

УДК 630*182(1-751.1)(470.22)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НИЗКОГОРИЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНАЯРВИ»

О.А. РУДКОВСКАЯ, науч. сотрудник ИЛ КарНЦ РАН, канд. биол. наук⁽¹⁾,
Б.В. РАЕВСКИЙ, ст. науч. сотрудник ИЛ КарНЦ РАН, канд. с.-х. наук⁽¹⁾,
А.А. ИЛЬИНОВ, ст. науч. сотрудник ИЛ КарНЦ РАН, канд. с.-х. наук⁽¹⁾,
М.В. МЕДВЕДЕВА, доц., ст. науч. сотрудник ИЛ КарНЦ РАН, канд. биол. наук⁽¹⁾

rudkov.o@yandex.ru, borisraevsky@gmail.com, mariamed@krc.karelia.ru, ialexa33@yandex.ru

⁽¹⁾ ФГБУН Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук (ИЛ КарНЦ РАН)
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, Институт леса Карельского НЦ РАН

Проведено детальное исследование растительного покрова самых южных в Восточной Фенноскандии низкогорий, которые расположены на крайнем северо-западе Республики Карелия в пределах национального парка (НП) «Паанаярви». История проведения ботанических исследований на территории НП насчитывает более полутора веков, однако данные о сравнительной оценке биоразнообразия растительных сообществ низкогорий на текущий момент отсутствуют. Исследования структуры и состава растительных сообществ выполнены на постоянных пробных площадях, заложенных у подножия горы Кивакка (499,5 м) в сообществах зональных еловых древостоев, а также на юго-западном склоне горы в поясах редкостойных ельников и горных тундр. Несмотря на малую протяженность поясов, занятых редколесьем и горными тундрами, данные сообщества характеризуются заметно более высоким уровнем флористического богатства, α -разнообразия, точечного β -разнообразия в силу пестроты микроклиматических, эдафических и гидрологических условий по сравнению с зональными северотаежными еловыми лесами. С увеличением гетерогенности экотопических условий на более высоких отметках ландшафта связано и усложнение эколого-ценотической структуры сообществ, при этом наблюдается повышение фитоценотической роли лесных видов с широкой экологической амплитудой. Отмечена следующая особенность изменения горизонтального строения растительного покрова с увеличением высоты. С одной стороны, наблюдается увеличение числа содоминирующих видов в микрогруппировках, а с другой – увеличение обилия каждого из них. Установлено положительное влияние высотного положения исследованных сообществ на проективное покрытие *Empetrum hermaphroditum* и *Ledum palustre*, отрицательное – на проективное покрытие *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense* и *Vaccinium myrtillus*, также рассчитана сила влияния регулирующего фактора.

Ключевые слова: низкогорный ландшафт, высотный градиент, α -разнообразие, β -разнообразие, эколого-ценотическая структура, сосудистые растения.

На большей части территории таких стран Северной Европы, как Норвегия, Швеция и Финляндия, а также в Мурманской области (Россия) низкогорья являются одним из наиболее распространенных типов рельефа. В Карелии же данный тип представлен только на крайнем северо-западе региона, в пределах национального парка (НП) «Паанаярви», сохранность ландшафтов которого имеет исключительно важное значение для поддержания биоразнообразия и обеспечения устойчивости природных экосистем Восточной Фенноскандии.

Ботанические исследования на территории НП имеют более чем полуторавековую историю, начиная с первых сборов F. Nylander, B. Nyberg и др. [1]. К настоящему времени достаточно полно выявлена флора сосудистых растений парка [2], описаны общие закономерности структуры и спон-

танной динамики лесного покрова, описаны ландшафтные особенности в целом для всей территории НП «Паанаярви» [3–6]. Однако, несмотря на столь длительный период изучения состояния растительного покрова НП «Паанаярви», отсутствуют данные о сравнительной оценке биоразнообразия растительных сообществ низкогорий.

Цель настоящей статьи – дать подробное описание структуры растительных сообществ низкогорий НП «Паанаярви», оценить уровень их биоразнообразия в высотном градиенте на примере горы Кивакка, расположенной на юго-востоке НП.

Территория НП расположена на кристаллическом фундаменте Фенноскандинавского щита, сложенного преимущественно диоритами, гранитами, гнейсами и мигматитами архейского периода [7]. Сложное геологическое строение обусловило формирование

пересеченного рельефа и высокую мозаичность почвенного горизонта. Преобладающим по площади на территории НП является ландшафт низкорослый среднезаболоченный с преобладанием еловых местообитаний. Район исследования территориально относится к северозападному горному Карельскому округу Кольско-Карельской подпровинции североазиатской таежной провинции. Для возвышенностей характерен следующий вертикальнопоясной ряд: ельники (*Picea obovata* Ledeb.) редкостойные воронично-черничные лишайниково-зеленомошные, березовые криволесья из *Betula czerepanovii* N. I. Orlova, а на вершинах – горные кустарничково-лишайниковые тундры [8].

Исследования структуры и состава растительных сообществ выполнены на четырех постоянных пробных площадях (ППП), заложенных на юго-западном склоне горы Кивакка (499,5 м), на высотных отметках 208, 213, 450 и 470 м над у.м. Пробные площади (0,4 га) закладывали в соответствии с ОСТ 56:69:83. [9]. Схема расположения пробных площадей представлена на рис. 1. Пробные площади Паанаярви-1 (208 м над у.м.) и Паанаярви-2 (213 м над у.м.) заложены в ельниках черничном и черничном влажном соответственно. Они характеризуют структуру нижнего пояса, который является продолжением широтной зоны, расположенной у подножия. Далее в ельнике воронично-черничном (пояс редкостойных ельников) заложена ППП Паанаярви-3 (450 м над у.м.). На высоте 470 м над у.м., в поясе горных тундр заложена ППП Паанаярви-4. На всех пробных площадях закладывали полнопрофильные почвенные разрезы, проводили их морфологическое описание [10]. Геоботаническое описание напочвенного покрова выполняли по стандартной методике [11]. При проведении эколого-ценотического анализа за основу принята система М.Л. Раменской [12].

При оценке фенотипической структуры популяций ели в НП «Паанаярви» был использован количественный показатель, характеризующий форму семенной чешуи – коэффициент Бакшаевой [13].

Альфа-разнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона [14, 15], который

рассчитывали по формуле $H = -\sum p_i \ln(p_i)$, где p_i – доля i -го вида, которая вычисляется как среднее арифметическое отношений проективного покрытия i -го вида к среднему арифметическому общему проективному покрытию всех видов сосудистых растений. Чем выше значение индекса, тем выше уровень видового разнообразия.

Для того чтобы оценить уровень точечного β -разнообразия, понимаемого как разнообразие внутри отдельного сообщества [16], в пределах каждой пробной площади были выделены микрогруппировки по доминирующим видам [17] и проведено их геоботаническое описание. Количество микрогруппировок на ППП Паанаярви-1, Паанаярви-2, Паанаярви-3 и Паанаярви-4 соответственно составило 16, 32, 9 и 12. Количество и повторяемость однотипных микрогруппировок отражают сложность внутриценотической структуры исследованных участков, которая, как известно, обусловлена неоднородностью экотопических и биотических условий. Уровень точечного β -разнообразия оценивали с помощью отношения числа типов выявленных на пробной площади микрогруппировок к общему количеству микрогруппировок на данной площади – ЧТ/ОКМ [18]. Максимально возможное значение ЧТ/ОКМ равняется 1, когда все выделенные микрогруппировки уникальны по составу и строению.

С целью выявить влияние фактора высоты над у. м. на обилие видов сосудистых



Рис. 1. Схема расположения постоянных пробных площадей

Fig. 1. Scheme of permanent plots location

растений проведен дисперсионный анализ и рассчитана сила влияния регулирующего фактора на изменчивость признака по формуле $\eta_x^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_e^2)$, где σ_a – значение межгрупповой дисперсии, σ_e – значение внутригрупповой дисперсии [19].

Считается, что лесные сообщества возникли здесь на обширной гари не менее 300–350 лет назад и в настоящее время находятся на финальных этапах формирования разновозрастной структуры древостоя [3]. Основные таксационные характеристики заложенных пробных площадей приведены в табл. 1.

Анализируя данные табл. 1 и характер распределения числа стволов и запаса по 20-летним классам возраста на пробных площадях Паанаярви-1 и Паанаярви-2, можно сделать вывод, что здесь представлены практически девственные высоковозрастные ельники, возрастная структура которых на момент исследования является относительно разновозрастной, близкой к абсолютно возрастной стадии. Средний возраст древостоев – около 200 лет. Амплитуда колебаний возраста деревьев ели довольно значительна – от 80 до 300 лет. В составе древостоя отсутствуют деревья моложе 60 лет. Четко выражено и преобладает одно старое поколение, второе – с момента возникновения сообщества. Самое же первое поколение представлено отдельными уникальными экземплярами ели диаметром 44–46 см на высоте груди и высотой 26–28 м с возрастом около 300 лет.

Характерной особенностью пробной площади Паанаярви-3, расположенной на границе леса и тундровых сообществ, является наличие четко выраженных двух поколений ели с абсолютным преобладанием старшего 140-летнего поколения. Необходимо особо отметить, что в условиях низкогорного северотаежного ландшафта верхняя граница леса испытывает вековые колебания. Она то поднимается, то опускается в зависимости от направленности климатического тренда за последние 200–250 лет. Климатические условия здесь настолько суровы, что семенные годы, когда у местных лесообразующих хвойных видов формируется сравнительно большое количество физиологически зрелых семян,

случаются крайне редко – в среднем один раз в несколько десятилетий, вероятнее всего 1–2 раза за столетие. В нашем случае, очевидно, что существующая граница леса на склонах г. Кивакка сформировалась примерно 140 лет назад, после такого благоприятного семенного года. Затем аналогичная ситуация повторилась только через 40 лет. На момент исследования более молодых деревьев и подростов ели на пробе обнаружено не было. Пробная площадь Паанаярви-4, расположенная в вершинной части г. Кивакка, представляет собой вариант тундрового сообщества, где сомкнутый древесный полог уже не формируется.

При оценке фенотипической структуры популяций ели в НП «Паанаярви» было выявлено, что популяции Паанаярви-1 и Паанаярви -2 сходны по формовой структуре и представлены, главным образом, гибридными формами, близкими к ели сибирской (79,3 – 86,5 %). Ели гибридной формы, близкие к *P. abies*, составили от 13,5 % до 18,3 %. Присутствие деревьев *P. obovata* было единичным только на ПП Паанаярви 2 – 2,4 % [20].

На пробной площади Паанаярви-1, заложенной в типичном северотаежном ельнике черничном, почвенный покров представлен преимущественно подзолом иллювиально-гумусовым песчаным. Характеристика древостоя представлена в табл. 1. Подлесок редкий, представлен *Sorbus aucuparia* L. и *Juniperus communis* L. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. (35 %), высокопроектное покрытие *Avenella flexuosa* (L.) Drej. (5 %) и *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (5 %). Высока встречаемость (25 % для каждого) пяти видов: *Linnaea borealis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. В мохово-лишайниковом ярусе наибольшее обилие имеют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (40 %) и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (30 %).

В черничной группе типов леса в районе исследований также представлен ельник черничный влажный (ПП Паанаярви-2). Ухудшение условий стока способствовало формированию подзола иллювиально-гумусового оглеенного песчаного и торфяно-перегнойно-

Таксационная характеристика пробных площадей в НП «Паанаярви»
Characteristics of permanent sample plots in the NP «Paanajärvi»

Показатели	Паанаярви-1	Паанаярви-2	Паанаярви-3	Паанаярви-4
Общий состав и структура	9,2Е 0,6Б 0,2Ос	9,3Е 0,7Б	9,4Е 0,6Б С ед.	4,0Е 2,8С 3,2Б (по числу стволов)
Возрастная структура еловой части	0,7Е ₁₄₀ 4,6Е ₁₈₀ 3,9Е ₂₂₀	1,0Е ₁₄₀ 3,9Е ₁₈₀ 4,4Е ₂₂₀	1,9Е ₁₀₀ 7,6Е ₁₄₀	–
Тип возрастной структуры	относительно разновозрастный	относительно разновозрастный	относительно разновозрастный	–
Тип леса	черничный	черничный влажный	воронично-черничный	–
Средний возраст, лет	194	194	140	–
Средний диаметр, см	25,9	22,6	14,3	3,7
Средняя высота, м	18,7	16,9	7,5	2,0
Запас, кубм/га	179,1	157,8	25,6	–
Число стволов, шт./га	590	585	568	320
Относит полнота	0,68	0,46	0,38	–
Класс бонитета	IV	V	Vб	–

глеевой слаборазвитой почвы. Временно избыточное увлажнение обусловило снижение значений таксационных показателей древесного яруса по сравнению с описанным ельником черничным (см. табл. 1). Подлесок редкий, представлен теми же видами (*Sorbus aucuparia* и *Juniperus communis*). Доминантом в травяно-кустарничковом ярусе является *Vaccinium myrtillus* (30 %), значительно проективное покрытие *Vaccinium vitis-idaea* (6 %). Лидирующая роль в сложении мохово-лишайникового яруса принадлежит *Pleurozium schreberi* (30 %) и роду *Sphagnum* (30 %). Высоко участие *Hylocomium splendens*, проективное покрытие которого составило 15 %. О влиянии особенностей гидрорежима на состав и структуру напочвенного покрова свидетельствует высокая (70 %) встречаемость на данном участке *Carex globularis* L., а также высокое обилие видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune* Hedw., проективное покрытие которых составило 30 % и 5 % соответственно.

В промежутке высот 350–450 м простирается пояс предтундрового редколесья (ПП Паанаярви-3). Главным показателем, отражающим специфику сформировавшихся здесь ельников воронично-черничных, является их низкая полнота (0,38) и, как следствие, крайне низкий запас (табл. 1). По сравнению с нижележащим поясом типичных северотаежных ельников возрастная

структура древесного яруса существенно меняется. В видовом аспекте *Betula pubescens* Ehrh. сменяется на *B. czerepanovii*. В подлеске произрастают *Salix lapponum* L. и *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе содоминируют *Vaccinium myrtillus* (30 %) и *Empetrum hermaphroditum* Hagerup (10 %), в мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi* (50 %), значительно участие *Hylocomium splendens* (7 %) и видов рода *Dicranum* (7 %).

В исследуемом ельнике воронично-черничном четко выражен микрорельеф, способствующий формированию контрастных гидротермических условий, что, в свою очередь, обуславливает высокую мозаичность почвенного покрова. Нами выявлено, что в данном сообществе ведущими почвообразовательными процессами являются подзоло- буроземо- глееобразование и торфонакопление, которые привели к формированию почв различных типов: торфяно-перегнойно-глеевые слаборазвитые, примитивные органогенные, подбур оподзоленный грубогумусный, горный подбур фрагментарно-оподзоленный грубогумусный.

Выше отметки 450 м начинаются кустарничковые тундры (ПП Паанарви-4), образующие горно-тундровый пояс, где сомкнутый древесный ярус отсутствует, а отдельно стоящие деревца *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* L. и *Betula czerepanovii* имеют среднюю высоту

2,0 м и средний диаметр – 3,7 см. Крона тех из них, которые растут на открытых пространствах, подверженных сильному воздействию ветров, имеет флагообразную форму. Общий состав и структура древесного яруса представлены в табл. 1. Кустарниковый ярус образован *Betula nana* L. с примесью низкорослой *Salix phylicifolia* L. Характерной чертой растительного покрова сформировавшегося здесь сообщества является большая мозаичность горизонтального сложения всех ярусов, обусловленная частой сменой почвенно-гидрологических и микроклиматических условий. В травяно-кустарничковом ярусе наибольшее обилие имеет *Empetrum hermaphroditum* (30 %), значительно участие *Vaccinium myrtillus* (6 %), *V. uliginosum* L. (5 %) и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (5 %). Мохово-лишайниковый ярус сформирован, преимущественно, *Pleurozium schreberi* (30 %) и *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda (10 %), заметно участие *C. rangiferina* Hoffm. (5 %) и представителей рода *Dicranum* (5 %). Основной флористической особенностью горных кустарничковых тунд является присутствие в их составе арктоальпийских (*Juncus trifidus* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.) и гипоарктических (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Lycopodium lagopus* (Laest. ex Hartm.) Zinserl. ex Kuzen., *Pinguicula villosa* L. и др.) видов.

Считается, что с увеличением географической широты нижний предел пояса горно-тундровой растительности снижается. К примеру, на севере Мурманской области, на Печенгской возвышенности горно-тундровый пояс, образованный кустарничковыми тундрами, начинается с высоты 300 м [21]. По данным Р. Wardle [22], с уточнениями Ю. Н. Голубчикова [23], в Хибинах (67° с.ш.) он приурочен к интервалу высот 300–600 м, а в Скандинавских горах (57° с.ш.) горные тундры начинаются на высоте 1000 м. Наши исследования подтверждают это правило.

Анализ биоразнообразия исследованных сообществ показал, что растительные сообщества предтундрового редколесья и пояса горных тундр отличаются более высоким уровнем видового богатства по сравнению с зональными северотаежными еловыми леса-

ми. Так, значения показателя видового богатства (сосудистые растения) по мере возрастания высотного положения сообществ составляют ряд: 24 (ельник черничный), 20 (ельник черничный влажный), 27 (ельник воронично-черничный), 27 (кустарничковая тундра).

Сходная тенденция прослеживается при сравнении значений показателя α -разнообразия (индекс Шеннона), учитывающего данные обилия: ельник черничный – 0,78; ельник черничный влажный – 0,66; ельник воронично-черничный – 1,12; кустарничковая тундра – 1,76 (рис. 2).

Аналогичный характер изменчивости имеет и функция индекса точечного β -разнообразия (кривая 2), отражающая уровень гетерогенности внутриценотической структуры сообществ. В ельнике черничном выявлены 14 типов микрогруппировок (МГ), или пятен доминирования, а значение отношения ЧТ/ОКМ равно 0,5. Наиболее распространенной является *Avenella flexuosa-Vaccinium myrtillus* МГ. Необходимо пояснить, что при выделении микрогруппировок нами учитывался характер распределения древесных растений на ПП, но поскольку древесный ярус образован преимущественно одним видом (в ельниках) и отсутствует в поясе кустарничковой тундры, мы опускаем видовое название лесобразующей породы при обозначении выявленных морфоэлементов. В ельнике черничном влажном выявлены 7 типов МГ и отношение ЧТ/ОКМ составляет 0,4. Самым распространенным сочетанием является *Carex globularis-Vaccinium vitis-idaea-V. myrtillus*. Следует отметить, что в данном сообществе отмечены наименьшие значения всех рассчитанных критериев биоразнообразия, что обусловлено особенностями экотопических условий, прежде всего замедлением внутрипочвенного стока воды из-за отрицательной формы рельефа. В горизонтальной структуре ельника воронично-черничного нами выделены 7 типов МГ из 9 возможных, поэтому отношение ЧТ/ОКМ равно 0,8. В сообществе кустарничковой тундры все выявленные 12 МГ уникальны по составу, отношение ЧТ/ОКМ равно 1.

Отмечена следующая особенность изменения горизонтального строения раститель-

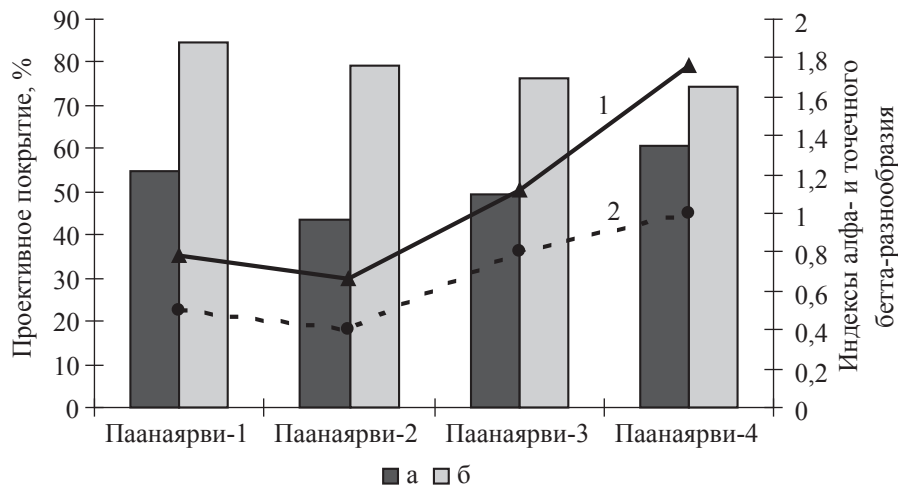


Рис. 2. Изменение общего проективного покрытия травяно-кустарничкового (а) и мохово-лишайникового (б) ярусов, а также значений α -разнообразия (1) и точечного β -разнообразия (2)
 Fig. 2. Changes in the general projective cover of herbal and dwarf shrub (a) and moss-lichen (b) layers, as well as the values of α -diversity (1), and mosaic β -diversity (2)

ного покрова с увеличением высоты. С одной стороны, наблюдается увеличение числа содоминирующих в микрогруппировках видов, а с другой – увеличение обилия каждого из них. То есть, если принять за порог доминирования проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса в 5 %, то в сообществах зонального типа 56 % МГ (в ельнике черничном) и 69 % МГ (в ельнике черничном влажном) сложены одним доминирующим видом, на МГ с двумя содоминантами приходится 25 % и 31 % соответственно и только 19 % МГ в ельнике черничном имеют в своем составе три содоминанта (в ельнике черничном влажном такие МГ не выявлены). Для ельника воронично-черничного (пояс предтундрового редколесья) характерно преобладание МГ, включающих 2 и более содоминанта, так называемых двух-, трех- и четырехчленных МГ. На их долю приходится 77 % МГ от всех выявленных на пробной площади. И только в двух МГ (23 %) обилие лишь одного вида достигает или превышает порог 5 %. На вершине г. Кивакка 41 % всех выявленных МГ сложены четырьмя содоминантами, по 17 % приходится на одно-, трех- и пятичленные МГ, одна МГ включает два содоминанта.

Следует отметить, что в поясе кустарничковых тундр на фоне увеличения обилия видов травяно-кустарничкового яруса, преимущественно за счет возрастания фитоценотической роли кустарничков, незначительно

снижается плотность сложения мохово-лишайникового яруса (рис. 2).

Помимо показателей биоразнообразия была проанализирована эколого-ценотическая структура ценофлор рассматриваемых сообществ. Как показали результаты исследования, основу растительных сообществ в низкогорном ландшафте северотаежной подзоны составляют лесные виды (рис. 3). Так, суммарная представленность видов первой, второй и четвертой групп в ельнике черничном и ельнике черничном влажном составляет 96 % и 95 % соответственно. Далее с увеличением высоты местности доля лесных видов в эколого-ценотической структуре сообществ снижается. В поясе предтундрового редколесья она составляет 85 %, а в сообществе горных тундр – 70 %. При этом с высотой наблюдается перераспределение участия отдельных групп среди лесных видов. Как показано на диаграмме (рис. 3), для сообществ кустарничковой тундры характерно снижение фитоценотической роли лесных видов, произрастающих на средних по степени богатства почвах в пользу лесных видов, способных выдерживать широкую амплитуду колебаний экологических факторов.

С увеличением гетерогенности экологических условий на более высоких отметках ландшафта связано и усложнение эколого-ценотической структуры сообществ. Если в зональных еловых древостоях нами выявлены четыре ЭЦГ, то в сообществах пред-

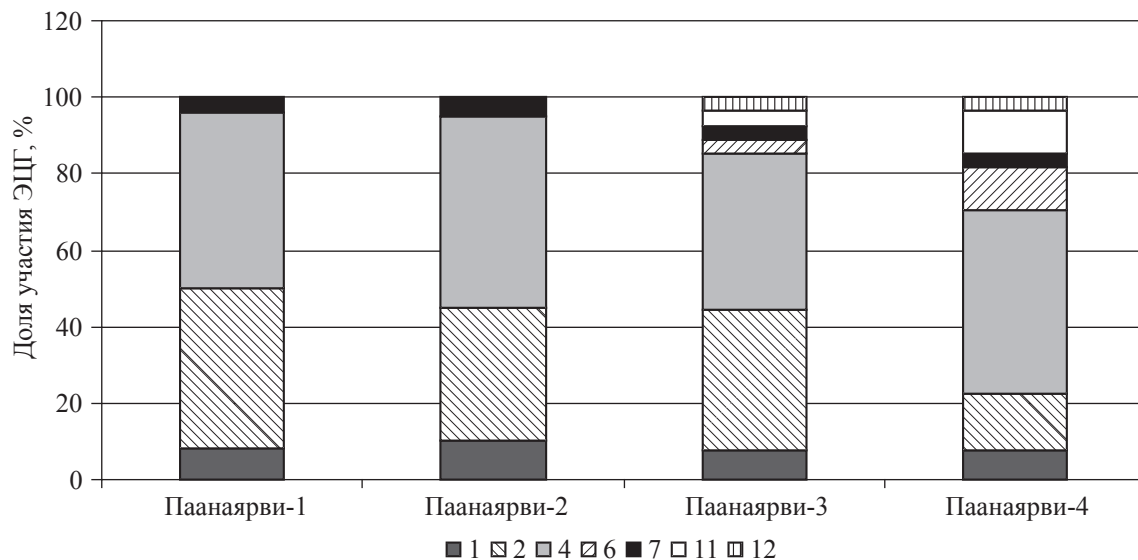


Рис. 3. Эколого-ценотическая структура исследованных сообществ: 1 – лесные виды, наиболее требовательные к почвенному плодородию и произрастающие при значительном затенении; 2 – лесные виды, произрастающие на средних по степени богатства почвах; 4 – лесные виды с широкой экологической амплитудой; 6 – болотные олиготрофные виды; 7 – луговые; 11 – скальные; 12 – водные и прибрежно-водные виды. Нумерация эколого-ценотических групп приведена в соответствии с классификацией М.Л.Раменской (1983)

Fig. 3. Ecological and coenosis structure of communities investigated: 1 – species having the highest demands for soil fertility and growing under minor shadowing; 2– mesotrophic species; 4 – forest species with a wide ecological range; 6 – uliginous oligotrophic species; 7 – meadow species; 11 –rocky species; 12 – hydrophytes and beach aquatic plants

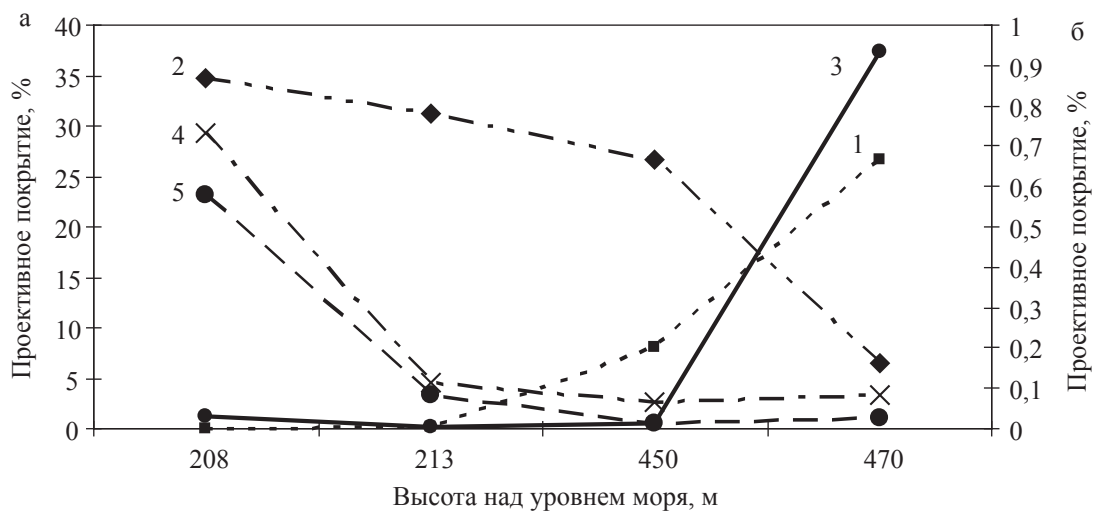


Рис. 4. Влияние высотного положения исследованных сообществ на проективное покрытие сосудистых растений. Условные обозначения: 1 – *Empetrum hermaphroditum*; 2 – *Vaccinium myrtillus*; 3 – *Ledum palustre*; 4 – *Linnaea borealis*; 5 – *Melampyrum pratense*. По оси ординат (а) – проективное покрытие видов 1, 2, по оси ординат (б) – проективное покрытие видов 3, 4, 5

Fig. 4. Impact of vertical differentiation of plant communities investigated on a projective cover of vascular plants. Legend: 1 – *Empetrum hermaphroditum*; 2 – *Vaccinium myrtillus*; 3 – *Ledum palustre*; 4 – *Linnaea borealis*; 5 – *Melampyrum pratense*. Ordinate axis (a) – projective cover of the species 1 and 2 ; ordinate axis (b) – projective cover of the species 3, 4, 5

тундрового редколесья и кустарничковых тундр – по семь ЭЦГ. Таким образом, в низкоротном ландшафте северной Карелии при переходе от зональных сообществ к предтун-

дровым и тундровым наблюдается изменение количества и состава флорценоэлементов.

Высотное положение относится к ряду комплексных факторов [17]. Положение

Оценка влияния фактора высоты над уровнем моря (м) на обилие общих для исследованных сообществ видов сосудистых растений
Influence of elevation on abundance of vascular plant species common for all the communities investigated (ANOVA results)

Название вида	F-критерий Фишера	Сила влияния фактора (η^2_x), %
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	29,6	63***
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5,5	21**
<i>Ledum palustre</i>	7,6	28***
<i>Linnaea borealis</i>	4,1	16**
<i>Melampyrum pratense</i>	2,9	10*
<i>Avenella flexuosa</i>	1,2	—
<i>V. vitis-idaea</i>	2,5	—

Примечание: * $P = 0,05$; ** $P = 0,01$; *** $P = 0,001$ при $F_{st} = [2,7-4,1-6,1]$

над уровнем моря определяет температурный режим, режим увлажнения, физические и химические свойства почв и другие характеристики экотопа, то есть опосредованно через изменение экологических параметров среды влияет на рост и развитие растений напочвенного покрова. Поэтому нами была поставлена цель выявить тренды изменения обилия видов напочвенного покрова в зависимости от фактора высоты над уровнем моря.

Общими для всех исследованных сообществ являются 7 видов: *Avenella flexuosa*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* L., *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. В результате проведения однофакторного дисперсионного анализа и расчета силы влияния фактора (табл. 2) установлено сильное положительное влияние высотного положения исследованных сообществ на проективное покрытие *Empetrum hermaphroditum* и *Ledum palustre*, а также отрицательное – на проективное покрытие *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense* и *Vaccinium myrtillus* (рис. 4). Увеличение обилия гипоарктического вида *Empetrum hermaphroditum* и гипоарктобореального вида *Ledum palustre* с высотой вполне закономерно. Снижение обилия черники и видов таежного мелкотравья при переходе от зональных ельников к сообществу кустарничковых тундр объясняется, вероятно, ослаблением влияния древесного яруса, создающего оптимальные экологические условия для произрастания данных видов. Достоверного влияния фактора высоты на обилие *Avenella flexuosa* и *Vaccinium vitis-idaea* не обнаружено

(табл. 2). Оба эти вида характеризуются весьма высокой экологической пластичностью, и, вероятно, их экологический оптимум перекрывает амплитуду варьирования выбранного фактора в данных конкретных условиях местопроизрастания.

В заключение следует сказать, что предел распространения пряморастущих деревьев лесобразующей породы в условиях самых южных низкогорий Восточной Фенноскандии проходит на высоте 450–470 м над уровнем моря, что обусловлено приполярным положением исследуемой территории и согласуется с общей закономерностью снижения верхней границы леса с увеличением географической высоты. Нами установлено, что закономерности почвообразования, а также обилие ряда видов напочвенного покрова, в том числе доминантов травяно-кустарничкового яруса, во многом обусловлено влиянием высотного положения сообществ. Несмотря на малую протяженность поясов, занятых редколесьем и горными тундрами, данные сообщества характеризуются заметно более высоким уровнем флористического богатства, α -разнообразия, точечного β -разнообразия в силу пестроты микроклиматических, эдафических и гидрологических условий по сравнению с зональными северотаежными еловыми лесами. С увеличением гетерогенности экотопических условий на более высоких отметках ландшафта связано и усложнение эколого-ценотической структуры сообществ, при этом наблюдается повышение фитоценотической роли лесных видов с широкой экологической

амплитудой. Анализируя изменение внутриценотической структуры исследованных сообществ вдоль высотного градиента, отмечаем, что при переходе от зональных сообществ к предтундровым и тундровым наблюдается увеличение числа и обилия содоминирующих видов в микрогруппировках.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта «Генетическая изменчивость малонарушенных популяций ели финской *Picea × fennica* Regel Kom. в Карелии» Подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие» Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (тема № 0220-2014-0007).

Библиографический список

1. Vasari, Y. Finnish botanical studies within the Paanajärvi National Park before 1944 / Y. Vasari // Oulanka Reports. – 1998. – Т. 19. – Р. 5-9.
2. Кравченко, А.В. Сосудистые растения национального парка «Паанаярви» / А.В. Кравченко, О.Л. Кузнецов // Труды КарНЦ РАН. Серия Биogeография. – 2008. – Вып. 12. – С. 45–63.
3. Громцев, А.Н. Леса района национального парка «Паанаярви»: природные особенности, современное состояние, планирование использования / А.Н. Громцев, П.Ю. Литинский // Труды КарНЦ РАН. Серия Б. «Биология». Природа национального парка «Паанаярви». – 2003. – Вып. 3. – С. 15–19.
4. Национальный парк Паанаярви : препр. докл. / В.В. Белкин и др. – Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1991. – 58 с.
5. Шелехов, А.М. Леса национального парка «Паанаярви» / А.М. Шелехов // Научно-исследовательская работа на территории национального парка «Паанаярви»: Школа – вуз – Академия наук: тезисы семинара. – Петрозаводск, 2000. – С. 15–17.
6. Шелехов, А.М. Характеристика лесного фонда национального парка «Паанаярви» / А.М. Шелехов // Труды КарНЦ РАН. Серия Б. Биология. Природа национального парка «Паанаярви». – 2003. – Вып. 3. – С. 178–181.
7. Сыстра, Ю.Й. Древнее скальное основание / Ю.Й. Сыстра // Паанаярвский национальный парк: сб. науч. работ. – Куусамо, 1993. – С. 25–30.
8. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / В.Д. Александрова [и др.]. – Л.: Наука, 1989. – 64 с.
9. ОСТ 56:69:83. Площади пробные лесоустroительные. Методы закладки. Порядок рассмотрения и утверждения возрастов рубок главного пользования лесом. – Приказ Рослесхоза от 28.05.93 № 134.
10. Морозова, Р.М. Лесные почвы Карелии / Р.М. Морозова. – Л.: Наука, 1991. – 184 с.
11. Полевая геоботаника / Под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – 530 с.
12. Раменская, М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии / М.Л. Раменская. – Л.: Наука, 1983. – 216 с.
13. Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1975. – 180 с.
14. Розенберг, Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер / Г.С. Розенберг // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2010. Т. 19, № 2. – С. 4–25.
15. Татаринов, А.С. Видовое разнообразие и методы его оценки: учеб. пособие для вузов / А.С. Татаринов, М.М. Долгин. – Сыктывкар: Коми научный центр, 2010. – 44 с.
16. Whittaker, R.H. Evolution of species diversity in land communities / R.H. Whittaker // Journal of Evolutionary Biology. – 1977. – Vol. 10. – P. 1-67.
17. Ипатов, В.С. Фитоценология / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999. – 316 с.
18. Рудковская, О.А. Структура напочвенного покрова / О.А. Рудковская, А.М. Крышень // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги: сб. науч. работ. – М.: Наука, 2006. – С. 208–214.
19. Котов, М.М. Применение биометрических методов в лесной селекции учеб. пособие / М.М. Котов, Э.П. Лебедева. – Горький: Изд-во ГГУ, 1977. – 119 с.
20. Ильинов, А.А. Сравнительная оценка фенотипического и генетического разнообразия северотаежных малонарушенных популяций ели финской (*Picea x Fennica*) / А.А. Ильинов, Б.В. Раевский, О.А. Рудковская и др. // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биogeография. – 2011. – Вып. 11, – № 1. – С. 37–47.
21. Раменская, М.Л. Растительность Печенгских тундр / М.Л. Раменская // Флора и растительность Мурманской области: сб. науч. тр. – Л.: Наука, 1972. – С. 32-53.
22. Wardle, P. Alpine timberlines / P. Wardle // Arctic and Alpine Environments. – 1974. – P. 371-402.
23. Голубчиков, Ю.Н. География горных полярных стран / Ю.Н. Голубчиков. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. – 303 с.

COMPARATIVE BIODIVERSITY ASSESSMENT OF PLANT COMMUNITIES IN LOW-MOUNTAIN LANDSCAPE OF PAANAJÄRVI NATIONAL PARK

Rudkovskaya O.A., FRI KarRC RAS, Ph. D. (Biol.)⁽¹⁾; Raevsky B.V., FRI KarRC RAS, Ph. D. (Agricultural)⁽¹⁾; Il'inov A.A., FRI KarRC RAS, Ph. D. (Agricultural)⁽¹⁾; Medvedeva M.V., FRI KarRC RAS, Ph. D. (Biol.)⁽¹⁾

rudkov.o@yandex.ru, borisraevsky@gmail.com, mariamed@krc.karelia.ru, ialex33@yandex.ru

⁽¹⁾ Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

The article deals with the vertical differentiation of plant community structure investigated in the low-mountain landscape of Paanajärvi National Park, which is located in the northwest of the Republic of Karelia. Botanical research in the territory of the National Park has been carried out for more than 150 years, however, the data on the comparative biodiversity assessment of plant

communities in low-mountain landscape are currently not available. The aim of this study was to investigate the structure of plant communities at permanent plots located at the foot of Kivakka mountain (499,5 m) in typical zonal northern taiga spruce forests, as well as in the southwest hillside in the open boreal of woodland and mountain tundra zones. It has been found out that plant communities of open boreal woodland and mountain tundra zones were superior to typical zonal northern taiga spruce forests in species richness and species diversity (α -diversity, Shannon-Weaver index). The same was true concerning mosaic β -diversity. These significant differences are caused by a variety of microclimatic, edaphic and hydrological conditions. The rising ecotope heterogeneity at higher altitudes brings about a complication of plant community coenotic structure. Simultaneously the share of forest species with a wide ecological range is increasing. It has also been revealed that the number of codominant species in micro communities and their abundance goes up as the altitude increases. The results of ANOVA have shown statistically significant influence of plant community altitudinal location on the projective cover of some vascular plants (*Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense* and *Vaccinium myrtillus*).

Key words: low-mountain landscape, α -diversity, β -diversity, vertical differentiation, coenotic structure, vascular plants

References

1. Vasari, Y. Finnish botanical studies within the Paanajärvi National Park before 1944. Oulanka Reports. 1998. V. 19. pp. 5-9.
2. Kravchenko A.V., Kuznetsov O.L. *Sosudistye rasteniya natsional'nogo parka «Paanajarvi»* [Vascular plants of the Paanajärvi National Park]. Trudy KarNTs RAN. Seriya Biogeografiya [Proceedings of Karelian Research centre of Russian Academy of Science. Series Biogeography]. 2008. Iss. 12. pp. 45-63.
3. Gromtsev A.N. *Lesa rayona natsional'nogo parka «Paanajarvi»: prirodnye osobennosti, sovremennoe sostoyanie, planirovanie ispol'zovaniya* [Forests of the Paanajarvi National Park area: natural features, current state, planning of forest use]. Trudy KarNTs RAN. Seriya B. «Biologiya». Priroda natsional'nogo parka «Paanajarvi» [Proceedings of Karelian Research centre of Russian Academy of Science. Series B. «Biology». The nature of the national park «Paanajarvi»]. 2003. Iss. 3. pp. 15-19.
4. Belkin V.V., Kravchenko A.V., Kuznetsov O.L., Kuchko A.A., Lukashov A.D., Ryabinkin A.V., Sazonov S.V., Systra Yu.Y., Freyndling V.A., Shustov Yu.A., Il'in V.I., Rukosuev S.I. *Natsional'nyy park Paanajarvi* [Paanajärvi National Park]. Petrozavodsk: Karelian Research centre of Russian Academy of Science Publ., 1991. 58 p.
5. Shelekhov A.M. *Lesa natsional'nogo parka «Paanajarvi»* [Forests of the Paanajärvi National Park]. Nauchno-issledovatel'skaya rabota na territorii natsional'nogo parka «Paanajarvi»: Shkola – vuz – Akademiya nauk [Investigations within the territory of the NP «Paanajarvi»]. Petrozavodsk, 2000. pp. 15-17.
6. Shelekhov A.M. *Kharakteristika lesnogo fonda natsional'nogo parka «Paanajarvi»* [Characteristics of the Paanajarvi NP forest land]. Trudy KarNTs RAN. Seriya B. Biologiya. Priroda natsional'nogo parka «Paanajarvi» [Proceedings of Karelian Research centre of Russian Academy of Science. Series B. «Biology». The nature of the national park «Paanajarvi»]. 2003. Iss. 3. pp. 178-181.
7. Systra Yu.Y. *Drevnee skal'noe osnovanie* [Ancient bedrocks]. Paanajarvskiy natsional'nyy park [Paanajärvi National Park]. Kuusamo, 1993. pp. 25-30.
8. Aleksandrova V.D., Gribova S.A., Isachenko T.I., Nepomilueva N.I., Ovesnov S.A., Payanskaya-Gvozdeva I.I., Yurkovskaya T.K. *Geobotanicheskoe rayonirovanie Nechernozem'ya evropeyskoy chasti RSFSR* [Geobotanical zoning of Nonchernozemic zone of the European part of Russian Federation]. Leningrad: Nauka Publ., 1989. 64 p.
9. OST 56:69:83. *Ploshchadi probnye lesoustroitel'nye. Metody zakladki. Poryadok rassmotreniya i utverzhdeniya vozrastov rubok glavnogo pol'zovaniya lesom* [Sample areas procedure in forest assessment. Procedure of cutting age approval for commercial logging. Directive of Rosleschhoz of 28.05.93 No 134].
10. Morozova, R.M. *Lesnye pochvy Karelii* [Forest soils of Karelia]. Leningrad: Nauka Publ., 1991. 184 p.
11. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ., 1964. Vol. 3. 530 p.
12. Ramenskaya M.L. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of the flora of Murmansk region and Karelia]. Leningrad: Nauka Publ., 1983. 216 p.
13. Pravdin L.F. *El' evropeyskaya i el' sibirskaya v SSSR* [Picea abies and Picea sibirica in USSR]. Moscow: Nauka Publ., 1975. 180 p.
14. Kozenberg G. S. *Informatsionnyy indeks i raznoobrazie: Bol'tsman, Kotel'nikov, Shennon, Uiver ...* [Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver...]. Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii [Samarskaya Luka: regional ecology problems]. 2010. Vol. 19, No 2. pp. 4-25.
15. Tatarinov A.S., Dolgin M.M. *Vidovoe raznoobrazie i metody ego otsenki* [Techniques of species biodiversity assessment]. Syktyvkar: Komi Research Centre Publ., 2010. 44 p.
16. Whittaker, R.H. Evolution of species diversity in land communities / R.H. Whittaker Journal of Evolutionary Biology. 1977. Vol. 10. pp. 1-67.
17. Ipatov V.S., Kirikova L.A. *Fitotsenologiya* [Phytosociology]. St. Petersburg: St. Peterburg Univ. Publ., 1999. 316 p.
18. Rudkovskaya O.A., Kryshen' A.M. *Struktura napochvennogo pokrova* [Structure of sub-soil cover]. Raznoobrazie pochv i bio-raznoobrazie v lesnykh ekosistemakh sredney taygi [Soil diversity and biodiversity in the middle-taiga ecosystems]. Moscow: Nauka Publ., 2006. pp. 208-214.
19. Kotov M.M., Lebedeva E.P. *Primenenie biometricheskikh metodov v lesnoy seleksii* [Application of biometric methods in forest tree breeding]. Gor'kiy: GGU Publ., 1977. 119 p.
20. Il'inov A.A., Raevskiy B.V., Rudkovskaya O.A., Topchieva L.V. *Sravnitel'naya otsenka fenotipicheskogo i geneticheskogo raznoobraziya severotaezhnykh malonarushennykh populyatsiy eli finskoy (Picea x Fennica)* [Comparative assessment of the pheno- and genotype diversity of old-growth northern taiga ((Picea x Fennica) populations]. Trudy KarNTs RAN. Ser. Biogeografiya [Proceedings of Karelian Research centre of Russian Academy of Science. Series Biogeography]. 2011. Iss. 11, No. 1. pp. 37-47.
21. Ramenskaya M.L. *Rastitel'nost' Pechenskikh tundr* [Vegetation of Pechenga tundra]. Flora i rastitel'nost' Murmanskoy oblasti [Flora and vegetation of the Murmansk region]. Leningrad: Nauka Publ., 1972. pp. 32-53.
22. Wardle P. Alpine timberlines. Arctic and Alpine Environments. 1974. pp. 371-402.
23. Golubchikov Yu.N. *Geografiya gornyykh polyarnyykh stran* [Geography of mountainous polar lands]. Moscow: Moscow Univ. Publ., 1996. 303 p.