



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250319>

EDN: <https://elibrary.ru/kumsct>

УДК 581.524+581.553

Научная статья

Тростник обыкновенный *Phragmites australis* в экотопах береговой зоны Белого моря

Д.С. Мосеев^{1*} , А.В. Лещев¹ , А.Г. Волков² ,
Т.А. Паринова² , А.В. Брагин³

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 117997, Россия, г. Москва, Нахимовский пр-кт, д. 36

² Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, 163002, Россия, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 17

³ Национальный парк «Кенозерский», 163000, Россия, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 78

*viking029@yandex.ru

Аннотация. Высокий воздушно-водный многолетник тростник обыкновенный *Phragmites australis* распространен на обширной территории от западного до восточного побережья Белого моря. Исследования фитоценозов с доминированием и участием *P. australis* были проведены на побережье Белого моря в летний период 2012–2023 гг. Этот вид образует обширные заросли в разных экотопах берегов устьев рек и мелководных морских заливов. Результаты ординации фитоценозов с доминированием *P. australis* показывают, что его характерным экотопом является прибрежно-водный солоноватый марш эстуариев. В то же время вид осваивает и даже образует сообщества в других экотопах берегов: соленых маршах, пляжах, отмелях литоральной зоны и приливных осушках в вершинах эстуариев. В экотопе прибрежно-водных маршей сообщества с его доминированием можно объединить в ассоциацию **Phragmitetum australis maritimae**. В ранге ассоциации выделено множество экологически сходных субассоциаций, в составе сообществ которых содоминантами *P. australis* являются галофиты *Juncus gerardii*, *Bolboschoenus maritimus*, *Alopecurus arundinaceus*, *Glaux maritimus*. На пляжах Унской губы и Онежского залива Белого моря наблюдается содоминирование тростника с *Honckenya peploides*, *Leymus arenarius*, *Leymotrigia bergrothii*. Расселение на соленые марши, где вид соседствует с облигатными галофитами (*Plantago maritima*, *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*), свидетельствует о его устойчивости к засолению почвы и соленым водам. Развитие *P. australis* в эстуариях происходит при различной солености, но в наших исследованиях его сообщества ограничиваются водами с соленостью 22‰. В пространственной структуре приморской растительности Белого моря сообщества *P. australis* часто полностью охватывают берега устьев рек, где их развитию способствуют весенние паводки. В мелководных лагунах они нередко занимают участки на границе маршей высокого уровня и леса.

Ключевые слова: побережье, растительные сообщества, устья рек, соленый марш, эстуарий

Финансирование. Работы на побережье Белого моря (устья рек Онеги, Кянды, Кулоя, Тамицы, губы Сухое Море) проведены в рамках государственного задания FMWE-2024-0020 «Осадкообразование в современном и древнем океане – рассеянное осадочное вещество и донные отложения как

геологические архивы изменения климата и природных систем ключевых районов Мирового океана, морей России и пограничной области море–суша». Исследования на территории национального парка «Онежское Поморье» проведены в рамках научно-исследовательской работы по теме № 1-25-104-2 "Комплексное исследование структуры и динамики растительных и животных сообществ побережья Белого моря и прилегающей к нему акватории, с целью установления взаимосвязей между разными биоценозами в зоне экотона и создания устойчивой модели природоохранного менеджмента в национальном парке «Онежское Поморье».

Благодарности. Авторы благодарят администрацию ФГБУ «Национальный парк «Кенозерский» за материальную поддержку и сопровождение по территории парка. Также выражаем глубокую благодарность рецензентам за помощь в редактировании текста и ценные замечания, благодаря которым удалось улучшить статью.

ORCID:

Д.С. Мосеев, <https://orcid.org/0000-0001-9028-3099>

А.В. Лещев, <https://orcid.org/0000-0003-0756-4127>

А.Г. Волков, <https://orcid.org/0000-0002-3082-6263>

Т.А. Паринава, <https://orcid.org/0000-0002-2472-8392>

Для цитирования: Мосеев, Д.С. и др., 2026. Тростник обыкновенный *Phragmites australis* в экотопах береговой зоны Белого моря. *Трансформация экосистем* 9 (2), 3–33. <https://doi.org/10.23859/estr-250319>

Поступила в редакцию: 19.03.2025

Принята к печати: 20.11.2025

Опубликована онлайн: 17.04.2026

DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250319>

EDN: <https://elibrary.ru/kumsct>

UDC 581.524+581.553

Article

Common reed *Phragmites australis* in the ecotopes of the White Sea coastal zone

D.S. Moseev^{1*}, A.V. Leshchev¹, A.G. Volkov²,
T.A. Parinova², A.V. Bragin³

¹ Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Nakhimovsky Prospect St. 36, Moscow, 117997 Russia

² Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Severnaya Dvina Embankment 17, Arkhangelsk, 163002 Russia

³ Kenozero National Park, Severnaya Dvina Embankment 78, Arkhangelsk, 163000 Russia

*viking029@yandex.ru

Abstract. The tall emergent perennial common reed *Phragmites australis* is widespread across a vast area from the western to the eastern coast of the White Sea. Studies of phytocenoses dominated by or containing *P. australis* were conducted on the White Sea coast during the summer periods of 2012–2023. This species forms extensive stands in various ecotopes along the shores of river mouths and shallow marine bays. The results of ordination of phytocenoses dominated by *P. australis* show that its characteristic ecotope is the brackish water coastal marsh of estuaries. At the same time, the species colonizes and even forms communities in other coastal ecotopes: salt marshes, beaches, shoals of the littoral zone, and tidal flats in the upper reaches of estuaries. In the ecotope of coastal water marshes, communities it dominates can be grouped into the association **Phragmitetum australis maritimae**. Within the rank of association, numerous ecologically similar subassociations have been identified. In these communities, the codominants with *P. australis* are the halophytes *Juncus gerardii*, *Bolboschoenus maritimus*, *Alopecurus arundinaceus*, and *Glaux maritima*. On the beaches of the Unskaya Bay and Onega Bay of the White Sea, codominance of the reed with *Honckenya peploides*, *Leymus arenarius*, and *Leymotrigia bergrothii* is observed. Its spread onto salt marshes, where the species grows alongside obligate halophytes (*Plantago maritima*, *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*), indicates its tolerance to soil salinity and saltwater. The development of *P. australis* in estuaries occurs under varying salinity, but in our studies its communities are limited to waters with a salinity of 22‰. In the spatial structure of the coastal vegetation of the White Sea, *P. australis* communities often completely encompass the shores of river mouths, where their development is facilitated by spring floods. In shallow lagoons, they frequently occupy areas on the boundary between high-level marshes and forests.

Keywords: coast, plant communities, river mouths, salt marsh, estuary

Funding. Work on the White Sea coast (the mouths of the rivers Onega, Kyanda, Kuloj, Tamitsa, and the Sukhoye More Bay) has been carried out within the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Academy of Sciences for IO RAS (theme No. FMWE-2024-0020). The research on the territory of the Onega Pomorie National Park was conducted as part of the research project No. 1-25-104-2 "A comprehensive study of the structure and dynamics of plant and animal communities along the White Sea coast and adjacent waters, with the aim of establishing relationships between different biocenoses in the ecotone zone and creating a sustainable model of environmental management in the Onega Pomorie National Park."

Acknowledgements. The authors thank the administration of the Federal State Budgetary Institution Kenozero National Park for material support and guidance within the park territory. We also express our deep gratitude to the reviewers for their help in editing the text and valuable comments, which helped improve the article.

ORCID:

D.S. Moseev, <https://orcid.org/0000-0001-9028-3099>

A.V. Leshchev, <https://orcid.org/0000-0003-0756-4127>

A.G. Volkov, <https://orcid.org/0000-0002-3082-6263>

T.A. Parinova, <https://orcid.org/0000-0002-2472-8392>

To cite this article: Moseev, D.S. et al., 2026. Common reed *Phragmites australis* in the ecotopes of the White Sea coastal zone. *Ecosystem Transformation* 9 (2), 3–33. <https://doi.org/10.23859/estr-250319>

Received: 19.03.2025

Accepted: 20.11.2025

Published online: 17.04.2026

Введение

Тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. – евразийско-американский плюризональный вид, проникший из Европы в Северную Америку и даже в субтропические районы Южной Америки, южной Африки и Австралии, благодаря чему сейчас является почти космополитом (Бабина, 2002; Шафранов, 1961). Это преимущественно пресноводный вид, относящийся к экологической группе гелофитов. В границах своего ареала он освоил различные пресноводные местообитания, побережья рек и озер, низинные болота, однако благодаря своей широкой экологической валентности приспособился к обитанию и в приливно-отливной зоне эстуариев и лагун морей с солоноватыми водами.

Условия обитания на засоленных морских берегах оптимальны для галофитов – растений, устойчивых к засолению субстратов. Согласно классификации В.Г. Барбура (Barboor, 1970) и Э. Тсопа (Tsopa, 1939), выделяются 2 экологические группы галофитов: облигатные – обитающие при сильном засолении субстратов и факультативные – растущие при среднем и слабом засолении.

По отношению к засолению субстрата *P. australis* относится к группе растений гликофитов, не обладающих специфическими физиологическими приспособлениями к произрастанию в условиях засоления почвы и соленой воды. Одна из причин устойчивости вида к соленым водам и грунтам заключается в стратегии избегания засоления за счет развитой глубокой корневой системы, достигающей пресных вод в местообитаниях (Бабина, 2002). Согласно классификации приморских растений О.В. Ребростой (1997), *P. australis* следует относить к группе «толерантных» видов. Таким образом, мы считаем наиболее корректным характеризовать этот вид как «гликофит, толерантный к засолению субстрата».

Тростник является очень конкурентоспособным растением, вытесняющим другие виды, в том числе и галофиты, из ранее занятых ими местообитаний. Так, в сообществах с *Juncus gerardii* Loisel тростник хорошо возобновляется. При этом нередко *P. australis* соседствует и с другими конкурирующими за экологическую нишу галофитами (например, *Spartina patens* (Aiton) Muhl. и *S. alterniflora* Loisel), которые способны угнетать его рост и развитие (Burdick and Konisky, 2003).

В Европе вид осваивает берега Азовского моря (Гречушкина и др., 2011), устьев рек и лиманов Черного моря (Dvoreckiy and Gubanov, 2023), образует сообщества в заливах Балтийского моря (Ребассоо, 1987; Rebassoo, 1975). В настоящее время обширные заросли тростника формируются на атлантическом побережье Северной Америки (Bart and Hartman, 2003; Burdick and Konisky, 2003; Chambers et al., 1998; Lissner and Schierup, 1997; Smith, 2013). На северном побережье Каспийского моря фитоценозы с доминированием *P. australis* занимают обширные площади в дельте Волги (Голуб и др., 2015; Golub and Mirkin, 1986). На берегах бесприливных южных морей России с ветровой осушкой (Черном и Азовском) густые заросли тростника образуют так называемые «плавни». Плавни можно рассматривать как сходный с маршами биоценоз морских аллювиев, что указывалось еще А.А. Корчагиным (1935). Экотопы берегов, образованные тростником, мы называем прибрежно-водными солоноватыми маршами. В общей системе ординации растительности берегов Белого моря они дифференцированы от других экотопов, в том числе и от соленых маршей (Мосеев, 2024).

Морской геоморфолог О.К. Леонтьев биогенные берега с преобладанием тростника и экологически близких видов воздушно-водных растений (*Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.) назвал «тростниковыми» (Каплин и др., 1991; Морская геоморфология, 1980). Берега такого же типа сформировались в устьях рек и лагунах южной части Белого моря (Мискевич и др., 2018b; Мосеев, 2014).

В настоящее время тростник активно осваивает и побережье Белого моря, где образует обширные сообщества, что показано в исследованиях последних десятилетий (Бабина, 2002, 2003; Мосеев, 2016а, b; Мосеев и Сергиенко, 2016, 2017; Мосеев и др., 2022, 2023а, b). Основными местообитаниями этого вида здесь являются марши – низкие приливные берега, образующиеся под влиянием приливов за счет приноса взвешенных и влекомых наносов в осушенную зону моря, покрытые субаэральной влаголюбивой растительностью (Леонтьев, 1961). В современных классификациях все марши также разделяют по уровням влияния морских вод (Беликов и др., 2011):

- Низкие марши (марши низкого уровня) имеют четкие границы, совпадающие с границами среднего горизонта литорали. В направлении от моря к суше они простираются от уровня квадратурного отлива до уровня квадратурного прилива.

- Средние марши (марши среднего уровня), границы которых совпадают с границами верхнего горизонта литорали. В направлении от моря к суше они простираются от уровня квадратурного прилива до уровня сизигийного прилива. Обычно такие марши занимают наибольшие площади на побережьях.
- Высокие марши (марши высокого уровня) расположены в пределах супралиторали и покрываются морскими водами только в штормовые нагоны. Их нижняя граница проходит по уровню сизигийного прилива, верхняя ограничена влиянием нагонов.

На Белом море наибольшее распространение тростник получил на всем западном побережье (Бабина, 2002; Сергиенко, 2013), а также почти по всему юго-восточному побережью (Мосеев, 2016a, b; Мосеев и Сергиенко, 2016; Сергиенко, 1983). На восточном побережье моря он встречается до широты устья р. Неси на полуострове Канин (Корчагин, 1935). На западном побережье его сообщества описаны в устье р. Кереть (Moseev et al., 2022), устьях рек Кудьмы, Нюхчи, Колежмы, Кеми (Бабина, 2002).

Ранее в ходе исследований, проведенных на западном побережье Белого моря, предполагалось, что тростник способен занимать значительные территории, вытесняя галофитную растительность (Бабина, 2002), что, по нашему мнению, наблюдается уже в настоящее время. Цель настоящей работы – показать особенности формирования и географического распространения растительных сообществ с доминированием и участием *Phragmites australis* на берегах Белого моря и освоения этим видом приморских экотопов.

Материалы и методы

Методика исследования

География исследований, проведенных в вегетационный период с 2012 по 2023 гг. охватывает разные типы аккумулятивных берегов в устьях рек, лагунах, открытых побережьях заливов у мысов на обширной территории от западного до восточного побережья Белого моря (Рис. 1).

Для изучения растительных сообществ с участием тростника было заложено 203 пробных площади размером 3×3 м. На пробных площадях выполнялись геоботанические описания с учетом общего проективного покрытия (ОПП), проективного покрытия каждого вида (п. п.), ярусной структуры, периодичности заливания приливом, механического состава грунтов. Растительные сообщества с доминированием *P. australis* и его участием объединялись в ассоциации выделенные с позиции эколого-фитоценологического подхода. Названия ассоциаций приведены с учетом положений статьи «Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры» (Нешатаев, 2001). Для безранговых синтаксонов с единственным описанием используется понятие "тип сообществ". Названия видов сосудистых растений приведены согласно базе данных «Растения и лишайники России и сопредельных стран»¹. Название вида *Tripolium vulgare* Nees приведено согласно систематической сводке С.К. Черепанова (Черепанов, 1995), название зеленой водоросли *Ulva prolifera* – по базе данных Algaebase².

Для изучения влияния морских вод на сообщества в устьях рек гидролого-гидрохимические исследования привязывались к станциям гидрологических наблюдений, где проводились измерения величины прилива, pH, солёности и общей минерализации воды. Солёность, общая минерализация и pH измерялись многопараметрическим анализатором жидкости Multi 3420 (Германия), кондуктометром-солемером MAPK 603 (ВЗОР, Россия), pH-метром MAPK 903 (ВЗОР, Россия).

Ординация фитоценозов для экотопов с разными условиями произрастания проведена методом неметрического многомерного шкалирования. Расчеты выполняли с использованием языка R (R Core Team, 2019) визуализацию данных – с помощью пакета ggplot2 (Wickham, 2016). Для анализа сходства видового состава рассчитывали матрицу различий с использованием расстояния по Брей-Кертису. В основу ординации легли данные по видовому составу и проективному покрытию видов в сообществах, описанных в разных местообитаниях.

¹ Плантариум. Интернет-ресурс. URL: www.plantarium.ru (дата обращения: 12.12.2025).

² Algaebase. Интернет-ресурс. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 12.12.2025).

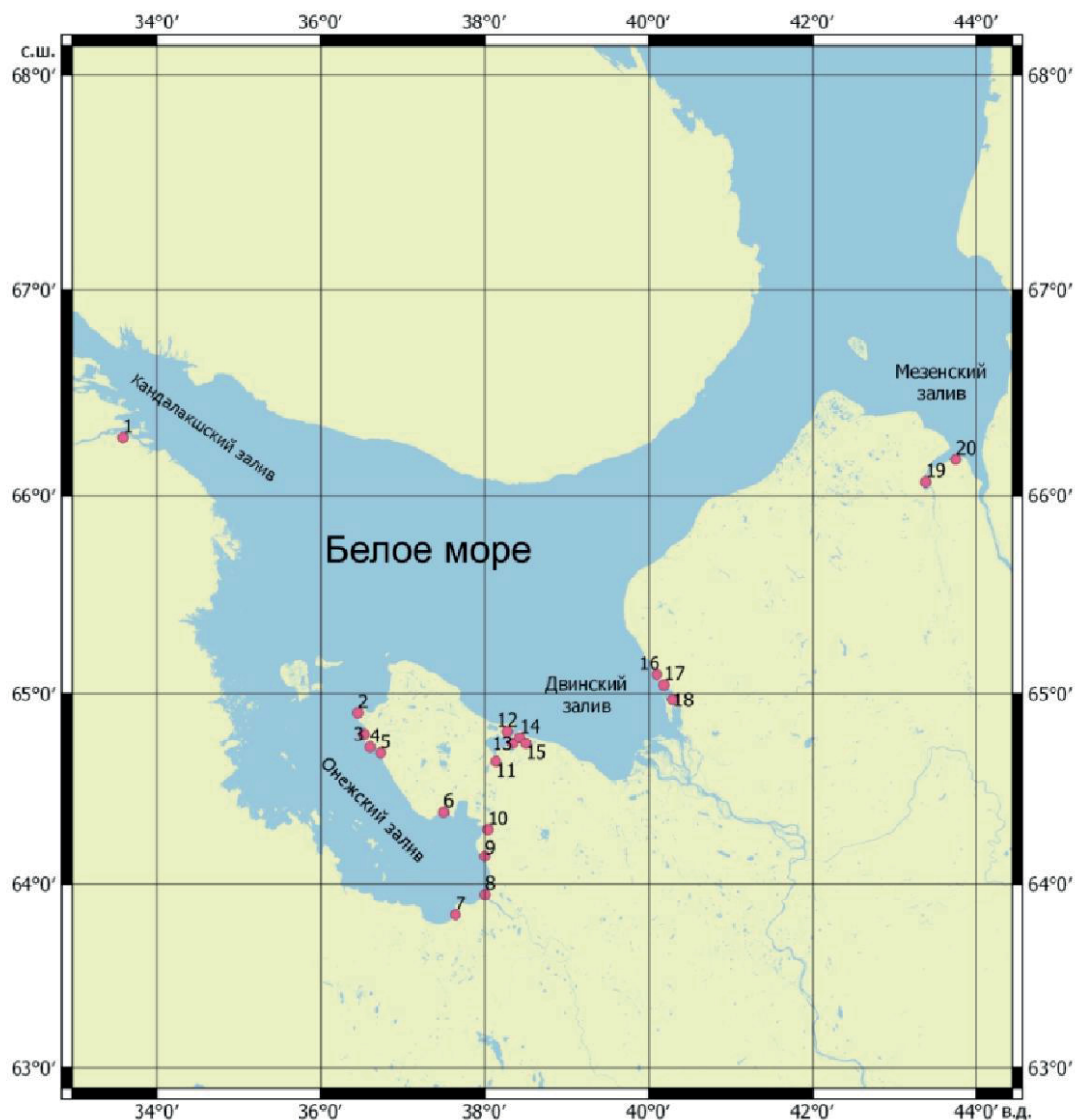


Рис. 1. Карта-схема обследованных участков с сообществами *Phragmites australis* на побережье Белого моря. 1 – устье р. Кереть, 2 – губа Мокрая и мыс Летний Орлов, 3 – губа Пушлахта и устье р. Шидровки, 4 – мыс Чесменский, 5 – устье р. Котова, 6 – устье р. Вейги, 7 – устье р. Тапшеньги, 8 – устье р. Онеги, 9 – устье р. Тамицы, 10 – устье р. Кянды, 11 – устье р. Уны, 12 – п-ов Заяцкий на севере Унской губы, 13 – южный берег Унской губы, 14 – мыс Сосновый, 15 – губа Кинжугская, 16 – устье р. Куя, 17 – северная часть губы Сухое Море, 18 – устья рек Мудьюга и Кадь в губе Сухое Море, 19 – устье р. Кулой, 20 – устье р. Карговка.

Природные условия Белого моря

Белое море – внутреннее море площадью 90 тыс. км², расположенное на севере европейской части России. Несмотря на небольшие размеры, море имеет сложную конфигурацию. Оно вдается в сушу большими заливами (губами): Двинским, Онежским, Мезенским, Кандалакшским. В центре моря выделяется крупная акватория – Бассейн, который на востоке соединяется с суженной частью, именуемой Горло. Восточнее Горло сменяется Воронкой – обширной акваторией, соединенной с Баренцевым морем (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1991). Берега преимущественно абразионно-аккумулятивные. На западе выделяются фиордовые берега с выраженной аккумуляцией наносов вдоль побережья узких заливов – фиардов (Каплин и др., 1991). Аккумулятивные берега представлены обширными пляжами, а в устьях рек, лагунах и защищенных от волноприбойного воздействия заливах образуются ваттово-маршевые берега (Каплин и др., 1991, Сафьянов и Репкина, 2013).

По всей акватории моря действуют приливы. Влияние приливной волны, приходящей с акватории Баренцева моря, неодинаково на разных участках, что отражается в величине прилива. Самые высокие приливы наблюдаются в Мезенском заливе – 6 м, в Бассейне и Двинском заливе средняя величина прилива – 1 м. Средняя соленость моря составляет 26.7‰, но она существенно варьирует по всей акватории и зависит от многих факторов: приливов, влияния многочисленных впадающих рек, ледообразования и др. В прибрежных частях моря и в устьях рек наблюдаются значительные суточные колебания величины прилива, солености и гидрохимических показателей (Лещев и др., 2015, 2017; Мискевич, 2004; Мискевич и др., 2018a, b).

Климат Белого моря переходный от умеренно-континентального к субарктическому морскому. Короткое лето длится 1–1.5 месяца (июль–август), зима – с ноября до апреля, в Воронке продолжается до середины мая (Грищенко, 2024). Средняя температура января на поверхности воды по всей акватории составляет –0.3 °С, июля +13.4 °С. Мелководная южная часть моря прогревается сильнее. Так, на юге Онежского залива средняя температура воды в июле составляет +18.1 °С, а в январе поверхность моря охлаждается до –2.2 °С. По ряду наземных метеостанций средняя температура существенно изменяется по всему побережью. В Кандалакше средняя температура воздуха составляет –11.4 °С в январе и +14.9 °С в июле, в Онеге соответственно –10.9 °С и +17.1 °С, в Архангельске – –11.6 °С и 16.5 °С, в Мезени – –14.9 °С и +14.5 °С (Научно-прикладной..., 1989). Ледообразование начинается в ноябре, к концу мая – началу июня вся акватория моря освобождается ото льдов (Грищенко, 2024).

Природные условия в устьях рек и лагунах на территории исследований представлены в Табл. 1. В береговой зоне всех устьев и лагун формируются марши и пляжи.

Губа Сухое Море с площадью акватории 27 км² расположена на юго-востоке Двинского залива, опреснена водами малых рек Мудьюги, Кади, Ульмицы, Большая Ницы и большой реки Северной Двины. Ширина приливных осушек в заливе составляет 0.5–3.0 км, чему способствует мелководность. Средняя величина прилива 1.0 м. В северной части губы соленость достигает 10–15‰, рядом с устьями рек – около 8‰, в проливе Железные Ворота – 14‰ (Мискевич и Мискевич, 2017; Мискевич и др., 2018b). На западном побережье Двинского залива находится крупная мелководная лагуна – Унская губа площадью акватории 17 тыс. км². Ширина осушек в губе составляет 0.2–1.0 км. Средняя величина прилива – 1 м. Соленость изменяется от 11–14‰ в вершине губы (Moseev et al., 2022) до 24‰ в устье. Устья рек Кянды, Тамицы и Тапшеньги впадающих в Онежский залив Белого моря, представлены эстуариями, где средняя величина прилива – 2.0–3.0 м. Соленость в полную воду на морской границе устьев – 19–25‰ (Лещев и др., 2015; Мискевич и др., 2018a). Устье р. Кереть, впадающей в Кандалакшский залив, представлено широким эстуарием со средней величиной прилива 1.7 м (Смагин, 2017). Соленость в полную воду приливного цикла достигает 23–25‰ (Смагин, 2017; Moseev et al., 2022). Устье р. Кулой, впадающей в Мезенский залив, представлено широким воронкообразным эстуарием. Величина прилива на морской границе эстуария – 3–4 м, соленость в полную воду – 23‰. Рядом с устьем р. Кулой впадает р. Карговка, где величина прилива составляет 4 м, соленость в полную воду – 23‰.

Результаты исследования

В настоящее время *P. australis* активно осваивает различные экотопы берегов в устьях рек и заливах Белого моря: прибрежно-водные и околотоводные солоноватые марши, соленые марши, пляжи, приливные осушки в вершинах эстуариев (Рис. 2). Сообщества тростника формируются под влиянием различных факторов: воздействия приливов и штормовых нагонов на берега, паводков, механического состава грунтов. В тоже время сам *P. australis* влияет на формирование местобитаний. Так, перегнивающий тростниковый опад образует слой гумуса на приливных берегах.

Преимущественно пресноводный вид *P. australis* образует сообщества в озерах и реках, причем практически на всей территории водосбора Белого моря. Как показывают исследования, это один из ведущих ценозообразователей формации воздушно-водной растительности на озерах таежной зоны севера Восточно-Европейской равнины (Вехов, 1994; Мосеев и Дровнина, 2017 и др.). В группе приморских экотопов с участием тростника пресноводными являются лишь приливные осушки в вершинах эстуариев, куда соленые воды проникают только в штормовые нагоны.

В береговой зоне Белого моря *P. australis* образует обширные моно- и олигодоминантные сообщества, которые объединяются в ассоциации и субассоциации разных экотопов приморской галофитной растительности.

Табл. 1. Гидрологические особенности исследованных устьев рек и заливов Белого моря. В большинстве устьев измерения проведены в летнюю межень, в губе Мокрая, устьях рек Шидровка и Котова – в начале осеннего паводка. Для устьев рек показатели солёности измерены на морской границе.

Водный объект	Основные формы мезорельефа	Геоморфологический тип водоема или устья	Средняя величина прилива, м	Солёность, ‰
Устья рек				
Кереть	Марши, пологие склоны коренных берегов, приливные осушки	Эстуарий	1.6	23.0–25.0
Тапшенгга	Марши, приливные осушки	Эстуарий	2.5	21.0
Тамица	Марши, песчаные пляжи, приливные осушки	Эстуарий	2.5	21.0
Онега	Марши, приливные осушки	Эстуарий		
Кянда	Марши, песчаные пляжи	Эстуарий	2.5	25.0
Шидровка	Марши, песчаные пляжи, косы	Эстуарий	2.5	2.4–4.8
Котова	Марши, песчаные пляжи, косы	Простое устье	2.5	7.12–7.17
Вейга	Марши	Эстуарий	3.0	19.51–22.61
Уна	Марши	Эстуарий	1.0	9.91–13.8
Куя	Песчаные пляжи, марши, склоны коренного берега	Эстуарий	0.8	10.1
Кулой	Марши, пляжи, склоны коренного берега	Эстуарий	3.0	13.3–19.0
Карговка	Марши, песчаные пляжи	Эстуарий	3.0	20.0–22.0
Большая Ница	Марши	Простое устье	0.8	9.1
Кадь	Марши	Дельта	0.8	7.2
Мудьюга	Марши	Дельта	1.0	5.1

Водный объект	Основные формы мезорельефа	Геоморфологический тип водоема или устья	Средняя величина прилива, м	Солёность, ‰
Заливы				
Губа Сухое Море (северная часть)	Марши, песчаные пляжи	Лагуна	1.0	8.0–14.2
Унская губа (открытая часть акватории)	Марши, песчаные пляжи	Лагуна	1.0	13.8–22.3
Кинжургская губа с устьем р. Кинжуга Унской губы	Марши	Залив	1.0	19.34–22.14
Северо-западный берег Унской губы у ручья Холодный	Марши	Лагуна	1.0	19.5–20.1
Устье Унской губы у мыса Сосновый	Марши	Лагуна	1.0	22.0–23.0
Залив у мыса Чесменский	Марши	Залив	2.0	16.8–23.0
Губа Мокрая и заливы у мыса Летний Орлов	Марши, песчаные пляжи	Залив	2.0	3.0–7.6
Губа Пушлахта	Марши, пляжи	Залив	2.0	21.0

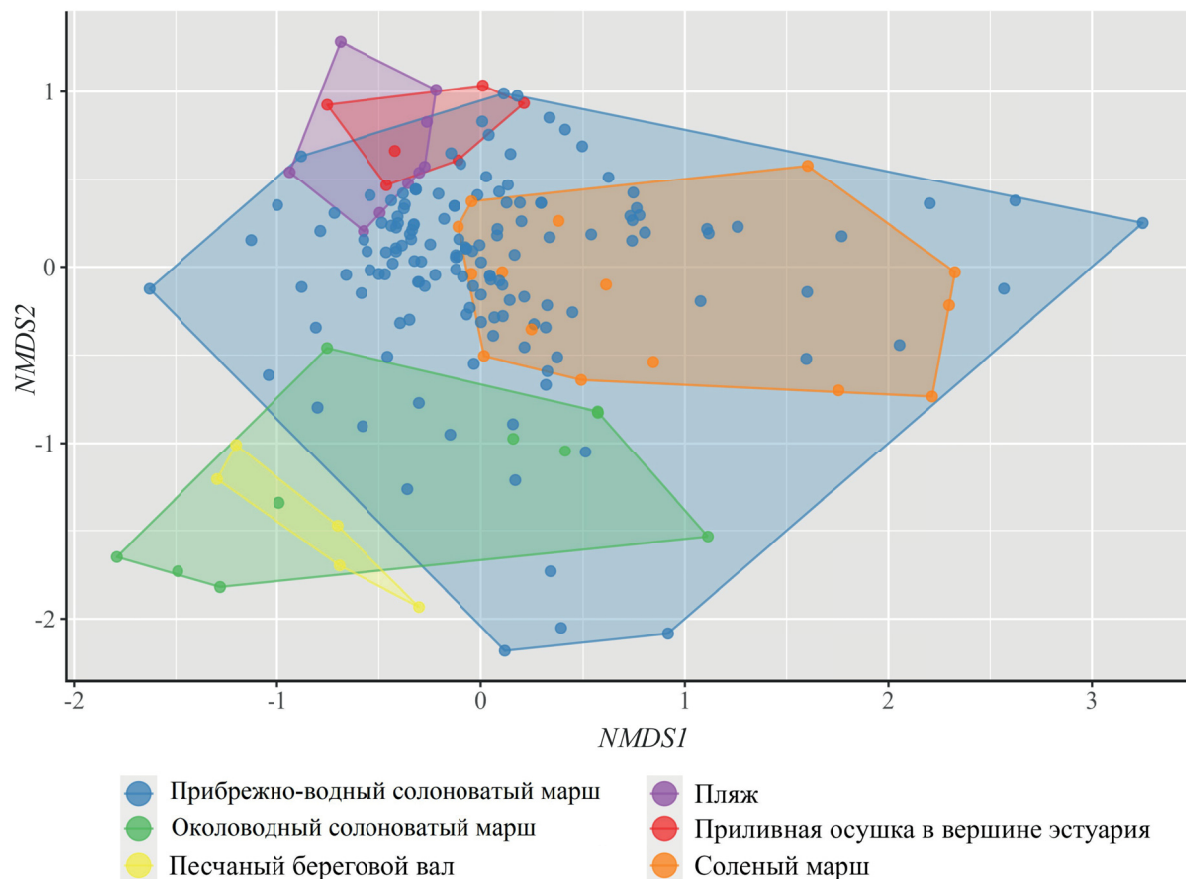


Рис. 2. Графическая интерпретация распределения фитоценозов с *Phragmites australis* в экотопах береговой зоны Белого моря.

Приливные осушки вершин эстуариев

Сообщества приливных осушек в вершинах эстуариев с доминированием и участием *P. australis* объединены в ассоциации **Phragmitetum australis petasitosum radiati**, **Phragmitetum australis scirposum lacustris**, **Caricetum aquatilis**, **Caricetum acutae**. На образование этих сообществ основное влияние оказывают приливы, илистые донные отложения, а также воздействие паводковых вод, приносящих взвешенные наносы и биогенные соединения. В графическом изображении ординации они формируют скопление, близкое к экотопам прибрежно-водных солоноватых маршей за счет сходства в структуре их фитоценозов (Рис. 2).

В ассоциации **Phragmitetum australis petasitosum radiati** *P. australis* с проективным покрытием (п. п.) 15–40% образует верхний ярус высотой до 1.5 м, нижний ярус с п. п. 10–60% образован *Petasites radiatus* (J.F. Gmel.) J. Toman. Такие сообщества в экотопе приливных осушек вершин эстуариев занимают участки рядом с коренными берегами на песчаных грунтах плесов устья р. Куя. В малую воду приливно-отливного цикла соленость на участках с тростником достигала 1‰.

В ассоциации **Phragmitetum australis scirposum lacustris** сообщества образованы *P. australis* (п. п. 50%) и *Schoenoplectus lacustris* L. (Palla) (п. п. 15–20%). Обилен *Sparganium erectum* L. (п. п. 15%). Эти фитоценозы занимают илисто-песчаные отмели, располагающиеся в верхней части эстуария р. Куя. Минерализация в малую воду не превышала 250 мг/л.

В образовании фитоценозов ассоциации **Caricetum aquatilis** *P. australis* участвует с небольшим проективным покрытием – 1–10%. Доминант *Carex aquatilis* Wahlenb. произрастает с п. п. 70–80%. Эти фитоценозы занимают илистые осушки в вершинах эстуариев рек Кянда Онежского залива и Большая Ница Двинского залива. Минерализация в малую воду составила 250–300 мг/л.

Прибрежно-водные солоноватые марши

Ординация фитоценозов с доминированием *P. australis* показывает, что его наиболее характерным экотопом на берегах Белого моря являются прибрежно-водные солоноватые марши (Мосеев, 2024), где в основном наблюдается небольшая соленость воды: от 1 до 20‰ (Рис. 2). При такой солености эти ценозы могут занимать обширные территории побережий с маршами низкого и среднего уровня (Мискевич и др., 2018а; Мосеев и Сергиенко, 2017). Основным фактором их формирования является воздействие солоноватых вод приливов и штормовых нагонов, а в устьях рек и лагунах, кроме того, воздействие весенних паводков.

Для такого экотопа также характерны заболоченность, мощный слой торфа в зарослях тростника на маршах, заливаемых в сизигийные приливы, и накопление ила на маршах, заливаемых приливом дважды в сутки, значительная суточная и сезонная изменчивость солености (по сравнению со стабильными значениями на соленых маршах), большие суточные колебания приливов.

В составе формации **Phragmiteta australis** можно выделить разнообразные ассоциации, существенно отличающиеся по видовому составу и экологическим особенностям произрастания вида-эдификатора *P. australis*. Самой обширной и разнообразной на побережье Белого моря является ассоциация **Phragmitetum australis maritimae**. Она выделена на основе значительного видового богатства, а иногда также обилия видов галофитов в составе сообществ с доминированием *P. australis* на засоленных почвах прибрежно-водных солоноватых маршей. Во всех сообществах устьев рек тростник образует ярус высотой 2.0–2.5 м. Всего для выделения субассоциации выполнено 125 описаний в фитоценозах с ОПП 20–100%. По различиям в видовом составе эту ассоциацию мы разделяем на несколько субассоциаций.

Субассоциация **Phragmitetum australis maritimae** subass. **purum** объединяет чистые или почти чистые тростниковые сообщества солоноватых маршей с небольшой примесью гигрофильных видов (п. п. всех видов 1%) – *Archangelica officinalis* Hoffm., *Cenolophium fischeri* (Spreng.) W.D.J. Koch, *Ranunculus repens* L., *Triglochin maritima* L. Проективное покрытие *P. australis* – 20–90%. Всего в субассоциации выполнено 23 описания в сообществах с ОПП 50–90%. Эти сообщества занимают осушки маршей низкого уровня и являются первыми в экологическом ряду зарастания от литоральной зоны к супралиторали. В грунте содержится большое количество тростникового опада, но торфянистый горизонт не выражен, что, видимо, связано с влиянием приливов и паводков. В устьях рек Кянды и Тапшеньги сообщества образуют фон растительного покрова, распространяясь вдоль уреза воды от вершин устьев до их морской границы.

В сообществах субассоциации **Phragmitetum australis maritimae** subass. **subpurum** *P. australis* доминирует, формируя п. п. от 30 до 90%. Часты факультативные галофиты: *Alopecurus arundinaceus* Poir. (п. п. 1–10%), *Agrostis straminea* Hartm. (п. п. 1–10%). В образовании некоторых сообществ с небольшим проективным покрытием (п. п. 1–10%) участвуют галофиты: *Blysmus rufus* (Huds.) Link (п. п. 5–15%), *Carex mackenziei* V.I. Krecz. (п. п. 13%), *Cenolophium fischeri* (п. п. < 1–3%), *Juncus gerardii* Loisel. (п. п. < 1–10%), *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult. (п. п. 5–10%), *Plantago maritima* L. (п. п. 5%), *Potentilla egedei* (L.) Raeusch. (п. п. 1–10%), *Stellaria humifusa* Rottb. (п. п. < 1%), *Triglochin maritima* (п. п. < 1–5%), *Tripolium vulgare* (Jacq.) Dobrocz. (п. п. 10%). Наряду с галофитами в составе ассоциации обычны гликофиты, которые становятся обильнее в верхней части береговой зоны рядом с лесом: *Archangelica officinalis* (п. п. 1–10%), *Artemisia vulgaris* L. (п. п. 5–10%), *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. & Schreb. (п. п. < 1–10%), *Calamagrostis langsdoeffii* (Link) Trin. (п. п. < 5%), *Callitriche hermafroditica* L. (п. п. 1–5%), *Eriophorum angustifolium* Honck. (п. п. 5%), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (п. п. < 1%), *Heracleum sibiricum* L. (п. п. 10%), *Parnassia palustris* L. (п. п. 5%), *Ranunculus acris* L. (п. п. < 1–3%), *Rorippa amphibia* (L.) Besser (п. п. < 5–10%), *Vicia cracca* L. (п. п. 1–5%). Всего в субассоциации выполнено 31 описание в сообществах с ОПП 15–95%. Такие сообщества могут занимать участки прибрежно-водных солоноватых маршей от уровня влияния сизигийных приливов к уровню влияния нагонов рядом с коренным берегом. Под тростниковым опадом формируется торфяной горизонт мощностью почти до 1.0 м.

Субассоциация **Phragmitetum australis maritimae** subass. **ligusticosum scoticum** образована сообществами, в нижнем ярусе которых под покровом тростника доминирует *Ligusticum scoticum* L. (п. п. 15–20%), обычный для песчаных субстратов экотонных зон, располагающихся между маршами и лесом, и береговых валов пляжей. Верхний ярус сложен побегами тростника высотой до 1.5 м, произрастающих с п. п. 50–60%. Постоянным видом субассоциации является *Cenolophium fischeri* (п. п. 5–10%). Всего в субассоциации выполнено 3 описания в сообществах с ОПП 90%. Такие сообщества редки на побережье Белого моря и описаны нами только на маршах верх-

него уровня Кинжугской губы в юго-восточной части Унской губы. Они образуются на супесчаных грунтах рядом с лесом.

Субассоциация **Phragmitetum australis maritimae** subass. **alopecurosum arundinacei** образована сообществами высокотравных злаков *P. australis* (п. п. 50–90%) и *Alopecurus arundinaceus* (п. п. 5–30%). С п. п. 10% и менее в состав сообществ входят *Agrostis straminea*, *Juncus gerardii*, *Potentilla egedei*, *Sonchus humilis* N.I. Orlova, *Triglochin maritima*. Всего в субассоциации выполнено 5 описаний в сообществах с ОПП 90–100%. Эти сообщества занимают участки приливно-отливной зоны с торфянистым грунтом на маршах от низкого до среднего уровня, где формируются в условиях солоноватых вод от 10 до 15‰.

Субассоциация **Phragmitetum australis maritimae** subass. **bolboschoenosum maritimi** объединяет сообщества с доминированием *P. australis* (п. п. 5–50%), образующего верхний ярус высотой до 1.5 м, и *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (п. п. 10–40%), преобладающего в нижнем ярусе высотой до 1.0 м. С небольшим проективным покрытием 1–5% в образовании сообществ участвуют галофиты: *Agrostis straminea*, *Juncus gerardii*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritima*, *Triglochin palustris* L., *Tripolium vulgare* Nees. Эти фитоценозы, по-видимому, являются переходными между сообществами с доминированием *B. maritimus* и более крупного солеустойчивого вида *P. australis*. Сообщества описаны в устье р. Кянда, где на том же уровне зарастания маршей обычны монодоминантные сообщества ассоциации **Bolboschoenetum maritimi** без участия тростника. Всего в субассоциации выполнено 19 описаний в сообществах с ОПП 40–95%. Они занимают илистые осушки маршей низкого уровня, на средней литорали формируясь в условиях солоноватых вод от 15.0 до 23.0‰. Отличаются от предыдущих сообществ значительно меньшим количеством тростникового опада в грунте.

В устьях рек также встречаются почти чистые ценозы *Bolboschoenus maritimus*, которые обычно представлены хорошо выраженным поясом шириной 3–10 м (Бабина, 2002; Мосеев, 2016а; Мосеев и др., 2023b). Внедрение и развитие тростника в них приводит к нарушению поясности галофитной растительности эстуариев рек.

При освоении берегов тростником наблюдается смена сообществ из ассоциаций **Juncetum gerardii** и **Juncetum gerardii glaucosum maritimi** на сообщества, переходные к прибрежно-водным солоноватым маршам, объединенные в субассоциацию **Phragmitetum australis maritimae** subass. **juncosum gerardii**. Их нижний ярус образован гигрофильным видом *Juncus gerardii* (п. п. 20–60%). На участках маршей, ежедневно заливаемых приливом, обильны галофиты: *Agrostis straminea* (п. п. 3–15%), *Alopecurus arundinaceus* (п. п. 10–30%), *Eleocharis uniglumis* (п. п. 10–20%), *Glaux maritima* L. (п. п. 3–10%). На менее засоленных участках маршей в полосе влияния сизигийных приливов обычны мезофиты: *Festuca rubra* L. (п. п. 3–20%), *Calamagrostis neglecta* (п. п. 15%), *Potentilla egedei* (п. п. 1–10%), *Sonchus humilis* (п. п. 1%). Всего в субассоциации выполнено 26 описаний в сообществах с ОПП 80–100%. Эти фитоценозы занимают участки солоноватых маршей среднего уровня с илесто-песчаными и торфянистыми грунтами.

В составе этой ассоциации по обилию облигатного галофита *Glaux maritima* (п. п. 10–50 %) мы выделяем самостоятельный вариант **Phragmitetum australis maritimae** subass. **juncosum gerardii** var. **glaucosum maritimae**. Эти сообщества занимают участки маршей низкого уровня с глинистыми грунтами, а иногда с торфяным горизонтом мощностью 5–10 см. В составе варианта выполнено 7 описаний в сообществах с ОПП 70–90%.

Сообщества с доминированием *P. australis* в верхнем ярусе и *Eleocharis uniglumis* в нижнем ярусе объединяются в субассоциацию **Phragmitetum australis maritimae** subass. **eleocharitosum uniglumis**. Большинство сообществ ассоциации образованы только двумя видами: *P. australis* в верхнем ярусе и *Eleocharis uniglumis* – в нижнем. В образовании некоторых сообществ с небольшим проективным покрытием участвуют *Blysmus rufus* (п. п. 5%), *Glaux maritima* (п. п. 10%), *Potentilla egedei* (п. п. < 1%). Всего в субассоциации выполнено 6 описаний в сообществах с ОПП 70–90%. Фитоценозы ассоциации описаны на берегах Унской губы и эстуариях рек Керети и Вейги, где формируются в тех же экологических условиях, что и предыдущая ассоциация. Подобно сообществам **Phragmitetum australis maritimae** subass. **bolboschoenosum maritimi**, такие сообщества являются результатом сукцессии монодоминантных сообществ с доминированием *Eleocharis uniglumis* на сообщества с доминированием *P. australis* образующего верхний ярус и указывают на смену соленых маршей на прибрежно-водные солоноватые.

Околоводные солоноватые марши

Тростник также осваивает местообитания солоноватых маршей высокого уровня, где участвует в образовании сообществ двух ассоциаций: **Festucetum rubrae** и **Elytrigietum repentis**. Проникновение тростника в эти сообщества может указывать на усиление влияния паводков и нагонов в устьях рек, слабое засоление грунтов, повышение увлажнения почвы. На Рис. 2 сообщества таких местообитаний представлены скоплением рядом с прибрежно-водными маршами.

В сообществах ассоциации **Festucetum rubrae** с побережья Онежского залива *P. australis* произрастает с п. п. 10%, образуя разреженный верхний ярус при доминировании *Festuca rubra* в нижнем ярусе с покрытием 50–60%. Всего в ассоциации выполнено 2 описания в сообществах с ОПП 70–90%.

Смену *Festuca rubra* на *P. australis* отражает тип сообщества **Phragmites australis + Festuca rubra**, отмеченное нами на торфянистых грунтах и занимающее участок марша высокого уровня побережья Унской губы. В сообществе доминантом нижнего яруса высотой 20–25 см является гликофит *Festuca rubra* (п. п. 50–60%), в верхнем ярусе высотой 1.7–2.0 м доминирует *P. australis* (п. п. 10%). В сообществах ассоциации **Elytrigietum repentis** из устья р. Кянда *P. australis* произрастает с п. п. 1–15% при доминировании злака *Elytrigia repens*, растущего в сообществах с проективным покрытием 30–80%. В этих сообществах также обильны *Sonchus humilis* и *Alopecurus arundinaceus*. Всего в ассоциации выполнено 4 описания в сообществах с ОПП 80–90%.

Сообщества ассоциации **Juncetum gerardii glaucosum maritimi** описаны нами в устье р. Кянды и Унской губе, где *P. australis* произрастает с небольшим проективным покрытием – 1–5%, в отличие от доминирующих видов *Juncus gerardii* (п. п. 50–70%) и *Glaux maritima* (п. п. 15–20%). Всего в ассоциации выполнено 4 описания в сообществах с ОПП 80–90%.

Кроме довольно характерных экотопов прибрежно-водных солоноватых маршей и приливных осушек в вершинах эстуариев, на берегах Белого моря тростник обыкновенный осваивает нетипичные для него местообитания соленых маршей и пляжей.

Соленые марши

В этом экотопе на берегах Белого моря описаны разнообразные сообщества с участием и доминированием тростника обыкновенного, что также указывает на сукцессии, происходящие в галофитных сообществах. Однако по данным описаний приморской растительности, на 2017–2023 гг. площади освоения тростником этого экотопа невелики. На Рис. 2 такие сообщества представлены крупным кластером в условных границах прибрежно-водных солоноватых маршей. Такие сообщества формируются под влиянием соленых вод приливов на разнообразных по своему механическому составу засоленных грунтах.

В сообществах ассоциации **Eleocharitetum uniglumis** из устья р. Шидровки Онежского залива *P. australis* произрастает с п. п. 10%, что может указывать на начало освоения им сообществ указанной ассоциации. Доминирующий вид формирует нижний ярус с проективным покрытием 60–70%. В образовании сообществ данной ассоциации также участвуют галофиты: *Juncus gerardii* (п. п. 20%), *Glaux maritima* (п. п. 5%), *Plantago maritima* (п. п. < 10%). Всего в ассоциации выполнено 1 описание в сообществе с ОПП 90%.

В сообществах ассоциации **Caricetum subspathaceae** из устья р. Кулой *P. australis* отмечен с проективным покрытием 5% совместно с доминирующей здесь галофильной осокой *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem. (п. п. 70%). Всего в ассоциации выполнено 1 описание в сообществе с ОПП 70%.

В сообществах ассоциации **Caricetum rectae** из Кинжугской губы *P. australis* произрастает (п. п. 5%) совместно с галофитом *Hippuris tetraphylla* L. f. (п. п. 10%). Последний, возможно, ранее доминировал здесь и в настоящее время замещается галофильной осокой *Carex recta* (п. п. 30%). Всего в ассоциации выполнено 1 описание в сообществе с ОПП 50%.

В сообществах ассоциации **Caricetum glareosae** из устья р. Кулой *P. australis* произрастает с п. п. 20% совместно с доминирующей галофильной осокой *Carex glareosa* Wahlenb. (п. п. 70%). Всего в ассоциации выполнено 1 описание в сообществе с ОПП 100%.

В составе формации **Phragmiteta australis** можно выделить некоторые типовые сообщества, образование которых связано с освоением *P. australis* нехарактерного для него экотопа соленых маршей.

Сообщества типа **Phragmites australis + Atriplex nudicaulis** занимают размываемые песчаные береговые валы в устье р. Вейги Онежского залива. Они сформированы из доминирующего в нижнем ярусе нитрофильного вида *Atriplex nudicaulis* Boguslaw (п. п. 20%), что, скорее всего, связано с высокой концентрацией почвенного азота, образующегося при перегнивании выбросов водорослей. Всего в сообществе с ОПП 80–90% выполнено 2 описания.

Сообщество типа **Phragmites australis + Glaux maritima** образовано содоминированием облигатного галофита *Glaux maritima* (п. п. 30%) в нижнем ярусе высотой до 10–20 см с *P. australis* (п. п. 70%) в верхнем высотой 1.5 м и является результатом смены *Glaux maritima* на тростник. Сообщество занимает участок соленого марша низкого уровня в Унской губе, где подвергается влиянию вод прилива соленостью около 22‰. Всего в сообществе с ОПП 90% выполнено 1 описание.

Сообщество типа **Phragmites australis + Plantago maritima** образовано содоминированием облигатного галофита *Plantago maritima* (п. п. 20%) в нижнем ярусе высотой 20–25 см с *P. australis* (п. п. 70%) в верхнем высотой 1.6 м и является результатом смены *Plantago maritima* (п. п. 20%) на тростник. Фитоценоз занимает участок соленого марша низкого уровня с глинисто-илистыми грунтами в Унской губе, где подвергается влиянию вод прилива соленостью около 22‰. Всего в сообществе с ОПП 90% выполнено 1 описание.

Сообщество типа **Phragmites australis + Carex subspathacea** образовано содоминированием облигатного галофита *Carex subspathacea* (п. п. 20%) в нижнем ярусе высотой 15 см с *P. australis* (п. п. 30%) в верхнем высотой 1.5 м и является результатом смены *Carex subspathacea* на тростник. В сообществе с п. п. 10% отмечены *Atriplex littoralis* L., *Potentilla egedei* и *Triglochin maritima*. Фитоценоз занимает участок соленого марша низкого уровня на илистых грунтах в устье р. Кулой, где подвергается влиянию вод прилива соленостью около 15‰. Всего в сообществе с ОПП 90% выполнено 1 описание.

Песчаные пляжи и береговые валы

Пляжи – еще один не совсем характерный экотоп для сообществ тростника обыкновенного. Формирование этих сообществ можно объяснить усилением влияния морских вод на пляжи. Обычно тростник не произрастает на пляжах морских побережий или встречается единично. Но у восточного берега Унской губы полоса пляжей активно размывается волноприбойным потоком (Сафьянов и Репкина, 2013), что способствует образованию обводненного песчаного горизонта почвы на небольшой глубине пляжа, опресняемых терригенным стоком со склонов коренных берегов. Мощная корневая система *P. australis* проникает к грунтовым водам, благодаря чему тростник развивается, образуя сообщества. Кроме того, его развитие обеспечивается поступлением биогенных элементов с приливами.

На Рис. 2 сообщества пляжей с тростником представлены кластером, пересекающимся с экотопом прибрежно-водных солоноватых маршей.

В указанных местообитаниях в формации **Phragmiteta australis** можно выделить новую ассоциацию **Phragmitetum australis honckeniosum peploidis**, сообщества которой, в отличие от экотопов маршей, занимают узкую полосу песчаных пляжей в устье Унской губы, что также является результатом освоения тростником экотопов побережья Белого моря. Происходит смена сообществ псаммофитона (в составе которых обычны *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Honckenia peploides* (L.) Ehrh., *Lathyrus japonicus* Willd. на сообщества с доминированием *P. australis*. В таких фитоценозах нижний ярус формируют стелющиеся побеги галофита *Honckenia peploides* (п. п. < 1–20%). На некоторых участках пляжей обилен *Sonchus humilis*. Верхний ярус образован *P. australis* (п. п. 15–80%). В этом же ярусе встречаются *Festuca rubra* (п. п. 10%) и *Sonchus humilis* (п. п. 1–10%). Всего в ассоциации выполнено 8 описаний в сообществах с ОПП 25–80%.

В фитоценозах одной из ассоциаций **Honckenyetum peploidis** на пляжах Унской губы *P. australis*, наряду с псаммофильным злаком *Leymus arenarius*, произрастает с п. п. 5%. Стелющиеся побеги ценозообразующего вида *Honckenia peploides* образуют нижний ярус с п. п. 30%. Сообщество выделено на основе 1 описания с ОПП 40%.

На пляжах, как и на соленых маршах, можно выделить несколько типов сообществ, которым в виду недостаточности описаний пока нет возможности присвоить ранг ассоциации. Как и сообщества **Phragmitetum australis honckeniosum peploidis**, они представляют собой сукцессионные серии при смене на *P. australis*.

Сообщества типа **Phragmites australis + Leymus arenarius** выделены на песчаных пляжах южного берега Унской губы. Здесь в одном ярусе высотой 1.2 м сочетаются 2 крупных злака *P. australis* (п. п. 20–70%) и *Leymus arenarius* (п. п. 10–40%). Мы полагаем, что в дальнейшем тростник вытеснит колосняк песчаный, что наблюдается и на других участках побережья губы с активным освоением пляжей тростником и изменениях фитоценозов вдоль береговой полосы. Сообщество выделено на основе 2 описаний с ОПП 60–80%.

Сообщество типа **Phragmites australis + Sonchus humilis** сформировалось на участке пляжа Унской губы с выбросами водорослей, при деструкции которых образуются биогены. Его нижний ярус образован нитрофилом *Sonchus humilis* (п. п. 20%) с небольшим участием *Atriplex littoralis* (п. п. 1%) и *Honckenya peploides* (п. п. 1%). Верхний ярус образован *P. australis* (п. п. 80%). Сообщество выделено по 1 описанию с ОПП 80%.

В сообществе типа **Calamagrostis arundinacea + Elytrigia repens + Phragmites australis** на береговых валах у мыса Чесменский тростник произрастает с п. п. 10%, в отличие от основного доминанта *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (п. п. 60%). Другой злак *Elytrigia repens* произрастает с п. п. 10%. Сообщество выделено на основе 1 описания с ОПП 70%.

Сообщество типа **Leymotrigia bergrothii + Phragmites australis + Festuca rubra**, отмеченное нами у мыса Чесменский, в верхнем ярусе представлено *Leymotrigia bergrothii* (H. Lindb.) Tzvelev (п. п. 25%) и *P. australis* (п. п. 10%), нижний подъярус сформирован *Festuca rubra* (п. п. 15%). В нижнем ярусе выбросы водорослей способствуют развитию нитрофильных видов: *Sonchus humilis* (п. п. 1%) и *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. (п. п. 10%). Сообщество выделено на основе 1 описания с ОПП 60%.

В сообществах типа **Alopecurus arundinaceus + Leymotrigia bergrothii** на береговых валах в устье р. Котова и берегах у мыса Чесменский Онежского залива проективное покрытие *P. australis* достигает 5%, в отличие от доминирующих в нем видов *Alopecurus arundinaceus* (п. п. 15–30%) и *Leymotrigia bergrothii* (п. п. 10%). Сообщество выделено на основе 2 описаний с ОПП 70–80%.

Смена сообществ псаммофитона пляжей Белого моря на тростник может быть результатом начальной стадии формирования маршевого берега с преобладанием сообществ тростника.

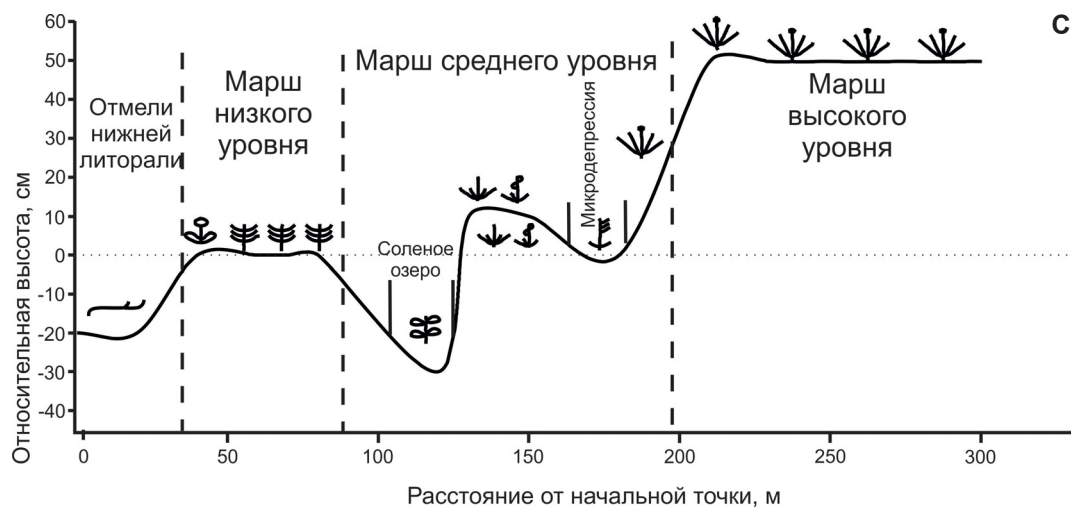
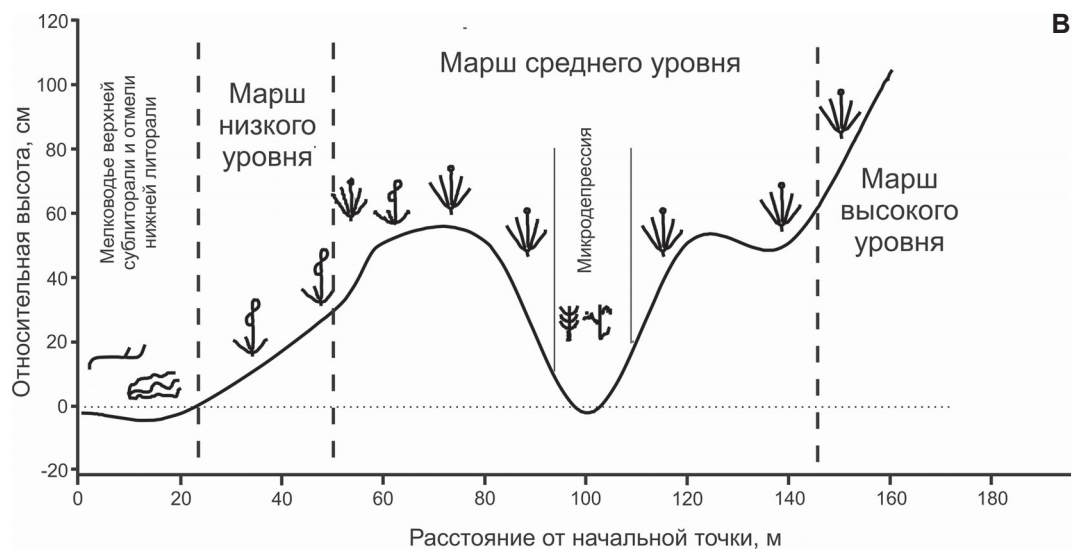
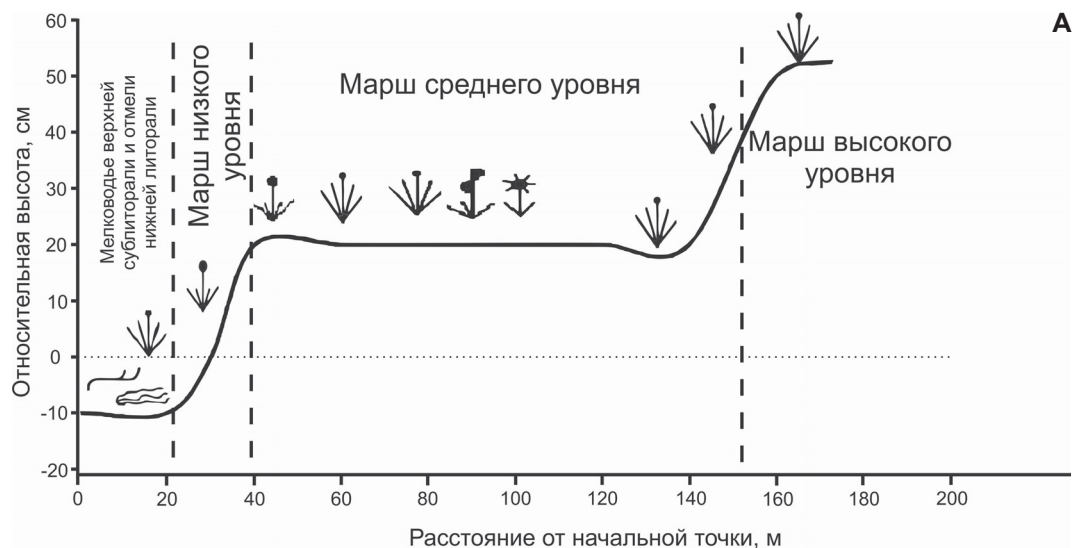
Отмели литоральной зоны

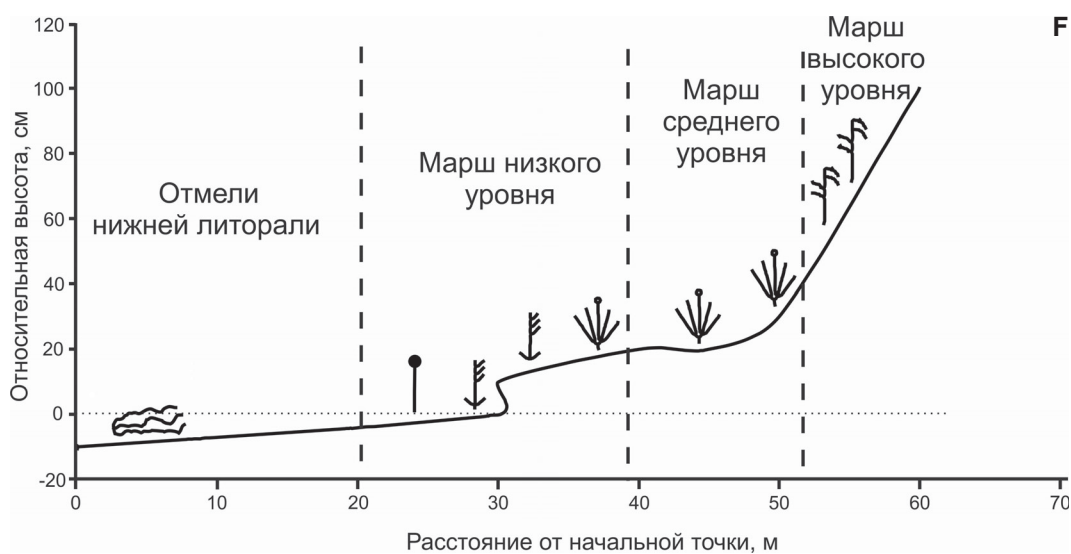
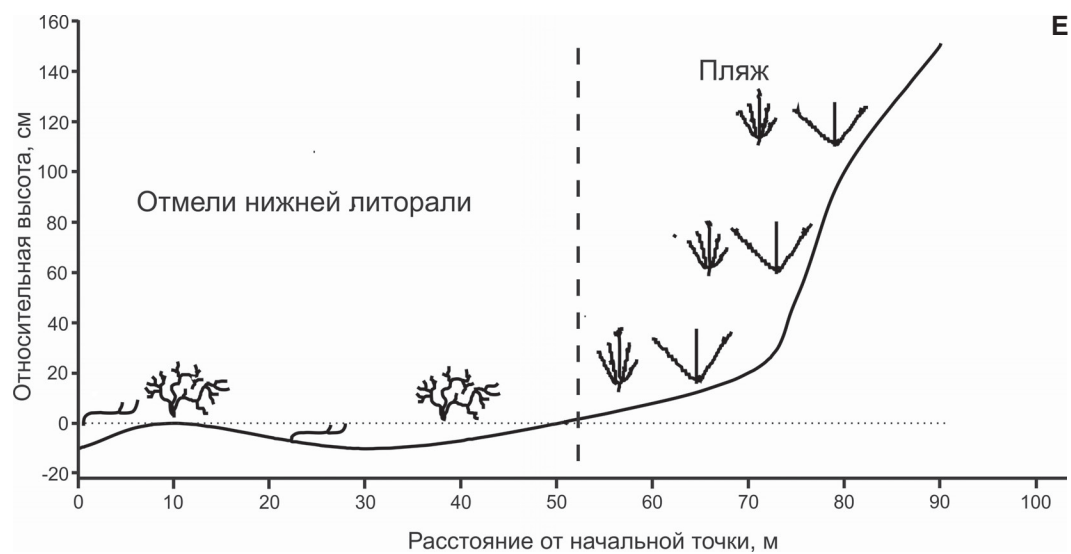
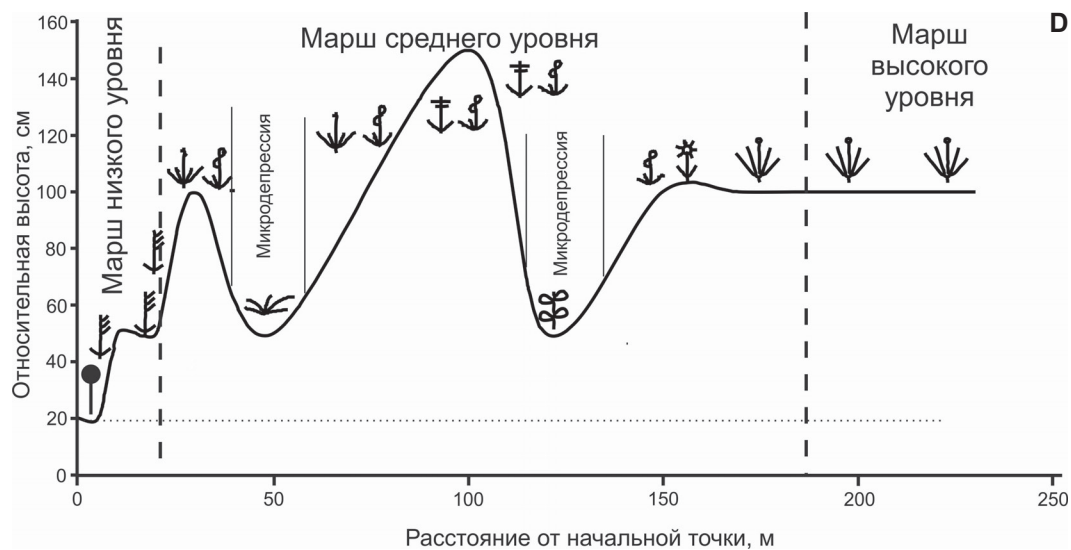
Кроме соленых маршей и пляжей *P. australis* также осваивает нехарактерные для него местообитания ваттовых илистых осушек среднего горизонта литорали. Такой экотоп типичен для морских гидрофитов *Zostera marina* L. и *Ruppia maritima* L.

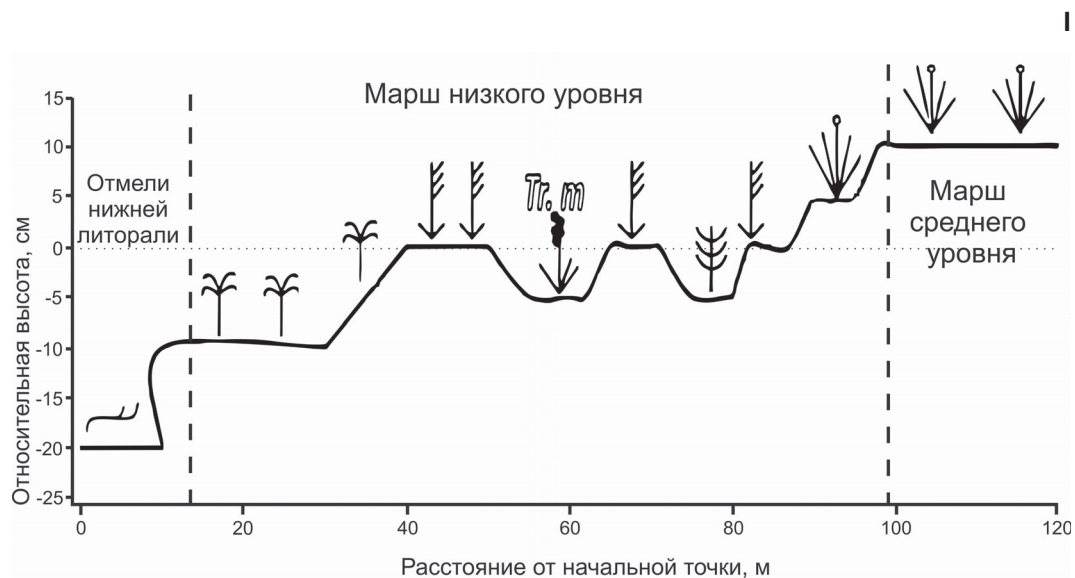
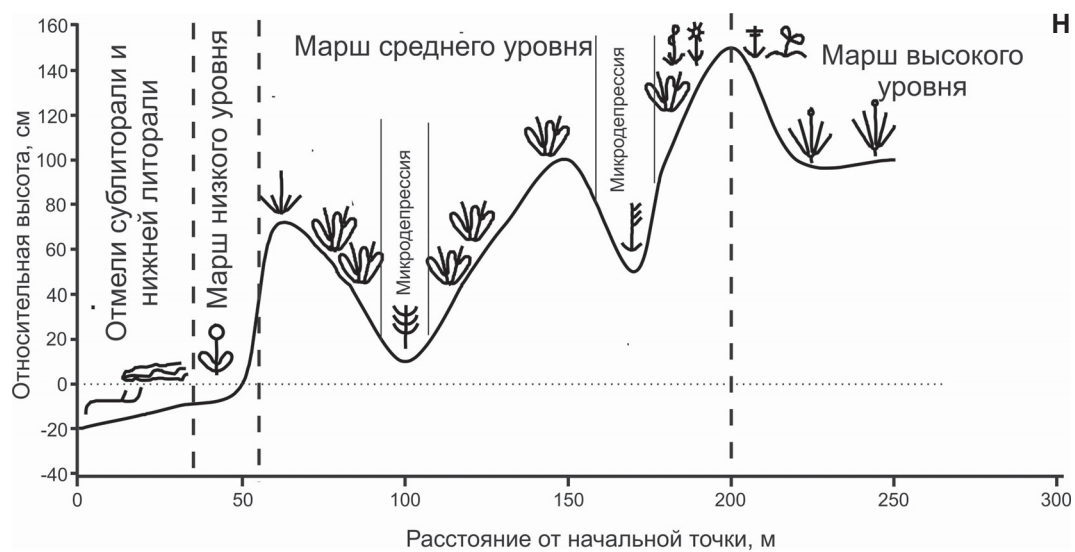
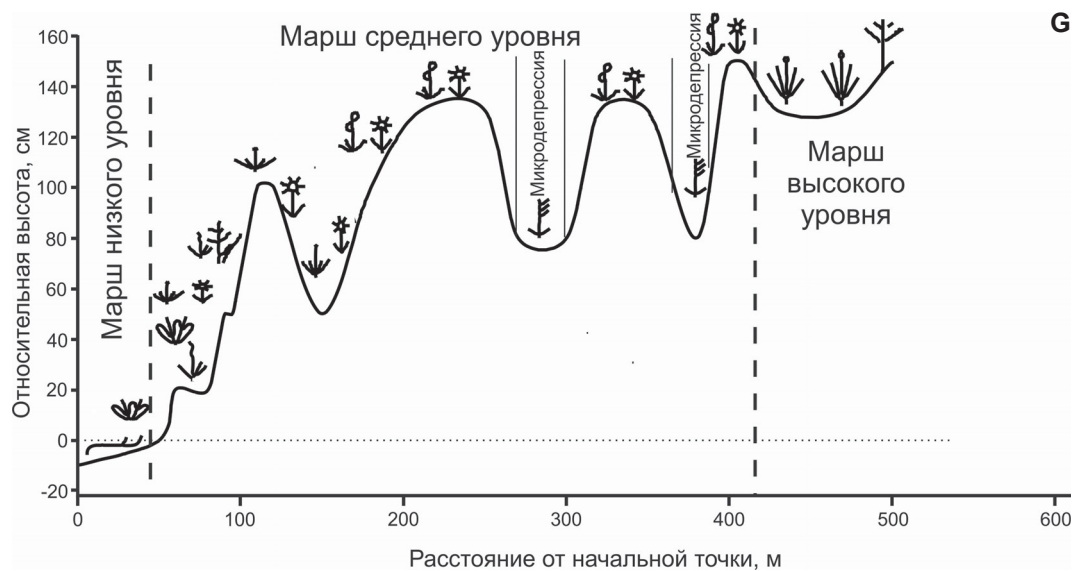
В сообществах типа **Phragmites australis + Zostera marina** на илисто-песчаной литорали Кинжугской губы юго-востока Унской губы, *P. australis* с п. п. 5–15% формирует верхний ярус, доминант *Zostera marina* произрастает с п. п. 20–30%. Сообщество выделено на основе 2 описаний с ОПП 20–50%.

Обильнее *P. australis* (п. п. 10–30%) в сообществах с *Ruppia maritima* (п. п. 10%) из типа **Phragmites australis + Ruppia maritima** выделенных в вершине Унской губы. В этих сообществах с небольшим обилием произрастают морские эвригалинные водоросли *Fucus vesiculosus* (п. п. 10%) и *Ulva prolifera* O.F. Müller (п. п. 10%). Сообщество выделено на основе 2 описаний с ОПП 20–40%.

В пространственной структуре растительного покрова береговой зоны по направлению от моря к суше фитоценозы *P. australis* сменяют прибрежно-водные фитоценозы *Zostera marina*, *Ruppia maritima*, *Bolboschoenus maritimus* и обычно замыкают эколого-динамические ряды приморской растительности (Рис. 3). Таким образом, *P. australis* расселяется и может образовывать сообщества на маршах любого уровня (от низких до высоких). Но, как показывают наши исследования, его сообщества наиболее характерны для маршей среднего уровня. На соленых маршах Кинжугской губы в сообществах с *P. australis* доминируют галофиты: *Plantago maritima*, *Juncus gerardii* и *Glaux maritima* (Рис. 3А). В устьях рек Уны и Вейга, на мысе Чесменский и в губе Мокрая сообщества с доминированием *P. australis* образуют полосы шириной 3–10 м, вдоль леса замыкая эколого-динамические ряды (Рис. 3D, 3G, 3H). В устьях рек Кянды и Шидровки, почти по всей Унской губе включая Кинжугскую губу и губе Сухое Море они образуют фон растительного покрова, преобладая над другими фитоценозами, и тем самым имеют большее значение для формирования их экосистем, демонстрируя текущие изменения в пространственной структуре растительности (Рис. 3А, 3В, 3С, 3F, 3I, 3J). Начинается зарастание тростником в устье Унской губы (Рис. 3Е).







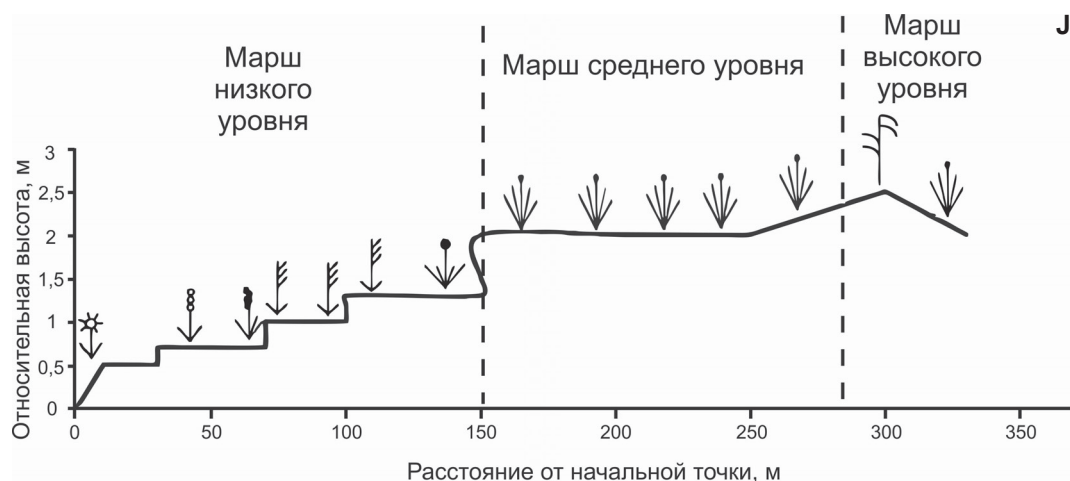


Рис. 3. Экологические ряды приморских фитоценозов в устьях рек и лагунах Белого моря. Экологические ряды: **А** – на солёном марше в Кинжурской губе, **В** – в устье р. Кинжуга, **С** – на северном берегу Унской губы, **Д** – в устье р. Уны, **Е** – в устье Унской губы, **Ф** – в р. Шидровка, **Г** – в устье р. Вейга, **Н** – у мыса Чесменский, **И** – в губе Сухое Море, **Ж** – в устье р. Кянда.

Условные обозначения: – *Phragmites australis*, – *Bolboschoenus maritimus*, – *Schoenoplectus tabernaemontani*, – *Juncus gerardii*, – *Eleocharis uniglumis*, – *Plantago maritima*, – *Carex subspathacea*, – *Carex glareosa*, – *Carex mackenziei*, – *Tripsolium vulgare*, – *Puccinellia phryganodes*, – *Hippuris tetraphylla*, – *Spergularia marina*, – *Salicornia europaea*, – *Glaux maritima*, – *Elytrigia repens*, – *Festuca rubra*, – *Calamagrostis neglecta*, – *Ruppia maritima*, – *Zostera marina*, – *Fucus vesiculosus*, – *Honckenya peploides*, – *Zostera marina* + *Phragmites australis*, – *P. australis* + *Ruppia maritima*, – *P. australis* + *Plantago maritima*, – *P. australis* + *Juncus gerardii* + *Glaux maritima*, – *Salicornia europaea* + *Spergularia marina*, – *Festuca rubra* + *Juncus gerardii*, – *Juncus gerardii* + *Glaux maritima*, – *Plantago maritima* + *Glaux maritima*, – *Triglochin maritima* + *Puccinellia phryganodes*, – *Festuca rubra* + *Carex glareosa*, – *Phragmites australis* + *Honckenya peploides*.

Обсуждение результатов

На побережье Белого моря *P. australis* формирует обширные сообщества в экотопах Онежского залива (весь Онежский берег, включая устья рек Кянда, Тапшеньга, Вейга) и в южной части Двинского залива (устья рек, впадающих в губу Сухое Море) (Рис. 4). Ранее они были описаны почти по всему западному побережью Онежского залива Белого моря в устьях рек Нюхча, Колежма, Шуя, Кемь (Заславская, 2007), где также выделены нами в устье реки Кереть Кандалакшского залива (Moseev et al., 2022). В то же время вид менее расселен на берегах северного Мезенского залива, что ограничивается климатическими условиями (Рис. 4), хотя в южной части Мезенского залива он образует обширные сообщества в устье р. Кулой. На побережье Мезенского залива фитоценозы тростника исследовались еще А.А. Корчагиным (1935) в устьях рек Мгла и Несь; по-видимому, они являются самыми северными на границе ареала вида. Наиболее широкое распространение тростник получил на прибрежно-водных солоноватых маршах в устьях рек, где вид соседствует с *Bolboschoenus maritimus*, *Schoenoplectus tabernaemontani* (C.C. Gmel.) Palla, *Alopecurus arundinaceus* и *Juncus gerardii*. Однако с *Bolboschoenus maritimus* они, вероятно, являются конкурирующими видами, сходными по экологическим предпочтениям. Подобное характерно и для американской *Spartina alterniflora* (Chambers et al., 1998). *Bolboschoenus maritimus*, *Spartina alterniflora* и *P. australis* характеризуются мощной корневой системой и формируют специфические пояса растительности в устьях рек (Мосеев и др., 2023b). Хотя, как показано нами, *P. australis* образует сообщества с *Bolboschoenus maritimus*, что, скорее всего, связано с вселением тростника на марши низкого уровня, которые являются основным местообитанием *Bolboschoenus maritimus*. На солёных маршах он поселяется в сообществах с галофитами *Carex subspathacea*, *Carex glareosa* и *Plantago maritima*.

Обширные площади зарослей тростника в настоящее время сформировались в защищенных от штормов опресненных реками заливах Белого моря по всему побережью Унской губы Двинского залива, в устьях рек Онежского залива: Кянды, Вейги, Тапшеньги, в губе Сухое Море (Рис. 4, Табл. 2). Здесь заросли этого вида не только активно развиваются, но и играют средообразующую роль, образуя фитогенный тип берегов, именуемых тростниковыми.

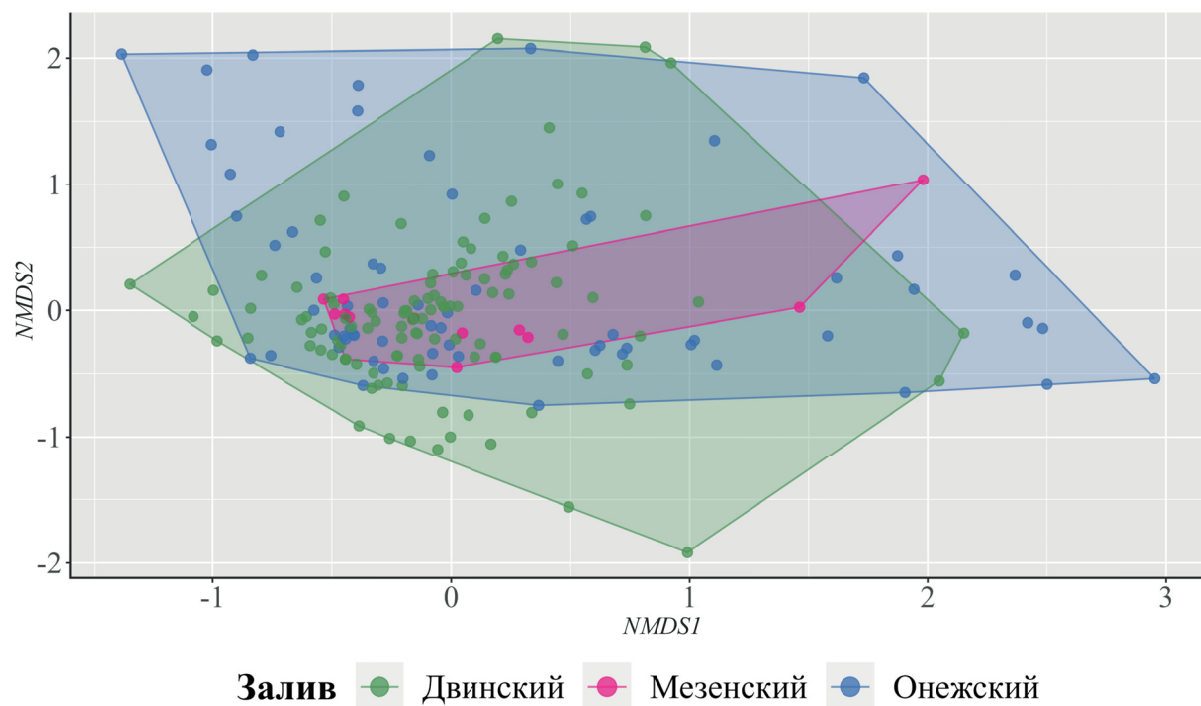


Рис. 4. Графическая интерпретация распределения фитоценозов с *Phragmites australis* в заливах Белого моря.

Так, в губе Сухое Море заросли *P. australis* занимают 1612 га и образуют фон растительности (Табл. 2). Выдвигаясь в залив, они способствуют накоплению наносов и заболачиванию, что наблюдалось нами и в других заливах Белого моря (Мосеев и Сергиенко, 2016). Расселившись по устьям малых рек губы Сухое Море заросли тростника совместно с сообществами других макрофитов стали оказывать влияние, на формирование маргинального фильтра, замедляя процессы смешения речных и морских вод (Мискевич и др., 2021).

Значительные площади занимают его фитоценозы в устьях рек Кянда, Тапшеньга, Вейга, Онега, Уна, Кинжугской губе (на востоке Унской губы), губе Пушлахта. Меньшие площади берегов в настоящее время заняты сообществами тростника в устьях малых полугорных рек Тамица, Котова, Шидровка. Также небольшие площади заняты тростником на соленых маршах у мыса Чесменский и в губе Мокрая. В исследованных устьях рек и лагунах фитоценозы с доминированием *P. australis* занимают марши от низкого до высокого уровней влияния прилива или от верхней литорали (редко средней литорали) до супралиторали. На берегах Мезенского залива у северной границы ареала фитоценозы тростника редуют и уже меньше выделяются на общем фоне ординации фитоценозов тростника в заливах Белого моря (Рис. 4). Крупные сообщества тростника есть в устьях рек западного побережья Белого моря (Бабина, 2002).

Значительным фитоценоотическим разнообразием сообществ *P. australis* отличаются Кинжугская губа, устье реки Кянды, марши у мыса Чесменский (Табл. 2). В то же время в губе Сухое Море, где наблюдаются самые большие площади тростника, его сообщества, представлены лишь двумя ассоциациями (Табл. 2). При этом наибольшие площади зарастания заняты сообществами, объединенными в ассоциацию ***Phragmitetum australis maritimae* subass. subpurum**.

Большие площади занимают тростниковые сообщества на томболо Белого и более южного Балтийского моря, чему способствует широкая экологическая валентность вида (Багдасаров и др., 2023), показанная и в наших исследованиях.

В настоящее время обширные заросли тростника формируются на атлантическом побережье Северной Америки (Burdick and Konisky, 2003; Chambers et al., 1998; Lissner and Schierup, 1997; Smith, 2013). Здесь освоение тростником связывают с антропогенным влиянием (Burdick and Konisky, 2003) и даже с повышением уровня моря (Smith, 2013).

Табл. 2. Представленность синтаксонов с *Phragmites australis* на побережье Белого моря.

Условные обозначения: I – *Phragmitetum australis maritimae*: Ia – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *purum*, Ib – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *subpurum*, Ic – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *bolboschoenosum maritimi*, Id – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *eleocharitosum uniglumis*, Ie – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *juncosum gerardii*, If – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *alopecuroides arundinaceae*, Ig – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *ligusticosum scoticum*, Ih – *Phragmitetum australis maritimae* subass. *juncosum gerardii* var. *glaucosum maritimae*, II – *Festucetum rubrae*, III – *Elytrigietum repentis*, IV – *Caricetum rectae*, V – *Caricetum subspathaceae*, VI – *Caricetum glareosae*, VII – *Eleocharitetum uniglumis*, VIII – *Phragmitetum australis petasitosum radiati*, IX – *Phragmitetum australis scirposum lacustris*, X – *Caricetum aquatilis*, XI – *Juncetum gerardii glaucosum maritimi*, XII – *Phragmitetum australis honckeniosum peploides*, XIII – *Honckenietum peploides*, XIV – *Phragmites australis + Plantago maritima*, XV – *Phragmites australis + Glaux maritima*, XVI – *Phragmites australis + Carex subspathacea*, XVII – *Phragmites australis + Festuca rubra*, XVIII – *Phragmites australis + Leymus arenarius*, XIX – *Phragmites australis + Sonchus humilis*, XX – *Alopecurus arundinaceus + Leymotrigia bergrothii*, XXI – *Calamagrostis arundinaceus + Elytrigia repens + Phragmites australis*, XXII – *Leymotrigia bergrothii + Phragmites australis + Festuca rubra*, XXIII – *Phragmites australis + Zostera marina*, XXIV – *Phragmites australis + Ruppia maritima*, XXV – *Phragmites australis + Atriplex nudicaulis*.

Прочерк – данные по измерению площадей отсутствуют.

Водный объект	Площадь, занятая тростником, га	Номера ассоциаций и субассоциаций
губа Мокрая и заливы у мыса Летний Орлов	1.51	Ib
губа Пушлахта	10.21	Ib
залив у мыса Чесменский	5.6	Ib, II, XX, XXV, XXI, XXII
устье р. Котова	2.5	Ib, II, XX
устье р. Шидровка	2.0	Ia, Ib, VII
устье р. Вейга	11.0	Ia, Ib, Ie
устье р. Кянда	32.7	Ib, Ic, Ih, III, XI
устье р. Тамица	1.0	Ib
устье р. Тапшеньга	0.02	Ib
устье р. Онега	29.06	Ib
устье р. Уна Унской губы	34.49	Ia, Ib, Ic, XXIV
северо-западный берег Унской губы у ручья Холодный	7.77	Ia, Ib, Id, Ie
устье Унской губы у мыса Сосновый	–	XII, XIII
Кинжугская губа с устьем р. Кинжуга Унской губы	262.49	Ia, Ib, Id, Ie, If, Ig, Ih, XVII, IV, XIV, XV, XVI, XVIII, XIX, XI, XXIII, XXIV
устье р. Куя	2.76	Ib, VIII, IX
губа Сухое Море (целиком, включая устья рек Большая Ница, Мудьюга, Кадь)	1612.5	Ib, X
устье р. Кулой	–	Ia, Ib, If
устье р. Карговка	–	Ia, Ib, V, VI
устье р. Кереть	0.0004	Id

По мнению некоторых исследователей, распространение тростника на атлантическом побережье Северной Америки свидетельствует о развитии маршевых берегов (Smith, 2013). Так, например, расширение маршей в эстуариях, омывающих штаты Нью-Джерси и Делавэр, связывают с усилением воздействия морских вод на берег и засолением почв, на которых лесная растительность не развивается (Engelhart et al., 2009; Hussein, 2009). Эти явления на побережье Северной Америки также объясняют потеплением климата (Smith, 2013). При этом сообщения очевидцев о сокращении площадей наземных экотопов и их смене на морские и пограничные между морем и сушей на Атлантическом побережье известны еще с середины XIX-го века (Kitchell, 1857). На Онежском полуострове тростник часто образует узкие полосы сообществ рядом с лесом в устьях рек Вейги, Уны, на маршах у мыса Чесменский. Но в устье р. Уны местами уже сейчас наблюдается активное зарастание всей полосы маршей тростником, что происходит не только по естественным причинам, но и на фоне современного снижения интенсивности сельского хозяйства. Так, приморские луга в устье р. Уны с доминированием вейников, овсяниц, ситника Жерара (ранее используемые как здесь сенокосные угодья) теперь зарастают тростником.

Сообщества с доминированием *P. australis* на берегах Азовского моря соседствуют с поясом клубнекамыша морского *Bolboschoenus maritimus* (Гречушкина и др., 2011); таким образом здесь формируется поясность растительности солоноватых маршей, что характерно и для берегов устья р. Онеги (Мосеев и др., 2023b), Вейги, Кянды, губы Сухое Море, Унской губы. Сходная поясность наблюдается на побережье Балтийского моря (Rebassoo, 1975).

В статье D.M. Burdick и R.A. Konisky (2003) приводится исследование приживаемости тростника на участках маршей с разной соленостью. Согласно классификации ветландов по солености вод, в устьях рек выделяют мезогалинные, полигалинные и мезополигалинные ветланды (Cowardin et al., 1979; Odum et al., 1984). Оказалось, что тростник хорошо приживался на участках с соленостью до 18‰, но при большей солености в полигалинных водах маршей его рост замедлялся (Burdack and Konisky, 2003). Известны исследования, указывающие на развитие тростника в соленой воде 30‰ (Hellings and Gallagher, 1992). В условиях Белого моря показано, что растущий на литорали *P. australis* хорошо переносит соленые воды до 22‰, но угнетается при большей солености, образуя низкорослые побеги (Мосеев и Сергиенко, 2018). Наиболее соленые воды (22‰) воздействуют на сообщества ассоциации ***Phragmitetum australis maritimae***, что и способствует развитию в их составе галофитов.

Таким образом, можно сказать, что тростник достаточно устойчив к соленым водам. Его произрастание на засоленных морских побережьях связывают с развитой корневой системой, достигающей слабосоленых или пресных вод (Бабина, 2002).

Заключение

Тростник обыкновенный *Phragmites australis* широко расселился на побережье Белого моря. Ординация растительности с тростниковыми фитоценозами в разных приморских экотопах указывает на освоение тростником разнообразных местообитаний: прибрежно-водных солоноватых маршей, околородных солоноватых маршей, пляжей, ваттовых отмелей средней литорали, соленых маршей, приливных осушек в вершинах устьев.

Поселяясь на пляжах, тростник образует сообщества с характерными для пляжей морских берегов представителями псаммофильных видов растений *Honckenya peploides* и *Leymus arenarius*. Такое развитие его сообществ, вероятно, говорит об усилении влияния эстуарных вод на берега и развитии маршей. В береговой зоне происходит накопление взвешенных веществ и биогенов, приносимых приливами, что благоприятно для развития тростника. Формирование тростниковых сообществ на пляжах Унской губы может свидетельствовать о деформации берегов и близком расположении уровня грунтовых вод к поверхности почвы.

По-видимому, *P. australis* продолжит и дальше сменять сообщества галофитов в благоприятных условиях произрастания. Такие прогнозы давались еще 20 лет назад для западного побережья Белого моря (Бабина, 2002), однако эти процессы могут усиливаться при современном потеплении климата, ведущем к уменьшению периода ледостава в устьях рек и заливах Белого моря. Для доказательства освоения тростником разных местообитаний на побережье Белого моря и поиска его причин необходимы мониторинговые исследования сообщества тростника на побережье.

Согласно наблюдениям, проведенным в июле 2025 г., в устье р. Онеги действительно наблюдается вселение *P. australis* на участки берегов с сообществами с доминированием *Bolboschoenus maritimus*, где по данным 2022 г. тростник не произрастал. В последующие годы планируется мо-

мониторинг сообществ приморской растительности в устьях рек Онеги и Кянды, а возможно, и на других участках побережья, что будет служить уже научной базой данных для доказательства освоения тростником экотопов побережья Белого моря.

Список литературы

- Бабина, Н.В., 2002. Галофитная растительность западного побережья Белого моря. *Растительность России* 3, 3–21. <https://doi.org/10.31111/vegus/2002.03.3>
- Бабина, Н.В., 2003. Приморская флора западного побережья Белого моря. *Ботанический журнал* 88 (2), 60–74.
- Багдасаров, И.Е., Цейц, М.А., Крюкова, Ю.А., Таскина, К.Б., Конюшкова, К.Б., 2023. Сравнительная характеристика почвенного и растительного покрова томболо побережий Белого и Балтийского морей. *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение* 1, 3–15. <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-1-3-15>
- Беликов, С.Е., Горин, С.Л., Иванов, А.Н., Краснов, Ю.В., Кулангиев, А.О. и др., 2011. Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики. Всемирный фонд природы, Москва, Россия, 64 с.
- Вехов, Н.В., 1994. Макрофиты озер северной части национального парка «Кенозерский» и прилегающих территорий. *География и природные ресурсы* 4, 95–103.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия, 1991. Гидрометеоиздат, Москва, СССР, 240 с.
- Голуб, В.Б., Бондарева, В.В., Сорокин, А.Н., Николайчук, Л.Ф., 2015. Сообщества с доминированием тростника (*Phragmites australis* agg.) в долине Нижней Волги. *Растительность России* 26, 26–37.
- Гречушкина, Н.А., Сорокин, А.Н., Голуб, В.Б., 2011. Растительные сообщества с доминированием *Phragmites australis* и *Bolboschoenus glaucus* на территории российского побережья Азовского моря. *Самарская лука. Проблемы региональной и глобальной экологии* 20 (2), 105–115.
- Грищенко, И.В., 2024. Климат Архангельска. КИРА, Архангельск, Россия, 110 с.
- Заславская, Н.В., 2007. Флора и растительность засоленных приморских экотопов западного побережья Белого моря. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Петрозаводск, Россия, 24 с.
- Каплин, П.А., Леонтьев, О.К., Лукьянова, С.А., Никифоров, Л.Г., 1991. Берега. Мысль, Москва, СССР, 479 с.
- Корчагин, А.А., 1935. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота). *Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum USSR* 3 (2), 223–333.
- Леонтьев, О.К., 1961. Основы геоморфологии морских берегов. Издательство Московского университета, Москва, СССР, 407 с.
- Лещев, А.В., Коробов, В.Б., Федоров, Ю.А., Овсепян, А.Э., Савицкий, В.А., Хоменко, Г.Д., Доценко, И.В., 2015. Первые комплексные исследования реки Кянда и ее маргинального фильтра, Онежский залив Белого моря (22 июля – 3 августа 2014 г.). *Океанология* 55 (5), 850. <https://doi.org/10.7868/S0030157415050111>
- Лещев, А.В., Мискевич, И.В., Коробов, В.Б., Лохов, А.С., Чульцова, А.Л. и др., 2017. Пространственные особенности приливной изменчивости гидролого-гидрохимических

- характеристик устьевой области реки Северная Двина в зимнюю межень. *Океанология* **57** (2), 303–310. <https://doi.org/10.7868/S0030157416060083>
- Мискевич, И.В., 2004. Гидрохимия приливных устьев рек: методы расчетов и прогнозирования. *Диссертация на соискание ученой степени доктора географических наук*. Архангельск, Россия, 290 с.
- Мискевич, И.В., Мискевич, И.В., 2017. Гидролого-гидрохимическая характеристика пролива Железные Ворота около острова Мудьюгский в Двинском заливе Белого моря. Соломбальская типография, Архангельск, Россия, 56 с.
- Мискевич, И.В., Алабян, А.М., Коробов, В.Б., Демиденко, Н.А., Попрядухин, А.А., 2018а. Исследования короткопериодной изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик устья реки Кянда в Онежском заливе Белого моря (28 июля – 15 августа 2016 г.). *Океанология* **58** (3), 369–373. <https://doi.org/10.7868/S0030157418030036>
- Мискевич, И.В., Мосеев, Д.С., Брызгалов, В.В., 2018b. Комплексные экспедиционные исследования северной части губы Сухое Море в Двинском заливе Белого моря. СОЛТИ, Архангельск, Россия, 74 с.
- Мискевич, И.В., Коробов, В.Б., Мосеев, Д.С., 2021. Специфика формирования маргинальных фильтров в приливных устьях малых рек арктических морей. *Океанология* **61** (1), 141–146. <https://doi.org/10.31857/S0030157421010135>
- Морская геоморфология, 1980. Терминологический справочник. Береговая зона: процессы, понятия, определения. Мысль, Москва, СССР, 280 с.
- Мосеев, Д.С., 2014. Тростниковые берега устьевого взморья Северной Двины. *Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Прошлое, современное состояние и прогноз развития географических систем»*. Киров, Россия, 263–268.
- Мосеев, Д.С., 2016а. Пространственная структура растительных сообществ побережья юго-востока Онежского залива на примере эстуария реки Кянда. *Труды Архангельского центра Русского географического общества* **4**, 302–309.
- Мосеев, Д.С., 2016b. Эколого-географический анализ видов галофитного флороценотического комплекса (ГФЦКП) побережий Белого и юго-востока Баренцева морей. *Труды Архангельского центра Русского географического общества* **4**, 310–319.
- Мосеев, Д.С., 2024. *Phragmites australis* в биотопах побережья белого моря. *Тезисы докладов 13-го съезда Гидробиологического общества при Российской академии наук, посвященного 300-летию Российской академии наук, Десятилетия науки и технологий в России и 5-летию Архангельского отделения ГБО при РАН*, Архангельск, 16–20.09.2024. Архангельск, Россия, 184–185.
- Мосеев, Д.С., Дровнина, С.И., 2017. К водной флоре сосудистых растений озер национального парка "Кенозерский" (Архангельская область). *Ботанический журнал* **102** (12), 1633–1649. <https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- Мосеев, Д.С., Сергиенко Л.А., 2016. Растительный покров солончатых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета* **2** (155), 25–37.
- Мосеев, Д.С., Сергиенко, Л.А., 2017. Растительный покров маршей устьевой области реки Тапшеньги Онежского залива Белого моря. *Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН* **4** (202), 22–31.

- Мосеев, Д.С., Брагин, А.В., Буторов, С.А., 2022. Экспедиция на северо-восточное побережье Онежского залива Белого моря в национальный парк «Онежское Поморье» (пройденный путь, геоботанические исследования, природоохранное значение). *Труды Архангельского центра Русского географического общества* **10**, 148–153.
- Мосеев, Д.С., Брагин, А.В., Махнович, Н.М., 2023а. Экспедиция на юго-восточное побережье Унской губы Белого моря (ботанические и гидробиологические исследования). *Труды Архангельского центра Русского географического общества* **11**, 135–141.
- Мосеев, Д.С., Лещев, А.В., Мискевич, И.В., Сергиенко, Л.А., Березина, М.О., 2023b. Фитоценозы соленоватых маршей устья реки Онеги. *Океанологические исследования* **51** (3), 29–144. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51\(3\).6](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(3).6)
- Научно-прикладной справочник по климату СССР, 1989. Архангельская и Вологодская области, Коми АССР. Кн. 1. Многолетние данные. Серия 3. Части 1–6. Вып. 1. Гидрометеиздат, Ленинград. СССР, 484 с.
- Нешатаев, В.Ю., 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. *Растительность России* **1**, 62–70. <https://doi.org/10.31111/vegus/2001.01.62>
- Ребассоо, Х.-Э., 1987. Биоценозы островков восточной части Балтийского моря, их состав, классификация и сохранения. Ч. 2. Валгус, Таллин, СССР, 404 с.
- Ребристая, О.В., 1997. Флора приморских экотопов западносибирской Арктики. *Ботанический журнал* **82** (7), 30–40.
- Сафьянов, Г.А., Репкина, Т.Ю., 2013. Динамика берегов Унской Губы (Летний берег Белого моря). *Геоморфология* **1**, 82–90.
- Сергиенко, Л.А., 2013. Состав и динамика растительного покрова побережий Российской Арктики. Издательство ПетрГУ, Петрозаводск, Россия, 127 с.
- Сергиенко, Л.А., 1983. Очерк флоры приморской полосы Белого моря. *Ботанический журнал* **68** (11), 1512–1521.
- Смагин, Р.Е., 2017. Взаимодействие морских и речных вод в приливном эстуарии (на примере устьевой области реки Кереть Белого моря). *Диссертация на соискание ученой степени кандидата географических наук*. Санкт-Петербург, Россия, 121 с.
- Черепанов, С.К., 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Мир и семья, Санкт-Петербург, Россия, 992 с.
- Шафранов, П.А., 1961. О расселении тростника (*Phragmites communis* Trin) в дельте Волги и Прикаспийской Низменности. *Труды Астраханского заповедника* **5**, 74–82.
- Barbour, M.G., 1970. Is any on Angiosperm an obligate halophyte? *American Midland Naturalist* **84** (1), 103–120.
- Bart, D., Hartman, J.M., 2003. The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: New links to human activities. *Estuaries* **26**, 436–443. <https://doi.org/10.1007/BF02823720>
- Burdick, D.M., Konisky, R.A., 2003. Determinants of expansion for *Phragmites australis*, common reed, in natural and impacted coastal marshes. *Estuaries* **26** (2B), 407–416. <https://doi.org/10.1007/BF02823717>

- Chambers, R.M., Mozdzer, T.J., Ambrose, J.C., 1998. Effects of salinity and sulfide on the distribution of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in a tidal saltmarsh. *Aquatic Botany* **62**, 161–169. 42. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00095-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00095-3)
- Cowardin, L.M., V. Carter, F.C. Golet, and E.T. Laroe, 1979. Classification of wetlands and deeowater habitats of the United States. FWS/OBS-79/31, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program, USA, 103 p.
- Dvoreckiy, T.V., Gubanov, V.V., 2023. Seasonal dynamics of vegetation in the wetlands of the Lower Dniester NNP based on remote data from the Landsat-8 satellite. *Hydrobiological Journal* **59** (1), 3–15. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v59.i1.10>
- Engelhart, S.E, Horton, B.P, Douglas, B.C, Peltier, W.R, Tornqvist, T.E., 2009. Spatial variability of late Holocene and 20th century sea-level rise along the Atlantic coast of the United States. *Geology* **37**, 1115. <https://doi.org/10.31223/osf.io/n23u5>
- Golub, V.B., Mirkin, B.M, 1986. Grasslands of the Lower Volga Valley. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* **21** (4), 337–395.
- Hellings, S.E., Gallagher, J.L, 1992. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology* **29**, 41–49. <https://doi.org/10.1023/A:1024289025415>
- Hussein, A., 2009. Modeling of sea-level rise and deforestation in submerging coastal ultisols of Chesapeake Bay. *Soil Science Society of America Journal* **73**, 185–196. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0436>
- Kitchell, W., 1857. Geology of the county of Cape May, state of New Jersey. True American, USA, 228 p.
- Lissner, J, Schierup, H.H., 1997. Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* **55** (4), 247–260. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(96\)01085-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01085-6)
- Moseev, D.S., Leshchev, A.V., Sergienko, L.A., Miskevich, I.V., Makhnovich, N.M, Lokhov, A.S., 2022. Littoral phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea. *Czech Polar Reports* **12** (2), 181–202. <https://doi.org/10.5817/CPR2022-2-14>
- Odum, W.E., Smith, T.J., Hoover, J.K., Mclvor, C.C., 1984. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: A community profile. FWS/OBS-87/17, Department of the Interior U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, USA, 177 p.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical. Интернет-ресурс. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 10.11.2025).
- Rebassoo, H.E., 1975. Sea-shore plant communities of the Estonian islands (tables). Tartu, USSR, 177 p.
- Smith, J.A.M., 2013. The role of *Phragmites australis* in mediating inland salt marsh migration in a Mid-Atlantic estuary. *PLoS ONE* **8** (5), e65091. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065091>
- Tsopa, E., 1939. La végétation des halophytes du nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays. *S.I.G.M.A* **70**, 1–22.
- Wickham, H., 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York, USA, 260 p.

References

- Babina, N.V., 2002. Galofitnaya rastitel'nost' zapadnogo pobereg'ya Belogo morya [Halophytic vegetation of the western coast of the White Sea]. *Rastitel'nost' Rossii [Vegetation of Russia]* **3**, 3–21. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2002.03.3>
- Babina, N.V., 2003. Primorskaya flora zapadnogo pobereg'ya Belogo morya [Primorskaya flora of the western coast of the White Sea]. *Botanicheskii Zhurnal [Botanical Zhurnal]* **88** (2), 60–74. (In Russian).
- Bagdasarov, E.I., Tseits, M.A., Kryukova, Yu.A., Taskina, K.B., Konyushkova, M.V., 2023. Sravnitel'naya kharakteristika pochvennogo i rastitel'nogo pokrova tombolo poberegii Belogo i Baltiiskogo morey [Comparative description of soils and vegetative cover of tombolos on the costs of the White and Baltic Sea]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria 17. Pochvovedenie [Bulletin of Moscow University. Series 17. Soil Science]* **1**, 3–15. (In Russian). <https://10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-1-3-15>
- Barbour, M.G., 1970. Is any on Angiosperm an obligate halophyte? *American Midland Naturalist* **84** (1), 103–120.
- Bart, D., Hartman, J.M., 2003. The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: New links to human activities. *Estuaries* **26**, 436–443. <https://doi.org/10.1007/BF02823720>
- Belikov, S.E., Gorin, S.L., Ivanov, A.N., Krasnov, Yu.V., Kulangiev, A.O. et al., 2011. Atlas biologicheskogo raznoobrazii morei i poberezhii rossiiskoi Arktiki [Atlas of the biological diversity of the seas and coasts of the Russian Arctic]. World Wildlife Fund, Moscow, Russia, 64 p.
- Burdick, D.M., Konisky, R.A., 2003. Determinants of expansion for *Phragmites australis*, common reed, in natural and impacted coastal marshes. *Estuaries* **26** (2B), 407–416. <https://doi.org/10.1007/BF02823717>
- Chambers, R.M., Mozdzer, T.J., Ambrose, J.C., 1998. Effects of salinity and sulfide on the distribution of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in a tidal saltmarsh. *Aquatic Botany* **62**, 161–169. 42. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00095-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00095-3)
- Cherepanov, S.K., 1995. Sosudistye rastenia Rossii i sopredel'nykh territorii [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. Mir i sem'ia, St. Petersburg, Russia, 992 p. (In Russian).
- Cowardin, L.M., V. Carter, F.C. Golet, and E.T. Laroe, 1979. Classification of wetlands and deeowater habitats of the United States. FWS/OBS-79/31, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program, USA, 103 p.
- Dvoreckiy, T.V., Gubanov, V.V., 2023. Seasonal dynamics of vegetation in the wetlands of the Lower Dniester NNP based on remote data from the Landsat-8 satellite. *Hydrobiological Journal* **59** (1), 3–15. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v59.i1.10>
- Engelhart, S.E, Horton, B.P, Douglas, B.C, Peltier, W.R, Tornqvist, T.E., 2009. Spatial variability of late Holocene and 20th century sea-level rise along the Atlantic coast of the United States. *Geology* **37**, 1115. <https://doi.org/10.31223/osf.io/n23u5>
- Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei SSSR. T. 2. Beloe more. Vyp. 1. Gidrometeorologicheskie usloviya [Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas of the USSR. Vol. 2. White Sea. Issue 1. Hydrometeorological conditions], 1991. Gidrometeoizdat, Moscow, USSR, 240 p. (In Russian).
- Golub, V.B., Mirkin, B.M, 1986. Grasslands of the Lower Volga Valley. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* **21** (4), 337–395.

- Golub, V.B., Bondareva, V.V., Sorokin, A.N., Nikolaychuk, L.F., 2015. Soobshchestva s dominirovaniem trostnika v doline Nigney Volgi [Communities dominated by reed (*Phragmites australis* agg.) in the Lower Volga Valley]. *Rastitel'nost' Rossii [Vegetation of Russia]* **26**, 26–37. (In Russian).
- Grechushkina, N.A., Sorokin, A.N., Golub, V.B., 2011. Rastitelnye soobshchestva s dominirovaniem *Phragmites australis* i *Bolboschoenus glaucus* na territorii rossiiskogo pobereg'ya Azovskogo morya [Plant communities dominated by *Phragmites australis* and *Bolboschoenus glaucus* on the Russian coast of the Azov Sea]. *Samarskaya Luka. Problemy regional'noy ekologii [Samara Luka. Regional Ecology Issues]* **20** (2), 105–115. (In Russian).
- Grishchenko, I.V., 2024. Klimat Arkhangel'ska [Climate of Arkhangelsk]. KIRA, Arkhangelsk, Russia, 110 p. (In Russian).
- Hellings, S.E., Gallagher, J.L., 1992. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology* **29**, 41–49. <https://doi.org/10.1023/A:1024289025415>
- Hussein, A., 2009. Modeling of sea-level rise and deforestation in submerging coastal ultisols of Chesapeake Bay. *Soil Science Society of America Journal* **73**, 185–196. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0436>
- Kaplin, P.A., Leontiev, O.K., Lukyanova, S.A., Nikiforov, L.G., 1991. Berega [Shores]. Mysl, Moscow, USSR, 479 p. (In Russian).
- Kitchell, W., 1857. Geology of the county of Cape May, state of New Jersey. True American, USA, 228 p.
- Korchagin, A.A., 1935. Rastitel'nost' morskikh alluviev Mezenskogo Zaliva i Cheshskoy guby (luga i solenye bolota) [Vegetation of marine alluviae of the Mezensky Bay and the Chesha Bay (meadows and meadow bogs)]. *Acta instituti Botanici Academiae Scientiarum USSR* **3** (2), 223–333. (In Russian).
- Leontiev, O.K., 1961. Osnovy geomorfologii morskikh beregov [Fundamentals of geomorphology of sea shores]. Moscow University Publishing House, Moscow, USSR, 407 pp. (In Russian).
- Leshchev, A.V., Korobov, V.B., Fedorov, Yu.A., Ovsepyan, A.E., Savitskiy, V.A., Khomenko, G.D., Dotsenko, I.V., 2015. Pervye kompleksnye issledovaniya reki Kyanda i ee marginal'nogo fil'tra Onegskii zaliv Belogo morya (22 iyula –3 avgusta 2014) [First integrated studies of the Kyanda River and its marginal filter, Onega Bay, White Sea (July 22 –August 3, 2014)]. *Okeanologiya [Oceanology]* **55** (5), 850. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0030157415050111>
- Leshchev, A.V., Miskevich, I.V., Korobov, V.B., Lokhov, A.S., Chultsova, A.L. et al., 2017. Prostranstvennye osobennosti prilivnoy izmenchivosti gidrologo-gidrokhimicheskikh kharakteristik ust'evoy oblasti reki Severnaya Dvina v zimnyuyu megen' [Spatial peculiarities of tidal variability of hydrological and hydrochemical characteristics of the Northern Dvina River estuary in the winter low-water period]. *Okeanologiya [Oceanology]* **57** (2), 303–310. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0030157416060083>
- Lissner, J., Schierup, H.H., 1997. Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* **55** (4), 247–260. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(96\)01085-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01085-6)
- Miskevich, I.V., 2004. Gidrokimiya prilivnykh estuariy: metody raschetov i prognozirovaniya [Hydrochemistry of tidal estuaries: methods of calculations and forecasting: specialty]. *Doctor of Sciences in Geography thesis*. Arkhangelsk, Russia, 290 p. (In Russian).
- Miskevich, I.V., Miskevich, Ir.V., 2017. Hydrologo-gidrokhimicheskaya kharakteristika proliva Geleznye Vorota okolo ostrova Mud'yugskii v Dvinskom zalive Belogo morya [Hydrological and hydrochemical characteristics of the Zheleznye Vorota Strait near Mudyugsky Island in the Dvinsky Bay of the White Sea]. Solombala typography, Arkhangelsk, Russia, 56 p. (In Russian).

- Miskevich, I.V., Alabyan, A.M., Korobov, V.B., Demidenko, N.A., Popryadukhin, A.A., 2018a. Issledovaniya korotkoperiodnoy izmenchivosti ust'ya reki Kyanda v Onegskom zalive Belogo morya (28 iyulya – 15 avgusta 2016) [Studies of short-period variability of hydrological and hydrochemical characteristics of the Kyanda River estuary in the Onega Bay of the White Sea (July 28 – August 15, 2016)]. *Okeanologia [Oceanology]* **58** (3), 369–373. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0030157418030036>
- Miskevich, I.V., Moseev, D.S., Bryzgalov, V.V., 2018b. Kompleksnye ekspeditsionnye issledovaniya severnoy chasti guby Sukhoye more v Dvinskom zalive Belogo morya [Integrated expeditionary studies of the northern part of the Sukhoye More Bay in the Dvinsky Bay of the White Sea]. SOLTI, Arkhangelsk, Russia, 74 p. (In Russian).
- Miskevich, I.V., Korobov, B.V., Moseev, D.S., 2021. Spetsifika formirovaniya marginal'nykh fil'trov v prilivnykh ust'yakh malykh rek arkticheskikh morey [Specifics of marginal filters formation in tidal estuaries of small rivers of the Arctic seas]. *Okeanologia [Oceanology]* **61** (1), 141–146. (In Russian).
- Morskaya geomorfologiya. Terminologicheskii spravochnik. Beregovalnaya zona: protsessy, ponyatiya, opredeleniya [Marine geomorphology. Terminological reference book. Coastal zone: processes, concepts, definitions], 1980. Mysl', Moscow, USSR, 280 p. (In Russian).
- Moseev, D.S., 2014. Trostnikovyye berega ust'evogo vzmor'ya Severnoi Dviny [Reed banks of the estuary coast of the Northern Dvina River]. Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Proshloe, sovremennoe sostoyaniye i prognoz razvitiya geograficheskikh sistem» [Proceedings of the All-Russian scientific conference with international participation "Past, current state and forecast of development of geographical systems"]. Kirov, Russia, 263–268. (In Russian).
- Moseev, D.S., 2016a. Prostranstvennaya struktura rastitelnykh soobshchestv pobereg'ya yugovostoka Onegskogo zaliva Belogo morya na primere estuariya reki Kyanda [Spatial structure of plant communities of the coast of the south-east of Onega Bay on the example of the Kyanda River estuary]. *Trudy Arkhangel'skogo centra Russkogo geograficheskogo obshchestva [Proceedings of the Arkhangelsk Center of the Russian Geographical Society]* **4**, 302–309. (In Russian).
- Moseev, D.S., 2016b. Ekologo-geograficheskii analiz vidov galofitnogo florocenoticheskogo kompleksa poberegii Belogo i yugo-vostoka Barentseva morey [Ecological and geographical analysis of species of the halophytic florocenotic complex of the coasts of the White Sea and the south-east of the Barents Sea]. *Trudy Arkhangel'skogo centra Russkogo geograficheskogo obshchestva [Proceedings of the Arkhangelsk Center of the Russian Geographical Society]* **4**, 310–319. (In Russian).
- Moseev, D.S., 2024. *Phragmites australis* v biotopakh pobereg'ya Belogo morya [*Phragmites australis* in biotopes of the White Sea coast]. *Tezisy dokladov 13-go s'ezda Gidrobiologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk, posviashchennogo 300-letiyu Rossiiskoi akademii nauk, Desyatiletiiu nauki i tekhnologii v Rossii i 5-letiyu Arkhangel'skogo otdeleniya GBO pri RAN [Abstracts of the 13th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences, dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences, the Decade of Science and Technology in Russia, and the 5th anniversary of the Arkhangelsk Branch of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences]*, Arkhangelsk, 16–20. 09.2024. Arkhangelsk, Russia, 184–185. (In Russian).
- Moseev, D.S., Drovnina, S.I., 2017. K vodnoy flore sosudistyykh rasteniy ozer nacional'nogo parka "Kenezerskii" [To the aquatic flora of vascular plants of lakes of the national park "Kenezersky" (Arkhangelsk region)]. *Botanicheskii Zhurnal [Botanical Zhurnal]* **102** (12), 1633–1649 (In Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- Moseev, D.S., Sergienko, L.A., 2016. Rastitel'nyi pokrov solonovatykh prilivnykh ust'ev malykh rek yugo-vostoka Dvinskogo zaliva Belogo morya [Vegetation cover of brackish tidal estuaries of small rivers in the southeast of the Dvina Bay of the White Sea]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo*

- gosudarstvennogo universiteta [Scientific Notes of Petrozavodsk State University]* **2** (155), 25–37. (In Russian).
- Moseev, D.S., Sergienko, L.A., 2017. Rastitel'nyi pokrov marshey ust'eoy oblasti reki Tapshen'ga Onegskogo zaliva Belogo morya [Vegetation cover of the marshes of the mouth area of the Tapshenga River of the Onega Bay of the White Sea]. *Vestnik Instituta biologii Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya RAN [Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]* **202** (4), 22–31. (In Russian).
- Moseev, D.S., Bragin, A.V., Butorov, S.A., 2022. Ekspedicia na severo-vostochnoe pobereg'e Onegskogo zaliva Belogo morya [Expedition to the north-eastern coast of the Onega Bay of the White Sea in the National Park "Onega Pomorie" (the way passed, geobotanical studies, nature conservation value). *Trudy Arkhangel'skogo centra Russkogo geograficheskogo obshchestva [Proceedings of the Arkhangel'sk Center of the Russian Geographical Society]* **10**, 148–153. (In Russian).
- Moseev, D.S., Leshchev, A.V., Sergienko, L.A., Miskevich, I.V., Makhnovich, N.M., Lokhov, A.S., 2022. Littoral phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea. *Czech Polar Reports* **12** (2), 181–202. <https://doi.org/10.5817/CPR2022-2-14>
- Moseev, D.S., Bragin, A.V., Makhnovich, N.M., 2023a. Ekspedicia na yugo-vostochnoe pobereg'e Unskoy guby Belogo morya (botanicheskie i hydrobiologicheskie issledovaniya) [Expedition to the south-eastern coast of the Unskaya Bay of the White Sea (botanical and hydrobiological studies)] *Trudy Arkhangel'skogo centra Russkogo geograficheskogo obshchestva [Proceedings of the Arkhangel'sk Center of the Russian Geographical Society]* **11**, 135–141. (In Russian).
- Moseev, D.S., Leshchev, A.V., Miskevich, I.V., Sergienko, L.A., Berezina, M.O., 2023b. Fitocenozy solonivatykh marshey ust'evoy oblasti reki Onegi [Phytocenoses of brackish marshes of the Onega River estuary]. *Oceanologicheskie issledovaniya [Oceanographic Research]* **51** (3), 129–144. (In Russian). [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51\(3\).6](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(3).6)
- Nauchno-prigladnoy spravochnik po klimatu SSSR. Arkhangel'skaya i Vologoskaya oblasti, Komi ASSR. Kniga 1. Mnogoletnie dannye. Seriya 3. Chasti 1–6 [Scientific and Visual Handbook of the Climate of the USSR. Arkhangel'sk and Vologda Oblasts, Komi ASSR. Book 1. Long-Term Data. Series 3. Parts 1–6.], 1989. Gidrometeoizdat, Leningrad, USSR, 484 p.
- Neshataev, V.Yu., 2001. Proekt vsorossiiskogo kodeksa fitotsenologicheskoy nomenklatury [Draft of All-Russian Code of Phytocenological Nomenclature]. *Rastitel'nost' Rossii [Vegetation of Russia]* **1**, 62–70. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
- Odum, W.E., Smith, T.J., Hoover, J.K., McIvor, C.C., 1984. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: A community profile. FWS/OBS-87/17, Department of the Interior U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, USA, 177 p.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical. Интернет-ресурс. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 10.11.2025).
- Rebassoo, H.E., 1975. Sea-shore plant communities of the Estonian islands (tables). Tartu, USSR, 177 p.
- Rebassoo, H.-E., 1987. Fitocenozy ostrovkov vostochnoy chasti Baltiiskogo morya ikh vidovoy sostav, kalssifikacia i sokhranenie. Ch. 2 [Phytocenoses of islets in the eastern part of the Baltic Sea, their composition, classification and conservation. P. 2]. Valgus, Tallinn, USSR, 404 p.
- Rebristaya, O.V., 1997. Flora pimoskikh ecotopov zapadnosibirskoy Arktiki [Flora of seaside ecotopes of the West Siberian Arctic]. *Botanicheskii Zhurnal [Botanical Zhournal]* **82** (7), 30–40. (In Russian).

- Safyanov, G.A., Repkina, T.Yu., 2013. Dinamika beregov Unskoy guby Letnii bereg Belogo morya [Dynamics of the shores of Unskaya Guba (Letnij coast of the White Sea)]. *Geomorfologia [Geomorphology]* **1**, 82–90. (In Russian).
- Sergienko, L.A., 2013. Sostav i dinamika rastitel'nogo pokrova poberegii Rossiiskoy Arktiki. [Composition and dynamics of vegetation cover of the coasts of the Russian Arctic]. Petrozavodsk State University Publishing House, Petrozavodsk, Russia, 127 p. (In Russian).
- Sergienko, L.A., 1983. Ocherk flory primoskoy polosity Belogo morya [Sketch of the flora of the White Sea coastal strip]. *Botanicheskii Zhurnal [Botanical Zhournal]* **68** (11), 1512–1521. (In Russian).
- Shafranov, P.A., 1961. O rassenenii trostnika *Phragmites australis* v del'te Volgi i prikaspiiskoy nizmennosti [On the distribution of common reed (*Phragmites communis* Trin) in the Volga Delta and the Caspian Lowland]. *Trydy Astrakhanskogo zapovednica [Works of the Astrakhan Nature Reserve]* **5**, 74–82. (In Russian).
- Smagin, R.E., 2017. Vzaimideystvie morskikh i rechnykh vod v prilivnom estuarii (na osnove (based on the example of the mouth area of the Keret River in the White Sea)). PhD in Geography thesis. St. Petersburg, Russia, 121 p. (In Russian).
- Smith, J.A.M., 2013. The role of *Phragmites australis* in mediating inland salt marsh migration in a Mid-Atlantic estuary. *PLoS ONE* **8** (5), e65091. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065091>
- Tsopa, E., 1939. La végétation des halophytes du nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays. *S.I.G.M.A* **70**, 1–22.
- Vekhov, N.V., 1994. Macrofity ozer severnoy chasti natsional'nogo parka Kenozerskii i ptilegayushchikh territorii [Macrophytes of lakes in the northern part of the national park “Kenozersky” and adjacent territories] *Geographia i prirodnye resursy [Geography and Natural Resources]* **4**, 95–103. (In Russian).
- Wickham, H., 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York, USA, 260 p.
- Zaslavskaya, N.V., 2007. Flora and vegetation of saline seaside ecotopes of the western coast of the White Sea. *PhD in Biology thesis abstract*. Petrozavodsk, Russia, 24 p. (In Russian).