 ²
<i>Cannabis sativa</i> var. <i>spontanea</i>	.	50 ⁺	83 ¹	100 ⁺
<i>Atriplex agr.</i>	.	33 ⁺	83 ⁺	67 ⁺
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	50 ⁺	67 ⁺	67 ⁺
<i>Artemisia austriaca</i>	.	50 ⁺	67 ⁺	67 ⁺
<i>Fallopia convolvulus</i>	.	50 ⁺	67 ⁺	33 ⁺
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	.	50 ⁺	67 ⁺	67 ¹
<i>Prunus spinosa</i>	.	.	67 ⁺	50 ⁺
<i>Chenopodium album</i>	.	17 ⁺	50 ⁺	67 ⁺

Таблица 5. Средние значения ступеней шкал Раменского

Шкала	Год			
	1955	1982	2008	2019
Увлажнения	78 ± 12	76 ± 12	71 ± 11	70 ± 10
Пастбищной дигрессии	3 ± 0.5	4 ± 0.8	4 ± 0.8	4 ± 0.9
Богатства и засоленности почвы	14 ± 1.4	14 ± 1.3	14 ± 1.3	15 ± 1.6

tum часто приурочена к нарушенным местообитаниям [20]. Более чем вдвое увеличилась встречаемость агрегации мезофитно-гигрофитного комплекса *Carex acutiformis* + *C. melanostachya*, который замещает более гигрофитный вид *Carex acuta*. Возросшую встречаемость мезофитного растения *Potentilla reptans* можно объяснить его

жизненной стратегией, которая близка к эксплорантам [21, 22].

С 1955 г. непрерывно нарастает встречаемость *Fraxinus pennsylvanica*. Это растение стали выращивать в долине Нижней Волги, начиная с 1918 г. В 1930-х годах его культивировали по всей долине вплоть до взморья Каспия [23, 24]. Теперь этот

вид распространяется самостоятельно и нередко вытесняет из естественных сообществ *Salix alba*, а иногда и *S. triandra*. При отсутствии регулярного сенокоса *F. pennsylvanica* может внедряться в травяные фитоценозы, превращая их в лесные.

Среди уменьшившихся встречаемость видов – гигрофиты *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, гелофиты *Carex acuta*, *Stachys palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Artemisia abrotanum* и мезофиты *Achillea cartilaginea*, *Bromus inermis*, *Veronica longifolia*. Полностью выпал из состава флоры на трансекте еще в 2008 г. *Rumex ucranicus* – индикатор свежих песчаных наносов. Исчезновение этого растения было отмечено в 2010 г. и на другой трансекте Прикаспийской экспедиции в южной части Волго-Ахтубинской поймы [25]. Это явление можно связать с уменьшением аллювиальных наносов, которое произошло после зарегулирования водного стока Волги.

Из числа доминировавших на трансекте растений выбыл злак *Bromus inermis*, значительно утратил свою роль как доминант *Carex acuta*, зато чаще как доминант стал встречаться ксерофит *Glycyrrhiza glabra*.

На 5 площадках, где в 1955 г. доминировал *Carex acuta*, постепенно происходила ксерофитизация сообществ. Вначале из их состава выпали гидрофиты (*Sagittaria sagittifolia*) и гелофиты (*Lysimachia vulgaris*, *Polygonum amphibium*), на смену которым пришли мезофиты (*Beckmannia eruciformis*, *Rubia tatarica*, *Vicia cracca* + *V. tenuifolia*, *Convolvulus arvensis*, *Gratiola officinalis*, *Bromus inermis*). В 2019 г. на этих площадках появились еще и виды ксерофитного характера (*Calamagrostis epigejos* и *Poa angustifolia*). Начал выпадать из флористического состава сообществ и утратил роль доминанта *C. acuta*. Преобладать по обилию на учетных площадках стали агрегации видов *Eleocharis palustris* + *E. uniglumis* и *Carex acutiformis* + *C. melanostachya*.

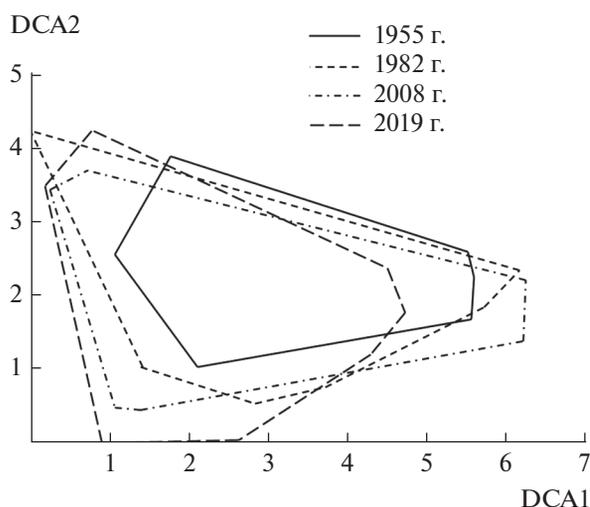


Рис. 2. Диаграмма DCA-ординации геоботанических описаний учетных площадок: линиями показаны внешние границы “облаков” описаний, сделанных в разные годы. Собственное значение осей, характеризующее долю общей информации: ось 1 = 0.54, ось 2 = 0.19.

Следует заметить, что явления деградации сообществ с доминированием *C. acuta* в северной части Волго-Ахтубинской поймы после зарегулирования водного стока было замечено ранее на основе анализа другого материала [26].

В отличие от рассмотренных выше сообществ с *Carex acuta*, где вид выпадал из числа доминантов, на всех 6 площадках *Quercus robur* сохранял до 2019 г. свою позицию в этой роли, однако флористический состав растительных сообществ на них заметно изменился, причем в основном между 1955 г. и 1982 г. Травяной ярус дубовых лесов был гораздо более мезофитным в 1955 г. Высокая представленность в этом ярусе *Xanthium strumarium* s.l. в 1955 г. свидетельствует о том, что дубравы затопивались во время половодья, поскольку

Таблица 6. Коэффициенты корреляции между значениями проекций координат геоботанических описаний на оси DCA-ординации и показателями шкал Раменского

Шкала	Год				Все годы учетов
	1955	1982	2008	2019	
	Ось DCA1				
Увлажнения	0.88*	0.90*	0.87*	0.79*	0.86*
Богатства и засоленности почвы	-0.12	-0.22	0.03	-0.17	-0.12*
Пастбищной дигрессии	-0.61*	-0.82*	-0.77*	-0.39*	-0.68*
	Ось DCA2				
Увлажнения	-0.43*	-0.44*	-0.38*	-0.56*	-0.37*
Богатства и засоленности почвы	0.10	0.17	0.10	0.09	0.10
Пастбищной дигрессии	0.59*	0.39*	0.48*	0.31*	0.33*

Примечание. Звездочкой помечены значимые ($P < 0.05$) коэффициенты корреляции.

Таблица 7. Средние значения проекций точек геоботанических описаний на оси 1 и 2 DCA-ординации (x_{cp}) и величины дисперсий этих проекций (σ^2)

Статистический параметр	Год, ось							
	1955		1982		2008		2019	
	DCA1	DCA2	DCA1	DCA2	DCA1	DCA2	DCA1	DCA2
x_{cp}	3.49	2.01	3.01	1.89	2.56	1.75	2.27	1.66
σ^2	0.94	0.20	1.71	0.24	1.45	0.26	1.02	0.40

плоды этого обычного для Волго-Ахтубы растения преимущественно распространяются водой.

К 1980-м годам в травяной ярус внедрились рудеральные виды и их агрегации (*Lactuca serriola*, *Cannabis sativa* var. *spontanea*, *Fallopia convolvulus*, *Atriplex* agr.), а также ксерофитные виды (*Artemisia austriaca*, *Poa angustifolia*). Обычным растением в дубравах стал адвентивный вид *Fraxinus pennsylvanica*. В 2000-х годах под пологом дуба начал произрастать степной кустарник *Prunus spinosa*.

Современные деревья дуба в лесах Волго-Ахтубинской поймы представлены многократно порослевым поколением. Причем раз в несколько лет дуб в пойме плодоносит и изредка можно найти 1–2-летние экземпляры семенного происхождения. Молодые экземпляры дуба уничтожают пасущиеся в лесах сельскохозяйственные животные, а если желуди прорастают на лугу, то всходы этого дерева гибнут не только в результате выпаса скота, но и сенокосения. Небольшое увеличение встречаемости *Q. robur* в 2008 и 2019 гг. за счет всходов от опавших желудей мы приписываем резкому снижению пастбищной нагрузки, произошедшей после перехода экономики на рыночные отношения и появления участков, которые регулярно не выкашиваются. Росту встречаемости всходов дуба может способствовать и сойка (*Garrulus glandarius* L.), распространившаяся в лесах Волго-Ахтубы в последние десятилетия [10]. Отмечено также, что корневая поросль *Q. robur* стала спускаться с высоких грив вниз по их склонам на более увлажненные места.

Что касается демонстрации DCA-диаграммой роста пастбищной дигрессии, то мы считаем, что во многом это является артефактом, вызванным наличием в шкалах Раменского отрицательной корреляции между показателями увлажнения почвы и пастбищной дигрессии, в чем мы неоднократно убеждались. Так, коэффициент корреляции с отрицательным знаком между показателями увлажнения почвы и пастбищной дигрессии, рассчитанный для геоботанических описаний всех лет учетов на стационарной трансекте, равен 0.67.

Расширение “облаков” геоботанических описаний вдоль осей DCA-ординации с экологической точки зрения можно объяснить тем, что в настоящее время, как и в прошлом, в пойме со-

хранились водоемы с водной и гидрофитной растительностью. В то же время теперь на трансекте появились более сухие местообитания, которые отсутствовали здесь ранее.

В районах Волго-Ахтубинской поймы, расположенных южнее от рассмотренной нами трансекты, ксерофитизация растительности менее выражена. В последние два десятилетия здесь уменьшилась степень пастбищной дигрессии растительности и исчезли некоторые виды растений, диагностирующие засоление почвы [27–30]. Еще южнее, в дельте Волги, с уменьшением интенсивности хозяйственной эксплуатации территории в эти же годы произошли гидрофитизация и гликофитизация растительного покрова [31–33], т.е. в долине Нижней Волги происходят различные изменения растительного покрова, подчас имеющие противоположную направленность.

Что касается нашей гипотезы, сформулированной во “Введении”, о том, что растительный покров в северной части поймы должен был бы прийти к равновесию с новым гидрологическим режимом, то она не подтвердилась. Результаты повторных учетов на трансекте в северной части Волго-Ахтубинской поймы свидетельствуют о том, что здесь после 1955 г. вплоть до 2019 г. в течение 64 лет идет направленная ксерофитизация растительного покрова. Основную причину того, что растительность в этом районе не пришла в равновесие с режимом попусков воды из водохранилища, мы видим в том, что русло Волги на приплотинном участке ГЭС углубляется. Поэтому одни и те же объемы воды, сброшенной из Волгоградского водохранилища во время половодий, год от года обеспечивают все меньший уровень ее подъема и, как следствие, сокращение площади затопления поймы. Фактически гидрологический режим обводнения северной части поймы меняется, несмотря на более или менее стабильный объем попусков воды в нижний бьеф гидроузла, что и приводит к ксерофитизации растительного покрова северной части поймы.

В районе расположения трансекты, кроме динамики растительности, связанной с ухудшением увлажнения, наблюдаются смены фитоценозов, причины которых заключаются в заносе новых видов на данную территорию. Наиболее значи-

тельное из этого рода явлений – распространение лесных сообществ с доминированием *Fraxinus pennsylvanica*.

Авторы благодарят В.А. Сагалаева за помощь в определении растений и М.В. Мальцева за организацию полевых исследований в 2019 г. Мы также выражаем благодарность анонимному рецензенту за ценные советы, направленные на улучшение статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Grizzetti B., Pistocchi A., Liqueste C. et al. Human pressures and ecological status of European rivers // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. № 205. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00324-3>
2. Best J. Anthropogenic stresses on the world's big rivers // *Nature Geosci.* 2019. V. 12. № 1. P. 7–21. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0262-x>
3. Schmutz S., Sendzimir J. (eds.). *Riverine Ecosystem Management*. Cham: Springer, 2019. 571 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-73250-3>
4. Suchara I. The impact of floods on the structure and functional processes of floodplain ecosystems // *J. Soil Plant Biol.* 2019. № 1. P. 44–60. <https://doi.org/10.33513/JSPB/1801-03>
5. Hayes D., Brändle J.M., Seliger C. et al. Advancing towards functional environmental flows for temperate floodplain rivers // *Science of the Total Environment*. 2018. V. 633. P. 1089–1104. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.221>
6. Грин Г.Б. Попуски в нижние бьефы. М.: “Энергия”, 1971. 95 с.
7. Коротаев В.Н., Бабич Д.Б., Чалов Р.С. Атлас русловой морфодинамики Нижней Волги М.: Изд-во МГУ, 2009. 232 с.
8. Михайлов В.Н., Магрицкий Д.В., Кравцова В.И. и др. Воздействие изменений уровня Каспийского моря и водохозяйственных мероприятий на гидрологический режим и морфологию устьев рек // *Вестник МГУ. Сер. 5. География*. 2011. № 2. С. 85–95.
9. Старичкова К.А., Бармин А.Н., Иолин М.М. и др. Оценка динамики растительности на трансекте в северной части Волго-Ахтубинской поймы // *Аридные экосистемы*. 2009. Т. 15. № 4 (40). С. 36–48.
10. Белик В.П. Воздействие Волжской ГЭС на фауну и население птиц Волго-Ахтубинской поймы на примере КОТР “Ахтубинское Поозерье” // *Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России / Под ред. Букреева С.А. Махачкала: Союз охраны птиц России, 2016. Вып. 7. С. 53–64.*
11. Giarrizzo E., Burrascano S., Chiti T. et al. Re-visiting historical semi-natural grasslands in the Apennines to assess patterns of changes in species composition and functional traits // *Appl. Veg. Sci.* 2017. V. 20. № 2. P. 247–258. <https://doi.org/10.1111/avsc.12288>
12. Kapfer J., Hédl R., Jurasinski G. et al. Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges // *Appl. Veg. Sci.* 2017. V. 20. № 2. P. 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
13. Wood C.M., Smart S.M., Bunce R.G.H. et al. Long-term vegetation monitoring in Great Britain – the Countryside Survey 1978–2007 and beyond // *Earth Syst. Sci. Data*. 2017. V. 9. P. 445–459. <https://doi.org/10.5194/essd-9-445-2017>
14. Hédl R., Bernhardt-Römermann M., Grytnes J.-A. et al. Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities // *Appl. Veg. Sci.* 2017. V. 20. № 2. P. 161–163. <https://doi.org/10.1111/avsc.12307>
15. Chytrý M., Chiarucci A., Pärtel M. et al. Progress in vegetation science: Trends over the past three decades and new horizons // *J. Veg. Sci.* 2019. V. 30. № 1. P. 1–4. <https://doi.org/10.1111/jvs.12697>
16. Авакян А.Б., Шаранов В.А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.: “Энергия”, 1977. 400 с.
17. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Veg. Sci.* 2002. V. 13. № 3. P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
18. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
19. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A. et al. *Flora Europaea on CD-ROM*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
20. Lubienski M., Jäger W., Bennert H.W. *Equisetum × ascendens* Lubienski & Bennert (Subg. Hippochaete, Equisetaceae), eine neue Schachtelhalm-Sippe für die Flora Nordrhein-Westfalens // *Jahrb. Bochumer Bot. Ver.* 2012. Bd 3. № 1. S. 7–20.
21. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
22. Мотырина Т.Н. Лапчатка (род *Potentilla* L., Rosaceae) флоры Приамурья и Приморья // *Региональные проблемы*. 2017. Т. 20. № 1. С. 11–18.
23. Годнев Е.Д. Лесоразведение по берегам и в поймах рек // *Лесное хозяйство*. 1949. № 7. С. 18–21.
24. Аккерман А.С., Новиков И.А. Из опыта создания лесных культур на Волго-Ахтубинской пойме // *Лесное хозяйство*. 1957. № 1. С. 56–60.
25. Голуб В.Б., Бармин А.Н., Иолин М.М. и др. Оценка динамики растительности южной части Волго-Ахтубинской поймы на трансекте в районе села Хошеутово // *Изв. Самарского науч. центра РАН*. 2011. Т. 13. № 5. С. 107–113.
26. Sorokin A.N., Bondareva V.V., Starichkova K.A. et al. Dynamics of floristic composition of communities dominated by *Carex acuta* in the northern Volga-Akh-tuba floodplain // *Rus. J. Ecol.* 2012. V. 43. № 3. P. 191–195. <https://doi.org/10.1134/S1067413612020142>
27. Голуб В.Б., Чувашов А.В., Бондарева В.В. и др. Итоги многолетних наблюдений на стационарных трансектах в Волго-Ахтубинской пойме // *Поволжский экологич. журн.* 2019. № 2. С. 189–205. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-189-205>
28. Чувашов А.В., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б. Итоги многолетних наблюдений в Волго-Ахтубинской

- пойме на стационарных площадках Аэрогеологического треста // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 4. С. 76–90.
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10276>
29. Чувашов А.В., Мальцев М.В., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б. Долговременные наблюдения на стационарных площадках в северной части Волго-Ахтубинской поймы (1973–2019 гг.) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2020. Т. 29. № 1. С. 115–123.
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10307>
30. Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V. et al. Changes in the flora composition of the Volga -Akhtuba floodplain after regulation of the flow of Volga river // Arid Ecosystems. 2020. V. 10. № 1. P. 44–51.
<https://doi.org/10.1134/S2079096120010047>
31. Golub V.B., Starichkova K.A., Barmin A.N. et al. Estimate of vegetation dynamics in the Volga delta // Arid Ecosystems. 2013. V. 3. № 3. P. 156–164.
<https://doi.org/10.1134/S2079096113030037>
32. Golub V.B., Bondareva V.V., Shitikov V.K. et al. Additional data on the dynamic of soil salinization and vegetation in the Volga river delta // Arid Ecosystems. 2015. № 3. 2015. P. 154–160.
<https://doi.org/10.1134/S2079096115030051>
33. Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Nikolaichuk L.F. Plant communities of the lower reaches of the Volga river on soils with strongly seasonal dynamics of salinization // Arid Ecosystems. 2017. V. 7. № 1. P. 23–30.
<https://doi.org/10.1134/S207909611701005X>